

## 광릉숲 조림지 하층식생의 다양성과 종조성 변화

이현빈 · 김정민 · 이주선 · 정성희 · 안종빈<sup>ID\*</sup>

국립수목원 산림생물보전연구과

## Changes in Diversity and Species Composition of Understory Vegetation in Gwangneung Plantation Forests

Hyun-Been Lee, Jeong-Min Kim, Juseon Lee, Songhie Jung and Jongbin An<sup>ID\*</sup>

Forest Biodiversity Conservation Research Division, Korea National Arboretum, Pocheon 11186, Korea

**요약:** 본 연구는 광릉숲 조림지에서 주변 자연림으로부터 유입되는 자생 교목수종 증가에 따른 하층식생 군집의 생물다양성과 종조성 변동을 확인하고 다변량 통계기법을 활용하여 주변 자연림과의 비교 및 교목층 구조와의 관계를 분석하였다. 2017년부터 2023년까지 조사한 결과 조림지의 하층식생은 총 72종이 출현하였으며, 다양성 지수는 연도에 따라 유의한 변동을 보였으나 뚜렷한 증가추세는 없었다. 초기에는 종 풍부도와 다양도가 높았으며 2023년에는 우점종의 상대중요치가 증가하고 출현 종수는 감소하였으나 균등도의 증가로 군집 구조가 변화하였다. 종조성 변화는 주로 종 교체(turnover)에 의해 설명되었으며, 단순한 종 소실보다는 새로운 종의 유입과 기존 종의 교체가 주요 요인으로 확인되었다. 하층식생 군집 구조의 변화는 연도와 낙엽층 피도에 의해 유의하게 설명되었으며, 조사구 간 이질성 증가는 뚜렷하지 않았다. 자생 교목수종의 흉고단면적 증가에 따라 담쟁이덩굴의 피도가 증가하였고 때죽나무는 자생 교목수종 밀도 증가에 따라 피도가 증가하였으나 흉고단면적 증가에 따라 감소하였다. 따라서 자생 교목수종의 양적 증가 뿐만 아니라 크기 구조에 따라 하층식생의 종조성 변화가 달라지는 것을 확인하였다. 본 연구결과는 조림된 이후 자연 식생으로의 발달 과정을 관찰하기 위해 보존된 조림지에서 하층식생이 종 교체와 군집 구조 변화를 통해 자연적인 천이 진행 과정을 따르고 있음을 보여주며, 조림지의 자연성 회복을 위한 산림관리 및 복원 전략 수립에 필요한 기초 생태학적 정보를 제공한다.

**Abstract:** Assessing the development of plantation forests toward natural vegetation is important for understanding forest ecosystem dynamics. This study investigated changes in biodiversity and species composition of understory vegetation associated with the influx of native tree species from surrounding natural forests into plantation stands in Gwangneung Forest. Understory vegetation was surveyed from 2017 to 2023, and multivariate statistical analyses were used to examine relationships with adjacent natural forests and overstory structural characteristics. A total of 72 understory species were recorded in the plantations during the study period. Diversity indices varied significantly among years but did not show a consistent increasing trend. Species richness and diversity were relatively high in the early years. However by 2023 the number of species decreased and the relative importance of dominant species increased, while community structure changed in association with increased evenness. Changes in species composition were mainly driven by species turnover, indicating that the influx of new species and replacement of existing species were more influential than simple species loss. Variation in understory community structure was significantly explained by year and leaf litter cover, whereas increases in heterogeneity among plots were not evident. The cover of *Parthenocissus tricuspidata* increased with increasing basal area of native overstory species, while *Syrax japonicus* increased with higher native-species density but responded negatively to increases in basal area. These results indicate that the effects of native-species influx depend not only on their abundance but also on the size structure of the overstory. Overall, understory vegetation in conserved plantation stands appears to follow an independent successional trajectory through species turnover and community reorganization during the transition toward natural vegetation. These findings provide baseline ecological information for forest management and restoration strategies aimed at enhancing naturalness in plantation forests.

**Key words:** biodiversity, beta diversity, natural regeneration, linear mixed model, niche competition, forest succession

\* Corresponding author

E-mail: ajb8825@korea.kr

ORCID

Jongbin An <sup>ID</sup> https://orcid.org/0000-0001-9461-4596

## 서론

생물다양성은 생태계의 건강성 및 안정성과 깊은 관련이 있으며, 생태계 기능과 서비스를 유지하는 데 매우 중요한 요소이다(Glowka et al., 1994). 생물다양성을 유지하고 향상시키기 위해서는 다양한 생물군집의 구성 변화와 이와 관련된 환경적 요인을 이해하는 것이 필요하다(Noss, 1990; DeLong, 1996; Schulze et al., 2019). 특히 산림 생태계는 풍부한 생물다양성을 보유한 생태계 중 하나이며(Brockhoff et al., 2017; Fichtner and Härdtle, 2021; Yi et al., 2025), 많은 생물종들이 복잡한 상호작용을 맺고 있어 이들의 시간적 변화를 이해하는 것은 매우 중요하다(Forrester, 2014). 생물다양성의 공간적 분포 양상을 평가하기 위해 다양한 척도들이 제안되었으며(Humphries et al., 1995; Schweiger et al., 2008) 생물다양성 보전이 생태계 관리의 핵심 전략으로 인식되는 가운데, 모니터링을 기반으로 한 생물다양성 평가는 생물다양성의 시공간적 변화 경향을 파악하고 원인을 규명할 수 있다(Schmeller, 2008).

식물군집에서 상층식생 동태는 매우 느린 반면에 하층식생은 상대적으로 빠른 변화양상을 보여주고 생태계 전반의 동적인 변화를 잘 반영한다(Caley et al., 2014). 하층 식생의 구조와 조성은 조림, 벌채와 같은 숲가꾸기 사업 이후 외부 교란에 의해 크게 변화하며, 조림 지역에서는 종의 이입과 소실, 확산과 쇠퇴에 따른 복잡한 변화 양상을 나타낸다(Su et al., 2019). 이러한 이차천이 과정은 주로 종조성 및 다양성 변화 그리고 환경과의 상호작용 두 가지 측면으로 설명할 수 있다(Hector, 1999). 종 풍부도 등 알파 다양성 분석만으로 생물다양성의 시간적 변화를 충분히 설명하기 어렵다는 한계를 보완하기 위해 종조성 변화를 함께 평가할 수 있다(Hillebrand et al., 2018; Magurran, 2021). 종조성 변화는 베타 다양성을 통해 군집의 변화 양상을 파악하고, 교란 이후 군집이 이전의 종조성 상태로 회복되는 재생 단계에 해당하는지를 판단하는데 활용될 수 있다. 자연재생은 식물이 스스로 복원하는 과정이며 식생을 재생하게 하는 가장 효율적인 방법으로 유전적 정체성과 다양성을 보전할 때 매우 중요하다(McDonald et

al., 2023; Wei et al., 2023; Ngeve, 2025). 조림 후 자연식생으로 회복하는 과정에서 얻어지는 정보들은 산림관리와 복원에 필요한 기초생태지식을 제공한다(Pandolfi and Lovelock, 2014; Suggitt et al., 2019).

광릉숲 내 조림지는 산림생물종을 보호하고 자연 식생으로의 발달 과정을 관찰하기 위해 보전된 지역으로 교목 층위에 참나무류 등 낙엽활엽수가 점차 유입되면서 자생수종의 상대중요치가 증가하고 있다(Table 1). 본 연구는 광릉숲 조림지의 생물다양성 변화를 이해하기 위해 교목층의 구조적 변화에 따른 하층식생 군집의 다양성 및 종조성의 변동을 평가하는 것을 목적으로 한다.

## 재료 및 방법

### 1. 조사지역

광릉숲은 국제적으로 생물다양성 보전을 위해 2010년 유네스코 생물권보전지역으로 지정되었다. 광릉숲은 서어나무, 까치박달, 졸참나무, 갈참나무가 우점하는 낙엽활엽수림 602.3 ha(54%)와 잣나무, 리기다소나무, 일본잎갈나무, 소나무 등 침엽수림 463.0 ha(42%)로 구성되어 있다. 특히 천검산과 수리봉 일대는 80여 년 전부터 학술보존림으로 지정되어 보호되어 왔으며 2011년부터 낙엽활엽수림의 개체군 동태를 연구하기 위해 장기생태모니터링 고정조사구가 위치한다. 식생조사는 천검산 주변 약 3.2 ha 면적의 졸참나무 우점의 자연림과 용암산 북서 사면에 위치한 약 2 ha 면적의 침엽수 조림지 2개의 임분 유형에서 수행되었다(Figure 1). 용암산 일대는 광릉숲 내 임소반을 기준으로 1930년 낙엽송과 잣나무, 1967년 리기다소나무, 방크스소나무가 조림된 이후 임분의 경관 및 생물다양성 변화 등 자연회복을 관찰하고 평가하기 위해 보전된 지역이다. 시간이 지남에 따라 이 지역에 졸참나무, 굴참나무, 신갈나무 등 자생수종이 유입되어 DBH 7~12 cm, 12~17 cm 급 소경목으로 발달하면서 교목층 자생수종의 흉고단면적(Basal Area, BA)과 밀도, 상대중요치 증가를 확인하였다(Figure 2). 광릉숲 기후 특성으로 최근 28년(1997~2024년) 기상관측자료에 따르면 연평균 기온 10.

Table 1. Changes in overstory structure of the plantation forests.

| year | Density<br>(stems/ha) | Basal Area<br>(m <sup>2</sup> /ha) | Mean DBH (cm) | Native species proportion (%) |         |            |
|------|-----------------------|------------------------------------|---------------|-------------------------------|---------|------------|
|      |                       |                                    |               | Riv                           | Density | Basal Area |
| 2017 | 1112±438              | 1655±8.7                           | 17.8          | 43.8                          | 49.0    | 11.2       |
| 2019 | 1202±478              | 1767±8.9                           | 17.5          | 45.9                          | 52.6    | 12.5       |
| 2021 | 1258±507              | 1875±9.2                           | 17.6          | 47.7                          | 55.5    | 13.6       |
| 2023 | 1279±514              | 1973±9.4                           | 17.9          | 48.4                          | 56.8    | 14.3       |

4°C, 월평균 최고기온과 최저기온 각각 24.4°C, -5.5°C이며, 연평균 강수량은 약 1,378.7 mm의 온대 중부 식생대 기후를 나타낸다.

## 2. 조사 방법

반복 조사로 인한 답압과 표토 소실 등으로 인한 하층식생의 물리적 교란을 최소화하기 위해(Hamberg et al., 2010)

식생 조사는 2017년부터 2년 간격으로 총 4회 반복 조사하였다. 조림지역 내 교목층에서 자생수종 이입이 확인되는 지역을 중심으로 20 m × 20 m 크기의 고정조사구 51개를 설치하여 이 중에서 모든 차수에 조사된 45개 조사구를 선정하여 분석하였다. 각 조사구 내 흉고직경 7 cm 이상의 교목성 수종을 대상으로 고유식별 라벨을 부착하여 직경을 측정하였다. 조사구 중앙점을 기준으로 1 m × 5 m 크기의 소방형구 1개

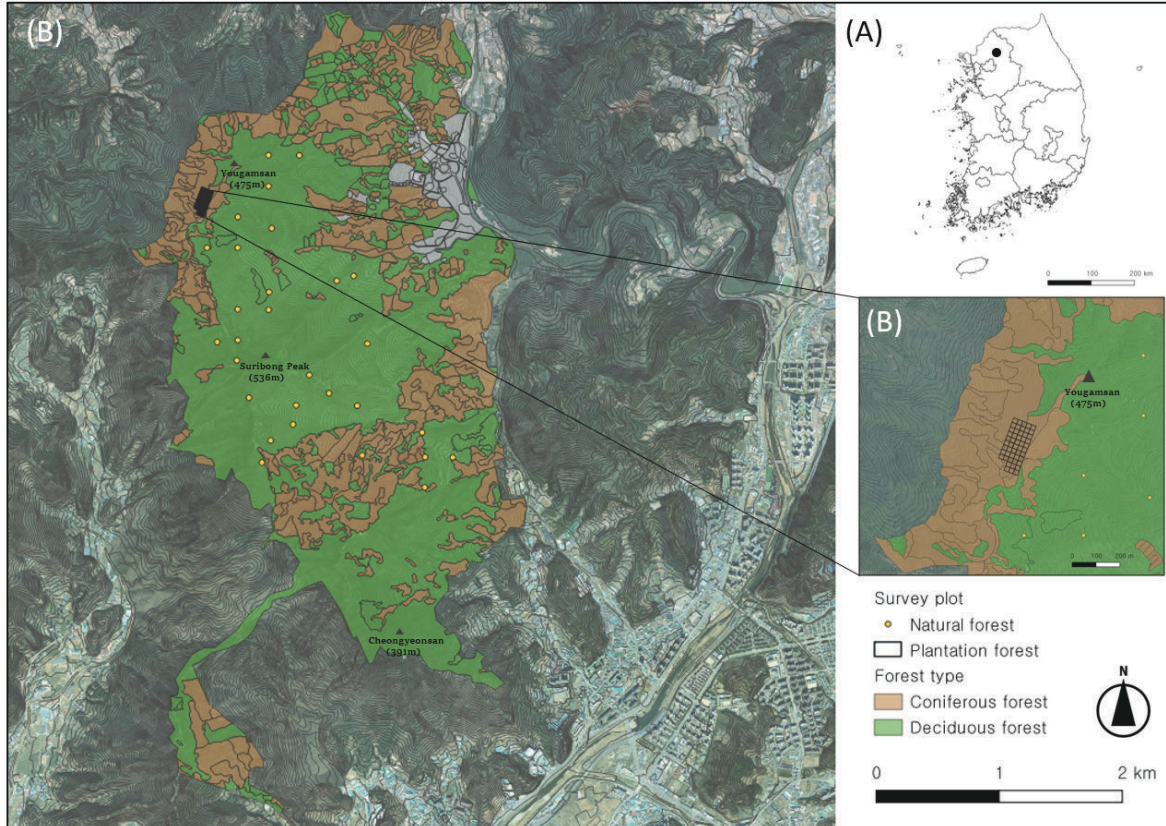


Figure 1. Location of the Gwangneung Forest in South Korea (A) and the distribution of forest type and survey plot placements in study site (B).

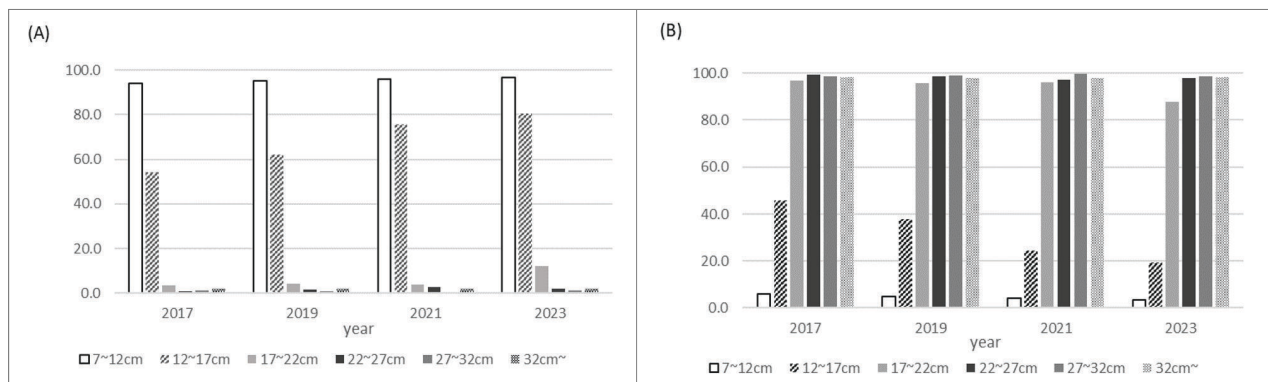


Figure 2. Changes in the DBH distribution (%) of overstory trees in the plantation forests: (A) native species and (B) plantation species.

를 설치하였으며 각 소방형구에서 출현한 초본층 종의 피도를 백분율(%) 기준으로 기록하여 평균한 값을 조사구 단위의 피도값으로 산출하였다. 자연림에는 35 m × 35 m 크기의 고정조사구 30개를 설치하고 각 조사구 중심점에서 세 방향으로 2 m 지점에 1 m × 4 m 크기의 소방형구 3개를 각각 설치하였다. 조사된 소방형구 피도를 백분율(%)의 기준으로 동일하게 평균하여 조사구 단위의 피도값으로 산출하였다. 임분 유형별로 식물 동정은 원색대한식물도감(Lee, 2003)을 이용하였으며, 국명 및 학명은 국가생물종지식정보시스템(KNA, 2025a)과 국가표준식물목록(KNA, 2025b)을 기준으로 작성하였다. 식생조사구 수와 크기는 각 임분의 면적과 특성을 고려하여 설정하였으며 조사구에서 군집 변화에 영향을 줄 수 있는 비생물학적 및 생물학적 환경 요인으로 토양 노출도, 목질잔해물(잔가지), 암석 노출도, 낙엽층 피도를 조사하였다.

### 3. 분석방법

조림지 하층식생의 연도별 전체 종 구성과 군집 구조 변화를 파악하기 위해 R 프로그램의 *vegan* 패키지를 이용하여 종 풍부도(R; Margalef, 1958)와 식생 연구에서 널리 활용되는 종 다양도(H; Shannon and Weaver, 1949), 우점도(D; Simpson, 1949), 균등도(J; Pielou, 1966) 등 주요 종 다양성 지수를 산출하였다. 하층식생 조사구의 면적이 작고 개체수가 낮아 조사구 간 표본 크기 차이가 발생하기 쉬우므로, 이러한 표본 크기 차이를 보정하면서 종풍부도의 상대적 수준을 비교할 수 있는 Margalef 지수를 사용하였다. 시간에 따른 종 다양성 변화는 동일 조사구의 반복 측정으로 인해 자기 상관성이 존재하기 때문에(Dornelas et al., 2013) 정규성을 만족하는 경우, 자료의 비독립성을 고려하기 선형혼합모형(LMM, Linear Mixed Model)을 적용하였다. 이때 연도를 고정효과(fixed effects)로, 고정조사구와 소방형구를 중첩된 임의효과(random effects)로 포함하고 사후검정으로 Tukey pairwise를 수행하였다. 정규성을 만족하지 않는 경우에는 비모수 검정인 Kruskal-Wallis 검정을 실시하고 사후검정으로 Dunn's test를 수행하였으며 다중비교에 따른 p값은 Bonferroni으로 보정하였다.

조림지와 자연림 간 하층식생 군집 구조의 유사성 및 차이를 평가하고 시간에 따른 군집 변화 궤적을 파악하기 위해 Morisita-Horn 비유사도 행렬에 기초한 비모수적 다차원척도법(NMDS; Non-metric Multidimensional Scaling)을 수행하였다. Morisita-Horn 지수는 샘플 크기와 종수 차이에 상대적으로 덜 민감하고 우점종의 분포 패턴을 효과적으로 반영하므로(Wolda, 1981; Chao et al., 2006) 조사 면적이 다른 두 임분 간의 군집 비교에 적합하다. NMDS 결과와 환경 요인 간의 관계를 평가하기 위해 토양 노출도, 목질 잔해물, 암석노출도,

낙엽층, 하층식생 총피도 등 환경 변수를 이용하여 *envfit* 분석(permutations = 999)을 수행하였다. 연도와 임분 유형의 효과는 동일한 거리행렬에 기반한 순열 다변량 분산분석(PERMANOVA; *adonis2*, permutation = 999)을 수행하였다. PERMANOVA 결과를 검증하기 위해 동일한 거리행렬에 대해 집단 간 분산 동질성을 확인하는  $\beta$ -dispersion 분석(PERMDISP; *betadisper* + *permutest*)을 병행하였다. 또한 동일 방형구 내 연도 간 종조성 변화량을 평가하기 위해 피도자료 기반 거리행렬을 산출하였고, 시간적 거리와 종조성 거리 간의 관계는 Mantel test로 검정하였다. 임분별로 연도 간 군집 차이를 구명하기 위해 존재/부재 기반의 Jaccard 비유사도 행렬을 산출하였다. Jaccard 지수를 이용한  $\beta$ 다양성은 Baselga(2010) 방법에 따라 교체(turnover)와 중첩/소실(nestedness)요소로 분해하여 군집 차이가 종 교체에 의한 것인지 또는 단순 종 소실에 의한 것인지 확인하였다.

하층식생 군집의 동태적 특성은 *codyn* 패키지를 활용하여 우점종 순위 변동(rank shift)을 계산하여 주요 우점종의 교체 경향을 파악하였다. 또한 총피도의 변동계수(CV)를 통한 군집 안정성, 종별 개체군 변동의 동기성(synchrony)을 산출하여 임분별 하층식생 군집의 변동 패턴을 종합적으로 평가하였다. 그리고 조림지 내 교목층 자생수종의 BA 및 밀도 증가에 따른 하층식생 피도 변화를 분석하기 위해 선형혼합모형을 적용하였다. 이때 하층식생은 평균 상대중요치(RIV; Relative Importance Value)를 기준으로 상위 50%에 해당하는 종을 분석 대상으로 선정하였으며 각 종의 피도를 종속변수로, 교목층 자생수종 BA, 자생수종 밀도, 조사 연도를 고정효과로, 조사구를 임의효과로 설정하였다. 모든 분석은 R 프로그램(version 4.5.1)을 이용하여 수행하였다.

## 결 과

### 1. 하층식생 군집의 종다양성 변화

조사결과 조림지 하층식생은 34과 48속 72종의 초본 식물이 출현하였다. 연도별로 2017년 44종, 2019년 34종, 2021년 44종, 2023년 34종이 확인되었으며 주요 출현종은 조사기간 별로 변동하였다. 하층에서 확인되는 조림수종은 잣나무, 리기다소나무, 밤나무 3종이며, 조림지 하층식생 수종별 상대중요치 분석 결과, 주름조개풀이 높은 순위로 유지되었고 차우점종인 때죽나무, 뱀고사리, 리기다소나무, 누리장나무, 애기나리, 작살나무, 잣나무, 담쟁이덩굴 등의 상대우점도는 연도에 따라 달라지는 것으로 나타났다(Figure 3). 주요 조림 수종인 잣나무는 2017년 상대중요치 8.9%에서 2019년 10.1%로 증가하였으나, 2021년 4.3%로 감소한 이후 하층식생에서 낮은 상대우점도를 유지하였다. 선형혼합모형을 이용하여 연도에

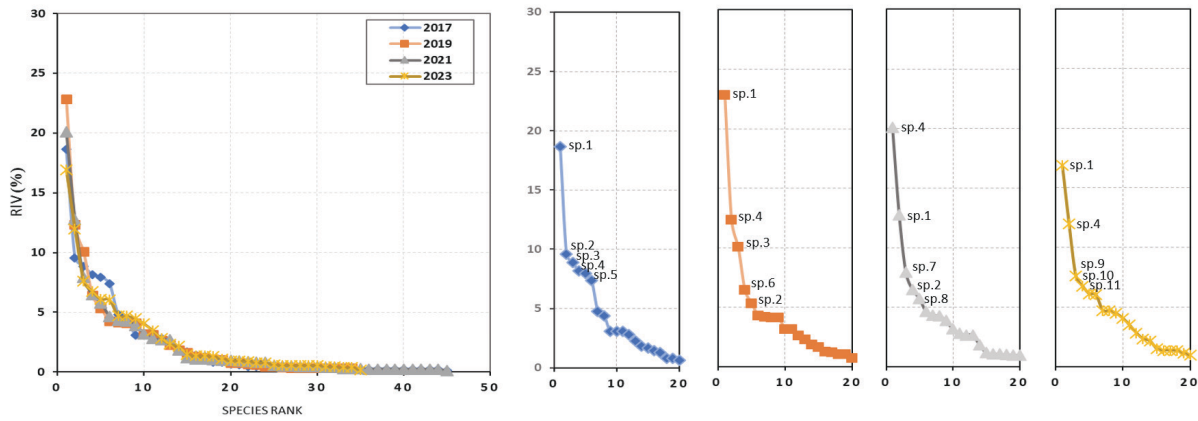


Figure 3. Changes in understory plant species relative importance value (RIV) in plantation forests: species of figure; sp.1 *Oplismenus undulatifolius*, sp.2 *Viburnum erosum*, sp.3 *Pinus koraiensis*, sp.4 *Styrax japonicus*, sp.5 *Disporum smilacinum*, sp.6 *Callicarpa japonica*, sp.7 *Acer pseudosieboldianum*, sp.8 *Lindera obtusiloba*, sp.9 *Athyrium yokoscense*, sp.10 *Pinus rigida*, sp.11 *Clerodendrum trichotomum*.

따른 군집의 종다양도 지수 결과는 Figure 4와 같다. 풍부도 지수(R; LMM,  $p < 0.01$ ), 심슨 지수(D; Kruskal-Wallis test,  $p < 0.01$ ), 다양도 지수(H; Kruskal-Wallis test,  $p < 0.01$ ), 균등도 지수(J; LMM,  $p < 0.01$ )는 연도 간 유의한 차이를 나타냈으나, 뚜렷한 증가 추세는 보이지 않고 연도별 변동을 나타냈다.

## 2. 하층식생 군집의 연도별 종조성 비교

같은 방형구 내 연도간 거리행렬을 분석한 결과, Morisita-Horn 거리는 모든 연도쌍에서 비유사도 0.8 이상으로 나타났으며 시간 경과에 따라 군집의 이질성이 증가하는 경향을 보였다. Jaccard 거리는 연도별로 0.62~0.71 범위로 나타나 높은 종조성의 차이를 확인하였다. 시간적 거리와 종조성 거리 간의

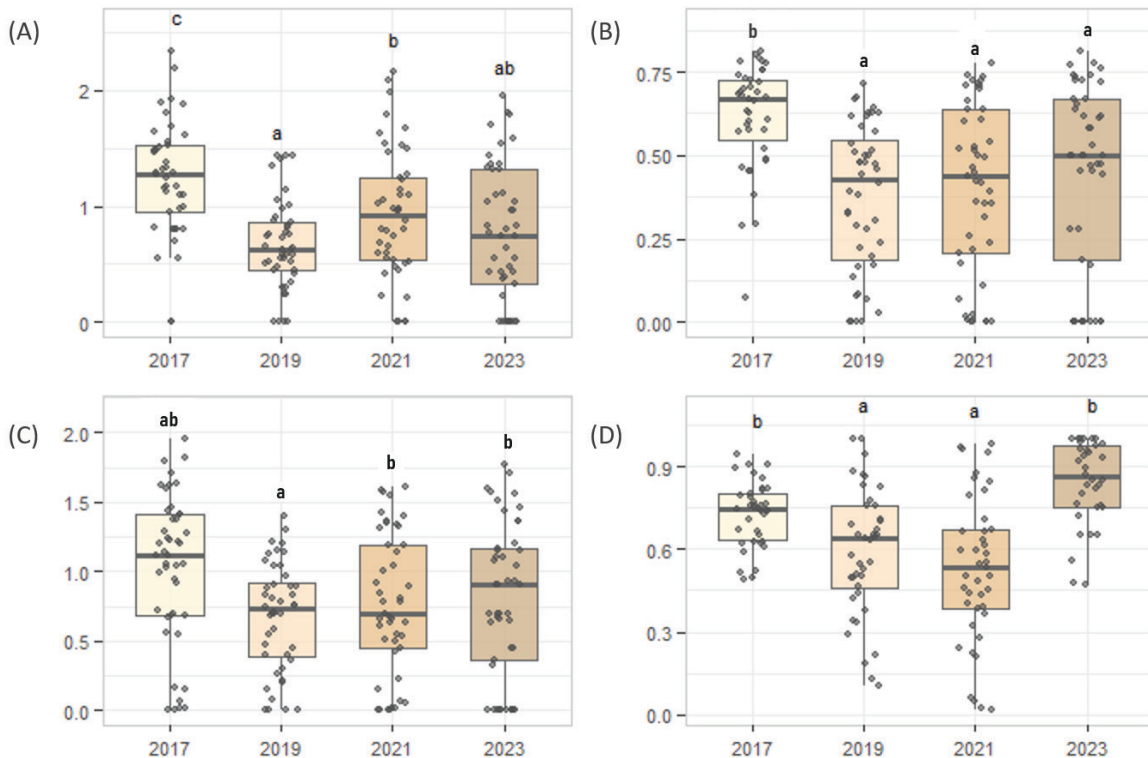


Figure 4. Temporal changes in the species diversity in the plantation forests: (A) Margalef index (R), (B) Simpson index (D), (C) Shannon diversity index (H), and (D) Evenness index (J). All indices show significant differences across years (Linear Mixed Model for R,  $p < 0.01$ ; Linear Mixed Model for J,  $p < 0.001$ ; Kruskal-Wallis test for D,  $p < 0.001$  and for H,  $p < 0.01$ ).

Mantel test 결과 Morisita-Horn 비유사도와 Jaccard 비유사도 모두 시간 경과와 유의한 양의 상관관계가 확인되어, 시간 경과에 따라 종조성 차이가 나타났다(Morisita-Horn  $r=0.08$ ,  $p=0.001$ ; Jaccard:  $r=0.09$ ,  $p=0.001$ ). Jaccard 지수를 이용한  $\beta$ 다양성은 Baselga(2010) 분해 결과 모든 구간에서 Turnover 성분이 Nestedness 성분보다 2-3배 높았다(Table 2). 이는 조림지 하층식생의 종조성 변화가 주로 종 교체에 의해 일어났으며, 단순한 종 소실보다는 새로운 종의 유입과 기존 종의 교체가 주된 요인을 나타낸다. 시간에 따른 방형구별 우점 종의 순위 변동(Rank shift) 값은 2017~2019년 6.42에서 2019~2021년 4.59로 감소하였다가 2021~2023년에 5.04로 증가하였다. 총피도 변동계수(CV)는 0.61, 종별 개체군 변동의 동기성(synchrony)은 0.39로 전체 피도는 연도별 변동을 보였으나 종 간 변동 패턴은 비동기적으로 나타났다.

군집 구조 변이를 설명하는 환경 요인을 PERMANOVA로 분석한 결과, Morisita-Horn 비유사도에 기반한 군집 조성은 연도와 낙엽피도에 따라 유의한 차이를 보였다(Table 3; year:  $R^2=0.018$ ,  $F=3.24$ ,  $p<0.001$ ; leaf litter cover:  $R^2=0.017$ ,  $F=3.15$ ,  $p<0.001$ ). 반면 bare soil cover, rock exposure, woody debris는 군집 구조와 유의한 관련성을 보이지 않았다. 또한

PERMDISP 분석 결과 연도 간 군집 분산 차이는 유의하지 않았으며( $F=1.76$ ,  $p=0.143$ ), 이는 연도에 따른 군집 차이가 샘플 간 분산 증가에 의한 것이 아니라 군집 조성의 실제 변화에 의해 나타난 것으로 해석된다(Table 4).

### 3. 조림지와 자연림의 하층식생 시계열 궤적

NMDS 배열 분석결과 조림지는 2017년부터 2023년까지 자연림 영역과 부분적으로 중첩되었으나, 시간이 지남에 따라 자연림과 다른 방향으로 이동하는 궤적을 보였다(Figure 5). 두 임분 유형 간 군집 구조는 유의한 차이를 나타냈다(PERMANOVA,  $F=15.22$ ,  $R^2=0.13$ ,  $p<0.001$ ). 자연림의 하층식생 군집은 2017-2023년 동안 약간의 이동은 있었으나 NMDS 1축과 2축 범위 내에 분포를 유지하며 상대적으로 안정적인 종조성을 나타냈다. 반면, 조림지는 2017년부터 2023년까지 NMDS 1축을 따라 지속적으로 오른쪽으로 확산되는 경향을 보였으며, 특히 2023년에는 일부 방형구들이 다른 연도와 분리된 위치에 분포하였다. 이는 조림지의 하층식생이 시간이 지남에 따라 주변 자연림 군집 구조와 유사해지기보다는 독립적인 천이 경로를 따르고 있음을 시사한다.

Table 2. Pairwise  $\beta$ -diversity indices between consecutive survey years.

| Year_pair   | Rank shift | Jaccard         | Baselga(2010)         |                       |
|-------------|------------|-----------------|-----------------------|-----------------------|
|             |            |                 | Turnover              | Nestedness            |
| 2017 - 2019 | 6.42       | 0.71 $\pm$ 0.19 | 0.57 $\pm$ 0.31 (80%) | 0.15 $\pm$ 0.18 (20%) |
| 2019 - 2021 | 4.59       | 0.62 $\pm$ 0.25 | 0.44 $\pm$ 0.35 (71%) | 0.18 $\pm$ 0.21 (29%) |
| 2021 - 2023 | 5.04       | 0.71 $\pm$ 0.23 | 0.50 $\pm$ 0.38 (70%) | 0.21 $\pm$ 0.28 (30%) |

Table 3. PERMANOVA results for the effects of environmental variables on understory community composition based on Morisita-Horn dissimilarity.

| Environmental variables | $R^2$ | F    | $p$ -value |
|-------------------------|-------|------|------------|
| Year                    | 0.018 | 3.24 | <0.001***  |
| Bare soil cover         | 0.006 | 1.08 | 0.055      |
| Rock exposure           | 0.008 | 1.42 | 0.196      |
| Woody debris            | 0.004 | 0.75 | 0.718      |
| Leaf litter cover       | 0.017 | 3.15 | <0.001***  |

Table 4. PERMANOVA and PERMDISP results for the effects of year, forest type, and their interaction on understory community composition based on Morisita-Horn dissimilarity.

| Index                     | df | $R^2$ | F     | $p$       |
|---------------------------|----|-------|-------|-----------|
| Year                      | 3  | 0.025 | 2.71  | <0.001*** |
| Forest type               | 1  | 0.074 | 24.31 | <0.001*** |
| Year $\times$ Forest type | 3  | 0.016 | 1.75  | <0.001*** |
| Group                     | 3  | 1.027 | 1.76  | 0.143     |

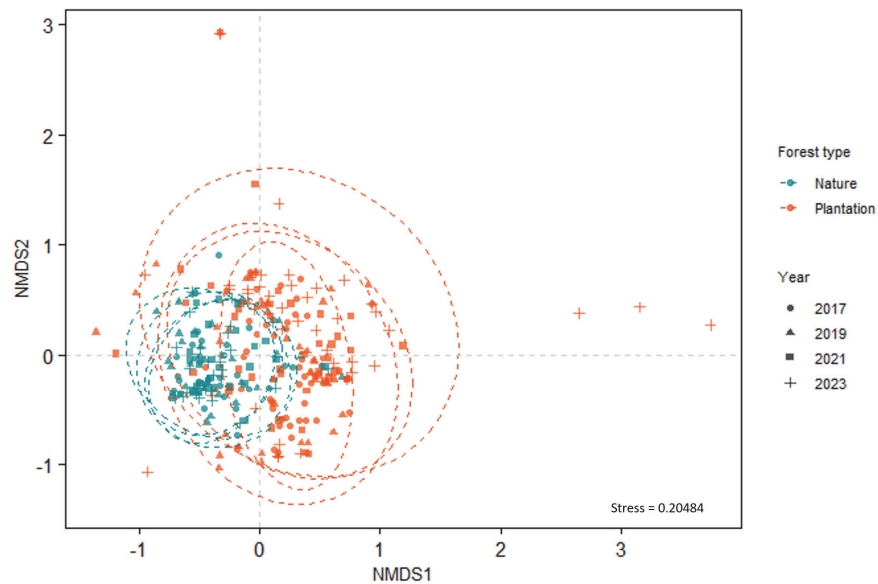


Figure 5. NMDS results of the understory vegetation community structure of natural forests and plantation forests.

#### 4. 교목층 자생수종 변화에 따른 하층식생 피도 분석

선형혼합모형 분석 결과, 하층식생 36개 분석종 중에서 때죽나무, 담쟁이덩굴, 리기다소나무, 쪽동백나무 4종이 교목층 자생수종 BA 또는 밀도와 유의한 관계를 나타냈다(Table 5). 자생수종 BA와 유의한 관계를 보인 종은 3종이었다. 담쟁이덩굴은 자생수종 BA와 가장 강한 양의 관계를 나타냈다( $\beta=+1.527$ ,  $SE=0.413$ ,  $p<0.001$ ). 이는 자생수종 BA가 1 m<sup>2</sup>/ha 증가할 때 담쟁이덩굴의 피도가 평균 1.53% 증가함을 의미한다. 담쟁이덩굴은 평균 피도 0.22%로 출현이 적은 종이었으나, 교목층 자생수종 유입에 민감하게 반응하였다. 리기다소나무( $\beta=+0.787$ ,  $SE=0.387$ ,  $p=0.042$ )와 쪽동백나무( $\beta=+0.659$ ,  $SE=0.263$ ,  $p=0.012$ )도 자생수종 BA 증가 시 피도가 유의하게 증가하였다. 반면, 때죽나무는 자생수종 BA와 음의 관계를 보였다( $\beta=-1.900$ ,  $SE=0.931$ ,  $p=0.041$ ). 때죽나무는 평균 피도 2.85%로 상대적으로 풍부한 종이었으나, 자생수종 BA 증가 시 피도가 감소하는 경향을 나타냈다. 교목층 자생수종 밀도의 효과는 BA와 다른 양상을 보였다. 때죽나무는 밀도와

양의 관계를 나타냈다( $\beta=+0.029$ ,  $SE=0.008$ ,  $p<0.001$ ). 교목층 자생수종 밀도 100 stems/ha 증가 시 때죽나무 피도가 2.9% 증가함을 의미한다. 담쟁이덩굴( $\beta=-0.013$ ,  $SE=0.004$ ,  $p<0.001$ )과 쪽동백나무( $\beta=-0.006$ ,  $SE=0.002$ ,  $p=0.011$ )는 자생수종 밀도와 음의 관계를 보여, BA 효과와 상반된 패턴을 나타냈다. 또한 시간에 따라 피도 변화가 유의하게 나타났다. 특히 리기다소나무 치수는 시간에 따라 확산되었다( $\beta=+6.197$ ,  $SE=0.509$ ,  $p<0.001$ ). 이는 2021년 리기다소나무 치수의 급격한 증가를 반영한다.

## 고 찰

방크스소나무, 잣나무, 일본잎갈나무 등을 조림한 이후 30여년이 경과된 시점에서 졸참나무, 신갈나무, 서어나무 등 자생수종이 교목층에 유입되어 자연재생 과정을 겪고 있는 조림지역을 대상으로 하층식생의 생물다양성과 종조성 변화를 평가하였다. 2017년에는 출현 종수와 종 다양성이 모두 높

Table 5. LMM results ( $\beta \pm SE$ ) for four understory species significantly related to native tree basal area (BA), density, and year.

| Species                            | Mean Cover (%) | Native species BA (m <sup>2</sup> /ha) | Native species Density (stems/ha) | Year              |
|------------------------------------|----------------|----------------------------------------|-----------------------------------|-------------------|
| <i>Styrax japonicus</i>            | 2.85           | -1.900 (0.931)*                        | +0.0290 (0.0079)***               | -2.002 (0.917)*   |
| <i>Parthenocissus tricuspidata</i> | 0.22           | +1.527 (0.413)***                      | -0.0134 (0.0035)***               | +1.162 (0.446)**  |
| <i>Pinus rigida</i>                | 0.13           | +0.787 (0.387)*                        | -0.0016 (0.0033)                  | +6.197 (0.509)*** |
| <i>Styrax obassia</i>              | 0.23           | +0.659 (0.263)*                        | -0.0057 (0.0022)*                 | +0.087 (0.383)    |

$\beta$ : regression coefficient (positive = increase, negative = decrease), SE: standard error

\*\*\* $p<0.001$ , \*\* $p<0.01$ , \* $p<0.05$

은 군집 구조를 보였으나, 이후 우점종의 상대중요치 증가와 함께 다양성 지수와 균등도 지수가 감소하여 군집이 단순화되는 양상을 보였다. 2023년에는 출현 종수는 감소하였으나 중간 균등도가 증가하면서 다양성과 균등도가 모두 증가하여 하층 군집 구조가 특정 우점종에 의한 단순화가 아니라 복잡해지는 군집 구조의 변화 및 군집 재편성의 경향을 나타냈다(Magurran, 2004). 하층식생의 수종별 상대중요치 분석 결과 최우점종부터 차순위의 식물종이 꾸준한 변화가 있어 조림 수종의 영향력은 연도마다 증가와 감소를 반복하여 다른 자생 수종과의 지위 경쟁 상태에 있는 것으로 보인다. 이러한 경쟁은 조림지와 같은 인공림에서 자원 경쟁력이 높은 종이 다른 종의 공간·자원을 제한하는 경쟁 배타 원리의 결과로 해석할 수 있다(Hardin, 1960; Tilman, 1982). 자생수종 개체목이 어린 나무로 교목층으로 유입되면서 조림지의 상층 군집 조성 변화에 따라 하층식생 종의 출현과 교체가 유의하게 반응하고 이는 조림지역의 하층식생의 군집 구조가 초기에 생물다양성이 증가한 이후 종조성이 경쟁으로 군집이 변화하면서 자연적인 천이 과정을 겪고 있는 것으로 해석된다.

주변 참조생태계인 자연림과 비교하여 하층식생의 변화에 기인하는 요인의 관계를 분석한 결과, 군집의 평균 조성은 연도(Year)와 낙엽층 피도(Leaf Litter)에 의해 유의하게 변화하는 것으로 나타났다. 자생수종이 어린 나무로 유입되고 있으나 조림지의 중경목 이상의 주요 교목 수종은 잣나무, 리기다소나무, 방크스소나무이며 장기간 두껍게 쌓인 침엽수 낙엽층은 토양의 유기물 분해와 순환이 더디어 토양산성화로 인해 하층식생 발달이 억제되는 것으로 알려져 있다(Ponge, 2013; Růžek et al., 2021). 시간이 지남에 따라 더욱 두껍게 쌓이는 낙엽층은 조림지 내 하층식생의 출현을 제어하나 졸참나무, 당단풍나무, 서어나무 등 자생수종이 상층 교목층에 증가함에 따라 발생하는 종자와 수관 개방 등이 군집 구조에 영향을 미칠 것으로 판단된다. 반면 PERMDISP 결과 조사구 간 이질성의 증가는 뚜렷하지 않았다. 이는 조림지에서 시간이 지남에 따라 조사구 간 하층식생은 여전히 균질하게 유지되고 있음을 시사한다. 대상지는 조림지의 자연회복을 관찰하기 위해 보전된 지역이지만 여전히 공간 전체적으로 조림지역의 성격이 유지되는 것으로 판단된다.

조림지와 주변 자연림의 하층식생 군집조성의 비유사도 분석 결과 조림지는 자연림의 군집 구조와 다른 양상을 보였다. 2017년에서 2023년으로 갈수록 군집 간 상대적 거리는 더욱 멀어지게 되고 이는 시간이 경과함에 따라 임분 유형간 군집 조성이 다르다는 것을 의미한다. 광릉숲의 자연림은 졸참나무, 서어나무 우점의 성숙림으로 군집 구조가 변동이

적고 안정적이며 하층식생에서도 단풍취, 애기나리, 당단풍나무, 작살나무 등 자생수종의 출현 비율이 높다. 조림지의 경우 군집의 변동이 있고 천이 초기에 빠르게 확산하는 뽕고사리 등 양치류 또는 가장자리에서 빠르게 확산되는 담쟁이덩굴, 대사초, 청가시덩굴 등이 주로 출현하므로 전체 조사기간 동안 두 임분 유형의 하층식생의 군집은 서로 다른 궤적으로 발달하는 것으로 판단된다. 또한 교목층 자생수종 BA와 밀도가 하층식생에 서로 다른 영향을 미치는 것으로 나타났다. 담쟁이덩굴의 경우, 자생수종 BA 증가 시 피도가 증가하지만 밀도 증가 시에는 감소하였다. 이는 대경목 자생수종이 덩굴식물에게 등반 지지대를 제공하여 유리한 반면, 소경목의 높은 밀도는 공간적 경쟁을 야기하기 때문으로 해석된다(Melzer et al., 2012). 때죽나무는 이와 반대 패턴을 보였다. 자생수종 BA 증가는 때죽나무 피도를 감소시킨 반면, 밀도 증가는 피도를 증가시켰다. 이는 자생수종의 생장이 피음을 발생시켜 때죽나무와 경쟁하지만, 소형 자생수종은 적절한 차광 환경을 제공하는 것으로 판단된다. 이러한 결과는 자생수종 유입의 효과를 단순히 증가 또는 감소로만 평가할 수 없으며, 유입되는 자생수종의 크기 구조를 고려해야 함을 시사한다. 본 연구결과는 7년간의 연구결과를 통해 조림지의 자연 회복력의 추세를 모니터링할 수 있는 자료이며 조림지의 잠재적인 자연성 회복을 위한 관리 전략으로 생태적 기능을 고려한 쇠퇴 조림 수종의 선택적 제거와 낙엽층의 부분적 조절이 검토될 수 있다. 조림지의 하층식생은 종 교체율이 높고 균등도가 증가하는 것으로 확인되어 경쟁 배타 원리에 의한 자원 독점 구조를 완화하고 자생식생 종 유입과 군집의 재편성을 통해 자연적 천이를 촉진하는 방안이 조림지의 관리 전략으로 고려될 수 있다. 다만, 본 연구는 작은 규모의 공간에서 진행된 것과 미기후 및 토양 유기물과 같은 천이 진행에 따른 주요 환경요인들의 미측정 등 여러 한계점이 존재한다. 교란에 의한 환경적 상호작용은 종조성에 필연적이므로 하층식생 반응 분석에 대한 연구가 지속되어 더욱 상세한 생태적 과정을 해석하는 것이 필요하다고 생각되며 조림지의 자연성 회복을 위해서는 전체 층위 구조의 장기적인 모니터링과 자생수종의 보조적 식재 등 자연생신을 유도할 수 있는 관리 전략이 필요함을 보여준다.

## 감사의 글

본 연구는 산림청 국립수목원 연구개발사업인 「광릉숲·시험림 산림생물종의 동태 및 환경 적응성 평가(KNA12-32-18-3)」의 일환으로 수행되었음.

## References

- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19(1): 134-143.
- Brockerhoff, E.G., Barbaro, L., Castagneyrol, B., Forrester, D.I., Gardiner, B., González-Olabarria, J.R. and Jactel, H. 2017. Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services. *Biodiversity and Conservation* 26(13): 3005-3035.
- Caley, M.J., Fisher, R., and Mengersen, K. 2014. Global species richness estimates have not converged. *Trends in Ecology & Evolution* 29(4): 187-188.
- Chao, A., Chazdon, R.L., Colwell, R.K. and Shen, T.-J. 2006. Abundance-based similarity indices and their estimation when there are unseen species in samples. *Biometrics* 62(2): 361-371.
- DeLong, D.C.Jr. 1996. Defining biodiversity. *Wildlife Society Bulletin* 24(4): 738-749.
- Dornelas, M. et al. 2013. Quantifying temporal change in biodiversity: challenges and opportunities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280: 20121931.
- Fichtner, A. and Härdtle, W. 2021. Forest diversity and ecosystem functioning: recent advances and future perspectives. *Basic and Applied Ecology* 50: 1-12.
- Forrester, D.I. 2014. The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. *Forest Ecology and Management* 312: 282-292.
- Glowka, L., Burhenne-Guilmin, F., Synge, H., McNeely, J.A. and Gündling, L. 1994. A Guide to the Convention on Biological Diversity. IUCN Environmental Policy and Law Paper No. 30. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, U.K. 161
- Hamberg, L., Malmivaara-Lamsa, M., Lehvavirta, S., O'Hara, R.B. and Kotze, D.J. 2010. Quantifying the effects of trampling and habitat edges on forest understory vegetation: A field experiment. *Journal of Environmental Management* 91(9): 1811-1820.
- Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131(3409): 1292-1297.
- Hector, A. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* 286(5442): 1123-1127.
- Hillebrand, H. et al. 2018. Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: Consequences for conservation and monitoring. *Journal of Applied Ecology* 55: 169-184.
- Humphries, C., Williams, P., and Vane-Wright, R. 1995. Measuring biodiversity value for conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 93-111.
- Jung, S.H., Sim, H.S., Kim, J.S., Bae, K.H., and Cho, Y.C. 2021. Processes driving understory community dynamics in Ulleungdo island broadleaved forest, South Korea. *Ecological Research* 36(4): 686-700.
- KNA (Korea National Arboretum). 2025a. National Species Information System (in Korean). [https://kna.forest.go.kr/kfsweb/kfi/kfs/cms/cmsView.do?cmsId=FC\\_003212&mn=UKNA\\_02\\_02](https://kna.forest.go.kr/kfsweb/kfi/kfs/cms/cmsView.do?cmsId=FC_003212&mn=UKNA_02_02).
- KNA (Korea National Arboretum). 2025b. Korea Standard Plant List (in Korean). <https://kna.forest.go.kr/kfsweb/kfi/kfs/kna/application/publication/detailForm.do?mainCd=210103&seq=38512>.
- Lee, T.B. 2003. Coloured Flora of Korea (in Korean). Hyangmunsa, Seoul, Korea.
- Magurran, A.E. 2004. Measuring Biological Diversity. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Magurran, A.E. 2021. The origin of biodiversity measurement. *Current Biology* 31: R117-R120.
- Margalef, R. 1958. Information theory in ecology. *General Systems* 3: 36-71.
- McDonald, T., Gann, G.D., Jonson, J. and Dixon, K.W. 2023. International standards for the practice of ecological restoration. *Restoration Ecology* 31(2): e13734.
- Melzer, B., Seidel, R., Steinbrecher, T. and Speck, T. 2012. Structure, attachment properties, and ecological importance of the attachment system of English ivy (*Hedera helix*). *Journal of Experimental Botany* 63(1): 191-201.
- Ngeve, M.N. 2025. Natural regeneration as a driver of forest resilience and biodiversity conservation. *Restoration Ecology* 33(1): e13945.
- Noss, R.F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology* 4(4): 355-364.
- Pandolfi, J.M., and Lovelock, C.E. 2014. Novelty trumps loss in global biodiversity. *Science* 344(6181): 266-267.
- Pielou, E.C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology* 13: 131-144.
- Ponge, J.-F. 2013. Plant-soil feedbacks mediated by humus forms: A review. *Soil Biology and Biochemistry* 57: 21-44.
- Růžek, M., Tahovská, K., Guggenberger, G. and Oulehle, F. 2021. Litter decomposition in European coniferous and broadleaf forests under experimentally elevated acidity

- and nitrogen addition. *Plant and Soil* 463: 471-485.
- Schmeller, D.S. 2008. European species and habitat monitoring: where are we now? *Biodiversity and Conservation*, 17(14): 3321-3326.
- Schulze, E.D., Beck, E., Buchmann, N., Clemens, S., Müller-Hohenstein, K., and Scherer-Lorenzen, M. 2019. Biodiversity. pp. 743-823. In: Schulze, E.D., Beck, E., Buchmann, N., Clemens, S., Müller-Hohenstein, K., and Scherer Lorenzen, M. (eds). *Plant Ecology* 2nd edition. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Schweiger, O., Klotz, S., Durka, W., and Kühn, I. 2008. A comparative test of phylogenetic diversity indices. *Oecologia* 157(3): 485-495.
- Shannon, C.E. and Weaver, W. 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press. Urbana, U.S.A.
- Simpson, E.H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163(4148): 688.
- Su, X.P., Wang, M.H., Huang, Z.Q., Fu, S.L. and Chen, H.Y.H. 2019. Forest understorey vegetation: Colonization and the availability and heterogeneity of resources. *Forests* 10: 944.
- Suggitt, A.J., Lister, D.G., and Thomas, C.D. 2019. Widespread effects of climate change on local plant diversity. *Current Biology* 29(17): 2905-2911.
- Tilman, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Monographs in Population Biology 17. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Wei, X., Chen, L., Liu, S. and Zhang, Y. 2023. Natural regeneration processes and biodiversity recovery in plantation forests. *Ecological Indicators* 146: 109862.
- Wolda, H. 1981. Similarity indices, sample size and diversity. *Oecologia* 50(3): 296-302.
- Yi, Y., Park, J.H., Kim, J.S. and Lee, D.K. 2025. Temporal dynamics of forest biodiversity under environmental change. *Forest Ecology and Management* 553: 121234.

---

Manuscript Received : October 13, 2025

First Revision : December 19, 2025

Second Revision : January 16, 2026

Accepted : January 29, 2026