

點鳳山 잣나무林分の 個體木 空間分布에 따른 遺傳構造¹

洪庚洛^{2*} · 權永達² · 鄭載琰² · 申昌浩^{2,3} · 洪鎔杓² · 姜範龍²

Spatial Genetic Structure at a Korean Pine (*Pinus koraiensis*) Stand on Mt. Jumbong in Korea Based on Isozyme Studies¹

Kyung-nak Hong^{2*}, Young-Jin Kwon², Jae-Min Chung², Chang-Ho Shin^{2,3},
Yong-Pyo Hong² and Bum-Yong Kang²

요 약

집단의 유전적 분화는 환경요인과 유전적 소인의 복잡한 상호관계에 의해 이루어지는데, 집단내 요인으로는 종자나 화분 비산, 국소환경변이, 개체의 분포밀도 등을 들 수 있다. 점봉산의 잣나무 임분내 개체 분포와 유전적 구성에 대한 분석을 위하여 신갈나무군락내 잣나무 우점임분에 100×100m 조사구를 설정하였으며, 잣나무 325개체에 대한 동위효소 분석을 실시하고, 공간의 자기상관성을 계산하였다. 11개 동위효소 유전자좌에서 관찰된 평균 다형성 유전자좌 비율(P)은 72.7%, 이형접합도의 관찰치(Ho)는 0.200, 기대치(He)는 0.251로 이형접합체 과소현상을 나타내어 근연가계의 개체들이 다수 분포하는 것으로 조사되었다. 동위효소의 유전자형에 따라 325개체는 총 147개의 그룹으로 구분되었으며, 한 개 유전자형에 최대 34개체가 포함되었다. 동위효소 유전자형의 이질성이 24~32m 구간(거리간격 8m)을 기점으로 증가하는 양상을 보였으며, 생장특성(수고와 직경)에 대한 simple block distance도 24~32m 구간에서 임의분포를 보였다. 높은 근연교배의 고정계수(F=0.204), 유전적 자기상관성, 생장특성의 분석, 동일 유전자형의 분포범위 등을 고려할 때 점봉산 잣나무 임분은 화분비산이나 숲틈 형성에 따른 종자의 집중 투입에 따른 유전자 이동(gene flow)보다는 유전적 近緣 개체의 密度에 의존(density dependent)해서 유전적 구조를 유지하는 것으로 생각되며, 유전적 동질성을 갖는 군락의 크기는 24~32m에서 결정할 수 있었다. 본 연구의 결과 유전자원보존을 위한 개체의 선정은 최소한 37m 이상의 거리를 띄어야 바람직한 것으로 조사되었다.

ABSTRACT

Genetic differentiation of populations is resulted from the environmental and the genetic effects, and the interactions between them. Whereas, the major factors influencing to the genetic differentiation within populations are the gene flow induced by seed or pollen dispersal, the microsite heterogeneity, and the density-dependent distribution of individuals. For the purpose of studying spatial genetic structure and the distribution pattern of Korean pines(*Pinus koraiensis*), we set up one 100×100m² plot at a Korean pine stand in *Quercus mongolica* community on Mt. Jumbong in Korea. To estimate the coefficient of spatial autocorrelation as Moran's index and an analogue, simple block distance, isozyme markers were analyzed in 325 Korean pines. For 11 polymorphic loci observed in 9 enzyme systems, the average percentage of polymorphic loci, the observed and expected heterozygosity were 72.2%, 0.200, and 0.251, respectively. It was revealed the excess of homozygotes was observed in the plot, which suggests that there may be more number of consanguineous trees than expected. On the basis of isozyme

¹ 接受 2000年 10月 31日 Received on October 31, 2000.

審査完了 2000年 11月 23日 Accepted on November 23, 2000.

² 임업연구원 유전생리과 Div. Genetics and Physiology, Korea Forest Research Institute, Suwon 441-350, Korea.

³ 현주소: 국립수목원 Korea National Arboretum

* 연락처자 E-mail : honeutal@chollian.net

genotypes observed in this study, 325 trees were classified into 147 groups in which the maximum number of trees for one group was 34. From the distance class of 24~32m, the genetic heterogeneity began to increase. The variation of simple block distance against the growth performance by tree height and diameter also showed the same trend at 24~32m class. According to high fixation index($F=0.204$), the spatial genetic structure within a stand, the analysis of the growth performance, and the distribution patterns of identical genotypes, we inferred that the genetic structure of a Korean pine stand in Mt. Jumbong has been maintained rather density-dependent mechanism than the gene flow, such as the pollen dispersal or the heavy input of seeds following the forest gaps. The genetic patchy size was determined between 24~32m, which suggests that the selection of individuals for the *ex situ* conservation of Korean pine in Mt. Jumbong may be desirable to be made with the spatial distance over 37 meters between trees.

Key words : *Pinus koraiensis*, spatial genetic structure, isozyme, genetic patch

서 론

개체의 특성은 환경과 유전, 그리고 이들의 상호작용에 의해 결정되는 복잡성을 갖는다. 임분내 환경구배(environmental cline)는 개체 특성의 분포양상으로 표현될 수도 있으며, 개체 자체도 다른 개체의 환경에 속하기 때문에 임분의 유전적 구성을 논할 때는 개체의 공간적 분포양상에 대한 정보가 포함되면 환경과 유전의 상관성에 대한 설명이 더욱 효과적일 수 있다(Epperson, 1993). 임분내 空間的 遺傳構造(spatial genetic structure) 분석은 임분내 생태적 조건과 그에 따른 유전적 특성의 변화나 상호연관성 파악을 목적으로 수행하는데, 개체의 공간분포에 따른 유전구조에 대한 이해는 交配樣式이나 종자와 화분 飛散에 의한 유전자 擴散(gene dispersal), 局所環境 변이에 따른 선발효과(microenvironmental selection) 등 집단유전학에 대한 문제뿐 아니라 지속적인 산림경영방법과 유전자원보존 전략수립에 이르기까지 폭넓은 정보를 제공할 수 있다(Epperson, 1992).

공간적 유전구조분석에는 흔히 空間的 自己相關(spatial autocorrelation) 방법이 사용되는데, 이 방법은 환경 구배를 대변하는 개체간 거리 변화에 따른 유전형질의 一致度를 직선상관관계에 기초하여 수량화하는 분석방법으로(Sokal and Oden, 1978), *Fagus sylvatica* 임분들에 대한 유전적 거리(genetic distance)와 지리적 거리에 대한 상관성 연구(Degen and Scholz, 1998)를 비롯하여, *Pinus banksiana*(Xie and Knowles, 1991)와 *Acer saccharum*(Perry and Knowles, 1991), *Camellia japonica*(동백나무; Ueno 등 2000)의 임분내 유전적 균일성 조사 및 *Pinus pumila*(Tani 등, 1998)

와 *Quercus chrysolepis*(Montalvo 등, 1997), *Rhus javanica*(붉나무; Chung 등, 2000)에서 클론의 크기(clonality) 동정 등 집단의 유전구조 분석에 대한 다양한 적용이 이루어지고 있다(Epperson and Allard, 1989). 또한 자기상관분석은 유전학뿐만 아니라 二次元 平面上에 분포하는 조사대상의 생태적 특성이나 생육특성에 대한 연구에도 널리 쓰이고 있다(Bjørnstad 등, 1999; Hof 등, 1996; Reed and Burkhart, 1985).

잣나무(*Pinus koraiensis*)는 1999년 한해만도 5,812ha가 조림되어 우리나라 전체 조림면적의 26.6%나 차지하는 대표적인 조림수종으로서(임업연구원, 2000), 한반도를 비롯한 일본, 만주와 러시아 Amur와 Maritime 地方에 분포하며, 우리나라에서 잣나무의 天然林分은 설악산이나 오대산, 지리산 등 비교적 高山地帶의 신갈나무群落이나 전나무群落의 副林木으로 분포하고 있다(Lim, 1989). 동위효소를 이용한 유전변이분석에서 소나무($F_{ST}=0.038$)나 해송($F_{ST}=0.035$)에 비하여 잣나무의 집단간 유전적 분화가 약간 심한 것으로 나타났으며($F_{ST}=0.059$), 우리나라 잣나무 집단에는 동형 집합체 비율이 높은 것으로 보고되었다(Kim 등, 1994b). 잣나무의 유전자원보존에 대하여 Kim 등(1994a)이 보고한 바 있으나, 集團數와 個體數에 대한 언급만 있을 뿐 집단의 공간적 크기에 대한 조사는 이루어지지 않았다.

본 연구는 점봉산의 잣나무 천연임분에서 개체의 위치에 따른 동위효소 유전자형의 일치도를 자기상관방법으로 분석하고, 잣나무 개체의 분포에 따른 집단내 유전분화 양상과 現地內 유전자원보존을 위한 群落의 크기(genetic patchy size)등을 알아보고자 수행되었다.

자료 및 방법

잣나무림 조사는 점봉산(1,424m) 해발 950m 지역(38° 03' 15", 128° 26' 30")에서 1999년 8월에 실시하였다. 100×100 m²의 정방형 조사지를 설정하고(Figure 1), 총 325개 잣나무의 위치와 생육특성(수고와 흉고직경)을 기록하고, 동위효소분석용 冬芽 시료를 채취하였다. 수령 추정을 위하여 82개체에 대하여 성장추로 단편을 얻거나 정아흔의 數를 계산하였다.

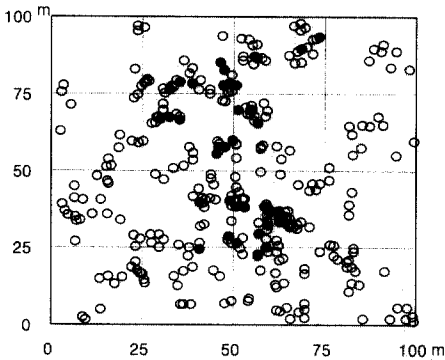


Figure 1. Location of total 325 *Pinus koraiensis* individuals in the 100×100m² plot. Thirty-four individuals indicating the filled circles have shown one identical genotype over 11 isozyme loci.

잣나무 冬芽(bud)를 이용한 동위효소분석은 glutamate dehydrogenase(GDH, EC 1.4.1.3), glutamate-oxaloacetate transaminase(GOT, EC 2.6.1.1), isocitrate dehydrogenase(IDH, EC 1.1.1.42), leucyl aminopeptidase(LAP, EC 3.4.11.1), malate dehydrogenase(MDH, EC 1.1.1.37), menadione reductase(MNR, EC 1.6.99.2), phosphoglucose isomerase(PGI, EC 5.3.1.9), phosphoglucomutase(PGM, EC 2.7.5.1), shikimate dehydrogenase(SKDH, EC 1.1.1.25) 등 9개 동위효소의 15개 遺傳子座에 대한 遺傳子型을 조사하였으며(Wendel and Weeden, 1989), 각 유전자좌의 유전양식은 기존의 문헌을 참고하여 추정하였다(Chung and Lee, 1983; Park 1983; Kim 등, 1994b).

자료분석에서 동위효소의 이형접합도(heterozygosity)나 유전자좌 다양성 등은 TPGA 프로그램(Miller, 1997), 공간의 자기상관성은 SGS 프로그램(Degen, 2000), 기타 분석은 SAS/STAT 프

로그램(ver 6.12; SAS Institute Inc., 1996)을 사용하였다. 공간의 자기상관성 계산을 위한 Moran의 I 통계량 및 simple block distance는 다음과 같다.

$$I_k = \frac{n \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij} (x_i - x_j)(x_j - x_i)}{(\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij}) \sum_{i=1}^n (x_i - x)^2}$$

I_k : k 구간에 대한 Moran의 I 값

n : 시료의 數

w_{ij} : 가중치 (개체 i와 개체 j가 동일한 k 구간에 있다면 w=1, 아니라면 w=0)

x_i : i번 개체의 유전자형 代數(例: 二倍體의 동형접합체=1, 이형접합체=0.5, 無相關=0)

x : x_i 의 평균 ($x = \frac{\sum_{i=1}^n x_i}{n}$)

$$D_{kl} = \frac{\sum_{i=1}^n |z_{ki} - z_{li}|}{n}$$

D_{kl} : 개체 k와 개체 l에 대한 simple block distance

n : 형질의 數

z_{ki} : 형질 i에 대한 k번 개체의 수치변환

(z-transformation) 값 ($z_{ki} = \frac{x_{ki} - x_{.i}}{S_i}$)

x_{ki} : 형질 i에 대한 k번 개체의 관측값

$x_{.i}$: 형질 i의 평균

S_i : 형질 i의 표준편차

결과

1. 잣나무 임분 현황

본 연구의 조사지는 점봉산 신갈나무군락의 잣나무 임분을 대상으로 하였는데, 조사구내에는 총 33개 수종이 분포하였다(Appendix 1). 수고 8m 이상의 교목층에는 신갈나무와 잣나무, 당단풍 등이 우점종이었으며, 아교목층(수고 2~8m)에는 당단풍, 철쭉, 까치박달, 잣나무, 그리고 관목층(수고 2m 이하)에는 철쭉과 잣나무, 당단풍, 가막살나무 등이 우점하고 있었다. 이러한 분포는 점봉산의 신갈나무群落 - 典型下位群落의 일반적인 수종 구성으로 볼 수 있다(Lee 등, 1992). 잣나무는 각 층위에서 높은 중요치(importance value)를 나타내고 있었으며, 전체 325개체의 잣나무중 8m 이상의 교목은 4%에 해당하는 13개체뿐이었으며, 78%는 관목층에 해당하였다(Table 1). 그러나 조

Table 1. The number of individuals belong to three crown layers and the importance value (IV) of *Pinus koraiensis* at the studied site in Mt. Jumbong.

Traits	Crown layer			Total
	Tree	Subtree	Shrub	
No. of indivi.	13 (4.0%)	58 (17.8%)	254 (78.2%)	325 (100%)
IV (%)	14.6	8.8	12.2	-

사지가 해발 1,000m에 가까운 고지대인 까닭으로 생육이 더더서 잣나무는 수고 1m에서 수령은 20~30년에 해당하는 결실 가능한 성목으로 생각되며(Figure 2, Table 2), 조사구내 1m 이상의 잣나무는 166개체(51.1%)나 되었으나, 결실 여부는 파악할 수 없었다.

조사구내 잣나무 325개체의 인접 개체간 평균거리는 2.0m 였으며, 두 개체간 쌍을 이룬 경우(52,650쌍)에 개체간의 평균거리는 43.5m, 그리고 가장 멀리 떨어진 두 개체간 거리는 123m로 측정되었다(Table 2). 잣나무의 78%에 해당하는 254개체가 수고가 낮은 관목층에 해당하고, 이들이 조사구내 소수의 한정된 지역에 집중분포를 보이고 있는데(aggregation index=0.734, 5% 유의수준에서 통계적 유의성 인정), 이러한 부분적 집중분포는 잣나무 구과가 自然落果 하거나 잣까마귀나 다람쥐 등의 동물에 의하여 이동된 후 加害되지 않을 경우에 그 지점에서 다수의 치수가 발생하는 종자전파 특성이나(Hutchins 등, 1996), 숲틈(forest gap)의 형성에 따른 종자의 집중투입에 의한 영향으로 생각된다(Ishikawa and Ito, 1989).

2. 잣나무의 유전적 다양성

점봉산 잣나무 325개체에 대한 9개 동위효소 분석에서 15개 유전자좌중 11개에서 다형성을 보였으

며, 평균 유효대립유전자는 1.47개로 관측치(2.27)보다 낮았으며(Table 3), 다형성 유전자좌비율은 72.7% (유의수준 5%)로 인접한 설악산 집단(P=69.6%; Kim 등, 1994b)이나 전국 평균(P=69.0%)보다 높았으나, 지리산 백두동 집단(P=73.9%)보다는 다소 낮은 것으로 나타났다. *Mdh-2*를 제외한 모든 유전자좌에서 Hardy-Weinberg 평형상태를 벗어나 있는 것으로 나타났으며, *Mdh-1*와 *Pgi* 유전자좌에서는 이형접합체 과다현상을 보였으나, 평균 이형접합체의 관측치는 0.200으로 Hardy-Weinberg 평형조건($He=0.251$)에서 이형접합체 과소현상을 보였다(Table 3). 근연교배의 기대비율을 나타내는 유전자좌의 고정계수(Fixation index; $F=0.204$)는 Kim 등(1994b)이 보고한 잣나무 8개 집단의 이형접합도 수치($Ho=0.200$, $He=0.201$, $F=0.038$)와 비교하여 매우 높게 나타났다. 본 연구의 대상 집단에서 확인된 높은 고정계수는 다수의 치수를 비롯한 차대까지 분석에 포함시켰고, 좁은 지역내에 개체간 근연교배와 한정된 종자비산으로 인한 유전적인 동질성에서 기인하는 것으로 생각된다(Hamrick 등, 1992). 또한 Kim 등(1994b)은 집단간 분화연구를 목적으로 한 시료 채취전략(sampling strategy)을 취한데 반하여 본 연구의 시료는 집단의 일부만을 분획한 임분을 대상으로 실시되었기에 집단의 분획에 의한 이형접합체 감소(Wahlund

Table 2. Some growth performances and the characteristics of the distribution of 325 individuals at *Pinus koraiensis* stand in Mt. Jumbong. (SE = standard error)

Traits	Height (m)	DBH ¹ (cm)	Age (year)	Distance ² (m)	Pair distance ³ (m)
Average	1.54	3.94	7.0	1.97	43.5
SE	3.16	5.81	11.9	1.31	22.0
Range	0.1~21.0	1.0~37.0	3~97	0.4~9.0	0.4~122.8

¹ DBH(diameter at breast height) were measured on 148 individuals.

² Average distance between the nearest with 325 individuals.

³ Average distance with all possible combinations between 325 individuals as 52,650 pairs.

Table 3. Genetic variation for 11 polymorphic isozyme loci of *Pinus koraiensis* in Mt. Jumbong. n_a and n_e are the actual and the effective number of alleles, and H_o and H_e are the observed and the expected heterozygosity, respectively. F is the fixation index (Nei 1987). Exact probability test for Hardy-Weinberg equilibrium is conducted at significance level of 1%.

Locus	n_a	n_e	H_o	H_e	F
<i>Gdh-1</i>	2	1.05	0.019	0.048	0.615
<i>Got-1</i>	2	1.14	0.089	0.124	0.278
<i>Idh-1</i>	2	1.09	0.065	0.085	0.242
<i>Lap-1</i>	2	1.25	0.154	0.197	0.219
<i>Lap-2</i>	2	1.16	0.071	0.139	0.492
<i>Mdh-1</i>	3	2.92	0.960	0.657	-0.461
<i>Mdh-2</i>	2	1.03	0.034	0.033	-0.015 ^{N.S}
<i>Mnr-1</i>	2	1.64	0.074	0.389	0.810
<i>Pgi-1</i>	3	1.81	0.545	0.447	-0.219
<i>Pgm-1</i>	2	1.94	0.114	0.485	0.766
<i>Skdh-1</i>	3	1.19	0.077	0.160	0.518
Average	2.27	1.47	0.200	0.251	0.204

N.S : non significance on Hardy-Weinberg equilibrium, but others are not.

효과)가 발생한 부분도 있을 수 있으나, '개체간 30m 이상의 거리(Kim 등, 1994b)'를 띄우고 본 조사지내에서 16개의 임의시료를 조제하여 분석한 결과에서도 고정계수의 평균은 0.161 (SE =0.075)로 나타나서, Kim 등(1994b)과 비교해 볼 때 본 조사지의 높은 이형접합도는 Wahlund 효과보다는 언급한 잣나무의 근연교배와 종자전파 특성이 이형접합체 감소의 주원인으로 생각된다.

3. 잣나무의 공간적 유전구조

1) 동위효소 유전자형과 개체 분포

조사구내 잣나무 325개체는 11개 동위효소 유전자좌(이론적으로 가능한 유전자형수 = 629,856가지)에 대하여 총 147가지의 유전자형(genotype)으로 구분되었는데, 5개체 이상이 동일한 유전자형에 포함되는 경우는 15가지, 10개체 이상인 경우도 4가지 유전자형에서 나타났으며, 한 개의 유전자형에 최고 34개체가 포함되었다(Figure 1). 5개체 이상을 포함하는 15개 유전자형(147개체)의 수고는 평균 1.61m(SE=2.88)과 범위 0.2~21m 사이에 분포하고 있어서 325개 전체의 수고 분포(Table 2)와 비슷한 양상을 나타내고 있으며, 10개체 이상의 4가지 유전자형(87개체; 평균 수고 = 1.98; SE=3.61)에서도 차이가 없었다. 수고와 수령의 상관성을 기초로(Figure 2), 다양한 수고의 분포는 잣나무의 세대가 겹쳐져 있는 것으로

가정한다면, 이러한 유전자형과 수고(또는 수령)의 분포관계는 동일한 유전적 배경을 갖고 있는 종자가 특정 세대에 숲틈 형성후 집중 투입되거나 한 곳에 무더기로 자라는 잣나무 종자의 전파특성에 기인하기보다는, 여러 세대에 걸쳐서 동일한 지역에서 번식하는 개체들간의 근연교배에 의해 생산된 종자가 지속적으로 공급되고 있는 것으로 생각된다. 그러나 영양번식을 하지 않는 잣나무의 11개 동위 효소 유전자좌에서 많은 개체가 동일한 유전자형을 나타낸다는 것은 오랫동안 근연 개체간 번식이 이루어진 점봉산의 잣나무와 같은 종을 대상으로 좁은 지역에서 공간적 유전구조를 파악하는데는 동위효소 분석의 변별력으로는 다소 미흡하다고 생각되며, 보다 정밀한 DNA 분석이 필요할 것으로 생각된다.

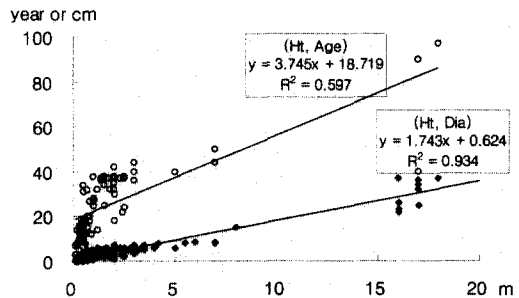


Figure 2. Correlation between tree age(Age), diameter (Dia) and height (Ht) of *Pinus koraiensis* at the studied site in Mt. Jumbong.

2) 동위효소 분석과 공간의 자기상관성

공간의 자기상관성 분석에서는 실험자가 거리 간격(distance interval)을 조정함으로써 보다 유용한 정보를 획득할 수 있는데(Epperson, 1993), 본 연구에서는 거리간격 2, 5, 8m에서 각각 분석을 하였다. 조사구내 325개체에 대한 11개 동위효소 유전자좌를 이용한 공간의 자기상관성에서 거리간격 5m로 분석한 경우 25m 이전까지는 유전적으로 유사한 개체가 분포하다가 25~30m 구간(distance class)과 30~35m 구간에서는 각각 임의분포(random distribution)를 하였으며(신뢰구간 95%), 35m 이상의 거리(spatial distance)에서는 유전적으로 이질적인 개체간에 짝을 이루었다(Figure 3). 거리간격 8m에서는 24~32m 구간을 기점으로 유전적 異質性이 점차 증가하였으며, 40m까지는 두 개체간 거리에 반비례하여 유전적 동질성이 균일하게 감소(monotonic decline)하는 경향을 나타냈으며, 그 이후에는 감소경향이 둔화되었다(Figure 5).

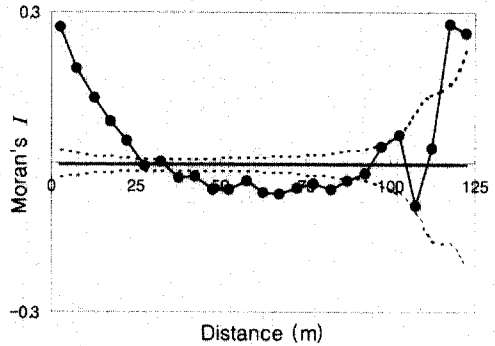


Figure 3. Correlogram of 11 isozyme loci, which distance classes have each 5 meters intervals at *Pinus koraiensis* stand in Mt. Jumbong. There are the solid line indicating the value of Moran's index, the scratched line indicating absence of spatial auto-correlation at Moran's *I* of -0.0031, and two dotted lines indicating the upper and the lower confidence interval of 95% at 1,000 permutations, respectively.

Table 4. Coefficients of spatial autocorrelation as Moran's index for eleven isozyme loci at *Pinus koraiensis* stand in Mt. Jumbong. The bold letters in shading cells mean the value above its indicating absence of spatial autocorrelation as -0.003.

Locus	Distance class (unit: m)									
	0~8	8~16	16~24	24~32	32~40	40~48	48~56	56~64	64~72	72~80
<i>Gdh-1</i>	0.076*	-0.027*	-0.021*	-0.015	0.009	-0.006	-0.002	0.004	0.025*	-0.039*
<i>Got-1</i>	0.089*	0.054*	-0.030*	-0.045*	-0.018	0.018*	-0.003	-0.001	-0.032	-0.003
<i>Idh-1</i>	0.060*	-0.029*	-0.004	-0.012	0.031*	-0.028*	-0.024*	0.028*	0.012	-0.011
<i>Lap-1</i>	0.097*	0.045*	0.011	0.009*	-0.002	-0.023	-0.008	-0.025*	-0.027*	-0.039*
<i>Lap-2</i>	0.075*	0.017*	-0.005	-0.010	-0.007	-0.015	-0.011	-0.030*	0.007	-0.014
<i>Mdh-1</i>	0.149*	0.094*	0.037*	0.000	-0.019*	-0.021*	-0.043*	-0.035*	-0.032*	-0.029
<i>Mdh-2</i>	0.439*	0.198*	0.021*	-0.027*	-0.049*	-0.051*	-0.057*	-0.029*	-0.049*	-0.050*
<i>Mnr-1</i>	0.023	-0.009	0.019*	0.009	-0.015	-0.005	-0.016	-0.024*	0.006	0.030*
<i>Pgi-1</i>	0.101*	0.079*	0.037*	-0.002	-0.022*	-0.040*	-0.012	0.025*	-0.032*	-0.027*
<i>Pgm-1</i>	0.619*	0.405*	0.204*	-0.021*	-0.066*	-0.097*	-0.174*	-0.114*	-0.187*	-0.160*
<i>Skdh-1</i>	0.045*	0.000	-0.021*	-0.012	0.015*	0.000	-0.001	-0.024*	-0.017	-0.010
Average	0.223*	0.134*	0.065*	0.004*	-0.026*	-0.036*	-0.059*	-0.043*	-0.060*	-0.048*

* significance of confidence interval at 90% from 1,000 permutation

거리간격 8m로 분석한 경우 거리에 따른 Moran의 I 값의 상관곡선(correlogram)은 자기상관성이 없는 임의분포에 대한 값(Moran's $I = -0.0031$)을 빨리 지나칠수록 변동폭이 심하였다. 16m 거리 이내에서 유전적 이질성의 증가를 나타내는 *Gdh-1*, *Got-1*, *Idh-1*, *Mnr-1*, *Skdh-1* 등 5개 유전자좌에서는 상관곡선이 -0.0031 값과 3~5회 정도 교차하는 요동(fluctuation)을 나타냈으며, 24~32m 구간 전후에서 두 값이 교차하는 *Lap-1*, *Mdh-1*, *Mdh-2*, *Pgm-1*의 4개 유전자좌는 유전적 동질성의 균일한 감소를 보였으며, *Lap-2*와 *Pgi-1*는 각각 70m와 50m 거리 전후에서 약한 요동을 보였다(Table 4). 특히 *Pgm-1*의 자기상관값은 11개 동위효소 유전자좌에 대한 평균값의 변화와 높은 일치도($r=0.87$)를 나타내서, 점봉산 잣나무 임분에서 단일 유전자좌를 이용한 유전적 군락의 크기 설정에 유용할 것으로 생각된다. 80m 이후에는 Moran의 I 값의 불규칙성과 신뢰한계의 요동을 나타내는데, 이러한 현상은 거리간격 8m의 10개 구간에 대한 평균 관찰도수가 4,869쌍인데 비하여 80m 이상의 구간에서는 관찰도수의 급감(100m 이상에서 500개 이하)으로 인한 통계적 오차의 증가와 더불어 분석에 이용된 표지자(marker; 본 연구의 경우 동위효소

유전자좌)의 유전적 특성에 따라서 공간의 자기상관성에서 일반적으로 발생할 수 있는 해상력의 빈곤으로 설명할 수 있다(Sokal and Wartenberg, 1983).

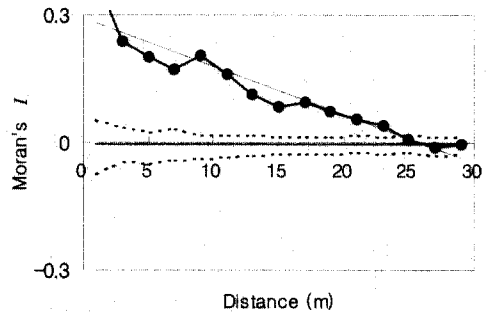


Figure 4. Correlogram of 11 isozyme loci, which distance classes have each 2 meters intervals at *Pinus koraiensis* stand in Mt. Jumbong. The right line is indicating the linear regression which equation is $y = -0.0114x + 0.292$ and R^2 is 0.886, and other lines are the same as Figure 3.

3) 동위효소 분석과 성장특성

거리간격 8m에서 동위효소 11개 유전자좌에 대한 Moran의 I 값과 성장형질(수고와 직경)에 대한 simple block distance(Degen 2000)는 24~32m

Table 5. Coefficients of spatial autocorrelation for the isozymes and the quantitative traits at a *Pinus koraiensis* stand in Mt. Jumbong. SB and CI mean the simple block distance and the coefficient at the confidence interval of 95% from 1,000 permutation, respectively.

Coefficient	Moran's I of isozymes			SB distance of quantitative traits		
	Lower CI	Observed	Upper CI	Lower CI	Observed	Upper CI
0 ~ 8 m	-0.0209	0.2234*	0.0192	0.5359	0.4757*	0.8034
8 ~ 16	-0.0164	0.1338*	0.0083	0.5310	0.4910*	0.7889
16 ~ 24	-0.0133	0.0646*	0.0067	0.5897	0.5341*	0.7349
24 ~ 32	-0.0130	0.0038	0.0060	0.5597	0.6093	0.7350
32 ~ 40	-0.0131	-0.0257*	0.0057	0.5900	0.5410*	0.7295
40 ~ 48	-0.0129	-0.0362*	0.0060	0.6211	0.6293	0.7181
48 ~ 56	-0.0134	-0.0589*	0.0065	0.6167	0.6773	0.7154
56 ~ 64	-0.0137	-0.0430*	0.0086	0.5854	0.7494*	0.7366
64 ~ 72	-0.0161	-0.0600*	0.0092	0.5355	0.7961*	0.7817
72 ~ 80	-0.0187	-0.0485*	0.0111	0.4656	0.9337*	0.8458
Absence of correlation	-0.0031			0.6662		

* : significance of confidence interval at 95%.

구간에서 모두 임의분포를 나타냈는데, 32m를 초과하는 거리에서 동위효소는 점차 이질적인 분포양상을 보였고, 생장형질은 90% 신뢰구간에서 40m 이상 구간에서도 임의분포를 보이다가 72m 이후에는 생장상태가 상이한 개체간에 짝이 지워지는 공간분포 양상을 나타냈다(Table 4, Figure 5). 수고(또는 직경)와 수령의 관계(Figure 1)로부터 생장형질의 distogram이 수령분포를 대변한다고 한다면, 화분의 비산거리와 조사지가 바람의 영향이 많은 지역임을 감안하여 동위효소에 대한 相關圖(correlogram)은 母樹의 영향력을 나타낸다고 할 수 있을 것이다. 따라서 두 係數가 공히 24~32m 구간에서 통계적 유의성을 보이면서 임의분포를 나타내는 것은 점봉산의 잣나무 임분 구성에서 한모수가 종자산포에 의해 형성할 수 있는 임분내 유전적 군락의 크기가 반경 12~16m 내외임을 나타내는 간접적 증거라고 할 수 있다.

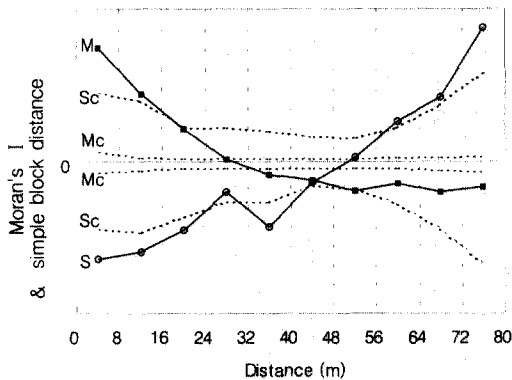


Figure 5. Comparison between the genetic and the quantitative traits at *Pinus koraiensis* stand in Mt. Jumbong. There are the upper solid line (filled square) indicating the value of Moran's index of 11 isozymes, the lower solid line (open circle) indicating the value of simple block distance of tree height and diameter, the right line marked as '0 (zero)' on the y-axis indicating absence of spatial autocorrelation, and the dotted lines indicating the upper and the lower values of the confidence interval of 95% at 1,000 permutations. Also the symbols of Moran's *I*, the simple block distance and the confidence interval are 'M', 'S' and 'c', respectively. The intervals of distance class for the both diagrams are in the same as 8 meters, and the values are rescaled by transformation.

고 찰

1. 점봉산 잣나무 집단의 유전구조

집단의 유전적 분화는 외부 환경요인과 유전적 素因의 복잡한 상호관계에서 이루어지는데, 유전적 분화요인은 집단간의 地史的 사건과 더불어 집단내 개체 혹은 개체간의 종자나 화분비산, 국소환경변이, 개체의 분포밀도 등을 대표적으로 거론할 수 있다(Hamrick 등, 1992; Loveless and Hamrick, 1984).

본 연구의 점봉산 잣나무 임분은 신갈나무群落-典型下位群落(Lee 등, 1992)의 일부로서 비교적 잣나무의 우점도가 높은 곳으로, 11개 다형성 동위효소 유전자좌를 이용한 분석에서 개체의 유전자형이 유사한 유전적 군락(genetic patch)의 크기는 직경 24~32m에서 결정되었다. 日本의 관목형 침엽수종인 *Pinus pumila*는 영양번식과 고산지대(해발 2,750m)의 열악한 환경으로 인하여 10m 이내에서 군락의 크기가 결정되었으나(Tani 등, 1998), 종자와 화분의 비산거리가 먼 北美的 *Pinus contorta* spp. *latifolia*는 200여m를 넘어서까지 유전적 동질성을 나타내었다(Epperson and Allard, 1989). *Pinus sylvestris*를 비롯한 소나무類에서 화분량의 90%이상은 반경 60m 이내 비산하기(Di-Giovanni와 Kevan, 1991) 때문에 유전적 동질성을 갖는 군락의 크기를 제한하는 주요 요인이 될 수 있으나, 본 연구에서는 수령과 공간의 자기상관성, 즉 동일한 수령급의 개체가 분포하는 거리에 의해 결정된 군락의 크기가 유전적 군락의 크기와 일치한다는 결과(Figure 5)로 미루어봐서 화분 비산보다는 종자에 의한 영향이 군락의 유전적 구조를 결정하는 것으로 생각된다. 또한 잣나무林分이 속한 신갈나무군락의 主樹種인 신갈나무와 같은 屬의 *Quercus petraea*와 *Q. robur*는 大粒種子임에도 불구하고 유전적 군락의 크기가 50m로 잣나무보다 크게 나타났으며(Streiff 등, 1998), 北美的 *Acer saccharum*은 翅果로 비산거리가 먼 것으로 추정되는데도 유전적 군락은 잣나무와 비슷한 20~30m로 보고되었다(Perry and Knowles, 1991). 이와 같이 유전적 군락은 다양한 생태요인에 의해서 결정되는데, 점봉산의 잣나무 임분은 잣나무 毬果의 이동성 한계(동물에 의존; Hutchins 등, 1996)와 더불어 고산지대의 부실한 結實 조건으로 인하여 유전적 군락의 크기가 제한받고, 花粉 비산의 영향보다는 母樹의 위치에 따른 종자의 제한적 산포 영향이

임분의 유전구조를 좌우하는 것으로 추정된다.

점봉산 잣나무 임분의 성장특성(수고와 직경)에 대한 유사성을 자기상관성으로 분석한 결과에서도 유전적 군락의 크기와 같은 24~32m에서 성장특성 분포의 동질성을 나타내었는데, 수고나 직경은 잣나무의 樹齡과 고도의 상관관계를 보이고 있어서, 유전적 군락의 크기와 수령의 개체분포 크기가 일치하는 것은 특정한 교배시기에 단일 모수(또는 가까운 근연 개체)의 유전적 기여범위를 나타내는 것이라고 할 수 있다. 그러나 동일한 유전자형을 갖는 개체들의 다양한 수령 분포양상으로 이루어져서, 점봉산의 잣나무 임분은 숲틈 형성에 따른 종자의 집중 투입보다는 여러 세대에 걸친 근연 개체로부터의 지속적인 종자 공급에 의해 유전적 군락이 형성되는 것으로 볼 수 있다. 따라서 기존 보고(Kim 등, 1994b)에 비하여 상대적으로 높은 동형접합체 비율($F=0.204$) 결과에 더하여 유전적 자기상관성, 성장특성, 동일 유전자형의 분포 결과를 종합해 볼 때 점봉산 잣나무 임분은 근연 개체의 분포 밀도에 의존(density dependent)해서 유전적 구조를 유지해 왔으며, 그 크기는 24~32m의 유전적 군락을 형성하고 있는 것을 확인할 수 있었다.

2. 점봉산 잣나무 임분의 유전자원보존

Kim 등(1994a)은 대립유전자 다양도(allelic multiplicity)와 단일 유전자좌의 유전자형 다양도(single-locus genotypic multiplicity)를 근거로 현지내 유전자원보존을 위해서는 최소 8개 집단이상, 그리고 현지의 보존을 위해서는 8개 집단에서 집단당 25개체씩 최소 200여개의 개체가 선발되어야 우리나라의 잣나무에 대한 유전적 다양성을 유지할 수 있다고 보고한 바가 있는데, 이러한 방법으로는 실제적인 집단내 개체 선발방법이나 보존집단의 공간적 크기에 대한 제안을 위해서는 다소 미흡함이 있으며, 공간적 거리(spatial distance; S)에 대한 계산이 병행되어야 실제적인 효용이 높을 것으로 생각한다. 본 연구에서는 유전적으로 유사한 잣나무의 군락(genetic patch) 크기를 결정하기 위하여 거리간격 2m로 30m 거리까지 분석하여 Moran의 I 값 변화에 대한 회귀선($I = -0.0114 \times S + 0.2923$)과 개체의 임의분포에 따른 I 값(-0.0031)의 교차점을 24.9~26.9m로 얻었으며(Figure 3), 구간의 하한값(24m)과 신뢰구간(95%)을 고려할 때 직경 24.1m 이내는 유전적으로 유사한 구성을

갖는 개체로 이루어져 있을 확률이 매우 높다. 또한 거리간격 5m의 분석에서 얻어진 구간의 상한값(35m)과 신뢰구간을 참고한 계산에서 36.8m까지는 유전적 동질성을 보였기에, 개체간 거리 36.8m 이상에서 현지의 유전자원보존을 위해서 유전적으로 상이한 개체를 선발할 수 있을 것으로 생각된다. 그리고 점봉산 잣나무 집단의 전체적인 유전구조를 파악하기 위한 시료채취전략도 최소한 36.8m 이상의 거리를 띄고 시행되어야 할 것으로 생각된다. 이러한 수치는, 만일 점봉산 잣나무의 유전자원보존을 위해 Kim 등(1994a)이 제안한 집단당 25개체 이상의 보존본수를 수용하고, 본 연구 결과인 개체간 거리 36.8m를 적용할 경우에 점봉산 잣나무의 현지내 유전자원보존을 위해서는 잣나무 임분밀도가 325本/ha 정도의 지역에서 최소 2.2ha 이상의 면적을 보존해야 하는 것을 의미한다.

이와 같이 공간의 자기상관성을 이용한 유전구조분석 결과는 집단내의 유전적 분화뿐만 아니라 유전자원보존을 위한 現地外 보존개체의 선발이나 現地內 보존집단의 규모 설정은 물론 모수림작업에서 유전적 다양성을 유지하기 위한 모수간 최소 거리 산정 等에도 공간적 기준을 제시해 줄 수 있을 것으로 기대된다.

인 용 문 헌

1. 임업연구원. 2000. 2000年度 林業經濟動向 年次報告書. 임업연구원 연구자료 第167號. 297pp.
2. Björnstad, O.N., R.A. Ims, and X. Lambin. 1999. Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony. *Tree* 14(11): 427-432.
3. Chung, H.G. and S.K. Lee. 1983. Inheritance of three isozymes in *Pinus koraiensis*. *Res. Rep. Inst. For. Gen. Korea* 19: 97-92. (in Korean).
4. Chung, M.G., J. M. Chung, M.Y. Chung, and B.K. Epperson. 2000. Spatial distribution of allozyme polymorphisms following clonal and sexual reproduction in populations of *Rhus javanica* (Anacardiaceae). *Heredity* 84: 178-185.
5. Degen, B. 2000. SGS: Spatial Genetic Software.

- Computer Program and User's Manual. 24pp. (<http://kourou.cirad.fr/genetique/software.html>).
6. Degen, B. and F. Scholz. 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.
 7. Di-Giovanni, F. and P.G. Kevan. 1991. Factors affecting pollen dynamics and its importance to pollen contamination : a review. *Can. J. For. Res.* 21 : 1155-1170.
 8. Epperson, B.K. 1992. Spatial structure of genetic variation within populations of forest trees. *In Population Genetics of Forest Trees. Ed by W. Adams et al.* Kluwer Academic Publishers Inc., Netherlands. p257-278.
 9. Epperson, B.K. 1993. Recent advances in correlation studies of spatial patterns of genetic variation. *Evolutionary Biology* 27 : 95-155.
 10. Epperson, B.K. and R.W. Allard. 1989. Spatial autocorrelation analysis of the distribution of genotypes within populations of lodgepole pine. *Genetics* 121 : 369-377.
 11. Hamrick, J., M. Godt, and S. Sherman-Broyles. 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *In Population Genetics of Forest Trees. Ed by W. Adams et al.* Kluwer Academic Publishers Inc., Netherlands. p.95-124.
 12. Hof, J., M. bevers, and J. Pickens. 1996. Chance-constrained optimization with spatially autocorrelated forest yields. *Forest Science* 42(1) : 118-123.
 13. Hutchins, H.E., S.A. Hutchins, and B.W. Liu. 1996. The role of birds and mammals in Korean pine (*Pinus koraiensis*) regeneration dynamics. *Oecologia* 107 : 120 -130.
 14. Ishikawa, Y. and K. Ito. 1989. The regeneration process in a mixed forest in central Hokkaido, Japan. *Vegetatio* 79 : 75-84.
 15. Kim, Z.S., C.H. Yi, and S.W. Lee. 1994a. Genetic variation and sampling strategy for conservation in *Pinus* species. *In Conservation and Manipulation of Genetic Resources in Forestry. Ed by Z.S. Kim and H.H. Hattemer.* Kwang Moon Kag Pub., Seoul. p.294-321.
 16. Kim, Z.S., S.W. Lee, J.H. Lim, J.W. Hwang, and K.W. Kwon. 1994b. Genetic diversity and structure of natural populations of *Pinus koraiensis* (Sieb. & Zucc.) in Korea. *Forest Genetics* 1(1) : 41-49.
 17. Lee, B.C., K.J. Lee, C.S. Lee, and J.H. Shin. 1992. Community classification and stand structure analysis of the Chumbongsan natural forest. *Res. Rep. For. Res. Inst.* 44 : 1-24. (in Korean).
 18. Lim, Joo-Hoon. 1989. Studies on the ecological characteristics of natural stands in *Pinus koraiensis*. Korea University, Ph.D. thesis paper. 95pp. (in Korean).
 19. Loveless, M.D. and J.L. Hamrick. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15 : 65-95.
 20. Miller, M. P. 1997. TFPGA : Tools for Population Genetic Analyses. Norther Arizona University, USA. 30pp.
 21. Montalvo, A.M., S.G. Conard, M.T. Conkle, and P.D. Hodgskiss. 1997. Population structure, genetic diversity, and clone formation in *Quercus chrysolepis* (Fagaceae). *Am. J. Botany* 84(11) : 1533-1564.
 22. Nei, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics.* Columbia University Press, New York. 512pp.
 23. Park, Y.G. 1983. Inheritance of leucine aminopeptidase, esterase and peroxidase isozymes in *Pinus koraiensis*. *Korean J. Breed.* 15(2) : 147-153.
 24. Perry, D.J. and P. Knowles. 1991. Spatial genetic structure within three sugar maple (*Acer saccharum* March.) stands. *Heredity* 66 : 137-142.
 25. Reed, D.D. and H.E. Burkhart. 1985. Spatial autocorrelation of individual tree characteristics in loblolly pine stands. *Forest Science* 31(3) : 575-589.
 26. SAS Institute Inc.. 1989. *SAS/STAT User's Guide, version 6, 4th edition, volume 2.* SAS Institute Inc., USA. 846 pp.

27. Sokal, R.R. and N.L. Oden. 1978. Spatial autocorrelation in biology : 1. methodology. *Biol. J. Linnean Soc.* 10 : 119-228.
28. Sokal, R.R. and D.E. Wartenberg. 1983. A test of spatial autocorrelation analysis using an isolation-by-distance model. *Genetics* 105 : 219-237.
29. Streiff, R., T. Labbe, R. Bacilieri, H. Steinkellner, J. Glossl, and A. Kremer. Within-population genetic structure in *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. assessed with isozymes and microsatellites. *Molecular Ecology* 7 : 317-328.
30. Tani, Naoki, N. Tomaru, Y. Tsumura, M. Araki, and K. Ohba. 1998. Genetic structure within a Japanese stone pine (*Pinus pumila* Regel) population on Mt. Aino-Dake in central Honshu, Japan. *J. Plant Res.* 111 : 7-15.
31. Ueno, S., N. Tomaru, H. Yoshimaru, T. Manabe, and S. Yamamoto. 2000. Genetic structure of *Camellia japonica* L. in an old-growth evergreen forest, Tsushima, Japan. *Molecular Ecology* 9 : 647-656.
32. Wendel, J. F. and N. F. Weeden. 1989. Visualization and interpretation of plant isozymes. In *Isozyme in Plant Biology*. Ed by D.E. Soltis and P.S. Soltis. Dioscorides Press, Oregon. p.5-45.
33. Xie, C.Y. and P. Knowles. 1991. Spatial genetic substructure within natural populations of jack pine (*Pinus banksiana*). *Can. J. Bot.* 69 : 547-551.

Appendix 1. Importance value of tree species at *Pinus koraiensis* stand in Mt. Jumbong.

Scientific name	Importance Value			
	Tree layer	Subtree layer	Shrub layer	
<i>Pinus koraiensis</i> S. et Z.	14.61	8.77	12.20	
<i>Abies hollophylla</i> Max.	3.30	2.85	5.93	
<i>Carpinus cordata</i> Blume	8.66	9.65	2.30	
<i>Betula costata</i> Trauv.	2.69	-	-	
<i>B. ermanii</i> Cham.	1.89	-	-	
<i>Corylus heterophylla</i> var. <i>thunbergii</i> Bl.	-	3.13	3.75	
<i>Quercus mongolica</i> Fisch	29.54	1.22	0.45	
<i>Magnolia sieboldii</i> K. Koch	-	4.75	3.09	
<i>Stephanandra incisa</i> Zabel	-	-	2.61	
<i>Prunus sargentii</i> Rehder	3.53	0.87	0.45	
<i>Pyrus pyrifolia</i> Nakai	0.38	-	-	
<i>Sorbus commixta</i> Hedl.	1.19	0.56	0.66	
<i>S. alnifolia</i> K. Koch	3.04	3.17	0.47	
<i>Exochorda serratifolia</i> S. Moore	0.44	-	-	
<i>Maackia amurensis</i> Rupr. et Max.	0.91	-	0.21	
<i>Rhus trichocarpa</i> Miq.	-	0.32	-	
<i>Euonymus sachalinensis</i> Max.	-	-	0.26	
<i>E. oxyphyllus</i> Miq.	-	1.70	1.91	
<i>Tripterygium regelii</i> Spr. et Tak.	-	-	2.64	
<i>Acer pseudo-sieboldianum</i> Kom.	10.47	24.86	8.69	
<i>A. mono</i> Max.	5.88	3.78	1.19	
<i>A. tschonoskii</i> var. <i>rubripes</i> Kom.	-	3.10	1.90	
<i>A. barbinerve</i> Kom.	-	-	0.45	
<i>Tilia amurensis</i> Rupr.	7.60	6.90	4.78	
<i>Kalopanax pictus</i> Nakai	3.98	-	-	
<i>Cornus controversa</i> Hemsley	0.79	-	0.23	
<i>Rhododendron schlippenbachii</i> Max.	-	18.99	32.95	
<i>Vaccinium koreanum</i> Nakai	-	-	1.81	
<i>Symplocos chinensis</i> for. <i>pilosa</i> Ohwi	-	1.31	2.29	
<i>Styrax obassia</i> S. et Z.	0.42	-	-	
<i>Fraxinus rhynchophylla</i> Hance	0.68	0.67	0.44	
<i>Viburnum carlesii</i> Hemsley	-	0.67	0.77	
<i>V. dilatatum</i> Thunb.	-	2.80	7.60	
Total	33 species	100 %	100 %	100 %