

한반도에 자생하는 소나무과 나무의 생물지리*

공우석**

Biogeography of Native Korean Pinaceae*

Woo-seok Kong**

요약 : 소나무과 나무들은 자연생태계와 경관에 중요하고 경제적 가치도 높아 국민들이 가장 좋아하는 나무이지만 분포, 생태 및 자연사에 대한 정보는 적다. 이 연구는 한반도 소나무과 나무들의 분류체계, 계통발생과 기원, 외관, 분포, 산포와 이동, 생태를 검토하였다. 한반도에 자생하는 소나무과 나무는 소나무속, 가문비나무속, 이깔나무속, 전나무속, 솔송나무속에 속하는 5속 16종이다. 계통적으로 소나무속은 가문비나무속과 이깔나무속에 가까우며, 전나무속은 솔송나무속과 서로 가깝다. 플라이스토세 빙하기에 북방에서 들어온 침엽수들은 후빙기를 거치면서 한랭한 고산대와 아고산대에 살아남았다. 일부 침엽수는 한반도 북부와 남부 산지에 고립되어 적응하면서 풍산가문비나무나 구상나무와 같은 고유종이 되었다. 울릉도의 섬잣나무와 솔송나무는 오랫동안 격리되어 분포하는 종류이다. 한반도의 고산대와 아고산대에 자라며 씨앗에 날개가 없는 눈잣나무, 잣나무는 잣까마귀, 솔갓새, 어치 등 조류와 다람쥐·청서 등 설치류가 퍼뜨린다. 날개가 있는 소나무과 나무들은 주로 바람에 의해 씨앗이 퍼지는 것으로 보는데, 씨앗의 날개가 클수록 바람에 쉽게 퍼져 분포역이 넓고, 날개 크기가 작을수록 분포역이 좁다. 북한과 남한의 고산대와 아고산대와 섬에 격리되어 분포하는 종은 지구온난화와 같은 환경변화에 취약하며, 최근에 빠르게 확산되는 소나무재선충병은 소나무와 곰솔에 큰 위협이다. 나무를 근거로 자연환경 변천사를 복원하고, 자연생태계를 이해하며, 환경변화를 예측할 수 있다.

주요어 : 한반도, 소나무과, 분류체계, 계통발생과 기원, 분포, 산포와 이동, 생태, 생물지리

Abstract : Despite of ecological and landscape importances and public popularity of Pinaceae, not much scientific informations are known about Korean Pinaceae. Present work aims to understand the biogeography of Korean native Pinaceae, i.e., taxonomy, phylogeny, origin, life form, distribution, dispersal and migration. Korean native Pinaceae consists of five genera and sixteen species. *Pinus* is systematically closely related to *Picea* and *Larix*, but *Abies* is related to *Tsuga*. Boreal conifers which have migrated from NE Asia during the Pleistocene glacial epochs successfully survived, but now confined to the alpine and subalpine belts of the Korean Peninsula mainly due to climate warming since the Holocene. Species, such as *Picea pungsanensis* and *Abies koreana* have gradually adapted to local environment, and later became an endemic species of Korea. Disjunctive distribution of *Pinus parviflora* and *Tsuga sieboldii* are also indicatives of climate change of the Pleistocene. Major dispersal agent of pine trees with winged seed is wind, but wingless pine tree seeds seem to be dispersed by birds and rodents. Pine trees with bigger wings are easily dispersed by wind, and now show broader distribution. Species of Pinaceae with disjunctive distribution on the alpine and subalpine belts of both North and South Korea seems to be more vulnerable to global warming.

Key Words : Korean Peninsula, Pinaceae, taxonomy, phylogeny, origin, evolution, dispersal, species composition, distribution, ecology, biogeography

* 이 연구는 경희대학교 개교 55주년 학술진흥 특별연구비지원에 의해 수행되었음.

** 경희대학교 이과대학 지리학과 교수(Professor, Department of Geography, College of Sciences, Kyunghee University), wskong@khu.ac.kr

1. 서론

1) 연구배경과 목적

한반도 관속식물은 양치식물 249종, 겉씨식물 혹은 나자식물 64종, 피자식물 3,464종 등 모두 3,777종이다(박종욱·정영철, 1996). 남한 면적의 67%인 660여 만ha의 산지에서 침엽수는 침엽수림(42.4%)과 침엽수와 활엽수 혼합림(28.8%)을 이루는 주된 자연식생이다.

세계의 소나무과(Pinaceae)는 소나무속(*Pinus*) 112여종, 가문비나무속(*Picea*) 34여종, 이깔나무속(*Larix*) 11여종, 전나무속(*Abies*) 46여종, 솔송나무속(*Tsuga*) 10여종, *Cathaya*(1종), *Cedrus*(4종), *Keteleeria*(3종), *Nothotsuga*(1종), *Pseudolarix*(1종), *Pseudotsuga*(4종) 등 11속 225여종이다. 소나무과의 종다양성이 높은 곳은 중국~히말라야지역과 북아메리카 남서부 2곳이고, 다음은 북아메리카 남동부 2곳이다(Frankis, 1989; Farjon, 1990, 1998). 주로 서인도제도·중앙 아메리카·일본·중국·인도네시아·히말라야·북 아프리카 등 북반구에 분포하지만, 일부 종은 남반구의 인도네시아 수마트라까지 자란다(Farjon and Styles, 1997). 소나무과는 이깔나무속을 제외하면 모두 상록 교목이며 관목은 드물다.

한반도에 자생하는 소나무과는 소나무속의 소나무·잣나무·섬잣나무·눈잣나무·해송, 가문비나무속의 가문비나무·종비나무·무산가문비나무·풍산가문비나무·오대가문비나무, 이깔나무속의 이깔나무·만주이깔나무, 전나무속의 전나무·구상나무·분비나무, 솔송나무속의 솔송나무 등 16종이다(공우석, 2004). 도입된 대표적인 소나무과 나무는 전나무속의 일본전나무, 이깔나무속의 낙엽송, 가문비나무속의 독일가문비나무, 소나무속의 방크스소나무·백송·풍젠스소나무·리기다소나무·스트로브잣나무·구주소나무·만주흑송·테다소나무·히말라야시다 등이다. Mirov(1967a)는 평남 맹산에 자라는 만주흑송이 본래 중국 북부와 북중부에 널리 분포하는 종임을 들어 약 200년 전 북한으로 유입된 것으로 보았다.

침엽수의 분류·생태에 대한 연구는 Dallimore *et*

al.(1967), Silba(1986, 1990), Vidaković(1991), Nimsch, 1995; Farjon and Page(1999) 등이 대표적이다. Mirov(1967a), Critchfield and Little(1966), Little and Critchfield(1969), Farjon(1984, 1990, 1998), Richardson and Rundel(1998) 등은 소나무속의 구성종·분포·생태·자연사를 연구하였다.

국내의 소나무과에 대한 연구는 일부 수종의 분포지(Nakai, 1909, 1911), 수종별 분포도(Uyeki, 1926), 소나무속의 지리(김현삼, 1978), 소나무과 분포도(김윤식 등, 1981), 곰솔 분포(김정연·길봉섭, 1983), 나자식물(이창복, 1983), 송백류의 계통(이영로, 1986), 소나무(임업연구원, 1999), 침엽수 등 수종별 분포지(이우철, 1996), 유관속식물 분포도(오수영·박재홍, 2001) 등이 있다. 기존의 소나무과에 대한 생물학적 연구는 형태적 특징을 바탕으로 분류체계를 세우는데 치중하였고, 일부 종의 분포도를 작성했지만 나무들의 분포, 생태, 자연사에 대한 검토는 적었다.

소나무과 나무는 한반도에 자생하는 침엽수의 절반을 차지하여 종다양성이 가장 높고, 남부 도서와 해안부터 북부의 고산시대까지 가장 넓게 분포하여 자연경관과 생태계를 유지·보전에 중요하며 경제적 가치도 높다. 산림청과 깎림의 설문조사에 따르면 소나무는 국민의 절반이 가장 좋아하는 나무이다. 그러나 한 때 산림의 60% 이상을 차지하던 소나무는 솔잎혹파리, 재선충, 산불 및 수종 갱신으로 줄어 이제는 산림의 25%에만 자란다(전영우, 2004). 특히 1988년에 부산에서 처음 알려진 재선충병은 소나무에 큰 피해를 주며 빠르게 퍼지고 있으며, 다른 나무들도 지구온난화, 산성비 등으로 어려움을 겪고 있다.

이 연구는 이 땅에 분포하는 소나무과 나무들의 지리와 생태를 전체적으로 조망하고 종별 조사를 위한 예비적 연구이다. 소나무과 나무들에 대한 사회적인 높은 관심과 자연생태계에서의 중요성을 고려하여 한반도에 자생하는 소나무과 나무들의 분류체계, 계통발생과 기원, 산포, 종구성, 분포, 생태, 자연사 등을 생물지리적 관점에서 검토하고 분석하였다.

2) 연구방법과 자료

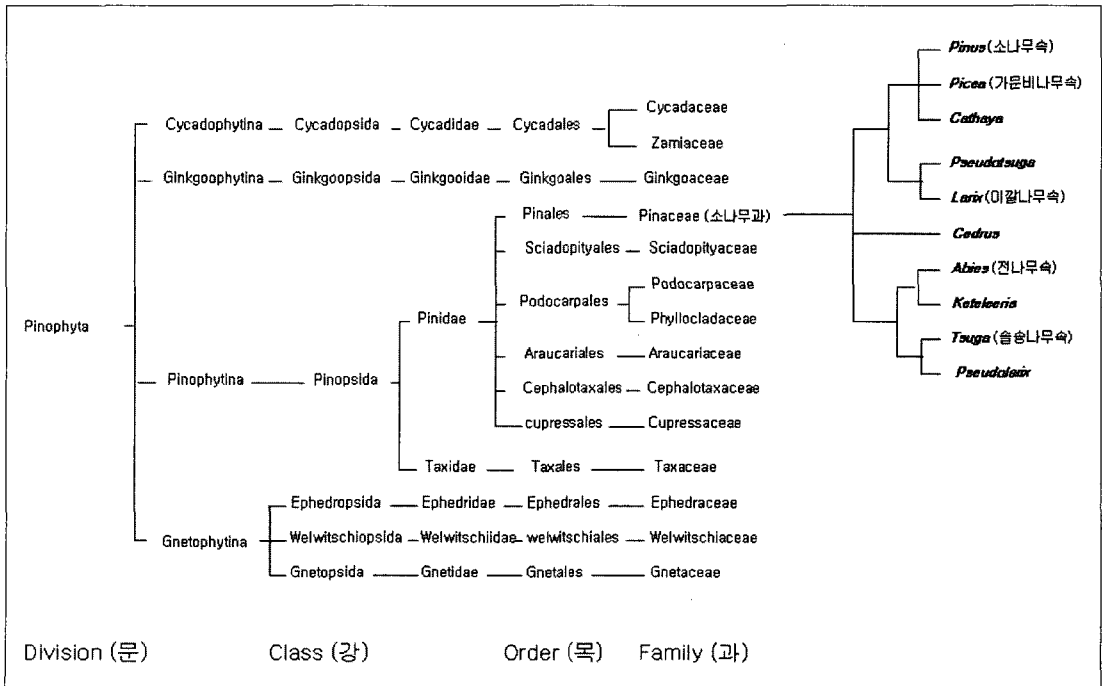
생물지리적 관점은 동·식물의 분포유형과 종다양성의 지역적 차이와 구조를 밝히고, 그들의 형성과정 및 과거와 현재 환경과의 관계 및 기작을 시·공간적으로 분석하여 자연계의 법칙을 추구하고 지역성을 밝히는 것이다(공우석, 2000). 생물지리학은 생물의 지리적 분포와 종다양성의 지역적 차이에 영향을 미치는 환경요인을 종합적으로 다룬다. 따라서 생물 자체의 특성과 생물끼리의 관계를 주로 살피는 생태학과는 주된 관점과 접근 방법이 다르지만 서로 보완적이다.

한반도 소나무과 나무들의 종별 분포지는 지역별 식물상보고서와 개체군에 대한 논문을 토대로 조사된 침엽수의 종구성과 수평적 분포와 수직적 분포범위에 대한 연구(이우철·정태현, 1965; Kong and Watts, 1993; 공우석, 2004)를 주로 활용하였다. 식물의 분포지에 대해 문헌 사이에 차이나 오류가 있을 때에는 현

지조사를 통해 수집한 표본이 있고, 조사 결과가 논문으로 발표된 내용을 우선적으로 고려하였다.

소나무과의 종별 수평 분포도는 해당종의 출현지점을 1:50,000 지형도에서 좌표를 확인하여 점분포도(dot map)를 만들었다. 수직적 분포역은 산지의 수직적 범위를 그린 막대그래프에 종별 분포의 상한계선과 하한계선을 검정색으로 표시하여 수직적 분포범위(range map)를 나타냈다. 그림 1~5에서 종별 수평 분포도는 오른쪽에, 수직 분포도는 왼쪽에 배치하여 하나의 도면에 통합하였다. 여기에서는 지면 관계상 속별로 특징적인 한 종씩의 분포도만을 제시하였다. 소나무과 나무별 수평적 분포 범위는 분포하는 가장 북쪽과 남쪽 사이이고, 수종별 수직적 분포 범위는 전국의 산지별 분포의 상한계선과 하한계선 평균값이다. 소나무과 나무들의 과거 분포역은 화석자료에 기초한 침엽수 종류별 시·공간적 분포를 연구(공우석, 1995, 2003)를 참조하였다.

표 1. 한반도 소나무과의 계통분류



주 : www.conifers.org와 Farjon, 1998 등을 기초로 필자 제작.

2. 본론

1) 분류체계

씨가 성숙한 씨방이나 열매 안에 들어있는 꽃피는 식물인 겉씨식물 혹은 나자식물(Pinophyta 혹은 Gymnospermae)은 고생대 데본기에 양치류로부터 생겨났으며, 소철문·은행문·침엽문(Pinophytina)·마황문 등 4문(division 혹은 phylum), 6강(class), 12목(order), 14과(family)가 있다. 겉씨식물 947여종은 은행문 1종, 마황문 68여종, 소철문 289여종, 침엽문 혹은 구과식물문 589여 종이 있으나, 많게는 873여종으로 본다(www.conifers.org).

침엽문은 침엽수 혹은 송백류(松栎類)로 부르며, 침엽강(Pinopsida)에는 소나무아강(Pinidae)과 주목아강이 있고, 소나무아강에는 소나무목(Pinales)·금송목·나한송목·아라우카리아목·개비자나무목·편백목이 있다(Farjon, 1998). 한반도의 소나무목 소나무과(Pinaceae)에는 소나무속(*Pinus*)·가문비나무속(*Picea*)·이깔나무속(*Larix*)·전나무속(*Abies*)·솔송나무속(*Tsuga*)이 자생한다(표 1).

소나무과 나무는 꽃, 구과와 종자 모습 등 형태를 보는 관점에 따라 분류체계가 다른데 Farjon(1998), Farjon and Page(1999) 등 국제자연보호연맹(IUCN)의 침엽수전문가그룹은 침엽수를 아라우카리아과·개비자나무과·편백과·필로클라다과·소나무과·나한송과·금송과·주목과 등 8과로 나누었다. 소나무과는 소나무아과(Pinoideae)·이깔나무아과(Laricoideae)·전나무아과(Abiotoideae)로 세분되며(Frankis, 1989; Farjon, 1990; Nimsch, 1995), 소나무아과는 다시 소나무속, 이깔나무아과는 이깔나무속, 전나무아과는 전나무속·솔송나무속·가문비나무속 등으로 나뉜다(Vidaković, 1991). 겉씨식물 자료은행(Gymnosperm Database)인 www.conifers.org은 소나무과를 소나무아과의 소나무속, 가문비나무아과(Piccoideae)의 가문비나무속, 이깔나무아과의 이깔나무속, 전나무아과의 전나무속·솔송나무속 등 4개 아과로 구분하였다. 이 연구에서는 한반도에 분포하는 종의 구성과 다양성을

고려해 소나무과에 가문비나무아과를 포함시키는 겉씨식물 자료은행의 체계를 따랐다.

요약하면 소나무과 나무들은 침엽문, 침엽강, 소나무아강, 소나무목, 소나무과에 속하는데, 한반도 소나무속(5종)·가문비나무속(5종)·이깔나무속(2종)·전나무속(3종)·솔송나무속(1종)에 5속 16종이 있다. 소나무과에서 소나무속은 계통적으로 가문비나무속과 가장 가까우며, 이깔나무속과 다음으로 가깝다. 전나무속과 솔송나무속은 서로 가깝다(표 1).

2) 계통발생과 기원

(1) 소나무속 *Pinus* Linnaeus 1754

상록침엽수인 소나무속은 112여종이 북반구에 자라는데 남반구의 나한송(*Podocarpus*)에 대비된다(Farjon, 1990). 소나무과의 기원 시기는 중생대 트라이아스기(Miller, 1977), 쥐라기(Florin, 1963; Taylor, 1976; Richardson and Rundel, 1998), 백악기(Mirov, 1967a; Maheshwari and Konar, 1971; Axelrod, 1986; Millar, 1993; Miller, 1998)로 달리 본다. 소나무속은 백악기 초기(Richardson and Rundel, 1998)에 기원한 것으로 본다.

소나무과는 아시아에서 기원하였으며 쥐라기 화석이 아시아 쪽 러시아·프랑스 서부 해안·미국 등에 나타난다. 백악기에 소나무속은 바늘잎이 5개와 2개인 종류로 나뉘었고 북반구에 널리 자랐다. 한때에는 소나무속의 기원지를 베링기아(Mirov, 1959, 1967b)로 보기도 했으나, 요즘은 중위도 온대지역(Richardson and Rundel, 1998; Millar, 1998)으로 본다. 백악기 초기부터 건조해지고 계절차가 커지면서 소나무는 건조한 환경에도 적응하였다(Mirov, 1967a; Axelrod, 1986). 신생대 제3기에 소나무는 북위 32도 이북에 자랐다(Mirov, 1967b). 동북아시아에서 소나무과 나무들이 출현한 시기와 장소에 대해 소나무와 곰솔은 제3기에오세 말기에 중국 동부나 일본(Millar, 1993, 1998), 눈잣나무는 제3기(Mirov, 1967a)나 플라이스토세 빙하기(Kremenetski *et al.*, 1998), 섬잣나무는 플라이오세와 플라이스토세(Miki, 1957)로 본다.

플라이스토세의 기후변화에 따라 일부 침엽수는 멸

표 2. 한반도 소나무과의 계통분류

Subfamily (아과)	Genus (속)	Subgenus (아속)	Section ³⁾ (섹션)	Subsection (아섹션)	Species (종)
Pinoideae (소나무아과)	<i>Pinus</i> (소나무속)	<i>Diploxylon</i> (2엽소나무아속)	<i>Pinus</i>	<i>Sylvestres</i>	<i>Pinus densiflora</i> (소나무) <i>Pinus thunbergii</i> (곰솔)
				<i>Strobus</i>	<i>Pinus parviflora</i> (섬잣나무)
		<i>Haploxylon</i> (5엽소나무아속)	<i>Strobus</i>	<i>Cembrae</i>	<i>Pinus koraiensis</i> (잣나무) <i>Pinus pumila</i> (눈잣나무)
Piceoideae (가문비나무아과)	<i>Picea</i> (가문비나무속)	-	<i>Casicta</i> <i>Eupicea</i>	-	<i>Picea jezoensis</i> (가문비나무)
					<i>Picea koraiensis</i> (종비나무) <i>Picea koraiensis</i> var. <i>koraiensis</i> (무산가문비나무) <i>Picea pungsanensis</i> (풍산가문비나무) <i>Picea schrenkiana</i> (오대가문비나무)
Laricoideae (이깔나무아과)	<i>Larix</i> (이깔나무속)	-	<i>Paucerialis</i>	-	<i>Larix gmelini</i> (이깔나무) <i>Larix gmelinii</i> var. <i>olgensis</i> (만주이깔나무)
Abietoideae (전나무아과)	<i>Abies</i> (전나무속)	-	<i>Momi</i>	<i>Holophyllae</i>	<i>Abies holophylla</i> (전나무)
			<i>Balsamea</i>	<i>Medianae</i>	<i>Abies koreana</i> (구상나무) <i>Abies nephrolepis</i> (분비나무)
	<i>Tsuga</i> (솔송나무속)	-	<i>Micropeuce</i>	-	<i>Tsuga sieboldii</i> (솔송나무)

주 : Krüssmann, 1985; Frankis, 1989; Farjon, 1990; Vidaković, 1991; Nimsch, 1995; www.conifers.org을 기초로 필자 작성.

종되거나 유전적 변이를 잃었으나 나머지는 되풀이되는 지리적 격리와 잠종화를 겪으며 진화했다. 기후변화에 따라 소나무속은 남북과 산지 위와 아래로 이동하면서 유전적 구조가 달라졌다(Critchfield, 1984; Kinloch *et al*, 1986; Millar, 1989). 기후변화에 따른 이질적인 환경에 적응해가면서 침엽수는 미진화하였다(Rehfeldt, 1984).

신생대 제3기 기후변화에 따라 소나무속은 소나무(*Pinus*)섹션과 스트로브스(*Strobus*)섹션으로 갈라졌다. 제3기 말기에 소나무섹션에 실베시트리스(*Sylvestres*)아섹션이 생겼고, 스트로브스섹션에 스트로비(*Strobus*)아섹션과 쉘브레이(*Cembrae*)아섹션이 나타났다. 스트로브스섹션 소나무들은 씨앗에 날개가 없고 씨앗이 익어도 다음 해 7월까지 구과가 퍼지지 않는다(Farjon, 1984).

한반도에 분포하는 소나무과 나무 종구성과 국제적

연구 성과를 반영한 소나무과의 계통분류는 표 2와 같다. 한반도의 소나무속, 2엽 소나무(*Diploxylon*)아속, 소나무섹션, 실베시트리스아섹션에는 소나무와 곰솔이 있다. 5엽 소나무(*Haploxylon*)아속, 스트로브스섹션, 스트로비아섹션에는 섬잣나무가 있다. 쉘브레이아섹션에는 잣나무와 눈잣나무가 있다.

섬잣나무는 잣나무와 함께 일본의 아고산대 종으로 플라이스토세에는 훈슈 해안지대에도 자랐다(Kremenetski *et al.*, 1998). 눈잣나무는 동북아시아의 대륙성 기후에 적응한 나무로 제3기에 나타난 것으로 본다(Khomentovsky, 1994). Critchfield and Little(1966)는 눈잣나무를 섬잣나무에 가까운 것으로 보았으나, Richardson and Rundel(1998)은 플라이스토세 빙하기에 기후변화에 따라 동북아시아에서 눈잣나무와 시베리아소나무 등이 분리된 것으로 보았다. 유전분석(Krutovskii *et al.*, 1994)에 따르면 눈잣나무는 잣나무

에 비해 유전적 변이성이 높아 여러 환경과 기후변화에 잘 적응한다. 곰솔은 소나무, 운남소나무와 함께 제3기 중기에 중앙아시아 난온대 피난처에서 살았으며, 서아시아의 흑송과 가까운 것으로 알려졌다(Hiller, 1972).

한반도에서 소나무속은 중생대 백악기·신생대 제3기 마이오세·제4기 플라이스토세·홀로세에 전국에서 나타나 가장 성공적으로 적응한 종류로 현재에는 한랭한 북부 고산지대부터 온난한 제주도의 해안가에 이르기까지 다양한 생태적 범위에 걸쳐 넓게 분포한다.

(2)가문비나무속 *Picea* Dietrich 1824

가문비나무속은 상록침엽수로 중생대 쥐라기에서 동아시아에서 기원한 뒤 백악기와 신생대 제3기에도 나타난다. 가문비나무속은 여러 차례의 이동과정을 거쳐 대륙이 갈라지기 이전인 중생대 백악기에 북아메리카에 이르렀다(Wright, 1955; Nienstaedt and Teich, 1972). 가문비나무속은 소나무과, 가문비나무아과(Piceoideae)에 속하며 33여종이 있고, 소나무속과 가깝다(Farjon, 1990; Sigurgeirsson and Szmidi, 1993). 가문비나무는 종비나무와 잡종을 만든다(Hoffmann and Kleinschmit, 1979).

한반도의 가문비나무속은 유폴케아(*Eupicea*)색션에 종비나무·무산가문비나무·오대가문비나무·풍산가문비나무가 있고, 카시크타(*Casicta*)색션에 가문비나무가 있다(표 2). 한반도에서 가문비나무속은 신생대 제3기 마이오세·제4기 플라이스토세·홀로세에 나타났으며, 지금은 주로 북한에 자라며 남한에서는 내륙의 높은 산지에 자란다.

(3)이깔나무속 *Larix* Miller 1754

이깔나무속은 낙엽침엽수로 신생대 제3기부터 나타나고 현재 11종이 있다(Farjon, 1990; Nimsch, 1995). 이깔나무속의 출현 시기는 신생대 제3기 이전(Stewart, 1983), 제3기 말(Miller, 1998)로 보기도 하지만, LePage and Basinger(1995)는 이깔나무속의 출현시기와 장소를 신생대 제3기 에오세(북아메리카)·올리고세(러시아)·마이오세(러시아, 일본, 북아메리카)·플라이오세(유럽)·제4기 플라이스토세(일본) 등으로 보

아, 이깔나무속의 나무들이 에오세의 공통 조상으로부터 진화한 것으로 보았다. 이깔나무속은 올리고세부터 홀로세까지 북아메리카·유럽·아시아에 분포했다(Schmidt, 1995).

한반도의 이깔나무속은 이깔나무아과, 이깔나무속, 파우케리알리스(*Paucerialis*)색션의 이깔나무와 만주 이깔나무가 있다(표 2). 한반도에서 이깔나무속은 신생대 제3기 마이오세, 제4기 플라이스토세에 나타났으며, 지금은 기후가 한랭한 북한의 산지에 주로 자란다.

(4)전나무속 *Abies* Miller 1754

전나무속은 상록침엽수로 신생대 제3기부터 나타나며, 현재는 북반구의 아시아(18종)·북아메리카(14종)·유럽(5종)·북아프리카(3종)에 40여종이 자란다(Farjon, 1990). 전나무속의 기원은 백악기 초기(Arnold, 1947)로 보기도 하나, 신생대 제3기 에오세 중기에 나타나, 제3기 후기로 가면서 흔했던 것으로 본다(Liu, 1971). 전나무속의 화석은 미국 서부·유럽·일본에서 제3기에 나타난다(Farjon, 1990).

한반도 전나무속은 소나무과, 전나무아과(Abiotoideae), 전나무속, 모미(*Momi*)색션 홀로필레(*Holophyllae*)아색션의 전나무와 발사미아(*Balsamea*)색션 메디아네(*Medianae*)아색션의 구상나무·분비나무가 있다(표 2). 구상나무와 분비나무는 유전적으로 전나무보다 가까운 것으로 알려졌다(Kormutak et al, 2004). 한반도의 전나무속은 중생대 백악기·신생대 제3기 마이오세·제4기 플라이스토세·홀로세에 나타나는 종류이다. 전나무속은 현재 북부 고산지대로부터 남부의 고산이나 낮은 산지까지 비교적 넓은 분포역을 가지고 있으며 구상나무는 우리나라 고유종이다.

(5)솔송나무속 *Tsuga* (Endlicher) Carrière 1855

솔송나무속은 상록침엽수로 신생대 제3기부터 나타나며(Farjon, 1990; Nimsch, 1995), 오늘날에는 분포역이 줄어들어 불연속 분포한다. 유라시아에서 솔송나무속 화석은 제3기 에오세부터 플라이오세에 걸쳐 나타났다. 플라이오세에 솔송나무속은 유럽 중부와 서부·러시아 남부·시베리아 서부와 동부·일본에까지 분포했다(Florin, 1963). 에오세에 솔송나무속은 시베

리아 동부 해안에 자랐고, 올리고세~마이오세~플라이오세에는 유럽·일본·북아메리카 서부에 솔송나무속이 분포했다(Farjon, 1998).

한반도의 솔송나무는 전나무아과, 솔송나무속, 마이크로피우케(*Micropeuce*)섹션에 속한다(표 2). 한반도에서 솔송나무속은 신생대 제3기 마이오세부터 플라이스토세까지 한반도 본토에 나타났으나 지금은 울릉도와 일본에만 나타난다.

3)외관과 분포

(1)소나무속

소나무속의 외관과 분포는 Ohwi(1965), Mirov(1967a), Havkevich and Kachura(1981), 이창복(1982), Pravdin and Iroshnikov(1982), Farjon(1984, 1990, 1998), Vidaković(1991), Chun(1994), Schmidt(1994), Iwatsuki *et al*(1995), Nimsch(1995), Richardson and

Rundel(1998), Wu and Raven(1999) 등에 기초하였다. 한반도에 자라는 16종의 수평적 분포지와 수직적 범위는 공우석(2004)에 있으며, 그림 1~5에는 속별로 대표적 종들의 수평 및 수직적 분포지만 나타냈다. 종별 외관형과 씨앗의 생김새와 길이 등 형태적인 특징은 표3과 같다.

소나무속은 주로 유라시아에서는 북위 70도의 노르웨이부터 북위 2도의 수마트라까지 자라지만, 적도 이남에 자라는 종(*Pinus merkusii*)도 있다. 수직적으로는 바닷가에 자라는 종부터 히말라야의 4,000m까지 자라는 종(*Pinus walchiana*)까지 다양하다.

소나무(*Pinus densiflora*)는 높이 36m의 상록교목으로 한 묶음 혹은 속(束 fascicle)에 2개씩 있는 바늘잎 길이는 0.8~12cm이다. 구과(솔방울)는 길이 4~7cm, 둘레 2~5cm이며, 씨앗은 타원형으로 길이 0.6cm, 날개는 1.8cm이며, 무게 1kg에는 79,000~140,000개의 씨앗이 있다(표 3). 소나무는 멸종위기종은 아니고, 중

표 3. 한반도 소나무과 나무의 형태적 특징

속명	종명	외관	씨앗	씨/날개길이(cm)
		(묶음 잎 수)	생김새	
소나무속	소나무	상록교목(2개)	타원형	0.6/1.8
	곰솔	상록교목(2개)	달걀형	0.6/1.2~1.6
	섬잣나무	상록교목(5개)	달걀형	1.0~1.5/1.0
	잣나무	상록교목(5개)	달걀형	1.2~1.8/없음
	눈잣나무	상록교목(5개)	달걀형	0.7~0.9/없음
가문비나무속	가문비나무	상록교목	달걀형	0.3/0.6~0.7
	종비나무	상록교목	달걀형	0.4/1.0
	무산가문비나무	상록교·관목	달걀형	0.4/1.0
	풍산가문비나무	상록교·관목	달걀형	0.45/0.8~0.9
	오대가문비나무	상록교목	달걀형	0.4/1.0~1.2
이깔나무속	이깔나무	낙엽교목	달걀삼각형	0.4/0.6
	만주이깔나무	낙엽교·관목	달걀삼각형	0.4/0.8
전나무속	전나무	상록교목	달걀삼각형	0.6~1.0/1.3
	구상나무	상록교목	삼각형	0.3/0.6~0.8
	분비나무	상록교목	달걀삼각형	1.2/1.35
솔송나무속	솔송나무	상록교목	장타원형	0.4/0.8

출처 : 필자 작성

산에서 한라산까지 전국 산지에 자라며, 평균적 수직 분포역은 100~1,300m이다.

소나무는 솔잎딱정벌레(*Myelophitus* spp.)·솔잎나방(*Rhyacionia buoliana*)·소나무바구미(*Hyllobius abietis*)의 피해를 본다. 특히 솔수염하늘소(*Monochamus alternatus*)에 기생하는 재선충 혹은 소나무선충(*Bursaphelenchus xylophilus*)에 의한 피해는 매우 크다.

잣나무(*Pinus koraiensis*)는 높이 50m의 상록교목으로 바늘잎은 한 묶음에 5개씩 나며 길이는 7~13cm이다. 구과는 길이 9~16cm, 폭 6~8cm이고, 씨앗은 일그러진 삼각 모양의 긴 달걀형이고, 길이 1.2~1.8cm, 폭 1.0~1.4cm이며, 씨앗에 날개는 없다. 씨앗 1,000개의 무게는 450~575g이다(표 3). 잣나무는 제3기의 유존종이지만 멸종위기종은 아니고, 차유산에서 지리산 사이에 자라며 북위 38도 이상에서는 300m 이상, 북위 40도에서는 700m이고, 평균적 수직 분포역은 100~1,900m이다.

섬잣나무(*Pinus parviflora*)는 높이 15~30m의 상록교목으로 바늘잎은 한 묶음에 5개씩 나고 길이는 2~6cm이다. 구과는 길이 6~8cm, 폭 3~3.5cm이며, 씨앗은 누운 달걀형으로 길이 1.0~1.5cm, 폭 0.6~0.7cm이며, 날개는 1.0cm이며, 씨앗 1,000개는 100~150g이다. 섬잣나무는 울릉도의 500~800m 사이에 나타난다.

눈잣나무(*Pinus pumila*)는 높이 1~2m로 자라며 줄기가 땅위를 기는 상록관목이고, 그 길이가 10m까지 자란다. 바늘잎은 한 묶음에 5개씩 나고 길이 3~6cm이지만 8.3cm에도 이른다. 구과는 길이가 2.5~4.5cm이고, 씨앗은 길이 0.7~0.9cm, 폭 0.4~0.7cm의 삼각 모양의 달걀형으로 날개는 없으며, 무게 1kg에는 240,000여개의 씨앗이 있다(표 3).

눈잣나무는 동북아시아 원산으로 아고산대에 자라며, 시베리아소나무·눈잣나무·잣나무의 분포역은 겹치나, 눈잣나무는 잣나무에 비하여 고지대에 자라며 멸종위기종은 아니다. 한반도에서는 로봉(해발고도 1,700~2,000m; 이하에서는 단위 등 생략), 비로봉(~1,350), 백두산(1,500~), 만탑산(2,000~2,200), 오갈봉, 낭림산, 송적산(1,500~1,600), 차일봉, 연화산, 비

래봉(300~1,450), 묘향산(1,600~1,900), 함남 소백산(1,500~), 비래봉(1,350~), 하람산(1,486~), 사수산(1,400~1,750), 금강산(900~1,700), 설악산(1,500~1,700) 등 중북부 900~2,540m에 분포한다. 눈잣나무는 로봉에서 설악산에 이르는 북부와 중부의 아고산대에 자라며, 평균적 수직 분포역은 900~2,540m이다(그림 1).

곰솔(*Pinus thunbergii*)은 높이 40m의 상록교목으로 바늘잎은 한 묶음에 2개씩 나며 길이 7~12cm로 3~4년 동안 붙어있다. 구과는 길이 4~7cm이고, 씨앗은 달걀형 또는 타원형으로 길이 0.6cm이며 씨앗 날개는 1.2~1.6cm이다. 씨앗 1kg에는 약 75,000개의 종자가 있다(표 3). 곰솔은 해발고도 1,000m까지에 자라며 멸종위기종은 아니고, 계룡산~한라산~울릉도에 이르는 중남부 해안에 자라며, 평균적 수직 분포역은 50~700m이다. 곰솔도 소나무처럼 재선충병 피해를 본다.

(2)가문비나무속(*Picea*)

가문비나무속의 외관과 분포는 이창복(1982), Silba(1986), Talyor *et al.*(1994), Rushforth(1987), Farjon(1990, 1998), Vidaković(1991), Iwatsuki *et*

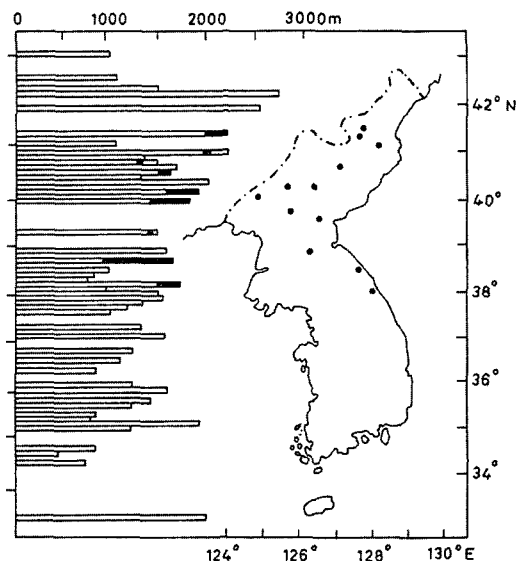


그림 1. 눈잣나무 수평 및 수직 분포도

al.(1995), Nimsch(1995), 공우석(2004) 등에 따랐다.

가문비나무속은 북반구 아열대 고산지대·온대·북방지역에만 자라며, 분포의 중심은 스칸디나비아·러시아·알래스카·캐나다 등이며, 중국 서부와 일본의 산지에서 종 다양성이 가장 높다. 북위 72도의 시베리아 중부까지 자라는 종(*Picea abies* var. *obovata*)부터 북위 23도의 대만에 자라는 종(*Picea morrisonicola*)까지 다양하며, 수직적으로 티베트와 태평양 연안에서는 4,800m까지 자란다.

가문비나무(*Picea jezoensis*)는 높이 40~50m의 상록교목으로 바늘잎 길이는 1~2cm이다. 구과는 길이 4~6.5cm이고, 씨앗은 달걀형으로 길이 0.3cm이고 날개는 0.6~0.7cm이다(표 3). 가문비나무는 차유산에서 지리산 사이의 아고산대에 자라며, 평균적 수직 분포역은 500~2,300m이다.

중비나무(*Picea koraiensis*)는 키 30m 정도의 상록교목으로 바늘잎 길이는 1.2~2.2cm이다. 구과는 길이 4~8cm, 폭 2~2.5cm이고, 씨앗은 달걀형으로 길이 0.4cm, 날개는 1.0cm이다(표 3). Rushforth(1987)는 오대가문비나무·도내가문비나무·풍산가문비나무를 중비나무의 아종으로 보았다. 중비나무는 백두산, 만타산(450~750), 후치령(800~1,350), 금패령(1,200~

1,600) 등 북한 북부지방 450~1,600m에 분포한다. 중비나무는 백두산~금패령에 이르는 북부와 중부의 아고산대에 자라며, 평균적 수직 분포역은 450~1,600m이다(그림 2).

무산가문비나무(*Picea koraiensis* var. *koraiensis*)는 높이 7~10m의 상록교목이나 관목으로, 바늘잎 길이는 1.0~1.3cm이다. 구과는 길이 4.7~8.6cm, 폭 2~2.6cm이며, 씨앗은 달걀형으로 길이 0.4cm이고 날개는 1.0cm이다(표 3). 무산가문비나무는 북한의 무산과 도내의 1,400m 일대에 분포한다.

풍산가문비나무(*Picea pungsanensis*)는 한반도 특산종으로 상록교목이나 관목이며, 높이 20m이고 바늘잎은 길이 1.2~2.5cm이다. 구과는 길이 5.5~7.0cm, 폭 2.5~3.0cm이며, 씨앗은 달걀형으로 길이 0.4~0.45cm, 폭 0.15~0.2cm이고, 날개는 길이 0.8~0.9cm, 폭 0.4cm이다. 풍산가문비나무는 북한의 양강도 풍산 매덕령·백암 1,400m·함북 경성·관모봉·중강진 1,300m에 분포한다.

오대가문비나무(*Picea schrenkiana*)는 높이 40~50m의 상록교목으로 바늘잎은 길이 2~3.5cm, 폭 0.15cm이다. 구과는 길이 8~10cm, 폭 2.5~3.5cm이고, 씨앗은 달걀형으로 길이 0.4cm이고 날개는 1.0~1.2cm이다(표 3). 오대가문비나무는 아고산종으로 이춘령·안학수(1965)는 강원도 오대산에 자란다고 했으나 확인이 요구된다.

(3)이깔나무속(*Larix*)

이깔나무속의 외관과 분포는 이창복(1982), Silva(1986), Farjon(1990, 1998), Nimsch(1995), Vidaković(1991), Hong(1995), 공우석(2004) 등에 기초했다.

이깔나무속은 북위 72도 시베리아에 자라는 이깔나무부터 북위 28도의 중국과 히말라야까지 자라는 종도 있으며, 중국에는 해발고도 4,200m까지 자라는 종(*Larix potaninii*)도 있다.

이깔나무(*Larix gmelini*)는 높이 30m의 낙엽교목으로 400년 정도까지 살며, 바늘잎의 길이는 1.5~2.5cm이다. 구과는 길이 1.5~2.5cm, 폭 1~2cm이고, 씨앗은 달걀모양의 삼각형으로 길이 0.4cm, 폭 0.2cm이

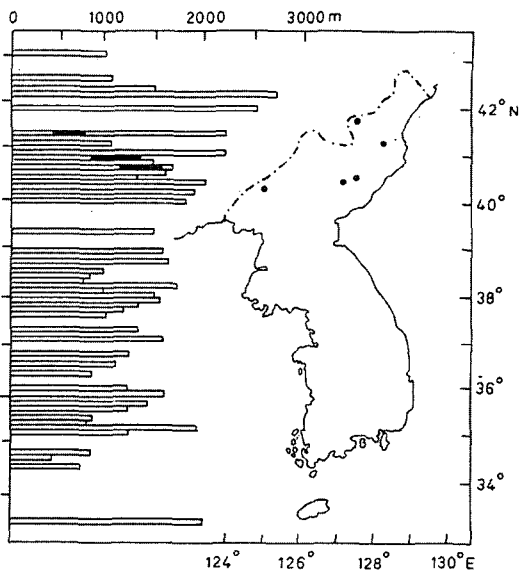


그림 2. 중비나무 수평 및 수직 분포도

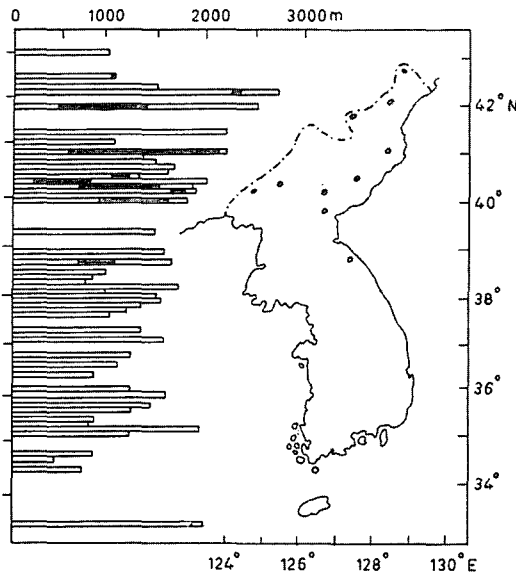


그림 3. 이깔나무 수평 및 수직 분포도

며, 날개는 0.6cm이다(표 3). 이깔나무는 차유산(500~1,400), 백두산(~2,300), 낭림산(1,900~2,300), 금패령(800~1,600), 만탄산(600~2,300), 증산(~1,200), 후치령(1,200~1,350), 승적산(200~900), 사수산(1,000~1,800), 금강산(700~1,150) 등 중부 이북의 200~2,300m에 분포한다. 이깔나무는 차유산에서 금강산에 이르는 북부와 중부의 아고산대에 자라며, 평균적 수직 분포역은 200~2,300m이다(그림 3).

만주이깔나무(*Larix gmelinii* var. *olgensis*)는 높이 15~30m의 낙엽교목이나 관목으로 바늘잎은 길이는 2~3cm이다. 구과는 길이 1.5~2.5cm, 폭 1.5~2cm이고, 씨앗은 달걀 모양의 삼각형으로 길이 0.4cm, 날개는 0.8cm이다(표 3). 만주이깔나무는 멸종위기종은 아니고 백두산 1,600m 부근에 격려되어 분포한다.

(4)전나무속(*Abies*)

전나무속의 외관과 분포는 Liu(1971), 이창복(1982), Silba(1986), Farjon(1990, 1998), Hora(1990), Vidaković(1991), Welch(1991), 이윤원·홍성천(1995), Nimsch(1995), Oldfield *et al.*(1998), 공우석(2004) 등에 기초했다.

전나무속은 소나무속 다음으로 중요한 소나무과 나

무로 동시베리아 해안지대부터 사할린·한반도·일본 열도에 이르는 지역에 자라며 캄차카반도에도 불연속적으로 분포한다. 북위 67도의 러시아 종(*Abies sibirica*)부터 북위 15도의 과테말라 종(*Abies guatemalensis*)까지 다양하며, 수직적으로 4,100m까지 자라나 주로 1,000~2,000m에 분포한다. 전나무속 나무들은 진디(*Adelges*) 등의 곤충에 피해를 쉽게 받는다.

전나무(*Abies holophylla*)는 높이 30~50m의 상록교목으로 바늘잎은 길이 2~4.5cm, 폭 2~2.5cm이다. 구과의 길이는 12~14cm, 폭 4~5cm이고, 씨앗은 달걀 모양 삼각형으로 길이 0.6~1.0cm, 폭 0.4cm이며, 날개는 길이 1.3cm, 폭 1.3cm이다(표 3). 전나무는 송진산에서 한라산까지에 자라며, 북쪽에서는 10~1,200m, 남쪽에서는 500~1,500m에 나며, 평균적 수직 분포역은 100~1,500m이다.

구상나무(*Abies koreana*)는 한반도 고유종으로 높이 15~18m의 상록교목으로, 바늘잎은 길이 1~2cm, 폭 0.2~0.25cm이다. 구과는 길이 4~7cm, 폭 2.5~2.8cm이고, 씨앗은 삼각형으로 길이는 0.3cm이고, 날개는 0.6~0.8cm이다(표 3). 구상나무는 덕유산(1,350~1,590m)·가야산(1,350~1,420m)·지리산(1,050~1,900m)·한라산(1,000~1,950m) 사이의 정상부나 산 능선의 암석지대에 자라며, 한라산에서는 1,350m 이상 아고산대에 우점한다. 구상나무는 정도는 낮지만 위기에 처해 있는 종이며 평균적 수직 분포역은 500~1,950m이다.

분비나무(*Abies nephrolepis*)는 높이 30~35m의 상록교목이며, 바늘잎은 길이 1~3cm이다. 구과는 길이 4.5~7.5cm, 폭 1.5~3.5cm이고, 씨앗은 삼각형으로 길이 1.2cm, 폭 0.6cm이고, 날개는 1.35cm이다(표 3).

분비나무는 북위 54도 45분의 시베리아 동남부로부터 시호테 알린산맥·중국 북동부 대·소흥안령산맥·지린·산시성에 자라며, 남쪽으로는 허베이성 우타이산까지 분포하며, 남한과 북한에 자란다. 북위 35도 20분의 남한의 지리산이 분포의 남방한계선이다. 분포의 북한계선인 시베리아 동부에서는 500~700m에 분포하고, 중국 북동부에서는 750~2,000m에 자란다. 수직적 분포역은 동시베리아의 500m까지, 시호테 알린산맥의 1,500m 이상, 백두산의 2,000m까지 자라

지만 1,800m 일대에 가장 흔하다.

분비나무는 한반도에서는 차유산(800~1,400), 백두산(~1,800), 관모봉, 만탑산(900~2,200), 처정령, 로봉(1,200~1,900), 후치령(800~1,350), 비래봉(700~1,400), 북포대산, 남포대산, 비래봉, 낭림산(1,300~1,800), 금패령(1,400~), 부전고원, 피난덕산(1,000~1,250), 승적산(700~1,600), 묘향산(700~1,990), 사수산(900~1,740), 하람산(1,000~1,400), 추애산(900~1,450), 금강산(780~), 화악산(1,100~), 설악산(700~1,550), 오대산(800~1,500), 용문산(800~1,100), 치악산(1,000~1,300), 함백산(1,500~), 태백산(1,100~1,500), 덕유산(1,050~1,500), 지리산(1,200~) 등 충청남 제외한 전국 700~2,200m에 분포한다. 분비나무는 차유산에서 덕유산에 이르는 북부와 중부의 아고산대에 자라며, 평균적 수직 분포역은 500~2,200m이다(그림 4).

(5)솔송나무속(*Tsuga*)

솔송나무속의 외관과 분포는 Farjon(1990, 1998), Taylor(1993), Nimsch(1995), 공우석(2004) 등을 따랐다.

솔송나무속은 북미·아시아 등에 불연속 분포하는

데, 아시아에서 한국·일본·중국·대만·히말라야에 자라며, 히말라야 동부에서는 해발고도 3,000m까지 분포한다. 수직적으로 동남아시아에서는 해발고도 2,000~3,500m까지 자라며, 멸종위기종은 아니다. 솔송나무속은 북아메리카와 동아시아에서 겨울에 수분 스트레스가 가장 적은 습윤한 기후에 자란다.

솔송나무(*Tsuga sieboldii*)는 높이 25~30m의 상록 교목으로, 바늘잎은 길이 0.7~2cm이다. 구과는 길이 2.5cm이며, 씨앗은 장타원형으로 길이 0.4cm이고, 날개는 0.8cm이다(표 3). 우리나라에서는 섬잣나무와 함께 울릉도의 해발고도 300~800m에 자란다(그림 5).

4) 산포와 이동

(1)산포 매개체

소나무과 나무의 씨앗은 바람·새·설치류·인간을 포함한 포유동물에 의해 산포된다. 소나무과 나무 가운데 씨앗에 날개가 없는 종류는 소나무속의 일부종이고 가문비나무속·전나무속·이깔나무속·솔송나무속 등은 씨앗에 날개가 있다(Lanner, 1980).

날개가 있는 소나무과 씨앗들은 대부분 반경 120m 이내에 떨어지며, 탁월풍과 돌풍에도 퍼져나간다

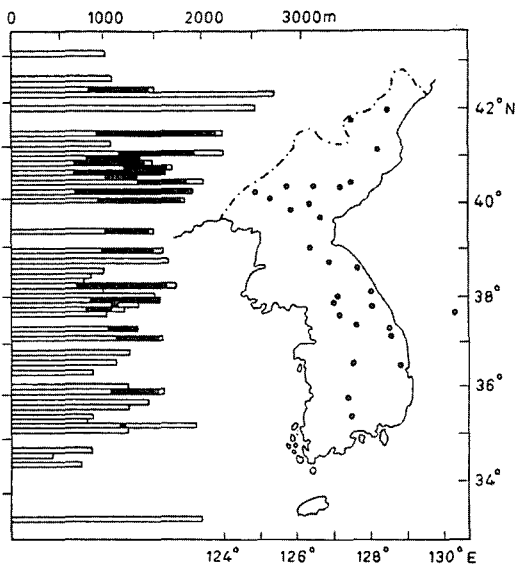


그림 4 분비나무 수평 및 수직 분포도

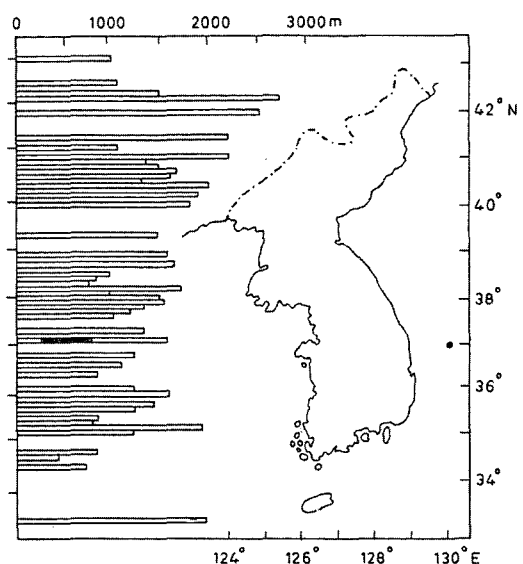


그림 5. 솔송나무 수평 및 수직 분포도



그림 6. 지리산 제석봉의 잣까마귀(2005. 1. 15 촬영)

(Tomback and Schuster, 1994; Hutchins *et al.*, 1996). 새가 씨앗을 묻는 소나무과 나무는 바람에 의해 우연히 옮겨지는 씨앗보다 살아남기 쉽다. 특히 날개가 있는 소나무 씨앗은 동물에 의해서도 2차적으로 퍼지며 사람이 가장 멀리 산포시킨다(Ledig, 1998).

씨앗에 날개가 없는 소나무과 나무는 까마귀류 등 조류·다람쥐 등 설치류와 포유동물에 의해 퍼진다(Elliott, 1974; Tomback and Schuster, 1994; Benkman, 1995). 어치·까치·잣까마귀 등 까마귀과(Corvidae) 새들은 씨앗에 날개가 없는 소나무류의 생태·생물지리·진화에 중요하다(Lanner, 1996). 잣까마귀류들은 잣나무류 씨앗을 수집·운반·저장·소비하도록 적응되었다(Lanner, 1990; Mattes, 1994).

잣까마귀(*Nucifraga caryocatactes*)는 씨앗에 날개가 없는 쉼브레이아썩선의 눈잣나무·잣나무의 씨앗을 나중에 먹기 위해 땅속에 저장(cache)하는데, 남겨진 씨앗에서 싹이 튼다(Critchfield, 1986; Hayashida, 1989; Hutchins *et al.*, 1996). 잣까마귀는 목의 혀 아래 주머니에 15~24개의 씨앗을 담아 22km까지 운반하며(Tomback and Schuster, 1994), 그 수를 많게는 90개

에 이른다(Vander Wall, 1990). 그러나 잣까마귀류가 언제부터 씨앗에 날개가 없는 눈잣나무와 잣나무를 산포했는지 알지 못한다(Lanner, 1980). 2005년 1월 지리산 제석봉 정상에서 잣나무 등 침엽수의 산포에 관여하는 것으로 알려진 잣까마귀를 관찰하였다(그림 6).

아시아의 눈잣나무와 잣나무는 잣까마귀와 공진화하였고(Turcek and Kelso, 1968), 되새과(Fringillidae)의 솔잣새(*Loxia* spp.)도 소나무류 씨앗을 퍼뜨린다(Benkman, 1993).

눈잣나무의 구과는 일년생의 가지에 열려 다음 해에 익는데, 잣까마귀는 9월에 눈잣나무 씨앗을 수확한다(Nakashinden, 1994). 잣나무는 잣새나 설치류와 같은 동물에 의해 많은 씨앗이 전파되기 때문에 분포형이 매우 불규칙적이다(Efremov, 1996).

곰은 눈잣나무·잣나무 등의 씨앗을 겨울잠을 잘 때까지 먹는다. 잣나무류의 씨앗은 영양분과 에너지 함량이 높고 저장성도 좋아 다음 해 봄과 여름까지 곰의 좋은 먹이가 된다. 갈색곰(*Ursus arctos*)의 분포 남한계선은 잣나무류의 분포 한계선과 비슷하다(Mattson and Jonkel, 1990).

설치류 등 작은 젖먹이동물들도 침엽수의 산포·정착에 중요하다. 특히 다람쥐(*Eutamias sibiricus*)는 1.5~2kg(말개는 6kg)의 잣나무류 씨앗을 겨울과 봄 식량으로 저장하여 씨앗의 산포를 돕고(Mattson and Jonkel, 1990; Hutchins *et al.*, 1996), 청서(*Sciurus vulgaris*) 혹은 청설모는 잣나무에서 1.8km 떨어진 곳에도 씨앗을 저장한다(Miyaki, 1987; Hayashida, 1989; Lanner, 1998).

한반도의 소나무숲에는 텃새인 박새·진박새·잣까마귀·멧비둘기 등과 겨울철새인 솔갓새·검은머리방울새·상모솔새 등이 살며, 포유류는 등줄쥐·흰털적다리붉은쥐·대륙밭쥐·쇠갈밭쥐·두더지·쇠뒤쥐·땃쥐·멧토끼·하늘다람쥐·청서·다람쥐·고라니 등이 있다(임업연구원, 1999). 잣나무 씨앗을 산포하는 것으로 알려진 잣까마귀와 솔갓새가 한반도에도 분포하지만(원병오, 1981), 국내에서 침엽수의 산포와 조류의 관계에 대한 생태학적 연구가 부족해 이에 대한 연구가 필요하다.

(2)결실과 이동 속도

소나무가 어떤 장소에 자라는 것은 뿌리가 차차 이동하여 정착하거나 씨앗이 생물적인 요인이나 비생물적인 요인에 의해 운반되었기 때문이다. 소나무 가운데 줄기를 이용하여 번식하는 것은 눈잣나무와 무고소나무(*Pinus mugo*) 뿐이다(Lanner, 1998). 화분분석에 의하면 소나무속의 1년 동안 확산 속도는 북아메리카에서는 81~400m, 유럽에서는 1,500m였다(MacDonald, 1993). 소나무류에 처음 열매를 열리는 기간은 종에 따라 다른데 보통 10년 정도가 필요하다(Krugman and Jenkinson, 1974). 곰솔은 씨앗을 맺는데 10년이 걸리지 않지만, 소나무와 잣나무는 10~20년이 걸린다. 소나무 씨앗의 크기는 위도에 반비례하며, 날개 없는 소나무류 씨앗의 0.45kg 당 개수는 눈잣나무(약 12,000개)·섬잣나무(약 5,000개)·잣나무(약 1,000개) 순이다(Lanner, 1980, 1998).

소나무 씨앗이 바람에 의해 산포될 때 영향을 미치는 요인은 낙하속도, 대기 중으로 날려지는 높이·풍속·돌풍·형태적인 적응 등이다(Okubo and Levin, 1989). 날개 달린 소나무 씨앗의 낙하속도는 씨앗과 날

개의 크기에 영향을 받는다. 바람에 의해 날려지는 고도가 높고 풍속이 강할수록 씨앗은 멀리 날아간다. 날개가 있는 소나무류는 여러 단계를 거쳐 씨앗이 퍼지는데, 처음에는 바람에 의하여 주로 나무 주위에 씨앗이 떨어지며 나중에 설치류 등에 의하여 다시 옮겨지기도 한다. 저장된 씨앗 가운데 식량으로 사용되지 않는 것들이 싹을 틔우기도 한다(Lanner, 1998). 한반도 고산대와 아고산대에 고립되어 분포하는 눈잣나무는 줄기로 번식하기도 하지만 산포의 상당 부분은 동물이 매개자였을 것으로 본다.

3. 토론

1) 한반도 빙하기 유존종과 지구온난화

한반도 소나무과 나무 가운데 고산대와 아고산대에 분포하는 소나무속의 눈잣나무~잣나무, 가문비나무속의 가문비나무~종비나무~무산가문비나무~오대가문비나무, 이빨나무속의 이빨나무~만주이빨나무, 전나무속의 분비나무 등은 플라이스토세 빙하기에 한반도로 유입된 북방계 침엽수로 빙하기의 유존종(relic)이다.

소나무속으로 동북아시아의 고유종이며 아고산대에 자라는 잣나무와 고산대의 눈잣나무는 제4기 플라이스토세 빙하기의 한반도로 유입된 것으로 지금은 한랭한 환경에 적응하여 자란다. 설악산의 눈잣나무는 유라시아 대륙에서의 분포의 남한계선으로 플라이스토세 빙하기에 한반도로 유입된 것이다. 후빙기에 기후가 온난해지면서 한랭한 북한의 아고산대와 고산대 그리고 설악산 아고산대 등에 살아남은 눈잣나무는 생물지리적으로 가치가 높다.

가문비나무속의 가문비나무는 동아시아에 비교적 널리 분포하는 나무로 북한과 남한의 중부에 주로 자라며, 지리산 아고산대가 남한계선이다. 이들은 플라이스토세 빙하기에 북쪽으로부터 유입된 종이 후빙기를 거쳐 기후가 한랭한 남부 아고산대에 살아남은 것으로 본다. 가문비나무는 동북아시아의 자연환경에 적

응하여 종비나무가 되었고, 후빙기에 기후가 온난해지면서 종비나무는 북한 산악지대에 고립·적응하여 무산가문비나무와 한반도 고유종인 풍산가문비나무로 발달한 것으로 추정된다.

한반도 북부 아고산대에 자라는 만주이깔나무, 북부와 중부의 아고산대에 분포하는 이깔나무·눈잣나무·분비나무·종비나무와 아고산대에 자라는 가문비나무 등은 한랭한 기후에 잘 견디는 나무로 플라이스토세 빙하기에 북방으로부터 유입된 이래 한반도의 고산대와 아고산대에 성공적으로 적응하여 살아온 것으로 본다.

전나무속의 전나무는 한반도의 산지에 자라는 나무로 동북아시아의 한랭한 환경에 적응하여 나중에 분비나무로 발달한 것으로 보인다. 한반도의 고유종인 구상나무는 플라이스토세 빙하기에 한반도 남단까지 진출했던 분비나무가 후빙기에 들어서 기후가 온난해지면서 상대적으로 차가운 기후가 유지되는 남부 아고산대에 적응하여 격리되어 생긴 것으로 판단된다. 구상나무의 화학적 분석(장진성 외, 1997)에 따르면 한라산과 지리산 집단에는 플라바논(flavonone)²⁾이라는 성분이 있으나 덕유산 집단은 이 성분이 없어 화학적으로는 분비나무에 더 가깝다고 보았다. 구상나무가 자라는 북방한계선인 덕유산 구상나무의 성분이 분비나무에 가깝다는 것이 덕유산 구상나무가 분비나무와 격리된 시기가 늦다는 것을 뜻하는지 아니면 덕유산 구상나무가 분비나무와 유전적 교류가 활발했다는 것인지 검토가 필요하다.

소나무과의 만주이깔나무·이깔나무·눈잣나무·분비나무·종비나무·가문비나무·구상나무처럼 한반도의 고산대와 아고산대에 격리되어 자라는 추운 곳을 좋아하는(cryophilous) 침엽수는 빙하기를 거치면서 한반도에 유입되거나 진화한 나무로 지구온난화 특히 겨울기온 상승에 따라 생리적으로 스트레스를 받을 것으로 판단된다(공우석, 2005). 한라산에서 봄철 기온이 상승하면서 상록침엽수인 구상나무는 광합성을 하기 위해 물이 필요하지만 땅이 얼어 있어 뿌리로부터 수분이 공급되지 않아 생리적 스트레스를 받아 나이트생이 더더지고 심하면 말라죽은 것으로 분석되었다(구경아 등, 2001).

소나무과 소나무속에 속하는 소나무는 동북아시아에 넓게 분포하며 한반도의 환경에도 잘 적응하여 오랫동안 살아온 종이며, 지금도 분포역이 가장 넓은 종으로 개발과 환경파괴에 더하여 소나무재선충병과 같은 질병으로 위기에 있다. 곰솔은 소나무가 해안에 멀리 않은 생태환경에 적응하여 발달한 것으로 추정된다.

한반도의 울릉도에만 격리되어 분포하며 일본에도 자라는 섬잣나무와 솔송나무는 생물지리적으로 흥미로운 나무이다. 솔송나무속의 솔송나무는 과거 한 때에는 한반도 본토에도 자랐지만 플라이스토세 빙하기에 기후가 한랭건조해지면서 본토에서는 사라지고 지금은 상대적으로 기온이 낮고 습하여 수분스트레스가 적은 울릉도에만 자란다. 울릉도와 일본에 공통적으로 나타나는 섬잣나무와 솔송나무 외에도 섬대·너도밤나무 등에 대한 생물지리적인 분석이 필요하다.

2) 한반도 자생 소나무과 나무의 생태

소나무과 나무들의 외관형, 씨앗의 생김새와 크기 그리고 날개의 유무는 생장과 산포에 영향을 미칠 수 있는 요소들이다. 소나무과 나무들의 외관 및 분포(표 3)에 의하면 16종의 소나무과 나무 가운데 낙엽침엽수인 이깔나무와 만주이깔나무를 제외한 모든 나무가 상록침엽수이다. Milyutin and Vishnevetskaia(1995)에 따르면 낙엽침엽수인 이깔나무속은 햇빛이 많은 곳, 벌채한 곳, 불이 났던 곳, 수관이 질지 않은 곳, 기온이 낮은 곳에 잘 자라며, 토양에 대한 적응성도 높아 척박한 토양에서도 자란다. 이깔나무와 만주이깔나무가 분포하는 북한의 산지의 환경도 이와 비슷할 것으로 판단된다.

나무가 자라다툼에서 밀리지 않고 살아가고 씨앗이 퍼져나가는데 중요한 나무의 키는 관목의 눈잣나무, 교목이나 관목인 무산가문비나무·풍산가문비나무를 제외한 나머지 나무는 교목이어서 생육과 산포에는 유리한 것으로 보인다. 눈잣나무·무산가문비나무·풍산가문비나무가 자라는 한반도 북부와 일부 중부 고산대 및 아고산대는 겨울 저온과 건조 그리고 강풍으로 큰키나무가 살아가기에는 불리하지만 키 작은 관목들은 쌓인 눈 덕분에 추위와 건조로 보호받아 살 수 있

는 것으로 판단된다.

한반도에 가장 넓게 분포하는 소나무는 씨앗이 타원형이고, 솔송나무는 장타원형이며, 나머지 나무는 씨앗이 달걀형이나 달걀 모양의 삼각형으로 모두 씨앗이 산포되기에 적합한 형태이다. 씨앗에 날개가 없는 잣나무와 눈잣나무는 잣까마귀와 같은 조류나 다람쥐나 청서 등 설치류에 의해 주로 산포가 되며, 눈잣나무는 줄기에 의해 퍼지기도 한다.

씨앗의 날개 길이가 1.8cm로 가장 긴 소나무는 전국에 가장 넓게 분포하며, 씨앗의 날개 길이가 1.2~1.6cm인 곰솔·전나무 등은 해안이나 산지에서 비교적 넓게 분포한다. 따라서 씨앗의 날개가 클수록 바람에 의해 쉽게 산포되어 분포역이 넓다고 생각된다. 반면에 씨앗의 날개 길이가 0.6~0.8cm인 이깔나무·만주이깔나무와 0.8~1.0cm인 종비나무·무산가문비나무·풍산가문비나무는 북한의 아고산대에 격리되어 자란다.

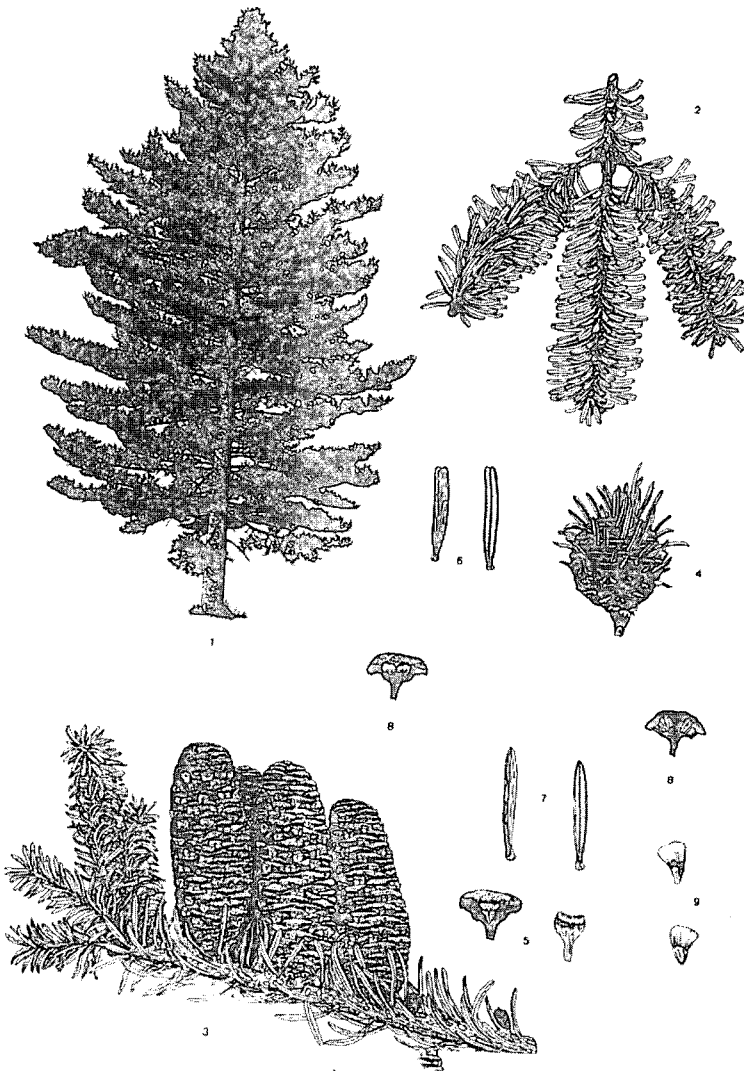


그림 7. 구상나무의 외관

출처 : Farjon(1990)

씨앗의 날개 길이가 0.6~0.8cm인 구상나무는 남부 아고산대에 격리되어 나타나며, 씨앗의 날개 길이가 0.6~0.7cm인 가문비나무도 북한과 남한의 아고산대에 불연속적으로 분포한다.

이와 같이 씨앗의 날개 크기가 작은 종일수록 아고산대에 국지적으로 분포하여 씨앗의 날개가 산포와 격리분포에 중요한 것으로 보인다. 한편 씨앗의 날개 길이가 1.0cm로 울릉도에 격리 분포하는 섬잣나무와 솔송나무는 바람보다는 다른 원인으로 산포된 것으로 본다.

씨앗의 길이에 비해 날개의 길이가 3배 정도 커서 씨앗이 바람에 퍼지기 쉬운 소나무는 한반도에서 가장 넓게 분포한다. 씨앗의 길이와 날개의 길이가 비슷한 섬잣나무·분비나무·이깔나무 등은 분포 범위가 좁은 편이다. 대부분의 소나무과 나무들은 씨앗의 길이에 비해 날개의 길이가 2배 이상 길어 산포에 적응한 것으로 판단된다. 반면 고유종인 풍산가문비나무와 구상나무는 키가 크고 구과가 하늘을 향해 발달하지만 씨앗의 길이에 비해 날개의 길이가 2배 정도로 산포에 유리하지 않았고(그림 7), 그 결과 분포역이 북한과 남한의 일부아고산대에 좁게 분포하는 것으로 본다.

4. 결론

이 연구에서는 한반도에 자생하는 소나무과 나무들의 분류체계, 계통발생과 기원, 산포, 종구성, 분포, 생태 등을 분석하였다. 연구 결과는 소나무과 나무의 분포, 환경 및 자연사에 대한 기초적인 정보를 제공하여 지구온난화, 병충해, 산성비, 산불, 수종갱신 등으로 변화하는 환경에서 종과 서식지를 보전하는데 도움이 될 것으로 본다.

소나무과 나무들은 침엽문, 침엽강, 소나무아강, 소나무목, 소나무과에 속한다. 한반도에 자생하는 소나무과의 소나무속·가문비나무속·이깔나무속·전나무속·솔송나무속 등 5속 16종 가운데 소나무속은 가문비나무속과 가장 가깝고, 이깔나무속과 다음으로 가깝다. 전나무속과 솔송나무속은 서로 가까운 것으로 볼 수 있다(표1).

한반도 소나무과 소나무속의 눈잣나무, 잣나무, 가문비나무속의 가문비나무, 종비나무, 무산가문비나무, 풍산가문비나무, 오대가문비나무, 이깔나무속의 이깔나무, 만주이깔나무, 전나무속의 구상나무, 분비나무 등은 여러 차례의 빙하기에 걸쳐 한반도로 유입된 북방계 침엽수이거나 진화한 종으로 지금은 기후가 한랭한 고산대와 아고산대에 분포한다.

소나무속과 전나무속은 중생대 이래 이 땅에 정착하여 여러 차례의 기후변화에도 불구하고 한반도의 서식 환경이 잘 적응하여 멸종하지 않고 살아남아 소나무, 곰솔, 전나무가 된 것으로 본다. 지리산이 분포의 남한 계선인 가문비나무는 플라이스토세 빙하기에 북쪽으로부터 들어온 종으로 후빙기를 지나면서 기후가 한랭한 아고산대에 살아남은 것으로 본다.

가문비나무는 북부 아고산대의 자연환경에 적응하여 종비나무로 발달하였고, 후빙기에 기후가 온난해지면서 북한 산악지대에 고립되어 풍산가문비나무와 같은 한반도 고유종이 된 것으로 본다. 전나무도 같은 과정을 거쳐 동북아시아의 환경에 적응한 분비나무로 진화하였고, 분비나무는 다시 빙하기에 한반도 남쪽까지 확장하였으나, 후빙기에 들어 기후가 온난해지면서 일부가 남부 아고산대에 고립되어 한반도 고유종인 구상나무가 된 것으로 본다.

소나무속의 섬잣나무와 솔송나무속의 솔송나무는 과거 온난 다습했던 시기에는 한반도 본토에도 분포했던 종으로 플라이스토 빙하기의 한랭건조한 기후에 적응하지 못하고 내륙에서는 사라지고 기후가 비교적 온난다습해 수분 스트레스가 크지 않은 울릉도에만 나타난다.

씨앗에 날개가 없는 눈잣나무·잣나무를 제외한 소나무속·가문비나무속·이깔나무속·전나무속·솔송나무속 등 소나무과 나무들은 바람에 의해 주로 산포된 것으로 본다. 씨앗에 날개가 없는 눈잣나무·잣나무 등은 한반도의 고산대와 아고산대에 분포하는 나무들의 분포역 확산은 잣까마귀·솔잣새·어치 등 조류와 다람쥐·청서 등 설치류가 산포를 도운 것으로 본다.

한반도의 소나무과 나무들은 씨앗의 날개가 클수록 분포역이 넓고, 날개 크기가 작을수록 아고산대에 국

지적으로 분포하여 씨앗의 날개가 작으면 바람에 의해 퍼지기 힘들어 좁은 산지에 격리 분포하는 것으로 본다. 그러나 섬잣나무와 솔송나무는 바람에 의한 산포보다는 다른 원인에 의해 격리 분포하는 것으로 판단된다. 씨앗에 날개가 없는 눈잣나무와 잣나무는 조류나 설치류가 산포에 주로 관여한 것으로 본다. 고유종인 풍산가문비나무와 구상나무는 키가 크고 구과가 하늘을 향해 발달하지만 씨앗의 길이에 비해 날개의 길이가 2배 정도로 산포에 유리하지 않았고(그림 7), 그 결과 분포역이 북한과 남한의 일부 아고산대에 좁게 분포하는 것으로 본다.

한반도에 분포하는 소나무과 나무 가운데 북한의 고산대와 아고산대에만 자라는 종비나무·무산가문비나무·풍산가문비나무·이깔나무·만주이깔나무와 북한과 남한의 고산대와 아고산대에 자라는 눈잣나무·가문비나무·분비나무 그리고 남한의 아고산대에 자라는 구상나무는 지구온난화에 따라 피해가 우려되는 나무이다.

울릉도에만 자라는 섬잣나무·솔송나무는 동해의 환경변화와 난개발에 따라 피해가 나타날 수 있는 종이다. 산지에 자라는 잣나무와 전나무는 벌채와 산지 개발에 노출되어 있다. 전국에 가장 넓게 분포하는 소나무와 접근이 쉬운 해안에 주로 자라는 곰솔은 난개발과 함께 소나무재선충병 피해가 우려되는 종이다.

이 연구를 통해 한반도 소나무과 나무들의 분류계통, 수평 및 수직적 분포, 고환경과의 관계, 고유종 출현 과정, 일부 종의 격리 분포 배경, 산포 과정, 현재와 미래 환경과 관련된 문제 등을 파악할 수 있었다. 연구 결과는 한반도 과거의 자연식생사를 복원하고, 현재의 환경을 이해하고, 미래의 자연생태적 문제를 예측하고 대응하는데 유용할 것으로 기대한다. 앞으로 소나무과 나무들의 분포와 생태 연구에 기초하여 종과 유전자를 보전할 수 있는 대책이 요청되며 이를 위한 학제적인 연구가 필요하다.

謝辭

침엽수의 동물에 의한 산포에 대한 자료를 제공해주고 지리산 답사에서 잣까미귀에 대해 토론해주신 국립산림과

학원 박찬열박사께 감사한다. 이 논문에 자세하고 건설적인 의견을 주신 세분의 심사자께 사의를 표한다.

註

- 1) 섹션(section)은 아속과 종 사이를 추가적으로 분류할 때 사용하는 단위임.
- 2) flavanone(C15H12O2)은 무색의 투명한 결정성 물질로 플라본(flavone)에서 추출됨.

참고문헌

- 공우석, 1995, "한반도 송백류의 시·공간적 분포역 복원," 대한지리학회지, 30(1), 1-13.
- 공우석, 2000, 자연환경과 인간, 생물지리학, 159-197, 한울아카데미.
- 공우석, 2003, 한반도 식생사, 대우학술총서 556, 아카넷.
- 공우석, 2004, "한반도에 자생하는 침엽수의 종 구성과 분포," 대한지리학회지, 39(4), 528-543.
- 공우석, 2005, "지구온난화에 취약한 지표식물 선정," 한국기상학회지, 41(2-1), 263-273.
- 구경아·박원규·공우석, 2001, "한라산 구상나무의 연륜 연대학적 연구 - 기후변화에 따른 성장변동 분석 -," 한국생태학회지, 24(5), 281-288.
- 김윤식·고성철·최병희, 1981, "한국의 식물 분포도에 관한 연구(IV), 소나무과의 분포도," 식물분류학회지, 11(1, 2), 53-75.
- 김정연·길봉섭, 1983, "한반도의 곰솔 분포에 관한 연구," 한국생태학회지, 6(1), 45-54.
- 김현삼, 1978, "소나무속에 대한 지리적 고찰," 생물학, 63, 33-40.
- 박종욱·정영철, 1996, 고등식물, 국내생물종문헌조사연구, 자연보호중앙협의회, 64-71.
- 오수영·박재홍, 2001, 한국 유관속 식물분포도, 아카데미서적.
- 원병오, 1981, 한국동식물도감 제25권 동물편(조류생태), 문교부.
- 이영로, 1986, 한국의 송백류, 이화여자대학교 출판부.
- 이우철·정태현, 1965, "한국삼림식물대 및 적지적수론, 성대논문집," 10, 329-435.
- 이우철, 1996, 한국식물명고(전 2권), 아카데미서적.

- 이윤원 · 홍성천, 1995, "구상나무림의 군락생태학적 연구," 한국임학회지, 84(2), 247-257.
- 이창복, 1982, 대한식물도감, 향문사.
- 이창복, 1983, "우리나라의 나자식물," 서울대 농대 관악수목원 연구보고, 4, 1-22.
- 이춘령 · 안학수, 1965, 한국식물명감, 범학사.
- 임업연구원, 1999, 소나무 소나무림, 임업연구원.
- 장진성 · 김정일 · 현정오, 1997, "한국산 분비나무와 구상나무의 형질분석과 종간유연관계1," 한국임학회지, 86(3), 378-390.
- 전영우, 2004, 우리가 정말 알아야 할 우리 소나무, 현암사.
- Arnold, C.A., 1947, *An Introduction to Paleobotany*, McGraw-Hill Book Co, N. Y.
- Axelrod, D.I., 1986, Cenozoic history of some western Americal pines, *Ann. Missouri Bot. Gdn.*, 73, 565-641.
- Benkman, C.W., 1993, Adaptation to single resources and the evolution of crossbill(*Loxia*) diversity, *Ecological Monographs*, 63, 305-325.
- Benkman, C.W., 1995, The impact of tree squirrel(*Tamiasciurus*) on limber pine seed dispersal adaptations, *Evolution*, 49, 585-592.
- Chun, L.J., 1994, The broad-leaved Korean pine forest in China, in Schmidt, W.C. and F.K. Holtmeier(eds.), *Proc. Intl. Workshop on Subalpine Stone Pines and Their Environment*, 81-84, USDA Forest Ser. Gen. Tech. Serv. INT-309.
- Critchfield, W.B., 1984, Impact of the Pleistocene on the genetic structure of North American conifers, in Lanner, R.(ed.), *Proc. 8th North American Forest Biology Workshop*, 70-117, Logan, Utah.
- Critchfield, W.B., 1986, Hybridization and classification of the white pines(*Pinus* section *Strobus*), *Taxon*, 35(4), 647-656.
- Critchfield, W.B., and Little, E.L. Jr., 1966, *Geographical Distribution of the Pines of the World*, USDA Misc. Publ., 991.
- Dallimore, W., Jackson, A.B. and Harrison, S.G., 1967, *A Handbook of Coniferae and Ginkgoaceae*(4th ed.), St. Martin's Press, N. Y.
- Efremov, D.F., 1996, Biogeospheric status of Korean pine-broadleaved forests in the Russian Far East, in Owston, P.W. *et al.*(eds.), *Korean Pine-Broadleaved Forests of the Far East: Proc. Intl. Conf.: 1996, Sept. 30-Oct. 6, Khabarovsk, 32-39*, Russian Federation Gen. Tech. Rep., Portland, OR, Dept. of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station.
- Elliott, P.E., 1974, Evolutionary responses of plants to seed-eaters: Pine squirrel predation on lodgepole pine, *Evolution*, 28, 221-231.
- Farjon, A., 1984, *Pines: Drawings and Descriptions of the Genus*, E.J. Brill/ Dr. W. Backhuys, Leiden.
- Farjon, A., 1990, *Pinaceae: drawings and descriptions of the genera Abies, Cedrus, Pseudolarix, Keteleeria, Nothotsuga, Tsuga, Cathaya, Pseudotsuga, Larix and Picea*, Königstein: Koeltz Scientific Books.
- Farjon, A., 1998, *World Checklist and Bibliography of Conifers*, Royal Botanical Gardens, Kew, London.
- Farjon, A. and Styles, B.T., 1997, *Pinus* (Pinaceae), *Flora Neotropica*, Monograph 75, New York Botanical Garden, N. Y.
- Farjon, A. and Page, C.N., 1999, *Conifers, Status Survey and Conservation Action Plan*, IUCN/SSC Conifer Specialist Group, IUCN, Gland, Swiss and Cambridge, UK.
- Florin, C.R., 1963, The distribution of conifer and taxad genera in time and space, *Acta Horti Berg*, 20(4), 121-312.
- Frankis, M. P. 1989. Generic inter-relationships in Pinaceae, *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh*, 45, 527-548.
- Hayashida, M., 1989, Seed dispersal and regeneration pattern of *Pinus parviflora* var. *pentaphylla* on Mt. Apoi in Hokkaido, *Research Bulletins of the College Experimental Forests, Hokkaido Univ.*, 46, 177-190.
- Hiller, H.G., 1972, Conifers for different soils and exposures, in Napier, E.(ed.), 1972, *Conifers in the British Isles*, 105-108, Royal Hort. Soc., London.
- Hoffmann, D. and Kleinschmit, J., 1979, An utilization program for spruce provenance and species

- hybrid, *IUFRO Norway Spruce Meeting, Bucharest*, 216-236.
- Hong, S.C., 1995, Ecology and management of Korean *Larix* spp., in Schmidt, W.C. and K.J. McDonald(eds.), *Ecology and Management of Larix Forests*, 66-71, IUFRO.
- Kong, W.S. and Watts, D., 1993, *The Plant Geography of Korea*, Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, p. 229.
- Kormutak, A., Vookova, B., Ziegenhagen, Kwon, H.Y. and Hong, Y.P., 2004, Chloroplast DNA variation in some representative of Asian, North American and Mediterranean firs (*Abies* spp.), *Silvae Genetica*, 53(3), 99-104.
- Hora, B., 1990, *The Marshall Cavendish Illustrated Book of Trees and Forests of the World*, Vol. I, Marshall Cavendish, N. Y.
- Hutchins, H.E., Hutchins, S.A. and Liu, B., 1996, The role of birds and mammals in Korean pine(*Pinus koraiensis*) regeneration dynamics, *Oecologia*, 107, 120-130.
- Kinloch, B.B., Westfall, R.D. and Forrest, G.I., 1986, Caledonian Scots pine: origins and genetic structure, *New Phytologist*, 104, 703-729.
- Khomentovsky, P.A., 1994, A pattern of *Pinus pumila* seed production ecology in the mountains of central Kamtchatka, in Schmidt, W.C. and F.K. Holtmeier(eds.), *Proc. - Intl. Workshop on Subalpine Stone Pines and Their Environment*, 67-77, USDA Forest Serv. Gen. Tech. Serv., INT-309.
- Kremenetski, C.V., Liu, K.B and MacDonald, G.M., 1998, The late Quaternary dynamics of pines in northern Asia, in Richardson, D.M.,(ed.), *Ecology and Biogeography of Pinus*, 95-106, Cambridge Univ. Press.
- Krüssmann, G., 1985, *Manual of Cultivated Conifers*, Timber Press, Portland.
- LePage, B.A. and Basinger, J.F., 1995, The evolutionary history of the genus *Larix* (Pinaceae), in Schmidt, W.C. and K.J. McDonald(eds.), *Ecology and Management of Larix Forests*, 19-29, IUFRO.
- Krugman, S.L. and Jenkinson, J.L., 1974, *Pinus* L. Pine, in Schopmeyer, S.C.(ed.), *Seeds of Woody Plants in the United States*, 598-683, USDA Forest Service Agriculture Handbook 450, Washington D. C.
- Krutovskii, K.V., Politov, D.V. and Altukhov, Y.P., 1994, Genetic differentiation and phylogeny of stone pines species based on isozyme loci, in Schmidt, W.C. and F.K., Holtmeier(eds.), *Proc. - Intl. Workshop on Subalpine Stone Pines and Their Environment*, 19-30, USDA Forest Serv. Gen. Tech. Serv., INT-309.
- Iwatsuki K., Yamazaki T., Boufford, D.E. and Ohba, H., (eds.), 1995, *Flora of Japan, Volume 1, Pteridophyta and Gymnospermae*, Kodansha, Tokyo.
- Lanner, R.M., 1980, Avian seed dispersal as a factor in the ecology and evolution of limber and whitebark pines, in *proc. of 6th North American Forest Biology Workshop* 1980 Aug. 11-13, Univ. of Alberta, Edmonton, 15-47.
- Lanner, R.M., 1990, Biology, taxonomy, evolution, and geography of stone pines of the world, in Schmidt, W.C. and K.J. McDonald(eds.) *Proc. - Symp. on Whitebark Pine Ecosystems*, Intermountain Res. Str. Gen. Tech. Rep. INT-270, 14-24, USDA.
- Lanner, R.M., 1996, *Made For Each Other. A Symbiosis of Birds and Pines*, Oxford Univ. Press, N. Y.
- Lanner, R.M., 1998, Seed dispersal in *Pinus*, in Richardson, D.M.,(ed.), *Ecology and Biogeography of Pinus*, 251-280, Cambridge Univ. Press.
- Ledig, F.T., 1998, Genetic variation in *Pinus*, in Richardson, D.M.,(ed.), *Ecology and Biogeography of Pinus*, 251-280, Cambridge Univ. Press.
- Little, E.L. Jr. and Critchfield, W.B., 1969, *Subdivisions of the Genus Pinus (Pines)*, USDA Misc. Publ., No. 1144, Washinton, D.C.
- Liu, T.S., 1971, *A Monograph of the Genus Abies*, Dept. Forestry, Natl. Taiwan Univ., Taipei.
- MacDonald, G.M., 1993, Fossil pollen analysis and the reconstruction of plant invasions, *Advances in Ecological Research*, 24, 67-110.

- Maheshwari, P. and Konar, R.N., 1971, *Pinus*, *Botanical Monograph*, No. 7, Council of Scientific and Industrial Research, New Delhi.
- Mattes, H. 1994, Coevolutional aspects of stone pines and nutcracker, in Schmidt, W.C. and F.K. Holtmeier(eds.), *Proc. of Intl. Workshop on Subalpine Stone Pines and Their Environment*, 31-35, USDA Forest Ser. Gen. Tech. Ser., INT-309.
- Nakai, T., 1909, Flora Koreana, *Journal of College of Science, Imperial University of Tokyo*, 26, 1-304.
- Nakai, T., 1911, Flora Koreana II, *Journal of College of Science, Imperial University of Tokyo*, 31, 1-573.
- Mattson, D.J. and Jonkel, C., 1990, Stone pines and bears, in Schmidt, W.C., and McDonald K.J., (eds.) *Proc. of Symp. on Whitebark Pine Ecosystems*, Intermountain Res. Stn. Gen. Tech. Rep., INT-270, 223-236, USDA.
- Miki, S., 1957, Pinaceae of Japan, with special reference to its remains, *Osaka City Univ. Inst. Polytech. Jour. Series D, Biology*, 8, 221-272.
- Millar, C.I., 1989, Allozyme variation of bishop pine associated with pygmy forest soils in northern California, *Canadian Journal of Forest Research*, 19, 870-879.
- Millar, C.I., 1993, Impact of the Eocene on the evolution of *Pinus*, *Annals of the Missouri Botanical Gardens*, 80, 471-498.
- Millar, C.I., 1998, Early evolution of pines, in Richardson, D.M.,(ed.), *Ecology and Biogeography of Pinus*, 69-91, Cambridge Univ. Press.
- Miller, C.N., 1977, Mesozoic conifers, *Bot. Rev(Lancaster)*, 43, 217-280.
- Miller, C.N., 1998, The origin of modern conifer families, in Beck, C.B.(ed.), *Origin and Evolution of Gymnosperms*, 448-486, Columbia Univ. Press, N. Y.
- Milyutin, L.I. and Vishnevetskaia, K.D., 1995, Larch and larch forests of Siberia, in Schmidt, W.C. and K.J. McDonald(eds.), *Ecology and Management of Larix Forests*, 50-53, IUFRO.
- Mirov, N.T., 1959, Biochemical geography of the genus *Pinus*, *IX Intl. Bot. Cong. Vol. II*.
- Mirov, N.T., 1967a, *The Genus Pinus*, The Ronald Press Company, N. Y.
- Mirov, N.T., 1967b, Migration and survival of plants as exemplified by the genus *Pinus*, *Year Book of the American Philosophical Society*, 318-320.
- Miyaki, M., 1987, Seed dispersal of the Korean pine, *Pinus koraiensis*, by the red squirrel, *Sciurus vulgaris*, *Ecological Research*, 2, 147-157.
- Nakashinden, I., 1994, Japanese stone pine cone production estimated from cone scars, Mount Kisokomagatake, central Japanese, in Schmidt, W.C. and F.K. Holtmeier(eds.), *Proc. of Intl. Workshop on Subalpine Stone Pines and Their Environment*, 188-192, USDA Forest Serv. Gen. Tech. Serv., INT-309.
- Nienstaedt, H. and Teich, A., 1972, *The Genetics of White Spruce*, USDA Forest Serv. Res. Paper WO-15, 24p.
- Nimsch, H., 1995, *A Reference Guide to the Gymnosperms of the World*, Koeltz Scientific Books, Champaign, USA.
- Ohwi J., 1965, *Flora of Japan*, Washington, DC, Smithsonian Institution.
- Okubo, A. and Levin, S.A., 1989, A theoretical framework for data analysis of wind dispersal of seeds and pollen, *Ecology*, 70, 329-338.
- Oldfield, S., Lusty, C. and MacKinven, A., 1998, *The World List of Threatened Trees*, World Conservation Press, IUCN, Cambridge, U. K.
- Pravdin, L.F. and Iroshnikov, A.J., 1982, Genetics of *Pinus sibirica* Du tour, *P. koraiensis* Sieb. et Zucc. and *P. pumila* Regel, *Ann. Forest*, 9(3), 79-123.
- Rehfeldt, J., 1984, Microevolution of conifers in the Northern Rocky Mountains: a view from common gardens, in Lanner, R.(ed.), *Proc. of the 8th North American Forest Biology Workshop*, 132-146, Logan, Utah.
- Richardson, D.M. and Rundel, P.W., 1998, Ecology and biogeography of *Pinus*, and introduction, in Richardson, D.M.(ed.), *Ecology and Biogeography of Pinus*, 3-46, Cambridge Univ. Press.

- Rushforth, K., 1987, *Conifers*, Facts on File Publications, New York.
- Schmidt, W.C., 1994, Distribution of stone pines, in Schmidt, W.C. and F.K. Holtmeier(eds.), *Proc. of Intl. Workshop on Subalpine Stone Pines and Their Environment*, 1-6, USDA Forest Ser. Gen. Tech. Serv. INT-309.
- Schmidt, W.C., 1995, Around the world with *Larix*: an introduction, in Schmidt, W.C., and K.J. McDonald(eds.), *Ecology and Management of Larix Forests*, 6-10, IUFRO.
- Sigurgeirsson, A. and Schmidt, A.E., 1993. Phylogenetic and biogeographic implications of chloroplast DNA variation in *Picea*. *Nordic Journal of Botany* 13: 233-246.
- Silba, J., 1986, *An International Census of the Coniferae*, Phytologia Memoir no. 8., Corvallis, OR, H.N. Moldenke and A.L. Moldenke.
- Silba, J. 1990, A supplement to the international census of the Coniferae, II. *Phytologia*, 68(1): 7-78.
- Stewart, W.N., 1983, *Paleobotany and the Evolution of Plants*, Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Taylor, R.J., 1993, Sections on *Picea* and *Tsuga*, *Flora of North America* Editorial Committee(eds.), *Flora of North America North of Mexico*, Vol. 2. Oxford Univ. Press.
- Taylor, T.N., 1976, Introduction: patterns in gymnosperm evolution, *Review of Paleobotany and Palynology*, 21(1), 1-3.
- Tomback, D.F. and Schuster, W.S.F., 1994, Genetic population structure and growth form distribution in bird-dispersed pines, in Schmidt, W.C. and F.K. Holtmeier(eds.), *Proc. of Intl. Workshop on Subalpine Stone Pines and Their Environment*, 43-49, USDA Forest Serv. Gen. Tech. Serv., INT-309.
- Turcek, F.J. and Kelso, L., 1968, Ecological aspects of food transportation and storage in the Corvidae, *Communications in Behavioral Biology, Part A*, 1, 277-297.
- Uyeki, H., 1926, *Corean Timber Trees*, Vol. 1, Ginkgoales and Coniferae, *Report of Forestry Experiment Station*, 4, 1-153.
- Vander Wall, S.B., 1990, *Food Hoarding in Animals*, Univ. Chicago Press, Chicago.
- Vidaković, M., 1991, *Conifers: morphology and variation*, (translated by Šoljan, M.) Graficki Zavod Hrvatske, Zagreb, Croatia.
- Welch, J.H., 1991, *The Conifer Manual*, Vol. 1, Kluwer Acad. Publ., Dordrecht.
- Wright, J.W., 1955, Species crossability in spruce in relation to distribution and taxonomy, *Forest Science*, 1, 319-349
- Wu Z.Y. and Raven P.H.(eds.), 1999, *Flora of China*, Volume 4, Science Press, Beijing.
- <http://www.conifers.org>
- 교신 : 공우석, 130-701, 서울특별시 동대문구 회기동 1번지 경희대학교 이과대학 지리학과
(wskong@khu.ac.kr, 전화:02-961-0548)
- Correspondence: Woo-seok, KONG, Department of Geography, Kyunghee University, 130-701, Korea(wskong@khu.ac.kr, phone:02-961-0548)
- 최초투고일 05. 12. 1
최종접수일 06. 3. 20