

富山県におけるケヤマハンノキ天然林の遺伝的分化に基づく 種苗配布区域の検討と地域性種苗の生産体制の安定化

誌名	日本森林学会誌
ISSN	13498509
著者	斎藤, 真己 長谷川, 幹夫 中島, 春樹
巻/号	91巻3号
掲載ページ	p. 173-177
発行年月	2009年6月

富山県におけるケヤマハンノキ天然林の遺伝的分化に基づく種苗配布区域の検討と地域性種苗の生産体制の安定化

斎藤 真己^{*1}・長谷川幹夫¹・中島春樹¹

富山県におけるケヤマハンノキ天然林の遺伝的分化に基づく種苗配布区域について検討するため、天然林 13 集団、のり面緑化施工地 5 集団、治山施工地 4 集団の葉緑体 DNA のハプロタイプについて調査した結果、標高 1,100 m 以上の I 型とそれ以下の II 型の二つに分化していることが明らかになった。一方、のり面緑化や治山施工地で使用されている個体のハプロタイプは標高にかかわらずすべて II 型であった。異なるハプロタイプの苗が植栽されていた高標高の地域では交雑による遺伝子攪乱の危険性が高いことから、今後はハプロタイプを考慮した緑化が必要であると考えられた。そこで、ケヤマハンノキの地域性種苗の安定生産に向けて高標高の天然林の種子の豊凶について調査した結果、その年変動は非常に大きく、毎年安定して種子を採取するのは困難であることが明らかになった。しかし、種子の保存性は高かったことから、ケヤマハンノキの地域性種苗の安定生産のためには、葉緑体 DNA の分析結果をもとに採種林分を特定した後、豊作年に大量に種子を採取して次の豊作年まで貯蔵しておくことで対処できると考えられた。

キーワード：ケヤマハンノキ、種苗配布区域、地域性種苗、標高、葉緑体ハプロタイプ

Maki Saito,^{*1} Mikio Hasegawa,¹ and Haruki Nakajima¹ (2009) Examination of Appropriate Seed Transfer Zones Based on Genetic Differentiation among Natural Populations of *Alnus hirsuta* and Stable Production of Its Local Planting Stocks, in Toyama Prefecture, Japan. J. Jpn. For. Soc. 91: 173-177. To examine appropriate seed transfer zones based on genetic differentiation of *Alnus hirsuta*, we investigated chloroplast DNA haplotypes at 13 natural forest sites, 5 commercial slope afforestation sites, and 4 commercial forest protection sites in Toyama Prefecture, Japan. The haplotypes of *Alnus hirsuta* in the natural forest were classified into two types: those in high-altitude areas at 1,100 m or higher (Type I), and those in areas below this altitude (Type II). The haplotypes of trees used in slope afforestation and forest protection were all Type II, regardless of altitude. Because *Alnus hirsuta* is wind pollinated and sets flowers several years after planting, there is a high risk of genetic disturbance by hybridization in high-altitude areas where seedlings of different haplotypes are planted. In afforestation industries, therefore, it will be necessary to take account of the haplotypes. With the aim of achieving stable production of *Alnus hirsuta* in local planting stocks, we examined the seed yield at high altitude in the natural forest. Our results showed that year-to-year variations were extremely large, making it difficult to harvest a stable level of seeds every year. However, because the seeds are highly preservable, it should be possible to cope with this problem by setting up seed-production stands based on analysis of the chloroplast DNA, and then harvesting a large amount of seeds in high-yield years and storing them until the next high-yield year, in order to ensure stable production of *Alnus hirsuta* in local planting stocks.

Key words: *Alnus hirsuta*, altitude, chloroplast DNA haplotype, local planting stocks, seed transfer zones

I. はじめに

ケヤマハンノキ (*Alnus hirsuta* Turcz.) は、北海道、本州、四国、九州、朝鮮半島、ロシア沿海州、中国大陸東北部に分布し、痩せ地でも旺盛な生育を示すことなどから治山集団や砂防の緑化樹として全国各地で利用されている。富山県では、標高 200 m から 1,700 m までの大きい河床勾配をもつ氾濫源でその多くが自然分布している (高橋, 1962)。富山県の治山・のり面緑化事業でもケヤマハンノキが利用されており、年間数万本の植栽や種子の吹き付けが行われている。スギやヒノキなどのような主要な造林樹種では林業種苗法によって種苗配布区域が制定され、それを越えた苗の移動は制限されているが、広葉樹の場合、林業種苗法の適用外であり配布区域の規制がないことから全く異なる遺伝的背景をもつ種苗が各地で植栽され、既存集団への遺

伝子攪乱やそれを取り巻く生態系への攪乱が危惧されている (津村・岩田, 2002)。特に、ケヤマハンノキのような緑化事業で利用される樹種の場合はコストがかからないことに主眼が置かれているため、国内だけでなく中国や韓国など海外からも安価な種子が導入されており (佐々木, 2002)、これらが全国で利用されているとなると事態は深刻である。

これらの問題を回避するためには、ケヤマハンノキの天然林の集団間の遺伝的分化について調査し、植栽や播種などを行う際にはできるだけその遺伝的構造を攪乱しないように配慮するのが望ましい。遺伝的分化はその種がもつ生態的特性および集団の歴史的な変遷に密接に関係しており (津村・岩田, 2002)、それぞれの地域の環境条件に適応した遺伝的固有性を意味する。このような種内の地域集団間変異を把握するマーカーとして葉緑体 DNA が有用であるこ

* 連絡先著者 (Corresponding author) E-mail: saito@fes.pref.toyama.jp

¹ 富山県農林水産総合技術センター森林研究所 〒930-1362 富山県中新川郡立山町吉峰 3 (Toyama Prefectural Agricultural, Forestry & Fisheries Research Center Forestry Research Institute, 3 Yoshimine, Tateyama-machi, Nakaniikawa-gun, Toyama 930-1362, Japan)
(2008 年 9 月 10 日受付; 2009 年 2 月 4 日受理)

とがすでに報告されている (Demesure *et al.*, 1996; Ferris *et al.*, 1998; Okaura and Harada, 2002)。一般的に、被子植物の葉緑体 DNA は母系遺伝することから、それは種子親の系統を表しその配列の差を指標として用いることにより、集団間の変異や地理的分布の把握が可能となる (津村, 2001)。

以上のことから、本研究では葉緑体 DNA を用いて富山県内のケヤマハンノキ天然林の集団間の遺伝的分化について調査した後、治山やのり面緑化事業で利用されているケヤマハンノキについても同様の調査を行い、その遺伝的構造を攪乱しないような種苗の配布区域について検討した。また、地域性を考慮した種苗の安定生産のためには、ケヤマハンノキ天然林の結実豊凶の周期や種子の発芽率・保存性といった情報が重要になることから、これらについても調査を行った。

II. 材料および方法

1. 材 料

富山県内のケヤマハンノキの天然林 13 集団、のり面緑化事業施工地の 5 集団 (以下、のり面緑化集団)、治山事業施工地の 4 集団 (以下、治山集団) を調査地とし、それらの概要を表-1 にまとめた。天然林は標高 210~1,450 m までの富山県内全域を対象とし、これらは 2007 年 10 月から 12 月にかけて樹高と胸高直径の調査を行った。のり面緑化事業施工地では種子の吹き付けが行われ、ケヤマハンノキの他にオオバヤシャブシやヤマハギ、ヨモギなどが混在していた。のり面緑化集団の樹高調査は 2007 年 8 月に行った。治山事業施工地では海老坂でケヤマハンノキ、タニガワハンノキ、スギの 3 種、刀利、三日市でケヤマハンノキとスギの 2 種、利賀でケヤマハンノキ、ブナ、オオバヤシャブシ、ヒメヤシャブシの 4 種がそれぞれ混植されていた。治山集

団の樹高と胸高直径の調査は 2006 年 10 月に行った。

2. 葉緑体 DNA の PCR-RFLP (Polymerase Chain Reaction-Restriction Fragment Length Polymorphism) 分析

地域性を識別する DNA マーカーを開発するため、天然林 2 集団 (有峰, 利賀)、のり面緑化集団 1 集団 (刀利)、治山 1 集団 (海老坂) の新葉から全 DNA を抽出 (Isoplant II—ニッポンジーン社) した後、19 セット (*trnK-trnK*, *trnT-trnF*, *rbcl*, *trnK*, *trnH-trnK*, *trnC-trnD*, *trnD-trnT*, *psbC-trnS*, *trnS-trnM*, *psaA-trnS*, *trnS-trnT*, *trnM-rbcl*, *rpoB*, *petB*, *psbA*, *psbD*, *atpH-atpI*, 16S, *psaA*) の葉緑体 DNA のユニバーサルプライマー (Demesure *et al.*, 1995; Talbert *et al.*, 1991; Tsumura *et al.*, 1995, 1996) を用いて PCR 増幅させた。増幅条件は、94°C 3 分の後、94°C 30 秒・60°C 2 分・72°C 3 分を 35 サイクル、72°C 3 分とした。得られた PCR 産物を 14 種類 (*Afa* I, *Alu* I, *Bam* HI, *Dra* I, *Eco* RI, *Eco* RV, *Hae* III, *Hha* I, *Hinf* I, *Mbo* I, *Mbo* II, *Msp* I, *Taq* I, *Xsp* I) の制限酵素を用いて切断した後、エチジウムブロマイドを含む 2% アガロースゲルで電気泳動を行い、多型の検出を行った。その後、多型が得られたプライマーセットと制限酵素の組み合わせですべての個体について同様の条件で調査した。

3. 治山集団の着果率、発芽率、更新状況の調査

治山事業施工地で使用されているケヤマハンノキの着果状況や発芽率、その周辺での更新状況について把握するため、三つの治山集団 (刀利, 海老坂, 三日市) で 2006 年と 2007 年 10 月に着花した個体の割合 (着果率) を算出した。発芽率は、2006 年 11 月下旬に三日市 (11 個体)、海老坂 (11 個体)、刀利 (20 個体) から自然交配によって得られた種子を、4°C で 4 カ月間保存した後、蒸留水を浸したろ紙に 100 粒を置床して 25°C で約 50 日間調査した。更新状況は、治山事業施工地内で更新している実生苗を探索した。

表-1. ケヤマハンノキの 22 集団の立地と PCR-RFLP 分析に供した個体数

集団番号	調査地	立地	標高 (m)	分析 個体数	ハプロタイプごとの個体数		平均樹高 (m)	平均胸高 直径 (cm)
					I 型	II 型		
1	黒部	天然林	1450	4	4	0	—	—
2	有峰*,***	天然林	1180	10	10	0	18.5	29.1
3	長棟	天然林	1110	10	10	0	13.2	23.1
4	利賀*	天然林	1100	5	4	1	19.4	37.4
5	上平	天然林	940	12	0	12	12.5	20.3
6	称名	天然林	760	6	0	6	0.7	—
7	馬場島	天然林	680	10	0	10	11.1	23.1
8	芦峯	天然林	670	5	0	5	9.2	24.1
9	梨谷	天然林	610	10	0	10	5.4	6.4
10	魚津	天然林	560	5	0	5	10.9	19.2
11	八尾	天然林	340	1	0	1	13.1	25.6
12	朝日	天然林	320	6	0	6	3.2	5.3
13	音沢	天然林	210	5	0	5	4.5	5.9
14	宇奈月	のり面	1100	10	0	10	0.6	—
15	有峰	のり面	1110	10	0	10	0.5	—
16	平	のり面	790	10	0	10	0.5	—
17	来栖	のり面	470	10	0	10	1.1	—
18	刀利	のり面	410	10	0	10	3.2	—
19	利賀	治山	1360	8	0	8	—	—
20	刀利**,***	治山	380	20	0	20	9.5	12.2
21	海老坂**,***	治山	60	19	0	19	10.7	11.9
22	三日市**,***	治山	60	16	0	16	6.9	7.4

*, **, ***は、それぞれ着果指数調査、着果率調査、発芽率調査を行った調査地を示す。のり面、のり面事業施工地; 治山、治山事業施工地。—, 未測定。

4. 天然林集団の着果指数調査

標高 1,100 m 以上の高標高にある天然林 2 集団(有峰と利賀)の結実豊凶の周期を把握するため、2005~2008 年の 9~11 月にかけて果穂の着果指数の調査を行った。着果指数は目視によって個体ごとに以下の 4 段階で評価し、有峰 10 個体、利賀 5 個体について調査を行った。

(0) 着生なし、(1) わずかまたはごく一部に着生、(2) 全体的に疎に着生、(3) 樹冠の全面に密に着生。

5. 種子の保存性に関する調査

ケヤマハンノキの種子の保存性について把握するため、2005 年 11 月に天然林の有峰 3 個体(有峰 A, 有峰 B, 有峰 C)から種子を採取し、4℃の冷蔵庫で保存した後、2006 年から 2008 年にかけて 4 月に同様の方法で発芽試験を行い、種子の保存性について調査した。

III. 結 果

1. 葉緑体 DNA のハプロタイプによる分類

19 セットのユニバーサルプライマーと 14 種類の制限酵素の組み合わせで DNA マーカーのスクリーニングを行った結果、四つの組み合わせで多型が検出され(表-2)、2 種類(I 型, II 型)のハプロタイプが得られた(図-1)。次に、

表-2. 多型が認められた葉緑体 DNA のプライマーとハプロタイプの断片長 (bp)

遺伝子座/ 制限酵素	プライマー	断片長 (bp)	
		I 型	II 型
<i>trnD-trnT</i> / <i>Msp</i> I	5'-ACCAATGAACTACAATCCC-3' 5'-CTACCACTGAGTTAAAAGGG-3'	1400, 300	1100, 600
<i>trnD-trnT</i> / <i>Dra</i> I	5'-ACCAATGAACTACAATCCC-3' 5'-CTACCACTGAGTTAAAAGGG-3'	1000, 700	1700
<i>psbC-trnS</i> / <i>Hha</i> I	5'-GGTCGTGACCAAGAAACCA-3' 5'-CGTTCGAATCCCTCTCTC-3'	650, 550, 350	850, 700
<i>trnH-trnK</i> / <i>Mbo</i> II	5'-ACGGAATTGAACCCGCGCA-3' 5'-CCGACTAGTTCGGGTTCTCGA-3'	950, 600, 150	950, 750

これら四つの組み合わせですべての集団について調査した結果、天然林は標高 1,100 m 以上ある高標高の黒部、有峰、長棟はすべての個体が I 型であり、標高 1,100 m の利賀は I 型(4 個体)と II 型(1 個体)が混在し、それ以下の標高ではすべての個体が II 型だった。一方、治山集団、のり面緑化集団では標高にかかわらずすべての個体が II 型だった(表-1, 図-2)。

2. 治山集団の着果率, 発芽率, 更新状況

治山集団の着果率と発芽率の結果を表-3 にまとめた。治山事業施工地に植栽された個体は葉の形態など外見上、大きく異なるところはなく、3 集団とも順調に生育しており、混植したスギの 3~5 倍の樹高成長を示していた。三日市では植栽から 5 年で平均樹高が約 7 m となり、約 20% の個体が着果していた。海老坂と刀利では植栽から 10 年で平均樹高は約 10 m となり、70% 以上の個体が着果していた。翌年は 3 集団とも着果率は向上し、刀利と海老坂では 90% 以上が着果していた。また、治山事業施工地 3 カ所で植栽

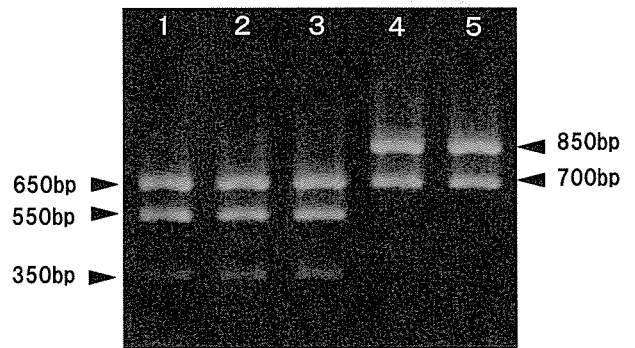


図-1. 多型が得られた PCR-RFLP のパターン (*psbC-trnS* と *Hha* I の組み合わせ)

1~3, 天然林集団 (I 型); 4, 治山集団 (II 型); 5, のり面緑化集団 (II 型)。

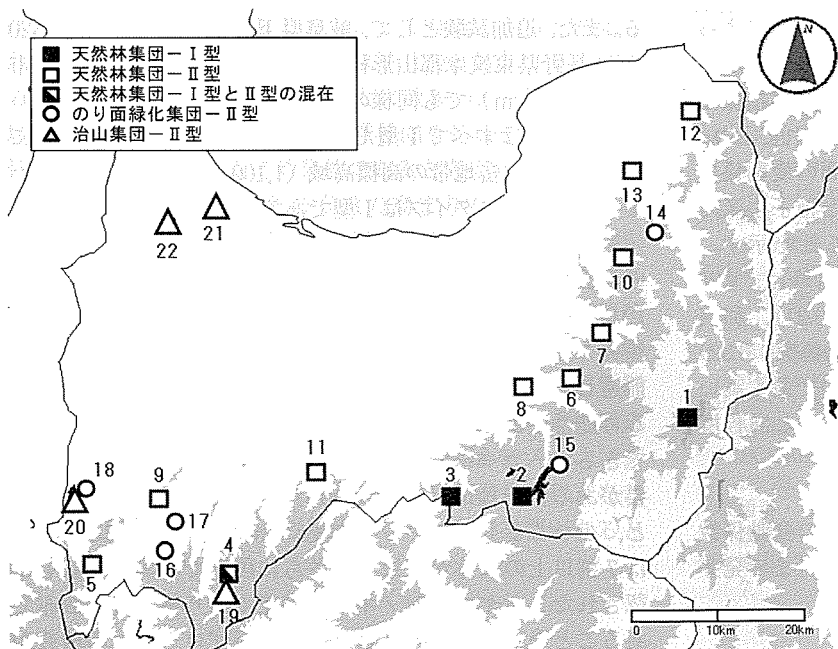


図-2. 富山県における天然林, のり面緑化事業施工地, 治山事業施工地のケヤマハンノキの葉緑体 DNA ハプロタイプ

図上の数字は表-1の集団番号に対応する。また、地図上の色調の違いは標高1,000 mで彩段してある。

表-3. 治山事業施工地の着果率と発芽率

調査地	調査 個体数	着果率 (%)		発芽率 (%)
		2006年	2007年	
刀利	35	74.2	97.1	45.4
海老坂	19	84.2	90.0	37.6
三日市	52	19.2	42.4	33.6

表-4. 冷蔵保存した種子の発芽率の年次推移と年間の変動係数

調査個体	発芽率 (%)			年間の変動係数
	2006年	2007年	2008年	
有峰A	50.0	51.0	42.5	0.09
有峰B	85.0	87.0	86.5	0.01
有峰C	78.0	80.0	76.0	0.03

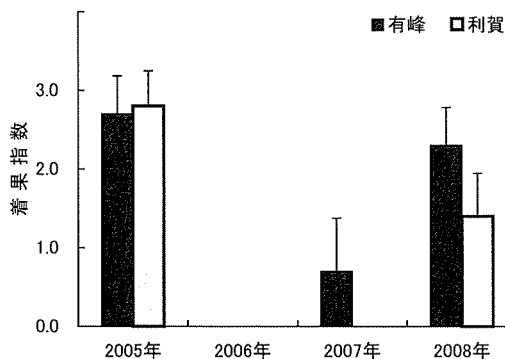


図-3. 高標高にあるケヤマハンノキ天然林の着果指数の推移

バーは標準偏差。

されたケヤマハンノキの発芽率について調査したところ、良好な発芽率を示した。

治山事業施工地内で更新した実生苗を探索した結果、海老坂で2個体、刀利で6個体みつけた。

3. 天然林集団の着果状況

高標高にあるケヤマハンノキ天然林の2005～2008年の着果指数の推移を図-3に示した。有峰、利賀ともに年によって大きな変動が認められ、2005年が豊作、2006年、2007年は凶作、2008年は並作だった。豊凶の同調性を示す指標としてMasting index (MI) (八坂ら、2000)が用いられており、これは種子の生産数の年間の変動係数を個体間の変動係数で割った値のことで、この値が大きいものほど種子生産の年間の変動が大きく個体間の同調性が高いことを示す。2008年の結果をもとにMIを算出してみると有峰は、4.28 (年間の変動係数: 0.90, 個体間の変動係数: 0.21), 利賀は、3.28 (年間の変動係数: 1.28, 個体間の変動係数: 0.39)となり、平均 (MI 3.78) すると広葉樹20種の中で最も高い数値のウダイカンバ (MI 3.78) (八坂ら、2000) と同程度だった。

4. 種子の保存性

冷蔵保存した種子の発芽率の年次推移と年間の変動係数を表-4にまとめた。調査した3個体ともに3年目まで発芽率はほとんど変わらなかった。

IV. 考 察

最近、森林・林業基本法が改正され、森林の価値が従来の木材生産よりも森林の多面的機能の持続的発揮におかれるようになったことから、水土保持林の整備や針広混交林への誘導を目的に広葉樹の植栽面積が全国的に増加しつつある。しかし、広葉樹の種苗に関しては前述したように配布区域の制限がなく容易に他地域から導入されるため、既存集団への遺伝子攪乱や遺伝的な劣化が危惧されている (吉丸, 2004)。実際に、広葉樹種苗の主要な生産地である長野県では、広葉樹種苗32種の生産流通実態について調査したところ、それらは県外まで広域的な流通が行われていたと報告している (小山, 2005)。このことから、本研究では富山県の緑化事業でよく使用されているケヤマハンノキの実態について把握することを目的に、まずは天然林13カ所の葉緑体DNAのハプロタイプについて調査した結果、標高1,100m程度を境に二つに分化していることが明らかになった。標高1,100mの利賀で二つのタイプが混在していたのは、ここが中間的な位置にあたるためと推測された。富山県は三方を北アルプスなど急峻な山岳地帯に囲まれ、南北約40kmの間に約3,000mの極めて大きな標高差をもつことから、気温や積雪も標高に伴って急激に変化する。標高が異なると開芽や開花などのフェノロジーも変化することがあり (Schuster *et al.*, 1989; Jordano and Godoy, 2000), 特に、高標高域のような積雪や強風、霜を伴う低温など物理条件の厳しい箇所では、比較的狭い範囲であっても遺伝的交流が起きにくくなり、標高による遺伝的な分化がトドマツやドイツトウヒなどで報告されている (倉橋・濱谷, 1981; Maghuly *et al.*, 2006)。このことから、ケヤマハンノキでも同様の理由で標高による遺伝的分化が起こっていると推測された。今後は、開葉フェノロジーや成長特性などの形質とハプロタイプの関係について調査する必要がある。また、追加試験として、岐阜県下呂市萩原町 (標高1,320m), 長野県東筑摩郡山形村 (標高1,100m), 長野県松本市安曇 (1,460m) でも同様の調査を行った結果、それらのハプロタイプはすべてI型だった。このことから、富山県に限らず中部山岳地帯の高標高域 (1,100m以上) のケヤマハンノキのハプロタイプはI型であると推測された。

一方、富山県の治山事業やのり面緑化事業で使用されている個体のハプロタイプは、標高にかかわらずすべて標高1,100m以下にあるII型であり、高標高の有峰や利賀では天然林 (I型) と異なるハプロタイプの苗が植栽されていた。前述したように、これらの苗の中には国外産が含まれている可能性があることから、今後はより詳細に地域性を識別できるマーカーを開発し、このことについても調査する必要がある。三日市、海老坂、刀利の治山事業施工地をみると、少なくとも植栽から5年後には着果し始め、10年後には7割以上の個体が着果し、さらに周辺での実生更新も確認された。ケヤマハンノキは風媒花であり種子も風散布であることなどを考慮すると、異なるハプロタイプの植栽が

行われていた有峰や利賀でも、近い将来、これらが繁殖し、さらに両者の交雑による遺伝子攪乱が起こる危険性も考えられる。また、今後も同様に他地域からの大規模な遺伝子の流入が続くと、集団間の遺伝的多様性を歪める危険性が高い。

以上のことから、今後はハプロタイプを考慮した緑化事業を行う必要があり、そのためにはできるだけ早期に地域性種苗の生産体制を整備することが挙げられる。種苗の移動が容認される範囲は自然状態で種子が移動できる範囲が理想であるが(金指, 2007), 当然, それぞれの樹種の生態的特性によってその範囲は異なり厳密に定めるのは困難であるため, 日本緑化工学会(2002)では暫定的に都道府県レベルの区分を提案した。しかしながら, 本研究によってケヤマハンノキの天然林は標高約 1,100 m で二つに分化していたことから, 富山県では標高 1,100 m 以上の高標高域とそれ以下の低標高域で種苗の配布区域を分ける必要があると考えられた。

今回, 異なるハプロタイプ型の植栽が行われていた有峰と利賀の天然林で, 地域性種苗の生産体制の整備に向けて種子の結実豊凶について調査したところ, その年変動は非常に大きくかつ集団間の同調性も認められた。ケヤマハンノキの結実豊凶の年変動が大きいことは, 滝谷ら(1998)も報告している。これらのことから, 高標高にある I 型のケヤマハンノキの種子を毎年安定して採取するのは困難であることが明らかになった。しかしながら, 今回の調査でその種子の保存性は高いことが明らかになり, 砂川(1992)も低温と乾燥状態を保っておけば, 10 年程度はその発芽率が低下しないことを報告している。したがって, 高標高にあるケヤマハンノキの地域性種苗の安定生産のためには, 今回使用した葉緑体 DNA の分析結果をもとに同じハプロタイプであることを確認し, 採種林分として特定した後, 豊作年に複数の林分からできるだけ大量の種子を採取し, 次回の豊作年まで貯蔵しておくことで対処できると考えられた。また, ケヤマハンノキは植栽後, 数年で着果することから, DNA 分析の結果をもとに数集団から採取した地域性種苗でスギやヒノキのような採種圏を造成するのも地域性種苗を生産するうえで効果的であると考えられた。

近年の生物多様性保全の意識の高まりなどを考慮すると, 今後, 地域性種苗の需要は増加すると予想され, 遺伝的多様性や集団間の遺伝的分化といった情報がより重視されるようになると思われる。このことから, 今後は遺伝情報をもとにした緑化を行うことが望ましいが, 富山県の場合, ケヤマハンノキも含めて地域性種苗の生産・流通体制が整っていないため, 当面は自然環境保全地域やその周辺など生物多様性保全上において重要な地域をゾーニングし, その区域では地域性の系統に配慮した緑化を行うなど地域の生態系保全のための指針づくりを急ぐ必要があると考えられた。

本研究を遂行するにあたり, 岐阜大学応用生物科学部フィールド科学教育研究センターの石田 仁博士と長野県林業総合センターの小山泰弘氏には, 貴重な材料を提供していただいた。ここに記して厚く御礼を申し上げる。

引用文献

- Demesure, B., Sodji, N., and Petitt, R. J. (1995) A set of universal primers for amplification of polymorphic non-coding regions of mitochondrial and chloroplast DNA in plants. *Mol. Ecol.* 4: 129-131.
- Demesure, B., Comps, B., and Petitt, R. J. (1996) Chloroplast DNA phylogeography of the common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe. *Evolution* 50: 2515-2520.
- Ferris, C., King, R.A., Vainola, R., and Hewitt, M. (1998) Chloroplast DNA recognizes three refugial source of European oaks and suggests independent eastern and western immigrations to Finland. *Heredity* 80: 584-593.
- Jordano, P. and Godoy, J. A. (2000) RAPD variation and population genetic structure in *Prunus mahaleb* (Rosaceae), an animal-dispersed tree. *Mol. Ecol.* 9: 1293-1305.
- 金指あや子 (2007) 遺伝的多様性の保全。(主張する森林施業論—22世紀を展望する森林管理—。森林施業研究会編, 日本林業調査会, 東京)。117-129.
- 小山泰弘 (2005) 長野県における広葉樹苗木の生産流通実態。林木の育種 特別号: 17-19.
- 倉橋昭夫・濱谷稔夫 (1981) トドマツの垂直分布に伴う変異。東大演林報 71: 101-151.
- Maghuly, F., Pinsker, W., Praznik, W., and Fluch, S. (2006) Genetic diversity in managed subpopulations of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.]. *For. Ecol. Manage.* 222: 266-271.
- 日本緑化工学会 (2002) 生物多様性保全のための緑化植物の取り扱いに関する提言。日緑工誌 27: 481-491.
- Okaura, T. and Harada, K. (2002) Phylogeographical structure revealed by chloroplast DNA variation in Japanese beech (*Fagus crenata* Blume). *Heredity* 88: 322-329.
- 佐々木寧 (2002) 法面緑化における外国産種子の侵入。(外来種ハンドブック。日本生態学会編, 地人書館, 東京)。212-213.
- Schuster, W.S., Alles, D.L., and Mitton, J.B. (1989) Gene flow in limber pine: evidence from pollination phenology and genetic differentiation along an elevational transect. *Am. J. Bot.* 76: 1395-1403.
- 砂川茂吉 (1992) 北方樹種の種子長期貯蔵とその発芽力。林木の育種 163: 9-15.
- 高橋啓二 (1962) 本州中部森林における垂直分布帯の研究—治山集団造林の立場から見た地域区分—。林業試験場研究報告 142: 1-171.
- 滝谷美香・水井憲雄・寺澤和彦・梅木 清 (1998) 落葉広葉樹 35 種の結実豊凶に関する資料。北林試研報 35: 31-41.
- Talbert, P., Gielly, L., Pautou, G., and Bouvet, J. (1991) Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Mol. Biol.* 14: 1105-1109.
- 津村義彦 (2001) 集団遺伝学的知見から考えられる我が国の針葉樹の分布変遷。植生史研究 10: 3-16.
- 津村義彦・岩田洋佳 (2002) 遺伝的変異性を考慮した緑化とは。日緑工誌 28: 470-475.
- Tsumura, Y., Yoshimura, K., Tomaru, N., and Ohba, K. (1995) Molecular phylogeny of conifers using PCR-RFLP analysis of chloroplast genes. *Theor. Appl. Genet.* 91: 1222-1236.
- Tsumura, Y., Kawahara, T., Wickneswari, R., and Yoshimura, K. (1996) Molecular phylogeny of Dipterocarpaceae in Southeast Asia using PCR-RFLP analysis of chloroplast genes. *Theor. Appl. Genet.* 93: 22-29.
- 八坂通泰・寺澤和彦・梅木 清・渡辺一郎・水井憲雄 (2000) 広葉樹 20 種の豊凶特性。110 回日林学術講: 191.
- 吉丸博志 (2004) 広葉樹の植林における遺伝子攪乱。林業技術 748: 3-7.