

## TWINSPAN과 CANOCO에 의한 主要闊葉樹群集과 環境의 相關關係 分析

宋鎮京·張圭寬\*·權琦遠

忠南大學校 山林資源學科, 大學院\*

### An Analysis of the Vegetation-Environment Relationships in Major Hardwood Communities by TWINSPAN and CANOCO

Song, Ho-Kyung, Kyu-Kwan Jang\* and Ki-Won Kwon

Department of Forest Resources, Graduate School\*, Chungnam National University

#### ABSTRACT

Deciduous hardwood communities were ecologically analyzed in order to determine their distributional characteristics. The quadrats were sampled in Mt. Chiri, Mt. Deokyu, Mt. Kyeryong, Mt. Sokri, and Mt. Jungwang, and their environmental factors including topographical features as well as soil properties were investigated. The computer program TWINSPAN and CANOCO were used to elucidate the relationship between environmental factors and species composition.

In the relations of communities and environmental factors, the optimal ecological habitats of *Carpinus tschonoskii* community could be the sites at low latitudes such as the regions of southern part of Korea in which total nitrogen and organic matters are rich, while those of *Fraxinus mandshurica* community, *Acer mono* community, and *Betula costata* community could be the sites which are wet and have high total nitrogen and organic matters in soil. The *Quercus mongolica* community is distributed widely throughout Korea, and its ecological habitats could be the sites which have high soil nutrient and moderate soil moisture in central and northern parts of Korea, while those of *Quercus variabilis* community could be the sites which is dry and have high Mg and C.E.C. value.

**Key words:** Classification, Hardwood Communities, Ordination, Vegetation-Environment Relationships

#### 緒論

Ordination은 群落構造의 變化를 分析하기 위하여 植生標本들을 環境勾配에 따라 配列하는

\* 本研究는 1990-1992年度 韓國科學財團의 研究費 支援(KOSEF 901-1507-002-2)으로 수행된 研究內容 중 일부입니다.

過程으로서 (Goodall 1954, 1963, Austin 1976) 直接 勾配 分析 方法과 間接 勾配 分析 方法이 있으며, Greig-Smith(1983)와 Ter Braak(1986, 1987b)는 ordination의 目的是 群落의 構造를 밝히고 群集에서 植生과 環境과의 相互作用에 대한 假定을 類推해 내는 것이라고 하였다.

直接 勾配 分析 方法은 環境 要因들을 直接 使用하여 分析하는 方法으로 ordination의 각 軸은 개개의 環境 要因이나 여러 環境 要因의 조합을 나타내며 (Whittaker 1967, 1978, 1987, Peet 1978a, 1978b, Gauch 1982, Ter Braak and Prentice 1988), 直接 勾配 分析 方法은 植生 資料를 土臺로 하며 ordination 軸들은 植生에서 얻어진 勾配를 주로 나타낸다 (Goodall 1954, Hill 1973).

間接 勾配 分析 方法의 하나인 DCCA(detrended canonical correspondence analysis)는 weighted averaging ordination方法의 확장으로 環境 變化에 따라 種을 배열하여 (Ter Braak 1986, 1987b) 種과 環境과의 相關關係를 밝히기 위하여 사용되었다 (Ter Braak and Prentice 1988).

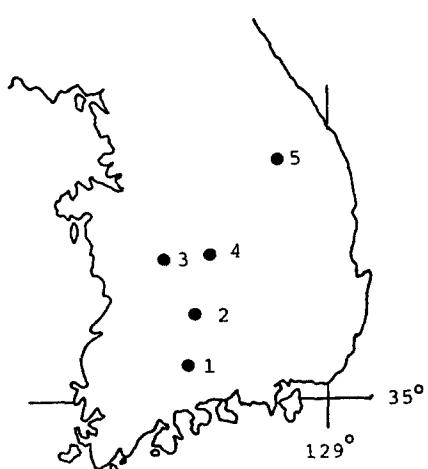
本研究는 우리나라에 널리 分布되고 있는 참나무류, 서어나무류, 들메나무, 고로쇠나무, 거제수나무 등의 森林 植生과 環境 要因과의 關係를 究明하기 위하여 ordination 및 clustering 方法을 使用하여 分析하였다. 따라서 本研究는 주요 落葉闊葉樹種을 적합한 生態 適所에 擴大普及하고 또 그 林地 生產性을 높이는데 必要한 基礎 情報를 얻는데 目的이 있다.

## 材料 및 方法

### 調査地의 概況

調査地域은 智異山, 德裕山, 鷄龍山, 俗離山, 中旺山 地域의 自然林 중에서 人爲的 被害가 적은 森林群落이다 (Fig. 1).

이들 地域의 氣候는 求禮, 茂朱, 公州, 報恩, 平昌과 大關嶺(1980~1989년)의 氣象 資料에 의



**Fig. 1.** Location map of the communities studied.

1. Mt. Chiri, 2. Mt. Deokyu,
3. Mt. Kyeryong, 4. Mt. Sokri,
5. Mt. Jungwang.

이들 地域의 氣候는 求禮, 茂朱, 公州, 報恩, 平昌과 大關嶺(1980~1989년)의 氣象 資料에 의하면 求禮가 年平均 氣溫 13.4°C, 年平均 降水量 1,315 mm, 茂朱가 年平均 氣溫 11.6°C, 年平均 降水量 1,194 mm, 公州가 年平均 氣溫 12°C, 年平均 降水量 1,330 mm, 報恩이 年平均 氣溫 10.3°C, 年平均 降水量 1,082 mm, 平昌이 年平均 氣溫 10.3°C, 年平均 降水量 1,082 mm이고, 大關嶺이 年平均 氣溫 6.2°C, 年平均 降水量 1,639 mm로 冷溫帶 落葉闊葉樹林帶의 氣候의 特性을 나타내고 있다 (Yim and Kim 1983).

### 植生 및 立地 環境 調査

植生 調査는 智異山, 德裕山, 鷄龍山, 俗離山, 中旺山의 自然林 중에서 192個所를 選定하여 1990년 7월부터 1992년 9월 사이에 植生 調査를 實施하였다.

方形區는 20m X 20m 또는 15m X 15m의 크기로 設置하고 胸高直徑 3 cm 以上의 樹木을 對象으로 每木 調査를 實施하였다.

土壤 環境 要因으로는 調査地의 方位, 傾斜, 海拔高를 測定하였다. 方位는 나침반을 使用하여 8個 方位로 區分하였고, 傾斜度는 Blume-Leiss의 傾斜測定器를 利用하여 測定하였다. 그리고 土壤 試料는 各 方形區에서 1個所의 A層에서 2 kg의 試料를 採取하였다.

### 土壤 分析

土壤 酸度는 土壤 試料와 蒸溜水를 1 : 5의 比率로 섞어 測定하였다. 모든 化學 分析은 Allen 등(1986)의 方法에 의하여 全窒素는 micro-Kjeldahl法, 有機物含量은 Tyurin法, 有效磷酸은 Lancaster法으로 定量하였으며, 置換性  $\text{Ca}^{2+}$ 과  $\text{Mg}^{2+}$ 은 原子吸光分光 分析法을,  $\text{K}^+$ 는 炎光分光 分析法을 使用하였고, 양이온치환능(C.E.C.)은 Brown法을 사용하였다.

### Ordination 分析

植生 調査의 資料로부터 各 種의 合成值  $X_{ij}$ 를 다음과 같이 구하였다.

$$X_{ij} = (d_{ij} + D_{ij}) / 2$$

$X_{ij}$ 는 j 調査區에서 種 i의 合成值이며,  $d_{ij}$ 는 相對密度,  $D_{ij}$ 는 相對被度를 나타낸다.

合成值  $X_{ij}$ 를 가지고 各 調査區에 따른 種組成을 나타내는 vegetational data matrix를 作成하였으며, 또한 野外 調査와 實驗室 測定 結果 얻어진 環境 要因들을 利用하여 environmental data matrix를 作成하였다.

Classification은 Hill(1979)의 TWINSPAN(TWo-way INdicator SPecies ANalysis)을 利用하였으며, 얻어진 資料는 0%, 2%, 5%, 10%, 20%의 cut level이 使用되었다. 各 調査區에서 20% 以上의 重要值를 가지는 種은 그 調査區의 優占種으로 간주되었다.

Ordination은 DCA(Detrended Correspondence Analysis)의 확장인 DCCA (Detrended Canonical Correspondence Analysis)를 使用하였으며(Hill 1979, Hill and Gauch 1980) Ter Braak(1987a)의 CANOCO program을 利用하였다. 이 方法은 多變量의 直接 勾配 分析 方法으로서(Ter Braak 1986, 1987b, 1988) ordination 軸 위에 植生과 環境과의 相關關係가 가장 잘 나타낸다.

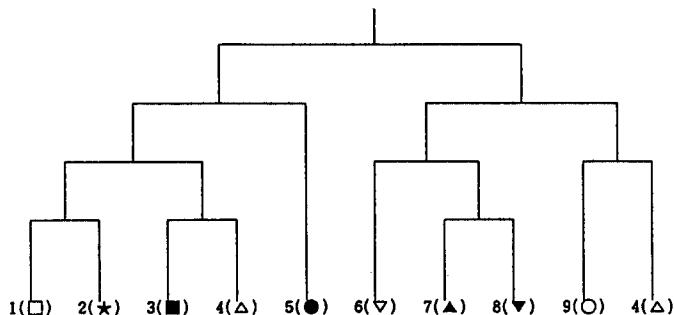
### 結果 및 考察

TWINSPAN과 DCCA에 의하여 分析한 結果는 Fig. 2 및 Fig. 3과 같다.

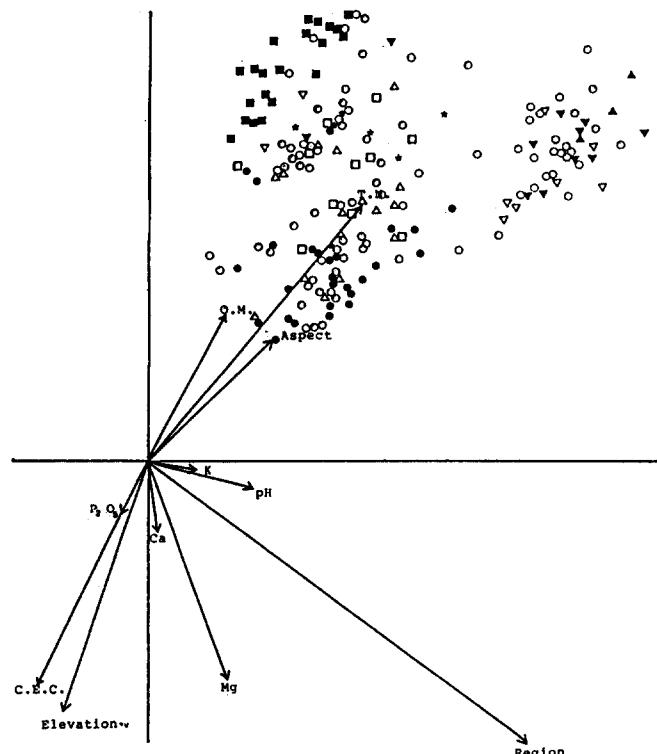
Fig. 2에서 보는 바와 같이 主要 闊葉樹의 森林 群集은 *Quercus mongolica*, *Quercus variabilis*, *Quercus serrata*, *Carpinus laxiflora*, *Acer mono*, *Carpinus tschonoskii*, *Carpinus cordata*, *Betula costata*, *Fraxinus mandshurica*의 9 group으로 나누어지는 것을 볼 수 있다.

Fig. 3는 Fig. 2에 의하여 選定된 9 group의 主要 優占種과 11個의 環境 要因들을 DCCA ordination 結果 最初 1, 2軸에 의한 平面上에 나타낸 것이다.

Fig. 3에서 보는 바와 같이 主要 森林 群集들은 11個의 環境 要因에 따라 分布하고 있으며, 이들 環境 要因들과 DCCA ordination 結果에 의한 第一, 第二軸과의 相關 關係를 살펴보면(Table



**Fig. 2.** The pathway of sub-division into groupings of major hardwoods community using TWINSPAN. Dominants; 1. *Carpinus laxiflora*; 2. *Carpinus cordata*; 3. *Carpinus tschonoskii*; 4. *Quercus serrata*; 5. *Quercus variabilis*; 6. *Acer mono*; 7. *Fraxinus mandshurica*; 8. *Betula costata*; 9. *Quercus mongolica*.



**Fig. 3.** Community data for major hardwoods: DCCA ordination diagram with sites (○, ●, △, □, ▽, ■, ★, ▼, ▲) and environmental variables (arrow). The sites are: ○ = *Quercus mongolica* community; ● = *Quercus variabilis* community; △ = *Quercus serrata* community; □ = *Carpinus laxiflora* community; ▽ = *Acer mono* community; ■ = *Carpinus tschonoskii* community; ★ = *Carpinus cordata* community; ▼ = *Betula costata* community; ▲ = *Fraxinus mandshurica* community. The environmental variables are: T.N. = total nitrogen; O.M. = organic matter; P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> = available phosphorus concentration; C.E.C. = cation exchange capacity; K = potassium concentration; Ca = calcium concentration; Mg = magnesium concentration.

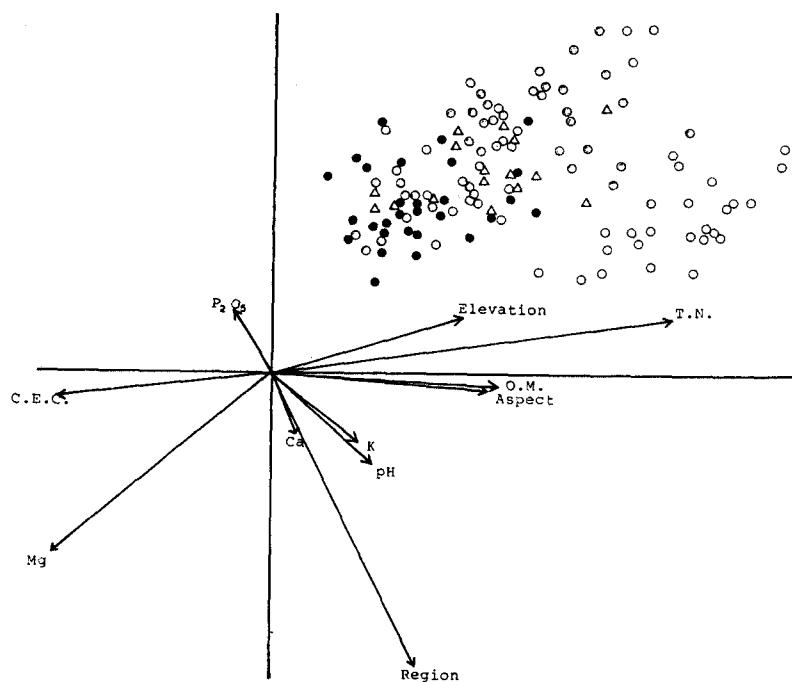
1), 여러 環境 要因들이 群集의 分布와 깊은 相關 關係가 있으며, 第一軸에서는 分布 地域, 全窒素 等이, 第二軸에서는 全窒素, 海拔高, C.E.C. 等과 높은 相關 關係를 보여주고 있다. 環境 要因 중 分布 地域은 緯度 差異를 나타낸다고 볼 때, 群集의 分布에 影響을 미치는 環境 要因은 溫度 라는 것을 알 수 있으며, 이러한 結果는 宋(1990a,b), 俞와 宋(1989)의 結果와도 一致한다. 또한 主要 群集들과 環境 要因들과의 關係로 보면 들메나무군집, 거제수나무군집, 고로쇠나무군집은 全窒素가 가장 많은 곳에 分布하고 있으며, 굴참나무군집은 C.E.C.가 가장 많은 곳에 分布하고 있다. 또한 개서어나무군집은 調査 地域에 의하여 뚜렷히 區分이 되는데 이것은 緯度(溫度)에 의한 差異라고 생각된다. 그리고 참나무류들은 分布 區域이 서로 重複되어 있어, 이들 群集들과 環境 要因들과의 關係를 명확히 區分하기 어려워, 이들의 群集 中 참나무류 만을 對象으로 DCCA를 分析한 結果는 Fig. 4와 같다.

Fig. 4에서 보는 바와 같이 참나무류의 群集은 11個의 環境 要因에 따라 分布하고 있고, 이들 環境 要因들과 DCCA ordination 結果에 의한 第一, 第二軸과 相關關係를 살펴보면(Table 2), 第一軸에서는 全窒素, Mg, 有機物含量 等이, 第二軸에서는 分布 地域(溫度)이 높은 相關關係를 보여주고 있다. 主要 群集들과 環境 要因들과의 關係로 보면 신갈나무群集은 全窒素, 有機物含量 等의 養料가 많고 海拔高가 높은 곳에 주로 分布하고 있으며, 굴참나무群集은 신갈나무群集과는 반대로 全窒素, 有機物含量 等의 養料가 적고 Mg, C.E.C. 等의 含量이 많은 곳에 주로 分布하고 있으며, 졸참나무군집은 두 群集의 中간部分에 주로 分布하고 있다. 그리고 신갈나무군집은 環境 要因들과의 關係로 보면 分布 區域 全域에 걸쳐 널리 分布하고 있는데, 이것은 신갈나무군집이 生態的 地位가 좋은 곳에서만 調査가 이루어지지 않았으며 遷移의 途中上에 있는 곳에서도 調査가 이루어졌기 때문이라고 생각되며, 신갈나무군집 83個所만을 가지고 TWINSPAN과 DCCA 分析을 實施한 것은 Fig. 5, Fig. 6과 같다.

Fig. 5에서 보는 바와 같이 신갈나무군집은 신갈나무-고로쇠나무군집, 신갈나무-철쭉군집, 신갈나무 전형군집, 신갈나무-쇠물푸레나무군집, 신갈나무-굴참나무군집, 신갈나무-졸참나무군집,

**Table 1.** Community data for major hardwoods from Fig. 3: canonical coefficients and the inter set correlation of environmental variables with the first two axes of detrended canonical correspondence analysis. For a description of variables, see Fig. 3 legend

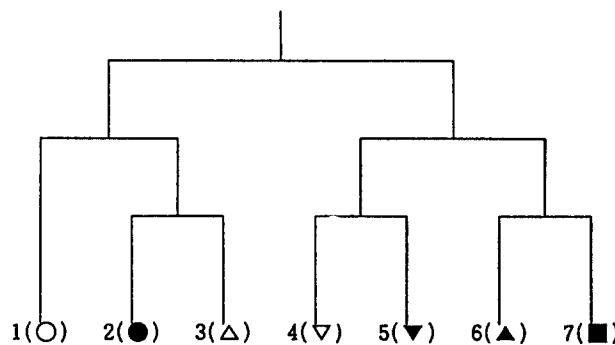
| Variables                     | Axis | Canonical coefficients |        | Correlation coefficients |          |
|-------------------------------|------|------------------------|--------|--------------------------|----------|
|                               |      | 1                      | 2      | 1                        | 2        |
| Region                        |      | 0.541                  | -0.160 | 0.585**                  | -0.371** |
| Total nitrogen                |      | 0.340                  | 0.271  | 0.417**                  | 0.502**  |
| Organic matter                |      | -0.016                 | 0.060  | 0.167*                   | 0.263**  |
| P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> |      | -0.027                 | -0.039 | -0.014                   | -0.078   |
| C.E.C.                        |      | -0.175                 | -0.053 | -0.221**                 | -0.407** |
| K <sup>+</sup>                |      | -0.024                 | -0.045 | 0.093                    | 0.006    |
| Ca <sup>2+</sup>              |      | -0.062                 | -0.071 | 0.013                    | -0.111   |
| Mg <sup>2+</sup>              |      | -0.014                 | -0.123 | 0.053                    | -0.366** |
| pH                            |      | 0.047                  | -0.018 | 0.166*                   | -0.010   |
| Elevation                     |      | -0.070                 | -0.075 | -0.178*                  | -0.453** |
| Aspect                        |      | -0.002                 | 0.109  | 0.227**                  | 0.226**  |
| Eigenvalue                    |      | 0.357                  | 0.250  |                          |          |



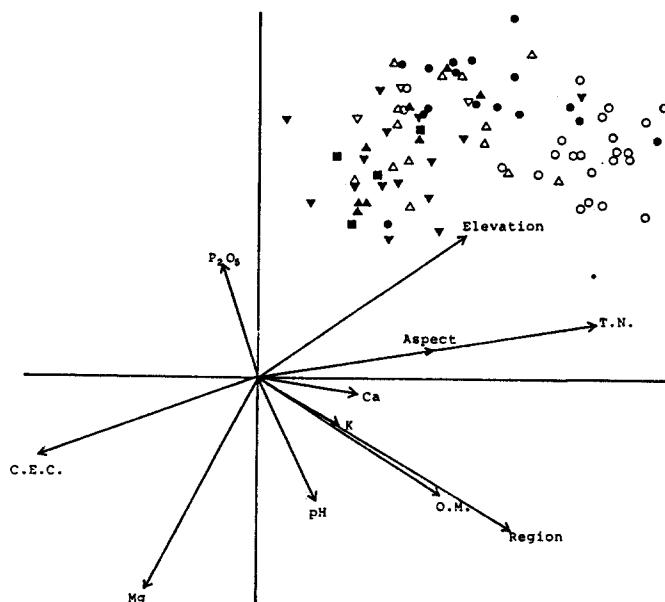
**Fig. 4.** *Quercus* species community data: DCCA ordination diagram with sites (○, ●, △) and environmental variables (arrow). The sites are: ○ = *Quercus mongolica* community; ● = *Quercus variabilis* community; △ = *Quercus serrata* community. The environmental variables are: T.N. = total nitrogen; O.M. = organic matter; P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> = available phosphorus concentration; C.E.C. = cation exchange capacity; K = potassium concentration; Ca = calcium concentration; Mg = magnesium concentration.

**Table 2.** *Quercus* species community data from Fig. 4: canonical coefficients and the inter set correlation of environmental variables with the first two axes of detrended canonical correspondence analysis. For a description of variables, see Fig. 4 legend

| Variables                     | Axis | Canonical coefficients |        | Correlation coefficients |          |
|-------------------------------|------|------------------------|--------|--------------------------|----------|
|                               |      | 1                      | 2      | 1                        | 2        |
| Region                        |      | 0.199                  | -0.226 | 0.192*                   | -0.540** |
| Total nitrogen                |      | 0.377                  | 0.081  | 0.615**                  | 0.174*   |
| Organic matter                |      | 0.086                  | 0.008  | 0.350**                  | 0.020    |
| P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> |      | -0.044                 | 0.055  | -0.065                   | 0.094    |
| C.E.C.                        |      | -0.092                 | 0.095  | -0.333**                 | -0.072   |
| K <sup>+</sup>                |      | -0.009                 | -0.021 | 0.124                    | -0.125   |
| Ca <sup>2+</sup>              |      | -0.074                 | -0.067 | 0.028                    | -0.113   |
| Mg <sup>2+</sup>              |      | -0.198                 | -0.140 | -0.354**                 | -0.377** |
| pH                            |      | 0.052                  | -0.049 | 0.131                    | -0.161   |
| Elevation                     |      | 0.020                  | 0.017  | 0.312**                  | 0.015    |
| Aspect                        |      | 0.067                  | 0.056  | 0.325**                  | 0.000    |
| Eigenvalue                    |      | 0.294                  | 0.103  |                          |          |



**Fig. 5.** The pathway of sub-division into groupings of *Quercus mongolica* community using TWINSPAN. Dominants; 1. *Quercus mongolica*-*Acer mono*; 2. *Quercus mongolica*-*Rhododendron schlippenbachii*; 3. *Quercus mongolica*; 4. *Quercus mongolica*-*Fraxinus sieboldiana*; 5. *Quercus mongolica*-*Quercus variabilis*; 6. *Quercus mongolica*-*Quercus serrata*; 7. *Quercus mongolica*-*Pinus densiflora*.



**Fig. 6.** *Quercus mongolica* community data: DCCA ordination diagram with sites ( $\circ$ ,  $\bullet$ ,  $\triangle$ ,  $\nabla$ ,  $\blacktriangledown$ ,  $\blacktriangle$ ,  $\blacksquare$ ) and environmental variables (arrow). The sites are:  $\circ$ =*Quercus mongolica*-*Acer mono* community;  $\bullet$ =*Quercus mongolica*-*Rhododendron schlippenbachii* community;  $\triangle$ =*Quercus mongolica* community;  $\nabla$ =*Quercus mongolica*-*Fraxinus sieboldiana* community;  $\blacktriangledown$ =*Quercus mongolica*-*Quercus variabilis* community;  $\blacktriangle$ =*Quercus mongolica*-*Quercus serrata* community;  $\blacksquare$ =*Quercus mongolica*-*Pinus densiflora* community. The environmental variables are: T.N.=total nitrogen; O.M.=organic matter;  $P_2O_5$ =available phosphorus concentration; C.E.C.=cation exchange capacity; K=potassium concentration; Ca=calcium concentration; Mg=magnesium concentration.

**Table 3.** *Quercus mongolica* community data from Fig. 6: canonical coefficients and the inter set correlation of environmental variables with the first two axes of detrended canonical correspondence analysis. For a description of variables, see Fig. 6 legend

| Variables                     | Axis | Canonical coefficients |        | Correlation coefficients |          |
|-------------------------------|------|------------------------|--------|--------------------------|----------|
|                               |      | 1                      | 2      | 1                        | 2        |
| Region                        |      | 0.302                  | -0.112 | 0.399**                  | -0.356** |
| Total nitrogen                |      | 0.340                  | 0.113  | 0.568**                  | 0.214    |
| Organic matter                |      | 0.024                  | -0.113 | 0.302**                  | -0.144   |
| P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> |      | -0.019                 | 0.078  | -0.051                   | 0.190    |
| C.E.C.                        |      | -0.142                 | 0.043  | -0.379**                 | -0.193   |
| K <sup>+</sup>                |      | -0.004                 | 0.015  | 0.124                    | -0.124   |
| Ca <sup>2+</sup>              |      | -0.026                 | -0.025 | 0.169                    | -0.004   |
| Mg <sup>2+</sup>              |      | -0.083                 | -0.141 | -0.213                   | -0.464** |
| pH                            |      | 0.041                  | -0.066 | 0.100                    | -0.222*  |
| Elevation                     |      | 0.049                  | 0.066  | 0.357**                  | 0.331**  |
| Aspect                        |      | 0.025                  | 0.039  | 0.291**                  | 0.079    |
| Eigenvalue                    |      | 0.278                  | 0.097  |                          |          |

신갈나무-소나무군집의 7그룹으로 나누어지는 것을 볼 수 있다. Fig. 6은 Fig. 5에 의하여 選定된 7그룹의 主要 優占種과 11個의 環境 要因들을 DCCA ordination 結果 最初 1, 2軸에 의한 I / II平面 上에 나타낸 것이다. Fig. 6에서 보는 바와 같이 신갈나무군집들은 11個의 環境 要因에 따라 分布하고 있으며, 이들 環境 要因들과 DCCA ordination 結果에 의한 第一, 第二軸과 相關 關係를 살펴보면 (Table 3), 第一軸에서는 全窒素, 分布 地域 (緯度) 等이, 第二軸에서는 Mg<sup>2+</sup>, 分布 地域 (溫度) 等이 높은 相關關係를 보여주고 있다. 主要 신갈나무군집과 環境 要因들과의 상관관계를 보면 신갈나무-고로쇠군집, 신갈나무-철쭉군집, 신갈나무 전형군집은 全窒素와 海拔高가 높은 곳에, 신갈나무-소나무군집, 신갈나무-졸참나무군집, 신갈나무-굴참나무군집은 全窒素가 적고 Mg<sup>2+</sup>, C.E.C.가 많은 곳에 주로 分布하고 있다. 이들 신갈나무군집들 중 신갈나무-소나무군집, 신갈나무-졸참나무군집, 신갈나무-굴참나무군집, 신갈나무-쇠물푸레나무군집 등은 遷移 段階의 途中相으로 앞으로 種 組成이 바뀐다고 볼 때 신갈나무-고로쇠군집, 신갈나무-철쭉군집, 신갈나무 전형군집이 分布하고 있는 地域이 신갈나무의 生態的 適所라고 思料된다.

이상을 종합해 볼 때 개서어나무군집은 위도가 낮고 (溫帶 南部 地域) 全窒素, 有機物含量 등이 많은 곳이 生育 適地이고, 들메나무군집, 고로쇠나무군집, 거제수나무군집은 全窒素와 有機物含量이 많고 水分이 많은 곳이 生育 適地라고 생각된다.

신갈나무군집은 調查 地域 全域에 걸쳐 分布하고 있으나, 緯度가 높고 (溫帶 中北部 地域) 養料가 많으며 乾濕의 中間 部分이 生育 適地이고, 굴참나무군집은 C.E.C., Mg<sup>2+</sup>가 많은 乾燥한 곳이 生育 適地라고 생각된다.

## 摘要

本研究는 主要 闊葉樹種인 참나무류, 서어나무류와 들메나무, 고로쇠나무, 거제수나무 등의 森林 群集과 環境 要因과의 關係를 明確하기 위하여 1990년 부터 1992년 사이에 實施하였다.

TWINSPAN과 CANOCO 方法에 의한 本 研究의 分析 結果는 다음과 같다.

主要 群集들과 環境 要因들과의 關係로 보면 개서어나무군집은 緯度가 낮고 (溫帶 南部 地域) 全窒素, 有機物含量 등이 많은 곳이 生育 適地이고, 들메나무군집, 고로쇠나무군집, 거제수나무군집은 全窒素와 有機物含量이 많고,水分이 많은 곳이 生育 適地라고 생각된다.

신갈나무군집은 調査 地域 全域에 걸쳐 分布하고 있으나, 緯度가 높고 (溫帶 中北部 地域) 養料가 많으며 乾濕의 中間 部分이 生育 適地이고, 굴참나무군집은 C.E.C., Mg<sup>2+</sup>가 많은 乾燥한 곳이 生育 適地라고 생각된다.

## 引用文獻

- 宋鎬京. 1990a. DCCA에 의한 鷄龍山과 德裕山의 森林群集과 環境의 相關關係 分析. 韓國林學會誌 79:216-221.
- 宋鎬京. 1990b. DCCA에 의한 신갈나무群落과 環境의 相關關係 分析. 忠南大學校 環境 研究報告 8:1-5.
- 俞在殷. 宋鎬京. 1989. Classification과 Ordination에 의한 俗離山 森林群集의 分析. 忠南大學校 環境研究報告 7:1-8.
- Allen, S.E., H.M. Grimshaw and A.P. Rowland. 1986. Chemical analysis. In P.D. Moore and S.B. Chapman (eds.). Methods in plant ecology. 2nd ed. Blackwell Scientific Pub. Oxford. pp.285-344.
- Austin, M.P. 1976. Performance of four ordination techniques assuming three different non-linear species response models. *Vegetatio* 33:43-49.
- Gauch, H.G., Jr. 1982. Multivariate Analysis in Community Ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Goodall, D.W. 1954. Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis. *Aust. J. Bot.* 2:304-324.
- Goodall, D.W. 1963. The continuum and the individualistic association. *Vegetatio* 11:297-316.
- Greig-Smith, P. 1983. Quantitative plant ecology. 3rd ed. Blackwell, Oxford.
- Hill, M.O. 1973. Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. *J. Ecol.* 61:237-249.
- Hill, M.O. 1979. DECORANA - A FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Cornell Univ. Press. Ithaca, N.Y.
- Hill, M.O. and H.G. Gauch, Jr. 1980. Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique. *Vegetatio* 42:47-58.
- Mueller-Dombois, D. and H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley & Sons, Inc.
- Peet, R.K. 1978a. Latitudinal variation in southern Rocky Mountain forests. *J. Biogeogr.* 5:275-289.
- Peet, R.K. 1978b. Forest vegetation of the Colorado Front Range: patterns of species diversity. *Vegetatio* 37:65-78.

- Ter Braak, C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67:1167-1179.
- Ter Braak, C.J.F. 1987a. CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1). TNO Institute of Applied Computer Science, Statistics Department, Wageningen, The Netherlands.
- Ter Braak, C.J.F. 1987b. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio* 69:69-77.
- Ter Braak, C.J.F. 1988. CANOCO an extention of DECORANA to analyze species-environmental relationships. *Vegetatio* 75:159-160.
- Ter Braak, C.J.F. and I.C. Prentice. 1988. A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research* 18:271-317.
- Whittaker, R.H. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biol. Rev.* 42:207-264.
- Whittaker, R.H. 1978. Direct gradient analysis. In R.H. Whittaker (ed.), *Ordination of Plant Communities, Handbook of Vegetation Science, No. 5*. The Hague: Junk. 2nd ed. pp 7-50.
- Whittaker, R.H. 1987. An application of detrended correspondence analysis and non-metric multidimensional scaling to the identification and analysis of environmental factor complexes and vegetation structures. *J. Ecol.* 75:363-376.
- Yim, Y.J. and S.D. Kim. 1983. Climate-diagram map of Korea. *Kor. J. Ecol.* 6:261-272.

(Received 12 December, 1994)