



CHAPTER

# 18

## 군집동태



다양한 초지군집이 한때 농경지였던 곳을 차지한다. 버려진 농경지에 생물이 정착하는 과정을 연구하는 것은 생태학자에게 식물군집의 동태에 관한 중요한 통찰력을 심어준다.

√ 천이(success) : 시간이 지남에 따라 한 지역에서 상이한 군집의 연속적인 변화 과정

1. 종구성의 변화와 군집 발전의 규칙적인 과정
2. 군집에 의한 물리적 환경 변화에 기인
3. 이용 가능한 energy 당 최대 생체량과 생물간의 공생적인 기능을 유지하는 안전한 생태계로 발달

√ 천이 단계

1. Nudation(나지)
2. Migration(이주)
3. Ecesis(정착)
4. Competition(경쟁)
5. Reation(상호작용)
6. Stabilization(안정과 극상상태)

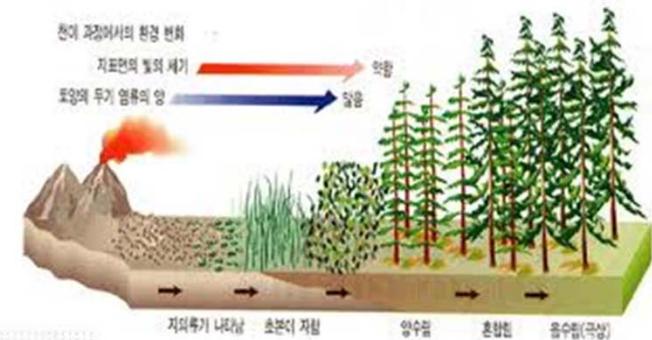
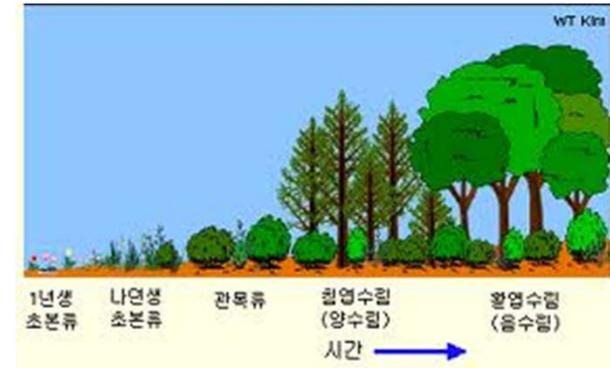
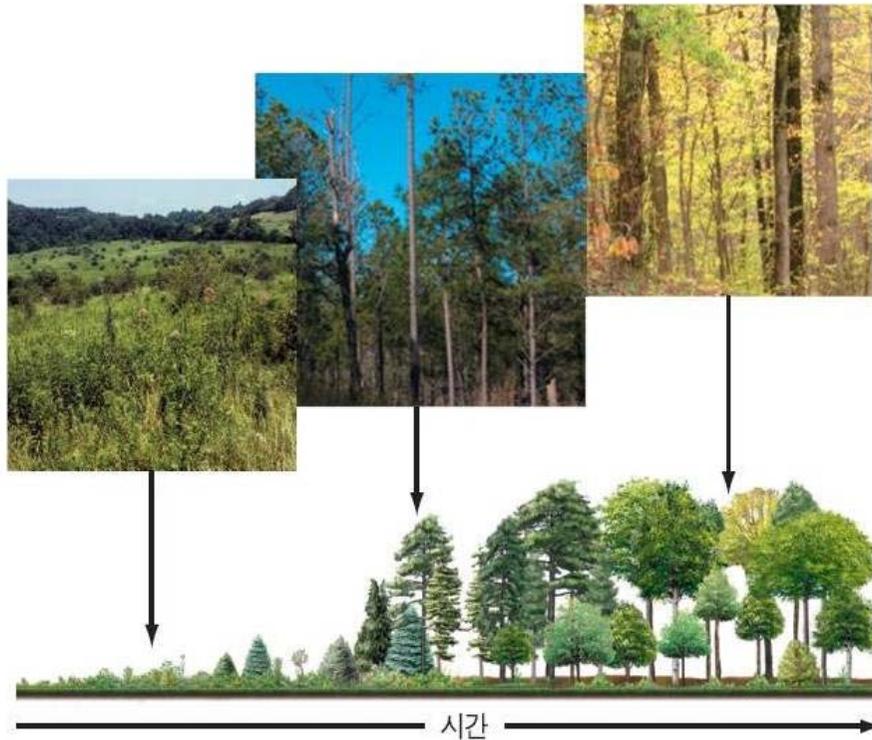
√ 극상군집 : 정량적 변화가 일어나지 않는 단계로 안정상태를 유지하며 천이계열의 마지막 단계

√ 극상(climax) : 환경과 평형을 이루고 있으며 기후와 토양이 중요한 요인. 종의 경쟁, 구조 및 에너지 흐름이 안정상태에 있음. 극상에는 단극상(monoclimax, 기후에의해 결정), 다극상(polyclimax, 토양수분, 토양 영양소, 동물의 활동 등 여러 요인의 의함), 극상유형(climax pattern, 기후, 토양, 불, 바람 등 환경요인과 생물적 요인이 총체적으로 작용하여 환경구배에 따라 극상의 유형이 연속적으로 변하고 극상형으로 뚜렷이 구별되지 않음)

# 제18장 군집동태

## 18.1 군집구조는 시간에 따라 변함

- ✓ 천이(success) : 시간 경과에 따라 점진적이고 외견상 방향성이 있는 군집구조의 변화. 대상분포와 달리 **한 장소**에서 시간 경과에 따라 **군집구조가 변화**(나지→초본류→관목류→교목류(양수림→음수림))
- ✓ 천이계열(sere) : 초본에서 관목, 교목 순으로 이어지는 **군집의 순서**
- ✓ 천이단계(seral stage) : 천이 계열에서 각각의 변화



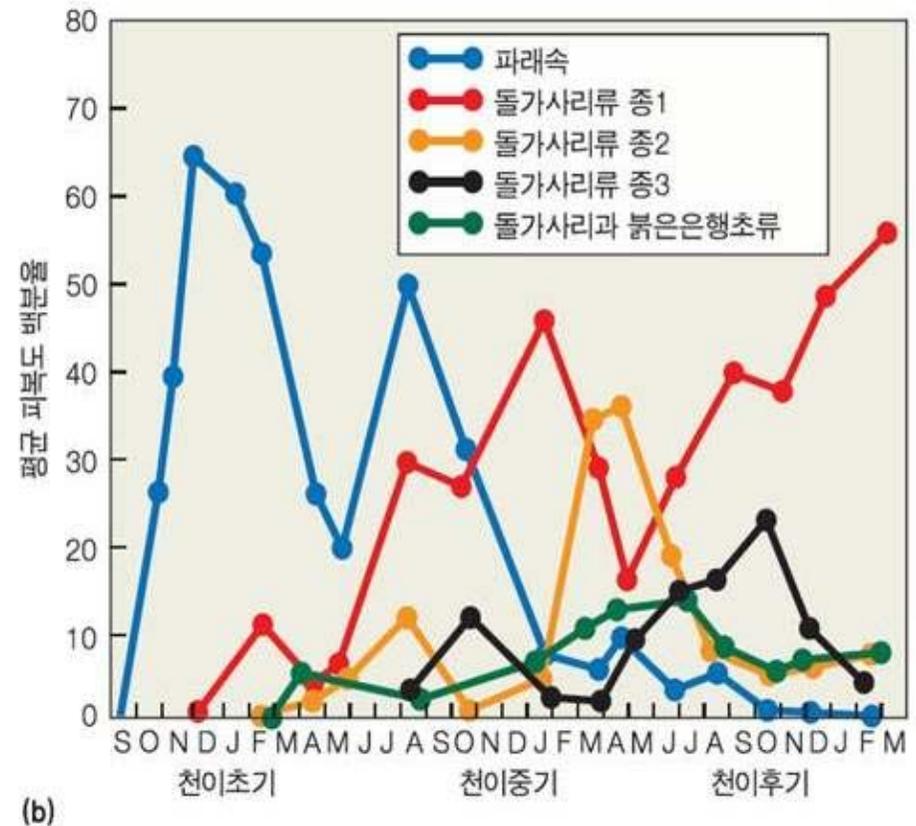
## 미국 동부의 버려진 농경지에서 일반적인 천이



- √ 천이초기종(개척종, pioneer species) : 천이 단계에서 **최초의 종**. 보통 높은 성장률, 작은 크기, 높은 분산력, 높은 개체군 성장률 등의 특징이 있음
- √ 천이후기종 : 일반적으로 **분산율과 정착률이 낮으며 몸이 크고 수명이 긴 것**이 특징
- √ 1차천이 : 전에 **생물군집이 없던 장소**에서 일어남  
2차천이 : 이미 생물에 의해 점유된 적이 있던 공간이 **교란된 후** 천이가 일어남



(a)



(b)

(a) 캘리포니아 주 해안의 암반조간대

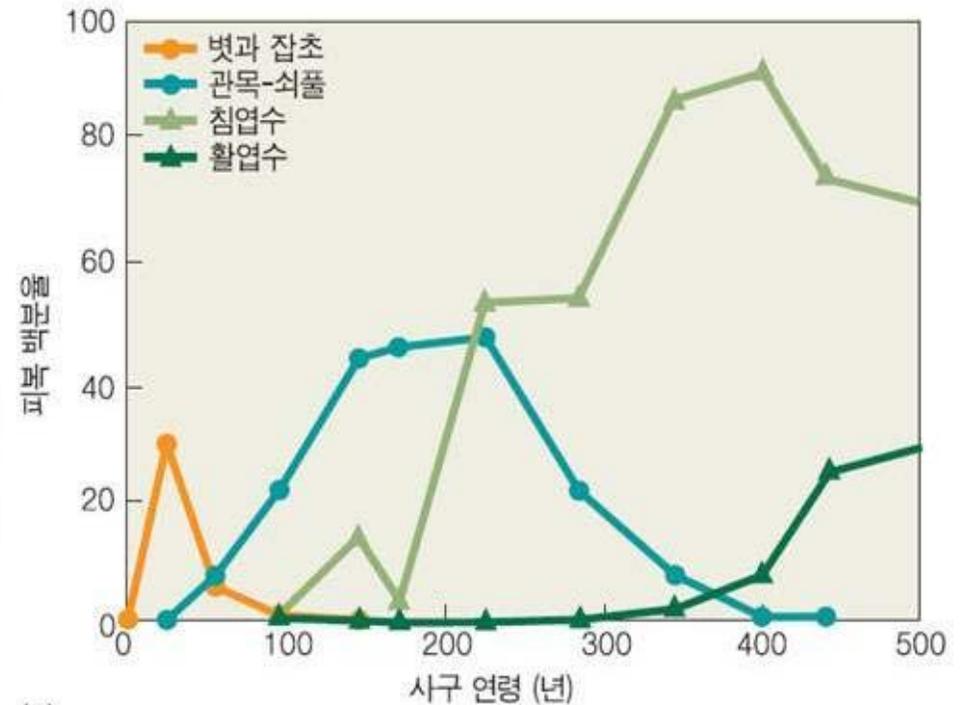
(b) 암반조간대에 도입된 콘크리트벽돌에 정착한 조류 5종이 시간에 따라 우점종이 변함

## 18.2 1차천이는 새롭게 노출된 저질에서 일어남

- √ 1차천이는 **암반누두와 절벽, 모래언덕, 새로 노출된 빙하쇄설물**(glacial till) 등과 같이 이전에 생물군집이 살지 않았던 장소에서 시작
- √ **시천이계열**(chronosequence 또는 chronosere)은 한 장소에 천이계열 단계(seral stage)가 다른 여러 지점이 연속해 있는 것
- √ **화본과 초본류 → 관목 → 교목(소나무 → 참나무)** 등으로 우점종이 변함



(a)



(b)

(a) 미시간호의 호변 사구

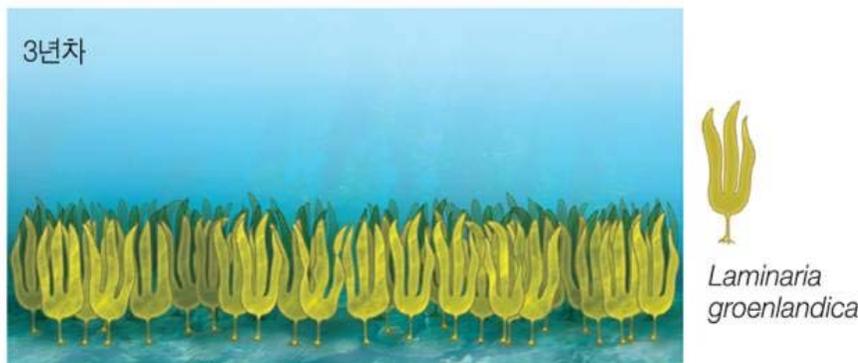
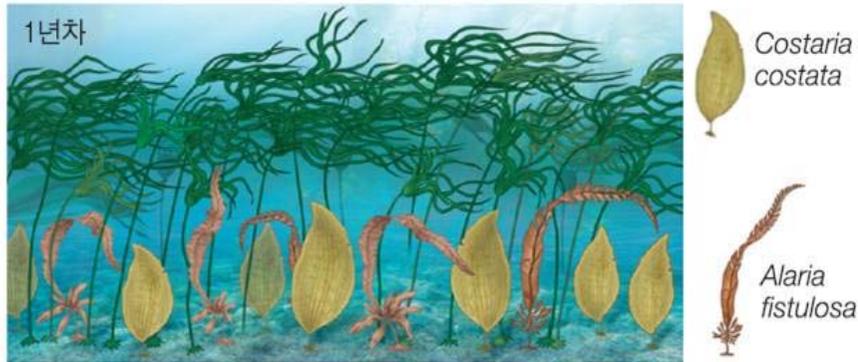
(b) 미시간호 사구의 1차천이 중 우점식물군의 피복률(%) 변화

### 18.3 2차천이는 교란 후 발생

- √ 2차 천이는 **목발, 방목지 방치, 산불, 산사태** 등에서 시작되며 천이 속도가 빠름
- √ 목발천이에서 일년생인 **바랭이**(*Digiata saguinalis*) → **망초**(*Lactuca canadensis*) → **다년생**인 **쑥부쟁이**속 식물(*Aster ericoides*)과 **돼지풀**(*Ambrosia artemissifolia*) → **관목**(싸리, 진달래, 조팝나무 등) → **소나무** → **참나무**(극상림)



√ 잘피군집 2차천이 : 교란된 장소에 **최초 정착자는 지하경이 있는 대형 조류**(청각과 유사한 *Halimeda*와 *Penicillus*속 이 가장 흔함) 이후 잘피 종류 중 선구종인 *Halodule wrightii*) 정착하고 **최종적으로 *Thalassia testudinum***이 정착

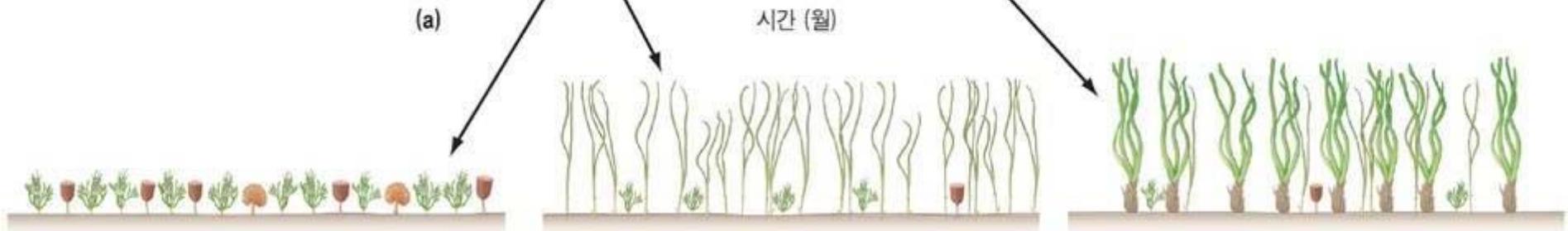
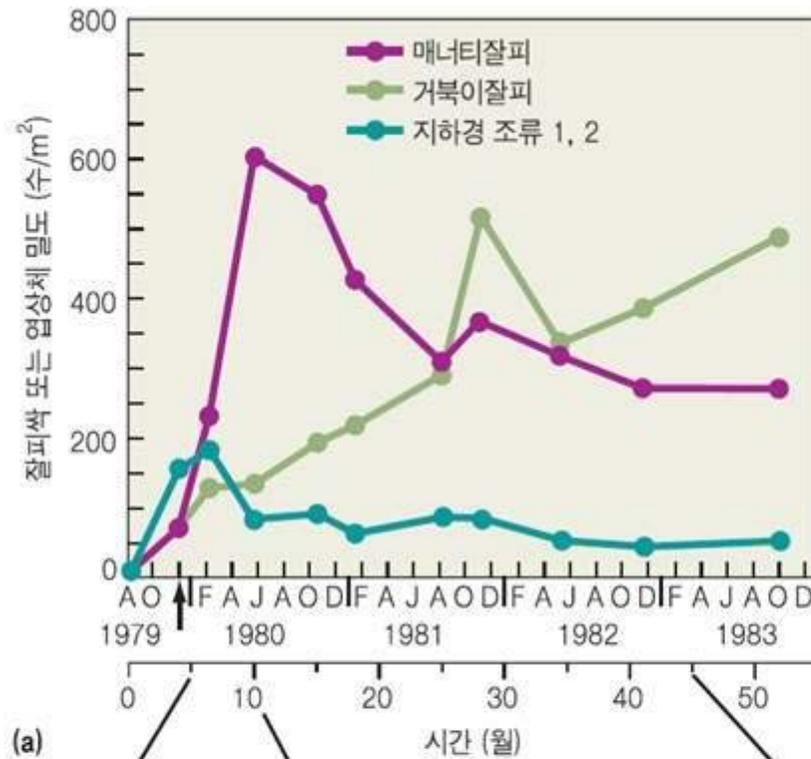


(a)



(b)

- (a) 알래스카 토치만(Torch Bay)에 우점하는 성계 제거 후 켈프천이 모형. 1년차에는 일년생 종(*Nereocystis luetkeana*)이 우점. 2, 3년차에 다년생인 *Laminaria groenlandica*의 우점
- (b) 알래스카의 알류산 열도의 켈프 숲은 *Laminaria groenlandica*가 우점



(a) 세인트 크로익스 섬의 태규만(Tague Bay)에서 대형조류의 엽상체와 잡피 새잎의 밀도 변화

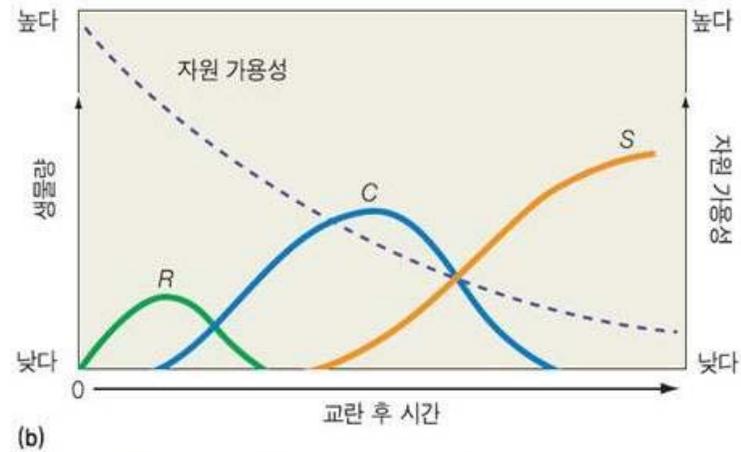
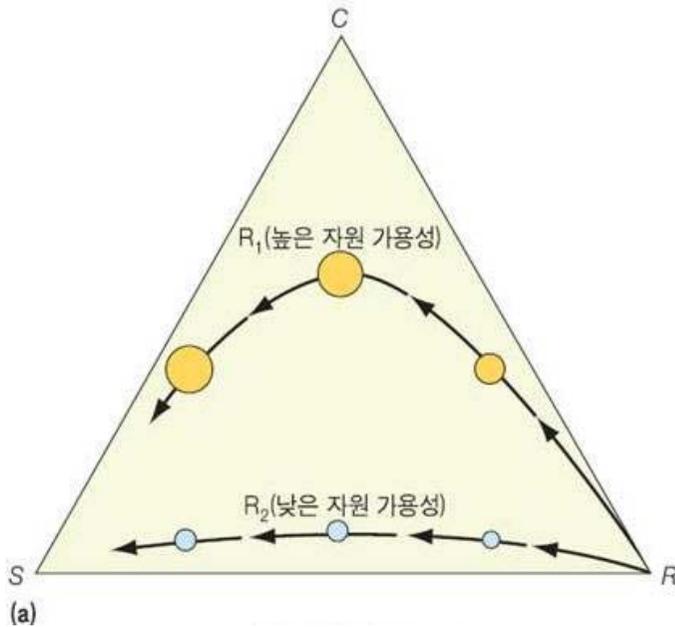
(b) 2차 천이 단계를 나타냄

## 18.4 천이 연구

√ 1977년 코넬(Joseph Connell)과 슬라티어(Ralph Slatyer)의 세가지 모델(model)

1. 촉진모델 : 천이 초기종이 환경을 변화시켜 천이후기 종의 침입, 생장, 성숙 등에 유리한 조건이 됨
2. 억제모델 : 처음 도착한 종이 다른 모든 종으로부터 자기 자리를 방어하며 모든 다른 종 보다 모든 면에서 우세. 생존하고 번식하는 최초의 종은 자리를 유지하며 손상되거나 죽어야만 다른 종에 자리를 내어 줌. 종간 경쟁이 심한 경우 해당. 시간이 경과함에 따라 단명한 종은 장수하는 종에게 자리를 내주면서 점진적으로 종 구성이 바뀜
3. 내성모델 : 천이후기종이 초기단계의 종에 의해 억제되지도, 촉진되지도 않으며 이는 어떤 자원의 수준이 낮은 것을(제한요인) 견딜 수 있기 때문. 내음성이 매우 높은 식물은 광자원이 매우 낮아도 견딜 수 있으므로 임관 아래에 침투하여 생존과 생장을 할 수 있음

- √ **R전략**(황무지, ruderal) 식물은 **교란된 장소**에 빨리 정착하지만 몸이 작고 단명하며 자원 분배는 번식에 치우치며 새롭게 교란된 장소로 널리 분산됨. **자원이 풍부**하고 미래가 예측 가능한 안정적인 서식처는 자원확보와 경쟁력을 중시하고 성장에 분배하는 **C 전략종**을 선호함. **자원이 제한**적인 서식지는 자원을 주로 몸 유지에 사용하는 스트레스 **내성종(S 전략종)**을 선호함
- √ **2차 천이**를 유발하는 교란 후에는 필수자원(빛, 물, 영양소)이 풍부하므로 그 장소를 빠르게 차지할 수 있는 **R종**이 선호됨, 이어 자원경쟁이 일어나면서 경쟁력이 있는 **C종**이 선호되고 시간이 경과 후 식물 생물량이 증가하고 자원이 고갈되면 **S종**으로 교체됨



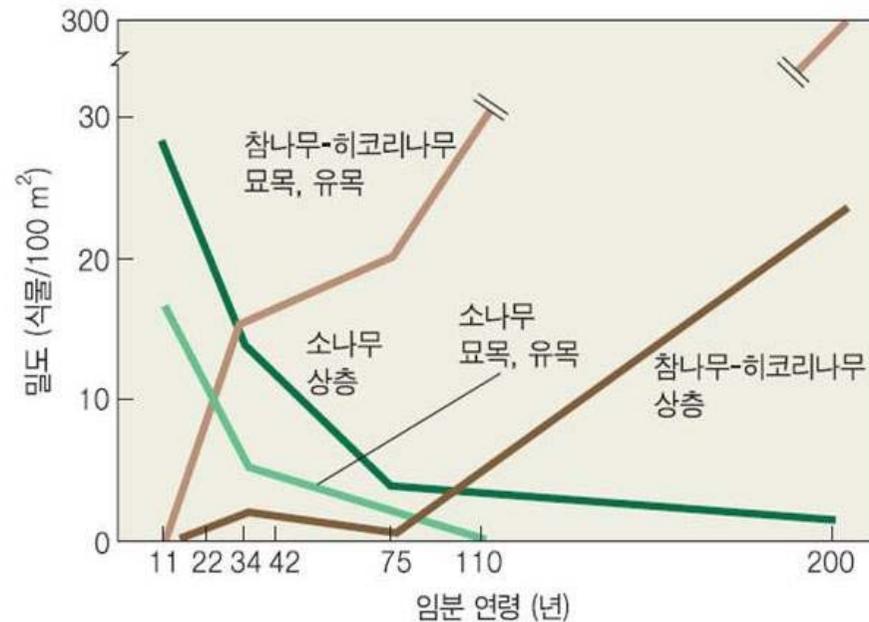
**그라임(Grime)이 제시한 식물전략 삼각형 모형**

- (a) 높고 낮은 자원 가용성에 의한 2차천이. R<sub>1</sub>의 궤적은 자원 가용성이 높을때 C종이 더 중요. R<sub>2</sub>의 궤적은 자원 가용성이 낮을 때 C종의 역할이 낮거나 거의 없음
- (b) 천이가 진행됨에 따라 자원 가용성이 변하며 식물의 기본적인 3 전략 우점도가 바뀜

### 18.5 천이는 환경조건의 자생적 변화와 관련됨

- √ 자생적 환경변화 : 군집에 생물이 서식하고 활동한 직접적인 결과, 타생적 환경변화 : 물리적 환경의 특징이며 물리적 과정들에 의해 지배됨. 고도에 따른 평균기온 감소, 호수나 해양의 수심에 따른 수온 감소, 연안환경에서 나타나는 염도와 수심의 변화 등
- √ 비내음성 식물은 강한 광환경에서 광합성 속도와 성장 속도가 높으나 약한 광환경에서는 생존할 수 없음. 내음성 식물은 비내음성 식물에 비해 강한 광환경에서 광합성 속도와 성장 속도가 훨씬 낮지만 약한 광환경에서도 광합성과 성장을 계속 할 수 있음
- √ 천이초기 식물은 생장율이 높은 비내음성 종이 우세하고 시간이 경과함에 따라 임관 아래 부분의 광 수준이 낮은 곳에 비내음성 묘목은 생존할 수 없고 내음성 식물은 발아하여 생육하므로 비내음성 식물이 죽으면 내음성 종이 대치함
- √ 새로 형성된 빙하퇴적에는 토양에는 질소가 거의 없어 대부분의 식물은 정착, 성장, 생존 등이 어려움. 질소고정세균인 *Rhizobium*과 상리공생하는 육상식물종이 성장하여 우점할 수 있음 (오리나무)
- √ 천이의 성격은 군집마다 다르고 천이는 촉진, 경쟁, 억제, 환경에 대한 내성 차이 등과 같은 여러 종류의 상호작용과 반응을 수반함

노스캐롤리나 지역의 피드먼트 지역에서 2차천이 중 소나무, 참나무, 히코리나무의 상층과 하층 식생(묘목과 유목)의 우점종 변동



## 18.6 종다양도는 천이과정 중에 변함

- √ 목발천이에서 **식물 종다양도가 각 장소의 연령과 함께 증가함**
- √ 종다양도는 초본 단계 후기까지 증가하고 **관목 단계에서 다시 감소함**. 이 후 숲이 어릴 때에는 종다양도가 다시 증가하지만 숲이 나이가  **많아지면 감소함**
- √ 시간에 따른 종의 대치는 **종풍부도를 감소**시키는 요인으로 작용. 내음성 교목이 천이초기의 관목과 교목을 대치하면서 종다양도는 감소
- √ 중간교란설 : 교란 빈도가 중간인 곳에서 **다양도가 높은 경향**을 보임



뉴욕주 브룩헤이븐(Brookhaven)에 있는 참나무의 2차천이 중 관찰된 식물다양도 변화.  
 종풍부도는 후기초본 단계까지 증가하다가 관목 단계에서 감소하고 초기 산림단계에서 다시 증가 함

√ 식물의 천이에 따라 동물종 구성 변화



뉴욕주 중부에서 일어난 목밭에서 송백림으로의 다양한 식물천이 단계에 서식하는 동물들의 종 구성 변화. 식생의 밀도와 수고가 변함에 따라 종들이 출현하거나 사라짐

5. 표는 온대활엽수림에서 신갈나무가 우점하는, 인접한 두 군집 (가)와 (나)의 1차 생산을 5년간 조사하여 얻은 평균치 자료이다. (단, 각 분석 항목의 단위는 항목 간의 상대적 비교를 위해 유기물 양으로 환산한 것이다.)

분석 항목	군집	
	(가)	(나)
현존량(ton/ha)	400	500
순생산량(ton/ha/yr)	12	11
식물의 호흡률(ton/yr/ton)	0.08	0.07
연간 현존량의 증가량(ton/ha/yr)	A	B
낙엽 등 고사량(ton/ha/yr)	9	10
식물의 호흡량(ton/ha/yr)	C	D

(가)와 (나)의 군집을 <조건>에 따라 비교하여 서술하시오. [4점]

—<조 건>—

- (가)와 (나) 군집 중 극상에 더 가까운 군집을 선정하고, 그 근거를 A와 B의 값 및 천이에 따른 군집의 속성 변화로 설명할 것(단, 초식동물이 소비한 것은 무시한다.)
- D가 C보다 큰 이유

14. 표는 온대지방의 어떤 목밭에서 일어난 2차 천이 과정을 조사한 결과를 나타낸 것이다. 목밭은 농사를 짓다 그만둔 밭이다.

밭농사를 그만둔 이후의 기간	조사 결과
0~1년 사이	바랭이( <i>Digitaria sanguinalis</i> )가 우점하고 망초( <i>Erigeron canadensis</i> )가 정착함.
1~2년 사이	망초가 우점함.
2~3년 사이	쑥부쟁이속 식물( <i>Aster spp.</i> )이 우점함.
3~4년 사이	나도솔새류 식물( <i>Andropogon virginicus</i> )이 우점하고, 소나무와 일부 활엽수 종자가 유입됨.
4~5년 사이	우점하는 나도솔새류 식물보다 정착한 소나무류의 키가 커짐.
10년 후	소나무류 숲의 수관(canopy)이 닫히고, 숲의 하부에는 바람에 날려 유입된 활엽수 종자 중 일부가 발아하여 번성함.
100년 후	참나무류와 히커리 같은 활엽수가 증가함.

2차 천이 과정 중 나타난 식물의 특성은 다음과 같다.

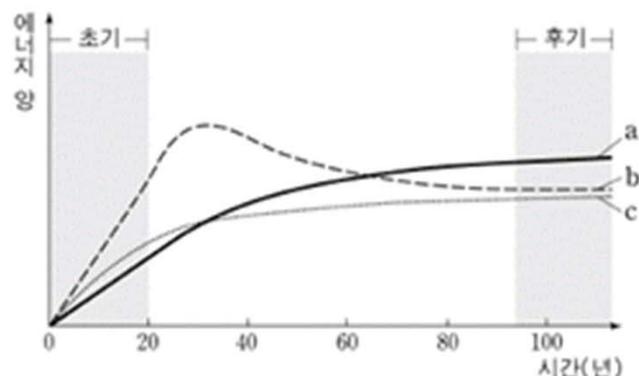
- 망초는 쑥부쟁이속 식물의 성장을 억제하는 타감물질을 분비한다.
- 쑥부쟁이속 식물의 뿌리는 땅속 깊이 뻗으며, 죽은 후 토양 유기물을 증가시킨다.
- 나도솔새류 식물은 유기물이 풍부한 토양에서 잘 자란다.
- 바람에 날려 숲에 유입된 종자의 수가 많은 활엽수 종류가 소나무 밑에 정착한다.

콘넬(J. Connell)과 슬래티어(R. Slatyer)는 천이 기작을 촉진, 억제(방해), 내성(내인)의 3가지 모델로 설명하였다. 제시된 식물의 특성을 근거로 위의 2차 천이 과정에 대해 <작성 방법>에 따라 서술하시오. [4점]

<작성 방법>

- 콘넬과 슬래티어의 촉진 모델에 해당하는 상황을 2차 천이 과정에서 찾아 영향을 주는 식물과 영향을 받는 식물을 순서대로 쓰고, 그 근거를 제시할 것.
- 콘넬과 슬래티어의 억제 모델에 해당하는 상황을 2차 천이 과정에서 찾아 영향을 주는 식물과 영향을 받는 식물을 순서대로 쓰고, 그 근거를 제시할 것.

7. 그림은 온대 낙엽수림 지역의 목밭에서 천이 일어나는 동안 식물 군집의 생물량, 총생산량, 호흡량을 나타낸 것이다. a~c는 각각 생물량, 총생산량, 호흡량 중 하나이다. 표는 이 군집의 천이 초기와 후기에 나타나는 속성을 비교한 것이다.



속성	천이 초기	천이 후기
식물체 단위 무게 당 호흡량(호흡물)	많다	적다
평균 광포화점	㉠	㉡
$\frac{\text{총생산량}}{\text{호흡량}}$	높다	낮다
잎의 평균 두께	두껍다	얇다

이에 대해 <작성 방법>에 따라 서술하시오. [5점]

<작성 방법>

- 순생산량을 산출하는 방법을 a~c를 이용하여 제시할 것.
- 식물체 단위 무게 당 호흡량이 천이 초기에는 많고 천이 후기에는 적은 이유를 그림에 제시된 자료를 이용하여 설명할 것.
- ㉠과 ㉡ 중 평균 광포화점이 높은 것을 제시하고, 그 근거를 양엽 또는 음엽의 특성을 포함하여 설명할 것.

13. 다음은 교란과 종다양성의 관계를 확인하기 위하여 자갈이 있는 조건대에서 수행한 실험 과정과 결과이다.

<실험 1>

자갈의 크기와 자갈이 뒤집히는 데 필요한 파도의 힘은 비례한다. 조건대에서 1개월 동안 자갈이 뒤집힌 비율을 조사한 결과, 작은 크기의 자갈은 42%, 중간 크기는 9%, 큰 크기는 0.1%로 나타났다.

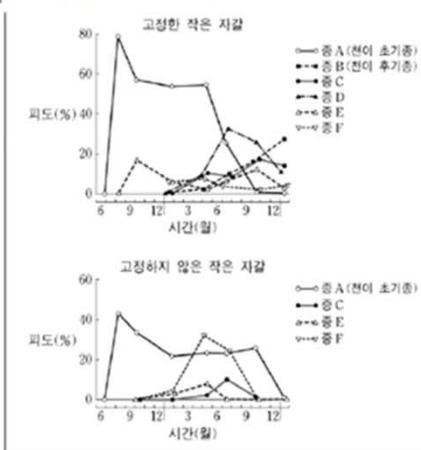
<실험 2>

조건대에서 2년 동안 4회에 걸쳐 자갈의 크기별로 자갈의 표면에 붙어 있는 생물종 수를 조사하였다. 표는 자갈의 크기 따른 자갈당 생물종 수별 자갈의 비율과 자갈당 평균 생물종 수를 나타낸 것이다.

자갈의 크기	자갈당 생물종 수별 자갈의 비율(%)							자갈당 평균 생물종 수(종)
	1종	2종	3종	4종	5종	6종	7종	
작은	57.2	21.8	13.9	5.4	1.7	0	0	1.7
중간	0	22.5	22.4	29.4	12.2	10.1	3.4	3.8
큰	16.3	34.6	18.3	12.7	13.0	5.1	0	2.9

<실험 3>

생물을 모두 제거한 작은 크기의 자갈을 두 그룹으로 나누어 한 그룹은 이동하지 못하게 고정하고, 다른 그룹은 파도에 따라 움직일 수 있도록 놓아두었다. 그림은 20개월 동안 자갈에 붙어 있는 생물종의 피도 변화를 나타낸 것이다.



이에 대해 <작성 방법>에 따라 서술하시오. [4점]

<작성 방법>

- <실험 1>과 <실험 2>를 통해 내릴 수 있는 결론을 제시할 것.
- <실험 3>을 추가로 실시한 이유와 <실험 3>의 결론을 제시할 것.
- <실험 1> ~ <실험 3>에서 얻은 종합 결론을 설명할 수 있는 생태학 가설을 제시할 것.