Jour. Korean For. Soc. Vol. 94, No. 4, pp. 209~213 (2005)

한국임학회지

JOURNAL OF KOREAN FOREST SOCIETY

들쭉나무 격리잔존 2개 집단의 유전변이

韓相敦[1]* · 洪鎔杓[1] · 權海燕[1] · 楊丙勳[1] · 金贊秀[2]

[1]국립산림과학원 유전자원과, [2]국립산림과학원 난대산림연구소

Genetic Variation of Two Isolated Relict Populations of *Vaccinium uliginosum* L. in Korea

Sang-Don Han[1]*, Yong-Pyo Hong[1], Hae-Yun Kwon[1], Byeung-Hoon Yang[1] and Chan-Soo Kim[2]

[1]Division of Genetic Resources, Korea Forestry Research Institute, Suwon 440-350, Korea

[2]Warm-temperature Forest Research Center, Korea Forestry Research Institute, Seogwipo 697-050, Korea

요 약: 희귀수종 들쭉나무(*Vaccinium uliginosum* L.)의 유전자원 보존을 위한 분자유전학적 정보를 제공하고자 한라산 및 설악산 정상부에 국소적으로 분포하고 있는 2개 집단을 대상으로 I-SSR 표지자 분석을 수행하였다. 증폭된 I-SSR 산물은 총 68개였고, 유전다양성은 한라산 집단이 0.539로 설악산 집단(0.401) 보다 높았으며, 동일한 표지자로 분석된 타 희귀수종에 비해 상대적으로 높은 유전적 다양성을 보였다. AMOVA 분석 결과 전체 유전변이 중 66.5%가 각 집단 내 개체 간에 공통적으로 존재하며, 33.5%는 집단간 유전적 차이에 기인하는 것으로 추정되어 분석된 두 집단 간에 매우 높은 유전적 분화가 관찰되었다. 지리적으로 격리된 이들 집단 간의 높은 유전적 이질성은 두 집단이 각각 별개의 조상집단으로부터 유래되었을 가능성과 빙하기 이후 급격한 환경변화와 지리적 격리 등으로 인해 각 집단이 유전적 부동과정을 거치며 유전적 이질성이 증가하였을 가능성 등에 의해 설명될 수 있을 것으로 생각된다.

Abstract: In order to provide the molecular genetic information necessary for conservation of bog whortleberry (*Vaccinium uliginosum* L), one of the rare species in Korea, I-SSR analysis was performed on two populations on Mt. Halla and Mt. Seorak. A total of 68 I-SSR products were observed, and higher level of genetic diversity was observed in Mt. Halla population (*S.I.*=0.539) than in the Mt. Seorak population (*S.I.*=0.401). Level of genetic diversity in this species was relatively higher than those in other rare species analysed with I-SSR marker. From the results of AMOVA, exceptionally large proportion of genetic diversity (33.5%) was resulted from genetic difference between two populations, and only 66.5% of the genetic variation was allocated in common among individuals within each population, compared with the results in other long-lived woody species. This remarkably high degree of genetic heterogeneity existed between Mt. Halla and Mt. Seorak populations might suggest that they might be originated from the independent progenitors before the post glacier ages, respectively, and/or that they undergone random genetic drift respectively due to geographical isolation resulted from dramatic changes in environmental conditions after the post glacier ages.

Key words **:** *genetic diversity, inter-simple sequence repeats,* Vaccinium uliginosum L., *genetic heterogeneity, genetic drift*

서 론

들쭉나무(*Vaccinium uliginosum* L.)는 주로 고산지대의 양지와 습한 곳에서 잘 자라는 고산성 수종으로 내몽고, 흑룡강, 길림, 요녕, 신강 등 중국 북부지역과 북한의 백두산, 금강산 및 강원도 이북의 해발고 800~2,600 m 사이의 고산지대와 남한의 한라산과 설악산 정상 부근 등에 생육한다(중국본초도록편집위원회, 1992; 김현삼 등, 1998; 이영노 등, 2001). 가지는 갈색이며 잎은 互生하고 길이 15~25 mm, 너비 10~20 mm로 어긋나고 달걀 모양 또는 타원형이다. 5~6월에 항아리 모양의 꽃이 1년생 가지 끝에 흰색으로 1~4개씩 달린다. 열매는 장과로 공 모양이거나 타원형이고 8~9월에 검은 자줏빛으로 익으며 달고 신 맛이 나고 가루로 덮여 있는데, 열매가 지름 14 mm로서 편구형인 것을 굵은 들쭉(for. *depressum*), 열매가 길이 13 mm로서 긴 타원형인 것을 긴들쭉(for. *ellipticum*), 열매

*Corresponding author
E-mail: sang5503@foa.go.kr

가 지름 6~7 mm로서 원형인 것을 산들쭉(for. *alpinum*)이라고 한다. 들쭉나무의 열매는 음료용, 약용, 식용으로 쓰이며 북한에서는 중요 천연기념물로 지정하고 재배단지를 만들어 들쭉술 제조 등의 경제소득원으로 활용하고 있다(이창복, 1989; 김현삼 등, 1998).

일반적으로 좁은 분포 구역에 존재하거나 희귀한 종들은 근친교배 또는 유전적 부동에 의해 유전변이의 폭이 매우 작은 것으로 알려져 있다(Ledig and Conkle, 1983; Godt *et al.*, 1996; 이석우 등, 1997a; 홍용표 등, 2004). Godt *et al.*(1996)은 Southern Appalachia에 자생하는 *Guem tadiatum* 등 4개 희귀수종에 대한 유전분석을 실시한 결과 상대적으로 낮은 유전다양성이 관찰되었음을 보고하였는데, 이것은 이들 수종에 대한 생물지리학적 변화과정을 반영하는 것으로서 이들 수종들이 홍적세(洪積世)의 따뜻한 기후일 때 생육 면적이 감소하여 격리집단으로 발전됨으로서 이와 같이 유전변이의 폭이 감소된 것으로 설명하였다. 우리나라에 국지적으로 자생하는 희귀 수종인 모감주나무와 눈잣나무의 경우에도, 상대적으로 작은 집단 크기와 타 집단과의 지리적 격리로 인한 유전적 부동 또는 근친교배의 영향으로 유전적 다양성이 매우 낮은 것으로 추정된 바 있다(이석우 등, 1997b; 홍용표 등, 2004). 그러나 일부 희귀종에서는 이와 달리 유전변이가 매우 다양하게 나타나기도 하는데, 어느 특정 수종에서 최근에 갑자기 서식지의 분포구역이 축소되었거나, 넓은 분포구역의 수종으로부터 최근에 분화한 경우, 또는 교배 및 번식 특성에 의해서도 이 같은 결과를 나타낼 수 있다(이석우 등, 1997a에서 재인용). 한라산 시로미 집단의 경우 자웅동주이거나 자웅이주라는 점, 유·무성 번식에 의해 증식된다는 점 때문에 풍부한 유전변이를 보유하고 있는 것으로 추정되었으며(이석우 등, 1997a), 우리나라의 천연기념물이며 희귀 고유수종인 미선나무(*Abeliophyllum distichum*) 집단에서도 상대적으로 높은 유전다양성이 확인된 바 있다(Kang, 2000).

남한에 자생하는 들쭉나무는 설악산과 한라산 정상부에 소수의 개체들만이 격리·잔존하고 있는 것으로 알려진 희귀 수종으로(이창복, 1989), 한반도에서 해당 수종의 남쪽한계집단(southern peripheral population)에 해당되어 유전자원 보존 측면에서 매우 중요한 것으로 생각된다. 그러나 아직까지 이들에 대한 생태·유전학적 연구 결과는 전무한 실정이다. 본 연구는 분자표지자를 이용하여 한라산 및 설악산의 들쭉나무 집단에 대한 유전적 특성을 구명함으로서 우리나라 희귀수종의 유전자원 보존을 위한 기초 자료를 제공하는데 그 목적이 있다.

재료 및 방법

조사지는 한라산 남서면 윗세오름 지역(126°32'17.1"E, 33°21'31.3"N)과 설악산 중청봉 지역(128°27'34.78'E, 38°7'17"N)의 정상부 일대로서 두 지역 공히 토심이 얕고 암석이 많으며, 식물이 생육하기에 어려운 고산지대이다. 유전분석을 위한 시료로서 한라산에서 30개체, 설악산에서 19개체로부터 들쭉나무의 유엽과 소지를 채취하였으며, NucleoSpin® Kit(Macherey-Nagel Inc., Germany)를 이용하여 total DNA를 추출하였다.

I-SSR PCR은 반응용액 20 μl당 template DNA 10 ng, 0.6 μM I-SSR primer, 0.6 unit *Taq* DNA polymerase (Advanced Biotechnologies Ltd., UK), 20 mM $(NH_4)_2SO_4$, 75 mM Tris·HCl(pH 8.8), 1.5 mM $MgCl_2$, 100 μM d'NTPs, 0.0025% BSA가 포함되도록 하였으며, 분석에 사용된 I-SSR primer는 예비실험을 통해 재현성이 우수하고 다형적인 증폭산물이 관찰된 5개[UBC #815(5'-CTC TCT CTC TCT CTC TG-3'), #818(5'-CAC ACA CAC ACA CAC AG-3'), #844(5'-CTC TCT CTC TCT CTC T(AG) C-3'), #846(5'-CAC ACA CAC ACA CAC A(AG)T-3'), #873(5'-GAC AGA CAG ACA GAC A-3')]를 선정하여 사용하였다. PCR을 위한 열순환은 PTC-200 Thermal cycler(MJ Research Inc.)를 이용하여 94°C 5분의 전처리 후 94°C 30초, 52°C 30초, 72°C 1분의 과정을 45회 반복한 뒤 72°C에서 10분간 최종증폭 시키는 것으로 하였다. PCR 증폭산물은 0.5 μM의 Ethidium Bromide가 포함된 1.8% agarose gel 에서 3시간 동안 전기영동 시킨 후(1× TBE, pH 8.0), UV trans-illuminator 상에서 촬영한 image를 통해 분석되었으며, 100 bp DNA ladder(MBI Fermentas)를 기준으로 특정 bp에서 증폭산물의 유무에 따라 '1'과 '0'으로 data를 입력하였다.

분석된 집단에서 I-SSR 변이체의 다양성을 추정하기 위해 popgene 프로그램(ver 1.31: Yeh *et al.*, 1999)을 이용하여 Shannon's index(S.I.; Shannon, 1948)를 구하였으며, arlequin 프로그램(ver 2.0 program: Schneider *et al.*, 2000)을 이용, Euclidean distance에 의해 계산된 유전적 거리(genetic distance)를 기초로 AMOVA 분석을 실시하여 집단간 유전적 분화 정도를 계산하였다(Excoffier *et al.*, 1992). 분석된 두 집단간의 유전적 거리는 RAPDDIST 프로그램(ver 1.0: Black, 1996)을 이용하여 Manhattan distance(Wright, 1978)를 계산하였다.

결과 및 고찰

분석에 사용된 5개의 I-SSR primer(#815, 818, 844, 846, 873)에서 총 68개의 증폭산물(primer/13.6개)이 관찰되었다(Figure 1). 이들 중 4개는 한라산 집단에서만 관찰되었고 설악산 집단에서는 관찰되지 않았으며, 전반적으로 한라산 집단에 속한 개체들에서 상대적으로 더 다양한

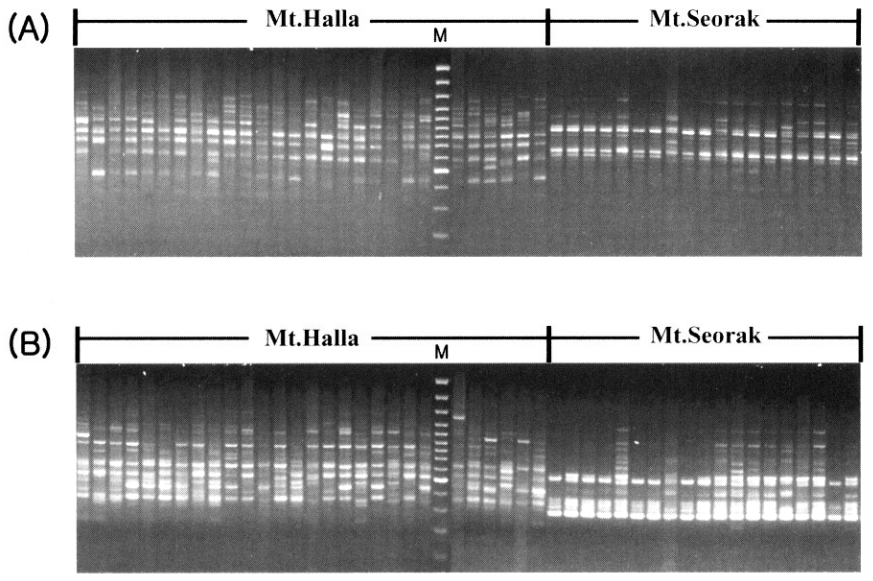

Figure 1. Example of I-SSR amplicon profiles of V. uliginosum L. I-SSR PCR was performed with UBC primer #815 for (A) and #844 for (B). "M" denotes DNA size marker of 100 bp ladder.

Table 1. Genetic diversity within population of *V. uliginosum* L.

Population	Individuals	S.I.* (SD**)
1. Mt. Halla	30	0.539 (0.183)
2. Mt. Seorak	19	0.401 (0.235)
Average	25	0.470

*Shannon's Index, **Standard deviation

Table 2. Results of AMOVA for 2 populations of *V. uliginosum* L.

Source of variance	d.f.	Component variance
Among populations	1	33.53%
Within populations	46	66.47%

증폭산물 변이체가 관찰되었다. Shannon의 다양성지수를 계산한 결과, 한라산 집단이 0.539, 설악산 집단이 0.401로서 평균 0.470을 나타냈는데(Table 1), 이는 I-SSR 표지자를 사용하여 타 수종들에 대해 분석된 결과와 비교할 때 비교적 높은 값이었다(*Pinus densiflora* 0.450, Hong *et al.*, 2004; *Ginkgo biloba* 0.379, Hong *et al.*, 2001; *Torreya nucifera* 0.353, Hong *et al.*, 2000; *Rubus coreanus* 0.242, Hong *et al.*, 2003).

일반적으로 분포한계지에 위치하는 집단(peripheral population)은 분포중심지에 비해 유전변이가 적으며, 지질시대의 환경변화(빙하기 및 후빙기)를 겪으면서 피난 집단으로서의 역할을 하였던 집단은 병목현상이나 창시자 효과에 의해 유전변이가 줄어드는 경우가 대부분이다(Ledig and Conkle, 1983). 그러나 들쭉나무의 경우 상대적으로 다양한 유전변이를 보유하고 있는 것으로 나타났는데, 이는 기존에 발표된 우리나라 고산지역에 현존하는 격리·잔존 식물종에 대한 연구결과들에서도 추정되었던 바와 같이(이석우 등, 1997a; Kwon and Kim, 2002; 홍용표 등, 2004), 빙하기 무렵 추운 환경에서 들쭉나무가 현재보다 넓은 지역에 걸쳐 연속적으로 분포하였을 가능성과, 이때 설악산 집단과 한라산 집단이 분포한계지가 아니라 분포중심지에 보다 가깝게 존재했을 가능성을 배제할 수 없음을 고려할 때 추론 가능한 결과로 사료된다. 또 들쭉나무가 유사한 분포지역을 나타내는 다른 수종들에서 추정된 바와 같이 후빙기의 기온 상승으로 인해 현존하는 고산지대로 밀려났다고 가정할 때, 연속 집단의 형태로 존재하고 있던 인근 소집단들로부터 다양한 유전적 배경을 지닌 개체들이 뒤섞여서 이동하였을 경우, 즉 다양한 유전변이를 지닌 창시자(founder)들이 후빙기 기후 온난화가 진행되었던 기간 동안 지속적으로 유입되는 복수 창시자 효과(multiple founder event)가 작용하였을 가능성도 있는 것으로 생각된다(Ranker, 1994).

집단간 유전적 이질성 정도를 나타내는 유전적 거리는 0.3224로 계산되어 두 집단간에 유전적으로 매우 큰 차이가 나는 것으로 나타났다. 또한 관찰된 유전변이의 분포양상을 토대로 집단간 분화정도를 추정한 결과, 두 집단이 공유하고 있는 유전변이의 양은 전체 유전변이의 66.5%였으며, 전체의 33.5%가 집단간 유전적 차이에 기인하는 것으로 나타나 두 집단간에 상당히 높은 수준의 유전적 분화가 존재함을 알 수 있었다(Φ_{ST}=0.335, Table 2). 이 수치는 I-SSR 표지자 분석을 통해 다른 수종에서 확인된 집단간 분화정도와 비교해 볼 때 매우 높은 값이다(*Pinus densiflora* 0.066, Hong *et al.* 2004; *Ginkgo biloba* 0.057, Hong *et al.* 2001; *Torreya nucifera* 0.094, Hong *et al.*

2000; *Rubus coreanus* 0.185, Hong *et al.* 2003). 또한 현재 한반도의 중부 이북이 주 분포지로 남한의 고산지대와 한라산 정상부에 고립된 집단 형태로 나타나 들쭉나무와 유사한 집단 형성 과정을 겪어온 것으로 추정되는 주목(*Taxus cuspidata* 0.161, Kwon and Kim, 2002)이나 I-SSR 표지자와 동일한 우성적 특징을 갖는 DNA 표지자인 RAPD 분석에 의한 전나무(*Abies holophylla* 0.198, 김과현, 1999) 자연집단에서 추정된 집단 분화정도에 비해서도 매우 높은 수치이다.

이와 같이 격리·잔존집단에서 매우 높은 유전적 분화 현상이 관찰된 것은 이들 두 집단의 생성 기원이 서로 다를 가능성과 두 집단이 지리적으로 격리되어 상당 기간 동안 타 집단과의 유전자 교류가 불가능했던 점 등을 종합적으로 고려할 때 설명 가능한 것으로 생각된다. 즉 설악산 들쭉나무 집단은 인근 금강산 집단의 존재에 비추어 볼 때 아마도 빙하기 때 중국 집단으로부터 백두대간을 따라 전파되어 금강산을 거쳐 설악산 이남지역까지 분포하였다가 후빙기에 기온이 올라가면서 현존하는 교목성 낙엽활엽수와 침엽수에게 생육적지를 내어주고 설악산 정상부위로 밀려 올라가 현재의 집단으로 잔존하게 됨으로서 생성되었을 것으로 추정된다. 반면 한라산 집단의 경우 설악산 집단과는 유전적으로 상이한 집단으로부터 기원하였을 가능성이 높다고 생각되는데, 그 까닭은 현존하는 두 집단이 유전적으로 동일한 기원을 가질 경우 집단의 생성 시기를 제4빙하기 직후인 최고 200만 년 전으로 잡는다 해도 식물체 핵 DNA의 돌연변이율이 $5\sim30\times10^{-9}$ /gene/generation임을 감안할 때(Wolfe *et al.*, 1987), 두 집단이 현재와 같은 유전적 차이를 나타내는 것은 시간적으로 불가능하기 때문이다. 또한 제주도는 여러 가지 지질학적 증거들을 통해 빙하기 이전 수천만 년 전에는 한반도와 연결되어 있었으며, 마지막 빙하 최성기(2만~1만 5천년 전)에는 水深이 약 150 m나 내려가 제주도를 포함한 동중국해와 서해가 생물과 인간의 이동이 가능한 육지로 연결되어 있었다고 추정되고 있다(정창희, 1997; 김상부, 2004). 따라서 한라산 집단의 기원이 되는 들쭉나무들은 후빙기(post glacial stage) 海進 이전에 중국대륙으로부터 이주하여 육지로 연결되어 있던 온난한 한반도의 서부지역(현재 서해 및 서해안 지역)을 따라 제주도까지 전파된 것으로 추정된다. 이후 한반도 서부지역 및 중국 남부에 분포되었던 들쭉나무 집단들은 후빙기 온난한 기후 하에서 서해지역에 바닷물이 들어차 제주도가 섬의 형태로 한반도로부터 분리될 때(5천~6천년 전) 바닷물에 잠기거나 경쟁에서 도태되어 소멸된 반면, 현 제주도에 해당되는 지역에서 생육하던 들쭉나무들은 경쟁 수목에 밀려 생육이 가능한 한라산 정상부위까지 퇴각함으로서 현존하는 한라산 집단으로 잔존하게 되었을 가능성이 있다. 이러한 한라산 집단과 설악산 집단의 지리적 격리로 인해 집단간 유전적 교류는 불가능하게 되고, 이로 인해 두 집단은 세대를 거듭하여 유지되면서 각각 독립적으로 무작위적인 생태·환경 변화 및 유전적 부동(genetic drift) 과정을 거치게 되었을 것이다. 즉 본 연구에서 관찰된 동일종 내 집단간의 매우 높은 유전적 이질성은 분석된 두 집단이 유전적 배경이 매우 상이한 별개의 모집단으로부터 유래되었으며, 빙하기 이후 생육환경의 변화를 겪으면서 서로 생식적으로 격리됨으로서 형성되었을 것이라고 추정할 수 있을 것이다.

들쭉나무는 그 분포역이 매우 제한되어 있고 국내에는 한라산과 설악산에만 특이적으로 나타나는 희귀수종임에도 불구하고 보유하고 있는 유전적 다양성이 높은 것으로 나타나 다른 희귀종들에 비해서 인위적 간섭이 심하지 않다면 단기적인 유전자원의 악화 및 소멸에 대비한 유전자원보존 대책의 수립이 시급한 실정은 아닌 것으로 생각된다. 그러나 식용으로서의 가치가 큰 열매의 무분별한 채취에 수반되는 지속적인 서식지 손상 및 후계림 형성 장애를 미연에 방지하지 않을 경우 들쭉나무 집단의 안정적인 유지에 큰 위협이 될 수 있을 것으로 생각된다. 더욱이 들쭉나무의 경우 고산수종으로 유사 환경에서 인위적 증식에 의한 현지외 보존림의 조성이 용이하지 않기 때문에 유전자원보호림으로의 지정을 통한 현지내 보존대책을 우선적으로 강구해야할 것이며, 또한 한라산 집단과 설악산 집단에 존재하는 개체 간에 높은 유전적 이질성이 존재하므로, 이들의 효율적인 관리 및 유전다양성의 증진을 위해서는 동일한 임분에 두 집단으로부터 선발된 개체를 이용해서 현지외 보존림을 조성함으로서 두 집단에 존재하는 독특한 유전변이를 함께 보존하며, 두 집단에서 선택된 개체들의 혼식을 통해서 유전적 이질성을 지닌 개체간의 교배를 유도하여 유전변이 폭을 넓혀주는 노력이 필요하다고 생각한다.

참고문헌

1. 김상부. 2004. 김상부의 제주사랑 나라사랑(제주도의 지질 형성사). http://www.orum. info/technote/read.cgi?board=info&y_number=11&nnew=1.
2. 김인식, 현정오. 1999. RAPD 분석에 의한 전나무 천연집단의 유전변이. 한국임학회지 88(3) : 408-418.
3. 김현삼, 리수진, 박형선, 김매근. 1998. 식물원색도감(북한). 과학백과사전종합출판사. p.460.
4. 이영노, 이경서, 신용만. 2001. 제주자생식물도감. 서울특별시관리공단 제주관광식물원 여미지 p.372.
5. 이석우, 김찬수, 조경진, 최완용. 1997a. 희귀수종 시로미의 유전변이. 한국육종학회지 29 : 376-381.
6. 이석우, 김선창, 임경빈, 한상돈, 김원우. 1997b. 희귀수종 모감주나무 자생 집단의 잎의 형태적 특성, 식생특

성 및 유전변이. 한국임학회지 86(2) : 167-176.
7. 이창복. 1989. 신고 수목학. 향문사.
8. 정창희. 1997. 한국의 자연과 인간: 한반도는 어떻게 형성됐나. 우리교육. pp. 62-69.
9. 중국본초도록편집위원회. 1992. 중국본초도록(권3). 상무인서관유한공사, 인민위생출판사. p. 163.
10. 홍용표, 권해연, 양병훈, 이석우, 김찬수, 한상돈. 2004. 설악산 격리 잔존 눈잣나무 집단의 유전적 성상. 한국임학회지 93(5) : 393-400.
11. Black, W.C. IV. 1996. RAPDDIST 1.0. Department of Microbiology, Colorado State University, Fort Collins, CO. USA.
12. Excoffier, L., Smouse, P. and Quattro, J. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distance among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. Genetics 13 1: 479-491.
13. Godt, M.J.W., Johnson, B.R. and Hamrick, J.L. 1996. Genetic diversity and population size in four rare Southern Appalachian plant species. Conservation Biology 10 : 796-799.
14. Hong, Y.-P., Cho, K.-J., Kim, Y.-Y., Shin, E.-M. and Pyo, S.-K. 2000. Diversity of I-SSR variants in the populations of *Torreya nucifera*. Journal of Korean Forest Society 89(2) : 167-172.
15. Hong, Y.-P., Cho, K.-J. Hong, K.-N. and Shin, E.-M. 2001. Diversity of I-SSR variants in *Gingko biloba* L. planted in 6 regions of Korea. Journal of Korean Forest Society 90(2) : 169-175.
16. Hong, Y.-P., Kim, M.-J. and Hong, K.-N. 2003. Generic diversity in natural populations of two geographic isolates of Korean black raspberry. The Journal of Horticultural Science & Biotechnology 78(3) : 350-354.
17. Hong, Y.-P., Kwon, H.-Y. Kim, K.-S. Hong, K.-N. and Kim, Y.-Y. 2004. Discordance between geographical distribution and genetic relationship among populations of Japanese red pine in Korea revealed by analysis of I-SSR markers. Silvae Genetica 53(3) : 89-92.
18. Kang, U. 2000. Genetic structure and conservation considerations of rare endemic *Abeliophyllum distichum* Nakai (Oleaceae) in Korea. Journal of Plant Research 113 : 127-138.
19. Kwon, H.-Y. and Kim, Z.-S. 2002. I-SSR Variation within and among Korean Populations in *Taxus cuspidata*. Journal of Korean Forestry Society 91(5) : 654-660.
20. Ledig, F.T. and Conkle, M.T. 1983. Gene diversity and genetic structure in a narrow endemic Torrey pine (*Pinus torreyana* Parry ex Carr). Evolution 37 : 79-85.
21. Ranker, T.A. 1994. Evolution of high genetic variability in the rare Hawaiian fern *Adenophorus periens* and implications for conservation management. Biological Conservation 70 : 19-24.
22. Schneider, S., Roessli, D. and Excoffier, L. 2000. Arlequin V2.000. A software for population genetics data analysis. Dept. of Anthropology and Ecology, University of Geneva, Geneva, Switzerland.
23. Shannon, C.E. 1948. A mathematical theory of communication. Bell System Technology Journal 27 : 379-423.
24. Yeh, F.C., Yang, R.C. and Boyle, T. 1999. POPGENE v 1.31. Microsoft window-based freeware for population genetic analysis. Dept. of Renewable Resources. University of Chicago Press, Chicago, USA.
25. Wolfe, K.H., Li, W.H. and Sharp, P.M. 1987. Rates of nucleotide substitution vary greatly among plant mitochondrial, chloroplast and nuclear DNA. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 84 : 9054-9058.
26. Wright, S. 1978. Evolution and generics of populations. Vol. 4. Variability within and among natural populations. University of Chicago Press, Chicago, USA.

(2004년 12월 16일 접수; 2005년 8월 4일 채택)