creative commons

COMMONS DEED

저작자표시-비영리-변경금지 2.0 대한민국

이용자는 아래의 조건을 따르는 경우에 한하여 자유롭게

- 이 저작물을 복제, 배포, 전송, 전시, 공연 및 방송할 수 있습니다.

다음과 같은 조건을 따라야 합니다:

저작자표시. 귀하는 원저작자를 표시하여야 합니다.

비영리. 귀하는 이 저작물을 영리 목적으로 이용할 수 없습니다.

변경금지. 귀하는 이 저작물을 개작, 변형 또는 가공할 수 없습니다.

- 귀하는, 이 저작물의 재이용이나 배포의 경우, 이 저작물에 적용된 이용허락조건을 명확하게 나타내어야 합니다.
- 저작권자로부터 별도의 허가를 받으면 이러한 조건들은 적용되지 않습니다.

저작권법에 따른 이용자의 권리는 위의 내용에 의하여 영향을 받지 않습니다.

이것은 이용허락규약(Legal Code)을 이해하기 쉽게 요약한 것입니다.

Disclaimer

dCollection

농학박사 학위논문

가리왕산 지역 낙엽활엽수림 다년생 초본 군집의 생물다양성과 안정성

Biodiversity and stability of perennial herbaceous plant community in a temperate deciduous forest in the Mt. Gariwang area

2021년 8월

서울대학교 대학원

산림과학부 산림환경학전공

정 종 빈

가리왕산 지역 낙엽활엽수림 다년생 초본 군집의 생물다양성과 안정성

Biodiversity and stability of perennial herbaceous plant community in a temperate deciduous forest in the Mt. Gariwang area

지도교수 박 필 선

이 논문을 농학박사 학위논문으로 제출함

2021년 6월

서울대학교 대학원

산림과학부 산림환경학전공

정 종 빈

정종빈의 농학박사 학위논문을 인준함

2021년 8월

위 원 장 _____ 김 현 석 _____

부위원장 _____ 박 필 선 _____

위 원 _____ 김 재 근 _____

위 원 _____ 이 창 배 _____

위 원 _____ 천 정 화 _____

초 록

산림 초본 군집은 산림 식물 종다양성의 대부분을 차지하며, 양분 순환, 수분 매개, 초식 등 다양한 생태계 기능에 관여한다. 더욱이 온대 지역 산림 초본 군집은 계절에 따른 종 조성 변화를 보이며 산림 생물다양성 및 생태계 기능을 높이는데 기여한다. 하지만 기후 변화 등 인위적인 요인에 의한 종 소실과 종 조성 변화는 산림 생물다양성 및 생태계 기능에 부정적인 영향을 미칠 것으로 예상되고 있다. 따라서 산림 초본 군집 생물다양성의 시간적 변화 양상과 원인을 밝히고, 생물다양성과 생태계 기능 간 관계를 파악하는 것은 변화하는 시대에 산림 초본 군집의 생물다양성 관리 방안을 수립하고, 산림 생태계 기능을 증진하는데 도움을 줄 수 있다. 본 연구는 2012년부터 2019년까지 냉온대 북부 가리왕산 지역 낙엽활엽수림 다년생 초본 군집을 대상으로 생물다양성의 시간적 변화 양상을 확인하고, 생물다양성과 생태계 기능의 안정성 간 관계를 구명하며, 군집 형성 기작을 파악하기 위해 수행되었다.

첫번째 세부 연구는 산림 초본 군집 생물다양성의 시간적 변화 양상을 파악하고자 수행하였다. 종풍부도와 Shannon 지수를 이용하여 종다양성을 산출하고 계절별 선형혼합모형을 이용하여 2012 - 2019년 8년 간 연도에 따른 종다양성 변화 경향을 분석하였다. 연도, 계절, 조사지 간 종 조성 변화는 Bray-Curtis 비유사도로 구하고 비모수적 분산 분석(PERMANOVA)과 다차원척도법(NMDS)을 이용하여 그룹 간 비교를 수행하였다. 연속하는 두 계절 사이의 종 조성 변화는 시간적 베타 다양성으로 산출하여 환경 요인과의 상관 분석을 실시하였다. 연구 대상지에는 총 91종의 초본 식물이 출현하였으며, 봄철(4월) 77종, 초여름철(6월) 89종,

여름철(8월) 78종, 가을철(10월) 73종이 확인되었다. 종풍부도와 Shannon 지수는 지난 8년 간 봄철과 초여름철 초본 군집에서 유의하게 증가한 반면($p < 0.05$), 연도 간 종 조성 변화는 봄철 초본 군집에서만 유의한 차이를 보였다($p < 0.05$). 한편, 봄철과 초여름철 초본 군집 간 시간적 베타 다양성은 최근 들어 유의하게 줄어들어 봄철 초본 군집과 초여름철 초본 군집의 종 조성이 서로 비슷해지는 양상을 보였다($p < 0.05$). 두 계절 간 종 조성의 유사성 증가는 봄철 기온(3-4월)의 상승과 관련이 있었다.

두번째 세부 연구는 산림 초본 군집의 생물다양성과 생태계 기능의 안정성 간 관계를 구명하고자 수행하였다. 생물다양성 지수는 종다양성, 기능 다양성, 계통 다양성으로 구하였다. 기능 다양성은 엽면적비, 엽건물량, 엽면적, 최고 초고를 이용하여 산출하였으며, 계통 다양성은 출현한 91종의 계통수를 이용하여 구하였다. 지상부 바이오매스는 잎 바이오매스와의 회귀식을 이용하여 종마다 추정하였으며, 지상부 바이오매스의 시간적 변이 정도를 나타내는 안정성과 군집 대비 개체군 간 지상부 바이오매스 변동 양상을 비교한 동시성은 추정된 지상부 바이오매스를 이용하여 구하였다. 생물다양성 지수 중 안정성에 대한 최적 변수는 multi-model inference를 이용하여 선별하였으며, 계절별 구조 방정식 모델을 이용하여 변수 간 연계성을 나타내었다. 초여름과 여름, 가을철에는 생물다양성이 높을수록 초본 군집 지상부 바이오매스 생산의 안정성이 증가하였다. 봄철에는 출현하는 종들이 계통적으로 가까울수록 안정성이 증가하여 춘계 단명 식물의 역할이 중요한 것으로 나타났으며, 초여름철과 여름철에는 우점종의 엽건물량이 안정성 증진에 기여하였다. 마지막으로 동시성은 안정성에 일관된 음의 영향을 미쳐 환경 변동에 대한 종 특이

적 반응 및 종 간 경쟁이 산림 초본 군집의 생태계 기능 안정성 유지에 중요한 역할을 하는 것으로 나타났다.

세번째 세부 연구는 냉온대 북부 가리왕산 지역 다년생 초본 군집의 형성 기작을 구명하고 계절에 따른 군집 형성 기작의 차이를 파악하고자 수행하였다. 네트워크 분석에 앞서 종별 피도를 이용한 출현 네트워크와 기능 형질인 엽면적비, 엽물량, 엽면적, 최고 초고, 지하부 기관 형태를 이용한 기능 형질 네트워크를 계절별로 작성하였다. 네트워크 분석을 이용하여 네트워크 그룹 일치성과 네트워크 구조의 동류성을 산출하고 널(null) 모델을 이용해 유의성을 검증하였다. 산림 초본 군집의 군집 형성에는 계절에 따라 상이한 생태적 과정의 우세가 확인되었다. 봄철과 가을철에는 환경 요인의 변동에 따른 확률론적 과정이 우세한 반면, 여름철에는 광 경쟁에 의한 결정론적 과정이 우세하여 본 연구 대상지의 산림 초본 군집의 형성에는 계절에 따라 확률론적 과정과 결정론적 과정이 번갈아 가며 영향을 주는 것으로 나타났다.

봄철과 초여름철 산림 초본 군집의 생물다양성은 2012 - 2019년 간 연도에 따른 변화를 보였다. 더욱이 봄철 기온의 증가는 초본 군집이 보유한 계절별 종 조성 변화를 줄여 생태계 기능을 감소시킬 우려가 있었다. 따라서 봄철 초본 군집에 대한 보전 및 관리 방안을 마련할 필요가 있으며, 생물다양성 변화를 지속적으로 평가하기 위한 장기적인 모니터링이 요구된다. 한편 산림 초본 군집의 높은 생물다양성은 초본 군집의 생태계 기능을 안정되게 유지하는데 기여하였다. 이는 산림 초본 군집의 생물다양성 보전이 지속 가능한 산림 생태계 관리를 위한 중요한 관리 전략이 될 수 있음을 의미한다. 지속 가능한 생태계 기능 유지를 위해선 다양한 척도의 생물다양성을 통합적으로 관리해 줄 필요가 있다. 마지막

으로 산림 초본 군집의 생물다양성은 종 간 경쟁 및 환경 변동 등에 따라 계절별로 상이하게 형성되고 있다. 따라서 산림 초본 군집의 생물다양성 보전과 지속 가능한 산림 생태계 유지를 위해서는 군집 형성에 영향을 미치는 계절별 군집 형성 기작의 변화를 예측하고 대비할 수 있는 선제적인 관리 전략을 마련할 필요가 있다. 본 연구 결과들은 냉온대 북부 가리왕산 지역 초본 군집의 생물다양성 관리 방안을 수립하는데 도움을 줄 수 있을 것으로 기대된다.

주요어 : 종다양성, 기능 다양성, 계통 다양성, 생태계 기능, 동시성, 기능 형질, 네트워크 분석

학 번 : 2015 - 30379

목 차

제 1 장 서 론 1

1.1 연구 배경 1

1.2 연구 목적 5

제 2 장 이론적 배경 7

2.1 생물다양성 7

2.2 생물다양성의 시간적 변화 8

2.3 생물다양성과 생태계 기능 간 관계 10

2.4 생물다양성과 군집 형성 기작 13

제 3 장 산림 초본 군집 생물다양성의 시간적 변화 17

3.1 서론 17

3.2 재료 및 방법 20

3.2.1 연구 대상지 및 연구 설계 20

3.2.2 초본 군집 조사 24

3.2.3 환경 요인 조사 26

3.2.4 종다양성 지수의 경향 28

3.2.5 종 조성 변화 분석 28

3.2.6 종 조성의 계절 전환 분석 30

3.3 결과 31

3.3.1 환경 요인 변화 31

3.3.2 종 조성 현황 34

3.3.3 연도에 따른 종다양성의 경향 36

3.3.4 연도별, 계절별 종 조성 변화 39

3.3.5 계절별 종 조성의 연년 변화 42
3.3.6 종 조성의 계절 전환 46
3.4 고찰 50
3.4.1 산림 초본 군집의 종다양성 변화 50
3.4.2 산림 초본 군집의 종 조성 변화 52
3.4.3 계절 종 조성의 균질화 54

제 4 장 산림 초본 군집 생물다양성이 초본 군집의 지상부 바이오매스 생산의 안정성에 미치는 영향 57

4.1 서론 57
4.2 재료 및 방법 60
4.2.1 초본 군집 조사 60
4.2.2 기능 형질 측정 60
4.2.3 생물다양성 지수 산출 62
4.2.4 지상부 바이오매스 추정 65
4.2.5 안정성과 동시성 65
4.2.6 통계 분석 66
4.3 결과 73
4.3.1 생물다양성 지수와 안정성 간의 이변량 관계 73
4.3.2 생물다양성 지수 그룹별 최적 설명 변수 78
4.3.3 구조 방정식 모델의 안정성 경로 80
4.3.4 생물다양성 지수 별 상대 기여도 86
4.4 고찰 88
4.4.1 산림 초본 군집 생물다양성의 안정성 효과 88
4.4.2 산림 초본 군집의 계절별 안정성 경로 90
4.4.3 동시성이 안정성에 미치는 영향 92

제 5 장 네트워크 분석을 이용한 산림 초본 군집 생물다양성의 형성 기작 구명 95

5.1 서론 95

5.2 재료 및 방법 98

5.2.1 초본 군집 조사 98

5.2.2 기능 형질 조사 98

5.2.3 출현 네트워크 작성 99

5.2.4 기능 형질 네트워크 작성 99

5.2.5 네트워크 그룹 일치성 99

5.2.6 네트워크 동류성 101

5.3 결과 103

5.3.1 출현-기능 형질 네트워크 그룹 간 일치성 103

5.3.2 출현 네트워크의 기능 형질 동류성 105

5.4 고찰 107

5.4.1 계절별 군집 형성 기작 107

5.4.2 군집 형성 기작과 기능 형질 108

제 6 장 결 론 112

인용 문헌 115

부 록 143

Abstract 160

List of Tables

Table 3.1. Description of study sites in the Mt. Gariwang area 23

Table 3.2. Day of year (DOY) of each survey event 25

Table 3.3. Nested PERMANOVA results for variances of the perennial herbaceous plant community compositions among year, season and site groups 40

Table 3.4. Nested PERMANOVA results for variances of seasonal compositions of perennial herbaceous plant community 43

Table 4.1. Variance inflation factors (VIF) of the species, functional and phylogenetic diversity indices using for the multiple inference tests 70

Table 4.2. Variance inflation factors (VIF) of the selected variables for the seasonal structural equation models 71

Table 4.3. Results of the best model selection from multi-model inference test for the stability of seasonal above-ground biomass production in the perennial herbaceous plant community using species, functional and phylogenetic diversity indices 79

Table 5.1. Results of the assembly processes for the perennial herbacous plant community in each season 104

List of Figures

Figure 3.1. Location of study sites 22

Figure 3.2. Daily mean values of environmental variables at the study sites during the period of 2012-2019 32

Figure 3.3. Annual mean values of environmental variables at the study sites during the period of 2012-2019 33

Figure 3.4. Number of shared species between seasons in the perennial herbaceous plant community 35

Figure 3.5. Annual trends of species richness in each season during the period of 2012-2019 37

Figure 3.6. Annual trends of Shannon index in each season during the period of 2012-2019 38

Figure 3.7. NMDS ordination of the perennial herbaceous plant community compositions based on the relative coverage data according to season and site 41

Figure 3.8. Seasonal NMDS ordination of the perennial herbaceous plant community compositions based on the relative coverage by year 44

Figure 3.9. Seasonal NMDS ordination of the perennial herbaceous plant community composition based on annual average relative coverage data by year. 45

Figure 3.10. Temporal beta-diversity indices (TBI) between the two consecutive seasons in a given year and relative contributions of species loss and species gain for TBI..... 48

Figure 3.11. Spearman's rank correlation coefficients between spring - early summer mean temporal beta-diversity index (TBI) and monthly mean of environmental variables from January to June of current year..... 49

Figure 4.1. Conceptual model of piecewise SEM 72

Figure 4.2. Spring season (April) bivariate relationships between species, functional and phylogenetic diversity indices and the stability of above-ground biomass production in the perennial herbaceous plant community 74

Figure 4.3. Early summer season (June) bivariate relationships between species, functional and phylogenetic diversity indices and the stability of above-ground biomass production in the perennial herbaceous plant community 75

Figure 4.4. Summer season (August) bivariate relationships between species, functional and phylogenetic diversity indices and the stability of community above-ground biomass production in the perennial herbaceous plant community 76

Figure 4.5. Fall season (October) bivariate relationships between species, functional and phylogenetic diversity indices and the stability of above-ground biomass production in the perennial herbaceous plant community 77

Figure 4.6. Result of the piecewise SEM representing the direct and indirect effects of diversity indices, above-ground biomass and synchrony on the stability of above-ground biomass production in the perennial herbaceous plant community in spring season (April) 82

Figure 4.7. Result of the piecewise SEM representing the direct and indirect effects of diversity indices, above-ground biomass and synchrony on the stability of above-ground biomass production in the perennial herbaceous plant community in early summer season (June) 83

Figure 4.8. Result of the piecewise SEM representing the direct and indirect effects of diversity indices, above-ground biomass and synchrony on the stability of above-ground biomass production in the perennial herbaceous plant community in summer season (August) 84

Figure 4.9. Result of the piecewise SEM representing the direct and indirect effects of diversity indices, above-ground biomass and synchrony on the stability of above-ground biomass production in the perennial herbaceous plant community in fall season (October) 85

Figure 4.10. Standardized effect size of diversity indices, above-ground biomass and synchrony on the stability of above-ground biomass production in the perennial herbaceous plant community 87

Figure 5.1. Assortativity coefficients according to functional trait and season . 106

약어 정리표

Abbreviation	Definition
AIC	Akaike information criterion
AICc	Akaike information criterion with sample size correction
CWM	Community-weighted mean
β_{st}	Standardized path coefficient
DBH	Diameter at breast height of 1.3 m above the ground
df	Degree of freedom
EBV	Essential biodiversity variables
FDis	Functional dispersion
FDiv	Functional divergence
FEve	Functional evenness
FRic	Functional richness
GDD	Growing degree days above 5°C base
Hmax	Maximum height
LA	Leaf area
LDMC	Leaf dry matter content
NMDS	Non-metric multidimensional scaling
P	Precipitation
PAR	Photosynthetically activation radiation
PERMANOVA	Permutational multivariate analyses of variance
PSC	Phylogenetic species clustering
PSE	Phylogenetic species evenness
PSR	Phylogenetic species richness
PSV	Phylogenetic species variability
RH	Relative humidity
R^2_c	Conditional R^2

Abbreviation	Definition
R^2_m	Marginal R^2
SEM	Structural equation model
SLA	Specific leaf area
SS	Sum of squares
SWC	Soil water content
TBI	Temporal beta-diversity index
T_{max}	Maximum air temperature
T_{mean}	Mean air temperature
T_{min}	Minimum air temperature
T_{soil}	Mean soil temperature
VIF	Variance inflation factor

제 1 장 서 론

1.1 연구 배경

산림 생태계는 오랜 시간 기후 조절, 탄소 흡수, 목재 생산과 같은 생태계 서비스를 인류에게 제공해왔으며, 산림 생물다양성은 이러한 생태계 서비스를 제공하는 밑바탕이라 할 수 있다(Gamfeldt et al., 2013; Brockerhoff et al., 2017). 일반적으로 높은 생물다양성은 생태계 기능을 증진시키며 안정된 생태계 서비스를 제공한다(McCann, 2000; Hector and Bagchi, 2007). 그러나 기후 변화와 서식지 파괴로 인한 생물다양성 감소가 문제가 되면서(Fahrig, 2003; Vellend et al., 2017), 생태계 기능과 서비스를 지속 가능하게 유지하기 위한 산림 생물다양성 관리의 필요가 늘고 있다(Führer, 2000; Brockerhoff et al., 2017). 하지만 대부분의 산림 생태계 관리 전략이 생산성이 높은 목본 군집만을 대상으로 하고 있어(Pawson et al., 2013; Duveneck and Scheller, 2015), 다양한 생물 군집을 포함한 통합적 산림 생태계 관리 전략이 요구되고 있다(Raabe et al., 2010).

산림 식물 종다양성은 대부분 초본 군집에 의해 유지된다고 할 수 있다(Gilliam, 2007). 국내에서 확인된 관속 식물(이하 식물)은 총 4,300 여종으로 이 중 목본 식물은 660 여종이다(장진성 등, 2011; 국립수목원, 2017). 목본 식물을 제외한 나머지 초본 식물은 총 3,640 여종으로, 국내 식물 종의 대부분이 초본 식물(약 85%)임을 알 수 있다. 초본 식물의 높은 구성 비율은 산림 생태계에서도 확인된다. 몇몇 국내 산림 지역에서 수행한 연구들은 발견된 식물 중 초본 식물의 비율이 60 - 70% 정도임을 보고하였다(이창배 등, 2014; 안지홍 등, 2019). 식물 종다양성이 높다고 알

려진 광릉숲에서는 이보다 더 높은 수치를 보이는데, 광릉숲에서 확인된 식물의 82.5%가 초본 식물인 것으로 나타났다(국립수목원, 2020). 이는 북미 산림 지역에서 확인된 초본 식물의 평균 비율(80%)과 유사한 수치이다(Gilliam, 2007).

산림 초본 군집은 높은 종다양성을 바탕으로 양분 순환, 수분, 초식, 천이와 같은 생태적 과정에 관여하며, 여러 생태계 기능과 서비스에 직·간접적으로 영향을 미친다(Price et al., 2005; Gilliam, 2014). 대표적으로 춘계 단명 초본에 의한 봄철 양분 용탈 방지(vernal dam) 현상은 산림 생태계 내 질소와 인 순환에 있어 봄철 초본 군집의 중요성을 보여준다(Muller and Bormann, 1976; Tessier and Raynal, 2003). 한편, 산림 초본 군집은 목본 치수와의 자원 경쟁을 통해 산림 생태계의 구조에 영향을 미친다(Gilliam, 2014; Elliott et al., 2015). 초본 군집의 피도 증가는 목본 치수의 고사 및 생장 저하의 원인이 되는데(Facelli et al., 1991; Rey et al., 2003), 이는 산림 천이의 지연으로 이어져, 결국 목재 생산과 같은 주요 산림 생태계 서비스에 영향을 미치게 된다(Maguire and Forman, 1983; George and Bazzaz, 1999). 하지만 이러한 생태적 중요성에도 불구하고 산림 초본 군집은 목본 군집에 비해 상대적으로 적은 관심을 받고 있다(Gilliam, 2014).

최근 기후 변화는 산림 식물 군집의 생물다양성에 직·간접적인 영향을 미치고 있다(Hughes, 2000; Hansen et al., 2001). 기온 상승으로 인해 식물 종들의 분포지가 높은 고도 혹은 고위도 지역으로 이동하는 가운데(Kelly and Goulden, 2008; Chen et al., 2011) 유럽 지역 산림 초본들의 경우, 미래 적합 서식지가 고위도 지역으로 북상할 것으로 예측된 바 있다(Skov and Svenning, 2004). 기후 변화는 식물 종의 절멸 위험을 증가시키는데, 고도가 높은 지역에서는 실제 초본 종의 절멸이 나타나고 있어 지역적 생물

다양성 감소가 우려되는 상황이다(Urban, 2015; Panetta et al., 2018). 초본 식물에 미치는 기후 변화의 영향은 생물 계절 변화에서도 확인할 수 있다(Ge et al., 2015). 캐나다 동부 활엽수림에서는 지난 100년간 산림 초본의 봄철 개화 시기가 최대 6일 가량 앞당겨졌으며(Houle, 2007), 이와 유사하게 북미 중북부 지역 초본의 개화 시기도 봄철 온도가 상승할수록 빨라지는 경향을 보였다(Calinger et al., 2013). 국내에서도 봄철 기온의 증가와 함께 지난 10년 간 산림 초본 식물들의 개화 및 개엽 시기가 앞당겨지고 있음이 확인된 바 있다(국립수목원, 2019). 이러한 생물 계절의 변화는 개체군의 동태와 관련된 생장과 생식에 직접적인 영향을 미칠 뿐 아니라(Kim et al., 2015; Nam and Kim, 2020) 군집 내 종 간 상호 작용의 변화를 유발한다(Yang and Rudolf, 2010). 지역 수준의 생물다양성이 종 간 상호 작용의 영향을 크게 받는다는 사실을 볼 때(Vellend et al., 2017) 상호 작용의 변화는 결국 종의 공존을 어렵게 만들어 생물다양성의 변화를 일으킬 가능성이 높다(Rudolf, 2019).

지속 가능한 산림 생태계 기능과 서비스를 위한 생태계 관리 전략이 요구되는 가운데 산림 초본 군집은 종다양성이 높아 산림 생물다양성 관리에 있어 중요성이 크다고 할 수 있다. 하지만 기후 변화를 비롯한 인위적 요인들에 의해 유발되는 산림 초본 군집의 생물다양성 변화는 초본 군집이 담당하는 생태계 기능을 저해하고 나아가 지속 가능한 생태계 서비스의 공급을 어렵게 만들 가능성이 높다(Dovčiak and Halpern, 2010; Gallagher et al., 2013; Fei et al., 2018). 따라서 산림 초본 군집의 생물다양성 변화 양상을 평가하고, 이러한 변화가 생태계 기능에 어떠한 영향을 미칠 것인지 예측하는 것은 지속 가능한 산림 생태계 관리 전략을 마련하

는데 도움을 줄 수 있을 것이다(Hooper et al., 2005; Tilman et al., 2014; Brockerhoff et al., 2017).

국내 산림 초본 군집의 생물다양성을 대상으로 한 연구에서는 미세 환경 조건(이규송과 조도순, 2000b), 지형 인자(Han et al., 2011), 해발고도(조현제와 이창배, 2011; 이창배 등, 2014; 안지홍 등, 2019), 타 생물 군집(문형태 등, 1996), 산림 작업(Ming 등, 2013; 김준수 등, 2017; 김민수 등, 2020), 상층 수목(조용찬 등, 2011; 천광일 등, 2014), 천이 단계(전상근과 정현배, 1971; 배관호 등, 2014; 오정학 등, 2020) 등이 생물다양성 분포와 변화에 영향을 미치고 있음을 보고한 바 있다. 특히 지역 수준의 식물상과 식생을 보고한 선행 연구들은 국내 산림 초본 군집이 보유한 생물다양성의 현황과 분포 양상을 파악하는데 많은 기여를 하고 있다(백원기 등, 1998; 지성진 등, 2011; 선은미 등, 2017).

하지만 국내 산림 초본 군집에 대한 연구는 대부분 단기적 또는 일회성 조사에 머물러 동일 장소에서 나타나는 생물다양성의 장기적 변화(천광일 등, 2014; 오정학 등, 2020) 그리고 계절적 변화(이규송과 조도순, 2000b; 이상훈 등, 2011)를 확인하기가 어려울 뿐 아니라 종다양성에 한정된 논의가 이루어져 생물다양성의 다양한 측면(예, 기능 다양성, 계통다양성)을 고려하지 못하고 있다(Chun and Lee, 2019). 무엇보다도 국내 산림 초본 군집의 생물다양성이 군집의 생태계 기능과 어떻게 연관되어 있는지는 잘 알려져 있지 않기 때문에(문형태와 정연숙, 1997) 국내 산림 생태계 관리에 있어 산림 초본 군집 생물다양성 보전의 실효성에 의문이 제기될 수밖에 없는 상황이다.

1.2 연구 목적

본 연구는 국내 산림 초본 군집의 생물다양성에 대한 이해를 높이고 산림 초본 군집의 생물다양성 보전 및 관리를 위한 근거 자료를 마련하기 위해, 산림 초본 군집 생물다양성의 1) 시간적 변화 양상을 파악하고, 2) 생태계 기능과의 관계를 구명하며, 3) 산림 초본 군집의 형성 기작을 밝히고자 하였다. 이를 위해 냉온대 북부 가리왕산 지역에서 낙엽활엽수림 내 다년생 초본 군집을 대상으로 다음의 세 가지 연구 목표를 달성하고자 하였다.

첫번째 연구 목표는 산림 초본 군집의 생물다양성이 연도, 계절에 따른 특정한 경향을 보이는지 분석하였다. 세부적으로는 냉온대 북부 가리왕산 지역 내 다년생 초본 군집에서 종풍부도와 Shannon 지수 그리고 종조성 변화의 시간에 따른 경향을 파악하고 환경 요인, 특히 기상 요인의 영향을 구명하였다.

두번째 연구 목표는 주요 산림 생태계 기능 중 하나인 지상부 바이오매스 생산의 안정성(stability)을 바탕으로 산림 초본 군집의 생물다양성과 생태계 기능의 안정성 간 관계를 구명하고자 하였다. 세부적으로는 냉온대 북부 가리왕산 지역 내 다년생 산림 초본 군집의 생물다양성이 군집의 안정성을 증진하는지 검증하고, 계절에 따른 생물다양성의 안정성 효과를 비교하였다.

세번째 연구 목표는 냉온대 북부 가리왕산 지역 내 다년생 초본 군집의 생물다양성을 좌우하는 군집 형성 기작(community assembly process)을 구명하고자 하였다. 세부적으로는 산림 초본 군집의 형성에 결정론적 과

정과 확률론적 과정 중 어느 과정이 더 우세하게 작용하는지 검증하고, 계절에 따라 생태적 과정의 상대적 우세가 변하는지 비교하였다.

제 2 장 이론적 배경

2.1 생물다양성

전통적 군집생태학에서의 다양성(diversity)은 정의된 시공간 상 균질한 서식지 내 종풍부도(species richness) 혹은 수도(abundance)를 의미하며, 공간적 계층성(예, 알파 다양성, 베타 다양성, 감마 다양성)을 갖는다(Whittaker, 1960, 1972). 흔히 종다양성(species diversity)이라 불리는 이 다양성은 종풍부도와 수도의 균등한 정도를 포함하며(Shannon, 1948; Simpson, 1949) 오랜 기간 생태계 내 다양성을 대변하는 개념으로 사용되어 왔다. 하지만 기후 변화, 서식지 파괴, 침입종 등에 의한 종의 절멸이 문제시되면서(Fahrig et al., 2003; Didham et al., 2005; Vellend et al., 2017), 단순한 종의 수를 넘어 생태계 내 개별 종이 수행하는 기능과 역할을 대변할 수 있는 포괄적 개념의 다양성이 필요해졌다(Glowka et al., 1994).

생물다양성(Biodiversity)은 생물적 위계에 존재하는 모든 변이를 총칭하는 개념으로 주로 유전 다양성, 종다양성, 생태계 다양성의 수준에서 논의되고 있지만(Glowka et al., 1994; Gaston, 2000), 생물다양성의 계층적 수준은 유전자, 개체, 개체군, 군집, 생태계를 아우르며 때론 생태적 과정(ecological process)을 포함하기도 한다(Noss, 1990; DeLong, 1996; Schulze et al., 2019). 생물다양성의 시공간적 분포 양상을 평가하기 위해 다양한 척도들이 제안된 바 있으며(Humphries et al., 1995; Schweiger et al., 2008) 최근 생물 군집을 대상으로 한 연구에서는 종다양성 이외에 기능 다양성(functional diversity) 및 계통 다양성(phylogenetic diversity) 척도를 이용하여 생물다양성 평가와 함께 생태적 질문에 대한 풀이를 시도하고 있다(Flynn et al., 2011; Purschke et al., 2013).

기능 다양성은 각 종이 보유한 형태적, 생리적 특징인 기능 형질의 변이로 측정되며, 종의 생태적 역할과 생리생태적 전략을 대변하는 척도로 사용된다(Grime, 1979; Pérez-Harguindeguy et al., 2013). 따라서 기능 형질을 바탕으로 한 기능 다양성은 각 종들이 기여하는 생태계 기능과도 긴밀히 연관된다(Díaz and Cabido, 2001). 한편, 계통 다양성은 개별 종에 보존된 진화사적 흐름에 관심을 둔 척도로 계통적 유연관계를 이용하여 산출된다(Faith, 1992; Schweiger et al., 2008; Swenson, 2014). 각 종들은 공통 조상으로부터 분리된 시간이 짧을수록 계통적 유연관계가 가까울 뿐 아니라 기능적 또는 생태적 유사성이 높다고 할 수 있다(Webb, 2000; Burns and Strauss, 2011). 또한 공통 조상을 공유하는 종들은 비슷한 기능 형질을 보유할 가능성이 높기 때문에 계통 다양성 척도는 기능 다양성의 의미를 일부 내포한다고 할 수 있다(Mazel et al., 2018). 이들 척도는 종다양성만으로는 확인되지 않는 종들의 생태적 기능과 역할에 관한 정보를 제공하며 생물다양성 보전과 생태계 관리를 위한 의사결정에 널리 사용되고 있다(Ouchi-Melo et al., 2018).

2.2 생물다양성의 시간적 변화

생물다양성의 보전과 지속가능한 이용을 위해서는 보전이 시급하거나 잠재적 이용 가치가 높은 생물다양성의 구성 요소에 대한 모니터링이 필수적이다(Glowka et al., 1994). 모니터링을 통한 생물다양성 평가와 검증은 보전 및 관리를 위한 의사결정을 뒷받침할 뿐 아니라 생물다양성의 시공간적 변화 원인을 파악하는데 도움을 줄 수 있다(IPBES, 2019). 생물다양성의 시간적 변화를 모니터링하기 위해 Essential Biodiversity Variables (EBV) 체계가 제안된 바 있으며(Pereira et al., 2013; Proença et al., 2017), EBV는 일관된 조사와 자료 공유를 목적으로 선정된 일련의 생물다양성 척도

들을 의미한다(Pereira et al., 2013). EBV는 다양한 생물적 위계에서 생물다양성의 변화를 측정하고 평가할 수 있도록 선정되었으며, 유전형, 종다양성, 개체군의 수도와 분포, 군집 조성, 생물 계절 등이 생물다양성 변화 모니터링의 척도로 사용되고 있다(Pereira et al., 2013; IPBES, 2019).

시간에 따라 가장 눈에 띄는 생물다양성의 변화는 종풍부도와 수도, 즉 종다양성의 급격한 감소라 할 수 있으며(IPBES, 2019; WWF, 2020) 과도한 채취, 기후 변화, 서식지 파괴 등은 생물다양성 감소에 직접적인 원인이 되고 있다(Thomas et al., 2004; Morris, 2010). 특히 기후 변화는 개별 종의 멸종을 재촉하고 있는데(Urban, 2015), 현시대에 나타나는 종의 멸종 속도는 자연적인 속도와 비교할 때 매우 높은 수준이라 할 수 있다(Ceballos et al., 2015). Díaz et al. (2019)에 따르면 육상 생태계 내 식물 및 동물 종의 25% 정도가 멸종 위기에 처해있으며, 생물 군집 내 수도는 평균적으로 23%가 줄어드는 등 생물다양성의 감소 경향이 뚜렷하게 나타나고 있다.

전지구적 수준(global-level)의 생물다양성 감소 경향을 보고한 연구들과는 달리 일부 메타 연구에서는 멸종과 분화가 동시에 증가하면서 전지구적 종풍부도의 감소가 확인되지 않는다고 보고하고 있어 생물다양성 평가와 보전 전략 수립을 어렵게 하고 있다(Vellend et al., 2017; Crossley et al., 2020). 또한 전지구적 수준의 감소 경향과 달리 지역 수준(local-level)에서는 특정한 변화가 나타나지 않거나 오히려 증가하는 등 공간적 규모에 따라 종풍부도와 수도의 시간적 경향이 상이하게 나타나고 있다(Sax and Gaines, 2003; Thomas, 2013; Suggitt et al., 2019). 지역 수준의 종풍부도 변화는 종간 상호작용과 지역 환경 조건에 민감하게 반응하는데(Dornelas et al., 2014), Vellend et al. (2013)에 의하면 교란 후 천이는 종풍부도를 증가시

킨 반면, 침입종은 종풍부도를 감소시키는 것으로 나타나 지역 수준 생물다양성 변화의 원인 구명을 위해서는 해당 지역의 생물다양성 평가가 무엇보다 중요한 것으로 나타났다.

종다양성 위주의 모니터링이 생물다양성의 시간적 변화를 온전히 대변하지 못할 수 있다는 우려가 커지면서(Hillebrand et al., 2018) 포괄적인 생물다양성 평가를 위한 보완책으로 시간에 따른 종 조성 변화에 대한 관심이 높아지고 있다(IPBES, 2019). 생물 군집의 종 조성 변화는 주로 시공간상 종 조성의 유사성이 증가하는 양상으로 나타나고 있다(McKinney and Lockwood, 1999; IPBES, 2019). 생물적 균질화(biotic homogenization)로 알려진 종 조성 유사성의 증가는 기후 변화 혹은 인간 활동에 의해 군집 내 특이종이 감소하고 일반종 또는 침입종의 증가하면서 군집들의 종 조성이 시간에 따라 유사해지는 현상을 말한다(McKinney and Lockwood, 1999; Smart et al., 2006; Naaf and Wulf, 2010; Bühler and Roth, 2011). 생물 군집 종 조성의 균질화 경향은 식물, 조류, 어류 등 대부분의 생물 군집에서 확인되고 있다(Baiser et al., 2012; IPBES, 2019). 한편, 균질화가 일어나게 되면 개별 군집의 종 조성은 시간이 흐를수록 점차 이질적으로 변해가는데(Dornelas et al., 2014; Lindholm et al., 2021), 이러한 종 조성 변화는 인간 활동에 의해 새로이 형성된 생물적 또는 비생물적 요인들의 조합인 novel ecosystem의 전형적인 특성으로 인식되고 있다(Morse et al., 2014).

2.3 생물다양성과 생태계 기능 간 관계

지속 가능한 생태계 기능과 서비스를 공급하기 위한 생태계 관리가 중요해지면서 생물다양성과 생태계 기능 간 관계(biodiversity-ecosystem

functioning)에 대한 관심이 높아지고 있다(Chapin et al., 1996; Hector and Bagchi, 2007; Tilman et al., 2014). 생태계 기능은 생명체가 생태계 내 생물적 그리고 비생물적 요인과 맺는 생태적 과정 또는 그 산물을 의미하며, 인간에게 직접적인 효용을 주는 생태계 서비스는 이러한 생태계 기능의 결과이다(Cardinale et al., 2012). 높은 생물다양성은 여러 생태계 기능들을 동시에 증진하는 것으로 알려져 있으나(Balvanera et al., 2006; Hector and Bagchi, 2007), 생물다양성과 생태계 기능 간 관계는 주로 생산성(productivity)과 안정성(stability)를 대상으로 연구되고 있다(Johnson et al., 1996; Cardinale et al., 2012, 2013; Loreau and de Mazancourt, 2013).

생산성은 식물 군집의 에너지 동화 과정을 측정하는 척도로 식물 군집의 생태계 기능을 대변하는 중요 지표로 인식된다(Johnson et al., 1996; Tilman et al., 1996). 일반적으로 생물다양성이 증가할수록 생산성은 높아지는데(Duffy et al., 2017), 생물다양성이 생산성을 높이는 기작으로 지위 상보 효과(niche complementarity effect)와 선택 효과(selection effect 또는 sampling effect)가 널리 알려져 있다(Fargione et al., 2007). 지위 상보 효과는 지위(niche)의 분리와 촉진 작용(facilitation)에 의해 종 간 경쟁이 줄어들면서 한정된 자원을 효율적으로 이용하여 생산성이 높아지는 효과를 뜻한다(van Ruijven and Berendse, 2005). 반면, 선택 효과는 생물다양성이 높아질수록 생산성이 높은 종들을 포함할 가능성이 많아져 이들에 의해 군집 전체의 생산성이 향상되는 효과를 뜻한다(Aarssen, 1997; Loreau and Hector, 2001).

생물다양성과 생산성에 대한 논의는 전통적으로 초지 생태계를 바탕으로 발전하였으나(Tilman et al., 1996; Zhu et al., 2016) 최근 산림 생태계에서도 생물다양성과 생산성 간 관계를 구명하고자 하는 시도들이 늘고 있

다(Ammer, 2019). 목본 군집을 대상으로 한 이들 연구에 의하면 생물다양성이 높아질수록 군집의 생산성이 증가하며, 생산성은 일정 수준에 도달한 뒤 수렴하는 양상을 띄는 것으로 알려져 있다(Liang et al., 2016; Schnabel et al., 2019). 국내에서도 산림 목본 군집의 생산성에 미치는 생물다양성의 선택 효과가 확인된 바 있으나 산림 초본 군집을 대상으로 한 연구는 부족한 편이다(Chun et al., 2020).

안정성은 생태계 기능이 얼마나 일정하게 유지되는지 또는 원 상태로 되돌아올 수 있는지에 대한 능력을 의미한다(Grimm and Wissel, 1997; McCann, 2000). 안정성은 크게 동태적 안정성(dynamics stability)과 회복탄력성 및 저항성 안정성(resilience and resistance stability)으로 구분되는데 생태계에 대한 평형 또는 비평형(equilibrium - nonequilibrium dynamics) 가정에 따라 다시 여러 정의로 세분화된다(McCann, 2000). 안정성에 대한 보다 일반적인 정의는 Grimm and Wissel (1997)에서 확인할 수 있는데, 이들은 안정성에 대한 163개의 다양한 정의를 '교란 이후 평형 상태로 되돌아오는 정도(회복탄력성)', '교란에 저항하는 정도(저항성)' 등 6개 그룹으로 구분한 바 있다. 하지만 안정성에 대한 다양한 정의는 일반화된 생물다양성 효과를 확인하기 어렵게 만들기 때문에 연구 수행에 있어 안정성에 대한 명확한 정의가 요구된다(Johnson et al., 1996; Ives and Carpenter, 2007). 식물 군집의 생물다양성과 생태계 기능 간 관계 연구에서는 주로 생산성(예, 지상부 바이오매스의 생산) 혹은 수도의 시간적 변이로 추정이 가능한 variability가 안정성의 척도로 활용되고 있다(Tilman, 1999; Craven et al., 2018; Valencia et al., 2020).

생물다양성과 군집의 안정성 간 관계에 대한 고민은 MacArthur (1955)의 다양성-안정성 가설에서 처음 확인할 수 있는데, 그는 먹이사슬에 참

여하는 종들이 늘어날수록 에너지 흐름의 대체 경로가 많아져 각 개체군의 수도가 안정되게 유지된다고 보았다. 이후 다양성-안정성 가설에 대한 여러 실증적 연구들은 종다양성이 높을수록 군집의 안정성이 증가한다는 사실을 입증하였다(McNaughton, 1968; Hurd et al., 1971; Tilman and Downing, 1994). 이와 함께 생물다양성의 안정화 효과에 대한 여러 가설들이(예, portfolio effect, compensatory dynamics, insurance hypothesis) 제안되었으나 아직 명확한 이론의 정립은 이뤄지지 않은 상황이다(Doak et al., 1998; Yachi and Loreau, 1999; Gonzalez and Loreau, 2009; Loreau and de Mazancourt, 2013). 최근 들어 종다양성 뿐 만 아니라 기능 다양성 및 계통 다양성을 통해 생물다양성이 생태계 기능의 안정성을 증진하는 기작에 대한 연구가 활발히 수행되고 있지만(Hallett et al., 2014; Dolezal et al., 2020; Valencia et al., 2020) 국내 산림 초본 군집의 생물다양성과 안정성 간 관계에 대해선 알려진 바 없다.

2.4 생물다양성과 군집 형성 기작

일반적으로 생물 군집의 형성에는 결정론적 과정(deterministic process)과 확률론적 과정(stochastic process)이 관여하는 것으로 알려져 있다(Chase and Myers, 2011). 먼저, 결정론적 과정에 의하면 군집 내 종의 출현은 종 간 상호 작용 또는 환경 여과 효과(environmental filtering)의 결과이며, 군집 내 공존하는 종들은 주어진 생물적 또는 비생물적 조건에 적응한 종들로 제한된다(Diamond, 1975; Sommer et al., 2014). 특히 종 간 상호작용 중 경쟁에 대한 해석에 있어 결정론적 관점은 군집 내 종들이 지위의 분리(niche differentiation)를 통해 공존한다는 전통적 지위 이론(niche theory)을 바탕으로 한다(Hutchinson, 1959; Connell, 1978). 지위 이론에 따르면 같은 자원을 필요로 하는 종들은 경쟁 배제로 인해 공존할 수 없기

때문에 종들은 지위를 나눠 공존하게 된다(Chesson, 2000). 경쟁의 결과와는 반대로 기후 조건 및 토양 비옥도와 같은 환경 여과 효과를 거친 종들은 기능 형질 또는 생활사가 유사한 종끼리 공존하며(Díaz et al., 1998; Grime, 2006), 환경 스트레스에 대해 비슷한 내성을 가진 종들만 남아 군집을 형성하게 된다(Kraft et al., 2015).

반면, 군집이 확률론적 과정을 따르게 되면 군집 내 종의 공존은 산포 능력, 종 풀(species pool), 생태적 부동 등 임의의 사건에 의해 유발된다(Mi et al., 2016; Gilbert and Levine, 2017). 이는 중립 이론(neutral theory)과 일치하는 견해로, 종들은 기능적 동질성을 바탕으로 우연한 기회에 의해 공존한다고 할 수 있다(Hubbell, 2005). 지위 이론과 중립 이론에 근거한 군집 형성 기작들은 오랜 기간 논쟁의 대상이 되어 왔으며(Connor and Simberloff, 1979; Fox and Brown, 1993; Chase and Myers, 2011), 최근 연구에서는 결정론적 과정과 확률론적 과정이 시공간에 따라 상대적으로 군집 형성에 기여한다는 시각이 많은 지지를 얻고 있다(Farnon Ellwood et al., 2009; Pandit et al., 2009; Måren et al., 2018). 이러한 군집 형성 기작의 상대적 우세는 분류군, 토양의 생산성, 초식, 교란, 천이 단계에 따라 상이하게 나타난다(Chai et al., 2016; Swenson et al., 2012; Mi et al., 2016; Måren et al., 2018).

산림 초본 군집의 형성에는 교란, 천이 단계, 초식 등이 영향을 미친다(Nishizawa et al., 2016; Liu et al., 2018). 먼저 교란에 의한 숲틈의 형성은 확률론적 과정으로 초본 군집의 형성을 이끄는데 혼효림 내 숲틈에서 수행한 연구에서는 숲틈의 크기 및 형성 시점보다는 숲틈 주변의 종 풀(species pool)과 산포 능력이 초본 종의 출현을 결정한다고 하였다(Qin et al., 2011). 산불과 태풍 같은 대규모의 교란들도 초본 군집 형성에 직접적인 영향을 미치는 것으로 알려져 있다(Liu et al., 2018; Jung et al., 2021).

한편 초식은 초식 동물의 크기, 식생 천이 계열, 토양의 생산성에 따라 초본 군집 형성에 상이한 영향을 미친다(Hillebrand et al., 2007; Måren et al., 2018). 초식은 경쟁 배제를 지연시켜 확률론적 과정으로 종다양성을 높이는 역할을 하지만 과도한 초식은 특정 선호 식물의 감소를 일으켜 종다양성을 감소시킨다(Royo et al., 2010). 반대로 초식이 배제된 경우에는 기능 형질이 비슷한 특정 종들의 우점과 경쟁 배제로 인해 종다양성이 낮아진다(Nishizawa et al., 2016).

마지막으로 천이는 시간에 따른 군집 형성 기작의 상대적 우세 경향을 보여주는 대표적인 사례로 산림 식물 군집의 형성과 생물다양성 변화에 중요한 영향을 미친다(Mi et al., 2016). 일반적으로 천이 초기에는 산포 능력과 종 풀과 같은 확률론적 과정이나 환경 여과 효과가 중요하게 작용하는 반면(Liu et al., 2018; Chai et al., 2016), 천이 후기에는 경쟁이 증가하면서 지위의 분리를 통해 기능적 또는 계통적으로 분산된 종들만 남는 것으로 알려져 있다(Purschke et al., 2013; Chun and Lee 2019; Fang et al., 2019).

최근 국내에서도 식물 군집의 형성에 영향을 미치는 기작을 밝히는 연구가 활발히 진행되고 있다. Kim and Ohr (2020)는 극한 환경 하에 있는 염생 식물 군집에서 공간적인 규모에서 결정론적 과정과 확률론적 과정의 상대적 중요성을 확인한 바 있다. Chun and Lee (2019)는 기능 다양성과 계통 다양성의 시계열적 패턴을 통해 국내 산림 목본 군집의 천이에 있어 결정론적 과정이 중요하게 작용하고 있음을 밝히면서 입지 특이적인 생태적 과정(예, 교란)의 중요성을 강조하였다. 울릉도 알봉 분지에서 수행한 목본 군집(Cho et al., 2020)과 하층 군집(Jung et al., 2021) 연구에서는 교란의 영향이 극명하게 나타나는데, 물리적 교란은 결정론적 과정의 우세가 확률론적 과정의 우세로 전환되는데 지대한 영향을 미쳤다. 국내

식물 군집에는 지엽적 규모의 생태적 과정들이 시공간 상 상대적 우세를 바탕으로 군집의 형성에 관여하고 있다고 할 수 있다.

제 3 장 산림 초본 군집 생물다양성의 시간적 변화

3.1 서론

인간의 활동에 의해 유발되는 기후 변화, 서식지 파괴 등은 산림 생태계 내 생물다양성을 감소시키는 주 원인이 되고 있다(Thomas et al., 2004; Morris, 2010; Wiens, 2016). 생물다양성 보전이 생태계 관리에 있어 중요한 관리 전략 중 하나로 인식되는 가운데, 모니터링을 바탕으로 한 생물다양성 평가는 생물다양성의 시공간적 변화 경향을 파악하고 변화의 원인을 구명하는데 도움을 줄 수 있다(Pereira and Cooper, 2006; Schmeller, 2008). 따라서 생물다양성 보전 전략은 장기적인 모니터링을 바탕으로 수립될 필요가 있으며 이를 위해선 체계적인 계획의 수립과 함께 목적에 부합하는 생물다양성 척도의 선정이 무엇보다도 중요하다(Glowka et al., 1994; Proença et al., 2017).

전지구적 모니터링에 따르면, 육상 생태계 내 생물 군집의 생물다양성은 평균적으로 20% 정도 줄어들었으며, 종풍부도와 수도도 지속적으로 감소하고 있는 것으로 나타났다(IPBES, 2019; WWF, 2020). 하지만 메타 데이터를 이용한 일부 연구들은 생물 군집의 종풍부도와 수도에서 뚜렷한 감소 경향이 나타나지 않는다고 보고하여 생물다양성 변화의 경향이 일반적이지 않을 수 있음을 보였다(Vellend et al., 2017; Crossley et al., 2020). 더욱이 전지구적 수준의 감소 경향과는 달리 지역 수준(local-level)에서는 변화가 나타나지 않거나 오히려 증가하는 등 대상 공간의 규모에 따라 종풍부도의 시간적 경향이 상이하게 나타나면서 지역 생물다양성 평가와 관리에 어려움을 증가시키고 있다(Sax and Gaines, 2003; Thomas, 2013; Vellend et al., 2013; Pandolfi and Lovelock, 2014; Suggitt et al., 2019).

종풍부도와 같은 알파 다양성의 경향만으로는 생물다양성의 시간적 변화를 충분히 설명하지 못한다는 우려가 제기되면서 보완책으로 종 조성 변화에 대한 관심이 높아지고 있다(Caley et al., 2014; Dornelas et al., 2014; Hillebrand et al., 2018). 시간적 혹은 공간적 차이에 따른 베타 다양성으로 측정되는 종 조성 변화는 군집 내 종의 출현 여부 및 수도의 변화를 동시에 평가할 수 있다는 장점이 있다(Anderson et al., 2011; Socolar et al., 2016). 실례로 Dornelas et al. (2014)는 두 시점 사이의 종 조성 변화인 시간적 베타 다양성을 통해 생물 군집의 종 조성이 과거와 다른 이질적인 방향으로 변해가고 있음을 밝히고, 종 조성 변화가 종풍부도의 변화보다 더 극명하게 나타난다고 하였다.

생물적 균질화(biotic homogenization)는 종 조성 변화에서 확인되는 시간적 생물다양성 변화의 대표적인 사례로, 여러 공간에 있는 군집들 간 종 조성이 시간에 따라 서로 유사해지는 현상을 말한다(McKinney and Lockwood, 1999; IPBES, 2019). 이러한 종 조성의 유사성 증가는 주로 인간의 활동에 의해 나타나는데, 흔히 지역 특이적인 자생종은 줄어드는 반면 일반종 또는 침입종이 증가하는 양상을 보인다(McKinney and Lockwood, 1999; Smart et al., 2006). 인위적 요인 외 기온, 토양 산도와 같은 환경 조건의 변화도 일반종(common species)의 분포 범위를 확장시켜 군집 간 종 조성 차이를 줄이는 것으로 알려져 있다(Naaf and Wulf, 2010; Bühler and Roth, 2011; Davey et al., 2013; Heinrichs and Schmidt, 2017). IPBES (2019)는 인간의 활동으로 인해 생물 군집에서 종 조성의 균질화가 광범위하게 나타나고 있음을 알리며 생태계 서비스의 저해가 나타날 수 있음을 경고하였다. 균질화로 인해 군집들 간 종 조성이 비슷해지면 군집들이 가지는 기능적 변이가 줄어들게 되고(Smart et al., 2006; Villéger et al.,

2014; Saladin et al., 2020), 이는 결국 전반적인 생태계 기능의 감소로 이어질 가능성이 높아진다(van der Plas et al., 2016).

온대 지역 산림 초본 군집은 임내 환경 변화에 따라 계절별 독특한 종 조성을 갖는다(Rogers, 1982; Kim et al., 2015; Augspurger and Salk, 2017). 상층 수목 아래 발달하는 산림 초본 군집은 부족한 광 자원에 대한 요구도에 따라 시간적으로 지위를 분리하여 동일한 서식지를 공유하는 것으로 알려져 있다(Bratton, 1976; Carroll et al., 2011). 이러한 시간적 지위의 분리는 storage effect을 통해 종의 공존을 안정되게 유지시키며 시간적 규모에서 생물다양성을 높이는 역할을 하게 된다(Chesson, 2000; Kelly and Bowler, 2002). 또한 계절에 따른 종 조성 변화는 초본 군집의 계절 특이적 생태계 기능의 밑바탕이 되고 있다(Muller and Bormann, 1976; Blank et al., 1980; Tessier and Raynal, 2003). 하지만 기후 변화에 의한 초본 식물의 생물계절 변화는 계절에 따른 종 조성 변화에 부정적인 영향을 미칠 것으로 예상되고 있어(Murphy and McCarthy, 2014; Augspurger and Zaya, 2020) 장기적인 모니터링을 통한 생물다양성 평가가 필요한 상황이다.

본 연구는 냉온대 북부 낙엽활엽수림 내 다년생 초본 군집 생물다양성의 시간적 변화 양상을 파악하고, 변화의 원인을 구명하기 수행하였다. 이를 위해 종풍부도와 종 조성 변화를 바탕으로 연도와 계절에 따른 생물다양성 변화를 평가하고, 연도별, 계절별 변화에 미치는 환경 요인, 특히 기상 요인의 영향을 분석하였다. 또한 본 연구에서는 생물다양성 변화 양상에 대한 해석을 바탕으로 산림 초본 군집의 생물다양성의 보전을 위한 관리 방안을 제시하고자 하였다.

3.2 재료 및 방법

3.2.1 연구 대상지 및 연구 설계

본 연구는 강원도 평창군 진부면 장전리에 위치한 가리왕산(1,561 m) 지역 낙엽활엽수림(37°27-28'N, 128°31-32'E)에서 수행하였다(Figure 3.1). 이 지역은 낙엽활엽수림과 침활혼효림이 발달하는 냉온대 북부 식생대에 속한다(Yim and Kira, 1975; 김정언과 길봉섭, 2000). 연구 대상지와 가장 가까운 강원도 평창군 대화면(37.54548°N, 128.44108°E, 562 m)에서 지난 20년(2001 - 2020년) 동안 측정한 연평균 기온은 8.6℃로, 최한월인 1월과 최난월인 8월의 평균 기온은 각각 -6.7℃와 22.1℃이다. 같은 기간 측정된 연평균 강수량은 1,294 mm이다(기상청, 2021). 이 지역의 토양은 inceptisols에 속하며, 표토와 심토의 토성은 배수가 좋은 미사질양토이다(국립농업과학원, 2016).

연구 대상지의 식생은 고도에 따라 뚜렷이 구분된다. 해발고도 500 - 700 m의 저고도 지역에는 소나무(*Pinus densiflora* Siebold & Zucc.), 잣나무(*Pinus koraiensis* Siebold & Zucc.), 일본잎갈나무(*Larix kaempferi* (Lamb.) Carrière)의 침엽수 조림지가 조성되어 있다. 해발고도 700 m 이상에는 냉온대 낙엽활엽수림이 넓게 분포하며, 해발고도 1,000 m 이상에는 아고산대 침엽수림이 산재한다(동부지방산림청, 2009). 본 연구가 수행된 해발고도 1,000 m 부근 사면부에는 신갈나무(*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.), 고로쇠나무(*Acer pictum* subsp. *mono* (Maxim.) Ohashi), 물푸레나무(*Fraxinus rhynchophylla* Hance), 당단풍나무(*Acer pseudosieboldianum* (Pax) Kom.) 등 낙엽활엽수가 우점한다(동부지방산림청, 2009). 가리왕산 지역에서 확인된 관속 식물은 약 570 여 종으로(백원기 등, 1998; 변준기 등, 2013), 이 중

해발고도 1,000 m 연구 대상지 부근에는 약 140 여 종의 초본 식물이 자생하는 것으로 알려져 있다(김갑태, 2010).

2012년, 해발고도 900 - 1,200 m 부근 신갈나무와 고로쇠나무가 우점하는 사면부 낙엽활엽수림 4 곳을 조사지(site)로 선정하였다(Table 3.1). 선정된 조사지에는 내포 추출법(nested sampling design)을 이용하여 20 m × 20 m 크기의 방형구(plot)를 3개씩 설치한 다음 각 방형구 안에 1 m × 1 m 소방형구(subplot) 5 개를 각 모서리와 중앙에 하나씩 배치하였다. 총 60개의 소방형구를 설치하였으며, 이 중 소계곡부에 위치한 조사지 2 (site 2)의 소방형구 5개를 제외한 55개의 소방형구에서 조사된 초본 군집 자료를 분석에 사용하였다.

본 연구가 수행된 낙엽활엽수림에서는 지난 1997년과 2008년 두 차례 천연림 개량 사업을 실시한 바 있으며, 재적 기준으로 평균 26%와 23%의 상층 수목을 각각 벌채한 바 있다(산림청, 1998; 동부지방산림청, 2009). 마지막 간벌(2008년) 이후 해당 낙엽활엽수림은 산림유전자원보호구역으로 지정되었으며, 연구 기간인 2012 - 2019년에는 조사 활동을 제외한 인위적 교란은 확인되지 않았다. 다만, 야생동물의 섭식 활동과 풍도목에 의한 자연적 교란은 조사 기간 동안 적은 규모이지만 지속적으로 발생하였다.

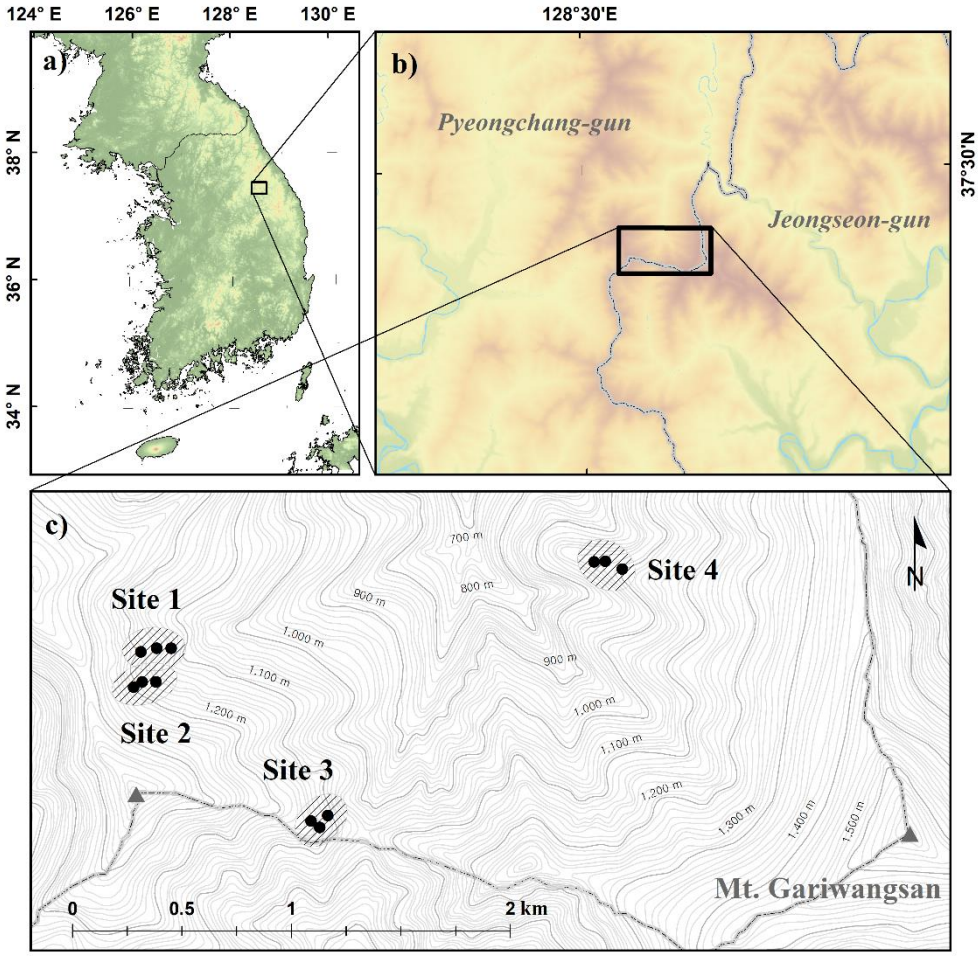

Figure 3.1. Location of study sites. a) Mt. Gariwang area in the Korean peninsula, b) study area in the Mt. Gariwang area, and c) locations of study sites in the Mt. Gariwang area. Black dots indicate survey plots in each study site.

Table 3.1. Description of study sites in the Mt. Gariwang area.

	Site 1	Site 2	Site 3	Site 4
Number				
Plot	3	3	3	3
Subplot	15	15	15	15
Topography				
Elevation (m)	1,165-1,203	1,178-1,211	1,124-1,158	968-997
Slope (%)	36-56	25-65	30-40	53-65
Aspect	ENE	NE	NE	NNE
Canopy layer				
Species richness (number of plant species with DBH ≥ 2.5 cm)	13	19	19	24
Basal area (m^2)	34.1 ± 4.6	25.8 ± 3.3	24.6 ± 8.1	24.9 ± 0.4
Mean DBH (cm)	15.0 ± 1.3	13.0 ± 3.8	17.3 ± 3.2	12.6 ± 1.0
Mean height (m)	10.1 ± 0.6	10.2 ± 2.0	10.3 ± 0.8	8.8 ±0.7

Abbreviation: DBH, diameter at breast height of 1.3 m above the ground

3.2.2 초본 군집 조사

2012년부터 2019년까지 매년 4회에 걸쳐 초본 군집 조사를 실시하였다. 초본 군집 조사는 생육 기간을 약 2개월 간격으로 나눠 봄철(4월), 초여름철(6월), 여름철(8월), 가을철(10월)에 실시하였다. 조사 일자(day of year, DOY)에 따른 초본 군집 종 조성의 차이를 줄이기 위해 매년 비슷한 일자에 조사를 수행하였다(Table 3.2). 봄철 조사는 DOY 116 - 125, 초여름철 조사는 DOY 148 - 156 (2014년 제외), 여름철 조사는 DOY 210 - 220 그리고 마지막 가을철 조사는 DOY 273 - 284에 각각 실시하였다. 단, 2014년 초여름철 조사는 7월 초(DOY 185)에 수행하였다.

매 조사 시기마다 소방형구 안에 출현하는 초본 종들의 피도(%)와 초고(cm)를 측정하였다. 초본 종별 피도는 개별 종의 총 엽면적이 소방형구 내 지표면을 피복하는 정도를 퍼센트(%) 단위로 측정하였다. 초고는 소방형구 내 종별 영양기관 혹은 생식기관의 높이를 3회 이상 측정하여 기록하였다. 일부 소방형구에 출현한 조릿대(*Sasa borealis* (Hack.) Makino)는 장진성 등(2011)의 견해를 따라 목본 식물로 간주하여 분석에서 제외하였다.

Table 3.2. Day of year (DOY) of each survey event.

Year	Spring		Early summer		Summer		Fall	
	Date	DOY	Date	DOY	Date	DOY	Date	DOY
2012	28 Apr	119	1 Jun	153	3 Aug	216	5 Oct	279
2013	27 Apr	117	1 Jun	152	4 Aug	216	3 Oct	276
2014	5 May	125	4 Jul	185	1 Aug	213	5 Oct	278
2015	26 Apr	116	5 Jun	156	29 Jul	210	11 Oct	284
2016	29 Apr	120	27 May	148	3 Aug	216	30 Sep	274
2017	30 Apr	120	2 Jun	153	29 Jul	210	30 Sep	273
2018	27 Apr	117	2 Jun	153	2 Aug	214	4 Oct	277
2019	27 Apr	117	30 May	151	8 Aug	220	9 Oct	282

3.2.3 환경 요인 조사

2012년부터 2019년까지 조사지 내 환경 요인에 대한 조사를 실시하였다. 조사지마다 한 곳의 방형구에 간이 기상측정 장비를 설치하고, 기온(air temperature, T), 상대 습도(relative humidity, RH), 광합성 유효 복사(photosynthetically activation radiation, PAR), 토양 온도(mean soil temperature, T_{soil}), 토양 수분 함량(soil water content, SWC)을 측정하였다. 조사지 네 곳에서 측정된 환경 요인들은 이상치를 제거한 뒤 일별, 계절별, 연도별 평균값을 구하였다. 계절별 평균값은 2 개월 단위로 구분하여 산출하였다.

기온(℃)과 상대 습도(%)는 지면으로부터 1.2 m 높이에 HOBO Pro v2 U23-001 로거(Onset Computer Corporation, MA, USA)를 설치하여 30분 간격으로 측정하였다. 광합성 유효 복사는 기온 측정 높이와 동일한 높이에 PAR 센서(S-LIA-M003, Onset Computer Corporation, MA, USA)를 설치하고 광양자속밀도(photon flux density, μmol/m^2/s)를 측정하였다. 광양자속밀도는 매 30분마다 측정하여 데이터 로거(HOBO H21-002, Onset Computer Corporation, MA, USA)에 기록하였다.

토양 온도(℃)와 토양 수분 함량(m^3/m^3)은 지표 아래 10 cm에 토양 온도 센서(S-TMB-002, Onset Computer Corporation, MA, USA)와 토양 수분 센서(S-SMC-M005, Onset Computer Corporation, MA, USA)를 각각 매설한 뒤 30분 간격으로 측정하여 데이터 로거에 기록하였다.

강수량(precipitation, P)은 연구 대상지와 가장 가까운 강원도 평창군 대화면(37.54548°N, 128.44108°E, 고도 562 m)에 설치된 자동기상관측장비(Automatic Weather System, AWS)에서 연구 기간 동안 측정한 일 단위 강수량 자료(mm)를 사용하였다(기상청, 2021).

측정된 일 최고 기온과 일 최저 기온을 이용하여 생장도일(growing degree days, GDD)를 구하였다(McMaster and Wilhelm, 1997). 생장도일은 생물 계절적 과정을 유효하게 설명하는 열에너지 단위이며, 본 연구에서는 5℃를 기준 온도로 하여 아래의 식과 같이 생장도일을 산출하였다 (Prentice et al., 1992; Diekmann, 1996)

$$GDD_t = \sum_{1}^{t} \left(\frac{T_{max} + T_{min}}{2} - T_{base} \right)$$

T_{max}와 T_{min}은 각각 일 최고 기온과 일 최저 기온이며, T_{base}는 기준 온도(5℃)를 의미한다. GDD_t는 DOY 1일부터 DOY t일 까지의 누적 생장도일(℃-days)이다.

3.2.4 종다양성 지수의 경향

종다양성은 소방형구별 종풍부도와 Shannon 지수로 산출하였으며 Shannon 지수는 아래의 식으로 구하였다(Shannon, 1948).

$$Shannon\ \ index = -\sum_{i=1}^{S} p_i \ln p_i$$

여기서 p_i는 i종의 상대 피도를 의미하며, S은 소방형구 내 출현한 전체 종 수를 의미한다.

종풍부도와 Shannon 지수의 연도에 따른 변화 경향은 선형혼합모형(linear mixed model)를 이용해 확인하였다. 각 선형혼합모형에는 고정 효과인 연도와 함께 내포 구조인 조사지와 방형구를 임의 효과로 포함하였다. 한편 종다양성의 시간적 변화에는 자기 상관이 존재하기 때문에(Dornelas et al., 2013), 본 연구에서는 선형혼합모형에 자기회귀모델 구조(autoregressive model of order 1)을 넣어 연도에 따른 자기 상관을 줄이고자 하였다. 선형혼합모형의 작성은 R 프로그램의 nlme 패키지를 이용하였다(Pinheiro et al., 2021).

3.2.5 종 조성 변화 분석

연도, 계절, 조사지 간 종 조성의 차이를 비교하기 위해 permutational multivariate analyses of variance (PERMANOVA) 분석을 실시하였다(Anderson, 2001). 거리 척도는 종별 상대 피도를 Bray-Curtis 비유사도로 변환하여 사용하였으며(Bray and Curtis, 1957), 설명 변수로는 연도, 계절, 조사지 그리고 각 변수들의 상호 작용 조합을 포함하였다. 임의 효과로는 조사지와 방형구를 넣어 내포 구조를 반영하였다. 이와 함께 계절별로 자료를

분리한 뒤 각 계절별 초본 군집의 종 조성 변화가 연도와 조사지에 의해 얼마만큼 설명되는지 확인하기 위해 계절별 PERMANOVA 분석을 수행하였다. 각 PERMANOVA 분석마다 pseudo-F statistic을 산출하기 위해 순열 검정(permutation)을 1,000회씩 수행하였다.

앞서 실시한 PERMANOVA 분석 결과를 뒷받침하기 위해 non-metric multidimensional scaling (NMDS) 분석을 실시하였다. 이를 위해 소방형구별로 종별 퍼센트 피도를 상대 피도로 변환한 뒤, 제곱근 변환 후 Bray-Curtis 비유사도를 산출하였다. 계절별 NMDS 분석은 PERMANOVA 분석과 동일하게 자료를 계절별로 나누어 실시하였다. 모든 PERMANOVA 분석과 NMDS 분석은 R 프로그램의 vegan 패키지를 이용하였다(Oksanen et al., 2020).

마지막으로 계절별 NMDS 분석 시 다차원 공간과 유의하게 연관된 환경 요인에 대한 상관 분석을 실시하였다. 본 연구에서는 각 소방형구별 환경 요인 자료를 수집하지 못하였다. 따라서 각 연도마다 조사된 모든 소방형구 단위의 초본 군집 조사 자료를 하나의 평균 값으로 변환한 뒤 계절별 NMDS 공간을 작성하고 환경 요인과의 상관 분석을 실시하였다. 상관 분석에는 조사 당일 연구 대상지에서 측정된 평균 기온, 최고 기온, 최저 기온, 상대 습도, 광합성 유효 복사, 강수량, 토양 온도, 토양 수분 함량, 그리고 조사 시점까지의 생장도일을 이용하였다. 각 계절별 NMDS 공간 축과 환경 요인과의 상관 분석은 R 프로그램의 vegan 패키지에 있는 envfit 함수를 이용해 실시하였으며, 1,000회의 순열검정(permutation)을 통해 유의성을 검증하였다(Oksanen et al., 2020). 최종적으로 유의수준 $p < 0.05$인 환경 요인만을 계절별 NMDS 공간 상에 나타냈다.

3.2.6 종 조성의 계절 전환 분석

계절별 초본 군집이 다음 계절로 전환할 때 종 조성 변화가 얼마나 발생하는지 확인하기 위해 매년 봄-초여름 조합, 초여름-여름 조합, 여름-가을 조합에서 시간적 베타 다양성(temporal beta-diversity index, TBI)을 소방형구마다 산출하였다. 시간적 베타 다양성은 Legendre (2019)가 제안한 지수로, 거리 척도로 이용하여 같은 장소에서 측정된 두 시점(T1, T2)의 사이의 종 조성 변화를 나타낸다. 시간적 베타 다양성은 소실(loss)과 획득(gain)으로 나눠 구하는데, 소실은 종 조성이 T1시점에서 T2시점으로 전환될 때 줄어드는 종별 수도를 의미한다. 반대로 획득은 종 조성이 T1시점에서 T2시점으로 전환될 때 늘어나는 종별 수도를 의미한다. 본 연구에서는 종별 수도 대신 종별 피도 값을 이용하여 시간적 베타 다양성 및 소실, 획득을 구하였다(Legendre, 2019). 거리 척도는 Bray-Curtis 비유사도(percentage difference index)를 사용하였다.

마지막으로 시간적 베타 다양성과 환경 요인과의 상관 관계를 분석하였다. 이를 위해 지난 8년 간 소방형구마다 산출된 시간적 베타 다양성의 평균값과 환경 요인(평균 기온, 최고 기온, 최저 기온, 생장도일, 상대습도, 광합성 유효 복사, 강수량, 토양 온도, 토양 수분 함량)의 월 평균값 간 Spearman 서열 상관 분석을 R 프로그램(version 4.0.3)을 이용하여 실시하였다(R Core Team, 2020).

3.3 결과

3.3.1 환경 요인 변화

연구 대상지에서 측정된 환경 요인들 중 평균 기온(T_{mean}), 최저 기온(T_{max}), 최고 기온(T_{min}), 상대 습도(RH), 광합성 유효 복사(PAR)의 일평균 값은 5월과 10월을 기준으로 일 변이 폭의 차이를 보였다(Figure 3.2). 특히 광합성 유효 복사는 4월 말(DOY 121) 최고 값을 보인 후 상층 수목의 개엽과 함께 급격히 감소하였고, 낙엽이 떨어지는 10월 초부터 다시 증가하는 양상을 보였다. 한편, 토양 온도(T_{soil})는 겨울철 내린 눈이 녹는 3월 말이 되어서야 증가하기 시작하였다.

2012년부터 2019년까지 몇몇 환경 요인들은 연도에 따른 경향을 보였다(Figure 3.3). 평균 기온, 최고 기온, 최저 기온의 연 평균값은 2012년부터 2016년까지 상승하였으며, 2017년 감소 후 다시 상승하였다. 반대로 연평균 상대 습도, 연평균 광합성 유효 복사, 연평균 토양 온도는 연구 기간 동안 감소하였다. 이러한 경향은 간이 기상측정 장비가 설치된 네 곳의 조사지에서 동일하게 관찰되었다.

계절별 평균 기온은 대부분 연도에 따른 경향을 보이지 않았으나, 봄철(3 - 4월) 평균 기온은 미약하게 증가하는 경향을 보였다(Figure S1). 상대 습도는 겨울철(1 - 2월)에만 감소한 반면, 광합성 유효 복사는 모든 계절에서 감소하는 것으로 나타났다. 계절별 평균 토양 온도는 겨울철부터 초여름철(5 - 6월)까지 감소하는 경향을 보였다.

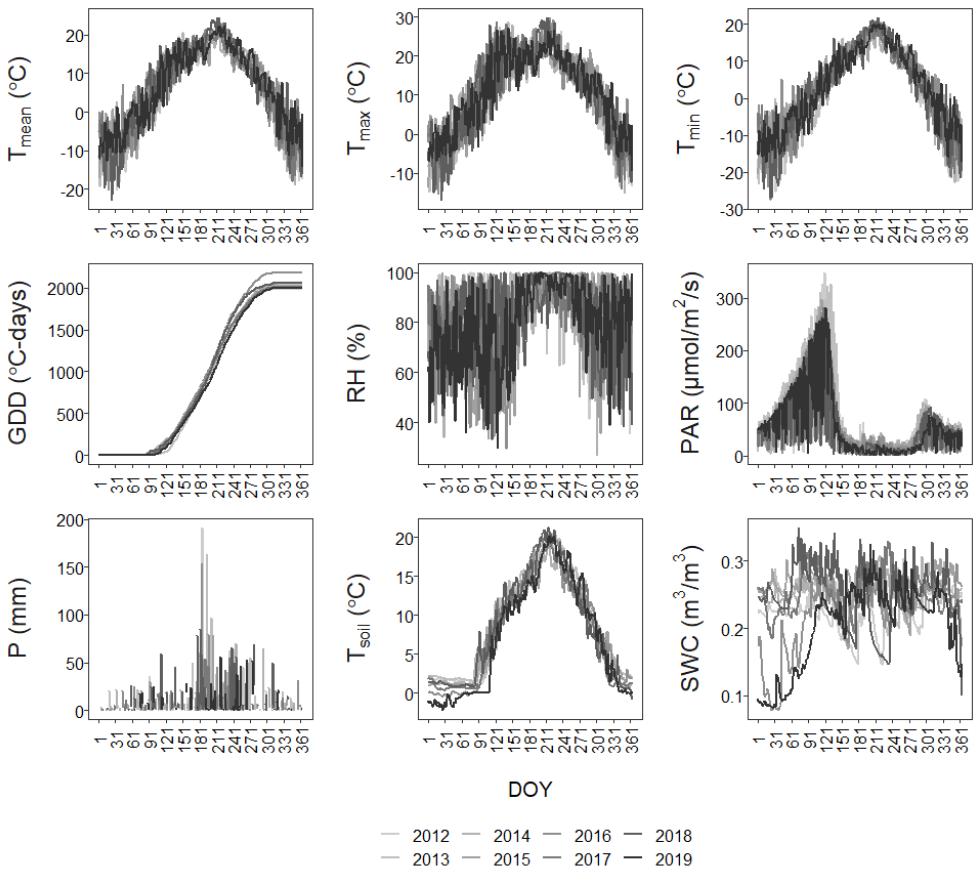

Figure 3.2. Daily mean values of environmental variables at the study sites during the period of 2012-2019. Daily measurements of environmental variables were conducted in four sites, then averaged into one mean values for each day and each year. Mean air temperature (T_{mean}), maximum air temperature (T_{max}), minimum air temperature (T_{min}), relative humidity (RH) and photosynthetically activation radiation (PAR) were measured at the 1.2 m above the soil surface, while mean soil temperature (T_{soil}) and soil water content (SWC) were recorded at the same locations in the depth of 10 cm below the soil surface. Precipitation (P) was measured at the nearest weather station 14 km away from the study area during the same period. Growing degree days (GDD) above 5°C base was calculated using T_{max} and T_{min}.

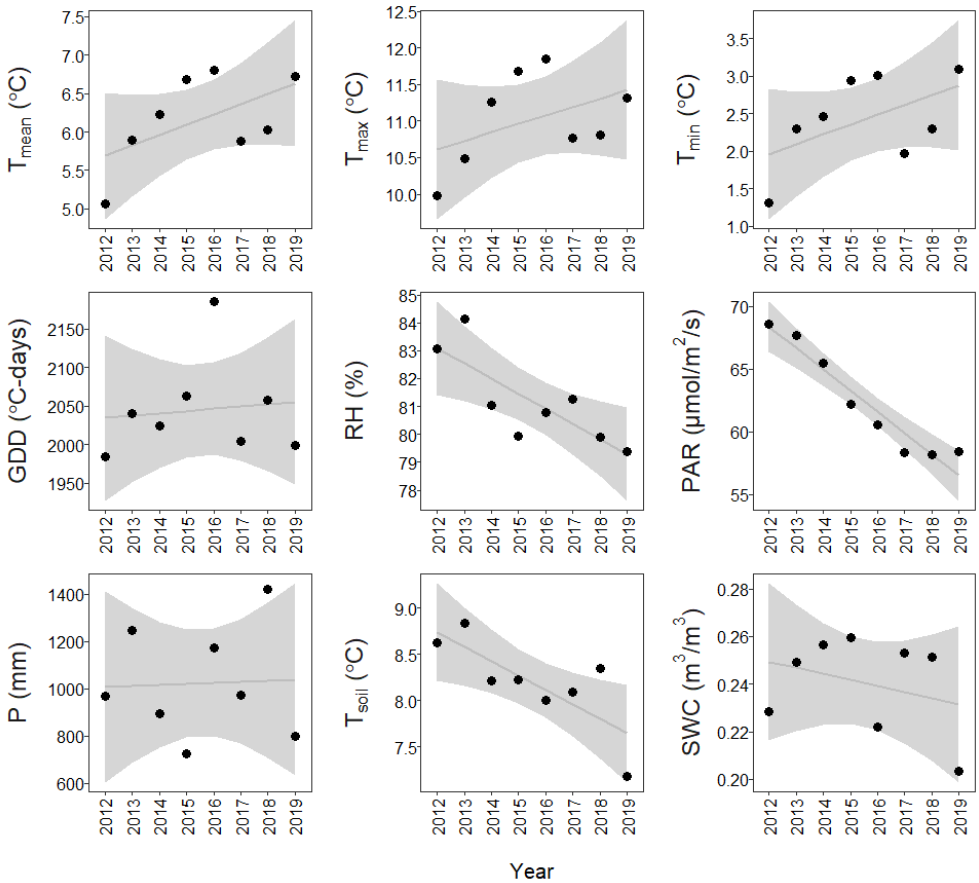

Figure 3.3. Annual mean values of environmental variables at the study sites during the period of 2012-2019. Simple linear regression lines and 95% confidence intervals were added to show temporal trends of environmental variables. Abbreviation: T_{mean}, mean air temperature; T_{max}, maximum air temperature; T_{min}, minimum air temperature; GDD, growing degree days above 5°C base; RH, relative humidity; PAR, photosynthetically activation radiation; P: precipitation; T_{soil}, mean soil temperature; SWC, soil water content.

3.3.2 종 조성 현황

지난 8년 동안 조사지에는 36과 65속 91종의 초본 식물이 출현하였으며, 생활사별로는 일년생 2종, 이년생 3종, 다년생 86종이 확인되었다. 계절별 종풍부도는 초여름철이 89종으로 가장 높았으며, 그 다음으로 여름철 78종, 봄철 77종, 가을철 73종 순이었다(Figure 3.4). 봄철 군집에는 얼레지(*Erythronium japonicum* Decne.), 숲개별꽃(*Pseudostellaria setulosa* Ohwi), 꿩의바람꽃(*Anemone raddeana* Regel) 등이 우점하였고, 초여름철, 여름철, 가을철 군집에서는 숲개별꽃, 벌깨덩굴(*Meehania urticifolia* (Miq.) Makino), 금강제비꽃(*Viola diamantiaca* Nakai), 단풍취(*Ainsliaea acerifolia* Sch.Bip.), 참나물(*Pimpinella brachycarpa* (Kom.) Nakai)이 공통적으로 우점하였다(Table S1-S4).

전체 출현 초본 91종 중 62종은 봄철부터 가을철까지 모든 계절에 걸쳐 생육하였다. 봄철에만 출현하는 종은 달래(*Allium monanthum* Maxim.) 1종이었으며, 봄철과 초여름철에만 출현한 종은 총 10종으로 갈퀴현호색(*Corydalis grandicalyx* B.U.Oh & Y.S.Kim), 얼레지, 홀아비바람꽃(*Anemone koraiensis* Nakai) 등 대부분 춘계 단명 식물이었다. 감자난초(*Oreorchis patens* (Lindl.) Lindl.)와 큰구슬붕이(*Gentiana zollingeri* Faw.) 2종은 봄철과 초여름철 생육하다가 가을철 다시 출현하였다(Table S5).

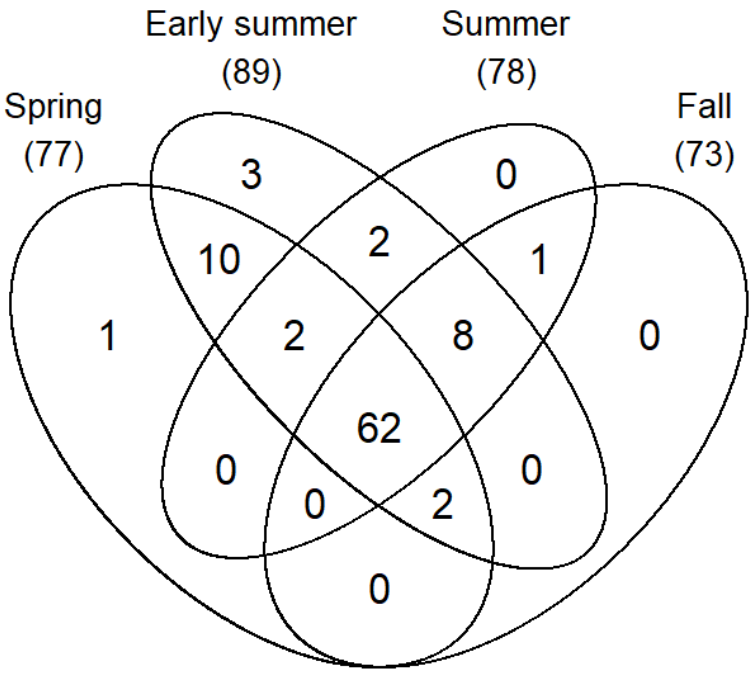

Figure 3.4. Number of shared species between seasons in the perennial herbaceous plant community. Spring: April, early summer: June, summer: August, and fall: October.

3.3.3 연도에 따른 종다양성의 경향

선형혼합모형을 이용하여 종풍부도와 Shannon 지수의 연도에 따른 경향을 살펴본 결과, 봄철과 초여름철 종풍부도는 지난 8년 간 연도에 따라 증가하는 양상을 보였다($p < 0.01$, Figure 3.5). 반면 여름철과 가을철 종풍부도는 연도에 따른 경향을 보이지 않았다($p > 0.05$). Shannon 지수는 종풍부도와 마찬가지로 봄철과 초여름철에 연도에 따라 증가하는 경향을 보였다($p < 0.01$, Figure 3.6). 여름철 Shannon 지수는 연도에 따른 유의한 경향을 보이지 않은 반면, 가을철 Shannon 지수는 연도에 따라 유의하게 감소하였다($p < 0.05$).

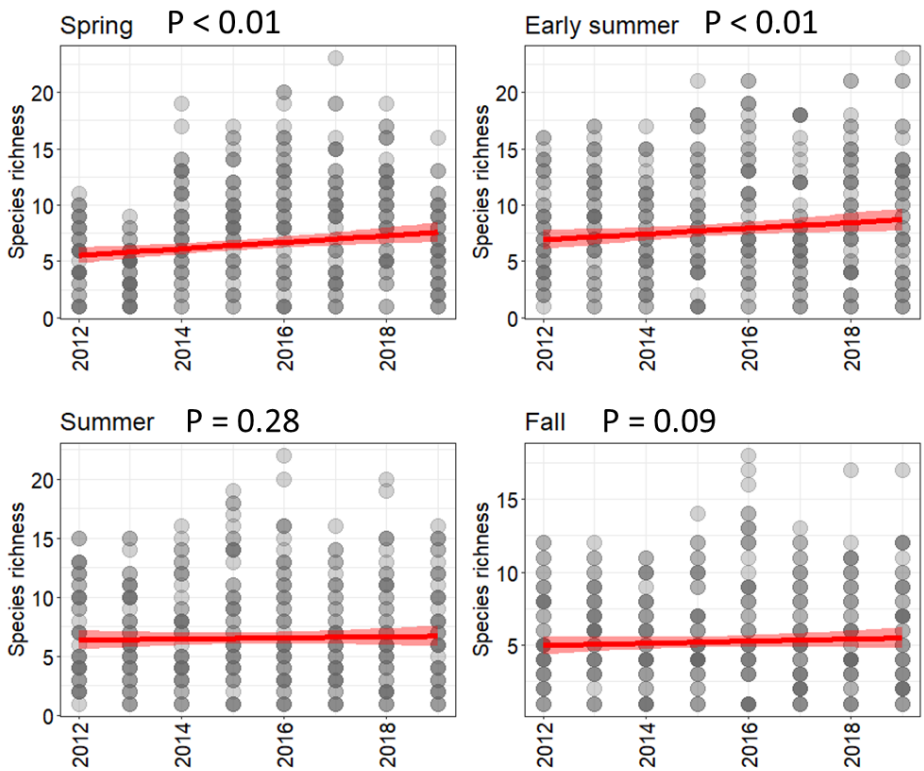

Figure 3.5. Annual trends of species richness in each season during the period of 2012-2019. Circles indicate species richness of each subplot within all sites. Red lines are the fits of linear mixed models, and red bands show 95% confidence intervals. Spring: April, early summer: June, summer: August, and fall: October.

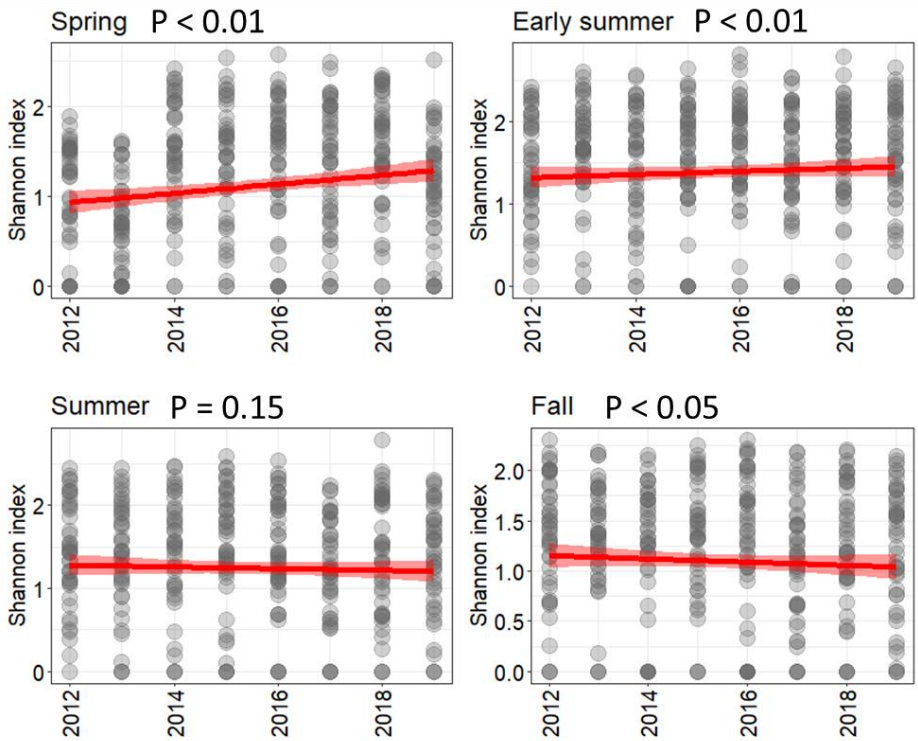

Figure 3.6. Annual trends of Shannon index in each season during the period of 2012-2019. Circles indicate Shannon index of each subplot within all sites. Red lines are the fits of linear mixed models, and red bands show 95% confidence intervals. Spring: April, early summer: June, summer: August, and fall: October.

3.3.4 연도별, 계절별 종 조성 변화

PERMANOVA 분석 결과, 초본 군집의 종 조성은 연도, 계절, 조사지 간 모두 유의한 차이를 보였으며(p = 0.01), 일부 교호 효과에서도 유의한 차이를 보였다(Table 3.3). 설명 변수 중에는 조사지에 따라 가장 큰 변이($R^2 = 0.15, p < 0.001$)를 보였고, 그 다음 계절(7%), 연도(1%) 순으로 나타났다(p < 0.001). 설명 변수들로 설명되지 않는 확률론적 변이는 총 69%로, 본 초본 군집의 종 조성은 대부분 설명 변수 외 요인에 의해 변화하고 있었다. 한편, 조사지 간 종 조성 차이는 조사지별 비균질한 분산(dispersion)에 의해 영향을 받았을 가능성이 있으나(F = 11.061, p = 0.001), NMDS 공간 상에서 일부 조사지(site 4)의 종 조성이 뚜렷하게 구분되어(Figure 3.7) 초본 군집의 종 조성은 조사지에 따라 유의한 차이를 보이는 것으로 판단하였다.

NMDS 공간 상 계절에 따른 초본 군집의 종 조성 차이는 주로 봄철 조사지 1 (site 1)과 조사지 2 (site 2)에서 확인되었으며, 봄철을 제외한 나머지 계절의 초본 군집들은 종 조성의 유사성이 높았다(Figure 3.7).

Table 3.3. Nested PERMANOVA results for variances of the perennial herbaceous plant community compositions among year, season and site groups. Pseudo-*F* statistics were calculated using Bray-Curtis dissimilarity matrix with 1,000 permutations. Significant numbers are in bold ($p < 0.05$). Asterisk indicates that the groups are not homogeneous. Abbreviation: df, degree of freedom; SS, sum of squares.

Source	**df**	**SS**	**R^2**	***F***	***p*-value**
Year	7	5.64	0.01	2.96	**0.001**
Season	3	35.48	0.07	43.46	**0.001**
Site*	3	76.44	0.15	93.63	**0.001**
Year × Season	21	7.73	0.02	1.35	**0.001**
Year × Site	21	6.19	0.01	1.08	0.131
Season × Site	9	18.15	0.04	7.41	**0.001**
Year × Season × Site	63	8.32	0.02	0.49	1.000
Residual	1287	350.25	0.69		
Total	1414	508.19	1.00		

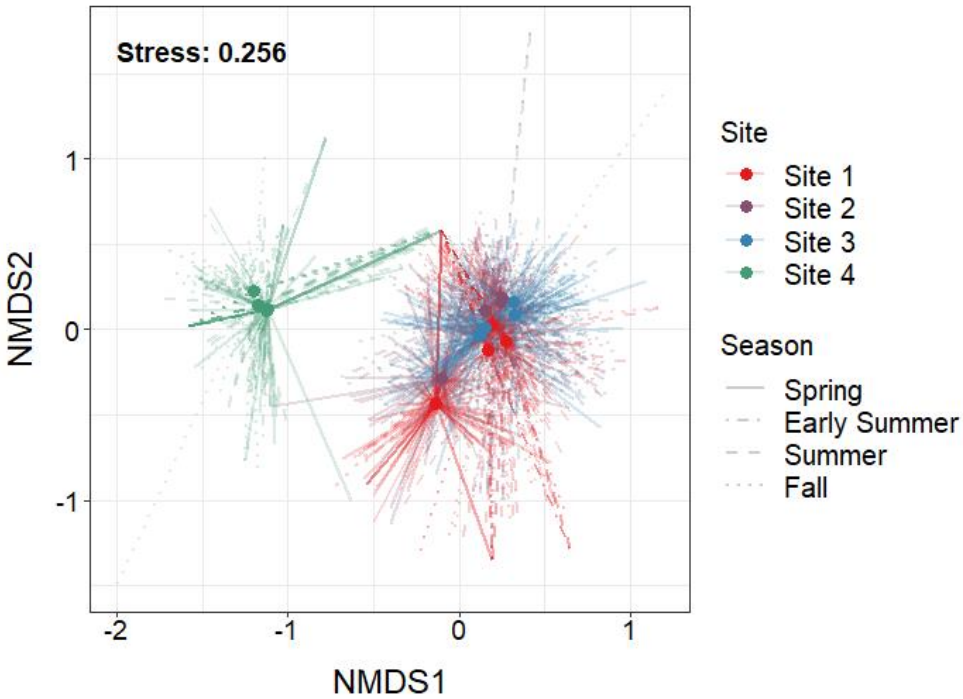

Figure 3.7. NMDS ordination of the perennial herbaceous plant community compositions based on the relative coverage data according to season and site. Circles represent centroids of each season × site group. Spring: April, early summer: June, summer: August, and fall: October.

3.3.5 계절별 종 조성의 연년 변화

계절별 PERMANOVA 분석 결과, 봄철 초본 군집의 종 조성에서만 연년 변이가 유의하게 나타났다($p < 0.004$, Table 3.4). 봄철을 제외한 나머지 계절에서는 연도별 종 조성의 차이가 나타나지 않았다. 한편, 조사지는 모든 계절의 종 조성 변화를 유의하게 설명하였다($p < 0.001$). 봄철과 초여름철 초본 군집은 조사지에 따라 비균질한 분산을 가졌으나, NMDS 공간에서는 조사지 간 뚜렷한 차이를 보였다(Figure 3.8). 봄철 초본 군집의 종 조성 변이 중 25%는 조사지가 설명하였고, 연도는 2%를 설명하였다. 다른 계절에서도 조사지가 전체 변이의 17 - 18%를 설명하였고, 나머지 79%는 연도와 조사지로 설명되지 않는 변이였다.

계절 초본 군집의 연도별 종 조성 변화와 유의하게($p < 0.05$) 연관된 환경 요인으로는 봄철에는 생장도일(GDD), 여름철에는 일평균 토양 온도와 일평균 상대습도, 그리고 가을철에는 일평균 상대습도와 일평균 기온 및 일평균 최저 기온이었다(Figure 3.9).

Table 3.4. Nested PERMANOVA results for variances of seasonal compositions of perennial herbaceous plant community. Pseudo-*F* statistics were calculated using Bray-Curtis dissimilarity matrix with 1,000 permutations. Significant numbers are in bold ($p < 0.05$). Asterisks beside group name indicate that the groups are not homogeneity. Abbreviation: df, degree of freedom; SS, sum of squares.

Source	df	SS	R^2	*F*	P
Spring					
Year	7	2.95	0.02	1.62	**0.004**
Site*	3	29.63	0.25	38.1	**0.001**
Year × Site	21	5.00	0.04	0.92	0.797
Residual	319	82.66	0.69		
Early summer					
Year	7	1.56	0.01	0.72	0.988
Site*	3	21.86	0.17	23.70	**0.001**
Year × Site	21	3.09	0.02	0.48	1.000
Residual	329	101.18	0.79		
Summer					
Year	7	1.28	0.01	0.58	1.000
Site	3	22.90	0.18	24.27	**0.001**
Year × Site	21	2.58	0.02	0.39	1.000
Residual	322	101.24	0.79		
Fall					
Year	7	1.38	0.01	0.66	0.994
Site	3	20.35	0.17	22.56	**0.001**
Year × Site	21	3.55	0.03	0.56	1.000
Residual	317	95.29	0.79		

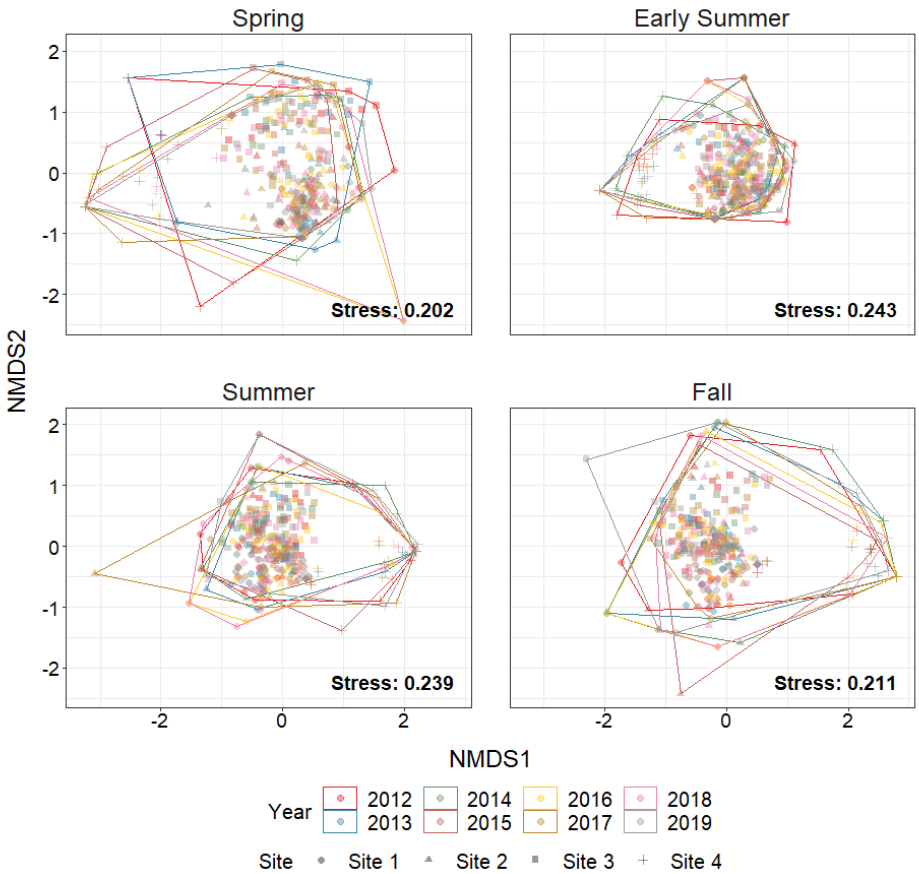

Figure 3.8. Seasonal NMDS ordination of the perennial herbaceous plant community compositions based on the relative coverage by year. Spring: April, early summer: June, summer: August, and fall: October.

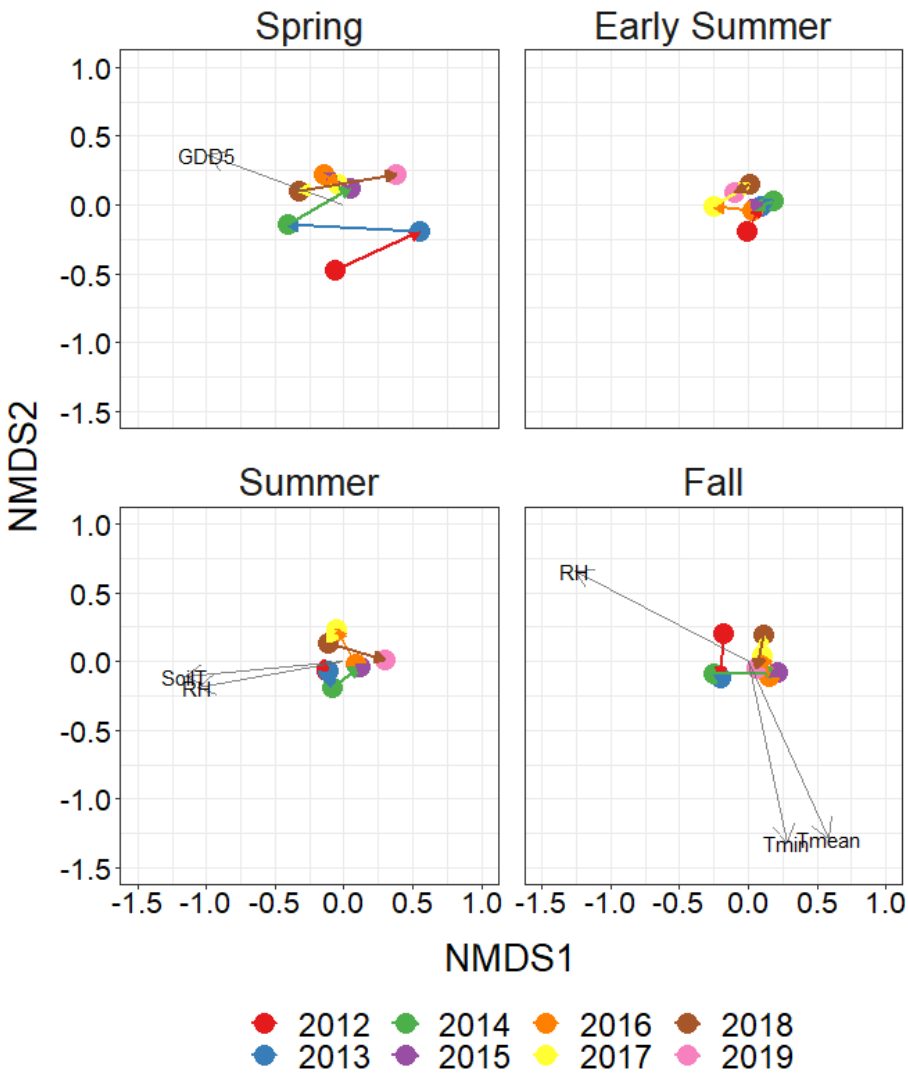

Figure 3.9. Seasonal NMDS ordination of the perennial herbaceous plant community composition based on annual average relative coverage data by year. Points represent annual average composition of all subplots. Arrows indicate the significantly correlated environmental variables ($p < 0.05$) at surveyed day with a length proportional to the correlation. Spring: April, early summer: June, summer: August, and fall: October. Abbreviation: T_{mean}, mean air temperature; T_{min}, minimum air temperature; GDD, growing degree days above 5°C base; RH, relative humidity; T_{soil} mean soil temperature.

3.3.6 종 조성의 계절 전환

봄철 초본 군집에서 초여름철 초본 군집으로 전환될 때 봄철과 초여름의 시간적 베타 다양성(TBI)은 연도에 따라 유의하게 감소하였다($p = 0.03$, Figure 3.10a). 연구 초기인 2012년에는 평균적으로 57% 정도의 종 조성 변화가 일어났으나 연도가 지나면서 시간적 베타 다양성이 낮아지고, 두 계절의 초본 군집 간 종 조성의 차이가 줄어들었다. 봄-초여름 조합의 시간적 베타 다양성 감소는 동일 시기 획득(gain)의 경향과 일치하였으며(Figure 3.10a) 봄철 초본 군집이 초여름철 군집으로 전환될 때 추가되는 종의 피도가 연도에 따라 점차 줄어들었다($p = 0.022$). 연구 초기인 2012년과 2013년에는 봄철 초본 군집에서 초여름철 초본 군집으로 전환될 때 추가되는 종의 피도가 전체 종 조성 변화에 크게 기여하였으나(gain > loss), 연도가 지날수록 획득과 소실이 서로 비슷한 비율로 종 조성 변화에 기여하였다.

초여름-여름 조합과 여름-가을 조합의 시간적 베타 다양성은 연도에 따른 경향을 보이지 않았다(Figure 3.10b, Figure 3.10c). 초여름-여름 조합에서 연도에 따른 경향은 획득에서만 나타났으며, 여름철 군집으로 전환 시 추가되는 종의 피도는 점차 감소하였다($p = 0.034$). 여름-가을 조합에서는 매년 20 - 40% 사이로 종 조성의 변화가 일어났으나 연도에 따른 경향은 보이지 않았다($p > 0.05$). 초여름-여름 조합과 여름-가을 조합의 종 조성 변화는 주로 다음 계절로 전환될 때 사라지는 종의 피도에 의해 발생하고 있었다(gain < loss).

시간적 베타 다양성과 환경 요인들의 월별 평균 값 간 상관 관계를 살펴본 결과, 봄-초여름 조합의 시간적 베타 다양성은 3월 최저 기온, 4월

평균 기온, 4월 최고 기온과 유의한 음의 관계를 보였고($p < 0.05$), 2월 광합성 유효 복사와 4월 상대 습도와는 유의한 양의 관계($p < 0.05$)를 보였다(Figure 3.11).

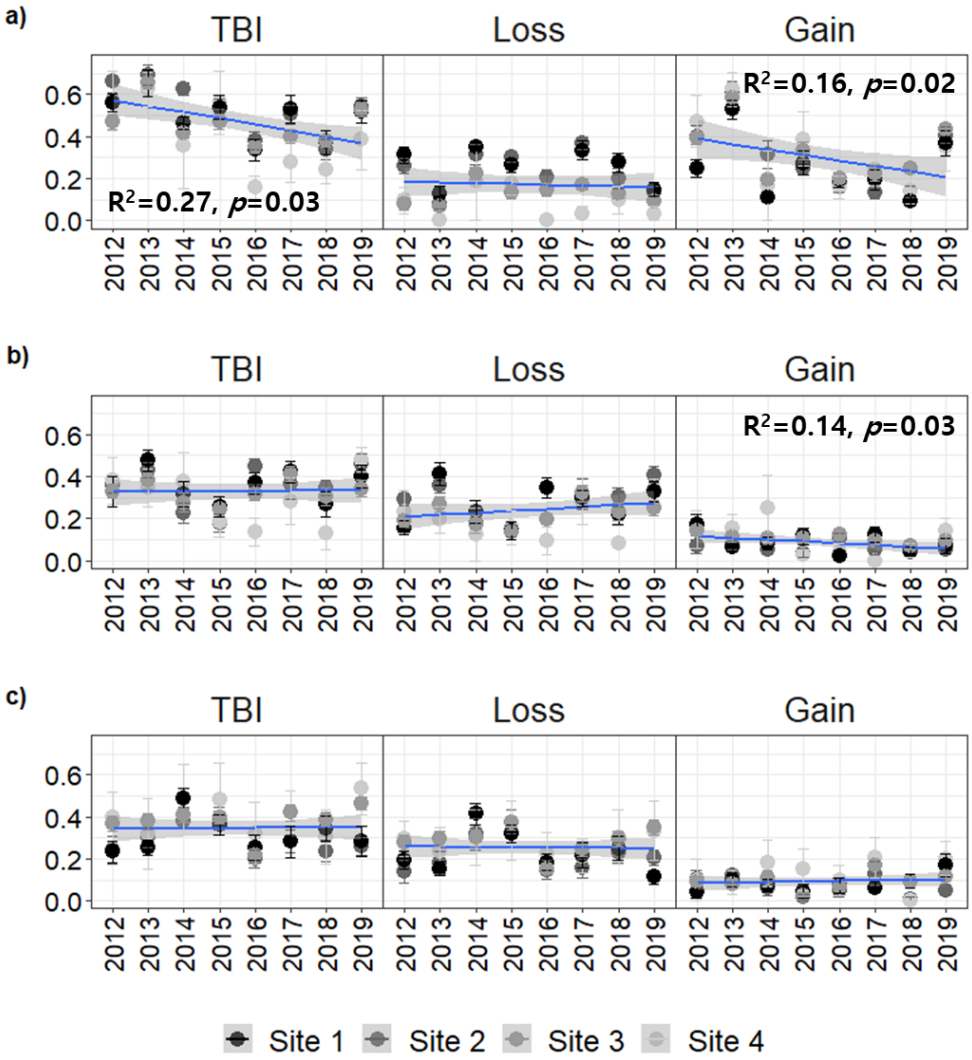

Figure 3.10. Temporal beta-diversity indices (TBI) between the two consecutive seasons in a given year and relative contributions of species loss and species gain for TBI. a) spring - early summer, b) early summer – summer and c) summer - fall. Simple linear regression lines and 95% confidence intervals were added to show temporal trends.

.

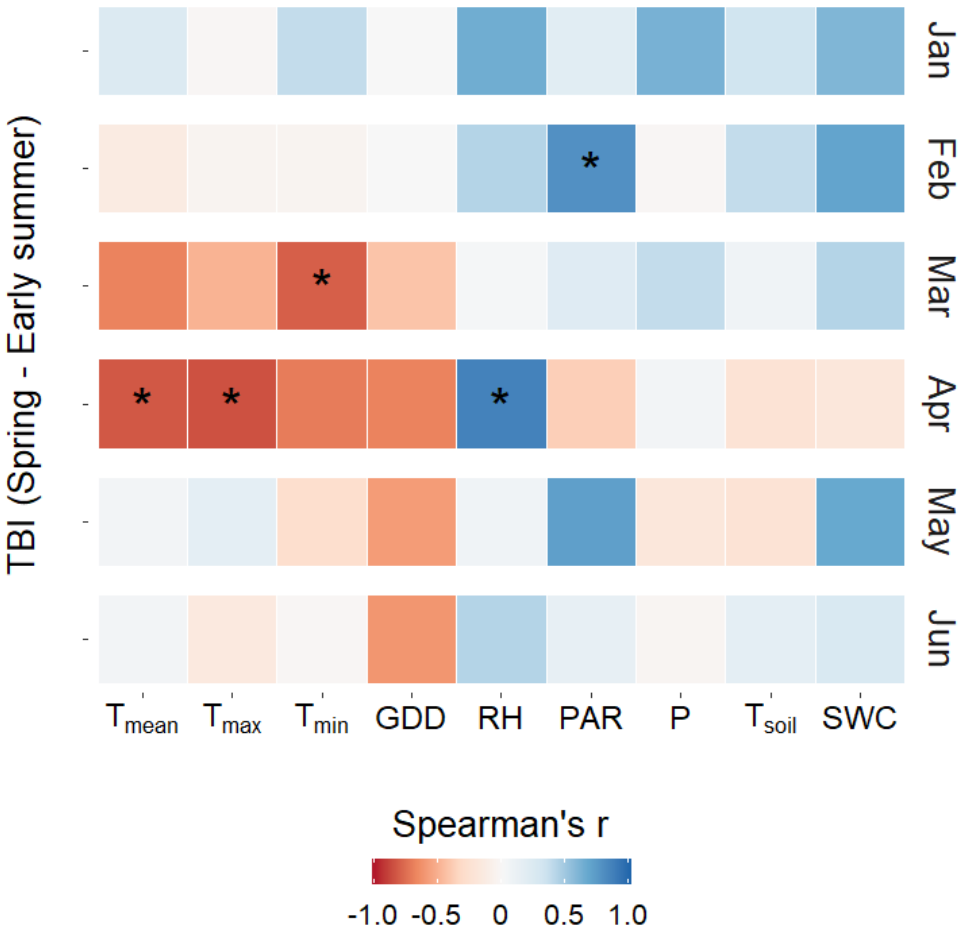

Figure 3.11. Spearman's rank correlation coefficients between spring - early summer mean temporal beta-diversity index (TBI) and monthly mean of environmental variables from January to June of current year. Asterisks indicate significance at $p < 0.05$. Abbreviation: T_{mean}, mean air temperature; T_{max}, maximum air temperature; T_{min}, minimum air temperature; GDD, growing degree day above 5°C base; RH, relative humidity; PAR, photosynthetically activation radiation; P, precipitation; T_{soil}, mean soil temperature; SWC, soil water content.

3.4 고찰

3.4.1 산림 초본 군집의 종다양성 변화

비록 8년 동안의 시간적 변화를 살펴본 결과이지만 본 연구에서는 전 지구적 수준의 종다양성 감소 추세와 달리 봄철과 초여름철 종풍부도와 Shannon 지수가 미약하게 증가하였다. 지역 수준의 종다양성은 멸종과 분화 과정보다는 종 간 상호작용 또는 물리적 환경과의 관계에 민감하며 반응하는데(Sax and Gaines, 2003; Vellend et al., 2017), 산림 초본 군집은 상층 수목과의 비대칭적 경쟁으로 인해 상층 수목의 구조 변화에 영향을 크게 받는다(McKenzie et al., 2000; Mestre et al., 2017). 상층 수목의 구조 변화는 임분 발달 과정에서 나타나는데 국내에서 수행된 연구에 의하면 개벌 이후 천이 초기 단계인 강원도 지역 소나무림에서는 수관층의 발달과 함께 초본 군집의 종풍부도가 증가하는 양상을 보인 반면(배관호 등, 2014), 1영급에서 5영급까지의 잣나무 인공림에서는 시간에 따라 전체 하층 식생의 밀도가 줄어들고 호광성 식물이 감소하는 경향을 보였다(전상근과 정현배, 1971). 한편 연구 대상지와 비슷한 환경에 있는 냉온대 북부 계방산 산림 초본 군집에서는 지난 10년 간 종풍부도의 감소 경향이 확인되는 등(천광일 등, 2014) 국내 초본 군집의 생물다양성 변화는 주로 임분 발달 단계에 따라 상이하게 나타나고 있음을 알 수 있다.

일반적으로 산림 초본 군집의 종풍부도는 임내 광 조건이 좋을수록 증가하는데(Dormann et al., 2020) 임분 발달이나 천이에 따른 상층 구조의 발달은 임내 광 조건을 약화시켜 초본 군집의 종풍부도에는 부정적인 영향을 미치게 된다(Matsuo et al., 2021). 하지만 본 연구 대상지에서는 지난 8년 간 연평균 광합성 유효 복사가 꾸준히 줄어들었음에도 불구하고 종풍

부도는 반대로 증가하는 경향을 보여, 임분 발달이나 천이 과정에 따른 광 조건의 변화보다는 다른 요인의 변화가 봄철과 초여름철 종풍부도와 Shannon 지수의 증가를 이끈 것으로 추정된다. 본 연구에서는 봄철과 초여름철에 공통적으로 출현하는 종 수의 증가(Table S6)와 두 계절 간 종 조성의 유사성 증가가 동시에 관찰되고 있는 것으로 보아, 종 조성의 유사성 증가와 관련된 봄철 기온이 두 계절 종다양성 증가에 영향을 미치고 있을 것으로 판단된다. 봄철 기온의 증가는 생장 기간을 증가시키고(Chen et al., 2005), 산림 초본의 생물 계절에 영향을 미치는데(Augspurger and Zaya, 2020) 본 연구 대상지에서는 봄철 기온의 증가가 봄철 초본의 늦은 고사 또는 여름철 초본의 이른 출현을 이끌어 두 계절의 종풍부도와 Shannon 지수를 증가시킨 것으로 추정되나 이를 증명하기 위한 추가 연구가 필요하다.

한편, 본 연구 대상지 낙엽활엽수림은 1997년과 2008년 두 차례의 산림 작업으로 교목층 일부가 제거된 바 있다. 하지만 숲틈 형성 이후 일년생 초본의 우점에서 다년생 초본의 우점으로 전환되어 가는 현상이 관찰되지 않았기 때문에(Moore and Vankat, 1986), 현재 나타나고 있는 종다양성의 증가는 간벌에 의해 발생한 것으로 보기 힘들다.

본 산림 초본 군집은 전체 종의 95%가 다년생 식물로 구성되어 있으며, 일년생 또는 이년생 초본은 일부 연도와 계절에만 일시적으로 출현하였다. 대부분의 산림 초본들은 분산 기작으로 단거리 산포 전략을 가지고 있어 분산 제한이 강하다(Willson, 1993; Ehrlén and Eriksson, 2000). 특히 다년생 초본은 중력 산포 및 지하부 번식을 통해 군집을 우점하는 특성을 가지고 있다(Meier et al., 1995; Ehrlén and Eriksson, 2000). 반면, 소방형구 내로 유입된 일년생 또는 이년생 초본들은 모두 기계적 산포(ballistic)

기작을 가지고 있어 기존 식생이 우점하는 곳으로의 정착이 어렵다. 따라서 본 연구 대상 초본 군집에서 나타나는 다년생 초본 식물의 우점은 초본 종들의 번식 특성 차이에서 기인하는 것으로 볼 수 있다. 또한 과거 연구 대상지 주변 주요 수종이던 벌깨덩굴, 현호색(*Corydalis lineariloba* Siebold & Zucc.), 참나물 등 다년생 초본들이 현재에도 높은 중요치를 가지며 군집을 우점하는 것으로 보아(김갑태, 2010), 강한 교란이 발생하지 않는 이상 본 초본 군집에서는 다년생 초본 식물의 우점이 지속될 것으로 보인다.

3.4.2 산림 초본 군집의 종 조성 변화

온대 활엽수림 내 초본 군집에서 확인되는 종 조성의 계절 변화는 시간적 지위의 분리를 통해 다양성을 높이는 storage effect의 대표적인 사례이다(Chesson, 2000; Kelly and Bowler, 2002). 산림 초본 군집에서 종 조성의 계절 변화는 연년 변화보다 크게 나타나는데(Murphy and McCarthy, 2014), 본 연구에서도 종 조성의 전체 변이 중 7%를 계절 변화가 설명하였으며, 연년 변화는 전체의 1%만을 설명하였다. 또한 종 조성의 계절 변화는 주로 봄철 초본 군집의 이질성에서 기인하는 것으로 나타났다. 일부 조사지(site 3, site 4)에서는 봄철 초본 군집과 나머지 계절 초본 군집 간 종 조성의 차이가 나타나지 않았는데(Figure 3.7), 이들 조사지는 봄철 초본 군집을 우점하는 얼레지, 꿩의바람꽃 등 춘계 단명 식물의 발생(개체수 및 피도)이 적었다. 즉, 춘계 단명 식물의 출현이 가리왕산 지역 계절 군집 간 종 조성 차이를 만드는 주요 원인임을 알 수 있다. 춘계 단명 식물의 출현에는 미세 환경 요인이 영향이 크게 작용하는데 대표적 춘계 단명 식물인 얼레지의 경우 토심이 깊고, 낙엽층 얕으며 유기물 함량이 적은 곳에서 주로 분포하는 반면 현호색은 이와 반대되는 환경에 분포하

는 것으로 알려져 있다(이규송과 조도순, 2000a; 김갑태, 2010). 특히 토양 pH, 질소 함량 등이 춘계 단명 식물 분포에 중요한 것으로 알려져 있어 (Rogers, 1982; 권재환 등, 2010) 추후 사이트별 종 조성 차이를 일으키는 춘계 단명 식물의 분포와 이에 영향을 미치는 환경 요인에 대한 추가 연구가 필요해 보인다(Glick and Matlack, 2021).

한편 종 조성의 연년 변화는 봄철 초본 군집에서만 유의하게 나타났다. 봄철 군집의 연도별 종 조성 변화는 생장도일(GDD)과 연관이 깊었는데 생장도일은 봄철 생물 계절의 변화를 가장 잘 설명하는 인자 중 하나로 본 연구에서는 기준 온도 5℃ 이상의 열 축척 정도를 의미한다 (Diekmann, 1996; Fu et al., 2014). 봄철 초본 조사가 수행된 4월 27 - 28일을 기준으로 산출된 생장도일을 보면 2012년 93.74℃-days, 2013년 31.28℃-days, 2018년 132.80℃-days, 2019년 73.56℃-days로 연도별 차이가 크게 나타나고 있었다. 즉, 이 지역에서는 생장도일의 연도별 차이가 봄철 출현하는 종들의 생물 계절에 영향을 주어 종 조성의 연년 변화를 일으키는 것으로 보이는데(Peaucelle et al., 2019), 생장도일이 가장 낮았던 2013년 봄철의 경우, 다른 연도에 비해 춘계 단명 식물인 얼레지의 중요치가 높은 반면, 참나물, 금강제비꽃 등 여름철 초본의 중요치는 낮게 조사되어 생장도일이 낮을수록 춘계 단명 식물이 군집을 우점하였다(Table S1). 반대로 생장도일이 높은 해에는 봄철 초본 군집에서 여름철 초본의 중요치가 증가하는 경향을 보였는데(Table S1) 이는 봄철 기온의 이른 상승이 봄철 초본 군집 내 춘계 단명 식물의 우점 양상을 저해할 수 있음을 간접적으로 보여준 결과이다.

3.4.3 계절 종 조성의 균질화

본 연구 결과에서는 봄철 초본 군집과 초여름철 초본 군집 간 종 조성의 차이가 연도에 따라 줄어드는 균질화 양상이 확인되었다. 종 수준의 균질화가 도시화와 같은 인위적 활동에 의해 유발되는 것과 달리(Olden, 2006), 본 연구에서는 인간의 간섭이 적은 보호구역 내에서 계절별 초본 군집 간 균질화 양상이 나타나고 있었다. 이는 종 조성 변화가 인위적 요인보다는 환경 요인의 변화에 더 크게 반응하고 있음을 의미한다 (Davey et al., 2013).

봄-초여름 조합에서 종 조성 간 차이를 나타내는 시간적 베타 다양성이 연도에 따라 유의하게 감소하였고, 봄철 초본 군집에서 초여름철 초본 군집으로 종 조성이 전환될 때 추가되는 종의 피도 역시 연도에 따라 유의하게 감소하였다. 본 연구 결과와 유사한 사례를 북미 온대지역 저지대 혼효림에서 찾을 수 있는데 Murphy and McCarthy (2014)는 봄철 초본 군집과 여름철 초본 군집 간 종 조성이 점차 유사해지고 있음을 보고하였고, 여기에는 늘어난 여름 생장 기간이 영향을 미쳤을 것으로 추정하였다. 기후 변화에 따른 기온 상승은 봄철과 여름철 생물 계절의 변화를 유발하고 있는데(Ge et al., 2015), 본 연구에서도 3 - 4월 기온이 증가할수록 봄철과 초여름철 초본 군집 간 종 조성이 비슷해지는 경향을 보여 봄철 기온 증가에 따른 생물 계절의 변화가 종 조성 변화의 주 원인임을 미루어 짐작할 수 있었다.

가리왕산 지역 초본 군집에서 관찰된 생물다양성의 시간적 변화는 대부분 봄철 기온의 변동과 관련이 있었다. 지난 100년 간 한반도의 봄철 기온은 꾸준히 증가하는 경향을 보였는데(국립기상과학원, 2018) 만일 봄

철 기온의 증가가 현재와 같이 지속된다면 봄철 고유하게 출현하는 종들은 줄어드는 반면, 여름철 초본 또는 모든 계절에 생육하는 종들은 증가할 것으로 예상된다. 이는 특이종의 감소 및 일반종의 증가라는 전형적인 균질화 양상과 일치하는 것으로 본 연구에서 확인된 계절 군집 간 종 조성의 균질화는 봄철 초본 군집이 보유한 고유한 구조와 기능(Muller and Bormann, 1976; Tessier and Raynal, 2003)의 소실을 불러 일으켜 생태계 기능에 부정적인 영향을 미칠 우려가 있다(van der Plas et al., 2016). 특히 춘계 단명 식물은 개체군의 회복이 더디게 진행되기 때문에 구조와 기능 소실의 위험이 크다(Meier et al., 1995). 이를 볼 때 산림 초본 군집의 생물다양성 보전을 위해서는 봄철 초본 군집에 대한 관리 전략을 우선적으로 마련할 필요가 있다.

종합하면, 본 연구에서는 냉온대 북부 가리왕산 지역 산림 초본 군집 생물다양성의 시간적 변화 양상이 주로 종 조성 변화에서 나타나고 있음을 확인하였다. 따라서 생물다양성의 시간적 변화를 온전히 평가하기 위해서는 종풍부도의 경향뿐 아니라 종 조성 변화에 대한 지속적인 모니터링이 필요할 것으로 판단된다. 또한 생물다양성의 연도별, 계절별 변화는 대부분 봄철에 나타나고 있기 때문에 봄철 초본 군집에 대한 보다 많은 관심과 보전 및 관리를 위한 노력이 요구된다. 특히 봄철 기온의 증가로 인해 발생하는 계절 초본 군집 간 종 조성의 균질화는 봄철 초본 군집의 생물다양성 감소와 함께 생태계 기능의 소실을 불러 일으킬 우려가 있으므로 추후 연구를 통해 봄철 초본 군집의 생물다양성 관리 계획을 수립해 줄 필요가 있다. 일부 춘계 단명 식물들이 낙엽층 깊이 및 관목층 피도와 부의 상관을 갖는 것으로 알려져 있어 이를 적절히 제거하여 임내 환경을 개선해준다면 춘계 단명 식물의 개체군 증가에 도움을 줄 수 있

을 것으로 보인다(이규송과 조도순, 2000a). 반면, 물리적 토양 교란은 춘계 단명 식물의 개체군 회복을 어렵게 만들 수 있기 때문에 봄철 이질적인 초본 군집을 보유한 임분에서는 산림 작업에 의한 토양 교란을 최소화할 수 있는 조치가 마련되어야 한다.

한편, 본 연구는 지난 8년 간 수집된 현장 자료를 이용하여 연도별, 계절별 종풍부도와 Shannon 지수 그리고 종 조성의 시간적 변화 경향을 살펴보았다. 그 결과 일부 계절에서 시간적 변화의 경향 및 원인을 확인할 수 있었으나 기상 요인으로 한정된 환경 요인 변수의 수집으로 인해 생물다양성 변화에 영향을 미치는 토양, 지형, 경쟁 식생 등에 대한 분석과 해석이 불가능하였다. 본 연구는 또한 협소한 시·공간적 규모로 인해 일반화된 결론을 도출하지 못하였다는 한계를 갖는다. 특히 내포 구조의 연구 설계는 조사의 편의성을 높였지만, 지역적 특수성을 강조해 연구 결과의 범용성을 떨어뜨렸다. 또한 8년이라는 기간 동안 수행된 연구는 생물다양성 변화를 충분히 반영하지 못했을 수 있다. 따라서 후속 연구는 연구 범위를 시·공간적으로 확장하여 보다 일반화된 산림 초본 생물다양성의 변화 경향을 밝혀 산림 초본 군집의 생물다양성 보전 및 관리에 기여할 필요가 있다.

제 4 장 산림 초본 군집 생물다양성이 초본 군집의 지상부 바이오매스 생산의 안정성에 미치는 영향

4.1 서론

생물다양성과 생태계 기능 간 관계(biodiversity-ecosystem functioning)를 이해하는 것은 생물다양성 감소가 생태계에 어떠한 영향을 미치는지 예측하는데 도움을 줄 수 있다(Schwartz et al., 2000; Maestre et al., 2012; Duffy et al., 2017). 일반적으로 생물다양성은 다양한 생태계 기능과 연관이 있으며, 높은 생물다양성은 생태계 기능을 증진하는 것으로 알려져 있다(Hooper et al., 2005; Hector and Bagchi, 2007).

전통적인 생물다양성과 생태계 기능 간의 관계에 대한 연구는 주로 초지 생태계에서 지상부 바이오매스로 대변되는 생산성을 위주로 발달해 왔다(Tilman et al., 1996; Hector et al., 1999). 최근에는 종다양성 뿐 아니라 기능 다양성 및 계통 다양성의 척도들을 이용하여 생물다양성이 생산성을 높이는 기작에 대한 검증이 활발히 수행되고 있다(Cadotte et al., 2008; Cadotte, 2017; Chun et al., 2020). 그러나 생물다양성과 생산성 간 관계에 대한 높은 관심에 비해, 개별 생태계 기능을 안정되게 유지시키는 생물다양성의 안정성 효과에 대해선 아직까지 밝혀진 바가 많지 않다(Cardinale et al. 2013; Loreau and de Mazancourt, 2013).

안정성은 생태계 기능이 시간적으로 얼마나 일정하게 유지되는가를 포함한 개념으로(Grimm and Wissel, 1997), 일반적으로 높은 생물다양성은 생

태계 기능의 안정성을 증진하는 것으로 알려져 있다(Hallett et al., 2014; Schnabel et al., 2019). 생물다양성이 안정성을 증진하는 기작으로 portfolio effect, compensatory dynamics, insurance hypothesis 등이 제안된 바 있으며(Doak et al., 1998; Yachi and Loreau, 1999; Gonzalez and Loreau, 2009; Loreau and de Mazancourt, 2013), 이 중 compensatory dynamics과 insurance hypothesis는 군집 내 개체군들의 비동시적 변동의 중요성을 강조하였다(Yachi and Loreau, 1999; Valencia et al., 2020). 많은 연구들이 생물다양성의 안정성 효과를 검증하고 있으나 아직까지 국내 산림 생태계를 대상으로 한 연구는 부족한 편이다. 또한 Hallett et al. (2014)의 연구처럼 환경 구배에 따라 안정성 효과가 상이할 수 있기 때문에 안정성 효과의 검증을 위한 생태계 특이적인 접근이 요구되고 있다.

산림 초본 군집에는 자원에 대한 상층 수목과의 비대칭적 경쟁이 존재한다(McKenzie et al., 2000; Erdős et al., 2019). 이로 인해 산림 초본들은 물리적 형질 및 생활사의 다양함을 통해 한정된 자원을 이용하며 공존한다(Shmida and Ellner, 1984). 특히 온대 낙엽활엽수림에서 자원의 계절 변동에 따라 나타나는 시간적 지위의 분리는 storage effect을 통해 군집 내 종의 공존을 안정되게 도모하며(Chesson, 2000) 계절에 따른 생물다양성과 생태계 기능을 증진하는 역할을 한다(Chesson, 2000; Carroll et al., 2011). 하지만 기후 변화에 의한 산림 초본의 다양성과 종 조성 변화는 군집의 안정성을 저해하고(Dovčiak and Halpern, 2010; Ma et al., 2017; Bowker et al., 2021), 궁극적으로 산림 생태계 기능을 저하시킬 우려가 있다(Lavorel and Garnier, 2002; Gallagher et al., 2013; Fei et al., 2018). 따라서 산림 초본 군집의 생물다양성의 변화에 따른 생태계 기능의 변화를 예측하고 대비하기 위해선 생물다양성-안정성 관계에 대한 이해가 반드시 선행되어야 한다.

본 연구에서는 산림 생태계의 주요 생태계 기능인 지상부 바이오매스 생산의 안정성을 중심으로 산림 초본 군집의 생물다양성과 생태계 기능의 안정성 간 관계를 구명하고자 하였다. 이를 위해 산림 초본 군집의 종다양성, 기능 다양성, 계통 다양성 지수와 동시성이 군집의 안정성을 증진하는지 검증하고, 계절에 따라 생물다양성이 안정성을 증진하는 기작을 비교하였다.

4.2 재료 및 방법

4.2.1 초본 군집 조사

본 연구는 3장과 동일한 연구 대상지에서 수행하였으며, 초본 군집 조사의 방법은 3장과 동일하다. 2012년부터 2019년까지 매년 4월 말(spring), 6월 초(early summer), 8월 초(summer), 10월 초(fall)에 1 m × 1m 소방형구 내 출현하는 초본 종들의 피도(%)와 개체별 초고(cm)를 측정하였다. 피도는 개별 종의 총 엽면적이 소방형구 내 지표면을 피복하는 정도를 퍼센트(%) 단위로 측정하였고, 초고는 종별 영양기관 혹은 생식기관의 높이를 3회 이상 측정하여 기록하였다.

4.2.2 기능 형질 측정

초본 종별 기능 형질은 엽면적비(SLA: specific leaf area, cm^2/g), 엽건물량(LDMC: leaf dry matter content, mg/g), 엽면적(LA: leaf area, cm^2) 그리고 최고 높이(Hmax: maximum height, cm)로 측정하였다. 선정된 기능 형질들은 경쟁과 스트레스에 대한 식물들의 생리생태적 전략을 대변하며(Pierce et al., 2017), 식물 군집의 생산성과 연관이 깊은 것으로 알려져 있다(Zhu et al., 2016).

최고 높이(Hmax)는 초본 군집 조사에서 측정된 자료를 이용하였으며, 나머지 기능 형질들은 2020년 4월부터 9월까지 연구 대상지에서 채취한 시료를 이용하여 측정하였다. 시료 채취는 종별 생장이 최고에 달하는 시기(7 - 8월)에 성숙 개체를 종별로 5개체 이상 채집하였다. 단, 충분한 수의 성숙 개체를 찾지 못한 바디나물(*Angelica decursiva* (Miq.) Franch. & Sav.), 애기앉은부채(*Symplocarpus nipponicus* Makino), 잔털제비꽃(*Viola*

keiskei Miq.), 큰구슬붕이 4종은 1 - 2개체만을 채집하였다. 총 91종 587개체의 생체 시료를 채집하였으며, 시료 채집 시 동일 개체의 반복 채취를 막기 위해 채집 개체 간 10 m 이상 거리를 두었다. 시료는 지하부 기관과 함께 채집하였으며, 건조를 막기 위해 채집과 동시에 지퍼백으로 밀봉하였다. 실내로 옮긴 시료는 뿌리 부위에 관수를 하여 기능 형질 측정 시까지 저온(5℃)에서 보관하였다.

기능 형질을 측정하기 위해 채집 시료의 지상부 줄기 중간 부분에서 성숙하고 건전한 잎을 개체별로 1 - 5장씩 채취하였다(Dalke et al., 2018). 생중량(g)은 엽면적을 측정하기 전 개별 잎 시료에 대해 0.001g 단위로 측정하였다. 엽면적(LA)은 엽병(petiole)을 제외한 엽신의 면적으로 개별 잎마다 측정하였으며, 복엽일 경우에는 소엽병(petiolule)과 총엽병(rachis)을 엽면적에 포함하였다(Pérez-Harguindeguy et al., 2013). 잎의 크기가 작은 종은 LI-3000C 휴대용 엽면적 측정기(LI-COR Inc., Lincoln, USA)를 이용하여 엽면적을 측정하였다. 반대로 잎이 큰 종의 경우에는 평판스캐너(Epson expression 10000XL 또는 CanoScan LiDE 120)로 잎을 스캔하여 이미지파일(TIFF 파일)로 변환한 뒤 ImageJ ver 1.53a (National Institutes of Health, USA)을 이용하여 엽면적을 측정하였다. 생중량과 엽면적을 모두 측정한 잎 시료들은 열풍 건조기(HB-502, 한백과학)에 넣고 70℃에서 72시간 이상 건조시킨 다음 0.001g 단위로 건중량(g)을 측정하였다(Hulshof and Swenson, 2010).

엽면적비(SLA)는 측정된 생중량을 엽면적으로 나눠 개별 잎 시료마다 산출하였으며, 개별 잎 당 엽건물량(LDMC)은 건중량을 생중량으로 나눠 구하였다. 개별 잎마다 산출된 엽면적비, 엽건물량, 엽면적은 종별 평균값으로 변환하여 분석에 사용하였다. 한편, 잎 시료를 측정하고 남은 지

상부 기관은 생식 기관, 잎, 엽병, 줄기로 구분하여 잎 시료와 동일한 방법으로 건조시킨 후 건중량을 측정한 뒤 생산성 추정(4.2.4에 후술)에 이용하였다.

4.2.3 생물다양성 지수 산출

4.2.3.1 종다양성 지수

종다양성 지수로 종풍부도(species richness), 균등도(evenness, Pielou, 1966), Shannon 지수(Shannon, 1948), Simpson 지수(Simpson, 1949)를 매 조사 시기마다 소방형구별로 산출하였다.

$$Shannon\ \ index = -\sum_{i=1}^{S} p_i \ln p_i$$

$$Simpson\ \ index = 1 - \sum_{i=1}^{S} {p_i}^2$$

$$Evenness = \frac{H}{H_{max}} = \frac{H}{\ln S}$$

여기서 p_i는 i종의 상대 피도를 의미하며, S은 소방형구 내 출현한 전체 종 수이고, H는 소방형구에서 측정된 Shannon 지수이다.

4.2.3.2 기능 다양성 지수

기능 다양성은 앞서 측정한 4개의 기능 형질들을 이용하여 주좌표 분석(principal coordinate analysis)으로 다차원 공간을 작성한 뒤 functional richness (FRic), functional evenness (FEve), functional divergence (FDiv), functional dispersion (FDis)으로 구하였다(Villéger et al., 2008; Laliberté and

Legendre, 2010). FRic은 다차원 공간에서 종들이 차지하는 전체 영역(convex hull volume)을 의미하며, FEve는 다차원 공간에 종들이 얼마나 균등하게 분포하는가를 의미한다. FDiv는 다차원 공간 상 중심으로부터 종들이 분산되어 있는가를 나타내며, FDis는 각각의 종들이 기능 형질 중앙점(centroid)으로부터 떨어진 평균 거리를 의미한다(Laliberté and Legendre, 2010).

본 연구에서는 기능 다양성의 척도로 functional dominance 지수를 추가하였다. 앞서 다차원 공간에서 구한 지수들이 안정성에 미치는 기능 형질 변이의 효과를 나타낸다면, functional dominance 지수는 군집 내 우점종의 기능 형질 효과를 보여준다고 할 수 있다(Zhang et al., 2017a). Functional dominance 지수는 기능 형질의 community-weighted mean (CWM)으로 산출하였으며, 아래 식과 같이 종별 기능 형질 값에 종별 상대 피도를 가중치로 부여하여 각 기능 형질별로 구하였다(Lavorel et al., 2008).

$$CWM = \sum_{i=1}^{N} p_i \times t_i$$

여기서 p_i는 i종의 상대 피도를 의미하며, t_i는 i종의 기능 형질 값이다. 기능 형질의 CWM와 마찬가지로 FEve, FDiv, FDis를 산출할 때 종별 상대 피도를 가중치로 부여하였다. 연도별, 계절별 FRic, FEve, FDiv, FDis, CWM SLA, CWM LDMC, CWM LA, CWM Hmax는 R 프로그램의 FD 패키지를 이용하여 구하였다(Laliberté and Legendre, 2010).

4.2.3.3 계통 다양성 지수

계통 다양성 지수 산출을 위해 R 프로그램의 V.PhyloMaker 패키지를 이용하여 연구 대상지에 출현한 초본 종들에 대한 계통수(phylogenetic

tree)를 작성하였다(Qian and Jin, 2016). 계통수 작성에 사용된 V.PhyloMaker 패키지는 The Plant List (TPL)의 학명을 기준으로 작성된 약 74,000 여종의 관속 식물에 대한 megaphylogeny tree (GBOTB.extended.tre)와 관속 식물 내 모든 과(family)에 대한 정보를 내포하고 있어 지역 수준의 계통수 작성에 널리 활용되고 있다(Jin and Qian, 2019). 전체 91종 중 megaphylogeny tree에 포함되어 있지 않은 24종(전체의 26.3%)은 scenario 3 방식으로 계통수에 포함시켰다(Qian and Jin, 2016). 마지막으로 계통수 내 존재하는 polytomy들은 R 프로그램 ape 패키지의 multi2di 함수를 통해 해결하였다(Paradis et al., 2004).

계통 다양성 지수는 작성된 계통수(Figure S2)를 바탕으로 phylogenetic species variability (PSV), phylogenetic species richness (PSR), phylogenetic species evenness (PSE), phylogenetic species clustering (PSC)로 산출하였다(Helmus et al., 2007; Ali and Yan, 2018). PSV은 군집 내 공통 형질의 가설적 변이(star phylogeny)와 현재의 계통적 유연관계(실제 계통수 상 나타나는 변이)를 비교한 값으로, 0에서 1 사이의 갖는다. 0은 군집 내 출현한 종끼리 계통적 유연관계가 깊음을 의미하며, 반대로 1에 가까울 수록 종들이 서로 계통적 유연관계가 적음을 의미한다. PSR은 종 풍부도에 PSV를 곱한 값으로, 종 간 계통적 유연관계가 증가할수록 0에 가깝게 감소하는 반면, 계통적 유연관계가 감소할수록 종 풍부도의 값과 같아진다. PSE는 PSV에 종별 상대 수도를 포함한 개념으로, PSV와 마찬가지로 0에서 1 사이의 값을 갖는다. 이 값이 커지면 계통적 유연 관계가 멀고 종별 수도가 비슷하게 분포함을 의미한다. 마지막으로 PSC는 계통수의 말단부 가지들이 모여 있는 정도를 의미하는데, 0에서 1 사이의 값을 가지며, 종들 사이의 계통적 유연관계가 적어질수록 값이 커진다(Helmus et al., 2007).

4.2.4 지상부 바이오매스 추정

매년 지상부 기관이 새로 자라고, 종별 소멸 시기가 상이한 초본 식물의 특성 상, 군집의 생산성(productivity)은 지상부 바이오매스의 생산(above-ground biomass production)으로 대신하였다(Zhu et al., 2016). 종별 지상부 바이오매스를 추정하기 위해 앞서 채집한 시료들의 잎 건중량과 지상부 기관 건중량 간 절편이 0인 회귀식을 작성하였다(Table S7). 그 다음 매 조사 시기마다 현장에서 측정된 종별 피도 값(cm^2)에 앞서 측정된 종별 엽면적비(SLA)의 역수, 그리고 작성된 회귀식의 기울기(β)를 곱하여 종별 지상부 바이오매스를 매 조사 시기마다 추정하였다.

$$\mathrm{AGB}_i = \mathrm{Coverage}_i \times \frac{1}{\mathrm{SLA}_i} \times \beta_i,\ i = \text{species}$$

단, 5개체 이상의 시료를 확보하지 못한 4종(바디나물, 애기앉은부채, 잔털제비꽃, 큰구슬붕이)은 계통적 유연 관계가 가까운 종들의 평균 기울기 값을 이용하였다. 소방형구별 지상부 바이오매스는 종별 지상부 바이오매스를 합한 값이다.

4.2.5 안정성과 동시성

군집의 안정성(stability)은 지난 8년 간 생산된 지상부 바이오매스의 연평균 값을 시간적 표준편차로 나눠 소방형구마다 계절별로 구하였다(Tilman, 1999; Craven et al., 2018). 한편 군집의 안정성은 생물다양성 뿐 아니라 군집을 이루는 종별 개체군의 수도(abundance) 사이에 나타나는 동시성(synchrony)에 영향을 받는 것으로 알려져 있다(Yachi and Loreau, 1999; Valencia et al., 2020). 본 연구에서는 Loreau and de Mazancourt (2008)가 제시한 방법으로 소방형구별 동시성을 산출하였으며, 이 방법은 종풍부도가

상이한 샘플 간 비교에 용이하다는 장점이 있다. 종별 수도 대신 지상부 바이오매스를 이용하여 아래의 식과 같이 소방형구별 동시성을 구하였다.

$$\text{Synchrony} = \frac{\sigma(x_T)^2}{(\sum_i \sigma_{x_i})^2}$$

$$x_T(\text{t}) = \sum_{i=1}^{N} x_i\,(\text{t})$$

$x_i(\text{t})$는 시간 t일 때 i종의 지상부 바이오매스이며, $x_T(\text{t})$는 시간 t일 때 전체 종의 지상부 바이오매스이다. $\sigma(x_i)^2$는 i종의 시간적 분산을 의미하며, $\sigma(x_T)^2$는 전체 종의 시간적 분산을 의미한다(Hallett et al., 2016). 즉, 동시성은 전체 종의 지상부 바이오매스 분산을 개별 종별 분산의 합으로 나눈 값으로 0과 1 사이의 표준화된 값을 갖는다. 동시성이 0에 가까울수록 군집 내 개체군들이 비동시적 상태(asynchrony)임을 뜻하며, 1에 가까울수록 완전한 동시적 상태(perfect synchrony)에 있음을 의미한다(Loreau and de Mazancourt, 2008). 군집의 동시성은 R 프로그램 codyn 패키지를 이용하여 소방형구마다 계절별로 구하였다(Hallett et al., 2016).

4.2.6 통계 분석

통계 분석에 앞서 지난 8년 간 연도별로 산출된 생물다양성 지수들과 지상부 바이오매스는 계절별 연평균 값으로 변환하였다. 생물다양성 지수와 군집의 지상부 바이오매스 생산의 안정성 간 관계성을 파악하기 위해 앞서 산출된 16개 생물다양성 지수와 안정성 사이의 이변량 관계를 선형혼합모형으로 작성하였다(Craven et al., 2018). 선형혼합모형에는 자료의 비독립성을 고려하여 조사지와 방형구를 모형의 임의 효과로 포함하였다. 그 다음 공간적 자기 상관 여부를 확인하기 위해 각 선형혼합모형

마다 Gaussian 형태의 자기 상관 구조(corGaus)를 넣은 뒤 Akaike information criterion (AIC)를 이용하여 공간적 자기 상관 구조가 없는 모델과의 비교를 수행하였다. 그 결과, 자료에 공간적 자기 상관이 존재한다는 유의한 결과를 얻지 못하였기 때문에 추후 분석에서는 공간적 자기 상관을 제외하였다. 선형혼합모형의 작성은 R 프로그램의 nlme 패키지를 이용하였으며(Pinheiro et al., 2021), 작성된 모형이 잔차의 정규성과 등분산 가정을 만족하는지 검증하였다.

생물다양성 지수들과 안정성 간의 다중 관계 분석은 구조 방정식 모델(structural equation model, SEM)을 이용하여 수행하였다(Ma et al., 2017). 구조 방정식 모델의 복잡성과 다중공선성을 줄이기 위해 선형혼합모형과 multi-model inference test (Burnham and Anderson, 2004)을 이용하여 종다양성, 기능 다양성, 계통 다양성 그룹마다 한 개의 최적 설명 변수를 선별하였다(Chun et al., 2020).

안정성에 대한 최적 설명 변수 선정을 위해 먼저, 각 다양성 그룹 내 지수들의 조합을 선형혼합모형으로 작성한 뒤, multi-model inference test를 통해 적은 표본 수에 대한 보정을 실시한 Akaike information criterion (AICc)를 조합별 비교를 수행하였다. 작성된 모든 조합 중 AICc 값이 작고 Akaike weights 값이 가장 큰 조합을 각 다양성 그룹의 최적 모델로 선정하였으며(Wagenmakers and Farrell, 2004), 이 최적 모델에 포함된 지수들 중 표준화 계수가 가장 큰 하나의 지수를 구조 방정식 모델의 최종 설명 변수로 선정하였다(Chun et al., 2020). 생물다양성 그룹별 선형혼합모형에 포함된 지수들의 다중공선성은 분산팽창계수(variance inflation factor, VIF)을 이용하여 확인하였으며, 종다양성 지수들을 제외한 나머지 지수들의 VIF가 10 이하임을 확인하였다(Table 4.1). 한편, 다중공선성이 높게

나타난 종다양성 지수에서는 종풍부도와 균등도만을 분석에 이용하였다. multi-model inference test는 R 프로그램의 MuMIn 패키지를 이용하였다 (Bartoń, 2020).

선별된 설명 변수들을 이용하여 구조 방정식 모델을 계절별로 작성하였다(Table S8). 구조 방정식 모델 작성은 R 프로그램의 piecewiseSEM 패키지를 이용하였다(Lefcheck, 2020). Piecewise SEM은 비정규 분포하거나 내포된 자료의 사용이 가능하며, 다양한 비선형 관계와 임의 효과를 고려할 수 있다는 장점이 있다(Shipley, 2009; Lefcheck, 2016). 구조 방정식 모델 작성을 위해 선행 연구에서 확인된 생물다양성 지수들과 안정성 사이의 경로들을 바탕으로 가설적 인과 모델(conceptual model)을 설정하였으며 (Figure 4.1) 안정성에 대한 영향이 확인된 동시성과 지상부 바이오매스를 모델에 추가하였다(Flynn et al., 2011; Craven et al., 2018; Valencia et al., 2020). 단, 동시성이 0인 소방형구는 분석에서 제외하였으며, 생물다양성 지수들 중 PSR은 종풍부도와 높은 상관을 가지는 것으로 알려져 있어(Helmus et al., 2007) 다중공선성을 막기 위해 본 연구에서 PSR은 추후 분석에서 모두 제외하였다.

가설적 인과 모델을 바탕으로 계절별 구조 방정식 모델을 선형혼합모형으로 작성하였으며, 앞선 분석과 마찬가지로 선형혼합모형 내 임의 효과는 조사지와 방형구에 따라 절편(intercept)을 달리하였다. 또한 각 모델에 포함된 변수들 간 다중공선성을 확인하여 VIF가 10보다 작음을 확인하였다(Table 4.2). 작성된 가설적 인과 모델이 본 연구 자료와 현상을 잘 설명하고 있는지 Fisher's C 통계량으로 적합도를 평가한 뒤, 후진 제거법 (backward stepwise process)를 이용하여, 가설적 인과 모델에서 유의하지 않은 경로를 단계별로 제거해주었다. 매 단계마다 AICc 변화량을 확인하

였으며, Fischer's C가 $p > 0.05$ 이면서, AICc가 가장 작은 모델을 계절별 최종 모델로 선정하였다(Table S9 – S12). 마지막으로 모델의 잔차가 정규성 및 등분산 가정을 만족하는지 검증하였으며, 계절별 최종 모델이 두 가지 가정을 위반하지 않음을 확인하였다. 또한 모든 변수들은 잔차의 정규성 가정을 만족시키기 위해 로그 변환을 실시한 뒤 평균 0, 표준편차 1로 표준화하여 분석에 이용하였다(Zuur et al., 2009).

구조 방정식 모델 내 설명 변수들이 반응 변수에 미치는 영향력을 비교하기 위한 표준화 경로계수(standardized path coefficient, β_{st})와 반응 변수의 분산을 계절별 도표에 제시하였다. 반응 변수의 분산은 고정 효과에 의해 설명되는 분산(marginal R^2, R^2_m)과 고정 효과와 임의 효과에 의해 설명되는 분산(conditional R^2, R^2_c)으로 나누어 구하였다.

계절별 구조 방정식 모델 내 설명 변수들이 갖는 안정성에 대한 상대 기여도를 산출하였다. 이를 위해 먼저 각 설명 변수의 표준화 계수를 이용하여 직접 효과(direct effect)와 간접 효과(indirect effect)를 산출하였다. 직접 효과는 설명 변수가 안정성에 직접적으로 영향을 주는 경로 상의 표준화 계수를 의미하며, 간접 효과는 설명 변수가 다른 설명 변수를 거쳐 안정성에 영향을 주는 경로 상의 모둔 표준화 계수를 곱한 값을 뜻한다. 상대 기여도는 계절별로 산출된 모든 직접 효과와 간접 효과를 합한 값에 대해 각 설명 변수의 직접 효과 또는 간접 효과가 기여한 상대적 정도를 백분율(%)로 나타낸 값으로 구하였다(Chun et al., 2020).

Table 4.1. Variance inflation factors (VIF) of the species, functional and phylogenetic diversity indices using for the multiple inference tests.

Diversity index	Spring	Early summer	Summer	Fall
Species diversity				
Species richness	1.1	1.0	1.0	1.1
Evenness	1.1	1.0	1.0	1.1
Functional diversity				
FRic	2.4	3.0	3.0	1.8
FEve	1.3	1.2	1.3	1.2
FDiv	1.2	1.5	1.4	1.0
FDis	2.6	3.7	3.9	1.9
Functional diversity (functional dominance)				
CWM SLA	1.3	1.1	1.2	1.4
CWM LDMC	1.3	1.3	1.5	1.5
CWM LA	1.9	1.2	1.3	2.0
CWM Hmax	2.3	1.4	1.8	2.1
Phylogenetic diversity				
PSR	2.3	1.8	2.1	2.6
PSE	1.9	2.3	2.7	2.6
PSC	5.7	3.3	4.0	4.9
PSV	7.9	4.8	4.6	5.2

Abbreviation: FRic, functional richness; FEve, functional evenness; FDiv, functional divergence; FDis, functional dispersion; CWM, community-weighted mean; SLA, specific leaf area; LDMC, leaf dry matter content; LA, leaf area; Hmax, maximum height; PSR, phylogenetic species richness; PSE, phylogenetic species evenness; PSC, phylogenetic species clustering; PSV, phylogenetic species variability.

Table 4.2. Variance inflation factors (VIF) of the selected variables for the seasonal structural equation models.

Variable	Spring	Early summer	Summer	Fall
Species richness	-	9.1	7.4	6.6
Evenness	7.9	-	-	-
FRic	-	4.8	4.0	-
FDiv	-	-	-	1.1
CWM SLA	3.1	-	-	-
CWM LDMC	-	1.7	1.5	-
CWM LA	-	-	-	1.8
PSE	5.0	-	-	-
Above-ground biomass	1.7	4.9	4.7	6.7
Synchrony	1.2	2.1	1.5	2.0

Abbreviation: FRic, functional richness; FDiv, functional divergence; CWM, community-weighted mean; SLA, specific leaf area; LDMC, leaf dry matter content; LA, leaf area; PSE, phylogenetic species evenness.

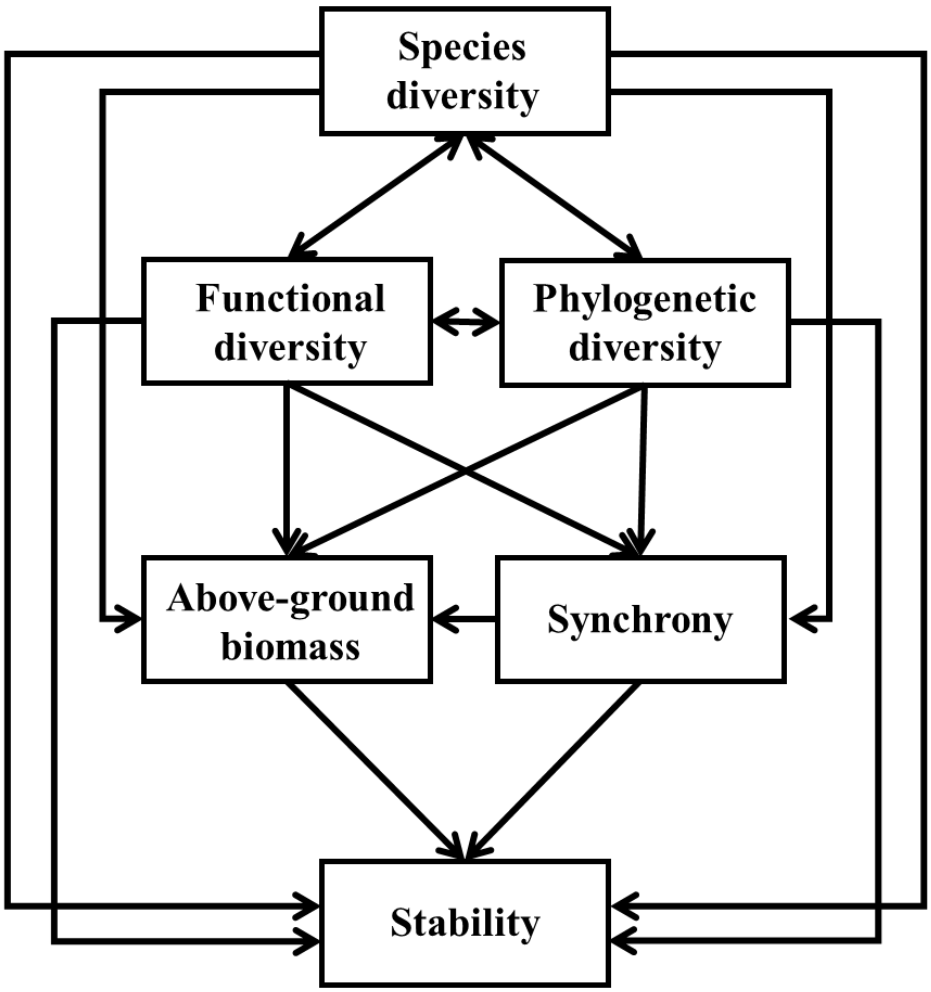

Figure 4.1. Conceptual model of piecewise SEM. The direct and indirect effects of species, functional and phylogenetic diversity indices, above-ground biomass and synchrony on the stability of above-ground biomass production in the perennial herbaceous plant community are included in the piecewise SEM.

4.3 결과

4.3.1 생물다양성 지수와 안정성 간의 이변량 관계

종다양성, 기능 다양성, 계통 다양성 지수들과 지상부 바이오매스 생산의 안정성 간 이변량 관계에서는 봄철(4월) 초본 군집의 균등도와 Simpson 지수가 증가할수록 안정성이 유의하게 줄어들었다($p < 0.05$; Figure 4.2). 이러한 음의 관계는 기능 다양성 지수인 CWM SLA 그리고 계통 다양성 지수인 PSE와 안정성 간의 관계에서도 유의하게 나타났다($p < 0.05$).

봄철과는 다르게 초여름철(6월)과 여름철(8월) 초본 군집의 안정성은 대부분의 생물다양성 지수들과 양의 관계를 보였다(Figure 4.3, Figure 4.4). 종다양성 지수에서는 종풍부도, Shannon 지수, Simpson 지수가 증가할수록 안정성이 유의하게 증가하였다($p < 0.05$). 기능 다양성 지수에서는 FRic과 FDis, CWM LDMC가 초여름철과 여름철 초본 군집의 안정성과 양의 관계를 가졌다($p < 0.05$). 여름철 초본 군집에서는 추가로 CWM Hmax가 증가할수록 안정성이 높아졌다. 계통다양성 지수 중 PSR이 증가할수록 안정성이 유의하게 증가하였다.

가을철(10월) 초본 군집에서는 종풍부도, Shannon 지수, Simpson 지수가 증가할수록 안정성이 유의하게 높아졌으며($p < 0.05$), 기능 다양성 지수인 FRic, CWM LA, CMW Hmax도 안정성과 유의한 양의 관계를 보였다(Figure 4.5). 반면, FDiv는 안정성과 음의 관계를 가져 FDiv가 증가할수록 안정성이 감소하였다. 초여름철과 여름철 초본 군집에서 나타난 것과 동일하게 가을철 초본 군집의 안정성은 PSR와 유의한 양의 관계를 가졌다($p < 0.05$).

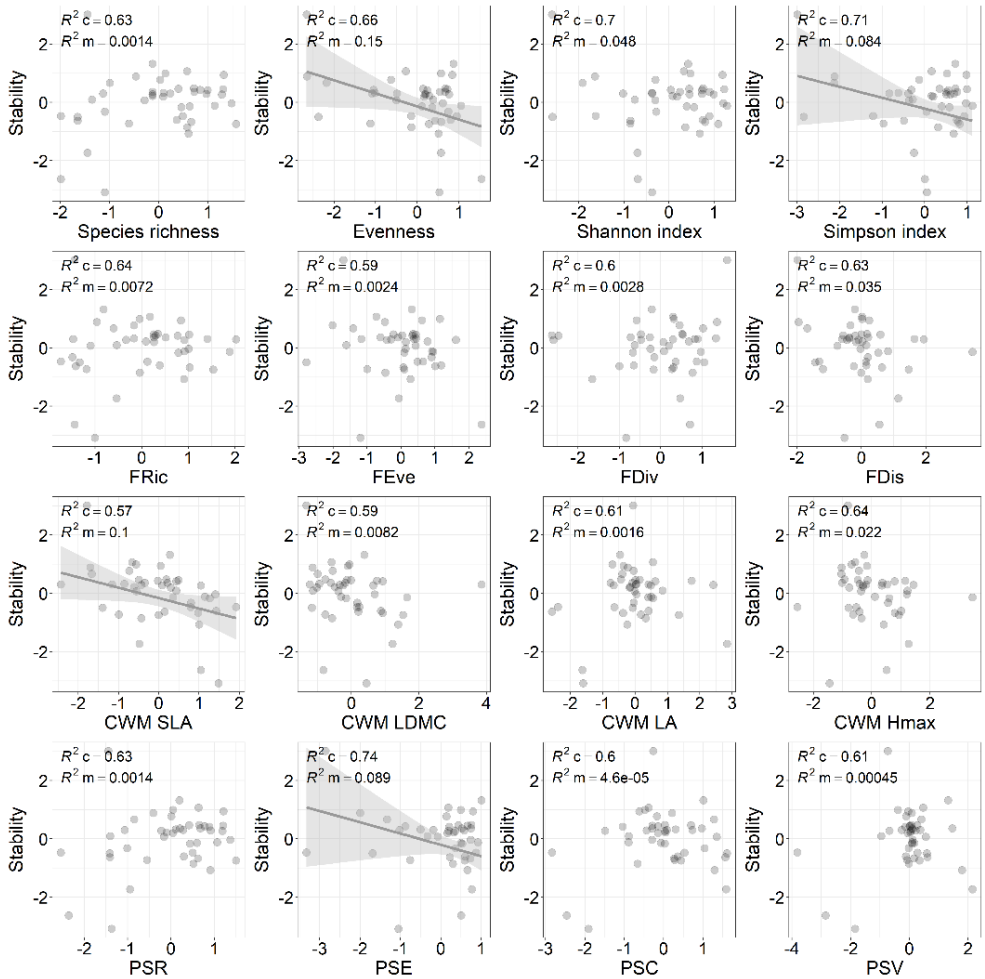

Figure 4.2. Spring season (April) bivariate relationships between species, functional and phylogenetic diversity indices and the stability of above-ground biomass production in the perennial herbaceous plant community. Grey lines are the fits of linear mixed models across all sampling units, and grey bands show 95% confidence intervals. Marginal R^2 (R^2_m) represents the variance explained by fixed effects, while conditional R^2 (R^2_c) represents the variance explanted by fixed and random effects.

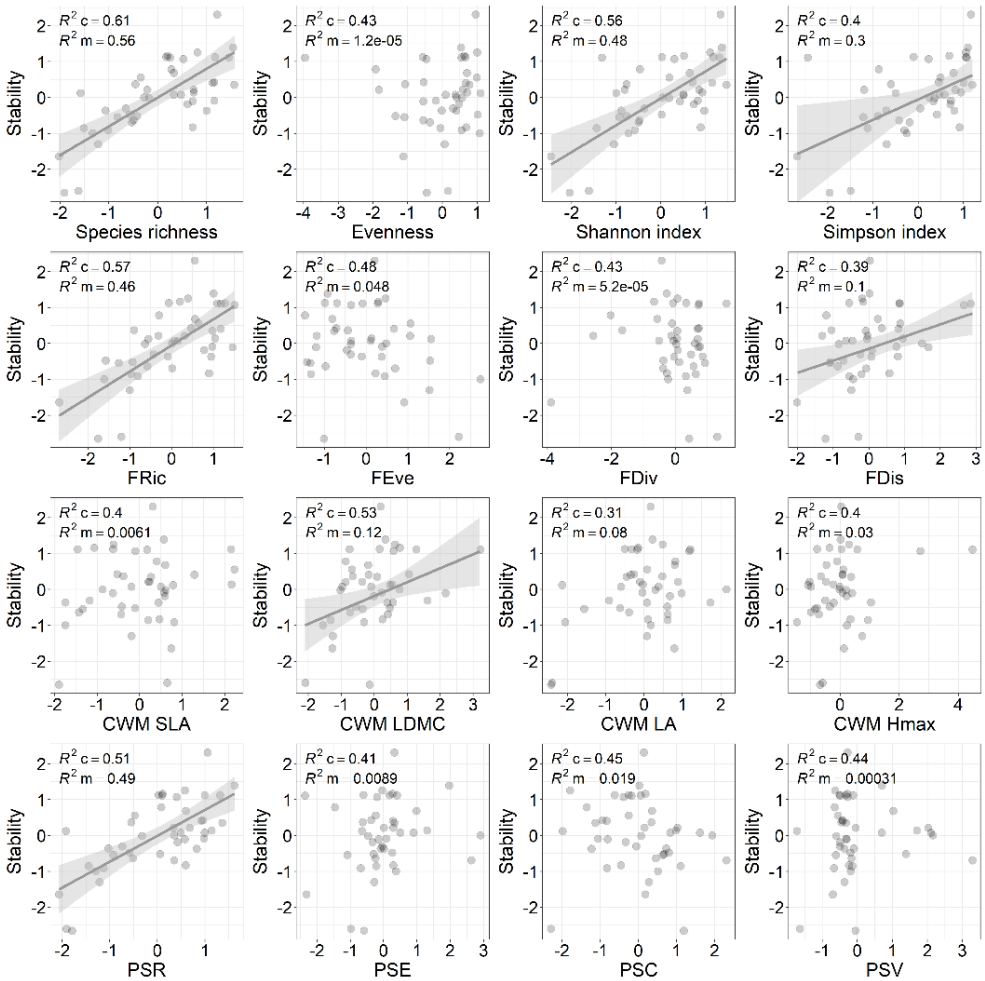

Figure 4.3. Early summer season (June) bivariate relationships between species, functional and phylogenetic diversity indices and the stability of above-ground biomass production in the perennial herbaceous plant community. Grey lines are the fits of linear mixed models across all sampling units, and grey bands show 95% confidence intervals. Marginal R^2 (R^2_m) represents the variance explained by fixed effects, while conditional R^2 (R^2_c) represents the variance explanted by fixed and random effects.

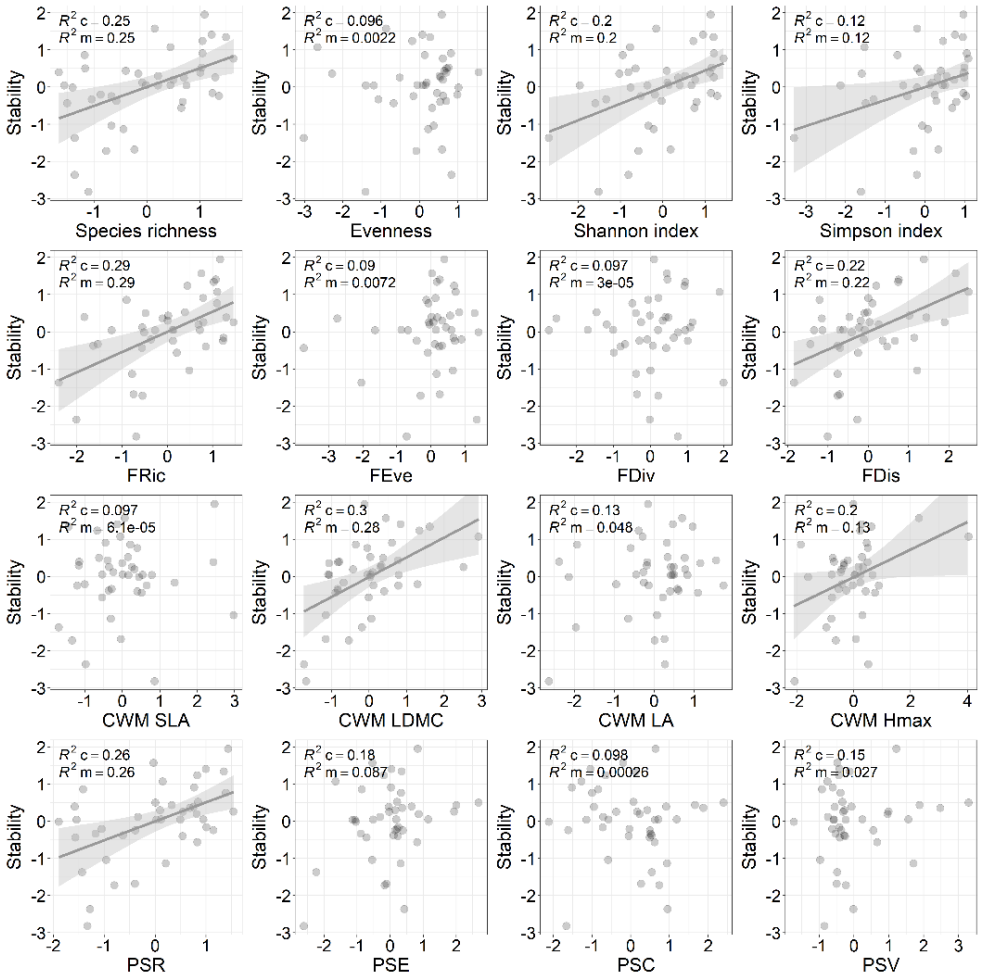

Figure 4.4. Summer season (August) bivariate relationships between species, functional and phylogenetic diversity indices and the stability of community above-ground biomass production in the perennial herbaceous plant community. Grey lines are the fits of linear mixed models across all sampling units, and grey bands show 95% confidence intervals. Marginal R^2 (R^2_m) represents the variance explained by fixed effects, while conditional R^2 (R^2_c) represents the variance explanted by fixed and random effects.

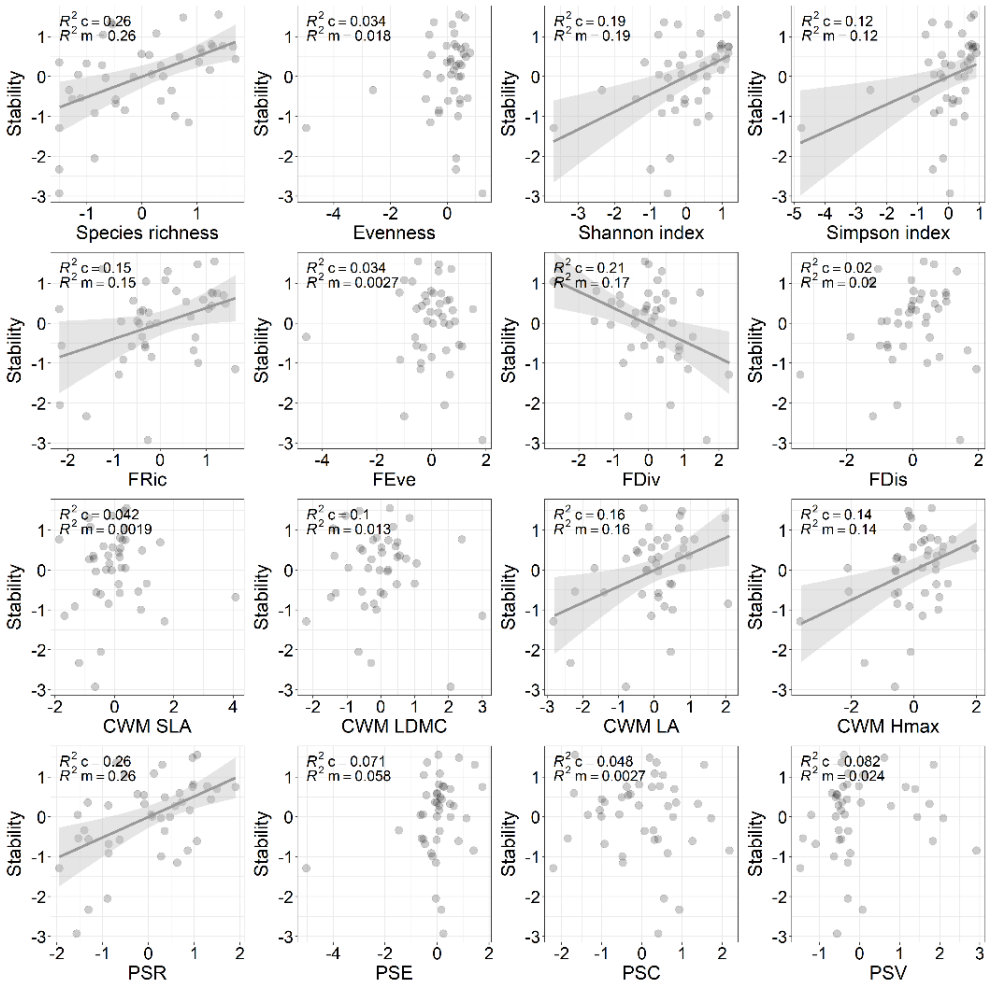

Figure 4.5. Fall season (October) bivariate relationships between species, functional and phylogenetic diversity indices and the stability of above-ground biomass production in the perennial herbaceous plant community. Grey lines are the fits of linear mixed models across all sampling units, and grey bands show 95% confidence intervals. Marginal R^2 (R^2_m) represents the variance explained by fixed effects, while conditional R^2 (R^2_c) represents the variance explanted by fixed and random effects.

4.3.2 생물다양성 지수 그룹별 최적 설명 변수

종다양성, 기능 다양성, 계통 다양성 지수 그룹 별로 안정성에 대한 최적 설명 변수를 선별한 결과, 봄철 초본 군집에서는 균등도, CWM SLA, PSE이 지상부 바이오매스 생산의 안정성을 가장 잘 설명하는 것으로 나타났다(Table 4.3). 최적 설명 변수들 중 균등도를 포함한 모델에 의해 설명되는 분산이 가장 높았으나($R^2_m = 0.15$), 각 다양성 지수들에 의해 설명되는 안정성의 분산(R^2_m) 값이 다른 계절에 비해 매우 낮았다.

초여름철과 여름철 초본 군집의 안정성은 종풍부도, FRic, CWM LDMC, PSR에 의해 가장 잘 설명되는 것으로 나타났다. 초여름철 초본 군집에서는 PSR과 PSV의 조합이 최적 모델로 선정되었으며, 두 계통 다양성 지수 중 PSR의 표준화 계수($\beta_{st} = 0.88$)가 더 크게 추정되었다. 선정된 최적 설명 변수들에 있어서 초여름철 모델이 여름철 모델에 비해 안정성에 대한 설명력이 더 높았다.

가을철 초본 군집에서는 종풍부도, CWM LA, PSR을 포함한 모델들의 AICc가 가장 낮았으며, 이들 지수들이 가을철 초본 군집의 안정성을 가장 잘 설명하는 변수로 확인되었다. 기능 다양성 지수에서는 FRic과 FDiv를 같이 포함한 모델이 최종 모델로 선정되었으나 FDiv의 표준화 계수($\beta_{st} = -0.44$)의 절대값이 FRic의 표준화 계수($\beta_{st} = 0.41$)보다 더 높아 구조 방정식 모델에는 FDiv가 최종적으로 포함되었다.

Table 4.3. Results of the best model selection from multi-model inference test for the stability of seasonal above-ground biomass production in the perennial herbaceous plant community using species, functional and phylogenetic diversity indices. Diversity indices with asterisk show the highest standardized coefficient.

Season	Fixed effect	df	AICc	Weight	R^2_m/R^2_c
Species diversity					
Spring	Evenness	5	114.4	0.700	0.15/0.66
Early summer	Species richness	6	104.3	0.933	0.56/0.60
Summer	Species richness	5	121.8	0.875	0.25/0.25
Fall	Species richness	5	121.6	0.891	0.25/0.25
Functional diversity					
Spring	Null	4	118.2	0.462	0.00/0.60
Early summer	FRic	5	110.0	0.526	0.46/0.57
Summer	FRic	5	119.6	0.622	0.29/0.29
Fall	FRic + FDiv*	6	121.9	0.648	0.33/0.33
Functional diversity (functional dominance)					
Spring	CWM SLA	5	117.3	0.397	0.10/0.57
Early summer	CWM LDMC	5	123.4	0.426	0.16/0.55
Summer	CWM LDMC	5	119.1	0.467	0.28/0.30
Fall	CWM LA	5	126.3	0.394	0.16/0.16
Phylogenetic diversity					
Spring	PSE	5	115.5	0.383	0.09/0.74
Early summer	PSR* + PSV	6	109.3	0.402	0.56/0.61
Summer	PSR	5	121.5	0.675	0.26/0.26
Fall	PSR	5	121.3	0.664	0.26/0.26

Abbreviation: df, degree of freedom; R^2_m, marginal R^2; R^2_c, conditional R^2; FRic, functional richness; FDiv, functional divergence; CWM, community-weighted mean; SLA, specific leaf area; LDMC, leaf dry matter content; LA, leaf area; PSE, phylogenetic species evenness; PSR, phylogenetic species richness; PSV, phylogenetic species variability.

4.3.3 구조 방정식 모델의 안정성 경로

선정된 생물다양성 지수들과 지상부 바이오매스, 동시성을 이용하여 계절별 구조 방정식 모델을 작성한 결과, 모든 계절의 구조 방정식 모델이 분석에 이용된 자료를 적합하게 설명하고 있었다(봄철: Fisher's C = 0.42, P = 0.81, AICc = 35.00, n = 43; 초여름철: Fisher's C = 1.02, P = 0.91, AICc = 72.96, n = 43; 여름철: Fisher's C = 0.85, P = 0.65, AICc = 81.71, n = 42; 가을철: Fisher's C = 7.18, P = 0.52, AICc = 94.37, n = 42).

봄철 초본 군집에서는 PSE와 동시성이 안정성에 직접적인 영향을 미쳤으며, 이들 설명 변수는 안정성에 유의한 음의 영향($p < 0.05$)을 주었다(Figure 4.6). 또한 두 설명 변수는 지상부 바이오매스에도 직접적인 영향을 주었는데($p < 0.05$), PSE의 표준화 경로계수(β_{st})는 0.25, 동시성의 표준화 경로계수는 -0.20으로 생산성에 대해 서로 정반대의 영향을 미쳤다. 봄철 초본 군집에서 확인된 안정성의 전체 분산 중 14% ($R^2_m = 0.14$)가 이들 설명 변수에 의해 설명되었다.

초여름철 초본 군집의 안정성은 CWM LDMC, 지상부 바이오매스, 동시성과 직접적인 연관이 있는 반면, 종풍부도와는 간접적으로 연관되었다(Figure 4.7). 종풍부도는 지상부 바이오매스와 동시성을 거쳐 간접적으로 안정성에 영향을 미쳤는데 결과적으로 두 경로 모두 안정성에 양의 영향을 주었다. 안정성에 대한 종풍부도의 간접적인 양의 영향은 여름철, 가을철 초본 군집에서도 유의하게 나타났다($p < 0.05$). 봄철 초본 군집의 종풍부도는 지상부 바이오매스에 양의 영향을($\beta_{st} = 0.93$, $p < 0.05$), 동시성에는 음의 영향을 주었는데($\beta_{st} = -0.70$, $p < 0.05$), 동시성 보다는 지상부 바이오매스에 미치는 영향이 더 큰 것으로 나타났다. 한편, 기능 다양성 중

CWM LDMC만이 초여름철 지상부 바이오매스와 안정성에 직접적인 양의 영향을 주었으며($p < 0.05$), FRic은 안정성과 직·간접적인 영향을 미치지 않았다. 동시성은 안정성에 직접적인 음의 영향을 미친 반면 지상부 바이오매스는 안정성에 양의 영향을 미쳤다.

여름철 초본 군집에서는 초여름철과 동일한 안정성 증진 경로가 확인되었다(Figure 4.8). 종풍부도는 안정성에 간접적인 영향을 미치는 변수였으며, 반대로 CWM LDMC, 지상부 바이오매스, 동시성은 안정성에 직접적인 영향을 미치는 변수였다. 여름철 모델에서는 초여름철 모델보다 안정성에 대한 지상부 바이오매스와 동시성의 표준화 경로계수 값이 증가하였으나(β_{st} = 0.77, -0.80), 이들 변수들이 설명하는 안정성의 분산은 오히려 초여름철 모델보다 감소하였다(R^2_m = 0.72). 한편, CWM LDMC와 동시성은 안정성에 직접적인 영향을 미칠 뿐 아니라 종풍부도와 마찬가지로 지상부 바이오매스를 거쳐 간접적으로도 안정성에 영향을 주었다. CWM LDMC는 직·간접적 모두 안정성에 양의 영향을 주는 반면 동시성은 직접적으로는 음의 영향을, 간접적으로는 양의 영향을 주는 것으로 나타났다.

마지막으로 가을철 초본 군집의 안정성에는 FDiv와 동시성이 음의 영향을 미친 반면, 종풍부도, CWM LA, 지상부 바이오매스는 안정성에 양의 영향을 미쳤다(Figure 4.9). Functional dominance 지수인 CWM LA는 지상부 바이오매스를 거쳐 안정성에 간접적인 양의 영향을 준 반면, FDiv는 안정성에 직접적인 음의 영향을 미치고 있었다(β_{st} = -0.26, $p < 0.05$).

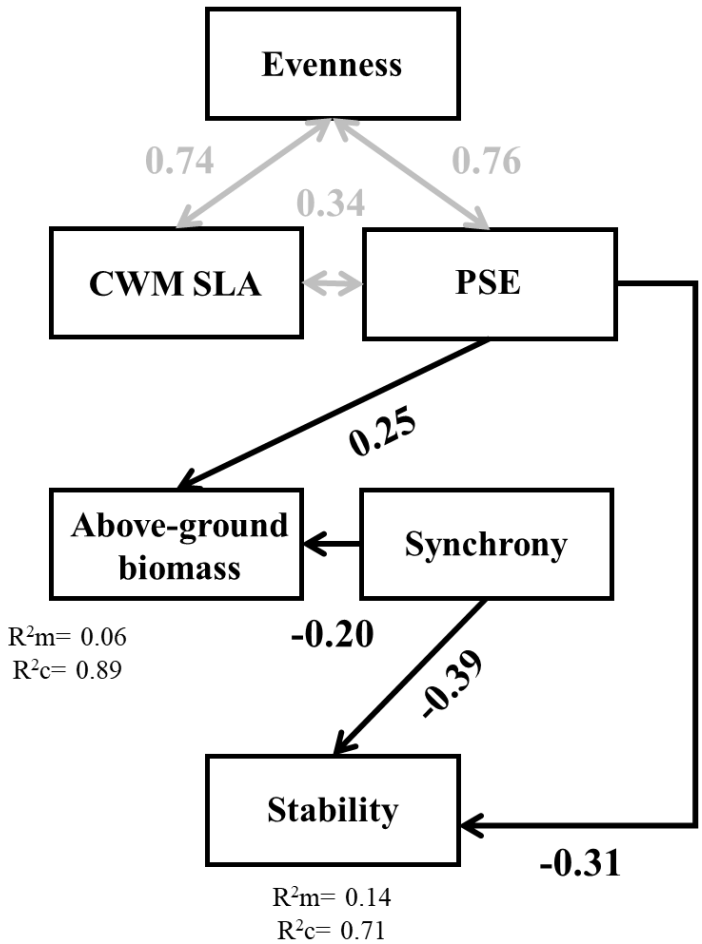

Figure 4.6. Result of the piecewise SEM representing the direct and indirect effects of diversity indices, above-ground biomass and synchrony on the stability of above-ground biomass production in the perennial herbaceous plant community in spring season (April). Black solid arrows indicate significant positive or negative effects on the response variables. Bidirectional grey arrows represent correlated errors between diversity indices. Numbers beside paths represent standardized path coefficients. The values below each response variable represent the variance explained by fixed effects (R^2_m) and fixed and random effects (R^2_c).

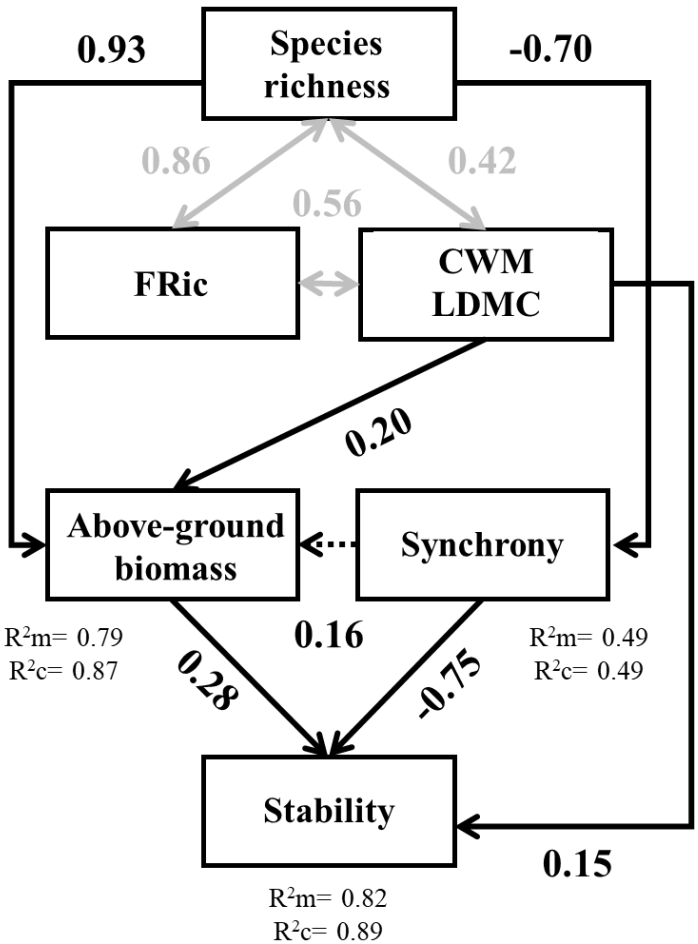

Figure 4.7. Result of the piecewise SEM representing the direct and indirect effects of diversity indices, above-ground biomass and synchrony on the stability of above-ground biomass production in the perennial herbaceous plant community in early summer season (June). Black solid arrows indicate significant positive or negative effects on the response variables. Black dotted arrow indicates non-significant effects. Bidirectional grey arrows represent correlated errors between diversity indices. Numbers beside paths represent standardized path coefficients. The values below each response variable represent the variance explained by fixed effects (R^2_m) and fixed and random effects (R^2_c).

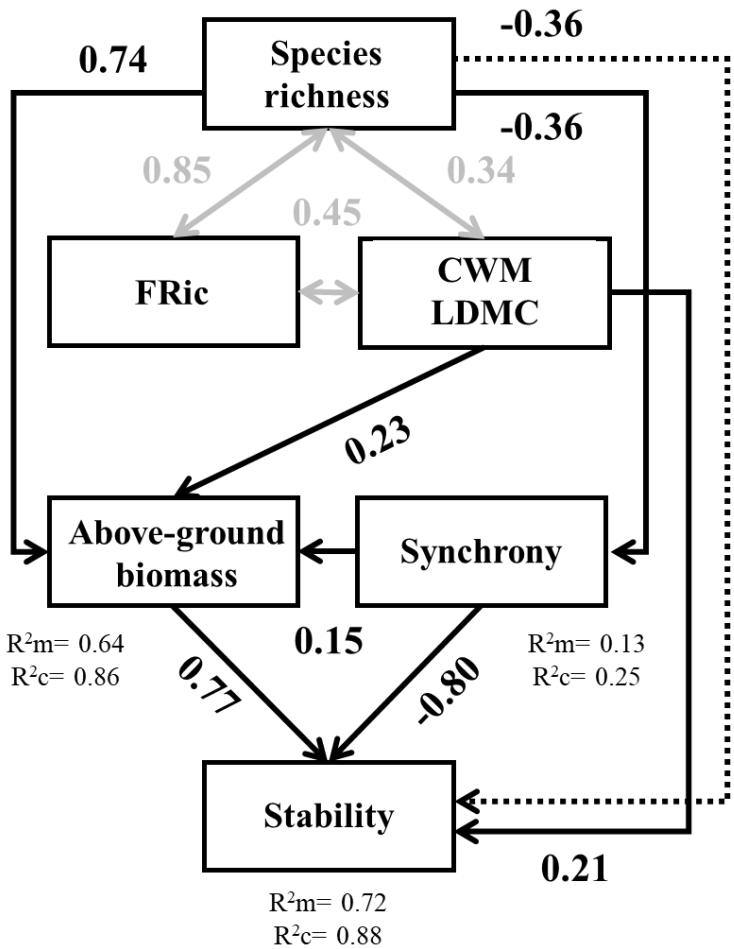

Figure 4.8. Result of the piecewise SEM representing the direct and indirect effects of diversity indices, above-ground biomass and synchrony on the stability of above-ground biomass production in the perennial herbaceous plant community in summer season (August). Black solid arrows indicate significant positive or negative effects on the response variables. Black dotted arrow indicates non-significant effects. Bidirectional grey arrows represent correlated errors between diversity indices. Numbers beside paths represent standardized path coefficients. The values below each response variable represent the variance explained by fixed effects (R^2_m) and fixed and random effects (R^2_c).

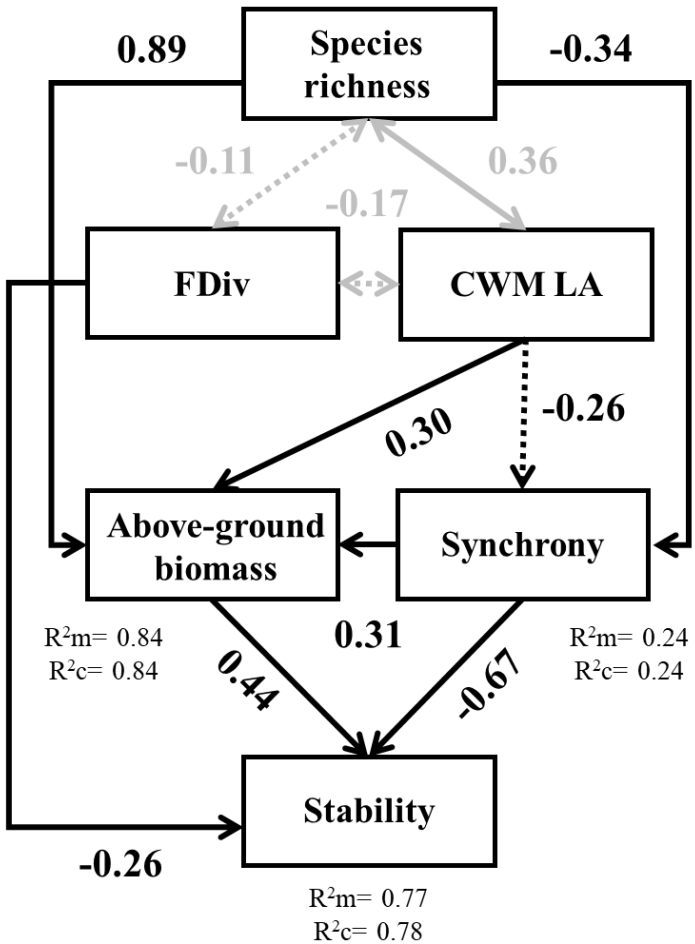

Figure 4.9. Result of the piecewise SEM representing the direct and indirect effects of diversity indices, above-ground biomass and synchrony on the stability of above-ground biomass production in the perennial herbaceous plant community in fall season (October). Black solid arrows indicate significant positive or negative effects on the response variables. Black dotted arrow indicates non-significant effects. Bidirectional grey arrows represent correlated errors between diversity indices. Numbers beside paths represent standardized path coefficients. The values below each response variable represent the variance explained by fixed effects (R^2_m) and fixed and random effects (R^2_c).

4.3.4 생물다양성 지수 별 상대 기여도

직접 효과는 모든 계절에 있어 동시성에서 가장 컸으며, 봄철 모델을 제외한 나머지 계절에서 지상부 바이오매스의 직접 효과가 그 다음으로 높게 나타났다(Figure 4.10). 간접 효과에서는 종풍부도의 효과가 초여름철부터 가을철까지 크게 나타났으며, 안정성에는 일관된 양의 영향을 주었다.

봄철 모델에서는 안정성에 대한 PSE와 동시성의 직접 효과가 나타났으며, 두 설명 변수 중에는 PSE (44.3%)보다 동시성(55.7%)이 안정성의 변이 더 많이 설명하였다(Figure 4.10). 초여름철에는 동시성과 종풍부도가 안정성 변이의 76.1%를 설명하였고, 동시성, 종풍부도, 지상부 바이오매스, CWM LDMC 순으로 안정성에 기여하였다. 여름철에서는 종풍부도의 상대 기여도(36.2%)가 가장 크게 나타났으며, 간접 효과보다 직접 효과가 더 높았다. 종풍부도 다음으로는 동시성, 지상부 바이오매스, CWM LDMC 순으로 안정성에 기여하였다. 마지막으로 가을철에는 동시성, 종풍부도, 지상부 바이오매스, CWM LA, FDiv 순으로 안정성에 영향을 미쳤다.

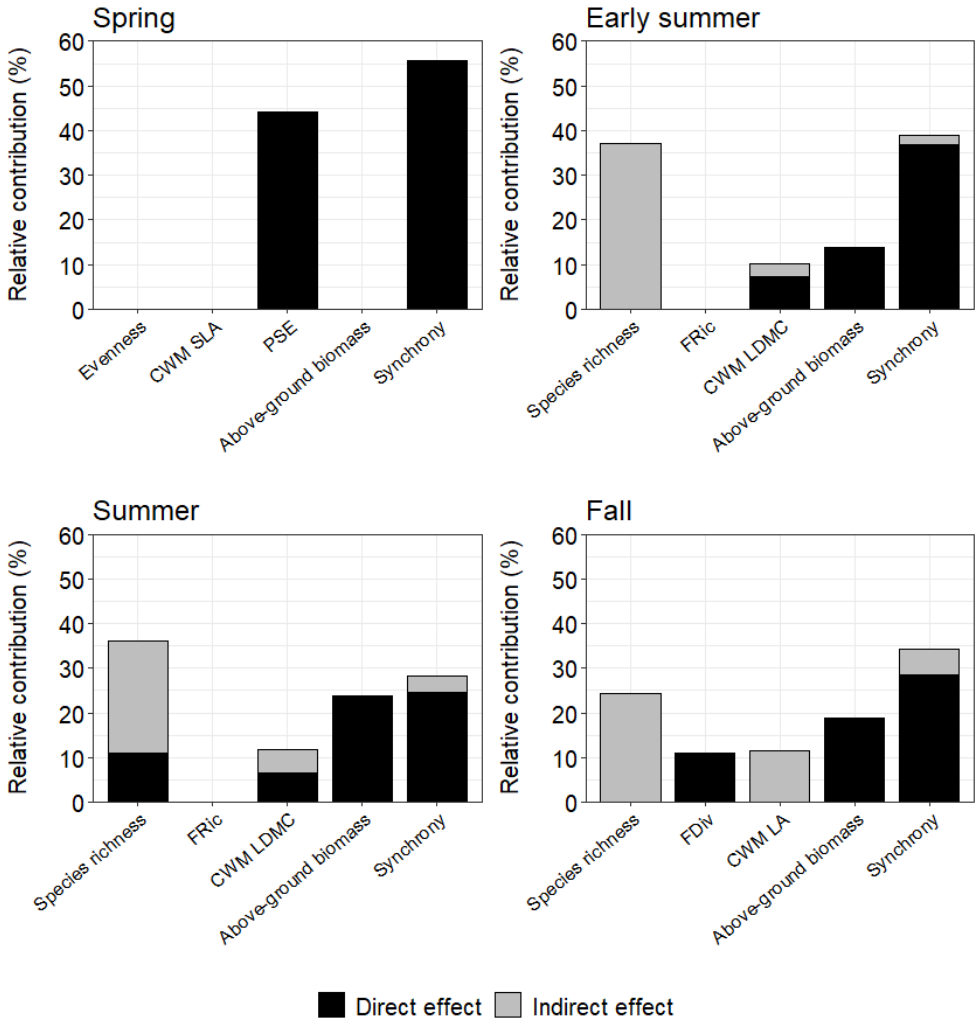

Figure 4.10. Relative contributions of diversity indices, above-ground biomass and synchrony on the stability of above-ground biomass production in the perennial herbaceous plant community. Indirect effect was calculated by multiplying the direct effects of all paths in a route to the stability. Relative contribution was the ratio between a direct or indirect effect of each variable and the sum of all direct and indirect effects in each seasonal model. Abbreviations: FDiv, functional divergence; CWM LDMC, community-weighted mean of leaf dry matter content; CWM LA, community-weighted mean of leaf area; PSE, phylogenetic species evenness.

4.4 고찰

본 연구에서는 종다양성, 기능 다양성, 계통 다양성을 이용하여 생물다양성의 안정성 효과를 검증하였다. 그 결과, 산림 초본 군집의 높은 생물다양성은 초본 군집의 지상부 바이오매스 생산의 안정성을 증가시켰으며, 봄철을 제외한 나머지 계절에 있어 생물다양성은 일관된 경로를 통해 안정성을 증진하는 효과를 보였다.

4.4.1 산림 초본 군집 생물다양성의 안정성 효과

선행 연구들과 마찬가지로 높은 생물다양성은 군집의 지상부 바이오매스 생산의 안정성을 증가시키는 것으로 나타났다(Schnabel et al., 2019; Dolezal et al., 2020). 특히 종풍부도는 봄철을 제외하고 생물다양성 척도 중 안정성을 일관되게 가장 잘 설명하는 척도인 것으로 나타났다. 종풍부도는 주로 지상부 바이오매스와 동시성을 거쳐 안정성에 간접적으로 영향을 미쳤는데 이러한 종풍부도의 간접적인 안정성 효과는 선행 연구의 결과와 일치하였다(Craven et al., 2018; Dolezal et al., 2020).

구조 방정식 모델에 사용된 기능 다양성 지수들 중 FDiv와 CWM LDMC는 안정성에 직접적인 영향을 주었으며, CMW LA는 생산성을 통해 간접적으로 안정성을 높였다. 기능 형질 중 엽건물량(LDMC)은 식물 군집에서 지상부 바이오매스 생산의 안정성을 잘 설명하는 것으로 알려져 있는데(Polley et al., 2013; Smart et al., 2017), 본 산림 초본 군집에서도 초여름철과 여름철 모델에서 엽건물량이 다른 기능 형질들에 비해 안정성에 대한 설명력이 높은 것을 확인할 수 있었다. 하지만 전반적으로 기능 다양성 지수들이 종풍부도와 동시성에 비해 낮은 전체 효과를 보이는 것으로 보아 본 연구에 사용된 기능 형질들이 산림 초본 군집의 지상부 바이

오매스 생산의 안정성을 잘 설명하지 못하고 있는 것으로 판단된다. 본 연구에서는 주로 광 획득 능력과 관련된 기능 형질을 이용하여 기능 다양성 지수를 산출하였는데(엽면적비, 엽면적, 최고 초고), 이들 기능 형질 외 지하부 기관, 종자 무게, 수명과 같이 다년생 초본의 생리생태적 특성을 반영할 수 있는 기능 형질들을 추가하여 안정성 효과를 확인할 필요가 있어 보인다.

본 연구에서 계통 다양성 지수들은 PSR과 PSE를 제외하고 안정성과의 연관성이 떨어졌다. 안정성과 연관이 깊은 PSR 마저도 종풍부도와 상관이 높아 multi-model inference model 결과에서 나타난 PSR의 설명력은 계통 다양성만의 효과를 의미한다고 보기 어렵다. 또한 작은 공간적 규모에서는 계통 다양성의 영향이 잘 나타나지 않는다고 보고한 선행 연구를 볼 때(Dolezal et al., 2020) 본 연구에 사용된 계통 다양성 지수들은 다른 생물다양성 척도에 비해 산림 초본 군집 내 안정성 효과를 제대로 드러내지 못하는 것으로 보인다(Venail et al., 2015).

생물다양성은 안정성 뿐 아니라 지상부 바이오매스에도 직접적인 영향을 미치고 있었다. 특히 종풍부도의 영향이 매우 크게 나타나는 것으로 보아 본 산림 초본 군집에서도 생산성을 증가시키는 생물다양성의 선택효과 내지 지위 상보 효과가 발생하고 있는 것을 보이는데 본 연구에서는 이를 직접적으로 검증할 수 없었다. 안정성에 미치는 생물다양성의 영향이 생산성에 동일하게 작용하지 않을 수 있기 때문에(Cardinale et al., 2013), 산림 초본 군집을 대상으로 한 생물다양성과 생산성 간 관계에 대한 추가 연구가 필요해 보인다.

4.4.2 산림 초본 군집의 계절별 안정성 경로

봄철 초본 군집의 안정성은 균등도, CWM SLA, PSE와 부의 이변량 관계를 보였으며, 이 중 PSE는 구조 방정식 모델에서 지상부 바이오매스에는 직접적인 양의 영향(β_{st} = 0.25)을 미친 반면 안정성에는 직접적인 부의 영향을 미쳤다(β_{st} = -0.31). 이는 봄철 초본 군집 내 출현하는 종들의 계통적 유연관계가 가까울수록 군집의 지상부 바이오매스 생산의 안정성이 높아진다는 의미로, 봄철 초본 군집의 특징을 잘 반영하는 결과라 할 수 있다. PSE는 주로 교란 혹은 환경 여과 효과의 영향을 나타내는데, 환경 스트레스가 발생하면 군집에는 내성을 가진 종들만 남게 되어 계통적 유연관계가 줄어들어 PSE가 낮아지는 것으로 알려져 있다(Helmus et al., 2010). 봄철은 광 조건이 양호한 대신, 환경 요인의 변동이 큰 시기이다. 따라서 광에 대한 경쟁이 적은 봄철에는 환경 변동에 대한 적응이 무엇보다 중요한데 이 시기 초본 군집에는 봄철 환경에 적응한 춘계 단명 식물들이 주로 출현한다(Kim et al., 2015; Augspurger and Salk, 2017), 본 연구 대상지에서는 미나리아재비과 4종, 양귀비과 2종, 백합과 3종 등 일부 과(family)에 속하는 10종의 춘계 단명 식물이 확인된다. 따라서 봄철에는 춘계 단명 식물과 같이 봄철 환경에 적응한 종들의 출현이 늘어날수록 군집의 안정성이 높아진다고 할 수 있다(Cavender-Bares et al., 2009).

초여름철과 여름철에는 종풍부도와 함께 CWM LDMC가 안정성에 유의한 영향을 주었다. CWM LDMC는 안정성에 직접적인 양의 영향을 주었으며, 기능 다양성 지수들 중 가장 높은 전체 효과를 보였다. 이는 생물다양성의 선택 효과를 지지하는 결과로, 지상부 바이오매스 생산의 안정성에는 기능 형질의 변이보다 특정 기능 형질 값을 가진 우점종의 역할이 더 중요함을 의미한다(Zhang et al., 2017a). 또한 이러한 생물다양성의

선택 효과는 산림 하층 군집의 생산성을 증진하는 것으로 알려져 있는데 (Chun et al., 2020) 본 연구에서도 CWM LDMC가 높아질수록 지상부 바이오매스가 증가하는 경향을 보였다. 따라서 이 시기 초본 군집에서는 생물다양성의 선택 효과가 주요 기작으로 작용하면서 군집의 생산성과 안정성을 동시에 증진하는 상승 효과(synergy)를 내는 것으로 볼 수 있다. 하지만 이러한 결과는 선택 효과가 주요 기작이 될 경우 portfolio effect을 낮춰 안정성을 저해할 수 있다고 보고한 연구와는 일치하지 않았다 (Wang et al., 2021).

초여름철과 여름철 선택 효과는 우점종의 엽건물량(LDMC)을 통해 나타나는데 흔히 환경 스트레스와 교란에 대한 경쟁자(competitor)의 생태 전략을 가진 종일수록 높은 엽건물량을 갖는다고 알려져 있다(Dalke et al., 2018). 따라서 본 연구 대상지와 같이 비교적 비옥하고 교란이 적은 환경에서는 생장률이 높고 지상부와 지하부 바이오매스의 확장이 빠른 경쟁자 전략을 가진 종들이 우점하면서 군집의 지상부 바이오매스 생산과 안정성을 동시에 높이고 있는 것으로 판단된다(Grime, 1979).

한편, 다변량 관계에서는 확인되지 않았으나 이변량 관계에서 초여름철과 여름철 FRic와 FDis는 안정성과 유의한 양의 관계를 맺고 있었다. 이러한 결과는 선택 효과뿐 아니라 지위 상보 효과도 초본 군집의 지상부 바이오매스 생산의 안정성을 높이는데 기여할 수 있음을 의미한다. 일반적으로 다변량으로 측정된 군집의 기능 형질 변이가 클수록 지위 상보 효과가 나타나기 용이하다(Cadotte, 2017). 특히 식물 군집에서는 광 흡수와 관련된 잎의 기능 형질이 다양할수록 혹은 수직적 구조의 층화가 용이할수록 종 간 경쟁이 완화되고 효율적인 자원 이용이 가능하다 (Yachi and Loreau, 2007; Mensah et al., 2018). 따라서 본 다년생 초본 군집에

서는 자원에 대한 상층 수목과의 비대칭적인 경쟁과 계절적 환경 변동이 군집 내 지위 상보 효과를 유발하면서 생물다양성과 생태계 기능 간 관계에 영향을 미치고 있는 것으로 보인다(Zhang et al, 2017b). 지위 상보 효과는 지위의 분리를 통해 환경 변동에 취약한 종의 영향을 줄이고 portfolio effect을 증가시켜 안정성에 기여한다고 알려져 있다(Wang et al., 2021). 하지만 같은 시기 구조 방정식 모델에서는 functional dominance 지수들과 안정성 간 관계가 더 중요한 것으로 나타나 초여름철과 여름철 초본 군집에는 지위 상보 효과 보다는 선택 효과가 더 우세하게 작용하고 있는 것으로 판단된다(Doak et al. 1998).

마지막으로 가을철 초본 군집에서 FDiv는 안정성과 음의 관계를 보였다. 이는 일반적으로 알려진 기능 다양성의 효과와는 반대되는 결과이며(Kang et al., 2020), 이변량 관계에서 가을철 FRic이 안정성과 서로 양의 관계를 갖는 것과 배치되는 결과이다. 가을철은 일부 초본 종들의 지상부 바이오매스가 소멸하는 시기로 각 초본 종들의 생활사가 이러한 결과에 영향을 미친 것으로 보이는데 이에 대한 해석은 추후 논의가 더 필요해 보인다. 한편 가을철 CWM LA은 지상부 바이오매스에 양의 영향을 주었는데 이는 초여름철과 여름철 결과와 마찬가지로 우점하는 종의 기능적 역할이 군집의 지상부 바이오매스 생산에 중요하게 작용하고 있음을 보여준다.

4.4.3 동시성이 안정성에 미치는 영향

동시성은 모든 계절에 있어 안정성에 직접적인 음의 영향을 미치고 있었다. 이러한 안정성에 대한 동시성의 일관된 영향은 선행 연구들과 일치하는 결과이다(Craven et al., 2018; Schnabel et al., 2019; Valencia et al., 2020).

동시성은 종 간 상호 작용 또는 환경 변동에 대한 개별 종의 반응에 영향을 받는다(Ives et al., 1999). 즉, 개별 종들의 반응이 상이할수록 군집 내 동시성이 줄고 비동시성(asynchrony)이 증가하는데, insurance hypothesis에서는 환경 변동에 따른 비동시성이 군집의 안정성을 높이는 것으로 보고 있다(Yachi and Loreau, 1999). 한편 동시성은 compensatory dynamics과도 연관이 있다(Turnbull et al., 2016). 경쟁은 지위의 분리를 통해 종의 공존을 이끌면서 종별 개체군 사이에 compensatory dynamics을 일으키는데 (Chesson, 2000; Gonzalez and Loreau, 2009), 경쟁으로 인해 한 종의 개체군이 감소하는 대신 다른 종의 개체군이 증가하는 부의 공변(negative covariation)이 발생하게 되면 개체군 간 비동시성은 높아지는 반면 군집 전체의 변동은 줄어드는 효과가 나타나게 된다(Gonzalez and Loreau, 2009).

본 연구에서는 insurance hypothesis와 compensatory dynamics 중 어떤 효과가 주요하게 안정성을 증진하는지 확인하기 어려웠다. 하지만 봄철에는 생물다양성 지수와 동시성 간 관계가 유의하지 않은 것으로 보아 군집의 비동시적 반응이 생물적 요인이 아닌 환경 변동에 의해 나타났을 가능성이 높다. 반대로 초여름 이후 상층 수관이 울폐된 시기에는 동시성이 종풍부도와 음의 관계를 맺고 있어, 이 시기에는 생물적 요인, 특히 종 간 경쟁에 의해서 군집 내 비동시적 변동이 나타나는 것으로 판단된다. 하지만 초여름철과 여름철에는 주로 선택 효과가 안정성을 도모하고 있어, 이 시기에 compensatory dynamic이 실제 군집에 나타나는지에 대해선 추가 연구가 필요해 보인다(Houlahan et al., 2007).

본 연구는 좁은 공간적 연구 범위로 인해 국내 산림 초본 군집의 일반적인 경향을 도출하지 못했으며, 생물다양성과 안정성 간 관계에 미치는 비생물적 환경 요인의 영향을 고려하지 못했다는 한계가 있다. 특히 기

후 변화로 인해 생태계 기능의 안정성이 저해될 가능성이 높기 때문에 (Ma et al., 2017) 추후 연구에서는 강수량, 기온과 같은 환경 요인의 영향을 함께 고려할 필요가 있다(García-Palacios et al., 2018; Valencia et al., 2020). 그렇지만 본 연구는 중장기 현장 자료를 이용해 국내 산림 초본 군집에서 생물다양성에 의한 안정성 효과를 검증하고, 계절별 초본 군집의 안정성을 증진하는 기작을 확인하였다는데 큰 의의가 있다. 본 연구 결과는 산림 생태계 관리에 있어 산림 초본 군집 생물다양성 보전의 근거를 마련하는데 도움을 줄 수 있을 것으로 판단된다.

제 5 장 네트워크 분석을 이용한 산림 초본 군집 생물다양성의 형성 기작 구명

5.1 서론

군집의 생물다양성 양상에 관여하는 군집 형성 기작을 파악하는 것은 생태학 분야의 오래된 관심사 중 하나이다(Diamond, 1975; Connor and Simberloff, 1979). 군집 형성 기작은 생물다양성 뿐 아니라 생태계 기능에도 영향을 미치기 때문에 생태계 관리에 앞서 지역 식물 군집의 형성에 영향을 미치는 주요 기작을 파악하는 것이 중요하다 할 수 있다(Leibold et al., 2017).

생물 군집의 형성에는 환경 여과 효과, 경쟁과 같은 결정론적 과정과 산포 능력, 생태적 부동과 같은 확률론적 과정이 관여한다(Chase and Myers, 2011). 즉, 생물 군집은 종의 출현에 관여하는 두 군집 형성 기작의 상대적 기여에 따라 시공간적으로 다양하게 형성된다고 할 수 있다(Pandit et al., 2009; Måren et al., 2018). 하지만 실제 종의 공존에는 여러 생태적 과정이 복잡하게 관여하고 있어 주요 군집 형성 기작을 구분하기란 쉽지 않다(Maire et al., 2012; Bar-Massada, 2015).

기능 형질(functional trait)은 생물체가 가진 해부학적, 형태적, 생리적, 구조적 특성을 의미하며, 종별 자원 획득 전략 및 경쟁과 스트레스에 대한 종 특이적 반응과 관련이 있다(Grime, 1979; Pérez-Harguindeguy et al., 2013). 따라서 군집 내 기능 형질의 수렴(convergence) 및 발산(divergence) 양상은 환경 스트레스 또는 종 간 상호 작용에 대한 종별 반응을 내포한다고 확인할 수 있다(Fukami et al., 2005; Grime, 2006; Cadotte et al., 2013). 만

일 환경 여과 효과가 강하게 나타난다면, 군집은 기능 형질적으로 유사해지는 반면, 경쟁은 유사한 형질을 가진 종들을 배제하는 필터로 작용한다(Purschke et al., 2013; Sommer et al., 2014). 이에 많은 연구들이 군집내 기능 형질의 수렴 및 발산 양상을 통해 군집 형성에 영향을 미치는 주요 기작을 구분하고자 노력하고 있다(Cornwell and Ackerly, 2009; Mouchet et al., 2010; Kleyer et al., 2012; Gallien, 2017).

최근 생태 분야에서는 네트워크 분석(ecological network analysis)을 활용한 연구가 활발히 수행되고 있다(Delmas et al., 2019; Losapio et al., 2019). 네트워크 분석은 수분 매개, 먹이 사슬, 초식, 기생 등 다양한 종 간 상호작용을 구조화하는데 도움을 줄 뿐 아니라 다양한 생태적 가설을 검증하는데 이용되고 있다(Farine and Whitehead, 2015; Losapio et al., 2019; Meise et al., 2019). 특히, 그래프 이론(graph theory)에서 발달한 분석 기법들은 네트워크 구조의 특성을 평가하는데 필요한 이론적 기반을 제공하고 있어 다양한 생태 분야 연구에 활용되고 있는 추세이다(Delmas et al., 2019). 네트워크 분석을 이용한 연구로 환경 구배에 따른 상리 공생 관계의 변화(Albrecht et al., 2018), 생물지리구계의 구분(Lenormand et al., 2019) 등이 있으며, 군집 형성 기작에 대한 연구들도 활발히 수행되고 있다(Morueta-Holme et al., 2016; Fournier et al., 2016; Legras et al., 2019).

본 연구는 기능 형질과 네트워크 분석을 이용하여 냉온대 북부 가리왕산 지역 내 초본 군집의 형성에 영향을 미치는 주요 기작을 구명하고자 수행하였다. 세부적으로는 결정론적 과정과 확률론적 과정 중 어느 생태적 과정이 우세하게 작용하고 있는지 검증하고, 계절별로 동일한 생태적 과정이 나타나는지 확인하고자 하였다. 이를 위해 본 연구에서는 기능 형질의 수렴 및 발산 양상이 생태적 과정에 따라 상이하게 나타남을 이

용하여 군집의 네트워크 구조에서 이러한 기능 형질의 수렴 및 발산 양상이 나타나는지 분석하였다.

5.2 재료 및 방법

5.2.1 초본 군집 조사

초본 군집 조사의 방법은 3장의 방법과 동일하며, 소방형구마다 측정된 종별 피도를 분석에 사용하였다.

5.2.2 기능 형질 조사

종별 기능 형질은 4장에서 측정된 엽면적비(SLA: specific leaf area, cm^2/g), 엽건물량(LDMC: leaf dry matter content, mg/g), 엽면적(LA: leaf area, cm^2), 최고 높이(Hmax: maximum height, cm)의 값을 이용하였다. 이들 기능 형질은 상호 절충 관계(trade-off)에 있으며 식물의 생태 전략(예, C-S-R strategy)을 잘 대변하는 형질들로 알려져 있다(Hodgson et al., 1999; Pierce et al., 2017). 여기에 더해 본 연구에서는 지하부 기관 형태(root type)를 기능 형질로 추가하였다. 지하부 기관 형태는 다년생 초본의 산포와 밀접한 관련이 있으며, 초식동물의 먹이 선호에도 영향을 미치는 것으로 알려져 있다(Baubet et al., 2003; Schmidt et al., 2004; Kim et al., 2011). 연구 기간 동안 조사지에서 소규모이지만 야생동물에 의한 초식이 지속적으로 확인되었기 때문에 본 연구에서는 지하부 기관 형태를 추가하여 초본 군집과 임상 환경에 물리적 피해를 일으키는 멧돼지(*Sus scrofa* L.)와 고라니(*Hydropotes inermis* Swinhoe)와 같은 야생동물의 초식 활동이 초본 군집 형성에 미치는 영향을 고려하고자 하였다. 종별 지하부 기관 형태는 이우철(1996)의 범주형 분류를 이용하였다.

5.2.3 출현 네트워크 작성

초본 군집 조사 자료에서 획득한 계절별 종-피도 행렬(species matrix)을 이용하여 Bray-Curtis 비유사도를 산출하였다. 산출된 Bray-Curtis 비유사도는 유사도(1-Bray-Curtis 비유사도)로 변환한 뒤, R 프로그램의 igraph 패키지를 이용하여 출현 네트워크로 전환하였다(Csárdi and Nepusz, 2006). 유사도 행렬의 각 성분 값들을 네트워크의 노드(node, 여기서는 초본 종을 의미함) 사이를 연결하는 엣지(edge)의 가중치로 사용하였다(Legras et al., 2019).

5.2.4 기능 형질 네트워크 작성

측정된 기능 형질을 이용하여 종-형질 행렬(trait matrix)을 작성한 뒤, 이를 Gower 거리(Gower distance)로 변환하였다(Gower, 1971). 출현 네트워크와 마찬가지로 비유사성을 유사성의 수치(1-Gower distance)로 변환 후 기능 형질의 유사도 행렬을 네트워크로 전환하였으며, 행렬의 각 성분 값들은 노드를 연결하는 엣지의 가중치로 사용하였다(Legras et al., 2019).

5.2.5 네트워크 그룹 일치성

출현 네트워크와 기능 형질 네트워크에서 각 종들이 속한 그룹이 서로 일치하는지 판단하고자 모듈성(modularity) 분석 및 D_g 지수 산출을 실시하였다. 이를 위한 아이디어와 방법론적 절차는 Legras et al. (2019)를 따라 수행하였으며, 모듈성 검출 알고리즘의 적용과 D_g 지수의 산출은 공개된 R코드를 사용하였다(Legras et al., 2019).

모듈성은 네트워크가 소규모 그룹 구조(묘듈)로 나뉠 수 있는지를 나타내는 척도로 그룹 내 엣지와 그룹 간 엣지의 밀도를 서로 비교하여 네

트워크 상 최적의 묘듈 구조를 찾으며, 이 모듈성이 높을수록 네트워크 내 그룹 구조가 다수 존재함을 의미한다(Newman, 2006). 본 연구에서는 모듈성을 구하는 최적 알고리즘 중 Louvain 알고리즘을 이용하여 출현 네트워크와 기능 형질 네트워크 내 그룹을 각각 구분한 뒤, D_g 지수를 아래와 같이 구하였다(Blondel et al., 2008; Legras et al., 2019). D_g 지수는 네트워크의 모듈 다양성을 나타내는 척도로, 한 그룹에 속한 종들이 타 그룹에도 동일하게 속하는 정도인 일치성을 나타낸다(Gauzens et al., 2015; Legras et al., 2019).

$$D_{g_f} = \frac{1 - \sum_{s=1}^{m} \left(\frac{g_s}{|g_f|} \right)^2}{1 - \frac{1}{|g_f|}}$$

$$D_g = \text{mean } (D_{g_f})$$

여기서 g_s는 기능 형질 그룹 g_f에 속하면서 출현 그룹 s에 속하는 종의 수이며, g_f는 기능 형질 그룹 g_f에 속하는 종의 수이다. m은 출현 그룹 s의 총 개수이다. D_{g_f}는 0에서 1 사이의 값을 가지며 0은 하나의 기능 형질 그룹에 나타나는 종들이 출현 그룹 상에서도 모두 동일한 그룹 내에 출현함을 의미한다. 최종 D_g는 각 기능 형질 그룹별로 구한 D_{g_f}의 평균값으로 구하였다.

관찰된 D_g 지수의 값이 통계적으로 유의한지 검증하기 위해 널(null) 모델로 기대값 분포를 생성한 뒤 관찰값과 비교하였다. 이를 위해 기능 형질 네트워크에서 확인된 그룹은 그대로 유지한 채, 출현 네트워크에서 확인된 그룹에만 출현한 종들을 임의로 재배치하면서 D_g 지수를 반복 산출하였다. 널 모델은 계절별로 1,000회 반복 수행하였으며 널 모델에서

산출된 D_g 지수의 기대값 분포를 계절별로 작성하였다. 만약 D_g 지수의 관찰값이 널 모델의 기대값 분포에 비해 유의하게 작다면(기대값 분포의 5 % 이하), 결정론적 과정 중 환경 여과 효과에 의해 특정 기능 형질을 갖는 종들이 출현 네트워크 구조 상 그룹을 이룬다고 할 수 있다. 반대로 D_g 지수의 관찰값이 널 모델의 기대값 분포보다 유의하게 크면(기대값 분포의 95 % 이상) 두 네트워크의 그룹이 서로 유의하게 다르다는 의미로, 기능 형질 상 유사성을 없애는 종 간 경쟁이 군집을 형성하는데 주된 영향을 미친다고 할 수 있다. 마지막으로 관찰값이 기대값의 임의 분포와 차이가 없다면(기대값 분포의 5 - 95% 사이), 군집을 형성하는데 확률론적 과정이 우세하게 작용한다고 할 수 있다.

5.2.6 네트워크 동류성

동류성(assortativity)은 네트워크 구조에서 비슷한 성질(예, 기능 형질값)을 가진 노드 혹은 엣지가 서로 뭉쳐 있는 상대적 정도를 의미한다. 동류성은 -1에서 1 사이의 값을 가지며 관찰된 동류성이 양의 값을 가지면 비슷한 성질의 노드들끼리 연결되는 경향이 높은 반면 음의 값을 가지면 네트워크에는 서로 다른 성질을 가진 노드들끼리 서로 연결되어 있음을 의미한다(Newman, 2002).

만일 초본 군집이 환경 여과 효과에 의해 근연종들끼리 지위를 공유하고 있다면, 기능 형질이 유사한 종들끼리 공존하게 되므로, 이들 종들이 형성한 네트워크의 구조에서는 기능 형질에 대한 동류성이 높아질 것이다. 반대로 종 간 경쟁 때문에 유사한 종들이 군집에서 배제된다면, 네트워크 구조에서 나타나는 기능 형질의 동류성은 줄어들 것이다. 이 가설을 검증하기 위해 계절별 출현 네트워크의 노드(종)마다 실제 측정된 기

능 형질 값을 부여한 뒤 R 프로그램의 assortnet 패키지를 이용하여 각 엣지마다 유사도 행렬 성분 값을 가중치로 준 가중 동류성 계수를 동류성으로 산출하였다(Farine, 2014).

산출된 동류성의 관찰값이 유의한 결과인지 검증하기 위해 널 모델을 이용하였으며, 출현 네트워크의 노드(종)에 임의로 기능 형질 값을 부여한 뒤 개별 기능 형질마다 동류성의 기대값을 1,000회 반복 추출하였다. 앞서 네트워크 그룹의 일치성 분석과 마찬가지로 널 모델로 작성한 기대값 분포와 관찰값을 비교하여 관찰값이 얼마나 유의한 차이를 보이는지 검정하였다. 이때 관찰값이 기대값 분포의 5% 이하 혹은 95% 이상일 경우 관찰값이 유의하다고 판단하였다.

5.3 결과

5.3.1 출현-기능 형질 네트워크 그룹 간 일치성

출현 네트워크 그룹과 기능 형질 네트워크 그룹 간 일치성이 존재하는지를 확인한 결과, 봄철과 가을철 D_g 지수는 0.69 - 0.72 사이의 값을 가져 널 모델의 임의 추출 표본으로 구한 기대값 분포(5 - 95%)와 유의한 차이를 보이지 않았다(Table 5.1). 반면 여름철 D_g 지수는 임의 추출 표본의 기대값 분포보다 유의하게 높은 값을 보여(> 95%), 출현 네트워크 그룹과 기능 형질 네트워크 그룹이 서로 유의하게 달랐다. 즉, 봄철과 가을철에는 확률론적 과정이 우세하거나 혹은 경쟁이나 환경 여과 효과 중 어느 한 요인의 우세가 확인되지 않은 반면, 여름철에는 경쟁에 의한 결정론적 과정이 더 우세하였다. 한편, 초여름철 초본 군집에서는 기능 형질 네트워크의 모듈성 구조가 나타나지 않아(modularity = 0.00) 그룹 간 일치성을 확인할 수 없었다.

Table 5.1. Results of the assembly processes for the perennial herbacous plant community in each season. P value represents the percentage of observed D_g index to null model distributions. If D_g index is percent inferior to 5%, environmental filter is dominant. D_g index is percent superior to 95%, then competition is dominant, while within 5-95% indicates stochastic process is dominant.

Season	**Network**	**Modularity**	**Group**	D_g	**P-value**
Spring	Functional trait	0.03	6	0.718	0.05 – 0.95
	Co-occurrence	0.02	2		
Early summer	Functional trait	0.00	1	0.000	-
	Co-occurrence	0.01	3		
Summer	Functional trait	0.03	4	0.784	> 0.95
	Co-occurrence	0.14	9		
Fall	Functional trait	0.03	5	0.692	0.05 – 0.95
	Co-occurrence	0.19	10		

5.3.2 출현 네트워크의 기능 형질 동류성

출현 네트워크 구조에서 개별 기능 형질에 대한 동류성을 분석한 결과, 엽면적(LA)에 대한 동류성 관찰값은 널 모델에서 측정한 동류성의 기대값 분포와 유의한 차이를 보였다(Figure 5.1). 엽면적에 대한 동류성은 초여름철과 여름철에 유의한 음의 값을 보여($p < 0.05$), 서로 다른 크기의 엽면적을 가진 종들이 출현 네트워크에 함께 모여 있는 것을 나타내었다. 반면 봄철과 가을철 엽면적에 대한 동류성은 임의 추출 표본의 기대값 분포와 유의한 차이를 보이지 않았다($p > 0.05$).

최고 초고(Hmax)는 봄철을 제외한 나머지 계절에서 널 모델의 기대값 분포에 보다 유의한 양의 값을 보여($p < 0.05$), 출현 네트워크에는 서로 비슷한 높이의 최고 초고를 갖는 종들끼리 모여 있는 것으로 나타났다.

엽면적비(SLA), 엽건물량(LDMC), 지하부 기관 형태(Root type)에 대한 동류성 관찰값은 널 모델에서 산출된 동류성의 기대값 분포와 유의한 차이를 보이지 않았다($p > 0.05$). 즉, 이들 기능 형질들에 대해서는 출현 네트워크 상 종들의 조합이 임의적으로 일어났다.

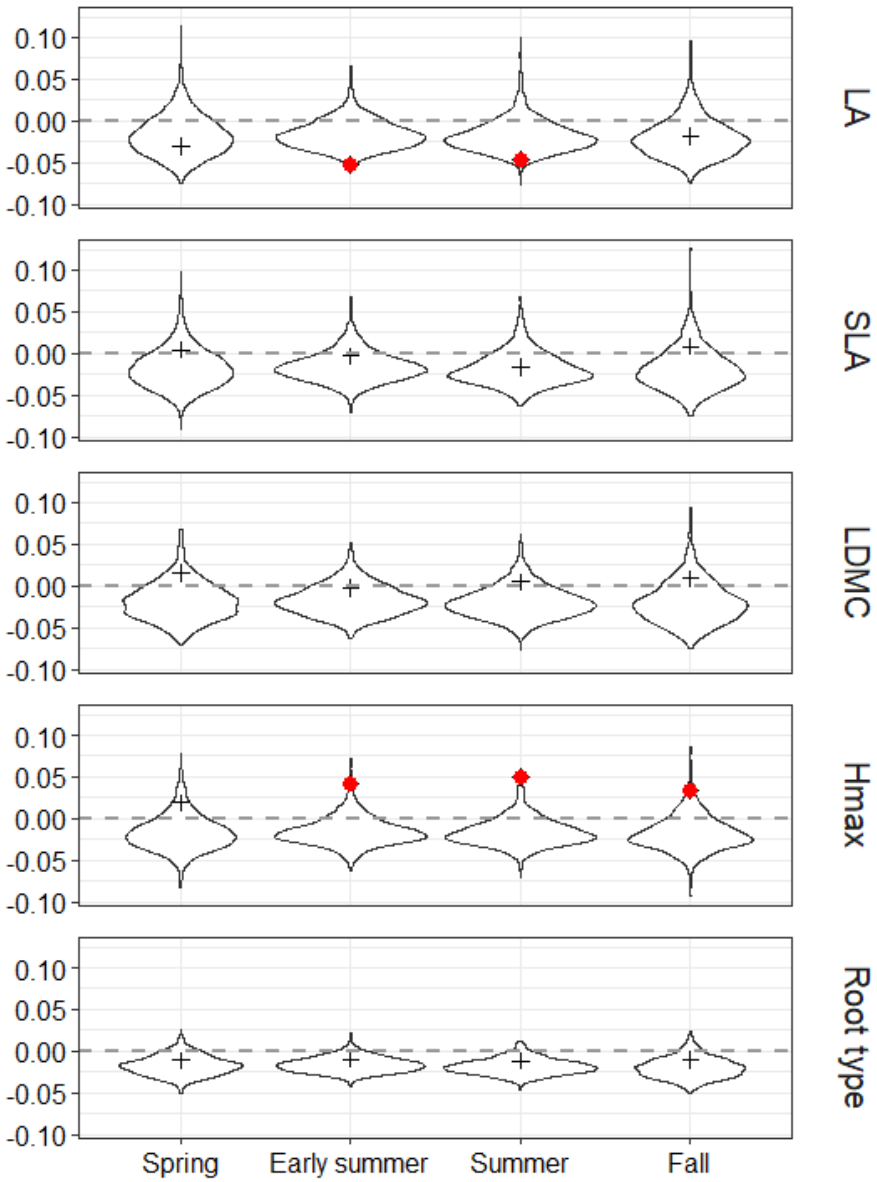

Figure 5.1. Assortativity coefficients according to functional trait and season. Cross symbols represent observed assortativity coeffecients of each functional trait, and red circles represent significant values from null models. A violin plot represents a distribution of expected values from null models with 1,000 permutation. Abbreviation: LA, leaf area; SLA, specific leaf area; LDMC, leaf dry matter content; Hmax, maximum height.

5.4 고찰

5.4.1 계절별 군집 형성 기작

냉온대 북부 가리왕산 지역 초본 군집의 형성에 영향을 미치는 주요 생태적 과정은 계절에 따른 차이를 보였다. 봄철과 가을철에는 확률론적 과정이 우세한 반면, 여름철에는 경쟁에 의한 결정론적 과정이 우세한 것으로 나타났다. 이는 산림 초본 군집이 어느 한 가지 군집 형성 기작에 의해 좌우되는 것이 아니라 시간에 따른 두 생태적 과정의 상대적 기여에 의해 형성되고 있음을 보여준다(Aguilar and Sommaruga, 2020).

식물 군집에서 시간에 따른 군집 형성 기작의 전환은 주로 천이 단계에서 확인되는데(Måren et al., 2018), 천이 초반에는 주로 확률론적 과정이나 환경 여과 효과가 우세하지만 점차 종 간 경쟁과 같은 결정론적 과정의 우세로 전환되는 것으로 알려져 있다(Chai et al., 2016; Fang et al., 2019). 본 연구에서 확인된 봄철 확률론적 과정의 우세에서 여름철 결정론적 과정의 우세로의 전환은 산림 천이 단계에서 나타나는 경향과 유사했다.

봄철과 가을철 초본 군집에서는 네트워크 그룹의 일치성 결과에서 확률론적 과정의 우세가 확인되었다. 봄철 및 가을철 초본 군집에 대한 조사가 수행된 4월 말과 10월 초는 상층 수관의 울폐가 시작되기 전 또는 낙엽이 진 이후 시기로 광에 대한 종 간 경쟁이 상대적으로 줄어드는 시기이다. 따라서 이 시기에는 광 조건보다는 다른 환경 요인의 영향이 더 크게 작용할 것으로 보이는데 만일 다른 환경 요인에 대한 비대칭적 경쟁이 존재한다면, 네트워크 구조에서는 기능 형질의 발산 양상이 확인되어야 하나 기능 형질들의 동류성 결과에서는 이러한 발산 양상을 확인할

수 없었다. 반대로 이 시기에 환경 여과 효과가 존재한다면 군집은 기능적으로 유사한 종들만 남기 때문에 기능 형질의 수렴 양상이 나타나야 한다(Purschke et al., 2013). 하지만 가을철 최고 초고의 동류성 결과를 제외하면 이러한 기능 형질의 수렴 양상은 확인할 수 없었다. 즉, 봄철과 가을철에는 결정론적 과정 보다는 임의적 환경 변동에 따른 종의 출현/쇠퇴 유무가 군집 형성에 중요하게 작용한다고 할 수 있다.

반면 여름철은 상층 수관의 발달로 인해 임내 광이 부족해지는 시기로, 광에 대한 비대칭적인 경쟁이 심화되는 시기이다. 비대칭적 경쟁을 막기 위해 군집은 지위 분리를 통해 안정된 공존을 유도하는데(Carroll et al., 2011), 이 경우 군집에는 서로 상이한 기능 형질을 가진 종들이 남게 된다(Purschke et al., 2013). 이를 볼 때 본 연구에서 확인된 출현 네트워크 그룹과 기능 형질 네크워크 그룹 간 낮은 일치성(높은 D_g 지수)은 여름철 결정론적 과정, 특히 광 경쟁에 의한 기능 형질의 발산 양상을 잘 보여준 결과라 할 수 있다.

5.4.2 군집 형성 기작과 기능 형질

네트워크 그룹 간 일치성에 대한 분석이 다변량으로 작성된 기능 형질 공간을 이용하여 군집 형성 기작을 검증한다면, 개별 기능 형질에 대한 동류성 분석은 개별 기능 형질에 미치는 군집 형성 기작을 파악하는데 도움을 줄 수 있다.

식물의 기능 형질은 환경 요인에 반응하는 식물의 생존 전략과 관련이 깊으며(Pérez-Harguindeguy et al., 2013), 기능 형질 간에는 투자와 보상이라는 경제 논리가 존재한다(Wright et al., 2004). 이에 식물은 자원의 투자를 효율적으로 하기 위해 기능 형질 간 절충 관계가 발생하는데, 대표적인

예가 바로 경쟁-방어의 관계이다(Züst and Agrawal, 2017). 특히 엽면적비(SLA)는 광합성 능력과 관련이 있는 반면, 엽건물량(LDMC)은 물리적 방어와 연관이 깊어, 두 기능 형질은 이러한 절충 관계를 대표한다(Pérez-Harguindeguy et al., 2013). 본 연구에서는 엽면적비와 엽건물량에 대한 동류성 분석 결과, 모든 계절에서 확률론적 과정이 우세한 것으로 나타났다. Dalke et al. (2018)에 따르면, 엽면적비는 광 조건에 따른 동화 반응의 산물일 뿐 실제 식물의 생태 전략과는 관련이 없을 수 있기 때문에 본 연구에서는 엽면적비 보다는 엽건물량에 더 의미를 두어 해석을 시도하였다(Wilson et al., 1999).

일반적으로 엽건물량이 작을수록 초식의 피해가 발생하기 쉬운 것으로 알려져 있다(Descombes et al., 2016). 만일 작은 엽건물량을 가진 종에 대한 선택적 초식이 발생하게 되면 초식에 대한 저항 능력을 가진 종이 군집을 우점하게 되어 결정론적 과정이 초본 군집의 다양성에 영향을 미치게 되지만(Augustine and McNaughton, 1998; Alberti et al., 2017; Koerner et al., 2018), 반대로 선택적 초식이 발생하지 않을 경우에는 확률론적 과정이 우세하게 되어 군집 내 종 다양성이 높아진다고 알려져 있다(Nishizawa et al., 2016). 본 연구에서는 엽건물량 및 지하부 기관 형태에 대한 수렴 또는 발산 양상이 확인되지 않는 것으로 보아 현재 이 지역 초본 군집에서는 선택적 초식보다는 광범위하고 무작위한 초식이 발생하여 군집 형성에 영향을 미치고 있다고 볼 수 있으나 초식에 대한 정량적인 조사가 부족하여 이를 증명하지는 못하였다. 따라서 추후 연구에서는 초본 군집 형성에 미치는 초식의 영향에 대한 추가적인 연구가 필요해 보인다.

한편, 엽면적비가 엽건물량과의 절충 관계로 인해 광에 대한 기능 형질의 양상이 제대로 확인되지 않았던 것과는 달리 엽면적(LA)에서는 뚜

렷한 발산 양상이 확인되었다. 엽면적에 대한 동류성은 초여름철과 여름철에만 유의한 음의 값을 가졌으며, 비슷한 엽면적을 가진 종들이 서로 떨어져 출현하는 경향을 보였다. 엽면적은 환경 스트레스에 대한 적응 능력과 광 수용 능력을 대변하며(Spasojevic and Suding, 2012), 온도, 토양 pH, 수분 조건 변화에 민감하게 반응한다(Dong et al., 2020). 봄철 이후 감소하는 광은 산림 초본 군집에 있어 가장 큰 환경 스트레스라 할 수 있다(Hodgson et al., 1999). 따라서 초여름철과 여름철 초본 군집에서는 광에 대한 경쟁을 피하기 위한 안정화 메커니즘(stabilizing mechanism)으로 엽면적에 대한 유사성을 제한하면서 군집을 형성하는 것으로 볼 수 있다(Chesson, 2000). 특히 엽면적은 잎과 가지의 수, 가지의 크기, 구조, 배열, 위치 등에 따라 변이가 크기 때문에 지위 분리에 용이했던 것으로 보인다(Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

반면 최고 초고(Hmax)에 대한 동류성은 엽면적과 반대로 유의한 양의 값을 보였다. 초여름부터 가을까지 초본 종들은 비슷한 초고를 가진 종들끼리 모여 출현하는 것으로 나타나 환경 여과 효과에 의한 결정론적 과정이 우세하였다. 이는 네트워크 일치성에서 확인된 결과와는 상반된 결과이다. 초고는 광 이용 능력과 경쟁을 대변하는데, 초고가 높은 종과 초고가 낮은 종 사이에는 크기에 따른 비대칭적 경쟁이 발생하게 된다(Schwinning and Weiner, 1998). 광에 대한 비대칭적 경쟁은 종의 공존을 저해하는 요인으로(Hautier et al., 2009), 특히 수직적 구조가 발달한 산림 생태계에서는 식물 종들 간 광에 대한 비대칭 경쟁이 일어나기 쉽다. 따라서 군집 내 안정된 종의 공존을 유도하기 위해선 이러한 비대칭적 경쟁을 해소할 수 있는 균등화 메커니즘(equalizing mechanism)이 작용해야 하는데(Chesson, 2000), 본 초본 군집에서는 종 간 초고 차이를 줄이는 방식

으로 균등화 메커니즘이 작용한 것으로 보인다. 특히 균등화 메커니즘은 엽면적의 동류성에서 확인된 광에 대한 종 간 경쟁의 영향을 줄여 안정적인 종의 공존을 유도하는 역할을 하는 것으로 보인다.

한편, 초고는 수분의 수송과 관련이 있으며, 높이가 높아질수록 수리저항(hydraulic resistance)이 증가한다(Liu et al., 2019). 이로 인해 초고는 일정 한계 이상 자라지 못하는데, 본 연구에서 사용된 최고 초고는 이러한 한계 높이를 반영한다고 할 수 있다. 따라서 최고 초고에 대한 동류성은 이러한 한계 높이에 의해 발생했을 가능성이 있어 기능 형질로 최고 초고를 사용할 때에는 해석에 보다 깊은 주의가 필요해 보인다.

결론적으로 본 연구는 기능 형질과 네트워크 분석을 이용하여 냉온대 북부 가리왕산 지역에서 계절별 초본 군집의 형성과 생물다양성에 영향을 미치는 주요 군집 형성 기작들을 확인할 수 있었다. 본 초본 군집 내 종의 공존에는 환경 변동, 경쟁, 초식과 같은 생태적 과정들이 계절에 따라 상이한 영향을 미치고 있었다. 봄철과 가을철에는 주로 환경 요인의 변동에 따른 확률론적 과정이 우세하였고, 여름철에는 광 경쟁에 의한 결정론적 과정이 군집 형성에 주요한 영향을 미쳤다. 하지만 본 연구에서 확인된 군집 형성 기작의 상대적 우세는 고정 불변하지 않고 환경 요인의 변화, 교란, 천이 단계에 따라 변할 수 있기 때문에 산림 초본 군집의 생물다양성을 유지하고 관리하기 위해서는 이들 생태적 과정들의 변화 양상에 대한 지속적인 연구 조사가 요구된다. 또한 생태적 과정의 변화가 초본 군집의 생물다양성 및 생태계 기능에 미치는 영향을 예측하고 이를 관리할 수 있는 전략의 마련이 필요하다.

제 6 장 결 론

본 연구는 국내 산림 초본 군집의 특성을 파악하고 산림 초본 군집의 생물다양성 보전 및 관리를 위한 근거 자료를 마련하기 위해, 냉온대 북부 가리왕산 지역 낙엽활엽수림 내 다년생 초본 군집을 대상으로 산림 초본 군집 생물다양성의 시간적 변화 양상과 생태계 기능과의 관계를 분석하고, 산림 초본 군집 형성에 영향을 미치는 주요 기작을 구명함으로써 다음과 같은 사실을 확인하였다.

첫째, 냉온대 북부 가리왕산 지역 산림 초본 군집에서 연간 계절별 생물다양성의 시간적 변화는 주로 봄철과 초여름철에 나타났다. 종풍부도와 Shannon 지수는 봄철과 초여름철 미약하게 증가하였고, 연도별 종 조성은 봄철 군집에서 유의한 차이를 보였다. 봄철과 초여름철 초본 군집 간에는 종 조성이 유사해지는 균질화 현상이 확인되었으며, 봄철 기온이 증가할수록 봄철과 초여름철 초본 군집 간 종 조성이 서로 비슷해졌다.

둘째, 냉온대 북부 가리왕산 지역 산림 초본 군집의 생물다양성은 군집의 지상부 바이오매스 생산의 안정성을 증진하였다. 생물다양성에 의한 안정성 효과는 봄철을 제외한 모든 계절에서 일관되게 나타났으며 생물다양성이 높아질수록 군집의 생태계 기능이 안정되게 유지되었다. 종다양성 뿐 아니라 기능 다양성 및 계통 다양성 그리고 비동시성은 계절별 군집의 안정성을 유지하는데 기여하였다.

셋째, 냉온대 북부 가리왕산 지역 산림 초본 군집의 형성에는 결정론적 과정과 확률론적 과정이 계절에 따라 상호적으로 관여하였다. 봄철과

가을철은 환경 요인의 변동에 따른 확률론적 과정이 우세한 반면, 여름철은 종 간 광 경쟁에 따른 결정론적 과정이 우세하였다.

본 연구에서 확인된 결과들을 바탕으로 산림 초본 군집의 생물다양성을 보전하고 관리하는데 도움을 주기 위해 다음과 같은 결론을 내렸다.

산림 초본 군집의 생물다양성 보전을 위해서는 생물다양성의 시간적 변화가 나타나는 봄철 및 초여름철 초본 군집에 대한 보전 전략의 마련이 요구된다. 특히 봄철 기온의 증가는 봄철 초본 군집의 종 조성을 변화시켜 생태계 기능을 저해할 우려가 있기 때문에 봄철 초본 군집에 대한 보전 및 관리 전략을 우선적으로 수립할 필요가 있다. 여기에는 봄철 초본 군집을 우점하는 춘계 단명 식물의 개체군을 증진하는 방안을 고려할 수 있을 것이다.

산림 초본 군집의 생물다양성은 생태계 기능의 안정적인 발휘에 기여하는 것으로 확인되었다. 이는 산림 초본 군집의 생물다양성 보전이 지속 가능한 산림 생태계와 생태계 기능 유지를 위한 중요한 관리 전략이 될 수 있음을 의미한다. 산림 초본 군집의 생물다양성 보전을 위해서는 생태계 기능 발휘와 연관된 생물다양성 척도에 대한 장기적인 모니터링이 요구되며, 산림 초본 군집의 생물다양성 보전 전략은 모니터링에 기초한 생물다양성 평가를 바탕으로 수립되어야 할 것이다.

산림 초본 군집의 생물다양성 보전과 지속 가능한 산림 생태계 유지를 위해서는 군집 형성에 영향을 미치는 생태적 과정의 계절별 우세 경향을 제대로 파악할 필요가 있으며, 향후 생태적 과정의 변화가 생물다양성과 생태계 기능에 미칠 영향을 예측하고 대비할 수 있는 관리 방안을 마련해야 할 것이다.

본 연구는 중장기 현장 조사를 바탕으로 산림 초본 군집의 생물다양성의 시간적 변화 경향과 변화의 원인에 대한 이해를 높였을 뿐 아니라 지속 가능한 산림 생태계 관리와 생태계 기능 유지를 위한 산림 초본 군집 생물다양성 보전의 필요성 및 관리 방안을 제시하였다. 본 연구의 결과는 냉온대 북부 가리왕산 지역 초본 군집의 생물다양성 보전과 관리 전략을 수립하는데 도움을 줄 수 있을 것으로 기대된다.

하지만 본 연구는 좁은 시·공간적 연구 범위로 인해 일반화에 어려움이 크다. 따라서 추후 연구에서는 연구 범위의 확대를 통해 국내 산림 초본 군집의 일반적인 경향을 살펴볼 필요가 있으며, 본 연구에서 다루지 못한 생물다양성의 공간적 분포 양상과 환경 요인의 영향에 대한 논의가 추가로 필요할 것으로 보인다. 무엇보다 생물다양성에 의한 안정성 효과 이외에 산림 초본 군집의 생물다양성과 생태계 기능 간 관계에 대한 연구가 추가된다면 국내 산림 초본 군집의 생태적 중요성을 밝히고 생물다양성을 보전하는데 기여할 수 있을 것이다.

인용 문헌

국립기상과학원. 2018. 한반도 100년의 기후변화. 국립기상과학원, 제주. 31 p.

국립농업과학원. 2016. 흙토람. 토양환경지도. http://soil.rda.go.kr. (2021.6.28).

국립수목원. 2017. 국가표준식물목록(개정판). 국립수목원, 포천. 1,000 p.

국립수목원. 2019. 기후변화와 한국 산림의 식물계절 - 지난 10년간의 기록. 국립수목원 식물자원연구과, 양평. 166 p.

국립수목원. 2020. (개정판) 광릉숲 생물상 조사 보고. 국립수목원, 포천. 175 p.

권재환, 권혜진, 송호경. 2010. 한계령풀 개체군의 식생과 토양환경. 한국환경복원기술학회 13(3): 1229-3032.

기상청. 2021. 기상자료개방포털. http://data.kma.go.kr. (2021.6.28).

김갑태. 2010. 천연 활엽수림에서 주요 자생 초본식물의 분포와 입지인자와의 상관 - 평창군 가리왕산, 중왕산 지역. 한국환경생태학회지 24(4): 493-499.

김민수, 김준수, 김현섭, 박찬우, 배관호. 2020. 일본잎갈나무 조림지의 벌채유형별 초기 하층식생의 군집구조 변화. 농업생명과학연구 54(2): 25-35.

김정언, 길봉섭. 2000. 한국의 신갈나무 숲 - 그의 환경, 식생과 생활. 원광대학교 출판국, 익산. 511 p.

김준수, 조용찬, 배관호. 2017. 강원도 남부 지역에서 소나무림 벌채 후 형성된 숲 가장자리의 회복 과정. 한국임학회 106(1): 1-9.

동부지방산림청. 2009. 환경친화적 조림기술과 지속가능한 산림관리 기술 개발 연구 최종보고서. 동부지방산림청, 강릉. 337 p.

문형태, 남미숙, 조삼래. 1996. 백로와 왜가리의 집단번식에 의한 삼림토양 및 초본층 구조의 변화. 한국임학회지 85(3): 506-512.

문형태, 정연숙. 1997. 산화 당년에 재생되는 식물군집의 종 구성과 식물의 영양염류 흡수량. 한국생태학회지 20(1): 27-33.

Ming, Z., 김준수, 조용찬, 배상원, 윤충원, 변봉규, 배관호. 2013. 경상북도 신갈나무 성숙림에서 15% 군상잔존벌 이후 초기 하층식생 변화. 한국임학회지 102(2): 239-246.

배관호, 김준수, 이창석, 조현제, 이호영, 조용찬. 2014. 강원도 남부 지역에서 소나무림 개벌 후 초기 임분 구조 및 하층식생 발달. 한국임학회지 103(1): 23-29.

백원기, 박완근, 이우철. 1998. 가리왕산 일대의 자원식물상과 식생. 한국자원식물학회지 11(2): 217-243.

변준기, 장정원, 양종철, 이유미, 정수영, 지성진, 장진, 이혜정, 황희숙, 오승환. 2013. 가리왕산 산림유전자원보호구역의 관속식물상. 한국자원식물학회 26(5): 566-588.

산림청. 1998. 국유림 경영 현대화 산학 협동 실연 연구 (IX). 산림청, 대전. 427 p.

선은미, 김별아, 손현덕, 정정채, 임형탁. 2017. 백아산의 식물상. 식물분류학회지 47(3): 236-263.

안지홍, 박환준, 이새롬, 서인순, 남기흠, 김중현. 2019. 태백산국립공원 백단사코스의 고도별 관속식물상 변화와 환경요인 분석. 한국환경생태학회지 33(4): 378-401.

오정학, 김준수, 조현제, 2020. 염포산 산림식생의 군락 구조 및 공간 분포의 경시적 변화. 한국산림과학회지 109(2): 145-156.

이규송, 조도순. 2000a. 온대낙엽수림에서 미소환경요인의 공간 이질성이 임상초본식물의 공간분포에 미치는 영향. 한국생태학회지 23(3): 255-266.

이규송, 조도순. 2000b. 점봉산 생물권 보전지역내 온대낙엽수림에서 미소환경요인과 식생요인의 공간분포와 상관 분석. 한국생태학회지 23(3): 241-253.

이상훈, 연명훈, 심재국. 2011. 멸종위기종 한계령풀의 서식지 및 분포 특성. 한국환경생태학회 25(6): 819-827.

이우철. 1996. 한국식물명고. 아카데미서적, 서울. 1,688 p.

이창배, 천정화, 김형호. 2014. 백두대간 마루금 일대의 고도별 α 및 β 식물 다양성분포 패턴 및 제어인자. 농업생명과학연구 48(3): 93-104.

장진성, 김휘, 장계선. 2011. 한국동식물도감 제 43권 식물편(수목). 교육과학기술부. 디자인포스트, 파주. 511 p.

전상근, 정현배. 1971. 잣나무 식재림의 생태학적 연구 (1) -하층식생에 대하여-. 한국임학회지 12: 13-21.

조용찬, 홍진기, 조현제, 배관호, 김준수. 2011. 울릉도 섬잣나무-솔송나무림의 구조 및 하층식생의 종 다양성. 한국임학회지 100(1): 34-41.

조현제, 이창배. 2011. 우리나라 소나무림의 식생형과 종다양성 패턴. 한국임학회지 100(1): 118-123.

지성진, 정수영, 장진, 장정원, 이철호, 양종철, 박명순, 정규영. 2011. 청태산 지역(강원도 평창군)의 식물상. 식물분류학회지 41(4): 415-428.

천광일, 천정화, 양희문, 임종환, 신준환. 2014. 계방산 장기생태조사지에서 10년간 하층식생구조변화. 한국산림과학회지 103(1): 1-11.

Aarssen, L.W. 1997. High productivity in grassland ecosystems: effected by species diversity or productive species? Oikos 80(1): 183-184.

Aguilar, P., and Sommaruga, R. 2020. The balance between deterministic and stochastic processes in structuring lake bacterioplankton community over time. Molecular Ecology 29: 3117-3130.

Alberti, J., Bakker, E.S., van Klink, R., Olff, H., and Smit, C. 2017. Herbivore exclusion promotes a more stochastic plant community assembly in a natural grassland. Ecology 98(4): 961-970.

Albrecht, J., Classen, A., Vollstädt, M.G.R., Mayr, A., Mollel, N.P., Schellenberger Costa, D., Dulle, H.I., Fischer, M., Hemp, A., Howell, K.M., Kleyer, M., Nauss, T., Peters, M.K., Tschapka, M., Steffan-Dewenter, I., Böhning-Gaese, K., and Schleuning, M. 2018. Plant and animal functional diversity drive mutualistic network assembly across an elevational gradient. Nature Communications 9(1): 3177.

Ali, A., and Yan, E.-R. 2018. Consequences of phylogenetic conservativeness and functional trait similarity on aboveground biomass vary across subtropical forest strata. Forest Ecology and Management 429: 28-35.

Ammer, C. 2019. Diversity and forest productivity in a changing climate. New Phytologist 221(1): 50-66.

Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. Austral Ecology 26(1): 32-46.

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 β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. Ecology Letters 14(1): 19-28.

Augspurger, C.K., and Salk, C.F. 2017. Constraints of cold and shade on the phenology of spring ephemeral herb species. Journal of Ecology 105(1): 246-254.

Augspurger, C.K., and Zaya, D.N. 2020. Concordance of long-term shifts with climate warming varies among phenological events and herbaceous species. Ecological Monographs 90(4): e01421.

Augustine, D.J., and McNaughton, S.J. 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. The Journal of Wildlife Management 62(4): 1165-1183.

Baiser, B., Olden, J.D., Record, S., Lockwood, J.L., and McKinney, M.L. 2012. Pattern and process of biotic homogenization in the New Pangaea. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 279(1748): 4772-4777.

Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., and Schmid, B. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. Ecology Letters 9(10): 1146-1156.

Bar-Massada, A. 2015. Complex relationships between species niches and environmental heterogeneity affect species co-occurrence patterns in modelled and real communities. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 282(1813): 20150927.

Bartoń, K. 2020. MuMIn: multi-model inference. R Package Version 1.43.17.

Baubet, E., Ropert-Coudert, Y., and Brandt, S. 2003. Seasonal and annual variations in earthworm consumption by wild boar (*Sus scrofa scrofa* L.). Wildlife Research 30(2): 179-186.

Blank, J.L., Olson, R.K., and Vitousek, P.M. 1980. Nutrient uptake by a diverse spring ephemeral community. Oecologia 47(1): 96-98.

Blondel, V.D., Guillaume, J.L., Lambiotte, R., and Lefebvre, E. 2008. Fast unfolding of communities in large networks. Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment 2008(10): P10008.

Bowker, M.A., Rengifo-Faiffer, M.C., Antoninka, A.J., Grover, H.S., Coe, K.K., Fisher, K., Mishler, B.D., Oliver, M., and Stark, L.R. 2021. Community

composition influences ecosystem resistance and production more than species richness or intraspecific diversity. Oikos 00: 1–12.

Bratton, S.P. 1976. Resource division in an understory herb community: responses to temporal and microtopographic gradients. The American Naturalist 110(974): 679-693.

Bray, J.R., and Curtis, J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. Ecological Monographs 27(4): 325-349.

Brockerhoff, E.G., Barbaro, L., Castagneyrol, B., Forrester, D.I., Gardiner, B., González-Olabarria, J.R., Lyver P.O.B., Meurisse, N., Oxbrough, A., Taki, H., Thompson, I.D., van der Plas, F., and Jactel, H. 2017. Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services. Biodiversity and Conservation 26: 3005-3035.

Burnham, K.P., and Anderson, D.R. 2004. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. Sociological Methods & Research 33(2): 261-304.

Burns, J.H., and Strauss, S.Y. 2011. More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. Proceedings of the National Academy of Sciences, 108(13): 5302-5307.

Bühler, C., and Roth, T. 2011. Spread of common species results in local-scale floristic homogenization in grassland of Switzerland. Diversity and Distributions 17(6): 1089-1098.

Cadotte, M.W. 2017. Functional traits explain ecosystem function through opposing mechanisms. Ecology Letters 20(8): 989-996.

Cadotte, M.W., Albert, C.H., and Walker, S.C. 2013. The ecology of differences: assessing community assembly with trait and evolutionary distances. Ecology Letters 16(10): 1234-1244.

Cadotte, M.W., Cardinale, B.J., and Oakley, T.H. 2008. Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. Proceedings of the National Academy of Sciences 105(44): 17012-17017.

Caley, M.J., Fisher, R., and Mengersen, K. 2014. Global species richness estimates have not converged. Trends in Ecology & Evolution 29(4): 187-188.

Calinger, K.M., Queenborough, S., and Curtis, P.S. 2013. Herbarium specimens reveal the footprint of climate change on flowering trends across north-central North America. Ecology Letters 16(8): 1037-1044.

Cardinale, B.J., Gross, K., Fritschie, K., Flombaum, P., Fox, J.W., Rixen, C., van Ruijven, J., Reich, P.B., Scherer-Lorenzen, M., and Wilsey, B.J. 2013.

Biodiversity simultaneously enhances the production and stability of community biomass, but the effects are independent. Ecology 94(8): 1697-1707.

Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., and Naeem, S. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. Nature 486(7401): 59-67.

Carroll, I.T., Cardinale, B.J., and Nisbet, R.M. 2011. Niche and fitness differences relate the maintenance of diversity to ecosystem function. Ecology 92(5): 1157-1165.

Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A., and Kembel, S.W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. Ecology Letters 12(7): 693-715.

Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M., and Palmer, T.M. 2015. Accelerated modern human–induced species losses: Entering the sixth mass extinction. Science Advances 1(5): e1400253.

Chai, Y., Yue, M., Liu, X., Guo, Y., Wang, M., Xu, J., Zhang, C., Chen, Y., Zhang, L., and Zhang, R. 2016. Patterns of taxonomic, phylogenetic diversity during a long-term succession of forest on the Loess Plateau, China: insights into assembly process. Scientific Reports 6(1): 1-10.

Chapin, F.S., Torn, M.S., and Tateno, M. 1996. Principles of ecosystem sustainability. The American Naturalist 148(6): 1016-1037.

Chase, J.M., and Myers, J.A. 2011. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 366(1576): 2351-2363.

Chen, I.C., Hill, J.K., Ohlemuller, R., Roy, D.B., and Thomas, C.D. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. Science 333(6045): 1024-1026.

Chen, X., Hu, B., and Yu, R. 2005. Spatial and temporal variation of phenological growing season and climate change impacts in temperate eastern China. Global Change Biology 11(7): 1118-1130.

Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics 31(1): 343-366.

Cho, Y.C., Sim, H.S., Jung, S., Kim, H.G., Kim, J.S., and Bae, K.H. 2020. Mid-term (2009-2019) demographic dynamics of young beech forest in Albongbunji

Basin, Ulleungdo, South Korea. Journal of Ecology and Environment 44(1): 1-15.

Chun, J.H., and Lee, C.B. 2019. Temporal changes in species, phylogenetic, and functional diversity of temperate tree communities: insights from assembly patterns. Frontiers in Plant Science 10: 294.

Chun, J.H., Ali, A., and Lee, C.B. 2020. Topography and forest diversity facets regulate overstory and understory aboveground biomass in a temperate forest of South Korea. Science of The Total Environment 744: 140783.

Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science 199(4335): 1302-1310.

Connor, E.F., and Simberloff, D. 1979. The assembly of species communities: chance or competition? Ecology 60(6): 1132-1140.

Cornwell, W.K., and Ackerly, D.D. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. Ecological Monographs 79(1): 109-126.

Craven, D., Eisenhauer, N., Pearse, W.D., Hautier, Y., Isbell, F., Roscher, C., Bahn, M., Beierkuhnlein, C., Bönisch, G., Buchmann, N., Byun, C., Catford, J.A., Cerabolini, B.E.L., Cornelissen, J.H.C., Craine, J.M., de Luca, E., Ebeling, A., Griffin, J.N., Hector, A., Hines, J., Jentsch, A., Kattge, J., Kreyling, J., Lanta, V., Lemoine, N., Meyer, S.T., Minden, V., Onipchenko, V., Polley, H.W., Reich, P.B., van Ruijven, J., Schamp, B., Smith, M.D., Soudzilovskaia, N.A., Tilman, D., Weigelt, A., Wilsey, B., and Manning, P. 2018. Multiple facets of biodiversity drive the diversity–stability relationship. Nature Ecology & Evolution 2(10): 1579-1587.

Crossley, M.S., Meier, A.R., Baldwin, E.M., Berry, L.L., Crenshaw, L.C., Hartman, G.L., Lagos-Kutz, D., Nichols, D.H., Patel, K., Varriano, S., Snyder, W.E., and Moran, M.D. 2020. No net insect abundance and diversity declines across US Long Term Ecological Research sites. Nature Ecology & Evolution 4(10): 1368-1376.

Csárdi, G., and Nepusz, T. 2006. The igraph software package for complex network research. InterJournal, complex systems 1695(5): 1-9.

Dalke, I.V., Novakovskiy, A.B., Maslova, S.P., and Dubrovskiy, Y.A. 2018. Morphological and functional traits of herbaceous plants with different functional types in the European Northeast. Plant Ecology 219(11): 1295-1305.

Davey, C.M., Devictor, V., Jonzén, N., Lindström, Å., and Smith, H.G. 2013. Impact of climate change on communities: revealing species' contribution. Journal of Animal Ecology 82(3): 551-561.

Delmas, E., Besson, M., Brice, M.H., Burkle, L.A., Dalla Riva, G.V., Fortin, M.J., Gravel, D., Guimarães, P.R., Hembry, D.H., Newman, E.A., Olesen, J.M., Pires, M.M., Yeakel, J.D., and Poisot, T. 2019. Analysing ecological networks of species interactions. Biological Reviews 94(1): 16-36.

DeLong, D.C.Jr. 1996. Defining biodiversity. Wildlife Society Bulletin 24(4): 738-749.

Descombes, P., Marchon, J., Pradervand, J.N., Bilat, J., Guisan, A., Rasmann, S., and Pellissier, L. 2016. Community-level plant palatability increases with elevation as insect herbivore abundance declines. Journal of Ecology 105(1): 142-151.

Diamond, J.M. 1975. Assembly of species communities. pp. 342-444. In: Cody, M. L., and Diamond J. M. (eds). Ecology and Evolution of Communities. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA. U.S.A.

Didham, R.K., Tylianakis, J.M., Hutchison, M.A., Ewers, R.M., and Gemmell, N.J. 2005. Are invasive species the drivers of ecological change? Trends in Ecology & Evolution 20(9): 470-474.

Diekmann, M. 1996. Relationship between flowering phenology of perennial herbs and meteorological data in deciduous forests of Sweden. Botany 74: 528-537.

Díaz, S., and Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. Trends in Ecology & Evolution 16(11): 646-655.

Díaz, S., Cabido, M., and Casanoves, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. Journal of Vegetation Science 9(1): 113-122.

Díaz, S., Settele, J., Brondízio, E.S., Ngo, H.T., Agard, J., Arneth, A., Balvanera, P., Brauman, K.A., Butchart, S.H.M., Chan, K.M.A., Garibaldi, L.A., Ichii, K., Liu, J., Subramanian, S.M., Midgley, G.F., Miloslavich, P., Molnár, Z., Obura, D., Pfaff, A., Polasky, S., Purvis, A., Razzaque, J., Reyers, B., Chowdhury, R.R., Shin, Y.-J., Visseren-Hamakers, I., Willis, K.J., and Zayas, C.N. 2019. Pervasive human-driven decline of life on earth points to the need for transformative change. Science 366(6471): eaax3100.

Doak, D.F., Bigger, D., Harding, E.K., Marvier, M.A., O'Malley, R.E., and Thomson, D. 1998. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. The American Naturalist 151(3): 264-276.

Dolezal, J., Fibich, P., Altman, J., Leps, J., Uemura, S., Takahashi, K., and Hara, T. 2020. Determinants of ecosystem stability in a diverse temperate forest. Oikos 129(11): 1692-1703.

Dong, N., Prentice, I.C., Wright, I.J., Evans, B.J., Togashi, H.F., Caddy-Retalic, S., Mclnerney, F.A., Sparrow, B., Leitch, E., and Lowe, A.J. 2020. Components of leaf-trait variation along environmental gradients. New Phytologist 228(1): 82-94.

Dormann, C.F., Bagnara, M., Boch, S., Hinderling, J., Janeiro-Otero, A., Schäfer, D., Schall, P., and Hartig, F. 2020. Plant species richness increases with light availability, but not variability, in temperate forests understorey. BMC Ecology 20: 43.

Dornelas, M., Gotelli, N.J., McGill, B., Shimadzu, H., Moyes, F., Sievers, C., and Magurran, A. E. 2014. Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. Science 344(6181): 296-299.

Dornelas, M., Magurran, A.E., Buckland, S.T., Chao, A., Chazdon, R.L., Colwell, R.K., Curtis, T., Gaston, K.J., Gotelli, N.J., Kosnik, M.A., McGill, B., McCune, J.L., Morlon, H., Mumby, P.J., Øvreås, L., Studeny, A., and Vellend, M. 2013. Quantifying temporal change in biodiversity: challenges and opportunities. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 280(1750): 20121931.

Dovčiak, M., and Halpern, C.B. 2010. Positive diversity-stability relationships in forest herb populations during four decades of community assembly. Ecology Letters 13(10): 1300-1309.

Duffy, J.E., Godwin, C.M., and Cardinale, B.J. 2017. Biodiversity effects in the wild are common and as strong as key drivers of productivity. Nature 549(7671): 261-264.

Duveneck, M.J., and Scheller, R.M. 2015. Climate-suitable planting as a strategy for maintaining forest productivity and functional diversity. Ecological Applications 25(6): 1653-1668.

Ehrlén, J., and Eriksson, O. 2000. Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. Ecology 81(6): 1667-1674.

Elliott, K.J., Vose, J.M., Knoepp, J.D., Clinton, B.D., and Kloeppel, B.D. 2015. Functional role of the herbaceous layer in eastern deciduous forest ecosystems. Ecosystems 18(2): 221-236.

Erdős, L., Krstonošić, D., Kiss, P.J., Bátori, Z., Tölgyesi, C., and Škvorc, Ž. 2019. Plant composition and diversity at edges in a semi-natural forest–grassland mosaic. Plant Ecology 220(3): 279-292.

Facelli, J.M., and Pickett, S.T. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. The Botanical Review 57(1): 1-32.

Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 34(1): 487-515.

Faith, D.P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. Biological Conservation 61(1): 1-10.

Fang, S., Munoz, F., Ye, J., Lin, F., Yuan, Z., Kuang, X., Hao, Z., and Wang, X. 2019. Deterministic processes drive functional and phylogenetic temporal changes of woody species in temperate forests in Northeast China. Annals of Forest Science 76(2): 1-12.

Fargione, J., Tilman, D., Dybzinski, R., Lambers, J.H.R., Clark, C., Harpole, W.S., Knops, J.M.H., Reich, P.B., and Loreau, M. 2007. From selection to complementarity: shifts in the causes of biodiversity–productivity relationships in a long-term biodiversity experiment. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 274(1611): 871-876.

Farine, D.R. 2014. Measuring phenotypic assortment in animal social networks: weighted associations are more robust than binary edges. Animal Behaviour 89: 141-153.

Farine, D.R., and Whitehead, H. 2015. Constructing, conducting and interpreting animal social network analysis. Journal of Animal Ecology 84(5): 1144-1163.

Farnon Ellwood, M.D., Manica, A., and Foster, W.A. 2009. Stochastic and deterministic processes jointly structure tropical arthropod communities. Ecology Letters 12(4): 277-284.

Fei, S., Jo, I., Guo, Q., Wardle, D.A., Fang, J., Chen, A., Oswalt, C.M., and Brockerhoff, E.G. 2018. Impacts of climate on the biodiversity-productivity relationship in natural forests. Nature communications 9(1): 1-7.

Flynn, D.F., Mirotchnick, N., Jain, M., Palmer, M.I., and Naeem, S. 2011. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity–ecosystem-function relationships. Ecology 92(8): 1573-1581.

Fournier, B., Mouly, A., and Gillet, F. 2016. Multiple assembly rules drive the co-occurrence of orthopteran and plant species in grasslands: combining network, functional and phylogenetic approaches. Frontiers in Plant Science 7: 1224.

Fox, B.J., and Brown, J.H. 1993. Assembly rules for functional groups in North American desert rodent communities. Oikos 67(2): 358-370.

Fu, Y.H., Piao, S., Zhao, H., Jeong, S.-J., Wang, X., Vitasse, Y., Ciais, P., and Janssens, I.A. 2014. Unexpected role of winter precipitation in determining heat

requirement for spring vegetation green-up at northern middle and high latitudes. Global Change Biology 20(12): 3743-3755.

Fukami, T., Martijn Bezemer, T., Mortimer, S.R., and Putten, W.H. 2005. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. Ecology Letters 8(12): 1283-1290.

Führer, E. 2000. Forest functions, ecosystem stability and management. Forest Ecology and Management 132(1): 29-38.

Gallagher, R.V., Hughes, L., and Leishman, M.R. 2013. Species loss and gain in communities under future climate change: consequences for functional diversity. Ecography 36(5): 531-540.

Gallien, L. 2017. Intransitive competition and its effects on community functional diversity. Oikos 126(5): 615-623.

Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., Ruiz-Jaen, M.C., Fröberg, M., Stendahl, J., Philipson, C.D., Mikusiński, G., Andersson, E., Westerlund, B., Andrén, H., Moberg, F., Moen, J., and Bengtsson, J. 2013. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. Nature Communications 4(1): 1340.

García-Palacios, P., Gross, N., Gaitán, J., and Maestre, F.T. 2018. Climate mediates the biodiversity–ecosystem stability relationship globally. Proceedings of the National Academy of Sciences 115(33): 8400-8405.

Gaston, K.J. 2000. Global patterns in biodiversity. Nature 405(6783): 220-227.

Gauzens, B., Thébault, E., Lacroix, G., and Legendre, S. 2015. Trophic groups and modules: two levels of group detection in food webs. Journal of the Royal Society Interface 12(106): 20141176.

Ge, Q., Wang, H., Rutishauser, T., and Dai, J. 2015. Phenological response to climate change in China: a meta-analysis. Global Change Biology 21(1): 265-274.

George, L.O., and Bazzaz, F. 1999. The fern understory as an ecological filter: growth and survival of canopy-tree seedlings. Ecology 80(3): 846-856.

Gilbert, B., and Levine, J.M. 2017. Ecological drift and the distribution of species diversity. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 284(1855): 20170507.

Gilliam, F.S. 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. BioScience 57(10): 845-858.

Gilliam, F.S. 2014. The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America, 2nd edition. Oxford University Press, Oxford, U.K. 658 p.

Glick, M.D., and Matlack, G.R. 2021. Tree-base microsites contribute to physical heterogeneity and herb community structure in a temperate deciduous forest. Journal of Vegetation Science 32(1): e12943.

Glowka, L., Burhenne-Guilmin, F., and Synge, H., McNeely, J.A., and Gündling, L. 1994. A Guide to the Convention on Biological Diversity. IUCN Environmental Policy and Law Paper No. 30. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, U.K. 161 p.

Gonzalez, A., and Loreau, M. 2009. The causes and consequences of compensatory dynamics in ecological communities. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 40: 393–414.

Gower, J.C. 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. Biometrics 27(4): 857-871.

Grime, J.P. 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes. John Wiley & Son, Chichester, U.K. 222 p.

Grime, J.P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. Journal of Vegetation Science 17(2): 255-260.

Grimm, V., and Wissel, C. 1997. Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. Oecologia 109(3): 323-334.

Hallett, L.M., Hsu, J.S., Cleland, E.E., Collins, S.L., Dickson, T.L., Farrer, E.C., Gherardi, L.A., Gross, K.L., Hobbs, R.J., Turnbull, L., and Suding, K.N. 2014. Biotic mechanisms of community stability shift along a precipitation gradient. Ecology 95(6): 1693-1700.

Hallett, L.M., Jones, S.K., MacDonald, A.A.M., Jones, M.B., Flynn, D.F., Ripplinger, J., Slaughter, P., Gries, C., and Collins, S.L. 2016. codyn: An r package of community dynamics metrics. Methods in Ecology and Evolution 7(10): 1146-1151.

Han, H., Jang, K., Song, J., Seol, A., Chung, W., and Chung, J. 2011. The effects of site factors on herb species diversity in Kwangneung forest stands. Forest Science and Technology 7(1): 1-7.

Hansen, A.J., Neilson, R.P., Dale, V.H., Flather, C.H., Iverson, L.R., Currie, D.J., Shafer, S., Cook, R., and Bartlein, P.J. 2001. Global change in forests: responses of species, communities, and biomes: interactions between climate change and land use are projected to cause large shifts in biodiversity. BioScience 51(9): 765-779.

Hautier, Y., Niklaus, P.A., and Hector, A. 2009. Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. Science 324(5927): 636-638.

Hector, A. 1999. Plant diversity an productivity experiments in European grasslands. Science 286(5442): 1123-1127.

Hector, A., and Bagchi, R. 2007. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. Nature 448(7150): 188-190.

Heinrichs, S., and Schmidt, W. 2017. Biotic homogenization of herb layer composition between two contrasting beech forest communities on limestone over 50 years. Applied Vegetation Science 20(2): 271-281.

Helmus, M.R., Bland, T.J., Williams, C.K., and Ives, A.R. 2007. Phylogenetic measures of biodiversity. The American Naturalist 169(3): E68-E83.

Helmus, M. R., Keller, W., Paterson, M. J., Yan, N.D., Cannon, C.H., and Rusak, J.A. 2010. Communities contain closely related species during ecosystem disturbance. Ecology Letters 13(2): 162-174.

Hillebrand, H., Gruner, D.S., Borer, E.T., Bracken, M.E., Cleland, E.E., Elser, J.J., Harpole, W.S., Ngai, T., Seabloom, E.W., Shurin, J.B., and Smith, J.E. 2007. Consumer versus resource control of producer diversity depends on ecosystem type and producer community structure. Proceedings of the National Academy of Sciences 104(26): 10904-10909.

Hillebrand, H., Blasius, B., Borer, E.T., Chase, J.M., Downing, J.A., Eriksson, B.K., Filstrup, C.T., Harpole, W.S., Hodapp, D., Larsen, S., Lewandowska, A.M., Seabloom, E.W., van de Waal, D.B., and Ryabov, A.B. 2018. Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: consequences for conservation and monitoring. Journal of Applied Ecology 55(1): 169-184.

Hodgson, J.G., Wilson, P.J., Hunt, R., Grime, J.P., and Thompson, K. 1999. Allocating CSR plant functional types: a soft approach to a hard problem. Oikos 85(2): 282-294.

Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., and Wardle, D.A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. Ecological monographs 75(1): 3-35.

Houlahan, J.E., Currie, D.J., Cottenie, K., Cumming, G.S., Ernest, S.K.M., Findlay, C.S., Fuhlendorf, S.D., Gaedke, U., Legendre, P., Magnuson, J.J., McArdle, B.H., Muldavin, E.H., Noble, D., Russell, R., Stevens, R.D., Willis, T.J., Woiwod, I.P., and Wondzell, S.M. 2007. Compensatory dynamics are rare in natural ecological communities. Proceedings of the National Academy of Sciences 104(9): 3273-3277.

Houle, G. 2007. Spring-flowering herbaceous plant species of the deciduous forests of eastern Canada and 20th century climate warming. Canadian Journal of Forest Research 37(2): 505-512.

Hubbell, S.P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. Functional Ecology 19(1): 166-172.

Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? Trends in Ecology & Evolution 15(2): 56-61.

Hulshof, C.M., and Swenson, N.G. 2010. Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. Functional Ecology 24(1): 217-223.

Humphries, C., Williams, P., and Vane-Wright, R. 1995. Measuring biodiversity value for conservation. Annual Review of Ecology and Systematics 26: 93-111.

Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? The American Naturalist 93(870): 145-159.

Hurd, L.E., Mellinger, M.V., Wolf, L.L., and McNaughton, S.J. 1971. Stability and diversity at three trophic levels in terrestrial successional ecosystems. Science 173(4002): 1134-1136.

Ives, A.R., and Carpenter, S.R. 2007. Stability and diversity of ecosystems. Science 317(5834): 58-62.

Ives, A.R., Gross, K., and Klug, J.L. 1999. Stability and variability in competitive communities. Science 286(5439): 542-544.

IPBES. 2019. Summary for Policymakers of the Global Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES secretariat, Bonn, Germany. 1144 p.

Jin, Y., and Qian, H. 2019. V. PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. Ecography 42(8): 1353-1359.

Johnson, K.H., Vogt, K.A., Clark, H.J., Schmitz, O.J., and Vogt, D.J. 1996. Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. Trends in Ecology & Evolution 11(9): 372-377.

Jung, S., Sim, H.S., Kim, J.S., Bae, K.H., and Cho, Y.C. 2021. Processes driving understory community dynamics in Ulleungdo island broadleaved forest, South Korea. Ecological Research 36:4 686-700.

Kang, S., Niu, J., Zhang, Q., Zhang, X., Han, G., and Zhao, M. 2020. Niche differentiation is the underlying mechanism maintaining the relationship between community diversity and stability under grazing pressure. Global Ecology and Conservation 24: e01246.

Kelly, A.E., and Goulden, M.L. 2008. Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. Proceedings of the National Academy of Sciences 105(33): 11823-11826.

Kelly, C.K., and Bowler, M.G. 2002. Coexistence and relative abundance in forest trees. Nature 417: 437-440.

Kim, B.J., Lee, N.S., and Lee, S.D. 2011. Feeding diets of the Korean water deer (*Hydropotes inermis argyropus*) based on a 202 bp rbcL sequence analysis. Conservation Genetics 12(3): 851-856.

Kim, D., and Ohr, S. 2020. Coexistence of plant species under harsh environmental conditions: an evaluation of niche differentiation and stochasticity along salt marsh creeks. Journal of Ecology and Environment 44(3): 162-177.

Kim, H.J., Jung, J.B., Jang, Y.L., Sung, J.H., and Park, P.S. 2015. Effects of experimental early canopy closure on the growth and reproduction of spring ephemeral *Erythronium japonicum* in a montane deciduous forest. Journal of Plant Biology 58(3): 164-174.

Kleyer, M., Dray, S., Bello, F., Lepš, J., Pakeman, R.J., Strauss, B., Thuiller, W., and Lavorel, S. 2012. Assessing species and community functional responses to environmental gradients: which multivariate methods? Journal of Vegetation Science 23(5): 805-821.

Koerner, S.E., Smith, M.D., Burkepile, D.E., Hanan, N.P., Avolio, M.L., Collins, S.L., Kanpp. A.K., Lemoine, N.P., Forrestel, E.J., Eby, S., Thomspon, D.I., Aguado-Santacruz, G.A., Anderson, J.P., Anderson, T.M., Angassa, A., Bagchi, S., Bakker, E.S., Bastin, G., Baur, L.E., Beard, K.H., Beever, E.A., Bohlen, P.J., Boughton, E.H., Canestro, D., Cesa, A., Chaneton, E., Cheng, J., D'Antonio, C.M., Deleglise, C., Dembélé, F., Dorrough, J., Eldridge, D.J., Fernandez-Going, B., Fernández-Lugo, S., Fraser, L.H., Freedman, B., García-Salgado, G., Goheen, J.R., Guo, L., Husheer, S., Karembé, M., Knops, J.M.H., Kraaij, T., Kulmatiski, A., Kytöviita, M., Lezama, F., Loucougaray, G., Loydi, A., Milchunas, D., Milton, S.J., Morgan, J.W., Moxham, C., Nechring, K.C., Olff, H., Palmer, T.M., Rebollo, S., Riginos, C., Risch, A.C., Rueda, M., Sankaran, M., Sasaki, T., Schoenecker, K.A., Schultz, N.L., Schütz, M., Schwabe, A., Siebert, F., Smit, C., Stahlheber, K. A., Storm, C., Strong, D.J., Su, J., Tiruvaimozhi, Y.V., Tyler, C., Val, J., Vandegehuchte, M.L., Veblen, K.E., Vermerire, L.T., Ward, D., Wu, J., Young, T.P., Yu, Q., and Zelikova, T.J. 2018. Change in dominance determines herbivore effects on plant biodiversity. Nature Ecology & Evolution 2(12): 1925-1932.

Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S., and Levine, J.M. 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. Functional Ecology 29(5): 592-599.

Laliberté, E., and Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. Ecology 91(1): 299-305.

Lavorel, S., and Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. Functional Ecology 16(5): 545-556.

Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N.S.G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A., and Bonis, A. 2008. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! Functional Ecology 22: 134-147.

Lefcheck, J.S. 2016. piecewiseSEM: piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics. Methods in Ecology and Evolution 7(5): 573-579.

Lefcheck, J.S. 2020. Piecewise structural equation modeling. R Package Version 2.1.2.

Legendre, P. 2019. A temporal beta-diversity index to identify sites that have changed in exceptional ways in space–time surveys. Ecology and Evolution 9(6): 3500-3514.

Legras, G., Loiseau, N., Gaertner, J.C., Poggiale, J.C., Ienco, D., Mazouni, N., and Mérigot, B. 2019. Assessment of congruence between co-occurrence and functional networks: A new framework for revealing community assembly rules. Scientific Reports 9(1): 1-10.

Leibold, M.A., Chase, J.M., and Ernest, S.M. 2017. Community assembly and the functioning of ecosystems: how metacommunity processes alter ecosystems attributes. Ecology 98(4): 909-919.

Lenormand, M., Papuga, G., Argagnon, O., Soubeyrand, M., de Barros, G., Alleaume, S., and Luque, S. 2019. Biogeographical network analysis of plant species distribution in the Mediterranean region. Ecology and Evolution 9(1): 237-250.

Liang, J., Crowther, T.W., Picard, N., Wiser, S., Zhou, M., Alberti, G., Schulze, E. D., McGuire, A.D., Bozzato, F., Pretzsch, H., De-Miguel, S., Paquette, A., Herault, B., Scherer-Lorenzen, M., Barrett, C.B., Glick, H.B., Hengeveld, G.M., Nabuurs, G.J., Pfautsch, S., Viana, H., Vibrans, A.C., Ammer, C., Schall, P., Verbyla, D., Tchebakova, N., Fischer, M., Watson, J.V., Chen, H. Y.H., Lei, X., Schelhaas, M.J., Lu, H., Gianelle, D., Parfenova, E.I., Salas, C., Lee, E., Lee, B., Kim, H.S., Bruelheide, H., Coomes, D.A., Piotto, D.,

Sunderland, T., Schmid, B., Gourlet-Fleury, S., Sonke, B., Tavani, R., Zhu, J., Brandl, S., Vayreda, J., Kitahara, F., Searle, E.B., Neldner, V.J., Ngugi, M.R., Baraloto, C., Frizzera, L., Balazy, R., Oleksyn, J., Zawila-Niedzwiecki, T., Bouriaud, O., Bussotti, F., Finer, L., Jaroszewicz, B., Jucker, T., Valladares, F., Jagodzinski, A.M., Peri, P.L., Gonmadje, C., Marthy, W., O'Brien, T., Martin, E.H., Marshall, A.R., Rovero, F., Bitariho, R., Niklaus, P.A., Alvarez-Loayza, P., Chamuya, N., Valencia, R., Mortier, F., Wortel, V., Engone-Obiang, N.L., Ferreira, L.V., Odeke, D.E., Vasquez, R.M., Lewis, S.L., and Reich, P.B. 2016. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. Science 354(6309): aaf8957.

Lindholm, M., Alahuhta, J., Heino, J., and Toivonen, H. 2021. Temporal beta diversity of lake plants is determined by concomitant changes in environmental factors across decades. Journal of Ecology 109: 819– 832.

Liu, B., Chen, H.Y., and Yang, J. 2018. Understory community assembly following wildfire in boreal forests: shift from stochasticity to competitive exclusion and environmental filtering. Frontiers in Plant Science 9: 1854.

Liu, H., Gleason, S. M., Hao, G., Hua, L., He, P., Goldstein, G., and Ye, Q. 2019. Hydraulic traits are coordinated with maximum plant height at the global scale. Science Advances 5(2): eaav1332.

Loreau, M., and de Mazancourt, C. 2008. Species synchrony and its drivers: neutral and nonneutral community dynamics in fluctuating environments. The American Naturalist 172(2): E48-E66.

Loreau, M., and de Mazancourt, C. 2013. Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. Ecology Letters 16: 106-115.

Loreau, M., and Hector, A. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. Nature 412(6842): 72-76.

Losapio, G., Montesinos-Navarro, A., and Saiz, H. 2019. Perspectives for ecological networks in plant ecology. Plant Ecology & Diversity 12(2): 87-102.

Ma, Z., Liu, H., Mi, Z., Zhang, Z., Wang, Y., Xu, W., Jiang, L., and He, J.-S. 2017. Climate warming reduces the temporal stability of plant community biomass production. Nature Communications 8(1): 15378.

MacArthur, R. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. Ecology 36(3): 533-536.

Maestre, F.T., Quero, J.L., Gotelli, N.J., Escudero, A., Ochoa, V., Delgado-Baquerizo, M., García-Gómez, M., Bowker, M.A., Soliveres, S., Escolar, C., García-Palacios, P., Berdugo, M., Valencia, E., Gozalo, B., Gallardo, A., Aguilera, L., Arredondo, T., Blones, J., Boeken, B., Bran, D., Conceição, A.A., Cabrera, O., Chaieb, M., Derak, M., Eldridge, D.J., Espinosa, C.I.,

Florentino, A., Gaitan, J., Gatica, M.G., Ghiloufi, W., Gómez-González, S., Gutiérrez, J.R., Hernández, R.M., Huang, X., Huber-Sannwald, E., Jankju, M., Miriti, M., Monerris, J., Mau, R.L., Morici, E., Naseri, K., Ospina, A., Polo, V., Prina, A., Pucheta, E., Ramírez-Collantes, D.A., Romão, R., Tighe, M., Torres-Díaz, C., Val, J., Veiga, J.P., Wang, D., and Zaady, E. 2012. Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. Science 335(6065): 214-218.

Maguire, D.A., and Forman, R.T.T. 1983. Herb cover effects on tree seedling patterns in a mature hemlock-hardwood forest. Ecology 64(6): 1367-1380.

Maire, V., Gross, N., Börger, L., Proulx, R., Wirth, C., Pontes, L.D.S., Soussana J., and Louault, F. 2012. Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. New Phytologist 196(2): 497-509.

Matsuo, T., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Sande, M.T., and Poorter, L. 2021. Forest structure drives changes in light heterogeneity during tropical secondary forest succession. Journal of Ecology 00: 1-14.

Mazel, F., Pennell, M.W., Cadotte, M.W., Díaz, S., Dalla Riva, G.V., Grenyer, R., Leprieur, F., Mooers, A.O., Mouillot, D., Tucker, C.M., and Pearse, W.D. 2018. Prioritizing phylogenetic diversity captures functional diversity unreliably. Nature Communications 9: 2888.

Måren, I.E., Kapfer, J., Aarrestad, P.A., Grytnes, J.A., and Vandvik, V. 2018. Changing contributions of stochastic and deterministic processes in community assembly over a successional gradient. Ecology 99(1): 148-157.

McCann, K.S. 2000. The diversity–stability debate. Nature 405(6783): 228-233.

McKenzie, D., Halpern, C.B., and Nelson, C.R. 2000. Overstory influences on herb and shrub communities in mature forests of western Washington, USA. Canadian Journal of Forest Research 30(10): 1655-1666.

McKinney, M.L., and Lockwood, J.L. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. Trends in Ecology & Evolution 14(11): 450-453.

McMaster, G.S., and Wilhelm, W.W. 1997. Growing degree-days: one equation, two interpretations. Agricultural and Forest Meteorology 87(4): 291-300.

McNaughton, S.T. 1968. Structure and function in California grasslands. Ecology 49(5): 962-972.

Meier, A.J., Bratton, S.P., and Duffy, D.C. 1995. Possible ecological mechanisms for loss of vernal-herb diversity in logged eastern deciduous forests. Ecological Applications 5(4): 935-946.

Meise, K., Franks, D.W., and Bro-Jørgensen, J. 2019. Using social network analysis of mixed-species groups in African savannah herbivores to assess how community structure responds to environmental change. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 374(1781): 20190009

Mensah, S., du Toit, B., and Seifert, T. 2018. Diversity–biomass relationship across forest layers: implications for niche complementarity and selection effects. Oecologia 187(3): 783-795.

Mestre, L., Toro-Manríquez, M., Soler, R., Huertas-Herrera, A., Martínez-Pastur, G., and Lencinas, M.V. 2017. The influence of canopy-layer composition on understory plant diversity in southern temperate forests. Forest Ecosystems 4(1): 1-13.

Mi, X., Swenson, N.G., Jia, Q., Rao, M., Feng, G., Ren, H., Bebber, B.P., and Ma, K. 2016. Stochastic assembly in a subtropical forest chronosequence: evidence from contrasting changes of species, phylogenetic and functional dissimilarity over succession. Scientific Reports 6(1): 1-10.

Moore, M.R., and Vankat, J.L. 1986. Responses of the herb layer to the gap dynamics of a mature beech-maple forest. The American Midland Naturalist 115(2): 336-347.

Morris, R.J. 2010. Anthropogenic impacts on tropical forest biodiversity: a network structure and ecosystem functioning perspective. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 365(1558): 3709-3718.

Morse, N.B., Pellissier, P.A., Cianciola, E.N., Brereton, R.L., Sullivan, M.M., Shonka, N.K., Wheeler, T.B., and McDowell, W.H. 2014. Novel ecosystems in the anthropocene: a revision of the novel ecosystem concept for pragmatic applications. Ecology and Society 19(2): 12.

Morueta-Holme, N., Blonder, B., Sandel, B., McGill, B.J., Peet, R.K., Ott, J.E., Violle, C., Enquist, B.J., Jørgensen, P.M., and Svenning, J.-C. 2016. A network approach for inferring species associations from co-occurrence data. Ecography 39(12): 1139-1150.

Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W., and Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. Functional Ecology 24(4): 867-876.

Muller, R.N., and Bormann, F.H. 1976. Role of *Erythronium americanum* Ker. in energy flow and nutrient dynamics of a northern hardwood forest ecosystem. Science 193(4258): 1126-1128.

Murphy, S.J., and McCarthy, B.C. 2014. Temporal change in the herbaceous understory community of an old-growth forest: from seasons to decades. Plant Ecology 215(2): 221-232.

Naaf, T., and Wulf, M. 2010. Habitat specialists and generalists drive homogenization and differentiation of temperate forest plant communities at the regional scale. Biological Conservation 143(4): 848-855.

Nam, B.E., and Kim, J.G. 2020. Flowering season of vernal herbs is shortened at elevated temperatures with reduced precipitation in early spring. Scientific Reports 10(1): 17494.

Newman, M.E. 2002. Assortative mixing in networks. Physical Review Letters 89(20): 208701.

Newman, M.E. 2006. Modularity and community structure in networks. Proceedings of the National Academy of Sciences 103(23): 8577-8582.

Nishizawa, K., Tatsumi, S., Kitagawa, R., and Mori, A.S. 2016. Deer herbivory affects the functional diversity of forest floor plants via changes in competition-mediated assembly rules. Ecological Research 31(4): 569-578.

Noss, R.F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. Conservation Biology 4(4): 355-364.

Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., and Wagner, H. 2020. Vegan: community ecology package. R Package Version 2.5–7.

Olden, J.D. 2006. Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. Journal of Biogeography 33(12): 2027-2039.

Ouchi-Melo, L.S., Meynard, C.N., Gonçalves-Souza, T., and de Cerqueira Rossa-Feres, D. 2018. Integrating phylogenetic and functional biodiversity facets to guide conservation: a case study using anurans in a global biodiversity hotspot. Biodiversity and Conservation 27(12): 3247-3266.

Pandit, S.N., Kolasa, J., and Cottenie, K. 2009. Contrasts between habitat generalists and specialists: an empirical extension to the basic metacommunity framework. Ecology 90(8): 2253-2262.

Pandolfi, J.M., and Lovelock, C.E. 2014. Novelty trumps loss in global biodiversity. Science 344(6181): 266-267.

Panetta, A.M., Stanton, M.L., and Harte, J. 2018. Climate warming drives local extinction: evidence from observation and experimentation. Science Advances 4(2): eaaq1819.

Paradis, E., Claude, J., and Strimmer, K. 2004. APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language. Bioinformatics 20(2): 289-290.

Pawson, S.M., Brin, A., Brockerhoff, E.G., Lamb, D., Payn, T.W., Paquette, A., and Parrotta, J.A. 2013. Plantation forests, climate change and biodiversity. Biodiversity and Conservation 22(5): 1203-1227.

Peaucelle, M., Janssens, I.A., Stocker, B.D., Descals Ferrando, A., Fu, Y.H., Molowny-Horas, R., Ciais, P., and Peñuelas, J. 2019. Spatial variance of spring phenology in temperate deciduous forests is constrained by background climatic conditions. Nature Communications 10(1): 5388.

Pereira, H.M., and Cooper, H.D. 2006. Towards the global monitoring of biodiversity change. Trends in Ecology & Evolution 21(3): 123-129.

Pereira, H.M., Ferrier, S., Walters, M., Geller, G.N., Jongman, R.H.G., Scholes, R.J., Bruford, M.W., Brummitt, N., Butchart, S.H.M., Cardoso, A.C., Coops, N.C., Dulloo, E., Faith, D.P., Freyhof, J., Gregory, R.D., Heip, C., Hoft, R., Hurtt, G., Jetz, W., Karp, D.S., McGeoch, M.A., Obura, D., Onoda, Y., Pettorelli, N., Reyers, B., Sayre, R., Scharlemann, J.P.W., Stuart, S.N., Turak, E., Walpole, M., and Wegmann, M. 2013. Essential biodiversity variables. Science 339(6117): 277-278.

Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steege, H., van der Heijden, M.G. A., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., and Cornelissen, J.H.C. 2013. New handbook for stand-ardised measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany 61(3): 167-234.

Pielou, E.C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. Journal of Theoretical Biology 13: 131-144.

Pierce, S., Negreiros, D., Cerabolini, B.E.L., Kattge, J., Díaz, S., Kleyer, M., Shipley, B., Wright, S.J., Soudzilovskaia, N.A., Onipchenko, V.G., van Bodegom, P.M., Frenette-Dussault, C., Weiher, E., Pinho, B.X., Cornelissen, J.H.C., Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Wilson, P.J., Buffa, G., Nyakunga, O.C., Reich, P.B., Caccianiga, M., Mangili, F., Ceriani, R.M., Luzzaro, A., Brusa, G., Siefert, A., Barbosa, N.P.U., Chapin, F.S., Cornwell, W.K., Fang, J., Fernandes, G.W., Garnier, E., Le Stradic, S., Peñuelas, J., Melo, F.P.L., Slaviero, A., Tabarelli, M., and Tampucci, D. 2017. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. Functional Ecology 31(2): 444-457.

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., and R Core Team. 2021. nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R Package Version 3.1-152.

Polley, H.W., Isbell, F.I., and Wilsey, B.J. 2013. Plant functional traits improve diversity-based predictions of temporal stability of grassland productivity. Oikos 122(9): 1275-1282.

Prentice, I.C., Cramer, W., Harrison, S.P., Leemans, R., Monserud, R.A., and Solomon, A.M. 1992. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. Journal of Biogeography 19(2): 117-134.

Price, M.V., Waser, N.M., Irwin, R.E., Campbell, D.R., and Brody, A.K. 2005. Temporal and spatial variation in pollination of a montane herb: a seven-year study. Ecology 86(8): 2106-2116.

Proença, V., Martin, L.J., Pereira, H.M., Fernandez, M., McRae, L., Belnap, J., Böhm, M., Brummitt, N., García-Moreno, J., Gregory, R.D., Honrado, J.P., Jürgens, N., Opige, M., Schmeller, D.S., Tiago, P., and Van Swaay, C.A.M. 2017. Global biodiversity monitoring: from data sources to essential biodiversity variables. Biological Conservation 213: 256-263.

Purschke, O., Schmid, B.C., Sykes, M.T., Poschlod, P., Michalski, S.G., Durka, W., Kühn, I., Winter, M., and Prentice, H.C. 2013. Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes. Journal of Ecology 101(4): 857-866.

Qian, H., and Jin, Y. 2016. An updated megaphylogeny of plants, a tool for generating plant phylogenies and an analysis of phylogenetic community structure. Journal of Plant Ecology 9(2): 233-239.

Qin, X., Li, G., Wang, D., Liu, R., Yang, G., Feng, Y., and Ren, G. 2011. Determinism versus chance in canopy gap herbaceous species assemblages in temperate Abies–Betula forests. Forest Ecology and Management 262(6): 1138-1145.

R Core Team. 2020. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org/.

Raabe, S., Müller, J., Manthey, M., Dürhammer, O., Teuber, U., Göttlein, A., Förster, B., Brandl, R., and Bässler, C. 2010. Drivers of bryophyte diversity allow implications for forest management with a focus on climate change. Forest Ecology and Management 260(11): 1956-1964.

Rey, B., José, M., Espigares, T., and Castro-Díez, P. 2003. Simulated effects of herb competition on planted *Quercus faginea* seedlings in Mediterranean abandoned cropland. Applied Vegetation Science 6(2): 213-222.

Rogers, R.S. 1982. Early spring herb communities in mesophytic forests of the great lakes region. Ecology 63(4): 1050-1063.

Royo, A.A., Stout, S.L., deCalesta, D.S., and Pierson, T.G. 2010. Restoring forest herb communities through landscape-level deer herd reductions: is recovery limited by legacy effects? Biological Conservation 143(11): 2425-2434.

Rudolf, V.H.W. 2019. The role of seasonal timing and phenological shifts for species coexistence. Ecology Letters 22(8): 1324-1338.

Saladin, B., Pellissier, L., Graham, C.H., Nobis, M.P., Salamin, N., and Zimmermann, N.E. 2020. Rapid climate change results in long-lasting spatial homogenization of phylogenetic diversity. Nature Communications 11(1): 4663.

Sax, D.F., and Gaines, S.D. 2003. Species diversity: from global decreases to local increases. Trends in Ecology & Evolution 18(11): 561-566.

Schmeller, D.S. 2008. European species and habitat monitoring: where are we now? Biodiversity and Conservation, 17(14): 3321-3326.

Schmidt, M., Sommer, K., Kriebitzsch, W.U., Ellenberg, H., and von Oheimb, G. 2004. Dispersal of vascular plants by game in northern Germany. Part I: roe deer (*Capreolus capreolus*) and wild boar (*Sus scrofa*). European Journal of Forest Research 123(2): 167-176.

Schnabel, F., Schwarz, J.A., Dănescu, A., Fichtner, A., Nock, C.A., Bauhus, J., and Potvin, C. 2019. Drivers of productivity and its temporal stability in a tropical tree diversity experiment. Global Change Biology 25(12): 4257-4272.

Schulze, E.D., Beck, E., Buchmann, N., Clemens, S., Müller-Hohenstein, K., and Scherer-Lorenzen, M. 2019. Biodiversity. pp. 743-823. In: Schulze, E.D., Beck, E., Buchmann, N., Clemens, S., Müller-Hohenstein, K., and Scherer-Lorenzen, M. (eds). Plant Ecology 2nd edition. Springer, Berlin, Heidelberg.

Schwartz, M.W., Brigham, C.A., Hoeksema, J.D., Lyons, K.G., Mills, M.H., and van Mantgem, P.J. 2000. Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology. Oecologia 122(3): 297-305.

Schweiger, O., Klotz, S., Durka, W., and Kühn, I. 2008. A comparative test of phylogenetic diversity indices. Oecologia 157(3): 485-495.

Schwinning, S., and Weiner, J. 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. Oecologia 113(4): 447-455.

Shannon, C.E. 1948. A mathematical theory of communication. The Bell System Technical Journal 27: 379–423.

Shipley, B. 2009. Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. Ecology 90(2): 363-368.

Shmida, A., and Ellner, S. 1984. Coexistence of plant species with similar niches. Vegetatio 58(1): 29-55.

Simpson, E.H. 1949. Measurement of diversity. Nature 163(4148): 688.

Skov, F., and Svenning, J.-C. 2004. Potential impact of climatic change on the distribution of forest herbs in Europe. Ecography 27(3): 366-380.

Smart, S.M., Glanville, H.C., Blanes, M.d.C., Mercado, L.M., Emmett, B.A., Jones, D.L., Cosby, B.J., Marrs, R.H., Butler, A., Marshall, M.R., Reinsch, S., Herrero-Jáuregui, C., and Hodgson, J.G. 2017. Leaf dry matter content is better at predicting above-ground net primary production than specific leaf area. Functional Ecology 31(6): 1336-1344.

Smart, S.M., Thompson, K., Marrs, R.H., Le Duc, M.G., Maskell, L.C., and Firbank, L.G. 2006. Biotic homogenization and changes in species diversity across human-modified ecosystems. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 273(1601): 2659-2665.

Socolar, J.B., Gilroy, J.J., Kunin, W.E., and Edwards, D.P. 2016. How should beta-dversity inform biodiversity conservation? Trends in Ecology & Evolution 31(1): 67-80.

Sommer, B., Harrison, P.L., Beger, M., and Pandolfi, J.M. 2014. Trait-mediated environmental filtering drives assembly at biogeographic transition zones. Ecology 95(4): 1000-1009.

Spasojevic, M.J., and Suding, K.N. 2012. Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes. Journal of Ecology 100(3): 652-661.

Suggitt, A.J., Lister, D.G., and Thomas, C.D. 2019. Widespread effects of climate change on local plant diversity. Current Biology 29(17): 2905-2911.

Swenson, N.G. 2014. Functional and Phylogenetic Ecology in R. Springer, New York, U.S.A. 212 p.

Swenson, N.G., Stegen, J.C., Davies, S.J., Erickson, D.L., Forero-Montaña, J., Hurlbert, A.H., Kress, W.J., Thompson, J., Uriarte, M., Wright, S.J., and Zimmerman, J.K. 2012. Temporal turnover in the composition of tropical tree communities: functional determinism and phylogenetic stochasticity. Ecology 93(3): 490-499.

Tessier, J.T., and Raynal, D.J. 2003. Vernal nitrogen and phosphorus retention by forest understory vegetationand soil microbe. Plant and Soil 256(2): 443-453.

Thomas, C.D. 2013. Local diversity stays about the same, regional diversity increases, and global diversity declines. Proceedings of the National Academy of Sciences 110(48): 19187-19188.

Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., de Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Townsend Peterson, A., Phillips, O.L., and Williams, S.E. 2004. Extinction risk from climate change. Nature 427: 145-148.

Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. Ecology 80(5): 1455-1474.

Tilman, D., and Downing, J.A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. Nature 367(6461): 363-365.

Tilman, D., Isbell, F., and Cowles, J.M. 2014. Biodiversity and ecosystem functioning. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 45(1): 471-493.

Tilman, D., Wedin, D., and Knops, J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. Nature 379(6567): 718-720.

Turnbull, L.A., Isbell, F., Purves, D.W., Loreau, M., and Hector, A. 2016. Understanding the value of plant diversity for ecosystem functioning through niche theory. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 283(1844): 20160536.

Urban, M.C. 2015. Accelerating extinction risk from climate change. Science 348(6234): 571-573.

Valencia, E., de Bello, F., Galland, T., Adler, P.B., Lepš, J., E-Vojtkó, A., Van Klink, R., Carmona, C.P., Danihelka, J., Dengler, J., Eldridge, D.J., Estiarte, M., García-González, R., Garnier, E., Gómez-García, D., Harrison, S.P., Herben, T., Ibáñez, R., Jentsch, A., Juergens, N., Kertész, M., Klumpp, K., Louault, F., Marrs, R.H., Ogaya, R., Ónodi, G., Pakeman, R.J., Pardo, I., Pärtel, M., Peco, B., Peñuelas, J., Pywell, R.F., Rueda, M., Schmidt, W., Schmiedel, U., Schuetz, M., Skálová, H., Šmilauer, P., Šmilauerová, M., Smit, C., Song, M., Stock, M., Val, J., Vandvik, V., Ward, D., Wesche, K., Wiser, S.K., Woodcock, B.A., Young, T.P., Yu, F.-H., Zobel, M., and Götzenberger, L. 2020. Synchrony matters more than species richness in plant community stability at a global scale. Proceedings of the National Academy of Sciences 117(39): 24345-24351.

van der Plas, F., Manning, P., Soliveres, S., Allan, E., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., Wirth, C., Zavala, M.A., Ampoorter, E., Baeten, L., Barbaro, L., Bauhus, J., Benavides, R., Benneter, A., Bonal, D., Bouriaud, O., Bruelheide, H., Bussotti, F., Carnol, M., Castagneyrol, B., Charbonnier, Y., Coomes, D.A., Coppi, A., Bastias, C.C., Dawud, S.M., de Wandeler, H., Domisch, T., Finér, L., Gessler, A., Granier, A., Grossiord, C., Guyot, V., Hättenschwiler, S., Jactel, H., Jaroszewicz, B., Joly, F.-X., Jucker, T., Koricheva, J., Milligan, H., Mueller, S., Muys, B., Nguyen, D., Pollastrini, M., Ratcliffe, S., Raulund-Rasmussen, K., Selvi, F., Stenlid, J., Valladares, F., Vesterdal, L., Zielínski, D., and Fischer, M. 2016. Biotic homogenization can decrease landscape-scale forest multifunctionality. Proceedings of the National Academy of Sciences 113(13): 3557-3562

van Ruijven, J., and Berendse, F. 2005. Diversity-productivity relationships: Initial effects, long-term patterns, and underlying mechanisms. Proceedings of the National Academy of Sciences 102(3): 695-700.

Vellend, M., Baeten, L., Becker-Scarpitta, A., Boucher-Lalonde, V., McCune, J.L., Messier, J., Myers-Smith, I., and Sax, D.F. 2017. Plant biodiversity change across scales during the anthropocene. Annual Review of Plant Biology 68(1): 563-586.

Vellend, M., Baeten, L., Myers-Smith, I.H., Elmendorf, S.C., Beauséjour, R., Brown, C.D., de Frenne, P., Verheyen, K., and Wipf, S. 2013. Global meta-analysis reveals no net change in local-scale plant biodiversity over time. Proceedings of the National Academy of Sciences 110(48): 19456-19459.

Venail, P., Gross, K., Oakley, T.H., Narwani, A., Allan, E., Flombaum, P., Isbell, F., Joshi, J., Reich, P.B., Tilman, D., Ruijven, J., and Cardinale, B.J. 2015. Species richness, but not phylogenetic diversity, influences community biomass production and temporal stability in a re-examination of 16 grassland biodiversity studies. Functional Ecology 29(5): 615-626.

Villéger, S., Grenouillet, G., and Brosse, S. 2014. Functional homogenization exceeds taxonomic homogenization among European fish assemblages. Global Ecology and Biogeography 23(12): 1450-1460.

Villéger, S., Mason, N.W.H., and Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. Ecology 89(8): 2290-2301.

Wagenmakers, E.-J., and Farrell, S. 2004. AIC model selection using Akaike weights. Psychonomic Bulletin & Review 11(1): 192-196.

Wang, S., Isbell, F., Deng, W., Hong, P., Dee, L.E., Thompson, P., and Loreau, M. 2021. How complementarity and selection affect the relationship between ecosystem functioning and stability. Ecology 102(6): 1693-1700.

Webb, C.O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. The American Naturalist 156(2): 145-155.

Whittaker, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. Ecological Monographs 30(3): 279-338.

Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. Taxon 21(2-3): 213-251.

Wiens, J.J. 2016. Climate-related local extinctions are already widespread among plant and animal species. PLoS Biology 14(12): e2001104.

Willson, M.F. 1993. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. Vegetatio 107(1): 261-280.

Wilson, P.J., Thompson, K.E.N., and Hodgson, J.G. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. New phytologist 143(1): 155-162.

Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.-L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., and Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. Nature 428(6985): 821-827.

WWF. 2020. Living Planet Report 2020 - Bending the curve of biodiversity loss. WWF, Gland, Switzerland. 159 p.

Yachi, S., and Loreau, M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. Proceedings of the National Academy of Sciences 96(4): 1463-1468.

Yachi, S., and Loreau, M. 2007. Does complementary resource use enhance ecosystem functioning? a model of light competition in plant communities. Ecology Letters 10(1): 54-62.

Yang, L.H., and Rudolf, V.H.W. 2010. Phenology, ontogeny and the effects of climate change on the timing of species interactions. Ecology Letters 13(1): 1-10.

Yim, Y.-J., and Kira, T. 1975. Distribution of forest vegetation and climate in the Korean peninsula: I. distribution of some indices of thermal climate. Japanese Journal of Ecology 25(2): 77-88.

Zhang, Q., Buyantuev, A., Li, F.Y., Jiang, L., Niu, J., Ding, Y., Kang, S., and Ma, W. 2017a. Functional dominance rather than taxonomic diversity and functional

diversity mainly affects community aboveground biomass in the Inner Mongolia grassland. Ecology and Evolution 7(5): 1605-1615.

Zhang, Y., Chen, H.Y., and Taylor, A.R. 2017b. Positive species diversity and above-ground biomass relationships are ubiquitous across forest strata despite interference from overstorey trees. Functional Ecology 31(2): 419-426.

Zhu, J., Jiang, L., and Zhang, Y. 2016. Relationships between functional diversity and aboveground biomass production in the Northern Tibetan alpine grasslands. Scientific Reports 6(1): 1-8.

Züst, T., and Agrawal, A.A. 2017. Trade-offs between plant growth and defense against insect herbivory: an emerging mechanistic synthesis. Annual Review of Plant Biology 68(1): 513-534.

Zuur A., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., and Smith, G.M. 2009. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Springer Science & Business Media, New York. U.S.A. 574 p.

부 록

Table S1. Importance values (%) of spring (April) herbaceous plant community in a temperate deciduous forest in the Mt. Gariwang area.

Scientific name	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019
Erythronium japonicum	13.70	30.08	12.14	17.23	15.90	16.75	17.25	17.17
Pseudostellaria setulosa	12.26	12.75	8.87	9.56	7.59	6.80	6.77	10.50
Meehania urticifolia	7.26	9.54	7.47	6.80	6.33	5.43	6.28	6.62
Anemone raddeana	6.18	5.63	3.63	7.06	7.76	7.26	7.55	6.31
Pimpinella brachycarpa	4.64	1.70	4.54	4.59	4.11	3.32	3.96	4.28
Corydalis lineariloba	3.28	3.30	4.19	4.70	3.94	3.18	3.55	2.56
Lilium distichum	2.96	3.16	3.06	3.18	3.25	4.36	4.29	3.12
Viola diamantiaca	1.67	0.32	4.42	3.17	5.10	4.74	4.54	2.51
Hylomecon vernalis	3.56	2.87	4.50	3.45	3.77	3.49	2.59	2.09
Adenophora remotiflora	2.94	-	3.31	3.35	4.38	3.85	4.10	3.01
Saussurea grandifolia	1.46	1.51	0.94	2.34	3.06	2.02	0.62	7.36
Carex pilosa	2.29	4.97	1.15	2.32	0.45	3.42	0.84	3.79
Doellingeria scabra	4.64	2.59	2.65	0.99	0.98	0.85	1.66	1.03
Milium effusum	2.56	2.83	1.30	1.48	1.18	1.37	0.95	3.52
Anemone reflexa	2.83	1.11	0.68	1.41	1.52	1.68	1.79	3.05
Aconitum jaluense	3.04	3.01	2.16	1.04	1.03	1.02	0.82	1.35
Aruncus dioicus	3.33	0.28	3.08	1.18	1.43	1.35	1.52	0.80
Adonis amurensis	0.29	1.71	0.70	2.07	1.87	1.53	1.68	2.83
Asarum sieboldii	1.27	0.30	2.69	1.46	2.03	1.23	2.56	0.62
Anemone koraiensis	1.81	0.30	0.89	1.52	1.47	1.26	1.41	1.96
Others (57 species)	18.04	12.05	27.63	21.12	22.84	25.09	25.27	15.52
Total	100	100	100	100	100	100	100	100

Table S2. Importance values (%) of early summer (June) herbaceous plant community in a temperate deciduous forest in the Mt. Gariwang area.

Scientific name	**2012**	**2013**	**2014**	**2015**	**2016**	**2017**	**2018**	**2019**
Pseudostellaria setulosa	15.46	11.05	14.36	10.05	11.61	9.31	8.68	9.95
Meehania urticifolia	8.72	7.49	8.86	7.41	7.21	8.23	9.30	7.40
Viola diamantiaca	5.76	7.20	8.98	7.85	8.41	6.50	6.94	6.47
Ainsliaea acerifolia	5.33	4.41	2.97	4.15	4.31	6.29	5.49	5.59
Pimpinella brachycarpa	4.69	5.27	5.75	5.05	4.70	4.65	4.15	3.21
Adenophora remotiflora	2.90	3.50	4.19	3.50	4.09	2.80	3.77	2.91
Astilbe rubra	2.49	2.34	2.73	4.01	3.02	5.05	3.45	2.95
Hylomecon vernalis	2.50	2.91	3.49	3.61	2.89	3.39	2.75	3.03
Lilium distichum	3.26	3.33	0.71	2.71	3.30	3.39	3.42	2.53
Asarum sieboldii	2.66	2.41	2.68	3.01	3.10	2.27	3.28	2.79
Aruncus dioicus	3.09	2.91	2.57	2.57	2.19	2.21	1.94	3.46
Phryma leptostachya	1.55	1.30	2.84	2.04	2.33	2.82	1.94	1.26
Lychnis cognata	2.12	2.34	1.79	1.74	2.21	2.08	1.91	1.56
Doellingeria scabra	2.40	2.30	2.23	2.60	1.57	1.40	1.66	1.42
Actaea dahurica	2.90	2.27	2.27	2.14	1.66	1.44	1.36	1.32
Vicia venosa	1.52	1.59	1.85	1.46	2.07	1.48	1.81	2.12
Isodon excisus	1.67	1.26	1.65	2.15	0.80	2.67	1.91	1.26
Laportea bulbifera	1.53	1.43	1.59	1.49	1.35	1.43	1.69	1.09
Rubia chinensis	1.51	1.69	1.53	1.85	1.05	1.11	1.30	1.36
Erythronium japonicum	0.00	2.31	0.00	0.85	2.29	0.59	1.76	3.56
Others (69 species)	27.92	30.69	26.97	29.77	29.84	30.90	31.49	34.75
Total	100	100	100	100	100	100	100	100

Table S3. Importance values (%) of summer (August) herbaceous plant community in a temperate deciduous forest in the Mt. Gariwang area.

Scientific name	**2012**	**2013**	**2014**	**2015**	**2016**	**2017**	**2018**	**2019**
Pseudostellaria setulosa	13.73	13.05	11.27	12.29	12.20	10.51	9.27	12.59
Meehania urticifolia	8.04	7.90	8.95	8.28	8.75	7.62	7.15	8.34
Viola diamantiaca	6.89	5.87	8.43	9.62	6.92	6.66	6.85	7.22
Ainsliaea acerifolia	5.98	5.69	1.96	4.22	5.38	7.67	6.53	5.76
Pimpinella brachycarpa	4.87	5.61	7.55	5.15	4.98	4.49	4.85	4.84
Astilbe rubra	2.33	3.07	3.45	3.38	3.71	6.77	4.90	4.15
Phryma leptostachya	3.11	3.48	3.71	4.00	3.63	4.79	2.14	2.93
Isodon excisus	3.34	3.60	2.11	1.87	3.16	4.54	3.40	3.19
Adenophora remotiflora	3.28	3.05	3.82	3.22	3.07	1.66	2.77	2.15
Asarum sieboldii	3.01	2.69	1.71	3.32	2.27	1.18	3.57	3.39
Aruncus dioicus	2.78	2.62	2.04	1.98	2.27	3.01	2.19	2.38
Doellingeria scabra	3.36	2.74	2.89	2.05	2.28	1.24	1.54	2.00
Lychnis cognata	2.12	3.04	2.22	1.70	2.21	1.80	1.37	2.28
Laportea bulbifera	1.97	2.58	1.41	2.15	2.19	1.61	2.51	1.82
Actaea dahurica	2.87	2.16	2.85	1.45	1.18	1.99	1.82	1.37
Artemisia stolonifera	1.72	2.60	2.00	1.71	2.07	2.13	1.32	2.04
Vicia venosa	1.96	2.67	1.69	1.85	2.28	1.28	1.75	2.01
Chloranthus japonicus	1.92	2.46	2.31	1.72	1.51	1.78	1.55	1.59
Rubia chinensis	1.82	1.90	1.83	1.55	2.03	1.48	1.39	1.45
Carex pilosa	1.88	1.24	0.89	0.78	1.04	2.36	2.57	0.79
Others (58 species)	22.99	21.98	26.91	27.70	26.85	25.43	30.56	27.71
Total	100	100	100	100	100	100	100	100

Table S4. Importance values (%) of fall (October) herbaceous plant community in a temperate deciduous forest in the Mt. Gariwang area.

Scientific name	**2012**	**2013**	**2014**	**2015**	**2016**	**2017**	**2018**	**2019**
Pseudostellaria setulosa	14.47	17.47	15.39	16.27	13.64	12.92	13.78	16.30
Meehania urticifolia	9.41	11.52	11.27	12.77	10.57	11.85	9.73	11.71
Viola diamantiaca	8.02	6.57	6.58	7.78	6.60	7.11	8.42	7.45
Pimpinella brachycarpa	6.43	5.54	9.04	7.07	5.45	4.70	6.10	5.82
Ainsliaea acerifolia	4.77	5.53	0.35	4.65	4.89	5.06	5.12	4.56
Astilbe rubra	1.54	3.25	4.35	2.55	3.35	5.25	2.28	1.31
Isodon excisus	3.16	3.79	1.30	2.14	3.86	4.88	2.02	1.84
Doellingeria scabra	3.34	2.55	4.75	2.93	2.70	2.70	1.69	1.61
Milium effusum	2.13	2.21	4.41	4.07	2.44	1.93	2.00	2.31
Phryma leptostachya	3.19	3.49	3.67	1.82	3.60	2.10	1.00	2.22
Carex pilosa	4.87	2.32	2.77	1.08	1.22	2.37	2.96	0.79
Artemisia stolonifera	2.36	1.98	2.44	2.74	1.87	2.46	2.59	1.55
Asarum sieboldii	2.62	2.91	1.69	0.45	1.99	0.20	4.11	3.33
Adenophora remotiflora	2.18	2.03	2.15	2.44	2.79	1.94	0.82	2.88
Viola albida	1.74	2.11	2.48	2.10	2.19	2.85	1.22	2.16
Athyrium yokoscense	1.06	1.65	1.84	0.66	1.63	2.34	3.30	3.88
Actaea dahurica	3.36	0.42	3.51	1.35	0.76	2.32	1.65	2.23
Vicia venosa	2.67	1.45	1.40	1.65	1.64	1.45	2.75	2.28
Lychnis cognata	2.32	1.71	2.34	2.65	1.90	1.01	0.92	2.01
Rubia chinensis	2.46	2.22	1.79	2.10	1.61	2.14	1.32	1.12
Others (53 species)	17.90	19.26	16.47	20.72	25.30	22.41	26.21	22.62
Total	100	100	100	100	100	100	100	100

Table S5. List of observed species in perennial herbaceous plant community in a temperate deciduous forest in the Mt. Gariwang area.

Scientific name (The Plant List)	Korean name	Life cycle	Spring	Early summer	Summer	Fall
Athyriaceae						
Athyrium multidentatum (Döll) Ching	참새발고사리	Perennial		○	○	○
Athyrium yokoscense (Franch. & Sav.) Christ	뱀고사리	Perennial	○	○	○	○
Deparia pycnosora (Christ) M.Kato	털고사리	Perennial	○	○	○	○
Dryopteridaceae						
Dryopteris monticola (Makino) C.Chr.	왕지네고사리	Perennial		○	○	○
Urticaceae						
Laportea bulbifera (Siebold & Zucc.) Wedd.	혹쐐기풀	Perennial	○	○	○	○
Caryophyllaceae						
Lychnis cognata Maxim.	동자꽃	Perennial	○	○	○	○
Pseudostellaria setulosa Ohwi (Unresolved)	숲개별꽃	Perennial	○	○	○	○
Ranunculaceae						
Aconitum jaluense Kom.	투구꽃	Perennial	○	○	○	○
Aconitum pseudolaeve Nakai	진범	Perennial	○	○	○	○
Actaea dahurica (Turcz. ex Fisch. & C.A.Mey.) Franch.	눈빛승마	Perennial	○	○	○	○
Actaea simplex (DC.) Wormsk. ex Prantl	촛대승마	Perennial	○	○	○	○
Adonis amurensis Regel & Radde	복수초	Perennial	○	○		
Anemone koraiensis Nakai	홀아비바람꽃	Perennial	○	○		
Anemone raddeana Regel	꿩의바람꽃	Perennial	○	○		
Anemone reflexa Steph. ex Willd.	회리바람꽃	Perennial	○	○		
Thalictrum tuberiferum Maxim.	산꿩의다리	Perennial	○	○	○	○
Chloranthaceae						
Chloranthus japonicus Siebold	홀아비꽃대	Perennial	○	○	○	○
Aristolochiaceae						
Asarum misandrum B.U.Oh & J.G.Kim (Unresolved)	각시족도리풀	Perennial	○	○	○	○

Table S5. Continued.

Scientific name (The Plant List)	Korean name	Life cycle	Spring	Early summer	Summer	Fall
Asarum sieboldii Miq.	족도리풀	Perennial	○	○	○	○
Papaveraceae						
Hylomecon vernalis Maxim.	피나물	Perennial	○	○	○	○
Corydalis grandicalyx B.U.Oh & Y.S.Kim	갈퀴현호색	Perennial	○	○		
Corydalis lineariloba Siebold & Zucc.	현호색	Perennial	○	○		
Corydalis pauciovulata Ohwi (Unresolved)	선괴불주머니	Biennial		○	○	○
Brassicaceae						
Cardamine leucantha (Tausch) O.E.Schulz	미나리냉이	Perennial	○	○	○	○
Sisymbrium luteum (Maxim.) O.E.Schulz	노란장대	Perennial	○	○	○	○
Saxifragaceae						
Astilbe rubra Hook.f. & Thomson	노루오줌	Perennial	○	○	○	○
Chrysosplenium sinicum Maxim.	선괭이눈	Perennial	○	○	○	○
Rosaceae						
Agrimonia pilosa Ledeb.	짚신나물	Perennial	○	○	○	○
Aruncus dioicus (Walter) Fernald	눈개승마	Perennial	○	○	○	○
Fabaceae						
Vicia unijuga A.Braun	나비나물	Perennial	○	○	○	○
Vicia venosa var. *cuspidata* Maxim.	광릉갈퀴	Perennial	○	○	○	○
Oxalidaceae						
Oxalis obtriangulata Maxim.	큰괭이밥	Perennial	○	○	○	○
Geraniaceae						
Geranium koreanum Kom.	둥근이질풀	Perennial	○	○	○	○
Balsaminaceae						
Impatiens noli-tangere L.	노랑물봉선	Annual	○	○	○	○
Impatiens textorii Miq.	물봉선	Annual	○	○	○	○

Table S5. Continued.

Scientific name (The Plant List)	Korean name	Life cycle	Spring	Early summer	Summer	Fall
Violaceae						
Viola acuminata Ledeb.	졸방제비꽃	Perennial	○	○	○	○
Viola albida Palib.	태백제비꽃	Perennial	○	○	○	○
Viola collina Besser	둥근털제비꽃	Perennial	○	○	○	○
Viola diamantiaca Nakai	금강제비꽃	Perennial	○	○	○	○
Viola keiskei Miq. (Unresolved)	잔털제비꽃	Perennial	○	○	○	○
Viola orientalis (Maxim.) W.Becker	노랑제비꽃	Perennial	○	○	○	○
Viola rossii Hemsl.	고깔제비꽃	Perennial	○	○	○	○
Viola selkirkii Pursh ex Goldie	뫼제비꽃	Perennial		○	○	
Viola tokubuchiana var. *takedana* (Makino) F.Maek. (Unresolved)	민둥뫼제비꽃	Perennial	○	○	○	○
Apiaceae						
Angelica amurensis Schischk.	지리강활	Perennial	○	○	○	○
Angelica decursiva (Miq.) Franch. & Sav.	바디나물	Perennial		○	○	○
Heracleum moellendorffii Hance	어수리	Perennial	○	○	○	○
Pimpinella brachycarpa (Kom.) Nakai	참나물	Perennial	○	○	○	○
Ericaceae						
Monotropastrum humile (D.Don) H.Hara	나도수정초	Perennial		○		
Primulaceae						
Lysimachia clethroides Duby	큰까치수염	Perennial		○	○	○
Gentianaceae						
Gentiana zollingeri Fawc.	큰구슬붕이	Biennial	○	○		○
Rubiaceae						
Galium maximowiczii (Kom.) Pobed.	개갈퀴	Perennial	○	○	○	○
Galium odoratum (L.) Scop.	선갈퀴	Perennial	○	○	○	○
Rubia argyi (H.Lév. & Vaniot) H.Hara ex Lauener	꼭두서니	Perennial	○	○	○	○

Table S5. Continued.

Scientific name (The Plant List)	Korean name	Life cycle	Spring	Early summer	Summer	Fall
Rubia chinensis Regel & Maack	큰꼭두서니	Perennial	○	○	○	○
Lamiaceae						
Isodon excisus (Maxim.) Kudô	오리방풀	Perennial	○	○	○	○
Lamium album subsp. *barbatum* (Siebold & Zucc.) Mennema	광대수염	Perennial	○	○	○	○
Meehania urticifolia (Miq.) Makino	벌깨덩굴	Perennial	○	○	○	○
Phrymaceae						
Phryma leptostachya var. *oblongifolia* (Koidz.) Honda	파리풀	Perennial	○	○	○	○
Caprifoliaceae						
Patrinia scabiosifolia Fisch. ex Trevir.	마타리	Perennial			○	○
Campanulaceae						
Adenophora remotiflora (Siebold & Zucc.) Miq.	모시대	Perennial	○	○	○	○
Compositae						
Ainsliaea acerifolia Sch.Bip.	단풍취	Perennial	○	○	○	○
Artemisia stolonifera (Maxim.) Kom.	넓은잎외잎쑥	Perennial	○	○	○	○
Aster ageratoides Turcz.	까실쑥부쟁이	Perennial		○	○	○
Doellingeria scabra (Thunb.) Nees	참취	Perennial	○	○	○	○
Lactuca triangulata Maxim.	두메고들빼기	Biennial		○	○	○
Ligularia fischeri (Ledeb.) Turcz.	곰취	Perennial	○	○	○	○
Parasenecio auriculatus var. *kamtschatica* (Maxim.) H.Koyama	나래박쥐나물	Perennial		○	○	
Saussurea grandifolia Maxim.	서덜취	Perennial	○	○	○	○
Saussurea tanakae Franch. & Sav. ex Maxim.	당분취	Perennial	○	○	○	○
Liliaceae						
Allium monanthum Maxim. (Amaryllidaceae)	달래	Perennial	○			
Convallaria keiskei Miq. (Asparagaceae)	은방울꽃	Perennial	○	○	○	
Disporum smilacinum A.Gray (Colchicaceae)	애기나리	Perennial	○	○	○	○

Table S5. Continued.

Scientific name (The Plant List)	Korean name	Life cycle	Spring	Early summer	Summer	Fall
Erythronium japonicum Decne. (Liliaceae)	얼레지	Perennial	○	○		
Lilium distichum Nakai ex Kamib. (Liliaceae)	말나리	Perennial	○	○	○	○
Paris verticillata M.Bieb. (Melanthiaceae)	삿갓나물	Perennial		○		
Polygonatum inflatum Kom. (Asparagaceae)	퉁둥굴레	Perennial	○	○	○	○
Polygonatum involucratum (Franch. & Sav.) Maxim. (Asparagaceae)	용둥굴레	Perennial	○	○	○	○
Polygonatum odoratum var. *pluriflorum* (Miq.) Ohwi (Asparagaceae)	둥굴레	Perennial	○	○		
Maianthemum japonicum (A.Gray) LaFrankie (Asparagaceae)	풀솜대	Perennial	○	○	○	
Streptopus ovalis (Ohwi) F.T.Wang & Y.C.Tang (Liliaceae)	금강애기나리	Perennial	○	○	○	○
Veratrum maackii var. *japonicum* (Baker) Shimizu (Melanthiaceae)	여로	Perennial	○	○	○	○
Veratrum oxysepalum Turcz. (Melanthiaceae)	박새	Perennial	○	○		
Dioscoreaceae						
Dioscorea nipponica Makino	부채마	Perennial		○	○	○
Poaceae						
Milium effusum L.	나도겨이삭	Perennial	○	○	○	○
Araceae						
Arisaema amurense Maxim.	천남성	Perennial	○	○	○	○
Symplocarpus nipponicus Makino	애기앉은부채	Perennial	○	○		
Cyperaceae						
Carex pilosa Scop.	털사초	Perennial	○	○	○	○
Carex siderosticta Hance	대사초	Perennial	○	○	○	○
Orchidaceae						
Cephalanthera longibracteata Blume	은대난초	Perennial		○		
Oreorchis patens (Lindl.) Lindl.	감자난초	Perennial	○	○		○

Table S6. Number of observed species in the perennial herbaceous plant community of spring and early summer season during the period of 2012-2019. Numbers in parenthesis indicate species that only appeared in each season.

Year	Spring	Early summer	Shared
2012	46(3)	64(21)	43
2013	42(0)	69(24)	42
2014	60(12)	57(9)	48
2015	59(9)	70(20)	50
2016	68(3)	75(10)	65
2017	68(4)	72(12)	64
2018	66(3)	72(9)	63
2019	50(4)	77(31)	46

Table S7. Allometric linear regressions for estimating above-ground biomass of each herbaceous plant species (above-ground biomass = $\beta \times$ leaf biomass).

Scientific name (The Plant List)	Number of samples	Coefficient (β)	R square	P value
Athyrium multidentatum	5	1.32	0.999	0.000
Athyrium yokoscense	5	1.27	0.998	0.000
Deparia pycnosora	6	1.14	0.999	0.000
Dryopteris monticola	7	1.31	0.998	0.000
Laportea bulbifera	5	2.06	0.996	0.000
Lychnis cognata	5	2.14	0.999	0.000
Pseudostellaria setulosa	11	1.42	0.996	0.000
Aconitum jaluense	5	2.28	0.985	0.000
Aconitum pseudolaeve	8	1.98	0.991	0.000
Actaea dahurica	6	1.81	0.995	0.000
Actaea simplex	5	2.07	0.987	0.000
Adonis amurensis	10	1.53	0.970	0.000
Anemone koraiensis	9	1.83	0.993	0.000
Anemone raddeana	6	1.86	0.993	0.000
Anemone reflexa	7	1.59	0.990	0.000
Thalictrum tuberiferum	6	2.31	0.996	0.000
Chloranthus japonicus	5	1.51	0.997	0.000
Asarum glabrata	6	2.07	0.982	0.000
Asarum sieboldii	5	1.63	0.999	0.000
Hylomecon vernalis	11	1.59	0.991	0.000
Corydalis grandicalyx	9	2.15	0.992	0.000
Corydalis pauciovulata	5	1.94	0.992	0.000
Corydalis lineariloba	10	1.84	0.976	0.000
Cardamine leucantha	7	1.91	0.995	0.000
Sisymbrium luteum	5	2.83	0.988	0.000
Astilbe rubra	8	2.27	0.968	0.000
Chrysosplenium sinicum	7	1.62	0.988	0.000
Agrimonia pilosa	7	1.65	0.997	0.000
Aruncus dioicus	5	2.36	0.976	0.000
Vicia unijuga	5	1.85	0.997	0.000
Vicia venosa	6	1.77	0.998	0.000
Oxalis obtriangulata	7	2.27	0.945	0.000
Geranium koreanum	6	2.04	0.946	0.000
Impatiens noli-tangere	6	1.73	0.997	0.000
Impatiens textori	5	1.64	0.994	0.000
Viola acuminata	6	2.51	0.994	0.000
Viola albida	6	1.86	0.990	0.000
Viola collina	9	1.64	0.989	0.000
Viola diamantiaca	7	1.59	0.996	0.000
Viola keiskei	2	-	-	-
Viola orientalis	5	1.44	0.999	0.000
Viola rossii	10	1.55	0.996	0.000
Viola selkirkii	7	1.53	0.986	0.000
Viola tokubuchiana	7	1.73	0.972	0.000
Angelica amurensis	6	1.91	0.999	0.000
Angelica decursiva	2	-	-	-
Heracleum moellendorffii	5	2.33	0.985	0.000

Table S7. Continued.

Scientific name (The Plant List)	Number of samples	Coefficient	R square	P value
Pimpinella brachycarpa	6	2.57	0.993	0.000
Monotropastrum humile	8	4.96	0.366	0.084
Lysimachia clethroides	7	2.30	0.987	0.000
Gentiana zollingeri	1	-	-	-
Galium maximowiczii	7	2.66	0.979	0.000
Galium odoratum	6	1.53	0.997	0.000
Rubia argyi	6	1.69	0.990	0.000
Rubia chinensis	8	1.89	0.990	0.000
Isodon excisus	5	2.63	0.967	0.000
Lamium album	8	2.15	0.986	0.000
Meehania urticifolia	7	1.96	0.972	0.000
Phryma leptostachya	5	2.02	0.966	0.000
Patrinia scabiosifolia	5	3.84	0.984	0.000
Adenophora remotiflora	8	2.54	0.954	0.000
Ainsliaea acerifolia	8	2.06	0.988	0.000
Artemisia stolonifera	5	2.37	0.998	0.000
Aster ageratoides	8	2.89	0.963	0.000
Doellingeria scabra	7	3.27	0.939	0.000
Lactuca triangulata	5	3.23	0.974	0.000
Ligularia fischeri	7	1.85	0.998	0.000
Parasenecio auriculatus	5	2.39	0.998	0.000
Saussurea grandifolia	7	2.49	0.992	0.000
Saussurea tanakae	5	1.35	0.999	0.000
Allium monanthum	14	1.25	0.981	0.000
Convallaria keiskei	7	1.77	0.997	0.000
Disporum smilacinum	5	1.69	0.999	0.000
Erythronium japonicum	5	1.57	0.998	0.000
Lilium distichum	6	3.29	0.944	0.000
Paris verticillata	7	1.97	0.993	0.000
Polygonatum inflatum	7	1.73	0.994	0.000
Polygonatum involucratum	5	1.65	0.996	0.000
Polygonatum odoratum	8	1.59	0.989	0.000
Maianthemum japonicum	8	1.98	0.979	0.000
Streptopus ovalis	8	1.45	0.997	0.000
Veratrum maackii	7	2.59	0.963	0.000
Veratrum oxysepalum	8	2.24	0.981	0.000
Dioscorea nipponica	5	1.78	0.998	0.000
Milium effusum	5	2.56	0.909	0.003
Arisaema amurense	5	1.75	0.996	0.000
Symplocarpus nipponicus	1	-	-	-
Carex pilosa	8	1.03	0.998	0.000
Carex siderosticta	7	1.06	0.999	0.000
Cephalanthera longibracteata	7	2.12	0.974	0.000
Oreorchis patens	7	1.00	1.000	0.000

Table S8. Species, functional and phylogenetic diversity indices, above-ground biomass, synchrony and stability of seasonal perennial herbaceous plant community.

Variable	Spring (April)	Early summer (June)	Summer (August)	Fall (October)
Species richness	8.13 ± 3.34	9.39 ± 4.38	7.99 ± 3.89	6.49 ± 2.88
Evenness	0.69 ± 0.12	0.79 ± 0.09	0.78 ± 0.11	0.78 ± 0.11
Shannon index	1.37 ± 0.42	1.67 ± 0.48	1.52 ± 0.48	1.39 ± 0.43
Simpson index	0.62 ± 0.15	0.73 ± 0.12	0.69 ± 0.14	0.67 ± 0.14
FRic	1.85 ± 1.56	2.57 ± 2.14	2.25 ± 2.00	1.64 ± 1.46
FEve	0.58 ± 0.10	0.63 ± 0.08	0.62 ± 0.12	0.65 ± 0.11
FDiv	0.78 ± 0.09	0.69 ± 0.12	0.74 ± 0.10	0.71 ± 0.10
FDis	0.89 ± 0.51	1.11 ± 0.57	1.13 ± 0.61	1.00 ± 0.41
CWM SLA	393.32 ± 41.32	444.08 ± 38.06	455.48 ± 54.91	448.96 ± 55.36
CWM LDMC	0.15 ± 0.02	0.16 ± 0.02	0.16 ± 0.02	0.16 ± 0.02
CWM LA	53.34 ± 23.34	71.04 ± 28.88	73.50 ± 29.71	70.45 ± 35.05
CWM Hmax	61.27 ± 36.53	78.03 ± 57.48	78.20 ± 57.76	65.90 ± 20.10
PSR	2.61 ± 1.10	3.20 ± 1.51	2.74 ± 1.35	2.21 ± 1.05
PSE	0.23 ± 0.06	0.29 ± 0.07	0.28 ± 0.09	0.28 ± 0.07
PSC	0.24 ± 0.04	0.25 ± 0.05	0.26 ± 0.07	0.26 ± 0.07
PSV	0.32 ± 0.03	0.34 ± 0.06	0.35 ± 0.08	0.34 ± 0.08
Above-ground biomass	5.99 ± 3.92	19.01 ± 13.69	16.17 ± 11.87	9.32 ± 7.28
Synchrony	0.54 ± 0.14	0.28 ± 0.18	0.36 ± 0.18	0.33 ± 0.21
Stability	1.33 ± 0.43	2.92 ± 1.41	2.22 ± 0.82	2.09 ± 0.77

Abbreviation: FRic, functional richness; FEve, functional evenness; FDiv, functional divergence; FDis, functional dispersion; CWM, community-weighted mean; SLA, specific leaf area; LDMC, leaf dry matter content; LA, leaf area; Hmax, maximum height; PSR, phylogenetic species richness; PSE, phylogenetic species evenness; PSC, phylogenetic species clustering; PSV, phylogenetic species variability

Table S9. Piecewise SEM of the spring season stability of above-ground biomass production in perennial herbaceous plant community. Final model represented in bold font.

Models [Deleted path]	**Fisher's C**	***P***	**AICc**
M1: Full model	0.00	1.00	114.67
M2: M1 - [Evenness → Above-ground biomass]	0.26	0.88	104.69
M3: M2 - [CWM SLA → Above-ground biomass]	0.20	1.00	95.03
M4: M3 - [PSE → Synchrony]	0.74	0.99	87.50
M5: M4 - [Evenness → Synchrony]	0.53	1.00	79.21
M6: M5 - [Above-ground biomass → Stability]	1.17	1.00	73.23
M7: M6 - [Evenness → Stability]	1.09	0.98	66.44
M8: M7 - [CWM SLA → Synchrony]	1.02	0.91	40.05
M9: M8 - [CWM SLA → Stability]	**0.42**	**0.81**	**35.00**
M10: M9 - [Synchrony → Above-ground biomass]	7.18	0.13	40.57

Table S10. Piecewise SEM of the early summer season stability of above-ground biomass production in perennial herbaceous plant community. Final model represented in bold font.

Models [Deleted path]	**Fisher's C**	***P***	**AICc**
M1: Full model	0.00	1.00	114.67
M2: M1 - [CWM LDMC → Synchrony]	0.29	0.87	104.76
M3: M2 - [Species richness → Stability]	0.61	0.96	95.91
M4: M3 - [FRic → Synchrony]	1.42	0.97	88.91
M5: M4 - [FRic → Above-ground biomass]	3.79	0.88	85.59
M6: M5 - [FRic → Stability]	**1.02**	**0.91**	**72.96**
M7: M6 - [Evenness → Stability]	5.60	0.47	74.52

Table S11. Piecewise SEM of the summer season stability of above-ground biomass production in perennial herbaceous plant community. Final model represented in bold font.

Models [Deleted path]	**Fisher's C**	***P***	**AICc**
M1: Full model	0.00	1.00	118.59
M2: M1 - [FRic → Synchrony]	0.38	0.83	108.21
M3: M2 - [CWM LDMC → Synchrony]	0.96	0.92	99.38
M4: M3 - [FRic → Stability]	3.7	0.72	95.97
M5: M4 - [FRic → Above-ground biomass]	**0.85**	**0.65**	**81.71**
M6: M5 - [Species richness → Stability]	6.58	0.16	85.10

Table S12. Piecewise SEM of the fall season stability of above-ground biomass production in perennial herbaceous plant community. Final model represented in bold font.

Models [Deleted path]	**Fisher's C**	***P***	**AICc**
M1: Full model	0.00	1.00	118.59
M2: M1 - [FRic → Above-ground biomass]	0.59	0.74	108.72
M3: M2 - [FRic → Synchrony]	2.58	0.63	102.96
M4: M3 - [CWM LA → Stability]	5.14	0.53	99.00
M5: M4 - [Species richness → Stability]	**7.18**	**0.52**	**94.37**
M6: M5 - [CWM LA → Synchrony]	12.52	0.25	96.48

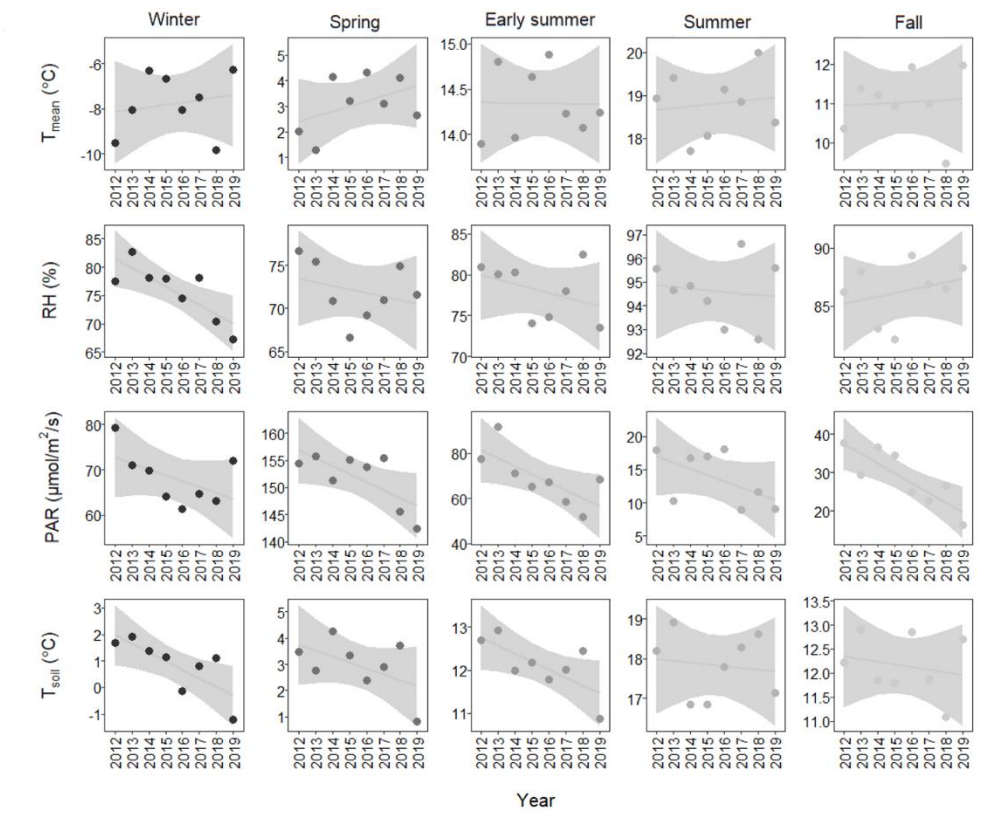

Figure S1. Seasonal mean values of environmental variables at the study sites during the period of 2012-2019. Simple linear regression lines and 95% confidence intervals were added to show temporal trends of environmental variables. Each season represent two consecutive months: winter (January - February), spring (March - April), early summer (May - June), summer (July - August), fall (September - October). Abbreviation: T_{mean}, mean air temperature; RH, relative humidity; PAR, photosynthetically activation radiation; T_{soil}, mean soil temperature

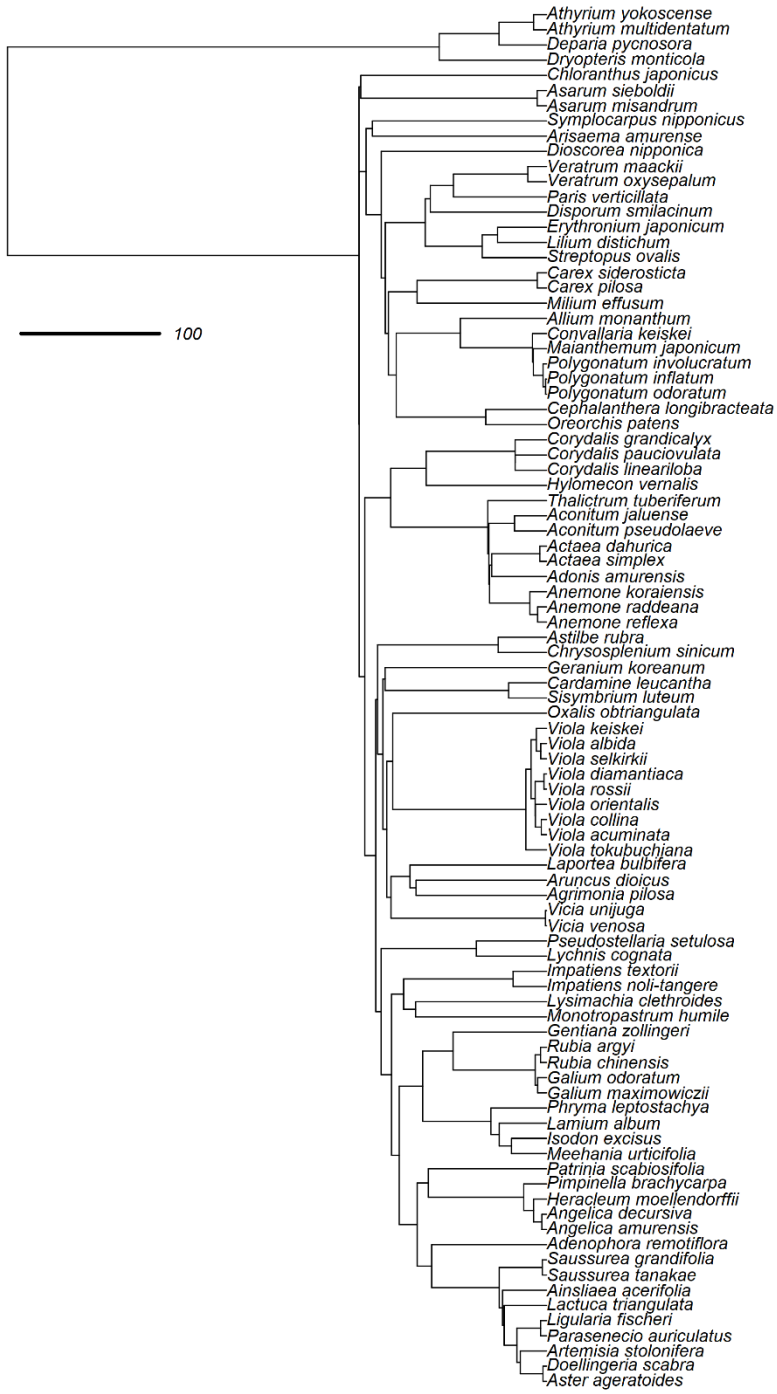

Figure S2. Phylogenetic tree of perennial herbaceous plant community used for calculating phylogenetic diversity indices in this study.

Abstract

Biodiversity and stability of perennial herbaceous plant community in a temperate deciduous forest in the Mt. Gariwang area

Jong Bin Jung
Major in Forest Environmental Science
Department of Forest Sciences
The Graduate School
Seoul National University

Forest herbaceous plant communities account for the majority of forest plant biodiversity and are involved in various ecosystem functions, including nutrient cycling, pollination, and herbivore. Moreover, herbaceous plant communities in temperate forests show seasonal changes in species composition and contribute to enhancing forest biodiversity and ecosystem functioning. Species loss and changes in species composition due to anthropogenic activities are negatively affecting forest biodiversity and ecosystem functioning. Therefore, elucidating the temporal change patterns and drivers of biodiversity of forest herbaceous communities, and understanding the relationship between biodiversity and ecosystem functioning, can help establish biodiversity management plans for forest herbaceous plant communities in a changing era and enhance forest ecosystem functioning. This study was conducted to understand the temporal change pattern of biodiversity, to investigate the relationship between biodiversity and the stability of ecosystem

functioning, and to identify the community assembly mechanism of perennial herbaceous plant community in a temperate deciduous forest in the Mt. Gariwang area.

The first study aimed to understand the temporal change patterns of biodiversity of forest herbaceous plant community. Species diversity was calculated using species richness and Shannon index, and the temporal trend of annual changes in species diversity from 2012 to 2019 was analyzed using a seasonal linear mixed model. Changes in species composition between years, seasons, and sites were calculated using Bray-Curtis dissimilarity, and groups were compared using permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) and non-metric multidimensional scaling (NMDS). Species composition turnover between two consecutive seasons were calculated using temporal beta diversity index, and correlation analysis with environmental factors was performed. A total of 91 species of herbaceous plants appeared in the study area, 77 species in spring (April), 89 species in early summer (June), 78 species in summer (August), and 73 species in fall (October). Species richness and Shannon index increased significantly in spring and early summer over the past 8 years ($p < 0.05$), whereas year-to-year changes in species composition showed significant differences only in spring season ($p < 0.05$). On the other hand, the temporal beta diversity indices between herbaceous plant communities in spring and early summer has decreased significantly in recent years, showing that the species composition of herbaceous communities in spring and early summer become similar to each other ($p < 0.05$). An increase in the similarity of species composition between these two seasons was related with an increase in spring temperature (March-April).

The second study aimed to seek to the relationship between the biodiversity and the stability of ecosystem functioning of herbaceous plant community. The biodiversity included species diversity, functional diversity, and phylogenetic

diversity. Functional diversity was calculated using specific leaf area, leaf dry matter content, leaf area, and maximum height. Phylogenetic diversity was calculated using the phylogenetic tree of 91 species that appeared in the study area. Above-ground biomass was estimated for each species using allometric linear regression with leaf biomass. The stability was defined as is the degree of temporal variability of the above-ground biomass. The synchrony represented the variance ratio of above-ground biomass of community to populations. Among the biodiversity measures, the optimal variables for stability were selected using multi-model inference, and the relationships between the variables and the stability were shown using the structural equation model for each season. Except for spring season, species diversity, functional diversity, and phylogenetic diversity were positively related to the stability of above-ground biomass production in the perennial herbaceous plant community. In spring, the stability increased as more phylogenetically related species appeared, implying that the role of spring ephemeral is important for the stability of above-ground biomass production. In early summer and summer, the leaf dry matter content of the dominant species contributed to stability. Finally, synchrony had a consistent negative effect on stability, suggesting that species-specific responses to environmental fluctuations and inter-species competition played an important role in maintaining the stability of the ecosystem functioning of forest herbaceous plant communities.

The third study aimed to identify the community assembly mechanism of a perennial herbaceous plant community in a temperate deciduous forest and to understand the differences in the community assembly mechanism according to seasons. For network analysis, co-occurrence networks using site-species matrix and functional trait networks using functional traits such as leaf area ratio, leaf quantity, leaf area, maximum height, and below-ground organ shape were prepared for each season. Network group congruence and assortativity of network structure were calculated using network analysis, and significances were verified using null models.

The predominance of seasonally different ecological processes was investigated in the community assembly of seasonal herbaceous plant communities. In spring and fall, stochastic processes according to changes in environmental factors predominated, whereas in the summer, deterministic process by light competition prevailed. Stochastic and deterministic processes alternately affected the community assembly of forest herbaceous plant communities in the study area depending seasons.

The biodiversity of forest herbaceous plant communities in spring and early summer showed year-on-year changes from 2012 to 2019. The increase in spring temperature reduced the seasonal turnover in the species composition of the herbaceous plant community and the ecosystem functioning. Therefore, long-term monitoring is required to continuously evaluate temporal changes in biodiversity, especially in spring. The high biodiversity contributed to the stable maintenance of the ecosystem functioning in the herbaceous plant community. This means that biodiversity conservation of forest herbaceous plant community should be an important management strategy for sustainable forest ecosystem management. In order to maintain sustainable ecosystem functioning, it is necessary to manage multiple facets of biodiversity in an integrated way. Lastly, the biodiversity of forest herbaceous plant community is formed differently by season due to species competition and environmental fluctuations. For conserve the biodiversity of forest herbaceous plant community, it is necessary to predict and prepare seasonal changes in the mechanism that affect community assembly. The results of this study are expected to contribute to establishing a biodiversity management plan for the herbaceous plant community in temperate deciduous forests.

Keywords : species diversity, functional diversity, phylogenetic diversity, ecosystem functioning, functional trait, network analysis

***Student Number* : 2015 - 30379**