

北海道地方におけるウダイカンバの変異

1. 次代群の生長と産地環境との関係

およびそのグループ分け

畠山末吉*・安達芳克*

Geographic variation of birch species in Hokkaido

1. Clustering of population and correlations between progeny performance and characteristics of native habit

By Suekichi HATAKEYAMA* and Yoshikatsu ADACHI*

はじめに

天然分布のひろい樹種は、その地域によって個体や集団のいろいろな形質に差異がみられる。地域に関連した表現型の変異は集団のおかれた環境条件と集団の遺伝構成、およびこれら2要因の交互作用によってきまる。

環境変異は生育地域の個体にあたえられるいろいろな環境条件によってひきおこされ、地域に関連する遺伝変異は、集団にふくまれる遺伝子の種類と頻度の変化によっておきる。遺伝変異の原因は突然変異の圧力、各遺伝子型にたいする自然淘汰、他集団からの遺伝子の移入、遺伝子の機会的浮動の4つの要因とこれらの交互作用によるものと考えられる。

個体間の遺伝的な不均質は、突然変異や雑種などに起因する。このような個体間の遺伝変異が集団に保持され品種間変動の基礎になっている。もしそれぞれの地域なり集団が、ちがった環境条件のもとにおかれていて、それらの地域間に性的隔離があれば、それぞれの地域なり集団の間に遺伝的な変異がおきるであろう。あたえられた生育環境にたいし、遺伝的にもっとも適応的な植物は、不適応なものと比較し、数量的にも大量に生存し、よく繁殖する。しかし、自然淘汰がつよくはたらくためには、その種の分布範囲全域にわたって、個体間や集団間に無作為的な交配がおこらないような何らかの生理的隔離がなければならぬ。林木における隔離は、花粉や種子の飛散距離が制限因子となる。

自然淘汰は、地理的変異のもっとも大きな原因であるが、そのほか遺伝子の機会的浮動による無作為な遺伝子型の固定化も地理的変異の原因である。機会的浮動は、かならずしも生育地域間に環境的な差異がなくても、集団が小さく、しかも集団間に隔離が存在する場合におきる。

地理的変異は変異をおこさせている原因によりそれぞれ特徴的な変異のパターンをしめす。一般に気象要因は自然淘汰圧の中でもっとも重要なものである。気象条件はその樹種の全分布域にわたって徐々に変化するから、大抵の場合、変異が連続的になるか、または地理的勾配をしめす。しかし相対的には均一でも、不連続的に変わる生育環境が変異の原因である場合には、地理的に不連

* 北海道立林業試験場 Hokkaido Forest Experiment Station, Bibai, Hokkaido

続な変異をしめす集団や生態系がつくられるだろう。同様に、過去に隔離があっても、現在隔離がなかったり、その逆の場合、あるいは両者が結びついて作用しあっていたら、地理的勾配や生態系的な変異の両者がおきよう。

林木集団の地理的変異に関する研究は数多い。地理的変異の性質、つまり変異の構成要素が環境的か遺伝的かは、実際の林業にとって重要である。もし林業上の重要形質の変異が遺伝的要因に支配されていれば、造林の実行上、種子の産地は極めて重要になってくる。同様に育種家は、よりすぐれた系統をつくりだすため、そのような変異を利用することになる。

北海道に分布する植物の地理的変異に関する研究は数多く、アカトドマツ (*Abies scalinensis* FR. SCHM.) とアオトドマツ (*Abies sachalinensis* FR. SCHM. var. *mayriana* MIYABE et KUDO) の地理的分布について原田・柳沢 (1946) 柳沢 (1965) の研究が報告された。そのほかトドマツの重要形質の地理的変異について久保田 (1965), 柳沢・岡田 (1966) 玉利 (1965), 岡田 (1966), 向出ら, (1966) の報告がある。またエンレイソウの自然集団の変異について倉林ら, (1956) 鮫島 (和) (1958) の研究が報告されている。

邦産のウダイカンバ (*Betula maximowicziana* REGEL.) の地理的変異について STERN (1964) が西ドイツのシュマレンベックでおこなった報告がある。

私たちの研究では、本道に天然分布しもっとも重要な道産広葉樹材の1つであるウダイカンバの重要形質についてつぎの事項を報告する。1) 地理的な分布に起因する地域、林分間の変動と林分内の母樹間の変動の大きさを比較する。2) 地理的変異について類型化を試みる。3) 地理的変異がある場合その原因が何かを考える。

材 料

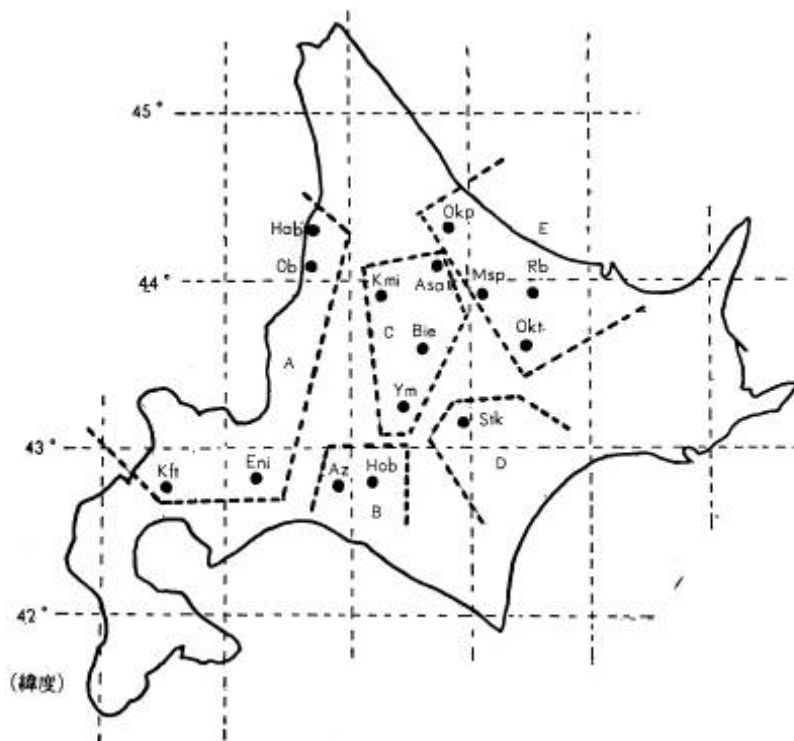
ウダイカンバは北海道、南千島 (国後島)、本州中部に分布する。1945年、北海道の国有林、道有林、大学演習林におけるウダイカンバの蓄積調査により、ほぼ全道的に分布していることがたしかめられたが、とくに蓄積の多い地方は本道せき梁山脈に沿う奥士別、下川、上川、金山、清水、振内と恵庭地方である。少ない地方は宗谷支庁管内でさらに渡島半島のブナ林帯も比較的少ない (中島, 1952)。ウダイカンバの種内変異として、いわゆるマカンバとメジロカンバがあるといわれ、一般にメジロカンバはマカンバに比較し初期生長が早く早生型で寿命が短いといわれるが、葉、枝条、樹型などの外部形態により両者を区別することは困難である。したがって、この研究ではあらかじめ両者を区別せずに無作為的に材料を蒐集した。

地域の区分けは産地試験と同じやり方で、山内 (1948) にしたがって第1図にしめすように5地域に区分した。それぞれの地域から数個の林分を無作為に抽出し、林分内の母樹間変異をみるため、1林分から6個体の母樹を抽出した。

林分や母樹の選定で注意したことは、1) 外部形態によって母樹を区別せずに抽出すること。2) 林分状態を構成しその面積が0.2ha以上の林分であること。3) 原則として結実し、上層林冠を構成する母樹であること。などである。

上記の原則にしたがい、1958年の秋、それぞれの母樹から果穂と、樹冠の上層部から葉の形態的変異を調査するため、枝条3本ずつを採集した。採集した果穂は風乾し、母樹ごとに精選し、種子をアドゾール入りのデシケーターに入れ低温室に貯蔵した。葉は採集した枝条の先端から1枚おきに1母樹、6枚を採取した。

種子は1958年の春、試験場内の苗畑 (北海道美唄市光珠内) に乱塊法3反覆でまきつけた。2年生時の調査は、その翌春床替した苗木が生長を停止する10月下旬、試験区の全数を測定した。



第1図 北海道におけるウダイカンバの抽出林分の位置と気候区分
A=日本海沿岸地域, B=胆振地域, C=上川地域, D=十勝地域, E=北見地域。記号は抽出した林分の位置をしめしている。

Fig. 1 Climatic division and locations of stand of *Betula maximowicziana* sampled in Hokkaido.
A=Nihonkai-Engan, B=Iburi, C=Kamikawa, D=Tokachi, E=Kitami. Symbols show the location of the stands Sampled.

さらに1961年の春、2年生苗木を北海道美瑛市光珠内の実験林に乱塊法2反復で植栽した。実験林での調査は1963年春と1966年秋、試験区全数について実施した。

統計的方法

分析方法は、地域あるいは林分間の類縁性を数値で表現する MAHALANOBIS の汎距離 (Generalized distance function) と分散分析方法を適用した。分散分析は第1図の地域と林分群を単位にして分析した。その分散分析の基礎になるモデル式はつぎのようにかかれる。

$$Y_{ijkl} = m + w_i + s_{ij} + b_{ijk} + e_{ijkl}$$

ここで Y_{ijkl} は、ある形質のプロット平均、 m は全実験値の平均、 w_i は生育地域 i の平均効果、 s_{ij} は生育地域 w_i 内の林分 j の効果、 b_{ijk} はブロック k の効果、 e_{ijkl} は誤差項を意味する。母樹の分散分析における期待成分はつぎのようになる。

要因	期待成分
生育地域間	$\sigma_e^2 + k_2\sigma_s^2 + k_3\sigma_w^2$
地域内林分間	$\sigma_e^2 + k_4\sigma_s^2$
誤差	σ_e^2

次代の苗木群の分散分析はつぎのとおりとなる。

要因	期待成分
生育地域間	$\sigma_e^2 + k_1\sigma_b^2 + k_2\sigma_s^2 + k_3\sigma_w^2$
地域内林分間	$\sigma_e^2 + k_4\sigma_b^2 + k_5\sigma_s^2$
林分内母樹間	$\sigma_e^2 + k_6\sigma_b^2$
誤差	σ_e^2

分散分析の主目的は、各要因に関連する変動の度合いを推定することである。この目的のために分散分析から分散の期待成分の推定値を求めた (ANDERSON & BANCROFT (1952) 参照)。各要因の相対的な変動量の大きさをしるため誤差分散をのぞく期待成分の推定値について期待成分の合計にたいする百分率をもとめた。生育地域に関連する分散の期待成分の合計が種内の地理的変異の推定値の総量である。これらの分析は分散の均一性を仮定したうえでおこなった。

第1表 ウダイカンバの自然集団と母樹数
Table 1. Natural populations of *B. maximowicziana* and number of trees within stands.

生育地域 Region	林分 Stand	記号 Symbol	母樹数 No. of tree
Iburi	ホベツ	Hob	3
	アズマ	Az	2
Nihonkai-Engan	ハボロ	Hab	6
	オビラ	Ob	3
	エニワ	Eni	6
	カリフト	Kft	3
Kamikawa	ヤマベ	Ym	6
	アサヒ	Asa	3
	カムイ	Kmi	4
	ビエイ	Bie	3
Tokachi	シントク	Stk	5
Kitami	オケト	Okt	6
	ルベシベ	Rb	1
	オコッペ	Okp	1
	マルセッ	Msp	3
Total			55

供試材料は第1表からあきらかなように、地域内の林分、林分内母樹数が不均一で、さらに1母樹あたりの苗木数も等しくないので、分散分析における期待成分の係数は第2表に計算例をあげたようにGANGULIの方法でもとめた。

第2表 各階級の標本数が等しくないときの分散の期待成分の係数の計算式

Table 2. Formulas for the expected values of the mean squares when there are unequal numbers in the various subclasses.

要因 Source of variation	d. f.	Coefficient of variance component			
		σ_e^2	σ_e^2	σ_e^2	σ_e^2
生育地域 Regions	$a-1$	1	$\Sigma \Sigma \Sigma n_{ijk}^2 f_i$	$\Sigma \Sigma n_j^2 f_i$	$\Sigma n^2 f_i$
地域内林分間 Stands in regions	$\Sigma b_i - 1$	1	$\Sigma \Sigma \Sigma n_{ijk}^2 f_{ij}$	$\Sigma \Sigma n_j^2 f_{ij}$	
林分内家系間 Families in stands	$\Sigma \Sigma c_{ij} - \Sigma b_i$	1	$\Sigma \Sigma \Sigma n_{ijk}^2 f_{ijk}$		
誤差 Error	$n - \Sigma \Sigma c_{ij}$	1			

$$f_i = \frac{(1/n_i) - (1/n)}{a-1}, f_{ij} = \frac{(1/n_{ij}) - (1/n_i)}{\Sigma b_i - a}, f_{ijk} = \frac{(1/n_{ijk}) - (1/n_{ij})}{\Sigma \Sigma c_{ij} - \Sigma b_i},$$

a ; No. of regions : each with n_i samples ($n_i = n$)

b ; Stands : B unit having n_{ij} samples

c ; Families : C unit having n_{ijk} samples

MAHALANOBISの汎距離における函数 D^2 は、いろいろな属性をもつ形質をふくめて考えた2つの集団間の類縁の度合いをあらわしている。たとえば、2つの形質(X_1 と X_2)を考えると D^2 はつぎの式からもとめられる。

$$D^2 = (\bar{X}_{1A} - \bar{X}_{1B})^2 / S_1^2 + (\bar{X}_{1A} - \bar{X}_{1B})(\bar{X}_{2A} - \bar{X}_{2B}) / S_{12} + (\bar{X}_{2A} - \bar{X}_{2B})^2 / S_2^2$$

ここで \bar{X}_{1A} と \bar{X}_{1B} は、集団AとBの分散をプールした推定値であり、 S_{12} は形質1と2の共分散の推定値である。

2形質以上のときの方程式は次式のように簡単にかかれる。

$$D^2 = \Sigma \Sigma S_{ij}^{-1} d_i d_j$$

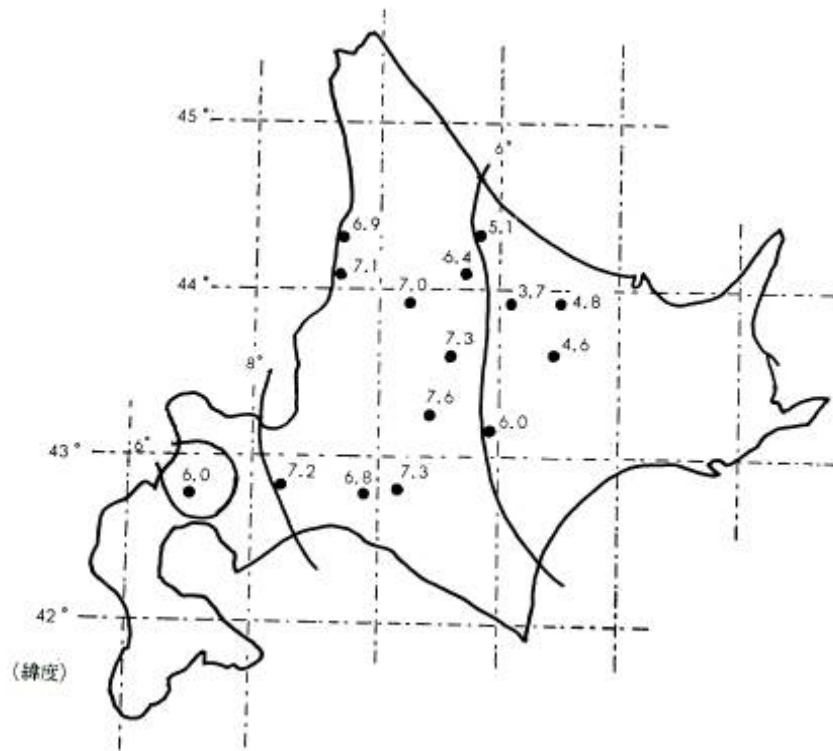
ここで d_i = 形質 i の 2 集団間の平均値の差

d_j = 変数 j の 2 集団間の平均値の差

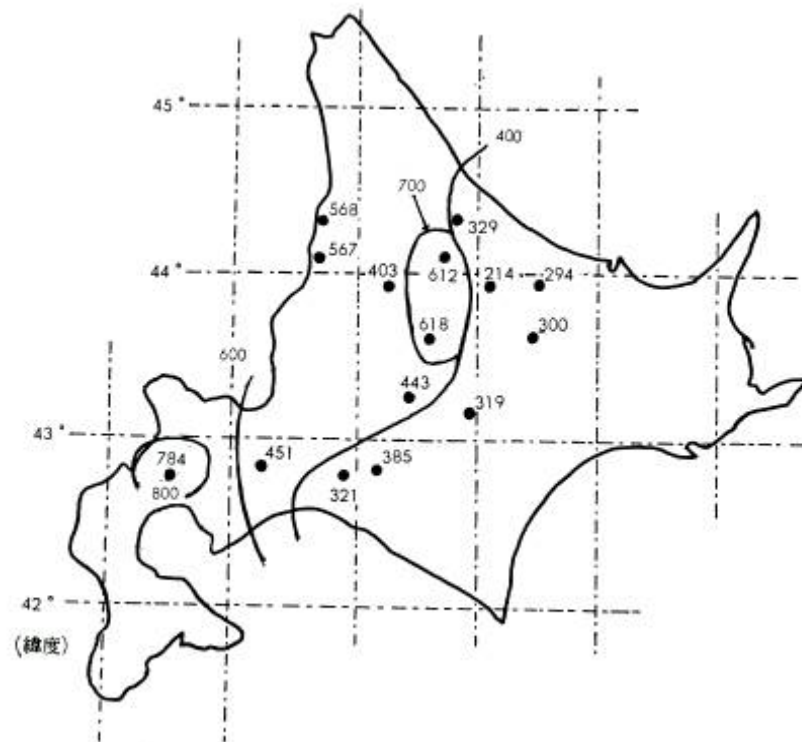
S_{ij}^{-1} = 変数 i と j の 共分散の逆行列

調査地の気候概況

各調査林分に近接する観測所、測候所で調査した年平均気温をしめすと第2図のとおりである。東北部のルベシベの3.7°Cからヤマベの7.6°Cまで著しい差があるが、東北部は一般に低温で



第2図 年平均気温 (摂氏)
 Fig. 2. Mean annual temperature (°C).

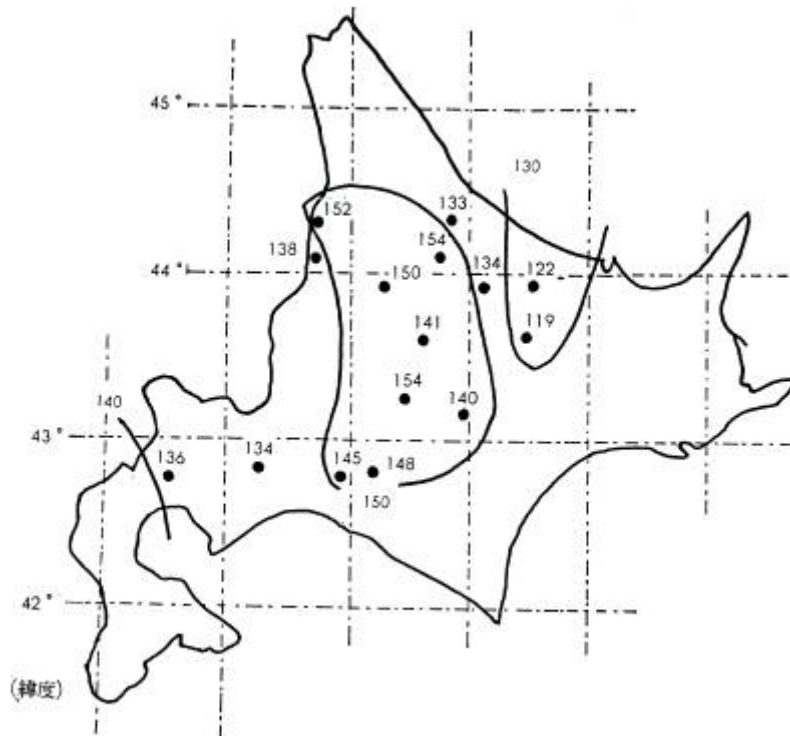


第3図 寒半期 (11~4月) の高水量 (日本気象協会編, 北海道の気候より)
 Fig. 3. Precipitaion(mm)from November through April
 (Japan Wether Beuroas).

中央部は高温で西部とほぼおなじである。この中で西南部の日本海沿岸地域に属しているカリフトが比較的低温なのは海拔高の影響だろう。

降水量は本邦中もっとも少ないが、詳細にみれば太平洋沿岸の根室、釧路、帯広、日高、苫小牧地方は6～7月から10月にかけて降水量が多く、秋から冬にかけて快晴の日が多い。これに反し日本海沿岸の寿都、羽幌地方は秋から冬にかけて降水量がとくに多い。またオホーツク海に面している網走、北見地方は1年を通じて降水量が少なく、本道でもっとも降水量の少ない地方である。年降水量は地域的に差がみられるが生育期間中の降水量はそれほどちがわない。第3図に、11月から4月までのいわゆる寒半期の降水量をミリメートル単位であらわした。降水量は一般に、東部の北見地方に少なく、とくに、日本海沿岸のカリフトが多い。このほか、中央の上川地域に属しているアサヒ、ビエイなどの山岳部の降水量が多い。

生育期間の長さに関連するとおもわれる無霜期間を林分ごとに調査した結果を第4図に示した。この場合でも北見地方がもっとも少なく、中央の上川、胆振、とくに日本海沿岸のハボロなどは長い地方に属している。

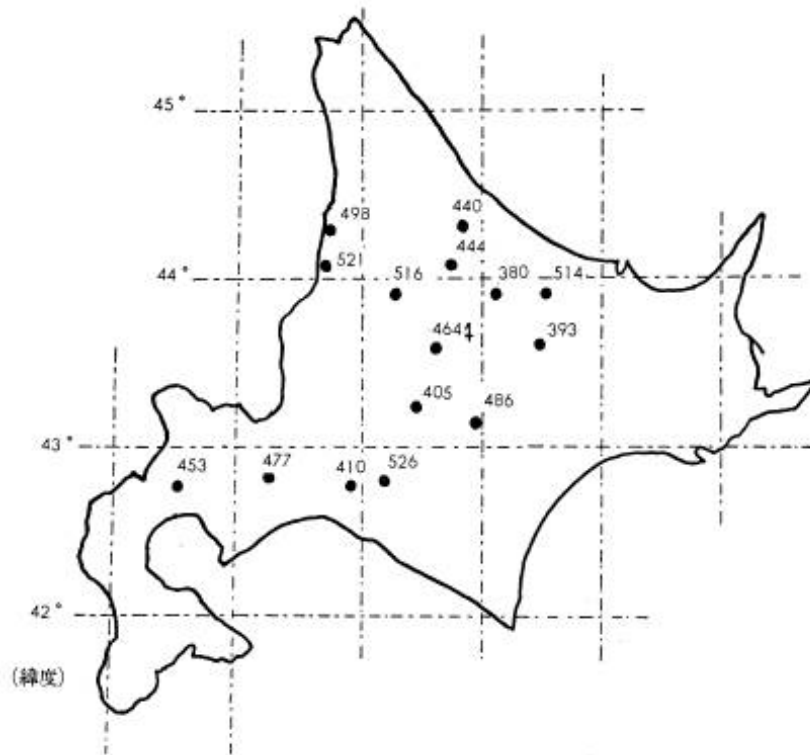


第4図 無霜期間 (日本気象協会編, 北海道の気候より)
Fig. 4. No frost seasons(days).

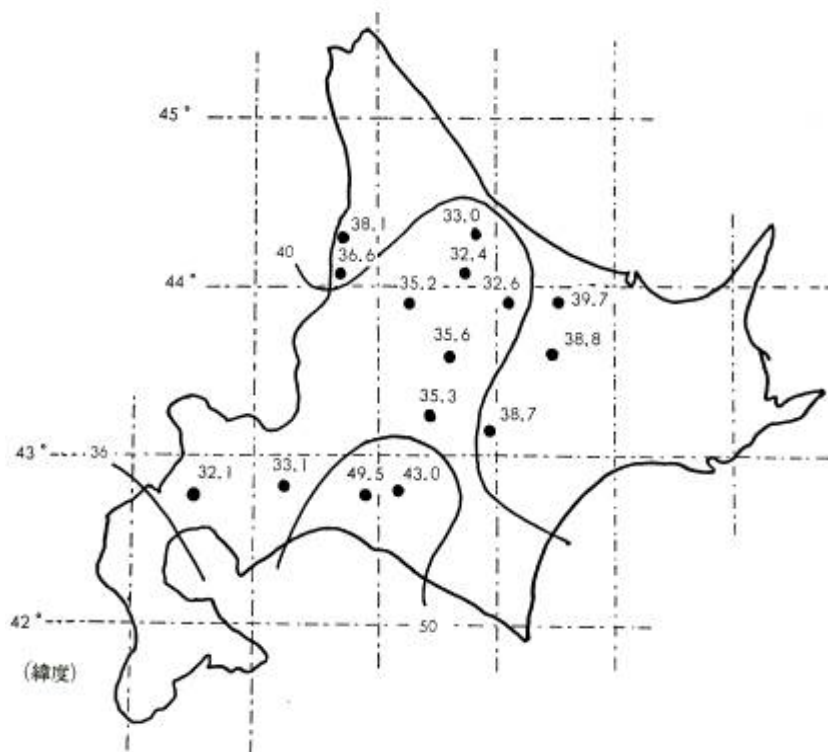
結果と考察

種子の1,000粒重と発芽率

同一林分内の母樹ごとの種子の1,000粒重は非常に変異にとんでいる。各母樹の値から計算した林分平均は第5図に示した。第5図からわかるように林分平均は著しく変異にとんでいる。たとえば北見地域のルベシベの林分は0.514gであるが、これと近接する同じ地域のマルセップの林分平均は0.380gである。中央部の上川地域、胆振地域などでも同じ傾向があり、母樹間の地理的な



第5図 種子1,000粒重の林分間変異(×1000)
 Fig.5. The pattern of stand variation in seed weight
 (milligrams (×1000) per thousand seed).



第6図 発芽率の林分間変異(%)
 Fig. 6. The pattern of stand variation in germination rate (%)

距離と種子重との間に関係がみられない。種子の重さは結実の豊凶とか、母樹の栄養状態など年による変化が大きく、遺伝的な原因によることが少ないためか地理的な連続性はみとめられない。

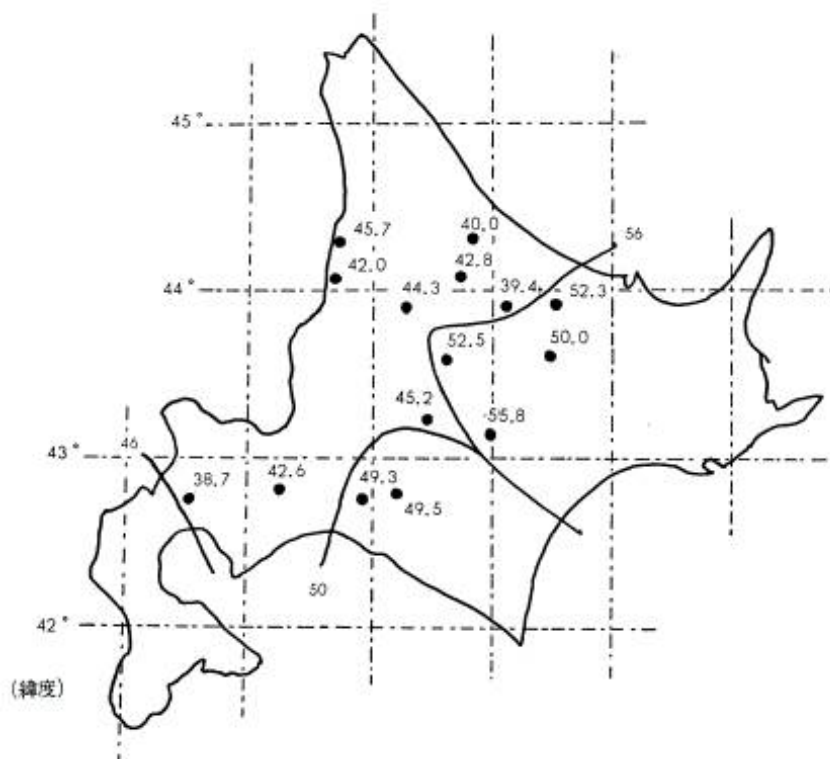
発芽率は母樹ごとにもとめたものから林分平均を計算したが32%から50%までの間で、1,000粒重と同じく気候区とか林分間の距離と無関係に不連続的変異をしめした(第6図参照)。

これら両形質を地域、林分などの要因について分散分析したが、第2図、第3図から暗示されたように地域に起因する変動は有意差をしめさない。林分間の変動も同様である。このことは、種子重量とか発芽率などの形質は、1958年に採取したウダイカンバについては、地域とか林分などの変異に比較し、林分内の母樹間の変異が大きいことを意味する。

母樹の生長

あつかった林分はすべて天然林であるから、みかけは一斉林でも同一林分の母樹間に樹齢の差があり、また林分の発生が全道一斉でないから林分ごとにも樹齢差がある。そのため樹齢の異なる母樹の樹高や直径を直接比較できないから、総生長を樹齢で除した1年あたりの平均生長を比較した。樹齢の調査は母樹ごとに生長錐を地上高30cm高で2方向にさしこんでたしかめた。これと別の個体について樹幹解析した結果は、更新初期から壮齢時代にいたる間の林分構成によって生育にかなりの差があることをしめした。一般に樹高および直径の連年生長は20~25年を最高とし、材積のそれは45~50年を限度に下降していた。したがって平均生長それ自体も厳密には母樹間の生長の比較にならないが、この研究であつかった樹齢の範囲(35~45年)はそれほど大きくなく、鮫島(1961)のシラカンバの樹幹解析の結果でも、樹高、直径の連年生長は15年前後を最高に、その後下降し40年前後は曲線が漸近線に近づくので樹齢による生長の差は大きくないとおもわれる。

いうまでもなく母樹の生長は、それぞれの林齢の生育環境によって影響されるから母樹の生長

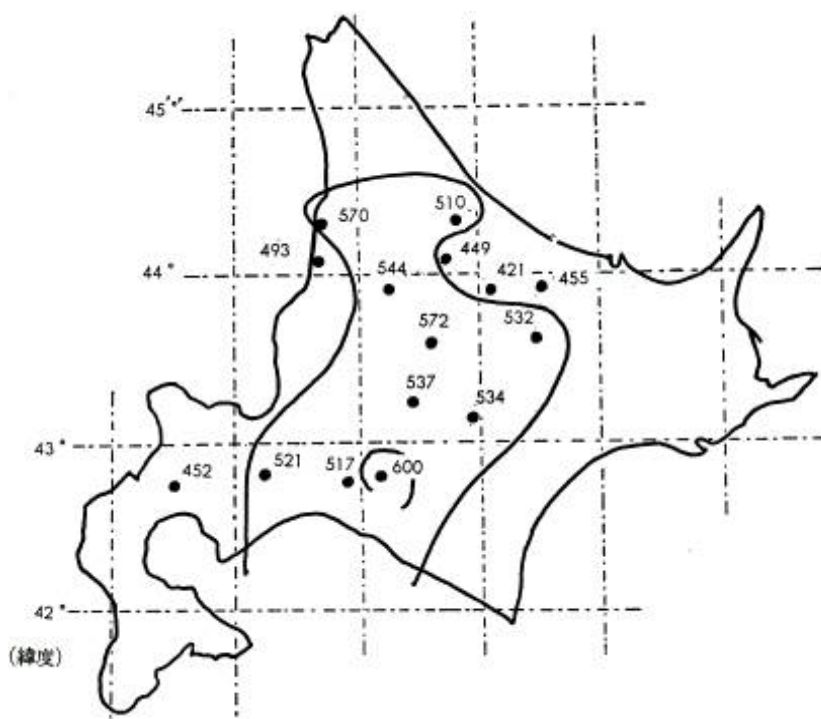


第7図 母樹の平均樹高生長の林分間変異 (cm)

Fig. 7. The pattern of stand variation in average height growth of mother tree (cm).

の比較から遺伝的な能力はみわけられない。第7図には母樹合計を平均した林分の樹高平均をしめた。さきの地域わけにしたがってみると、日本海沿岸の後志、石狩、留萌地方の成長がもっともわるい。そのほかの地域は林分ごとの差異が大きく地域的な傾向はみられない。直径生長の林分間変異は第8図であきらかなように、地域的には上川がもっともよい。日本海沿岸や北見地域では、林分間の差が大きく地域的な傾向はみられない。

以上の資料を地域林分などの変動量を見るため分散分析した。樹高生長についてみると地域間、林分間がそれぞれ1%と5%水準で有意差をしめた。直径生長でも地域間、林分間にそれぞれ5%と1%水準で統計的な有意差がみとめられる。さらにこれら地域と林分にもとづく変動量の相対的



第8図 母樹の直径生長の林分間変異 (mm×10)

Fig. 8. The pattern of stand variation in average stem diameter growth of mother trees (mm×10)

第3表 母樹の各要因の期待成分比

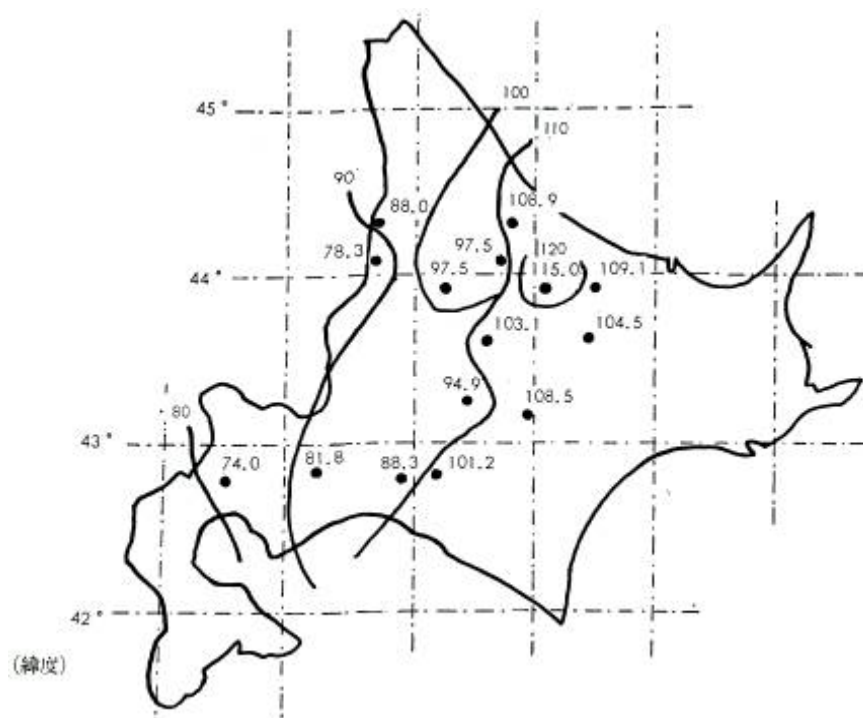
Table 3. Estimates of variance components expressed by percentage ratio for mother trees.

要因 Source of variation		Height	Stem diameter
生育地域 Growth regions	$\hat{\sigma}_w^2$	49.5%	100.0%
地域内林分 Stands within regions	$\hat{\sigma}_s^2$	50.0%	0.0%
合計 Total		100.0%	100.0%

な大きさを比較するため、分散の各期待成分の推定値の合計に対して地域間、林分間の期待成分推定値の百分比をもとめた。その結果は第3表にしめたように地域間の期待成分の百分比は約49%、林分間のそれは約50%で地域間と地域内林分間の変異の量はほとんど同じである。直径生長は地域間の変動量のみであった。

2年生の生長

2年生苗木の林分平均樹高は74cmから115cmまで大きな変異がある。生長がよいのは北東の北見地域産で、これにつぎ十勝、太平洋沿岸の胆振、上川地域産となり、もっとも生長のわるいのは日本海沿岸地域産である。第9図であきらかなように、林分平均の変異パターンは緯度にもなつて変化する地理的勾配とはならないが一定の地域的な傾向がみられる。



第9図 2年生次代群の樹高生長の林分間変異 (cm)

Fig. 9. The pattern of stand variation in total height of 2-year old progeny materials (cm).

一般に生育のパターンをのべると、雪の少ない地帯の北見、十勝、胆振地域産は生長がよく、日本海沿岸地域産は生長がわるい。このことは STERN (1964) の本邦のカンパ類の変異が地理的勾配と関連がふかいという結果と合致しない。分散分析の結果は第4表にしめたように地域間、地域内林分間、林分内家系間ともそれぞれ1%水準で有意差をしめた。苗木の成長と種子重の関係は経験的にもしられたことであるが、種子の1,000粒重は地域内でも、まったくランダムであり地域的な傾向がみられなかったから2年生の樹高の変異におよぼしている種子重の影響はそれほど大きいとはおもわれない。

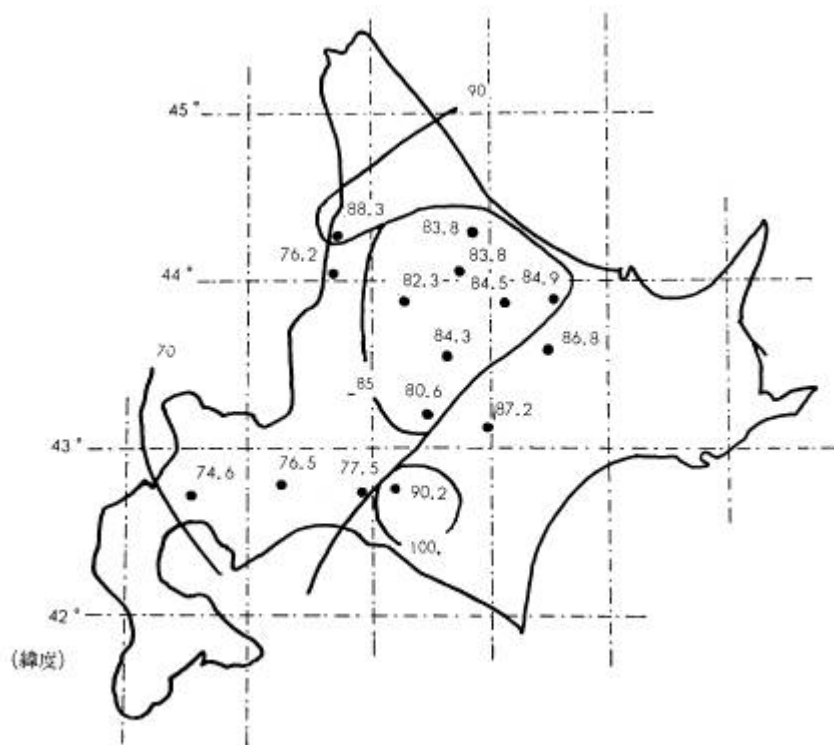
いずれにしても東部産の苗木の成長が西部産よりも重い。この原因はそれぞれの地域の気候をふくむ環境条件が大きな要因と考えられる。直径生長の変異のパターンは、第10図にしめたようにほぼ樹高生長のそれと類似するが、林分平均でみると最小は日本海沿岸のカリフトの74.6mm、最大は太平洋沿岸のホベツの90.2mmである。北東の北見、中央の上川地域は林分間の変動量が小さく、太平洋沿岸のホベツとアズマは地理的に近接しているが変動が大きかった。分散分析の結

第4表 2年生の樹高と直径の分散分析と期待成分の係数
 Table 4. Analysis of variance for tree height and stem diameter of *B. maximowicziana* grown for 2 years in Kosyunai, Hokkaido.

要因 Source of variation	d. f.	Height	Stem diameter	E (M. S)
生育地域間 Growth regions	4	114726.44**	1.4521**	$\sigma_e^2 + 77.4195\sigma_b^2 + 259.9332\sigma_s^2 + 737.0250\sigma_w^2$
地域内林分間 Stands within regions	10	14363.31**	0.9527**	$\sigma_e^2 + 80.3717\sigma_b^2 + 394.0030\sigma_s^2$
林分内家系間 Families within stands	40	5202.26**	0.1515**	$\sigma_e^2 + 75.2250\sigma_b^2$
誤差 Error	4118	274.63	0.0178	σ_e^2
合計 Total	4172			

* significant at the 5% level

** significant at the 1% level



第10図 2年生次代群の直径生長の林分間変異 (mm×10)
 Fig. 10. The pattern of stand variation in stem diameter of 2-year progeny materials (mm×10).

果（第4表参照）は樹高とおなじく地域間，林分間，家系間ともそれぞれ1%水準で有意差をしめした。

これら各要因の変動について相対的な大きさをみるため，各要因の期待成分の合計にたいしてそれぞれの期待成分の百分比を計算し第5表にしめした。この結果から樹高では，遺伝的な変動量のうち地域に起因するものが約82%で極めて大きく，林分間に起因する変動量の約14%とあわせて約96%が地域や林分などの地理的変異に起因し，個体間変異は極めて低い。直径生長では地域間が約12%，林分間が約55%，あわせて約67%の変動が地理的分布に関連している。いいかえると，樹高の遺伝変動のうち林分内母樹間に起因する変動はわずか約4%にすぎず，直径についても林分内母樹間の遺伝的変動量は約32%であって林分内の母樹間変動は比較的低い。

第5表 2年生の各要因の期待成分の百分比
Table 5. Estimates of variance components expressed by percentage ratio for 2-year progeny materials.

要 因 Source of variation		Height	Stem diameter
生育地域 Growth regions	$\hat{\sigma}_w^2$	82.4%	12.4%
地域内林分間 Stands within regions	$\hat{\sigma}_s^2$	14.0%	55.1%
林分内家系間 Families within stands	$\hat{\sigma}_b^2$	3.6%	32.5%
合 計 Total		100.0%	100.0%

地理的分布に関連する変動量が大きい原因はいろいろ推測できるが，一般に道東地方産は生長がよく，西部の日本海沿岸産の生長がわるいことからつぎのようなことが考えられる。道東地方の寒半期降水量の少ないことと冬期の寒さとが関係しながら幼齢時の寒さの害にたいする比較的つよい抵抗性を要求したであろう。これと関連して生長能力にたいする正の自然淘汰やあるいは無淘汰が他地域産に比較し東部地方における樹高の初期生長を旺盛にさせたのかもしれない。これに反し多雪地帯の日本海沿岸地域では雪にたいして比較的強い抵抗性が要求され，これと関連して樹高の初期生長能力にたいして負の自然淘汰がはたらいたのかもしれない。しかしこれらはあくまでも推測であって，林木のような世代の長い植物では自然集団にはたらく個々の進化圧について分析実験は不可能に近い。まして，これらの進化圧が自然状態のもとで，実際に総合的にはたらくさまを数量的に正確につかまえるのは至難のわざであろう。

ここでは2年生の量的形質にたいする自然淘汰圧の中にふくまれるとおもわれる因子をみつげるため回帰分析をした。この計算につかった量的形質(樹高と直径)はさきの第9, 10図の値をそれぞれ従属変数とし，独立変数は i)緯度(林分の位置を度単位)，ii)海拔高(100 m 単位)，iii)年平均気温(摂氏度単位)，iv)無霜期間(日単位)，v)寒半期(11~4月)の降水量(mm単位)をもちいた。

緯度それ自体は自然淘汰の直接的な要因と考えられないが，緯度にもなって変化する環境条件の変化は自然淘汰の要因と考えることができる。海拔高は緯度とおなじく気温，降水量，湿度などの変化をとともう自然淘汰の大きな要因となる。また年平均気温，無霜期間，寒半期の降水量なども自然淘汰の要因として考えられる。

分析は単純回帰と偏回帰でおこなった。第 6 表にしめした単純回帰についてみれば決定係数 (58.7%) からわかるように、緯度は樹高生長にもっともつよく影響している。寒半期の降水量、海拔高、無霜期間の回帰係数なども緯度とおなじ程度樹高生長の変動に影響している。このうち年平均気温は相対的にはもっとも低いと比較的高い関係をもっている。直径についてみれば寒半期降水量、年平均気温の回帰係数をもっとも大きい。これに反し緯度の回帰係数をもっとも小さく有意な影響をおよぼさない。

偏回帰係数は第 7 表にしめした。まず樹高をみると緯度そのものは、単純回帰のときとちがって、樹高の変動量増に有意な影響をあたえていない。これは緯度がそのほかの独立変数間と高い相関を持つ結果であろうとおもわれる。海拔高の偏回帰係数は樹高にたいして有意な影響をあたえ

第 6 表 2 年生の生長の回帰分析
Table 6. Simple regression analysis for 2-year progeny materials.

要因 Source of variation	回 帰 係 数 Regression coefficient		決 定 係 数 Coefficient of determination	
	Height	Stem diameter	Height	Stem diameter
	緯 度 Latitude	4.780	.0148	58.7%
海 拔 高 Altitude	8.686	.0340	44.9%	33.8%
年 平 均 気 温 Mean annual temperature	-5.950	-.0312	32.2%	43.5%
無 霜 期 間 No frost seasons	-.371	-.0027	40.9%	27.3%
寒 半 期 降 水 量 Precipitation (11-4)	-18.112	-.0002	50.0%	47.0%

第 7 表 2 年生の偏回帰, 標準偏回帰係数
Table 7. Partial and standard partial regression coefficients in multiple analysis of 2-year progeny materials.

要因 Source of variation	偏 回 帰 係 数 Paratial regression coefficient		標 準 偏 回 帰 係 数 Standard paratial regression coefficient	
	Height	Stem diameter	Height	Stem diameter
	緯 度 Latitude	6.2941	.0080	.3192
海 拔 高 Altitude	6.4341**	.0161**	.4892**	.2753**
年 平 均 気 温 Mean annual temperature	1.1788**	-.0294*	.1125*	-.6487*
無 霜 期 間 No frost seasons	-.4603	-.0001	-.4027	-.0227
寒 半 期 降 水 量 Precipitation (11-4)	-.0260	-.0001	-.3335	-0.2839

* significant at the 5% level.

** significant at the 1% level.

ている。これは海拔高の上昇にともなう温度、湿度、降水量、無霜期間その他生物的環境変化などによるものであろう。このほか年平均気温の偏回帰係数も有意である。これにくらべ、単純回帰では決定係数からもうなづかれるように無霜期間の長さ、寒半期の降水量などが有意であったが、偏回帰係数では有意でない。これは緯度とおなじ説明がなされるだろう。

これら独立変数群が樹高の変動にそれぞれどのように影響しているかの相対的な強さの度合いをしるため、標準化した変数から標準偏回帰係数をもとめた。これによるともっとも大きい影響をあたえているのが海拔高、ついで無霜期間、寒半期降水量、緯度、年平均気温となる。このうち海拔高は1%水準で年平均気温は5%水準で有意であった。このほかの独立変数は、相対的な影響は大きいが統計的な有意水準に達しない。直径についてみれば海拔高と年平均気温が有意な影響をあたえている。直径にたいする独立変数群の相対的な影響の大きさは、樹高の場合とちがい年平均気温が負でもっとも大きい。ついで寒半期降水量、海拔高となり緯度、無霜期間などは小さい。

以上のことから2年生の樹高と直径生長の変異にたいして、海拔高が正の方向に、年平均気温が負の方向に有意な影響をおよぼしていることがわかる。しかし生長の地理的な変異のパターンをみると西部から東部に林分の位置が移るにしたがい平均値の増大がみられる。これは寒半期の降水量分布と深い平行関係をしめしている。したがって、さきの海拔高とか年平均気温は統計的に有意であったが、あくまでもこれらは自然淘汰の要因の一部であって、それぞれの要因が交互に作用しあったり、またさきにものべたように針葉樹の消長にともなう集団間の隔離などから、このような地理的変異がもたらされたとおもわれる。

7年生の生長

すでに材料のところでもふれたごとく、この試験にもちいた材料は、2年間試験場苗畑で養成したあと1961年春に北海道美唄市光珠内の実験林に山地植栽した。実験林の土壌は極めてわるく石礫の混入が多いBBからBCの乾燥型に属し、調査したどの天然林よりもわるい土壌である。実験林に植栽した系統数や苗木数は2年生時と構成がことなっている。林分では胆振地域のホベツおよびエニワ、北見地域のマルセップの3林分がかけて、2年生時と比較し地理的変異を調査する材料としてさらに不完全になった。

調査は1962年秋と1966年秋に実施した。1964年の冬、試験林内にノウサギの侵入があつて、積雪の上部から大部分の個体が新梢部を喰害され、1966年秋の調査時になつても各系統の平均値は遺伝的な原因による樹高差よりもノウサギの喰害によって生じた樹高差が大きく分析の材料として不適当になってきた。そのため各系統1反覆につき無被害の個体を樹高の高いものから順に約10個体ずつ抽出して各家系平均を計算した。このようにしてもとめた各林分の樹高生長の平均値は第11図にしめた。

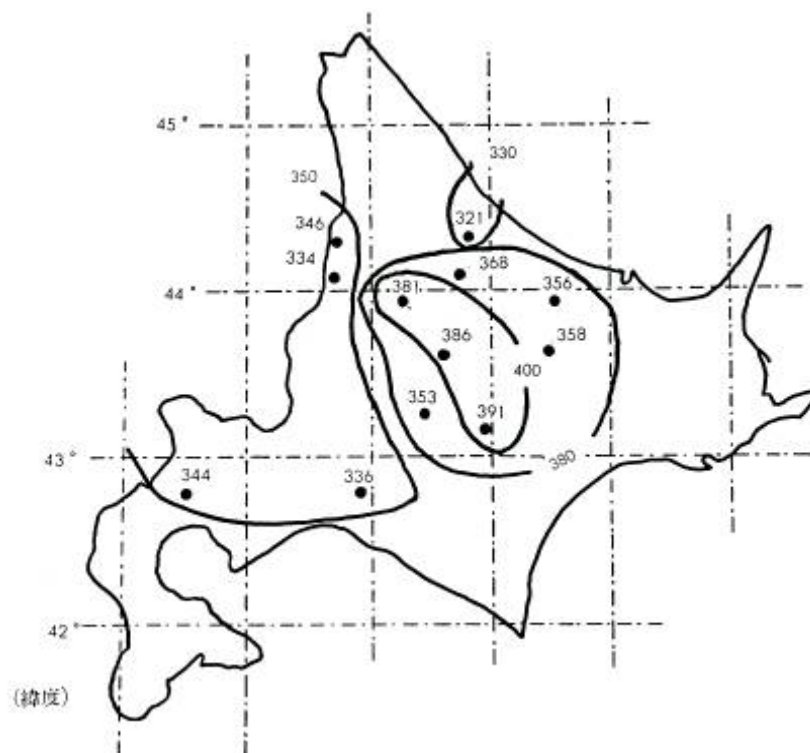
7年生の樹高生長の林分平均は、シントクの391cmが最高でオコッペは321cm、平均樹高で約70cmの差がでてきた。また変異のパターンは2年生時とは相当に変わって北見地域はかならずしも良好な生長をしめず集団でなくなった。その中でもオコッペ林分の生長がとくにわるいが、これはこの林分から1母樹だけ選んだのでオコッペ林分の代表値として扱うのは適当でないかもしれない。全般的にみれば第11図からあきらかなように、日本海沿岸のハボロ、オビラ、カリフト林分群の生長は、2年生時とおなじにわるい。地域わけを無視して生長の類似した林分群を生長のわるいもの同志でグループすると、日本海沿岸は太平洋沿岸の胆振地域もふくめもっとも生長のわるいグループとなる。これに反して2年生時からもっともすぐれた生長をしているシントクと上川地域のうちビエイ、カムイなどの中央の林分群の生長がもっともよい。ついでこれらの林分群の周辺にある上川地域のアサヒ、ヤマベや北見地域のルベシベ、オケトなどの林分群が生長のよいグループになっている。直径生長の林分平均値は第12図にしめたように変異が著しい。変異のパター

ンは樹高生長と類似して中央部の上川と十勝のシントクを中心にした林分群を頂点としその周辺の生長が低下している。日本海沿岸と胆振のアズマ林分の生長はもっともわるい。

この変異のパターンは STERN(1964)の報告したような緯度にもなう地理的勾配と異なり北海道の中央部産を頂点とし海岸に近接するにしたがい生長が低下している。したがって水平的にみれば道央の幾分大陸的な気候地域の上川、十勝の生長がよく海岸に近い地域のうちでもとくに日本海側がわるい。

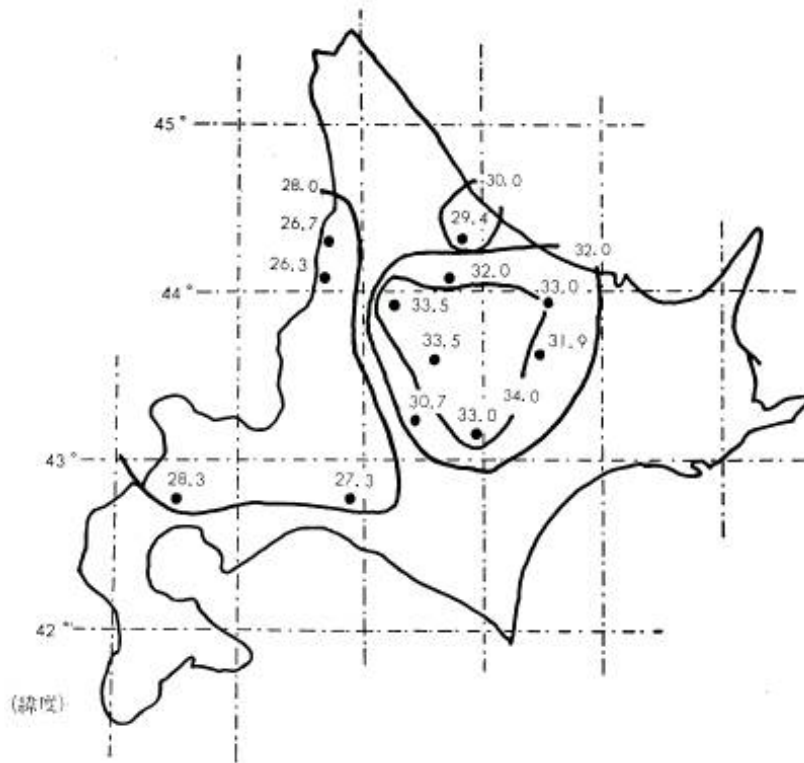
これらの材料、つまりノウサギに無被害とおもわれる個体全部について、地域、地域内林分、林分内家系間などの要因について分散分析した。分析の結果は第8表のとおりで樹高生長の変動は地域間、地域内林分間でそれぞれ1%水準で有意差をしめた。直径生長では地域間が1%水準、地域内林分間、林分内家系間の変動がそれぞれ5%水準で有意差をしめた。この結果から樹高の遺伝変異の大部分は林分内の母樹間よりも地域とか林分に起因しているとおもわれる。直径生長では林分内家系間が有意差をしめたのであきらかなことはいえないが、地理的分布にもとづく変異部分が大きい。

これら各要因について変動量の相対的の大きさをしるため、第8表の分散分析表からそれぞれの要因の期待成分の推定値を計算した。結果は第9表にしめた。これらはそれぞれ遺伝分散の合計にたいする百分比としてしめされていて、樹高生長の変異についてみると地域間、林分間、家系間の期待成分の推定値の合計 175. 8508 を100%とし、それぞれの要因の比をもとめた。地域間の期待成分の推定値 106. 5663 は60. 6%、林分間のそれは39. 4%で合計100%である。この地域と林分に関連した変動が地理的分布に起因するもので、それ以外の林分内の母樹間の変異はゼロ



第11図 7年生次代群の樹高生長の林分間変異 (cm)

Fig. 11. The pattern of stand variation in total height of 7-year progeny materials (cm).



第 12 図 7 年生次代群の直径生長の林分間変異 (mm)
 Fig. 12. The pattern of stand variation in stem diameter of 7-year progeny materials (mm).

第 8 表 7 年生の分散分析と期待成分の係数
 Table 8. Analysis of variance for tree height and stem diameter of *B. maximowicziana* for 7-year old progenies and their coefficient of variance components.

要因 Source of variation	d. f.	M. S.		E (M. S)
		Height	Stem diameter	
生育地域 Growth regions	4	27714.93**	856.42**	$\sigma_e^2 + 26.9908\sigma_b^2 + 68.2364\sigma_s^2 + 197.3620\sigma_w^2$
林分間 Stands within regions	11	6682.77**	59.89*	$\sigma_e^2 + 30.1279\sigma_b^2 + 58.4149\sigma_s^2$
林分内家系間 Families within stands	30	1387.01	67.69*	$\sigma_e^2 + 28.3206\sigma_b^2$
誤差 Error	1378	2635.52	41.82	σ_e^2
合計 Total	1424			

* significant at the 5% level
 ** significant at the 1% level

に推定された。このことは、不完全なデータであるがウダイカンバの樹高生長の変異は地理的分布にともなう部分のみで、林分内母樹間変異は小さく、林分内での個体選抜の意味が小さいことをしめしている。

直径生長の変動についても樹高と同様な計算をした。地域間の期待成分の推定値は81.4%、林分間のそれは0%、林分内家系間のそれは18.6%であった（第9表参照）。この結果は第11、12図の林分平均であきらかなように、ウダイカンバの樹高と直径生長の変動は地理的分布に起因する変異が林分内の個体変異より大きいことを統計的にしめすものである。

ウダイカンバの次代群の樹高と直径生長の変異は2年生時と同様に地域や林分などの地理的分布に起因する変異部分が大きいことをたしかめてきた。しかし7年生時の変異のパターンは2

第9表 分散の期待成分の百分比

Table 9. Estimates of variance components expressed by percentage ratio for 7-year progeny materials.

要因 Source of variation		Height	Stem diameter
生育地域 Growth regions	$\hat{\sigma}_w^2$	60.6%	81.4%
地域内林分間 Stands within regions	$\hat{\sigma}_s^2$	39.4%	0.0%
林分内家系間 Families within stands	$\hat{\sigma}_b^2$	0.0%	18.6%
合計 Total		100.0%	100.0%

第10表 7年生の偏回帰および標準偏回帰係数

Table 10. Partial and standard partial regression coefficients in multiple analysis of 7-year progeny materials.

要因 Source of variation	偏回帰係数 Paratial regression coefficient		標準偏回帰係数 Standard paratial regression coefficient	
	Height	Stem diameter	Height	Stem diameter
緯度 Latitude	2.9513	.8802	.0807	.1848
海拔高 Altitude	15.8272*	1.9823*	.7659*	.7369*
年平均気温 Mean annual temperature	11.6901	1.3029	.6124	.5243
無霜期間 No frost seasons	-1.0229	-.2255**	-.4483	-.7593**
寒半期降水量 Precipiation (11-4)	.0361	.0018	.2739	.1102

* significant at the 5% level.

** significant at the 1% level.

年生時と異なり中央のビエイ、カムイ林分と十勝のシントク林分を中心にした林分群の生長を頂点に、その周辺の生長は順次低下し、胆振のアズマと日本海沿岸地域の生長がもっともわるい。このような母樹の産地に関連しておこる次代群の変異とその母樹産地の環境条件の関係を調べるため回帰分析をした。方法は2年生の生長を分析したとおなじく、樹高、直径を従属変数とし、その他の5つの独立変数の偏回帰係数をもとめた。結果は第10表にしめす。

樹高についてそれぞれの偏回帰をみると海拔高だけが5%水準で有意であり緯度の影響はきわめて小さい。無霜期間の長さのみが負であるほかすべての独立変数の回帰は正である。直径生長についての各要因の偏回帰係数は樹高生長について影響したとおなじ方向であった。ただ樹高生長のときと異なり海拔高は正で無霜期間が負でそれぞれ5%と1%水準で有意であり影響の度合いが大きい。これら各偏回帰の相対的な大きさを比較するため標準偏回帰係数をもとめた。樹高についてみれば海拔高がもっとも大きい。ついで年平均気温、無霜期間、寒半期の降水量となり緯度の影響はもっとも少ない。緯度の影響は海拔高に比較し約1/9の強さであり緯度にもなって変化する環境条件はウダイカンバの変異にそれほど大きな影響をあたえないとおもわれる。直径の生長については海拔高のほか無霜期間の長さがもっとも大きく有意な影響をあたえている。ついで年平均気温でそのほか緯度や寒半期降水量の影響は少ない。

汎 距 離

母 樹 の 形 質

生育地における母樹の生長およびそれらの次代群の生長を分析した結果、本道におけるウダイカンバの量的形質の変異は、地域や林分など地理的分布と深い関係をもつことがたしかめられた。しかし、形質によって変異のパターンが異なるので、類似した林分群をグループわけすると形質ごとにグループがちがっている。そのため各林分の遺伝的効果や環境効果の総合力の類縁性をたしかめるため、数形質をまとめて分析するMAHALANOBISの汎距離を適用した。

まず、母樹から採集した葉の5形質から D^2 値を計算し地域間の関係をしらべた。函数 D^2 値は、各形質をふくめて考えたときの2林分間の類縁性の度合いをしめすもので、この D^2 値が小さければ小さいほど近い類縁関係にあることを、また大きければ大きいほど類縁の度合いが低いことをしめす。分析の結果は第11表にしめしたが、表にあらわした数値は D^2 値の平方根を10倍し小数点を消去したものである。

第11表 母樹の葉型の類似性をあらわす地域間の D 値
Table 11. D values ($\times 10$) between growth regions, showing the degree of similarity for leaf character of mother trees.

生 育 地 域 Growth region				
	Nihonkai			
Iburi	13	Iburi		
Kamikawa	44	56	Kamikawa	
Tokachi	86	37	31	Tokachi
Kitami	79	37	38	28

地域相互間の関係は日本海沿岸を基準に考えれば地域が東進するにしたがい D 値が大きくなる。この値からみて胆振地域は日本海沿岸地域と最も近い関係をしめた。これを除き日本海沿岸はほかのどの地域とも遠い関係をしめた。全体的にみれば上川地域は地理的にも中央に位置しているが、 D 値も地域的な位置とおなじくどの地域の間ともほぼ等しい値であった。日本海沿岸と近い関係をしめた胆振は十勝、北見両地域とも近い関係にあるようにみえる。

母樹の生長（樹高と直径）について計算した林分相互の D （ $\times 10$ ）値は第 12 表にしめした。地域ごとに林分相互間の D （ $\times 10$ ）値平均をみれば胆振地域の D （ $\times 10$ ）値はもっとも小さい。ついで北見，上川地域となり日本海沿岸地域はもっとも変異にとんでいる。さらに同一地域内の林分相互間の D 値が他地域の林分相互間 D 値より大きいものも多く，母樹群の生長に関しては地理的な距離と D 値の間に関係が認められない。地域間の D 値も不規則で葉型の D 値とちがいに経度に平行して変化するような規則性はみられない。

第 12 表 母樹間の類似性をしめすために生育地域ごとに配列した D 値。比較的低い値は近縁を，大きい値は類似の度合のひくいことをしめす

Table 12. D values ($\times 10$) between stands arranged according to growth regions, showing the degree of similarity for mother trees. Relative low values indicate similarity, while high ones indicate dissimilarity.

地 域	林 分														
Region	Stand														
Iburi	Az	Az													
	Hob	12	Hob												
Nihonkai- engan	Hab	29	23	Hab											
	Ob	17	35	75	Ob										
	Eni	16	35	63	13	Eni									
	Kft	47	70	178	34	66	Kft								
Kamikawa	Ym	36	35	86	25	63	40	Ym							
	Asa	31	53	141	17	5	18	15	Asa						
	Kmi	17	25	100	33	16	15	15	7	Kmi					
	Bie	18	6	4	72	73	421	28	56	161	Bie				
Tokachi	Stk	21	12	2	43	42	97	35	74	51	14	Stk			
Kitami	Okt	4	13	31	30	24	76	13	56	33	21	20	Okt		
	Rb	15	15	43	82	43	122	64	35	0	192	25	19	Rb	
	Okp	22	31	125	24	13	7	14	37	0	84	58	39	0	Okp
	Msp	57	53	63	7	24	3	16	9	12	19	21	88	32	18

母樹の生長と葉型の間には平行関係がないが，これらはいくまでも環境変異に起因する部分が大きいので遺伝的な関係をしめすものとはいえない。

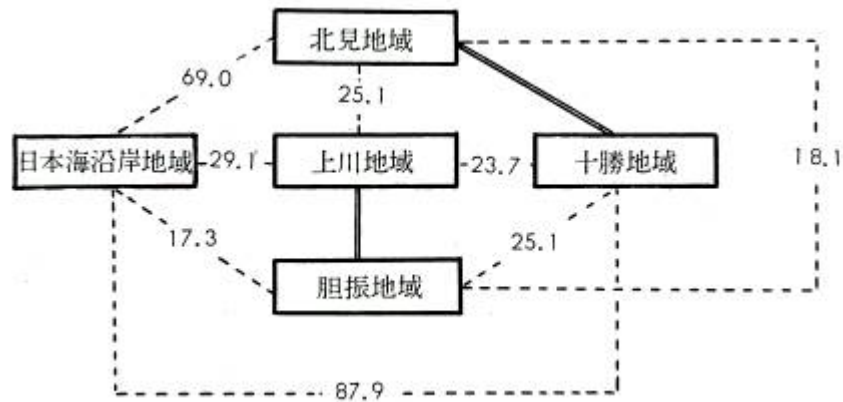
次代群の形質

2 年生の次代群の樹高と直径をもとにして計算した林分間の D （ $\times 10$ ）値は第 13 表にしめした。生長がもっともわるい日本海沿岸地域の林分群と他地域の林分間の D 値の関係をみると胆振，上川，北見，十勝の林分群の順に D 値が大きくなっており，この値と平均して遺伝的な関係も遠くなっているとおもわれる。これはさきの母樹の葉型で計算した日本海沿岸地域と他地域との間の D 値の関数と類似している。

第13表 生育地域ごとに配列した2年生の生長にもとづく林分間のD(×10)値。小さい値は高い類縁関係を、大きい値は類縁の度合いが低いことをしめす。

Table 13. D values (×10) between stands arranged according to growth regions, showing the degree of similarity for 2 years growth. Relative low values indicate similarity, while high ones indicate dissimilarity.

地域 Region	林分 Stand													
Nihonkai-engan	カリフト Kft													
	エニワ Eni	21												
	オビラ Ob	14	9											
Iburi	ハボロ Hab	44	10	14										
	ホベツ Hob	25	22	21	14									
	アズマ Az	41	26	27	14	14								
Kamikawa	ヤマベ Ym	41	37	7	7	10	19							
	アサヒ Asa	57	17	104	11	10	32	5						
	カムイ Kmi	48	67	128	11	12	16	5	5					
	ビエイ Bie	103	124	63	18	10	37	6	16	11				
Tokachi	シントク Stk	175	190	72	28	20	41	15	77	14	13			
Kitami	オケト Okt	103	107	95	24	18	22	10	25	21	8	10		
	マルセツ Msp	103	86	132	21	14	36	10	35	111	5	1	61	
	オコッペ Okp	102	88	149	20	9	33	6	12	14	18	16	2	13
	ルベシベ Rb	146	143	178	33	22	46	32	80	104	37	28	43	45



第13図 2年生次代群の生育地域間の類似性、低い値は高い類似性を、大きい値は類縁度の低いことをしめす。

Fig. 13. Diagrammatic representation of approximate degree of similarity among growth regions for 2-year growth in progenies.

地域別にもとめた林分間の D 値の平均は上川地域がもっとも小さく、ついで胆振、日本海、北見となり北見地域は D 値の平均が高いばかりでなく変異も大きい。地域相互間 D の値を地域別に図示すれば第 13 図のような関係になる。

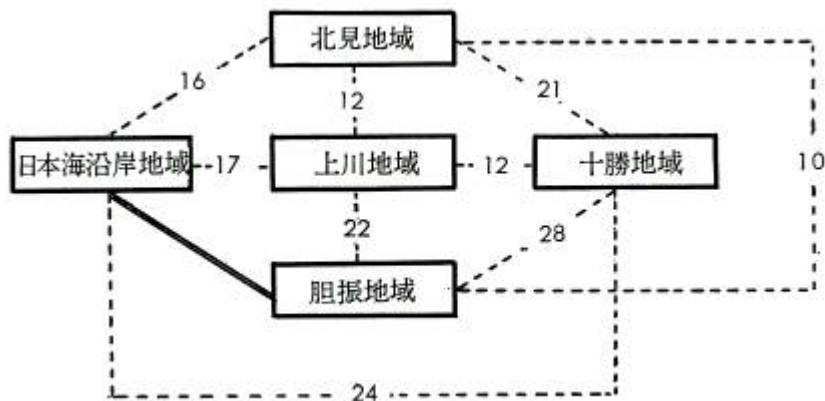
地域相互間 D 値から地域的には北見と十勝の両地域、上川と胆振の両地域はそれぞれ遺伝的に近い関係とおもわれる。そのほか地理的に遠い距離にありながら比較的近縁とおもわれる北見と胆振などのように興味ある結果もえられたが、全体的な変異のパターンは単独形質のそれと類似した。日本海沿岸地域を基準にすれば十勝、北見地域などは地理的な距離も遠いが、これと比例し D 値も大きく遺伝的に遠い関係とおもわれた。

中央部の上川地域は日本海沿岸もふくめ北見、十勝地域など、どの地域とも近い類縁関係をしめし地理的な位置と平行関係がみられた。以上から経度との間にきわめて深い関係がみられたので、同じ緯度の範囲に分布する林分群を日本海沿岸地域のカリフト林分を起点にして経度別に抽出した(第 14 表)。この表でも日本海沿岸のカリフトから経度が東に進むにしたがい D 値が増大する傾向がみえる。ただ地理的に中間位置をしめるシントク林分が不連続的にとびはなれた D 値をしめしたことから、林分間の遺伝構成の変異が経度と平行する変異とはいえないだろう。シントク林分

第 14 表 林分の経度にしたがって配列した林分間の D 値 (2 年生の生長)

Table 14. D values ($\times 10$) between stands arranged according to longitude of the stand obtained from 2-year progeny materials.

地 域 Region	林 分 Stand						
Nihonkai- engan	{ カリフト Kf t エニワ Eni		21				
		Iburi	ホベツ Hob	25	22		
Kamikawa	ヤマベ Ym	41	32	10			
Tokachi	シントク Stk	175	190	20	15		
Kitami	{ マルセツ Msp オケト Okt	103	86	14	10	1	
		103	107	18	10	10	61



第 14 図 7 年生次代群の生育地域の類似性

Fig. 14. Diagrammatic representation of the approximate of similarity among growth regions for 7-year old in progenies.

は2年生時でも7年生時でもとくに優れた生長をしめた集団であるが、このシントク林分が全十勝地域集団の遺伝構成の適切な標本であるか、あるいはシントク1林分だけの特徴的なものであるかはあきらかでない。

7年生の樹高と直径生長をもとにして地域間のD値にはそれほど大きな差異をしめさない。日本海沿岸と胆振地域の関係が近くなった理由として、2年生時に生長がよいホベツ林分が除かれたことが考えられる。上川地域は北見、十勝地域とやや近いが、いずれの地域ともほぼ等しい類縁性をしめた。

しかしさきの単独形質の樹高と胸高直径の変異のパターンは、この地域わけと別な変異をしめた。このため遺伝的な類縁度が高いとおもわれる林分同志をグループするため胆振地域のアズマを起点にし、D値が小さいものを順次配列すると第15表のようになった。

第15表 胆振地域のアズマ林分との類似性が減少するように配列した林分間のD値。各林分は相互の関係をみるため林分群の類似性の度合いを基準に群わけした。

Table 15. Between stands D values (×10), the stands arranged in order to decreasing similarity to Azuma in Iburi region, each stands were grouped based upon the degree of similarity of the stands determining relationship among them.

群 Group	林分 Stand												
I	アズマ Az	Az											
	オビラ Ob	2	Ob										
	カリフト Kft	2	2	Kft									
	ハボロ Hab	2	3	4	Hab								
	オコッペ Okp	3	6	4	4	Okp							
II	ヤマベ Ym	12	11	8	13	9	Ym						
	ルベシベ Rb	12	12	7	15	13	4	Rb					
	オケト Okt	15	15	10	14	17	6	1	Okt				
	アサヒ Asa	16	16	12	18	18	8	3	2	Asa			
III	カムイ Kmi	18	19	15	22	14	14	8	7	7	Kmi		
	ビエイ Bie	20	20	16	21	26	17	11	8	8	2	Bie	
	シントク Stk	28	26	23	29	33	21	18	12	12	5	4	Stk

この表からあきらかなように胆振地域のアズマは、北見地域のオコッペをふくめ日本海沿岸地域の林分群と1つのグループを構成している。このグループに属している林分群の地理的な関係をみると北見地域のオコッペを除く他の林分群は距離的に近い。オコッペ林分の標本はさきにもものべたとおり1林分1個体であるため林分の遺伝構成のすべてを代表するといえない。しかしこれら5林分群相互間のD値は約3で近い類縁関係にあるとおもわれる。

第2のグループは上川地域のヤマベ、アサヒ、北見地域のルベシベとオケト林分によって構成されるだろう。これら林分群のD値の平均は約4である。このグループに属している林分群は地理的にも近い距離に分布している。

第3のグループは上川地域のカムイ、ビエイと十勝地域のシントク林分であろう。これらの

林分群は地理的には本道の中央部に位置して林分間の D 値の平均は 4 である。この地域は生長期間の温度は比較的高いが冬季には低温である。この第 3 グループの生長がもっともすぐれており、第 1 グループの日本海沿岸、胆振地域とオコッペ林分の生長がもっとも劣る。第 2 グループはこれらの中である。

第 3 グループのうち十勝地域のシントク林分の生長は 2 年生時から 7 年生時まで他の林分群からと分離して生長がよく第 3 グループのなかでもきわめて特徴のある林分である。

環境の類縁性

前項では次代群の樹高生長と直径成長をもとにした林分群を 3 つのグループに分けた。次代群から計算される D 値は、大部分が林分相互間の遺伝的な関係をあらわすから林分相互の遺伝構成の類縁性によるグループ分けである。もし、現在の環境が各林分の遺伝構成の進化に影響した部分が大きいとすれば、遺伝構成の類縁性によるグループ分けと、林分にあたえられた気象などの環境条件によるグループ分けはおおむね一致するとおもわれる。

回帰分析では海拔高や、そのほかの気象条件で林分を特徴づけ、林分相互間の環境条件の類縁性をみるためにつぎの方法をとった。これはアメリカの昆虫分類学者たちがハチの分類にもちいた (SOKAL and MICHENER, 1958, SOKAL and SNEATH, 1963 参照) 方法である。

まず林分ごとに測定された環境因子、つまり海拔高、年平均気温、無霜期間、寒半期降水量などを形質とした。これらの形質はそれぞれ異なる単位で測定されているので、データは標準化して測定単位の差を除いたあとで計算した。このあとそれぞれの形質間相関から林分間相関をもとめた。このようにしてえられた相関行列を SOKAL と MICHENER (1958) によって “Weighted variable group method” と呼ばれる方法をもちいて計算した。手続きを簡単にのべる。

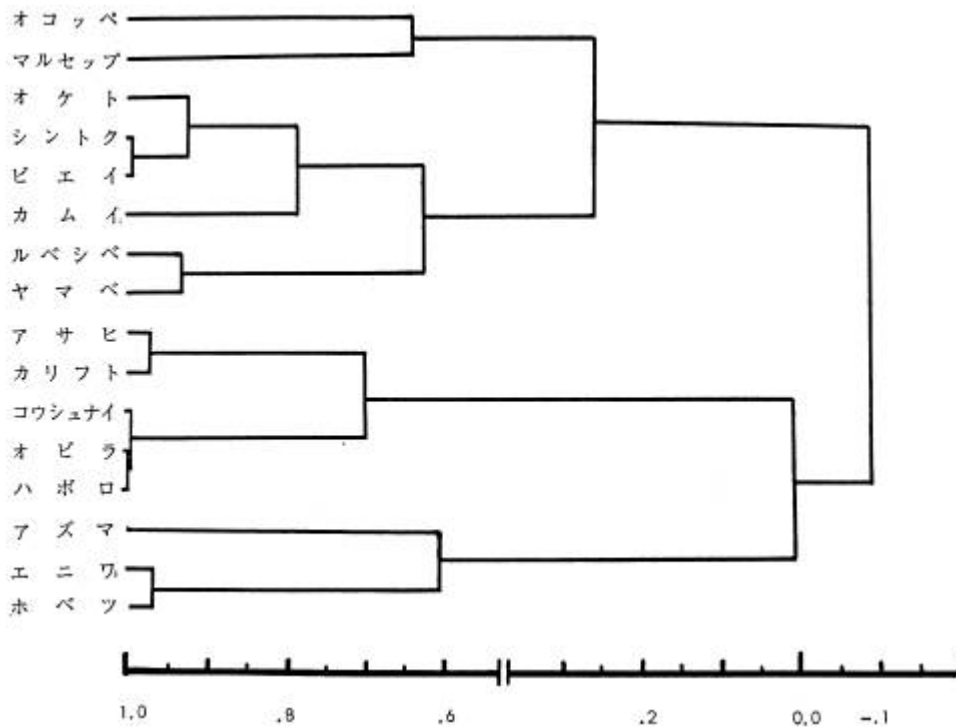
まず、相関行列の中で相互にもっとも高い相関をしめす 2 つの林分の組合せを核とし、それに比較的高い相関をしめす林分をある限界までつけ加えていく、同様にして同じ相関行列内にいくつかのグループができる。つぎに SPEARMAN の方法でグループ間の相関を求め、さらに高次のグループをつくる。その結果は樹枝状の図にしめす。SPEARMAN の公式をしめすと

$$r_{pq} = \frac{\square pq}{\sqrt{p+2\square p}\sqrt{q+2\Delta p}}$$

$\square pq$ は 2 つのグループ間のすべての相関係数の和、 $\square p$ および Δq は各グループ内の相関係数の和、 p および q は各グループに属するメンバーの数である。

この方法によって見出された 16 産地の気象上の類縁関係はだい 15 図にしめした。これによると胆振地域のホベツ、アズマと石狩のエニワが、ハボロ、オビラ、カリフトの日本海沿岸と上川のアサヒがそれぞれグループをつくり、ついでビエイ、カムイ、シントク、オケトが第 3 のグループを作っている。大きくはこの中にヤマベ、ルベシベも含まれよう。このほかにマルセツとオコッペが第 4 グループを形成するようである。

この結果は第 15 表の D 値によるグループわけと一致する点が多い。しかし生物の進化と分化に影響した因子は無数といえるほど多いと考えられる。この因子の中から数個の因子を抜き出して議論することに批判があるとおもわれる。第 15 表の遺伝的な類縁関係からみたグループ分けの中で第 1 グループにはアズマ、オビラ、カリフト、ハボロ、オコッペの各林分がふくまれていて環境的にみた第 15 図の枝状図でもほぼ同じ結果でオコッペ林分とアサヒ林分が入れかわったのみ



第 15 図 林分間の相互関係をしめす枝状図, 横軸には相関関係をしめした。

Fig. 15. Dendrogram of the relations among fifteen stands based on WVGGM clustering procedure of correlation coefficients. The ordinate is shown in correlation coefficient scale, r .

である。第 2 グループはヤマベ, ルベシベ, オケト, アサヒとなっている。

アサヒ林分は環境的には第 1 グループであるが遺伝的には第 2 グループに属している。この原因としてアサヒ林分は、地域は上川に属しているが距離的には北見に近い。したがって、アサヒをふくめた北見の大集団があいたずさえて適応的な進化をとりあげてきたとすれば、アサヒ林分は遺伝的には北見群になるだろう。オコッペ林分はさきにもふれたようにわずか 1 本の母樹であることにも原因するとおもわれる。

第 3 グループはカムイ, ビエイ, シントクでありこの結果は第 15 表の遺伝的なグループとかなりよく一致した。このことはウダイカンバの地理的変異の大部分は、地理的な環境条件にたいする適応的進化を意味するものとおもわれる。

あ ら ま し

この研究の主な目的はウダイカンバの母樹とその次代群について形態的, 生理的な諸形質の地理的変異パターンをあきらかにすること, さらにこのような地理的変異を決定づけた原因をあきらかにしようとするものである。

1958 年秋, 本道のウダイカンバの分布域の中から 15 林分を選びそれぞれ 6 個体の母樹から果穂や葉を採集した。翌春, 林業試験場光珠内苗畑に種子をまきつけ 2 年間養苗した。2 年生の測定

値は1960年秋のものである。1961年春に美唄市光珠内の実験林に植栽した。1966年秋の測定値を7年生の資料としてしめた。

母樹は9形質を測定し次代群は樹高と直径の2形質を測定し、これらの形質について生育地域、林分、母樹などのそれぞれに関連する変動の比率をきめるため分散分析した。母樹からえられる情報は生育地域に関連する表現型の変動であり、次代群からえられる情報の大部分は母樹の遺伝的変異である。変異のパターンを類型化するため等高線をひいて、類似する値をもつ林分ごとにまとめた。そのほか樹高、直径生長の変異におよぼす気候因子などの影響をみるための回帰分析と、数形質をまとめて変異のパターンを研究するための汎距離をもちいた。以上の分析結果からつぎのようなことがいえる。

1. 母樹からえられる情報のうち、種子の重さ、発芽率などは比較的大きな林分内個体間の変異をしめた。一方、樹高、直径生長などは種子の産地に起因する地理的変異である林分間や地域間の変異が大きい。次代群の分析結果は樹高直径生長とも地域とか林分などの地理的分布に起因する変異部分が大きい。

2. 大抵の形質は数方向に変動したり反転したりしながらも連続的な変異のパターンをしめた。このような変異のパターンは気候因子をふくむ環境因子の変化の度合いにたいする適応の結果とおもわれる。変異のパターンが反転するのは多分にそれぞれの形質にたいして多数の因子が影響しているか、これら因子間の交互作用にもとづく結果とおもわれる。

3. 樹齢2年の次代群の樹高と直径の変異は経度的に連続的であるが、緯度にたいする連続的変異はみられない。回帰分析では、樹高と直径にたいして海拔高的勾配が有意に影響している。

4. MAHALANOBISの汎距離による分析は北東の北見地域で逆方向に反転したが、日本海沿岸から中央部の上川にいたる経度勾配の連続的変異をしめた。中央部の上川地域は林分間の変異でもっとも変異の大きな地域である。

すべての形質は遺伝的に不連続変異のパターンをしめた。したがって7年生の資料をもとにして考えれば、本道におけるこの種は第15表にしめたように3つの群に分割できる。この結果は第15図にしめた環境条件からみな各林分群の類縁関係とかなりよく一致した。

文 献

- ANDERSON, R. L. and T. A. BANCROFT 1952. Statistical theory in research. New York.
- GATE, C. E. and C. J. SHIUE 1962. The analysis of variance of the S-stage hierarchal classification. *Biometrics*. 17 : 529-542
- 原田 泰・柳沢聡維 1964 トドマツの品種分類 帝林北試報 2 : 1-18
- 倉林尚ほか 1965 オオバナノエンレイソウの自然集団変遷 集団遺伝学 (東京) 226-244
- 久保田泰則 1965 トドマツの地域品種について 北海道の林木育種 8 (1) : 26-32
- 向出弘正ほか 1966 トドマツ系統苗木の生長 日林北海道支講 15 : 100-103
- 中島広吉 1952 北海道の樹種別蓄積
- 岡田 滋 1966 a トドマツ苗木の産地特性についての調査 (1) トドマツ子葉の変異と産地間 母樹間の相違について 日林誌 48 (8) : 331-333
- 岡田滋ほか 1966 b トドマツ苗木の産地特性についての調査 (2) トドマツ自然交配F₁種子による苗木の生育調査 日林誌 48 (12) 440-444
- 飯島惇一郎 1961 シラカンバ選抜の問題点 北海道の林木育種 4 (2) : 25-28
- SAMEJIMA, K. 1958. Evolution and variation in *Trillium* 2, *Evolution* 12 (1) : 63-71.
- SOKAL, R. R. and C. D. MICHENER 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships, *Univ. Kansas Sci. Bull.* 38 : 1409-1438.
- SOKAL, R. R. and P. H. A. SNEATH 1963. *Principles of numerical taxonomy*. London.
- SQUILLACE, A. E., 1966. Geographic variation in Slash Pine. *For. Sci. Monograph* 10.
- STERN, K. 1964. Preliminary estimates of the genetic structure of two sympatric populations of Birches as determined by random effects and natural selection.

- STEEL, R. G. D. and J. H. TORRIE 1960. Principles and procedure of statistics. New York.
- 玉利長三郎・西岡利忠 1965 トドマツ精英樹自然交雑F₁種子による苗木の生育調査 日林北海道支講 14 : 24-26
- 柳沢聡維 1965 トドマツ球果の形態的変異とその地域性 北海道の林木育種 8 (1) : 11-22
- 山内炭枝 1948 実用造林学 東京
- WELLS, O. O. 1964 a. Geographic variation in ponderosa Pine I. Silvae Gennet. 13 (4) : 89-103.
- 1964 b. Geographic variation in Ponderosa Pine II Silvae Gnetet. 13 (5) : 125-132.

Summary and conclusion

The main purpose of this study was to determine patterns of geographic variation for a number of morphological and physiological traits of leaves, seeds and seedlings of *Betula maximowicziana* REGEL and to determine the causes of such variation.

Mature seed and leaf samples were collected from each of 6 in 15 natural stands scattered throught out the species range in Hokkaido in the fall of 1958. The seeds were sown in a nursery at Koshunai, Bibai, Hokkaido, in the following spring, and they were grown for 2 years. Data were collected from the resulting seedlings in the fall of 1960. In the spring of 1961 parmanent outplantings of the stand progenies were established at Koshunai (Experimental Forest), Bibai, Hokkaido. In the fall of 1966, data were collected from this forest as a 7 year progeny material.

Data were taken on 9 traits and 2 traits in the progenies, and were subject to analysis of variance to determine the proportions of variance associated with growth regions, stands within growth regions, and mother trees within stands. The parental data gave information on phenotypic variation associated with locality, while the progeny data, for the most part, gave information on the extent of genetic variation associated with locality of source. Isograms were drown to elucidate patterns of variation where justified. Regression analysis were employed to study relations with climatic factors. A distance function was used to a group of traits simultaneously.

Major findings are as follows :

1. In the parental data such tree-to-tree variation was relatively strong for seed weights and germination rates, while they showed significant differences associated with the geographic source of the materials, especially, region-to-region variation was relatively strong for tree height and stem diameter growth. In the progeny data, region and stand variation was stronger for total height and stem diameter.

2. Most of the traits showed some types of continuous variation, containing one or more trend reversals or fluctuatings. These patterns apparently resulted from adaptation to gradients to environ-mental factors, which involve climatic factors. The trend reversals were probably due to the existence and interaction of two or more factors affecting for each traits.

3. Longitudinal variation also existed for tree height and stem diameter in 2 year progeny materials but was not latitudinal variation. In the regression analysis, altitudinal gradient had affected for total height and stem diameter significantly.

4. Multivariate analysis showed longitudinal gradient through Nihonkai-engan and Kamikawa regions, which contained a reversal in the northeast region, Kitami. Thus, in the central region, Kamikawa was variable region in stand-to-stand variation. All of characters indicated discontinuous variation pattern, then this species was divisible into three moderately well defined groups.