

자연생태관 조성을 위한 식물자원 조사연구  
-강원도 평창군 용평면 노동리를 중심으로-

송호경\* · 이 선<sup>1</sup> · 이미정 · 지윤의

충남대학교 산림자원학과, <sup>1</sup>한국전통문화학교 전통조경학과

A Preliminary Investigation on Plant Resources  
for the Natural Ecology Center  
-Nodong valley, Pyungchanggun of Kangwondo-

Ho-Kyung Song, Sun Yee<sup>1</sup>, Mi-Jeong Lee and Yun-Ui Ji

Department of Forest Resources, Chungnam National University, Taejon 305-764, Korea,

<sup>1</sup>Department of Traditional Landscape Architecture, The Korean National University  
of Cultural Heritage, Puyo 323-810, Korea

**Abstract** - This study was carried out to provide basic data for establishment of Natural Ecology Center through vegetation research in Nodong valley, Pyungchanggun of Kangwondo. The vascular plants consisted of total 178 taxa such as 56 families, 121 genera, 152 species, 24 varieties and two forms. In the study area, we found some plants designated as protect plants by the Ministry of Environment such as *Dryopteris crassirhizoma* and *Rodgersia podophylla* that is a vulnerable species and *Iris odaesanensis* that is an endemic species. Communities by characteristic in species composition of Nodong valley forest were classified into *Quercus mongolica*-*Acer pseudosieboldianum* community as a natural forest community and *Larix leptolepis* and *Pinus koraiensis* community as artificial forest. The *Quercus mongolica*-*Acer pseudosieboldianum* community was further classified as *Pinus densiflora* subcommunity and *Acer mono* subcommunity. A protection program will be needed for *Iris odaesanensis* classified as an endemic species to make a Natural Ecology Center.

**Key words** : Community classification, *Iris odaesanensis*, Natural Ecology Center

서 론

최근 산업의 발달과 인간의 레저활동이 증가함에 따라 거기에서 파생되는 여러 환경오염 등의 문제가 대두되면서 숲에 대한 수요도 변화되었다. 또한 환경에 대한 중요성이 부각됨에 따라 숲의 기능 중 휴양, 자연보호,

생물다양성 보전 등이 큰 의미를 갖게 되었다. 도시민들에게 휴양림에 대한 가치가 부각되면서 휴양림의 이용객이 점차 증가하여 2001년에는 약 3천만명 이상이 이용하게 될 것으로 예상되고 있어(이와 이 1998), 이에 따른 휴양공간의 조성도 고려해야 할 것이다. 또한 최근에는 생태전시관, 또는 생태관찰원 등과 같이 야외 휴양과 생태교육을 병행할 수 있는 자연공간에 대한 관심이 증대되고 있다(동부지방관리청 1999; 산림청 1999).

강원도 평창군 용평면 노동리 노동계곡은 오대산 남

\* Corresponding author: Ho-Kyung Song, Tel. 042-821-5747, Fax. 042-825-7850, E-mail. hksong@cnu.ac.kr

서부의 평창군 용평면과 흥천군 내면의 경계를 이루는 차령산맥의 최고봉인 계방산의 남사면에 위치한 계곡이다. 계방산은 많이 알려지지 않은 산이지만 경관이 뛰어나 등산코스로 각광을 받고 있다. 또한 계방산 서쪽에는 회령봉으로 이어지는 운두령 고개가 있으며, 노동리 계곡 입구에는 이승복 기념관과 생가, 그리고 속사천이 자리 잡고 있어 휴양객의 접근이 비교적 용이하다.

본 연구의 목적은 휴양객들의 접근이 용이하고 주변 산세와 경관이 수려한 노동계곡을 중심으로 주변 식생을 조사하여 평창군에서 계획하고 있는 자연생태관 조성을 위한 기초 자료로 제공하고자 하였다.

## 조사 및 방법

### 1. 조사지 개황

조사지역은 평창군 용평면 노동리 노동계곡으로 계방산(해발고 1,577 m) 남쪽 사면의 계곡에 위치하고 있으며, 이 지역의 기후는 대관령측후소의 1961년부터 1990년까지의 자료(기상청 1994)에 의하면 연평균기온은 6.3°C, 연평균강수량은 1,581 mm로 climate diagram을 보면 냉온대낙엽광엽수림대의 기후적 특성을 나타내고 있다(Yim and Kim 1983). 계방산 지역의 특기할 만한 식물로는 노랑무늬붓꽃, 금강애기나리, 총실사초, 나도양지꽃, 도라지모시대 등이 있고, 계방산의 해발고 1,200 m 부근에는 주목의 노거목이 몇 그루 자라고 있으며, 흉고 직경 1.2m의 신갈나무가 자라고 있다(이와 오 1982; 이 등 1982; 한국자연보존협회 1989).

노동리 계곡 지역에는 낙엽송과 잣나무가 사면하부를 중심으로 조림되어 있으며, 그 외 지역에는 신갈나무, 물푸레나무, 소나무, 고로쇠나무 등이 우점하고 있다.

### 2. 조사방법

평창군 노동계곡에 대한 식생조사는 2000년 7월에 실시하였으며, 각 방형구에서 출현한 관속식물을 동정하고(이 1993), 과, 속, 종, 변종, 품종 별로 분류하였다.

식생조사는 15×15 m 크기의 방형구를 26개소 설치하고(Fig. 1), 출현하는 종들에 대하여 Braun-Blanquet(1964)의 전추정법을 변형한 Dierssen(1990)의 9등급을 적용하여 우점도를 조사하였다. 또한 방형구 내의 출현종을 교목층, 아교목층, 관목층, 초본층으로 구분하고, 상층목의 평균수고를 측정하였다. 그리고 각 조사구마다 입지 환경에 따른 고도, 방위, 경사도 등을 측정하였다. 식생조사에서 얻어진 자료는 Ellenberg(1956)의 표조작법으로 종합상재도표를 작성하고 군락을 분류하였다.

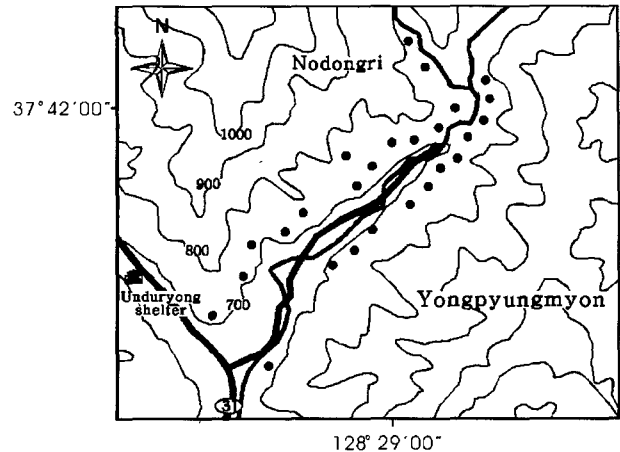


Fig. 1. The location map of survey plots on Nodong valley.

## 결과 및 고찰

### 1. 식물상

노동계곡 조사에서 출현한 관속식물은 총 56과 121속 152종 24변종 2품종이다(한국민물고기보존협회 2000). 출현한 식물상을 계층별로 살펴보면 교목층에는 주로 소나무, 거제수나무, 신갈나무 등이 출현하였고, 유기물이 많은 지역에는 피나무가, 수분이 많은 계곡 근처에는 들메나무가 출현하였다. 그리고 아교목층에는 고로쇠나무가 우점하는 것으로 조사되었다. 또한 일본잎갈나무, 잣나무 등이 조림되어 있었으며, 이러한 조림지 내 아교목층에는 산뽕나무가 주로 출현하였고, 소나무가 교목층을 이루고 있는 지역의 아교목층에서는 신갈나무의 우점도가 증가하는 것으로 조사되었다. 이 외에도 교목층에 신갈나무가 우점하는 지역은 아교목층에 당단풍이 많이 출현하였다. 관목층은 조사지역 내에서 당단풍이 많이 출현하였으며, 교목층의 피도가 45~75%로 비교적 낮은 지역에서는 조록싸리가 높은 피도로 출현하는 것으로 조사되었다. 이 외에 고로쇠나무, 생강나무, 노린재나무, 함박꽃나무, 국수나무, 정향나무, 물개암나무 등이 출현하였다. 또한 토양수분 조건이 양호하고 바위가 많은 지역에는 교목층에 들메나무와 쪽버들이, 관목층에는 물참대가 출현하였다. 초본층에는 많은 조사구에서 조릿대가 높은 우점도로 출현하였다.

본 조사지역에서 고유종, 희귀종 및 학술적으로 중요한 특정야생식물로 감소추세종인 관중과 도깨비부채가 출현하였고, 희귀 및 멸종위기종으로 노랑무늬붓꽃이 출현하였다(환경처 1994; 중부임업시험장 1997). 노랑무늬붓꽃은 우리나라의 특산종이며 동시에 희귀종으로 대규

**Table 1.** Vegetation table of plant community on Nodong valley

Community type	A		B	C	
	a	b			
Number of releve	8	9	5	4	
Average number of species	27	23	32	28	
Differential species of <i>Quercus mongolica</i> - <i>Acer pseudosieboldianum</i> community					
<i>Quercus mongolica</i>	V	IV	II	1	신갈나무
<i>Acer pseudosieboldianum</i>	V	III	IV		당단풍
<i>Lespedeza maximowiczii</i>	III	IV	II	2	조록싸리
<i>Vitis amurensis</i>	IV	III	III		왕머루
<i>Maackia amurensis</i>	IV	III		1	다릅나무
<i>Lespedeza cyrtobotrya</i>	III	II			참싸리
<i>Lonicera subsessilis</i>	III	II			청괴불나무
<i>Prunus sargentii</i>	II	II			산벚나무
<i>Carex lanceolata</i>	II	II			그늘사초
<i>Pinus densiflora</i>	V			1	소나무
<i>Melampyrum roseum</i>	III				꽃머느리밥풀
<i>Rhododendron schlippenbachii</i>	III				철쭉꽃
<i>Solidago virgaurea</i> var. <i>coreana</i>	III				나래미역취
<i>Acer mono</i>	II	IV	III	1	고로쇠나무
<i>Deutzia glabrata</i>		III	II		물참대
Differential species of <i>Larix leptolepis</i> community					
<i>Larix leptolepis</i>	I	I	V	1	일본잎갈나무
Differential species of <i>Pinus koraiensis</i> community					
<i>Pinus koraiensis</i>	I		III	4	잣나무
Companions					
<i>Fraxinus rhynchophylla</i>	V	V	V	3	물푸레나무
<i>Lindera obtusiloba</i>	V	IV	V	4	생강나무
<i>Corylus sieboldiana</i> var. <i>mandshurica</i>	V	IV	V	3	물개암나무
<i>Sasa borealis</i>	III	V	IV	3	조릿대
<i>Schisandra chinensis</i>	II	IV	IV	2	오미자
<i>Stephanandra incisa</i>	IV	III	IV	2	국수나무
<i>Astilbe chinensis</i> var. <i>davidii</i>	III	II	V	4	노루오줌
<i>Tripterygium regelii</i>	II	II	V	2	미역줄나무
<i>Tilia amurensis</i>	II	III	III		피나무
<i>Carex siderosticta</i>	II	I	II		대사초
<i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i>	I	IV	V	2	느릅나무
<i>Morus bombycis</i>	I	III	V	3	산뽕나무
<i>Dioscorea quinqueloba</i>	III	II	IV	2	단풍마
<i>Symplocos chinensis</i> for. <i>pilosa</i>	IV	II	IV	1	노린재나무
<i>Weigela subsessilis</i>	II	IV	III	1	병꽃나무
<i>Rubus crataegifolius</i>	II	I	III	3	산딸기
<i>Syringa velutina</i>	I	III	II		털개회나무
<i>Euonymus alatus</i> for. <i>ciliato-dentatus</i>	II	II	IV		회잎나무
<i>Impatiens noli-tangere</i>	II	I	IV	3	노랑물봉선
<i>Arisaema amurense</i> var. <i>serratum</i>	II	II	IV	1	천남성
<i>Actinidia arguta</i>	II		IV	1	다래
<i>Staphylea bumalda</i>		II	V	1	고추나무
<i>Aralia elata</i>	I	I	IV	2	두릅나무
<i>Pteridium aquilinum</i> var. <i>latiusculum</i>	II	I	II	2	고사리
<i>Abies holophylla</i>	II	II	II		젓나무
<i>Viola acuminata</i>	II		III	2	줄방제비꽃
<i>Sambucus williamsii</i> var. <i>coreana</i>	I	II	I		딱총나무
<i>Magnolia sieboldii</i>	II	I	II	1	함박꽃나무

Table 1. Continued

Community type	A		B	C	
	a	b			
Number of releve	8	9	5	4	
Average number of species	27	23	32	28	
<i>Philadelphus schrenckii</i>	I	II	II		고광나무
<i>Diarrhena japonica</i>	II	III	1		용수염풀
<i>Salix maximowiczii</i>	I	II	III		쪽버들
<i>Carex lanceolata</i>	II	II			그늘사초
<i>Euonymus oxyphyllus</i>	I	II	II	1	참회나무
<i>Cimicifuga heracleifolia</i>	I	I	IV		승 마
<i>Rosa multiflora</i>	II	I	II	1	절레꽃
<i>Kalopanax pictus</i>	II	I	II		읍나무
<i>Agrimonia pilosa</i>	I		III	1	깊신나물
<i>Saussurea seoulensis</i>	II	I			분 취
<i>Spodiopogon cotulifer</i>	II			1	기름새
<i>Prunus padus</i>		II	III		귀룽나무
<i>Thalictrum filamentosum</i>	I	I		2	평의다리
<i>Valeriana fauriei</i>	II			2	취오줌풀
<i>Arisaema angustatum</i> var. <i>peninsulae</i>		II		1	점박이천남성
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	I	I	II		실새풀
<i>Impatiens textori</i>	I		II	1	물봉선
<i>Smilax nipponica</i>	I	II			선밀나물
<i>Codonopsis lanceolata</i>	I	II	II		더 덕
<i>Betula costata</i>	I	I		1	거제수나무
<i>Acer ginnala</i>		I		2	신나무
<i>Rhamnus davurica</i>	I	I	II		갈매나무
<i>Actaea asiatica</i>	I	II			노루삼
<i>Isodon excisus</i>		I	II	1	오리방풀
<i>Carpinus cordata</i>	II		II		까치박달나무
<i>Meehania uricifolia</i>		I	III		벌깨덩굴
<i>Salix hallaisanensis</i>		I	II	1	떡버들
<i>Salix koreensis</i>	I				버드나무
<i>Ulmus laciniata</i>	I	I			난티나무
<i>Duchesnea chrysantha</i>				2	뱀딸기
<i>Potentilla fragarioides</i> var. <i>major</i>	II			1	양지꽃
<i>Rubia akane</i>		II	1		꼭두서니

A: *Quercus mongolica*-*Acer pseudosieboldianum* community  
 a: *Pinus densiflora* subcommunity  
 b: *Acer* mono subcommunity  
 B: *Larix leptolepis* community  
 C: *Pinus koraiensis* community

모의 군락을 이루지 않고 수 개의 개체가 드물게 분포하였다. 노랑무늬붓꽃은 인근의 오대산에서도 분포하는 것으로 보고되어 있다(이 2000). 그러나 계방산 운두령 고개와 정상 사이에서 보고된 금강애기나리, 총실사초, 나도양지꽃, 도라지모싯대는 금번 조사구에서는 출현하지 않았다.

2. 군락분류

노동계곡 지역의 식물군락은 자연군락인 신갈나무-당단풍군락, 인공군락인 일본일갈나무군락과 잣나무군락으로 구분되었으며, 신갈나무-당단풍군락은 다시 소나무

아군락과 고로쇠나무아군락으로 구분되었다(Table 1).

1) 신갈나무-당단풍군락 (*Quercus mongolica*-*Acer pseudosieboldianum* community)

이 군락은 다층림으로 구성되어 있고 관목층이 밀집되어 있으며 다양한 지피식물들이 생육하고 있다. 교목층은 신갈나무, 물푸레나무, 피나무 등이, 아교목층에는 당단풍이 우점하고 있다. 관목층은 생강나무, 물개암나무, 조록싸리, 국수나무 등이 대부분을 차지하며, 초본층에는 조릿대, 대사초, 오미자, 노루오줌, 미역줄나무 등이 분포하였다. 이런 결과는 이 선(2000)의 오대산 결과와 유사하였다.

이 군락군은 소나무아군락 (*Pinus densiflora* subcommunity)과 고로쇠나무아군락 (*Acer mono* subcommunity)으로 구분되었다.

① 소나무아군락 (*Pinus densiflora* subcommunity)

이 아군락은 해발고가 평균 724 m (700~752 m)인 건조한 입지에 분포하고 있다. 조사구 당 평균출현종수는 27종이고 교목층의 평균수고는 15 m (15~16 m)이었다. 군락구분종은 소나무, 꽃머느리밥풀, 철쭉꽃 등이며, 이 아군락은 본래 소나무가 우점하고 있는 지역에 신갈나무, 당단풍, 물푸레나무 등이 교목층과 아교목층에 점차 세력을 확장해가고 있는 군락으로 판단된다. 관목층과 초본층은 생강나무, 조록싸리, 조릿대, 대사초 등이 자주 출현하였다. 교목층의 평균피도율은 62%로 나타났다.

② 고로쇠나무아군락 (*Acer mono* subcommunity)

이 아군락은 해발고가 평균 736 m (676~763 m)에 분포하여 소나무아군락과 유사한 고도 분포를 보이고 있으나, 소나무아군락에 비하여 다소 습한 입지에 출현하였다. 조사구당 평균출현종수는 23종이고 교목층의 평균수고는 16 m (10~18 m)이었다. 교목층의 평균피도율은 73%로 소나무아군락보다 다소 높게 나타났다. 군락구분종은 고로쇠나무, 물참대이며, 이 아군락은 피나무, 물푸레나무, 느릅나무 등이 교목층에 우점하고 있으며, 아교목층에는 고로쇠나무, 산뽕나무 등이 출현하였다. 관목층과 초본층은 물참대, 조릿대, 병꽃나무 등이 특징적으로 출현하였다. 또한 이 아군락에는 희귀 및 멸종위기종으로 등록된 노랑무늬붓꽃이 분포하고 있었다. 이 아군락은 휴양객의 출입이 빈번한 등산로 주변에 분포하여 특별한 보존계획이 요구된다. 따라서 자연생태관 조성계획에 필히 참고하여 특산 및 희귀식물종 보존에 필요한 관리방안을 모색해야 할 것으로 판단된다.

2) 일본잎갈나무군락 (*Larix leptolepis* community)

이 군락은 해발고 717~775 m인 지역에 조림되어 있으며, 교목층의 평균수고는 17 m이고, 조사구 당 평균출현종수는 32종으로 조사군락 중 가장 많은 종이 출현하였다. 군락구분종은 일본잎갈나무이며, 이 군락은 아교목층에 산뽕나무가 자주 출현하고 있으며, 관목층과 초본층은 생강나무, 미역줄나무 등이 출현하였다. 또한 습한 지역에 출현하는 속새, 갈귀꼭두서니 등이 이 군락 내에 출현하였는데, 이것은 일본잎갈나무 조림지가 경사가 완만하고 수분이 많은 凹型 지역에 위치하고 있기 때문이라고 판단된다. 교목층의 평균피도율은 79%로 나타났다.

3) 잣나무군락 (*Pinus koraiensis* community)

이 군락은 해발고가 712~734 m에 분포하고 있으며, 잣나무를 조림하여 형성된 군락이다. 조사구 당 평균출

현종수는 28종이고 교목층의 평균수고는 15 m이다. 군락구분종은 잣나무이며, 이 군락은 아교목층에 산뽕나무가 자주 출현하고 있으며, 초본층에 노랑물봉선이 출현한다. 교목층의 평균피도율은 82%로 나타났다.

3. 군락별 층위구조와 종구성

각 군락별 층위구조를 분석한 결과, 자연군락과 인공군락의 차이가 명확히 구분되었다 (Fig. 2). 각 층위별 피도율을 살펴보면, 자연식생인 신갈나무-당단풍군락은 교목층, 아교목층, 관목층, 초본층 모두 비교적 일정하게 나타난 多層林구조를 나타내고 있다. 반면에 인공식생인 일본잎갈나무군락과 잣나무군락은 두 군락 모두 교

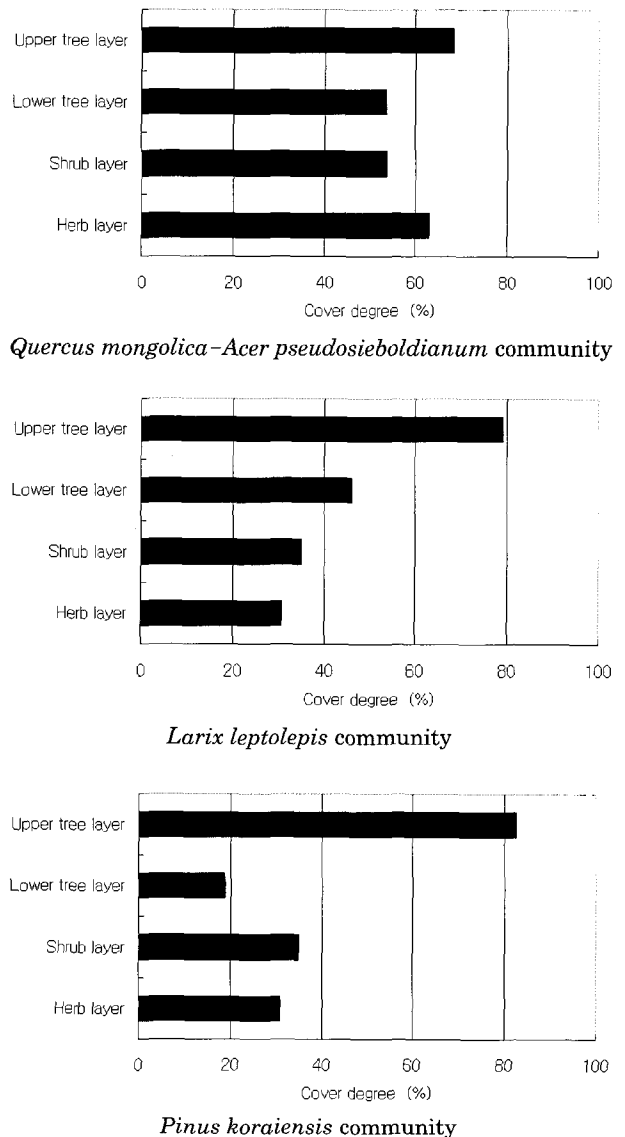


Fig. 2. The coverage of vegetaion layer of plant community.

목층의 피도가 가장 높아 전형적인 同齡林 인공군락의 층위구조를 보여주고 있다. 물론 장시간의 기간이 경과 되면 이들 母樹에서 떨어진 종자에 의해 천연갱신이나, 그 외 다양한 활엽수종의 침입으로 신갈나무-당단풍군락과 같이 각 층위의 피도율이 변화할 것으로 예상된다.

또한 인공군락인 일본잎갈나무군락과 잣나무군락은 모두 초본층의 피도율이 31% 정도로 신갈나무-당단풍군락에 비하여 매우 낮은 피도율을 보이고 있다. 그럼에도 불구하고 인공군락인 두 군락에서 자연군락인 신갈나무-당단풍군락보다 출현종이 많은 이유는 두 군락의 조림지가 주로 도로에 인접하여 산림에 분포하는 전형적인 산림식생 이외에도 길가나 裸地에 나타나는 종들이 침입한 결과로 사료된다.

#### 4. 자연생태관 조성시 관리 방안

노동계곡을 중심으로 자연생태관을 조성할 때는 주변 임분의 구조나 군락별 종조성, 수종구성과 자연군락과 인공군락의 차이, 계곡부 특수입지에 대한 활용 등 각각의 특징을 살려 생태관찰원으로서의 기능을 충분히 발휘할 수 있도록 활용방안을 모색해야 할 것이다.

조사 결과에서 확인된 자연군락(2차림군락)인 신갈나무-당단풍군락과 인공군락인 일본잎갈나무군락과 잣나무군락에서 임분구조와 종구성의 차이점을 비교하여 인위적인 영향과 그에 따른 생태계의 변화를 확인 할 수 있는 교육의 장으로 이용하며, 일본잎갈나무군락과 잣나무군락을 신갈나무 혼효림으로 유도해나가는 무육관리가 필요하다고 판단된다. 또한 계곡부에 자생하는 습생 식물들의 분포 상황을 분석하여 입지환경 변화에 따른 식물의 분포 유형을 파악하도록 한다. 아울러 한국특산종으로 지정된 노랑무늬붓꽃은 인공 증식과 같은 방법으로 증식시켜 야생초화원에 전시한다. 야생에 분포하는 개체들은 보호망과 같은 특별 보호대책을 강구하고, 탐방객들을 대상으로 사전에 이에 대한 철저한 교육을 시켜야 할 것이다.

그 외 현재 주차장 부지로 사용되고 있는 부지는 야생초화원을 조성하여 이 지역에서 자생하는 초본류를 감상할 수 있는 기회를 제공하도록 한다.

#### 적 요

본 연구는 자연생태관 조성계획지인 강원도 평창군

용평면 노동리 노동계곡을 대상으로 식생조사를 실시하여 자연생태관 조성에 필요한 기초자료를 제공하고자 수행되었다. 노동계곡의 조사구에서 출현한 관속식물은 총 56과 121속 152종 24변종 2품종이며, 본 조사에서 감소추세종으로 관중과 도깨비부채가, 한국특산종으로 노랑무늬붓꽃이 출현하였다. 식물군락은 자연군락인 신갈나무-당단풍군락과 인공군락인 일본잎갈나무군락, 잣나무군락으로 구분되었으며, 신갈나무-당단풍군락은 다시 소나무아군락, 고로쇠나무아군락으로 구분되었다. 한국특산종으로 구분된 노랑무늬붓꽃은 고로쇠나무아군락에 분포하였으며, 자연생태관을 조성할 때 이 군락에 대한 보존 관리방안을 마련해야 할 것으로 판단된다.

#### 인 용 문 헌

- 기상청. 1994. 기상연보(1961-1990).
- 동부지방관리청. 1999. 가리왕산 자연휴양림 산림생태관찰원 조성계획. 174pp.
- 산림청. 1999. 자연휴양림 운영프로그램 개발 연구. 264pp.
- 이 선. 2000. 오대산의 산림식생과 입지특성에 관한 연구(I)-동대산지역의 식물군락분류. 한국임학회지. 89(2):173-184.
- 이영노, 오용자. 1982. 계방산, 소계방산과 가칠봉의 단자엽식물 조사. 한국자연보존협회 조사보고서. 20:43-49.
- 이주희, 이용범. 1998. 경북지역 자연휴양림 방문객의 이용행태에 관한 연구-칠보산, 청옥 산, 통고산 자연휴양림을 중심으로. 산림휴양연구. 2(2 & 3):109-126.
- 이창복. 1993. 대한식물도감. 향문사. 990pp.
- 이창복, 이창희, 김은식. 1982. 계방산지역의 삼림자원 한국자연보존협회조사보고서. 20:87-100.
- 중부임업시험장. 1997. 회귀 및 멸종 위기 식물도감. 255pp.
- 한국민물고기보존협회. 2000. 생물자원 보호를 위한 기초환경조사-평창강생태계 조사. 296pp.
- 한국자연보존협회. 1989. 한국의 회귀 및 위기동식물도감. 165pp.
- 환경처. 1994. 특정 야생동·식물화보집. 210pp.
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde Wien, New York. 3. Aufl. 865pp.
- Dierssen K. 1990. Einführung in die Pflanzensoziologie. Akademie-Verlag Berlin. 241pp.
- Yim YJ and SD Kim. 1983. Climate-diagram map of Korea. Korean J. Ecology 6:261-272.

(Received 14 February 2001, accepted 11 May 2001)