

온대낙엽수림에서 미소환경요인의 공간 이질성이 임상초본식물의 공간분포에 미치는 영향

이 규 송 · 조 도 순*

강릉대학교 생물학과 · 가톨릭대학교 생명과학부*

적 요: 생물권보전지역으로 지정된 점봉산의 온대낙엽수림(참나무 성숙림)에서 임상초본식물의 공간분포를 정량화하고, 이들의 공간분포에 미치는 미소환경요인의 영향을 파악하였다. 대부분의 임상초본식물들은 영구 방형구내 미소지소간에 큰 변이를 나타내었다. 초봄에 출현하는 임상초본식물중 공간의존도가 높은 식물은 현호색, 애기나리 및 노랑제비꽃이었고, 가을에 출현하는 임상초본식물중 공간의존도가 높은 식물은 별개덩굴, 쌀새 및 도라지모시대이었다. 초봄에 출현하는 홀아비바람꽃과 얼레지 그리고 가을에 출현하는 도라지모시대와 쌀새의 공간의존거리가 상대적으로 짧은 편이었다. 초봄에 출현하는 노랑제비꽃, 애기나리 및 얼레지는 관목이 적고, 낙엽층이 얇으며, 토심이 깊고, 토양수분함량, 유기물함량 및 염기성양이온함량이 상대적으로 적은 생육지를 선호하였고, 애기나리는 부채와 현호색은 관목이 밀집하고, 낙엽층이 두꺼우며, 토심이 얇고, 유기물함량, 토양수분함량 및 영양염류함량이 높은 생육지를 선호하였다. 오리방풀은 빛조건이 좋고, 낙엽층이 두꺼우며, 토양수분함량과 영양염류가 풍부한 생육지를 선호하였고, 단풍취, 대사초, 개별꽃, 참취, 쌀새 및 도라지모시대는 토심이 깊고, 낙엽층이 얇으며, 토양수분함량과 영양염류함량이 상대적으로 적은 생육지를 선호하였다. 본 참나무 성숙림에서 토양수분함량, 유기물함량 및 영양염류함량은 바람, 미소지형 및 관목의 밀집도에 의해 공간적으로 재배치되는 낙엽층 두께에 의해 영향을 받고 있기 때문에 초봄과 가을에 관찰되는 임상초본식물의 공간분포는 낙엽층의 불균등한 분포에 의해 가장 큰 영향을 받고 있는 것으로 추정되었다.

검색어: 공간이질성, 낙엽층의 재배치, 미서식지, 온대낙엽수림, 초본식생, 층계단명식물

서 론

상관상으로 균질해 보이는 군집이라도 실제 식생 분석을 하여보면 생물요인과 환경요인이 대단히 이질적인 공간적 분포를 나타내고 있다 (이와 조 2000). 식물군집에서 관찰되는 다양한 미소환경요인의 공간이질성은 군집 내에 분포하는 식물들의 이질적인 분포, 미소지형, 주기적으로 혹은 불규칙하게 반복되는 교란의 정도에 의하여 영향을 받고 있으며, 또한 미소환경요인들의 공간이질성은 군집 내에 분포하는 식물들의 공간분포에 직접적인 영향을 주게 된다 (Turkington and Harper 1979, Montagnini *et al.* 1986, Inoue *et al.* 1987, 김 1998, Lee and Cho 1999, 이와 조 2000). 식물 군집이 한정된 자원의 유용성에 따라서 다르게 구성된다는 여러 가설들은 자연생태계에서 미소환경요인들이 공간적으로 복잡하게 분포하며 그러한 복잡성이 식물군집의 구성의 주요한 성분이라는 것을 뒷받침하여 준다 (Grime 1979, Huston 1980, Tilman 1982, Robertson *et al.* 1988).

생태계내의 공간이질성에 대한 연구에서 가장 중요한 것은 공간이질성이 가지는 생태적 의미를 파악하는 일이라고 할 수 있다. 천이 초중기의 군집인 목발 생태계에서 발견되는 골과 이랑의 미소지형(Sterling *et al.* 1984), 토양비옥도

(Tilman 1984), 토양수분조건(Bazzaz 1969, Zedler and Zedler 1969), 빛조건(Barclay-Estrup 1971, Armesto and Pickett 1985)의 이질적인 공간분포에 대한 식물들의 반응은 비교적 잘 알려져 있다. 생태계 내에 분포하는 식물들의 이질적인 공간분포는 각 식물이 갖고 있는 산포 전략이나 휴면 전략과 같은 생물학적 특성과 미소생육지의 독특한 조건과 같은 비생물학적 특성이 상호작용하여 결정된다고 할 수 있다 (Lavorel *et al.* 1994, Pickett and McDonnell 1989, Reader and Buck 1986, Armesto *et al.* 1991). 성숙림내에서 관찰되는 공간이질성은 미소한 지형상의 차이 또는 삼림 내 목본출기의 불균등한 분포 때문에(Koch and Matzner 1993) 생기기도 하지만 주로 성숙림 내에서 불규칙하게 일어나는 교란 때문에 생긴다고 알려져 있다 (Sousa 1984). 온대지역의 성숙림에서 빈번하게 관찰되는 교란에 의한 미환경의 차이(공간 이질성)는 상층부 식생보다는 임상 식물 군집에 많은 영향을 미치는 것으로 알려져 있다 (김 1996).

생태계의 구조와 기능을 평가하고 각각의 생태계를 관리하고 지속가능한 이용을 위하여 각 생태계마다 독특한 공간적 이질성이 파악되어야 한다. 많은 생태학자들이 생태계 내 공간이질성의 중요성에 대하여 공감하고 있어서 다양한 형태의 연구들을 시도하고 있지만 아직까지 공간이질성이 어떻게 군집구조에 영향을 미치는가를 정량적으로 평가하

는 방법들에 대한 연구는 부족한 실정이다 (Armesto *et al.* 1991, Muraoka *et al.* 1984, Robertson *et al.* 1988, 1993, 1997, Gross *et al.* 1995, Peter *et al.* 1997, Pastor *et al.* 1998). 본 연구에서는 생물권보전지역으로 지정된 점봉산 일대의 온대낙엽수림(참나무 성숙림)에서 임상초본식물의 공간분포를 밝히고, 이들의 공간분포에 미치는 미소환경요인의 영향에 대하여 파악하고자 한다.

조사지 개황

본 연구의 조사지역인 점봉산(해발 1,424 m)은 1982년에 UNESCO의 인간과 생물권 계획에 의하여 생물권 보전지역으로 지정된 지역으로서 인제군 기린면 진동리, 인제군 기린면 귀둔리와 양양군 서면 오가리의 경계선(128° 25' ~ 128° 30' N, 38° 0' ~ 38° 5' E)에 위치하고 있다. 인제군 기상관측자료에 의하면 본 조사지역의 연평균기온은 10.7 °C이고 연평균 강수량은 1,169.7 mm이다. 본 조사지역은 참나무 성숙림이 잘 발달한 지역으로서 교목층에는 흉고직경 60~70 cm인 신갈나무와 피나무가 우점하고 있고, 아교목층에는 당단풍과 까치박달이 우점하고 있는데, 교목층에서 우점하는 신갈나무가 고사한 숲틈 부위에서 까치박달, 당단풍 및 피나무의 보충이 매우 활발하므로 현재의 신갈나무-피나무 혼합림에서 까치박달과 당단풍이 점차 증가하는 혼합림으로의 천이가 예상된다. 관목층에는 곳에 따라 조릿대, 철쭉꽃 및 노린재나무가 우점하고 있고, 초본층에는 초본에는 애기얇은부채, 얼레지, 바람꽃류, 노랑제비꽃 등이 높은 피도로 분포하고 가을에는 단풍취, 오리방풀, 개별꽃, 노루오줌 등이 우점하고 있다. 또한 본 조사지역 주변에는 한계령풀, 모데미풀, 도라지모시대, 금강초롱 등의 희귀식물이 많이 분포하고 있고, 얼레지, 참나물, 곰취 등의 고급 산채가 많이 자생하고 있으므로 각별한 보존전략이 필요한 지역이다. 본 조사지역에 대한 보다 상세한 군집구조적인 특성과 환경요인들에 대한 설명은 이와 조(2000)에 보고하였다.

연구 방법

영구방형구내 임상초본식물의 조사

본 연구는 이와 조(2000)에 의하여 설치된 가로 70 m×세로 70 m의 정방형 지역을 다시 5 m×5 m의 미소격자로나눈 196개 지점에서 각각의 미소격자내에 2.5 m×2.5 m 크기의 방형구를 설치하여 1997년의 초봄(5월 초순)과 가을(8월 하순)에 방형구내에 출현하는 모든 식물종의 피도를 측정하여 공간패턴을 파악하였다. 각 미세격자내의 식생구조적인 요인과 미소환경요인의 측정치는 이와 조(2000)를 따랐다.

공간패턴의 결정과 통계처리

모든 임상식물의 기술통계, 임상초본식물과 식생요인 및 환경요인간의 상관분석은 SYSTAT 7.0(SPSS, 1997)을 이용

하였다. 임상초본식물의 공간적 이질성의 패턴은 GS+(Gamma Design 1998)를 이용하여 분석하였다. Variogram model은 최소자승법으로 구하였고, variogram의 semivariance는 9 lag 등급으로 구분하였는데 lag distance는 7.35 m이었다 (Gamma Design 1998). Variogram 모델에서 특정 요인의 공간의존도는 모델 샘플의 분산(모델의 점근선: $C/(Co+C)$)과 모델의 구조적 분산 C의 비로 나타내는데, 이 값이 1에 가까울수록 공간의존도가 높고 0에 가까울수록 공간의존도가 낮음을 나타낸다. Range는 공간의존거리를 나타낸다. 모델 샘플 분산($Co+C$)이 총 샘플 분산(s^2)과 유사할수록 모델에서 구한 공간의존거리(range)가 의미가 있고, 큰 차이를 나타낼수록 모델에서 구한 공간의존거리보다 실제의 공간의존거리가 커질 수도 있음을 나타낸다. 만일 주어진 요인이 균일하지 않은 빈도분포를 나타내고 공간의존도가 높으며 공간의존거리가 작다면, 그 요인의 공간분포가 조사지 내의 특정지소에 밀집하여 분포하는 경향이 크다는 것을 의미한다 (Robertson *et al.* 1993, 1997).

결과 및 논의

임상초본식물의 공간분포

초봄에 분포하는 식물의 공간분포: 점봉산의 온대낙엽수림에 설치한 영구방형구내 각 미소격자내에서 초봄에 측정된 주요 9종 춘계단명식물들의 피도에 대한 평균과 변이계수를 Table 1에 나타내었다. 본 영구방형구에서 초봄의 초본층의 피도는 20~95%의 범위를, 종수는 3~25 종/6.25 m²의 범위를 그리고 초본층의 종다양성지수는 0.59~2.52의 범위를 나타내고 있다 (이와 조 2000). 본 영구방형구에서 초봄에 출현하는 주요 9종 가운데 가장 우점하는 종은 평균피도 33%를 나타낸 애기얇은부채이었는데, 애기얇은부채의 피도는 0~80%의 범위분포와 약 60%의 변이계수를 나타내었다 (Table 1). 현호색과 애기나리의 변이계수는 200% 이상으로 지소간에 가장 큰 변이를 보였고, 노랑제비꽃, 얼레지, 회리바람꽃, 평의바람꽃, 홀아비바람꽃, 박새는 100~170%의 변이를 나타내고 있다 (Table 1).

초봄에 출현하는 주요 9종 춘계단명식물들의 공간분포 패턴을 나타내는 variogram의 모델 매개변수를 Table 2에 나타내었다. 박새, 홀아비바람꽃, 회리바람꽃 및 얼레지의 공간의존도는 낮았으나 현호색, 애기나리 및 노랑제비꽃의 공간의존도는 매우 높았다 (Table 2). 홀아비바람꽃의 공간의존거리는 50 m이었고, 얼레지의 공간의존거리는 54 m이었으며, 나머지 초봄식물들의 공간의존거리는 60 m 이상이었다 (Table 2). 홀아비바람꽃, 얼레지 및 박새의 모델샘플분산과 총 샘플 분산의 비는 0.85이상이므로 모델에서 구한 공간의존거리가 의미가 있었고, 나머지 요인들은 모델샘플분산과 총 샘플분산간에 다소 큰 차이를 나타내었다 (Table 2). Variogram 모델에 근거한 주요 9종 춘계단명식물들의 영

Table 1. Coverage of some selected spring ephemeral plants investigated in early spring in temperate hardwood forest in Mt. Jumbong. All values are untransformed and calculated on the basis of *n* sample locations. CV=coefficient of variation

Property	Units	Mean	SD	CV (%)	Skewness	Kurtosis	<i>n</i>
Coverage of SYNI ◀	%	33.2	20.0	60.2	0.52	-0.51	196
Coverage of VIOR ◀	%	4.1	5.9	144.0	1.55	1.58	196
Coverage of ERJA ◀	%	6.9	7.3	105.7	1.41	1.91	196
Coverage of ANRE ◀	%	1.0	1.6	166.1	2.78	9.85	196
Coverage of ANRA ◀	%	2.8	4.9	172.5	2.37	5.78	196
Coverage of ANKO ◀	%	3.1	4.6	145.1	2.48	8.11	196
Coverage of COTU ◀	%	4.1	9.1	222.3	2.85	7.69	196
Coverage of VEPA ◀	%	4.0	5.0	123.1	1.38	1.60	196
Coverage of DISM ◀	%	1.4	3.5	246.6	4.38	22.65	196

◀ SYNI: *Symplocarpus nipponicus* 애기얇은부채, VIOR: *Viola rossii* 노랑제비꽃, ERJA: *Erythronium japonicum* 얼레지, ANRE: *Anemone reflexa* 회리바람꽃, ANRA: *Anemone radeana* 꿩의바람꽃, ANKO: *Anemone koraiensis* 홀아비바람꽃, COTU: *Corydalis turtschaninovii* 현호색, VEPA: *Veratum patulum* 박새, DISM: *Disporum smilacinum* 애기나리

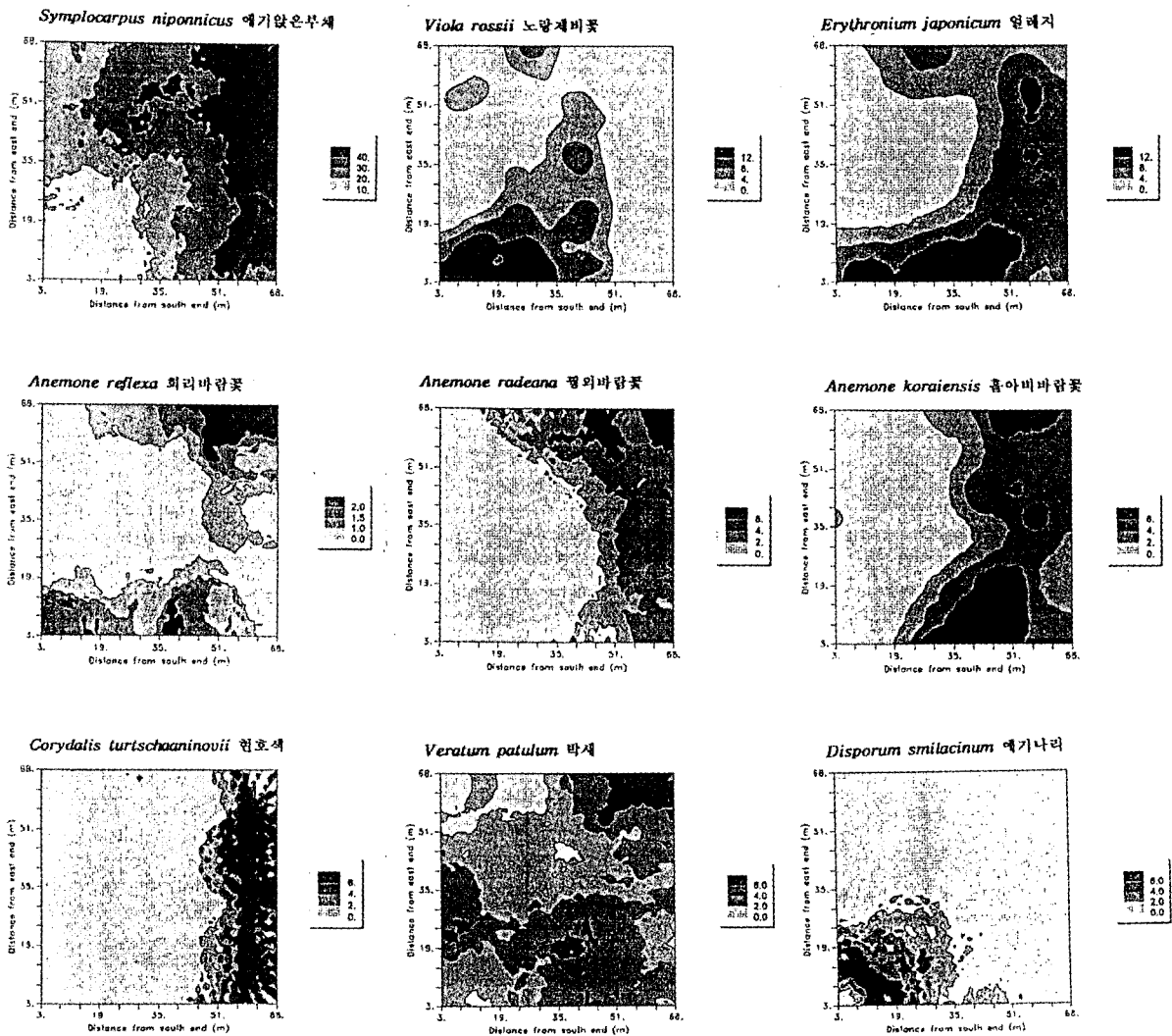


Fig. 1. Isopleths for coverage of some selected spring ephemeral plants investigated in early spring in a 70 m×70 m plot.

Table 2. Variogram model parameters for some selected spring ephemeral plants across each site. Co=nugget variance, C/(Co+C)= structural variance C as a proportion of model sample variance (Co+C), range=distance (m) over which structural variance expressed, s²=sample variance

Variate	Model type	Model parameters					
		Co	C/(Co+C)	Range (m)	r ²	Co+C	s ²
Coverage of SYNI	Linear ^c	161.4	0.716	62.3	0.994	567.4	400.3
Coverage of VIOR	Exponential ^b	9.3	0.808	91.5	0.987	48.4	35.2
Coverage of ERJA	Spherical ^a	26.9	0.572	54.4	0.958	62.8	54.0
Coverage of ANRE	Linear	1.9	0.392	62.3	0.874	3.18	2.62
Coverage of ANRA	Linear	9.0	0.744	62.3	0.986	35.0	23.8
Coverage of ANKO	Spherical	11.7	0.500	49.5	0.942	23.4	20.7
Coverage of COTU	Linear	12.8	0.905	62.3	0.927	134.4	83.4
Coverage of VEPA	Linear	20.8	0.228	62.3	0.906	27.0	24.8
Coverage of DISM	Linear	2.4	0.873	62.3	0.928	19.2	12.4

^a Spherical model $\gamma(h) = Co + C [1.5 (h/range) - 0.5 (h/range)^3]$ for $h \leq range$
 $\gamma(h) = Co + C$ for $h > range$

^b Exponential model $\gamma(h) = Co + C [1 - \exp(-h/range)]$; range=the distance at which the semivariogram value is 95% of C+Co.

^c Linear model $\gamma(h) = Co + [h (C/range)]$; h=lag distance interval, C=structural variance, range=maximum lag used in the analysis, Co+C =semivariogram value at maximum lag.

Table 3. Coverage of some selected plants investigated in autumn in temperate hardwood forest in Mt. Jumbong. All values are untransformed and calculated on the basis of n sample locations. CV=coefficient of variation

Property	Units	Mean	SD	CV (%)	Skewness	Kurtosis	n
Coverage of ISEX ◀	%	7.9	13.0	165.5	2.22	5.06	196
Coverage of MEUR ◀	%	4.0	5.9	148.7	2.91	10.3	196
Coverage of AIAC ◀	%	11.5	13.3	115.4	1.83	3.75	196
Coverage of CASI ◀	%	3.3	5.2	155.5	2.35	6.15	196
Coverage of PSHE ◀	%	6.5	6.4	98.8	1.68	3.75	196
Coverage of SASC ◀	%	7.2	7.5	103.5	1.65	2.77	196
Coverage of ASCH ◀	%	5.9	8.9	150.3	1.98	3.80	196
Coverage of FIMU ◀	%	2.7	4.8	177.5	3.07	10.65	196
Coverage of PIBR ◀	%	2.4	2.9	123.5	2.41	6.80	196
Coverage of MEON ◀	%	6.1	8.6	141.8	1.89	3.47	196
Coverage of ADGR ◀	%	0.8	0.9	115.8	2.40	9.05	196
Coverage of LIFI ◀	%	0.4	1.3	280.1	5.26	34.41	196

◀ ISEX: *Isodon excisus* 오리방풀, MEUR: *Meehania urticifolia* 별깨덩굴, AIAC: *Ainsliaea acerifolia* 단풍취, CASI: *Carex siderosticta* 대사초, PSHE: *Pseudostellaria heterophylla* 개별꽃, SASC: *Aster scaber* 참취, ASCH: *Astilbe chinensis* 노루오줌, FIMU: *Filipendula multijuga* 단풍터리풀, PIBR: *Pimpinella brachycarpa* 참나물, MEON: *Melica onoei* 짚새, ADGR: *Adenophora grandiflora* 도라지모시대, LIFI: *Ligularia fischeri* 곰취

구방형구내 등치선지도를 Fig. 1에 나타내었다. 애기얇은부채는 능선부에서 가장 높은 피도로 분포하였고, 남사면부에서는 상대적으로 낙엽층이 두꺼운 서쪽지점이 동쪽지점보다 높은 피도를 나타내었다. 노랑채비꽃과 애기나리는 낙엽이 날아가 낙엽층이 얇은 남사면의 동쪽지점에 집중되어 분포하였다. 얼레지는 남사면의 동쪽부위와 능선부에 집중적으로 분포하고 있었다. 회리바람꽃은 남동쪽 끝지점과 북서

쪽 끝지점 부위에 집중적으로 분포하고 있었다. 평의바람꽃, 홀아비바람꽃, 현호색은 주로 능선부에 분포하였다. 박새는 조릿대가 분포하고 있는 남사면의 서쪽지점에서 현저히 적었다 (Fig 1, 이와 조 2000).

가을에 분포하는 식물의 공간분포: 영구방형구내 미소격자내에서 가을에 측정된 주요 12종 초본식물들의 피도에 대

Table 4. Variogram model parameters for some selected plants investigated in autumn across each site. Co=nugget variance, C/(Co+C)=structural variance C as a proportion of model sample variance (Co+C), range=distance (m) over which structural variance expressed, s²=sample variance.

Variate	Model type	Model parameters					
		Co	C/(Co+C)	Range (m)	r ²	Co+C	s ²
Coverage of ISEX	Exponential ^b	85.2	0.620	110.1	0.970	224.4	170.0
Coverage of MEUR	Linear ^a	11.8	0.771	62.3	0.822	51.5	35.2
Coverage of AIAC	Exponential	98.1	0.612	138.9	0.966	253.0	175.9
Coverage of CASI	Linear	20.0	0.378	62.3	0.827	32.1	26.5
Coverage of PSHE	Linear	30.7	0.366	62.3	0.890	48.4	41.3
Coverage of SASC	Exponential	37.7	0.500	165.6	0.968	75.4	56.1
Coverage of ASCH	Linear	46.6	0.546	62.3	0.892	102.6	78.6
Coverage of FIMU	Linear	16.5	0.410	62.3	0.931	28.0	23.3
Coverage of PIBR	Linear	6.6	0.335	62.3	0.798	9.9	8.4
Coverage of MEON	Exponential	18.0	0.765	20.1	0.577	76.5	74.3
Coverage of ADGR	Exponential	0.21	0.738	8.4	0.192	0.79	0.76
Coverage of LIFI	Linear	0.90	0.574	62.3	0.788	2.11	1.58

^a Linear model $\gamma(h) = Co + h(C/range)$; h=lag distance interval, C=structural variance, range=maximum lag used in the analysis, Co+C=semivariogram value at maximum lag.

^b Exponential model $\gamma(h) = Co + C [1 - \exp(-h/range)]$; range=the distance at which the semivariogram value is 95% of C+Co.

한 평균과 변이계수 등을 Table 3에 나타내었다. 본 영구방형구에서 가을의 초본층의 피도는 2~95%의 범위를, 종풍부도는 4~22 종/6.25 m²의 범위를 그리고 종다양성지수는 1.10~2.55의 범위를 나타내었다 (이와 조 2000). 12종의 초본 중에서 상대적으로 평균 피도가 높은 종들은 단풍취, 오리방풀, 참취, 개별꽃 및 노루오줌이었다. 영구방형구내 이질적인 분포의 정도를 나타내는 변이계수는 280%를 나타낸 곰취가 가장 컸고, 개별꽃의 그것이 98%로 가장 적었으며, 나머지 10종의 변이계수는 100~170%의 범위를 나타내었다 (Table 3).

가을에 측정된 주요 12종의 공간패턴을 나타내는 variogram의 모델 매개변수를 Table 4에 나타내었다. 벌개덩굴, 쌀새 및 도라지모시대는 상대적으로 높은 공간의존도를 나타내었고, 대사초, 개별꽃, 단풍터리풀 및 참나물의 공간의존도는 매우 낮았다 (Table 4). 도라지모시대와 쌀새의 공간의존거리는 8 m와 20 m로서 짧았고, 나머지 10종의 공간의존거리는 62 m 이상이었다 (Table 4). 공간의존거리가 짧은 쌀새와 금강초롱의 모델샘플분산과 총 샘플분산의 비는 0.96 이상으로 높았고, 나머지 10종들의 그것은 0.68~0.85 사이이었다 (Table 4).

Variogram 모델에 근거하여 가을에 측정된 주요 초본 12종의 영구방형구내 등치선지도를 Fig. 2에 나타내었다. 개별꽃은 능선부보다 남사면부위에서 상대적으로 많이 분포하였고, 쌀새는 사면상부의 동쪽지점에서 높은 피도를 나타내었다. 도라지모시대는 사면부에 비교적 고르게 분포하였다. 곰취는 낙엽층이 두껍게 쌓인 미소계곡부와 낙엽층이 두껍

게 쌓인 능선부에서 주로 출현하였다. 참취와 노루오줌은 주로 사면의 동쪽지점에서 높은 피도를 나타내었다. 단풍터리풀은 사면하부의 미소계곡과 능선부의 서쪽지점에 주로 출현하였다. 참나물은 대체로 낙엽이 두껍게 쌓인 능선부에 주로 분포하였다. 오리방풀은 영구방형구 내에서 비교적 최근에 형성된 숲틈의 임상부에 집중적으로 분포하였다. 벌개덩굴은 사면하부의 동쪽지점과 능선부에 주로 분포하였다. 단풍취는 대체로 토심이 깊고 낙엽층이 얇은 사면의 동쪽지점에서 주로 출현하였다. 대사초는 능선부의 서쪽지점과 사면하부의 동쪽지점에서 주로 분포하였다 (Fig. 2, 이와 조 2000).

임상식물의 공간분포에 미치는 미소환경요인과 식생요인의 영향

초봄의 초본층에서 우점하는 주요 9종의 춘계단명식물의 공간분포에 영향을 미치는 식생의 구조적 요인과 미소환경요인과의 상관관계를 Table 5에 나타내었다. 교목층의 피도가 높은 곳에서는 꿩의바람꽃과 홀아비바람꽃이 많이 분포하였다. 아교목층의 피도가 높은 곳에서는 노랑제비꽃이 많이 분포하고, 애기얇은부채, 홀아비바람꽃 및 현호색은 적게 분포하였다. 관목층의 피도가 높은 곳에서는 애기얇은부채와 현호색이 많이 분포하였고, 노랑제비꽃, 회리바람꽃 및 애기나리가 적게 분포하였다. 애기얇은부채와 현호색은 초본층의 종다양성이 적은 곳에서 우점하는 경향이 있었고, 노랑제비꽃, 얼페지, 회리바람꽃, 홀아비바람꽃 및 애기나리는 종다양성이 높은 곳에서 높은 피도를 나타내었다. 조

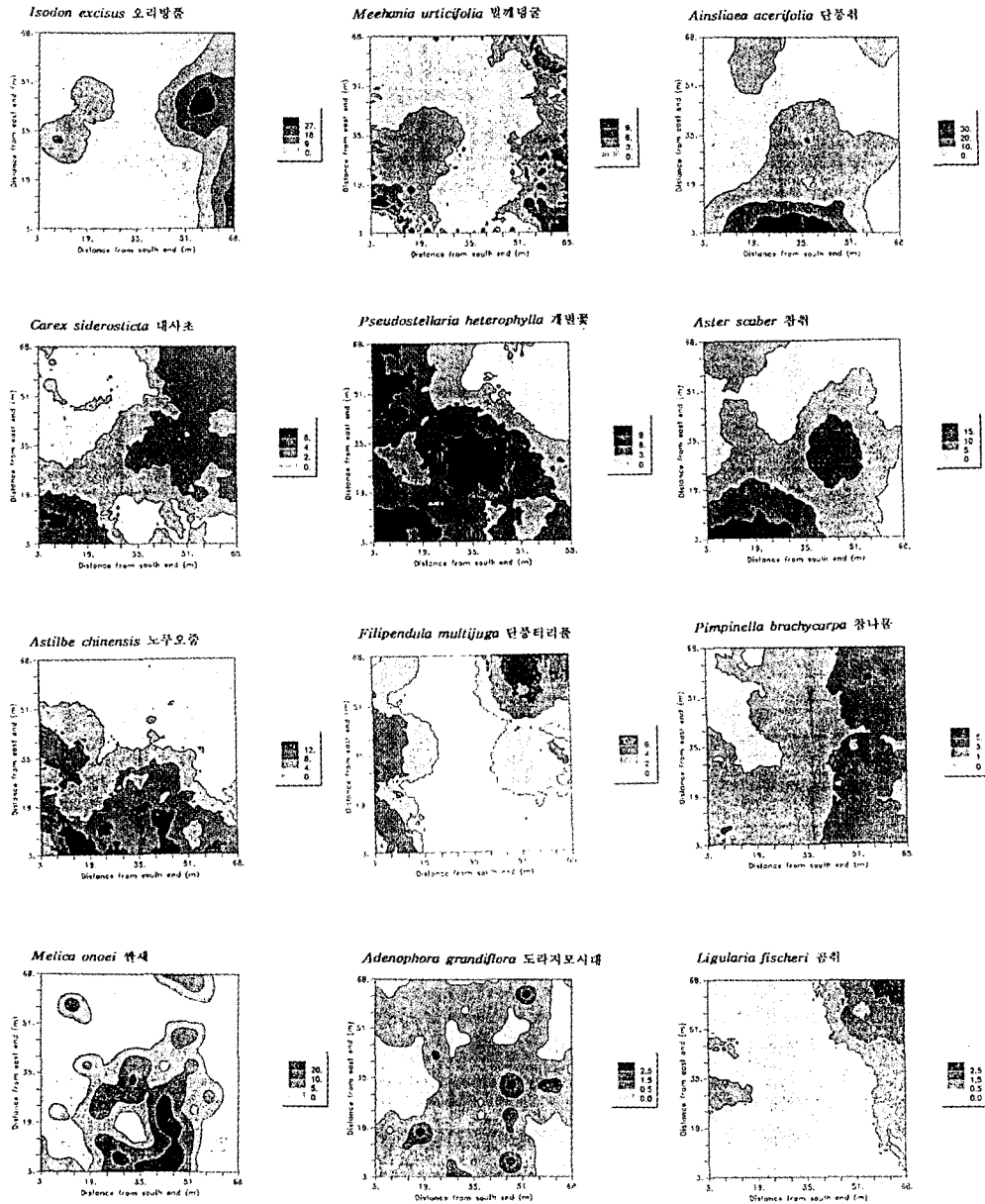


Fig. 2. Isopleths for coverage of some selected plants investigated in autumn in a 70 m x 70 m plot.

릿대가 우점하는 곳에서는 홀아비바람꽃과 박새가 적게 분포하였다. 미역줄나무, 청시달나무 및 철쭉꽃이 우점하는 곳에서 애기얇은부채와 현호색은 많이 분포하고, 노랑제비꽃은 적게 분포하는 경향이였다. 국수나무가 많이 분포하는 곳에서는 애기얇은부채, 얼레지 및 현호색이 적게 분포하는 경향이 있었다. 애기얇은부채, 얼레지, 꿩의바람꽃, 홀아비바람꽃, 현호색 및 박새는 고도가 다소 높고 경사가 완만한 능선부와 북사면에서 많이 출현하였고, 노랑제비꽃과 애기나리는 경사가 급한 남사면부위에서 주로 출현하였다. 상대광도가 높은 곳에서는 애기얇은부채와 현호색의 피도가 높은 경향이 있었다. 애기얇은부채, 꿩의바람꽃 및 현호색은

유기물함량이 높은 곳을 선호하였고, 노랑제비꽃과 애기나리는 상대적으로 유기물함량이 적은 곳을 선호하였다. 총질소 함량이 높은 곳은 애기얇은부채, 꿩의바람꽃, 홀아비바람꽃, 현호색 및 애기나리가 선호하였다. 현호색은 토양내 가용성인 함량이 높은 곳을 선호하였다. 염기성 양이온의 함량이 높은 곳은 애기얇은부채, 꿩의바람꽃 및 현호색이 선호하였고, 상대적으로 염기성 양이온이 적은 곳은 노랑제비꽃, 얼레지 및 애기나리가 선호하였다. 얼레지와 현호색은 상대적으로 토양이 산성인 곳을 선호하였고, 노랑제비꽃과 애기나리는 토심이 깊은 곳을 선호하였다. 노랑제비꽃, 얼레지, 홀아비바람꽃 및 박새는 상대적으로 낙엽층두께가

적은 곳을 선호하였고, 애기얇은부채, 꿩의바람꽃, 현호색 및 박새는 토양수분함량이 높은 곳을 선호하였다 (Table 5).

Table 6은 초봄에 분포하는 주요 9종 초봄식물간의 상관을 나타낸 것이다. 식물 종간에 부의 상관이 인정되면 강한 경쟁관계에 있거나 서로 선호하는 서식지가 현저히 다르다는 것을 의미하고, 정의 상관이 인정되면 협력관계에 있거나 동일한 서식지를 선호한다는 것을 의미한다. 노랑제비꽃과 얼레지, 회리바람꽃 및 애기나리; 애기얇은부채와 꿩의바람꽃, 홀아비바람꽃 및 현호색; 얼레지와 회리바람꽃, 꿩의바람꽃 및 홀아비바람꽃; 회리바람꽃과 홀아비바람꽃 및 애기나리; 꿩의바람꽃과 홀아비바람꽃; 홀아비바람꽃과 박새간에는 강한 정의 상관이 인정되었다. 또한 애기얇은부채와 노랑제비꽃 및 애기나리; 노랑제비꽃과 현호색간에는 강한 부의 상관이 인정되었다. 이 같은 결과로부터 초봄시기의 본 온대낙엽수림 내에는 노랑제비꽃, 애기나리 및 얼레지 그룹과 애기얇은부채와 현호색 그룹의 두 그룹이 선호하는 생육지가 따로 분포하고, 이들 두 그룹의 생육지 조건의 중간인 곳에 회리바람꽃, 꿩의바람꽃, 홀아비바람꽃 및 박새가 분포하는 생육지 조건이 분포한다고 할 수 있다 (Table 6). 본 조사지소에서 노랑제비꽃, 애기나리 및 얼레지그룹은 대체적으로 관목층이 적고, 낙엽층이 얇으며, 토심이 깊고, 토양수분함량, 유기물함량 및 염기성 양이온 함량이 상대적으로 적은 생육지에 분포하였다 (Table 5). 애기얇은부채와 현호색그룹은 관목층이 발달하고, 낙엽층이 두꺼우며, 토심이 얇고, 유기물함량, 총질소함량, 염기성 양이온 함량 및 토양수분함량이 상대적으로 높은 생육지에 많이 분포하였다. 본 참나무성숙림에서 낙엽층두께, 토양수분함량, 유기물함량, 총질소함량 및 염기성 양이온 함량간에는 강한 정의 상관이 인정되었는데(이와 조 2000), 토양수분함량, 총질소함량 및 염기성 양이온 함량은 낙엽층에 의해서 결정되는 종속변수라고 할 수 있으므로 본 조사지소에서 초봄에 분포하는 춘계단명식물들의 공간분포에 영향을 미치는 주된 요인은 낙엽층의 공간적인 분포라고 할 수 있다 (이와 조 2000, Oh *et al.* 1999). 본 조사지소에서 낙엽층의 공간분포에 영향을 미치는 요인으로는 기상적인 요인, 지형적인 요인 및 상층부 식생의 밀집을 들 수 있다 (이와 조 2000). 본 조사지소에서 겨울과 초봄 사이에 바람은 남쪽에서 북쪽으로 불기 때문에 가을에 떨어진 낙엽들이 날려서 남사면, 능선 및 북사면에서의 낙엽층 두께가 현저히 달라지게 된다. 바람에 의한 낙엽의 재배치는 미소지형과 낙엽의 이동을 저지하는 관목층이나 고사목의 존재 여부에 의해 영향을 받기 때문에 온대낙엽수림 내에 다양한 낙엽층 두께의 구배가 생기게 되고, 이러한 구배에 의해 생긴 미소 환경 요인들의 공간이질성이 초본 식물의 공간분포에 영향을 미칠 것으로 판단된다 (이와 조 2000, Lee and Cho 1999, Oh *et al.* 1999).

가을(8월 하순)에 초본층에서 우점하는 주요 12종의 공간 분포와 식생의 구조적요인 및 미소환경요인간의 상관을 Table 7에 나타내었다. 참나무는 교목층의 피도가 높은 곳을

선호하였다. 개별꽃은 아교목층의 피도가 높은 곳을 오리방풀과 참나무는 아교목층의 피도가 낮은 곳을 선호하였다. 참취, 노루오줌 및 쌀새는 관목층의 피도가 낮은 곳을 선호하였다. 오리방풀은 초본층의 종다양성이 낮은 곳에, 단풍취, 대사초, 개별꽃, 참취, 쌀새 및 도라지모시대는 종다양성이 높은 곳에서 많이 출현하였다. 조릿대가 많이 분포하는 곳에서는 오리방풀, 대사초, 노루오줌 및 쌀새가 적게 분포하는 경향이 있었다. 일반적으로 숲틈에서 많이 분포하는 미역줄나무와 청시다나무가 분포하는 곳에서는 오리방풀의 피도가 높은 경향이 있었다. 철쭉꽃의 피도가 높은 곳에서는 노루오줌과 쌀새의 피도가 낮아지는 경향이 있었다. 오리방풀, 참나무 및 곰취는 경사가 완만한 능선부에 많이 출현하였고, 개별꽃, 참취 및 노루오줌은 경사진 남사면부에 많이 출현하였다. 오리방풀은 상대광도가 높은 숲틈 부위에 많이 출현하였다 (김 1996). 대체적으로 오리방풀과 곰취는 토심이 얇고 유기물함량, 질소, 인 및 염기성 양이온 함량이 높은 곳을 선호하였으며, 단풍취, 개별꽃, 노루오줌, 쌀새 및 도라지모시대는 토심이 깊고 토양의 영양염류함량이 상대적으로 적은 곳을 선호하였다. 오리방풀은 낙엽층이 두껍고 토양수분함량이 높은 곳을 선호하였고, 단풍취, 개별꽃, 참취, 쌀새 및 도라지모시대는 상대적으로 낙엽층이 얇고 토양수분함량이 적은 곳을 선호하였다 (Table 7). Table 8는 가을(8월 하순)에 분포하는 초본 12종간의 상관을 나타낸 것이다. 오리방풀과 곰취; 단풍취와 대사초, 참취, 쌀새 및 도라지모시대; 대사초와 참취, 단풍터리풀 및 곰취; 개별꽃과 참취; 참취와 노루오줌 및 쌀새; 노루오줌과 쌀새; 단풍터리풀과 곰취; 쌀새와 도라지모시대간에는 강한 정의 상관이 인정되었다. 또한 오리방풀과 단풍취, 개별꽃, 참취 및 쌀새간에는 강한 부의 상관이 인정되었다 (Table 8). 이 같은 결과로부터 본 온대낙엽수림에서 가을에는 서로 다른 이질적인 생육지를 선호하는 오리방풀그룹과 단풍취, 대사초, 개별꽃, 참취, 쌀새 및 도라지모시대그룹의 두 그룹이 분포하고, 이들 두 그룹이 선호하는 생육지의 주변부에 노루오줌, 곰취, 단풍터리풀, 벌개덩굴 및 참나무이 분포하고 있음을 알 수 있다. 오리방풀그룹은 숲틈이 형성되어 빛이 많이 투과하고, 미역줄나무나 청시다나무와 같은 관목의 줄기가 밀집하여 바람에 의한 낙엽의 이동을 방해함으로써 낙엽층이 두껍게 발달하며, 두꺼운 낙엽층에 의하여 토양의 습기가 많고 영양염류가 풍부한 생육지를 선호하였다. 단풍취, 대사초, 개별꽃, 참취, 쌀새 및 도라지모시대그룹은 토심이 깊고, 바람에 의해 낙엽층이 이동함으로써 낙엽층이 상대적으로 얇고, 토양수분함량이 적으며, 토양내 영양염류함량이 적은 생육지를 선호하였다. 따라서 가을에 분포하는 많은 초본식물들도 초봄식물과 마찬가지로 온대낙엽수림내 낙엽층의 이질적인 공간분포에 의하여 그들의 공간분포가 크게 영향을 받고 있다고 할 수 있다 (이와 조 2000, Lee and Cho 1999, Oh *et al.* 1999). 이것은 본 온대낙엽수림에서 초봄과 가을 모두 초본식물의 군집구조에 가장 크게 영향을 미치는

Table 5. Pearson correlation between site factors and coverage of some spring ephemerals

	SYNI	VIOR	ERJA	ANRE	ANRA	ANKO	COTU	VEPA	DISM
Height of tree layer	-0.08	0.13	0.02	0.06	0.23**	0.06	-0.13	-0.03	-0.03
Basal area	-0.10	0.12	0.03	0.07	0.05	0.03	-0.11	0.03	0.02
Coverage of tree layer	0.05	0.05	0.07	0.14	0.26**	0.19**	-0.01	0.03	-0.06
Coverage of subtree layer	-0.22**	0.17*	-0.10	-0.05	-0.12	-0.16*	-0.27**	-0.14	0.08
Coverage of shrub layer	0.22**	-0.16*	-0.06	-0.19**	-0.02	-0.14	0.19**	-0.10	-0.17*
Coverage of herb alyer	0.76**	-0.13	0.36**	0.13	0.40**	0.37**	0.48**	0.25**	-0.05
Species richness of herb layer	-0.28**	0.44**	0.28**	0.35**	0.13	0.20**	-0.33**	0.13	0.31**
Species diversity of herb layer	-0.70**	0.54**	0.22**	0.30**	-0.01	0.13	-0.32**	0.10	0.41**
<i>Sasa borealis</i>	0.01	-0.13	-0.14	0.06	0.03	-0.17*	-0.13	-0.16*	-0.11
<i>Trypterigium regelli</i>	0.26**	-0.15*	0.11	0.01	0.10	-0.01	0.21**	-0.03	-0.09
<i>Acer barbinerve</i>	0.24**	-0.14*	0.08	-0.10	-0.04	0.06	0.56**	-0.02	-0.08
<i>Symplocos chinensis</i> for. <i>pilosa</i>	0.10	-0.11	-0.04	-0.06	0.06	-0.04	-0.08	-0.11	-0.05
<i>Rhododendron schillipenbachii</i>	0.28**	-0.17*	0.01	-0.05	0.05	0.08	0.23**	0.03	-0.11
<i>Stephanandra incisa</i>	-0.15*	-0.00	-0.17*	-0.06	0.01	-0.13	-0.16*	-0.10	-0.07
Altitude	0.57**	-0.34**	0.18*	0.11	0.51**	0.35**	0.39**	0.20*	-0.41**
Slope	-0.62**	0.34**	-0.33**	-0.07	-0.38**	-0.34**	-0.65**	-0.20**	0.24**
Relative light intensity	0.14*	-0.10	-0.01	-0.06	-0.03	-0.08	0.19**	0.02	-0.05
Organic matter	0.31**	-0.42**	-0.06	-0.07	0.14*	-0.03	0.37**	0.12	-0.33**
TN	0.28**	-0.39**	-0.03	-0.07	0.18*	0.15*	0.41**	0.06	0.25**
AP	-0.00	-0.14	-0.04	-0.07	-0.13	0.03	0.15*	0.11	0.01
K	0.01	-0.18**	-0.15*	-0.02	0.22**	-0.07	-0.08	0.01	-0.22**
Ca	0.23**	-0.47**	-0.25**	-0.12	0.21**	-0.09	0.27**	0.07	-0.33**
Mg	0.20**	-0.40**	-0.19**	-0.14	0.15*	-0.04	0.19**	0.22**	-0.26**
pH	-0.08	-0.04	-0.23**	-0.08	0.09	-0.08	-0.20**	-0.07	-0.05
Soil depth	-0.27**	0.52**	0.07	0.13	-0.19	0.06	-0.30**	-0.08	0.32**
Litter depth	0.16	-0.50**	-0.29**	-0.19	-0.03	-0.23*	0.22*	0.20*	-0.30**
Soil moisture content	0.35**	-0.44**	-0.07	-0.19	0.21*	-0.11	0.43**	0.24*	-0.20

** , * indicate significance at 1, 5% level

SYNI: *Symplocarpus nipponicus* 애기얇은부채, VIOR: *Viola rossii* 노랑제비꽃, ERJA: *Erythronium japonicum* 얼레지, ANRE: *Anemone reflexa* 회리바람꽃, ANRA: *Anemone radeana* 평의바람꽃, ANKO: *Anemone koraiensis* 홀아비바람꽃, COTU: *Corydalis turtschaaninovii* 현호색, VEPA: *Veratum patulum* 박새, DISM: *Disporum smilacinum* 애기나리

Table 6. Pearson correlatin between some selected spring ephemerals

	SYNI	VIOR	ERJA	ANRE	ANRA	ANKO	COTU	VEPA	DISM
SYNI	1.00								
VIOR	-0.50**	1.00							
ERJA	0.04	0.29**	1.00						
ANRE	-0.10	0.22**	0.35**	1.00					
ANRA	0.28**	-0.18*	0.28**	0.18*	1.00				
ANKO	0.21**	-0.04	0.32**	0.20**	0.21**	1.00			
COTU	0.48**	-0.28**	0.10	-0.17*	0.06	0.07	1.00		
VEPA	0.13	-0.10	0.07	0.07	-0.06	0.26**	0.08	1.00	
DISM	-0.34**	0.50**	0.16*	0.22**	-0.15*	-0.06	-0.16*	-0.04	1.00

** , * indicate significance at 1, 5% level

SYNI: *Symplocarpus nipponicus* 애기얇은부채, VIOR: *Viola rossii* 노랑제비꽃, ERJA: *Erythronium japonicum* 얼레지, ANRE: *Anemone reflexa* 회리바람꽃, ANRA: *Anemone radeana* 평의바람꽃, ANKO: *Anemone koraiensis* 홀아비바람꽃, COTU: *Corydalis turtschaaninovii* 현호색, VEPA: *Veratum patulum* 박새, DISM: *Disporum smilacinum* 애기나리

Table 7. Pearson correlation between site factors and coverage of some summer green plants

	ISEX	MEUR	AIAC	CASI	PSHE	ASSC	ASCH	FIMU	PIBR	MEON	ADGR	LIFI
Height of tree layer	-0.15*	-0.03	0.14	-0.03	-0.04	0.02	0.09	-0.13	0.07	0.07	0.03	0.01
Basal area	-0.14	0.06	0.07	0.00	0.02	0.08	0.09	-0.03	0.18*	0.05	0.04	-0.06
Coverage of tree layer	-0.07	0.01	0.10	0.08	-0.10	0.03	-0.00	-0.04	0.21**	0.06	0.02	0.08
Coverage of subtree layer	-0.21**	-0.13	-0.01	-0.13	0.20**	0.03	0.07	-0.02	-0.22**	-0.02	0.06	-0.04
Coverage of shrub layer	0.02	0.06	-0.11	-0.13	-0.11	-0.26**	-0.27**	-0.13	-0.05	-0.23**	-0.04	-0.06
Coverage of herb alyer	0.09	0.13	0.44**	0.33**	0.17*	0.53**	0.44**	0.10	0.13	0.44**	0.16*	0.03
Species richness of herb layer	-0.20**	-0.09	0.27**	0.26**	0.17*	0.30**	0.13	0.06	0.11	0.34**	0.33**	-0.02
Species diversity of herb alyer	-0.26**	0.01	0.07	0.26**	0.14*	0.20**	0.03	0.18*	0.11	0.14*	0.23**	0.04
<i>Sasa borealis</i>	-0.16*	-0.13	-0.13	-0.23**	-0.08	-0.11	-0.20**	-0.09	-0.12	-0.21**	-0.09	-0.09
<i>Trypterigium regelli</i>	0.38**	-0.03	-0.10	-0.02	-0.16*	-0.08	-0.14	0.00	0.12	0.01	-0.02	0.13
<i>Acer barbinerve</i>	0.27**	0.04	-0.11	0.03	-0.12	-0.13	-0.13	-0.02	-0.01	-0.14	-0.13	-0.03
<i>Symplocos chinensis</i> for. <i>pilosa</i>	-0.09	-0.03	-0.02	-0.02	-0.00	-0.00	-0.13	-0.02	0.11	-0.12	-0.05	-0.01
<i>Rhododendron schillipenbachii</i>	0.03	0.05	-0.08	-0.05	-0.05	-0.14	-0.17*	-0.12	0.08	-0.18*	-0.02	0.01
<i>Stephanandra incisa</i>	-0.02	-0.04	0.03	0.01	-0.04	0.04	-0.09	-0.14	-0.14	-0.01	0.06	-0.10
Altitude	0.29**	-0.00	-0.05	-0.07	-0.36**	-0.23**	-0.27**	-0.18*	0.17	0.02	-0.10	0.26**
Slope	-0.44**	-0.15*	0.00	-0.06	0.29**	0.21**	0.13	0.02	-0.31**	0.11	0.06	-0.30**
Relative light intensity	0.24**	-0.07	-0.01	0.08	-0.13	0.05	0.01	0.06	-0.03	0.01	-0.04	-0.02
Organic matter	0.30**	0.05	-0.22**	-0.13	-0.19**	-0.34**	-0.25**	-0.01	0.05	-0.18*	-0.11	0.19**
TN	0.32**	-0.02	-0.13	-0.10	-0.11	-0.24**	-0.22**	0.02	0.10	-0.20**	-0.19**	0.19**
AP	0.22**	-0.01	-0.11	-0.07	-0.04	-0.20**	0.11	-0.06	0.07	-0.10	-0.12	0.00
K	0.12	0.01	-0.02	0.02	-0.01	-0.12	-0.11	0.14	0.01	-0.04	-0.10	0.02
Ca	0.28**	0.08	-0.36**	-0.22**	-0.24**	-0.37**	-0.31**	0.11	-0.03	-0.34**	-0.26**	0.16*
Mg	0.38**	0.12	-0.22**	-0.13	-0.14*	-0.27**	-0.10	0.11	0.05	-0.17*	-0.19**	0.08
pH	-0.15*	-0.01	-0.17*	0.03	0.07	0.08	-0.11	0.14	-0.07	-0.16*	-0.01	0.02
Soil depth	-0.26*	0.11	0.30**	0.11	0.21*	0.41**	0.20*	-0.04	0.10	0.22*	0.15	-0.11
Litter depth	0.38**	-0.07	-0.41**	-0.15	-0.23*	-0.44**	-0.13	-0.06	-0.16	-0.36**	-0.25*	0.15
Soil moisture content	0.40**	0.05	-0.31**	-0.04	-0.25*	-0.36**	-0.10	0.11	0.04	-0.27**	-0.18	0.19

** , * indicate significance at 1, 5% level

ISEX: *Isodon excisus* 오리방풀, MEUR: *Meehanian urticifolia* 별개덩굴, AIAC: *Ainsliaea acerifolia* 단풍취, CASI: *Carex siderosticta* 대사초, PSHE: *Pseudostellaria heterophylla* 개별꽃, ASSC: *Aster scaber* 참취, ASCH: *Astilbe chinensis* 노루오줌, FIMU: *Filipendula multijuga* 단풍터리풀, PIBR: *Pimpinella brachycarpa* 참나물, MEON: *Melica onoei* 쌀새, ADGR: *Adenophora grandiflora* 도라지모시대, LIFI: *Ligularia fischeri* 곰취

미소환경요인으로 바람, 지형 및 식생요인에 의해 생기는 낙엽층의 공간적 불균등 분포라고 지적한 이와 조(2000)의 결과와 잘 일치한다.

Table 8. Pearson correlation between some summer green plants in autumn

	ISEX	MEUR	AIAC	CASI	PSHE	SASC	ASCH	FIMU	PIBR	MEON	ADGR	LIFI
ISEX	1.00											
MEUR	.03	1.00										
AIAC	-.23**	.07	1.00									
CASI	-.02	.16*	.20**	1.00								
PSHE	-.21**	-.06	.16*	.13	1.00							
SASC	-.21**	.13	.33**	.32**	.26**	1.00						
ASCH	-.14*	-.00	.08	.04	.07	.26**	1.00					
FIMU	-.03	.12	-.16*	.19**	-.02	.04	-.09	1.00				
PIBR	-.02	.01	.09	.15*	.04	.03	.02	.10	1.00			
MEON	-.20**	-.07	.37**	.14*	.01	.32**	.23**	-.06	-.05	1.00		
ADGR	-.09	-.16*	.20**	.11	.01	.17*	.15*	-.06	.07	.35**	1.00	
LIFI	.27**	.05	-.18*	.21**	-.17*	-.02	-.10	.27**	.10	-.11	-.06	1.00

** , * indicate significance at 1, 5% level

ISEX: *Isodon excisus* 오리방풀, MEUR: *Meehania urticifolia* 벌개덩굴, AIAC: *Ainsliaea acerifolia* 단풍취, CASI: *Carex siderosticta* 대사초, PSHE: *Pseudostellaria heterophylla* 개별꽃, SASC: *Aster scaber* 참취, ASCH: *Astilbe chinensis* 노루오줌, FIMU: *Filipendula multijuga* 단풍터리풀, PIBR: *Pimpinella brachycarpa* 참나물, MEON: *Melica onoei* 쌀새, ADGR: *Adenophora grandiflora* 도라지모시대, LIFI: *Ligularia fischeri* 곰취

감사의 글

“이 논문은 1997년 한국학술진흥재단의 공모과제 연구비에 의하여 수행되었음”. 야외조사를 도와준 가톨릭대학교의 백명수, 김시연, 배용진, 이지연, 강릉대학교의 홍수희, 우병선씨에게 감사드립니다.

인용문헌

- 김시연. 1996. 점봉산에서 숲틈과 비숲틈사이의 환경요인과 초본식물반응에 대한 비교. 가톨릭대학교 이학석사학위 논문. 88 p.
- 김갑태. 1998. 오대산 아고산대의 자생 초본식물 분포와 입지인자에 관한 연구. 한국임학회지 87: 459-465.
- 이규송, 조도순. 2000. 점봉산 생물권 보전지역내 온대낙엽수림에서 미소환경요인과 식생요인의 공간분포와 상관분석. 한국생태학회지 인쇄중.
- Armesto, J.A., S.T.A. Pickett and M.J. McDonnell. 1991. Spatial heterogeneity during succession: A cyclic model of invasion and exclusion. In Kolasa and S.T.A. Pickett (eds.). Ecological Heterogeneity. Springer-Verlag, New York. pp. 256-269.
- Armesto, J.J. and S.T.A. Pickett. 1985. Experiments on disturbance in oldfield plant communities: impact on species richness and abundance. Ecology 66: 230-240.
- Barclay-Estrup, P. 1971. The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. III. Micro-climate

- in relation to the Calluna cycle. J. Ecol. 59: 143-166.
- Bazzaz, F.A. 1969. Succession and species distribution in relation to erosion in southern Illinois. Trans. Ill. state. Acad. Sci. 62: 430-435.
- Gamma design. 1998. Geostatistics for the environmental science (GS+). 152 p.
- Grime, J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley and Sons, Chichester, England.
- Gross, K.L., K.S. Pregitzer and A.J. Burton. 1995. Spatial variation in nitrogen availability in three successional plant communities. J. Ecol. 83: 357-367.
- Huston, M. 1980. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. Journal of Biogeography 7: 147-157.
- Inoue, R.S., N.J. Huntly, D. Tilman and J.R. Tester. 1987. Pocket gophers (*Geomys bursarius*), vegetation, and soil nitrogen along a successional sere in east central Minnesota. Oecologia 72: 178-184.
- Koch, A.S. and E. Matzner. 1993. Heterogeneity of soil and soil solution chemistry under Norway spruce (*Picea abies* Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) as influenced by distance from the stem basis. Plant and Soil 151: 227-237.
- Lavorel, S., R.V. O'Neill and R.H. Gardner. 1994. Spatio-temporal dispersal strategies and annual plant species coexistence in a structured landscape. OIKOS 71: 75-88.
- Lee, K.S. and D.S. Cho. 1999. Spatial distribution of herbal vegetation along microtopographic gradients formed by disturbance in a temperate deciduous hardwood forest.

- Korean J. Ecol. 22: 211-217.
- Montagini, F., B.L. Haines, L.R. Boring and W. Swank. 1986. Nitrification potentials in early successional black locust and in mixed hardwood forest stands in the southern Appalachians, USA. *Biogeochemistry* 2: 197-210.
- Muraoka, J.T., J.J. Armesto and S.T.A. Pickett. 1984. Comparisons of spatial heterogeneity in fields of different successional ages. *Bull. Ecol. Soc. Amer.* 65: 66.
- Oh, S., G. You, J.H. Shim, S. Kang and D. Lee. 1999. Spatial heterogeneity of soil K, Ca, Mg, Fe and Al generated by leaf litter redistribution in a temperate hardwood forest. *Korean J. Ecol.* 22: 205-210.
- Paster, J., B. Dewey, R. Moen, D.J. Mladenoff, M. White and Y. Cohen. 1998. Spatial patterns in the moose-forest-soil ecosystem on Isle Royale, Michigan, USA. *Ecological Applications* 8: 411-424.
- Peter, H., F.I. Pugnaire, S.C. Clark and L.D. Incoll. 1997. Spatial pattern in *Anthyllis cytisoides* shrubland on a abandoned land in southeastern Spain. *Journal of vegetation science* 8: 627-634.
- Pickett, S.T.A. and M.J. McDonnell. 1989. Seed bank dynamics in temperate deciduous forest. In M.A. Leck, V.T. Parker and R.L. Simpson (eds.) *Ecology of Soil Seed Banks*. Springer-Verlag, New York. pp. 123-147.
- Reader, R.J. and J. Buck. 1986. Topographic variation in the abundance of *Hieracium floribundum*: relative importance of differential seed dispersal, seedling establishment, plant survival and reproduction. *J. Ecol.* 74: 815-822.
- Robertson, G.P., M.A. Huston, F.C. Evans and J.M. Tiedje. 1988. Spatial variability in a successional plant community: Patterns of nitrogen availability. *Ecology* 69: 1517-1524.
- Robertson, G.P., J.R. Crum and B.G. Ellis. 1993. The spatial variability of soil resources following long-term disturbance. *Oecologia* 96: 451-456.
- Robertson, G.P., K.M. Klingensmith, M.J. Klug, E.A. Pall, J.R. Crum and B.G. Ellis. 1997. Soil resource, microbial activity and primary production across an agricultural ecosystem. *Ecological Applications* 7: 158-170.
- Sousa, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15: 353-391.
- SPSS. 1997. *Systat 7.0*.
- Stering A., B. Peco, M.S. Casado, E.F. Galiano, F.D. Pineta. 1984. Influence of microtopography on floristic variation in the ecological succession in grassland. *Oikos* 42: 334-342.
- Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton. New Jersey, USA.
- Tilman, D. 1984. Plant dominance along an experimental nutrient gradient. *American Naturalist* 125: 1445-1453.
- Turkington, R. and J.L. Harper. 1979. The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. I. Ordination, pattern and contact. *Journal of Ecology* 67: 201-218.
- Zedler, J.B. and P.H. Zedler. 1969. Association of species and their relationship to microtopography within old fields. *Ecology* 50: 432-442.

(1999년 12월 22일 접수)