

남산과 광릉의 침엽수림에서 번식기 조류 군집의 차이¹

임신재²

Differences in Breeding Bird Communities between Coniferous Forests of Mt. Namsan and Gwangneung Areas¹

Shin-Jae Rhim²

요약

본 연구는 남산과 광릉의 침엽수림을 대상으로 번식기 조류 군집의 특성을 파악하기 위해 2006년 4월부터 8월까지의 기간 동안 실시되었다. 두 지역에서 각각 10ha 크기의 고정조사구를 설치하고 세력권 도식법을 이용해서 번식기 조류 군집의 특성을 조사하였다. 남산과 광릉의 침엽수림 지역에 생육하고 있는 수목의 흥고직경 분포와 엽층의 수직적 구조는 큰 차이가 있는 것으로 나타났다. 두 지역의 번식기 조류 군집 조사 결과, 번식 종수 및 번식 쌍수, 번식 밀도, 종 다양도 지수 등이 모두 광릉 지역에서 높았다. 번식기 조류 군집의 길드 구조에서도 두 지역 간에 차이가 있는 것으로 나타났다. 조류 군집의 다양성 및 특성이 두 지역 간에 차이가 있는 것은 두 지역의 서식 환경과 밀접한 관련이 있을 것으로 판단된다. 남산과 같이 훼손된 생태계 내에서 조류 군집의 보호 및 관리를 위해서는 산림 환경 구조의 다양성을 확보 할 수 있도록 산림의 엽층 피도량을 증가시키고 또한 구조적, 기능적으로 다양한 구조의 환경으로 유도하는 것이 필요할 것으로 판단된다.

주요어 : 길드 구조, 번식 밀도, 산림 환경 구조, 세력권 도식법, 종다양성

ABSTRACT

This study was conducted to clarify the differences in bird communities in breeding season between coniferous forests of Mt. Namsan and Gwangneung areas from April to August 2006. We chose a study site of 10ha in size for territory mapping of breeding bird community in each area. There were significant difference in DBH distribution of trees and average foliage profiles between both study areas. Number of breeding species and pairs, breeding density, and bird species diversity were higher in Gwangneung area than in Mt. Namsan area. Number of bird species and breeding pairs belonged to hole and canopy guild were different between both study areas. The difference in breeding bird communities between both study areas may be related with forest structure. For the protection and management of birds, greater structural complexity would be needed in Mt. Namsan area.

KEY WORDS : BREEDING DENSITY, FOREST STRUCTURE, GUILD STRUCTURE, SPECIES DIVERSITY, TERRITORY MAPPING

1 접수 2월 28일 Received on Feb. 28, 2008

2 중앙대학교 동물자원과학과 Department of Animal Science and Technology, Chung-Ang University, Ansung(456-756), Korea(sjrhim@cau.ac.kr)

a 본 연구는 환경부의 “국가장기생태연구사업”으로 지원받은 과제임

서 론

인류의 문명이 발달함에 따라 자연 생태계에 대한 간섭은 계속되어 왔다. 특히, 지난 수세기에 걸친 인간의 활동으로 자연 생태계에서는 급격한 변화와 훼손이 발생하였다(Noss and Cooperrider, 1994). 생태계에 대한 인간의 간섭 중에서도 도시화는 전 세계에서 발생하고 있는 매우 일반적인 현상으로 생태계에 대한 간섭이 매우 크다(Miller, 1988). 특히, 인간에 의한 간섭으로 많은 조류가 서식하고 있는 숲은 구조적, 기능적으로 큰 영향을 받는 것으로 알려져 있다(임신재, 2006).

숲을 조류 군집의 서식지라는 관점에서 산림환경과 조류의 상호관계를 파악하는 것은 매우 중요하다(조기현, 1996). 이러한 측면에서 산림성 조류의 서식지 선택에 관해서는 많은 연구가 수행되어져 왔다(MacArthur and MacArthur, 1961; Karr and Roth, 1971; Crawfrod *et al.*, 1981; Lee, 1996). 많은 연구에서 산림의 수직, 수평적 구조의 다양성, 수종구성의 다양성 등 산림환경이 다양할수록 서식하는 조류 군집의 종 다양성이 증대된다는 결론에 도달하였다(Dickson *et al.*, 1979; Lowman, 1985; Holmes, 1990).

인간의 활동에 의해 간섭을 받거나 훼손된 생태계가 지속적으로 증가하고 있는 상황에서 훼손된 생태계의 보전 및 관리를 위한 방안의 수립은 매우 절실한 실정이다(Bolen and Robinson, 2003). 특히, 조류 군집은 동적인 생태계의 구성 요소로서 인간에게 심미적(esthetic) 즐거움을 줄 뿐 아니라(Shaw, 1985), 생태계의 구성원으로 먹이사슬을 유지하는데 중요한 역할을 하고 있다(Krebs, 1994). 그러므로 훼손된 산림생태계의 보전 및 관리를 위한 방안의 하나로 조류 군집과 산림 환경구조 사이의 관계를 파악하는 것은 큰 의미가 있을 것으로 판단된다.

남산은 서울시의 중심부에 위치하고 있는 대표적인 도시림으로 1984년에 남산자연공원으로 지정되기 전까지 주거지 등으로 이용되었으며, 현재도 많은 탐방객이 찾는 지역이다(민병미, 1998). 한편, 광릉은 지난 600여 년 동안 우리나라 중부지방에서는 유래를 찾아 볼 수 없을 정도로 크게 훼손되지 않고 보전되어 온 숲이다(임업연구원, 1994). 본 연구는 도시화 및 인간의 지속적인 이용에 의해 간섭을 받는 남산과 비교적 보전상태가 좋은 광릉 지역에서 번식기 조류 군집의 특성을 파악하여, 인간의 간섭이 지속적으로 일어나고 있는 숲에서 조류 군집의 보전 및 관리 방안을 모색하기 위해 수행되었다.

재료 및 방법

본 연구는 서울시에 위치한 남산의 서울타워 동남쪽 사면에 위치한 침엽수림과 경기도 포천시에 위치한 국립수목원 광릉 지역의 침엽수림에서 각각 10ha(250×400m)를 조사지로 선정하여 2006년 4월부터 8월까지의 기간 동안 실시되었다. 남산의 침엽수림 지역의 상층임관은 소나무가 절대 우점을 이루고 있었으며, 하층식생은 국수나무와 싸리나무가 우점종이었다(이우신 등, 1998). 광릉의 침엽수림 지역은 리기다소나무가 가장 높은 우점을 이루고 있으며, 그 밖에 잣나무, 낙엽송 등이 조림되어 있는 지역이었다. 하층식생으로는 당단풍, 쪽동백, 서어나무 등이 우점을 이루고 있었다(국립수목원, 2004).

서식지 환경은 수목의 흥고직경 분포, 엽층의 수직적 구조로 나누어 조사하였다. 조사 시기는 2006년 8월의 산림 내 피도량이 가장 높은 시기에 실시하였다(Rhim and Lee, 2000). 두 지역에 선정한 10ha의 고정 조사구 내에 25×25m 간격으로 격자를 만들고 각 격자의 모서리에 형광 테이프로 표시를 하였다. 각각의 격자 내에 직경 5m의 가상의 원통을 설정한 후, 높이에 따라 엽층별 피도량을 조사하였다. 엽층은 0~1m, 1~2m, 2~6m, 6~12m, 12~16m, >16m 등으로 구분하였다. 각각의 엽층 내에서 피도가 전혀 없을 때에는 0, 1~33%는 1, 34~66%는 2, 67~100%는 3으로 구분하여 기록한 후 각각의 엽층별 수치를 산술평균하여 엽층별 피도량을 산출하였다(Lee, 1996, Rhim *et al.*, 2006). 수목의 흥고직경 분포는 5m직경의 가상의 원통 내에 있는 흥고직경 6cm이상의 목본을 모두 측정하여 기록한 후, 직경급 10cm 단위로 구분하였다.

번식기 조류 군집은 2006년 4월부터 6월까지의 기간 동안 세력권 도식법(territory mapping method)을 이용하여 두 지역에 서식하고 있는 조류의 번식 종수 및 쌍수를 추정하였으며 또한 조류의 채이 니체(foraging niche)를 조사하였다. 조사는 대략 1주일 간격으로 각 조사지마다 10회씩 실시하였으며, 날씨의 영향을 최소화하기 위해 맑은 날에만 조사를 하였다. 조사는 해가 뜰 무렵인 오전 5시경부터 시작해서 오전 9시 이전에 모든 조사를 마쳤다(Kendeigh, 1944; 이우신 등, 2000).

조류의 종다양성 지수는 다음의 Shannon-Weaver 지수 (H')를 이용하여 산출하였다. s 는 조류의 종 수를, P_i 는 i 번째 종의 전체에 대한 비율을 나타낸다(Shannon and Weaver, 1949).

$$H' = \sum_{i=1}^s (-P_i) \times \ln(P_i)$$

길드(guild) 개념은 Root(1967)에 의해 ‘동일한 자원을

Table 1. Category of nesting and foraging guilds in this study

Guild	Nesting or foraging site	Abbreviation
Nesting guild		
Bush	bush, ground	B
Canopy	canopy	C
Hole	tree hole	H
Foraging guild		
air	air	a
bush	vine, litter, bush, fallen log, ground	b
canopy	leaf, twig, branch, trunk, bud	c

유사한 방식으로 이용하는 종들의 모임'으로 정의되었으며, 조류 군집의 분석에 많이 쓰이는 개념이다(Simberloff and Dayan, 1991; 조기현, 1996). 또한 길드 개념은 조류 군집이 산림환경 내에서 자원 이용 유형을 설명하는데 매우 유용하다(이우신과 박찬열, 1995). 본 연구에서는 번식기 조류 군집에 대해서 각 조류가 등지를 짓는 장소와 먹이를 먹는 장소에 따라서 영소 길드(nesting guild)와 채이 길드(foraging guild)로 각각 구분하여 분석하였다(Table 1). 각 종에 대한 길드의 구분은 조사시 관찰과 Rhim and Lee(2000)의 기준을 따랐다. 각 종에 대한 영소 및 채이 길드는 고정적인 것이 아니라 본 조사지에서 관찰된 종의 행동에 대해서만 적용될 수 있다.

결과 및 고찰

남산과 광릉의 침엽수림 지역에 생육하고 있는 수목의 흥고직경 분포를 살펴보면 두 지역 간 차이가 큰 것으로 나타났다. 남산의 침엽수림 지역은 흥고직경 10~19cm에 해당하는 수목이 전체의 74%를 차지하고 있었으며, 20~29cm가 15%, 6~9cm가 7%, 30~39cm가 4%를 차지하고 있는 것으로 나타났다. 반면, 광릉의 침엽수림 지역은 흥고직경 10~19cm가 52%, 20~29cm가 26%, 6~9cm가 9%, 30~39cm가 7%, 40cm이상이 5%로 남산에 비해 고른 흥고직경 분포를 보였다. 또한 흥고 직경 30cm이상의 대경목을 살펴보면 남산이 전체 수목의 4%인데 비해 광릉에서는 12%로 대경목이 많이 분포하고 있는 것으로 나타났다 (Figure 1).

두 지역의 엽층별 피도량을 살펴보면 이 역시 지역 간 차이가 많은 것으로 나타났다(Figure 2). 광릉 지역의 침엽수림이 모든 엽층에서 남산 지역의 침엽수림에 비해 피도량이 높았다($0\sim 1m$, t-test, $t=3.41$, $p=0.001$; $1\sim 2m$, $t=2.47$, $p=0.01$; $2\sim 6m$, $t=2.26$, $p=0.01$; $6\sim 12m$, $t=1.25$, $p=0.05$; $12\sim 16m$, $t=1.38$, $p=0.05$; $>16m$, 4.27 , $p=0.001$). 남산의

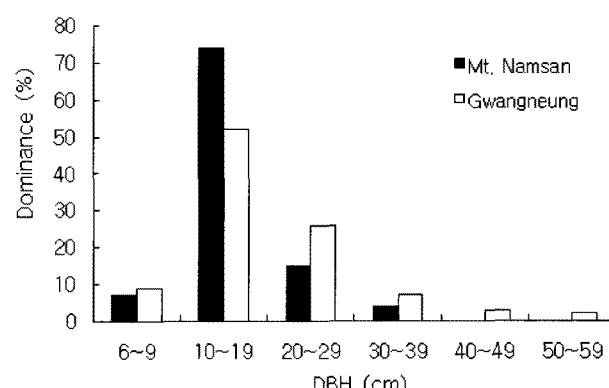


Figure 1. Differences in DBH distribution of trees ($>6\text{cm}$ of DBH) between coniferous forests of Mt. Namsan and Gwangneung areas

침엽수림은 하층식생이 상대적으로 발달해 있지 못했으며, 상층 임관 역시 생육이 비교적 좋지 못한 임상을 보였다 (Rhim et al., 2006). 반면, 광릉의 침엽수림은 하층에 다양한 관목 및 활엽수가 많이 생육하고 있었으며, 상층 임관 역시 잘 발달해 있는 산림 환경 구조를 보였다(국립수목원, 2004).

남산과 광릉 침엽수림의 각각 10ha 지역에서 세력권 도식법을 통해 번식을 실시한 조류 군집을 조사한 결과, 남산

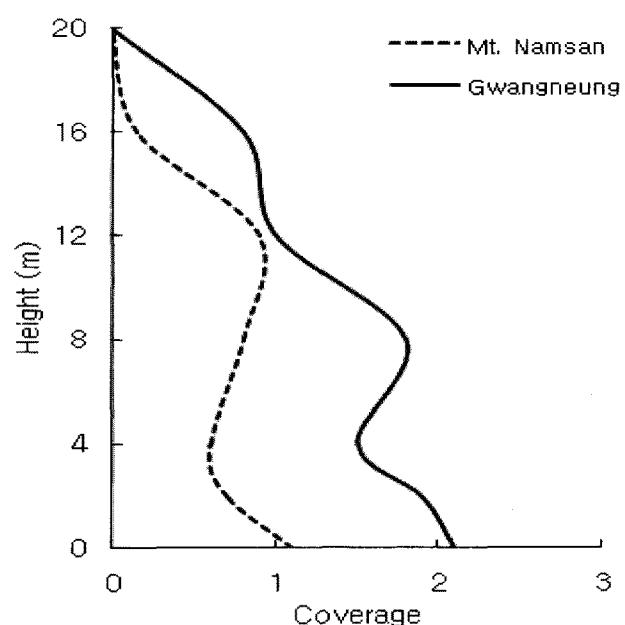


Figure 2. Differences in vertical foliage structure between coniferous forests of Mt. Namsan and Gwangneung areas

의 침엽수림에서는 모두 6종 11쌍(pairs)의 조류가 번식을 한 것으로 나타났다. 또한 광릉의 침엽수림에서는 18종 32쌍이 번식을 해서 두 지역 간 번식 조류의 종수 및 쌍수가 크게 차이가 났다. 번식 밀도에 있어서도 남산은 1.1쌍/ha로 광릉의 3.2쌍/ha에 비해 낮았으며, 번식조류의 종다양성 지수 역시 광릉의 침엽수림에서 높은 것으로 나타났다(Table 2).

Table 2. Differences in breeding bird communities between coniferous forests of Mt. Namsan and Gwangneung areas

Korean name	Scientific name	Guild		Mt. Namsan	Gwangneung	Mig. ³
		N ¹	F ²			
들꿩	<i>Bonasa bonasia</i>	B	b		1	Res.
꿩	<i>Phasianus colchicus</i>	B	b	+		Res.
멧비둘기	<i>Streptopelia orientalis</i>	C	b	1*	1	Res.
매사촌	<i>Cuculus fugax</i>	-	-		+	S.V.
검은등뼈꾸기	<i>Cuculus micropterus</i>	-	-		+	S.V.
벙어리뼈꾸기	<i>Cuculus saturatus</i>	-	-		+	S.V.
쇠딱다구리	<i>Dendrocopos kizuki</i>	H	c	+	2	Res.
오색딱다구리	<i>Dendrocopos major</i>	H	c		0.5	Res.
큰오색딱다구리	<i>Dendrocopos leucotos</i>	H	c		1	Res.
직박구리	<i>Hypsipetes amaurotis</i>	C	c	1	1	Res.
율새	<i>Luscinia sibilans</i>	B	b	+		Res.
쇠유리새	<i>Luscinia cyanne</i>	B	b		2	S.V.
호랑지빠귀	<i>Zoothera dauma</i>	C	b		0.5	S.V.
흰배지빠귀	<i>Turdus pallidus</i>	C	b		1	S.V.
숲새	<i>Urosphena squameiceps</i>	B	b	+	+	S.V.
산솔새	<i>Phylloscopus coronatus</i>	B	c	+		S.V.
흰눈썹황금새	<i>Ficedula zanthopygia</i>	H	a		+	S.V.
큰유리새	<i>Cyanoptila cyanomelana</i>	B	a		0.5	S.V.
붉은머리오목눈이	<i>Paradoxornis webbianus</i>	B	b	4	1	Res.
오목눈이	<i>Aegithalos caudatus</i>	C	c	+	2	Res.
곤줄박이	<i>Parus varius</i>	H	c	+	3	Res.
쇠박새	<i>Parus palustris</i>	H	c	1	2	Res.
진박새	<i>Parus ater</i>	H	c	3	8	Res.
박새	<i>Parus major</i>	H	c	1	2.5	Res.
동고비	<i>Sitta europaea</i>	H	c		1	Res.
노랑티멧새	<i>Emberiza elegans</i>	B	b	+	2	Res.
참새	<i>Passer montanus</i>	B	b	+		Res.
어치	<i>Garrulus glandarius</i>	C	c	+	+	Res.
까치	<i>Pica pica</i>	C	b	+		Res.
까마귀	<i>Corvus corone</i>	C	b		+	Res.
No. of breeding species				6	18	
No. of breeding pairs				11	32	
Breeding density(pairs/ha)				1.1	3.2	
Bird species diversity(H ¹)				1.59	2.58	

1. Nesting guild - B: bush, C: canopy, H: hole

2. Foraging guild - a: air, b: bush, c: canopy

3. Migration - Res.: resident, S.V.: summer visitor, W.V.: winter visitor, P.M.: passage migrant

*: No. of breeding pairs

+: The species which were present in the study areas but had no territories

두 지역에서 번식을 실시한 조류의 이동성(migration)을 살펴보면 남산의 침엽수림에서 번식을 한 6종의 조류는 모두 텃새인 것으로 나타났다. 그 밖에 번식을 하지는 않았으나 조사 기간 중 관찰된 10종의 조류 중에서 8종이 텃새였으며, 나머지 2종은 여름철새인 숲새와 산솔새였다. 광릉의 침엽수림에서 번식을 한 18종 중 4종이 여름철새였으며,

Table 3. Differences in guild structure of breeding bird communities between coniferous forests of Mt. Namsan and Gwangneung areas

Guild	Mt. Namsan		Gwangneung	
	No. of species (dominance, %)	No. of pairs (dominance, %)	No. of species (dominance, %)	No. of pairs (dominance, %)
Nesting guild				
Bush	1 (16.7)	4.0 (36.3)	5 (27.8)	6.5 (20.3)
Canopy	2 (33.3)	2.0 (18.2)	5 (27.8)	5.5 (17.2)
Hole	3 (50.0)	5.0 (45.5)	8 (44.4)	20 (62.5)
Foraging guild				
air	-	-	1 (5.6)	0.5 (1.6)
bush	2 (33.3)	6.0 (54.5)	7 (38.9)	8.5 (26.6)
canopy	4 (66.7)	5.0 (45.5)	10 (55.6)	23 (71.8)

14종이 텃새인 것으로 나타났다. 또한 조사 지역 내에서 번식을 하지는 않았지만 조사기간 동안 관찰이 된 6종의 조류 중에서 유일하게 까마귀가 텃새였으며, 나머지 5종은 여름철새인 것으로 나타났다.

남산과 광릉의 침엽수림에서 번식을 실시한 조류 군집을 길드구조를 통해 분석한 결과 두 지역 간 차이가 있는 것을 알 수 있다(Table 3). 먼저 둑지를 만드는 위치에 따른 영소 길드(foraging guild)를 살펴보면 광릉의 침엽수림에서 번식한 조류 군집이 남산의 침엽수림에서 번식한 조류 군집에 비해 모든 영소 길드에서 높은 수치를 보였다. 나무구멍 영소 길드에 속한 종수 및 쌍수가 가장 큰 차이를 보이는 것으로 나타났다. 특히 남산의 침엽수림에서 번식한 조류 중에서 관목총과 수관총 영소 길드에 속한 조류의 종수와 쌍수가 적은 것은 광릉의 침엽수림에 비해서 관목총과 상층임관의 피도량이 매우 적은 것과 밀접한 관련이 있을 것으로 판단된다(Johnston, 1983; Hansell, 2000).

먹이 자원을 얻는 위치에 따라 구분한 채이 길드(foraging guild)를 통해 번식 조류 군집을 분석한 결과, 관목총 채이 길드와 수관총 채이 길드에 속한 조류의 종수 및 쌍수 역시 광릉의 침엽수림이 남산의 침엽수림에 비해 수치가 높았다. 그 밖에 광릉의 침엽수림에서는 비행을 하면서 공중에서 먹이를 잡아먹는 공중(air) 채이 길드에 속한 큰유리새가 번식을 한 것으로 나타났다. 이러한 두 지역 간 차이 역시 산림환경 구조의 차이와 밀접한 관련이 있는 것으로 생각된다(Rhim and Lee, 2000).

이와 같이 조류 군집의 다양성 및 특성이 두 지역 간에 차이가 있는 것은 두 지역의 서식 환경과 밀접한 관련이 있을 것으로 판단된다(Bolen and Robinson, 2003; 임신재 등, 2007). 즉, 광릉이 남산에 비해서 더욱 다양한 엽총 구조, 흥고 직경 분포, 수종 구성 등을 가지고 있기 때문인 것으로 보인다. 서식 환경의 수종 다양성, 수직 구조의 다양성이 확보되어야 더욱 많은 조류의 서식이 가능할 것으로

생각된다(Simberloff and Dayan, 1991). 그러므로 지속적으로 인위적 간섭이 발생하고 있는 남산의 조류 군집의 보호 및 관리를 위해서는 산림 환경 구조의 다양성을 확보 할 수 있도록 산림의 엽총 피도량을 증가시키고 또한 구조적, 기능적으로 복잡한 구조의 환경으로 유도하는 것이 필요할 것으로 판단된다.

인용문헌

- 국립수목원(2004) 광릉 숲 주변 위해 요인 모니터링 연구. 국립수목원, 포천, 153쪽.
- 민병미(1998) 남산공원 내 애기나리와 큰애기나리 군락의 동태 및 종간 경쟁의 추정. *Korean Journal of Ecology* 21: 649-663.
- 이우신, 박찬열(1995) 길드에 의한 산림환경과 조류 군집 변화 분석. *한국생태학회지* 18: 397-407.
- 이우신, 박찬열, 임신재, 이도한(2000) 지리산 지역에서 등산로에 의한 번식기 조류 군집의 영향. *한국환경생태학회지* 14: 103-110.
- 이우신, 조기현, 임신재(1998) 남산 지역 조류 군집의 서식현황과 보호 및 관리방안. *Korean Journal of Ecology* 21: 655-673.
- 임신재(2006) 동물행동학. 살림출판사, 서울, 93쪽.
- 임신재, 이주영, 강정훈(2007) 광릉 지역 활엽수 천연림과 도로 주변의 서식지 구조와 조류군집 특성. *한국환경생태학회지* 21: 47-54.
- 임업연구원(1994) 광릉시험림. 임업연구원, 서울, 148쪽.
- 조기현(1996) 광릉 지역 활엽수 천연림과 침엽수 조림지의 서식지 구조와 조류군집과의 관계. 서울대학교 대학원 석사학위논문, 60쪽.
- Bolen, E.G. and W.L. Robinson(2003) *Wildlife ecology and management*(5th ed.). Pearson Education, Inc., Upper Saddle River, New Jersey, 634pp.
- Crawford, H.S., R.G. Hopper and R.W. Titterington(1981) Songbird population response to silvicultural practices in central Appalachian hardwoods. *Journal of Wildlife Management*

- 45: 680-692.
- Dickson, J.G., R.N. Conner, R.R. Fleet and J.C. Kroll(1979) The role of insectivorous birds in forest ecosystems. Academic Press, New York, 381pp.
- Hansell, M.(2000) Bird nests and construction behaviour. Cambridge University Press, Cambridge, 280pp.
- Holmes, R.T.(1990) Food resource availability and use in forest bird communities: a comparative view and critique. In: A. Keast(ed.), Biogeography and ecology of forest bird communities. Academic Publishing, Hague, pp. 387-393.
- Johnston, R.F.(1983) Current ornithology, volume 1. Plenum Press, New York, 425pp.
- Karr J.H. and R.R. Roth(1971) Vegetation structure and avian diversity in several new world areas. *American Naturalist* 105: 423-435.
- Kendeigh, S.C.(1944) Measurement of bird population. *Ecological Monographs* 14: 67-101.
- Krebs, C.J.(1994) Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance(4th ed.). Harper Collins College Publishers, New York, 801pp.
- Lee, W.S.(1996) The relationship between breeding bird communities and forest structure at a deciduous broad-leaved forest in Hokkaido, Japan. *Korean Journal of Ecology* 19: 353-361.
- Lowman, M.D.(1985) Temporal and spatial variability in insect grazing of the canopies of five Australian rain forest tree species. *Australian Journal of Ecology* 10: 7-24.
- MacArthur, R. and J. MacArthur(1961) On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598.
- Miller, R.W.(1988) Urban forestry: planning and managing urban green spaces. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, 404pp.
- Noss, R.F. and A.Y. Cooperrider(1994) Saving nature's legacy. Island Press. Washington, D.C., 380pp.
- Rhim, S.J., J.Y. Lee and J.H. Kang(2006). Characteristics of breeding bird communities in Mt. Namsan, Seoul, Korea. *Journal of Korean Forest Society* 95: 580-584.
- Rhim, S.J. and W.S. Lee(2000) The relationship between habitat structure and breeding bird communities at deciduous forest in mid-eastern Korea. *Japanese Journal of Ornithology* 49: 31-38.
- Root, R.B.(1967) The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317-350.
- Shaw, J.H.(1985) Introduction to wildlife management. McGraw-Hill Book Company, New York, 316pp.
- Shannon, C.E. and W. Weaver(1949) The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Illinois, 117pp.
- Simberloff, D. and T. Dayan(1991) The guild structure concept and the structure of ecological communities. *Annual Reviews Ecological Systematics* 22: 115-143.