

五臺山 전나무林의 숲틈에서 發生된 전나무 稚樹들의 空間的 遺傳構造¹

洪庚洛^{2*} · 崔永哲² · 康範龍² · 洪錦杓²

Spatial Genetic Structure of Needle Fir(*Abies holophylla*) Seedlings on the Forest Gap Within a Needle Fir Forest at Mt. Odae in Korea¹

Kyung-nak Hong^{2*}, Young Cheol Choi², Bum-Yong Kang² and Yong-Pyo Hong²

要　　約

본 연구는 오대산의 전나무 老齡林分내 숲틈에서 발생된 1~2년생 전나무 치수(416개체)의 공간적 유전구조를 파악하기 위하여 ISSR(inter-simple sequence repeats) 표지자 분석을 실시하였다. 대상 숲틈의 크기는 1,500m²(50m×30m)로 전나무이외 수종의 상층임관 일부와 중·하층임관이 제거되고, 전나무 성목은 立木枯死 혹은 수세가 불량한 상태이다. 31개의 다형성 ISSR 표지자를 이용한 공간의 자기 상관성분석에서는 15.6m이내에 유전적 동질성을 갖으며, 이후 31.2m까지는 임의분포를 나타내었다. 숲틈내 전나무 성목의 평균수고(21.1m), 종자의 산포범위, 성목간 평균거리(23.7m)를 고려할 때, 전나무 치수의 유전적 군락 크기(genetic patch size)는 모수의 분포밀도에 따라서 제한받는 것으로 추정된다. 치수 산포에 대한 방향성 파악을 위하여 유전적 거리를 이용한 다차원척도법의 형상좌표를 '유전적 형상(genetic configuration)'으로 설정하고, 이를 이용한 분산도분석을 실시하였다. 지향성 분산도에서는 동서방향으로 거리의 증가에 따라 치수간 유전적 동질성이 계속 감소하는 것으로 나타났다. 오대산 전나무림의 막대한 종자생산량과 조사구내 치수 발생수의 임의분포와 林床의 균일성을 고려하면, 이러한 전나무 치수의 유전적 방향은 모수간 충실을 차이나 국소환경보다는 종자 산포의 방향성에 따른 것으로 생각된다.

ABSTRACT

The spatial genetic structure of Needle fir(*Abies holophylla* Max.) seedlings on forest gap within a Needle fir forest at Mt. Odae in Korea was analyzed on the basis of ISSR(inter-simple sequence repeats) marker analysis. The gap size was 1,500m²(50m×30m), and we sampled 416 one- or two-year-old seedlings by 2m intervals. Some trees at the upper crown layer except Needle firs and all trees at the middle and lower crown layers were removed, and Needle firs at the upper crown layer showed very weak growth strength or to be withering to death. The results of spatial autocorrelation using 31 polymorphic ISSR markers revealed that it was genetically homogeneous within spatial distance of 15.6m and the randomness of genetic distribution was from 15.6m to 31.2m. The genetic patch size of seedlings in forest gap might be restricted by the density of mother trees, making allow for the average height of adult Needle firs, the seed dispersal area, and the average distance between adults. For the directionality of seedling distribution, we investigated the variography using 'genetic configuration' which was the value of configuration in Multidimensional Scaling by genetic distance. In directional variogram, the increment

¹ 接受 2001年 7月 12日 Received on July 12, 2001.

審查完了 2001年 8月 24日 Accepted on August 24, 2001.

² 林業研究院 遺傳生理科 Div. Genetics and Physiology, Korea Forest Research Institute, Suwon 441-350, Korea.

* 연락저자 E-mail : honeutal@chollian.net

of spatial distance from East to West direction was inversely proportional to genetic homogeneity. We presumed that this anisotropy of seedling distribution at this forest gap resulted from the directionality of seed dispersal rather than the difference of fecundity between mother trees or the microhabitat variation, taking the evenness of forest floor condition, a vast seed production and the random distribution of seedlings at the studied site into consideration.

Key words: *Abies holophylla, seedling, forest gap, ISSR marker, spatial genetic structure*

서 론

광활한 나지에서는 초기에 성공적으로 정착하는 개체의 창시자효과(founder effect)에 의해 그 숲의 유전구조가 결정되지만, 이미 이루어진 숲에서는 산림생태계의 교란(disturbance)과 갱신주기(regeneration cycle)에 따라서 수종 구성이 달라지고(Platt and Strong, 1989), 이런 과정에서 숲의 국소적 유전구조도 달라지게 될 것이다. 極相林 수종의 純林에서는 교란에 의한 숲틈(forest gap)이 발생하더라도 우점종에 의해 다시 재생이 될 확률이 매우 높기 때문에(Runkle, 1989; Connell, 1989; 이창석, 1995), 만일 순림에서 숲틈이 생성되면 주변 모수의 공간분포, 종자나 화분의 비산, 치수의 활착 등에 따라서 집단의 유전구조를 달리하게 될 것이다(Epperson, 1992). 그리고 전나무와 같은 침엽수에서는 대량생산되고 확산이 잘되는 화분보다는 비교적 이동성이 제한되는 종자나 숲틈의 공간적 유전구조(spatial genetic structure)를 결정짓는 주요 요인이 될 수 있다(Epperson and Allard, 1989). 그러나 실제 산림조사에서 막대한 종자 비산을 일일이 추적하거나 치수 단계에서 起源(母樹)을 밝히는 일은 쉽지 않았다(Hutchings, 1997).

상록침엽교목인 전나무(*Abies holophylla*)는 내음력이 강하고, 深根性으로 비옥한 適潤地에서 성장이 우수하며, 비교적 천연갱신이 잘되는 극상림 수종으로 한반도 전역에 분포하는데(김지홍, 1992), 특히 오대산 일대의 전나무 숲은 분포밀도나 생육상태가 매우 우수한 지역으로 알려져 있다(이경재 등, 1996; 안진권, 1997). 전나무 집단의 RAPD(randomly amplified polymorphic DNAs) 분석에 의한 유전적 분화(집단간 분화=19.8%)는 近緣種인 구상나무(21.9%)나 분비나무(21.5%)에 비하여 다소 낮게 나타났으며(김인식, 1998), 동위효소분석($F_{ST}=0.062$; 안진권, 1997)에서는 *Abies* 屬의 평균적 분화($G_{ST}=0.063$)와는 비슷한 수준이

나(Hamrick 등, 1992), 소나무(동위효소 $F_{ST}=0.038$)나 잣나무($F_{ST}=0.050$)등에 비하면 높은 것으로 보고되었다(Kim 등, 1994). 이와 같이 우리나라에서 전나무 집단의 유전적 분화나 지리적 다양성에 대한 연구는 수행되었으나, 전나무 단일 집단내 유전구조(genetic patch dynamics)나 숲틈의 유전적 구조에 대한 연구는 이루어진 적이 없다.

본 연구는 ISSR(inter-simple sequence repeats) 표지자를 이용하여 오대산 전나무 老齡林分에 인공적으로 생성된 숲틈에서 발생된 치수의 공간적 유전구조를 분석하여, 전나무림의 갱신주기(regeneration cycle)에서 치수의 유전적 분포에 미치는 영향인자에 대하여 알아보기자 수행되었다.

재료 및 방법

전나무 조사지는 강원도 평창군 진부면 소재 五臺山 月精寺 부근 전나무림내의 약 1,500m²(50m × 30m) 정도의 林內 裸地로써(해발고 670m, 37° 43' 45", 128° 35' 50"), 임내 휴식터 조성을 위해 1996년에 상층임관 일부와 중층 이하를 완전 제거하였다. 전나무 치수에 대한 조사는 1998년 5월 25일에 실시하였는데, 조사지에 2m 간격으로 총 416개(26×16) 조사점을 선정하였다. 각 조사점에서 반경 30cm의 원안(0.283m²)에 들어있는 5cm 이하의 치수 數를 조사하고, 유전변이 분석을 위하여 무작위로 한 개의 치수를 채취하고, 만일 반경 30cm 이내에 존재하는 치수가 없을 경우에는 가장 가까운 곳에 있는 치수를 채취하였다. 그리고 치수의 발생상태를 비교하기 위하여 조사구에서 각각 150m, 400m 떨어진 지역에 방형구(20m × 20m)를 설정하여 성목과 치수의 수를 조사하였다.

치수의 total DNA 분리 및 ISSR PCR(polymerase chain reaction) 조건은 홍경낙 등(2000)의 방법과 동일하였는데, 4개의 ISSR primer(UBC

SSR Primer No. 811, 822, 836, 846)에서 얻은 47개의 증폭산물중 다형성이 있는 31개(선발수준 95%) ISSR 표지자를 분석에 이용하였다(Figure 1). 공간의 자기상관성(spatial autocorrelation)은 SGS 프로그램(Degen, 2000), 분산도분석(variography)은 VARIOWIN 프로그램(Pannatier, 1996), 기타 자료분석은 SAS/STAT 프로그램(ver 6.12; SAS Institute Inc., 1996)을 사용하였다. 분석에 이용된 Tanimoto의 유전적 거리(genetic distance)와 반분산도(semivariogram; $\gamma(h)$)는 다음과 같다.

$$D_T = 1 - \left(\frac{c}{a + b - c} \right)$$

D_T : 개체 A와 개체 B 간의 Tanimoto distance

a : 개체 A에 존재하는 ISSR 증폭산물의 수

b : 개체 B에 존재하는 ISSR 증폭산물의 수

c : 개체 A와 개체 B에 공통으로 존재하는 ISSR 증폭산물의 수

$$\gamma(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{i=1}^{N(h)} [z(x_i) - z(x_i + h)]^2$$

$\gamma(h)$: 반분산도(semivariogram)

h : 표본간격(separation vector)

$N(h)$: 거리 h 에 의해 분리된 표본점쌍

$z(x_i)$: 관측점(break point) x_i 에서 측정된 변량

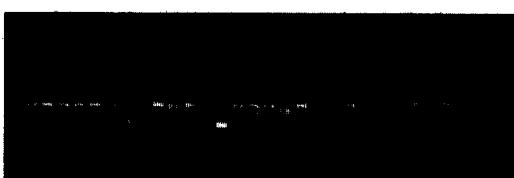


Figure 1. ISSR profiles of total DNAs, isolated from *Abies holophylla* seedlings, amplified with UBC SSR Primer No. 811. The 'M' is molecular size marker as 500bp to 1,300bp by 100bp.

결과 및 고찰

1. 조사지의 입분 구성

본 연구는 오대산 월정사 부근의 전나무 老齡林分(이경재 등, 1996)을 대상으로 이루어졌는데, 조사구는 휴식터 조성을 위해 간벌이 이루어진 정방형 지역으로 상층 수종 일부와 중층 이하 개체들이 제거되었으며, 전나무 성목은 樹勢가 극히 약화되어 있거나 이미 말라죽은 '立木枯死形(전나

무 성목의 27%)' 숲틈 몇 개가 겹쳐져 있는 상태였다. 조사구내 상층임관을 이루고 있는 전나무의 평균수고는 21.1m(표준편차=9.0m), 평균흉고직경은 44.6cm(표준편차=23.4cm), 상대밀도는 77.6%로 나타났으며, 기타 고로쇠나무와 잣나무, 당단풍, 느릅나무, 신갈나무, 돌배나무 등이 상층임관을 이루고 있다. 조사구에 이루어졌던 상층 수종에 대한 간벌강도와 대상수종을 추정하기 위하여 조사구내에 20m×20m 크기의 방형구를 20번 모의 설정한 결과(방형구내 평균 출현빈도=전나무 8.3개체, 기타 수종 2.4개체)를 조사구에서 150m 떨어진 곳에 설치한 방형구 조사결과(임목육종연구소, 1997; 방형구내 출현빈도=전나무 8개체, 기타 수종 12개체)와 비교할 때 전나무 이외의 기타 수종이 주로 간벌된 것으로 추정된다.

조사구내 416개 조사점(0.283m^2)에서 5cm 이하 치수의 평균수는 4.7개(표준오차=4.8)로, ha당 165,618개의 치수가 발생하였다(Table 1). 비록 5cm 이하 치수 조사수가 당년 발생한 치수와 2년생 치수를 합한 것이지만, 일년생 치수의 생존율이 매우 낮다는 점(일본전나무 *Abies firma*의 경우 1년간 생존율은 41.2%; Angeles-Perez and Sakimoto, 1999)을 감안한다면, 조사구내에 발생한 치수의 수는 일년생 치수만을 조사한 주변의 대조구(숲틈; 24,000개/ha)나 오대산 전나무림

Table 1. The number of individuals per hectare belongs to three crown layers and the seedling stage, which height are less than 5cm, of *Abies holophylla* in Mt. Odae.

No of trees per hectare	The studied site	Gap area		Non-gap area		
		Nearer site ^a	Farther site ^b	Nearer site	Farther site	Overall in Mt. Odae ^c
At upper crown	208	225	325	200	200	240
At middle crown	-	250	75	325	125	398
At lower crown	-	200	0	150	25	698
At seedling stage(>5cm)	165,618	24,000	11,250	14,000	32,000	25,525

^{a,b} : Nearer(or farther) site from the studied site than other one, which distance is about 150m (or 400m).

^c : Average of 20 sites on Mt. Odae (Korean Forest Genetic Research Institute, 1997)

의 전체 평균(비숲틈; 25,525개/ha)에 비하여 매우 높았다. 이러한 치수 발생량의 차이는 *Abies amabilis* 경우와 같이 숲틈의 크기와 치수 발생수의 일반적인 비례관계에 의한 증가현상(Gray and Spies, 1996; Clark 등, 1999)과 더불어 오대산 전나무림내에 충분한 수의 천연하종이 이루어지고 (평균 328,719粒/ha; 임목육종연구소, 1997), 휴식터 조성을 위해 바닥을 다지는 과정에서 草種이나 기타 수종이 제거되고, 중·하층의 임판이 완전 소거되었을 뿐 아니라 상층임관에서도 기타 수종이 제거되는 등 오대산의 다른 지역에 비하여 전나무 치수의 발생과 생존에 유리한 조건이 갖추어졌기 때문으로 추정된다(Canham, 1989; Chung, 1996).

2. 전나무 치수의 공간적 유전구조

1) 유전적 군락의 크기(genetic patch size) 와 공간의 자기상관성(spatial autocorrelation)

숲틈의 전나무 치수 416개에 대한 31개 ISSR 표지자에 대한 Tanimoto의 유전적 거리를 구하고, 치수의 공간분포에 따른 유전구조를 알아보고자 공간의 자기상관성 분석을 실시하였다. 치수의

임의분포(randomness)를 가정한 Tanimoto의 유전적 거리는 평균 0.454였으며, 1,000회의 permutation 분석에 의해 형성된 신뢰구간에 대하여 유의성을 판별하였다. 거리간격(distance interval; 홍경나 등, 2001)을 3.9m로 조정하여 분석한 결과에서 5% 유의수준에서는 11.7~15.6m까지, 10% 유의수준에서는 19.5m 이내에 존재하는 치수간에 유전적 동질성을 나타내었으며, 15.6m~31.2m(5% 유의수준)까지는 임의분포를, 31.2m가 넘어서는 거리에 분포하는 개체간에는 유전적 이질성을 보였다(Figure 2).

본 조사지의 전나무 평균수고(21.1m)와 종자의 90%이상이 반경 50m 이내에 떨어지는 전나무類의 종자 산포범위(Franklin and Smith, 1974)와 비교하면 치수의 유전적 군락 크기(15.6m)는 매우 작은데, 이러한 이유는 전나무 성목의 개체간 평균거리(23.7m; 표준오차=11.6m)와 분포밀도(208 본/ha)에 크게 영향을 받기 때문으로 생각된다. 즉, 모수에서 거리가 멀수록 다른 모수에서 기원한 치수가 차지하는 비율이 점차 늘어나고, 이와 비례하여 유전적 동질성을 갖는 군락은 작게 계산되므로(Epperson, 1992), 숲틈의 전나무 치수에서 유전적 군락 크기가 모수의 분포밀도에 의해 제한받게 되는 것이다. 숲틈에서 생성된 치수의 유전적 구조는 생육단계를 거치면서 겪게되는 경쟁과 간접에 의해서 성목 집단에서는 변화된 공간적 유전구조를 나타내게 될 수 있으므로(Epperson and Alvarez-Buylla, 1997), 치수 집단의 유전구조가 성목 집단을 곧바로 규정하지는 않겠지만, 본 연구에서 제시된 오대산 전나무 치수의 유전적 군락 크기가 천연하종을 위한 母樹 선정에서 개체간 최소 거리의 설정기준으로 합당하리라 생각한다.

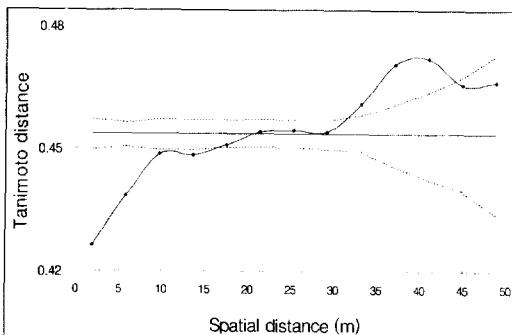


Figure 2. Distogram, which distance classes have each 3.9 meter intervals, for 416 seedlings on the forest gap at *Abies holophylla* stand in Mt. Odae on the basis of thirty-one ISSR markers. The solid curve indicates the observed value of Tanimoto distance, the horizontal line indicates the random spatial structure at which Tanimoto distance is 0.454, and two dotted curves indicate the upper and the lower confidence limits of 95% estimated from 1,000 permutations, respectively.

2) 유전적 분포의 방향성과 分散圖分析 (variography)

(1) 유전적 형상(genetic configuration)

多數의 유전적 표지자(genetic marker)를 이용할 경우에 각 개체의 유전적 위치를 단일값(대표값)으로 표현하기가 어려웠기 때문에 각 표지자마다 각각 분석을 수행하거나(Degen and Scholz, 1998), 연구자가 임의로 유전자형(genetic type)을 결정하고 분석(Dow and Ashley, 1999)하는 등 주관적 요소가 많았다. 그래서 본 연구에서는 31개 ISSR 표지자를 이용해서 얻어진 유전적 거리(Jaccard's genetic distance)에 대한 다차원척도

법(Multidimensional Scaling)의 1차원 형상좌표(configuration)를 구하여 각 개체의 고유한 '유전적 형상(genetic configuration)'으로 설정하고, 이 값을 전나무 치수의 공간적 유전구조를 파악하기 위한 분산도분석(variography)에 이용하였다.

숲틈의 전나무 치수 416개에 대한 ISSR 분석 결과에 대한 다차원척도법의 부적합도(badness-of-fit)는 0.47로 매우 불량한데, 이러한 불량도는 본 연구에서 다차원척도법에 이용된 유전적 거리의 수(86,320개)가 막대한데 비하여 차원축소(1차원)가 많은데서 생기는 정보의 손실로 인한 통계적 문제에 해당한다(최용석, 1995). 그러나 비록 다차원척도법에 의해 양질의 통계치를 추정하는데는 어려움이 있다하더라도, 본 연구에 사용된 31개 ISSR 표지자의 주요인분석에서 제1주요인의 설명력이 7.2%, 제2주요인에서 5.2%로 상위 10개 주요인의 누적 설명력이 46.0% 밖에 되지 않아서 유전적인 경향을 좌우할 수 있는 요인을 추출할 수 없는 상황에서는, ISSR 표지자가 보여주는 치수들의 유전적 구조에 대한 변화방향을 조사하기에는 다차원척도법에서 생성된 유전적 형성이 유용하다고 생각된다.

(2) 분산도(variogram)

숲틈의 전나무 치수 416개에 대한 유전적 형상을 이용한 분산도(variogram)를 분석하였는데, 조사구의 장축 방향은 북동(N45E)향, 단축은 북서(N45W)향이며, 표본점간의 거리에 해당하는 lag space는 3m로 조정하였다. 유전적 형상의 변화를 대변하는 반분산도(semivariogram)는 9m를 기준으로 분산(variance)이 최대를 나타내다가 그후 30m까지는 전반적으로 약간의 감소세를 유지하고 있는데(Figure 3), 이는 거리 증가에 따라서 유전적 동질성이 점차 감소하다가 9m를 정점으로 안정화되거나 약간의 이질성이 늘어나는 경향을 의미한다.

치수 산포의 방향성을 알아보기 위하여 4개 방위(북동-남서, 남북, 북서-남동, 동서)에 대하여 30m 거리내의指向性分산도(directional variogram)를 분석하였는데(Figure 4), 동서방향을 제외한 나머지 3개 방향에서는 全方向分산도(omnidirectional variogram; Figure 3)와 같은 9m 거리에서 분산 변화의 변곡점을 보였으며, 동서방향에서는 거리의 증가에 따라서 유전적 동질성이 계속 감소하는 현상을 나타냈다.

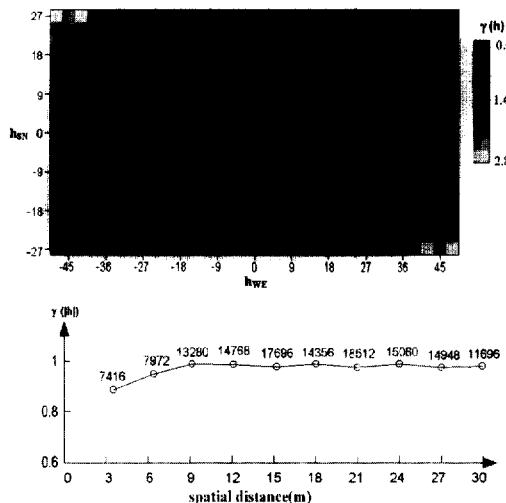


Figure 3. Variogram surface (above) and omnidirectional variogram (below) for the genetic configuration as transformed genetic distance by Multidimensional Scaling of 416 seedlings on the forest gap(50m×30m) at *Abies holophylla* stand in Mt. Odae. $\gamma(h)$ is the estimate of semivariogram. h_{WE} and h_{SN} are separation vectors in direction WE(west to east) and SN(south to north), respectively, and the lag space is 3m. The numbers on the line in omnidirectional variogram are the number of pairs at each lag class.

치수의 발생수에 대한 분산도에서는 공간분포에 대한 방향성이나 거리에 대한 종속성을 확인할 수 없었고, 공간의 자기상관성도 임의분포로 판정되어서, 공간구조를 형성하고 있는 유전적 형상과 치수의 발생數와는 상관이 없는 것으로 추정할 수 있었다. 또한 조사지내 林床 조건이 균일하고, 전나무 성목의 종자생산량이 막대하고, 성목간 종자생산능력의 차이가 크지 않은 상황(임목육종연구소, 1997)에서 종자비산이 반경 50m이내에서 주로 이루어지는 점(Franklin and Smith, 1974)을 고려하면, 숲틈의 동서방향에서 보여주는 전나무 치수의 유전적 구성 변화는 모수의 충실을 차이나 국소환경(microhabitat) 변이에 의한 것보다는 風向等(Oliver and Larson, 1996)에 의한 종자 산포의 방향성으로 간주할 수 있을 것이다. 따라서 오대산 전나무림내 숲틈에서 전나무의 종자산포(또는 그에 따른 치수분포)는 동서방향의 방향성을 갖고 있다고 할 수 있다.

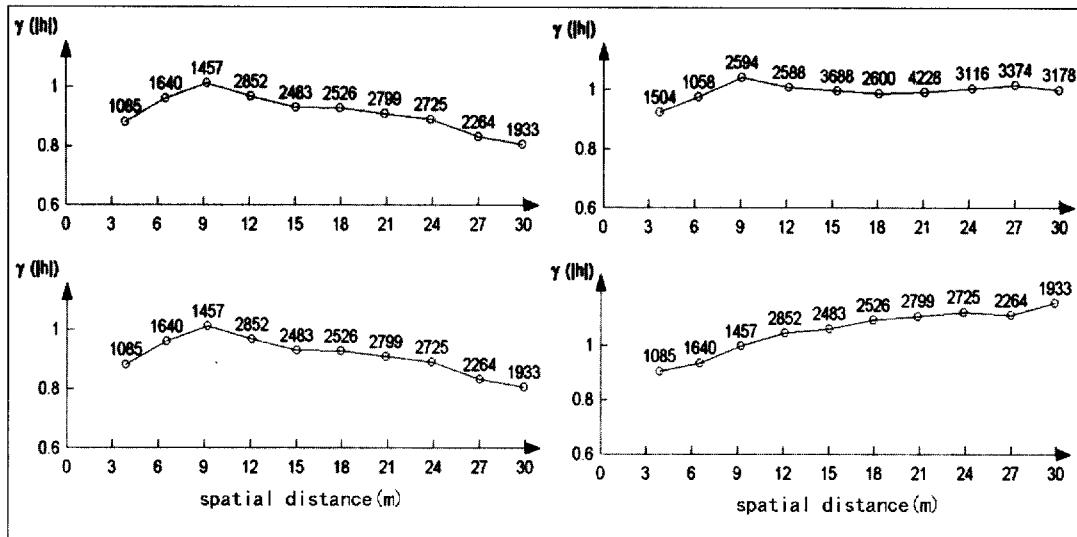


Figure 4. Directional variograms for the genetic configuration of 416 seedlings on the forest gap at *Abies holophylla* stand in Mt. Odae. The directions at variogram surfaces are 0° , 45° , 90° and 135° , respectively, with clockwise from upper right graph, and each angular tolerance is 30° . See Figure 3.

결 론

본 연구는 오대산의 전나무 노령임분에人工 조성된 숲틈에서 발생한 전나무 치수의 공간적 유전구조를 조사하기 위하여, 31개의 다형성 ISSR 표지자를 이용하여 공간의 자기상관성과 분산도분석을 실시하였다.

대상 숲틈(조사구)의 크기는 $1,500\text{m}^2$ ($50\text{m} \times 30\text{m}$)로 전나무이외 수종의 상층임관 일부와 중·하층임관이 간벌되었으며, 전체 전나무 성목의 27%가 立木枯死 상태이며, 나머지 전나무의 수세도 극히 불량하였다. 조사구내 5cm 이하의 일년생 또는 2년생 치수 數는 165,618개/ha로 주변 숲틈(24,000개/ha)이나 오대산 비숲틈지역의 전체 평균 치수 數(25,525개/ha)보다는 훨씬 많았는데, 이는 조사구의 앙호한 치수 발생조건 및 숲틈 크기와 치수 발생수간 비례효과에 의한 것으로 생각된다.

공간의 자기상관성분석에서는 15.6m 이내에 유전적 동질성을, 31.2m까지는 임의분포, 그후에는 유전적 이질성을 나타내었다. 조사구내 전나무 성목의 평균수고(21.1m), 대부분 종자의 산포범위(50m), 성목간 평균거리(23.7m)와 분포밀도(208개체/ha)를 고려할 때 모수간 거리에 따라서 치수의 유전적 군락 크기(genetic patch size)가 제한

받는 것으로 생각된다.

치수 산포에 대한 방향성 파악을 위하여 유전적 거리를 이용한 다차원척도법에서 얻어진 '유전적 형상(genetic configuration)'을 대상으로 분산도분석을 실시하였다. 4개 방위(북동, 남북, 북서, 동서)에 대하여 지향성 분산도를 분석하였는데, 동서방향을 제외한 3개 방향에서 거리 9m를 기준으로 유전적 동질성의 증감변화를 나타냈으나, 동서방향으로는 거리의 증가에 따라 치수간 유전적 동질성이 계속 감소하는 것으로 나타났다. 이러한 전나무 치수 분포의 유전적 방향은 종자 산포의 방향성에 따른 것으로 생각된다. 또한 비록 다소의 정보 손실이 있더라도, 전나무 치수의 공간적 유전구조에 대한 방향성 분석에서 다차원척도법에서 생성된 유전적 형상의 적용으로 유용한 결과를 얻을 수 있었다.

인 용 문 헌

- 金仁植. 1998. RAPD marker에 의한 국내 전나무類의 유전적 구조와 유연관계. 서울大學校 博士學位論文. pp. 100.
- 金知洪. 1992. 推移行列 모델에 의한 五臺山闊葉樹-전나무屬混生林의 遷移 傾向 分析. 한국임학회지 81(4) : 325-336.

3. 安珍權. 1997. 전나무 天然集團의 同位酵素에 의한 遺傳變異와 生長 및 針葉의 形態的 特性. 慶北大學校 博士學位論文. pp. 96.
4. 이경재·조재창·최영철. 1996. 오대산 국립 공원 상원사-비로봉지역 노령임분의 군집구조. 환경생태학회지 9(2) : 166-181.
5. 이창석. 1995. 한국 소나무림에서의 교란 후 재생과정. 한국생태학회지 18(1) : 189-201.
6. 林木育種研究所. 1997. 林木育種研究報告書. 林木育種研究所. 수원. pp. 475.
7. 최용석. 1995. SAS 다차원척도법. 자유아카데미. 서울. pp. 134.
8. 洪庚洛·曹炅眞·朴裕憲·許成斗·洪鎔杓·康範龍. 2000. 國內 가시오갈피 群落의 遺傳變異 分析. 韓國林學會誌 89(5) : 645-654.
9. 洪庚洛·權永進·鄭載珉·申昌浩·洪鎔杓·康範龍. 2001. 點鳳山 잣나무林分의 個體木空間分布에 따른 遺傳構造. 韓國林學會誌 90(1) : 43-54.
10. Angeles-Perez, G. and M. Sakimoto. 1999. Emergence-disappearance processes and mortality factors of current-year seedlings of *Abies firma* in a natural *Abies-Tsuga* forest, Wakayama. Forest Research 71 : 27-33.
11. Canham, C. D. 1989. Different response to gaps among shade-tolerant tree species. Ecology 70(3) : 548-550.
12. Chung, Tae Sung. 1996. Stand characteristics, growth patterns, and factors affecting natural regeneration of *Abies holophylla* Max. in Mt. Joongwang, Kangwon-Do. Seoul National University, M.S. thesis paper. pp. 40.
13. Clark, J. S., B. Beckage, P. Camill, B. Cleveland, J. HilleRisLambers, J. Lichter, J. McLachlan, J. Mohan, and P. Wyckoff. 1999. Interpreting recruitment limitation forests. American J. Botany 86(1) : 1-16.
14. Connell, J. H. 1989. Some processes affecting the species composition in forest gaps. Ecology 70(3) : 560-562.
15. Degen, B. 2000. SGS : Spatial Genetic Software. Computer Program and User's Manual. pp. 24. (<http://kourou.cirad.fr/genetique/software.html>).
16. 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.
17. Dow, B. D. and M. V. Ashley. 1999. Changing genetic structure of a savana bur oak population. Forest Genetics 6(1) : 29-39.
18. 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.
19. 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.
20. Epperson, B. K. and E. R. Alvarez-Buylla. 1997. Limited seed dispersal and genetic structure in life stages of *Cecropia obtusifolia*. Evolution 51(1) : 275-282.
21. Franklin, J. F. and C. E. Smith. 1974. Seedling habits of upper-slope tree species : III. dispersal of white and shasta red fir seeds on a clearcut. USDA Forest Service Research Note PNW-215. pp. 9.
22. Gray, A. N. and T. A. Spies. 1996. Gap size, within-gap position and canopy structure effects on conifer seedling establishment. Journal Ecology 84 : 634-645.
23. 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. p95-124.
24. Hutchings, M. J. 1997. The structure of plant population. In Plant Ecology (2nd ed.). Ed by M. J. Crawley. Blackwell Science Ltd., London, UK. p325-358.
25. Kim, Z. S., C. H. Yi and S. W. Lee. 1994. 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, Seoul. p294-321.
26. Oliver, C. D. and B. C. Larson. 1996. Forest Stand Dynamics (Update Edition). John Wiley

- & Sons, Inc., NY. pp. 520.
27. Pannatier, Y. 1996. VARIOWIN: Software for Spatial Data Analysis in 2D. Springer-Verlag New York Inc., NY. pp. 91.
28. Platt, W. J. and D. R. Strong. 1989. Special feature : gaps in forest ecology. *Ecology* 70(3) : 535-576.
29. Runkle, J. R. 1989. Synchrony of regeneration, gaps, and latitudinal differences in tree species diversity. *Ecology* 70(3) : 546-547.
30. SAS Institute Inc.. 1989. SAS/STAT User's Guide, version 6, 4th edition, volume 2. SAS Institute Inc., USA. pp. 846.