

# ブナ (*Fagus crenata* Blume) 天然林 2 林分の 遺伝構造と遺伝的多様性の比較

高橋 誠<sup>(1)</sup>

Makoto TAKAHASHI<sup>(1)</sup>

## Genetic Structure and Variability of Two Japanese Beech (*Fagus crenata* Blume) Stands

要旨：ブナ (*Fagus crenata* Blume) 天然林 2 林分の林分内遺伝構造と遺伝的多様性について解析した。延べ2.0 haの調査地内の合計660個体について個体の位置を測量し、アイソザイム分析によって8酵素種を支配する9遺伝子座について分析した。1920年代に伐採され、その後更新した二次林であるAK林分における多様な遺伝子座の割合、1遺伝子座当たりの対立遺伝子数、1遺伝子座当たりの有効な対立遺伝子数及びヘテロ接合体率の期待値と観察値は、それぞれ78%、3.3、1.31、0.200及び0.189であった。原生林と考えられるKU林分にあつては、それぞれ78%、3.3、1.33、0.203及び0.193であった。近交係数とNAC (Number of alleles in common) は、AK林分においては0.055と1.684、KU林分においては0.042と1.649であった。遺伝的多様性は、AK林分においてわずかではあるが有意に少なかった。2林分における林分内遺伝構造は、2林分の履歴の違いを反映し顕著に異なった。第1距離階級における有意な正のMoran's *I* とSNDの割合は、AK林分においては0.86と0.38、KU林分においては0.14と0.29であった。さらに連鎖不平衡がKU林分では認められなかったが、AK林分では認められた。2林分において遺伝構造に差異が認められた場合に、どの違いが次世代に影響しうるかを検討するために、自己間引きプロセスのシミュレーションを試みた。シミュレーションの結果からは、AK林分における減少した遺伝的多様性と連鎖不平衡が、今後数世代にわたって影響するであろう可能性が示唆された。多様性の減少は、近交弱勢の潜在的危険性を高めると思われ、連鎖不平衡の存在は集団内における遺伝子の組成に歪みを生じさせることを意味し、元来集団が保持している遺伝子の組成が、個々の環境に最も適応しているとすれば、連鎖不平衡の存在は次世代における集団の適応性の減少を引き起こす可能性を示唆していると考えられた。

## 目 次

1 はじめに .....	11
2 材料と方法 .....	12
2.1 調査地 .....	12
2.2 アイソザイム分析 .....	13

(1) 林木育種センター東北育種場  
〒020-0173 岩手県岩手郡滝沢村滝沢字大崎95番内  
Tohoku Regional Breeding Office, Forest Tree Breeding Center  
95, Oosaki, Takizawa, Iwate 020-0173 Japan

2.3	遺伝的多様性	14
2.4	Allele frequency surface	14
2.5	Spatial autocorrelation	14
2.6	Number of alleles in common	15
2.7	近交係数と連鎖不平衡	15
2.8	自己間引きプロセスのシミュレーション	16
3	結 果	16
3.1	遺伝的多様性	16
3.2	Allele frequency surface	16
3.3	Spatial autocorrelation	18
3.4	Number of alleles in common	21
3.5	近交係数と連鎖不平衡	21
3.6	自己間引きプロセスのシミュレーションとその遺伝構造に対する影響	24
4	考 察	25
4.1	多対立遺伝子遺伝子座における対立遺伝子のAFS間での負の相関	25
4.2	遺伝的多様性	26
4.3	林分内遺伝構造	26
4.4	2林分間での遺伝構造の差異	27
4.5	自己間引きプロセスの遺伝構造と遺伝的多様性に対する影響	28
4.6	林分内遺伝構造の観点からみた遺伝資源の保全と管理	29
	謝 辞	29
	引用文献	30

## 1 はじめに

森林樹木は、他の生活型の植物よりも種としての遺伝的多様性に富んでいる。地理的分布範囲の広さや交配様式、種子散布などの要因が種内に保持されている遺伝的多様性に影響しているとされている (Hamrick *et al.*, 1992)。木本植物においては常染色体上の遺伝的変異の多くは集団内変異として保持されている。突然変異や遺伝子流動、遺伝的浮動、自然淘汰といった遺伝的なプロセス (genetic processes) が、集団内における遺伝変異の分布構造 (以下、遺伝構造) に深く関わっており、集団内に遺伝的変異がどのように分布しているのかを解析する上で Spatial Autocorrelation Analysis (Sokal & Oden, 1978a,b) による一連の解析法は重要な役割を果たしてきた。この解析法は、特定の集団において遺伝構造が形成される過程に関わった主要な遺伝的なプロセスを推定する上で有効であるとされている (Sokal & Jacquez, 1991; Sokal *et al.*, 1997)。シミュレーションを用いた研究 (Sokal & Wartenberg, 1983) や実際に森林樹木の天然林を用いた研究の結果、交配様式や種子散布様式が林分内の遺伝構造にかなり影響していることが明らかになった。針葉樹 (主として他殖であり、種子は風によって散布される) では、しばしば遺伝子型の分布はランダムか、仮に遺伝子の集中分布といった遺伝構造が認められたとしてもその程度はわずかであった (Epperson & Allard, 1989; Knowles, 1991; Xie & Knowles, 1991)。これとは逆に、種子散布範囲が限られた種ではしばしば遺伝的なパッチが認められる。種子散布が重力散布であるコナラ属の種は典型的な例である。たとえば、Berg & Hamrick (1995) によって解析された *Quercus laevis* Walt. の集団においては、これまでに解析された中でも最も高い割合の有意なプラスの自己相関 (positively significant autocorrelation) が、10m前後のスケールで認められた。しかし、認められた遺伝構造は、シミュレーションから予測されるほどには顕著でなく、彼らは花粉による遺伝子流動や種子の鳥散布も林分内の遺伝構造に影響している可能性を指摘した。生方ら (1999) のミズナラ (*Quercus mongolica* Fisher ex Turcz. Var. *grosseserrata* (Bl) Rehder et Wilson) についての解析事例も、種子散布が遺伝構造に影響を与えることを示唆した事例のひとつである。

森林伐採や森林の分断化 (fragmentation) といった人為的攪乱も遺伝構造に影響を与える。Knowles *et al.* (1992) は、人為による異なる攪乱の影響を受けた *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch の集団 2 林分を Spatial autocorrelation analysis によって解析した。一方は周囲には種子源となる林分が存在しないが母樹保残のなされた林地に更新した集団であり、他方は周囲には種子源となりうる林分が豊富であるが、母樹保残のなされなかった林地に更新した集団である。前者では、遺伝子の集中分布という遺伝構造が認められたが、後者では認められなかった。前者の集団における 6 つのコアレログラム (correlogram) の内、2 つのコアレログラムは Bonferroni の基準に照らしても有意であった。彼らは、母樹として保残された限られた個体数の保残個体が種子源となり、各々の母樹の周囲に半兄弟家系の後代が更新したことが影響したと考えた。Young & Merriam (1994) は、*Acer saccharum* Marsh. について、分断化された (fragmented) 集団 4 集団と連続分布している (continuous) 集団 4 集団を解析し、遺伝構造に対する分断化の影響を見いだした。分断化された集団では、個体間距離の短い距離階級においてプラスの自己相関が見いだされ、各母樹由来の半兄弟家系が互いにほとんど重複することなく分布していることが示唆された。また、長い個体間距離の距離階級ではマイナスの自己相関が見いだされ、林分の林縁において集団外に由来する花粉との交配が行われていたことが示唆された。

ブナ (*Fagus crenata* BLUME) は日本の冷温帯落葉広葉樹林を構成する主要な樹種のひとつであり、その分布は北海道の黒松内低地から鹿児島県の高隈山に至り、特に積雪量の多い日本海側の山岳地域において豊富に分布し

ている (Horikawa, 1972 ; 環境庁, 1988)。ブナの遺伝的な地理変異や遺伝的分化については、アソゲイムやミトコンドリアDNAを用いた、ブナの分布域全体にわたった解析がなされている (Tomaru et al., 1997, 1998)。ブナは種レベルにおいて遺伝的に多様である ( $H_s = 0.209$ )。集団内の遺伝的変異は、東北日本における集団よりも南西日本の集団の方が多様で、種の分布域全体では遺伝的多様性に地理的なクラインが存在する (Tomaru et al., 1997)。Tomaru et al. (1997) は最終氷期以降の分布域の変遷が現在の遺伝的変異の地理的な分布パターンと密接な関係があるとした。アソゲイム分析の結果、常染色体の遺伝的変異の分化の程度は低く ( $G_{ST} = 0.038$ ) (Tomaru et al., 1997), 遺伝的変異の大部分は集団内に帰せられた。ブナにおいて遺伝的変異の大部分は集団内に由来しているので、天然林集団において遺伝的なプロセスがどのように作用しているのかについて理解を深めることは重要である。そのような理解は、遺伝資源の管理・保全の質的な向上や遺伝的劣化の危機回避のために重要であろう。

本研究では、森林伐採の有無という点において全く異なる履歴を持つブナ天然林2林分について、Spatial Autocorrelationや関連した統計量を用いて解析し、森林伐採の林分内の遺伝構造に対する影響について検討した。また、森林伐採によって遺伝構造に変化が生じた場合、それらが次世代に及ぼす影響についても検討した。

## 2 材料と方法

### 2.1 調査地

調査は履歴の異なるブナ天然林2林分について行った。その一つは秋田県秋田駒ヶ岳の北斜面山麓に位置する林分 (標高840m, 北緯39° 47'30", 東経140° 48'0", 以下AK林分) で、他方は宮城県栗駒山の南斜面山麓に位置する林分 (標高870m, 北緯38° 55'30", 東経140° 47'55", 以下KU林分) である (図1)。両林分は、ブナ林が豊富な

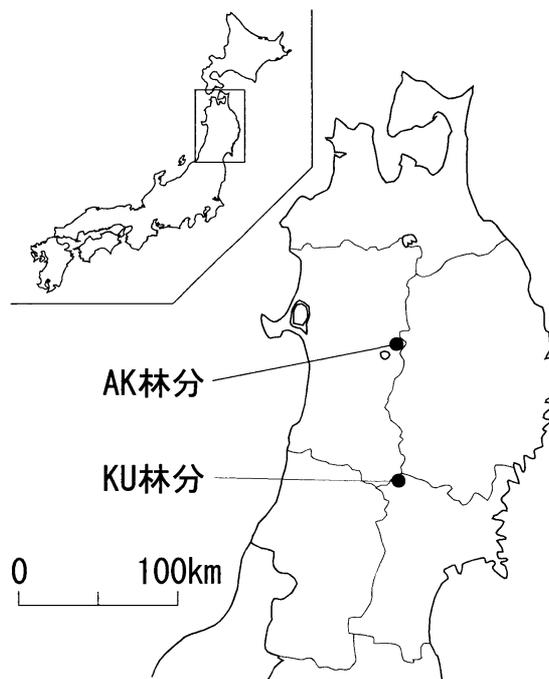


図1. 解析したブナ天然林2林分の所在地

奥羽山脈沿いに位置し、KU林分はAK林分のおよそ90km南に位置している。これら 2 林分は森林伐採に関して異なる履歴を持っている。KU林分は森林伐採されたことのない天然林と考えられる。AK林分は1920年代に伐採されたことのある林分である(田沢湖町教育委員会, 1966)。田沢湖町の担当者によれば、伐採の際に、保残木として一部の個体が残されたとのことである。AK林分の調査時にも胸高直径70cm以上の大きな個体がいっつかみられ、これらの個体は伐採当時に更新母樹として保残された個体と考えられた。

AK林分には0.77haの調査地を設定し、調査地内に生育している樹高3m以上の個体486個体の位置を測量した。KU林分には1.23haの調査地を設定し、樹高5m以上の個体174個体の位置を測量した。調査地設定時に、位置を測量した全660個体の樹高と胸高直径(DBH)も測定した。2林分におけるDBHの頻度分布を示したヒストグラムを図2に示した。AK林分における樹高とDBHの範囲は、それぞれ3~27mと2~92cmであった。KU林分においては同様に8~25mと13~109cmであった。樹高とDBHの平均と標準偏差は、AK林分においては16.0±5.0mと18.3±11.4cm, KU林分においては19.6±3.0mと46.7±18.2cmであった。ブナの個体密度と胸高断面積は、AK林分においては665.0本/haと23.9, KU林分においては141.5本/haと27.8m<sup>2</sup>であった。

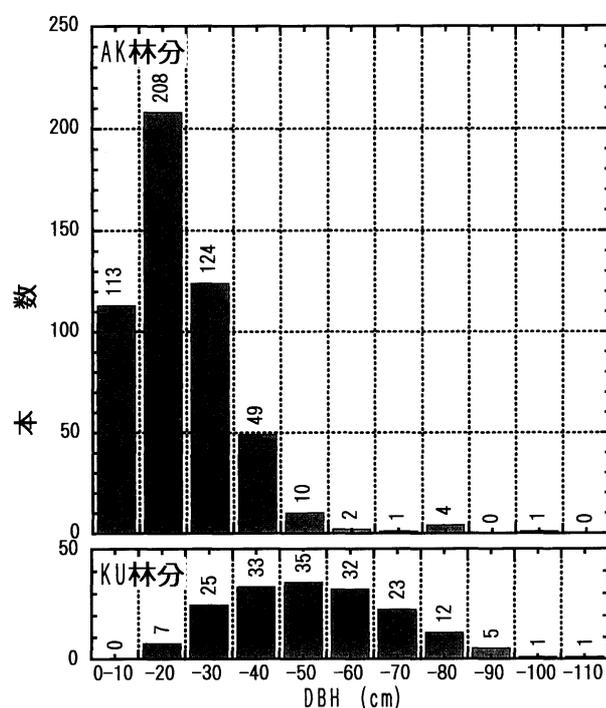


図2. AK林分 (a) とKU林分 (b) におけるブナの胸高直径の頻度分布

## 2.2 アイソザイム分析

アイソザイム分析のための試料(冬芽)を測量した全ての個体から採取した。採取した試料は実験室に持ち帰るまで約5℃の低温で保持し、その後は実験に供試するまで-20℃で保存した。アイソザイム分析は、津村ら(1990)にはほぼ従った方法で行った。各サンプルにつき30mgの冬芽を液体窒素を注いだ乳鉢に入れ、乳棒で擦りつぶし、そこに40mgのPVPP (polyvinylpolypyrrolidone) と抽出液(93 mM Tris-HCl buffer, pH 7.5, 23.4% glycerol, 0.6% Tween 80, 11 mM DTT, 2.8 mM EDTA, 2.3 mM NAD, 1.6 mM NADP, 0.5% 2-mercaptoethanol,

and 0.08 % BSA) 1mlを添加し、よく攪拌した。得られた懸濁液を12,000rpm, 4℃で30分間円心分離し、得られた上澄み液を電気泳動に供した。電気泳動は、3.75%の濃縮ゲルと7.5%の分離ゲルによるポリアクリルアミド垂直平板電気泳動法により、4℃, 12.3mA/cm<sup>2</sup>で150分間行った (Davis, 1964; Ornstein, 1964)。ゲルの染色は、津村ら(1990)の方法で行い、リンゴ酸脱水素酵素 (MDH; E.C.1.1.1.37; *Mdh-3*), 6-ホスホグルコン酸酵素 (6PGD; E.C.1.1.1.44; *6Pg-2*), ジアホラーゼ (DIA; E.C.1.6.4.3; *Dia-1*と*Dia-2*), アミノ酸アミノ転移酵素 (GOT; E.C.2.6.1.1; *Got*), アミラーゼ (AMY; E.C.3.2.1.1; *Amy-3*), アラニンアミノペプチダーゼ (AAP; E.C.3.4.11.1; *Aap-1*), フマラーゼ (FM; E.C.4.2.1.2; *Fm*), グルコースイソメラーゼ (PGI; E.C.5.3.1.9; *Pgi-1*) の8酵素種について行い、9遺伝子座について遺伝子型情報を得た。

### 2.3 遺伝的多様性

2林分の林分内に保持されている遺伝的多様性を明らかにするために、多型な遺伝子座の割合 ( $P_i$ ; 95%水準), 1遺伝子座あたりの対立遺伝子数 ( $N_a$ ), 1遺伝子座あたりの有効な対立遺伝子数 ( $N_e$ ), 平均ヘテロ接合体率の期待値 ( $H_e$ ) と観察値 ( $H_o$ ) を算出した。各遺伝子座における有効な対立遺伝子数 ( $n_e$ ) は、 $1/\sum p_i^2$  によって算出した (Kimura and Crow, 1964)。ここで、 $p_i$  は  $i$  番目の対立遺伝子の頻度である。 $N_e$  は、各遺伝子座の  $n_e$  を平均することによって得た。同様に、 $H_e$  は、各座におけるヘテロ接合体率 ( $h_e$ ;  $h_e = 2n(1 - \sum p_i^2)/(2n-1)$ , ただし  $n$  はサンプル数) の加重平均によって得た (Nei, 1987)。

### 2.4 Allele frequency surface

AK林分とKU林分に設けた調査地をそれぞれ19の20m×20mのサブプロットと18の30m×30mのサブプロットに分割した。そして、分割した延べ37の各サブプロットについて9遺伝子座で検出された対立遺伝子の遺伝子頻度を算出した。以下では、任意の対立遺伝子の各サブプロット内での対立遺伝子頻度の集まりを Allele frequency surface (AFS) と定義する。各AFS間の相関を明らかにするために、ピアソンの相関係数 ( $r$ ) を算出した。同一遺伝子座内の1組の対立遺伝子のAFS間で有意な負の相関が認められた場合には、一方の対立遺伝子を以下の解析から除外した。その理由は、それらの対立遺伝子は類似したコアレグラムを生成し、結果を歪ませるからである (「多対立遺伝子遺伝子座における対立遺伝子のAFS間での負の相関」) の項を参照)。

### 2.5 Spatial autocorrelation

林分内の遺伝構造について解析するためにspatial autocorrelationの2種類の統計量、すなわちMoran's  $I$  とSND (standard normal deviate) を算出した。Moran's  $I$  を用いた解析は対立遺伝子レベルの解析であり、SNDを用いた解析は遺伝子型レベルの解析である。解析には、5m間隔の12の距離階級を用いた。SNDは、各距離階級における各遺伝子座の全ての遺伝子型の個体の組み合わせ (join) 数を数え、 $SND = (\text{観察値} - \text{期待値}) / \text{標準偏差}$  によって算出した (Sokal & Oden, 1978a)。SNDは正規分布するものと仮定し、絶対値が1.96の時に5%水準で有意であるとみなした。遺伝子型頻度が0.05以下あるいは0.95以上の遺伝子型とjoinの期待値が1以下の遺伝子型については解析から除外した。以下では、同一の遺伝子型の個体同士のjoinをlike join, 異なる遺伝子型の個体同士のjoinをunlike joinとする。AK林分における16のlike joinと11のunlike join, KU林分における14のlike joinと11のunlike joinが上記の条件を満たしたので、これらを解析に用いた。

Moran's  $I$  は、 $I = n \Sigma \Sigma w_{ij} z_i z_j / (W \Sigma z_i^2)$  の式によって求めた (Sokal & Oden, 1978a)。ここで、 $n$  はサンプル数である。 $w_{ij}$  は join のマトリクスで  $i$  番目と  $j$  番目の個体が任意の距離階級に含まれる場合には 1、それ以外の場合は 0 とした。 $W$  は join のマトリクス  $W_{ij}$  の和、 $z_i$  は  $x_j - x$ 、 $z_j$  は  $x_i - x$  である。 $x_i$  と  $x_j$  は、それぞれ  $i$  番目と  $j$  番目の個体の遺伝子型を数値化した値で、その個体が保有している任意の対立遺伝子の数に応じて、0、0.5、1 と数値化した。 $x$  は調査林分における対立遺伝子頻度である。期待値は  $I = -1 / (n - 1)$  によって得られる。 $I$  の分散は Sokal & Oden (Sokal & Oden, 1978a) の数式から算出し、有意検定は  $I$  が正規分布しているという仮定のもとに  $I$  の SND から算出した。横軸に距離階級をとり、縦軸に Moran's  $I$  などの統計量をとったグラフをコアレログラム (correlogram) というが、類似した AFS は類似したコアレログラムを生成することが既によく知られている (Sokal & Oden, 1978b; Sokal & Wartenberg, 1983)。そこで、すでに記したように、ランダムではない対立遺伝子のサンプリングを回避するために、同一遺伝子座における任意の一組の対立遺伝子の AFS に負の相関が存在する場合には、その一方の対立遺伝子を解析から除外した。さらに、対立遺伝子頻度が 0.05 以下あるいは 0.95 以上の対立遺伝子も解析から除外した。その結果、2 林分において  $Mdh-3^a$ 、 $Dia-1^b$ 、 $Dia-2^b$ 、 $Amy-3^b$ 、 $Aap-1^b$ 、 $Fm^b$  および  $Pgi-1^b$  の 7 対立遺伝子を解析に用いた。

解析によって得られたコアレログラムそのものの有意性については Sidak (1967) の方法によって検定を行った。この方法では、修正した Bonferroni の有意水準、 $\alpha'$  を  $1 - (1 - \alpha)^{1/l}$  によって算出する。ここで  $\alpha$  は第一種の過誤の危険率 (0.05) であり、 $l$  は距離階級の数 (ここでは 12) である。

各コアレログラムを単純平均することによって得たコアレログラムを平均コアレログラムとし、 $I$  と SND についてこれを求めた。平均コアレログラムの各距離階級の値の分散はブートストラップ (bootstrap) 法によって求めた。

## 2.6 Number of alleles in common

NAC (number of alleles in common) についても前述の 12 の距離階級について算出した。NAC は、任意の距離階級における任意の 2 個体が多型な遺伝子座において共有している対立遺伝子の数の平均値である。NAC は 0~2 の値をとり、通常は 1.25 から 1.75 の値をとる (Hamrick *et al.*, 1993)。NAC の算出方法は Surles *et al.* (1990) によった。距離階級に関わりなく、全個体の組み合わせによって得た NAC の全平均は、対立遺伝子がランダムに分布しているかについて検定する際の帰無仮説となる。NAC の分散はブートストラップ法によって算出した。全平均よりも大きな値の NAC はランダム分布の場合よりも多くの対立遺伝子を任意の 2 個体が共有していることを意味する。任意の距離階級において NAC が全平均よりも大きい場合、他の距離階級においてそれに見合った全平均よりも小さい値の NAC が生じることになる。2 林分における NAC の全平均の差異について検定するために、NAC の全平均の分散もブートストラップ法によって求めた。

## 2.7 近交係数と連鎖不平衡

近交係数 ( $F_{is}$ ) は、多型な遺伝子座において  $1 - h_o / h_e$  によって得た値の加重平均によって得た。ここで  $h_o$  はヘテロ接合体率の観察値、 $h_e$  はヘテロ接合体率の期待値である。変異の認められた遺伝子座における遺伝子型頻度の Hardy-Weinberg の平衡下で期待される頻度からの偏りを  $\chi^2$  検定によって検討した。また、変異の認められた遺伝子座間での連鎖不平衡についても  $\chi^2$  検定によって検討した。これらの際、頻度が 0.05 以下の対立遺伝子が複数

存在した場合には、それらを単一の対立遺伝子として扱った。

## 2.8 自己間引きプロセスのシミュレーション

結果の項で記すように、AK林分では連鎖不平衡が認められた。AK林分において認められた連鎖不平衡が個体密度の減少と共に消失するのかどうかを評価するために、AK林分の486個体のDBHデータを用いて自己間引きプロセスのシミュレーションを試みた。シミュレーションでは、各個体の活力は周囲個体との樹冠の重なり具合に応じて毎年減少する。個体の活力が0になった時に、その個体は枯死したとみなされる。このシミュレーションには、ECO-GENE version 1.0 program (Degen *et al.*, 1996) を用いたが、生長データにはこのプログラムで提供されているヨーロッパブナ (*Fagus sylvatica* L.) の生長データを用いた。シミュレーションは5年刻みで最大35年まで行った。ヨーロッパブナの5年間の生長量がブナの何年分の生長量に相当するのかが不明なため、シミュレーション上の5年間の生長量をブナの5年間の生長量とはみなさず、単位シミュレーション期間 (USP; unit simulation period) の生長量とした。つまり35年は、7USPということになる。シミュレーションを単純なものとするために、交配プロセスはシミュレーションに含めず、単に自己間引きプロセスのシミュレーションとした。シミュレーションを5回反復して行ったが、結果は全く同一であったため反復を設けることはしなかった。シミュレーションによって得られた結果を基に、各USPごとのSND, Moran's *I*, 連鎖不平衡を算出した。

遺伝的多様性を表す指標と近交係数を算出するために名古屋大学農学部助教授、戸丸信弘博士 (未発表) によるN88BASICプログラム, ISOZYMEを用いた。Moran's *I*とSNDはSokal & Oden (1978a) の数式に基づいて著者が作成したVisual BasicプログラムPSAwin version 4.3.1 (未発表) によって算出した。遺伝子型頻度の偏りと連鎖不平衡の $\chi^2$ 検定にはLewis (1999) によるGDA version d11を用いた。AFSの相関係数の算出には、SAS version 6.12 (SAS, 1988, 1996)を用いた。自己間引きプロセスのシミュレーションにはDegen *et al.* (1996) によるECO-GENE version 1.0を用いた。

## 3 結 果

### 3.1 遺伝的多様性

8酵素種を支配する9遺伝子座において、合計33の対立遺伝子が2林分のそれぞれにおいて検出された (表1)。それらの内の6対立遺伝子は、一方の林分においてのみ検出された。遺伝的多様性を表す指標を表2に示した。AK林分の $N_e$ ,  $H_s$ と $H_t$ の値は、有意ではないがKU林分の値よりもわずかに低かった。2林分を合わせた $Pl$ ,  $Na$ ,  $N_e$ ,  $H_s$ と $H_t$ の平均と標準偏差は、それぞれ78.0,  $3.30 \pm 0.47$ ,  $1.30 \pm 0.12$ ,  $0.202 \pm 0.057$ と $0.191 \pm 0.053$ であった。

### 3.2 Allele frequency surface

2林分の延べ60の対立遺伝子のAFSを総計660個体の位置情報と遺伝子型情報をもとに算出し、各林分においてAFS間の相関係数を算出した (表3)。AK林分における $Mdh-3^a$ と $Mdh-3^b$ ,  $6Pg-2^a$ と $6Pg-2^b$ ,  $Dia-1^a$ と $Dia-1^b$ ,  $Dia-2^a$ と $Dia-2^b$ ,  $Got^a$ と $Got^b$ ,  $Got^c$ と $Got^d$ ,  $Amy-3^a$ と $Amy-3^b$ ,  $Aap-1^a$ と $Aap-1^b$ ,  $Fm^a$ と $Fm^b$ および $Pgi-1^a$ と $Pgi-1^b$ の11組み合わせとKU林分における $Mdh-3^a$ と $Mdh-3^b$ ,  $6Pg-2^a$ と $6Pg-2^b$ ,  $Dia-1^a$ と $Dia-1^b$ ,  $Dia-2^a$ と $Dia-2^b$ ,  $Dia-2^c$ と $Dia-2^d$ ,  $Got^c$ と $Got^d$ ,  $Amy-3^a$ と $Amy-3^b$ ,  $Aap-1^a$ と $Aap-1^b$ ,  $Fm^a$ と $Fm^b$ , and  $Pgi-1^a$ と $Pgi-1^b$

表 1. AK林分とKU林分において検出された対立遺伝子とその頻度

遺伝子座	対立 遺伝子	林分	
		AK	KU
<i>Mdh-3</i>	<i>a</i>	0.003	-
	<i>b</i>	0.801	0.873
	<i>c</i>	0.195	0.127
<i>6Pg-2</i>	<i>c</i>	0.998	0.997
	<i>d</i>	0.002	0.003
<i>Dia-1</i>	<i>a</i>	0.032	0.069
	<i>b</i>	0.947	0.925
	<i>c</i>	0.001	0.006
	<i>d</i>	0.020	-
<i>Dia-2</i>	<i>a</i>	0.020	0.012
	<i>b</i>	0.895	0.910
	<i>c</i>	0.085	0.071
	<i>d</i>	-	0.006
<i>Got</i>	<i>a</i>	0.005	-
	<i>b</i>	0.004	0.003
	<i>c</i>	0.982	0.975
	<i>d</i>	0.009	0.009
	<i>e</i>	-	0.012
<i>Amy-3</i>	<i>a</i>	0.013	0.032
	<i>b</i>	0.354	0.365
	<i>c</i>	0.013	0.010
	<i>d</i>	0.005	0.016
	<i>e</i>	0.612	0.558
	<i>f</i>	0.002	0.013
<i>Aap-1</i>	<i>g</i>	-	0.006
	<i>a</i>	0.002	0.016
	<i>b</i>	0.944	0.913
<i>Fm</i>	<i>c</i>	0.053	0.072
	<i>a</i>	0.277	0.267
	<i>b</i>	0.723	0.733
<i>Pgi-1</i>	<i>b</i>	0.006	0.012
	<i>c</i>	0.928	0.932
	<i>d</i>	0.066	0.056
検出された対立遺伝子数		30	30

の11組み合わせでは有意な負の相関が認められた。そのため、AK林分においては*Mdh-3<sup>a</sup>*, *6Pg-2<sup>d</sup>*, *Dia-1<sup>a</sup>*, *Dia-2<sup>a</sup>*, *Got<sup>a</sup>*, *Got<sup>b</sup>*, *Got<sup>d</sup>*, *Amy-3<sup>a</sup>*, *Aap-1<sup>c</sup>*, *Fm<sup>a</sup>*および*Pgi-1<sup>d</sup>*, KU林分においては*Mdh-3<sup>a</sup>*, *6Pg-2<sup>d</sup>*, *Dia-1<sup>a</sup>*, *Dia-3<sup>a</sup>*, *Dia-2<sup>a</sup>*, *Dia-2<sup>d</sup>*, *Got<sup>c</sup>*, *Amy-3<sup>a</sup>*, *Aap-1<sup>c</sup>*, *Fm<sup>a</sup>*および*Pgi-1<sup>d</sup>*の計22の対立遺伝子を以下の解析から除外した。また、対立遺伝子頻度が0.05以下と0.95以上の対立遺伝子も解析から除外することとしていたので、表1によりAK林分においては、*Mdh-3<sup>a</sup>*, *6Pg-2<sup>a</sup>*, *Dia-1<sup>c</sup>*, *Dia-1<sup>d</sup>*, *Dia-2<sup>a</sup>*, *Got<sup>c</sup>*, *Amy-3<sup>a</sup>*, *Amy-3<sup>b</sup>*, *Amy-3<sup>d</sup>*, *Amy-3<sup>e</sup>*, *Aap-1<sup>a</sup>*および

表 2. AK林分とKU林分における遺伝的多様性を表す指標と近交係数の値

	林分				林間分での 有意差
	AK		KU		
<i>Pl</i>	78		78		
<i>Na</i>	3.3	(0.4)	3.3	(0.5)	NS
<i>Ne</i>	1.31	(0.11)	1.33	(0.13)	NS
<i>H<sub>s</sub></i>	0.200	(0.057)	0.203	(0.057)	NS
<i>H<sub>o</sub></i>	0.189	(0.054)	0.193	(0.052)	NS
<i>F<sub>IS</sub></i>	0.055	(0.067)	0.042	(0.080)	NS

平均値と標準誤差を示した。標準誤差は括弧で括った。*Pl*, *Na*, *Ne*, *H<sub>s</sub>*, *H<sub>o</sub>*, 及び *F<sub>IS</sub>* は, それぞれ多型な遺伝子座の割合 (95%水準), *I* 遺伝子座当たりの対立遺伝子数, *I* 遺伝子座当たりの有効な対立遺伝子数, ヘテロ接合体率の期待値と観察値及び近交係数を意味する。

*Pgi-1<sup>b</sup>*, KU林分においては6*Pg-2<sup>a</sup>*, *Dia-1<sup>a</sup>*, *Got<sup>b</sup>*, *Got<sup>c</sup>*, *Got<sup>d</sup>*, *Amy-3<sup>a</sup>*, *Amy-3<sup>b</sup>*, *Amy-3<sup>c</sup>*, *Amy-3<sup>d</sup>*, *Amy-3<sup>e</sup>*, *Aap-1<sup>a</sup>* および *Pgi-1<sup>b</sup>* の計24の対立遺伝子も解析から除外し, Moran's *I* の算出にはAK林分, KU林分共に *Mdh-3<sup>a</sup>*, *Dia-1<sup>b</sup>*, *Dia-2<sup>a</sup>*, *Amy-3<sup>b</sup>*, *Aap-1<sup>b</sup>*, *Fm<sup>b</sup>* および *Pgi-1<sup>a</sup>* の延べ14対立遺伝子を用いた。

### 3.3 Spatial autocorrelation

Moran's *I* の算出にあたっては, *Mdh-3<sup>a</sup>*, *Dia-1<sup>b</sup>*, *Dia-2<sup>a</sup>*, *Amy-3<sup>b</sup>*, *Aap-1<sup>b</sup>*, *Fm<sup>b</sup>* および *Pgi-1<sup>a</sup>* が, すでに記した基準を満たしたので解析に用いた。SNDの算出にあたっては, AK林分の16のlike joinと11のunlike join, KU林分の14のlike joinと11のunlike joinが基準を満たしたので, これらについてSNDを算出した。

Moran's *I* による7つの対立遺伝子レベルのコアレログラムを図3に, 有意な*I*を示した遺伝子の割合を図4に示した。AK林分の6対立遺伝子は(86%)は第1距離階級で有意な正の値を示した(図4a)。KU林分については, 1対立遺伝子(14%)が第1距離階級で有意な正の値を示した(図4b)。最初の2つの距離階級で*I*が有意な正の値を示した対立遺伝子の割合については, KU林分において43%であった。*I*が有意な正の値を示した対立遺伝子の割合は, 両林分とも個体間距離の増大と共に減少している。AK林分においては個体間距離の大きな距離階級において, 有意な負の値の*I*がしばしば認められた。AK林分の*Amy-3<sup>b</sup>*以外の6つの対立遺伝子はBonferroni基準にあっても5%水準で有意であった。2林分の平均コアレログラムとその分散も図3に示した。延べ14の対立遺伝子の内, AK林分の*Pgi-1<sup>a</sup>*対立遺伝子の第1距離階級における*I*の値のみが5%水準で平均コアレログラムの*I*の値と異なった。

Like joinについて有意な正のSNDが認められたのは, AK林分では0.38, KU林分では0.29であった(図4c・4d)。KU林分における有意な正のlike joinの割合は第4距離階級で0になっているが, AK林分においては第7

表 3. AK林分とKU林分における Allele Frequency Surface 間の相関係数

対立遺伝子	<i>Mdh-3<sup>a</sup></i>	<i>Mdh-3<sup>b</sup></i>	<i>Mdh-3<sup>c</sup></i>	<i>6Pg-2<sup>c</sup></i>	<i>6Pg-2<sup>d</sup></i>	<i>Dia-1<sup>a</sup></i>	<i>Dia-1<sup>b</sup></i>	<i>Dia-1<sup>c</sup></i>	<i>Dia-1<sup>d</sup></i>	<i>Dia-2<sup>a</sup></i>	<i>Dia-2<sup>b</sup></i>	<i>Dia-2<sup>c</sup></i>	<i>Dia-2<sup>d</sup></i>	<i>Got<sup>a</sup></i>	<i>Got<sup>b</sup></i>	<i>Got<sup>c</sup></i>	<i>Got<sup>d</sup></i>	<i>Got<sup>e</sup></i>
<i>Mdh-3<sup>a</sup></i>	-0.225	-0.046	0.091	-0.091	-0.182	0.277	-0.064	-0.238	-0.221	0.312	-0.242	-	-0.100	-0.117	0.175	-0.155	-	-
<i>Mdh-3<sup>b</sup></i>	-	-0.963 ***	-0.237	-0.237	-0.293	0.277	-0.295	0.001	0.291	-0.447	0.356 *	-	-0.291	0.091	0.171	-0.195	-	-
<i>Mdh-3<sup>c</sup></i>	-	-1.000 ***	0.218	-0.218	0.351	-0.360	0.320	0.065	-0.237	0.372	-0.298	-	0.326 *	-0.061	-0.223	0.243	-	-
<i>6Pg-2<sup>c</sup></i>	-	0.306	-0.306	-1.000 ***	-0.364	0.297	0.079	0.055	-0.021	0.498 *	-0.507 *	-	0.124	-0.472 *	0.332	-0.291	-	-
<i>6Pg-2<sup>d</sup></i>	-	-0.306	0.306	-1.000 ***	0.364	-0.297	-0.079	-0.055	0.021	-0.498 *	0.507 *	-	-0.124	0.472 *	-0.332	0.291	-	-
<i>Dia-1<sup>a</sup></i>	-	-0.436	0.436	0.042	-0.042	-0.880 ***	0.006	-0.037	-0.040	-0.250	0.272	-	0.011	0.475 *	-0.517 *	0.534 *	-	-
<i>Dia-1<sup>b</sup></i>	-	0.506 *	-0.506 *	-0.056	0.056	-0.989 ***	-0.101	-0.440	0.116	0.353	-0.407	-	0.025	-0.320	0.475 *	-0.603 **	-	-
<i>Dia-1<sup>c</sup></i>	-	-0.371	0.371	0.085	-0.085	-0.252	0.103	-	0.106	0.148	0.113	-0.171	-	-0.087	-0.102	0.152	-0.135	-
<i>Dia-1<sup>d</sup></i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-0.185	-0.288	0.364	-	-0.066	-0.215	-0.038	0.278	-	-
<i>Dia-2<sup>a</sup></i>	-	-0.064	0.064	0.122	-0.122	-0.298	0.235	0.461	-	-0.264	-0.089	-	-0.028	-0.136	0.060	0.018	-	-
<i>Dia-2<sup>b</sup></i>	-	-0.294	0.294	-0.083	0.083	0.300	-0.292	-0.106	-	-0.765 ***	-0.937 ***	-	0.147	-0.192	0.118	-0.146	-	-
<i>Dia-2<sup>c</sup></i>	-	0.448	-0.448	0.040	-0.040	-0.230	0.253	-0.105	-	0.417 ***	-0.885 ***	-	-0.142	0.247	-0.143	0.145	-	-
<i>Dia-2<sup>d</sup></i>	-	0.076	-0.076	0.079	-0.079	-0.234	0.219	0.139	-	0.749 ***	-0.748 ***	0.411	-	-	-	-	-	-
<i>Got<sup>a</sup></i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.069	-0.464 *	0.152	-	-
<i>Got<sup>b</sup></i>	-	-0.032	0.032	0.059	-0.059	-0.175	0.093	0.557 *	-	0.221	-0.074	-0.119	0.338	-	-0.784 ***	0.557 *	-	-
<i>Got<sup>c</sup></i>	-	-0.039	0.039	-0.113	0.113	0.142	-0.148	0.010	-	0.153	-0.029	-0.046	0.052	-	-0.138	-0.866 ***	-	-
<i>Got<sup>d</sup></i>	-	0.103	-0.103	0.085	-0.085	-0.190	0.215	-0.123	-	-0.177	0.198	-0.177	-0.114	-	-0.085	-0.282	-	-
<i>Got<sup>e</sup></i>	-	0.006	-0.006	0.068	-0.068	-0.026	0.042	-0.098	-	-0.142	-0.034	0.152	-0.091	-	-0.068	-0.897 ***	-0.099	-
<i>Amy-3<sup>a</sup></i>	-	0.211	-0.211	0.144	-0.144	-0.219	0.258	-0.207	-	0.084	-0.182	0.135	0.271	-	-0.144	-0.012	0.517 *	-0.167
<i>Amy-3<sup>b</sup></i>	-	0.214	-0.214	0.204	-0.204	0.312	-0.296	-0.161	-	-0.397	0.194	0.054	-0.435	-	0.015	-0.307	0.158	0.253
<i>Amy-3<sup>c</sup></i>	-	0.000	0.000	0.071	-0.071	0.000	0.016	-0.103	-	-0.148	0.225	-0.238	-0.096	-	-0.071	0.137	-0.104	-0.083
<i>Amy-3<sup>d</sup></i>	-	0.013	-0.013	-0.629 **	0.629 **	-0.061	0.089	-0.171	-	0.218	-0.511 *	0.523 *	0.405	-	-0.119	0.229	-0.173	-0.138
<i>Amy-3<sup>e</sup></i>	-	-0.394	0.394	-0.129	0.129	-0.240	0.185	0.398	-	0.388	-0.035	-0.248	0.317	-	0.129	0.195	-0.273	-0.123
<i>Amy-3<sup>f</sup></i>	-	0.241	-0.241	0.103	-0.103	-0.046	0.070	-0.147	-	0.112	-0.131	0.201	-0.137	-	-0.103	0.197	-0.149	-0.119
<i>Amy-3<sup>g</sup></i>	-	0.093	-0.093	0.059	-0.059	-0.033	0.047	-0.085	-	-0.122	0.156	-0.151	-0.079	-	-0.059	0.113	-0.085	-0.068
<i>Aap-1<sup>a</sup></i>	-	0.324	-0.324	0.124	-0.124	0.019	0.008	-0.179	-	0.058	0.086	-0.095	-0.166	-	-0.124	0.116	0.129	-0.145
<i>Aap-1<sup>b</sup></i>	-	0.451	-0.451	-0.211	0.211	-0.785 ***	0.816 ***	-0.059	-	0.107	-0.360	0.404	0.249	-	0.128	-0.195	0.247	0.070
<i>Aap-1<sup>c</sup></i>	-	-0.513 *	0.513 *	0.187	-0.187	0.782 ***	-0.818 ***	0.093	-	-0.118	0.343	-0.386	-0.217	-	-0.104	0.173	-0.272	-0.042
<i>Fm<sup>a</sup></i>	-	-0.012	0.012	0.068	-0.068	0.316	-0.295	-0.191	-	0.155	-0.403	0.321	0.580 *	-	0.215	0.254	-0.035	-0.305
<i>Fm<sup>b</sup></i>	-	0.012	-0.012	-0.068	0.068	-0.316	0.295	0.191	-	-0.155	0.403	-0.321	-0.580 *	-	-0.215	-0.254	0.035	0.305
<i>Pgi-1<sup>b</sup></i>	-	0.182	-0.182	-0.303	0.303	-0.156	0.183	-0.150	-	0.180	-0.152	0.202	-0.139	-	-0.104	0.200	-0.151	-0.121
<i>Pgi-1<sup>c</sup></i>	-	0.438	-0.438	0.167	-0.167	-0.589 *	0.593 **	0.077	-	-0.128	0.096	-0.022	-0.168	-	0.031	-0.224	0.105	0.184
<i>Pgi-1<sup>d</sup></i>	-	-0.520 *	0.520 *	-0.083	0.083	0.673 **	-0.686 **	-0.035	-	0.080	-0.054	-0.038	0.221	-	0.000	0.176	-0.065	-0.158

「-」はその対立遺伝子がある林分において検出されなかったことを示す。

\*,  $p < 0.05$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*\*\*,  $p < 0.001$ .

表 3. の続き

Allele	Amy-3 <sup>a</sup>	Amy-3 <sup>b</sup>	Amy-3 <sup>c</sup>	Amy-3 <sup>d</sup>	Amy-3 <sup>e</sup>	Amy-3 <sup>f</sup>	Amy-3 <sup>g</sup>	Aap-1 <sup>a</sup>	Aap-1 <sup>b</sup>	Aap-1 <sup>c</sup>	Fm <sup>a</sup>	Fm <sup>b</sup>	Pgi-1 <sup>b</sup>	Pgi-1 <sup>c</sup>	Pgi-1 <sup>d</sup>
Mdh-3 <sup>a</sup>	-0.141	0.474	0.315	-0.090	-0.484	-0.064	-	-0.092	0.088	-0.080	-0.062	0.062	-0.105	0.262	-0.237
Mdh-3 <sup>b</sup>	-0.198	-0.162	-0.055	0.209	0.179	-0.074	-	-0.405	-0.459	0.486	-0.095	0.095	0.464	0.213	-0.291
Mdh-3 <sup>c</sup>	0.242	0.035	-0.031	-0.189	-0.050	0.094	-	0.440	0.447	-0.476	0.114	-0.114	-0.446	-0.291	0.364
6Pg-2 <sup>c</sup>	-0.162	0.003	-0.061	0.111	0.019	0.079	-	0.114	0.307	-0.313	0.238	-0.238	-0.075	0.191	-0.173
6Pg-2 <sup>d</sup>	0.162	-0.003	0.061	-0.111	-0.019	-0.079	-	-0.114	-0.307	0.313	-0.238	0.238	0.075	-0.191	0.173
Dia-1 <sup>a</sup>	0.136	-0.204	-0.158	-0.191	0.208	0.355	-	0.414	0.154	-0.185	-0.063	0.063	-0.332	0.088	-0.027
Dia-1 <sup>b</sup>	0.047	0.063	0.235	0.164	-0.127	-0.350	-	-0.330	-0.113	0.138	0.028	-0.028	0.329	0.097	-0.154
Dia-1 <sup>c</sup>	-0.148	0.108	-0.006	-0.078	-0.052	-0.056	-	-0.080	0.135	-0.128	0.274	-0.274	-0.134	0.074	-0.048
Dia-1 <sup>d</sup>	-0.344	0.245	-0.200	0.023	-0.121	0.074	-	-0.081	-0.066	0.072	0.033	-0.033	-0.053	-0.383	0.384
Dia-2 <sup>a</sup>	0.252	-0.061	-0.278	0.154	0.074	-0.215	-	-0.134	0.014	-0.003	0.012	-0.012	0.307	-0.006	-0.048
Dia-2 <sup>b</sup>	-0.110	0.392	0.083	0.193	-0.417	0.111	-	0.024	0.007	-0.009	0.023	-0.023	-0.061	0.021	-0.009
Dia-2 <sup>c</sup>	0.022	-0.383	0.015	-0.254	0.404	-0.037	-	0.024	-0.013	0.010	-0.028	0.028	-0.048	-0.020	0.027
Dia-2 <sup>d</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Got <sup>a</sup>	-0.033	0.019	-0.046	0.390	-0.098	0.306	-	0.515	0.173	-0.211	-0.101	0.101	-0.211	-0.262	0.294
Got <sup>b</sup>	0.023	-0.381	-0.063	-0.143	0.350	0.514	-	-0.147	0.249	-0.234	-0.228	0.228	-0.245	-0.054	0.097
Got <sup>c</sup>	-0.065	0.131	0.067	0.035	-0.071	-0.667	-	-0.003	-0.323	0.320	0.083	-0.083	0.366	0.346	-0.404
Got <sup>d</sup>	0.116	0.056	-0.043	-0.190	-0.089	0.589	-	-0.195	0.270	-0.251	0.095	-0.095	-0.325	-0.408	0.457
Got <sup>e</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Amy-3 <sup>a</sup>	-0.286	-0.079	-0.208	0.142	-0.148	-	-	-0.023	0.192	-0.188	0.060	-0.060	-0.207	-0.198	0.231
Amy-3 <sup>b</sup>	-0.338	0.140	0.174	-0.948	-0.131	-	-	-0.109	-0.059	0.067	-0.051	0.051	0.014	-0.061	0.058
Amy-3 <sup>c</sup>	-0.003	-0.271	-0.125	-0.346	-0.157	-	-	-0.108	0.074	-0.065	0.488	-0.488	-0.167	-0.111	0.138
Amy-3 <sup>d</sup>	-0.014	-0.199	-0.145	-0.260	-0.078	-	-	0.247	-0.322	0.299	-0.269	0.269	0.415	-0.051	-0.024
Amy-3 <sup>e</sup>	-0.072	-0.822	0.033	-0.036	0.114	-	-	0.101	0.048	-0.055	-0.068	0.068	0.013	0.141	-0.140
Amy-3 <sup>f</sup>	0.336	-0.197	0.063	-0.141	-0.089	-	-	-0.080	0.069	-0.062	0.227	-0.227	-0.134	-0.041	0.064
Amy-3 <sup>g</sup>	-0.144	-0.116	-0.071	0.080	0.078	0.253	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Aap-1 <sup>a</sup>	-0.104	0.058	-0.151	-0.182	0.011	0.318	0.247	0.107	-0.184	-0.352	0.352	-0.194	0.136	-0.098	
Aap-1 <sup>b</sup>	0.328	-0.344	0.075	0.400	0.079	0.103	0.068	-0.099	-0.997	0.017	-0.017	-0.535	-0.035	0.130	
Aap-1 <sup>c</sup>	-0.308	0.333	-0.046	-0.366	-0.081	-0.164	-0.116	-0.093	-0.982	0.011	-0.011	0.544	0.024	-0.120	
Fm <sup>a</sup>	0.293	-0.214	0.109	0.343	0.012	-0.123	-0.209	-0.245	0.019	0.028	-1.000	-0.021	-0.177	0.176	
Fm <sup>b</sup>	-0.293	0.214	-0.109	-0.343	-0.012	0.123	0.209	0.245	-0.019	-0.028	-1.000	0.021	0.177	-0.176	
Pgi-1 <sup>b</sup>	-0.254	0.296	-0.126	0.077	-0.281	0.332	-0.104	0.280	-0.065	0.011	0.336	0.336	0.036	-0.213	
Pgi-1 <sup>c</sup>	0.125	-0.307	0.212	-0.160	0.255	0.123	0.189	0.253	0.626	-0.675	0.325	0.325	-0.335	-0.984	
Pgi-1 <sup>d</sup>	-0.054	0.234	-0.186	0.146	-0.184	-0.232	-0.168	-0.355	-0.644	0.712	-0.448	-0.448	0.047	-0.957	

「-」はその対立遺伝子がその林分において検出されなかったことを示す。

\*,  $p < 0.05$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*\*\*,  $p < 0.001$ .

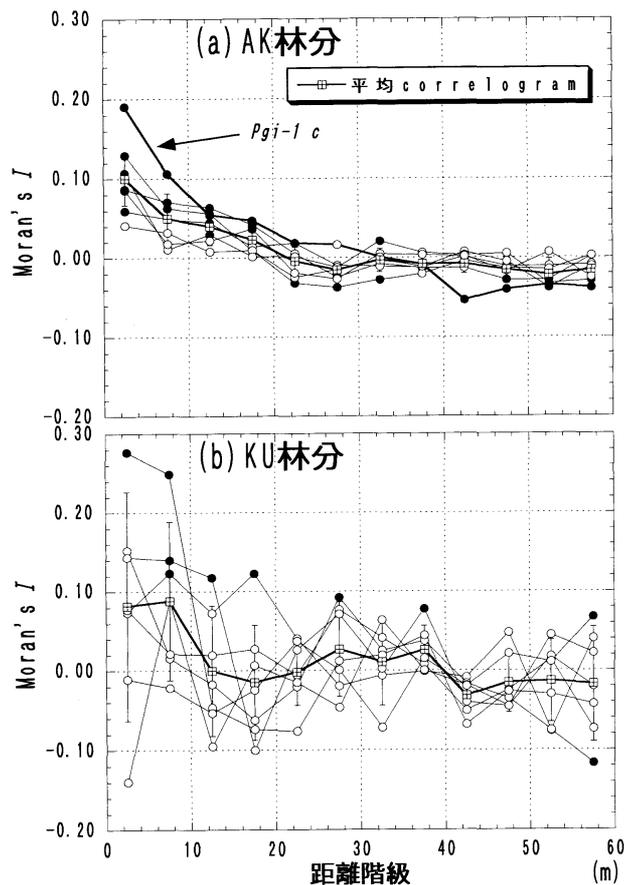


図3. AK林分(a)とKU林分(b)におけるMoran's  $I$  のコアログラムとその平均コアログラム  
 平均コアログラムの分散はブートストラップ法によって求めた。平均コアログラムの1標準偏差  
 をエラーバーで表示した。●印は5%水準で有意なMoran's  $I$  の値を示している。平均コアログ  
 ラムと5%水準で平均コアログラムと異なっていたコアログラムを太線で表示した。

距離階級ではじめて0となる。有意な負の unlike join は like join の正の連関の累積的效果と考えられている。AK林分とKU林分での有意な負の unlike join の割合は、それぞれ0.27と0.09である。有意な負の unlike join の割合は、最初の3つの距離階級ではKU林分よりAK林分の方が高い値で推移している。

### 3.4 Number of alleles in common

AK林分とKU林分におけるNACの全平均とその標準偏差は、 $1.684 \pm 0.001$ と $1.649 \pm 0.002$ であり、両者は0.1%水準で異なった。2林分のNACの値を図5に示した。AK林分においては、NACは最初の3距離階級では有意な正の値を、第5・第6距離階級では有意な負の値を示し、距離による隔離 (isolation by distance) 下で期待されるパターンを示した。KU林分のNACは第2距離階級と第8距離階級以外は有意な値を示さなかった。

### 3.5 近交係数と連鎖不平衡

AK林分の近交係数 ( $0.055 \pm 0.067$ ) は、有意ではないが、KU林分の近交係数 ( $0.042 \pm 0.080$ ) よりわずか

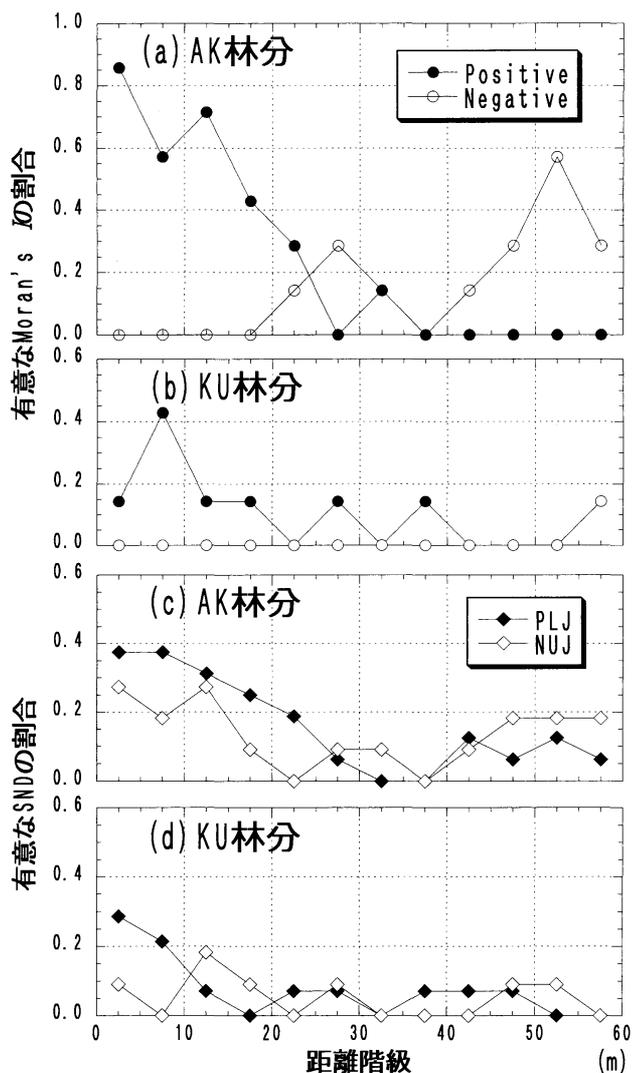


図4. AK林分とKU林分における有意な正の値を示したMoran's *I*とSNDの割合

AK林分とKU林分における有意な正の値を示したMoran's *I*の割合を(a)と(b)に、AK林分とKU林分における有意な正の値を示したlike join (PLJ)と有意な負の値を示したunlike join (NUJ)の割合を(c)と(d)に表示した。

に高い値を示した(表2)。Hardy-Weinbergの平衡下で期待される頻度からの遺伝子型頻度の偏りや連鎖不平衡は、KU林分では認められなかったが、AK林分においてはそれらが認められた(表4)。Aap-1遺伝子座における遺伝子型頻度は、0.1%水準でHardy-Weinbergの平衡下で期待される頻度から偏っていた。この遺伝子座の近交係数は0.209でHardy-Weinbergの平衡下で期待されるよりもホモ接合体が多いことを示している。Aap-1遺伝子座と他の遺伝子座との8組の遺伝子座の組み合わせにおいては、少なくとも5%水準の連鎖不平衡が認められた。Aap-1遺伝子座を考慮から除外したとしても、なおMdh-3とAmy-3、Dia-1とAmy-3、Dia-2とGotとGotとFmの4組の遺伝子座の組み合わせにおいて連鎖不平衡が存在した。

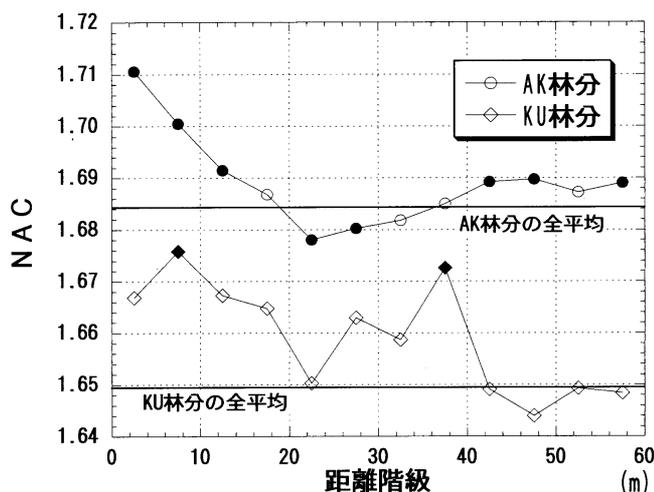


図 5. AK林分とKU林分におけるNACのコアログラム

AK林分とKU林分におけるNACの全平均を太線で表示した。●印は5%水準でNACの全平均から偏っているNACの値を示している。NACの分散はブートストラップ法によって算出した。NACの1標準偏差をエラーバーで表示した。

表 4. AK林分の9遺伝子座における遺伝子型頻度のHardy-Weinberg平衡下で期待される頻度からの偏りと連鎖不平衡についての $\chi^2$ 検定

No.遺伝子座	遺伝子型 頻度の偏り	連鎖不平衡								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	<i>Mdh-3</i>		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	*	n.s.	n.s.
2	<i>6Pg-2</i>			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.
3	<i>Dia-1</i>				n.s.	n.s.	*	*	n.s.	n.s.
4	<i>Dia-2</i>					*	n.s.	*	n.s.	n.s.
5	<i>Got</i>						n.s.	*	*	n.s.
6	<i>Amy-3</i>							*	n.s.	n.s.
7	<i>Aap-1</i>	***							*	*
8	<i>Fm</i>									n.s.
9	<i>Pgi-1</i>									

「n.s.」は有意ではないことを、「\*」、「\*\*\*」はそれぞれ5%水準、0.1%水準で有意なことを表す。

### 3.6 自己間引きプロセスのシミュレーションとその遺伝構造に対する影響

連鎖不平衡を保持している4組の遺伝子座の組み合わせ（以下連鎖不平衡保持遺伝子座対）における2遺伝子座遺伝子型（two-locus genotype）の分布様式を、SNDを計算することによって定量化した。4組の連鎖不平衡保持遺伝子座対において、13の2遺伝子座遺伝子型のlike joinの内の4つ（0.31）が第1距離階級で有意な正のSNDを示した（表5）。現段階ではAK林分の個体密度は非常に高く（631.2本/ha）、認められた連鎖不平衡や2遺伝子座遺伝子型の集中分布は、自己間引きプロセスの過程で消滅してしまうかもしれないので、それを確かめるために自己間引きプロセスのシミュレーションを試み、自己間引きプロセスの段階ごとにNACやI、SNDを算出した（表5）。*Aap-1* 遺伝子座における遺伝子型頻度の偏りは3USPまでに有意でなくなった。4組の連鎖不平衡保持遺伝子座対における2遺伝子座遺伝子型のlike joinの有意なSNDの値は、期待されたように4USPまでに消滅した。IやSNDの第1距離階級における有意な正の値の割合も減少した。*Amy-3*と*Dia-1* 遺伝子座対における連鎖不平衡は消えたが、他の3組の遺伝子座対における連鎖不平衡は、かえって有意性が高くなった。7USPにおけるNACの全

表5. AK林分のデータを用いた自己間引きプロセスのシミュレーションによる連鎖不平衡と第1距離階級における有意な正のSNDの割合の推移

シミュレーション期間 (USP)	0	1	2	3	4	5	6	7
生存個体の密度 (本/ha)	631.2	513.0	402.6	319.5	245.5	203.9	172.7	141.6
連鎖不平衡								
<i>Amy-3</i> & <i>Mdh-3</i>	*	***	***	***	***	***	***	***
<i>Amy-3</i> & <i>Dia-1</i>	*	n.s.	*	*	*	*	*	n.s.
<i>Got</i> & <i>Dia-2</i>	*	*	*	*	*	*	**	**
<i>Got</i> & <i>Fm</i>	*	*	*	*	*	*	*	**
連鎖不平衡保持遺伝子座対における2遺伝子座遺伝子型のlike joinのSNDの内の有意な正の値の割合								
<i>Amy-3</i> & <i>Mdh-3</i>	2/5	2/5	1/5	1/5	0/3	0/3	0/2	0/0
<i>Amy-3</i> & <i>Dia-1</i>	1/3	0/3	0/3	0/3	0/2	0/2	0/2	0/0
<i>Got</i> & <i>Dia-2</i>	1/2	1/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/1	0/1
<i>Got</i> & <i>Fm</i>	0/3	1/3	0/3	0/3	0/2	0/2	0/2	0/1

「n.s.」は有意ではないことを、「\*」、「\*\*」、「\*\*\*」はそれぞれ5%水準、1%水準、0.1%水準で有意なことを表す。有意なSNDの割合を示した分数の分母は、「2. 5. Spatial autocorrelation」の項に示した基準を満たしたlike joinの数である。

平均と標準偏差は $1.665 \pm 0.002$ で、シミュレーション前の値 (1.684) よりは減少したが、KU林分の値とはなお0.1%水準で異なった。7USPでのNACのコアレログラムを図6に示した。第二距離階級のNACは5%水準で有意であった。もし最初の2距離階級を一括して取り扱おうとすれば、NACのコアレログラムは、多遺伝子座遺伝子型 (multi-locus genotype) での遺伝子の集中分布が存在することを示している。第1距離階級のNACの値はかなり増加しており ( $\Delta=0.075$ )、シミュレーション後の全平均の減少は、主として個体間距離の長い距離階級によっていることは興味深い。

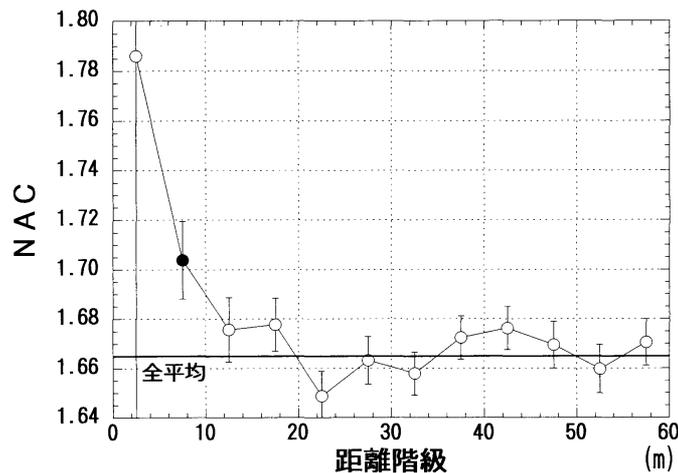


図6. 自己間引きプロセスのシミュレーションにおける7USPのNACのコアレログラム

NACの全平均を太線で示した。●印は5%水準でNACの全平均から偏っているNACの値を示している。NACの分散はブートストラップ法によって算出した。NACの1標準偏差をエラーバーで表示した。

## 4 考 察

### 4.1 多対立遺伝子遺伝子座における対立遺伝子のAFS間での負の相関

Spatial autocorrelationを用いた林分内遺伝構造の解析の際、2対立遺伝子遺伝子座 (diallelic locus) の一方の対立遺伝子は解析から除外した。対立遺伝子が2つしか存在しない遺伝子座においては、両対立遺伝子のAFS間に相関係数、-1の負の相関があり、それら両対立遺伝子のコアレログラムは全く同一になるからである。このことは、遺伝構造についてこの両対立遺伝子が全く同一の情報を供していることを意味し、対立遺伝子のランダムなサンプリングという原則から外れることになる。このような論理から、2対立遺伝子座の一方の対立遺伝子は通常解析から除外される。対立遺伝子数が3対立遺伝子以上の遺伝子座においても、対立遺伝子のAFS間に負の相関がみられることがある。表3に示したように、AK林分とKU林分においては、AFSに負の相関を持った対立遺伝子の組み合わせ (以下、対立遺伝子対) が22組みられた。その内の5組は対立遺伝子数が2の遺伝子座で、残りの17組 (77.3%) は対立遺伝子数が3以上の遺伝子座であった。その17組の相関係数の平均と標準偏差は、 $-0.875 \pm 0.129$ で、その内の16組は0.1%水準で有意であった。17組の対立遺伝子対の内11の対立遺伝子対は、実際に統計的に有意な

相関のあるコアログラムを生成した。

類似したAFSは類似したコアログラムを生成するので (Sokal & Oden, 1978b; Sokal & Wartenberg, 1983), 多くの研究者は通常ランダムではない対立遺伝子のサンプリングを回避するために2対立遺伝子遺伝子座の一方の対立遺伝子を解析から除外する。しかし, もしランダムではない対立遺伝子のサンプリングを回避することが目的であるとすれば, AFSに負の相関が認められた対立遺伝子対の一方を全て解析から除外することが論理的にはより適切であると考えられる。そこで, 結果でも述べたように, 本研究においてはAFSに負の相関が認められた対立遺伝子対の一方を全て解析から除外した。

#### 4.2 遺伝的多様性

AK林分における $N_e$ ,  $H_s$ と $H_t$ の値はKU林分のものよりわずかに低い値を示した。近交係数については, AK林分の値はKU林分の値よりもわずかに大きな値を示した。NACの全平均については, AK林分の値はKU林分の値よりも有意に大きな値を示し, AK林分においては個体間において遺伝的により類似しており, 遺伝的変異が有意に少ないことを示した。NACはここで用いられているその他の遺伝的多様性を表す指標よりも遺伝的多様性の差異に敏感であると考えられる。それは, 他の指標の分散が解析に用いられている遺伝子座数によっているのに対し, NACの分散は解析に用いられているサンプル数を $n$ とすれば $n(n-1)/2$ によるからである。AK林分は1920年代に母樹を保残して伐採がされており, その際母樹の個体密度は著しく減少した(調査地内ではその伐採の際に保残されたと考えられる個体の密度は6.5本/haであったと推定された)。AK林分で認められた, わずかではあるが有意に少ない遺伝的多様性は, 伐採の際の創始者効果に帰せられると考えられる。もし花粉によるジーンフローがあったとすれば, 伐採によってもたらされた遺伝的多様性の減少の程度は花粉によるジーンフローによって弱められたであろう(下記参照)。

#### 4.3 林分内遺伝構造

個体間距離の短い距離階級における有意な正の $I$ やSNDの割合は個体間距離の長い距離階級においてよりも高く(図4), 両林分において遺伝子の集中分布(genetic clustering)が存在することを示している。しかし, その程度は林分間で著しく異なった。KU林分において第1距離階級における有意な正の $I$ (0.14)とSND(0.29)の割合は, いくつかの針葉樹で認められた遺伝構造よりも顕著であった。有意な正の $I$ の割合は, *Picea mariana* (Mill.) B.S.P.の2林分を解析した事例では8~14%(Knowles, 1991), *Pinus banksiana* Lamb.の3林分の例では2~9%(Xie & Knowles, 1991)であった。有意な正のSNDの割合は*P. contorta* Dougl. spp. *Latifolia* (Engelm.) Critchfieldの2林分の例では7%(Epperson & Allard, 1989)であった。しかし, KU林分で認められた遺伝構造はこれまでに解析された他のブナ科植物の範囲内の値であった。有意な正の $I$ の割合は, *Quercus laevis* Walt.の1林分を解析した例では67%(Berg & Hamrick, 1995), *Q. macrocarpa* Michx.の1林分を解析した例では44%(Gebrek & Knowles, 1994), *Fagus crenata* Blumeの1林分を解析した例では25%であった(Kawano & Kitamura, 1997)。一方, 有意な正のSNDの割合は, フランスの*Fagus sylvatica* L.の2林分を解析した例では10~14%(Merzeau et al., 1994), イタリアの*Fagus sylvatica* L.の14林分を解析した例では0~25%であった(Leonardi & Menozzi, 1996)。限られた種子散布がこのような結果に関連しているものと思われる。柳谷ら(1969)は, 6回の調査を通して, 孤立母樹の場合, 豊富な種子散布は母樹から10m以上の距離で急激に減少したと報告し,

30mを越えて種子が散布されることはなかったと報告している。前田(1988)も孤立母樹から種子散布を調査した際に、健全種子が25~30mを越えて散布されることはなかったと報告している。これらの結果が示しているように、ブナにおいても種子散布の範囲は限られている。Kawano & Kitamura(1997)は、小川学術参考林のブナ個体群において、任意の個体を中心としてその個体の親となった個体が86.5%の確率で含まれる範囲として定義される genetic neighborhood area (A) を3,050~4,091m<sup>2</sup>と推定した。これは半径31.2~36.1mの円に相当する。また、Troggio *et al.* (1996)は*Fagus sylvatica* L.の1林分を解析し、花粉によるジーンフローの平均距離は31.7mと推定した。このように、ブナにおける花粉によるジーンフローは種子によるジーンフローの範囲より広いと考えられる。Demesure *et al.* (1996)は*Fagus sylvatica* L.85集団を解析し、母性遺伝するcpDNA ( $G_{ST} = 0.83$ )は核由来のアイソザイム ( $G_{ST} = 0.054$ )より高度に遺伝的に分化していることを明らかにした。Tomaru *et al.* (1998)も*Fagus crenata* Blume17集団において母性遺伝するmtDNA ( $G_{ST} = 0.963$ )は核支配のアイソザイム ( $G_{ST} = 0.039$ )と遺伝的分化の程度が著しく異なることを見いだした。これらの知見は、花粉によるジーンフローが種子によるジーンフローよりも高いレベルにあることを示している。Tomaru *et al.* (1997)は世代あたりの移住個体数 ( $N_m$ )の平均は6.3であると推定している。これは集団間の遺伝的分化を妨げるのに必要と考えられているレベル ( $N_m > 1$ )よりも高い。これらの結果も、ブナの花粉によるジーンフローは、種子によるジーンフローの範囲よりも広く、それが常染色体上の遺伝的分化と母性遺伝するオルガネラDNA上の遺伝的分化に対照的な結果をもたらしていると考えられる。

AK林分における有意な正の  $I$  (0.86) とSND (0.38) の割合は、KU林分やブナ科の他樹種の値に比べてかなり高い。AK林分における森林伐採がこれと密接に関係しているものと思われる(下記参照)。AK林分の個体間距離の長い距離階級(40m以上; 図4a)においては有意な負の  $I$  が頻繁にみられ、これは個体間距離がこの程度離れた個体間における遺伝的な非類似性を示している。これは現在のAK林分の成立にかかわった限られた個体数の個体群が異なった遺伝子型を持って散在していたためと考えられる。 $I$  の2林分における14コアログラムの内の13は平均コアログラムから異ならず、これら13対立遺伝子に対して自然淘汰が作用しているとは考えられなかった。AK林分の  $Pgi-I^*$  対立遺伝子のコアログラム(第一距離階級の  $I$  が5%水準で平均コアログラムと異なった)のみが平均コアログラムと異なった(図3a)。胸高直径が70cm以上の、伐採時母樹として保残されたと思われる個体の内の2個体が  $Pgi-I$  遺伝子座において  $c/d$  遺伝子型を保有しており(図7)、その遺伝子型を持っている南側の個体の周囲にこの遺伝子型を持った個体群のクラスターがみられる。このクラスターがこの  $Pgi-I^*$  対立遺伝子のコアログラムが平均コアログラムから偏っていることに関与していると考えられる。

#### 4.4 2林分間での遺伝構造の差異

AK林分とKU林分での解析結果は、いくつかの点で異なっていた。1) KU林分では遺伝子型頻度のHardy-Weinberg平衡からの偏りや連鎖不平衡は認められなかったが、AK林分においては  $Aap-I$  遺伝子座において遺伝子型頻度の偏りが認められると共に、4組の遺伝子座で連鎖不平衡が認められた(表4)。2) AK林分の第1距離階級における有意な正の  $I$  (0.86) とlike join (0.38) の割合は、KU林分のそれらの値(0.14と0.29; 図4)よりも高かった。3) AK林分のNACの全平均は、KU林分の値よりも0.1%水準で高かった。AK林分において1920年代に行われた森林伐採による創始者効果が、これらの差異に最も関わっていると考えられた。

$Aap-I$  遺伝子座と他の8座との間に認められた連鎖不平衡は、 $Aap-I$  遺伝子座における遺伝子型頻度の偏りに帰

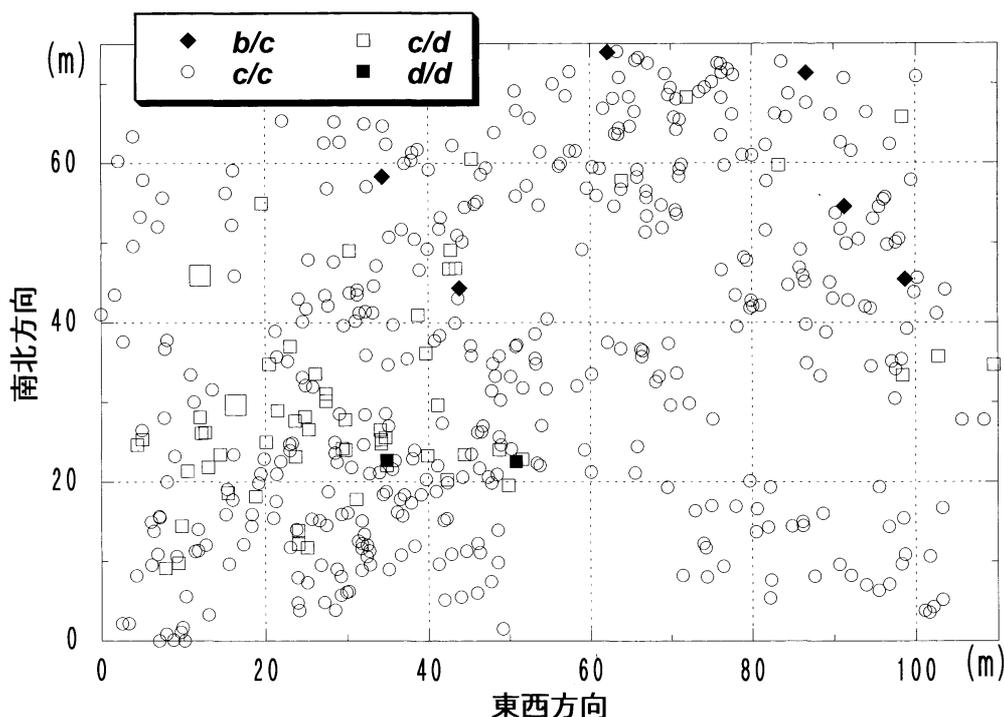


図7. AK林分のPg-I 遺伝子座における4 遺伝子型の散布図

遺伝子型 *c/d* を保持している胸高直径70cm以上の2 個体を大きな□印で示した。南側に位置している個体の周囲に遺伝子型 *c/d* を持った個体群が分布している。

することができるが、他の4組の遺伝子座対における連鎖不平衡についてはそれでは説明がつかない (表4)。AK林分での伐採による急激な個体数の減少は、保残された母樹個体群の遺伝的な組成に遺伝的浮動を引き起こしたと考えられる (Hartl & Clark, 1997)。母樹の個体密度の減少は、それぞれの母樹に由来する半兄弟個体群の分布の重複の程度を減少させ、結果として遺伝子の集中分布の程度を増加させたものと思われる。Young & Merriam (1994) は *Acer saccharum* Marsh. について分断化された (fragmented) 天然林4 集団と連続分布した (continuous) 天然林4 集団を解析し、分断化された集団においては遺伝子型の混合の度合いが連続分布した集団よりも低いことを見いだした。Knowles *et al.* (1992) も、*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch 集団において限られた個体数の母樹から更新した集団においては遺伝構造が顕著であると報告している。

#### 4.5 自己間引きプロセスの遺伝構造と遺伝的多様性に対する影響

AK林分における現在の個体密度はかなり高い (631.2本/ha)。解析によって認められた2林分間での遺伝構造の違いが自己間引きプロセスによって少なくなるのかを知るの重要である。自己間引きプロセスのシミュレーションにおいては、4組の連鎖不平衡保持遺伝子座対における2遺伝子座遺伝子型の集中分布は減少し、4USPまでに有意な集中分布は認められなくなった。有意な正の *I* とSNDの割合もシミュレーションでは減少した。遺伝子の集中分布が弱まった理由としては、シミュレーションにおいては交配・更新のプロセスが含まれておらず、シミュレー

ジョン集団における個体数は一貫して減少していることが考えられる。NACのコアレログラムは、7USP後もなお遺伝的クラスタリングが存在していることを示唆している。NACは多数の遺伝子座によっているので、個々の遺伝子座におけるかすかな遺伝子の集中分布の累積的な効果を検出することができると考えられる。そのため、NACはMoran's  $I$ やSNDよりも敏感に林分内の遺伝構造を検出できるのであると考えられる。シミュレーションによってNACの全平均は1.684から1.665に減少したが、その値はなおKU林分のNACの全平均(1.649)よりも高く、AK林分における少ない遺伝的多様性と高い遺伝的な類似性を示している。3組の連鎖不平衡保持遺伝子座対における2遺伝子座遺伝子型の集中分布はシミュレーションの途中で消滅したが、連鎖不平衡そのものは依然残った。任意の1遺伝子座におけるにおける遺伝子型頻度の偏りは1回の任意交配によって解消するが、創始者効果による連鎖不平衡は数世代残るとされている(Hartl & Clark, 1997)。

#### 4.6 林分内遺伝構造の観点からみた遺伝資源の保全と管理

AK林分における森林伐採によって、わずかではあるが統計学的に有意な遺伝的多様性の減少と遺伝子の集中分布の程度の増大が、限られた個体数の母樹に由来する半兄弟個体群の個体分布の重複の減少によって引き起こされたと考えられた。しかし、この研究で行った自己間引きプロセスのシミュレーションにおいて遺伝構造の変化についてはそのほとんどの変化が除去されたので、その影響は恐らく一時的な効果しか持たない可能性が示唆された。しかし、シミュレーションの結果によると、連鎖不平衡と減少した遺伝的多様性については自己間引き後も集団内に存続するであろうことが示唆された。この結果は、減少した遺伝的多様性と連鎖不平衡が今後数世代にわたって影響を及ぼしうる可能性を示唆した。多様性の減少は、近交弱勢の潜在的危険性を高めると思われ、連鎖不平衡の存在は集団内における遺伝子の組成に歪みを生じさせることを意味する。元来集団が保持している遺伝子の組成が、個々の環境に最も適応しているとすれば、連鎖不平衡は次世代の集団の適応性を減少させる可能性をも内に含むと考えられる。

### 謝 辞

本研究の実施にあたっては、栗駒山麓の試験地については平吹喜彦博士(仙台教育大学)をはじめ、原正利博士(千葉県立中央博物館)、竹原明秀博士(岩手大学)に、秋田駒ヶ岳山麓のブナ林については秋田県田沢湖町役場管財課に、試験地における調査を快く承諾していただいた。試験地での測定にあたっては、河野耕蔵氏(林木育種センター)、向田稔氏(東北育種場)、植田守氏(林木育種センター)に特にご協力頂いた。アイソザイム分析にあたっては、千葉勢津子氏(林木育種協会)をはじめ、千葉里香氏(林木育種センター)、若井知鶴氏(東北育種場)にご協力いただいた。この他にも、太田昇氏(林木育種協会)、西村慶二氏(関西育種場)、斉藤栄五郎氏、佐藤康志氏(東北育種場)にもご協力いただいた。また、戸丸信弘博士(名古屋大学農学部)、宮浦富保博士(林木育種センター)、津村義彦博士(森林総合研究所)に多くの助言をいただいた。これらのひとつ、ひとつの協力と支援なくして本研究を行うことはできなかつた。ここに感謝の意を表します。

## 引用文献

- 1) BERG, E. E. and HAMRICK, J. L. : Fine-scale genetic structure of a turkey oak forest. *Evolution*, 49, 110-120 (1995)
- 2) DAVIS, B. J. : Disc electrophoresis - II : method and application to human serum proteins. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 121, 404-427 (1964)
- 3) DEGEN, B., GREGORIUS, H.-R. and SCHOLZ, F. : ECO-GENE, a model for simulation studies on the spatial and temporal dynamics of genetic structures of tree populations. *Silvae Genet.*, 45, 323-329 (1996)
- 4) DEMESURE, B., COMPS, B. and PETIT, R. J. : Chloroplast DNA phylogeography of the common beech (*Fagus sylvatica*) in Europe. *Evolution*, 50, 2515-2520 (1996)
- 5) EPPERSON, B. K. and ALLARD, R. W. : Spatial autocorrelation analysis of the distribution of genotypes within populations of lodgepole pine. *Genetics*, 121, 369-378 (1989)
- 6) GEBREK, T. and KNOWLES, P. : Genetic architecture in bur oak, *Quercus macrocarpa* (Fagaceae), inferred by means of spatial autocorrelation analysis. *Pl. Syst. Evol.*, 189, 63-74 (1994)
- 7) HAMRICK, J. L., GODT, M. J. W. and SHERMAN-BROYLES, S. L. : Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests.*, 6, 95-124 (1992)
- 8) ———, MURAWSKI, D. A. and NASON, J. D. : The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of tropical tree populations. *Vegetatio*, 107/108, 281-297 (1993)
- 9) HARTL, D. L. and CLARK, A. G. : Principles of Population Genetics. Sinauer Associates, Sunderland, MA (1997)
- 10) Horikawa, Y. : Atlas of the Japanese flora, an introduction to plant sociology of East Asia. Gakken, Tokyo (1972)
- 11) 環境庁 : 第3回自然環境保全基礎調査. 植生調査報告書 (全国版). (1988)
- 12) KAWNO, S. and KITAMURA, K. : Demographic genetics of the Japanese beech, *Fagus crenata*, in the Ogawa forest preserve, Ibaraki, central Honshu, Japan. III. Population dynamics and genetic substructuring within a metapopulation. *Pl. Sp. Biol.*, 12, 157-177 (1997)
- 13) KIMURA, M. and CROW, J. F. : The number of alleles that can be maintained in a finite population. *Genetics*, 49, 725-738 (1964)
- 14) KNOWLES, P. : Spatial genetic structure within two natural stands of black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.). *Silvae Genet.*, 40, 13-19 (1991)
- 15) ———, PERRY, D. J. and FOSTER, H. A. : Spatial genetic structure in two tamarack [*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch] populations with differing establishment histories. *Evolution*, 46, 572-576 (1992)
- 16) LEONARDI, S. and MENOZZI, P. : Spatial structure of genetic variability in natural stands of *Fagus sylvatica* L. (beech) in Italy. *Heredity*, 77, 359-368 (1996)
- 17) LEWIS, P. O. and ZAYKIN, D. : Genetic data analysis: computer program for the analysis of allelic data. Version 1.0 (d12). Free program distributed by the authors over the internet from the GDA Home Page at <http://chee.unm.edu/gda/> (1999)
- 18) ORSTEIN, L. : Disk electrophoresis - I : background and theory. *Ann. N. Y. Aca. Sci.*, 121, 321-349 (1964)
- 19) 前田禎三 : ブナの更新特性と天然更新技術に関する研究, 宇都宮大学農学部学術研究特輯, 46, 1~79 (1988)
- 20) MERZEAU, D., COMPS, B., THIEBAUT, B., CUGUEN, J. and LETOUZEY, J. : Genetic structure of natural stands of *Fagus sylvatica* L. (beech). *Heredity*, 72, 269-277 (1994)
- 21) 根井正利 : “分子進化遺伝学” 初版 五条堀孝・斎藤成也訳, 培風館, 433pp. (1990)

- 22) SAS : SAS/STAT User's guide, Release 6.0.3 Edition. 1028pp, SAS Institute Inc., Cary, NC. (1988)
- 23) SAS : SAS/STAT Software: Changes and enhancements through Release 6.11. 1106pp, SAS Institute Inc., Cary, NC. (1996)
- 24) SIDAK, Z. : Confidence regions for the means of multivariate normal distributions. J. Am. Stat. Ass., 62, 626-633 (1967)
- 25) SOKAL, R. R. and JACQUEZ, G. M. : Testing inferences about microevolutionary processes by means of spatial autocorrelation analysis. Evolution, 45, 152-168 (1991)
- 26) ——— and ODEN, D. L. : Spatial autocorrelation in biology. 1. Methodology. Biol. J. Linn. Soc., 10, 199-228 (1978a)
- 27) ——— and ODEN, D. L. : Spatial autocorrelation in biology. 2. Some biological implications and four applications of evolutionary and ecological interest. Biol. J. Linn. Soc., 10, 229-249 (1978b)
- 28) ——— and WARTENBERG, D. E. : A test of spatial autocorrelation analysis using an isolation-by-distance model. Genetics, 105, 219-237 (1983)
- 29) ———, ODEN, D. L. and THOMSON, B. A. : A simulation study of microevolutionary inferences by spatial autocorrelation analysis. Biol. J. Linn. Soc., 60, 73-93 (1997)
- 30) SURLS, S. E., ARNOLD, J., SCHNABEL, A., HAMRICK, J. L. and BONGARTEN, B. C. : Genetic relatedness in open-pollinated families of two leguminous tree species, *Robinia pseudoacacia* L. and *Gleditsia triacanthos* L. Theor. Appl. Genet., 80, 49-56 (1990)
- 31) 田沢湖町教育委員会 : “田沢湖町史” 「田沢湖町史」編纂委員会編集, 1016pp. (1966)
- 32) TOMARU, N., MITSUTSUJI, T., TAKAHASHI, M., TSUMURA, Y., UCHIDA, K. and OHBA, K. : Genetic diversity in *Fagus crenata* (Japanese beech): influence of the distributional shift during the last-Quaternary. Heredity, 78, 241-251 (1997)
- 33) ———, TAKAHASHI, M., TSUMURA, Y., TAKAHASHI, M. and OHBA, K. : Intraspecific variation and phylogeographic patterns of *Fagus crenata* (FAGACEAE) mitochondrial DNA. Am. J. Bot., 85, 629-636 (1998)
- 34) TROGGIO, M., DIMASSO, E., LEONARDI, S., CERONI, M., BUCCI, G., PIOVANI, P. and MENOZZI, P. : Inheritance of RAPD and I-SSR markers and population parameters estimation in European beech (*Fagus crenata* L.). For. Genet., 3, 173-181 (1996)
- 35) 津村義彦・戸丸信弘・陶山佳久・モハマド=ナウム・大庭喜八郎 : アイソザイム実験法, 筑大演報, 6, 63~95 (1990)
- 36) 生方正蔵・板鼻直栄・河野耕蔵 : ミズナラ天然林の遺伝的構造と近交弱勢による交配実態の推定, 日林誌, 81, 280~285 (1999)
- 37) XIE, C. Y. and KNOWLES, P. : Spatial genetic substructure within natural populations of jack pine (*Pinus banksiana*). Can. J. Bot., 69, 547-551 (1991)
- 38) 柳谷新一・金豊太郎・小西明 : 低木類を刈払いしたブナ保残木作業における更新初期の成績, 林試東北年報, 10, 124~135 (1969)
- 39) YOUNG, A. G. and MERRIAM, H. G. : Effects of forest fragmentation on the spatial genetic structure of *Acer saccharum* Marsh. (sugar maple) populations. Heredity, 72, 201-208 (1994)

## Genetic Structure and Variability of Two Japanese Beech (*Fagus crenata* Blume) Stands

Makoto TAKAHASI <sup>(1)</sup>

**Summary :** The genetic structure and variability of two Japanese beech (*Fagus crenata* Blume) stands were investigated. Six hundred and sixty beech trees, covering two hectares in total, were mapped and genetically analyzed using nine isozyme loci encoding eight enzyme systems. The proportion of polymorphic loci, the average number of alleles per locus, the effective number of alleles per locus, the expected heterozygosity and the observed heterozygosity were 78%, 3.3, 1.31, 0.200 and 0.189, respectively, in a secondary stand (designated AK) cut during the 1920s. Corresponding figures were 78%, 3.3, 1.33, 0.203 and 0.193, respectively, in a primary stand designated KU. The inbreeding coefficient and the grand mean of the number of alleles in common (NAC) were 0.055 and 1.684 in AK, and 0.042 and 1.649 in KU, respectively. The genetic variability was slightly but significantly lower in AK. The genetic structure of the two stands was strikingly different, reflecting their contrasting histories in relation to forest cutting. The proportions of positively significant Moran's I and SND values found in the shortest distance class were 0.86 and 0.38 for AK, and 0.14 and 0.29 for KU, respectively. Furthermore, significant linkage disequilibrium was observed in AK, but none at all in KU. To examine which, if any, differences in the genetic structure would be likely to influence succeeding generations, we simulated a self-thinning process. The simulation suggested that reduced genetic variability and linkage disequilibrium would have significant influence in the AK stand for several generations. Reductions in variability imply a higher potential for inbreeding depression, and the existence of linkage disequilibrium means distortions in the composition of the gene sets in the population. If the natural composition of the gene sets is assumed to be the most highly adapted to a given environment, linkage disequilibrium would also imply reductions in the adaptability of populations in succeeding generation.

---

(1) Tohoku Regional Breeding Office, Forest Tree Breeding Center  
95, Oosaki, Takizawa, Iwate 020-0173 Japan