

総説

津村義彦¹：集団遺伝学知見から考えられるわが国の針葉樹の分布変遷Yoshihiko Tsumura¹: Historical distribution change of coniferous species
in Japan inferred from population genetic data

要旨 多くの針葉樹でアロザイム分析を用いて種内の遺伝的多様性および集団分化の研究が行われてきた。その後、DNAレベルでも調査が始められ、オルガネラDNAの変異を利用して集団の系統関係も報告されるようになってきた。これらのデータから過去における祖先集団がどこに存在し、気候変動とともにどのような経路で分布拡大し変遷していったかをある程度推定することが可能である。わが国では主にアロザイム分析を用いて10種程度の針葉樹について遺伝的多様性および集団分化の研究が行われている。分布変遷を明瞭に見ることができるのは遺伝変異性に地理的勾配ができている場合である。ハイマツや、クロマツ、ウラジロモミ、モミ、ヒノキでは遺伝変異に明瞭な地理的勾配が見られるため、これらの分布変遷について議論する。また地理的な勾配ができる要因を考察し、DNAの解析技術やゲノム研究の進展にともなった針葉樹の分布変遷研究の将来展望についても述べる。

キーワード：集団遺伝、針葉樹、DNA、日本、分布変遷

Abstract Genetic diversity and differentiation of coniferous species have been studied extensively using allozyme in the last two decades. Recently, the development of molecular techniques and knowledge have enabled phylogeographical studies using organelle DNA polymorphisms. We can now point out the original population in the ancient time and clarify historical change and/or expansion of distribution areas along climatic changes. In Japan, genetic diversity and differentiation have been studied in ten species of conifers so far. Among them, *Pinus pumila*, *P. thunbergii*, *Abies homolepis*, *A. firma*, and *Chamaecyparis obtusa* showed a clear geographical cline in their genetic diversity. Historical change of their distribution and factors leading to the cline formation are discussed. Finally, the future perspective for the study of historical distribution change by molecular population genetics is also discussed.

Key words: conifers, DNA, historical distribution change, Japan, population genetics

1. はじめに

これまでの森林の分布変遷の調査は主に花粉分析データを用いて行われてきた。しかしながら花粉分析では属レベル程度の識別は可能であっても、種子および果実の化石がともに出土しない限り、すべての種を特定することは難しい。もし花粉分析で種同定が可能であったとしても、花粉分析に適切な地点を数多く選別し、調査することは簡単なことではない。

現在の森林は過去の種分化および分布変遷の過程を遺伝情報として集団中に保持している。近年では分子生物学的解析手法の発達により、比較的簡単に種および集団の保有する遺伝情報を解析することができるようになってきた。これらのデータから種および集団の遺伝的変異性だけでなく、分布拡大の方向および時期なども大まかに推定することが可能となった。これは集団遺伝学的に言えば、遺伝的変異性が高い集団が祖先集団となり、分布拡大または変遷により遺伝的変異性が低下していく現象から、過去の分布変遷を推測するこ

とである。しかしながら分子生物学的手法だけでは不十分で、やはり花粉分析などの化石情報や、過去の気候などを加味して判断することも必要となる。これらを考え合わせると、例外はあるが、納得のいく結果が得られることが多いと思われる。

本論では、現在の日本の森林を対象として遺伝的な分析を行うことにより、どの程度の情報が得られるのか、また遺伝情報をどのように活用すれば過去の変遷を見ることができるのかを紹介する。分布域広範に調査が行われている針葉樹種は、マツ科ではマツ属のハイマツ *Pinus pumila* (Pall.) Regel と、ゴヨウマツ *P. parvifolia* Sieb. et Zucc., クロマツ *P. thunbergii* Parl., モミ属のオオシラビソ *Abies mariesii* Mast. と、シラビソ *A. veitchii* Lindl., トドマツ *A. sachalinensis* (F. Schmidt) Mast., ウラジロモミ *A. homolepis* Sieb. et Zucc., モミ *A. firma* Sieb. et Zucc., カラマツ属のカラマツ *Larix kaempferi* (Lamb.) Carrière, スギ科ではスギ

¹ 〒305-8687 茨城県稲敷郡笠崎町松の里1 森林総合研究所森林遺伝研究領域

Department of Forest Genetics, Forestry and Forest Products Research Institute, Kukizaki, Ibaraki 305-8687, Japan
(E-mail: ytsumu@ffpri.affrc.go.jp)

表1 高等植物のDNAの種類による遺伝性の違い (Mogensen, 1996)

DNA	高等植物一般	針葉樹	調査対象
核DNA	両性遺伝	両性遺伝	花粉および種子の動き
ミトコンドリアDNA	母性遺伝	マツ科は母性遺伝 その他は父性遺伝	母性遺伝の場合は種子散布
葉緑体DNA	母性遺伝	父性遺伝	花粉の動き

Cryptomeria japonica (Thunb. ex L. f.) D. Don, ヒノキ科ではヒノキ *Chamaecyparis obtusa* (Sieb. et Zucc.) Endl. である。これらの樹種について主に最終氷期前後の refugia (逃避地) の推定およびその後の分布変遷について議論したい。

2. 遺伝性の異なるゲノムを用いる

植物には3種類のDNAが存在している。それらは核DNA, ミトコンドリアDNA, 葉緑体DNAである。これらのなかでオルガネラDNA (すなわちミトコンドリアDNAと葉緑体DNA) はその遺伝性に違いがあることがわかってきた (表1)。葉緑体DNAは一般的には母性遺伝をするが、針葉樹では父性遺伝である (Ohba et al., 1971; Neale et al., 1986)。またミトコンドリアDNAも一般的には母性遺伝で、針葉樹でもマツ科では母性遺伝であるが、スギ科やヒノキ科では父性遺伝する (Neale et al., 1989; Kondo et al., 1998)。母性遺伝するものはその移動が種子散布範囲に限られるため、集団間の遺伝的分化が促進されることから、分布変遷の様子をよく表す。このことから集団の系統関係を見るためには、母性遺伝するもので突然変異性の高いDNA領域が解析に適している。

針葉樹ではミトコンドリアDNAの塩基配列の違いをシーケンスで解析するか、PCR-RFLP法やPCR-SSCP法で解析する方法が、変異の方向性が分かり集団の系統関係が把握できることから優れている (種生物学会, 2001. 参照)。しかしミトコンドリアDNAはゲノム情報の蓄積が遅れているため利用できるPCRプライマーは多くない。一方、葉緑体DNAは多くの植物で全塩基配列が明らかにされているため、被子植物では集団の系統を見るためには優れたゲノムだと考えられる。

葉緑体DNAおよびミトコンドリアDNAといったオルガ

ネラDNAは半数体組織 (haploid) であるため、有効な集団サイズは核DNAに比べて半分なので、集団間分化の調査には向いているかも知れない (Birky et al., 1983, 1986)。このため、近年、母性遺伝するDNAを用いた集団分化などの調査がよく行われている (表1)。国外の針葉樹ではミトコンドリアDNA変異を用いてカリフォルニア・クロズド・コーン・パイン3種 (*Pinus attenuata* Lemm., *P. radiata* D. Don, *P. muricata* D. Don) を対象に詳細な研究が行われている (Wu et al., 1998)。また広葉樹では葉緑体DNAおよびミトコンドリアDNA変異を利用してヨーロッパのコナラ属 *Quercus* を対象に大規模な分布変遷の調査が行われている (Petit et al., 1997)。わが国ではミトコンドリアDNA変異を用いてブナ *Fagus creanata* Blume の分布域を対象に地域分化の研究が行われている (Tomaru et al., 1998)。葉緑体DNAは針葉樹では父性遺伝ではあるが、集団の有効な大きさが核DNAに比べて半分であることから、この種内変異を利用した解析もすでに行われている (Wagner et al., 1987; Hong et al., 1993; Dong & Wagner, 1994; Tsumura et al., 1994)。

また保存状態の良い化石が利用できれば、当時の集団を直接解析できる大きな利点がある。とくに、コピー数の多い葉緑体DNAは利用しやすいと考えられる。Suyama et al. (1996) は約15万年前のモミ属の化石花粉からPCRによる葉緑体DNA断片の増幅に成功し、当時どの様な種が存在したかを明らかにしている。またトウヒ属でも化石サンプルを用いて葉緑体DNAの特定部位の塩基配列を解読し、種の系統樹を作成することにより、現存種との比較が行われている (Kobayashi et al., 2000)。しかし保存状態の良い試料はあまり多くないようであり、必要に応じて化石のデータも利用するという程度が良いかもしれない。

表2 遺伝的変異に地理的勾配が形成される要因と実際に勾配が観察された種

地理的勾配	遺伝的浮動	隔離	隔離後の時間	他種との交雑	選択	人為の影響	地理的勾配が観察された種
有	有	有	長い	無	有?	無	ハイマツ, クロマツ, モミ, ウラジロモミ, ヒノキ
無	無	無	短い	有?	無	有?	ゴヨウマツ, スギ

3. 遺伝学知見からなぜ分布変遷が分かるか

これまで用いられている分析手法は、アロザイムと呼ばれる同位酵素多型分析による対立遺伝子レベルの解析と、DNAの塩基置換と挿入・欠失を直接解析したものである(種生物学会, 2001. 参照)。これらの解析で得られたデータの遺伝的多様性(ヘテロ接合度, 対立遺伝子数)または特定の遺伝子座の対立遺伝子頻度(オルガネラDNAのハプロタイプ頻度を含む)に地理的勾配が見られる場合に分布変遷を議論することができる。すなわち集団の保有する遺伝子の組成または頻度が集団の地理的な位置と何らかの相関がある場合である。地理的勾配の成因としては、移住(他の集団からの遺伝子の流入または花粉および種子の移動)や、遺伝的浮動(集団の大きさが縮小した場合に遺伝子の構成が偶然に変化すること)、隔離分布してからの時間、淘汰などが考えられる(表2)。このうち移住と遺伝的浮動は密接に関連している。それは移住の結果、遺伝的浮動が働いたためである。また氷河期が長く続くと隔離時間も長くなるため、遺伝的な分化は大きくなる。また特定の対立遺伝子が適応的である場合、または適応的な遺伝子と連鎖している場合には、その連鎖強度により淘汰を受けることになる。これが環境傾度に関係していると地理的勾配が形成されることになる。

アロザイム分析では、対立遺伝子頻度またはヘテロ接合度に地理的勾配が見られた場合に、遺伝的変異の高い集団を過去における祖先集団であると考えている。なぜなら分布拡大とともに、集団の保有する遺伝的変異は遺伝的浮動により減少していくためである。また分布拡大の速度が速いほど、ま

たはその時期が新しいほど、遺伝的な地理的勾配は大きいことが期待される。この考えをもとに過去の集団のrefugiaを推定し、その後の分布変遷を復原することができる。

また、長い間、お互いに隔離集団であったものが間氷期に浸透交雑を行った場合も、地理的な勾配が形成される。しかし、この場合は遺伝的多様性の大きさだけでは、過去の隔離集団間の関係がわからないので、連鎖不平衡(集団中の2つの遺伝子座の対立遺伝子頻度 (x_i, y_i) が連鎖しているために平衡状態 $(x_i \times y_i)$ にならないこと)も加味して考えるとその由来が明確になることがある。ただし組換え価の大きさにもよるが、連鎖不平衡は集団が大きくなったり、世代が十分に進むと検出されにくくなる。すなわち連鎖平衡状態に近づくためである。

最近ではDNAレベルでの解析が容易になってきているため、塩基配列の違いで集団の系統が正確に把握できるようになってきた。とくに被子植物では、葉緑体DNAの塩基配列情報から集団の系統関係が詳細に調べられるため、アロザイムのデータとあわせることにより正確な分布変遷を知ることができる。塩基配列情報だけでも、多くの変異部位を利用することにより、分布変遷が把握できる(Tomaru et al., 1998)。針葉樹では葉緑体DNAは父性遺伝であるため、被子植物ほど明確な集団間分化は期待できない。そのため、マツ科では母性遺伝するミトコンドリアDNAを用いればよいが、それ以外の樹種では実験手法によっては集団間の系統関係の推定ができない場合がある。モミ属で用いられているミトコンドリアDNAをプローブとしたサザンハイブリダイゼ

表3 わが国で報告のある針葉樹の遺伝的多様性と集団分化

遺伝マーカー	種名	分析集団数	分析遺伝子座数	遺伝子多様度 (h)	遺伝子分化係数 (G_{ST})	文献
アロザイム	ハイマツ	18	19	0.271	0.170	Tani et al. (1996)
	ゴヨウマツ	16	11	0.272	0.044	Tani et al. (in preparation)
	クロマツ	22	14	0.259	0.073	宮田・生方(1994)
	オオシラビソ	11	22	0.063	0.144	Suyama et al. (1997)
	トドマツ	18	4	0.157	0.015	Nagasaka et al. (1997)
	カラマツ	8	7	0.169	0.042	Uchida et al. (unpublished)
	スギ	17	12	0.196	0.040	Tomaru et al. (1994)
	ヒノキ	11	12	0.202	0.045	Uchida et al. (1997)
ミトコンドリアDNA	ゴヨウマツ	15	2	0.717	0.863	Tani et al. (in preparation)
	オオシラビソ	7	2	0.000	0.000	Tsumura & Suyama (1998)
	ウラジロモミ	8	2	0.604	0.479	Tsumura & Suyama (1998)
	モミ	7	2	0.741	0.859	Tsumura & Suyama (1998)
	シラビソ	12	2	0.039	0.260	Tsumura & Suyama (1998)
	トドマツ	5	2	0.292	0.198	Tsumura & Suyama (1998)

イション法では、集団間の系統関係の類似性は示せるが正確な系統関係の把握はできない (Tsumura & Suyama, 1998) 。そのため塩基置換または塩基の挿入・欠失が分かる変異を用いる方がよい。

4. マツ属樹種の分布変遷

(1) ハイマツ

ハイマツ *Pinus pumila* の遺伝的多様性については Tani et al. (1996) の報告がある。わが国の分布域広範に 18 集団を材料として 19 遺伝子座のアロザイム分析を行っている (図 1) 。ハイマツは東アジアの東シベリアから日本にかけて分布しているが、彼らの報告によると、日本の集団は分布の端にもかかわらずロシアの集団と同程度の高い遺伝的多様性を維持していた (表 3) 。この高い遺伝的多様性は、ホシガラスなどを介した種子分散による大きな遺伝子流動の結果、維持されている可能性がある。また国内では中部山岳の集団よりも北海道および東北地方北部の集団の方が遺伝的多様性は高く、とくに東北地方以南の集団は遺伝的多様性が低下していた。この結果、北から南に向かって遺伝的多様性に明瞭な地理的勾配が見られた。花粉分析の結果からハイマツは最終氷期前半には北海道に生育していたと考えられ (Ooi et al., 1997) , それ以前に北海道に進入し、南に分布拡大を行っていたことが考えられる。寒冷な気候に適応して南進していったが、東北地方南部に高い山域が存在しないため、比較的狭いルートを通して南進したため、びん首効果 (集団の大きさ

が減少すること) が働き、それより南の集団は遺伝的な多様性を低下させていったと考えられる。

また八幡平や早池峰山の集団は解析集団のなかでヘテロ接合度がもっとも高かったことから、キタゴウヨウ *Pinus parviflora* var. *pentaphylla* (Mayr) A. Henry との浸透交雑の結果、より高い遺伝的な多様性を獲得した可能性も考えられる。Watano et al. (1996) や Senjo et al. (1999) はハイマツとキタゴウヨウの浸透交雑が一般的に起こっている現象であることをオルガネラ DNA を用いて証明している。すなわち、これまで両種の雑種だと考えられていたハッコウダゴウヨウは、ハイマツが母親でキタゴウヨウが父親の交配によってできた雑種およびその後代であることが明らかになった。またマツ属の系統関係は葉緑体 DNA の塩基配列データから解析が行われており、ハイマツとキタゴウヨウは比較的近縁であることが明らかになっている (Wang et al., 1999) 。

(2) ゴウマツ

ゴウマツ *Pinus parviflora* には 2 変種が存在し、キタゴウヨウ var. *pentaphylla* は北海道から中部山岳にかけて、またゴウマツ var. *parviflora* は福島県から九州までの温暖な気候帯に分布している。葉緑体 DNA の塩基配列を用いた分子系統解析結果ではこれら 2 変種の違いは見出されていない。Tani et al. (in preparation) はこれらの分布域広範に 16 集団を 11 遺伝子座についてアロザイム分析し、遺伝的多様性および集団分化の調査を行っている。これによると 2 変種間

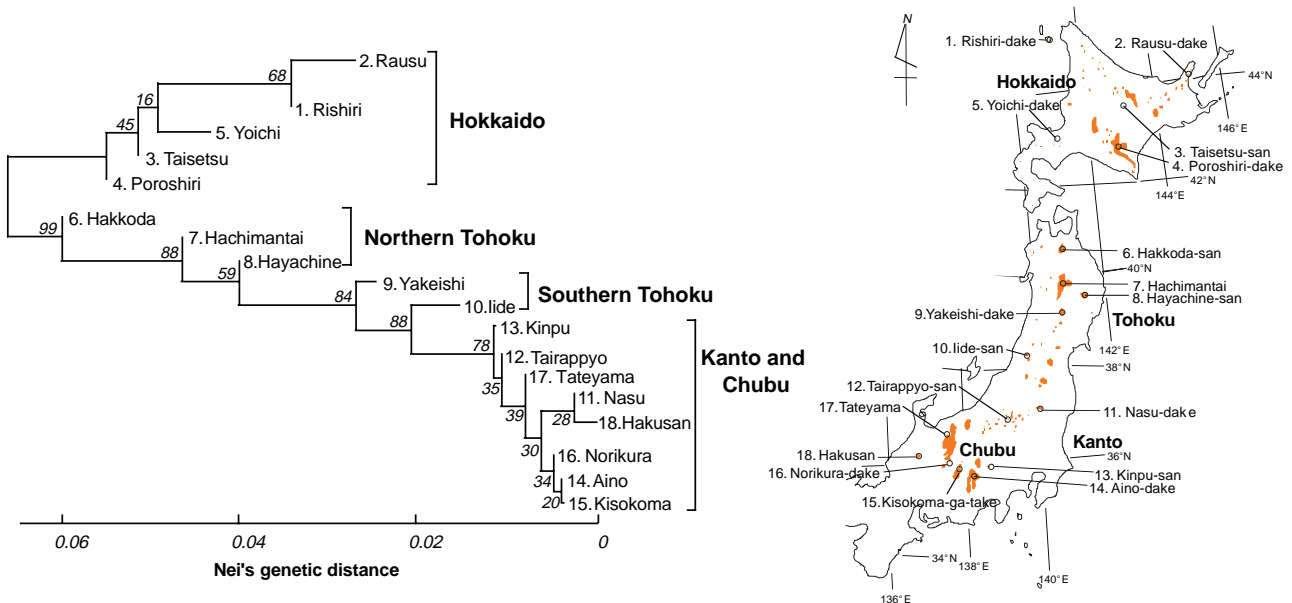


図 1 ハイマツの天然分布と調査集団の遺伝的な関係 (Tani et al., 1996) . 遺伝的変異は北の集団が高く、南下するにしたがって低くなる。各分岐の下にある数値はブートストラップ確率を示す。

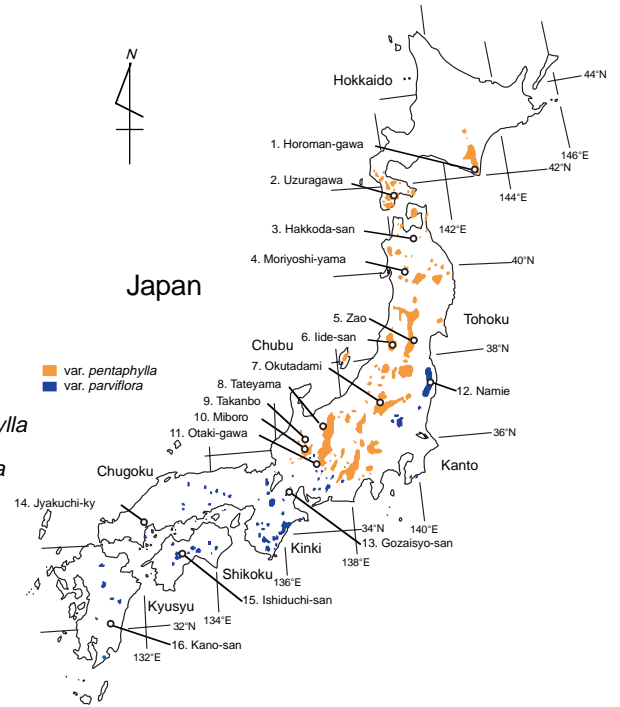
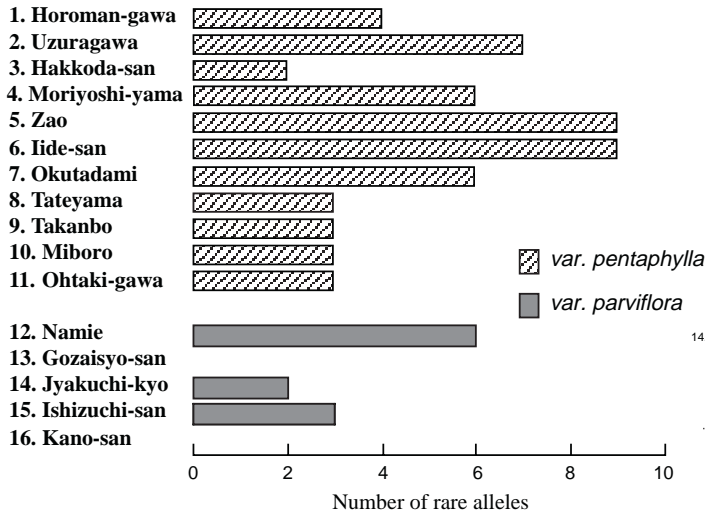


図2 ゴヨウマツの天然分布と調査集団の稀な対立遺伝子数 (Tani et al., in preparation). キタゴヨウ var. *pentaphylla* にはゴヨウマツ var. *parviflora* に比べ、稀な対立遺伝子が多いことが分かる。

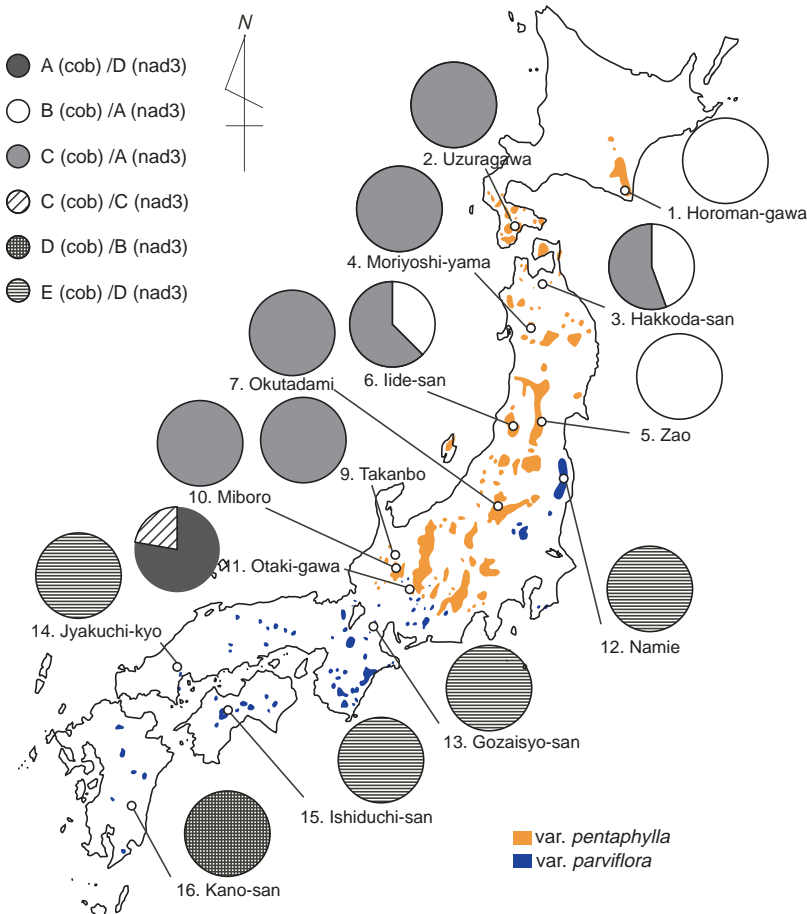


図3 ゴヨウマツ16集団のミトコンドリアDNAの変異 (Tani et al., in preparation). キタゴヨウ var. *pentaphylla* とゴヨウマツ var. *parviflora* が明確に分化している。

に遺伝的な違いはほとんどなく、地理的な勾配および集団の地理的な位置との関係もみられなかった。また遺伝的多様性を示す集団遺伝学的パラメータは2変種間でほとんど差がなかった。唯一、稀な対立遺伝子数(集団内での頻度5%以下の対立遺伝子)に違いが見られ、キタゴヨウが有意に多くの稀な対立遺伝子を保有していた(図2)。

またミトコンドリアDNAの変異を調査したところ、2変種が明確に区別されることが明らかとなった(図3; Tani et al., in preparation)。これらのことから考えられる変種間の分化および分布変遷は、ゴヨウマツが北進し中部山岳にさしかかったところで中部山岳に上がっていった集団とこれを迂回する集団に分かれた。これが変種間の分化につながり、中部山岳の集団にミトコンドリアDNAの変異が生じた後、北進をしていったと考えられる。ゴヨウマツに稀な対立遺伝子が少ないのは、生育場所が限られたためそれぞれの集団サイズが極端に縮小したのが原因であると考えられる。一方、キタゴヨウに稀な対立遺伝子が多い原因は、集団サイズが大きいくと幾つかの地域でハイマツと浸透交雑していることで

あると思われる(Watano et al., 1996)。また遺伝的変異に地理的な勾配が見られないのは集団間の遺伝子流動とハイマツとの浸透交雑などが原因と考えられるが、現時点では明確な理由は分らない。

(3) クロマツ

宮田・生方(1994)はクロマツ *Pinus thunbergii* の天然林22集団を14遺伝子座でアロザイム分析を行っている。彼らは遺伝的多様性および分化のデータから遺伝資源の配布に関する基準を作成すべく分析を行っている。そのため分布変遷に関する議論は見られないが、彼らのデータから明らかなのは以下のことである。アロザイム分析の結果では西日本の集団が東日本の集団に比べ比較的高い遺伝的変異性を持っている。とくに青森県と秋田県の集団は、天然分布が本州の他の地域と連続的でないことと集団サイズが小さいために遺伝的多様性が低い傾向にある。これらの事実から考えると、過去に西日本に主に分布した集団が海岸線沿いに北上し本州の北端にまで分布を拡大したと考えられるが、アロザイム分析

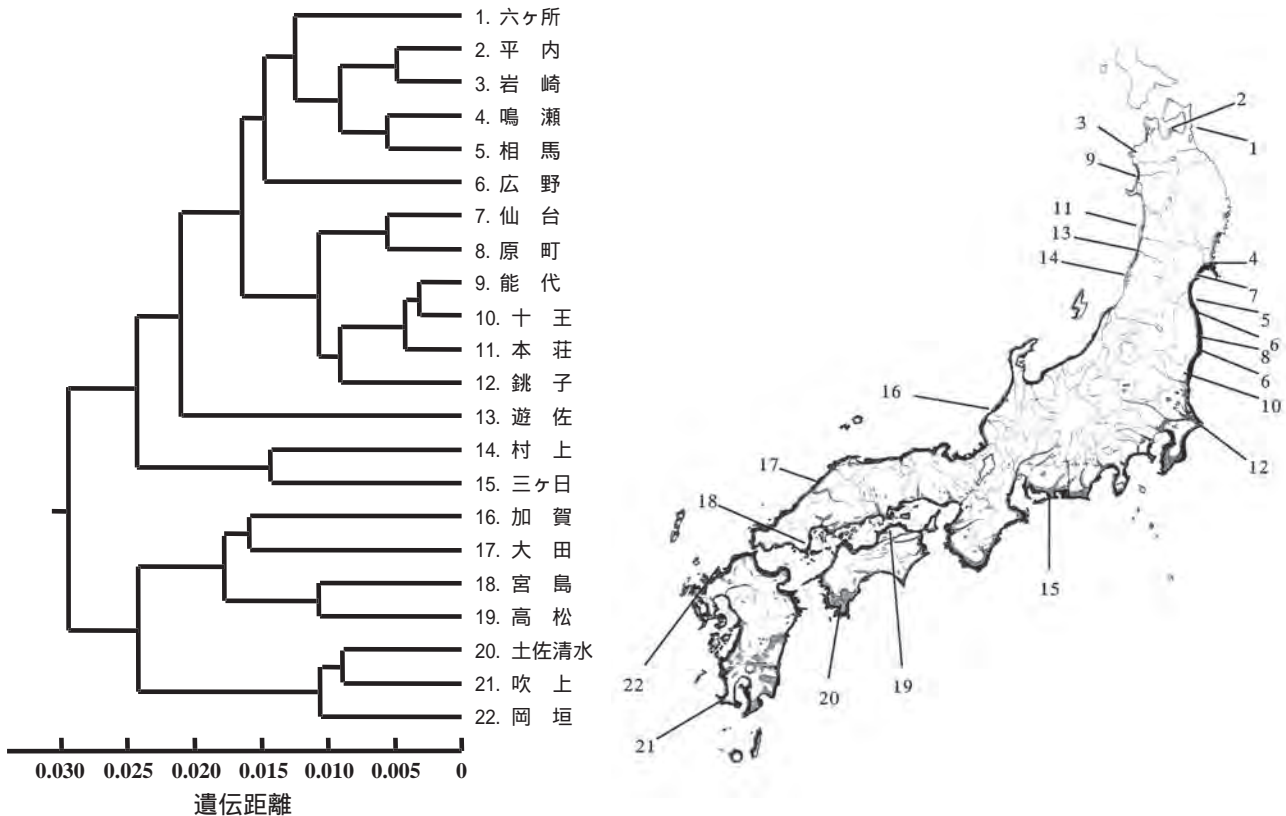


図4 クロマツの天然分布(林, 1952)と調査集団の遺伝的關係(宮田・生方, 1994). 西日本の集団が遺伝的な変異は比較的大きい。

の結果では東北地方の日本海側の集団は遺伝的には新潟の集団よりも太平洋岸の集団に近いことが明らかになっている (図4)。クロマツの天然分布は北海道をのぞく本州、四国、九州の主に海岸部に限られるが、新潟県の北部の海岸および三陸海岸の北部には天然分布がない地域が存在する (林, 1952)。東北地方の日本海側集団は新潟北部にある天然分布のギャップのために北上できず、太平洋岸を北上した集団が日本海側に至ったことも考えられる。しかし現段階ではアロザイムデータだけしかなく詳細は不明であるため、オルガネラDNAの解析で集団の系統関係を明らかにする必要があるであろう。

またアカマツとの雑種形成については、渡辺ほか (1996) が葉緑体DNAおよびRAPD分析を用いて調査をしている。その結果、雑種形成の頻度はきわめて低く、また雑種はクロマツ () × アカマツ () の組み合わせで生じていることが明らかになっている。マツ属の分子系統解析結果でもクロマツとアカマツは従来考えられていたほど、近縁ではないことが明らかになっている (Wang et al., 1999)。このため、これらの雑種が宮田・生方 (1994) の解析結果に影響を与

えている可能性は低い。しかし、防砂林として植栽されたクロマツの影響は少なからず有るかもしれない。

5. モミ属の分布変遷

(1) モミ属の分子系統

*rbcL*の塩基配列から構築されたわが国のモミ属樹種の系統樹ではオオシラビソが他の4種とは大きく異なっていることが明らかになっている (Tsumura & Suyama, 1998)。その後、わが国のモミ属5種の進化的な位置づけを明らかにするために世界中から集めたモミ属32種を対象に系統関係の推定が行われている (図5; Suyama et al., 2000)。これによると日本および北米のモミ属に2つの系統があり、オオシラビソは北米の幾つかのモミ属の種と同じ群を作り、とくにFarjon (1990)の分類で近縁とされた *A. amabilis* Dougl. ex Forbes と同じ群に属した。また日本の他の4種は他のアジアおよび北米のモミ属の種と同じ群を作った。このうちトドマツとシラビソはまったく同じ塩基配列であり、モミとウラジロモミは区別され、トドマツやシラビソと姉妹群を形成した。これから分かるように日本のモミ属5種には2つの系統

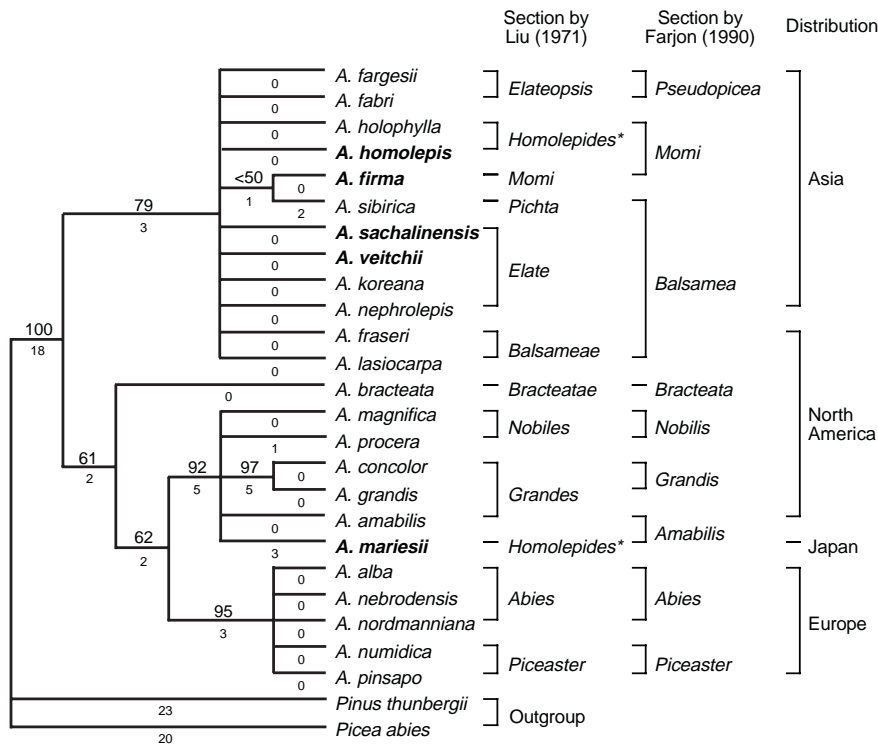


図5 *rbcL*の塩基配列データによるモミ属樹種の分子系統 (Suyama et al., 2000)。オオシラビソだけが他の4種と大きく異なり、わが国のモミ属が単系統でないことが分かる。各分岐の上辺の数値はブートストラップ確率を示し、また下辺の数値は塩基置換数を示す。

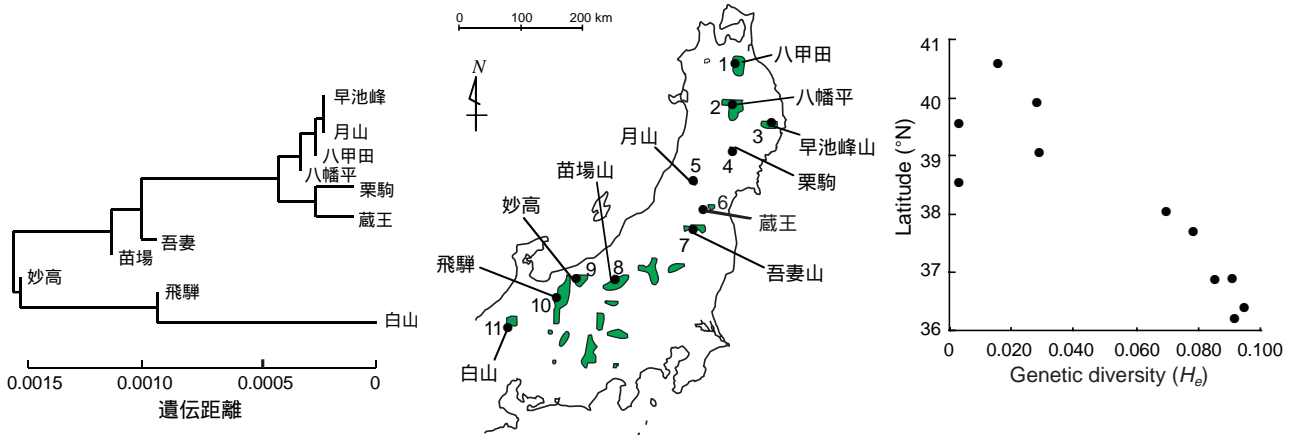


図6 オオシラビソの天然分布と調査集団の遺伝的関係と遺伝的変異の地理的勾配 (Suyama et al., 1997). 東北地方北部の集団は遺伝的にかかなり近く、北へ行くほど遺伝的変異が減少していることが分かる。

が存在し、オオシラビソはまったく系統が異なるものであることが明らかになった。また、ミトコンドリアDNAの解析結果からも同様にオオシラビソが他の4種とは異なる系統であることが明らかになっている (Tsumura & Suyama, 1998)。

(2) オオシラビソ

オオシラビソ *Abies mariesii* は中部山岳から東北地方にかけての亜高山域に分布しており、とくに東北地方の山域には大きな集団も見られる。アロザイム分析の結果では遺伝的多様性はきわめて低く、ヘテロ接合度 (H_e) は6.3%で、永年生の本木植物の平均値と比較するとわずかに3分の1の変異しか保有していなかった (表3; Suyama et al., 1997)。オオシラビソは現在では東北地方を中心に大きな集団を形成しているが、遺伝的変異の少なさは過去において小集団化したことを示すものであり、他のモミ属の樹種とは異なった傾向を示している。

また地域的な遺伝的分化は大きく ($G_{ST} = 14.4\%$)、明瞭な地理的勾配が認められた (図6)。また遺伝的変異はもっとも西の集団である白山および飛騨山脈の集団が高く、北へ行くほど遺伝的変異が減少している。この結果からオオシラビソは最終氷期またはそれ以前に中部山岳の西域にrefugiaを形成し、急速に北進して分布拡大をしていったと考えられる。その際に遺伝的浮動が働き遺伝的多様性を減少させながら八甲田山に到達したと考えられる。八甲田山でのヘテロ接合度はわずか $H_e = 1.4\%$ で、極端に遺伝的変異を減少させていることが分かる。また拡大ルートから逸れた月山や早池峰山では強いびん首効果が働いたようで、ヘテロ接合度はそれぞれ0.2%と0.3%であった。これらの集団は森林としてはある程度の個体数を維持しているが、遺伝的多様性はほとんど

ないことを示している。

(3) モミとウラジロモミ

モミ *Abies firma* およびウラジロモミ *Abies homolepis* についてはミトコンドリアDNA変異の解析が行われている (Tsumura & Suyama, 1998)。モミとウラジロモミは種レベルで見ると同じミトコンドリア変異を共有しており、石槌山では地域内に同じ変異を共有していた。これは過去にモミとウラジロモミの間で種間交雑が起こり、どちらかの種のオルガネラDNAがもう一つの種から移ってきたことを示す。種間交雑でできた雑種が、その後、母親となった種と複数回戻し交雑することによって核ゲノムは母親の種に近くなり、核DNAは母親の種で葉緑体DNAは父親の種という雑種が形成される。この現象をOrganelle captureとかOrganelle transferという。モミとウラジロモミが自然交雑で雑種を形成するという報告はあり (高杉, 1963; Takasugi, 1965)、この雑種をミツミネモミ *Abies × umbellata* Mayr という。

モミは九州と四国の集団で集団内多型が見られたが、紀伊半島以北の集団では集団内変異はなく、集団間で異なる変異を保有していた (図7)。特に分布の端の集団である霧島山および駒ヶ嶺の集団はユニークな変異を保有していた。ウラジロモミは富士山および茶臼山の集団以外は集団内多型があり、とくに西日本の隔離集団である石槌山と大台ヶ原がユニークな変異を保有していた。これらから考えられる分布変遷は、モミおよびウラジロモミともに最終氷期またはそれ以前に九州、四国、紀伊半島にrefugiaを形成し (Tsukada, 1982, 1986)、その後北に向かって分布拡大を行っていったものである。

Tsumura & Suyama (1998)では、調査したモミおよびウラジロモミの集団数が多くないことと分析手法もミトコン

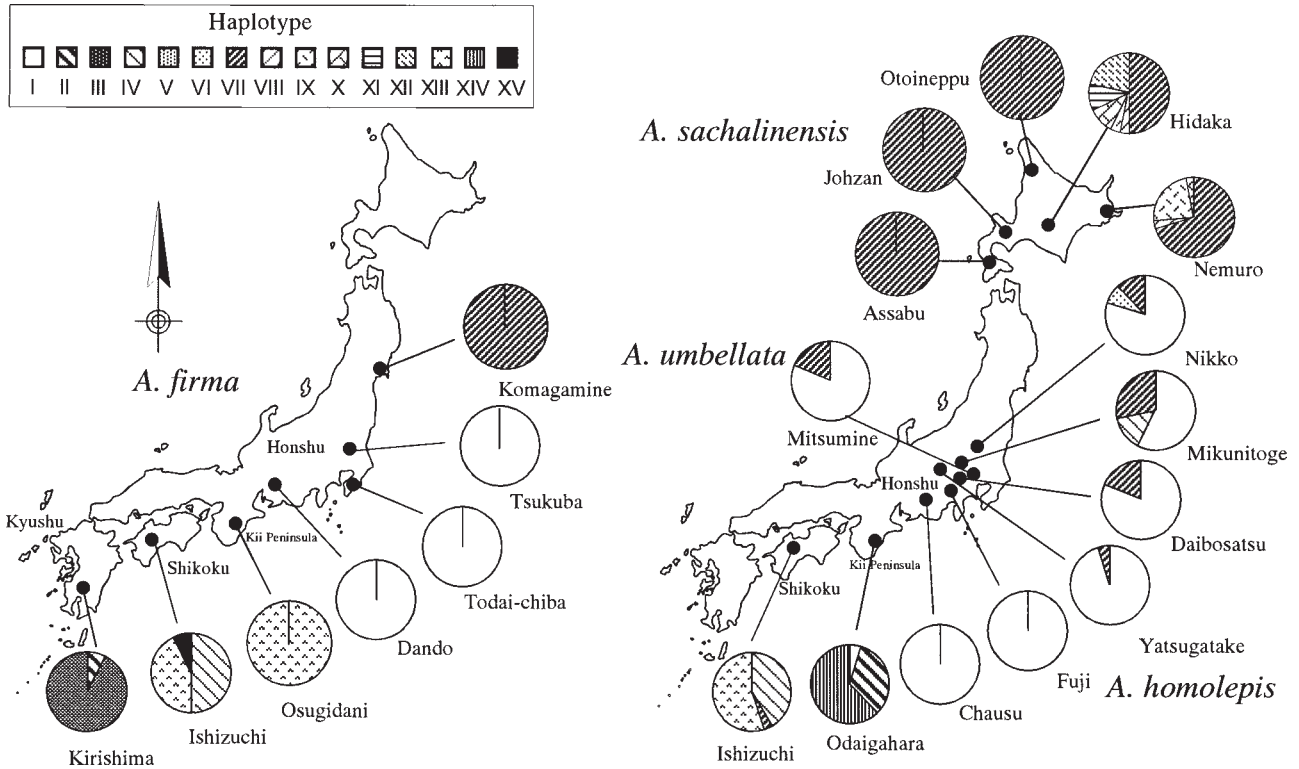


図7 モミ, ウラジロモミ, トドマツのミトコンドリアDNA 変異 (Tsumura & Suyama, 1998). モミおよびウラジロモミは日本の集団が遺伝的変異性が高い. またトドマツは東部の集団が変異性が高い.

ドリアDNA断片をプローブとするサザンハイブリダイゼーション法を用いているために, 集団の分布変遷が明確ではない. そのため将来は集団数を増やし, ミトコンドリアDNAのPCR-RFLP法かPCR-SSCP法(種生物学会, 2001. 参照)などで解析を行うことが望まれる.

(4) シラビソとトドマツ

シラビソ *Abies veitchii* とトドマツ *Abies sachalinensis* は葉緑体DNAのシーケンスでもまったく同じで, 分子系統上はまったく分化していないことが明らかになっている (Suyama et al., 2000). ミトコンドリアDNA変異の解析でも主要なハプロタイプ(オルガネラDNAなどの半数体組織(haploid)のタイプ)がトドマツでは83.8%を, またシラビソでは98.0%を占めていた. トドマツでは北海道東部のみで集団内変異が見出されている(図7; Tsumura & Suyama, 1998). アロザイムの研究ではトドマツの分布域広範に18集団の分析を行っているが, 4遺伝子座しか用いていないため集団の分布変遷を明瞭には示していない (Nagasaka et al., 1997). しかしアロザイムおよび形態形質の研究のいずれにおいても, 少なくとも北海道東部の方が変異性が高いという結果が得られている(岡田, 1983; 畠山,

1981). これはトドマツが最終氷期またはそれ以前に北海道東部にrefugiaを形成していた可能性を示唆している. また東北地方でも最終氷期最盛期にトドマツが存在したという大型植物化石の報告がある (Sohma, 1959). その後, 北海道東部の集団は西部へ分布拡大していったと考えられる. また現在のシラビソは, トドマツでもっとも頻度の高いハプロタイプがその祖先集団となった可能性が考えられる. しかしながらシラビソに関しては, 調べられた部位のミトコンドリアDNA変異がほとんどないのとアロザイムデータも調査されていないため, 明確なことは分からない. 今後, 核遺伝子レベルの調査が望まれる.

6. カラマツ

現在のカラマツ *Larix kaempferi* の天然分布はそのほとんどが中部山岳に存在している(林, 1951). 北限の集団として宮城県の馬ノ神岳のカラマツ林が知られている. アロザイム分析では8産地のカラマツを7つのアロザイム遺伝子座で解析している (Uchida et al., in preparation). これによるとカラマツの遺伝的多様性は針葉樹の中では平均的な値をとり ($H_e = 0.169$), 集団間分化は他の主要針葉樹とおなじようにほとんど見られなかった ($G_{ST} = 0.042$) (表3). と

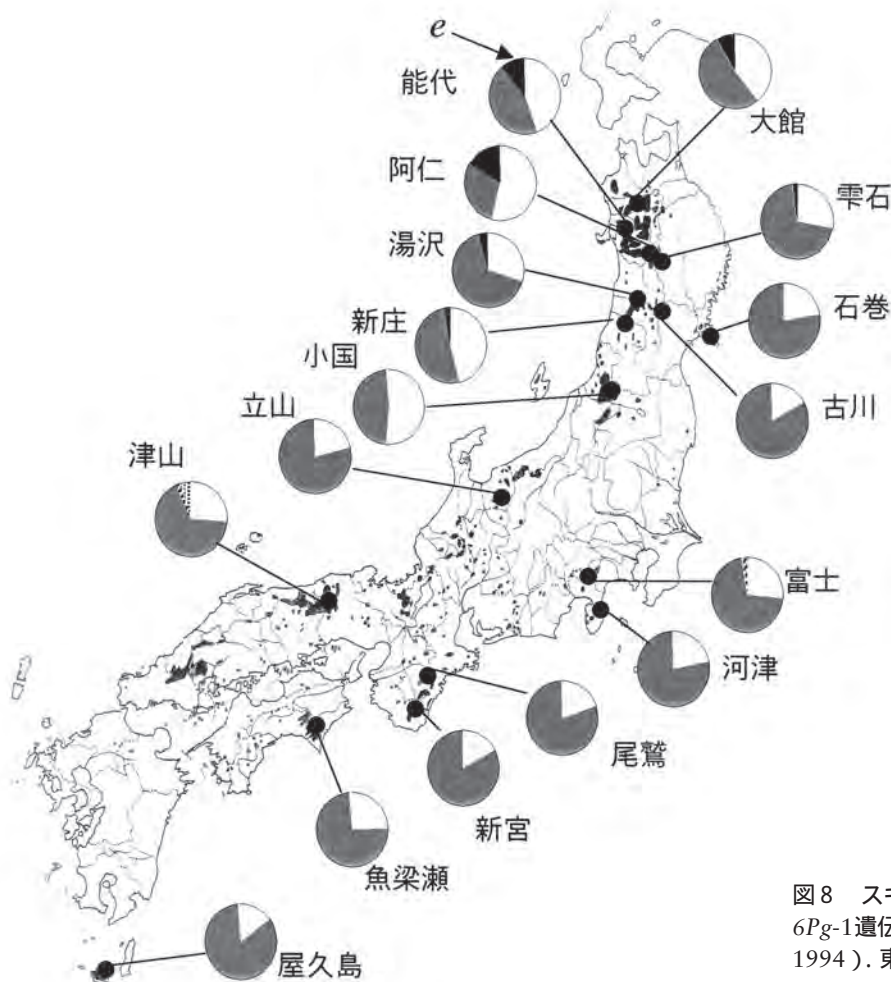


図8 スギの天然分布(林, 1951)とアロザイム6Pg-1遺伝子座の対立遺伝子頻度(Tomaru et al., 1994). 東北地方にe対立遺伝子がとくに多い。

くに中部山岳の集団は遺伝的にはかなり似た集団であることが明らかになっている。北限の集団である馬ノ神岳のカラムツは中部山岳の集団とは遺伝的にも分化した集団であることが明らかとなった。葉緑体DNAの調査でも同様の結果が示されている(白石ほか, 1996)。

7. スギ

スギ *Cryptomeria japonica* は植物分類上はスギ科スギ属に属し、わが国に固有な樹種である。天然分布は北は青森県から南は屋久島まで続いている(図8)。形態的な特徴から日本海側に分布するスギをウラスギ、太平洋側に分布するスギをオモテスギと呼ぶ。ジテルペン炭化水素の分析結果からこれらの2系統はおおよそ分かれるという結果も報告されている(Yasue et al., 1987)。スギは永いあいだ日本人の生活に深く係わっており、有名な登呂遺跡から多くのスギ材が出土するほか、北陸地方では縄文時代前期頃から土木用や建築用に多数使われていたことが分かっている(山田, 1993; 能城ほか, 1996)。また大木になったスギは神社の御神木と

して奉られて庶民に最も親しまれ利用されてきた樹木の一つである。植林の歴史も古く室町時代頃から始まった記載がある。現在では屋久杉、魚梁瀬杉、吉野杉、北山杉、秋田杉など多くのスギ林業の産地が存在し、良質な材を供給している。戦後は拡大造林が大規模に行われてきたため、現在では総人工林面積1000万haの約45%をしめるに至っている。

スギの天然分布全域から選んだ11集団で14CAPS遺伝子座を対象に解析が行われている(Tsumura & Tomaru, 1999)。また以前に得られているアイソザイムデータとの比較も行われている(表4; Tomaru et al., 1994; Tsumura & Ohba, 1992, 1993)。アイソザイム分析の結果では地理的な傾向はほとんど見られないが、唯一、6Pg-1遺伝子座で6Pg-1^e対立遺伝子の分布が東北地方にだけ見出された(図8)。これはスギが最終氷期後に西日本のrefugiaから北へ分布拡大を行ったとする花粉分析の結果(Tsukada, 1982, 1986)と矛盾するものであった。スギは高標高の厳しい環境でも生育できる可能性があるため、東北地域にもいくつかの小集団が存在していた可能性が考えられる(Taira et al.,

表4 スギの遺伝的多様性及び集団間分化

遺伝マーカー	分析集団数	分析個体数	多型遺伝子座の割合	1 遺伝子座あたりの対立遺伝子数 (n_a)	ヘテロ接合度 (H_e)	遺伝子分化係数 (G_{ST})
アロザイム*	17	859	48.5	2.31	0.189	0.034
CAPS**	11	246	79.9	1.93	0.277	0.047

*Tomaru et al., 1994, **Tsumura & Tomaru, 1999

1997) 花粉分析の報告で、福島県中央部に小集団が存在していたという報告がある (Sohma, 1984)。CAPS (Cleaved amplified polymorphic sequences) マーカーでの調査でも同様に集団間分化の程度は低く、96% の変異が集団内に存在し、わずかに 4% が集団間にあるという結果であった (Tsumura & Tomaru, 1999)。これらの結果は他の針葉樹種での結果とよく似たものであった。針葉樹は風媒花で花粉の飛散がきわめて広範囲に及ぶため、集団間分化は一般に低い傾向にある (Hamrick & Godt, 1989)。スギは花粉症で有名なように、花粉のシーズンにはスギのほとんどない東京都内でも、その花粉が多い日には数百粒/cm²も観測されている。このように花粉の飛散距離はきわめて大きい。このことから集団間分化が起きにくい種である。また大規模な人

工造林も同様に天然林の遺伝的構造に何らかの影響を与えていると考えられる。

8. ヒノキ

ヒノキ *Chamaecyparis obtusa* のおもな天然分布域は中部山岳地帯であるが、その他にも北は福島県から南は屋久島にまで散在している。アロザイムによる分析は Shiraishi et al. (1987) が 2 遺伝子座のアロザイムで解析を行い *Got* 遺伝子座で地理的勾配を報告している。その後、Uchida et al. (1997) がヒノキの天然分布域広範に 11 集団を 10 アロザイム遺伝子座で調査し、*G6p*, *Pod*, *Got-1*, *Pgm* の 4 遺伝子座で地理的勾配を報告している。また遺伝的多様性は四国および近畿地方の集団が高く、これらが過去の祖先集団であっ

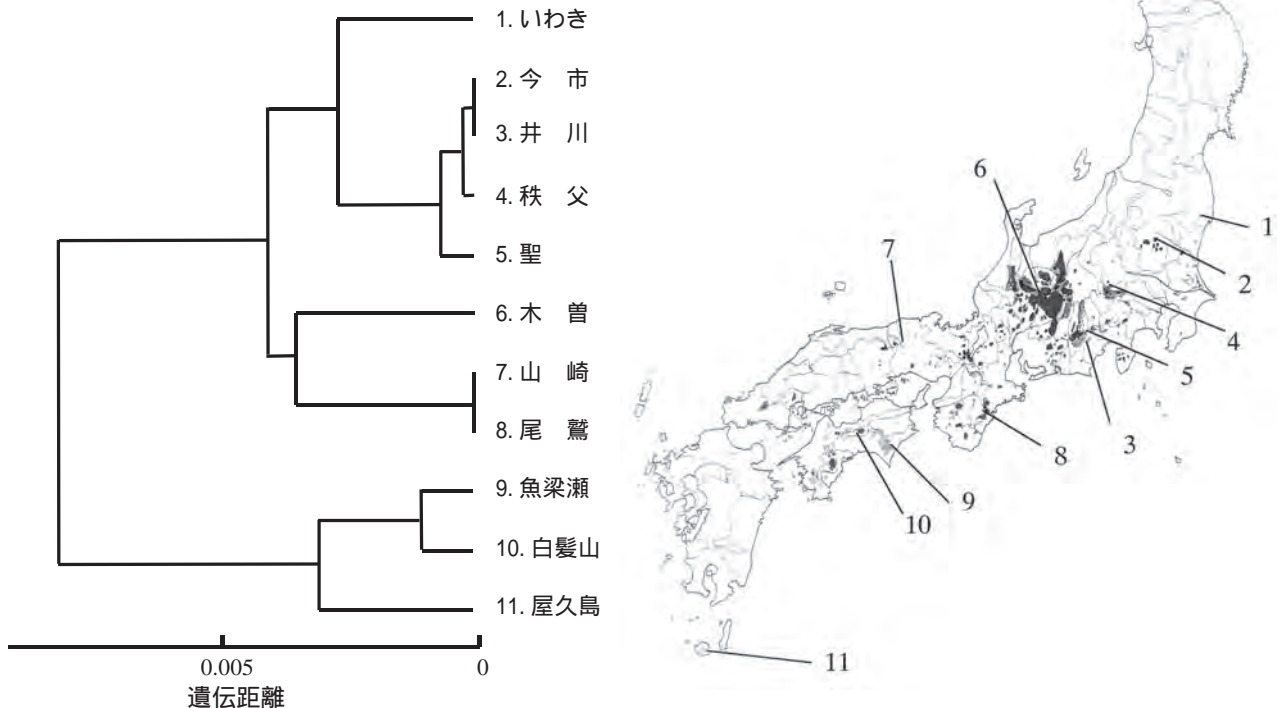


図9 ヒノキの天然分布 (林, 1951) と調査集団の遺伝的関係 (Uchida et al., 1997). 西日本の集団が遺伝的変異性が高い。

た可能性を示唆している(図9)。現在、もっとも天然分布が多い木曽地域はヘテロ接合度が0.191(全集団の平均は0.202)と低いため、これらは分布拡大にもなって形成された集団であることが考えられる。分布の北限に近い、いわきの集団ではヘテロ接合度が0.127と極端に低い値を示していた。これは、分布拡大にもなって強い遺伝的浮動が働いたためであると考えられる。ヒノキはスギと系統上あまり離れていないので(Tsumura et al., 1997; Kusumi et al., 2000), 将来的にはスギゲノムの多くの遺伝情報が解析に使える可能性があり、詳細な調査が期待される。

9. 今後の展望

針葉樹でのゲノム研究もアメリカの*Pinus taeda* L.と日本のスギで精力的に行われているため、今後はこれらの情報を活用することでさらに針葉樹の遺伝的研究がやりやすくなるのは間違いない。分析技術および知識は高度に発展・蓄積しているが、現在の森林も人為的な影響により自然状態のものが少なくなっている。そのためには残存している自然林を保護していくことも重要である。

特定の種について、多くの地点でのデータが核ゲノムおよび母性遺伝のゲノムの両方で得られれば、詳細な遺伝的分化の方向性を示すことができる。しかし、やはり花粉分析などの化石データとあわせることにより、より正確な年代の変遷も推定できるため、最終的にはデータを組み合わせて総合的に考察すべきである。

謝 辞

本原稿を書くにあたり谷尚樹氏にはゴヨウマツの発表準備中のデータを提供していただいた。内田煌二氏にはカラマツの未発表データを提供していただいた。また本稿に関連した研究の共同研究者の皆様、助言およびデータを提供していただいた方々に心から感謝致します。

引用文献

- Birky, C. W., Fuerst, P. & Maruyama, T. 1989. Organelle gene diversity under migration, mutation, and drift: equilibrium expectations, approach to equilibrium, effects of heteroplasmic cells, and comparison to nuclear genes. *Genetics* 121: 613-627.
- Birky, C. W., Maruyama, T. & Fuerst, P. 1983. An approach to population and evolutionary genetic theory for genes in mitochondria and chloroplasts, and some results. *Genetics* 103: 513-527.
- Dong, J. & Wagner, D. B. 1994. Paternal inherited chloroplast polymorphism in *Pinus*: estimation of diversity and population subdivision, and tests of disequilibrium with a maternal inherited mitochondrial polymorphism. *Genetics* 136: 1187-1194.

- Farjon, A. 1990. Pinaceae. Drawing and descriptions of the genera. 330 pp. Koeltz, Königstein.
- Hamrick, J. L. & Godt, M. J. W. 1989. Allozyme diversity in plant species. "Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources" (Brown, A. H. D., Clegg, M. T., Kahler, A. L. & Weir, B. S., eds.), 43-63. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.
- 畠山末吉. 1981. トドマツの産地間変異の地域性に関する遺伝育種学的研究. 北海道林業試験場研究報告 19: 1-91.
- 林 弥栄. 1951. 日本産重要樹種の天然分布 針葉樹第1報. 林業試験場研究報告 No. 48: 1-240.
- 林 弥栄. 1952. 日本産重要樹種の天然分布 針葉樹第2報. 林業試験場研究報告 No. 55: 1-251.
- Hong, Y.-P., Hipkins, V. D. & Strauss, S. H. 1993. Chloroplast DNA diversity among trees, populations and species in the California closed-cone pines (*Pinus radiata*, *Pinus muricata* and *Pinus attenuata*). *Genetics* 135: 1187-1196.
- Kobayashi, K., Yoshikawa, J. & Suzuki, M. 2000. DNA identification of *Picea* species of the Last Glacial Age in Japan. *Japanese Journal of Historical Botany* 8: 67-80.
- Kondo, T., Tsumura, Y., Kawahara, T. & Okamura, M. 1998. Inheritance of chloroplast and mitochondrial DNA in interspecific hybrids of *Chamaecyparis* spp. *Breeding Science* 78: 177-179.
- Kusumi, J., Tsumura, Y., Yoshimaru, H. & Tachida, H. 2000. Phylogenetic relationships in Taxodiaceae and Cupressaceae based on *matK*, *chlL*, *trnL-trnF* IGS region and *trnL* intron sequences. *American Journal of Botany* 87: 1480-1488.
- Liu, T.-S., 1971. A Monograph of the Genus *Abies*. 608 pp. National Taiwan University, Taipei.
- 宮田増男・生方正俊. 1994. クロマツ天然性林におけるアロザイム変異. *日本林学会誌* 76: 445-455.
- Mogensen, H. L. 1996. The hows and whys of cytoplasmic inheritance in seed plants. *American Journal of Botany* 83: 383-404.
- 種生物学会, 編. 2001. 森の分子生態学. 319 pp. 文一総合出版, 東京.
- Nagasaka, K., Wang, Z. M. & Tanaka, K. 1997. Genetic variation among natural *Abies sachalinensis* populations in relation to environmental gradients in Hokkaido, Japan. *Forest Genetics* 4: 43-50.
- Neale, D. B., Wheeler, N. C. & Allard, R. W. 1986. Paternal inheritance of chloroplast DNA in Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research* 16: 1152-1154.
- Neale, D. B., Marshall, K. A. & Sederoff, R. R. 1989. Chloroplast and mitochondrial DNA are paternally inherited in *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 86: 9347-9349.
- 能城修一・鈴木三男・網谷克彦. 1996. 鳥浜貝塚から出土した木製品の樹種. *鳥浜貝塚研究* 1: 23-79.
- 岡田 滋. 1983. 北海道におけるトドマツ(*Abies sachalinensis* Mast.)の変異について *林木育種場研究報告* 1: 15-92.

- Ohba, K., Iwakawa, M., Okada, Y. & Murai, M. 1971. Paternal transmission of a plastid anomaly in some reciprocal crosses of sugi, *Cryptomeria japonica*. *Silvae Genetica* 20: 101–107.
- Ooi, N., Tsuji, S., Danhara, T., Noshiro, S., Ueda, Y. & Minaki, M. 1997. Vegetation changes during the early last Glacial in Haboro and Tomamae, northwestern Hokkaido, Japan. *Review of Palaeobotany and Palynology* 97: 79–95.
- Petit, R. J., Pineau, E., Demesure, B., Bacilieri, R., Ducouso, A. & Kremer, A. 1997. Chloroplast DNA footprints of postglacial recolonization by oaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 94: 9996–10001.
- Senjo, M., Kimura, K., Watano, Y., Ueda, K. & Shimizu, T. 1999. Extensive mitochondrial introgression from *Pinus pumila* to *P. parviflora* var. *pantaphylla* (Pinaceae). *Journal of Plant Research* 112: 97–106.
- Shiraishi, S., Kaminaka, H. & Ohyama, N. 1987. Genetic variation and differentiation recognized at two allozyme loci in hinoki (*Chamaecyparis obtusa*). *Journal of Japanese Forestry Society* 69: 88–93.
- 白石 進・磯田圭哉・渡辺敦史・河崎久男 . 1996 . 蔵王山系馬ノ神岳に生存するカラマツのDNA分類学的解析 . *日本林学会誌* 78: 175–182.
- Sohma, K. 1959. On woody remains from a Pleistocene peaty lignite at Otai, Aomori Prefecture. *Ecological Review* 15: 67–70.
- Sohma, K. 1984. Two Late-Quaternary pollen diagrams from Northeast Japan. *Science Report of Tohoku University, 4th series (Biology)* 38: 351–369.
- Suyama, Y., Kawamuro, K., Kinoshita, I., Yoshimura, K., Tsumura, Y. & Takahara, H. 1996. DNA sequence from a fossil pollen of *Abies* spp. from Pleistocene peat. *Genes and Genetic System* 71: 145–149.
- Suyama, Y., Tsumura, Y. & Ohba, K. 1997. A cline of allozyme variation in *Abies mariesii*. *Journal of Plant Research* 110: 219–226.
- Suyama, Y., Yoshimaru, H. & Tsumura, Y. 2000. Molecular phylogenetic position of Japanese *Abies* (Pinaceae) based on chloroplast DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 16: 271–277.
- Taira, H., Tsumura, Y., Tomaru, N. & Ohba, K. 1997. Regeneration system and genetic diversity of *Cryptomeria japonica* at different growing altitudes. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 447–452.
- 高杉欣一 . 1963 . モミ・ウラジロモミの天然雑種をめぐって (1, 2) . *北陸の植物* 12: 43–47, 73–77.
- Takasugi, K. 1965. Known forms of the natural hybrids between *Abies firma* and *A. homolepis*. *Journal of Geobotany* 14: 38–40.
- Tani, N., Maruyama, K., Tomaru, N., Tsumura, Y., Araki, M., Uchida, K., Ohba, K. & Yoshimaru, H. In preparation. Large difference of genetic diversity between nuclear and mitochondria genomes in *Pinus parviflora* populations.
- Tani, N., Tomaru, N., Araki, M. & Ohba, K. 1996. Genetic diversity and differentiation in populations of Japanese stone pine (*Pinus pumila*) in Japan. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 1454–1462.
- Tani, N., Tomaru, N., Tsumura, Y., Araki, M. & Ohba, K. 1998. Genetic structure within a Japanese stone pine (*Pinus pumila* Regel) population in Mt. Aino-dake in central Honshu, Japan. *Journal of Plant Research* 111: 7–15.
- Tomaru, N., Takahashi, M., Tsumura, Y., Takahashi, M. & Ohba, K. 1998. Intraspecific variation and phylogeographic patterns of *Fagus crenata* (Fagaceae) mitochondrial DNA. *American Journal of Botany* 85: 629–636.
- Tomaru, N., Tsumura, Y. & Ohba, K. 1994. Genetic variation and population differentiation in natural populations of *Cryptomeria japonica*. *Plant Species Biology* 9: 191–199.
- Tsukada, M. 1982. *Cryptomeria japonica*: Glacial refugia and late-glacial and postglacial migration. *Ecology* 63: 1091–1105.
- Tsukada, M. 1986. Altitudinal and latitudinal migration of *Cryptomeria japonica* for the past 20,000 years in Japan. *Quaternary Research* 26: 135–152.
- Tsumura, Y. & Ohba, K. 1992. Allozyme variation of five natural populations of *Cryptomeria japonica* in western Japan. *Japanese Journal of Genetics* 67: 299–308.
- Tsumura, Y. & Ohba, K. 1993. Genetic structure of geographical marginal populations of *Cryptomeria japonica*. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 859–863.
- Tsumura, Y. & Suyama, Y. 1998. Differentiation of mitochondrial DNA polymorphisms in populations of five Japanese *Abies*. *Evolution* 52: 1031–1042.
- Tsumura, Y., Suyama, Y., Yoshimura, K., Shirato, N. & Mukai, Y. 1997. Sequence-Tagged-Sites (STSs) of cDNA clones in *Cryptomeria japonica* and their evaluation as molecular markers in conifers. *Theoretical and Applied Genetics* 94: 764–772.
- Tsumura, Y., Taguchi, H., Suyama, Y. & Ohba, K. 1994. Geographical cline of chloroplast DNA variation in *Abies mariesii*. *Theoretical and Applied Genetics* 89: 922–926.
- Tsumura, Y. & Tomaru, N. 1999. Genetic diversity of *Cryptomeria japonica* using co-dominant DNA markers based on Sequenced-Tagged Site. *Theoretical and Applied Genetics* 98: 396–404.
- Uchida, K., Tomaru, N., Tomaru, C., Yamamoto, C. & Ohba, K. 1997. Allozyme variation in natural population of hinoki, *Chamaecyparis obtusa* (Sieb. et Zucc.) Endl. and its comparison with the plus-trees selected from artificial stands. *Breeding Science* 47: 7–14.
- Wagner, D. B., Furnier, G. R., Saghai-Marooof, M. A., Williams, S. M., Dancik, B. P. & Allard, R. W. 1987. Chloroplast DNA polymorphisms in lodgepole and jack pines and their hybrids. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 84: 2097–2100.

- Wang, X.-R., Tsumura, Y., Yoshimaru, H., Nagasaka, K. & Szmidi, A. E. 1999. Phylogenetic relationships of Eurasian pines (*Pinus*, Pinaceae) based on chloroplast *rbcl*, *matK*, *rpl20-rps18* spacer and *trnV* intron sequences. *American Journal of Botany* 86: 1742–1753.
- 渡辺敦史・白石 進・川瀬英治・戸田忠雄・那須 孝 .1996 .DNA マーカーによるアカクロマツ (*Pinus × densitunbergii*) のゲノム解析 その雑種性の検証 . 日本林学会誌 78: 293–300.
- Watano, Y., Imazu, M. & Shimizu, T. 1996. Spatial distribution of cpDNA and mtDNA haplotypes in a hybrid zone between *Pinus pumila* and *P. parviflora* var. *pentaphylla* (Pinaceae). *Journal of Plant Research* 109: 403–408.
- Wu, J., Krutovskii, K. V. & Strauss, S. H. 1998. Abundant mitochondrial genome diversity, population differentiation and convergent evolution in pines. *Genetics* 150: 1605–1614.
- 山田昌久 .1993 . 日本列島における木質遺物出土遺跡文献集成 用材から見た人間・植物関係史 . 植生史研究特別第1号: 1–242.
- Yasue, M., Ogiyama, K., Suto, S., Tsukahara, H., Miyahara, F. & Ohba, K. 1987. Geographical differentiation of natural cryptomeria stands analyzed by diterpene hydrocarbon constituents of individual trees. *Journal of Japanese Forestry Society* 69: 152–156.

(2001年1月15日受理)

書 評：塚谷裕一 .2001 . 植物のこころ (岩波新書 新赤版 731). ii + 211 + 6 pp . ISBN 4-00-430731-7 . 岩波書店 , 東京 . 本体価格 700 円 .

著者は、モデル植物であるシロイヌナズナを用いて、遺伝子の働きと葉の形態形成を解析し、それをもとに葉の形態を進化学的に位置づけることを専門とされている。しかし一般には、稀代の文筆家として名をはせておられ、少年時代からの植物趣味を生かして、植物に関連する様々な著書をもしておられる。

本書は、そうした著者が植物の生き様を、植物の個体および形を中心として、さまざまな側面から紹介するものである。その語り口は、現代植物学の最先端の成果をもとに、植物の生の法則性と多様性を平易に解説するもので、ひじょうに多くの話題が取りあげられているにもかかわらず、全体として統一のとれた読み物となっている。とくに動物と対比しながら、植物にごく普通にみられるクローンの意味を考察したり、植物細胞が融通無碍に分化していく全能性を、これも動物細胞と対比して解説している部分などは、なかなか他の書物には見られないもので、植物を扱っているものにとっても、植物の生を再認識させるものであろう。

一般の読者にとって植物の本というと、片仮名で記された和名が単なる記号のごとく頻出して嫌になるものであるが、本書では、取りあげられているほとんどの植物が写真で紹介されており、親しみのもてる本となっている。そのうちのほとんどは著者の撮影されたもので、東南アジアの熱帯からヒマラヤの高山帯あるいはアラスカの寒帯と、広く歩いて実物の植物を観察されている経験が、本書の内容に反映されていることは明らかである。

本書の構成は以下のものである。

はじめに 植物の生命

I 存在

- 1 個のありかた
- 2 性の意味
- 3 融通無碍な体 全能性
- 4 花の設計図
- 5 花芽を作るとき
- 6 世界をとらえる 光・重力・音

II 戦略

- 7 天へ向かって 「つる植物」の生き方
- 8 利用できるものは利用する 着生・寄生・腐生
- 9 入居者募集 アリ植物とダニ植物
- 10 捕らえる 食虫植物
- 11 ポリネーター 昆虫を利用する花 1
- 12 だます 昆虫を利用する花 2

III 適応

- 13 ヒマラヤの高みで
- 14 水の中で生きる

あとがきにかえて

参考文献

巻末の参考文献には、大学の学部生レベルの入門書あるいは概説書と、最先端の研究成果を報告した論文が紹介されており、先に読みすすむうえでの手助けとなっている。

(能城修一)