

Classification 및 Ordination 방법에 의한 지리산 대원계곡의 삼림군집구조 분석¹

이경재² · 구관효³ · 최재식³ · 조현서⁴

Analysis on the Forest Community of Daewon Valley in Mt. Chiri by the Classification and Ordination Techniques¹

Kyong-Jae Lee², Gwan-Hyo Goo³, Jai-Sik Choi³, Hyun-Seo Cho⁴

요 약

지리산 대원계곡의 입지환경구배에 따른 삼림군집구조분석을 위하여 89개소의 조사지(1조사구당 500m²)를 설정하고 식생조사를 실시하여 얻은 자료에 대하여 TWINSPLAN에 의한 classification 및 ordination의 한 기법인 DCA를 적용하여 분석하였다. Classification에 의하여 낮은 해발고의 건조지에서 소나무군집, 굴참나무군집, 졸참나무-굴참나무군집으로, 습윤지에서 서어나무군집으로 분류되었고, 높은 해발고의 건조지에서 신갈나무군집, 습윤지에서 쟁충나무-신갈나무군집으로 분류되었으며, DCA기법에 의한 ordination 분석결과에서도 classification 분석결과와 같은 경향을 나타내었다. 종에 대한 두 기법분석에 의해 추정된 천이과정은 교목상층에서 해발고가 낮은 지역은 소나무 → 굴참나무, 졸참나무 → 서어나무 순이었고, 해발고가 높은 지위는 신갈나무 → 쟁충나무 순이었으며, 교목하층은 진달래, 개옻나무, 때죽나무 → 사람주나무, 나도밤나무, 대팻집나무 → 참개암나무, 당단풍, 힘박꽃나무 순이었다. 환경인자의 ordination 분석에서 소나무군집과 굴참나무군집은 토양수분함량, 유기물함량, 전질소함량, 유효인산, 치환성용량 등의 토양양료가 낮은 지위에 분포하고 신갈나무군집과 쟁충나무군집은 토양양료가 높은 지위에 분포하였으며, 서어나무군집은 중간지위에 주로 분포하였다.

ABSTRACT

To investigate the structure of the plant community of Daewon valley forest in Mt. Chiri, eighty-nine plots were set up by the clumped sampling method. The classification by TWINSPLAN and DCA ordination were applied to the study area in order to classify item into several groups based on woody plants and environmental variables. The classification had been successfully overlayed on an ordination of the

1 접수 12월 20일 Received on Dec. 20, 1991

2 서울시립대학교 문리과대학 College of Liberal Arts and Science, Seoul City Univ., Seoul, 130-743. Korea

3 경상남도 임업시험장 Gyeongsangnam-do Forestry Experiment Station, Jinju, Korea

4 진주농림 전문대학 임학과 Dept. of forestry, Jinju National Agricultural and Forestry Junior college, Jinju, Korea

same data using DCA. The plots can be classified into five groups by TWINSPLAN and DCA. There are *Pinus densiflora* community, *Quercus variabilis*-*Q. serrata* community, *Carpinus laxiflora* community, *Q. mongolica* community and *Cornus controversa*-*Q. mongolica* commun¹.

The successional trends of tree species by both techniques seem to be from *P. densiflora* through *Q. variabilis*, *Q. serrata* to *C. laxiflora* on the low altitude and from *Q. mongolica* to *C. controversa* on the high altitude in the canopy layer. As a result of the analysis for the relationship between the stand scores of DCA and environmental variables, they had a tendency to increase significantly from the *P. densiflora* community to *C. laxiflora* community that was soil moisture, the amount of soil humus and soil nutrients.

서 론

지리산은 북위 $35^{\circ} 13'$ - $35^{\circ} 25'$, 동경 $127^{\circ} 33'$ - $127^{\circ} 49'$ 사이에 위치해 있으며 해발 1,915m의 천왕봉을 주봉으로 경남의 산청군, 함양군, 하동군과 전남의 구례군, 전북의 남원군에 걸쳐 있고 면적은 438.92km²이며 1967년 12월27일 국립공원 제 1호로 지정되었다. 수평적 삼림대로는 연평균 기온 12°C - 14°C 은대남부에 속하지만 해발고가 높아짐에 따라 은대중부 및 한대림까지 폭넓은 삼림기후대를 유지하고 있다. 그러므로 식물분포는 복잡하며 목본식물만도 300종이상이 발견되었고, 초본식물을 포함하면 1,257종이 분포하는 것으로 보고되었다^{2,28)}. 지리산에 대한 식생군집구조분석은 대부분 지리산 서부지역의 노고단을 중심으로 한 피아골^{16,25)}, 심원계곡과 화엄사계곡^{3,4), 5,6)} 등에서 많이 이루어졌지만 동부지역에 대한 연구는 거의 이루어지지 않았다.

군집생태학적 연구는 종조성에 중점을 두고 식물사회학적 관점인 분류적 접근법(classification approach)과 구성종 개체와 환경요인과의 관계에 중점을 두는 분포서열법(ordination approach)이 있다⁴⁷⁾.

우리나라에서 ordination 기법을 적용한 삼림구조 분석에 관한 연구로서 송¹⁴⁾은 계룡산 삼림군집에서 참나무류군집을 거쳐 서어나무군집으로 천이가 일어나 극상림을 이를 것이라고 보고한 바 있고, 조와 이²⁶⁾는 가야산 식생군집의 천이과정은 소나무, 굴참나무, 갈참나무 및 서어나무순이라고 추정하였으며, 박 등⁹⁾은 북한산의 삼림군집구조분석에서 가장 효과적인 ordination은 DCA방법이라고 보고한 바 있고, 오 및 이¹⁷⁾는 반자연 소나무 삼림군집에서 식생의 종조성과 환경요인의 ordination 분석결과 수분과 유기물함량이 유의적인 상관을 나타내었다고 보고하였다.

또한 분류법과 서열법에 의한 삼림식생 구조분석에 관한 연구로서는 송 등¹⁵⁾은 덕유산 삼림군집구조는 습도구배에 따라 일정하게 분포하고, ordination에 의한 군락형의 분류와 식물사회학적인 방법과 대개 일치한

다고 보고하였으며, 유와 송¹⁸⁾은 속리산 삼림군집의 종조성과 입지와의 관계에서 군집분포에 경향을 미치는 제 1요인은 해발고라고 보고한 바 있으며, 이 등²³⁾은 광릉삼림의 식물군집 구조는 classification에 의한 군집분리와 ordination에 의한 군집분리는 일치하는 경향을 나타낸다고 보고하였다. 이상의 결과들은 종합해 볼 때 ordination 기법을 이용하여 식생의 종조성과 입지환경요인의 관계를 효과적으로 분석할 수 있을 것으로 기대되며 classification 방법은 ordination 방법과 상호보완적으로 삼림군집을 분석할 수 있을 것으로 생각된다.

본 연구는 TWINSPLAN에 의한 classification 방법과 ordination 기법을 적용하여 지리산 동부지역의 대원계곡을 대상으로 입지환경요인에 따른 삼림식생의 구조적 차이, 종조성적 특성을 구명할 목적으로 수행되었다.

조사지 설정 및 방법

1. 조사지 설정

조사대상지인 대원계곡은 지리산 동부지역인 경남 산청군 삼장면 유평리에 위치하며 대원사입구에서 중봉까지 약 8km가 되고 경남대학교 연습림과 국립공원으로 지정되어 대체로 보존이 잘되어 있는 천연림이며, 전체면적 50.4km²내에 임의로 89개소의 조사지를 설정하였고(Figure 1), 각 조사구는 20m × 25m (면적 500m²)로 하였으며 조사는 1990년 9월에 실시하였다.

2. 환경조사

환경요인으로는 방위, 해발고, 경사도와 토양성질을 조사·분석하였다. 토양분석을 위하여 A층과 B층에서 500g씩의 시료를 채취하여 실험실로 옮겨 토양

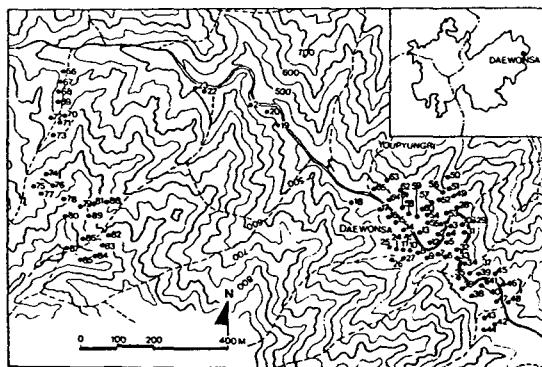


Figure 1. Location of the survey area in Daewon valley of Mt. Chiri.

함수량(105°C의 Dryoven에 24시간 건조)을 측정하고 나머지는 음건하여 임업연구원 토양분석실에서 분석하였다.

3. 삼림군집구조

(1) 식생조사

설치된 조사지에 출현하는 흥고직경 2cm이상의 목본식물을 대상으로 수종명 및 흥고직경을 조사하고, 층위는 상층임관을 형성하면 교목상층, 흥고직경 2cm 이상으로 교목하층을 형성하면 교목하층으로 구분하였다.

(2) 삼림군집구조분석

식생조사에서 얻어진 자료를 이용하여 중요치(Importance Value : I.V.)를 산출하였다^{7,24,33)}. 종다양성은 종다양도(Species diversity : H'), 균제도(Evenness : J'), 우점도(Dominance : D), 최대종다양도(Maximum of species diversity : H'max)에 의하여 분석하였으며^{7,50)}, 삼림군집간 종구성의 유사

성을 비교하기 위하여 Whittaker⁴⁹⁾의 수식을 이용하여 유사도지수(Similarity index)를 구하였다.

(3) Classification 및 ordination 분석

식생조사 자료로부터 각종의 합성치 X_{ij} 를 다음과 같이 구하였다.

$$X_{ij} = (d_{ij} + D_{ij}) / 2$$

X_{ij} 는 j 조사구에서 종 i 의 합성치이며, d_{ij} 는 상대밀도, D_{ij} 는 상대우점도를 나타낸다.

합성치 X_{ij} 를 가지고 각 조사구에 따른 종조성을 나타내는 vegetational data matrix를 작성하고, 이것을 이용하여 ordination과 classification의 다양도분석을 시행하였다. 다변수분석을 위한 program은 Cornell Ecology Program 중에서, ordination 기법은 DECORANA을, classification 기법은 TWINS-PAN을 각기 사용하였다^{38,39)}. 이상의 모든분석은 서울시립대학교 환경생태연구실에서 개발한 Plant data analysis package와 SAS package를 program으로 이용하였다.

결과 및 고찰

1. 조사지 개황

중앙기상청 산청분실에서 측정한 10년간(1973-1982)의 기상자료에 의하면 연평균기온은 12.7°C 연평균최고기온 18.8°C 연평균최저기온 7.5°C 온량지수 104.4°C, 한랭지수 -14.8°C이며, 년강수량은 1,353.8mm로서 수평적 삼림대에 의하면 온대남부와 온대중부림이 공존할 수 있는 지역이며, 대나무, 산초나무, 굴피나무, 서어나무, 때죽나무, 줄참나무, 굴참나무류가 출현할 수 있는 지역이다²⁴⁾.

Table 1은 각 조사지의 일반적인 개황을 나타낸 것으로 7개의 군집은 classification에서 분리된 것을 적

Table 1. Description of the physical features and the stratum of each plot for for classified type by TWINS-PAN in Daewon Valley of Mt. Chiri.

Community	A																							
	60	62	68	71	2	24	4	5	6	59	38	39	40	42	43	44	45	46	47	48	61	30	37	56
Plot Number	350	360	840	860	330	370	320	330	370	340	240	270	270	270	280	300	300	300	300	300	340	290	270	340
Altitude(m)	SW	SW	SE	SW	NW	SE	NWNW	NW	NW	NE	SE	SE	SE	SE	SW	SE	SE							
Aspect	10	15	35	25	5	20	15	15	20	10	5	15	15	10	10	15	15	15	15	15	15	15	15	40
Slope(°)	10	12	13	12	16	16	14	14	14	13	14	10	10	10	10	10	8	10	12	10	10	12	8	12
Height of tree layer(m)	10	12	13	12	16	16	14	14	14	13	14	10	10	10	10	10	8	10	12	10	10	12	8	12

Table 1. (Continued Table 1)

Community	A																							
Plot Number	60	62	68	71	2	24	4	5	6	59	38	39	40	42	43	44	45	46	47	48	61	30	37	56
Mean DBH of tree layer(cm)	50	35	22	28	25	30	20	20	20	48	30	15	20	15	15	15	15	20	20	15	20	20	15	30
Cover of tree layer(%)	40	60	90	80	80	80	85	85	85	60	80	80	90	90	90	90	90	90	90	70	80	90	60	
Height of subtree layer(m)	8	5	8	8	5	6	8	8	7	8	5	6	6	5	4	5	5	6	6	5	8	6	5	8
Cover of subtree layer(%)	50	50	80	80	40	30	60	60	60	10	50	20	70	70	60	80	80	60	50	50	80	50		
Height of shrub layer(m)	2.5	2	2.5	2	2	2	2	2	2	1.5	-	2	2	2	2	2	2	2	2	2.5	2	2	3	
Cover of shrub layer(%)	40	20	40	60	10	20	40	30	50	70	-	30	60	70	70	60	40	40	50	80	20	80	70	40
Number of woody species	9	15	14	13	7	10	12	12	9	14	9	15	9	16	7	14	13	14	12	9	9	19	6	11

Community	B																							
Plot Number	64	25	28	29	32	33	34	36	49	50	52	54	58	63	53	55	19	20	21	35	88	89		
Altitude(m)	460	400	330	330	260	260	270	250	350	350	370	330	330	500	330	330	470	490	500	250	650	660		
Aspect	E	SW	NW	SW	SW	SW	SW	SW	E	E	SE	SE	W	E	E	E	NE	NE	NE	NW	SE	NE		
Slope(°)	15	35	25	20	25	20	15	25	25	35	45	45	5	15	5	5	20	25	30	20	50	30		
Height of tree layer(m)	10	18	8	14	12	14	10	10	12	13	16	17	11	13	11	16	7	7	8	10	9	10		
Mean DBH of tree layer(cm)	22	25	25	20	20	20	18	20	32	38	36	44	40	26	45	40	12	12	15	20	16	20		
Cover of tree layer(%)	50	80	90	90	85	85	85	85	40	50	60	70	50	60	50	60	80	80	85	85	85	85		
Height of subtree layer(m)	7	7	5	6	6	6	6	6	5	6	7	8	7	9	5	8	4	4	4	6	8	7		
Cover of subtree layer(%)	40	50	80	70	50	70	85	80	60	70	50	50	30	50	40	50	85	85	70	70	70	70		
Height of shrub layer(m)	3	2	2	2	2	2	2	2	3	3	4	1.5	2	2.5	-	1.5	2	2	2	2	2	2		
Cover of shrub layer(%)	50	70	50	80	40	80	90	60	70	50	30	30	20	70	-	80	80	80	80	50	60	50		
Number of woody species	10	17	16	15	13	17	22	16	12	19	15	23	15	12	15	24	22	19	13	16	18	16		

Community	C												D											
Plot Number	11	14	9	10	16	18	7	8	26	27	12	13	66	69	70	82	72	75	22	23				
Altitude(m)	370	380	370	360	390	410	360	350	390	400	330	330	700	860	860	1150	880	950	560	580				
Aspect	NE	NW	NE	NE	SE	NE	NE	NW	NE	SE	SE	SE	NE	NE	NE									
Slope(°)	30	10	40	35	25	25	15	20	30	25	5	10	30	10	15	15	35	40	25	25				
Height of tree layer(m)	14	15	14	14	14	16	14	14	15	18	16	16	12	11	11	14	11	14	8	8				
Mean DBH of tree layer(cm)	20	20	20	20	25	25	20	20	30	25	25	25	24	26	26	26	65	26	24	15	15			
Cover of tree layer(%)	85	85	85	85	85	85	85	85	85	90	85	85	85	80	75	80	85	80	85	80	85	85		
Height of subtree layer(m)	7	6	7	7	7	7	7	7	5	7	7	8	7	8	7	8	7	8	4	5				
Cover of subtree layer(%)	60	70	60	60	70	70	60	60	40	80	60	60	70	60	70	60	80	70	70	70	70			
Height of shrub layer(m)	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	2	2	2	2	3	2	2	2		
Cover of shrub layer(%)	60	70	60	60	85	80	50	50	30	30	10	60	60	50	50	40	60	60	80	80	80			
Number of woody species	16	17	14	12	19	14	9	15	20	15	16	15	17	14	17	9	18	20	21	15				

(Continued Table 1)

Community	E							
	76	77	78	79	80	74	84	86
Altitude(m)	980	990	995	995	995	950	1160	1050
Aspect	NW	NE	NW	NW	NE	SE	EE	NE
Slope(°)	20	15	30	25	20	35	15	20
Height of tree layer(m)	14	15	16	16	13	15	12	10
Mean DBH of tree layer(cm)	27	23	27	23	26	25	12	10
Cover of tree layer(%)	80	70	80	80	85	60	70	80
Height of subtree layer(m)	8	7	8	9	9	8	65	18
Cover of subtree layer(%)	50	80	80	80	60	50	80	80
Height of shrub layer(m)	3	3	2	3	2	2	3	2
Cover of shrub layer(%)	50	50	60	60	60	40	85	60
Number of woody species	20	26	16	16	20	16	18	20

용한 것이다. 조사구들은 해발고 240m~1,160m에 위치하고 경사도는 5°~55°범위이었다. 교목상층군의 평균수고 및 평균흉고직경은 각각 13m, 24cm이고, 교목하층군의 평균수고는 7m이었고, 500m²당 출현종수는 평균15종 이었다.

2. 조사지의 classification 및 ordination 분석

89개 조사지에 대하여 TWINSPAN에 의한 classification 분석을 실시한 것이 Figure 2이다. 첫번째 division에서는 해발고에 의하여 분리되었고, 두번째 division에서는 해발고에 건조형과 습윤형으로 분리가 되었다. 세번째 division에서 8개 group으로 분리

되었으나 출현종의 중요치와 환경인자를 고려하여 본 연구에서는 5개의 group으로 분리하였다.

낮은 해발고에서 건조형군집은 A의 소나무-굴참나무군집, B의 굴참-졸참나무군집, 습윤형군집은 C의 서어나무군집으로 분리가 되었고, 높은 해발고에서 건조형군집은 D의 신갈나무군집으로, 습윤형군집은 E의 층층나무-신갈나무군집으로 분리되었다.

우리나라에서 보고된 다른 삼림의 군집분리를 살펴보면 이 등²³⁾은 광릉삼림에서 제1division은 건조형과 습윤형으로, 제2division은 음수인 서어나무와 까치박달나무의 높은 우점치로 인하여 4개의 군집으로 분리되었다고 하였으며, 박 등¹⁰⁾은 치악산에서 제1division에서 건조형과 습윤형으로, 제2division에서는 해발고에 의하여 분리되어 건조형군집은 소나무

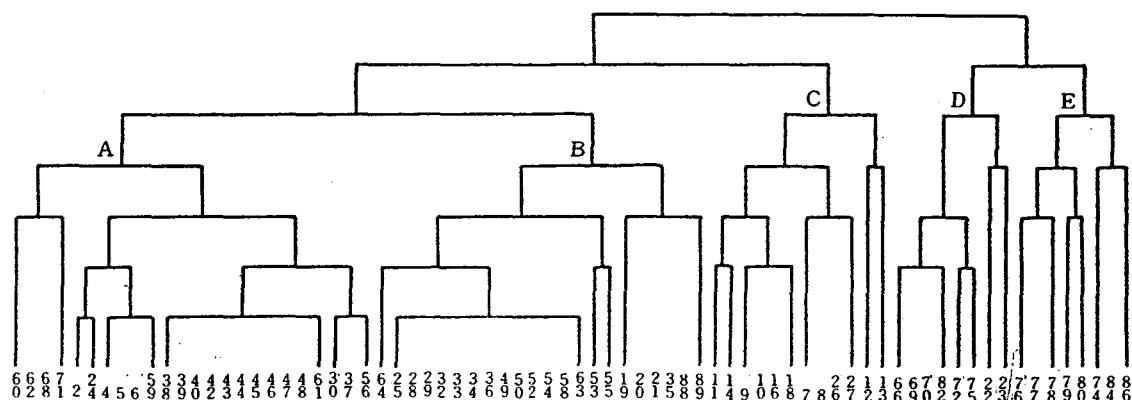


Figure 2. Dendrogram of TWINSPAN stand classification of eighty-nine plots in Daewon valley of Mt. Chiri.

및 젓나무가, 습윤형군집은 졸참나무, 신갈나무, 서어나무, 까치박달나무가 우점종이었다고 하였다. 또한 이 등²¹⁾은 가야산 삼림에서 제1division은 건조형과 습윤형으로, 제2division에서 토양습도와 해발고에 의하여 분리되었다고 하였으며, 용문산 삼림²²⁾에서는 사면의 방위가 군집분리의 중요인자 이었다고 보고하였다.

TWINSPAN에 의해 군집이 분리될 때 환경인자가 중요한데, 그 중에서 토양습도의 인자가 중요하다고 보고한 바 있으며^{17,40,48)}, 본 연구에서는 해발고와 토양습도가 군집분리의 중요인자로 나타났는데, 이것은 조사지역의 입지환경조건에 따른 내성수종의 분포배열에 의한 차이로 생각된다.

각 조사지를 classification에 따라 분리된 5개의 군집으로 구분한 것이 Table 2이다. 군집 A는 소나무-굴참나무군집으로 24개의 조사구가 포함되며, 소나

Table 2. Importance values of tree species in each community for classified type by TWINSPAN.

	A	B	C	D	E
<i>Pinus densiflora</i>	40.3	12.8	2.2		
<i>Betula costata</i>			0.4	7.8	
<i>B. schmidtii</i>			4.8	3.1	0.3
<i>Alnus hirsuta</i> var. <i>sibirica</i>	0.1		2.5	6.1	
<i>Carpinus laxiflora</i>	0.3	9.2	27.7	0.4	
<i>Quercus variabilis</i>	34.4	29.9	10.7	2.5	
<i>Q. mongolica</i>	3.8	1.6	6.2	19.4	11.9
<i>Q. serrata</i>	5.7	17.4	6.3	1.5	
<i>Magnolia sieboldii</i>		0.2	0.7	0.9	4.6
<i>Lindera obtusiloba</i>	0.4	1.7	2.5	2.2	1.9
<i>L. erythrocarpa</i>	0.3	0.3	0.6	2.2	
<i>Maackia amurensis</i>			0.3	4.2	
<i>Sapium japonicum</i>		1.6	0.9	0.2	
<i>Rhus trichocarpa</i>	0.7	0.4	1.1	1.8	
<i>Acer pseudo-sieboldianum</i>	0.4	0.7	8.6	6.3	11.3
<i>Stewartia koreana</i>	2.0	0.7	6.2	3.1	3.5
<i>Cornus controversa</i>			0.3	16.5	
<i>Rhododendron schlippenbachii</i>	0.3	0.0	5.2	1.8	2.5
<i>Styrax obassia</i>	0.7	1.5	5.5	4.1	0.3
<i>S. japonica</i>	4.1	9.8	1.3		0.1
<i>Fraxinus mandshurica</i>				4.2	6.4
<i>F. sieboldiana</i>	0.6	1.3	0.8	1.9	3.8

무, 굴참나무 및 졸참나무의 중요치가 교목상층에서 각각 63.4, 30.7, 2.2%이고 교목하층에서는 각각 5.6, 40.0, 11.0%로서 전체 평균치는 소나무 40.3, 굴참나무 34.4, 졸참나무 5.7%이었다. 본 군집은 교목상층에서 세력이 강한 소나무는 교목하층에서는 굴참나무, 졸참나무와의 종간경쟁에서 세력이 약화되고 있다. 이것은 참나무류와 경쟁관계에 있는 소나무림에서 극 양수인 소나무는 참나무류보다 치수발생이 어렵고³²⁾, 참나무류의 낙엽중에 함유되어 있는 Ca, P 등이 토양 산도를 높여 소나무의 타감작용을 약화시키기 때문에 소나무의 경쟁력이 약화된다고 한 조와 이²⁶⁾의 보고와 비슷한 경향을 보였다.

군집 B는 굴참-졸참나무군집으로 22개의 조사지가 포함되며 소나무의 중요치가 교목상층에서 19.7%이지만 교목하층에서는 1.6%로 중요치가 낮아지는 반면, 굴참나무와 졸참나무는 교목상층에서는 41.3%, 19.5%이고 교목하층에서는 13.0%, 14.3%로 세력이 확장되고 있어 참나무류와 종간경쟁력이 약한 소나무는 앞으로 세력이 계속 약화될 것이다.

군집 C는 서어나무군집으로 해발고가 낮은 습윤형군집에 12개의 조사지가 포함되며 서어나무의 평균 중요치가 28.8%로 우점종이고 조사구 10, 18은 서어나무의 평균중요치가 각각 47.7, 40.7%로 우점치가 집중되고 있었고, 그 외에 주요수종의 평균중요치는 굴참나무 10.7%, 졸참나무 6.3%, 신갈나무 6.2%. 당단풍나무 8.6%, 노각나무 6.2%, 박달나무 4.8% 순이었다. 우리나라의 삼림천이는 소나무, 참나무류, 서어나무의 순으로 진행된다는^{8,14,25,26,41)} 사실을 고려할 때 본 군집은 소나무와 참나무류가 서어나무를 주로하는 음수의 활엽수와 경쟁에서 서서히 밀려나면서 서어나무를 비롯한 음수가 우점종을 확보할 것으로 추정된다.

군집 D는 신갈나무군집으로 높은 해발고에서 건조형군집에 8개의 조사지가 포함되고 신갈나무의 평균 중요치가 49.4%로 우점종이었으며, 조사구 66, 69, 70, 82에서 신갈나무 중요치가 60%이상으로 우점치가 집중되고 있다. 그 외에 주요종의 평균 중요치는 당단풍나무 6.3%, 들메나무 4.2%, 박달나무 3.1%, 물赅나무 2.5%, 노각나무 3.1%이었다. 본 군집은 교목하층에서도 타수종보다 신갈나무의 중요치가 높아 신갈나무가 우점종으로 위치를 계속 점유할 것으로 추정된다.

군집 E는 총층나무-신갈나무군집으로 해발고가 높은 조사지 중에서 습윤형군집에 포함된 8개 조사지로서 교목상층에서는 총층나무의 중요치가 21.9%로 우점종이었으며, 그 밖에 주요수종의 중요치는 신갈나

무 18.3%, 거제수나무 11.1%, 물槛나무 10.2%, 들메나무 8.8%, 다릅나무 6.4%, 노각나무 4.4% 순이었다.

박 등¹⁰⁾은 치악산 삼림의 조사지중에서 해발고가 높은 지역의 능선부에서 주로 신갈나무군집을 이루고 계곡부에는 층층나무가 주군집을 이루고 있다고 보고한 바 있는데 본 연구에서도 비슷한 경향을 나타내었다. Classification 방법에서는 몇 수종의 우점치에 의하여 각 군집이 뚜렷하게 구분되어 질 수가 있는데⁴⁵⁾ 본 조사지역의 삼림에서도 소나무, 굴참나무, 졸참나무, 서어나무, 신갈나무, 층층나무의 우점치에 의해서 각 군집이 분리되었다.

Ordination 기법중에서 국내삼림군집분석에서 가장 효율적인 DCA(Deterred Correspondence Analysis) 방법^{9,10,15,21,22,23)}을 이용하여 89개 조사지에 대한 ordination을 분석한것이 Figure 3이다.

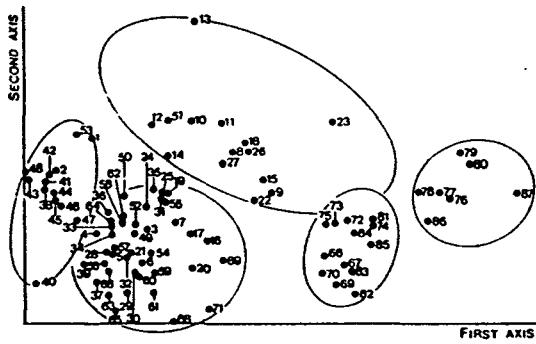


Figure 3. DCA ordination of the survey plots in Daewon valley forest of Mt. Chiri.

DCA 제 1, 2축에 배열된 분리상태를 살펴보면 왼쪽에서 오른쪽으로 소나무군집, 굴참나무-졸참나무군집, 서어나무군집, 신갈나무군집, 층층나무-신갈나무군집으로 분리되어 대체로 classification에 의한 분리현상과 일치하였다.

우리나라의 타 삼림지역에서 서어나무군집이 극상림이라고 한 보고^{9, 20, 21, 26, 30, 34)}와 같이 본 연구에서도 해발고가 낮은 삼림에서는 서어나무가 극상림을 형성하고 있었다. 표에서 나타난 각 수종의 중요치에 의하면 해발고가 낮은 군집 A, B, C와 해발고가 높은 군집 D, E와는 뚜렷하게 구분되었다. 즉 군집 A, B, C에서는 소나무, 굴참나무, 졸참나무의 세력이 큰 반면, 군집 D, E에서는 신갈나무, 층층나무의 우점치가

높았다.

Figure 4는 5개군집의 주요수종에 대한 흥고직경별

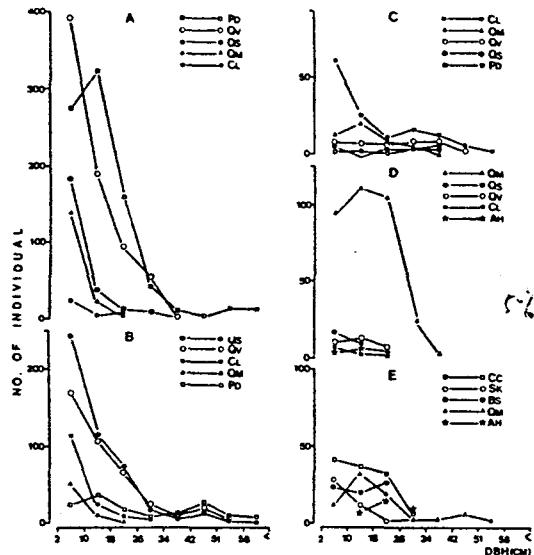


Figure 4. DBH class distribution of major tree species for each community.

Pd : *P. densiflora*, Qv : *Q. variabilis* Qs : *Q. serrata*,
Qm : *Q. mongolica*, Cl : *laxiflora* Ah : *A. hirsuta*
var. *sibirica*

빈도분포를 나타낸것이다. 출현종의 흥고직경별 빈도분포에 의하여 생태적 천이과정을 추론할 수가 있으므로^{8,20,21,22,23)} 본 graph에서 지리산 동부지역 삼림의 식생천이과정을 예측할 수 있을 것으로 생각된다. 군집 A에서 흥고직경 18cm이하에서는 굴참나무가 우세하므로 점차적으로 소나무의 세력이 약화되고 굴참나무의 세력이 강화될 것으로 추정할 수 있다. 군집 B에서는 졸참나무와 굴참나무가 현재 우점종이나 흥고직경 10cm이하에서는 내음성이 강한 서어나무^{8, 14, 20)}가 상당한 세력을 확보하고 있기때문에 서어나무가 참나무류의 경쟁종으로서 부상하여 서어나무로의 천이가 진행될 것이다. 군집 C에서는 우리나라 식생천이의 극상수종인 서어나무^{14,23)}의 세력이 우세하므로 현재의 삼림이 잘 보존만 된다면 안정된 삼림구조를 지속하게 될 것이다. 군집 D에서는 신갈나무가 절대적으로 세력이 강해서 다른 수종으로의 천이를 예측하기가 곤란하다. 신갈나무는 계룡산¹⁴⁾, 내장산²⁰⁾, 덕유산¹⁵⁾에서는 지위조건이 견조한 능선이나 산정부분에 분포하고 있다고 보고한 타 연구결과들을 종합해 볼때 본 수종의 생육범위가 일부지위에 제한적이라고 할 수 있으며, 이러한 특성을 고려할 때 본 군집에서는 다른수종으로의 천이보다는 신갈나무가 우점

종으로 세력을 계속 유지할 것으로 예측된다. 군집 E에서는 총층나무, 거제수나무, 노각나무, 신갈나무가 함께 경쟁하고 있지만 흥고직경 18cm이하에서는 총층나무가 우세하므로 총층나무가 우점종인 식물군집으로 계속 유지될 것이다.

김 등³⁾은 지리산 서부지역의 주요식생 구성종은 서어나무, 졸참나무, 신갈나무이었으며, 굴참나무는 그 출현율이 극히 낮고, 소나무는 하부지역에서 집중분포한다고 하여 본 조사지역인 동부지역과는 굴참나무의 구성상태가 달랐다. 이것은 서부보다는 동부지역의 지위조건이 다소 건조하기 때문으로 생각된다.

이상의 결과에서 지리산 동부지역에서 식생천이는 해발고가 낮은 조사지는 소나무 → 굴참나무, 졸참나무 → 서어나무의 천이진행을 예측할 수 있으며, 해발

고가 높은 조사지의 지위가 건조한 능선이나 산정부에서는 신갈나무가, 습윤한 계곡부에서는 총층나무가 우점종인 식물군집으로 유지될 것이다.

Table 3은 7개의 군집별로 종다양성을 나타낸 것으로 앞에서 언급한 바와 같이 두개의 group으로 나누어 생각할 수가 있다. 즉 군집 A, B, C와 군집 D, E로서 전자의 군집들에서는 소나무군집인 군집 A의 종다양성과 균재도가 가장 낮았는데 이는 소나무의 타감작용²⁶⁾으로 타수종의 침입이 원활하여서 소나무의 I. V.가 가장 낮은 군집 C에서는 종다양도가 1.1959에 이르게 된다.

해발고가 높은 group인 군집 D, E에서는 총층나무의 I.V.가 높은 군집 E가 신갈나무의 I.V.가 높은 군집 D보다 종다양도가 높았다. 최종다양도에 대한 종다양도의 비율이 높은 군집일 수록 안정상태에 도달된 정도가 높은데²⁷⁾, 본 조사지의 군집에서는 군집 E가 이 비율이 가장 높아 가장 안정된 상태에 도달되었으며 다음으로 군집 C의 비율이 높았다.

3. 수종의 classification 및 ordination

본 조사지역의 삼림에서 출현된 수종중 빈도가 5회 이상 되는 주요수종에 대한 classification 및 ordination 분석의 내용을 Figure 5, 6과 같이 도시하였다. 교목 상층에서 classification 분석과 ordination 분석의 결과가 동일하게 나타나 소나무, 굴참나무와

	Species diversity(H')	H'max	Evenness (J')	Dominance (D)
A	0.8808	1.4624	0.6023	0.3977
B	1.1368	1.5315	0.7423	0.2577
C	1.1959	1.5051	0.7945	0.2055
D	1.2178	1.6021	0.7602	0.2398
E	1.3267	1.6021	0.8281	0.1719



Figure 5. Dendrogram of TWINSPAN species classification of thirty woody species in Daewon valley of Mt. Chiri.

(Vw : *V. wrightii*, Rc : *R. chinensis*, Mm : *M. myriantha*, Rhm : *Rh. mucronulatum*, Sah : *S. japonicum*, Cl : *C. laxiflora*, Zs : *Z. schinifolium*, Rt : *R. trichocarpa*, Im : *I. macropoda*, So : *S. obassia*, Lo : *L. obtusiloba*, Sa : *S. alnifolia*, Ps : *P. sargentii*, Le : *L. erythrocarpa*, Sk : *S. koreana*, Ae : *A. elata*, Rhs : *Rh. schippenbachii*, Qm : *Q. mongolica*, Ap : *A. pseudo-sieboldianum*, Cs : *C. controversa*, Ms : *M. sieboldii*)

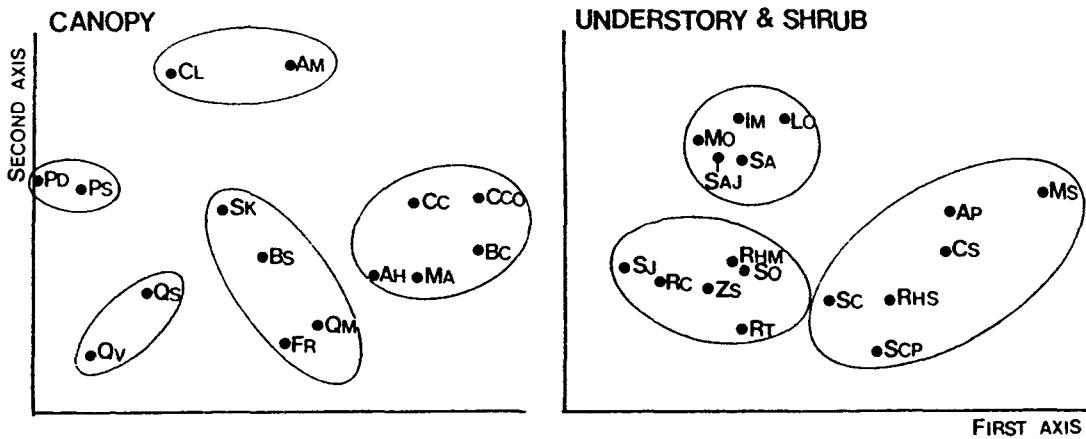


Figure 6. Species ordination on the first two axes, using DCA.

(Pd : *P. densiflora*, Ps : *sargentii*, Qv : *Q. variabilis*, Qs : *Q. serrata*, Cl : *C. laxiflora*, Am : *A. mono*, Sk : *S. koreana*, Bs : *B. schmidtii*, Fr : *F. rhyynchophylla*, Qm : *Q. mongolica*, Ah : *A. hirsuta* var. *sibirica*, Cc : *C. cordata*, Ma : *M. amurensis*, Bc : *B. costata*, Sj : *S. japonica*, Rc : *R. chinensis*, Zs : *Z. schinifolium*, Rhm : *Rh. mucronulatum*, So : *S. obassia*, Rt : *R. trichocarpa*, Mo : *M. oldhami*, Im : *I. macropoda*, Saj : *S. japonicum*, Sa : *S. alnifolia*, Lo : *L. obtusiloba*, Sc : *S. commixta*, Scp : *S. chinensis* for. *pilosa*, Rhs : *Rh. schlippenbachii*, Cs : *C. sieboldiana*, Ap : *A. pseudo-sieboldianum*, Ms : *M. sieboldii*)

줄참나무, 서어나무, 신갈나무, 층층나무 순으로 배열되었고, 교목하층에서는 진달래, 개옻나무, 때죽나무의 집단, 사람주나무, 나도밤나무, 대폐집나무의 집단, 참개암나무, 당단풍, 함박꽃나무의 집단으로 배열되었다.

이상의 결과를 통하여 생태적 천이과정을 추정하면 낮은 해발고에서 교목상층은 소나무 → 굴참나무, 줄참나무 → 서어나무순으로, 높은 해발고에서는 신갈나무 → 층층나무순으로 진행이 예측된다. 박⁸⁾은 백운산 삼림군집분석에서 층층나무는 서어나무와 혼효한 후 점차적으로 쇠퇴해가는 수종이라고 보고하였지만 본 삼림지역에서는 교목하층에서 층층나무의 소경목이 타 수종보다 우세하므로 층층나무가 우점종으로 천이가 진행될 것으로 예측된다.

이 등²³⁾은 광릉삼림의 교목상층에서 천이과정은 소나무 → 신갈나무, 굴참나무, 갈참나무, 서어나무, 팥배나무 → 까치박달나무, 물푸레나무, 층층나무로 진행된다고 보고하여 본 연구와 비슷한 경향을 보였다. 그러나 우리나라 삼림의 천이과정은 소나무림, 참나무류를 주로하는 양수의 활엽수림에서 서어나무를 주로하는 음수의 활엽수림으로 진행된다는 타 연구^{1, 10, 14, 21, 23)}와는 다소 상이한 양상을 보여주었는데, 이것은 서어나무군집은 낮은 해발고의 습윤지와 계곡부에 주로 분포하고 신갈나무는 높은 해발고의 건조지인 능선이나 산정부에 주로 분포하는 입지적인 요인이 원인으로 추정되며, 박 등¹⁰⁾의 치악산 삼림의 식생천이

계열이 능선 및 중복부에서는 소나무 → 줄참나무, 갈참나무, 신갈나무 등의 참나무류 → 서어나무로, 계곡부에서는 소나무 → 참나무류 → 층층나무, 까치박달나무로 진행된다고 한 보고로서도 설명될 수 있다.

교목하층의 천이과정은 진달래, 개옻나무, 때죽나무 → 사람주나무, 나도밤나무, 대폐집나무 → 참개암나무, 당단풍나무, 함박꽃나무 순으로 진행이 예측되었다.

박 등⁹⁾은 DCA에 의한 북한산 삼림의 천이과정은 교목층이 소나무 → 줄참나무, 산벚나무, 팥배나무 → 신갈나무 → 들메나무 → 물푸레나무순으로 진행할 때, 교목하층은 산초나무, 참싸리 → 개옻나무, 생강나무, 진달래, 철쭉 → 당단풍나무, 함박꽃나무, 참빗살나무의 순으로 진행한다고 보고하여 본 연구의 교목하층 식생천이진행과정과 비슷한 경향이었다.

5개 군집간 유사도지수를 나타낸것이 Table 4이다.

Table 4. Similarity indices between the vegetational community.

	A	B	C	D
B	60.59			
C	31.85	42.06		
D	14.49	16.41	37.40	
E	8.44	9.28	27.10	41.82

Table 4에서도 해발고가 낮은 군집 A, B, C와 해발고가 높은 군집 D, E와는 유사도지수의 차이가 뚜렷하였다. 즉 군집 A, B는 군집 D, E와는 각각 20%미만의 유사도지수를 나타내어 완전히 이질적임을 알 수 있었다. 그러나 군집 C는 군집 A, B와 D, E의 중간에 위치하여 공통종이 많이 출현하기 때문에 다른 군집들과의 값이 20~40%의 수준으로 나타났다.

Buell³¹⁾는 유사도지수가 조사지간에 20%미만의 값일때는 서로 이질적인 군집이고, 80%이상일때는 서로 동질적인 군집이라고 하였는데, 본 연구에서도 천이계열상 인접한 군집인 소나무군집과 굴참나무군집 간이 가장높은 값을 보여 비슷한 군집으로 판단되며, 먼 군집간인 소나무군집과 서어나무, 층층나무군집간이 낮은 값을 보여 상이한 군집으로 판단되어, ordination 분석에 의한 군집배열과 일치하는 경향을 보였다. 이상에서 살펴본 바와 같이 군집간 유사도지수는 천이계열상 인접한 군집간은 높은 값을 보인 반면, 먼 군집간은 낮은 값을 나타내어 천이계열상 하위의 군집과 상위의 군집은 서로 다른 종조성으로 구성되어 있으며, 상이한 지위를 점유하고 있음을 알 수 있다.

4. 환경인자의 ordination 분석

89개 조사지에 대하여 classification 분석으로 분리된 5개 군집에 대한 환경인자의 화학적 분석치를 평균한 것이 Table 5이다. pH값을 제외하고 소나무군집에서 참나무류군집, 서어나무군집으로 천이계열단계가 진행될 수록 토양의 양료조건이 양호한 것을 알 수 있었다.

각 조사지의 종조성변화에 관련된 환경인자를 판단하기 위하여 10개의 환경요인들을 5단계로 나누어 (Table 6) DCA기법을 이용하여 제1, 2축에 표시한 것이 Figure 7이다.

소나무군집과 굴참나무군집은 해발고가 낮고 토양수분함량, 유기물함량, 전질소, 유효인산, C.E.C, 치환성용량(K^+ , Na^+ , Ca^{++} , Mg^{++}) 등 양료가 적은 지위에 주로 분포하고 있으며, 신갈나무군집과, 층층나무군집은 해발고가 높고 토양수분함량, 유기물함량, 전질소 등 토양양료가 많은 지위에 주로 분포하고 있으며, 서어나무군집은 졸참나무, 굴참나무군집과 신갈나무군집의 중간부에 분포하고 있다.

Table 5. Soil characteristics of each community for classified type by TWINSPLAN.

Community	Soil		Humus (%)	Total nitrogen (%)	Available phosphate (ppm)	C. E. C. (m.e./100g)	Exchangeable cations(m.e./100g)			
	moisture (%)	pH					K ⁺	Na ⁺	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺
A	19.54	5.11	9.70	0.32	38.39	15.73	0.21	0.10	0.53	0.21
B	23.52	5.21	10.90	0.39	35.47	16.86	0.27	0.10	0.90	0.41
C	29.84	5.01	12.43	0.58	49.02	16.01	0.25	0.09	0.69	0.29
D	30.40	4.76	17.14	0.72	56.36	22.36	0.32	0.11	0.79	0.31
E	34.47	4.73	19.88	0.90	62.12	19.45	0.37	0.13	2.05	0.69

Table 6. Ratings of representing ranges of environmental variables.

Altitude (m)	Soil moisture (%)	Soil pH	Humus (%)	Total nitrogen (%)	Available phosphate (ppm)	C. E. C. (m.e./100g)	Exch. potassium	Exch. sodium	Exch. calcium	Exch. magnesium
1 250~430	4.1~14.4	4.20~4.62	1.90~6.38	0.08~0.28	8.64~24.77	7.92~11.31	0.09~0.19	0.04~0.09	0.30~0.8	0.09~0.38
2 440~610	14.2~24.1	4.63~5.04	6.39~10.86	0.29~0.49	24.78~41.50	11.31~14.70	0.20~0.29	0.10~0.15	0.82~1.32	0.39~0.69
3 620~790	24.2~34.1	5.05~5.46	10.87~15.34	0.50~0.69	41.51~58.24	14.71~18.08	0.30~0.39	0.16~0.21	1.33~1.82	0.70~1.00
4 800~970	34.2~44.1	5.47~5.88	15.35~19.82	0.69~0.90	58.24~74.97	18.08~21.47	0.40~0.49	0.22~0.27	1.83~2.32	1.01~1.31
5 980~1150	44.2~54.1	5.89~6.30	19.83~24.30	0.91~1.10	74.97~91.70	21.48~24.86	0.50~0.60	0.28~0.33	2.33~2.88	1.32~1.62

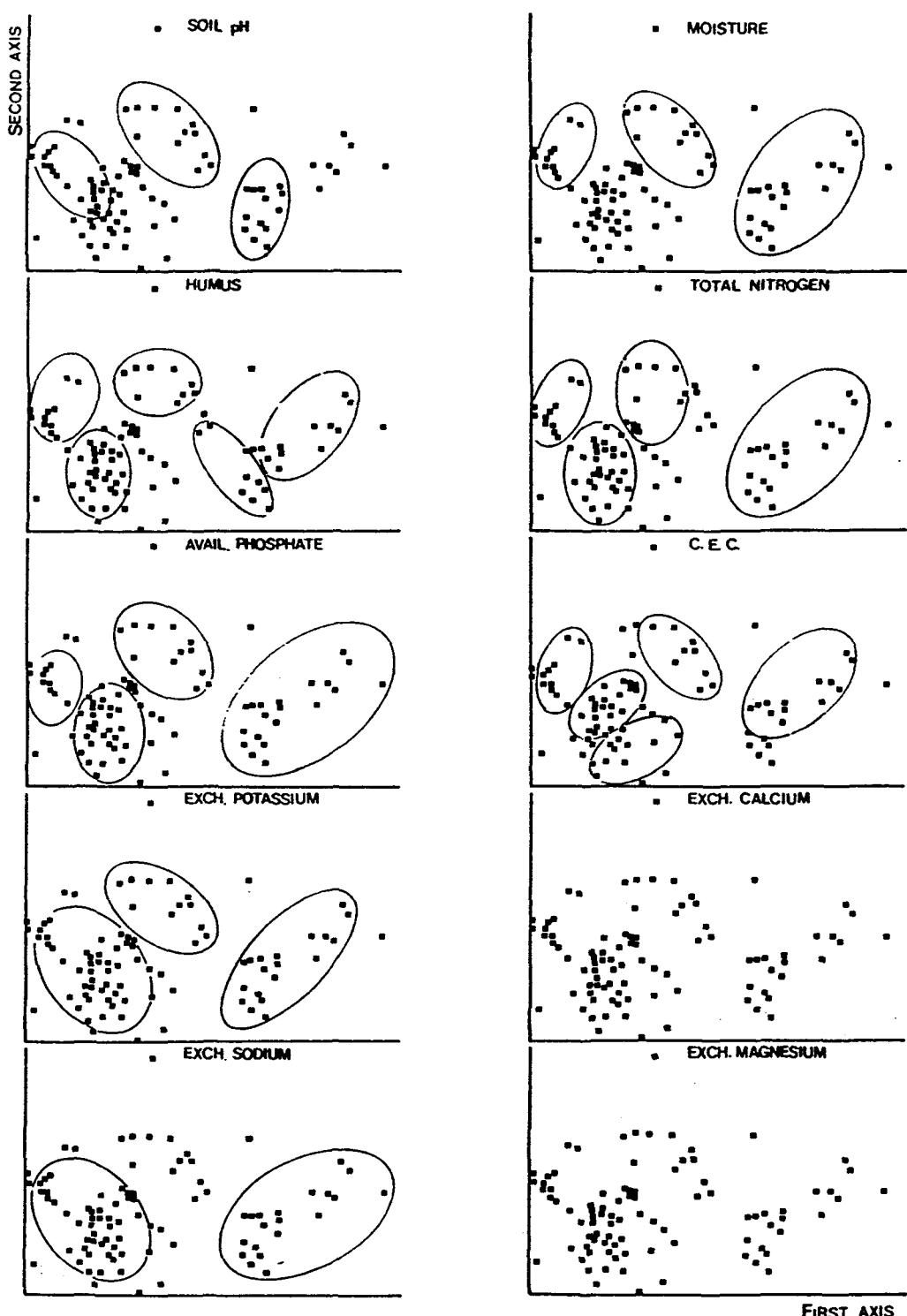


Figure 7. Distribution of environmental variables on the first-two axes of DECORANA stand ordination.

유와 송¹⁸⁾은 덕유산 삼림군집이 소나무군집에서 소나무-신갈나무군집, 굴참나무군집, 졸참나무-신갈나무군집으로 갈 수록 양료상태가 좋아지고, 신갈나무군집에서 양료상태가 가장 좋은 것을 볼 수 있다고 보고하여, 지위에 따라서는 신갈나무도 양료요구도가 높은 수증임을 알 수 있다.

소나무군집과 졸참나무-굴참나무군집은 해발고는 낮은 곳에, 토양함수량, 유기물함량, 전질소, 유효인산 등 양료의 중간부에 주로 분포하고 있다.

이상의 결과를 종합하여 보면 모든 환경요인에서 소나무, 굴참나무군집에서는 낮은 계급이, 신갈나무, 충충나무군집에서는 높은 계급이, 그리고 서어나무군집에서는 중간계급이 주로 분포·배열되었다. Ordination 분석목적은 환경구배에 의한 식생분포를 밝히는 것이므로³⁰⁾, 각 환경인자의 값과 DCA의 제 1, 2축의 score와의 상관관계를 나타낸 것이 Table 7이다.

Table 7. Correlation between environmental variables and DCA stand scores of the first and second axes.

	1st Axis	2nd Axis
Soil moisture	0.697**	-0.222*
Soil pH	-0.515**	0.208*
Humus	0.681**	-0.083
Total nitrogen	0.763**	0.056
Available phosphate	0.511**	1.005
C. E. C.	0.579**	-0.278**
Exchangeable potassium	0.438**	-0.008
Exchangeable sodium	0.238*	0.093
Exchangeable calcium	0.331**	0.297**
Exchangeable magnesium	0.347**	0.246*

1-tailed signif : * : 5%, ** : 1% level

모든 환경요인의 값과 제 1축의 score간에는 치환성 Na^+ 을 제외하고는 고도의 정의 상관성이, 토양습도와는 부의 상관성이 인정되었다.

이 등²⁵⁾은 가야산 삼림에서 환경인자와 수종의 중요 치와의 상관분석에서 소나무와 굴참나무는 토양산도, 유기물, 습도가 낮은 지위에 분포하고, 고로쇠나무와 단당풍나무는 높은 지위에 분포하였다고 하였으며, 또한 이 등²³⁾은 광릉삼림에서 환경인자의 ordination 분석에 의하면 소나무군집에서 까치박달나무군집으로 갈수록 토양산도, 유기물함량, 전질소함량, 치환성 양이온 함량 등이 증가한다고 보고한 바 있으며, 이

등²¹⁾은 용문산 삼림에서 DCA에 의한 환경인자분석에서 소나무군집, 신갈나무군집에서 서어나무, 물푸레나무군집으로 이행할 수록 토양함수량, 토양유기물함량, 토양산도가 유의적으로 증가한다고 보고하였다. 또한 송 등¹⁵⁾은 덕유산 삼림에서 습도구배에 따른 종 구성분포는 거제수나무와 물푸레나무는 습한 곳에, 굴참나무, 서어나무, 소나무 등은 건조한 곳에 분포하였고, 신갈나무, 당단풍나무는 건습한 중간위치에 분포한다고 발표하였으며, 그 외에도 환경구배에 의해 식생군집이 분리된다는 연구결과가 많이 있었는데^{9, 10, 13, 17, 45, 47)} 본 연구에서도 환경구배에 따라 삼림군집이 분리배열되어 기존의 연구와 동일한 결과를 나타내었다.

인용문헌

1. 강윤순, 오계칠. 1982. 광릉삼림군집에 대한 ordination 방법의 적용. *한국식물학회지* 25(2) : 83-99.
2. 김삼식, 이정환. 1990. 지리산의 관속식물상과 특산식물. *경상대학교 농과대학부속 연습림연구보고* 1:81-138.
3. 김지문, 권기원, 유재은. 1986. 지리산 서부지역의 참나무류 분포에 관한 생태상. *충남대학교 환경연구보고* 4(2) : 76-88.
4. 김태옥, 이경재. 1986. 지리산 심원계곡의 해발고에 따른 식생구조의 변화. *서울대학교 연습림보고서* 22:10-24.
5. 박봉규. 1979. 지리산에 있어서의 인위작용에 의한 식생의 동태. *자연보존연구보고서* 1 : 93 - 115.
6. 박봉규, 이인숙. 1987. 지리산 삼림생태계의 생체량과 그 보호에 관한 연구. *이화여자대학교 한국생활과학연구원 논총* 39 : 35-62.
7. 박봉규, 임양재, 김원, 박상옥. 1989. 생태학실험. *영설출판사*. 서울. 175pp.
8. 박인협. 1985. 백운산지역 천연림생태계의 조림구조 및 물질생산에 관한 연구. *서울대학교대학원 박사학위논문*, 48pp.
9. 박인협, 이경재, 조재창. 1987. 북한산지역의 삼림군집구조에 관한 연구. *응용생태연구* 1(1) : 1-23.
10. 박인협, 이경재, 조재창. 1988. 치악산국립공원의 삼림군집구조-구룡사-비로봉 지역을 중심으로-. *응용생태연구* 2(1) : 1-9.

11. 박인협, 조재창, 오충현. 1989. 가야산지역 계곡부와 능선부의 해발고와 사면부위에 따른 삼림구조. 응용생태연구 3(1) : 42-50.
12. 산림청 임업연구원. 1990. 참나무자원의 종합이용 개발에 관한 연구(IV). 과학기술처 p. 41-98.
13. 송재근. 1983. 칠갑산 삼림군집의 구조와 천이. 충남대학교 대학원 석사학위논문. p. 30.
14. 송호경. 1985. 계룡산 삼림 군집형과 그의 구조에 관한 연구. 서울대학교 대학원 박사학위논문. p. 54.
15. 송호경, 우인석, 이수욱, 남대. 1987. 분류법과 서열법에 의한 덕유산 삼림식생 연구. 충남대학교 환경연구보고 5(2) : 59-73.
16. 오계칠, 강윤순. 1983. 피아골 제1차림의 군집생태 학적연구. 한국자연보존협회 조사보고서. 21 : 39-52.
17. 오계칠, 이근섭. 1989. 반자연 소나무림에 있어서의 ordination 미분류 및 인근효과에 대하여. 한국 생태학회지 12(2) : 83-108.
18. 유재은, 송호경. 1989. Classification과 Ordination에 의한 치악산 삼림군집의 분석. 충남대학교 환경연구보고 7 : 1-8.
19. 이강영. 1988. 우리나라 서해안지역에 있어서 해송림의 생태학적 연구. 한림지 77(1) : 83-91.
20. 이경재, 오구균, 조재창. 1988. 내장산 국립공원의 식물군집 및 이용행태에 관한 연구(I). - Ordination 방법에 의한 식생군집구조분석-한림지 77(2) : 166-177.
21. 이경재, 조재창, 우종서. 1989. Ordination 및 classification 방법에 의한 가야산 지구의 식물군집 구조 분석. 응용생태연구 3(1) : 28-41.
22. 이경재, 조재창, 류창희. 1990a. Classification 및 ordination 방법에 의한 용문산 삼림의 식물군집 구조분석. 한국식물학회지 33(3) : 173-182.
23. 이경재, 조재창, 이봉수, 이도석. 1990b. 광릉 삼림의 식물군집 구조(I)-Classification 및 ordination 방법에 의한 소리봉 지역의 삼림군집 구조 분석-한국임학회지 79(1) : 173-186.
24. 임경빈. 1985. 신고조림학원론. 향문사. 서울. p78-252.
25. 장윤석, 임양재. 1985. 지리산 피아골의 식생형과 그 구조. 한국식물학회지. 28(2) : 165-175.
26. 조재창, 이경재. 1988. Ordination방법에 의한 가야산 홍유동계곡의 식생군집에 관한 연구. 한림지 77(1) : 73-82.
27. 중앙기상대. 1984. 한국기후표(1973-1982). 서울. 3 : 276p
28. 한국국립공원협회. 1979. 지리산국립공원식물 자원조사. 건설부. 382pp.
29. Beals, E. W. 1973. Ordination : Mathematical elegance and ecological nativete. J. Ecology 61 : 23-35.
30. Bernard, J. M., F. K. Seischab and H. G. Gauch. 1983. Gradient analysis of the vegetation of the Byron-Bergen swamp, a rich fen in Western New York. Vegetatio 53 : 85-91.
31. Buell, M. F., A. N. Langford, D. W. Davidson, and L. F. Ohmann. 1966. The upland forest continuum in northern New Jersey. Ecology 47(3) : 416-432.
32. Canham, C. D. 1989. Different response to gaps among shade-tolerant tree species. Ecology 70 : 548-550.
33. Causton, D. R. 1988. Introduction to vegetation analysis. Unwin Hyman Ltd., London. 107-256.
34. Gauch, H. G., Jr. and R. H. Whittaker. 1972. Comparision of ordination techniques. Ecology 53 : 868-875.
35. Gauch Jr, H. G. 1982. Multivariate analysis in community ecology. Cambridge University Press. 298pp.
36. Goodall, D. W. 1963. The continuum and the individualistic association. Vegetatio 11 : 297-316.
37. Hill, M. O. 1973. Reciprocal averaging : An eigenvector method of ordination. J. Ecology. 61 : 237-249.
38. Hill, M. O. 1979a. DEFCORANA-a FORTRAN program for trended correspondence analysis and reciprocal averaging. Ecology and Systematics, Cornell University, Ithaca, New York, 52pp.
39. Hill, M. O. 1979b. TWINSPLAN-a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Ecology and Systematics, Cornell University, Ithaca, New York, 99pp.
40. Huang, C. and R. Moral. 1988. Plant-environment relationships on the Montlake Wildlife

- area, Seattle, Washington, U. S. A. *Vegetatio* 78 : 109–124.
41. Krebs, C. J. 1972. *Ecology : The experimental analysis of distribution and abundance*. Harper & Row, N. Y. 800pp.
42. Ludwig, J. A. and J. F. Reynold. 1988. *Statistical Ecology*. John Wiley & Sons, New York. 337pp.
43. Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley & Sons, Inc. p. 547.
44. Odum, E. P. 1971 *Fundamentals of ecology*. W. B. Saunders Co., Ltd., Philadelphia. 574pp.
45. Peet, R. K. and O. L. Loucks. 1977. A gradient analysis of southern Wisconsin forests. *Ecology* 58 : 485–499.
46. Shafii, M. I., and G. A. Yarraton. 1973. Diversity, floristic richness, and species evenness during a secondary(post-fire) succession. *Ecology* 54 : 897–902.
47. Ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis : a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67 : 1167–1179.
48. Taylor, S. J., T. J. Carleton and P. Adams. 1987. Understory vegetation changes in a *Picea mariana* chronosequence. *Vegetatio* 73 : 63–72.
49. Whittaker, R. H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science* 147 : 250–259.
50. Whittaker, R. H. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biol. Rev.* 42 : 207–264.