

목밭에서 교란처리구배에 따른 중간교란가설의 검증

이 규 송 · 김 준 호*

강릉대학교 생물학과 · 서울대학교 생물학과*

Test of Intermediate Disturbance Hypothesis by Experimental Disturbance Gradient in Old-Field Plant Community

Lee, Kyu Song and Joon-Ho Kim*

Dept. of Biology, Kangnung National University, Kangnung 210-702, Korea

Dept. of Biology, Seoul National University, Seoul 151-742, Korea*

ABSTRACT

In order to test of intermediate disturbance hypothesis that an intermediate level of disturbance maximize biodiversity and to elucidate the effect of disturbance during the early old-field succession, the response of plant community along an experimental disturbance gradient was investigated in a five-year old-field. Response of plant community along an experimental disturbance gradient was connected with light condition because artificial disturbance gradient had been treat by clipping of plants and removing of litter. Artificial disturbance in five-year old-field plant community retarded rate of succession by increasing invasion and performance of the earlier successional species in the initial and middle stage of disturbance treatment. The species richness in the blocks of intermediate disturbance level showed the peak in early and mid-summer. This result did correspond with the prediction of intermediate disturbance hypothesis.

Key words : Intermediate disturbance hypothesis, Disturbance, Old-field, Succession, Biodiversity.

서 론

목밭은 버려진 연도를 확실히 알 수 있고, 그 경계가 뚜렷하며, 전 세계적으로 분포하기 때문에 다른 지역과의 비교가 용이하다 (옥 1984, Osboronova *et al.* 1990). 또한 목밭에서의 천이 속도는 매우 빠르기 때문에 식생천이과정이나 여러 가지 군집생태학적 이론을 검증하기에 적합한 장소이다 (구 1994, 이 1995, Osboronova *et al.* 1990). 목밭에서 천이의 진행 (군집구조의 변화)은 우점종의 생활형과 생육형, 산포양식, 교란의 유무, 교란의 강도와 시기에 따라 달라진다 (Armesto and Pickett 1986). 자연생태계에서 교란은 매

우 빈번하게 발생하는 현상이기 때문에 많은 연구자들이 군집구조에 미치는 교란의 역할을 연구하였다 (Sousa 1984, Grubb 1977, Connell 1978, Hils and Vankt 1982). Sousa (1984)는 군집발달에 미치는 교란의 영향을 규명하는 종설을 통하여 자연적인 군집에서 일어나는 여러가지 교란의 유형에 대하여 정의를 내리고 교란의 유형과 강도에 따른 개체군과 군집의 동태에 미치는 교란의 영향에 대하여 여러 측면으로 논의하였다. Connell(1978)은 중간정도의 교란이 일어났을 때 종다양성이 최대가 된다는 중간교란가설 (intermediate disturbance hypothesis)을 제안하였고, Armesto와 Pickett (1985)는 미국 New Jersey 주의 Piedment 목밭에서 다양한 교란처리에 따른 군집구조의 동태분석을 통하여

중간교란가설을 검증하였다. Halpern (1989)은 미국 Oregon 주의 벌목지와 산화지의 식생천이에서 천이 초기종이 우점하는 특성을 11가지로 분류하고 그 패턴을 생활사적 특성과 교란의 상호작용의 결과로 해석하였고, Pickett 등 (1989)은 개체-개체군-군집-생태계-경관에 이르는 다양한 생태적 수준에서 각각 교란의 개념과 속성을 정립함으로써 여러 가지 교란의 유형을 제시하였다. 또한 Goldberg와 Werner (1983)는 미국 Michigan 주의 목밭에서 교란처리를 통하여 *Solidago* spp. 유식물의 정착에 미치는 낙엽층과 식피의 영향을 밝혔다. Goldberg (1987)은 미국 Michigan 주의 목밭에서 이식실험을 통하여 이웃한 종의 개체군 밀도와 생물량 밀도가 미치는 경쟁효과를 밝혔으며, Wilson과 Tilman (1991)은 미국의 Minnesota 주의 목밭에서 교란과 토양내 질소함량에 따른 군집구조의 동태를 밝히기 위하여 교란과 질소를 동시에 구배를 주어 처리한 다음 여러가지 군집속성의 변화를 연구하였다.

본 연구에서는 중간정도의 교란이 일어났을 때 종다양성이 최대가 된다는 중간교란가설 (Connell 1978, Armesto and Pickett 1985)을 검증하고 천이가 진행되고 있는 목밭에 행해진 여러 유형의 교란이 천이과정에 어떤 영향을 미치는지에 대하여 알아보고자 한다.

조사지 개황

조사지 목밭은 강원도 평창군 진부면 화의리의 깊은 계곡부에 위치하고 있는데, 주변 여건상 농사짓기가 적당하지 않고 부채지주의 토지이기 때문에 방치되고 있는 곳이다. 본 조사 지역의 기후, 지형, 지질, 토양특성, 주변식생현황, 토지이용도의 변화 및 본 조사목밭의 위치 등은 이(1995)에 상세하게 기록되어 있다. 조사 목밭은 해발고도 약 590 m의 산록부에 있는 4,000 m²의 넓이로서 33°의 경사를 갖는 정남사면에 위치하고 있다. 이 목밭의 북쪽과 서쪽으로는 10~15년생의 소나무 조림 목밭에 인접되어 있고, 동쪽으로는 본 목밭과 유사한 넓이를 갖는 목밭과 일본잎갈나무 조림 목밭에 인접하고 있으며, 남쪽으로는 계곡부에 발달한 관목림과 다양한 년차의 목밭이 흩어져 있다. 본 조사 목밭의 토심은 20.5±4.1 cm, 낙엽층 두께는 2.7±1.2 cm, 단위면적당 낙엽의 건중량은 225±50 g/m², 자갈 함량은 43.5±5.0 g/100g soil, 토성은 사질양토, 토양 pH는 4.9±0.1, 유기물 함량은 10.0±0.4%, 포장용수량은 40.1±1.0%, 토양 총질소 함량은 2.75±0.40 mg/g soil, 토양 총인 함

량은 40.7±4.1 ppm, 토양 칼륨 함량은 0.26±0.10 meq/100g soil이었다. 본 조사 목밭의 식생은 쭉, 개망초, 뽕쭉 등이 우점하고 있고, 계곡주변에서 볼 수 있는 신나무, 쉬땅나무, 버드나무류 등의 유식물이 침입하고 있다 (이 1995).

연구 방법

교란구배의 처리

5년차 목밭에 격자형으로 2 m×2 m 크기의 방형구 60개를 라틴방각법에 따라 분획을 나눈 다음, 각 처리구 별로 10반복으로 생육초기인 1993년 5월 20일에 다음과 같이 교란처리를 하였다.

- (1) 방치구 (CON) : 교란을 처리하지 않은 방형구.
- (2) 낙엽층 제거구 (L) : 방형구 내의 낙엽층을 모두 제거한 방형구.
- (3) 개망초 제거구 (EC) : 키가 큰 개망초는 지상부로부터 5 cm 이상을 낮으로 자르고 하층부의 유식물은 손으로 뽑아서 제거한 방형구.
- (4) 지상부 제거구 (SC) : 지상부로부터 5 cm 이상의 모든 식물을 낮으로 제거한 방형구.
- (5) 낙엽층 + 지상부 제거구 (LSC) : 지상부로부터 5 cm 이상의 모든 식물을 낮으로 제거한 다음 낙엽층을 모두 제거한 방형구.
- (6) 토양교란구 (D) : 지상부 식생을 완전히 제거하고 지하부 식생을 제거하기 위하여 삽을 이용하여 토양 표면으로부터 20 cm 이상의 깊이를 파서 뒤집어 완전한 나지를 형성한 방형구.

환경요인의 측정

토양수분 함량은 7월 초순에 토양시료를 채취하여 습도와 항온건조기에서 항량이 될 때까지 말린 건토의 중량을 비교하여 습도를 기준으로 한 수분이 차지하는 퍼센트 비율로서 구하였다. 상대광도는 교란처리 후 40일이 지난 7월 3일과 120일이 지난 9월 12일에 광도계 (Ramsden 550)를 이용하여 측정하였다 (이 1995).

식생 분석

식생분석은 교란처리 후 약 40일, 70일 및 120일이 경과한 1993년 7월 3일 (1회), 7월 31일 (2회) 그리고 9

월 12일 (3회)에 시행하였다. 식생자료는 주변효과를 고려하여 2×2 m² 처리구의 정가운데에 1×1 m 방형구를 설치하여 표집하였다. 방형구를 설치한 다음 식생의 키와 전체 식생이 차지하는 식피율을 먼저 측정하였고, 방형구내 출현하는 모든 종을 대상으로 각 종별 식피율을 기록하였으며, 교란처리 후 120일이 경과한 9월 12일에는 방형구내 식생을 수거하여 각 종별 건중량을 측정하였다. 각각의 교란처리와 시간경과에 따라 소멸된 종, 새로이 침입한 종 및 증가된 종수는 교란처리 초기의 방치구의 식생과 교란처리 후 약 120일이 경과한 다음의 각 처리구 식생을 비교하여 측정하였다.

결과 및 논의

교란 구배에 따른 환경요인의 변화

5년차 목밭에 방치구 (CON), 낙엽층제거구 (L), 개망초제거구 (EC), 지상부제거구 (SC), 낙엽층 + 지상부제거구 (LSC) 및 토양교란구 (D)의 인위적 교란구배구를 설치하고 7월 초순에 측정한 토양수분 함량은 CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 각각 18, 17, 18, 18, 17 및 17% (100 : 98 : 103 : 100 : 93 : 95)로 교란처리구간 별 차이가 없었다 (Fig. 1). 지표면으로부터 10 cm 위의 상대광도는 교란처리 후 약 40일이 지난 7월 3일에 CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 각각 35, 36, 55, 82, 83 및 83% (100 : 101 : 155 : 233 : 236 : 284)이었고, 약 120일이 지난 9월 12일에 CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 각각 30, 37, 39, 46, 48 및 60% (100 : 121 : 128 : 150 : 158 : 196)이었다. 지표면으로부터 1 m 위의 상대광도는 약 120일이 지난 9월 12일에 CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 각각 72, 75, 73, 97, 99, 100% (100 : 104 : 101 : 134 : 137 : 138)이었다. 교란 구배에 따라 상대광도가 현저히 증가하였는데, 교란 초기에 보다 큰 차이가 있었고 교란 후기로 갈수록 그 차이가 줄어드는 경향이 있었다 (Fig. 1). 교란구배에 따라 상대광도가 증가하는 이유는 교란처리가 주로 식생의 제거에 의해서 이루어졌기 때문이다. 상대광도의 차이가 교란 후기에 완화되는 이유는 시간이 흐름에 따라 각 교란구에서 식생이 회복되었기 때문이다. 따라서 본 연구에서 교란의 구배에 따른 주된 식생의 반응은 빛 조건과 관련이 있다고 할 수 있다.

중간 교란 가설의 검증

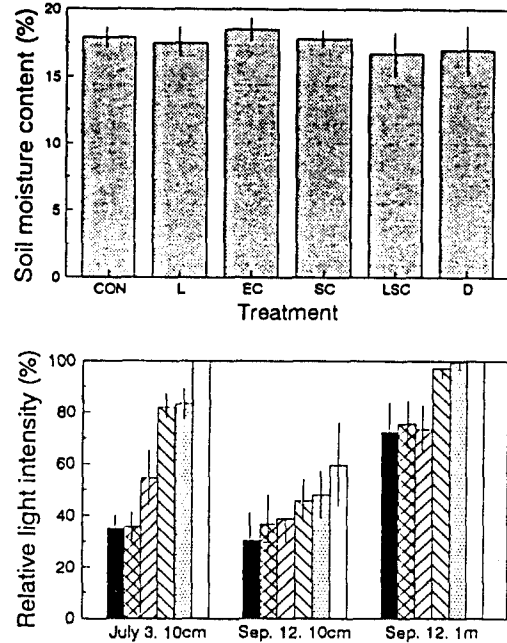


Fig. 1. Effects of different disturbance levels on soil moisture content (top, N = 10) and relative light intensity (bottom, N = 10). CON : control (undisturbed, solid bar), L : litter removed (cross hatch bar), EC : *Erigeron annuus* clipped (right hatch bar), SC : all species clipped (left hatch bar), LSC : litter removed and all species clipped (shaded bar), D : all species removed and the soil digged (open bar). Means and standard deviations are shown.

종밀도는 교란처리 후 약 40일이 지난 7월 3일에는 CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 각각 9.7, 9.2, 9.9, 9.2, 11.1 및 8.5 No./m² (100 : 95 : 102 : 95 : 114 : 88)이었고, 교란처리 후 약 70일이 지난 7월 31일에는 CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 각각 11.7, 10.3, 11.6, 11.9, 13.0 및 10.7 No./m² (100 : 88 : 99 : 102 : 111 : 91)이었으며, 교란처리 후 약 120일이 지난 9월 12일에는 CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 각각 12.2, 10.7, 11.9, 12.5, 12.8 및 11.0 No./m² (100 : 88 : 98 : 102 : 105 : 90)이었다 (Table 1). 모든 처리구에서 시간의 경과에 따라 종밀도가 증가하는 경향이 뚜렷하였고, 처리구간에 큰 차이가 나타나지 않았지만 LSC처리구에서 다소 종밀도가 높아지고 L과 D처리구에서 다소 낮아지는 경향이 있었다. 그러나 교란처리에 따른 생활형별 종밀도는 교란구배에 따른 경향을 나타내었는데, 교란에 가장 민감하게 반응하는 일년생 식물

Table 1. Effects of different disturbance levels on species density

	CON	L	EC	SC	LSC	D
JULY 3						
Annuals	2.4±1.8	2.3±1.4	2.8±1.3	2.4±1.0	3.6±1.6	7.8±1.9
Biennials	1.5±0.5	1.6±0.5	1.5±0.7	1.6±0.7	1.9±0.7	0.2±0.4
Perennials	3.9±0.9	3.5±0.8	2.8±1.8	3.3±0.9	3.4±1.4	0.4±0.7
Woody plant	1.9±1.2	1.8±1.0	2.8±0.8	1.9±1.0	2.2±1.2	0.1±0.3
Total	9.7±2.5	9.2±3.0	9.9±2.2	9.2±2.1	11.1±3.2	8.5±2.3
JULY 31						
Annuals	2.9±1.7	2.9±1.4	3.8±1.2	4.0±2.2	4.9±2.2	8.9±1.7
Biennials	1.8±1.0	1.9±0.6	1.7±0.7	1.8±1.0	2.1±0.7	1.1±0.6
Perennials	4.8±1.9	3.6±1.0	3.4±1.6	4.2±1.2	3.8±1.5	0.6±0.5
Woody plant	2.2±1.8	1.9±0.7	2.7±1.3	1.9±0.9	2.2±0.8	0.1±0.3
Total	11.7±3.8	10.3±2.4	11.6±2.8	11.9±2.6	13.0±3.6	10.7±2.1
SEP.12						
Annuals	2.8±1.5	3.1±1.7	4.2±1.6	3.9±1.7	4.7±2.1	8.1±1.4
Biennials	2.1±1.1	2.0±0.7	1.9±0.6	2.3±1.3	2.2±0.9	2.1±0.6
Perennials	4.6±1.4	3.5±1.4	3.9±1.7	4.1±0.9	3.7±1.3	0.7±0.8
Woody plant	2.7±1.3	2.1±1.6	1.9±1.0	2.2±0.9	2.2±1.0	0.1±0.3
Total	12.2±2.9	10.7±2.6	11.9±2.6	12.5±2.5	12.8±3.8	11.0±1.9

Numbers are mean ± standard deviations (N=10).

CON : control, L : litter removed, EC : *Erigeron annuus* clipped, SC : all species clipped, LSC : litter removed and all species clipped, D : all species removed and the soil digged.

의 종밀도는 교란구배에 따라 현저하게 증가하는 경향을 나타내었고, 이년생 식물의 종밀도는 교란구배 처리구간에 차이가 없었으며, 다년생 식물과 목본 식물은 다소 감소하는 경향을 나타내었다 (Gibson *et al.* 1987). 이와 같이 각 생활형에 속하는 식물별로 교란구배에 대한 반응이 달랐지만, 전체적인 종밀도는 주로 일년생 식물의 반응에 따라 본 실험에서 중간정도의 교란으로 여겨지는 SC와 LSC에서 다소 높아졌다고 할 수 있다 (Table 1).

Table 2는 각각의 교란처리구당 10개의 방형구에서 수집한 식생자료를 종합하여 구한 총 출현종수를 시기별 그리고 생활형별로 정리한 것이다. 종풍부도는 교란처리후 약 40일이 지난 7월 3일에는 CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 각각 31, 25, 32, 34, 36 및 22종 (100 : 81 : 103 : 110 : 116 : 71)이었고, 교란처리 후 약 70일이 지난 7월 31일에는 CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 각각 37, 32, 40, 43, 43 및 24종 (100 : 86 : 108 : 116 : 116 : 65)이었으며, 교란처리 후 약 120일이 지난 9월 12일에는 CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 각각 41, 28, 38, 38, 39 및 23종 (100 : 68 : 93 : 93 : 95 : 56)이었다 (Table 2). 따라서 교란의 초기와 중기에는 중간정도의 교란인 EC, SC 및 LSC에서 종풍부도가 가

장 높아서 중간교란가설과 잘 부합되었지만, 후기에는 모든 교란처리구의 종풍부도가 CON보다 낮아서 중간교란가설과 일치하지 않았다. 이와 같이 교란처리 후 경과한 시기에 따라 다른 결과가 나오는 것은 식생의 발달과정과 밀접한 관련이 있다고 할 수 있다. 즉, 교란 초기에는 교란의 영향이 현저하게 나타나서 새로운 종의 정착을 촉진하지만, 후기로 갈수록 기존에 정착한 종들의 우점도가 커짐으로써 새로이 정착하는 종들을 경쟁과정을 통하여 배제시키기 때문으로 판단된다. 일반적으로 단순한 교란처리가 행해진 환경조건은 특정종의 생육을 촉진하기 때문에 특정종의 우점도가 급속하게 증가하여 경쟁력이 커지는 이러한 과정은 교란처리구에서 보다 현저해지는 특징을 갖고 있다. 또한 3번의 식생조사에서 출현한 총 종수는 CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 각각 48, 43, 47, 49, 53 및 29종 (100 : 90 : 98 : 102 : 110 : 60)이었다. 3번의 식생조사에서 출현한 일년생 식물의 총 종수는 CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 각각 14, 17, 18, 17, 19 및 18종 (100 : 121 : 129 : 121 : 136 : 129)으로서 교란구배에 따라 증가하는 경향이 뚜렷하였다. 이년생 식물의 종수는 CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 각각 4, 4, 4, 4, 4 및 3종 (100 : 100 : 100 : 100 : 100 : 75)이었고, 다년생 초본의 종수

Table 2. Effects of different disturbance levels on species richness of annual, biennial, perennial and woody species

	CON	L	EC	SC	LSC	D
JULY 3						
Annuals	8	8	11	11	12	17
Biennials	2	2	3	3	3	2
Perennials	13	10	10	12	11	2
Woody plant	8	5	8	8	10	1
Total	31	25	32	34	36	22
JULY 31						
Annuals	8	12	13	15	16	18
Biennials	4	4	4	4	5	2
Perennials	16	10	14	17	11	3
Woody plant	9	6	9	7	11	1
Total	37	32	40	43	43	24
SEP. 12						
Annuals	10	8	14	13	13	15
Biennials	5	4	4	4	4	4
Perennials	15	10	13	12	11	3
Woody plant	11	6	7	9	11	1
Total	41	28	38	38	39	23

CON : control, L : litter removed, EC : *Erigeron annuus* clipped, SC : all species clipped, LSC : litter removed and all species clipped, D : all species removed and the soil digged.

는 CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 각각 20, 15, 16, 17, 18 및 6종 (100 : 75 : 80 : 85 : 90 : 30)이었으며, 목본 식물의 종 수는 CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 각각 10, 7, 9, 11, 12 및 2종 (100 : 70 : 90 : 110 : 120 : 20)이었다. 이와 같은 결과는 천이 초기군집에서 방목과 곤충의 초식에 의한 교란에 의하여 종풍부도가 증가하고 종풍부도의 증가에 가장 크게 기여하는 생활형이 일년생이라는 Gibson *et al.* (1987)의 보고와 일치한다.

교란구배처리 후 약 120일이 지난 9월 12일까지 교란구배처리 초기의 대조구와 비교하여 소멸된 종, 새로이 침입한 종 및 교란구배에 의해 증가된 종의 결과를 Fig. 2에 나타내었다. 교란구배처리 후 약 120일이 지난 다음에 소멸된 종은 CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 각각 3, 9, 5, 5, 6 및 18종 (100 : 300 : 167 : 167 : 200 : 600)이었고, 새로이 침입한 종은 CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 각각 17, 21, 21, 23, 26 및 15종 (100 : 124 : 124 : 135 : 153 : 88)이었으며, 교란구배에 의해 증가된 종은 CON, L, EC, SC, LSC

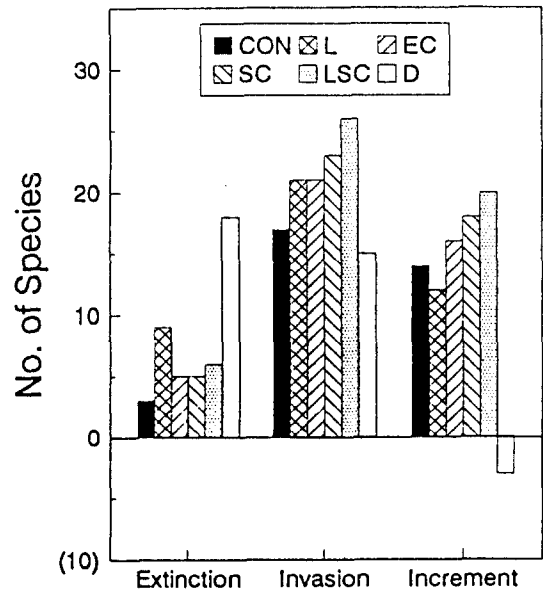


Fig. 2. Number of extinct, invaded and increased species by different disturbance levels.

및 D에서 각각 14, 12, 16, 18, 20 및 -3종 (100 : 86 : 114 : 129 : 143 : -21)이었다 (Fig. 2). 교란구배처리 초기의 방치구에 출현한 종을 기준으로 했을 때, 소멸된 종은 교란구배에 따라 많아졌고, 새로이 침입한 종은 중간교란구인 L, EC, SC 및 LSC에서 방치구의 1.2~1.5배 많았다. 따라서 1년간 교란구배에 따라 증가된 종은 중간교란구인 EC, SC 및 LSC에서 방치구의 1.1~1.4배 많았다 (Gibson *et al.* 1987, Armesto and Pickett 1985). 결론적으로 천이 초기 목밭에서의 교란은 빛 조건을 양호하게 함으로써 천이초기종의 침입을 용이하게 하여 교란 초기와 중기에 종다양성을 증가시키는 경향이 있다고 할 수 있다 (Connell 1978). 즉, 중간교란가설은 교란 초기와 중기에 의미가 있고 교란 후기에는 식생이 회복됨에 따라 다시 종다양성이 감소한다고 할 수 있다 (Connell 1978, Armesto and Pickett 1985). 목밭 천이 초기 단계의 교란은 식생 천이를 유발하는 중요한 빛 조건의 독점을 완화시킴으로써 종다양성을 증가시키지만 초기 단계의 식생회복 속도가 매우 빨라서 회복된 우점종이 다시 빛 요인을 독점하기 때문에 교란으로 인하여 새로이 들어온 많은 초기종들이 계속해서 공존할 수 없다고 풀이된다.

교란이 군집구조와 식생발달과정에 미친 영향

지상부식피율은 교란처리 후 약 40일이 지난 7월 3일에는 CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 각각 82, 77, 54, 78, 77 및 44% (100 : 94 : 66 : 96 : 94 : 54)로 개망초제거구와 토양교란구의 식피율이 현저히 낮았다. 교란처리 후 약 70일이 지난 7월 31일에는 CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 각각 82, 75, 59, 79, 83 및 64% (100 : 92 : 72 : 97 : 101 : 78)로 교란 초기에 비해 식생이 많이 회복되었지만 여전히 개망초제거구와 토양교란구의 식피율이 낮았다. 교란처리 후 약 120일이 지난 9월 12일에는 CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 각각 86, 83, 72, 84, 83 및 65% (100 : 97 : 84 : 98 : 97 : 76)로 식생이 많이 회복되었고 개망초제거구와 토양교란구의 식피율이 약간 낮았다. 교란처리 후 약 120일이 지난 9월 12일의 식피율을 상층부와 하층부 식생으로 구분하여 조사한 결과, 상층부 식피율은 CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 각각 79, 72, 55, 54, 58 및 64% (100 : 91 : 70 : 68 : 73 : 81)이었고, 하층부 식피율은 CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 각각 42, 45, 41, 67, 65 및 5% (100 : 107 : 98 : 158 : 154 : 12)이었다 (Fig. 3). 식생의 키는 교란처리 후 약 40일이 지난 7월 3일에는 CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 각각 97, 104, 88, 38, 33 및 9 cm (100 : 107 : 91 : 39 : 34 : 9)이었고, 교란처리 후 약 70일이 지난 7월 31일에는 CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 각각 115, 107, 108, 67, 61 및 30 cm (100 : 93 : 94 : 58 : 53 : 26)이었으며, 교란처리 후 약 120일이 지난 9월 12일에는 CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 각각 116, 114, 112, 68, 72 및 63 cm (100 : 98 : 87 : 59 : 62 : 54)이었다 (Fig. 3). 교란처리 후 약 120일이 지난 9월 12일의 지상부 건중량은 CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 각각 256, 250, 228, 120, 123 및 84 g DM/m² (100 : 98 : 89 : 47 : 48 : 33)이었다 (Fig. 3).

교란 후 약 120일이 지난 다음 상층부 식피율의 회복은 EC, SC, LSC 및 D에서 70~80% 정도로서 대조구의 그것에 미치지 못하였다 (Pinder III 1975). SC와 LSC 처리구에서의 높은 상대광도로 인하여 SC와 LSC의 하층부 식피율은 방치구보다 1.5~1.6배 높아졌다 (Pinder III 1975). 토양교란구(D)의 하층부 식피율은 교란 초기에 동시에 침입한 일년생 식물이 같은 속도로 성장하여 상층부를 형성하여 지면의 빛 조건을 적어지게 함으로써 하층부에서 식물의 새로운 정착을 억제하기 때문에 방치구보다 적었다 (Fig. 3). 식생의 키와 생물량은 교란 구배에 따라 감소하는 경향이 뚜렷하였지

만 지상부식피율은 큰 차이가 없었다 (Fig. 3). 그 이유는 생육기 초에 식생의 제거로 인하여 교란구의 상층부 식피율은 감소하였지만 하층부의 빛 조건은 오히려 좋아짐으로써 하층부의 식피율이 증가하여 감소된 상층부 식피율을 하층부 식피율이 상쇄했기 때문이다.

교란처리 후 120일이 경과한 후 상대피도, 상대빈도 및 상대 건중량으로 측정된 주요종의 중요치를 Table 3에 나타내었다. CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 일년생 식물의 중요치는 각각 23.9, 30.0, 36.3, 34.3, 38.2 및 270.6으로써 교란구배에 따라 증가하는 경향이 있었는데, 가장 극적인 변화를 보여주는 종은 큰개여뀌이었

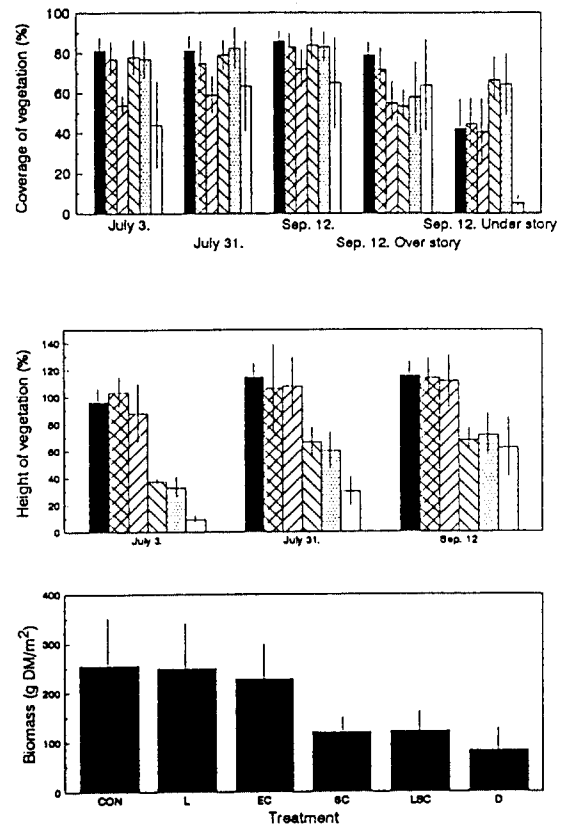


Fig. 3. Effects of different disturbance levels on coverage (top, $N=10$) and height (middle, $N=10$) of vegetation, and biomass (above-ground dry weight) (bottom, $N=10$). CON : control (undisturbed, solid bar), L : litter removed (cross hatch bar), EC : *Erigeron annuus* clipped (right hatch bar), SC : all species clipped (left hatch bar), LSC : litter removed and all species clipped (shaded bar), D : all species removed and the soil digged (open bar). Means and standard deviations are shown.

다 (Table 3). 이러한 결과는 교란에 의해서 미소생육자가 창출됨으로써 생물학적 상호작용보다 물리적인 환경에 잘 적응되어 있는 천이초기종들의 우점도가 증가된다는 다른 연구자의 결과와 일치한다 (Gross 1980, Gross and Werner 1982, Perozzi and Bazzazz 1978, Clark 1991, Grubb 1977). CON, L, EC, SC, LSC 및 D에서 이년생 식물의 중요치는 80.4, 80.0, 56.8, 120.4, 122.8 및 21.6으로서 SC와 LSC에서 높은 값을 나타내었는데, 이년생 식물의 중요치에 가장 큰 영향을 준 식물은 개망초이었다 (Table 3). 개망초의 군집내 우점도는 개망초를 제거한 EC구에서 가장 낮았다. 다년생 식물과 목본 식물의 중요치는 개망초를 제거한 EC구에서

다소 높아지는 경향을 보이고 있는데, 이것은 조사지 목밭에서 개망초가 천이후기종인 다년생 식물과 목본 식물과의 경쟁이나 상극작용을 통하여 생장을 억제하고 있다는 것을 의미한다 (Pinder III 1975, Connell and Slatyer 1977, Lee and Kim 1996, 이 등 1992). 일반적으로 교란은 천이의 방향과 속도에 영향을 주는 것으로 알려져 있고, 천이 초기 단계에서의 서로 다른 천이의 양상을 규정짓는 공간적 이질성은 교란요인과 관련이 있는 경우가 많다 (Armesto and Pickett 1986, Gibson *et al.* 1987). 본 조사지에 분포하는 여러 목밭에는 두더쥐와 같은 동물에 의한 교란뿐만 아니라 약초를 캐거나 성묘를 하기 위해 목밭의 일부 식생을 제거하는 간섭이

Table 3. Importance value (relative coverage + relative frequency + relative biomass) of selected species^a in relation to disturbance treatment on Sept. 12th, 1993

	Disturbance Treatment					
	CON	L	EC	SC	LSC	D
Annuals	23.9	30.0	36.3	34.3	38.2	270.6
<i>Persicaria nodosa</i>	—	—	1.6	3.2	6.0	107.5
<i>Persicaria nepalensis</i>	5.3	6.3	5.4	4.2	6.8	49.3
<i>Digitaria sanguinalis</i>	0.8	0.9	1.0	0.8	1.6	20.4
<i>Cyperus amuricus</i>	—	1.9	1.0	0.8	4.0	20.0
<i>Panicum bisulcatum</i>	0.8	—	1.7	—	0.9	18.7
<i>Setaria viridis</i>	0.8	0.9	0.8	2.4	0.8	13.7
<i>Acalypha australis</i>	0.8	4.8	5.0	4.0	5.9	12.4
<i>Mosla punctulata</i>	5.0	6.6	4.9	5.9	4.1	8.1
<i>Persicaria blumei</i>	5.9	5.6	6.9	4.0	4.8	5.2
<i>Commelina communis</i>	2.5	—	0.9	1.8	1.7	5.2
Other annuals	1.9	2.8	7.1	7.1	1.7	8.4
Biennials	80.4	80.0	56.8	120.4	122.8	21.6
<i>Erigeron annuus</i>	67.8	62.8	45.8	104.9	105.5	9.5
<i>Oenothera odorata</i>	9.0	14.3	7.4	8.2	13.0	7.4
Other biennials	3.6	2.9	3.6	7.3	4.3	4.7
Perennials	165.9	161.2	175.7	125.8	115.9	6.9
<i>Artemisia princeps</i> var. <i>orientalis</i>	62.6	89.1	90.7	41.1	59.9	4.0
<i>Miscanthus sinensis</i>	63.6	42.9	52.3	52.3	27.2	—
<i>Patrinia scabiosaefolia</i>	9.4	12.3	6.9	7.7	8.8	2.0
<i>Artemisia feddei</i>	9.3	4.9	3.6	11.2	7.7	—
<i>Artemisia japonica</i>	1.1	7.8	1.6	4.0	5.4	0.9
Other perennials	19.9	4.2	20.6	9.5	6.9	—
Woody species	29.9	28.9	31.2	19.6	23.1	0.9
<i>Pinus densiflora</i>	4.8	6.2	10.2	4.2	2.7	—
<i>Acer ginnala</i>	6.8	7.8	7.6	7.4	6.2	—
Other woody species	18.3	14.9	13.4	8.0	14.2	0.9

^aSelected species having the importance value > 5 for at least one treatment plot.

CON : control, L : litter removed, EC : *Erigeron annuus* clipped, SC : all species clipped, LSC : litter removed and all species clipped, D : all species removed and the soil digged.

많이 행해지고 있다. 이와 같이 교란된 목밭은 주로 천이 초기종의 침입과 우점을 야기함으로써 다시 후기종의 식생이 회복되기까지의 시간만큼 천이의 속도가 지연된다고 할 수 있다. 또한 목밭 천이의 초기 단계에서는 대부분의 천이 기구가 내성모델이나 저해모델을 따르기 때문에 저해 작용이 큰 우점종의 일부분을 선택적으로 제거하는 사소한 교란은 천이 속도를 촉진시킬 것으로 생각된다 (이 1995).

적 요

중간정도의 교란이 일어났을 때 종다양성이 최대가 된다는 중간교란가설을 검증하고 천이가 진행되고 있는 목밭에 행해지는 교란이 천이과정에 어떤 영향을 미치는지에 대하여 알아보았다. 교란 처리는 주로 식생의 제거에 의하여 행하여졌기 때문에 주된 식생의 반응은 빛 조건과 관련이 있었다. 천이 초기 목밭에서의 교란은 교란의 초기와 중기에 주로 천이 초기종의 침입과 우점을 야기함으로써 천이의 속도를 지연시키는 역할을 하였다. 목밭에서의 교란구배처리 실험에서 중간정도의 교란에 의하여 종다양성이 증가하였으므로 중간교란가설과 잘 부합되었다.

인 용 문 헌

- 구연봉. 1994. 목밭의 초기 천이에서 고사체 처리에 의한 Connell과 Slatyer의 천이 진행 모델 검증. 서울대 석사학위논문. 81p.
- 옥영호. 1984. 목밭의 천이초기에 있어서 토양의 성질, 종다양성 및 r-K 선택의 변화. 서울대 석사학위논문. 43p.
- 이규송. 1995. 진부 (강원도 평창군) 일대 화전 후 목밭의 식생 천이 기구. 서울대 박사학위논문. 237p.
- 이호준, 김태성, 변두원. 1992. 제주지역에서 개망초의 발아 습성 및 내음성과 군락특성. 한생태지. 15: 103-115.
- Armesto, J.J. and S.T.A. Pickett. 1985. Experiments on disturbance in old field plant communities: Impact on species richness and abundance. Ecology 66: 230-240.
- _____. and _____. 1986. Removal experiments to test mechanisms of plant succession in old fields. Vegetatio 66: 85-93.
- Clark, J.S. 1991. Disturbance and population structure on the shifting mosaic landscape. Ecology 72: 1119-1137.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. Science 199: 1302-1310.
- _____. and R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. Am. Nat. 111: 1119-1124.
- Gibson, C.W.D., V.K. Brown and M. Jepsen. 1987. Relationships between the effects of insect herbivory and sheep grazing on seasonal changes in an early successional plant community. Oecologia 71: 245-253.
- Golberg, D.E. 1987. Seedling colonization of experimental gaps in two old-field communities. Bull. Torrey Bot. Club 114: 139-148.
- _____. and P.A. Werner. 1983. The effects of size of opening in vegetation and litter cover on seedling establishment of goldenrods (*Solidago* spp.). Oecologia 60: 149-155.
- Gross, K.L. 1980. Colonization by *Verbascum thapsus* (Mullein) of an old-field in michigan: experiments on the effects of vegetation. Journal of Ecology 68: 919-927.
- _____. and P.A. Werner. 1982. Colonizing abilities of "biennial" plant species in relation to ground cover: implications for their distributions in a successional sere. Ecology 63: 921-931.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society 52: 107-145.
- Halpern, C.B. 1989. Early successional patterns of forest species: Interactions of life history traits and disturbance. Ecology 70: 704-720.
- Hils, M.H. and J.L. Vankt. 1982. Species removals from a first-year old-field plant community. Ecology 63: 705-711.
- Lee, K.S. and J.H. Kim. 1996. Response of old-field plant community to an experimental nitrogen gradient. Korean J. Ecol. 19: 341-351.
- Osboronova J., M. Kovarova, J. Leps and K. Prach.

1990. Succession in abandoned fields—Studies in central Bohemia, Czechoslovakia—. Geobotany 15. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 168p.
- Perozzi, R.E. and F.A. Bazzazz. 1978. The response of an early successional community to shortened growing season. *Oikos* 31: 89-93.
- Pickett, S.T.A., J. Kolasa, J.J. Armesto and S.L. Collins. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54: 129-136.
- Pinder III, J.E. 1975. Effects of species removal on an old-field community. *Ecology* 56: 747-751.
- Sousa, W.P. 1984. The role of disturbance in natural community. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 353-391.
- Wilson, S.D. and D. Tilman. 1991. Interactive effects of fertilization and disturbance on community structure and resource availability in an old-field plant community. *Oecologia* 88: 61-71.

(1998년 3월 10일 접수)