

# 한반도 온대중부 낙엽활엽수림 장기생태조사지에서 15년간 하층식생 군집의 시계열적 변화<sup>1a</sup>

김민수<sup>2\*</sup> · 윤순진<sup>3</sup> · 박찬우<sup>4</sup> · 최원일<sup>5</sup> · 천정화<sup>6</sup> · 임종환<sup>7</sup> · 배관호<sup>8</sup>

## Sequential Changes in Understory Vegetation Community for 15 Years in the Long-Term Ecological Research Site in Central Temperate Broad-leaved Deciduous Forest of Korea<sup>1a</sup>

Min-Su Kim<sup>2\*</sup>, Soon-Jin Yun<sup>3</sup>, Chan-Woo Park<sup>4</sup>, Won-Il Choi<sup>5</sup>, Jung-Hwa Chun<sup>6</sup>, Jong-Hwan Lim<sup>7</sup>, Kwan-Ho Bae<sup>8</sup>

### 요약

본 연구는 온대 낙엽활엽수림의 하층식생 변화를 구명하여 산림생태계의 체계적 보전과 효율적 관리를 위한 기초자료를 제공하기 위하여 수행하였다. 2003년 경기도 포천 광릉 숲에 1ha 크기의 영구조사구를 설치하였으며, 영구조사구는 10×10m 크기의 부조사구 100개로 구성되었다. 영구조사구의 임분동태 및 하층식생은 2003년부터 2018년까지 5년 간격으로 조사되었다. 조사구에 출현하는 관속식물은 56과 128속 176종 18변종 4품종 1아종으로 총 199분류군 이었다. 관목층과 초본층의 종수는 시간이 경과함에 따라 모두 감소하는 경향을 보였다. MRPP-test 분석 결과 관목층의 종조성은 2008년-2013년을 제외한 모든 연도에서 유의한 차이가 있는 것으로 나타났으며, 초본층의 경우 모든 연도에서 유의한 차이가 있는 것으로 나타났다. 평균 중요치에서 관목층은 참회나무(18.23%), 당단풍나무(16.48%), 작살나무(13.85%)가 우점하는 것으로 분석되었으며, 초본층에서는 단풍취(23.41%), 애기나리(9.45%), 주름조개풀(5.62%)이 우점하는 것으로 나타났다. 관목층은 상층 임분의 흉고단면적과 임분밀도가 높을수록 청미래덩굴, 청괴불나무, 고팡나무의 풍부도가 높았으며, 흉고단면적과 임분밀도가 낮을수록 당단풍나무, 물참대, 산뽕나무, 산딸나무의 풍부도가 높았다. 시간이 경과할수록 흉고단면적과 임분밀도는 초본층에 미치는 영향이 적은 반면, 관목층의 참회나무와 당단풍나무의 피도는 초본층 종 구성에 미치는 영향이 큰 것으로 분석되었다. 결론적으로 광릉 장기생태조사지의 하층은 종수가 지속적으로 감소하고 있으며, 이 과정은 상층 임분의 종다양성과 흉고단면적, 임분밀도가 하층식생 종조성에 영향을 주는 것으로 판단되었다.

주요어: 광릉, 천이, 종-면적곡선, 중요치, NMS, CCA, MRPP-TEST

1 접수 2020년 6월 9일, 수정 (1차: 2021년 4월 20일, 2차: 2021년 5월 20일), 게재확정 2021년 6월 7일

Received 9 June 2020; Revised (1st: 20 April 2021, 2nd: 20 May 2021); Accepted 7 June 2021

2 국립산림과학원 산림생태연구과 석사연구원 Forest Ecology Division, National Institute of Forest Science, Seoul, 02455, Republic of Korea (cealuver0492@naver.com)

3 국립산림과학원 산림생태연구과 학연협동과정 Forest Ecology Division, National Institute of Forest Science, Seoul, 02455, Republic of Korea (yunsj86@korea.kr)

4 국립산림과학원 산림생태연구과 연구사 Forest Ecology Division, National Institute of Forest Science, Seoul, 02455, Republic of Korea (cksdn@korea.kr)

5 국립산림과학원 산림생태연구과 연구관 Forest Ecology Division, National Institute of Forest Science, Seoul, 02455, Republic of Korea (wchoi71@korea.kr)

6 국립산림과학원 산림ICT연구센터 연구관 Forest ICT Research Center, National Institute of Forest Science, Seoul, 02455, Republic of Korea (chunjh69@korea.kr)

7 국립산림과학원 산림생태연구과 연구관 Forest Ecology Division, National Institute of Forest Science, Seoul, 02455, Republic of Korea (limjh@korea.kr)

8 경북대학교 생태환경시스템학부 교수 Department of Ecology Environment System, Kyungpook National University, Sangju, 37224, Republic of Korea (62khbae@knu.ac.kr)

a 이 논문은 국립산림과학원 일반연구과제 “산림 장기생태정보 빅데이터 활용기반 구축 연구”에 의하여 연구되었음.

\* 교신저자 Corresponding author: cealuver0492@naver.com

## ABSTRACT

This study aims to provide basic data for the systematic conservation and efficient management of forest ecosystems by analyzing changes in understory vegetation of temperate broad-leaved deciduous forests. One-hectare permanent survey plot, consisting of 100 subplots sized 10 x 10 meters, was installed in Gwangneung forest in Pocheon, Gyeonggi-do in 2003. The state of stands and the understory vegetation in the permanent survey plot were examined at a 5-year interval from 2003 to 2018. The vascular plants found in the survey area were 56 families, 128 genera, 176 species, 18 variants, 4 varieties, and 1 subspecies, for a total of 199 taxa. The number of species in both the shrub layer and the herbaceous layer showed a tendency to decrease with time. The MRPP-tests showed a significantly differing species composition of the shrub layer in all years except 2008-2013, whereas significant differences were found in all years concerning the herbaceous layer. As for the average importance value, *Euonymus oxyphyllus* (18.23%), *Acer pseudosieboldianum* (16.48%), and *Callicarpa japonica* (13.85%) were dominant in the shrub layer, while *Ainsliaea acerifolia* (23.41%), *Disporum smilacinum* (9.45%), and *Oplismenus undulatifolius* (5.62%) were dominant in the herbaceous layer. In the shrub layer, the richness of *Smilax china*, *Lonicera subsessilis*, and *Philadelphus schrenkii* was high when the basal area and the stand density of an upper layer were high. By contrast, smaller basal area and stand density were associated with the richness of *Acer pseudosieboldianum*, *Deutzia glabrata*, *Morus bombycis*, and *Cornus kousa*. Furthermore, it was found out that the impact of the basal area and the stand density on the herbaceous layer decreased over time, while the herb layer's species composition was greatly affected by cover degrees of *Euonymus oxyphyllus* and *Acer pseudosieboldianum* in the shrub layer. In conclusion, the number of species in the understory vegetation in Gwangneung forest is continuously decreasing, thus implying that species diversity, basal area, and stand density of an upper layer can influence the species composition in understory vegetation.

**KEY WORDS:** GWANGNEUNG, SUCCESSION, SPECIES-AREA CURVE, IMPORTANCE VALUE, NMS, CCA, MRPP-TEST

## 서 론

생물군계(biome)는 유사한 기후적 환경에 있는 극상군집에 의해 특징지어진 대규모 생물군집의 최대 단위를 말한다(Mucina, 2018). 우리나라 생물군계는 온대 낙엽활엽수림대로 분류되며, 기후는 고온 다습한 여름과 한랭 건조한 겨울로 동북아시아 온대몬순기후대에 속한다(Walter, 1979; Lee *et al.*, 2010). 대개 온대림의 자연식생은 계층구조가 발달하고 다양한 식물종으로 구성되며 물질순환, 천이 등 매우 복잡한 생태구조와 기능을 지니고 있다(Son *et al.*, 2016). 이러한 생태계를 형성하고 있는 온대림은 심각한 교란 이후 일련의 천이 단계를 거치게 되는데, 성공적인 갱신 이후 안정화가 되면 숲의 임관은 윤택하고 수직 및 수평적 구조 모두에서 다양화된다(Hilmers *et al.*, 2018). 천이의 전형적인 경향은 상층이 윤택되고 임목들이 충분히 발달하여 생육 입지와 균형을 이루는 산림으로 성립하는 것이다

(van der Marrel, 2005). 따라서, 전체 천이 과정에 있는 복잡한 산림생태계 구조를 이해하기 위해서는 자연적으로 발생하는 임분구조, 장기생태, 다양성 및 종간 상호작용에 대한 포괄적인 생태학적 정보가 필요하다(Chianucci *et al.*, 2016).

큰 공간의 규모와 긴 시간의 척도에서 상층식생은 번식체의 잠재적 자원으로써 천이에 중요한 요인이 될 수 있다(D'Orangeville *et al.*, 2008; Chazdon, 2017; Bobiec *et al.*, 2018). 일반적으로 상층식생의 다양성은 환경의 이질성을 높이게 되어 하층식생의 종다양성을 증가시키며(Beatty, 2003), 대부분 온대림의 종다양성은 교목성 식물보다는 하층식생을 구성하는 초본, 관목 및 아교목성 종들에 의해 결정된다(Raunkiaer, 1934; Halpern and Spies, 1995; Crawley, 1996). 따라서, 상층 임목의 공간적 이질성은 하층식생다양성의 증감을 유발할 수 있는데 이는 목본식물의 흉고단면적, 밀도 등 생물적 요인과 광량, 암석노출도 등

무생물적요인과 같은 직·간접적 요인에 기인한다. 대부분의 산림천이는 여러 생물적 및 무생물적 요인에 의해 영향을 받으며(Peterken, 1996), 보전적인 관점에서는 산림 동태 변화의 중요한 핵심 동인을 이해하는 것으로 환경요인을 파악하는 것이 필수적이다(Tinya *et al.*, 2019). 그러므로 산림에서 환경요인을 이용한 임분구조의 층위별 연구는 목본식물과 초본식물의 상호과정, 공생관계, 경쟁, 반응을 파악하는데 있어 중요하며 환경요인과 중간 상호관계에 있어서 메커니즘을 밝히는데 중심적인 역할을 할 수 있다.

산림에 영향을 미치는 주기적 교란의 시간적 및 공간적 패턴에 대한 연구는 해당 산림 군집의 효과적인 관리를 구현하는데 있어 중요하다(Seidl *et al.*, 2016; Kulakowski *et al.*, 2017). 군집의 구조적 패턴과 관련된 생물적 요인은 종 공존에 사용할 수 있는 기능적 구성과 생태적 지위에 영향을 미치며(Fortunel *et al.*, 2018), 종과 기능적 다양성에 영향을 미치는 환경 구배로 결합 될 수 있다(Yao *et al.*, 2020). 또한, 환경 구배에 따른 종다양성의 구조적 패턴은 생물적 요인뿐만 아니라 경쟁과 같은 공간적 규모의 다양한 무생물적 요인의 상호작용에 의해서도 결정된다(Gaston, 2000; Roslin *et al.*, 2017). 이렇듯 식물 군집의 종구성 패턴을 분석하는 것은 군집 메커니즘을 추론하려는 시도에서 유망한 수단으로 인식되어 왔다(Leps *et al.*, 2006; McGill *et al.*, 2006; Herben and Goldberg, 2014; Chapman and McEwan, 2018). 따라서 군집의 구조적 패턴은 다양한 군집 과정의 지표 역할을 하며 식물 종 분포를 이해하는데 중요한 역할을 한다(Spasojevic and Suding, 2012; Mason *et al.*, 2013). 최근 연구에 따르면 다양한 교란의 심각성으로 여러 가지 천이 및 비선형 효과의 가능성을 시사하는 산림의 역동적이고 복잡한 패턴이 밝혀졌다(Donato *et al.*, 2012; Tepley *et al.*, 2013). 이전 연구들의 이론적 기대와 결과는 군집 메커니즘의 강도가 환경 구배와 공간 규모에 따라 다양하다는 것을 시사한다(Kermavnar and Kutnar, 2020).

산림생태계의 임분은 생물권 내에 종구조와 종조성에 의하여 구성되며 교란과 같은 변화 과정에 대한 지속적 관찰은 생태계 기능 변화를 이해하는 핵심 수단이다. 장기생태 연구는 산림생태계를 장기적으로 관찰함으로써 생태계 기능과 환경변화, 시·공간적 생태학 정보를 처리할 수 있게 하고 산림 동태에 대한 주요 통찰력을 제공하여 기후변화에 대응한 생물다양성과 산림생산성, 생태계서비스를 보존하기 위해 시행되었다(Park *et al.*, 2018). 장기생태의 대표적인 연구지 중 하나인 광릉 시험림은 산불과 같은 대규모 인위적 교란 없이 유지되고 있는 동북아시아에서 찾아보기 어려운 500년 이상 된 노령림으로 최근 유네스코 생물권 보전 지역으로 지정되어 국제적으로 숲 보전과 지속가능한 과학적 기술 및 공익적 가치를 제공할 필요성이 증가하고

있는 상태이다(Cho *et al.*, 2012). 이러한 노령림에서의 장기적인 하층식생 모니터링 결과는 임분 동태를 설명하는 근간이 될 수 있으나, 광릉 지역에서의 하층식생에 관련한 장기모니터링 연구는 제한적이다(Koo *et al.*, 2013).

따라서, 본 연구는 광릉 장기생태연구지에서 조사된 자료를 바탕으로 15년간 관목층과 초본층의 상대적 중요성을 정량화하여 하층식생 구조와 분포양상을 밝히고자 한다. 또한, 이와 밀접한 관계를 가지고 있는 상층의 생물적 요인이 하층식생에 미치는 영향을 구명하여 광릉 숲 생태계에 대한 기초자료를 제공하고자 한다. 이러한 연구는 식물 군집의 동태 분석을 통하여 향후 광릉 시험림 및 이와 유사한 군집의 산림생태계를 이해하는 중요한 역할을 할 수 있으며 체계적 보전과 효율적 관리를 위한 유용한 정보가 될 것이다.

## 연구방법

### 1. 연구대상지

광릉 숲은 함경도와 강원도의 경계지인 철령으로부터 시작된 광주산맥의 지맥 일부로 경기도 포천시 소흘읍과 내촌면, 남양주시 진접읍과 별내면, 의정부시 민락동과 낙양동에 걸쳐 동서 약 4km, 남북 약 8km 구간에 해당한다(Jung *et al.*, 2017). 또한, 광릉 숲은 죽엽산, 소리봉, 물푸레봉, 운학산, 천참산 등이 주변을 둘러싸고 있는 산악분지형 지대로써 서어나무, 까치박달, 졸참나무 등이 주종을 이루고 있으며 소리봉을 중심으로 34ha는 극상에 가까운 숲으로 이루어져 있다(Chun *et al.*, 2007). 일반적으로 모암은 화강편마암(granite gneiss)이 모계로 토양형은 갈색산림토양(brown soil)에 속하고, 평균토심은 52cm, 토성은 양토와 사양토로 토양 pH는 4.2~5.2로 약산성에 해당한다(Lim *et al.*, 2003).

본 연구대상지는 대표적인 한국 장기생태연구지 중 하나로써 군락 내 접근성이 떨어져 외부의 간섭을 적게 받아 임분 내 종조성과 계층구조가 건전하고 생태계의 안정성이 유지되는 곳이다. 행정구역상 경기도 포천시 소흘읍 직동리에 위치하며 국립수목원이 관리하는 광릉 숲 내에 위치한다(Figure 1), 지리적으로는 북위 37° 44' 53", 동경 127° 08' 51" 에 위치하며 평균 해발고는 약 259m이고 총 면적은 1ha이다. 지형적으로 비교적 완만한 지대에 위치하고 있으며 두 개의 계곡을 포함하고 있다. 기후 특성으로 최근 20년(1999~2018)간 기상청 기후자료에 따르면 연평균기온은 11.4℃이고 최난월인 8월의 일평균기온은 30.1℃, 최한월인 1월의 일평균기온은 -9.3℃로 나타났다. 가을에는 서리가 일찍 내리고 봄에는 서리가 늦게까지 내려 식물의 생육

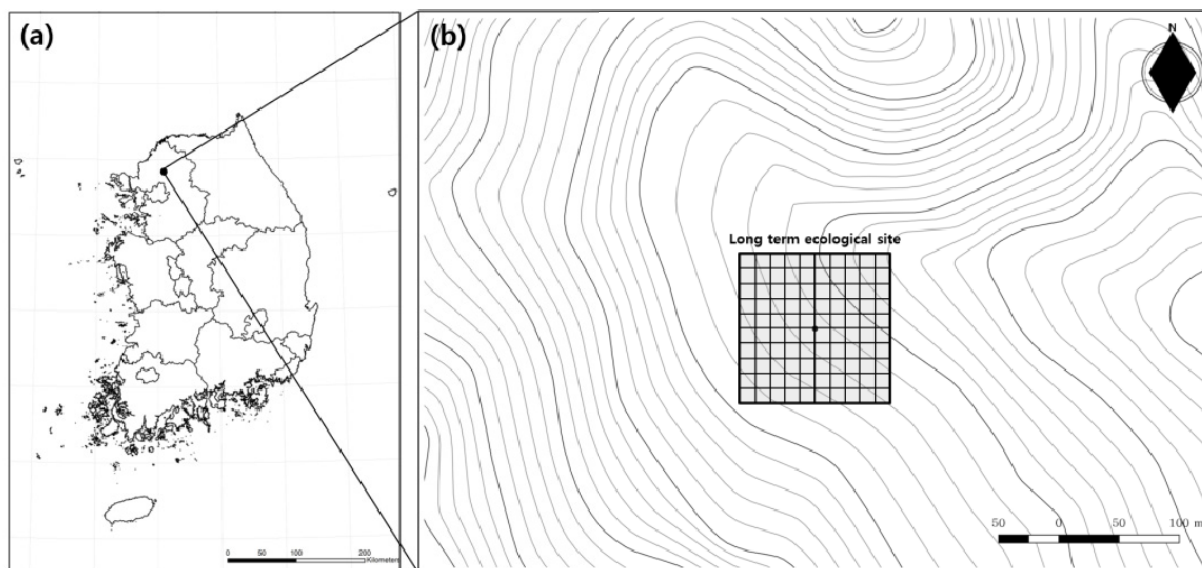


Figure 1. Geographical location in the study site(a) and experimental plot placements in the site(b).

기간은 전반적으로 짧다고 할 수 있다(Korean National Arboretum, 2020). 연평균강수량은 1,425.4mm이고 7월에 446.0mm, 8월에 337.6mm로 7월과 8월에 강수가 집중되는 것으로 나타났다(Korea Meteorological Administration, 2019).

## 2. 조사구설치 및 조사방법

광릉 숲 일대 해당 장기생태연구 조사지는 1998년에 최초로 설치되었다. 연구조사구 내에 1ha(100×100m)의 정방형 영구조사구를 설치하고, 그 안에 10×10m 크기의 부조사구 100개를 세분화하여 설치하였다. 흉고직경 2cm 이상 개체목에 대해서는 종을 식별하고 흉고직경을 측정하였으며, 라벨번호를 부착하였다. 식생조사는 Z.-M. 학파의 식물사회학적 방법(Braun-Blanquet, 1964)에 따랐으며, 각 종의 피도와 개체수를 조합시킨 우점도(Dominance) 계급과 종 개체의 집합 혹은 이산의 정도에 따른 군도(Sociality) 계급을 이용하여 각 조사구에 출현하는 관목층과 초본층 식물을 대상으로 구조적 특성을 분석하였다. 조사기간은 2003년 6월부터 2018년 8월까지 5년 단위로 총 4회 조사하였다. 식물의 동정은 원색대한식물도감(Lee, 2003)을 이용하였으며, 국명 및 학명은 국가생물종지식정보시스템(Korean National Arboretum, 2019a)과 국가표준식물목록(Korean National Arboretum, 2019b)을 기준으로 작성하였다.

## 3. 분석방법

종-면적곡선은 조사구 수 또는 면적 증가에 따른 출현종의 누적 그래프로 야외조사시 조사구 수 또는 면적의 적절성을 평가하는 분석방법 중 하나이다(Park and Seo, 2002). 종-면적곡선의 누적종수 추정을 위해 Jackknife 방법을 활용하였으며, 관목층과 초본층을 구분하여 분석하였다. Jackknife 방법은 재표본법(resampling)의 일종으로(Palmer, 1991), 조사구 수를 이용하여 분산 등의 통계량을 추정할 때 사용되는 방법이다(Kang, 2002). 중요치는 군집 내에서 구성 종들의 중요성 또는 영향력을 나타내는 척도이다. Curtis and McIntosh(1951)의 중요도 값(Importance Value)을 백분율로 나타낸 상대우점도를 활용하였으며, 관목층과 초본층을 구분하여 분석하였다. 관목층의 변화를 파악하기 위한 중간 연관성 분석으로 비정규적 또는 불연속적인 생태학적 데이터 분석에 사용하기 적합한 NMS(Non-metric Multidimensional Scaling) 분석을 실시하였다(Cut off environmental factors  $R^2 = 0.3$ , Strong association line value  $> 0.3$ ). 군집 간 거리는 쉐렌센(Sørensen) 거리측정법을 사용하였고, 분석 방법의 설정으로는 자동조절모드(autopilot)와 “slow and thorough”를 이용하였다. 또한, 초본층의 변화를 파악하기 위해 환경요인과의 상관관계가 정량적으로 나타나고 객관적으로 판단하기에 적합한 CCA(Canonical Correspondence Analysis) 분석을 실시하였다(Cut off environmental factors  $R^2 = 0.3$ ). 분석 방법의 설정으로는 “Centering and normalizing”과 “LC scores”를 이용하였다. 관목층과 초본층의 영향을 미치는 공통적인 환경요인으로는 상

Table 1. The number of plants distributed in study plots

Taxa/system	Fam.	Gen.	Sp.	Subsp.	Var.	For.	Total	Ratio
Pteridophyta	4	12	17	-	1	-	18	9.05
Gymnospermae	2	2	2	-	-	-	2	1.01
Angiospermae	50	114	157	1	17	4	179	-
Dicotyledons	44	93	123	1	13	3	140	70.35
Monocotyledons	6	21	34	-	4	1	39	19.60
Total	56	128	176	1	18	4	199	100.00

층의 생체량인 흉고직경을 이용한 흉고단면적(m<sup>2</sup>/ha)과 무생물적 요인의 광량을 대신 할 수 있는 임분밀도(trees/ha)를 사용하였다. 또한 초본층 조사구 분석시 상위 15개 관목층 수종의 피도 값을 추가하여 사용하였으며, 상위 15개 관목층 수종은 관목 층위에서도 상대우점도가 높은 종만을 선택하였다. 관목 층 종의 NMS 배열에서는 Plexus diagram(Mueller-Dombois and Ellenberg, 2003)을 사용하여 상대적으로 높은 정의 상관관계를 나타내는 선을 그래프 내에 표시하였다. Plexus diagram은 각 종의 빈도 값을 바탕으로 카이제곱의 거리 값을 사용하였으며 1에 가까울수록 높은 수준의 연관성을 갖는다(McCune and Mefford, 2006). 두 개 이상의 군집 간 차이를 검정하기 위해 관목층과 초본층을 구분지어 MRPP-test(Multi Response Permutation Procedures test)를 실시하였다. 유사도 지수(A)를 이용하여 군집 간 통계적 차이를 분석하였으며(McCune and Grace, 2002), 분석의 거리 척도는 쉐렌센 거리 측정법을 사용하였다. 여기서 통계적으로 유의하다면 각 군집 간 서로 다른 종조성의 차이를 가진다고 표현할 수 있다. 또한, A값으로 각각의 군집 간 조사구의 종조성 유사도를 나타낼 수 있는데 A값이 1에 가까울수록 집단 간 종조성이 동일하며 유사성이 높다는 뜻이고, A값이 0보다 작으면 집단 간 종조성이 이질하며 유사성이 낮다는 것을 말한다(Peck, 2010). 종면적곡선 및 NMS, CCA, MRPP-test 분석은 PCORD ver. 7.0(MjM software Design, 2016)을 이용하였다.

## 결과 및 고찰

### 1. 관속식물상 및 종-면적곡선

전체 조사구에서 초본층 및 관목층에서 출현한 관속식물은 56과 128속 176종 18변종 4품종 1아종으로 총 199분류군으로 구분되었다(Table 1). 이 중 양치식물은 4과 12속 17종(9.05%), 나자식물은 2과 2속 2종(1.01%), 피자식물의 쌍자엽식물은 44과 93속 123종 13변종 3품종 1아종

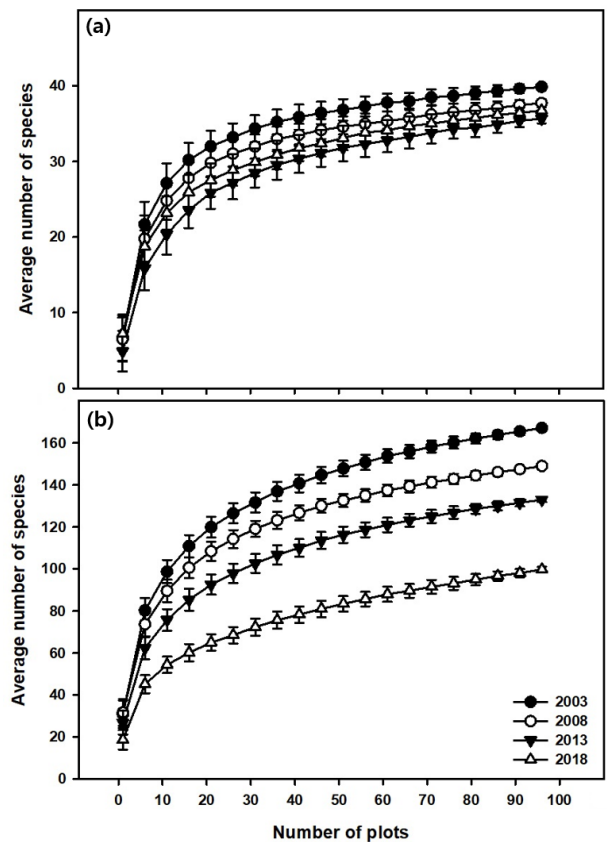


Figure 2. Species-area curve of shrub layer species(a) and herb layer species(b).

(70.35%), 단자엽식물은 6과 21속 34종 4변종 1품종(19.60%)이 조사되었다. 이는 한반도 전체 식물 4,881종류(Korea National Arboretum and The Plant Taxonomic Society of Korea, 2007)의 4.08%에 해당된다. 종-면적곡선은 조사구 수가 늘어날수록 기울기는 0에 가까워지는 것으로 나타났으며, 이는 이 지역을 대표할 수 있는 종들을 파악하는데 있어 적절한 조사구 수가 설치되었다고 판단되었다(Figure 2). 관목층의 종수는 시간이 경과할수록 감소하는

패턴을 보였으나, 2013년도의 종수는 2018년에 비해 훨씬 더 적은 것으로 분석되었다. 초본층의 종수 또한 시간이 경과할수록 감소하는 것으로 분석되었으며 감소 패턴은 연도별 순차적으로 감소한 것으로 나타났다. 초본층의 감소 폭의 경우에는 관목층보다 훨씬 컸는데 2003년에서 2018년 사이 총 67종이 감소하였으며, 완전히 출현하지 않은 종으로는 백미꽃, 비짜루, 오갈피나무, 잔털제비꽃, 참반디 등이 있었다. 5년 단위로 18종, 16종, 33종이 감소한 것으로 분석되어 그래프 상 기울기가 0에 더욱 빨리 수렴하는 것으로 나타났다. 이는 시간이 경과할수록 기울기가 0에 가까워지며 종이 감소하는 패턴을 보이는 Cheon *et al.*(2014a)의 연구 결과와 동일하게 나타났으며, 특별한 교란이 없는 한 하층식생 군집은 종다양성이 단순해질 것으로 추정된다.

## 2. 층위별 중요치

관목층과 초본층의 중요치를 높은 값을 가지는 순서대로 표에 나타내었다(Table 2 and 3). 관목층의 경우 참회나무(18.23%), 당단풍나무(16.48%), 작살나무(13.85%), 까치박달(6.79%), 털팽나무(4.08%) 등의 순으로 우점하고 있는 것으로 분석되었다. 참회나무와 당단풍나무, 작살나무의 평균 중요치의 합은 48% 이상으로 세 수종은 광릉 장기생태조사지의 관목층 우점종이라 할 수 있다. 당단풍나무는 한반도 산림 내 식물사회학적으로 극상 수종과 함께하는 아교목성 수종으로 주로 분포한다고 알려져 있으며, Kim *et al.*(2018)의 연구 결과에서도 보고되었듯이 신갈나무-당단풍나무 군단의 극상 수종으로 나타나는 대표적인 수종이다. 초본층의 경우에는 단풍취(23.41%), 애기나리(9.45%), 주

Table 2. Importance value of major shrub layer species(%)

Scientific name	Survey year				Mean
	2003	2008	2013	2018	
<i>Euonymus oxyphyllus</i>	9.93	24.36	22.12	16.50	18.23
<i>Acer pseudosieboldianum</i>	14.72	15.45	20.12	15.62	16.48
<i>Callicarpa japonica</i>	9.84	13.78	14.87	16.93	13.85
<i>Carpinus cordata</i>	6.91	5.39	6.57	8.30	6.79
<i>Viburnum erosum</i>	5.33	3.84	3.91	3.25	4.08
<i>Weigela subsessilis</i>	4.44	3.43	3.92	3.65	3.86
<i>Styrax japonicus</i>	2.42	2.58	2.27	7.62	3.72
<i>Sorbus alnifolia</i>	3.52	2.81	2.79	3.66	3.20
<i>Rhus trichocarpa</i>	3.27	2.81	2.27	1.71	2.51
<i>Lonicera praeflorens</i>	1.71	2.48	2.47	1.97	2.16
<i>Philadelphus schrenkii</i>	4.25	1.72	1.76	0.07	1.95
<i>Pinus koraiensis</i>	2.70	1.40	1.93	1.61	1.91
<i>Celtis jessoensis</i>	1.96	1.77	2.07	1.60	1.85
<i>Lindera obtusiloba</i>	2.09	1.39	1.33	2.52	1.83
<i>Stephanandra incisa</i>	3.21	1.56	1.23	0.69	1.67
<i>Deutzia glabrata</i>	2.34	1.00	1.26	2.02	1.65
<i>Cornus kousa</i>	1.55	2.39	0.93	1.04	1.47
<i>Corylus heterophylla</i>	1.14	1.24	0.72	2.73	1.46
<i>Symplocos chinensis</i> f. <i>pilosa</i>	2.33	1.56	1.12	0.21	1.30
<i>Morus bombycis</i>	1.39	1.15	0.81	1.67	1.25
<i>Acer pictum</i> subsp. <i>mono</i>	1.72	1.08	1.13	1.03	1.24
<i>Staphylea bumalda</i>	3.13	0.62	0.41	0.21	1.09
<i>Cornus controversa</i>	1.93	1.38	0.41	0.42	1.04
Companions omitted (25 spp.)	8.17	4.82	3.59	4.96	5.38

Table 3. Importance value of major herb layer species(%)

Scientific name	Survey year				Mean
	2003	2008	2013	2018	
<i>Ainsliaea acerifolia</i>	19.84	17.91	27.33	28.55	23.41
<i>Disporum smilacinum</i>	10.83	14.54	9.25	3.16	9.45
<i>Oplismenus undulatifolius</i>	1.83	5.74	8.01	6.89	5.62
<i>Acer pseudosieboldianum</i>	1.23	1.95	2.36	4.66	2.55
<i>Callicarpa japonica</i>	1.15	1.63	2.27	4.98	2.51
<i>Scutellaria insignis</i>	4.21	2.97	1.80	0.49	2.36
<i>Carex siderosticta</i>	2.36	1.73	2.98	2.12	2.30
<i>Polystichum tripterum</i>	0.76	1.14	2.15	4.54	2.15
<i>Asarum sieboldii</i>	1.14	1.64	2.35	2.48	1.90
<i>Pseudostellaria palibiniana</i>	1.59	3.34	1.83	0.84	1.90
<i>Smilax nipponica</i>	1.07	3.00	1.67	1.63	1.84
<i>Fraxinus rhynchophylla</i>	1.80	2.07	1.48	1.87	1.80
<i>Acer pictum</i> subsp. <i>mono</i>	1.66	1.83	1.67	1.61	1.69
<i>Viburnum erosum</i>	1.91	1.57	1.51	1.60	1.65
<i>Carpinus cordata</i>	1.51	1.08	1.23	2.45	1.57
<i>Viola rossii</i>	1.42	1.52	1.41	1.07	1.36
<i>Quercus serrata</i>	1.02	1.41	1.15	1.51	1.28
<i>Hepatica asiatica</i>	1.11	1.55	1.51	0.90	1.27
<i>Celtis jessoensis</i>	0.94	1.36	1.19	1.33	1.21
<i>Sorbus alnifolia</i>	1.17	1.12	0.99	1.43	1.18
<i>Euonymus oxyphyllus</i>	1.53	1.57	1.45	0.03	1.14
<i>Athyrium yokoscense</i>	0.78	0.94	0.95	1.78	1.11
<i>Lonicera praeflorens</i>	0.93	1.04	1.14	1.32	1.11
<i>Syneilesis palmata</i>	0.82	0.66	0.89	1.98	1.09
<i>Stephanandra incisa</i>	1.15	0.83	0.75	1.40	1.03
Companions omitted (169 spp.)	36.24	25.87	20.69	19.38	25.55

름조개풀(5.62%), 당단풍나무(2.55%), 작살나무(2.51%) 등의 순으로 우점하고 있는 것으로 분석되었다. 단풍취의 평균 중요치는 23% 이상으로 다른 종의 합보다 높은 것으로 분석되었다. 단풍취의 중요치는 점진적으로 증가하는 추세로 이러한 우점 현상은 생활사 및 생존 전략과도 관계가 깊다. 단풍취는 기본적으로 휴면아가 땅 속에 있는 다년초로서 근원경이 짧게 분지하고 주축이 분명한 것으로 알려져 있다. 또한, 종자는 가볍기 때문에 바람에 의해 여러 곳으로 운반이 잘 되며 음지 상태인 해당 임분에서 매년 종자 발아가 가능한 것으로 보고 있다(Nugroho *et al.*, 2019). 이러한 단풍취는 전국적으로 분포하는 지위 폭이 넓은 식물로 빠르게 피복하는데, 향후 장기적 관점의 천이 과정 및 산림생태

계에서 기능적 역할을 밝히는 것이 필요할 것으로 사료된다. 당단풍나무와 작살나무는 관목층과 초본층에서 모두 중요치가 높은 값으로 나타났는데, 이는 지속적으로 진계 성장하고 있는 것으로 분석되었으며 해당 개체들의 맹아 발생이 주로 발생하는 것으로 관측되었다. 이들은 천이 과정에서 점차적으로 변하는데 결국 상층이 단순해짐에 따라 하층이 단순해지는 군집을 형성하는 것처럼 보인다(Ma *et al.*, 2019). 이렇듯 장기생태조사지의 식생 천이 결과를 나타내기 위해서는 교란 체제가 장기간에 걸쳐 변화함에 따라 종이 어떻게 변하고 지속되는 것인지를 명확히 구명해야 할 것이다(Yu *et al.*, 2019).

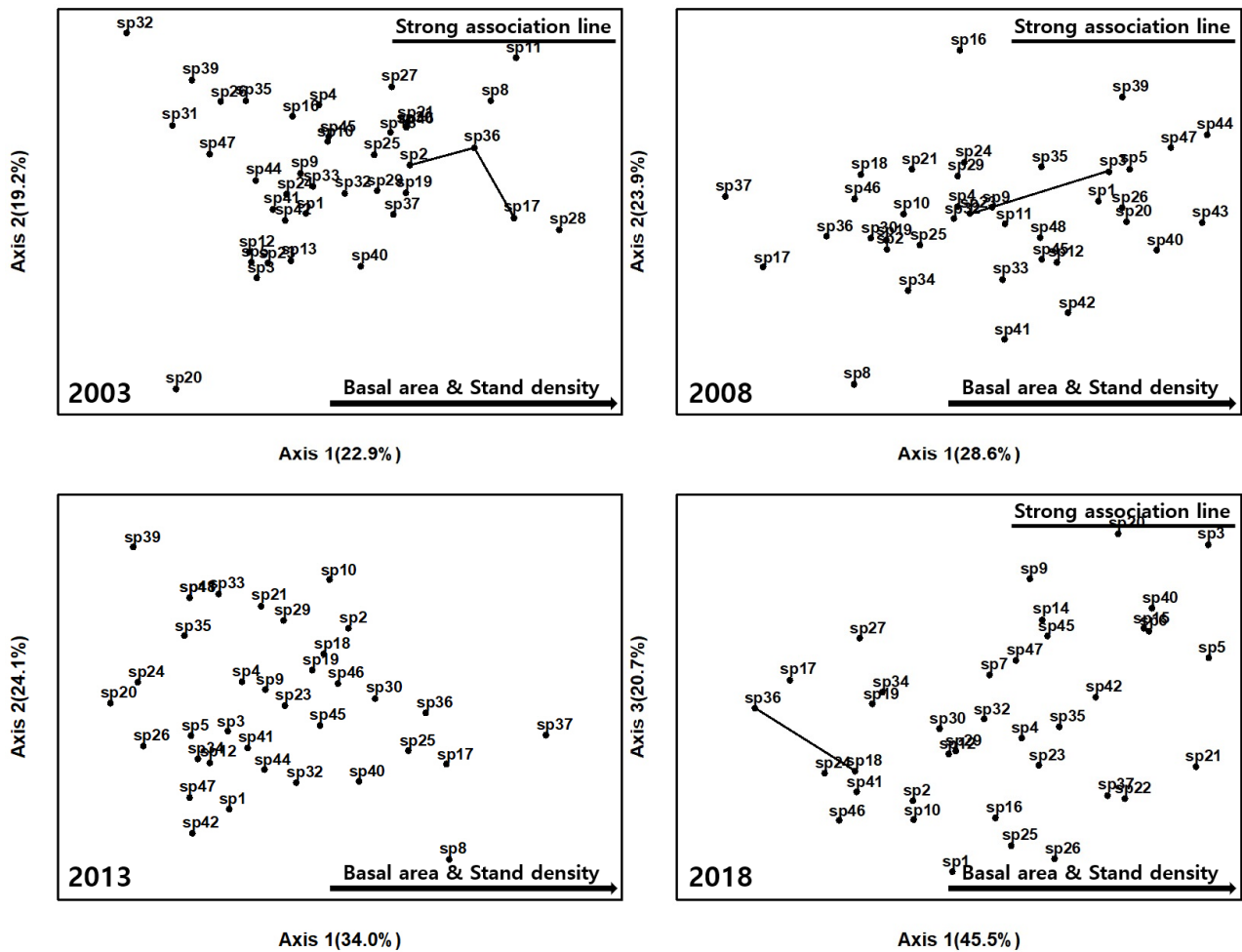


Figure 3. NMS distribution of shrub layer species(Cut off  $R^2 = 0.3$ , Strong association line value  $> 0.3$ , species of Figure : sp1 *Corylus heterophylla*, sp2 *Rhus trichocarpa*, sp3 *Philadelphus schrenkii*, sp4 *Acer pictum* subsp. *mono*, sp5 *Staphylea bumalda*, sp6 *Rubus phoenicolasius*, sp7 *Securinega suffruticosa*, sp8 *Lonicera maackii*, sp9 *Stephanandra incisa*, sp10 *Carpinus cordata*, sp11 *Juniperus rigida*, sp12 *Symplocos chinensis* f. *pilosa*, sp13 *Celastrus orbiculatus*, sp14 *Clerodendrum trichotomum*, sp15 *Actinidia arguta*, sp16 *Maackia amurensis*, sp17 *Acer pseudosieboldianum*, sp18 *Viburnum erosum*, sp19 *Styrax japonicus*, sp20 *Deutzia glabrata*, sp21 *Fraxinus rhynchophylla*, sp22 *Alangium platanifolium* var. *trilobum*, sp23 *Weigela subsessilis*, sp24 *Cornus kousa*, sp25 *Prunus sargentii*, sp26 *Morus bombycis*, sp27 *Zanthoxylum schinifolium*, sp28 *Quercus acutissima*, sp29 *Lindera obtusiloba*, sp30 *Carpinus laxiflora*, sp31 *Quercus mongolica*, sp32 *Lonicera praeflorens*, sp33 *Kalopanax septemlobus*, sp34 *Prunus ishidozana*, sp35 *Callicarpa japonica*, sp36 *Pinus koraiensis*, sp37 *Lespedeza maximowiczii*, sp38 *Quercus serrata*, sp39 *Callicarpa dichotoma*, sp40 *Ligustrum obtusifolium*, sp41 *Styrax obassia*, sp42 *Euonymus oxyphyllus*, sp43 *Lonicera subsessilis*, sp44 *Smilax china*, sp45 *Cornus controversa*, sp46 *Sorbus alnifolia*, sp47 *Celtis jessoensis*, sp48 *Euonymus alatus* f. *ciliatodentatus*).

### 3. NMS 배열의 시계열적 변화

광릉 장기생태조사지는 타 지역 장기생태조사지보다 흉고 단면적이 비교적 높게 나타나고 임분밀도는 낮게 나타났는데, 이를 참고하여 해당 조사구와 차이가 있는 것을 나타내었다 (Yun and Chun, 2018). 해당 광릉 장기생태조사지에서는 5년

주기의 조사마다 흉고단면적이 2003년 31.29m<sup>2</sup>/ha, 2008년 28.33m<sup>2</sup>/ha, 2013년 26.57m<sup>2</sup>/ha, 2018년 24.20m<sup>2</sup>/ha로 지속적으로 감소하였다. 임분밀도 또한 2003년 1,860trees/ha, 2008년 1,594trees/ha, 2013년 1,505trees/ha, 2018년 1,408trees/ha로 지속적으로 감소하였다.

관목층 종의 NMS 분석은 상층의 환경인자인 흉고단면적



과 임분밀도를 이용하였으며, 분석 결과를 2차원 상에 나타내었다(Figure 3). 2003년(Axis 1 : 22.2%, Axis 2 : 21.9%, final stress = 22.70, final instability = 0.00345), 높은 중간 상관관계를 가지는 종은 개웃나무-잣나무, 잣나무-당단풍나무로 분석되었으며, 상대적으로 높은 흉고단면적 및 임분밀도에서 생육하는 종은 상수리나무, 낮은 흉고단면적 및 임분밀도에 생육하는 종은 좁작살나무, 풍계나무, 신갈나무로 나타났다. 2008년(Axis 1 : 27.4%, Axis 2 : 24.6%, final stress = 18.39, final instability = 0.00441), 높은 중간 상관관계를 가지는 종은 고광나무-병꽃나무로 분석되었으며, 상대적으로 높은 흉고단면적 및 임분밀도에서 생육하는 종은 청미래덩굴, 청괴불나무, 풍계나무, 낮은 흉고단면적 및 임분밀도에 생육하는 종은 당단풍나무, 조록싸리로 나타났다. 2013년(Axis 1 : 34.5%, Axis 2 : 24.9%, final stress = 17.37, final instability = 0.00611)의 경우에는 다른 연도와 달리 중간 상관관계를 가지는 종은 나타나지 않았으며, 상대적으로 높은 흉고단면적 및 임분밀도에서 생육하는 종은 조록싸리, 낮은 흉고단면적 및 임분밀도에 생육하는 종은 물참대, 산뽕나무, 산딸나무로 나타났다. 2018년(Axis 1 : 46.6%, Axis 3 : 18.9%, final stress = 15.74, final instability = 0.00118), 높은 중간 상관관계를 가지는 종은 털팽나무-잣나무로 분석되었으며, 상대적으로 높은 흉고단면적 및 임분밀도에서 생육하는 종은 고추나무, 물푸레나무, 낮은 흉고단면적 및 임분밀도에 생육하는 종은 잣나무, 당단풍나무로 나타났다. 상관관계를 가지는 고광나무-병꽃나무는 주로 임내투광량이 높은 환경에서 공유하는 종들로 분석되었는데, 이는 주로 같은 서식처 내에 나타나는 것으로 보고되고 있다 (Byeon *et al.*, 2016). 잣나무와 상관관계를 가지는 개웃나무, 당단풍나무, 털팽나무는 임내에서 적윤하고 비옥한 환경이 갖추어져 나타나는 것처럼 보이나, 잣나무는 높은 흉고단면적과 임분밀도에서 작은 숲 틈에 의해 1~2개체가 치수로 성장하고 있는 것으로 관측되었다. 높은 흉고단면적과 임분밀도에서 주로 나타나는 종들인 청미래덩굴, 고추나무와 물푸레나무는 수관에 의해 윤택된 공간 내에서 음지에 잘 적응하는 내음성 종들로 나타났다(Ko *et al.*, 2012; Byeon and Yun, 2018a). 함께 출현한 상수리나무는 내음성이 약한 종으로 알려져 있는데(Kim *et al.*, 2013), 이는 조사 초기에만 관측되고 이후에는 나타나지 않는 것으로 보아 2003년에 일시적으로 발아하였다가 피압되어 고사된 것으로 판단되었다. 또한, 청괴불나무와 풍계나무, 조록싸리는 음지나 양지에서 모두 잘 자라는 종으로 알려져 있는데(Chung *et al.*, 2010; Park and Cho, 2011) 그 중, 풍계나무와 조록싸리는 음지의 환경에 적응하여 과거 상층 임목들이 성장함에 따라 함께 성장하는 것으로 분석되었다. 낮은 흉고단면적과 임분밀도에 주로 나타나는 종들인 좁작살나무, 신갈나무, 당단풍

나무, 물참대, 산뽕나무, 산딸나무들은 주로 적윤한 환경을 선호하는 종들이다. 조사구가 두 개의 계곡을 포함하고 있는 것을 미루어 보아, 계곡부 주변 상층 임분은 낮은 흉고단면적과 임분밀도로 이루어져 있는 것으로 분석되었다. 이는 흉고단면적 및 임분밀도에 따라 하층은 높은 상관성을 가지며, 식생의 분포는 생물학적, 생태학적, 지리학적 요인에 의해 좌우된다는 연구 결과와 유사하게 나타났다(Souze *et al.*, 2010; Acharya *et al.*, 2011). 이처럼 흉고단면적과 임분밀도는 임내 환경을 나타내는 척도라고 말할 수 있으며, 환경요인에 따라 생육하는 종들의 분포패턴은 생태조건의 차이를 반영하는 것으로 판단된다. 따라서, 천이 과정에 해당하는 군락은 교란 및 환경 변화와 같은 비생물적 요인에 민감하게 반응할 수 있으며, 상층과 하층 간의 상호관계는 상호적 산재를 나타냄으로써 점차적으로 단순해지고 안정화된 천이 과정을 나타낼 것이다.

초본층 조사구의 CCA 분석의 경우 상층의 환경인자인

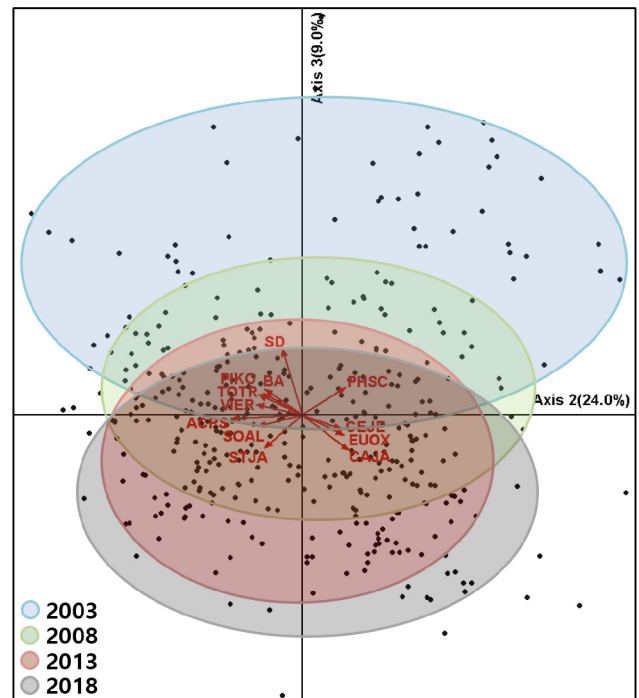


Figure 4. CCA distribution of herb layer plots(Cut off  $R^2 = 0.3$ , abbreviation of environmental factors : BA Basal area, SD Stand density, PIKO *Pinus koraiensis*, TOTR *Toxicodendron trichocarpum*, VIER *Viburnum erosum*, PHSC *Philadelphus schrenkii*, ACPS *Acer pseudosieboldianum*, SOAL *Sorbus alnifolia*, STJA *Styrax japonicus*, CEJE *Celtis jessoensis*, EUOX *Euonymus oxyphyllus*, CAJA *Callicarpa japonica*).

흥고단면적과 임분밀도 그리고 관목층에 주요수종 15종을 추가하였으며, 분석 결과를 2차원 상에 나타내었다(Figure 4). Fig. 4(Axis 2 : 24.0%, Axis 3 : 9.0%)의 그림에서와 같이 2003년에서 2018년까지의 조사구를 비교해보면 군집의 천이 패턴은 3축상을 따라 이동하는 것을 볼 수 있으며, 산포된 형태의 패턴에서 밀집되어 가는 과정의 입단화가 명확하다. 또한 흥고단면적과 임분밀도, 관목층 수종의 피도 값이 초본층에 영향을 미치는 것으로 분석되었는데, 임분밀도는 조사 초기 시점의 식생에서 영향을 미쳤다면 흥고단면적은 중기 정도의 과정에서 시간이 경과할수록 영향을 미치는 것으로 나타났다. 관목층 수종에서는 15개 중 10개의 개체(갯나무, 개울나무, 털팽나무, 고팡나무, 당단풍나무, 팔배나무, 때죽나무, 풍계나무, 참회나무, 작살나무)가 초본층 식생에 영향을 미치는 것으로 나타났다. 환경인자인 참회나무와 당단풍나무는 중간 연관성이 높은 것으로 알려져 있는데(Cheon *et al.*, 2014b), 이들은 상층의 임분이 단순해지더라도 상호 경쟁을 통하여 아교목층 및 관목층 이하에서 지속적으로 지위 경쟁이 진행될 것으로 판단된다(Byeon and Yun, 2018b). 특히, 정착성과 고유 성장률이 높은 당단풍나무는 지속적으로 영향을 미치는 것으로 분석되었는데 초본층에 영향을 미치는 다른 관목층 종들보다 중요치가 다른 종에 비해 높은 편이고 우점성이 큰 것이 특징이다. 따라서, 당단풍나무가 지속적으로 음지 내에서 생육하는 것으로 보아 안정적으로 자기 자리를 확보하고 세력을 넓혀나갈 것으로 판단된다. 이와 같은 식물의 기능적 특성은 성장 및 생존에 기여하여 종의 공간적 및 시간적 분포를 결정하는 형태학적, 생리학적 속성을 포함한다(Reich *et al.*, 1997; Cingolani *et al.*, 2007; Osnas *et al.*, 2013). 특히

당단풍나무는 천이 단계의 정착종으로 판단하며, 번식력과 입지 점유에 따라 지속적인 모니터링을 통해 층위별 상호작용, 타감작용, 경쟁관계 등을 구명해야 할 것이다.

#### 4. 시계열에 따른 MRPP-test

시계열별 종조성의 변화를 파악하기 위해 MRPP-test 결과를 표로 제시하였다(Table 4). 관목층 종조성 변화는 2008vs2013을 제외한 모든 연도 간 유의한 차이가 있는 것으로 나타났으며, 초본층의 경우 모든 연도 간 유의한 차이가 있는 것으로 나타났다. 관목층과 초본층에서 유의한 차이를 나타낸 연도 중 2003vs2018의 A값이 가장 큰 것으로 분석되었는데, 이는 전체적인 종조성이 유의성 있게 변화하고 있지만 전환되는 과정에서 식생의 조성 및 구성은 동질성이 높아진다고 할 수 있다. 이러한 초본층과 관목층의 종조성 변화는 식물의 생활사 및 환경에 대한 반응으로 설명할 수 있다. 일반적으로 목본류의 종들은 군락의 크기를 키우기 위해 부피 및 수직생장을 하려고 하며, 초본류의 종들은 놓여있는 환경에 대해 적응하여 빠르게 피복하려는 성질을 가지고 있다. 이러한 식물 종들의 생존전략 및 상호관계는 변하는 임분 내에 복합적인 반응으로 볼 수 있다. 또한, 하층과 상층 간의 관계는 천이에 따라 크게 변한다는 것으로 알려져 있으며, 상층 임목이 성장함에 따라 하층은 흥고단면적과 밀도의 영향을 받는다는 것으로 알려져 있다(Taylor *et al.*, 2020). 천이가 진행될수록 상층은 단순해지기 때문에 하층의 종수가 줄어들게 되는데, 이 때 미생물 군집의 변화, 토양의 변화 및 식물다양성의 변화를 가져오게 된다(Liu *et al.*, 2020). 이렇듯 상층식생은 천이 단계의

Table 4. MRPP-test of compared with survey year( $T^a$  : MRPP test statistic,  $A^b$  : chance corrected within-group agreement)

Layer	Survey year	$T^a$	$A^b$	p-value
Shrub	2003 vs 2008	-4.3850	0.0144	< 0.001
	2003 vs 2013	-7.0748	0.0243	< 0.001
	2003 vs 2018	-17.6690	0.0559	< 0.001
	2008 vs 2013	0.2590	-0.0009	0.5148
	2008 vs 2018	-7.0880	0.0237	< 0.001
	2013 vs 2018	-7.0231	0.0245	< 0.001
Herb	2003 vs 2008	-21.2864	0.0657	< 0.001
	2003 vs 2013	-29.4935	0.0880	< 0.001
	2003 vs 2018	-57.1382	0.1798	< 0.001
	2008 vs 2013	-7.3024	0.0218	< 0.001
	2008 vs 2018	-53.3107	0.1725	< 0.001
	2013 vs 2018	-32.5585	0.0997	< 0.001

종다양성에 있어서 필수적이다. 또한, 임목의 임령에 따른 동적 변화와도 관련되어 있다. 임령이 다양한 천연림에 대상으로 한 *Dittrich et al.*(2013)의 연구에서는 오래된 식생 군집일수록 식물 종은 다양하지 않았으며, 하층식생에서 종의 회전율이 적은 것으로 나타났다. 또한, 흉고단면적이 큰 천연림에서의 하층식생은 오래된 군집일수록 점진적으로 감소하는 것으로 나타났다고 보고되고 있다(Mo *et al.*, 2011). 따라서 산림생태계의 천이 단계는 임령다양성에 따라 변화한다고 말할 수 있으며, 임목에 의해 구조적 변화가 일어나는 것이다. 이런 결과는 철저한 보전보다는 종다양성을 증가시키기 위한 생태적인 연구가 필요하다는 근거가 될 수 있으며, 향후 천이 단계에 있는 산림에 대해서 임분구조, 종조성 및 종다양성 보존 사이에서 최적의 균형을 유지해야 할 것으로 판단된다.

## 종합고찰

본 연구는 작은 규모의 공간에서 진행된 것과 미기후 및 토양 유기물과 같은 천이 진행에 따른 주요 환경요인들의 미측정 등 여러 한계점이 존재한다. 그러나 20년에 이르는 기간의 장기생태연구는 중기 수준의 시간에 걸친 하층식생의 구조 및 다양성에 관한 연속 측정자료를 제공하기 때문에 상세한 생태적 과정을 해석할 수 있었고, 이를 통해 기존 연구들이 보여준 시각들을 개선할 수 있었다.

해당 광릉 장기생태조사지의 연구 결과, 관목층과 초본층 종은 시간이 경과할수록 감소하는 경향으로 나타났는데, 이는 상층 임분과 마찬가지로 식생의 군집 구조가 단순해지고 있는 것으로 판단되었다. 관목층에서 참회나무와 당단풍나무, 작살나무의 평균 중요치의 합은 48% 이상으로 다른 종들에 비해 상대적으로 높게 나타났는데, 향후 초본류에 대해 생물상과 물리적인 환경 사이에서 지속적으로 일어나는 상층과의 생지화학적 순환 등의 연구가 함께 필요할 것으로 사료된다. 초본층에서는 단풍취의 평균 중요치가 23% 이상으로 초본층의 우점종으로 나타났는데 대부분의 조사구들은 높은 흉고단면적 때문에 음지가 형성되어 있어 숲의 윗층 공간 안에 내음성의 단풍취가 환경에 적응하여 우점종으로 나타난 것으로 분석되었다. 이는 지속적으로 장기적 관점의 천이 과정을 관찰하고, 기능적 역할을 밝혀야 될 것으로 판단된다. 이러한 상층과 하층의 관계는 산림의 보전, 보존, 개발 등의 목표에서 이해 및 해결해야 할 과제이며 중요성은 더욱 커질 것이다. 관목층의 NMS와 초본층의 CCA 배열에서는 상층의 흉고단면적과 임분밀도가 지속적으로 영향을 미치는 것으로 나타났다. 관목층에서 상층의

흉고단면적과 임분밀도가 높은 곳과 낮은 곳에서 나타나는 종들을 파악하였으며, 초본층에서는 나타난 관목층의 10개 수종 중 특히 당단풍나무가 지속적으로 많은 영향을 미치는 것이 파악되었다. 또한, 군집의 패턴으로는 기준이 되는 축을 따라 이동하였으며, 하층식생이 환경요인에 따라 방향성을 가지는 것을 보여주었다. MRPP-test 결과 관목층의 2008vs2013을 제외한 관목층 및 초본층의 모든 연도 간 유의한 차이를 나타내었으며, 그 중에서 유의한 차이를 나타낸 2003vs2018의 A값이 가장 큰 것으로 분석되었다. 이러한 결과들은 관목층의 참회나무와 당단풍나무가 지속적으로 우점하는 것으로 나타났으며 계속해서 단순한 구조를 보여줄 것으로 판단되나, 같은 식생형이라고 할지라도 기후-작환경적-시간적인 요소들이 복합적으로 얽혀서 독특한 생태계를 형성할 것으로 판단된다. 또한, 수직적 층화에 의한 상층과의 관계에서 종들간의 상호 변화가 특정 교란에 의해 어떤 반응을 나타나는지에 대한 평형 상태의 천이 과정을 오랜 기간 관찰해야 할 것이다.

과거와 현재, 미래 사이의 교란에 의한 상호작용은 종조성에 필연적이므로 하층식생 반응 분석에 대한 복수의 관점을 취하는 것이 중요하다고 판단된다. 광릉 숲은 다양한 수종의 동-식물들이 서식하여 보전 가치가 높고, 오래된 역사를 바탕으로 타 지역과 비슷한 곳을 찾을 수 없을 만큼 굉장히 특수한 임분이다. 현재 광릉 숲은 상층 임목에 의해 하층식생이 지속적으로 감소하고 있으며 당단풍나무, 참회나무와 같은 특종종이 우점하고 있는 상태이다. 이는 광릉 숲이 보전 및 유지 되어감에 따라 숲이 우거지고 윗층이 되는 것을 나타내는 증거이다. 게다가, 임분구조를 살펴보면 노령림으로 구성되어 다층의 구조를 형성하지 못하는 상태이다. 이러한 윗층된 임내에서는 임내투광량이 적어 종다양성이 감소하고 있는 것으로 판단된다. 이 점을 고려하여 광릉 장기생태조사지는 임내 하층식생의 회전 또는 이동의 천이 과정과 상층의 성장량을 지속적으로 모니터링 할 수 있는 공간으로 유지하고 이러한 장기생태연구 결과를 모사하여 타 지역 산림에 적용하는 것이 필요하다고 판단된다.

## REFERENCES

- Acharya, B.K., B. Chettri and L. Vijayan(2011) Distribution pattern of trees along an elevation gradient of Eastern Himalaya, India. *Acta Oecologica*. 37: 329-336.
- Beatty, S.W.(2003) Habitat heterogeneity and maintenance of species in understory communities. In: F.S. Gilliam and M.R. Roberts(eds.), *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*. Oxford University Press, New York,

- pp.177-197.
- Bobiec, A., A. Reif and K. Öllerer(2018) Seeing the oakscape beyond the forest: A landscape approach to the oak regeneration in Europe. *Environmental Biology of Fishes* 33: 513-528.
- Braun-Blanquet, J.(1964) *Plant sociology, Fundamentals of vegetation science*(3rd ed.). Springer, Vienna, 865pp.
- Byeon, J.G., J.K. Shin, S.H. Oh and D.K. Kim(2016) The Plant Distribution of Protected Area for Forest Genetic Resource Conservation in the Korea National Baekdudaegan Arboretum, Gyeongsangbuk-do, South Korea. *Korean Journal of Plant Resources* 29(2): 204-224. (in Korean with English abstract)
- Byeon, S.Y. and C.W. Yun(2018a) Community Structure and Vegetation Succession of *Carpinus laxiflora* Forest Stands in South Korea. *Korean Journal of Environment and Ecology* 32(2): 185-202. (in Korean with English abstract)
- Byeon, S.Y. and C.W. Yun(2018b) Comparison of Vegetation Structure between Natural Forest(*Pinus densiflora* Forest and *Quercus mongolica* Forest) and *Larix kaempferi* Forest in Mt. Janggunbong. *Journal of Agriculture and Life Science* 52(4): 31-45. (in Korean with English abstract)
- Chapman, J.I. and R.W. McEwan(2018) The Role of Environmental Filtering in Structuring Appalachian Tree Communities: Topographic Influences on Functional Diversity Are Mediated through Soil Characteristics. *Forests* 9(1): 1-16.
- Chazdon, R.L.(2017) Landscape Restoration, Natural Regeneration, and the Forests of the Future. *BioOne* 102(2): 251-257.
- Cheon, K.I., J.H. Chun, H.M. Yang, J.H. Lim and J.H. Shin(2014) Changes of Understory Vegetation Structure for 10 Years in Long-Term Ecological Research Site at Mt. Gyeong. *Journal of Korean Forest Society* 103(1): 1-11. (in Korean with English abstract)
- Cheon, K.I., S.H. Joo, J.H. Sung, J.H. Chun and Y.G. Lee(2014) Understory Vegetation Structure by Altitude and Azimuth Slope and Indicator Species Analysis in Mt. Gyeong. *Journal of Korean Forest Society* 103(2): 165-174. (in Korean with English abstract)
- Chianucci, F., E. Minari, F. Most Jannatul, P. Merlini, A. Cutini, P. Corona and F. Mason(2016) Relationships between overstory and understory structure and diversity in semi-natural mixed floodplain forests at Bosco Fontana (Italy). *iForest-Biogeosciences and Forestry* 9(6): 919-926.
- Cho, Y.C., S.H. Oh, B.Y. Koo and B.C. Lee(2012) Conservation of Gwangneung forest based on ecosystem changes. *Journal of Korean Forest Society* 46-49. (in Korean)
- Chun, J.H., J.H. Lim and D.K. Lee(2007) Biomass Estimation of Gwangneung Catchment Area with Landsat ETM+ Image. *Journal of Korean Forest Society* 96(5): 591-601.
- Chung, J.M., S.M. Hwang, Y.M. Kim, J.K. Shin and M.S. Kim(2010) Stand Structure and Dynamics in Forests around Nari Basin of Ulleung Island, Korea. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology* 12(10): 23-35. (in Korean with English abstract)
- Cingolani, A.M., M. Cabido, D.E. Gurvich, D. Renison and S. Diaz(2007) Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? *Journal of Vegetation Science* 18: 911-920.
- Crawley, M.J.(1996) *The Structure of Plant Communities*. In: M.J. Crawley(ed.), *Plant Ecology*(2nd ed.), Blackwell, London, pp.1-50.
- Curtis, J.T. and R.P. McIntosh(1951) An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology* 32: 476-496.
- D'Orangeville, L., A. Bouchard and A. Cogliastro(2008) Post-agricultural forests: Landscape patterns add to stand-scale factors in causing insufficient hardwood regeneration. *Forest Ecology and Management* 255(5-6): 1637-1646.
- Dittrich, S., M. Hauck, M. Jacob, A. Rommerskirchen and C. Leuschner(2013) Response of ground vegetation and epiphyte diversity to natural age dynamics in a Central European mountain spruce forest. *Journal of Vegetation Science* 24: 675-687.
- Donato, D.C., J.L. Campbell and J.F. Franklin(2012) Multiple successional pathways and precocity in forest development: can some forests be born complex? *Journal of Vegetation Science* 23(3): 576-584.
- Fortunel, C., J.R. Lasky, M. Uriarte, R. Valencia, S.J. Wright, N.C. Garwood and N.J.B. Kraft(2018) Topography and neighborhood crowding can interact to shape species growth and distribution in a diverse Amazonian forest. *Ecological Society of America* 99(10): 2272-2283.
- Gaston, K.J.(2000) Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227.
- Halpern, C.B. and T.A. Spies(1995) Plant Species Diversity in Natural and Managed Forests of the Pacific Northwest. *Ecological Applications* 5(4): 913-934.
- Herben, T. and D.E. Goldberg(2014) Community assembly by limiting similarity vs. competitive hierarchies: Testing the consequences of dispersion of individual traits. *Journal of Ecology* 102(1): 156-166.
- Hilmers, T., N. Friess, C. Bässler, M. Heurich, R. Brandl, H. Pretzsch, R. Seidl and J. Müller(2018) Biodiversity along temperate forest succession. *Journal of Applied Ecology* 55(6): 2756-2766.
- Jung, S.W., Y.C. Cho and H.G. Lee(2017) Community Characteristics and Biological Quality Assessment on Benthic Macroinvertebrates

- of Bongseonsa Stream in Gwangneung Forest, South Korea. Korean Journal of Environment and Ecology 31(6): 508-519. (in Korean with English abstract)
- Kang, C.(2002) A Study of the Jackknife Estimate. Journal of Industrial Science and Technology 34: 325-331.
- Kermavnar, J. and L. Kutnar(2020) Patterns of Understory Community Assembly and Plant Trait-Environment Relationships in Temperate SE European Forests. Diversity 12(3): 1-23.
- Kim, M.S., H.J. Cho, J.S. Kim, K.H. Bae and J.H. Chun(2018) The Classification of Forest Vegetation Types and species Composition in the Sector between Danmoknyeong and Guryongnyeong of Baekdudaegan. Korean Journal of Environment and Ecology 32(2): 176-184. (in Korean with English abstract)
- Kim, T.U., J.H. Sung, T.S. Kwon, J.H. Chun and M.Y. Shin(2013) Assessment of Productive Areas for *Quercus acutissima* by Ecoprovince in Korea Using Environmental Factors. Journal of Korean Forest Society 102(3): 437-445. (in Korean with English abstract)
- Ko, Y.J., J.Y. Kim, E.J. Kim, E.J. Kim, H.G. Seol, G.H. Park, G.Y. Chung and C.H. Ryu(2012) Treatment of *Smilax china* L. Root Extract for Improvement of Storage Stability of *Mang-gae* Rice Cake. Korean Journal of Food Preservation 19(2): 167-172. (in Korean with English abstract)
- Koo, B.Y., J.K. Shin, Y.C. Cho and S.Y. Yang(2013) Soil seed bank diversity and relationship with ground vegetation in Gwangneung old-growth forest. Journal of Korean Forest Society 258-259. (in Korean)
- Korea Meteorological Administration(2019) Climate information(1999-2018). <http://www.kma.go.kr> (in Korean)
- Korea National Arboretum and The Plant Taxonomic Society of Korea(2007) A synonymic list of vascular plants in Korea. Korea National Arboretum, Pocheon, 560pp. (in Korean)
- Korean National Arboretum(2019a) Korea biodiversity information system. <http://www.nature.go.kr> (in Korean)
- Korean National Arboretum(2019b) Korea plant names index committee. <http://www.nature.go.kr> (in Korean)
- Korean National Arboretum(2020) Gwangneung forest biota introduction. <https://kna.forest.go.kr> (in Korean)
- Kulakowski, D., R. Seidl, J. Holeska, T. Kuuluvainen, T.A. Nagel, M. Panayotov, M. Svoboda, S. Thorn, G. Vacchiano, C. Whitlock, T. Wohlgemuth and P. Bebi(2017) A walk on the wild side: Disturbance dynamics and the conservation and management of European mountain forest ecosystems. Forest Ecology and Management 388: 120-131.
- Lee, J.H., H.J. Kwon, Y.H.M.Y. Kim, C.H. Lee and H.K. Song(2010) Vegetation Structures of Warm Temperate Evergreen Broad-leaved Forest in Gageodo, Korea. Journal of the Korean Society of Environmental Restoration Technology 13(6): 75-86. (in Korean with English abstract)
- Lee, T.B.(2003) Coloured Flora of Korean(I, II). Hyangmunsa, Seoul. (in Korean)
- Leps, J., F. De Bello, S. Lavorel and S. Berman(2006) Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: Practical considerations matter. Preslia. 78(4): 481-501.
- Lim, J.H., J.H. Shin, G.Z. Jin, J.H. Chun and J.S. Oh(2003) Forest Stand Structure, Site Characteristics and Carbon Budget of the Kwangneung Natural Forest in Korea. Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology 5(2): 101-109.
- Liu, Y., G. Zhu, X. Hai, J. Li, Z. Shangguan, C. Peng and L. Deng(2020) Long-term forest succession improves plant diversity and soil quality but not significantly increase soil microbial diversity: Evidence from the Loess Plateau. Ecological Engineering 142: 1-13.
- Ma, W., S. Lei, Y. Sun and J. Grabosky(2019) Forest succession in post-agricultural *Larix olgensis* plantations in northeast China. Journal of Forestry Research 31: 2495-2505.
- Mason, N.W.H., F. De Bello, D. Mouillot, S. Pavoine and S. Dray(2013) A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. Journal of Vegetation Science 24(5): 794-806.
- McCune, B. and J.B. Grace(2002) Analysis of ecological communities(3rd ed.). MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon.
- McCune, B. and M.J. Mefford(2006) PC-ORD Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 5.17. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon.
- Mcgill, B.J., B.J. Enquist, E. Weiher and M. Westoby(2006) Rebuilding community ecology from functional traits. Trends in Ecology and Evolution 21(4): 178-185.
- MjM Software Design(2016) PC-ORD Multivariate Analysis of Ecological Data: Version 7. Gleneden Beach, Oregon.
- Mo, X.X., H. Zhu, Y.J. Zhang, J.W.F. Slik and J.X. Liu(2011) Traditional forest management has limited impact on plant diversity and composition in a tropical seasonal rainforest in SW China. Biological Conservation 144: 1832-1840.
- Mucina, L.(2018) Biome: Evolution of a crucial ecological and biogeographical concept. New Phytologist 222: 97-114.
- Mueller-Dombois, D. and H. Ellenberg(2003) Aims and Methods of Vegetation Ecology. The Blackburn Press, New York, 547pp.
- Nugroho, A., J.S. Choi, B.M. Song and H.J. Park(2019) Effect of *Ainsliaea acerifolia* Extract on Anti-acetylcholinesterase and Peroxynitrite Scavenging and Analysis of Caffeoylquinic Acids. Korean Journal of Plant Resources 32(4): 270-274.
- Osnas, J.L., J.W. Lichstein, P.B. Reich and S.W. Pacala(2013)

- Global leaf trait relationships: mass, area, and the leaf economics spectrum. *Science* 340(6133): 741-744.
- Palmer, M.W.(1991) Estimating Species Richness: The Second-order Jackknife Reconsidered. *Ecology* 72(4): 1512-1513.
- Park, B.J., K.I. Cheon, J.J. Kim, S.H. Joo and J.G. Byeon(2018) Stand Structure of Long Term Monitoring Sites for *Quercus mongolica* in Mt. Myeonbong. *Journal of Agriculture and Life Science* 52(3): 133-144. (in Korean with English abstract)
- Park, I.H. and K.J. Cho(2011) Synecological Characteristics and Vitality Analysis of the *Berchemia berchemiaefolia* Habitat. *Journal of the Korean Society of Environmental Restoration Technology* 14(2): 97-105. (in Korean with English abstract)
- Park, I.H. and Y.K. Seo(2002) Plot Size for Investigating Forest Community Structure(5)-Adequate Number of Plots for Tree and Shrub Strata in a Mixed Forest Community of Broad-Leaved Trees at Guryongsan Area-. *Korean Journal of Environment and Ecology* 15(4): 394-400. (in Korean with English abstract)
- Peck, J.E.(2010) Multivariate analysis for community ecologist: Step-by-Step using PC-ORD. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon.
- Peterken, G.F.(1996) *Natural Woodland: Ecology and Conservation in Northern Temperate Regions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Raunkiaer, C.(1934) *The life forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press, Oxford.
- Reich, P.B., M.B. Walters and D.S. Ellsworth(1997) From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94(25): 13730-13734.
- Roslin, T., B. Hardwick, V. Novotny, W.K. Petry, N.R. Andrew, A. Asmus, I.C. Barrio, Y. Basset, A.L. Boesing, T.C. Bonebrake, E.K. Cameron, W. Dáttilo, D.A. Donose, P. Drozd, C.L. Gray, D.S. Hik, S.J. Hill, T. Hopkins, S. Huang, B. Koane, B. Larid-Hopkins, L. Laukkanen, O.T. Lewis, S. Milne, I. Mwesige, A. Nakamura, C.S. Nell, E. Nichols, A. prokurat, K. Sam, N.M. Schmidt, A. Slade, V. Slade, A. Suchankova, T. Teder, S. Van Nouhuys, V. Vandvik, A. Weissflog, V. Zhukovich and E.M. Slade(2017) Higher predation risk for insect prey at low latitudes and elevations. *Science* 356(6339): 742-744.
- Seidl, R., T.A. Spies, D.L. Peterson, S.L. Stephens and J.A. Hicke(2016) Searching for resilience: Addressing the impacts of changing disturbance regimes on forest ecosystem services. *Journal of Applied Ecology* 53: 120-129.
- Son, Y.H., C.D. Koo, C.S. Kim, P.S. Park, C.W. Yun and K.H. Lee(2016) *Forest Ecology*(1st ed.). Hyangmunsa, Seoul, 346pp. (in Korean)
- Souza, A.A., L.S. Galvão and J.R. Santos(2010) Relationships between Hyperion-derived vegetation indices, biophysical parameters, and elevation data in a Brazilian savannah environment. *Remote Sensing Letters* 1(1): 55-64.
- Spasojevic, M.J. and K.N. Suding(2012) Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: The importance of multiple assembly processes. *Journal of Ecology* 100(3): 652-661.
- Taylor, A.R., B. Gao and H.Y.H. Chen(2020) The effect of species diversity on tree growth varies during forest succession in the boreal forest of central Canada. *Forest Ecology and Management* 455: 1-10.
- Tepley, A.J., F.J. Swanson and T.A. Spies(2013) Fire-mediated pathways of stand development in Douglas-fir/western hemlock forests of the Pacific Northwest, USA. *Ecology* 94(8): 1729-1743.
- Tinya, F., S. Márialigeti, A. Bidló and P. Ódor(2019) Environmental drivers of the forest regeneration in temperate mixed forests. *Forest Ecology and Management* 433: 720-728.
- Van der Marrel, E.(2005) *Vegetation Ecology*. Blackwell Publishing Company, New Jersey, 395pp.
- Walter, H.(2012) *Vegetation of the Earth and Ecological Systems of the Geo-biosphere*(3rd ed.). Springer, Heidelberg, 274pp.
- Yao, L., Y. Ding, H. Xu, F. Deng, L. Yao, X. Ai and R. Zang(2020) Patterns of diversity change for forest vegetation across different climatic regions-A compound habitat gradient analysis approach. *Global Ecology and Conservation* 23: 1-14.
- Yu, H., W. Qi, C. Liu, L. Yang, L. Wang, T. Lv and J. Peng(2019) Different Stages of Aquatic Vegetation Succession Driven by Environmental Disturbance in the Last 38 Years. *Water* 11(7): 1412.
- Yun, S.J. and J.H. Chun(2018) Long-term ecological research on Korean forest ecosystems: The current status and challenges. *Ecological Research* 33: 1289-1302.