

## 광릉숲 천연활엽수림의 수종별 낙엽 현상과 질소 재전류 특성

권보람<sup>1,2</sup> · 김현석<sup>3,4,5,6</sup> · 이명종<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup>국립산림과학원 산림기술경영연구소, <sup>2</sup>강원대학교 산림환경시스템학과,  
<sup>3</sup>서울대학교 산림과학부 산림환경학전공, <sup>4</sup>서울대학교 협동과정 농림기상학전공,  
<sup>5</sup>국가농림기상센터, <sup>6</sup>서울대학교 농업생명과학연구원  
(2019년 9월 6일 접수; 2019년 9월 27일 수정; 2019년 9월 28일 수락)

## The Quantity and Pattern of Leaf Fall and Nitrogen Resorption Strategy by Leaf-litter in the Gwangneung Natural Broadleaved Forest

Boram Kwon<sup>1,2</sup>, Hyunseok Kim<sup>3,4,5,6</sup> and Myong Jong Yi<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup>Forest Technology and Management Research Center, National Institute of Forest Science, Pocheon 11186, Republic of Korea

<sup>2</sup>Department of Forest Resources, Kangwon National University, Chuncheon 24341, Republic of Korea

<sup>3</sup>Department of Forest Sciences, Seoul National University, Seoul 08826, Korea

<sup>4</sup>Interdisciplinary Program in Agricultural and Forest Meteorology, Seoul National University, Seoul 08826, Republic of Korea

<sup>5</sup>National Center for AgroMeteorology, Seoul 08826, Republic of Korea

<sup>6</sup>Research Institute for Agriculture and Life Sciences, Seoul National University, Seoul 08826, Republic of Korea

(Received September 6, 2019; Revised September 27, 2019; Accepted September 28, 2019)

### ABSTRACT

The seasonality of leaf fall has important implications for understanding the response of trees' phenology to climate change. In this study, we quantified the leaf fall pattern with a model to estimate the timing and speed of leaf litter according to species and considered the nutrient use strategy of canopy species. In the autumns of 2015 and 2016, leaf litter was collected periodically using 36 litter-traps from the deciduous forests in Gwangneung and sorted by species. The seasonal leaf fall pattern was estimated using the non-linear regression model of Dixon. Additionally, the resorption rate was calculated by analyzing the nitrogen concentration of the leaf litter at each collection time. The leaf litter generally began in early October and ended in mid-November depending on the species. At the peak time (T50) of leaf fall, on average, *Carpinus laxiflora* was first, and *Quercus serrata* was last. The rate of leaf fall was fastest (18.6 days) for *Sorbus alnifolia* in 2016 and slowest (40.8 days) for *C. cordata* in 2015. The nitrogen resorption rates at T50 were 0.45% for *Q. serrata* and 0.48% for *C. laxiflora*, and the resorption rate in 2015 with less precipitation was higher than in 2016. Since falling of leaf litter is affected by environmental factors such as temperature, precipitation, photoperiod, and CO<sub>2</sub> during the period attached foliage, the leaf fall pattern and nitrogen resorption differed year by year depending on the species. If we quantify the fall phenomena of deciduous trees and analyze them according to various conditions, we can predict whether the changes in leaf fall timing and speed due to climate change will prolong



\* Corresponding Author : Myong Jong Yi  
(mjyi@kangwon.ac.kr)

or shorten the growth period of trees. In addition, it may be possible to consider how this affects their nutrient use strategy.

**Key words:** Deciduous, Leaf litter, Leaf fall pattern, Fall phenology, Resorption

## I. 서 론

온대림에서 지구 온난화로 인한 기온 상승은 개엽과 개화를 촉진시키거나 낙엽을 지연시키는 등 식물의 계절현상(phenology)에 영향을 미친다(Menzel, 2000; Walther *et al.*, 2002; Lee *et al.*, 2009). 특히 낙엽수림은 매년 잎의 발생과 탈락이 반복되고 이 시기에 따라 성장기간이 결정되므로 이 기간의 증가는 수목의 탄소 흡수를 증가시켜 생산성을 향상시키고, 더 나아가 지구온난화를 완화시킬 수도 있다고 기대되어진다(Kramer *et al.*, 2000, Curtis *et al.*, 2002; Xiao *et al.*, 2011; Way, 2011). 이러한 이유로 많은 연구에서 카메라나 위성영상 등으로 계절현상을 관측하고, 기후변화와 관련하여 미래 식생 동태를 예측·분석하고 있다. 국내에서도 카메라와 위성자료 등을 이용하여 수목의 계절변화를 연구하고 있으나, 대부분 봄철의 개엽과 개화 등 생육의 개시에 집중되어 있다(Jo and Ahn, 2008; Kim *et al.*, 2014; Choi *et al.*, 2016; Lee *et al.*, 2018). 따라서 가을철 낙엽 현상과 관련한 연구는 상대적으로 매우 부족하며, 몇몇 연구에서 일부 수종을 대상으로 계절에 따른 형태적 변화현상(예, 단풍)을 관찰하고 기록하는 실정이다(Lee *et al.*, 2009; Kim *et al.*, 2011; Seo *et al.*, 2015).

낙엽은 광합성 보다 호흡에 의한 에너지 손실이 예상될 때 이탈층(abscission layer)이 형성되어 탈락되므로 수종간 변이 뿐 아니라 연간 변이도 크게 나타난다(Aikawa *et al.*, 2002; Korner and Basler, 2010; Way, 2011). 따라서 봄철 계절현상에 비하여 불확실성이 높게 나타나는데(Dragoni and Rahman, 2012), 이는 수종마다 이탈층이 형성되는 고유의 생리학적·해부학적 차이에 더하여 생육 기간에 잎이 겪는 기온과 강수량, 강한 바람 등 급변하는 여러 환경에 대한 반응의 차이로 낙엽 시기가 조절되기 때문이다(Abadía *et al.*, 1996; Milla *et al.*, 2005; Fisher *et al.*, 2007; Fracheboud *et al.*, 2009; Yu *et al.*, 2010; Way, 2011; Dragoni and Rahman, 2012). 기온 증가에 따른 2000년대 이후 북반구의 성장기간 증가는 봄의 앞당겨짐 보다 가을의 지연에 더 관련 있는 것으로 보고되

기도 하지만(Jeong *et al.*, 2011; Dragoni and Rahman, 2012), 강수량의 감소로 인한 수분스트레스는 수목의 잎을 조기에 떨어지게도 한다(Reich and Borchert, 1984; Tateno *et al.*, 2005). 또한 동일 임분의 동일 수관에서도 광에 노출된 위치에 따라 탈락 순서가 다른 것처럼(Koike, 1990), 다양한 수종이 공존하는 임분에서 상층에 의해 형성되는 임분내 미기후의 차이는 하층 수종들 잎의 탈락시기를 다르게 하는데 결정적인 영향을 미칠 수도 있다(Pedersen and Bille-Hansen, 1999; Kramer *et al.*, 2000; Niinemets and Tamm, 2005; Staelens *et al.*, 2011).

이러한 이유로 낙엽 현상을 정량화 하는 것은 환경에 따른 식물의 영향을 평가하는데 매우 중요하다. Dixon *et al.*(1976)은 수집한 낙엽의 양을 시그모이드 곡선(sigmoid curve)에 적용함으로써 낙엽 현상의 분석을 시도하였고, Escudero and Del Arco (1987)는 이를 적용하여 잎의 생활사에 따라 탈락 특성을 정량화하고 비교하였다. 우리나라와 기후가 비슷한 일본의 경우에는 전국의 편백나무림을 대상으로 수집한 낙엽 자료로 위도나 경사 등과 같은 입지환경의 차이에 따라 낙엽 현상을 분석하기도 했다(Tateno *et al.*, 2005; Doi and Takahashi, 2008). 국내에서는 잎 표현형의 관찰로 지구온난화 실험 하에서 졸참나무 묘목이 온도 상승 처리에 따라 낙엽이 지연되며 상록성을 나타냈다고 보고한 연구 예가 있으나(Hong *et al.*, 2018), 임분 수준에서 성목을 대상으로 연구한 예는 거의 없다. 따라서 동일 임분에서 반복적으로 낙엽 현상을 정량화하고 분석한다면 낙엽 현상의 시계열 변화를 분석하고 예측 할 수 있을 것이다(Inagaki *et al.*, 2008; Inagaki *et al.*, 2010). 특히 위성영상에 의해 추정된 계절현상과 비교함으로써 낙엽 현상의 정확성을 높일 수 있는 실측 자료로도 이용 할 수 있다(Isaacson *et al.*, 2012).

한편 낙엽수가 매년 잎을 탈락시키는 것은 수분과 에너지의 손실을 최소화하기 위해서인데, 이때 필수적이지는 않지만 낙엽 전 양분을 영구조직으로 되돌려 보존하고 다음해의 개엽에 효율적으로 이용한다(Santa-Regina and Tarazona, 2001). 이렇게 재흡수

(Resorption)된 양분은 잎의 초기 생산성에 영향을 미치는 인자 중의 하나가 된다. 양분이 제한된 야외의 조건에서의 재흡수율은 수종별 차이에 더하여 수목이 생육하는 입지의 비옥도, 미생물 활성도 등에 의해서 크게 달라진다(Vitousek, 1982; Aerts, 1996; Killingbeck, 1996). 또한 하층에 생육하는 수종들이 엽록소에 대한 질소 분배를 높임으로써 광합성을 유지하는 것처럼(Kitaoka and Koike, 2005; Kwon *et al.*, 2014), 임분의 수직적 구조에 따른 광조건도 재흡수율에 영향을 미친다고 알려져 있다. 뿐만 아니라 잎이 노화할 때 겪는 수분 스트레스 등의 교란과 그에 따른 탈락 시기도 영향을 미치는 것으로 고려되고 있으나 명확한 해석은 부족한 상태이다(Del Arco *et al.*, 1991; Killingbeck, 2004; Niinemets and Tamm, 2005).

여름철 탄소의 주요 흡수원인 온대지역의 낙엽활엽수림에서는 장마와 가뭄 등의 이상 기후가 빈번해지고 있는데, 특히 낙엽은 당해 년도의 환경변화에 직접적이고 즉각적으로 영향 받기 때문에 낙엽의 시기와 속도, 양분 특성 등을 정량화하고 연구하는 것은 필수적이다. 이를 위해 본 연구에서는 아직 국내에서는 연구가 충분하지 않은 가을철 낙엽 현상(시기와 속도)을 다양한 수종이 공존하는 광릉숲의 낙엽활엽수림에서 수종별로 정량화 하고자, 낙엽의 시작과 끝이 절정으로부터 같은 비율로 이루어진다고 가정되는 모델로 가을철에 수집한 낙엽을 분석하였다. 또한 동시에 입지·토양환경과 광환경이 동일한 임분에 생육하는 상층수종을 대상으로 각 시기마다 낙엽의 질소함량을 측정해 낙엽 현상에 따른 질소 농도의 계절적 변화와 재전류율을 파악하였고, 이를 통해 수종별 낙엽 현상과 질소 재전류율의 관계를 구명하고자 한다.

## II. 재료 및 방법

### 2.1. 연구대상지

본 연구는 역사적·지형적 영향에 의해 오랜 시간 보존이 이루어졌고, 극상림의 대표수종인 서어나무나 까치박달이 생육하여 우리나라의 대표적인 성숙림으로 평가 받고 있는 광릉숲(Gwangneung forest; GN)의 천연활엽수림에서 수행되었다(Kikuzawa, 1983; Koike, 1990; Kim, 2004). 조사구(25 m × 25 m)는 장기생태조사지이자 KoFlux 관측지로서 생태타워(flux tower)가 설치된 경기도 포천시 국립수목원 내 소리봉 유역에 위치한 임분에 설치하였으며, 표고 256 m, 경사

18°, 방위 SE110에 바람으로부터 보호되어 있는 산복에 위치한 곳이다(Fig. 1). 상층 임관의 우점수종은 졸참나무(*Quercus serrata*)와 서어나무(*Carpinus laxiflora*)로 평균 흉고직경이 각각  $52.3 \pm 11.5$  cm,  $24.1 \pm 15.7$  cm이며(Kwon *et al.*, 2016), 상대밀도와 상대피도의 합으로 계산한 중요치는 전체의 51.9%이다. 하층에는 까치박달(*Carpinus cordata*), 당단풍나무(*Acer pseudosieboldianum*), 팔배나무(*Sorbus alnifolia*) 등의 수종들이 흉고직경은 작지만 많은 개체수로 생육하고 있어 총 임분밀도는 1,664 본/ha, 평균 흉고직경은  $9.0 \pm 14.8$  cm, 흉고단면적은 37.41 m<sup>2</sup>/ha로 나타났다.

토양은 편마암의 갈색산림토양이 발달했고(Kofpi, 2018), 모래 비율이 36.9%인 양토(Loam)이다(Kwon *et al.*, 2014). 토양의 미생물 활동과 식물의 영양소 흡수에 영향을 미치는 토양산도(pH)는 5.09이며, 장기간의 천이 단계를 거치면서 축적된 유기물로 인하여 질소농도는 우리나라 산림토양 A층의 질소농도 평균인 0.19% 보다 1.53배 높은 0.29%로 나타났다(Jeong *et al.*, 2002). 반대로 산림생태계에서 결핍이 흔한 것으로 알려진 유효인산은 6.8 mg/kg로 매우 낮게 나타났다. 이는 사토의 비율이 높아 인산의 흡착도가 낮고 급한 경사도와 많은 석력으로 인하여 유효인산의 용탈이 일어난 것으로 생각된다(Kwon *et al.*, 2014). 한편 인근 기상청(동두천)에서 2000년부터 측정된 이 지역의 10년간 연평균기온은 11.1 °C이며, 강수량은 1565.1 mm이다(KMA, 2018). 그러나 본 연구의 조사기간과 동시에 생태타워에서 국가농림기상센터에 의해 측정된 임분의 연평균기온과 연간누적강수량은 2015년에 각각 11.6 °C, 874.6 mm와 2016년에 각각 11.9 °C, 1116.0 mm로 과거 10년 보다 기온은 다소 높았고 강수량은 적게 나타났다.

### 2.2. 연구방법

#### 2.2.1. 낙엽의 수집

장마와 태풍 등에 의해 물리적으로 탈락하는 낙엽을 제외하고 생리적 노화에 의해 탈락하는 낙엽을 대상으로 하기 위하여 2015년과 2016년의 8월말부터 12월 중순까지의 기간에 최소 6일에서 최대 20일 간격으로 낙엽을 수거하였다. 낙엽의 수집은 입구 직경 60 cm (넓이 2826 cm<sup>2</sup>), 높이 60 cm의 원형 낙엽수거망(littertrap)을 이용하였고, 가능한 모든 수종의 낙엽이 낙엽수거망 내에 포착되도록 5 m 간격마다 36개의 낙엽수거망을 정방형(6 × 6)으로 설치하였다(Fig. 1). 회

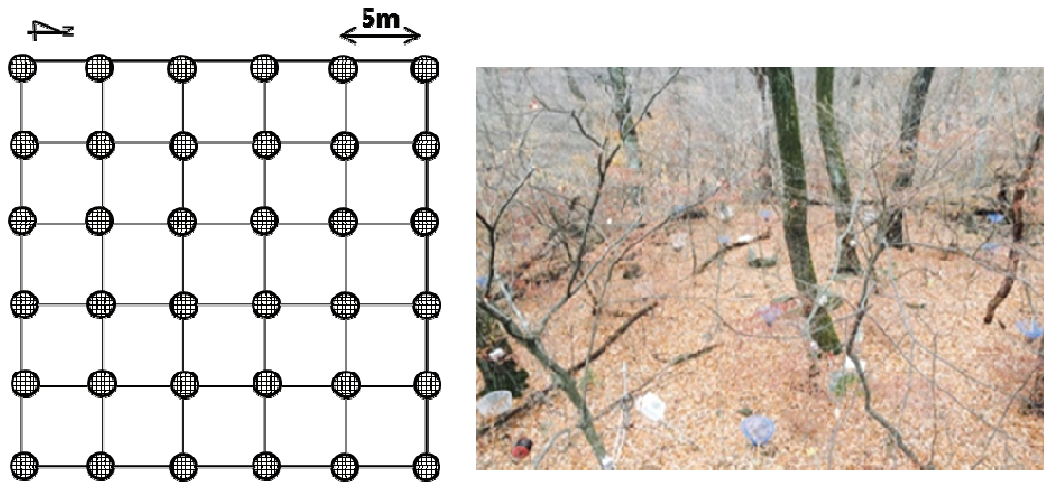


Fig. 1. A plan (left) and picture (right) of 36 litter-traps installed in GN.

수된 시료 중 가지, 수피, 종자 등을 제외하고 낙엽만을 대상으로 주요 수종에 따라 분류하였고, 분류 후 65 °C의 건조기에서 48시간 이상 건조시킨 후 건조량(g)을 측정하였다.

2.2.2. 낙엽 현상의 분석

낙엽 현상을 정량화하기 위하여 낙엽수거망 각각의 낙엽 누적 건조량을 Dixon (1976) 모델에 대입하여 추정하였다(Fig. 2). 다음의 Eq. 1으로 표현되는 모델은 낙엽의 특성을 정량적으로 비교할 수 있게 하는 모델로 시간에 따른 낙엽의 변화가 평균으로부터 같은 비율로 이루어진다고 가정된다.

$$W(t) = \frac{\text{Annual litter weight}}{1 + e^{\left(\frac{2.2}{T_{10}-50}\right)(T_{50}-t)}} \quad (\text{Eq. 1})$$

여기서 W(t)는 수집시기 마다 누적된 낙엽량(g), T10-50은 연간 낙엽량이 10%에서 50%가 되는 일수, T50은 연간 낙엽량이 50%가 되는 시점, t는 수집된 시점의 연간 일수이다. 즉, T10은 수종별 낙엽의 시점(Beginning Point), T50은 절정(Peak Point), T90은 종점(End Point)이며, 그러므로 T10-90은 낙엽이 지는 기간(Falling Duration)이다. 수종별 낙엽의 수집은 가을철에만 이루어졌지만, t가 0인 시점은 1월 1일을 기준으로 하였다.

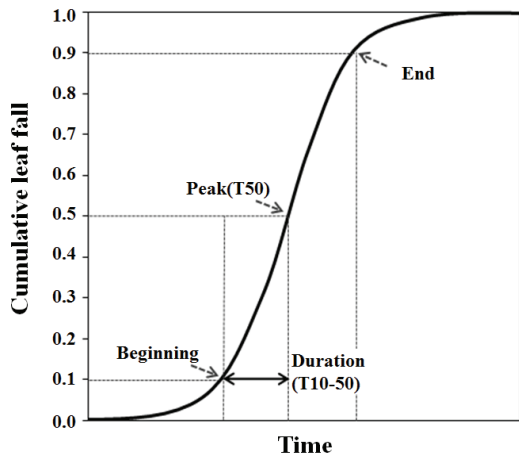


Fig. 2. Schematic representation of the Dixon model (1976).

2.2.3. 질소 재전류율

낙엽시기에 따른 양분 이용 효율은 상층의 우점 수종인 졸참나무와 서어나무를 대상으로 하였다. 질소의 재전류율은 수목 양분이용효율의 지표이며, 다음의 Eq. 2와 같이 생엽 질소농도와 낙엽 질소농도의 차를 생엽 양분농도로 나누어서 계산한다(Koike, 1988).

$$N \text{ resorption efficiency} = \frac{N_{live} - N_{dead}}{N_{live}} \quad (\text{Eq. 2})$$

여기서 N<sub>live</sub>는 잎이 완전히 자라고 다년생 기관으로 양분이 이동하기 전인 7월 초에 채취한 성숙한 생엽이다. 이때 졸참나무와 서어나무 상층의 1/2 높이 이상에서 생엽을 채취하기 위해서 생태타워에 인접한 각각

3그룹의 나무를 선정하여 생엽을 채취하였다. 또한  $N_{dead}$ 는 노화하여 탈락된 낙엽이며, 36개 낙엽수거망을 표준지내 배치에 따라 상·중·하로 12개씩 3개의 그룹으로 구분하여 그룹당 가장 많은 낙엽이 유입된 낙엽수거망의 낙엽을 분석하였다. 각각의 생엽과 낙엽 시료는 분쇄기로 분쇄한 후 원소분석기(US/Vario Max CN)를 이용하여 건식 산화법(Dumas Method)으로 질소를 측정하였고, 건조중량에 대한 백분율(%)로 분석값을 나타냈다.

#### 2.2.4. 통계분석

가을철 수종별 낙엽의 시점과 종점, 그리고 최대 탈락 시점을 결정하기 위한 식 1의 계수(T10-50, T50)를 도출하기 위하여, 36개의 낙엽수거망 마다 측정된 누적낙엽량의 자료를 경과일수에 따라 비선형회귀분석(non-linear regression analysis)을 실시하였다. 각 연도의 수종과 수집시기에 따른 질소 농도는 이원분산분석(two way ANOVA)을 실시하였고, 유의차가 나타날 경우 사후분석(Duncan)하였다. 모든 통계분석은 SPSS Version 24(IBM Inc., New York, NY, USA, 2016)를 사용하였다.

### III. 결과

#### 3.1. 수종별 낙엽 현상

2015년과 2016년에 광릉숲 낙엽활엽수림의 전체 낙엽은 각각 10월 7일과 10월 6일에 시작하였고 각각 39.8일과 44.8일 동안 탈락이 지속되었으며, 가장 많은 낙엽이 떨어진 날짜는 각각 10월 27일과 10월 28일로 연간 비슷한 계절 특성을 보였다(Table 1; Fig. 3 and Fig. 4). 낙엽이 절정인 시점(T50)은 상층의 서어나무가 10월 중순으로 빠르게 나타나는 경향을 보인 반면에 졸참나무는 두 해 모두 가장 늦은 시점인 11월 초에 나타났다. 또한 서어나무는 2015년과 2016년 낙엽 절정 시기의 차이가 약 0.8일로 적게 나타난 반면에 졸참나무는 약 5.4일의 차이를 보였다. 하층수종들의 낙엽 절정은 졸참나무와 서어나무 절정기 사이인 10월 말에 나타났고, 당단풍나무는 연간 차이가 약 7.4일로 가장 큰 차이를 보였다. 한편 낙엽 기간(T10-90)은 수종별, 연도별로 상당히 다르게 나타나 2015년에는 까치박달(40.8일), 당단풍나무(36.0일), 졸참나무(33.6일), 팔배나무(26.4일), 서어나무(20.0일), 2016년에는 졸참나무(31.8일), 까치박달(30.8일), 서어나무(29.6일), 당단풍나무(25.8일), 팔배나무(18.6일) 순으로 짧게 나타났다.

**Table 1.** Leaf fall phenology of each species in 2015 and 2016 respectively

Year	Species*	T10—50(days)	T50(days)	Beginning date**	Peak date**	Duration of leaf fall (days)
2015						
	<i>Q.s</i>	16.8	306.3	10/17	11/3	33.6
	<i>C.l</i>	10.0	291.1	10/9	10/19	20.0
	<i>C.c</i>	20.4	290.7	9/28	10/18	40.8
	<i>A.p</i>	18.0	300.0	10/10	10/28	36.0
	<i>S.a</i>	13.2	296.0	10/10	10/24	26.4
	Etc.	13.3	294.9	10/9	10/22	26.6
		19.9	299.8	10/7	10/27	39.8
2016						
	<i>Q.s</i>	15.9	311.7	10/22	11/7	31.8
	<i>C.l</i>	14.8	290.3	10/2	10/17	29.6
	<i>C.c</i>	15.4	296.4	10/8	10/23	30.8
	<i>A.p</i>	12.9	292.6	10/6	10/19	25.8
	<i>S.a</i>	9.3	299.8	10/17	10/26	18.6
	Etc.	13.5	296.5	10/10	10/23	27
		22.4	301.7	10/6	10/28	44.8

\* See abbreviations in Fig. 3. \*\* indicates Month/Day in each year.

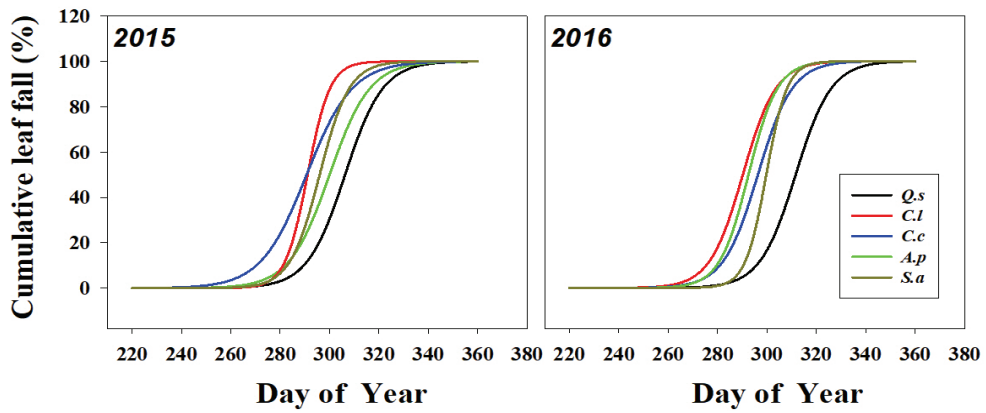


Fig. 3. Relationships of cumulative leaf fall among species. (Q.s : *Quercus serrata*, C.l : *Carpinus laxiflora*, C.c : *Carpinus cordata*, A.p : *Acer pseudosieboldianum*, S.a : *sorbus alnifolia*)

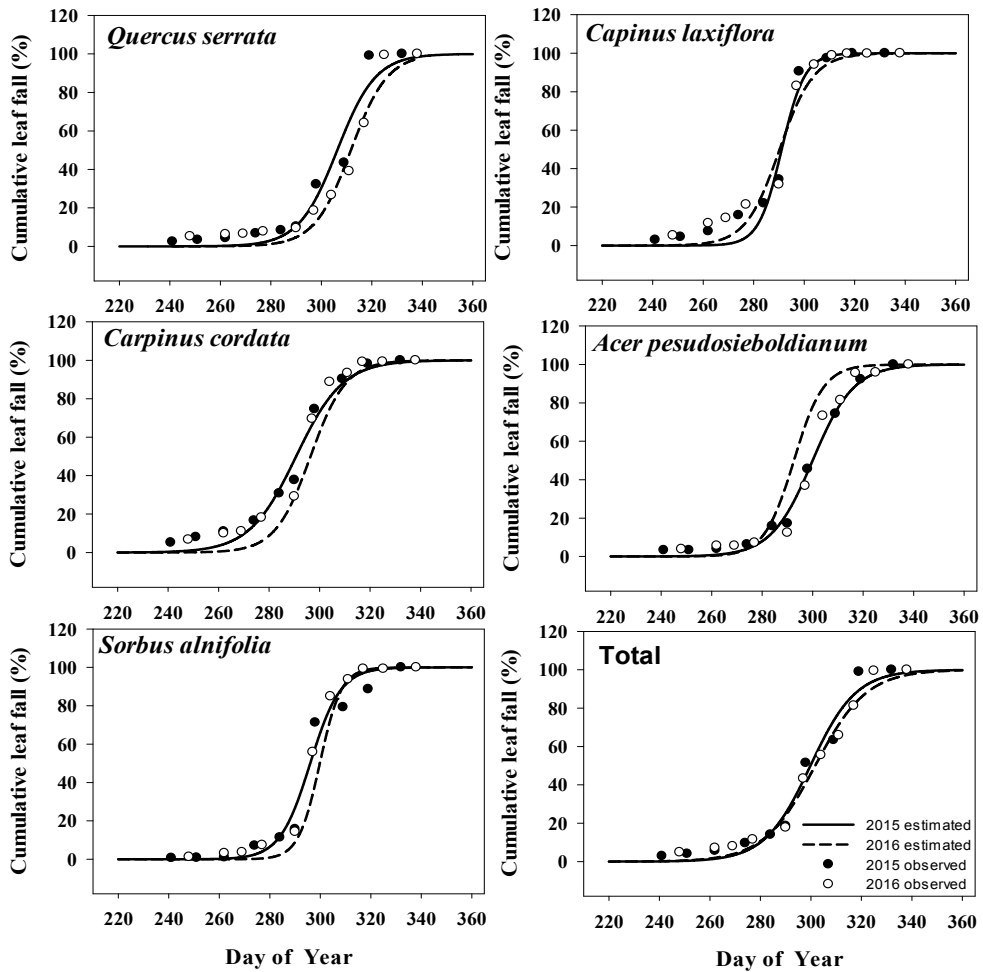


Fig. 4. Relationships of cumulative leaf fall between 2015 and 2016 in each species. Full line is 2015, and dashed line is 2016.

3.2. 질소 농도의 계절적 변화와 재전류율

상층수종인 졸참나무와 서어나무의 양분이용특성을 확인하기 위하여 이동성 양분인 잎의 질소농도를 비교했다(Fig. 5). 2015년과 2016년 잎이 완전히 자란 7월 말의 성숙한 잎의 질소농도(%)는 두 해 모두 졸참나무(각각  $1.59 \pm 0.09$ ,  $1.61 \pm 0.03$ )가 서어나무(각각  $1.79 \pm 0.05$ ,  $1.78 \pm 0.05$ ) 보다 유의하게 낮았으나 ( $p < 0.05$ ), 두 수종 모두 연간 차이는 없었다( $p > 0.05$ ). 낙엽의 질소농도는 각 연도(2015년, 2016년)에 수종, 수집시기 및 수종×수집시기에 따른 유의한 차이를 보였다( $p < 0.01$ ). 졸참나무 낙엽의 질소농도는 두 해 모두 9월 초에는 성숙한 생엽에서 보다 높았으나 약 1.2% 수준으로 감소 후에 일정해졌고, 낙엽이 본격적으로 시작되는 10월 중순에 다시 감소되었다. 서어나무의 경우에는 모든 기간 동안 생엽 보다 낙엽의 질소농도가 낮았으며, 2015년에는 낙엽이 더 이상 떨어지지 않을 때까지 지속적으로 질소농도가 감소하였지만,

2016년에는 9월 중순 이후부터 비교적 일정하게 유지되었다. 따라서 두 수종 모두 낙엽 지는 기간(T10-90)의 질소농도는 2016년이 전년도 보다 높게 나타났다.

7월 말의 성숙한 잎과 비교하여 두 해 모두 각 시점의 질소 농도는 감소하였고, 이는 낙엽기에 영구 조직으로 엽내 물질이 재흡수 된다는 기존의 연구 결과와 일치하는 것으로(Vitousek, 1982), 양분 재전류율은 시간에 따라 증가하는 경향을 보였다(Fig. 6). 시간에 따른 재전류율의 기울기는 졸참나무가 서어나무 보다 급했고, 두 수종 모두 연도에 관계없이 평행했는데, Y 절편은 2016년이 더 작게 나타났다. 따라서 2015년에 낙엽이 절정(T50)일 때 재전류율은 졸참나무  $0.53 \pm 0.03$ , 서어나무  $0.49 \pm 0.08$ 로 비슷한 수준이었으나

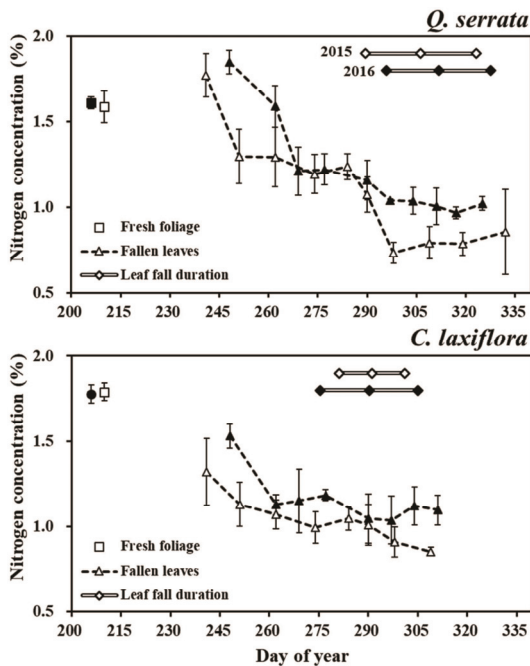


Fig. 5. Temporal changes of nitrogen (N) concentration in fresh foliage (square) and fallen leaves (triangle) of *Quercus serrata* and *Carpinus laxiflora* at 2015 (open) and 2016 (closed). Allows denote the day of 10%, 50% and 90% of leaf fall duration in 2015 (◇) and 2016 (◆) from each species (not included a dependent variable in here; Table 1).

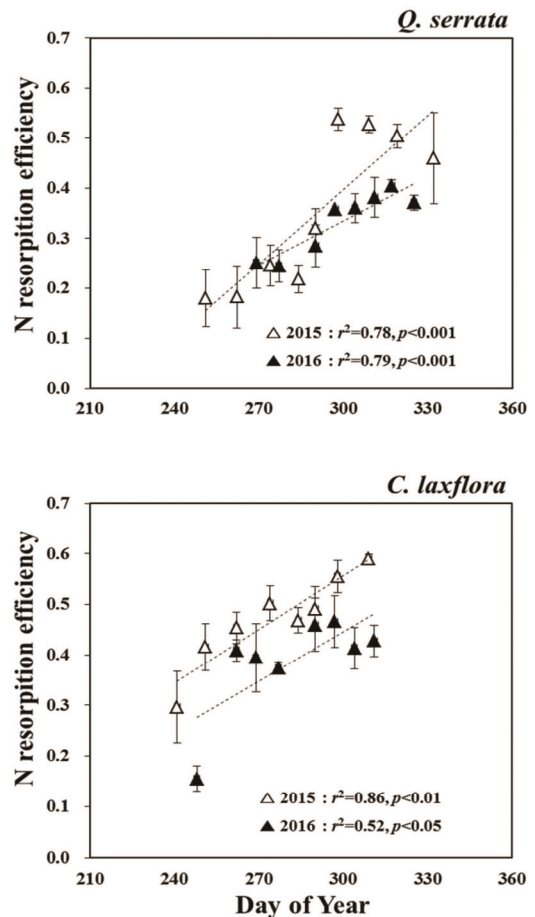
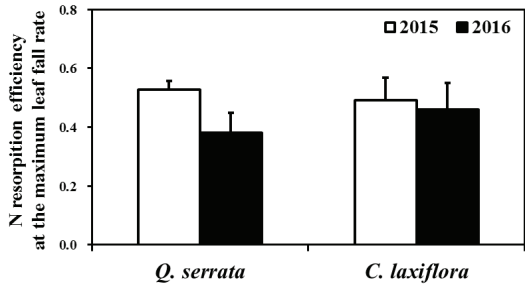


Fig. 6. Time—dependent variation of nitrogen (N) resorption efficiency of fallen leaves of *Quercus serrata* and *Carpinus laxiflora*. Data were fitted by linear regressions.





**Fig. 7.** Nitrogen (N) resorption efficiency of fallen leaves of *Quercus serrata* and *Carpinus laxiflora*. at the maximum leaf fall rate (T50).

( $p > 0.05$ ), 2016년에는 각각 27.7%, 6.5%씩 감소하여 각각  $0.38 \pm 0.07$ ,  $0.46 \pm 0.09$ 로 나타났다(Fig. 7).

#### IV. 고찰

본 연구에서 낙엽은 수종 간에 다른 경향을 보여 상층수종 중 서어나무가 가장 먼저 떨어지기 시작했고 졸참나무가 가장 늦게 떨어졌다(Fig. 3). 국내의 연구 사례가 부족하여 직접적인 비교는 불가능하지만, 일본 교토지역의 활엽수림에서도 졸참나무와 서어나무의 T50이 각각 309.1일과 301.9일로 나타나 두 수종 모두 하층에 생육하였음에도 졸참나무가 더 늦게 탈락되었다(Tateno *et al.*, 2005). 또한 광릉숲에서 채취한 종자로 파종한 낙엽수 유묘의 계절변화에서도 잎의 절반이 떨어진 시점은 졸참나무 286일, 서어나무 280일, 까치박달 283일로 동일한 토양과 광량 등의 조건에서도 졸참나무의 탈락시기가 늦게 나타나는 경향을 보였다(Hong *et al.*, 2018). 이는 참나무속(*Quercus*)의 수종들이 잎자루에 이탈층(abscission layer)이 부분적으로 발달하여 잎이 시들어도 가지에 달려있는 조위성(marcescent)의 특징을 보이기 때문이다(Berkley, 1931; Hishaw and Guard, 1949; Vila-Vicosa *et al.*, 2014). 따라서 조위성 수종인 졸참나무를 제외하고, 수고가 높은 상층 수종의 낙엽이 진 후 하층수종 낙엽의 절정(T50)이 나중에 나타나는 경향을 보였다. 미국 동부의 낙엽활엽수림에서도 하층에 침입한 매자나무가 상층보다 일찍 개엽하고 늦게까지 잎을 유지함으로써 부족한 광량에 순응하는 것으로 보고되었다(Xu *et al.*, 2007). 이는 늦은 가을에 상층목의 낙엽이 떨어지면서 임내로 유입되는 빛이 낮은 광도에 생육하던 하층수종들에게 광합성과 질소의 이용효율을 높일 수 있

는 기회를 제공하기 때문이다(Koike, 1988; Ellsworth and Reich, 1996; Gill *et al.* 1998; Kitaoka and Koike, 2005). 따라서 이 짧은 기간에 유입되는 빛을 효과적으로 이용하기 위한 전략으로 상층 수종들보다 하층수종의 낙엽이 늦게 지는 것으로 생각된다.

이와 같이 낙엽은 수종별로 고유의 탈락 특성이 다를 뿐만 아니라 잎이 지속된 기간의 환경변화에도 영향을 받기 때문에(Kramer *et al.*, 2000; Aikawa *et al.*, 2002), 기온, 강수량, 광주기, CO<sub>2</sub> 등의 환경변화에 따라 그 시기와 속도가 조절될 수 있다. 본 연구에서도 수종에 따라 낙엽의 절정이 앞당겨지거나 지연되는 등 수종별 연변화 경향이 다르게 나타났지만(Fig. 4), 본 연구가 1곳의 조사구에서 단기간에 실시되었기에 광릉숲 낙엽활엽수림의 낙엽 현상과 그 변화를 일반화하기에는 한계가 있다. 몇몇 연구에서는 온난화에 의한 기온 상승이 낙엽을 지연시키는 주요 요인이라고 보고되며(Samish, 1954; Vegis, 1964; Doi and Takahashi, 2008), 미국 동부의 낙엽 지연에 직접적인 영향을 미치는 것은 여름 최고기온부터 가을이 시작할 때까지의 기온 증가 때문이라고 분석되고 있다(Dragoni and Rahman, 2012). 반대로 심각한 가뭄은 낙엽을 조기에 탈락시키기도 하는데(Esudero and Del Arco, 1987), 예를 들면, 기온과 광합성 기간이 비교적 일정한 열대림의 낙엽수의 조기 낙엽은 건기에 수분의 추가적인 손실을 예방하기 위함이라고 알려져 있다(Reich and Borchert, 1984; Wright and Cornejo, 1990). 이러한 연구들과 같이 동일한 환경 조건에서도 수종마다 낙엽 현상이 다른 반응으로 변화할 수 있을 것으로 예상된다.

낙엽이 떨어지는 기간(T10-90)은 까치박달이 길게 나타나고 팔배나무가 짧게 나타나는 경향을 보였고(Fig. 3), 일본의 활엽혼효림 하층에 생육하는 졸참나무와 팔배나무의 낙엽 기간은 각각 25.0일과 34.2일로 본 연구와 비슷한 수준이었다(Tateno *et al.*, 2005). 지중해 연안에서는 비슷한 환경에 생육하는 참나무속 수종들도 낙엽 기간이 42일 - 113일로 큰 차이가 나타났는데, 잎이 떨어지는 속도가 각 수종 고유의 생리학적·해부학적 내부 형질의 차이에 큰 영향을 받기 때문이라고 보고된다(Dixon, 1976; Kikuzawa, 1983; Milla *et al.*, 2005). 뿐만 아니라 Del Arco *et al.*(1991)는 건조한 곳의 수종들이 잎을 천천히 탈락시키는 이유가 잎 표면의 수분증발을 줄이기 위함이라고 하였고, Wang *et al.*(2003)은 항상 수분이 충분하고 강수량의 변화가 없는 중국 남부의 망그로브(*Kandelia cande*)



숲에서 낙엽이 천천히 탈락하는 이유가 높은 염분에 의한 수분스트레스 때문이라고도 하였다.

한편, 수목이 생육하는 토양의 비옥도 등에 따라 다르지만 우리나라에 생육하는 수목의 생엽 질소농도는 굴참나무 1.76-2.31%, 신갈나무 1.72-2.17%, 당단풍나무 2.12%, 팔배나무 2.05% 수준이다(Son *et al.*, 2007). 온대 낙엽성 목본 95종의 평균 질소 농도는  $2.22 \pm 0.74\%$ 인데(Aerts, 1996), 이에 비하여 본 연구의 상층 수종인 졸참나무와 서어나무의 생엽 질소농도는 비교적 낮은 수준이었다. 또한 동일 연구지 하층의 까치박달 생엽의 질소농도( $2.22 \pm 0.04\%$ ; (Kwon *et al.*, 2014))과 비교하여 낮은 수준이었는데, 이는 잎내의 질소 분배가 수직 구조에 따른 광량의 차이에 영향을 많이 받기 때문이다(Kitaoka and Koike, 2005; Larcher, 2003). 낙엽의 질소농도는 지속적으로 감소하여 낙엽이 절정인 시점에 최소에 이르렀는데, 그 수준은 약 30년 전 조사된 광릉숲의 졸참나무 낙엽의 질소농도 1.0% (Park and Lee, 1980)나 강원도 중왕산의 신갈나무, 거제수나무, 음나무로 이루어진 낙엽활엽수림의 낙엽 질소농도 1.0%와 비슷한 수준이었다(Jung *et al.*, 2007). 이와 비교하였을 때 2015년의 졸참나무 낙엽의 질소농도(0.79%)는 상대적으로 낮은 수준이었다.

따라서 신선한 생엽과 낙엽의 질소 농도 차이로 계산한 재전류율은 시간에 따라 증가하여 졸참나무와 서어나무에서 각각 최대 53%와 59%까지 도달했다. 질소 재전류율은 토양 비옥도, 광환경, 수종 및 천이단계 등에 영향을 받는데(Kobe, 2005; Yan, 2013), 약 80% 수준까지도 재흡수 된다고 보고된다(Yasumura *et al.*, 2005; Salazar *et al.*, 2011). 또한 일반적으로 성숙한 생엽의 양분 농도가 높은 수종은 재전류율이 낮고, 생엽의 양분 농도가 낮으면 양분 손실을 최소화하기 위해 재전류율을 높이는 경향이 있다(Killingbeck, 1996; Wright and Westoby, 2003; Van Hees and Clerckx, 2003). 이러한 이유로 생엽의 양분 농도가 낮은 졸참나무와 서어나무의 재전류율이 생엽의 질소 농도가 높은 까치박달 재전류율(29.6%) 보다 높게 나타난 것으로 보인다(Kwon *et al.*, 2014). 특히 서어나무와 까치박달과 같은 천이 후기 계열 수종들은 비옥한 토양에 생육하며 상대적으로 재전류율이 낮게 나타나지만(Kitaoka and Koike, 2005; Yan *et al.*, 2006), 서어나무는 졸참나무 보다 높은 생엽의 양분함량과 까치박달 보다 높은 재전류율을 보였다(Fig. 5 and Fig. 6).

한편 낙엽의 시기나 속도, 그리고 그것의 변화는 재전류율에 영향을 미치는 원인 중 하나로 작용하는데, 예를 들면 조기에 탈락한 낙엽은 잎에서 얼마나 혹은 왜 양분을 이동시켜야 하는지를 파악하기 전인 불완전한 재흡수 상태에서 탈락하기 때문이다(Del Arco *et al.*, 1991). 따라서 수분이나 오존, 생물학적 스트레스 등에 의해 조기에 탈락한 잎에서는 재전류율이 감소되기도 한다(Killingbeck, 2004; Waddell, 2001; Kasurinen *et al.*, 2012). 본 연구에서는 강수량이 매우 적었던 2015년에 졸참나무의 낙엽의 시기가 앞당겨졌고 재전류율은 증가하여 질소농도가 낮은 낙엽이 유입되었다는 것을 의미하는데, 잎이 더 오래 달려있는 조위성 수종의 경우에는 다른 수종에 비하여 가뭄과 같은 수분스트레스에 반응하여 양분을 보존 할 수 있는 기회가 더 길게 주어지기 때문으로 생각된다. 한편, 낙엽 기간이 재전류율에 미치는 영향에 관한 연구에서 Del Arco *et al.*(1991)는 건조한 지역일수록 수분 수요를 줄이기 위해 점진적으로 낙엽이 떨어지는 수종이 분포하며, 이 수종들의 질소 재전류율은 대부분 낮게 나타났다고 하였다. 마찬가지로 지중해의 목본 11수종에 관한 연구에서도 낙엽이 천천히 떨어질수록 질소, 인, 칼륨의 재전류율이 감소하는 경향을 보였고, 특히 통계적 유의한 차이는 세포막에 위치하여 수분을 조절하는 칼륨의 경우에서만 나타났다(Milla *et al.*, 2005). 또한 다양한 수종이 공존하는 임분에서 수행한 일부 연구에서는 수종별 낙엽의 속도와 질소 재전류율의 양의 상관관계도 나타났다(Ninemets and Tamm, 2005). 잎이나 세포의 생리적·화학적 변화와 수목의 재전류율에 관한 영향의 증거는 불확실지만(Killingbeck, 2004), 환경 변화에 의해 탈락하는 잎의 낙엽 시기와 속도도 질소 이용효율에 영향을 미치는 몇몇 요인 중의 하나일 것이라고 생각된다.

## V. 결 론

우리나라 온대림의 대표적인 낙엽활엽수림이자 장기생태연구지인 광릉숲에서 수종별 낙엽의 수집으로 낙엽 시기와 속도를 정량화하고 낙엽의 질소동태와 재전류율을 측정하였다. 광릉숲의 낙엽은 10월 6일 - 7일경에 시작하여 약 40일 - 45일간 지속되었으며, 상층 수종인 서어나무가 하층 수종 보다 먼저 시작하는 것으로 나타났다. 본 연구에서는 많은 낙엽수거망을 이용해 짧은 주기로 낙엽을 수거함으로써 수종별 낙엽

현상을 정량화 하였지만, 단일 조사구에서 단기간의 연구를 실시하였기에 낙엽현상의 변화와 그에 따른 양분이용전략을 구명하기에는 한계가 있었다. 임분을 대표할 수 있는 낙엽 현상의 정량화를 위해서는 이러한 점들을 고려하여 다수의 조사구에 지형 및 식생에 따른 적정 수준의 낙엽수거망 수를 분석하고 배치해야 할 것이다. 이러한 방식으로 수종별 낙엽 현상을 지속적으로 정량화하고, 낙엽 전이나 떨어지는 동안의 기온과 강수량 등의 환경에 따른 영향을 분석한다면 수종별 반응 차이와 그에 따른 시계열 변화를 예측할 수 있을 것이며, 낙엽현상에 따른 양분이용전략을 구명할 수 있을 것이다. 또한 낙엽 현상의 종간 변이에 대한 이해는 다 수종이 공존하는 낙엽수림에서 위성영상에 의한 계절현상 연구의 불확실성을 줄이는데 기여할 수 있을 것으로 기대된다.

## 적 요

본 연구에서는 낙엽 현상을 정량화하는 모델을 적용하여 광릉숲 천연활엽수림에서 수종에 따른 낙엽의 시기와 속도를 추정하고, 이에 따른 상층 수종의 양분이용특성을 검토하였다. 낙엽은 2015년과 2016년의 가을에 36개의 낙엽수거망을 이용해 주기적으로 수집하였으며, 5개 수종으로 분류하여 측정한 건중량을 덕슨의 모델에 적용했다. 또한 수집시기마다 낙엽의 질소농도를 분석하여 재전류율을 산출하였다. 광릉숲의 낙엽은 10월 초에 시작하여 11월 중순까지 떨어졌는데, 수종에 따라 두 해에 다른 경향을 보였다. 평균적으로 낙엽이 절정인 시기는 상층의 서어나무가 먼저, 졸참나무가 가장 늦게 나타났고, 낙엽의 속도는 팔배나무가 최소 18.6일 동안 빠르게, 까치박달이 최대 40.8일 동안 천천히 나타났다. 한편 낙엽이 절정일 때 상층 수종의 질소 재전류율은 졸참나무 평균 0.45%, 서어나무 평균 0.48%로 나타났으며, 졸참나무의 재전류율은 강수량이 적었던 2015년에 높게 나타났다. 앞은 달려있던 기간의 기온, 강수량, 광주기, CO<sub>2</sub> 등의 환경변화에 영향을 받아 탈락되므로 낙엽 현상과 재전류율은 수종에 따라 연간 다른 경향의 차이를 보였다. 향후 낙엽수들의 계절현상을 정량화하고 여러 조건에 따라 비교·분석 한다면 기후변화에 의한 낙엽 시기와 속도의 조절이 수목의 생육 기간을 연장 혹은 단축할 지를 예측하고, 이것이 양분이용특성에 어떠한 영향을 미치는지를 구명할 수 있을 것이다.

## 감사의 글

본 연구는 산림청 연구과제 ‘온대북부 산림의 시계열 특성 분석 및 기후변화적응 관리기법 연구(과제번호 : S111212L120110)’와 강원대학교(관리번호 : 520160140)의 지원에 의하여 이루어진 것입니다.

## REFERENCES

- Aerts, R., 1996: Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: Are there general patterns? *Journal of Ecology*, 597-608.
- Abadia, A., E. Gil, F. Morales, L. Montañés, G. Montserrat, and J. Abadía, 1996: Marcescence and senescence in a submediterranean oak (*Quercus subpyrenaica*): Photosynthetic characteristics and nutrient composition. *Plant, Cell & Environment* **19**(6), 685-694.
- Aikawa, T., R. Tatenno, and H. Takeda, 2002: Leaf phenology along a slope in a cool temperate deciduous forest. Forest Research, Kyoto University (Japan).
- Berkley, E. E., 1931: Marcescent leaves of certain species of *Quercus*. *Botanical Gazette* **92**(1), 85-93.
- Choi, C. H., S. G. Jung, and K. H. Park, 2016: Analyzing relationship between satellite-based plant phenology and temperature. *Journal of the Korean Association of Geographic Information Studies* **19**(1), 30-42. (in Korean with English abstract)
- Curtis, P. S., P. J. Hanson, P. Bolstad, C. Barford, J. Randolph, H. Schmid, and K. B. Wilson, 2002: Biometric and eddy-covariance based estimates of annual carbon storage in five eastern North American deciduous forests. *Agricultural and Forest Meteorology* **113**(1-4), 3-19.
- Del Arco, J. M., A. Escudero, and M. V. Garrido, 1991: Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves. *Ecology* **72**(2), 701-708.
- Doi, H., and M. Takahashi, 2008: Latitudinal patterns in the phenological responses of leaf colouring and leaf fall to climate change in japan. *Global Ecology and Biogeography* **17**(4), 556-561.
- Dragoni, D., and A. F. Rahman, 2012: Trends in fall phenology across the deciduous forests of the eastern USA. *Agricultural and Forest Meteorology* **157**, 96-105.
- Dixon, K., 1976: Analysis of seasonal leaf fall in north temperate deciduous forests. *Oikos*, 300-306.
- Ellsworth, D., and P. Reich, 1996: Photosynthesis and

- leaf nitrogen of amazonian rain forest trees along a secondary succession. *Ecology* **77**, 581-594.
- Escudero, A., and J. Del Arco, 1987: Ecological significance of the phenology of leaf abscission. *Oikos*, 11-14.
- Fracheboud, Y., V. Luquez, L. Bjorken, A. Sjodin, H. Tuominen, and S. Jansson, 2009: The control of autumn senescence in european aspen. *Plant Physiology* **149**(4), 1982-1991.
- Fisher, J. I., A. D. Richardson, and J. F. Mustard, 2007: Phenology model from surface meteorology does not capture satellite-based greenup estimations. *Global Change Biology* **13** (3), 707-721
- Gill, D. S., J. S. Amthor, and F. H. Bormann, 1998: Leaf phenology, photosynthesis, and the persistence of saplings and shrubs in a mature northern hardwood forest. *Tree Physiology* **18**, 281-289.
- Hong Y., S. Lee, S. Lee, E. Lee, E. Kim, H. Park, H. Jeong, and Y. You, 2018: The phenological responses of leaf of deciduous woody species to base temperature maintenance. *Korean Journal of Ecology and Environment* **51**(4), 259-267. (in Korean with English abstract)
- Hoshaw, R. W., and A. T. Guard, 1949: Abscission of marcescent leaves of *Quercus palustris* and *Q. coccinea*. *Botanical Gazette* **110**(4), 587-593.
- Ibáñez, I., R. B. Primack, A. J. Miller-Rushing, E. Ellwood, H. Higuchi, S. D. Lee, H. Kobori, and J. A. Silander, 2010: Forecasting phenology under global warming. *Biological Sciences* **365**(1555), 3247-3260.
- Inagaki, Y., A. Sakai, S. Kuramoto, E. Kodani, T. Yamada, and T. Kawasaki, 2008: Inter annual variations of leaf-fall phenology and leaf-litter nitrogen concentration in a hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa* Endlicher) stand. *Ecological Research* **23**(6), 965-972.
- Inagaki, Y., S. Okuda, A. Sakai, A. Nakanishi, S. Shibata, and H. Fukata, 2010: Leaf-litter nitrogen concentration in hinoki cypress forests in relation to the time of leaf fall under different climatic conditions in japan. *Ecological Research* **25**(2), 429-438.
- Isaacson, B. N., S. P. Serbin, and P. A. Townsend, 2012: Detection of relative differences in phenology of forest species using landsat and MODIS. *Landscape Ecology* **27**(4), 529-543.
- Jeong, J. H., K. S. Koo, C. H. Lee, and C. S. Kim, 2002: Physio-chemical properties of Korean forest soils by regions. *Journal Korean Forest Society* **91**, 694-700. (in Korean with English abstract)
- Jeong, S., C. HO, H. GIM, and M. E. Brown, 2011: Phenology shifts at start vs. end of growing season in temperate vegetation over the northern hemisphere for the period 1982-2008. *Global Change Biology* **17**(7), 2385-2399.
- Jo, H. K., and T. W. Ahn, 2008: Differences in phenological phases of plants subsequent to microclimate change. *Korean Journal of Environment and Ecology* **22**(3), 221-229. (in Korean with English abstract)
- Jung M. H., D. K. Lee, T. W. Um, Y. S. Kim, K. C. Kwon, and K. H. Jung, 2008: Effects of thinning on nutrient input by rainfall and litterfall in natural hardwood forest at Mt. Joongwang, Gangwon-do. *Korean Journal of Soil Science and Fertilizer* **41**(1), 1-8. (in Korean with English abstract)
- Kasurinen, A., C. Biasi, T. Holopainen, M. Rousi, M. Mäenpää, and E. Oksanen, 2012: Interactive effects of elevated ozone and temperature on carbon allocation of silver birch (*Betula pendula*) genotypes in an open-air field exposure. *Tree Physiology* **32**(6), 737-751.
- Kikuzawa, K., 1983: Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 1. tall trees. *Canadian Journal of Botany* **61**(8), 2133-2139.
- Killingbeck, K. T., 1996: Nutrients in senesced leaves: Keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology* **77**(6), 1716-1727.
- Killingbeck, K. T., 2004: Nutrient resorption, plant cell death processes. *Elsevier*, 215-226.
- Kim, H. J., J. K. Hong, S. C. Kim, S. H. Oh, and J. H. Kim, 2011: Plant phenology of threatened species for climate change in sub-alpine zone of Korea-especially on the summit area of Mt. Deogyusan. *Korean Journal of Plant Resources* **24**(5), 549-556. (in Korean with English abstract)
- Kim, J. H. 2004: *One hundred years of ecology in Korea*. Seoul University Press, Seoul, Korea, 179pp.
- Kim, N. S., Y. C. Cho, S. H. Oh, H. J. Kwon, and G. S. Kim, 2014: A phenology modelling using MODIS time series data in South Korea. *Korean Journal of Ecology and Environment*, 47pp. (in Korean with English abstract)
- Kitaoka, S., and T. Koike, 2005: Seasonal and yearly variations in light use and nitrogen use by seedlings of four deciduous broad-leaved tree species invading larch plantations. *Tree Physiology* **25**(4), 467-475.
- KMA (Korea Meteorological Administration), 2018: <https://data.kma.go.kr>
- Kobe, R. K., C. A. Lepczyk, and M. Iyer, 2005: Resorption efficiency decreases with increasing green leaf nutrients in a global data set. *Ecology* **86**(10), 2780-2792.

- Kofpi, 2018: [http://map.forest.go.kr/forest/?systype=map Search&searchOption=stock](http://map.forest.go.kr/forest/?systype=map&Search&searchOption=stock)
- Koike, T., 1988: Leaf structure and photosynthetic performance as related to the forest succession of deciduous Broad-Leaved Trees I. *Plant Species Biology* **3**(2), 77-87.
- Koike, T., 1990: Autumn coloring, photosynthetic performance and leaf development of deciduous broad-leaved trees in relation to forest succession. *Tree Physiology* **7**, 21-32.
- Korner, C., and D. Basler, 2010. Plant science: phenology under global warming. *Science* **327**(5972), 1461-1462.
- Kramer, K., I. Leinonen, and D. Loustau, 2000: The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and mediterranean forests ecosystems. An overview. *International Journal of Biometeorology* **44**(2), 67-75.
- Kwon, B., N. J. Heo, H. Y. Shin, H. S. Kim, P. S. Park, and M. J. Yi, 2014: Nutrient use strategy of *Carpinus cordata* saplings growing under different forest stand conditions. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology* **16**(3), 188-196. (in Korean with English abstract)
- Kwon B., J. H. Jeon, H. S. Kim, and M. J. Yi, 2016: Estimation of specific leaf area index using direct method by leaf litter in Gwangneung, mt. Taewha and mt. Gariwang. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology* **18**(1), 1-18. (in Korean with English abstract)
- Larcher, W., 2003: *Physiological plant ecology: Ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Springer Science & Business Media.
- Lee, B., E. Kim, J. Lee, J. M. Chung, and J. H. Lim, 2018: Detecting phenology using MODIS vegetation indices and forest type map in South Korea. *Korean Journal of Remote Sensing* **34**(2), 267-282. (in Korean with English abstract)
- Lee, K. M., W. T. Kwon, and S. H. Lee, 2009: A study on plant phenological trends in South Korea. *Journal of the Korean association of regional geographers* **15**(3), 337-350. (in Korean with English abstract)
- Menzel, A., 2000: Trends in phenological phases in Europe between 1951 and 1996. *International journal of biometeorology* **44**, 76-81.
- Milla, R., P. Castro-Diez, M. Maestro-Martínez, and G. Montserrat-Martí, 2005: Does the gradualness of leaf shedding govern nutrient resorption from senescing leaves in mediterranean woody plants? *Plant and Soil* **278**, 303-313.
- Niinemets, U., and U. Tamm, 2005: Species differences in timing of leaf fall and foliage chemistry modify nutrient resorption efficiency in deciduous temperate forest stands. *Tree Physiology* **25**(8), 1001-1014.
- Park, B. K., and I. S. Lee, 1980: Effects of habitat and nutrient content of leaves on the Litter decomposition of *Larix kaempferi* and *Quercus serrata* at Kwangnung. *Journal of Plant Biology* **23**(2), 45-48. (in Korean with English abstract)
- Pedersen, L. B., and J. Bille-Hansen, 1999: A comparison of litterfall and element fluxes in even aged norway spruce, sitka spruce and beech stands in denmark. *Forest Ecology and Management* **114**(1), 55-70.
- Reich, P. B., and R. Borchert, 1984: Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *The Journal of Ecology*, 61-74.
- Salazar, S., L. Sánchez, P. Galindo, and I. Santa-Regina, 2011: N and P resorption efficiency and proficiency from leaves under different forest management systems of deciduous woody species. *Journal of Engineering and Technology Research* **3**(14), 388-397.
- Santa Regina, I., and T. Tarazona, 2001: Nutrient cycling in a natural beech forest and adjacent planted pine in northern Spain. *Forestry* **74**(1), 11-28.
- Samish, R. M., 1954: Dormancy in woody plants. *Annual review of plant physiology* **5**, 183-204.
- Seo, D., H. Jung, J. W. Kang, Y. Hong, H. Kim, H. Mun, Y. Chae, Y. Kim, M. Lim, and J. K. Kim, 2015: A study on phenology of *Pinus densiflora* in the Baekdudaegan area. *Journal of Agriculture and Life Sciences* **49**(6), 121-132. (in Korean with English abstract)
- Son, Y., D. Kim, I. Park, M. J. Yi, and H. Jin, 2007: Production and nutrient cycling of oak forests in Korea: A case study of *Quercus mongolica* and *Q. variabilis* stands. Kangwon National University. (in Korean with English abstract)
- Staelens, J., L. Nachtergale, A. De Schrijver, M. Vanhellemont, K. Wuyts, and K. Verheyen, 2011: Spatio-temporal litterfall dynamics in a 60-year-old mixed deciduous forest. *Annals of Forest Science* **68**(1), 89-98.
- Tateno, R., T. Aikawa, and H. Takeda, 2005: Leaf-fall phenology along a topography-mediated environmental gradient in a cool—temperate deciduous broad-leaved forest in japan. *Journal of Forest Research* **10**(4), 269-274.
- Yu, H., E. Luedeling, and J. Xu, 2010: Winter and spring warming result in delayed spring phenology on the tibetan plateau. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **107**(51), 22151-22156.
- Van Hees, A., and A. Clercx, 2003: Shading and root-

- shoot relations in saplings of silver birch, pedunculate oak and beech. *Forest Ecology and Management* **176**(1), 439-448.
- Vegis A., 1964: Dormancy in higher plants. *Annual review of plant physiology* **15**, 185-224.
- Vila-Viçosa, C., F. Vázquez, C. Meireles, and C. Pinto-Gomes, 2014: Taxonomic peculiarities of marcescent Oaks (*Quercus*, *Fagaceae*) in southern Portugal. *Lazaroa* **35**, 139-153.
- Vitousek, P., 1982: Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *American Naturalist* **119**(4), 553-572.
- Waddell, K. J., C. W. Fox, K. D. White, and T. A. Mousseau, 2001: Leaf abscission phenology of a scrub oak: Consequences for growth and survivorship of a leaf mining beetle. *Oecologia* **127**(2), 251-258.
- Wang, W., M. Wang, and P. Lin, 2003: Seasonal changes in element contents in mangrove element retranslocation during leaf senescence. *Plant and Soil* **252**(2), 187-193.
- Walther, G. R., E. Poset, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J. M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, and F. Bairlein, 2002: Ecological responses to recent climate change. *Nature* **461**, 389-395.
- Way, D. A., 2011: Tree phenology responses to warming: Spring forward, fall back? *Tree Physiology* **31**(5), 469-471.
- Wright, S. J., and F. H. Cornejo, 1990: Seasonal drought and leaf fall in a tropical forest. *Ecology* **71**(3), 1165-1175.
- Wright, I., and M. Westoby, 2003: Nutrient concentration, resorption and lifespan: Leaf traits of australian sclerophyll species. *Functional Ecology* **17**(1), 10-19.
- Xiao, J., Q. Zhuang, B. E. Law, D. D. Baldocchi, J. Chen, A. D. Richardson, J. M. Melillo, K. J. Davis, D. Y. Hollinger, and S. Wharton, 2011: Assessing net ecosystem carbon exchange of US terrestrial ecosystems by integrating eddy covariance flux measurements and satellite observations. *Agricultural and Forest Meteorology* **151**(1), 60-69.
- Xu, C. Y., K. L. Griffin, and W. S. F. Schuster, 2007: Leaf phenology and seasonal variation of photosynthesis of invasive *Berberis thunbergii* (Japanese barberry) and two co-occurring native understory shrubs in a northeastern United States deciduous forest. *Oecologia* **154**(1), 11-21.
- Yan, E., X. Wang, and J. Huang, 2006: Shifts in plant nutrient use strategies under secondary forest succession. *Plant and Soil* **289**(1-2), 187-197.
- Yan, E., X. Yang, S. X. Chang, and X. Wang, 2013: Plant trait-species abundance relationships vary with environmental properties in subtropical forests in eastern china. *PloS One* **8**(4), e61113.
- Yasumura, Y., Y. Onoda, K. Hikosaka, and T. Hirose, 2005: Nitrogen resorption from leaves under different growth irradiance in three deciduous woody species. *Plant Ecology* **178**(1), 29-37.
- Yi, K., J. T. Maxwell, M. K. Wenzel, D. T. Roman, P. E. Sauer, R. P. Phillips, and K. A. Novick, 2019: Linking variation in intrinsic water-use efficiency to isohydricity: A comparison at multiple spatiotemporal scales. *New Phytologist* **221**(1), 195-208.