

# 난온대 상록활엽수림 지역의 식생천이계열 고찰<sup>1a</sup> -육박나무군락을 중심으로-

박석곤<sup>2</sup> · 최송현<sup>3\*</sup> · 이상철<sup>4</sup>

## A Review of Vegetation Succession in Warm-Temperate Evergreen Broad-Leaved Forests<sup>1a</sup> -Focusing on *Actinodaphne lancifolia* Community-

Seok-Gon Park<sup>2</sup>, Song-Hyun Choi<sup>3\*</sup>, Sang-Cheol Lee<sup>4</sup>

### 요 약

난온대 상록활엽수림의 식생천이계열을 논의하기 위해 극상림이라 알려진 육박나무군락이 생육하는 한국 3곳(비진도, 애도, 보길도)과 일본 1곳(다치바나산)을 조사 및 분석했다. 이를 토대로 한국, 일본, 중국, 대만의 관련문헌을 검토해 상록활엽수림의 분포특성, 식생천이계열 및 극상수종을 고찰했다. 다치바나산과 애도는 육박나무군락이 가장 발달한 식생구조를 보였지만, 토양분석 및 CCA분석에서 육박나무군락을 난온대 천이극상단계의 조건으로 판단하기엔 부족함이 보였다. 한국과 일본에서 육박나무군락은 드물게 분포하는 반면, 동아시아 난온대 지역에 보편적인 식생유형은 후박나무류, 잣밤나무류, 가시나무류였다. 한국 난온대 지역의 식생천이계열은 곰솔·소나무·졸참나무 등(초기단계)→후박나무·생달나무·참식나무·육박나무 등(중간단계)→구실잣밤나무·붉가시나무·참가시나무 등(극상단계)의 순으로 2차천이가 진행될 것으로 추정된다. 단, 조풍의 영향을 강하게 받는 입지조건이나 잣밤나무류·가시나무류의 종자공급이 어려운 곳에서는 후박나무류 유형이 토지극상일 것이다.

주요어: 극상림, 잣밤나무류림 유형, 조엽수림, 가시나무류림 유형, 후박나무류림 유형

### ABSTRACT

We investigated and analyzed three Korean island sites (Bijin-do, Ae-do, and Bogil-do) and one Japanese site (Tachibanayama) of sword-leaf litsea (*Actinodaphne lancifolia*) forests, known as the climax forest, to discuss the vegetation succession sere of warm-temperature evergreen broad-leaved forests. We then reviewed the literature in Korea, Japan, China, and Taiwan to consider the distribution characteristics of evergreen broad-leaved forests, vegetation succession sere, and climax tree species. Although Mt. Tachibana and Ae-do showed the most advanced vegetation structure, the soil and ordination (CCA) analysis indicated that it was not enough to consider that the sword-leaf litsea forest was at the climax stage in the warm-temperature region. The

1 접수 2017년 9월 24일, 수정 (1차: 2017년 11월 16일), 게재확정 2017년 12월 14일

Received 24 September 2017; Revised (1st: 16 November 2017); Accepted 14 December 2017

2 국립순천대학교 산림자원·조경학부 Division of Forest Resources and Landscape Architecture, Suncheon National Univ., Sunchoen 57922, Republic of Korea

3 부산대학교 조경학과 Dept. of Landscape Architecture, Pusan National Univ. Miryang 46241, Republic of Korea

4 부산대학교 대학원 조경학과 Dept. of Landscape Architecture, Graduate School, Pusan National Univ., Miryang 50463, Korea

a 이 논문은 부산대학교 기본연구지원사업(2년)에 의하여 연구되었음.

\* 교신저자 Corresponding author: Tel: +82-55-350-5401, Fax: +82-55-350-5409, E-mail: songchoi@pusan.ac.kr

*Actinodaphne lancifolia* forest is sparsely distributed in Korea and Japan while the common types of vegetation in the warm temperate zone region in East Asia are *Machilus* spp., *Castanopsis* spp., and *Cyclobalanopsis* spp. The vegetation succession sere of the Korean warm-temperature region is thought to have a secondary succession such as *Pinus thunbergii*, *P. densiflora*, *Q. serrata* (early stage) through *Machilus thunbergii*, *innamomum yabunikkei*, *Neolitsea sericea*, *Actinodaphne lancifolia* (middle stage) to *Castanopsis sieboldii*, *Q. acuta*, *Q. salicina* (climax stage). However, *Machilus thunbergii* will be the climax species as an edaphic climax in places where there is a strong influence of the sea wind, or it is difficult to supply the seeds of *Castanopsis* spp. and *Cyclobalanopsis* spp.

**KEY WORDS** : **CLIMAX FOREST, Castanopsis FOREST TYPE, Cyclobalanopsis FOREST TYPE, Lucidophyllous FOREST, Machilus thunbergii FOREST TYPE**

## 서론

한반도 난온대 기후대에 속해 있는 남부지역과 그 도서에 상록활엽수림(evergreen broad-leaved forest)이 일부 남아 있다. 한국에서 흔히 쓰이는 상록활엽수림이라는 용어는 그 분포지역을 세계로 넓혀보면 오해의 소지가 있다. 상록활엽수림은 한반도 남부, 일본, 중국 남동부 등의 동아시아, 미국 플로리다 등에 나타나며, 지중해성 기후대에도 올리브나무와 같은 잎이 두꺼운 상록활엽수림이 분포한다. 또한 동남아시아, 아프리카 중앙부, 브라질 등의 열대기후대에도 상록활엽수림이 출현한다(Fujiwara and Box, 1999; Hattori, 2011). 때문에 이 3가지를 구분해야 하는데 지중해성 기후대의 상록활엽수림은 경엽수림(硬葉樹林, sclerophyllous forest), 열대기후대는 열대우림(熱帶雨林, tropical forest)이라 부른다. 마지막 난온대 상록활엽수림은 세계 식생을 식물상관으로 나눈 Brockmann-Jerosch und Rübél(1912)이 Laurilignasa(영명 laurel forest)이라는 식물군계로 명명했다(Fujiwara and Box, 1999). Laurilignasa는 아프리카 북서부 대서양에 위치한 카나리아제도 등의 월계수(*Laurus nobilis*)를 기초해 이름을 붙인 식물군계명이다. 이 식물군계명을 일본의 식물학자 나가노 하루후사(中野治房)가 1930년에 한반도 남부와 일본 규슈 등에 분포하는 동백나무군강의 동백나무 잎이 햇볕에 반사되어 빛나기 때문에 ‘조엽수림(照葉樹林)’이라 의역한 것으로 보인다(Hattori and Minamiyama, 2005; Hattori, 2011). 영명으로 조(照)를 lucid, 엽(葉)을 phyllous로 해서 ‘Lucidophyllous forest’라고 일본에서 제안했다(Kira, 1977; Fukusima and Iwase, 2005). 난온대 상록활엽수림을 ‘조엽수림’으로 특정해 부르는 것도 적절한 것으로 보이나 장차 논의가 필요할 것이다. 미국 남동부의 플로리다 지역은 습기가 높고 온난한 기후로 동아시아와 함께 상록활엽수림이 분포한다. 이 지역의

강수량은 연중 균등하며 연중기온 변화폭은 비교적 작다(Olson, 1983). 반면 동아시아의 상록활엽수림은 몬순기후 하에서 발생하며, 덥고 습한 여름에 강수량이 집중되고 겨울에 꽤 춥고 연중기온 격차는 크다. 두 지역의 우점종은 참나무과(Fagaceae)와 목련과(Magnoliaceae)지만, 잣나무속(*Castanopsis*)은 미국 플로리다 남부지역에는 전혀 출현하지 않았다(Box and Fujiwara, 1988). 동아시아 상록활엽수림의 우점종은 참나무과, 녹나무과, 차나무과, 목련과 및 조록나무과며 국지적으로 침엽수 또는 낙엽수가 함께 출현한다(Fujiwara, 1981). 이 종들은 너무 습하거나 너무 건조한 상태를 견딜 수 없으며 저온도에서 피해를 입는다. 때문에 이 종의 분포는 겨울철의 저온에 제한을 받는다(Song and Da, 2016). 이런 전형적인 특징을 갖는 상록활엽수림은 한국 남부, 일본 중부·남부, 중국 동부·서부, 대만에서 나타났는데 Song and Da(2016)는 그 식생유형을 특징지어 나눴다. 또한 Song and Da(2016)는 한국 남부의 상록활엽수는 지리적으로 가까워 일본 중부·남부와 중구성이 비슷해 하나의 유형으로 보았고, 중국은 동부유형과 서부유형, 대만 산지의 상록활엽수림까지 포함해 4가지 유형으로 구분했다(Figure 1).

한편, 한국 난온대 상록활엽수림의 식생구조, 식생천이계열 및 식생복원 연구는 호남대 오구균 교수 연구팀(e.g., Oh and Choi, 1993; Oh, 1994; Oh and Cho, 1994; Oh and Jee, 1995; Oh and Kim, 1996; Park and Oh, 2002)을 중심으로 1990년부터 2000년 초반까지 활발하게 이루어졌다. 특히, 난온대 지역에 양호하게 보전된 상록활엽수림(당숲, 당산, 방풍림 등)과 훼손된 식생을 조사해 입지환경(지형, 토양조건)의 상관관계를 정량적 분석법으로 식생천이 계열 및 식물군락별 입지환경을 명확히 밝혔다. 식생천이계열과 관련해 Oh and Kim(1996)은 낙엽활엽수림과 곶솔림은 상록활엽수림에서 퇴행된 식생으로 보았으며, 곶솔군 애도와 완도군 주도에 온전하게 보존된 육박나무군락의 식생구조

와 입지조건을 볼 때 난온대 상록활엽수림대의 극상림으로 추정했다. 또한 난온대 지역의 식생천이 계열은 소나무·곰솔·소사나무·졸참나무→구실잣밤나무·붉가시나무·중가시나무→육박나무·생달나무·황칠나무·참식나무 등의 순으로 식생이 발달할거라고 밝힌 바 있다. 부분적으로는 곡간부나 저지대의 습윤하고 비옥한 전석지대에는 참식나무가 우점하고, 토심이 깊고 비옥한 산록부에서는 생달나무, 황칠나무, 감탕나무, 후박나무 등이 국지적으로 우점할 것으로 보았다. 남해안 가까운 곳에는 내풍성이 강하고 내한성이 약한 구실잣밤나무림이, 한랭지수의 북한계에 인접한 내륙지역이나 고지대에서는 내한성이 비교적 강한 붉가시나무림이 부분적으로 발달할거라 Oh and Kim(1996)은 예상했다.

우리나라 난온대 상록활엽수림은 주로 남부지방과 도서에 일부 분포해 동아시아에 비해 분포면적이 협소하다. 또한 남해안과 도서지역의 상록활엽수림은 연료림 채취 등으로 대부분 인위적으로 파괴되어 곰솔, 낙엽성 참나무류가 우점해 있는 퇴행천이 상태거나 일부 잔존한 상록활엽수림은 대상식생(代償植生, substitute vegetation)이다. 마을의 당숲·당산 등의 민속신앙으로 또는 방풍림·어부림의 특정 목적으로 상록활엽수림이 보존되거나 도서벽지 등에 협소한 지역에 파편화되었다(Oh and Kim, 1996). 이런 까닭으로 우리나라 남해안 도서지역의 상록활엽수림은 지리적 격

리, 인위적 간섭 및 관리로 종의 이동이 원활하게 이루어지지 않아 지역별 종조성이 큰 차이를 보인다고 Oh and Kim(1996)는 밝혔다. 한반도의 상록활엽수림은 지극히 협소하게 남아 있고 지리적으로 격리되어 이를 토대로 식생천이계열을 논의하는데 한계가 있으므로 난온대 지역인 일본과 중국 남동부 등의 동아시아를 포함해 논의해야 한다. 따라서 본 연구에서는 난온대 상록활엽수림의 식생천이계열과 극상림을 재고찰하기 위해 극상림이라 알려진 육박나무군락이 분포한 통영군 비진도, 고흥군 애도, 완도군 보길도, 일본 후쿠오카현 다치바나산에서 식생과 입지환경을 조사했다. 또한 난온대 상록활엽수림대인 일본과 중국 남동부, 대만을 사례연구로 선정해 관련문헌을 토대로 상록활엽수림의 입지분포 특성, 식생천이계열 및 극상림을 고찰했다.

## 연구방법

### 1. 연구대상지 선정 및 조사지 개황

난온대 상록활엽수림대인 우리나라 남해안 도서지역 3곳과 이곳에 인접한 일본 규슈(九州)지역 1곳을 연구대상지로 선정했다(Figure 1). 육박나무군락이 양호하게 잔존한 곳과 발달단계에 있는 지역을 조사하기 위해 기존 문헌과 현지 청문조사를 통해 경남 통영군 비진도(Kim et al.,

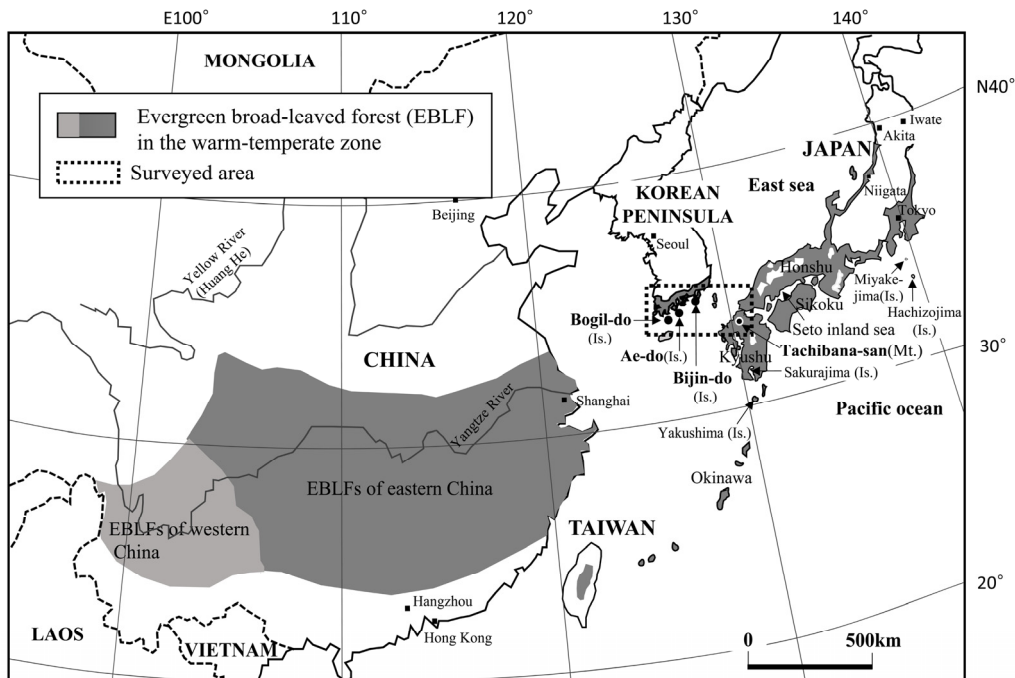


Fig 1. The location of the survey areas and warm-temperate evergreen broad-leaved forests(EBLF) in East Asia. The range of EBLFs in China was cited from Song and Da(2016).

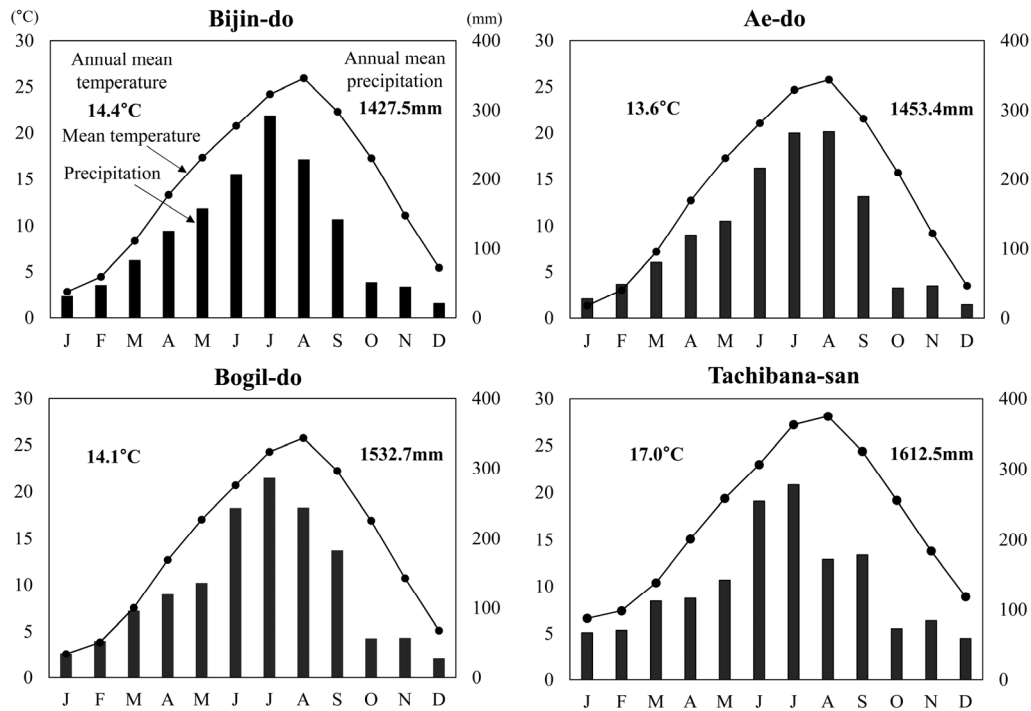


Fig 2. Climate diagrams of representative meteorological stations in the surveyed areas. Monthly mean temperature and precipitation were calculated from the past 30 years data (1987-2016).

2005), 전남 고흥군 애도(Oh and Kim, 1996)와 완도군 보길도를 연구대상지로 골랐다. 일본은 규슈(九州)에서 간토(關東)지역까지 국토면적의 53.4%가 난온대 기후대에 속해 있고, 인위적 간섭이 적은 상록활엽수림이 상당히 넓게 잔존해 있다(Fukushima and Iwase, 2005). 난온대 식생천이 계열 및 극상림에 관해 일본 지역까지 넓혀 논의하기 위해 Miyawaki(1981)에서 언급한 후쿠오카현(福岡県) 카스야군(粕屋郡) 다치바나산(立花山)의 특별천연기념물(일본 문부성 지정)로 지정된 곳을 선정했다.

비진도(위도 34°42′)에는 모밀잣밤나무군락이 넓게 분포해 있으며 교목층에 모밀잣밤나무와 함께 육박나무, 생달나무, 후박나무가 혼생이 출현했다(Kim *et al.*, 2005). 조사지는 해발 85~100m로 애도·보길도 지역보다 높았고 서사면에 위치했다. 교목층에는 흉고직경 25.9~32.0cm의 육박나무·후박나무·참식나무·모밀잣밤나무·곰솔 등이 섞여 우점했다(Table 1). 애도(위도 34°27′)는 당숲으로서 완도군 주도와 함께 육박나무군락이 잘 보존된 곳이다. 교목층에는 육박나무와 종가시나무가 우점해 있다(Oh and Kim, 1996). 이 조사지는 해발고가 36~38m로 바다에 인접해 북동사면에 위치했다. 대경목(흉고직경 27.3~69.1cm)인 육박나무와 종가시나무·푸조나무가 교목층에 분포했다. 아교목층에는 동백나무와 종가시나무의 우점도가 높았다. 보길도의 조사지(위도 34°07′)는 현지식생 전문가의 청문조사를 통해 연

구대상지로 선정된 곳이며 아직 문헌에 보고된 적이 없다. 이곳 또한 바다에 가깝고 남사면에 위치해 교목층 울폐도는 50~65%로 다른 조사지보다 높지 않았다. 굴피나무, 소사나무 등이 육박나무와 함께 교목층에 출현하며, 아교목·관목층에는 교목성 육박나무·생달나무·참식나무도 분포해 다른 조사지보다 상록활엽수림 발달단계로 보인다. 마지막 일본 다치바나산(위도 33°40′)은 해발 367.1m로 바닷가에서 6km정도 떨어져 상대적으로 내륙에 위치해 있다. 이곳의 산중턱(해발 150~250m)에는 녹나무원시림이 분포해 있는데 자생북한계지로서 가치가 있어 일본 문부성은 1928년 특별천연기념물로 지정해 과거부터 보존해왔다. 이 원시림의 외곽에 상당히 양호하게 보존된 대경목(흉고직경 35.4~69.2cm) 육박나무와 녹나무, 후박나무가 혼생해 있었다. 조사지는 서·남사면으로서 해발고가 240~270m로 다른 조사지보다 고지대에 위치했다. 이 지역들의 육박나무 평균 수령(樹齡)을 보면(Table 1) 애도는 평균 50년(32~64년), 비진도는 45.8년(40~53년), 보길도는 36.2년(31~39년)이었다. 다치바나산의 경우는 수령을 측정하지 못했는데 국내 3곳보다 흉고직경이 더 크고(Table 3 참조) 1928년부터 특별천연기념물로 보존된 곳이라 수령이 더 많을 것으로 추정된다.

난온대 상록활엽수림은 온량지수(WI) 85~240°C·월, 강수량 900~1,500mm 정도의 범위에 분포한다. 특히, 겨울철 추위

Table 1. General description of the physical and vegetation of the surveyed areas

The survey areas	Bijin-do (Island)					Ae-do (Island)					Bogil-do (Island)					Tachibana-san (Mt)					
Location (GPS)	N34°42'29~42", E128°27'02"					N34°27'46~48", E127°26'55~56"					N34°07'34~35", 126°21~32'					N33°40'37~40.92", E130°28'06"					
Administrative district	Tongyeong-si, Gyeongsangnam-do, Korea					Goheung-gun, Jeollanam-do, Korea					Wando-gun, Jeollanam-do, Korea					Kasuya-gun, Fukuoka-ken, Japan					
Plot number	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9	S10	S11	S12	S13	S14	S15	S16	S17	S18	S19	S20	
Altitude(m)	85	95	99	100	96	36	36	36	38	38	52	52	64	74	75	242	240	257	270	265	
Aspect(°)	268	268	268	268	300	30	30	30	30	45	205	205	200	198	178	130	270	130	215	215	
Slope(°)	32	32	32	32	29	30	25	25	25	30	30	30	25	35	25	10	33	25	23	23	
Number of species	10	13	14	15	12	16	9	11	10	11	15	12	16	14	13	11	8	8	10	9	
Age of Al (yr) / Diameter at breast height	44/28+11	48/20+13+13	53/26+27+25	44/25+14+2+9	40/16+6	57/46	64/43	32/36+59	46/51+11	-	39/14	39/15	31/15	38/17	34/17	-	-	-	-	-	
Main species*	Al	Mt,Al	Al,Ns	Pt,Cc	Pt,Al	Aa,Qg	Al	Al	Al	Aa,Al	Ps,Al	Al,Ca	Al,Ca	Al	Cj,Al	Al,Mt	Al,Ci	Al	Al	Al	
Canopy layer	Mean DBH(cm)	32.0	29.7	25.9	26.9	17.8	42.6	27.3	45.2	69.1	41.9	15.7	15.1	16.9	11.7	13.2	42.2	69.2	46.3	37.5	35.4
	Cover(%)	80	80	75	60	60	100	100	80	100	80	50	50	60	60	65	95	95	90	95	95
Under-story layer	Main species	Zs, Lj	Lj, Mo	Mo, Ns	Lj, Al	Lj, Al	Cj	Cj	Qg	Cj	Cj	Al	Ri	Ri	Ri	Cj	Mt	Cy	Cy	Cy	Cy
	Mean DBH(cm)	8.1	9.9	4.2	6.7	5.4	8.0	10.5	7.6	8.9	7.5	6.7	4.0	5.3	6.3	4.6	5.4	3.9	4.5	4.0	3.1
	Cover(%)	50	50	55	70	70	50	70	90	80	90	60	60	60	40	45	60	20	40	40	40
Shrub layer	Main species	Ns	Ns	Ns	Ns	Ns	Ns	Qg	Qg	Ns,Cj	Ns	Al	Ri,Cb,Al	Ri,Lj,Al	Ri,Al	Cj,Cy	Mj	Cy,Aj	Aj,Cy	Cy	Cy
	Cover(%)	10	10	15	20	20	30	50	50	30	40	20	20	20	20	10	20	20	50	30	50

\*Aa: *Aphananthe aspera*, Aj: *Aucuba japonica*, Al: *Actinodaphne lancifolia*, Ca: *Carpinus coreana*, Cb: *Celtis biondii*, Ci: *Cinnamomum camphora*, Cj: *Camellia japonica*, Cc: *Castanopsis cuspidata*, Cy: *Cinnamomum yabunikkei*, Lj: *Ligustrum japonicum*, Mj: *Maesa japonicam*, Mo: *Meliosma oldhamii*, Mt: *Machilus thunbergii*, Ns: *Neolitsea sericea*, Ps: *Platycarya strobilacea*, Pt: *Pinus thunbergii*, Qg: *Quercus glauca*, Ri: *Raphiolepis indica* var. *umbellata*, Zs: *Zelkova serrata*

에 분포가 제한되는데 한랭지수(CI) -10~-15°C·월(Kira, 1991), 최한월평균기온 1~1°C가 한계가 된다(Hattori and Nakanishi, 1985). 각 조사지의 기후조건을 살펴보면, 연평균 온도는 애도가 13.6°C가 가장 낮았고 다치바나산이 17.0°C로 한국 조사지보다 2-3°C가 높아 더 따뜻했다(Figure 2). 연간 강수량도 다치바나산이 1,612.5mm로 가장 높았고 다음으로 보길도(1532.7mm), 애도(1,453.4mm), 비진도(1,427.5mm) 순이었다. 4곳 모두 난온대 상록활엽수림이 발달하는 기후조건이지만, 일본의 다치바나산이 더 온화하고 강우량이 많아 종조성 등에서 한국 조사지와 차이가 날 것이다.

## 2. 조사 및 분석 방법

### 1) 식생 및 환경요인 조사

4곳의 조사지역에서 5개씩 방형구를 설치해 식생조사를 실시했다. 육박나무가 우점하는 군락은 분포가 넓지 않고 혼하지 않기에 교목층에 육박나무의 상대우점치가 30% 이상(식물사회학적 방법의 경우, 우점도 계급 3이상)인 경우를 육박나무군락(또는 육박나무림)으로 정의했다. 정략적 식생분석을 위해 임내에 방형구(면적 10m×10m)를 설치해 교목·아교목·관목층의 3개 층위로 나뉘(Park, 1985) 수관층위별로 출현한 수목을 매목조사했다. 하늘과 맞닿은 상층 수관을 형성한 수목을 교목층으로 구분했고, 수고 2m이하의 수목을 관목층으로, 기타 수목을 아교목층으로 층위를 나눴다. 방형구의 교목·아교목층에 출현한 수목을 높이 1.2m지점에서 흉고직경을 측정했다. 방형구의 가장자리 좌우측에 면적 5m×5m의 소방형구 1개소를 설치해 관목층으로 하고 수목의 수관폭(장변×단변)을 조사했다. 각 조사지

에서 좌표(GPS), 해발고, 사면방위, 경사도, 수관층위별 식피율, 토양의 이화학적 성질 등의 환경요인을 조사했다. 각 방형구에서 1개의 토양시료를 채취해 지역별 5개씩 이화학적 성질을 분석했다. 이를 위해 방형구내 임의 여러 곳에서 낙엽과 부식층을 제거한 다음에 토양시료를 채취했다. 이 시료로 토양산도(pH), 전기전도도(electrical conductivity), 유기물함량(organic matter), 총질소량(total-N), 유효인산함량(avail. P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>), 교환성 양이온함량(K<sup>+</sup>, Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup>, Na<sup>+</sup>)을 분석했다(Spark et al., 1996). 2014년 4월 21일에 비진도, 같은 해 6월 20일에 애도를 현지조사했고, 2016년 8월 3일에 보길도, 같은 해 12월 23일에 일본 다치바나산을 조사했다.

### 2) 식생분석

식생조사 자료를 토대로 각 수종별로 상대적 우세를 비교하기 위해 중요치(Importance Value)를 통합해 백분율로 나타낸 상대우점치(Brower and Zar, 1977)를 수관층위별로 분석했다. (상대밀도+상대피도)/2로 상대우점치(Importance Percentage, IP)를 계산했고, 층위별로 개체 크기(현존량)가 다르기 때문에 수관층위별로 가중치를 적용해 (교목층 IP×3+아교목층 IP×2+관목층 IP×1)/6으로 평균상대우점치(Mean Importance Percentage, MIP)를 구했다(Park, 1985).

이 분석 자료를 기초로 TWINSpan(Two-way indicator species analysis)에 의한 군집분석(classification analysis)(Hill, 1979)으로 20개 조사구의 식생조사 자료를 몇 개의 식물군락으로 그룹화해 환경기울기와 식생 상황을 파악했다. TWINSpan 분석은 식생조사 데이터의 특징을 도출하는 수법으로서 식물군집의 종조성만으로 환경기울기를 간

접적으로 분석하는 방법이다(Sasaki *et al.*, 2015). 하지만 우연출현종이 많은 경우에는 식물군락의 환경기울기 경향을 도출하기가 쉽지 않은 경우도 생긴다. 이런 단점을 보완하기 위해 환경요인과 식생데이터를 함께 서열화하는 직접경도분석법인 CCA(Canonical Correspondence Analysis)를 실시했다(ter Braak, 1986). 단, CCA분석은 다중회귀 계산과정이 포함되므로 환경요인간의 다중 공선성(multicollinearity) 문제가 발생할 수 있다(Yamanaka *et al.*, 2005). 따라서 본 연구에서는 상록활엽수림 분포에 큰 영향을 끼치는 최한월평균기온·연간강수량의 기후요인(Hattori and Nakanishi, 1985)과 식생발달에 유효한 유기물함량·전기전도도의 토양요인(Masaki and Aiba, 2011)만을 환경요인으로 설정해 CCA분석을 실시했다. 또한 식생자료를 토대로 지역별 흉고직경별 분석·유사도지수분석(Lee *et al.*, 1994)과 단위면적당(100m<sup>2</sup>) 종수·개체수를 분석했다.

## 결과 및 고찰

### 1. 지역별 육박나무군락 및 입지환경의 특성

조사지 4곳은 서로 떨어져 있고 식생발달 상황이 차이가 나므로 지역별로 육박나무군락 및 입지환경의 특성을 살펴보기로 하자. 우선, 층위별 상대우점치(IP)를 보면 비진도는 교목층에 육박나무(IP 33.79%)가 가장 우점하는 가운데 해안식생을 대표하는 곶솔(IP 26.24%)이 다음으로 우세했다

(Table 2). 그 외에 상록활엽수종인 후박나무·모밀잣밤나무·참식나무와 함께 내염성이 강해 해안 층적 구릉지에 자라는 팽나무(IP 33.79%)가 섞여 나타났다. 아교목층에는 육박나무·참식나무의 상대우점치가 높은 편이었고 관목층에는 압도적으로 참식나무(IP 76.6%)가 우점했다. 흉고직경별 분석(Table 3)에서 쉽게 알 수 있듯이 육박나무·후박나무·모밀잣밤나무와 곶솔이 교목층에서 경쟁관계에 있었다. 양수성 곶솔보다 음수성인 육박나무·참식나무 등의 상록활엽수종이 생태적 지위가 높아 장차 상록활엽수림으로 더 발달될 것이다.

애도는 교목층에 대경목(흉고직경급 D10~12 구간)인 육박나무(IP 41.06%)와 푸조나무(IP 40.47%)가 분포하는 가운데 이에 못지않게 대경목 종가시나무·팽나무가 함께 출현했다. 아교목층에는 동백나무(IP 42.46%)·종가시나무(IP 16.47%) 등이 우점했고, 관목층에는 참식나무의 상대우점치가 가장 높았다. Oh and Kim(1996)은 애도의 상록활엽수림을 육박나무와 종가시나무가 교목층에 우점하는 극상단계로 추정했다. 한편, Oh(1995)는 난온대 상록활엽수림대의 2차림을 구성하는 낙엽활엽수종인 푸조나무를 진단종(診斷種, diagnostic species)으로 봤다. 이것으로 보아 애도의 상록활엽수림은 과거부터 보존된 당숲이지만, 과거 인위적 간섭을 받지 않는 원시림이 아니라 2차림에서 발달해 성숙단계의 상록활엽수림으로 보인다.

보길도는 교목층에 육박나무(IP 34.48%)와 함께 난온대 지역의 바람이 강한 능선부에 주로 출현하는 소사나무(IP

Table 2. Importance percentage of major woody species in four surveyed areas

Area	Species	Layer				Species	Layer			
		C*	U	S	M		C*	U	S	M
Bijin-do	<i>Actinodaphne lancifolia</i>	33.79	16.08	-	22.26	<i>Carpinus turczaninowii</i>	-	2.98	-	0.99
	<i>Neolitsea sericea</i>	5.65	11.91	76.76	19.59	<i>Trachelospermum asiaticum</i>	-	-	5.06	0.84
	<i>Ligustrum japonicum</i>	-	41.85	-	13.95	<i>Eurya japonica</i>	-	2.03	-	0.68
	<i>Pinus thunbergii</i>	26.24	-	-	13.12	<i>Stauntonia hexaphylla</i>	-	1.53	0.85	0.65
	<i>Meliosma oldhamii</i>	4.12	8.73	-	4.97	<i>Ficus erecta</i>	-	1.74	-	0.58
	<i>Machilus thunbergii</i>	9.29	-	-	4.65	<i>Camellia japonica</i>	-	1.55	-	0.52
	<i>Castanopsis cuspidata</i>	5.87	-	-	2.94	<i>Akebia quinata</i>	-	-	2.75	0.46
	<i>Celtis sinensis</i>	4.80	1.40	0.12	2.89	<i>Symplocos chinensis f. pilosa</i>	-	1.21	-	0.40
	<i>Zelkova serrata</i>	2.20	3.03	2.59	2.54	<i>Callicarpa mollis</i>	-	0.53	0.90	0.33
	<i>Styrax japonicus</i>	5.02	-	-	2.51	<i>Ficus oxyphylla</i>	-	-	1.53	0.26
	<i>Ilex integra</i>	3.02	-	-	1.51	<i>Rosa multiflora</i>	-	-	1.34	0.22
	<i>Quercus variabilis</i>	-	4.36	-	1.45	Others	-	0.57	1.88	0.51
	<i>Zanthoxylum piperitum</i>	-	0.55	6.22	1.22	-	-	-	-	-
	Ae-do	<i>Actinodaphne lancifolia</i>	41.06	6.65	-	22.75	<i>Zanthoxylum piperitum</i>	-	-	6.04
<i>Aphananthe aspera</i>		40.47	3.74	2.62	21.92	<i>Ligustrum japonicum</i>	-	1.70	1.90	0.88
<i>Camellia japonica</i>		-	42.46	10.39	15.89	<i>Melia azedarach</i>	-	2.20	-	0.73
<i>Quercus glauca</i>		14.42	16.47	12.67	14.81	<i>Hedera rhombea</i>	-	-	4.30	0.72
<i>Ficus erecta</i>		-	14.62	13.21	7.08	<i>Fatsia japonica</i>	-	1.68	-	0.56
<i>Neolitsea sericea</i>		-	2.84	28.82	5.75	<i>Elaeagnus macrophylla</i>	-	-	3.31	0.55
<i>Celtis sinensis</i>		4.05	-	1.68	2.31	<i>Picrasma quassioides</i>	-	-	3.02	0.50
<i>Machilus thunbergii</i>		-	1.12	6.17	1.40	<i>Callicarpa japonica</i>	-	-	2.55	0.43
<i>Mallotus japonicus</i>		-	2.53	2.45	1.25	<i>Cudrania tricuspidata</i>	-	0.63	-	0.21
<i>Quercus acuta</i>		-	2.72	0.89	1.06	<i>Euonymus japonicus</i>	-	0.63	-	0.21

Table 2. Importance percentage of major woody species in four surveyed areas

Area	Species	Layer				Species	Layer			
		C*	U	S	M		C*	U	S	M
Bogil-do	<i>Actinodaphne lancifolia</i>	34.48	13.97	24.41	25.97	<i>Chionanthus retusus</i>	2.76	-	-	1.38
	<i>Raphiolepis indica</i> var. <i>umbellata</i>	-	41.02	7.88	14.99	<i>Clerodendrum trichotomum</i>	-	-	5.48	0.91
	<i>Camellia japonica</i>	14.45	5.60	5.30	9.98	<i>Quercus variabilis</i>	1.71	-	-	0.86
	<i>Carpinus turczaninowii</i>	19.35	-	-	9.68	<i>Stauntonia hexaphylla</i>	-	-	3.84	0.64
	<i>Ligustrum japonicum</i>	-	13.06	17.10	7.20	<i>Xylosma congesta</i>	-	1.59	0.58	0.63
	<i>Cinnamomum yabunikkei</i>	6.79	2.84	12.85	6.48	<i>Pittosporum tobira</i>	-	1.77	-	0.59
	<i>Platycarya strobilacea</i>	10.22	-	-	5.11	<i>Elaeagnus macrophylla</i>	-	-	3.16	0.53
	<i>Celtis biondii</i>	2.86	5.44	-	3.24	<i>Prunus sargentii</i>	0.77	-	-	0.39
	<i>Litsea japonica</i>	0.79	4.82	5.98	3.00	<i>Gardneria insularis</i>	-	-	1.31	0.22
	<i>Celtis sinensis</i>	0.77	7.28	-	2.81	<i>Quercus serrata</i>	-	0.64	-	0.21
	<i>Prunus serrulata</i> var. <i>spontanea</i>	5.04	-	-	2.52	Others	-	1.50	3.94	1.16
	<i>Neolitsea sericea</i>	-	0.49	8.15	1.52	-	-	-	-	-
Tachibana-san	<i>Actinodaphne lancifolia</i>	67.69	5.76	-	35.77	<i>Measa japonica</i>	-	-	9.31	1.55
	<i>Cinnamomum yabunikkei</i>	2.65	38.57	45.34	21.74	<i>Ficus erecta</i>	-	4.42	-	1.47
	<i>Cinnamomum camphora</i>	21.15	2.30	-	11.34	<i>Ligustrum japonicum</i>	-	0.56	3.59	0.79
	<i>Aucuba japonica</i>	-	17.02	30.88	10.82	<i>Trachelospermum asiaticum</i>	-	2.32	-	0.77
	<i>Machilus thunbergii</i>	8.51	14.53	5.45	10.01	<i>Symplocos myrtaea</i>	-	-	1.48	0.25
	<i>Neolitsea sericea</i>	-	9.07	1.97	3.35	Others	-	0.56	0.99	0.36
	<i>Eurya japonica</i>	-	4.89	1.01	1.80	-	-	-	-	-

\*C: Importance percentage(IP) in canopy layer, U: Importance percentage in understory layer, S: Importance percentage in shrub layer, M: Mean importance percentage

19.35%)와 양수성 수종인 굴피나무(IP 10.22%)가 함께 출현했다. 아교목층에는 건조지에 강한 다정큼나무와 함께 육박나무, 팥나무 등이 우점했다. 관목층에는 상록교목성 육박나무·생달나무·참식나무 등의 상대우점치가 높았다. 이곳에 출현한 육박나무는 흉고직경급 D1~4(2~17cm)구간에 집중 분포했고(Table 3), 종수 및 교목층 개체수도 다른 지역보다 높았다(Table 4). 또 이곳의 육박나무는 개체크기도 작고 우점도가 낮았으며 분포면적도 다른 지역에 비해 넓지 않았다. 보길도의 육박나무군락은 애도·비진도보다 식생 성숙도가 낮은 천이중간 단계인 것으로 판단된다.

마지막 일본 후쿠오카현 다치바나산 육박나무군락은 교목층에 육박나무의 상대우점치는 67.69%로 상당히 높았다. 이것과 함께 내한성이 약한 제주도에 자생하는 녹나무(IP 21.15%)와 함께 후박나무·생달나무가 분포했다. 아교목층에는 교목성 생달나무(IP 38.57%)·후박나무(IP 14.53%)·참식나무(IP 9.07%)의 상대우점치가 육박나무(IP 5.76%)보다 높았다. 관목층에는 교목성 생달나무(IP 45.34%)와 내음성이 강한 식나무(IP 30.88%)가 가장 우점했다. 이곳의 육박나무는 D8~12(42~52cm, 52cm이상)의 흉고직경급 분포구간에 집중됐다. 이곳의 육박나무는 흉고직경과 교목층 우점도가 국내의 3곳보다 훨씬 높았다. 또 종수와 교목층 개체수도 낮고 상당히 안정된 식생구조를 보여 Oh and Kim(1996)이 추정된 극상단계의 육박나무군락으로 보인다.

지역별 식물군락간의 유사도지수를 보면(Table 5), 비진도와 보길도가 37.21%로 가장 높은 반면 다치바나산과 애도가 29.93%로 낮았다. 어느 곳과 비교하더라도 유사도지

수가 40%를 넘지 않아 서로 이질적인 식물군락이었다. Oh and Kim(1996)의 연구에서도 남해안 상록활엽수림이 보전된 당숲 등 11곳의 평균 유사도지수가 30.73%로 낮았는데 이는 지리적 격리와 산림의 파편화로 종조성이 매우 달랐기 때문이라고 고찰했다. 일본 후쿠오카현의 다치바나산은 국내 3곳보다 남쪽으로 더 온화하고 강수량이 많아 다른 종조성을 보인 것은 당연하다. 동일한 기후대이자 국내 3곳의 종조성이 다른 것은 식생발달 단계의 차이일 수 있다. 또는 이 군락들이 지리적 격리에 따른 종자 공급이 원활하지 않아 식생발달 방향이 편향천이(plagiosere)되었을 가능성이 있다.

식생천이 또는 식생발달에 지대한 영향을 끼치는 요인은 기후(특히, 기온·강수량)며, 다음으로는 토양조건(특히, 질소량)일 것이다. 산림 교란이후에 표층토의 유무에 따라 식생발달의 속도는 달라진다. 토양이 거의 존재하는 얇은 1차 천이 초기단계에는 지상부 현존량은 질소를 고정하는 천이 초기종이 좌우한다. 즉, 토양내의 질소량이 식생발달 속도에 유효한 영향을 미치며, 식생이 발달할수록 토양조건은 더욱 양호해지는 경향을 보인다(Masaki and Aiba, 2011). 좋은 사례로 일본 도쿄에서 남쪽으로 175km 떨어진 미야케지마(三宅島, 위도 34°09')의 식생 및 토양 변화 연구(Kato et al., 2005)를 들 수 있다. 이 섬은 500년 전부터 근래(2000년)까지 화산활동으로 마그마가 분화했는데 16년 경과한 곳의 토층에는 A층이 발달하지 않았고 무기양분이 전혀 없었다. 반면 125년 경과한 지역에는 A층 13cm·총질소 2.5%·CEC 5.45cmol<sup>+</sup>/kg이었고 후박나무, 벚나무류 등의 교

Table 3. The diameter at breast height (DBH) distribution of major woody species in four surveyed areas (Unit: 500 m<sup>2</sup>)

Area	Species	Shrub	DBH											
			D <sub>1</sub> <sup>*</sup>	D <sub>2</sub>	D <sub>3</sub>	D <sub>4</sub>	D <sub>5</sub>	D <sub>6</sub>	D <sub>7</sub>	D <sub>8</sub>	D <sub>9</sub>	D <sub>10</sub>	D <sub>11</sub>	D <sub>12</sub>
Bijin-do	<i>Actinodaphne lancifolia</i>	-	-	4	8	4	3	1	2	2	-	-	-	
	<i>Neolitsea sericea</i>	1,316	13	6	1	-	-	-	-	-	-	-	-	
	<i>Ligustrum japonicum</i>	-	-	26	11	4	1	-	-	-	-	-	-	
	<i>Pinus thunbergii</i>	-	-	-	-	2	1	2	1	-	-	-	1	
	<i>Meliosma oldhamii</i>	-	-	1	4	3	-	-	-	-	-	-	-	
	<i>Machilus thunbergii</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	
	<i>Castanopsis cuspidata</i>	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	
	<i>Celtis sinensis</i>	4	-	2	-	1	1	-	-	-	-	-	-	
Ae-do	<i>Actinodaphne lancifolia</i>	-	-	5	3	2	1	1	-	-	-	2	1	2
	<i>Aphananthe aspera</i>	4	-	5	2	-	1	1	-	2	-	1	-	1
	<i>Camellia japonica</i>	36	-	4	3	6	6	4	1	-	-	-	-	-
	<i>Quercus glauca</i>	24	-	7	8	-	2	1	-	1	-	-	-	1
	<i>Ficus erecta</i>	48	-	13	4	2	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Neolitsea sericea</i>	80	2	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Celtis sinensis</i>	4	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
Bogil-do	<i>Actinodaphne lancifolia</i>	200	-	11	23	23	3	3	-	-	-	-	-	-
	<i>Rhaphiolepis indica</i> var. <i>umbellata</i>	28	-	46	14	1	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Camellia japonica</i>	24	-	11	10	5	2	-	1	-	-	-	-	-
	<i>Carpinus turczaninowii</i>	-	-	1	3	2	6	2	1	-	1	-	-	-
	<i>Ligustrum japonicum</i>	36	-	26	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Cinnamomum yabunikkei</i>	76	-	5	6	4	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Platycarya strobilacea</i>	-	-	-	-	4	3	1	-	1	-	-	-	-
Tachibana-san	<i>Actinodaphne lancifolia</i>	-	-	1	-	2	1	2	1	4	4	2	1	4
	<i>Cinnamomum yabunikkei</i>	124	3	32	7	1	-	-	1	-	-	-	-	-
	<i>Cinnamomum camphora</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	2
	<i>Aucuba japonica</i>	84	-	23	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Machilus thunbergii</i>	28	-	3	-	-	2	-	-	-	-	1	-	1
	<i>Neolitsea sericea</i>	12	-	10	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Eurya japonica</i>	4	-	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

\*D<sub>1</sub><2(cm), 2≤D<sub>2</sub><7, 7≤D<sub>3</sub><12, 12≤D<sub>4</sub><17, 17≤D<sub>5</sub><22, 22≤D<sub>6</sub><27, 27≤D<sub>7</sub><32, 32≤D<sub>8</sub><37, 37≤D<sub>9</sub><42, 42≤D<sub>10</sub><47, 47≤D<sub>11</sub><52, 52≥D<sub>12</sub>

Table 4. Descriptive analysis of the number of species and individuals in four surveyed areas (Unit: 100 m<sup>2</sup>)

Area	No. of species				No. of individual			
	Tree	Understory	Shrub	Total	Tree	Understory	Shrub	Total
Bijin-do	4.00±2.24	5.20±2.49	5.80±3.03	12.80±1.92	6.20±5.63	19.80±12.66	348.80±185.11	366.80±181.5
Ae-do	2.20±0.84	6.60±1.82	6.80±1.48	11.40±2.70	3.80±2.28	19.40±6.23	54.40±26.62	77.60±30.53
Bogil-do	4.80±1.30	6.60±1.67	7.40±2.61	14.00±1.58	22.80±9.73	32.80±9.23	105.60±46.01	161.20±51.38
Tachibana-san	2.20±0.84	6.40±0.89	4.40±1.52	9.20±1.30	5.20±0.84	20.40±6.50	63.20±19.88	88.80±20.22
Mean	3.30±1.75	6.20±1.77	6.10±2.38	11.85±2.56	9.50±9.52	23.10±10.09	143.00±152.14	173.60±148.1

Table 5. Similarity index among four surveyed areas

	Bijin-do	Ae-do	Bogil-do
Ae-do	34.78	-	-
Bogil-do	37.21	38.28	-
Tachibana-san	33.25	29.93	35.12



목립을 형성했다. 시간경과에 따라 토양층위가 발달했고 무기양분이 늘어났는데 화산암재(scoria)에는 양분이 거의 없기 때문에 식물체에서 유래한 토양유기물이 토양 및 식생 발달에 상호 영향을 미쳤다고 Kato *et al.*(2005)는 고찰했다. 이런 배경에서 조사지별 토양의 이화학적 성질을 파악했다(Table 6). 앞서 언급했듯이 4곳의 식생발달 또는 식생천이단계는 보길도<비진도<애도<다치바나산 순이었다. 따라서 토양양분도 이 순서대로 늘어날 것으로 보았으나 예상이 빗나갔다. 총질소량과 유기물함량, 전기전도도가 보길도<비진도<애도의 순으로 증가하는 경향을 보였으나, 다치바나산은 보길도와 비슷한 수준이었다. 더욱이  $Ca^{2+}$ 를 제외한 교환성 양이온함량( $K^+$ ,  $Mg^{2+}$ )·유효인산도 국내 3곳보다 다치바나산이 낮은 경향을 보였다. Oh and Choi (1993)의 난온대 상록활엽수림지역의 식생구조와 천이계열 연구에서 토양조건과 상록활엽수종의 상관관계 분석에서 육박나무는 유기물함량·총질소량·전기전도도와 정(+)의 상관관계를 보였다. 육박나무와 함께 참식나무, 후박나무, 붉가시나무, 동백나무, 황칠나무는 비옥한 토양에서 우점도가 커지는 것으로 Oh and Choi(1993)는 추정했다. 또한 Oh and Kim(1996) 연구에서 육박나무가 우점해 극상단계로 추정했던 완도군 주도의 토양조건을 보더라도 다른 상록활엽수림보다 총질소량·유기물함량이 훨씬 높았다. 이 연구에서 추정된 식생천이계열(소나무·곰솔·소사나무·졸참나무→구실잣밤나무·붉가시나무·종가시나무→육박나무·생달나무·황칠나무·참식나무)대로 식생이 발달했다면 육박나무림이 우점한 다치바나산의 토양조건은 가장 양호했어야 하는데 그렇지 않았다. 더불어 육박나무림이 극상단계라면 관목층에 육박나무 후계목인 치수가 식생데이터(Table 2, 3)나 현장조사 시 숲틈 등에 나타나야 하나 전혀 발생하지 않았다. 육박나무군락이 난온대 상록활엽수림의 극상단계가 아닐 가능성이 있다.

## 2. 군집분석과 서열분석

TWINSPAN에 의한 6개로 그룹화되었는데 동일 지역의 조사구를 같은 그룹으로 묶었다(Table 7). 그룹Ⅱ는 보길도 조사지며 그룹Ⅲ는 비진도, 그룹Ⅳ는 다치바나산, 그룹Ⅴ는 애도 지역이었다. 나머지 비진도의 조사구 4번과 애도의 조사구 6번은 각각 그룹Ⅰ, Ⅵ로 나뉘었다. 그룹Ⅲ~Ⅴ는 교목층 우점종이 육박나무인 반면 그룹Ⅰ·Ⅵ는 곰솔, 푸조나무, 팽나무, 종가시나무가 우점했다. 앞서 유사도지수 분석에서 논의했듯이 지역별 종조성이 확연히 차이가 나서 서로 유사도지수가 낮았는데 TWINSPAN분석에서도 몇 개의 조사구(S4, S6)를 제외하고 대부분 동일지역의 조사구는 같은 그룹으로 묶었다.

TWINSPAN 분석에서 그룹간의 출현빈도 차이에서 식별종(differential species)을 추출한다. 즉, 특정 그룹에서 출현빈도가 다른 그룹보다 2배 이상일 때 식별종이 되는 데 (Sasaki *et al.*, 2015) 그룹별 식물군락의 환경기울기를 식별종이 간접적으로 나타낸다(Lee *et al.*, 1994). Table 7에서 1단계에서 그룹Ⅰ~Ⅳ와 그룹Ⅴ·Ⅵ로 나누었고, 2단계에서 다정크나무(*Ri*)와 소사나무(*Cr*)를 식별종으로 그룹Ⅰ·Ⅱ가 묶였다. 이 식별종은 난온대 기후대에 산기슭 양지나 건조하고 척박한 토양에 전형적으로 출현하는 수종(Kim *et al.*, 2010)으로 앞서 언급했듯이 이 두 그룹은 성숙림이 아니라 발달단계의 식물군락으로 보인다. 그룹Ⅲ(비진도)은 비옥하고 토심 깊은 충적지(充積地)에 주로 출현(Kim *et al.*, 2010; Choi, 2013)하는 느티나무(*Zs*)를 식별종으로 해 구분되어, 그룹Ⅲ의 토양환경을 대변하는 것으로 보인다.

그룹Ⅴ·Ⅵ(애도)는 종가시나무(*Og*)를 식별종으로 나뉘었다. 애도에서만 종가시나무가 출현했는데 이 수종은 제주도 봉호리 성황당에 우점한 수림이 남아 있고(Oh and Kim, 1996) 제주도에 한정적으로 종가시나무군락이 분포했다(Choi, 2013). 제주도 식생과 유사한 일본의 쓰시마(対馬) 등의 규슈(九州)에는 종가시나무군락이 분포하지 않았고

Table 6. Soil characteristics of the four surveyed areas

Area	Bijin-do	Ae-do	Bogil-do	Tachibana-san
Soil pH (1:5)	5.72	5.37	5.99	6.17
Electric conductivity (dS/m)	0.74	0.88	0.49	0.37
Organic matter (%)	13.78	13.10	9.85	7.64
Total-N (%)	-	0.70*	0.36*	0.43
Avail. P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> (mg/kg)	9.90	33.33	12.73	2.59
K <sup>+</sup> (cmol <sup>+</sup> /kg)	0.76	0.74	1.15	0.61
Ca <sup>2+</sup> (cmol <sup>+</sup> /kg)	10.39	18.09	13.56	11.92
Mg <sup>2+</sup> (cmol <sup>+</sup> /kg)	3.84	3.00	6.05	2.10
Na <sup>+</sup> (cmol <sup>+</sup> /kg)	0.71	0.69	0.50	0.12

\*This data is cited in Oh and Kim (1996).

Table 7. The dendrogram of classification by TWINSpan and importance percentage of major woody species

Group (Plot number)	Species	Layer				Species	Layer				
		C*	U	S	M		C*	U	S	M	
Pt** I (S4)	<i>Pinus thunbergii</i>	41.83	-	-	20.92	<i>Carpinus turczaninowii</i>	-	8.45	-	2.82	
	<i>Neolitsea sericea</i>	-	16.64	92.72	21.00	<i>Symplocos coreana</i>	-	4.11	-	1.37	
	<i>Actinodaphne lancifolia</i>	12.06	19.17	-	12.42	<i>Zanthoxylum piperitum</i>	-	1.89	4.22	1.33	
	<i>Ligustrum japonicum</i>	-	32.97	-	10.99	<i>Celtis sinensis</i>	-	1.92	-	0.64	
	<i>Castanopsis cuspidata</i>	18.43	-	-	9.22	<i>Callicarpa mollis</i>	-	1.84	-	0.61	
	<i>Styrax japonicus</i>	15.48	-	-	7.74	<i>Akebia quinata</i>	-	-	1.66	0.28	
	<i>Meliosma oldhamii</i>	12.21	-	-	6.11	<i>Photinia villosa</i>	-	-	1.40	0.23	
	<i>Quercus variabilis</i>	-	13.02	-	4.34	-	-	-	-	-	
	Ri, Ci II (S11 ~15)	<i>Actinodaphne lancifolia</i>	34.48	13.97	24.41	25.97	<i>Chionanthus retusus</i>	2.76	-	-	1.38
		<i>Rhaphiolepis indica</i> var. <i>umbellata</i>	-	41.02	7.88	14.99	<i>Clerodendrum trichotomum</i>	-	-	5.48	0.91
<i>Camellia japonica</i>		14.45	5.60	5.30	9.98	<i>Quercus variabilis</i>	1.71	-	-	0.86	
<i>Carpinus turczaninowii</i>		19.35	-	-	9.68	<i>Stauntonia hexaphylla</i>	-	-	3.84	0.64	
<i>Ligustrum japonicum</i>		-	13.06	17.10	7.20	<i>Xylosma congesta</i>	-	1.59	0.58	0.63	
<i>Cinnamomum yabunikkei</i>		6.79	2.84	12.85	6.48	<i>Pittosporum tobira</i>	-	1.77	-	0.59	
<i>Platycarya strobilacea</i>		10.22	-	-	5.11	<i>Elaeagnus macrophylla</i>	-	-	3.16	0.53	
<i>Celtis biondii</i>		2.86	5.44	-	3.24	<i>Prunus sargentii</i>	0.77	-	-	0.39	
<i>Litsea japonica</i>		0.79	4.82	5.98	3.00	<i>Gardneria insularis</i>	-	-	1.31	0.22	
<i>Celtis sinensis</i>		0.77	7.28	-	2.81	<i>Quercus serrata</i>	-	0.64	-	0.21	
<i>Prunus serrulata</i> var. <i>spontanea</i>		5.04	-	-	2.52	Others	-	1.50	3.94	1.16	
<i>Neolitsea sericea</i>		-	0.49	8.15	1.52						
Zs III (S1 ~3, 5)		<i>Actinodaphne lancifolia</i>	39.88	14.36	-	24.73	<i>Trachelospermum asiaticum</i>	-	-	7.03	1.17
		<i>Neolitsea sericea</i>	7.29	9.59	66.56	17.94	<i>Eurya japonica</i>	-	3.12	-	1.04
		<i>Ligustrum japonicum</i>	-	45.73	-	15.24	<i>Stauntonia hexaphylla</i>	-	2.23	1.58	1.01
	<i>Pinus thunbergii</i>	20.94	-	-	10.47	<i>Ficus erecta</i>	-	2.57	-	0.86	
	<i>Machilus thunbergii</i>	11.91	-	-	5.96	<i>Camellia japonica</i>	-	2.36	-	0.79	
	<i>Meliosma oldhamii</i>	2.38	13.28	-	5.62	<i>Akebia quinata</i>	-	-	3.92	0.65	
	<i>Zelkova serrata</i>	2.70	4.72	3.08	3.44	<i>Rosa multiflora</i>	-	-	2.55	0.43	
	<i>Celtis sinensis</i>	5.93	1.24	0.14	3.40	<i>Ficus oxyphylla</i>	-	-	2.09	0.35	
	<i>Ilex integra</i>	3.80	-	-	1.90	<i>Callicarpa mollis</i>	-	-	1.68	0.28	
	<i>Zanthoxylum piperitum</i>	-	-	9.11	1.52	<i>Clematis apiifolia</i>	-	0.80	-	0.27	
	<i>Castanopsis cuspidata</i>	2.66	-	-	1.33	Others	-	-	2.24	0.37	
	<i>Styrax japonicus</i>	2.51	-	-	1.26						
	IV (S16 ~20)	<i>Actinodaphne lancifolia</i>	67.69	5.76	-	35.77	<i>Maesa japonica</i>	-	-	9.31	1.55
		<i>Cinnamomum yabunikkei</i>	2.65	38.57	45.34	21.74	<i>Ficus erecta</i>	-	4.42	-	1.47
		<i>Cinnamomum camphora</i>	21.15	2.30	-	11.34	<i>Ligustrum japonicum</i>	-	0.56	3.59	0.79
<i>Aucuba japonica</i>		-	17.02	30.88	10.82	<i>Trachelospermum asiaticum</i>	-	2.32	-	0.77	
<i>Machilus thunbergii</i>		8.51	14.53	5.45	10.01	<i>Symplocos myrtacea</i>	-	-	1.48	0.25	
<i>Neolitsea sericea</i>		-	9.07	1.97	3.35	Others	-	0.56	0.99	0.36	
<i>Eurya japonica</i>		-	4.89	1.01	1.80						
V (S7 ~10)		<i>Actinodaphne lancifolia</i>	51.64	2.80	-	26.75	<i>Hedera rhombea</i>	-	-	5.74	0.96
	<i>Aphananthe aspera</i>	38.81	4.83	3.33	21.57	<i>Ligustrum japonicum</i>	-	1.51	2.56	0.93	
	<i>Camellia japonica</i>	-	41.44	12.59	15.91	<i>Elaeagnus macrophylla</i>	-	-	3.29	0.55	
	<i>Quercus glauca</i>	9.55	20.61	14.06	13.99	<i>Melia azedarach</i>	-	1.32	-	0.44	
	<i>Ficus erecta</i>	-	18.91	12.19	8.34	<i>Quercus acuta</i>	-	0.69	1.21	0.43	
	<i>Neolitsea sericea</i>	-	3.00	24.95	5.16	<i>Picrasma quassioides</i>	-	-	2.50	0.42	
	<i>Mallotus japonicus</i>	-	3.27	3.36	1.65	<i>Cudrania tricuspidata</i>	-	0.82	-	0.27	
	<i>Machilus thunbergii</i>	-	-	7.67	1.28	<i>Euonymus japonicus</i>	-	0.82	-	0.27	
	<i>Zanthoxylum piperitum</i>	-	-	6.56	1.09						
	Qg VI (S6)	<i>Aphananthe aspera</i>	46.65	-	-	23.33	<i>Fatsia japonica</i>	-	7.41	-	2.47
<i>Quercus glauca</i>		33.72	2.35	7.79	18.94	<i>Callicarpa japonica</i>	-	-	12.54	2.09	
<i>Camellia japonica</i>		-	45.98	3.46	15.90	<i>Melia azedarach</i>	-	5.21	-	1.74	
<i>Celtis sinensis</i>		19.63	-	7.79	11.11	<i>Machilus thunbergii</i>	-	4.96	-	1.65	
<i>Neolitsea sericea</i>		-	2.29	41.49	7.68	<i>Ligustrum japonicum</i>	-	2.35	-	0.78	
<i>Actinodaphne lancifolia</i>		-	19.80	-	6.60	<i>Picrasma quassioides</i>	-	-	4.49	0.75	
<i>Quercus acuta</i>		-	9.64	-	3.21	<i>Elaeagnus macrophylla</i>	-	-	3.10	0.52	
<i>Ficus erecta</i>	-	-	16.51	2.75	<i>Zanthoxylum piperitum</i>	-	-	2.84	0.47		

\*C: Importance percentage in canopy layer, U: Importance percentage in understory layer, S: Importance percentage in shrub layer, M: Mean importance percentage  
 \*\*Cs: *Celtis sinensis*, Ci: *Carpinus turczaninowii*, Pt: *Pinus thunbergii*, Qg: *Quercus glauca*, Ri: *Rhaphiolepis indica* var. *liukuensis*, Zs: *Zelkova serrata*

(Kim, 1991) 혼슈(本州) 서남부와 긴키(近畿)의 남부, 시코쿠(四国) 일대(Fuziwara, 1981)에 건조한 급경사지의 암석지, 석회암지의 노출암지 등에 구실잣밤나무, 후박나무, 다른 가시나무류가 생육하지 않는 곳에 자연림으로 분포했다

(Miyawaki, 1981). 그러나 대부분은 인위적 영향으로 환경 조건이 열악한 곳에 종가시나무 2차림으로 혼하게 나타났다(Miyawaki, 1981). 애도의 강수량은 비진도보다 높고 이 곳은 저지대로 건조지는 아니라 본 연구결과와 일치하지는

않았는데 애도의 교목층에 종가시나무가 육박나무와 함께 우점하는 것은 당숲으로서 인위적 관리로 유지된 것으로 생각된다.

CCA분석에서 육박나무는 환경요인과 통계적 상관관계가 보이지 않았다. 특히 앞서 논의했던 것처럼 육박나무군락은 토양조건과 상관성이 약했다(Figure 3). 후박나무·생달나무는 최한월평균기온·강수량과 정(+)의 상관관계를, 참식나무는 유기물량과 약한 정(+)의 상관관계를 보였다. Hattori(1993)는 일본 상록수종 분포지역의 최한월평균기온과 해안에서의 거리를 분석했는데 육박나무림 조사구가 5개로 적었지만 2~7℃, 0.3~3km로 입지조건이 넓은 편이었다. 또한 후박나무림·생달나무림이 광범위한 온도역(최한월평균기온 1~11℃), 해안부의 0.3km이내 70%가 집중했다. 참식나무림은 저온역(1~5℃)에 분포했으며 반면, 녹나무·담팔수·줄곧거리나무 등은 4~8℃의 비교적 고온역에 집중했다. 이 수종들은 해안부의 0.3km이내에 집중적으로 분포해 조풍에 강한 것으로 분석되었다(Hattori, 1993). 특히, 후박나무림은 일본의 세토나이카이(瀬戸内海) 연안에는 분포하지 않는데 이곳은 연간강수량이 1,600mm이하로 건조하고 특히, 여름철 건조기에 발아하는 실생묘가 고사하기 때문이라고 Hattori *et al.*(1978)는 밝혔다. 국내 3곳보다 강우량이 많고 온화한 일본의 다치바나산에서 후박나무와

생달나무의 우점도가 높았는데 이런 환경이 생육적지인 것으로 보인다. Hattori(1993)이 밝힌 것처럼 육박나무림의 입지환경이 광범위해 환경요인과의 상관성이 본 연구에서 명료하지 않은 것으로 보인다.

### 3. 종합고찰

우리나라에서 육박나무가 교목층에 우점하는 식물군락으로 나타나는 경우는 드물었다(Choi, 2013). 완도군 주도(Kim and Oh, 1992), 소안도(Kim and Oh, 1992), 고흥군 애도(Oh and Kim, 1996)가 대표적으로 보고되었다. 일본 문현(Fujiwara, 1981; Miyawaki, 1982)에서 보고된 곳은 가가와현(香川県) 조우즈산(象頭山), 야마구치현(山口県) 이와쿠니성(岩国城) 산지, 후쿠오카현 다치바나산(立花山) 등의 세토나이카이(瀬戸内海, Seto inland sea; Figure 1 참조) 연안지역과 그 인근이었다. 자연림으로서 상록활엽수림이 넓게 남아 있는 일본에서도 육박나무군락은 희귀했고 상당히 제한적으로 출현했다. 본 연구결과에서 다치바나산과 애도는 육박나무가 우점한 안정된 식생구조를 보였지만, 토양분석 및 CCA분석에서는 육박나무를 난온대 천이극상 단계의 수종으로 판단하기엔 부족함이 보였다. 한국 난온대 상록활엽수림의 군락분류와 입지환경을 논의한 Choi(2013)

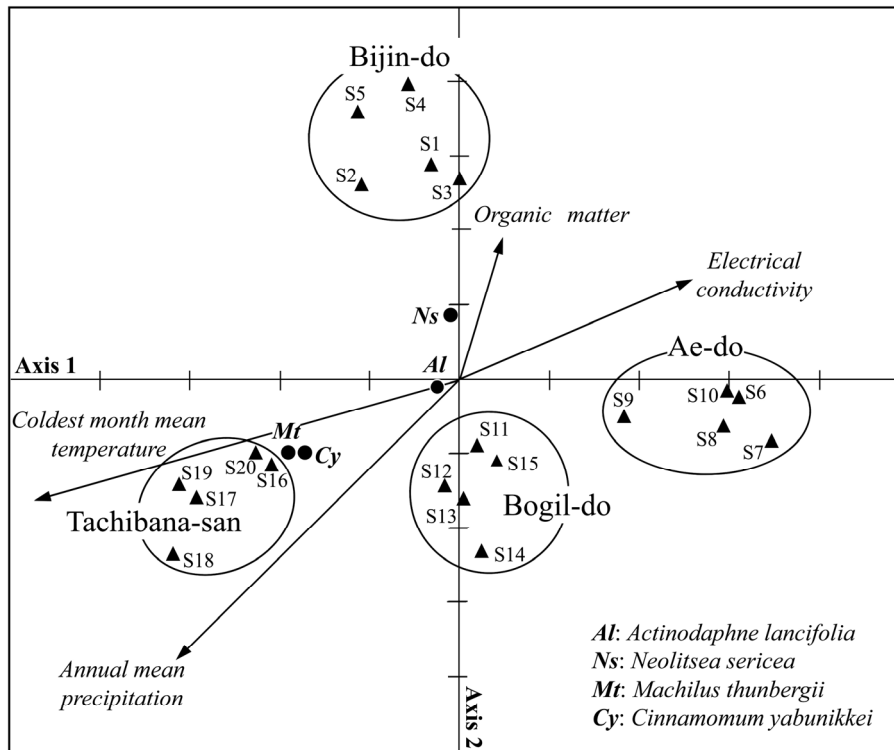


Fig 3. CCA(canonical correspondence analysis) ordination diagram of four surveyed areas and major woody species.

는 육박나무군락의 입지환경을 암석노출이 높고 25° 정도의 비교적 급경사지며, 화강암 또는 화강변성암으로 풍화되어 무기양분이 적은 미성숙토양(saprolite)이라고 보고했다. 일본에서도 화강암 지대에 빈영양(貧營養) 상태의 건조한 표층토에 토양이 고결된 입지에 육박나무군락이 발달한 것으로 알려져 있다(Fujiwara, 1981; Miyawaki, 1982). 앞서 언급한 주도와 애도의 육박나무가 우점한 상록활엽수림 성숙 단계의 토양조건과는 거리가 멀었다.

우리나라는 상록활엽수림의 분포면적이 남해안과 도서 지역, 제주도로 그리 넓지 않았다. 그러나 잔존림은 대부분 과거 인위교란으로 대상식생(代償植生)이고, 과거부터 비교적 양호하게 보존된 당숲이나 방풍림 등은 지리적 격리와 소면적 파편화로 종자공급이 원활하지 않다(Oh and Kim, 1996). 이런 군락에서는 정상천이계열에는 출현하지 않는 구성종 정착이나 종구성의 큰 변화, 특정종의 집중분포 등으로 통상의 식생구조와 다르게 변해 편향천이될 가능성이 높다(Azuma, 2014). 따라서 본 연구결과를 토대로 한국, 일본, 중국, 대만의 동아시아 난온대 상록활엽수림대를 포함시켜 상록활엽수림의 우점군락을 중심으로 입지환경 특징 및 식생천이 계열을 고찰하려 한다.

### 1) 난온대 식생유형과 그 입지환경

먼저 한국 남해안과 일본 규슈 사이에 위치해 대륙계 식물과 일본계 식물이 혼생해 징검다리과 같은 역할(Miyawaki, 1981)을 하는 쓰시마(対馬, 위도 34°20')의 식생을 살펴봐야 한다. Miyawaki(1981)는 쓰시마의 식생을 개괄했는데 저지대 자연림에는 구실잣밤나무-*Arachniodes exilis*(고사리 일종)군집이 해안선까지 분포하며, 내륙쪽으로는 참가시나무-조록나무군집과 접해 있었다. 두 군집의 경계는 해발 150m의 전후 구릉지였다. 해발 350m 이상의 산지에서 내한성이 강한 붉가시나무-*Skimmia japonica*군집이 발달하며, 그 이상에는 일본전나무-벗순나무군집이 분포했다(Miyawaki, 1981). Ishida *et al.*(2005)는 쓰시마의 식물군락을 조사(방형구 100 m<sup>2</sup>, 76개)해 DCA 서열분석을 통해 원시림, 자연림, 2차림의 종조성 및 종다양성을 고찰했다. 이 결과에는 원시림(primeval forest)으로 볼 수 있는 지역은 구실잣밤나무와 조록나무가 대부분 우점했는데 이곳의 입지조건은 해발 150~180m, 최한월평균기온 3.5~3.7°C, 강수량 2,109mm, 해안에서 거리 3.8km였다. 한국 남해안보다 이곳은 온화하고 다우지역으로서 한국에서 군락형태로 출현하지 않는 조록나무가 이곳에 우점했으며, 육박나무는 이 군락의 구성종으로 분포했지만 우점하는 경우는 드물었다.

위도가 더 낮아 온화한 규슈 남부의 가고시마현(鹿兒島縣)에 위치한 세계자연유산 야쿠시마(屋久島, 위도 30°35', Figure 1 참조)의 식생을 살펴보자. 이 섬은 504.29km<sup>2</sup>로 작은

섬이지만 온화하고(최한월 평균기온 11.6°C) 강수량이 매우 풍부한 곳이다(평지: 연평균 4,477.2mm, 산지: 8,000mm~12,000mm). 반면 해발고가 높아(미야노라다케, 宮之浦岳 1,936m) 수직상승에 따라 아열대, 난온대, 온대, 아한대로 이어져 한곳에서 식생 변화를 한눈에 관찰 가능한 것이 특징이다. 특히 야쿠시마의 해안 저지대 및 산록부는 오랫동안 인간의 간섭이 배제되어 원시림에 가까운 자연식생이 남아 있다. 이 지역의 현존식생은 원시림이자 잠재자연식생이라 할 수 있어 일본에서도 극히 희소한 식생표본이라 할 수 있다(Miyawaki, 1980). 야쿠시마의 식생은 구실잣밤나무, 가시나무류, 후박나무, 조록나무 등을 우점종으로 하는 상록활엽수림과 삼나무를 주축으로 한 침엽수림으로 크게 나뉜다. 양자는 대략 해발 1,000m를 경계로 저지대는 상록활엽수림, 고지대는 침엽수림이 분포해 있다(Kuroda *et al.*, 2015). 좀 더 세부하면, 이곳의 해발 10~600m까지는 아열대로서 *Psychotria asiatica*(꼭두서니과), *Trachelospermum gracilipes* var. *liukuense*(마삭줄 일종), *Calanthe venusta*(새우난초 일종), *Schefflera heptaphylla*(홍콩야자 일종) 등을 표징종으로 한 참가시나무-*Psychotria asiatica*군단으로서 구실잣밤나무(해발 90~500m, 사면부), 참가시나무(해발 480~980m, 사면·능선부), 돌참나무(*Lithocarpus edulis*) 등이 우점했다. 해발 600~1,000m까지는 난온대 기후대로서 규슈의 내륙부에 발달하는 참가시나무와 조록나무가 우점하며, 삼나무도 함께 섞여 출현했다. 잔존자연림으로서는 후박나무우점림, 구실잣밤나무우점림이 저지대에 소면적 또는 선형 군락으로 남아 있었다(Miyawaki, 1980). 이곳에도 육박나무는 저지대 후박나무림이나 구실잣밤나무림의 구성종였지만 교목층에 우점도는 높지 않았다. 최근 Hattori *et al.*(2009), Kuroda *et al.*(2015)의 야쿠시마 식생조사에서 육박나무는 출현하지 않았다.

규슈(九州)지방은 난온대 상록활엽수림대로 Miyawaki(1981)는 이곳의 식생분포를 개괄했는데 해안 저지대는 후박나무림이 우점하고 내륙 고지대로 갈수록 구실잣밤나무림, 개가시나무림, 조록나무림, 참가시나무림, 붉가시나무림으로 교목층 우점종 변화가 더 명확하게 보인다고 밝혔다. 규슈의 내륙에 위치해 상록활엽수 원시림으로 알려진 미야자키현(宮崎縣)의 아야정(綾町)·오모리암(大森岳), 가고시마현(鹿兒島縣)의 이나오암(稲尾岳)·구리노암(栗野岳), 구마모토현(熊本縣)의 이치후사산(市房山) 등(Hattori, 2011)에서도 Miyawaki(1981)의 개괄한 식생분포는 크게 차이나지 않았다. 더 나아가 규슈 옆에 위치한 시코쿠(四國)지방의 식생을 살펴보자. 해안부에서 해발 1,000m까지의 산지가 난온대 기후대인데 태평양쪽의 층적지에는 후박나무림이 발달하고, 세토나이카이쪽은 건조해 후박나무림이 보이지 않는 대신에 담팔수림이 그 자리를 차지했다. 잣밤나무

류는 구릉지, 평탄지, 저지대 산지 등에 넓게 분포했다. 이 군락보다 더 높은 해발 600~1,000m에 걸쳐 가시나무류가 분포하는데 입지환경에 따라 개가시나무, 가시나무, 참가시나무, 붉가시나무, *Quercus sessilifolia* 등이 생육하며, 침엽수인 일본전나무와 솔송나무가 섞여 식생이 변해갔다(Miyawaki, 1982). 혼슈의 식생도 규슈·시코쿠와 기본적인 배치는 다르지 않았다.

이제 시선을 일본 규슈·시코쿠와 비슷한 위도에 위치한 중국 남동부 지역으로 옮겨보자. 중국 남동부에 상록활엽수림이 넓게 분포하는데 입지환경과 식생유형의 특징에 따라 중국 동부지역과 서부지역으로 Song and Da(2016)가 구분했다(Figure 1 참조). 중국 동부지역은 이곳의 식생유형을 3가지로 나눴는데 추위에 강하고 건조한 곳에 나타나는 *Lithocarpus-Cyclobalanopsis* 그룹(I 유형; *Lithocarpus glaber*, *L. harlandii*, *L. hancei*, *Castanopsis sclerophylla*, 종가시나무, 가시나무, *Quercus sessilifolia*, *Q. gracilis*, *Q. stewardiana*), 계곡부의 습한 곳에 *Cinnamomum-Machilus* 그룹(II 유형; 후박나무, *Cinnamomum subebenium*, 생달나무, *Phoebe sheareri*, *Machilus leptophylla*, *Castanopsis carlesii* 등), 중국 아열대 지역 중부에서 널리 발생하는 *Schima-Castanopsis* 그룹(III 유형; *Schima superba*, *Castanopsis eyrei* 등)이었다. I·II 유형이 한국·일본의 전형적인 상록활엽수림과 비슷한 식생유형을 보였다. 반면, 중국 서부지역의 상록활엽수림은 인도양에서 부는 남서 계절풍의 영향을 받는다. 이 상록활엽수림은 주로 중국 북부와 중부의 윈난성(雲南省)·구이저우성(貴州省)의 고원지대와 쓰촨성(四川省) 남서부의 산악지대에 걸쳐 해발 1,600~2,500m에 주로 분포한다(Song and Da, 2016). 인도양 계절풍의 영향으로 여름부터 가을까지 강수량이 많고 온화한 기후인 반면, 겨울부터 봄철까지 대륙성 고기압 및 건조기단의 영향으로 강수량이 적고 건조하다. 때문에 교목층 수목의 잎은 딱딱하고 비교적 잎이 작고 표면에 털이 많은 편이다(Song, 1988). 이곳의 식생유형은 2가지로 나눴는데 약한 습한 곳에 분포한 *Castanopsis-Cyclobalanopsis* 그룹(*Quercus glaucooides*, *Q. delavayii*, *Castanopsis orthacantha*, *C. delavayii* 등)과 해발 2,000~2,900m의 윈난성 고원에 나타나는 산악형 *Lithocarpus* 그룹(*Lithocarpus craibianus*, *L. echinophorus* 등)이다(Song and Da, 2016). 기후가 약한 습한 지역은 잣나무류와 가시나무류가 우점하는 반면 건조지역은 돌참나무류가 주로 출현했다.

더 내려가면, 일본 오키나와(沖繩, 위도 26°21') 등의 난세이제도(南西諸島) 지역인데 이곳에도 상록활엽수림이 발달해 있다. 주로 구실잣나무(*Castanopsis sieboldii* ssp. *lutchuensis* 포함)와 후박나무가 교목층에 우점해 있지만, 야쿠시마 아열대에서 언급한 종이 출현해 식물사회학적인

로 규슈(九州)·혼슈(本州)와 명확한 차이를 보인다(Miyawaki, 1980; 1989). 이 식생유형은 대만과 중국 남동부의 산지 저지대의 상록활엽수림에서도 분포했다. 아열대의 온도조건(북한계)은 연평균온도 19°C 및 온량지수(WI) 170°C·월로 보며(Miyawaki, 1989) 특히, 최저온도 0°C(서리와 결빙이 없음) 또는 최한월 평균기온 10°C가 지표가 된다. 구실잣나무림은 산복사면에서 능선부까지 순림을 이루지만 조록나무, 오키나와참가시나무(*Q. miyagii*), *Schima liukuensis*가 혼생했다(Fukushima and Iwase, 2005). 덧붙여, 대만(위도 21°55' ~ 25°20')은 난세이제도와 같이 대부분 지역이 아열대에 속하지만 해발 3,000m 이상의 산이 200개 이상으로 수직상승에 따른 식생변화가 뚜렷하게 나타나므로 난온대 상록활엽수림대를 중심으로 언급하고 싶다. Su(1984)는 수직상승에 따른 식생분포를 구분했는데 해발 500m 미만에는 열대로서 무화과나무-후박나무림(*Ficus-Machilus* forest, WI 216 이상)이며, 해발 500~1500m는 아열대 후박나무-잣나무림(*Machilus-Castanopsis* forest, WI 144~216), 해발 1,500~2,000m는 난온대 참나무림(*Quercus* forest, WI 108~144), 해발 2000~2500m에는 온대 참나무림(*Quercus* forest, WI 36~72)으로 식생대를 나눴다. Hsieh et al.(1997)는 이 식생대의 중구성을 언급했는데 아열대에는 *Schefflera octophylla*(홍콩야자 일종), 후박나무, *Ardisia sieboldii*(자금우과) 등이 주요 수종으로 출현해 일본 난세이제도와 유사한 중구성을 보였다. 난온대에는 *C. carlesii*(잣나무류), *Q. longinux*(가시나무류), *Q. acuta* var. *paucidentata*(붉가시나무 품종), *L. amygdalifolis*(돌참나무류), 후박나무, *Litsea acuminata*(녹나무과) 등이 우점했다. 한국·일본, 중국 동부, 중국 서부, 대만의 4곳에 대규모 우점종을 Song and Da(2016)의 자료를 토대로 Table 8와 같이 정리할 수 있다. 지역별 특징적으로 출현하는 종(진단종, diagnostic species)은 다를 수 있지만, 난온대 지역에서 보편적인 우점종은 잣나무류, 가시나무류, 후박나무류 등인 것은 틀림이 없다.

한편, 난온대 상록활엽수는 내한성이 약하므로 한국의 상록활엽수림은 남해안을 중심으로 분포하며 온대 낙엽활엽수림과 경계를 이룬다. 일본의 경우 혼슈(本州)에서 온대림과 경계를 이루는데 이곳에서 북한계 지역(수평분포)의 상록활엽수림 분포를 논의해 보자. 일본의 수평분포는 도후쿠(東北)지방까지 분포하는데 동해쪽 해안에는 아키타현(秋田県) 남부까지, 태평양쪽 해안에는 이와테현(岩手県) 남부까지가 북한계다(Hattori, 1992; 1993; Figure 1 참조). 이곳에 주로 출현하는 상록활엽수림은 후박나무림이었다. 쓰시마와 야쿠시마에서 저온에 내성이 강한 참가시나무·붉가시나무가 북한계 지역에서 우점종으로 출현하는 것이 당연하다. 하지만 이 지역에서 분포하는 상록활엽수림은 가시나무류가 아니라 후박나무라는 점이 의외였다. 북한계 지역에서

Table 8. Dominant species of typical evergreen broad leaved forest in East Asia (form Song and Da, 2016).

Type	Species	Korea and Japan	China		Montane Taiwan
			East	West	
Castanopsis	<i>Castanopsis cuspidata</i>	do	-	-	-
	<i>Castanopsis sieboldii</i>	do	-	-	-
	<i>Castanopsis eyrei</i>	-	do	-	+
	<i>Castanopsis carlesii</i>	-	do	-	do
	<i>Castanopsis sclerophylla</i>	-	do	-	-
	<i>Castanopsis platycantha</i>	-	do	+	-
	<i>Castanopsis carlesii</i> var. <i>spinulosa</i>	-	do	do	-
	<i>Castanopsis delavayi</i>	-	-	do	-
	<i>Castanopsis orthacantha</i>	-	-	do	-
Cyclobalanopsis	<i>Quercus acuta</i>	do	-	-	-
	<i>Quercus glauca</i>	do	do	+	+
	<i>Quercus myrsinaefolia</i>	do	do	+	+
	<i>Quercus glaucoides</i>	-	-	do	-
	<i>Quercus delavayi</i>	-	-	do	-
	<i>Quercus longinix</i>	-	-	-	do
Machilus	<i>Machilus thunbergii</i>	do	do	+	-
Lithocarpus	<i>Lithocarpus dealbatus</i>	-	do	-	-
	<i>Lithocarpus amygdalifolis</i>	-	-	-	do
	<i>Lithocarpus glabra</i>	-	do	-	-
Schima	<i>Schima superba</i>	-	do	-	-
Cinnamomum	<i>Cinnamomum subavenium</i>	-	do	-	-

do: dominant species, +: species present as companion

후박나무림의 형성은 후박나무 종자가 야생 조류(鳥類)에 의해 살포(예를 들어, 흑비둘기)되어 분포확산력이 높으면서 조풍과 강풍에 내성이 강해 온난화된 지역에서는 다른 종보다 먼저 정착하기 때문이라고 Hattori(1992; 1993)는 주장했다. Hattori(2008)는 DCA서열분석을 통해 상록활엽수림의 북한계(수평분포) 및 상한계(수직분포)에서의 식별종(differential species)을 추출했다. 북한계의 식별종은 후박나무, 식나무, 자금우 등이었는데 이 수종은 조풍과 저온에 내성을 갖는 반면, 상한계는 붉가시나무, 새덕이, 붓순나무, 비쭈기나무 등은 조풍은 약하나 저온에는 강하는 것으로 밝혀냈다. 즉, 북한계와 상한계의 상록활엽수종(특히, 식별종) 차이는 저온과 조풍에 대한 내성 차이로 발생한다는 것을 명확히 밝혔다.

Hattori(1992; 1993)는 한 걸음 더 나아가 난온대 상록활엽수림의 우점종을 중심으로 잣나무림·가시나무림과 더불어 후박나무림 유형으로 나누었다. 후박나무, 생달나무, 참식나무, 육박나무, 녹나무, 감탕나무, 좁굴거리나무, 먼나무, 후피향나무 등이 피식살포형이자 내염성을 갖고 있어 생태적 지위가 비슷하며, 특히 이 중에 후박나무가 가장 우점하고 출현빈도가 높기 때문에 후박나무림 유형이라고 Hattori(1993)는 정의했다. Oh and Kim(1996)의 연구에서

도 이 수종들은 생태적 지위가 비슷한 것으로 분석했다. 일본 전국의 기왕 발표된 식물사회학적 조사데이터 중에 후박나무형 수종이 우점하는 388개 데이터를 추출해 입지환경 요인(최한월평균기온, 해안에서 거리)을 Hattori(1993)는 분석했다. 후박나무림의 출현빈도가 63.4%로 가장 높았고 담팔수림(10.6%), 생달나무림(8.8%), 참식나무림(4.1%), 감탕나무림(2.6%), 육박나무림(1.3%), 녹나무림(1.3%) 등의 순이었다. 후박나무림은 최한월 평균기온 1~11°C 범위 내에서 거의 연속적으로 분포했고, 해안선에서 내륙으로 0.3km이내의 범위(조풍의 영향권)에 조사지점의 70%가 분포했다. 특히 후박나무는 연간강수량이 1,600mm이하가 분포한계 조건인데 세토나이카이(瀬戸内海) 연안의 건조기 후에는 분포가 강하게 제한되었다(Miyawaki, 1982). 적습토양·사면하부가 후박나무의 형성을 위한 필수조건 중에 하나지만, 해안부라는 입지조건이 더 큰 영향을 끼치는 요인이라고 Hattori(1993)는 고찰했다. 이 연구에서 후박나무림보다 생달나무, 참식나무, 감탕나무, 좁굴거리나무 등의 우점림은 해안에서 0.3km이내에 집중하는 경향을 보였다. 특히 참식나무는 다른 수종에 비해 가장 저온역(최한월평균기온 1.3~5.3°C)에 분포했는데 전남 불갑산 참식나무군락의 자생북한지(최한월평균기온 1.6°C; Oh and Jee, 1995)와

일맥상통하는 결과였다. 육박나무림은 후박나무림 유형으로서 출현빈도가 낮았고 분포범위가 넓어(최한월평균기온 1.8~7.1℃, 해안에서 거리 0.03~34km) 후박나무림뿐만 아니라 구실잣밤나무림에 출현하기도 했다.

잣밤나무류는 구릉지, 저지대 산지 등에 우점하는 종으로 한국, 일본 등의 동아시아 난온대 지역에서 가장 넓게 분포하는 수종이다. 구실잣밤나무는 해안지역에, 모밀잣밤나무는 내륙지역의 분포가 일반적인데(Yamada and Nishimura, 2000) 특히 시코쿠에서 전형적으로 잘 나뉘 나타났다(Miyawaki, 1982). 최한월 평균기온 2℃미만의 지역과 태풍, 계절풍이 강한 지역에서는 잣밤나무류림이 분포하지 않고 후박나무림이 출현했다(Hattori, 1993). 후박나무림은 해안부의 충적지나 산기슭 등의 적습지에 우점하는 반면, 잣밤나무류림은 사면과 능선 등의 약간 건조 입지에 주로 분포했다(Hattori, 1993; Choi, 2013). 하지만 이 유형을 나누는 것은 토양조건보다 조풍의 영향이 더 컸다. 가시나무류림(특히, 붉가시나무·참가시나무)은 두 유형보다 내륙 고지대의 최한월 평균기온 0(또는 -1)~2℃구간에 우점했다(Hattori, 1993). 가시나무류림 영역에는 쓰시마, 야쿠시마 등의 규슈 식생에서 보았듯이 붉가시나무와 참가시나무가 우세해 난온대의 상부지역 식생을 구성하며 조록나무와 일본전나무가 섞여 분포하기도 했다(Miyawaki, 1981). 붉가시나무는 참가시나무보다 고지대의 사면상부에 분포가 집중하는 반면, 참가시나무는 규슈와 시코쿠, 혼슈 서남부 등의 난온대 지역에 넓게 분포해 분포영역을 특정하기 힘들다

(Ito *et al.*, 2007). 한편, 간토지방인 가나가와현(神奈川県) 오다와라시(小田原市)에 위치한 소가산(曽我山)의 자연림과 2차림을 Hoshi *et al.*(1998)가 조사했다. 그 결과, 구실잣밤나무·후박나무 등의 난온대 지역에서 흔하게 우점하는 군락이 미약했고 자연림으로 종가시나무가 주로 분포했다. 이에 대해 급경사가 많아 사면 붕괴 및 토양 불안정으로 생육조건이 열악한 지역이라서 종가시나무림이 자리를 잡았고, 이런 곳에서 종가시나무림이 토지극상으로서 우점할 것으로 예상했다. Miyawaki(1982)는 종가시나무가 가시나무류 중에 가장 건조지에서 생육가능하며 석회암지나 노출 암석지, 척박지 등의 생육에 부적당한 곳에서 자연림을 이룬다고 밝혔다. 특히, 퇴행된 낙엽수림에 침입해 상록활엽수림으로 천이하는데 중간적 역할을 종가시나무가 맡고 있어 2차림에서 흔하게 볼 수 있다(Tabata, 2015). 자연림으로 종가시나무군락은 드물지만 과거부터 관리해온 일본의 신사나 사찰림으로 남아 있는 경우는 종종 있었다(Fukushima and Iwase, 2005). 고훈군 애도와 제주도 봉호리 성황당의 종가시나무림은 인위적인 보전 관리로 현재 수림을 유지하고 있을 가능성이 높다. 가시나무가 우점하는 자연림은 거의 남아 있지 않지만, 규슈보다 간토(關東)지방의 약간 내륙의 대지나 구릉지에 출현했다(Fukushima and Iwase, 2005). 가시나무는 주로 토심이 깊고 비옥한 입지에서 분포해(Miyawaki, 1986), 토양의 건조 및 빈영양의 내성은 종가시나무보다 약한 것으로 보인다.

상기 결과들을 종합해 3가지 산림유형의 분포패턴을

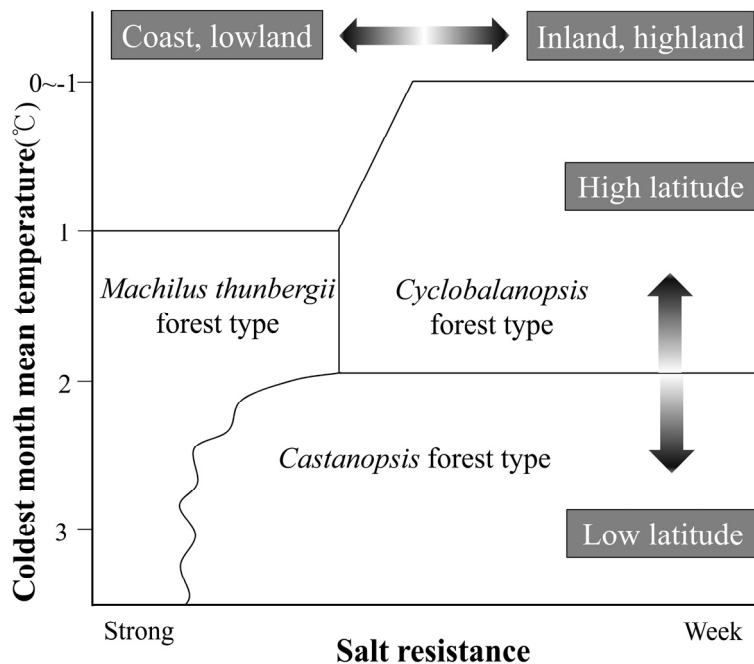


Fig 4. Distribution concept of the type of evergreen broad leaved forest in temperate regions. Hattori(2011) was partially revised.

Figure 4와 같이 단순화할 수 있다. 최한월 평균기온 1°C 이상 조풍이 영향권에 있는 해안부에는 후박나무림 유형(*Machilus thunbergii* forest type)이 우점한다. 1°C 이상의 해안부에는 경쟁종인 잣나무림 유형(*Castanopsis* forest type), 가시나무림 유형(*Cyclobalanopsis* forest type)도 적온(適溫)이지만, 조풍에 약해 이 유형이 이곳에 형성되지 않는다. 따라서 잣나무림은 2°C 이상의 약간 내륙부에, 가시나무림은 0(또는 -1)~2°C 이하의 내륙역에 분포한다. 3 유형의 분포는 해안선에서 내륙으로의 거리와 기온에 따라 분포역이 나뉜다(Hattori, 1992; Hattori *et al.*, 2008). 이 영역별 식생유형의 분포패턴을 Oh and Choi(1993), Oh(1995), Oh and Kim(1996), Kim(1991), Choi(2013) 등이 언급한 한국 상록활엽수종별 입지환경과 비교해 보아도 크게 벗어나지 않았다. 이 패턴을 동아시아로 넓어보면 지역에 따라 식생유형별 최한월평균기온에서는 약간 차이가 있겠지만 기본 분포패턴은 변하지 않을 것이다.

## 2) 난온대 상록활엽수림대의 천이계열

인간에 의한 식생훼손이 현저한 한국에서는 대부분의 산림은 2차림이거나 인공림이다. 이런 현존식생이 분포하는 토지에 현재 토지조건(지형·토양조건)에서 최대로 발달한 식생 개념을 잠재자연식생(potential natural vegetation)이라고 한다(Miyawaki, 1981). 이것에 비해 인위적 영향을 받기 전의 식생을 원식생(original vegetation) 또는 원시림(primeval forest)이라고 하며, 이는 천이계열상 마지막 단계의 극상림(climax forest)일 것이다. 개념상 ‘원식생’과 ‘잠재자연식생’은 인간의 토지변형이 적은 곳에서는 양자가 일치한다. 반면 토지변형이 심한 매립지 등과 같이 일치하지 않는 경우도 발생한다(Masaki and Aiba, 2011). 여기에서 논의하는 천이계열과 극상림의 개념은 양자가 일치하는 전자의 경우다. 앞서 상록활엽수림의 분포 및 입지환경 특성을 자연림 혹은 원시림을 중심으로 살펴보았는데 이젠 식생천이 연구사례를 중심으로 난온대 천이계열을 고찰하기로 하자.

한국에서 난온대 천이계열 연구는 퇴행된 식생이나 자연림 또는 과거부터 보전된 당숲, 당산, 방풍림 등을 대상으로 식생구조, 종다양성, 토양과의 상관성 등을 정량적 식생분석(DCA, CCA 등)으로 따져 천이계열을 추정하는 연구사례가 대부분이다(e.g., Oh and Choi, 1993). 이 분석방법은 시간경과에 따른 연속적 천이계열별 갱신수종을 추정하기가 쉽지 않다는 단점이 있다. 또한 앞서 언급했듯이 한반도 남부지역에 인위적으로 보전·관리된 상록활엽수림은 편향천이가 되어 기존 연구의 천이계열 추정이 왜곡될 수 있다. 반면, 화산분화로 형성년도가 다른 입지를 서로 비교하는 방법(chronosequence study)을 이용해(Masaki and Aiba,

2011) 수십 년에서 수천 년간의 식생천이를 연구사례가 많이 보고되었다. 이 방법은 훼손이후 시간경과에 따른 장기간의 천이계열별 갱신과정을 예측할 수 있다는 이점이 있다. 화산활동으로 마그마가 분화한 난온대 지역에서 천이계열 연구가 보고된 대표적 사례지가 도쿄도(東京都)의 미야케지마(三宅島)·하치조지마(八丈島), 가고시마현(鹿児島県)의 사쿠라지마(桜島) 등이었다. Kamijo *et al.*(2002)는 미야케지마(三宅島)의 화산분화로 마그마가 흘러내려 만들어진 시기(1983년, 1962년, 1874년)가 다른 입지에서 식생조사를 실시해 천이계열을 파악했다. 16년차(1983년) 지역에는 낙엽수종인 *Alnus sieboldiana*(사방오리 일종)와 초본인 *Fallopia japonica* var. *hachidoensis*(호장근 일종)가 나지를 피복했으나, 37년차에는 *Alnus sieboldiana*가 우점한 수림을 형성했다. 125년차 지역에는 후박나무와 *P. speciosa*(벚나무 일종) 등의 교목림이 형성되어 125년간의 식생천이계열을 파악할 수 있었다. 더욱이 800년간 화산분화에 영향을 받지 않는 지역에는 흉고직경 100cm 이상의 수목을 포함한 구실잣나무림이 형성되어 더 시간이 흐르면, 후박나무림에 구실잣나무가 침입해 구실잣나무 우점림으로 천이해 극상을 이룬다고 추정했다(Kamijo *et al.*, 2002). 이곳보다 약간 아래에 위치한 섬인 하치조지마(八丈島)의 하치조후지(八丈富士)과 미하라산(三原山) 지역은 화산분화 시기가 각각 1707년, 2000~3000년 전으로 큰 차이를 보였다. 2곳에서 Kamijo and Okutomi(1993)는 토양발달과 식생천이의 관계를 밝혔다. 더 오래된 미하라산은 토양이 두껍고 B층이 발달했는데 이곳의 능선에서 계곡부에 걸쳐 구실잣나무림은 우점했고, 부분적으로 계곡부에 후박나무의 우점도가 높은 후박나무-구실잣나무림이 분포했다. 반면, 하치조후지에는 토양이 얇고 B층 발달이 미약했는데 후박나무림이 분포했다. 이 결과에서 후박나무림에서 구실잣나무림으로 천이되었고, 지표 지질에 의해 천이패턴 차이를 보였다고 고찰했다. 근래 Hattori *et al.*(2012)는 미야케지마(三宅島)과 같은 방법으로 사쿠라지마를 대상으로 난온대 지역의 천이계열을 연구했다. 사쿠라지마는 지금도 화산활동으로 활발한 섬인데 과거 화산분화 기록을 토대로 15곳의 입지(경과연도 3~535년, 해발 20~140m)를 선정해 식생조사했다. 경과연도에 따라 우점종은 역새-호장근(3~48년), 곰솔(52~170년), 후박나무(232~535년)가 분포해 이 순으로 1차천이가 진행되고 결국에는 구실잣나무가 극상림을 이룰 것으로 추정했다. 극상림과 관련해서 후박나무가 우점하는 자연림은 도후쿠(東北)지방 해안부의 상록활엽수림 북한계나 태평양쪽 해안부의 조풍 영향이 강한 조건에서 형성되는 토지극상이라고 밝혔다(Hattori and Nakanishi, 1985; Hattori *et al.*, 2009). 사쿠라지마에서도 강한 조풍의 영향이 없는 곳에서는 후박나무림이 형성하지 않았다



(Hattori *et al.*, 2012). 하지만 Tagawa(1964)는 이곳에서 후박나무림을 극상림이라고 주장했다. 이 주장에 대해 Hiroki and Ichino(1993)는 이곳의 구실잣밤나무-돌참나무(*Lithocarpus edulis*)군락의 종다양성이 후박나무보다 높았고, 후박나무 2차림에서 구실잣밤나무-돌참나무로 진행되는 것으로 보아 구실잣밤나무림이 극상일 것으로 결론내렸다. 더욱이 후박나무림에서 구실잣밤나무림으로 천이와 관련해 실생묘의 생육실험(Hiroki, 2016)을 실시했는데 저광도(0, 40lx)에서 후박나무보다 구실잣밤나무는 암호흡량이 작아 종자의 양분소비량이 적어서 생존율이 높았다. 저광도 조건에서 수형(樹形)을 Rahman *et al.*(2013)는 조사했는데 구실잣밤나무의 가지·잎(shoot)은 수평성장해 자기피음을 회피해 수광(受光) 효율을 높였다. 이것에 비해 후박나무·생달나무·참식나무는 수직성장해 가지·잎이 수관상부에 집중분포했다. 후박나무림에 구실잣밤나무의 종자가 침입하면 종자의 저장양분을 활용해 어두운 광조건에서 견디면서 성장해 교목층까지 도달해 수종갱신이 일어날 것이다. Hiroki(2016)는 2종의 생리적 특징이 후박나무림에서 구실잣밤나무림으로 천이하는데 주요 원인이라고 밝혔다. 게다가, 중국 동부의 제지방성(浙江省) 지역에서 Wang *et al.*(2007)는 정량적 식생분석(TWINSPAN, CCA)을 통해 천이계열을 밝혔다. 그 결과, *Quercus fabri*(낙엽성 참나무류), *Pinus massoniana*(소나무류)에서 *Castanopsis fargesii*(잣밤나무류), *Schima superba* 등으로 천이해 극상림을 형성할 것으로 예측했다. 비슷한 연구로서 Tang(2010)은 중국 서부지역의 윈난성(雲南省)에서의 2차 식생천이 모델을 제시했다. 벌채지·휴경작지→*Pinus yunnanensis*림, *Alnus nepalensis*림(초기단계, 15~150년)→*P. yunnanensis*-*A. nepalensis*-*Quercus delavayi*림, *Keteleeria evelyniana*(소나무과)-*P. yunnanensis*-*Castanopsis crthacantha*림, *C. crthacantha*-*K. evelyniana*림(중간단계, 40~80년)→*C. crthacantha*림, *Q. delavayi*림(극상단계, 80~180년)으로 천이될 것으로 Tang(2010)은 추정했다. 앞서 논의했듯이 일본 야쿠시마·쓰시마·규슈·혼슈 지역과 중국 남동부의 난온대 원시림과 자연림에 광범위하게 나타나는 우점종은 잣밤나무류며, 이 외에 후박나무와 붉가시나무, 참가시나무 등의 가시나무류였다. 또한 광범위

한 난온대 지역에서의 1·2식생천이 연구결과(Tezuka, 1961; Hiroki and Ichino, 1993; Kamijo *et al.*, 2002; Wang *et al.*, 2007; Tang, 2010; Hattori *et al.*, 2012)를 종합해 보아도 후박나무림보다 잣밤나무류 또는 잣밤나무류 혼효림을 극상단계로 보는 것이 더 타당하다. 육박나무는 후박나무 등과 비슷한 생태적 지위를 갖고 있어 후박나무림 유형의 구성종으로서 육박나무가 우점하는 군락이 극상림일 가능성은 낮을 것이다.

Hattori *et al.*, (2012)는 한발 더 나아가 천이단계별 도달 시간에 대해 논의했다. 미야케지마(三宅島)에서의 Kamijo *et al.*(2002)는 지의·이끼군락까지 0~20년, 초본군락 20~50년, 곰솔-사방오리림 50~150년, 후박나무림 150년 이상, 구실잣밤나무림 형성에 800년 이상이 걸리는 것으로 추정했다. 사쿠라지마에서는 역새~호장근 3~48년, 곰솔림 52~170년, 후박나무림 232~535년 정도가 필요할 것으로 조사되었다(Hattori *et al.*, 2012). 이 결과를 토대로 Hattori *et al.*(2012)는 천이단계별 도달시간을 추정했는데 지의·이끼군락 0~20년→초본군락 20~50년→곰솔림 50~150년→후박나무림 150~300년→구실잣밤나무림 600년 이상으로 결론지었다. 한국의 경우는 대부분 2차천이가 발생하므로 토양이 잔존하고 매토종자 발아, 그루터기 맹아발생 및 인근 산지로부터 종자 공급이 이루어져 천이단계가 단축되어 천이속도가 빠를 거라 생각된다. 앞서 언급한 Tang(2010)의 2차천이 단계별 경과시간을 참고할 만하다.

극상은 보통 기후극상과 토지극상으로 나누는데 기후극상(climatic climax)은 기후조건에 따라 통상의 입지에서 일정한 방향으로 수렴되는 극상을 말한다. 같은 기후 조건이라도 해안이나 노출암석지 등의 특수 입지(지형·지질) 조건에서 통상과 다른 식생을 토지극상(edaphic climax)이라 한다(Masaki and Aiba, 2011). Oh and Choi(1993), Oh and Kim(1996) 등이 추정한 천이계열과 상기 문헌을 종합해 한국 난온대 식생천이 계열을 추정해 보면, Figure 5와 같이 정리할 수 있다. 곰솔·소나무·졸참나무 등(초기단계)→후박나무·생달나무·참식나무·육박나무 등(중간단계)→구실잣밤나무·붉가시나무·참가시나무 등(극상단계)의 순으로 2차천이가 진행되는 것으로 본다. 강한 조풍의 영향을 받는

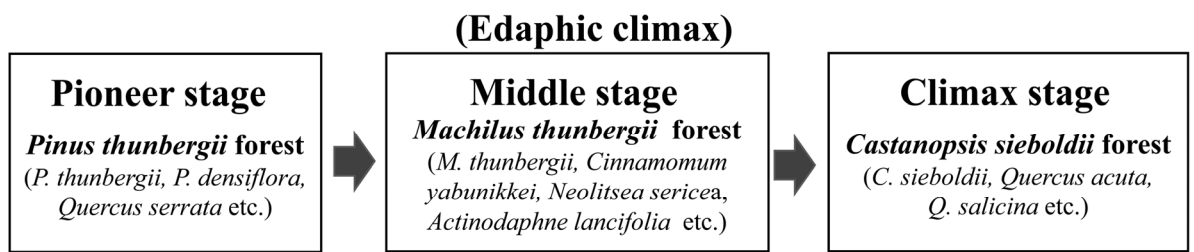


Fig 5. Successional seres and major woody species in warm-temperate zone.

입지조건이나 구실잣밤나무·가시나무류의 종자공급원이 인접하지 않는 조건에서는 후박나무림이 토지극상일 것이다. 한편, 지구온난화로 난온대 상록활엽수림대의 상승이 예상되는데 구실잣밤나무림·가시나무림보다 후박나무림 유형(후박나무·생달나무·참식나무 등)이 빠르게 이동해 정착할 것으로 예상된다. 후박나무림 유형은 조류살포형으로 잣밤나무류·가시나무류의 중력살포형보다 광범위하고 빠르게 종자가 퍼져나가기 때문이다.

마지막으로 애도와 다치바나산 등의 몇 곳에 왜 육박나무림이 남아 있는가라는 의문이 여전히 남는다. 한국과 일본에서 보고된 육박나무림은 모두 인간의 간섭이 적었던 자연림이 아니라 저지대의 2차림(또는 대상식생)이라 생각된다. 고흥 애도와 완도 주도는 당숲으로 과거 보존되었고, 다치바나산은 장뇌(樟腦) 채취를 위해 녹나무를 과거 심었던 곳이었다. 그 외 조우즈산(象頭山)과 이와쿠니성(岩圍城) 산지도 유명 사찰(松尾寺)과 성터(城址)에 각각 인접한 곳이다. 애도와 다치바나산의 일부 육박나무 대경목은 다간형(多幹形) 개체가 자라고 있어 과거 벌목되었기 때문인데 목재가 단단(비중 0.7)해 과거에 특정 용도(일본의 경우는 북의 몸통)로 이용되었을 수 있다. 역으로, 얼룩무늬 수피가 독특한 육박나무에 정령(精靈)이 깃들어 있다고 민속신앙에서 믿어 식재·관리되었을 가능성을 조심스럽게 추정해 본다.

## ACKNOWLEDGEMENTS

보길도의 육박나무 조사지 선정 및 안내를 친절하게 도와 준 전남대 보길도학술림 서승환 팀장에 고마움을 표합니다.

## REFERENCES

- Azuma, W., A. Iwasaki, Y. Ohsugi and H. Ishii(2014) Stand structure of an abandoned deciduous broadleaf secondary forest adjacent to lucidophyllous forest and agricultural fields. *Journal of Japanese of the Forestry Society* 96(2): 75-82. (in Japanese with English abstract)
- Box, E.O. and K. Fujiwara(1988) Evergreen broad-leaved forest of the southeastern United States: preliminary description. *Bull. Int. Environ. Sci. Tech. Yokohama Natl. Univ.* 15(1): 71-93
- Brockmann-Jerosch, H. and E. Rübél(1912) *Die Einteilung der Pflanzengesellschaften*, Wilhelm Engelmann. 72pp.
- Brower, J.E. and J.H. Zar(1977) *Field and Laboratory Methods for General Ecology*. Wm. C. Brown Company. 194pp.
- Choi, B.G.(2013) *Syntaxonomy and Syngelography of Warm-Temperate Evergreen Broad-leaved Forests in Korea*, Doctor's thesis, Keimyung Univ., 148pp.
- Fukushima, T. and T. Iwase(2005) *Illustration Japanese vegetation (図説 日本の植生)*. Asakura Publishing. 153pp. (in Japanese)
- Fuziwara, K. and E.O. Box(1999) Evergreen Broad-Leaved Forests in Japan and Eastern North America: Vegetation Shift under Climatic Warming. In: *Recent Shifts in Vegetation Boundaries of Deciduous Forests, Especially Due to General Global Warming*, edited by F. Klotzli and G.R. Walther. pp. 273-300.
- Fuziwara, K.(1981) Phytosociological investigation of the evergreen broad-leaved forests of Japan I. *Bulletin, Institute of Environmental Science and Technology, Yokohama National University* 7(1): 67-133.
- Hattori, T. and S. Nakanishi(1985) On the distributional limits of the lucidophyllous forest in the Japanese Archipelago. *The Botanical Magazine, Tokyo* 98(4): 317-333.
- Hattori, T.(1992) Synecological study on *Persea thunbergii* type forest : I. geographical distribution and habitat conditions of *Persea thunbergii* forest. *Japanese Journal of Ecology* 42(3): 215-230. (in Japanese with English abstract)
- Hattori, T. and N. Minamiyama(2005) Technical terms for the formation of the *Castanopsis-Quercus-Machilus* forest (Lucidophyllous Forest). *Humans and Nature* 15: 47-60. (in Japanese)
- Hattori, T.(1993) Synecological study of *Persea thunbergii*-type forest : II. Geographical distribution and habitat conditions. *Japanese Journal of Ecology* 43(2): 99-109. (in Japanese with English abstract)
- Hattori, T., N. Minamiyama and H. Ishida(2009) Species composition and species richness of the lucidophyllous forest on Yakushima Island, Kagoshima Prefecture. *Humans and Nature* 20: 1-14. (in Japanese with English abstract)
- Hattori, T., N. Minamiyama, T. Matsumura(2008) Comparison of species composition and species richness between lucidophyllous forests at their northern and upper distributional limits. *Vegetation Science* 25(1): 25-35. (in Japanese with English abstract)
- Hattori, T., N. Minamiyama, K. Iwakiri and D. Tochimoto(2012) Primary succession in the lucidophyllous forest zone with special reference to the lava flows in Sakurajima, Japan. *Vegetation Science* 29(2): 75-90. (in Japanese with English abstract)
- Hattori, T., S. Nakanishi and Y. Takeda(1978) The chorological study of the main lucidophyllous species in the kinki district with special reference to their immigration during the post-glacial period. *Jpn. J. Ecol.* 37(1): 1-10. (in Japanese with English abstract)
- Hattori, T.(2011) *30 Lectures on Environment and Vegetation (環境と植生30講)*. Asakura Publishing. 159pp. (in Japanese)
- Hill M.O.(1979) *DECORANA - a FORTRAN Program for Detrended Correspondence Analysis and Reciprocal Averaging*. Ecology and Systematics, Cornell Univ., Ithaca, New York,

- 520pp.
- Hiroki, F.(2016) Survival term differences of seedlings between *Castanopsis sieboldii* and *Machilus thumbergii* under low light conditions. Annals of the college of general education, Aichi Univ. 51: 1-6. (in Japanese)
- Hiroki, S. and K. Ichino(1993) Difference of invasion behavior between two climax species, *Castanopsis cuspidata* var. *sieboldii* and *Machilus thumbergii*, on lava flows on Miyakejima, Japan. Ecological Research 8(2): 167-172.
- Hoshi, N., T. Miyamoto, Y. Mochida and M. Tohyama(1998) Studies on the vegetation of Soga-yama hills in Odawara City, Kanagawa Prefecture : A study of laurel forests on the coast of Sagami bay, Kanagawa Pref. (4). Reports of the Manazuru Marine Lab. Sci. Edu., Faculty of Education and Human Sciences, Yokohama Univ. 11: 33-52. (in Japanese with English abstract)
- Hsieh C.F., I.L. Lai, G.Z. Song, C.C. Liao and K.C. Yang(1997) Biodiversity and conservation of the evergreen broad-leaved forests in Taiwan. Tropics 6(4): 361-370.
- Hsieh, C.F., Z.S. Chen, Y.M. Hsu, K.C. Yang and T. H. Hsieh(1998) Altitudinal zonation of evergreen broad-leaved forest on Mount Lopei, Taiwan. Journal of Vegetation Science 9: 201-212.
- Ishida, H., T. Hattori and Y. Takeda(2005) Comparison of species composition and richness among primeval, natural, and secondary lucidophyllous forests on Tsushima Island, Japan. Vegetation Science 22(1): 1-14. (in Japanese with English abstract)
- Ito, S., K. Ohtsuka and T. Yamashita(2007) Ecological distribution of seven evergreen *Quercus* species in southern and eastern Kyushu, Japan. Vegetation Science 24(1): 53-63.
- Kamijo, T. and K. Okutomi(1993) Distribution of *Castanopsis* forest and *Persea* Forest and its Causal Factors on Hachijojima, in the Izu islands. Jpn. J. Ecol. 43(3): 169-179. (in Japanese with English abstract)
- Kamijo, T., Y. Kitayama and A. Sugawara, S. Urushimichi and K. Sasai(2002) Primary succession of the warm-temperate broad-leaved forest on a volcanic island, Miyake-jima, Japan. Folia Geobotanica 37: 71-91.
- Kato, T., T. Kamijo, T. Hatta, K. Tamura and T. Higashi(2005) Initial soil formation processes of volcanogenous regosols (Scoriacious) from Miyake-jima Island, Japan. Soil Sci. Plant Nutrition 51: 291-301.
- Kim, C.S. and J.G. Oh(1992) Phytosociological study on the evergreen broad-leaved forest in Dadohae National Marine Park -The vegetation of Soan-do and Chongsan-do-. Bulletin of Institute of Littoral Environment 9(1): 1-29. (in Korean with English abstract)
- Kim, I.T., T.H. Park and J.E. Choi(2005) An ecological study on the vegetation of Bijin and Yongcho Islets. Journal of Ecology and Environment 28(4): 223-230. (in Korean with English abstract)
- Kim, M.H.(1991) Phytosociological studies on the vegetation in Cheju Island. 1. Natural *Castanopsis-Machilus* Type Forest. Korean J. Ecol. 14(1): 39-48. (in Korean with English abstract)
- Kim, Y.S., K.J. Song, Y.H. An, K.K. Oh, K.J. Lee, Y.M. Lee and S.J. Jeong(2010) Handbook of Korean Landscape Woody Plants. Kwang-il Publishing Co.(3rd.ed.). 361pp. (in Korean)
- Kira T.(1977) A Climatological Interpretation of Japanese Vegetation Zones. In: Vegetation Science and Environmental Protection. edited by A. Miyawaki et al., Tokyo: Maruzen, pp. 21-30.
- Kira, T.(1991) Forest ecosystems of east and southeast Asia in global perspective. Ecol. Res. 6: 185-200.
- Kuroda, A., H. Ishida, K. Iwakiri, S. Fukui and T. Hattori(2015) Comparison of species composition and species richness among *Cryptomeria japonica* plantations, secondary lucidophyllous forests, and primeval lucidophyllous forests in the lowland parts of Yakushima Island, south Japan. Vegetation Science 32: 95-116.
- Lee, K.J., S.H. Choi, H.S. Cho and Y.W. Lee(1994) The analysis of the forest community structure of Tokyusan national park: Case study of Paekryunsa-Kumpotan. Journal of Korean Applied Ecology 7(2): 135-154. (in Korean with English abstract)
- Masaki, T and S. Aiba(2011) Forest Ecology. Current Ecology Series 8. Kyuritusu Publishing Co. Tokyo. 292pp. (in Japanese)
- Miyawaki, A.(1980) Vegetation of Japan Vol. 1 Yakusima. Shibundo. co., LTD. Publishers Tokyo, 376pp. (in Japanese with English abstract)
- Miyawaki, A.(1981) Vegetation of Japan Vol. 2 Kyushu. Shibundo. co., LTD. Publishers Tokyo, 484pp. (in Japanese with English abstract)
- Miyawaki, A.(1982) Vegetation of Japan Vol. 3 Shikoku. Shibundo. co., LTD. Publishers Tokyo, 539pp. (in Japanese with English abstract)
- Miyawaki, A.(1986) Vegetation of Japan Vol. 10 Okinawa·Ogasawara. Shibundo. co., LTD. Publishers Tokyo, 580pp. (in Japanese with English abstract)
- Miyawaki, A.(1986) Vegetation of Japan Vol. 7 Kando. Shibundo. co., LTD. Publishers Tokyo, 641pp. (in Japanese with English abstract)
- Oh, J.G.(1995) Comparative Studies on Evergreen Broad-leaved Forests of Dadohae National Marine Park in Korea and Nagasaki in Japan. Doctor's thesis, Mokpo National Univ., 181pp. (in Korean with English abstract)
- Oh, K.K. and W. Cho(1994) Plant community structure of warm temperate evergreen broad-leaved forest in Hongdo, Korea. Korean Journal of Environment and Ecology 8(1): 27-42. (in Korean with English abstract)
- Oh, K.K. and Y.G. Jee(1995) Plant community structure of

- evergreen broad-leaved forest in (Mt.) Pulgapsan, Korea. Korean Journal of Environment and Ecology 9(1): 30-41. (in Korean with English abstract)
- Oh, K.K. and Y.S. Kim(1996) Restoration model of evergreen broad-leaved forests in warm temperate region(1) -Vegetational structure-. Korean Journal of Environment and Ecology 10(1): 87-102. (in Korean with English abstract)
- Oh, K.K.(1994) Plant community structure of warm temperate evergreen broad-leaved forest in Mt. Turyunsan, Korea. Korean Journal of Environment and Ecology 8(1): 43-57. (in Korean with English abstract)
- Oh, K.K. and S.H. Choi(1993) Vegetational structure and successional sere of warm temperate evergreen forest region, Korea. Korean J. Ecol. 16(4): 459-476. (in Korean with English abstract)
- Park, I.H.(1985) A Study on Forest Structure and Biomass in Baegwoonsan Natural Ecosystem. Doctor's thesis, Seoul National Univ., 42pp. (in Korean with English abstract)
- Park, S.G. and K.K. Oh(2002) Conservation status and restoration of the evergreen broad-leaved forests in the warm temperate region, Korea(1) -Distribution of the evergreen broad-leaved forests and category of degraded levels- 16(3): 309-320. (in Korean with English abstract)
- Rahman, L., K. Umeki and T. Honjo(2013) Architectural differences among shaded saplings of four evergreen broad-leaved tree species in Japan. Papers on Environmental Information Science 27: 5-10.
- Sasaki, T., A. Koyama, T. Koyanagi, T. Furukawa and K. Uchida(2015) Data Analysis of Plant Community Structure and Diversity. Handbook of Methods in Ecological Research 3. Kyritsu Publishing Co., 208pp. (in Japanese)
- Song Y.C.(1988) The essential characteristic and main types of the broad-leaved evergreen forest in China. Phytocoenologia 16(1): 105-123.
- Song Y.C. and L.J. Da(2016) Vegetation Structure and Function at Multiple Spatial, Temporal and Conceptual Scales. Part 2 : Evergreen Broad-Leaved Forest of East Asia, Springer International Publishing(Switzerland), 578pp.
- Spark, D.L., A.L. Page, P.A. Helmke, R.H. Loepfert, P.N. Soltanpour, M.A. Tabatabai, C.T. Johnston and M.E. Sumner(1996) Methods of Soil Analysis. Part 3 : Chemical methods, SSSA, Madison, Wisconsin (USA), 1264pp.
- Su H.J.(1984) Studies on the climate and vegetation types of the natural forest in Taiwan. (II). Altitudinal vegetation zones in relation to temperature gradient. Q. J. Chin. For. 17 (4): 57- 73.
- Tabata, K., H. Hashimoto and Y. Morimoto(2015) The effects of initial size and competing trees on the growth of *Quercus glauca* Thunb. and *Quercus myrsinaefolia* Blume in a large-scale mature urban forest. J. Jpn. Soc. Reveget. Tech. 41(1): 97-102. (in Japanese with English abstract)
- Tagawa, H.(1964) A study of the volcanic vegetation in Sakurajima, south-west Japan. I. Dynamics of vegetation. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E (Biol.) 3: 165-228.
- Tang, C.Q.(2010) Subtropical montane evergreen broad-leaved forests of Yunnan, China: diversity, succession dynamics, human influence. Front. Earth Sci. China 4(1): 22-32.
- ter Braak, C.J.F. (1986) Canonical Correspondence Analysis: A New Eigenvector Technique for Multivariate Direct Gradient Analysis. Ecology 67(5): 1167-1179.
- Tezuka, Y.(1961) Development of vegetation in relation to soil formation in the volcanic island of Oshima, Izu, Japan. Japanese journal of botany 17(3): 371-402.
- Wang, X.H., K. Martin and X.F. Fang(2007) Evergreen broad-leaved forest in Eastern China: Its ecology and conservation and the importance of resprouting in forest restoration. Forest Ecology and Management 245: 76-87.
- Yamada, H. and K. Nishimura(2000) Geographical distributions of *Castanopsis sieboldii* and *C. cuspidata* in and around Okayama Prefecture, Japan. Journal of the Japanese Forestry Society 82(1): 101-104. (in Japanese with English abstract)
- Yamanaka, T., K. Hamasaki and T. Mineta Takuya(2005) Statistical Analysis for Biological and Social Research (9) : Ordination (CA, DCA, CCA) Journal of the Japanese Society of Irrigation, Drainage and Reclamation Engineering 73(4): 319-324. (in Japanese)