

## 인공산성비가 돌피와 바랭이의 생장과 경쟁에 미치는 효과

김진경·조도순

가톨릭대학교 생물학과

### The Effect of Artificial Acid Rain on the Growth and Competition of *Echinochloa crus-galli* and *Digitaria sanguinalis*

Kim, Jin-Kyung and Do-Soon Cho

Department of Biology, The Catholic University of Korea

#### ABSTRACT

The effects of simulated acid rain on the growth and interspecific competition of *Echinochloa crus-galli* and *Digitaria sanguinalis* were studied. Changes of growth in height and dry weight were examined and competition between the two species was investigated using the experimental model proposed by de Wit (1960). The experiments were carried out in the greenhouse, and test plants were germinated and grown for 4 weeks and then sprayed with simulated acid rain of pH 5.6, 4.2 and 2.8 for another 8 weeks.

In de Wit replacement experiments, the variation of density and the treatment of simulated acid rain showed little effect on the interspecific competition between *E. crus-galli* and *D. sanguinalis*. The ratio diagram, another method to reveal the interrelations between two competing species, always showed the predominance of *E. crus-galli* in competition, regardless of density and pH. The interspecific competition of the two species, represented by relative yield total (RYT), revealed that intraspecific competition was stronger than interspecific competition in both species.

The treatment of simulated acid rain showed little effect on the growth of *E. crus-galli* and *D. sanguinalis*. Height growth of both species did not differ from that of control (pH 5.6), but root/shoot ratio increased with the decrease in pH of simulated acid rain. Growth of total dry weight of *E. crus-galli* and *D. sanguinalis* was not influenced by the change of pH, except that *D. sanguinalis* showed a decrease in the total dry weight at pH 2.8 along with a visible sign of white spots on leaves.

Physical environmental conditions can exert an effect on the interrelationships between the two species, but this experiment did not show the reversion of competition, and showed that *E. crus-galli* was competitively dominant under any environmental conditions given in this study.

**Key words:** Acid rain, *Digitaria sanguinalis*, *Echinochloa crus-galli*, Interspecific competition, Replacement series experiment

## 서론

물리적 환경에 반응하며 조절되는 식물군집의 구조에서 경쟁은 주요 요인으로 작용하고 있다 (Menge and Sutherland 1976). 많은 식물은 같은 장소에서 자라게 되면 서로의 생장에 영향을 주게되는데 (Begon and Mortimer 1986), 이런 현상은 빛 (Wilson 1993), 공간 (Mitchley and Grubb 1986, Silvertown *et al.* 1992) 혹은 자원 (Whigham 1984, Austin *et al.* 1988)에 대한 경쟁의 결과이다.

환경요인은 종간의 상호작용에 큰 영향을 준다 (Fowler 1982). 산성비와 같은 인위적인 환경 변화는 식물 생태계에 상당한 영향을 주게되며 가시적 피해가 직접적으로 나타나기까지는 어느 정도 시간이 걸린다는 것을 감안할 때, 그 피해 정도를 미리 파악하여 이에 대한 방안을 강구하는 일이 필요하다 (장 등 1993). 낮은 pH의 산성강하물에 대한 토양의 반응은 식물종간의 상호작용에 강한 영향력을 미치고 있으며 그 결과 같은 장소에서 서로 경쟁하고 있는 두 종의 상대생산력을 완전히 역전시킬 수도 있다 (Silvertown 1982).

국내에서는 1980년대 이후부터 빗물의 pH에 대한 많은 조사가 이루어졌는데 (김 1990a, 1990b, 장 등 1990, 1993), 그 결과에 따르면 1980년대에 대도시에서는 산성비가, 농촌에서는 정상비가, 중소도시에서는 연도의 진행에 따라 산성비가 내렸다 (김 1990b). 그리고 중국이 공업화되면서 공업단지에서 많은 양의 대기오염물질이 배출되고 있으며 (이 1987), 이 오염물질이 기류를 타고 한반도로 이동하고 있다 (이 1987, 김 1990a). 산성비와 같은 인위적 환경변화는 식물의 생장에도 큰 피해를 주게 되고 식물군집의 구조도 변화시킬 수 있으며 (Bormann 1982, Vogelmann *et al.* 1985) 우리나라에서도 이와 같은 변화가 곧 나타날 수 있을 것으로 예측되고 있다. 식물군집의 구조는 그것을 구성하는 종 사이의 경쟁을 비롯한 여러가지 요인에 의해서 결정되는데 산성비가 식물의 생장과 종간경쟁에 미치는 영향에 대한 연구는 기후변화에 따른 식물군집 구조의 변화를 예측하기 위하여 필요할 것으로 생각된다.

본 연구는 교란된 나지에 우점하는 돌피(*Echinochloa crus-galli*)와 바랭이(*Digitaria sanguinalis*)의 생장과 종간 상호작용에 미치는 인공산성비의 영향을 조사하기 위하여 실시되었다.

## 재료 및 방법

경기도 부천시 원미구 역곡동 가톨릭대학교 주변 나지의 돌피(*Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv.)와 바랭이(*Digitaria sanguinalis* (L.) Scop.)가 우점하고 있는 곳에서 1994년 10월부터 12월까지 3차례에 걸쳐 종자를 채취하였고, 실온에 보관한 후 실험에 사용하였다.

돌피와 바랭이는 지름 10cm, 깊이 12cm의 원형 플라스틱 화분에 두가지 밀도로 심어 온실에서 재배하였고, 밀도와 산도에 따른 종의 반응을 평가하였다. 파종시에는 한개의 화분내에 여분으로 한 구멍마다 3~4개의 종자를 심어 놓고 약 2주일 후 모든 개체들의 발아가 완료된 후 설계된 밀도에 따라 여분의 유식물을 뽑아주었다. 배양토는 질석을 Hoagland 용액에 담가 영양분을 흡수시킨 다음 음건하여 준비하였다. 화분에는 배양토를 8부 정도 담아 사용하였다. 식물은 1995년 1월 10일부터 4월 10일까지 온실의 자연광에서 자랐으며, 평균적으로 1일 최고온도는 24℃, 최저온도는 7℃로 유지하였다. 영양액으로서 주 1회 Hoagland용액을 약 12ml/pot 정도씩 공급하였다 (Brewer and McCann 1982).

경기도 부천시에서 강수의 pH는 연평균 4.9이고 (1985. 7 ~ 1986. 6), 3.7~5.4의 범위내에 있다 (장 등 1990). 이러한 자료에 근거하여 인공산성비의 pH를 pH 2.8, pH 4.2와 pH 5.6(대조구)으로 하였다. 인공산성비는 HNO<sub>3</sub>와 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>의 비가 1 : 3 (N/N)인 혼합용액을 증류수에 첨가하여 pH를 조절하였다 (유 1994). 인공산성비는 파종한지 4주 후부터 8주 동안 살포하였다. 급수는 1일 1회로, 분무기를 이용하여 식물이 충분히 젖을 정도로 살포해 주었는데, 보통 화분 1개당 42ml가 소요되었다.

재배식물은 파종한지 4주 후부터 모든 개체의 지상부 길이를 4주 간격으로 측정하였다. 건조중량을 측정하기 위하여 인공산성비를 처리하기 시작한지 4주 후(파종한지 8주후: 1차 수확)와 8주 후(파종한지 12주후: 2차 수확)에 총 두 차례 수확하였다. 식물의 부위별 건조 중량은 80℃에서 48시간 이상 건조시킨 다음 1 mg 단위까지 측정하였다.

종간경쟁 실험은 총 밀도가 12 및 24 plants /pot로 일정하게 하고 교체실험 시리즈(replacement series) (de Wit 1960)로 재배하였다. 각 교체실험 시리즈는 5가지의 비율에 따라 심었는데 돌피:바랭이의 비율을 1:0, 0.75:0.25, 0.5:0.5, 0.25:0.75, 및 0:1로 하였다. 각각의 교체실험 시리즈는 2번 반복하여 결과를 평균으로 나타내었다.

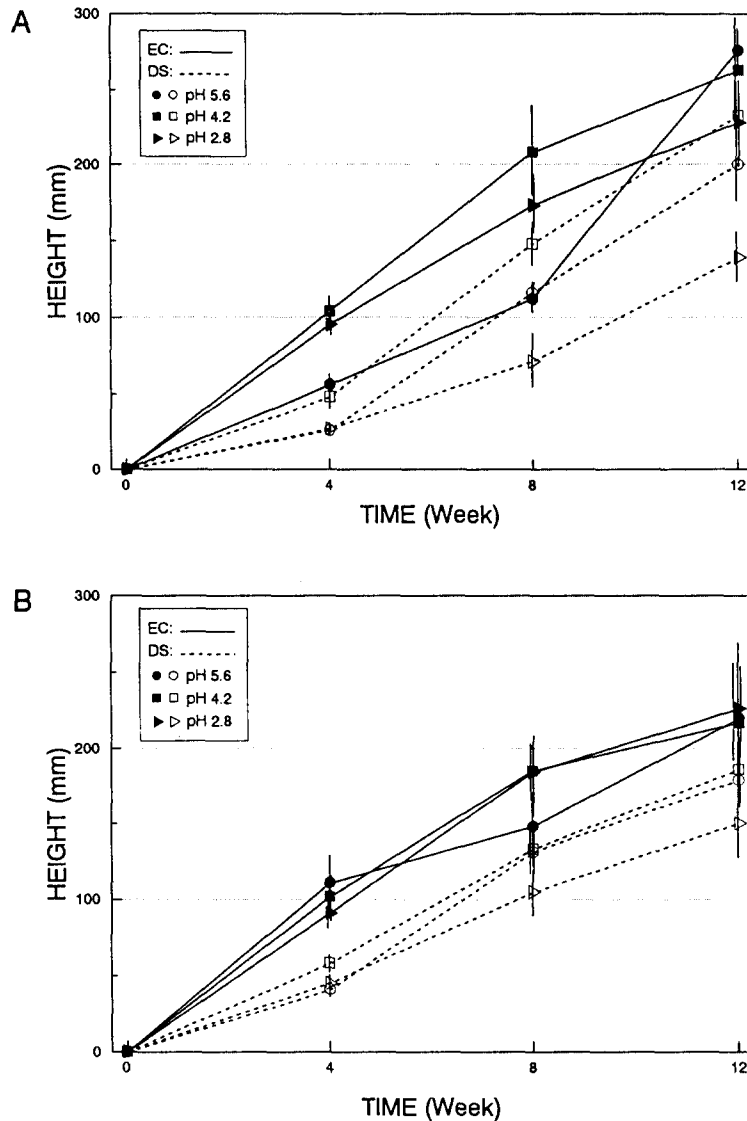
교체실험의 결과로 부터 두 종사이의 상호관계는 de Wit 등(1966)의 교체실험도표(replacement diagram), 비율도표(ratio diagram) 및 상대총생산량(relative yield total)으로 나타내어 조사하였다. 각 종의 상대적 생산량(relative yield)은 다음과 같이 혼합 재배에서의 생산량을 동일한 전체 밀도의 단일 재배 때의 생산량으로 나누어 구하였다 (Fowler 1982, Begon and Mortimer 1986, Taylor and Aarssen 1989):

$$\begin{aligned} \text{Relative yield of EC (E. crus-galli) in the mixture a:b} \\ &= \frac{\text{Yield of EC in mixture}}{\text{Yield of EC in pure stand}} \\ \text{Relative yield of DS (D. sanguinalis) in the mixture a:b} \\ &= \frac{\text{Yield of DS in mixture}}{\text{Yield of DS in pure stand}} \\ \text{RYT (Relative yield total)} &= \text{Relative yield of EC in the} \\ &\quad \text{mixture a:b} + \text{Relative yield of DS in the mixture a:b} \end{aligned}$$

## 결과 및 고찰

인공산성비가 식물의 신장생장에 미치는 효과는 Fig. 1에 표시하였다. 지상부의 신장은 단일 재배시 돌피의 경우는 인공산성비의 pH에 따른 큰 변화가 없었으나 바랭이의 경우 pH가 낮아 질수록 신장생장이 전반적으로 낮았다. 돌피는 밀도 24 plants /pot의 단일 재배에서는 pH에 따른 차이가 거의 없었고 밀도 12 plants /pot에서 생육초기에는 오히려 대조구(pH 5.6)에서 신장생장이 더 낮았다. 이에 비하여 바랭이는 특히 밀도 12 plants /pot의 단일재배시 인공산성비의 pH가 2.8일 때 뚜렷한 신장생장의 감소를 보였다. 그리고 두종 모두에서 밀도가 높아질수록 신장생장이 낮았는데 이와 같은 생장의 차이는 밀도 변화에 따른 종내경쟁의 결과로 볼 수 있다.

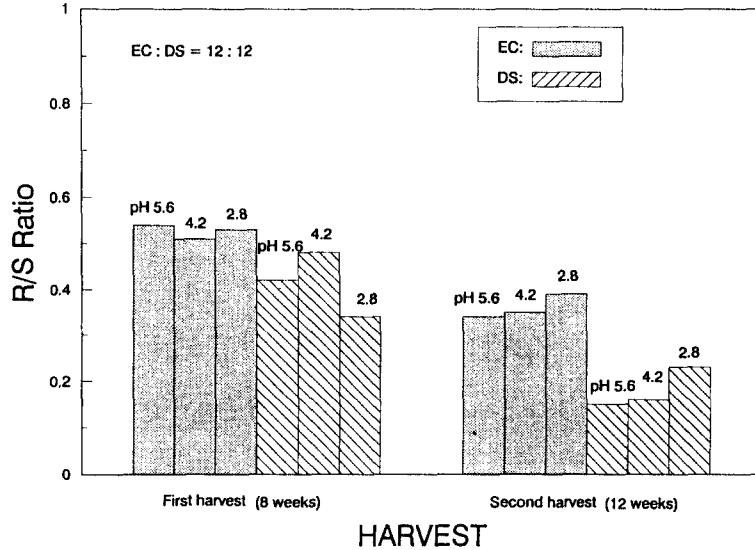
지하부와 지상부의 생장비는 측정된 건조 중량의 비율로 구하였는데, 1차와 2차 수확으로 구



**Fig. 1.** Changes in means of aboveground height of *E. crus-galli* (EC) and *D. sanguinalis* (DS) in monoculture (total density of 12 plants/pot (A) and 24 plants/pot (B)) after spraying with simulated acid rain of pH 5.6, pH 4.2 and pH 2.8. Data are mean  $\pm$  s.d.

분한 결과는 Fig. 2와 같다. 1차 수확 때는 뚜렷하지 않았으나 2차 수확에서는 pH가 낮아질수록 지하부의 비율이 높아졌다. 그리고 밀도 24 plants/pot일 때의 지하부/지상부 비는 밀도 12 plants/pot일 때에 비하여 전반적으로 낮았다.

식물은 일반적으로 환경이 불리할수록 지하부에 많은 에너지를 분배하며, 1년생 식물은 대개 지하부보다는 지상부에 더 많은 에너지를 분배한다 (Berendse 1981). 따라서 지하부/지상부의 비율(root/shoot ratio)은 종의 특성 뿐만 아니라 환경조건에 따라서도 달라진다 (조와 김

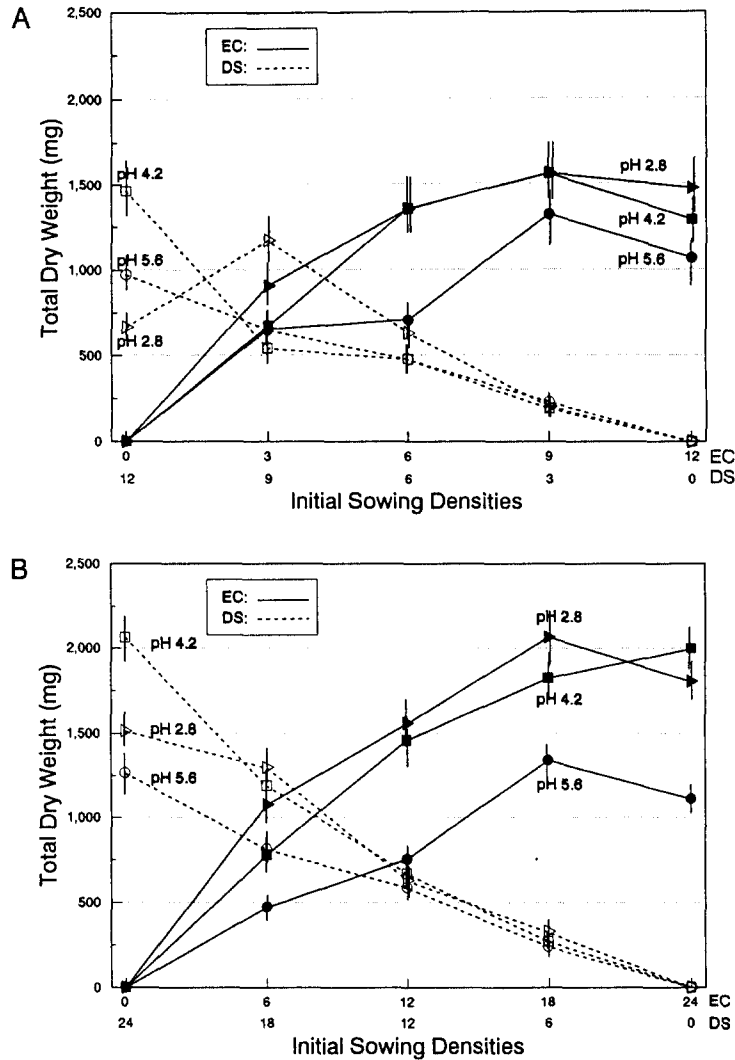


**Fig. 2.** Comparisons of Root /Shoot ratio at harvest of *E. crus-galli* (EC) and *D. sanguinalis* (DS) treated with simulated acid rain of pH 5.6, pH 4.2 and pH 2.8 when grown in mixture (EC:DS = 12:12).

1995). 그러나 밀도의 증가에 따른 지하부/지상부 비율 변화는 상대생장(allometry)의 변화라기보다는 전체 크기의 감소에 관련되고, 다른 밀도의 비율에서 자라는 동안은 상대생장이 일정할지라도 지하부/지상부 비율은 식물의 크기에 따라 변화하게 된다 (Berendse 1981). Berendse(1981)는 단일 재배에서 식물의 지하부/지상부의 비율이 밀도가 증가할수록 감소하였다고 보고하였고, 이 실험결과에서도 동일한 양상을 관찰할 수 있었다.

초기 파종밀도에 따른 돌피와 바랭이의 총 건조 중량(total dry weight)을 de Wit 등(1966)의 교체실험도표로 표시한 결과, 돌피는 볼록형 곡선을 나타내었고 이에 비하여 바랭이는 직선이거나 오목형 곡선을 나타내어 두 종의 중간경쟁에서 돌피가 밀도와 처리된 산성비의 pH에 관계없이 항상 우세하였고 반면에 바랭이는 중간경쟁에서 부정적 영향을 받고 있는 것으로 나타났다 (Fig. 3). 이 도표에서는 인공산성비의 pH에 따른 건조중량의 변화도 살펴볼 수 있는데, 돌피의 경우 대조구(pH 5.6)보다는 산성비 (pH 4.2 또는 pH 2.8) 처리구에서 오히려 총건조중량이 높았다. 그러나 바랭이는 산성비의 pH에 따른 건조중량이 차이가 크지 않았으며 단독재배에서는 pH 4.2의 인공산성비 처리시에 건조중량이 가장 높았고 밀도 12 plants /pot의 단독재배에서만 pH 2.8의 산성비처리에 의하여 건조중량의 감소가 나타났다 (Fig. 3).

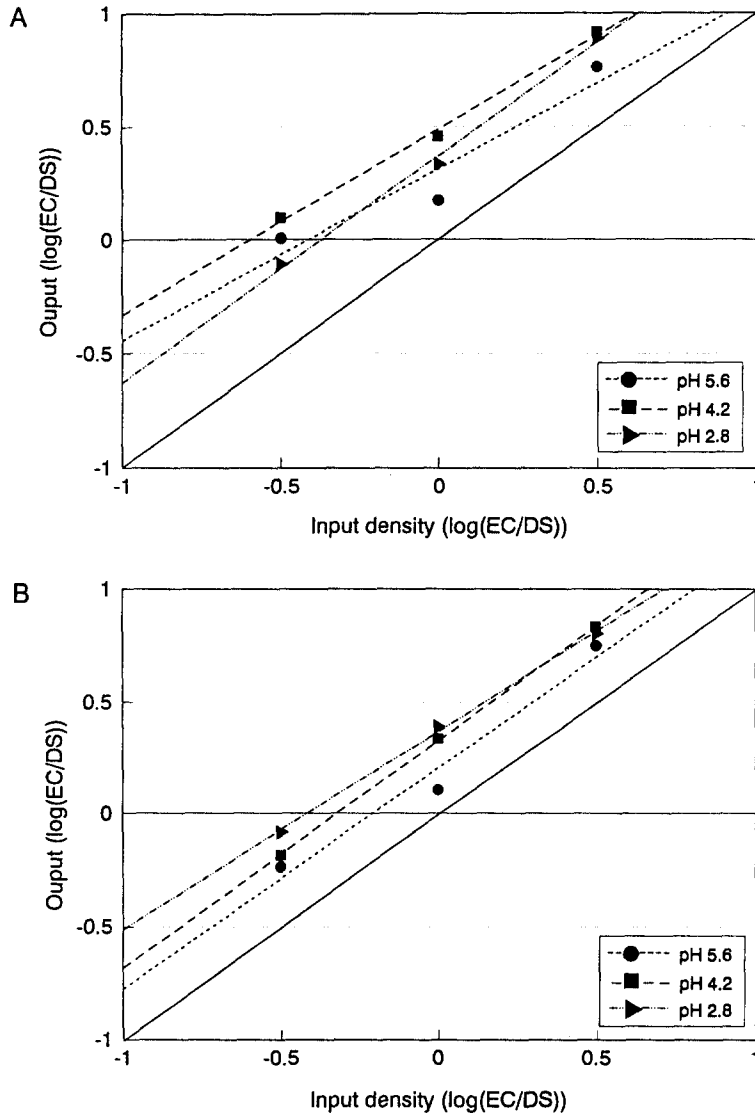
교체실험도표(de Wit *et al.* 1966)는 밀도 비율의 변화에 따른 종간 상호관계와 혼합 재배시의 종간 상호작용의 변화를 측정할 수 있는 방법인데 본 연구에서는 교체실험에서 총 밀도의 변화는 돌피와 바랭이의 단일 재배에 영향을 미쳤으나 성장과정에서 종간의 상호관계에는 큰 영향을 주지 못하였다. 단자엽식물인 바랭이를 쌍자엽식물인 명아주와 경쟁시켰을 때 바랭이는 종내경쟁보다는 중간경쟁에서 우세하였으나 (Park and Kim 1986), 본 연구에서는 바랭이를 같은 단자엽식물인 돌피와 경쟁시킨 결과 밀도에 관계없이 바랭이가 경쟁적으로 열세인 것을 볼 수 있었다. 경쟁의 유무와 경향성은 밀도와 비율, 이웃 종의 존재 유무 이외에 물리적 환경에 의해서



**Fig. 3.** Replacement diagram for *E. crus-galli* (EC) and *D. sanguinalis* (DS) when grown in mixture at total density of 12 plants/pot (A) and 24 plants/pot (B) after spraying with simulated acid rain of pH 5.6, pH 4.2 and pH 2.8. Data are mean  $\pm$  s.d.

도 영향을 받지만 (Fowler 1982), 이번 실험에서는 가장 낮은 pH(pH 2.8)의 인공산성비 처리도 돌피와 바랭이의 상호관계에 뚜렷한 영향을 주지는 않았다.

돌피와 바랭이의 중간 상호관계를 살펴보기 위한 또 다른 방법으로 교체실험도표(replacement diagram)에서 얻은 결과들을 가지고 돌피와 바랭이의 비율도표(ratio diagram)를 나타내었다 (Fig. 4). 비율도표(de Wit *et al.* 1966)에서는 특정한 밀도 비율의 혼합 재배에서 파종(input)한 비율에 대해 수확(output)한 비율을 계산하여 그 비가 1이 되면 두 종은 균등한 중간경쟁효과를 나타내어 공존하는 관계를 가지게 된다 (Inouye and Schaffer 1981). 그러나 만약 한



**Fig. 4.** Ratio diagram for mixture of *E. crus-galli* (EC) and *D. sanguinalis* (DS) at pH 5.6, pH 4.2 and pH 8 (total density of 12 plants /pot (A) and 24 plants /pot (B)). The solid line is a slope of 1.

종이 다른 종에 비해 경쟁적으로 우월하여 다른 종의 손실에 따라 생장의 증가를 보인다면 input에 비하여 output의 값이 커지게 된다.

밀도 12 plants /pot에서는 pH 4.2에서, 그리고 밀도 24 plants /pot에서는 pH 2.8에서 돌피의 종간경쟁력이 가장 컸으나 인공산성비의 pH의 차이에 의해서 경쟁의 우열이 바뀌지는 않았으며 두 종의 밀도비율에 따른 변화도 나타나지 않았다 (Fig. 4). 이러한 결과들은 밀도나 산도에 관계없이 항상 돌피가 종간경쟁에서 유리하다는 것을 의미한다. 이와 같은 경향성으로 보아

돌피는 다양한 환경 변화에서도 잘 적응할 수 있는 식물이라고 생각된다.

Fig. 5는 pH 5.6의 인공산성비 처리시 돌피와 바랭이의 상대총생산량(RYT)을 표시한 것이다. 돌피와 바랭이의 RYT는 1보다 커서 이 두 종의 관계에서는 종내경쟁이 종간경쟁보다 더 많은 영향을 미친다고 할 수 있으며 부분적인 생태적 지위의 분화가 일어났다고 볼 수 있다 (Fig. 5). 상대총생산량(Relative yield total, RYT) (de Wit 1960, de Wit *et al.* 1966, Harper 1977)은 동일 자원을 요구하는 두 종으로 구성된 혼합 재배에서 그들의 상관 정도 (i.e. 종간의 생태적 지위의 중복 정도)를 측정할 수 있다. 만약, 개체의 생장이 이웃 개체의 존재에 의하여 아무 영향도 받지 않았거나 혹은 한 종이 이익을 얻는 만큼 다른 종은 손해를 본다면,  $RYT = 1.0$  이 되고,  $RYT > 1$  이 되면 생태적 지위의 분화가 잘 이루어져 경쟁종들이 공존할 가능성이 많으며 이들의 상호관계에서 종내경쟁이 종간경쟁보다 더 큰 영향을 미치게 되며,  $RYT < 1$  은 종간경쟁이 종내경쟁보다 더 많은 영향력을 가지게 됨을 나타낸다. 실제로 돌피의 잎은 좁은데 비하여 바랭이는 비교적 넓은 잎을 가지고 있으며, 또 돌피의 줄기는 곧게 서는 반면 바랭이는 그 줄기가 가늘고 길며 하부는 땅에 기는 습성을 가지고 있는 등 여러가지 측면에서 형태적 특성이 다르므로 어느정도 경쟁을 피할 수 있을 것으로 생각된다.

물리적 환경조건이 종간의 경쟁상태를 바꿀 수 있듯이 종간경쟁사이의 균형은 쉽게 우열이 바뀔 수 있다 (Silvertown 1982). 그러나 이번 실험에서는 산도에 따른 돌피와 바랭이의 경쟁상태의 역전은 관찰되지 않았으며, 낮은 pH의 인공산성비를 처리한 온실환경에서도 돌피는 여전히 바랭이보다 유리하였다. 식물에 미치는 산성비의 피해는 종이나 농도 등에 따라 다르게 나타나는데 (임과 이 1992), 바랭이는 잎의 면적이 넓고 부드러우며 털이 많아 살포된 인공산성비가 잎 표면에 머무르는 시간이 돌피보다 더 길었을 것으로 추정되며 이러한 이유로 인공산성비의 pH가 2.8정도로 매우 낮아지면 잎의 반점과 같은 형태적, 생리적 피해를 더 많이 받았을 것으로 생

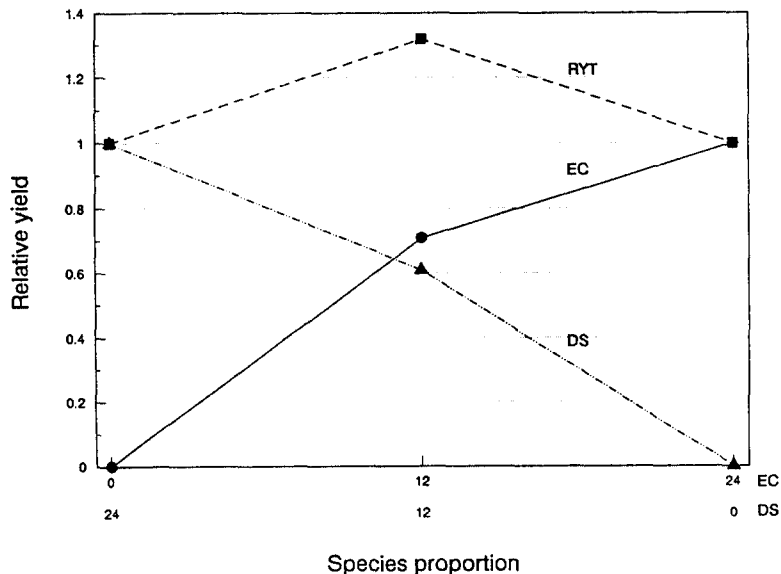


Fig. 5. Relative yields of *E. crus-galli* (EC) and *D. sanguinalis* (DS) in mixture after spraying with simulated acid rain of pH 5.6 (control). Relative yield total is indicated by dashed lines.



각된다. 한편 돌피는 넓고 깊게 뺨은 튼튼한 뿌리를 가졌기 때문에 어떤 실험환경에서도 돌피가 경쟁적으로 바랭이보다 우세하였다. 본 연구에서 인공산성비에 의한 경쟁의 역전은 나타나지 않았으나 많은 요인들이 함께 작용하는 자연상태의 식물군집 내에서는 산성비가 큰 변수로 작용한 것으로 생각된다.

## 적 요

두 종의 초본식물, 돌피(*Echinochloa crus-galli*)와 바랭이(*Digitaria sanguinalis*)의 생장과 종간 경쟁에 미치는 인공산성비의 영향을 조사하였다. 4주동안 온실에서 재배된 실험식물에 pH 5.6, 4.2 및 2.8의 3가지 인공산성비를 8주동안 처리하고 재배하여 그에 따른 신장과 건조중량의 생장 변화를 측정하였고, de Wit(1960)의 실험모델을 사용하여 두 종간의 경쟁을 조사하였다. de Wit의 교체실험에서 밀도 변화와 인공산성비의 처리는 돌피와 바랭이의 경쟁에 큰 영향을 미치지 않았다. 경쟁의 우열을 판단하기 위한 비율도표에서는 밀도나 pH에 관계없이 항상 돌피가 경쟁에서 유리하였다. 상대총생산량에 의한 두 종의 경쟁관계에서는 종내경쟁이 종간경쟁보다 더 큰 것으로 나타났다. 인공산성비 처리는 돌피와 바랭이의 생장에 큰 영향을 미치지 않았다. 지상부 신장의 변화는 적었고, 지하부/지상부의 비는 pH가 낮아질수록 높아졌다. 돌피와 바랭이의 총건조중량은 pH의 변화에 영향을 받지 않았으나, 바랭이는 pH 2.8에서 산성비에 의한 피해 현상으로 총건조중량이 감소하는 경향을 보였고, 가지적으로 잎에 흰색의 반점이 나타났다. 물리적 환경조건은 종간의 상호관계에 영향을 미칠 수 있으나 이 실험에서 경쟁의 역전은 일어나지 않았으며, 돌피가 주어진 모든 환경조건에서 경쟁적으로 우세함이 관찰되었다.

## 인용문헌

- 김준호. 1990a. 산성비 - 그 장거리 이동과 생태계의 교란. 한국생물과학협회 생물과학 심포지움 11: 70-97.
- 김준호. 1990b. 산성비 - 식물에 미치는 영향. 한국생태학회 한국식물학회, '90 심포지움 및 워크샵. pp. 3-33.
- 유태철. 1994. 도시권 지역에서 산성 강하물에 의한 리기다소나무류 쇠퇴 기구와 회복. 박사학위 논문, 서울대학교.
- 이수욱. 1987. 한국내 산성우의 장거리 오염원에 관한 연구. 충남대학교 환경연구보고 5:1-14.
- 임병선 · 이점숙. 1992. 대기중의 산성강하물의 증가에 따른 *Ctenidium molluscum* 등 4종 선류의 질산환원효소 활성. 한생태지 15: 355-363.
- 장남기 · 이윤상 · 신윤영. 1990. 서울 지역의 대기오염이 강수와 생물에 미치는 영향 - 1. 지역별 강수의 산성화에 관하여. 한생태지 13: 131-142.
- 장남기 · 이윤상 · 이수진. 1993. 배기가스로 만든 인공산성우에 의한 식물의 형태적 증상. 한생태지 16: 17-26.
- 조도순 · 김준호. 1995. 수종 초본식물의 중금속 내성에 대한 연구. 한생태지 18: 147-156.
- Austin, M.P., L.F.M. Fresco, A.O. Nicholls, R.H. Groves and P.E. Kaye. 1988. Competition and relative yield: Estimation and interpretation at different densities and under various nutrient concentrations using *Silybum marianum* and *Cirsium vulgare*. J. Ecol.

- 76: 157-171.
- Begon, M. and M. Mortimer. 1986. Interspecific competition. *In* Population Ecology - A Unified Study of Animals and Plants. Blackwell Sci. Publication, Oxford, pp. 63-102.
- Berendse, F. 1981. Competition between plant populations with different rooting depths. II. Pot experiments. *Oecologia* 48: 334-341.
- Bormann, F.H. 1982. The effects of air pollution on the New England landscape. *AMBIO* 11: 338-346.
- Brewer, R. and M.T. McCann. 1982. Laboratory and Field Manual of Ecology. CBS College Publishing, New York. 98p.
- Fowler, N.L. 1982. Competition and coexistence in a North Carolina grassland. *J. Ecol.* 70: 77-92.
- Harper, J.L. 1977. Plant Population Biology. Academic Press, New York. 892p.
- Inouye, R.S. and W.M. Schaffer. 1981. On the ecological meaning of ratio (de Wit) diagrams in plant ecology. *Ecology* 62: 1679-1681.
- Menge, B.A. and J.P. Sutherland. 1976. Species diversity gradients: Synthesis of the roles of predation, competition and temporal heterogeneity. *Amer. Nat.* 110: 351-369.
- Mitchley, J. and P.J. Grubb. 1986. Control of relative abundance of perennials in chalk grassland in Southern England. *J. Ecol.* 74: 1139-1166.
- Park, B.K and O.K. Kim. 1986. The effect of energy allocation on competition of *Chenopodium album* and *Digitaria sanguinalis*. *Korean J. Ecol.* 9: 73-78.
- Silvertown, J.W. 1982. Introduction to Plant Population Ecology. Longman Inc., New York.
- Silvertown, J., S. Holtier, J. Johnson and P. Dale. 1992. Cellular automaton models of interspecific competition for space - the effect of pattern on process. *J. Ecol.* 80: 527-534.
- Taylor, D.R. and L.W. Aarssen. 1989. On the density dependence of replacement series competition experiments. *J. Ecol.* 77: 975-988.
- Vogelmann, H.W., G.J. Badger, M.Bliss and R.M. Klein. 1985. Forest decline on Camels Hump, Vermont. *Bull. Torrey Bot. Club* 112: 274-287.
- Whigham, D.F. 1984. The effect of competition and nutrient availability on the growth and reproduction of *Ipomoea hederacea* in an abandoned old field. *J. Ecol.* 72: 721-730.
- Wilson, S.D. 1993. Competition and resource availability in heath and grassland in the snowy mountains of Australia. *J. Ecol.* 81: 445-451.
- de Wit, C.T. 1960. On competition. *Verslagen van landbouwkundige onderzoekingen* 66: 1-82. (cited in Taylor and Aarssen 1989)
- de Wit, C.T., P.G. Tow and G.C. Ennik. 1966. Competition between legumes and grasses. *Verslagen van landbouwkundige onderzoekingen* 687:3-30. (cited in Begon and Mortimer 1986)