

生態形態學의 特性 分析에 의한 闊葉樹種의 極盛相指數 推定^{1,2} 金 知 洪³

The Estimation of Climax Index for Broadleaved Tree Species by Analysis of Ecomorphological Properties^{1,2}

Ji Hong Kim³

要 約

天然闊葉樹林 群集에서 樹種의 遷移系列상의 위치를 解析하기 위하여 84개 闊葉樹 喬木 및 灌木 수종들의 生態形態學의 特性 分析을 바탕으로 極盛相指數를 推定하였다. 生態形態學의 特性은 遷移 단계와 關係있다고 판단한 19가지를 선정하였으며, 각 수종별로 特性마다 극성상으로 갈수록 증가하는 2-4단계의 표준화된 점수를 부여하고 총점에 대한 合計점수의 백분율로써 極盛相指數로 삼았다.

연구 대상 수종 중에서 서어나무의 指數가 83.3으로 최고치를 기록하였고 사시나무의 指數가 18.8로써 최저치로 추정되었으며, 전체 指數의 平均은 54.2로 산출되었다. 70이상의 指數값을 나타낸 수종은 9개, 40이상 70미만의 指數값을 나타낸 수종은 58개, 그리고 40미만의 指數값을 나타낸 수종은 17개로 集計되어, 遷移 중반단계의 삼림이 갖는 다양한 資源 혹은 生態的 地位(niche)를 이용하는 樹種의 수가 압도적으로 많음을 알 수 있다. 主成分分析을 통하여 각 수종이 光線吸收, 繁殖, 그리고 木材 性質 등의 要因에 따르는 위치를 3次元 座標상에 ordination하였고, cluster分析을 통하여 類似한 특징을 가진 4가지 樹種群을 分類하였다. 科별로 極盛相指數 범위를 파악한 결과, 자작나무과와 단풍나무과에 속하는 수종들의 指數 범위가 넓었고, 버드나무과의 수종들은 선구수종의 전형적인 特性을 나타내었으나, 특별히 極盛相 生活形의 樹種群을 갖는 科는 없었다.

ABSTRACT

Based on the analysis of ecomorphological characters for 84 tree and shrub species, climax indices were estimated so as to interpret the position of the successional sere for the species in the natural deciduous forest. Nineteen ecomorphological characters, considered to be associated with successional gradient in the forest, were selected for the study. One of 2 to 4 steps per character for each species was given on a standardized scale of increasing climaxness, and the index was computed by percent of the sum of the scoring values for total score.

Calculated mean value of 54.2 for all indices, *Carpinus laxiflora* had the highest index value of 83.3, and *Populus davidiana* recorded the lowest of 18.8. The most climax group, greater than 70 of the index, contained only 9 species, intermediate group, between 40 to 70 of the index, had 58 species, and the most pioneer group, less than 40 of the index comprised 17 species. The result has noticed that the large number of species would take advantage of most diverse resource and niche in the intermediate stage of the sere in the

¹ 接受 1993年 3月 15日 Received on March 15, 1993.

² 이 연구는 1992년도 한국과학재단 연구비 지원에 의한 결과임.

³ 강원대학교 임과대학 College of Forestry, Kangweon National University, Chuncheon 200-701, Korea.

forest. The three components, i. e., light absorption, reproduction, and wood quality were used as axes for a 3-dimensional projection of the relative position for 44 species by principal component analysis. Along the similar ecomorphological characters, four recognized species group were classified by cluster analysis. The distribution pattern of plant families on the index gradient showed that the Betulaceae and Aceraceae had the widest seral amplitude, and the Salicaceae was a family typified as pioneer. There were no families specializing entirely with climax niche.

Key words : Forest succession, Climax index, Principal component analysis, Cluster analysis, Tree ecomorphology

緒 論

시간이 지남에 따르는 生物相의 種 構成上 변화는 모든 生態系의 기본적인 屬性이며, 이것은 生態遷移(ecological succession) 理論의 밑바탕이다(Clements 1916). 그러나 변화의 정도와 속도는 특정 生物相을 둘러싼 物理的·生物的 環境과 遷移系列(sere)의 종류에 따라서 다양한 차이를 나타낸다. 地球상의 대부분 지역에서는 遷移에 의한 生物相의 변화가 무한히 계속되는 것은 아니며, 변화의 속도가 극도로 둔화되거나 혹은 오랜 기간 동안 生物相 構成上의 변화가 거의 없는 群集으로 발달한다. 이러한 상대적으로 안정된 마지막 遷移系列이 상당기간 계속되는 군집을 일컬어 極盛相群集(climax community)이라고 한다. 森林遷移는 그 지역의 특징적인 先驅種의 침입에 의해서 시작되며, 한 단계에서 번성한 樹種들이 후대 樹種들에게 자리물림을 계속함으로써 林分의 種 構成上에 변화가 일어나고 궁극적으로는 종 구성의 변화가 거의 없어지는 極盛相林(climax forest)에 도달한다.

森林群集에서 遷移系列에 따른 植物種 구성상의 단계, 즉 開拓期(pioneer stage)부터 極盛相期(climax stage)에 이르는 遷移 과정은 被子植物(angiosperm)의 進化를 유발시키는 주요한 轉전의 하나로 작용해왔다. 多次元的인 遷移系列의 勾配에 따른 특정 수종의 기존 삼림에의 侵入 潛在力, 透過 太陽光線의 吸收 정도 및 光線 遮斷을 통한 生長 空間 競爭, 土壤 水分과 養分에 대한 根係의 競爭力, 그리고 有機物 集積을 기본으로 하는 土壤生成作用 등은 식물의 生長기능과 繁殖기능의 進化에 영향을 미쳐온 生態的 요소들이다. 이러한 요소들은 특정 수종에 대하여 해당

되는 천이계열에 출현할 수 있는 生態形態學의 특성을 만들어낸다. 多變異 접근을 통한 개개 수종의 生態形態學의 특성 평가는 기존 식물체계의 다양한 생장과 번식수법을 체계화하며(Gaines et al 1974), 生態遷移의 群生態學의(synecological) 과정에서 부터 個體生態學的(autecological) 모델 설정에 이르기까지 확대될 수 있는 논리적인 절차이다(Kessel and Potter 1980, McIntosh 1981). 또한, 이러한 연구 결과는 각 수종의 遷移系列상의 個體生態學의 행태를, 그 수종의 천이 과정상의 실제적인 역할이나 주변의 다른 수종과는 상관없이, 數量的으로 평가할 수 있게 한다. 數量化된 각 수종의 生態形態學의 특성별 값의 합계는 그 수종이 開拓期에서 極盛相期 상에 나타날 수 있는 위치를 암시하는 지표, 즉 極盛相指數(climax index : C.I.)라 지칭한다. 삼림 군집내 각 수종의 極盛相指數 값을 통합함으로써 천이계열의 生態形態學의 위치를 分析할 수 있고 이것을 통하여 構成樹種들로부터 遷移단계를 推定하는 유익한 情報가 될 것이다.

森林遷移 과정에서 식생들의 침입 서열, 즉 일찌기 移住하며 繁殖力이 강하고 初期 생장이 빠른 先驅樹種으로부터 시작하여, 늦게 이주하며 생장이 느리나 耐陰性이 강하여 종래에는 優勢種의 역할을 고수하는 極盛相 樹種들의 순차적 개념은 경험적으로 잘 알려져 있다(Daubermire 1968, Whittaker 1975, West et al. 1981, Shugart 1984). 이를 바탕으로 하는 전통적인 접근 방법은 연속적인 遷移과정에서 구분될 수 있는 遷移系列을 보다 다양하고 客觀的으로 묘사하고 배열하는 것이다. 그러나 아직까지 森林群集내 각 수종들이 開拓期 혹은 極盛相期の 역할을 담당하는 기능적이며 生態學的 차이점이 명료하게 규명되어 있지는 않다. 각 수종의 이러한

차이점들이 면밀하게 분석되어 있으면 천이연구의 시간상의 어려움에 관계없이 각 森林群集의 遷移系列 위치 파악을 가능하게 할 것이다. 천이계열상 나타나는 각 수종의 生態形態學的 特性은 그 군집의 歷史的 증거의 불충분함과 수종구성 분석의 어려움에도 불구하고 해당 군집의 과거 攪亂 요인이나 천이단계 추정에 편리한 도구로 사용할 수 있다.

본 연구는 우리나라 闊葉樹林의 주요 구성 수종들에 대하여 生態形態學的 特性을 조사하여, 數量化된 極盛相指數를 추정하는 것을 기본 목적으로 한다. 각 수종별 極盛相指數는 특정 森林群集의 수종구성상태를 바탕으로 그 삼림이 현재 처해 있는 遷移段階 분석을 가능하게 할 것이다. 우리나라 대부분의 森林은 人間에 의해서 끊임없이 妨害와 干涉을 받아왔으므로 삼림 발달 단계 추정에 많은 혼선을 빚게 한다. 본 연구와 같은 삼림의 천이 경향을 분석함으로써 획득하는 결과 중에서 가장 팔목할 만한 것은 潛在植生을 추정하는 것이다. 潛在植生이 과약되면, 林相을 형태별로 분류하고 立地 條件과의 관계를 규명하는 등의 生態的 정보들은 天然林의 經營管理를 합리적으로 할 수 있게 하는 필수조건이다. 삼림을 收穫 伐採하고 다시 更新하는 것은 遷移의 단계를 人爲的으로 조절하는 것이다. 經濟的인 관점에서는 천연상태의 極盛相林이 가장 효율적인 것은 아니며, 인위적으로 조절된 林分이 生長도 양호하며 立地 生産성이 높은 경우가 많다. 현존 삼림의 遷移 傾向과 현재 처해 있는 遷移 段階를 分析하는 것은 樹種構成을 立地條件과 결부시켜 높은 林木材積 生産과 生態的으로 안정된 林分으로 유지하기 위해 필요한 절차이며, 우리 林業界가 당면하고 있는 天然林 保育, 天然更新 技術開發, 公害로 인해 衰退해 가고 있는 森林의 復舊 등의 실제적인 施業에 응용될 것이다.

材料 및 方法

樹木의 生態形態學的 特性이 森林群集의 遷移段階와 밀접한 연관이 있음을 착안하여 우리나라 闊葉樹林의 주요 構成 樹種에 대하여 19가지 生態形態學적 特性을 分析하여 極盛相指數를 추정하였다. 최근 30년 이상 동안 人爲的으로 造林, 保育, 그리고 伐採된 바 없는 江原道 方台山, 五

臺山, 大龍山 일대의 天然闊葉樹林에서 흔히 접할 수 있는 84가지의 喬木 및 灌木 樹種을 연구 대상으로 선정하였다. 선별한 특성들은 다음과 같다.

1. 光線 吸收 要因

1) 頂端生長(apical dominance)

樹木의 줄기 先端部의 生長이 側芽 生長을 억제하는 정도를 나타낸다. 頂端優勢는 生長 潛在力을 측지의 발달과 확산보다는 수직 발달에 치중하는 것이며, 천이 초기 단계에 급속한 수직 성장을 통하여 被壓되거나 被陰되는 기회를 줄이고자 하는 陽樹의 대표적 생육 전략이다(Horn 1971).

2) 分枝數(branch order)

樹幹으로 부터 가지가 갈라지는 횡수의 많고 적은 정도를 나타낸다. 일반적으로, 천이 초기 단계 수종의 가지는 2내지 3차례 갈라지고, 極盛相 수종은 5차례 이상의 가지 갈라짐을 나타낸다. 가지 갈라짐 횡수가 적은 천이 초기 단계 수종은 광선이 수관 깊숙이 투과하여 잎의 광선 흡수율을 높이는 효과를 가질 것이다(Wells 1976).

3) 잎배열(phyllotaxy)

가지에 붙은 잎들의 배열 형상을 의미한다. 螺旋形 互生의 복잡한 葉序는 태양광선을 보다 효율적으로 흡수하기 위한 천이 초기 단계 수종의 특징이며, 對生이나 二列性 排列(two-ranked) 葉序는 극성삼림에 나타나는 수종들이 일반적으로 갖는 특성이다(Horn 1971).

4) 잎갈라짐(leaf division)

잎 가장자리가 갈라진 정도를 의미한다. 空閑地에서 주로 생육하는 수종들은 被陰된 삼림내부에서 생육하는 수종들 보다 葉裂의 정도가 심한 경향이 있다(Horn 1971).

5) 잎 면적(aera of leaf blade)

空閑地나 陽地에 생육하는 수목들은 대체로 엽면적이 좁은 반면에(1-50cm²), 被陰된 삼림내에서 생육하는 극성상 수종들의 엽면적은 비교적 넓다(100cm² 이상)(Wells 1976).

6) 잎 배열 방위(leaf orientation)

樹木가지에 달린 잎이 水平으로 배열된 것은 被陰된 極盛相 수종들의 특징으로 太陽光線을 효율적으로 차단하기 위한 기능이다. 반면에 잎이 수직으로 혹은 높은 각도로 가지에 붙어 있는 현

상은 천이초기 단계 수종들의 특징으로 태양광선이 樹冠 깊숙히 투과하기에 적당한 잎의 배열이다(Wells 1976).

7) 잎 振動(leaf oscillation)

잎의 진동은 몇몇 사시나무속(Populus) 好光性 樹種(heliophile)들의 특징으로 약한 공기의 움직임에도 잎이 규칙적으로 진동함으로써 태양광선이 樹冠 깊숙히 고루고루 투과하게 하기 위한 현상이다(Wells 1976).

8) 角皮光澤(cuticle luster)

수목 잎의 표피층에 맑고 광택이 나는 물질이 덮인 정도를 의미한다. 陽地나 乾燥地의 천이초기 단계 수종 중에는 두껍고 광택이 나는 角皮를 가지고 있어서 열의 축적을 감소시키고 角皮 蒸散작용을 억제하는 것들이 있다(Wells 1976).

9) 色素體 색깔(pigmentation)

空閑地에서 생육하는 천이초기 단계 수종은 열은 黃綠色인 경향이 있으며, 被陰된 숲 혹은 극성상림에서 생육하는 수종은 짙은 靑綠色의 색채를 띠는 경향이 있다(Wells 1976).

2. 繁殖要因

10) 耐陰性(shade tolerance)

수목이 被陰된 삼림내에서도 정상적인 성장과 발달을 할 수 있는 능력을 의미한다. 천이초기 空閑地에 일찌기 정착하는 樹種들은 耐陰성이 약하며, 이미 형성된 삼림내에서 세대교체를 기대하는 수종들일수록 耐陰성이 강한 경향이 있다.

11) 一·二家花(sex structure)

대부분의 수목은 一家花 혹은 兩性花의 성질을 갖고 있으나, 천이초기의 성장 영역을 점유하는 특성으로써 二家花의 형태를 갖는다(Wells 1976).

12) 種子의 무게(seed weight)

종자의 무게는 種子 散布와 종자내 에너지 축적의 두가지 중요한 기능을 수행하는 면에서 삼림천이와 연관이 있다. 천이 초기단계 수종은 작고 많은 양의 종자를 생산하는 경향이 있으나, 천이 후기 수종은 크고 적은 양의 종자를 생산하는 경향이 있다(Harper et al. 1970).

13) 種子 散布 機能(seed dispersal mechanism)

수목의 종자 散布는 천이와 관련 지을때 천이 초기 수종의 특징인 風力에 의한 산포를 비롯하

여, 重力에 의한 산포, 鳥類에 의한 산포, 哺乳類 動物에 의한 산포 순으로 4가지 부류로 대별된다(Wells 1976).

14) 結實 年齡(age of first fruiting)

천이초기 단계 수종은 15년 이하의 어린 연령에 結實하는 경향이 있고 천이후기 단계 수종의 결실 시초 연령은 길어지는 경향이 있다(Fowells 1965).

15) 結實 週期(periodicity of seed production)

천이초기 단계의 수종은 매년 많은 양의 종자를 생산하는 경향이 있으나 천이후기 단계 수종은 4년 이상의 주기로 많은 양의 종자를 생산한다(Wells 1976).

3. 木材의 理學的 성질, 기타

16) 木材比重(specific gravity)

목재단위 용적에 대한 質量으로 표현되는 木材 密度는 생장이 빠르고 수명이 짧은 천이초기 단계의 수종이 비교적 낮다(Wells 1976).

17) 木材破壞係數(modulus of rupture)

목재 상하 표면섬유의 최대응력(kg/cm²)으로 표현되는 목재 강도를 의미한다. 천이초기 단계 수종은 破壞係數가 낮은 반면에 極盛相 수종은 破壞係數가 높은 경향이 있다(Wells 1976).

18) TYLOSES

TYLOSES는 살아있는 수목에 목재부패균이 침입하는 것을 완화시키는 작용을 하며, 일반적으로 수명이 길고 천이 후반기에 번성하는 수종에 많이 나타나는 경향이 있다(Wells 1976).

19) ARMAMENT

수목에 나타나는 침이나 가시 등을 지칭하는 것으로서, 천이초기에 번성하는 수종들이 주로 동물로부터의 피해를 줄이고 생육지에서 효과적으로 성장하기 위한 책략이다(Wells 1976).

위에 열거한 바와 같이 19가지 生態形態學의 특성에 대하여 천이초기 단계에 나타나는 특징에 대하여 0점을, 후기단계에 나타나는 특징에 대하여 최고 3점까지의, 2-4단계의 점수를 부여하고 (표 1), 수종과 19가지 특성이 이루는 19×84의 行列(matrix)을 작성하였다. 최소한 5그룹 이상의 표본목에서 자료를 수집하여 평균한 값을 특성으로 삼고 해당점수를 부여하였다. 生態形態學의 특성에 의해 획득된 각 수종의 점수합계는 총점에 대한 백분율로 표시하고 極盛相指數로 삼았

Table 1. The basis of score application for 19 ecomorphological characters.

특 성 요 인		평	점	부	과	내	역
광선흡수요인							
1. 정단생강	정신=0	준정신=1	준계신=2	계신=3			
2. 분지수	2-3=0	3-4=1	4-5=2	5-6=3			
3. 잎배열	나선호생=0	총·호생=1	호생·대생=2	2배열성=3			
4. 잎갈라짐	복엽=0	>1/2열상=1	<1/2열상=2	비열상=3			
5. 잎면적 (cm ²)	<10=0	10-50=1	50-100=2	>100=0			
6. 잎배열방위	수직=0	준수직=1	준수평=2	수평=3			
7. 잎진동	상=0		중=1	하=2			
8. 각피광택	상=0		중=1	하=2			
9. 색소체색깔	황록색=0		녹색=1	청록색=2			
번식요인							
10. 내음성	하=0	중하=1	중상=2	상=3			
11. 일·이가화	이가화=0			일가화=2			
12. 종자무게 (mg)	<50=0	50-200=1	200-500=2	>500=3			
13. 종자산포	바람=0		바람·중력=1	동물=2			
14. 결실연령 (년)	<15=0		15-30=1	>30=2			
15. 결실주기 (년)	1=0	1-2=1	2-3=2	>3=3			
목재 이학적 성질, 기타							
16. 목재비중	<0.5=0	0.5-0.59=1	0.6-0.69=2	>0.7=3			
17. 파괴계수 (kg/cm ²)	>800=0		800-1000=1	>1000=2			
18. TYLOSES	없음=0			있음=2			
19. ARMAMENT	있음=0			없음=2			

다. 19가지 특성과 수종의 行列로써 ordination 分析法 중에서 主成分分析(principal component analysis; PCA)을 통하여 生態形態學의 특성에 대한 각 수종의 위치를 파악하고, 각 수종 상호간의 특성들이 만들어내는 Euclidean 距離係數를 이용하여 cluster 분석을 통하여 유사한 특성을 갖는 수종군을 분류하였다(Pielou 1984).

상기 사항들의 분석방법들은 Kovach(1990)에 의해서 개발된 computer program인 M.V.S.P. (Multivariate Statistical Package)를 이용하였으며, 樹種의 識別과 命名은 李(1982)를 參照하였다.

結果 및 考察

1. 極盛相指數

선정된 84개 樹種을 科별로 분류하고(26科 47屬 84種) 각 樹種에 대하여 19가지의 生態形態學의 특성별로 2내지 4단계의 점수를 부여하여 滿點에 대한 百分率로써 표시되는 極盛相指數 추정치를 산출하여 表 2에 나타내었다. 특성에 따라서 각 수종이 획득 가능한 評點의 합계는 0점에

서 48점까지이며, 산출 결과 9점(사시나무)과 40점(서어나무) 범위에 속하였다.

연구 대상 樹種 중에서 서어나무(*Carpinus laxiflora*)가 가장 높은 指數로 산출되어 83.3이 기록되었으며 사시나무(*Populus davidiana*)가 가장 낮은 18.8로 나타남으로써, 경험적으로 생각하는 極盛相 수종으로써의 서어나무(李 등 1992)와 先驅樹種으로써의 사시나무가 極盛相指數를 통하여 객관적으로 부합된다. 극성상지수 70이상을 나타내어 비교적 遷移系列 후기에서 수종구성 비율이 높아질 가능성을 가진 수종들로는 서어나무에 이어서 느티나무(*Zelkova serrata*), 까치박달(*Carpinus cordata*), 개서어나무(*Carpinus tschonoskii*), 신갈나무(*Quercus mongolica*), 찰피나무(*Tilia mandshurica*), 매죽나무(*Styrax japonica*), 당단풍(*Acer pseudo-sieboldianum*), 고로쇠나무(*Acer mono*) 등의 순으로 나타났다. 指數 40미만으로 추정되어 遷移系列 초기에 상대적으로 빠른 幼年期 성장과 고도의 繁殖 策을 갖고 攪亂된 삼림에 일찌기 도달하여 定着하는 수종(Egler 1954, Drury and Nisbet 1973)으로는 사시나무를 비롯하여 은사시나무(*Populus*

Table 2. The list of species codes and climax indices(C.I.) for 84 species of broadleaf deciduous trees and shrubs. The codes are applied in Figures 2, 3 and 4.

Code	Species	수 종	C.I.(%)	Family
QM	<i>Quercus mongolica</i>	신갈나무	72.9	Fagaceae
QV	<i>Quercus variabilis</i>	굴참나무	64.6	Fagaceae
QA	<i>Quercus acutissima</i>	상수리나무	60.4	Fagaceae
QS	<i>Quercus serrata</i>	졸참나무	64.6	Fagaceae
QD	<i>Quercus dentata</i>	떡갈나무	68.8	Fagaceae
QL	<i>Quercus aliena</i>	갈참나무	60.4	Fagaceae
CR	<i>Castanea crenata</i>	밤나무	64.6	Fagaceae
BD	<i>Betula davurica</i>	물박달나무	50.0	Betulaceae
BS	<i>Betula schmidtii</i>	박달나무	52.1	Betulaceae
BH	<i>Betula chinensis</i>	개박달나무	58.3	Betulaceae
BC	<i>Betula costata</i>	거제수나무	50.0	Betulaceae
CL	<i>Carpinus laxiflora</i>	서어나무	83.3	Betulaceae
CC	<i>Carpinus cordata</i>	까치박달	79.2	Betulaceae
BE	<i>Betula ermani</i>	사스래나무	60.4	Betulaceae
AJ	<i>Alnus japonica</i>	오리나무	50.0	Betulaceae
AH	<i>Alnus hirsuta</i>	물오리나무	47.9	Betulaceae
CT	<i>Carpinus tschonoskii</i>	개서어나무	77.1	Betulaceae
CH	<i>Corylus heterophylla</i> var. <i>thunbergii</i>	개암나무	62.5	Betulaceae
CS	<i>Corylus sieboldiana</i>	참개암나무	60.4	Betulaceae
UP	<i>Ulmus parvifolia</i>	느릅나무	68.8	Ulmaceae
UL	<i>Ulmus lanciniata</i>	난티나무	64.6	Ulmaceae
ZS	<i>Zelkova serrata</i>	느티나무	81.3	Ulmaceae
CN	<i>Celtis sinensis</i>	팽나무	68.8	Ulmaceae
CJ	<i>Celtis jessoensis</i>	풍계나무	66.7	Ulmaceae
TA	<i>Tilia amurensis</i>	피나무	68.8	Tiliaceae
TT	<i>Tilia taquetii</i>	뽕잎피나무	62.5	Tiliaceae
TM	<i>Tilia mandshurica</i>	찰피나무	72.9	Tiliaceae
FR	<i>Fraxinus rhynchophylla</i>	물푸레나무	56.3	Oleaceae
FM	<i>Fraxinus mandshurica</i>	들메나무	58.3	Oleaceae
SR	<i>Syringa reticulata</i> var. <i>mandshurica</i>	개회나무	50.0	Oleaceae
JM	<i>Juglans mandshurica</i>	가래나무	60.4	Juglandaceae
PS	<i>Platycarya strobilacea</i>	굴피나무	54.2	Juglandaceae
AA	<i>Ailanthus altissima</i>	가죽나무	39.6	Simaroubaceae
PQ	<i>Picrasma quassioides</i>	소태나무	52.1	Simaroubaceae
AP	<i>Acer pseudo-sieboldianum</i>	당단풍	72.9	Aceraceae
AM	<i>Acer mono</i>	고로쇠나무	70.8	Aceraceae
AT	<i>Acer tschonoskii</i> var. <i>rubripes</i>	시달나무	60.4	Aceraceae
AG	<i>Acer tegmentosum</i>	산겨릅나무	68.8	Aceraceae
AN	<i>Acer mandshuricum</i>	복장나무	52.1	Aceraceae
AB	<i>Acer barbinerve</i>	청시달나무	60.4	Aceraceae
AI	<i>Acer ginnala</i>	신나무	29.2	Aceraceae
AF	<i>Acer triflorum</i>	복자기나무	54.2	Aceraceae
CV	<i>Cornus controversa</i>	층층나무	60.4	Cornaceae
CK	<i>Cornus kousa</i>	산딸나무	54.2	Cornaceae
CW	<i>Cornus walteri</i>	말채나무	62.5	Cornaceae
RD	<i>Rhamnus davurica</i>	갈매나무	37.5	Rhamnaceae
HD	<i>Hovenia dulcis</i>	헛개나무	60.4	Rhamnaceae
SK	<i>Salix koreensis</i>	버드나무	35.4	Salicaceae
PD	<i>Populus davidiana</i>	사시나무	18.8	Salicaceae
PT	<i>Populus tomentiglandulosa</i>	은사시나무	20.8	Salicaceae
PA	<i>Phellodendron amurense</i>	황벽나무	37.5	Rutaceae
LO	<i>Lindera obtusiloba</i>	생강나무	45.8	Lauraceae

Code	Species	수 종	C.I.(%)	Family
LE	<i>Lindera erythrocarpa</i>	비목나무	64.6	Lauraceae
RC	<i>Rhus chinensis</i>	붉나무	35.4	Anacardiaceae
RT	<i>Rhus trichocarpa</i>	개울나무	29.2	Anacardiaceae
WS	<i>Weigela subsessilis</i>	병꽃나무	43.8	Caprifoliaceae
SW	<i>Sambucus williamsii</i> var. <i>coreana</i>	떡총나무	39.6	Caprifoliaceae
PH	<i>Philadelphus shrenkii</i>	고광나무	43.8	Saxifragaceae
SO	<i>Styrax obassia</i>	쪽동백나무	66.7	Styracaceae
SJ	<i>Styrax japonica</i>	매죽나무	72.9	Styracaceae
KP	<i>Kalopanax pictus</i>	음나무	41.7	Araliaceae
RS	<i>Rhododendron schlippenbachii</i>	철쭉	54.2	Elicaceae
RM	<i>Rhododendron mucronulatum</i>	진달래	45.8	Elicaceae
MA	<i>Maackia amurensis</i>	다릅나무	56.3	Leguminose
RP	<i>Robinia pseudo-acacia</i>	아까시나무	39.6	Leguminose
GJ	<i>Gleditsia japonica</i> var. <i>koraiensis</i>	주엽나무	45.8	Leguminose
AZ	<i>Albizia julibrissin</i>	자귀나무	41.7	Leguminose
LM	<i>Lespedeza crytobotrya</i>	조록싸리	39.6	Leguminose
LC	<i>Lespedeza crytobotrya</i>	참싸리	37.5	Leguminose
LB	<i>Lespedeza bicolor</i>	싸리	35.4	Leguminose
MB	<i>Morus bombycis</i>	산뽕나무	52.1	Moraceae
SB	<i>Staphylea bumalda</i>	고추나무	52.1	Staphyleaceae
MS	<i>Magnolia sieboldii</i>	함박꽃나무	64.6	Magnoliaceae
PG	<i>Prunus sargentii</i>	산벚나무	47.9	Rosaceae
PP	<i>Prunus padus</i>	귀퉁나무	50.0	Rosaceae
SA	<i>Sorbus alnifolia</i>	팔배나무	50.0	Rosaceae
SC	<i>Sorbus commixta</i>	마가목	39.6	Rosaceae
SS	<i>Sorbaria sorbifolia</i> var. <i>stellipila</i>	쉬땅나무	25.0	Rosaceae
SI	<i>Stephanandra incisa</i>	국수나무	33.3	Rosaceae
CP	<i>Cartaegus pinnatifida</i>	산사나무	52.1	Rosaceae
EA	<i>Euonymus alatus</i>	화살나무	56.3	Celastraceae
EO	<i>Euonymus oxyphyllus</i>	참회나무	60.4	Celastraceae
EL	<i>Euonymus alatus</i> for. <i>ciliato-dentatus</i>	회일나무	54.2	Celastraceae
SH	<i>Symplocos chinensis</i> for. <i>pilosa</i>	노린재나무	66.7	Symplocaceae

tomentiglandulosa), 버드나무류(*Salix* spp.), 신나무(*Acer ginnala*), 쉬땅나무(*Sorbaria sorbifolia* var. *stellipila*), 싸리나무류(*Lespedeza* spp.), 울나무류(*Rhus* spp.) 등 17개 수종이다. 나머지 58개 수종은 지수 40이상 70미만으로 산출되었고, 대표적인 수종들로는 闊葉樹林에서 광범위하게 생육하며 우리나라의 대표적인 植生形인 中生混禱林(mixed mesophytic forest)(尹 등 1987)의 주요 구성요소인 참나무류(*Quercus* spp.), 자작나무류(*Betula* spp.), 느릅나무류(*Ulmus* spp.), 단풍나무류(*Acer* spp.), 피나무류(*Tilia* spp.), 물푸레나무류(*Fraxinus* spp.), 층층나무류(*Cornus* spp.), 가래나무(*Juglans mandshurica*), 쪽동백(*Styrax obassia*), 다릅나

무(*Maackia amurensis*), 산벚나무(*Prunus sargentii*), 팔배나무(*Sorbus alnifolia*) 등을 들 수 있다. 灌木類 중에서 가장 높은 指數가 산출된 것은 노린재나무(*Symplocos chinensis* for. *pilosa*)로써 66.7을 기록하였으며, 그 밖에 비교적 높은 지수를 보인 관목류로는 개암나무류(*Corylus* spp.)와 참회나무(*Euonymus oxyphyllus*) 등으로 위에서 열거한 喬木 樹種들과 闊葉樹林에서 어우러져 생육하면서 下層 林冠을 구성하는 주요 수종들로 평가한다.

그림 1은 極盛相指數급별로 수종의 頻度數를 비교하여 도시한 것이다. 전체 極盛相指數의 平均값은 54.20이었으며 標準偏差는 13.91이었다. 지수급별로 종합 분류된 수종들은 숫적으로 상당

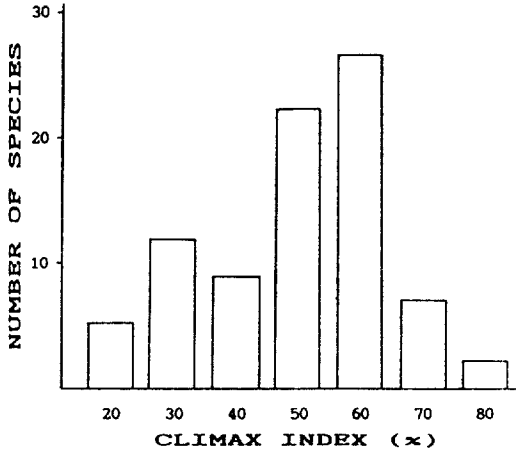


Fig. 1. Frequency distribution of 84 tree and shrub species on the climax index gradient.

한 변이를 보이고 있으며 어느 정도 正規分布 곡선을 나타내었다.

전술한 바와 같이, 生態形態學的 특성에 의한 極盛相指數 값은 중간범위인 40대(9종), 50대(22종), 그리고 60대(27종)에서 전체 표본 수종의 70%를 차지하였고, 30대(12종) 중에서 39.6%의 指數를 보여 거의 40대 부류에 속하는 수종이 5종이었다(表 1 참조). 이러한 결과를 통하여 遷移系列의 中반 단계에 移住하여 생육할 수 있는 수종이 가장 다양한 반면에, 천이의 초기에 早期 침입하는 先驅種이나 極盛相期에 정착하는 수종의 다양성은 매우 낮음을 알 수 있다. 이것은 삼림이 인위적 혹은 외부 자연적 요인에 의해서 교란된 후 천이가 시작되는 초기단계나 극성상기에 이르러 生態系가 安定狀態를 유지하는 단계보다 천이 中반단계의 環境條件이 유동적이므로 여러 가지의 식물의 種이 획득 이용할 수 있는 資源(resource)과 生態的 地位(niche)의 다양함(Odum 1969)에 기인한다고 판단된다. 林內 광선조건 및 토양습도와 腐植層의 두께 등의 再生産 조건에서 엄격한 제한을 받지않고 이주 정착이 가능한 천이 中반단계의 수종의 수가 많다는 의미일 것이다. 北美大陸 落葉闊葉樹林에서 천이 계열에 따라서 植生形이 분류된 삼림에서(Curtis 1959) 천이 중·후기에서의 種多樣性이 가장 높게 측정된 연구(Auclair and Goff 1971)결과와 비슷한 양상을 보인다.

2. 極盛相指數의 主成分分析과 Cluster分析

각 수종들이 획득한 특성별 평점은 19×84行列을 만들어 내었으며, 이 행렬을 토대로하여 主成分分析(principal component analysis; PCA)을 실행하여 연구 대상 수종들이 어떠한 生態形態學的 特性群에 의해서 천이계열상의 출현가능 시기가 결정되는가를 검토하였다. 그림 2는 84개 수종 중에서 본 의도를 설명할 수 있는 44개 수종을 3차원 그래프 상에 座標設定(ordination)을 통하여 圓으로 표시한 것이며, 수종들의 표시는 表 2에서 잠정적으로 정해놓은 수종별 code를 적용하였다. 본 분석은 19개의 특성이 PCA를 통하여 각기 다른 成分附加值(component loading 혹은 eigenvector)에 의해서 多次元的으로 수종의 분포가 결정되지만, 우리가 인지 가능한 처음 3개의 主成分 軸인 X축(光線吸收要因), Y축(繁殖策略), 그리고 Z축(木材性質 및 기타)에 따라서 해당되는 座標에 위치를 선정하여 도시한 것

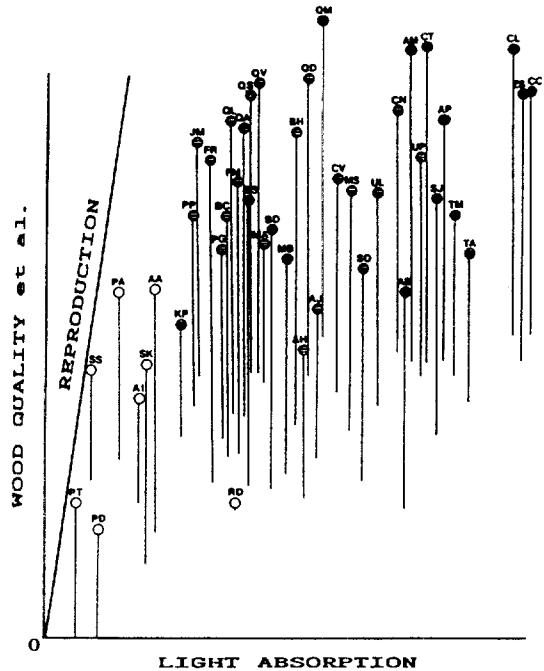


Fig. 2. Distribution of 44 major species in the 3-D successional character-space generated from PCA based on 19 ecomorphological characters. Letter codes for species were given in Table 2. Open circles, striped circles, and shaded circles indicate pioneer, intermediate, and climax strategies, respectively.

이다. 특성들의 軸에 대한 설명 정도는 각각 86.4%, 78.5%, 84.4%로써 비교적 높게 나타났다.

그림 2에서 光線吸收 要因으로 대표되는 X축은 原點을 기준으로 왼쪽에서 오른쪽으로 나아갈수록 極盛相 수종들이 갖는 특성들이 漸進적으로 증가하는 것을 암시한다. X축 상에서의 위치를 결정하는 가장 두드러진 요인은 잎갈라짐(leaf division), 잎배열(phyllotaxy), 정단생장(apical dominance) 모양의 순으로 나타났다. 비교적 많은 양의 광선을 필요로 하며, 광선을 효율적으로 흡수하여 樹木生理學의 중심기능인 光合成작용을 생장에 연결시켜 다른 수목에 의해서 被壓되는 것을 피하기 위해 빠른 幼年期 생장 전략을 가진 先驅樹種들은 왼쪽에 위치하게 되며, 이러한 전략을 갖지 못하는 천이계열 후기의 極盛相 樹種들은 오른쪽으로 자리를 잡게 되었다.

繁殖 策略으로 대표되는 Y축은 원점을 기준으로 앞쪽에서 뒷쪽으로 나아갈수록 극성상 수종들이 갖는 특성들이 점진적으로 증가하는 것을 암시한다. Y축 상에서의 위치를 결정하는 가장 두드러진 요인은 稚樹의 耐陰性, 種子散布機能, 꽃의 性的 構造 등의 순으로 나타났다. 매년 많은 양의 가벼운 종자를 생산하여 멀리 산포하며 가용 광선이 많은 空閑地나 삼림의 가장자리에서 쉽게 정착할 수 있는 번식 전략을 가진 선구수종들은 앞쪽에 위치하게 되며, 이러한 전략을 갖지 못하는 천이계열 후기의 극성상 수종들은 뒷쪽으로 자리를 잡게 되었다.

木材性質 등으로 대표되는 Z축은 각 수종의 圓形符號 아래 그어진 수직선의 길이가 길어질수록 극성상 수종들이 갖는 특성들이 점진적으로 증가하는 것을 암시한다. Z축 상에서의 위치를 결정하는 가장 두드러진 요인은 木材比重, 木材破壞係數 등의 순으로 나타났다. 생장이 빨라서 단기간에 生體量을 축적한 결과와 연관되어 목재의 강도가 약하고 비중이 작은 선구수종들은 수직선의 길이가 짧으며, 목재의 질이 강하고 비중이 큰 천이계열 후기의 극성상 수종들은 수직선의 길이가 상대적으로 길게 나타났다.

요약하건대, 主成分分析 결과에 의한 수종들의 座標設定은 遷移系列과 관련된 生態形態學의 특성들 즉, 광선흡수, 번식, 목재성질 등의 복합적인 요인에 따라서 대각선 형태의 勾配로 연장되었다(그림 2). 극성상지수 40미만을 보인 先驅樹

種(백색圓)들은 왼쪽-앞쪽에 자리 잡으면서 수직선의 길이가 짧았고, 지수 70이상을 보인 極盛相樹種(검정색圓)들은 오른쪽-뒷쪽에 자리 잡으면서 수직선의 길이가 비교적 길게 나타났다.

主成分分析을 통하여 수종들의 3가지 生態形態學적 특성 部類에 의해서 좌표의 위치가 결정되었으나, 44개 주요 수종들이 어떠한 공통적인 특성에 의해서 分類되는가를 검토하기 위하여 cluster分析을 시도하였다. 특성별로 획득한 평점을 토대로 수종간 Euclidean distance를 산출하여 'pair group average method'(Kovach 1990)에 따라서 cluster분석을 한 결과의 dendrogram

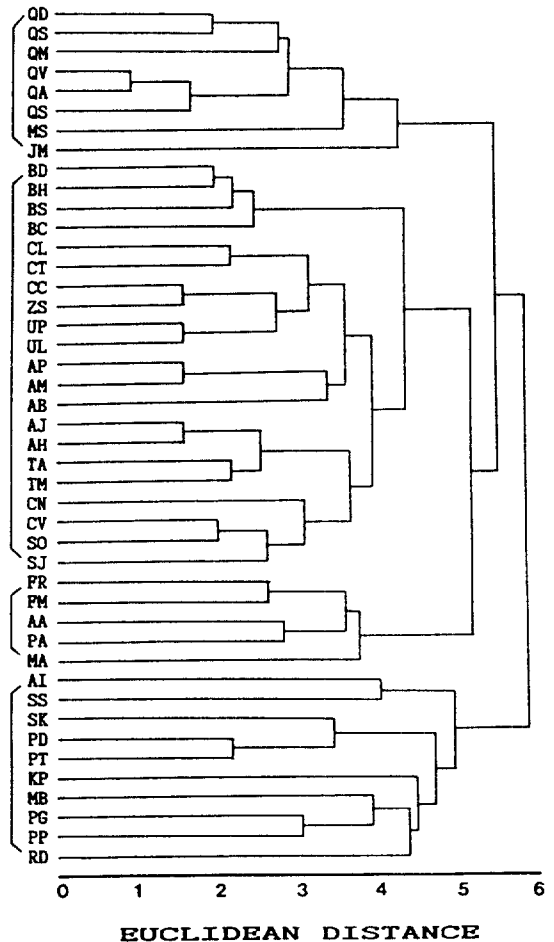


Fig. 3. Dendrogram of the relationship of 44 species. Cluster formed by using pair group average method(Kovach 1990). The Euclidean distance value of 5 resulted in 4 species groups. Letter codes for species were given in Table 2.

을 그림 3으로 나타내었다. Euclidean distance 5를 基準으로 4가지의 樹種群으로 분류되었다(그림 3).

첫번째 그룹은 참나무屬, 가래나무, 그리고 함박꽃나무가 속하였으며, 주로 중력이나 동물에 의해서 산포되는 무거운 종자를 생산하며, 一家花이고, 목재의 강도가 높으며, Tyloses가 있는 등의 공통된 특성을 갖고 있다. 두번째는 자작나무屬, 서어나무屬, 느릅나무屬, 느티나무, 단풍나무屬, 오리나무屬, 피나무屬, 팽나무屬, 층층나무屬, 그리고 때죽나무屬이 그룹을 형성하며, 비교적 작고 가벼운 종자를 생산하고 산포 기능은 효율적이며, 非裂狀의 單葉으로 잎배열은 對生 내지는 互生이며, 葉面積은 50cm²내지 100cm²의 공통적인 특성을 갖고 있다. 세번째는 물푸레나무屬, 가죽나무, 황벽나무, 다릅나무가 이 그룹에 속하며, 羽狀複葉이라는 뚜렷한 공통의 특성을 갖고 있다. 네번째 그룹은 신나무, 음나무를 비롯하여 빗나무屬을 포함하는 장미과의 수종들, 그리고 버드나무과의 사시나무屬 수종들이 여기에 속하며, 耐陰性이 약하고, 幼年期 생장이 빠르며, 목재의 강도는 약한 공통된 특성들을 갖고 있으며 先驅樹種 그룹으로 확실히 구분된다.

3. 科別 極盛相指數의 分布

같은 屬(genus)에 속하는 수종들이 개척기에서부터 극성상기까지의 천이계열에서 이주·생육하는 적정시기를 달리한다면, 같은 科(family)내에서 수종들의 천이계열상 분포 시기는 훨씬 광범위할 것이며 이주·생육하는 양상도 다양할 것이다. 또한, 수종간 代置작용도 系統分類學的으로 '친척'들에 의해서 이루어질 것이며(Horn 1975, Miles et al. 1985) 천이계열상의 위치가 그들의 의해서 승계될 확률도 높을 것으로 추측한다. 그러나 수종들간에 生態學的으로 유사한 生活相을 가진다면 비록 소속 科는 다를지라도 어우러져 群落을 형성하며 環境勾配와 동반하여 천이계열상의 위치를 이어받는 것이 生態學的의 속성이며, 또한 현실이다. 이렇듯이, 수종들의 生態形態學的 특성을 비교 분석한 바를 토대로하면 이러한 策略은 설명이 가능하며 溫帶闊葉樹林에서의 遷移系列의 勾配를 따라서 科對 科의 代置작용이 이루어지는 경향이 명백해진다.

그림 4는 주요 科별로 조사된 수종들의 極盛相

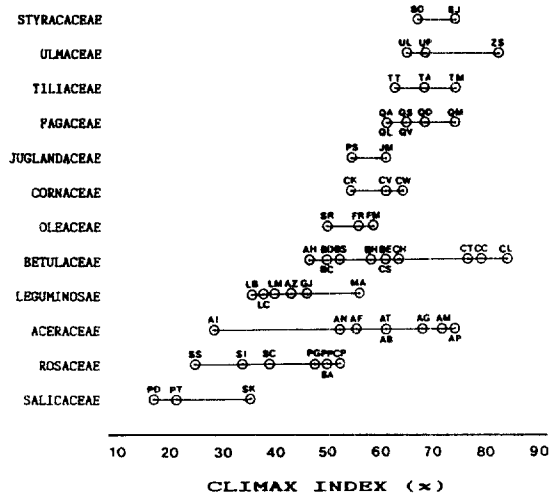


Fig. 4. Distribution of families and range of species along the ecomorphological gradient of the climax index. Letter codes for species were given in Table 2.

指數 범위를 도시한 것이다. 대부분의 수종들이 지수 30에서 80사이의 중간 계층에 분류되어 그림 1에서 나타난 경향과 동일하다.

버드나무과(Salicaceae)는 先驅種의 성격을 특징적으로 나타내는 대표적인 과이다. 미세하고 가벼우며 수많은 風散種子는 機動性있는 繁殖 策略으로는 대단히 우수하며, 다량의 광선 아래에서의 빠른 생장은 空閑地의 機會主義的 侵入者로 손색이 없다. 그러나, 이와 관련되어 목재의 질은 柔軟하고 耐久力이 약하며, 極陽樹이며 수명이 짧은 속성들은 천이가 유발되어 삼림조성이 이루어지는 초기의 일시적인 구성원에 해당될 것이다. 반면에, 극성상 수종의 전형적인 속성을 나타내는 지수 80이상의 樹種群을 갖는 科는 없었다. 쪽동백나무와 때죽나무가 속하는 때죽나무과(Styracaceae)의 평균 지수값이 가장 높게 나타났으나 이 두 수종은 비록 극성상의 특성들은 갖추었으나 亞喬木으로 분류되어(李 1982) 극성상림에서 우세종으로 편입시키기는 어렵다. 그림 4에서 보듯이, 비교적 넓은 천이계열 범위를 갖는 과는 자작나무과(Betulaceae)와 단풍나무과(Aceraceae)로 나타났으나, 이 두 科에 속하는 수종들도 중간 부류의 극성상지수를 갖는 수종들이 대부분이었다. 궁극적인 極盛相 생활방식, 즉 비교적 少量의 무거운 종자가 산포능력도 비효율적이며, 유년기 생장이 느리며, 수명이 길고, 매

우 약한 광선으로도 고도의 광합성 효율을 나타내며, 목재의 질도 강한 수종들은 적어도 溫帶闊葉樹林에서는 많지 않은 것으로 추정한다. 이것은 北美大陸 闊葉樹林 수종들의 遷移系列상의 위치를 연구한 바와 비슷한 양상이다(Wells 1976).

4. 極盛相指數 推定の 檢討

森林遷移에서 極盛相 樹種들이 갖는 대표적인 屬性으로는 매우 낮은 光度에서의 光合成 효율성, 下層林冠을 강하게 被陰하는 樹冠 형성과 배열, 긴 壽命 등이며, 복합적으로 작용한다(Horn 1971). 이러한 특성들은 수종들이 遷移系列상에서의 역할을 가능하는 가장 핵심적인 요소들이기 때문에, 19가지 生態形態學的 특성으로 극성상지수를 추정하는 데는 몇가지 근원적으로 검토되어야 할 사항이 있다.

첫째, 본 연구에서 선정한 특성들 중에 수종들의 壽命 추정이 누락되었다는 것이다. 수종의 수명은 기존의 임목들이 삶을 끝내고 쓰러지고 난 다음에 次期 世代에 의해서 대치됨으로써 樹種構成에 변화가 일어나 遷移가 진행되는 양상과 깊은 관계가 있다(金 1992). 극성상 수종들은 깊은 그들이 드리워진 하층 임관에서도 정상적으로 생육하면서 오랫동안 上層林冠으로 올라설 기회를 기다리며, 일단 世代交替에 의해서 상층임관으로 올라선 후에도 긴 수명을 누리는 경향이 있다. 반면에 先驅樹種들은 空閑地나 삼림 가장자리에 잘 침입하고 생장은 빠르나 壽命이 길지 못하다. 본 연구를 수행하는 동안 수종들의 평균 수명을 추정하는데 실패하였고, 또한 樹木의 壽命에 관한 자료를 많은 樹種에 대하여 광범위하게 획득할 수 없었던 점이 아쉽다. 平均 壽命 이외에, 연년 수고 성장률, 직경 성장률, 木材腐敗抵抗 등, 극성상 수종의 특징들과 연관이 깊은 요소들이 있다. 그러나 현실적인 자료 수집에 있어서, 수고와 직경 성장률은 수종 고유의 성장잠재력과 더불어 수고는 생립 장소의 微細環境(micro-environment)에 의해서 그리고 직경은 林分密度에 의해서 상당한 영향을 받기 때문에 天然林에서 수종간 성장률 비교는 용이한 것은 아니라고 생각한다. 統計學的 합리성, 장기간에 걸친 관찰, 광범위한 자료 수집을 통하여 수정 보완되어야 할 사항이다.

둘째, 19가지의 生態形態學적 특성에 의해서

遷移系列상의 위치를 추정하는데 있어서 보다 영향력이 큰 특성과 그렇지 못한 것들과의 구별이 없이 일률적으로 점수를 평가하였다는 점은 검토되어야 한다. 만약 극성상의 특성으로 耐陰性, 잎배열, 分枝數, 生長率, 平均壽命을 가장 영향력이 큰 요소들(Wells 1976)이라고 假定하고 평점을 차등화 한다면 수종에 따라서는 極盛相指數 추정치에 변화가 생길 것으로 예상된다. 이것은 비단 闊葉樹에만 해당되는 사항이 아니며, 針葉樹 極盛相 樹種 중의 하나라고 알려진 잣나무(*Abies holophylla*)의 예를 통하여 간접적으로 증명할 수 있다. 19가지 특성에 의한 잣나무의 극성상지수 추정치는 70미만으로 산출되지만, 위에 열거한 5가지 특성에 의해서 指數를 추정하면 90이상으로 산출되어 극성상 수종으로 분류하는데 부족함이 없다(金 1992). 이것이 본 연구에서 침엽수를 배제하고 활엽수만으로 대상수종을 선정한 이유이다. 평점을 차등화할 경우, 특성 선택과 차등화 정도를 결정하는데 합리성을 찾기 어려웠던 것은 사실이다. 앞으로 보다 심도있게 연구해볼 과제라 사료된다.

셋째, 研究 對象 樹種을 選定하는 문제이다. 본 연구에서는 中部地方에 주로 分布하는 84가지의 木本植物을 대상으로 極盛相指數를 추정하였지만, 우리나라 闊葉樹林에서 自生하는 樹種을 총망라하지는 못하였고, 특히 南部地方 闊葉樹林에서 생육하는 樹種을 포함시키지 못한 점 또한 보완되어야 할 사항이다.

이상의 문제점들은 저자가 연구를 수행하는 동안 느꼈던 것들이며, 연구의 기본 목표가 달성되지 못했거나 방법상의 오류가 발생되었다고 생각하지는 않는다. 앞으로 우리나라의 삼림천이와 그와 관련한 잠재식생에 관한 사항에 대하여 장기적인 안목으로 연구할 계획을 갖고 있으며, 문제점 또한 보완해 나가고자 한다. 우리가 어떠한 研究分析 方法을 사용한다 할지라도 복잡 오묘한 自然生態系의 현상을 완전무결하게 해석할 수는 없다고 판단하며, 보다 타당성있고 객관적인 방법을 모색하여 접근하는데 의미가 있다할 것이다.

引用 文 獻

1. Auclair, A. N., and F. G. Goff. 1971. Diversity

- relations of upland forests in the western Great Lakes area. *Amer. Nat.* 105 : 499-528.
2. Clements, F.E. 1916. Plant succession : An analysis of the development of vegetation. Carnegie Inst. pub. 242. Washington D.C. 512pp.
 3. Curtis, J.T. 1959. The Vegetation of Wisconsin. Univ. of Wisconsin press.
 4. Daubermire, R. 1968. Plant Communities. Harper and Row New York. 300pp
 5. Drury, W.H. and I.C.T. Nisbet. 1973. Succession. *J. Arnold Arboretum, Harv. Univ.* 54 : 331-368.
 6. Egler, F.E. 1954. Vegetation science concept. I. Initial floristic composition--a factor in old-field vegetation development. *Vegitatio* 4 : 412-418.
 7. Fowells, H.A. 1965. Silvics of Forest Trees of the United States. U.S.Dept. Agriculture, Forest Service, Agriculture Handbook 271, Washington D.C., 762p.
 8. Gaines, M.S., K. S. Vogt, J.L. Hamrick, and J. Caldwell. 1974. Reproductive strategies and growth patterns in sunflowers(*Helianthus*). *Amer. Natur.* 108 : 889-894.
 9. Harper, J.L., P.H. Lovell, and K.G. Moore. 1970. The shape and size of seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1 : 327-356.
 10. Horn, H.S. 1971. The Adaptive Geometry of Trees. Princeton Univ. Press, 144p. Horn, H. S. 1975. Forest succession. *Scient. Am.* 232 : 90-98.
 11. 김지홍. 1992. 추이행렬에 모델에 의한 오대산 활엽수-젓나무속 혼효림의 천이 경향 분석. *한국임학회지* 81(4) : 325 - 336.
 12. Kessel, S.R. and M.W. Potter. 1980. A quantitative succession model for nine Montana forest communities. *Environ. Management* 4 : 227-240.
 13. Kovach, W.L. 1990. *M.V.S.P. ; A Multivariate Statistical Package for IBM PC and Compatibles.* Ver. 1.3. Indiana University, Bloomington, Indiana.
 14. 이경재, 최송현, 조재창. 1992. 광릉 삼림의 식물군집구조(II)--Classification 및 Ordination 방법에 의한 죽엽산지역의 식생분석. *한국임학회지* 81(3) : 214-223.
 15. 이창복. 1982. *대한식물도감.* 향문사.
 16. McIntosh, R.P. 1981. Succession and ecological theory. In D.C. West, H.H. Shugart, and D.B. Botkins(eds), *Forest Succession.* pp 10-23. Springer-Verlag, New York.
 17. Miles, J., D.D. French, Z.B. Xu, and L.Z. Chen. 1985. Transition Matrix models of succession in a stand of mixed broadleaved-*Pinus koraiensis* forest in Chanbaishan. Kirin Province. North-east China. *J. Env. Manag.* 20 : 357-375.
 18. Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164 : 262-270.
 19. Pielou, E.C. 1984. *The Interpretation of Ecological Data : A Primer on Classification and Ordination.* John Willey & Sons, New York.
 20. Shugart, H.H. 1984. *A theory of Forest Dynamics. The ecological Implication of Forest Succession Models.* Springer-Verlag. New York.
 21. Wells, P.V. 1976. A climax index for broadleaf forest : an N-dimentional ecomorphological models of succession. *Central Hardwood Conference Proceeding.* p 131-176.
 22. West, D.C., H.H. Shugart, and D.B. Brokin (edg). 1981. *Forest Succession. Concepts and Application.* Springer-Verlag. New York.
 23. Whittaker, R.H. 1975. *Communities and Ecosystem.* 2nd ed. Macmillan, New York.
 24. 윤종화, 한상섭, 김지홍. 1987. 원시림의 환경과 구조에 관한 연구. *강원대 연습림연구보고.* 7 : 3-26.