

Research Paper

## 소록도 식물군락 내 종 다양성에 영향을 미치는 환경 요인 분석

김동욱\* · 이성제\*\* · 김영하\*\*\* · 이중효\*\*\*\*

국립생태원 생태조사연구실 생태자연도팀\*, 국립생태원 복원생태연구실 복원생태팀\*\*,  
국립생태원 생태조사연구실 자연환경조사팀\*\*\*, 국립생태원 기획조정실\*\*\*\*

### Environmental Factors Influencing Plant Species Diversity within Plant Communities of Sorokdo Island, Korea

DongUk Kim\* · SungJe Lee\*\* · YungHa Kim\*\*\* · JungHyo Lee\*\*\*\*

National Institute of Ecology, Ecology and Nature map team\*

National Institute of Ecology, Ecological restoration Team\*\*

National Institute of Ecology, National Ecosystem Survey Team\*\*\*

National Institute of Ecology, Division of Planning & Coordination\*\*\*\*

**요약:** 소록도는 남해안의 대표적 도서 생태계로, 미세지형의 변화가 식물 군집 구조와 종 다양성에 큰 영향을 미칠 것으로 예상된다. 그러나 섬과 같은 소규모 공간에서 미세환경 요인이 종 다양성에 미치는 구체적인 영향은 충분히 규명되지 않았다. 따라서, 본 연구는 소록도 식생에서 지형·토양수분 등 미세환경 변동이 종 구성과 종 다양성에 어떠한 영향을 미치는지를 정량적으로 분석하는 것을 주요 목적으로 한다. 총 52개 조사구에서 출현 종과 환경요인을 조사하고, RDA, 회귀분석, GAM을 적용하여 환경요인의 상대적 중요성과 반응 양상을 분석하였다. RDA 결과, 종 구성은 지형적 위치와 수분 조건에 따라 뚜렷하게 구조화되었고, 경사는 종 다양성에 음(-)의 관계, 토양수분은 양(+)의 관계를 보였다. 본 연구는 도서 생태계에서 미세지형과 토양수분이 군집 구조와 종 다양성을 결정하는 핵심 메커니즘임을 실증적으로 제시하고, 향후 소록도 및 유사한 도서 생태계의 보전·복원 전략 수립에 유용한 기초자료를 제공할 것으로 판단된다.

**주요어:** RDA 분석, GAM, 미세지형, 토양수분, 지형

**Abstract:** This study examined how topography and soil moisture influence plant species diversity in Sorokdo Island's vegetation communities. Fifty-two plots were surveyed, and RDA, regression, and GAM analyses were conducted to identify key determinants. Species composition was clearly structured along topographic and moisture gradients. Slope negatively affected diversity, while soil moisture showed a positive effect. Although GAM detected some nonlinear responses, its predictive power was similar to the linear model.

First Author: DongUk Kim, Tel: +82-41-950-5676, E-mail: kdw2782@nie.re.kr, ORCID: 0000-0002-9170-0154

Corresponding Author: SungJe Lee, Tel: +82-41-950-5156, E-mail: ecologier@nie.re.kr, ORCID: 0000-0001-8390-2250

Co-Authors: YungHa Kim, Tel: +82-41-950-5661, E-mail: khatru@nie.re.kr, ORCID: 0000-0003-3787-7319

JungHyo Lee, Tel: +82-41-950-6104, E-mail: eco2014@nie.re.kr, ORCID: 0000-0002-0573-8659

Received: 10 November, 2025. Revised: 25 November, 2025. Accepted: 3 December, 2025.

Overall, vegetation diversity was mainly explained by linear topographic-moisture gradients. Thus, Sorokdo Island's ecosystem demonstrates a predictable environmental gradient despite its microtopographic complexity.

*Keywords: Redundancy Analysis(RDA), Generalized Additive Model(GAM), Soil Moisture, Microtopography*

## I. 서론

섬 지역의 생태계는 육지생태계 보다 환경의 다양성이 공간적으로 집약되어 있으며, 한정된 면적 안에서 지형, 토양, 수분 조건 등의 미세 환경 요인이 복합적으로 작용하여 독특한 식생 구조를 형성한다(El-Bana et al., 2002; Barajas-Barbosa, et al., 2020). 이러한 환경 요인은 식물의 생육 조건을 결정짓는 주요 요인으로 작용하며, 그 결과 특정 환경 조건에 적응한 식물 군집들이 공간적으로 구분되는 경향을 보인다(Chi et al., 2019; Guan et al., 2024).

섬의 크기와 위치, 고도, 토양 특성 등은 식물 종의 분포와 다양성을 결정하는 핵심 인자이며, 이들은 다시 섬 생태계의 안정성과 복원력에 영향을 준다. 따라서, 섬 내의 환경요인과 식생의 관계를 파악하는 것은 생태적 복원 및 보전 전략 수립의 기초가 된다(Eibes et al., 2025).

소록도는 우리나라 남해안에 위치하여 비교적 작은 면적 안에 다양한 지형과 토양 특성을 포함하고 있는 지역으로, 해안 저지대부터 완만한 경사면과 능선, 그리고 다양한 토양 수분조건이 공존하는 특징을 보인다(Lee & Kang, 2025). 과거에는 인위적 교란(개간, 시설물 설치 등)에 의해 일부 식생이 훼손되었으나, 현재는 자연천이 과정을 통해 식생이 점진적으로 회복되고 있다. 그러나 소록도의 식물 군집이 이러한 환경 구배에 따라 어떻게 구조화되어 있는지, 또 어떤 환경요인이 종 조성과 종 다양성에 결정적인 영향을 미치는지에 대한 정량적 연구는 아직 부족하다.

식물 군집의 분포와 종 다양성(plant species diversity)은 복수의 환경 요인이 상호작용한 결과로 나타난다. 일반적으로 지형 요인(고도, 경사, 사면 위치), 토양 요인(수분, 배수, 토심), 광환경 및 토양 영양상태 등이 주요 결정인자로 알려져 있다(Rahman et al., 2021, Munyai).

고도가 높아질수록 온도 저하와 토양수분 변화가 일어나며, 사면 방향에 따른 일사량 차이도 식생의 수분 이용 효율과 생장에 직접적인 영향을 미친다. 토양의 배수성과 수분 보유력은 식물의 생리적 특성과 종 간 경쟁 관계를 변화시켜, 특정 서식지에서 우점하는 종 구성을 결정하는 주요한 요인으로 작용한다(O'Donnell & Manier, 2022; Simpson et al., 2024).

특히, 미세 지형(예: 함몰지, 능선, 사면 등)과 토양 수분 구배는 소규모 지역에서의 종 조성 변동에 중요한 영향을 미치는 것으로 알려져 있다(Moeslund et al., 2013; Bhattarai et al., 2020; Han et al., 2025). 이러한 관계를 분석하기 위해 생태학에서는 환경 변수와 종 조성 간의 선형적 관계를 직접 추정할 수 있는 다변량 통계 기법이 널리 활용되고 있다(Anderson, 2002; Ramette, 2007; Rahman et al., 2022). 한편, 종 조성 분석과는 별도로 종 다양성 지수(Shannon, Simpson 등)를 활용하면, 군집 내에서 개체가 얼마나 균등하게 분포하는지를 평가할 수 있다. 다양성 지수는 환경의 복잡성과 안정성을 반영하는 지표로, 환경 교란의 정도나 서식지 특성에 따라 뚜렷한 변화를 보인다. 최근에는 선형 모델뿐 아니라 GAM(Generalized Additive Model)과 같은 비선형 접근법을 통해 환경요인과 종 다양성 간의 복잡한 관계를 해석하려는 시도가 증가하고 있다(Magurran, 2013; Rosewell et al., 2021; Liu et al., 2023; Lai et al., 2024).

본 연구의 목적은 소록도 내에서의 다양한 환경요인이 종 조성과 종 다양성에 미치는 영향을 규명하는데 있다. 이를 위해 식물 종 데이터와 환경 변수(지형, 토양, 수분 등)를 통합하여 다음과 같은 분석을 수행하였다.

RDA(Redundancy Analysis)를 통해 종 조성과 환경 변수 간의 관계를 분석하고, 각 요인이 식물 군집 구조를 얼마나 설명하는지를 평가하였고, Shannon 다양성

지수를 계산하여 조사구별 종 다양성을 정량화하고, 이를 환경요인과 연계하여 다중회귀분석과 GAM 모델을 통해 주요 결정 요인을 파악하였다. 마지막으로 분석된 결과를 기반으로 환경요인에 따른 종 다양성의 공간적 패턴을 논의하였다.

본 연구는 소규모 섬 생태계에서 미세 환경 구배가 종 구성 및 다양성에 미치는 영향을 통합적으로 분석함으로써, 기존의 대규모 산림 생태계 중심 연구에서 간과되어온 “소규모 공간-군집 구조 관계”를 정량적으로 제시한다는 점에서 의미가 있다. 특히, 소록도의 지형적 특성과 토양 환경을 기반으로 한 실증 분석은 향후 섬 생태계의 복원 및 관리 전략 수립에 활용될 수 있는 기초자료를 제공할 것으로 판단된다.

## II. 연구방법

### 1. 조사지 개황

소록도는 전라남도 고흥군 도양읍에 위치한 섬으로 위도는 34°30'N, 경도는 127°03'E에 위치하고, 면적은 약 4.46km<sup>2</sup>, 최고 고도는 107m의 구릉성 산지로 이루어져 있고(Lee et al., 2024), 해안선은 만과 갯이 번갈아 나타나는 복잡한 형태를 띠고 있다(Figure 1). 소록도는 내륙과 소록대교(2009년 개통)로 연결되어 있으나, 지형적·기후적 특성상 여전히 도서 생태계의 공간적 고립성과 해양환경 영향을 강하게 유지하고 있다. 소록도는 북서-남동 방향으로 길게 뻗은 타원형 구조를 가

지며, 해안선은 굴곡이 심하고 여러 개의 소만(小灣)과 사빈(沙濱)이 분포한다. 내륙 중앙부는 완만한 구릉지형으로, 최고점은 해발 약 107m에 불과하나 국지적으로 함몰지형(micro-sink)과 완만한 사면(lower slope)이 반복되어 짧은 거리에서도 배수 및 보습 조건이 급격히 달라진다. 지질은 중생대 화강암과 풍화토 기반의 사질양토(sandy loam)로 이루어져 있고, 배수성이 양호하거나 유기물 함량이 낮다(Academy of Korean Studies, 2022).

기후는 온난 습윤한 해양성 기후(oceanic climate)로, 10년간 연평균 기온은 약 14.2°C, 연강수량은 약 1,420 mm 이다(Korea meteorological administration, 2024).

### 2. 식생 및 환경자료 수집

소록도 전체를 대상으로 총 53개 지점에서 식생조사를 수행하였고, 각 조사구 내에서 출현한 모든 관속식물 종을 확인하고, 종별 상대피도(%)를 기록하였다. 조사구 선정은 기존 「전국자연환경조사」의 표준 조사망을 기반으로 조사지점을 선정하였다. 피도는 Braun-Blanquet 방법을 참고하여 정량화하였고(Braun-Blanquet, 1964), 「전국자연환경조사」의 식물군락 명명 방법에 따라 상관우점종을 활용한 상관식생형 식물군락으로 분류하여 작성하였다(Kim & Lee, 2025). 이를 통해 식물 군집의 조성 데이터를 구축하였다. 각 조사구별 종 조성 데이터를 R 4.4.2 프로그램을 이용해 RDA와 종 다양성 분석에 활용하였다(R Core Team, 2024). 모든 종

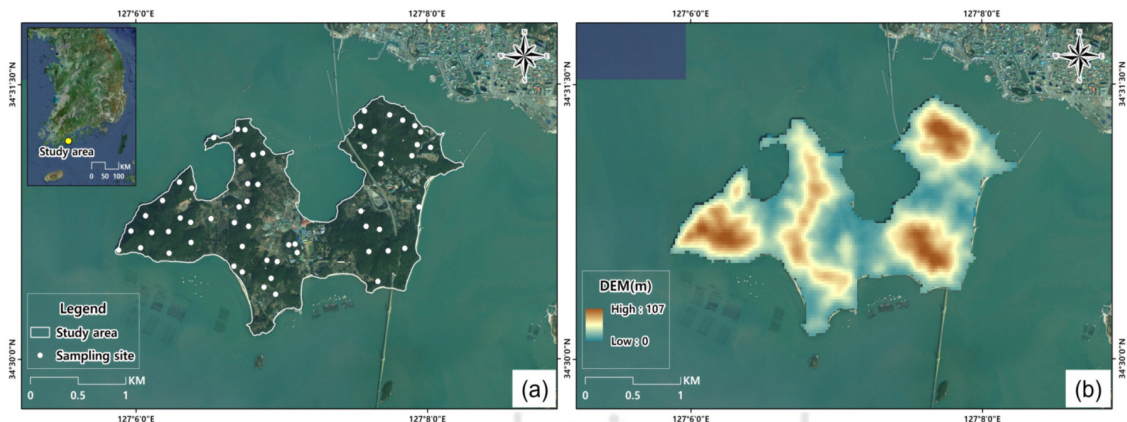


Figure 1. Spatial characteristics of the study area in Sorokdo Island. (a) Location of sampling sites across the island based on aerial imagery. (b) Digital elevation model(DEM) depicting topographic variation from lowlands to ridge areas.

Table 1. Environmental variables and their abbreviations used in ordination and regression analyses. The table lists environmental parameters considered in the study, including topographic, soil, and microhabitat variables. Abbreviations were applied consistently across statistical models(LM, GAM, and RDA) for clarity and comparability.

Category	Full name	Abbreviation
Topography	Elevation	Elev
	Slope	Slope
	Upper hillside	Upper
	Central hillside	Central
	Lower hillside	Lower
	Ridge	Ridge
	Valley	Valley
	Flatland	Flat
Micro-landforms	Micro-landform_flat	ML_Flat
	Micro-landform_sink	ML_Sink
	Micro-landform_bumpy	ML_Bumpy
	Micro-landform_projected	ML_Projected
Soil factors	Soil drainage	SOILDRA
	Soil depth	DS
	Very low soil depth	VLDS
	Soil slope	SS
	Deciduous litter layer	Dec
	Rock exposure	RockExp
Soil moisture class	Slightly dry	Moist_SD
	Moderately moist	Moist_M
	Slightly humid	Moist_SH
	Over-humidified	Moist_OH
Soil texture / type	Soil texture (coarse)	SC
	Brown dry forest soil	SCBf
	Brown slightly dry forest soil	SCBsd
	Red-brown slightly dry forest soil	SCR

의 상대피도는 로그 변환(log-transformation)을 적용하여 이상치의 영향을 완화하고, 희귀종의 기여도를 반영하였다. 또한, 각 조사구에 대해 다음과 같은 환경 변수를 측정하였다.

### 3. 데이터 처리

환경요인과 종 조성 데이터의 품질 확보를 위해 전처리 과정을 수행하였다. 먼저, 일부 조사구에서 관측되지 않거나 누락된 환경 변수의 결측치는 해당 조사구와 인접한 지역의 측정값을 이용하여 평균 대체(mean imputation) 방식으로 보정하였다. 이는 공간적으로 인접한 구역 간의 환경 특성이 유사하다는 가정에 기반한 것으로, 극단적인 추정치를 방지하기 위한

보수적 방법이다.

다음으로, 환경 변수 간의 단위 차이로 인한 편향을 최소화하기 위해 모든 연속형 변수는 R의 scale() 함수를 이용하여 평균이 0, 표준편차가 1이 되도록 표준화(standardization)하였다. 이 과정을 통해 변수 간의 상대적 크기 차이를 제거하고, RDA 및 희귀분석에서 계수의 비교 가능성을 확보하였다.

종 조성 행렬에 대해서는 Hellinger 변환을 적용하였다. 이 변환은 상대적 빈도를 제곱근 형태로 변환하여 희귀종의 과도한 영향이나 0값의 왜곡을 완화시키는 데 유효하다. 특히, 유클리드 거리 기반의 RDA나 PCA에서 Hellinger 변환은 종 자료의 비정규성을 완화하고, 군집 간 거리 해석의 생태학적 타당성을 높이는

데 널리 사용된다(Legendre & Legendre, 2012).

이와 같은 전처리 과정을 통해 환경요인 및 종 조성 데이터의 이상값과 단위 불균형을 제거하였고, 최종적으로 분석에 사용된 데이터셋은 결측값이 없고 통계적으로 안정적인 형태로 정제되었다.

#### 4. 종 다양성 지수 계산

조사구별 종 다양성은 Shannon-Wiener Index(H')로 산출하였다. 이는 다음 식으로 계산된다.

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

여기서,  $i$ 번째 종의 상대피도이며,  $S$ 는 조사구 내 출현한 전체 종수이다. 이 지수는 군집 내 종 구성의 풍부도와 균등성을 반영하여, 값이 높을수록 다양성이 큰 것을 의미한다.

Shannon 지수는 `vegan` 패키지의 `diversity()` 함수를 이용하여 산출하였으며, 이후 환경요인과의 관계를 분석하기 위해 환경요인 데이터와 병합하였다.

#### 5. 통계분석

본 연구에서는 환경요인이 소목도 식생의 종 조성과 종 다양성에 미치는 영향을 규명하기 위해 다변량 분석과 회귀모형 기반 접근을 함께 적용하였다. 먼저, 종 조성과 환경변수 간의 선형적 관계를 파악하기 위해 RDA(Redundancy Analysis)를 실시하였다(ter Braak, 1986). RDA 분석에는 `vegan` 패키지의 `rda()` 함수를 사용하였고(Oksanen et al., 2022), 회귀종의 영향과 0값 비대칭성을 완화하기 위해 종 상대피도 자료에

Hellinger 변환을 적용하였다(Legendre & Gallagher, 2001). 환경변수는 단위 차이에 따른 편향을 제거하고 계수 비교의 일관성을 확보하기 위해 모두 표준화(standardization)하였다. 모델의 유의성은 permutation test(999 permutation) 검정을 통해 평가하였고, 분석 결과는 이차원 biplot으로 시각화하여 환경요인의 방향성과 기여도를 해석하였다.

한편, 조사구별 Shannon 다양성 지수를 종속변수로 설정하여 주요 환경요인의 효과를 평가하기 위해 다중 회귀분석(multiple linear regression)을 수행하였다(Zuur et al., 2007). 다중공선성은 `car` 패키지의 `vif()` 함수를 이용하여 검토하였고, 공선성이 높은 변수는 제거하거나 범주 통합을 통해 모델 안정성을 확보하였다(Fox & Weisberg, 2019). 회귀모형의 적합도는 조정 결정계수(Adjusted R<sup>2</sup>), p-value 및 잔차 진단 결과를 바탕으로 평가하였다.

마지막으로 환경요인이 종 다양성에 비선형적으로 영향을 미칠 가능성을 고려하여 GAM(Generalized Additive Model)을 추가로 적용하였다. GAM 분석은 `mgcv` 패키지의 `gam()` 함수를 이용하였고(Wood, 2017), 각 환경변수는 스무딩 함수(smoothing spline)를 통해 다양한 형태의 비선형 반응을 추정하였다(Yee & Mitchell, 1991). 스무딩 항의 유의성(p-value)과 유효자유도(EDF; effective degrees of freedom)를 확인하여 비선형 효과의 존재 여부를 판단하였고, 모델 간 비교는 AIC(Akaike information Criterion), 조정 R<sup>2</sup>, 그리고 교차검증 기반 예측오차(RMSE, MAE)를 기준으로 수행하였다.

Table 2. R packages used in the analysis and their functions

Package	Function
<code>vegan</code>	Performs Redundancy Analysis(RDA) and calculates diversity indices
<code>mgcv</code>	Fits Generalized Additive Models (GAM)
<code>car</code>	Diagnoses multicollinearity(Variance Inflation Factor, VIF)
<code>caret</code>	Performs model training and resampling(cross-validation)
<code>glmnet</code>	Fits Elastic Net regularized regression models
<code>dplyr/tidyr/tibble</code>	Handles data manipulation, transformation, and tidy data structures
<code>ggplot2/ggrepel</code>	Produces graphical visualizations and improves label readability
<code>Broom</code>	Extracts regression coefficients and summary statistics

## 6. 통계 소프트웨어

모든 통계분석은 R 4.4.2 프로그램을 활용해 분석하였다. 사용된 주요 패키지는 Table 2와 같다.

## III. 결과 및 고찰

### 1. 종 조성과 환경요인의 관계(RDA 결과)

RDA(Redundancy Analysis) 결과, 식생의 종 조성은 환경요인과 유의한 관계를 보였고( $F=4.12, p<0.01$ ) 제1축(RDA1)과 제2축(RDA2)이 각각 63.37% 및 18.43%의 변동을 설명하였다. 모델의 조정 결정계수(Adjusted  $R^2$ )는 0.105로 분석에 사용된 환경요인들이 종 조성의 약 10.5%를 유의하게 설명하였다(Figure 2).

제1축은 토양수분(Moist\_SD), 낙엽퇴적층(Dec), 지형 사면하부(Lower) 등과 같은 수분 및 지형 구배를 반영하였으며, 제2축은 미세지형 함몰부(ML\_Sink)와 관련된 배수 및 토양 축적환경을 반영하였다.

소록도는 해풍의 영향이 강하고, 미세한 기복이 섬 전역에 분포하는 해양형 산림지로서, 강우 후 수분이 국지적으로 축적되는 함몰지형과 배수가 빠른 사면지형이 혼재한다. RDA 결과에서도 이러한 미세지형적 이질성이 종 조성 차이를 명확히 구분하였다.

상부의 건조한 사면에서는 소나무(*Pinus densiflora*)와 곰솔(*Pinus thunbergii*)이 우점하였다. 이들은 해풍과 염분 스트레스에 강하며, 배수가 잘되는 건조한 사질토 기반에서 생육이 우수하다. 반면, 상수리나무(*Quercus acutissima*)와 밤나무(*Castanea crenata*)는 저지부의 함몰지형에 출현하며, 유기물 축적과 수분 유치가 높은 토양 환경을 선호하였다.

멀구슬나무(*Melia azedarach*)는 사면 중부의 중간 수분 환경에서 나타나 교란지 적응성이 높은 중간형 종으로 해석된다.

이 결과는 소록도의 식생 구조가 토양수분 보유능력, 낙엽퇴적층 발달, 미세지형 배수 조건의 복합적 상호작용에 의해 형성되고 특히, 낮은 해발과 평탄한 사

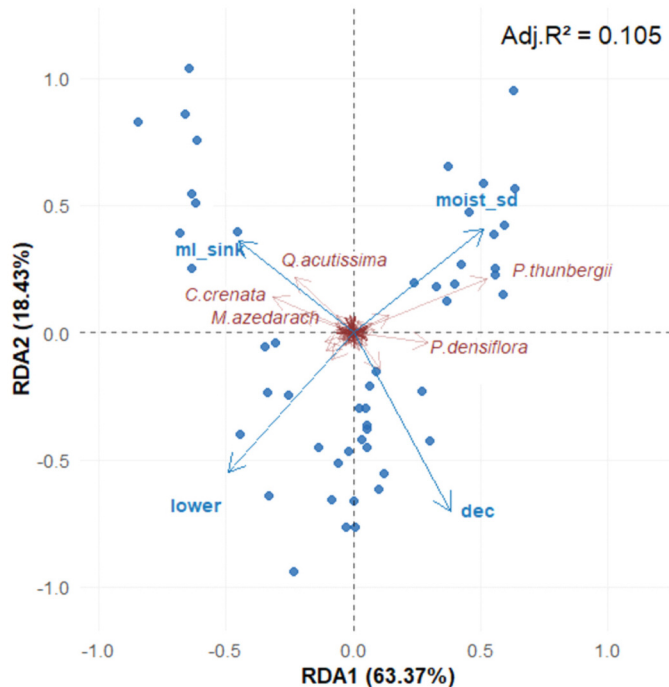


Figure 2. RDA biplot showing species and environmental variables in Sorokdo Island forest plots. RDA1 and RDA2 explain 63.37% and 18.43% of the variation, respectively (Adjusted  $R^2=0.105$ ). Key environmental factors include soil moisture variability (Moist\_SD), deciduous litter layer(Dec), lower slope position (Lower), and micro-landform sink (ML\_Sink).

면의 수분 조건이 활엽수의 안정적 정착을 유도하는 반면, 건조하고 해풍 노출이 심한 상부 사면에서는 침엽수 중심의 단순한 군집 구조가 형성된다는 것을 의미한다.

## 2. 환경요인의 회귀계수 분석

종 다양성 지수와 환경요인 간의 관계를 다중회귀분석으로 분석한 결과, 모델의 조성 결정계수(Adjusted R<sup>2</sup>)는 0.1044, 결정계수(R<sup>2</sup>)는 0.5065로 나타났다(Figure 3). 모델 전체의 유의성은 p=0.2816으로 통계적으로 한계적인 수준이었으나, 개별 변수 중 일부는 유의한 영

향을 나타냈다(p < 0.05). 그중 지형 사면 하부(Lower1, β=1.284, p=0.0196), 사면 중부(Central1, β=1.262, p=0.0144), 사면 상부(Upper1, β=1.112, p=0.0156)이 모두 양(+)의 회귀계수를 보여, 지형적 위치(Topographic position)가 종 다양성에 가장 큰 기여를 하는 요인으로 확인되었다. 이는 사면 상·중·하 모두에서 종 다양성이 일정 수준 유지되고, 특히 완만한 중·하부 사면의 수분 유지 및 토양 안정성이 식생의 구조적 복잡성에 기여하는 것을 의미한다.

또한, 토양수분(Moist\_SD1, β=0.547, p=0.0470)도 유의한 양(+)의 관계를 나타내어, 수분의 미세한 변동이

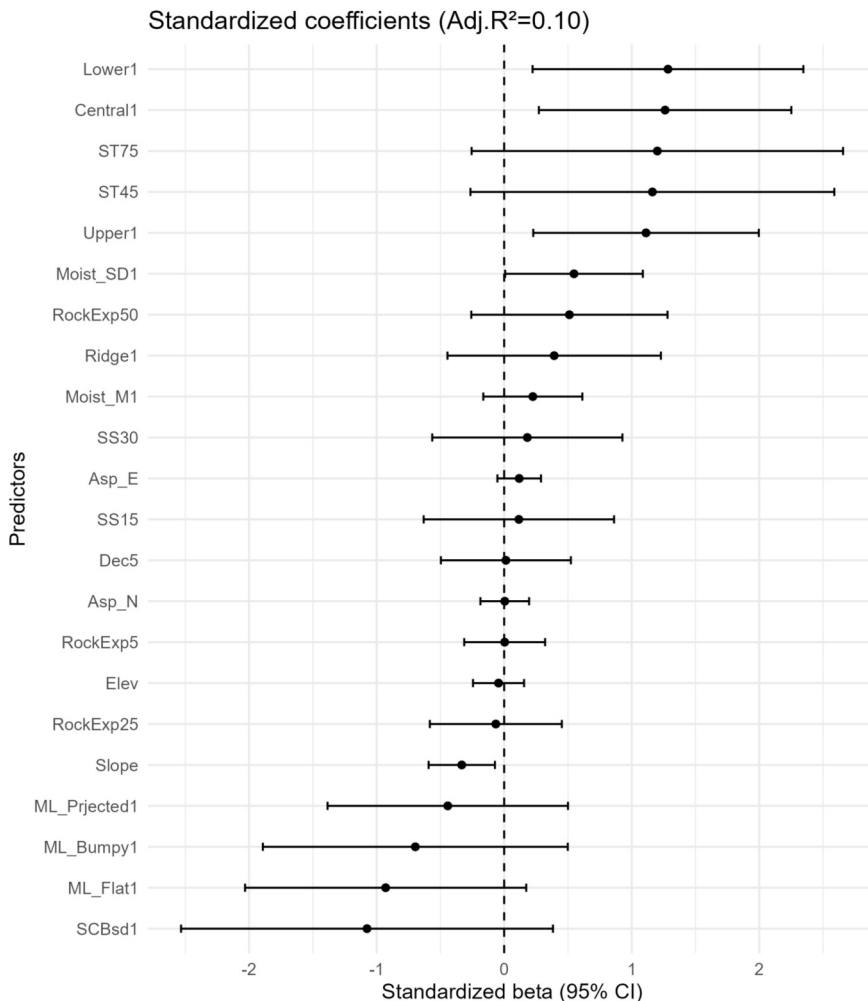


Figure 3. Standardized regression coefficients (±95% CI) for environmental predictors influencing Shannon diversity in Sorokdo Island forests. Topographic position variables (Lower, Central, Upper) and soil moisture variability (Moist\_SD) show positive relationships, while slope indicates a significant negative effect (Adjusted R<sup>2</sup>=0.10).

서식지 미세환경의 다양성을 증가시키고 이를 통해 군집 내 종 공존을 촉진하는 것으로 해석된다. 이는 소록도의 미세지형(ML\_Sink, ML\_Bumpy)에 따른 배수 및 보습능력 차이가 식물군집의 공간적 다양성을 유지하는데 중요한 역할을 하고 있음을 의미한다.

반면, 경사(Slope,  $\beta = -0.332, p = 0.0141$ )는 유의한 음의 영향을 나타냈다. 경사가 급할수록 표토 유실과 토양 건조가 심화되고, 이는 소록도의 해안사면에서 해풍과 일사에 의한 수분 증발로 이어져 결과적으로 종 다양성의 감소로 연결된 것으로 판단된다.

### 3. 종 다양성에 대한 변수별 상대적 중요도

상대적 중요도 분석 결과, 사면하부(Lower)와 경사(Slope)가 전체 다양성 변동의 약 22%를 설명하였고, 다음으로 토양수분(Moist\_SD)과 요철지형(ML\_Bumpy)의 기여도가 높았다(Figure 4). 이 변수들은 공통적으로 수분 보유능력 및 미세지형적 배수 패턴을 반영한다. 낮은 경사와 완만한 곡면부는 다양한 수문 마이크로 패

치를 제공하며, 이는 군집 간 생태적 공존을 촉진하고, 섬 환경에서도 안정적인 종 다양성을 유지하게 하는 요인으로 작용한다.

### 4. 주요 환경요인의 비선형 반응 및 예측모델 성능 (GAM and Model Validation)

종 다양성에 대한 환경요인의 비선형 효과를 검증하기 위해 GAM(Generalized Additive Model)을 적용한 결과, 일부 변수에서 비선형적 반응이 확인되었다(Figure 5). 특히, 경사(Slope)의 경우 완만한 구간(0~1.0)에서 다양성이 최대치를 보였고, 경사가 증가함에 따라 급격히 감소하는 음의 비선형 곡선을 나타냈다. 이러한 경향은 소록도의 지형적 특성과 밀접하게 관련된다. 즉, 섬의 해안사면은 경사가 급할수록 해풍에 의한 수분 증발과 염분 축적이 심화되어 토양의 수분상태가 불안정해지고, 이에 따라 식생은 다양도가 저하되는 것이다.

반대로 고도(Elev)의 경우 낮은 지역(0~20m)에서 다

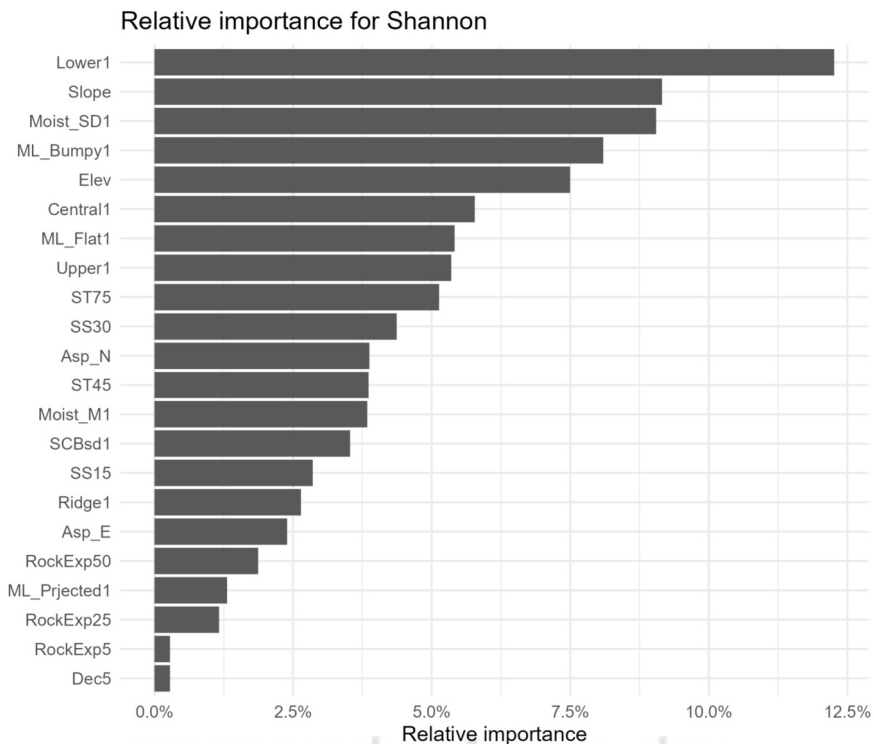


Figure 4. Relative importance of environmental predictors for Shannon diversity in Sorokdo Island. Lower slope position and slope gradient were the most influential variables, followed by soil moisture variability and micro-landform bumpiness.

양성이 높고, 해풍에 직접 노출되는 고지대에서는 감소하였다. 이는 소록도의 해발 차이가 크지 않음에도 불구하고, 미세한 고도 변화가 풍향, 일사, 토양수분 증발률 등의 차이를 유발하기 때문으로 판단된다. 즉, 고도가 낮고 배수가 적절히 유지되는 완만한 지형일수록 토양 내 미세기후가 안정되어 다양한 식물종이 공존할 수 있다.

방위(Asp\_E, Asp\_N)변수는 완만한 양의 경향을 보였으나 통계적으로 유의하지 않았고, 이는 섬의 규모가 작고 사면이 해안선을 따라 불규칙하게 분포하기 때문에 방위 차이에 따른 뚜렷한 식생 차이가 발생하지 않은 것으로 해석된다.

GAM모델의 교차검증 결과, 예측력(평균 R<sup>2</sup>)은 0.48로, 선형모델(LM)의 0.51과 유사하였다. 이는 일부 변수의 비선형성이 존재하더라도, 전체적으로 지형과 수분 요인의 선형적 조합으로 다양도 패턴을 설명할 수 있음을 시사한다. 즉, 복잡한 함수형 모델(GAM)을 적용하더라도 예측력이 크게 향상되지 않았고, 오히려 단순한 선형구조의 LM모델이 섬의 제한된 표본 규모와 단순한 지형구조에 더 적합한 설명력을 제공하는 것

으로 나타났다.

이러한 결과는 소록도의 식생 구조가 지형 경사와 배수 조건, 토양수분 유지능력, 해풍 및 염분스트레스 강도의 상호작용에 따라 형성되는 비교적 안정된 선형적 구배(linear gradient) 위에 놓여 있음을 보여준다. 즉, 미세지형이 복잡하더라도 주요 다양도 변동은 단일 축(수분구배와 경사)에 의해 지속적이고 예측 가능한 방식으로 설명될 수 있다.

#### 4. 환경요인과 다양성 지표 간의 상관관계

Spearman 상관분석 결과 다양성 지표(Shannon, Simpson, Evenness) 간에는 높은 양의 상관관계( $r > 0.9$ )가 나타났다(Figure 6). 이들은 경사(Slope), 고도(Elev), 암석노출도(RockExp)와 음의 상관관계( $r \approx -0.3 \sim -0.36$ )를 보였고, 토양수분(SS, ST) 및 방위(Asp\_N, Asp\_E)와는 약한 양의 상관관계를 보였다. 이는 소록도의 해안 사면에서 완만한 지형과 수분 조건이 종 다양성을 높이는 중요한 요인임을 뒷받침한다. 즉, 경사가 완만하고 배수가 안정적인 지역일수록 토양유기물의 손실이 적고, 해풍에 의한 수분 증발이 완화되어 군집의 구조

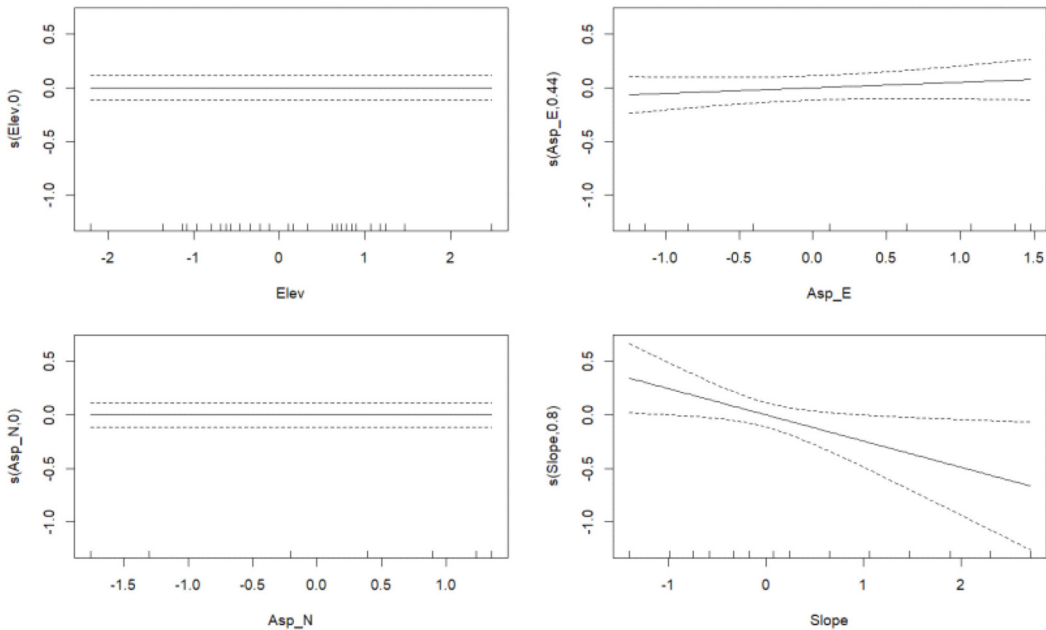


Figure 5. Partial effects of selected environmental predictors on Shannon diversity based on GAM analysis. Smooth functions for Elevation, Aspect(East, North), and Slope show non-linear responses; diversity peaks at gentle slopes and low elevations.

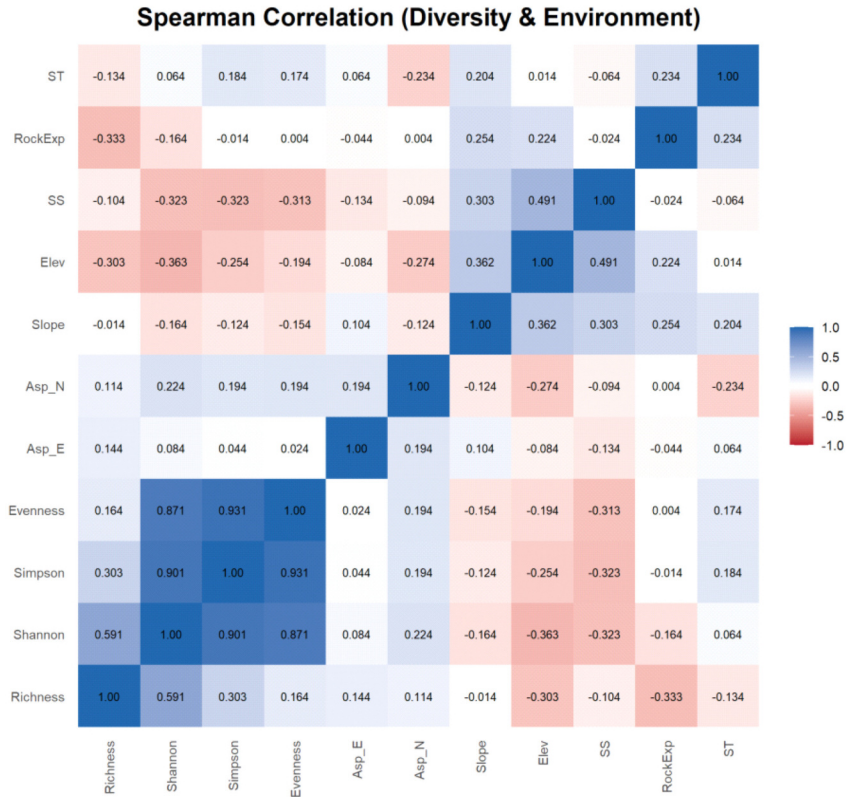


Figure 6. Spearman correlation matrix between diversity indices (Shannon, Simpson, Evenness) and environmental variables in Sorokdo Island. Positive (blue) and negative (red) correlations indicate relationships between diversity and terrain or soil moisture conditions.

적 안정성이 유지된다.

결국, 소록도의 식생 패턴은 섬의 미세지형과 토양 수분 조건, 그리고 해풍노출 정도의 상호작용에 의해 결정되고, 이러한 미소환경적 이질성이 작은 공간에서도 높은 종 다양성을 유지시키는 핵심 메커니즘임을 보여준다.

#### IV. 논의

##### 1. 소록도의 미세지형 수분구배가 식생 구조에 미치는 영향

본 연구의 결과는 소록도의 종 조성과 종 다양성이 미세지형에 의해 형성되는 토양수분구배(micro-topographic moisture gradient)에 강하게 의존함을 나타낸다. 이는 내륙 산림에서 흔히 보고되는 고도·경사와 같은 대규모 구배보다는, 제한된 고도 범위 내에서 미세한 지형

차이가 서식지의 수문환경을 급격히 변화시키는 해안형 섬 생태계의 특성을 반영한다(Moeslund et al., 2013; Han et al. 2025).

소록도는 사면 길이가 짧고 기복이 미세하며, 배수가 빠른 사질토 기반 토양을 갖고 있어 강우 후 수분 조건이 공간적으로 매우 불균형하게 나타난다. 이러한 특성은 RDA와 회귀분석에서 확인된 토양수분환경(Moist\_SD)과 낙엽퇴적층(Dec)의 유의한 영향과 일치하고, 배수 패턴과 표면 토양 구조가 종 분포와 군집 조성에 핵심적으로 작용함을 의미한다.

특히, 함몰지형과 사면 하부는 강우 후 수분이 집중되고 유기물이 축적되는 지역으로, 염분 스트레스가 상대적으로 낮고 미세기후가 안정적이어서 활엽수 중심의 군집이 발달하였다. 반면, 상부 사면과 용기형 미세지형은 배수성이 높고 해풍·일사에 의한 증발산이 강해 건조한 환경이 유지되고, 이에 따라 침엽수 위주

의 단순 군집이 형성되었다. 이러한 공간적 대비는 해풍·염분·수분구배·미세지형의 상호작용이 소록도 식생 구조의 복잡성과 이질성을 동시에 만들어내는 대표적인 메커니즘으로 해석된다.

한편, RDA 모형의 조정 결정계수(Adjusted R<sup>2</sup>)는 비교적 낮게 나타났으나, 이는 소규모 섬·해안 생태계에서 보고되는 경향과 일치한다(Weigelt et al., 2015; Henneron et al., 2019; Huang et al., 2024). 이러한 생태계에서는 해풍과 염분 스트레스, 미세지형 기반의 수분 패치, 과거 교란 이력, 종 간 상호작용 및 확산 제한과 같은 비환경적·비선형적 요인이 종 조성 변동에 강하게 작용하기 때문에 분석된다(Negoita et al., 2015; Maccioni et al., 2021). 따라서, 본 연구의 낮은 설명력은 분석상의 한계보다, 소록도 식생 구조가 다중 환경요인과 공간적 제약의 복합 작용에 의해 유지된다는 도서 생태계의 고유한 특성을 반영한 것으로 해석된다.

또한, 조사구 간 종 조성 차이( $\beta$ -다양성)와 Shannon 다양성( $\alpha$ -다양성) 간의 상관성을 분석한 결과(Table 3), Spearman 상관계수  $r=0.067$ 로 나타났고( $p=0.645$ ), 두 지표 간 뚜렷한 관계는 확인되지 않았다. 이는 미세지형·토양수분 구배에 따라 종 교체(turnover)는 뚜렷하게 일어나지만, 군집 내 개체 균등도는 상대적으로 안정적으로 유지될 수 있음을 의미한다. 즉,  $\beta$ -다양성은 미세환경 변화에 민감하게 반응하는 반면,  $\alpha$ -다양성은 서식지 구조의 안정성과 종의 생존 전략 등에 의해 일정 수준 유지되는 경향을 보인다(Soininen et al., 2007; Anderson et al., 2010). 이러한 패턴은 소규모 섬 생태계에서 보고되는 “종 교체 중심의 공간 구조”와 일치하고(Whittaker et al., 2007; Steinbauer et al., 2016), 소록도 식생을 이해하기 위해서는 종 조성과 다양성을 분리해서 아니라, 상호보완적인 지표로 함께 해석하는 것이 필요하다.

Table 3. Correlation between species composition (Bray-Curtis dissimilarity) and Shannon diversity.

	Spearman r	p-value
Bray-Curtis vs. Shannon	0.067	0.645

## 2. 해풍·염분 스트레스와 섬 생태계의 기능적 구조

소록도는 남해안에 돌출된 위치와 개방된 해안선을 이유로 연중 강한 해풍과 염분 비산에 노출된다. 이러한 환경에서는 염분이 토양 표층에 반복적으로 축적되고, 건조화와 함께 토양수분의 시공간적 변동성이 증가한다(Zhang et al., 2023; Qadeer et al., 2024). 본 연구에서 해안 사면 상부와 급경사지에서 종 다양성이 감소한 것은 염분 농도 상승과 증발산 증가에 따른 토양 수분량 감소, 미생물 활성 저하가 복합적으로 작용한 결과로 판단된다.

일본 및 우리나라 해안림 연구에서도 염분 스트레스 증가는 내염성 침엽수의 우점과 활엽수 쇠퇴를 유도하고, 토양 산도와 염류 축적 패턴을 통해 군집 구조를 장기적으로 변화시킨다고 보고된 바 있다(Wakushima et al., 1994; Park et al., 2015; Jung et al., 2019; Rodríguez-Reales et al., 2025). 이러한 선행 연구와 비교할 때, 소록도에서도 해풍·염분 요인이 미세지형·토양수분 조건과 결합된 이중 환경 스트레스로 작용하며, 이는 해안 상부사면의 단순 침엽수림과 저지부 활엽수림이라는 대비된 기능적 구조를 형성하는 주요 요인으로 볼 수 있다. 즉, 소록도의 식생은 건조·염분 스트레스가 강한 상부 사면과 수분·유기물 축적이 우세한 하부 사면이라는 기능적으로 상반된 두 서식체제로 나뉘며, 이는 섬 생태계에서 흔히 관찰되는 구조적 단순성과 생태적 이질성을 동시에 설명한다.

## 3. 선형·비선형 환경구배와 예측모델(LM-GAM) 비교

GAM과 LM 비교 결과, 소록도의 종 다양성은 일부 환경요인에서 비선형적 반응이 존재함에도 불구하고 전반적으로 선형적인 지형·수분 구배에 의해 잘 설명되는 것으로 나타났다. 5-fold 교차검증 결과, LM과 GAM의 평균 설명력은 각각  $R^2=0.52, 0.49$  수준이었고, 평균 RMSE 역시 0.289와 0.294로 매우 유사하였다. 이는 복잡한 스무딩 함수를 도입하더라도 예측력이 의미 있게 향상되지 않는다는 점을 보여준다.

GAM의 스무딩 곡선을 살펴보면, 경사(Slope)의 경우 완만한 경사 구간에서 종 다양성이 최대를 보이다가 일정 임계값을 넘어서면서 급격히 감소하는 비선형

반응이 관찰되었다. 반면, 고도(Elev)는 저지대에서 다양성이 높고, 해풍에 직접 노출되는 고지대로 갈수록 완만하게 감소하는 경향을 보여 미세한 고도 변화가 풍향·일사·증발산의 차이를 통해 다양성에 영향을 미친다는 해석을 뒷받침한다. 이와 달리 일부 변수는 스무딩 항이 통계적으로 유의하지 않거나, 선형모형과 유사한 형태를 보여 비선형 구조가 약한 것으로 판단된다.

이러한 결과는, 소록도와 같은 소규모 섬에서는 환경구배의 핵심축(경사·수분·낙엽층 두께 등)이 비교적 단순하여 선형모형으로 충분한 설명력과 예측력을 확보할 수 있음을 설명한다(Song & Cao, 2017; Jung et al., 2019). 즉, 미세지형·수분 조건에 따른 임계 구간과 일부 비선형성이 존재하더라도, 복잡한 비선형 모형이 항상 더 나은 예측을 제공하는 것은 아니며, 데이터 규모와 해석 가능성까지 고려할 때 구조가 단순한 LM이 실용적인 대안이 될 수 있다. 이는 향후 모니터링 및 관리 계획 수립 시, 과도하게 복잡한 모델링보다는 핵심 환경 변수에 기반한 선형 예측체계와 현장 평가를 결합하는 방식이 효율적임을 보여준다.

#### 4. $\beta$ -다양성과 보전·복원 전략에 대한 시사점

본 연구는 소록도 내에서 미세지형과 토양수분 구배가 종 turnover( $\beta$ -다양성)를 유도하는 핵심 요인임을 보여준다. 함몰지형과 사면 하부는 상대적으로 좁은 면적에도 불구하고 고유한 종 조성과 높은 종 풍부도를 가지며, 상부 사면·능선부와 뚜렷한  $\beta$ -다양성을 형성한다. 이는 소록도의 식생 보전 전략 수립 시, 단순히 종수( $\alpha$ -다양성)가 높은 지역뿐 아니라, 서로 다른 군집이 공존하여  $\beta$ -다양성이 높은 미세지형 단위를 우선 보전 대상으로 고려해야 함을 의미한다.

예를 들어, 수분·유기물 축적이 우세한 저지부 활엽수림은 종 풍부도와 군집 안정성이 높아 핵심 보전구역(core habitat)으로 설정할 필요가 있다. 반면, 건조·염분 스트레스가 강한 상부 사면의 침엽수림은 종 조성 측면에서 상이한 기능적 군집을 제공하므로, 보전 네트워크에서 보완적(complementary) 서식지로서 의미를 가진다. 이러한 관점은 섬 생태계의 보전 우선순위를 결정할 때, 면적이나 종수만을 기준으로 하기보다

서식지 이질성 및  $\beta$ -다양성을 반영한 ‘미세지형 기반 보전계획(microhabitat-based conservation)’이 필요함을 시사한다.

또한, 훼손지 복원 시에도  $\beta$ -다양성의 공간 패턴을 고려하는 것이 중요하다. 미세지형·수분구배에 따라 서로 다른 군집이 반복적으로 나타나는 소록도의 특성을 감안할 때, 복원 대상지를 하나의 균질한 군집으로 조성하기보다는, 함몰부·완경사·급경사 등 지형단위별로 상이한 목표종 조합을 설정하는 다층적 복원 전략이 효과적일 것으로 판단된다. 이는 기후변화로 인한 건조화·염분화·토양 유실이 가속화되는 상황에서, 섬 생태계의 회복탄력성을 높이기 위한 실질적 관리 방향을 제시한다.

#### 5. 연구의 한계 및 향후 과제

본 연구는 조사구 규모와 표본 수의 제약으로 인해, 지역 규모의 기후 요인이나 종 간 상호작용을 직접 모형에 포함하지 못하였다. 또한, 토양의 물리·화학적 성분에 대한 정밀 분석이 부족하여 염분·영양염 농도 등 생리적 스트레스 요인의 역할을 정량적으로 분리하지 못했다는 한계가 있다. 더불어, 조사구의 배치가 기존 조사망을 기반으로 이루어져 지점간 공간구조를 충분히 고려하지 못하였으므로, 종 조성 분석에는 일정 수준의 공간적 자기상관(spatial autocorrelation)이 내재되어 있을 가능성이 있다.

향후 연구에서는 장기 모니터링 자료와 고해상도 토양·기후 정보를 결합하여, 종 다양성 변동의 시간적 안정성과 회복탄력성, 그리고 환경요인·공간구조·역사적 요인의 상대적 기여도를 보다 정밀하게 평가할 필요가 있다. 또한,  $\beta$ -다양성과 기능적 다양성, 계통학적 다양성 간의 관계를 통합적으로 분석한다면, 소록도와 유사한 도서 생태계에서 어떤 군집이 보전·복원 측면에서 우선적인 관리 대상인지에 대한 보다 구체적인 근거를 제공할 수 있을 것으로 판단된다. 그럼에도 불구하고, 본 연구는 제한된 섬 환경 내에서도 세밀한 지형·수분 조건의 미세변화가 식생 구조를 형성하는 핵심 메커니즘임을 실증적으로 제시했다는 점에서 중요한 의미를 가진다.

## 사사

본 연구는 환경부의 재원으로 국립생태원의 지원을 받아 수행되었습니다(NIE-법정연구-2025-01)

## References

- 김영하, 이성제 (2025). 소록도 식생의 군락 유형 및 공간 분포 현황. 한국도서연구, 37(3), 207-222. Plant Community Types and Spatial Distribution of Vegetation in Sorokdo Island. Korea. *The Journal of Korean Island*, 37(3), 207-222. <https://dx.doi.org/10.26840/JKI.37.3.207>
- 이재호, 강지현. (2025). 소록도의 지형 경관 특성과 보전·관리 방안에 관한 연구. A Study on the Geomorphological Landscape Characteristics and Conservation Management Strategies of Sorokdo Island. *Landscape and Geography*, 35(3), 68-85. <https://doi.org/10.35149/jakpg.2025.35.3.005>
- Academy of Korean Studies. (2022). Sorokdo (小鹿島). Encyclopedia of Korean Culture. <https://encykorea.aks.ac.kr>
- Anderson, M. J. (2002). Teaching Multivariate Statistics to Ecologists and the Design of Ecological Experiments to Statisticians: Lessons from Both Sides. University of Auckland.
- Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Sanders, N.J., Cornell, H.V., Comita, L.S., Davies, K.F., Harrison, S.P., Kraft, N.J.B., Stegen, J.C. and Swenson, N.G. (2011), Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14: 19-28. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x>
- Barajas-Barbosa, M. P., Weigelt, P., Borregaard, M. K., Keppel, G., & Kreft, H. (2020). Environmental heterogeneity dynamics drive plant diversity on oceanic islands. *Journal of Biogeography*, 47(10), 2248-2260. <https://doi.org/10.1111/jbi.13925>
- Bhattarai, P., Bhatta, K. P., Zhang, Y. J., Vetaas, O. R., (2020). Micropotography driven plant species composition in alpine region: a fine-scale study from Southern Norway. *Journal of Mountain Science*, 17(3), 542-555. <https://doi.org/10.1007/s11629-019-5488-6>
- Braun-Blanquet, J. (1964) Pflanzensoziologie, Grundzüge der Vegetationskunde. 3rd Edition, Springer-Verlag, Berlin, 631. <http://dx.doi.org/10.1007/978-3-7091-8110-2>
- Chi, Y., Li, H., Zhang, S., Wang, L., & Chen, X. (2019). Spatial pattern of plant diversity in a group of uninhabited islands from the perspectives of island and site scales. *Science of The Total Environment*, 664, 334-346. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.01.352>
- El-Bana, M.I., Nijs, I. & Kockelbergh, F. (2002). Micro environmental and vegetational heterogeneity induced by phytogenic nebkhas in an arid coastal ecosystem. *Plant and Soil*, 247, 283-293. <https://doi.org/10.1023/A:1021548711206>
- Eibes P. M., Schmiedel U., Oldeland J., Irl S. D. H. (2025). Specific island biogeographic and landscape features shape plant diversity and habitat specialism on edaphic quartz islands in an arid ocean. *Scientific reports*, 15(9982), <https://doi.org/10.1038/s41598-025-94562-5>
- Fox, J., Weisberg, S. (2019). An R companion to applied regression (3rd ed.). Sage Publications.
- Guan Y., Wu Y., Cao Z., Yu F., Yu H., Wang T. (2024). Island biogeography theory and the habitat heterogeneity jointly explain global patterns of Rhododendron diversity. *Journal of Plant Diversity*, 46(5), 565-574. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2024.03.007>
- Han, L., Liu, Y., Liu, J., Kang, H., Liu, Z., Tuo, F., Gan, S., Ren, Y., Yi, C., Hu. (2025). Microtopography Affects the Diversity and Stability of Vegetation

- Communities by Regulating Soil Moisture. *Water*, 17(7), 1012. <https://doi.org/10.3390/w17071012>
- Henneron, L., Sarthou, C., de Massary, J.-C. and Ponge, J.-F. (2019). Habitat diversity associated to island size and environmental filtering control the species richness of rock-savanna plants in neotropical inselbergs. *Ecography*, 42: 1536-1547. <https://doi.org/10.1111/ecog.04482>
- Huang, S., Shiono, T., Fujinuma, J., Kusumoto, B., Zelený, D., Kubota, Y. (2024). Dispersal limitations and ecological adaptations shape phylogenetic diversity patterns of angiosperm woody plant communities along latitudinal and elevational gradients in East Asian islands. *Global Ecology and Conservation*, 54, e03049. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2024.e03049>
- Jung, S. H., Kim, A. R., Lim, B. S., Seol, J. W., Lee, C. S. (2019). Spatial distribution of vegetation along the environmental gradient on the coastal cliff and plateau of Janggi peninsula(Homigot), Southeastern Korea. *Journal of Ecology and Environment*, 43(14). <https://doi.org/10.1186/s41610-019-0110-y>
- Korea Meteorological Administration. (2024). Climate statistics. <https://www.kma.go.kr>
- Lai, J., Tang, J., Li, T., Zhang, A., Mao, L. (2024). Evaluating the relative importance of predictors in Generalized Additive Models using the *gam.hp* R package, *Plant Diversity*, 46(4), 542-546. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2024.06.002>
- Legendre, P., Gallagher, E. D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129, 271-280. <https://doi.org/10.1007/s004420100716>
- Legendre, P., Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology* (3rd ed). Elsevier.
- Lee, S. W., Kim, D. Y., Cho, K. j. (2024). Ecological and Environmental Analysis for the Utilization of Fallow Lands in Sorokdo Island as Wetlands. *Journal of Environmental Impact Assessment*, 33(6), 352-364. <https://doi.org/10.14249/eia.2024.33.6.352>
- Liu, L., Li, A., Zhu, L., Xue, S., Li, J., Zhang, C., Yu, W., Ma, Z., Zhuang, H., Jiang Z., Mao, Y. (2023). The Application of the Generalized Additive Model to Represent Macrobenthos near Xiaoqing Estuary, Laizhou Bay. *Biology*, 12(8), 1146. <https://doi.org/10.3390/biology12081146>
- Maccioni, A., Canopoli, L., Cubeddu, V., Cucca, E., Sessena, S., Morittu, S., Filigheddu, R., Padedda, B. M., Farris, E. (2021). Gradients of salinity and plant community richness and diversity in two different Mediterranean coastal ecosystems in NW Sardinia. *Biodiversity Data Journal*, 9. <https://doi.org/10.3897/BDJ.9.e71247>
- Magurran, A. E. (2013). *Measuring Biological Diversity*. Oxford: Blackwell Publishing
- Moeslund, J. E., Bøcher, P. K., Dalgaard, T., Odgaard, M. V., Nygaard, B., Svenning, J. C. (2013). Topographically controlled soil moisture is the primary driver of local vegetation patterns across a lowland region. *Ecosphere*, 4(7), 1-26. <https://doi.org/10.1890/ES13-00134.1>
- Munyai, N., Ramoelo A., Adelabu, S., Bezuidenhout, H., Sadiq, H. (2023). Influence of Environmental Factors on Species Richness and Diversity in a Semi-Arid Environment, South Africa. *Grasses*, 2(4), 218-229. <https://doi.org/10.3390/grasses2040017>
- Negoita, L., Fridley, J.D., Lomolino, M.V., Mittelhauser, G., Craine, J.M. and Weiher, E. (2016). Isolation-driven functional assembly of plant communities on islands. *Ecography*, 39: 1066-1077. <https://doi.org/10.1111/ecog.01551>
- O'Donnell M., Manier, D. J., (2022). Spatial Estimates of Soil Moisture for Understanding Ecological Potential and Risk: A Case Study for Arid and Semi-Arid Ecosystem, *Land*, 11(10), 1856. <https://doi.org/10.3390/land11101856>

- doi.org/10.3390/land11101856
- Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., et al., (2025). Ordination methods, diversity analysis and other functions for community and vegetation ecologists. *Community Ecology Package (Version 2.7-2)*. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Park, J. S., Koo, K. S., Lee, U. J. (2015). The change of soil salinity in the *Pinus densiflora* forest after seawater spread using a fire-fight helicopter. *Journal of Ecology and Environment*, 38(4), 443-450. <https://doi.org/10.5141.ecoenv.2015.047>
- Qadder, A., Wakeel, A., Cheema, S. A., Shahzad, T., Sanaullah, M. (2024). Integrated Impacts of Soil Salinity and Drought Stresses on the Decomposition of Plant Residues. *Sustainability*, 16(13), 5368. <https://doi.org/10.3390/su16135368>
- Ramette, A. (2007). Multivariate analyses in microbial ecology. *FEMS Microbiology Ecology*, 62(2), 142-160. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2007.00375.x>
- Rahman, A., Khan, S. M., Ahmad, Z., Alamri S., Hashem, M., Ilyas, M., Aksoy, A., Dülgeroğlu, C., Khan, G., Ali, S. (2021). Impact of multiple environmental factors on species abundance in various forest layers using an integrative modeling approach. *Global Ecology and Conservation*, 29. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01712>
- Rahman, I. U., Hart, R. E., Ijaz, F., Afzal, A., Iqbal, Z., Calixto, E. S., Abd\_Allah, E. F., Alqarawi, A. A., Hashem, A., Al-Arjani, A. B. F., Kausar, R., Haq, S. M. (2022). Environmental variables drive plant species composition and distribution in the moist temperate forests of Northwestern Himalaya, Pakistan. *Plos One*, 17(2), e0260687. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0260687>
- R Core Team. (2024). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Rodríguez-Reales, R., Gómez, J. P., Jimena Bohórquez-Herrera, J., Martínez-Habibe, M. C. (2025). Impact of soil salinity on structural attributes and above ground biomass carbon in a mangrove community of a Colombian Caribbean Coast. *Scientific Reports*, 15, 26884. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-10278-6>
- Roswell, M., Dushoff, J., Winfree, R. (2021). A conceptual guide to measuring species diversity. *National Institute of Ecology*, 130(3), 321-338. <https://doi.org/10.1111/oik.07202>
- Simpson, E. G., Fraser, I., Woolf, H., Pearse, W. D., (2024). Variation in near-surface soil temperature drives plant assemblage differentiation across aspect. *Ecology and Evolution*, 14(7), e11656. <https://doi.org/10.1002/ece3.11656>
- Soininen, J., Lennon, J.J. and Hillebrand, H. (2007), A multivariate analysis of beta diversity across organisms and environments. *Ecology*, 88: 2830-2838. <https://doi.org/10.1890/06-1730.1>
- Song, C., Cao, M. (2017). Relationships between Plant Species Richness and Terrain in Middle Sub-Tropical Eastern China. *Forests*, 8(9), 344. <https://doi.org/10.3390/f8090344>
- Steinbauer, M.J., Field, R., Grytnes, J.-A., Trigas, P., Ah-Peng, C., Attorre, F., Birks, H.J.B., Borges, P.A.V., Cardoso, P., Chou, C.-H., De Sanctis, M., de Sequeira, M.M., Duarte, M.C., Elias, R.B., Fernández-Palacios, J.M., Gabriel, R., Gereau, R.E., Gillespie, R.G., Greimler, J., Harter, D.E.V., Huang, T.-J., Irl, S.D.H., Jeanmonod, D., Jentsch, A., Jump, A.S., Kueffer, C., Nogué, S., Otto, R., Price, J., Romeiras, M.M., Strasberg, D., Stuessy, T., Svenning, J.-C., Vetaas, O.R. and Beierkuhnlein, C. (2016). Topography-driven isolation, speciation and a global increase of endemism with elevation. *Global Ecol. Biogeogr.*, 25: 1097-1107. <https://doi.org/10.1111/geb.12469>
- ter Braak, C. J. F. (1986). Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67(5), 1167-1179.

- Wakushima S., Kuraishi, S., Sakurai, N. (1994). Soil salinity and pH in Japanese mangrove forests and growth of cultivated mangrove plants in different soil conditions. *Journal of Plant Research*, 107, 39-46. <https://doi.org/10.1007/BF02344528>
- Weigelt, P., Deaniel Kissling, W., Kisel, Y., Fritz, S., A., Karger, D., N., Kessler, M., Lehtonen, S., Svenning, J., C., Kreft, H. (2015). Global patterns and drivers of phylogenetic structure in island floras. *Sci Rep*, 5, 12213. <https://doi.org/10.1038/srep12213>
- Whittaker, R. J., Fernández-Palacios, J. M. (2006). *Island Biogeography: Ecology, evolution, and conservation*. Oxford Academic. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198566113.001.0001>,
- Wood, S. N. (2017). *Generalized additive models: An introduction with R* (2nd ed.). Chapman & Hall/CRC.
- Yee, T. W., & Mitchell, N. D. (1991). Generalized additive models in plant ecology. *Journal of Vegetation Science*, 2(5), 587-602. <https://doi.org/10.2307/3236170>
- Zhang, G., Bai, J., Zhai, Y., Jia, J., Zhao, Q., Wang, W., Hu, X. (2023). Microbial diversity and functions in saline soils: A review from a biogeochemical perspective. *Journal of Advanced Research*, 29(59), 129-140. <https://doi.org/10.1016/j.jare.2023.06.015>
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Smith, G. A. (2007). *Analysing ecological data*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-45972-1>