



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](#)

강혜순 교수 지도
박사학위 청구논문

한국 자생식물 생태와
수분매개자 네트워크에 기반한
생물다양성 보전

2018

성신여자대학교 대학원
생물학과
이 학 봉

한국 자생식물 생태와
수분매개자 네트워크에 기반한
생물다양성 보전

강혜순 교수 지도

이 논문을 박사학위논문으로 제출함

2018년 4월

성신여자대학교 대학원
생물학과
이 학 봉

인 준 서

이학봉의 박사학위 논문으로 인준함

2018년 4월

심사위원장 이 은 주 (EJ Lee) (서명 또는 인)

심사위원 유 영 한 (서명 또는 인)

심사위원 최 상 출 (서명 또는 인)

심사위원 강 창 수 (서명 또는 인)

심사위원 강 희 순 (서명 또는 인)

성신여자대학교 대학원

논문개요

수분(pollination)은 꽃의 형태, 자웅이숙, 개화계절, 교배체제, 방문하는 매개자의 종류와 행동, 그리고 더 나아가 군집 내 종들 간의 상리공생적 상호작용과 같은 현화식물의 복잡한 진화, 생태적 과정을 포함하고 있다. 수분은 변화하는 환경에서 생물개체군의 존속뿐만 아니라 생태계의 기능 유지에도 중요한 기여를 하므로 종 또는 서식지 보전에 필수적으로 고려되고 있다. 본 연구는 한국에만 분포하는 희귀식물인 모데미풀(*Megaleranthis saniculifolia*)의 소백산 아고산 개체군에서 개화, 교배체제, 수분매개자를 조사하였고, 열대 목본종으로 쓰임새가 많지만 기초적인 번식 관련 정보가 부족한 멸구슬나무과 참죽나무(*Toona sinensis*)에서 독특한 자웅이숙 양상을 조사하였다. 또한 과도한 개발로 훼손되어 침입식물의 유입 수준이 높은 한국의 해안사구지역에서 식물-수분매개자 상호작용 네트워크의 구조를 분석하여 생태계의 기능과 안정성을 유지할 수 있는 보전 방안을 제시하고자 하였다.

소백산 정상부의 아고산식물인 모데미풀의 자웅이숙성, 교배체제, 두 개체군[이른 용설 구역(ESP)과 늦은 용설 구역(LSP)]의 개화특성을 조사하였다. 또한 소백산의 두 조사구역(NE와 NW)에서 모데미풀의 개화초기(4월 27~28일)와 개화중기(5월 7~8일)에 방문하는 수분매개자 종류와 이들의 온도에 따른 다양성 및 풍부도 변화를 조사하였다. 모데미풀은 암술과 수술의 성숙시기가 부분적으로 겹치는 불완전 자예선숙성을 나타냈다. 교배실험의 결과 대조구의 골돌성숙률은 인공타가수분, 인공자가수분, 자율자가수분처리된 꽃들보다 각기 1.3, 2.8, 5.3배 더 높았고, 종자성숙률은 각기 1.7, 6.4, 12.4배 더 높았다($P < 0.001$). 취과성숙률에 근거한 자율자가수정지수(AI)와 자가화합성지수(SI)는 각기 0.33, 0.50이었다. ESP의 용설은 LSP보다 10일 빨랐고 이에 따라 ESP와 LSP의 개화수명과 개화계절이 현저한 차이를 보였으나 두 개체군의 개화절정일은 불과 4일의 차이를 보였다. 두 기간(개화초기와 개화중기) 동안 총 4목 11과 12종의 수분매개자가 모데미풀에서 관찰되었고 이들은 대체로 파리류(5종)와 벌류(4종)였다. 총 12종의 방문자 중 9종이 꽃가루를 주두에 부착시키는 유효수분매개자로 판단되었다. 온도가 상승한 개화중기(27°C)에는 온도가 낮았던 개화초기(15.8°C)에 비해 매개자 다양성이

증가하였고(개화중기 vs. 개화초기 = 10 vs. 7) 방문빈도는 4배 이상 증가하였다(67 vs. 281). 우점매개자는 파리류에서 벌류로 뚜렷하게 전환되었다. 매개자의 방문빈도는 온도에 정비례하였다($P < 0.001$).

멸구슬나무과에 속하며 열대 목본종인 참죽나무(*Toona sinensis*)가 현화식물 가운데 가장 드문(총 4과 5속) 자웅이숙 유형인 duodichogamy의 개화양상을 보이는지 판단하기 위해 2011년부터 2015년까지 전국 20지역 48개체로부터 이들의 꽃 형태, 화서 내 성 배열과 암·수꽃의 개화양상 및 기간을 조사하였다. 참죽나무는 한쪽 성 기관이 퇴화된 기능적 단성화를 가지고 있었다. 자방 길이와 너비를 제외한 수꽃의 각 기관(꽃잎 길이와 너비, 약 길이, 수술대 길이)은 암꽃보다 컸다. 기산화서에서 수꽃은 정단지 또는 측지에서 관찰된 반면, 암꽃은 측지에서만 관찰되었다. 전반적으로 참죽나무 개체들은 대체로 수꽃→암꽃→수꽃 순서로 개화했고, 개체 수준에서 수꽃은 암꽃보다 훨씬 더 오래 피었다(수꽃 vs. 암꽃 = 17~20일 vs. 2~4일).

침입식물의 유입수준이 높은 강원도의 세 해안사구지역[양양군 남해변(YN), 동해시 노봉해변(DN), 삼척시 맹방해변(SM)]에서 식물-수분매개자 상호작용 네트워크를 조사하였다. 세 지역에서 침입식물종의 꽃 풍부도는 SM지역이 가장 높았고, YN지역이 가장 낮았다. 세 지역에서 네트워크의 구조적 특성을 알 수 있는 지표와 구성종별 생태적 역할을 알 수 있는 지표를 산출했고 상호작용하는 식물의 종류에 따라 매개자를 3가지 유형(자생+침입식물 모두 방문, 자생식물만 방문, 침입식물만 방문)으로 분류하였다. 침입식물이 유입된 세 해안사구지역에서 별목 분류군은 총 상호작용 빈도에서 차지하는 비율이 가장 높았다. 세 지역의 네트워크 연결밀도(C)는 0.142~0.158이었고, 모두 non-nested 구조를 보였다. 그 중에서도 침입식물의 꽃 풍부도가 가장 높았던 SM지역의 nestedness 수준이 가장 낮았다. 또한 SM지역은 세 지역 가운데 specialization(H_2' ; 0.626)과 modularity z-score(51.72)가 가장 높았고, module의 수도 제일 많았다(8개). 구성종별 생태적 역할을 알기 위해 c, z값을 산출한 결과, 모든 지역의 네트워크에서 침입식물은 대체로 module간 연결에 크게 기여하는 connector로 식별되었다. YN지역에서는 꼬마꽃등애가 connector로, DN 및 SM지역에서는 양봉꿀벌이 network hub 역할을 하는 수분매개자로 식별되었다. 모든 네트워크에서 침입식물종은 BC 및 CC값이 가장 높은 핵심종으로 식별되었고, 꼬마꽃등애(YN), 꼬마꽃벌류(DN),

양봉꿀벌(SM)은 수분매개자 핵심종으로 식별되었다. 총 6종(과리류 2종, 벌류 3종, 나비류 1종)의 수분매개자는 세 지역에 모두 출현하고 자생식물과 침입식물을 모두 방문하는 종으로 확인되었다. 두 지역 이상에서 자생식물에 전적으로 방문하는 종은 총 5종(딱정벌레류 1종, 벌류 3종, 과리류 1종)으로 확인되었다. 침입식물에만 방문하는 종은 모두 3종(메뚜기목 1종, 나비목 2종)이었고 이들은 모두 달맞이꽃의 수분매개자였다.

결론적으로, 소백산 아고산지역 모데미풀은 불완전 자예선속성이며 수분매개자 서비스를 통해 거의 타가수정으로 번식하는 조건부타가수정 식물이다. 기후변화로 인한 용설 시점과 후속적인 개화특성의 변동은 이미 희귀식물인 모데미풀을 더욱 위협할 가능성이 있다. 본 연구는 소백산 모데미풀의 우점 매개자 전환에 온도가 주요한 요인 중 하나로 작용함을 시사한다. 온난하고 건조한 기후는 모데미풀과 과리류의 생존과 궁극적으로 모데미풀의 번식에 부정적인 영향을 미칠 수 있다. 본 연구는 멸구슬나무과에서 최초로 참죽나무가 duodichogamy임을 보고하였다. 참죽나무에서 관찰된 여러 개화특성은 멸구슬나무과에서 추가적인 duodichogamy 종을 발견하는데 중요한 단서가 될 것이다. 참죽나무의 짧은 개화기간과 상대적으로 적은 암꽃의 수는 다른 duodichogamy 종의 적은 배우 수와 같이 수꽃-수꽃 경쟁을 심화시키는 요인으로 작용할 것이다. Duodichogamy의 지리적 분포와 개화시기에 대한 정보는 이들이 발견될 수 있는 잠재적 후보군을 한정하는데 기여할 것으로 판단된다. 본 연구는 침입식물이 유입된 한국 동해안 사구지역의 식물-수분매개자 네트워크가 전반적으로 절멸에 취약한 구조를 가지며 침입식물의 과도한 우점 양상이 이 지역의 상리공생 네트워크를 더욱 단편화시킬 수 있음을 시사한다. 이미 한국의 해안사구지역에 널리 퍼진 침입식물은 식물-수분매개자 네트워크에서 중심적 역할을 하고 있으므로 네트워크 붕괴위험을 고려하여 단계적인 제거 방안을 모색해야 할 것이다. 세 해안사구 네트워크의 안정성과 기능 유지 측면에서 핵심적 역할을 하는 양봉꿀벌은 보전가치가 높은 종으로 판단되었다. 반면, 네트워크에서 차지하는 비중은 낮지만 침입식물보다 자생식물을 주로 또는 전적으로 방문하는 수분매개자는 해안사구지역의 생물다양성을 고려할 때 반드시 보전조치가 필요한 종들로 사료된다.

주요어: 보전 방안, 수분, 식물-수분매개자 네트워크, 식물의 교배체제와 자웅이숙, 위기식물.

목 차

논문개요	i
------------	---

Chapter 1. 연구사

1.1. 소백산국립공원 아고산지역 모데미풀의 교배체제, 개화특성, 수분매개자의 다양성과 풍부도	1
1.2. 자웅동주 참죽나무의 희귀한 자웅이숙 체제, duodichogamy	2
1.3. 침입식물이 유입된 한국의 해안사구지역 식물-수분매개자 네트워크의 구조적 특성과 보전 방안	4
1.4. 연구목적	5

Chapter 2. 소백산국립공원 아고산지역 모데미풀의 교배체제, 개화특성, 수분매개자의 다양성과 풍부도

2.1. 서론	8
2.2. 재료 및 방법	13
2.2.1. 연구대상지	13
2.2.2. 모데미풀의 꽃 구조	13
2.2.3. 교배체제	14
2.2.4. 응설 시기가 다른 두 개체군의 개화특성	16
2.2.5. 수분매개자 모니터링 구역의 꽃 밀도, 온도, 응설 상태	17
2.2.6. 수분매개자 모니터링	18
2.2.7. 통계분석	19
2.3. 결과	20

2.3.1. 교배체제	20
2.3.2. ESP와 LSP의 개화특성	21
2.3.3. 소백산 모데미풀 개체군의 수분매개자 종류	22
2.3.4. 온도에 따른 수분매개자 다양성 및 풍부도 변동양상	23
2.4. 고찰	36
2.4.1. 교배체제	36
2.4.2. ESP와 LSP의 개화특성	39
2.4.3. 소백산 모데미풀 개체군의 수분매개자 다양성	41
2.4.4. 온도에 따른 매개자의 다양성 및 풍부도 변동양상	42
2.4.5. 낮은 방문율에 대한 소백산 모데미풀의 적응 전략	44

Chapter 3. 자웅동주 참죽나무의 희귀한 자웅이숙 체제,
duodichogamy

3.1. 서론	46
3.2. 재료 및 방법	50
3.2.1. 조사대상종 및 조사지역	50
3.2.2. 암·수꽃 특성	51
3.2.3. 화서 내 암·수꽃의 배열	51
3.2.4. 암·수꽃의 개화양상과 개화기간	52
3.2.5. 통계분석	53
3.3. 결과	54
3.3.1. 암·수꽃 특성	54
3.3.2. 화서 내 암·수꽃의 배열	55
3.3.3. 암·수꽃의 개화양상과 개화기간	55
3.4. 고찰	66
3.4.1. 참죽나무의 duodichogamy 양상	66

3.4.2. 밀추화서 내 성 배열	67
3.4.3. 양성화로 오인되었던 참죽나무의 꽃 구조	68
3.4.4. Duodichogamy의 진화와 멸구슬나무과 내 잠재적인 후보군	69

Chapter 4. 침입식물이 유입된 한국의 해안사구지역 식물-수분매개자
네트워크의 구조적 특성과 보전 방안

4.1. 서론	72
4.2. 재료 및 방법	78
4.2.1. 조사지역	78
4.2.2. 꽃 풍부도 조사	79
4.2.3. 상호작용 모니터링	80
4.2.4. 네트워크의 구조적 특성	82
4.2.5. 구성종별 생태적 역할 조사	84
4.2.6. 자생식물 또는 침입식물을 이용하는 매개자	85
4.3. 결과	86
4.3.1. 세 해안사구지역 네트워크의 개요	86
4.3.2. 침입식물이 유입된 동해안 식물-수분매개자 네트워크의 구조적 특성	86
4.3.3. 구성종별 생태적 역할	87
4.3.4. 자생식물 또는 침입식물을 이용하는 매개자	88
4.4. 고찰	104
4.4.1. 침입식물이 유입된 동해안 식물-수분매개자 네트워크의 구조적 특성	104
4.4.2. 구성종별 생태적 역할	107
4.4.3. 침입식물이 유입된 해안사구에서 생존확률이 높은 매개자 vs. 취약한 매개자	109

Chapter 5. 결론

5.1. 소백산국립공원 아고산지역 모데미풀의 교배체제, 개화특성,
수분매개자의 다양성과 풍부도 112

5.2. 자웅동주 참죽나무의 희귀한 자웅이숙 체제, duodichogamy 113

5.3. 침입식물이 유입된 한국의 해안사구지역 식물-수분매개자
네트워크의 구조적 특성과 보전 방안 114

참고문헌 115

Appendix 145

Abstract 177

List of Tables

Table 2-1. Flowering stages and codes applied to flowering phenology of <i>Megaleranthis saniculifolia</i> in a subalpine area of Sobaeksan Mountain, Korea	26
Table 2-2. Fruit and seed production of <i>Megaleranthis saniculifolia</i> in Sobaeksan Mountain according to four pollination treatments	27
Table 2-3. Flower visitors of <i>Megaleranthis saniculifolia</i> in Sobaeksan National Park	28
Table 3-1. List of duodichogamous species in angiosperms reported in previous studies and this study	57
Table 3-2. Population sizes and physical conditions of <i>Toona sinensis</i> of 20 populations examined in South Korea during flowering season (June to July) for five years (2011-2015)	59
Table 3-3. Mean sizes of male and female floral structures in <i>Toona sinensis</i>	61
Table 4-1. Number of entomophilous plants in three coastal sand dunes (YN, DN, and SM) in Korea	90
Table 4-2. Flower abundance of three coastal sand dunes	91
Table 4-3. Descriptive plant-pollinator network structure of three invaded coastal sand dunes (YN, DN, and SM) along East Sea of South Korea	93
Table 4-4. Network metrics of three invaded coastal sand dunes (YN, DN, and SM)	94

List of Figures

Fig. 2-1. Daily mean temperature (\pm SE) of early-flowering season(-■-)(Apr. 27-28) and mid-flowering season(-□-)(May 7-8) of <i>Megaleranthis saniculifolia</i> in Sobaeksan Mountain	29
Fig. 2-2. Fruit (A) and seed set (B) of <i>Megaleranthis saniculifolia</i> in four pollination treatments	30
Fig. 2-3. The rate of flower anthesis of <i>Megaleranthis saniculifolia</i> in early (ESP, -●-) and late(LSP, -▲-) snowmelt populations	31
Fig. 2-4. Pollinators and their visiting behaviors on flowers of <i>Megaleranthis saniculifolia</i>	32
Fig. 2-5. Variation in pollinator diversity and abundance at two different facing slopes (NE and NW) during early-flowering (Apr. 27-28, 2013) and mid-flowering season (May 7-8, 2013)	33
Fig. 2-6. Relationship between the visitation frequency of pollinators and ground surface temperature during survey time in the <i>Megaleranthis saniculifolia</i> population	35
Fig. 3-1. Inflorescence structure of <i>Toona sinensis</i> , including (A) the number of compound dichasium and (B) the flowering phases	62
Fig. 3-2. Functional male (left) and female (right) flowers of <i>Toona sinensis</i>	63
Fig. 3-3. The arrangement of male and female flowers in two	

lateral braches of a dichasium (left) and thyrses (right)	64
.....	
Fig. 3-4. The flowering phases and duration of male and female flowers on two thyrses of two <i>Toona sinensis</i> individuals (T1 and T2) in Gangneung on the east coast of South Korea	65
.....	
Fig. 4-1. Invaded coastal sand dune sites along East sea in Korea	95
.....	
Fig. 4-2. Plant-pollinator network structure in three invaded coastal sand dunes	96
.....	
Fig. 4-3. Modules identified by QuanBiMo algorithm in YN site	98
.....	
Fig. 4-4. Modules identified by QuanBiMo algorithm in DN site	99
.....	
Fig. 4-5. Modules identified by QuanBiMo algorithm in SM site	100
.....	
Fig. 4-6. Species roles of plants represented by among-module connectivity (c) and within-module degree (z) values in three coastal sand dunes (YN, DN, and SM)	101
.....	
Fig. 4-7. Species roles of pollinators represented by among-module connectivity (c) and within-module degree (z) values in three coastal sand dunes (YN, DN, and SM)	102
.....	
Fig. 4-8. Frequency of occurrence of insects belonging to Hymenoptera and Diptera among 24 coastal sand dune sites investigated over 10 years	103

Appendix 1. Plant–pollinator interaction matrix in YN site	145
Appendix 2. Plant–pollinator interaction matrix in DN site	146
Appendix 3. Plant–pollinator interaction matrix in SM site	147
Appendix 4. Degree of native and invasive plants in three coastal sand dunes	148
Appendix 5. Species strength of native and invasive plants in three coastal sand dunes	150
Appendix 6. Specialization (d') of native and invasive plants in three coastal sand dunes	152
Appendix 7. Degree, species strength, and specialization (d') of pollinators in YN site	154
Appendix 8. Degree, species strength, and specialization (d') of pollinators in DN site	156
Appendix 9. Degree, species strength, and specialization (d') of pollinators in SM site	158
Appendix 10. Among–module connectivity (c) and within–module degree of plants in three coastal sand dunes	160
Appendix 11. Among–module connectivity (c) and within–module degree (z) of pollinators in YN site	161
Appendix 12. Among–module connectivity (c) and within–module degree (z) of pollinators in DN site	163
Appendix 13. Among–module connectivity (c) and within–module degree (z) of pollinators in SM site	165
Appendix 14. Betweenness centrality (BC) and closeness centrality (CC) of plants in three coastal sand dunes	167
Appendix 15. Betweenness centrality (BC) and closeness	

Chapter 1.

연구사

현화식물의 유성번식은 다음 세 가지 순서로 이루어진다; (1) 수분(pollination), (2) 수정(fertilization), (3) 종자성숙(seed maturation)(Lyons et al., 1989). 이중 수분에는 꽃의 형태, 자웅이숙, 개화계절, 교배체제, 방문하는 매개자의 종류와 행동, 그리고 더 나아가 군집 내 종들 간의 상리공생적 상호작용과 같은 현화식물의 복잡한 진화, 생태적 역사가 그대로 반영된다. 이러한 이유로 수분에 관여하는 진화적, 생태적 과정을 연구하는 수분생태학(pollination ecology)(Willmer, 2011)은 변화하는 환경에서 종 또는 서식지 보전에 필요한 여러 중요한 정보를 제공할 수 있다(Kearns et al., 1998; Willmer, 2011; Kaiser-Bunbury et al., 2015).

1.1. 소백산국립공원 아고산지역 모데미풀의 교배체제, 개화특성, 수분매개자의 다양성과 풍부도

고산지역은 강한 자외선, 강한 바람, 극한 저온, 두꺼운 적설과 같은 가혹한 환경으로 특징지어 진다(Körner, 2003). 그러나 최근 고산지역의 독특한 환경이 급속하게 변하고 있다. 온난화 추세가 강해짐에 따라 고산지역의 기온은 저지대보다 더 가파르게 상승해 오고 있다(Root et al., 2003; IPCC, 2013). 지난 19세기 후부터 20세기 말까지의 고산지역 기온은 북반구 고위도의 평균 상승 비율보다 약 2배나 더 높았다(Auer et al., 2007). 이뿐만 아니라 북반구 고위도의 적설 면적은 21세기 말까지 최대 25% 감소할 것으로 예측되고 있다(IPCC, 2013). 지역적, 면적적으로 제한적인 분포를 보이는 고산식물은 이와 같은 변화로 인해 서식환경이 적합한 더 높은 고도로 이동하는 경향을 보였다(Lenoir et al., 2008). 그러나 이동이 불가능하거나 낮은 고도에서 침입해온 식물과 경쟁할 능력이 낮은

식물은 사라질 가능성이 높다(Kang, 2013). 급격한 환경 변화는 고산식물의 번식에 불리하게 작용할 수 있다. 물론 일부 종들은 개화시기를 조절할 수 있는 가소성(plasticity)을 지니므로 이와 같은 변화에 적응할 수 있으나(Root et al., 2003; Anderson et al., 2012) 이들이 적응할 수 없는 단기간 동안의 이상 기후변화(예: 이상 고온, 서리)는 번식실패로 이어진다(Inouye, 2008; Thomson, 2010; Smith et al., 2012). 또한 매개자의 수분 활동을 반드시 필요로 하는 고산식물은 개화시기와 수분매개자의 출현시기가 동시적으로 이루어지지 않을 때 번식실패 위협에 직면하게 될 것이며, 수분매개자는 충분한 먹이(예: 꽃가루, 꿀)를 찾지 못하여 상호간의 절멸 즉, 공멸(coextinction)을 초래할 수 있다(Price and Waser, 1998; Inouye, 2008; Hegland et al., 2009; Kudo and Ida, 2013).

한국의 고산지역에는 많은 희귀특산식물이 서식하고 있다. 종의 희귀화가 궁극적으로 번식의 실패에서 기인함을 고려하면(Shivanna and Tandon, 2014) 기후변화와 개체 수 감소의 위협에 직면한 한국의 고산식물을 보전하기 위한 첫 단계는 번식특성에 대한 조사일 것이다. 특히 고산식물 가운데 매개자에 의한 타가수정을 주로 하는 종들은 기후변화에 더욱 취약해질 수 있으므로 이에 대한 조사가 시급할 것이다. 그러나 놀랍게도 한국 고산식물에 대한 번식특성 조사는 거의 이루어진 바 없다.

1.2. 자웅동주 참죽나무의 희귀한 자웅이숙 체제, duodichogamy

전 세계 목본종의 약 96%(약 40,000종~53,000종)는 열대지역에 서식하고 있다(Fine et al., 2008; Poorter et al., 2015). 열대 목본종은 숲을 이루는 핵심종으로써 탄소고정 및 양분순환과 같은 생태계 중요 기능을

수행하며(Mayfield et al., 2006) 많은 동·식물들의 서식처와 인간에게 필요한 식량(예: 망고, 리치, 커피, 팜유) 및 목재(예: 마호가니, 티크, 에보니) 자원을 제공한다. 열대지역 대부분의 국가는 농경지 확장을 위해 많은 목본종들을 무분별하게 벌채한 역사를 가지고 있으며 이는 국가적 생물다양성 감소와 서식지 황폐화를 초래한 바 있다(Sala et al., 2000; Hilje et al., 2015; Sinébou et al., 2016). 그러나 더 큰 문제는 이들을 보전하는데 필요한 최소한의 갱신(regeneration) 방법에 대한 정보가 확보되기도 전에 종이 절멸위기에 처하는 것이다(예: *Vitex doniana*; Sinébou et al., 2016, *Turraea dargentiana*; Baider and Florens, 2016). 예를 들어, ‘마호가니’로 잘 알려진 많은 용재수종(timber)을 포함하는 멸구슬나무과(Meliaceae)에서는 무려 223종이 IUCN 적색목록에 등재되어 있고(IUCN, 2017), 이는 멸구슬나무과 전체 종(약 600종; Christenhusz and Byng, 2016) 중 약 37%를 차지할 정도로 높다.

인간 활동으로 인한 교란은 식물 갱신의 여러 과정(수분, 종자산포, 종자포식, 이입, 초식) 중 특히 수분과 종자산포와 같은 갱신 초기 단계에 가장 큰 위협을 줄 수 있기 때문에(Neuschulz et al., 2016) 번식 특성은 열대 목본종과 같이 위기에 처한 종들을 보전하기 위해 가장 우선적으로 필요한 지식이다. 현재까지의 연구 결과에 따르면 이들은 개체군 내 개체들 간의 밀도가 다른 어떤 지역보다도 낮음에도 불구하고 놀랍게도 타가수정을 주로 하고 동물 매개자(예: 곤충, 새, 포유류)에 의해 주로 수분된다(Bawa et al., 1985; Turner, 2004; Hilje et al., 2015; Souza et al., 2017). 이들의 번식특성 정보는 군집의 형성과 천이에 관여하는 요인을 이해하는데 필요할 뿐만 아니라 인간 활동이 실제로 열대지역 산림군집의 종 구성에 미치는 영향을 예측할 때 필수적이므로(Mayfield et al., 2006) 보전적으로 중요한 의미를 갖는다. 그러나 지구상에서 가장 다양한 생물종이 서식하는

열대지역에서 수고가 높은 교목성 수종들의 수분과 종자산포와 같은 번식특성을 조사하는 것은 매우 어려운 일이기 때문에 아직까지 번식특성이 밝혀지지 않은 종들이 많다(Styles, 1972; Bawa et al., 1985; Luo et al., 2007).

1.3. 침입식물이 유입된 한국의 해안사구지역

식물-수분매개자 네트워크의 구조적 특성과 보전 방안

해안사구는 독특한 생물종들이 서식하는 고유한 생태계이며 경관적 가치와 재해방지의 기능을 가지는 보전 가치가 높은 지역이나 인간 활동에 의해 가장 심각하게 훼손되어온 지역이기도 하다. 해안사구는 하천의 퇴적물과 바다의 모래톱 입자들이 탁월풍 또는 파랑에 의해 운반되어 형성된 지형이다(Cho, 2006). 이러한 지형은 파랑에 의한 해안침식이 일어나도 탁월풍에 의해 배후에 있던 모래들이 다시 해안쪽으로 공급됨으로써 유지될 수 있다. 그러나 해안사구의 지형형성작용을 무시한 리조트, 해안도로 건설과 곶솔림과 같은 교목성 수종의 식재는 사구지역 모래의 원활한 이동을 억제하여 연안침식을 가속화시키고 있으며(Choi et al., 2012) 이는 해빈과 사구 배후 습지의 면적을 감소시키는 지형적 변화를 초래하였다(Han and Kim, 2010).

해안사구는 침입식물이 매우 높은 수준으로 유입된 지역이다. 한국에서 해안사구지역의 면적당 귀화율은 다른 자연 또는 인공지역보다 훨씬 높은 수준이다(Kim, 2015). 국외의 지중해 해안사구지역에서도 침입식물은 우점적인 양상을 보여 자생식물을 대체하는 현상이 관찰되기도 하였다(Campos et al., 2004). 많은 연구자들은 이처럼 침입식물의 과도한 유입이 인간에 의한 교란에서 비롯되었다고 보고 있다(Curr et al., 2000;

O'shea and Kirkpatrick, 2000; Thuiller et al., 2005). 실제로 한국 해안사구지역에서 인간의 과도한 개발은 자연적인 모래의 이동을 정지시키고 염분농도 감소를 초래하여 이전보다 침입식물이 서식하기에 더욱 좋은 조건을 제공하였다(Kim et al., 2013). 이처럼 고유한 해안사구 생태계는 이전보다 침입식물에 더욱 취약한 상태로 전환되었기 때문에 이들에 대한 관리방안이 시급한 실정이다.

그러나 해안사구지역의 침입식물은 이미 이전과는 다른 물리적 환경에 적응한 종들이며 자생식물을 대체하여 사구지역의 모래를 고정하고 있다. 국내 일부 연구에서는 침입식물종의 완전한 제거도 고려되고 있으나(Park and Yoon, 2013; Kim et al., 2015) 이들의 제거가 이미 훼손된 해안사구 생태계에 미치는 영향에 대해서는 아직까지 알려져 있지 않기 때문에 이를 그대로 적용하기는 어렵다. 훼손된 해안사구지역의 생태적 보전 방안을 고려한다면 먼저 침입식물이 유입된 생태계의 구조적 특성에 대한 진단과 이들의 생태적 역할에 대한 조사가 필요하다. 그러나 아직까지 국내에서 이와 관련된 연구는 전혀 이루어진 바 없는 실정이다.

1.4. 연구목적

현화식물의 번식특성과 수분매개자 네트워크에 대한 정보는 개체군의 존속과 군집의 생태적 기능과 안정성을 유지하는데 필수적이다. 본 연구는 한국의 고산, 저지대, 해안사구에 서식하는 총매 현화식물의 번식특성과 이들의 수분매개자 네트워크를 조사하였다. 2장에서는 한국 희귀특산식물이면서 아고산지역인 소백산 정상부에 국내 최대 개체군이 서식하는 모데미풀(*Megaleranthis saniculifolia*)의 개화, 교배체제, 수분매개자를 조사하였고 적설과 온도 변화가 이들 개체군에 미칠 수 있는

영향을 파악하였다. Chapter 3에서는 한국 저지대 또는 해안가 주변에 서식하는 열대 목본종인 참죽나무(*Toona sinensis*)의 독특한 자웅이숙 양상을 밝혔고, 이에 대한 보전 및 진화적 의의를 논하였다. Chapter 4에서는 침입식물의 유입 수준이 높은 동해안 사구지역에서 식물-수분매개자 상호작용 네트워크의 구조적 특성을 분석하였다. 본 연구에서는 식물-수분매개자 네트워크의 구조적 특성에 기초하여 침입식물이 차지하는 생태적 위치와 기능을 고려한 적절한 보전 방안을 제시하였다.

Chapter 2.

소백산국립공원 아고산지역 모데미풀의 교배체제,
개화특성, 수분매개자의 다양성과 풍부도

Mating systems, flowering characteristics, and
pollinator diversity and abundance of
Megaleranthis saniculifolia Ohwi in a subalpine
zone of Sobaeksan National Park

2.1. 서론

고도가 높아질수록 수분매개자가 드물어지기 때문에(Arroyo et al., 1981) 고산식물은 자가수정률이 높을 것으로 믿어졌다(García-Camacho and Totland, 2009; Körner and Paulsen, 2009). 실제로 몇 고산식물은 매개자가 부족할 경우 자가수정으로 종자를 생산하는(Arroyo et al., 2006; Zhang and Li, 2008; Ai et al., 2013) ‘번식보장 전략’(reproductive assurance strategy)을 구사한다(Eckert and Schaefer, 1998). 그러나 고산식물의 자웅이숙성(dichogamy)과 자가불화합성(self-incompatibility) 등의 교배체제와 크고 화려한 꽃, 긴 개화기간, 방문 횟수가 낮아도 효율적인 수분매개자 활동은 매개자 부족과 유전다양성 감소의 문제를 상쇄한다는 연구도 적지 않다(Bingham and Orthner, 1998; Fabbro and Körner, 2004; Arroyo et al., 2006). 예를 들어, 고산식물인 *Eritrichium namum*은 보다 높은 고도의 서식지에서 자가수정률이 현저하게 낮아졌다(2,435 m와 3,055 m asl.에서 각기 50%, 30%)(Wirth et al., 2010).

고산식물의 번식성공은 교배체제와 함께 변동성이 높고 극한적인 기후조건에 영향을 받는다. 고산지역에서 겨울부터 초봄까지 내리는 눈은 지형과 식생 조건에 따라 적설층의 깊이와 융설 시기가 달라지는 매우 이질적인 적설체제를 형성한다(Balk and Elder, 2000; Körner, 2003). 이들 연구자(Balk and Elder, 2000; Körner, 2003)에 의하면, 상록성 침엽수 군락에서는 수관 아래 비교적 얇은 적설층이 쌓이지만, 활엽수 군락에서는 가지 사이로 많은 눈이 통과해서 보다 두꺼운 적설층이 만들어진다. 이러한 적설 분포 양상의 차이는 다양한 미소환경을 구성하고, 후속적으로 식물의 생장과 생물계절을 포함하는 생활사에 영향을 줄 수 있다(Billings and Bliss, 1959; Isard, 1986). 특히 눈 덮인 이른 봄철에 개화하는 식물에서는

용설이 개화를 유도한다. 개화의 시작, 종료, 개화기간, 개화빈도에 이르는 개화특성들은 대체로 상관되어 있기 때문에 개화 시작은 다른 개화특성에도 영향을 미칠 수 있다(Kang and Bawa, 2003). 비교적 최근에 고산지역에서 인접한 개체군 또는 아개체군 간의 개화계절의 차이가 적설체제 또는 용설 시기의 차이와 상관되었음이 확인되었으나(Hirao and Kudo, 2004; Hülber et al., 2010) 일련의 개화특성을 동시에 고려한 연구는 극히 제한되어 있다(Hülber et al., 2010). Pederson et al.(2011)은 최근 들어 세계적으로 산악지역의 적설량이 현저하게 감소하고 있음을 우려하였다. 적설량 감소와 용설 시기의 변이로 인한 개화특성의 변화는 이들 식물, 특히 충매화의 번식에 부정적 영향을 미칠 수 있다.

온도는 고산지역에서 타가수정 식물의 번식에 필수적인 매개자들의 다양성과 풍부도를 결정하는 중요한 요인들 중 하나이다(Totland, 1994; Thomson, 2010; Straka and Starzomski, 2015). 고산지역에서는 주변 기온이 낮을 때 주로 몸 색이 검정인 파리류가(Lázaro et al., 2008; Inouye et al., 2015; Wagner et al., 2016), 기온이 높을 때 몸집 작은 벌류(McCall and Primack, 1992; Lázaro et al., 2008; Zhao and Huang, 2013)가 주로 활동한다. 예외적으로 뒤영벌은 체온을 조절할 수 있으므로 주변 기온에 큰 영향을 받지 않고 활동이 가능하다(Heinrich, 1975; Bingham and Orthner, 1998). 온도 변화는 고산지역의 수분매개자 방문율(즉, 온도상승 시 방문율 증가)에도 영향을 미친다(Totland, 1994; Straka and Starzomski, 2015; Arroyo et al., 2017). 고산지역의 연 평균기온이 전지구적 평균보다 더 급격하게 상승하는 추세에 있기 때문에(IPCC, 2013) 수분매개자의 다양성과 풍부도의 급격한 변화는 불가피하다. 이미 개체 수가 부족한 식물과 수분매개자는 기후변화로 인해 상호작용이 더욱 취약해질 수 있다(Burkle et al., 2013). 고산지역에서 가장 우점적인 파리류(Kearns, 1992)라 할지라도

온도 상승이 계속되면 그 수가 감소할 수 있고 이들의 방문으로 수분되는 고산식물을 위협할 수 있다(Lefebvre et al., 2018).

모데미풀(*Megaleranthis saniculifolia* Ohwi, 미나리아재비과)은 소백산, 점봉산, 광덕산, 태백산, 덕유산, 한라산 등 해발 770~1,435 m 산지에 분포하는 한국의 희귀특산식물이다(Yoo et al., 1999; Han et al., 2010). 모데미풀의 희귀성에도 불구하고 생태 특히 번식특성에 대한 연구는 매우 미비한 반면 집단유전 연구는 일부 수행된 바 있다(Choi, 2002; Jeong et al., 2010). 이들 연구에 의하면, 소백산을 비롯한 대부분의 모데미풀 개체군에서 근친교배 및 자가수정의 가능성이 있으며(Choi, 2002; Jeong et al., 2010) 개체군 크기 축소와 단편화로 인한 유전자 부동이 현저하다(Jeong et al., 2010; Jeong and Kim, 2012). 희귀식물의 보전 시 가장 핵심적인 정보는 유전적 다양성을 창출하는 자웅이숙성과 자가불화합성을 통한 타가수정의 기작과 그 수준에 대한 이해이다. 미나리아재비과 식물은 대체로 자웅이숙성[웅예성숙성(protandry) 또는 자예선숙성(protogyny)]이며 자웅동숙성(adichogamy)인 경우는 드물다(Bertin and Newman, 1993). 지중해 서부지역의 미나리아재비과 20종도 대부분 조건부타가수정종(facultative xenogamy)으로 부분적으로 자가수정이 가능하였다(Bosch et al., 2001). 모데미풀이 미나리아재비과 또는 근연 속과 유사한 교배체제를 보이는지의 여부에 따라 이미 희귀특산식물인 모데미풀의 보전전략이 달라질 수 있다.

지역 개체군 중 소백산국립공원 천동계곡 정상부의 아고산지역(1,360~1,435 m)에 분포하는 모데미풀 개체군은 국내 모든 개체군 중에서 최고도에 위치하고, 개체군 규모도 최대이다(Yoo et al., 1999). 소백산 정상부의 모데미풀 개체군은 이른 봄철에 강한 탁월풍의 영향을 받아 4월 말까지 눈으로 덮여 있기 때문에 다른 지역의 개체군보다

개화가 지연된다. 특히 모데미풀 개체군이 위치한 지역은 침엽수인 주목과 활엽수인 층층나무를 비롯한 다양한 수종이 상층부를 구성하고 있다(Yoo et al., 1999). 상층부 식생의 차이는 인접한 구역 간에 이질적인 적설체제를 형성하고 후속적으로 용설 시기의 차이가 발생한다. 이러한 이질적 적설과 용설의 체제는 모데미풀의 여러 개화특성에도 영향을 미칠 것이다.

지금까지 소백산 아고산지역의 모데미풀에 방문하는 매개자는 파리류 - 제니등에류(Bombyliids)와 꽃파리류(Anthomyiids) - 로 알려져 있으나(Choi, 2002) 이들이 비예측적인 아고산의 환경에서 더 오랫동안 개화한다면 이보다 더 다양한 매개자와 상호작용할 것으로 예상된다. 모데미풀은 고산의 급격한 온도 상승에 노출되어 있다. 이들의 개화기간 중 온도에 따른 매개자 다양성과 풍부도 변동 양상은 온도가 상승한 환경에서 우점적으로 활동하는 매개자와 취약해질 수 있는 매개자에 대한 간접적인 정보를 제공할 것이다. 게다가 지금까지 국내에서 고산 및 아고산지역의 수분매개자에 대한 정보는 거의 알려진 바 없었으므로 본 연구는 국내의 다른 고산식물 보전에 필요한 중요한 생태정보를 제공할 수 있다.

본 연구에서는 소백산의 아고산지역에 서식하는 모데미풀의 번식생태에 관련된 다음과 같은 다섯 가지 의문을 조사하였다: (1) 모데미풀 꽃은 자예선숙성 또는 용예선숙성을 보이는가?; (2) 모데미풀 꽃은 어느 정도의 자가화합성을 보이는가?; (3) 아고산지역에서 용설체제가 이질적인 두 인접 구역의 모데미풀 개체군은 개화특성의 차이를 보이는가?; (4) 어떤 종류의 매개자가 모데미풀에 방문하며 이중 유효수분매개자는 어떤 종들인가? (5) 이들의 다양성과 풍부도는 온도에 따라 어떻게 변하는가? 위의 의문을 해결하기 위해서 4개(대조구, 인공타가수분, 인공자가수분, 자율자가수분)의 처리구에서 모데미풀의 교배실험을 수행하였고, 인접한 두 구역에서 개화특성의 차이를 조사하기 위해 이들의 꽃, 개체, 개체군 수준의

개화지속기간을 구하였다. 또한 기온 차가 큰 두 시기 동안 사면방위가 다른 두 구역에서 수분매개자 활동을 조사하였다.

2.2 재료 및 방법

2.2.1. 연구대상지

본 연구는 소백산국립공원 천동계곡 정상부 일대(36° 57' 31"N, 128° 28' 35"E, 1,345~1,371 m asl.)에서 수행하였다. 이곳 임상의 상층에는 주목과 층층나무가 우점하고 하층에는 홀아비바람꽃, 눈개승마, 현호색, 박새, 벌개덩굴 등이 자라고 있다(Yoo et al., 1999; Choi, 2002). 입지 면에서 주로 계곡을 따라 분포하는 점봉산, 태기산, 광덕산 등지의 개체군과는 달리 소백산 개체군은 산정부 또는 사면에 분포하며(Choi, 2002) 토양 내 유기물과 양이온이 풍부하다(Yoo et al., 1999). 2013년도 개화기간 동안(4월 18일~5월 23일) 평균 온도 및 습도는 각각 8.7°C와 70.7%였다(Onset HOBO® U12-013).

2.2.2. 모데미풀의 꽃 구조

모데미풀의 꽃은 흰색의 꽃잎처럼 생긴 5~6개의 꽃받침잎(길이 $\bar{x} \pm SD = 14.37 \pm 2.19$ mm; 너비 9.49 ± 2.06 mm)(Yoo et al., 1999)이 가장 바깥 부분에 위치하는 양성화이다. 꽃받침잎 안쪽에 노란 곤봉 모양의 꿀샘 8~12개가 있으며, 그 안쪽에 다시 수술 13~42개가 모인 수술군(Son et al., 2011)과 심피 3~11개($\bar{x} \pm SD = 5.98 \pm 1.92$, N = 80)로 이루어진 암술군이 존재한다. 소백산에서는 4월 중하순부터 5월 중순까지 개체당 1~7개의 꽃을 피우나 5개의 꽃을 피우는 경우가 가장 흔하다(N = 183). 수분 후 5월 말~6월 초에 꽃 내 심피가 각기 골돌(follicle)로 익는다. 따라서 모데미풀 꽃이 수정되면 최대 11개의 골돌이 모인 취과(aggregate fruit)가 형성된다. 본

연구에서는 모데미풀의 한 꽃 내 각 심피가 성숙한 열매는 골돌로, 한 꽃 내 이러한 골돌의 모임은 취과로 기술하였다.

2.2.3. 교배체제

모데미풀의 개화는 꽃눈의 출현부터 꽃잎의 열개, 꽃밥과 암술의 성숙, 수분 후 낙화에 이르는 여러 단계를 거친다. Dafni et al.(2005)에 따라 모데미풀의 개화를 5단계(A~E)로 구분하였다(Table 2-1). 넷째 단계인 만개(D)는 꽃밥과 암술의 성숙 정도(자웅이숙성)에 따라 다시 D₁, D₂, D₃ 세 단계로 세분한다. 이 중 D₁은 꽃밥이 열개되지 않은 상태로 일부 심피가 성숙하는 시기, D₂는 자성과 웅성기관이 모두 성숙하는 시기, D₃는 꽃밥에서 꽃가루가 완전히 이탈하고 모든 수술대가 누운 시기이다.

교배체제 조사에 앞서 꽃밥이 터진 개체들과 터지지 않은 개체들(N = 각기 10)을 대상으로 자웅이숙성을 조사하였다. 두 무리 모두 방문 곤충에 의한 수분을 방지하기 위해서 수분망으로 보호하였다. Peroxidase test paper(Peroxtesmo KO, Macherey-Nagel 90606, Germany)를 사용해서 심피의 성숙을 확인하였다. 증류수에 침지한 test paper를 만개한 꽃의 암술머리에 접촉하였을 때 자주색으로 변하면 수용(receptivity), 즉 성숙상태로 보았다.

이후 소백산 천동계곡 일대 탐방로 주변에 서식하는 모데미풀을 대상으로 다음과 같은 인공수분을 수행하였다.

- (1) 자율자가수분(Autonomous selfing, AS): 아무 처리 없이 수분망을 씌움.
- (2) 인공자가수분(Hand-selfing, HS): 꽃 내 모든 암술머리에 자가 꽃밥을

접촉시킨 후 수분망을 씌움.

(3) 인공타가수분(Hand-outcrossing, HO): 대상 꽃의 꽃밥을 모두 제거하고 5 m 이상 떨어진 다른 개체들의 꽃밥을 모든 암술머리에 묻힌 후 수분망을 씌움.

(4) 대조구(Control, CN): 수분망 없이 자연적 수분을 이룸.

처리구별로 개화시기가 비슷한 20개체를 임의로 선정해서 개체당 1개의 꽃에 수분처리를 하였다. 개화단계 C와 D₂사이의 꽃에 인공자가수분 및 인공타가수분을 수행하였고, 2-3일 동안 일중 1000 h, 1200 h, 1400 h에 반복처리하였다. 대조구를 제외한 모든 처리구는 수분처리 이전에 수분망으로 보호되었다. 5월 말 골돌의 열개 직전에 각 처리구의 꽃에서 골돌(발육정지된 심피 포함)을 수확한 후 꽃당 배주와 골돌, 종자의 생산량을 조사하였다. 모데미풀 꽃이 이생심피(apocarpy)임을 반영해서 각 꽃의 심피와 수정 후 성숙한 골돌 수의 비를 꽃당 골돌성숙률(fruit set), 꽃당 총 배주 수와 종자 수의 비를 꽃당 종자성숙률(seed set)로 계산하였다.

이생심피 꽃이므로 한 꽃에서 골돌(들)이 형성되면 - 골돌의 수에 상관없이 - 취과 형성으로 간주하였다. 따라서 처리구별 취과성숙률은 20개 꽃 중에서 골돌을 형성한 꽃의 비로 산출하였다. 꽃당 종자성숙률은 처리구 간 골돌 수의 변이를 포함하지 못하기 때문에 각 꽃의 골돌에 대해 골돌당 종자성숙률(골돌당 종자의 수/ 골돌당 배주의 수)을 구하고 처리구의 평균값으로 처리구 효과를 다시 검토하였다. 자가수분 후 생산된 취과의 수를 인공타가수분 후의 상응값과 비교해서 자가수분(자율과 인공 모두)의 상대적인 성공도를 평가하였다. 즉, 수분매개자 의존도를 나타내는 척도인 자율자가수정지수(auto-fertility index, AI)(Lloyd and Schoen, 1992)와

자가수분인 상대적인 성공도를 나타내는 자가화합성지수(self-compatibility, SI)(Becerra and Lloyd, 1992)를 산출하였다.

$$\text{자가자가수정지수}(AI) = \frac{\text{자가자가수분 후 취과성숙률}}{\text{인공타가수분 후 취과성숙률}}$$

$$\text{자가화합성지수}(SI) = \frac{\text{인공자가수분 후 취과성숙률}}{\text{인공타가수분 후 취과성숙률}}$$

2.2.4. 용설 시기가 다른 두 개체군의 개화특성

천동계곡 정상부의 주목 구역과 사스래나무 구역(각기 1,355 m와 1,374 m asl., 구역 간 이격 거리 50 m)에서 용설 시기에 따른 개화특성의 변이를 총 12회(4월 13일~5월 23일)에 걸쳐 조사하였다. 적설층이 얇은 주목 구역에서는 4월 중순에 이미 대부분의 눈이 녹았으나 많은 눈이 쌓인 사스래나무 구역에서는 4월 말에 용설이 시작되었다. 따라서 주목 구역을 이른 용설 구역(early snowmelt plot, ESP), 사스래나무 구역을 늦은 용설 구역(late snowmelt plot, LSP)으로 설정하고 각기 방형구(5 × 5 m)를 설치하였다. 개체 크기가 개화특성에 미치는 영향을 통제하기 위해 각 방형구당 5개의 꽃을 피우는 25개체를 선발하였다(총 125개 꽃/ 방형구).

각 방형구 내에서 꽃, 개체, 개체군(두 구역은 아개체군에 해당하나 본 논문에서는 편의상 개체군으로 처리하였음)의 세 수준에서 개화특성을 관찰하고 기록하였다. 방형구별로 D₂꽃의 비율에 근거해서 개화곡선과 개화절정 시기를 파악하였다. Elzinga et al.(2007)에 따라 꽃, 개체, 개체군의 개화지속기간을 각기 개화수명(flowering longevity), 개화기간(flowering period), 개화계절(flowering season)로 구분하였다. 개화수명은 각 꽃의 C에서 D₃까지의 기간, 개화기간은 한 개체 내 최초

C꽃과 마지막 D₃꽃 사이의 기간, 개화계절은 개체군 내 최초 C꽃과 마지막 D₃꽃 사이의 기간으로 정의하였다. 이후 ESP와 LSP간 평균 개화지속기간 - 꽃, 개체, 개체군의 세 수준 - 의 차이를 확인하였다.

꽃밥이 터지는 단계인 D₂를 기준으로 개체군 내 개체 간 개화동시성지수(flowering synchrony index, FSI)(Augspurger, 1983)를 산출하였다. 개체 *i*에 대한 개화동시성은 다음과 같이 계산하였다.

$$X_i = \left(\frac{1}{n-1} \right) \left(\frac{1}{f_i} \right) \sum_{j=1}^n e_{j \neq i}$$

여기서 X_i 는 개화동시성지수, $e_{j \neq i}$ 는 개체 *i*와 *j*의 개화가 중첩되는 날의 수, f_i 는 개체 *i*의 총 개화일 수, n 은 관찰 개체 수이다. 한 구역에서 모든 꽃들의 개화시기가 완벽히 일치한다면 X 는 1이며, 전혀 중첩되지 않는다면 0이다.

2.2.5. 수분매개자 모니터링 구역의 꽃 밀도, 온도, 용설 상태

개체군 훼손을 최소화 하면서 공간과 온도에 따른 수분매개자의 변이를 반영하기 위해 기온 차가 큰 두 시기(개화초기: 2013년 4월 27~28일; 개화중기: 2013년 5월 7~8일)에 두 구역(NE site: 36° 57' 31.0" N, 128° 28' 37.0" E, 1,361 m asl.; NW site: 36° 57' 32.0" N, 128° 28' 32.0" E, 1,345 m asl.)에서 조사를 실시하였다. 조사에 앞서 두 구역 간 꽃 밀도, 온도, 용설 진행 상태의 차이를 확인하였다. 구역마다 꽃 밀도 조사를 위해 사전에 20 m × 20 m의 방형구를 설치하였다. 소백산 정상부의 용설이 이루어지는 동안 모데미풀은 두 구역에서 유일한 충매 식물종이었다. 각 방형구를 25개 격자(4 m × 4 m)로 등분하여 격자 내부마다 소방형구(1 m × 1 m)를

중앙에 설치하고 m²당 꽃 밀도를 측정하였다. 측정 결과, 꽃 밀도는 두 구역간 서로 차이가 없었다(NE vs. NW = 24.6±2.5 vs. 23.5±2.5, $t = 0.308$, $df = 48$, $P = 0.759$). 두 구역의 지면 근처 온도를 조사하기 위해 각기 꽃과 거의 동일한 높이(10~20 cm)에 데이터로거(Onset HOBO® Pendant UA-002-64)를 설치하였다. 두 구역에서 두 시기 동안 1000 h부터 1600 h까지 30분 간격으로 온도를 측정하였을 때 두 구역의 평균온도는 유의한 차이를 보이지 않았으므로(NE vs. NW = 21.2±1.37°C vs. 21.6±1.25°C, $t = 0.257$, $df = 54$, $P = 0.798$) 개화초기와 개화중기로 각기 통합하였다. 개화초기(4월 27~28일)에 두 구역은 이미 용설이 종료된 상태였으나 이들 구역을 제외한 나머지 지역은 용설이 진행 중이었다. 개화중기(5월 7-8일)에는 개체군이 분포하는 전체 지역의 용설이 모두 종료되었다. 개체군 전반에 걸쳐 용설이 진행 중이었던 개화초기와 용설이 모두 종료된 개화중기의 평균온도(1000 h~1600 h)는 현저한 차이를 보였다(개화초기 vs. 개화중기 = 15.80±0.67°C vs. 26.97±0.83°C, $t = 10.486$, $df = 54$, $P < 0.001$; Fig. 2-1). 특히 소백산 정상부의 용설이 모두 종료된 개화중기의 1300 h 온도는 용설이 진행 중이었던 개화초기보다 12.3°C 더 높았다(개화초기 vs. 개화중기 = 17.8°C vs. 30.1°C; Fig. 1-1).

2.2.6. 수분매개자 모니터링

수분매개자 모니터링을 위해 두 구역(NE와 NW)에 3개의 소방형구(1 m × 1 m)를 5 m 간격으로 설치하였다. 3개의 소방형구는 조사시기마다 재배치하여 매개자 방문빈도에 대한 꽃 수의 효과를 통제하였다(개화초기: NE vs. NW = 22, 30, 25 vs. 19, 26, 32; 개화중기: NE vs. NW = 29, 31, 40 vs. 24, 34, 42). 매개자가 관찰되는 1000 h~1600 h에 구역 내

소방형구당 매 시간 10분씩(구역당 840분, 총 1680분) 매개자의 종류와 빈도를 조사하였다. 방형구 안으로 매개자가 출입하여 모데미풀 꽃의 번식기관에 최초 접촉했을 때만 유효한 빈도로 간주했고, 그 이후 방형구 내 다른 꽃으로의 이동은 방문빈도에 합산되지 않았다. 매개자는 종당 3점 이상 표본했으나 방문빈도가 1회 이하인 종들은 1점만 확보하였다. 매개자는 종 단위까지 동정하였으나 종 동정이 어려운 경우 과 수준까지 동정하였다. 2015년 4~5월에는 모데미풀에 방문하는 주요 곤충에 대한 수분유효성을 검사하였다. 꽃밥이 모두 제거된 꽃을 수분망으로 덮은 후 꽃잎이 열리면, 수분망을 열어 매개자의 방문을 기다렸다. 최초 매개자가 꽃을 방문하면 즉시 암술머리를 제거하여 basic fuchsin gelly로 염색한 후 부착된 꽃가루를 광학현미경($\times 100$)으로 확인하였다. Neutral red 시약을 이용하여 모데미풀의 꿀샘을 판별하였고, 꿀샘에서의 매개자 행동을 관찰하였다. 각 구역의 일중 시간대별 방문빈도는 세 방형구에서 관찰된 매개자 빈도의 총합으로 산출되었다. 조사시기별 방문율은 방문빈도 합계를 꽃 수(각 조사시기에 관찰된 총 꽃의 수)와 관찰 시간(각 조사시기의 총 관찰시간)으로 나누어 구하였다. 온도와 매개자 방문빈도의 관계는 조사기간 동안의 시간대별 평균온도 및 방문빈도 합을 산출하여 분석되었다.

2.2.7. 통계분석

ESP와 LSP의 개화수명, 개화기간, 개화동시성, 꽃당 골돌성숙률과 종자성숙률 등 여러 변수들이 비정규적 분포를 보였다. 교배실험에서 처리구별 변수는 비정규적으로 분포하거나(꽃당 심피 수, 심피당 배주 수, 꽃당 골돌수) 등분산 가정을 충족시키지 못하였다(골돌당 배주 수와 골돌당 종자 수).

따라서 Kruskal-Wallis test를 사용해서 수분처리의 전반적인 효과를 확인하고 필요한 경우 변수 평균값 쌍에 대한 다중비교를 수행하였다. 이때 Bonferroni correction으로 유의수준을 보정하였다($\alpha = 0.008$). ESP와 LSP의 개화수명, 개화기간, 개화계절 차이는 Mann-Whitney U test로 검정하였다. 이상의 통계 분석은 SPSS ver. 19.0(IBM Corp., 2010)을 이용하였다. 구역간 꽃 밀도와 온도 차이, 개화초기와 중기 간 온도 차이는 t -test를 사용하여 검정하였다. 온도와 방문빈도 간의 관계는 단순회귀분석을 사용하여 확인하였다. 방문빈도가 정규분포를 나타내지 않았으므로 변수변환(제곱근 변환)된 값으로 분석하였다. 이상의 통계 분석은 R ver. 3.4.3(R Core Team, 2017)를 이용하여 수행하였고, $\alpha = 0.05$ 수준에서 유의도를 검정하였다.

2.3. 결과

2.3.1. 교배체제

모데미풀의 암술군은 수술군에 비해 일찍 성숙했으나 11개에 이르는 암술의 성숙은 비동시적이었다. 꽃밥이 터지지 않은 D_1 상태에서 꽃당 평균 심피 수($\bar{x} \pm SE = 5.98 \pm 1.92$, $N = 10$)의 절반을 다소 상회하는 61.3%의 암술머리가 수용성을 나타냈으며($N = 10$), 꽃밥이 터지는 D_2 상태에서는 모든 암술머리가 성숙하였다. D_1 을 경과하고 꽃받침잎이 탈락하기 전까지 꽃의 바깥쪽에서 안쪽으로 순차적으로 꽃밥이 터지는 웅성기관의 성숙이 계속되었다.

교배실험에 사용된 꽃(총 $N = 80$)은 꽃당 심피 수, 심피당 배주 수, 꽃당 성숙한 골돌 수, 골돌당 배주 수, 골돌당 종자 수에서 상당한 변이를 보였다(Table 2-2). 각 수분처리구의 꽃들은 평균 심피 수(범위 5.30~6.25),

심피당 평균 배주 수(5.76~6.20)에 있어서 유의한 차이가 없었으나($P>0.05$) 수정 후 발달한 골돌 수(1.20~5.65)와 골돌당 종자 수(2.28~5.05)는 처리구 간에 유의한 차이를 보였다(모두 $P<0.001$).

꽃당 심피 수에 대한 골돌 수의 비율인 골돌성숙률은 CN(88.8%)>HO(69.6%)>HS(31.2%)>AS(16.8%) 순으로서 대조구 꽃의 골돌성숙률은 인공타가수분, 인공자가수분, 자율자가수분처리된 꽃들보다 각기 1.3, 2.8, 5.3배 더 높았다($\chi^2 = 35.776$, $P<0.001$)(Fig. 2-2). 꽃당 총 배주 수에 대한 종자 수의 비율인 종자성숙률은 CN(71.9%)>HO(42.8%)>HS(11.3%)>AS(5.8%) 순으로서 대조구 꽃의 종자성숙률은 인공타가수분, 인공자가수분, 자율자가수분 시보다 각기 1.7, 6.4, 12.4배 더 높았다($\chi^2 = 42.134$, $P<0.001$)(Fig. 2-2). 따라서 대조구 꽃은 인공타가수분 꽃보다 상대적으로 많은 심피와 배주가 각기 골돌과 종자로 성숙하였다. 또한 인공자가수분은 자율자가수분에 비해 종자의 성숙률이 2배 더 높았던 반면($P<0.008$), 골돌성숙률은 차이가 없었다($P>0.008$).

각 처리구의 꽃 중 취과를 형성한 꽃의 비율(취과성숙률)은 CN(95%)>HO(90%)>HS(45%)>AS(30%) 순으로서, 대조구 꽃은 거의 모두 취과를 형성했으나 자율자가수분처리된 꽃은 1/3만이 취과를 형성하였다. 취과성숙률에 근거한 자율자가수정지수(AI)는 0.33, 자가화합성지수(SI)는 0.50이었다(Fig. 2-2).

2.3.2. ESP와 LSP의 개화특성

주목 구역(ESP)과 사스래나무 구역(LSP에서 각기 4월 중순과 말에 눈이 녹기 시작해서, 두 개체군의 융설 시점은 약 10일의 차이를 보였다. 눈이 녹은 후 ESP에서는 4월 24일(Julian day, 114일)~27일(117일)에,

LSP에서는 5월 4일(124일)~7일(127일)에 개화가 시작되었다(Fig. 2-3). 각 꽃의 수준에서 ESP의 꽃은 2주일 이상 지속되어 LSP의 꽃보다 4일 더 오래 피었다(개화수명, flowering longevity)(중앙값 15일 vs. 11일, Mann-Whitney U test, $P < 0.001$, $N = 125$). 개체 수준에서, ESP의 개체들이 LSP의 개체들보다 평균적으로 약 3일간 더 오래 피는 경향을 보였으나(개화기간, flowering period)(중앙값 17일 vs. 14일) 표본 크기가 작아 통계적 비교는 수행하지 않았다. LSP에 비해 ESP의 꽃과 개체들이 오래 피면서 개체군 수준에서 볼 때 ESP는 26일, LSP는 14일간 개화하여(개화계절, flowering season) 전자가 후자보다 10일 이상 오래 개화 상태를 유지하였다. 그러나 ESP와 LSP의 개화절정일은 각기 124일과 128일(Julian day)로 불과 4일의 차이를 보였다. 결과적으로 두 개체군을 모두 포함하면 모데미풀은 약 한 달 동안 개화하다가 5월 17일(137일) 전후로 꽃이 지는 양상을 보였다(Fig. 2-3).

ESP와 LSP의 개화동시성지수(FSI) 중앙값은 각기 0.88(범위 0.83~0.94)과 0.98(범위 0.58~0.98)로 후자의 개화동시성이 유의하게 더 높았다(Mann-Whitney U test, $P < 0.001$, $N = 25$). 개화절정 시 LSP의 일평균온도는 ESP에 비해 9.4°C 더 높았다(5.8°C vs. 15.2°C)(Fig. 2-3).

2.3.3. 소백산 모데미풀 개체군의 수분매개자 종류

조사기간 동안(2013년 4월 27-28일, 5월 7-8일) 두 구역(NE와 NW)에서는 총 4목[노린재목(Hemiptera), 벌목(Hymenoptera), 파리목(Diptera), 나비목(Lepidoptera)] 11과 12종의 다양한 분류군에 속하는 곤충이 관찰되었다(Table 2-3). 모데미풀에는 주로 파리류(Diptera)(5종)와 벌류(Hymenoptera)(4종)가 방문했다. 꽃 밀도, 평균온도, 응설진행 상태가

거의 동일한 두 구역(NE와 NW)에서 두 시기(개화초기와 개화중기) 동안 출현한 매개자종 수는 NE구역이 NW구역보다 약 2배 더 많았다[NE vs. NW = 11종(매미목, 벌목, 파리목, 나비목) vs. NW = 6종(벌목, 파리목); Table 2-3]. 두 구역에서 모두 출현한 매개자는 총 5종(*Anthomyiidae* sp. 1, *Bombylius major*, *Melanostoma scalare*, *Vulgichneumon suigensis*, *Andrena* sp. 1)이었고, 이중 꽃파리류 1종(*Anthomyiidae* sp. 1)과 애꽃벌류 1종(*Andrena* sp. 1)은 구역 및 시기와 상관없이 모두 출현하였다(Table 2-3).

Cicadellidae sp. 1, *Tachinidae* sp. 1, *Calliphoridae* sp. 1을 제외한 총 9종(*Anthomyiidae* sp. 1, *B. major*, *M. scalare*, *V. suigensis*, *Andrena* sp. 1, *Andrena* sp. 2, *Apis mellifera*, *Luehdorfia puziloi*, *Hemaris affinis*)은 모데미풀의 꽃가루를 몸에 부착하고 암술머리를 접촉한 유효수분매개자로 확인되었다(Fig. 2-4). 이들의 방문 후 암술머리를 잘라내어 확인한 결과 다량의 동종 꽃가루가 검출되었다.

2.3.4. 온도에 따른 수분매개자 다양성 및 풍부도 변동양상

두 구역(NE와 NW)의 수분매개자 다양성은 온도가 낮은 개화초기보다 온도가 높은 개화중기에 더 증가했다[NE: 7종(개화초기) vs. 9종(개화중기), NW: 3종(개화초기) vs. 5종(개화중기); Fig. 2-5]. 개화중기에는 개화초기에 관찰되지 않았던 광꽃등에(*M. scalare*), 수원맵시벌(*V. suigensis*)이 두 구역에서 공통적으로 출현하였고, 양봉꿀벌(*A. mellifera*)은 NW구역에서만, 애호랑나비(*L. puziloi*)와 검정황나꼬리박각시(*H. affinis*)는 NE구역에서만 새롭게 출현하였다(Fig. 2-5).

매개자 총 방문빈도는 두 구역간 차이가 거의 없었으나(NE vs. NW =

175 vs. 173) 두 구역 모두 개화초기(평균온도 = 15.8°C)에 비해 11.2°C가 더 높았던 개화중기(평균온도 = 27.°C)에 총 방문빈도(NW+NW)가 무려 4배 이상 증가했고[개화초기(NE+NW) vs. 개화중기(NE+NW) = 67 vs. 281; Fig. 2-5], 방문율 역시 개화초기보다 개화중기에 더 높아졌다(개화초기 vs. 개화중기 = 0.60 vs. 0.20). 각 구역에서 개화초기와 개화중기간의 수분매개자별 상대빈도를 분석했을 때 파리류 우점(개화초기)에서 벌류 우점(개화중기)으로 뚜렷하게 전환되는 현상을 관찰할 수 있었다(Fig. 2-5). 총 11종의 매개자가 출현한 NE구역에서는 개화초기에 4종의 파리류(Anthomyiidae sp.1, Tachinidae sp. 1, Calliphoridae sp. 1, *B. major*)가 전체방문빈도의 83%를 차지한 반면 개화중기에는 2종의 벌류(*V. suigensis*, *Andrena* sp. 1)가 전체방문빈도의 절반 이상(58.2%)을 차지할 만큼 높은 우점도를 보였다. 총 6종이 출현한 NW구역에서도 개화초기에 2종의 파리류(Anthomyiidae sp. 1, *B. major*)가 전체방문빈도의 92.9%를 차지한 반면, 개화중기에는 3종의 벌류(*V. suigensis*, *Andrena* sp. 1, *A. mellifera*)가 91.8%를 차지했다. 온도에 따른 모데미풀 방문빈도는 종마다 다른 양상을 보였다. NE구역에서 파리류인 Tachinidae sp. 1(개화초기 vs. 개화중기 = 8 vs. 1)과 Calliphoridae sp. 1(4 vs. 0)은 개화초기보다 개화중기에 현저하게 방문빈도가 감소한 반면, Anthomyiidae sp. 1은 소폭 증가했고(23 vs. 28) *B. major*(9 vs. 17)와 *M. scalare*(0 vs. 2)는 약 2배 증가했다. 벌류인 *Andrena* sp. 1은 개화중기의 방문빈도가 개화초기보다 무려 70배 증가했고(1 vs. 70) *V. suigensis*는 1회 증가(0 vs. 1)한 반면, *Andrena* sp. 2는 개화중기에 전혀 관찰되지 않았다. NW구역에서 파리류인 Anthomyiidae sp. 1(개화초기 vs. 개화중기 = 11 vs. 7)과 *B. major*(2 vs. 0)는 온도가 증가함에 따라 방문빈도가 감소한 반면, 파리류인 *M. scalare*는 방문빈도가 증가했다(0 vs. 6). NW구역에서는 벌류인 *Andrena*

sp. 1은 NE구역과 같은 양상을 보였으나 온도 상승에 따른 방문빈도의 변화폭은 더 컸다(NE vs. NW = 1→70 vs. 1→143)(Fig. 2-5). 결과적으로 방문빈도는 온도에 정비례하는 경향을 보였고($r^2 = 0.606$, $P < 0.001$, $N = 56$; Fig. 2-6) 예외도 있었으나 대체로 모데미풀의 매개자종들은 높은 온도에서 더 왕성한 활동을 보였다.

Table 2-1. Flowering stages and codes applied to flowering phenology of *Megaleranthis saniculifolia* in a subalpine area of Sobaeksan Mountain, Korea. This coding system is based on Dafni et al.(2005).

Stage	Code	Description
Small bud	A	Small bud covered with involucre, sepals not present
Large bud	B	Large bud with white sepal, not expanded
Flowering bud	C	Half-opened sepals, pistils and stamens present
Full blooming	D	Fully opened
Before pollen exposure	D ₁	Fully opened sepals without anther dehiscence, partially matured pistils present
Pollen exposure	D ₂	Pollen exposed, fully matured pistils
After pollen exposure	D ₃	Both interior and exterior filaments lied on sepals
Flower wilting	E	All sepals dropped out

Table 2-2. Fruit and seed production of *Megaleranthis saniculifolia* in Sobaeksan Mountain according to four pollination treatments.

Pollination treatment	No. of carpels per flower ($\bar{x} \pm SD$)	No. of ovules per carpel ($\bar{x} \pm SD$)	No. of follicles per flower ($\bar{x} \pm SD$)	No. of ovules per follicle ($\bar{x} \pm SD$)	No. of seeds per follicle ($\bar{x} \pm SD$)
Control (CN)	6.25±1.80	6.09±0.90	5.65±2.52 ^a	6.22±1.09 ^{bc} (N=113)	5.05±1.77 ^a (N=113)
Hand-outcrossing (HO)	5.85±1.46	5.76±0.80	4.05±2.31 ^b	5.85±1.03 ^c (N=81)	3.48±1.84 ^b (N=81)
Hand-selfing (HS)	5.30±2.27	6.02±0.87	1.60±2.28 ^c	6.69±1.20 ^{ab} (N=32)	2.28±1.11 ^c (N=32)
Autonomous selfing (AS)	5.75±1.92	6.20±0.90	1.20±2.44 ^c	7.33±1.20 ^a (N=24)	2.50±0.93 ^c (N=24)
χ^2	4.432, P=0.218	1.411, P=0.703	30.219, P<0.001	29.511, P<0.001	74.376, P<0.001

Kruskal–Wallis test was used to test for differences among the treatments. Different letters indicate statistically significant differences after Bonferroni’s correction ($\alpha = 0.008$). Initial sample size for each treatment is 20 flowers. Since the numbers of ovules and seeds per follicles were obtained from fully matured follicles in each pollination treatment, sample sizes for both variables are variable.

Table 2-3. Flower visitors of *Megaleranthis saniculifolia* in Sobaeksan National Park. Visitor observation was conducted in two different facing slopes (NE and NW) during early-flowering season (Apr. 27-28) and mid-flowering season (May 7-8) showing a distinct difference in temperature (Early = early-flowering season, Mid: mid-flowering season).

Order	Family	Species	NE site		NW site	
			Early	Mid	Early	Mid
Hemiptera	Cicadellidae	Cicadellidae sp. 1	○	○	×	×
Diptera	Tachinidae	Tachinidae sp. 1	○	○	×	×
	Anthomyiidae	Anthomyiidae sp. 1	○	○	○	○
	Calliphoridae	Calliphoridae sp. 1	○	×	×	×
	Bombylidae	<i>Bombylius major</i>	○	○	○	×
	Syrphidae	<i>Melanostoma scalare</i>	×	○	×	○
Hymenoptera	Ichneumonidae	<i>Vulgichneumon suigensis</i>	×	○	×	○
	Andrenidae	<i>Andrena</i> sp. 1	○	○	○	○
		<i>Andrena</i> sp. 2	○	×	×	×
	Apidae	<i>Apis mellifera</i>	×	×	×	○
Lepidoptera	Papilionidae	<i>Luehdorfia puziloi</i>	×	○	×	×
	Sphingidae	<i>Hemaris affinis</i>	×	○	×	×

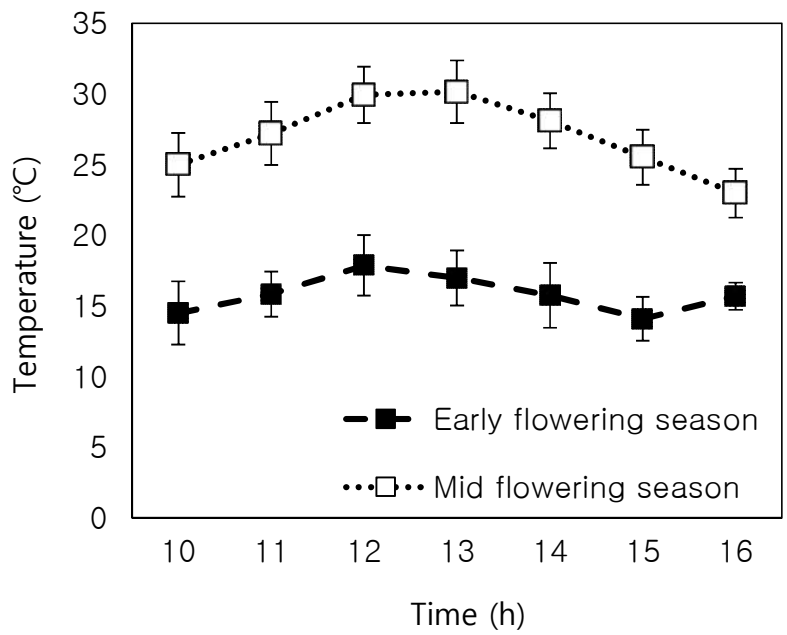


Fig. 2-1. Daily mean temperature (\pm SE) of early-flowering season(-■-)(Apr. 27-28) and mid-flowering season(-□-)(May 7-8) of *Megaleranthis saniculifolia* in Sobaeksan Mountain. Temperature data were pooled from the two different flowering seasons.

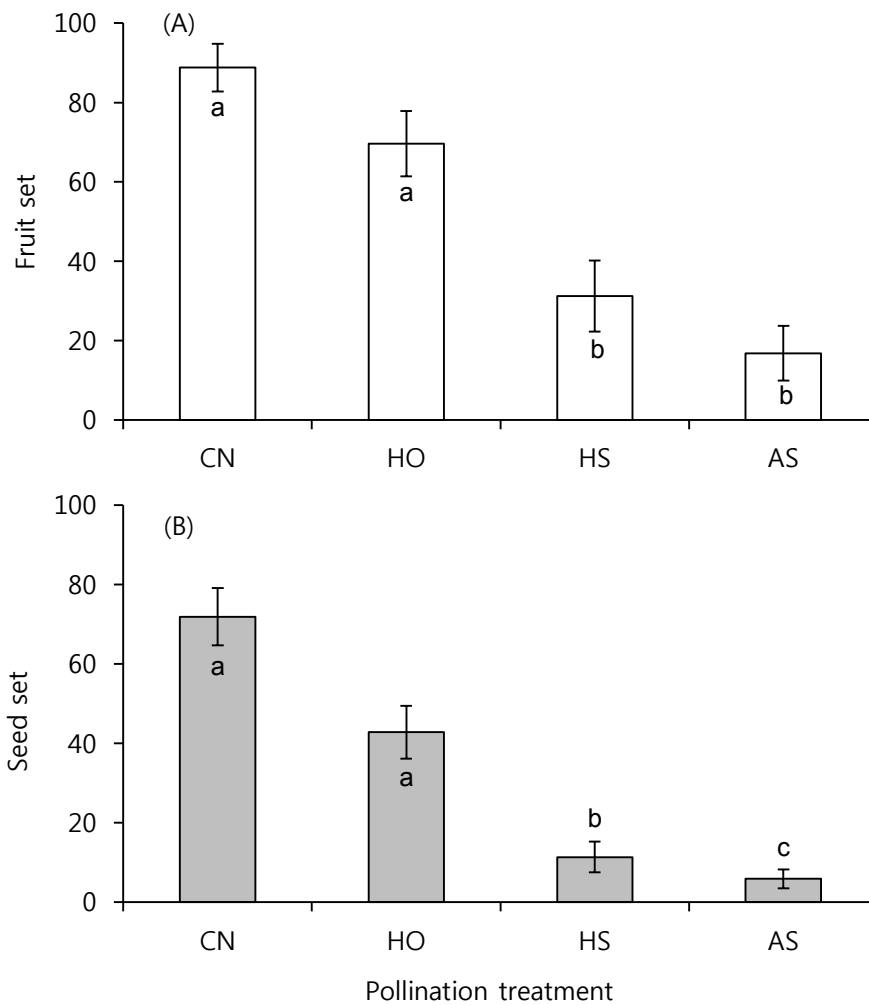


Fig. 2-2. Fruit (A) and seed set (B) of *Megaleranthis saniculifolia* in four pollination treatments. Different letters on bars in each figure indicate significant differences after Bonferroni's correction ($P < 0.008$) (CN: control, HO: hand-outcrossing, HS: hand-selfing, AS: autonomous selfing). Sample size for each treatment is 20 flowers.

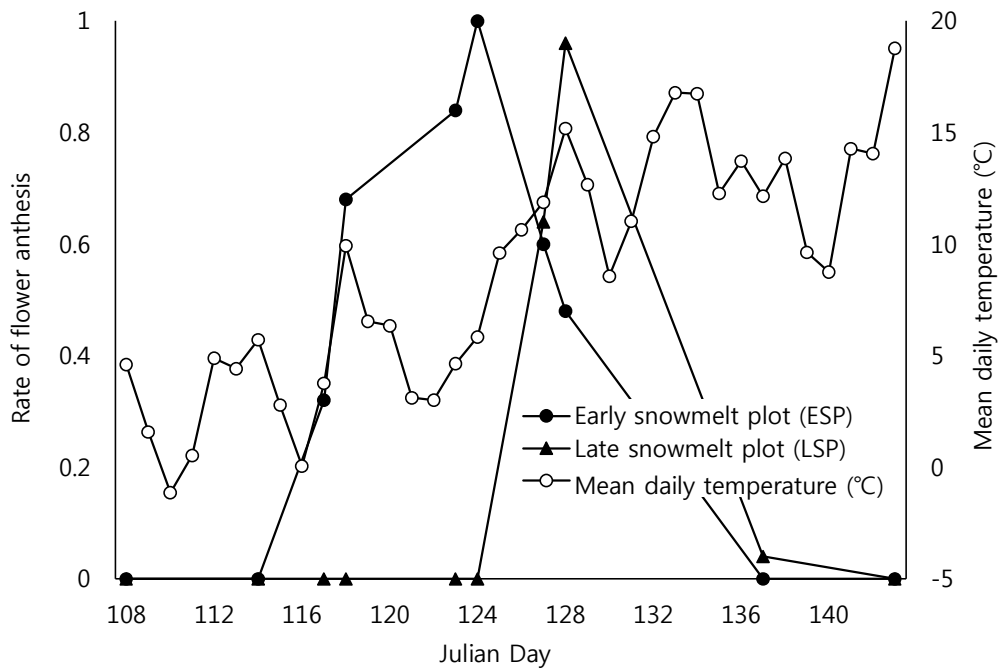


Fig. 2-3. The rate of flower anthesis of *Megaleranthis saniculifolia* in early (ESP, -●-) and late(LSP, -▲-) snowmelt populations. Empty circles(-○-) represent the mean daily temperature during flowering at the study site (see text for detailed information). In each population, 25 plants were observed during flowering period.

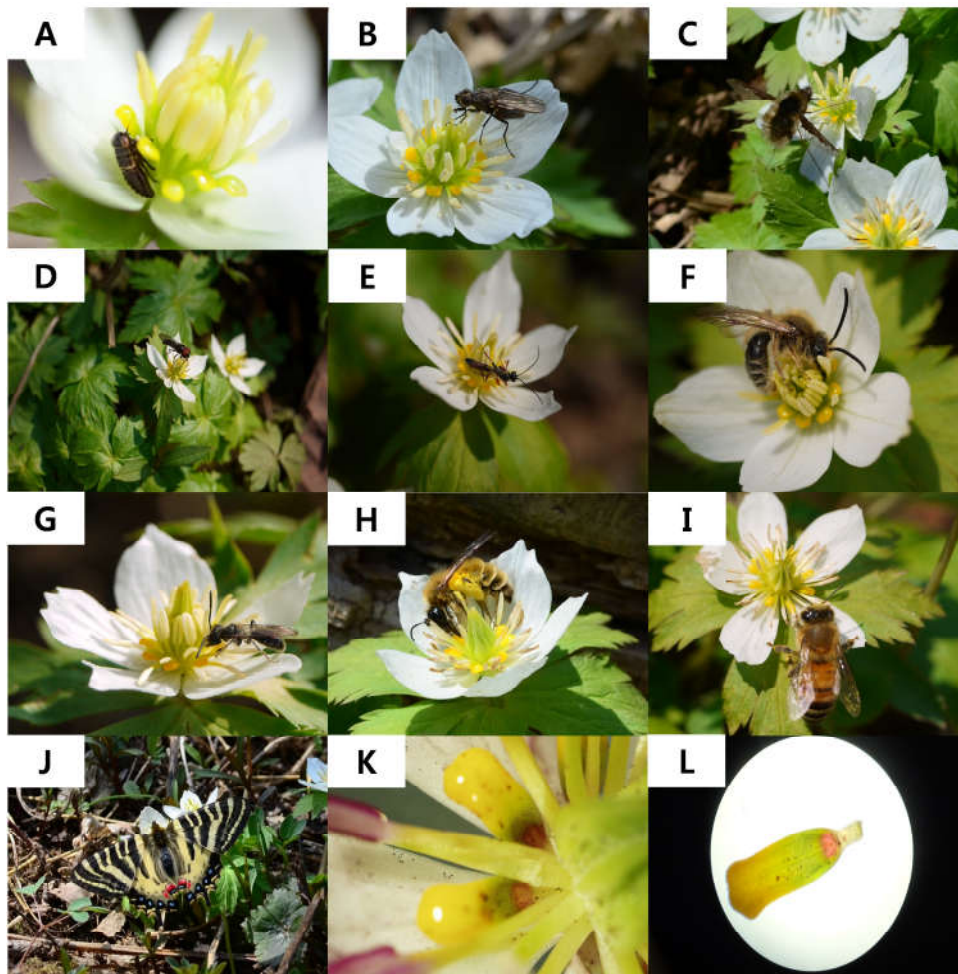
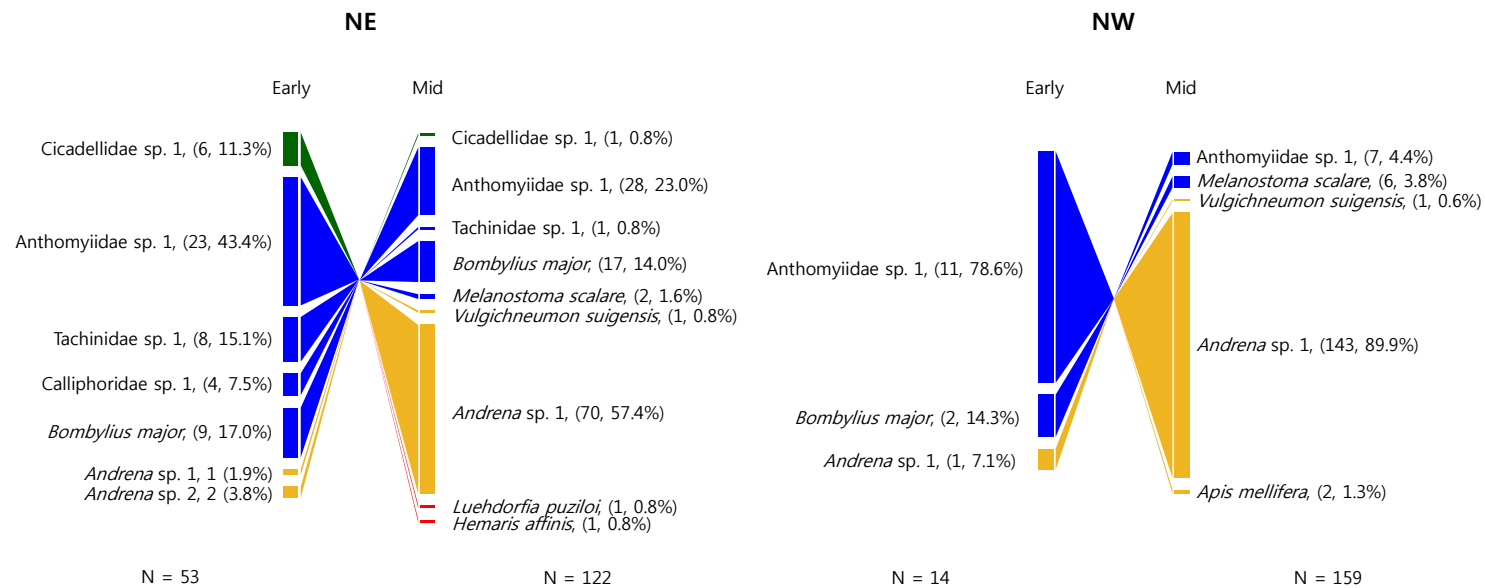


Fig. 2-4. Pollinators and their visiting behaviors on flowers of *Megaleranthis saniculifolia* [A = Cicadellidae sp. 1, B = Anthomyiidae sp. 1, C = *Bombylius major*, D = *Melanostoma scalare*, E = *Vulgichneumon suigensis*, F = *Andrena* sp. 1 (female), G = *Andrena* sp. 1 (male), H = *Andrena* sp. 2 (female), I = *Apis mellifera*, J = *Luehdorfia puziloi*]. Most pollinators suck nectar from the base part of nectariferous petals (see K and L) stained with neutral red.

Fig. 2-5. Variation in pollinator diversity and abundance at two different facing slopes (NE and NW) during early-flowering (Apr. 27-28, 2013) and mid-flowering season (May 7-8, 2013). Width of rectangles and horizontal lines in each bipartite graph indicates relative visitation frequency of pollinator species. Numbers after each species represent visitation frequency and numbers within parentheses indicate percentage of the total visitation frequencies. Total visitation frequencies are 53 (early) and 122 (mid) in NE, and 14 (early) and 159 (mid) in NW, respectively. Colors indicate insect Order (green = Hemiptera, blue = Diptera, yellow = Hymenoptera, red = Lepidoptera).



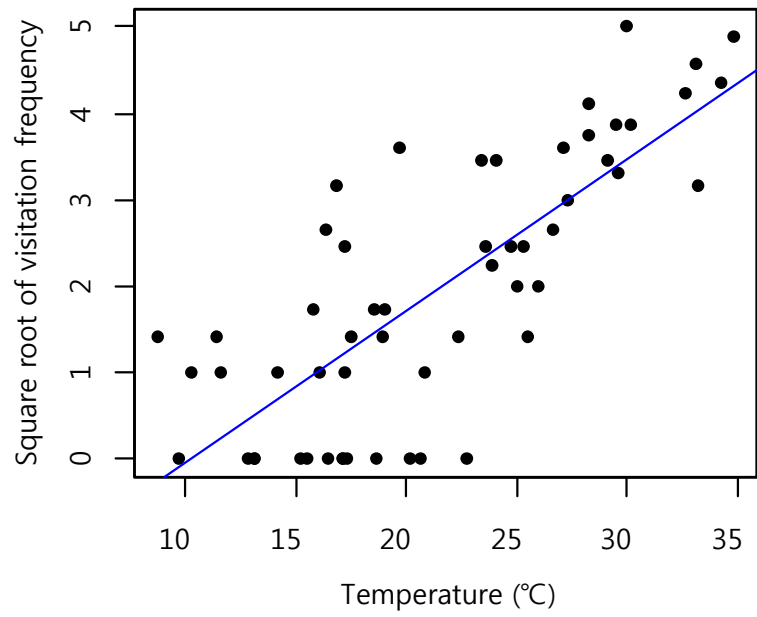


Fig. 2-6. Relationship between the visitation frequency of pollinators and ground surface temperature during survey time in the *Megaleranthis saniculifolia* population ($y = -1.787 + 0.175 x$, $r^2=0.606$, $N=56$, $P<0.001$).

2.4. 고찰

2.4.1. 교배체제

한 꽃 내에서 암술이 먼저 성숙하는 자예선숙성은 여러 생태적, 분류적 특성과 밀접한 상관관계를 보인다. 즉, 많은 자예선숙종은 수생종이거나 고산지역에 서식하고, 극지와 북반구 온대에서 이른 봄철에 개화하며, 단자엽식물과 원시현화식물에 속하는 목련류 등에서 흔히 출현한다(Bertin and Newman, 1993; Sargent and Otto, 2004). 소백산 모데미풀은 서식지와 개화특성, 분류군(미나리아재비과)에 있어서 전형적인 자예선숙종의 특성을 보인다. 번식 생태 특성을 고려할 때 자예선숙종은 응예선숙종보다 개화기간이 길며(Willmer, 2011), 효율적으로 자가수정을 억제하고(Glover, 2007), 자가화합성이 높은 경향이 있다(Bertin and Newman, 1993). 예를 들어, 모데미풀과 같은 과이면서 역시 고산에 서식하는 *Ranunculus* spp.(예: *R. muelleri*, *R. dissectifolius*, *R. graniticola*)는 한 꽃이 9~13일 정도로 비교적 오래 개화하는 자예선숙종들이다(Pickering, 1997). 그러나 많은 자예선숙종은 암술·수술의 성숙시기가 부분적으로 중첩되는 불완전 자웅이숙의 양상을 보인다. 예를 들어, *Ranunculus* spp.는 자성형태로 1~3일, 이어 3~10일은 양성으로 작용하는 불완전 자예선숙 양상을 보인다(Pickering, 1997). 모데미풀도 한 꽃에서 3~11개의 암술머리가 비동시적으로 발달하기 시작해서(D₁) 꽃밥이 순차적으로 터지는 시기(D₂)에 모든 암술이 성숙하는 불완전한 자예선숙식물이다. 불완전 자예선숙종이 암술 성숙기에 수분매개자에게 충분한 보상(꿀 또는 꽃가루)을 제공하지 못하거나(Klinkhamer and de Jong, 1990) 또는 꽃밥이 터진 후에도 암술이 성숙한 상태라면 자가수정이 일어날 수 있다(Bawa and Beach, 1981;

Pickering, 1997). 다시 말해, 불완전 자예선숙성이며 자가화합성이 있는 식물이라면 매개자 활동이 부족한 만약의 경우 자가수정을 통해 ‘번식보장(reproductive assurance)(Eckert and Schaefer, 1998)을 이룰 수 있다.

다심피인 모데미풀 꽃에 수분매개자가 방문할 때(대조구) 88.8%의 심피가 골들로, 71.9%의 배주가 종자로 성숙해서, 특히 주두를 자가화분으로 포화시켰을 때보다도(인공자가수분) 훨씬 더 높은 번식성공을 보였다. 이 결과는 모데미풀이 조건부타가수정 식물임을 입증한다. 지중해 서부 지역의 미나리아재비과 20종도 일년생 식물을 제외하면 조건부타가수정 식물로 밝혀진 바가 있다(Bosch et al., 2001). 해발 1,300 m 이상의 눈이 많고 바람이 강한 극한 환경 하에서, 크고 화려한 꽃, 꿀샘, 비교적 긴 개화수명, 자예선숙성은 모데미풀의 타가수정에 기여하는 중요한 요인들로 사료된다. 이러한 모데미풀의 교배 특성들은 여러 고산식물들(Fabbro and Körner, 2004; Wirth et al., 2010)과 유사하다. 반면, 모데미풀과 근연종이며 고산에 서식하는 *Trollius ranunculoides*는 절대타가수정 식물이다(Zhao and Du, 2003). 한국의 고산식물종들의 교배체제와 타가수정률의 수준을 확인하는 것은 매우 흥미로운 과제가 될 것이다.

매개자가 부족한 고산의 극한 환경에서는 자율자가수정이 종종 발생할 수 있다(Arroyo et al., 1985; García-Camacho and Totland, 2009; Körner and Paulsen, 2009). 일부 고산식물들은 자가수정으로 상당한 양의 종자를 생산해서 번식을 한다(Wardle, 1989; Ai et al., 2013; Peng et al., 2014). 예를 들어, 북미의 *Corydalis caseana* ssp. *brandegei*는 자가수정 시에도 결실률이 42%에 달하는 혼합교배체제 식물이다(Maloof, 2000). 모데미풀의 경우 자가화합성을 통한 번식보장을 이룰 가능성은 있으나 자율자가수분의 성공률이 극히 낮기 때문에 전형적인 혼합교배체제라고 보기는 어렵다.

소백산 모데미풀의 높은 타가수정률은 국내 최대 크기의 이 개체군에서 수분매개자 활동성이 높음을 시사하는 것으로 해석된다.

자율자가수정지수(AI, auto-fertility index)는 식물이 수분매개자의 도움 없이 자율적으로 이루어진 수분이 어느 정도의 결실을 보이는지를 나타낸 값이며 0은 완벽한 수분매개자 의존 식물, 1이상은 자가수정식물로 구분된다(Lloyd and Schoen, 1992). 모데미풀의 AI는 0.3이었으므로 수분매개자 의존성이 높은 경향이 있다. 그러나 꽃당 수술이 많은(>5) 방사대칭의 갈래꽃인 식물의 AI가 대체로 0.5이상이라는 Lloyd and Schoen(1992)의 진술과는 일치하지 않았다. 이들이 조사한 종 수가 비교적 작았기 때문에(N = 66종) 꽃의 형태적 구조와 AI값의 관계를 일반화시키기는 어려울 것으로 보인다. 대조적으로, 모데미풀과 꽃의 구조는 유사하나 꿀샘이 없는 미나리아재비과 노루귀속의 *Hepatica asiatica*(Son, 2010)와 *H. americana*(Motten, 1986)의 AI값은 각기 0.71과 1로 상당히 높았다. 이들 근연종과의 AI값의 차이는 따라서 꿀샘의 유무와 밀접하게 관련된 것으로 보인다.

모데미풀의 SI는 0.5로써 근연 계통인 *Trollius ranunculoides*(SI = 0; Zhao and Du, 2003), *Ranunculus weyleri*(SI<0.25; Cursach and Rita, 2012), *Anemone nemorosa*(SI: 0.01~0.11; Müller et al., 2000)보다 높았다. 이들 종은 모두 꿀샘이 있고 Lloyd and Schoen(1992)의 자가불화합성 식물 범주(SI<0.75)에 속한다. Lloyd and Schoen(1992)의 연구에서 SI가 0.75보다 작은 29종은 평균 40%의 자가수정 결실률을 보였고, 45%의 초과성숙률을 보인 모데미풀도 이 같은 경향에 부합된다. 그러나 모데미풀의 인공 또는 자율자가수정을 통한 종자성숙률(11.3% vs. 5.8%)은 인공타가수정(42.8%)에 비해 매우 낮기 때문에 종자성숙률에 근거한 SI값은 0.5보다 훨씬 낮을 것이다. 이런 사실은 모데미풀이 전적은 아니더라도 주로 타가수정으로

번식하는 식물임을 강력히 지지한다.

본 교배실험은 전국적으로 산재하는 모데미풀 개체군 중 가장 큰 소백산 개체군에서만 이루어졌다. 산재하는 개체군들의 크기가 다르고 진화적 역사가 다르다면 교배체제도 개체군 간 적어도 어느 정도 다를 수 있다(Barrett, 2002). 또한 매개자가 없는 온실에서 관찰한 모데미풀은 개화 중 암술대가 바깥으로 휘면서 수술대 끝의 터진 꽃밥에 접하였고, 후속적으로 소량의 종자가 생산되었다(personal observation). 타가수정률이 개체군 간 차이가 있는지와 더불어 암술대의 이동에 따른 자율자가수정이나 소백산 현장에서도 발생하는지에 대한 확인이 필요하다. 개체군에 따라 교배체제가 다르다면 개체군의 진화적 역사를 고려하는 개체군 특이적인 보전 방안이 제시되어야 한다.

대조구에 비해 인공타가수분 시 골돌과 종자의 생산량이 크게 감소한 것은 기대치 않았던 현상이었다. 본 연구에서는 1일 3회씩 2~3일 동안 수분처리를 하였으므로 자주 수분망을 열고 닫아야 했다. 이 과정 중에 암술머리가 손상되어 골돌과 종자 생산량이 낮았던 것으로 생각된다. 수분망 설치와 잦은 인공수분에 의해 결실률이 감소하는 현상은 많은 수분실험에서 확인되었으므로(Young and Young, 1992) 향후 모데미풀의 수분실험을 위해서는 1~2회의 처리가 적절할 것으로 사료된다.

2.4.2. ESP와 LSP의 개화특성

직선거리로 50 m 떨어진 모데미풀 두 개체군(ESP, LSP)에서 개체들의 개화기간을 제외한 꽃의 개화수명(ESP와 LSP, 15일 vs. 11일)과 개체군의 개화계절(ESP와 LSP, 26일 vs. 14일)의 차이는 모데미풀의 개화지속기간을 반영하는 여러 특성이 융설에 민감하게 반응함을 시사한다.

전술한 개화특성 차이에도 불구하고, 두 개체군 간 개화절정일의 차이는 4일에 불과하였다. 두 개체군의 개화절정일 전·후로 1~2일 정도가 절정에 근접한 수준이므로 ESP와 LSP의 개화절정기는 사실상 거의 중첩되었다. 툰드라 수정인 *Empetrum hermaphroditum*에서도 유사한 현상이 관찰되었다(Bienau et al., 2015). 저온에서 꽃의 수명이 길어지거나(Primack, 1985; Ladinig and Wagner, 2005), 곤충의 수분활동이 낮을 때 꽃의 노화가 지연되면(Arroyo et al., 1985) 개화기간이 길어진다. 역으로, 상대적으로 활발한 매개자 활동에 노출된 꽃은 개화지속기간이 단축된다(O'Neill, 1997; Yasaka et al., 1998). 모데미풀의 경우 꽃 수준에서의 개화수명이 10일 이상으로 비교적 긴 데다 저온에 노출된 ESP꽃은 평균 15일까지 지속된다. 그 결과 융설 시기의 차이에도 불구하고 두 개체군의 개화절정 시기는 거의 중첩되는 것으로 해석된다.

개화지속기간이 감소하면 개체들 간 개화동시성은 반대로 증가하는 경향이 있다(Augspurger, 1983). ESP와 LSP의 개화동시성지수는 모두 0.8이상으로 높은 편이었으나, 개화지속기간이 길었던 ESP보다 짧았던 LSP에서 동시성이 더 높았던 결과는(0.88 vs. 0.98) Augspurger(1983)의 주장과 일치한다. 융설이 아니더라도 고고도의 개체군은 저고도 개체군에 비해 개화동시성지수가 높다(Gómez, 1993; Buide et al., 2002). 많은 꽃의 동시적 개화는 매개자의 유인도를 높여 타가수분을 촉진하는 선택적 이점이 있다(Augspurger, 1981, 1983; Bawa, 1983). 반면, 비동시적 개화는 수분매개자에 대한 경쟁을 감소시키고(Waser, 1978; Bawa, 1983), 비예측적 환경에서 타가수분을 높일 수 있다(Rather et al., 2016). 따라서 개화동시성이 식물의 적응도에 미치는 영향에 대한 일반적 결론은 아직 없는 상태이다. 특히 급격한 기후변화 하에서 이미 위기종인 식물 개체군의 적응력을 높이기 위해서는 개화동시성과 그로 인한 적응도 변화를 확인할

필요가 있다.

2.4.3. 소백산 모데미풀 개체군의 수분매개자 다양성

봄철 소백산 정상부의 가혹한 기후조건과 비교적 짧은 관찰시간에도 불구하고 모데미풀에는 다양한 종류의 수분매개자가 방문하였다. 모데미풀은 해발 1,300 m 이상의 아고산지역에 위치함에도 불구하고 국내의 비슷한 시기(봄철)에 낮은 고도에서 피는 등대풀(11종, Kim and Park, 2014)과 매개자 종류의 수가 거의 동일했다(12종). 반면, 이른 봄철 낮은 고도의 습윤한 지역에서 개화하는 앓은부채(15종, Hong and Son, 2003)보다는 수분매개자 다양성이 낮았다. 국외 티벳 고원의 높은 고도(3,000 m)에 서식하는 *Swertia przewalskii*(Gentianaceae)(Duan and Liu, 2007)와 비교할 때 모데미풀에 방문한 매개자의 수가 더 많았다. 모데미풀 개체군에서 수분매개자의 종류 수가 비교적 높게 나타난 것은 다음 3가지 요인으로 요약될 수 있을 것이다. 첫째, 모데미풀은 매개자의 접근이 용이한 방사대칭형의 꽃(Richards, 1986; Peng et al., 2012)을 가지고 있다. 미국에서 고산식물이며 방사대칭형 꽃을 갖는 *Abronia alpine*(Nyctaginaceae)도 5과 16종의 다양한 수분매개자를 유인하였다(Jabis et al., 2011). 둘째, 모데미풀의 꽃에는 8~12개의 꿀샘이 있어 많은 매개자종들이 유인되었을 것이다. 봄에 개화하면서 별도의 꿀샘이 없는 노루귀(*Hepatica asiana*)는 양봉꿀벌(*A. mellifera*)과 검정파리류(Calliphoridae sp.) 2종의 수분매개자만(Son, 2010), 마찬가지로 꿀샘이 없는 *Clematis chrysocoma*에서도 15시간 동안 단 3종의 수분매개자만 관찰될 정도로 매개자의 다양성이 낮았다(Jiang et al., 2010). 셋째, 소백산 정상부의 모데미풀은 국내 최대 규모의 개체군이다. 꽃꿀이

풍부한 서식지일수록 수분매개자의 조성이 다양해지므로(Bates et al., 2011) 아고산의 수분매개자가 부족한 이른 봄철이라 할지라도 개체군이 크고 모데미풀이 장기간 개화하는 소백산 정상부에서는 다양한 매개자의 유인이 가능했을 것이다. Waser(1978)는 다양한 종류의 수분매개자가 식물에 방문할 때 이들 간의 경쟁으로 인해 암술머리가 오염될 가능성을 지적한 바 있다. 그러나 다른 연구자들(Gómez et al., 2010; Albrecht et al., 2012; Melen et al., 2016)은 매개자 다양성의 증가가 대체로 번식성공률 증가에 기여할 것으로 보고 있다.

2.4.4. 온도에 따른 매개자의 다양성 및 풍부도 변동양상

온도는 고산지역에서 매개자의 다양성과 풍부도에 영향을 미치는 중요한 요인들 중 하나이다(Totland, 1994; Thomson, 2010; Straka and Starzomski, 2015). 모데미풀의 개화기간 동안 일어난 급격한 온도 상승은 매개자의 다양성과 방문빈도의 증가를 동반하였다. 그러나 온도 상승의 영향은 종마다 차별적이었다. 두 구역 모두에서 온도가 상승하면서 방문빈도가 증가한 매개자는 공통적으로 몸집이 작고 건조한 환경을 선호하는 종들(*M. scalare*, *Andrena* sp. 1, *V. suigensis*, *A. mellifera*)이거나 나비목(*L. puziloi*, *H. affinis*)에 속하는 종이었다. 몸집이 작은 매개자들은 고온에서 활동하는 경향이 강하므로(Inouye et al. 2015) 아마도 온난화가 지속되는 경우 더욱 빈번하게 관찰될 것으로 사료된다. 실제로 *Andrena* sp. 1은 온도 상승 시 방문빈도가 급격하게 증가했으므로 향후 온난한 조건 하에서 모데미풀에 우점적으로 방문하는 매개자가 될 것으로 판단된다. 반면, 온도 상승 시 방문빈도가 오히려 감소한 매개자들(*Tachinidae* sp. 1, *Calliphoridae* sp. 1)은 대체로 표피 반사율이

낮은(즉, 표피가 검은색에 가까운) 파리류였다. 이러한 특성을 가지는 매개자들은 체내 열 배출 속도가 느려서 저온에서 활동하기에 더 유리하므로(Inouye et al. 2015) 용설 초기에 모데미풀에 방문할 것으로 예상된다. Anthomyiidae sp. 1와 *B. major*는 두 구역에서 온도가 증가함에 따라 방문빈도가 증가 또는 감소하였으므로 평균온도 외 미기후도 이들의 풍부도에 영향을 미치는 것으로 판단된다. 이들은 또한 온도와 관계없이 두 구역에서 모두 출현한 점에서 잠재적으로 충실성이 높은 매개자로 간주될 수 있다. 현재까지 파리류는 모데미풀의 개화초기부터 온도가 상승한 중기까지 활동이 가능한 충실한 매개자로 판단된다. 그러나 모데미풀은 건조에 취약하고(Han et al., 2010) 주요 수분매개자 중 하나인 파리류가 습윤한 환경을 선호(Kearns, 1992)하는 사실은 이들 모두가 기온, 강우, 강설 변화에 취약해질 수 있음을 보여준다. 따라서 일정 수준 이상의 급격한 온도 상승과 겨울철 적설량 부족이 복합적으로 작용하여 아고산지역이 보다 건조해진다면 모데미풀과 수분매개자의 존속에 부정적 영향을 미칠 수 있고, 이는 곧 모데미풀의 번식성공률 감소로 이어질 수 있다.

온도 상승에 따른 신속한 상호작용 전환 양상과 매개자의 방문빈도 증가는 모데미풀의 주요 매개자(파리, 벌)가 온도 상승에 상당히 민감함을 시사한다. 온도 변화가 심한 봄철에 피는 종이거나(예: *Euphorbia helioscopia*; Kim and Park, 2014) 고산지역에서 피는 종이라 할지라도(예: *Gentiana straminea*; Duan et al., 2007) 주요 매개자가 온도에 민감하지 않으면 모데미풀과 같이 온도 상승과 매개자 다양성 및 방문빈도 증가가 동조되는 양상을 보이지 않는다.

2.4.5. 낮은 방문율에 대한 소백산 모데미풀의 적응 전략

방사대칭성 꽃을 가진 모데미풀은 매개자를 선별적으로 유인할 수 없기 때문에 효율적인 매개자의 빈번한 방문이 이루어져야 성공적인 수분이 가능할 것이다. 본 연구에서 모데미풀의 방문율(0.06~0.20회/시간/꽃)은 다른 고산식물종들(*Abronia alpina*: 157, Jabis et al., 2011; *Swertia przewalskii*: > 1.0, Duan and Liu, 2007)에 비해서 현저히 낮았다.

모데미풀의 낮은 매개자 방문율은 개화기간 연장(꽃당 개화수명: 11일 또는 15일)으로 보상될 수 있으나 만약 온도 상승과 함께 개화수명이 짧아진다면 모데미풀의 번식이 어려울 수 있다.

Chapter 3.

자웅동주 참죽나무의 희귀한 자웅이숙 체제,
duodichogamy

A rare duodichogamous flowering system in
monoecious *Toona sinensis* (Meliaceae)

3.1. 서론

자웅이숙은 꽃 내 또는 꽃 간 암·수 성기관이 시차를 두고 성숙하는 현상을 지칭한다. 암기관 또는 암꽃이 먼저 성숙할 때는 자예선숙(protoyny), 반면 수기관 또는 수꽃이 먼저 성숙할 때는 웅예선숙(protandry)이라 지칭한다. 자가수정 회피(Bawa and Beach, 1981; Wyatt, 1983), 자식약세(inbreeding depression)(Routley and Husband, 2003; Sargent et al., 2006), 꽃가루-암술머리 간섭(pollen-stigma interference)(Wyatt, 1983; Lloyd and Webb, 1986; Harder et al., 2000; Barrett, 2002; Sargent et al., 2006), 성비 선택(Sargent et al., 2006)은 자웅이숙의 진화에 영향을 미치는 잠재적인 선택 요인으로 알려져 왔다. 그러나 자웅이숙이 현화식물에서 흔히 관찰되는 현상임에도 불구하고 아직까지 이들의 진화와 관련된 주요한 요인을 밝히는 것은 어렵다. 이것은 자웅이숙에 관여하는 여러 선택적 요인들이 상호배타적이지 않음을(Lloyd and Webb, 1986), 그리고 여전히 다양한 자웅이숙 체제에 대한 정보가 충분하지 않음을 반영하는 결과이다.

Lloyd and Webb(1986)은 몇 가지 기준에 기초하여 자웅이숙의 다양한 유형을 식별했다. 예를 들어, 한 식물체 내 암·수 개화의 동시성 정도에 따라 이들은 비동시적, 반동시적, 동시적(asynchronous, hemisynchronous, synchronous) 자웅이숙을 구분했다. 동시적 자웅이숙은 다시 암·수꽃(단성화) 또는 각 성 기관(양성화)의 성숙 순서와 주기성에 따라 one-cycle dichogamy, duodichogamy, multi-cycle dichogamy, heterodichogamy으로 나뉜다(Lloyd and Webb, 1986). one-cycle dichogamy는 수→암 또는 암→수 순서로, duodichogamy는 수→암→수의 순서로, multi-cycle dichogamy는 one-cycle dichogamy가 여러 회

반복되는 유형이다. heterodichogamy는 단성 또는 양성화를 가진 개체군 내에서 응예선숙성과 자예선숙성 형태의 개체들이 동시에 개화하는 유형이다.

Duodichogamy는 가장 드문 자웅이숙 유형 중 하나이며, 지금까지 총 4과 7속에서만 보고되었다[예: *Bridelia*, *Cleistanthus*(Phyllanthaceae), *Castanea*(Fagaceae), *Cladium*(Cyperaceae), *Acer*, *Dipteronia*, *Paullinia*(Sapindaceae)](Luo et al., 2007; Li et al., 2014; Renner, 2014; de Lima et al., 2016). 이들 속(genus)이 대체로 단성화 또는 기능적 단성화를 가지고 있기 때문에 수→암→수 순서의 개화는 더 많은 수꽃(단성화)을 피우거나 또는 수 기능(양성화)에 대한 더 많은 투자를 할 것임을 보여준다. 아직까지 암꽃보다 수꽃을 더 많이 피우는 duodichogamy의 진화에 대한 일반적인 결론은 없다. 단지 소수의 배우에 대한 수 배우자 간의 경쟁에서 duodichogamy를 촉진한다는 가설이 가장 타당한 것으로 받아들여지고 있다(Lloyd and Webb, 1986; Luo et al., 2007). 실제로 지금까지 보고된 7속의 duodichogamy 종들은 모두 암꽃당 배우의 수가 적었다(1~4개). 현화식물에서 더 많은 duodichogamy 유형의 발견, 특히 꽃의 성과 화서에 따른 개화 양상을 포함한 자세한 연구는 이러한 독특한 자웅이숙을 촉진하는 요인들에 대한 일반적인 결론을 내리는데 도움을 줄 것이다.

마호가니(mahogany)로 알려져 있는 멸구슬나무과(약 600종; Christenhusz and Byng, 2016)는 추가적인 duodichogamy가 발견될 가능성이 높은 후보군이다. 이 과는 열대, 아열대, 드물게 온대 지역에 분포하며(eFloras, 2017) 이에 속한 종들은 목재가치가 높다. Cedreloideae 아과(subfamily)에 포함되는 자웅동주인 Cedreleae 족(tribe)(예: *Cedrela*와 *Toona*; Gouvêa et al., 2008; Muellner et al., 2009)은 이들의 화서 형태와 개화특성을 고려했을 때 duodichogamy 종을 포함할 가능성이 가장 높은 종이다. 첫째, 이 족에

속하는 종들은 일반적으로 밀추화서[thyrses; 총상화서의 뼈대에 여러 개의 기산화서(dichasia; 유한화서의 한 종류)가 달려있는 화서; Weberling, 1992]와 같은 복잡한 화서를 가지며, 화서 안에는 기능적으로 단성인 꽃(각기 한 쪽 성 기관이 퇴화된) 꽃들이 달려있다(Pennington and Styles, 1975). 무환자나무과(Sapindaceae)는 무환자나무목(Sapindales)에 속한 멸구슬나무과와 근연관계에 있으며, 밀추화서를 가지고 여러 duodichogamy 종들을 포함하고 있다(eFloras, 2017). Cedreleae 종들은 또한 일반적으로 많은 수꽃을 가지는 큰 화서를 형성한다(Bahadur, 1987; Edmonds and Staniforth, 1998). 이는 암꽃보다 수꽃을 훨씬 더 많이 피우는 duodichogamy와 유사한 양상이다. 둘째, Cedreleae 종들은 대체로 정단지에 암꽃이 달린 기산화서를 형성한다(Pennington and Styles, 1975; Bahadur, 1987; Gouvêa et al., 2008). 이러한 양상은 이 종들이 자예선숙임을 암시하나, 몇 다른 종들은 용예선숙으로 알려져 있으므로(예: *Toona sinensis* (Juss.) M. Roem.; Edmonds and Staniforth, 1998) 이들이 duodichogamy 양상을 보일 수 있음을 시사한다. 셋째, Styles(1972)는 멸구슬나무과 종들이 성 전환적 개화(즉, 특정 시기에 한 개체 내에 피는 모든 꽃들이 모두 같은 성을 가지나 이후 반대 성을 가진 꽃들이 피는 양상)를 나타냄을 보고했다. 이와 같은 개화과정에 대한 면밀한 조사는 duodichogamy 양상을 밝히는데 도움이 될 것이다.

한국에 분포하는 멸구슬나무과 종들 가운데(*Melia azedarach*, *Toona sinensis*) 참죽나무(*T. sinensis*)만이 duodichogamy가 발견될 가능성이 높은 Cedreleae 족에 속한다(Muellner et al., 2009). 참죽나무는 동남아시아가 원산지이며(Edmonds and Staniforth, 1998) 중국으로부터 5~6세기에 한국에 도입되었다. 이 종은 목재, 약재, 조경재, 식재료 등 여러 쓰임새를 가진다. 참죽나무는 한국 해안가 마을마다 1~2개체가 집 옆에 심겨져 있고

3개체 이상 심겨진 가구는 찾기 어렵다. 참죽나무는 최대 1 m 에 이르는 커다란 밀추화서를 가지며 이 화서 안에는 기능적 암꽃 또는 수꽃이 섞여서 핀다(이후로는 암꽃, 수꽃으로 지칭)(Bahadur, 1987; Edmonds and Staniforth, 1998). Edmonds(1993)은 동남아시아에 분포하는 참죽나무를 여러 수꽃들이 반복적으로 핀 다음 짧은 기간 동안 암꽃이 피는 응예선숙종으로 보았다. 그러나 Edmonds는 조사한 참죽나무 개체들의 높은 수고 때문에 개화과정을 면밀히 관찰하지는 못하였다. 이러한 이유로 화서 내 꽃 성에 따른 개화순서와 꽃의 배열(참죽나무에서 *duodichogamy*를 식별하는데 필수적인)에 대한 정보는 한국과 중국 모두에서 찾기 어렵다.

본 연구에서는 다음과 같은 질문들에 답하기 위해 참죽나무와 관련된 자웅이숙 유형을 조사하였다: (1) 참죽나무의 암꽃과 수꽃은 형태적으로 차이가 있는가?; (2) 화서 내에 암꽃과 수꽃은 어떻게 배열되는가?; (3) 이들의 개화양상이 *duodichogamy* 유형에 부합하는가? 위 질문들에 답하기 위해 본 연구에서는 참죽나무의 꽃 형태, 화서 내 꽃 성에 따른 배열, 암·수꽃의 개화양상과 개화기간을 조사하였다.

3.2. 재료 및 방법

3.2.1. 조사대상종 및 조사지역

Duodichogamy의 희귀성과 계통을 확인하기 위해 선행연구에서 이들의 종 정보를 추출하였다(Table 3-1). Renner(2014)는 duodichogamy가 관찰된 5속(*Acer*, *Bridelia*, *Castanea*, *Cladium*, *Dipteronia*)의 분류군이 각기 독립적인 과(즉, 5과)에 속하는 것으로 보고하였다. 그러나 이 분류군들 가운데 *Acer*와 *Dipteronia*는 APG IV 분류체계(The Angiosperm Phylogeny Group, 2016)에 따르면 무환자나무과에 속하므로 본 연구에서는 멸구슬나무과를 포함하여 총 5과가 현화식물 중 duodichogamy에 포함되는 것으로 기술하였다.

참죽나무는 높이 40 m까지 자라는 교목이며(eFloras, 2017) 한 개체 내에서 암꽃과 수꽃을 따로 피우는 단성화 종이다(Bahadur, 1987). 참죽나무의 열매는 5개의 방(locule)을 가지며 각 방에는 6개의 배주가 들어있다(eFloras, 2017). West Java의 참죽나무는 화서당 꽃의 수에 비해($\bar{x} \pm SD = 8104.3 \pm 5853.8$) 매우 적은 수의 열매만 생산한다($\bar{x} \pm SD = 232.7 \pm 133.7$; fruit-set: 2.9%)(Pramono et al., 2016). 상기 연구에 따르면 한 자방 내에 절반에 못 미치는 배주가 종자로 성숙하며(seed-set: 39.7%), 종자발아율은 매우 낮다(Bahadur, 1987).

한국은 여름철(6월~8월)에 강수가 집중되는 몬순기후대에 속한다. 참죽나무의 개화는 여름철 장마 시작 전인 6월 초(저위도) 또는 6월 중순(고위도)에 시작하여 장마 시작 또는 절정기인 6월 말(저위도) 또는 7월 초·중순(고위도)에 종료되며 열매는 9~10월에 성숙한다. 2011~2015년 참죽나무의 개화기간 동안(6~7월) 20지역(해안지역 및 남부내륙 지역

포함)에 분포하는 106개체 가운데 48개체를 관찰 또는 채집하였다. 이 개체들은 비교적 기온이 높은 저지대의 산지, 해안가 농지 주변에 분포하였다(range: 10~322 m asl.)(Table 3-2). 조사 개체들이 분포하는 지역의 연평균 기온은 11.1~13.8℃이며, 연평균 강수량은 1031.7~1505.6 mm 였다(Korea Meteorological Administration, KMA)(Table 3-2).

3.2.2. 암·수꽃 특성

참죽나무 꽃의 형태를 조사하기 위해 2011년 6~7월까지 지역당 1~5개체(총 48개체)를 선정하였다. 선택된 48개체에서 임의로 1개씩의 화서를 채집하였다(화서평균길이 $\bar{x} \pm SD = 52.5 \pm 1.5$ cm, N = 48). 그 화서를 3~4부분으로 나누어 부분별 1개씩의 성숙 또는 성숙 직전의 암·수꽃을 채집한 다음(암·수꽃 각기 N=320), 이들의 형태를 관찰하였다. 성숙한 꽃만을 대상으로 수꽃과 암꽃의 각 부위(꽃잎 길이와 너비, 수술대 길이, 약 길이와 너비, 자방 길이와 너비)를 측정하고 비교하였다(암·수꽃, 각기 N = 184). 5 mm 미만 크기의 작은 꽃의 각 부위에 대한 관찰과 측정에는 실체현미경(10~30X, Nikon SMZ-1000)과 측정프로그램(iworks Lite, image measuring & analysis software)을 사용하였다.

3.2.3. 화서 내 암·수꽃의 배열

전술한 20개지역의 48개체에서 채집한 밀추화서(Fig. 3-1A) 각각에서(개체당 3화서, 총 N = 144), 기산화서(3개의 꽃이 달리는 유한화서) 10개를 절단하였다(N = 1440)(Fig. 3-1B). 절단한 화서를 FAA용액(formaldehyde:acetic acid:70% ethanol = 5:5:90)에 저장하였다가

실험실에서 꺼내어 육안 또는 실체현미경(10~30X, Nikon SMZ-1000)으로 관찰하였다. 꽃의 퇴화 부분을 확인하여 이들의 성을 판별하였고, 최종적으로 기산화서 내 꽃의 성 배열을 판단하였다.

3.2.4. 암·수꽃의 개화양상과 개화기간

참죽나무는 화서(개체당 평균 36개, 범위: 2~165)와 꽃(개체당 평균 8,000개, 범위: 951~27315)의 수가 많고 수고가 대체로 높으므로(40 m 이상)(Pramono et al., 2016) 암·수꽃의 개화과정을 조사하기가 어렵다. 이에 따라 본 연구에서는 2013년 한국 중부 동해안의 강릉 지역에서 사다리로 화서까지 접근이 가능한(3~4 m) 2개체(T1과 T2; 수고: 14 m vs. 5.4 m; DBH: 44 cm vs. 28.6 cm)를 선정하였다. 개체당 여러 개의 화서가 있으나 사다리에서 관찰이 가능한 화서의 수가 제한되어 있는 관계로 본 연구에서는 개체당 2개의 밀추화서에 표지를 하였다(T1: T1-1, T1-2; T2: T2-1, T2-2). 화서축 전체를 균등하게 5부분으로 나누고 각 부분에서 1개씩의 복기산화서(compound dichasium)(Fig. 3-1B)에 표지한 다음, 개화과정을 관찰하였다. 2012년 예비 조사 시 표지한 5개 복기산화서의 개화가 모두 종료되었을 때 밀추화서 내 거의 모든 꽃의 개화가 종료되었으므로 이를 개화조사 척도로 보았다. 8개의 꽃으로만 구성된 복기산화서를 가지 위치에 따라 4단계(primary - secondary - tertiary - quaternary)로 구분하였다(Fig. 3-1B). 2013년 6월 11일부터 모든 꽃이 낙화하는 7월 7일까지 1~3일 간격으로 개화과정을 관찰하였다. 강릉 2개체의 자웅이숙 양상이 다른 지역 개체들과 동일한지 확인하기 위해 6지역(밀양, 남원, 보성, 영광, 대부도, 영흥도) 총 48개체(Table 3-2)의 개화양상을 2014~2015년 6월 초부터 7월 중순까지 5일 간격으로

관찰하였다. 암·수꽃 개화 전환과 개체 내 피는 꽃들의 성적 동일성을 검사하기 위해 개체당 5~7개의 화서를 채집하거나 망원렌즈를 이용하여 촬영하였다.

강릉의 T1과 T2개체의 복기산화서에서 4단계(Fig. 3-1B)에 걸쳐 피는 수꽃(N = 97)과 네 번째 단계에서 개화하는 암꽃(N = 15)의 개화수명을 구하였다. 꽃당 개화수명은 한 꽃이 피기 시작하여 낙화하는 날까지로 정의하였다. T1과 T2개체를 통틀어 암·수꽃의 개화수명의 변이는 매우 작았으므로[암꽃 vs. 수꽃 = 0.80 vs. 0 (SD)], 두 개체 개화수명의 평균과 범위를 구하였다. 밀추화서당 개화기간은 표시된 5개의 복기산화서에서 최초 꽃의 개화시작일부터 마지막 꽃의 낙화일까지의 기간으로 정의하여 성별, 단계별 개화기간을 구하였다. 개체당 개화기간은 두 개의 밀추화서 내 표시된 10개 복기산화서를 통틀어 최초 꽃의 개화시작일부터 마지막 꽃의 낙화일까지의 기간으로 정의하였다.

3.2.5. 통계분석

측정자료는 평균±표준오차로 나타내었다. 암꽃과 수꽃 측정치들 간의 통계적인 차이는 독립표본 Student's *t*-test(SPSS ver. 19, 2010)을 사용하여 분석되었다. 통계적 유의성은 $\alpha = 0.05$ 수준에서 검정되었다.

3.3. 결과

3.3.1. 암·수꽃 특성

참죽나무의 암·수꽃에서는 몇 가지 공통적인 특징이 발견되었다. 꽃받침 위에는 미약하게 발달한 웅예병(androgynophore)이 있고, 그 웅예병에는 5개 크림색의 용골형 꽃잎 5개가 날장으로 붙어있다(Fig. 3-2). 꽃잎의 아랫부분 안쪽에 나 있는 돌기(carina)는 짧은 웅예병에 부착되어 있다. 웅예병 주변에 디스크 형태(discoïd)로 부풀어 오른 꿀샘(intrastaminal nectary disk)은 작은 꽃눈 상태에서는 연녹색이었다가 성숙하면서 노란색 - 주황색 - 붉은색 순으로 변했다. 5열로 갈라진 꿀샘은 5개의 수술대와 각기 융합되어 있다. 수술대 위에는 측꽃밥(latrorse) 형태의 약(anther)이 달려 있고 수술대 사이에는 5개의 실같이 가늘고 쪼그라진 모양의 헛수술이 엇갈려서 나 있다. 암술대 끝의 주두는 큰 원반 모양이고 주두의 가장자리와 아래에 많은 돌기가 존재한다(Fig. 3-2). 심피 내부에는 5개의 방(locule)이 있고 각기 4~6개의 배주가 형성된다.

참죽나무의 수꽃과 암꽃은 외견상 양성화로 보이나 한쪽 성이 각기 퇴화된 단성화였다. 밝은 노란색인 수꽃의 약들은 서로 가깝거나 맞닿아 있었고, 개화 시 열 개되었다. 반면, 암꽃의 약은 어두운 노란색으로 비교적 작고 서로 상당히 떨어져 있었으며, 개화한 후에도 열개(dehiscence)되지 않았다. 개화 시에 채집한 수꽃 심피는 흰색이었으나 암꽃 심피는 녹색이었다. 수꽃의 심피 내 방(locule)에 있는 배주는 쪼그라든 형태였으나 암꽃의 배주는 둥글었다. 수꽃은 암꽃보다 꽃잎 길이와 너비, 수술과 약 길이가 유의하게 더 컸다(t -test, $P < 0.001$)(Table 3-3). 수꽃의 약과 수술대는 암꽃에 비해 각기 약 2배, 1.6배 더 길었다. 반면, 암꽃의 자방

길이와 너비는 수꽃에 비해 모두 약 2배 더 컸다(t -test, $P < 0.001$).

3.3.2. 화서 내 암·수꽃의 배열

참죽나무의 기산화서(dichasium, $N = 1440$)의 정단지와 측지 모두에서 수꽃이 관찰된 반면 암꽃은 기산화서의 측지에서만 관찰되었다(Fig. 3-3). 그 결과 기산화서의 2개의 측지에 있는 꽃들의 성 조합은 3가지였다(수꽃+수꽃, 암꽃+수꽃, 암꽃+암꽃)(Fig. 3-3). 채집된 화서에서 개화상태를 관찰한 결과, 동성 조합(수꽃+수꽃, 암꽃+암꽃)에서는 두 꽃 모두가, 이형 성체제 조합(암꽃+수꽃)에서는 대체로 암꽃만 개화한 상태였다.

3.3.3. 암·수꽃의 개화양상과 개화기간

강릉 두 개체(T1, T2)에 표지한 복기산화서에서는 3단계까지 수꽃이 순차적으로 개화하다가 4단계부터 수꽃→암꽃→수꽃 또는 암꽃→수꽃→암꽃 순서로 개화했다(Fig. 3-4). T1-2를 제외한 모든 화서에서는 4단계에서 수꽃이 먼저 피었고 곧바로 또는 며칠의 휴지기를 거친 후 암꽃이 핀 다음 수꽃이 다시 피었다. 반면 T1-2화서에서는 3단계의 개화 종류 직후인 177일부터 182일까지 꽃이 피지 않았다가 183일에 암꽃이 피고 뒤이어 수꽃과 암꽃이 차례로 피었다.

4단계의 두 쌍의 꽃들은(Fig. 3-1, 3-3) 성이 같으면 개화 시기도 같았으나 성이 다르면 다른 시기에 개화하였고, 이때 대체로 수꽃이 암꽃보다 늦게 피었다. 일부 화서(T1-1과 T1-2)에서는 4단계에 암·수꽃의 중첩이 관찰되기도 하였으나 이러한 중첩현상은 T2의 다른 두 화서에서는

관찰되지 않았다(Fig. 4). 2014~2015년에 6지역(밀양, 남원, 보성, 영광, 대부도, 영흥도)의 개체들을 관찰했을 때, 개체 내 꽃들의 성적 동일성은 대체로 높았고 4단계에서의 개화는 대체로 수꽃→암꽃→수꽃 순으로 이루어졌다.

T1과 T2 두 개체에서 모든 수꽃의 개화수명은 1일(N = 97), 암꽃의 개화수명은 2일($\bar{x} \pm SE = 1.93 \pm 0.21$, N = 15) 이었다. 1단계부터 4단계까지 수꽃은 화서당 단계별 평균 3.33 ± 0.36 일 개화하였다(range: 1~5일, N = 12)(Fig. 3-4). 4단계에는 암꽃이 2회 핀 T1-2에서 암꽃의 개화가 가장 길었고(4일), T1-1은 이보다 하루 더 짧았으며(3일) 나머지 화서는 모두 2일간 개화하였다. 반면 동일 단계에 T1-1의 수꽃 개화기간은 가장 길었고(4일) 나머지 화서들은 이보다 2일씩 더 짧아 2일간 개화하였다. T1과 T2의 개체당 개화기간은 각기 24일(6월 13일~7월 7일), 21일(6월 15일~7월 6일)로 T1의 개화가 3일 더 오래 지속되었다(Fig. 3-4). 개체 수준에서 수꽃은 17~20일, 암꽃은 단지 2~4일 동안 개화하였다.

Table 3-1. List of duodichogamous species in angiosperms reported in previous studies and this study. The numbers within parentheses in the first column indicate approximate numbers of species and genus of each family (Christenhusz and Byng, 2016).

Family	Genus	Species	Reference
Cyperaceae (5500, 90)	<i>Cladium</i>	<i>Cladium jamaicense</i>	Snyder and Richards, 2005
Fagaceae (927, 8)	<i>Castanea</i>	<i>Castanea mollissima</i> <i>Castanea crenata</i>	Stout, 1928, Godley, 1955 Hagman, 1975, Jaynes, 1975
Meliaceae (600, 53)	<i>Toona</i>	<i>Toona sinensis</i>	This study
Phyllanthaceae (2050, 57)	<i>Bridelia</i>	<i>Bridelia retusa</i>	Borges et al., 1997
		<i>Bridelia tomentosa</i>	Luo et al., 2007
		<i>Bridelia stipularis</i>	Li et al., 2014
	<i>Cleistanthus</i>	<i>Cleistanthus sumatranus</i>	Li et al., 2014

Table 3-1. Continued.

Family	Genus	Species	Reference
Sapindaceae (1860, 142)	<i>Acer</i>	<i>Acer</i> spp.	de Jong, 1976
	<i>Cupania</i>	<i>Cupania guatemalensis</i>	Bawa, 1977
	<i>Deinbollia</i>	<i>Deinbollia</i> spp.	de Jong, 1976
	<i>Dipteronia</i>	<i>Dipteronia</i> spp.	de Jong, 1976
	<i>Hippocastanum</i>	<i>Hippocastanum</i> spp.	de Jong, 1976
	<i>Koelreuteria</i>	<i>Koelreuteria</i> spp.	de Jong, 1976
	<i>Litchi</i>	<i>Litchi chinensis</i> spp.	Khan, 1929
	<i>Paullinia</i>	<i>Paullinia weinmanniifolia</i>	de Lima et al., 2016
	<i>Sapindus</i>	<i>Sapindus emarginatus</i>	Subba Reddi et al., 1983
	<i>Serjania</i>	<i>Serjania</i> spp.	Acevedo-Rodriguez, 1993
	<i>Talisia</i>	<i>Talisia</i> spp.	Acevedo-Rodriguez, 2003
	<i>Urvillea</i>	<i>Urvillea ulmacea</i>	Zapata and Arroyo, 1978

Table 3-2. Population sizes and physical conditions of *Toona sinensis* of 20 populations examined in South Korea during flowering season (June to July) for five years (2011–2015). Inflorescence of a total of 48 individuals were observed or collected among 106 individuals in these populations. Data on annual mean temperature and precipitation (1980–2010) were obtained from Korea Meteorological Administration (KMA). Alt. = Altitude, Temp. = Mean annual temperature, Precip. = Mean annual precipitation.

Population	Population size	Alt. (m)	Weather observatory location	Temp (°C)	Precip. (mm)	Examined year
Chuncheon	6	126	Chuncheon	11.1	1347.3	2011
Yeongok	5	10	Gangneung	13.1	1464.5	2011
Gangneung	2	10	"	"	"	2011, 2013
Seongsan	5	58	"	"	"	2011
Suwon	1	39	Suwon	12.0	1312.3	2011
Daebudo	10	20	Incheon	12.1	1234.4	2011, 2014, 2015
Yeongheungdo	27	10	"	"	"	2011, 2014, 2015
Taeon	4	40	Seosan	11.9	1285.7	2011
Uljin	2	10	Uljin	12.6	1119.0	2011

Table 3-2. Continued.

Population	Population size	Alt. (m)	Weather observatory location	Temp (°C)	Precip. (mm)	Examined year
Cheongsong	1	309	Euseong	11.2	1031.7	2011
Miryang	2	10	Miryang	13.3	1229.4	2011, 2014, 2015
Yangsan	1	30	"	"	"	2011
Wanju	5	30	Jeonju	13.3	1313.1	2011
Jeongeup	5	22	Jeongeup	13.1	1317.3	2011
Namwon	2	322	Namwon	12.3	1380.4	2011, 2014, 2015
Beopseong	5	10	Gwangju	13.8	1391.0	2011
Yeonggwang	14	20	"	"	"	2011, 2014, 2015
Nampyeong	3	14	"	"	"	2011
Donggang	3	22	"	"	"	2011
Boseong	3	50	Jangheung	13.0	1505.6	2011, 2014, 2015

Table 3-3. Mean sizes of male and female floral structures in *Toona sinensis*. Mean±SE is provided. N = 184 each for male and female flowers.

	Petal (mm)		Stamen (mm)		Ovary (mm)	
	Length	Width	Filament length	Anther length	Length	Width
Male	4.74±0.46	2.85±0.36	2.66±0.27	1.39±0.20	0.82±0.15	0.81±0.15
Female	4.42±0.42	2.61±0.30	1.67±0.26	0.71±0.19	1.55±0.29	1.62±0.19
<i>t</i>	6.959	6.989	36.394	33.918	30.132	45.863
df	366	366	366	366	366	366
P	P<0.001	P<0.001	P<0.001	P<0.001	P<0.001	P<0.001

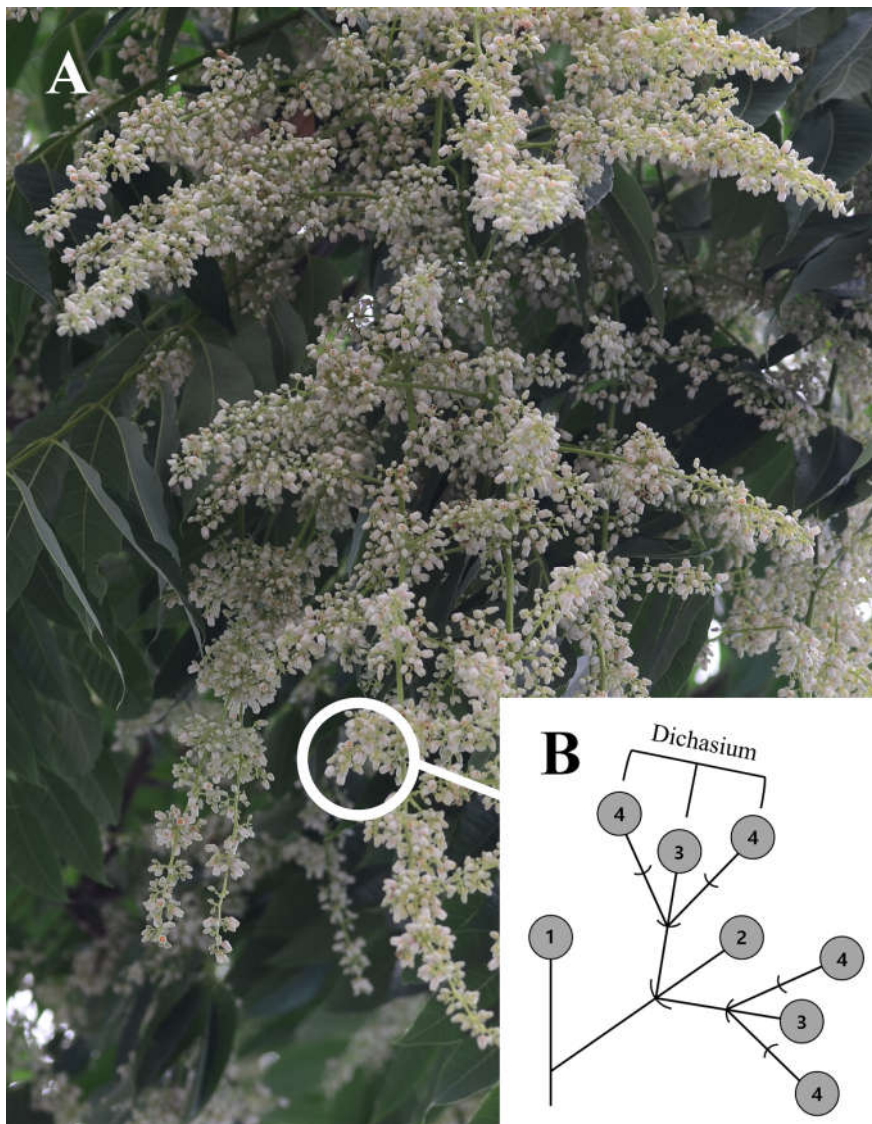


Fig. 3-1. Inflorescence structure of *Toona sinensis*, including (A) the number of compound dichasium and (B) the flowering phases (1 = primary, 2 = secondary, 3 = tertiary, 4 = quaternary). Male flowers occur through the whole phases, but female flowers only occur in quaternary phase.

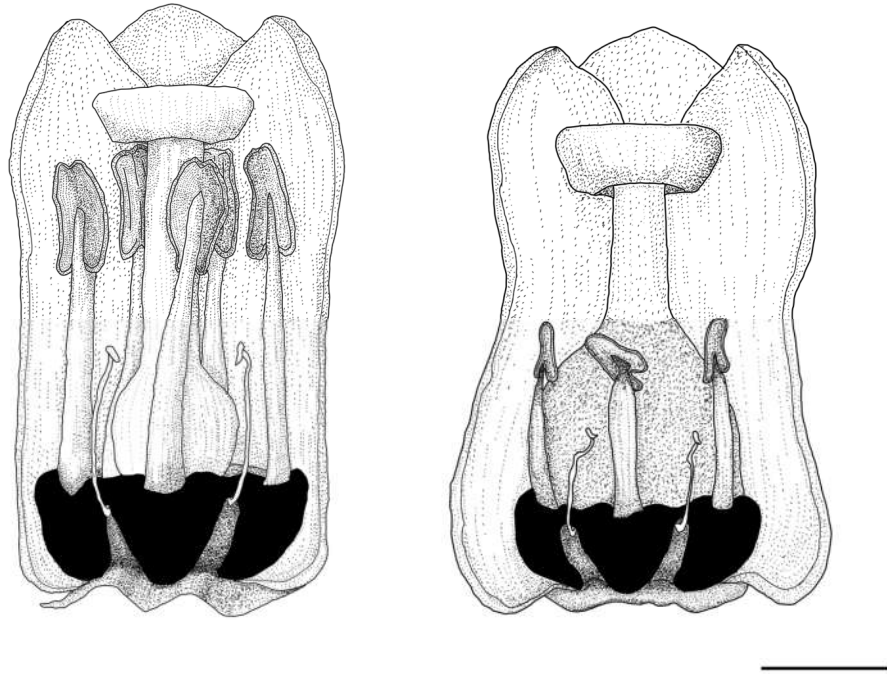


Fig. 3-2. Functional male (left) and female (right) flowers of *Toona sinensis*. Both types of flowers have five thread-like staminodes alternating with stamens (male) or antherodes (female). The ovary color of the female flower is shiny green, whereas that of the male is pale white. Nectary around the androgynophore is green initially, but turning bright red when opened (scale bar = 1 mm).

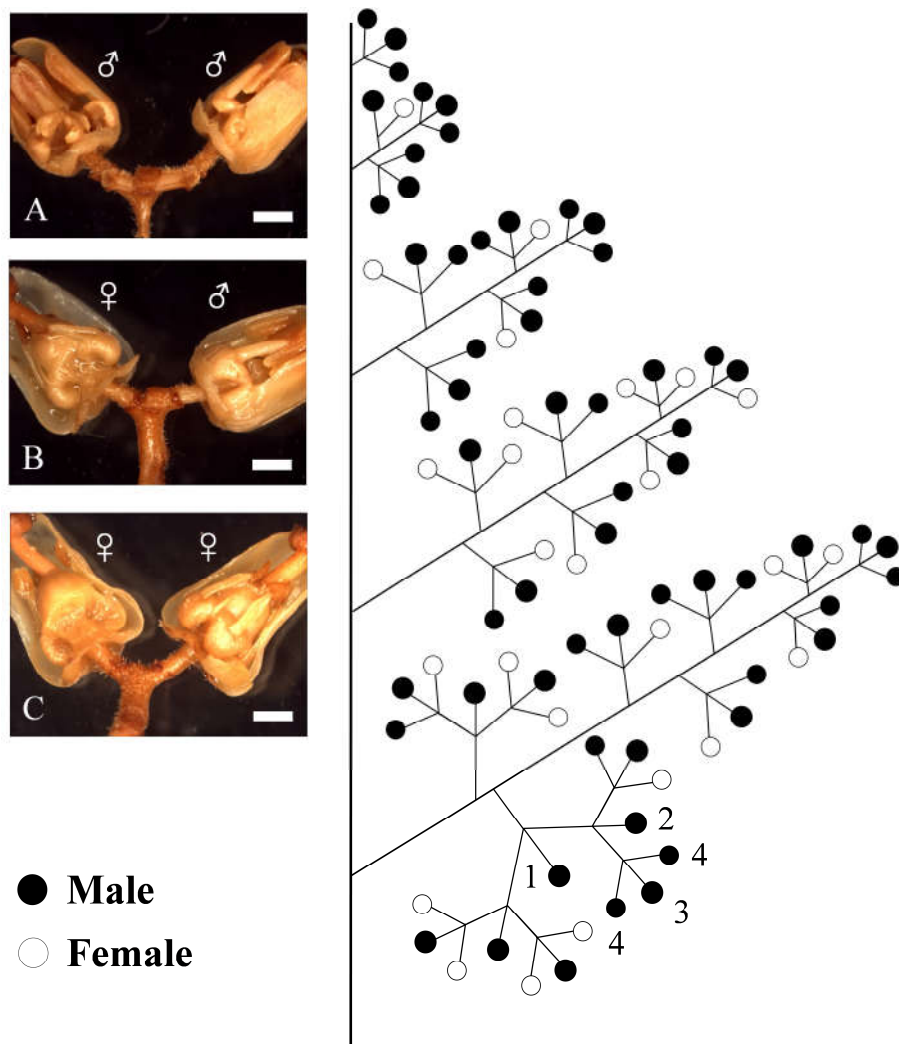


Fig. 3-3. The arrangement of male and female flowers in two lateral branches of a dichasium (left) and thyrse (right) (A = male (left) + male (right), B = female + male, C = female + female, scale bar = 1 mm). Numbers on the compound dichasium correspond to flowering phases described in Fig. 3-1.

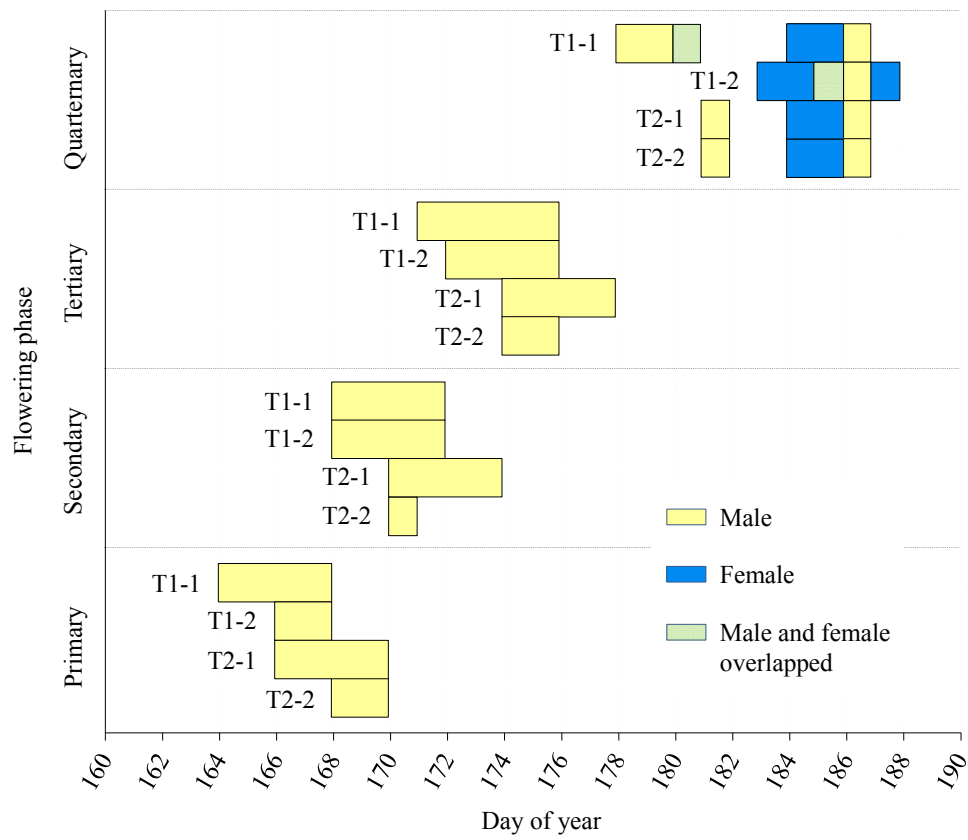


Fig. 3-4. The flowering phases and duration of male and female flowers on two thyrses of two *Toona sinensis* individuals (T1 and T2) in Gangneung on the east coast of South Korea. Two thyrses of T1 and T2 were again tagged as T1-1 and -2, and T2-1 and -2.

3.4. 고찰

3.4.1. 참죽나무의 duodichogamy 양상

본 연구는 멸구슬나무과의 참죽나무가 duodichogamy임을 최초로 밝혔다. 지금까지 멸구슬나무과 내 자웅동주 분류군은 웅예선숙이거나 자예선숙인 종들만을 포함하는 것으로 알려져 왔다(Styles, 1972; Bahadur, 1987; Pennington and Muellner, 2010). 수→암→수 순서로 개화하는 duodichogamy는 강릉의 2개체에서 확인되었고, 2년 동안 관찰된 다른 6지역 58개체에서도 확인되었다. 그러므로 본 연구는 참죽나무가 ‘현화식물에서 가장 드문 자웅이숙 유형’(Luo et al., 2007)임을 보여준다. 멸구슬나무과에는 53속 600여종이 있으며(Christenhusz and Byng, 2016) 자웅이주종을 포함하는 2족(Agalaieae, Guareeae) 7속(*Aphanamixis*, *Ekebergia*, *Guarea*, *Pterorhachis*, *Ruagea*, *Trichilia*, *Walsura*)을 제외하고 이들은 대체로 자웅동주종이다(Pennington and Styles, 1975; Renner, 2014). 멸구슬나무과가 duodichogamy 종을 다수 포함하는 무환자나무과와 동일한 목(Sapindales)에 속함을 고려할 때, 더 많은 duodichogamy 종들이 이 과에서 발견될 수 있을 것이다. 현재 The Tree of Sex Consortium(2014)에서 집대성한 전 세계 성체제 데이터베이스에는 참죽나무를 포함한 멸구슬나무과에 대한 정보가 누락되어 있다. 만약 참죽나무가 포함된다면 duodichogamy 종이 발견된 분류군은 이제 5과 17속(Table 3-1)이므로 위 데이터베이스에 반영되어야 할 것이다.

자웅이숙이 타가수정율을 증가시키고 꽃가루-암술머리 간섭을 감소시킴에도 불구하고 모든 화서에서 완벽하게 작동하지는 않는다. 본 종에서는 암·수꽃의 개화가 복기산화서 내에서는 중첩되지 않았다. T1의 두

화서들과 같이 화서 수준에서는 이들 간의 중첩이 일어났으나(Fig. 3-4), 그러한 중첩은 단지 두 개의 꽃에서만 일어났다. 그러나 참죽나무는 다른 duodichogamy 종들(*Bridelia tomentosa*, Luo et al., 2007; *Paullinia weinmanniifolia*, de Lima et al., 2016)처럼 어느 정도의 인화수정은 피할 수 없을 것으로 사료된다.

Duodichogamy인 참죽나무에서 수꽃은 가장 우점적으로 피기 때문에 암꽃의 개화시기와 기간, 개체군 내 개체들의 개화순서는 이들의 성공적인 수분과 종자생산에 매우 중요한 요소들이다. 참죽나무에서 암꽃이 단 한 차례만, 그리고 평균적으로 2일 동안 개화하기 때문에 암꽃의 전반적인 개화기간은 수꽃보다 훨씬 짧다(암꽃 vs. 수꽃: 2~4일 vs. 17~20일). 만약 암술머리가 수용상태일 때 활동 가능한 수분매개자가 적거나 또는 주변의 수꽃을 피우는 다른 개체들이 충분하지 못하면 타가수정은 어려워질 수 있고 결국 종자생산량은 감소할 수 있다. 자웅이숙종에서 타가수정은 개체군 내 개체들이 비동시적으로 개화할 때만 가능하다. 이와 같은 특성을 확인하기 위해 참죽나무 자생 개체군에서 수분매개자 활동과 적응 수준을 비교하는 후속적인 연구가 필요할 것으로 사료된다.

3.4.2. 밀추화서 내 성 배열

기산화서의 암·수꽃 배열은 적어도 밀추화서를 가지는 멸구슬나무과의 자웅이숙 특성과 밀접하게 연관될 것이다. 멸구슬나무과의 *Cedrela* spp.은 기산화서의 정단지와 측지에 각기 암꽃과 수꽃이 달리고 이 가운데 정단지 암꽃이 먼저 개화하는 자예선숙종이다(Crudén, 1988; Pennington and Muellner, 2010). 반대로 참죽나무는 기산화서의 정단지에 반드시 수꽃이 달리고 측지의 암·수꽃 배열이 3가지 조합(수꽃+수꽃, 수꽃+암꽃,

암꽃+암꽃)을 이룬다. 멸구슬나무과의 다른 종들의 자웅이숙을 조사할 때 duodichogamy의 개화양상은 위와 같은 기산화서 내 측지의 복잡한 성 조합의 확인을 통해 추정할 수 있을 것이다. 멸구슬나무과 종들은 보통 단성화를 생산하고 동시적 자웅이숙성을 띤다(Styles, 1972). 그렇다면 기산화서 내 암·수꽃의 배열은 멸구슬나무과 종에서 1반복 자웅이숙, duodichogamy, multicycle dichogamy을 구분하는데 필요한 유용한 단서가 될 것이다.

3.4.3. 양성화로 오인되었던 참죽나무의 꽃 구조

멸구슬나무과 식물의 꽃은 종종 양성화로 오인되었다(예: Troup, 1921; Lamb, 1960). 참죽나무의 오랜 개화기간과 외견상 양성화 구조는 정확한 성체제 규명에 어려움으로 작용하였다. 그러나 수꽃의 배주가 퇴화된 자방과 암꽃의 열개하지 않는 약은 각기 기능을 잃은 위암술(pistilode)과 위웅예(staminode)에 해당하고, 따라서 참죽나무는 암꽃과 수꽃을 따로 피우는 단성화이다. Bahadur(1987)와 Edmonds and Staniforth(1998)는 비교적 최근에 참죽나무 암·수꽃의 형태적 차이를 인지했으나 암꽃의 약이 실제로 기능을 하는지는 확인하지 못했다. 참죽나무의 수꽃과 암꽃에는 각기 퇴화된 자방과 약이 있고 수꽃은 종자를 생산하지 못했고 암꽃은 꽃가루가 검출되지 않았다. 그러므로 한국의 참죽나무는 개체 내 암꽃과 수꽃을 피우는 자웅동주종이다. 이 결과는 참죽나무를 단성화를 가지는 종으로 기술한 기존의 연구들과 일치한다(Pennington and Styles, 1975; Bahadur, 1987; Edmonds and Staniforth, 1998; eFlora, 2017).

3.4.4. Duodichogamy의 진화와 멸구슬나무과 내 잠재적인 후보군

Duodichogamy의 진화를 촉진하는 조건과 관련하여 가장 타당한 가설은 수배우자 간 경쟁이다(male-male competition)(Lloyd and Webb, 1986; Luo et al., 2007). 그러나 궁극적으로 수배우자 간 경쟁을 촉진하는 조건에 대해서는 아직까지 논쟁이 있다. Luo et al.(2007)은 그러한 경쟁을 촉진하는 조건이 수분매개자 부족이 아니라 자원부족이며 적은 배주 수(꽃당 1~4개)가 duodichogamy 종에서 수배우자 간 경쟁에 기여할 것이라고 주장하였다. 참죽나무는 배주 수가 적지 않지만(꽃당 30개) 암꽃의 개화기간이 짧고 그 수가 적은 특성은 아마도 기존에 발견된 duodichogamy 종들의 적은 배주 수와 비슷한 효과를 나타냈을 것이다. 결국 이러한 암꽃의 특성이 수배우자 간 경쟁을 심화시켰을 것으로 사료된다. 본 연구는 여기서 더 나아가 참죽나무와 기존의 duodichogamy 종들의 지리적 분포자료에 기초하여 duodichogamy와 수배우자 경쟁을 촉진하는 요인 사이에 잠재적인 상관성을 도출할 수 있었다(Table 3-1). 첫째, duodichogamy 종(Table 3-1)은 대체로 짧지만 많은 비가 집중적으로 내리는 몬순기후대에 서식하였다. 둘째, 지금까지 조사된 duodichogamy 종들의 특성을 분석한 결과, 이들의 암꽃은 여름 몬순(우기)[예: *Cladium jamaicense* (Snyder and Richards, 2005), *Bridelia tomentosa* (Luo et al., 2007), *Paullinia weinmanniifolia* (de Lima et al., 2016)]에 개화하였다. 한국에서 참죽나무의 암꽃은 이와 같은 여름 몬순이 시작되는 시점(6월 말 또는 7월 초)에 개화하였다. 폭우는 암술머리의 수용성, 꽃가루 발아, 꽃가루 비산(특히, 풍매화), 수분매개자의 활동성을 저해할 수 있다(Kjøhl et al., 2011). 결국 폭우와 같은 악기상은 수분 가능한 건강한 암꽃의 수를 감소시켜서 궁극적으로 수배우자 간 경쟁을 촉발하는 원인으로 작용했을 수

있다. 따라서 본 연구는 암꽃→수꽃 응예선속의 1반복 자웅이속으로 피는 개체들 가운데에서 아마도 수꽃을 한 차례 더 피우는 개체가 악기상 조건에서 선택되었을 것이라는 가설을 제시한다. 그러나 현화식물 가운데 duodichogamy로 밝혀진 종들은 극히 적으므로 이들의 진화 기작에 대한 일반적인 결론을 도출하기는 어렵다. 대신에 본 연구는 몬순기후대에 있으면서 우기에 암꽃을 피우는 자웅동주종이 duodichogamy의 잠재적 후보군이 될 수 있음을 시사한다.

Chapter 4.

침입식물이 유입된 한국의 해안사구지역
식물-수분매개자 네트워크의 구조적 특성과
보전 방안

The structural characteristics and conservation
management of plant-pollinator networks of
invaded coastal sand dunes in South Korea

4.1. 서론

해안사구는 내륙에서 볼 수 없는 생물이 서식하는 고유한 생태계이다(환경부, 2006). 이곳에 서식하는 식물은 강한 햇빛과 높은 염도에 적응한 두꺼운 엽육조직을 가지고 건조한 모래를 피해 지하 깊숙이 뿌리를 내린다. 해안사구의 모래는 햇빛에 빨리 가열되므로 다양한 호열성(thermophilic) 곤충(예: 벌)이 활동하기에 좋은 조건을 제공한다. 게다가 일정 깊이 이상으로 내려가면 비교적 단단한 모래층이 나타나므로 여러 곤충이 집을 짓고 살기에 적합한 조건을 갖추고 있다(Kirby, 1992; Key, 2000; Howe, 2003).

식물과 곤충 간의 상리공생적 상호작용(특히, 수분; pollination)은 해안사구 지역의 생태계 기능과 안정성 유지에 중요한 역할을 한다(Viana and Kleinert, 2006; Shay et al., 2016). 해안사구에 서식하는 식물은 불리한 환경에서 영양번식을 택하기도 하지만 고온 건조한 환경에 노출되어 꽃을 더 많이 피우므로 이들의 종자생산에 있어 매개자에 의한 타가수정이 차지하는 비율이 높다(Howe et al., 2010). 예를 들어, 해안사구에서 서식하는 대표종인 갯메꽃(*Calystegia soldanella*)은 주로 꿀벌류에 의해 수분되고 자가불화합성이 높은 타가수정 식물이며(Ushimaru and Kikuzawa, 1999), 순비기나무(*Vitex rotundifolia*)는 수분매개자 활동 강도에 비례하여 결실률이 증가하는 타가수정 식물이다(Murren et al., 2014). 한국, 중국, 일본에 분포하며 염분농도가 높은 구간에 서식하는 갯방풍(*Glehnia littoralis*)도 타가수정을 주로 하는 대표적인 해안사구 식물이다(Itoh et al., 1996). 건조한 환경의 해안사구에서 주로 타가수정에 의존하는 식물의 수분을 돕는 곤충은 벌이다(Gottsberger et al., 1998). 이들의 활동은 식물종의 다양성과 풍부도에 따라 달라질 수 있기 때문에(Viana and

Kleinert, 2006) 해안사구지역의 중요한 생태계 기능(즉, 수분)은 이들 간의 상호작용에 의해 결정된다.

그러나 해안사구지역은 개발압력(휴양시설, 해안도로, 방파제, 발전소 건설, 모래채취)과 침입식물종의 유입으로 인해 생태계의 기능적인 건강성 저하가 우려되는 곳이다. 예를 들어, 강릉의 안인사구는 1970년대 화력발전소 건설 등으로 해안사구를 비롯하여 배후에 위치한 석호가 크게 훼손되었다(환경부, 2006). 게다가 잦은 토목 공사로 인한 육지 모래의 유입과 관광객들의 방문은 해안가 내 침입식물의 침투를 가속화 시켜서(Oh and Kim, 2008; Lim et al., 2010) 이들 지역의 면적당 귀화율(평균 40%이상)은 다른 자연 또는 인공지역보다 훨씬 높은 수준에 이르게 되었다(Kim, 2015). 이처럼 교란 수준이 높은 해안사구지역의 생물다양성 보전을 위해 국내에서는 해안사구 고유서식종 발굴에 집중해 왔다(An, 2003; 환경부, 2006; Han, 2010). 식물-수분매개자 상호작용이 해안사구의 중요한 생태적 기능을 담당함을 고려하면 이에 대한 진단과 평가는 생물상 정보와 더불어 생태적 건강성 회복에 필요한 중요한 정보를 제공할 수 있다.

최근 연구자들은 상리공생적 상호작용(예: 식물-수분매개자 상호작용, 식물-과일포식자 상호작용)이 복잡하면서도(즉, 시공간적인 변이 특성) 규칙성이 존재하며 자기조직화(self-organization)하는 이른바 복잡계(complex system)의 속성을 지녔다고 판단하여 복잡계를 연구하는데 사용되는 네트워크 과학을 도입했다(Bascompte and Jordano, 2007). 그 결과 상리공생적 상호작용 네트워크에서는 몇 가지 구조적 속성들이 공통적으로 관찰되었다. Jordano et al.(2003)은 지금까지 조사된 29개의 식물-수분매개자 네트워크와 24개의 식물-과일포식자 네트워크를 분석한 결과, 상호작용 상대가 가장 많은 종은 극도로 적고, 반대로 1종 미만인

종은 상당히 많음을 발견했다. 이들이 조사한 네트워크 가운데 65.6%의 degree(종당 상호작용 수)분포는 꼬리 부분이 하락하면서 잘리는 이른바 절단된 멱함수 분포(truncated power-law distribution)를 보였다. 잇따라 Bascompte et al.(2003)은 식물-수분매개자 네트워크가 nested 속성(위계적 상호작용 공유 속성)을 가짐을 밝혔다. Nestedness(위계적 상호작용 공유특성)는 네트워크 내에서 전문가종(specialist)과 상호작용하는 종이 일반가종(generalist)들과 상호작용하는 종들의 집단에 부분적으로 종속됨을 의미하며 이러한 비대칭적 구조는 네트워크의 결합력을 높여서 군집의 존속과 진화에 중요한 역할을 한다(Bascompte et al., 2003; Memmott et al., 2004; Thebault and Fontaine, 2010). Olesen et al.(2007)은 식물-수분매개자 네트워크에서 서로 긴밀하게 상호작용하는 무리, 즉 module(또는 compartment)을 탐지할 수 있었고, module을 구성하는 종들 간에 계통 및 생활사적 특성을 공유함을 밝혔다. 상리공생 네트워크에서 발견된 여러 구조적 속성들은 이후 다양한 서식지에서 네트워크의 동태와 안정성을 진단하는데 유용하게 사용되어왔다(Bascompte and Jordano, 2014).

네트워크 분석은 복잡한 생물 상호작용을 이해하고 섭동(perturbation)에 따른 생태계의 구조적인 변화를 감지하기 위한 수단으로써 보전 분야에서 활용 가능성이 확대되고 있다. 생물 네트워크는 생물종들의 단순한 집합체 그 이상이므로(Lewinsohn et al., 2006; Montoya et al., 2006; Bascompte and Jordano, 2007; Tylianakis et al., 2010) 기존의 종 중심적 접근은 거대하고 복잡한 생물 네트워크를 보전하는 방법이 될 수 없다(Bascompte et al., 2006; Bastolla et al., 2009; Tylianakis et al. 2010). 생물다양성은 종뿐만 아니라 이들 간의 상호작용을 포함하고 있으며, 많은 연구자들은 종간 상호작용이 종 자체보다 환경 변화에 더 취약함을 강조해

왔다(Tylianakis et al., 2008; Sabatino et al., 2010). 여러 생물 네트워크 가운데 식물-수분매개자 상호작용 네트워크는 비대칭적인 상호의존성을 보이며 시공간적 변동성이 높은 복잡한 구조를 이룬다(Jordano et al., 2003). 식물-수분매개자 네트워크를 보전하기 위해서는 복잡계를 이해하는데 적합한 네트워크 분석도구를 사용하여 이들의 여러 구조적 속성을 탐색하고 섭동에 가장 민감한 변화를 보이는 지표를 찾는 것이 중요하다(Tylianakis et al., 2010; Kaiser-Bunbury and Blüthgen, 2015; Soares et al., 2017). Tylianakis et al.(2010)은 네트워크의 안정성과 기능성을 대표하며 보전적으로 의미가 있다고 여겨지는 여러 지표(예: interaction diversity, connectance, degree distribution, nestedness, specialization, modularity)를 제시했다. 그러나 이러한 지표들이 보전적인 용도로 활용될 수 있으려면 지표 측정에 있어 비용적 이점이 있어야 하며 표본 수집 강도에는 영향을 받지 않는 대신 섭동에 민감하게 반응해야 한다(Nielsen and Bascompte, 2007; Tylianakis et al., 2010; Kaiser-Bunbury and Blüthgen, 2015). 현재까지 이와 같은 기준을 충족한 네트워크 지표로는 specialization(H_2' : network level, d' : species level), modularity(Q)가 있었다(Tylianakis et al., 2010; Kaiser-Bunbury and Blüthgen, 2015; Soares et al., 2017). 이러한 지표들은 2차절멸(secondary extinction)에 대한 위험도를 반영하므로(Memmott et al., 2004; Biesmeijer et al., 2006; Olesen et al., 2007) 서식지파괴(Traveset et al., 2017)와 침입식물종의 유입(Albrecht et al., 2014)으로 인한 생태적 기능(예: 수분서비스)의 건강성 진단과 평가에 활용되고 있다. 그러나 다양한 서식지에서 섭동에 대한 네트워크 지표들의 반응과 관련된 연구는 아직까지 부족한 실정이므로 이 지표들에 대한 검증은 계속적으로 이루어져야 한다(Kaiser-Bunbury and Blüthgen, 2015; Stout and Tiedeken, 2017).

침입식물은 식물-수분매개자 상호작용 네트워크에 중요한 섭동으로 작용한다. 실제로 이들이 유입된 상호작용 네트워크에서는 여러 구조적 특성들의 변화가 감지되었다(Kaiser-Bunbury and Blüthgen, 2015). 지금까지 침입식물이 유입된 식물-수분매개자 네트워크는 그렇지 않은 네트워크보다 대체로 낮은 전문화(specialization)와 modularity를 나타냈고(Albrecht et al., 2014; Stout and Casey, 2014; Larson et al., 2016) 결과적으로 상호작용의 일반화(generalization) 촉진(Padrón et al., 2009; Vilà et al., 2009)과 절멸에 대한 탄력성 증가를 보여주었다(Bartomeus et al., 2008). 이러한 결과들은 침입식물의 유입이 네트워크의 구조적 안정성과 기능의 본질적 악화를 초래하지 않음을 보여준다(Padrón et al., 2009; Vilà et al., 2009; Larson et al., 2016). 그러나 만약 침입식물종의 풍부도가 자생식물보다 훨씬 더 높아진다면 이와 상반된 결과(예: 네트워크 안정성 감소, 생태계 기능 저하)를 초래할 수 있다(Vilà et al., 2009; Kaiser-Bunbury et al., 2017; Vanbergen et al., 2018). 침입식물종은 자생식물-수분매개자 네트워크에 편입되어 자생식물보다 더 다양한 매개자를 유인하며(Vilà et al., 2009) 이러한 결과는 궁극적으로 이들이 네트워크에서 자생식물보다 더 중심적 역할을 할 기회를 제공한다(Bartomeus et al., 2008). 결국 네트워크 내에서 침입식물의 영향력이 확장되면 이들을 제거했을 때 자생식물의 상대 매개자도 함께 사라지는 결과를 초래할 수 있다(Carvalho et al., 2008; Ferrero et al., 2013).

침입식물종은 네트워크 수준의 변화뿐만 아니라 수분매개자종의 생존율에도 영향을 미친다(Bartomeus et al., 2016; Vanbergen et al., 2018). 수분매개자는 단일 또는 소수의 침입식물종이 우점하는 환경에서 개체 또는 개체군의 생존에 필요한 영양공급의 결핍을 겪을 수 있다(Stabler et al.,

2015; Vanbergen et al., 2018). 일부 침입식물종이 제공하는 꿀과 꽃가루는 자생 매개자종들의 생존을 위협할 수 있는 유독성분을 포함하고 있기 때문에(예: grayanotoxin; Tiedeken et al., 2016) 이들에 대한 저항성이 없는 매개자들은 서식지에서 사라질 위험이 있다. 실제로 침입식물이 우점적인 네트워크에서는 특정 침입식물에 대한 강한 선호도를 보이는 매개자의 생태적 지위(ecological niche)가 높아지며, 반대로 그렇지 못한 매개자는 쇠퇴한다(Bartomeus et al., 2016). 따라서 침입식물이 유입된 식물-수분매개자 네트워크에서 어떤 수분매개자종이 우점적인 지위를 갖는다면 이는 곧 군집 내에 새롭게 유입된 자원인 침입식물을 선호하는 종임을 반증하는 결과이며 이들의 생존율은 높아질 수 있다(Bartomeus et al., 2013; Bartomeus et al., 2016).

본 연구는 침입식물이 유입된 한국 해안사구지역에서 식물-수분매개자 네트워크 보전에 필요한 기초정보를 제공하고자 다음과 같은 질문을 하였다. 1) 침입식물종이 유입된 한국 동해안 사구지역 3곳의 식물-수분매개자 상호작용 네트워크는 어떤 구조적 특성을 보이는가?; 2) 이들 네트워크에서 중심적 역할을 하는 식물과 수분매개자는 어떤 종인가?; 3) 이들 지역에서 생존 확률이 높은 매개자와 취약한 매개자는 어떤 종들인가? 이에 답하기 위해 본 연구는 침입식물의 유입 수준이 높은 한국 동해안 사구 지역에서 식물-수분매개자 상호작용 네트워크의 구조적 특성을 반영하는 지수들을 산출했고, 종 수준의 생태적 역할을 파악하였으며, 자생식물과 침입식물에 방문하는 매개자 종류를 조사하였다.

4.2. 재료 및 방법

4.2.1. 조사지역

식물-수분매개자 상호작용 모니터링은 강원도 동해안에 위치한 3개의 해안사구 지역[양양군 남애해변(YN, Yangyang-gun Namae beach; 37° 57' 13" N, 128° 46' 19" E), 동해시 노봉해변(DN, Donghae-si Nobong beach; 37° 35' 11" N, 129° 06' 01" E), 삼척시 맹방해변(SM, Samcheok-si Maengbang beach; 37° 23' 31" N, 129° 13' 40" E), 이후로는 약어로 지칭]에서 수행되었다(Fig. 4-1). 이들 지역은 공통적으로 해안침식, 토목공사, 관광객 출입과 같은 교란압력이 계속적으로 작용해 왔기 때문에 여러 침입식물종들이 서식하고 있다. YN지역은 태풍으로 인해 바닷물이 내륙 깊은 곳까지 유입되는 특성상 내염성이 낮은 침입식물을 비롯한 내륙성 식물이 차지하는 면적은 상대적으로 작다. 따라서 이 지역에서는 내염성이 강한 자생식물인 통보리사초(*Carex kobomugi*)와 갯메꽃(*Calystegia soldanella*)이 우점하고 개망초(*Erigeron annuus*) 등의 침입식물종은 주로 도로와 인접한 곳에 분포하며 예외적으로 달맞이꽃이 비교적 해안선에 가깝게 분포한다. 사구의 배후에는 석호(포매호)가 있으며 이들 사이에는 해안도로가 있다. YN지역에는 방갈로와 같은 여가시설이 있고 2016년 7월 8일부터 반려동물 출입이 허용됨에 따라 관광객의 유입이 증가해왔다. DN지역은 인접한 망상해변과 같은 개발압력을 상대적으로 적게 받아왔고 관광객 출입이 드문 편이다. 해안선과 해안도로 사이에는 초지가 넓게 발달해 있고 딱지꽃(*Potentilla chinensis*)이 우점적으로 분포한다. 침입식물종(예: 개망초, 달맞이꽃, 서양민들레, 족제비싸리, 큰금계국)은 대체로 도로와 인접한 곳에 분포하나 백령풀(*Diodia teres*)은

해안선 가까이에 분포한다. SM지역은 해안선으로부터 약 140~150 m까지 백사장이 있고 배후에는 비교적 넓은 면적의 곰솔림이 있다. SM지역은 최근 해안 산책로 건설과 기후변화 등의 원인으로 해변의 급격한 침식이 보고된 바 있으며(환경부, 2006) 리조트 및 해안산책로 건설과 같은 잦은 토목 공사로 육지 모래가 다량으로 유입되어 개망초, 달맞이꽃(*Oenothera biennis*), 흰전동싸리(*Melilotus alba*)가 조사구역에 우점하고 있다.

SM지역은 조사구역을 제외한 곳에서는 보도블럭이 시공되어 있어서 식생이 관찰되지 않는다. YN, DN, SM지역의 조사구 면적은 각기 20,296 m², 23,504 m², 20,640 m²로 조사기간 동안 3개 구역에서 관찰된 총매 식물종의 수는 각기 15종(YN), 14종(DN), 15종(SM)으로 유사했다(Table 4-1). 세 지역에서는 각기 7과(YN), 9과(DN), 9과(SM)에 속하는 식물종이 출현했고, 이 가운데 국화과(Asteraceae) 식물종이 가장 다양했다(YN vs. DN vs. SM = 5 vs. 3 vs. 5). 총매 자생식물종은 각기 6종(YN), 6종(DN), 9종(SM)이었고, 총매 침입식물종은 각기 9종(YN), 8종(DN), 6종(SM)이었다. 세 지역에서 공통적으로 출현한 자생식물은 갯방풍, 갯메꽃 2종에 불과하였으나 침입식물은 큰금계국, 개망초, 서양민들레, 달맞이꽃 총 4종으로 더 많았다(Table 4-1).

4.2.2. 꽃의 풍부도 조사

해안사구 내 현화식물은 대체로 띠를 이루거나 무리를 지어 넓은 면적을 피복하고 많은 수의 꽃을 피운다. 따라서 꽃 또는 화서 크기가 크며 지역 내 개체 수가 적은 일부 종을 제외한 나머지 종(YN: 족제비싸리, DN: 딱지꽃, 개망초, 순비기나무, 백령풀, 족제비싸리, 미국실새삼, SM: 참골무꽃, 순비기나무, 개망초, 달맞이꽃, 미국실새삼, 흰전동싸리)들의 꽃 풍부도는

모두 1 m × 1 m 방형구 내 개화하는 꽃의 수를 이들의 점유 면적에 곱한 추정치로 계산되었다. 종별 점유 면적은 각 종의 분포 경계점에서 획득한 지리좌표정보를 Mapsource(ver. 6.15.11, Garmin Ltd.)에 입력하여 계산하였다. 꽃 풍부도는 종별 개화절정기에 핀 꽃들의 수를 직접 세거나 위와 같이 추정하여 산출했고 복산형화서를 이루는 종(예: 갯방풍, 참나물)은 이중 하나의 화서를, 여러 개의 꽃이 화서 하나를 이루는 종(예: 콩과, 국화과 식물)의 경우에는 화서 1개가 가지는 꽃의 수를 측정단위로 하였다. 자생+침입식물종을 모두 포함한 꽃의 풍부도는 DN(2,140,262) > SM(925,370) > YN(5,536) 순으로 높았다(Table 4-2). 침입식물종의 꽃 풍부도는 SM(821,950) > DN(108,736) > YN(3,200) 순으로 높았고, 자생식물 대비 침입식물의 꽃 풍부도 비율은 SM(7.9) > YN(1.4) > DN(0.05) 순으로 높았다.

4.2.3. 상호작용 모니터링

식물-수분매개자 상호작용 모니터링은 3개 지역(YN, DN, SM)에서 2016년 6월 1일부터 8월 21일까지 수행되었다(YN: 6월 1일~8월 19일; DN: 6월 2일~8월 20일; SM: 6월 3일~8월 21일). 조사기간 동안(80일) 지역당 9회씩(각기 8~10일 간격) 식물-수분매개자 상호작용 관찰을 수행하였다. 식물-수분매개자 상호작용의 표본수집은 time-fixed census방법으로 수행되었다(see Stang et al., 2007; Chacoff et al., 2012; Tur et al., 2013). Time-fixed census는 조사지에 서식하는 식물종의 풍부도와 상관없이 조사일에 개화한 식물종에 대해 동일한 관찰시간(예: 10분)을 할애하는 방법이다. 이 방법을 적용하면 종별, 조사구역별 총 모니터링 시간이 식물의 개화계절성(즉, 개화기간이 오래 지속되는 식물종은 모니터링 시간이

증가)에 따라 달라질 수 있다(Tur et al., 2013). 이 방법은 희귀한 상호작용을 탐지하는데 유리한 반면, 네트워크 크기(식물종 수×수분매개자종 수)가 큰 경우 표본수집의 완결성에 도달하기 어려운 것으로 알려져 있다(Gibson et al., 2011). 본 연구에서와 같이 네트워크 내 식물종의 다양성이 낮은(14~15종) 지역에서는 이 방법을 통한 표본수집이 더 유리할 수 있다. 조사지역 내 개화한 식물종당 한 개체를 무작위로 선정하여 10분 동안 방문하는 매개자를 관찰하고 이를 일중 0900 h~1700 h에 5회 반복하였고(0900 h~1200 h: 2회, 1200 h~1400 h: 1회, 1400 h~1700 h: 2회) 반복마다 새로운 관찰 개체를 선정하였다. 2016년 5월 말 예비조사를 수행한 결과, 방문하는 매개자의 수는 가장 기온이 높았던 1200 h~1400 h에 가장 적었으므로 이 시간대의 모니터링은 일중 1회만 실시하였다. 개체가 구분되지 않는 종(예: 갯메꽃, 순비기나무, 미국실새삼)에 대해서는 각기 3~4개의 꽃 또는 화서를 모니터링 하였고, 여러 개의 꽃이 모여 있는 국화과 식물(예: 개망초, 갯씀바귀, 고들빼기, 서양민들레, 쑥부쟁이, 큰금계국)과 산형과 식물(예: 갯방풍, 참나물), 콩과 식물(예: 갯완두, 잔개자리, 족제비싸리, 토끼풀, 흰전동싸리)에서는 날개의 꽃이 아닌 화서 1~2개를 모니터링 하였다. 그 외의 종들은 모두 개체당 1~2개의 꽃을 모니터링 하였다. 새벽 또는 야간에 개화하는 식물(예: 달맞이꽃)에 대해서는 저녁(2000 h~2200 h), 새벽(0300 h~0500 h), 오전(0900 h~1000 h)에 각기 2회, 1회, 2회씩 모니터링을 반복하였다. 3개 지역에서 각기 총 58 h 20 min(YN), 65 h 10 min(DN), 90 h 00 min(SM)동안 상호작용을 관찰하였다. 상호작용 모니터링 시 식물종명, 꽃에 방문한 곤충종명, 방문빈도(즉, 암술머리 또는 꽃밥을 접촉했을 때만 유효한 빈도로 간주)를 기록하였다. 매개자 풍부도에 영향을 주지 않기 위해 가능한 한 매개자를 현장에서 식별하려고 노력하였으나 그렇지 못한 경우

정확한 식별을 위해 채집하여 전문가에게 동정을 의뢰하였다. 관찰된 식물종과 곤충종은 종 단위까지 식별되었고, 불가능한 경우 속 또는 과 단위까지 식별되었다.

4.2.4. 네트워크의 구조적 특성

침입식물의 꽃 풍부도 경사가 있는 세 지역에서 식물과 수분매개자 간의 상호작용 빈도가 포함된 정량적 네트워크 행렬(Appendix 1-3) 자료에 기초하여 빈번하게 사용되는 네트워크 수준의 지수(metrics)들을 산출하였다[예: connectance(C), weighted nestedness(WNODF), complementary specialization(H_2'), quantitative modularity(Q)]. Connectance(C)는 연결밀도로 정의되며, 가능한 상호작용 수(식물 및 수분매개자종 수를 서로 곱한 값) 대비 실제 관찰된 상호작용 수를 나타낸다. Nestedness(WNODF; nestedness based on overlap and decreasing fill, Almeida-Neto and Ulrich, 2011)는 0부터 100까지의 값을 가지며 값이 클수록 전문가종이 일반가종과 상호작용하는 경향이 강함을 의미한다. 상호작용 관찰 네트워크와 connectance가 동일한('vaznull', Vázquez et al., 2007) 1000개의 무작위 네트워크를 생성하여 이들의 nestedness값을 구했고 95% 신뢰구간에 해당하는 값을 관찰 네트워크에서 산출된 값과 비교하여 유의성을 판단하였다. Complementary specialization(H_2')(Blüthgen et al., 2006)은 네트워크 수준의 상호작용 전문화를 나타내는 지수이며 이 값은 네트워크 크기(S)와 표본수집 강도에 영향을 받지 않기 때문에 서로 다른 상호작용 네트워크 간 비교 시에 유용하다. H_2' 는 0(전문화 없음)부터 1(완벽한 전문화)까지의 값을 갖는다. Quantitative modularity(Q) 값은 module내 구성종들 간의 상호작용이

module 간 상호작용보다 빈번할 때 더 높으며 정량적 네트워크 행렬에 기초한 QuanBiMo algorithm(Dormann and Strauss, 2014)을 이용하여 계산하였다. 이 값의 범위는 0에서 1까지이며, 1일 경우 module이 서로 완벽하게 분리(구획화; compartmentalization)되어 있음을 의미한다(즉, module간 상호작용이 없는 상태). 이 방법을 사용할 경우, MCMC(Markov chain Monte Carlo) 알고리즘에 의해 연산을 실행할 때마다 값이 바뀌기 때문에 연산을 200번 반복 실행하여 얻어진 값들 중에서 최대값(maximum likelihood)을 갖는 반복(iteration)을 선택하였다. 네트워크 크기에 따라 달라지는 modularity값의 특성상(Dormann and Strauss, 2014) 이들 값의 유의성을 검사하기 위해 관찰된 네트워크와 동일한 marginal totals[식물과 수분매개자별 풍부도(즉, 상호작용 빈도) 합이 같은]을 가지는 1000개의 무작위 네트워크를 생성하여('r2d' null model, Patefield, 1981) 관찰된 네트워크의 modularity값이 무작위 네트워크의 modularity값으로부터 얼마나 떨어져 있는지를 z-score 산출을 통해 판단하였다(z-score가 2 이상이면 유의한 modularity로 판단한다; Dormann and Strauss, 2014).

종 수준에서는 degree, species strength(Barrat et al., 2004), specialization(d')을 각기 산출하였다. degree는 종당 상호작용하는 생물종의 수를 의미하며, species strength는 전체 상호작용 빈도에 대한 해당 종의 빈도 비율을 의미한다(Barrat et al., 2004). Specialization(d')은 종 수준의 전문화를 나타내고 0에서 1까지의 값을 가진다. 이 값은 우점 식물종(즉, 여러 수분매개자종과 상호작용하는)에만 방문하는 수분매개자종이 가장 낮은 값을 가지며 반대로 희귀 식물종(즉, 다른 매개자와의 상호작용이 없는)에 방문하는 수분매개자종은 가장 높은 값을 가진다(Blüthgen et al., 2006; Kaiser-Bunbury and Blüthgen, 2015). 종 수준에서 산출된 지수들(degree, species strength, d')은 Appendix 4-9에 나타내었다. 상기의

모든 지수들은 R, bipartite package ver. 2.08(Dormann et al., 2009)을 이용하여 산출하였다.

4.2.5. 구성종별 생태적 역할 조사

네트워크에서 구성종들의 생태적 역할을 식별하기 위해 표준화된 연결값(standardized connection, c)과 참여값(participation, z)을 계산하였다. c 값은 module간 연결도(connectivity)를, z 값은 module내 구성종의 종당 상호작용 수(degree)를 지칭한다(Guimerà and Amaral, 2005). c 와 z 의 임계값(c : 0.62, z : 2.5)(Olesen et al., 2007)을 설정하여 종의 역할을 4가지(network hub, module hub, connector, peripheral)로 구분하였다. Olesen et al.(2007)에 따르면 Network hub($c > 0.62$, $z > 2.5$)종은 식물-수분매개자 네트워크에서 매우 드물게 관찰되는 super generalist이며 이들은 자신이 속한 module뿐만 아니라 다른 module과도 상호작용한다. Module hub($c \leq 0.62$, $z > 2.5$)종은 module 내에서 대부분의 종들과 상호작용하지만 이들이 속한 module외의 종들과는 거의 상호작용하지 않는다. Connector($c > 0.62$, $z \leq 2.5$)종은 특정 module과 상호작용하나 그 밖의 다른 module과는 거의 상호작용하지 않는다. Peripheral($c \leq 0.62$, $z \leq 2.5$)종은 이들이 속한 module 내에서만 긴밀하게 상호작용하는 특성을 가진다. 네트워크의 안정성과 기능에 큰 기여를 하는 핵심종(식물종과 수분매개자종)을 식별하기 위해 closeness centrality(CC)와 betweenness centrality(BC)(Martín González et al., 2010)를 산출하였다. CC는 최단 경로에 기초하여 네트워크에서 한 종이 다른 종에 얼마나 가깝게 연결되는지를 측정하며, BC는 네트워크 내 어떤 두 종 간의 모든 경로 조합 중에서 특정종을 거쳐가는 경로의 비율을 측정한다(Martín González

et al., 2010). CC와 BC값이 높은 종은 핵심종으로 분류된다(Martín González et al., 2010). 위 값들은 모두 one-mode 네트워크를 기반으로 하며 R, bipartite package ver. 2.08(Dormann et al., 2009)을 이용하여 산출되었다.

4.2.6. 자생식물 또는 침입식물을 이용하는 매개자

마지막으로 동해안 사구지역에서 생존 확률이 높은 매개자종과 취약한 매개자종을 식별하기 위해 세 지역에서 침입식물과 자생식물을 모두 방문하는 매개자의 종류와 한쪽 무리만 방문하는 매개자 종류를 조사하였다.

4.3. 결과

4.3.1. 세 해안사구지역 네트워크의 개요

모든 지역에서 총 6목(Orthoptera, Hemiptera, Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera)에 속하는 수분매개자종(104종)이 출현했다(Fig. 4-2). YN지역과 SM지역에서는 파리목에 속한 곤충이 가장 다양했으나(전체 출현 종수 대비 각기, 34.0%, 33.8%), DN지역에서는 벌목에 속한 곤충이 가장 다양했다(44.8%). 그러나 전반적으로 벌목 분류군은 각 해안사구지역의 총 상호작용 빈도에서 차지하는 비율이 가장 높았다[YN: 166(41.1%), DN: 364(51.8%), SM: 369(40.0%); Fig. 4-2]. 세 지역의 총매 식물종(P) 수는 서로 비슷했으나 수분매개자종(A) 수에는 차이가 있었다(SM > DN > YN)(Table 4-3). 네트워크 내 총 종수(S; A+P)와 네트워크 크기(A×P)는 SM > DN > YN 순으로 높았다. 상호작용 종류 수(I), 상호작용 빈도 수(m), 종당 평균 상호작용 수 역시 SM지역이 가장 많았다(Table 4-3). 세 지역 가운데 침입식물의 꽃 풍부도가 가장 높았던 SM지역을 제외하고 모두 자생식물의 상호작용 빈도가 침입식물보다 더 높았다(자생식물 vs. 침입식물, YN: 226 vs. 178, DN: 374 vs. 329, SM: 303 vs. 619).

4.3.2. 침입식물이 유입된 동해안 식물-수분매개자 네트워크의 구조적 특성

침입식물이 유입된 세 해안사구지역에서 식물-수분매개자 네트워크의 connectance(C) 범위는 0.142~0.158이었다(Table 4-4). DN과 SM지역의 connectance는 비슷했으나(0.158 vs. 0.156) YN지역은 이들보다

낮았다(0.142)(Table 4-4). 이들 세 지역의 네트워크에서 관찰된 WNODF값은 모두 귀무모델(즉, 'vaznull', 1000 randomization)에서 측정된 값들보다 낮았다(z -score가 모두 음의 값; Table 4-4). z -score로 표준화한 결과 세 지역 중 침입식물의 꽃 풍부도가 가장 높은 SM지역의 nestedness 수준이 가장 낮았다. specialization(H_2')은 SM지역에서 가장 높았고 YN지역에서 가장 낮았다(Table 4-4). 세 지역의 modularity(Q) 값은 귀무모델(즉, 'r2dtable', 1000 randomization)과 비교했을 때 모두 유의하게 높았고 z -score는 SM > DN > YN 순으로 높았다. 각 네트워크 내 총 module의 수는 SM > YN > DN 순으로 높았다(Table 4-4, Figs. 4-3, 4-4, 4-5). 이중 단독 module(즉, module 내 식물종이 단 한 종인 경우)의 수는 침입식물의 꽃 풍부도가 높았던 SM지역(6개)이 가장 많았고, 자생식물의 꽃 풍부도 비율이 가장 높았던 DN지역(2개)이 가장 적었다(Figs. 4-3, 4-4, 4-5).

4.3.3. 구성종별 생태적 역할

c , z 값에 기반하여 구성종들의 생태적 역할을 식별한 결과, 세 지역의 식물종은 공통적으로 peripheral과 connector에 속했고 이중 침입식물은 대체로 connector에 속했다(Fig. 4-6). YN지역에서 connector에 속한 식물종은 침입식물인 토끼풀, 개망초와 자생식물인 고들빼기, 갯씀바귀, 참나물이었고 나머지 10종은 모두 peripheral에 속했다. 이 가운데 module 간 연결에 가장 크게 기여한 종(즉, c 값이 가장 높은)은 토끼풀이었다(Fig. 4-6, Appendix 10 참조). DN지역에서는 침입식물(개망초, 큰금계국)만이 connector에 해당되었고, 나머지 12종은 모두 peripheral에 속했다(Fig. 4-6, Appendix 10 참조). 특히 침입식물종인 개망초는 module 간 연결에 가장

크게 기여했다. SM지역에서는 YN과 DN지역보다 더 많은 수의 종들이 connector에 해당되었고(총 9종; 개망초, 흰전동싸리, 달맞이꽃, 서양민들레, 큰금계국, 참골무꽃, 개싸리, 해당화, 순비기나무) 이 가운데 DN지역과 마찬가지로 개망초가 module 간 연결에 가장 크게 기여했다(Fig. 4-6, Appendix 10 참조). 식물종과 달리, 수분매개자종은 network hub, connector, peripheral에 속했다(Fig. 4-7). YN지역에서는 꼬마꽃등에, 배벌과 1종 외 9종이 connector로 식별되었으며(Appendix 11 참조), DN지역에서는 양봉꿀벌(*Apis mellifera*)이 network hub로, 꼬마꽃벌류(Halictidae sp. 1)를 비롯한 총 12종의 수분매개자가 connector로 식별되었으며 이들은 주로 벌목(4종)과 파리목(4종)에 속했다(Appendix 12 참조). 양봉꿀벌은 SM지역에서도 network hub로 식별되었고, 노랑나비를 비롯한 총 24종은 connector로 식별되었다(Appendix 13 참조).

모든 지역에서 BC 및 CC값이 가장 높은 식물종(Appendix 14 참조)은 대체로 침입식물이었다[YN: BC, CC = 0.213, 0.1(예: 갯방풍, 개망초), DN: 0.291, 0.09(예: 개망초, 큰금계국), SM: 0.136, 0.073(예: 개망초, 흰전동싸리, 순비기나무, 서양민들레)]. BC 및 CC값이 가장 높았던 수분매개자종(Appendix 15-17 참조)은 YN지역[*Sphaerophoria menthastri*(꼬마꽃등에; 0.19, 0.03)]을 제외하고 모두 벌목에 속하는 곤충이었다[각기 Halictidae sp. 1(꼬마꽃벌류; DN: 0.17, 0.02)과 *Apis mellifera*(양봉꿀벌, SM: 0.20, 0.02)]

4.3.4. 자생식물 또는 침입식물을 이용하는 매개자

세 지역에서 공통적으로 출현하며 자생식물과 침입식물을 모두 방문하는 매개자는 파리목 2종(*Exhyalanthrax afer*, *Sphaerophoria menthastri*), 벌목

3종(*Megachile* sp. 1, *Apis mellifera*, *Apis cerana*), 나비목 1종(*Colias erate*)이었다(Appendix 8 참조). 이들 중에서도 재니등에류인 *E. afer*(국내 미기록종; identification by Evenhuis Neal from Bishop Museum in Hawaii)는 자생식물에 대한 방문 비중이 더 높았다(Appendix 18 참조). 이 종을 제외한 나머지 종들은 침입식물에 대한 방문비중이 대체로 높았다. 두 지역 이상에서 자생식물에 전적으로 방문하는 종에는 딱정벌레 1종(*Agrilus planipennis*), 벌목 3종(*Crabronidae* sp. 1, *Hylaeus* sp. 1, *Tetramorium tsushimae*), 파리목 1종(*Tachinidae* sp. 8)이 있었다. 세 지역 모두에서 침입식물종에만 방문하는 수분매개자는 메뚜기목 1종(*Ducetia japonica*), 나비목 2종(*Agrius convolvuli*, *Ctenoplusia albostriata*)이었다. 이들은 모두 침입식물인 달맞이꽃에 방문하는 수분매개자였다.

Table 4-1. Number of entomophilous plants in three coastal sand dunes (YN, DN, and SM) in Korea (YN = Yangyang-gun Namae beach; DN = Donghae-si Nobong beach; SM = Samcheok-si Maengbang beach, O = presence).

Family name	Species name	Occurrence in each site		
		YN	DN	SM
Apiaceae	<i>Glehnia littoralis</i>	○	○	○
Apiaceae	<i>Pimpinella brachycarpa</i>	○	–	–
Asteraceae	<i>Aster yomena</i>	–	–	○
Asteraceae	<i>Crepidiastrum sonchifolium</i>	○	–	○
Asteraceae	<i>Coreopsis lanceolata*</i>	○	○	○
Asteraceae	<i>Erigeron annuus*</i>	○	○	○
Asteraceae	<i>Ixeris repens</i>	○	–	–
Asteraceae	<i>Taraxacum officinale*</i>	○	○	○
Caprifoliaceae	<i>Lonicera japonica</i>	–	–	○
Commelinaceae	<i>Commelina communis*</i>	○	–	–
Convolvulaceae	<i>Calystegia soldanella</i>	○	○	○
Convolvulaceae	<i>Cuscuta pentagona*</i>	–	○	○
Convolvulaceae	<i>Ipomoea hederacea*</i>	○	–	–
Fabaceae	<i>Amorpha fruticosa*</i>	○	○	–
Fabaceae	<i>Lathyrus japonicus</i>	○	–	–
Fabaceae	<i>Lespedeza tomentosa</i>	–	–	○
Fabaceae	<i>Medicago lupulina*</i>	–	○	–
Fabaceae	<i>Melilotus alba*</i>	–	–	○
Fabaceae	<i>Trifolium repens*</i>	○	–	–
Lamiaceae	<i>Scutellaria strigillosa</i>	–	○	○
Onagraceae	<i>Oenothera biennis*</i>	○	○	○
Rosaceae	<i>Potentilla chinensis</i>	–	○	–
Rosaceae	<i>Potentilla supina*</i>	○	–	–
Rosaceae	<i>Rosa rugosa</i>	–	–	○
Rubiaceae	<i>Diodia teres*</i>	–	○	–
Rubiaceae	<i>Galium verum</i> var. <i>asiaticum</i>	–	○	–
Verbenaceae	<i>Vitex rotundifolia</i>	–	○	○
	Sum of species	15	14	15

* Invasive plants

Table 4-2. Flower abundance of three coastal sand dunes. Flower abundances for some species (*) covering a large area in a certain site were calculated as number of flowers per square meter multiplied by its occupied area. Flowers were counted once in peak flowering time for each species. Flower unit for Apiaceae, Fabaceae, and Asteraceae was based on single inflorescence, but single flower for the other taxa (YN = Yangyang-gun Namae beach; DN = Donghae-si Nobong beach; SM = Samcheok-si Maengbang beach).

Classification	Species name	Flower abundance		
		YN	DN	SM
Native plants	<i>Aster yomena</i>	-	-	32
	<i>Calystegia soldanella</i>	1724	586	31
	<i>Crepidiastrum sonchifolium</i>	57	-	67
	<i>Galium verum</i> var. <i>asiaticum</i>	-	160	-
	<i>Glehnia littoralis</i>	262	49	237
	<i>Ixeris repens</i>	189	-	-
	<i>Lathyrus japonicus</i>	72	-	-
	<i>Lespedeza tomentosa</i>	-	-	21
	<i>Lonicera japonica</i>	-	-	43
	<i>Pimpinella brachycarpa</i>	32	-	-
	<i>Potentilla chinensis</i>	-	*1978280	-
	<i>Rosa rugosa</i>	-	-	9
	<i>Scutellaria strigillosa</i>	-	46	*11900
	<i>Vitex rotundifolia</i>	-	*52405	*91080
	Total	2336	2031526	103420

Table 4-2. Continued.

Classification	Species name	Flower abundance		
		YN	DN	SM
Invasive plants	<i>Amorpha fruticosa</i>	1064	931	-
	<i>Commelina communis</i>	12	-	-
	<i>Coreopsis lanceolata</i>	274	694	52
	<i>Cuscuta pentagona</i>	-	*34816	*76800
	<i>Diodia teres</i>	-	*16660	-
	<i>Erigeron annuus</i>	1384	*52140	*256872
	<i>Ipomoea hederacea</i>	72	-	-
	<i>Medicago lupulina</i>	-	34	-
	<i>Melilotus alba</i>	-	-	*421724
	<i>Oenothera biennis</i>	101	3450	*66486
	<i>Potentilla supina</i>	82	-	-
	<i>Taraxacum officinale</i>	15	11	16
	<i>Trifolium repens</i>	196	-	-
Total	3200	108736	821950	

Table 4-3. Descriptive plant-pollinator network structure of three invaded coastal sand dunes (YN, DN, and SM) along East Sea of Korea (YN = Yangyang-gun Namae beach, DN = Donghae-si Nobong beach, SM = Samcheok-si Maengbang beach).

	YN	DN	SM
Number of pollinator species, A	47	58	74
Number of plant species, P	15	14	15
Total number of species within network, $A + P = S$	62	72	89
Network size, $A \times P$	705	812	1110
Total number of links (presence or absence), I	100	128	173
Total number of visitation frequency (quantitative interaction), m	404	703	922
Average number of interaction per species, $\langle k \rangle$	1.6	1.8	2.0

Table 4-4. Network metrics of three invaded coastal sand dunes (YN, DN, and SM). WNODF and modularity (Q) of each observed networks were compared to those from null model (1000 randomization) with the same connectance ('vaznull') and the same marginal totals ('r2dtable') as observed network, and z-score is given for those values (WNODF = weighted nestedness, H_2' = complementary specialization, YN = Yangyang-gun, Namae beach; DN = Donghae-si, Nobong beach; SM = Samcheok-si, Maengbang beach).

	YN	DN	SM
Connectance	0.142	0.158	0.156
WNODF	14.77	19.94	13.11
WNODF z-score	-3.10	-3.49	-7.89
H_2'	0.520	0.586	0.626
Modularity (Q)	0.555	0.566	0.549
No. of modules	7	6	8
Modularity z-score	30.67	42.85	51.72

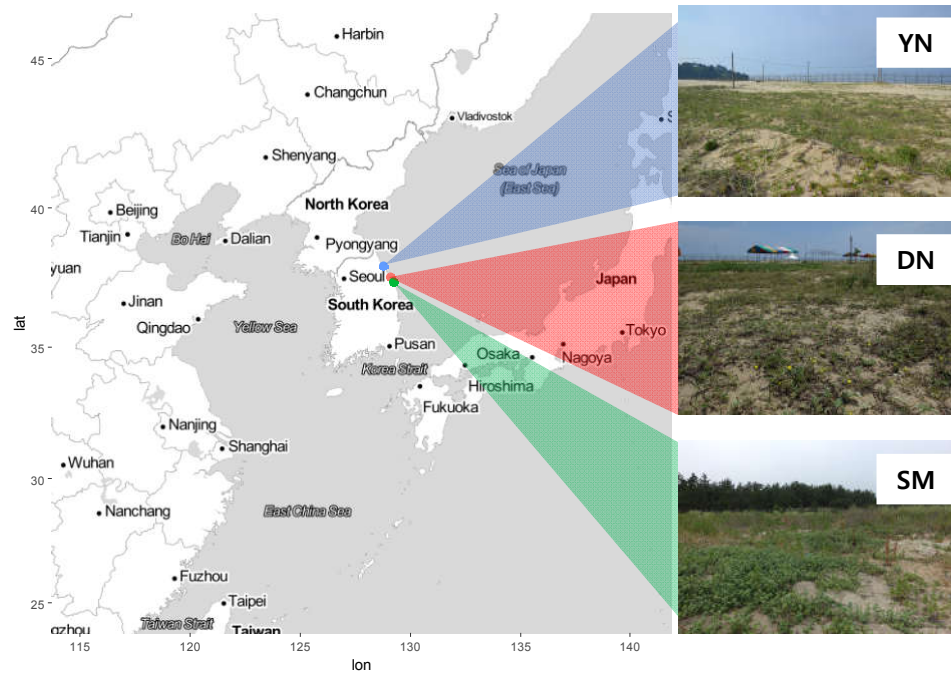
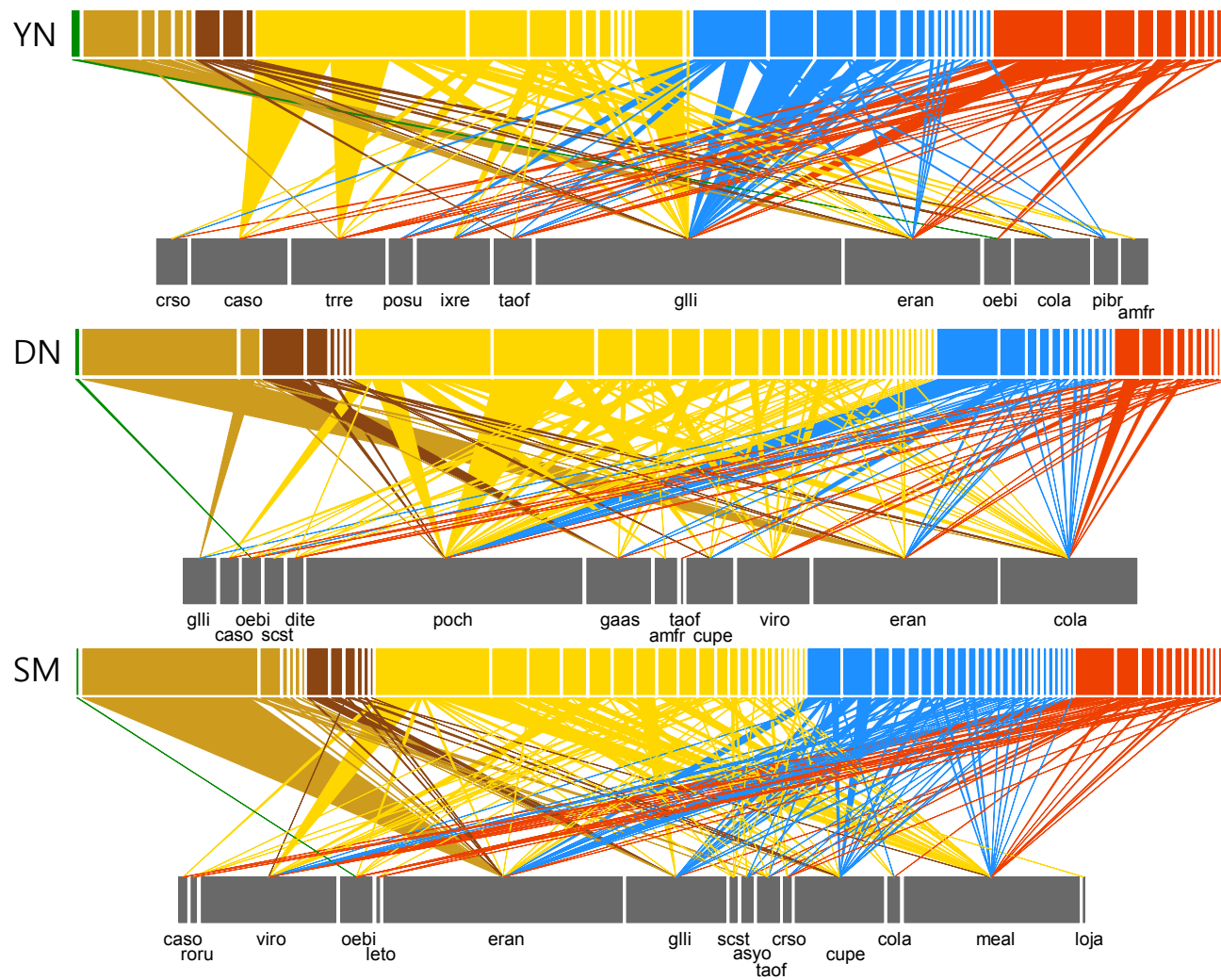


Fig. 4-1. Invaded coastal sand dune sites along East sea in Korea (YN = Yangyang-gun Namae beach, DN = Donghae-si Nobong beach, SM = Samcheok-si Mangsang beach, lat = latitude, lon = longitude).

Fig. 4-2. Plant-pollinator network structure in three invaded coastal sand dunes (YN; Yangyang-gun Namae beach, DN; Donghae-si Nobong beach, SM; Samcheok-si Mangsang beach). Upper and lower boxes indicate higher trophic level species (i.e. pollinator) and lower trophic level species (i.e. plant), respectively. Interactions between plant and pollinator are presented as vertical lines and width of each box and line is proportional to the frequency of interactions (i.e. relative visitation frequency). Color of each box and line indicates insect order (green = Orthoptera, yellow ochre = Hemiptera, brown = Coleoptera, yellow = Hymenoptera, blue = Diptera, red = Lepidoptera). Plant species names are represented as acronyms (crso = *Crepidiastrum sonchifolium*, caso = *Calystegia soldanella*, trre = *Trifolium repens*, posu = *Potentilla supina*, ixre = *Ixeris repens*, glli = *Glehnia littoralis*, eran = *Erigeron annuus*, oebi: *Oenothera biennis*, cola = *Coreopsis lanceolata*, pibr = *Pimpinella brachycarpa*, amfr = *Amorpha fruticosa*, scst = *Scutellaria strigillosa*, dite = *Diodia teres*, poch = *Potentilla chinensis*, gaas = *Galium verum* var. *asiaticum*, cupe = *Cuscuta pentagona*, viro = *Vitex rotundifolia*, roru = *Rosa rugosa*, leto = *Lespedeza tomentosa*, asyo = *Aster yomena*, meal = *Melilotus alba*, loja = *Lonicera japonica*).



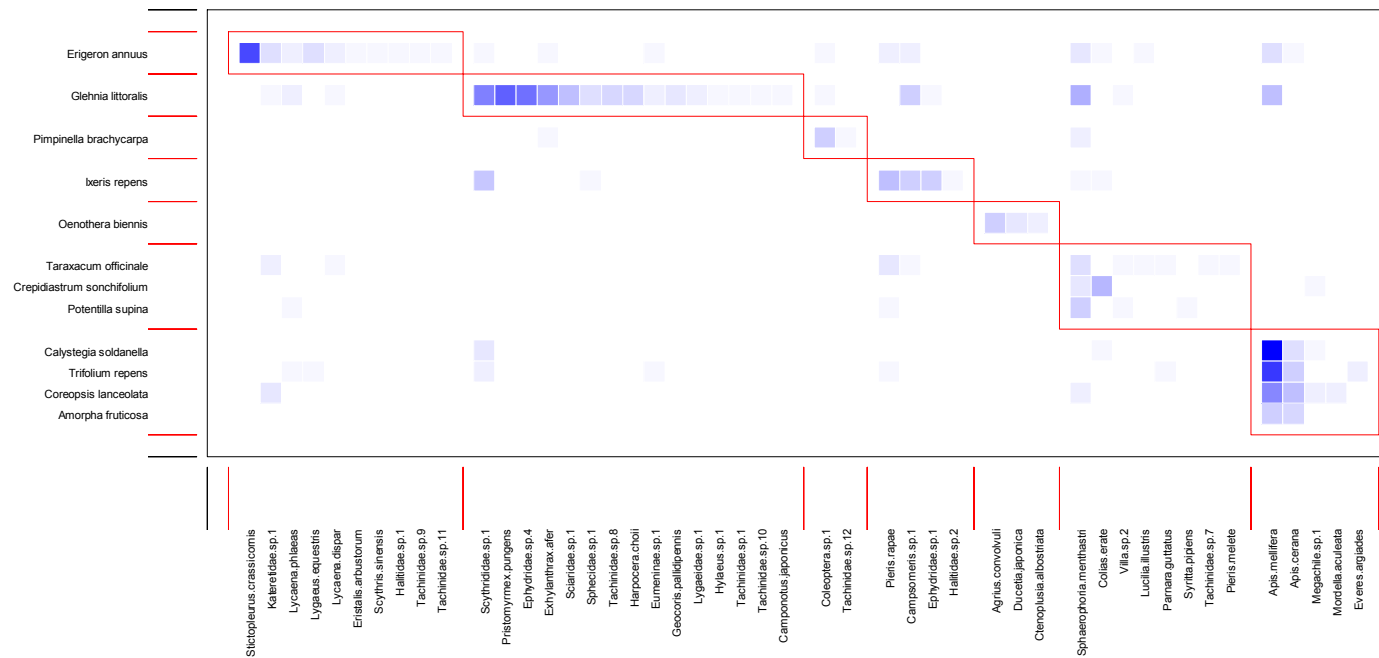


Fig. 4-3. Modules identified by QuanBiMo algorithm in YN site. Plants are arranged in rows, and pollinators in columns. Boxes with red border line indicates modules. Each square in the boxes indicates interaction which is more darker when having more frequent interactions (YN = Yangyang-gun Namae beach).

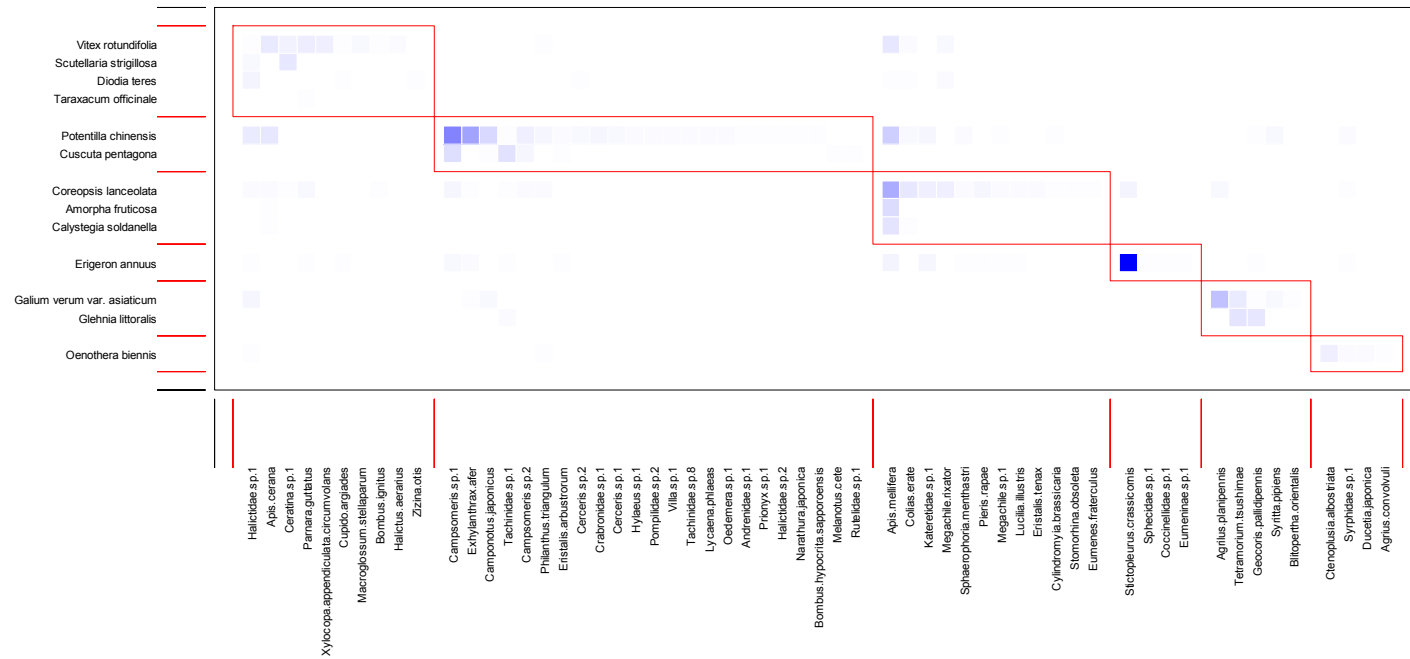


Fig. 4-4. Modules identified by QuanBiMo algorithm in DN site. Plants are arranged in rows, and pollinators in columns. Boxes with red border line indicates modules. Each square in the boxes indicates interaction which is more darker when having more frequent interactions (DN = Donghae-si Nobong beach).

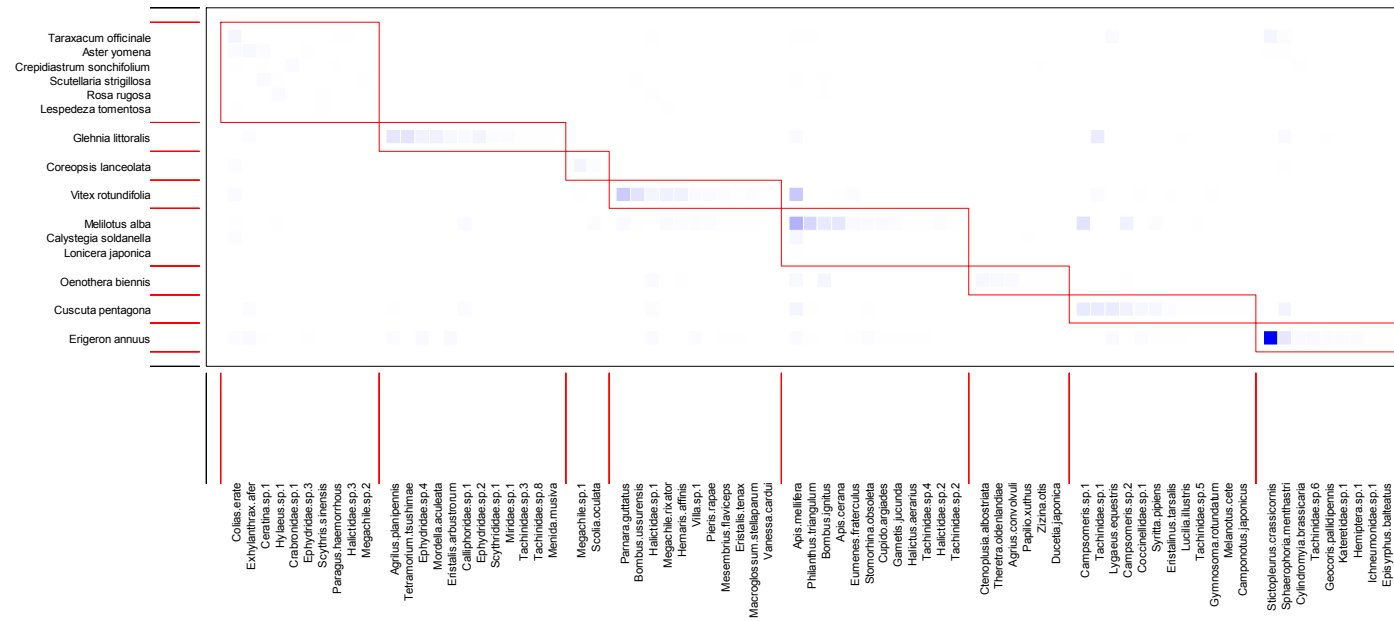


Fig. 4-5. Modules identified by QuanBiMo algorithm in SM site. Plants are arranged in rows, and pollinators in columns. Boxes with red border line indicates modules. Each square in the boxes indicates interaction which is more darker when having more frequent interactions (SM = Samcheok-si Maengbang beach).

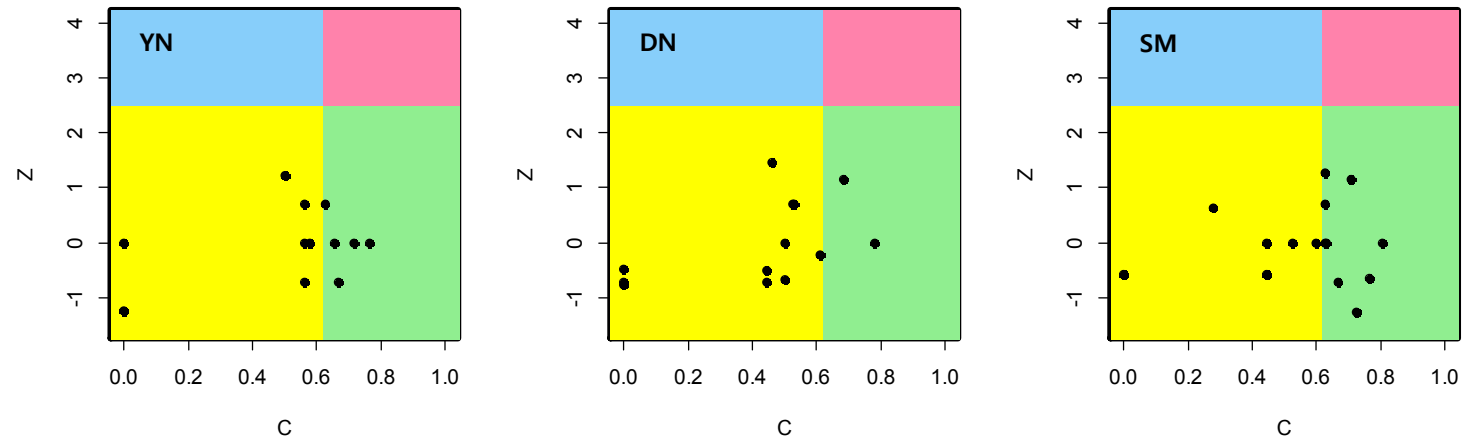


Fig. 4-6. Species roles of plants represented by among-module connectivity (c) and within-module degree (z) values in three coastal sand dunes (YN, DN, and SM). Each quadrant in scatter plot indicates species role (pink = network hub, blue = module hub, green = connector, yellow = peripheral, YN = Yangyang-gun Namae beach, DN = Donghae-si Nobong beach, SM = Samcheok-si Maengbang beach).

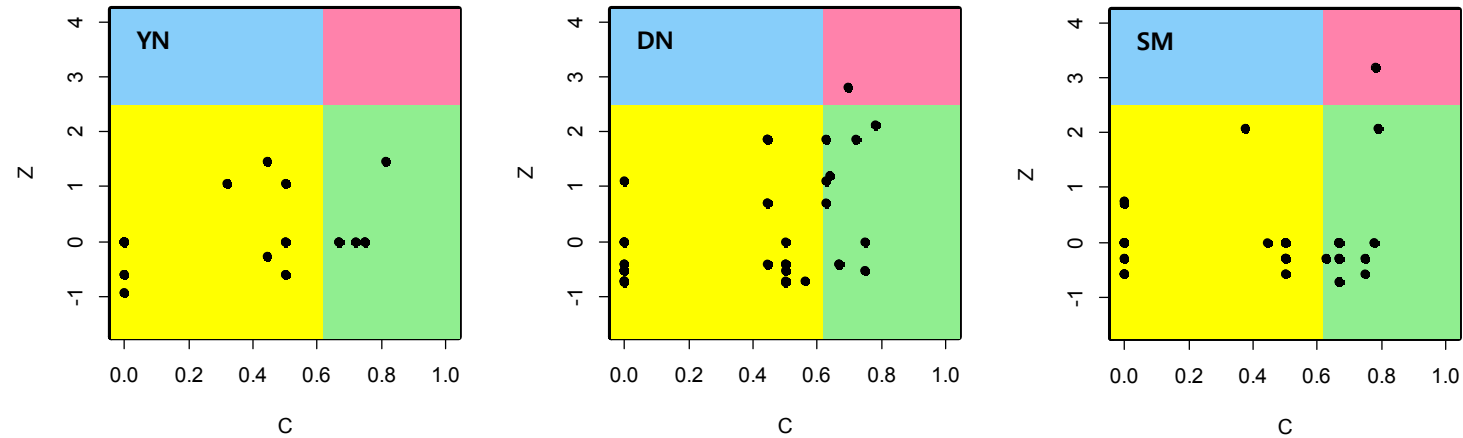


Fig. 4-7. Species roles of pollinators represented by among-module connectivity (c) and within-module degree (z) values in three coastal sand dunes (YN, DN, and SM). Each quadrant in scatter plot indicates species role (pink = network hub, blue = module hub, green = connector, yellow = peripheral, YN = Yangyang-gun Namae beach, DN = Donghae-si Nobong beach, SM = Samcheok-si Maengbang beach).

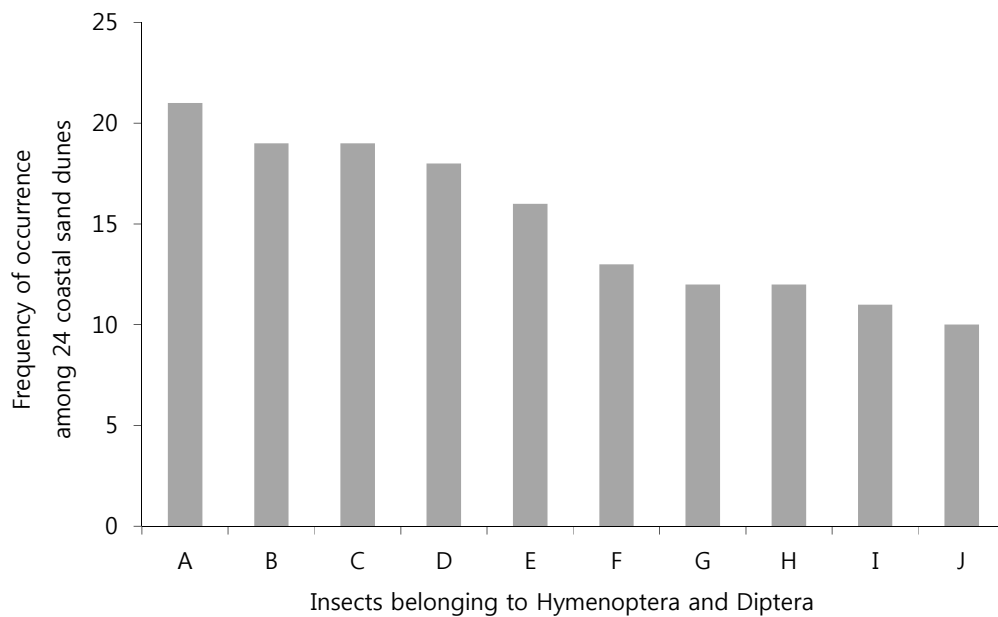


Fig. 4-8. Frequency of occurrence of insects belonging to Hymenoptera and Diptera among 24 coastal sand dune sites investigated over 10 years (A = *Apis mellifera*, B = *Promachus yesonicus*, C = *Sphaerophoria menthastri*, D = *Episyrphus balteatus*, E = *Eristalis tenax*, F = *Bombus ignitus*, G = *Campsomeris schulthessi*, H = *Eristalis cerealis*, I = *Helophilus vibratus*, J = *Helicophagella melanura*).

4.4. 고찰

그동안 한국의 해안사구지역에 대한 생물상 조사는 여러 차례 있어왔으나(환경부, 2003, 2004a, 2004b, 2006, 2007; 국립환경과학원, 2008, 2009, 2010, 2011, 2012, 2013) 이들 지역에서 중요한 생태적 기능을 하는 식물-수분매개자 상호작용에 대한 진단과 평가는 전혀 이루어지지 못했다. 지형적 훼손이 심하고 침입식물의 유입 수준이 높은 해안사구지역에서는 이러한 생태계 기능이 위협받고 있다. 본 연구는 벌의 수분 활동이 세 동해안 사구지역의 식물-수분매개자 네트워크의 안정성과 기능, 진화에 중요함을 보여주며 침입식물의 수적인 우세가 결국 식물-수분매개자 간의 상리공생적 상호작용 네트워크에도 동일하게 반영될 수 있음을 시사한다.

4.4.1. 침입식물이 유입된 동해안 식물-수분매개자 네트워크의 구조적 특성

세 지역의 침입식물 꽃 풍부도 차이는 네트워크의 connectance에 큰 기여를 하지 못한 것으로 판단된다. 동해안 세 사구지역의 connectance(C)는 0.142~0.158로 이보다 네트워크 총 종수가 대체로 적은 섬 지역 보다 낮았다(예: $C = 0.195 \sim 0.323$, Padrón et al., 2009; 0.29, Shay et al., 2016). 반면, 조사지역보다 네트워크 총 종수가 많은 사구지역(예: 0.05, Traveset et al., 2017)보다는 connectance가 높았다. Connectance(C)는 일반적으로 네트워크 내 총 종수와 반비례하는 경향이 있다(Aizen et al., 2008; Dormann et al., 2009). 반면, 지역 간에는 네트워크 총 종수가 가장 적은 YN지역이 이보다 많은 DN 및 SM지역보다 connectance가 낮았다. 연결밀도는 가능한 상호작용 수 대비 실제 관찰된 상호작용 수로

계산되므로 YN지역에서 매개자 짝이 없는 식물이 3종(*L. japonicus*, *C. communis*, *I. hederacea*)이나 있었던 것이 이들의 낮은 connectance에 기여했을 것이다.

Nested 구조의 상리공생 네트워크는 절멸에 강건하며 안정성이 높은 특성을 지닌다(Bascompte et al., 2003; Memmott et al., 2004; Thebault and Fontaine, 2010). 기존에 보고된 연구에서 침입식물의 유입은 식물-수분매개자 네트워크의 nestedness를 증가시켜 절멸에 대한 탄력성을 증가시키는 결과를 가져오거나(Bascompte et al., 2008) nestedness 속성의 본질적인 변화를 유도하지 못했다(Padrón et al., 2009; Vilà et al., 2009; Larson et al., 2016). 그러나 본 연구에서 침입식물이 유입된 세 해안사구지역의 네트워크는 모두 nestedness 구조를 보이지 않았다. 여러 연구에서 50종 이상의 종으로 구성된 네트워크는 대체로 nestedness 속성을 보였다(Bascompte et al., 2003; Padrón et al., 2009; Kondoh et al., 2010). 세 지역의 네트워크 총 종수는 62~89종으로 이보다 많았지만 nested 구조를 띠지 않았기 때문에 절멸에 취약한 상태임을 보여준다. 세 지역 가운데서도 자생식물 대비 침입식물의 꽃 풍부도 비율이 가장 높았던(7.9배) SM지역에서 z-score가 가장 낮게 나타남을 고려하면 침입식물의 수적인 우세가 네트워크를 절멸에 취약한 상태로 변화시킬 수 있음을 알 수 있다.

침입식물의 꽃 풍부도가 자생식물보다 무려 7.9배나 더 높고 이들이 대체로 다양한 매개자와 상호작용함에도 불구하고 SM지역의 specialization(H_2')와 modularity(Q) z-score가 세 지역 중 가장 높았던 것은 매우 이례적인 결과이다. 네트워크 총 종수와 표본 수집 강도에 영향을 받지 않고 서식지 변화를 민감하게 잘 반영하는 H_2' (Blüthgen et al., 2006; Kaiser-Bunbury and Blüthgen, 2015; Soares et al., 2017)는 침입식물의 꽃 풍부도가 가장 높은 SM지역의 값이 가장 높게 나타났다. SM지역의

specialization($H_2' = 0.626$)은 사막지역보다($H_2' = 0.39$; Chacoff et al., 2012) 약 1.6배 더 높았고, 열대 산악지역($H_2' = 0.26\sim 0.59$, Watts et al., 2016)보다 높았다. 반면, 훼손된 습지대 모래언덕의 네트워크($H_2' = 0.685$; Traveset et al., 2017)와는 유사했다. 결과적으로 이 지역의 H_2' 는 지금까지 조사된 51개의 네트워크에서 산출된 H_2' 의 평균(0.55, Blüthgen et al., 2007)보다 높았다. Dormann and Strauss(2014)의 결과와 같이 세 지역의 modularity z-score의 변화 양상도 H_2' 의 양상과 유사했다. 지금까지의 연구들에서는 침입식물종이 유입된 지역이, 그리고 침입식물종의 풍부도가 높을수록 H_2' 또는 modularity(Q)값이 감소하는 경향이 있었다(Albrecht et al., 2014; Stout and Casey, 2014; Larson et al., 2016; Soares et al., 2017). 이들 연구에서는 침입식물종들이 대체로 최상위 일반가(super generalist)역할을 하거나 전문가종의 소실을 초래하여 네트워크의 specialization을 낮추고 module 간 상호작용을 촉진시켰기 때문에(Albrecht et al., 2014; Stout and Casey, 2014; Larson et al., 2016; Soares et al., 2017) H_2' 와 modularity 두 지표가 감소했다. 이와 상반된 결과를 보인 SM지역은 또한 가장 많은 module(8개)을 형성했다. 이러한 결과는 침입식물종의 과도한 우세현상이 이 지역의 네트워크를 더 단편화시켰음을 시사한다. SM지역의 침입식물 6종(개망초, 서양민들레, 큰금계국, 미국실새삼, 흰전동싸리, 달맞이꽃)은 대체로 방사대칭의 화관을 가지며(흰전동싸리는 예외) degree 중앙값은 15.5로 다른 지역들($YN = 5$, $DN = 6.5$)보다 약 3배 정도 더 높았다(Appendix 4 참고). 이처럼 다양한 매개자와 상호작용하는 식물종이 네트워크 내에 여럿임에도 불구하고 H_2' 와 modularity가 높았던 것은 대체로 침입식물종끼리 공유하는 매개자 수가 적고(즉, 중별 d' 값이 높은, Appendix 6 참고) 자생식물과 통합된 module을 형성하지 못했기 때문일 것이다(Fig. 4-5). 침입식물이 높은 수준으로

유입된 네트워크에서 H_2' 와 modularity가 높게 나타난 사례는 국외에서도 거의 알려진 바 없다. 높은 specialization을 보이는 네트워크는 절멸에 더 취약해질 수 있다(Biesmeijer et al., 2006; Burkle et al., 2013). 최근 많은 연구자들은 침입식물의 우점적인 양상이 네트워크의 안정성 감소와 생태계 기능의 저하를 초래할 가능성을 언급한 바 있으나(Vilà et al., 2009; Kaiser-Bunbury et al., 2017; Vanbergen et al., 2018) 이를 검증한 사례는 아직까지 부족한 실정이다. SM지역과 유사한 생태적 구조를 가지는 다른 지역에서도 이와 동일한 양상을 보이는지 확인할 필요가 있다. 더불어 이러한 네트워크 단편화 현상이 자생식물과 수분매개자에 미치는 영향을 확인한다면 침입식물에 대한 실질적인 관리방안 마련에 도움이 될 것이다.

4.4.2. 구성종별 생태적 역할

네트워크에서 자생식물보다 더 다양한 매개자를 유인하는 침입식물은 자생식물을 대체하여 네트워크에서 핵심적 역할을 하고 안정성을 높이기도 하지만 이들에 대한 과도한 집중성은 절멸에 대한 취약성을 증가시킬 수 있다(Carvalheiro et al., 2008; Vilà et al., 2009; Ferrero et al., 2013). 조사된 모든 사구지역에서 침입식물종은 네트워크의 connector 역할을 했고 네트워크의 기능과 안정성을 유지하는 핵심종으로 식별되었다. 특히 개망초는 각 지역에서 꽃 풍부도와 상관없이 19~33종의 매개자를 유인했다(Appendix 4). 이는 한국에서 이들의 매개자 조성을 조사한 Kim et al.(2012)의 결과(31종)와 유사하므로 개망초가 식물-수분매개자 상호작용에서 차지하는 비중이 매우 높음을 보여준다. 개망초는 모든 지역에서 connector 또는 핵심종으로 식별되었으므로 이들의 완전한 제거는 네트워크의 취약성을 높일 수 있다. 그러나 이들은 3배체이므로

무배우번식(apomixis)을 통해 빠르게 확산될 수 있으며(Stratton, 1991; Pacanoski, 2017), 이로 인해 개체 수가 증가하면 개체군 전체의 개화기간이 길어질 수 있으므로 자생식물에 대한 이들의 간접적 영향(즉, 수분매개자를 통한 경쟁적 상호작용)이 심화될 수 있다. DN지역과 같이 자생식물이 침입식물보다 훨씬 더 우점하는 곳에서도 개망초는 핵심적 역할을 하기 때문에 이들이 과도하게 우점하지 않도록 조치를 취해야 할 것이다. 국내에서 개망초가 유입된 식물-수분매개자 네트워크별 구조적 특성, 이들의 생태적 역할, 자생식물의 번식에 미치는 영향을 조사하는 것은 이들이 속한 군집별 관리방안을 마련하기 위해 필요할 것이다.

식물-수분매개자 네트워크에서는 주로 벌 매개자종(예: 뒤영벌, 꼬마꽃벌류; Memmott et al., 2004)이 핵심종으로 식별되어 왔다. 양봉꿀벌은 동해안 사구 네트워크의 안정성과 기능 유지에 핵심적 위치를 차지한 종이였다. 이들은 두 지역(DN, SM)에서 중심적 성향이 강한 핵심종으로, 그리고 module 내외의 종들을 연결하는 network hub로 식별되었다. 지난 10년간 조사된 한국 해안사구지역(24지역; 환경부, 2003, 2004a, 2004b, 2006, 2007; 국립환경과학원, 2008, 2009, 2010, 2011, 2012, 2013)에서 이들이 차지하는 높은 출현빈도(21지역 출현; Fig. 4-8)는 이들의 높은 우점 양상을 반영하고 다양한 사구서식 충매 자생식물종(예: 해당화, 갯메꽃, 갯방풍, 참골무꽃, 모래지치, 순비기나무 등)과의 잠재적인 상호작용 가능성을 시사한다. 양봉꿀벌은 실제로 각 지역에서 갯메꽃(YN, DN, SM), 큰금계국(YN, DN), 토끼풀(YN), 족제비싸리(YN, DN), 흰전동싸리(SM), 인동덩굴(SM)과 module을 형성했고(Figs. 4-3, 4-4, 4-5) 자생식물과 충매식물종을 연결하는 역할을 하였다. 각 지역에서 이들의 절반 이상의 방문은 갯메꽃과 토끼풀(YN; 각기 35.6%, 27.8%), 큰금계국과 딱지꽃(DN; 36.2%, 21.0%), 흰전동싸리와 순비기나무(SM; 45.9%, 32.0%)에 집중되었다.

따라서 위 식물종들에 대한 보전은 네트워크의 안정성을 증가시킬 수 있을 것이다. 하지만 침입식물의 간접적인 영향을 고려하여 무엇보다도 갯메꽃, 딱지꽃, 순비기나무와 같은 자생식물의 보전을 우선적으로 수행해야 할 것이다. 한국 해안사구지역(24곳)에서 양봉꿀벌 다음으로 출현빈도가 높았던 꼬마꽃등에(19지역 출현; Fig. 4-8)는 꽃 풍부도가 낮은 YN지역에서, 꼬마꽃벌류(Halictidae sp. 1)는 자생식물인 딱지꽃이 우점하는 DN지역에서 각기 핵심종으로 식별되었다. 꼬마꽃벌류는 한국 해안사구지역에서 보고되지 않은 곤충이므로 이들의 정확한 식별과 상호작용하는 식물종에 대한 면밀한 조사가 요구된다. 네트워크 내 구성종들의 공동 존속에 가장 큰 기여를 하는 종들(즉, 핵심종)은 놀랍게도 생존율이 낮기 때문에 사실상 이들이 절멸에 더 취약한 경향이 있다(Saavedra et al., 2011). 따라서 여러 해안사구지역의 네트워크에서 중추적인 역할을 하는 수분매개자종을 식별하고 이들에 대한 지속적인 모니터링을 하는 것은 보전적으로 중요한 과업이 될 것이다.

4.4.3. 침입식물이 유입된 해안사구에서 생존확률이 높은 매개자 vs. 취약한 매개자

침입식물종과 같이 지역 또는 군집에 유입되는 새로운 자원을 이용할 수 있는 매개자는 변화하는 환경에서 생존할 확률이 더 높아질 수 있다(Bartomeus et al., 2016). 동해안 사구지역에서 자생식물종 뿐만 아니라 침입식물종에도 방문하여 먹이를 얻을 수 있는 6종의 수분매개자(과리목: *E. afer*, *S. menthastri*; 벌목: *Megachile* sp. 1, *A. mellifera*, *A. cerana*; 나비목: *C. erate*)는 생존가능성이 높은 수분매개자로 판단된다. 그러나 이들은 자생식물과 침입식물 모두를 오가는 특성 때문에 자생식물의

암술머리 오염을 유발하여 번식성공에 부정적인 영향을 미칠 수 있다(Brown et al., 2002). 또한 이들 중 *E. afer*를 제외한 나머지 종들은 자생식물보다 침입식물에 대한 방문 비중이 더 높은 경향이 있으므로 새롭게 유입된 침입식물의 정착을 촉진시킬 수 있다. 반면 자생식물에 전적으로 방문하는 경향이 있는 매개자(딱정벌레목: *A. planipennis*, 벌목: Crabronidae sp. 1, *Hylaeus* sp. 1, *T. tsushimae*, 파리목: Tachinidae sp. 8)는 현 시점에서 네트워크에서 차지하는 비중은 낮지만 자생식물이 우점적인 위치를 확보한다면 개체군을 더 확장시킬 수 있을 것으로 판단된다. 이들 중 벌류 3종은 사구의 모래 또는 사구 내 자생 관목에 서식할 가능성이 높으므로(Howe et al., 2010; Shay et al., 2016) 침입식물 유입이나 서식지 파괴에 취약해질 수 있다.

Chapter 5.

결론

Conclusions

5.1. 소백산국립공원 아고산지역 모데미풀의 교배체제, 개화특성, 수분매개자의 다양성과 풍부도

고산식물의 자가수정률이 높다는 기존의 가설과 달리 소백산 아고산지역에서 서식하는 모데미풀은 주로 타가수정으로 종자를 생산하였다. 고산식물인 모데미풀 꽃은 암술의 성숙이 선행되지만 많은 암술과 수술의 비동시적 발달로 인해 불완전 자예선숙성을 보였다. 교배실험의 결과 모데미풀은 자가수정이 가능하나 대체로 타가수정을 하는 조건부타가수정 식물로 밝혀졌다. 소백산에서 융설 시점이 다른 두 개체군들은 개화수명과 개화계절이 각기 달랐으나 개화절정 시기는 거의 일치하였다. 전국적으로 몇 고산지역에 산재되어 있는 모데미풀 개체군의 개화특성은 적설과 융설체제의 변화에 민감하게 반응할 것으로 보인다.

전 세계적으로 수분매개자의 생태적 중요성이 강조되고 있음에도 불구하고 국내 야생식물의 매개자 연구는 극히 제한적이다. 기후변화에 취약한 아고산에 서식하고 한국 특산인 동시에 위기종인 모데미풀은 매개자의 방문으로 타가수정을 이루는 식물이므로 매개자의 다양성과 풍부도 양상에 대한 본 연구 결과는 이들의 현지 내 보전에 필요한 중요한 정보가 될 것이다. 본 연구는 짧은 시간 동안 제한된 장소에서 이루어졌기 때문에 전국에 산재하는 모데미풀 개체군 전체의 매개자 다양성과 변동양상을 대표하기에 부족할 수 있다. 그러나 이번 연구는 국내·외적으로 거의 알려지지 않은 아고산식물 모데미풀의 수분매개자 다양성과 행동특성에 대한 정보를 제공하였고 온도가 상승함에 따라 벌류가 우점적으로 활동하고 파리류가 취약해질 수 있음을 강조하였다. 이번 연구 결과를 바탕으로 벌류와 파리류의 수분효율성과 이들의 다양성 및 풍부도의 변이가 모데미풀의 번식성공에 미치는 영향을 조사한다면 온도에 따른

모데미풀 개체군의 적응도를 예측할 수 있을 것이다.

5.2. 자웅동주 참죽나무의 희귀한 자웅이숙 체제, duodichogamy

본 연구는 멀구슬나무과 참죽나무가 현화식물 가운데 가장 드물게 나타나는 duodichogamy임을 밝혔다. 참죽나무를 포함해 이제 5과 17속의 자웅이숙종이 현화식물 가운데 발견되었다. 본 연구에서는 참죽나무의 자연 개체군을 조사하지는 않았으므로 향후 duodichogamy를 촉진하는 수배우자 간 경쟁을 증명하기 위해서는 개화과정 및 수분매개자 활동과 충분한 표본 수를 가지는 자연 개체군에서의 선택적 결과를 조사해야 할 것이다. Duodichogamy 종들은 개체 간 또는 연간 성 표현이 달라지는 경우가 있으며 적응도(fitness)는 수분매개자 활동을 통해 파악될 수 있으므로 위와 같은 조사는 중요하다(Luo et al., 2007; de Lima et al., 2016). 본 연구는 기산화서 내 꽃의 성 조합에 기초하여 멀구슬나무과 내에서 더 많은 duodichogamy 종을 발견하는데 필요한 중요한 단서를 제공했다. 본 연구에서 제시된 duodichogamy 후보종의 특성을 고려하여 열대지역에 분포하는 여러 종들을 대상으로 자웅이숙 체제를 면밀히 조사한다면 이들의 진화 요인을 규명하는데 필요한 충분한 단서를 수집할 수 있을 것이다. 이를 통해 지금까지 알려진 duodichogamy 종들 간의 계통적 관련성과 추가적인 수꽃을 형성하는데 영향을 미치는 환경 또는 생태적 요인을 분석한다면 현화식물의 자웅이숙 진화 규명에 중요한 기여를 할 것이다.

5.3. 침입식물이 유입된 한국의 해안사구지역

식물-수분매개자 네트워크의 구조적 특성과 보전 방안

침입식물종이 유입된 한국의 해안사구지역의 식물-수분매개자 네트워크는 전반적으로 절멸에 취약한 구조적 특성을 보였다. 이들 중에서도 침입식물이 과도하게 우점한 지역은 네트워크가 더욱 단편화되어 상호작용의 결합력이 낮았다. 이미 심각한 지형적 변형이 이루어진 한국의 해안사구지역에는 침입식물이 널리 퍼져있다. 이들은 해안사구지역의 상호작용 네트워크에서 중심적 역할을 하고 있으므로 무차별적인 제거보다는 네트워크의 붕괴 위험을 고려하여 단계적인 제거방안을 모색해야 할 것이다(Vanbergen et al., 2018). 해안사구지역에서 네트워크의 안정성과 기능 유지 측면에서 핵심적 역할을 하는 양봉꿀벌은 보전가치가 높은 종으로 판단되었다. 반면, 네트워크에서 차지하는 비중은 낮더라도 해안사구지역의 생물다양성을 고려할 때 자생식물종을 주로 또는 전적으로 방문하는 수분매개자에 대한 보전조치도 마찬가지로 필요할 것으로 판단된다. 본 연구는 교란된 한국 동해안 사구지역에서 표본수집에 영향을 받지 않는 네트워크 지표를 이용하였으므로 짧은 기간 안에 표본수집의 완결성에 쉽게 도달할 수 없는 생물 상호작용 네트워크 조사의 한계점을 극복하였다. 침입식물의 풍부도 경사가 있는 좀 더 많은 수의 해안사구지역 식물-수분매개자 네트워크 구조에 대한 조사와 침입식물의 간접적 영향에 대한 조사는 교란이 심한 이들 지역의 보전 계획 수립에 도움이 될 것이다.

참고문헌

- 국립환경과학원. 2008. 2008 전국 해안사구정밀조사: 대청도(옥죽동, 사탄동), 고성(동호). 인천.
- 국립환경과학원. 2009. 2009 전국 해안사구 정밀조사: 덕적도(서포리 · 밧지름사구)/ 임자도(대광사구). 과천.
- 국립환경과학원. 2010. 2010 전국 해안사구 정밀조사: 자은도(둔장, 외기·내치, 백산, 면전). 과천.
- 국립환경과학원. 2011. 2011 전국 해안사구 정밀조사: 비금도(명사십리·첫구지)/양양(가평리). 과천.
- 국립환경과학원. 2012. 2012 전국 해안사구 정밀조사: 제주도 신양사구, 하도사구/증도 우전사구. 인천.
- 국립환경과학원. 2013. 2013 전국 해안사구 정밀조사: 고래불사구 · 꽃지사구. 인천.
- 환경부. 2003. 2003 전국해안사구정밀조사 보고서 (II): 원청사구, 소항사구, 장신사구. 과천.
- 환경부. 2004a. 2004 전국해안사구정밀조사 보고서 (I): 명사십리 · 사구미. 과천.
- 환경부. 2004b. 2004 전국해안사구정밀조사 보고서 (II): 섬지코지 · 협재 · 사계. 과천.
- 환경부. 2006. 2006 전국 해안사구정밀조사(안인, 평해). 과천.
- 환경부. 2007. 2007 전국 해안사구정밀조사: 원산, 오봉, 광승. 과천.
- Acevedo-Rodriguez P. 1993. Systematics of *Serjania* (Sapindaceae) part 1: A revision of *Serjania* sect. *Platycoccus*. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 67: 1-93.

- Acevedo-Rodríguez P. 2003. Melicocceae (Sapindaceae): *Melicoccus* and *Talisia*. Flora Neotropica Monograph 87. The New York Botanical Garden, New York.
- Ai H, Zhou W, Xu K, Wang H, Li D. 2013. The reproductive strategy of a pollinator-limited Himalayan plant, *Incarvillea mairei* (Bignoniaceae). BMC Plant Biology 13: 195.
- Aizen MA, Morales CL, Morales JM. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. PLoS Biology 6: e31.
- Albrecht M, Padrón B, Bartomeus I, Traveset A. 2014. Consequences of plant invasions on compartmentalization and species' roles in plant-pollinator networks. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 281: 20140773.
- Albrecht M, Schmid B, Hautier Y, Müller CB. 2012. Diverse pollinator communities enhance reproductive success. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 279: 4845-4852.
- Almeida-Neto M, Ulrich W. 2011. A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. Environmental Modelling and Software 26: 173-178.
- An YH. 2003. Phytosociological study on the vegetation of sand dune in Shindoori seashore. Journal of Korean Environmental Research and Revegetation Technology 6: 29-40.
- Anderson JT, Inouye DW, Mckinney AM, Colautti RI, Mitchell-Olds T. 2012. Phenotypic plasticity and adaptive evolution contribute to advancing flowering phenology in response to climate change. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences 279:

3843–3852.

- Arroyo MTK, Armesto JJ, Villagran C. 1981. Plant phenological patterns in the high Andean Cordillera of central Chile. *The Journal of Ecology* 69: 205–223.
- Arroyo MTK, Armesto JJ, Primack RB. 1985. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Systematics and Evolution* 149: 187–203.
- Arroyo MTK, Muñoz MS, Henríquez C, Till-Bottraud I, Pérez F. 2006. Erratic pollination, high selfing levels and their correlates and consequences in an altitudinally widespread above-tree-line species in the high Andes of Chile. *Acta Oecologica* 30: 248–257.
- Arroyo MTK, Pacheco DA, Dudley LS. 2017. Functional role of long-lived flowers in preventing pollen limitation in a high elevation outcrossing species. *AoB Plants* 9: plx050.
- Auer I, Böjm R, Jurkovic A, Lipa W, Orlik A, Pozmann R, Schöner W, Ungersböck M, Matulla C, Briffa K, Jones P, Efthymiadis D, Brunetti M, Nanni T, Maurizio M, Mercalli L, Mestre O, Moisselin J, Begert M, Müller-Westermeier G, Kveton V, Bochnicek O, Stastny P, Lapin M, Szalai S, Szentimrey T, Cegnar T, Dolinar M, Gajic-Capka M, Zaninovic K, Majstorovic Z, Nieplova E. HISTALP – historical instrumental climatological surface time series of the Greater Alpine Region. *International Journal of Climatology* 27: 17–46.
- Augspurger CK. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub:

- experimental studies on effects of pollinators and seed predators in *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62: 775–788.
- Augspurger CK. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15: 257–267.
- Bahadur KN. 1987. Monograph on the genus *Toona* (Meliaceae). M/s Bishen Singh, Dehra Dun.
- Baider C, Florens FBV. 2016. A new and critically endangered species of *Turraea* (Meliaceae) endemic to the island of Mauritius. *Phytotaxa* 247: 219–228.
- Balk B, Elder K. 2000. Combining binary decision tree and geostatistical methods to estimate snow distribution in a mountain watershed. *Water Resources Research* 36: 13–26.
- Barrat A, Barthélemy M, Pastor-Satorras R, Vespignani A. 2004. The architecture of complex weighted networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 101: 3747–3752.
- Barrett SCH. 2002. Sexual interference of the floral kind. *Heredity* 88: 154–159.
- Bartomeus I, Ascher JS, Gibbs J, Danforth BN, Wagner DL, Hedtke SM, Winfree R. 2013. Historical changes in northeastern US bee pollinators related to shared ecological traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110: 4656–4660.
- Bartomeus I, Fründ J, Williams NM. 2016. Invasive plants as novel food resources, the pollinator's perspective, In S Daniel, W Judy, eds, *Biological Invasions and Behavior*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Bartomeus I, Vilà M, Santamaría L. 2008. Contrasting effects of invasive plants in plant–pollinator networks. *Oecologia* 155: 761–770.
- Bascompte J, Jordano P. 2007. Plant–animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38: 567–593.
- Bascompte J, Jordano P. 2014. *Mutualistic Networks*. Monographs in Population Biology Series, no. 53. Princeton University Press, Princeton.
- Bascompte J, Jordano P, Melián CJ, Olesen JM. 2003. The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100: 9383–9387.
- Bascompte J, Jordano P, Olesen JM. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312: 431–433.
- Bastolla U, Fortuna MA, Pascual–Gracia A, Ferrera A, Luque B, Bascompte J. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* 458: 1018–1020.
- Bates AJ, Sadler JP, Fairbrass AJ, Falk SJ, Hale JD, Matthews TJ. 2011. Changing bee and hoverfly pollinator assemblages along an urban–rural gradient. *PLoS ONE* 6: e23459.
- Bawa KS. 1977. The reproductive biology of *Cupania guatemalensis* Radlk. (Sapindaceae). *Evolution* 31: 52–63.
- Bawa KS. 1983. Patterns of flowering in tropical plants, In CE Jones, RJ Little, eds, *Handbook of Experimental Pollination Biology*, van

Nostrand Reinhold Company Inc., New York.

- Bawa KS, Beach JH. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Gardens* 68: 254–274.
- Bawa KS, Perry DR, Beach JH. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany* 72: 331–345.
- Becerra JX, Lloyd DG. 1992. Competition-dependent abscission of self-pollinated flowers of *Phormium tenax* (Agavaceae): a second action of self-incompatibility at the whole flower level? *Evolution* 46: 458–469.
- Bertin RI, Newman CM. 1993. Dichogamy in angiosperms. *Botanical Review* 59: 112–152.
- Bienau MJ, Kröncke M, Eiserhardt WL, Otte A, Graae BJ, Hagen D, Milbau A, Durka W, Eckstein RL. 2015. Synchronous flowering despite differences in snowmelt timing among habitats of *Empetrum hermaphroditum*. *Acta Oecologica* 69: 129–136.
- Biesmeijer JC, Roberts SPM, Reemer M, Ohlemüller R, Edwards M, Peeters T, Schaffers AP, Potts SG, Kleukers R, Thomas CD, Settele J, Kunin WE. 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313: 351–354.
- Billings WD, Bliss LC. 1959. An alpine snowbank environment and its effects on vegetation, plant development, and productivity. *Ecology* 40: 388–397.
- Bingham RA, Orthner AR. 1998. Efficient pollination of alpine plants.

- Nature 391: 238–239.
- Blüthgen N, Menzel F, Blüthgen N. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology* 6: 9.
- Blüthgen N, Menzel F, Hovestadt T, Fiala B, Blüthgen N. 2007. Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. *Current Biology* 17: 341–346.
- Borges RM, Somnathan H, Mali S. 1997. Alternations of sexes in a deciduous tree: temporal dioecy in *Bridelia retusa*. *Current Science* 72: 940–944.
- Bosch M, Simon J, Molero J, Blanché C. 2001. Breeding systems in tribe Delphinieae (Ranunculaceae) in the western Mediterranean area. *Flora* 196: 101–113.
- Brown BJ, Mitchell RJ, Graham SA. 2002. Competition for pollination between an invasive species (purple loosestrife) and a native congener. *Ecology* 83: 2328–2336.
- Buide ML, Díaz-Peromingo JA, Guitián J. 2002. Flowering phenology and female reproductive success in *Silene acutifolia* Link ex Rohrb. *Plant Ecology* 163: 93–103.
- Burkle LA, Marlin JC, Knight TM. 2013. Plant–pollinator interactions over 120 years: loss of species, co–occurrence, and function. *Science* 339: 1611–1615.
- Campos JA, Herrera M, Biurrun I, Loidi J. 2004. The role of alien plants in the natural coastal vegetation in central–northern Spain. *Biodiversity and Conservation* 13: 2275–2293.
- Carvalho LG, Barbosa ERM, Memmott J. 2008. Pollinator networks,

- alien species and the conservation of rare plants: *Trinia glauca* as a case study. *Journal of Applied Ecology* 45: 1419–1427.
- Chacoff NP, Vázquez DP, Lomáscolo SB, Stevani EL, Dorado J, Padrón B. 2012. Evaluating sampling completeness in a desert plant–pollinator network. *Journal of Animal Ecology* 81: 190–200.
- Cho DS. 2006. Ecological characteristics of plant communities structure and soil environment of coastal dune in Korea. Ph. D. Thesis. Kunsan National University. Korea.
- Choi DY. 2002. Conservation strategy based on genetic structure and mating system of rare plants, *Kirengeshoma koreana* Nakai and *Megaleranthis saniculifolia* Ohwi. M.Sc. Thesis. Seoul National University. Korea.
- Choi KH, Jung PM, Kim Y, Suh MH. 2012. Erosion and recovery of coastal dunes after tropical storms. *Journal of the Korean Geomorphological Association* 19: 17–27.
- Christenhusz MJM, Byng JW. 2016. The number of known plants species in the world and its annual increase. *Phytotaxa* 261: 201–217.
- Cruden RW. 1988. Temporal dioecism: systematic breadth, associated traits, and temporal patterns. *Botanical Gazette* 149: 1–15.
- Curr RHF, Koh A, Edwards E, Williams AT, Davies P. 2000. Assessing anthropogenic impact on Mediterranean sand dunes from aerial digital photography. *Journal of Coastal Conservation* 6: 15–22.
- Cursach J, Rita J. 2012. Reproductive biology of *Ranunculus weyleri* (Ranunculaceae), a narrowly endemic plant from the Balearic Islands with disjunct populations. *Flora* 207: 726–735.

- Dafni A, Kevan PG, Husband BC. 2005. Practical Pollination Biology. Enviroquest, Ltd., Cambridge.
- de Jong PC. 1976. Flowering and sex expression in *Acer L.*: A biosynthetic study. Meded. Landbouwhogeschool Wageningen 76: 1-201.
- de Lima HA, Somner GV, Giulietti AM. 2016. Duodichogamy and sex lability in Sapindaceae: the case of *Paullinia weinmanniifolia*. Plant Systematics and Evolution 302: 109-120.
- Dormann CF, Fründ J, Blüthgen N, Gruber B. 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. The Open Ecology Journal 2: 7-24.
- Dormann CF, Strauss R. 2014. A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. Methods in Ecology and Evolution 5: 90-98.
- Duan YW, Liu JQ. 2007. Pollinator shift and reproductive performance of the Qinghai-Tibetan Plateau endemic and endangered *Swertia przewalskii* (Gentianaceae). Biodiversity Conservation 16: 1839-1850.
- Duan YW, Zhang TF, Liu JQ. 2007. Interannual fluctuations in floral longevity, pollinator visitation and pollination limitation of an alpine plant (*Gentiana straminea* Maxim., Gentianaceae) at two altitudes in the Qinghai-Tibetan Plateau. Plant Systematics and Evolution 267: 255-265.
- Eckert CG, Schaefer A. 1998. Does self-pollination provide reproductive assurance in *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae)? American

- Journal of Botany 85: 919–924.
- Edmonds JM. 1993. The potential value of *Toona* species (Meliaceae) as multipurpose and plantation trees in Southeast Asia. The Commonwealth Forestry Review 72: 181–186.
- Edmonds JM, Staniforth M. 1998. Plate 348. *Toona sinensis*. Curtis's Botanical Magazine 15: 186–193.
- eFloras. 2017. Missouri Botanical Garden, St. Louis, MO and Harvard University Herbaria, Cambridge, MA. Available from <http://www.efloras.org>. Accessed March 2017.
- Elzinga JA, Atlan A, Biere A, Gigord L, Weis AE, Bernasconi G. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. Trends in Ecology and Evolution 22: 432–439.
- Fabbro T, Körner C. 2004. Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. Flora 199: 70–81.
- Ferrero V, Castro S, Costa J, Acuna P, Navarro L, Loureiro J. 2013. Effect of invader removal: pollinators stay but some native plants miss their new friend. Biological Invasions 15: 2347–2358.
- Fine PVA, Ree RH, Burnham RJ. 2008. The disparity in tree species richness among tropical, temperate, and boreal biomes: the geographical area and age hypothesis, In RP Carson and SA Schnitzer, eds, Tropical Forest Community Ecology. Blackwell, Oxford.
- García-Camacho R, Totland Ø. 2009. Pollen limitation in the alpine: a meta-analysis. Arctic, Antarctic, and Alpine Research 41: 103–111.
- Gibson RH, Knott B, Eberlein T, Memmott J. 2011. Sampling method

- influences the structure of plant–pollinator networks. *Oikos* 120: 822–831.
- Glover B. 2007. *Understanding Flowers and Flowering: An Integrated Approach*. Oxford University Press, Oxford.
- Godley EJ. 1955. Monoecy and incompatibility. *Nature* 176: 1176–1177.
- Gómez JM. 1993. Phenotypic selection on flowering synchrony in a high mountain plant, *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Journal of Ecology* 81: 605–613.
- Gómez JM, Abdelaziz M, Lorite J, Muñoz–Pajares AJ, Perfectti F. 2010. Changes in pollinator fauna cause spatial variation in pollen limitation. *Journal of Ecology* 98: 1243–1252.
- Gottsberger G, Camargo JMF, Silberbauer–Gottsberger I. 1988. A bee pollinated tropical community: The beach dune vegetation of Ilha de São Luís, Maranhão, Brazil. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 109: 469–500.
- Gouvêa CF, Dornelas MC, Rodriguez APM. 2008. Floral development in the tribe Cedreleae (Meliaceae, Sub–family Swietenioideae): *Cedrela* and *Toona*. *Annals of Botany* 101: 39–48.
- Guimerà R, Amaral LAN. 2005. Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature* 433: 895–900.
- Hagman M. 1975. Incompatibility in forest trees. *Proceedings of the Royal Society B–Biological Sciences* 188: 313–326.
- Han GS. 2010. Distribution of the vegetation and insects of coastal dunes in Yangyang. *Journal of the Environmental Sciences* 19: 1035–1046.

- Han GS, Kim KM. 2010. Analysis of land cover change of coastal sand dunes in Yangyang using aerial photographs. *Journal of the Korean Association of Geographic Information Studies* 13: 107–118.
- Han JW, Lee GH, Yang SG, Kang SH. 2010. Distribution of *Megaleranthis saniculifolia* Ohwi (Ranunculaceae) in Mt. Halla, Jeju island. *Korean Journal of Plant Resources* 23: 179–186.
- Harder LD, Barrett SCH, Cole WW. 2000. The mating consequences of sexual segregation within inflorescences of flowering plants. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 267: 315–320.
- Hegland SJ, Nielson A, Lázaro A, Bjerknes A, Totland Ø. 2009. How does climate warming affect plant–pollinator interactions? *Ecology Letters* 12: 184–195.
- Heinrich B. 1975. Energetics of pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 139–170.
- Hilje B, Calvo-Alvarado J, Jiménez-Rodríguez C, Sánchez-Azofeifa A. 2015. Tree species composition, breeding systems, and pollination and dispersal syndromes in three forest successional stages in a tropical dry forest in Mesoamerica. *Tropical Conservation Science* 8: 76–94.
- Hirao AS, Kudo G. 2004. Landscape genetics of alpine–snowbed plants: comparisons along geographic and snowmelt gradients. *Heredity* 93: 290–298.
- Hong SP, Son JC. 2003. Pollination of *Symplocarpus renifolius* Schott ex Miquel (Araceae) in Korea. *Korean Journal of Plant Taxonomy*

33: 165–179.

- Howe MA. 2003. Coastal soft cliffs and their importance for invertebrates. *British Wildlife* 14: 323–331.
- Howe MA, Knight GT, Clee C. 2010. The importance of coastal sand dunes for terrestrial invertebrates in Wales and the UK with particular reference to aculeate Hymenoptera (bees, wasps & ants). *Journal of Coast Conservation* 14: 91–102.
- Hülber K, Winkler M, Grabherr G. 2010. Intra-seasonal climate and habitat-specific variability controls the flowering phenology of high alpine plant species. *Functional Ecology* 24: 245–252.
- IBM Corp. 2010. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 19.0. Armonk, New York.
- Inouye DW. 2008. Effects of climate change on phenology, frost damage, and floral abundance of montane wildflowers. *Ecology* 89: 353–362.
- Inouye DW, Larson BMH, Szymank A, Kevan PG. 2015. Flies and flowers III: Ecology of foraging and pollination. *Journal of Pollination Ecology* 16: 115–133.
- IPCC. 2013. 5th Annual Report. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Cambridge University Press, New York.
- Isard SA. 1986. Factors influencing soil moisture and plant community distribution on Niwot Ridge, Front Range, Colorado, U.S.A. *Arctic and Alpine Research* 18: 83–96.
- Itoh A, Sasaki K, Hiraoka N. 1996. Studies on the pollination of *Glehnia littoralis*. *Natural Medicines* 50: 303–305.

- IUCN. 2017. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-3. Downloaded on 20 June 2018.
- Jabis MD, Ayers TJ, Allan GJ. 2011. Pollinator-mediated gene flow fosters genetic variability in a narrow alpine endemic, *Abronia alpina* (Nyctaginaceae). *American Journal of Botany* 98: 1583-1594.
- Jaynes RA. 1975. Chestnuts, In J Janick, J Moore, eds, *Advances in Fruit Breeding*, Purdue University Press, West Lafayette.
- Jeong JH, Kim EH, Guo W, Yoo KO, Jo DG, Kim ZS. 2010. Genetic diversity and structure of the endangered species *Megaleranthis saniculifolia* in Korea as revealed by allozyme and ISSR markers. *Plant Systematics and Evolution* 289: 67-76.
- Jeong JH, Kim ZS. 2012. Marked differences in genetic diversity and differentiation between the centre and edge of the geographical range of *Megaleranthis saniculifolia* (Ranunculaceae), a Korean endemic species. *Australian Journal of Botany* 60: 582-591.
- Jiang N, Yu WB, Li HZ, Guan KY. 2010. Floral traits, pollination ecology and breeding system of three *Clematis* species (Ranunculaceae) in Yunnan province, southwestern China. *Australian Journal of Botany* 58: 115-123.
- Jordano P, Bascompte J, Olesen JM. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters* 6: 69-81.
- Kaiser-Bunbury CN, Blüthgen N. 2015. *Integrating network ecology with applied conservation: a synthesis and guide to implementation*.

AoB Plants 7: plv076.

- Kaiser-Bunbury CN, Mougai J, Whittington AE, Valentin T, Gabriel R, Olesen JM, Blüthgen N. 2017. Ecosystem restoration strengthens pollination network resilience and function. *Nature* 542:223-227.
- Kang H. 2013. Ecological responses of plants to climate change: research trends and its applicability in Korea. *Korean Journal of Ecology and Environment* 46: 319-331.
- Kang H, Bawa KS. 2003. Effects of successional status, habit, sexual systems, and pollinators on flowering patterns in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 90: 865-876.
- Kearns CA. 1992. Anthophilous fly distribution across an elevation gradient. *The American Midland Naturalist* 127: 172-182.
- Kearns CA, Inouye DW, Waser NM. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 83-112.
- Key R. 2000. Bare ground and the conservation of invertebrates. *British Wildlife* 11: 183-191.
- Khan KS. 1929. Pollination and fruit formation in litchi (*Nephelium litchi*, Camb). *The Agricultural Journal of India* 24: 183-187.
- Kim KD. 2015. Monitoring, risk assessment and management of exotic plants in South Korea. *Journal of Medical and Bioengineering* 4: 412-416.
- Kim NH, Lee SM, Myeong HH. 2015. Study on the naturalized plant management applying the growth and physiological characteristics responses in coastal sand dune. *Korean Journal of Ecology and*

- Environment 48: 32–37.
- Kim GT, Lyu DP, Kim HJ. 2012. Floral characteristics of Asteraceae flowers and insect pollinators in Korea. Korean Journal of Environment and Ecology 26: 200–209.
- Kim DI, Park KR. 2014. Pollination study of *Euphorbia helioscopia* (Euphorbiaceae). Korean Journal of Plant Taxonomy 44: 281–287.
- Kim CB, Son YH, Bae YT, Park KH, Youn HJ, Kim KH, Lee CW. 2013. Soil physical–chemical characteristics on indigenous plant and naturalized plant of coastal sand dune on central–western coastal area, Korea. Journal of Korean Society of Forest Science 102: 323–330.
- Kirby P. 1992. Habitat Management for Invertebrates: A practical handbook. Royal Society for the Protection of Birds, Sandy and the Joint Nature Conservation Committee.
- Kjøhl M, Nielsen A, Stenseth NC. 2011. Potential effects of climate change on crop pollination. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO).
- Klinkhamer PGL, de Jong TJ. 1990. Effects of plant size, plant density and sex differential nectar reward on pollinator visitation in the protandrous *Echium vulgare*. Oikos 57: 399–405.
- Kondoh M, Kato S, Sakato Y. 2010. Food webs are built up with nested subwebs. Ecology 91: 3123–3130.
- Körner C. 2003. Alpine Plant Life – Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems. Springer, Berlin.
- Körner C, Paulsen J. 2009. Exploring and Explaining Mountain

- Biodiversity: The Role and Power of Geophysical Information Systems, In EM Spehn, C Körner, eds, Data Mining for Global Trends in Mountain Biodiversity, CRC Press, Boca Raton.
- Kudo G, Ida TY. 2013. Early onset of spring increases the phenological mismatch between plants and pollinators. *Ecology* 94: 2311–2320.
- Ladinig U, Wagner J. 2005. Sexual reproduction of the high mountain plant *Saxifraga moschata* Wulfen at varying lengths of the growing season. *Flora–Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 200: 502–515.
- Lamb FB. 1960. An approach to Mahogany tree improvement. *Caribbean Forester* 21: 12–20.
- Larson DL, Rabie PA, Droege S, Larson JL, Haar M. 2016. Exotic plant infestation is associated with decreased modularity and increased numbers of connectors in mixed–grass prairie pollination networks. *PLoS ONE* 11: e0155068.
- Lázaro A, Hegland SJ, Totland Ø. 2008. The relationship between floral traits and specificity of pollination systems in three Scandinavian plant communities. *Oecologia* 157: 249–257.
- Lefebvre V, Villemant C, Fontaine C, Daugeron C. 2018. Altitudinal, temporal and trophic partitioning of flower–visitors in Alpine communities. *Scientific Reports* 8: 4706.
- Lenoir J, Gégout J, Marquet P, de Ruffray P, Brisse H. 2008. A significant upward shift in plant species optimum evolution during the 20th century. *Science* 320: 1768–1771.
- Lewinsohn TM, Prado PI, Jordano P, Bascompte J, Olesen JM. 2006. Structure in plant–animal interaction assemblages. *Oikos* 113:

174–184.

- Li Y, Luo S, Zhang D. 2014. Fly pollination and duodichogamy in *Bridelia stipularis* and *Cleistanthus sumatranus* (Phyllanthaceae). *Plant Species Biology* 29: 85–92.
- Lim DO, Chekar EK, Choi HW, Hwang IC. 2010. The specific plant species and naturalized plants in the area of Taeanhaean National Park, Korea. *Korean Journal of Environment and Ecology* 24: 117–129.
- Lloyd DG, Schoen DJ. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions. *International Journal of Plant Sciences* 153: 358–369.
- Lloyd DG, Webb CJ. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms I. Dichogamy. *New Zealand Journal of Botany* 24: 135–162.
- Luo S, Zhang D, Renner SS. 2007. Duodichogamy and androdioecy in the Chinese Phyllanthaceae *Bridelia tomentosa*. *American Journal of Botany* 94: 260–265.
- Lyons EE, Waser NM, Price MV, Antonovics J, Motten AF. 1989. Sources of variation in plant reproductive success and implications for concepts of sexual selection. *The American Naturalist* 134: 409–433.
- Maloof JE. 2000. Reproductive biology of a North American subalpine plant: *Corydalis caseana* A. Gray ssp. *brandegei* (S. Watson) G.B. Ownbey. *Plant Species Biology* 15: 281–288.
- Martín González AM, Dalsgaard B, Olesen JM. 2010. Centrality measures

- and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecological Complexity* 7: 36–43.
- Mayfield MM, Ackerly D, Daily GC. 2006. The diversity and conservation of plant reproductive and dispersal functional traits in human-dominated tropical landscapes. *Journal of Ecology* 94: 522–536.
- McCall C, Primack RB. 1992. Influence of flower characteristics, weather, time of day, and season on insect visitation rates in three plant communities. *American Journal of Botany* 79: 434–442.
- Melen MK, Herman JA, Lucas J, O'Malley RE, Parker IM, Thom AM, Whittall JB. 2016. Reproductive success through high pollinator visitation rates despite self incompatibility in an endangered wallflower. *American Journal of Botany* 103: 1979–1989.
- Memmott J, Waser NM, Price MV. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 271: 2605–2611.
- Montoya JM, Pimm SL, Sole RV. 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature* 442: 259–264.
- Motten AF. 1986. Pollination ecology of the spring wildflower community of a temperate deciduous forest. *Ecological Monographs* 56: 21–42.
- Muellner AN, Pennington TD, Chase MW. 2009. Molecular phylogenetics of Neotropical *Cedreleae* (mahogany family, Meliaceae) based on nuclear and plastid DNA sequences reveal multiple origins of "*Cedrele odorata*". *Molecular Phylogenetics and Evolution* 52: 461–469.

- Müller N, Schneller JJ, Holderegger R. 2000. Variation in breeding system among populations of the common woodland herb *Anemone nemorosa* (Ranunculaceae). *Plant Systematics and Evolution* 221: 69–76.
- Murren CJ, Purvis KG, Glasgow D, Messervy J, Penrod M, Strand AE. 2014. Investigating lag phase and invasion potential of *Vitex rotundifolia*: a coastal dune exotic. *Journal of Coastal Research* 30: 815–824.
- Neuschulz EL, Mueller T, Schleuning M, Böhning-Gaese K. 2016. Pollination and seed dispersal are the most threatened processes of plant regeneration. *Scientific Reports* 6: 29839.
- Nielsen A, Bascompte J. 2007. Ecological networks, nestedness and sampling effort. *Journal of Ecology* 95: 1134–1141.
- Oh SH, Kim HJ. 2008. The plant resources of the sand dune on southern coast and Jeju island, Korea. *Korean Journal of Plant Resources* 21: 374–387.
- Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P. 2007. The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 19891–19896.
- O'Neill SD. 1997. Pollination regulation of flower development. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 48: 547–574.
- O'Shea EM, Kirkpatrick JB. 2000. The impact of suburbanization on remnant coastal vegetation in Hobart, Tasmania. *Applied Vegetation Science* 3: 243–252.

- Pacanoski Z. 2017. Current situation with invasive *Erigeron annuus* (L.) Pers. (daisy fleabane) in the Republic of Macedonia. Bulletin OEPP/EPPO Bulletin 47: 118–124.
- Padrón B, Traveset A, Biedenweg T, Díaz D, Nogales M, Olesen JM. 2009. Impact of alien plant invaders on pollination networks in two archipelagos. PLoS ONE 4: e6275.
- Park J, Yoon MS. 2013. Distribution characteristics of alien plants in Taean Haeyeongil – A case of Gijipo and Mongsanpo beach. Journal of National Park Research 4: 35–52.
- Patefield WM. 1981. Algorithm AS159. An efficient method of generating $r \times c$ tables with given row and column totals. Applied Statistics 30: 91–97.
- Pederson GT, Gray ST, Woodhouse CA, Betancourt JL, Fagre DB. 2011. The unusual nature of recent snowpack declines in the North American Cordillera. Science 333: 332–335.
- Peng DL, Ou XK, Xu B, Zhang ZQ, Niu Y, Li ZM, Sun H. 2014. Plant sexual systems correlated with morphological traits: reflecting reproductive strategies of alpine plants. Journal of Systematics and Evolution 52: 368–377.
- Peng DL, Zhang ZQ, Xu B, Li ZM, Sun H. 2012. Patterns of flower morphology and sexual systems in the subnival belt of the Hengduan Mountains, SW China. Alpine Botany 122: 65–73.
- Pennington TD, Muellner AN. 2010. A monograph of *Cedrela* (Meliaceae). DH Books, Milborne Port.
- Pennington TD, Styles BT. 1975. A generic monograph of the Meliaceae.

- Blumea 22: 419–540.
- Pickering CM. 1997. Breeding systems of Australian *Ranunculus* in the alpine region. *Nordic Journal of Botany* 17: 613–620.
- Poorter L, van der Sande MT, Thompson J, Arets EJMM, Alarcón A, Álvarez-Sánchez J, Ascarrunz N, Balvanera P, Barajas-Guzmán G, Boit A, Bongers F, Carvalho FA, Casanoves F, Cornejo-Tenorio G, Costa FRC, de Castilho CV, Duivenvoorden JF, Dutrieux LP, Enquist BJ, Fernández-Méndez F, Finegan B, Gormley LHL, Healey JR, Hoosbeek MR, Ibarra-Manríquez G, Junqueira AB, Levis C, Licona JC, Lisboa LS, Wagnusson WE, Martínez-Ramos M, Martínez-Yrizar A, Martorano LG, Maskell LC, Mazzei L, Meave JA, Mora F, Muñoz R, Nytch C, Pansonato MP, Parr TW, Paz H, Pérez-García EA, Rentería LY, Rodríguez-Velazquez J, Rozendaal DMA, Ruschel AR, Sakschewski B, Salgado-Negret B, Schietti J, Simões M, Sinclair FL, Souza PF, Souza FC, Stropp J, ter Steege H, Swenson NG, Thonicke K, Toledo M, Uriarte M, van der Hout P, Walker P, Zamora N, Peña-Claros M. 2015. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography* 24: 1314–1328.
- Pramono AA, Palupi ER, Siregar IZ, Kusmana C. 2016. Characteristics of Surian flower, fruit and seed productions (*Toona sinensis* (A. Juss.) M. Roem.) in Sumedang, West Java. *Tropical Life Sciences Research* 27: 77–91.
- Price MV, Waser NM. 1998. Effects of experimental warming on plant

- reproductive phenology in a subalpine meadow. *Ecology* 79: 1261–1271.
- Primack RB. 1985. Longevity of individual flowers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 15–37.
- Rather AA, Nawchoo IA, Ganaie KA, Shabir PA, Banday A. 2016. Phenological attributes of *Ajuga bracteosa*: an unusual case from Kashmir Himalaya. *Tropical Ecology* 57: 369–373.
- R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Richards AJ. 1986. *Plant Breeding Systems*. George Allen and Unwin Ltd., London.
- Renner SS. 2014. The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: Dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database. *American Journal of Botany* 101 1588–1596.
- Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, Pounds JA. 2003. Finger prints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421: 57–60.
- Routley MB, Husband BC. 2003. The effect of protandry on siring success in *Chamerion angustifolium* (Onagraceae) with different inflorescence sizes. *Evolution* 57: 240–248.
- Saavedra S, Stouffer DB, Uzzi B, Bascompe J. 2011. Strong contributors to network persistence are the most vulnerable to extinction. *Nature* 478: 233–235.
- Sabatino M, Maceira N, Aizen MA. 2010. Direct effects of habitat area

- on interaction diversity in pollination webs. *Ecological Applications* 20: 1491–1497.
- Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber–Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leeman R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NL, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770–1774.
- Sargent RD, Mandegar MA, Otto SP. 2006. A model of the evolution of dichogamy incorporating sex–ratio selection, anther–stigma interference, and inbreeding depression. *Evolution* 60: 934–944.
- Sargent RD, Otto SP, 2004. A phylogenetic analysis of pollination mode and the evolution of dichogamy in angiosperms. *Evolutionary Ecology Research* 6: 1183–1199.
- Shay K, Drake DR, Talyor AD, Sabli HF, Euaparadorn M, Akamine M, Imamura J, Powless D, Aldrich P. 2016. Alien species dominate the plant–pollinator network of a Hawaiian coastal ecosystem. *Pacific Science* 70: 409–429.
- Shivanna KR, Tandon R. 2014. *Reproductive Ecology of Flowering Plants: A Manual*. Springer, Newdelhi.
- Smith JG, Sconiers W, Spasojevic MJ, Ashton IW, Suding KN. 2012. Phenological changes in alpine plants in response to increased snowpack, temperature, and nitrogen. *Arctic, Antartic, and Alpine Research* 44: 135–142.
- Sinébou V, Quinet M, Ahohuendo C, Jacquemart A. 2016. Reproductive traits affect the rescue of valuable and endangered multipurpose

- tropical trees. *AoB Plants* 8: plw051.
- Snyder JM, Richards JH. 2005. Floral phenology and compatibility of sawgrass, *Cladium jamaicense* (Cyperaceae). *American Journal of Botany* 92: 736–743.
- Soares RGS, Ferreira PA, Lopes LE. 2017. Can plant–pollinator network metrics indicate environmental quality? *Ecological Indicators* 78: 361–370.
- Son DC, Cho KJ, Ko SC. 2011. Comparison of the morphology and distribution of the genus *Megaleranthis* Ohwi with those of its relative genera (Ranunculaceae). *Korean Journal of Plant Taxonomy* 41: 315–323.
- Son HD. 2010. A study on the species biology of pollination and myrmecochory. D. Sc. Thesis, Chonnam National University. Korea. 75p.
- Souza CV, Nepi M, Machado SR, Guimarães E. 2017. Floral biology, nectar secretion pattern and fruit set of a threatened Bignoniaceae tree from Brazilian tropical forest. *Flora* 227: 46–55.
- Stabler D, Paoli PP, Nicolson SW, Wright GA. 2015. Nutrient balancing of the adult worker bumblebee (*Bombus terrestris*) depends on the dietary source of essential amino acids. *Journal of Experimental Biology* 218: 793–802.
- Stang M, Klinkhamer PGL, van der Meijden E. 2007. Asymmetric specialization and extinction risk in plant–flower visitor webs: a matter of morphology or abundance? *Oecologia* 151: 442–453.
- Stout AB. 1928. Dichogamy in flowering plants. *Bulletin of the Torrey*

- Botanical Club 55: 141–153.
- Stout JC, Casey LM. 2014. Relative abundance of an invasive alien plant affects insect–flower interaction networks in Ireland. *Acta Oecologica* 55: 78–85.
- Stout JC, Tiedeken EJ. 2017. Direct interactions between invasive plants and native pollinators: evidence, impacts and approaches. *Functional Ecology* 31: 38–46.
- Straka JR, Starzomski BM. 2015. Fruitful factors: what limits seed production of flowering plants in the alpine? *Oecologia* 178: 249–260.
- Stratton D. 1991. Life–history variation within populations of an asexual plant, *Erigeron annuus* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 78: 723–728.
- Styles BT. 1972. The flower biology of the Meliaceae and its bearing on tree breeding. *Silvae Genetica* 21: 175–182.
- Subba Reddi C, Reddi EUB, Reddi NS, Reddi PS. 1983. Reproductive ecology of *Sapindus emarginatus* Vahl. (Sapindaceae). *Proceedings of the Indian National Science Academy* 49: 57–72.
- The Angiosperm Phylogeny Group. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181: 1–20.
- The Tree of Sex Consortium. 2014. Tree of sex: a database of sexual systems. Available from <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.v1908>. Accessed August 2017.

- Thebault E, Fontaine C. 2010. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science* 329: 853–856.
- Thomson JD. 2010. Flowering phenology, fruiting success and progressive deterioration of pollination in an early-flowering geophyte. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365: 3187–3199.
- Thuiller W, Richardson DM, Pysek P, Midgley GF, Hughes GO, Rouget M. 2005. Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology* 11: 2234–2250.
- Tiedeken EJ, Egan PA, Stevenson PC, Wright GA, Brown MJF, Power EF, Farrell I, Matthews SM, Stout JC. 2016. Nectar chemistry modulates the impact of an invasive plant on native pollinators. *Functional Ecology* 30: 885–893.
- Totland Ø. 1994. Intra-seasonal variation in pollination intensity and seed set in an alpine population of *Ranunculus acris* in southwestern Norway. *Ecography* 17: 159–165.
- Traveset A, Castro-Urgal R, Rotllàn-Puig X, Lázaro A. 2017. Effects of habitat loss on the plant-flower visitor network structure of a dune community. *Oikos* 127: 45–55.
- Troup RS. 1921. *The Silviculture of Indian Trees*, vol. 1. Clarendon Press, Oxford.
- Tur C, Castro-Urgal R, Traveset A. 2013. Linking plant specialization to dependence in interactions for seed set in pollination networks.

PLoS ONE 8: e78294.

- Turner IM. 2004. *The Ecology of Trees in the Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J, Wardle DA. 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11: 1351–1363.
- Tylianakis JM, Laliberté E, Nielsen A, Bascompte J. 2010. Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation* 143: 2270–2279.
- Ushimaru A, Kikuzawa K. 1999. Variation of breeding system, floral rewards, and reproductive success in clonal *Calystegia* species (Convolvulaceae). *American Journal of Botany* 86: 436–446.
- Vanbergen AJ, Espíndola A, Aizen MA. 2018. Risks to pollinators and pollination from invasive alien species. *Nature Ecology and Evolution* 2: 16–25.
- Vázquez DP, Melian CJ, Williams NM, Blüthgen N, Krasnov BR, Poulin R. 2007. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos* 116: 1120–1127.
- Viana BF, Kleinert AM. 2006. Structure of bee–flower system in the coastal sand dune of Abaeté, northeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 50: 53–63.
- Vilà M, Bartomeus I, Dietzsch AC, Petanidou T, Steffan–Dewenter I, Stout JC, Tscheulin T. 2009. Invasive plant integration into native plant–pollinator networks across Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276: 3887–3893.

- Wagner J, Lechleitner M, Hosp D. 2016. Pollen limitation is not the rule in nival plants: A study from the European Central Alps. *American Journal of Botany* 103: 375-387.
- Wardle P. 1989. Australasian mountains - World apart?, In R Goods, eds, *The Scientific Significance of the Australian Alps: The Proceedings of the First Fenner Conference on the Environment*, CPN Publications, Canberra.
- Waser NM. 1978. Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. *Ecology* 59: 934-944.
- Watts S, Dormannm CF, Martín González AM, Ollerton J. 2016. The influence of floral traits on specialization and modularity of plant-pollinator networks in a biodiversity hotspot in the Peruvian Andes. *Annals of Botany* 118: 415-429.
- Weberling F. 1992. *Morphology of Flowers and Inflorescences*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Willmer P. 2011. *Pollination and Floral Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Wirth LR, Graf R, Gugerli F, Landergott U, Holderegger R. 2010. Lower selfing rate at higher altitudes in the alpine plant *Eritrichium nanum* (Boraginaceae). *American Journal of Botany* 97: 899-901.
- Wyatt R. 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems, In L Real, ed, *Pollination Biology*, Academic Press, New York.
- Yasaka M, Nishiwaki Y, Konno Y. 1998. Plasticity of flower longevity in *Corydalis ambigua*. *Ecological Research* 13: 211-216.

- Yoo KO, Lee WT, Oh YJ. 1999. External morphology and vegetation of *Megaleranthis saniculifolia* populations in four different habitats. Korean Journal of Plant Resources 12: 312-323.
- Young HJ, Young TP. 1992. Alternative outcomes of natural and experimental high pollen loads. Ecology 73: 639-647.
- Zapata TR, Arroyo MTK. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. Biotropica 10: 221-230.
- Zhang ZQ, Li QJ. 2008. Autonomous selfing provides reproductive assurance in an alpine ginger *Roscoea schneideriana* (Zingiberaceae). Annals of Botany 102: 531-538.
- Zhao ZG, Du GZ. 2003. Mating system characters and the strategies of resource allocation in Ranunculaceae. Journal of Lanzhou University 39: 70-74.
- Zhao ZG, Huang SQ. 2013. Differentiation of floral traits associated with pollinator preference in a generalist-pollinated herb, *Trollius ranunculoides* (Ranunculaceae). International Journal of Plant Sciences 174: 637-646.

Appendix 1. Plant-pollinator interaction matrix in YN site. Plants are arranged in rows with species names, and pollinators in column with numbers. Pollinators to each number are listed in Appendix 10 (YN = Yangyang-gun Namae beach).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47			
<i>Glehnia littoralis</i>	8	10	16			20	18			6	13	1	1	8	1	2			4	5	5	2	1		1	3			2												1	1	1	1						
<i>Erigeron annuus</i>	4	3	1	1	23			2	2	1	1	4	1			2		4				1	2				1								1	1	1	1	1											
<i>Calystegia soldanella</i>	32		3	4							1												1		1																									
<i>Trifolium repens</i>	25		2	6				1								1	1					1																												
<i>Coreopsis lanceolata</i>	15	2		8								3												2							2																			
<i>Ixeris repens</i>		1	7					8	6		1				6				1																												1			
<i>Taraxacum officinale</i>		4						3	1		2													1	1		1					1														1	1			
<i>Crepidiastrum sonchifolium</i>		3									9													1																										
<i>Oenothera biennis</i>																	6											3				2																		
<i>Amorpha fruticosa</i>		6			5																																													
<i>Potentilla supina</i>		6						1								1										1																								
<i>Pimpinella brachycarpa</i>		2									1		6																																					1

Appendix 4. Degree of native and invasive plants in three coastal sand dunes. Degree indicates number of interactions per species (YN = Yangyang-gun Namae beach, DN = Donghae-si Nobong beach, SM = Samcheok-si Maengbang beach).

Classification	Species name	Degree		
		YN	DN	SM
Native plants	<i>Aster yomena</i>	-	-	6
	<i>Calystegia soldanella</i>	5	3	3
	<i>Crepidiastrum sonchifolium</i>	3	-	6
	<i>Galium verum</i> var. <i>asiaticum</i>	-	8	-
	<i>Glehnia littoralis</i>	24	3	18
	<i>Ixeris repens</i>	8	-	-
	<i>Lathyrus japonicus</i>	0	-	-
	<i>Lespedeza tomentosa</i>	-	-	3
	<i>Lonicera japonica</i>	-	-	1
	<i>Pimpinella brachycarpa</i>	4	-	-
	<i>Potentilla chinensis</i>	-	32	-
	<i>Rosa rugosa</i>	-	-	4
	<i>Scutellaria strigillosa</i>	-	2	6
	<i>Vitex rotundifolia</i>	-	13	20
Total	44	61	67	

Appendix 4. Continued.

Classification	Species name	Degree		
		YN	DN	SM
Invasive plants	<i>Amorpha fruticosa</i>	2	2	-
	<i>Commelina communis</i>	0	-	-
	<i>Coreopsis lanceolata</i>	6	25	4
	<i>Cuscuta pentagona</i>	-	7	20
	<i>Diodia teres</i>	-	7	-
	<i>Erigeron annuus</i>	21	19	33
	<i>Ipomoea hederacea</i>	0	-	-
	<i>Medicago lupulina</i>	-	0	-
	<i>Melilotus alba</i>	-	-	29
	<i>Oenothera biennis</i>	3	6	11
	<i>Potentilla supina</i>	5	-	-
	<i>Taraxacum officinale</i>	10	1	9
	<i>Trifolium repens</i>	9	-	-
Total	56	67	106	

Appendix 5. Species strength of native and invasive plants in three coastal sand dunes. Species strength is calculated by number of interaction frequency of a plant to total number of interaction frequencies (Barrat et al., 2004) (YN = Yangyang-gun Namae beach, DN = Donghae-si Nobong beach, SM = Samcheok-si Maengbang beach).

Classification	Species name	Species strength		
		YN	DN	SM
Native plants	<i>Aster yomena</i>	-	-	0.014
	<i>Calystegia soldanella</i>	0.101	0.020	0.010
	<i>Crepidiastrum sonchifolium</i>	0.032	-	0.009
	<i>Galium verum</i> var. <i>asiaticum</i>	-	0.071	-
	<i>Glehnia littoralis</i>	0.324	0.036	0.117
	<i>Ixeris repens</i>	0.077	-	-
	<i>Lathyrus japonicus</i>	0	-	-
	<i>Lespedeza tomentosa</i>	-	-	0.003
	<i>Lonicera japonica</i>	-	-	0.001
	<i>Pimpinella brachycarpa</i>	0.025	-	-
	<i>Potentilla chinensis</i>	-	0.306	-
	<i>Rosa rugosa</i>	-	-	0.007
	<i>Scutellaria strigillosa</i>	-	0.020	0.009
	<i>Vitex rotundifolia</i>	-	0.080	0.159
Total		0.559	0.533	0.329

Appendix 5. Continued.

Classification	Species name	Species strength		
		YN	DN	SM
Invasive plants	<i>Amorpha fruticosa</i>	0.027	0.024	-
	<i>Commelina communis</i>	0	-	-
	<i>Coreopsis lanceolata</i>	0.079	0.151	0.014
	<i>Cuscuta pentagona</i>	-	0.051	0.104
	<i>Diodia teres</i>	-	0.017	-
	<i>Erigeron annuus</i>	0.144	0.203	0.282
	<i>Ipomoea hederacea</i>	0	-	-
	<i>Medicago lupulina</i>	-	0	-
	<i>Melilotus alba</i>	-	-	0.207
	<i>Oenothera biennis</i>	0.027	0.020	0.038
	<i>Potentilla supina</i>	0.025	-	-
	<i>Taraxacum officinale</i>	0.040	0.001	0.026
	<i>Trifolium repens</i>	0.099	-	-
	Total	0.441	0.467	0.671

Appendix 6. Specialization (d') of native and invasive plants in three coastal sand dunes [*Lathyrus japonica*, *Ipomoea hederacea*, and *Medicago lupulina* were excluded in the list because degrees (number of interaction partners) of those species were all zero] (YN = Yangyang-gun Namae beach, DN = Donghae-si Nobong beach, SM = Samcheok-si Maengbang beach).

Classification	Species name	d'		
		YN	DN	SM
Native plants	<i>Aster yomena</i>	-	-	0.523
	<i>Calystegia soldanella</i>	0.421	0.345	0.327
	<i>Crepidiastrum sonchifolium</i>	0.724	-	0.746
	<i>Galium verum</i> var. <i>asiaticum</i>	-	0.742	-
	<i>Glehnia littoralis</i>	0.572	0.823	0.781
	<i>Ixeris repens</i>	0.606	-	-
	<i>Lathyrus japonicus</i>	-	-	-
	<i>Lespedeza tomentosa</i>	-	-	0.533
	<i>Lonicera japonica</i>	-	-	0.008
	<i>Pimpinella brachycarpa</i>	0.690	-	-
	<i>Potentilla chinensis</i>	-	0.547	-
	<i>Rosa rugosa</i>	-	-	0.667
	<i>Scutellaria strigillosa</i>	-	0.757	0.518
	<i>Vitex rotundifolia</i>	-	0.553	0.647
	Median	0.606	0.648	0.533

Appendix 6. Continued.

Classification	Species name	d'		
		YN	DN	SM
Invasive plants	<i>Amorpha fruticosa</i>	0.306	0.421	-
	<i>Commelina communis</i>	-	-	-
	<i>Coreopsis lanceolata</i>	0.386	0.345	0.777
	<i>Cuscuta pentagona</i>	-	0.622	0.541
	<i>Diodia teres</i>	-	0.495	-
	<i>Erigeron annuus</i>	0.519	0.715	0.713
	<i>Ipomoea hederacea</i>	-	-	-
	<i>Medicago lupulina</i>	-	-	-
	<i>Melilotus alba</i>	-	-	0.587
	<i>Oenothera biennis</i>	1	0.846	0.653
	<i>Potentilla supina</i>	0.518	-	-
	<i>Taraxacum officinale</i>	0.509	0.464	0.317
	<i>Trifolium repens</i>	0.378	-	-
	Total	0.509	0.495	0.620

Appendix 7. Degree, species strength, and specialization (d') of pollinators in YN site. Numbers in ID column corresponds to numbers present in columns of Appendix 1 (YN = Yangyang-gun Namae beach).

Species name	ID	Species strength	Degree	d'
<i>Agrius convolvuli</i>	17	0.014851485	1	0.843865
<i>Apis cerana</i>	4	0.059405941	5	0.407858
<i>Apis mellifera</i>	1	0.222772277	9	0.498142
<i>Camponotus japonicus</i>	43	0.002475248	1	0
<i>Campsomeris</i> sp. 1	9	0.037128713	4	0.202904
Coleoptera sp. 1	13	0.01980198	3	0.595836
<i>Colias erate</i>	11	0.02970297	4	0.640031
<i>Ctenoplusia albostrata</i>	31	0.004950495	1	0.618439
<i>Ducetia japonica</i>	27	0.007425743	1	0.69185
Ephydridae sp. 1	15	0.017326733	2	0.44892
Ephydridae sp. 4	7	0.044554455	1	0.343634
<i>Eristalis arbustorum</i>	34	0.002475248	1	0.167122
Eumeninae sp. 1	22	0.00990099	3	0.013751
<i>Everes argiades</i>	33	0.004950495	1	0.329487
<i>Exhylanthrax afer</i>	10	0.037128713	3	0.233745
<i>Geocoris pallidipennis</i>	26	0.007425743	1	0.104311
Halictidae sp. 1	36	0.002475248	1	0.167122
Halictidae sp. 2	44	0.002475248	1	0.295621
<i>Harpocera choii</i>	21	0.012376238	1	0.176436
<i>Hylaeus</i> sp. 1	40	0.002475248	1	0
Kateretidae sp. 1	12	0.024752475	4	0.236405
<i>Lucilia illustris</i>	28	0.004950495	2	0.235306
<i>Lycaena dispar</i>	23	0.00990099	3	0.119703
<i>Lycaena phlaeas</i>	16	0.014851485	4	0.094561
Lygaeidae sp. 1	29	0.004950495	1	0.063962
<i>Lygaeus equestris</i>	18	0.012376238	2	0.27445
<i>Megachile</i> sp. 1	24	0.00990099	3	0.276311
<i>Mordella aculeata</i>	30	0.004950495	1	0.379431
<i>Parnara guttatus</i>	32	0.004950495	2	0.276888
<i>Pieris rapae</i>	8	0.037128713	5	0.39821
<i>Pieris melete</i>	46	0.002475248	1	0.431287
<i>Pristomyrmex pungens</i>	6	0.04950495	1	0.361874
Sciaridae sp. 1	14	0.01980198	1	0.246741
Scythruidae sp. 1	3	0.071782178	5	0.186721

Appendix 7. Continued.

Species name	ID	Species strength	Degree	d'
<i>Scythris sinensis</i>	35	0.002475248	1	0.167122
<i>Sphaerophoria menthastri</i>	2	0.076732673	8	0.246256
Sphecidae sp. 1	19	0.012376238	2	0.122933
<i>Stictopleurus crassicornis</i>	5	0.056930693	1	0.673416
<i>Syritta pipiens</i>	39	0.002475248	1	0.527694
Tachinidae sp. 1	41	0.002475248	1	0
Tachinidae sp. 10	42	0.002475248	1	0
Tachinidae sp. 11	38	0.002475248	1	0.167122
Tachinidae sp. 12	47	0.002475248	1	0.527694
Tachinidae sp. 7	45	0.002475248	1	0.431287
Tachinidae sp. 8	20	0.012376238	1	0.176436
Tachinidae sp. 9	37	0.002475248	1	0.167122
<i>Villa</i> sp. 2	25	0.007425743	3	0.21336

Appendix 8. Degree, species strength, and specialization (d') of pollinators in DN site. Numbers in ID column correspond to numbers present in columns of Appendix 2 (DN = Donghae-si Nobong beach).

Species name	ID	Species strength	Degree	d'
<i>Agrilus planipennis</i>	5	0.044096728	2	0.719581
<i>Agrius convolvuli</i>	49	0.001422475	1	0.508614
Andrenidae sp. 1	50	0.001422475	1	0
<i>Apis cerana</i>	7	0.035561878	5	0.228395
<i>Apis mellifera</i>	2	0.149359886	7	0.352478
<i>Blitopertha orientalis</i>	58	0.001422475	1	0.271591
<i>Bombus hypocrita sapporoensis</i>	54	0.001422475	1	0.159161
<i>Bombus ignitus</i>	35	0.00284495	2	0
<i>Camponotus japonicus</i>	9	0.029871977	3	0.233507
<i>Campsomeris</i> sp. 1	3	0.110953058	4	0.338576
<i>Campsomeris</i> sp. 2	16	0.018492176	3	0.18936
<i>Ceratina</i> sp. 1	12	0.025604552	3	0.676522
<i>Cerceris</i> sp. 1	31	0.004267425	1	0.145419
<i>Cerceris</i> sp. 2	27	0.0056899	2	0.195628
Coccinellidae sp. 1	45	0.001422475	1	0.07593
<i>Colias erate</i>	11	0.025604552	5	0.226732
Crabronidae sp. 1	28	0.0056899	1	0.162173
<i>Ctenoplusia albostrigata</i>	19	0.009957326	1	0.840928
<i>Cupido argiades</i>	29	0.004267425	3	0.234969
<i>Cylindromyia brassicaria</i>	34	0.00284495	2	0.028974
<i>Ducetia japonica</i>	36	0.00284495	1	0.623378
<i>Eristalis arbustrorum</i>	26	0.0056899	3	0.058927
<i>Eristalis tenax</i>	33	0.00284495	1	0.231568
<i>Eumenes fraterculus</i>	48	0.001422475	1	0.131679
Eumeninae sp. 1	46	0.001422475	1	0.07593
<i>Exhylanthrax afer</i>	4	0.065433855	4	0.315605
<i>Geocoris pallidipennis</i>	14	0.019914651	4	0.561479
Halictidae sp. 1	6	0.036984353	8	0.205077
Halictidae sp. 2	52	0.001422475	1	0
<i>Halictus aerarius</i>	43	0.00284495	1	0.355067
<i>Hylaeus</i> sp. 1	37	0.00284495	1	0.094692
Kateretidae sp. 1	13	0.021337127	3	0.118865
<i>Lucilia illustris</i>	30	0.004267425	2	0.139595
<i>Lycaena phlaeas</i>	41	0.00284495	1	0.094692

Appendix 8. Continued.

Species name	ID	Species strength	Degree	d'
<i>Macroglossum stellaparum</i>	32	0.004267425	1	0.414532
<i>Megachile rixator</i>	17	0.017069701	3	0.334428
<i>Megachile</i> sp. 1	25	0.0056899	3	0.039333
<i>Melanotus cete</i>	55	0.001422475	1	0.332757
<i>Narathura japonica</i>	53	0.001422475	1	0
<i>Oedemera</i> sp. 1	42	0.00284495	1	0.094692
<i>Parnara guttatus</i>	15	0.018492176	4	0.378125
<i>Philanthus triangulum</i>	18	0.011379801	4	0.10377
<i>Pieris rapae</i>	24	0.007112376	2	0.214512
Pompilidae sp. 2	38	0.00284495	1	0.094692
<i>Prionyx</i> sp. 1	51	0.001422475	1	0
Rutelidae sp. 1	56	0.001422475	1	0.332757
<i>Sphaerophoria menthastri</i>	23	0.007112376	3	0.032521
Sphecidae sp. 1	44	0.001422475	1	0.07593
<i>Stictopleurus crassicornis</i>	1	0.170697013	2	0.80961
<i>Stomorhina obsoleta</i>	47	0.001422475	1	0.131679
<i>Syrirta pipiens</i>	22	0.008534851	2	0.21035
Syrphidae sp. 1	21	0.008534851	4	0.150288
Tachinidae sp. 1	10	0.025604552	5	0.480228
Tachinidae sp. 8	40	0.00284495	1	0.094692
<i>Tetramorium tsushimae</i>	8	0.029871977	2	0.663154
<i>Villa</i> sp. 1	39	0.00284495	1	0.094692
<i>Xylocopa appendiculata circumvolans</i>	20	0.009957326	1	0.522785
<i>Zizina otis</i>	57	0.001422475	1	0.537316

Appendix 9. Degree, species strength, and specialization (d') of pollinators in SM site. Numbers in ID column correspond to numbers present in columns of Appendix 3 (SM = Samcheok-si Maengbang beach).

Species name	ID	Species strength	Degree	d'
<i>Agrilus planipennis</i>	11	0.022776573	3	0.401115
<i>Agrius convolvuli</i>	42	0.004338395	1	0.576471
<i>Apis cerana</i>	15	0.020607375	2	0.342102
<i>Apis mellifera</i>	2	0.132321041	10	0.267419
<i>Bombus ignitus</i>	8	0.026030369	4	0.378891
<i>Bombus ussurensis</i>	10	0.023861171	3	0.413131
Calliphoridae sp. 1	25	0.009761388	3	0.17248
<i>Camponotus japonicus</i>	70	0.001084599	1	0.179175
<i>Campsomeris</i> sp. 1	4	0.039045553	2	0.357792
<i>Campsomeris</i> sp. 2	13	0.021691974	3	0.275048
<i>Ceratina</i> sp. 1	28	0.007592191	4	0.567056
Coccinellidae sp. 1	23	0.009761388	3	0.222688
<i>Colias erate</i>	9	0.023861171	9	0.383419
Crabronidae sp. 1	47	0.003253796	1	0.813807
<i>Ctenoplusia albostrata</i>	32	0.006507592	1	0.63792
<i>Cupido argiades</i>	40	0.004338395	2	0.120273
<i>Cylindromyia brassicaria</i>	33	0.005422993	2	0.250416
<i>Ducetia japonica</i>	68	0.001084599	1	0.360627
Ephydridae sp. 2	27	0.00867679	1	0.433295
Ephydridae sp. 3	53	0.002169197	2	0.248528
Ephydridae sp. 4	18	0.015184382	2	0.289955
<i>Episyrphus balteatus</i>	64	0.001084599	1	0
<i>Eristalinus tarsalis</i>	39	0.004338395	3	0.107003
<i>Eristalis arbustrorum</i>	22	0.010845987	2	0.224622
<i>Eristalis tenax</i>	43	0.003253796	3	0
<i>Eumenes fraterculus</i>	30	0.007592191	3	0.104897
<i>Exhylanthrax afer</i>	19	0.014099783	4	0.309286
<i>Gametis jucunda</i>	46	0.003253796	2	0.071153
<i>Geocoris pallidipennis</i>	45	0.003253796	2	0.087715
<i>Gymnosoma rotundatum</i>	61	0.002169197	2	0.116358
Halictidae sp. 1	16	0.018438178	6	0.17433
Halictidae sp. 2	62	0.002169197	1	0.156729
Halictidae sp. 3	71	0.001084599	1	0.428478
<i>Halictus aerarius</i>	50	0.002169197	2	0
<i>Hemaris affinis</i>	20	0.013015184	3	0.252052

Appendix 9. Continued.

Species name	ID	Species strength	Degree	d'
Hemiptera sp. 1	52	0.002169197	1	0.099685
<i>Hylaeus</i> sp. 1	36	0.005422993	3	0.624303
Ichneumonidae sp. 1	63	0.001084599	1	0
Kateretidae sp. 1	49	0.002169197	1	0.099685
<i>Lucilia illustris</i>	44	0.003253796	3	0.063039
<i>Lygaeus equestris</i>	12	0.021691974	3	0.37878
<i>Macroglossum stellaparum</i>	48	0.003253796	2	0.123805
<i>Megachile rixator</i>	17	0.01626898	3	0.301118
<i>Megachile</i> sp. 1	26	0.009761388	2	0.780038
<i>Megachile</i> sp. 2	73	0.001084599	1	0.626046
<i>Melanotus cete</i>	69	0.001084599	1	0.179175
<i>Menida musiva</i>	67	0.001084599	1	0.157993
<i>Mesembrius flaviceps</i>	38	0.004338395	3	0.052622
Miridae sp. 1	57	0.002169197	1	0.262184
<i>Mordella aculeata</i>	21	0.011930586	1	0.468148
<i>Papilio xuthus</i>	55	0.002169197	2	0.467993
<i>Paragus haemorrhous</i>	58	0.002169197	2	0.513778
<i>Parnara guttatus</i>	3	0.043383948	2	0.486515
<i>Philanthus triangulum</i>	6	0.034707158	4	0.35737
<i>Pieris rapae</i>	35	0.005422993	2	0.169907
<i>Scolia discolia oculata</i>	41	0.004338395	2	0.372149
Scythrididae sp. 1	56	0.002169197	1	0.262184
<i>Scythris sinensis</i>	54	0.002169197	2	0.732694
<i>Sphaerophoria menthastri</i>	5	0.036876356	6	0.173581
<i>Stictopleurus crassicornis</i>	1	0.206073753	3	0.746025
<i>Stomorphina obsoleta</i>	31	0.006507592	3	0.084309
<i>Syritta pipiens</i>	24	0.009761388	3	0.223843
Tachinidae sp. 1	7	0.032537961	3	0.364595
Tachinidae sp. 2	74	0.001084599	1	0.055462
Tachinidae sp. 3	65	0.001084599	1	0.157993
Tachinidae sp. 4	51	0.002169197	2	0
Tachinidae sp. 5	60	0.002169197	2	0.092143
Tachinidae sp. 6	37	0.004338395	1	0.18491
Tachinidae sp. 8	66	0.001084599	1	0.157993
<i>Tetramorium tsushimae</i>	14	0.020607375	1	0.542755
<i>Theretra oldenlandiae</i>	34	0.005422993	1	0.611593
<i>Vanessa cardui</i>	72	0.001084599	1	0.10255
<i>Villa</i> sp. 1	29	0.007592191	3	0.077408
<i>Zizina otis</i>	59	0.002169197	2	0.478885

Appendix 10. Among-module connectivity (c) and within-module degree (z) of plants in three coastal sand dunes (YN = Yangyang-gun Namae beach, DN = Donghae-si Nobong beach, SM = Samcheok-si Maengbang beach). c and z values of species with zero degree were not present in this table.

Species name	YN		DN		SM	
	c	z	c	z	c	z
<i>Amorpha fruticosa</i> *	0	-1.22	0.5	-0.66	-	-
<i>Aster yomena</i>	-	-	-	-	0.44	0
<i>Calystegia soldanella</i>	0.56	0	0.44	-0.49	0.44	-0.58
<i>Commelina communis</i> *	-	-	-	-	-	-
<i>Coreopsis lanceolata</i> *	0.5	1.22	0.69	1.15	0.63	0
<i>Crepidiastrum sonchifolium</i>	0.67	-0.71	-	-	0.28	0.63
<i>Cuscuta pentagona</i> *	-	-	0	-0.71	0.6	0
<i>Diodia teres</i> *	-	-	0.61	-0.21	-	-
<i>Erigeron annuus</i> *	0.72	0	0.78	0	0.81	0
<i>Galium verum</i> var. <i>asiaticum</i>	-	-	0.53	0.71	-	-
<i>Glehnia littoralis</i>	0.58	0	0.44	-0.71	0.52	0
<i>Ipomoea hederacea</i> *	-	-	-	-	-	-
<i>Ixeris repens</i>	0.66	0	-	-	-	-
<i>Lathyrus japonicus</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Lespedeza tomentosa</i>	-	-	-	-	0.67	-0.71
<i>Lonicera japonica</i>	-	-	-	-	0	-0.58
<i>Medicago lupulina</i> *	-	-	-	-	-	-
<i>Melilotus alba</i> *	-	-	-	-	0.71	1.15
<i>Oenothera biennis</i> *	0	0	0.5	0	0.63	1.26
<i>Pimpinella brachycarpa</i>	0.63	0.71	-	-	-	-
<i>Potentilla chinensis</i>	-	-	0.53	0.71	-	-
<i>Potentilla supina</i> *	0.56	-0.71	-	-	-	-
<i>Rosa rugosa</i>	-	-	-	-	0.63	0.71
<i>Scutellaria strigillosa</i>	-	-	0	-0.49	0.72	-1.26
<i>Taraxacum officinale</i> *	0.56	0.71	0	-0.77	0.77	-0.63
<i>Trifolium repens</i> *	0.77	0	-	-	-	-
<i>Vitex rotundifolia</i>	-	-	0.46	1.46	0.63	0

* invasive plant

Appendix 11. Among-module connectivity (c) and within-module degree (z) of pollinators in YN site (YN = Yangyang-gun Namae beach).

Species name	c	z
<i>Agrius convolvuli</i>	0	0
<i>Apis cerana</i>	0.32	1.06
<i>Apis mellifera</i>	0.5	1.06
<i>Camponotus japonicus</i>	0	0
<i>Campsomeris</i> sp. 1	0.75	-0.45
Coleoptera sp. 1	0.67	0
<i>Colias erate</i>	0.63	1.79
<i>Ctenoplusia albostriata</i>	0	0
<i>Ducetia japonica</i>	0	0
Ephydridae sp. 1	0.5	-0.45
Ephydridae sp. 4	0	0
<i>Eristalis arbustorum</i>	0	0
Eumeninae sp. 1	0.67	0
<i>Everes argiades</i>	0	-0.92
<i>Exhylanthrax afer</i>	0.67	0
<i>Geocoris pallidipennis</i>	0	0
Halictidae sp. 1	0	0
Halictidae sp. 2	0	-0.45
<i>Harpocera choii</i>	0	0
<i>Hylaeus</i> sp. 1	0	0
Kateretidae sp. 1	0.75	0
<i>Lucilia illustris</i>	0.5	-0.59
<i>Lycaena dispar</i>	0.67	0
<i>Lycaena phlaeas</i>	0.75	0
Lygaeidae sp. 1	0	0
<i>Lygaeus equestris</i>	0.5	0
<i>Megachile</i> sp. 1	0.44	-0.26
<i>Mordella aculeata</i>	0	-0.92
<i>Parnara guttatus</i>	0.5	-0.59
<i>Pieris melete</i>	0	-0.59
<i>Pieris rapae</i>	0.72	-0.45
<i>Pristomyrmex pungens</i>	0	0
Sciaridae sp. 1	0	0
Scythrididae sp. 1	0.72	0
<i>Scythris sinensis</i>	0	0
<i>Sphaerophoria menthastri</i>	0.81	1.46
Sphecidae sp. 1	0.5	0

Appendix 11. Continued.

Species name	c	z
<i>Stictopleurus crassicornis</i>	0	0
<i>Syrirta pipiens</i>	0	-0.59
Tachinidae sp. 1	0	0
Tachinidae sp. 10	0	0
Tachinidae sp. 11	0	0
Tachinidae sp. 12	0	0
Tachinidae sp. 7	0	-0.59
Tachinidae sp. 8	0	0
Tachinidae sp. 9	0	0
<i>Villa</i> sp. 2	0.44	1.46

Appendix 12. Among-module connectivity (c) and within-module degree (z) of pollinators in DN site (DN = Donghae-si Nobong beach).

Species name	c	z
<i>Agrilus planipennis</i>	0.5	-0.73
<i>Agrius convolvuli</i>	0	0
<i>Andrenidae</i> sp. 1	0	-0.52
<i>Apis cerana</i>	0.56	-0.71
<i>Apis mellifera</i>	0.69	2.82
<i>Blitopertha orientalis</i>	0	-0.73
<i>Bombus hypocrita sapporoensis</i>	0	-0.52
<i>Bombus ignitus</i>	0.5	-0.71
<i>Camponotus japonicus</i>	0.44	1.86
<i>Campsomeris</i> sp. 1	0.63	1.86
<i>Campsomeris</i> sp. 2	0.44	1.86
<i>Ceratina</i> sp. 1	0.44	0.71
<i>Cerceris</i> sp. 1	0	-0.52
<i>Cerceris</i> sp. 2	0.5	-0.52
Coccinellidae sp. 1	0	0
<i>Colias erate</i>	0.64	1.21
Crabronidae sp. 1	0	-0.52
<i>Ctenoplusia albostriata</i>	0	0
<i>Cupido argiades</i>	0.44	0.71
<i>Cylindromyia brassicaria</i>	0.5	-0.40
<i>Ducetia japonica</i>	0	0
<i>Eristalis arbustrorum</i>	0.44	1.86
<i>Eristalis tenax</i>	0	-0.40
<i>Eumenes fraterculus</i>	0	-0.40
Eumeninae sp. 1	0	0
<i>Exhylanthrax.affer</i>	0.75	-0.52
<i>Geocoris pallidipennis</i>	0.63	1.10
Halictidae sp. 1	0.78	2.12
Halictidae sp. 2	0	-0.52
<i>Halictus aerarius</i>	0	-0.71
<i>Hylaeus</i> sp. 1	0	-0.52
Kateretidae sp. 1	0.67	-0.40
<i>Lucilia illustris</i>	0.5	-0.40
<i>Lycaena phlaeas</i>	0	-0.52
<i>Macroglossum stellaparum</i>	0	-0.71
<i>Megachile rixator</i>	0.44	-0.40
<i>Megachile</i> sp. 1	0.67	-0.40

Appendix 12. Continued.

Species name	c	z
<i>Melanotus cete</i>	0	-0.52
<i>Narathura japonica</i>	0	-0.52
<i>Oedemera</i> sp. 1	0	-0.52
<i>Parnara guttatus</i>	0.63	0.71
<i>Philanthus.triangulum</i>	0.75	-0.52
<i>Pieris rapae</i>	0.5	-0.40
Pompilidae sp. 2	0	-0.52
<i>Prionyx</i> sp. 1	0	-0.52
Rutelidae sp. 1	0	-0.52
<i>Sphaerophoria menthastri</i>	0.67	-0.40
Sphecidae sp. 1	0	0
<i>Stictopleurus.crassicornis</i>	0.5	0
<i>Stomorhina obsoleta</i>	0	-0.40
<i>Syritta pipiens</i>	0.5	-0.73
Syrphidae sp. 1	0.75	0
Tachinidae sp. 1	0.72	1.86
Tachinidae sp. 8	0	-0.52
<i>Tetramorium tsushimae</i>	0	1.10
<i>Villa</i> sp. 1	0	-0.52
<i>Xylocopa appendiculata circumvolans</i>	0	-0.71
<i>Zizina otis</i>	0	-0.71

Appendix 13. Among-module connectivity (c) and within-module degree (z) of pollinators in SM site (SM = Samcheok-si Maengbang beach).

Species name	c	z
<i>Agrilus planipennis</i>	0.67	0
<i>Agrius convolvuli</i>	0	-0.57
<i>Apis cerana</i>	0.5	-0.29
<i>Apis mellifera</i>	0.78	3.18
<i>Bombus ignitus</i>	0.63	-0.29
<i>Bombus ussurensis</i>	0.67	0
Calliphoridae sp. 1	0.67	0
<i>Camponotus japonicus</i>	0	0
<i>Campsomeris</i> sp. 1	0.5	0
<i>Campsomeris</i> sp. 2	0.67	0
<i>Ceratina</i> sp. 1	0.38	2.08
Coccinellidae sp. 1	0.67	0
<i>Colias erate</i>	0.79	2.08
Crabronidae sp. 1	0	-0.57
<i>Ctenoplusia albostriata</i>	0	-0.57
<i>Cupido argiades</i>	0.5	-0.29
<i>Cylindromyia brassicaria</i>	0.5	0
<i>Ducetia japonica</i>	0	-0.57
Ephydridae sp. 2	0	0
Ephydridae sp. 3	0.5	-0.57
Ephydridae sp. 4	0.5	0
<i>Episyrphus balteatus</i>	0	0
<i>Eristalinustarsalis</i>	0.67	0
<i>Eristalis arbustrorum</i>	0.5	0
<i>Eristalis tenax</i>	0.67	0
<i>Eumenes fraterculus</i>	0.67	-0.29
<i>Exhylanthrax afer</i>	0.75	-0.57
<i>Gametis jucunda</i>	0.5	-0.29
<i>Geocoris pallidipennis</i>	0.5	0
<i>Gymnosoma rotundatum</i>	0.5	0
Halictidae sp. 1	0.78	0
Halictidae sp. 2	0	-0.29
Halictidae sp. 3	0	-0.57
<i>Halictus aerarius</i>	0.5	-0.29
<i>Hemaris affinis</i>	0.67	0
Hemiptera sp. 1	0	0
<i>Hylaeus</i> sp. 1	0.67	-0.71

Appendix 13. Continued.

Species name	c	z
Ichneumonidae sp. 1	0	0
Kateretidae sp. 1	0	0
<i>Lucilia illustris</i>	0.67	0
<i>Lygaeus equestris</i>	0.67	0
<i>Macroglossum stellaparum</i>	0.5	0
<i>Megachile rixator</i>	0.67	0
<i>Megachile</i> sp. 1	0.5	0
<i>Megachile</i> sp. 2	0	-0.57
<i>Melanotus cete</i>	0	0
<i>Menida musiva</i>	0	0
<i>Mesembrius flaviceps</i>	0.67	0
Miridae sp. 1	0	0
<i>Mordella aculeata</i>	0	0
<i>Papilio xuthus</i>	0.5	-0.57
<i>Paragus haemorrhous</i>	0	0.76
<i>Parnara guttatus</i>	0.5	0
<i>Philanthus triangulum</i>	0.75	-0.29
<i>Pieris rapae</i>	0.5	0
<i>Scolia discolia oculata</i>	0.5	0
Scythrididae sp. 1	0	0
<i>Scythris sinensis</i>	0	0.71
<i>Sphaerophoria menthastri</i>	0.78	0
<i>Stictopleurus crassicornis</i>	0.44	0
<i>Stomorhina obsoleta</i>	0.67	-0.29
<i>Syrirta pipiens</i>	0.67	0
Tachinidae sp. 1	0.67	0
Tachinidae sp. 2	0	-0.29
Tachinidae sp. 3	0	0
Tachinidae sp. 4	0.5	-0.29
Tachinidae sp. 5	0.5	0
Tachinidae sp. 6	0	0
Tachinidae sp. 8	0	0
<i>Tetramorium tsushimae</i>	0	0
<i>Theretra oldenlandiae</i>	0	-0.57
<i>Vanessa cardui</i>	0	0
<i>Villa</i> sp. 1	0.67	0
<i>Zizina otis</i>	0	0.76

Appendix 14. Betweenness centrality (BC) and closeness centrality (CC) of plants in three coastal sand dunes (YN = Yangyang-gun Namae beach, DN = Donghae-si Nobong beach, SM = Samcheok-si Maengbang beach). BC and CC of species with zero degree were not present in this table.

Species name	YN		DN		SM	
	BC	CC	BC	CC	BC	CC
<i>Amorpha fruticosa</i>	0	0.09	0	0.070	-	-
<i>Aster yomena</i>	-	-	-	-	0.038	0.065
<i>Calystegia soldanella</i>	0.060	0.095	0	0.070	0.090	0.071
<i>Commelina communis</i>	0	0	-	-	-	-
<i>Coreopsis lanceolata</i>	0.213	0.085	0.291	0.093	0.026	0.063
<i>Crepidiastrum sonchifolium</i>	0.053	0.09	-	-	0.032	0.063
<i>Cuscuta pentagona</i>	-	-	0	0.066	0.070	0.068
<i>Diodia teres</i>	-	-	0.044	0.081	-	-
<i>Erigeron annuus</i>	0.213	0.1	0.291	0.093	0.136	0.073
<i>Galium verum</i> var. <i>asiaticum</i>	-	-	0.074	0.081	-	-
<i>Glehnia littoralis</i>	0.213	0.1	0	0.066	0.032	0.065
<i>Ipomoea hederacea</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Ixeris repens</i>	0.084	0.1	-	-	-	-
<i>Lathyrus japonicus</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Lespedeza tomentosa</i>	-	-	-	-	0.030	0.060
<i>Lonicera japonica</i>	-	-	-	-	0	0.060
<i>Medicago lupulina</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Melilotus alba</i>	-	-	-	-	0.136	0.073
<i>Oenothera biennis</i>	0	0.075	0	0.074	0.048	0.065
<i>Pimpinella brachycarpa</i>	0	0.085	-	-	-	-
<i>Potentilla chinensis</i>	-	-	0.168	0.089	-	-
<i>Potentilla supina</i>	0.031	0	-	-	-	-
<i>Rosa rugosa</i>	-	-	-	-	0.020	0.058
<i>Scutellaria strigillosa</i>	-	-	0	0.074	0.068	0.068
<i>Taraxacum officinale</i>	0.031	0.09	0	0.058	0.136	0.073
<i>Trifolium repens</i>	0.103	0.09	-	-	-	-
<i>Vitex rotundifolia</i>	-	-	0.131	0.085	0.136	0.073

Appendix 15. Betweenness centrality (BC) and closeness centrality (CC) of pollinators in YN site (YN = Yangyang-gun Namae beach).

Species name	BC	CC
<i>Agrius convolvuli</i>	0	0.001368301
<i>Apis cerana</i>	0.024525379	0.022919042
<i>Apis mellifera</i>	0.085351078	0.027708096
<i>Camponotus japonicus</i>	0	0.022576967
<i>Campsomeris</i> sp. 1	0.072221663	0.027708096
Coleoptera sp. 1	0.056659321	0.02668187
<i>Colias erate</i>	0.017209411	0.022919042
<i>Ctenoplusia albostriata</i>	0	0.001368301
<i>Ducetia japonica</i>	0	0.001368301
Ephydridae sp. 1	0.011901409	0.023603193
Ephydridae sp. 4	0	0.022576967
<i>Eristalis arbustorum</i>	0	0.021550741
Eumeninae sp. 1	0.048737806	0.027023945
<i>Everes argiades</i>	0	0.017331813
<i>Exhylanthrax afer</i>	0.056659321	0.02668187
<i>Geocoris pallidipennis</i>	0	0.022576967
Halictidae sp. 1	0	0.021550741
Halictidae sp. 2	0	0.017103763
<i>Harpocera choii</i>	0	0.022576967
<i>Hylaeus</i> sp. 1	0	0.022576967
Kateretidae sp. 1	0.097583982	0.028050171
<i>Lucilia illustris</i>	0.013589576	0.022919042
<i>Lycaena dispar</i>	0.058300992	0.027366021
<i>Lycaena phlaeas</i>	0.072002489	0.027366021
Lygaeidae sp. 1	0	0.022576967
<i>Lygaeus equestris</i>	0.006371298	0.022234892
<i>Megachile</i> sp. 1	0.000915332	0.017103763
<i>Mordella aculeata</i>	0	0.016419612
<i>Parnara guttatus</i>	0.008151936	0.02018244
<i>Pieris melete</i>	0	0.017787913
<i>Pieris rapae</i>	0.054819761	0.024629418
<i>Pristomyrmex pungens</i>	0	0.022576967
Sciaridae sp. 1	0	0.022576967
Scythrididae sp. 1	0.077761452	0.027708096
<i>Scythris sinensis</i>	0	0.021550741
<i>Sphaerophoria menthastri</i>	0.18518193	0.029076397
Sphecidae sp. 1	0.011901409	0.023603193

Appendix 15. Continued.

Species name	BC	CC
<i>Stictopleurus crassicornis</i>	0	0.021550741
<i>Syrirta pipiens</i>	0	0.016077537
Tachinidae sp. 1	0	0.022576967
Tachinidae sp. 10	0	0.022576967
Tachinidae sp. 11	0	0.021550741
Tachinidae sp. 12	0	0.015621437
Tachinidae sp. 7	0	0.017787913
Tachinidae sp. 8	0	0.022576967
Tachinidae sp. 9	0	0.021550741
<i>Villa</i> sp. 2	0.040154455	0.024629418

Appendix 16. Betweenness centrality (BC) and closeness centrality (CC) of pollinators in DN site (DN = Donghae-si Nobong beach).

Species name	BC	CC
<i>Agrilus planipennis</i>	0.013002981	0.017101949
<i>Agrius convolvuli</i>	0	0.012196739
<i>Andrenidae</i> sp. 1	0	0.017499669
<i>Apis cerana</i>	0.036679838	0.020482567
<i>Apis mellifera</i>	0.060821505	0.021278006
<i>Blitopertha orientalis</i>	0	0.012727032
<i>Bombus hypocrita sapporoensis</i>	0	0.017499669
<i>Bombus ignitus</i>	0.007163331	0.016903089
<i>Camponotus japonicus</i>	0.03302734	0.018493968
<i>Campsomeris</i> sp. 1	0.054066927	0.020880286
<i>Campsomeris</i> sp. 2	0.040282164	0.020084847
<i>Ceratina</i> sp. 1	0.007163331	0.016903089
<i>Cerceris</i> sp. 1	0	0.017499669
<i>Cerceris</i> sp. 2	0.010755069	0.018096248
Coccinellidae sp. 1	0	0.01491449
<i>Colias erate</i>	0.048208696	0.020681426
Crabronidae sp. 1	0	0.017499669
<i>Ctenoplusia albostriata</i>	0	0.012196739
<i>Cupido argiades</i>	0.017491847	0.017101949
<i>Cylindromyia brassicaria</i>	0.015061579	0.019687127
<i>Ducetia japonica</i>	0	0.012196739
<i>Eristalis arbustrorum</i>	0.035471662	0.019488267
<i>Eristalis tenax</i>	0	0.016107649
<i>Eumenes fraterculus</i>	0	0.016107649
Eumeninae sp. 1	0	0.01491449
<i>Exhylanthrax. afer</i>	0.046063597	0.020880286
<i>Geocoris pallidipennis</i>	0.030774341	0.019687127
Halictidae sp. 1	0.167788986	0.022272305
Halictidae sp. 2	0	0.017499669
<i>Halictus aerarius</i>	0	0.013588758
<i>Hylaeus</i> sp. 1	0	0.017499669
Kateretidae sp. 1	0.025238438	0.020482567
<i>Lucilia illustris</i>	0.004351832	0.017300809
<i>Lycaena phlaeas</i>	0	0.017499669
<i>Macroglossum stellaparum</i>	0	0.013588758
<i>Megachile rixator</i>	0.014606675	0.017300809
<i>Megachile</i> sp. 1	0.025238438	0.020482567

Appendix 16. Continued.

Species name	BC	CC
<i>Melanotus cete</i>	0	0.012064165
<i>Narathura japonica</i>	0	0.017499669
<i>Oedemera</i> sp. 1	0	0.017499669
<i>Parnara guttatus</i>	0.015203902	0.017897388
<i>Philanthus.triangulum</i>	0.095980712	0.021079146
<i>Pieris rapae</i>	0.004351832	0.017300809
Pompilidae sp. 2	0	0.017499669
<i>Prionyx</i> sp. 1	0	0.017499669
Rutelidae sp. 1	0	0.012064165
<i>Sphaerophoria menthastri</i>	0.025238438	0.020482567
Sphecidae sp. 1	0	0.01491449
<i>Stictopleurus.crassicornis</i>	0.004351832	0.017300809
<i>Stomorhina obsoleta</i>	0	0.016107649
<i>Syrirta pipiens</i>	0.012378901	0.018096248
Syrphidae sp. 1	0.084539311	0.021079146
Tachinidae sp. 1	0.064518148	0.021079146
Tachinidae sp. 8	0	0.017499669
<i>Tetramorium tsushimae</i>	0.000178348	0.012925892
<i>Villa</i> sp. 1	0	0.017499669
<i>Xylocopa appendiculata circumvolans</i>	0	0.013588758
<i>Zizina otis</i>	0	0.012395599

Appendix 17. Betweenness centrality (BC) and closeness centrality (CC) of pollinators in SM site (SM = Samcheok-si Maengbang beach).

Species name	BC	CC
<i>Agrilus planipennis</i>	0.025061866	0.015359228
<i>Agrius convolvuli</i>	0	0.010535669
<i>Apis cerana</i>	0.002114428	0.013709063
<i>Apis mellifera</i>	0.195724421	0.018278751
<i>Bombus ignitus</i>	0.032450284	0.014089871
<i>Bombus ussurensis</i>	0.00853348	0.013962935
Calliphoridae sp. 1	0.04727112	0.015740036
<i>Camponotus japonicus</i>	0	0.011635779
<i>Campsomeris</i> sp. 1	0.005072739	0.014343742
<i>Campsomeris</i> sp. 2	0.036448795	0.015105357
<i>Ceratina</i> sp. 1	0.025351375	0.014216806
Coccinellidae sp. 1	0.012993947	0.015486164
<i>Colias erate</i>	0.073215879	0.016628586
Crabronidae sp. 1	0	0.009477871
<i>Ctenoplusia albostriata</i>	0	0.010535669
<i>Cupido argiades</i>	0.009766527	0.015359228
<i>Cylindromyia brassicaria</i>	0.012984929	0.013709063
<i>Ducetia japonica</i>	0	0.010535669
Ephydridae sp. 2	0	0.011339595
Ephydridae sp. 3	0	0.013328256
Ephydridae sp. 4	0.016625597	0.014597614
<i>Episyrphus balteatus</i>	0	0.013328256
<i>Eristalinustarsalis</i>	0.012993947	0.015486164
<i>Eristalis arbustrorum</i>	0.016625597	0.014597614
<i>Eristalis tenax</i>	0.014494116	0.015866971
<i>Eumenes fraterculus</i>	0.014494116	0.015866971
<i>Exhylanthrax afer</i>	0.025061866	0.015359228
<i>Gametis jucunda</i>	0.009766527	0.015359228
<i>Geocoris pallidipennis</i>	0.016625597	0.014597614
<i>Gymnosoma rotundatum</i>	0.003637654	0.013455192
Halictidae sp. 1	0.093600218	0.016882457
Halictidae sp. 2	0	0.012820513
Halictidae sp. 3	0	0.010281797
<i>Halictus aerarius</i>	0.009766527	0.015359228
<i>Hemaris affinis</i>	0.027337457	0.014470678
Hemiptera sp. 1	0	0.013328256
<i>Hylaeus</i> sp. 1	0.008889886	0.013328256

Appendix 17. Continued.

Species name	BC	CC
Ichneumonidae sp. 1	0	0.013328256
Kateretidae sp. 1	0	0.013328256
<i>Lucilia illustris</i>	0.025061866	0.015359228
<i>Lygaeus equestris</i>	0.010640545	0.014597614
<i>Macroglossum stellaparum</i>	0.002114428	0.013709063
<i>Megachile rixator</i>	0.007564522	0.013835999
<i>Megachile</i> sp. 1	0.000439531	0.011931962
<i>Megachile</i> sp. 2	0	0.00990099
<i>Melanotus cete</i>	0	0.011635779
<i>Menida musiva</i>	0	0.011339595
<i>Mesembriusflaviceps</i>	0.014494116	0.015866971
Miridae sp. 1	0	0.011339595
<i>Mordella aculeata</i>	0	0.011339595
<i>Papilio xuthus</i>	0.000387409	0.010662605
<i>Paragushaemorrhous</i>	0.002518791	0.01078954
<i>Parnara guttatus</i>	0.002114428	0.013709063
<i>Philanthus triangulum</i>	0.025016749	0.016120843
<i>Pieris rapae</i>	0.002114428	0.013709063
<i>Scolia discolia oculata</i>	0.000914931	0.013074384
Scythrididae sp. 1	0	0.011339595
<i>Scythris sinensis</i>	0	0.009562495
<i>Sphaerophoria menthastri</i>	0.043776288	0.015866971
<i>Stictopleurus crassicornis</i>	0.004301856	0.013582127
<i>Stomorhina obsoleta</i>	0.014670018	0.015866971
<i>Syritta pipiens</i>	0.014670018	0.015866971
Tachinidae sp. 1	0.034596041	0.014851485
Tachinidae sp. 2	0	0.012820513
Tachinidae sp. 3	0	0.011339595
Tachinidae sp. 4	0.009766527	0.015359228
Tachinidae sp. 5	0.005072739	0.014343742
Tachinidae sp. 6	0	0.013328256
Tachinidae sp. 8	0	0.011339595
<i>Tetramorium tsushimae</i>	0	0.011339595
<i>Theretra oldenlandiae</i>	0	0.010535669
<i>Vanessa cardui</i>	0	0.011678091
<i>Villa</i> sp. 1	0.014494116	0.015866971
<i>Zizina otis</i>	0.008361758	0.011170348

Appendix 18. Relative interaction frequency of pollinator species to native plants in three invaded coastal sand dunes (YN = Yangyang-gun Namae beach, DN = Donghae-si Nobong beach, SM = Samcheok-si Maengbang beach)..

Species name	Order	Relative interaction frequency to native plants		
		YN	DN	SM
<i>Agrilus planipennis</i>	Coleoptera	–	90.3	85.7
<i>Agrius convolvuli</i>	Lepidoptera	0.0	0.0	0.0
Andrenidae sp. 1	Hymenoptera	–	100.0	–
<i>Apis cerana</i>	Hymenoptera	16.7	88	5.3
<i>Apis mellifera</i>	Hymenoptera	44.4	42.9	41.0
<i>Blitopertha orientalis</i>	Coleoptera	–	100.0	–
<i>Bombus hypocrita sapporoensis</i>	Hymenoptera	–	100.0	–
<i>Bombus ignitus</i>	Hymenoptera	–	50.0	8.3
<i>Bombus ussurensis</i>	Hymenoptera	–	–	95.5
Calliphoridae sp. 1	Diptera	–	–	44.4
<i>Camponotus japonicus</i>	Hymenoptera	100.0	95.2	0.0
<i>Campsomeris</i> sp. 1	Hymenoptera	80.0	71.8	0.0
<i>Campsomeris</i> sp. 2	Hymenoptera	–	53.8	0.0
<i>Ceratina</i> sp. 1	Hymenoptera	–	94.4	85.7
<i>Cerceris</i> sp. 1	Hymenoptera	–	100.0	–
<i>Cerceris</i> sp. 2	Hymenoptera	–	75.0	–
Coccinellidae sp. 1	Coleoptera	–	0.0	11.1
Coleoptera sp. 1	Coleoptera	87.5	–	–
<i>Colias erate</i>	Lepidoptera	91.7	33.3	45.5
Crabronidae sp. 1	Hymenoptera	–	100.0	100.0
<i>Ctenoplusia albostriata</i>	Lepidoptera	0.0	0.0	0.0
<i>Cupido argiades</i>	Lepidoptera	–	33.3	0.0
<i>Cylindromyia brassicaria</i>	Diptera	–	50.0	20.0
<i>Ducetia japonica</i>	Orthoptera	0.0	0.0	0.0
Ephydridae sp. 1	Diptera	100.0	–	–
Ephydridae sp. 2	Diptera	–	–	100.0
Ephydridae sp. 3	Diptera	–	–	50.0
Ephydridae sp. 4	Diptera	100.0	–	71.4
<i>Episyrphus balteatus</i>	Diptera	–	–	0.0
<i>Eristalinus tarsalis</i>	Diptera	–	–	25.0
<i>Eristalis arbustorum</i>	Diptera	0.0	50.0	60.0
<i>Eristalis tenax</i>	Diptera	–	0.0	33.3

Appendix 18. Continued.

Species name	Order	Relative interaction frequency to native plants		
		YN	DN	SM
<i>Eumenes fraterculus</i>	Hymenoptera	–	0.0	28.6
Eumeninae sp. 1	Hymenoptera	50.0	0.0	–
<i>Everes argiades</i>	Lepidoptera	0.0	–	–
<i>Exhylanthrax afer</i>	Diptera	93.3	93.5	53.8
<i>Gametis jucunda</i>	Coleoptera	–	–	0.0
<i>Geocoris pallidipennis</i>	Hemiptera	100.0	92.9	33.3
<i>Gymnosoma rotundatum</i>	Diptera	–	–	50.0
Halictidae sp. 1	Hymenoptera	0.0	65.4	47.1
Halictidae sp. 2	Hymenoptera	100.0	100.0	0.0
Halictidae sp. 3	Hymenoptera	–	–	0.0
<i>Halictus aerarius</i>	Hymenoptera	–	100.0	0.0
<i>Harpocera choii</i>	Hemiptera	100.0	–	–
<i>Hemaris affinis</i>	Lepidoptera	–	–	75.0
Hemiptera sp. 1	Hemiptera	–	–	0
<i>Hylaeus</i> sp. 1	Hymenoptera	100.0	100.0	80.0
Ichneumonidae sp. 1	Hymenoptera	–	–	0.0
Kateretidae sp. 1	Coleoptera	10.0	26.7	0.0
<i>Lucilia illustris</i>	Diptera	0.0	0.0	33.3
<i>Lycaena dispar</i>	Lepidoptera	25.0	–	–
<i>Lycaena phlaeas</i>	Lepidoptera	33.3	100.0	–
Lygaeidae sp. 1	Hemiptera	100.0	–	–
<i>Lygaeus equestris</i>	Hemiptera	0.0	–	0.0
<i>Macroglossum stellaparum</i>	Lepidoptera	–	100.0	66.7
<i>Megachile rixator</i>	Hymenoptera	–	25.0	80.0
<i>Megachile</i> sp. 1	Hymenoptera	50.0	25.0	11.1
<i>Megachile</i> sp. 2	Hymenoptera	–	–	100.0
<i>Melanotus cete</i>	Coleoptera	–	0.0	0.0
<i>Menida musiva</i>	Hemiptera	–	–	100.0
<i>Mesembrius flaviceps</i>	Diptera	–	–	50.0
Miridae sp. 1	Hemiptera	–	–	100.0
<i>Mordella aculeata</i>	Coleoptera	0.0	–	100.0
<i>Narathura japonica</i>	Lepidoptera	–	100.0	–
<i>Oedemera</i> sp. 1	Coleoptera	–	100.0	–
<i>Papilio xuthus</i>	Lepidoptera	–	–	50.0
<i>Paragus haemorrhous</i>	Diptera	–	–	50.0
<i>Parnara guttatus</i>	Lepidoptera	0.0	61.5	92.5

Appendix 18. Continued.

Species name	Order	Relative interaction frequency to native plants		
		YN	DN	SM
<i>Philanthus triangulum</i>	Hymenoptera	–	62.5	0.0
<i>Pieris melete</i>	Lepidoptera	0.0	–	–
<i>Pieris rapae</i>	Lepidoptera	53.3	0.0	60.0
Pompilidae sp. 1	Hymenoptera	–	100.0	–
<i>Prionyx</i> sp. 1	Hymenoptera	–	100.0	–
<i>Pristomyrmex pungens</i>	Hymenoptera	100.0	–	–
Rutelidae sp. 1	Coleoptera	–	0.0	–
Sciaridae sp. 1	Diptera	100.0	–	–
<i>Scolia oculata</i>	Hymenoptera	–	–	0.0
Scythrididae sp. 1	Lepidoptera	89.7	–	100.0
<i>Scythris sinensis</i>	Lepidoptera	0.0	–	100.0
<i>Sphaerophoria menthastri</i>	Diptera	51.6	40.0	14.7
Sphecidae sp. 1	Hymenoptera	100.0	0.0	–
<i>Stictopleurus crassicornis</i>	Hemiptera	0.0	0.0	0.5
<i>Stomorhina obsoleta</i>	Diptera	–	0.0	0.0
<i>Syrirta pipiens</i>	Diptera	0.0	100.0	0.0
Syrphidae sp. 1	Diptera	–	33.3	–
Tachinidae sp. 1	Diptera	100.0	16.7	53.3
Tachinidae sp. 2	Diptera	100.0	–	–
Tachinidae sp. 3	Diptera	–	–	100.0
Tachinidae sp. 4	Diptera	–	–	0.0
Tachinidae sp. 5	Diptera	–	–	0.0
Tachinidae sp. 6	Diptera	–	–	0.0
Tachinidae sp. 7	Diptera	0.0	–	–
Tachinidae sp. 8	Diptera	100.0	100.0	100.0
Tachinidae sp. 9	Diptera	0.0	–	–
Tachinidae sp. 10	Diptera	100.0	–	–
Tachinidae sp. 11	Diptera	0.0	–	–
Tachinidae sp. 12	Diptera	100.0	–	–
<i>Tetramorium tsushimae</i>	Hymenoptera	–	100.0	100.0
<i>Theretra oldenlandiae</i>	Lepidoptera	–	–	0.0
<i>Vanessa cardui</i>	Lepidoptera	–	–	100.0
<i>Villa</i> sp. 1	Diptera	–	100.0	42.9
<i>Villa</i> sp. 2	Diptera	33.3	–	–
<i>Xylocopa appendiculata circumvolans</i>	Hymenoptera	–	100.0	–
<i>Zizina otis</i>	Lepidoptera	–	0.0	50.0

Abstract

Biodiversity conservation based on ecological characteristics and pollinator networks of Korean plants

Lee, Hakbong

Department of Biology

Graduate school of

Sungshin University

Pollination is a complex mechanism involving floral morphology, dichogamy, flowering phenology, mating systems, pollinator diversity or behavior, and mutualistic interaction at the community level; it thus reflects evolutionary and ecological processes. In an era of global change, pollination not only contributes to population persistence, but also maintains ecosystem function, thus being a vitally important component of species or habitat conservation. I investigated flowering phenology, mating systems, and pollinators of a rare endemic plant, *Megaleranthis saniculifolia*, in a subalpine area of Sobaeksan Mountain in Korea. I also examined a rare dichogamous flowering system in a tropical tree, *Toona sinensis* (Meliaceae), the reproductive characteristics of which have not been comprehensively studied. I studied plant-pollinator interaction networks in invaded coastal sand dunes in Korea and analyzed their structural characteristics to suggest conservation management measures to maintaining ecosystem function and stability.

I investigated the dichogamy, mating systems, and flowering characteristics of *M. saniculifolia* populations [early and late snowmelt plots (ESP and LSP, respectively)] in a subalpine area of Sobaeksan Mountain in Korea. In the same population, diversity and abundance of pollinators visiting *M. saniculifolia* at two different facing slope (NE and NW) during two different times (early-flowering season Apr. 27-28 vs. mid-flowering season May 7-8) were also investigated. *M. saniculifolia* exhibited incomplete protogyny in that despite early maturation of pistils, maturation times of pistils and stamens within flowers were partly overlapped. Control and hand-outcrossing treatments produced significantly higher number of follicles (1.3, 2.8, and 5.3-fold) and seeds (1.7, 6.4, and 12.4-fold) per flower than autonomous and hand-selfing treatments ($P < 0.001$). Based on the aggregate fruit set, the auto-fertility index (AI) and self-compatibility index (SI) were 0.33 and 0.50, respectively. Snowmelt occurred 10 days earlier in ESP than in LSP, thereby ESP and LSP showed distinct differences with regard to flowering longevity and season, but showing only four days difference in peak flowering dates. Twelve species belonging to four orders were observed in *M. saniculifolia* at both sites during two different time periods. Most pollinators were flies (five species) and bees (four species). Among total of 12 visitors nine species were determined to be effective pollinators that transport pollen to stigma. Pollinator diversity increased during mid-flowering season with high temperature (27°C) compared to early-flowering season at low temperature (15.8°C) (mid vs. early = 10 vs. 7) and visitation frequency increased by more than 4 times during mid-flowering season (67 vs. 281). Dominant pollinators changed from flies during early-flowering season to bees during mid-flowering season. Visitation frequency of pollinators was proportional to temperature levels ($P < 0.001$).

In order to determine if *T. sinensis* (Meliaceae) shows duodichogamous flowering, I selected 48 individuals from 20 populations in Korea and investigated their flower morphology, arrangement of flowers by sexual condition within inflorescences, and flowering phases and duration of male and

female flowers for five years (2011–2015). *T. sinensis* possessed functionally unisexual flowers with rudimentary parts of the opposite sex. The floral organs in male were larger than those in female, except for ovary length and width. In dichasium, male flowers were observed on primary or lateral branches, whereas female flowers were borne only on lateral branches. Overall, the individuals flowered in the male→female→male sequence, thereby male is blooming far longer than female flowers at the level of individual trees (male vs. female = 17–20 days vs. 2–4 days).

In invaded coastal sand dunes (YN: Yangyang-gun Namae beach, DN: Donghae-si Nobong beach, SM: Samcheok-si Maengbang beach) in the Gangwon province of Korea, the structures of plant–pollinator interactions networks were investigated. The floral abundance of invasive plants was highest at the SM site and lowest at the YN site. I calculated metrics that describe network structure and identify ecological roles in networks, and also categorized the observed pollinators into three types (visiting both native+invasive plants, native plants only, and invasive plants only) based on the plant group with which they interacted. In the three invaded coastal sand dunes, Hymenopteran species accounted for the highest percentage of total interactions. Connectance (C) for the three networks ranged from 0.142 to 0.158, and all networks showed non-nested structure. Of the studied sites, the SM site, at which the floral abundance of invasive plants was the highest, had the lowest level of nestedness. In addition, the SM site had the highest values for specialization (H_2' ; 0.626), modularity z -score (51.72), and the number of modules (8). Invasive plants in all sites were identified overall as connectors that contributed to connectivity among the modules in the networks. Of the pollinator species, *Sphaerophoria menthastri* was identified as a connector at the YN site, and *Apis mellifera* was identified as a network hub at the DN and SM sites. Invasive plants in the networks were also identified as keystone species, with the highest BC and CC scores, and in the case of pollinators *S. menthastri* (YN), *Halictidae* sp. 1(DN), and *A. mellifera*

(SM) as keystone species. Six species (Diptera: 2, Hymenoptera: 3, Lepidoptera: 1) were observed at all three sites and visited both native and invasive plants. Five pollinator species (Coleoptera: 1, Hymenoptera: 3, Diptera: 1) occurred at more than two sites and exclusively visited native plants. Three insect species (Orthoptera: 1, Lepidoptera: 2) exclusively visited invasive plants and were all exclusive pollinators of *Oenothera biennis*.

In conclusion, *M. saniculifolia* in a subalpine area of Sobaeksan Mountain is an incomplete protogynous and largely outcrossing plant requiring pollinator services. Temporal variation in snowmelt time and subsequent changes in flowering characteristics under climate change may further threaten the population persistence of *M. saniculifolia*, which has already been designated as an endangered species in Korea. This study suggested that temperature is one of the major factors affecting a transition in the pollinator assemblage of *M. saniculifolia* from flies to bees at Sobaeksan Mountain. Warmer and drier climates may negatively affect the survival of *M. saniculifolia* and flies and thus the reproduction of *M. saniculifolia*. I reported for the first time a duodichogamously flowering species, *T. sinensis*, within Meliaceae. Several flowering characteristics observed from *T. sinensis* may be important clues to identify other duodichogamous species in Meliaceae. Short flowering period and relatively few female flowers, analogous to the reduced ovule numbers observed in other duodichogamous species, may intensify male–male competition in *T. sinensis*. Geographic distribution and flowering time can contribute narrowing down potential candidates of such species. The results of the present study suggested that plant–pollinator networks of invaded coastal sand dunes along East sea in Korea have structures vulnerable to extinction, and the excessively dominant status of invasive plants can intensify fragmentation of the mutualistic networks. Invasive plants widespread over coastal sand dunes in Korea play central role in plant–pollinator networks. To avoid collapse of the networks resulting from the eradication of such invasive plants, a stepwise approach should be applied. Conservation of a keystone

species such as *A. mellifera* is worthwhile for ecosystem functioning and stability of coastal sand dunes in Korea. However, pollinators mainly or exclusively visiting native plants, despite the low percentage of total interactions in networks, should also be added to the list of species with conservation needs, in consideration of the biodiversity of coastal sand dune areas.

Key words: conservation management, endangered plant, plant mating system and dichogamy, plant-pollinator network, pollination.