تنوع و تمایز ژنتیکی جنگلهای راش ایران

پروین صالحی شانجانی[1]، لادیسلاو پائوله[2] و دوشان گومری[2]

چکیده

جنس راش یکی از فراوانترین و از نظر اقتصادی مهمترین جنسهای درختان چوبی شمال ایران است. گوناگونی ژنتیکی *Fagus orientalis* Lipsky در ۱۴ جمعیت راش ایرانی در طول گستره پراکنش این گونه درختی در منطقه هیرکانی به‌وسیله مطالعات آنزیمی بررسی گردید.

تنوع و تمایز ژنتیکی جمعیتهای راش با استفاده از ۱۶ لوکوس آنزیمی در ۱۰ سیستم آنزیمی شامل پراکسیداز (PX)، لوسین آمینو پپتیداز (LAP)، گلوتامات اکسالواستات ترانس آمیناز (GOT)، منادیون ردوکتاز (MNR)، ایزو سیترات دهیدروژناز (IDH)، مالات دهیدروژناز (MDH)، فسفو گلوکوز ایزومراز (PGI)، فسفو گلوکو موتاز (PGM)، شیکیمات دهیدروژناز (SKDH)، فسفو گلوکونات دهیدروژناز (6PGD) به‌وسیله الکتروفورز ژل نشاسته مطالعه شد. تکثر ژنتیکی (میانگین تعداد آللهای مشاهده شده: ۵۵؛ میانگین تعداد آلل در لوکوس: ۳/۳ و درصد لوکوسهای پلی مورفیک: ۱۰۰) و تنوع ژنتیکی قابل ملاحظه‌ای (تعداد آللهای مؤثر: ۲/۸۸ و هتروزیگوسیتی مورد انتظار: ۰/۱۹۱) یافت گردید. درمجموع ۳۰ آلل نادر (با فراوانی کمتر از ۵٪) ردیابی شد. هیچ طرح مشخصی از تمایز ژنتیکی شناسایی

۱- عضو هیات علمی، مؤسسه تحقیقات جنگلها و مراتع، صندوق پستی ۱۱۶-۱۳۱۸۵، تهران، ایران

۲- -بخش فیتولوژی، دانشگاه فنی زولن، اسلواکی

نگردید، ولی نقص جزیی هتروزیگوتها در مقایسه با نسبتهای مورد انتظار هاردی – وینبرگ در عمده جمعیتها یافت شد.

واژه‌های کلیدی: *Fagus orientalis* Lipsky، راش، منطقه هیرکانی، ایزوزیم، تنوع و تمایز ژنتیکی

مقدمه

از میان جنگلهای پهن برگ معتدله نیمکره شمالی، جنگلهای هیرکانی از اهمیت خاصی برخودار هستند. این جنگلها با مساحتی معادل ۱/۵ میلیون هکتار در سواحل جنوبی دریای خزر و شیبهای شمالی رشته کوه البرز در شمال ایران واقع شده‌اند. اکوسیستم جنگلی هیرکانی یکی از آخرین باقیمانده‌های جنگلهای پهن برگ طبیعی دنیا می‌باشد. از نقطه نظر فیلوژنتیکی، جنگلهای هیرکانی در مقایسه با جنگلهای پهن برگ اروپا که به شدت متأثر از دوره‌های یخچالی و فعالیتهای انسان بوده است. هنوز به صورت یک اکوسیستم بکر و واقعی در نظر گرفته می‌شود[1] امروزه حفاظت از جنگلهای بی نظیر یا کم نظیر نه تنها به عنوان تضمینی برای حفظ تنوع زیستی، مقاومت در برابر عوامل محیطی و نیز برای بیابان‌زدایی اهمیت دارد، بلکه برای اعمال مدیریت پایدار جنگل نیز امری ضروری است. این ناحیه کم نظیر با مجموعه گیاهی و جانوری غنی می‌تواند به‌عنوان ذخیره‌گاههای ژنی برای احیاء اکوسیستمهای نابوده شده استفاده

[1] به علاوه مطالعات دیرینه شناسی گیاهی وجود گونه‌های بسیاری را در اروپا در دوران قبل از یخچالی ثابت کرده است. اگرچه بسیاری از آن گیاهان از جمله بلوط (*Quercus castaneifolia*)، آزاد (*Zelkova carpinifolia*)، توسکای ییلاقی (*Alnus subcordata*)، انجیلی (*Parrotia persica*) و لیلکی (*Gleditschia caspica*) در حال حاضر در اروپا وجود ندارد، ولی این گیاهان هنوز در منطقه هیرکانی رشد می‌کنند.

شود (Sagheb-Talebi، ۲۰۰۰). آبخیز البرز که در سواحل دریای خزر واقع شده جنگلهای نیمه نم‌پسند[1] بسیار قدیمی را شامل می‌شود که متعلق به دوران سوم زمین‌شناسی است. از آنجایی که دوران یخبندان بر جنگلهای هیرکانی تأثیر مستقیم نگذاشته راش در این جنگلها تغییرات محیطی و جغرافیایی زیادی را تحمل کرده است (Mobayen و Tregubov، ۱۹۷۰). از نقطه نظر ترکیب گیاهی کمربند راش ایران به جنگلهای اروپا متصل می‌شود که در این سطح شباهتهای زیادی با جنگلهای راش بالکان دارد. درحالی‌که در سطوح پایین‌تر جنگلهای راش ایران از نظر حضور عناصر نیمه‌حاره، اختصاصی می‌باشند (Sagheb-Talebi، ۲۰۰۰).

جنگلهای آمیخته و خالص راش (*Fagus orienteilis* Lipsky) جزء مهمترین، غنی‌ترین و زیباترین جنگلهای ایران به‌شمار می‌روند.[2] جنگلهای راش ۱۷/۶٪ از سطح جنگلهای هیرکانی و ۲۳/۶٪ تعداد و حدود ۳۰٪ از حجم درختان جنگلی ایران را تشکیل می‌دهند (رسانه و همکاران، ۱۳۸۰). بنابراین از نقطه نظر اقتصادی توده‌های راش با ارزشترین توده‌ها را تشکیل داده و بیشترین میزان تولید چوب در ایران را به‌خود اختصاص می‌دهند.

جنگلهای راش روی شیبهای شمالی رشته کوه البرز واقع شده و در کمربند ارتفاعی در حدود ۵۰۰ تا ۲۱۰۰ متر بالاتر از سطح دریا نوار جنگلی را به‌طول ۷۰۰ کیلومتر تشکیل می‌دهند که در ۳ استان گیلان، مازندران و گلستان قرار گرفته است.

به‌منظور مطالعه نقش توارث در توده‌های با ارزش راش هیرکانی، دو هدف زیر در این پژوهش دنبال شد:

۱- شناخت تنوع ژنتیکی که برای فرایندهای سازگاری آینده ضروری می‌باشد.

---

[1] - Mesophilous

[2] - برخی از درختان راش دارای ۵۰ متر ارتفاع، ۲ متر قطر و حدود ۲۰۰ سال سن می‌باشند.

۲- شناخت ویژگیهای رویشگاهی و ژنتیکی که تأثیر به‌سزایی بر خصوصیات جنگل‌شناسی و کیفیت چوب می‌گذارد.

شناخت اهمیت تنوع ژنتیکی در راش: حفاظت بسیاری از جمعیتهای در خطر که از جهات مختلف اقتصادی، اکولوژیکی، جنگل‌شناسی یا ژنتیکی اهمیت دارند، ضرورتی اجتناب ناپذیر است. سازگاری محیطی جمعیتها ارتباط مستقیمی با ساختار ژنتیکی آنها دارد. درختان راش اغلب به‌صورت طبیعی در پناه درختان و توده‌های مادری تجدید حیات می‌کنند که باعث می‌شود تا بخش بزرگی از ترکیب طبیعی ژنتیکی در جمعیتهای بومی حفظ شود. برای اینکه منابع ژنتیکی قادر به برآورد نیازها همگام با تغییرات سریع عوامل اکولوژیکی باشند، می‌بایست دارای توان سازگاری غنی باشند.

انتخاب توده‌ها یا درختان برای نمونه‌گیری و مطالعات مدیریتی که منطبق با قوانین استاندارد جنگلداری است می‌تواند باعث از دست رفتن بخشی از تنوع ژنتیکی شود که برای فرایندهای سازگاری آینده ضروری می‌باشند. بنابراین شناخت ساختار و گوناگونی ژنتیکی در درون و میان جمعیتهای راش از ضروریات اولیه در حفاظت و مدیریت منابع ژنتیکی است.

مواد و روشها

۱- ویژگیهای مناطق مورد مطالعه

نمونه‌های گیاهی به‌وسیله نمونه‌برداری از ۱۴ جمعیت طبیعی راش صورت گرفت که بخش وسیعی از گسترهٔ پراکنش راش (*Fagus orientalis* Lipsky) را در شمال ایران زیر پوشش قرار داد. جنگلهای راش ایران روی شیب شمالی رشته کوه البرز در محدوده ارتفاعی ۵۰۰-۲۱۰۰ متر از سطح دریا واقع هستند. آنها نوار جنگلی به‌طول ۷۰۰ کیلومتر را در سه استان گیلان، مازندران و گلستان تشکیل می‌دهند.

در این پژوهش به‌وسیله انتخاب توده‌های طبیعی راش (جنگلهای مدیریت نشده) بدون هیچ نوع عملیات جنگلداری، نقش عوامل ژنتیکی و اکولوژیکی بر ویژگیهای کمی و کیفی درختان راش مطالعه شد و با انتخاب رویشگاههای مدیریت شده تحت سیستم تدریجی پناهی یا برشهای اصلاحی و آزادسازی، اثر عملیات جنگلداری مورد مقایسه قرار گرفت.

به‌این‌منظور پنج نقطه در طول گسترشگاه راش از غرب به شرق (اسالم در استان گیلان، خیرود، سنگده و نکا در استان مازندران و گرگان در استان گلستان) جنگلهای هیرکانی انتخاب شده و در هر نقطه سه پایگاه (ارتفاعهای پایین، میان و بالابند، به استثنای منطقه نکا که به‌علت نامساعد بودن وضعیت آب و هوایی فقط دو قطعه نمونه در نظر گرفته شد) مستقر گردید. مشخصات جغرافیایی، مکانی، اقلیمی و خصوصیات توده‌های جنگلی مورد مطالعه در شکل شماره ۱ و جداول شماره ۱ و ۲ ارائه شده است. در هر توده مواد رویشی (شاخه‌های حامل جوانه‌های خواب) از ۵۰ درخت غیر همجوار به‌صورت تصادفی در یک محیط همگن نمونه‌برداری گردید.

شکل شماره ۱- توزیع مناطق مورد بررسی در ایران

۲- روشهای بیوشیمیایی

برای تجزیه آنزیمی، بافت جوانه خواب (۲-۳ جوانه از هر درخت) و بافت پوستی شاخه‌ها همگن شده و در تامپون استخراج با استفاده از هاون دستی، عصاره‌گیری شدند. ترکیب تامپون استخراج در ادامه آورده شده است.

همگناها به‌وسیله دستگاه الکتروفورز افقی ژل نشاسته و سیستمهای تامپونی اختصاصی آنزیمی مختلف، الکتروفورز شدند. ژلها برای سیستمهای آنزیمی مختلف رنگ‌آمیزی گشتند (صالحی شانجانی، ۱۳۸۲). غلظت ژل ۱۲٪ و فاصله پل (ابتدا تا انتهای حرکت همگنها) ۱۲ سانتیمتر بود.

گوناگونی ژنتیکی جمعیتهای راش با استفاده از ۱۰ سیستم آنزیمی رمز کننده ۱۶ لوکوس ژنی مطالعه شدند. آزمون ژنی وراثت تک‌تک ایزوآنزیمها و تفسیر زیموگرامها از روش Thiébaut و همکاران (۱۹۸۲)، Merzeau و همکاران (۱۹۸۹)، Müller-Starck و Starke (۱۹۹۳) انجام گردید.

لوکوسها به‌وسیله نام اختصاری آنزیم‌نامگذاری شده و براساس سرعت حرکت (کاتودی‌ترین زون به‌عنوان لوکوس A و دومین لوکس قبل آن B و غیره) حرف‌گذاری شدند. برخی آللهای جدید بعد از آزمایش بسیاری از جمعیتهای اروپایی و انتشار نتایج کشف شدند که برای اینکه ارتباط بین نتایج قبلی و جدید حفظ شود این آللهای جدید به‌وسیله حرف آلل کند رونده‌تر با یک ویرگول (A َ و B َ و غیره) مشخص شدند.

۳- روش‌های آماری

برای هر فرد، ژنوتیپ‌های دیپلوئید شماره‌گذاری گردید. از آنجایی که میزان نمونه‌برداری به اندازه‌ای زیاد نبود که فراوانی‌های ژنوتیپی به صورت جزئی بررسی گردد، فقط فراوانی‌های آللی به طور وسیعی مطالعه شد. ناهمگونی فراوانی‌های آللی در میان جوامع با استفاده از آزمون احتمالات بررسی گردید (Raymond و Russet، ۱۹۹۵ a). لوکوس‌ها با استفاده از روش فیشر نیز مطالعه شدند (Rousset و Raymond، ۱۹۹۵).

۱- تکثیر ژنتیکی با استفاده از تعداد کل آلل‌ها ویا میانگین تعداد آلل‌ها در لوکوس (Na) و نسبت لوکوس‌های پلی‌مورفیک برآورد می‌گردد.

۲- تنوع ژنتیکی به وسیله مقیاس‌های زیر بررسی می‌گردد:

- ***هتروزیگوسیتی مورد انتظار*** (Crow و Kimura، ۱۹۷۰) مساوی است با تمایز جامعه کل δ_T ارائه شده به وسیله Gregorius (۱۹۸۷):

$$He_{(j)} = 1 - \sum_{i=1}^{na(j)} P_{ij}^2$$

He (j): هتروزیگوسیتی مورد انتظار در لوکوس j ام،

Na(j): تعداد آلل‌ها در لوکوس j ام،

Pij : فراوانی آلل i ام در لوکوس j ام،

هتروزیگوسیتی کل به وسیله میانگین حسابی کل لوکوس‌ها محاسبه می‌شود.

- ***تعداد مؤثر آلل‌ها*** (Crow و Kimura، ۱۹۷۰) مساوی است با تنوع ژنتیکی ارائه شده به وسیله Gregorius (۱۹۸۷) است:

Ne (j): تعداد مؤثر آلل‌ها در لوکوس j ام،

$$ne_{(j)} = \frac{1}{\sum_{i=1}^{na(j)} P_{ij}^2}$$

تعداد مؤثر کل آلل‌های به وسیله میانگین هارمونیک کل لوکوس‌ها محاسبه می‌شود.

۳- تمایز ژنتیکی: تمایز ژنتیکی از طریق محاسبه فاصله ژنتیکی و فرمول Fst قابل بررسی است.

- ***فاصله ژنتیکی*** (برآورد نااریب فاصله ژنتیکی از طریق فرمول Nie در ۱۹۷۸):

$$D = -Ln\left(G_{xy} \Big/ \sqrt{G_x . G_y}\right)$$

که:

$$G_x = \frac{1}{nl}\sum_{j=1}^{nl}\frac{2nx\sum_{i=1}^{naj} P_{xij}^2 - 1}{2nx-1} \quad Gy = \frac{1}{nl}\sum_{j=1}^{nl}\frac{2ny\sum_{i=1}^{naj} P_{yij}^2 - 1}{2ny-1}$$

$$G_{xy} = \sum_{j=1}^{nl}\sum_{i=1}^{naj} P_{xij}.P_{yij}$$

Pxij و Pyij: فراوانی آلل i ام در لوکوس j ام در جوامع x و y،

nl: تعداد لوکوس‌ها،

naj: تعداد آلل‌ها در لوکوس j ام،

nx و ny: تعداد کل نمونه‌ها در جوامع x و y

فاصله ژنتیکی کل به وسیله میانگین حسابی کل لوکوس‌ها محاسبه می‌شود.

- ***فرمول آماری F:*** فرمول Wright (۱۹۵۱، ۱۹۶۵) شامل:

تنوع آللی درون جامعه‌ای: $F_{is} = {}^{1-H}/_{2P(1-P)}$

تنوع آللی بین جامعه‌ای: $F_{st} = {}^{Var(P)}/_{\bar{P}(1-P)}$

تمایز ژنتیکی کل: $F_{it} = {}^{1-H}/_{2\bar{P}(1-\bar{P})}$

که (۲P (1-P: میانگین هتروزیگوسیتی مورد انتظار، H: فراوانی هتروزیگوسیتی مشاهده شده، P: میانگین فراوانی آللی و(Var (P: واریانس فراوانی‌های آللی در میان جوامع است.

۴- ساختار ژنوتیپی: از طریق زیر قابل محاسبه است:

- ***هتروزیگوسیتی مشاهده شده:*** نسبت واقعی ژنوتیپ‌های هتروزیگوت تمام افراد مورد بررسی، هتروزیگوسیتی کل توسط میانگین حسابی تمامی لوکوس محاسبه می‌گردد.
- ***اندکس ثبوت (Fis):*** اندیکس ثبوت Wright (۱۹۷۸) کمبود یا زیاد هتروزیگوسیتی را از طریق فرمول زیر محاسبه می‌کند:

که، Ho: هتروزیگوسیتی مشاهده شده و He: هتروزیگوسیتی مورد انتظار است.

$$F = 1 - \frac{Ho}{He}$$

۵- جریان ژن: میزان جریان ژن به طور غیر مستقیم از نسبت تنوع کل موجود در میان جوامع برآورد می‌شود (Fst توسط Wright، ۱۹۳۱ و ۱۹۵۱):

$$Nm = 0.25\frac{(1 - F_{st})}{F_{st}}$$

برنامه‌های کامپیوتری

برای بررسی ماتریس های فاصله ژنتیکی، آزمون تجزیه به مؤلفه‌های اصلی (Gower، ۱۹۶۶) و آزمون خوشه‌ای با استفاده از روش UPGMA انجام گردید. محاسبه تکثر تنوع، تمایز و ساختار ژنتیکی، با استفاده از برنامه‌های BIOSYS-1 (Swofford و Selander، ۱۹۸۱) و GENEPOP (Raymond و Rousset، ۱۹۹۵ b). برای آزمون خوشه‌ای و PCoA، از برنامه SYN-TAX III (Podáni، ۱۹۸۸) استفاده شد.

جدول شماره ۱- ویژگیهای مکانی جمعیتهای راش مورد مطالعه

منطقه	ارتفاع از سطح دریا (m)	نام اختصاری	عرض جغرافیایی (N)	طول جغرافیایی (E)	جهت شیب	ترکیب جنگلی: درصد راش	تاج پوشش (٪)	سطح دخالت
گرگان	۲۰۰۰	۲۰۰۰-گ	۳۶´۴۵˝	۵۴´۰۷˝	NW, N	۹۶	۹۵	مدیریت نشده
گرگان	۱۴۰۰	۱۴۰۰-گ	۳۶´۴۱˝	۵۴´۰۵˝	NW,N	۴۸	۹۰	مدیریت شده *
گرگان	۶۰۰	۶۰۰-گ	۳۶´۴۲˝	۵۴´۰۶˝	NW,N	۳۲	۹۰	مدیریت شده *
نکا	۱۴۰۰	۱۴۰۰-ن	۳۶´۲۲˝	۵۳´۳۳˝	NW, N	۶۰	۸۰	مدیریت نشده
نکا	۹۰۰	۹۰۰-ن	۳۶´۲۹˝	۵۳´۲۷˝	NW,N	۷۲	۹۰	مدیریت شده *
سنگده	۱۹۰۰	۱۹۰۰-س	۳۶´۰۰˝	۵۳´۱۲˝	NW,N	۹۵	۹۵	مدیریت نشده
سنگده	۱۴۰۰	۱۴۰۰-س	۳۶´۰۳˝	۵۳´۱۴˝	W, SW	۷۱	۷۰	مدیریت شده *
سنگده	۹۰۰	۹۰۰-س	۳۶´۰۶˝	۵۳´۱۶˝	NW,N	۶۷	۹۵	مدیریت شده *
خیرود	۲۰۰۰	۲۰۰۰-ک	۳۶´۲۸˝	۵۱´۴۰˝	N	۹۱	۹۰	مدیریت نشده
خیرود	۱۲۰۰	۱۲۰۰-ک	۳۶´۳۲˝	۵۱´۳۹˝	SE	۷۶	۹۰	مدیریت شده **
خیرود	۶۰۰	۶۰۰-ک	۳۶´۳۵˝	۵۱´۳۳˝	SE	۷۴	۹۰	مدیریت شده **
اسالم	۱۹۰۰	۱۹۰۰-الف	۳۷´۳۸˝	۴۸´۴۶˝	N	۹۱	۸۰	مدیریت شده *
اسالم	۱۲۰۰	۱۹۰۰-الف	۳۷´۳۸˝	۴۸´۴۸˝	NW	۴۲	۹۰	مدیریت شده *
اسالم	۶۰۰	۱۹۰۰-الف	۳۷´۴۱	۴۸´۴۸˝	N	۳۷	۷۰	مدیریت شده *

*، مدیریت تحت شیوه پناهی

**، مدیریت تحت برشهاي آزادسازي

جدول شماره ۲- برخی ویژگیهای آب و هوایی براساس اطلاعات بدست آمده از ایستگاههای آب و هوایی در مناطق مورد مطالعه

(با استفاده از آمار آب و هوایی ۱۰ تا ۳۰ ساله ایستگاههای مذکور)

منطقه	نام ایستگاه آب و هوایی	ارتفاع از سطح دریا (m)	میانگین بارندگی سالیانه (mm)	میانگین دمای سالیانه (°C)	میانگین دمای حداقل سردترین ماه سال (°C)	میانگین دمای حداکثر گرمترین ماه سال (°C)	میانگین دمای سردترین ماه سال (°C)	میانگین دمای گرمترین ماه سال (°C)	حداکثر مطلق دما (°C)	حداقل مطلق دما (°C)	تعداد روزهای یخبندان	درصد رطوبت هوا
گرگان	گرگان	۵۰	۱۱۰۶	۱۷/۵	۳/۴	۳۹/۹	۸/۰	۲۷/۷	۴۲/۸	-۷/۰	–	۷۵/۹
گرگان	زیارت	۱۰۰۰	۱۰۶۴	۱۳/۳	-۰/۹	۲۸/۷	–	–	–	–	–	–
نکا	کوهسار کنده	۱۷۶	۵۹۶	۱۵/۷	۱/۲	۳۰/۳	۷/۰	۲۴/۸	۴۵/۰	-۴/۰	–	–
نکا	ونمک	۷۵۷	۱۳۱۲	۱۴/۵	۱/۷	۲۷/۸	۷/۰	۲۳/۴	۴۲/۰	-۱۲/۰	–	–
سنگده	سنگده	۱۳۰۰	۹۶۰	۱۱/۰	-۶/۰	۲۴/۰	–	–	۳۷/۰	-۱۵/۰	۹۰	۷۹/۰
خیرود	نوشهر	۱۰	۱۳۴۵	۱۵/۸	۱/۹	۲۸/۸	۶/۶	۲۵/۰	۳۲/۶	-۳/۵	۷	۸۰/۰
اسالم	پلیمبرا	۵	۱۹۵۸	۱۵/۶	–	–	–	–	۳۸/۵	-۱۱/۰	۱۰	–
اسالم	پیسه‌سون	۱۲۴۴	۱۲۸۶	۸/۵	–	–	–	–	۳۰/۰	-۱۹/۵	۱۳۲	–

نتایج

۱- پلی‌مورفیسم سیستمهای آنزیمی مورد استفاده

همان‌گونه که در فصل مواد و روشها نیز اشاره گردید، ۱۰ سیستم آنزیمی رمز کننده ۱۶ لوکوس در این پژوهش بکار گرفته شده است.

براساس مشاهده برروی ژل، پراکسیداز (PX) به‌وسیله ۳ لوکوس ژنی رمز می‌شود، به‌طوری که ۳ زون فعالیت روی ژل ظاهر می‌شود که دو زون دارای فعالیت کافی و پایدار هستند و تحت عنوان PX-A و PX-B مورد بررسی قرار می‌گیرند. بیان زون سوم وابسته به فصل است که در این مطالعه لحاظ نگردید. آنزیمهای تولید شده به‌وسیله هر دو لوکوس منومر می‌باشند. دو آلل با تحرک نسبی ۱۰۰ و ۱۰۵ در PX-A و ۳ آلل با Rm ۲۶، ۳۹ و ۵۲ در PX-B مشاهده شدند. در لوکوس PX-A، اختلافات آللی میان جمعیتها قابل ملاحظه بود. به‌طوری‌که در سطح جمعیتها، فراوانی آللی A از ۰/۱۱۱ تا ۰/۳۱۹ متغیر بوده و بیشترین فراوانی مشاهده شده در منطقه خیرود (۰/۲۸) بیش از ۲ برابر آن در اسالم است (جدول شماره ۳). اختلافات آللی و ژنوتیپی میان جمعیتها در لوکوس PX-B مهم بود و از ۳ آلل مشاهده شده در لوکوس PX-B، آلل C فقط در جمعیتهای گرگان-۲۰۰۰ و نکا-۹۰۰ مشاهده گردید. به‌علاوه فراوانی در آلل دیگر (A و B) و ژنوتیپهای مشاهده شده در این دو جمعیت بیشتر از جمعیتهای دیگر بود.

لوسین آمینوپپتیداز به‌وسیله ۲ لوکوس آنزیمی (LAP-A و LAP-B) رمز می‌شود. در هر دو لوکوس ۴ شکل آللی با Rm ۱۰۶، ۱۰۰، ۹۷ و ۹۴ در لوکوس LAP-A و Rm ۱۰۲، ۱۰۰، ۹۸ و ۹۶ در لوکوس LAP-B مشاهده گردید. ساختار آنزیمی تولید شده به‌وسیله هر دو لوکوس مونومر می‌باشد. تفاوتهای آللی و ژنوتیپی هر دو لوکوس در آللهای نادر (A و D) و ژنوتیپهای این آللها است.

ایزوآنزیمهای گلوتامات-اکسالواستات ترانس آمیناز به دو لوکوس (GOT-A و GOT-B) شامل ۴ آلل در هر دو لوکوس با Rm ۱۰۵، ۱۰۰، ۹۵ و ۹۰ در لوکوس

GOT-A و ۵۴، ۳۶، ۱۸ و ۲ در لوکوس GOT-B نسبت داده می‌شوند. آنزیمهای حاصل از هر دو لوکوس دیمر هستند. در لوکوس GOT-A اگرچه اختلافات مهمی در آلل غیر فراوان C (از ۰/۰۶۳ تا ۰/۳۷۲) میان جمعیتها مشاهده شد، ولی در سطح منطقه‌ای فراوانیهای آللی متفاوت نبود. در لوکوس GOT-B، هیچ اختلاف آللی و ژنوتیپی مهمی میان جمعیتها مشاهده نگردید، به‌طوری‌که فراوانی آللیB ۹۸-۱۰۰٪ فراوانی کل را شامل می‌شد.

منادیون ردوکتاز به‌وسیله یک لوکوس MNR-A با ۳ آلل دارای Rm ۱۲۶، ۱۰۰، ۷۴ رمز می‌شود. ساختار آنزیمی آن تترامری است. اختلافات مهمی (در سطح ۹۵٪) در فراوانیهای آللی و ژنوتیپی در مرزهای شرقی و غربی در مقایسه با نواحی مرکزی مشاهده شد. چنانچه، فراونترین فراوانی آلل A در مرزها بیش از ۲ برابر فراوانی آن در مرکز جنگلهای هیرکانی است.

ایزوزیمهای ایزوسیترات دهیدروژناز به‌وسیله ۲ لوکوس ژنی رمز می‌شود، ولی از آنجایی که منطقه دوم فعالیت روی ژل (IDH-B) رنگ‌پذیری کمی داشت و قابل بررسی نبود فقط لوکوس IDH-A با ۳ آلل مطالعه گردید. تحرک نسبی ۳ آلل ۱۱۶، ۱۰۰، ۸۴ بود. ساختار آنزیم دیمری می‌باشد. اختلاف مهمی میان فراوانی آلل فراوان (B) در جمعیتها مشاهده نشد.

مالات دهیدروژناز به‌وسیله ۳ لوکوس آنزیمی (MDH-A، MDH-B و MDH-C) رمز می‌شود. در لوکوسهای MDH-A[1]، MDH-B و MDH-C به‌ترتیب ۳ و ۴ و ۲ شکل آللی مشاهده گردید. بیان فنوتیپی لوکوس بسیار مشابه به MDH-B است و هر دو آنزیم تولید شده به‌وسیله این لوکوسها دیمری می‌باشند. درحالی‌که آنزیم حاصل از

۱- MDH-A به عنوان اولین لوکوس در تمام جمعیتهای غربی و مرکزی راش اروپایی کاملاً منومورفیک است. به این دلیل بسیاری از محققان از ارزیابی آن ممانت نموده‌اند، در صورتی که این لوکوس در راش شرقی جمعیتهای بالکان پلی‌مورفیک می‌شود (Vyšny، ۱۹۹۷).

لوکوس MDH-C منومری است. در لوکوس MDH-A، کمترین فراوانی آلل D و بیشترین فراوانی آلل C در جمعیتهای مرزی مشاهده می‌شود. درحالی‌که در لوکوس MDH-B یک تمایل جغرافیایی از شرق به غرب و غرب به شرق به‌ترتیب: در آللهای C و A ملاحظه گردید. در لوکوس MDH-C در حقیقت ۴ شکل آللی وجود دارد. ولی از آنجایی که سرعت مهاجرت آلل اول و دوم و نیز آلل سوم و چهارم بسیار شبیه هم است فقط دو آلل تفسیر گردید. در لوکوس MDH-C، بیشترین فراوانی آللی متعلق به آلل B می‌باشد.

دو لوکوس به آنزیم فسفوگلوکز ایزومراز (PGI-B, PGI-A) نسبت داده می‌شود که ۳ و ۵ شکل آللی در لوکوسهای PGI-B, PGI-A مشاهده گردید. آنزیم تولید شده به‌وسیله هر دو لوکوس دیمر بوده در لوکوس PGI-A، هیچ اختلافی بین فراوانی آلل فراوان B مشاهده نگردید. در لوکوس PGI-B، یک تمایل جغرافیایی افزایش از شرق به غرب در آلل B و غرب به شرق در آلل D ملاحظه گردید.

فسفوگلوکو موتاز در یک لوکوس (PGM-A) با ۳ آلل که دارای Rm ۱۱۲، ۱۰۰ و ۹۴ است رمز می‌شود. ساختار آنزیم منومری است. به استثناء آلل C که فقط در دو جمعیت از جنگلهای هیرکانی (نکا-۹۰۰ و اسالم ۱۲۰۰) مشاهده شد. هیچ اختلاف آللی میان جمعیتها دریافت نگردید.

شیکیمات دهیدروژناز در یک لوکوس، SKDH-A، با ۴ آلل که دارای Rm ۱۱۴، ۱۰۰، ۸۶ و ۷۲ است رمز می‌شود. آنزیم ساختمان منومری دارد. اگرچه هیچ اختلاف قابل ملاحظه‌ای در فراوانی آللی در سطح منطقه‌ای مشاهده نشد، ولی اختلاف در فراوانی آللی میان جمعیتها مهم بود، به‌طوری‌که فراوانی آلل B از ۰/۶۵۹ تا ۰/۱ و آلل C از صفر تا ۰/۲۶۱ متغیر می‌باشد.

جدول شماره ۳- فراوانی آللی در سطح جمعیتها، مناطق و کل ناحیه مطالعه شده (اختصارات ذکر شده در جدول شماره ۱ تشریح شده است)

لوکوس و آلل	جمعیت														منطقه					کل ناحیه
	ج ۲۰۰۰	ج ۱۴۰۰	ج ۶۰۰	ن ۱۴۰۰	ن ۹۰۰	س ۱۹۰۰	س ۱۴۰۰	س ۹۰۰	خ ۲۰۰۰	خ ۱۲۰۰	خ ۶۰۰	الف ۱۹۰۰	الف ۱۲۰۰	الف ۶۰۰	ارزش *	گرگان	نکا	سنگده	خیرود	اسالم	
PX-A																				
A	۰/۱۲۵	۰/۱۴۶	۰/۲۱۷	۰/۲۱۷	۰/۱۸۸	۰/۱۸۸	۰/۱۴۹	۰/۱۶۳	۰/۲۱۹	۰/۳۱۹	۰/۲۹۲	۰/۱۲۵	۰/۱۳۳	۰/۱۱۱		۰/۱۶۲	۰/۲۰۲	۰/۱۶۷	۰/۲۷۶	۰/۱۲۴	۰/۱۸۶۴
B	۰/۸۷۵	۰/۸۵۴	۰/۷۸۳	۰/۷۸۳	۰/۸۱۳	۰/۸۱۳	۰/۸۵۱	۰/۸۳۷	۰/۷۸۱	۰/۶۸۱	۰/۷۰۸	۰/۸۷۵	۰/۸۶۷	۰/۸۸۹	۰/۰۰۳۵	۰/۸۳۸	۰/۷۹۸	۰/۸۳۳	۰/۷۲۸	۰/۸۷۶	۰/۸۱۳۶
PX-B																				
A	۰/۴۴۸	۰/۸۸۵	۰/۸۴۰	۰/۸۱۱	۰/۵۴۲	۰/۸۲۶	۰/۸۲۲	۰/۸۴۸	۰/۸۴۴	۰/۷۱۷	۰/۷۹۸	۰/۸۱۳	۰/۶۱۵	۰/۶۷۰		۰/۷۲۴	۰/۶۷۲	۰/۸۳۲	۰/۸۰۳	۰/۶۹۹	۰/۷۵۰۴
B	۰/۵۳۱	۰/۱۱۵	۰/۱۶۰	۰/۱۸۹	۰/۴۱۷	۰/۱۷۴	۰/۱۷۸	۰/۱۵۲	۰/۱۵۶	۰/۲۲۳	۰/۲۱۱	۰/۱۸۷	۰/۳۸۵	۰/۳۳۰		۰/۲۶۹	۰/۳۰۷	۰/۱۶۸	۰/۱۹۷	۰/۳۰۱	۰/۲۴۵۰
C	۰/۰۲۱	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۴۲	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۷	۰/۰۲۲	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۴۶
LAP-A																				
A	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۴۲	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۲۱	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۴۲	۰/۰۳۱	۰/۰۰۰		۰/۰۰۰	۰/۰۲۶	۰/۰۰۰	۰/۰۰۷	۰/۰۲۴	۰/۰۱۰۴
B	۰/۹۶۹	۰/۸۴۴	۰/۹۵۸	۰/۸۵۴	۰/۸۴۴	۰/۹۲۷	۰/۹۴۸	۰/۹۲۷	۰/۸۲۳	۰/۹۱۵	۰/۹۱۷	۰/۸۵۴	۰/۸۷۵	۰/۸۵۴		۰/۹۲۴	۰/۸۴۹	۰/۹۳۴	۰/۸۸۷	۰/۸۶۱	۰/۸۹۳۴
C	۰/۰۳۱	۰/۱۵۶	۰/۰۴۲	۰/۱۰۴	۰/۱۲۵	۰/۰۷۳	۰/۰۵۲	۰/۰۷۳	۰/۳۵۶	۰/۰۸۵	۰/۰۷۳	۰/۱۰۴	۰/۰۸۳	۰/۱۴۶		۰/۰۷۶	۰/۱۱۵	۰/۰۶۶	۰/۱۰۵	۰/۱۱۱	۰/۰۹۳۱
D	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۲۱	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰۵	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۴	۰/۰۰۴	۰/۰۰۳۰
LAP-B																				
A	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۲۱	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰		۰/۰۰۰	۰/۰۰۵	۰/۰۰۰	۰/۰۰۴	۰/۰۰۷	۰/۰۰۳۰
B	۰/۹۰۶	۰/۸۹۶	۰/۸۹۶	۰/۶۴۶	۰/۸۱۳	۰/۹۱۳	۰/۸۵۴	۰/۸۶۵	۰/۷۹۲	۰/۶۲۸	۰/۷۲۹	۰/۷۷۱	۰/۸۰۲	۰/۷۷۱		۰/۸۹۹	۰/۷۳۰	۰/۸۷۵	۰/۷۱۷	۰/۷۸۱	۰/۸۰۴۷
C	۰/۰۸۳	۰/۱۰۴	۰/۱۰۴	۰/۳۵۴	۰/۱۷۷	۰/۰۸۷	۰/۱۴۶	۰/۱۳۵	۰/۱۹۸	۰/۳۷۲	۰/۲۶۰	۰/۱۹۸	۰/۱۹۸	۰/۲۲۹		۰/۰۹۷	۰/۲۶۶	۰/۱۲۵	۰/۲۷۶	۰/۲۰۸	۰/۱۹۰۰
D	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰۰	۰/۰۰۴	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۴	۰/۰۰۳	۰/۰۰۲۳
GOT-A																				
A	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۲۱	۰/۰۰۰	۰/۰۱۱	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰		۰/۰۰۰	۰/۰۱۱	۰/۰۰۴	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۲۲
B	۰/۸۲۶	۰/۸۴۴	۰/۹۰۶	۰/۸۵۷	۰/۷۹۲	۰/۸۱۳	۰/۷۰۲	۰/۸۶۵	۰/۹۳۶	۰/۶۹۸	۰/۷۵۰	۰/۹۳۸	۰/۸۷۵	۰/۸۶۵		۰/۸۵۹	۰/۸۲۱	۰/۷۹۴	۰/۷۹۴	۰/۸۹۲	۰/۸۳۲۸
C	۰/۱۷۴	۰/۱۴۶	۰/۰۹۴	۰/۱۴۹	۰/۱۸۸	۰/۱۸۸	۰/۲۸۷	۰/۱۲۵	۰/۰۶۴	۰/۳۰۲	۰/۲۲۹	۰/۰۶۳	۰/۱۲۵	۰/۱۳۵		۰/۱۳۷	۰/۱۶۸	۰/۱۹۹	۰/۱۹۹	۰/۱۰۸	۰/۱۶۱۹
D	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۲۱	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰۰	۰/۰۰۴	۰/۰۰۰	۰/۰۰۴	۰/۰۰۷	۰/۰۰۰	۰/۰۰۳۰
GOT-B																				

*، آزمون احتمالات (Rousset و Raymond ۱۹۹۵).

ادامه جدول شماره ۳-

لوکوس و آلل	جمعیت															منطقه					کل ناحیه
	ج ۲۰۰۰	ج ۱۴۰۰	ج ۶۰۰	ن ۱۴۰۰	ن ۹۰۰	س ۱۹۰۰	س ۱۴۰۰	س ۹۰۰	خ ۲۰۰۰	خ ۱۲۰۰	خ ۶۰۰	الف ۱۹۰۰	الف ۱۲۰۰	الف ۶۰۰	ارزش *	گرگان	نکا	سنگده	خیرود	اسالم	
A’	۰/۰۰۰	۰/۰۲۱	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰		۰/۰۰۷	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۱۵
A	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۳۱	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۱۰	۰/۰۱۰	۰/۰۲۱		۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۷	۰/۰۱۴	۰/۰۰۶۰
B	۱/۰۰۰	۰/۹۷۹	۱/۰۰۰	۰/۹۷۹	۱/۰۰۰	۰/۹۶۹	۱/۰۰۰	۱/۰۰۰	۱/۰۰۰	۱/۰۰۰	۰/۹۷۹	۰/۹۹۰	۰/۹۹۰	۰/۹۷۹		۰/۹۹۳	۰/۹۹۰	۰/۹۹۰	۰/۹۹۳	۰/۹۸۶	۰/۹۹۰۳
C	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۲۱	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۲۲۸	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۴	۰/۰۰۰	۰/۰۰۲۲
MNR-A																					
A’	۰/۰۰۰	۰/۰۲۱	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰		۰/۰۰۷	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۱۵
A	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۳۱	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۱۰	۰/۰۱۰	۰/۰۲۱		۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۷	۰/۰۱۴	۰/۰۰۶۰
B	۱/۰۰۰	۰/۹۷۹	۱/۰۰۰	۰/۹۷۹	۱/۰۰۰	۰/۹۶۹	۱/۰۰۰	۱/۰۰۰	۱/۰۰۰	۱/۰۰۰	۰/۹۷۹	۰/۹۹۰	۰/۹۹۰	۰/۹۷۹		۰/۹۹۳	۰/۹۹۰	۰/۹۹۰	۰/۹۹۳	۰/۹۸۶	۰/۹۹۰۳
C	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۲۱	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۲۲۸	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۴	۰/۰۰۰	۰/۰۰۲۲
MNR-A																					
A	۰/۳۴۴	۰/۱۶۷	۰/۱۷۴	۰/۱۷۰	۰/۲۰۸	۰/۱۹۸	۰/۱۲۵	۰/۲۰۸	۰/۱۹۸	۰/۱۷۷	۰/۲۲۹	۰/۲۵۰	۰/۳۳۳	۰/۲۹۳		۰/۲۲۹	۰/۱۹۰	۰/۱۷۷	۰/۲۰۱	۰/۲۹۲	۰/۲۱۹۶
B	۰/۶۵۶	۰/۸۳۳	۰/۸۲۶	۰/۸۳۰	۰/۷۸۱	۰/۸۰۲	۰/۸۷۵	۰/۷۹۲	۰/۸۰۲	۰/۸۲۳	۰/۷۷۱	۰/۷۵۰	۰/۶۶۷	۰/۷۰۷		۰/۷۷۱	۰/۸۰۵	۰/۸۲۳	۰/۷۹۹	۰/۷۰۸	۰/۷۷۹۶
C	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۵۹	۰/۰۰۰	۰/۰۰۵	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰۷
IDH-A																					
A	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۱۰	۰/۰۲۱	۰/۰۴۲	۰/۰۵۲	۰/۰۱۰	۰/۰۴۲	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۳۱	۰/۰۰۰	۰/۰۵۲	۰/۰۱۰		۰/۰۰۷	۰/۰۳۱	۰/۰۳۵	۰/۰۱۴	۰/۰۲۱	۰/۰۰۳۰
B	۱/۰۰۰	۰/۹۹۰	۰/۹۹۰	۰/۹۷۹	۰/۹۴۸	۰/۹۳۸	۰/۹۹۰	۰/۹۵۸	۰/۹۹۰	۱/۰۰۰	۰/۹۶۹	۱/۰۰۰	۰/۹۴۸	۰/۹۹۰		۰/۹۹۳	۰/۹۶۴	۰/۹۶۲	۰/۹۸۶	۰/۹۷۹	۰/۵۶۲۰
C	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۲۹۷	۰/۰۰۰	۰/۰۰۵	۰/۰۰۴	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۴۳۴۲
MDH-A																					
B	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰		۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۴	۰/۰۰۰	۰/۰۰۴	۰/۰۰۱۵
C	۰/۵۷۳	۰/۷۰۸	۰/۵۹۶	۰/۴۹۰	۰/۵۷۳	۰/۵۲۱	۰/۵۱۰	۰/۹۴۰	۰/۴۲۴	۰/۵۹۴	۰/۶۷۷	۰/۵۹۴	۰/۶۰۴	۰/۵۹۴		۰/۶۲۶	۰/۵۳۱	۰/۵۰۶	۰/۵۴۶	۰/۵۹۷	۰/۵۶۳۵
E	۰/۴۲۷	۰/۲۹۲	۰/۴۰۴	۰/۵۱۰	۰/۴۲۷	۰/۴۶۹	۰/۴۹۰	۰/۵۱۰	۰/۵۷۶	۰/۴۰۶	۰/۳۱۳	۰/۴۰۶	۰/۳۹۶	۰/۳۹۶		۰/۳۷۴	۰/۴۶۹	۰/۴۹۰	۰/۴۵۱	۰/۳۴۰	۰/۴۳۴۲
F	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰۴	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۴	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰۷
MDH-B																					
A	۰/۰۵۲	۰/۱۱۵	۰/۰۵۲	۰/۱۰۴	۰/۰۴۲	۰/۰۷۴	۰/۰۴۲	۰/۰۷۳	۰/۰۰۰	۰/۰۲۱	۰/۰۲۱	۰/۰۲۱	۰/۰۱۰	۰/۰۱۰		۰/۰۷۳	۰/۰۷۳	۰/۰۶۳	۰/۰۱۸	۰/۰۱۱	۰/۰۴۵۶
C	۰/۸۴۴	۰/۸۳۳	۰/۸۹۶	۰/۸۱۳	۰/۸۹۶	۰/۸۶۲	۰/۸۶۵	۰/۸۶۵	۰/۹۴۶	۰/۹۲۷	۰/۹۱۷	۰/۹۲۷	۰/۹۳۸	۰/۹۴۸		۰/۸۵۸	۰/۸۵۴	۰/۸۶۴	۰/۹۳۴	۰/۹۳۸	۰/۸۹۳۹
D	۰/۱۰۴	۰/۰۵۲	۰/۰۵۲	۰/۰۸۳	۰/۰۶۳	۰/۰۶۴	۰/۰۹۴	۰/۰۶۳	۰/۰۵۴	۰/۰۵۲	۰/۰۶۳	۰/۰۵۲	۰/۰۶۲	۰/۰۴۲	۰/۰۰۳۱	۰/۰۶۹	۰/۰۷۳	۰/۰۷۳	۰/۰۳۹	۰/۰۵۲	۰/۰۶۰۵
MDH-C																					

*، آزمون احتمالات (Rousset و Raymond ۱۹۹۵).

ادامه جدول شماره ۳-

لوکوس و آلل	جمعیت														منطقه					کل ناحیه
	ج ۲۰۰۰	ج ۱۴۰۰	ج ۶۰۰	ن ۱۴۰۰	ن ۹۰۰	س ۱۹۰۰	س ۱۴۰۰	س ۹۰۰	خ ۲۰۰۰	خ ۱۲۰۰	خ ۶۰۰	الف ۱۹۰۰	الف ۱۲۰۰	الف ۶۰۰	ارزش *	گرگان	نکا	سنگده	خیرود	اسالم	
A	۰/۰۱۰	۰/۰۱۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۲۱	۰/۰۱۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰		۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۷	۰/۰۰۶۰
B	۰/۹۹۰	۰/۹۹۰	۰/۹۹۰	۱۰/۰۰۰	۱۰/۰۰۰	۱۰/۰۰۰	۱۰/۰۰۰	۱۰/۰۰۰	۱۰/۰۰۰	۰/۹۹۰	۰/۹۷۹	۰/۹۹۰	۰/۹۹۰	۱۰/۰۰۰	۰/۹۱۴۷	۰/۹۹۰	۱۰/۰۰۰	۱/۰۰۰	۰/۹۹۰	۰/۹۹۳	۰/۹۹۴۰
PGI-A																					
A	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰		۰/۰۰۴	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۴	۰/۰۰۱۵
B	۱/۰۰۰	۱/۰۰۰	۰/۹۹۰	۰/۹۹۰	۰/۹۸۹	۱/۰۰۰	۱/۰۰۰	۰/۹۹۰	۱/۰۰۰	۰/۹۲۷	۱/۰۰۰	۱/۰۰۰	۱/۰۰۰	۰/۹۹۰		۰/۹۹۶	۰/۹۸۹	۰/۹۹۷	۰/۹۷۶	۰/۹۹۷	۰/۹۹۱۰
C	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۱۱	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰۰		۰/۰۰۰	۰/۰۱۱	۰/۰۰۳	۰/۰۲۴	۰/۰۰۰	۰/۰۰۷۵
PGI-B																					
A’	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۲۱	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰		۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۴	۰/۰۰۴	۰/۰۰۰	۰/۰۰۱۵
A	۰/۰۰۰	۰/۰۲۱	۰/۰۲۱	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۵۲	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰		۰/۰۱۰	۰/۰۰۵	۰/۰۱۷	۰/۰۱۴	۰/۰۰۰	۰/۰۰۹۷
B	۰/۸۸۳	۰/۹۲۷	۰/۹۲۷	۰/۹۵۸	۰/۹۴۸	۰/۹۷۹	۰/۹۱۷	۰/۹۹۰	۰/۹۷۹	۰/۹۷۹	۰/۹۶۹	۱/۰۰۰	۱/۰۰۰	۱/۰۰۰		۰/۹۱۷	۰/۹۵۳	۰/۹۶۲	۰/۹۷۶	۱/۰۰۰	۰/۹۶۲۱
C	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۲۱	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰		۰/۰۰۴	۰/۰۱۶	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۳۰
D	۰/۱۱۵	۰/۰۵۲	۰/۰۵۲	۰/۰۳۱	۰/۰۲۱	۰/۰۲۱	۰/۰۲۱	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۲۱	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰۰		۰/۰۶۹	۰/۰۲۶	۰/۰۱۷	۰/۰۰۷	۰/۰۰۰	۰/۰۲۳۸
PGM-A																					
A	۰/۰۶۳	۰/۰۷۳	۰/۰۷۳	۰/۰۷۳	۰/۰۷۳	۰/۰۳۱	۰/۰۲۱	۰/۰۳۱	۰/۰۳۱	۰/۰۱۰	۰/۰۱۰	۰/۰۱۰	۰/۰۳۱	۰/۰۱۰		۰/۰۴۹	۰/۰۷۳	۰/۰۲۸	۰/۰۲۱	۰/۰۱۷	۰/۰۳۵۰
B	۰/۹۳۸	۰/۹۱۷	۰/۹۱۷	۰/۹۲۷	۰/۹۲۷	۰/۹۶۹	۰/۹۷۹	۰/۹۶۹	۰/۹۶۹	۰/۹۹۰	۰/۹۹۰	۰/۹۹۰	۰/۹۵۸	۰/۹۹۰		۰/۹۴۸	۰/۹۲۷	۰/۹۷۲	۰/۹۷۹	۰/۹۷۹	۰/۹۶۳۵
C	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۵۹۸		۰/۰۰۳	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۴	۰/۰۰۱۵
SKDH-A																					
A	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۱۱	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۳۱	۰/۰۰۰		۰/۰۰۰	۰/۰۱۱	۰/۰۰۴	۰/۰۰۷	۰/۰۱۱	۰/۰۰۶
B	۰/۹۷۹	۰/۹۶۹	۰/۹۶۹	۰/۸۸۵	۰/۸۹۴	۰/۹۳۸	۰/۹۴۸	۰/۹۵۸	۰/۸۹۶	۰/۹۴۸	۱/۰۰۰	۰/۹۴۸	۰/۹۰۶	۰/۶۵۹		۰/۹۶۹	۰/۸۹۰	۰/۹۴۸	۰/۹۰۲	۰/۸۴۳	۰/۹۱۲۲
C	۰/۰۲۱	۰/۰۲۱	۰/۰۲۱	۰/۰۴۲	۰/۰۳۲	۰/۰۴۲	۰/۰۰۰	۰/۰۳۱	۰/۰۷۳	۰/۰۳۱	۰/۰۰۰	۰/۰۳۱	۰/۰۵۲	۰/۲۶۱		۰/۰۲۴	۰/۰۳۷	۰/۰۲۴	۰/۰۴۶	۰/۱۱۱	۰/۰۴۸۸
D	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۱۰	۰/۰۶۳	۰/۰۶۴	۰/۰۱۰	۰/۰۵۲	۰/۰۱۰	۰/۰۱۰	۰/۰۲۱	۰/۰۰۰	۰/۰۲۱	۰/۰۱۰	۰/۰۸۰	۰/۰۰۰۰	۰/۰۰۷	۰/۰۶۳	۰/۰۲۴	۰/۰۵۶	۰/۰۳۶	۰/۰۳۳۰
6PGD-A	۰/۰۷۴	۰/۰۵۲	۰/۰۵۲	/۰۰۰	۰/۰۳۱	۰/۰۳۳	۰/۰۱۰	۰/۰۱۱	۰/۰۰۰	۰/۰۲۱	۰/۰۳۱	۰/۰۲۱	۰/۰۴۳	۰/۰۲۱		۰/۰۴۶	۰/۰۱۶	۰/۰۱۸	۰/۰۱۱	۰/۰۲۸	۰/۰۲۴۳
A	۰/۵۱۱	۰/۴۷۹	۰/۴۷۹	۰/۰۵۰۰۰	۰/۵۶۳	۰/۵۹۸	۰/۵۵۲	۰/۶۶۰	۰/۵۹۳	۰/۵۶۴	۰/۵۱۰	۰/۵۶۴	۰/۴۲۴	۰/۶۴۶		۰/۴۹۳	۰/۵۳۱	۰/۶۰۳	۰/۵۲۹	۰/۵۴۶	۰/۵۴۱۰
B	۰/۴۱۵	۰/۴۵۸	۰/۴۵۸	۰/۵۰۰	۰/۴۰۶	۰/۳۷۰	۰/۴۳۸	۰/۳۳۰	۰/۳۸۴	۰/۴۱۵	۰/۴۲۷	۰/۴۱۵	۰/۴۸۹	۰/۳۳۳		۰/۴۴۸	۰/۴۵۳	۰/۳۷۹	۰/۴۳۸	۰/۴۱۱	۰/۴۲۴۰
C	۰/۰۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۲۱	۰/۰۰۰	۰/۰۳۱	۰/۰۴۴	۰/۰۰۰	۰/۰۰۳۷		۰/۰۱۴	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۲۱	۰/۰۱۴	۰/۰۱۰۶
D																					

*، آزمون احتمالات (Rousset و Raymond ۱۹۹۵).

۶- فسفوگلوکونات دهیدروژناز به‌وسیله ۳ لوکوس رمز می‌شود که 6PGD-A با ۴ آلل که دارای Rm ۱۱۰، ۱۰۰، ۹۰ و ۸۰ هستند مورد مطالعه قرار گرفت. ساختمان آنزیم دیمری می‌باشد، بیشترین اختلاف در فراوانی آللی ۲ آلل نادر A و B مشاهده شد، به‌طوری‌که فراوانی آللی A در جمعیتهای مرزی بالا بود و آلل D در جمعیتهای مرکزی جنگلهای راش مشاهد نشد.

۲- تکثر ژنتیکی

مقادیر تکثر و تنوع آللی در جدول شماره ۴ در سطح جمعیتهای مختلف نشان داده شده حاکی از گوناگونی قابل ملاحظه در جمعیتهای راش ایران است.

در کل ۵۵ شکل آللی در ۱۶ لوکوس ژنی مشاهده شد که از ۴۰ در منطقه سنگده تا ۴۷ در خیرود متغیر است (جدول شماره ۴). اگرچه میانگین کل تعداد آلل در لوکوس ۳/۴ می‌باشد، ولی در سطح جمعیتها میانگین تعداد آلل در لوکوس بین ۰/۲-۲/۷ متغیر است. در سطح منطقه‌ای، نسبت لوکوسهای پلی‌مورفیک بین ۱۰۰٪ در گرگان و خیرود و ۹۳/۷۵٪ در سایرین متفاوت است. بنابراین تکثر ژنتیکی تقریباً همگن می‌باشد.

۳- فراوانی و توزیع آللی

جدول شماره ۳ فراوانی آللی را در تک‌تک جمعیتها، مناطق و کل ناحیه هیرکانی نشان می‌دهد. در ۱۴ لوکوس ناهمگونی فراوانی آللی در میان جمعیتها کاملاً معنی‌دار است. به عبارت دیگر فراوانی آللی بسیاری از لوکوسها به طور قابل ملاحظه‌ای در میان گروههای درختان نمونه‌برداری شده از جمعیتهای مختلف متفاوت است. به‌علت تمایز نسبتاً کم و پلی‌مورفیسم نادر، تعداد نمونه‌برداری برای نتیجه‌گیری روی ناهمگونی فراوانی آللی در لوکوس MDH-A و PGM-A کافی نبود. پنج لوکوس از میان ۱۶ لوکوس در ۱-۸ جمعیت منومورفیک بودند (SKDH-A در یک جمعیت، PGI-B در

سه، MDH-C و GOT-B در هفت و PGI-A در هشت جمعیت). در هر لوکوس به‌طورعمده یک آلل فراوانتر از بقیه است. درحالی‌که لوکوسهای PX-A، MDH-A و 6PGD-A با دو آلل فراوان در برخی جمعیتها متمایز بودند. ۶ لوکوس (GOT-B، IDH-A، MDH-C، B و PGI-A و PGM-A) پلی‌مورفیسم کمی را نشان دادند و حتی اگر تعداد آلل در لوکوس آنها ۳ یا ۴ عدد بود فراوانی یک آلل معمولاً بسیار بالا و سایر آللها نادر و یا در برخی جمعیتها به‌طور کامل غایب بودند. از سوی دیگر، لوکوسهایی مثل PX-A، PX-B، MDH-A، MDH-B تقریباً در تمام جمعیتها پلی‌مورفیسم بسیار بالایی نشان دادند. لوکوس PGI-A که گوناگونی متوسطی در شرق و مرکز منطقه هیرکانی نشان داد در اسالم کاملاً منومورفیک گشت، درصورتی‌که GOT-B در بسیاری از جمعیتها به استثناء اسالم منومورفیک بود.

تعداد آللهای مشاهده شده در ۱۶ لوکوس از ۲ آلل (در لوکوسهای PX-A و MDH-C) تا ۳ (PX-B، MNR-A، IDH-A، PGI-A، PGM-A) و ۴ (LAP-A، LAP-B، GOT-A، GOT-B، MDH-A، MDH-B، SKDH-A و 6PGD-A) و ۵ آلل (PGI-B) متغیر است (جدول شماره ۳). در برخی لوکوسها، تعداد آلل در لوکوس در میان جمعیتها متفاوت بود، درحالی‌که در سایر موارد ثابت می‌باشد. برای مثال تعداد آلل در لوکوس SKDH-A از یک آلل (در جمعیت خیرود–۶۰۰) تا ۲ (در جمعیت گرگان–۲۰۰۰) و ۳ (در جمعیت خیرود–۶۰۰) و ۴ آلل (در جمعیت نکا–۹۰۰) متغیر بود، درحالی‌که در لوکوس PX-A در تمام جمعیتها ۲ آلل مشاهده می‌شود.

اگرچه درون هر منطقه، اشکال آللی میان ارتفاعات مختلف متفاوت بود، ولی هیچ تمایل خاص جغرافیایی پیدا نگردید. به‌طوری‌که بیشترین تعداد آلل در مناطق گرگان و اسالم، در گستره پراکنش بهینه راش (در ارتفاعات ۱۲۰۰–۱۴۰۰ متر از سطح دریا)؛ در منطقه سنگده، در بالاترین ارتفاع (۱۹۰۰ متر)؛ و در منطقه خیرود، در پایین‌ترین ارتفاع (۶۰۰ متر) پیدا شد. در آلل فراوان برخی لوکوسها، تمایل و شیب جغرافیایی جزیی قابل

مشاهده است. برای مثال، فراوانی آللی PGI-B/B از شرق به غرب افزایش می‌یابد، درحالی‌که فراوانی آلل SKDH-A/B کاهش می‌یابد.

۲۷ آلل از ۵۵ آلل در تمام جمعیتها وجود داشتند، ولی چندین آلل نیز شناسایی شدند که فقط در برخی بخشهای گسترشگاه راش مشاهده شدند. تعداد کمی از این آللها تنها در یک جمعیت مشاهده شدند (GOT-B/A' در گرگان- ۱۴۰۰؛ MNR-A/C در نکا-۹۰۰؛ MDH-A/F در خیرود- ۶۰۰ و PGM0A/C در گرگان- ۶۰۰). در این پژوهش آللهای مختص به محل به آللهایی اختصاص داده شد که در کمتر از ۵۰ درصد جمعیتها حضور داشتند که با این معیار ۲۲ آلل از ۱۳ لوکوس، آلل مختص به محل بودند. توزیع این ۲۲ آلل مختص به محل از شرق به غرب جنگلهای راش در ایران متفاوت است که می‌توان آنها را در گروههای زیر قرار داد:

- حضور در شرق به طرف مرکز (مثل PX-B/C)
- حضور در مرکز (مثل GOT-A/A)
- حضور در غرب به طرف مرکز (مثل MDH-A/B)
- حضر در مناطق مرزی (مثل PGI-A/A)
- حضور در نواحی دور از دریا: نکا و سنگده (مثل 6PGD-A/D)
- حضور فقط در یک منطقه (PGI-B/C در نکا)
- غیاب فقط در یک منطقه (SKDH-A/A در گرگان)

توزیع موزاییکی برخی آللها (مثل GOT-A/D) امکان نتیجه‌گیری در مورد اختصاصی بودن آنها را به محل خاصی فراهم نمی‌کند.

جدول شماره ۴- تکثر ژنتیکی (Nt: تعداد مشاهده شده آللها، Na: میانگین تعداد آللها در هر لوکوس، P: درصد لوکوسهای پلی‌مورفیک، Nr: تعداد آللهای نادر و Ns: تعداد آللهای مختص به محل)، تنوع ژنتیکی (Ne: تعداد آللهای مؤثرها در لوکوس، Ho: میانگین هتروزیگوسیتی مشاهده شده، He: میانگین هتروزیگوسیتی مورد انتظار) راش ایران در جمعیتهای مطالعه شده.

محل	N	Nt	Na	Ne	Ns	Nr	P*	P**	P***	Ho	He
گرگان-۲۰۰۰	۴۷/۸ (۰/۱)	۳۳	۲/۱ (۰/۲)	۱/۳۷ (۰/۴)	۳	۲	۶۲/۵	۸۱/۳	۸۱/۳	۰/۲۰۲ (۰/۰۵۱)	۰/۲۱۶ (۰/۰۵۰)
گرگان-۱۴۰۰	۴۸/۰ (۰/۰)	۳۹	۲/۴ (۰/۲)	۱/۲۸ (۰/۳)	۷	۴	۶۲/۵	۹۳/۸	۹۳/۷۵	۰/۱۷۲ (۰/۰۳۴)	۰/۱۸۹ (۰/۰۳۹)
گرگان-۶۰۰	۴۷/۶ (۰/۲)	۳۷	۲/۳ (۰/۲)	۱/۲۹ (۰/۴)	۷	۴	۶۲/۵	۹۳/۸	۹۳/۷۵	۰/۱۸۱ (۰/۰۴۲)	۰/۱۸۸ (۰/۰۴۲)
نکا-۱۴۰۰	۴۷/۶ (۰/۲)	۳۶	۲/۳ (۰/۲)	۱/۳۷ (۰/۳)	۷	۵	۶۸/۸	۹۳/۸	۹۳/۷۵	۰/۲۱۶ (۰/۰۴۱)	۰/۲۳۷ (۰/۰۴۳)
نکا-۹۰۰	۴۷/۸ (۰/۱)	۴۳	۲/۷ (۰/۲)	۱/۳۹ (۰/۴)	۱۵	۱۱	۸۱/۳	۸۷/۵	۸۷/۵	۰/۲۰۱ (۰/۰۳۸)	۰/۲۴۸ (۰/۰۴۵)
سنگده-۱۹۰۰	۴۷/۲ (۰/۵)	۳۶	۲/۳ (۰/۲)	۱/۳۱ (۰/۳)	۸	۴	۶۸/۸	۸۷/۵	۸۷/۵	۰/۱۹۹ (۰/۰۴۲)	۰/۲۰۰ (۰/۰۴۱)
سنگده-۱۴۰۰	۴۷/۷ (۰/۲)	۳۴	۲/۱ (۰/۲)	۱/۰۱ (۰/۳)	۷	۲	۶۸/۸	۸۱/۳	۸۱/۳	۰/۱۸۸ (۰/۰۴۵)	۰/۱۹۶ (۰/۰۴۴)
سنگده-۹۰۰	۴۷/۷ (۰/۲)	۳۴	۲/۱ (۰/۲)	۱/۲۸ (۰/۳)	۷	۲	۵۶/۳	۸۷/۵	۸۷/۵	۰/۱۸۳ (۰/۰۴۱)	۰/۱۸۳ (۰/۰۴)
خیرود-۲۰۰۰	۴۷/۱ (۰/۴)	۳۶	۲/۲ (۰/۲)	۱/۳ (۰/۳)	۹	۶	۶۲/۵	۸۱/۳	۸۱/۲۵	۰/۲۰۰ (۰/۰۵۱)	۰/۱۹۵ (۰/۰۴۴)
خیرود-۱۲۰۰	۴۷/۶ (۰/۲)	۳۲	۲/۰ (۰/۱)	۱/۳۹ (۰/۳۸)	۵	۲	۶۲/۵	۸۷/۵	۸۷/۵	۰/۲۲۶ (۰/۰۵۱)	۰/۲۳۷ (۰/۰۵)
خیرود-۶۰۰	۴۷/۸ (۰/۲)	۳۹	۲/۴ (۰/۲)	۱/۳۶ (۰/۴)	۱۴	۸	۵۶/۳	۸۷/۵	۸۷/۵	۰/۲۱۸ (۰/۰۵۵)	۰/۲۱۶ (۰/۰۴۸)
اسالم-۱۹۰۰	۴۷/۹ (۰/۱)	۳۵	۲/۲ (۰/۲)	۱/۲۹ (۰/۳)	۱۰	۵	۶۲/۵	۸۱/۳	۸۱/۳	۰/۱۶۸ ۰/۰۳۹	۰/۱۸۵ ۰/۰۴۵
اسالم-۱۲۰۰	۴۷/۷ (۰/۲)	۳۷	۲/۳ (۰/۲)	۱/۳۷ (۰/۴)	۹	۴	۶۸/۸	۸۷/۵	۸۷/۵	۰/۲۰۹ (۰/۰۴۸)	۰/۲۲ (۰/۰۴۸)
اسلام-۶۰۰	۴۶/۸ (۰/۸)	۳۴	۲/۱ (۰/۲)	۱/۳۷ (۰/۴)	۸	۳	۶۲/۵	۸۷/۵	۸۷/۵	۰/۲۰۰ (۰/۰۴۸)	۰/۲۲۴ (۰/۰۵)

N، میانگین تعداد نمونه در هر جمعیت، *، درصد لوکوسهای پلی‌مورفیک در سطح اطمینان ۰/۹۵، **، درصد لوکوسهای پلی‌مورفیک در سطح اطمینان ۰/۹۹، ***، درصد لوکوسهای پلی‌مورفیک در سطح اطمینان.

با توجه به اینکه آللها مختص به محل عموماً نادر نیز هستند (فراوانی آنها معمولاً کمتر از ۵٪ است)، بنابراین اختصاصی دانستن آنها را در یک منطقه یا محل می‌بایست با احتیاط ذکر کرد، زیرا با توجه به محدودیت اندازه‌گیری، همواره احتمال از دست رفتن یک آلل در طی نمونه‌برداری وجود دارد. با این وجود، به‌علت اهمیت خاص آنها در بررسی روابط فیلوژنی، مورد ارزیابی قرار گرفتند.

در این پژوهش، به آللهایی آلل نادر اطلاق می‌شود که دارای فراوانی کمتر از ۵٪ باشند. در کل، ۳۰ آلل نادر در ۱۵ لوکوس شناسایی شد که حضورشان از یک جمعیت (GOT-B/A´) تا ۹ جمعیت (IDH-A/A) متغیر بود. تعداد آللهای نادر در جمعیتها از ۳ آلل در جمعیت گرگان- ۲۰۰۰ تا ۱۵ آلل در نکا- ۹۰۰ و ۱۴ آلل در خیرود- ۶۰۰ متفاوت بود.

۴- تنوع ژنتیکی در جنگلهای راش ایران

۴-۱- تعداد آللهای مؤثر در لوکوس

تعداد آللهای مؤثرها که به‌عنوان میزان تنوع ژنتیکی بررسی گردید در میان جمعیتها متغیر بود (جدول شماره ۵). در کل ناحیه، تنوع ژنتیکی ۲ لوکوس 6PGD-A (۲/۱۱۳) و MDH-A (۱/۹۷۶) بیشتر از بقیه است. براساس جمعیتها بررسی شده، میانگین تعداد آللهای مؤثر از ۱/۰۱ تا ۱/۳۹ متغیر است و به استثناء سنگده-۱۴۰۰ (۱/۰۱)، تفاوت این معیار در دامنه محدودی (۱/۲۸ تا ۱/۳۹) نوسان می‌کند. بین مناطق و ارتفاعات مختلف هیچ تمایل یا شیب خاصی مشاهده نگردید.

۴-۲- هتروزیگوسیتی

نسبتهای محاسبه شده تک‌تک هتروزیگوتها در یک لوکوس به هتروزیگوسیتی مشاهده شده (Ho) اطلاق می‌شود. برای اینکه میزان هتروزیگوسیتی مستقل از فراوانی

آللی باشد از شکل دیگر هتروزیگوسیتی که به هتروزیگوسیتی مورد انتظار نسبت (He) داده می‌شود نیز استفاده شد.

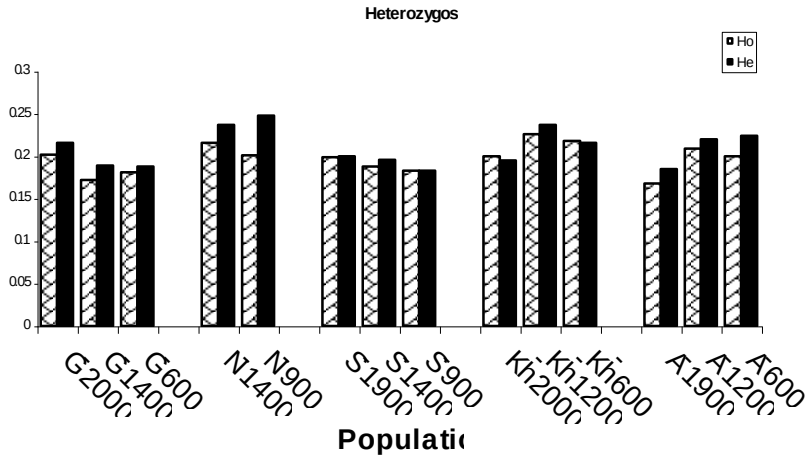
جدول شماره ۴ هتروزیگوسیتی مشاهده شده و مورد انتظار از معادله هاردی- وینرگ را در سطح جمعیتها نشان می‌دهد. میانگین هتروزیگوسیتی‌ها در ۱۶ لوکوس به‌طور قابل ملاحظه‌ای یعنی از ۱/۷۸٪ در لوکوس PGI-A تا ۵۲/۷۲٪ در لوکوس 6PGD-A متغیر است. گوناگونی هتروزیگوسیتی در جمعیتها وابسته به لوکوس می‌باشد، به‌طوری‌که میزان هتروزیگوسیتی در لوکوس PX-A از ۲۰ تا ۴۳/۹٪ و یا در لوکوس SKDH-A از صفر تا ۴۹/۷٪ متغیر است. اگرچه سهم تک‌تک لوکوسها در جمعیتهای مختلف برای تشکیل هتروزیگوسیتی متفاوت بود، ولی در برخی لوکوسها (مثل LAP-A) هتروزیگوسیتی مورد انتظار در کلیه جمعیتهای نکا، خیرود و اسالم کمتر از هتروزیگوسیتی مشاهده شده است. برعکس، در لوکوس SKDH-A هتروزیگوسیتی مشاهده شده در کلیه جمعیتهای گرگان و سنگده بیش از دو برابر هتروزیگوسیتی مورد انتظار می‌باشد. در سطح منطقه‌ای، نکا بیشترین تعداد لوکوسهای هموزیگوت (در ۱۱ لوکوس) و سنگده کمترین تعداد آن را دارد (در ۴ لوکوس) (جدول شماره ۴).

جدول شماره ۵- تعداد آللهای مؤثر در مناطق و جمعیتهای مطالعه شده (اختصارات ذکر شده در جدول شماره ۱ تشریح شده است)

لوکوس و آلل	جمعیت														منطقه					کل ناحیه
	گ ۲۰۰۰	گ ۱۴۰۰	گ ۶۰۰	ن ۱۴۰۰	ن ۹۰۰	س ۱۹۰۰	س ۱۴۰۰	س ۹۰۰	خ ۲۰۰۰	خ ۱۲۰۰	خ ۶۰۰	الف ۱۹۰۰	الف ۱۲۰۰	الف ۶۰۰	گرگان	نکا	سنگده	خیرود	اسالم	
PX-A	۱/۲۸	۱/۳۳	۱/۵۲	۱/۵۲	۱/۴۴	۱/۴۴	۱/۳۴	۱/۳۸	۱/۵۲	۱/۷۷	۱/۷۰	۱/۲۸	۱/۳۰	۱/۲۵	۱/۳۷۳	۱/۴۷۶	۱/۳۸۵	۱/۶۶۷	۱/۲۷۸	۱/۴۳۶
PX-B	۲/۶۷	۱/۲۵	۱/۳۷	۱/۴۴	۲/۱۳	۱/۴۰	۱/۴۱	۱/۳۵	۱/۳۶	۱/۵۳	۱/۴۹	۱/۴۴	۱/۹۰	۱/۷۹	۱/۶۷۷	۱/۸۳۱	۱/۳۸۸	۱/۴۶۳	۱/۷۲۶	۱/۶۰۵
LAP-A	۱/۰۶	۱/۳۶	۱/۰۹	۱/۳۵	۱/۳۷	۱/۱۶	۱/۱۱	۱/۱۶	۱/۴۲	۱/۱۸	۱/۱۸	۱/۳۵	۱/۲۹	۱/۳۳	۱/۱۶۴	۱/۳۶۱	۱/۱۴۱	۱/۲۶۰	۱/۳۲۵	۱/۲۳۹
LAP-B	۱/۲۱	۱/۲۳	۱/۲۳	۱/۸۴	۱/۴۵	۱/۱۹	۱/۳۳	۱/۳۱	۱/۵۰	۱/۸۸	۱/۶۷	۱/۵۸	۱/۴۶	۱/۵۵	۱/۲۲۲	۱/۶۶۰	۱/۲۸۰	۱/۶۹۵	۱/۵۳۰	۱/۴۶۳
GOT-A	۱/۴۰	۱/۳۶	۱/۲۰	۱/۳۴	۱/۵۱	۱/۴۴	۱/۷۴	۱/۳۱	۱/۱۴	۱/۷۳	۱/۶۲	۱/۱۳	۱/۲۸	۱/۳۱	۱/۳۲۰	۱/۴۲۳	۱/۴۹۳	۱/۴۹۳	۱/۲۳۹	۱/۳۸۹
GOT-B	۱/۰۰	۱/۰۴	۱/۰۰	۱/۰۴	۱/۰۰	۱/۰۶	۱/۰۰	۱/۰۰	۱/۰۰	۱/۰۰	۱/۰۴	۱/۰۲	۱/۰۲	۱/۰۴	۱/۰۱۴	۱/۰۲۱	۱/۰۲۱	۱/۰۱۴	۱/۰۲۸	۱/۰۲۱
MNR-A	۱/۸۲	۱/۳۸	۱/۴۰	۱/۳۹	۱/۵۳	۱/۴۷	۱/۲۸	۱/۴۹	۱/۴۷	۱/۴۱	۱/۵۵	۱/۶۰	۱/۸۰	۱/۷۱	۱/۵۴۶	۱/۴۶۱	۱/۴۱۱	۱/۴۷۴	۱/۷۰۶	۱/۵۲۴
IDH-A	۱/۰۰	۱/۰۲	۱/۰۲	۱/۰۴	۱/۱۱	۱/۱۳	۱/۲۹	۱/۰۲	۱/۰۲	۱/۰۰	۱/۰۶	۱/۰۰	۱/۱۱	۱/۰۲	۱/۰۴۱	۱/۰۷۶	۱/۰۸۰	۱/۰۲۸	۱/۰۴۳	۱/۰۴۶
MDH-A	۱/۹۶	۱/۷۰	۱/۹۳	۱/۹۹	۱/۹۶	۲/۰۴	۱/۹۹	۱/۹۹	۱/۹۶	۱/۹۹	۱/۷۹	۱/۹۳	۱/۹۲	۱/۹۶	۱/۸۸۱	۱/۹۹۲	۲/۰۱۳	۱/۹۹۶	۱/۹۳۸	۱/۹۷۶
MDH-B	۱/۳۸	۱/۴۱	۱/۲۴	۱/۴۸	۱/۲۴	۱/۳۳	۱/۳۲	۱/۳۲	۱/۱۱	۱/۰۶	۱/۱۸	۱/۱۶	۱/۱۳	۱/۱۱	۱/۳۴۱	۱/۳۵۱	۱/۳۲۴	۱/۲۰۷	۱/۱۳۴	۱/۲۴۳
MDH-C	۱/۰۲	۱/۰۲	۱/۰۲	۱/۰۰	۱/۰۰	۱/۰۰	۱/۰۰	۱/۰۰	۱/۰۰	۱/۰۲	۱/۰۴	۱/۰۲	۱/۰۲	۱/۰۰	۱/۰۲۱	۱/۰۰۰	۱/۰۰۰	۱/۰۲۱	۱/۰۱۴	۱/۰۱۲
PGI-A	۱/۰۰	۱/۰۰	۱/۰۲	۱/۰۲	۱/۰۰	۱/۰۰	۱/۰۰	۱/۰۲	۱/۰۰	۱/۱۶	۱/۰۰	۱/۰۰	۱/۰۰	۱/۰۱	۱/۰۰۷	۱/۰۲۲	۱/۰۰۷	۱/۰۵۰	۱/۰۰۷	۱/۰۱۸
PGI-B	۱/۲۵	۱/۱۴	۱/۱۶	۱/۰۹	۱/۱۱	۱/۰۴	۱/۱۹	۱/۰۲	۱/۰۴	۱/۰۴	۱/۶۴	۱/۰۰	۱/۰۰	۱/۰۰	۱/۱۸۳	۱/۱۰۰	۱/۰۸۰	۱/۰۵۰	۱/۰۰۰	۱/۰۷۹
PGM-A	۱/۱۳	۱/۰۲	۱/۱۸	۱/۱۶	۱/۱۶	۱/۰۶	۱/۰۴	۱/۰۶	۱/۰۶	۱/۰۴	۱/۰۲	۱/۰۲	۱/۰۹	۱/۰۲	۱/۱۱۰	۱/۱۵۶	۱/۰۵۷	۱/۰۴۳	۱/۰۴۳	۱/۰۷۶
SKDH-A	۱/۰۴	۱/۰۹	۱/۰۶	۱/۲۷	۱/۲۴	۱/۱۴	۱/۱۱	۱/۰۹	۱/۲۴	۱/۴۸	۱/۰۰	۱/۱۱	۱/۲۱	۱/۹۶	۱/۰۶۵	۱/۲۵۵	۱/۱۱۱	۱/۰۲۲۳	۱/۳۸۱	۱/۱۹۷
6PGD-A	۲/۲۸	۲/۱۷	۲/۲۶	۲	۲/۰۷	۲/۰۲	۲/۱	۱/۸۴	۲/۰۰	۲/۰۴	۲/۲۵	۲/۰۴	۲/۳۷	۱/۸۹	۲/۲۴۴	۲/۰۵۰	۱/۹۷۰	۲/۱۱۷	۲/۱۳۵	۲/۱۱۳
میانگین	۱/۳۷	۱/۲۸	۱/۲۹	۱/۳۷	۱/۳۹	۱/۳۱	۱/۰۱	۱/۲۸	۱/۳۰	۱/۳۹	۱/۳۶	۱/۲۹	۱/۳۷	۱/۳۷	۱/۳	۱/۴	۱/۳	۱/۴	۱/۴	۱/۳۴۱
انحراف از معیار	۰/۴۲	۰/۳۱	۰/۳۵	۰/۳۳	۰/۳۷	۰/۳۲	۰/۳۴	۰/۲۹	۰/۳۳	۰/۳۸	۰/۳۸	۰/۳۴	۰/۴۱	۰/۳۸	۰/۴	۰/۳	۰/۳	۰/۴	۰/۴	۰/۳۳۸

میانگین هتروزیگوسیتی در تمام لوکوسهای مورد بررسی از ۱۸/۳٪ (در جمعیت سنگده- ۹۰۰) تا ۲۴/۸٪ (در نکا-۹۰۰) متغیر است. اختلافات مهمی بین هتروزیگوسیتی مشاهده شده و مورد انتظار در نکا-۹۰۰ (Ho-HE = ۰/۰۴۷-) که نشان دهندهٔ نقص بالای هتروزیگوسیتی است) وجود دارد. درصورتی‌که این مقدار در جمعیت سنگده-۹۰۰ معادل صفر وضعیت تعادلی و در جمعیت خیرود-۲۰۰۰ معادل ۰/۰۰۵ + (زیادی هترویگوتها) است. بیشترین هتروزیگوسیتی در منطقه خیرود مشاهده شد (شکل شماره ۲).

از میان ۱۶ لوکوس در ۱۴ جمعیت، هتروزیگوسیتی مورد انتظار (میانگین هتروزیگوسیتی مورد انتظار = ۰/۲۱۳) بزرگتر از هتروزیگوسیتی مشاهده شده (میانگین هتروزیگوسیتی مشاهده شده = ۰/۱۹۷) است. شکل شماره ۲ هتروزیگوسیتی میانگین کلیه جمعیتها و مناطق را نشان می‌دهد. همان‌گونه که مشاهده می‌شود He در بیشتر جمعیتها (۱۱ جمعیت از ۱۴ جمعیت) و در کلیه مناطق بزرگتر از Ho است. میانگین هتروزیگوسیتی از ۰/۱۶۸ (در اسالم-۱۹۰۰) تا ۰/۲۲۶ (در خیرود-۱۲۰۰) متغیر می‌باشد.



شکل شماره ۲- توزیع جغرافیایی هتروزیگوسیتی مشاهده شده (Ho) و مورد انتظار (He) در مناطق مطالعه شده

۵- ساختار ژنوتیپی

در یک جمعیت با درنظرگرفتن تصادفی بودن تولیدمثل، تمایز ژنتیکی همراه با نقص هتروزیگوتها است. بنابراین تمایز ژنتیکی را می‌توان با استفاده از روش آماری F به ویژه Fis تخمین زد. Fis نشان دهندهٔ ارتباط بین آللهای مشابه در میان افراد یک جمعیت است. این مقدار بین ۱- (هنگامی که با درنظرگرفتن تصادفی بودن تولیدمثل، (هتروزیگوت مشاهد شود) و ۱+ (وقتی که بیشترین نقص هتروزیگوت مشاهده می‌شود و تمایز درون جمعیتی وجود دارد) متغیر است و Fis مساوی صفر وقتی حاصل می‌شود که وضعیت لقاح کاملاً تصادفی بوده و هتروزیگوتها از روی تصادف حاصل شده‌اند. بنابراین هر چه مقادیر جبری Fis بزرگتر باشد تمایز درون جمعیتی بیشتر است.

جدول شماره ۶ شاخص ثبوت که معیار نقص یا زیادی هتروزیگوتها است را در تک‌تک آللهای ۱۶ لوکوس در سطح جمعیتها و مناطق نشان می‌دهد. از میان ۱۶ لوکوس در ۱۴ جمعیت، میزان زیادی یا نقص هتروزیگوت از جمعیتی به جمعیت دیگر متفاوت است. میانگین تعداد لوکوسهایی که دارای شاخص ثبوت مثبت هستند. در مناطق گرگان، سنگده و خیرود ۹ عدد و در مناطق نکا و اسالم ۷ عدد است. در بیشتر جمعیتها، PGM-A دارای تمایل برای زیادی هتروزیگوت بود، در Px-B حالت عکس مشاهده گردید.

به‌وسیله آزمون کامل هاردی–وینبرگ[1]، میزان انحراف از معادل هاردی–وینبرگ مطالعه شد که در جدول شماره ۶ نشان داده شده است. در میان جمعیتها، فراوانی ژنوتیپی با مقادیر مورد انتظار از معادله هاردی–وینبرگ در بسیاری از لوکوسها مطابقت داشت:

۲۴ تا از ۱۹۶ آزمون کای اسکور[2] هموژنیتی، انحراف مهمی در معادله هاردی–وینبرگ نشان دادند که ۲۰ تا از آنها نشان دهندهٔ نقص هتروزیگوتها بود. انحرافها در لوکوسهای PX-B (در ۴ جمیعت)، LAP-A (در ۴ جمعیت)، LAP-B (در ۵ جمعیت) و 6PGD-A (در سه جمعیت) مشاهده گردید. در دو جمعیت سنگده–۱۹۰۰ و –۹۰۰ هیچ انحراف مهمی از معادله هاردی–وینبرگ مشاهده نشد، درحالی‌که انحراف فوق در جمعیتهای خیرود–۲۰۰۰ (در ۴ لوکوس) و نکا–۹۰۰ (در ۵ لوکوس) قابل ملاحظه بود.

1 - Hardy-Weinberg exact test
2 - Homogeneity chi square tests

۶- ساختار و تمایز ژنتیکی

جدول شماره ۷ مقادیر آماری F (Fis، Fit و Fst) را در ۱۶ لوکوس و در کلیه مناطق مورد مطالعه نشان می‌دهد. تمام مقادیر چند لوکوسی تخمین زده شده در مناطق مورد مطالعه کمی کمتر یا بیشتر از صفر بودند. نتایج نشان می‌دهد که جمعیتهای راش ایران در تعادل بوده و یا نقص جزیی در هتروزیگوت دارند. عموماً مقدار مثبت جزیی Fis و Fit نشان دهندهٔ انحراف جزیی از معادله هاردی-وینبرگ به‌طرف افزایش هموزیگوتها است، به‌طوری‌که در منطقه نکا-۹۰۰ که در معرض عملیات شدید جنگلکاری بوده است فراوانی قابل ملاحظه هموزیگوتها مشاهده می‌شود. درجایی‌که بالاترین مقدار جبری هتروزیگوسیتی مورد انتظار و بیشترین اختلاف بین هتروزیگوسیتی مورد انتظار و مشاهده شده وجود دارد. تنها در منطقه خیرود (مدیریت شده با برشهای اصلاحی و آزادسازی) زیادی هتروزیگوتها ملاحظه گردید. به‌علاوه نتایج نشان دادند که اگرچه مقادیر Fis نشان دهندهٔ نقص جزیی هتروزیگوتها است ولی در میان جمعیتهای راش، به استثناء جمعیت نکا-۹۰۰ (مدیریت شده تحت سیستم تدریجی پناهی)، تعداد لوکوسهایی که زیادی هتروزیگوت (با مقادیر منفی Fis) نشان می‌دهند مساوی یا بزرگتر از تعداد لوکوسهایی با نقص هتروزیگوت (با مقادیر مثبت Fis) است.

جدول شماره ۶- شاخص ثبوت براساس لوکوسها و جمعیتهای مورد مطالعه. ستاره‌دارها نشان دهندهٔ انحراف (با سطح اطیمنان بالای ۹۵٪) از ساختار ژنوتیپی مورد انتظار از قانون هاردی وینبرگ است، اعداد تیره نشان دهندهٔ نقص‌های هتروزیگوسیتی مهم است.

جمعیت	گرگان			نکا		سنگده			خیرود			اسالم		
لوکوس	۲۰۰۰	۱۴۰۰	۶۰۰	۱۴۰۰	۹۰۰	۱۹۰۰	۱۴۰۰	۹۰۰	۲۰۰۰	۱۲۰۰	۶۰۰	۱۹۰۰	۱۲۰۰	۶۰۰
PX-A	−۰/۱۴۳	۰/۱۶۴	۰/۱۰۶	−۰/۰۲۲	−۰/۰۹۴	۰/۱۸۰	۰/۱۶۱	۰/۲۸۳	−۰/۰۳۶	−۰/۱۷۵	−۰/۲۱۰	۰/۰۴۸	۰/۰۳۹	**۰/۴۳۸** *
PX-B	**۰/۷۱۸** *	۰/۳۲۸۱	−۰/۰۳۱	−۰/۲۰۲	**۰/۶۰۸** *	۰/۲۴۳	**۰/۳۹۲***	۰/۱۵۸	−۰/۰۱۵	**۰/۴۴۸** *	۰/۳۹۹	۰/۰۴۳	۰/۰۷۷	۰/۱۸۲
LAP-A	−۰/۳۲	−۰/۱۸۵	−۰/۰۴۴	**۰/۳۵۴** *	۰/۰۰۴ *	−۰/۰۷۹	−۰/۰۵۵	−۰/۰۷۹	۰/۱۹۱ *	−۰/۰۹۳	−۰/۰۸۰	۰/۰۳۰	۰/۱۰۰	**۰/۳۳۱** *
LAP-B	−۰/۰۹۲	۰/۱۰۷	۰/۱۰۷	۰/۰۸۹	**۰/۳۲۴** *	۰/۰۹۶	−۰/۱۷۱	۰/۰۲۱	۰/۳۷۶ *	۰/۰۴۴	**۰/۳۷۶** *	**۰/۰۹۰** *	۰/۱۴۷	**۰/۴۱۰** *
GOT-A	۰/۰۹۲	۰/۱۴۱	**۰/۳۸۷***	−۰/۰۰۷	**۰/۲۶۰** *	−۰/۰۹۴	−۰/۱۰۳	−۰/۱۴۴	−۰/۰۶۸	۰/۱۶۰	−۰/۳۰۰	−۰/۰۶۷	۰/۰۴۸	−۰/۱۵۷
GOT-B	−	−۰/۰۲۱	−	−۰/۰۲۱	−	−۰/۰۳۲	−	−	−	−	−۰/۰۱۶	−۰/۰۱۱	−۰/۰۱۱	−۰/۰۲۱
MNR-A	−۰/۰۶۲	−۰/۰۵۰	۰/۰۹۲	۰/۰۹۶	−۰/۰۲۳	−۰/۱۱۶	۰/۰۴۸	−۰/۱۳۷	۰/۰۱۶	۰/۲۱۴	۰/۰۵۷	۰/۰۰۰	−۰/۱۲۵	−۰/۱۰۱
IDH-A	−	−۰/۰۱۱	−۰/۰۱۱	**۱/۰۰۰** *	۰/۱۶۳	−۰/۰۵۷	−۰/۰۱۱	−۰/۰۴۴	−۰/۰۱۱	−	−۰/۰۳۲	−	−۰/۰۵۵	−۰/۰۱۱
MDH-A	−۰/۰۶۴	−۰/۰۰۸	۰/۰۲۸	۰/۰۴۴	۰/۱۰۶	۰/۰۱۸	−۰/۱۲۶	−۰/۰۴۲	−۰/۲۰۲	−۰/۲۱۳	−۰/۰۸۰	۰/۱۸۰	۰/۰۴۲	−۰/۲۳۱
MDH-B	۰/۰۱۳	−۰/۰۰۷	−۰/۰۸۵	۰/۰۳۰	−۰/۰۸۶	۰/۰۵۶	۰/۲۲۵	۰/۰۴۸	−۰/۰۵۸	−۰/۰۳۲	۰/۱۹۶	−۰/۰۶۲	**۰/۶۴۴** *	−۰/۰۴۶
MDH-C	−۰/۰۱۱	−۰/۰۱۱	−۰/۰۱۱	−	−	−	−	−	−	−۰/۰۱۱	−۰/۰۲۱	−۰/۰۱۱	−۰/۰۱۱	−
PGI-A	−	−	−۰/۰۱۱	−۰/۰۱۱	−۰/۰۱۱	−	−	−۰/۰۱۱	−	−۰/۰۷۹	−	−	−	−۰/۰۱۱
PGI-B	۰/۰۷۶	−۰/۰۴۹	−۰/۰۶۲	−۰/۰۳۵	−۰/۰۳۷	−۰/۰۲۱	۰/۰۶۸ *	−۰/۰۱۱	−۰/۰۱۶	−۰/۰۲۱	−۰/۰۲۵	−	−	−
PGM-A	−۰/۰۶۷	−۰/۰۱۱	−۰/۰۸۰	−۰/۰۷۹	۰/۲۳۰	−۰/۰۳۱	−۰/۰۲۱	−۰/۰۳۲	−۰/۰۳۲	−۰/۰۲۱	−۰/۰۱۱	−۰/۰۱۱	−۰/۰۳۵	−۰/۰۱۱
SKDH-A	−۰/۰۲۱	−۰/۰۳۵	−۰/۰۲۵	۰/۱۰۸	**۰/۳۵۰** *	−۰/۰۴۹	−۰/۰۵۵	−۰/۰۳۵	**۰/۱۳۰** *	۰/۱۵۱	−	−۰/۰۴۱	−۰/۰۷۲	۰/۱۲۱
6PGD-A	۰/۲۱۲ *	**۰/۳۰۵** *	−۰/۰۴۶	۰/۰۰۰	۰/۰۳۴	−۰/۱۱۹	۰/۰۴۹	−۰/۰۲۶	−۰/۳۴۸*	−۰/۰۲۲	−۰/۲۷۰	۰/۲۰۷	−۰/۰۱۷	۰/۲۰۴

Fst بیان کنندهٔ چگونگی شرکت تک‌تک لوکوسها در تمایز ژنتیکی می‌باشد، عموماً لوکوس PX-B متمایزترین لوکوس بوده و SKDH-A و LAP-B بعد از آن قرار می‌گیرند. مقادیر کم Fst نشان دهندهٔ درجهٔ پایین پلی‌مورفیسم است. نتایج نشان می‌دهند که از میان تمام مناطق مورد مطالعه، جنگلهای گرگان و سنگده به‌ترتیب متمایزترین (۰/۰۳۵) و کم تمایزترین (۰/۰۰۷) جمعیتها می‌باشند.

همان‌گونه که ذکر شد از میان تمام مناطق، میانگین Fis در خیرود منفی بوده که نشان دهندهٔ زیادی هتروزیگوت است. درصورتی‌که سایر مناطق به ویژه نکا نقص هتروزیگوت نشان می‌دهند. مقایسه میانگین مقادیر F محاسبه شده در گرگان و نکا (مناطق شرقی) نشان می‌دهد که میزان Fis بیشتر از Fst است. این جمعیتها دارای تمایز بیشتری در درون جمعیتها نسبت به میان جمعیتها هستند. برعکس، میانگین Fis در مناطق غربی و مرکزی (اسالم، خیرود و سنگده) کمتر بوده که نشان دهندهٔ تمایز درون جمعیتی کمتر آنها به ویژه در منطقه خیرود است.

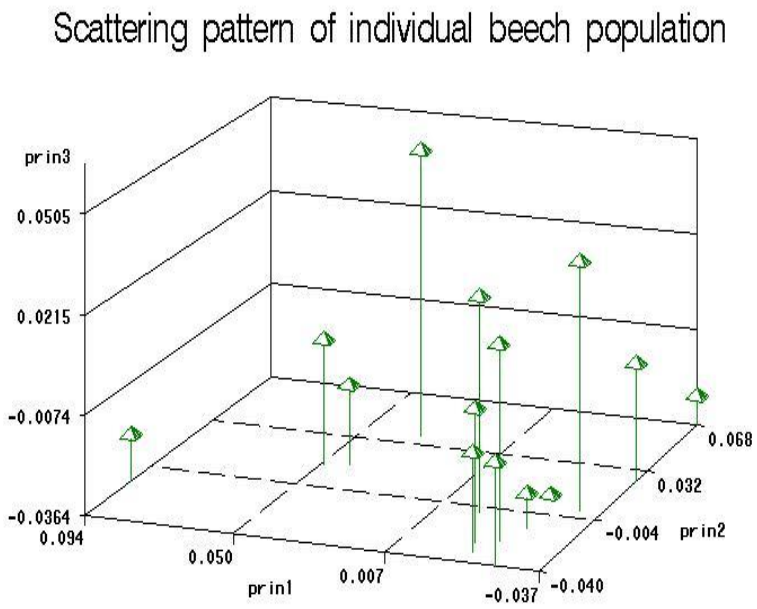
۷- فاصله ژنتیکی میان جمعیتها

برآورد نا اریب فاصله ژنتیکی[1] میان جمعیتها در جدول شماره ۸ نشان داده شده است. میانگین کل فاصله ژنتیکی برآورد شده از فاصله‌های ۱۶ لوکوس آنزیمی بسیار کم است (۰/۶٪). مقادیر فوق در ۱۴ جمعیت از صفر (در جمعیتهای سنگده-۱۹۰۰ و سنگده-۹۰۰) تا ۲/۴٪ (در جمعیتهای گرگان-۲۰۰۰ و خیرود-۱۲۰۰) متغیر است.

فاصله ژنتیکی میان جمعیتها به‌وسیله آزمون تجزیه به مؤلفه‌های اصلی[2] مقایسه گردید. با توجه به‌این‌که حدود ۸۰٪ گوناگونی در میان سه مؤلفه اصلی قرار دارد، بنابراین، این سه مؤلفه به عنوان مؤلفه‌های اصلی در نظر گرفته می‌شوند(شکل شماره۳).

1- Unbiased estimates of genetic distance

2- Principle component analysis



شکل شماره ۳- نمودار سه بعدی موقعیت جغرافیایی مناطق مورد مطالعه براساس فاصله ژنتیکی Nei (۱۹۷۸). ترسیم شده توسط داده‌های آزمون تجزیه به مؤلفه‌های اصلی (اختصارات ذکر شده در جدول شماره ۱ تشریح شده است).

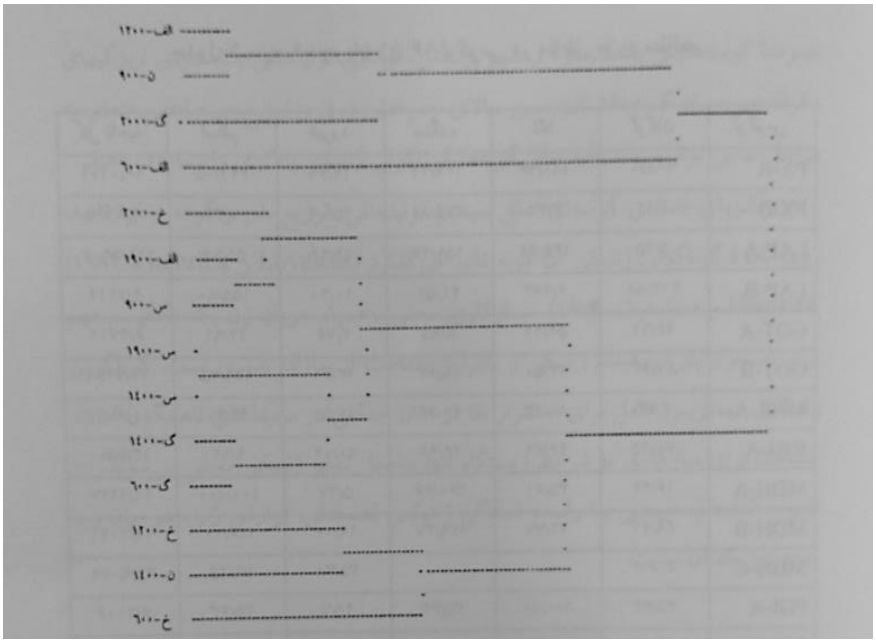
دندروگرام تشکیل شده به‌وسیله روش خوشه‌بندی UPGMA نشان دهندهٔ طرح جغرافیایی مشابه در تمایز است. طرحهای جغرافیایی تمایز ژنتیکی که از طریق فاصله‌های ژنتیکی بدست آمده است کاملاً واضح نیست، ولی می‌توان برخی طبقه‌بندی را در میان جمعیتها قائل شد (شکل شماره ۴).

جدول شماره ۷- مقادیر برآورد شده آماری F در تمام مناطق مورد بررسی

جمعیت	گرگان			نکا			سنگده			خیرود			اسالم			کل ناحیه		
لوکوس	Fis	Fit	Fst	Fis	Fit	Fst	Fis	Fit	Fst	Fis	Fit	Fst	Fis	Fit	Fst	Fis	Fit	Fst
PX-A	۰/۰۵۶	۰/۰۶۷	۰/۰۱۱۵	−۰/۰۵۶	−۰/۰۵۵	۰/۰۰۱۴	۰/۲۰۸	۰/۲۰۹	۰/۰۰۱۸	−۰/۱۴۷	−۰/۱۳۷	۰/۰۰۹۰	۰/۱۶۳	۰/۱۶۴	۰/۰۰۰۸	۰/۰۲۷۳	۰/۰۵۰۹	۰/۰۲۴۳
PX-B	۰/۴۲۵	۰/۵۳۶	۰/۱۸۲۶	۰/۵۶۰	۰/۴۹۷	۰/۰۷۰۱	۰/۲۶۹	۰/۲۶۹	۰/۰۰۰۹	۰/۳۰۲	۰/۳۰۶	۰/۰۰۵۵	۰/۱۰۶	۰/۱۳۶	۰/۰۰۳۳	۰/۲۹۹۲	۰/۳۵۵۷	۰/۰۸۰۷
LAP-A	−۰/۱۳۴	−۰/۰۸۳	۰/۰۴۵۵	۰/۱۷۴	۰/۱۷۶	۰/۰۰۱۸	−۰/۰۷۲	−۰/۰۷۱	۰/۰۰۱۶	۰/۰۰۴	۰/۰۱۷	۰/۰۱۶۴	۰/۱۴۸	۰/۱۵۲	۰/۰۰۴۵	۰/۰۴۵۳	۰/۰۶۵۳	۰/۰۲۰۹
LAP-B	۰/۰۴۴	۰/۰۴۵	۰/۰۰۰۸	۰/۱۸۴	۰/۲۱۴	۰/۰۳۷۲	−۰/۰۸۲	−۰/۰۷۶	۰/۰۰۶۰	۰/۲۴۷	۰/۲۶۵	۰/۰۲۳۹	۰/۲۱۰	۰/۲۱۸	۰/۰۰۱۶	۰/۱۵۱۰	۰/۱۹۳۱	۰/۰۴۹۶
GOT-A	۰/۱۷۹	۰/۱۸۷	۰/۰۰۹۵	۰/۱۴۵	۰/۱۴۹	۰/۰۰۴۶	−۰/۱۱۰	−۰/۰۸۰	۰/۰۲۷۵	−۰/۰۶۱	۰/۰۰۵	۰/۰۶۲۳	−۰/۰۶۰	−۰/۰۴۹	۰/۰۱۰۸	۰/۰۰۵۰	۰/۰۴۲۱	۰/۰۳۷۲
GOT-B	−۰/۰۲۱	−۰/۰۰۷	۰/۰۱۴۰	−۰/۰۲۱	−۰/۰۱۱	۰/۰۱۰۵	−۰/۰۳۲	−۰/۰۱۱	۰/۰۲۱۱	−۰/۰۱۶	−۰/۰۰۵	۰/۰۱۰۵	−۰/۰۱۶	−۰/۰۱۴	۰/۰۰۱۸	−۰/۰۲۱۳	−۰/۰۰۷۱	۰/۰۱۳۹
MNR-A	−۰/۰۱۵	۰/۰۲۳	۰/۰۳۸۰	۰/۰۳۰	۰/۰۳۳	۰/۰۰۳۱	−۰/۰۸۲	−۰/۰۷۲	۰/۰۰۹۴	۰/۰۹۱	۰/۰۹۳	۰/۰۰۲۸	−۰/۰۷۹	−۰/۰۷۳	۰/۰۰۵۶	−۰/۰۱۶۵	۰/۰۰۶۳	۰/۰۲۲۵
IDH-A	−۰/۰۱۱	−۰/۰۰۷	۰/۰۰۳۵	۰/۴۰۷	۰/۴۱۰	۰/۰۰۵۴	−۰/۰۴۸	−۰/۰۳۶	۰/۰۱۰۸	−۰/۰۲۷	−۰/۰۱۴	۰/۰۱۲۳	−۰/۰۴۷	−۰/۰۲۱۳	۰/۰۲۴۸	۰/۰۶۳۹	۰/۰۸۰۸	۰/۰۱۸۰
MDH-A	−۰/۰۱۵	−۰/۰۰۰۲	۰/۰۱۵۰	۰/۰۷۳	۰/۰۸۰	۰/۰۰۷۰	−۰/۰۵۰	−۰/۰۴۹	۰/۰۰۱۰	−۰/۱۶۸	−۰/۱۱۵	۰/۰۴۵۱	−۰/۰۰۵	−۰/۰۰۵	۰/۰۰۰۱	−۰/۰۳۶۵	−۰/۰۱۷۲	۰/۰۲۲۲
MDH-B	−۰/۰۱۹	−۰/۰۱۰	۰/۰۰۸۷	−۰/۰۱۴	−۰/۰۰۳	۰/۰۱۰۹	۰/۱۱۲	۰/۱۱۴	۰/۰۰۱۸	۰/۷۰۷	۰/۰۸۳	۰/۰۱۲۹	۰/۱۷۷	۰/۱۷۸	۰/۰۰۱۸	۰/۰۵۴۵	۰/۰۷۳۵	۰/۰۲۰۱
MDH-C	−۰/۰۱۱	−۰/۰۱۱	۰/۰۰۰۰	–	–	۰/۰۰۰۰	–	–	۰/۰۰۰۰	−۰/۰۱۸	۰/۰۱۱	۰/۰۰۷۰	−۰/۰۱۱	−۰/۰۰۷	۰/۰۰۳۵	−۰/۰۱۳۲	−۰/۰۰۶۰	۰/۰۰۷۱
PGI-A	−۰/۰۱۱	−۰/۰۰۴	۰/۰۰۷۰	−۰/۰۱۱	−۰/۰۱۱	۰/۰۰۰۰	−۰/۰۱۱	−۰/۰۰۴	۰/۰۰۷۰	−۰/۰۷۹	−۰/۰۲۵	۰/۰۴۹۸	−۰/۰۱۱	−۰/۰۰۴	۰/۰۰۷۰	−۰/۰۴۹۱	−۰/۰۰۷۸	۰/۰۳۹۴
PGI-B	۰/۰۰۲	−۰/۰۱۳	۰/۰۱۰۶	−۰/۰۳۶	−۰/۰۳۵	۰/۰۰۱۲	۰/۰۴۴	۰/۰۶۶	۰/۰۲۲۷	−۰/۰۲۱	−۰/۰۱۸	۰/۰۰۳۵	–	–	۰/۰۰۰۰	۰/۰۰۱۱	۰/۰۳۱۹	۰/۰۳۰۸
PGM-A	−۰/۰۷۰	−۰/۰۵۱	۰/۰۱۷۳	۰/۰۷۵	۰/۰۷۶	۰/۰۰۰۰	−۰/۰۳۰	−۰/۰۲۹	۰/۰۰۰۹	−۰/۰۲۵	−۰/۰۲۱	۰/۰۰۳۵	−۰/۰۲۷	−۰/۰۱۸	۰/۰۰۸۲	۰/۰۱۱۴	۰/۰۰۶۰	۰/۰۱۷۲
SKDH-A	−۰/۰۲۹	−۰/۰۲۷	۰/۰۰۲۰	۰/۲۲۵	۰/۲۲۵	۰/۰۰۰۲	−۰/۰۴۷	−۰/۰۳۹	۰/۰۰۷۹	۰/۱۴۴	۰/۱۹۳	۰/۰۵۸۰	۰/۰۵۵	۰/۱۴۹	۰/۰۹۹۴	۰/۰۸۷۰	۰/۱۵۴۲	۰/۰۷۳۶
6PGD-A	۰/۰۱۲	۰/۰۱۵	۰/۰۰۲۹	۰/۰۱۷	۰/۰۲۴	۰/۰۰۶۷	−۰/۰۲۴	−۰/۰۲۴	۰/۰۰۸۲	−۰/۲۱۶	−۰/۲۰۵	۰/۰۰۸۷	۰/۱۲۳	۰/۱۴۵	۰/۰۲۴۴	−۰/۰۲۱۶	−۰/۰۰۶۵	۰/۰۱۴۸
کل	۰/۰۵۴	۰/۰۰۸۷	۰/۰۳۵۱	۰/۱۲۳	۰/۱۳۲	۰/۰۱۵۶	۰/۰۱۶	۰/۰۱۶	۰/۰۰۷۴	−۰/۰۰۷	۰/۰۲۳	۰/۰۲۴۰	۰/۷۲	۰/۰۸۹	۰/۰۱۸۵	۰/۰۴۶۸	۰/۰۷۹۰	۰/۰۳۳۷

جدول شماره ۸- ماتریس برآورد نا اریب فاصله‌های ژنتیکی (Nie ۱۹۷۸) در میان جمعیتهای راش (اختصارات ذکر شده در جدول شماره ۱ تشریح شده است)

محل	الف ۱۹۰۰	الف ۱۲۰۰	الف ۶۰۰	خ ۲۰۰۰	خ ۱۴۰۰	خ ۶۰۰	ن ۱۴۰۰	ن ۹۰۰	س ۱۹۰۰	س ۱۴۰۰	س ۹۰۰	گ ۲۰۰۰	گ ۱۴۰۰	گ ۶۰۰
الف-۱۹۰۰	۰/۰۰۰													
الف- ۱۲۰۰	۰/۰۰۳	۰/۰۰۰												
الف- ۶۰۰	۰/۰۰۵	۰/۰۰۵	۰/۰۰۰											
خ- ۲۰۰۰	۰/۰۰۱	۰/۰۰۸	۰/۰۰۸	۰/۰۰۰										
خ- ۱۴۰۰	۰/۰۱۰	۰/۰۱۲	۰/۰۱۲	۰/۰۰۹	۰/۰۰۰									
ح- ۶۰۰	۰/۰۰۴	۰/۰۰۶	۰/۰۱۲	۰/۰۰۸	۰/۰۰۴	۰/۰۰۰								
ن- ۱۴۰۰	۰/۰۰۳	۰/۰۰۸	۰/۰۱۱	۰/۰۰۲	۰/۰۰۳	۰/۰۰۴	۰/۰۰۰							
ن- ۹۰۰	۰/۰۰۵	۰/۰۰۱	۰/۰۰۵	۰/۰۰۷	۰/۰۰۹	۰/۰۰۵	۰/۰۰۷	۰/۰۰۰						
س- ۱۹۰۰	۰/۰۰۲	۰/۰۰۷	۰/۰۰۹	۰/۰۰۲	۰/۰۱۰	۰/۰۰۴	۰/۰۰۵	۰/۰۰۴	۰/۰۰۰					
س- ۱۴۰۰	۰/۰۰۵	۰/۰۰۹	۰/۰۱۳	۰/۰۰۵	۰/۰۰۷	۰/۰۰۴	۰/۰۰۴	۰/۰۰۵	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰				
س- ۹۰۰	۰/۰۰۱	۰/۰۰۸	۰/۰۰۹	۰/۰۰۱	۰/۰۱۱	۰/۰۰۶	۰/۰۰۴	۰/۰۰۶	۰/۰۰۰	۰/۰۰۲	۰/۰۰۰			
گ- ۲۰۰۰	۰/۰۱۳	۰/۰۰۴	۰/۰۱۴	۰/۰۱۹	۰/۰۲۴	۰/۰۱۵	۰/۰۱۹	۰/۰۰۳	۰/۰۱۲	۰/۰۱۴	۰/۰۱۴	۰/۰۰۰		
گ- ۱۴۰	۰/۰۰۳	۰/۰۰۹	۰/۰۱۳	۰/۰۰۸	۰/۰۱۴	۰/۰۰۴	۰/۰۰۷	۰/۰۰۹	۰/۰۰۳	۰/۰۰۴	۰/۰۰۴	۰/۰۱۸	۰/۰۰۰	
گ- ۶۰۰	۰/۰۰۲	۰/۰۰۶	۰/۰۱۲	۰/۰۰۴	۰/۰۱۱	۰/۰۰۳	۰/۰۰۵	۰/۰۰۶	۰/۰۰۰	۰/۰۰۳	۰/۰۰۲	۰/۰۱۳	۰/۰۰۱	۰/۰۰۰



شکل شماره ۴- دندروگرام فاصله ژنتیکی میان ۱۴ جمعیت مورد مطالعه، بدست آمده با روش UPGMA (اختصارات ذکر شده در جدول شماره ۱ تشریح شده است).

۸- جریان ژن

جدول شماه ۹ نشان دهنده جریان ژن متفاوت ١٦ لوکوس در میان مناطق است. مقادیر چند لوکوس برآورد شده کل از ۲/۸۵ تا ۳۴/۹۱ متفاوت است. میانگین جریان ژن در مناطق مختلف نشان می‌دهد که کمترین ژن در گرگان (۶/۸۸) و بیشترین ژن در سنگده (۳۳/۵۷) جریان دارد. مقایسه جریان ژن در مناطق مختلف نشان دهندهٔ تمایل و شیبی مشخص در میان آنها است. به‌طوری‌که جریان ژن در مناطق مرزی محدودتر از مناطق مرکزی است و محدودیت خاصی در مرز شرقی که آخرین حد جنگلهای راش شرقی در منطقه هیرکانی است مشاهده می‌شود.

جدول شماره ۹- جریان ژن ۱۶ لوکوس در مناطق مورد مطالعه

لوکوس	گرگان	نکا	سنگده	خیرود	اسالم	کل ناحیه
PX-A	۲۱/۵۱	۱۸۰/۴۶	۱۳۶/۴۴	۲۷/۶۲	۳۲۱/۰۵	۱۰/۰۴۷۹
PX-B	۱/۱۲	۳/۳۲	۲۷۴/۸۲	۴۵/۰۹	۷/۳۲	۲/۸۴۶۵
LAP-A	۵/۲۵	۱۳۵/۶۱	۱۵۹/۴۷	۱۴/۹۶	۵۵/۰۹	۱۱/۶۹۰۶
LAP-B	۳۱۳/۸۸	۶/۴۶۳	۴۱/۵۲	۱۰/۲۰	۱۵۵/۸۰	۴/۷۹۱۴
GOT-A	۲۶/۱۲	۵۴/۲۴	۸/۸۵	۳/۷۶	۲۲/۹۱	۶/۴۷۱۲
GOT-B	۱۷/۶۳	۲۳/۵۰	۱۱/۶۳	۲۳/۶۱	۱۴۱/۷۵	۱۷/۷۴۶۹
MNR-A	۶/۳۳	۸۰/۲۳	۲۶/۲۶	۸۷/۵۱	۴۴/۴۰	۱۰/۸۷۹۷
IDH-A	۷۱/۲۵	۴۶/۲۱	۲۲/۹۱	۲۰/۰۴	۹/۸۲	۱۳/۶۵۰۰
MDH-A	۱۶/۴۶	۳۵/۶۱	۲۶۰/۶۶	۵/۲۷	۱۰۰۰/۰۰	۱۱/۱۲۳۷
MDH-B	۲۸/۴۱	۲۲/۷۷	۱۳۹/۳۷	۱۹/۰۷	۱۳۶/۰۰	۱۲/۲۰۲۱
MDH-C	-	-	-	۳۵/۳۸	۷۱/۲۵	۳۴/۹۰۷۹
PGI-A	۳۵/۶۳	۱۰۰/۰۰	۳۵/۶۳	۴/۷۷	۳۵/۶۳	۶/۱۰۰۶
PGI-B	۲۳/۳۵	۲۰۸/۵۰	۱۰/۷۶	۷۰/۵۰	-	۷/۸۵۶۷
PGM-A	۱۴/۲۲	-	۲۷۹/۷۵	۷۰/۲۵	۳۰/۰۵	۱۴/۲۵۸۹
SKDH-A	۱۲۶/۰۰	۱۰۰۰/۰۰	۳۱/۲۵	۴/۰۶	۲/۲۶	۳/۱۴۵۳
6PGD-A	۸۷/۰۱	۳۷/۲۱	۳۰/۳۲	۲۸/۳۹	۱۰/۰۱	۱۶/۶۶۲۸
میانگین	۶/۸۷۶	۱۵/۷۶	۳۳/۵۷	۱۰/۳۷	۱۳/۳۰	۷/۱۶۵۴

بحث

در پژوهش حاضر، علی‌رغم اینکه جمعیتهای منتخب در شرایط محیطی مختلفی از منطقه هیرکانی رشد می‌کنند، گوناگونی ژنتیکی به‌نحوه عمده درون جمعیتها قرار دارد. در بسیاری از گونه‌های درختی مطالعه شده مقادیر بالایی از گوناگونی در درون

جمعیتها یافت می‌شود و فقط بخش کمی از گوناگونی میان جمعیتها توزیع شده است. عموماً گونه‌هایی با گسترهٔ وسیع پراکنش، توانایی تولیدمثلی بالا، دارای ویژگیهای دگرلقاحی، باد گرده‌افشان، سن بالای چرخش نسل و توزیع در مناطقی متعلق به مراحل نهایی توالی، نسبت به سایر گونه‌ها گوناگونی ژنتیکی بالاتری را نشان می‌دهند.

ویژگیهای خاص گونه‌ای مثل سیستم تولیدمثلی، توزیع بذر و گرده و قوهٔ نامیه، روی نحوهٔ گوناگونی ژنتیکی آن گونه تأثیر می‌گذارد (Loveless و Hamrick، ۱۹۸۴؛ Hamrick و همکاران، ۱۹۷۹). سازگاری محلی به‌همراه جریان ژن یک مکانیسم مهم برای استمرار پلی‌مورفیسم ژنتیکی و بنابراین حفاظت از سازگارپذیری است. گوناگونی ژنتیکی مهمترین عامل برای استمرار بقا درختان جنگلی در محیط‌های ناهمگون است. گیاهان برای سازگاری به شرایط زیستگاه آنها متحمل تمایز ژنتیکی محلی می‌شوند. در نتیجه انتخاب طبیعی یا رانده شدگی ژنتیکی تصادفی، فراوانی ژنی، در میان زیر جمعیتها یکسان نیست.

۱- طرحهای آللی

چندین آلل نادر و یا شدیداً نادر در بخشهای مختلف دامنه پراکنش راش ایران مشاهده شد که طبق نظر Bergman و همکاران (۱۹۹۰) نقش مهمی در توان بالقوه سازگاری جمعیت بازی کرده و به‌لحاظ نقش مهم‌شان در تغییرات محیطی احتمالی آینده مورد توجه واقع می‌باشند.

در موارد بسیاری، تعداد و فراوانی آللهای مشاهده شده (شامل آللهای نادر) با داده‌های سایر پژوهشگران در راش اروپایی و شرقی مطابقت دارد.

در پراکسیدازها ۲ لوکوس به ترتیب با ۲ و ۳ آلل یافت شد و به استثناء چند مورد، فراوانترین آلل PX-A/B و PX-B/B بوده و آلل PX-B/C در تمام جمعیتها نادر

می‌باشد. طرح مشابهی با نتایج فوق در جمعیتهای راش اروپایی و شرقی به‌وسیله Berrière و همکاران (۱۹۸۵)، Comps و همکاران (۱۹۸۷، ۱۹۹۰ و ۱۹۹۱)، Gömöry و همکاران (۱۹۹۶)، Vyšny (۱۹۹۷) و سایرین بدست آمده است.

برای لوسین آمینو پپتیداز، ۲ لوکوس با ۴ آلل برای هر کدام تفسیر شد که ۲ آلل فراوان و ۲ آلل نادر (سریعترین و آهسته‌ترین) در هر کدام از لوکوسها یافت شدند. این داده‌ها کاملاً عکس نتایج سایر پژوهشگران بودند، زیرا در منابع موجود برای این آنزیم یک لوکوس تفسیر شده بود و لوکوس دوم (کند رونده‌تر) شدت رنگ مناسبی برای تفسیر نداشت (Kim، ۱۹۸۰؛ Turok، ۱۹۹۳، ۱۹۹۶؛ Müller-Starck و Ziehe، ۱۹۹۱؛ Müller-Starck و Starke، ۱۹۹۳؛ Gömöry و همکاران، ۱۹۹۲، Vyšny، ۱۹۹۷؛ و Konnert ۱۹۹۵) یک آلل پنجم (کندرونده‌تر) برای LAP-A از جمعیتهای راش اروپایی منطقهBavaria یافت که به‌شدت نادر بود. علی‌رغم نمونه‌برداری زیاد توسط سایر پژوهشگران، این آلل در هیچ جای دیگر گزارش نشده است. از سوی دیگر، Rossi و همکاران (۱۹۹۶) فقط ۲ آلل در LAP-A مشاهده نمود.

ظاهراً ۲ لوکوس گوناگونی گلوتامات–اکسالواستات ترانس آمیناز را در راش کنترل می‌کند. اگرچه لوکوس اول، GOT-A، توسط پژوهشگران فرانسوی زیادی (Comps و همکاران، ۱۹۹۰، ۱۹۹۱؛ Merzeau و همکاران، ۱۹۹۴؛ Thièbaut و همکاران، ۱۹۸۶ و غیره) استفاده شده است، ولی پژوهشگران بسیاری آن را تفسیر نکرده‌اند (Gömöry و همکاران، ۱۹۹۲b؛ Vyšny، ۱۹۹۷). در پژوهش حاضر ۴ آلل برای هر دو لوکوس در تمامی جمعیتها شناسایی گردید که در GOT-A دو آلل فراوان و ۲ آلل نادر و در GOT-B یک آلل فراوان و ۳ آلل نادر بودند و آلل نادر تندرونده GOT-B هیچ جای دیگر گزارش نشده است. این نتایج با مشاهدات سایر پژوهشگران متفاوت بود، به‌طوری‌که Gömöry و همکاران (۱۹۹۲b) و Vyšny (۱۹۹۷) دو آلل تقریباً همانند در بخش غربی و یک آلل شدیداً نادر در بخش شرقی دامنه پراکنش راش شرقی

پراکنش پیدا کردند. اگرچه Konnert (۱۹۹۵) این آلل نادر را در جمعیتهای Bavaria مشاهده نمود، ولی Turok (۱۹۹۶) یک آلل کندرونده‌تر در شمال Rhine-Westphalia گزارش نمود.

از هفت آلل یافت شده در منادیون ردوکتاز، در بررسی حاضر ۳ آلل مشاهده شد که دو تا از آنها فراوان و یکی به‌شدت نادر (MNR-A/C) بود که به‌نظر می‌رسد این آلل در جمعیتهای فرانسه و ایتالیا وجود ندارد (Belleti وLanteri ۱۹۹۶؛ Gömöry و همکاران، ۱۹۹۲).

برای ایزوسیترات دهیدروژناز، یک لوکوس با ۳ آلل تفسیر شد که کندرونده‌ترین آلل (IDH-A/C) کاملاً نادر است. این طرح آللی با نتایج ارائه شده در جمعیتهای غربی اروپا (Belleti وLanteri، ۱۹۹۶؛ Gömöry و همکاران، b ۱۹۹۲؛ Rossi و همکاران، ۱۹۹۶؛ Thièbaut و همکاران، ۱۹۸۶) مطابقت دارد. Vyšny (۱۹۹۷) یک آلل تندروند (IDH-A/A') را یافت که فقط در یکی از جمعیتهای راش شرقی وجود داشت. Konnert (۱۹۹۵) نیز یک آلل تندرونده را در Bavaria گزارش نمود، ولی از آنجایی که او مقدار Rm مربوطه را ذکر ننموده است ممکن است این آلل همان آلل گزارش شده توسط IDH-A/A' (۱۹۹۷) نباشد.

سه لوکوس گوناگونی مالات دهیدروژناز را در راش کنترل می‌کند. تند رونده‌ترین لوکوس در غرب اروپا و در بیشتر جمعیتهای مرکزی اروپا منومورفیک است. طبق گزارش Vyšny (۱۹۹۷) و Gömöry و همکاران (۱۹۹۹) این لوکوس در راش شرقی و جمعیتهایی از راش اروپایی که در نزدیکی راش شرقی واقع شده‌اند گوناگونی نشان می‌دهد. از ۴ آلل این لوکوس دو تا از آنها به شدت نادر است. در لوکوس دوم (MDH-B) سه آلل مشاهده گردید که دو تا از آنها در بیشتر جمعیتها نادر هستند. در نمونه‌های جمعیتهای اروپایی غربی (Gömöry و همکاران، ۱۹۹۲a؛ Merzeau، ۱۹۹۱)

سه آلل که دو تا از آنها (تند رونده‌تر) نادر بودند یافت گردید. در حالی که آللهای بیشتری در نمونه‌های آلمان مشاهده گردید.

Konnert (۱۹۹۵) ۶ آلل را در این لوکوس تشریح نمود که فقط یکی از آنها از آلل فراوان کندتر حرکت می‌کرد، ولی Vyšny (۱۹۹۷) ۵ آلل را گزارش نمود که سه تا از آنها مشابه با همان آللهایی هستند که قبلاً گزارش شده بود و ۲ آلل کند روند، دیگر که فقط در راش شرقی و جمعیتهای راش اروپایی مجاور با راش شرقی، یافت می‌شوند. دو آلل در لوکوس MDH-C یافت گردید. این لوکوس برخلاف راش اروپایی در بیشتر جنگلهای راش هیرکانی منومورفیک بود.

برای فسفوگلوکز ایزومراز دو لوکوس با ۳ و ۵ آلل یافت گردید. برای تفسیر لوکوس تند رونده هیچ منبعی پیدا نشد. این لوکوس در نمونه‌های ایران منومورفیک بود. عموماً لوکوس کند رونده دوم، PGI-B برای فسفوگلوکز ایزومراز تفسیر می‌شود. در مقایسه با سایر یافته‌ها، PGI-B بیشترین گوناگونی را در راش ایران دارد. اگرچه Vyšny (۱۹۹۷) آلل تند رونده PGI-B/A' را فقط در یک جمعیت از شرق قفقاز مشاهده کرد، ولی این آلل در سه جمعیت ایرانی پیدا شده است. در غرب اروپا عموماً دو آلل با Rm = ۱۰۰ و ۸۷ برای لوکوس PGI-B گزارش شده است (Comps و همکاران، ۱۹۸۷؛ Konnert، ۱۹۹۵؛ Gömöry و همکاران، ۱۹۹۲b؛ Rossi و همکاران، ۱۹۹۶؛ Larsen، ۱۹۹۶) و آلل تند رونده با Rm = ۱۱۳ فقط در جنوب و جنوب شرقی اروپا یافت گردید (Belleti و Lanteri، ۱۹۹۶؛ Comps و همکاران، ۱۹۹۱). اگرچه این آلل در جنگلهای راش ایران نادر بود، ولی گزارش Vyšny (۱۹۹۷) فراوانی بالای این آلل را در بیشتر جمعیتهای راش شرقی و نیز کریمه ثبت نموده است.

برای فسفوگلوکوموتاز، یک لوکوس کنترل کننده شناخته شده است. به دلایل فنی، تشخیص دو آلل که داری پلی‌مورفیسم بالایی بوده و به‌وسیله پژوهشگران بسیاری گزارش شده‌اند (Merzeau، ۱۹۹۱؛ Turok، ۱۹۹۳)، در این بررسی مؤثر نگردید. به

این دلیل آنها تحت عنوان یک آلل ثبت شدند. در این لوکوس دو آلل نادر دیگر که به‌وسیله گزارش Vyšny (۱۹۹۷) نیز در بیشتر دامنه گسترش راش ملاحظه شده بود، مشاهده شد. Konnert (۱۹۹۵) و Löchelt و Franke (۱۹۹۵) این آللها را نیز به ترتیب در جمعیتهای Bavaria و Baden-Württemberg گزارش کرده‌اند. Turok (۱۹۹۶) حتی یک آلل کند رونده پنجم بسیار نادر را نیز در آلمان پیدا کرد.

برای شیکیمات دهیدروژناز، در این بررسی ۴ آلل مشابه با تحقیق سایر پژوهشگران پیدا شد که عموماً دومین آلل فراوان و غالب است (Turok، ۱۹۹۶؛ Löchelt و Franke، ۱۹۹۵؛ Merzeau و همکاران، ۱۹۸۹؛ Rossi و همکاران، ۱۹۹۶؛ Gömöry و همکاران، ۱۹۹۲a) Vyšny، (۱۹۹۷) آلل کند رونده پنجمی که به شدت نادر بوده و با فراوانی پایین در برخی جمعیتهای آسیا صغیر یافت می‌گردید را گزارش نمود.

۲- فقدان طرحهای گوناگونی جغرافیایی در فراوانی آللی

برخی پژوهشها با اشاره به رابطه بین گوناگونی فراوانیهای آللی (در چند لوکوس) و شرایط محیطی، به نقش احتمالی سازگاری آن آللها را تأکید می‌کنند (Thièbaut و همکاران، ۱۹۸۲، Comps و همکاران، ۱۹۹۰ و ۱۹۹۱؛ Gömöry و همکاران، ۱۹۹۲a؛ Belleti و Lanter، ۱۹۹۶). اگرچه ژنوتیپهای آنزیمی و نه آللها نماینده آنزیمهایی هستند که متابولیسم یک گیاه را تسریع می‌نمایند، ولی معمولاً فراوانی آللی بیش از فراوانی ژنوتیپی در رابطه با سازگاری اقلیمی مورد مطالعه قرار می‌گیرد.

Comps و همکاران (۱۹۹۰ و ۱۹۹۱) وجود رابطه بین لوکوسهای پراکسیداز (PX-A و PX-B) و ویژگیهای جغرافیایی و اقلیمی جمعیتها را در کارهای خود ثابت کردند. این پژوهشگران پلی‌مورفیسم بالای لوکوس PX-A را در نواحی با تغییرات اقلیمی شدید گزارش نمودند. از آنجایی که آنها بروز اشکال آللی خاصی را در تغییرات اقلیمی

معینی مشاهده نمودند احتمال وجود یک اثر انتخابی را در تشکیل طرحهای آللی پیشنهاد نمودند. اگرچه مناطق مورد مطالعه در این پژوهش به‌علت اختلاف زیاد در ارتفاع دامنه پراکنش راش (۱۰۰۰–۱۳۰۰ متر)، در شرایط اقلیمی متفاوتی قرار دارند، ولی نه فقط در لوکوس PX-A بلکه در سایر لوکوسها نیز درجه خاصی از پلی‌مورفیسم مشاهده نگردید. در لوکوسهای آنزیمی GOT-B، MDH-B، SKDH-A، Paule و همکاران (۱۹۹۵) آللهایی را پیدا کردند که برای یک یا چند منطقه مجاور در جنوب شرقی اروپا اختصاصی بودند. در این پژوهش نیز چندین آلل شناسایی شدند که فقط در برخی از بخشهای گسترهٔ پراکنش راش ایران وجود داشتند. در میان ۲۱ جمعیت راش ایتالیایی Leonardi و Menozzi (۱۹۹۵) نشان داد که فراوانی آللی با ارتفاع و طول جغرافیایی ارتباط دارد، درحالی‌که در این بررسی در ایران شیب یکسانی در ۵ دامنه پراکنش عمودی مطالعه شده پیدا نشد.

منطقه هیرکانی از نظر ساختار اکولوژیکی- جغرافیایی ناهمگون بوده و می‌توان برخی شیبهای اکولوژیکی پیوسته‌ای را مثل بارندگی، شرایط خاکی و غیره یافت. از این نقطه نظر نمی‌توان فقدان یک طرح مشخص از تمایز ژنتیکی موجود در نمونه‌های مورد مطالعه را تشخیص داد. ناهمگونی قابل ملاحظه موجود بدون ارتباط با تغییرات جغرافیایی، احتمالا ناشی از فرایندهای تصادفی و نیز سازگاری حاصل از مجموعه عوامل محیطی است.

۳- نقص جزیی هتروزیگوتها

در جمعیتهای بزرگ، فراوانی ژنوتیپی توسط معادله هاردی - وینبرگ با فرض تصادفی بودن لقاح، عدم مهاجرت، جهش، انتخاب طبیعی و رانده شدگی ژنتیکی محاسبه می‌شود. اگر یک ساختار خاص ژنتیکی ناشی از لقاح با افراد مجاور در

جمعیت وجود داشته باشد می‌توان زیادی هموزیگوتها را پیش‌بینی نمود. بنابراین نقص در هتروزیگوتهای مشاهده شده می‌تواند نشان دهندهٔ لقاح درون گروهی یا انتخاب در برابر هتروزیگوتها باشد.

نقص جزیی هتروزیگوسیتی اغالب در تمام گسترهٔ پراکنش راش گزارش شده است (Gömöry و همکاران، ۱۹۹۵؛ Hattemer و همکاران، ۱۹۹۳). از میان سایر گونه‌های درختی با پراکنش وسیع نقص جزیی هتروزیگوتها در درخت نوئل *Picea abies* (Lagercrantz و Ryman، ۱۹۹۰)، درخت دوگلاس *Pseudotsuga menziesii* کاج جنگلی *Pinus sylvatica* (Goncharenko و همکاران، ۱۹۹۴) مشاهده می‌شود.

تقریباً در تمام جمعیتهای مورد مطالعه برآورد زیادی هموزیگوتها (میانگین Fis= ۰/۰۴۶، جدول شماره ۷) مشابه با برآورد مقدار فوق برای جمعیتهای راش فرانسه (Fis= ۰/۰۴، توسط Merzeau و همکاران، ۱۹۹۴) ولی کمتر از برآورد انجام شده برای جمعیتهای راش ایتالیا (Fis= ۰/۱۱۷، توسط Leonardi و Menozzi، ۱۹۹۵) است.

وقوع لقاح درون گروهی می‌تواند زیادی هموزیگوتها را در راش توضیح دهد. با این وجود، ضریب همخونی یا لقاح درون گروهی در میان لوکوسها متغیر است گاهی اوقات مثبت و بعضی وقتها منفی است. علی‌رغم نقص جزیی هتروزیگوتها در بیشتر مناطق، عمدهٔ شاخصهای ثبوت تک‌تک لوکوسها منفی بود. ولی زیادی هموزیگوتها ناشی از تمرکز نقص هتروزیگوسیتی در چند لوکوس، به‌نحوعمده در PX-B، LAP-A, -B متمرکز شده است. در این سه لوکوس شاخص ثبوت در تمام دامنه پراکنش طبیعی مثبت بوده و انحرافات مهمی را از هتروزیگوسیتی مورد انتظار هاردی–وینبرگ نشان می‌دادند.

فقدان هتروزیگوتها در میان رویانهای گونه‌های سوزنی برگ و نه در مراحل زندگی بالاتر گزارش شده است (Yazdani و همکاران، ۱۹۸۵؛ Muona و همکاران، ۱۹۸۷).

این اختلافات معمولاً به‌عنوان اثر انتخاب در برابر افراد خود لقاح توضیح داده می‌شود (Sorensen، ۱۹۶۹). Cuguen و همکاران (۱۹۸۸) فقدان هتروزیگوت در ۲۵۰ توده راش اروپایی و در ۳ لوکوس توسط Comps و همکاران (۱۹۹۰) بررسی شد. به‌علت خود لقاحی پایین، آنها وجود ساختار فضایی در گوناگونی ژنتیکی احتمالاً ناشی از تولیدمثل در میان افراد مجاور دانستند. در حقیقت فرضیه "جدا شدگی به‌وسیله فاصله " به عنوان مهمترین علت نقص هتروزیگوت در راش عنوان گردیده است.

زیادی قابل ملاحظه هموزیگوتها در منطقه نکا می‌تواند ناشی از زیادی هموزیگوتها در جمعیت نکا-۹۰۰ باشد که یکی از جمعیتهای مدیریت شده تحت سیستم تدریجی پناهی و ایجاد دانگ زادآوری است. این موضوع نشان دهندهٔ نقش انتخاب در افزایش انحطاط هموزیگوتها[1] در نسلهای بعدی است. در توافق با نتایج این بررسی شواهدی در آلمان وجود دارد: جنوب Westfalia در آلمان یکی از مهمترین مراکز صنعتی از قرن پانزدهم است که در گذشته به جنگلهای شاخه‌زاد تبدیل شده است. این جنگلهای شاخه‌زاد اساساً توسط توس .*Betula* spp و بلوط .*Quercus* spp اشغال شده و میزان جمعیتهای راش به‌طور قابل ملاحظه‌ای کاهش پیدا کرده است. بعد از برداشت فقط درختان بالغ معدودی برای زادآوری نگهداشته شده بودند. مطالعه شبیه‌سازی نشان داد که وضعیت فوق می‌تواند باعث فرسایش ژنتیکی در نسل آینده شود. مطالعات بیشتر در سایر جنگلهای شاخه‌زاد فرضیه تأثیر منفی شاخه‌زاد کردن جنگل روی سطح تنوع را ثابت کرده‌اند (Degen و Scholz، ۱۹۹۸). این موضوع نشان می‌دهد که **توجه اصلی ژنتیک جنگل می‌بایست مبتنی بر حمایت از مدیریت نزدیک به طبیعت باشد.**

زیادی هتروزیگوسیتی مشاهده شده در منطقه خیرود (مدیریت شده با برشهای اصلاحی و آزادسازی) نشان دهندهٔ اثر انتخاب در برابر افراد همخون (Ledig و

1- hommosis depresion

همکاران، ۱۹۸۳) یا انتخاب در برابر هموزیگوتها در تغییرات محیطی آینده است (Müller- Starck، ۱۹۹۳).

۴- تنوع ژنتیکی

همان‌گونه که به‌وسیله Hamrick و Godt (۱۹۸۹) و Hamrick و همکاران (۱۹۹۲) ذکر شده، گونه‌های جنس *Fagus* در مقایسه با سایر گیاهان چوبی دارای تنوع ژنتیکی بالایی هستند و حتی سطوح گوناگونی درون جمعیتها برای گیاهان چوبی با دیر زیستی بالا عبارت از: P[1]= ۴۹/۳٪؛ Na[2]= ۱/۷۶؛ Ne[3]= ۱/۲۰؛ He[4]= ۰/۱۴۸ است، درحالی‌که این برآوردها برای راشهای ایران (*F. orientalis*) بزرگتر بود: P= ۱۰۰٪؛ Na= ۳/۳؛ Ne= ۱/۳۴ و He= ۰/۱۹۱، با این وجود تمایز ژنتیکی در میان جمعیتهای راش شرقی کمتر از سایر درختان است (Tomaru و همکاران، ۱۹۹۶). یک دلیل ممکن می‌تواند سازگاری راشهای ایران به تغییرات بالای محیطی در دامنه پراکنش وسیع از شرق به غرب منطقه هیرکانی باشد.

گوناگونی ژنتیکی راش در ایران دارای همان ساختاری است که برای جمعیتهای درختان جنگلی شناخته شده است. برای مثال، فقط با استفاده از یکی از مقیاسهای گوناگونی محاسبه شده می‌توان نشان داد که متوسط برآوردهای هتروزیگوسیتی مورد انتظار از ۱۸/۳ تا ۲۴/۸٪ با میانگین ۱۹/۱٪، متغیر است که تفاوت قابل ملاحظه‌ای از میانگین ارائه شده با سایر اعضای همان خانواده [۱۸/۷٪ برای *Quercus macrocarpa* و ۲۰/۴٪ برای *Quercus gabbelli*؛ ۲۴٪ برای *Castanea sativa*

1- Polymorphic Loci Percentage

2- Mean number of alleles per Locus

3- Effective number of alleles per locus

4- Expected heterozygosity

(Villani و همکاران، ۱۹۹۱a, b) و تقریباً ۲۱٪ برای گونه‌های *Quercus* (Müller-Starck، ۱۹۹۳)]، یا برای سایر اعضای همان جنس [۱۶/۴٪ تا ۳۴/۶٪ برای *F. sylvatica*) Paule و Gömöry، ۱۹۹۷)، ۲۲/۸٪ تا ۲۸/۲٪ برای *F. moesiaca* (Gömöry و همکاران، ۱۹۹۹؛ Hazler و همکاران، ۱۹۹۷)، ۲۵/۸٪ تا ۳۴/۷٪ برای *F. tourica* (Gömöry و همکاران ۱۹۹۸b)] ندارد. مقایسه داده‌های حاصل از مقالات گونه راش شرقی به‌علت اختلاف در تعداد لوکوسهای مورد استفاده و یا مقیاس جغرافیایی مورد مطالعه، دشوار است. Gömöry و همکاران (۱۹۹۸b و ۱۹۹۹) مقادیری بین ۲۵٪ و ۳۰/۶٪ را برای راش شرقی در موقعیت‌های جغرافیایی دیگر ارائه داده‌اند.

در راشهای ایران هتروزیگوسیتی مشاهده شده (Ho) ۱۷/۴٪ است. میانگین هتروزیگوسیتی مشاهده شده در مقایسه با نتایج ارائه شده از سایر مطالعات دربارهٔ راش شرقی (مثل Müller- Starck ۱۹۸۵) اساساً به‌علت اختلاف در نسبت لوکوسهای پلی‌مورفیک است که نسبتاً کم مورد مطالعه واقع شده‌اند.

به‌عقیده Gregorius (۱۹۷۸) بهترین معیار تنوع ژنتیکی تعداد آللهای مؤثر در لوکوس (Ne) است که میانگین هارموفیک مقادیر تک‌تک لوکوسها می‌باشد (Crow و Kimura، ۱۹۷۰). درصورتی‌که در این پژوهش، تفاوت قابل ملاحظه‌ای در Ne مشاهده نشد، به‌طوری‌که Ne به استثناء جمعیت سنگده-۱۴۰۰ که از جمعیتهای مدیریت شده تحت سیستم تدریجی پناهی است (۱/۰۱) از ۱/۲۸ تا ۱/۳۹ متغیر بود. این نشان می‌دهد که Ne مقیاس مناسبی برای انتخاب جمعیتهای مناسب برای تولید بذر نیست، زیرا مقدار آن در مناطق مدیریت نشده با مناطقی که تحت عملیات جنگلداری (مثل اسالم) قرار دارند قابل تمایز نبود.

شیبهای جغرافیایی در تنوع ژنتیکی

در گونه‌های چوبی با دیرزیستی بالا، دامنه جغرافیایی بهترین شاخص تنوع ژنتیکی است (Hamrick و همکاران، ۱۹۹۲). ولی در پژوهش حاضر، شیب و یا تمایل‌های جغرافیایی در برآوردهای تنوع ژنتیکی (هتروزیگوسیتی مورد انتظار، تعداد آللهای مؤثر) مشاهده نگردید. به‌نظر می‌رسد که تنوع ژنتیکی به‌صورت یکنواختی در تمام مناطق مورد مطالعه توزیع شده است. اگرچه در مطالعات قبلی دربارهٔ راش اروپا افزایش تنوع راش با ارتفاع اثبات شده که نشان دهندهٔ مزیت عمومی افراد هتروزیگوت در شرایط نامناسب محیطی (محدودهٔ بالایی نواحی توزیع راش) است، ولی در داده‌های این پژوهش نه تنها نتایج مشابهی بدست نیامد، بلکه هیچ شیب یکسانی در تمام ۵ نوار ارتفاعی مطالعه شده نیز حاصل نشد.

۵- تمایز ژنتیکی

تمایز ژنتیکی در میان جمعیتهای راش ایران مشابه با مقالات در سایر درختان جنگلی کم بوده و تقریباً ۹۶ درصد گوناگونی در درون جمعیتها یافت شده است. براساس بازنگری Paule و Gömöry (۱۹۹۷) مقدار تمایز ژنتیکی در میان جنگلهای راش مناطق مختلف اروپا (برای *F. sylvatica*) از ۰/۰۰۶ (در دانمارک) تا ۰/۰۵۳ (در کرواسی) متغیر است. با توجه به سطوح پایین تمایز در میان جمعیتها (Fst تقریباً ۴٪) و تعداد نسبتاً کم لوکوسهایی که با طول جغرافیایی رابطه‌ای مستقیم دارند، بنابراین فقدان ساختارمشخص جغرافیایی در تغییرات ژنتیکی راش در ایران تعجب‌آور نیست. به‌علاوه نتایج این پژوهش نشان می‌دهد که جریانهای مهم ژنی از یک جمیعت به جمعیت دیگر وجود دارد و بنابراین جنگلهای راش مورد مطالعه از مخزن ژنی مشابهی سهیم هستند.

از میان لوکوسهای مورد مطالعه، PX-B بیشترین درجه نسبی تمایز ژنتیکی (۰/۰۸۰۷) و برعکس MDH-C کمترین میزان (۰/۰۰۷۱) را نشان می‌دهد.

فرایندها و عوامل مختلفی می‌توانند دلیل شباهت میان جمعیتهای مورد مطالعه و فقدان تمایز ژنتیکی باشند. مهمترین عامل را می‌توان احتمالاً در تاریخچه طبیعی تشکیل این جمعیتها یافت. پس فقدان تمایز در میان جمعیتها نشان دهندهٔ منشاء مشترک در طول انتشار راش در دوران سوم بوده است.

عدم انحراف مهم از تعادل هاردی–وینبرگ در جمعیتهای ایران فقدان تمایز را تأیید می‌کند. یک تمایز جزیی در میان جمعیتها مشخصه گونه‌هایی مثل راش و سوزنی برگان است که دارای تراکم بالای توده‌ای، انتشار گسترده دانه گرده و میزان بالای دگر لقاحی می‌باشند (Belletti و Lanteri، ۱۹۹۶). به‌علاوه می‌بایست این نکته را به خاطر سپرد که جنگلهای راش در منطقه هیرکانی تحت تأثیر شدید دوره‌های یخچالی قرار نگرفته است و گستره پراکنش فعلی راش متعلق به دوران سوم بوده و بنابراین نسلهای زیادی از آن زمان بوجود آمده‌اند و به‌نظر می‌رسد که زمان کافی برای اعمال انتخاب طبیعی و رانده شدگی ژنتیکی در میان جمعیتها وجود داشته است.

نتیجه‌گیری تشریح شده دربارهٔ نقش تاریخ انتشار راش فقط بخشی از طرح تمایز ژنتیکی را توضیح می‌دهد. به غیر از ناهمگونی ژنتیکی که در میان جمعیتها در مقیاس محلی توزیع شده است، طرح تمایز ژنتیکی را نمی‌توان به‌وسیله هیچ عامل تکاملی منفرد توضیح داد. راش در یک محیط بسیار ناهمگون در نواحی مورد مطالعه گسترش پیدا کرده است. این نشان دهندهٔ نقش انتخاب طبیعی است. عامل دیگری که ممکن است طرح تمایز مشاهده شده را توضیح دهد رانده شدگی ژنتیکی است، زیرا جمعیتهای راش گسترهٔ پراکنش زیادی دارند. از سوی دیگر، به‌نظر نمی‌رسد که جریان ژن از طریق گرده محدود بوده باشد و مدل " جدا شدگی به‌وسیله فاصله " (Cuguen

و همکاران، ۱۹۸۷؛ Merzeau و همکاران، ۱۹۹۱، ۱۹۹۴) نمی‌تواند در میان جمعیتهای راش ایران کاربرد داشته باشد.

۱۴ جمعیت راش در منطقه هیرکانی از نظر ژنتیکی بسیار شبیه هستند. به‌عبارت دیگر فاصله ژنتیکی بسیار کم (۰/۶٪) است. کمترین اختلاف میان جمعیتهای سنگده-۱۹۰۰ و گرگان-۶۰۰؛ سنگده-۱۹۰۰ و سنگده-۹۰۰ یا سنگده-۱۹۰۰ و سنگده-۱۴۰۰ و بیشترین اختلاف میان جمعیتهای خیرود-۱۴۰۰ و گرگان-۲۰۰۰ (۲/۴٪) مشاهده شد. فاصله ژنتیکی جمعیتهای راش Bavaria بین ۲/۶ تا ۱۰/۶ درصد گزارش شده است (Konnert و Henkel، ۱۹۹۷). در جمعیتهای راش ایتالیا فاصله ژنتیکی از ۰/۱٪ تا ۲۵٪ متغیر است (Belletti و Lanteri، ۱۹۹۶). آزمون خوشه‌بندی براساس فاصله ژنتیکی ۱۴ جمعیت در منطقه هیرکانی، ۴ خوشه اصلی را تشکیل می‌دهد که با توزیع عمودی و افقی راش قابل توضیح نیست، به‌طوری‌که جمعیتهای زیر در خوشه‌های مذکور قرار می‌گیرند:

۱- اسالم- ۱۲۰۰، نکا- ۹۰۰ و گرگان- ۲۰۰۰.

۲- اسالم- ۶۰۰.

۳- خیرود ۲۰۰۰- اسالم-۱۹۰۰، سنگده-۹۰۰، سنگده-۱۹۰۰، سنگده-۱۴۰۰، گرگان-۱۴۰۰ و گرگان-۶۰۰.

۴- خیرود-۱۲۰۰، نکا-۱۴۰۰ و خیرود-۶۰۰.

همان‌گونه که در این خوشه‌بندی ذکر شده است، جمعیت اسالم-۶۰۰ در یک خوشه جداگانه از سایر جمعیتها قرار می‌گیرد. جمعیت اسالم-۶۰۰ در پایین‌ترین حد و غربی‌ترین مکان توزیع راش قرار گرفته و به‌علت بهره برداری شدید جمعیت درختی جوانی را تشکیل می‌دهد. نتیجه‌گیری فوق نشان دهندهٔ تأثیر عملکرد انسان به‌وسیله

بهره‌برداری و تغییر ترکیب گونه‌ای و یا آلودگی است که باعث تغییر ساختار جمعیتها می‌شود (Savolainen و Kärkkäinen ۱۹۹۲).

انتشار بذر

سیستمهای تولیدمثلی و روشهای انتشار بذر از ویژگیهای دیگری هستند که بر تنوع ژنتیکی در گونه‌های گیاهی تأثیر می‌گذارند (Hamrick و Godt، ۱۹۸۹؛ Hamrick و همکاران، ۱۹۹۲). *Fagus orientalis* از گونه‌های دگر لقاح و باد گرده‌افشان است. فندقه‌های راش به‌وسیله سنگینی و نیروی ثقل منتشر شده و بعد به‌وسیله جانورانی مثل موش (*Apodemus speciosus* و *Apodemus orgenteus*، Miguchi، ۱۹۹۴)، کلاغها (*Garralus gladnarius*، Watanabe، ۱۹۹۰) و در ایران به‌وسیله نوعی سنجاب[1] (*Myoxus glis*، Nowax، ۱۹۹۱؛ Burgess، ۱۹۸۲) پراکنده و ذخیره می‌شوند. شواهدی از انتشار بذر در راشستانهای ایران به‌وسیله پرندگان نیز وجود دارد (Burgess، ۱۹۸۲). Johnson و Adxisson (۱۹۸۵) انتشار بذر *F. grandifolia* را به‌وسیله کلاغ آبی (*Cyanocitta cristata*) تشریح نمود. آنها فهمیدند که حدود ۷۵ کلاغ آبی می‌توانند تقریباً ۱۰۰۰۰۰ فندقه راش را در فواصل دور از چند متر تا ۴ کیلومتر در طول ماه سپتامبر جابه‌جا و ذخیره کنند. برعکس، فاصله انتشار فندقه‌های راش به‌وسیله موش کوتاه‌تر و در *F. crenata* ۵ متر (Miguchi، ۱۹۹۴) و در *F. sylvatica*، ۱-۱۳ متر (Jensen، ۱۹۸۵) است. اگرچه هر دو انتشار به‌طور طبیعی فقط در فاصله‌های کوتاه مؤثر است، ولی انتشار بذر در فواصل طولانی به‌وسیله پرندگان ممکن است منبع مهمی از جریان ژن میان جمعیتها باشد (Vander wall، ۱۹۹۰). از آنجایی که میزان تمایز میان جمعیتهای راش شرقی حتی کمتر از گونه‌های مشابه باد

1- Glis glis

گرده‌افشان، دگر لقاح و بذر سنگین است، پس ممکن است میزان بالای جریان ژن ایجاد شده از طریق فندقه‌های راش توسط پرندگان نیز همراه با جریان ژن توسط گرده از دلایل تمایز پایین در جمعیتهای راش شرقی باشد.

جریان ژن

فقدان موانع مهم برای جریان ژن ممکن است از دلایل مهم عدم تمایز ژنتیکی قابل ملاحظه در جمعیتهای راش باشد. راش یک گونه باد گرده‌افشان است و باد می‌تواند گرده را به نقاط دور دست انتقال دهد (Tauber، ۱۹۷۷). به‌علاوه از آنجایی که راش برای جلوگیری از انحطاط ژنتیکی و کاهش تأثیرات تولید مثل درون گروهی تمایل به دگر لقاحی و تولید مثل خارج گروهی دارد، میزان تولیدمثل خارج گروهی در راش ۰/۸۷ در شرایط مصنوعی (Nielsen و Schaffalitsky -de-muckadell، ۱۹۵۴) و ۱ تا ۰/۹۴ در جمعیتهای طبیعی (Merzeau و همکاران، ۱۹۹۴) برآورد شده است، ولی خود گرده‌افشانی در جمعیتهای طبیعی راش ممکن است در شرایط زیستی و غیر زیستی متفاوت، متغیر باشد.

تعداد برآورد شده مهاجران مؤثر میان جمعیتهای بومی نشان می‌دهد که در هر نسل تعدادی مهاجر وجود دارد که برای تعدیل هر تمایزی به‌علت رانده شدگی ژنتیکی کافی باشد (Wright، ۱۹۳۱). بنابراین میزان مهاجرت موجود نشان می‌دهد که یک فشار انتخابی شدیدی برای حفظ تمایز ژنتیکی لازم است. گوناگونی در دوره گلدهی که ممکن است ناشی از جدا شدگی درونی و میان جمعیتها باشد، توسط اثر همگن کننده جریان ژن کاهش می‌یابد، ولی نباید محدودیت در جریان ژن ناشی از جدا شدگی جمعیتها و نیز جدا شدگی تولیدمثلی ناشی از اختلاف در دوره‌های گلدهی میان درختان یک جمعیت را نیز از نظر دور داشت. پس جریان ژن میان جمعیتها نه تنها

وابسته به فراوانی و طرح مهاجرت است، بلکه با قابلیت انطباق[1] نسبی مهاجران در مقایسه با انواع بومی نیز رابطه دارد.

میانگین تعداد مهاجران مبادله شده در هر نسل (Nm) ۷/۰ برآورده شده است. این عامل منعکس کننده تأثیر جریان ژن است که از نسلی به نسلی دیگر متغیر می‌باشد. برآورد فوق در مقایسه با بسیاری از گونه‌ها بسیار بالا است (Slatkin و Barton، ۱۹۸۹). مطالعات نشان داده‌اند که حتی یک جریان ژن نسبتاً کم Nm> ۱ نیز برای جلوگیری از تمایز جمعیتها که در اثر رانده شدگی ژنتیکی در لوکوسهای خنثی بوجود می‌آید کافی است (Wright، ۱۹۳۱؛ Maruyama، ۱۹۷۰؛ Levin و Kerster، ۱۹۷۴). بنابراین، در رویشگاه *F. orientalis* با اندازهٔ جمعیتی نسبتاً بزرگ، میزان بالای جریان ژن درون و میان جمعیتها از ایجاد گوناگونی و ایجاد تمایز میان جمعیتها جلوگیری می‌شود (Tomaru و همکاران، ۱۹۹۶).

1- Fitness

منابع مورد استفاده

۱- ثابتی، ح. ۱۳۵۵. جنگلها، درختان و درختچه‌های ایران. سازمان تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی، ۸۱۰ صفحه.

۲- رسانه، ی.، مشتاق، م. ح.، و صالحی، پ.، ۱۳۸۰. بررسی کمی و کیفی جنگلهای شمال کشور. مجموعه مقالات همایش ملی مدیریت جنگلهای شمال و توسعه پایدار. ص: ۵۵-۷۹.

۳- صالحی شانجانی، پ.، ۱۳۸۱. تنوع ژنتیکی راش شرقی و ارتباط آن با برخی ویژگیهای فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مورفولوژیکی راش در راشستان‌های ایران. رساله دکتری دانشکده علوم، دانشگاه تربیت معلم تهران، ایران. ۲۰۶ صفحه.

4- Barrett, S. C.H. and Shore, J. S., 1990. Isozyme variation in colonizing plants. In : Soltis, D. E. and Soltis, P. S. (Eds). Isozymes in Plant Biology. Chapman and Hall, London. 280 p.

5- Barrière, G., Comps, B., Comps, B., Cuguen, J., N'Tsiba, F. and Thiebaut, B., 1985. The genetical ecological variability of beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe. An alloenzymatic study: genetic isolations of beech-woods. In: Muhs H. J. (Eds). Improvement and Sylviculture of Beech. Mitteilungen der Bundesforschngsanstalt für Forestwirtschaft. Grosshansdorf. 24-50.

6- Belleti, P., and Lanteri, S., 1996. Allozyme variation among European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands in Piedomont, north western Italy. *Silvae Genetica,* 45: 1-4.

7- Bergmann, F., Gregorius, H. R., and Larsen, T. B., 1990. Levels of genetic variation in European Silver fir (*Abies alba*). *Silvae Genetica,* 82: 1-10.

8- Brown, A. H. D., and Weir, B. S., 1983. Measuring genetic variability in plant populations. In: Tanksley, S. D. and Orton, L. (Eds.). Isozymes in Plant Genetics and Breeding, part A, Elsevier, Amstredam. pp. 219-239.

9- Burgess, P. F., 1982. Research in Regeneration of Hyrcanian Forests. Publication of Research Institute of Forests and Rangelands. 31, 68 p.

10- Cockerham, C. C., 1969. Variance of gene frequencies. *Evolution,* 23: 72-84.

11- Cockerham, C. C., 1973. Analysis of gene frequencies. *Genetics,* 74: 679-700.

12- Comps, B., Letouzey, J., and Savoie, J. M., 1987. Phenologie du couvert arborescent dans une chênaie- hêtraie d' aquitaine. *Ann. Sci. For.*, 44: 153-170.
13- Comps, B., Thiebaut, B. Paule, L., Merzeau, D., and Letouzey, J., 1990. Allozymic variability in beech woods (*Fagus sylvatica* L.) over central Europe: spatial differentiation among and within populations. *Heredity*, 65: 407-417.
14- Comps, B., Thiebaut, B., and Merzeau, D., 1991. Genetic variation in European beech stands (*Fagus sylvatica* L.). In: Müller-Starck, G., and Ziehe, M. J. D. (Eds). Genetic Variation in European Populations of Forest Trees. Sauerlander's Verlag, Frankfurt, Germany. 110-124.
15- Comps, B., Thiebaut, B., Sugar, I., Trinajstic, I. and Plazibat, M., 1993.Genetic variation of Croatian beech stands (*Fagus sylvatica* L.): spatial differentiation in connection with the environment. *Annales des Sciences Forestières,* 48: 15-28.
16- Crow, J. F. and Kimura, M., 1970. An Introduction to Population Genetics Theory. Harper and Row, New York, Evanston, London. 109 p.
17- Cuguen, J., 1986. Différenciation génétique inter- et intrapopulationsd'un arbre forestier anémophile: le cas due Hêtre (*Fagus sylvatica* L.). Diplôme de Doctorat de l' Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 96 pp. et annexes 75 pp.
18- Cuguen, J., Merzeau, D., and Thiebaut, B., 1988. Genetic structure of the European beech stand (*Fagus sylvatica* L.): F statistics and importance of matting system characteristics in their evolution. *Heredity*, 60: 91-100.
19- Degen, B. and Scholz, F., 1998. Spatial genetic differentiation among populations of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in western Germany as identified by geostatistical analysis. *Forest Genetics*, 5(3): 191-199.
20- Goncharenko, G. G., Silin, A. E., Padutov, V. E., 1994. Allozyme variation in Natural populations of Eurasian pines. III: Population structure, diversity, differentiation and gene flow in central and isolated populations of *Pinus sylvestris* L. in eastern Europe and Siberia. *Silva Genetica*, 43(2-3): 119-132.
21- Gömöry, D., Vyšny, J., Comps, B. and Thiébaut, B., 1992a. Geographical patterns of genetic ifferentiation and diversity in European beech (*Fagus sylvatica* L.) populations in France. *Biológia (Bratislava)*, 47: 571-579.
22- Gömöry, D., Vyšny, J. ,Paule, L., and Comps, B., 1992b. Genetic structure of European beech (*Fagus sylvatica* L.) populations in Czecho-Slovakia. In: Proceedings of the International Conference " Fytotechnica

a Hospodarska Uprava Lesov v Sucasnych Ekologickych Podmienkach, Technicka Univerzita, Zvolen. 27-33.

23- Gömöry, D., Vyšny, J. ,Paule, L., 1995. Genetic differentiation of populations in the transition zone between *Fagus sylvatica* L. and *Fagus orientalis* Lipsky. In: Madsen, S. (Ed.) Genetic and Silviculture of Beech. Proceeding of the 5th Beech Symposium of the IUFRO Project Group P 1.10.00, 19-24 September 1994, Mogenstrup, Denmark. Forskningsserien, 11: 238-244.

24- Gömöry, D., Shvadchak, I. and Paule, L., 1996. Genetic diversity and differentiation of beech populations in Ukraine and adjacent regions. In: Paule, L., Shvadchak, I. and Gömöry, D. (Eds). VIth IUFRO Beech Symposium, Arbora Publisher, Zvolen.

25- Gömöry, D., Tomović, Z., and Paule, L., 1998a. Genetic structure of beech-woods in Serbia as revealed by isozyme gene markers. *Russian Journal of Forestry*, 2: 15-25.

26- Gömöry, D., Shvadchak, I., Paule, L. and Vyšny, J., 1998b. Genetic diversity and differentiation of beech populations in Crimea. *Russian Journal of Forestry, Vol.* 34, No.1: 63-70.

27- Gömöry, D., Paule, L., Brus, R., Zhelev, P., Tomovic, Z., and Gracan, J. 1999. Genetic structure and Taxonomy of beech on Balkan Peninsula. J. Evol. Biol., 12: 746-754.

28- Gower, J. C., 1960. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika*, 53: 325-338.

29- Gregorius, H.R., 1978. The concept of genetic diversity and its formal relationship to heterozygosity and genetic distance. *Math Biosci.*, 41: 253-271.

30- Hamrick, J. L., Linhart, Y. B., and Mitton, J. B., 1979. Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10:173-200.

31- Hamrick, J. L., and Godt, M. J. W. 1990. Allozyme diversity in plant species. In: B. brown, A. H. D., Clegg, M. T., Kahler, A. L. and Weir, B. S. (Eds) Plant population genetics, breeding and genetic resources. Sinauer Assocates Inc., Sunderland, Massachusetts. USA.

32- Hamrick, J. L., and Godt, M. J. W., 1990. Allozyme diversity in plant species. In: B. brown, A. H. D., Clegg, M. T., Kahler, A. L. and Weir, B. S. (Eds) Plant Population Genetics, Breeding and Genetic Resources. Sinauer Assocates Inc., Sunderland, Massachusetts. USA.

33- Hamrick, J. L., Godt, M. J. W., and Sherman-Broylers, S. L. 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests*, 6: 95-124.
34- Hattemer, H. H., Starke, R. and Ziehe, M., 1993. Changes of genetic structures in beech populations. In: Muhs, H.-J. and Wuehlich, G. V. (Eds) The Scientific Basis for the Evolution of Forest Genetic Resources of beech. Working Document of the EC, Brussels. pp. 233-248.
35- Hazler, K., Comps, B., Sugar, I., Melovski, L., Tashev, A. and Gracan, J., 1997. Genetic structure of *Fagus sylvatica* L. populations in southeastern Europe. *Silvae Genetica,* 46(4): 58-98.
36- Jensen, T. S., 1985. Seed-predator interactions of European beech, *Fagus Sylvatica* L. and forest ridents, *Clethrionomus glareolus* and *Apodermus flavicollis*. *Oikos.*, 44: 149-156.
37- Johnson, W. C. and Adkisson, C. S., 1985. Dispersal of beech nuts by blue jays in fragmented landscapes. *Am. Midl. Nat.*, 113: 319-324.
38- Kim, Z. S., 1980. Veränderung der genetischen Struktur von Buchenpopulationen durch Viabilitätsselektion im Keimlingsstadium. Göttingen Research Notes in Forest Genetics, 3: 1-84.
39- Kirby, G.C. 1975. Heterozygote frequencies in small subpopulations. *Theor. Pop. Biol.*, 8: 31-48.
40- Konnert, M., 1995. Investigation on the genetic variation of beech (*Fagus sylvatica* L.) in Bavaria. *Silvea Genetica*, 44(5-6): 346-351.
41- Lagercrantz, U., Ryman, N., 1990. Genetic structure of Norway spruce (*Picea abies*): concordance of morphological and allozymic variation. 44(1): 38-53.
42- Larsen, A. B., 1996. Genetic structure of populations of beech (*Fagus sylvatica L.*) in Denmark. Scandinavian Journal of Forest Research, 11(3): 220-232.
43- Ledig, F. T., Guries, R. P., and Bonefeld, B. A., 1983. The relation of growth to heterozygosity in pitch pine. *Evolution*, 37(6): 1227-1238.
44- Leonardi, S., and Menozzi, P., 1995. Genetic variability of *Fagus sylvatica* L.. in Italy: the role of post-glacial recolonization. *Heredity*, 75: 35-44.
45- Levin, D. A. and Kerster, H. W., 1974. Gene flow in sea plants. In: Dobzhansky, T., Hacht, M. K. and Streere, W. C. (Eds.) *Evolutionary Biology, Vol*. 7: 139-220. Plenum Press, New York.
46- Loveless, M. D. and Hamrick, J. L., 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Ann. Rev. Syst.*, 15: 65-95.

47- Löchelt, S. and Franke, A., 1995. Bestimmung der genetischen Konstitution von Buchen-beständen (*Fagus sylvatica* L.) entlang eines Hohentransektes von Freiburg auf den Schauinsland. *Silvae Genetica*, 44(5-6): 312-318.
48- Maruyama, T., 1970. On the rate of decrease of heterozygosity in circular stepping stone models of populations. *Theor. Pop. Biol.*, 1: 101-119.
49- Merzeau, D., Di Giusto, F., Comps, B., Thiébaut, B., Letouzey, J. and Cuguen, J., 1989. The allozyme variants of beech (*Fagus Sylvatica L.*): inheritance and application to a study of the mating system. *Silvae Genetica*, 38, 195: 195-201.
50- Merzeau, D., 1991. Estimation des parameters du reproduction et des structures génétiques du Hêtre (*Fagus sylvatica* L.), dizertácia, Université de Bordeaux I, 150+120 p.
51- Merzeau, D., Comps, B., Theibaut, B., and Letouzey, J. 1994. Estimation of *Fagus sylvatica* L. mating system parameters in natural populations. *Ann. Sci. For*., 51: 163-173.
52- Miguchi, H., 1994. Role of wood mice on the regeneration of cool temperate forest. In: Proceeding of NAFRO, Niigata, Japon, Agust 20, 1994, pp. 115-121. Northeast Asia Forest Research Organization, Niigata University.
53- Mobayen, S. and Tregubov, V., 1969. The vegetative map of Iran. Publication of Tehran university, No. 14, 50 p.
54- Muona, O. 1990. Population genetics in forest tree improvment. In: Brown, A.H.D., Clegg, M.T. and Kahler, A.L., (Eds). Plant population, genetics, breeding and genetic resources. Weir. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Mass., PP. 282-298.
55- Muona, O., Yazdani, R. and Rudin, D., 1987. Genetic change between life stages in *Pinus sylvestris* L.: allozyme variation in seeds and planted seedling. *Silva Genet.*, 36: 39-42.
56- Müller-Starck, G., 1985. Genetic differences between “tolerant” and “sensitive” beeches (*Fagus sylvatica* L.) in an environmentally stressed adult forest stand. *Silva Genetica*, 34 (6): 241-247.
57- Müller-Starck, G., 1989. Genetic implications of environmental stress in adult forest stands of F*agus sylvatica* L. In: Scholz, F., Gregorius, H.R., and Rudin, D. (Eds). Genetic Effects of Air Popllutants in Forest Tree Populations. Springer, Berlin, Heidelberg.127-142.
58- Müller-Starck, G., and Ziehe, M. 1991. Genetic variation in populations of *Fagus sylvatica L.*, *Quercus robur* L. and *Q. petrea* Liebl. In Germany.

In: Müller-Starck, G. and Ziehe, M. (Eds.). Genetic Variation in European Populations of Forest Trees. Sauerländer;s verlg, Frankfurt, 125-140.

59- Müller-Starck, G., 1993. Auswirkungen von Umweltbelastungen auf genetische Strukturen von Waldbeständen am Beispiel der Buche (*Fagus sylvatica* L.). Schriften aus der Forstl. Fakultät der Universität Göttingen und der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt, 112, 193 p. J. D. Sauerländers, Frankfurt/M.

60- Müller-Starck, G. and Starke, R. 1993. Inheritance of isozymes in European beech (*Fagus sylvatica* L.). *J. Hered*., 84: 291-296.

61- Nei, M.. 1977. F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. Ann. Hum. *Genet*., 41: 225-233.

62- Nilsen, S.G., Schaffalitsky-de-Muckadell, M., 1954. Flower observation and cotrolled polination in *Fagus*. Z. *Forest Genet.*, 3: 6-17.

63- Paule, L., Gömöry, D. and Vyšny, J., 1995. Genetic diversity and differentiation of beech populations in eastern Europe. In: Madsen, S. (Eds.). Genetics and Silviculture of Beech. *Forskningsserien* (Copenhagen), 11: 159-167.

64- Paule, L. and Gömöry, D., 1997. Genetic diversity of beech populations in Europe. First EUFORGEN Meeting on Social Broadleaves, France.

65- Podani, J., 1988. Syn-TAX III. *Abstract Botanica*, 12: 183.

66- Raymond, M. and Rousset, F., 1995a. An exact test of population differentiation. *Evolution*, 49: 1280-1283.

67- Raymond, M. and Rousset, F., 1995b. GENEPOP (Version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J. Hered*., 86: 248-249.

68- Rossi, P., Vendramin, G.G. and Giannini, R., 1996. Estimation of mating system parameters in two Italian natural populations of *Fagus sylvatica*. *Can. J. For.*, 26.

69- Rousset, F. and Raymond, M., 1995. Testing heterozygote excess and deficiency. *Genetics*, 150: 1413-1419.

70- Sagheb-Talebi, K., 2000. Hyrcanian forests (North of Iran), the unique Ecosystem in Near East region. XXI IUFRO Word Congress-Forests and Society: The Role of research, Kuala Lumpur, Malaysia.

71- Savolainen, O. and Kärkkäinen, K., 1992. Effects of forst mangement on gene pools. *New Forests*, 6: 229-245.

72- Slatkin, M. and Barton, N. H., 1989. A comparision of three indirect methods of estimating average levels of gene flow. *Evolution*, 43:1349-1368.

73- Sorensen, F., 1969. Embryonic genetic load in coastal Douglas-fir, *Pseudotsuga menziesii* var. *menzisii*. Am. Nat., 103: 389-398.
74- Swofford, D. L. and Selender, R. B. 1981. Biosys-1. *J. Hered.*, 72: 281-283.
75- Tauber, H., 1977. Investigation of areal pollen transport in a forested area. Doctor Thesis, Univrsity of Copenhagen.
76- Thiébaut, B., Lumaret, R. and Vernet, P.H., 1982. The bud enzymes of beech (*Fagus sylvatica* L.) Genetic distinction and analysis of polymorphism in several French populations. *Silvae Genetica*, 31, pp. 51-60.
77- Thiébaut, B., 1984. Variabilité génétique " hêtre commun" (*Fagus sylvatica* L.) dans les milieux montagnards et de haute altitude en Europe. Colloque Ecologie et al Biogéographie des Milieux Montagnards et de Haute Altitude, Gabas. France et Documents d'Ecologie Pyrénéenne, 3-4: 513-521.
78- Thiébaut, B., Cuguen, J., Comps, B., and Merzeau, D., 1986. Influence du mode reproduction sur la structure génétique des populations d'arbers anémophiles: le cas du hêtre (*Fagus sylvatica* L.). Coll. Nat. CNRS "Biologie dse populations", Lyon, 4-6 september, pp. 518-527.
79- Thiébaut, B., Cuguen, J., Comps, B., and Merzeau, D., 1990. Genetic differentiation in beech (*Fagus sylvatica* L.) during periods of invastion and regeneration. In: Castri, F., Hansen, A.J. and Debussche, M. [Eds]. Biological Invasions in Europe and the Mediteranean Basin. Kluwer Academic Publisher, London.
80- Tomaru, N., Mitsutsuji, T., Takahashi, M., Tsumura, Y., Uchida, K. and Onba, K., 1996. Genetic diversity in *Fagus crenata* (Japanes beech): influence of the distributional shift during the late-Quaternary. *Heredity*, 78: 241-251.
81- Turok, J., 1993. Levels of genetic variation in 20 beech (*Fagus sylvatica* L.) populations from western Germany. In: Muhs, H. J. and von. Wuehlisch, G. (Eds.). The Scientific Basis for Evaluation of Forest Genetic Resources of Beech. Proceedings of EC workshop, Ahrensburg, 181-195.
82- Turok, J., 1996. Genetische untersuchungen bei der buche. Genetische anpassungsprozesse und die erhaltung von genressourcen in Buchenwäldern (*Fagus sylvatica* L.) Schrifteneihe der landesanstalt fuer ölologie, bodenroednung und forsten. Landesanstalt fuer Agrarordnung Nordrhein-Westfalen, 8: 1-136.

83- Vander wall, S. B., 1990. Food Hoarding in Animals. The university of Chicago Press, Chicago.
84- Villani, F., Pigliucci, M., Benedettelli, S. and Cherubini, M. 1991a. Genetic differentiation among Turkish chestnut (*Castanea sativa* Mill.) populations. *Heredity*, 66: 131-136.
85- Villani, F., Pigliucci, M. and Benedettelli, S., 1991b. Genetic variation of Italian chestnut: a tool to study environmental impact. In: Giannini, R. (Eds.). Effects of Pollution on the Genetic Structure of Forest Tree Populations, 57-65.
86- Vyšny, J., 1997. Genetic diversity and differentiation of beech populations in the eastern Europe. Kandidátska dizertačná práca Tachniká Univerzita vo Zvolene, Zvolene, 154 p.
87- Watanbae, S., 1990. Japanese beech (*Fagus crenata*): its characteristics and distribution. Nature in Hokkaido, 29: 1-6.
88- Wier, B. S. and Cockerham, C. C., 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38: 1358-1370.
89- Wright, S., 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 16: 97-159.
90- Yazdani, R., Muona, O., Rdin, D. and Szmidt, A. E., 1985. Genetic structure of a *Pinus sylvestris* L. seed-tree stand and naturally regenerated under story. *For. Sci.*, 31: 430-436.