

천연림의 수종 대체 작용 모델에 의한 산림천이 경향 분석¹

김 지 홍²

The Analysis of Forest Successional Trend by Species Replacement Model in the Natural Forest¹

Ji-Hong Kim²

요 약

본 연구는 점봉산 일대 천연활엽수림에서 산림 천이 경향과 잠재 산림 식생을 검토 분석한 것이다. 106개의 20m×20m 정방형 표본구를 설치하여 중·상층목의 아래에서 생육하는 하·중층목에 의해서 세대 교체되는 과정을 바탕으로 천이 경향을 평가하였다. 조사 대상 산림의 천이 경향 분석은 Markov chain의 수학적 이론에서 변형된 추이 행렬 모델을 사용하였다. 본 연구 결과가 시사하는 바는 조사 산림은 천이의 중간 단계에 있으며, 수종 구성상 극성상림에 도달하려면 500년 이상의 기간이 소요될 것으로 나타났다. 현재 42.6%와 8.1%의 높은 상대밀도를 유지하고 있는 신갈나무와 옻나무는 극성상의 안정상태가 되면 각각 13.3%와 0.5% 이하로 수종 구성비율이 감소하리라 예상된다. 반면에 전나무, 고로쇠나무, 물푸레나무, 피나무, 당단풍의 구성 비율은 증가할 것으로 사료된다. 미래 수종 구성 비율의 증감은 내음성 지수를 바탕으로 연구 모델을 검토한 결과와 대체로 일치하였다. 추이행렬 모델의 실제 상황에 대한 적용성을 평가하기 위하여 연구 모델의 가정과 민감도 역시 고찰하였다. 전반적인 연구 결과가 지적하는 바에 의하면 조사 산림의 현재 생태적 동태는 인간에 의한 방해와 교란이 있는 후 천이가 진행 중임을 반영한다.

ABSTRACT

The successional status and potential natural vegetation were examined in the natural deciduous forest in Mt. Chombong area. The examination was based on the subsequent process of generation replacement by understory saplings for the dominant canopy trees within 106 20m×20m square sample plots. The transition matrix model, which was modified from mathematical theory of Markov chain, was employed to analyze the successional status of the study forest. The model suggests that study forest is still seral, and

1. 접수 2003년 12월 20일 Received on December 20, 2003

2. 강원대학교 산림과학대학 산림경영조경학부 College of Forest Sciences, Kangwon National University, Chuncheon 200-701, Korea. kimjh@kangwon.ac.kr

* 이 논문은 강원대학교 연구년 교수 연구비에 의하여 연구되었음.

it is considered to be more than 500 years away from the steady state or climax in terms of species composition. The simulations predict a remarkable decrease in the proportion of species composition of the present dominant: *Quercus mongolica* and *Kalopanax pictus* from current 42.6% and 8.1% to less than 13.3% and 0.5%, respectively, at the steady state. On the contrary, the proportions of *Abies holophylla*, *Acer mono*, *Fraxinus mandshurica*, *Tilia amurensis*, and *Acer pseudo-sieboldianum* will increase at the steady state. The change of predicted composition ratio was generally coincide with the result of tolerance index to be compared with the study model. The hypothesis and sensitivity of the model were also discussed to evaluate the applicability to the real situation. The overall results indicated that the present dynamics of the forest must reflect the seral state due to previous disturbance mainly by human related interference.

Keywords : Forest succession, Deciduous forest, Markov chain, Succession model, Climax forest

서론

시간이 지남에 따라서 생물상을 이루고 있는 종 구성의 변화는 모든 생태계의 기본적인 속성이다. 고등생물이 존재하지 않는 암석지나 사구 등에는 하등식물부터 터를 잡고 유기물을 축적하기 시작하여 그 지역의 기후와 결부된 식생을 형성하며, 인위적으로 혹은 자연적인 위해 요인에 의해서 황폐된 산림은 원래 상태로 복귀하는 과정을 밟는다. 이러한 자연적인 식생 형성과 산림의 재생 기능은 遷移라고 하는 연속적인 단계를 거쳐서 진행된다. 어떤 주어진 산림생태계에서 현재의 식생은 시간이 지나면서 주위의 미세환경을 변화시키고 자신은 이 변화된 환경에서의 경쟁력이 약화됨으로서 다른 식생에 의해서 대치된다.

식생 대치의 과정을 밟는 과정에서 변화의 정도와 속도는 특정 생물상을 둘러싼 물리적·생물적 환경과 천이계열(sere)의 종류에 따라서 다양한 차이를 나타낸다. 지구상의 대부분 지역에서는 천이에 의한 생물상의 변화가 무한히 계속되는 것은 아니며, 변화의 속도가 극도로 둔화되거나 혹은 오랜 기간 동안 생물상 구성상의 변화가 거의 없는 군집으로 발달한

다. 이러한 상대적으로 안정된 마지막 천이계열이 상당 기간 계속되는 군집을 일컬어 극상 군집(climax community)이라고 한다. 산림천이는 그 지역의 특징적인 선구종의 침입에 의해서 시작되며, 한 단계에서 번성한 수종들이 후대 수종들에게 자리 물림을 계속함으로써 임분의 종 구성상에 변화가 일어나고 궁극적으로는 종 구성의 변화가 거의 없어지는 극상림(climax forest)에 도달한다.

그러나 이러한 천이의 과정은 수천년 혹은 수백년의 오랜 기간 동안 진행되고 물리적·생물학적 환경요인에 따라서 천이 과정상 변이가 매우 다양하므로 일률적이고 단편적인 이론이나 방법에 의해서 해석하기에는 충분하지 못한 경우가 대부분이다. 산림천이는 시간이 경과함으로써 야기되는 산림군집의 구조상의 변화이기 때문에 과거에는 오랜 세월을 두고 반복적인 조사나 혹은 보다 진행된 군집과의 비교를 통하여 연구되어 왔다. 그러나 이러한 방법들은 실험 계획상 시간적이며 공간적인 어려움으로 인하여 기대한 만큼의 결과를 얻지 못하는 경우가 많을 뿐만 아니라 종래의 군집대 군집을 기본으로 하던 천이의 연구가 임목의 대치 작용에 의한 수종 구성상의 양상

을 분석하는 방향으로 진전을 보게 되었다. 즉 산림천이는 특정한 천이단계에서 가장 잘 적응된 수종들의 생존과 생장의 결과라는 관점이다. 이러한 가설을 바탕으로, 수학적이며 통계학적 방법들이 이용된 simulation 을 통한 모델을 개발하여 천이의 진척 상황을 분석하는 연구가 많이 성행하게 되었고, 객관적인 분석이란 면에서 광범위하게 받아들여지고 있다.

현재 우리나라 산림의 많은 면적을 차지하고 주위에서 흔히 접할 수 있는 참나무류와 소나무를 주요 구성 요소로 하는 천연림은 오랫동안 인간의 간섭과 방해로 인한 이차림으로 사료된다. 이와 같은 산림은 천이의 초기 내지는 중간단계 혹은 방해받은 산림토양의 변형과 결부된 아극상림(subclimax forest)으로 추정되어, 이들의 잠재 산림식생과 천이의 경향을 분석하기 위해서는 국소적으로 남아있는 유존군락(relict community)과의 비교나 혹은 수학적인 simulation을 통하여 가능할 것이다.

전통적인 천이의 개념은 일찍이 Cowles(1899), Clements(1916), Weaver와 Clements (1938)등에 의해서 정립되었으며, Odum(1969)은 인간과 자연과의 관계에서 천이의 원리를 중요시 하였고, 현대 산업 사회가 겪고 있는 환경 위기를 극복하기 위해서는 천이의 개념을 도입함으로써 가능하다고 역설하였다. 짧은 생태학의 역사에도 불구하고 수많은 학자들에 의해서 천이의 개념은 정리되고 검토되어 왔으며, 근래에는 West et al(1981), Shugart(1984), Kimmins(1997) 등이 산림천이의 이론적이며 실제 응용적인 면들을 집대성하였다. 그리고 Jeffers(1988), Botkin(1993) 등이 수학과 통계학을 이용한 천이 모델 개발에 관한 종합적인 연구를 하였다.

우리나라에서 산림천이의 연구는 역사가 오래지 않아 여러 가지 면에서 초보적인 단계에 있다. 산림 군집 생태 연구에서 부분적으로 산림천이에 대한 현상과 과정을 다룬 연구를 찾아 볼 수 있을 정도이다. 본격적인 산림천이 연구에 대해서는, 김지홍(1992)이 오대산에서

추이행렬 모델을 이용하여 전나무-활엽수 혼효림의 천이 경향을 분석한 바 있고, 이원섭(1999)은 점봉산 활엽수림에서 지형적인 위치(계곡, 산복, 능선)에 따른 산림천이 경향의 차이점을 연구한 바 있다.

본 연구는 수종 대치 작용 모델을 이용하여 우리나라 천연림에 대한 천이 경향을 분석하고자 하는 것에 기본적인 목적이 있다. 연구 대상 산림이 극상에 도달되어 있다는 가설을 검증하고, 극상에 도달되어 있지 않을 경우에는 현재 천이 단계를 판단하고 인위적 혹은 자연적 교란의 범위와 정도를 파악하였다. 천연림의 천이 경향을 분석함으로써 잠재 산림식생을 추정하고, 산림의 생태적 성숙도와 건전도를 평가하는 등의 실제 응용적인 측면으로 전개될 수 있을 것이다. 이러한 기초 생태학 개념의 응용은 현대 산업사회가 안고 있는 환경 보존과 생태계 안정성 유지를 도모하는 합리적인 국토 이용 계획 수립을 위하여 대단히 필요한 연구가 될 것이다.

자료 및 방법

본 연구는 연구 목적에 부합되고 인간에 의한 교란을 거의 받지 않은 점봉산 일대 천연 활엽수림에서 항공사진을 참고로 하여 현지 답사를 통하여 연구 대상 산림을 결정하였다.

대상 산림 속성과 입지 조건을 감안하고 인위적인 교란이 없이 임분의 수직적 구조가 잘 발달되었다고 판단되는 지역에서 20m×20m 정방형 표본구를 106개 설치하여 식생조사를 실시하였다. 교목을 대상으로, 임분의 최상층을 점유하고 있는 부분을 상층으로, 상층 임판 아래 피압되어 있는 부분을 중층으로, 수고가 2m이하인 수목을 하층으로 구분하여 수종을 식별하고, 흉고직경, 수고, 수관폭, 살아있는 수관의 높이를 실측하여 분석 자료로 삼았다.

수학적인 model을 적용할 경우, 천이의 경로가 식물종의 확률적인 대치작용에 의한 결과라는 것이 기본 개념이다. 산림군집내의 각

임목들은 동일 수종의 다른 개체에 의해서 대치될 때, 혹은 다른 수종의 서식처 탈취에 대한 자리물림을 할 때, 어떤 정해진 확률로써 이러한 현상이 일어난다는 것이다. 이 확률은 상층 우세목과 하층 후계목들과의 관계에서 설정된다. 산림천이의 과정은 이러한 추이확률을 행렬과 해당 임분의 현재 수종 구성 상태에 의해서 결정될 것이며, 산림에 대한 교란작용이 배제될 경우 군집의 수종구성비율은 궁극적으로는 변하지 않는 "안정상태(steady state)"로 수렴할 것이다. 이와 같은 개념을 바탕으로, 연구 대상 산림의 천이 단계를 분석하였다.

각 중·상층목 수종 아래에서 생육하는 하·중층목의 개체수를 수종별로 정리하여, 중·상층목이 하·중층목 수종별로 대치될 가능성을 가늠하는 추이확률(transition probability)을 계산하였다. 결과적으로, 상층 임관을 점유하고 있는 수종 i 는 그 수목 아래에서 생육하는 수종 j 들에 의해서 계산된 추이확률로써 반복하여 대치될 것이라는 이론적 방법을 채택하였다.

추이확률을 산출하는 공식은 다음과 같다.

$$P_{ij} = \frac{S_j}{\sum_{i=1}^n S_i}$$

P_{ij} : 상층목 i 가 고사한 후, i 수종이 j 수종으로 대치될 추이 확률.

n : 하층 수종수 (=상층 수종수)

$\sum_{i=1}^n S_i$: i 수종 아래 생육하는 모든 수종의 총하층목수

S_j : i 수종 아래 생육하는 j 수종의 하층목수

위에서 산출된 추이확률을 적용하여 미래 임분의 수종 구성 비율을 산출하는 공식은 다음과 같다.

$$N_j(t+1) = \sum_{i=1}^n N_i(t) P_{ij}$$

$N_j(t+1)$: 세대 $t+1$ 에서 j 수종의 상층 구성 비율

$N_i(t)$: 세대 t 에서 i 수종의 상층 구성 비율

P_{ij} : 상층목 i 가 고사한 후, i 수종이 j 수종으로 대치될 추이 확률

n : 상층 수종수 (=하층 수종수)

상기와 같은 방법으로, 현재 생육하고 있는 상층 임목의 수종구성(세대 0)을 바탕으로 다음세대(세대 1)로 교체되는 이론적인 수종구성 상태를 추정하고, 세대 1을 바탕으로 세대 2를 예측하는 등과 같은 방법을 반복하여 추정된 결과로써 세대 $n+1$ 까지의 수종구성을 예측하였다. 이러한 연쇄 계산의 결과는 세대가 거듭되면서 궁극적으로 수종구성 비율상에 변화가 없어지는 안정상태에 도달하리라는 가정이다. 조사대상 산림의 현재 수종구성과 미래에 변화할 수종구성의 양상을 검토함으로써 현재 산림의 천이 경향을 분석하였다.

수종 구성 비율의 증감 현상을 객관적으로 검정하기 위하여 각 수종별로 피압되어 생육하는 임목의 개체수와 살아있는 수관의 비율을 요인으로 내음성 지수를 추정하였다. 중·하층에서 상위의 임관층으로 도약하는 구성 비율에 대한 Ordination은 Canonical Correspondence Analysis(CCA)를 사용하였고(Hill과 Gauch, 1980), 자료 계산은 ter Braak(1987)의 CANOCO 프로그램을 이용하여 수종들의 그룹 형성을 검토하였다.

결과 및 고찰

1. 수종 구성

연구 대상 산림의 표본구내에 포함된 상층 임목의 교목 수종의 수는 29종으로 조사되었다. 표본 조사된 임목의 수종별 개체수, 표본구에 나타난 빈도, 그리고 흉고단면적을 바탕으로 추정되는 상대밀도, 상대빈도, 상대피도, 그리고 중요치를 산출한 결과를 Table 1에 나

Table 1. Species Composition of canopy layer in the study area. Species abbreviation is applied to Figure 1.

Species	Relative Density	Relative Frequency	Relative coverage	Importance value
<i>Abies holophylla</i> (AH)	2.4	3.7	4.2	3.4
<i>Acer mono</i> (AM)	4.3	7.8	2.5	4.9
<i>A. pseudo-sieboldianum</i> (AP)	0.1	0.2	0.0	0.1
<i>Betula cosdata</i> (BC)	3.4	3.5	2.2	3.0
<i>Carpinus cordata</i> (CC)	1.4	2.6	0.9	1.6
<i>Cornus controversa</i> (CV)	3.0	4.5	1.6	3.0
<i>Fraxinus mandshurica</i> (FM)	5.5	6.7	3.2	5.1
<i>F. rhynchophylla</i> (FR)	7.4	9.5	3.7	6.9
<i>Juglans mandshurica</i> (JM)	3.7	3.0	3.0	3.2
<i>Kalopanax pictus</i> (KP)	8.1	10.6	10.4	9.7
<i>Prunus sargentii</i> (PS)	2.5	4.5	2.2	3.1
<i>Quercus mongolica</i> (QM)	42.6	29.4	52.0	41.3
<i>Tilia amurensis</i> (TA)	7.2	9.5	8.1	8.3
Others	8.4	4.5	6.0	6.4
Total	100.0	100.0	100.0	100.0

타내었다. 모델의 복잡성을 피하기 위하여 중요치의 약 94%를 차지하는 13개 수종을 분석 대상으로 삼았다. 신갈나무의 중요치가 약 41%로 추정되어 가장 우세하였으며, 이어서 음나무, 피나무, 물푸레나무, 고로쇠나무 등이 널리 분포하였다. 이러한 수종들은 천이 계열 상 후반 단계 혹은 중반 이후에 번성하는 수종들로 사료되어, 조사 대상 산림은 우리나라의 다른 참나무류 산림의 수종 구성을 바탕으로 추정된 천이 계열보다 천이가 상당히 진척된 산림으로 판단된다.

2. 산림천이의 경향

각 상층목 혹은 중층목 아래에서 생육하는 유령목 혹은 소·중경목의 개체수를 이용하여 각층이 대치될 추이확율을 산출하고, Markov chain의 이론에 의해서 미래의 수종 구성 비율을 산출하였다. 본 모델에 의해서 산림의 수종 구성이 계산될 때는 미래의 수종 구성 비율이 일정하게 되는 불변의 수종 구성 분포

가 이루어질 것이다. 그러나 본 모델에 의한 분석에서는, 영급의 균일성, 모든 상층목의 동일한 수명, 모든 유령목의 동일한 생존율과 경쟁력, 후계목에 의한 동시 대치 등의 가정을 전제로 한 것이다. 이러한 모델을 이용하여 산출해낸 연구 대상 임분의 중층에서 상층으로 대치될 수종 구성 비율 및 하층에서 중층으로 대치될 수종 구성 비율을 구분하여 Table 2에 나타내었다.

본 연구 결과가 시사하는 바에 의하면 연구 대상 산림은 천이의 중간 단계에 있는 것으로 판단된다. 현재 우점종으로 세력을 떨치고 있는 신갈나무, 음나무, 들메나무, 거제수나무 등은 한세대가 지나면서 구성 비율이 급격히 감소되리라 예상된다. 반면에, 전나무, 고로쇠나무, 물푸레나무, 피나무 등은 세대가 거듭할수록 구성 비율이 증가하여 우점력이 증가하리라 판단된다. 임분의 수직적 구조상, 중층에서는 단당풍과 까치박달 및 기타 교목 수종의 유령목이 임내 공간을 대부분 차지할 것으로 예측된다.

Table 2. Predicted species composition of overstory and midstory by study species.

Species	Overstory prediction					Midstory prediction				
	0	1	2	3	4	0	1	2	3	4
<i>Abies holophylla</i>	2.4	4.3	3.8	3.8	3.9	1.3	7.2	7.1	7.1	7.2
<i>Acer mono</i>	4.3	20.4	22.3	22.8	22.9	7.6	5.5	5.6	5.7	5.7
<i>A. pseudo-sieboldianum</i>	--	--	--	--	--	26.4	35.4	37.0	36.9	36.7
<i>Betula cosdata</i>	3.4	0.2	0.2	0.2	0.3	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Carpinus cordata</i>	1.4	0.0	0.0	0.0	0.0	26.1	20.2	17.7	17.2	17.1
<i>Cornus controversa</i>	3.0	5.0	5.0	5.4	5.7	2.7	0.3	0.2	0.2	0.2
<i>Fraxinus mandshurica</i>	5.5	1.3	1.2	1.2	1.3	0.7	0.2	0.2	0.2	0.2
<i>F. rhynchophylla</i>	7.4	10.8	12.6	12.3	11.9	6.7	7.4	7.9	7.9	7.9
<i>Juglans mandshurica</i>	3.7	0.7	1.1	1.1	1.2	0.4	0.1	0.1	0.1	0.1
<i>Kalopanax pictus</i>	8.1	0.5	0.5	0.5	0.5	0.6	0.2	0.2	0.2	0.2
<i>Prunus sargentii</i>	2.5	1.2	1.8	1.8	1.8	1.0	0.5	0.4	0.4	0.4
<i>Quercus mongolica</i>	42.6	17.8	13.9	13.4	13.3	6.7	4.0	3.7	3.8	3.7
<i>Tilia amurensis</i>	7.2	29.5	28.6	27.4	26.8	11.8	9.0	8.2	8.0	7.9

세대가 거듭됨에 따라서 신갈나무의 구성 비율이 급격히 감소할 것으로 나타났다. 신갈나무의 쇠퇴는 상층목 아래에서 생육하는 신갈나무의 갱신 치수, 소경목, 중경목의 수가 적음으로 인한 불가피한 현상으로 판단된다.

본 연구 대상 산림에서 수종 구성 비율이 거의 변동 없이 균형을 이루는 극성상 산림 군집은 4세대 이후에 이루어 질 것으로 산출되었으나, 산출된 모델 결과 수치와 현실성을 감안할 때, 2세대에는 안정 상태에 근접할 것으로 판단되며, 약 500년의 기간이 소요될 것으로 예측된다.

3. 모델의 검토

수종 대치 모델에 의해서 산출되는 미래의 수종 구성 비율은 수종에 따라서 증감이 예측되었고, 그 변화 폭 또한 다양한 것으로 추정되었다. 이것은 연구 대상 산림이 천이의 중간 단계를 밟고 있는 것으로 판단되어, 개척기(pioneer stage)에서 경쟁력을 발휘하는 특성을 가진 수종과 극성상기(climax stage)에서 경쟁력을 발휘하는 특성을 가진 수종들이 구분되기 때문이다.

이러한 현상을 객관적으로 검증하기 위하여 각 수종별로 피압되어 생육하는 임목의 개체 수와 살아있는 수관의 비율을 요인으로 내음성 지수를 추정하여 Table 3에 나타내었다. 또한 김지홍(1993)이 활엽수 수종별로 광선 흡수 요인, 번식 요인, 목재의 이학적 성질 등을 바탕으로 수종들의 천이 계열 상의 위치를 추정 한 극성상 지수와 전술한 내음성 지수를 비교 하였다. 내음성 지수와 극성상 지수의 값이 높을수록 극성상의 특성을 많이 가진 수종으로 간주되었고, 그 값들이 낮은 수종은 극성상 특성에서 멀어지는 것으로 가정하였다.

수종 대치 모델에서 세대가 거듭될수록 상층임관으로 도약하는 구성 비율이 증가하게 될 고로쇠나무, 물푸레나무, 전나무 등의 내음성 지수는 7.0 이상으로 산출되어, 모델에서 예측한 결과를 뒷받침하였다. 또한 중층에서 우점력을 유지할 것으로 예측된 당단풍과 까치박달은 9.0 이상의 내음성 지수를 나타내어 모델에서의 예측 결과와 상당히 일치하였다. 반면에, 미래의 구성 비율이 감소하게 될 음나무, 들메나무, 거제수나무, 신갈나무 등의 내음성 지수는 상당히 낮은 값이 산출되었는데, 산림이 극성성으로 천이가 진행될수록 내음성이

Table 3. The comparison of tree replacement strategies by study species

Species	Sub-canopy trees		Live crown		Tolerance index ^e	Climax index ^f
	No. of trees/ha ^a	Relative scores ^b	Ratio (%) ^c	Relative scores ^d		
<i>Abies holophylla</i>	59.6	7.4	52.4	6.6	7.0	--
<i>Acer mono</i>	84.6	8.2	57.8	7.7	8.0	70.8
<i>A. pseudo-sieboldianum</i>	193.3	10.0	62.5	8.7	9.4	72.9
<i>Betula cosdata</i>	2.5	0.4	21.4	0.1	0.3	50.0
<i>Carpinus cordata</i>	91.3	8.3	68.7	10.0	9.2	79.2
<i>Cornus controversa</i>	12.1	3.9	20.7	0.0	2.0	60.4
<i>Fraxinus mandshurica</i>	10.0	3.5	29.5	1.8	2.7	58.3
<i>F. rhynchophylla</i>	35.8	6.3	59.3	8.0	7.2	56.3
<i>Juglans mandshurica</i>	6.7	2.6	45.3	5.1	3.9	60.4
<i>Kalopanax pictus</i>	2.1	0.0	24.7	0.8	0.4	41.7
<i>Prunus sargentii</i>	4.6	1.7	55.3	7.2	4.5	47.9
<i>Quercus mongolica</i>	12.1	3.9	52.0	6.5	5.2	72.9
<i>Tilia amurensis</i>	67.7	7.7	38.0	3.6	5.6	68.8

^a : Suppressed trees on the per hectare basis of more than 2m height

^b : Relative scope of log_e

^c : Live crown ratio from total height

^d : Relative scope of live crown ratio

^e : Mean of column b and d

^f : Reference of Kim (1993)

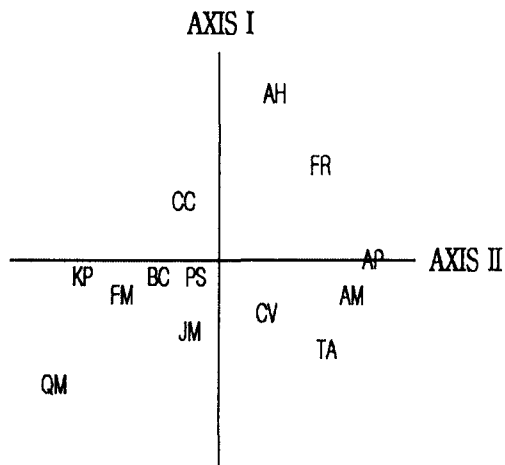


Figure 1. Scatter gram of species by ordination. Species abbreviation is from Table 1.

약함으로 인하여 많은 수의 현존 임목이 도태 될 것이라는 예상과 일치하였다.

중층에서 상층으로 도약하는 수종 구성 비율과 하층에서 중층으로의 도약 비율을 바탕으로 연구 대상 수종들을 CCA ordination한 결과를 Figure 1에 도시하였다. 세대가 거듭할 수록 구성 비율이 증가하는 수종은 대체로 우측 상단에 위치하였고, 구성 비율이 감소하는 수종들은 좌측 하단에 위치하였다.

4. 모델의 평가

상층 우세목이 중층목에 의해서 그리고 중층목이 하층목에 의해서 대체될 추이확률로써 미래의 수종구성을 예측하는 수종 대체 작용 모델은 현지 산림의 상황을 검토하여 평가되어야 할 것이다. 한 그루의 중·상층목이 고사하여 넘어지는 공간에 한 그루의 하·중층목

에 의해서만 대치되는 모델이므로 임관의 율폐도와 임분 밀도는 항상 일정하게 현재 수준을 유지한다는 가정이다. 이것은 실제 상황과 상당히 근접하는 가정으로 사료된다. 한 그룹의 상층목이 쓰러지고 난 공간 혹은 중층이 상층으로 도약한 후의 공간에는 미세환경(주로 광선, 온도, 수분조건)의 변화로 말미암아 여러 가지 수종과 다수의 수목들이 이주하여 생육할 것이지만, 경쟁의 결과 궁극적으로 한 그룹에 의해서 그 공간이 채워진다는 Barden(1980)의 보고가 이를 뒷받침한다.

중층에서 상당한 세력을 떨치게 될 당단풍과 까치박달의 역할 중에서 팔목할 만한 것은 고사목이 만들어 놓은 공간에 상당수의 당단풍과 까치박달의 갱신치수들이 생육하고 있는 것이다. 이런 점들을 고려할 때 이 두 수종의 군집 생태적 역할을 과소평가 할 수 없는 것으로 판단된다. 그러나, 참나무류, 서어나무류, 피나무류 등의 활엽수와 수고 성장 잠재력을 동등하게 취급하여 하층목의 밀도와 경도에 의한 공간 대치 추이확률을 같은 수준에서 산출하는 것은 현실성이 결여된다. 이렇듯이 각 수종이 갖고 있는 고유의 생활형의 변이로 인한 본 모델의 모순성을 부인할 수는 없다. 당단풍과 까치박달의 생활형이 전술한 활엽수종과는 다소 차이가 있으나, 강한 내음성을 바탕으로 중·상층부 임관에서 세력을 확장하는 특성을 무시할 수 없다. 비록 수고가 큰 우세종으로 상층 임관을 점유하는 비율은 높지 않을지라도 중·상층부 임관에서 높은 개체 밀도를 유지함으로써 해당 임분의 생산력과 영양순환 등과 같은 생태적 우세종의 역할은 충분히 유지하리라 평가한다.

본 모델이 작성되어 계산 절차가 이루어지는 과정이 의미하는 바는 모든 상층목이 추이확률에 의하여 동시에 대치된다는 가정을 바탕으로 하며, 이것은 현실성이 부족하다. 임목들의 평균 수명은 천이 초기단계 수종들의 150년에서부터 400년 이상까지 변이가 많기 때문이다. 현재를 기준으로 수명이 짧은 천이

초기의 상층목 수종은 보다 일찍이 하층목에 의해서 대치될 것이며, 수명이 긴 상층목 수종은 보다 늦게 하층목에 의하여 대치될 것이다. 그리고 상층목의 현재 영급 분포 또한 본 모델에서 예측하는 미래의 수종 구성에 영향을 미칠 것으로 사료된다. 상층목들의 고사 시기가 일률적일 수가 없기 때문에 하층목에 의해서 대치되는 시간상의 변화들은 천이 진행 과정에 영향을 미칠 수 있을 것이다. 영국과 중국의 연합 연구팀이 중국측 백두산 부근 산림에서 현재 영급분포에 따르는 극성상림의 수종 구성을 분석한 연구결과에 의하면, 현재 영급에 따라서 극성상으로 진행되는 천이 도중의 수종 구성은 다소의 변화가 있었으나, 정작 극성상에 가서는 거의 동일한 수종 구성비율을 보이는 것으로 보고하여, 현재 임분의 영급분포는 미래 수종 구성비율을 예측하는 변수로서는 고려하지 않아도 된다고 제시하였다 (Miles 1985)

다음으로 고려되어야 할 사항은 본 모델에서 계산되는 추이확률이 하층목들의 상대 출현 빈도수와 같다는 가정이다. 하층목들이 수종간 경쟁에 의해서 상층 임관으로 올라설 수 있는 우월성이 개체수 빈도수에 의해서 동등하게 작용되리라는 것을 의미하며, 이 가정 역시 전적으로 현실성에 부합되는 것은 아니다. 상층목이 고사한 후 발생하는 공간에서는 후계목들의 수고 성장의 차이점이 대치 확률을 결정하는 가장 중요한 요소이다. 그러나 극성상 수종들은 내음성이 비교적 높고 수고 성장력이 특출하게 뛰어난 수종은 드물기 때문에, 이러한 수종들의 후계목 밀도를 바탕으로 계산되는 대치 추이 확률은 실제 값에 가까워질 가능성은 크다 할 것이다. 실제로, Runkle(1981)이 미국 동북부 여섯 천연노령림에서 극성상 수종 구성 비율을 예측한 연구결과에 의하면, 추이확률에 의해서 추산된 임분 수종 구성은 실제 관찰된 수종 구성비율과 매우 비슷한 것으로 보고된 바 있다. 그리고 이 가정은 현재 상황에서 작성된 추이확률이

시간이 경과하더라도 변하지 않는다는 가정과도 상통한다. 수 십년 단위의 비교적 짧은 기간 동안의 추이확률은 통계학적으로는 변화가 있지만 (Binkley 1980), 미국 Connecticut주의 산림에서 추정치와 실측치를 비교하여 실제 수종 구성비율을 검토한 결과는 두 가지 값 사이에 유의적인 차이가 없다는 것이 Waggoner와 Stephens(1970) 에 의해서 연구된 바 있다. 수백 년 단위의 장기간 동안은 임목에 의해서 산림내 환경의 변화를 초래할 수 있기 때문에 (Fox, 1977), 특히 토양의 변화는 수종 구성과 산림식생 분포에 지대한 영향을 미칠 수 있기 때문에 (Miles 1981), 대치 추이확률은 비교적 변화의 폭이 클 것이다. 그러나 본 연구 대상 산림의 비옥하고 토심이 깊은 식양질 토양은 적어도 수백년 동안 토양의 변화에 의해 영향 받는 수종구성의 변화는 거의 없으리라 판단된다.

본 연구에서 적용된 모델의 한가지 두드러진 결점은 산림식생 자료가 다양하지 못하다는 데에 있다. 비교적 균일한 입지조건에서 식생 조사가 이루어졌기 때문에, 미세환경의 변이에 따르는 추이행렬의 차이점을 추적해내지 못하였다. 조사대상 산림이 보다 광범위하여 식생자료가 미세환경의 변이를 반영할 수 있는 연구가 요망된다. 특히 사면방향, 경사도, 주능선에서의 거리등에 의한 수분조건과 토양성질의 차이로 인한 수종구성의 변화를 추정하는 연구를 수행함으로써 보다 현실성에 가까운 천이 경향 분석이 가능하리라 사료된다. 이와 비슷하게, 시간이 지남에 따라서 추이확률이 일정하게 적용되는 가정은 검토되어야 한다. 최소한 수백년을 통하여 토양을 비롯한 미세환경에 변화가 거의 없고, 산불이나 벌채와 같은 산림의 교란작용이 없을 경우에는 Markov chain을 응용한 모델은 신빙성이 높아진다.

결론적으로, 미래 수종 구성의 변화에 의한 산림천이의 양상을 파악하는데 가장 중요한 문제는 현재 상층목의 수종 구성비율에 대하

여 후계목의 밀도와 생장 및 갱신 잠재력을 주도면밀하게 분석함으로써 천이의 경향을 추정하는 것이다. 수종 대치 적용 모델을 바탕으로 점봉산 일대 활엽수에서 산림천이의 경향을 분석하여 본 바, 보편적으로 산림의 상관(Physiognomy)을 보고 가정하듯 하는, 조사대상 산림이 극성상 군집은 아니며, 천이의 중간 단계에 있는 것으로 분석되었다. 본 모델은 군집생태적인 측면에서의 적용성은 비교적 양호하나, 산림천이 과정을 추정하는데 필수적 요소인 산림생태계의 구조와 기능을 이해하는 기본적인 연구 자료가 부족함을 느낀다. 특히, 각 수종들의 생리생태학적 기초 자료들이 충분하지 못하여, 군집내에서의 각 수종의 환경요구도, 수명, 갱신에 따르는 특성과 같은 중요한 정보가 미비하여 천이의 전체적인 윤곽을 설정하는데 어려움이 있다. 그러나, 대상 수종들의 산림천이상의 역할에 대하여 가설적으로 고찰한 것에 의미를 둘 수 있다.

인 용 문 헌

1. 김지홍. 1992. 추이행렬 모델에 의한 오대산 활엽수-전나무속 혼효림의 천이경향 분석. 한국임학회지 81(4) : 325-336.
2. 김지홍. 1993. 생태형태학적 특성 분석에 의한 활엽수종의 극성상 지수 추정. 한국임학회지 82(2) : 176-187
3. 이원섭. 1999. 점봉산일대 천연활엽수림의 지형적 위치에 따른 천이 경향 분석. 강원대학교 대학원 산림경영학과 석사논문. 42pp
4. Barden, L. S. 1980. Tree replacement in a cove hardwood forest of the southern Appalachians. Oikos 35 : 16-19.
5. Binkley, C. S. 1980. Is succession in hardwood forests a stationary Markov process? For. Sci. 26 : 566-570.
6. Botkins, D. B. 1993. Forest dynamics : an ecological model. Oxford University Press. 309pp

7. Clements, F. E. 1916. Plant succession : An analysis of the development of vegetation. Carnegie Inst. Pub. 242. Washington D.C. 512pp.
8. Cowles, H. C. 1899. The ecological relations of the vegetation on the sand of Lake Michigan. Bot. Gaz. 27 : 95-117, 167-202, 281-308, 361-369
9. Fox, J. F. 1977. Alteration and coexistence of tree species. Am. Nat. 111 : 69-89.
10. Hill, M. O. and H. G. Gauch. 1980. Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique. Vegetatio. 42 : 47-58
11. Jeffer, J. N. R. 1988. Practitioner's Handbook on the Modelling of Dynamic change in ecosystems. John Wiley & Sons.
12. Kimmins, J. P. 1996. Forest Ecology. Macmillan. New York. 596pp
13. Miles, J., D. D. French, Z. B. Xu, and L. Z. Chen. 1985. Transition matrix models of succession in a stand of mixed broadleaved-*Pinus koraiensis* forest in Changbaishan, Kirin Province, North-east China. J. Env. Manag. 20 : 357-375.
14. Odum, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. Science 164 : 262-270
15. Runkle, J. R. 1981. Gap regeneration in some old-growth forest of the eastern United States. Ecology 62 : 1041-1051.
16. Shugart, H. H. 1984. A theory of Forest Dynamics. The ecological Implication of Forest Succession Models. Springer-Verlag.
17. ter Braak, C. J. F. 1987. CANOCO--a FORTRAN program for canonical community ordination by partial detrended canonical correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1), Agricultural Mathematics Group. 95pp.
18. Waggoner, P. E. and G. R. Stephens. 1970. Transition probabilities for a forest. Nature 225 : 1160-1161.
19. Weaver, J. E., and F. E. Clements. 1938. Plant Ecology. McGraw Hill.
20. West, D. C., H. H. Shugart, and D. B. Botkin (eds). 1981. Forest Succession. Concepts and Application. Springer-Verlag.