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

이학박사 학위논문

습지식물의 우점도 및 종다양성과 토양 질소 이용 특성의 관계

The relationship between dominance and species diversity of wetland plants and soil nitrogen utilization characteristics

2022년 2월

서울대학교 대학원

과학교육과 생물전공

최 호

습지식물의 우점도 및 종다양성과 토양 질소 이용 특성의 관계

The relationship between dominance and species diversity of wetland plants and soil nitrogen utilization characteristics

지도교수 김 재 근

이 논문을 이학박사 학위논문으로 제출함
2021년 12월

서울대학교 대학원
과학교육과 생물전공
최 호

최호의 이학박사 학위논문을 인준함
2021년 12월

위 원 장 임 영 운 (인)

부위원장 김 재 근 (인)

위 원 이 일 하 (인)

위 원 박 필 선 (인)

위 원 홍 문 기 (인)

초 록

높은 종다양성이 유지되는 원동력과 종다양성이 중요한 이유를 밝히는 것은 군집생태학의 핵심 목적이다. 우점종의 특성은 종다양성에 긍정적 또는 부정적인 영향을 줄 수 있다. 식물 군집에서 우점종의 자원 이용 특성에 대한 메커니즘으로 “높은 자원 흡수율”, “풍부한 형태의 자원 이용”, “높은 자원 이용 가소성”이 보고되었다. 공존하는 생물종이 자원의 형태를 나누어 쓰는 것을 의미하는 생태적 지위 분할은 종다양성을 결정하는 중요한 요인으로 알려져 있다. 생태적 지위 분할의 구체적인 메커니즘으로 “고전적인 생태적 지위 차이”, “생태적 지위 선점”, “우점적 가소성”의 가설이 보고되었다. 다양성 효과는 종다양성과 생태계 기능의 관계를 설명하며, 종다양성이 중요한 이유를 제시할 수 있다. 다양성 효과의 구체적인 메커니즘으로 “상보성 효과”, “샘플링 효과”, “선택 효과”의 가설이 존재한다. 이 메커니즘들은 모두 종다양성의 원인과 결과를 설명한다는 점에서 서로 밀접한 관련이 있다. 그러나 이 메커니즘 사이의 관계를 밝히고 종다양성을 통합적으로 설명한 연구는 거의 없다. 또한 개체 전문화로 발생되는 종내 생태적 지위 분할에 대한 생태학적 중요성이 증가하고 있음에도 불구하고, 식물에서 개체 전문화가 일어나고 개체군의 유지에 기여하는지에 대한 실제적 근거는 부족하다. 부영양화는 여러 생태계에서 종다양성의 감소를 초래하고 있으나, 생태적 지위 분할의 측면에서 부영양화와 종다양성의 관계를 설명한 연구는 부족하다.

이 연구는 습지의 식물 군집에서 토양 질소에 기반하여 종다양성의 원인과 결과에 대한 통합적인 이해를 위하여 수행되었다. 습지는 종다양성의 가치가 높음에도 불구하고, 부영양화와 같은 환경변화에 의하여 빠르게 훼손되고 있다. 따라서 습지에서 종다양성이 유지되는 원인을 이해하는 것은 중요하다. 토양 질소는 여러 생태계에서 식물의 생장을 제한하는 요인 중 하나이다. 이에 따라 생태적 지위 분할에 대한 많은 연구가 질소를 대상으로 이루어졌으며, 토양 질소는 식물의 종다양성을 설명하는 중요한 자원으로 밝혀졌다. 이 연구의 구체적인 목표는 다음과 같다. 첫째, 습지의 식물 군집에서 우점종의 토양 질소 이용 특성이

종속종의 생장과 군집의 종풍부도, 종다양도, 기능다양도, 지상부 생산성에 주는 영향을 밝힌다. 둘째, 습지식물의 우점종과 종속종 사이에서 질소 형태에 대한 개체 전문화 수준의 차이가 있는지 밝힌다. 셋째, 토양 비옥도가 습지식물 종간의 질소 형태에 대한 생태적 지위 분할에 미치는 영향을 밝힌다. 질소의 두 가지 화학적 형태(NO_3-N와 NH_4-N)에 대한 이용 비율의 종내 변이를 확인하기 위하여, 한 개체에 10-14일의 간격을 두고 연속으로 추적자(^{15}N)를 적용하는 방법이 개발되었다.

이 연구는 다음의 세 가지 세부연구로 이루어졌다. 첫째, 강원도 고성군의 송지호습지의 자연적인 경쟁 상태와 종간경쟁을 조작한 실험에서 우점종[갈대(*Phragmites australis*), 큰뚝사초(*Carex humbertiana*)]과 종속종[부채붓꽃(*Iris setosa*), 개발나물(*Sium suave*)]의 질소 이용 특성을 분석했다. 또한 갈대 우점군락과 큰뚝사초 우점군락에서 종풍부도, 종다양도, 기능다양도의 지수와 지상부 생물량을 측정했다. 갈대는 "높은 자원 흡수율", 큰뚝사초는 "높은 자원 이용 가소성"의 질소 이용 특성을 보였다. 큰뚝사초가 갈대보다 생태적 지위 분할에 더 높은 수준으로 기여했다. 큰뚝사초 우점군락의 종다양도, 기능다양도, 지상부 생물량은 갈대 우점군락보다 높았다.

둘째, 현지 외에서 종내경쟁에 대한 메즈코즘 실험을 수행했다. 종내경쟁 처리는 한 화분에 식재한 개체수를 1, 3, 9개로 다르게 하여 세 가지 조건으로 설계했다. 조건별로 우점종[갈대, 고마리(*Polygonum thunbergii*), 쇠보리(*Ischaemum aristatum*), 꼴하늘지기(*Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata*)]과 종속종(부채붓꽃, 개발나물)의 질소 형태에 대한 종내 생태적 지위 분할의 수준, 질소 흡수율, 생물량을 측정했다. 고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기는 질소 형태 이용에 대한 종내 가소성을 통하여 높은 수준의 개체 전문화를 보였다. 또한 개체 전문화는 종내경쟁의 강도를 줄이고 개체군의 생산성을 높게 유지하는 것에 기여했다.

셋째, 현지 외에서 토양 비옥도와 종간경쟁에 대한 메즈코즘 실험을 수행했다. 토양 비옥도 처리는 총 무기질소함량이 서로 3배 차이가 나는 두 가지 조건으로 설계했다. 종간경쟁 처리는 단일식재와 혼합식재

(한 화분에 종별로 1개체씩 총 6개체를 식재)의 두 가지 조건으로 준비했다. 조건별로 우점종(갈대, 고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기)과 종속종(부채붓꽃, 개발나물)의 질소 이용 특성과 생물량을 측정했다. 토양 비옥도의 증가는 고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기의 생태적 지위 가소성 수준을 낮춤으로써 생태적 지위 분할의 수준을 감소시켰다. 이에 따라 종속종의 질소 흡수율과 생장량은 상대적으로 우점종보다 감소했다.

이 연구는 우점종, 생태적 지위 분할, 다양성 효과의 구체적인 메커니즘에 대한 가설의 검증과 종다양성과 관련된 생태학적 과정을 이해하는 것에 기여한다. 이 연구는 습지식물의 생태적 지위 분할에 대한 메커니즘으로 “고전적인 생태적 지위 차이”와 “우점적 가소성”의 가설을 모두 지지한다. 다양성 효과의 메커니즘에서 토양 질소와 관련된 “상보성 효과”는 “샘플링 효과”와 “선택 효과”에 의존했다. 질소 형태 이용의 종내 가소성에 의한 실현 개체 전문화는 우점종을 결정하는 메커니즘으로 추가될 수 있다. 부영양화와 종다양성의 관계에는 종간 생태적 지위 분할의 메커니즘이 관련되어 있었다. 이 연구에서 개발된 추적자 적용 방법은 식물의 개체 전문화에 대한 연구에 적용될 수 있을 것으로 기대된다.

주요어: 개체 전문화, 다양성 효과, 부영양화, 생태계 기능, 생태적 지위 분할, 우점종

학 번: 2013-31099

* 이 연구는 정부(교육부)의 재원으로 한국연구재단의 지원을 받아 수행되었다(이공학개인기초연구지원사업 No. 2015R1D1A1A01057373).

목 차

초 록 ····· i
List of figures ····· vii
List of Tables ····· xi

제 1 장. 서론 ····· 1
1.1. 이론적 배경 및 용어의 정의 ····· 1
1.1.1. 우점종을 결정하는 메커니즘 ····· 1
1.1.2. 생태적 지위(niche) ····· 3
1.1.3. 생태적 지위 분할(niche partitioning)의 메커니즘 ····· 4
1.1.4. 다양성 효과(Diversity effects)의 메커니즘 ····· 7
1.1.5. 개체 전문화(individual specialization) ····· 10
1.1.6. 질소의 화학적 형태에 대한 식물의 이용 ····· 11
1.2. 연구 필요성 및 목적 ····· 15
1.2.1. 연구 필요성 ····· 15
1.2.2. 연구 목적 및 내용 ····· 18

제 2 장. 습지에서 우점종의 토양 질소 이용 특성이 종다양성에 미치는 영향 ····· 21
2.1. 서론 ····· 21
2.2. 재료 및 방법 ····· 25
2.2.1. 연구장소 ····· 25
2.2.2. 연구 대상종 선정 ····· 28
2.2.3. 갈대 군락과 큰뚝사초 군락의 식생과 환경 요인 분석 ····· 31
2.2.4. 추적자 적용을 위한 예비 연구 ····· 36
2.2.5. 자연적인 경쟁 상태에서 질소 이용 특성 ····· 42
2.2.6. 종간경쟁에 대한 조작실험에서 질소 이용과 생장 특성 ····· 45
2.2.7. 통계 분석 ····· 50

2.3. 결과 ····· 51
2.3.1. 갈대 우점군락과 큰뚝사초 우점군락의 식생 특성 ····· 51
2.3.2. 갈대 우점군락과 큰뚝사초 우점군락의 환경 요인 특성 ····· 54
2.3.3. 자연적인 경쟁 상태에서 질소 이용 특성 ····· 59
2.3.4. 종간경쟁에 대한 조작실험에서 질소 이용과 생장 특성 ····· 61
2.4. 논의 ····· 67
2.4.1. 송지호습지의 환경 요인 ····· 67
2.4.2. 우점종을 결정하는 메커니즘 ····· 69
2.4.3. 우점종과 생태적 지위 분할의 메커니즘의 관계 ····· 73
2.4.4. 우점종과 다양성 효과의 메커니즘의 관계 ····· 75
2.5. 결론 ····· 77

제 3 장. 식물의 우점도와 질소 형태에 대한 개체 전문화의 관계 ····· 79
3.1. 서론 ····· 79
3.2. 재료 및 방법 ····· 82
3.2.1. 참조생태계와 연구 대상종 선정 ····· 82
3.2.2. 종별 서식 환경과 유묘 출현율 분석 ····· 85
3.2.3. 실험 설계 ····· 86
3.2.4. 추적자 적용 ····· 91
3.2.5. 식물 생물량과 토양 질소와 pH ····· 101
3.2.6. 통계 분석 ····· 102
3.3. 결과 ····· 103
3.3.1. 종별 서식 환경과 유묘 출현율 ····· 103
3.3.2. 토양 질소 이용 특성 ····· 108
3.3.3. 식물 생장 ····· 115
3.3.4. 토양 질소와 pH ····· 117
3.4. 논의 ····· 119
3.4.1. 개체 전문화와 종내경쟁의 관계 ····· 119
3.4.2. 개체 전문화의 메커니즘 ····· 123
3.4.3. 우점도와 개체 전문화의 관계 ····· 125
3.5. 결론 ····· 128

제 4 장. 토양 부영양화가 질소 형태에 대한 생태적 지위 분할에 미치는 영향 ····· 130
4.1. 서론 ····· 130
4.2. 재료 및 방법 ····· 134
4.2.1. 연구 대상종과 실험 재료 ····· 134
4.2.2. 실험 설계 ····· 134
4.2.3. 추적자 적용 ····· 138
4.2.4. 식물 생물량과 토양 질소와 pH ····· 142
4.2.5. 통계 분석 ····· 143
4.3. 결과 ····· 144
4.3.1. 토양 질소 이용 특성 ····· 144
4.3.2. 식물 생장 ····· 152
4.3.3. 토양 질소와 pH ····· 154
4.4. 논의 ····· 156
4.4.1. 생태적 지위 분할의 주요 메커니즘 ····· 156
4.4.2. 토양 비옥도가 우점종의 생태적 지위 가소성에 미치는 영향 ····· 157
4.4.3. 토양 비옥도가 생태적 지위 분할 수준에 미치는 영향 ····· 158
4.4.4. 토양 비옥도가 우점종과 종속종의 질소 흡수와 생물량에 미치는 영향 ····· 159
4.5. 결론 ····· 163

제 5 장. 종합 결론 ····· 164

참고문헌 ····· 169
Abstract ····· 194

List of figures

Fig. 1-1. A schematic diagram showing the relationship between mechanisms of dominant species, niche partitioning, and diversity effects. ····· 16

Fig. 1-2. A schematic diagram showing the specific objectives of this study. ····· 19

Fig. 2-1. Location and vegetation maps of the study site (Songji lagoon wetland). ····· 26

Fig. 2-2. Climate diagram of Goseong-gun, Gangwon province over the past 30 years. ····· 27

Fig. 2-3. Cover and frequency of species in the Songji lagoon wetland. ····· 29

Fig. 2-4. Growth in above-ground biomass of study species in the Songji lagoon wetland. ····· 37

Fig. 2-5. Distribution of root depths of main species in the Songji lagoon wetland. ····· 38

Fig. 2-6. Excess ^{15}N concentration in leaves of two species under different tracer injection amount. ····· 40

Fig. 2-7. Change in excess ^{15}N concentration in leaves of study species according to hours after tracer injection. ····· 41

Fig. 2-8. A schematic diagram showing the methods of tracer application A. ····· 43

Fig. 2-9. Experimental design of interspecific competition treatments in field experiments. ····· 46

Fig. 2-10. A schematic diagram showing the methods of tracer application B. ····· 48

Fig. 2-11. Cover (a) and above-ground biomass (b) of main species in *Phragmites australis*-dominant and *Carex humbertiana*-dominant communities. ····· 52

Fig. 2-12. Species richness (a), species diversity (b), functional diversity (c), and above-ground biomass of total species (d) of *Phragmites australis*-dominant and *Carex humbertiana*-dominant communities. ····· 53

Fig. 2-13. A scatter plot of the first two principal component scores from the principal component analysis with varimax rotation based on the relative altitude and soil environmental characteristics of *Phragmites australis*-dominant and *Carex humbertiana*-dominant communities. ····· 57
Fig. 2-14. Changes in relative light intensity according to height in *Phragmites australis*-dominant and *Carex humbertiana*-dominant communities. ····· 58
Fig. 2-15. Utilization ratio of different nitrogen forms (a) and excess ^{15}N concentration in leaves (b) of two dominant species and two subordinate species in different communities. ····· 60
Fig. 2-16. Effect of interspecific competition on utilization ratio of different nitrogen forms (a), excess ^{15}N concentration in leaves (b), root-specific ^{15}N uptake rate (c) of two dominant species and two subordinate species. ····· 62
Fig. 2-17. Competitive response based on biomass (a) and root/above-ground biomass ratio (b) of two dominant species and two subordinate species under different neighbor species. ····· 66
Fig. 2-18. A schematic diagram showing the mechanisms of niche partitioning and diversity effects according to the mechanisms for determining dominant species in plant communities. ····· 78
Fig. 3-1. Climate diagram of Seoul city over the past 30 years. ····· 88
Fig. 3-2. Experimental design of intraspecific competition treatments in ex situ mesocosm experiments. ····· 89
Fig. 3-3. Growth in above-ground biomass of study species without neighbors in the mesocosm experiments. ····· 93
Fig. 3-4. Change in total inorganic nitrogen in soil under different species without neighbors in the mesocosm experiments. ····· 95
Fig. 3-5. Change in NO_3-N/total inorganic nitrogen ratio in soil under different species without neighbors in the mesocosm experiments. ····· 96
Fig. 3-6. A scatter plot of the first two principal component scores from the principal component analysis with varimax rotation based on the relative altitude and soil environmental characteristics of study species. ····· 105

Fig. 3-7. Density of seedlings of study species in the Songji lagoon wetland. ····· 107
Fig. 3-8. Means ± SE (a) and box plots (b) of utilization ratio of different nitrogen forms of study species under different intraspecific competition treatments. ····· 110
Fig. 3-9. Niche overlap of study species under different intraspecific competition treatments. ····· 112
Fig. 3-10. Competitive response based on excess ^{15}N concentration in leaves (a) and root-specific ^{15}N uptake rate (b) of study species under different intraspecific competition treatments. ····· 114
Fig. 3-11. Competitive response based on biomass (a) and root/above-ground biomass ratio (b) of study species under different intraspecific competition treatments. ····· 116
Fig. 3-12. Total inorganic nitrogen (a) and nitrogen forms ratio (b) under different species and intraspecific competition treatments in the soil at the end of experiments. ····· 118
Fig. 3-13. A schematic diagram showing the mechanisms of causes and effects on populations of individual specialization on soil nitrogen forms. ····· 129
Fig. 4-1. Experimental design of two interspecific competition treatments in ex situ mesocosm experiments. ····· 136
Fig. 4-2. Utilization ratio of different nitrogen forms of study species under different soil fertility and interspecific competition treatments. ····· 146
Fig. 4-3. Niche overlap under different soil fertility treatments. ····· 147
Fig. 4-4. Excess ^{15}N concentration in leaves (a), root-specific ^{15}N uptake rate (b), biomass (c), and root/above-ground biomass ratio (d) of study species under different soil fertility and interspecific competition treatments. ····· 148
Fig. 4-5. Competitive response based on excess ^{15}N concentration in leaves (a) and root-specific ^{15}N uptake rate (b) of study species under different soil fertility treatments. ····· 151
Fig. 4-6. Competitive response based on biomass (a) and root/above-ground biomass ratio (b) of study species under different soil fertility treatments. ····· 153

Fig. 4-7. Total inorganic nitrogen (a) and nitrogen forms ratio (b) under different species, interspecific competition, and soil fertility treatments. ····· 155

Fig. 5-1. A schematic diagram showing the effect of nitrogen uptake characteristics of dominant species on species diversity in wetland plant communities. ····· 167

List of Tables

Table 2-1. The establishment of quadrats for analysis of characteristics of vegetation and soil nitrogen uptake of plants in the Songji lagoon wetland. ····· 32

Table 2-2. List of plant functional traits considered for functional diversity and methods of measuring them. ····· 34

Table 2-3. Comparisons in environmental variables between two communities in the Songji lagoon wetland according to independent sample *t*-test. ····· 55

Table 2-4. Correlations between environmental variables and principal component scores in the Songji lagoon wetland. ····· 56

Table 2-5. Results from nested ANOVA with community nested within species on nitrogen uptake of plants. ····· 59

Table 2-6. Results from nested ANOVA with interspecific competition treatments nested within species on nitrogen uptake and growth of plants. ····· 64

Table 3-1. Soil nutrients applied to preliminary experiments for the mesocosm experiments and comparison with the reference ecosystem. ····· 87

Table 3-2. The number of replicates for intraspecific competition treatments and measurement parameters within a species. ····· 90

Table 3-3. Results from multiple regression analysis between variables and above-ground biomass of study species in the mesocosm experiments. ····· 92

Table 3-4. Correlations between environmental habitat characteristics and principal component scores of study species in the Songji lagoon wetland. ····· 104

Table 3-5. Comparisons in environmental habitat characteristics between six species according to one-way ANOVA. ····· 106

Table 3-6. Results from two-way ANOVA of the effects of species and intraspecific competition on nitrogen uptake, growth of plants, and soil nitrogen contents at the end of experiments. ····· 109

Table 4-1. The number of replicates for soil fertility treatments, interspecific competition treatments, and measurement parameters. ····· 137

Table 4-2. Results from three-way ANOVA of the effects of species, soil fertility, and interspecific competition on utilization ratio of different nitrogen forms. ····· 145
Table 4-3. Results from two-way ANOVA of the effects of species and soil fertility on nitrogen uptake and growth of plants. ····· 150
Table 5-1. Summary of the characteristics related to nitrogen utilization in inter-and intraspecific competition of study species. ····· 166

제 1 장. 서론

1.1. 이론적 배경 및 용어의 정의

1.1.1. 우점종을 결정하는 메커니즘

생물 군집은 소수의 우점종과 다수의 종속종으로 이루어지는 유사한 패턴을 보인다(Whittaker 1965, Alroy 2015). 우점종은 여러 연구에서 구체적으로 정의되지 않고 사용되거나, 서로 다른 정의가 사용된다. 이 연구는 메타 분석을 통하여 우점종의 특성을 정리한 Avolio et al.(2019)에 따라 우점종을 "생물 군집에서 다른 종보다 풍부도가 높으며, 군집 구조 또는 생태계 기능에 다른 종보다 큰 영향을 미치는 생물종"으로 정의하였다. 여기에서 풍부도는 연구에 따라 구체적으로 생물량, 피도, 밀도, 빈도 등의 다양한 기준으로 평가되며, 많은 연구에서 상대적 풍부도를 기준으로 우점종을 선험적으로 식별한다(von Felten et al. 2009, Avolio et al. 2019, Choi et al. 2022). 우점종의 정의에서 언급된 것과 같이 우점종은 군집의 생산성(Cheng et al. 2018, Sonkoly et al. 2019), 침입 저항성(Chang & Smith 2012), 회복탄력성(Weise et al. 2020)과 같은 생태계 기능에 큰 영향을 주는 것으로 보고되었다.

우점종을 결정하는 일반적인 메커니즘은 알려지지 않았으나(Avolio et al. 2019), 이를 정립하는 것은 우점종이 생태계에 미치는 영향과 밀접하게 연관되어 있으므로 중요하다. Avolio 등(2019)은 기존의 문헌을 분석하여 우점종의 잠재적인 메커니즘 9가지를 제시했는데, 그중에서 2개가 자원 이용과 관련이 있다. 또한 자원이 제한된 생태계에서 수행된 연구에서 자원 이용과 관련된 다른 1가지 메커니즘이 식별되었다(Casper & Jackson 1997, Abrams 2006, Ashton et al. 2010). 자원 이용과 관련된 우점종의 세 가지 메커니즘은 "높은 자원 흡수율", "풍부한 형태의 자원 이용", "높은 자원 이용 가소성"으로 요약할 수 있다.

1) 높은 자원 흡수율

어떤 한 종류의 자원을 형태와 관계없이 많은 양을 흡수할 수 있는 능력이 있는 종이 우점종이라는 가설이다. 예를 들면, 온대숲의 목

본성 식물 중 우점종이 종속종보다 무기질소와 유기질소 모두에서 더 높은 흡수율을 보여준다고 보고되었다(Aanderud & Bledsoe 2009, Li et al. 2016). 이는 Grime(1977)이 제시한 식물의 생활사 전략 분류 중에서 경쟁적 식물(competitive plant)의 개념과 일치한다. 경쟁적 식물은 토양으로부터 자원 획득을 극대화하여, 상대적으로 빠르게 생장함에 따라, 빛과 같은 다른 자원에 대한 경쟁에서 우위를 점할 수 있다. 이 메커니즘은 개체군이 흡수하는 자원의 총량이 아닌, 개체 수준의 흡수율에 기반하여 평가되어야 한다. 일반적으로 한 군집 안에서 우점종이 차지하는 생물량 비율은 높기 때문에(Grime 1998, Cheng et al. 2018), 각 개체의 자원 흡수율이 다른 종보다 낮더라도 개체군 수준의 절대적인 자원 흡수량은 매우 높게 나타날 수 있다. 이 경우에는 우점종이 다른 메커니즘(예를 들면 아래에 제시한 두 가지 메커니즘)을 가졌음에도 불구하고, "높은 자원 흡수율"의 가설을 지지하는 오류를 범할 수 있다.

2) 풍부한 형태의 자원 이용

여러 형태의 자원이 존재할 때, 우점종은 가장 풍부한 형태를, 종속종은 덜 풍부한 형태를 이용한다는 가설이다. 예를 들면, 툰드라의 초원에서 우점종은 토양 질소 중 가장 풍부한 형태인 글리신을 높은 비율로 이용한다고 보고되었다(McKane et al. 2002). 이 가설은 이웃 식물과의 상호작용이 없는 상태에서 자원 형태의 이용을 측정해서 평가되어야 한다. 경쟁이 존재하는 환경에서 측정한 결과에 의존한다면, 그 결과가 아래에 제시한 "높은 자원 이용 가소성"의 메커니즘으로 인한 것임에도 불구하고, 이 가설을 잘못 지지할 수 있다(Ashton et al. 2010).

3) 높은 자원 이용 가소성

이웃 식물과의 경쟁을 회피하기 위하여, 자원의 형태 또는 획득 방법을 변환하여 이용할 수 있는 가소성이 높은 종이 우점종이라는 가설이다. 예를 들면, 툰드라의 고산 초원에서 우점종은 종간경쟁에 반응하여 NH_4-N의 이용 비율을 증가시켰으나, 종속종은 종간경쟁에 의하여 질소 형태의 이용 비율에 변화가 없었다(Ashton et al. 2010).

이 메커니즘들은 서로 배타적인 것이 아니며, 동시에 나타날 수 있다. 동 지역에 존재하는 우점종들은 서로 다른 메커니즘을 가질 수 있으며(Aanderud & Bledsoe 2009, Wang et al. 2016), 한 종 역시 생활환 주기에 따라 자원 흡수율(Cabrera et al. 1995)이나 형태별 이용 비율(Gessler et al. 1998)에 변화가 나타나고 다른 메커니즘이 나타날 수 있다.

1.1.2. 생태적 지위(niche)

Grinnell(1917)에 의하여 생태학 연구에 생태적 지위의 개념이 도입된 이후로, 여러 가지 이론과 하위 개념이 발전해왔다(Pocheville 2015). 현재에도 다양한 연구 방법의 발달로 여러 분야로 개념이 확장되고 있으며, 다소 견해의 차이가 있으나 이론적 또는 생태학 이론의 활용을 위한 실질적인 수준에서 연구가 진행되어야 한다는 것이 학자들의 공통된 생각이다(구경아 & 박선욱 2021). 생태적 지위의 정의는 여러 학자에 의하여 제시되었으며, 이 연구에서는 “개체, 개체군, 또는 종의 지속적인 존재를 가능하게 하는 환경과 자원 조건”으로 제시한 Trappes (2021)의 정의를 따랐다. 대부분의 연구에서 생태적 지위를 종의 수준에서 다루고 있으나, 정의에서 제시된 것처럼 개체와 지역적인 개체군 수준에서도 중요한 의미를 가진다(Begon et al. 2006, Trappes 2021). Bolnick 등(2011)은 개체 수준의 생태적 지위를 무시하는 것은 많은 생태학적 현상을 잘못 해석할 수 있으므로 위험하다고 보고하였으며, Matich 등(2021)은 생물종은 유전적 그리고 기능적 수준에서 다른 생태형으로 구성되기 때문에, 생태적 지위를 종보다 개체군의 수준에서 다루는 것이 더 바람직하다고 제안하였다. 이후에 편의상, 주로 종 수준에서 생태적 지위의 개념을 논하였으나, 모든 개념은 개체, 개체군 수준에서 적용할 수 있다.

생태적 지위에서 자원이란 여러 가지 생물적 및 비생물적 조건을 모두 의미하며, 자원의 종류와 시공간적인 획득 방법을 포함한 형태적, 생리적, 생물계절학의 범위에서 다양하게 다루어진다(Blonder et al.

2014, Trappes 2021). Hutchinson(1957)은 각각의 자원을 생태적 지위 차원(niche dimension)으로 정의하고, 생태적 지위는 다차원으로 이루어진 공간 안에 존재한다고 하였다. 생태적 지위 폭(niche breadth)은 한 구성원(종, 개체, 개체군)이 차지하는 공간의 영역을 의미하며, 생태적 지위 중복(niche overlap)은 서로 다른 구성원의 생태적 지위 폭이 중첩되는 영역을 의미한다(Colwell & Futuyma 1971). 기본 생태적 지위(fundamental niche)는 경쟁(종내경쟁, 개체군간 경쟁, 종간경쟁)이 없는 경우에 한 종이 차지하는 생태적 지위 폭을 의미하며, 실현 생태적 지위(realized niche)는 경쟁이 있는 경우에 생태적 지위 폭을 의미한다(Silvertown 2004).

1.1.3. 생태적 지위 분할(niche partitioning)의 메커니즘

자원이 제한된 지역에서 자원을 공유하는 두 종은 경쟁적 배제(competitive exclusion)를 통하여 한 종이 멸종되거나, 생태적 지위 분할(niche partitioning)을 통하여 공존이 유지된다(Gause et al. 1934). 생태적 지위 분할의 개념은 MacArthur(1958), Hutchinson(1959), 그리고 Schoener(1965)에 의하여 생태학 연구에 도입되고 개념이 발달하여 왔다. 초기의 정의는 과거의 어느 시기에 생태적 지위 중복이 높았던 종 사이에서 경쟁에 의한 진화적 반응으로 생태적 지위의 차이가 나타나는 현상을 의미했다(Walter 1991, Shipley & Matich 2020). 그러나 현재 공존하는 종 사이에서 생태적 지위 차이의 원인이 경쟁에 의한 진화적 반응인지 실제로 증명하는 것은 매우 어렵기 때문에, 이 정의에 대한 여러 가지 논란이 있었다(Lawton & Strong 1981, Walter 1991). 예를 들면, 서로 다른 지역에 서식하여 경쟁의 가능성이 없는 종들이 각각 생태적 지위가 다르게 진화하고, 이후에 서식 범위가 확장되어 중첩되는 경우를 배제할 수 없다(Stuart & Losos 2013). 이에 따라서 원인이 경쟁의 영향임을 증명하는 것보다는 현재의 상태가 중요하다고 판단하여, 초기의 정의가 광범위하게 확장되었다(Walter 1991, Augustyn et al. 2016). 이 연구에서는 Schoener(1989)와 Matich 등(2021)의 정의를 혼합하여, 생태적

지위 분할을 “자원을 공유하는 공존하는 개체, 개체군, 또는 종 사이에서 하나 이상의 생태적 지위 차원에 차이가 발생하는 것”으로 정의하였다.

생태적 지위 분할은 자원이 제한된 지역에서 경쟁으로 인한 자원 획득의 손실을 회피함으로써 종의 공존과 높은 종다양성을 유지시키는 주요 원동력으로 고려되어 왔다(Silvertown 2004, Brucet et al. 2006, Holt 2008). 또한 생태적 지위 분할은 생산성(Loreau 1998), 침입 저항성과 같은 생태계 기능(Petchey 2003, Tilman 2004, Pillai & Gouhier 2019)에 잠재적인 영향을 주는 것으로 보고되었다. 생태적 지위 분할이 발생하기 위해서는 종의 생태적 지위 변화가 동반되어야 한다. 생태적 지위 변화는 시간 규모에 따라 두 가지로 구분할 수 있으며, 이는 각각 생태적 지위 분할의 다른 메커니즘과 관련되어 있다. 진화적 과정에서 발생하는 생태적 지위 변화는 “고전적인 생태적 지위 차이”, 현재의 과정에서 발생하는 생태적 지위 변화는 “생태적 지위 가소성”의 메커니즘을 설명한다(Ashton et al. 2010).

1) 고전적인 생태적 지위 차이(classical niche differentiation)

이 메커니즘은 진화적 과정의 최종 산물로 나타나며, 유전적으로 고정된 기본 생태적 지위의 분할을 의미한다(Augustyn et al. 2016). 생태적 지위가 겹치는 종들은 경쟁을 회피하기 위하여 진화적 과정에서 형질 치환(character displacement)이 일어나고, 이에 따라 생태적 지위가 변하게 된다(Silvertown 2004). 형질 치환이란 진화적 적응과 유전자형의 변이를 통하여 종의 생리적, 형태적, 또는 생태적 특성의 변화가 나타나는 현상을 의미한다(Brown & Wilson 1956, Schluter 1994). 이는 궁극적으로 기본 생태적 지위에 변화를 가져오며, 공존하는 종간의 생태적 지위 분할을 야기한다. 이는 유전적으로 고정된 형질에 의존하기 때문에 현재의 경쟁에 따라 생태적 지위가 변하지 않는다. 즉, 기본 생태적 지위와 실현 생태적 지위가 동일하다. 이 메커니즘은 생태적 지위가 처음 도입되었을 때 지배적인 가설이었으며, 따라서 몇몇 연구에서 고전적인 개념으로 소개된다(Ashton et al. 2010, Zhang, et al. 2019). 토양 양분에

관한 몇몇 연구에서 이 가설을 지지하는 연구 결과가 도출되었다(Miller & Bowman 2002, Weigelt et al. 2005, Wang & Macko, 2011, Zhang et al. 2019).

2) 생태적 지위 가소성(niche plasticity)

이 메커니즘은 현재의 시간 규모에서 발생하는 종간 상호작용의 결과이며, 기본 생태적 지위는 종간에 차이가 없으나, 실현 생태적 지위에서 일어나는 분할을 의미한다(Augustyn et al. 2016). 이는 생태적 지위 가소성(niche plasticity)으로 발생하며, 생태적 지위 가소성이란 종의 생리적, 형태적, 또는 생태적 특성이 유연성을 가지고 빠르게 변할 수 있는 성질을 의미한다(Haubrock et al. 2021). 이는 기본 생태적 지위와 실현 생태적 지위의 차이를 야기한다. 가소성을 가지는 성질 자체는 진화적 과정의 산물일 수 있으며(Roscher et al. 2015), 예를 들면 경쟁에 의하여 질소 흡수 시기를 조절하는 가소성이 작물의 일부 품종에서 유전적으로 유지된다고 보고되었다(Schofield 2020). 그러나 고정된 유전자형의 변이가 아닌 형질 발현으로 인하여 현재의 경쟁에 따라 생태적 지위가 빠르게 변한다는 점에서 “고전적인 생태적 지위 차이”의 가설과 뚜렷한 차이점이 있다(Westerband et al. 2021). 예를 들면, 두 종이 공존하는 지역에서 인위적으로 한 종을 제거하면 남은 종의 생태적 지위 폭이 증가하였으며, 이는 이 전에 생태적 지위 가소성에 의한 생태적 지위 분할이 일어났음을 의미한다(Connell 1961). 또한 어떤 식물종은 생물적 그리고 비생물적인 복잡한 상호작용에 반응하여 몇 시간(Kronzucker et al. 2000) 또는 며칠(Min et al. 1998)에 걸쳐 한 형태의 질소에 대한 흡수 과정이 변할 수 있다고 보고되었으며, 이는 생태적 지위 가소성의 잠재적인 가능성을 보여준다. Chalk & Smith(2021)은 식물의 NO_3-N와 NH_4-N의 이용에 관한 연구를 검토한 결과, 최근에 상대적으로 한 형태에 대한 고정된 선호도보다 가소성을 나타내는 연구의 비중이 높아졌다고 보고했다. “생태적 지위 가소성”은 다시 “생태적 지위 선점”과 “우점적 가소성”의 메커니즘으로 구분된다(Ashton et al. 2010).

(1) 생태적 지위 선점(niche preemption)

우점종과의 경쟁에 반응하여, 상대적으로 경쟁력이 약한 종속종이 대체 자원을 이용한다는 가설이다. 이 가설에서 생태적 지위 분할은 종속종의 높은 생태적 지위 가소성에 의하여 발생하며, 반면에 우점종은 경쟁에 의하여 생태적 지위가 거의 변하지 않는다. 이는 특화종(specialist)인 우점종과 일반종(generalist)인 종속종의 공존을 설명하는 이론적인 모델로 고려된다(Abrams 2006). 토양 양분에 관한 몇몇 연구에서 이 가설을 지지하는 연구 결과가 도출되었다(May & MacArthur 1972, Hector et al. 1999, McKane et al. 2002, Jia et al. 2020).

(2) 우점적 가소성(dominant plasticity)

위의 가설과는 반대로, 종속종과의 경쟁에 반응하여 우점종이 대체 자원을 이용한다는 가설이다. 반면에, 종속종은 경쟁에 의하여 생태적 지위가 거의 변하지 않는다. 토양 양분에 관한 몇몇 연구는 이 가설을 지지한다(Aerts et al. 1991, Casper & Jackson 1997, Ashton et al. 2010, Grassein et al. 2010). 이 가설은 생태적 지위 가소성과 식물의 경쟁력 사이에 긍정적인 상관관계가 있음을 가정하며, 따라서 우점종을 결정하는 메커니즘 중에서 “높은 자원 이용 가소성”의 가설과 일치하는 개념이다.

이 메커니즘들은 서로 배타적인 것이 아니며, 동시에 나타날 수 있다. 예를 들면, 동 지역에서 어떤 종은 “고전적인 생태적 지위 차이”, 어떤 종은 “생태적 지위 가소성”을 통하여 각각 생태적 지위 분할에 기여할 수 있다. 한 연구에서 “생태적 지위 선점”과 “우점적 가소성”을 각각 지지하는 종들이 동시에 나타나기도 하였다(Hong et al. 2017).

1.1.4. 다양성 효과(Diversity effects)의 메커니즘

집단(개체군, 종, 군집)을 구성하는 구성원(개체, 개체군, 종)의 수로 정의되는 생태계 구조인 생물다양성이 생태계 기능에 미치는 영향을 이해하는 것은 현대 생태학의 가장 중요한 문제 중 하나이다(Aubree et al. 2020). 생물다양성과 생태계 기능과의 관계에 대해서는, 연구 방법의

측면에서 여러 논란이 있으나(Hector et al. 2002, Pillai & Gouhier 2019), 이 둘의 긍정적인 상관관계가 실제로 존재한다는 것이 진리로 여겨지고 있다(Jochum et al. 2020). 다양성 효과는 생물다양성과 생태계 기능의 긍정적인 상관관계를 설명하는 메커니즘이며, 이에 대하여 “상보성 효과”, “샘플링 효과”, “선택 효과”의 가설이 제안되었다(Hooper et al. 2005).

1) 상보성 효과(complementarity effects)

집단의 구성원이 서로 자원을 보완적으로 이용함으로써 집단 수준에서 자원 이용의 효율성이 증가하고 생태계 기능의 향상으로 이어진다는 가설이다(Guderle et al. 2018). 자원의 이용이란 자원의 형태뿐 아니라 획득하는 시공간적인 방법, 이용하는 전략을 모두 포함하는 개념이다. 예를 들면 고산 초원에서 공존하는 종들은 질소 형태에 대한 “상보성 효과”가 나타나지 않았으나 질소 이용 전략(질고 고정, 저장, 재활용 등)에서는 “상보성 효과”가 나타난다고 보고되었다(Kahmen et al. 2006). 자원의 보완적 이용은 한 구성원이 이용하지 않는 자원을 다른 구성원이 이용하여 구성원 간의 경쟁 강도가 감소함을 의미한다(Hooper et al. 2005). 자원 이용의 효율성이 증가란 구성원들의 생태적 지위가 생태계에 존재하는 모든 생태적 지위 차원으로 이루어진 다차원 공간을 더 빽빽하게 채워야 함을 의미한다(Matich et al. 2021). 따라서 “상보성 효과”를 정확하게 평가하기 위해서는, 모든 구성원의 생태적 지위를 측정하여 구성원의 수가 증가함에 따라 집단 수준에서의 생태적 지위 폭이 증가했음을 증명하거나, 모든 구성원이 사용한 자원의 총량이 증가했음을 증명해야 한다(von Felten et al. 2009, Niklaus et al. 2017). 그러나 현지에서 이를 측정하는 것은 매우 어렵기 때문에, 많은 연구가 구성원 사이의 생태적 지위 분할 수준이 증가하는 것으로 “상보성 효과”를 간접적으로 증명한다(Hughes et al. 2009, Ashton et al. 2010, Tatsumi 2020). 이는 구성원 사이의 생태적 지위 차이가 집단 수준의 생태적 지위 폭 증가에 대하여 높은 잠재력이 있다고 가정하는 것이다.

2) 샘플링 효과(sampling effects)와 선택 효과(selection effects)

이 가설은 생태계 기능에 대한 긍정적 영향력이 높은 하나 또는 소수의 특정 구성원이 있다고 가정한다(Huston 1997). “샘플링 효과”는 종다양성이 높은 집단이 그러한 구성원을 포함할 확률이 증가하기 때문에 나타나는 다양성 효과로 설명된다(Hooper et al. 2005). “선택 효과”는 집단 안에서 긍정적 영향력을 가진 구성원이 그렇지 않은 구성원보다 선호되기 때문에 상대적 우위를 가짐으로써 나타나는 효과이다(Niklaus et al. 2017). 집단 안에서 각각의 구성원이 우위를 가지는 확률이 무작위적이라면, “샘플링 효과”에 의한 다양성 효과 역시 무작위적이다. 그러나 “샘플링 효과”와 “선택 효과”가 함께 나타난다면, 종다양성과 생태계 기능 간의 안정적인 양의 상관관계가 형성될 수 있다(Hooper et al. 2005). 상대적 우위를 점한다는 것은 곧 우점종을 의미하기 때문에 “선택 효과”는 종종 우점종에 의한 “샘플링 효과”로 표현되기도 한다(Bauhus et al. 2017). 반대의 경우, 즉, 우점종이 생태계 기능에 거의 기여하지 않거나 또는 부정적인 영향을 가지는 경우도 가정할 수 있다. 이때에는 “샘플링 효과”에 의한 종다양성과 생태계 기능의 긍정적인 상관관계를 기대하기 어려우며, “부정적 선택 효과(negative selection effects)”로 표현된다(Loreau & Hector 2001, Jiang et al. 2008).

이 메커니즘들은 서로 잠재적으로 관련이 있으며, 한 지역에서 독립적으로 생태계 기능에 기여할 수 있다(Loreau 2000). 예를 들면, 동 지역에서 “상보성 효과”와 “샘플링 효과” 모두 초본 식물의 생산성에 기여했다고 보고되었다(Marquard et al. 2009, Guderle et al. 2018). 구성원의 정체성에 의존하는 “샘플링 효과” 그리고 “선택 효과”와 비교해서, “상보성 효과”는 종종 구성원의 수에 의하여 생태계 기능이 점진적으로 증가하는 순수한 다양성 효과로 여겨진다(Loreau & Hector 2001, Grime 2002). 그러나 상보적인 자원 이용의 수준(예를 들면 생태적 지위 분할 수준)이 구성원의 모든 쌍에서 나타나야 “상보성 효과”를 순수한 다양성 효과라고 할 수 있다(Niklaus et al. 2017). 특정 구성원만이 생태적 지위

분할에 기여한다면, 다양성 효과는 구성원의 수 보다는 “샘플링 효과”와 “선택 효과”에 기반한 확률과 관련이 깊다.

1.1.5. 개체 전문화(individual specialization)

앞서 언급했듯이 생태적 지위에 대한 모든 개념은 개체 수준에서 적용할 수 있다. 어떤 종은 종내에서 개체 사이의 생태적 지위에 큰 변이를 가진다(Zango et al. 2019, Perkins et al. 2020). 이 경우에 각 개체는 종(또는 개체군) 수준보다 더 적은 생태적 지위 폭을 나타내게 되며, 이 현상을 개체 전문화라고 한다(Bolnick et al. 2003). 개체 전문화에 의하여 개체 간에 하나 이상의 생태적 지위 차원에 차이가 발생하는 것을 종내 생태적 지위 분할(intraspecific niche partitioning)이라고 하며, 이는 발생하는 원인에 따라 기본 개체 전문화(fundamental individual specialization)와 실현 개체 전문화(realized individual specialization)로 구분할 수 있다(Bolnick et al. 2003, Cusa et al. 2019). 기본 개체 전문화는 개체 간의 유전자형 변이에 의한 특성 차이에 의하여 생태적 지위 차이가 발생하는 것을 의미한다. 이는 종 수준에서 언급한 “고전적인 생태적 지위 차이”의 개념과 일치한다. 실현 개체 전문화는 유전자형 내에서 내재적 또는 외재적 원인으로 개체 간의 형질 발현에 차이가 나타나며(Westerband et al. 2021), 이에 따라 현재의 시간 규모에서 생태적 지위가 유연하게 변함으로써 발생한다. 이때 생태적 지위가 변하는 것을 자원 이용에 대한 종내 가소성(intraspecific plasticity)이라고 표현한다(Valverde-Barrantes et al. 2013, Paudel et al. 2021).

개체 전문화는 종내경쟁의 강도를 줄임으로써, 종(또는 개체군)의 안정적인 유지에 기여하는 것으로 알려져 있다(Durell 2000, Hughes et al. 2009, Jones et al. 2020). 또한 종의 수준을 넘어서 종간의 상호작용과 종다양성(Lankau 2009, Cusa et al. 2019, Perkins et al. 2020), 그리고 생산성(Pachepsky et al. 2007), 종자 분산(Kerches-Rogeri et al. 2020), 분해(Fontana et al. 2019)와 같은 생태계 기능에 영향을 주는 것으로 보고되었다. 다양성 효과의 메커니즘과 마찬가지로, 이 과정에서 “상보성 효과”, “샘플링 효과”, “선택 효과”의 가설이 적용될 수 있다. 예

를 들면, 개체 전문화는 “상보성 효과”를 통해서 종내경쟁의 강도를 감소시키고 개체군의 유지와 생태계 기능에 기여할 수 있다(Bolnick et al. 2011). 또한 개체 전문화에서 생태적 지위 분할에 크게 기여하는 특정 유전자형 집단이 있다면 그 집단의 우점도에 따라 “선택 효과” 또는 “부정적 선택 효과”가 나타날 수 있다(Hughes et al. 2009).

1.1.6. 질소의 화학적 형태에 대한 식물의 이용

식물은 존재하는 종수보다 이용하는 자원의 종류가 매우 적기 때문에, 종다양성에 영향을 주는 요인으로써 식물의 생태적 지위 분할은 동물에 비하여 중요하지 않게 여겨져 왔다(von Felten et al. 2009). 그러나 Silvertown(2004)는 생태적 지위 분할의 대상이 되는 자원의 종류와 이용하는 방법을 측정하고 발견하지 못했을 뿐, 생태적 지위 분할은 식물 군집의 종다양성에 중요한 메커니즘이 될 수 있다고 강조하였다. 2010년대부터 안정동위원소를 추적자로 이용한 연구 방법의 발달로 식물의 자원 이용에 관한 많은 연구 성과가 도출되었으며, 계속해서 증가하고 있다(Chalk & Smith 2021). 추적자 적용은 현지 내에서(Zhang et al. 2020), 현지 외의 토경재배 실험(Cott et al. 2020)과 수경재배 실험(Jia et al. 2020)에서 다양하게 활용되었으며, 이를 통하여 토양의 물(Zaiats et al. 2020), 질소(Andersen et al. 2017), 인(Phoenix et al. 2020)에 대한 생태적 지위 분할의 증거가 도출되었다.

이 연구는 여러 가지 자원 중 토양 질소의 화학적 형태(NO_3-N와 NH_4-N)를 연구 대상으로 한다. 지하부의 경쟁은 대부분의 육상 식물 군집에서 나타나며, 토양 양분에 대한 경쟁이 종다양성과 생태계 기능에 영향을 준다는 것은 생태학자들의 공통된 의견이다(Schenk 2006). 여러 가지 토양 양분 중에서도 질소는 모든 식물의 필수 성분이며, 동시에 대부분 생태계에서 식물의 생장을 제한하는 주요 자원이다(Kang et al. 2007, Li et al. 2021). 즉, 식물종이 토양 질소를 나누어 이용하는 양상은 종다양성을 결정하는 중요한 요인 중 하나로 다루어질 수 있다(McKane et al. 2002, Ashton et al. 2010). 여러 생태계에서 식물의 종간 토양 질소 이용 양상에 대한 많은 연구 결과와 가설이 도출되었으

며, 이에 따라 토양 질소는 종다양성에 관련된 세부 메커니즘을 밝히기 위한 적절한 자원이다.

구체적으로 식물종은 토양 깊이, 계절, 화학적 형태에 따라 질소를 나누어 이용하는 것으로 보고되었다(Miller et al. 2007, Zhang et al. 2019). 그러나 이 연구는 화분을 이용한 메즈코즘 실험을 포함하며, 따라서 토양 깊이는 연구 대상으로 적합하지 않다. 또한 이 연구는 주요 독립변인으로 종간경쟁을 포함한다. 그러나 초본 군집의 종 구성은 계절에 따라 변하기 때문에(Bratton 1976, Kahmen et al. 2006), 계절에 따라 종간경쟁의 수준을 일정하게 통제하기가 어렵다. 따라서 이 연구는 토양 질소의 화학적 형태만을 연구 범위로 한정하였다. 이에 따라 순수한 화학적 형태의 생태적 지위 분할을 평가하기 위하여 토양 깊이, 계절에 따른 분할의 간섭을 제한하고자 하였다. 이에 따라 식물종의 뿌리 깊이 분포를 확인하고, 중첩되는 뿌리 분포를 가지는 종을 연구 대상으로 선정하였다. 추가로 생장곡선을 확인하여 최대 생장률을 보이는 시기가 동일한 종을 연구 대상으로 하였다.

식물이 이용하는 토양 질소의 화학적 형태에 대한 연구는 광범위하게 수행되었다(Zhang et al. 2020, Zhuang et al. 2020). 식물이 이용하는 질소는 대부분 무기형태인 NO_3-N와 NH_4-N이며(Chalk & Smith 2021), 각각의 형태에 대한 이용 비율은 여러 환경적 요소(예: 다른 영양분 성분, pH, 온도, 수분, 이산화탄소)와 생물적 요소(생리학적 과정, 미생물과의 상호작용)가 복잡하게 관련되어 있다(Britto & Kronzucker 2013). 토양 질소 형태에 대한 식물의 이용 비율은 연구에 따라 다양한 결과가 보고되었다. 식물이 이용하는 질소 형태는 종과 환경에 따라 차이가 있다고 알려져 있다(McKane et al. 2002). 예를 들면, 산성보다 염기성 환경에서 식물의 NO_3-N에 대한 이용 비율이 증가하며(Houlton et al. 2007), 건조한 곳보다 습한 곳에서 NH_4-N에 대한 이용 비율이 증가하는 것으로 보고되었다(Hawkins & Robbins 2010). 또한 많은 연구에서 NH_4-N보다 NO_3-N를 선호하는 식물종이 상대적으로 많다고 보고하였다(예: Bloom 2015, Yang et al. 2018, Jia et al. 2020). 이에 대한 원인은

다음의 세 가지로 요약된다. 첫째, NH_4-N의 흡수는 NO_3-N보다 상대적으로 적은 에너지가 필요함에도 불구하고(Britto & Kronzucker 2005), 과도한 NH_4-N 축적은 양이온의 흡수 억제와 같은 독성 효과를 초래할 수 있다(Weil et al. 2021). NH_4-N 축적에 대응하기 위한 전략(예: 암모늄 동화 증가, 암모늄 유출)은 많은 에너지를 필요로 하기 때문에, 회득 당시의 에너지에 대한 이득이 상쇄된다(Bittsánszky et al. 2015). 반면에, NO_3-N 축적의 독성은 NH_4-N보다 고농도의 토양에서 발생하기 때문에, 자연에서 식물의 NO_3-N 축적에 대한 독성은 거의 나타나지 않는다(Britto & Kronzucker 2005). 둘째, NO_3-N는 뿌리와 잎 모두에서 아미노산으로 합성되지만, NH_4-N는 대부분 뿌리에서만 아미노산으로 합성된다(Qian et al. 2021). 이 현상은 앞에서 언급한 NH_4-N 축적에 대한 식물의 대응 전략과 관련이 있다(Britto & Kronzucker 2013). 셋째, 토양 미생물은 상대적으로 NH_4-N에 대한 이용 비율이 높기 때문에, 식물은 미생물과의 경쟁을 회피하기 위하여 NO_3-N를 주로 이용한다(Qian et al. 2021). 미생물은 NH_4-N를 이용함으로써 질소와 질화작용(nitrification)에 의한 에너지를 함께 획득하기 때문에, 식물보다 NH_4-N의 경쟁에서 우위에 있다(Bloom 2015).

여러 연구에서 식물의 NO_3-N와 NH_4-N의 이용 비율에 대해서 논의할 때, 선호도(preference)라는 표현을 사용한다. 그러나 질소의 형태에 대한 식물의 선호도에 대하여 일반적으로 합의된 정의는 없다(Britto & Kronzucker 2013). 식물의 질소 형태별 이용 비율은 다양한 외부 요인에 의하여 결정되며, 때로는 높은 가소성을 보이기 때문에 선호도의 정의는 간단하지 않고, 또한 정의 없이 사용하는 것은 위험하다(Chalk & Smith 2021). 몇몇 연구는 최소한 가용한 자원 형태의 비율과 식물의 이용 비율을 비교해서 선호도를 평가해야 한다고 제안한다(Liu et al. 2013a, Yang et al. 2018). 예를 들면, NO_3-N에 대한 식물의 선호도가 존재한다면, 식물의 총 무기질소(NO_3-N와 NH_4-N) 대비 NO_3-N의 이용 비율은 토양의 이 비율보다 높을 것이다. 따라서, 이 연구는 식물이 이용한 질소 형태 비율과 토양의 질소 형태 비율이 통계적으로 차이가 나타

날 때, 식물이 특정 형태에 대한 선호도를 가진다고 정의하였다(Qian et al. 2021). 선호도를 평가하는 것은 우점종을 결정하는 메커니즘 중 “풍부한 자원 형태의 이용”의 가설을 검증하기 위해서 이용될 수 있다. 즉, 우점종이 상대적으로 풍부한 형태의 자원을 이용한다면 질소 형태에 대한 선호도를 나타내지 않거나, 풍부한 형태에 대한 선호도를 보일 것이다. 반대로 상대적으로 적은 형태에 대한 선호도를 보인다면 “풍부한 자원 형태의 이용”의 가설을 지지될 수 없다.

한편으로, 여러 연구에서 무기질소 뿐 아니라 유기질소 역시 식물이 이용할 수 있다고 보고되었다. 예를 들면, 아미노산(예: glycine, alanine, glutamic acid)과 펩티드(예: tri-alanine) 형태의 유기질소를 식물이 직접 흡수한다는 증거가 나타났다(Ashton et al. 2010, Wilkinson et al. 2015, Cott et al. 2020). 이 연구들은 주로 툰드라(McKane et al. 2002, Henry & Jefferies 2003, Sorensen et al. 2008), 남극(Hill et al. 2011) 등의 고위도 또는 고산 지역(Miller et al. 2007, Gao et al. 2014, Ma et al. 2015)과 같이 질소의 무기화작용(mineralization)이 상대적으로 제한된 지역에서 수행되었다. 반면에, 온대(Aanderud & Bledsoe 2009, Kahmen et al. 2009), 아열대(Jia et al. 2020) 열대 지역(Mayor et al. 2014, Andersen et al. 2017)의 저지대에서는 식물이 유기질소를 이용한다는 증거가 나타나지 않았거나, 매우 적은 비율로 이용했다. 이러한 지역은 무기화작용이 활발하게 일어나며, 상대적으로 양분 흡수가 느린 식물에 비하여 미생물은 빠르게 유기질소를 이용하기 때문에 미생물과의 경쟁으로 인하여 식물의 유기질소 이용은 제한될 수 있다(Finzi & Berthrong 2005). 이와 같은 이유로 Kahmen 등(2009)은 현지 외 실험에 의하여 식물의 유기질소에 대한 이용 가능성이 나타났음에도 불구하고, 온대 지역의 현지 내에서 식물의 유기질소 이용 비율은 2-5%로 매우 낮았다고 보고했다. Aanderud & Bledsoe(2009)는 미생물에 의한 무기화작용이 매우 빠르기 일어나기 때문에, 여러 추적자 적용 연구에서 나타난 식물의 유기질소 이용은 과대평가 되었을 가능성이 있다고 경고했다. 따라서 온대와 열대지역의 저지대에서 식물의 유기질 이용 비율은 매우 낮을 것으로 고려된다.

1.2. 연구 필요성 및 목적

1.2.1. 연구 필요성

제한된 공간에서 높은 종다양성이 유지되는 원리와 높은 종다양성이 가지는 의미에 대한 이해는 오랫동안 군집생태학의 주요 목적이었으며, 계속 논의되고 있다(Jeltsch et al. 2019, Pillai & Gouhier 2019). 또한 최근 여러 생태계에서 종의 손실이 빠르게 발생함에 따라 이러한 종다양성의 원인과 결과에 대한 중요성이 계속 증가하고 있다(Jochum et al. 2020). 종다양성 연구에 대한 한 가지 접근 방법은 공존하는 종들이 자원을 이용하는 양상을 통해서 종다양성과 관련된 생태학적 과정을 이해하는 것이다. 예를 들면, 제한된 자원을 양(Buschke 2021) 또는 형태(Meilhac et al. 2020)의 측면에서 공존하는 종들이 적절하게 분배하여 사용하면 종다양성이 증가될 수 있다. 반면에, 군집 내의 여러 종이 일부 형태의 자원만 이용하면, 생태계의 자원과 생물 군집이 이용하는 자원이 균형을 이루지 못함에 따라 생물학적 침입에 취약하게 되어 종다양성이 감소될 수 있다(Davis et al. 2000).

자원 이용의 측면에서 종다양성의 원인과 결과의 과정에는 우점종, 생태적 지위 분할, 다양성 효과에 대한 메커니즘이 관련되어 있다. 우점종은 일반적으로 다른 종보다 군집의 생태학적 과정에 대한 기여도가 매우 높다(Grime 1998). 우점종은 다양한 과정으로 종다양성과 생태계 기능에 영향을 주는 것으로 알려져 있으며, 그 영향은 우점종을 결정하는 메커니즘에 따라 차이가 있을 수 있다(Avolio et al. 2019). 생태적 지위 측면에서 우점종을 결정하는 메커니즘으로 “높은 자원 흡수율”, “풍부한 형태의 자원 이용”, “높은 자원 이용 가소성”의 가설이 존재한다(Ashton et al. 2010, Avolio et al. 2019). 종간에 자원의 형태를 나누어 쓰는 것을 의미하는 생태적 지위 분할은 종다양성의 핵심 원인이며, 또한 생태계 기능에 영향을 주는 것으로 알려져 있다(Pillai & Gouhier 2019). 생태적 지위 분할의 구체적인 메커니즘으로 “고전적인 생태적 지위 차이”, “생태적 지위 선점”, “우점적 가소성”의 가설이 제안되었다(Ashton et al. 2010). 다양성 효과는 종다양성과 생태계 기능의 관계를

설명하며, 이는 종다양성의 결과에 해당한다(Jochum et al. 2020). 이에 대한 구체적인 메커니즘으로 “상보성 효과”, “샘플링 효과”, “선택 효과”의 가설이 제안되었다(Hooper et al. 2005).

이 세 가지 생태학적 원리는 서로 관련이 깊다(Fig. 1-1). 예를 들면, 우점종을 결정하는 메커니즘에 따라 종속종이 이용하는 자원에 영향을 주며, 이는 우점종과 종속종 사이에서 생태적 지위 분할 방법의 차이를 가져올 수 있다(Aanderud & Bledsoe 2009). 또한 우점종의 자원 이용 방법이 종다양성과 생태계 기능에 긍정적인 영향을 준다면, 다양성 효과에서 “선택 효과”의 메커니즘이 중요하다(Hooper et al. 2005, Luo et al. 2019).

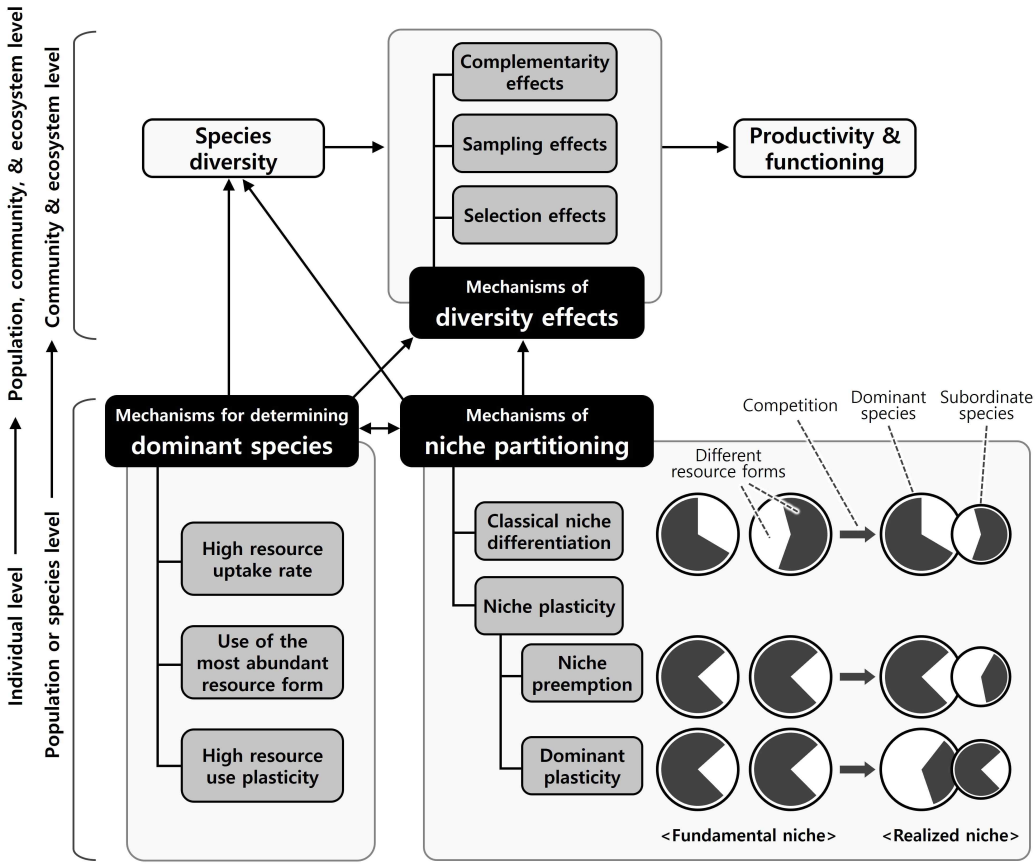

Fig. 1-1. A schematic diagram showing the relationship between mechanisms of dominant species, niche partitioning, and diversity effects. Part of mechanisms of niche partitioning is taken from Ashton et al. (2010).

각각의 생태학적 원리는 이론적으로 견고하지만, 구체적인 메커니즘에 대한 경험적인 증거는 부족하다(Bauhus et al. 2017, Aubree et al. 2020). 또한 세 가지 원리에 대한 메커니즘 간의 관계를 통합하여 설명한 연구는 부족하다. 예를 들면 토양 질소와 관련하여 우점종을 결정하는 메커니즘은 몇몇 연구에서 독립적으로 제안되었으나(McKane et al. 2002, Wang et al. 2016), 각각의 우점종이 생태적 지위 분할을 통하여 종다양성에, 그리고 다양성 효과를 통하여 생태계 기능에 주는 영향의 차이를 분석하는 연구는 거의 없다.

일반적으로 생태적 지위 분할은 개체군 또는 종간의 상호작용 수준에서 다루어지나, 종내에서 개체 간의 상호작용 수준에서도 동일하게 적용될 수 있다(Westerband et al. 2021). 종내의 개체 간 생태적 지위 분할은 개체군 수준에서의 다양성(예: 개체수, 유전적 또는 기능적 다양성), 또한 군집과 생태계 수준에서 종의 공존과 다양성 효과에 영향을 줄 수 있다. 우점종의 메커니즘 또한 유전자형의 기능적 차이에 따라, 종내의 개체 수준에서 적용될 수 있다(Hughes et al. 2009). 개체 전문화는 이와 같은 종내 생태적 지위 분할을 발생시키며, 개체군(Jones et al. 2020)을 넘어서 군집(Perkins et al. 2020)과 생태계 수준(Fontana et al. 2019)에서 가지는 중요성이 강조되고 있다. 그러나 2003년의 문헌 분석에서 개체 전문화와 관련있는 동물 분야의 93개 연구가 식별된 반면(Bolnick et al. 2003), 현재에도 식물의 개체 전문화 연구는 매우 부족하다(Westerband et al. 2021). 최근에 몇몇 연구가 수행되었으나, 종내의 형태적(Henn et al. 2018, Helsen et al. 2020) 또는 유전적 변이(Pérez-Izquierdo et a1. 2019)를 통하여 자원 이용의 차이를 간접적으로 추정한 것이며, 실제로 이용하는 자원을 측정한 사례는 거의 없다.

기후변화 또는 부영양화와 같은 환경변화는 이 모든 메커니즘에 잠재적인 영향을 줄 수 있다. 예를 들면 기온(Leffler et al. 2013), 이산화탄소(Zerihun & Bassirirad 2001), 토양 양분(Li et al. 2021)의 변화는 식물의 질소 흡수율과 화학적 형태의 이용 비율에 영향을 줄 수 있으며, 이는 생태적 지위 분할의 양상에 영향을 줄 수 있다. 특히 습지는 환경변화

에 가장 취약한 생태계 중 하나로, 부영양화에 반응하여 소수 종의 우점도가 증가하거나 생물학적 침입에 의하여 종다양성이 감소하는 사례는 널리 알려져 있다(Zhang et al. 2016, Gerdol et al. 2018). 그러나 부영양화와 종다양성 감소의 관계에서 생태적 지위 분할과 다양성 효과의 메커니즘이 어떻게 관련되어 있는지 구체적으로 알려지지 않았다.

1.2.2. 연구 목적 및 내용

이 연구는 식물이 이용하는 자원으로 토양 질소의 두 가지 화학적 형태(NO_3-N와 NH_4-N)를 대상으로 하였다. 토양 질소는 식물의 생장을 제한하는 중요한 요인이며, 종다양성과 생태계 기능에 관련된 여러 가지 생태학적 과정에 관여한다(Qian et al. 2021). 또한 질소의 형태에 대한 식물 간의 이용 양상을 이해하는 것은 환경변화가 종의 공존과 생태계 기능에 미치는 영향을 예측하는 것에 도움이 된다(Ashton et al. 2010, Guo et al. 2021).

이 연구는 습지에서 우점종을 결정하는 질소 이용에 대한 메커니즘을 종간 또는 종내 수준에서 밝히고, 이에 따른 생태적 지위 분할과 다양성 효과의 차이를 확인하기 위하여 수행되었다. 또한 부영양화가 이 과정에 미치는 영향을 밝히고자 한다. 이 연구는 세 가지 구체적인 연구목표를 가지며, 이를 각각 달성하기 위하여 세 가지 세부연구(2장, 3장, 4장)로 이루어져 있다(Fig. 1-2). 구체적인 연구목표는 다음과 같다.

1) 습지의 식물 군집에서 우점종의 토양 질소 이용 특성이 종속종의 생장과 군집의 종풍부도, 종다양도, 기능다양도, 지상부 생산성에 주는 영향을 밝힌다(2장).
2) 습지식물의 우점종과 종속종 사이에서 질소 형태에 대한 개체 전문화 수준의 차이가 있는지 밝힌다(3장).
3) 토양 비옥도가 습지식물 종간의 질소 형태에 대한 생태적 지위 분할에 미치는 영향을 밝힌다(4장).

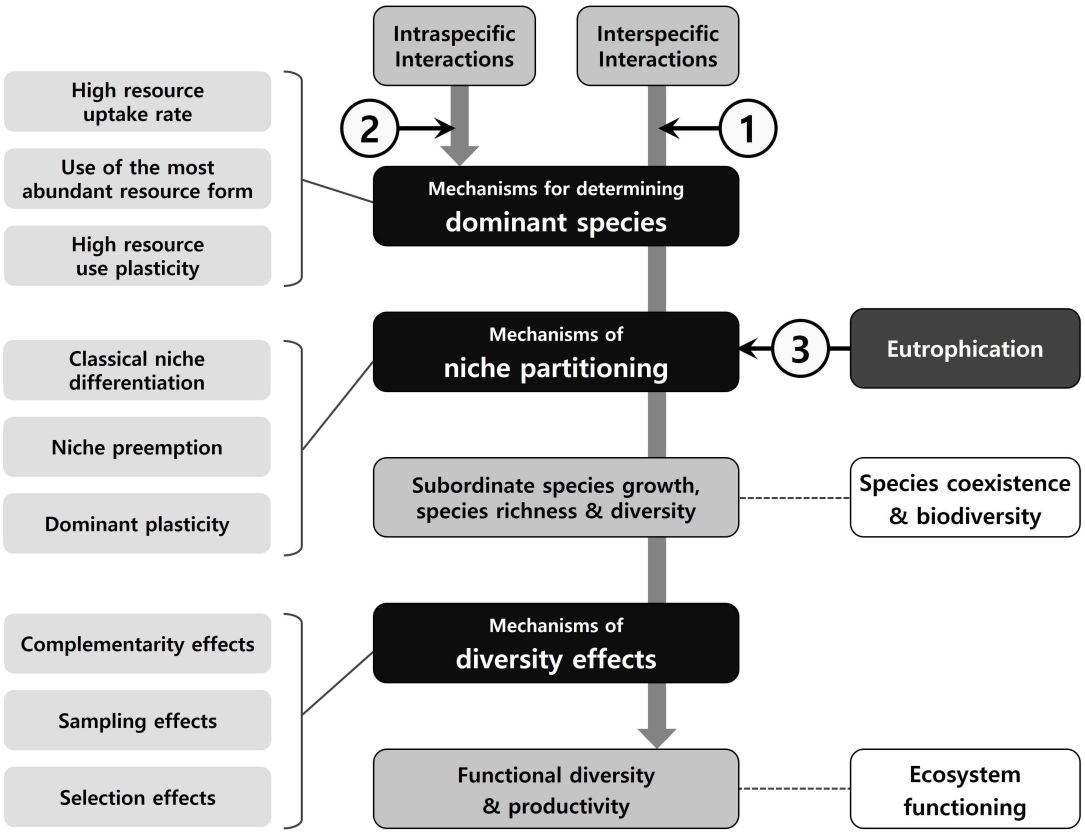

Fig. 1-2. A schematic diagram showing the specific objectives of this study. The numbers in the circles indicate the four objectives mentioned in the text.

이 연구의 세부연구는 다음과 같다.

1) 2장: 현지 내에서 연구목표 1을 달성하기 위하여 수행되었다. 현지에서 우점종과 종속종을 식별하고, 우점종을 결정하는 메커니즘을 확인하기 위하여 추적자 적용이 수행되었다. 추적자 적용은 어떤 조작도 없는 상태(자연적인 경쟁 상태)와 종간경쟁이 조작된 상태에서 각각 수행되었다. 또한 각각의 우점종이 우점하는 군락에서 종풍부도, 종다양도, 기능다양도, 지상부 생물량을 측정하여 우점종에 따른 생태적 지위 분할과 다양성 효과의 차이를 밝히고자 하였다.
2) 3장: 현지 외의 메즈코즘 실험으로 연구목표 2를 달성하기 위하여 수행되었다. 이를 위하여 앞선 연구(2장)가 수행된 현지에서 우점종과 종속종의 종자를 채집하여 유묘를 실험 재료로 사용하였다. 종별로

종내경쟁 처리(단일 식재, 3개체 식재, 9개체 식재)가 질소 형태별 이용 비율, 질소 흡수율, 생물량에 주는 영향을 확인하여 개체 전문화의 수준을 평가하였다.

3) 4장: 현지 외의 메즈코즘 실험으로 연구목표 3을 달성하기 위하여 수행되었다. 이를 위하여 앞선 연구(3장)와 동일한 종의 유묘를 실험 재료로 사용하였다. 부영양화를 나타내기 위하여 양분 함량이 다른 두 가지 토양 비옥도 처리를 설계했다. 종별로 비옥도 처리와 종간경쟁 처리(단일 식재, 혼합 식재)가 질소 형태별 이용 비율, 질소 흡수율, 생물량에 주는 영향을 확인하여 생태적 지위 분할의 수준을 평가하였다.

이 연구는 우점종을 결정하는 메커니즘에 대한 가설(높은 자원 흡수율, 풍부한 형태의 자원 이용, 높은 자원 이용 가소성), 생태적 지위 분할에 대한 가설(고전적인 생태적 지위 차이, 생태적 지위 선점, 우점적 가소성), 다양성 효과에 대한 가설(상보성 효과, 샘플링 효과, 선택 효과)을 검증하기 위한 증거를 제공할 수 있다. 또한 이 메커니즘들의 관계를 밝힘으로써 식물 군집의 종다양성과 생태계 기능에 대한 이해에 기여할 것이다.

제 2 장. 습지에서 우점종의 토양 질소 이용 특성이 종다양성에 미치는 영향

2.1. 서론

종다양성의 원인과 결과에 대한 연구는 오랫동안 생태학의 핵심 주제였으며, 최근에도 계속 연구되고 있다(Jeltsch et al. 2019, Jochum et al. 2020). 군집생태학은 제한된 공간에서 종이 공존하는 원리, 즉 종다양성의 원인에 대한 해답으로 생태적 지위 분할을 제시해왔다(MacArthur 1958). 생태적 지위 분할은 “자원을 공유하는 공존하는 종 사이에서 하나 이상의 생태적 지위 차원에 차이가 발생하는 것”을 의미한다(Schoener 1989, Matich et al. 2021).

생태적 지위 분할에 대한 초기의 연구는 동물 분야에 집중되어 왔으며, 식물은 이동성이 적고 종수에 비하여 이용하는 자원의 종류(물, 토양 양분, 빛, 이산화탄소 등)가 매우 제한되어 있기 때문에, 식물에게 있어 생태적 지위 분할은 중요하지 않은 것으로 고려되어 왔다(Silvertown 2004, von Felten et al. 2009). 이에 따라 식물의 생태적 지위 분할에 대한 여러 의문이 제기되고(Silvertown & Law 1987, Huston 1994), 공존을 설명하기 위한 대안 가설인 생물다양성 중립 이론(neutral theory of biodiversity)이 제안되기도 했다(Hubbell 2001). 그러나 동위원소를 이용한 연구 방법의 발전으로 식물의 다양한 생태적 지위 차원(예: 자원의 시공간적인 획득)이 식별되었고(Le Roux et al. 1995), 수학적 모델의 적용으로 생태적 지위 분할에 대한 이론적인 근거가 강화되기 시작하였다(Adler et al. 2010). 최근에는 물(Zaiats et al. 2020), 인(Phoenix et al. 2020), 질소(Zhang et al. 2019), 빛(Meilhac et al. 2020) 등의 자원에서 식물의 생태적 지위 분할에 대한 증거가 밝혀졌다. 생태적 지위 분할의 구체적인 메커니즘으로 세 가지 가설(고전적인 생태적 지위 차이, 생태적 지위 선점, 우점적 가소성)이 제안되었으나(Ashton et al. 2010, Augustyn et al. 2016), 이를 지지하기 위한 경험적 근거는 여전히 부족하다(Hong et al. 2017, Meilhac et al. 2020). 예를 들면, 여러 연구가 종

간경쟁과 종내경쟁을 통제하지 못한 상태에서 진행되며(예: Aanderud & Bledsoe 2009, Jia et al. 2020), 이 결과는 생태적 지위 가소성의 중요성을 간과할 수 있다(Ashton et al. 2010).

종다양성의 결과 측면에 대한 연구는 종다양성과 생태계 기능과의 관계를 설명하는 다양성 효과를 밝히는 것에 집중되어 왔다(Aubree et al. 2020). 여러 유형의 생태계에서 종다양성이 생산성(Guderle et al. 2018), 침입 저항성(Byun et al. 2013), 가뭄에 대한 회복탄력성(Wagg et al. 2017), 양분 순환(Weisser et al. 2017) 등 생태계 기능에 관련된 과정에 긍정적인 역할을 하는 것으로 알려졌으며, 연구 방법 측면에서 여러 의문(예: 비무작위적 표본 추출, 비현실적인 군집의 조작, 종다양성 외 효과의 배제)이 제기되었으나 다양성 효과가 실제로 존재한다는 것이 현재의 정론이다(Pillai & Gouhier 2019, Jochum et al. 2020). 다양성 효과에 대한 대표적인 메커니즘으로 세 가지 가설(상보성 효과, 샘플링 효과, 선택 효과)이 제안되어왔다(Hooper et al. 2005). 모델링에 기반하여 각각의 메커니즘의 기여도를 분리하는 여러 시도가 수행되었으며(Pillai & Gouhier 2019, Aubree et al. 2020), 이 메커니즘들은 서로 잠재적으로 관련이 있으며, 종종 동 지역에서 서로 독립적으로 생태계 기능에 관계된 것으로 보고되었다(Loreau 2000, Guderle et al. 2018). 그러나 구체적으로 어떤 종이 어떤 경로로 메커니즘에 기여하는지에 대한 경험적인 증거는 상대적으로 부족하다(Gaüzère et al. 2019).

생태적 지위 분할과 다양성 효과의 메커니즘을 살펴보면, 군집의 우점종과 밀접한 관련이 있다는 것을 알 수 있다(Fig. 1-1). 생태적 지위 분할의 메커니즘 중 “생태적 지위 선점”과 “우점적 가소성”은 우점종과 종속종 사이에서 생태적 지위 가소성의 차이를 중요하게 고려한다(Ashton et al. 2010). 우점종이 생태계 기능에 긍정적인 영향을 준다면, 다양성 효과에서 “샘플링 효과”와 “선택 효과”의 중요성이 강조된다(Luo et al. 2019). 반대로, 우점종이 생태계 기능에 기여하지 못한다면, “부정적 선택 효과”로 인하여 상대적으로 “상보성 효과”의 중요도가 증가할 수 있다(Fu et al. 2021).

우점종이 군집에서 차지하는 생물량의 비율이 높기 때문에 다른 종보다 종다양성과 생산성 같은 생태계 기능에 큰 영향을 줄 것이라 예상되며(질량비 가설, mass ratio hypothesis; Grime 1998), 따라서 우점종 중심으로 생태학적 현상을 이해하는 여러 연구가 수행되어 왔다. 우점종이 생태계 기능에 미치는 영향은 복잡하며 다양한 결과가 알려져 있다. 예를 들면 우점종은 군집의 종다양성을 증가 또는 감소하는데 기여하며(Avolio et al. 2019), 생태계 수준에서 침입 저항성(Chang & Smith 2012), 회복탄력성(Weise et al. 2020) 등 다양한 생태계 기능에 관여할 수 있다.

우점종을 결정하는 일반적인 메커니즘은 알려지지 않았으나, 몇몇 연구에서 독립적으로 가설을 제안하였다(Avolio et al. 2019). 여러 연구를 종합하면 자원 이용의 측면에서 세 가지 메커니즘(높은 자원 흡수율, 풍부한 형태의 자원 이용, 높은 자원 이용 가소성)을 통하여 우점종이 결정될 것으로 보인다(Ashton et al. 2010, Li et al. 2016, Yang et al. 2018). 그러나 이를 통합하여 각각의 메커니즘에 따라 종다양성과 생태계 기능에 주는 영향을 밝힌 연구는 거의 없다. 우점종이 종다양성에 주는 영향이 크며, 긍정적인 영향과 부정적인 영향이 모두 나타난다면, 우점종을 결정하는 메커니즘은 생태적 지위 분할과 다양성 효과에 큰 영향을 줄 것이다. Avolio 등(2019)은 아직도 우점종의 원인(즉, 우점종을 결정하는 메커니즘)과 결과(즉, 생태적 지위 분할, 다양성 효과)에 대한 근본적인 이해가 부족하다고 지적하였다.

토양 질소는 모든 식물 조직의 필수 성분이며, 동시에 여러 생태계에서 식물의 생장을 제한하는 주요 자원이다(Kang et al. 2007, Li et al. 2021). 따라서 식물의 질소 이용 방법은 식물의 종다양성을 설명하는데 중요한 요인으로 고려된다(Qian et al. 2021). 예를 들면, 우점종의 질소 이용 방법은 희귀종의 출현과 관련이 있으며(McKane et al. 2002), 몇몇 생태계에서 화학적 형태, 토양 깊이, 계절에 따른 질소 이용에 대한 생태적 지위 분할의 증거가 나타났다(Miller et al. 2007, Zhang et al. 2019). 반면에, 어떤 생태계에서는 질소에 대한 생태적 지위 분할이 나타

나지 않았다고 보고되었다(Li et al. 2016, Zhang et al. 2020). 종간의 질소 이용 방법 차이가 종다양성에 미치는 영향과 구체적인 메커니즘은 여전히 많은 논쟁이 존재한다(Yang et al. 2018). 기후변화와 인간의 활동은 질소의 총량, 형태별 비율, 계절적 질소 순환 등에 영향을 줄 수 있으며 이에 따른 식물 군집의 변화가 감지됨에 따라(Houlton et al. 2007, Ashton et al. 2010), 질소의 생태적 지위 분할에 대한 논쟁은 더욱 중요해지고 있다(Ma et al. 2018).

습지는 종다양성과 생태계 기능 측면에서 가장 주목받고 있는 생태계 중 하나이다(Sutton-Grier & Sandifer 2019). 습지에서 가장 중요한 환경적 특성은 수문학적 요인으로 알려져 있으나, 수문학적 교란이 적고 빈영양인 습지의 경우에는 질소가 식물의 생장을 결정하는 주요 요인으로 제안되어 왔다(Sorrell et al. 2011, Gao et al. 2014). 또한 여러 유형의 습지에서 소수의 식물종이 우점하는 양상이 나타나며(Leffler et al. 2013, Choi et al. 2022), 이에 따라 우점종의 질소 이용 특성이 습지의 종다양성과 생태계 기능을 결정하는 중요한 요인이 될 수 있다(Rejmánková 2011). 그러나 기존의 질소에 대한 생태적 지위 분할의 연구는 초원과 숲에 집중되어 있으며(Ashton et al. 2010, Ma et al. 2015), 습지에 대한 소수의 연구는 고산 또는 고위도 지역에 제한되어 수행되었기 때문에(Henry & Jefferies 2003, Gao et al. 2014), 온대의 저지대에 있는 습지에 대한 연구는 상대적으로 부족하다. 기후변화와 부영양화는 습지의 생지화학적 특성을 크게 변경하고 습지의 종다양성에 심각한 피해를 줄 것으로 예상됨에 따라(Chen et al. 2013, Gerdol et al. 2018), 습지에서 우점종의 질소 이용 특성이 종다양성과 생태계 기능의 미치는 영향을 이해하는 것은 시급하다.

이 연구의 구체적인 목표는 다음과 같다. 첫째, 토양 질소 이용 측면에서 습지 식물 군집의 우점종을 결정하는 메커니즘을 밝힌다. 둘째, 우점종의 메커니즘이 종속종의 생장과 군집의 종풍부도, 종다양도, 기능다양도, 지상부 생산성에 주는 영향을 밝힌다. 이를 위하여 습지 현장에서 우점종과 종속종을 식별한 후, 우점종의 질소 이용 특성을 확인하기

위하여 현지 관찰(어떤 조작도 없는 조건)과 조작실험(이웃 식물이 없는 조건과 종간경쟁이 있는 조건)에서 질소의 두 가지 화학적 형태(NO_3-N와 NH_4-N)에 대한 추적자(^{15}N) 적용을 수행했다. 또한 우점종에 따른 생태적 지위 분할과 다양성 효과의 메커니즘을 확인하기 위하여 각각의 우점종이 우점하는 군락에서 식생 조사를 수행하였다. 추가로 군락별로 환경 요인을 분석하여 우점종의 질소 이용 특성 외에 결과에 영향을 주는 요소가 있는지 확인하였다. 이 연구는 우점종, 생태적 지위 분할, 다양성 효과의 관계에 대한 실제적 증거를 제시함으로써 종다양성의 원인과 결과에 대한 학문적인 이해에 기여할 것이다.

2.2. 재료 및 방법

2.2.1. 연구장소

강원도 고성군에 있는 송지호습지(38°20′01″N 128°31′12″E)가 연구장소로 선정되었다(Fig. 2-1). 고성군의 지난 30년(1991-2020)동안 연평균 기온은 14.2℃, 연평균 강수량은 1470.4 mm이었다(Fig. 2-2). 송지호습지는 석호인 송지호의 남쪽 변에 있으며, 주변은 사구, 곰솔(*Pinus thunbergii*)숲, 인공 산책로에 의하여 둘러싸여 있다. 송지호습지의 면적은 약 7,576 m^2이며, 경계부에 존재하는 교목인 곰솔의 수관과 중첩되는 주변의 일부 지역을 제외하면 하루 종일 전광을 받는다. 3년(2016-2018년) 동안 총 20번의 현장 조사에서 2번은 지표면 위로 물이 범람한 것이 관찰되었으며, 나머지는 지표면 아래만 침수된 상태였다. 범람 당시의 송지호습지의 수위의 범위는 15-25 cm이었다.

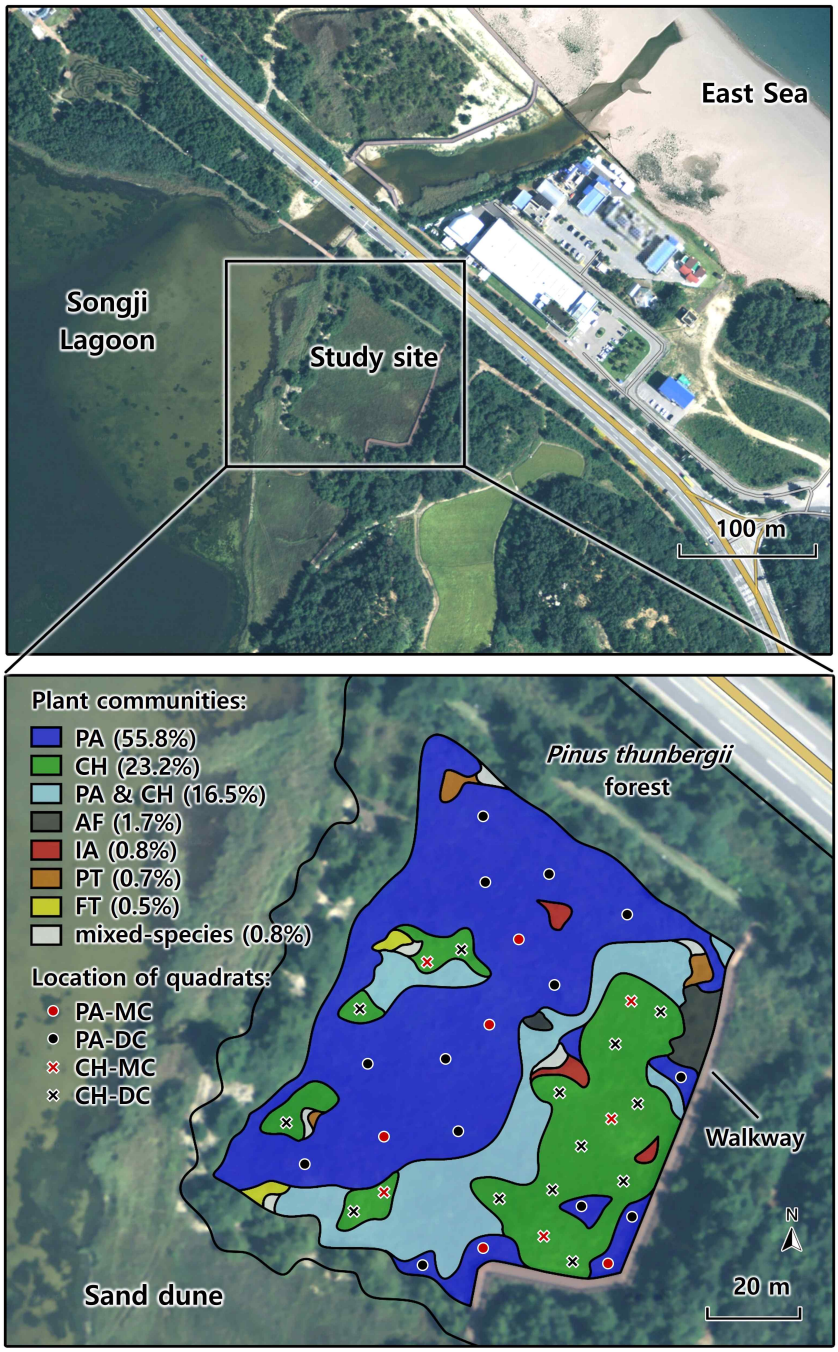

Fig. 2-1. Location and vegetation maps of the study site (Songji lagoon wetland). Areas with the same dominant species are painted in the same color. The numbers in parentheses indicate the relative area of plant communities.

PA = *Phragmites australis* (갈대); CH = *Carex humbertiana* (큰뚝사초);
AF = *Amorpha fruticosa* (족제비싸리); IA = *Ischaemum aristatum* (쇠보리);
PT = *Polygonum thunbergii* (고마리);
FT = *Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata* (꼴하늘지기).
-MC = -mono-species community; -DC = -dominant community.

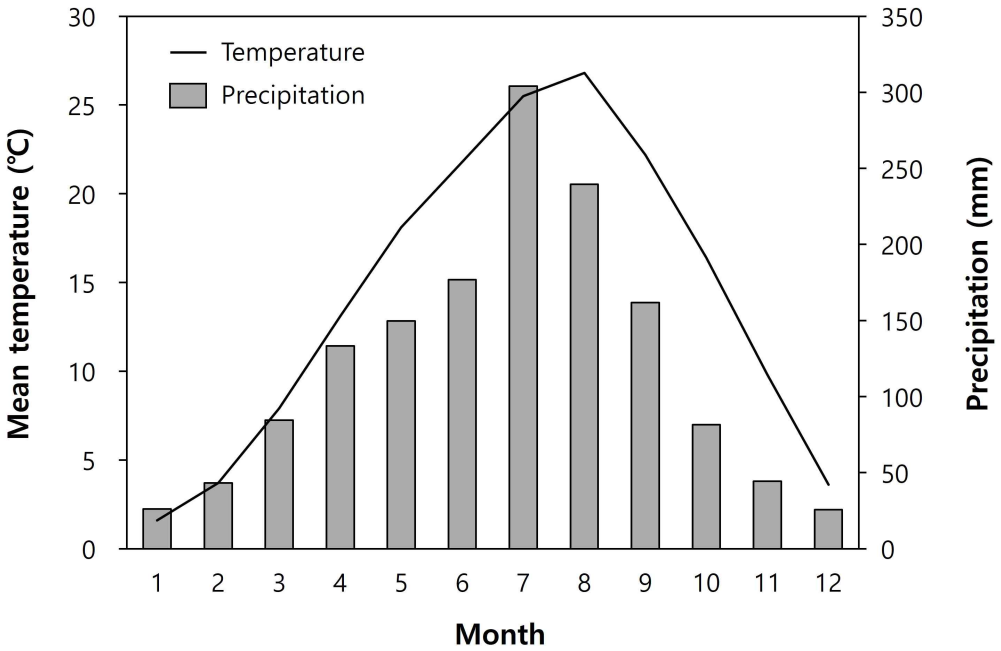

Fig. 2-2. Climate diagram of Goseong-gun, Gangwon province over the past 30 years (1991-2020, 기상청 2021).

송지호습지의 환경 특성을 파악하기 위하여 2016년에 식물의 생육 기간인 4, 6, 8월의 16일에 4지점에서 토양의 특성을 분석했다. 토양의 수분함량, pH, 염도, NO_3-N, NH_4-N, PO_4-P 범위는 각각 17.14-19.53%, 6.67-6.80, 1.25-1.36‰, 0.96-1.06 mg·kg^{-1}, 1.92-2.17 mg·kg^{-1}, 1.66-1.98 mg·kg^{-1}이었으며, 모든 요인에서 월에 따른 유의미한 변화는 없었다(p = 0.39-0.89).

3년 동안 송지호습지에서 총 82종의 식물종이 출현하였다. 이 중 찔레꽃(*Rosa multiflora*), 족제비싸리(*Amorpha fruticosa*)와 같은 목본성 식물을 제외하면 모두 초본성 식물이었다. 가장 키가 높은 식물은 갈대(*Phragmites australis*)로 생육이 종료된 시점인 9월 30일에 최대 초고는 약 185 cm이었다. 출현종 중에는 습지 선호도 분류 기준(정연숙 등 2020)에 의한 습지 출현 빈도가 98% 이상인 절대습지식물(예: 애기부들, *Typha angustifolia*; 택사, *Alisma canaliculatum*; 개구리자리, *Ranunculus sceleratus*)과 습지 출현 빈도가 71-98%인 임의습지식물(예:

한련초, *Eclipta prostrata*; 골풀, *Juncus decipiens*; 부처꽃, *Lythrum salicaria*)이 다수 존재하였다. 절대습지식물과 임의습지식물의 출현은 습지를 인식하는 주요 지표 중 하나이며, 이는 송지호습지가 습지로써 기능할 수 있는 수문체계를 가진다는 것을 의미한다(Environmental Laboratory 1987).

2.2.2. 연구 대상종 선정

2016년 6월 14일에 송지호습지의 주요 군락을 판별하기 위하여 식생도를 작성하였다. 전체 면적의 약 95% 이상이 갈대, 큰뚝사초(*Carex humbertiana*), 그리고 이 두 종이 함께 우점하는(두 종의 피도 합계가 90% 이상이며, 두 종의 피도 차이가 30% 미만인 경우) 군락이 차지하였다(Fig. 2-1).

연구 대상인 우점종과 종속종을 선정하기 위하여 2016년 6월 14일에 송지호습지에서 20개의 방형구(1 × 1 m)를 무작위로 설치하여 종별 피도와 빈도를 조사하였다. 피도는 방형구 전체 면적에 대하여 특정 종의 초관이 덮는 면적의 비율을 의미하며(Avolio et al. 2019), 연구자 2명이 육안으로 측정한 값의 평균으로 나타내었다. 빈도는 전체 방형구 수에서 특정 종이 출현한 방형구 수의 비율을 의미한다. 우점종과 종속종은 피도를 기준으로 구분하였다(Ashton et al. 2010, Choi et al. 2022). 평균 피도가 10% 이상인 종은 갈대, 큰뚝사초, 쇠보리(*Ischaemum aristatum*), 꼴하늘지기(*Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata*), 족제비싸리, 고마리(*Polygonum thunbergii*), 기장대풀(*Isachne globosa*)이었다(Fig. 2-3). 이 중에서 피도와 빈도가 다른 종보다 매우 높은 갈대와 큰뚝사초를 연구 대상 우점종으로 선정하였다. 평균 피도가 2% 이하인 종은 부처꽃, 부채붓꽃(*Iris setosa*), 개발나물(*Sium suave*), 미국가막사리(*Bidens frondosa*), 좁쌀풀(*Lysimachia davurica*), 갈퀴덩굴(*Galium spurium*) 등이었다. 이 중에서 빈도가 30% 이상인 부채붓꽃과 개발나물을 연구 대상 종속종으로 선정하였다. 제한된 분포를 가지는 빈도가 낮은 종은 낮은 경쟁력보다는 특정 서식 환경 요인을 가질 수 있기 때문이다.

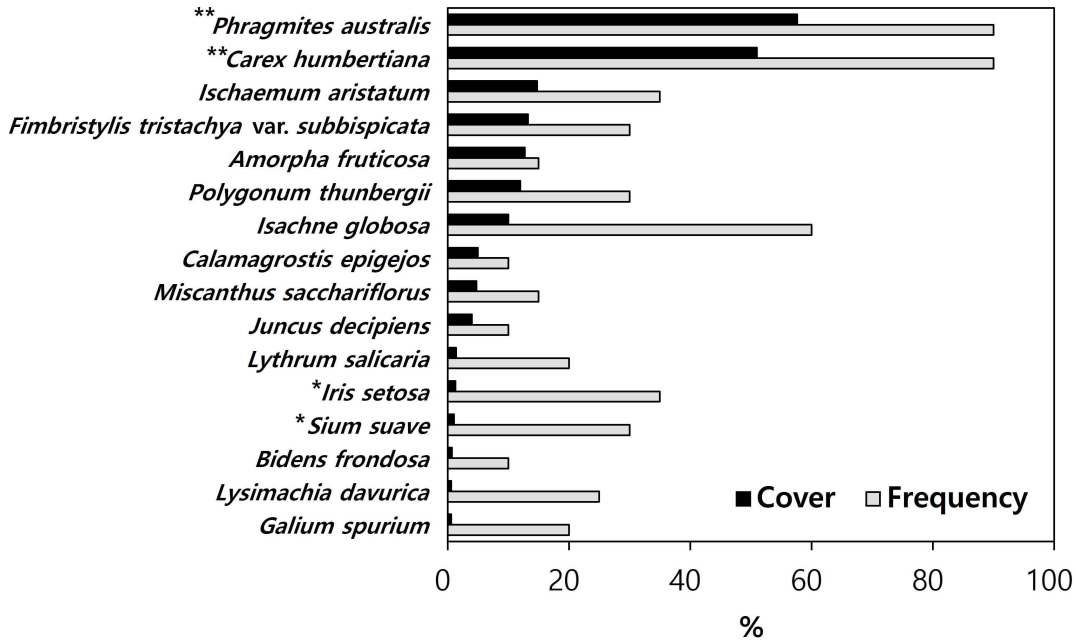

Fig. 2-3. Cover and frequency of species in the Songji lagoon wetland. Species marked with two superscripted asterisks and one superscripted asterisk indicate the dominant and subordinate species, respectively, selected for the study. Species with a cover of less than 0.5% were not shown. *Phragmites australis* (갈대); *Carex humbertiana* (큰뚝사초); *Ischaemum aristatum* (쇠보리); *Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata* (꼴하늘지기); *Amorpha fruticosa* (족제비싸리); *Polygonum thunbergii* (고마리); *Isachne globosa* (기장대풀); *Calamagrostis epigejos* (산조풀); *Miscanthus sacchariflorus* (물억새); *Juncus decipiens* (골풀); *Lythrum salicaria* (부처꽃); *Iris setosa* (부채붓꽃); *Sium suave* (개발나물); *Bidens frondosa* (미국가막사리); *Lysimachia davurica* (좁쌀풀); *Galium spurium* (갈퀴덩굴).

연구 대상종은 모두 다년생 초본이다. 갈대는 벼과(Poaceae)에 속하며, USDA, NRCS(2021)의 식물 생장형 분류에 의하면 지하경에 의한 영양번식에 의존하는 지하경 식물(rhizomatous)이다. 적도, 북위 약 75°에 해당하는 북아메리카, 아시아, 유럽 대륙의 북단, 남위 약 50°의 아프리카 남단에 이르기까지 넓은 위도에 걸쳐 대부분 대륙에 분포한다(RBG Kew 2021). 또한 염습지부터 해발고도 1,000 m 이상의 산지습지에 이르는 넓은 고도에 걸쳐 분포한다(국립공원관리공단 오대산국립공원사무소 2010, 홍문기 2015). 큰뚝사초는 사초과(Cyperaceae)에 속하며,

생장형은 지표면 근처에서 슈트 분얼을 통해 주로 번식하는 다발 식물(bunch)에 해당한다(USDA, NRCS 2021). 한반도와 그 북쪽의 중국 만주 지역과 몽골 일부 지역의 습지에 분포한다(RBG Kew 2021). 한반도의 휴전선 이남에는 동해안의 석호 주변에 서식한다(국립생물자원관 2012). 부채붓꽃은 붓꽃과(Iridaceae)에 속하며, 생장형은 지하경 식물로 분류된다(USDA, NRCS 2021). 한반도, 일본, 러시아를 포함하는 아시아의 북동쪽, 그리고 유럽의 북동쪽, 북아메리카의 북서쪽에 위치한 습지에 분포한다(Boltenkov et al. 2020, RBG Kew 2021). 대한민국에서 희귀식물(수목원·정원의 조성 및 진흥에 관한 법률)이며, 국가 적색 목록 중 위기 등급에 해당한다(국립생물자원관 2011). 개발나물은 산형과(Apiaceae)에 속하며, 생장형은 변형된 줄기에 의한 번식이 나타나지 않으며, 하나의 지상경이 계속해서 자라는 단일줄기 식물(single stem)로 분류된다(USDA, NRCS 2021). 한반도, 일본, 중국, 러시아를 포함하는 아시아의 북동쪽과 북아메리카의 전역에 있는 습지에 분포한다(RBG Kew 2021).

송지호습지에서 연구 대상종의 특성을 확인하기 위하여 2016년 9월 30일에 종별로 건강 상태가 양호한 6개체의 초고와 생물량(건중량)을 측정하였다. 초고가 큰 종은 순서대로, 갈대(151 cm), 개발나물(84 cm), 큰뚝사초(66 cm), 부채붓꽃(51 cm)이었다. 갈대는 비옥한 환경에서 4-6 m까지 자라는 것으로 보고된 것과 비교하면, 송지호습지에서는 낮은 초고를 보였다(Haslam 1972, Lem et al. 2008, RBG Kew 2021). 그 외에 개발나물(국립수목원 2016), 큰뚝사초(Jiménez-Mejías & Noltie 2017), 부채붓꽃(Lee et al. et al. 2018)의 초고는 기존 연구에서 보고된 것과 유사한 수준이었다. 생물량(지상부 + 지하부)이 큰 종은 순서대로, 갈대(38.5 g DW·individual^{-1}), 큰뚝사초(29.0 g DW·individual^{-1}), 부채붓꽃(18.5 g DW·individual^{-1}), 개발나물(12.8 g DW·individual^{-1})이었다. 지하/지상부의 생물량 비율이 높은 종은 순서대로, 갈대(0.74), 부채붓꽃(0.71), 큰뚝사초(0.52), 개발나물(0.51)이었다. 지하경 식물의 생장형을 가진 갈대와 부채붓꽃의 지하부 할당 비율이 비교적 높은 것으로 나타났다. 특히, 갈대는 지하경의 확장이 매우 활발하게 이루어지며, 이는 갈대

가 여러 습지에서 우점종 또는 침입성 식물인 원인 중 하나로 알려져 있다(Lem et al. 2008).

2.2.3. 갈대 군락과 큰뚝사초 군락의 식생과 환경 요인 분석

갈대 군락과 큰뚝사초 군락의 식생 차이와 연구 대상 우점종과 종속종 사이의 토양 질소 이용 양상을 살펴보기 위하여, 연구 대상 우점종을 제외한 종이 거의 출현하지 않은 군락(“순군락”이라 명함)과 다른 종들의 피도가 비교적 높은 군락(“우점군락”이라 명함)을 구분하였다. 구체적으로 갈대 순군락과 큰뚝사초 순군락은 각각 갈대와 큰뚝사초의 피도가 99% 이상이며, 그 외의 종의 피도 합은 5% 미만인 군락으로 정의했다(Table 2-1). 갈대 우점군락은 갈대의 피도가 80-90%, 큰뚝사초의 피도는 30% 이하, 연구 대상 종속종인 부채붓꽃과 개발나물의 피도는 각각 0.5% 이상인 군락을 의미한다. 큰뚝사초 우점군락 역시 동일한 방법으로 정의되었다. 또한 갈대 우점군락과 큰뚝사초 우점군락에서 연구 대상종으로 선정되지 않은 다른 우점종(송지호습지에서 평균 피도가 10% 이상인 쇠보리, 꼴하늘지기, 족제비싸리, 고마리, 기장대풀)의 피도 합이 15% 이하가 되도록 하였다. 이는 연구 대상 우점종 외에 우점종이 종속종의 토양 질소 이용에 주는 영향을 최소화하기 위함이다. 갈대 순군락, 갈대 우점군락, 큰뚝사초 순군락, 큰뚝사초 우점군락의 방형구(1 × 1 m)는 각각 5개, 13개, 5개, 13개씩 설치되었다(Fig. 2-1).

Table 2-1. The establishment of quadrats for analysis of characteristics of vegetation and soil nitrogen uptake of plants in the Songji lagoon wetland.

Community name (No. of quadrats)	Study species				Other dominant species
	Dominant species		Subordinate species		
	PA	CH	IS	SS	IA, FT, AF, PT, IG
PA-MC (n = 5)	≥ 99%	≤ 5%			
PA-DC (n = 13)	80-90%	≤ 30%	≥ 0.5%	≥ 0.5%	≤ 15%
	CH	PA	IS	SS	IA, FT, AF, PT, IG
CH-MC (n = 5)	≥ 99%	≤ 5%			
CH-DC (n = 13)	80-90%	≤ 30%	≥ 0.5%	≥ 0.5%	≤ 15%

PA = *Phragmites australis* (갈대); CH = *Carex humbertiana* (큰뚝사초);
IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물);
IA = *Ischaemum aristatum* (쇠보리);
FT = *Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata* (꼴하늘지기);
AF = *Amorpha fruticosa* (족제비싸리); PT = *Polygonum thunbergii* (고마리);
IG = *Isachne globosa* (기장대풀);
-MC = -mono-species community; -DC = -dominant community.

갈대 우점군락과 큰뚝사초 우점군락의 식생 차이를 분석하기 위하여 2016년 6월 15-16일과 8월 15-16일에 각각 방형구별 출현종의 피도를 조사하였다. 또한 9월 30일에 방형구 내 모든 개체의 지상부를 수확하고 실험실로 운반하여 70℃에서 48시간 이상 건조한 후 무게를 측정하였다.

각각의 방형구에서 종풍부도, 종다양도, 기능다양도를 산출하였다. 종풍부도 지수는 출현 종수로 나타내었다. 종다양도 지수는 종별 피도를 이용하여 Shannon-Wiener index(H')로 다음과 같이 계산하였다 (Shannon & Wiener 1949).

$$H' = -\sum(P_i \times \ln P_i),\ P_i = i\text{종의 상대피도}$$

기능다양도 지수는 종간 기능적 특성의 차이를 이용한 Rao's quadratic entropy(FD_Q)로 계산하였다(Botta-Dukát 2005). Rao's quadratic entropy와 같이 군집의 식물종이 가지는 특성의 다양성은 생태계 기능을 반영하는 지수로 이용된다(Rao 1982, Song et al. 2014).

$$FD_Q = \sum\sum(D_{ij} \times P_i \times P_j)$$

D_{ij} = i종과 j종의 기능적 특성 차이의 평균,

P_i = i종의 상대피도, P_j = j종의 상대피도

기능적 특성의 차이를 산출하기 위하여 습지식물의 기능적 특성에 대한 선행연구(Boutin & Keddy 1993, Biswas & Mallik 2010, Byun et al. 2013)와 정보의 확보 가능성을 고려하여 총 14개의 기능적 특성을 선정했다(Table 2-2). 8개의 기능적 특성(생장형, 수명, C/N 비율, 꽃 색깔, 열매 또는 종자 색깔, 혐기적 환경에 대한 내성, 내음성, 양분 요구도)에 대한 정보는 미국농무부의 PLANTS Database(USDA, NRCS 2021)를 통해서 확보하였다. 정보가 부족한 경우에는 the LEDA Traitbase(Kleyer et al. 2008), Biswas & Mallik(2010), 한반도의 생물다양성(국립생물자원관 2011), 국가생물종지식정보시스템(국립수목원 2016)에서 보충하였다. 또한 종에 대한 정보가 없는 경우에는 동속(*genus*)에서 서식지가 유사한 다른 종의 정보로 대체하였다. 6개의 기능적 특성(초고, 근원직경, 잎의 무게 대비 면적, 전체 생물량 대비 엽면적, 지하부 깊이, 지하/지상부 비율)은 2016년 6-10월에 송지호습지에서 식물을 채집하여 직접 측정했다(n = 6). 초고, 근원직경, 지하부 깊이는 식물의 생장이 최대에 달했을 때의 수치를 측정하기 위하여 열매를 맺은 개체를 기준으로 측정했다. 나머지 기능적 특성은 종별로 생장이 가장 활발한 시기에 측정했다. 기능적 특성에 대한 구체적인 측정 방법은 Kleyer 등(2008)과 Pérez-Harguindeguy 등(2013)을 기준으로 정하였다.

Table 2-2. List of plant functional traits considered for functional diversity and methods of measuring them.

Plant functional traits	Categories classification or measurement methods
Growth form	Bunch, colonizing, multiple stem, rhizomatous, single crown, single stem, stoloniferous, thicket forming
Life span	Annuals, perennials
Height (at maturity)	Measuring the height of fruit-bearing individuals (cm)
Stem diameter (at maturity)	Measuring the stem diameter at ground level of fruit-bearing individuals (cm)
Specific leaf area	Leaf area/leaf dry weight ($mm^2 \cdot mg^{-1}$)
Leaf area per total biomass	Total leaf area of a plant/total dry weight of the plant ($cm^2 \cdot g^{-1}$)
Depth to below-ground system	Measuring the height of fruit-bearing individuals (cm)
Below/above-ground biomass ratio	Below-ground dry weight/above-ground dry weight
C/N ratio	High, Low, Medium
Flower conspicuous	Yes, no
Fruit (or seed) conspicuous	Yes, no
Anaerobic tolerance	None, low, medium, high
Shade tolerance	Intolerant, intermediate, tolerant
Fertility requirement	Low, medium, high

갈대 우점군락과 큰뚝사초 우점군락의 식물 서식 환경에 차이가 있는지 분석하기 위하여 2016년 6월 16일에 토양을 채취하였다. 방형구와 인접한 4지점에서 유기물층을 제외하고 3-10 cm 깊이에서 토양을 채취하여 섞었다. 아이스박스에 담에 실험실로 운반한 후, 분석에 앞서 눈

이 2 mm인 체(standard sieve No. 10)를 이용하여 자갈과 식물체를 제거하였다. 수분함량은 105℃에서 48시간 동안 건조하여 무게 감소율로 측정하였다. 유기물함량은 강렬감량법(loss-on-ignition method)을 이용하여 건조된 토양을 550℃에서 가열하여 무게 감소율로 측정하였다(Boyle 2004). pH와 전기전도도는 토양과 증류수를 1:5로 혼합하여 진탕하고 거름종이에 거른 액체를 휴대용 측정기기(pH: Corning Checkmate II, Corning, USA; 전기전도도: model AP63, Thermo Fisher Scientific, USA)를 이용하여 측정하였다. NO_3-N와 NH_4-N함량은 2 M의 KCl 수용액으로 침출한 후(Dorich & Nelson 1983), 각각 hydrazine 방법(Kamphake et al. 1967)과 indophenol 방법(Solorzano 1969)을 통하여 비색 정량하였다. PO_4-P함량은 Bray No. 1 용액으로 침출한 후(Bray & Kurtz 1945), ascorbic acid reduction 방법(Murphy & Riley 1962)으로 비색 정량하였다. K^+, Ca^{2+}, Na^+, Mg^{2+}함량은 1 N의 NH_4OAc 수용액으로 침출한 후(Allen et al. 1974), 원자흡수분광계(model AA240FS, Varian, USA)를 통하여 정량하였다. 토성은 hydrometer 방법(Sheldrick & Wang 1993)을 이용하여 모래, 미사, 점토의 비율을 정량한 후, 미국 농무부의 토성삼각도를 이용하여 유형을 분류하였다. 추가로 모든 방형구가 범람된 2017년 10월 17일(평균 수위 20 cm)에 각 방형구 내의 4지점에서 수심을 측정하여 상대고도를 산출하였다.

갈대 우점군락과 큰뚝사초 우점군락에서 식물의 경쟁 양상에 영향을 줄 수 있는 광도의 차이를 분석하기 위하여 2016년 6월 15일에 광도를 측정하였다. 송지호습지에서 측정 당시 초고가 가장 큰 종인 갈대와 물억새(*Miscanthus sacchariflorus*)의 초고에 해당하는 높이(120 cm)까지 층별(10 cm 간격)로 방형구의 4지점에서 휴대용 측정기기(LI-250A와 LI-190R Quantum sensors, LI-COR, USA)를 이용하여 전광에 대한 상대광도를 정량하였다. 모든 상대광도의 측정은 12-13시에 이루어졌다.

2.2.4. 추적자 적용을 위한 예비 연구

식물의 질소 흡수율은 생활환 주기(Cabrera et al. 1995), 계절과 온도(Leffler et al. 2013)에 따라 차이가 있다. 또한 이 연구에서 질소 이용에 대한 일부 지수는 식물체의 잎만을 분석하여 이루어졌다. 잎은 식물의 질소 흡수율 적절하게 반영하기 때문에(Osone et al. 2008, Yang et al. 2018), 추적자를 이용하여 질소의 이용을 측정하는 연구(Kahmen et al. 2006, Andersen et al. 2017)에서 널리 재료로 이용된다. 그러나 잎을 이용한 분석은 식물체의 부분별(잎, 지상경, 지하경, 뿌리 등) 질소 할당을 무시함으로써 발생하는 잠재적인 오류를 가진다(Choi et al. 2005, Egle et al. 2008, Qing et al. 2015). 이에 대한 오류를 최소화하기 위해서는 광합성 조직의 질소 할당이 높은 지상부 생장률이 높은 시기에 추적자를 적용해야 한다(Kahmen et al. 2006). 추적자 적용 시기를 결정하기 위하여, 송지호습지에서 연구 대상종별로 건강한 5개체를 선정하여 지상부에 대한 생장곡선을 확인하였다. 갈대, 부채붓꽃, 개발나물은 하나의 슈트를, 큰뚝사초는 하나의 사초기둥(tussock)을 개체의 기준으로 하였다. 2016년 4-10월 동안 매달 15일에 개체별로 갈대는 초고와 근원직경, 큰뚝사초는 초고와 슈트 수, 부채붓꽃은 초고와 잎 수, 개발나물은 초고와 소엽 수를 측정했다. 현장에서 이 측정치의 평균에 가장 가까운 개체를 시기별로 6개체씩 지상부를 수확했다. 수확한 식물체를 실험실로 운반하고 70℃에서 48시간 이상 건조한 후 무게를 측정하였다. 모든 연구 대상종은 5월 중순-7월 중순에 높은 지상부 생장률을 보였기 때문에(Fig. 2-4), 6월에 추적자 적용을 수행하기로 하였다.

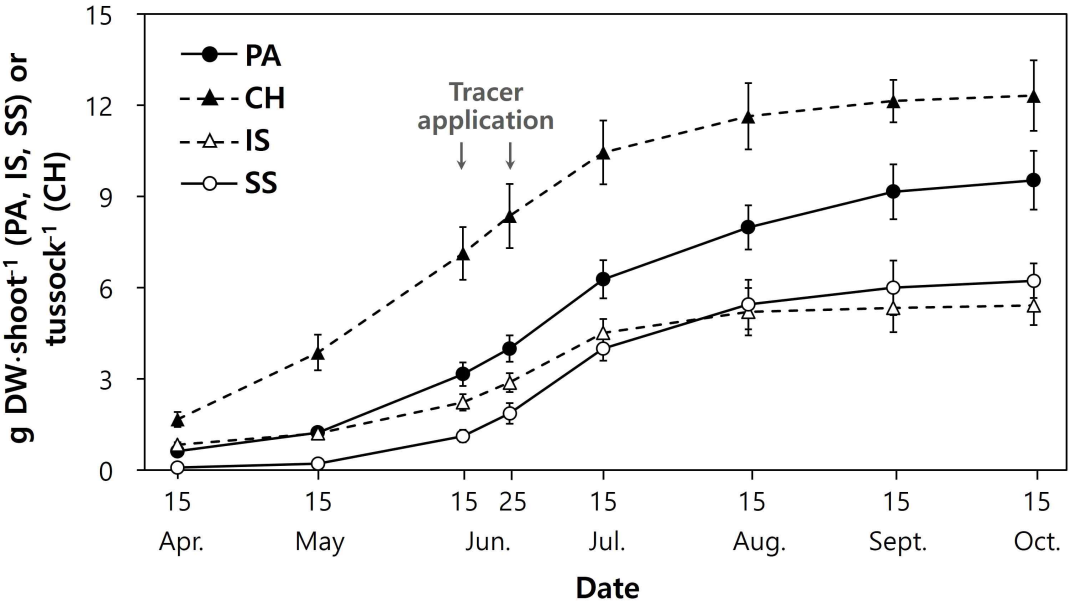

Fig. 2-4. Growth in above-ground biomass of study species in the Songji lagoon wetland (means ± SE, n = 6).
PA = *Phragmites australis* (갈대); CH = *Carex humbertiana* (큰뚝사초);
IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물).

추적자를 주입하기 위한 토양 깊이를 확인하기 위하여, 2016년 6월 1일에 송지호습지에서 갈대 우점군락과 큰뚝사초 우점군락에서 피도가 높은 10종의 곁뿌리가 존재하는 토양 깊이의 범위를 6개체씩 측정하였다. 모든 종의 곁뿌리는 공통적으로 2.5-9 cm에 분포했다(Fig. 2-5). 또한 여러 선행연구는 많은 식물종은 약 8-10 cm 이상의 토양 깊이보다 얕은 깊이에서 상대적으로 많은 질소를 이용했다고 보고했다(Kahmen et al. 2006, von Felten et al. 2009, Wang et al. 2016, Zhuang et al. 2020). 따라서 이 연구에서는 3-8 cm의 토양 깊이에 추적자를 주입하기로 하였다.

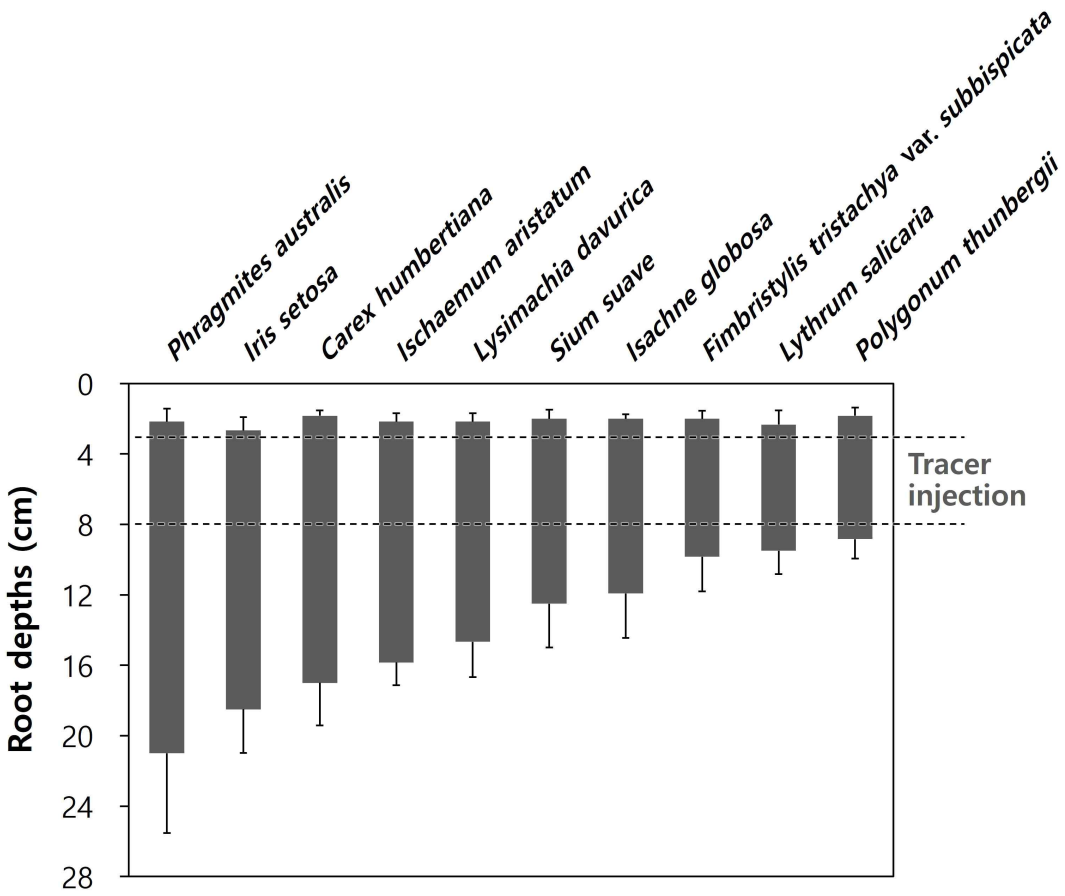

Fig. 2-5. Distribution of root depths of main species in the Songji lagoon wetland. Two ends of the box plots indicate means ± SE of maximum values and minimum values, respectively (n = 6).
Phragmites australis (갈대); *Iris setosa* (부채붓꽃);
Carex humbertiana (큰뚝사초); *Ischaemum aristatum* (쇠보리);
Lysimachia davurica (좁쌀풀); *Sium suave* (개발나물);
Isachne globosa (기장대풀);
Fimbristylis tristachya var. *subbispicata* (꼴하늘지기);
Lythrum salicaria (부처꽃); *Polygonum thunbergii* (고마리).

^{15}N 주입에 따른 비의도적인 질소 시비에 의한 간섭을 최소화하기 위하여, 가능한 적은 양의 추적자를 사용하는 것이 바람직하다 (Ashton et al. 2010, Wilkinson et al. 2015). 추적자의 양을 결정하기 위하여 2016년 6월 1일에 주입한 추적자의 양에 따른 식물체 잎의 ^{15}N함량 변화를 확인하는 예비 연구를 수행했다. 갈대 우점군락에서 본 연구를

위한 방형구와 다른 지점에 16개의 방형구(0.5 × 0.5 m)를 별도로 설치한 후, 5 cm 간격으로 총 121개의 격자점을 배치하였다. 첫 번째 조건에서는 $K^{15}NO_3$(98% ^{15}N)과 $^{15}NH_4Cl$(98% ^{15}N)의 0.33 mmol·L^{-1} 수용액을 각각 2 ml씩 모든 격자점에 주입하였다. 추적자를 주입할 때에는 바늘의 끝이 막히는 것을 방지하고, 추적자가 골고루 확산되도록 바늘의 4개 측면에 구멍이 있는 주사기를 사용하였다(Andersen et al. 2017). 두 번째와 세 번째 조건에서는 각각 1 mmol·L^{-1}와 3 mmol·L^{-1}의 수용액을 동일한 방법으로 주입하였다. 결과적으로 조건별로 0.52, 1.57, 4.70 mmol·m^{-2}(각각 3배 차이)의 ^{15}N가 추적자로 주입되었다. 세 가지 조건과 추적자를 주입하지 않은 대조군은 각각 4개의 방형구에 적용되었다. 추적자 주입 전과 주입 후 48시간이 지난 뒤에 방형구의 중심 부위에 있는 갈대와 개발나물 1개체에서 1장의 잎을 채집하였다. 잎은 식물체 위에서 4번째부터 건강한 상태의 것으로 선택했다. 채집한 잎에서 정량된 전질소함량(%)과 ^{15}N-atom%을 곱하여 잎의 ^{15}N함량을 계산하였다. 최종적으로 잎의 ^{15}N함량 증가율은 추적자 주입 전과 후의 ^{15}N함량 차이로 나타내었다. 0.52 mmol·m^{-2}의 ^{15}N를 주입했을 때에는 추적자를 주입하지 않은 대조군과 유의미한 차이를 보이지 않았다(Fig. 2-6). 또한 1.57 mmol·m^{-2}의 ^{15}N를 주입했을 때에는 갈대와 개발나물의 ^{15}N함량 증가율에 유의미한 차이가 나타냈지만, 0.52 mmol·m^{-2}의 경우에는 두 종간에 유의미한 차이가 없었다. 따라서 이 연구에서 추적자의 주입량을 1.57 mmol ^{15}N·m^{-2}로 결정하였다. 송지호습지에서 측정된 토양 가비중(1.34 g·cm^{-3})을 고려했을 때, 이는 토양의 총 무기질소(NO_3-N + NH_4-N)의 약 7.4%에 해당하며, 야외 현장에서 추적자 적용을 진행한 선행연구의 10-17%보다 낮은 수치이다(Miller et al. 2007, Kahmen et al. 2009, Ashton et al. 2010).

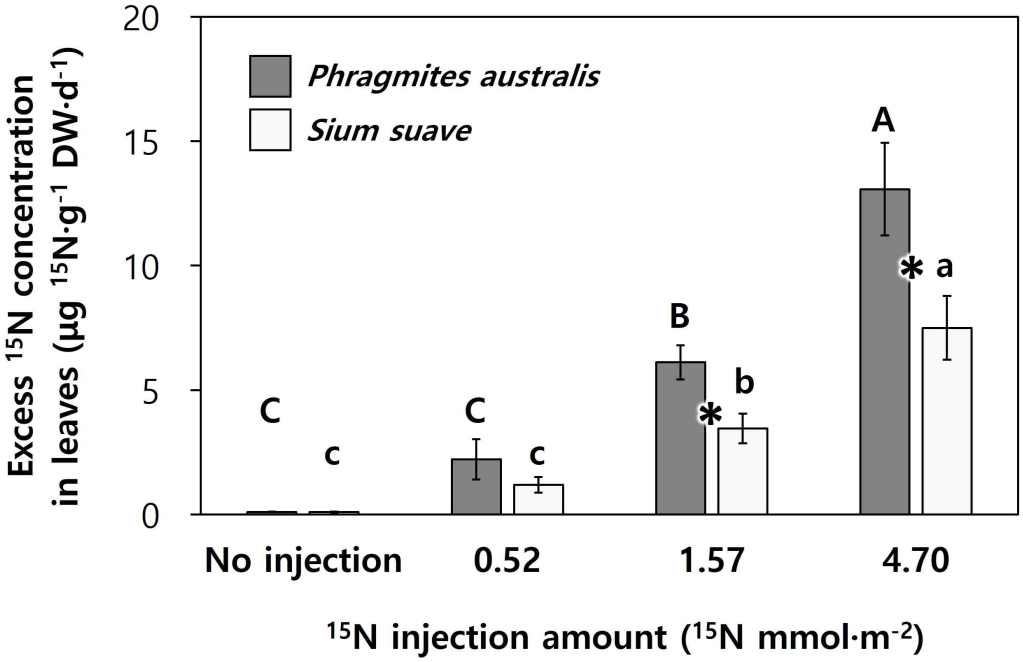

Fig. 2-6. Excess ^{15}N concentration in leaves of two species under different tracer injection amount (means ± SE, n = 4). Different capital and lowercase letters indicate significant differences between the tracer injection amount within the same species. Asterisks indicate significant differences between species within the tracer injection amount. Significant differences were assessed according to Duncan post-hoc test ($p < 0.05$).
Phragmites australis (갈대); *Sium suave* (개발나물).

추적자를 주입한 후에는 식물이 뿌리를 통해서 질소를 흡수하고, 식물체의 여러 부분으로 이동시키기에 충분한 시간이 주어져야 한다(Andersen et al. 2017). 그러나 너무 오랜 시간이 지나면 주입한 추적자가 시간에 따라 미생물의 질화작용(nitrification) 또는 질산환원(dissimilatory nitrate reduction to ammonia)으로 화학적 형태가 변할 수 있다. 이로 인하여 특정 형태에 대한 이용 비율이 과대 또는 과소평가 될 수 있다(Chalk & Smith 2021). 추가로 시간에 따라 상대적으로 증가하는 ^{14}N의 흡수를 통해서 식물체의 ^{15}N함량이 감소하거나 편차가 증가할 수 있다(Egle et al. 2008, Chlot et al. 2015). 2016년 6월 1일에 추적자 주입 후 수확 시간을 결정하기 위한 예비 연구를 수행했다. 갈대 우점군락에서 본 연구를 위한 방형구와 다른 지점에 3개 방형구(0.5 ×

0.5 m)를 설치한 후, 각각의 방형구에 1.57 mmol·m^{-2}의 ^{15}N를 주입하였다. 각각의 방형구에서 추적자 주입 전과 주입 후 6, 12, 24, 48시간이 지난 후에 연구 대상종(갈대, 큰뚝사초, 부채붓꽃, 개발나물)의 잎을 1장씩 채집하였다. 개체 간 변이를 줄이기 위하여 같은 개체에서 계속해서 시간에 따라 잎을 채집하였다. 잎은 위에서부터 4-10번째 중에서 건강한 상태의 것을 무작위로 선택하였다. 이후에 수확 시간별로 잎의 ^{15}N함량을 정량하였다. 추적자 주입 후, 잎의 ^{15}N함량은 24시간까지 지속적으로 증가하였으나, 그 이후에는 유지되거나 감소하였으며, 또한 편차가 증가하였다(Fig. 2-7). 따라서 추적자 주입 후 24시간이 지난 뒤에 식물체를 수확하기로 하였다. 이는 선행연구의 범위(6-72시간) 안에 해당한다(Miller et al. 2007, von Felten et al. 2009, Qing et al. 2015).

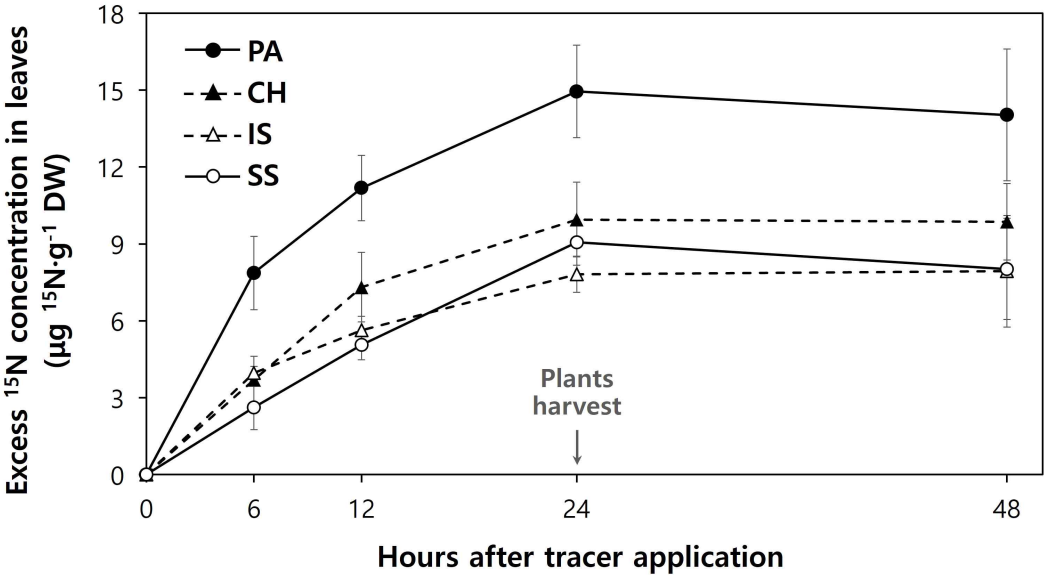

Fig. 2-7. Change in excess ^{15}N concentration in leaves of study species according to hours after tracer injection (means ± SE, n = 3).
PA = *Phragmites australis* (갈대); CH = *Carex humbertiana* (큰뚝사초); IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물).

2.2.5. 자연적인 경쟁 상태에서 질소 이용 특성

2016년 6월에 두 차례(15-16일과 25-26일)에 걸쳐 갈대 순군락, 갈대 우점군락, 큰뚝사초 순군락, 큰뚝사초 우점군락에서 각각 5개의 방형구에 추적자 적용이 이루어졌다. 추적자 적용이 수행된 당시에 지표면 위로의 범람은 없었으며, 날씨는 맑음이었다. 이 연구는 한 개체의 NO_3-N와 NH_4-N에 대한 이용 비율을 측정하기 위하여 짧은 기간에 두 차례에 걸쳐 추적자 적용을 진행하는 방법을 개발했다("추적자 적용A"라 명함, Fig. 2-8). 방형구의 중앙에 추적자 적용을 위한 0.5 × 0.5 m의 구역을 설정한 후, 구역 내부에 5 cm 간격으로 총 121개의 격자점을 배치하였다. 또한 $K^{15}NO_3$(98% ^{15}N), $^{15}NH_4Cl$(98% ^{15}N), KNO_3, NH_4Cl의 1 mmol·L^{-1} 수용액을 각각 준비하였다. 질소의 두 가지 형태 중 한 가지에 ^{15}N를 표지한 추적자를 모든 격자점에 주사기를 이용하여 2 ml씩 주입하였다. 동시에 다른 형태의 질소(^{15}N가 표지되지 않은)를 추적자와 같은 양을 주입하여 한 가지 형태에 대한 시비의 영향을 제거하고자 하였다. 1회차(15-16일)에 군락별 3개의 방형구에는 $K^{15}NO_3$ + NH_4Cl을, 2개의 방형구에는 KNO_3 + $^{15}NH_4Cl$을 주입하였다. 2회차(25-26일)에는 1회차에서 주입하지 않은 다른 형태의 질소를 추적자로 주입하였다. 주사기 바늘을 토양의 8 cm 깊이까지 넣은 후 천천히 빼면서 분사하여, 3-8 cm의 깊이에 골고루 추적자가 주입되도록 하였다(Ashton et al. 2010). 하루 중 시각에 따른 질소 흡수의 변이를 줄이기 위하여, 모든 추적자 적용은 7-10시에 이루어졌다(Cott et al. 2020).

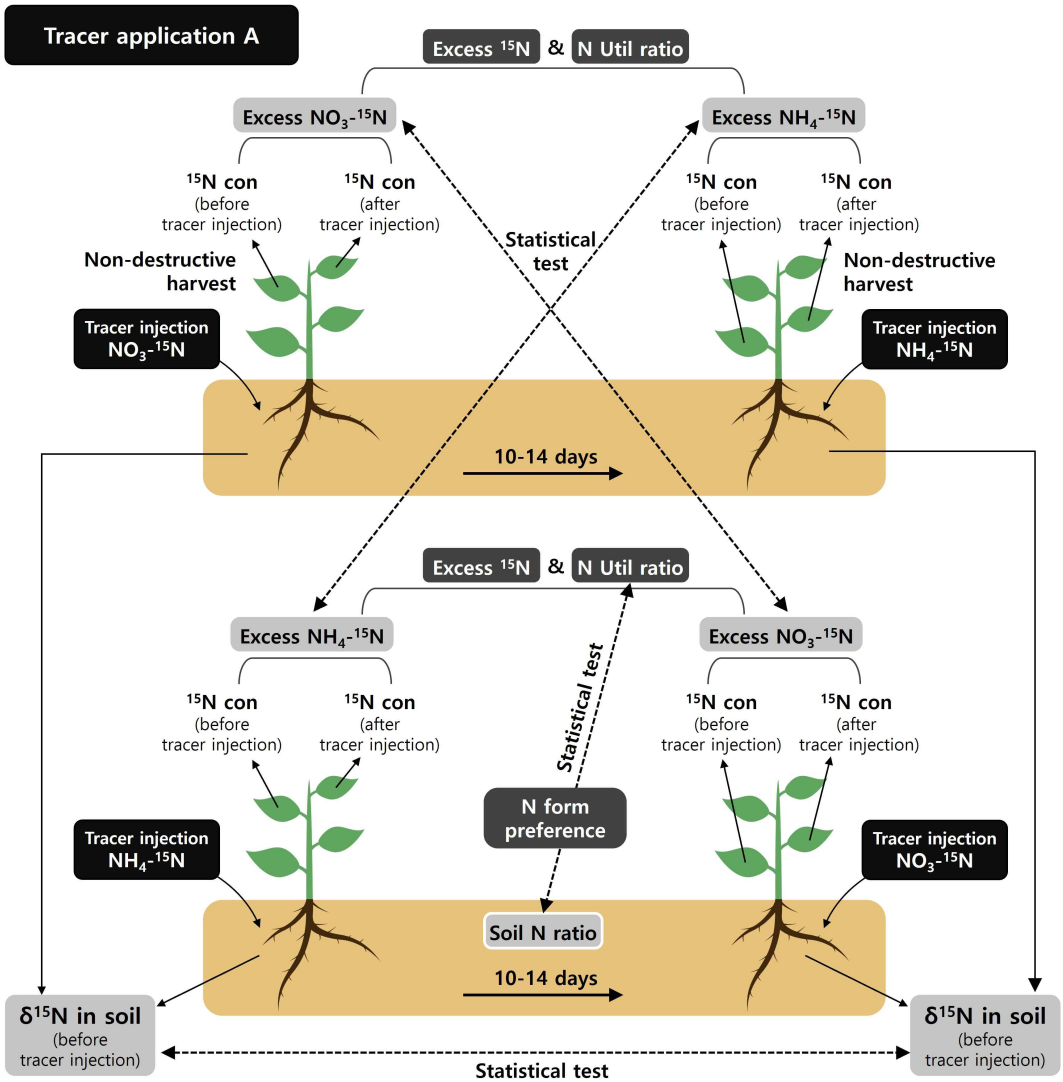

Fig. 2-8. A schematic diagram showing the methods of tracer application A. ^{15}N con = ^{15}N concentration;
Excess NO_3–^{15}N = excess NO_3–^{15}N concentration in leaves;
Excess NH_4–^{15}N = excess NH_4–^{15}N concentration in leaves;
Excess ^{15}N = excess ^{15}N (NO_3–^{15}N + NH_4–^{15}N) concentration in leaves;
N Util ratio = utilization ratio of different nitrogen forms.

추적자 주입 전과 주입 후 24시간이 지난 뒤에 갈대 순군락과 큰뚝사초 순군락 방형구에서 각각 갈대와 큰뚝사초 1개체씩, 갈대 우점군락과 큰뚝사초 우점군락 방형구에서 각각 모든 연구 대상종(4종) 1개체씩의 잎을 채집했다. 잎은 식물체 위에서 4번째부터 건강한 상태의 것으로 개체당 2장씩 선택했다. 채집된 잎은 현장에서 증류수로 세척하고 아이스박스에 보관하여 실험실로 운반하였다. 건조하고 분쇄한 후, 농생명과학공동기기원에 의뢰하여, 원소분석기(Flash EA 1112, Thermo Electron corporation, USA)와 안정성 동위원소비 질량분석기(Vision-EA, Isoprime, UK)를 통하여 전질소함량(%)과 $\delta^{15}N$(‰)를 정량하였다.

추적자 적용 1회차와 2회차에서 각각(즉, 질소의 두 가지 형태에 대하여 각각) 잎의 ^{15}N-atom%와 ^{15}N함량 증가율을 계산하였다. $K^{15}NO_3$을 추적자로 적용한 경우에는 NO_3-^{15}N-atom%와 NO_3-^{15}N함량 증가율(Excess NO_3-^{15}N)을 다음과 같이 계산하였다(Qing et al. 2015).

$$NO_3\text{-}^{15}N\text{-atom\%} = 100 / [1 / \{(\delta^{15}N / 1000 + 1) \times R^{15}N_{AIR}\} + 1]$$

$R^{15}N_{AIR}$ = 대기의 $^{15}N/^{14}N$ 비율로 0.0036765를 적용함

$$\text{Excess } NO_3\text{-}^{15}N\ (\mu g\ ^{15}N \cdot g^{-1}\ DW \cdot d^{-1}) = (TN_{labeled} \times NO_3\text{-}^{15}N\text{-atom\%}_{labeled} - TN_{bkgd} \times NO_3\text{-}^{15}N\text{-atom\%}_{bkgd}) \times 100 / 1\ day$$

$TN_{labeled}$ = 추작자 주입 후의 전질소함량(%),

NO_3-^{15}N-atom%$_{labeled}$ = 추작자 주입 후의 NO_3-^{15}N-atom%,

TN_{bkgd} = 추작자 주입 전의 전질소함량(%),

NO_3-^{15}N-atom%$_{bkgd}$ = 추작자 주입 전의 NO_3-^{15}N-atom%

동일한 방법으로 NH_4-^{15}N함량 증가율(Excess NH_4-^{15}N)을 계산하였다. 최종적으로 NO_3-^{15}N함량 증가율과 NH_4-^{15}N함량 증가율을 합하여 두 가지 형태에 대한 전체의 ^{15}N함량 증가율(Excess ^{15}N)을 계산했다(Fig. 2-8). 또한 질소 형태별 이용 비율(N Util ratio)을 ^{15}N함량 증가율에 대한 NO_3-^{15}N함량 증가율 또는 NH_4-^{15}N함량 증가율의 비율로 계산

했다. 이는 식물이 흡수한 추적자(^{15}N)의 형태별 비율이 실제로 이용하는 질소의 이용 비율과 동일하다는 가정을 하고 있다.

$$\text{Excess } ^{15}N \ (\mu g\ ^{15}N \cdot g^{-1}\ DW \cdot d^{-1}) = \text{Excess } NO_3\text{-}^{15}N + \text{Excess } NH_4\text{-}^{15}N$$

$$NO_3\text{-N Util ratio } (\%) = 100 \times \text{Excess } NO_3\text{-}^{15}N \ / \ \text{Excess } ^{15}N$$

$$NH_4\text{-N Util ratio } (\%) = 100 \times \text{Excess } NH_4\text{-}^{15}N \ / \ \text{Excess } ^{15}N$$

또한 이 계산은 1회차와 2회차의 적용 기간 동안 식물의 ^{15}N함량 증가율과 질소 형태별 이용 비율이 동일하다는 가정을 하고 있다. 각각 회차가 진행된 시각은 10일의 차이가 있으나, 다음과 같은 이유로 이 가정이 만족된다고 판단했다. 첫째, 각 회차에서 추적자 적용 직전에 토양의 $\delta^{15}N$는 통계적인 차이가 없었다(대응표본 t-검정, p = 0.72). 즉, 1회차에 주입한 ^{15}N의 대부분은 2회차 전에 식물에 흡수되었거나, 유실된 것으로 고려된다. 둘째, 1회차와 2회차에서 정량화된 잎의 $NO_3\text{-}^{15}N$함량 증가율은 모든 종과 군락의 조합에서 서로 유의미한 차이가 없었다(Mann-Whitney test, p = 0.20-1.00). 마찬가지로 $NH_4\text{-}^{15}N$함량 증가율은 1회차와 2회차 사이에서 유의미한 차이가 없었다(Mann-Whitney test, p = 0.25-1.00).

2.2.6. 종간경쟁에 대한 조작실험에서 질소 이용과 생장 특성

종내경쟁에 대한 영향을 배제하고 종간경쟁의 순수한 영향을 살펴보기 위하여, 2018년에 송지호습지에서 이웃 식물에 대한 야외 조작실험을 수행하였다. 4종의 연구 대상종에 대하여 각각 네 가지 수준(이웃 식물이 없는 1개 조건과 다른 3종과 경쟁하는 3개 조건)으로 종간경쟁 처리를 준비했다. 먼저 이웃 식물이 없는 조건은 대상 개체를 중심으로 반경 25 cm의 방형구 안에서 모든 이웃 식물을 제거하여 종간경쟁과 종내경쟁을 모두 배제하였다(Fig. 2-9a). 종간경쟁이 있는 조건은 대상 개체를 중심으로 반경 25 cm 안에서 이웃 식물(대상 개체와 다른 종) 3개

체를 제외하고 모든 식물을 제거하였다. 이때 종간경쟁에 대한 영향을 최대화하기 위하여, 대상 개체와 이웃 식물은 반경 7 cm의 원 안에 배치되도록 하였다(Fig. 2-9b).

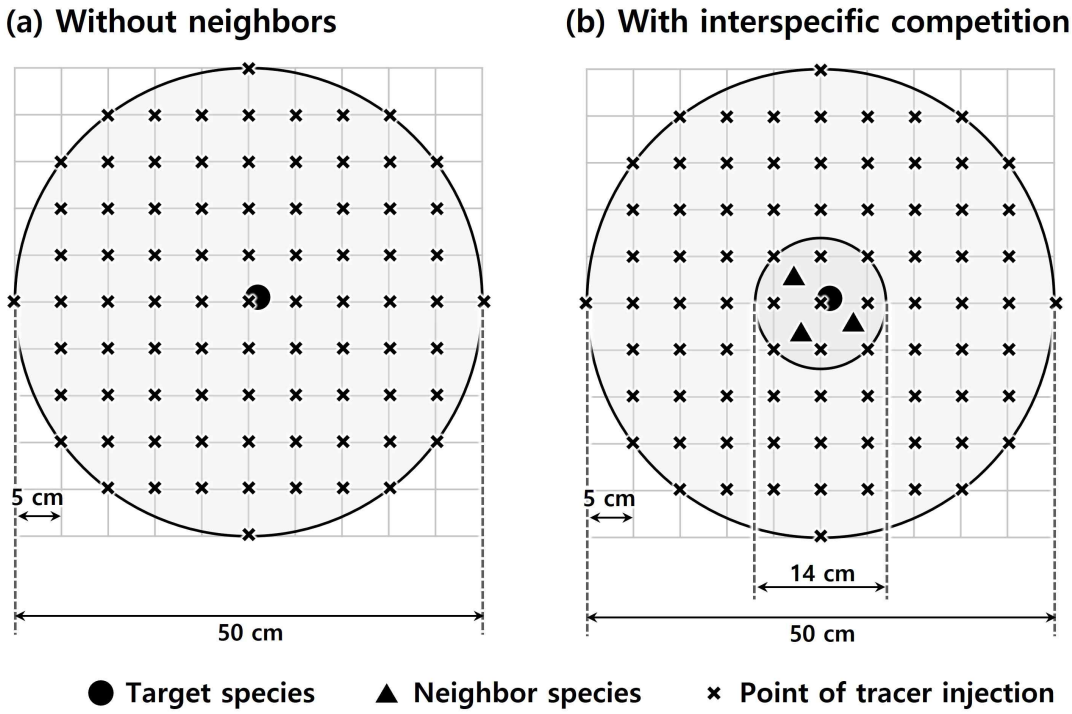

Fig. 2-9. Experimental design of interspecific competition treatments in field experiments.

조작실험의 방형구에 대한 식물 관리는 2017년 6-10월, 2018년 3-5월에 수행되었다. 매월 1회 톱으로 토양을 25 cm의 깊이로 잘라서 방형구 내부와 외부의 식물 지하부를 단절시켰다. 절단한 토양 깊이는 식물의 지하부 깊이를 고려하여 결정했다(Fig. 2-5). 그리고 매월 대상이 아닌 모든 개체의 지상부와 지하부를 솎아내었다. 갈대, 부채붓꽃, 개발나물은 하나의 슈트를, 큰뚝사초는 하나의 사초기둥을 개체의 기준으로 하였다. 대상 개체와 지하부가 연결된 동일 개체인지 판별이 어려운 경우에는 지상부만 지속적으로 잘라내었다. 최종적으로 연구 대상종과 종간경쟁 처리를 조합한 16(4 × 4)개의 조건별로 11-14개의 방형구를 준비

했다. 이 중에서 식물의 생육 상태가 양호한 방형구를 선별하여 추적자 적용과 생물량 정량을 위한 식물체 수확이 이루어졌다.

추적자 적용A가 2018년 6월에 두 차례(13-15일과 23-25일)에 걸쳐 조건별로 5개의 방형구에서 수행되었다. 방형구에 5 cm 간격으로 배치된 총 81개의 격자점에 추적자가 주입되었다(Fig. 2-9). 1회차(13-15일)에 조건별 3개의 방형구에 $K^{15}NO_3$ + NH_4Cl을, 2개의 방형구에 KNO_3 + $^{15}NH_4Cl$을 주입하였다. 2회차(23-25일)에는 각각의 방형구에 1회차와 반대의 질소 형태를 추적자로 주입하였다. 추적자의 주입량과 주입 방법, 식물체 잎의 수확과 ^{15}N함량 증가율, 질소 형태별 이용 비율의 정량은 "2.2.5. 자연적인 경쟁 상태에서 질소 이용 특성"과 동일한 방법으로 진행되었다. 추적자 적용 회차별 토양의 $\delta^{15}N$는 유의미한 차이가 없었다(Wilcoxon signed-rank test, p = 0.30). 또한 NO_3-^{15}N함량 증가율(Mann-Whitney test, p = 0.20-1.00)과 NH_4-^{15}N함량 증가율(Mann-Whitney test, p = 0.40-1.00) 모두 1회차와 2회차 사이에서 유의미한 차이가 없었다.

2018년 6월 21-22일에 잎뿐 아니라 식물체 전체에서 흡수한 질소량을 결정하기 위하여 별도의 추적자 적용("추적자 적용B"라 명함, Fig. 2-10)을 수행하였다. 이를 위하여 추적자 적용A가 이루어지지 않은 방형구 중에서 조건별로 5개의 방형구를 선별했다. 단, 부채붓꽃이 이웃 식물로 있는 개발나물에 대한 조건은 식물의 생육 상태가 양호한 방형구가 불충분하여 4개가 선별되었다. 한 가지 형태의 질소에 ^{15}N를 표지하여 두 차례로 나누어 진행된 추적자 적용A와 다르게, 추적자 적용B는 양쪽 질소 형태 모두에 ^{15}N를 표지하여 한 차례에 걸쳐 진행되었다(Arkoun et al. 2012). 즉, 모든 방형구에 $K^{15}NO_3$ + $^{15}NH_4Cl$을 추적자(각각 1 mmol·L^{-1} 수용액을 모든 격자점에 2 ml씩)로 주입하였다. 이 외에는 추적자 적용A와 동일한 방법으로 수행되었다. 추적자 적용A와 B가 수행된 당시에 지표면 위로의 범람이 없었으며, 날씨는 맑음이었다.

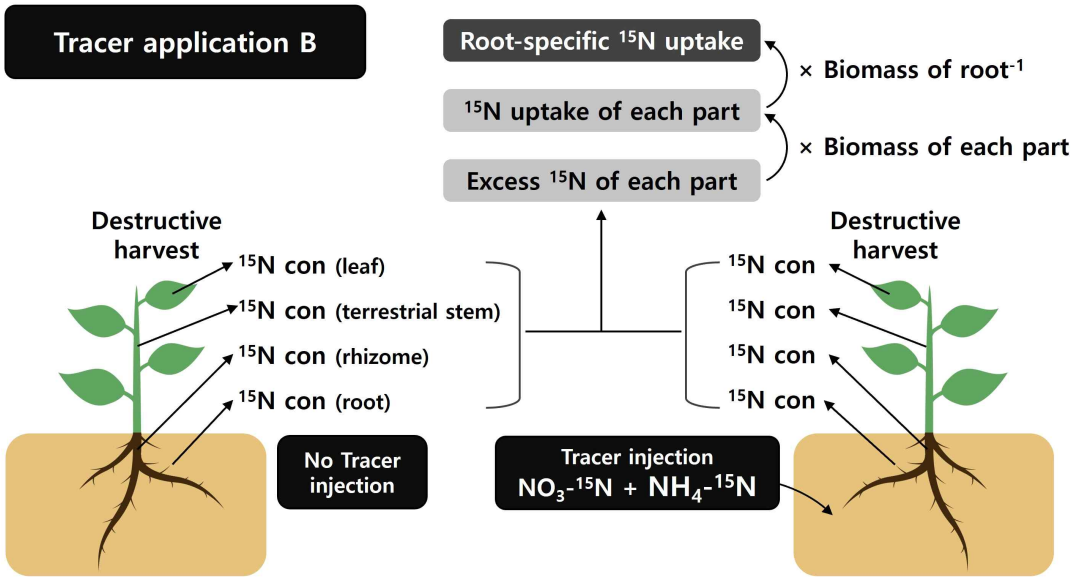

Fig. 2-10. A schematic diagram showing the methods of tracer application B. ^{15}N con = ^{15}N concentration; Excess ^{15}N = excess ^{15}N concentration.

종과 종간경쟁 처리가 조합된 모든 조건별로 추적자 적용A와 B가 모두 진행되지 않은 2개의 방형구(대조구)에서 자연상태의 식물체 ^{15}N함량을 결정하기 위하여, 식물체를 부분별(잎, 지상경, 지하경, 뿌리)로 나누어 수확했다. 또한 추적자 적용B가 진행된 모든 방형구에서 24시간 지난 뒤에 식물체를 부분별로 수확했다. 지상부는 증류수로 세척한 뒤, 아이스박스에 보관하여 실험실로 운반하였다. 지하부는 아이스박스를 이용하여 실험실로 운반하고 수돗물로 흙을 제거하였다. 이후에 0.5 mmol·L^{-1} $CaCl_2$ 수용액에 약 30초 담가서 표면에 흡착된 ^{15}N를 제거한 후(Li et al. 2021), 증류수로 세척하였다. 모든 식물체는 건조 후에 무게를 측정하고 분쇄하였다. 분쇄한 식물체는 농생명과학공동기기원에 의뢰하여, 각각 전질소함량과 δ^{15}N를 정량하였다. 이를 통하여 “2.2.5. 자연적인 경쟁 상태에서 질소 이용 특성”과 동일한 방법으로 잎의 ^{15}N함량 증가율을 계산하였다. 또한 식물체 부분별 ^{15}N 흡수량(^{15}N uptake of each part), 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율(Root-specific ^{15}N uptake rate, SNUR)을 다음과 같이 정량하였다(Qing et al. 2015). 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율은 종별 질소 흡수율을 가장 잘 반영하는 변수로 평가된다(Leffler et al. 2013).

$$^{15}N \text{ uptake of each part } (\mu g\ ^{15}N) = \text{Biomass} \times (TN_{labeled} \times {}^{15}N\text{-atom}\%_{labeled} - TN_{bkgd} \times {}^{15}N\text{-atom}\%_{bkgd}) \times 100$$

Biomass = 식물체의 부분별 건중량(g),

$TN_{labeled}$ = 추작자 주입 후의 전질소함량(%),

$^{15}N\text{-atom}\%_{labeled}$ = 추작자 주입 후의 ^{15}N-atom%,

TN_{bkgd} = 추적자를 주입하지 않은 대조구의 전질소함량(%) 평균,

$^{15}N\text{-atom}\%_{bkgd}$ = 추적자를 주입하지 않은 대조구의 ^{15}N-atom% 평균

$$\text{SNUR } (\mu g\ ^{15}N \cdot g^{-1} \text{ root DW} \cdot d^{-1}) = \Sigma(^{15}N \text{ uptake of each part}) / (\text{Root biomass} \times 1 \text{ day})$$

Root biomass = 뿌리의 건중량(g)

식물의 생장이 거의 종료된 2018년 9월 30일에 추적자 적용A가 수행된 5개의 방형구에서 식물체를 부분별로 나누어 수확하여 실험실로 운반하였다. 수돗물로 흙을 제거한 후에 70℃에서 48시간 이상 건조한 후 무게를 측정하였다. 생물량에 대한 경쟁적 반응(CR-Biomass)과 뿌리/지상부 비율에 대한 경쟁적 반응(CR-R/A)을 다음과 같이 계산하였다(Ashton et al. 2010).

$$\text{CR-Biomass} = \text{Biomass}_{with} / \text{Biomass}_{without}$$

Biomass_{with} = 종간경쟁이 있는 조건에서 건중량,

$\text{Biomass}_{without}$ = 이웃 식물이 없는 조건에서 건중량의 평균

$$\text{CR-R/A} = \text{R/A}_{with} / \text{R/A}_{without}$$

R/A_{with} = 종간경쟁이 있는 조건에서 뿌리/지상부 비율,

$\text{R/A}_{without}$ = 이웃 식물이 없는 조건에서 뿌리/지상부 비율의 평균

2.2.7. 통계 분석

모든 통계적 분석을 수행하기 전에 Shapiro-Wilk test와 Levene test를 통하여 데이터의 정규성과 등분산성을 확인하고, 필요한 경우에는 데이터를 로그 변환[Log(x + 1)식 이용] 또는 제곱급 변환하였다. 갈대 우점군락과 큰뚝사초 우점군락 사이의 종별 피도, 종별 지상부 생물량, 전체 지상부 생물량, 종풍부도 지수, 종다양도 지수, 기능다양도 지수, 환경 변수(상대고도와 토양 환경), 상대광도의 차이를 분석하기 위하여 독립표본 *t*-검정을 수행하였다. 단, 데이터 변환을 통해서 정규성을 만족하지 않은 종별 피도와 생물량(쇠보리, 꼴하늘지기, 고마리), 상대광도(90 cm 이상의 층)의 경우에는 Mann-Whitney test를 통하여 분석하였다. 또한 환경 변수에 대하여 차원을 축소하기 위하여 varimax 회전을 이용한 주성분분석을 수행하였다. 고유값(eigenvalue)이 1 이상인 요인 중에서 변수에 대한 설명력이 높은 2개의 요인을 축으로 하여 산점도를 그리고, 갈대 우점군락과 큰뚝사초 우점군락의 분포를 확인하였다.

종별로 군락(갈대 순군락, 갈대 우점군락, 큰뚝사초 순군락, 큰뚝사초 우점군락)에 따른 질소 형태별 이용 비율과 잎의 ^{15}N함량 증가율의 차이를 확인하기 위하여, 내재설계 분산분석(nested ANOVA)을 수행하였다(주요 요인 = 종, 내재된 요인 = 군락). 마찬가지로, 야외 조작실험에서 종별로 종간경쟁 처리가 질소 형태별 이용 비율, 잎의 ^{15}N함량 증가율, 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율, 생물량에 대한 경쟁적 반응, 뿌리/지상부 비율에 대한 경쟁적 반응에 주는 영향을 분석하기 위하여 내재설계 분산분석이 이용되었다(주요 요인 = 종, 내재된 요인 = 종간경쟁). 조건 사이의 차이는 0.05의 유의확률 수준에서 Duncan post-hoc test를 통해서 확인하였다. 또한 특정 질소 형태에 대한 선호도를 평가하기 위하여, 조건별로 토양의 질소 형태 비율과 식물의 질소 형태별 이용 비율 사이의 차이를 단일표본 *t*-검정을 이용하여 분석하였다(Fig. 2-8). 모든 통계적 분석은 SPSS(version 23.0, Chicago, IL, USA)를 이용하여 수행되었다.

2.3. 결과

2.3.1. 갈대 우점군락과 큰뚝사초 우점군락의 식생 특성

갈대 우점군락에서 갈대의 피도(84.8%)와 지상부 생물량(234.6 g DW·m^{-2})은 큰뚝사초 우점군락에서 큰뚝사초의 피도(87.7%)와 지상부 생물량(237.2 g DW·m^{-2})과 거의 유사했다(피도: p = 0.36, 지상부 생물량: p = 0.88, Fig. 2-11). 즉, 두 군락의 우점종은 유사한 우점 수준과 생장 정도를 보였다. 반면에 송지호습지에서 상대적으로 피도가 낮은 종속종의 생장은 두 군락 사이에서 차이를 보였다. 큰뚝사초 우점군락에서 개발나물, 부채붓꽃, 좁쌀풀의 평균 피도는 갈대 우점군락보다 각각 76.2, 78.4, 109.7%가 더 높았다($p < 0.05$). 또한 큰뚝사초 우점군락에서 개발나물($p < 0.01$), 부채붓꽃($p < 0.05$), 좁쌀풀($p < 0.05$)의 지상부 생물량은 갈대 우점군락보다 각각 120.8, 108.6, 125.4%가 더 높았다. 연구 대상종 외의 우점종(송지호습지에서 피도가 10% 이상인 쇠보리, 꼴하늘지기, 기장대풀, 고마리)의 피도가 종속종과 유사하게 나타난 것은 이 종들의 피도가 낮은 방형구를 의도적으로 선택했기 때문으로 보인다(Table 2-1).

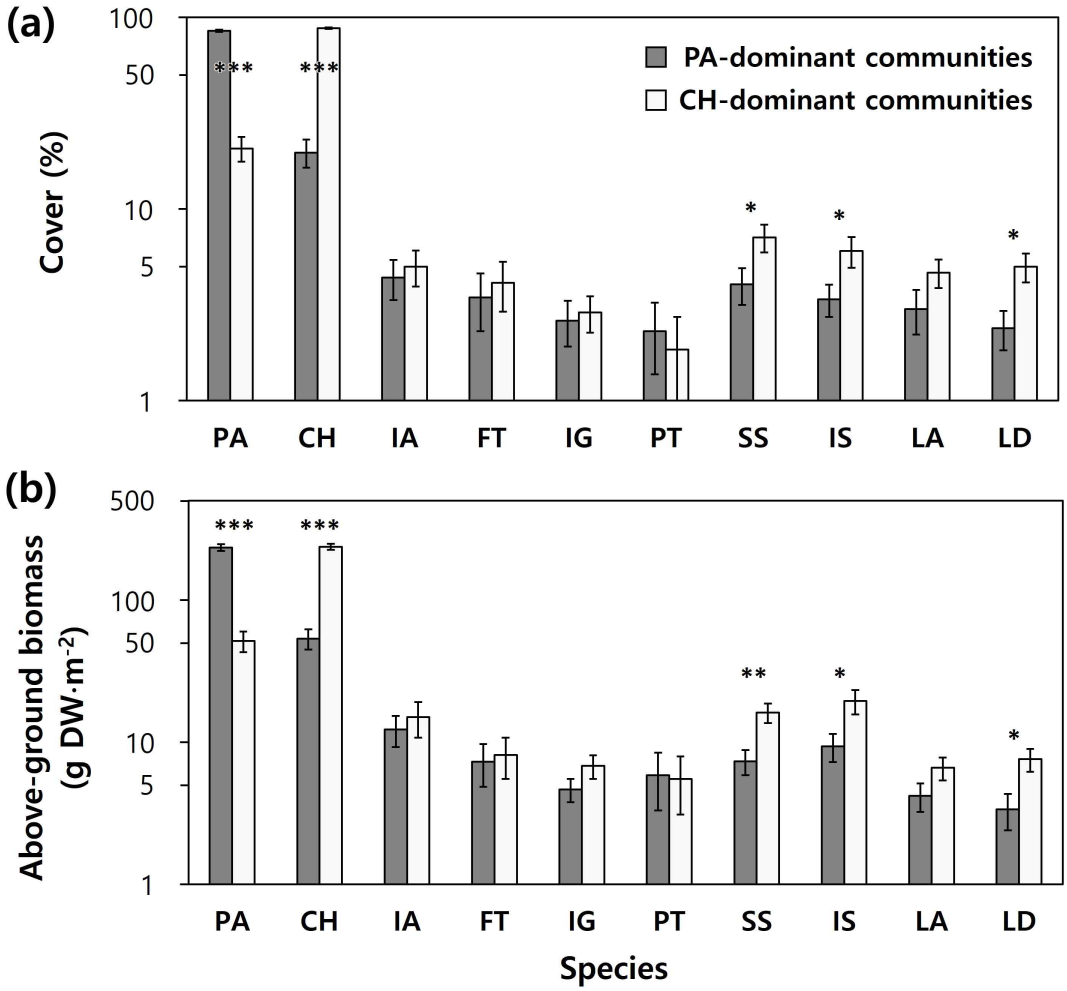

Fig. 2-11. Cover (a) and above-ground biomass (b) of main species in *Phragmites australis*-dominant and *Carex humbertiana*-dominant communities (means ± SE, n = 13). Asterisks indicate significant differences between the two communities according to independent sample t-test ($^{*}p < 0.05$; $^{**}p < 0.01$; $^{***}p < 0.001$). Note that y-axes are on a log scale.
PA = *Phragmites australis* (갈대); CH = *Carex humbertiana* (큰뚝사초);
IA = *Ischaemum aristatum* (쇠보리);
FT = *Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata* (꼴하늘지기);
IG = *Isachne globosa* (기장대풀); PT = *Polygonum thunbergii* (고마리);
SS = *Sium suave* (개발나물); IS = *Iris setosa* (부채붓꽃);
LA = *Lythrum salicaria* (부처꽃); LD = *Lysimachia davurica* (좁쌀풀).

큰뚝사초 우점군락의 종풍부도 지수는 갈대 우점군락보다 유의미한 차이는 아니었으나, 약 8.5%가 높았다(p = 0.33, Fig. 2-12a). 큰뚝사초 우점군락의 종다양도 지수, 기능다양도 지수, 전체 지상부 생물량은 갈대 우점군락보다 각각 약 15.3, 31.8, 13.7%가 유의미하게 높았다(p < 0.05, Fig. 2-12b~d).

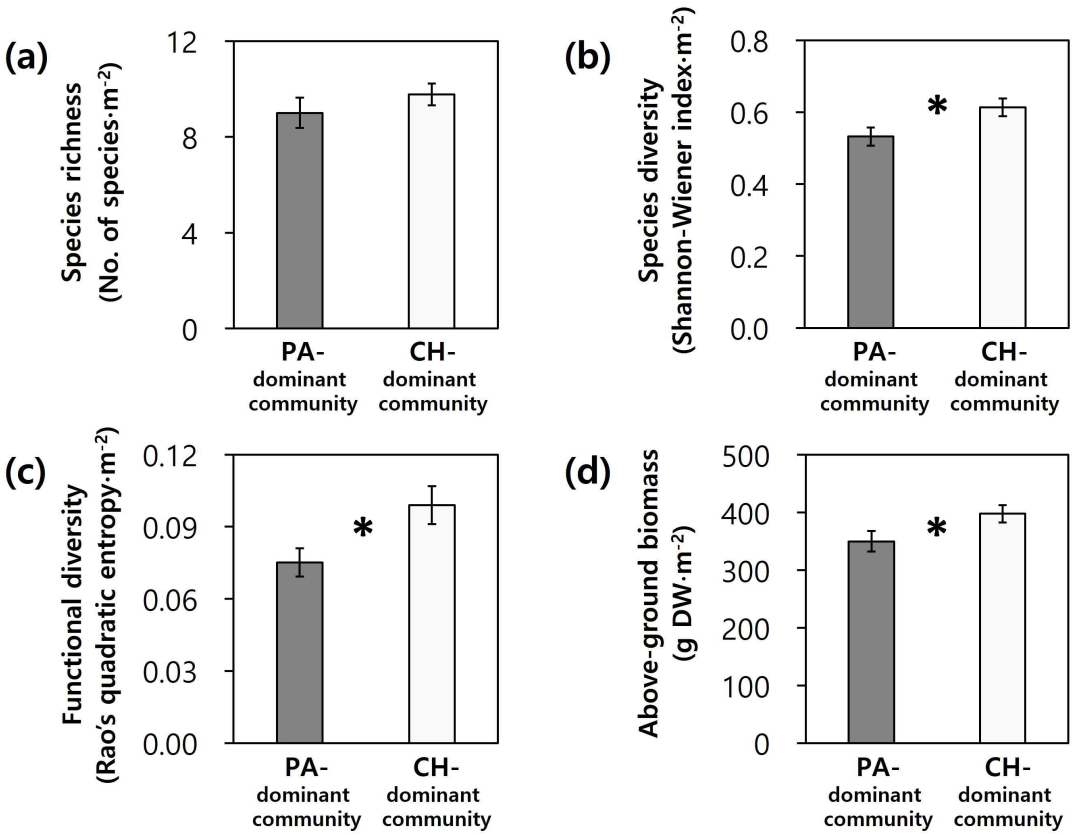

Fig. 2-12. Species richness (a), species diversity (b), functional diversity (c), and above-ground biomass of total species (d) of *Phragmites australis* (PA)-dominant and *Carex humbertiana* (CH)-dominant communities (means ± SE, n = 13). Asterisks indicate significant differences between the two communities according to independent sample t-test (p < 0.05).
Phragmites australis (갈대); *Carex humbertiana* (큰뚝사초).

2.3.2. 갈대 우점군락과 큰뚝사초 우점군락의 환경 요인 특성

송지호습지 토양의 NO_3-N, NH_4-N, PO_4-P함량 평균은 각각 0.95, 2.02, 1.69 mg·kg^{-1}이었다(Table 2-3). 15개의 환경 변수(상대고도와 토양 환경)를 주성분분석으로 차원 축소한 결과, 고유값이 1 이상인 3개의 주성분(누적 설명력 = 74.6%)이 추출되었다(Table 2-4). 주성분1에서 K^+, 유기물함량, 수분함량, Na^+, 상대고도, 전기전도도, Mg^{2+}, PO_4-P, pH, 주성분2에서 점토함량, NH_4-N, NO_3-N, 모래함량, 수분함량, 주성분3에서 미사함량, 모래함량, Na^+이 ±0.5 이상의 요인적재값(factor loading values)을 보였으며, 각각의 주성분과 상관이 높았다. 설명력이 큰 2개의 주성분을 축으로 산점도를 나타내었을 때, 갈대 우점군락과 큰뚝사초 우점군락의 분포는 서로 중첩되었다(Fig. 2-13). 또한 각각의 환경 변수에 대하여 두 군락의 차이를 분석한 결과, 모든 변수는 군락 간에 유의미한 차이를 보이지 않았다(p = 0.44-0.92, Table 2-3).

Table 2-3. Comparisons in environmental variables between two communities in the Songji lagoon wetland according to independent sample *t*-test.

Variables	Means ± SD (n = 13)		t-value
	PA-DC	CH-DC	
Relative altitude (cm)	4.3 ± 3.1	4.2 ± 3.1	-0.13^{ns}
Soil			
Water content (%)	20.98 ± 5.40	20.38 ± 5.74	-0.28^{ns}
Organic matter content (%)	1.46 ± 0.81	1.37 ± 0.85	-0.29^{ns}
pH	6.80 ± 0.41	6.78 ± 0.22	-0.17^{ns}
Conductivity ($\mu S \cdot cm^{-1}$)	673.8 ± 211.3	613.6 ± 178.6	-0.78^{ns}
NO_3-N ($mg \cdot kg^{-1}$)	0.97 ± 0.25	0.93 ± 0.17	-0.49^{ns}
NH_4-N ($mg \cdot kg^{-1}$)	2.04 ± 0.52	2.00 ± 0.47	-0.21^{ns}
PO_4-P ($mg \cdot kg^{-1}$)	1.72 ± 0.57	1.66 ± 0.58	-0.27^{ns}
K^+ ($mg \cdot kg^{-1}$)	47.8 ± 14.8	46.3 ± 15.1	-0.24^{ns}
Ca^{2+} ($mg \cdot kg^{-1}$)	92.8 ± 29.5	90.4 ± 30.0	-0.21^{ns}
Na^+ ($mg \cdot kg^{-1}$)	537.5 ± 128.4	520.4 ± 159.3	-0.30^{ns}
Mg^{2+} ($mg \cdot kg^{-1}$)	94.3 ± 32.3	87.0 ± 27.2	-0.62^{ns}
Soil texture	Sand	Sand	
Sand (%)	95.04 ± 2.03	94.96 ± 2.06	-0.10^{ns}
Silt (%)	3.07 ± 1.27	3.24 ± 1.48	0.31^{ns}
Clay (%)	1.48 ± 1.89	1.80 ± 1.34	-0.16^{ns}

ns = not significant at p = 0.05.
PA-DC = *Phragmites australis* (갈대)-dominant community
CH-DC = *Carex humbertiana* (큰뚝사초)-dominant community

Table 2-4. Correlations between environmental variables and principal component scores in the Songji lagoon wetland. The components were rotated using the varimax method.

Variables	Factor loading values		
	PC1	PC2	PC3
K^+ (mg·kg^{-1})	0.835	0.003	0.211
Organic matter content (%)	-0.832	0.438	-0.168
Water content (%)	-0.799	0.516	0.043
Na^+ (mg·kg^{-1})	0.793	-0.131	0.500
Relative altitude (cm)	0.764	-0.297	-0.221
Conductivity (μS·cm^{-1})	0.734	-0.323	0.484
Mg^{2+} (mg·kg^{-1})	0.719	0.007	0.321
PO_4-P (mg·kg^{-1})	-0.683	0.479	-0.113
pH	0.585	-0.344	0.042
Ca^{2+} (mg·kg^{-1})	-0.485	0.206	-0.052
Clay (%)	-0.154	0.851	0.025
NH_4-N (mg·kg^{-1})	-0.408	0.789	-0.327
NO_3-N (mg·kg^{-1})	-0.224	0.757	-0.242
Sand (%)	0.176	-0.742	0.574
Silt (%)	-0.104	0.229	-0.875
Eigenvalue	5.621	3.581	1.990
% variation explained	37.476	23.874	13.264
Cumulative % variation explained	37.476	61.350	74.614

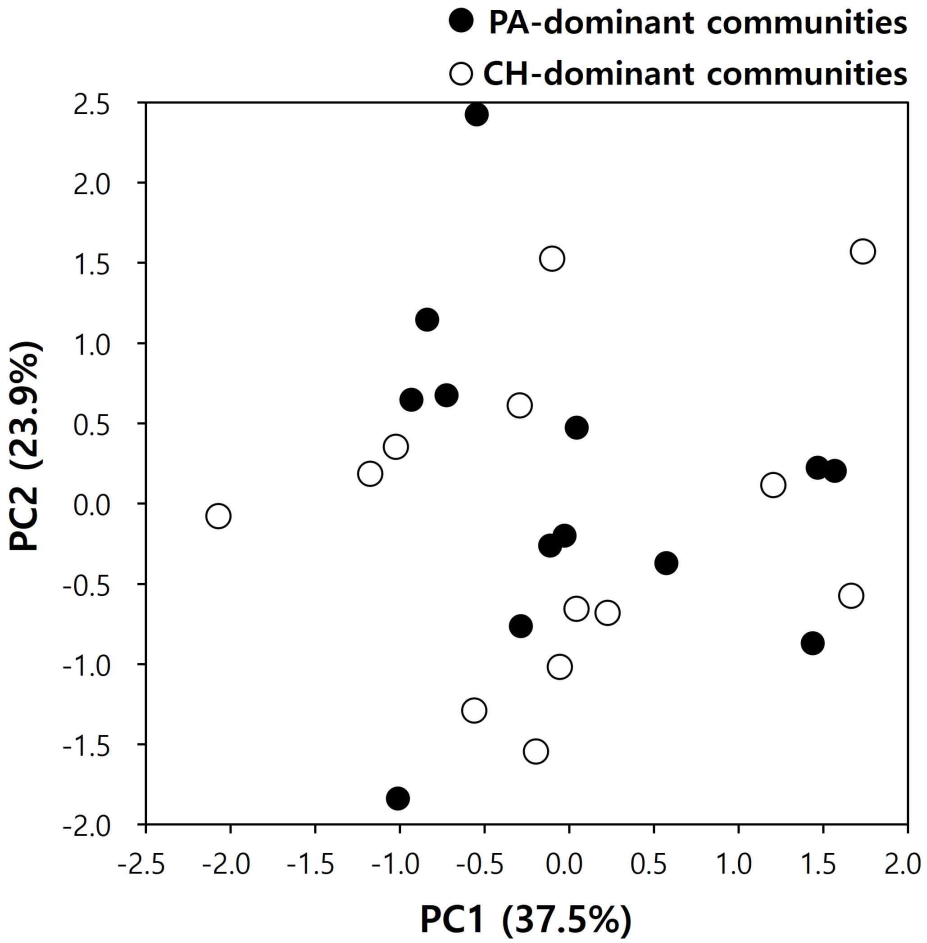

Fig. 2-13. A scatter plot of the first two principal component scores from the principal component analysis (PCA) with varimax rotation based on the relative altitude and soil environmental characteristics of *Phragmites australis* (PA)-dominant and *Carex humbertiana* (CH)-dominant communities.
Phragmites australis (갈대); *Carex humbertiana* (큰뚝사초).

높이 60 cm 이하의 층에서 큰뚝사초 우점군락의 상대광도는 갈대 우점군락보다 낮은 경향을 보였다(Fig. 2-14). 40 cm 이하의 층에서 두 군락 간의 상대광도는 유의미한 차이가 있었으며(p < 0.05-0.001), 큰뚝사초 우점군락이 받는 평균 광량은 갈대 우점군락의 약 62%에 해당했다. 반대로 60 cm 이상의 층에서는 갈대 우점군락의 상대광도가 큰뚝사초 우점군락보다 낮은 경향을 보였다. 100 cm 이상의 층에서는 두 군락 간에 상대광도의 유의미한 차이가 없었다.

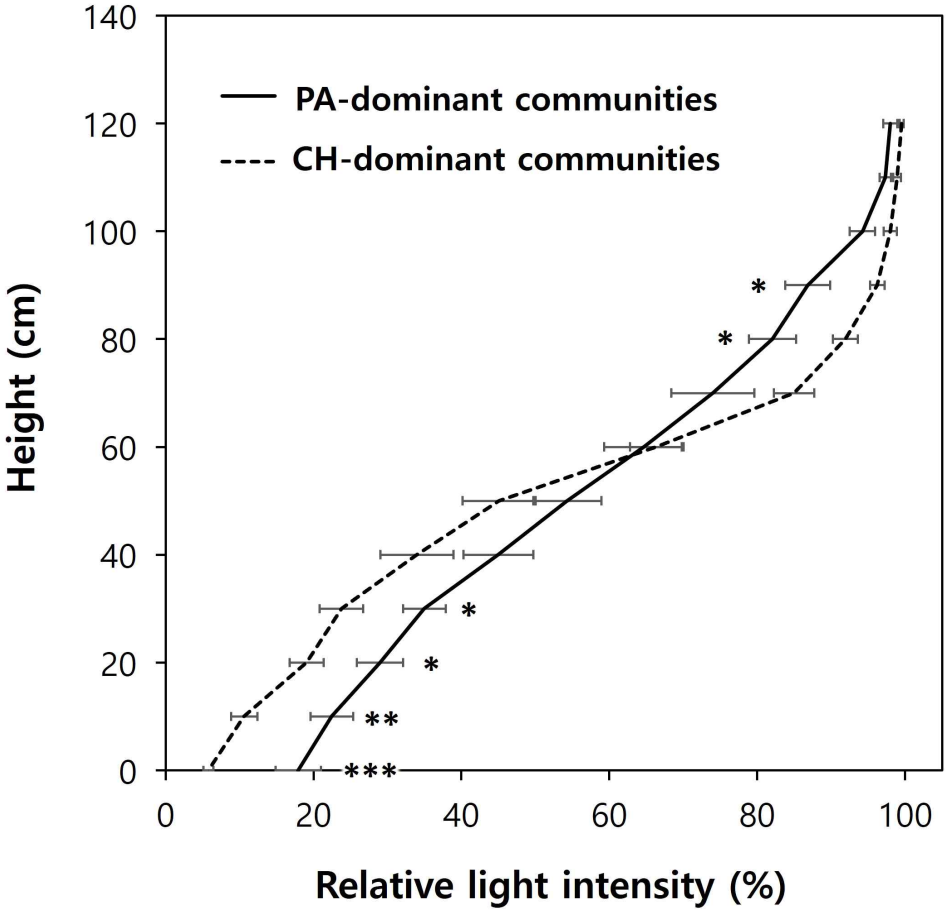

Fig. 2-14. Changes in relative light intensity according to height in *Phragmites australis* (PA)-dominant and *Carex humbertiana* (CH)-dominant communities (means ± SE, n = 13). Asterisks indicate significant differences between the two communities according to independent sample t-test (80 cm or less) or Mann-Whitney test (90 cm) for normally or non-normally distributed data, respectively ($^{*}p$ < 0.05; $^{**}p$ < 0.01; $^{***}p$ < 0.001).
Phragmites australis (갈대); *Carex humbertiana* (큰뚝사초).

2.3.3. 자연적인 경쟁 상태에서 질소 이용 특성

종속종인 부채붓꽃과 개발나물은 우점종인 갈대와 큰뚝사초보다 NO_3-N의 이용 비율이 더 높은 것으로 나타났다($p < 0.05$, Fig. 2-15a). 모든 종에서 내재된 요인인 군락 간에 NO_3-N 이용 비율에 유의미한 차이가 없었다(p = 0.82-0.98, Table 2-5). 단, 큰뚝사초는 다른 종에 비하여 큰 변이를 보였으며, 이는 질소의 형태별 이용 비율에 대한 종내 변이가 상대적으로 높다는 것을 의미한다. 갈대($p < 0.05$), 부채붓꽃($p < 0.001$), 개발나물($p <0.01$)의 질소 형태별 이용 비율은 토양의 질소 형태 비율과 유의미한 차이를 보였다. 갈대, 부채붓꽃, 개발나물의 NO_3-N 이용 비율 평균은 각각 50.9, 75.1, 73.8%로 토양의 NO_3-N 비율 평균인 32.0%보다 높았다. 이는 이 종들이 상대적으로 NH_4-N보다 NO_3-N를 선호하는 것을 의미한다. 반면에, 큰뚝사초의 질소 형태별 이용 비율은 토양의 비율과 차이를 보이지 않았다.

Table 2-5. Results from nested ANOVA with community nested within species on nitrogen uptake of plants.

Source	*df*	*F*-value	
		N Util ratio	Excess ^{15}N
Species	3	3.14 *	8.91 ***
Community within PA	2	0.04 ns	0.13 ns
Community within CH	2	0.09 ns	0.06 ns
Community within IS	1	0.00 ns	4.36 *
Community within SS	1	0.05 ns	2.78 ns

N Util ratio = utilization ratio of different nitrogen forms;
Excess ^{15}N = excess ^{15}N concentration in leaves;
PA = *Phragmites australis* (갈대); CH = *Carex humbertiana* (큰뚝사초);
IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물);
ns = not significant at p = 0.05; $^{*}p < 0.05$; $^{***}p < 0.001$.

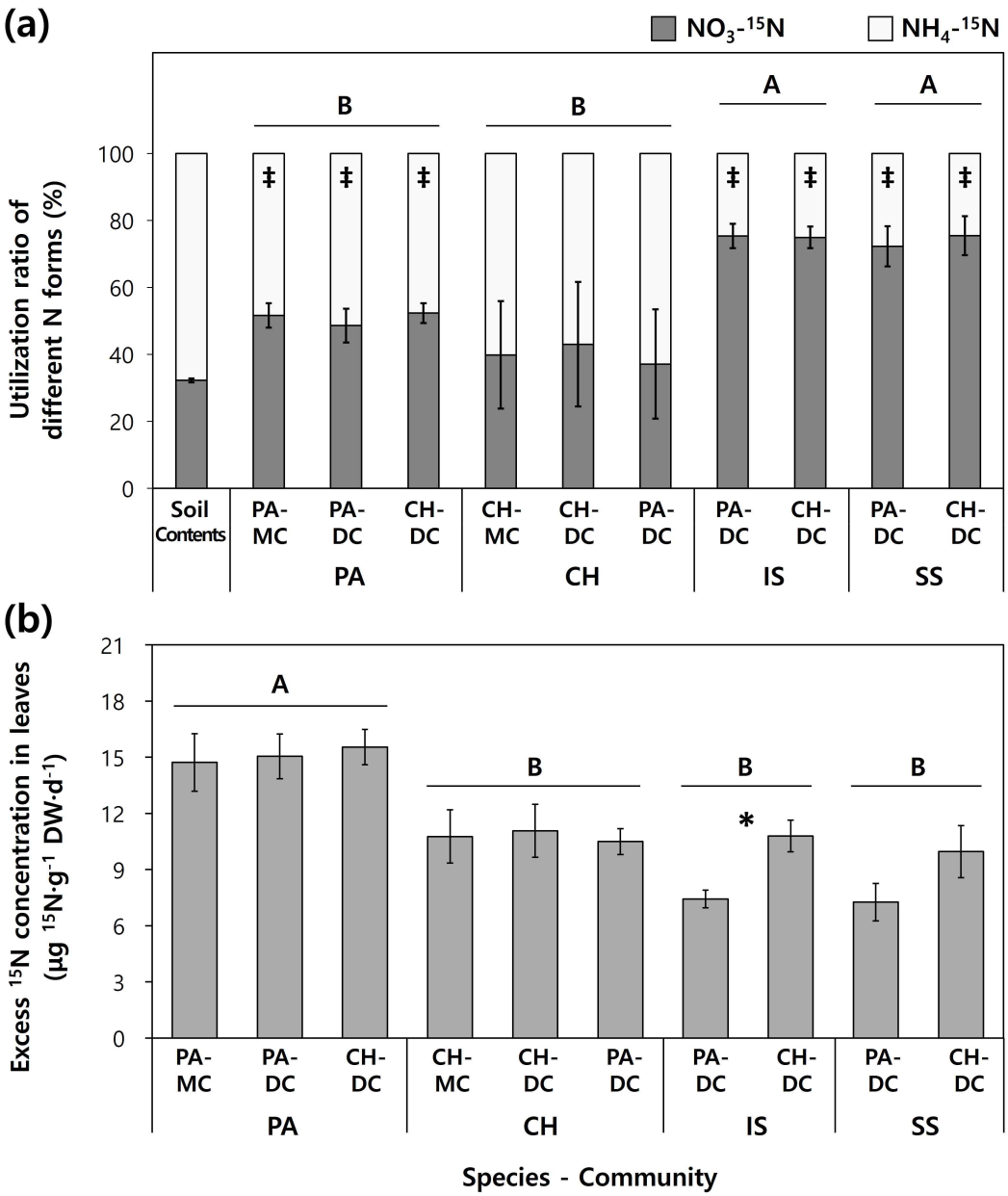

Fig. 2-15. Utilization ratio of different nitrogen forms (a) and excess ^{15}N concentration in leaves (b) of two dominant species and two subordinate species in different communities (means ± SE, n = 5). Different capital letters indicate significant differences between species. Asterisks indicate significant differences between communities within the same species. Significant differences were assessed according to Duncan post-hoc test ($p < 0.05$). Double crosses indicate significant differences in nitrogen forms ratio between plant uptake and soil content according to one sample t-test ($p < 0.05$).
PA = *Phragmites australis* (갈대); CH = *Carex humbertiana* (큰뚝사초);
IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물);
-MC = -mono-species community; -DC = -dominant community.

갈대의 잎의 ^{15}N함량 증가율은 다른 종과 유의미한 차이를 보였으며($p < 0.05$), 큰뚝사초, 부채붓꽃, 개발나물보다 각각 40%, 66%, 75%가 높았다(Fig. 2-15b). 큰뚝사초, 부채붓꽃, 개발나물 사이에는 잎의 ^{15}N 함량 증가율이 유의미한 차이를 보이지 않았다. 우점종인 갈대($p = 0.88$)와 큰뚝사초($p = 0.94$)는 종 안에서 내재된 요인인 군락 간에 잎의 ^{15}N 함량 증가율에 차이를 보이지 않았다(Table 2-5). 반면에 종속종인 부채붓꽃의 잎의 ^{15}N함량 증가율은 갈대 우점군락에서 큰뚝사초 우점군락보다 약 31%가 유의미하게 낮았다($p < 0.05$). 다른 종속종인 개발나물의 잎의 ^{15}N함량 증가율은 유의미한 차이는 아니었으나, 갈대 우점군락에서 큰뚝사초 우점군락보다 약 27%가 낮았다($p = 0.10$).

2.3.4. 종간경쟁에 대한 조작실험에서 질소 이용과 생장 특성

조작실험의 모든 조건에서 주입한 추적자에 대한 평균 회수율(식물체 전체의 ^{15}N 흡수량/주입한 ^{15}N량)은 7.1 ± 3.3%이었다. 종속종인 부채붓꽃과 개발나물의 NO_3-N 이용 비율은 우점종인 갈대와 큰뚝사초보다 높았다($p < 0.05$, Fig. 2-16a). 갈대($p = 0.95$), 부채붓꽃($p = 0.98$), 개발나물($p = 0.94$)은 종 안에서 내재된 종간경쟁 조건 간에 질소 형태별 이용 비율의 차이가 없었다(Table 2-6). 반면에, 큰뚝사초는 종간경쟁에 따라 질소 형태별 이용 비율에 차이가 있었으며, 종간경쟁이 있는 조건에서는 이웃 식물이 없는 조건보다 NO_3-N 이용 비율이 감소하는 것으로 나타났다($p < 0.05$). 이는 큰뚝사초가 종간경쟁에 의하여 질소 형태에 대한 이용 가소성이 높다는 것을 의미한다. 갈대, 부채붓꽃, 개발나물은 종간경쟁 처리와 관계없이 토양의 NO_3-N 비율보다 높은 NO_3-N 이용 비율을 보였으며, 상대적으로 NO_3-N를 선호하는 것으로 나타났다($p < 0.05$-0.01). 큰뚝사초 역시 이웃 식물이 없을 때는 상대적으로 NO_3-N를 선호했다($p < 0.01$). 그러나 종간경쟁에 있는 조건에서 큰뚝사초는 토양의 질소 형태 비율과 유사한 비율로 질소를 이용하여 특정 형태에 대한 선호도가 나타나지 않았다.

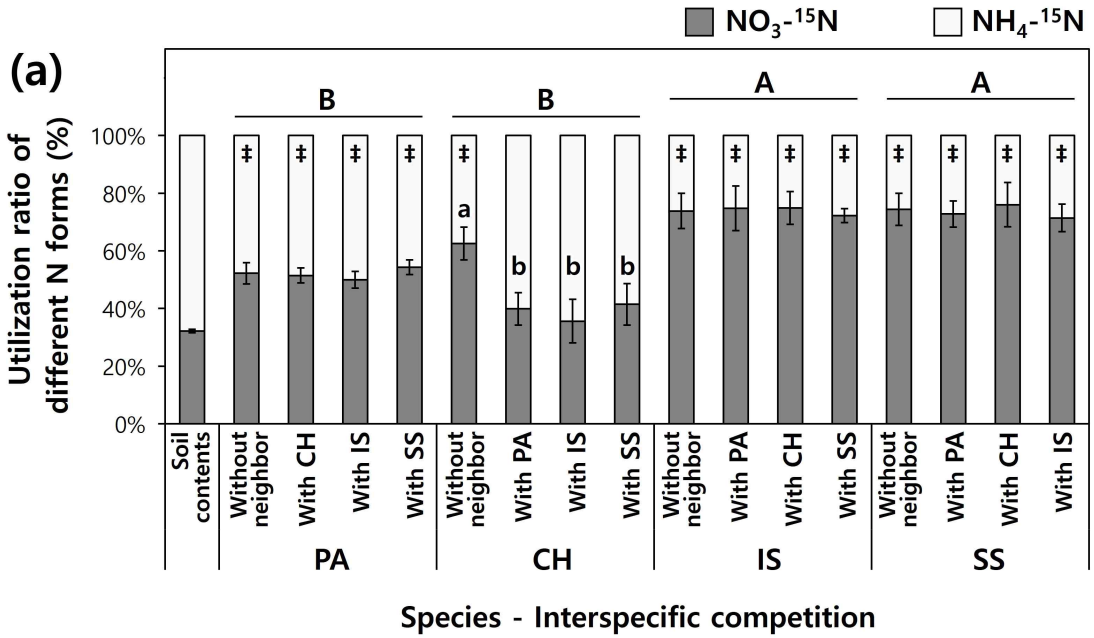

Fig. 2-16. Effect of interspecific competition on utilization ratio of different nitrogen forms (a), excess ^{15}N concentration in leaves (b), root-specific ^{15}N uptake rate (c) of two dominant species and two subordinate species [means ± SE, n = 5 for (a), n = 10 or 9 (SS × With IS) for (b), n = 5 or 4 (SS × With IS) for (c)]. Different capital letters indicate significant differences between species. Different lowercase letters indicate significant differences between interspecific competition treatments within the same species. Significant differences were assessed according to Duncan post-hoc test ($p < 0.05$). Double crosses indicate significant differences in nitrogen forms ratio between plant uptake and soil content according to one sample t-test ($p < 0.05$).
PA = *Phragmites australis* (갈대); CH = *Carex humbertiana* (큰뚝사초);
IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물).

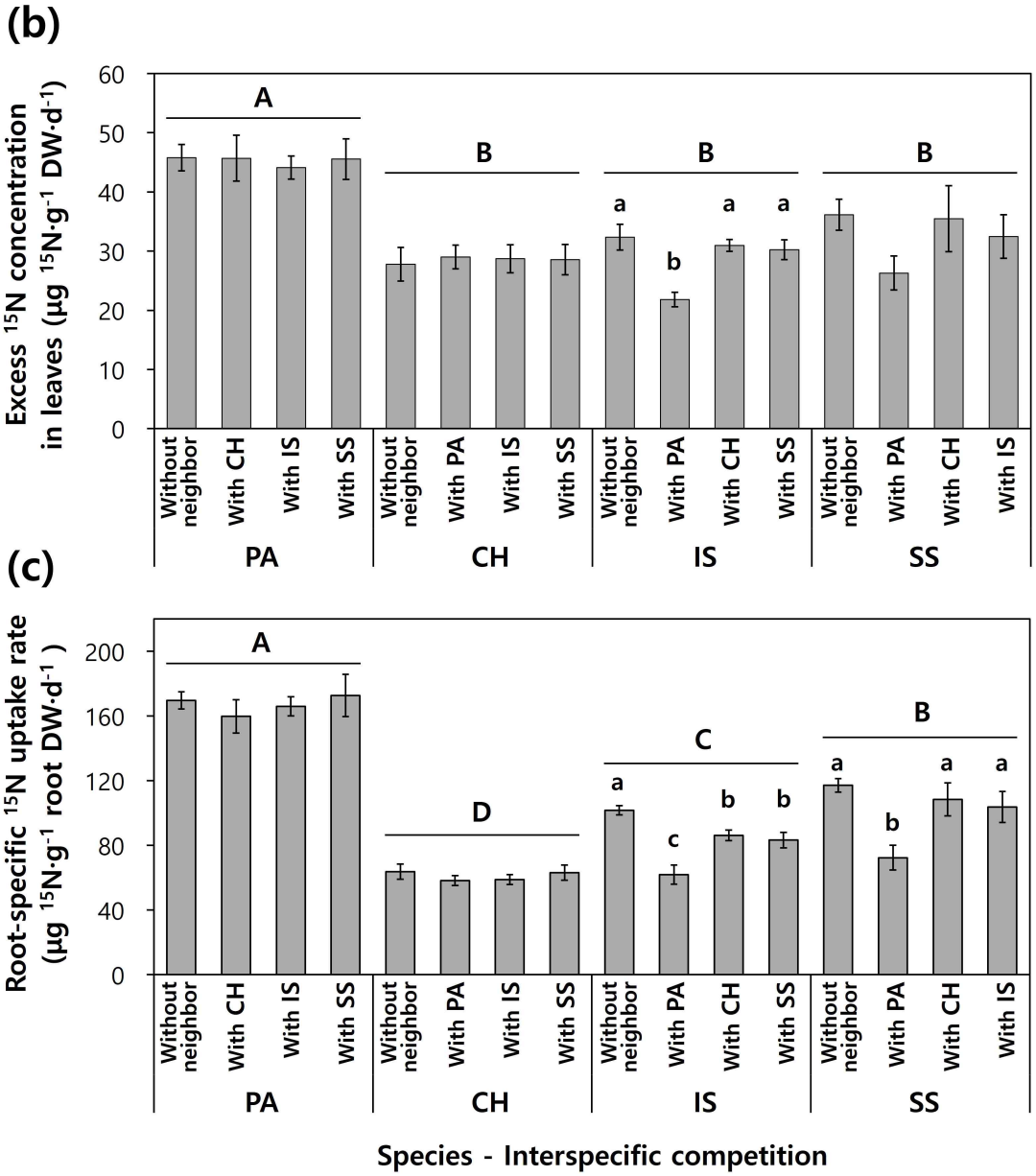

Fig. 2-16. (continued)
PA = *Phragmites australis* (갈대); CH = *Carex humbertiana* (큰뚝사초); IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물).

Table 2-6. Results from nested ANOVA with interspecific competition (Inter C) treatments nested within species on nitrogen uptake and growth of plants.

Source	*df*	*F*-value				
		N Util ratio	Excess ^{15}N	SNUR	CR-Biomass	CR-R/A
Species	3	8.58 ***	7.30 ***	50.08 ***	3.79 *	3.06 *
Inter C within PA	2	0.11 ns	0.08 ns	0.68 ns	0.10 ns	0.30 ns
Inter C within CH	2	4.79 **	0.03 ns	0.18 ns	0.54 ns	0.26 ns
Inter C within IS	1	0.06 ns	2.84 *	5.90 **	12.29 ***	3.34 *
Inter C within SS	1	0.13 ns	2.53 ns	8.37 ***	9.43 ***	0.67 ns

N Utili ratio = utilization ratio of different nitrogen forms;
Excess ^{15}N = excess ^{15}N concentration in leaves;
SNUR = root-specific ^{15}N uptake rate;
CR-Biomass = competitive response based on biomass;
CR-R/A = competitive response based on root/above-ground biomass ratio;
PA = *Phragmites australis* (갈대); CH = *Carex humbertiana* (큰뚝사초);
IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물);
ns = not significant at p = 0.05; $^{*}p < 0.05$; $^{**}p < 0.01$; $^{***}p < 0.001$.

갈대의 잎의 ^{15}N함량 증가율과 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율은 큰뚝사초, 부채붓꽃, 개발나물보다 유의미하게 높았다($p < 0.05$, Fig. 2-16b & c). 갈대를 제외하고, 잎의 ^{15}N함량 증가율은 큰뚝사초, 부채붓꽃, 개발나물 간에 차이가 없었으나, 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율은 개발나물, 부채붓꽃, 큰뚝사초의 순으로 높았다($p < 0.05$). 우점종인 갈대와 큰뚝사초는 종 안에서 내재된 요인인 종간경쟁 간에 두 변수의 차이를 보이지 않았다 (Table 2-6). 반면에, 종속종인 부채붓꽃의 경우에는 두 변수가 갈대와 경쟁하는 조건에서 다른 종간경쟁 조건(이웃 식물이 없거나 큰뚝사초 또는 개발나물과 경쟁하는 조건)보다 낮았다($p < 0.05$). 개발나물 역시 부채붓꽃과 유사한 경향을 보였으나, 유의미한 차이는 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율에서만 나타났다($p < 0.05$).

이웃 식물이 없는 조건에서 개체별 생물량이 높은 종은 순서대로, 큰뚝사초(22.1 ± 4.4 g), 갈대(20.2 ± 6.7 g), 개발나물(18.0 ± 3.7 g), 부채붓꽃(16.1 ± 3.3 g)이었다. 이웃 식물이 없는 조건에서 뿌리/지상부 비율이 높은 종은 순서대로, 갈대(0.57 ± 0.10), 부채붓꽃(0.45 ± 0.15), 개발나물(0.43 ± 0.11), 큰뚝사초(0.43 ± 0.15)이었다.

생물량에 대한 경쟁적 반응의 평균은 모든 종과 종간경쟁 처리의 조합에서 1 미만이었다(Fig. 2-17a). 또한 종속종인 부채붓꽃(0.66)과 개발나물(0.70)의 생물량에 대한 경쟁적 반응은 우점종인 갈대(0.94)와 큰뚝사초(0.92)보다 유의미하게 낮았다($p < 0.05$). 이는 이웃 식물과의 종간경쟁이 모든 종의 생물량을 감소시켰으며, 그 영향의 정도는 우점종보다 종속종에서 더 높았다는 것을 의미한다. 종 안에서 내재된 요인인 종간경쟁(이웃 식물의 종)은 우점종인 갈대($p = 0.91$)와 큰뚝사초($p = 0.59$)의 생물량에 대한 경쟁적 반응에 영향을 주지 않았으나, 종속종인 부채붓꽃과 개발나물에는 영향을 주었다($p < 0.001$, Table 2-6). 이웃 식물 중에서 갈대가 다른 종에 비하여 부채붓꽃과 개발나물의 생물량을 큰 폭으로 감소시키는 것으로 나타났다($p < 0.05$).

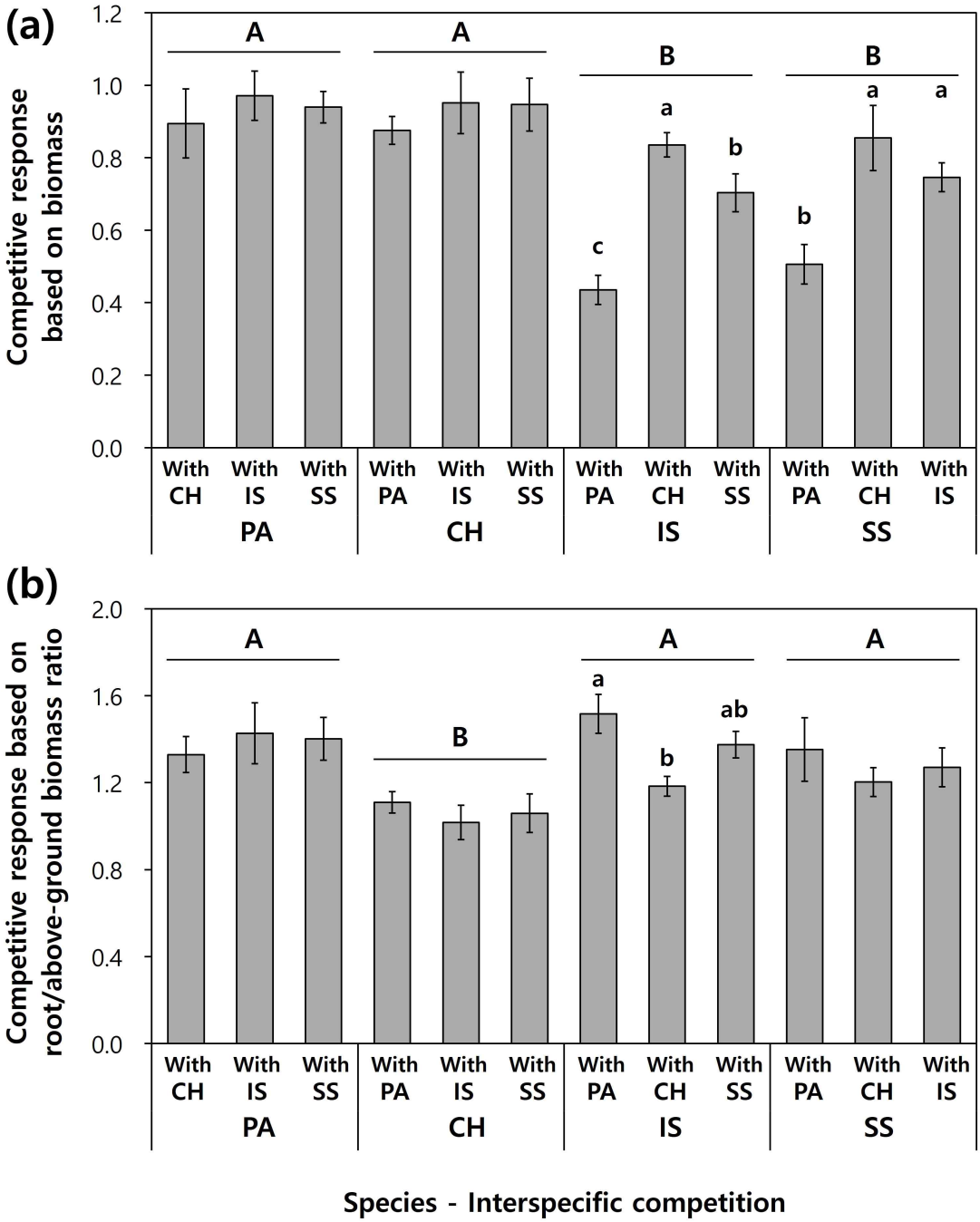

Fig. 2-17. Competitive response based on biomass (a) and root/above-ground biomass ratio (b) of two dominant species and two subordinate species under different neighbor species (means ± SE, n = 5). Different capital letters indicate significant differences between species. Different lowercase letters indicate significant differences between interspecific competition treatments within the same species. Significant differences were assessed according to Duncan post-hoc test ($p < 0.05$).
PA = *Phragmites australis* (갈대); CH = *Carex humbertiana* (큰뚝사초);
IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물).

갈대(1.39 ± 0.23), 부채붓꽃(1.36 ± 0.20), 개발나물(1.28 ± 0.23)의 뿌리/지상부 비율에 대한 경쟁적 반응은 큰뚝사초(1.06 ± 0.16)보다 높았으며($p < 0.05$), 1 이상의 수치를 보였다(Fig. 2-17b). 이는 갈대, 부채붓꽃, 개발나물은 종간경쟁에 의하여 뿌리의 비율이 증가했음을 의미한다. 반면에, 큰뚝사초의 뿌리/지상부 비율에 대한 경쟁적 반응은 상대적으로 1과 유사한 수치를 보였으며, 종간경쟁에 의한 영향이 나타나지 않았다. 종 안에서 내재된 요인인 종간경쟁(이웃 식물의 종)은 갈대(p = 0.74), 큰뚝사초(p = 0.78), 개발나물(p = 0.52)의 뿌리/지상부 비율에 대한 경쟁적 반응에 영향을 주지 않았다(Table 2-6). 반면에, 부채붓꽃은 종간경쟁에 따라 뿌리/지상부 비율에 대한 경쟁적 반응에 차이가 있었으며, 큰뚝사초와 경쟁하는 조건보다 갈대와 경쟁하는 조건에서 뿌리의 비율이 더 많이 증가하였다($p < 0.05$).

2.4. 논의

2.4.1. 송지호습지의 환경 요인

몇몇 토양 환경과 식물 생육 특성은 송지호습지가 다른 습지보다 토양 양분의 수준이 낮은 빈영양의 환경임을 나타낸다. 이는 송지호습지에서 생태적 지위 분할이 종다양성을 결정하는 중요한 요인으로 작용할 수 있음을 나타낸다(Ashton et al. 2010). 첫째, 송지호습지 토양의 총 무기질소함량은 2.97 ± 0.67 $mg \cdot kg^{-1}$으로 대한민국의 다른 유형의 습지인 염습지의 41.9-56.1%(홍문기 2015, Nam et al. 2018), 배후습지의 23.6%(Jeon et al. 2013), 하도습지의 4.9-9.9%(Kim et al. 2012, Park et al. 2018), 산지습지의 9.9-39.2%(Yoon et al. 2011, 박지현과 김재근 2012, Park et al. 2013, Choi et al. 2021), 연못의 4.7%(Choi et al. 2022)에 해당하여 매우 낮았다. 또한 송지호습지 토양의 총 무기질소함량은 국외에서 질소에 대한 생태적 지위 분할의 증거가 나타난 연구장소의 12.8-61.6%에 해당했다(Kahmen et al. 2006, Ashton et al. 2010, Gao et al. 2014, Jia et al. 2020). 둘째, 송지호습지 토양의 유기물함량은 1.42 ± 0.82%로 대한민국에서 다른 유형 내륙습지의 15.8-44.7% 수준이었다

(Yoon et al. 2011, Jeon et al. 2013, Park et al. 2018, Choi et al. 2022). 유기물함량은 토양의 생산성을 나타내는 지표 중 하나이며, 낮은 유기물 함량은 식물의 생장을 제한할 수 있다(Bauer & Black 1994). 셋째, 송지호습지 토양은 모래함량이 95 ± 2.0%, 점토함량이 1.84 ± 1.38%로 사토에 해당했다. 이는 다른 유형의 습지보다 모래 비율이 2배 이상 높은 수치이다(Park et al. 2013, Choi et al. 2022). 이는 송지호습지가 사구에 형성되었기 때문으로 보인다(김영철 등 2016). 모래함량이 높고 점토함량이 낮은 토양은 일반적으로 낮은 양분의 보유능력을 가진다(Villa et al. 2021). 넷째, 연구 대상종 중 하나인 갈대의 낮은 생장 수준은 송지호습지의 양분 수준이 낮음을 간접적으로 나타낸다. 갈대는 전세계에 빈영양과 부영양의 다양한 환경에 분포하며(홍문기 2015), 질소에 의하여 생장 수준이 제한되는 것으로 보고되었다(Lem et al. 2008). 송지호습지에서 9월 말에 갈대의 평균 초고는 151 cm, 갈대 순군락의 평균 지상부 생물량은 354 $g \cdot m^{-2}$로 대한민국의 다른 습지에서 알려진 수치의 62.4-99.3%, 10.6-41.07%에 불과했다(Kim et al. 1986, 홍문기 2015, Hong et al. 2021).

이 외에 식물의 생장에 큰 영향을 줄 수 있는 환경 요인은 나타나지 않았다. 송지호습지는 석호 주변에 있어 해수의 영향을 받을 수 있으며, 이에 따른 높은 토양 염도는 식물의 생장을 제한하는 주요 요인이다(Shrivastava & Kumar 2015, 홍문기 2015). 송지호습지의 토양 염도는 1.29 ± 0.22‰이었으며, 이는 땅콩, 수수, 옥수수 등의 내염성 작물을 재배할 수 있는 수준인 2.00‰보다 낮았으며(국립식량과학원 2013), 대부분의 작물을 재배할 수 있는 1.28‰과 유사한 수준이었다(국립농업과학원 2016). 또한 송지호습지의 염도 수준은 다양한 염도 범위에 서식하지만 높은 염도에 의해 생장이 크게 제한되는 것으로 알려진 갈대에 관한 다른 연구 결과와 비교하는 것으로 추정할 수 있다. 토양 염도가 1.50-4.85‰(홍문기 2015), 13-20‰(이연규 등 2008)인 염습지에서 갈대의 지상부 생물량은 송지호습지보다 각각 약 6.7배, 2.9배 높은 것으로 보고되었다. 송지호습지는 이 염습지보다 염도 수준이 낮음에도 불구하고 더 낮은 생

산성을 보였으므로, 송지호습지에서 토양 염도는 갈대의 생장을 제한하는 주요 요인이 아닌 것으로 판단된다. 송지호습지의 토양 pH는 6.79 ± 0.32로 낮은 고도에 위치한 다른 내륙습지와 유사한 수치를 보였다(Jeon et al. 2013, Park et al. 2018). 송지호습지의 토양 수분함량은 20.68 ± 5.47%로 연중 물에 잠겨 있는 습지보다 낮고 하천변의 토양보다는 높은 것으로 나타났다(Yoon et al. 2011, Jeon et al. 2013, Park et al. 2018).

여러 가지 환경 요인은 식물의 질소 흡수율과 형태별 이용 비율에 영향을 줄 수 있으며(Britto & Kronzucker 2013), 따라서 우점종의 질소 이용 메커니즘이 생태적 지위 분할과 다양성 효과에 미치는 순수한 영향을 평가하기 위해서는 환경의 영향을 배제할 수 있어야 한다(Jochum et al. 2020). 갈대 우점군락과 큰뚝사초 우점군락 사이에서 상대고도와 토양 환경의 유의미한 차이가 보이지 않았다(Fig. 2-13 & Table 2-3). 또한 갈대와 같이 초고가 큰 우점종에 의한 차광은 다른 식물의 생장을 억제하고 종다양성을 낮추는 결과를 가져올 수 있다(Minchinton & Bertness 2003, Lou et al. 2016). 송지호습지의 60 cm 이하의 층에서 갈대 우점군락이 큰뚝사초 우점군락보다 높은 상대광도를 보였다(Fig. 2-14). 반면에, 종속종의 생장 수준, 종다양도 지수, 기능다양도 지수는 갈대 우점군락에서 더 낮았다(Figs. 2-11 & 2-12). 측정 당시에 갈대 외 다른 식물종의 초고가 대부분 60 cm 이하였던 것을 고려하면, 이는 일반적인 차광의 영향과 반대의 결과이다. 따라서 환경 요인이 갈대 우점군락과 큰뚝사초 우점군락 사이에서 나타난 종다양도와 기능다양도 지수의 차이에 미치는 간섭은 적었을 것으로 고려된다.

2.4.2. 우점종을 결정하는 메커니즘

이 연구는 송지호습지에서 피도를 기준으로 우점종으로 갈대와 큰뚝사초를 선험적으로 식별하였다. 또한 이웃 식물을 통제한 조작실험에서도 이 두 종에서 우점종의 특성이 나타났다. 갈대와 큰뚝사초는 종속종으로 선정된 부채붓꽃과 개발나물보다 생물량에 대한 경쟁적 반응이 유의미하게 높았다(Fig. 2-17a). 이는 우점종이 종속종보다 종간경쟁의

부정적인 영향을 적게 받으며, 상대적으로 높은 경쟁력을 가진다는 기존의 연구와 일치한다(Ashton et al. 2010). 또한 갈대 우점군락과 큰뚝사초 우점군락에서 갈대(143.1 g DW·m^{-2})와 큰뚝사초(145.3 g DW·m^{-2})의 지상부 생물량은 부채붓꽃(14.4 g DW·m^{-2})과 개발나물(11.7 g DW·m^{-2})보다 높았다(Fig. 2-11). 부채붓꽃과 개발나물의 피도가 높은 곳에 의도적으로 방형구를 위치시켰다는 것을 고려하면(Table 2-1), 송지호습지 전체에서 연구 대상 우점종과 종속종의 지상부 생물량 차이는 더 클 것이다. 이는 높은 생물량을 기준으로 우점종을 정의하는 기존의 연구와 일치한다(Grime 1998, Avolio et al. 2019).

이 연구에서 우점종을 결정하는 메커니즘으로 다른 종에서 "높은 자원 흡수율"과 "높은 자원 이용 가소성"이 각각 확인되었다. 동 지역에서 우점종의 자원 이용 특성이 종에 따라 다르게 나타나는 것은 이전에 보고된 바 있다(Aanderud & Bledsoe 2009, Wang et al. 2016). 갈대는 "높은 자원 흡수율"의 메커니즘을 가지는 것으로 나타났으며, 경쟁의 유무와 관계없이 많은 질소를 흡수하였다(Figs. 2-15b, 2-16b, & c). 갈대와 같이 초고가 높은 세엽식물은 지하부의 발달로 양분을 흡수하는 능력이 뛰어나다고 보고되어 있다(Lem et al. 2008). 갈대는 상대적으로 질소 흡수율이 높으며(Qing et al. 2015, Li & Guo 2017), 수질 정화에서 뛰어난 효율을 보인다는 기존의 연구는 이 결과와 일치한다(Lee et al. 2000, García-Valero et al. 2020).

큰뚝사초는 "높은 자원 이용 가소성"의 메커니즘을 가지는 것으로 나타났다. 큰뚝사초는 종간경쟁이 있는 조건(실현 생태적 지위로 가정됨)에서 이웃 식물이 없는 조건(기본 생태적 지위로 가정됨)보다 더 높은 비율로 NH_4-N를 이용하였다(Fig. 2-16a). 이는 큰뚝사초가 속한 사초속(*Carex*) 식물은 질소가 제한된 환경에서, 질소 형태 이용에 있어 유연성이 있다고 보고된 것과 일치한다(Choo et al. 2002). 종의 우점도와 "높은 자원 이용 가소성"의 관계에 대한 논의는 여러 연구에서 진행되었으며, 서로 다른 결과가 도출되었다. 몇몇 연구는 우점종이 경쟁에 반응하여 자원 이용 방법을 변형한다고 보고하였다(Aerts et al. 1991,

Casper & Jackson 1997, Ashton et al. 2010, Grassein et al. 2010). 반면에, 다른 연구는 상대적으로 경쟁력이 약한 종속종이 대안 자원을 이용함으로써 우점종과의 경쟁을 피한다고 보고하였다(May & MacArthur 1972, Hector et al. 1999, McKane et al. 2002, Jia et al. 2020). 또한 "높은 자원 이용 가소성"은 우점도와 관계없이 나타난다고 보고되기도 하였다(Hong et al. 2017, Fajardo & Siefert 2019). 이 연구 결과에서 질소 형태에 대한 이용 가소성이 높은 큰뚝사초는 종간경쟁에 의하여 질소 흡수율이 일정하게 유지되었으나, 그렇지 못한 종속종은 종간경쟁에 의하여 질소 흡수율이 감소하였다(Fig. 2-16b & c). 따라서 이 결과는 우점종의 메커니즘으로 "높은 자원 이용 가소성"을 지지하며, 자원 형태에 대한 이용 비율을 변환하는 기능은 경쟁 상태에서 질소 흡수율을 유지하는 것에 도움이 되는 것으로 보인다(Ashton et al. 2010, Phoenix et al. 2020).

다른 메커니즘으로 "풍부한 형태의 자원 이용"에 대한 증거는 뚜렷하게 나타나지 않았다. 자연적인 경쟁 상태(종내경쟁과 종간경쟁이 모두 존재)와 종간경쟁이 있는 상태에서 큰뚝사초의 질소 형태별 이용 비율은 토양의 형태 비율과 유사했기 때문에, 이 가설을 지지하는 것처럼 보일 수 있다(Figs. 2-15a & 2-16a). 그러나 기본 생태적 지위에 해당하는 이웃 식물이 없는 조건에서 큰뚝사초는 토양의 NO_3-N 비율보다 높은 비율로 NO_3-N를 이용했다. "풍부한 형태의 자원 이용"의 메커니즘을 처음 보고한 McKane 등(2002)은 현지 내에서 측정한 실현 생태적 지위를 기반으로 식물 종의 질소 이용 양상을 평가하였다. 그는 다른 연구(현지 외 실험) 결과를 통해서 해당 종의 기본 생태적 지위를 간접적으로 제시하였으나, 현지 내와 외의 연구를 직접 비교하는 것은 한계가 있다(Kahmen et al. 2009). 이후에 "풍부한 형태의 자원 이용"의 가설을 지지하는 몇몇 연구가 발표되었으나(Aanderud & Bledsoe 2009, Mayor et al. 2014, XI et al. 2017, Yang et al. 2018), 종간경쟁과 종내경쟁을 모두 통제한 기본 생태적 지위를 평가하지 못했다. 즉, 우점종의 메커니즘으로 "높은 자원 이용 가소성" 가설의 중요성이 간과되고, "풍부한 형

태의 자원 이용” 가설이 과대평가 되었을 수 있다. 한편으로, 갈대는 이웃 식물이 없는 조건에서 다른 종보다 상대적으로 낮은 NO_3-N 이용 비율을 보였으나(Fig. 2-16a), 여전히 토양의 NO_3-N 비율보다는 높은 수치를 보였다. 따라서 갈대에서 “풍부한 형태의 자원 이용”의 메커니즘에 대한 증거는 확실하지 않다.

우점종의 메커니즘은 NO_3-N와 NH_4-N의 선호도에 대한 생리학적 과정과 관련된 것으로 보인다. 모든 종은 이웃 식물이 없는 조건에서 토양 비율과 비교했을 때, NO_3-N를 선호하는 것으로 보였다(Fig. 2-16a). 이는 습지에서 NH_4-N가 상대적으로 풍부하지만, 어떤 습지식물은 NO_3-N를 선호하며, NO_3-N가 높은 비율로 주어졌을 때 우수한 생장을 보였다는 기존의 연구와 일치한다(Munzarova et al. 2006, Tylová et al. 2008, Jia et al. 2020). NO_3-N의 흡수는 NH_4-N보다 많은 에너지를 필요로 한다(Kurimoto et al. 2004). 그러나 식물 조직의 NH_4-N 축적은 필수 양이온의 흡수 억제와 같은 독성 효과를 가지며, 이에 대응하기 위한 전략(예: 암모늄 동화 증가, 암모늄 유출)에는 에너지가 소모된다(Bittsánszky et al. 2015, Qian et al. 2021). NH_4-N 축적이 독성을 나타내는 수준과 NH_4-N 축적에 대응하는 전략은 종에 따라 차이가 있다고 알려져 있다(Britto & Kronzucker 2013). 경쟁과 관계없이 종속종에 비하여 NH_4-N 이용 비율이 높은 갈대는 NH_4-N 축적에 대한 내성이 상대적으로 높은 것으로 알려져 있다(Tylová et al. 2008). 마찬가지로, 큰뚝사초가 속한 사초속의 일부 종은 높은 함량의 NH_4-N를 효율적으로 이용할 수 있다고 보고되었다(Choo et al. 2002). 경쟁에 반응하여 질소 형태별 이용 비율에 변화를 가져오는 생리학적 메커니즘은 잘 알려지지 않았으나(Bartelheimer & Poschlod 2014, Qian et al. 2021), 식물은 경쟁에 반응하여 호르몬 농도의 변화를 통해 질소 흡수 시기를 조절할 수 있는 것으로 보고되었다(Schofield 2020). 질소 형태에 대한 이용 가소성이 높은 큰뚝사초의 경우에는 경쟁으로 인한 질소 획득의 감소와 NH_4-N 축적으로 인한 위험성 사이의 트레이드오프를 통해서 질소 이용 형태가 조절되는 것으로 예상된다.

질소 형태에 대한 이용 가소성은 뿌리에 대한 할당 비율과 관련된 것으로 보인다. 질소 형태의 이용 가소성이 나타나지 않은 종들은 종간경쟁에 반응하여 뿌리에 대한 할당 비율이 증가하였다(Fig. 2-17b). 이는 이웃 뿌리(neighbour roots)의 존재가 식물의 지하부 경쟁에 대한 능력을 향상시키기 위하여 뿌리의 할당 비율을 증가시킨다는 기존의 연구와 일치한다(Kembel & Cahill 2005, Murphy & Dudley 2007). 반면에, 질소 형태의 이용 가소성이 높은 큰뚝사초는 종간경쟁에 반응하여 뿌리에 대한 할당 비율이 거의 변하지 않았으며, 동시에 질소 흡수율 역시 일정하게 유지되었다(Fig. 2-16b & c). 이는 다른 종과 비교할 때 뿌리 무게를 증가시키지 않더라도 안정적으로 질소 흡수가 유지된다는 것을 의미한다. 이는 모든 종에서 뿌리의 무게 증가가 지하부 경쟁에 대한 경쟁적 우위를 설명하지 못한다는 기존의 연구와 일치한다(Cahill 2003). 뿌리 무게를 증가시키지 않더라도 몇몇 식물은 뿌리의 형태를 변화시켜 질소 흡수 효율을 증가시키는 것으로 알려져 있다. 예를 들면, 질소 형태에 대한 이용 가소성이 높은 식물종은 상대적으로 적은 뿌리 무게를 가졌으나, 뿌리 무게 대비 길이의 비율은 높았으며(Jia et al. 2020), 자원의 고갈에 대하여 뿌리의 무게를 증가시키기보다는 뿌리의 직경을 줄이고 미세한 뿌리를 발달시켰다(Li et al. 2021). 이 연구에서 무게 외에 뿌리에 대한 다른 형태적 특성은 측정되지 않았으나, 다른 종과 차별되는 큰뚝사초의 뿌리 할당 비율의 반응은 기존 연구에서 제시된 뿌리의 효율 증가와 연관되어 있을 수 있다. 최종적으로, 뿌리보다 광합성 조직인 지상부의 할당 비율을 높임으로써, 경쟁적 우위에 기여할 것으로 보인다(Umaña et al. 2021).

2.4.3. 우점종과 생태적 지위 분할의 메커니즘의 관계

“높은 자원 흡수율”의 특성을 가진 갈대와 “높은 자원 이용 가소성”의 특성을 가진 큰뚝사초는 생태적 지위 분할의 메커니즘으로 각각 “고전적인 생태적 지위 차이”와 “우점적 가소성”에 기여하는 것으로 나타났다. 기존의 몇몇 연구는 “생태적 지위 선점”의 메커니즘을 지지하였

으나(McKane et al. 2002, Hong et al. 2017, Jia et al. 2020), 이 연구에서 이에 대한 근거는 없었다.

큰뚝사초와 종속종 사이의 질소 형태별 이용 비율의 차이가 갈대와 종속종 사이의 차이보다 크기 때문에, 큰뚝사초가 생태적 지위 분할에 더 크게 기여하는 것으로 보인다(Figs. 2-15a & 2-16a). 또한 두 우점종에 의한 생태적 지위 분할 수준의 차이는 종속종의 생장에서 나타난다. 갈대보다 큰뚝사초가 이웃 식물로 있을 때, 종속종의 질소 흡수율(Figs. 2-15b, 2-16b, & c)과 생장(Figs. 2-11 & 2-17a)은 상대적으로 높게 유지되었다. 즉, 우점종으로써 큰뚝사초는 갈대보다 종간경쟁의 강도를 감소시킴으로써 상대적으로 종의 공존과 종다양성 증진에 크게 기여한 것으로 판단된다(Fig. 2-12). 기존의 몇몇 연구는 “우점적 가소성”의 가설을 지지하였으나, 이들은 종이 이용하는 자원 형태의 차이만 분석했을 뿐이며, 그것이 종간경쟁의 감소와 식물 군집의 종다양성 증가를 가져오는지에 대한 근거를 제시하지 않았다(Casper & Jackson 1997, Ashton et al. 2010, Grassein et al. 2010). 따라서 이 연구 결과는 “우점적 가소성”의 생태적 지위 분할 메커니즘이 종의 공존에 기여할 수 있다는 강력한 근거를 제시한다. 큰뚝사초에 대한 종 수준의 연구 사례는 없으나, 이는 사초속 식물이 지역적 식물의 종다양성 유지에 기여한다는 기존의 연구와 관련이 있을 수 있다(Yu et al. 2010, Bourgeois et al. 2018).

반대로 갈대가 가지는 “높은 자원 흡수율”의 특성은 종속종의 생장에 부정적인 영향을 주었을 것으로 예상된다. 갈대와 같이 착취적으로 자원을 이용하는 식물종은 다른 종의 생장을 저해할 수 있다(Leffler et al. 2013). 이는 갈대가 많은 지역에서 침입성 식물로 간주되며(Rohal et al. 2019), 종다양성이 낮은 순군락을 형성하는 사례가 많은 이유 중 하나로 보인다(Haslam 1971, Lem et al. 2008).

2.4.4. 우점종과 다양성 효과의 메커니즘의 관계

갈대와 큰뚝사초 모두 다른 종과 공존하는 상태에서 종속종과 질소 형태별 이용 비율에 차이를 보이므로, 두 종 모두 “상보성 효과”에 기여할 것으로 기대된다(Figs. 2-15a & 2-16a). 이 연구는 군집 수준에서 흡수한 질소의 총량과 질소 이용에 대한 생태적 지위 폭을 측정하지 않았으나, 큰뚝사초의 생태적 지위 분할의 수준이 갈대보다 높은 것으로 나타났다. 많은 연구가 생태적 지위 분할을 통하여 “상보성 효과”를 간접적으로 증명했다는 것을 고려하면(Ashton et al. 2010, O′Keefe et al. 2019, Tatsumi 2020), 큰뚝사초가 갈대보다 “상보성 효과”에 더 크게 기여하는 것으로 보인다. 큰뚝사초 우점군락의 상대적으로 높은 기능다양도 지수와 지상부 생산성은 이를 뒷받침한다(Fig. 2-12c & d).

큰뚝사초와 같이 일부 우점종이 “상보성 효과”에 큰 영향을 줄 것으로 기대되므로, 순수한 다양성 효과보다는 “샘플링 효과”와 “선택 효과”가 종다양성과 생태계 기능의 관계를 결정할 것으로 판단된다. 이는 “상보성 효과”는 종의 수 보다는 종의 정체성에 의존한다는 기존의 연구와 일치한다(Kahmen et al. 2006). 즉, “상보성 효과”는 “샘플링 효과”와 “선택 효과”에 의존하여 나타나며, 세 가지 메커니즘이 모두 생태계 기능에 기여하는 것으로 보인다. 이처럼 동 지역에서 2개 이상의 다양성 효과가 함께 나타나는 것은 몇 차례 보고된 바 있다(Loreau 2000, Marquard et al. 2009, Guderle et al. 2018). 갈대의 경우, 큰뚝사초와 비교해서 낮은 생태적 지위 분할의 수준, 기능다양도 지수, 지상부 생산성을 보였으며, 따라서 “부정적 선택 효과”가 적용될 수 있는 것처럼 보인다. 그러나 갈대 역시 “고전적인 생태적 지위 차이”를 통하여 생태적 지위 분할에 일정 수준 기여했으므로, 갈대의 “부정적 선택 효과”를 증명하기 위해서는 더 많은 종에 대한 연구가 필요할 것으로 보인다.

이 연구 결과를 해석할 때에는 몇 가지 주의사항이 존재한다. 첫째, 식물종의 자원 이용 특성과 생태적 지위 분할의 메커니즘은 종이 아닌 개체군의 수준에서 적용해야 한다. 몇몇 종은 유전적 그리고 기능적 수준에서 이질적인 생태형이나 개체군으로 구성되며, 이에 따라 자원 이

용과 생태적 지위 분할의 특성에 차이가 있을 수 있기 때문이다(Matich et al. 2021). 광범위한 지리적 분포를 보이는 갈대의 경우에는, 개체군에 따라 서로 유전적, 형태적, 생태적 특성에 차이가 있다는 것은 잘 알려져 있으며(Lem et al. 2008, Hong & Kim 2014), NO_3-N 또는 NH_4-N의 선호도에 대하여 다양한 결과가 서로 다른 지역과 환경에서 도출되었다(Tylová et al. 2008, Chlot et al. 2015, Li et al. 2021). 큰뚝사초에 대한 연구 사례는 없으나, 사초속 식물에 대해서는 이 연구와 다른 여러 결과가 보고되었다. 예를 들면, 종간경쟁에 의하여 질소 형태에 대한 이용 가소성이 거의 나타나지 않았거나(*C. thunbergii*, Jia et al. 2020), 종간경쟁이 있는 상태에서 NO_3-N에 대한 강한 선호도를 보였다(*Carex bigelowii*, McKane et al. 2002; *Carex rupestrism*, Ashton et al. 2010). 이는 다른 개체군의 갈대와 큰뚝사초는 다른 질소 이용 특성을 통해서 다른 방법으로 군집과 생태계에 영향을 줄 수 있다는 점을 시사한다.

둘째, 이 연구는 미생물의 활동을 고려하지 않았다. 질소에 대한 식물의 생태적 지위 분할에 관한 많은 연구는 미생물에 의한 영향을 배제하고 이루어졌다(예: von Felten et al. 2009, Jia et al. 2020, Zhuang et al. 2020). 그러나 미생물 군집과 식물의 질소 이용은 밀접한 관련이 있으며(Schofield 2020), 이를 통해서 미생물은 식물종간의 생태적 지위 분할에 영향을 줄 수 있다(Gerz et al. 2018). 이에 따라 몇몇 연구는 질화작용의 속도를 측정하는 등 미생물의 활동을 고려하여 식물의 질소 이용을 해석하였다(Chalk & Smith 2021). 토양의 질소함량(Soares et al. 2016), 수분함량(Xue et al. 2017), pH(Robson & Abbott 1989), 염도(Zeng et al. 2013, Shrivastava & Kumar 2015) 등의 환경 요인은 미생물과 식물의 상호작용에 영향을 주며, 이에 따라 식물의 질소 이용 특성이 달라질 수 있다고 보고되었다. 이 연구에서 갈대와 큰뚝사초 우점군락 간에 환경 요인의 유의미한 차이는 없었으나(Table 2-4 & Fig. 2-13), 미생물과 식물의 상호작용은 종종 종특이적으로 나타나므로 미생물의 영향을 배제하기는 어렵다(Dawson et al. 2017). 또한 미생물과 식물은 질소에 대한 경쟁관계에 있다. 이 연구에서 종속종은 질소 형태

에 대한 이용 가소성의 수준이 낮았으며, NO_3-N에 대한 강한 선호도를 나타냈다(Fig. 2-16). 그러나 이는 상대적으로 NH_4-N에 대한 이용 비율이 높은 미생물과의 경쟁을 회피하기 위한 식물의 전략일 수 있다(Qian et al. 2021). 즉, 연구 범위를 식물에서 미생물까지 확대하면, 종속종 역시 질소 형태에 대한 높은 이용 가소성을 보일 가능성이 있다(Ashton et al. 2010).

셋째, 이 연구에서 군집의 생산성에 대한 결과는 지상부로 제한하여 해석해야 한다. 우점종 또는 종다양성이 군집의 생산성에 미치는 영향을 분석한 기존의 일부 연구(Feßel et al. 2016, Avolio et al. 2019)와 마찬가지로, 이 연구는 지상부 생산성만을 대상으로 하였다. 그러나 지상부와 지하부에 대한 생물량 할당 비율은 종과 환경에 따라 차이가 있으므로(Werner & Murphy 2001, Freschet et al. 2015), 지상부와 지하부의 생산성은 서로 다른 양상을 보일 수 있다. 특히, 송지호습지와 같이 토양 질소가 제한된 환경에서 식물은 지하부에 대한 할당 비율을 증가시키는 경향이 있기 때문에, 지하부 생산성은 더욱 중요할 수 있다.

2.5. 결론

이 연구는 질소가 제한된 습지에서 우점종별로 질소 이용 특성이 다르며, 이에 따라 군집과 생태계에 다른 영향을 미칠 수 있다는 것을 제안한다(Fig. 2-18). “높은 자원 흡수율”의 메커니즘을 가진 우점종은 “고전적인 생태적 지위 차이”의, “높은 자원 이용 가소성”의 우점종은 “우점적 가소성”의 생태적 지위 분할 메커니즘을 통해서 종속종의 생장과 종다양도 지수에 영향을 주었다. 또한 두 우점종은 “샘플링 효과”와 “선택 효과”에 의존하는 “상보성 효과”에 의하여 기능다양도 지수와 지상부 생산성에 영향을 주었다. 상대적으로 “높은 자원 이용 가소성”의 메커니즘을 가진 우점종이 “높은 자원 흡수율”의 우점종보다 생태적 지위 분할과 다양성 효과에 더 크게 기여했다.

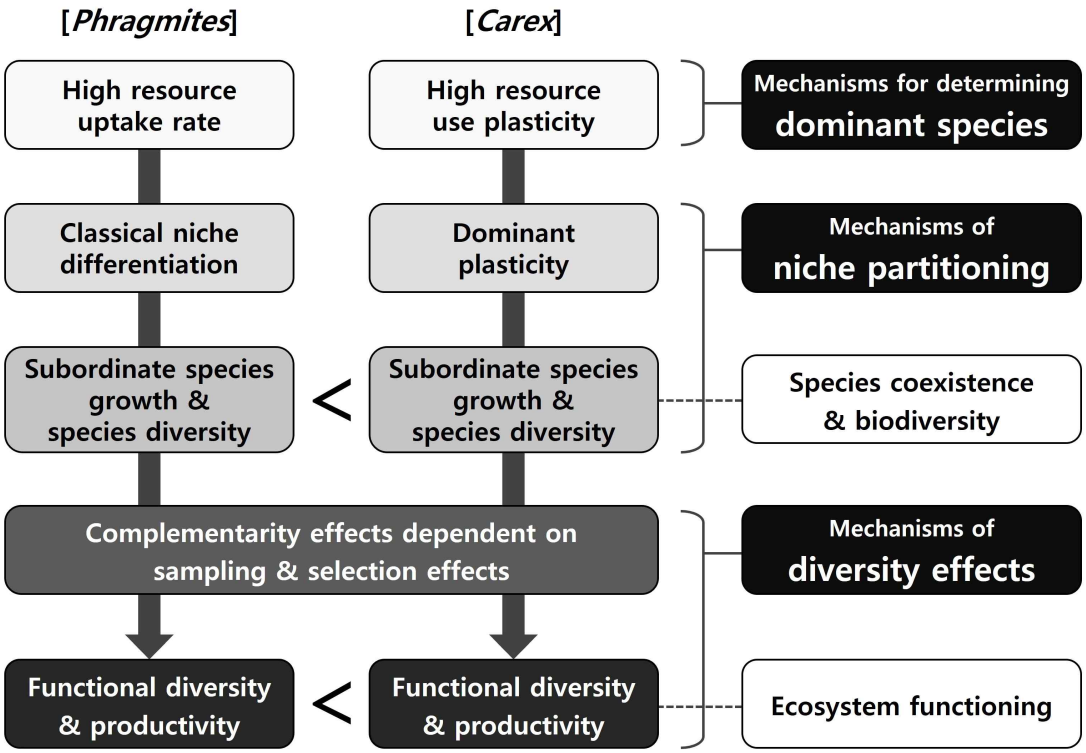

Fig. 2-18. A schematic diagram showing the mechanisms of niche partitioning and diversity effects according to the mechanisms for determining dominant species in plant communities.
Phragmites = *Phragmites australis* (갈대);
Carex = *Carex humbertiana* (큰뚝사초).

식물의 질소 이용 특성과 이에 따른 생태적 지위 분할은 생물과 환경의 복잡한 상호작용과 관련되어 있으며(Britto & Kronzucker 2013), 이를 이해하기는 쉽지 않다. 그러나 군집과 생태계에 큰 영향을 주는 우점종에 초점을 맞추어 생태계를 단순화하는 것은 복잡한 생태학적 과정을 이해하는 것에 도움이 된다(Avolio et al. 2019). 연구 결과를 일반화하기 위해서는 더 다양한 생태적 지위 차원과 종에 대한 고려가 필요하나, 이 연구는 종의 공존에 대한 여러 가지 생태학적 지식의 통합에 기여할 것으로 기대된다.

제 3 장. 식물의 우점도와 질소 형태에 대한 개체 전문화의 관계

3.1. 서론

종내 변이는 자연 선택의 대상으로써 진화의 기초를 제공하며, 오랫동안 진화학과 개체군생태학에서 연구되었다(Westerband et al. 2021). 반면에, 군집생태학에서 종내 변이는 상대적으로 무시되고 많은 연구에서 동종의 개체는 모두 생태학적으로 동등하다고 가정되었다(Zango et al. 2019). 예를 들면, 종의 공존과 종다양성에 관련된 많은 이론은 종내 개체들의 특성 평균을 이용하여 설명되었다(Bolnick et al. 2011). 그러나 여러 생태학적 과정에서 종내 변이가 관여한다는 잠재적 가능성이 제안되면서(Bolnick et al. 2003), 최근 10년 동안 종내 변이에 관한 연구가 급증했다(Westerband et al. 2021). 개체군(Welles & Funk 2021), 군집(Helsen et al. 2017), 생태계(Fontana et al. 2019) 규모에서 종내 변이가 미치는 영향이 밝혀졌으며, Bolnick 등(2011)은 종내 변이는 흔하게 발생하며 그 중요성을 고려할 때, 이를 무시하는 것은 위험하다고 지적했다.

개체 전문화는 자원 이용, 즉 생태적 지위의 측면에서 발생하는 종내 변이를 의미한다(Bolnick et al. 2003). 종간 상호작용 수준의 생태적 지위에 대한 개념이 동일한 방법으로 개체 전문화에 적용될 수 있다(Hughes et al. 2009). 종간의 생태적 지위 분할이 종의 공존과 종다양성의 중요한 원동력인 것처럼, 개체 전문화에 의한 종내 생태적 지위 분할 또한 종내경쟁의 강도를 줄임으로써 개체군의 안정적인 유지에 기여할 수 있다(Jones et al. 2020, Perkins et al. 2020). 개체 전문화는 원인이 되는 메커니즘에 따라 기본 개체 전문화(유전자형의 변이에 의한)와 실현 개체 전문화(형질 발현으로 인한 종내 가소성에 의한)로 구분되며(Bolnick et al. 2003, Cusa et al. 2019), 이는 종간 생태적 지위 분할의 메커니즘인 “고전적인 생태적 지위 차이”와 “생태적 지위 가소성”의 개념과 일치한다(Augustyn et al. 2016). 또한 군집에서 종간의 “상보성 효

과” 또는 “샘플링 효과”가 종다양성과 생태계 기능의 관계를 설명하는 것처럼, 개체 전문화 역시 동일한 메커니즘으로 개체군, 군집, 생태계에 기여할 수 있다(Westerband et al. 2021).

개체 전문화의 원인과 결과에 대한 구체적인 과정은 잘 알려지지 않았으며(Zango et al. 2019). 특히 식물의 공존에서 개체 전문화에 대한 고려와 경험적인 근거는 부족하다(Roscher et al. 2015, Westerband et al. 2021). 식물의 개체 전문화에 관한 연구가 보이는 공통적인 특징 중 하나는 종내 표현형적 특성의 변이(예: C/N 비율, 잎의 무게 대비 면적, 뿌리의 무게 대비 부피)를 통하여 생태적 지위를 간접적으로 추정한다는 점이다(Henn et al. 2018, Helsen et al. 2020). 이는 이용하는 자원을 직접 측정하는 것보다 쉬운 접근 방법이지만(Roscher et al. 2015), 개체 전문화가 종내경쟁을 감소시키는지에 대한 실제적 증거를 제시하지 못하며, 어떤 자원이 어떻게 개체 전문화에 관련되어 있는지 충분히 설명하지 못한다. 다른 한 가지 특징은 유전적인 변이를 통한 기본 개체 전문화에 집중되어 있다는 점이다(Hughes et al. 2009, Ehlers et al. 2016, Pérez-Izquierdo et ak, 2019). 이는 상대적으로 실현 개체 전문화의 중요성을 간과하게 만들 수 있다. 종간 상호작용에서 상대적으로 생태적 지위 가소성의 중요성이 증가하고 있으며(Chalk & Smith 2021), 종내 가소성이 환경변화에 빠르게 반응하여 생태계 과정에 변화를 줄 수 있다는 점을 고려하면(Zango et al. 2019, Matich et al. 2021), 실현 개체 전문화에 대한 연구는 더욱 중요하다.

종종 우점종은 지역 내에서 높은 밀도로 존재하며, 이는 자원에 대한 종내경쟁의 강도를 증가시킨다(Avolio et al. 2019, Wang et al. 2021). 종내경쟁의 강도가 증가하여 종간경쟁의 강도보다 높아지게 되면 개체군을 안정적으로 유지하는 것이 어렵게 된다(Matich et al. 2021). 따라서 이 연구는 개체 전문화를 통한 종내경쟁 강도의 감소가 우점종이 안정적으로 개체군을 유지하는 메커니즘 중 하나라고 가정한다. 몇몇 동물에 대한 연구에서 이 가설과 유사한 결과가 도출되었다. Brucet 등(2006)은 동물성 플랑크톤의 종내 크기의 변이를 측정하여, 우점종의 종

내경쟁 강도가 감소될 수 있다고 간접적으로 밝혔다. Zaviezo 등(2019)은 포식성 곤충의 먹이 자원을 측정하여, 우점종은 종내경쟁에 의해 발생하는 자원 이용에 대한 부정적인 영향이 상대적으로 적다고 보고했다. 반면에, Costa-Pereira 등(2018)은 개체 전문화가 종내경쟁에 가져오는 이점은 뚜렷하지 않다고 보고했다. 추가로 우점종의 개체 전문화는 종속종의 유전적 다양성에 영향을 주는 등 생태학적 과정에 있어 다양성 효과만큼이나 중요한 것으로 보고되었다(Gustafson et al. 2014, Avolio et al. 2019). 따라서 우점종의 개체 전문화를 이해하는 것은 우점종의 개체군을 넘어서 군집과 생태계 규모에서도 중요하다.

이 연구의 구체적인 목표는 다음과 같다. 첫째, 토양 질소 형태(NO_3-N와 NH_4-N)에 대한 식물의 개체 전문화가 종내경쟁의 강도를 감소시키고, 개체군의 생산성을 증가시키는지 밝힌다. 둘째, 개체 전문화의 메커니즘(기본 개체 전문화와 실현 개체 전문화)을 확인한다. 셋째, 우점종과 종속종 사이에서 개체 전문화 수준의 차이가 있는지 밝힌다. 이를 위하여 참조생태계에서 우점종과 종속종을 식별한 후, 종자를 채집하여 유묘를 실험 재료로 이용하였다. 종내경쟁을 조작한 메즈코즘 실험을 설계하고 추적자 적용(^{15}N)을 수행하였다. 개체별로 질소 형태에 대한 이용 비율을 측정하기 위하여 두 차례의 추적자 적용이 2주 간격으로 이루어졌다. 이웃 식물이 없는 조건(기본 생태적 지위)과 종내경쟁이 있는 조건(실현 생태적 지위)에서 질소 형태별 이용 비율, 질소 흡수율, 생물량, 뿌리/지상부 비율의 차이를 확인하였다. 이를 통해서 종내 생태적 지위 분할의 수준을 정량할 수 있을 뿐 아니라, 그 원인이 기본 개체 전문화인지 실현 개체 전문화인지 파악 할 수 있다. 추가로 참조생태계에서 우점종과 종속종의 밀도를 파악하기 위하여 유묘의 개체수를 측정하였다. 성체의 경우에는 무성생식으로 인하여 제넷(genet)의 범위를 알 수 없기 때문이다. 또한 참조생태계에서 연구 대상종의 서식 환경 특성을 비교하여, 질소 이용 특성 외에 우점도를 결정하는 요인이 있는지 확인하였다. 이 연구는 식물의 개체 전문화가 개체군 유지에 기여할 수 있다는 실제적 증거를 제시하는 것에 의미가 있다.

3.2. 재료 및 방법

3.2.1. 참조생태계와 연구 대상종 선정

메즈코즘 실험의 설계를 위한 참조생태계로 강원도 고성군의 송지호습지가 선정되었다(Fig. 2-1). 2016년 6월 14일에 송지호습지에서 연구 대상 우점종과 종속종을 선정하기 위하여, 20개의 방형구(1 × 1 m)를 무작위로 설치하여 종별 피도와 빈도를 조사하였다. 평균 피도가 10% 이상인 종은 갈대(*Phragmites australis*), 큰뚝사초(*Carex humbertiana*), 쇠보리(*Ischaemum aristatum*), 꼴하늘지기(*Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata*), 족제비싸리(*Amorpha fruticosa*), 고마리(*Polygonum thunbergii*), 기장대풀(*Isachne globosa*)이었다(Fig. 2-3). 이 중에서 족제비싸리는 다음과 같은 이유로 연구 대상에서 제외되었다. 첫째, 족제비싸리는 목본성 식물로 초본성인 다른 종과는 생장 특성과 질소 흡수 특성이 다를 수 있기 때문이다(Cánovas et al. 2006, Pérez-Harguindeguy et al. 2013). 둘째, 빈도가 다른 종에 비하여 낮은 족제비싸리는 제한된 분포를 보이며, 특정 서식 환경을 가질 수 있다. 현장에서 관찰한 결과, 족제비싸리는 고도가 높은 곳에서 주로 출현하였다. 또한 기장대풀은 덩굴성으로 자라기 때문에 공간이 한정된 실험에서 다룰 수 없기 때문에 연구 대상에서 제외되었다. 평균 피도가 2% 이하인 종은 부처꽃(*Lythrum salicaria*), 부채붓꽃(*Iris setosa*), 개발나물(*Sium suave*), 미국가막사리(*Bidens frondosa*), 좁쌀풀(*Lysimachia davurica*), 갈퀴덩굴(*Galium spurium*) 등이었다. 이 중에서 빈도가 20% 이하인 부처꽃, 미국가막사리, 갈퀴덩굴은 연구 대상에서 제외되었다.

연구 대상으로 고려된 식물의 종자를 2016년에 송지호습지에서 채집하였다. 채집한 종자는 모두 내건성을 가지는 orthodox로 분류 되기 때문에(Royal Botanic Gardens Kew 2021, 종에 대한 정보가 없는 경우에는 동속의 중에서 서식 환경이 유사한 종의 정보로 대체함), 풍건 후에 밀봉하여 5℃에서 보관하였다. 이후 2017년 5월 13일에 서울대학교 내 야외포장에서 종자를 발아시켰다. 낮은 발아율과 유묘의 생존율로 인하여, 실험에 필요한 개체수가 확보되지 않은 큰뚝사초와 좁쌀풀은 연구

대상에서 제외되었다. 최종적으로 연구 대상 우점종으로 고마리, 갈대, 쇠보리, 꼴하늘지기의 4종이, 연구 대상 종속종으로 부채붓꽃, 개발나물의 두 종이 선정되었다.

연구 대상종 중 고마리는 일년생 초본이며, 나머지는 모두 다년생 초본이다. 고마리는 마디풀과(Polygonaceae)에 속하며, USDA, NRCS(2021)의 식물 생장형 분류에 의하면 여러 개의 지상경이 발달하는 다줄기 식물(multiple stems)에 해당한다(USDA, NRCS 2021). 인도 차이나반도, 한반도, 일본을 포함한 아시아 동쪽의 수변과 습지에 흔히 분포한다(Kawano 2008, RBG Kew 2021). 고마리는 범람과 같은 교란에 대한 내성이 높으며(Kim et al. 2012), 초고가 높은 다년생 초본이 우점하는 습지에서 비교적 높은 우점도를 보이는 일년생 초본으로 보고되었다(Hong et al. 2019, Choi et al. 2022). 갈대는 벼과(Poaceae)에 속하며, 생장형은 지하경에 의한 영양번식에 의존하는 지하경 식물(rhizomatous)이다(USDA, NRCS 2021). 적도, 북위 약 75°에 해당하는 북아메리카, 아시아, 유럽 대륙의 북단, 남위 약 50°의 아프리카 남단에 이르기까지 넓은 위도에 걸쳐 대부분 대륙에 분포한다(RBG Kew 2021). 또한 염습지부터 해발고도 1,000 m 이상의 산지습지에 이르는 넓은 고도에 걸쳐 분포한다(국립공원관리공단 오대산국립공원사무소 2010, 홍문기 2015). 쇠보리는 벼과에 속하며, 생장형은 지하경 식물로 분류된다(USDA, NRCS 2021). 한반도, 중국, 일본을 포함한 아시아 동쪽의 분포하며, 주로 바닷가의 사구와 습지에 서식한다(국립수목원 2016, RBG Kew 2021). 꼴하늘지기는 사초과(Cyperaceae)에 속하며, 생장형은 지표면 근처에서 슈트 분얼을 통해 주로 번식하는 다발 식물(bunch)에 해당한다(USDA, NRCS 2021). 한반도, 중국, 일본을 포함한 아시아의 동쪽에 있는 습지에 서식한다(RBG Kew 2021). 부채붓꽃은 붓꽃과(Iridaceae)에 속하며, 생장형은 지하경 식물로 분류된다(USDA, NRCS 2021). 한반도, 일본, 러시아를 포함하는 아시아의 북동쪽, 그리고 유럽의 북동쪽, 북아메리카의 북서쪽에 위치한 습지에 분포한다(Boltenkov et al. 2020, RBG Kew 2021). 대한민국에서 희귀식물(수목원·정원의 조성 및 진흥에 관한 법률)이며, 국가 적

색 목록 중 위기 등급에 해당한다(국립생물자원관 2011). 개발나물은 산형과(Apiaceae)에 속하며, 생장형은 변형된 줄기에 의한 번식이 나타나지 않으며, 하나의 지상경이 계속해서 자라는 단일줄기 식물(single stem)로 분류된다(USDA, NRCS 2021). 한반도, 일본, 중국, 러시아를 포함하는 아시아의 북동쪽과 북아메리카의 전역에 있는 습지에 분포한다(RBG Kew 2021).

송지호습지에서 연구 대상종의 특성을 확인하기 위하여 2016년 9월 30일에 종별로 건강 상태가 양호한 6개체의 초고와 생물량(건중량)을 측정하였다. 초고가 큰 종은 순서대로, 갈대(151 cm), 개발나물(84 cm), 고마리(71 cm), 쇠보리(70 cm), 부채붓꽃(51 cm), 꼴하늘지기(49 cm)이었다. 갈대는 비옥한 환경에서 4-6 m까지 자라는 것으로 보고된 것과 비교하면, 송지호습지에서는 낮은 초고를 보였다(Haslam 1972, Lem et al. 2008, RBG Kew 2021). 그 외에 개발나물(국립수목원 2016), 고마리(Kawano 2008), 쇠보리(국립수목원 2016), 부채붓꽃(Lee et al. et al. 2018), 꼴하늘지기(국립수목원 2016)의 초고는 기존 연구에서 보고된 것과 유사한 수준이었다. 생물량(지상부 + 지하부)이 큰 종은 순서대로, 갈대(38.5 g DW·individual^{-1}), 쇠보리(22.4 g DW·individual^{-1}), 부채붓꽃(18.5 g DW·individual^{-1}), 꼴하늘지기(15.7 g DW·individual^{-1}), 고마리(13.9 g DW·individual^{-1}), 개발나물(2.8 g DW·individual^{-1})이었다. 지하/지상부의 생물량 비율이 높은 종은 순서대로, 갈대(0.74), 부채붓꽃(0.71), 쇠보리(0.59), 꼴하늘지기(0.52), 개발나물(0.51), 고마리(0.40)이었다. 지하경 식물의 생장형을 가진 갈대, 부채붓꽃, 쇠보리의 지하부 할당 비율이 비교적 높은 것으로 나타났다. 반면에 일년생 초본인 고마리의 지하부 할당 비율이 가장 낮은 것으로 나타났다(Geng et al. 2007).

3.2.2. 종별 서식 환경과 유묘 출현율 분석

참조생태계에서 각각의 연구 대상종이 우점하는 방형구(0.5 × 0.5 m)를 설치하였다. 우점종인 갈대, 쇠보리, 꼴하늘지기, 고마리의 경우에는 종의 피도가 80% 이상인 방형구를 8개씩 설치하였다. 반면에, 종속종인 부채붓꽃과 개발나물은 피도가 80% 이상인 곳이 없었으므로, 피도 50% 이상인 방형구를 6개씩 설치하였다.

종별로 서식 환경에 차이가 있는지 확인하기 위하여, 각각의 방형구에서 2017년 6월 15-16일에 토양을 채취하였다. 방형구와 인접한 4지점에서 유기물층을 제외하고 3-10 cm 깊이에서 토양을 채취하여 섞었다. 아이스박스에 담에 실험실로 운반한 후, 분석에 앞서 눈이 2 mm인 체(standard sieve No. 10)를 이용하여 자갈과 식물체를 제거하였다. 수분함량은 105℃에서 48시간 동안 건조하여 무게 감소율로 측정하였다. 유기물함량은 강렬감량법(loss-on-ignition method)을 이용하여 건조된 토양을 550℃에서 가열하여 무게 감소율로 측정하였다(Boyle 2004). pH와 전기전도도는 토양과 증류수를 1:5로 혼합하여 진탕하고 거름종이에 거른 액체를 휴대용 측정기기(pH: Corning Checkmate II, Corning, USA; 전기전도도: model AP63, Thermo Fisher Scientific, USA)를 이용하여 측정하였다. NO_3-N와 NH_4-N함량은 2 M의 KCl 수용액으로 침출한 후(Dorich & Nelson 1983), 각각 hydrazine 방법(Kamphake et al. 1967)과 indophenol 방법(Solorzano 1969)을 통하여 비색 정량하였다. PO_4-P함량은 Bray No. 1 용액으로 침출한 후(Bray & Kurtz 1945), ascorbic acid reduction 방법(Murphy & Riley 1962)으로 비색 정량하였다. K^+, Ca^{2+}, Na^+, Mg^{2+}함량은 1 N의 NH_4OAc 수용액으로 침출한 후(Allen et al. 1974), 원자흡수분광계(model AA240FS, Varian, USA)를 통하여 정량하였다. 토성은 hydrometer 방법(Sheldrick & Wang 1993)을 이용하여 모래, 미사, 점토의 비율을 정량한 후, 미국농무부의 토성삼각도를 이용하여 유형을 분류하였다. 추가로 모든 방형구가 범람된 2017년 10월 17일(평균 수위 20 cm)에 각 방형구 내의 4지점에서 수심을 측정하여 상대고도를 산출하였다. 또한 연구 대상종의 유묘 출현율에 차이가

있는지 확인하기 위하여, 2017년 6월 15-16일에 각각의 방형구에서 유묘 개체수를 측정하였다.

3.2.3. 실험 설계

식물의 서식 기질에 양분이 너무 부족하면 실험 기간에 일부 개체가 사망할 수 있다. 반대로 양분이 너무 풍족하면 질소 이용에 대한 종내경쟁의 영향이 나타나지 않을 수 있다. 실험을 위한 토양을 결정하기 위하여, 2016년에 수도용 상토와 수돗물로 세척한 모래의 혼합비를 다르게 한 네 가지 토양(부피비 1:9, 1:29, 1:59, 1:119)에 대한 예비 연구를 수행했다(Table 3-1). 토양 조건별로 2개의 화분(지름 12 cm, 높이 13 cm)을 준비하여, 1개의 화분에는 고마리 유묘 9개체, 나머지 화분에는 부채붓꽃 유묘 9개체를 식재한 후, 약 3개월(2016년 5월 20일-7월 20일)간 생장을 관찰하였다. 혼합비 1:59와 1:119의 토양에서는 고마리와 부채붓꽃의 일부 개체가 사망하였다. 혼합비 1:9와 1:29의 토양에서는 두 종의 모든 개체가 생존하였다. 따라서 이 연구에는 혼합비 1:29의 토양을 사용하기로 결정했다. 이 토양의 총 무기질소(NO_3-N + NH_4-N)함량은 13.29 mg·kg^{-1}이며, 이는 참조생태계 토양의 약 4.5배에 해당했다(Table 2-3). 총 무기질소 대비 NO_3-N의 비율은 참조생태계보다 7.8%가 높은 39.8%이었다. 실험 토양의 pH는 6.73으로 참조생태계(6.79)보다 낮았다. 실험 토양(모래함량 = 96.51%, 미사함량 = 2.03%, 점토함량 = 1.46%)의 토성은 사토로 참조생태계 토양(모래함량 = 95.00%, 미사함량 = 3.16%, 점토함량 = 1.84%)과 같았다.

Table 3-1. Soil nutrients applied to preliminary experiments for the mesocosm experiments and comparison with the reference ecosystem.

		Means (mg·kg^{-1})				
		NO_3-N	NH_4-N	PO_4-P	TIN	NO_3-N:TDIN(%)
Soil for experiments						
Volume ratio of rice bed soil to washed sand (dilution factor)	1:9 (10)	15.57	23.59	13.04	39.16	39.8
	1:29 (30)	5.28	8.00	4.61	13.29	39.8
	1:59 (60)	2.71	4.11	2.51	6.82	39.8
	1:119 (120)	1.43	2.16	1.45	3.58	39.8
Soil of the reference ecosystem (Songji lagoon wetland)						
		0.95	2.02	1.62	2.98	32.0

TIN = total inorganic N (NO_3-N + NH_4-N)

2017년 5월 13일에 서울시의 서울대학교 내 야외포장(측면에 뚫려있는 비닐하우스)에서 종자 발아와 메즈코즘 실험이 수행되었다. 서울시의 지난 30년(1991-2020)동안 연평균 기온은 12.8℃로 참조생태계가 있는 고성군보다 1.4℃가 낮았다(Fig. 2-2 & 3-1). 실험에서 식물 생육이 이루어진 기간(5-9월)의 평균 기온은 서울시(22.8℃)와 고성군(22.9℃) 간에 큰 차이가 없었다. 여러 개의 플라스틱 박스(41 × 24 cm, 높이 11 cm)에 토양을 5 cm 깊이로 채우고, 연구 대상종의 종자를 파종했다. 유묘가 너무 밀집해서 자라는 경우에는, 적절하게 솎아내었다. 파종 후 약 3주 동안 생장시킨 후, 실험을 위한 개체를 선별하였다. 2017년 6월 1일에 초고를 기준으로 고마리는 6-8 cm, 갈대는 4-6 cm, 쇠보리는 3-5 cm, 꼴하늘지기는 3-5 cm, 부채붓꽃은 4-6 cm, 개발나물은 5-7 cm인 개체를 실험에 사용하였다.

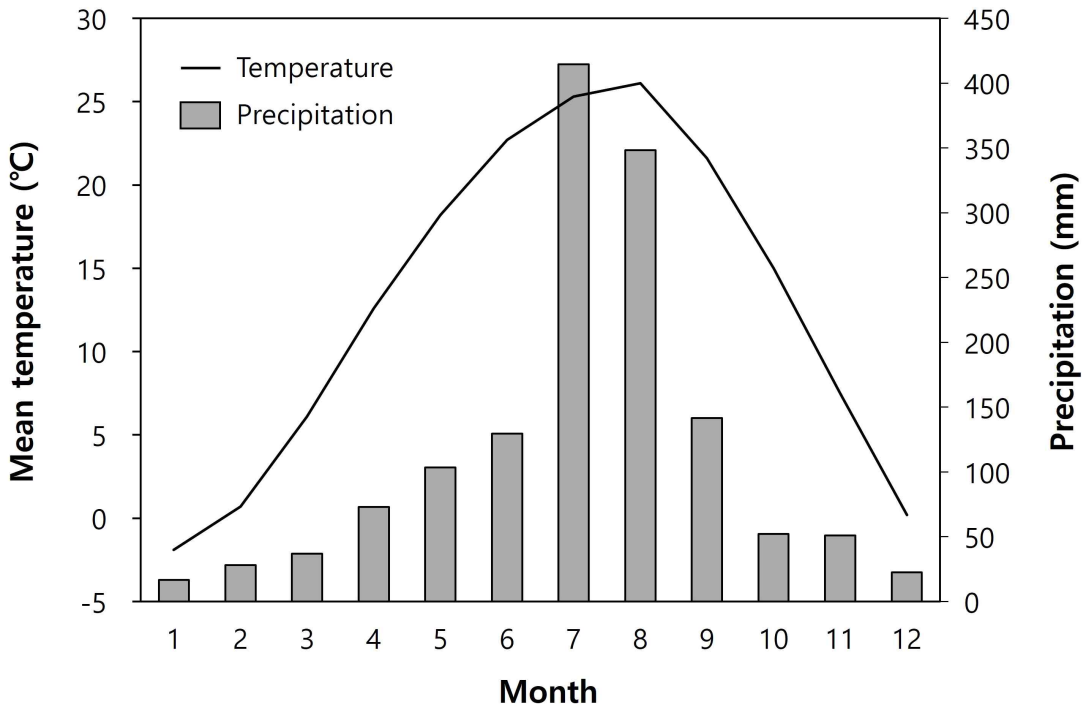

Fig. 3-1. Climate diagram of Seoul city over the past 30 years (1991-2020, 기상청 2021).

연구 대상종별로 종내경쟁에 의한 질소 이용 특성과 생장의 변화를 알아보기 위한 메즈코즘 실험을 설계하였다. 실험은 종자를 발아시킨 곳과 동일한 장소에서 2017년 6월 1일부터 10월 5일까지 수행되었다. 종내경쟁 처리는 토양을 가득 채운 한 화분(지름 12 cm, 높이 13 cm)에 식재한 개체수를 1, 3, 9개로 다르게 하여 세 가지 수준(각각 단일 식재, 3개체 식재, 9개체 식재 조건)으로 준비하였다(Fig. 3-2). 단일 식재와 3개체 식재 조건에는 각각 종별로 12개의 화분이 배치되었다(Table 3-2). 이 중 6개의 화분에는 추적자 적용A(Fig. 2-8)가 수행되었다. 이 화분에서 실험 종료(10월 5일) 후에 식물체를 수확하여 생물량을 측정하고, 토양에 남아있는 질소함량을 정량하였다. 다른 5개 화분에는 추적자 적용B(Fig. 2-10)가 수행되었다. 나머지 1개 화분은 추적자 적용B의 대조구로 추적자를 적용하지 않은 식물체의 부분별(잎, 지상경, 지하경, 뿌리) ^{15}N함량을 결정하기 위하여 사용되었다. 9개체 식재 조건에는 종별로 11

개의 화분이 배치되었다. 이 중 4개의 화분에서 추적자 적용A가, 다른 4개의 화분에서 추적자 적용B가 수행되었다. 어느 추적자 적용도 이루어지지 않은 2개 화분과 추적자 적용A가 이루어진 4개 화분에서(총 6개 화분) 실험 종료 후에 식물체의 생물량과 토양의 질소함량을 측정하였다. 추적자 적용A가 이루어진 화분에서 잎(종별로 1-6장)을 수확한 것이 식물의 최종 생물량에 영향을 줄 수 있기 때문에, 추적자 적용이 이루어지지 않은 2개 화분 역시 동일한 수의 잎이 수확되었다. 나머지 1개 화분은 추적자 적용B의 대조구로 사용되었다. 6가지 연구 대상종에 대하여 세 가지 종내경쟁 조건이 조합되었으며 최종적으로 210개의 화분이 사용되었다[6 × (12 + 12 + 11)]. 이와 별도로 미생물의 작용과 관수로 인한 토양의 무기질소 변화를 파악하기 위하여 식물을 심지 않은 3개의 화분을 준비하였다.

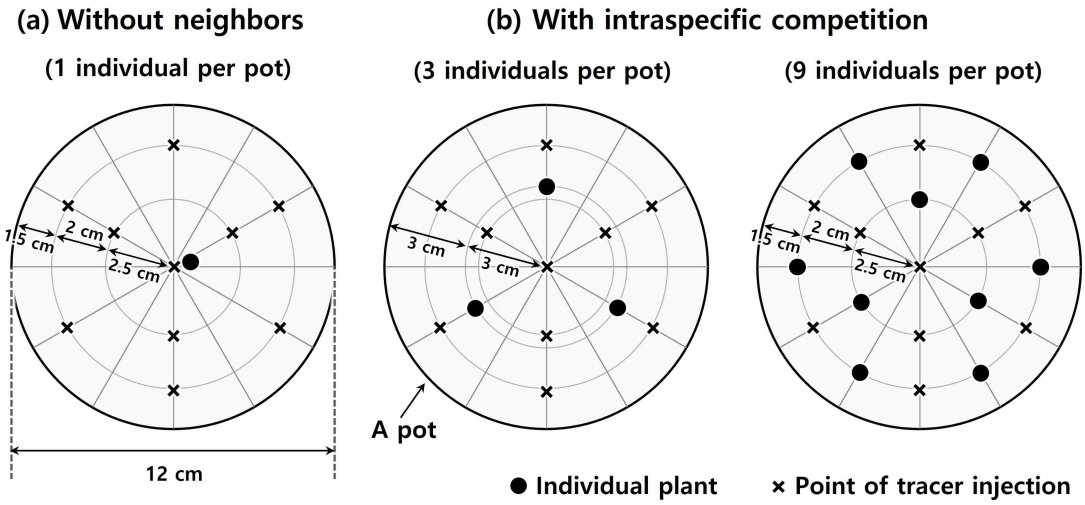

Fig. 3-2. Experimental design of intraspecific competition treatments in ex situ mesocosm experiments.

Table 3-2. The number of replicates (pots) for intraspecific competition treatments and measurement parameters within a species.

Intraspecific competition treatments (Individual density)	No. of pots	Performance date		
		July 13-15	July 27-28	October 5
$1 \cdot pot^{-1}$	6	Tracer app A		Soil & Biomass
	5	Tracer app B		
	1	Control for B		
$3 \cdot pot^{-1}$	6	Tracer app A		Soil & Biomass
	5	Tracer app B		
	1	Control for B		
$9 \cdot pot^{-1}$	4	Tracer app A		Soil & Biomass
	2			
	4	Tracer app B		
	1	Control for B		
Sum	35			

Tracer app A = tracer application A to determine the excess ^{15}N concentration in leaves and utilization ratio of different nitrogen forms;
Tracer app B = tracer application B to determine the excess ^{15}N concentration in leaves and root-specific ^{15}N uptake rate;
Control for B = Control for determining the ^{15}N content of non-labeled plants for tracer application B;
Soil & Biomass = soil nitrogen measurement and harvest for plant biomass.

실험이 시작된 초기 2주 동안에 사망한 개체는 이식 스트레스가 원인으로 판단하고 초고가 유사한 개체로 다시 식재하였다. 종별로 각 조건이 배치된 화분을 무작위로 위치시켰으며, 위치에 의한 영향을 배제하고자 2017년 6-7월에는 1주, 8-9월에는 2주 간격으로 위치를 변경하였다. 고마리의 경우에는 식물체가 누워서 퍼져 자라며, 옆의 화분에서 부정근을 내릴 수 있기 때문에, 8월 5일에 화분별로 망을 설치하여 이를 방지하였다. 실험이 진행되는 동안 수돗물을 지속적으로 공급하여, 화분 상단을 기준으로 -7 cm의 수위가 유지되었다. 단, 추적자를 주입하기 2일 전에는 수위를 낮추어 물을 배수시켰다.

3.2.4. 추적자 적용

식물은 생장에 따라 질소 흡수율(Leffler et al. 2013)과 형태별 이용 비율(Gessler et al. 1998)에 차이 보인다. 또한 추적자 적용A에서 잎을 이용한 분석은 식물체의 부분별(잎, 지상경, 지하경, 뿌리 등) 질소 할당을 무시함으로써 발생하는 잠재적인 오류를 가진다(Egle et al. 2008, Qing et al. 2015). 이에 대한 오류를 최소화하기 위해서는 광합성 조직의 질소 할당이 높은 지상부 생장률이 높은 시기에 추적자를 적용해야 한다(Kahmen et al. 2006). 지상부의 생장곡선을 확인하기 위하여, 본 실험과는 별도로 토양을 가득 채운 48개의 화분(지름 12 cm, 높이 13 cm)을 준비하였다. 종별로 8개의 화분에 유묘를 1개체씩 식재하였다(본 실험의 단일 식재 조건과 동일함). 실험이 진행되는 동안, 2주 간격으로 종별로 1개의 화분에서 식물체의 지상부를 수확하였다. 수확한 개체에서 초고, 잎 수, 소엽 수(개발나물의 경우), 슈트 수(갈대, 꼴하늘지기, 부채붓꽃의 경우), 슈트 총 길이(갈대, 쇠보리의 경우), 근원직경(갈대, 부채붓꽃, 개발나물의 경우), 생물량(70℃에서 48시간 이상 건조한 후 무게)을 측정했다. 각각의 생장 변수와 생물량에 대한 산점도를 통하여 선형적인 관계를 보이는 생장 변수를 선택하였다. 선택된 생장 변수를 독립 변수로 생물량을 종속 변수로 하는 다중회귀분석을 실시하여, 종별로 두 변수의 인과관계를 설명하는 회귀식을 산출하였다(adjusted R2 = 0.91-0.97, Table 3-3). 동시에 종별로 본 실험에 사용된 8개의 화분에서 1주 간격으로 생장 변수를 측정하였다. 최종적으로, 측정된 변수와 회귀식을 이용하여 지상부 생물량의 변화를 추정하였다. 모든 연구 대상종은 7월부터 8월 중순 사이에 높은 지상부 생장률을 보였다(Fig. 3-3).

Table 3-3. Results from multiple regression analysis between variables and above-ground biomass (g of dry weight) of study species in the mesocosm experiments.

Species	Variables	Regression coefficient	t-value	Adjusted R^2	F-value
PT	Constant	0.111	0.32 $^{p=0.76}$	0.97	151.58 ***
	Height (cm)	0.044	2.63 *		
	Leaf number	0.024	2.49 *		
PA	Constant	-0.050	-0.33 $^{p=0.75}$	0.97	131.73 ***
	Sum of shoot length (cm)	0.006	3.00 *		
	Leaf number	0.034	2.62 *		
IA	Constant	-1.730	-1.70 $^{p=0.13}$	0.91	46.10 ***
	Height (cm)	0.060	3.04 *		
	Leaf number	0.080	3.38 *		
FT	Constant	-0.900	-1.54 $^{p=0.17}$	0.94	72.18 ***
	Shoot number	0.127	3.42 *		
	Leaf number	0.044	3.41 *		
IS	Constant	-0.459	-1.85 $^{p=0.11}$	0.95	85.75 ***
	Height (cm)	0.047	4.32 **		
	Leaf number	0.136	4.12 **		
SS	Constant	-0.602	-1.54 $^{p=0.17}$	0.96	102.95 ***
	Height (cm)	0.040	3.57 **		
	Leaflet number	0.054	4.05 **		

PT = *Polygonum thunbergii* (고마리); PA = *Phragmites australis* (갈대);
IA = *Ischaemum aristatum* (쇠보리);
FT = *Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata* (꼴하늘지기);
IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물);
$^{*}p < 0.05$; $^{**}p < 0.01$; $^{***}p < 0.001$.

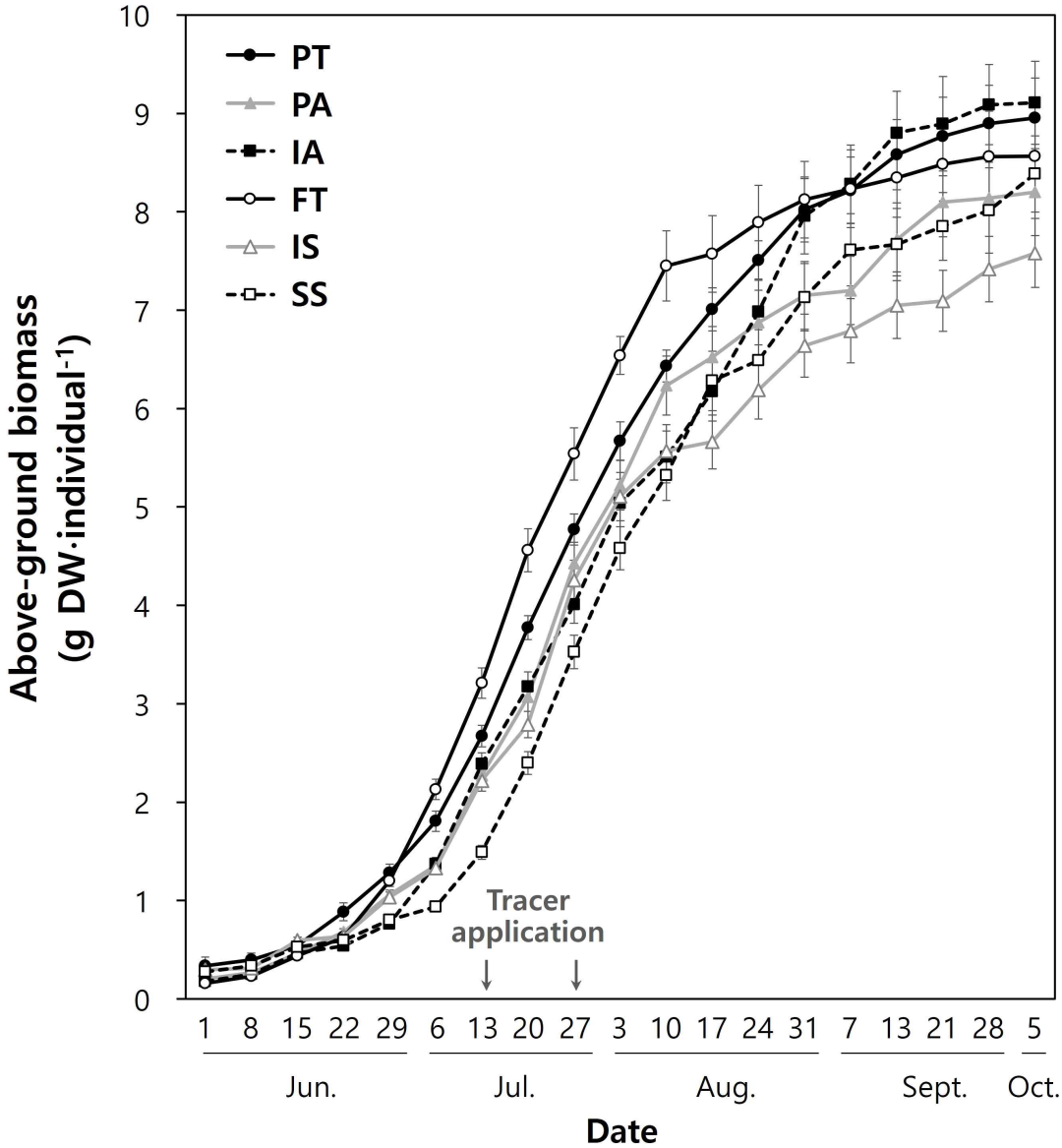

Fig. 3-3. Growth in above-ground biomass of study species without neighbors in the mesocosm experiments (means ± SE, n = 8).
PT = *Polygonum thunbergii* (고마리); PA = *Phragmites australis* (갈대);
IA = *Ischaemum aristatum* (쇠보리);
FT = *Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata* (꼴하늘지기);
IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물).

또한 실험이 진행되는 동안 토양의 질소함량과 질소의 화학적 형태별 비율의 변화를 측정했다. 토양의 질소함량 변화를 통하여 식물이 질소를 활발하게 흡수하는 시기를 추정할 수 있다. 본 실험의 단일 식재 조건에서 2주 간격으로 종별로 무작위로 선택한 3개의 화분에서 약 10g의 토양을 채취하였다. 토양을 채취할 때에는 식물체가 상하지 않도록 유의하였다. 채취한 토양을 2 M의 KCl 수용액으로 침출한 후(Dorich & Nelson 1983), NO_3-N와 NH_4-N함량을 각각 hydrazine 방법(Kamphake et al. 1967)과 indophenol 방법(Solorzano 1969)를 통하여 비색 정량하였다. 토양의 총 무기질소함량과 총 무기질소 대비 NO_3-N 비율은 시간이 지남에 따라 감소하였으며, 7월 초부터 감소율이 점차 증가하였다(Figs. 3-4 & 3-5).

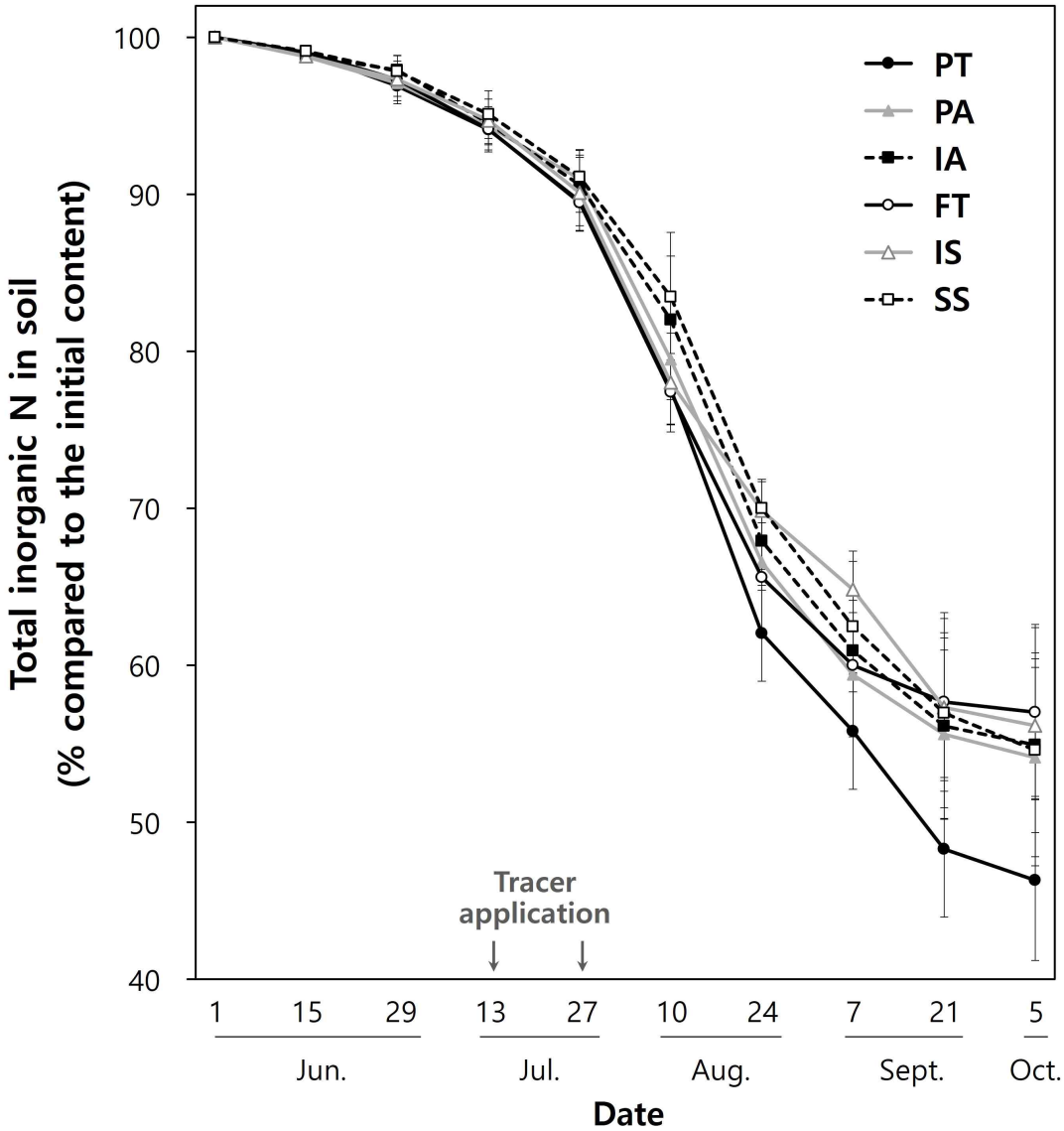

Fig. 3-4. Change in total inorganic nitrogen (NO_3-N + NH_4-N) in soil under different species without neighbors in the mesocosm experiments (means ± SE, n = 3).
PT = *Polygonum thunbergii* (고마리); PA = *Phragmites australis* (갈대);
IA = *Ischaemum aristatum* (쇠보리);
FT = *Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata* (꼴하늘지기);
IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물).

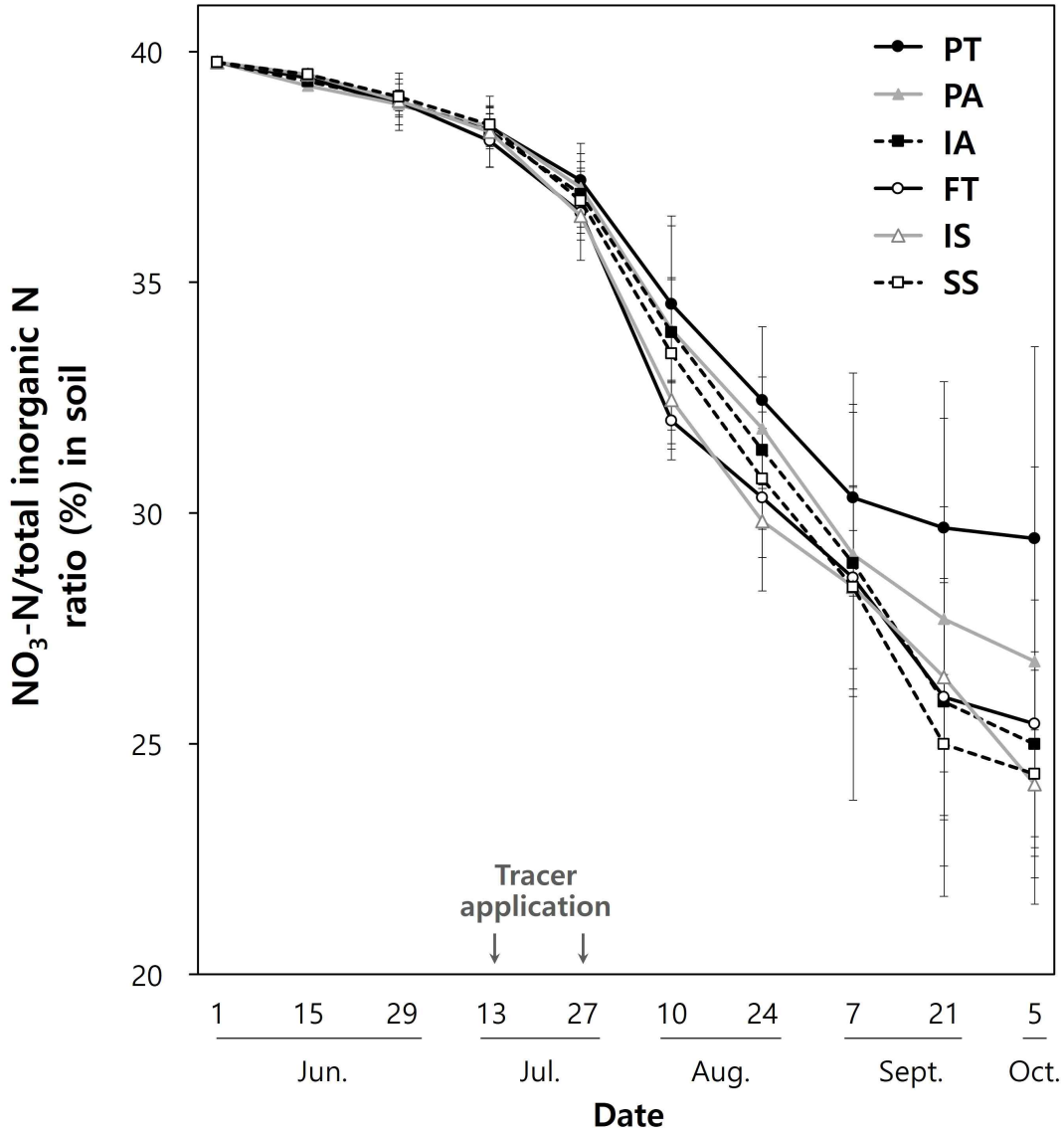

Fig. 3-5. Change in NO_3-N/total inorganic nitrogen (NO_3-N + NH_4-N) ratio in soil under different species without neighbors in the mesocosm experiments (means ± SE, n = 3).
PT = *Polygonum thunbergii* (고마리); PA = *Phragmites australis* (갈대);
IA = *Ischaemum aristatum* (쇠보리);
FT = *Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata* (꼴하늘지기);
IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물).

또한 식물의 추적자(^{15}N) 흡수율은 토양에 존재하는 ^{14}N의 상대적인 양에 따라 영향을 받을 수 있다(Kahmen et al. 2006). 따라서, 조건별로 질소함량과 질소 형태별 비율의 차이가 크지 않은 시기에 추적자를 적용하는 것이 바람직하다. 2017년 7월 13일에 종과 종내경쟁 처리를 조합한 모든 조건별로 3개 화분에서 약 10 g의 토양을 채취하였다. 이원분산분석을 수행한 결과, 총 무기질소함량과 NO_3-N 비율은 종(p = 0.99, p = 0.99)과 종내경쟁(p = 0.51, p = 0.53) 간에 유의미한 차이가 없었다. 7월 27일의 경우에도, 총 무기질소함량과 NO_3-N 비율은 종(p = 0.94, p = 0.73)과 종내경쟁(p = 0.37, p = 0.40) 간에 유의미한 차이가 없었다. 이에 따라 7월 13일과 27일경에 추적자 적용을 하기로 결정했다.

추적자 적용A는 2017년 7월에 두 차례(13-14일과 27-28일)에 걸쳐, 종과 종내경쟁 처리를 조합한 18(6 × 3)개의 조건별로 6개(단일 식재와 3개체 식재 조건) 또는 4개 화분(9개체 식재 조건)에서 반복되었다. 이를 위하여 $K^{15}NO_3$(98% ^{15}N), $^{15}NH_4Cl$(98% ^{15}N), KNO_3, NH_4Cl의 1 mmol·L^{-1} 수용액을 각각 준비하였다. 한 가지 형태의 질소에 ^{15}N를 표지한 수용액을 화분별로 10개 지점에 2 ml씩 주입하였다(Fig. 3-2). 동시에 다른 형태의 질소(^{15}N가 표지되지 않은) 수용액을 같은 양 주입하여 한 가지 형태에 대한 시비의 영향을 제거하고자 하였다. 1회차(13-14일)에 절반의 화분에는 $K^{15}NO_3$ + NH_4Cl을, 나머지 화분에는 KNO_3 + $^{15}NH_4Cl$을 추적자로 적용하였으며, 2회차(27-28일)에는 각각의 화분에 1회차와 반대의 형태를 추적자로 주입하였다. 결과적으로, 회차별로 화분당 274.5 μg의 ^{15}N가 주입되었으며, 이는 토양 가비중(1.37 g·cm^{-3})을 고려했을 때, 토양의 총 무기질소의 약 1.03%에 해당했다. 1회차 적용 후 식물의 잎을 채집한 뒤에는 관수하여 토양에 남아있는 ^{15}N를 최대한 제거하고자 하였다.

추적자를 주입할 때에는 바늘의 끝이 막히는 것을 방지하고, 추적자가 골고루 확산되도록 바늘의 4개 측면에 구멍이 있는 주사기를 사용하였다(Andersen et al. 2017). 주사기 바늘을 토양의 9 cm 깊이까지 넣은 후 천천히 빼면서 분사하여, 깊이별로 골고루 추적자가 주입되도록

하였다(Ashton et al. 2010). 하루 중 시각에 따른 질소 흡수의 변이를 줄이기 위하여, 모든 추적자 적용은 7-10시에 이루어졌다(Cott et al. 2020).

회차별로 추적자 주입 전과 주입 후 24시간이 지난 뒤에 각각의 화분에서 개체별로 잎을 채집했다. 잎은 식물체 위에서 4번째부터 건강한 상태의 것으로 개체당 1장(부채붓꽃, 개발나물), 2장(고마리, 갈대, 쇠보리), 또는 4장(꼴하늘지기)씩 선택했다. 채집된 잎은 증류수로 세척 후, 건조하고 분쇄하였다. 이후에 농생명과학공동기기원에 의뢰하여, 원소분석기(Flash EA 1112, Thermo Electron corporation, USA)와 안정성 동위원소비 질량분석기(Vision-EA, Isoprime, UK)를 통하여 전질소함량(%)과 $\delta^{15}N$(‰)를 정량하였다.

화차별로 각각(즉, 질소의 두 가지 형태에 대하여 각각) 잎의 ^{15}N-atom%와 ^{15}N함량 증가율을 계산하였다. $K^{15}NO_3$을 추적자로 적용한 경우에는 NO_3^--^{15}N-atom%와 NO_3^--^{15}N함량 증가율(Excess NO_3^--^{15}N)을 다음과 같이 계산하였다(Qing et al. 2015).

$$NO_3^-\text{-}^{15}N\text{-atom\%} = 100 / [1 / \{(\delta^{15}N / 1000 + 1) \times R^{15}N_{AIR}\} + 1]$$

$R^{15}N_{AIR}$ = 대기의 $^{15}N/^{14}N$ 비율로 0.0036765를 적용함

$$\text{Excess } NO_3^-\text{-}^{15}N\ (\mu g\ ^{15}N \cdot g^{-1}\ DW \cdot d^{-1}) = (TN_{labeled} \times NO_3^-\text{-}^{15}N\text{-atom\%}_{labeled} - TN_{bkgd} \times NO_3^-\text{-}^{15}N\text{-atom\%}_{bkgd}) \times 100 / 1\ day$$

$TN_{labeled}$ = 추작자 주입 후의 전질소함량(%),

NO_3^--^{15}N-atom%$_{labeled}$ = 추작자 주입 후의 NO_3^--^{15}N-atom%,

TN_{bkgd} = 추작자 주입 전의 전질소함량(%) 평균,

NO_3^--^{15}N-atom%$_{bkgd}$ = 추작자 주입 전의 NO_3^--^{15}N-atom% 평균

동일한 방법으로 NH_4^--^{15}N함량 증가율(Excess NH_4^--^{15}N)을 계산하였다. 최종적으로 NO_3^--^{15}N함량 증가율과 NH_4^--^{15}N함량 증가율을 합하여 두 가지 형태에 대한 전체의 ^{15}N함량 증가율(Excess ^{15}N)을 계산했다. 또한 질소 형태별 이용 비율(N Util ratio)을 전체의 ^{15}N함량 증가율에 대한 NO_3^--^{15}N함량 증가율 또는 NH_4^--^{15}N함량 증가율의 비율로 계산

했다. 이는 식물이 흡수한 추적자(^{15}N)의 형태별 비율이 실제로 이용하는 질소의 이용 비율과 동일하다는 가정을 하고 있다.

$$\text{Excess } ^{15}N \ (\mu g\ ^{15}N \cdot g^{-1}\ DW \cdot d^{-1}) = \text{Excess } NO_3\text{-}^{15}N + \text{Excess } NH_4\text{-}^{15}N$$

$$NO_3\text{-N Util ratio } (\%) = 100 \times \text{Excess } NO_3\text{-}^{15}N \ / \ \text{Excess } ^{15}N$$

$$NH_4\text{-N Util ratio } (\%) = 100 \times \text{Excess } NH_4\text{-}^{15}N \ / \ \text{Excess } ^{15}N$$

또한 이 계산은 1회차와 2회차의 적용 기간 동안 식물의 ^{15}N함량 증가율과 질소 형태별 이용 비율이 동일하다는 가정을 하고 있다. 각각 회차가 진행된 시각은 2주의 차이가 있으나, 다음과 같은 이유로 이 가정이 만족된다고 판단했다. 첫째, 각 회차에서 추적자 적용 직전에 토양의 $\delta^{15}N$는 통계적인 차이가 없었다(대응표본 t-검정, p = 0.22). 즉, 1회차에 주입한 ^{15}N의 대부분은 2회차 전에 식물에 흡수되었거나, 관수를 통하여 유실된 것으로 고려된다. 둘째, 1회차와 2회차에서 정량화된 잎의 $NO_3\text{-}^{15}N$함량 증가율은 모든 종과 종내경쟁 처리의 조합에서 서로 유의미한 차이가 없었다(독립표본 t-검정, p = 0.31-0.90). 마찬가지로 $NH_4\text{-}^{15}N$함량 증가율은 1회차와 2회차 사이에서 유의미한 차이가 없었다(독립표본 t-검정, p = 0.33-0.99).

3개체와 9개체 식재 조건에서 개체들이 질소를 분할하여 이용하는 수준을 비교하기 위하여 화분 내 모든 개체 쌍의 생태적 지위 중복(niche overlap)을 정량하였다. 생태적 지위 중복 지수는 질소 형태별 이용에 대한 비율유사도(proportional similarity index, PS)를 이용하여 다음과 같이 계산하였다(Schoener 1970, Colwell & Futuyma 1971). 비율유사도는 0-1의 값을 가지며, 0은 2개체가 이용하는 자원이 전혀 겹치지 않음을, 1은 완전하게 겹침을 의미한다.

$$PS = 1 - 0.5 \times (NO_3\text{-N Diff}_{xy} + NH_4\text{-N Diff}_{xy}) \ / \ 100$$

$NO_3\text{-N Diff}_{xy}$ = x개체와 y개체의 NO_3-N 이용 비율(%)의 차이의 절대값,
$NH_4\text{-N Diff}_{xy}$ = x개체와 y개체의 NH_4-N 이용 비율(%)의 차이의 절대값

추적자 적용B는 2017년 7월 15일에 조건별로 5개(단일 식재와 3개체 식재 조건) 또는 4개(9개체 식재 조건)의 화분에서 반복되었다. 추적자 적용A와는 다르게 두 가지 형태의 질소에 모두 ^{15}N를 표지하여 추적자로 사용하였다. 화분별로 10개 지점에 1 mmol·L^{-1}의 $K^{15}NO_3$과 $^{15}NH_4Cl$ 수용액을 2 ml씩 주입하였다. 이 외에는 추적자 적용A와 동일한 방법으로 수행되었다. 조건별로 1개 화분(대조구)에서 추적자를 적용하지 않은 자연상태의 식물체 ^{15}N함량을 결정하기 위하여, 식물체를 부분별(잎, 지상경, 지하경, 뿌리)로 나누어 수확하였다. 또한 추적자를 적용한 화분에서 개체별로 추적자 주입 후 24시간 지난 뒤에 식물체를 부분별로 수확했다. 수확한 지상부는 증류수로 세척하였다. 지하부는 수돗물로 흙을 제거하고 0.5 mmol·L^{-1} $CaCl_2$ 수용액에 약 30초 담가서 표면에 흡착된 ^{15}N를 제거한 후(Li et al. 2021), 증류수로 세척하였다. 모든 식물체는 건조 후에 무게를 측정하고 분쇄하였다. 분쇄한 식물체는 농생명과학공동기기원에 의뢰하여, 각각 전질소함량과 $\delta^{15}N$를 정량하였다. 이후에 추적자 적용A와 동일한 방법으로 잎의 ^{15}N함량 증가율을 계산하였다. 또한 식물체 부분별 ^{15}N 흡수량(^{15}N uptake of each part), 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율(Root-specific ^{15}N uptake rate, SNUR)을 다음과 같이 정량하였다(Qing et al. 2015).

$$^{15}N \text{ uptake of each part } (\mu g\ ^{15}N) = \text{Biomass} \times (TN_{labeled} \times {}^{15}N\text{-atom}\%_{labeled} - TN_{bkgd} \times {}^{15}N\text{-atom}\%_{bkgd}) \times 100$$

Biomass = 식물체의 부분별 건중량(g),

$TN_{labeled}$ = 추작자 주입 후의 전질소함량(%),

^{15}N-atom%$_{labeled}$ = 추작자 주입 후의 ^{15}N-atom%,

TN_{bkgd} = 추적자를 주입하지 않은 대조구의 전질소함량(%) 평균,

^{15}N-atom%$_{bkgd}$ = 추적자를 주입하지 않은 대조구의 ^{15}N-atom% 평균

$$\text{SNUR } (\mu g\ ^{15}N \cdot g^{-1} \text{ root DW} \cdot d^{-1}) = \Sigma(^{15}N \text{ uptake of each part}) / (\text{Root biomass} \times 1 \text{ day})$$

Root biomass = 뿌리의 건중량(g)

추적자 적용A와 B에서 종내경쟁이 질소 흡수율에 미치는 영향을 종별로 비교하기 위하여, 잎의 ^{15}N함량 증가율에 대한 경쟁적 반응(CR-Excess ^{15}N)과 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율에 대한 경쟁적 반응(CR-SNUR)을 다음과 같이 계산하였다(Ashton et al. 2010).

$$\text{CR-Excess } ^{15}N = \text{CR-Excess } ^{15}N_{with} / \text{CR-Excess } ^{15}N_{without}$$

CR-Excess $^{15}N_{with}$ = 종내경쟁이 있는 조건에서 잎의 ^{15}N함량 증가율,
CR-Excess $^{15}N_{without}$ = 이웃 식물이 없는 조건에서 잎의 ^{15}N함량 증가율의 평균

$$\text{CR-SNUR} = \text{CR-SNUR}_{with} / \text{CR-SNUR}_{without}$$

CR-$SNUR_{with}$ = 종내경쟁이 있는 조건에서 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율,
CR-$SNUR_{without}$ = 이웃 식물이 없는 조건에서 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율의 평균

3.2.5. 식물 생물량과 토양 질소와 pH

2017년 10월 5일에 조건별로 6개의 화분에서 식물체를 부분별로 나누어 수확하였다. 수확한 식물체에서 수돗물로 흙을 제거한 후에 70℃에서 48시간 이상 건조한 후 무게를 측정하였다. 생물량에 대한 경쟁적 반응(CR-Biomass)과 뿌리/지상부 비율에 대한 경쟁적 반응(CR-R/A)을 다음과 같이 계산하였다.

$$\text{CR-Biomass} = \text{Biomass}_{with} / \text{Biomass}_{without}$$

$Biomass_{with}$ = 종내경쟁이 있는 조건에서 건중량($g \cdot individual^{-1}$),
$Biomass_{without}$ = 이웃 식물이 없는 조건에서 건중량의 평균($g \cdot individual^{-1}$)

$$\text{CR-R/A} = \text{R/A}_{with} / \text{R/A}_{without},$$

R/A_{with} = 종내경쟁이 있는 조건에서 뿌리/지상부 비율,
$R/A_{without}$ = 이웃 식물이 없는 조건에서 뿌리/지상부 비율의 평균

또한 2017년 10월 5일에 식물체를 수확한 화분과 식물을 심지 않은 대조구에서 토양을 채취하여, 눈이 2 mm인 체(standard sieve No. 10)를 이용하여 걸렀다. 토양을 2 M의 KCl 수용액으로 침출한 후(Dorich & Nelson 1983), NO_3-N와 NH_4-N함량을 각각 hydrazine 방법(Kamphake et al. 1967)과 indophenol 방법(Solorzano 1969)을 통하여 비색 정량하였다. 또한 토양과 증류수를 1:5로 혼합하여 진탕하고 거름종이에 거른 액체를 휴대용 측정기기(pH: Corning Checkmate II, Corning, USA)를 이용하여 pH를 측정하였다.

3.2.6. 통계 분석

모든 통계적 분석을 수행하기 전에 Shapiro-Wilk test와 Levene test를 통하여 데이터의 정규성과 등분산성을 확인하고, 필요한 경우에는 데이터를 로그 변환[Log(x + 1)식 이용] 또는 제곱급 변환하였다. 송지호습지에서 연구 대상종 사이에 서식 환경 변수(상대고도와 토양 환경)의 차이가 있는지 확인하기 위하여 일원분산분석을 수행하였다. 또한 환경 변수에 대하여 차원을 축소하기 위하여 varimax 회전을 이용한 주성분분석을 수행하였다. 고유값(eigenvalue)이 1 이상인 요인 중에서 변수에 대한 설명력이 높은 2개의 요인을 선택하여, 산점도를 통해서 종별 분포를 확인하였다. 송지호습지에서 유묘의 밀도는 정규성을 만족하지 못하여 비모수통계인 Kruskal-Wallis test를 통해서 종간에 차이가 있는지 확인되었다. 사후분석으로 Mann-Whitney test를 통한 쌍대비교를 수행하였으며, 유의확률은 Bonferroni 수정 방법에 의하여 조정된 유의수준(0.05/13 = 0.0033)을 사용하였다(Calver & Fletcher 2020).

종과 종내경쟁 처리가 질소 형태별 이용 비율, 생태적 지위 중복 지수, 잎의 ^{15}N함량 증가율에 대한 경쟁적 반응, 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율에 대한 경쟁적 반응, 생물량에 대한 경쟁적 반응, 뿌리/지상부 비율에 대한 경쟁적 반응, 실험 종료 후의 토양 총 무기질소, 실험 종료 후의 토양 질소 형태별 비율, 토양 pH에 영향을 주는지 확인하기 위하여 이원분산분석을 수행하였다. 조건 사이의 차이는 0.05의 유의확률 수준

에서 Duncan post-hoc test를 통해서 확인하였다. 또한 특정 질소 형태에 대한 선호도를 평가하기 위하여, 조건별로 토양의 질소 형태 비율과 식물의 질소 형태별 이용 비율 사이의 차이를 단일표본 *t*-검정을 이용하여 분석하였다. 종별로 질소 형태별 이용 비율에 대한 개체 간의 변이를 파악하기 위하여 NO_3-N 이용 비율에 대한 사분위수를 이용하여 상자그림을 작성하였다. 상자그림 외의 모든 분석은 화분을 분석단위로 사용하였다. 모든 통계적 분석은 SPSS(version 23.0, Chicago, IL, USA)를 이용하여 수행되었다.

3.3. 결과

3.3.1. 종별 서식 환경과 유묘 출현율

15개의 환경 변수(상대고도와 토양 환경)를 주성분분석으로 차원 축소한 결과, 고유값이 1 이상인 3개의 주성분(누적 설명력 = 75.4%)이 추출되었다(Table 3-4). 주성분1에서 전기전도도, Na^+, K^+, Mg^{2+}, 유기물 함량, pH, 수분함량, PO_4-P, 주성분2에서 점토함량, NH_4-N, NO_3-N, 모래함량, 수분함량, PO_4-P, Ca^{2+}, 상대고도 주성분3에서 미사함량, 모래함량이 ±0.5 이상의 요인적재값(factor loading values)을 보였으며, 각각의 주성분과 상관이 높았다. 설명력이 큰 2개의 주성분을 축으로 산점도를 나타내었을 때, 6종의 서식 환경에 대한 분포는 서로 충첩되었다(Fig. 3-6). 또한 각각의 환경 변수에 대하여 일원분산분석을 수행한 결과, 모든 변수는 종간에 유의미한 차이가 없었다(p = 0.43-0.99, Table 3-5).

Table 3-4. Correlations between environmental habitat characteristics and principal component scores of study species in the Songji lagoon wetland. The components were rotated using the varimax method.

Variables	Factor loading values		
	PC1	PC2	PC3
Conductivity ($\mu S \cdot cm^{-1}$)	0.877	-0.235	-0.187
Na^{+} ($mg \cdot kg^{-1}$)	0.869	-0.228	-0.219
K^{+} ($mg \cdot kg^{-1}$)	0.860	-0.093	-0.175
Mg^{2+} ($mg \cdot kg^{-1}$)	0.792	-0.170	0.006
Organic matter content (%)	-0.720	0.474	0.310
pH	0.707	-0.052	-0.382
Water content (%)	-0.666	0.619	0.126
PO_4-P ($mg \cdot kg^{-1}$)	-0.605	0.544	0.185
Clay (%)	-0.070	0.848	-0.108
NH_4-N ($mg \cdot kg^{-1}$)	-0.240	0.791	0.434
NO_3-N ($mg \cdot kg^{-1}$)	-0.092	0.740	0.473
Sand (%)	0.239	-0.625	-0.622
Ca^{2+} ($mg \cdot kg^{-1}$)	-0.325	0.531	0.165
Relative altitude (cm)	0.342	-0.514	-0.457
Silt (%)	-0.261	0.149	0.908
Eigenvalue	5.136	3.902	2.277
% variation explained	34.242	26.015	15.178
Cumulative % variation explained	34.242	60.256	75.434

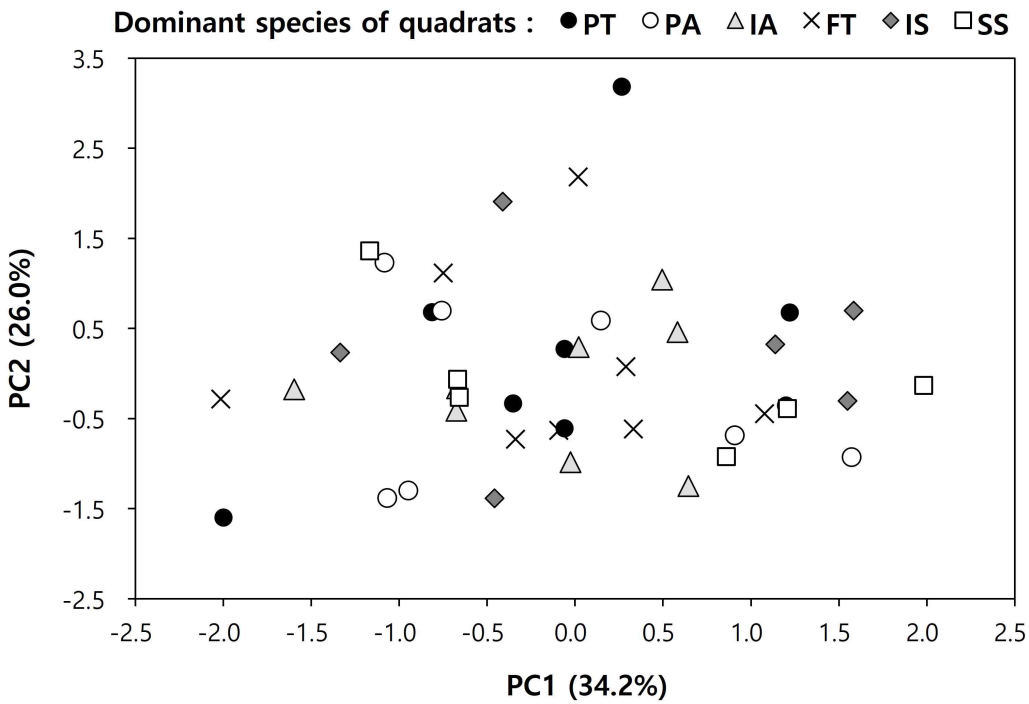

Fig. 3-6. A scatter plot of the first two principal component scores from the principal component analysis (PCA) with varimax rotation based on the relative altitude and soil environmental characteristics of study species.
PT = *Polygonum thunbergii* (고마리); PA = *Phragmites australis* (갈대);
IA = *Ischaemum aristatum* (쇠보리);
FT = *Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata* (꼴하늘지기);
IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물).

Table 3-5. Comparisons in environmental habitat characteristics between six species according to one-way ANOVA.

Variables	Means ± SD						*F*-value
	PT (n = 8)	PA (n = 8)	IA (n = 8)	FT (n = 8)	IS (n = 6)	SS (n = 6)	
Relative altitude (cm)	4.88 ± 3.56	4.38 ± 2.39	4.63 ± 2.56	4.38 ± 1.19	5.00 ± 1.90	5.17 ± 2.32	0.13^{ns}
Soil							
Water Content (%)	22.11 ± 4.67	19.43 ± 5.02	21.59 ± 4.77	20.79 ± 3.84	19.67 ± 5.51	19.27 ± 5.51	0.45^{ns}
Organic matter content (%)	1.33 ± 0.41	1.26 ± 0.82	1.44 ± 0.79	1.47 ± 0.86	1.05 ± 0.89	1.46 ± 1.17	0.25^{ns}
pH	6.92 ± 0.28	6.64 ± 0.45	6.81 ± 0.18	6.87 ± 0.23	6.91 ± 0.17	6.80 ± 0.42	0.89^{ns}
Conductivity ($\mu S \cdot cm^{-1}$)	662.67 ± 186.58	701.52 ± 243.63	653.45 ± 175.50	657.04 ± 216.25	671.26 ± 198.98	657.51 ± 315.94	0.05^{ns}
NO_3-N ($mg \cdot kg^{-1}$)	0.97 ± 0.28	0.97 ± 0.29	0.94 ± 0.28	0.89 ± 0.35	1.00 ± 0.21	0.97 ± 0.23	0.15^{ns}
NH_4-N ($mg \cdot kg^{-1}$)	2.11 ± 0.61	1.96 ± 0.55	1.95 ± 0.35	1.99 ± 0.45	1.98 ± 0.57	2.18 ± 0.59	0.22^{ns}
PO_4-P ($mg \cdot kg^{-1}$)	1.68 ± 0.69	1.68 ± 0.49	1.63 ± 0.30	1.54 ± 0.57	1.71 ± 0.81	1.45 ± 0.65	0.19^{ns}
K^+ ($mg \cdot kg^{-1}$)	49.01 ± 18.69	48.93 ± 14.45	49.37 ± 11.06	47.77 ± 10.63	49.48 ± 18.86	53.62 ± 25.05	0.10^{ns}
Ca^{2+} ($mg \cdot kg^{-1}$)	92.07 ± 23.72	86.77 ± 34.76	89.02 ± 26.21	95.66 ± 28.58	81.57 ± 31.30	97.53 ± 16.98	0.30^{ns}
Na^+ ($mg \cdot kg^{-1}$)	535.25 ± 74.64	580.23 ± 163.59	532.62 ± 97.98	529.68 ± 121.14	604.92 ± 193.76	523.45 ± 198.26	0.36^{ns}
Mg^{2+} ($mg \cdot kg^{-1}$)	92.54 ± 24.06	96.13 ± 37.45	98.18 ± 22.29	91.49 ± 26.65	94.47 ± 30.48	112.26 ± 30.04	0.45^{ns}
Soil texture	Sand	Sand	Sand	Sand	Sand	Sand	
Sand (%)	95.33 ± 2.18	95.39 ± 2.16	95.50 ± 2.30	95.47 ± 2.39	93.28 ± 1.39	94.35 ± 2.99	1.01^{ns}
Silt (%)	2.57 ± 0.83	3.01 ± 1.62	2.86 ± 2.17	2.35 ± 1.97	3.81 ± 1.53	3.76 ± 2.04	0.82^{ns}
Clay (%)	2.10 ± 1.63	1.60 ± 1.46	1.64 ± 1.30	2.18 ± 1.23	2.91 ± 1.41	1.89 ± 1.24	0.79^{ns}

PT = *Polygonum thunbergii* (고마리); PA = *Phragmites australis* (갈대);
IA = *Ischaemum aristatum* (쇠보리);
FT = *Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata* (꼴하늘지기);
IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물);
ns = not significant at p = 0.05.

각 종이 우점하는 방형구에서 유묘의 밀도는 종간에 차이가 있었다(Kruskal-Wallis test, χ^2 = 38.20, p < 0.001). 연구 대상 우점종 중에서 고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기의 유묘 밀도는 연구 대상 종속종인 부채붓꽃과 개발나물의 유묘 밀도 평균보다 각각 28, 9, 12배가 높았다(Bonferroni adjusted p < 0.003, Fig. 3-7). 반면에, 연구 대상 우점종인 갈대의 유묘는 종속종보다 낮거나 유사한 밀도를 보였다.

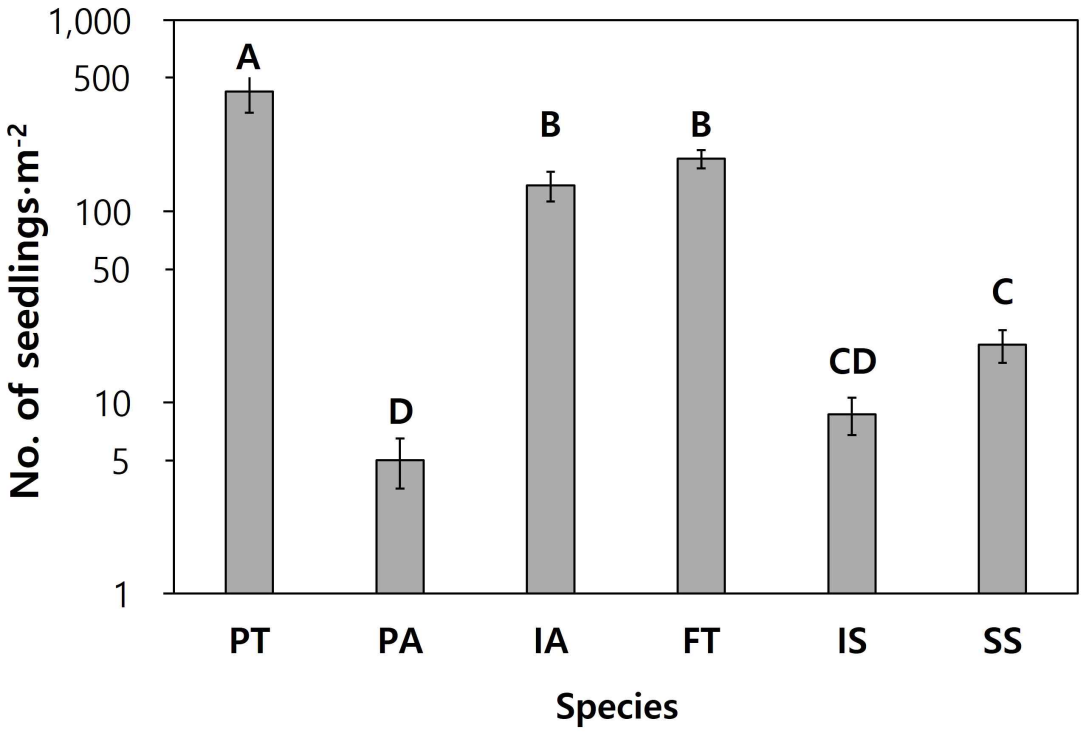

Fig. 3-7. Density of seedlings of study species in the Songji lagoon wetland [means ± SE, n = 8 (PT, PA, IA, FT) or 6 (IS, SS)]. Different capital letters indicate significant differences between species in pairwise comparisons (Mann-Whitney test) after Bonferroni correction (adjusted p = 0.05/13). Note that y-axes are on a log scale.
PT = *Polygonum thunbergii* (고마리); PA = *Phragmites australis* (갈대);
IA = *Ischaemum aristatum* (쇠보리);
FT = *Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata* (꼴하늘지기);
IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물).

3.3.2. 토양 질소 이용 특성

모든 조건에서 화분당 주입한 추적자에 대한 평균 회수율(화분 내 식물 전체의 ^{15}N 흡수량/주입한 ^{15}N량)은 49.3 ± 23.5%이었다. 종과 종내경쟁 처리는 각각 질소 형태별 이용 비율(화분 내 개체들의 평균)에 영향을 주었다($p < 0.001$, Table 3-6). 단일 식재 조건에서 NO_3-N 이용 비율이 높은 종은 순서대로 부채붓꽃, 쇠보리, 개발나물, 꼴하늘지기, 갈대, 고마리였다(Fig. 3-8a). 또한 질소 형태별 이용 비율에 대하여 종과 종내경쟁 처리의 상호작용 효과가 나타났다($p < 0.001$, Table 3-6). 이는 종내경쟁에 의한 질소 형태별 이용 비율의 변화 양상이 종별로 다르다는 것을 의미한다. 우점종인 고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기의 경우에는 단일 식재 조건보다 종내경쟁이 있는 조건(3개체 식재와 9개체 식재)에서 NO_3-N 이용 비율이 낮았다($p < 0.05$). 이는 이 종들이 종내경쟁에 따라 이용하는 질소 형태에 대한 높은 가소성을 가진다는 것을 나타낸다. 반면에, 우점종인 갈대와 종속종인 부채붓꽃, 개발나물은 종내경쟁에 따라 질소 형태별 이용 비율에 변화가 없었으며, 질소 형태에 대한 이용 가소성이 나타나지 않았다. 질소 형태에 대한 이용 가소성이 높은 종들은 모두 단일 식재 조건에서 NO_3-N 이용 비율이 토양의 NO_3-N 비율보다 높았다($p < 0.01$-0.001). 이는 상대적으로 NH_4-N보다 NO_3-N를 선호하는 것을 의미한다. 반면에, 이 종들은 3개체 또는 9개체 식재 조건에서 토양의 질소 형태 비율과 유사한 비율로 질소를 이용하여 특정 형태에 대한 선호도가 나타나지 않았다. 질소 형태에 대한 이용 가소성이 나타나지 않은 종들은 모두 종내경쟁 처리에 관계없이 NO_3-N 이용 비율이 토양의 NO_3-N 비율보다 높았다($p < 0.01$-0.001). 이 결과는 화분 내 모든 개체의 평균이 분석단위로 적용되었다.

Table 3-6. Results from two-way ANOVA of the effects of species and intraspecific competition on nitrogen uptake, growth of plants, and soil nitrogen contents at the end of experiments.

Effect / Dependent variable	*F*-value		
	Species	Intraspecific competition	Species × Intraspecific competition
N uptake of plants			
N Util ratio	33.92 ***	28.91 ***	6.56 ***
Niche overlap	30.87 ***	8.83 **	0.92 ns
CR-Excess ^{15}N	10.51 ***	8.86 **	0.83 ns
CR-SNUR	11.99 ***	9.77 **	0.90 ns
Growth of plants			
CR-Biomass	13.69 ***	122.73 ***	0.64 ns
CR-R/A	4.89 **	11.55 **	1.35 ns
Soil N contents at the end of experiments.			
Soil TIN	10.05 ***	57.00 ***	1.47 ns
Soil N ratio	3.76 **	4.62 *	0.70 ns

N Util ratio = utilization ratio of different nitrogen forms;
CR-Excess ^{15}N = competitive response based on excess ^{15}N concentration in leaves;
CR-SNUR = competitive response based on root-specific ^{15}N uptake rate;
CR-Biomass = competitive response based on biomass;
CR-R/A = competitive response based on root/above-ground biomass ratio;
Soil TIN = total inorganic N (NO_3-N + NH_4-N) in soil at the end of experiments;
Soil N ratio = nitrogen forms ratio in soil at the end of experiments;
ns = not significant at $p = 0.05$; $^{*}p < 0.05$; $^{**}p < 0.01$; $^{***}p < 0.001$.

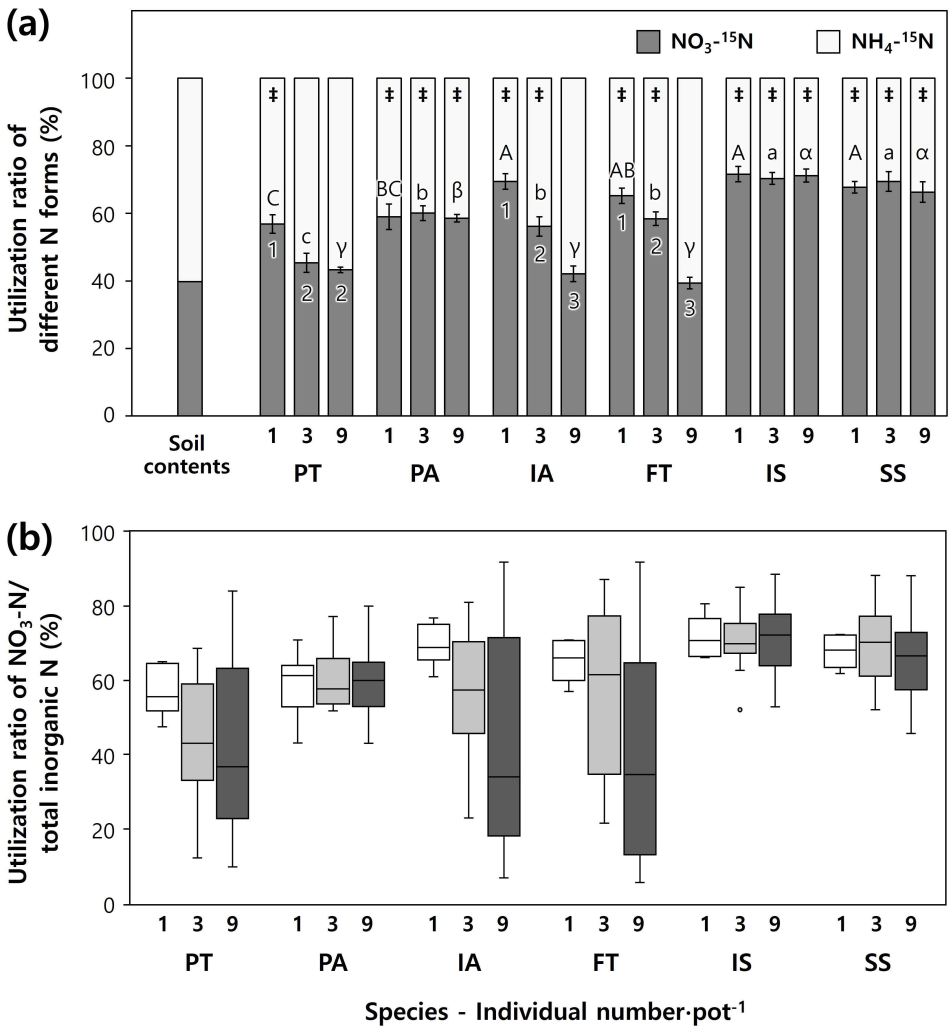

Fig. 3-8. Means ± SE **(a)** and box plots **(b)** of utilization ratio of different nitrogen forms of study species under different intraspecific competition treatments [n = 6 (1 and 3 individuals·pot^{-1}) or 4 (9 individuals·pot^{-1}) for (a), n = 6 (1 individual·pot^{-1}), 18 (3 individuals·pot^{-1}), or 36 (9 individuals·pot^{-1}) for (b)]. Box plots display median (horizontal line inside boxes), interquartile range (box ends), and full range (error bars) excluding outliers (circles) defined as being more than ± 1.5 × interquartile range outside the box. Different capital, lowercase, and Greek letters indicate significant differences between species within 1, 3, and 9 individuals·pot^{-1} condition, respectively. Different numbers indicate significant differences between intraspecific competition treatments within the same species. Significant differences were assessed according to Duncan post-hoc test (p < 0.05). Double crosses indicate significant differences in nitrogen forms ratio between plant uptake and soil content according to one sample t-test (p < 0.05).
PT = *Polygonum thunbergii* (고마리); PA = *Phragmites australis* (갈대);
IA = *Ischaemum aristatum* (쇠보리);
FT = *Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata* (꼴하늘지기);
IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물).

종과 종내경쟁 처리를 조합한 조건별로 각각의 개체를 분석단위로 하여 NO_3-N 이용 비율에 대한 상자그림을 작성하였다(Fig. 3-8b). 질소 형태에 대한 이용 가소성이 높은 종들(고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기)은 종내경쟁의 강도(화분 내 개체수)가 증가함에 따라 NO_3-N 이용 비율에 대한 종내 변이의 수준이 크게 증가했다. 반면에, 질소 형태에 대한 이용 가소성이 나타나지 않은 종들(갈대, 부채붓꽃, 개발나물)은 종내경쟁의 강도에 따른 종내 변이의 수준 차이가 거의 없었다.

종($p < 0.001$)과 종내경쟁 처리($p < 0.01$)는 각각 화분 내 개체 사이의 생태적 지위 중복 지수에 영향을 주었다(Table 3-6). 3개체 식재와 9개체 식재 조건 모두에서 질소 형태에 대한 이용 가소성이 높은 종들(고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기, Fig. 3-8a)은 그렇지 않은 종들보다 생태적 지위 중복 지수가 낮았다($p < 0.05$, Fig. 3-9). 쇠보리의 경우에는 3개체 식재 조건보다 9개체 식재 조건에서 더 낮은 생태적 지위 중복 지수를 보였다($p < 0.05$).

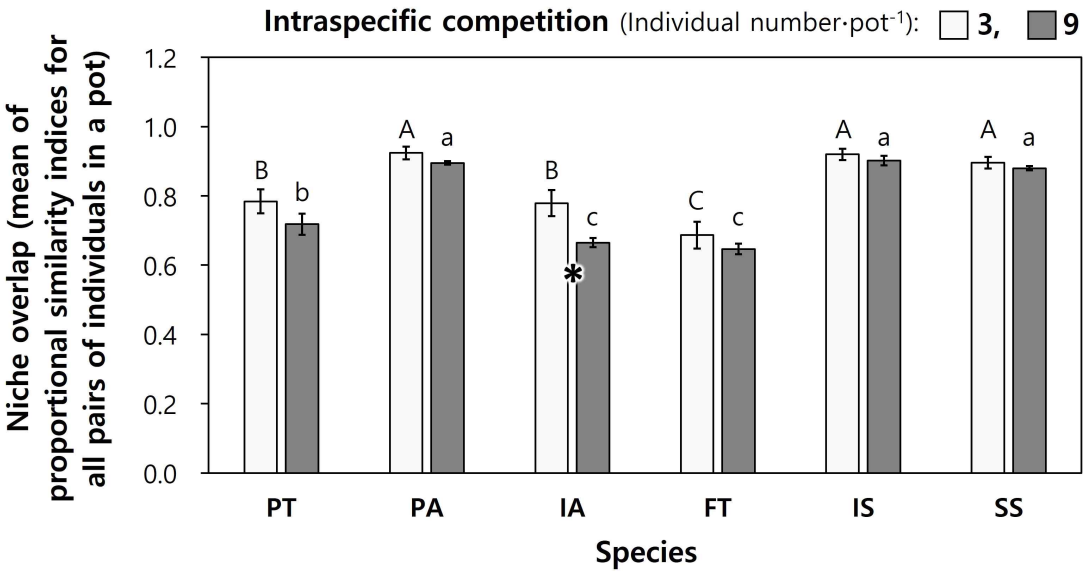

Fig. 3-9. Niche overlap (mean of proportional similarity indices for all pairs of individuals in a pot) of study species under different intraspecific competition treatments [means ± SE, n = 6 (3 individuals·pot^{-1}) or 4 (9 individuals·pot^{-1})]. Different capital and lowercase letters indicate significant differences between species within 3 and 9 individuals·pot^{-1} condition, respectively. Asterisks indicate significant differences between intraspecific competition treatments within the same species. Significant differences were assessed according to Duncan post-hoc test ($p < 0.05$).
PT = *Polygonum thunbergii* (고마리); PA = *Phragmites australis* (갈대);
IA = *Ischaemum aristatum* (쇠보리);
FT = *Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata* (꼴하늘지기);
IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물).

단일 식재 조건에서 고마리의 잎의 ^{15}N함량 증가율과 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율은 다른 종과 큰 차이를 보였으며, 다른 종의 평균보다 각각 65%, 83%가 높았다($p < 0.05$). 반면에, 고마리를 제외한 종간에 두 변수는 차이가 없거나 적었다. 종($p < 0.001$)과 종내경쟁 처리($p < 0.01$)는 각각 잎의 ^{15}N함량 증가율에 대한 경쟁적 반응과 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율에 대한 경쟁적 반응에 영향을 주었다(Table 3-6). 3개체 식재와 9개체 식재 조건 모두에서 고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기의 두 변수는 갈대, 부채붓꽃, 개발나물보다 높은 경향을 보였다(Fig. 3-10). 또한 고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기의 두 변수 범위는 0.93-0.98로 1과 유사하였으나, 갈대, 부채붓꽃, 개발나물의 두 변수 범위는 0.62-0.87로 1보다 낮았다. 이는 질소 형태에 대한 이용 가소성이 높은 종들(고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기)은 단일 식재 조건과 종내경쟁이 있는 조건(3개체 식재와 9개체 식재 조건)에서 개체별 질소 흡수율이 거의 동일한 수준으로 유지되고 있다는 것을 나타낸다. 반면에, 질소 형태에 대한 이용 가소성이 나타나지 않은 종들(갈대, 부채붓꽃, 개발나물)의 경우에는 종내경쟁에 의하여 질소 흡수율이 감소했음을 의미한다. 또한 이 종들의 경우에는 3개체 식재 조건보다 9개체 식재 조건에서 질소 흡수율이 더 감소하는 경향을 보였다. 종내경쟁의 강도가 증가함에 따라 잎의 ^{15}N함량 증가율에 대한 경쟁적 반응의 경우에는 갈대와 개발나물에서, 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율에 대한 경쟁적 반응의 경우에는 갈대와 부채붓꽃에서 유의미하게 감소하였다($p < 0.05$).

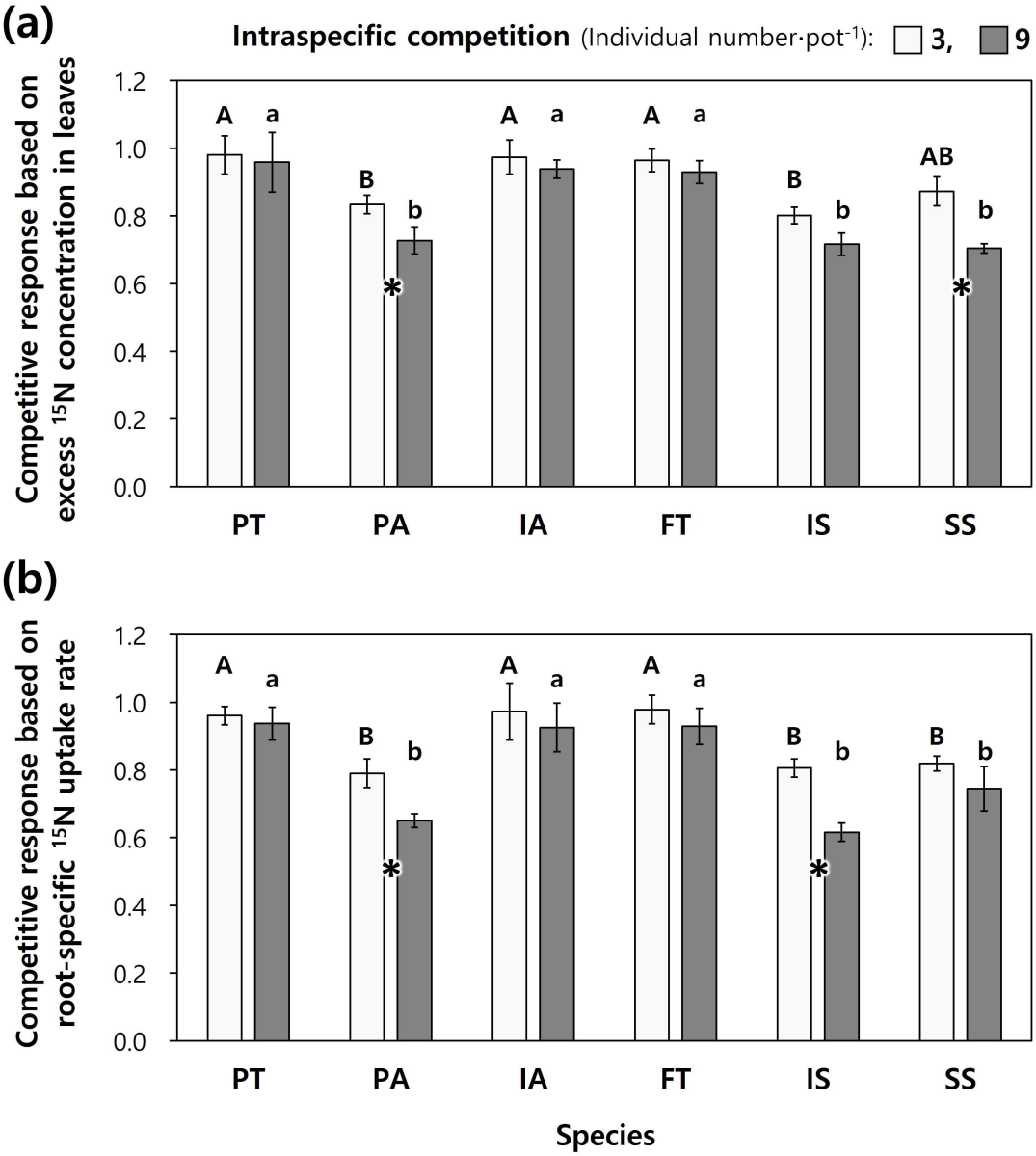

Fig. 3-10. Competitive response based on excess ^{15}N concentration in leaves (a) and root-specific ^{15}N uptake rate (b) of study species under different intraspecific competition treatments [means ± SE, n = 11 (3 individuals·pot^{-1}) or 8 (9 individuals·pot^{-1}) for (a), n = 5 (3 individuals·pot^{-1}) or 4 (9 individuals·pot^{-1}) for (b)]. Different capital and lowercase letters indicate significant differences between species within 3 and 9 individuals·pot^{-1} condition, respectively. Asterisks indicate significant differences between intraspecific competition treatments within the same species. Significant differences were assessed according to Duncan post-hoc test ($p < 0.05$).
PT = *Polygonum thunbergii* (고마리); PA = *Phragmites australis* (갈대);
IA = *Ischaemum aristatum* (쇠보리);
FT = *Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata* (꼴하늘지기);
IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물).

3.3.3. 식물 생장

단일 식재 조건에서 모든 종의 생물량 범위는 12.5-14.5 g이었으며, 종간에 차이가 없었다(p = 0.61). 종과 종내경쟁 처리는 각각 생물량에 대한 경쟁적 반응에 영향을 주었다(p < 0.001, Table 3-6). 모든 조건에서 생물량에 대한 경쟁적 반응의 범위는 0.15-0.53으로 1보다 크게 작았으며, 이는 종내경쟁에 의하여 모든 종의 생물량이 감소했음을 의미한다(Fig. 3-11a). 또한 모든 종은 3개체 식재 조건보다 9개체 식재 조건에서 생물량이 더 크게 감소하였다(p < 0.05). 3개체 식재 조건에서 고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기의 생물량에 대한 경쟁적 반응은 갈대와 부채붓꽃보다 높았다(p < 0.05). 9개체 식재 조건에서 고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기의 생물량에 대한 경쟁적 반응은 갈대, 부채붓꽃, 개발나물보다 높았다(p < 0.05). 질소 형태에 대한 이용 가소성이 높은 종들(고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기)은 그렇지 않은 종들(갈대, 부채붓꽃, 개발나물)보다 종내경쟁에 의한 생물량의 감소 폭이 더 적은 것으로 나타났다.

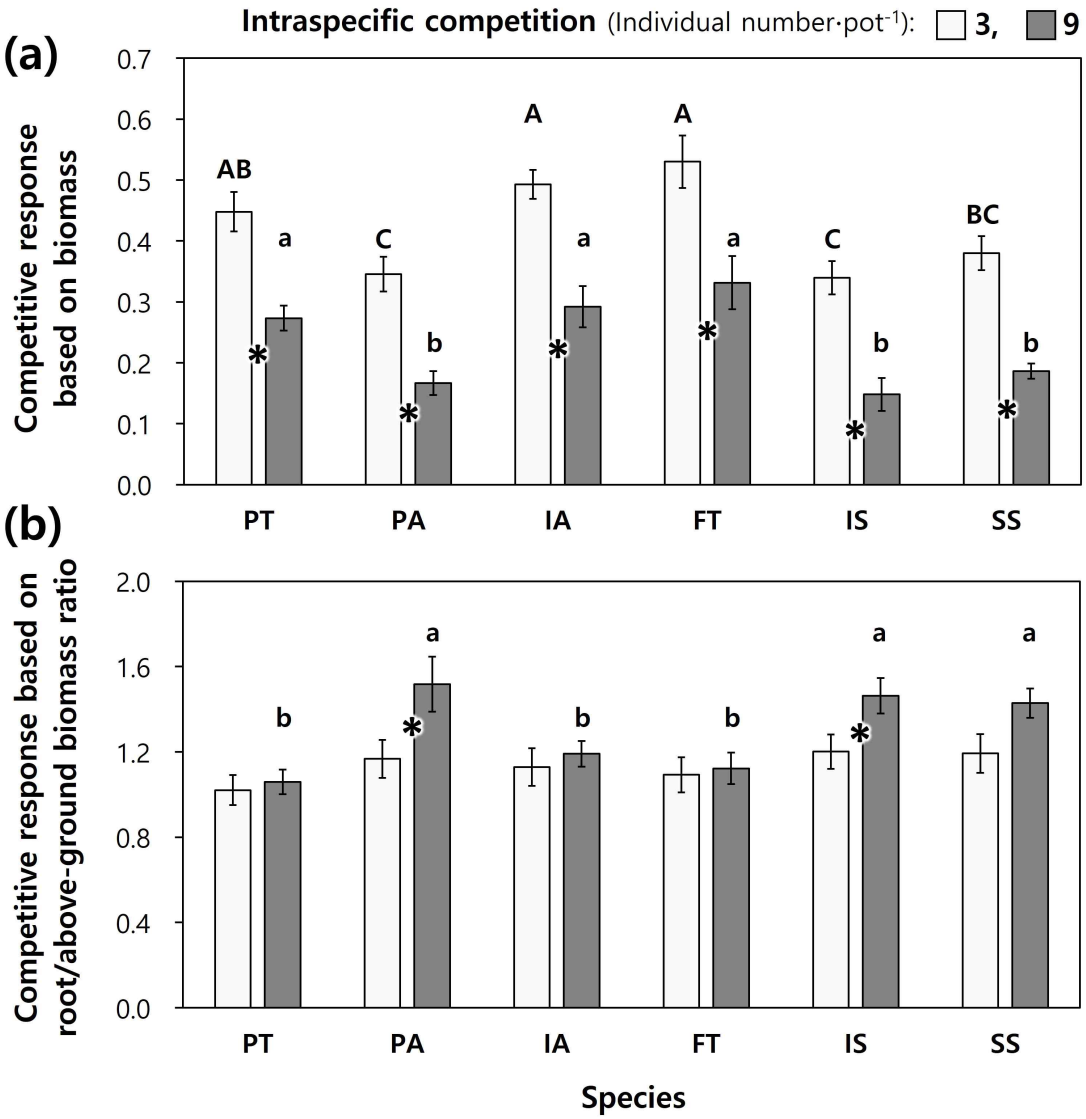

Fig. 3-11. Competitive response based on biomass (a) and root/above-ground biomass ratio (b) of study species under different intraspecific competition treatments (means ± SE, n = 6). Different capital and lowercase letters indicate significant differences between species within 3 and 9 individuals·pot^{-1} conditions, respectively. Asterisks indicate significant differences between intraspecific competition treatments within the same species. Significant differences were assessed according to Duncan post-hoc test ($p < 0.05$).
PT = *Polygonum thunbergii* (고마리); PA = *Phragmites australis* (갈대);
IA = *Ischaemum aristatum* (쇠보리);
FT = *Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata* (꼴하늘지기);
IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물).

단일 식재 조건에서 뿌리/지상부 비율이 높은 종은 순서대로, 쇠보리(0.50), 꼴하늘지기(0.49), 개발나물(0.48), 갈대(0.46), 부채붓꽃(0.42), 고마리(0.41)이었다. 종과 종내경쟁 처리는 각각 뿌리/지상부 비율에 대한 경쟁적 반응에 영향을 주었다($p < 0.01$, Table 3-6). 3개체 식재 조건에서는 종간에 뿌리/지상부 비율에 대한 경쟁적 반응의 차이가 없었다(Fig. 3-11b). 반면에, 9개체 식재 조건에서는 갈대, 부채붓꽃, 개발나물은 고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기보다 더 높은 뿌리/지상부 비율에 대한 경쟁적 반응을 보였다($p < 0.05$). 질소 형태에 대한 이용 가소성이 나타나지 않은 종들(갈대, 부채붓꽃, 개발나물)은 가소성이 높은 종들(고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기)보다 종내경쟁에 의하여 뿌리에 대한 할당 비율이 더 크게 증가하는 것으로 나타났다.

3.3.4. 토양 질소와 pH

조건별로 실험 종료 후에 토양에 남아있는 총 무기질소함량의 범위는 식물을 심지 않은 대조구 대비 5.8-54.6%이었다(Fig. 3-12a). 종과 종내경쟁 처리는 각각 토양의 총 무기질소함량에 영향을 주었다($p < 0.001$, Table 3-6). 부채붓꽃을 제외하면 모든 종이 화분 내 개체수가 증가함에 따라 토양에 남아있는 총 무기질소함량이 유의미하게 감소하였다($p < 0.05$). 단일 식재 조건에서는 토양의 총 무기질소함량에 대한 종간의 차이가 없었다. 반면에, 9개체 식재 조건에서는 고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기의 토양의 총 무기질소함량은 갈대, 부채붓꽃, 개발나물보다 낮았다($p < 0.05$). 이는 질소 형태에 대한 이용 가소성이 높은 종일수록(고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기), 여러 개체가 공존하는 개체군이 이용하는 총 질소함량이 증가함을 의미한다. 이 중에서도 고마리가 9개체 식재 조건에서 가장 낮은 토양의 총 무기질소함량을 보였다($p < 0.05$).

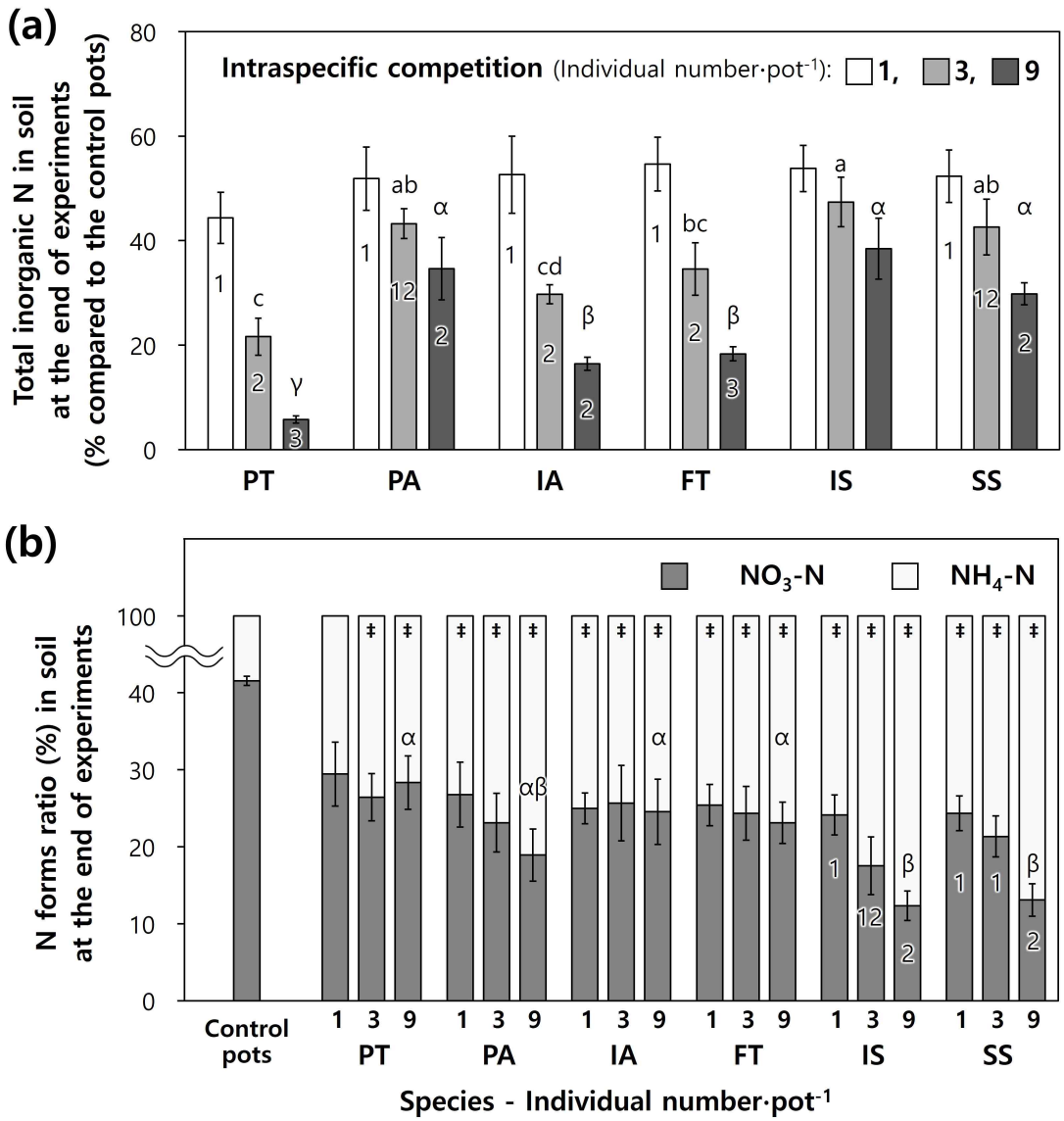

Fig. 3-12. Total inorganic nitrogen (NO_3-N + NH_4-N) (a) and nitrogen forms ratio (b) under different species and intraspecific competition treatments in the soil at the end of experiments (means ± SE, n = 6). Different lowercase and Greek letters indicate significant differences between species within 3 and 9 individuals·pot^{-1} conditions, respectively. There were no significant differences between species within 1 individual·pot^{-1}. Different numbers indicate significant differences between intraspecific competition treatments within the same species. Significant differences were assessed according to Duncan post-hoc test (p < 0.05). Double crosses indicate significant differences in nitrogen forms ratio between the experimental and control groups according to independent sample t-test (p < 0.05).
PT = *Polygonum thunbergii* (고마리); PA = *Phragmites australis* (갈대);
IA = *Ischaemum aristatum* (쇠보리);
FT = *Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata* (꼴하늘지기);
IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물).

실험 종료 후에, 고마리 × 단일 식재 조건을 제외하면 모든 조건에서 토양의 NO_3-N 비율이 대조구보다 유의미하게 감소했다(p < 0.05-0.001, Fig. 3-12b). 종(p < 0.01)과 종내경쟁 처리(p < 0.05)는 각각 토양의 질소 형태별 비율에 영향을 주었다(Table 3-6). 단일 식재와 3개체 식재 조건에서는 토양의 질소 형태별 비율에 대한 종간의 차이가 없었다. 반면에, 9개체 식재 조건에서는 부채붓꽃과 개발나물의 토양 NO_3-N 비율이 고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기보다 낮았다(p < 0.05). 질소 형태에 대한 이용 가소성이 나타나지 않은 종들(갈대, 부채붓꽃, 개발나물)은 화분 내 개체수가 증가함에 따라 토양 NO_3-N 비율이 더 크게 감소하는 경향을 보였다. 특히, 부채붓꽃과 개발나물의 토양 NO_3-N 비율은 9개체 식재 조건에서 단일 식재 조건보다 유의미하게 낮았다(p < 0.05). 실험 종료 후에 토양 pH의 범위는 6.94-7.31로 초기(6.73)보다 증가하였으며, 식물을 심지 않은 대조구(7.14)와 유사했다. 종(p = 0.80)과 종내경쟁(p = 0.23) 처리에 따른 pH의 유의미한 차이는 없었다.

3.4. 논의

3.4.1. 개체 전문화와 종내경쟁의 관계

이 연구 결과는 개체 전문화가 종내경쟁의 강도를 감소시킴으로써 개체군의 유지에 기여하는 여러 가지 증거를 제시한다. 고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기는 종내경쟁이 있는 조건에서 질소 형태별 이용 비율에 대한 높은 종내 변이를 보였으며(Fig. 3-8b), 이는 결과적으로 종내 생태적 지위 중복을 감소시켰다(Fig. 3-9). 또한 다른 종들(갈대, 부채붓꽃, 개발나물)의 질소 흡수율은 종내경쟁에 의하여 감소하였으나, 질소 이용에 대한 높은 종내 변이를 보인 종들의 질소 흡수율은 종내경쟁에 의한 부정적인 영향이 거의 나타나지 않았다(Fig. 3-10). 안정적으로 유지되는 질소 흡수율은 종내경쟁이 있는 조건에서 상대적으로 높은 생물량을 유지하는 것에 기여한 것으로 보인다(Fig. 3-11a, Osone et al. 2008). 이는 개체 전문화에 의한 종내 생태적 지위 분할이 종내경쟁의 강도를 감소시켰다는 것을 의미한다.

높은 종내 변이를 보인 종들의 경우에는, 개체군 수준에서 이용한 질소 형태 비율(즉, 화분 내 모든 개체의 평균)이 토양의 질소 형태 비율과 같았다(Fig. 3-8a). 이는 현지 내의 실현 생태적 지위 상태에서 우점종은 상대적으로 풍부한 형태의 자원을 이용한다고 보고한 연구와 일치한다(McKane et al. 2002, XI et al. 2017, Yang et al. 2018). 이 종들은 실험 종료 후에 상대적으로 낮은 토양의 총 무기질소함량을 보였으며(Fig. 3-12a), 따라서 개체군 수준에서 이용하는 질소의 이용량이 증가한 것으로 보인다. 실험 기간에 식물의 흡수 외에도 관수 또는 미생물에 의한 질소 이용이 토양의 무기질소에 영향을 줄 수 있다(Barnard et al. 2004, Toyama et al. 2016). 그러나 관수와 미생물의 영향이 실험 조건에 따라 차이가 없다면, 식물의 흡수율은 토양 양분 감소율과 비례한다고 가정할 수 있으며, 이는 몇몇 연구가 식물의 흡수를 간접적으로 추정하는 방법이다(Cabrera et al. 1995, Malagoli et al. 2000). 식물을 심지 않은 대조구의 토양은 실험 초기의 토양보다 총 무기질소함량은 4.2%가 감소하였으며, 총 무기질소 대비 NO_3-N의 비율은 4.5%가 증가하였다. 이 변화율은 식물에 의한 변화보다 매우 작으며, 따라서 실험 기간에 관수 또는 미생물에 의한 영향은 무시할 수 있다고 고려된다. 모든 종에서 실험 종료 후에 토양의 NO_3-N 비율은 대조구보다 감소하였으나, 질소 이용에 대한 높은 종내 변이를 보인 종들은 더 낮은 감소율을 보였다(Fig. 3-12b). 이는 이 종들의 종내 NO_3-N에 대한 경쟁 강도가 상대적으로 낮았다는 것을 반영한다. 이 결과들은 질소 형태 이용에 대한 높은 종내 변이는 개체군 수준에서 질소의 이용 효율을 증가시키며, 이를 통해서 개체군의 생산량이 증가할 수 있다는 것을 보여준다. 이 과정은 개체군 규모 뿐 아니라 개체 규모에서 개체 전문화를 통하여 “상보성 효과”가 나타난다는 것을 보여준다(Bolnick et al. 2011).

기존의 몇몇 연구는 종내 지하부의 특성 변이를 측정하여 토양 자원에 대한 개체 전문화가 개체군의 유지에 기여할 수 있다는 간접적인 증거를 보고했다(Valverde-Barrantes et al. 2013, Bu et al. 2017, Zhou et al. 2018). 그러나 식물이 이용하는 질소 형태를 직접 측정하여 개체

전문화의 증거를 밝히고, 이것이 종내경쟁에 주는 역할을 보고한 사례는 거의 없다. Hughes 등(2009)은 거머리말(*Zostera marina*)의 질소 형태별 이용 비율을 직접 측정하여 유전자형 집단에 따라 기본 개체 전문화가 발생함을 밝혔다. 또한, 이를 근거로 각 집단이 공존할 때 “상보성 효과”가 나타날 수 있다고 제안했으나, 실제로 집단 간 공존 상태에서 종내경쟁의 감소가 발생한다는 증거는 제시하지 못했다.

최근 식물의 질소 형태별 이용에 대한 많은 연구가 이루어졌으나, 대부분 종간 상호작용의 수준에서 생태적 지위 분할을 다루고 있다. 기존 연구에서 자원 이용에 대한 종내 변이를 고려하지 못한 이유 중 하나는 추적자 적용 방법의 한계 때문으로 판단된다. 추적자 적용은 한 번에 한 가지 형태의 자원에 대한 측정만 가능하기 때문에, 한 개체의 자원 이용 비율을 평가하기 위해서는 적어도 두 번 이상의 추적자 적용이 연속적으로 수행되어야 한다. 그러나 질소의 형태(NO_3-N와 NH_4-N)에 대한 기존의 연구는 한 번의 추적자 적용으로 이루어졌기 때문에(Chalk & Smith 2021), 개체의 형태별 이용 비율을 알 수 없다. 따라서 이 연구들은 자연 상태(종간경쟁과 종내경쟁이 모두 존재하는 상태)에서 소수의 개체에 대한 NO_3-N(또는 NH_4-N) 흡수율 평균을 종을 대표하는 수치로 제시하고 있다(von Felten et al. 2009, Wilkinson et al. 2015, Jia et al. 2020). 그 결과를 살펴보면, 각 종에 대한 평균의 오차, 즉 개체 간의 변이가 매우 크다는 것을 확인할 수 있다. 종종 연구자는 높은 수준의 오차로 인하여 통계적으로 종간의 질소 이용 차이에 대한 근거가 없다고 결론짓는다(Li et al. 2016, Zhang et al. 2020, Zhuang et al. 2020). 그러나 오히려 이것은 질소에 대한 개체 전문화가 존재한다는 이 연구 결과를 간접적으로 뒷받침한다고 판단된다. 또한 이 연구에서 개발된 추적자 적용A(Fig. 2-8)의 방법은 식물의 질소 이용에 대한 종내 변이를 측정하기 위한 적합한 방법으로 고려된다.

질소 이용에 대한 높은 종내 변이는 뿌리에 대한 할당 비율과 관련된 것으로 보인다. 높은 종내 변이를 보인 종들은 상대적으로 종내경쟁에 의한 뿌리 할당 비율의 변화가 적었으나(Fig. 3-11b), 질소 흡수

율은 일정하게 유지되었다(Fig. 3-10). 높은 종내 변이를 보인 종들의 낮은 뿌리 할당 비율은 다음의 두 가지로 해석할 수 있다. 첫째, 질소에 대한 개체 전문화로 인하여 질소에 대한 종내경쟁 강도가 감소했기 때문에, 뿌리의 할당 비율에 변화가 나타나지 않았을 수 있다. 이는 경쟁력이 강한 식물은 종내경쟁에서 지하부 경쟁보다 지상부 경쟁이 상대적으로 강하며, 뿌리의 할당 비율이 증가하지 않는다고 알려진 것과 일치한다(Eskovšek et al. 2012). 둘째, 뿌리의 무게 대비 질소 흡수 효율이 증가하였다. 종간경쟁에 의하여 식물의 뿌리 자원 찾기 행동(root foraging activity)이 자극되면(Ashton et al. 2010), 이는 뿌리의 효율성과 관련된 형태적 특성의 변화를 가져올 수 있다. 예를 들면, 질소 형태에 대한 이용 가소성이 높은 몇몇 식물종은 무게 대비 길이의 비율 증가(Jia et al. 2020) 또는 평균 직경의 감소(Li et al. 2021)와 같은 뿌리 무게를 증가시키지 않는 형태적 변화를 가지는 것으로 보고되었다. 이 연구에서 뿌리 무게 외의 형태적 특성은 측정하지 않았으나, 질소 이용에 대한 높은 종내 변이를 보인 종들의 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율이 종내경쟁의 강도가 증가함에 따라 일정하게 유지되었다는 것은 경쟁 상태에서 뿌리의 효율이 상대적으로 높았다는 것을 뒷받침한다(Fig. 3-10b). 반면에, 종내 변이가 거의 나타나지 않은 종들은 종내경쟁에 의하여 뿌리 할당 비율이 상대적으로 크게 증가하였다. 이는 종내 또는 종간경쟁에 반응하여 지하부 경쟁력을 증가시키기 위하여 일반적으로 뿌리 할당 비율이 증가한다고 알려진 것과 일치한다(Murphy & Dudley 2007, Rehling et al. 2021). 그러나 이 종들에서 뿌리의 질소 흡수 효율은 감소하였다. 몇몇 식물은 가용한 토양 부피를 감지하여 뿌리 할당 비율을 효율적으로 변화시키지만(Schenk 2006, Hess & De Kroon 2007), 그렇지 않은 경우도 존재한다(McConnaughay & Bazzaz 1991). 화분과 같이 부피가 제한된 공간에서 뿌리 할당의 증가는 무게 대비 흡수 효율을 더욱 낮추는 결과에 기여했을 수 있다.

3.4.2. 개체 전문화의 메커니즘

이 연구에서 나타난 개체 전문화는 종내 가소성에 의한 실현 개체 전문화로 보인다. 이웃 식물이 없는 경우에 모든 개체가 유사한 질소 형태별 이용 비율을 보였으므로(Fig. 3-8), 종내 변이가 유전자형의 차이에 의해서 발생했을 가능성은 매우 낮다. 개체 전문화의 원인에 따라 개체군과 생태계에 영향을 주는 메커니즘에 차이를 보이기 때문에, 개체 전문화의 원인을 구분하는 것은 중요하다(Westerband et al. 2021). Bolnick 등(2011)은 변이가 유전적으로 유지되는 기본 개체 전문화와 유전 가능성이 없는 실현 개체 전문화에 따라 생태학적인 과정에 영향을 주는 메커니즘을 구분하여 정리하였다. 기본 개체 전문화의 경우에는 강한 영향력을 가지는 특정 유전자형이 존재할 수 있으며, 유전적 부동(genetic drift)에 의한 확률적 요인으로 개체군에 영향을 줄 수 있다(Vindenes et al. 2008). 이는 다양성 효과를 설명하는 "샘플링 효과"와 동일하다. 마찬가지로 특정 유전자형의 진화적 적응으로 인한 "선택 효과"가 나타날 수 있다(Gamfeldt & Källström 2007). 반면에, 이 연구에서 나타난 실현 개체 전문화는 모든 개체가 유사한 영향력을 가지기 때문에, 개체수에 순수하게 의존하는 "상보성 효과"를 기대할 수 있다(Violle et al. 2012). 또한 기본 개체 전문화와 실현 개체 전문화는 환경변화에 반응하는 시간 규모가 다르기 때문에, 환경변화에 대응하는 생태학적 과정이 다르게 나타날 수 있다(Zango et al. 2019, Matich et al. 2021). 이는 환경변화에 대한 개체군의 예측과 보전과 같은 실질적인 문제에도 영향을 줄 수 있다(Hughes et al. 2009).

개체 전문화에 대한 메커니즘은 NO_3-N와 NH_4-N의 이용에 대한 생리학적 과정과 관련된 것으로 보인다. 모든 종은 기본 생태적 지위 상태에서 토양의 NO_3-N 비율보다 높은 NO_3-N 이용 비율을 보였다(Fig. 3-8). 따라서 종내경쟁에 의하여 NH_4-N 이용 비율이 증가한 종들은 상대적으로 NH_4-N 축적에 대한 높은 내성 수준을 가진 것으로 보인다(Britto & Kronzucker 2013). 예를 들면, 상대적으로 NH_4-N 축적에 대한 대응 전략(예: 암모늄 동화 증가, 암모늄 유출)이 상대적으로 발달

했을 수 있다(Bittsánszky et al. 2015, Qian et al. 2021). 또한 종내 가소성에 의하여 NH_4-N의 이용 비율이 변했으므로, 경쟁으로 인한 질소 획득의 감소와 NH_4-N 축적으로 인한 위험성 사이의 트레이드오프에서 형질 발현에 의하여 질소 형태별 이용이 조절될 것이다. 그러나 이와 같은 과정은 종 수준에서의 가소성을 설명할 뿐, 개체 간의 변이를 충분히 설명하지 못한다. 왜냐하면, 모든 개체가 NH_4-N 이용 비율을 서로 같게 증가시킬 가능성이 있기 때문이다. 이 경우에는, 토양의 질소 형태별 비율과 동일한 비율로 질소를 이용하기 때문에 개체군 수준에서 질소의 이용 효율이 증가하지만, 개체 전문화는 발생하지 않는다. 즉, 개체 전문화를 설명하기 위해서는 개체 사이에서 NH_4-N 이용에 대한 트레이드오프의 차이가 발생하며, 그 차이가 유지되어야 한다(Bolnick et al. 2003).

개체 전문화는 환경적, 확률적 요인과 개체의 형태학, 행동학, 생리학의 복잡한 상호작용을 통해서 나타날 수 있으며, 구체적인 메커니즘은 거의 알려진 것이 없다(Roscher et al. 2015, Zango et al. 2019). 단, 동물 분야의 최적 섭식 이론(optimal foraging theory, Werner & Hall 1974)을 통해서 식물의 질소 형태에 대한 개체 전문화의 메커니즘으로 한 가지 가설을 제안할 수 있다. 최적 섭식 이론에 의하면, 종내경쟁이 존재할 때에 개체들은 더 선택적으로 먹이를 찾으며(Inman et al. 1987), 각각의 개체는 순 이득이 최대화되는 자원을 선택한다(Bolnick et al. 2003). 개체가 먹이를 흡수하는 과정(예: 소화, 해독)에 대한 생리학적 트레이드오프는 개체의 자원 선택에 영향을 준다(Jesmer et al. 2020). 예를 들면, 조류의 한 종은 현재의 먹이에 맞추어 소화 효소 생산이 조절되고 유지되기 때문에, 개체별로 가장 효율적인 먹이 자원에 대한 차이가 발생하여 궁극적으로 개체 전문화를 일으킨다(Afik & Karasov 1995). 식물의 NH_4-N 축적에 대한 대응 전략에는 여러 가지 효소와 복잡한 생리학적 과정이 관여되어 있다(Bittsánszky et al. 2015). 형질 발현으로 이러한 생리학적 과정이 유지된 개체는 NH_4-N를 다른 개체보다 효율적으로 이용할 수 있으며, 이는 질소 형태 이용에 대한 종내 변이를 발생시킬 수 있다. 그러나 경쟁이 식물의 질소 형태별 이용에 영향을 미

치는 구체적인 생리학적 메커니즘은 잘 알려지지 않았으며(Bartelheimer & Poschlod 2014, Qian et al. 2021), 이 가설을 검증하기 위해서는 더 많은 연구가 필요하다.

3.4.3. 우점도와 개체 전문화의 관계

질소 이용 측면에서 우점종을 결정하는 메커니즘으로 가능성 있는 두 가지 특성이 확인되었다. 첫째, 한 종의 우점종(고마리)은 높은 질소 흡수율을 가졌다. 일년생 식물인 고마리의 질소 흡수율은 다른 종들과 확실한 차이를 보였다. 이는 기존의 몇몇 연구에서 알려진 우점종의 자원 이용 특성과 일치한다(Aanderud & Bledsoe 2009, Li et al. 2016, Avolio et al. 2019). 특히 경쟁력이 강한 일년생 식물의 질소 흡수율은 매우 높은 것으로 알려져 있다(Leffler et al. 2013). 또한 이는 고마리가 수질 정화에서 높은 효율을 가진다고 보고된 것과 일치한다(Lee et al. 2000). 둘째, 대부분의 우점종(고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기)은 질소 형태에 대한 개체 전문화를 보였다. 참조생태계에서 모든 연구 대상종의 서식 환경 요인에 차이가 없었으므로, 이 두 가지 특성은 우점도와 높은 관련성을 가질 것이다(Fig. 3-6 & Table 3-5).

우점종은 상대적으로 높은 피도 또는 생물량을 보이며, 이를 위해서는 높은 밀도 또는 큰 크기를 가져야 한다(Brown & Maurer 1986, Avolio et al. 2019). 개체 전문화는 이 중에서 높은 밀도에 의존하는 우점종에 필요한 메커니즘으로 보인다. 실제로, 개체 전문화를 보인 종들은 참조생태계에서 상대적으로 높은 유묘 밀도를 보였다(Fig. 3-7). 높은 밀도는 종내경쟁을 증가시켜 개체군의 생산성을 낮추거나(Glennemeier & Denver 2002, Wang et al. 2005), 자가솎음(Kim et al. 2007)을 통하여 상당수의 개체를 죽게 할 수 있다. 이 과정에서 개체 전문화는 개체의 생존율을 높이고(Jones et al. 2020), 생산성을 유지하는 것에(Smithson & Lenne 1996, Gamfeldt & Källström 2007) 모두 기여할 수 있다.

개체 전문화와 우점도의 관계는 종간 상호작용에서 생태적 지위 분할에 대한 “우점적 가소성”의 가설을 이론적으로 설명한다. “우점적 가소성”과 “생태적 지위 선점”은 서로 상반되는 가설이며, 전자는 우점종이 종간경쟁에 의한 자원 이용의 가소성을 가지며, 후자는 반대로 종속종이 가소성을 가진다고 제안한다(Ashton et al. 2010). 종간 상호작용에서 이 두 가지 가설은 모두 이론적으로 근거가 있다. 가소성은 자원에 대한 종간경쟁을 회피하여 자원 흡수량에 이득을 가져올 수 있으나(Phoenix et al. 2020), 반대로 대안 자원의 이용은 위험성과 에너지 소모(예: NH_4-N 축적과 이에 대응하기 위한 암모늄 동화 증가)를 동반하기 때문이다(Bittsánszky et al. 2015, Qian et al. 2021). 그러나 한 종의 질소 형태에 대한 이용 가소성이 동종 그리고 이종과의 경쟁에서 동일하게 나타나는 현상이라면, 이용 가소성이 높은 개체군은 낮은 종내경쟁 강도로 인하여 종간경쟁에서 우위를 가질 수 있다. 단, 종간경쟁과 종내경쟁에서 질소 이용에 대한 반응이 같은지 다른지는 아직 밝혀지지 않았으며, 이에 대한 추후 연구가 필요하다. 동종과 이종의 뿌리에 대한 인식은 종에 따라 차이가 있는 것으로 보고되었으며(Lee et al. 2021), 따라서 질소 이용의 측면에서도 두 가지 가능성이 모두 존재한다.

반면에, 우점종인 갈대는 앞서 언급한 질소 이용에 대한 두 가지 특성(높은 질소 흡수율과 질소 형태에 대한 개체 전문화)이 모두 나타나지 않았다. 이에 대하여 다음과 같은 원인이 존재한다. 첫째, 참조생태계에서 우점종을 식별한 근거는 성체의 피도이며, 반면에 메즈코즘 실험에는 유묘가 이용되었다. 식물은 생장에 따라 질소의 흡수율(Cabrera et al. 1995, Leffler et al. 2013) 또는 형태별 이용 비율(Knoepp et al. 1993, Gessler et al. 1998)에 차이를 보이기 때문에, 유묘와 성체 사이에서 질소 이용 특성에 차이가 있을 수 있다. 생활환(life cycle)에 따라 식물의 생활사적 특성(life history strategy)이 다르다는 것은 여러 식물종에서 알려져 있다(López-Hoffman et al. 2007, Falster et al. 2018). 둘째, 갈대는 자연에서 종자 발아와 유묘 정착이 드물게 일어나며, 또한 개체군에 따라 차이가 있으나 일반적으로 건전한 종자의 발생률이 낮다

(Haslam 1972, Ishii & Kadono 2002). 이는 참조생태계에서 갈대의 유묘 밀도가 매우 낮은 것과 일치한다(Fig. 3-7). 갈대의 확장은 주로 무성생식에 의존하여 소수의 클론으로 구성된 개체군이 흔하게 발생하며(Dianat et al. 2007), 따라서 종내경쟁과 관련된 개체 전문화가 중요하지 않을 수 있다. 또한 Koppitz(1999)는 단일 클론으로 구성된 갈대 개체군은 생태학적 가소성이 낮다고 지적했다.

이 연구 결과는 미생물에 대한 변인을 통제하지 못했다는 점에서 주의하여 해석되어야 한다. 미생물은 경쟁을 통하여 식물의 질소 이용을 제한할 수 있으며(Qian et al. 2021), 반대로 공생을 통하여 식물의 질소 흡수를 증가시킬 수 있다(Soares et al. 2016, Toyama et al. 2016). 이에 따라 현지 외에서 이루어진 몇몇 실험 연구는 현지 토양에서 미생물 현탄액을 추출하여 동일하게 주입하거나(Aanderud & Bledsoe 2009), 실험 기간에 조건별로 정착한 미생물 군집의 차이를 확인하였다(Cott et al. 2020). 그러나 이 연구는 미생물에 대한 영향을 직접적으로 통제하거나 측정하지 못했다. 단, 연구 결과에 미친 미생물의 영향이 크지 않다는 것을 다음의 세 가지로 간접적으로 예측할 수 있다. 첫째, 미생물 활동에 영향을 줄 수 있는 pH는 실험 기간에 모든 조건별로 유의미한 차이가 없었다(Robson & Abbott 1989). 둘째, 식물을 심지 않은 대조구(4.2%)의 토양 무기질소함량 감소율은 실험구(62.7%)보다 매우 낮았다. 자연의 습지 토양을 이용한 실험에서 식물을 심지 않았을 경우에 무기질소함량 감소율을 9.2-35.8%로 보고한 기존의 연구 결과와 비교하면(Toyama et al. 2016), 이 연구에서 미생물에 의한 질소 이용은 상대적으로 적다는 것을 알 수 있다. 셋째, 이 연구에서 갈대, 부채붓꽃, 개발나물의 질소 형태별 이용 비율(Fig. 3-8a)은 현지 내에서의 결과(Fig. 2-16a)와 거의 일치했다. 이는 미생물이 이 식물종의 질소 형태 이용에 미치는 영향이 미비하거나, 또는 현지 내와 외에서 유사하게 작용했다는 것을 의미한다.

3.5. 결론

이 연구는 질소 형태별 이용 대한 종내 변이가 종간 상호작용 수준의 생태적 지위 분할과 다양성 효과와 유사한 방법으로 개체의 공존에 기여할 수 있다는 것을 보여준다(Fig. 3-13). 몇몇 식물종은 질소 형태에 대한 개체 전문화로 인하여 높은 수준의 종내 생태적 지위 분할을 보였으며, 질소에 대한 종내경쟁의 강도가 감소했다. 또한 개체 전문화는 개체군 수준에서 질소 이용량을 증가시켰으며, 개체수에 순수하게 의존하는 "상보성 효과"를 통하여 개체군의 생산성에 기여했다. 이 연구에서 나타난 개체 전문화는 종내 가소성에 의하여 발생한 실현 개체 전문화에 해당했다. 질소 형태에 대한 개체 전문화가 발생하는 구체적인 원인은 개체 간의 NH_4-N 이용에 대한 트레이드오프의 차이가 관련된 것으로 보인다. 개체 전문화는 모든 우점종에서 나타나지 않았으나, 높은 밀도에 의존하는 우점종의 개체군 유지에 있어 중요한 전략으로 보인다.

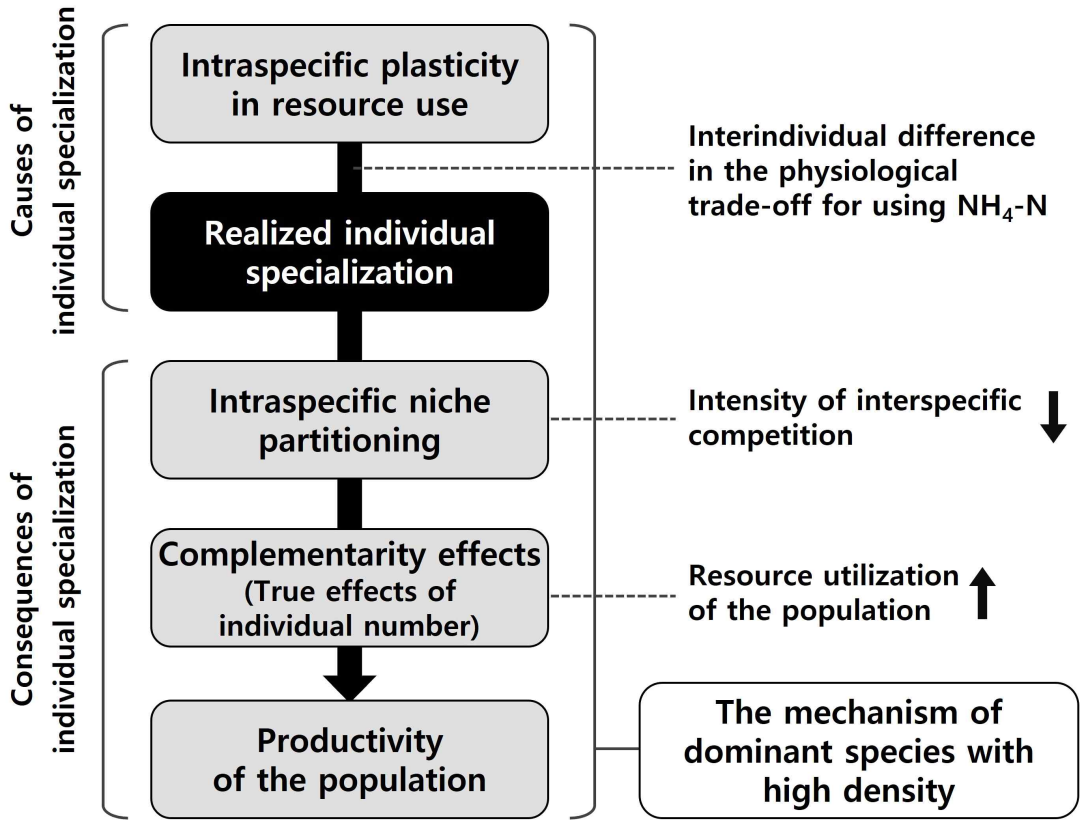

Fig. 3-13. A schematic diagram showing the mechanisms of causes and effects on populations of individual specialization on soil nitrogen forms.

기존의 식물 연구는 종내 표현형적 특성의 변이를 이용하여 간접적으로 자원 이용을 추정하거나, 개체 전문화가 종내경쟁의 강도를 줄일 수 있다는 실제적 증거를 제시하지 못했다. 또한 토양 질소의 생태적 지위 분할에 대한 대부분의 연구는 종내 변이를 무시했다. 이 연구는 토양의 질소 형태에 대한 식물의 개체 전문화가 실제로 발생하며 개체군의 유지에 기여할 수 있다는 강력한 근거를 제시한다. 추가로 질소 형태 이용의 종내 가소성에 의한 실현 개체 전문화를 우점종을 결정하는 메커니즘으로 제안한다.

제 4 장. 토양 부영양화가 질소 형태에 대한 생태적 지위 분할에 미치는 영향

4.1. 서론

최근 여러 생태계에서 종의 수는 빠르게 감소하고 있으며, 인간에 의한 여러 가지 환경변화가 이러한 현상에 직접 또는 간접적으로 관련된 것으로 밝혀졌다(Cardoso et al. 2020). 부영양화는 여러 지역에서 농업의 강화(Lem et al. 2008), 대기 오염(Liu et al. 2013b), 기후변화(Nazari-Sharabian et al. 2018)와 같은 현상을 통해서 나타나며, 인간 활동이 생태계에 미치는 주요 영향 중 하나로 여겨진다. 부영양화는 숲(Daws et al. 2021), 초원(Hautier et al. 2014), 습지(Gerdol et al. 2018), 바다(Chang et al. 2012) 등 다양한 생태계의 종다양성에 부정적인 영향을 주는 것으로 보고되었다.

한편으로, 생태적 지위 분할은 높은 종다양성을 유지시키는 핵심적인 원리로 알려져 있다(Silvertown 2004, Meilhac et al. 2020). 또한 생태적 지위 분할은 “상보성 효과”를 통하여 종다양성과 생태계 기능의 관계를 설명하기 때문에, 종다양성이 중요한 근거를 제공한다(Pillai & Gouhier 2019). 생태적 지위 분할의 메커니즘에 대해서 세 가지 가설이 존재한다(Ashton et al. 2010, Augustyn et al. 2016). “고전적인 생태적 지위 차이”는 진화적 적응을 통해서 유전적으로 고정된 기본 생태적 지위의 분할을 의미한다. “생태적 지위 선점”과 “우점적 가소성”은 현재의 과정에 반응하여 빠르게 변하는 생태적 지위 가소성에 의한 실현 생태적 지위의 분할에 해당하며, 전자는 종속종이, 후자는 우점종이 높은 생태적 지위 가소성을 나타낸다.

환경변화가 종다양성을 감소시킨다면, 환경변화는 종다양성의 핵심 원리인 생태적 지위 분할에 영향을 줄 것으로 추측할 수 있다. 환경변화는 생태적 지위 분할을 결정하는 주요 요인인 생물의 자원 이용에 영향을 주기 때문이다. 예를 들면, 부영양화는 다양한 환경 조건(예: pH, 온도, 습도)과 함께 상호작용하여 식물의 인, 포타슘, 질소와 같은 자원

의 이용에 영향을 준다(Black et al. 1994, Nishanth & Biswas 2008, Britto & Kronzucker 2013). 또한 생태적 지위 분할의 메커니즘에 따라 부영양화는 종다양성에 각각 다른 영향을 가져올 수 있다. 유전자형의 변이에 의존하는 “고전적인 생태적 지위 차이”와 생태적 지위 가소성에 의존하는 “우점적 가소성”과 “생태적 지위 선점”은 환경변화에 반응하는 시간 규모가 다르기 때문에(Zango et al. 2019, Matich et al. 2021), 각각 다른 방법으로 종다양성에 영향을 줄 수 있다. Sévêque 등(2020)은 메타분석을 통하여 인간의 교란이 관찰된 지역에서 이루어진 연구들은 상대적으로 육식동물 사이의 생태적 지위 분할 수준이 낮다고 보고했으며, 이는 간접적으로 환경변화가 생태적 지위 분할에 부정적인 영향을 주는 것을 밝힌 것이다. 그러나 환경변화가 무슨 자원과 어떤 방법으로 생태적 지위 분할에 구체적으로 영향을 주는지에 대한 연구는 거의 없다.

여러 연구에서 부영양화에 대한 반응으로 나타나는 공통적 특징 중 하나는 상대적으로 희귀한 종속종 또는 희귀종의 손실과 이로 인한 종다양성의 감소이다(Daoud-Bouattour et al. 2011, Zhang et al. 2016). 이는 빈영양과 부영양의 서로 다른 지역에서 나타나는 일반적인 양상과 유사하다. 많은 경우에 빈영양인 지역에서 종속종의 생장과 종다양성이 높은 반면, 반대로 부영양인 지역에서 소수 우점종의 생장이 상대적으로 높고 종다양성이 낮다(Křenová & Lepš 1996, 이광문과 김재근 2011a). 그러나 종종 모순되게도 경쟁이 없는 인위적인 실험 조건에서 비옥도가 증가할수록 종속종과 희귀종의 생장은 증가한다(이광문과 김재근 2011b, Shin et al. 2015, Lee et al. 2018). 따라서 단일 종에만 초점이 맞추어진 연구는 부영양양화에 따른 종다양성의 손실을 설명할 수 없으며, 생태적 지위 분할에 의하면 한 종이 아닌 종간 상호작용에서 일어나는 자원 이용 양상을 고려해야 한다. 이와 같은 현상은 대부분 비옥도가 증가함에 따라 커지는 종간의 자원 이용에 대한 경쟁력의 차이로 설명된다(Xue et al. 2021). 예를 들면, 토양 양분이 증가하면 양분 흡수율이 빠르거나 증가한 양분을 더 이용할 수 있는 능력이 있는 우점종의 생장이 종속종보다 촉진되기 때문에 종다양성이 감소할 수 있다

(Boutin & Jobin 1998, Walker et al. 2004). 이는 Grime(1977)의 생활사 전략 중에서 경쟁적 식물이 부영양의 환경에서 토양 자원 획득을 극대화하여, 다른 식물을 경쟁적으로 배제한다는 것과 같은 개념이다. 그러나 이와 같이 자원을 여러 개의 형태로 구분하지 않고 하나의 형태로 보는 개념은 종다양성이 종 사이의 경쟁력 동일성으로 유지된다고 설명하는 중립 이론(Hubbell 2001)과 관계되어 있으며, 생태적 지위 분할과는 관련이 없다(Matich et al. 2021). 생태적 지위 분할과 관련된 메커니즘은 자원을 여러 개의 생태적 지위 차원(예: 질소의 화학적 형태, 질소를 흡수하는 토양 깊이)으로 구분하고, 각각의 차원에서 종들이 자원을 이용하는 양상을 고려해야 한다.

토양 질소는 부영양화가 생태적 지위 분할에 미치는 메커니즘을 확인하기 위한 적절한 자원이다. 질소는 여러 생태계에서 식물의 생장을 제한하며(Kang et al. 2007, Li et al. 2021), 식물종 사이에서 질소를 이용하는 방법은 종의 공존과 종다양성을 설명하는 중요한 요인이다(Qian et al. 2021). 빈영양의 환경을 중심으로 수행된 여러 연구가 질소의 화학적 형태, 토양 깊이, 계절에 따른 종 사이의 생태적 지위 분할에 대한 증거를 제시했다(Miller et al. 2007, Zhang et al. 2019). 농업의 강화와 대기 오염은 직접적으로 토양의 질소함량을 증가시키며(Liu et al. 2013b), 또한 기후변화는 질소 순환 과정에 영향을 주어 토양의 질소함량과 화학적 형태 비율에 영향을 준다(Jiang et al. 2017). 이러한 변화는 연쇄적으로 식물과 미생물 그리고 식물종 사이의 상호작용에 영향을 주고(Huang et al. 2020), 식물 군집의 종 구성을 변화시키는 것으로 나타났다(Hill et al. 2011, Ashton et al. 2010).

이 연구는 기존에 알려진 부영양화에 따른 종다양성 감소의 원인 중 하나가 질소에 대한 생태적 지위 분할 수준의 감소라고 가정한다. 이를 확인하기 위해서는 먼저 부영양화가 생태적 지위 분할 수준을 감소시키는지 확인해야 한다. 이는 식물종 사이의 질소 이용 분할에 대한 증거가 주로 빈영양의 환경에서 나타났으며(McKane et al. 2002, Henry & Jefferies 2003), 부영양의 환경에서는 이에 대한 증거가 없었다는 기존의

연구에 기반한다(Andersen et al. 2017, Yang et al. 2018). 반면에, 몇몇 연구는 토양 양분 수준에 따라 종 사이의 질소 형태별 이용 양상에 변화가 없었다고 보고했으며(Wang & Macko 2011, Wilkinson et al. 2015), 따라서 이에 대한 확인이 필요하다. 추가로 질소에 대한 생태적 지위 분할 수준의 감소가 종의 공존을 감소시키는지 확인해야 한다. 일반적으로 종다양성 감소의 양상은 소수 우점종의 과도한 생장과 종속종의 상대적인 생장 감소로 나타나기 때문에(Boutin & Jobin 1998, Mäemets et al. 2010), 생태적 지위 분할 수준의 감소가 상대적으로 우점종보다 종속종의 생장을 감소시킨다고 가정할 수 있다.

이 연구의 구체적인 목표는 다음과 같다. 첫째, 식물종 사이에서 질소 형태에 대한 생태적 지위 분할의 메커니즘(고전적인 생태적 지위 차이, 생태적 지위 선점, 우점적 가소성)을 확인한다. 둘째, 토양 비옥도의 증가가 생태적 지위 분할의 수준에 미치는 영향을 밝힌다. 셋째, 토양 비옥도의 증가가 식물의 질소 흡수율과 생물량에 주는 영향이 서로 경쟁하고 있는 우점종과 종속종 사이에서 차이가 있는지 밝힌다. 이를 확인하기 위하여 참조생태계를 정하고 우점종과 종속종을 식별하였다. 참조생태계는 송지호습지로 선정되었다. 습지는 환경변화에 가장 취약한 생태계 중 하나이며(Chen et al. 2013), 환경변화가 습지의 질소 동태와 종다양성에 영향을 미치는 다양한 사례가 보고되었다(Zhang et al. 2016, Gerdol et al. 2018, Dangremond et al. 2020). 특히 송지호습지와 같이 주변에 경작지가 존재하며(Fig. 2-1), 빈영양인 생태계는 부영양화의 위험성이 높다(Morris 1991). 참조생태계에서 식물종의 종자를 채집하여 유묘를 실험 재료로 비옥도 처리(저양분과 고양분)와 종간경쟁 처리(단일 식재와 혼합 식재)에 대한 메즈코즘 실험을 설계하였다. 이후에 추적자 적용(^{15}N)을 수행하여 종 사이에서 질소 형태별 이용 비율, 질소 흡수율, 생물량, 뿌리/지상부 비율의 차이를 확인하였다. 이 연구는 부영양화가 식물의 종다양성에 미치는 영향에 대한 구체적인 메커니즘을 밝히는 것에 의미가 있으며, 이는 부영양화에 대한 예측과 대응에 대한 근거를 제공하므로 중요하다.

4.2. 재료 및 방법

4.2.1. 연구 대상종과 실험 재료

참조생태계인 송지호습지에서 피도가 높은 우점종으로 고마리(*Polygonum thunbergii*, 12.0%), 갈대(*Phragmites australis*, 57.7%), 쇠보리(*Ischaemum aristatum*, 14.8%), 꼴하늘지기(*Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata*, 13.3%)가, 상대적으로 피도가 낮은 종속종으로 부채붓꽃(*Iris setosa*, 1.3%), 개발나물(*Sium suave*, 1.1%)이 연구 대상종으로 선정되었다(Fig. 2-3). 이 중에서 고마리는 일년생 초본이며, 나머지는 모두 다년생 초본이다. 2016년에 연구 대상종의 종자를 송지호습지에서 채집하였으며, 풍건 후 밀봉하여 5℃에서 보관하였다. 2017년 5월 13일에 서울대학교 내 야외포장(측면에 뚫려있는 비닐하우스)에서 여러 개의 플라스틱 박스(41 × 24 cm, 높이 11 cm)에 토양(수도용 상토와 세척 모래를 1:29의 부피비로 혼합)을 5 cm 깊이로 채우고, 연구 대상종의 종자를 파종했다. 유묘가 너무 밀집해서 자라는 경우에는, 적절하게 솎아내었다. 파종 후 약 3주 동안 생장시킨 후, 실험을 위한 개체를 선별하였다. 6월 1일에 초고를 기준으로 고마리는 6-8 cm, 갈대는 4-6 cm, 쇠보리는 3-5 cm, 꼴하늘지기는 3-5 cm, 부채붓꽃은 4-6 cm, 개발나물은 5-7 cm인 개체를 실험에 사용하였다.

4.2.2. 실험 설계

종별로 토양 비옥도와 종간경쟁이 질소 이용 특성과 생장에 미치는 영향을 알아보기 위한 메즈코즘 실험을 설계하였다. 실험은 종자를 발아시킨 곳과 동일한 장소에서 2017년 6월 1일부터 10월 5일까지 수행되었다. 기존 연구에서 부영양화로 인한 습지의 질소 증가율은 축산업, 농업, 생활 폐수 유입과 같은 원인과 습지 유형에 따라 다양하게 보고되었으며, 주로 물을 대상으로 측정되었다. 부영양화는 습지 물의 총 질소 함량을 약 1.5-4배(Vaithiyanathan & Richardson 1997, Jarvie et al. 2020), 총 무기질소(NO_3-N + NH_4-N)함량을 약 2-10배(Kim 2005, Zhao et al. 2015) 증가시킨 것으로 보고되었다. 습지 토양에 대한 측정 결과는

상대적으로 적으나, 부영양화에 의하여 습지 토양의 NO_3-N함량은 약 1.1-4.2배(Zhang et al. 2015, Uddin & Robinson 2018), NH_4-N함량은 약 1.6-2.3배(Inglett & Reddy 2006, Zhang et al. 2015) 증가한 것으로 보고되었다. 또한 습지의 부영양화에 대한 영향을 파악하기 위하여 토양 비옥도 수준을 조작한 메즈코즘 실험의 경우, 일부 극단적인 사례(24-1000배; Zhang et al. 2016, Lee et al. 2018)를 제외하면, 비옥도 조건 간에 총 질소함량 또는 총 무기질소함량의 차이를 약 2-4배 수준으로 설계하고 있다(Horswill et al. 2008, Feuchtmayr et al. 2009, Hong et al. 2020, Park et al. 2020). 이에 따라 이 연구에서 비옥도 처리는 조간 간에 약 3배 차이가 나도록 설계했다. 수도용 상토와 수돗물로 세척한 모래를 1:29(저양분)와 1:9(고양분)의 부피비로 혼합하여 두 가지 조건을 준비하였으며, 각각의 조건별로 총 무기질소함량은 13.29, 39.16 $mg \cdot kg^{-1}$이었다(Table 3-1). 이는 참조생태계 토양의 각각 약 4.5, 13.2배에 해당했다(Table 2-3). 참조생태계에서 토양 무기질소함량이 시간에 따라 일정하게 유지되는 것과 달리(4-8월, p = 0.80), 실험에서 무기질소함량은 시간에 따라 빠르게 감소했다(Fig. 3-4). 이는 실험에서 초기의 토양 무기질소함량을 참조생태계와 동일하게 설계하는 것으로 참조생태계의 질소 가용성을 반영할 수 없다는 것을 의미한다. 단, 저양분 조건에서 일년생 초본인 고마리의 평균 생장량(13.7 g $DW \cdot individual^{-1} \cdot year^{-1}$, n = 6)은 참조생태계(13.9 $g \cdot individual^{-1}$, n = 6)와 거의 같았다. 이는 저양분 조건에서 식물의 질소 가용성이 참조생태계와 비슷한 수준이라는 것을 나타낸다. 총 무기질소 대비 NO_3-N 비율은 두 조건 모두에서 39.8%로 동일하였으며, 송지호습지(32.0%)보다 다소 높았다. 저양분 조건(6.73)과 고양분 조건(6.72)의 pH는 참조생태계(6.79)보다 낮았다. 각각의 토양을 가득 채운 화분(지름 12 cm, 높이 13 cm)을 84개씩 준비하였다.

종간경쟁 처리는 이웃 식물이 없는 조건(단일 식재)과 종별로 1개체씩 총 6개체를 한 화분에 함께 심은 조건(혼합 식재)의 두 가지 수준으로 설계했다(Fig. 4-1). 단일식재 조건은 종별로 저양분과 고양분 조건에 각각 12개의 화분이 배치되어 총 144개의 화분이 적용되었다(6 종

× 2 비옥도 × 12 화분 = 144). 혼합 식재 조건은 저양분과 고양분 조건에 각각 12개의 화분이 배치되어 총 24개의 화분이 적용되었다(Table 4-1). 종, 비옥도, 종간경쟁 처리가 조합된 모든 조건별로 12개의 화분 중 6개는 추적자 적용A(Fig. 2-8)가 수행되었다. 이 화분에서 실험 종료(2017년 10월 5일) 후에 식물체를 수확하여 생물량을 측정하고, 토양에 남아있는 질소함량을 정량하였다. 다른 5개 화분에는 추적자 적용B(Fig. 2-10)가 수행되었다. 나머지 1개 화분은 추적자 적용B의 대조구로 추적자를 적용하지 않은 식물체의 부분별(잎, 지상경, 지하경, 뿌리) ^{15}N함량을 결정하기 위하여 사용되었다. 이와 별도로 미생물의 작용과 관수로 인한 토양의 무기질소 변화를 파악하기 위하여 식물을 심지 않은 3개의 화분을 준비하였다.

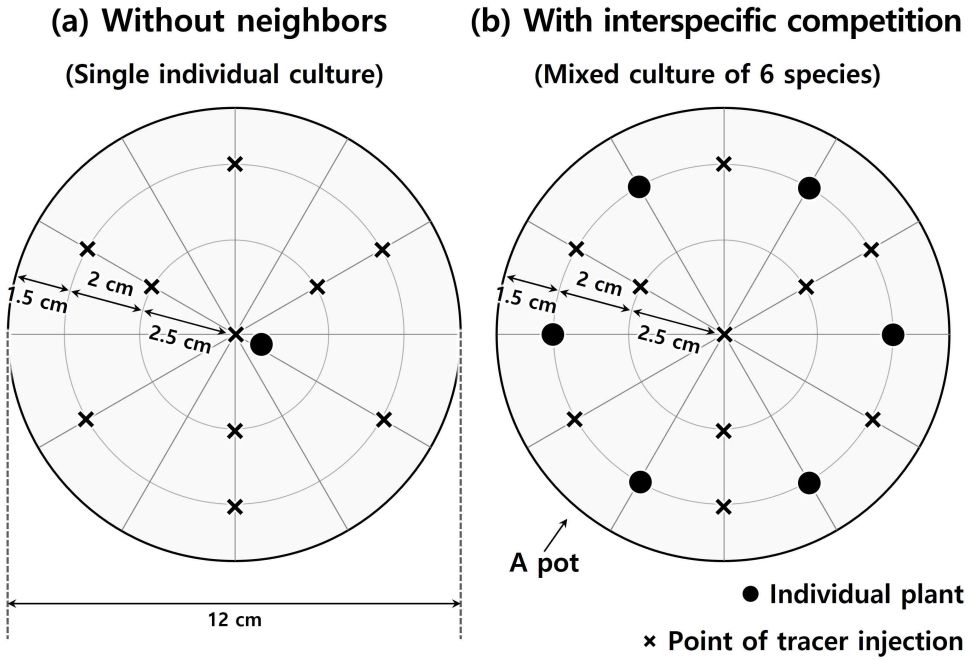

Fig. 4-1. Experimental design of two interspecific competition treatments in ex situ mesocosm experiments.

Table 4-1. The number of replicates (pots) for soil fertility treatments, interspecific competition treatments, and measurement parameters.

Soil fertility treatments	Interspecific competition treatments	No. of pots × species	Performance date		
			July 13-15	July 27-28	October 5
Low fertility	Single individual culture	6 × 6	Tracer app A		Soil & Biomass
		5 × 6	Tracer app B		
		1 × 6	Control for B		
	Mixed culture	6	Tracer app A		Soil & Biomass
		5	Tracer app B		
		1	Control for B		
High fertility	Single individual culture	6 × 6	Tracer app A		Soil & Biomass
		5 × 6	Tracer app B		
		1 × 6	Control for B		
	Mixed culture	6	Tracer app A		Soil & Biomass
		5	Tracer app B		
		1	Control for B		
Sum		168			

Tracer app A = tracer application A to determine the excess ^{15}N concentration in leaves and utilization ratio of different nitrogen forms;
Tracer app B = tracer application B to determine the excess ^{15}N concentration in leaves and root-specific ^{15}N uptake rate;
Control for B = Control for determining the ^{15}N content of non-labeled plants for tracer application B;
Soil & Biomass = soil nitrogen measurement and harvest for plant biomass.

실험이 시작된 초기 2주 동안에 사망한 개체는 이식 스트레스가 원인으로 판단하고 초고가 유사한 개체로 다시 식재하였다. 종별로 각 조건이 배치된 화분을 무작위로 위치시켰으며, 위치에 의한 영향을 배제하고자 2017년 6-7월에는 1주, 8-9월에는 2주 간격으로 위치를 변경하였다. 고마리의 경우에는 식물체가 누워서 퍼져 자라며, 옆의 화분에서 부정근을 내릴 수 있기 때문에, 8월 5일에 화분별로 망을 설치하여 이를 방지하였다. 실험이 진행되는 동안 수돗물을 지속적으로 공급하여, 화분 상단을 기준으로 -7 cm의 수위가 유지되었다. 단, 추적자를 주입하기 2일 전에는 수위를 낮추어 물을 배수시켰다.

4.2.3. 추적자 적용

^{15}N를 표지한 질소화합물을 토양에 주입하여 식물의 질소 이용 특성을 파악하기 위한 두 가지 추적자 적용(A와 B)이 2017년 7월에 수행되었다. 이 시기에는 모든 종의 생장이 활발하게 이루어졌으며(Fig. 3-3), 종별로 토양의 총 무기질소함량과 NO_3-N 비율에 유의미한 차이가 없었기 때문에(Figs. 3-4 & 3-5), 추적자 적용을 수행하기에 적합했다. 추적자 적용A는 7월에 두 차례(13-14일과 27-28일)에 걸쳐, 종, 비옥도, 종간경쟁 처리가 조합된 모든 조건별로 6개의 화분에서 반복되었다. 이를 위하여 $K^{15}NO_3$(98% ^{15}N), $^{15}NH_4Cl$(98% ^{15}N), KNO_3, NH_4Cl의 1 mmol·L^{-1} 수용액을 각각 준비하였다. 한 가지 형태의 질소에 ^{15}N를 표지한 수용액을 화분별로 10개 지점에 2 ml씩 주입하였다(Fig. 4-1). 동시에 다른 형태의 질소(^{15}N가 표지되지 않은) 수용액을 같은 양 주입하여 한 가지 형태에 대한 시비의 영향을 제거하고자 하였다. 1회차(13-14일)에 절반의 화분에는 $K^{15}NO_3$ + NH_4Cl을, 나머지 화분에는 KNO_3 + $^{15}NH_4Cl$을 추적자로 적용하였으며, 2회차(27-28일)에는 각각의 화분에 1회차와 반대의 형태를 추적자로 주입하였다. 결과적으로, 회차별로 화분당 274.5 μg의 ^{15}N가 주입되었으며, 이는 토양 가비중(1.37 g·cm^{-3})을 고려했을 때, 토양의 총 무기질소의 약 0.35%(고양분 조건)와 1.03%(저양분 조건)에 해당했다. 1회차 적용 후 식물의 잎을 채집한 뒤에는 관수하여 토양에 남아있는 ^{15}N를 최대한 제거하고자 하였다.

추적자를 주입할 때에는 바늘의 끝이 막히는 것을 방지하고, 추적자가 골고루 확산되도록 바늘의 4개 측면에 구멍이 있는 주사기를 사용하였다(Andersen et al. 2017). 주사기 바늘을 토양의 9 cm 깊이까지 넣은 후 천천히 빼면서 분사하여, 깊이별로 골고루 추적자가 주입되도록 하였다(Ashton et al. 2010). 하루 중 시각에 따른 질소 흡수의 변이를 줄이기 위하여, 모든 추적자 적용은 7-10시에 이루어졌다(Cott et al. 2020).

회차별로 추적자 주입 전과 주입 후 24시간이 지난 뒤에 각각의 화분에서 개체별로 잎을 채집했다. 잎은 식물체 위에서 4번째부터 건강한 상태의 것으로 개체당 1장(부채붓꽃, 개발나물), 2장(고마리, 갈대, 쇠보리), 또는 4장(꼴하늘지기)씩 선택했다. 채집된 잎은 증류수로 세척 후, 건조하고 분쇄하였다. 이후에 농생명과학공동기기원에 의뢰하여, 원소분석기(Flash EA 1112, Thermo Electron corporation, USA)와 안정성 동위원소비 질량분석기(Vision-EA, Isoprime, UK)를 통하여 전질소함량(%)과 $\delta^{15}N$(‰)를 정량하였다.

화차별로 각각(즉, 질소의 두 가지 형태에 대하여 각각) 잎의 ^{15}N-atom%와 ^{15}N함량 증가율을 계산하였다. $K^{15}NO_3$을 추적자로 적용한 경우에는 NO_3-^{15}N-atom%와 NO_3-^{15}N함량 증가율(Excess NO_3-^{15}N)을 다음과 같이 계산하였다(Qing et al. 2015).

$$NO_3\text{-}^{15}N\text{-atom\%} = 100 / [1 / \{(\delta^{15}N / 1000 + 1) \times R^{15}N_{AIR}\} + 1]$$

$R^{15}N_{AIR}$ = 대기의 $^{15}N/^{14}N$ 비율로 0.0036765를 적용함

$$\text{Excess } NO_3\text{-}^{15}N\ (\mu g\ ^{15}N \cdot g^{-1}\ DW \cdot d^{-1}) = (TN_{labeled} \times NO_3\text{-}^{15}N\text{-atom\%}_{labeled} - TN_{bkgd} \times NO_3\text{-}^{15}N\text{-atom\%}_{bkgd}) \times 100 / 1\ day$$

$TN_{labeled}$ = 추작자 주입 후의 전질소함량(%),

NO_3-^{15}N-atom%$_{labeled}$ = 추작자 주입 후의 NO_3-^{15}N-atom%,

TN_{bkgd} = 추작자 주입 전의 전질소함량(%) 평균,

NO_3-^{15}N-atom%$_{bkgd}$ = 추작자 주입 전의 NO_3-^{15}N-atom% 평균

동일한 방법으로 NH_4-^{15}N함량 증가율(Excess NH_4-^{15}N)을 계산하였다. 최종적으로 NO_3-^{15}N함량 증가율과 NH_4-^{15}N함량 증가율을 합하여 두 가지 형태에 대한 전체의 ^{15}N함량 증가율(Excess ^{15}N)을 계산했다. 또한 질소 형태별 이용 비율(N Util ratio)을 전체의 ^{15}N함량 증가율에 대한 NO_3-^{15}N함량 증가율 또는 NH_4-^{15}N함량 증가율의 비율로 계산했다. 이는 식물이 흡수한 추적자(^{15}N)의 형태별 비율이 실제로 이용하는 질소의 이용 비율과 동일하다는 가정을 하고 있다.

$$\text{Excess } ^{15}N \ (\mu g\ ^{15}N \cdot g^{-1}\ DW \cdot d^{-1}) = \text{Excess } NO_3\text{-}^{15}N + \text{Excess } NH_4\text{-}^{15}N$$

$$NO_3\text{-N Util ratio } (\%) = 100 \times \text{Excess } NO_3\text{-}^{15}N \ / \ \text{Excess } ^{15}N$$

$$NH_4\text{-N Util ratio } (\%) = 100 \times \text{Excess } NH_4\text{-}^{15}N \ / \ \text{Excess } ^{15}N$$

또한 이 계산은 1회차와 2회차의 적용 기간 동안 식물의 ^{15}N함량 증가율과 질소 형태별 이용 비율이 동일하다는 가정을 하고 있다. 각각 회차가 진행된 시각은 2주의 차이가 있으나, 다음과 같은 이유로 이 가정이 만족된다고 판단했다. 첫째, 각 회차에서 추적자 적용 직전에 토양의 $\delta^{15}N$는 통계적인 차이가 없었다(Wilcoxon signed-rank test, p = 0.42). 즉, 1회차에 주입한 ^{15}N의 대부분은 2회차 전에 식물에 흡수되었거나, 관수를 통하여 유실된 것으로 고려된다. 둘째, 1회차와 2회차에서 정량화된 잎의 $NO_3\text{-}^{15}N$함량 증가율은 모든 종, 비옥도, 종간경쟁 처리의 조합에서 서로 유의미한 차이가 없었다(Mann-Whitney test, p = 0.20-1.00). 마찬가지로 $NH_4\text{-}^{15}N$함량 증가율은 1회차와 2회차 사이에서 유의미한 차이가 없었다(Mann-Whitney test, p = 0.20-1.00). 이는 식물의 질소 흡수율이 1회차와 2회차에서 동일한 수준으로 유지되고 있다는 것을 의미한다.

혼합 식재 조건의 화분 내에서 종들이 질소를 분할하여 이용하는 수준을 비옥도 처리별로 비교하기 위하여 화분 내 모든 종 쌍의 생태적 지위 중복(niche overlap)을 정량하였다. 생태적 지위 중복 지수는 질소 형태별 이용에 대한 비율유사도(proportional similarity index, PS)를 이용하여 다음과 같이 계산하였다(Schoener 1970, Colwell & Futuyma 1971). 비율유사도는 0-1의 값을 가지며, 0은 두 종이 이용하는 자원이 전혀 겹치지 않음을, 1은 완전하게 겹침을 의미한다.

$$PS = 1 - 0.5 \times (NO_3\text{-N Diff}_{xy} + NH_4\text{-N Diff}_{xy}) \ / \ 100$$

$NO_3\text{-N Diff}_{xy}$ = x종과 y종의 NO_3-N 이용 비율(%)의 차이의 절대값,

$NH_4\text{-N Diff}_{xy}$ = x종과 y종의 NH_4-N 이용 비율(%)의 차이의 절대값

추적자 적용B는 2017년 7월 15일에 조건별로 5개의 화분에서 반복되었다. 추적자 적용A와는 다르게 두 가지 형태의 질소에 모두 ^{15}N를 표지하여 추적자로 사용하였다. 화분별로 10개 지점에 1 mmol·L^{-1}의 $K^{15}NO_3$과 $^{15}NH_4Cl$ 수용액을 2 ml씩 주입하였다. 이 외에는 추적자 적용A와 동일한 방법으로 수행되었다.

조건별로 1개 화분(대조구)에서 추적자를 적용하지 않은 자연상태의 식물체 ^{15}N함량을 결정하기 위하여, 식물체를 부분별(잎, 지상경, 지하경, 뿌리)로 나누어 수확하였다. 또한 추적자를 적용한 화분에서 추적자 주입 후 24시간 지난 뒤에 식물체를 부분별로 수확했다. 수확한 지상부는 증류수로 세척하였다. 지하부는 수돗물로 흙을 제거하고 0.5 mmol·L^{-1} $CaCl_2$ 수용액에 약 30초 담가서 표면에 흡착된 ^{15}N를 제거한 후(Li et al. 2021), 증류수로 세척하였다. 모든 식물체는 건조 후에 무게를 측정하고 분쇄하였다. 분쇄한 식물체는 농생명과학공동기기원에 의뢰하여, 각각 전질소함량과 $\delta^{15}N$를 정량하였다. 이후에 추적자 적용A와 동일한 방법으로 잎의 ^{15}N함량 증가율을 계산하였다. 또한 식물체 부분별 ^{15}N 흡수량(^{15}N uptake of each part), 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율(Root-specific ^{15}N uptake rate, SNUR)을 다음과 같이 정량하였다(Qing et al. 2015).

$$^{15}N \text{ uptake of each part } (\mu g\ ^{15}N) = \text{Biomass} \times (TN_{labeled} \times {}^{15}N\text{-atom}\%_{labeled} - TN_{bkgd} \times {}^{15}N\text{-atom}\%_{bkgd}) \times 100$$

Biomass = 식물체의 부분별 건중량(g),

$TN_{labeled}$ = 추작자 주입 후의 전질소함량(%),

^{15}N-atom%$_{labeled}$ = 추작자 주입 후의 ^{15}N-atom%,

TN_{bkgd} = 추적자를 주입하지 않은 대조구의 전질소함량(%) 평균,

^{15}N-atom%$_{bkgd}$ = 추적자를 주입하지 않은 대조구의 ^{15}N-atom% 평균

$$\text{SNUR } (\mu g\ ^{15}N \cdot g^{-1} \text{ root DW} \cdot d^{-1}) = \Sigma(^{15}N \text{ uptake of each part}) / (\text{Root biomass} \times 1 \text{ day})$$

Root biomass = 뿌리의 건중량(g)

추적자 적용A와 B에서 종간경쟁이 질소 흡수율에 미치는 영향을 종별로 비교하기 위하여, 잎의 ^{15}N함량 증가율에 대한 경쟁적 반응(CR-Excess ^{15}N)과 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율에 대한 경쟁적 반응(CR-SNUR)을 다음과 같이 계산하였다(Ashton et al. 2010).

$$\text{CR-Excess } ^{15}N = \text{CR-Excess } ^{15}N_{mix} / \text{CR-Excess } ^{15}N_{single}$$

CR-Excess $^{15}N_{mix}$ = 혼합 식재 조건에서 잎의 ^{15}N함량 증가율,
CR-Excess $^{15}N_{single}$ = 단일 식재 조건에서 잎의 ^{15}N함량 증가율의 평균

$$\text{CR-SNUR} = \text{CR-SNUR}_{mix} / \text{CR-SNUR}_{single}$$

CR-$SNUR_{mix}$ = 혼합 식재 조건에서 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율,
CR-$SNUR_{single}$ = 단일 식재 조건에서 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율의 평균

4.2.4. 식물 생물량과 토양 질소와 pH

2017년 10월 5일에 추적자 적용A가 수행된 조건별로 6개의 화분에서 식물체를 부분별로 나누어 수확하였다. 수확한 식물체에서 수돗물로 흙을 제거한 후에 70℃에서 48시간 이상 건조한 후 무게를 측정하였다. 생물량에 대한 경쟁적 반응(CR-Biomass)과 뿌리/지상부 비율에 대한 경쟁적 반응(CR-R/A)을 다음과 같이 계산하였다.

$$\text{CR-Biomass} = \text{Biomass}_{mix} / \text{Biomass}_{single}$$

$Biomass_{mix}$ = 혼합 식재 조건에서 건중량($g \cdot individual^{-1}$),
$Biomass_{single}$ = 단일 식재 조건에서 건중량의 평균($g \cdot individual^{-1}$)

$$\text{CR-R/A} = \text{R/A}_{mix} / \text{R/A}_{single}$$

R/A_{mix} = 혼합 식재 조건에서 뿌리/지상부 비율,
R/A_{single} = 단일 식재 조건에서 뿌리/지상부 비율의 평균

2017년 10월 5일에 식물체를 수확한 화분과 식물을 심지 않은 대조구에서 토양을 채취하여, 눈이 2 mm인 체(standard sieve No. 10)를 이용하여 걸렀다. 2 M의 KCl 수용액으로 토양을 침출한 후(Dorich & Nelson 1983), NO_3-N와 NH_4-N함량을 각각 hydrazine 방법(Kamphake et al. 1967)과 indophenol 방법(Solorzano 1969)을 통하여 비색 정량하였다. 또한 토양과 증류수를 1:5로 혼합하여 진탕하고 거름종이에 거른 액체를 휴대용 측정기기(pH: Corning Checkmate II, Corning, USA)를 이용하여 pH를 측정하였다.

4.2.5. 통계 분석

모든 통계적 분석을 수행하기 전에 Shapiro-Wilk test와 Levene test를 통하여 데이터의 정규성과 등분산성을 확인하고, 필요한 경우에는 데이터를 로그 변환[Log(x + 1)식 이용] 또는 제곱급 변환하였다. 혼합 식재된 화분에서 종간의 생태적 지위 중복 지수가 저양분과 고양분 조건 사이에 차이가 있는지 확인하기 위하여 독립표본 *t*-검정을 수행하였다. 종과 비옥도 처리가 잎의 ^{15}N함량 증가율에 대한 경쟁적 반응, 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율에 대한 경쟁적 반응, 생물량에 대한 경쟁적 반응, 뿌리/지상부 비율에 대한 경쟁적 반응에 영향을 주는지 확인하기 위하여 이원분산분석을 수행하였다. 종, 비옥도 처리, 종간경쟁 처리가 식물의 질소 형태별 이용 비율에 영향을 주는지 확인하기 위하여 삼원분산분석이 수행되었다. 모든 분산분석에서 각 조건 사이의 차이는 0.05의 유의확률 수준에서 Duncan post-hoc test를 통해서 확인하였다. 또한 특정 질소 형태에 대한 선호도를 평가하기 위하여, 조건별로 토양의 질소 형태 비율과 식물의 질소 형태별 이용 비율 사이의 차이를 단일표본 *t*-검정을 이용하여 분석하였다. 모든 통계적 분석은 SPSS(version 23.0, Chicago, IL, USA)를 이용하여 수행되었다.

4.3. 결과

4.3.1. 토양 질소 이용 특성

모든 조건에서 화분당 주입한 추적자에 대한 평균 회수율(화분 내 식물 전체의 ^{15}N 흡수량/주입한 ^{15}N량)은 43.8 ± 18.9%이었다. 종, 비옥도, 종간경쟁 처리는 각각 질소 형태별 이용 비율에 영향을 주었다($p < 0.001$, Table 4-2). 저양분 조건에서 고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기의 NO_3-N 이용 비율은 단일 식재와 혼합 식재 조건 간에 유의미한 차이를 보였다($p < 0.05$, Fig. 4-2). 저양분 조건에서 고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기의 종간경쟁에 의한 NO_3-N 이용 비율 감소율은 각각 21.4, 26.5, 37.6%이었다. 반면에, 고양분 조건에서 이 종들의 NO_3-N 이용 비율은 단일 식재와 혼합 식재 조건 간에 유의미한 차이가 없었다. 고양분 조건에서 고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기의 종간경쟁에 의한 NO_3-N 이용 비율 감소율은 각각 16.0, 10.1, 11.5%로 저양분 조건보다 낮았다. 이는 이 종들의 질소 형태에 대한 이용 가소성 수준이 토양의 비옥도가 증가함에 따라 감소했음을 의미한다. 또한 이 종들은 종간경쟁 뿐 아니라 비옥도에 따라 NO_3-N 이용 비율이 변하는 경향을 보였다. 특히 단일 식재 조건에서 고마리와 꼴하늘지기의 NO_3-N 이용 비율은 저양분 조건보다 고양분 조건에서 각각 17.0, 17.5%가 유의미하게 높았다($p < 0.05$). 반면에, 갈대, 부채붓꽃, 개발나물의 경우에는, 종간경쟁과 비옥도 처리 모두에서 NO_3-N 이용 비율에 대한 유의미한 영향이 나타나지 않았다. 질소 형태에 대한 이용 가소성이 높은 종들(고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기)은 저양분 × 혼합 식재 조건에서 식물의 NO_3-N 이용 비율과 토양의 NO_3-N 비율 간에 차이를 보이지 않았으며, 특정 질소 형태에 대한 선호도가 나타나지 않았다. 이 외의 모든 조건(종, 비옥도, 종간경쟁 처리의 모든 조합)에서는 식물의 NO_3-N 이용 비율이 토양의 NO_3-N 비율보다 유의미하게 높았으며($p < 0.01$-0.001), 따라서 NO_3-N를 선호하는 것으로 나타났다.

Table 4-2. Results from three-way ANOVA of the effects of species, soil fertility, and interspecific competition on utilization ratio of different nitrogen forms.

Source	*F*-value
	Utilization ratio of different N forms
Species (S)	6.66 ***
Soil fertility (F)	14.56 ***
Interspecific competition (Inter C)	24.29 ***
S × F	3.47 **
S × Inter C	2.11 ns
F × Inter C	2.28 ns
S × F × Inter C	0.63 ns

ns = not significant at $p = 0.05$; $^{**}p < 0.01$; $^{***}p < 0.001$.

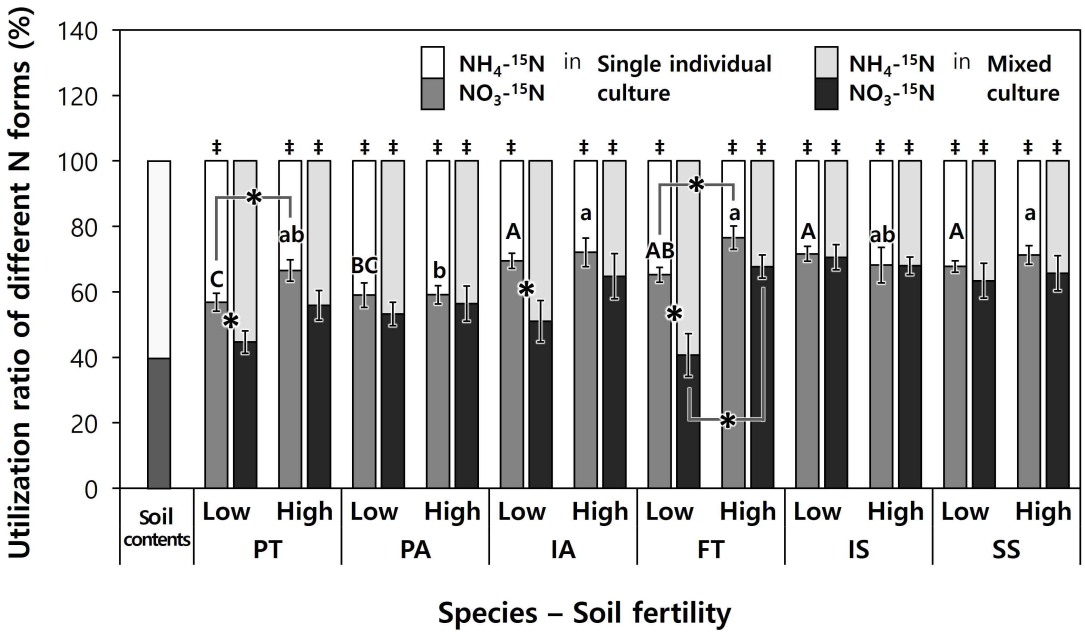

Fig. 4-2. Utilization ratio of different nitrogen forms of study species under different soil fertility and interspecific competition treatments (means ± SE, n = 6). Different capital and lowercase letters indicate significant differences between species within low and high fertility conditions, respectively, in single individual culture conditions. Asterisks indicate significant differences between treatments within the same species. Significant differences were assessed according to Duncan post-hoc test (p < 0.05). Double crosses indicate significant differences in nitrogen forms ratio between plant uptake and soil content according to one sample t-test (p < 0.05).
PT = *Polygonum thunbergii* (고마리); PA = *Phragmites australis* (갈대);
IA = *Ischaemum aristatum* (쇠보리);
FT = *Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata* (꼴하늘지기);
IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물);
Low = low fertility; High = high fertility.

혼합 식재된 화분에서 화분 내 종간의 생태적 지위 중복 지수는 저양분 조건보다 고양분 조건에서 높았다(p < 0.05, Fig. 4-3). 이는 선호도가 높은 것으로 나타난 질소 형태인 NO_3-N에 대한 식물의 경쟁 수준이 토양이 비옥할수록 증가함을 의미한다(Fig. 4-2).

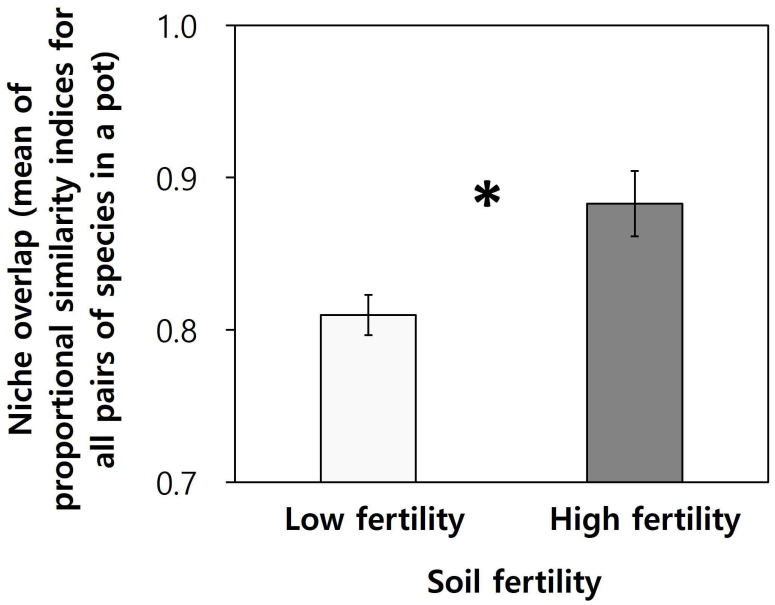

Fig. 4-3. Niche overlap (mean of proportional similarity indices for all pairs of species in a pot) under different soil fertility treatments (means ± SE, n = 6). Asterisks indicate significant differences between treatments according to independent sample t-test ($p < 0.05$).

단일 식재 조건에서 고마리의 잎의 ^{15}N함량 증가율과 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율은 다른 종과 큰 차이를 보였다(Fig. 4-4a & b). 잎의 ^{15}N함량 증가율의 경우에는 고마리가 다른 종의 평균보다 저양분 조건에서 65.0%, 고양분 조건에서 73.2%가 높았다($p < 0.05$). 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율의 경우에는 고마리가 다른 종의 평균보다 저양분 조건에서 82.8%, 고양분 조건에서 91.6%가 높았다($p < 0.05$). 고마리를 제외한 종간에 두 변수의 차이는 없거나 적었다. 모든 종에서 종간경쟁 처리와 관계없이 비옥도가 증가함에 따라 잎의 ^{15}N함량 증가율과 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율이 감소하는 경향을 보였다. 이는 비옥도가 증가함에 따라 실제 식물의 질소 흡수율이 감소하는 것이 아니며, 토양의 ^{14}N에 대한 추적자(^{15}N)의 상대적 비율이 고양분 조건에서 저양분 조건보다 낮기 때문에 질소 흡수율이 과소평가된 것으로 보인다(Gao et al. 2014).

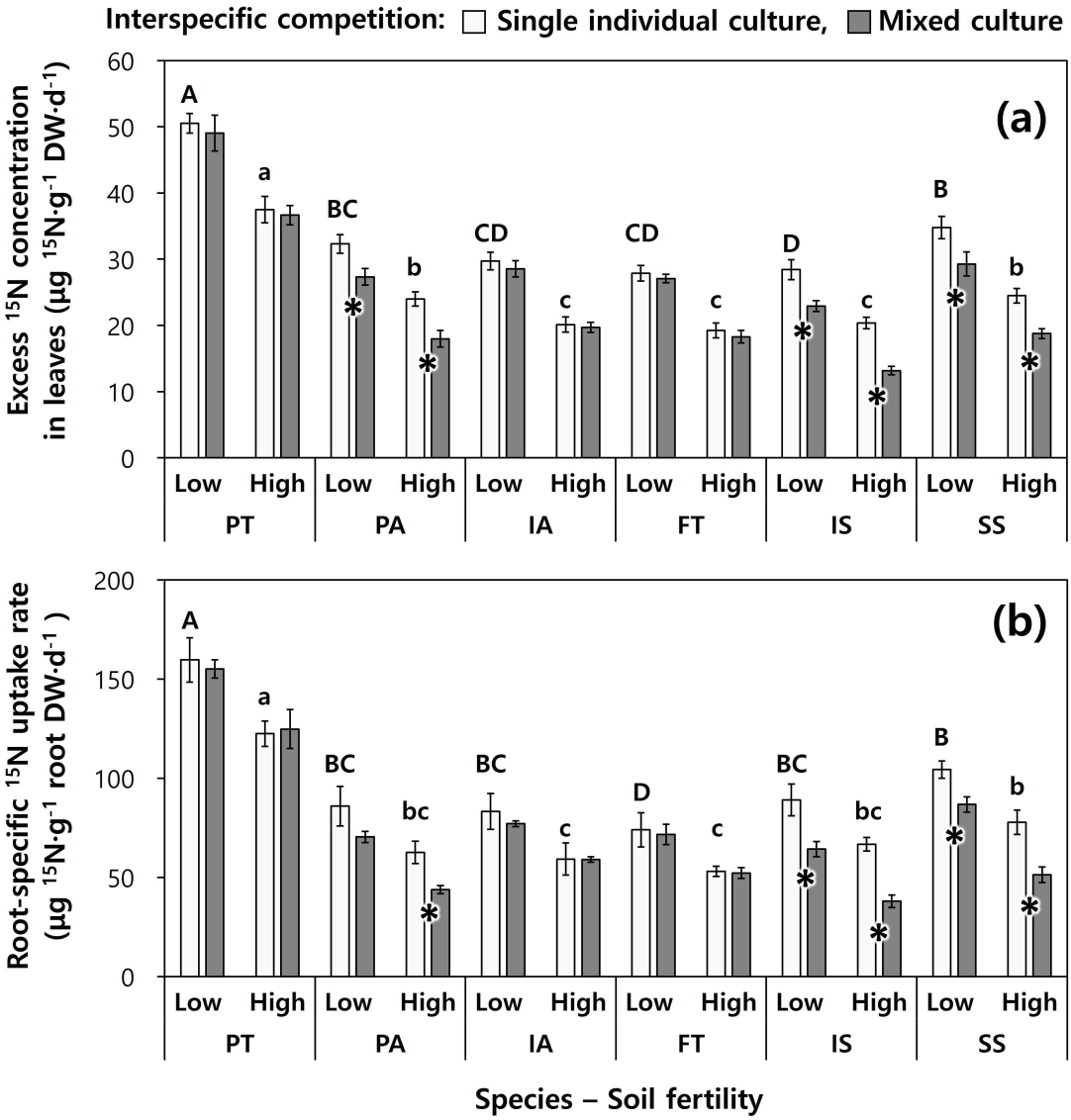

Fig. 4-4. Excess ^{15}N concentration in leaves (a), root-specific ^{15}N uptake rate (b), biomass (c), and root/above-ground biomass ratio (d) of study species under different soil fertility and interspecific competition treatments [means ± SE, n = 11 for (a), n = 5 for (b), n = 6 for (c) n = 6 (d)]. Different capital and lowercase letters indicate significant differences between species within low and high fertility conditions, respectively, in single individual culture conditions. Asterisks indicate significant differences between treatments within the same species. Significant differences were assessed according to Duncan post-hoc test ($p < 0.05$).

PT = *Polygonum thunbergii* (고마리); PA = *Phragmites australis* (갈대);
IA = *Ischaemum aristatum* (쇠보리);
FT = *Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata* (꼴하늘지기);
IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물).
Low = low fertility; High = high fertility.

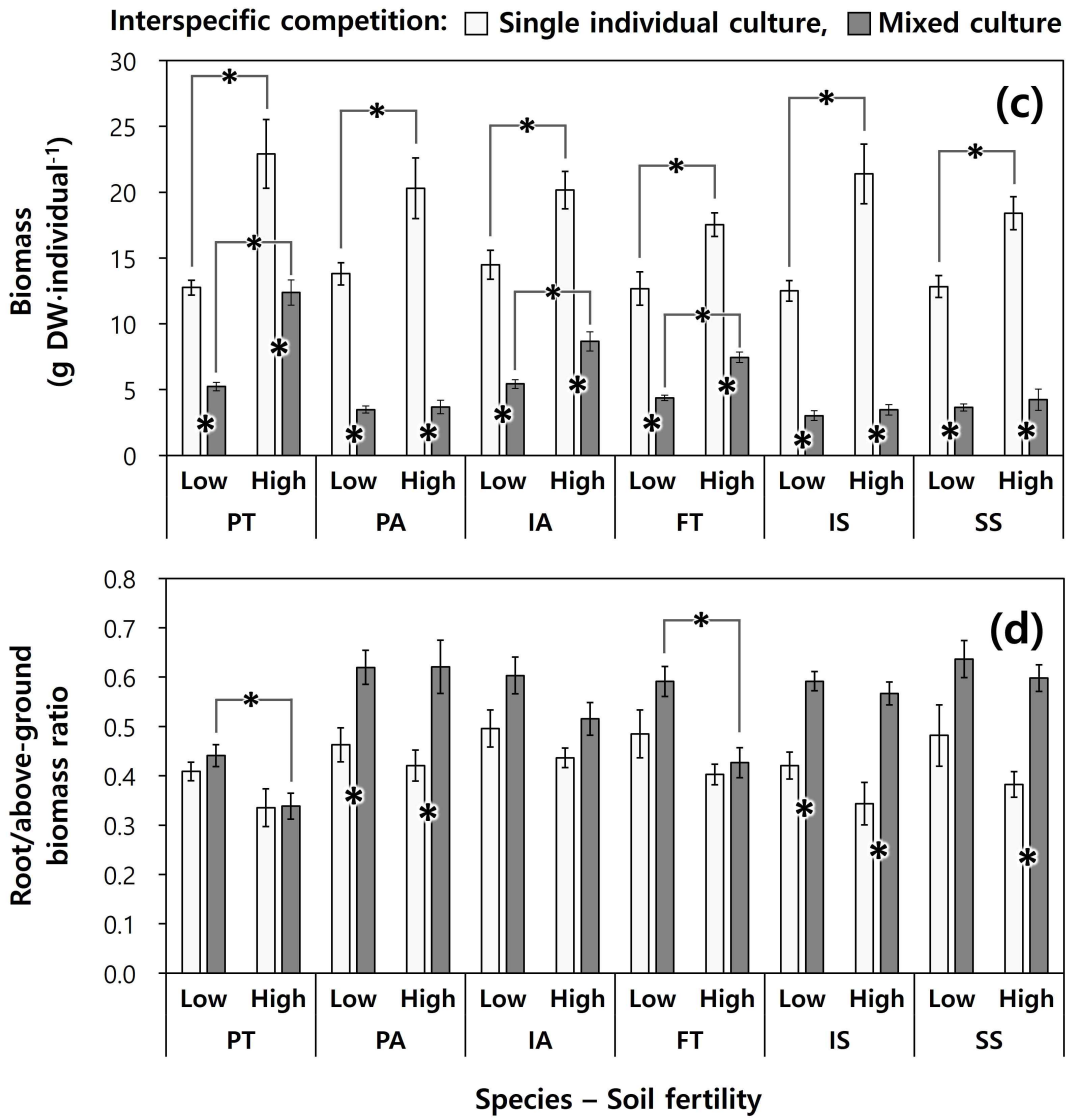

Fig. 4-4. (continued)
PT = *Polygonum thunbergii* (고마리); PA = *Phragmites australis* (갈대);
IA = *Ischaemum aristatum* (쇠보리);
FT = *Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata* (꼴하늘지기);
IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물).
Low = low fertility; High = high fertility.

종(p < 0.001)과 종간경쟁 처리(p < 0.05)는 각각 잎의 ^{15}N함량 증가율에 대한 경쟁적 반응에 영향을 주었다(Table 4-3). 종(p < 0.001), 그리고 종과 비옥도의 상호작용(p < 0.05)은 각각 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율에 대한 경쟁적 반응에 영향을 주었다. 질소 형태에 대한 이용 가소성이

높은 종들(고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기, Fig. 4-2)의 두 변수 평균은 모든 조건에서 0.93-1.02의 범위를 보여 1과 큰 차이를 보이지 않았다(Fig. 4-5). 이는 이 종들의 질소 흡수율이 종간경쟁 유무와 관계없어 거의 동일한 수준으로 유지되고 있다는 것을 의미한다. 또한 이 종들의 두 변수는 비옥도가 증가함에 따라 변화가 없거나 증가하는 경향을 보였다. 반면에 질소 형태에 대한 이용 가소성이 나타나지 않은 종들(갈대, 부채붓꽃, 개발나물)의 두 변수는 모든 조건에서 1보다 작은 0.57-0.85의 범위를 보였다. 또한 이 종들의 두 변수는 비옥도가 증가함에 따라 감소하는 경향을 보였다. 특히 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율에 대한 경쟁적 반응의 경우에는, 갈대, 부채붓꽃, 개발나물 모두 고양분 조건에서 저양분 조건보다 유의미하게 낮은 수치를 보였다($p < 0.05$). 이는 이 종들의 질소 흡수율이 종간경쟁에 의하여 감소하며, 감소하는 수준이 비옥도가 증가할수록 커진다는 것을 의미한다. 질소 형태에 대한 이용 가소성이 높은 종들과 그렇지 않은 종들 사이의 질소 흡수율 차이는 비옥도가 증가함에 따라 증가하였다. 저양분 조건에서 부채붓꽃의 잎의 ^{15}N함량 증가율에 대한 경쟁적 반응과 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율에 대한 경쟁적 반응은 고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기보다 유의미하게 낮았다($p < 0.05$). 반면에, 고양분 조건에서는 갈대, 부채붓꽃, 개발나물 모두의 두 변수가 고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기보다 낮았다($p < 0.05$).

Table 4-3. Results from two-way ANOVA of the effects of species and soil fertility on nitrogen uptake and growth of plants.

Source	*F*-value			
	CR-Excess ^{15}N	CR-SNUR	CR-Biomass	CR-R/A
Species (S)	14.08^{***}	20.69^{***}	32.41^{***}	12.74^{***}
Soil fertility (F)	5.32^{*}	3.69^{ns}	0.42^{ns}	1.95^{ns}
S × F	1.43^{ns}	2.80^{*}	5.04^{**}	2.53^{*}

CR-Excess ^{15}N = competitive response based on excess ^{15}N concentration in leaves;
CR-SNUR = competitive response based on root-specific ^{15}N uptake rate;
CR-Biomass = competitive response based on biomass;
CR-R/A = competitive response based on root/above-ground biomass ratio;
ns = not significant at $p = 0.05$; $^{*}p < 0.05$; $^{**}p < 0.01$; $^{***}p < 0.001$.

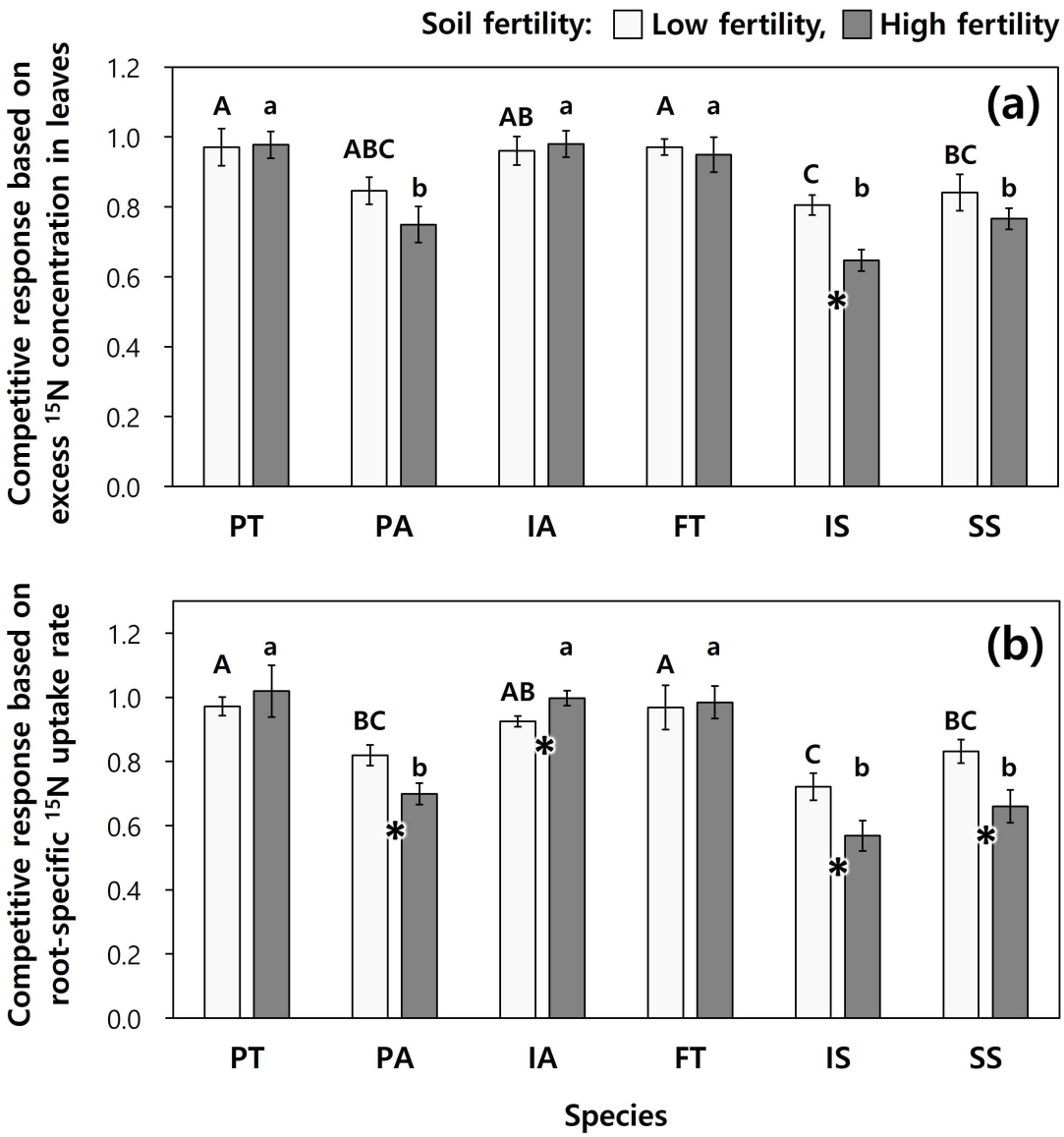

Fig. 4-5. Competitive response based on excess ^{15}N concentration in leaves (a) and root-specific ^{15}N uptake rate (b) of study species under different soil fertility treatments [means ± SE, n = 11 for (a), n = 5 for (b)]. Different capital and lowercase letters indicate significant differences between species within low and high fertility conditions, respectively. Asterisks indicate significant differences between soil fertility treatments within the same species. Significant differences were assessed according to Duncan post-hoc test ($p < 0.05$).
PT = *Polygonum thunbergii* (고마리); PA = *Phragmites australis* (갈대);
IA = *Ischaemum aristatum* (쇠보리);
FT = *Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata* (꼴하늘지기);
IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물).

4.3.2. 식물 생장

단일 식재 조건에서 생물량은 비옥도 처리와 관계없이 종간에 유의미한 차이가 없었다(Fig. 4-4c). 또한 단일 식재 조건에서 모든 종은 비옥도가 증가함에 따라 생물량이 유의미하게 증가하였다($p < 0.05$). 반면에, 혼합 식재 조건의 경우에는 고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기는 비옥도가 증가함에 따라 생물량이 증가하였으나($p < 0.05$), 갈대, 부채붓꽃, 개발나물은 저양분과 고양분 조건에서 생물량의 차이를 보이지 않았다.

종은 생물량에 대한 경쟁적 반응에 영향을 주었다($p < 0.001$, Table 4-3). 질소 형태에 대한 이용 가소성이 높은 종들(고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기)은 그렇지 않은 종들(갈대, 부채붓꽃, 개발나물)보다 생물량에 대한 경쟁적 반응이 높은 경향을 보였다(Fig. 4-6a). 또한 종과 비옥도 처리의 상호작용 효과는 생물량에 대한 경쟁적 반응에 영향에 영향을 주었으며($p < 0.01$), 이는 종에 따라 비옥도의 영향이 달라짐을 의미한다. 질소 형태에 대한 이용 가소성이 높은 종들의 생물량에 대한 경쟁적 반응은 비옥도가 증가함에 따라 높아지는 경향을 보였다. 특히, 고마리와 꼴하늘지기의 경우, 저양분 조건보다 고양분 조건에서 생물량에 대한 경쟁적 반응이 유의미하게 높았다($p < 0.05$). 반면에, 질소 형태에 대한 이용 가소성이 나타나지 않은 종들의 생물량에 대한 경쟁적 반응은 비옥도가 증가함에 따라 감소하였다($p < 0.05$). 질소 형태에 대한 이용 가소성이 높은 종들과 상대적으로 낮은 종들 사이의 생물량에 대한 경쟁적 반응의 평균 차이는 비옥도가 증가함에 따라 0.12에서 0.27로 증가하였다. 고양분 조건에서 고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기의 생물량에 대한 경쟁적 반응은 갈대, 부채붓꽃, 개발나물보다 유의미하게 높았다($p < 0.05$).

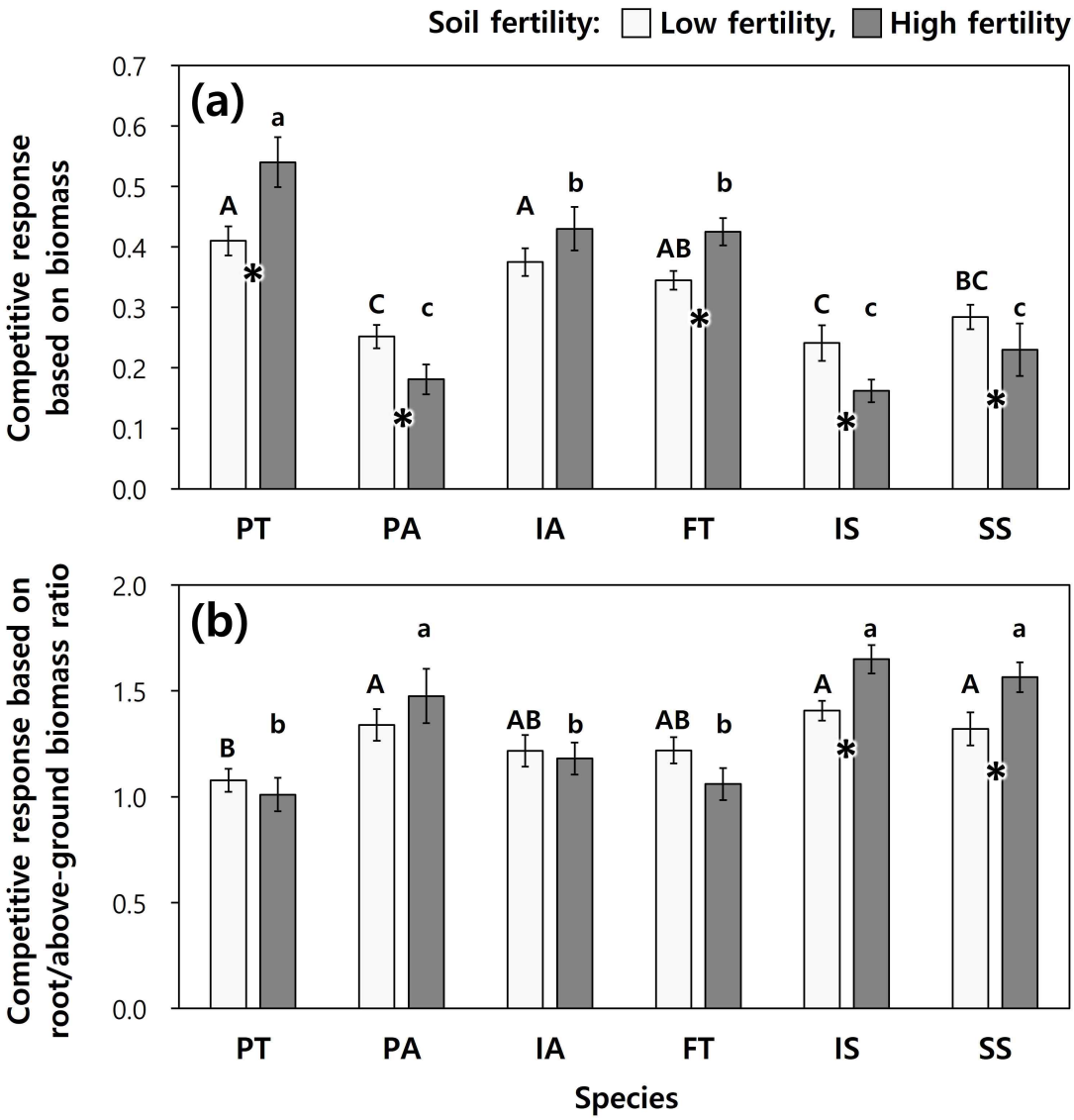

Fig. 4-6. Competitive response based on biomass (a) and root/above-ground biomass ratio (b) of study species under different soil fertility treatments (means ± SE, n = 6). Different capital and lowercase letters indicate significant differences between species within low and high fertility conditions, respectively. Asterisks indicate significant differences between soil fertility treatments within the same species. Significant differences were assessed according to Duncan post-hoc test ($p < 0.05$).
PT = *Polygonum thunbergii* (고마리); PA = *Phragmites australis* (갈대);
IA = *Ischaemum aristatum* (쇠보리);
FT = *Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata* (꼴하늘지기);
IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물).

단일 식재 조건에서 뿌리/지상부 비율은 비옥도 처리와 관계없이 종간에 유의미한 차이가 없었다(Fig. 4-4d). 종은 뿌리/지상부 비율에 대한 경쟁적 반응에 영향을 주었다($p < 0.001$, Table 4-3). 질소 형태에 대한 이용 가소성이 나타나지 않은 종들(갈대, 부채붓꽃, 개발나물)은 가소성이 높은 종들(고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기)보다 뿌리/지상부 비율에 대한 경쟁적 반응이 높은 경향을 보였다(Fig. 4-6b). 또한 종과 비옥도 처리의 상호작용 효과는 뿌리/지상부 비율에 대한 경쟁적 반응에 영향에 영향을 주었다($p < 0.05$). 질소 형태에 대한 이용 가소성이 높은 종들의 뿌리/지상부 비율에 대한 경쟁적 반응은 비옥도가 증가함에 따라 유의미하지 않았으나 다소 감소하는 경향을 보였다. 반면에, 질소 형태에 대한 이용 가소성이 나타나지 않은 종들의 경우에는, 뿌리/지상부 비율에 대한 경쟁적 반응이 비옥도가 증가함에 따라 증가하는 경향을 보였다. 특히, 부채붓꽃과 개발나물은 저양분 조건보다 고양분 조건에서 뿌리/지상부 비율에 대한 경쟁적 반응이 유의미하게 높았다($p < 0.05$). 질소 형태에 대한 이용 가소성이 높은 종들과 상대적으로 낮은 종들 사이의 뿌리/지상부 비율에 대한 경쟁적 반응의 평균 차이는 비옥도가 증가함에 따라 0.18에서 0.48로 증가하였다. 고양분 조건에서 갈대, 부채붓꽃, 개발나물의 뿌리/지상부 비율에 대한 경쟁적 반응은 고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기보다 유의미하게 높았다($p < 0.05$).

4.3.3. 토양 질소와 pH

조건별로 실험 종료 후에 토양에 남아있는 총 무기질소함량의 범위는 식물을 심지 않은 대조구의 8.7-72.7%이었다(Fig. 4-7a). 단일 식재 조건에서 총 무기질소함량은 비옥도 처리와 관계없이 종간의 유의미한 차이가 없었다. 혼합 식재 조건의 총 무기질소함량은 비옥도 처리와 관계없이 모든 종의 단일 식재 조건보다 낮았다($p < 0.05$).

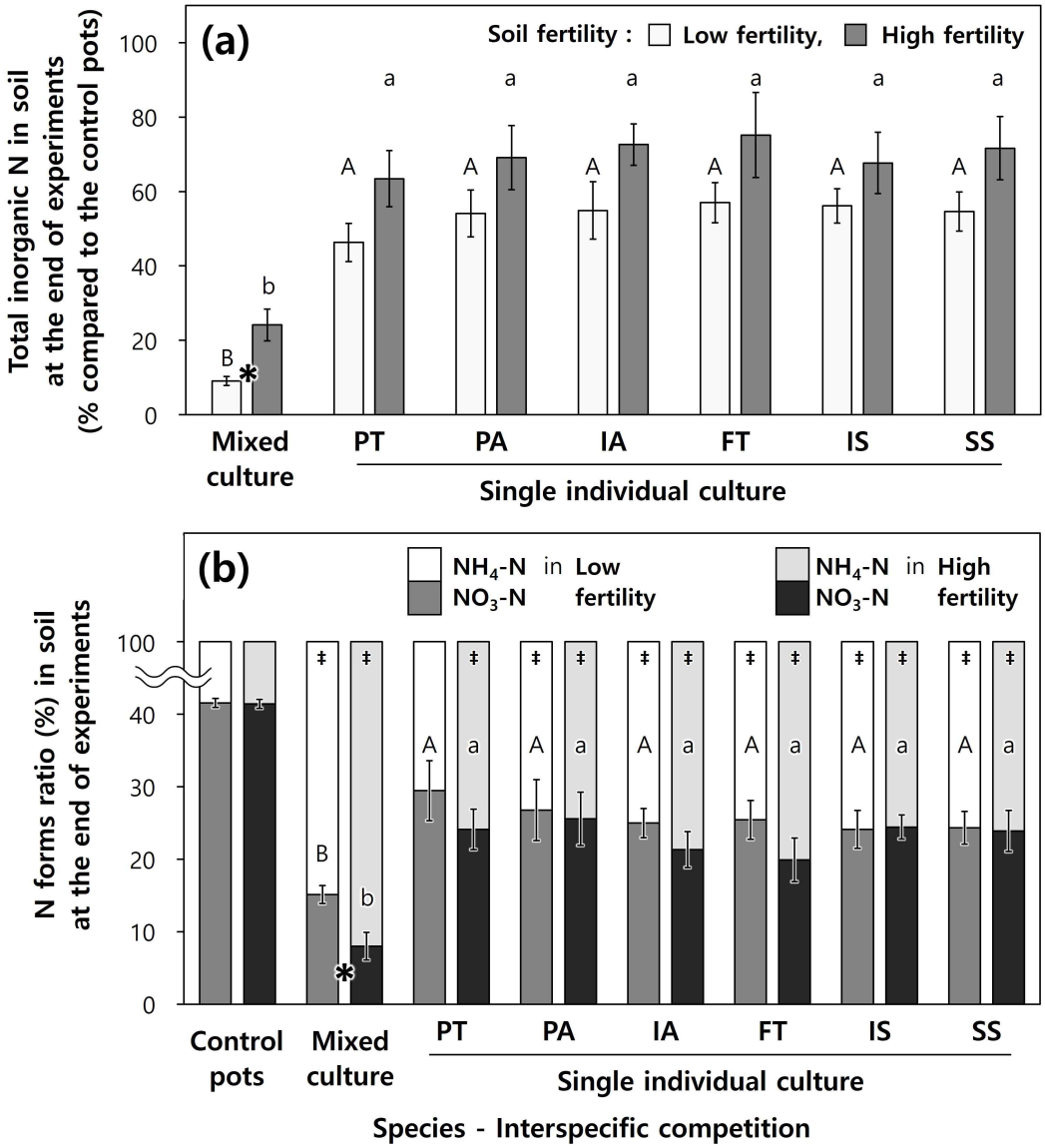

Fig. 4-7. Total inorganic nitrogen (NO_3-N + NH_4-N) (a) and nitrogen forms ratio (b) under different species, interspecific competition, and soil fertility treatments (means ± SE, n = 6). Different capital and lowercase letters indicate significant differences between single individual culture of each species and mixed culture within low and high fertility conditions, respectively. Asterisks indicate significant differences between soil fertility treatments within the same species or mixed culture. Significant differences were assessed according to Duncan post-hoc test ($p < 0.05$). Double crosses indicate significant differences in nitrogen forms ratio between the experimental and control groups according to independent sample t-test ($p < 0.05$).

PT = *Polygonum thunbergii* (고마리); PA = *Phragmites australis* (갈대);
IA = *Ischaemum aristatum* (쇠보리);
FT = *Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata* (꼴하늘지기);
IS = *Iris setosa* (부채붓꽃); SS = *Sium suave* (개발나물).

실험 종료 후에, 고마리 × 저양분 × 단일 식재 조건을 제외하면 모든 조건에서 토양의 NO_3-N 비율이 대조구보다 유의미하게 감소했다 (p < 0.05-0.001, Fig. 4-7b). 단일 식재 조건에서 토양의 질소 형태별 비율은 비옥도 처리와 관계없이 종간의 유의미한 차이가 없었다. 단일 식재 조건에서 비옥도가 증가함에 따라 고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기의 토양 NO_3-N 비율은 다소 감소하였으나, 유의미한 차이는 아니었다. 혼합 식재 조건의 토양 NO_3-N 비율은 비옥도 처리와 관계없이 모든 종의 단일 식재 조건보다 낮았다(p < 0.05). 혼합 식재 조건에서 토양 NO_3-N 비율은 저양분 조건보다 고양분 조건에서 낮았다(p < 0.05). 이는 화분 내에서 공존하는 종들이 비옥도가 증가함에 따라 식물의 선호도가 높은 것으로 나타난 NO_3-N를 더 높은 비율로 이용했다는 것을 의미한다(Fig. 4-2). 실험 종료 후에 토양 pH의 범위는 6.86-7.35로 초기(6.72-6.73)보다 증가하였으며, 식물을 심지 않은 대조구(7.14)와 유사했다. 모든 조건 간에 pH의 유의미한 차이는 없었다(p = 0.64).

4.4. 논의

4.4.1. 생태적 지위 분할의 주요 메커니즘

이 연구는 질소 형태에 대한 생태적 지위 분할의 메커니즘으로 “우점적 가소성”의 가설을 강하게 지지한다. 모든 종은 단일 식재 조건에서 토양의 NO_3-N 비율보다 높은 NO_3-N 이용 비율을 보였으며(기본 생태적 지위), 따라서 공존할 경우에 NO_3-N에 대한 강한 경쟁이 예상된다(Fig. 4-2). 4종의 우점종 중에서 3종(고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기)이 저양분 조건에서 종간경쟁에 반응하여 NH_4-N 이용 비율을 증가시켰으며(실현 생태적 지위), 이는 공존 상태에서 NO_3-N에 대한 경쟁을 감소시킬 것으로 예상된다. 이것은 종간경쟁에 대한 높은 생태적 지위 가소성은 주로 우점종에서 나타난다고 보고된 기존의 연구와 일치한다(Ashton et al. 2010, Phoenix et al. 2020). 반면에 종속종(부채붓꽃, 개발나물)은 질소 형태에 대한 이용 가소성이 나타나지 않았으므로 “생태적 지위 선점”의 가설은 지지되지 않는다. 몇몇 종 사이에서 질소 형태에

대한 기본 생태적 지위의 차이를 보였기 때문에, 이 결과는 “고전적인 생태적 지위 차이”의 가설 또한 부분적으로 지지한다. 그러나 생태적 지위 분할에 기여하는 수준은 “우점적 가소성”보다 적었다. 즉, 생태적 지위 분할은 주로 우점종의 생태적 지위 가소성에 의하여 발생하는 것으로 보인다(Casper & Jackson 1997, Grassein et al. 2010).

질소 형태에 대한 이용 가소성이 높은 종들은 상대적으로 NH_4-N 축적에 대한 내성이 높을 것으로 보인다. NH_4-N의 과도한 축적은 NO_3-N보다 상대적으로 더 위험하며(Bittsánszky et al. 2015, Qian et al. 2021), NH_4-N 축적에 대응하기 위한 전략(예: 암모늄 동화 증가, 암모늄 유출)은 종에 따라 차이가 있다고 알려져 있다(Clarke & Baldwin 2002). 또한 종간경쟁에 반응하여 NH_4-N 이용 비율이 변했으므로, 종간경쟁으로 인한 질소 획득의 감소와 NH_4-N 축적으로 인한 위험성 사이의 트레이드오프를 통해서 질소 이용 행태가 조절될 것이다.

4.4.2. 토양 비옥도가 우점종의 생태적 지위 가소성에 미치는 영향

종간경쟁에 반응하여 질소 형태의 높은 이용 가소성을 보인 종들은 동시에 단일 식재 조건에서 비옥도에 반응하여 질소 형태의 높은 이용 가소성이 나타나는 경향을 보였다(고마리, 꼴하늘지기, Fig. 4-2). 몇몇 식물은 토양의 NO_3-N 또는 NH_4-N함량에 각각 반응하여 NO_3-N 또는 NH_4-N의 흡수율을 상향 또는 하양 조절할 수 있으며(Tang et al. 2012, Britto & Kronzucker 2013), 이는 결과적으로 질소 형태별 이용 비율의 변화를 가져온다. 이 연구의 저양분과 고양분 조건에서 토양의 총 무기질소함량은 다르지만, NO_3-N와 NH_4-N의 비율은 같다. 따라서 고마리, 꼴하늘지기는 NO_3-N 또는 NH_4-N의 절대량에 반응하여 NO_3-N의 이용 비율을 증가시켰다. 이는 토양의 NO_3-N함량이 증가함에 따라 상대적으로 위험성이 따르는 NH_4-N의 이용 비율을 낮춘 것으로 보인다. 이와 같이 토양의 질소함량이 식물의 질소 형태별 이용 비율에 영향을 주는 사례는 여러 연구에서 보고되었으며, 종에 따라 그 수준에 차이가 있는 것으로 알려져 있다(Britto & Kronzucker 2013, Russo et al. 2013, Li et al. 2021).

고마리, 쇠보리, 꼴하늘지기의 종간경쟁에 의한 가소성의 수준은 비옥도가 증가함에 따라 감소하였다. 이 종들의 질소 형태에 대한 기본 생태적 지위와 실현 생태적 지위는 저양분 조건에서 통계적인 차이를 보였으나, 고양분 조건에서는 그렇지 않았다. 자원 이용과 관련된 가소성을 발생시키는 요인은 양분의 부족, 이웃 식물의 존재, 또는 이 두 가지 모두 일 수 있다(Murphy & Dudley 2007, Turcotte & Levine 2016). 몇몇 연구에서 양분의 부족과 무관하게 이웃 식물의 존재가 뿌리 할당 비율이 증가하는 형태적 가소성을 발생시켰다고 했으나(Kembel & Cahill 2005, O'Brien et al. 2005), 이 결과는 질소의 부족과 이웃 식물의 존재가 모두 질소 형태에 대한 이용 가소성의 원인임을 보여준다.

4.4.3. 토양 비옥도가 생태적 지위 분할 수준에 미치는 영향

비옥도의 증가에 따른 우점종의 질소 형태에 대한 이용 가소성의 수준 감소는, 결과적으로 고양분 조건에서 NO_3-N에 대한 경쟁 수준을 증가시켰다(Fig. 4-2). 저양분보다 고양분 조건에서 군집(화분)의 종간 생태적 지위 중복이 높은 것은 이를 직접적으로 나타낸다(Fig. 4-3). 또한 저양분과 고양분 조건 모두에서 실험 종료 후에 토양의 총 무기질소 대비 NO_3-N의 비율은 대조구보다 감소하였으나, 고양분 조건에서 더 높은 감소율을 보였다(Fig. 4-7b). 실험 기간에 식물의 흡수 외에도 관수와 미생물에 의한 작용이 토양의 무기질소에 영향을 줄 수 있다(Barnard et al. 2004, Toyama et al. 2016). 그러나 관수와 미생물의 영향이 실험 조건에 따라 차이가 없다면, 식물의 흡수율은 토양 양분 감소율과 비례한다고 가정할 수 있다. 식물을 심지 않은 대조구의 토양은 실험 초기의 토양보다 총 무기질소함량은 다소 감소하였으며(저양분 조건: 4.2%, 고양분 조건: 3.4%), NO_3-N 비율은 다소 증가하였다(저양분 조건: 4.5%, 고양분 조건: 4.2%). 그러나 이 변화율은 식물에 의한 변화보다 매우 작으며, 따라서 실험 기간에 관수 또는 미생물에 의한 영향은 무시할 수 있다고 고려된다. 따라서, 실험 종료 후에 비옥도 처리 간의 토양 NO_3-N 비율의 차이는 고양분 조건에서 종들이 NO_3-N를 상대적으로 더

많이 이용했다는 것을 간접적으로 보여준다. 즉, 비옥도가 증가함에 따라 질소에 대한 생태적 지위 분할 수준이 감소했으며, 종간경쟁의 강도가 증가하였다.

토양 질소에 대한 생태적 지위 분할은 모든 지역에서 나타나는 현상은 아니며(Zhuang et al. 2020), 특히 부영양의 지역에서 생태적 지위 분할에 대한 증거는 뚜렷하지 않았다(Andersen et al. 2017, Yang et al. 2018). 반면에, 빈영양의 지역에서는 상대적으로 질소에 대한 생태적 지위 분할의 수준이 높았다(Hong et al. 2017, Zhang et al. 2019). 또한 몇몇 연구는 빈영양의 지역에서 생태적 지위 분할의 원인은 우점종의 높은 생태적 지위 가소성에 있다고 보고했다(Ashton et al. 2010, Grassein et al. 2010). 그 외의 연구는 기본 생태적 지위를 고려하지 않고, 실현 생태적 지위의 질소 이용만 측정했기 때문에, 생태적 지위 분할의 원인이 생태적 지위 가소성인지는 확실하지 않다(McKane et al. 2002, von Felten et al. 2009). 그러나 대부분 식물은 기본 생태적 지위에서 차이를 보이지 않기 때문에, 이론적으로 생태적 지위 분할에서 생태적 지위 가소성이 더욱 중요하다(Silvertown 2004). 또한 메타분석은 생태적 지위 가소성을 지지하는 연구의 비중이 증가하고 있다는 것을 보여준다(Chalk & Smith 2021). 생태적 지위 분할의 주요 원인이 우점종의 생태적 지위 가소성에 있다면, 이 연구 결과는 질소에 대한 생태적 지위 분할이 빈영양과 부영양의 지역에서 다르게 나타나는 것을 설명할 수 있다. 즉, 부영양의 환경에서는 우점종의 생태적 지위 가소성 수준이 감소했기 때문에 생태적 지위 분할이 뚜렷하게 나타나지 않는다.

4.4.4. 토양 비옥도가 우점종과 종속종의 질소 흡수와 생물량에 미치는 영향

토양 비옥도에 따른 생태적 지위 분할 수준의 감소는 우점종과 종속종 사이에서 질소 흡수율과 생물량에 대한 경쟁적 반응에 상반되는 변화를 가져왔다. 우점종은 비옥도와 관계없이 질소 흡수율에 대한 종간 경쟁의 영향이 거의 나타나지 않았으나, 종속종은 비옥도가 증가함에 따

라 질소 흡수율에 대한 종간경쟁의 부정적인 영향이 증가하였다(Fig. 4-5). 이러한 종간의 질소 흡수율 차이는 생물량에도 유사한 반응을 가져왔다(Osone et al. 2008). 종간경쟁은 우점종과 종속종 모두의 생물량을 감소시켰으며, 비옥도가 증가함에 따라 우점종의 감소율은 줄어들었고, 종속종의 감소율은 증가하였다(Fig. 4-6a). 최종적으로 혼합 식재 조건에서 우점종은 비옥도가 증가함에 따라 절대적인 생물량이 증가하였으나, 종속종은 비옥도에 따른 생물량의 이득이 나타나지 않았다(Fig. 4-4c). 이는 부영양인 지역보다 빈영양인 지역에서 종속종은 상대적으로 높은 생장을 보이며(Křenová & Lepš 1996), 한 지역에서 부영양화가 종속종의 생장을 상대적으로 감소시킨다고 보고된 사례와 동일한 것이다(Mäemets et al. 2010, Zhang et al. 2016).

비옥도는 두 가지 경로로 식물의 질소 흡수와 생장에 영향을 줄 것이다. 첫째, 비옥도 증가는 직접적으로 식물의 질소 흡수와 생장에 이득을 줄 수 있다(Park et al. 2020). 이는 경쟁이 없는 단일 식재 조건에서 우점종과 종속종의 생물량이 모두 증가한 것으로 알 수 있다(Fig. 4-4c). 둘째, 비옥도 증가는 생태적 지위 분할 수준을 감소시킴으로써 종간경쟁의 강도를 증가시켜 간접적으로 질소 흡수와 생장에 부정적인 영향을 줄 수 있다. 이 두 가지 영향이 우점종과 종속종 모두에게 동일하게 작용할 것이라 가정하면, 비옥도가 혼합 식재 조건에서 우점종과 종속종의 질소 흡수와 생장에 다른 영향을 주었다는 것은 이해하기가 어렵다. 기존 연구는 이러한 현상을 우점종과 종속종 사이의 경쟁력 차이로 해석한다(Xue et al. 2021). 여기에서 경쟁력이란, 흔히 절대적인 질소 흡수율 또는 증가한 양분을 더 이용할 수 있는 능력을 의미한다(Boutin & Jobin 1998, Walker et al. 2004). 예를 들면 부영양화는 빠르게 질소를 흡수하여 높은 생장률을 보이는 침입성 식물이나 대형정수식물의 생장을 증가시킨다(Busso et al. 2001, Leffler et al. 2013, Uddin & Robinson 2018). 그러나 단일 식재 조건에서 비옥도와 관계없이 고마리를 제외하면 모든 종의 질소 흡수율은 큰 차이가 없었으며, 오히려 일부 종속종은 우점종보다 다소 높은 질소 흡수율을 보였다(Fig. 4-4a & b). 또한 단일

식재 조건에서 모든 종은 비옥도에 따라 생물량이 증가하였으므로, 증가한 양분을 이용할 수 있는 능력 또한 큰 차이가 없는 것으로 보인다(Fig. 4-4c). 따라서 기존의 해석은 고마리를 제외한 우점종과 종속종의 비옥도에 따른 반응의 차이를 설명하지 못한다.

이 연구는 비옥도 증가가 서로 경쟁하는 상태에 있는 우점종과 종속종의 생장에 다른 영향을 주는 것에 대한 두 가지 가설을 제안한다. 첫째, 고양분 조건에서 우점종이 NH_4-N 이용 비율을 감소시킴으로써 얻는 생리학적 이득이 우점종의 생장을 증가시킬 수 있다. NH_4-N 축적에 대응하기 위한 암모늄 동화 증가와 암모늄 유출과 같은 전략은 에너지 소모를 동반한다(Bittsánszky et al. 2015, Qian et al. 2021). NH_4-N 이용 비율을 감소시킴으로써 얻는 여분의 에너지는 생장에 관련된 다른 과정에 사용될 수 있다. 예를 들면, NH_4-N의 흡수보다 에너지가 많이 필요한 NO_3-N의 흡수에 이용될 수 있다(Kurimoto et al. 2004). 둘째, 우점종은 종간경쟁과 비옥도 처리에 반응하여 종속종보다 뿌리의 무게 대비 질소의 흡수 효율이 상대적으로 높게 유지되었다. 우점종은 비옥도와 관계없이 종간경쟁이 뿌리 무게에 대한 할당 비율에 큰 영향을 주지 않았다(Fig. 4-6b). 반면에, 종속종은 종간경쟁에 의하여 뿌리 할당 비율이 증가하였으며, 이 증가율은 비옥도에 따라 더욱 커졌다. 흔히 알려진 지하부 경쟁력을 증가시키기 위한 뿌리의 형태적 가소성은 이 연구의 종속종과 같이 뿌리 무게를 증가시키는 것이며(Murphy & Dudley 2007, Rehling et al. 2021), 그러나 이는 상대적으로 지상부에 대한 할당 비율을 감소시켜 광합성과 빛에 대한 경쟁에서 손실을 초래한다(Umaña et al. 2021). 다른 한 가지 뿌리의 형태적 가소성은 뿌리의 무게를 증가시키지 않고 무게 대비 양분의 흡수 효율을 증가시키는 것이다. 이에 대해서는 무게 대비 길이의 비율 증가, 평균 직경의 감소, 미세한 뿌리의 발달과 같은 것이 알려져 있다(Weemstra et al. 2020). 질소 형태에 대한 이용 가소성이 높은 몇몇 식물종에서 이러한 형태적 가소성이 보고되었기 때문에(Jia et al. 2020, Li et al. 2021), 이 연구의 우점종은 뿌리 효율과 관련된 형태적 가소성을 가지고 있을 가능성이 있다. 또한 이 연구

에서 뿌리 무게 외의 형태적 특성은 측정되지 않았으나, 우점종의 뿌리 대비 ^{15}N 흡수율이 단일 식재와 혼합 식재 조건에서 일정하게 유지되었다는 것은 종간경쟁에서 종속종보다 우점종의 뿌리 효율이 높았다는 것을 뒷받침한다(Fig. 4-5b).

이 연구의 주요 초점은 생태적 지위 분할을 통하여 종의 공존을 설명하는 것이지만, 부영양화는 생태계 기능과 관련된 과정에도 영향을 줄 것으로 보인다. 많은 연구에서 생태적 지위 분할의 수준을 통하여 "상보성 효과"를 평가한다는 것을 고려하면(Ashton et al. 2010, O'Keefe et al. 2019, Tatsumi 2020), 부영양화는 "상보성 효과"를 감소시키고, 이는 생태계 기능에도 부정적인 영향을 줄 것이다. 또한 비옥도 증가에 따라 군집 내의 종들이 대부분 NO_3-N를 이용했다는 것은, 상대적으로 군집 수준에서 NH_4-N에 대한 자원 영역이 종들에 의하여 채워지지 않았음을 의미하며, 이는 "상보성 효과"의 감소를 의미한다(Matich et al. 2021). 이와 같이 증가된 자원의 일부 형태가 군집 내의 식물종에게 사용되지 못하는 것은 "변동하는 자원 가용성(fluctuating resource availability)"의 가설에 대한 원인을 제공한다. 이 가설에 의하면, 자원의 공급량과 군집의 이용량이 균형을 이루지 못하면 생물학적 침입에 취약하게 된다(Davis et al. 2000). 부영양화가 침입 저항성을 감소시킨다는 것은 여러 생태계에서 보고되고 있으며(Alexander et al. 2017, Uddin & Robinson 2018), 이 연구는 이 현상에 대한 구체적인 메커니즘에 생태적 지위 분할의 감소가 관련되어 있다는 것을 제시한다.

이 연구는 부영양화의 위험성을 제고한다. 이 연구에 의하면 부영양화는 기존에 알려진 강한 경쟁력을 가지는 일부 식물종 뿐 아니라, 여러 우점종의 질소 이용 특성을 변화시켜 식물 군집의 종다양성을 감소시킬 수 있다. 따라서 경쟁력이 강한 일부 식물의 인위적인 제거는 부영양화에 대한 궁극적인 해결책이 될 수 없을 것으로 보인다(Kettenring & Adams 2011). 또한 생태적 지위 분할은 종다양성과 생태계 기능에 있어 가장 중요한 원동력으로 알려진 만큼(Silvertown 2004, Meilhac et al. 2020), 부영양화가 생태계에 미치는 잠재적인 위험성은 매우 크다.

4.5. 결론

습지에서 식물종 공존과 생태적 지위 분할의 주요 원인은 우점종의 질소 형태 이용에 대한 높은 가소성으로 나타났다. 토양 비옥도의 증가는 우점종의 종간경쟁에 의한 질소 형태의 이용 가소성 수준을 낮춤으로써 군집의 생태적 지위 분할 수준을 감소시켰다. 이는 질소에 대한 종간경쟁의 강도를 증가시키고, 상대적으로 우점종보다 종속종의 질소 흡수와 생장에 부정적인 영향을 주었다. 고양분의 환경에서 우점종의 생장이 종속종보다 상대적으로 높은 것은 NH_4-N 이용 비율의 감소로 인한 생리학적 이득 또는 뿌리의 높은 질소 흡수 효율과 관계있는 것으로 보인다.

여러 생태계에서 부영양화가 종다양성을 감소시키는 사례가 보고되고 있으며, 이에 대한 원인은 주로 종간 자원 이용에 대한 경쟁력의 차이로 설명되었다. 이러한 생태학적 현상에 대하여 이 연구는 부영양화가 생태적 지위 분할 수준의 감소를 통해서 종다양성을 감소시키는 메커니즘을 추가로 제안한다. 환경변화와 생태적 지위 분할의 관계에 대한 연구는 이전에도 진행되었으나, 부영양화가 생태적 지위 가소성과 생태적 지위 분할 수준에 미치는 영향에 대한 구체적인 증거를 제시한 사례는 매우 드물다. 추가로 이 메커니즘은 부영양화가 “상보성 효과”의 감소를 통해서 침입 저항성과 같은 생태계 기능에 부정적인 영향을 줄 수 있다는 것을 제시한다.

제 5 장. 종합 결론

이 연구는 습지의 식물 군집에서 종다양성과 생태계 기능이 유지되는 원리를 식물의 토양 질소 이용을 기반으로 이해하고자 수행되었다. 이 연구는 세 가지 세부연구로 이루어졌다. 첫째, 현지 내의 식물 군집에서 우점종의 질소 이용 특성이 생태적 지위 분할과 다양성 효과에 미치는 영향을 분석했다. 둘째, 현지 외의 메즈코즘 실험에서 질소 형태에 대한 종내 생태적 지위 분할과 개체군 생산성의 관계를 평가했다. 셋째, 토양의 부영양화가 질소 형태에 대한 종간의 생태적 지위 분할에 미치는 영향을 분석했다. 각각의 세부연구에서 식물종의 토양 질소 이용 특성을 확인하기 위하여 질소의 두 가지 형태(NO_3-N와 NH_4-N)에 대한 추적자(^{15}N) 적용이 수행되었다.

이 연구는 총 7종의 습지식물을 대상으로 수행되었다. 현지 내 연구는 성체를, 현지 외 연구는 유묘를 실험 재료로 이용하였다. 이 종들에 대한 세 가지 세부연구의 결과를 질소 이용 특성을 중심으로 정리하는 것은 우점종을 결정하는 메커니즘을 이해하는 것에 도움이 된다(Table 5-1). 종간 상호작용의 수준에서 우점종은 높은 질소 흡수율을 가지거나 질소 형태 이용에 대한 높은 가소성을 보였다. 반면에, 종속종은 이 두 가지 질소 이용 특성이 모두 나타나지 않았다. 따라서 이 연구에서 우점종을 결정하는 메커니즘으로 “높은 자원 흡수율”과 “높은 자원 이용 가소성”의 가설을 모두 지지한다. 이러한 우점종의 질소 이용 특성은 종속종과의 종간경쟁에서 상대적으로 높은 질소 흡수율와 생물량을 유지하는데 기여하는 것으로 보인다. 한편으로, 종간경쟁에 반응하여 질소 형태에 대한 이용 가소성이 높은 우점종은 동시에 종내경쟁에 반응하여 높은 종내 가소성을 보였다. 이 종들은 질소 형태에 대한 이용 가소성이 나타나지 않은 종들보다 종내경쟁이 있을 때 상대적으로 높은 질소 흡수율과 생물량을 유지하였다. 추가로 질소 형태 이용에 대한 종내 가소성이 높은 종들은 현지 내에서 높은 유묘 밀도를 보였다. 이는 종내 가소성에 의한 개체 전문화가 종내경쟁의 강도를 줄임으로써 우점종이 개체군을 유지하는데 기여한다는 것을 보여준다. 질소 형태에 대한 이용

가소성이 높은 종들은 그렇지 않은 종들보다 종간 그리고 종내경쟁에 의하여 뿌리 할당 비율이 상대적으로 적게 증가하였다. 질소 형태의 이용 가소성이 높은 종들은 뿌리의 무게를 증가시키지 않더라도 경쟁 상태에서 질소 흡수율을 안정적으로 유지하는 전략을 가진 것으로 보인다. 갈대는 현지 내와 외에서 서로 다른 결과를 보여주었다. 갈대는 현지 내에서 종속종보다 높은 질소 흡수율을 보였으나, 현지 외에서 종속종과 동일한 질소 흡수율을 보였고, 종간경쟁에 의한 생물량의 반응 역시 종속종과 동일하게 나타났다. 이 결과는 성체와 유묘의 차이, 또는 현지 내와 외의 토양 미생물 차이로 인한 것일 수 있다.

Table 5-1. Summary of the characteristics related to nitrogen utilization in inter-and intraspecific competition of study species*.

		Species							
		CH	PT	IA	FT	PA		IS	SS
Sources of results (life cycle stages)	In situ study (Adults)	•				•		•	•
	Ex situ study (Seedlings)		•	•	•		•	•	•
N utilization characteristics	Uptake rate	⇩	⬆	⇩	⇩	⬆	⇩	⇩	⇩
	Plasticity in chemical form use between species	⬆	⬆	⬆	⬆	⇩	⇩	⇩	⇩
	Plasticity in chemical form use within species	NA	⬆	⬆	⬆	NA	⇩	⇩	⇩
Responses to inter-and intraspecific competition	Change in N uptake rate	⬆ #	⬆	⬆	⬆	⬆ #	⇩	⇩	⇩
	Change in biomass	⬆ #	⬆	⬆	⬆	⬆ #	⇩	⇩	⇩
	Root allocation response	⇩ #	⇩	⇩	⇩	⬆ #	⬆	⬆	⬆
Incidence of seedlings in communities		NA	⬆	⬆	⬆	⇩	⇩	⇩	⇩
Dominance in communities		Dominant species						Subordinate species	

*All arrows indicate the relative highness between species.
#They only indicate responses to interspecific competition, and data for responses to intraspecific competition were not available.
CH = *Carex humbertiana* (큰뚝사초); PT = *Polygonum thunbergii* (고마리);
IA = *Ischaemum aristatum* (쇠보리);
FT = *Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata* (꼴하늘지기);
PA = *Phragmites australis* (갈대); IS = *Iris setosa* (부채붓꽃);
SS = *Sium suave* (개발나물); NA = Data were not available.

우점종의 질소 이용 특성에 따라 식물 군집과 생태계 기능에 미치는 영향에 차이가 있었다(Fig. 5-1). 질소 형태에 대한 “높은 자원 이용 가소성”을 가지는 우점종은 “우점적 가소성”의 메커니즘을 통하여 생태적 지위 분할의 수준을 증가시켰다. 이는 종간경쟁의 강도를 줄임으로써 종의 공존과 종다양성을 높이는데 기여했다. 이어서 “샘플링 효과”와 “선택 효과”에 의존하는 “상보성 효과”의 메커니즘을 통하여 생태계 기능에 긍정적인 영향을 주었다. 부영양화는 이 모든 과정에 부정적인 영향을 주었다. 반면에, 질소에 대하여 “높은 자원 흡수율”을 보인 우점종은 “고전적인 생태적 지위 차이”의 메커니즘을 통하여 생태적 지위 분할에 기여했다. 그러나 “높은 자원 이용 가소성”의 우점종보다 상대적으로 낮은 생태적 지위 분할의 수준을 가져왔다. 이는 연쇄적으로 작용하여, “높은 자원 이용 가소성”의 우점종이 “높은 자원 흡수율”의 우점종보다 종다양성과 생태계 기능 향상에 더 크게 기여했다.

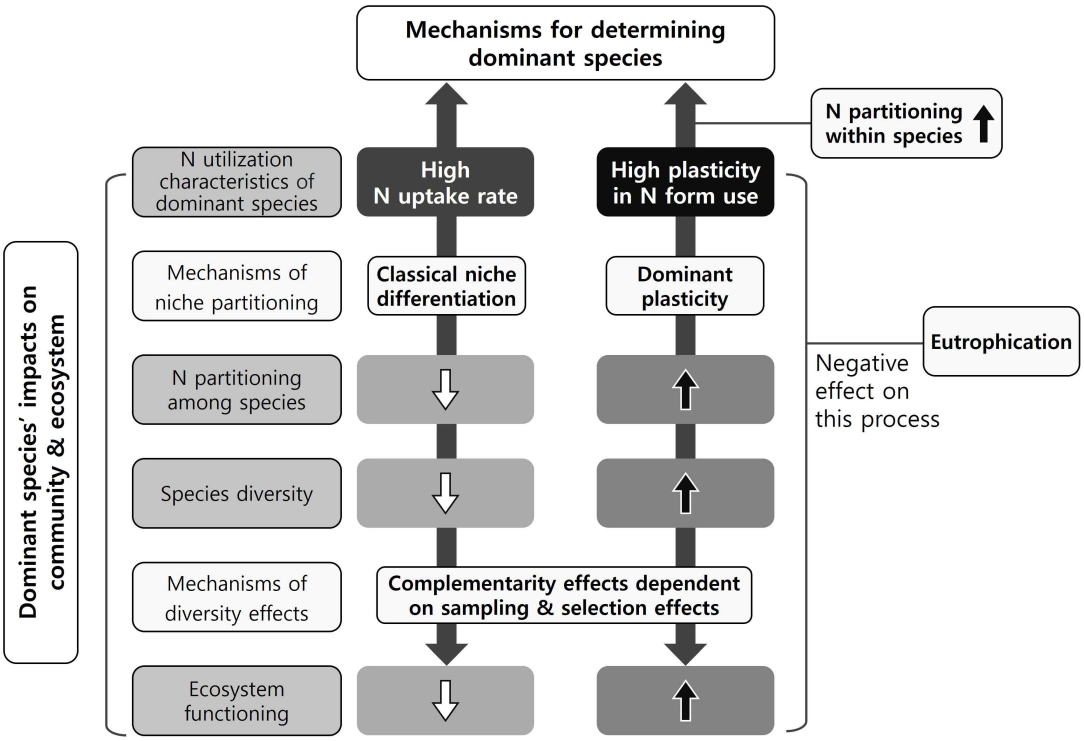

Fig. 5-1. A schematic diagram showing the effect of nitrogen uptake characteristics of dominant species on species diversity in wetland plant communities. All arrows indicate the relative highness.

이 연구는 다음의 생태학적 의의를 가진다. 첫째, 식물 군집에서 우점종의 자원 이용 특성을 기반으로 종다양성과 생태계 기능의 원동력을 설명할 수 있다. 우점종의 질소 이용 특성을 기반으로 생태적 지위 분할과 다양성 효과의 관계를 단순화하는 것은 종다양성과 생태계 기능이 유지되는 복잡한 원리를 이해하는 데 적용될 수 있다. 둘째, 생태적 지위 분할의 구체적인 메커니즘에 관련된 가설의 검증에 필요한 근거를 제공한다. 이 연구 결과는 “고전적인 생태적 지위 차이”와 “우점적 가소성”의 가설을 모두 지지한다. 반면에 “생태적 지위 선점”의 가설에 대한 근거는 나타나지 않았다. 셋째, 식물이 이용하는 질소를 직접 측정하여 개체 전문화가 개체군의 생산성을 증가시킨다는 것을 밝혔다. 식물의 개체 전문화에 대한 근거는 부족할 뿐 아니라 기존 연구의 대부분은 식물의 형태적 특성 변이에 의한 간접적인 방법에 의존하기 때문에 이 연구 결과는 높은 가치를 가진다. 넷째, 부영양화는 질소에 대한 종간 생태적 지위 분할의 수준을 낮추어 식물 군집의 종다양성 감소를 초래하는 것을 확인했다. 이 연구는 식물종 사이의 경쟁력 차이로 부영양화와 종다양성의 관계를 설명하는 기존의 연구와 차별성을 가진다. 다섯째, 이 연구는 한 개체에 시간 간격을 두고 연속적으로 추적자를 적용하는 새로운 연구 방법을 개발했다. 이는 기존의 연구 방법에서 확인할 수 없는 자원 이용에 대한 식물의 종내 변이를 확인할 수 있다. 개발된 연구 방법은 식물의 토양 질소 이용에 대한 연구에 적용될 수 있으며, 특히 식물의 개체 전문화에 관한 연구에 기여할 것으로 기대된다.

참고문헌

Aanderud ZT, Bledsoe CS (2009) Preferences for ^{15}N-ammonium, ^{15}N-nitrate, and ^{15}N-glycine differ among dominant exotic and subordinate native grasses from a California oak woodland. Environmental and Experimental Botany, 65: 205-209.

Abrams PA (2006) The prerequisites for and likelihood of generalist-specialist coexistence. American Naturalist 167: 329-342.

Adler PB, Ellner SP, Levine JM (2010) Coexistence of perennial plants: an embarrassment of niches. Ecology Letters 13: 1019-1029.

Aerts R, Boot RGA, van der Aart PJM (1991) The relation between above- and belowground biomass allocation patterns and competitive ability. Oecologia 87: 551-559.

Afik D, Karasov WH (1995) The trade-offs between digestion rate and efficiency in warblers and their ecological implications. Ecology 76: 2247-2257.

Alexander TJ, Vonlanthen P, Seehausen O (2017) Does eutrophication-driven evolution change aquatic ecosystems? Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences 372: 20160041.

Allen SE, Grimshaw HM, Parkinson JA, Quarmby C (1974) Chemical Analysis of Ecological Materials, Blackwell Scientific, Oxford, United Kingdom.

Alroy J (2015) The shape of terrestrial abundance distributions. Science Advances 1: e1500082.

Andersen KM, Mayor JR, Turner BL (2017) Plasticity in nitrogen uptake among plant species with contrasting nutrient acquisition strategies in a tropical forest. Ecology 98: 1388-1398.

Arkoun M, Sarda X, Jannin L, Laîné P, Etienne P, Garcia-Mina JM, Yvin JC, Ourry A (2012). Hydroponics versus field lysimeter studies of urea, ammonium and nitrate uptake by oilseed rape (*Brassica napus* L.). Journal of Experimental Botany 63: 5245-5258.

Ashton IW, Miller AE, Bowman WD, Suding KN (2010) Niche complementarity due to plasticity in resource use: plant partitioning of chemical N forms. Ecology 91: 3252-3260.

Aubree F, David P, Jarne P, Loreau M, Mouquet N, Calcagno V (2020) How community adaptation affects biodiversity-ecosystem functioning relationships. Ecology Letters 23: 1263-1275.

Augustyn WJ, Anderson B, Ellis AG (2016) Experimental evidence for fundamental, and not realized, niche partitioning in a plant-herbivore community interaction network. Journal of Animal Ecology 85: 994-1003.

Avolio ML, Forrestel EJ, Chang CC, La Pierre KJ, Burghardt KT, Smith MD (2019). Demystifying dominant species. New Phytologist 223: 1106-1126.

Barnard R, Barthes L, Le Roux X, Leadley PW (2004) Dynamics of nitrifying activities, denitrifying activities and nitrogen in grassland mesocosms as altered by elevated CO_2. New Phytologist 162: 365-376.

Bartelheimer M, & Poschlod P (2014) The response of grassland species to nitrate versus ammonium coincides with their pH optima. Journal of Vegetation Science 25: 760-770.

Bauer A, Black AL (1994) Quantification of the effect of soil organic matter content on soil productivity. Soil Science Society of America Journal 58: 185-193.

Bauhus J, Forrester DI, Pretzsch H (2017) From observations to evidence about effects of mixed-species stands. In: Pretzsch H, Forrester DI, Bauhus J (eds) Mixed-Species Forests: Ecology and Management. Springer, Berlin, Germany. pp. 27-71.

Begon M, Townsend CR, Harper JL (2006) Ecology: from Individuals to Ecosystems, 4th edn. Blackwell Publishing, Malden, Massachusetts.

Biswas SR, Mallik AU (2010) Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. Ecology 91: 28-35.

Bittsánszky A, Pilinszky K, Gyulai G, Komives T (2015) Overcoming ammonium toxicity. Plant Science 231: 184-190.

Black RA, Richards JH, Manwaring JH (1994) Nutrient uptake from enriched soil microsites by three Great Basin perennials. Ecology 75: 110-122.

Blonder B, Lamanna C, Violle C, Enquist BJ (2014) The *n*-dimensional hypervolume. Global Ecology and Biogeography 23: 595-609.

Bloom AJ (2015) The increasing importance of distinguishing among plant nitrogen sources. Current opinion in plant biology 25: 10-16.

Bolnick DI, Amarasekare P, Araújo MS, Bürger R, Levine JM, Novak M, Rudolf VHW, Schreiber SJ, Urban MC, Vasseur DA (2011) Why intraspecific trait variation matters in community ecology. Trends in Ecology & Evolution 26: 183-192.

Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD, Forister ML (2003) The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. American Naturalist 161: 1-28

Boltenkov EV, Menshakova MY, Gainanova RI, Rumjantseva ZY (2020) The first record of *Iris setosa* (Iridaceae) in Europe. Phytotaxa 437: 32-38.

Botta-Dukát Z (2005) Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. Journal of Vegetation Science 16: 533-540.

Bourgeois B, Rochefort L, Bérubé V, Poulin M (2018) Response of plant diversity to moss, *Carex* or *Scirpus* revegetation strategies of wet depressions in restored fens. Aquatic Botany 151: 19-24.
Boutin C, Jobin B (1998) Intensity of agricultural practices and effects on adjacent habitats. Ecological Applications 8: 544-557.
Boutin C, Keddy PA (1993) A functional classification of wetland plants. Journal of Vegetation Science 4: 591-600.
Boyle J (2004) A comparison of two methods for estimating the organic matter content of sediments. Journal of Paleolimnology 31: 125-127.
Bratton SP (1976) Resource division in an understory herb community: responses to temporal and microtopographic gradients. American Naturalist 110: 679-693.
Bray RH, Kurtz LT (1945) Determination of total, organic, and available forms of phosphorus in soils. Soil Science 59: 39-46.
Britto DT, Kronzucker HJ (2005) Nitrogen acquisition, PEP carboxylase, and cellular pH homeostasis: new views on old paradigms. Plant, Cell and Environment, 28: 1396-1409.
Britto DT, Kronzucker HJ (2013) Ecological significance and complexity of N-source preference in plants. Annals of Botany 112: 957-963.
Brown JH & Maurer BA (1986) Body size, ecological dominance and Cope's rule. Nature 324: 248-250.
Brown WL, Wilson EO (1956) Character displacement. Systematic Zoology 5: 49-64.
Brucet S, Boix D, López-Flores R, Badosa A, Quintana XD (2006) Size and species diversity of zooplankton communities in fluctuating Mediterranean salt marshes. Estuarine, Coastal and Shelf Science 67: 424-432.
Bu W, Schmid B, Liu X, Li Y, Härdtle W, von Oheimb G, Liang Y, Sun Z, Huang Y, Bruelheide H, Ma K (2017) Interspecific and intraspecific variation in specific root length drives aboveground biodiversity effects in young experimental forest stands. Journal of Plant Ecology 10: 158-169.
Buschke FT (2021) Neutral theory reveals the challenge of bending the curve for the post-2020 Global Biodiversity Framework. Ecology and Evolution 00: 1-6.
Busso CA, Briske DD, Olalde-Portugal V (2001) Root traits associated with nutrient exploitation following defoliation in three coexisting perennial grasses in a semi-arid savanna. Oikos 93: 332-342.
Byun C, De Blois S, Brisson J (2013) Plant functional group identity and diversity determine biotic resistance to invasion by an exotic grass. Journal of Ecology 101: 128-139.

Cabrera RI, Evans RY, Paul JL (1995) Cyclic nitrogen uptake by greenhouse roses. Scientia Horticulturae 63: 57-66.
Cahill JF (2003) Lack of relationship between below-ground competition and allocation to roots in 10 grassland species. Journal of Ecology 91: 532-540.
Calver M, Fletcher D (2020) When ANOVA isn't ideal: analyzing ordinal data from practical work in biology. The American Biology Teacher 82: 289-294.
Cánovas FM, Gallardo F, Jing ZP, Pascual MB (2006) Transgenic approaches to engineer nitrogen metabolism. In: Fladung M, Ewald D (eds). Tree Transgenesis. Springer, Berlin, Heidelberg. pp. 156-178.
Cardoso P, Barton PS, Birkhofer K, Chichorro F, Deacon C, Fartmann T, Fukushima CS, Gaigher R, Habel JC, Hallmann CA, Hill MJ, Hochkirch A, Kwak ML, Mammola S, Noriega JA, Orfinger AB, Pedraza F, Pryke JS, Roque FO, Settele J, Simaika JP, Stork NE, Suhling F, Vorster C, Samways MJ (2020) Scientists' warning to humanity on insect extinctions. Biological Conservation 242: 108426.
Casper BB, Jackson RB (1997) Plant competition underground. Annual Review of Ecology and Systematics 28: 545-570.
Chalk P, Smith C (2021) On inorganic N uptake by vascular plants: can ^{15}N tracer techniques resolve the NH_4^+ versus NO_3^- "preference" conundrum? European Journal of Soil Science 72: 1762-1779.
Chang CC, Smith MD (2012) Invasion of an intact plant community: the role of population versus community level diversity. Oecologia 168: 1091-1102.
Chang NN, Shiao JC, Gong GC (2012) Diversity of demersal fish in the East China Sea: implication of eutrophication and fishery. Continental Shelf Research 47: 42-54.
Chen H, Zhu Q, Peng C, Wu N, Wang Y, Fang X, Gao Y, Zhu D, Yang G, Tian J, Kang X, Piao S, Ouyang H, Xiang W, Luo Z, Jiang H, Song X, Zhang Y, Yu G, Zhao X, Gong P, Yao T, Wu J (2013) The impacts of climate change and human activities on biogeochemical cycles on the Qinghai-Tibetan P lateau. Global change biology 19: 2940-2955.
Cheng Y, Zhang C, Zhao X, von Gadow K (2018) Biomass-dominant species shape the productivity-diversity relationship in two temperate forests. Annals of Forest Science 75: 97.
Chlot S, Widerlund A, Öhlander B (2015) Nitrogen uptake and cycling in *Phragmites australis* in a lake-receiving nutrient-rich mine water: a ^{15}N tracer study. Environmental Earth Sciences 74: 6027-6038.
Choi H, Kim HT, Nam BE, Bae YJ, Kim JG (2022) Effect of initial planting on vegetation establishment in different depth zones of constructed farm ponds. Restoration Ecology 30: e13488.

Choi WJ, Chang SX, Ro HM (2005) Seasonal changes of shoot nitrogen concentrations and $^{15}N/^{14}N$ ratios in common reed in a constructed wetland. Communications in Soil Science and Plant Analysis 36: 2719-2731.

Choi YS, Park HJ, Kim JG (2021) Effects of soil water content and light intensity on the growth of *Molinia japonica* in montane wetlands in South Korea. Journal of Ecology and Environment 45: 3

Choo YS, Lee CB, Albert R (2002) Effects of nitrogen nutrition on the pattern of ions and organic solutes in five sedges (*Carex* spp.). Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants 197: 56-66.

Clarke E, Baldwin AH (2002) Responses of wetland plants to ammonia and water level. Ecological Engineering 18: 257-264.

Colwell RK, Futuyma DJ (1971) On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology 52: 567-576.

Connell JH (1961) The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. Ecology 42: 710-723.

Costa-Pereira R, Rudolf VH, Souza FL, Araújo MS (2018) Drivers of individual niche variation in coexisting species. Journal of Animal Ecology 87: 1452-1464.

Cott GM, Jansen MAK, Megonigal JP (2020). Uptake of organic nitrogen by coastal wetland plants under elevated CO_2. Plant and Soil 450: 521-535.

Cusa M, Berge J, Varpe Ø (2019) Seasonal shifts in feeding patterns: individual and population realized specialization in a high Arctic fish. Ecology and Evolution 9: 11112-11121.

Dangremond EM, Simpson LT, Osborne TZ, Feller IC (2020) Nitrogen enrichment accelerates mangrove range expansion in the temperate-tropical ecotone. Ecosystems, 23: 703-714.

Daoud-Bouattour A, Muller SD, Jamaa HFB, Saad-Limam SB, Rhazi L, Soulié-Märsche I, Rouissi M, Touati B, Jilani IBH, Gammar AM, Ghrabi-Gammar Z (2011) Conservation of Mediterranean wetlands: interest of historical approach. Comptes rendus biologies 334: 742-756.

Davis MA, Grime JP, Thompson K (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. Journal of Ecology 88: 528-534.

Daws MI, Walters SJ, Harris RJ, Tibbett M, Grigg AH, Morald TK, Hobbs RJ, Standish RJ (2021) Nutrient enrichment diminishes plant diversity and density, and alters long-term ecological trajectories, in a biodiverse forest restoration. Ecological Engineering 165: 106222.

Dawson W, Hör J, Egert M, van Kleunen M, Pester M (2017) A small number of low-abundance bacteria dominate plant species-specific responses during rhizosphere colonization. Frontiers in Microbiology 8: 975.

Dianat M, Shahnejat Booshehri AA, Alizadeh HM, Naghavi MR, Rahimian Mashhadi H (2007) Analysis of genetic diversity among populations of common reed (*Phragmites australis*) in Iran. Iranian Journal of Weed Science 3: 90-104.

Dorich RA, Nelson DW (1983) Direct colorimetric measurement of ammonium in potassium chloride extracts of soils. Soil Science Society of America Journal 47: 833-836.

Durell SEALD (2000). Individual feeding specialisation in shorebirds: population consequences and conservation implications. Biological Reviews 75: 503-518.

Egle K, Beschow H, Merbach W (2008) Assessing post-anthesis nitrogen uptake, distribution and utilisation in grain protein synthesis in barley (*Hordeum vulgare* L.) using ^{15}N fertiliser and ^{15}N proteinogenic and non-proteinogenic amino acids. Annals of Applied Biology 152: 209-221.

Ehlers BK, Damgaard CF, Laroche F (2016) Intraspecific genetic variation and species coexistence in plant communities. Biology Letters 12: 20150853.

Environmental Laboratory (1987) Corps of Engineers Wetlands Delineation Manual. Technical Report Y-87-1. U.S. Army Engineer Waterways Experiment Station, Vicksburg, Mississippi.

Eskovšek R, Datta A, Knezevic SZ, Simončič A (2012) Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) dry matter allocation and partitioning under different nitrogen and density levels. Weed Biology and Management 12: 98-108.

Fajardo A, Siefert A (2019) The interplay among intraspecific leaf trait variation, niche breadth and species abundance along light and soil nutrient gradients. Oikos 128: 881-891.

Falster DS, Duursma RA, FitzJohn RG (2018) How functional traits influence plant growth and shade tolerance across the life cycle. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 115: E6789-E6798.

Feßel C, Meier IC, Leuschner C (2016) Relationship between species diversity, biomass and light transmittance in temperate semi-natural grasslands: is productivity enhanced by complementary light capture? Journal of Vegetation Science 27: 144-155.

Feuchtmayr H, Moran R, Hatton K, Connor L, Heyes T, Moss B, Harvey I, Atkinson D (2009) Global warming and eutrophication: effects on water chemistry and autotrophic communities in experimental hypertrophic shallow lake mesocosms. Journal of Applied Ecology 46: 713-723.

Finzi AC, Berthrong ST (2005) The uptake of amino acids by microbes and trees in three cold-temperate forests. Ecology 86: 3345-3353.

Fontana S, Berg MP, Moretti M (2019) Intraspecific niche partitioning in macrodetritivores enhances mixed leaf litter decomposition. Functional Ecology 33: 2391-2401.

Freschet GT, Kichenin E, Wardle DA (2015) Explaining within community variation in plant biomass allocation: a balance between organ biomass and morphology above vs below ground? Journal of Vegetation Science 26: 431-440.

Fu H, Yuan G, Özkan K, Johansson LS, Søndergaard M, Lauridsen TL, Jeppesen E (2021) Patterns of seasonal stability of lake phytoplankton mediated by resource and grazer control during two decades of re-oligotrophication. Ecosystems 24: 911-925.

Gamfeldt L, Källström B (2007) Increasing intraspecific diversity increases predictability in population survival in the face of perturbations. Oikos 116: 700-705.

Gao JQ, Mo Y, Xu XL, Zhang XW, Yu FH. (2014) Spatiotemporal variations affect uptake of inorganic and organic nitrogen by dominant plant species in an alpine wetland. Plant and Soil 381: 271-278.

García-Valero A, Martínez-Martínez S, Faz Á, Terrero MA, Muñoz MÁ, Gómez-López MD, Acosta JA (2020) Treatment of Wastewater from the tannery industry in a constructed wetland planted with *Phragmites australis*. Agronomy 10: 176.

Gause GF, Nastokova OK, Alpatov WW (1934) The influence of biologically conditioned media on the growth of mixed population of *Paramecium caudatum* and *P. aurelia*. Journal of Animal Ecology 3: 222-230.

Gaüzère P, Doulcier G, Devictor V, Kéfi S (2019) A framework for estimating species-specific contributions to community indicators. Ecological Indicators 99: 74-82.

Geng YP, Pan XY, Xu CY, Zhang WJ, Li B, Chen JK (2007). Plasticity and ontogenetic drift of biomass allocation in response to above-and below-ground resource availabilities in perennial herbs: a case study of *Alternanthera philoxeroides*. Ecological Research 22: 255-260.

Gerdol R, Brancaleoni L, Lastrucci L, Nobili G, Pellizzari M, Ravaglioli M, Viciani D (2018) Wetland plant diversity in a coastal nature reserve in Italy: relationships with salinization and eutrophication and implications for nature conservation. Estuaries and Coasts 41: 2079-2091.

Gerz M, Guillermo BC, Ozinga WA, Zobel M, Moora M (2018) Niche differentiation and expansion of plant species are associated with mycorrhizal symbiosis. Ecology 106: 254-264.

Gessler A, Schneider S, von Sengbusch D, Weber P, Hanemann U, Huber C, Rothe A, Kreutzer K, Rennenberg H (1998) Field and laboratory experiments on net uptake of nitrate and ammonium by the roots of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) trees. New Phytologist 138: 275-285.

Glennemeier KA, Denver RJ (2002) Role for corticoids in mediating the response of Rana pipiens tadpoles to intraspecific competition. Journal of Experimental Zoology 292: 32-40.

Grassein F, Till-Bottraud I, Lavorel S (2010) Plant resource-use strategies: the importance of phenotypic plasticity in response to a productivity gradient for two subalpine species. Annals of Botany 106: 637-645.

Grime JP (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. American Naturalist 111:1169-1194.

Grime JP (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. Journal of Ecology 86: 902-910.

Grime JP (2002) Declining plant diversity: empty niches or functional shifts? Journal of Vegetation Science 13: 457-460.

Grinnell J (1917) The niche-relationships of the California Thrasher. Auk 34: 427-433.

Guderle M, Bachmann D, Milcu A, Gockele A, Bechmann M, Fischer C, Roscher C, Landais D, Ravel O, Devidal S, Roy J, Gessler A, Buchmann N, Weigelt A, Hildebrandt A (2018) Dynamic niche partitioning in root water uptake facilitates efficient water use in more diverse grassland plant communities. Functional Ecology 32: 214-227.

Guo W, Zhang Z, Liu Q, Xiao J, Yin H (2021) Seasonal variations in plant nitrogen acquisition in an ectomycorrhizal alpine forest on the eastern Tibetan Plateau, China. Plant and Soil 459: 79-91.

Gustafson DJ, Major C, Jones D, Synovec J, Baer SG, Gibson DJ (2014) Genetic sorting of subordinate species in grassland modulated by intraspecific variation in dominant species. PLoS One 9: e91511.

Haslam SM (1971) Community regulation in *Phragmites communis* Trin.: I. monodominant stands. Journal of Ecology 59: 65-73.

Haslam SM (1972) *Phragmites communis* Trin. (*Arundo phragmites* L.,? *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel). Journal of Ecology 60: 585-610.

Haubrock PJ, Balzani P, Matsuzaki SIS, Tarkan AS, Kourantidou M, Haase P (2021) Spatio-temporal niche plasticity of a freshwater invader as a harbinger of impact variability. Science of the Total Environment 777: 145947.

Hautier Y, Seabloom EW, Borer ET, Adler PB, Harpole WS, Hillebrand H, Lind EM, MacDougall AS, Stevens CJ, Bakker JD, Buckley YM, Chu C, Collins SL, Daleo P, Damschen EI, Davies KF, Fay PA, Firn J, Gruner DS, Jin VL, Klein JA, Knops JMH, La Pierre KJ, Li W, McCulley RL, Melbourne BA, Moore JL, O'Halloran LR, Prober SM, Risch AC, Sankaran M, Schuetz M, Hector A (2014) Eutrophication weakens stabilizing effects of diversity in natural grasslands. Nature 508: 521-525.

Hawkins BJ, Robbins S (2010) pH affects ammonium, nitrate and proton fluxes in the apical region of conifer and soybean roots. Physiologia Plantarum 138: 238-247.

Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, Caldeira MC, Diemer M, Dimitrakopoulos PG, Finn JA, Freitas H, Giller PS, Good J, Harris R, Högberg P, Huss-Danell K, Joshi J, Jumpponen A, Körner C, Leadley PW, Loreau M, Minns A, Mulder CPH, O'Donovan G, Otway SJ, Pereira JS, Prinz A, Read DJ, Scherer-Lorenzen M, Schulze ED, Siamantziouras ASD, Spehn EM, Terry AC, Troumbis AY, Woodward FI, Yachi S, Lawton JH (1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. Science 286: 1123-1127.

Hector AE, Bazeley-White E, Loreau M, Otway S, Schmid B (2002) Overyielding in grassland communities: testing the sampling effect hypothesis with replicated biodiversity experiments. Ecology Letters 5: 502-511.

Helsen K, Acharya KP, Brunet J, Cousins SA, Decocq G, Hermy M, Kolb A, Lemke IH, Lenoir J, Plue J, Verheyen K, de Frenne P, Graae BJ (2017) Biotic and abiotic drivers of intraspecific trait variation within plant populations of three herbaceous plant species along a latitudinal gradient. BMC Ecology 17: 38.

Helsen K, van Cleemput E, Bassi L, Graae BJ, Somers B, Blonder B, Honnay O (2020) Inter- and intraspecific trait variation shape multidimensional trait overlap between two plant invaders and the invaded communities. Oikos 129: 677-688.

Henn JJ, Buzzard V, Enquist BJ, Halbritter AH, Klanderud K, Maitner BS, Michaletz ST, Pötsch C, Seltzer L, Telford RJ, Yang Y, Zhang Li, Vandvik V (2018) Intraspecific trait variation and phenotypic plasticity mediate alpine plant species response to climate change. Frontiers in Plant Science 9: 1548.

Henry HAL, Jefferies RL (2003) Plant amino acid uptake, soluble N turnover and microbial N capture in soils of a grazed Arctic salt marsh. Journal of Ecology 91: 627-636.

Hess L, De Kroon H (2007) Effects of rooting volume and nutrient availability as an alternative explanation for root self/non-self discrimination. Journal of Ecology 95: 241-251.

Hill PW, Farrar J, Roberts P, Farrell M, Grant H, Newsham KK, Hopkins DW, Bardgett RD, Jones DL (2011) Vascular plant success in a warming Antarctic may be due to efficient nitrogen acquisition. Nature Climate Change 1: 50-53.

Holt RD (2008) Theoretical perspectives on resource pulses. Ecology 89: 671-681.

Hong J, Ma X, Zhang X, Wang X (2017) Nitrogen uptake pattern of herbaceous plants: coping strategies in altered neighbor species. Biology and Fertility of Soils 53: 729-735.

Hong MG, Kim JG (2014) Role and effects of winter buds and rhizome morphology on the survival and growth of common reed (*Phragmites australis*). Paddy and Water Environment 12: 203-209.

Hong MG, Nam BE, Kim JG (2021). *Phragmites australis* makes valuable floating mat biotopes under oligotrophic conditions. Landscape and Ecological Engineering 17: 109-118.

Hong MG, Park H, Nam BE, Kim JG (2019) Vegetational characteristics of abandoned paddy terraces in comparison with natural and constructed wetlands. Journal of Wetlands Research 21: 199-206.

Hong MG, Park HJ, Kim JG (2020) Nutrient effects on seedling survival and growth performance of *Typha angustifolia* in a mesocosm experiment. Journal of Plant Biology 63: 43-49.

Hooper DU, Chapin III FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. Ecological Monographs 75: 3-35.

Horswill P, O'Sullivan O, Phoenix GK, Lee JA, Leake JR (2008) Base cation depletion, eutrophication and acidification of species-rich grasslands in response to long-term simulated nitrogen deposition. Environmental Pollution 155: 336-349.

Houlton BZ, Sigman DM, Schuur EA, Hedin LO (2007) A climate-driven switch in plant nitrogen acquisition within tropical forest communities. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 104: 8902-8906.

Huang L, Bai J, Wen X, Zhang G, Zhang C, Cui B, Liu X (2020) Microbial resistance and resilience in response to environmental changes under the higher intensity of human activities than global average level. Global Change Biology 26: 2377-2389.

Hubbell SP (2001) The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Hughes AR, Stachowicz JJ, Williams SL (2009) Morphological and physiological variation among seagrass (*Zostera marina*) genotypes. Oecologia 159: 725-733.
Huston MA (1994) Biological Diversity: The Coexistence of Species on Changing Landscapes. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
Huston MA (1997) Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. Oecologia 110: 449-460.
Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22: 415-427.
Hutchinson GE (1959) Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals. American Naturalist 93: 145-159.
Inglett PW, Reddy KR (2006) Investigating the use of macrophyte stable C and N isotopic ratios as indicators of wetland eutrophication: patterns in the P affected Everglades. Limnology and Oceanography 51: 2380-2387.
Inman AJ, Lefebvre L, Giraldeau LA (1987) Individual diet differences in feral pigeons: evidence for resource partitioning. Animal Behaviour 35: 1902-1903.
Ishii J, Kadono Y (2002) Factors influencing seed production of *Phragmites australis*. Aquatic Botany 72: 129-141.
Jarvie HP, Pallett DW, Schafer SM, Macrae ML, Bowes MJ, Farrand P, Warwick AC, King SM, Williams RJ, Armstrong L, Nicholls DJE, Lord WD, Rylett D, Roberts C, Fisher N (2020) Biogeochemical and climate drivers of wetland phosphorus and nitrogen release: implications for nutrient legacies and eutrophication risk. Journal of Environmental Quality 49: 1703-1716.
Jeltsch F, Grimm V, Reeg J, Schlägel UE (2019) Give chance a chance: from coexistence to coviability in biodiversity theory. Ecosphere 10: e02700.
Jeon SH, Kim H, Nam JM, Kim JG (2013) Habitat characteristics of sweet flag (*Acorus calamus*) and their relationship with biomass. Landscape and Ecological Engineering 9: 67-75.
Jesmer BR, Kauffman MJ, Murphy MA, Goheen JR (2020) A test of the Niche Variation Hypothesis in a ruminant herbivore. Journal of Animal Ecology 89: 2825-2839.
Jia X, Huangfu C, Hui D (2020) Nitrogen uptake by two plants in response to plant competition as regulated by neighbor density. Frontiers in Plant Science 11: 584370.
Jiang L, Pu Z, Nemergut DR (2008) On the importance of the negative selection effect for the relationship between biodiversity and ecosystem functioning. Oikos 117: 488-493.

Jiang L, Zhang L, Deng B, Liu X, Yi H, Xiang H, Li Z, Zhang W, Guo X, Niu D (2017) Alpine meadow restorations by non-dominant species increased soil nitrogen transformation rates but decreased their sensitivity to warming. Journal of Soils and Sediments 17: 2329-2337.

Jiménez-Mejías P, Noltie HJ (2017) *Carex drukyulensis* (Cyperaceae), a 'new'species from the Himalayas (Bhutan). Edinburgh Journal of Botany 74: 95-101.

Jochum M, Fischer M, Isbell F, Roscher C, van der Plas F, Boch S, Boenisch G, Buchmann N, Catford JA, Cavender-Bares J, Ebeling A, Eisenhauer N, Gleixner G, Hölzel N, Kattge J, Klaus VH, Kleinebecker T, Lange M, Le Provost G, Meyer ST, Molina-Venegas R, Mommer L, Oelmann Y, Penone C, Pratil D, Reich PB, Rindisbacher A, Schäfer D, Scheu S, Schmid B, Tilman D, Tscharntke T, Vogel A, Wagg C, Weigelt A, Weisser WW, Wilcke W, Manning P (2020) The results of biodiversity-ecosystem functioning experiments are realistic. Nature Ecology & Evolution 4: 1485-1494.

Jones KA, Ratcliffe N, Votier SC, Newton J, Forcada J, Dickens J, Stowasser G, Staniland IJ (2020) Intra-specific niche partitioning in Antarctic fur seals, *Arctocephalus gazella*. Scientific Reports 10: 3238.

Kahmen A, Livesley SJ, Arndt SK (2009) High potential, but low actual, glycine uptake of dominant plant species in three Australian land-use types with intermediate N availability. Plant and Soil 325: 109-121.

Kahmen A, Renker C, Unsicker SB, Buchmann N (2006) Niche complementarity for nitrogen: an explanation for the biodiversity and ecosystem functioning relationship? Ecology 87: 1244-1255.

Kamphake LJ, Hannah SA, Cohen JM (1967) Automated analysis for nitrate by hydrazine reduction. Water Research 1: 205-216.

Kang L, Han X, Zhang Z, Sun OJ (2007) Grassland ecosystems in China: review of current knowledge and research advancement. Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences 362: 997-1008.

Kawano S (2008) 11: *Polygonum thunbergii* Sieb. et Zucc. (Polygonaceae). Plant Species Biology 23: 222-227.

Kembel SW, Cahill JF (2005) Plant phenotypic plasticity belowground: a phylogenetic perspective on root foraging trade-offs. American Naturalist 166: 216-230.

Kerches-Rogeri P, Niebuhr BB, Muylaert RL, Mello MAR (2020) Individual specialization in the use of space by frugivorous bats. Journal of Animal Ecology 89: 2584-2595.

Kettenring KM, Adams CR (2011) Lessons learned from invasive plant control experiments: a systematic review and meta-analysis. Journal of Applied Ecology 48: 970-979.

Kim DH, Choi H, Kim JG (2012) Occupational strategy of *Persicaria thunbergii* in riparian area: rapid recovery after harsh flooding disturbance. Journal of Plant Biology 55: 226-232.

Kim JG (2005) Nutrient dynamics in montane wetlands, emphasizing the relationship between cellulose decomposition and water chemistry. Journal of Korean Wetlands Society 7: 33-42.

Kim JG, Nam JM, Han MH (2007) Implication of self-thinning in *Salix* communities on riverine wetland restoration. Journal of Ecology and Field Biology 30: 251-255.

Kim JH, Cho KJ, Mun HT, Mim BM (1986) Production dynamics of *Phragmites longivalvis*, *Carex scabrifolia* and *Zoysia sinica* Stand of a sand bar at the Nagdong River estuary. Korean Journal of Ecology 9: 59-71.

Kleyer M, Bekker RM, Knevel IC, Bakker JP, Thompson K, Sonnenschein M, Poschlod P, van Groenendael JM, Klimes L, Klimesová J, Klotz S, Rusch GM, Hermy M, Adriaens D, Boedeltje G, Bossuyt B, Dannemann A, Endels P, Götzenberger L, Hodgson JG, Jackel AK, Kühn I, Kunzmann D, Ozinga WA, Römermann C, Stadler M, Schlegelmilch J, Steendam HJ, Tackenberg O, Wilmann B, Cornelissen JHC, Eriksson O, Garnier E, Peco B (2008) The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of Northwest European flora. Journal of Ecology 96: 1266-1274.

Knoepp JD, Turner DP, Tingey DT (1993) Effects of ammonium and nitrate on nutrient uptake and activity of nitrogen assimilating enzymes in western hemlock, Forest Ecology and Management 59: 179-191.

Koppitz H (1999) Analysis of genetic diversity among selected populations of *Phragmites australis* world-wide. Aquatic Botany 64: 209-221.

Křenová Z, Lepš J (1996) Regeneration of a *Gentiana pneumonanthe* population in an oligotrophic wet meadow. Journal of Vegetation Science 7: 107-112.

Kronzucker HJ, Glass ADM, Siddiqi MY, Kirk GJD (2000) Comparative kinetic analysis of ammonium and nitrate acquisition by tropical lowland rice: implications for rice cultivation and yield potential. New Phytologist 145: 471-476.

Kurimoto K, Day DA, Lambers H, Noguchi K (2004) Effect of respiratory homeostasis on plant growth in cultivars of wheat and rice. Plant, Cell and Environment 27: 853-862.

Lankau RA (2009) Genetic variation promotes long-term coexistence of *Brassica nigra* and its competitors. American Naturalist 174: E40-E53.

Lawton JH, Strong DR (1981) Community patterns and competition in folivorous insects. American Naturalist 118: 317-338.

Le Roux X, Bariac T, Mariotti A (1995) Spatial partitioning of the soil water resource between grass and shrub components in a West African humid savanna. Oecologia 104: 147-155.

Lee EH, Lee BE, Kim JG (2018) Effects of water levels and soil nutrients on the growth of *Iris laevigata* seedlings. Journal of Ecology and Environment 42: 5.

Lee JS, Ihm BS, Kim JW, Lee SH (2000) Comparisons of nitrogen and phosphorus removal capacity of four macrophytes. Korean Journal of Ecology 23: 163-167.

Lee S, Woo S, Kim E (2021) Differential effect of inter- and intraspecific competition on the performance of invasive and native *Taraxacum* species. Plant Species Biology 36: 187-197.

Leffler AJ, James JJ, Monaco TA (2013) Temperature and functional traits influence differences in nitrogen uptake capacity between native and invasive grasses. Oecologia 171: 51-60.

Lem CH, Samson R, Bailey-Stamler S (2008) Commercial Energy Grass Production and Implications for Invasive Species in Canada. Final Report. Canadian Food Inspection Agency.

Li QW, Liang JF, Zhang XY, Feng JG, Song MH, Gao JQ (2021). Biochar addition affects root morphology and nitrogen uptake capacity in common reed (*Phragmites australis*). Science of the Total Environment 766: 144381.

Li X, Guo R (2017) Comparison of nitrogen removal in floating treatment wetlands constructed with *Phragmites australis* and *Acorus calamus* in a cold temperate zone. Water, Air, & Soil Pollution 228: 132.

Li X, Rennenberg H, Simon J (2016) Seasonal variation in N uptake strategies in the understorey of a beech-dominated N-limited forest ecosystem depends on N source and species. Tree physiology 36: 589-600.

Liu X, Zhang Y, Han W, Tang A, Shen J, Cui Z, Vitousek P, Erisman JW, Goulding K, Christie P, Fangmeier A, Zhang F (2013b) Enhanced nitrogen deposition over China. Nature 494: 459-462.

Liu XY, Koba K, Makabe A, Li XD, Yoh M, Liu CQ (2013a) Ammonium first: natural mosses prefer atmospheric ammonium but vary utilization of dissolved organic nitrogen depending on habitat and nitrogen deposition. New Phytologist 199: 407-419.

López-Hoffman L, Ackerly DD, Anten NPR, DeNoyer JL, Martinez-Ramos M (2007) Gap-dependence in mangrove life-history strategies: a consideration of the entire life cycle and patch dynamics. Journal of Ecology 95: 1222-1233.

Loreau M (1998) Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. Oikos 82: 600-602.

Loreau M (2000) Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. Oikos 91: 3-17.
Loreau M, Hector A (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. Nature 412: 72-76.
Lou Y, Pan Y, Gao C, Jiang M, Lu X, Xu YJ (2016) Response of plant height, species richness and aboveground biomass to flooding gradient along vegetation zones in floodplain wetlands, Northeast China. PLoS One 11: e0153972.
Luo YH, Cadotte MW, Burgess KS, Liu J, Tan SL, Zou JY, Xu K, Li DZ, Gao LM (2019) Greater than the sum of the parts: how the species composition in different forest strata influence ecosystem function. Ecology Letters 22: 1449-1461.
Ma L, Liu G, Xu X, Xin X, Bai W, Zhang L, Chen S, Wang, R (2018) Nitrogen acquisition strategies during the winter-spring transitional period are divergent at the species level yet convergent at the ecosystem level in temperate grasslands. Soil Biology and Biochemistry 122: 150-159.
Ma S, Zhu X, Zhang J, Zhang L, Che R, Wang F, Liu H, Niu H, Wang S, Cui X (2015) Warming decreased and grazing increased plant uptake of amino acids in an alpine meadow. Ecology and Evolution 5: 3995-4005.
MacArthur RH (1958) Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. Ecology 39: 599-619.
Mäemets H, Palmik K, Haldna M, Sudnitsyna D, Melnik M (2010) Eutrophication and macrophyte species richness in the large shallow North-European Lake Peipsi. Aquatic Botany 92: 273-280.
Malagoli M, Dal Canal A, Quaggiotti S, Pegoraro P, Bottacin A (2000). Differences in nitrate and ammonium uptake between Scots pine and European larch. Plant and Soil 221: 1-3.
Marquard E, Weigelt A, Temperton VM, Roscher C, Schumacher J, Buchmann N, Fischer M, Weisser WW, Schmid B (2009) Plant species richness and functional composition drive overyielding in a six-year grassland experiment. Ecology 90: 3290-3302.
Matich P, Bizzarro JJ, Shipley ON (2021) Are stable isotope ratios suitable for describing niche partitioning and individual specialization? Ecological Applications 31: e02392.
May RM & MacArthur RH (1972) Niche overlap as a function of environmental variability. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 69: 1109-1113.
Mayor JR, Wright SJ, Schuur EA, Brooks ME, Turner BL (2014) Stable nitrogen isotope patterns of trees and soils altered by long-term nitrogen and phosphorus addition to a lowland tropical rainforest. Biogeochemistry 119: 293-306.

McConnaughay KDM, Bazzaz FA (1991) Is physical space a soil resource? Ecology 72: 94-103.
McKane RB, Johnson LC, Shaver GR, Nadelhoffer KJ, Rastetter EB, Fry B, Giblin AE, Kielland K, Kwiatkowski BL, Laundre JA, Murray G (2002) Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra. Nature 415: 68-71.
Meilhac J, Deschamps L, Maire V, Flajoulot S, Litrico I (2020) Both selection and plasticity drive niche differentiation in experimental grasslands. Nature Plants 6: 28-33.
Miller AE, Bowman WD (2002) Variation in nitrogen-15 natural abundance and nitrogen uptake traits among co-occurring alpine species: do species partition by nitrogen form? Oecologia 130: 609-616.
Miller AE, Bowman WD, Suding KN (2007) Plant uptake of inorganic and organic nitrogen: neighbor identity matters. Ecology 88: 1832-1840.
Min X, Siddiqi MY, Guy RD, Glass ADM, Kronzucker HJ (1998). Induction of nitrate uptake and nitrate reductase activity in trembling aspen and lodgepole pine. Plant, Cell and Environment 21: 1039-1046.
Minchinton TE, Bertness MD (2003) Disturbance-mediated competition and the spread of *Phragmites australis* in a coastal marsh. Ecological Applications 13: 1400-1416.
Morris JT (1991) Effects of nitrogen loading on wetland ecosystems with particular reference to atmospheric deposition. Annual Review of Ecology and Systematics 22: 257-279.
Munzarova E, Lorenzen B, Brix H, Vojtiskova L, Votrubova O (2006) Effect of NH_4^+/NO_3^- availability on nitrate reductase activity and nitrogen accumulation in wetland helophytes Phragmites australis and Glyceria maxima. Environmental and Experimental Botany 55: 49-60.
Murphy GP, Dudley SA (2007) Above- and below-ground competition cues elicit independent responses. Journal of Ecology 95: 261-272.
Murphy J, Riley JP (1962) A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. Analytica Chimica Acta 27: 31-36.
Nam BE, Hong MG, Park HJ, Kim JG (2018) Soil factors determining the distribution of *Phragmites australis* and *Phacelurus latifolius* in upper tital zone. Journal of Ecology and Environment 42: 25.
Nazari-Sharabian M, Ahmad S, Karakouzian M (2018) Climate change and eutrophication: a short review. Engineering, Technology & Applied Science Research 8: 3668-3672.
Niklaus PA, Baruffol M, He JS, Ma K, Schmid B (2017) Can niche plasticity promote biodiversity-productivity relationships through increased complementarity? Ecology 98: 1104-1116.

Nishanth D, Biswas DR (2008) Kinetics of phosphorus and potassium release from rock phosphate and waste mica enriched compost and their effect on yield and nutrient uptake by wheat (*Triticum aestivum*). Bioresource technology 99: 3342-3353.

O'Brien EE, Gersani M, Brown JS (2005) Root proliferation and seed yield in response to spatial heterogeneity of below-ground competition. New Phytologist 168: 401-412.

O'Keefe K, Nippert JB, McCulloh KA (2019) Plant water uptake along a diversity gradient provides evidence for complementarity in hydrological niches. Oikos 128: 1748-1760.

Osone Y, Ishida A, Tateno M (2008) Correlation between relative growth rate and specific leaf area requires associations of specific leaf area with nitrogen absorption rate of roots. New Phytologist 179: 417-427.

Pachepsky E, Bown JL, Eberst A, Bausenwein U, Millard P, Squire GR, Crawford JW (2007) Consequences of intraspecific variation for the structure and function of ecological communities Part 2: linking diversity and function. Ecological Modelling 207: 277-285.

Park HJ, Hong MG, Kim JG (2020) Effects of soil fertility and flooding regime on the growth of *Ambrosia trifida*. Landscape and Ecological Engineering 16: 39-46.

Park HJ, Nam BE, Hong MG, Kim JG (2018) Slope and soil nutrients can explain the distribution of *Phragmites australis* and *Phragmites japonica* in riparian wetlands. River Research and Applications 34: 1229-1233.

Park J, Hong MG, Kim JG (2013) Relationship between early development of plant community and environmental condition in abandoned paddy terraces at mountainous valleys in Korea. Journal of Ecology and Environment 36: 131-140.

Paudel I, Gerbi H, Zisovich A, Sapir G, Klein T (2021) Intraspecific plasticity in hydraulic and stomatal regulation under drought is linked to aridity at the seed source in a wild pear species. Tree Physiology, 41: 960-973.

Pérez-Harguindeguy N, Diaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, Ray P, Enrico L, Pausas JG, de Vos AC, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson JG, Thompson K, Morgan HD, ter Steege H, van der Heijden MGA, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti MV, Conti G, Staver AC, Aquino S, Cornelissen JHC (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany 61: 167-234.

Pérez-Izquierdo L, Zabal-Aguirre M, González-Martínez SC, Buée M, Verdú M, Rincón A, Goberna M (2019) Plant intraspecific variation modulates nutrient cycling through its below ground rhizospheric microbiome. Journal of Ecology 107: 1594-1605.
Perkins MW, Cloyed CS, Eason PK (2020) Intraspecific dietary variation in niche partitioning within a community of ecologically similar snakes. Evolutionary Ecology 34: 1017-1035.
Petchey OL (2003) Integrating methods that investigate how complementarity influences ecosystem functioning. Oikos 101: 323-330.
Phoenix GK, Johnson DA, Muddimer SP, Leake JR, Cameron DD (2020) Niche differentiation and plasticity in soil phosphorus acquisition among co-occurring plants. Nature Pants 6: 349-354.
Pillai P, Gouhier TC (2019) Not even wrong: the spurious measurement of biodiversity's effects on ecosystem functioning. Ecology 100: e02645.
Pocheville A (2015) The ecological niche: history and recent controversies. In: Heams T, Huneman P, Lecointre G, Silberstein M (eds) Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences. Springer, Dordrecht. pp. 547-586.
Qian J, Jin W, Hu J, Wang P, Wang C, Lu B, Li K, He X, Tang S (2021) Stable isotope analyses of nitrogen source and preference for ammonium versus nitrate of riparian plants during the plant growing season in Taihu Lake Basin. Science of the Total Environment 763: 143029.
Qing H, Cai Y, Xiao Y, Yao Y, An S (2015) Nitrogen uptake and use efficiency of invasive *Spartina alterniflora* and native *Phragmites australis:* effect of nitrogen supply. Clean-Soil, Air, Water 43: 305-311.
Rao CR (1982) Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. Theoretical Population Biology 21: 24-43.
RBG Kew (Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew) (2021) Plants of the World Online. https://powo.science.kew.org (accessed 1 December 2021).
Rehling F, Sandner TM, Matthies D (2021) Biomass partitioning in response to intraspecific competition depends on nutrients and species characteristics: a study of 43 plant species. Journal of Ecology 109: 2219-2233.
Rejmánková E (2011) The role of macrophytes in wetland ecosystems. Journal of Ecology and Field Biology 34: 333-345.
Robson AD, Abbott LK (1989) The effect of soil acidity on microbial activity in soils. In: Robson AD (ed) Soil Acidity and Plant Growth. Academic Press, Sidney, Australia.pp. 139-165.
Rohal CB, Cranney C, Hazelton EL, Kettenring KM (2019) Invasive *Phragmites australis* management outcomes and native plant recovery are context dependent. Ecology and Evolution 9: 13835-13849.

Roscher C, Schumacher J, Schmid B, Schulze ED (2015) Contrasting effects of intraspecific trait variation on trait-based niches and performance of legumes in plant mixtures. PLoS One 10: e0119786.
Royal Botanic Gardens Kew (2021) Seed Information Database (SID). Version 7.1. http://data.kew.org/sid/ (accessed 20 September 2021).
Russo SE, Kochsiek A, Olney J, Thompson L, Miller AE, Tan S (2013) Nitrogen uptake strategies of edaphically specialized Bornean tree species. Plant Ecology 214: 1405-1416.
Schenk HJ (2006) Root competition: beyond resource depletion. Journal of Ecology 94: 725-739.
Schluter D (1994) Experimental evidence that competition promotes divergence in adaptive radiation. Science 266: 798-801.
Schoener TW (1965) The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds. Evolution 19: 189-213.
Schoener TW (1970) Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. Ecology 51: 408-418.
Schoener TW (1989) The ecological niche. In: Cherrett JM (ed) Ecological Concepts: The Contribution of Ecology to an Understanding of the Natural World. Blackwell Scientific, Oxford. pp. 79-113.
Schofield E (2020) Temporal Dynamism, Soil Processes and Niche Complementarity: Novel Approaches to Understanding Diversity-Function Relationships. PhD Dissertation, Manchester Metropolitan University, Manchester, England.
Sévêque A, Gentle LK, López-Bao JV, Yarnell RW, Uzal A (2020) Human disturbance has contrasting effects on niche partitioning within carnivore communities. Biological Reviews 95: 1689-1705.
Shannon CE, Wiener W (1949) The Mathematical Theory of Communication. University of Illinois Press, Urbana.
Sheldrick BH, Wang C (1993) Particle size distribution. In: Carter MR (ed) Soil Sampling and Methods of Analysis. Lewis Publishers, Boca Raton, Florida. pp. 499-511.
Shin CJ, Nam JM, Kim JG (2015) Floating mat as a habitat of *Cicuta virosa*, a vulnerable hydrophyte. Landscape and Ecological Engineering 11: 111-117.
Shipley ON, Matich P (2020) Studying animal niches using bulk stable isotope ratios: an updated synthesis. Oecologia 193: 27-51.
Shrivastava P & Kumar R (2015) Soil salinity: A serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation. Saudi Journal of Biological Sciences, 22: 123-131.
Silvertown J (2004) Plant coexistence and the niche. Trends in Ecology & Evolution 19: 605-611.

Silvertown J, Law R (1987). Do plants need niches? Some recent developments in plant community ecology. Trends in Ecology & Evolution 2: 24-26.
Smithson JB, Lenné JM (1996) Varietal mixtures: a viable strategy for sustainable productivity in subsistence agriculture. Annals of Applied Biology 128: 127-158.
Soares MA, Li HY, Kowalski KP, Bergen M, Torres MS, White J (2016) Functional role of bacteria from invasive *Phragmites australis* in promotion of host growth. Microbial Ecology 72: 407-417.
Solorzano L (1969) Determination of ammonia in natural waters by the phenolhypochlorite method. Limnology and Oceanography 14: 799-801.
Song Y, Wang P, Li G, Zhou D (2014) Relationships between functional diversity and ecosystem functioning: a review. Acta Ecologica Sinica 34: 85-91.
Sonkoly J, Kelemen A, Valkó O, Deák B, Kiss R, Tóth K, Miglécz T, Tóthmérész B, Török P (2019) Both mass ratio effects and community diversity drive biomass production in a grassland experiment. Scientific Reports 9: 1848.
Sorensen PL, Michelsen A, Jonasson S (2008) Ecosystem partitioning of ^{15}N-glycine after long-term climate and nutrient manipulations, plant clipping and addition of labile carbon in a subarctic heath tundra. Soil Biology and Biochemistry 40: 2344-2350.
Sorrell BK, Chagué-Goff C, Basher LM, Partridge TR (2011. N:P ratios, δ^{15}N fractionation and nutrient resorption along a nitrogen to phosphorus limitation gradient in an oligotrophic wetland complex. Aquatic botany 94: 93-101.
Stuart YE, Losos JB (2013) Ecological character displacement: glass half full or half empty? Trends in Ecology & Evolution 28: 402-408.
Sutton-Grier AE, Sandifer PA (2019) Conservation of wetlands and other coastal ecosystems: a commentary on their value to protect biodiversity, reduce disaster impacts, and promote human health and well-being. Wetlands 39: 1295-1302.
Tang Z, Fan X, Li Q, Feng H, Miller AJ, Shen Q, Xu G (2012). Knockdown of a rice stelar nitrate transporter alters long-distance translocation but not root influx. Plant Physiology 160: 2052-2063.
Tatsumi S (2020) Tree diversity effects on forest productivity increase through time because of spatial partitioning. Forest Ecosystems 7: 24.
Tilman D (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 101: 10854-10861.

Toyama T, Nishimura Y, Ogata Y, Sei K, Mori K, Ike M (2016) Effects of planting *Phragmites australis* on nitrogen removal, microbial nitrogen cycling, and abundance of ammonia-oxidizing and denitrifying microorganisms in sediments. Environmental technology 37: 478-485.

Trappes R (2021) Defining the niche for niche construction: evolutionary and ecological niches. Biology & Philosophy 36: 31.

Turcotte MM, Levine JM (2016) Phenotypic plasticity and species coexistence. Trends in Ecology & Evolution 31: 803-813.

Tylová E, Steinbachová L, Votrubová O, Lorenzen B, Brix H (2008) Different sensitivity of *Phragmites australis* and *Glyceria maxima* to high availability of ammonium-N. Aquatic Botany 88: 93-98.

Uddin MN, Robinson RW (2018) Can nutrient enrichment influence the invasion of *Phragmites australis*? Science of the Total Environment 613-614: 1449-1459.

Umaña MN, Cao M, Lin L, Swenson NG, Zhang C (2021). Trade-offs in above- and below-ground biomass allocation influencing seedling growth in a tropical forest. Journal of Ecology 109: 1184-1193.

USDA (United States Department of Agriculture), NRCS (Natural Resources Conservation Service) (2021) The PLANTS Database. National Plant Data Team, Greensboro, NC USA. http://plants.usda.gov (accessed 20 September 2021).

Vaithiyanathan P, Richardson CJ (1997) Nutrient profiles in the Everglades: examination along the eutrophication gradient. Science of the Total Environment 205: 81-95.

Valverde-Barrantes OJ, Smemo KA, Feinstein LM, Kershner MW, Blackwood CB (2013) The distribution of below-ground traits is explained by intrinsic species differences and intraspecific plasticity in response to root neighbours. Journal of Ecology 101: 933-942.

Villa YB, Khalsa SDS, Ryals R, Duncan RA, Brown PH, Hart SC (2021) Organic matter amendments improve soil fertility in almond orchards of contrasting soil texture. Nutrient Cycling in Agroecosystems 120: 343-361.

Vindenes Y, Engen S, Sæther BE (2008) Individual heterogeneity in vital parameters and demographic stochasticity. American Naturalist 171: 455-467.

Violle C, Enquist BJ, McGill BJ, Jiang LIN, Albert CH, Hulshof C, Jung V, Messier, J (2012) The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. Trends in Ecology & Evolution 27: 244-252.

von Felten S, Hector A, Buchmann N, Niklaus PA, Schmid B, Scherer-Lorenzen M (2009) Belowground nitrogen partitioning in experimental grassland plant communities of varying species richness. Ecology 90: 1389-1399.

Wagg C, O'Brien MJ, Vogel A, Scherer-Lorenzen M, Eisenhauer N, Schmid B, Weigelt A (2017) Plant diversity maintains long-term ecosystem productivity under frequent drought by increasing short-term variation. Ecology 98: 2952-2961.

Walker KJ, Stevens PA, Stevens DP, Mountford JO, Manchester SJ, Pywell RF (2004) The restoration and re-creation of species-rich lowland grassland on land formerly managed for intensive agriculture in the UK. Biological conservation 119: 1-18.

Walter GH (1991) What is resource partitioning? Journal of Theoretical Biology 150: 137-143.

Wang L, Macko SA (2011) Constrained preferences in nitrogen uptake across plant species and environments. Plant, Cell and Environment 34: 525-534.

Wang LW, Showalter AM, Ungar IA (2005) Effects of intraspecific competition on growth and photosynthesis of *Atriplex prostrata*. Aquatic Botany 83: 187-192.

Wang R, Tian Y, Ouyang S, Xu X, Xu F, Zhang Y (2016) Nitrogen acquisition strategies used by *Leymus chinensis* and *Stipa grandis* in temperate steppes. Biology and Fertility of Soils 52: 951-961.

Wang, Q, Bai W, Sun Z, Zhang D, Zhang Y, Wang R, Evers JB, Stomph TJ, van der Werf W, Feng C, Zhang L (2021) Does reduced intraspecific competition of the dominant species in intercrops allow for a higher population density? Food and Energy Security 10: e270.

Weemstra M, Kiorapostolou N, van Ruijven J, Mommer L, de Vries J, Sterck F (2020) The role of fine-root mass, specific root length and life span in tree performance: a whole-tree exploration. Functional Ecology 34: 575-585.

Weigelt AR, Bol R, Bardgett RD (2005) Preferential uptake of soil nitrogen forms by grassland plant species. Oecologia 142: 627-635.

Weil S, Barker AV, Zandvakili OR, Etemadi F (2021) Plant growth and calcium and potassium accumulation in lettuce under different nitrogen regimes of ammonium and nitrate nutrition. Journal of Plant Nutrition 44: 270-281.

Weise H, Auge H, Baessler C, Bärlund I, Bennett EM, Berger U, Bohn F, Bonn A, Borchardt D, Brand F, Chatzinotas A, Corstanje R, De Laender F, Dietrich P, Dunker S, Durka W, Fazey I, Groeneveld J, Guilbaud CSE, Harms H, Harpole S, Harris J, Jax K, Jeltsch F, Johst K, Joshi J, Klotz S, Kühn I, Kuhlicke C, Müller B, Radchuk V, Reuter H, Rinke K, Schmitt-Jansen M, Seppelt R, Singer A, Standish RJ, Thulke HH, Tietjen B, Weitere M, Wirth C, Wolf C, Grimm V (2020) Resilience trinity: safeguarding ecosystem functioning and services across three different time horizons and decision contexts. Oikos 129: 445-456.

Weisser WW, Roscher C, Meyer ST, Ebeling A, Luo G, Allan E, Beßler H, Barnard RL, Buchmann N, Buscot F, Engels C, Fischer C, Fischer M, Gessler A, Gleixner G, Halle S, Hildebrandt A, Hillebrand H, de Kroon H, Lange M, Leimer S, Le Roux X, Milcu A, Mommer L, Niklaus PA, Oelmann Y, Proulx R, Roy J, Scherber C, Scherer-Lorenzen M, Scheu S, Tscharntke T, Wachendorf M, Wagg C, Weigelt A, Wilcke W, Wirth C, Schulze ED, Schmid B, Eisenhauer N (2017) Biodiversity effects on ecosystem functioning in a 15-year grassland experiment: patterns, mechanisms, and open questions. Basic and Applied Ecology 23: 1-73.

Welles SR, Funk JL (2021) Patterns of intraspecific trait variation along an aridity gradient suggest both drought escape and drought tolerance strategies in an invasive herb. Annals of Botany 127: 461-471.

Werner EE, Hall DJ (1974) Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). Ecology 55: 1042-1052.

Werner PA, Murphy PG (2001) Size-specific biomass allocation and water content of above-and below-ground components of three *Eucalyptus* species in a northern Australian savanna. Australian Journal of Botany 49: 155-167.

Westerband AC, Funk JL, Barton KE (2021) Intraspecific trait variation in plants: a renewed focus on its role in ecological processes. Annals of Botany 127: 397-410.

Whittaker RH (1965) Dominance and diversity in land plant communities. Science 147: 250-260.

Wilkinson A, Hill PW, Vaieretti MV, Farrar JF, Jones DL, Bardgett RD (2015) Challenging the paradigm of nitrogen cycling: no evidence of *in situ* resource partitioning by coexisting plant species in grasslands of contrasting fertility. Ecology and Evolution 5: 275-287.

XI N, Zhu BR, Zhang DY (2017) Contrasting grass nitrogen strategies reflect interspecific trade-offs between nitrogen acquisition and use in a semi-arid temperate grassland. Plant and Soil 418: 267-276.

Xue R, Shen Y, Marschner P (2017) Soil water content during and after plant growth influence nutrient availability and microbial biomass. Journal of Soil Science and Plant Nutrition 17: 702-715.

Xue W, Huang L, Yu FH (2021) Increasing soil configurational heterogeneity promotes plant community evenness through equalizing differences in competitive ability. Science of the Total Environment 750: 142308.

Yang L, He T, Yu Y, Li Z, Li D (2018). Community-wide consistence in plant N acquisition during post-agricultural succession in a karst area, southwest China. New Forests 49: 197-214.

Yoon J, Kim H, Nam JM, Kim JG (2011) Optimal environmental range for *Juncus effusus*, an important plant species in an endangered insect species (*Nannopya pygmaea*) habitat in Korea. Journal of Ecology and Field Biology 34: 223-235.

Yu FH, Li PX, Li SL, He WM (2010) *Kobresia tibetica* tussocks facilitate plant species inside them and increase diversity and reproduction. Basic and Applied Ecology 11: 743-751.

Zaiats A, Lazarus BE, Germino MJ, Serpe MD, Richardson BA, Buerki S, Caughlin TT (2020) Intraspecific variation in surface water uptake in a perennial desert shrub. Functional Ecology 34: 1170-1179.

Zango L, Reyes-González JM, Militão T, Zajková Z, Álvarez-Alonso E, Ramos R, González-Solís J (2019) Year-round individual specialization in the feeding ecology of a long-lived seabird. Scientific reports 9: 11812.

Zaviezo T, Soares AO, Grez AA (2019) Interspecific exploitative competition between *Harmonia axyridis* and other coccinellids is stronger than intraspecific competition. Biological Control 131: 62-68.

Zeng WZ, Xu C, Wu JW, Huang JS, Ma T (2013) Effect of salinity on soil respiration and nitrogen dynamics. Ecological Chemistry and Engineering 20: 519-530.

Zerihun A, Bassirirad H (2001) Interspecies variation in nitrogen uptake kinetic responses of temperate forest species to elevated CO_2: potential causes and consequences. Global Change Biology 7: 211-222.

Zhang H, Liu J, Chen X, Du Y, Wang Y, Wang R (2016) Effects of submergence and eutrophication on the morphological traits and biomass allocation of the invasive plant *Alternanthera philoxeroides*. Journal of Freshwater Ecology 31: 341-349.

Zhang L, Pang R, Xu X, Song M, Li Y, Zhou H, Cui X, Wang Y, Ouyang H (2019) Three Tibetan grassland plant species tend to partition niches with limited plasticity in nitrogen use. Plant and Soil 441: 601-611.

Zhang L, Zhu T, Liu X, Nie M, Xu X, Zhou S (2020) Limited inorganic N niche partitioning by nine alpine plant species after long-term nitrogen addition. Science of the Total Environment 718: 137270.

Zhang Y, Wang L, Hu Y, Xi X, Tang Y, Chen J. Fu X, Xiaohua, Sun Y (2015) Water organic pollution and eutrophication influence soil microbial processes, increasing soil respiration of estuarine wetlands: site study in Jiuduansha wetland. PLoS One 10: e0126951.

Zhao H, Yang W, Xia L, Qiao Y, Xiao Y, Cheng X, An S (2015) Nitrogen-enriched eutrophication promotes the invasion of *Spartina alterniflora* in coastal China. Clean - Soil, Air, Water 43: 244-250.

Zhou W, Cheng X, Wu R, Han H, Kang F, Zhu J, Tian P (2018) Effect of intraspecific competition on biomass partitioning of *Larix principis-rupprechtii*. Journal of Plant Interactions 13: 1-8.

Zhuang W, Li J, Yu F, Dong Z, Guo H (2020) Seasonal nitrogen uptake strategies in a temperate desert ecosystem depends on N form and plant species. Plant Biology 22: 386-393.
구경아, 박선욱 (2021) 생태적 지위(ecological niche) 이론에 대한 검토 및 제언. 한국환경생태학회지 35: 316-335.
국립공원관리공단 오대산국립공원사무소 (2010) 오대산국립공원 자원 모니터링: 6차년도. 국립공원관리공단 오대산국립공원사무소, 평창, 대한민국.
국립농업과학원 (2016) 시설재배지 염류장해 해결기술. 국립농업과학원, 완주, 대한민국.
국립생물자원관 (2011) 한반도의 생물다양성. https://species.nibr.go.kr/index.do (accessed 20 September 2021).
국립생물자원관 (2012a) 특이서식 지역의 육상 식물상 연구(Ⅰ). 국립생물자원관, 인천, 대한민국.
국립수목원 (2016) 국가생물종지식정보시스템. http://www.nature.go.kr/main/Main.do (accessed 20 September 2021).
국립식량과학원 (2013) 2012년 국립식량과학원 주요 연구 성과. 국립식량과학원, 수원, 대한민국.
기상청 (2021) 기상자료개방포털. https://data.kma.go.kr/climate/average30Years/selectAverage30YearsKoreaList.do?pgmNo=188 (accessed 10 November 2021)
김영철, 채현희, 오현경, 이규송 (2016) 멸종위기야생식물인 갯봄맞이꽃(*Glaux maritima* var. *obtusifolia* Fernald)의 분포특성과 개체군의 지속에 관여하는 요인. 한국환경생태학회지 30: 939-961.
박지현, 김재근 (2012) 오대산 물이끼 이탄습지의 생태적 특성: II. 질뫼늪 보호구역. 한국습지학회지 14: 101-120.
이광문, 김재근 (2011a) 서식 기질과 동반종이 조름나물의 생장에 미치는 영향. 한국습지학회지 13: 613-621.
이광문, 김재근 (2011b) 조름나물의 성장에 미치는 서식 기질의 영향. 한국습지학회지 13: 355-362.
이연규, 김신, 이혜원, 민병미 (2008) 순천만 갈대군락의 면적 증가와 저토의 이화학적 특성. 한국습지학회지 10: 9-26.
정연숙, 민병미, 이규송, 조강현, 주광영, 현진오, 나혜련, 오현경, 남기흠, 김진석 (2020) 한반도 관속식물의 습지 선호도와 생활형. 국립생물자원관, 서울, 대한민국.
홍문기 (2015) 담수 유입, 염도, 수위가 염습지의 갈대 생육에 미치는 영향. 박사학위논문, 서울대학교, 서울, 대한민국.

Abstract

The relationship between dominance and species diversity of wetland plants and soil nitrogen utilization characteristics

Choi Ho
Department of Science Education (Biology Major)
The Graduate School, Seoul National University

It is a key goal of community ecology to understand the driving force for maintaining high species diversity and why species diversity is important. Characteristics of dominant species can have a positive or negative effect on species diversity. As the mechanisms for resource utilization characteristics of dominant plants, “high resource uptake rate”, “use of the most abundant resource form”, and “high resource use plasticity” have been reported. Niche partitioning, which means that coexisting species use different forms of a resource, is known to be an important factor in determining species diversity. As the specific mechanisms for niche partitioning, “classical niche differentiation”, “niche preemption”, and “dominant plasticity” have been reported. Diversity effects that explain the relationship between species diversity and ecosystem functioning can suggest why species diversity is important. As the specific mechanisms for diversity effects, “complementarity effects”, “sampling effects”, and “selection effects” have been reported. All of these mechanisms are closely related to each other in that they explain the causes or consequences of species diversity. However, only few studies have

identified the relationship between these three mechanisms and have explained species diversity. Despite the increasing ecological importance of intraspecific niche partitioning caused by individual specialization, practical evidence as to whether individual specialization occurs in plants and contributes to the maintenance of populations is lacking. Although eutrophication is causing a decrease in species diversity in various ecosystems, studies explaining the relationship between eutrophication and species diversity in terms of niche partitioning are still deficient.

This study was conducted to understand the causes and consequences of species diversity based on soil nitrogen in wetland plant communities. Wetlands have a high value of species diversity but are rapidly being damaged by environmental changes such as eutrophication. Therefore, understanding the driving force for maintaining species diversity in wetlands is important. Soil nitrogen is one of the factors that limit plant growth in various ecosystems. Accordingly, many studies have been conducted on niche partitioning of nitrogen. Soil nitrogen has been found to be an important resource for determining plant species diversity. The specific objectives of this study were as follows: (1) to assess the effect of soil nitrogen utilization characteristics of dominant species on the growth of subordinate species and species richness, species diversity, functional diversity, and above-ground productivity in wetland plant communities, (2) to compare the level of individual specialization on nitrogen forms between dominant and subordinate species in wetland plant, and (3) to assess the effect of soil fertility on niche partitioning of nitrogen forms among wetland plant species. To assess intraspecific variation in the utilization ratio of two chemical forms (NO_3-N and NH_4-N) of nitrogen, a method was developed in which

the tracer (^{15}N) was continuously applied at intervals of 10-14 days to one individual.

The following three major investigations were designed. First, the nitrogen utilization characteristics between dominant species (*Phragmites australis* and *Carex humbertiana*) and subordinate species (*Iris setosa* and *Sium suave*) were compared in the natural competitive situations and experiments with manipulation of interspecific competition in the Songji lagoon wetland, Goseong-gun, Republic of Korea. In addition, above-ground biomass and the indices of species richness, species diversity, and functional diversity were measured in *P. australis*-dominant communities and *C. humbertiana*-dominant communities. *P. australis* and *C. humbertiana* showed the nitrogen utilization characteristics of "high resource uptake rate" and "high resource use plasticity", respectively. *C. humbertiana* contributed to a relatively higher level of niche partitioning than *P. australis*. *C. humbertiana*-dominant communities had more species diversity, functional diversity, and above-ground biomass than *P. australis*-dominant communities.

Second, the ex situ mesocosm experiments on intraspecific competition were conducted. The three intraspecific competition treatments were designed by varying the number of individuals planted in a pot (1, 3, and 9). The level of intraspecific niche partitioning of nitrogen forms, nitrogen uptake rate, and biomass of dominant species (*P. australis*, *Polygonum thunbergii*, *Ischaemum aristatum*, and *Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata*) and subordinate species (*I. setosa* and *S. suave*) were measured for each condition. *P. thunbergii*, *I. aristatum*, and *F. tristachya* var. *subbispicata* showed a high level of individual specialization by intraspecific plasticity in nitrogen form use. In addition, individual

specialization contributed to reducing the intensity of intraspecies competition and maintaining high population productivity.

Third, the ex situ mesocosm experiments on soil fertility and interspecific competition were conducted. The total inorganic nitrogen contents of the two soil fertility treatments were three times different from each other. The two interspecific competition treatments were designed as single individual culture and mixed culture (one individual of each of the six species was planted together in a pot). The nitrogen utilization characteristics and biomass of dominant species (*P. australis*, *P. thunbergii*, *I. aristatum*, and *F. tristachya* var. *subbispicata*) and subordinate species (*I. setosa* and *S. suave*) were measured for each condition. The increase in soil fertility decreased the level of niche partitioning by lowering the level of niche plasticity of *P. thunbergii*, *I. aristatum*, and *F. tristachya* var. *subbispicata*. Accordingly, the nitrogen uptake rate and growth rate of subordinate species were relatively decreased compared to dominant species.

This study contributes to the validation of hypotheses about the specific mechanisms for dominant species, niche partitioning, and diversity effects, and to the understanding of ecological processes related to species diversity. This study supports both the hypotheses of “classical niche differentiation” and “dominant plasticity” as the mechanisms for niche partitioning among wetland plant species. In the mechanisms of diversity effects, "complementarity effects" related to soil nitrogen depended on “sampling effects” and “selection effects”. Realized individual specialization by intraspecific plasticity in nitrogen form use can be added as a mechanism for determining dominant species. The relationship between eutrophication and species diversity was related to the mechanisms of niche partitioning among plant species. The tracer application method developed in this study

is expected to be applicable to the study of individual specialization of plants.

keywords: diversity effect, dominant species,
ecosystem functioning, eutrophication,
individual specialization, niche partitioning
Student Number: 2013-31099

* This research was supported by the Basic Science Research Program through the National Research Foundation of Korea (NRF) funded by the Ministry of Education (No. 2015R1D1A1A01057373).