

군락내 공간적 분석에 의한 세 종간 상관관계

허만규 · 허홍욱 · 김창호*

부산대학교 생물교육과, 신라대학교 생명과학과*

적 요: 소나무(*Pinus densiflora*), 쥐똥나무(*Ligustrum obtusifolium*), 그리고 오리나무(*Alnus japonica*)의 공간적 상관관계를 생태적, 유전적 분석을 통해 살펴보았다. 이 가운데, 소나무와 쥐똥나무의 생태적 공간관계는 양의 상관관계를 나타낸 반면, 쥐똥나무와 오리나무는 음의 상관관계를 나타내었다. Moran의 *I*값과 표준편차(SND: standard normal deviate)값에 의하면 소나무는 18 m에서 집단구조를 형성한 반면, 쥐똥나무는 12.5 m 간격으로 집단구조가 형성되어 있었다. 오리나무는 명확한 집단구조가 결여되어 있었다. 소나무와 쥐똥나무의 두 종간의 공간구조에 있어, 유전적으로 유의한 상관관계가 형성된 것은 소나무의 수관이 비교적 좁고, 적절한 피음효과를 제공함으로써, 쥐똥나무의 생육에 기여하였기 때문으로 생각된다. 오리나무와 쥐똥나무의 경우, 광합성과 관련한 수광경쟁에서 비교적 넓은 오리나무의 수관 때문에, 두 종간의 동소적 관계가 방해되는 것으로 추정된다.

검색어: 공간적 상관관계, Moran의 *I*값, 소나무, 오리나무, 쥐똥나무

서 론

식물 집단에서 모체는 부동이지만 화분이나 종자 분산에 의해 제한된 공간으로 확산되어 식물 군집의 구조화가 구축되고, 이런 집단내 개체들의 유전적 공간분포는 집단의 다양한 진화에 영향을 끼친다 (Ehrlich and Raven 1969, Dewey and Heywood 1988, Epperson 1995). 이웃간의 상관관계에 대한 간접적인 증거는 교배계에서 얻을 수 있다 (Ellstrand *et al.* 1978). 예를 들면, 해바라기(*Helianthus annuus*)의 여러 집단은 이 종이 자가불화합성 일년생이지만 타가수분율은 1.0보다 작게 나타내는데 이는 곧 근접한 개체 사이의 동계교배의 압력을 받고 있는 셈이다 (Ellstrand *et al.* 1978, Levin 1984). 이런 한 지역에서 관찰된 변수가 이웃 지역에서의 변수와 의존적일 때 Sokal과 Oden(1978)은 “공간적 상관관계(spatial autocorrelation)”라 하였다.

종간 상관관계는 둘 또는 그 이상의 종이 예상된 빈도보다 많거나 적을 때 발생한다 (Roxburgh and Chesson 1998). 이들 상관관계는 같은 분포지나 동일한 환경 요구를 선택할 때를 양의 상관관계(positive autocorrelation), 다른 생태학적 요구를 가질 때를 음의 상관관계(negative autocorrelation)라 한다 (Dale 1977, Dale *et al.* 1991). 이런 상관관계는 성장, 이주, 자연선택 등 여러 과정에 중요한 생태적 특성을 결정하기 때문에 생태학에서는 대단히 중요한 의미가 있다. 생태학적으로 공간구조 연구는, 생물의 집단 형성 여부, 집단의 크기, 다른 종과의 관계 등을 규명하는데 좋은 정보가 되고(Schluter 1984, Rossi *et al.* 1992), 또 식물 집단의 보전 차원에서 어느 집단을 보전하도록 선정할 것인가, 집단의 크기는 어느 정도 할 것인가, 표본추출 간격과 규모를 결정하는데 매우 중요하다 (Levin 1984, Ellstrand *et al.* 1978, Sokal and Oden 1978). 산림학이나

임학에서는 산림육성이나 새로운 조림지 조성에 있어서 중요한 기초자료가 된다. 또한 식물 집단 유전학이나 진화학에서도 자연도태나 선택, 종분화 등의 연구와도 밀접한 연관을 갖는다 (Ehrlich and Raven 1969, Dewey and Heywood 1988, Epperson 1995). 이런 측면에서 목본류의 공간분포 양상에 관한 많은 연구가 있다 (Ogawa *et al.* 1961, Gill 1975, Williams 1975, Ishizuka 1984). 교목의 경우 자연상태에서 생육분포에 따라 일정하거나 임의성이 강한 반면, 관목의 경우는 군집내 이웃 개체간에 상호작용이 보다 강력하게 작용한다 (Nakashizuka and Numata 1982). 즉, 작은 공간에서는 발아시기부터 점차 생장이 이루어질수록 공간확보 등 여러 면에서 경쟁이 따른다. 결국 경쟁에서 생존한 것은 일정하게 된다. 그런데 목본류의 경우 대부분이 줄기 중심의 위치와 높이가 생존연한에 따라 차이가 있어 공간분포가 많이 확산된다. 따라서 줄기와 수관의 중심이 일치하지 않는 경우가 있기 때문에 경우에 따라서는 숲의 진정한 평가가 다르게 나타날 수 있다.

양이나 음의 상관관계에 있다는 사실을 분석하는 방법은 여러 가지로 연구되고 있다. 예를 들면, 상관분석(Greig-Smith 1983), contingency table(Dale *et al.* 1991), 변이 검정(Schluter 1984), 그리고 cross-variograms(Rossi *et al.* 1992) 등을 들 수 있다. 이들 분석에서 내세운 가정은 “각 종이 임의 분포한다면”이라는 조건을 달고 있다. 본 연구에서는 자연 분포조사의 경우 임의성을 사용하였다. 그리고 이들의 결과는 유전적 상관관계에 의한 구조가 임의분포라는 가정이 필요 없는 분석법을 사용하면 보다 명확해진다 (Wright 1978). 이것은 개개의 유전자형(genotype)에는 직접적으로 무관하기 때문에 집단 자생지 파괴 같은 생태학적 변화에도 큰 영향을 받지 않아 어떤 식물집단내 집단구조화의 여부를 보다 명확히 알 수 있는 하나의 지표가 될 것이다.

본 연구에서는 쥐똥나무를 중심으로 중간 상관관계를 살펴보고자 하였다. 첫 번째 조사지역은 소나무, 쥐똥나무, 오리나무 순으로 우점한 지역을 선정하였고, 두 번째 지역은 쥐똥나무가 우점한 지역을 선정하였다. 초본류는 많은 개체(고사리, 사초과, 노루발 등)가 있었지만 두 지역의 빈도차이가 현저하여 배제하였고, 다른 목본류(예를 들면 노간주나무와 진달래, 개웃나무 등)는 빈도가 극히 낮아 배제하였다. 본 연구의 목적은 우리 나라에 흔히 분포하는 목본류 세 종의 상관관계를 밝혀 생태학적 연구에 기여하고자 하였다.

재료 및 방법

재료 및 조사 지역

쥐똥나무(*Ligustrum obtusifolium*)는 낙엽관목이며 수고는 2 m 내외이고 우리 나라, 일본, 대만 등지의 해발 50~700 m에서 자생한다. 관상용이나 공업용, 약용, 그리고 울타리 용으로 적합하여 많이 쓰인다. 소나무(*Pinus densiflora*)는 근연식물이 북반구에 10속 214~250종류가 있으며 북반구의 거대한 침엽수림을 형성하기도 한다. 용도로는 재목, 펄프, 가구, 장식 외에도, 화학적, 의학적 원료, 산소공급, 토사방지, 방풍림으로도 사용되므로 경제적으로 매우 중요하다. 우리 나라의 소나무는 상록 교목이며 암수한포이나 옹화수와 자화수가 다르다 (Huh *et al.* 1997). 우리 나라에는 재래종 7종과 여러 외래종이 도입되어 전국에 분포하고 있는데, 산불이나 벌채 후 재래종 소나무 대신 도입종을 식재하는 경우가 많아 생태적 영역이 줄어들고 있다. 오리나무(*Alnus japonica*)는 낙엽교목이며 수고는 20 m에 달하기도 하지만 본 조사지역에서는 10 m 내외에 있었다. 오리나무는 우리 나라를 비롯한 아시아가 그 원산으로 알려지고 있다 (Furrow 1979, Huenneke 1985). 조사시기는 1996년 4월에서 1998년 3월까지이며 조사 지역은 경상남도 기장군 일광면 청광리 달음산(587.5 m) 일원에서 실시하였다. 쥐똥나무가 소나무와 오리나무와의 상관관계가 있는지를 조사하기 위하여 쥐똥나무가 자생하고 있는 부산광역시 금정구, 동래구, 북구에 걸쳐 광범위한 위치에 있는 금정산의 임의의 10 곳을 택하여 양 또는 음의 상관관계를 확인한 다음 쥐똥나무가 가장 우점한 지역 중의 하나인 기장군 청광리에서 조사하였다.

공간분석

공간적 상관관계는 Ludwig와 Reynolds(1988)의 방법을 사용하여 50 m×50 m의 공간에 표준 2차원(2×2) 분석을 실시하였다. 격자간격은 Epperson과 Allard(1989)가 목본류에 사용한 격자와 동일한 규격인 2.5 m×2.5 m으로 하였다. 종이 독립적이라는 전제하에서 예상된 값을 산출하였으며 또한 종내 임의 분포라는 가정하에서 카이제곱에 의한 유의성 검정을 실시하였다. 수관중심과 줄기중심은 Morisita(1959)의 방법에 의해 I 값으로 나타내었다 (Fig. 1).

집단구조분석

각 개체당 위치와 번호를 부여하여 mapping을 실시하였다. 거리등급은 공간분석에서와 같이 동일한 규격인 2.5 m로 하였다. 각 개체당 잎 0.5 g를 phosphatepolyvinylpyrrolidone 추출액(Soltis *et al.* 1983) 0.05 ml를 가하여 균질화시켰다. 전기영동법은 Soltis 등(1983)의 방법을 밴드의 강도에 따라 변형하여 사용하였다. 효소는 alcohol dehydrogenase(ADH, EC 1.1.1.1), phosphoglucumutase (PGM, EC 2.7.5.1), malate dehydrogenase(MDH, EC 1.1.1.37) 그리고 isocitrate dehydrogenase(IDH, EC 1.1.1.42)이었다. 각 효소시스템에서 추정되는 유전자좌위(locus)를 양극 쪽으로 보다 빠르게 이동하는 밴드 zone을 "1", 그 다음을 "2" 등으로 표시하였으며 각 유전자좌위당 대립 유전자(allele)를 역시 같은 방법으로 "a", "b" 등으로 표시하였다.

대립유전자의 임의 분포에 대한 검정은 공간적 상관관계(spatial autocorrelation) 통계인 Moran의 상관계수 I (Sokal and Oden 1978)를 등급 k 에서 유클리디안 거리 d_{ij} 가 $k-1 \leq d_{ij} < k$ (k 는 1에서 10)를 만족하면 다음 식으로 산출하였다.

$$I(k) = n \sum w_{ij} z_i z_j / W \sum z_i^2$$

n 은 개체수, w_{ij} 는 i 와 j 사이의 행렬의 가중치, $z_i = x_i - \bar{x}$

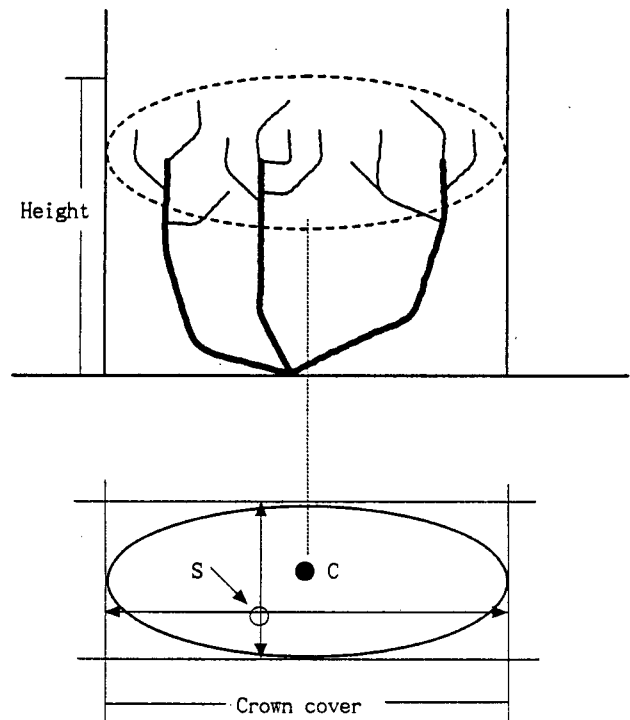


Fig. 1. Schematic representation of the crown cover. The stem base position (S) was set at the origin of the x-y coordinate axes. C indicates the center of crown cover.

(x_i 는 i 에서 변수, \bar{x} 는 x 의 평균), $W = \sum w_{ij}$ 이다. 대립유전자 등급 k 에서 임의 예상 값에서 유의한 편차를 검정하기 위해 표준편차(SND: standard normal deviate), $SND(k) = \{I(k) - u1\} / u2^{1/2}$ 를 사용하였다. $u1 = -1/(n-1)$, $u2$ 는 Sokal과 Oden(1978)의 경우와 같다.

결 과

소나무, 쥐똥나무, 그리고 오리나무의 공간적 상관관계 중 소나무와 쥐똥나무 두 종은 양의 상관관계에 있었다 (Table 1). 예를 들면 생태적 분포에 따른 소나무에 대한 Moran의 상관계수 $I = 0.422 (p < 0.01)$ 이었고, 쥐똥나무의 $I = 0.387$ 이었다. 두 종의 중첩되는 격자 수는 109였고 예상된 격자 수는 96.7이었다. 임의 분포와 독립성에 대한 검정에서 $\chi^2 = 13.836$ 으로 나타났다. $df = 1$ 일 때 임계값은 $\chi^2 = 3.851 (p = 0.05)$ 이므로 두 종이 완전한 임의 분포를 이루고 있는 것이 아니라 공간적 상관관계가 있다. 반면에 쥐똥나무와 오리나무는 임의 분포하는 것이 아니라 유의한 음의 상관관계에 있었다 ($\chi^2 = 30.798$). 임의 분포한다면 36.3개의 격자가 예상될 수 있었지만 실제로는 24격자에 불과하였다. 또한 목부 중심과 수관 중심과의 관계에서 오리나무와 쥐똥나무가 중첩되는 격자에서는 쥐똥나무가 독립적으로 분포할 때의 상층부의 수관이 차이가 있었으며 I 값이 수고에 따라 다른 양상을 나타내었다 (Fig. 2). 반면 소나무와 쥐똥나무는 중심부와 수관의 중심이 일치할뿐더러 I 값이 수고에 따라 유사한 양상을 유지하였으며 편차도 크지 않았다.

다형현상을 나타내지 않은 *Adh* locus와 *Idh-1* locus는 소나무와 쥐똥나무의 집단구조에 기여하지 못하므로 이들에 대한 결과는 배제하였다. 세 종에 대한 상관관계 분석에서 Moran의 I 값은 Table 2, 3, 4에 각각 나타내었고, SND 값은 Fig. 3, 4, 5에 나타내었다. 소나무 집단에서 I 값은 예상 값 $u1$ 에 대한 기준 $I_{0.05}$ 에서 29/110(26.4%)이 유의성을 나타내었다 (Table 2). 이 값에서 양의 유의성은 *Pgm-1a*를 제외하고 등급 8이내에 분포한다. 따라서 유전적으로 유사한 개체가 20 m이내의 공간을 형성한다. 반면 등급 9 이상에서는 *Pgm-1a*를 제외하고 양의 유의성을 나타내는 유전자가 없다. SND는 등급 1에서 대부분의 대립유전자는 양의 값을 갖지만(6 alleles), 등급 2에서는 음의 값을 많이 갖는다 (6 alleles). 등급 3에서도 양의 값을 갖고 유의성은 3 alleles에서 나타내었다. *Idh-2b*, *Idh-2c*, *Pgm-1a*, *Pgm-1c*의

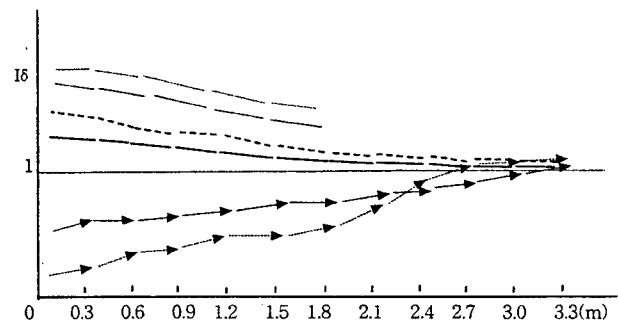


Fig. 2. Schematic patterns of spatial distribution of the crown and stem in a natural mixed forest.

경우 등급 8이내($17.5 < k < 20.0$ m)에서 patch구조를 이룬다. 이는 20 m 이상에서 이웃 patch와 다른 allele를 많이 가지는 것으로 볼 수 있다 (Fig. 3).

오리나무집단에서 I 값은 예상 값 $u1$ 에 대한 기준 $I_{0.05}$ 에서 29/110(26.4%)이 유의성을 나타내었다 (Table 4). 이 값에서 양의 유의성은 등급 4와 9사이에 대부분 분포하지만 단지 5개로 음의 값의 빈도가 훨씬 높다. 따라서 유전적으로 유사한 개체가 특정한 공간을 형성하지 않았다. SND값에서도 이런 경향을 잘 반영하였다 (Fig. 4).

쥐똥나무 집단에서 I 값은 예상 값 $u1$ 에 대한 기준 $I_{0.05}$ 에서 25/110(22.7%)이 유의성을 나타내었다 (Table 3). 이 값에서 양의 유의성은 등급 1에서 8사이에 분포한다. 따라서 유전적으로 유사한 개체가 20 m 이내에서 공간을 형성한다. 특히 *Mdh-1a*(등급 1~7), *Mdh-1b*(등급 2~7), *Pgm-1b*(등급 1~8), *Pgm-2b*(등급 3~9)에서 유의성이 반복된다. 이들의 주기가 6~7등급이므로 15~17.5 m까지 내려갈 수 있음을 시사한다. 쥐똥나무의 SND값은 이런 경향을 잘 반영하였다 (Fig. 5).

고 찰

본 연구 결과 소나무는 사방으로 적어도 직선 거리 18 m 이상의 군집을 형성하고 있어야 공간구조가 형성된다. 이 거리는 소나무의 한 종인 *Pinus contorta* spp. *latifolia* (Epperson and Allard 1989)의 경우 약 20 m이므로 우리

Table 1. Chi-square test of association among three species

<i>L. obtusifolium</i>	<i>P. densiflora</i>				χ^2	<i>A. japonica</i>				χ^2
	Present		Absent			Present		Absent		
	Obs	Exp	Obs	Exp		Obs	Exp	Obs	Exp	
Present	109	96.7	24	36.3	18	33.6	41	25.4	30.798	
Absent	56	68.3	38	25.7	13.836	56	40.4	15		30.6

Obs: Observed value; Exp: Expected value.
 $\chi^2 = 3.841$ for $df = 1$, ($P < 0.05$)

Table 2. Spatial autocorrelation coefficients (Moran's I) of 11 alleles among populations of *Pinus densiflora* for 10 distance classes

Alleles	Class									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Idh-2a</i>	0.004	0.001	0.002	-0.002	-0.009	-0.000	-0.005	-0.004	-0.008	-0.011
<i>Idh-2b</i>	0.012	-0.013	0.000	-0.000	-0.015	-0.047*	0.041*	0.037*	0.030*	-0.000
<i>Idh-2c</i>	0.001	-0.051*	0.044*	-0.049*	-0.025	0.054*	0.102**	0.088**	0.020	-0.031
<i>Mdh-1a</i>	0.123***	0.068**	0.081**	0.022	0.036*	0.005	0.001	0.081**	-0.032	-0.007
<i>Mdh-1b</i>	-0.004	-0.015	-0.007	-0.000	-0.000	-0.001	-0.012	-0.022	-0.047*	-0.077**
<i>Pgm-1a</i>	0.011	0.025	0.048*	0.090**	0.078**	0.067**	0.033	0.120***	0.023	0.004
<i>Pgm-1b</i>	-0.002	-0.000	-0.006	-0.010	-0.011	-0.006	-0.013	-0.007	-0.061*	0.044*
<i>Pgm-1c</i>	0.005	0.002	0.009	0.004	0.022	0.045*	0.063*	0.024	0.017	0.022
<i>Pgm-2a</i>	0.013	0.006	0.011	0.000	-0.005	-0.001	-0.007	-0.011	-0.027	-0.008
<i>Pgm-2b</i>	-0.016	-0.001	-0.012	-0.000	-0.007	-0.025	-0.003	-0.019	-0.019	-0.021
<i>Pgm-2c</i>	-0.039*	-0.076*	-0.034*	-0.025	-0.004	-0.026	-0.001	-0.004	-0.019	-0.036

* $P < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $P < 0.001$.**Table 3.** Spatial autocorrelation coefficients (Moran's I) of 11 alleles among populations of *Ligustrum obtusifolium* for 10 distance classes

Alleles	Class									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Idh-2a</i>	0.003	0.048	0.042*	0.012	0.017	0.039	0.037	0.007	-0.004	0.003
<i>Idh-2b</i>	-0.005	-0.001	-0.013	0.027	0.015	0.026	0.019	0.034	0.040	-0.005
<i>Idh-2c</i>	0.108***	0.078**	0.092**	0.071**	0.020	0.003	0.006	0.026	0.098**	0.063*
<i>Mdh-1a</i>	0.077**	0.006	0.044*	-0.010	0.014	0.103***	0.074**	0.032	0.025	-0.004
<i>Mdh-1b</i>	0.015	0.088**	0.001	-0.011	0.015	0.009	0.074**	0.067**	0.027	0.034
<i>Pgm-1a</i>	-0.012	-0.023	-0.029	-0.036	-0.031	0.022	0.010	0.007	-0.070*	-0.065*
<i>Pgm-1b</i>	0.066*	0.014	0.018	0.000	0.017	0.025	0.028	0.072**	0.020	0.001
<i>Pgm-1c</i>	0.021	0.032	0.026	0.009	0.007	0.005	0.019	0.044	0.020	0.011
<i>Pgm-2a</i>	0.034	0.033	0.006	0.035	0.002	0.037	0.042*	0.016	0.002	-0.012
<i>Pgm-2b</i>	0.035	0.044*	0.056*	0.093**	0.078**	0.032	0.045*	0.020	0.073**	0.081**
<i>Pgm-2c</i>	0.031	0.012	0.003	0.001	0.033	0.005	0.007	0.004	0.026	0.011

* $P < 0.05$; ** $p < 0.01$.**Table 4.** Spatial autocorrelation coefficients (Moran's I) of 11 alleles among populations of *Alnus japonica* for 10 distance classes

Alleles	Class									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Idh-2a</i>	0.012	0.015	0.001	0.042	-0.011	-0.037	0.000	-0.002	-0.024	0.002
<i>Idh-2b</i>	0.002	-0.044	0.000	-0.012	0.002	0.014	-0.022	-0.077**	-0.024	0.026
<i>Idh-2c</i>	-0.062*	-0.015	0.010	0.021	-0.033	-0.024	-0.017	0.027	-0.001	0.008
<i>Mdh-1a</i>	0.030	0.017	0.023	0.044	0.028	0.041	-0.012	0.023	-0.006	0.005
<i>Mdh-1b</i>	0.001	-0.041	-0.033	-0.009	-0.029	0.013	-0.000	0.014	0.007	0.038
<i>Pgm-1a</i>	-0.026	-0.039	-0.087**	-0.102***	-0.075**	-0.074**	-0.068*	-0.023	-0.003	-0.017
<i>Pgm-1b</i>	-0.015	-0.088**	-0.074**	-0.098**	-0.107***	-0.055*	0.023	0.057*	0.026	0.031
<i>Pgm-1c</i>	-0.022	-0.024	-0.019	0.065*	-0.021	0.025	-0.028	-0.018	-0.007	0.004
<i>Pgm-2a</i>	0.024	0.045*	0.029	0.036	-0.024	0.026	-0.054*	-0.066*	0.025	-0.045*
<i>Pgm-2b</i>	-0.125***	-0.099**	-0.107***	-0.086**	-0.043	-0.012	0.034	0.048	0.052*	0.027
<i>Pgm-2c</i>	-0.034	-0.067**	-0.029	-0.084**	-0.069*	-0.082**	0.032	0.072**	0.003	0.061

* $P < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $P < 0.001$.

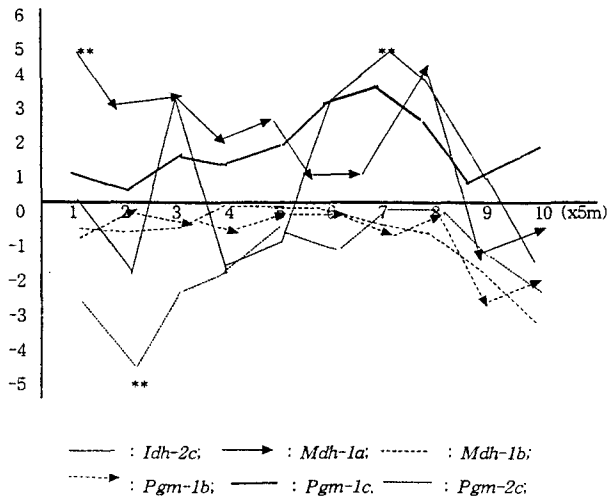


Fig. 3. Correlograms of autorrelation statistics for *P. densiflora* as a function of distance. Asterisks show significance at the 5% (*) and 1% (**) level, respectively.

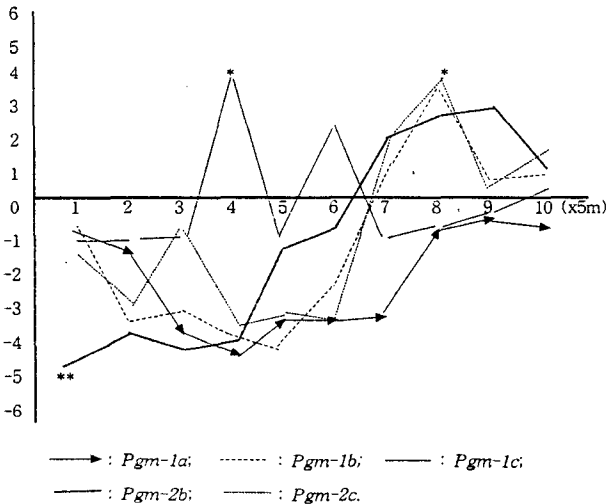


Fig. 4. Correlograms of autorrelation statistics for *A. japonica* as a function of distance. Asterisks show significance at the 5% (*) and 1% (**) level, respectively.

나라 재래종 소나무가 약간 짧다. 이런 차이는 *Pinus contorta* 종의 타가수분율이 거의 1.0에 근접한 반면 재래종 소나무는 이보다 약간 낮다 (Huh et al. 1997). 한편, 종자 분산보다는 화분분산으로 유전자의 이동이 이루어진다고 볼 수 있다. 그런데 화분분산 거리는 종자분산거리보다 일반적으로 짧다고 알려져 있다 (Levin and Kerster 1974, Hamrick and Godt 1989). Schaal(1980) 역시 유전자 확산 거리가 화분이나 종자의 확산거리보다 훨씬 크다는 것을

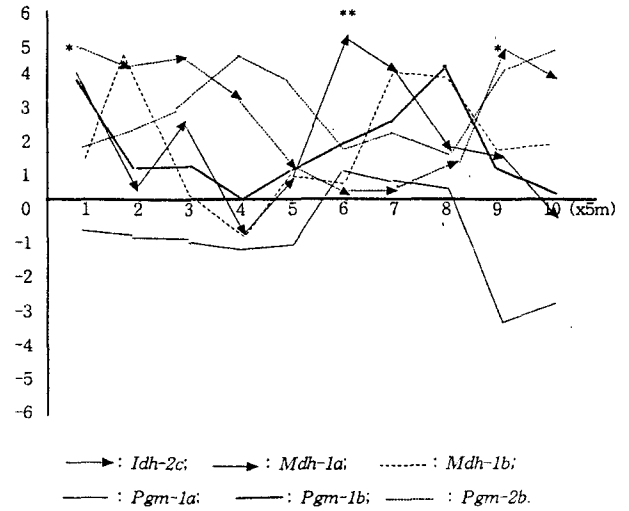


Fig. 5. Correlograms of autorrelation statistics for *L. obtusifolium* as a function of distance. Asterisks show significance at the 5% (*) and 1% (**) level, respectively.

알아내었고, 여러 연구 결과 화분이나 종자의 확산은 교배에 의해 집단구조가 형성되어 있음을 알아내었다 (Price and Waser 1979, Waser and Price 1983, Levin and Kerster 1974). 또한 우리 나라는 인위적 요인이 크게 작용한 경우일 수도 있는데 그것은 화목용으로 소나무가 많이 이용되었기 때문일 것이다. 솔잎이나 솔방울, 솔가지, 심지어 소나무 전체를 벌목하여 이동시킴으로써 화분분산보다는 종자분산이 많이 이루어진다. 아니면 처음부터 *P. densiflora* 자체가 *P. contorta*보다 gene flow가 낮은 것인지도 모른다. 여하튼 소나무는 이런 공간구조를 가지고 있기 때문에 우리 나라에서 오랫동안 자생해온 재래종 소나무의 생태적 지위가 위협받고 있는 한 요인으로 작용했을 것이다 (Huh et al. 1997).

Bonferroni의 기준치(Sakai and Oden 1983)에 따르면 다형현상을 나타내는 대립유전자좌위 11개중에서도 집단 공간구조에 유의한 유전자좌위는 소나무의 경우는 *Idh-2b* 등 5개(45.5%)였고, 쥐똥나무는 *Idh-2a* 등 7개(63.6%)였다. 반면에 오리나무는 *Pgm-2a*뿐으로 19.1%였다. 이런 결과로 소나무는 오리나무보다는 제한된 지역내에서 집단구조가 발달하지만 쥐똥나무보다는 명확한 집단구조를 보이지 않는다. 이것은 조사된 지역의 범위가 협소하여 수관이 채집 등급보다 커서 겹치는 부분이 있고 gene flow가 넓게 형성되기 때문일 것이다. 식물 종에서 gene flow가 너무 높으면 유전적 분화를 방지하고 집단내 현저한 공간 구조를 결여시킨다 (Maki and Masuda 1994). 보통 침엽수의 화분이나 종자분산은 예상된 값보다 크다 (Epperson 1995, Knowles et al. 1992). 쥐똥나무는 소나무에 비해 집단구조가 명확하

지만 다른 타가수분이 이루어지는 식물 중에 비해서는 약하다. 이것은 쥐똥나무가 음식식물로 다른 교목 아래에서 잘 자라는 관목이므로 소나무나 오리나무 아래에서 타가수분에 의한 화분이나 종자확산이 이루어지기 때문에 곤충에 의해 유전자의 이동이 이루어지기 때문이다. 다른 완전히 타가식물보다 집단구조가 약한 것은 실생법외에 삽목법이나 분주법 등 여러 번식방법과 조경이나 울타리 등 인위적 이동이 자연적인 집단구조를 방해하기 때문일 것이다. 그럼에도 불구하고 쥐똥나무가 patch구조를 가지며 소나무와 공간적 상관관계를 나타낸 것은 동소적 관계에 있다고 볼 수 있다. 즉, 소나무가 17.5~20.0 m 이상의 군집을 형성하고 있어야 그 그늘에서 쥐똥나무가 성장할 수 있는 충분조건이 된다. 그러나 오리나무와 쥐똥나무는 동소적 관계를 나타내지 않는 이유로는 두 종의 수관이 상당히 많이 겹치기 때문이다. 특히, 오리나무는 뿌리를 통한 영양변식이 이루어지므로 소나무 보다 넓은 생육면적을 가지며(Huenneke 1985), 침엽수인 소나무에 비해 넓은 잎을 가진 활엽수이므로 쥐똥나무의 광합성에 많은 제약이 수반된다.

또 다른 이유로는 오리나무는 지면 혹은 지상 1 m 이내에서부터 여러 갈래로 중심줄기가 구분이 안될 정도로 분지되므로(보통 2~3개의 원줄기) 이들 수관 범위내에서는 다른 수목이 성장할 수 없게 된다. 반면 소나무는 원줄기는 그대로 자라고 측지의 분지는 지상부로부터 높아지게 되고(소나무는 최하층의 측지아래에서는 오리나무보다 결가지의 생장이 활발하지 않음), 하층부의 측지는 상층부의 측지가 많이 뻗으면 고사되는 경우가 많다. 따라서 지면과 최하층 사이의 공간이 확보되므로 소나무에 의한 알레로파시(타감작용)가 없다면 많은 음식 식물들이 생육할 수 있다. 그 종이 반드시 쥐똥나무일 수는 없지만 다만 본 조사를 중심으로 남부지역의 쥐똥나무 군락에서 소나무와 양의 상관관계가 현저하고 오리나무와는 반대의 경향을 보였다.

인용문헌

- Dale, M.R.T. 1977. Graph theoretical analysis of the phytosociological structure of plant communities: the theoretical basis. *Vegetatio* 34: 137-154.
- Dale, M.R.T., D.J. Blundon, D.A. MacIsaac and A.G. Thomas. 1991. Multiple species effects and spatial autocorrelation in detecting species associations. *Journal of Vegetation Science* 2: 635-642.
- Dewey, S.E. and J.S. Heywood. 1988. Spatial genetic structure in a population of *Psychotria nervosa*. I. Distribution of genotypes. *Evolution* 42: 834-838.
- Ellstrand, N.C., A.M. Torres and D.A. Levin. 1978. Density and the rate of apparent outcrossing in *Helianthus annuus* (Asteraceae). *Syst. Bot.* 3: 403-407.
- Epperson, B.K. 1995. Fine-scale spatial structure: correlations for individual genotypes differ from those for local gene frequencies. *Evolution* 49: 1022-1026.
- 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.
- Ehrlich, P.R. and P.H. Raven. 1969. Differentiation of populations. *Science* 165: 1228-1232.
- Furlow, J.J. 1979. The systematics of the American species of *Lanus* (Betulaceae). *Rhodora* 81: 1-121.
- Gill, D.E. 1975. Spatial patterns of pines and oaks in the New Jersey Pine Barrens. *J. Ecol.* 63:291-298.
- Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative Plant Ecology*. Third edition. Blackwell Scientific, Oxford. UK.
- Hamrick, J.L. and M.J.W. Godt. 1989. Allozyme diversity in plant species. In A.D.H. Brown, M.T. Clerg, A.L. Kahler and B.S. Weir (eds.), *Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources*. Sinauer, Sunderland. MA. pp. 43-63.
- Huh, M.K., J.S. Lee and H.W. Huh. 1997. Allozyme variation and genetic structure of pine, *Pinus desiflora*, populations in Korea *Korean J. Genetics* 19: 277-287.
- Huenneke, C.H. 1985. Spatial distribution of genetic individuals in thickets of *Alnus incana* ssp. *rugosa*, a clonal shrub. *Am. J. Bot.* 72: 152-158.
- Ishizuka, M. 1984. Spatial pattern of trees and their crowns in natural mixed forests. *Jap. J. Ecol.* 34: 421-430.
- Knowles, P., D.J. Perry, and H.A. Foster. 1992. Spatial genetic structure in two tamarack (*Larix laricina*) populations with differing establishment histories. *Evolution* 46: 572-576.
- Levin, D.A. and H.W. Kerster. 1974. Gene flow in seed plants. *Evol. Biology* 7: 139-220.
- Levin, D.A. 1984. Inbreeding depression and proximity-dependent crossing succession in *Phlox drummondii*. *Evolution* 38: 116-127.
- Ludwig, J.A. and J.F. Reynolds. 1988. *Statistical Ecology*. John Wiley and Sons, New York. USA.
- Maki, M. and K. Masuda. 1994. Spatial genetic structure within two populations of self-incompatible perennial, *Chionographis japonica* var. *japonica* (Liliaceae). *J. Plant Res.* 107: 283-287.
- Morishita, M. 1959. Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Ser. E (biol.)* 3: 65-80.
- Nakashizuka, T. and M. Numata. 1982. Regeneration process of climax beech forests. I. Structure of a beech forest with the undergrowth of *Sasa*. *Jap. J. Ecol.* 32: 57-67.

- Ogawa, H., K. Yoda and T. Kira. 1961. A preliminary survey on the vegetation of Thailand. *Nature and Life in Southeast Asia* 1: 121-157.
- Price, M. and N. M. Waser. 1979. Pollen dispersal and optimal outcrossing in *Delphinium nelsoni* *Nature* 277: 294-297.
- Rossi, R.E., D.J. Mulla, A.G. Journel and E.H. Franz. 1992. Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs* 62: 277-314.
- Roxburgh, S.H. and P. Chesson. 1998. A new method for detecting species associations with spatial autocorrelated data. *Ecology* 79: 2180-2192.
- Sakai, A.K. and N.L. Oden. 1983. Spatial pattern of sex expression in silver maple (*Acer saccharinum* L.): Morista's index and spatial autocorrelation. *Am. Nat.* 122: 489-508.
- Schaal, B.A. 1980. Measurement of gene flow in *Lupinus texensis*. *Nature* 284: 450-451.
- Schluter, D. 1984. A variance test for detecting species associations, with some applications. *Ecology* 65: 998-1005.
- Sokal, R.R. and N.L. Oden. 1978. Spatial autocorrelation in biology 1. Methodology. *Biol. J. Linn. Soc.* 10: 199-228.
- Soltis, D.E., C.H. Haufler, D.C. Darrow and G.J. Gastony. 1983. Starch gel electrophoresis of ferns: A compilation of grinding buffers, gel and electrode buffers, and staining schedules. *Am. Fern J.* 73: 9-27.
- Waser, N.M. and M. Price. 1983. Optimal and actual outcrossing in plants, and the nature of plant pollinator interactions. In C.E. Jones and R.J. Little (eds.), *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, N.Y. pp. 341-360.
- Williams, G.B. 1975. Pattern and seral composition in an old-growth beech-maple forest. *Ecology* 56: 727-731.
- Wright, S. 1978. *Evolution and the Genetics of Populations*. Vol. 4. Variability within and among Natural Populations. Univ. Chicago Press, Chicago, pp. 580.

(1999년 3월 25일 접수)

Three Species Associations with Spatial Autocorrelation Analysis in Community

Huh, Man Kyu, Hong Wook Huh and Chang Ho Kim*

Department of Biology Education, Pusan National University

*Department of Life Science, Silla University**

ABSTRACT: The spatial distribution of allelic frequencies was studied in the natural population of three species (*Ligustrum obtusifolium*, *Alnus japonica*, and *Pinus densiflora*). The distributional patterns of the crown-cover centers were compared between two populations in forests. *L. obtusifolium* and *P. densiflora* showed a significantly positive spatial autocorrelation as measured by Moran's *I*. In *P. densiflora*, the genetic similarity was shown by individuals within up to a scale of 18 m distance and this is partly due to combination of pollen dispersal and long distance seed dispersal by wind or men. In *L. obtusifolium*, population structure in the distribution of allelic frequencies is related to mating systems and is consisted of a scale of 12.5 m intervals. No spatial structuring of allele frequencies was found for polymorphic enzyme loci within a natural population of *Alnus japonica*. The results also indicate that positive associations between *L. obtusifolium* and *P. densiflora* can occur when both select the same habitat or have the same environmental requirements.

Key words: *Alnus japonica*, *Ligustrum obtusifolium*, Moran's *I*, *Pinus densiflora*, Spatial autocorrelation
