

광릉 자연림에서의 교란체제와 수목의 재생

조도순

성심여자대학교 생물학과

Disturbance Regime and Tree Regeneration in Kwangnung Natural Forest

Cho, Do-Soon

Department of Biology, Songsim University

ABSTRACT

Disturbance regime and tree regeneration were studied in Kwangnung natural forest, an old-growth deciduous hardwood forest located in central Korea. This forest is dominated by *Carpinus laxiflora*, *C. erosa*, and *Quercus* species. The area occupied by canopy gaps was 4.6% of the total forested area, and the mean size of canopy gaps was 92 m² with the maximum being 524 m². More than half of the gaps were less than four years old, and 3/4 of the gaps were created by death of only one or two canopy trees, indicating the dominance of small-sized gaps in Kwangnung forest. About half of the gap-makers were *C. laxiflora*, and another one third were *Quercus* species. In contrast, the most frequent replacers were *C. erosa* and *C. laxiflora* while *Quercus* species filled only 5% of the gaps, suggesting a future shift in tree species composition under the current disturbance regime. Tree regeneration was more conspicuous even in small gaps than non-gaps regardless of shade-tolerance of tree species, indicating the importance of gaps in tree regeneration.

서론

지금까지 많은 사람들이 생태계의 동태에 관심을 가져왔지만 대부분의 연구가 평형상태의 군집의 천이적 발달에 집중되어 왔다. 그러나 최근에는 많은 사람들이 교란(disturbance)에 관심을 가지게 되었고 생물 군집에서의 그 역할의 중요성을 인식하게 되었다. 특히 여러 삼림생태학자들은 식물군집에서 그 평형이 거의 이루어지지 않고 있음을 밝혀왔다. 교란은 처녀림에서도 빈번히 일어나고 있다. 처녀지인 아마존강 유역을 비롯한 열대우림에서는 비교적 빈번한 큰 규모의 홍수 외에도 간혹 큰 규모의 산불이 발생한다(Campbell and Frailey, 1984; Frost, 1988).

자연군집은 보통 시간적으로나 공간적으로 균일하지 않다(Sousa, 1984). 특히 삼림군집은 교란된 나이, 크기 및 종조성이 다른 군반(patch)의 모자이크로 이루어져 있다. 각각의 군반은 교

본 연구는 1991년도 한국과학재단 연구비 지원에 의하여 수행된 것임.

란에 의하여 나무가 넘어져서 형성된 것이며 교란으로부터 회복되는 과정에 있다고 볼 수 있다. 교란은 평형상태에서 일어나는 경쟁배타를 방지하기 때문에 이 같은 교란에 의해서 생겨난 시간적, 공간적 변이는 많은 종의 공존에 필수적이다(Connell, 1978; Brokaw, 1985a).

White와 Pickett(1985)은 교란이란 “생태계나 생물군집 또는 개체군 구조를 파괴시키고 자원이나 기질의 이용 가능량 및 물리적 환경을 변화시키는 시간적으로 비교적 뚜렷한 사건”이라고 정의하고 있다. 삼림생태계에서는 교란이란 林冠層(canopy layer)을 이루고 있는 성숙한 나무를 적어도 하나 또는 그 이상 죽이는 힘이라고 볼 수 있으며, 삼림에서 이러한 성숙한 나무의 개체들이 죽는 양식을 교란체제(disturbance regime)라고 부른다(Runkle, 1985).

삼림이나 조간대의 생태계에서는 교란의 결과로 “빈 공간” 즉 “틈”(gap)이 형성된다. 특히 삼림에서는 임관층을 이루는 나무들이 넘어지면 이와 같은 틈 또는 수직적인 구멍이 생겨 햇빛이 임상에까지 직접 들어오게 되는데 이러한 빈 공간을 “숲틈”(forest gap) 또는 “임관틈”(canopy gap)이라고 부르고 있다. 이러한 틈은 일반적으로 나무가 넘어져서 생기기 때문에 “treefall gap”이라 불리지만 때로는 나무가 서서 죽거나 한 나무의 큰 가지가 부러져서 생기기도 한다(Brokaw, 1982). 숲을 구성하는 대부분의 나무들은 자라서 성숙한 개체가 되기 위해서 정도의 차이는 있지만 이러한 틈을 필요로 하게 된다(Runkle, 1982; Canham, 1985; Brokaw, 1985b; Schupp *et al.*, 1989).

식물군집은 교란의 종류와 강도 및 빈도에 영향을 받는다. 온대낙엽활엽수림대에서는 산불, 태풍, 선풍 등 많은 종류의 대규모 교란이 일어나고 있지만 하나의 삼림생태계 전체를 파괴시키는 이 같은 큰 교란이 다시 같은 곳에 닥쳐오는 재발주기(return interval)는 대부분의 나무의 수명보다 길어 보통 1,000년 또는 그 이상이다(Lorimer, 1977; Bormann and Likens, 1979; Canham and Loucks, 1984; Boerner and Cho, 1987). 그러나 강한 바람에 의해서 하나 또는 수 그루의 나무가 넘어지는 것과 같은 소규모의 물리적 교란은 매우 빈번히 일어난다(Runkle, 1982; Cho, 1989; Cho and Boerner, 1991). 소규모 교란이 우세한 곳에서는 숲틈이 형성되더라도 그 크기가 작아서 숲틈을 둘러싸고 있는 임관층을 이루고 있는 성숙한 나무의 수관이 옆으로 뻗어나 비교적 짧은 기간에 숲틈이 닫히게 된다(Hibbs, 1982; Runkle, 1982). 숲틈을 어떻게 정의하느냐에 따라서 그 크기가 달라지지만(Brokaw, 1982; Runkle, 1981; Barden, 1989) 대체로 하나 또는 수 그루의 나무가 넘어져서 생기는 작은 틈은 25m²에서 0.1ha까지의 크기이고 많은 나무가 동시에 넘어져서 생기는 큰 틈은 1ha 미만에서 3,000ha까지 다양하다(Runkle, 1982; Canham and Loucks, 1984; Foster, 1988; Lorimer, 1989).

삼림생태계에서는 숲틈의 크기가 그 숲의 군집구조 결정에 큰 영향을 준다. 이용하는 숲틈의 크기에 따라 나무의 종을 양수(shade-intolerant species)와 음수(shade-tolerant species)로 나눌 수 있는데 전자는 그 재생에 큰 틈을 필요로 하는 종이고 후자는 틈을 요구하지 않거나 작은 틈을 필요로 하는 종이다(Brokaw and Scheiner, 1989). 양수와 음수는 각각 천이초기종과 천이 후기종, 개척자종과 비개척자종(극상종, Whitmore, 1989), 또는 “큰틈종”(LGS: large gap species)과 “작은틈종”(SGS: small gap species)으로 (Denslow, 1987) 분류되기도 한다. 양수의 어린 나무는 큰 틈(150m² 이상)에서 빈도가 매우 높은 반면 음수는 큰 틈이나 작은 틈에서 비슷한 분포를 보인다(Brokaw, 1985a). 크기가 작은 숲틈은 양수의 재생에는 불충분하지만 여러 음수들은 이를 효율적으로 이용할 수 있다(Runkle, 1982; Canham, 1985; Cho, 1989).

숲틈의 크기와 그 발생빈도 및 공간적 분포는 각 수종의 종자전파속도와 어린 식물의 생존과 아울러 식물의 재생에 결정적 영향을 미친다(Schupp *et al.*, 1989). 참나무류와 같이 종자가 큰

식물은 종자가 작은 식물에 비해서 닫힌 임관층 아래에서도 잘 정착한다. 이것은 큰 종자속에 저장영양분이 많기 때문이며 또한 닫힌 임관층 아래에서는 토양이 두꺼운 낙엽층으로 덮혀있어서 작은 종자가 잘 정착할 수 없기 때문이기도 하다(Canham and Marks, 1985). 반면에 종자가 작은, 특히 바람에 의해서 종자가 전파되는 식물은 새로이 형성된 숲틈에 가장 많이 분포하며 닫힌 임관층 아래에서는 정착하거나 생존하기 어렵다(Schupp *et al.*, 1989). 이와 같이 교란은 식물군집의 구조를 결정하는데 매우 중요한 역할을 한다.

본 연구의 목적은 1) 광릉 자연림에서의 현재의 교란체제를 조사하고, 2) 숲틈 형성자(gap-maker)와 숲틈 대체자(replacer)의 분포를 조사하며, 3) 현재의 교란체제 아래에서의 특히 양수를 중심으로 한 각 종의 수목의 재생을 조사, 비교하기 위함이다. 흔히 인위적 교란이 가해지지 않은 보존이 잘 된 숲은 음수로 구성되는 극상림이라고 생각하지만 이와 같은 연구를 통하여 이러한 곳에서도 많은 양수가 나타나고 있고 또한 이들의 존재는 여러 종류의 자연적 교란에 의해서 이루어지며 이러한 삼림의 군집구조가 현재의 교란체제 아래에서의 각 수종의 상대적인 재생능력의 차이에 의함을 밝히는데도 또한 이 연구의 목적이 있다.

광릉학술보호림을 조사장소로 이용할 수 있도록 허락하여 주신 임업연구원의 조재명 원장님과 야외조사에 도움을 주신 박광우 박사께 진심으로 감사를 드린다. 또한 힘든 야외조사를 도와준 서울대학교 생물학과와 유태철 선생과 성심여자대학교의 박남이, 윤숙경 조교에게도 감사의 뜻을 표한다.

조사장소

본 연구는 경기도 남양주군 봉접면과 포천군 소흘면에 소재하는 북위 37° 44', 동경 127° 10'에 위치한 광릉임업시험림내에서 이루어졌으며 인위적인 간섭이 가해지지 않은 순수한 자연림을 대상으로 조사하였다. 광릉시험림의 군집구조에 대해서는 여러 연구가 이미 이루어져 왔는데(Oh, 1959; Kang and Oh, 1982) 소리봉 동사면의 낙엽활엽수림은 주로 서어나무와 까치박달과 같은 *Carpinus* spp.가 우점하고 있고 그 외에 갈참나무, 졸참나무, 신갈나무 등의 참나무류(*Quercus* spp.)가 높은 빈도로 나타난다.

소리봉 동쪽 사면의 소나무 또는 잣나무의 조림지를 제외한 낙엽활엽수림에서 8개의 선상방형구(line transect)를 설치하였다(Fig. 1). 이들 transect들은 자연림을 골고루 포함하도록 또한 중복을 피하도록 임의의 방향으로 설정되었고 조림지에 가까운 곳은 피하였다. 이 중 두 개의 transect(#5, #6)는 도로(林道) 북동쪽의 비교적 평탄한 저지대에 위치하였고 나머지 6개의 transect는 도로 남서쪽 소리봉 부근의 고지대에 위치하였는데 그 중 두 개(#3, #7)는 비교적 경사가 급한 편이었다.

조사방법

교란체제의 조사

광릉 자연림의 현재의 교란체제를 결정하기 위하여 각 숲틈에 있어서 임관층의 크기를 조사하였다. 임관층은 숲틈을 만들고 있는 성숙한 나무 즉 임관목(canopy tree)의 樹冠(crown)의 수직선으로 둘러싸인 면적을 말하는데 최소한의 임관층의 크기를 1m²로 정하였다. 숲틈의 조사 방법으로는 항공사진을 이용하여 각 숲틈의 위치를 파악한 다음 지도상에 표시하여 일정지역내

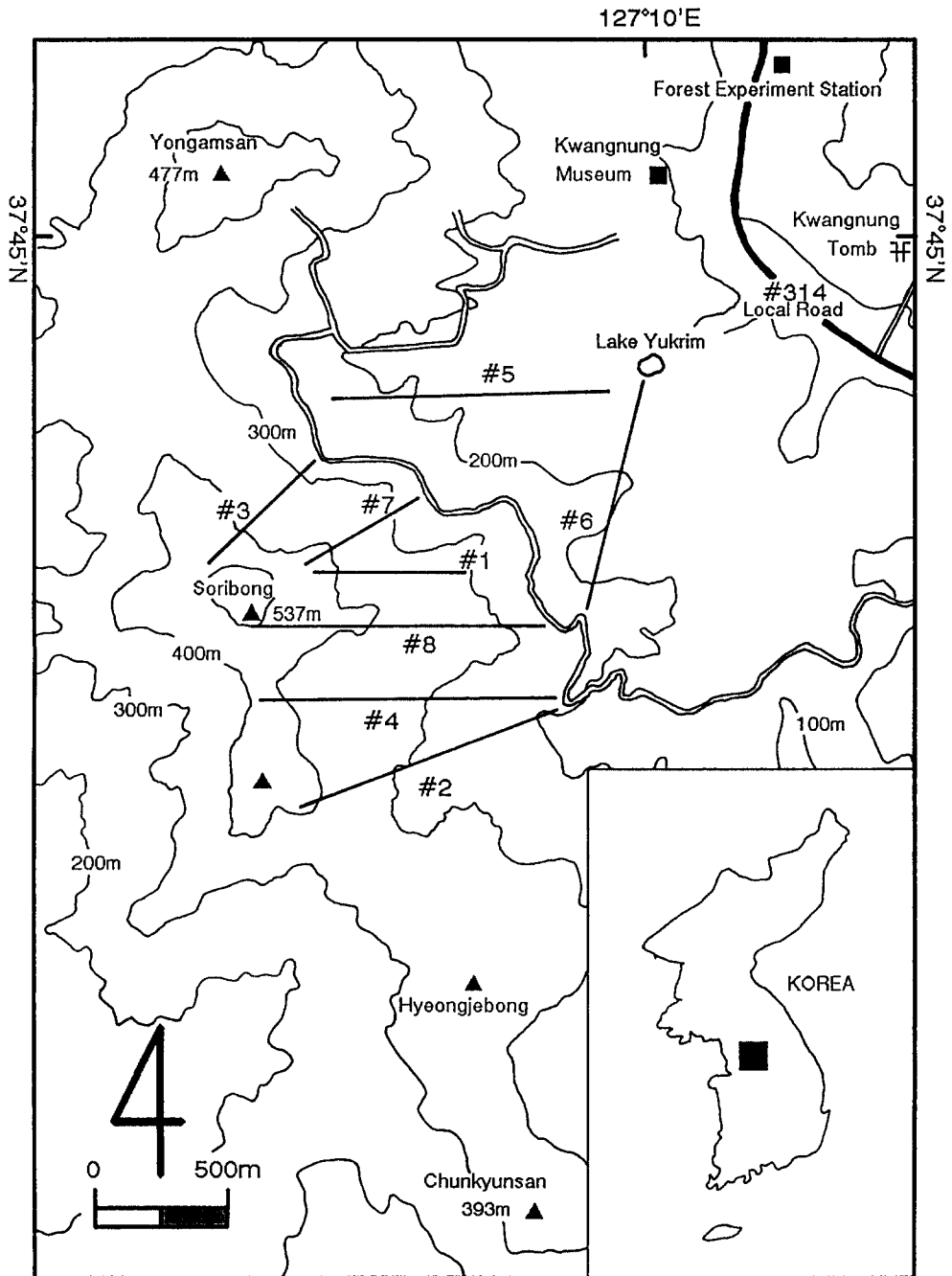


Fig. 1. Map of Kwangnung natural forest showing eight transects (#1~#8) studied.

에 표시된 모든 숲틈을 조사하는 방법이 있지만 시간이 많이 걸리고 실제의 숲틈을 과소 평가하는 경향이 있어(Barden, 1989), 대신 여러개의 line transect를 설치하고 transect와 만나는 숲틈만 조사하는 Runkle(1982)의 방법을 사용하였다. 전체 삼림 면적에 대한 임관틈의 면적의 비율은 전체 transect길이에 대한 임관틈에 의해서 절단되는 transect의 길이의 비율로 계산하였다. 주변효과를 줄이기 위하여 자연림의 경계에서 50m까지는 조사대상에서 제외하였다. 숲틈사이의 거리는 Distance Measurer(Hip-Chain Co.)를 사용하여 측정하였다.

숲틈의 모양은 다양하다. 어떤 것은 원형이거나 불규칙적이지만 많은 숲틈은 타원형이다. 모든 숲틈을 타원형으로 간주하고 타원의 장축(L)과 단축(S)을 측정하여 임관틈의 면적(A)을 다음 식으로 계산하였다.

$$A = \pi LS / 4$$

숲틈의 모양이 아주 불규칙적일 때에는 실제 모양을 종이위에 그려서 따로 계산하였다.

숲틈의 나이는 그곳에서 자라고 있는 유목의 신장 생장이나 숲틈 형성자에서 나온 맹아 또는 숲틈 형성자에 의해서 다친 다른 나무의 맹아의 나이로부터 추정하였다. 유목이 다른 나무의 그늘에서 피압(suppression)되어 자라고 있다가 임관목이 죽으면 피압에서 벗어나 줄기의 신장생장이 갑자기 증가하게 된다. 유목의 일년간의 신장생장은 정아인편흔(terminal bud scale scar) 사이의 길이로 측정된다. 복합틈(complex gap)의 경우에는 유목의 신장생장만으로는 숲틈의 나이를 추정하기가 어렵다. 이 때에는 숲틈과 접하고 있는 임관목에서 성장추(increment borer)로 줄기의 일부를 떼내어 연륜의 생장으로부터 숲틈이 형성된 연도를 추정하였다. 관례로 숲틈의 나이는 숲틈 형성 후 넘긴 겨울의 수로 계산한다(Runkle 1982). 따라서 이 연구에서는 예를 들면 1990년 가을에 형성된 숲틈의 나이는 1년이지만 1991년 봄에 형성된 숲틈의 나이는 0년으로 간주하였다.

나무가 죽는 양식은 교란의 종류 및 강도와 관련이 있다. 태풍과 같은 강한 바람이 불면 여러 나무들이 동시에 일정한 방향으로 넘어지게 된다. 어떤 특정한 해의 교란의 강도를 추정하기 위하여 나무가 넘어진 방향(방위각)을 조사하였다. 나무가 죽는 방식으로는 뿌리채 넘어지거나(uprooting) 줄기의 중간에서 부러지거나(snap-off) 서서 고사하는(standing dead) 등 여러가지 형태가 있는데 모든 숲틈 형성자에 대하여 흉고직경(DBH)과 함께 죽는 양식을 조사하였다.

숲틈이 작을 경우에는 인접한 임관목의 수관의 횡적 신장으로 숲틈이 닫히게 되며 반면에 숲틈이 클 경우에는 실생이나 유목의 줄기의 신장생장으로 닫히게 된다. 숲틈이 유목의 신장생장으로 닫히는 경우 유목이 어느 정도까지 자라야 숲틈이 닫힌 것으로 간주할 수 있는가 하는 기준이 있어야 한다. 보통 유목이 10~20m까지 자라면 숲틈이 닫히는 것으로 볼 수 있는데 이 연구에서는 숲틈속의 나무의 높이가 숲틈을 둘러싸고 있는 임관목 높이의 약 2/3에 근접하고 흉고직경이 약 10~15cm이면 임관층에 도달한 것으로 가정하였다.

숲틈 형성자와 숲틈 대체자의 상대적인 비율은 앞으로의 실제 천이경향을 파악하는데 중요한 자료가 된다. 각각의 숲틈에 있어서 숲틈 형성자의 수와 수종을 기록하고 숲틈 형성자 아래에 있던 수목 가운데 가장 큰 숲틈 대체자를 주관적으로 선정하였다. 광릉자연림에서는 서어나무나 갈참나무, 졸참나무 등이 가장 높은 임관층을 차지하고 층층나무, 쪽동백나무, 당단풍 등의 아교목은 임관층까지 도달하는 경우가 그렇게 흔하지는 않다. 그러나 이들 아교목도 때로는 15~20m 높이까지 자라서 임관층을 형성하기 때문에 숲틈 대체자가 될 수 있는 것으로 가정하였다.

수목의 재생에 관한 연구

숲틈(gap)과 비숲틈(non-gap)간의 수목의 재생을 비교하기 위하여 각 숲틈에서 5×5 m의 방형구(nested quadrat) 하나를 숲틈의 중앙에 설치하였다. 각각의 5×5 m 방형구에서 아임관목(subcanopy trees)의 밀도를 조사하고 그 속에 설치된 2개의 2×2 m 방형구에서는 각 종별 실생(seedling) 및 유목(sapling)의 밀도를 조사하였다. 여기서 실생이란 키가 50cm미만인 교목의 어린 개체이며 유목이란 키가 50cm이상이고 DBH가 2.5cm미만인 개체이고 아임관목이란 DBH가 2.5~10.0cm인 개체를 말하는데 편의상 유목을 DBH가 1.0cm 미만인 작은 유목과 1.0cm 이상인 큰 유목으로 나누었다. 숲틈과 비숲틈과의 비교를 위하여 임의로 설정된 비숲틈에서도 같은 조사를 실시하였다.

숲틈의 형성에 따른 양수와 음수의 생장을 비교하기 위하여 각각의 숲틈에서 키가 1m 이상인 *Quercus*(참나무류)와 *Carpinus*(서어나무 및 까치박달)의 유목 또는 아임관목을 각각 8개체씩 선정하여 숲틈 형성후 처음 수년간의 신장생장을 측정하여 이들 두 속간의 숲틈 형성에 대한 반응의 차이를 조사하였다.

결 과

교란체제

경기도 광릉 소리봉 일대의 자연림을 대상으로 소리봉 동사면에 8개의 transect를 설치하였는데 전체 길이는 6,261m였으며 이중 임관틈으로 절단된 길이는 288m, 확장틈(expanded gap)으로 절단된 길이는 714m로 각각 4.6%와 11.4%를 차지하였다(Table 1). 이들 8개의 transect에는 전부 52개의 숲틈이 나타났다.

숲틈의 나이는 10년이상된 것이 전체의 약 1/4로 복합틈이 비교적 많았으나 3년 이하의 것이 56%를 차지하여 대체로 숲틈이 일찍 닫힘을 시사하였다. 특히 1991년 7월의 장마동안 많은 임관목이 넘어져 1년이 아직 안된 숲틈이 전체의 28%나 되었다. 임관틈의 평균면적은 92m^2 였고 중앙값은 53m^2 였으며 가장 큰 임관틈은 524m^2 였다. 각 숲틈당 숲틈 형성자의 수를 보면 단 한 그루의 임관목에 의해서 생성되는 것이 가장 많았고(44.7%) 전체의 3/4은 1~2 그루의 임관목이 죽어서 형성되었다(Table 1, Fig. 2).

숲틈의 생성 양식

숲틈 형성자가 죽는 양식을 다음과 같이 6가지 종류로 나누었다(Table 2): 줄기가 부러지는

Table 1. Characteristics of gaps in Kwangnung natural forest. Numbers are mean \pm standard deviations.

Fractions of canopy gaps	4.6 %
Fraction of expanded gaps	11.4 %
Size of canopy gaps (m^2)	91.7 ± 102.7 (Max. 523.9)
Size of expanded gaps (m^2)	254.5 ± 213.0 (Max. 1191.5)
Gap age (years)	4.3 ± 4.1
Number of gap-makers per gap	2.0 ± 1.2

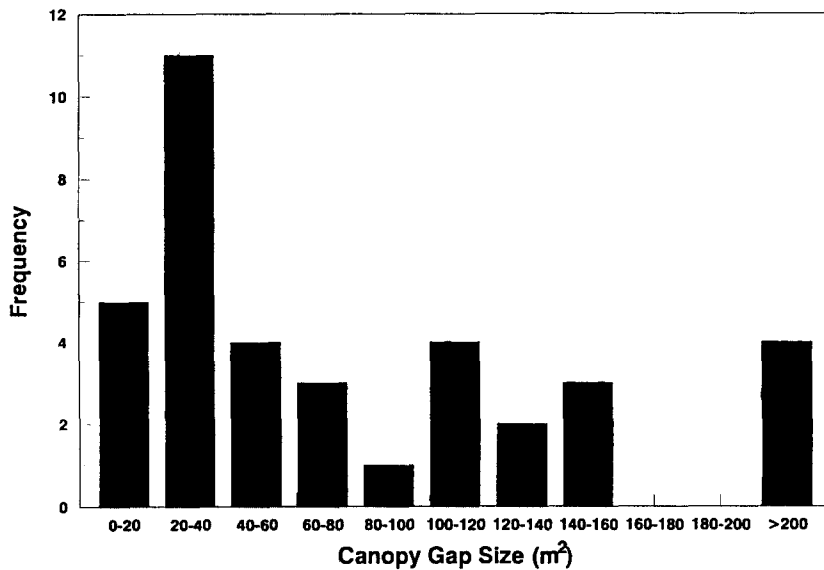


Fig. 2. Size distribution of canopy gaps in Kwangnung natural forest.

경우(Mode 1: snap-off), 뿌리채 넘어지는 경우(Mode 2: uprooting), 부러지거나 넘어지지 않고 생리적인 이유로 죽어서 서 있는 경우(Mode 3: standing dead), 죽은 후 나중에 줄기가 부

Table 2. Patterns of mortality of gap-makers.

(1) Mode of death		
	Number	Percentage
Mode 1: Snap-off	48	64.9
Mode 2: Uprooting	10	13.5
Mode 3: Standing Dead	2	2.7
Mode 4: Snap-off after death	6	8.1
Mode 5: Uprooting after death	2	2.7
Mode 6: Limb-fall	6	8.1
TOTAL	74	100.0
(2) Predisposition		
	Number	Percentage
Heartrot	52	72.2
No heartrot	20	27.8
TOTAL	72	100.0
(3) Primary vs. secondary		
	Number	Percentage
Primary	58	82.9
Secondary	12	17.1
TOTAL	70	100.0

러지는 경우(Mode 4: snap-off after death), 죽은 후 나중에 뿌리채 넘어지는 경우(Mode 5: uprooting after death), 그리고 큰 가지가 부러지는 경우(Mode 6: limbfall).

광릉 자연림에서는 줄기가 부러지는 나무(Mode 1)가 65%로 가장 많았으며 뿌리채 넘어지는 나무(Mode 2)는 전체 숲틈 형성자의 14%였고 부러지거나 넘어지지 않고 생리적인 이유로 서서 죽는 경우(Mode 3, 4, 5)는 14%에 지나지 않았다(Table 2). 이런 경향은 양수인 *Quercus* spp.와 음수인 *Carpinus* spp. 사이에 차이가 없었다. 한편 숲틈 형성자의 3/4는 줄기가 부분적으로 부식(heartrot)되어 있어서 생리적으로나 또는 외부의 작은 자연적 교란에도 쉽게 고사할 수 있었다(Table 2). 큰 임관목이 넘어질 때에는("primary") 때로 옆에 있는 다른 임관목을 함께 넘어뜨리게 된다("secondary") (Table 2). 광릉의 자연림에서 2차적인 이유로 죽는 경우는 전체의 17%였으며 이들은 모두 줄기의 부식현상을 발견할 수 없었다. 그러나 *Quercus* spp.와 *Carpinus* spp. 사이에서 2차적인 이유로 죽는 확률에 있어서는 차이가 없었다. 죽는 양식도 또한 줄기의 부식과 관계가 있어서 뿌리채 넘어지는(Mode 1) 숲틈 형성자의 80%는 줄기의 부식현상이 없는데 비하여 줄기가 부러지는(Mode 2) 숲틈 형성자의 87%는 줄기의 부식이 일어나 있었다.

한편 숲틈 형성자가 넘어지는 방향은 사면의 방위 및 경사, 바람의 방향 등의 영향을 받는다.

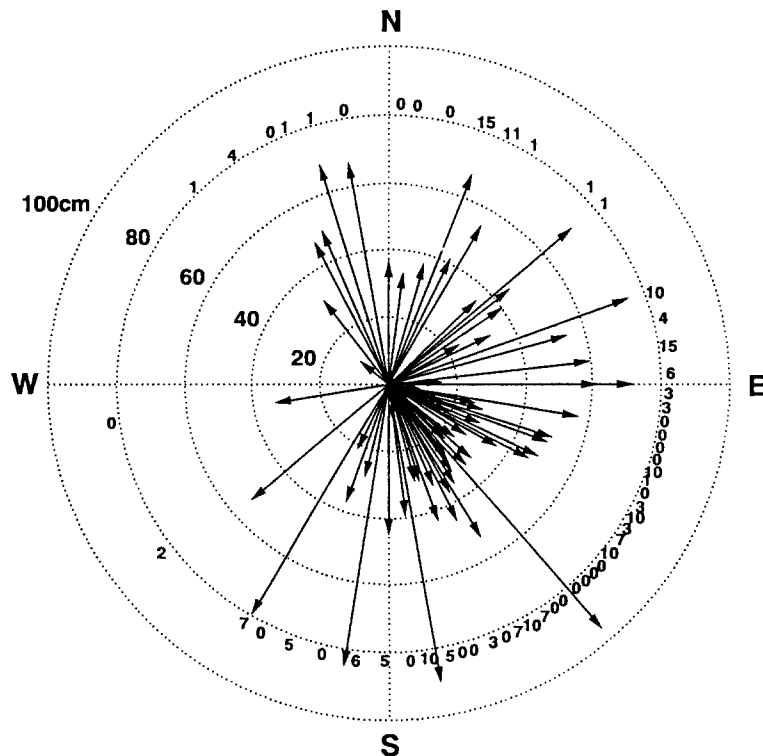


Fig. 3. Distribution of DBH and treefall direction of gap-makers. Arrow direction and length indicate treefall direction and DBH(cm) of gap-makers, respectively. Small numbers on the concentric ring indicate treefall age in years.

학술보호림으로 지정된 소리봉 부근의 동사면에 위치한 자연림을 대상으로 이루어진 본 연구에서는 뿌리채 뽑히는 나무나 줄기가 부러지는 나무의 넘어지는 방향이 동쪽으로 집중되어 있었고 특히 전체 숲틈 형성자의 55%는 동남사면(방위각 180~270°)으로 넘어졌다(Fig. 3). 또한 본 연구에서는 1990년의 성장기(숲틈의 나이 = 1)에 넘어진 나무는 대체로 북쪽으로 넘어졌으나 그 이외에는 일정한 경향성을 찾아볼 수 없었다(Fig. 3).

숲틈 형성자와 숲틈 대체자

숲틈 형성자와 숲틈 대체자의 수종별 분포는 Table 3과 같은데 전체 숲틈 형성자의 약 50%를 서어나무가 차지하였고 참나무류(*Quercus* spp. : 줄참나무, 갈참나무, 신갈나무)도 1/3을 차지하여 이들 두 그룹의 수종이 80%이상을 점하였다. 숲틈 대체자로서는 까치박달과 서어나무의 두 종이 전체의 41%로 가장 많았고 참나무류는 8%에 지나지 않았다. 반면에 산딸나무, 쪽동백나무, 층층나무, 팔배나무, 당단풍 등의 아교목성 수종들이 높은 비율로 나타났다.

숲틈과 비숲틈에서의 수목의 재생 비교

숲틈과 닫힌 임관 아래(비숲틈)에서의 수목의 재생을 비교해 보면 실생과 작은 유목의 종수와

Table 3. Gap-makers and replacers in Kwangnung natural forest.

Species	Gap-maker		Replacer	
	Number	Percentage	Number	Percentage
서어나무 (<i>Carpinus laxiflora</i>)	40	50.0	10	16.4
까치박달 (<i>Carpinus cordata</i>)	8	10.0	15	24.6
갈참나무 (<i>Quercus aliena</i>)	5	6.3		
신갈나무 (<i>Quercus mongolica</i>)	4	5.0	3	4.9
줄참나무 (<i>Quercus serrata</i>)	4	5.0	1	1.6
<i>Quercus</i> spp. *	13	16.3		
산딸나무 (<i>Cornus kousa</i>)	2	2.5	6	9.8
팔배나무 (<i>Sorbus alnifolia</i>)	1	1.3	3	4.9
박달나무 (<i>Betula schmidtii</i>)	1	1.3		
팽나무 (<i>Celtis sinensis</i>)	1	1.3		
소나무 (<i>Pinus densiflora</i>)	1	1.3		
쪽동백나무 (<i>Styrax obassia</i>)			5	8.2
층층나무 (<i>Cornus controversa</i>)			4	6.6
당단풍 (<i>Acer pseudo-sieboldianum</i>)			3	4.9
참회나무 (<i>Euonymus oxyphyllus</i>)			2	3.3
읍나무 (<i>Kalopanax pictus</i>)			2	3.3
산벚나무 (<i>Prunus sargentii</i>)			2	3.3
합박꽃나무 (<i>Magnolia sieboldii</i>)			1	1.6
산뽕나무 (<i>Morus bombycis</i>)			1	1.6
갯나무 (<i>Pinus koraiensis</i>)			1	1.6
갈줄참나무 (<i>Quercus X urticaefolia</i>)			1	1.6
개울나무 (<i>Rhus trichocarpa</i>)			1	1.6
Total	80	100.0	61	100.0

* *Quercus* spp. * : oak spp. which could not be identified to species due to rotting.

개체수는 숲틈에서 유의적으로 많이 나타났고 큰 유목과 아임관목의 경우 유의적인 차이가 있거나 또는 유의적인 차이가 없는 경우라 하더라도 숲틈에서의 평균치가 더 높게 나타났다(Table 4). 숲틈과 비숲틈간의 가장 큰 차이는 실생의 개체수였고 특히 *Quercus*와 *Carpinus*의 실생은 비숲틈에 비하여 숲틈에서 5배 이상으로 높게 나타났다.

한편 숲틈과 비숲틈에서의 각 수종별 실생과 유목의 분포를 보면 광릉자연림의 우점종인 *Carpinus*와 *Quercus*는 유목보다는 실생이 더 중요치가 높으며 또한 비숲틈보다는 숲틈에서 중요치가 높게 나타났다. 이들 두 속의 종들은 숲틈의 실생층의 약 40%를 차지한 반면에 비숲틈의 실생층, 숲틈의 유목층으로 갈수록 그 중요치가 줄어들어 비숲틈의 유목층에서는 거의 찾아볼 수 없었다. 반면에 당단풍이나 팔배나무와 같은 아교목은 실생층보다는 유목층에서 그 중요치가 더 높게 나타났으며 특히 당단풍은 비숲틈의 아임관목층을 우점하고 있었다(Table 5). 그러나 줄참나무나 신갈나무와 같은 *Quercus*와 서어나무나 까치박달과 같은 *Carpinus*는 숲틈에서의 유목의 성장속도에 차이를 보였는데 *Quercus*(13.77 ± 8.05 cm/year)보다는 오히려 *Carpinus*(37.15 ± 17.66 cm/year)가 3배 정도로 신장성장속도가 더 컸다($p=0.0078$).

고 찰

숲은 군집의 구조와 종조성에 있어서 균질하지는 않다. 실제로 잘 보존된 숲에도 임관목이 죽어서 생긴 균반 즉 숲틈이 많이 산재하여 있으며 이러한 균반은 교란으로부터 회복되어가고 있는데 회복되는 정도는 숲틈마다 다르다. 이러한 숲틈은 광릉의 낙엽활엽수림에서는 임관목이 전체 숲 면적의 4.6%, 확장틈이 11.4%에 해당되었다(Table 1). 이에 비하여 우리나라와 위도와 기후가 비슷한 미국 동부 Appalachia 산맥 주위의 여러 낙엽활엽수림에서는 임관목이 전체 숲 면적의 3.2~24.2%(평균 9.5%), 확장틈이 6.7~47.0%(평균 21.0%)를 차지하고 있었다

Table 4. Comparison of regeneration between gaps and non-gaps. Numbers are mean \pm standard deviation. Units are numbers/8m² in seedlings and small saplings, and numbers/25m² in the others.

	Gap	Non-gap	P	Significance
Seedling species	6.33 \pm 2.96	4.55 \pm 1.04	0.013	*
Seedling stems	14.58 \pm 8.41	9.18 \pm 3.06	0.009	**
Small sapling species	3.58 \pm 2.08	2.36 \pm 1.12	0.032	*
Small sapling stems	7.96 \pm 7.96	4.18 \pm 2.32	0.041	*
Large sapling species	2.46 \pm 1.06	1.73 \pm 0.91	0.048	*
Large sapling stems	6.42 \pm 5.20	4.64 \pm 2.91	0.210	ns
Subcanopy tree species	1.83 \pm 1.09	1.36 \pm 1.12	0.260	ns
Subcanopy tree stems	3.08 \pm 2.38	1.64 \pm 1.36	0.030	*
<i>Quercus</i> seedling stems	7.03 \pm 8.66	1.43 \pm 2.58	0.007	**
<i>Quercus</i> sapling stems	0.25 \pm 0.87	0.00 \pm 0.00	0.170	ns
<i>Carpinus</i> seedling stems	4.17 \pm 5.28	0.56 \pm 1.25	0.004	**
<i>Carpinus</i> sapling stems	0.95 \pm 2.23	0.00 \pm 0.00	0.049	*

* Significant at 5% level,

** Significant at 1% level,

ns not significant

Table 5. Species composition in seedling and sapling layers in gaps and non-gaps. Density indicates absolute density(trees/ha), and IV indicates importance values(mean of relative density and relative frequency) in percentages.

Species	Seedlings				Saplings			
	Gaps		Non-gaps		Gaps		Non-gaps	
	Density	IV	Density	IV	Density	IV	Density	IV
<i>Acer mono</i>	417	4.86	795	18.75	0	0.00	0	0.00
<i>Acer pseudo-sieboldianum</i>	729	6.74	568	12.25	827	22.54	1777	50.80
<i>Carpinus erosa</i>	694	7.09	114	3.25	102	4.85	0	0.00
<i>Carpinus laxiflora</i>	938	7.65	114	3.25	188	6.16	0	0.00
(<i>Carpinus total</i> *)	1631	14.74	227	6.50	290	11.01	0	0.00)
<i>Cellis sinensis</i>	208	2.43	795	14.75	69	2.70	264	7.42
<i>Cornus controversa</i>	0	0.00	0	0.00	104	3.24	264	13.31
<i>Cornus kousa</i>	208	1.93	0	0.00	69	2.70	186	9.05
<i>Fraxinus rhynchophylla</i>	1785	13.40	682	13.50	313	8.08	0	0.00
<i>Maackia</i> sp.	104	0.96	114	3.25	0	0.00	0	0.00
<i>Morus bombycis</i>	0	0.00	0	0.00	52	1.62	0	0.00
<i>Pinus koraiensis</i>	312	2.38	0	0.00	52	1.62	0	0.00
<i>Prunus sargentii</i>	365	4.13	0	0.00	206	6.45	186	9.05
<i>Quercus acutissima</i>	208	1.93	0	0.00	0	0.00	0	0.00
<i>Quercus aliena</i>	156	2.20	227	4.50	0	0.00	0	0.00
<i>Quercus mongolica</i>	1354	11.50	341	7.75	52	1.62	0	0.00
<i>Quercus serrata</i>	729	4.72	0	0.00	0	0.00	0	0.00
<i>Quercus X urticaefloia</i>	312	2.38	0	0.00	69	2.70	0	0.00
(<i>Quercus total</i> **)	2760	22.73	568	12.25	121	4.31	0	0.00)
<i>Rhus trichocarpa</i>	521	5.32	114	3.25	208	4.84	0	0.00
<i>Sorbus alnifolia</i>	938	8.66	568	12.25	413	12.89	294	10.36
<i>Styrax japonica</i>	156	1.70	114	3.25	102	4.85	0	0.00
<i>Styrax obassia</i>	1259	10.03	0	0.00	431	13.18	0	0.00
Total	11385	100.00	4545	100.00	3256	100.00	2941	100.00

* Sum of the two *Carpinus* species

** Sum of the five *Quercus* species

(Runkle, 1982; Cho and Boerner, 1991). 따라서 광릉에서의 숲틈의 면적은 미국 동부지방에 비하여 최저치보다는 높았지만 평균치보다 낮아 숲틈의 생성이 활발하지는 않은 것으로 나타났다.

물론 숲틈의 비율은 숲틈을 어떻게 정의하느냐에 따라서도 달라지고(Barden, 1989) 또한 숲틈의 판정이 어느 정도 주관성을 띠게 되기 때문에 측정 오차에 의한 원인을 전혀 무시할 수는 없지만 광릉자연림에서의 숲틈의 낮은 비율은 숲틈당 평균 숲틈 형성자의 수에 의하여 잘 지지되고 있다. 숲틈의 크기와 숲틈당 숲틈 형성자의 수는 유의적인 상관관계가 있기 때문에(Cho, 1989) 광릉의 자연림에서 전체 숲틈의 3/4이 1~2 그루의 임관목의 죽음에 의하여 형성되었다는 것은 숲틈의 크기가 대체로 작다는 것을 의미한다.

숲틈의 형성은 지리적 위치나 지형과도 관계된다. 광릉 자연림에서의 숲틈의 낮은 비율은 지

리적 위치로 인하여 정기적으로 우리나라를 방문하는 태풍의 빈도나 강도가 우리나라 남부지방에 비하여 낮은 것과도 관계가 있을 것으로 사료된다. 한편 광릉 자연림의 숲틈의 비율은 평지에 위치한 미국 Ohio주의 삼림(Cho and Boerner, 1991)에 비하여 더 높는데 이것은 아마도 숲의 경사가 숲틈의 형성에 촉진적인 역할을 하기 때문인 것으로 생각된다. 크기가 100m² 이상인 비교적 큰 임관틈이 전체 숲틈의 1/3이나 된다는 것은(Fig. 2) 경사와 무관하지 않는 것으로 보인다.

숲틈이 생성되는 양식은 숲의 종류와 그곳에 우세한 교란체제에 의하여 크게 좌우된다(Foster, 1988). 배수가 잘 되는 토양에서 형성된 대부분의 숲에서는 하나 혹은 소수의 임관목이 넘어져서 생기는 작은 숲틈은 흔히 뿌리채 넘어지는 경우(Mode 2: uprooting)보다는 줄기가 부러지는 경우(Mode 1: snap-off)가 훨씬 많은데 이것은 나무의 뿌리가 깊게 박혀있기 때문이다(Foster, 1988). 광릉 자연림에서의 숲틈 생성양식에 있어서도 줄기가 부러지는 경우(Mode 1: snap-off)가 뿌리채 넘어지는 경우(Mode 2: uprooting)보다 5배나 많았는데(Table 2) 이것은 지형이 경사가 비교적 큰 이유 때문이라 생각된다. 숲틈 생성양식은 같은 숲에서도 종에 따라 차이가 날 수도 있는데(Kanzaki and Yoda, 1986) 광릉의 자연림에서는 대표적인 두 속인 *Quercus*와 *Carpinus* 사이에 차이가 없었다. 이것은 아마도 참나무와 서어나무, 까치박달 사이에 줄기의 부식정도나 줄기의 강도에서 차이가 없는 때문으로 볼 수 있다. Cho(1989)에 의하면 줄기의 강도가 약한 미국피나무(*Tilia americana*)는 줄기가 쉽게 부러지는 반면에(Mode 1: snap-off) 줄기의 부식이 쉽게 일어나는 은단풍(*Acer saccharinum*)에서는 서서 죽는 경우(Mode 3: standing dead)가 많았다.

숲틈 형성자가 넘어지는 방향은 지형이나 교란의 종류 및 강도에 영향을 받게 된다. 특히 평탄한 지형에서는 바람의 방향에 크게 영향을 받기 때문에 특정한 해에 강한 바람에 의하여 넘어진 나무는 일정한 방향으로 넘어지게 되어 교란의 강도를 짐작할 수 있게 된다(Falinski, 1978). 본 연구는 학술보호림으로 지정된 소리봉 부근의 동사면에 위치한 자연림을 대상으로 하였기 때문에 뿌리채 뽑히는 나무나 줄기가 부러지는 나무의 넘어지는 방향이 동쪽, 특히 동남사면으로 넘어져서 바람의 영향보다는 지형적인 영향을 많이 받는 것으로 나타났다. 본 연구에서는 1990년에 넘어진 나무는 대체로 북쪽으로 넘어졌으나 그 이외에는 일정한 경향성을 찾아볼 수 없었는데 이것은 아마도 지형적 영향이 강한 때문이거나 또는 태풍이나 강한 바람 등의 비교적 규모가 큰 자연적 교란이 적기 때문인 것으로 생각된다.

광릉의 낙엽활엽수림에서는 전체 숲틈 형성자의 약 50%를 서어나무가 차지하였고 참나무류(*Quercus* species: 졸참나무, 갈참나무, 신갈나무)도 1/3을 차지하여 이들 두 그룹의 수종이 80% 이상을 점한 반면에 숲틈 대체자로서는 서어나무와 참나무류가 상대적으로 줄어들고 대신 까치박달과 산딸나무, 쪽동백나무, 층층나무 등의 아교목성 수종들이 높은 비율로 나타났다. 이것으로 미루어 보아 앞으로 서어나무가 감소하고 까치박달이 증가할 것으로 기대된다(Kang and Oh, 1982). 그러나 참나무류는 평균수명이 다른 수종에 비하여 길기 때문에 현재와 같은 교란체제가 유지된다면 참나무류의 감소가 빨리 일어날 것으로 생각되지는 않는다.

숲틈은 닫힌 임관 아래(비숲틈)와 비교하여 나무의 실생과 유목의 성장에 다른 미환경을 만들어 준다. 숲틈이 형성되면 공기층의 온도나 빛의 강도 및 토양속의 무기영양의 이용도 등에 있어서 식물에 더 많은 자원을 제공해 주는데 이용 가능한 자원의 양은 숲틈의 크기와 관계가 된다. 숲틈의 크기가 작을 경우에는 작은 숲틈이나 닫힌 임관층아래에서도 잘 자랄 수 있는 '작은 틈종

'만이 우점하게 될 것이다(Denslow, 1987). 광릉자연림에서의 본 연구결과에 의하면 숲틈과 닫힌 임관 아래(비숲틈)에서는 수목의 재생에 유의적인 차이가 있어서 실생과 작은 유목의 종수와 개체수는 숲틈에서 유의적으로 많이 나타났고 특히 *Quercus*와 *Carpinus*의 실생은 비숲틈에 비하여 숲틈에서 5배 이상 높게 나타났는데 이는 참나무류와 같은 양수 뿐만 아니라 서어나무나 까치박달과 같은 음수의 재생도 숲틈의 형성에 크게 의존하고 있음을 알 수 있다.

한편 광릉자연림의 우점종인 *Carpinus*와 *Quercus*는 다른 수종에 비하여 유목보다는 실생이 더 중요치가 높으며 또한 비숲틈보다는 숲틈에서 중요치가 높게 나타났고 반면에 당단풍이나 팔배나무와 같은 아교목의 수종은 실생충보다는 유목충에서 그 중요치가 더 컸는데 이것은 유목충을 우점하는 수종은 흔히 음수로서 닫힌 임관아래에서도 잘 자랄 수 있어서 비숲틈에서나 숲틈이 형성될 당시에 이미 상당한 재생이 이루어진 상태(advanced regeneration)에 있기 때문이다. 따라서 숲틈이 작을 경우나 빨리 닫히는 경우에는 이들이 *Carpinus*와 *Quercus*보다 더 유리할 것으로 보인다.

한편 내음성이 비교적 약한 졸참나무나 반내음성인 신갈나무와 같은 *Quercus*속의 수종과 비교적 내음성이 강한 서어나무나 까치박달과 같은 *Carpinus*속의 수종은 숲틈에 대한 반응의 차이를 보였는데 *Quercus*보다는 오히려 *Carpinus*가 숲틈에서 3배 정도로 신장생장속도가 더 컸다. 이것은 음수도 숲틈의 생성을 필요로 하고 또한 숲틈에서 성장속도가 매우 빨라진다는 보고와도 일치한다(Runkle, 1982; Canham, 1985). *Quercus*속 수종의 신장생장속도가 낮은 것은 광릉 자연림에서의 숲틈의 크기가 대체로 작는데 기인하는 것으로 생각된다. *Quercus*속 식물은 숲틈과 비숲틈 모두에서 비교적 실생의 수가 많이 나타나는데 이것은 참나무류의 종자의 크기가 커서 초기에 저장양분이 풍부하고(Canham, 1985) 또한 닫힌 숲틈 아래에서 충분한 빛을 받지 못할 경우 줄기의 상부가 죽고 대신 맹아가 나오는 습성때문에 어린 실생의 상태에서는 마치 음수처럼 행동하는 것으로 관찰되었다. 따라서 광릉자연림에서 내음성이 비교적 약한 졸참나무나 신갈나무와 같은 *Quercus*속의 수종이 성공적으로 재생되기 위해서는 빛을 많이 필요로 하는 시기인 유목이나 아임관목의 시기에 빨리 닫히지 않는 크기가 충분히 큰 숲틈이 형성되어야 할 것으로 생각된다.

이와 같은 교란에 대한 연구는 우리나라 자연림의 군집구조를 해석하는데 큰 도움이 될 것이다. 이제까지는 잘 보존된 성숙한 삼림에서도 시간이 흐르면 천이가 진행되어 음수에 섞여 자라던 양수가 없어질 것으로 예상을 해 왔으나 지금까지 교란체제가 크게 변하지 않았고 앞으로도 크게 변하지 않는다면 이러한 양수들은 현재의 중요치를 그대로 유지하거나 갑자기 크게 감소하지는 않을 것으로 보아야 한다. 삼림생태계에서는 양수는 물론 음수까지도 포함한 대부분의 나무들이 임관층을 구성하는 성숙한 개체로 자라기 위해서 정도의 차이는 있지만 일생에 적어도 한번 또는 그 이상 교란에 의해서 형성되는 숲틈의 생성을 필요로 한다(Canham, 1985). 따라서 한 식물군집의 동태를 파악하기 위해서는 그 군집의 교란체제와 여러가지 다양한 교란에 대한 각 수종의 반응에 관한 연구가 선행되어야 할 것으로 본다.

적 요

경기도 광릉 소리봉 일대의 자연림에서 숲의 군집구조 결정에 큰 영향을 주는 현재의 교란체제와 현 체제 아래에서의 수목의 재생이 조사되었다. 임관틈과 확장틈은 각각 숲틈을 만들고 있

는 임관목의 수관의 수직선과 임관목의 기부로 둘러싸인 면적을 말하는데 전체 면적에 대한 숲 틈 면적의 비율은 transect에 의해서 절단되는 숲틈의 길이를 transect의 전체 길이로 나누어 환산하였다. 광릉 자연림의 임관틈과 확장틈은 각각 4.6%와 11.4%로 비교적 낮은 비율을 보였다. 숲틈의 나이는 10년 이상된 것이 전체의 약 1/4로 복합틈이 비교적 많았으나 3년 이하의 것이 56%를 차지하여 대체로 숲틈이 일찍 닫혔다. 임관틈의 평균면적은 92m²였고 가장 큰 임관틈은 524m²였다. 각 숲틈당 숲틈 형성자의 수는 하나가 가장 많았고 전체 숲틈의 3/4은 단지 1~2 그루의 임관목이 죽어서 형성되는 작은 것들이었다. 한편 전체 숲틈 형성자의 약 50%는 서어나무였고 참나무류(*Quercus* spp.)도 1/3을 차지하여 이들 두 그룹의 수종이 광릉의 숲틈의 대부분을 만드는 것으로 나타났으며 숲틈 대체자로서는 까치박달과 서어나무가 가장 많았고 그 다음이 참나무류였다. 교목의 실생과 유목의 종수와 개체수는 닫힌 임관 아래(비숲틈: non-gap)에서보다 숲틈(gap)에서 유의적으로 많이 나타났는데 양수 뿐만 아니라 서어나무나 까치박달과 같은 음수도 숲틈에서 그 실생이 더 많이 나타나 음수의 재생도 숲틈의 형성에 크게 의존하고 있었다.

인용문헌

- Barden, L.S. 1989. Repeatability in forest gap research: studies in the Great Smoky Mountains. *Ecology* 70:558-559.
- Boerner, R.E.J. and D.S. Cho. 1987. Structure and composition of Goll Woods, an old-growth forest remnant in northwestern Ohio. *Bull. Torrey Bot. Club* 114:173-179.
- Bormann, F.H. and G.E. Likens. 1979. *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. Springer-Verlag, New York. 253pp.
- Brokaw, N.V.L. 1982. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica* 14:158-160.
- Brokaw, N.V.L. 1985a. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. *In*, *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, S.T.A. Pickett and P.S. White(eds.). Academic Press, New York. pp. 53-69.
- Brokaw, N.V.L. 1985b. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66:682-687.
- Brokaw, N.V.L. and S.M. Scheiner. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology* 70:538-541.
- Campbell, K.E. and D. Frailey. 1984. Holocene flooding and species diversity in Southwestern Amazonia. *Quaternary Research* 21:369-375.
- Canham, C.D. 1985. Suppression and release during canopy recruitment in *Acer saccharum*. *Bull. Torrey Bot. Club* 112:134-145.
- Canham, C.D. and O.L. Loucks. 1984. Catastrophic windthrow in the presettlement forests of Wisconsin. *Ecology* 65:803-809.
- Canham, C.D. and P.L. Marks. 1985. The response of woody plants to disturbance: patterns of establishment and growth. *In*, *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, S.T.A. Pickett and P.S. White(eds.). Academic Press, New York. pp. 197-216.

- Cho, D.S. 1989. Regeneration of oaks and the disturbance pattern in hardwood forests and oak savannas in Ohio. Ph. D. Dissertation. The Ohio State University, Columbus, Ohio, 200 pp.
- Cho, D.S. and R.E.J. Boerner. 1991. Canopy disturbance patterns and regeneration of *Quercus* species in two Ohio old-growth forests. *Vegetatio* 93:9-18.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Denslow, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18:431-451.
- Falinski, J.B. 1978. Uprooted trees, their distribution and influence in the primeval forest biotope. *Vegetatio* 38:175-183.
- Foster, D.R. 1988. Disturbance history, community organization, and vegetation dynamics of the old-growth Pisgah Forest, south-western New Hampshire, USA. *J. Ecol.* 76:105-134.
- Frost, I. 1988. A Holocene sedimentary record from Anangucocha in the Ecuadorian Amazon. *Ecology* 69:66-73.
- Hibbs, D.E. 1982. Gap dynamics in a hemlock-hardwood forest. *Can. J. For. Res.* 12:522-527.
- Kang, Y.S. and K.C. Oh. 1982. An application of ordinations to Kwangnung forest. *Kor. J. Bot.* 25:83-99.
- Kanzaki, M. and K. Yoda. 1986. Regeneration in subalpine coniferous forest communities. II. Mortality and the pattern of death of canopy trees. *Bot. Mag. Tokyo* 99:37-51.
- Lorimer, C.G. 1977. The presettlement forest and natural disturbance cycle of northeastern Maine. *Ecology* 58:139-148.
- Lorimer, C.G. 1989. Relative effects of small and large disturbances on temperate hardwood forest structure. *Ecology* 70:565-567.
- Oh, K.C. 1959. Synecological studies on several forest communities in Kwangnung. *Theses Collection Chungang University* 4:497-511.
- Runkle, J.R. 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. *Ecology* 62:1041-1051.
- Runkle, J.R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology* 63:1533-1546.
- Runkle, J.R. 1985. Disturbance regimes in temperate forests. *In*, *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, S.T.A. Pickett and P.S. White(eds.). Academic Press, New York. pp. 17-33.
- Schupp, E.W., H.F. Howe, C.K. Augspurger and D.J. Levey. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* 70:562-564.
- Sousa, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15:353-391.
- White, P.S. and S.T.A. Pickett. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an intro-

duction, *In*, The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics, S.T.A. Pickett and P.S. White(eds.). Academic Press, New York. pp. 3-13.

Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70:536-538.

(1992년 11월 25일 접수)