

Original article

잣나무림에서 간벌 이후 지표 절지동물 군집의 변화 특성 분석

이대성 · 권태성¹ · 김성수² · 박영규³ · 양희문⁴ · 최원일⁴ · 박영석*

경희대학교 생물학과, ¹알파곤충연구소, ²동아시아환경생물연구소, ³한국유용곤충연구소, ⁴국립산림과학원 기후변화생태연구과

Changes of Ground-dwelling Arthropod Communities for 10 Years after Thinning in a *Pinus koraiensis* Plantation. Dae-Seong Lee (0000-0001-7288-0156), Tae-Sung Kwon¹ (0000-0002-8043-3732), Sung-Soo Kim² (0000-0001-5693-4142), Young Kyu Park³ (0000-0001-6426-0467), Hee Moon Yang⁴ (0000-0002-6965-4497), Won Il Choi⁴ (0000-0001-8133-9898) and Young-Seuk Park* (0000-0001-7025-8945) (Department of Biology, Kyung Hee University, Dongdaemun, Seoul 02447, Republic of Korea; ¹Alpha Insect Diversity Lab, Nowon, Seoul 01746, Republic of Korea; ²Research Institute for East Asian Environment and Biology, Seoul 05236, Republic of Korea; ³Korea Beneficial Insects Lab., Gokseong, Jeollanamdo 57507, Republic of Korea; ⁴Division of Forest Ecology and Climate Change, National Institute of Forest Science, Dongdaemun, Seoul 02455, Republic of Korea)

Abstract Forest thinning brought the large variation to forest ecosystem including environment and animal. Our study was result of long-term monitoring for ground-dwelling arthropod communities after thinning in forest ecosystem. In this study, we conducted field study on plantation forest in Chuncheon, Korea in 2018, and compared with previous study data (2006 and 2008). We found that the effect of thinning was still existent 10 years later from thinning with difference of habitat environment (depth of ground organic matter, coverage rate of ground vegetation and canopy). And ground-dwelling arthropod communities showed changes of abundance and taxa at the study area and thinning conditions. Ground-dwelling arthropod communities in 2018 were dominant in the order of Diptera, Hymenoptera, Coleoptera (Insecta), Araneae (Arachnida) and Collembola (Collembola). Among the conditions of thinning, Araneae (Arachnida), Coleoptera and Hymenoptera (Insecta) showed amount of abundance in heavy thinning. And Collembola (Collembola) and Diptera (Insecta) were most common in area of light thinning. In 2018 ground-dwelling arthropod communities, abundance of Diptera and Coleoptera (Insecta) and Isopoda (Crustacea) were decreased although Hemiptera and Orthoptera (Insecta) were increased than 2008 arthropod communities. Arthropod communities in 2018 were more similar with those in 2008 (after thinning) than with those in 2006 (before thinning).

Key words: forest management, ground dwelling arthropods, changes of communities, effects of thinning, species diversity

서론

Manuscript received 29 May 2020, revised 10 June 2020,
revision accepted 11 June 2020
* Corresponding author: Tel: +82-2-961-0946, Fax: +82-2-961-0244
E-mail: parkys@khu.ac.kr

생태계서비스 개념이 대두됨에 따라 산림에 대한 임학 (forestry)의 주 관심사가 목재생산과 같은 생산 중심에서 산림생태계 건강성, 생물다양성, 지속가능성 등 생태학 개

© The Korean Society of Limnology. All rights reserved.

This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0/>), which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provide the original work is properly cited.

범을 포함한 산림경영으로 바뀌고 있다(Park *et al.*, 2016; Moon *et al.*, 2018). 산림의 생산성 및 건강성을 증진시키기 위한 방법 중 국내의 산림에서 대표적으로 간벌(thinning)이 시행되어 오고 있다. 간벌은 산림 내 임분의 밀도 감소, 수종 구성 및 수형의 변화, 잔존목의 생장 촉진 등을 야기하며(Kang *et al.*, 2014), 산림 내 국소적 기후 및 토양, 수환경을 변화시킨다(Grace *et al.*, 2006; Olajuyigbe *et al.*, 2012). 따라서 산림관리에 있어, 간벌로 인한 산림생태계 내 영향을 최소화함과 동시에 산림을 보존하고 경제적 이익을 추구하는 것이 중요 과제로 대두되고 있다(Miranda *et al.*, 2017).

산림생태계의 변화를 파악하는 방법으로는 곤충 등이 포함된 산림 절지동물 군집을 생태계 지표생물로 사용해 오고 있다(Kitching *et al.*, 2000; Maleque *et al.*, 2009; Kang *et al.*, 2017). 절지동물은 산림생태계에서 매우 높은 종다양성을 가지며(May, 1988; Basset *et al.*, 2012), 영양소의 이동, 유기물 분해와 같은 생태계 내 물질 순환에 중요한 역할을 맡고 있다(Seastedt and Crossley, 1984). 또한 절지동물 군집은 군집의 분포 및 풍부도, 다양성이 생태계 환경 요소에 의해 결정되기 때문에, 생태계의 상태를 잘 반영하는 것으로 알려져 있다(Menta and Remelli, 2020).

절지동물 군집을 이용한 간벌과 산림생태계 변화에 대한 많은 연구가 활발히 수행되어 왔다. 간벌은 산림 내 울폐도(conopy) 및 부식질의 변화를 유발하여, 절지동물의 종다양성 및 풍부도를 변화시키며, 간벌처리 방법 및 절지동물 개체에 따라 이러한 변화 양상이 다양하게 나타나는 것으로 알려져 있다(Schowalter *et al.*, 1981; Schowalter *et al.*, 2003; Yi and Moldenke, 2005; Taki *et al.*, 2010). 간벌이 지표면 딱정벌레에 미치는 영향을 연구한 Lenski(1982)는 간벌로 인해 딱정벌레 군집의 종다양성이 증가하였다고 보고하였다. 또한 간벌처리는 초식성 및 포식성, 잔사식자에 속하는 절지동물 풍부도에 긍정적인 영향을 미쳤다는 연구 결과가 보고된 바 있다(Verschuyt *et al.*, 2011).

국내에서도 간벌에 따른 산림 내 수종 변화, 절지동물 및 균류 변화 등 다양한 연구가 수행되어 오고 있다(Kwon *et al.*, 2010; Choi *et al.*, 2014; Park *et al.*, 2016; Moon *et al.*, 2018). Kwon *et al.* (2010)은 잣나무조림지 내 간벌이 절지동물 풍부도 및 군집구조에 미치는 영향을 조사하였고, Park *et al.* (2016)은 산림 벌채가 산림 지표 곤충의 수직 분포에 미치는 영향을 제시하였다. Moon *et al.* (2018)은 간벌 방법에 따른 산림 나방의 분포 및 개체수 변화를 보고하였다.

그러나 지금까지 국내에서 수행된 간벌과 절지동물 생물다양성에 대한 연구는 대부분 간벌처리 직후의 산림에

서 수행된 것으로, 간벌처리 이후 산림의 장기적인 변화와 이에 따른 생물상 변화에 대한 연구는 부족한 실정이다. 본 연구는 간벌 시행 이후 산림의 변화에 따른 절지동물 군집의 장기적인 변화를 밝히기 위해, 과거 간벌 연구가 수행된 지역(Kwon *et al.* (2010)을 대상으로 절지동물 군집상을 조사하고, 간벌에 따른 장기적인 산림 절지동물 군집의 변화를 분석하였다.

재료 및 방법

1. 조사지역

본 연구의 야외조사는 강원도 춘천시 동면 신이리에 위치한 잣나무조림지에서 수행되었으며(총 면적 118 ha, N 37°52', E 127°52'), 잣나무조림지는 임령에 따라 A, B, C의 3개 구역(Area)으로 구분하였다. A 구역은 1980년대, B와 C 구역은 1960년대에 조림되었으며, A와 B 구역은 1998~2000년 사이 간벌이 진행되어, 간벌이 되지 않은 C 구역이 임목밀도가 913본 ha⁻¹로 가장 높으며 A와 B 구역은 각각 556본 ha⁻¹과 367본 ha⁻¹이었다(Kwon *et al.*, 2010). 각 구역은 2007년 다시 한 번 간벌이 시행되었으며, 간벌 정도에 따라 강도간벌(HT)과 약도간벌(LT)로 구분하고, 간벌이 되지 않은 곳은 대조(CN)로 구분하였다(Fig. 1). LT는 최소 임목간 거리를 3~4 m 정도를 유지하며 시행되었으며, HT는 최소 임목간 거리를 5~6 m 유지하여 실시되었다. 2007년 간벌로 인해 임분 밀도는 LT에서 32~44%, HT에서 63~67%가 감소하였다. 간벌 이후 각 조사 구역 및 간벌처리 조건에 따른 임목 밀도는 Table 1과 같다.

2. 절지동물 및 환경 조사

본 연구에서는 함정트랩을 이용하여 절지동물 군집을 채집하였다. 조사는 과거 조사(Kwon *et al.*, 2010)와 유사한 시기에 동일한 방법으로 수행되었다. 함정트랩은 2018년 6월 3~4일경, 각 조사 구역(A, B, C)에서 간벌 정도에 따른 처리조건(HT, LT, CN)에 따라 각각 2열로 5 m 간격으로 9개씩 설치하여, 구역 및 간벌처리 조건별 총 18개의 함정트랩을 설치하였다. 함정트랩으로는 플라스틱 용기(높이 63 mm, 윗직경 95 mm)를 사용하였고, 용기 상단이 지표면과 일치하도록 트랩을 땅에 묻은 후, 자동차부동액(Propylene Glycol; SK ZIC Super A, SK루브리컨츠)을 용적의 20% 정도로 채워 넣었다. 설치한 함정트랩은 설치 10일 후에 수거하였고, 채집된 절지동물은 실험실로 가져

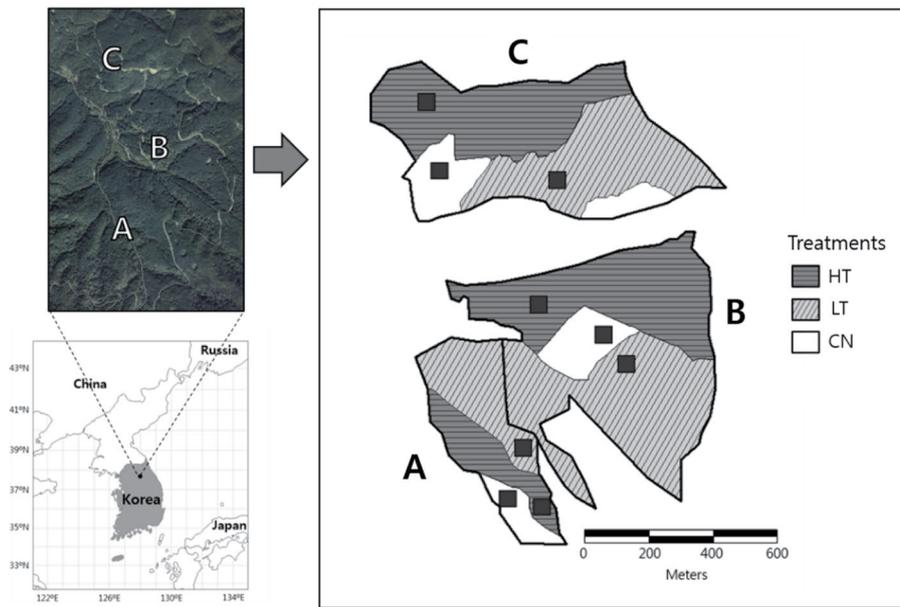


Fig. 1. Location of field study sites at three study areas (A, B, C) with three different thinning treatments (HT: heavy thinning, LT: light thinning, CN: control, no thinning). Black squares were the locations where pitfall traps were placed.

Table 1. Difference of forest stand condition at three different study areas after thinning at 2007 (from Kwon *et al.*, 2010).

Area	Location (GPS)	Altitude (m)	Stand age (year)	Tree density (Tree ha ⁻¹)		
				CN	LT	HT
A	37°52'37.6"N 127°52'19.1"E	404	40	538	400	200
B	37°52'48.2"N 127°52'29.8"E	373	60	369	225	169
C	37°53'10.8"N 127°52'17.0"E	389	60	1,156	494	225

CN: control without thinning, LT: light thinning, and HT: heavy thinning

와 80% 에틸알코올로 보존 후, 분류 및 동정하였다. 채집된 지표 절지동물은 목(Order) 수준까지 동정하였으며, 곤충강 딱정벌레목과 메뚜기목은 과(Family) 수준까지 동정하였다. 채집된 절지동물 분류군의 학명은 환경부 국립생물자원관에서 제공하는 국가생물종목록 (<http://www.kbr.go.kr/>)에 따라 표기하였다. 또한 각 조사 구역 및 간벌처리 조건에 따른 환경 특성을 파악하기 위해 유기물(토양 낙엽층) 깊이, 교목의 흉고직경, 지표면의 식생 피도와 울폐도를 조사하였다. 함정트랩이 설치된 구역을 대상으로, 유기물 깊이는 각 구역당 최대 9회까지 측정하여 평균을 구하였고, 흉고직경은 구역 내 위치한 나무 중 최대 10그루까지 흉고둘레를 측정하여 계산하였다. 지표면 식생 피도는 해당 구역의 지표면이 식생으로 덮인 비율을, 울폐도는 구

역내 수관의 투영면적의 합계로 산출하였다.

3. 분석 절차 및 방법

채집된 지표 절지동물 군집자료와 환경자료를 이용하여 간벌처리 조건에 따른 차이를 비교하였다. 조사지역의 환경 특성을 분석하기 위해 비모수 통계방법인 Kruskal-Wallis 검정을 사용하였고, 통계적 유의성을 보인 경우에 대해 Dunn 다중비교검정을 수행하였다. 조사한 지표 절지동물 군집 자료는 지표 절지동물 분류군의 개체수를 조사 구역 및 간벌처리 조건별로 비교한 이후, Bray-Curtis 거리를 이용한 비계량적 다차원 척도법(Non-metric Multi-Dimensional Scaling, NMDS) 분석을 진행하였다. 이후 동

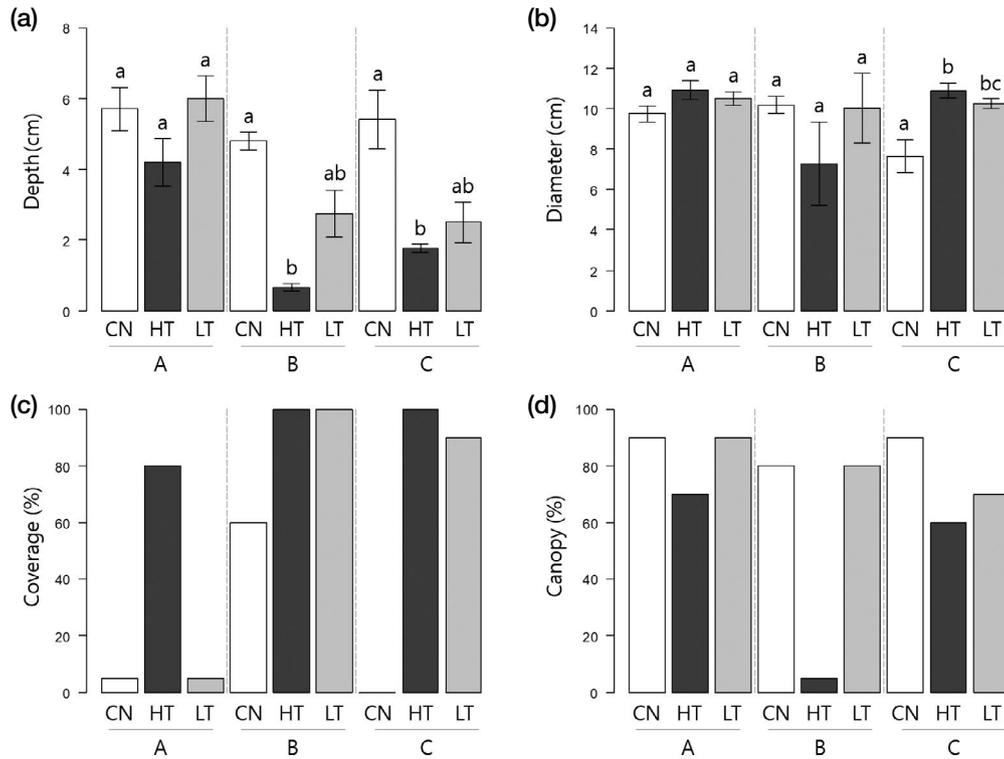


Fig. 2. Differences of environmental condition at three different study areas (A~C) with three different thinning treatments (CN: control without thinning, LT: light thinning, and HT: heavy thinning). (a) Depth of ground organic matter, (b) Diameter at breast height of trees, (c) Coverage rate of ground vegetation, (d) Canopy. Different alphabets indicate statistically significant difference between treatments based on Dunn’s multiple comparison test. Error bar presents standard error.

일 연구 지역에서 수행된 Kwon *et al.* (2010)의 간벌처리 전후 자료(2006년, 2008년)과 본 연구의 조사 자료(2018년)를 비교하고, 군집 분석을 통해 조사 연도별, 간벌처리 조건별 생물 군집의 유사성을 분석하였다. 지표 절지동물 분류군의 개체수 변화를 조사 연도별로 비교하고, 주요 분류군에 대해 목 및 과수준에서 2008년 대비 2018년 개체수의 변화를 조사 구역 및 간벌처리 조건에 따라 확인하였다. 이때 과거 자료와의 통일성을 위해, Kwon *et al.* (2010)에서 사용하지 않은 거미강 응애목과 진드기목, 곤충강 파리목, 톱토기강 톱토기목 자료는 제외하였다. 군집 분석 방법으로는 Bray-Curtis 거리와 평균연결법(average linkage method)을 이용한 계층적 군집화(hierarchical clustering) 방법을 이용하였다.

본 연구에서 수행한 자료의 비교 및 분석은 R 프로그램(<https://www.r-project.org>) (R Core Team, 2017)을 이용하여 진행되었다. ‘stats’ package (R Core Team, 2017)와 ‘dunn.test’ package (Dinno, 2017)를 사용하여 비모수 검정 방법을, ‘vegan’ package를 사용하여 NMDS 분석 및 군집 분석을 수행하였다(Oksanen *et al.*, 2019).

결 과

1. 조사지역 환경 특성

각 조사 구역 및 간벌처리 조건에 따른 서식지 환경을 조사한 결과, 조사 구역(A~C)보다는 간벌처리 조건별로 차이가 더 뚜렷이 나타났다(Fig. 2). 유기물 깊이는 A 구역을 제외한 나머지 구역에서 CN 조건에서 가장 깊었고, HT에서 가장 낮았다. A 구역 역시 HT에서 가장 낮았고, CN과 LT 조건은 거의 비슷한 깊이의 유기물 층을 가졌다. 비모수 검정 결과, B와 C 구역의 CN과 LT 간에만 유의미한 차이가 나타났다(각 $p < 0.001$). 흉고직경은 B 구역의 HT와 C 구역의 CN을 제외한 대부분의 조건에서 유사하게 나타났다. 비모수 검정에서 C 구역에서 CN에 대해 HT, LT 조건은 통계적으로 유의한 차이를 보였다(CN-HT: $p = 0.001$, CN-LT: $p = 0.031$). 지표면 식생 피도는 모든 구역에서 CN이 가장 낮았다. 울폐도는 전반적으로 CN 조건에서 가장 높고, HT에서 가장 낮았다. 특히 B 구역의 HT 조건에서 울폐도가 10% 미만으로 매우 낮게 나타났다.

Table 2. Number of arthropods collected at three study areas (A~C) with different three different thinning treatments.

Class	Order	A			B			C			Total (%)
		CN	LT	HT	CN	LT	HT	CN	LT	HT	
Arachnida	Araneae	91	104	119	79	100	353	175	167	221	1,409 (11.0)
	Ixodida	0	0	7	1	1	1	0	0	0	10 (0.1)
	Oribatida	24	128	48	10	22	22	30	17	9	310 (2.4)
	Opillionida	67	50	35	27	96	12	10	14	17	328 (2.6)
Chilopoda	Geophilomorpha	0	0	2	0	0	0	0	0	1	3 (0.0)
	Lithobiomorpha	2	1	8	0	2	1	1	0	5	20 (0.2)
	Scolopendromorpha	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2 (0.0)
Collembola	Collembola	42	31	143	75	187	230	175	432	156	1,471 (11.5)
Crustacea	Isopoda	2	0	12	3	6	23	3	3	5	57 (0.5)
Diplopoda	Julida	1	3	11	1	1	25	36	1	4	83 (0.6)
	Polydesmida	3	0	1	2	0	2	4	5	2	19 (0.1)
	Polyzoniida	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1 (0.0)
Insecta	Archaeognatha	11	0	14	12	24	5	2	18	8	94 (0.7)
	Blattodea	0	2	2	1	1	1	1	0	2	10 (0.1)
	Coleoptera	100	118	281	158	210	309	227	154	144	1,701 (13.3)
	Dermaptera	0	0	0	7	0	0	10	3	2	22 (0.2)
	Diptera	251	466	299	168	332	284	618	490	171	3,079 (24.1)
	Hemiptera	109	114	147	51	58	27	58	70	60	694 (5.4)
	Homoptera	2	4	3	2	22	9	0	9	5	56 (0.4)
	Hymenoptera	262	235	368	156	371	504	433	319	206	2,854 (22.3)
	Lepidoptera	5	8	4	3	2	12	9	2	7	52 (0.4)
	Neuroptera	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2 (0.0)
	Orthoptera	55	103	62	26	30	35	90	24	35	460 (3.6)
Psocoptera	6	5	4	0	3	0	2	0	1	21 (0.2)	
Thysanoptera	3	1	5	1	2	0	0	0	0	12 (0.1)	
Total		1,037	1,373	1,575	783	1,471	1,855	1,885	1,728	1,063	12,770 (100)

CN: control without thinning, LT: light thinning, and HT: heavy thinning

2. 지표 절지동물 군집 구성 및 분석

2018년 조사 결과, 함정트랩으로 총 6개강 25개목 12,770개체가 채집되었다(Table 2). 이 중 곤충강(Insecta)이 9,057개체 (70.9%)로 가장 많았고, 다음으로 거미강(Arachnida) 2,057개체 (16.1%), 툽토기강(Collembola) 1,471개체 (11.5%) 순으로 나타났다. 곤충강 중에서는 파리목(Diptera) 3,079개체, 벌목(Hymenoptera) 2,854개체, 딱정벌레목(Coleoptera) 1,701개체 순으로 많았으며, 거미강에서는 거미목(Araneae)이 1,409개체로 가장 많이 채집되었다. 노래기강의 땅노래기목(Polyzoniida)은 B 구역

의 LT에서만, 지네강 땅지네목(Geophilomorpha)은 A와 C 구역의 HT에서만, 곤충강 풀잠자리목(Neuroptera)은 A와 C 구역의 CN 조건에서만 채집되었다. 또한 곤충강 딱정벌레목 중 반날개과(Staphylinidae) 485개체 (28.5%), 딱정벌레과(Carabidae) 285개체 (16.8%), 거저리과(Tenebrionidae) 235개체 (13.8%), 바구미과(Curculionidae) 168개체 (9.9%) 순으로 우점하였고, 메뚜기목 중 꼽둥이과(Rhaphidophoridae)가 394개체 (85.7%)로 가장 많은 개체수가 채집되었다(Table 3).

조사된 지표 절지동물 군집에 대하여 NMDS 분석을 수행한 결과(Fig. 3), 절지동물 군집상은 조사 구역과 간벌처

Table 3. Number of major family arthropods within Coleoptera and Orthoptera.

Order	Family	A			B			C			Total
		CN	LT	HT	CN	LT	HT	CN	LT	HT	
Coleoptera	Carabidae	23	13	23	10	41	82	60	23	33	285
	Curculionidae	20	24	32	14	29	13	27	20	9	168
	Staphylinidae	24	50	171	90	82	10	33	24	25	485
	Tenebrionidae	17	9	31	10	9	70	55	17	34	235
Orthoptera	Rhaphidophoridae	55	103	61	26	24	10	89	55	26	394

A~C: three study areas, CN: control without thinning, LT: light thinning, and HT: heavy thinning

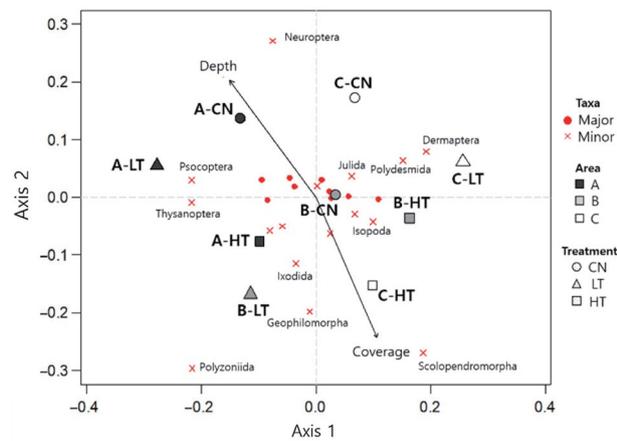


Fig. 3. NMDS ordination of arthropod communities (order level) collected at three different study areas (A~C) with three different thinning treatments in 2018 (CN: control without thinning, LT: light thinning, and HT: heavy thinning). (Stress: 0.131 for the axes). Major taxa indicate taxa observed with high abundance, whereas minor taxa have low abundance. Among environment conditions, depth of ground organic matter (Depth) and coverage rate of ground vegetation (Coverage) were showed significant correlation ($p < 0.05$).

리 조건에 따라 구분되었다. 특히 A와 C 구역은 NMDS 상에서 좌우로 명확하게 구분되며, B 구역은 그 중간에 위치하였다. 서식지 환경과의 연관성을 확인한 결과, 서식지 환경요소 중 유기물 깊이와 식생 피도에서 유의한 상관관계가 나타났다($p < 0.05$). 2018년 조사에서 많은 개체가 채집된 우점 분류군(곤충강 파리목, 벌목, 딱정벌레목, 노린재목, 메뚜기목, 거미강 거미목, 장님거미목, 응애목, 툽토기강 툽토기)은 모든 조사 지점에서 공통적으로 출현하였다.

3. 간벌 이후 절지동물 군집 변화

과거 조사 결과와 본 연구의 조사 결과를 종합하여 조사 시기에 따른 생물 분류군별 개체수 변화를 확인하였

Table 4. Number of arthropods collected at each year.

Class	Order	Year		
		2006*	2008*	2018
Arachnida	Araneae	2,498	1,771	1,409
	Opillionida	624	285	328
Chilopoda	Scolopendromorpha	50	14	2
	Geophilomorpha	3	0	3
	Scutigermomorpha	57	8	0
	Lithobiomorpha	0	45	20
Crustacea	Isopoda	283	648	57
	Polyzoniida	12	0	1
Diplopoda	Glomerida	51	26	0
	Julida	49	16	83
	Polydesmida	75	6	19
	Coleoptera	2,445	3,143	1,701
Insecta	Diptera	1,273	3,620	3,079
	Hemiptera	82	65	694
	Homoptera	1,012	103	56
	Hymenoptera	3,231	2,567	2,854
	Orthoptera	435	432	460
	Archaeognatha	263	121	94
	(Other)	41	39	119
Total		12,484	12,909	10,979

*Data from Kwon *et al.* (2010)

다 (Table 4). 거미강 거미목(Araneae)과 지네강 왕지네목(Scolopendromorpha)과 그리마목(Scutigermomorpha), 노래기강 구슬노래기목(Glomerida), 곤충강 매미목(Homoptera), 돌좀목(Archaeognatha)의 개체수는 간벌 이전에 비해, 2007년 간벌 이후 지속적으로 감소하였다. 거미강 장님거미목(Opillionida)과 노래기강 갈퀴노래기목(Julida),

띠노래기목(Polydesmida), 곤충강 벌목(Hymenoptera)의 개체수는 간벌 직후 감소하였다가 2018년에 다시 증가하였다. 특히 지네강 땅지네목(Geophilomorpha)과 노래기

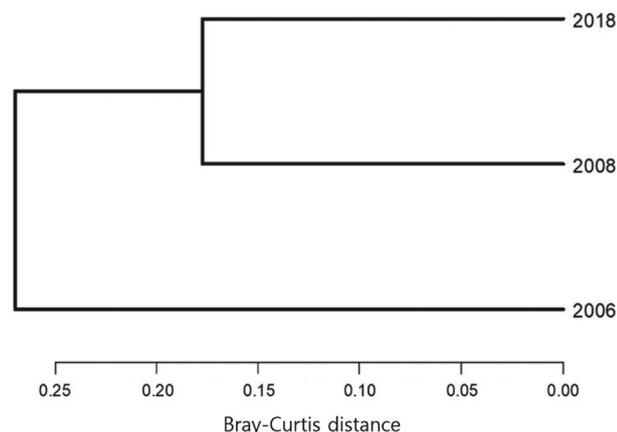


Fig. 4. Classification of arthropod communities collected at three different years using data given in Table 4.

강 땅노래기목(Polyzoniida)은 간벌 직후 나타나지 않았다가 2018년에 다시 출현하였다. 이와 반대로 간벌 이전에는 나타나지 않던 지네강 돌지네목(Lithobiomorpha)은 간벌 이후 출현하였고, 간벌 직후에 비해 2018년에 개체수가 감소하였다. 갑각강 등각목(Isopoda)과 곤충강 딱정벌레목(Coleoptera), 파리목(Diptera)은 간벌 직후 개체수가 크게 증가하였으나, 2018년에는 개체수가 감소하였다. 곤충강 노린재목(Hemiptera)과 메뚜기목(Orthoptera)의 개체수는 간벌 전후로 차이가 크게 나타나지 않았으나 2018년에는 증가하였다. 과거 및 현재 조사에서 출현한 지표 절지동물 군집 간 유사성을 분석한 결과(Fig. 4), 2018년 채집된 지표 절지동물의 군집 유형은 간벌 직후인 2008년에 채집된 군집과 유사하며, 간벌 전인 2006년 군집과는 차이를 보였다.

한편, 2008년에 비해 2018년에 채집된 절지동물 분류군 중 거미강 거미목의 개체수는 간벌처리 조건 중 CN 조건에서 감소하였고, HT에서 크게 증가하였다(Table 5). 거미강 장님거미목은 HT를 제외한 나머지 조건에서 개체수가

Table 5. Change of arthropods abundance at three study areas (A~C) with different three different thinning treatments.

Class	Order	A			B			C			Average (± SD)		
		CN	LT	HT	CN	LT	HT	CN	LT	HT	CN	LT	HT
Arachnida	Araneae	-112	17	-122	-129	-90	239	108	74	158	-44.3 (±132.2)	0.3 (±83.3)	91.7 (±189.4)
	Opillionida	45	32	-7	-5	68	7	4	2	-8	14.7 (±26.7)	34.0 (±33)	-2.7 (±8.4)
Crustacea	Isopoda	-33	-78	-88	-94	-42	-74	-4	1	-9	-43.7 (±45.9)	-39.7 (±39.6)	-57.0 (±42.2)
Diplopoda	Julida	-1	2	11	-4	0	23	36	0	4	10.3 (±22.3)	0.7 (±1.2)	12.7 (±9.6)
Insecta	Archaeognatha	0	-11	10	-12	15	0	-1	6	-4	-4.3 (±6.7)	3.3 (±13.2)	2.0 (±7.2)
	Coleoptera	-149	-51	104	-91	44	-15	-30	-39	-36	-90.0 (±59.5)	-15.3 (±51.7)	17.7 (±75.5)
	Hemiptera	104	89	142	41	52	-9	54	62	56	66.3 (±33.3)	67.7 (±19.1)	63.0 (±75.7)
	Homoptera	2	4	-1	0	17	5	-1	7	2	0.3 (±1.5)	9.3 (±6.8)	2.0 (±3.0)
	Hymenoptera	-339	-106	28	-214	-147	119	84	116	-192	-156.3 (±217.3)	-45.7 (±141.5)	-15.0 (±159.9)
	Lepidoptera	1	1	2	1	-7	8	6	0	-3	2.7 (±2.9)	-2.0 (±4.4)	2.3 (±5.5)
	Orthoptera	-1	71	40	-14	-10	5	64	15	-14	16.3 (±41.8)	25.3 (±41.5)	10.3 (±27.4)

CN: control without thinning, LT: light thinning, and HT: heavy thinning. The values are differences between abundance of 2008 and 2018 (abundance in 2018 minus abundance in 2008).

증가하였다. 갑각강 등각목과 곤충강 벌목의 개체수는 모든 간벌처리 조건에서 감소하였으나, 노래기강 갈퀴노래기목과 곤충강 노린재목, 메뚜기목의 개체수는 증가하였다. 곤충강 벌목은 특히 CN에서 많이 감소하였으며, 딱정벌레목은 HT에서 개체수가 증가하였다. 2008년과 2018년 조사에서 채집된 절지동물 군집 자료를 대상으로 간벌처리 조건에 따른 군집 분석의 결과(Fig. 5), 2008년의 지표 절지동물 군집은 간벌처리한 두 조건(LT, HT)에서 채집된 군집이 서로 유사하며, 대조군(CN)과는 다른 양상을 보였고, 2018년에는 LT와 CN 조건에서 나타난 절지동물 군

집이 서로 유사하게 나타났다. 딱정벌레목의 과수준에서 딱정벌레과와 거저리과는 모든 간벌처리 조건에서 전반적으로 개체수가 증가하였고, 바구미과의 경우 HT에서 증가, CN에서 감소하였다. 반날개과의 개체수는 모든 간벌처리 조건에서 감소하였는데 감소폭이 다른 과에 비해 매우 컸다(Table 6). 한편, 메뚜기목 꼽둥이과는 평균적으로 모든 간벌처리 조건에서 개체수가 증가하였다.

고찰

간벌처리는 숲의 울폐도를 감소시키고, 풍속, 광투과도와 같은 물리적 환경을 변화시킨다(Vesala *et al.*, 2005). 그리고 이러한 울폐도의 변화는 숲 하층의 기후안정성을 감소시킨다(Rambo and North, 2009). 따라서 간벌은 산림 서식지의 변화를 야기하여 생물의 서식 공간 및 먹이원의 차이를 유발하고, 절지동물 등을 포함한 해당 서식지 내 생물다양성에 영향을 미친다(Moon *et al.*, 2018). 본 연구는 간벌이 산림생태계의 생물다양성에 미치는 장기적인 영향을 평가하기 위하여, 간벌 직후와 10년 후의 절지동물 군집을 비교 평가하였다. 2018년 조사에서 서식지 환경요소 중 유기물 깊이, 지표면 식생 피도, 울폐도에서 간벌처리 조건에 따른 차이가 여전히 남아 있는 것으로 나타났다. 모든 조사 구역의 HT에서 유기물 깊이 및 울폐도가 가장 낮고, 지표면 식생 피도 값은 가장 높았다. 이는 간벌 이후 10년이 경과하였어도 여전히 숲의 구조에는 뚜렷한 차이를 보임을 의미한다.

본 연구에서 지표 절지동물 군집의 유형은 조사 구역

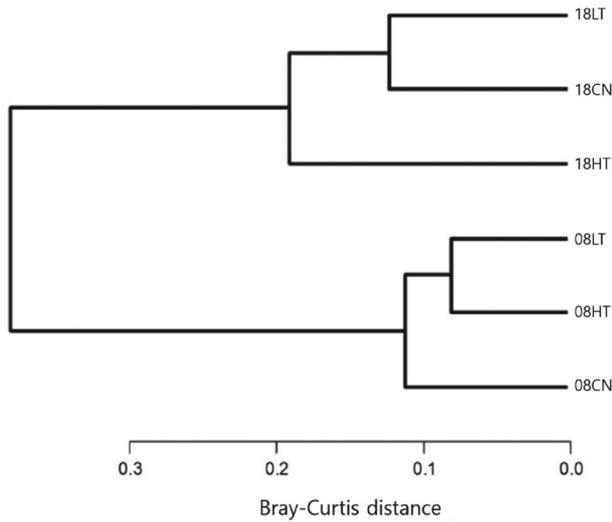


Fig. 5. Clustering of arthropod communities collected in 2008 and 2018 with three different thinning treatments (CN: control without thinning, LT: light thinning, and HT: heavy thinning).

Table 6. Change of abundance of major families in Coleoptera and Orthoptera at three study areas with different three different thinning treatments.

Order	Family	A			B			C			Average (±SD)		
		CN	LT	HT	CN	LT	HT	CN	LT	HT	CN	LT	HT
Coleoptera	Carabidae	9	-1	0	-19	23	50	42	18	7	10.7 (±30.5)	13.3 (±12.7)	19.0 (±27.1)
	Curculionidae	9	17	22	1	24	4	-55	-38	5	-15.0 (±34.9)	1.0 (±34)	10.3 (±10.1)
	Staphylinidae	-151	-59	62	-71	-9	-188	-100	-56	-104	-107.3 (±40.5)	-41.3 (±28)	-76.7 (±127.2)
	Tenebrionidae	-4	-17	20	-1	-4	54	53	33	25	16.0 (±32.1)	4.0 (±25.9)	33.0 (±18.4)
Orthoptera	Rhaphidophoridae	5	80	53	5	0	-11	70	8	-16	26.7 (±37.5)	29.3 (±44.1)	8.7 (±38.5)

CN: control without thinning, LT: light thinning, and HT: heavy thinning.

The values are differences between abundance of 2008 and 2018 (abundance in 2018 minus abundance in 2008).

과 간벌처리 조건에 따라 차이를 보였으며, 특히 A와 C 구역 간 차이가 크게 나타났다(Fig. 3). NMDS 상에 나타난 각 조사 구역 및 간벌 처리조건에는 절지동물 군집상의 분류군의 출현여부 및 종풍부도 순위가 영향을 미친다. A와 C 구역의 분포는 C 구역에서 채집되지 않은 곤충강 총채벌레목(Thysanoptera)이 가장 큰 영향을 미친 것으로 보이며, C-HT 구역에서만 나타난 왕지네목(Scolopendromorpha), A와 C 구역의 CN에서만 나타난 풀잠자리목 등이 차순위로 영향을 미친 것으로 생각된다. A와 C 구역에서 CN과 LT 간에 지표 절지동물 군집 유형이 유사한 결과를 보여 간벌처리 정도에 따른 차이를 보이며, 서식지 환경 중 유기물 깊이와 지표면 식생 피도의 영향으로 추정된다. B 구역의 경우, CN의 절지동물 군집은 LT보다 HT와 유사하였다. 서식지 환경 요소는 B 구역의 CN이 HT보다는 LT와 유사하기 때문에 이는 B 구역 LT에서만 나타난 땅노래기목, LT에서만 나타나지 않은 띠노래기목의 영향과 군집상 내 종풍부도 순위의 차이로 생각된다. 간벌처리 조건을 고려하면 전체적으로 거미강 거미목, 곤충강 딱정벌레목과 벌목은 HT에서, 툭토기강 툭토기목, 곤충강 파리목은 LT에서 가장 많은 개체수를 보였다. 이는 거미류 및 딱정벌레류는 낙엽과 같은 부식질, 식생의 피도와 연관이 있다는 선행 연구 결과에 부합하였다(Niemelä *et al.*, 1992; Michaels and McQuillan, 1995; Oxbrough *et al.*, 2005). 다만 벌목의 경우, 벌목 중 대부분을 차지하는 개미류는 부식질의 토양을 선호하고 낮은 유효도에서 높은 종다양성을 보인다고 보고한 선행 연구와는 다소 차이를 보였다(Holldobler and Wilson, 1990; Bruhl *et al.*, 1998). 한편, 툭토기목은 산림생태계 내 분해자의 역할을 수행하며, 유기물 깊이 및 식생 피도와 관련이 있고(Filser, 2002), 토양 수분 및 유기 물질을 필요로 하는 파리목은 부식질 깊이와 양의 상관관계가 있는 것으로 알려져 있다(Paoletti *et al.*, 1996; Frouz, 1999). 본 연구의 거미목과 딱정벌레목, 벌목의 변화 경향은 조사지의 서식지 환경요소 중 식물의 피도와 유기물 깊이, 툭토기목과 파리목은 유효도, 유기물 깊이, 식생 피도와 복합적 영향으로 보인다. 본 연구 결과에서 채집된 딱정벌레목은 포식성인 반날개과와 딱정벌레과, 식생 및 부식질을 섭식하는 바구미과와 거저리과가 우점하였다. 메뚜기목에서는 부식질을 섭취하는 꼽대목이 우점하는 것으로 나타났다. 딱정벌레목과 메뚜기목의 우점과는 서식지의 유기물 깊이 및 식생 피도와 연관이 있는 것으로 추정된다.

2008년 지표 절지동물 군집 조사에서는 2007년 시행한 간벌로 인해 통계적으로 유의한 영향이 나타나지 않았으나(Kwon *et al.*, 2010), 2008년 지표 절지동물 군집은 간벌

이전과는 다른 지표 절지동물 군집 내 개체 풍부도를 보였으며, 이후 시간 경과에 따라 환경 및 지표 절지동물 군집상의 변화가 나타났다. 간벌 직후에는 우점 분류군 중 거미강 거미목, 곤충강 벌목을 포함한 대다수의 지표 절지동물 분류군 개체수가 크게 감소하였다. 간벌로 인한 이러한 생물 개체수의 변화는 절지동물뿐만 아니라 다양한 산림 생물군에서도 나타난다. 식물을 비롯해 토양 내 서식하는 도롱뇽, 소형 포유류, 조류 등에서 간벌 직후 생물 개체수 및 다양도의 감소한다는 연구결과가 보고된 바 있다(Grialou *et al.*, 2000; Hayes *et al.*, 2003; Converse *et al.*, 2006; Sing *et al.*, 2018). 절지동물 분류군에 따라 간벌 이후, 곤충강 딱정벌레목 및 파리목과 같이 간벌로 인한 개체수의 증가, 또는 지네강 땅지네목과 노래기강 땅노래기목과 같이 개체 출현 유무의 변화가 나타난다. 일반적으로 간벌처리 지역에서는 소형 포유류, 조류 등과 같은 생물의 개체수 및 다양도는 시간에 따라 증가하는 것으로 알려져 있다(Sullivan *et al.*, 2001; Hagar and Friesen, 2009). 또한 절지동물 중 개미류, 파리목, 거미목, 총채벌레목, 메뚜기목, 매미목 등은 간벌 시행 이후 개벌지보다 간벌지역에서 더욱 풍부한 것으로 알려져 있다(Watt *et al.*, 1997). 그러나 Taki *et al.* (2010)은 간벌 직후 곤충의 종수 및 개체수가 증가하나 간벌 후 3년이 지난 뒤에는 곤충의 다양성 증가가 크게 나타나지 않았고, 간벌의 영향은 곤충 분류군에 따라 큰 차이를 보인다고 보고하였다. 본 연구에서 간벌 시행 이후, 장기적으로 거미강 장님거미목과 노리개강 갈퀴노래기목, 곤충강 메뚜기목 등에서는 개체수가 증가하였고 특히 곤충강 노린재목의 개체수가 크게 증가하였다. 노린재목 곤충들이 대부분 식물을 먹이로 하는 식식성인점을 고려하면 이는 간벌로 인한 하층식생 증가와 관련이 있을 것으로 생각된다.

또한 간벌 시행 10년 후인 2018년에 조사된 지표 절지동물 군집은 간벌 이전인 2006년보다 간벌 직후인 2008년 지표 절지동물 군집과 유사성을 보여, 간벌처리 후 10년이 지났으나 지표 절지동물의 군집은 여전히 그 영향을 받고 있는 것으로 나타났다. 절지동물 분류군 중 갑각강 등각목과 곤충강 벌목은 모든 간벌처리 조건에서 2008년에 비해 2018년 평균 개체수가 감소하였다. 거미강 거미목과 곤충강 딱정벌레목의 개체수 또한 2008년에 비해 2018년에서 감소하였으나, 간벌처리 조건 중 HT에서는 채집된 평균 개체수가 증가하였다. 일반적으로 지표 절지동물의 다양도 및 풍부도는 간벌 수준이 증가함에 따라 감소하는 것으로 보고된 바 있는데(Yi and Moldenke, 2008), 본 연구의 결과는 이러한 간벌의 영향이 절지동물 분류군별로 다르게 나타남을 의미한다.

본 연구의 절지동물 군집 분석은 목과 과수준의 상위 분류 자료를 이용하여 수행되었다. 서식지 변화에 따른 절지동물 군집 및 종다양성의 변화를 정밀하게 분석, 평가하기 위해서는 종수준의 분류 및 동정이 필요하다(Park *et al.*, 2016). 다만 이를 위해서는 많은 노력과 시간이 소요되며, 간벌에 대한 영향을 파악하는 데는 특정 분류군을 정밀하게 분류 및 동정하기보다는 절지동물 군집 전체를 다루는 상위 분류군 단계로 분류 및 동정한 자료를 이용해 평가하는 것이 유용한 것으로 알려져 있다(Ricotta *et al.*, 2002; Báldi, 2003; Cardoso *et al.*, 2004). 또한 상위 분류군 자료는 종수준에서 일어나는 세세한 변화를 반영해 주지 못할 수 있으나, 다양한 분류군이 포함되는 종합적인 특성 때문에 서식지 변화에 대한 보다 폭넓은 군집 내 변화를 잘 반영할 수 있다(Kwon *et al.*, 2013; Kwon *et al.*, 2016a). 이러한 특성을 이용하여 Kwon *et al.* (2016a)은 목수준 조사된 토양 절지동물을 이용하여 생태계의 변화를 평가하였고, Park *et al.* (2016)은 간벌 지역에서 절지동물 군집의 변화를 평가한 바 있다. 또한 Kwon *et al.* (2016b)은 산불지에서 장기간에 걸쳐 조사한 딱정벌레 군집변화를 분석한 결과, 산불과 벌채 등 환경교란의 영향이 과수준에서 가장 잘 나타났고, 종수준에서는 환경변화의 영향이 잘 나타나지 않았다고 보고하였다. 다만 상위 분류군을 이용한 서식지 평가 방법은 서식지 변화에 대한 생물 군집 전체의 반응을 빠르게 평가할 수 있으나, 종다양성 등의 상세한 변화를 나타내는 데에 있어 한계가 있다.

적 요

본 연구에서는 간벌 이후 지표 절지동물 군집의 장기적인 변화를 확인하기 위해, 잣나무조림지에서 간벌 전후에 조사되었던 과거 지표 절지동물 군집 자료와 간벌처리 10년 후인 2018년에 채집한 군집 자료를 비교하였다. 조사지역에서는 간벌 이후 10년이 지났으나 여전히 간벌처리에 따른 서식 환경(유기물 깊이, 지표면 식생 피도, 울폐도)의 차이가 나타났다. 2018년 조사된 절지동물 군집은 곤충강 파리목, 벌목, 딱정벌레목, 톱토기강 톱토기목, 거미강 거미목 순으로 우점하였고, 간벌처리 조건 중 강도간벌에서는 거미강 거미목, 곤충강 딱정벌레목과 벌목이, 약도간벌에서 톱토기강 톱토기목과 곤충강 파리목이 가장 많이 나타났다. 간벌 직후인 2008년에 비해 2018년 곤충강 딱정벌레목과 파리목, 벌목, 갑각강 등각목의 개체수는 감소하였고, 곤충강 노린재목과 메뚜기목의 개체수는 증가하였다. 2018년의 지표 절지동물 군집은 간벌 이전인 2006년 군

집에 비해, 간벌 직후인 2008년 군집과 유사한 것으로 나타났다. 본 연구는 지표 절지동물 군집의 변화를 조사지역 및 간벌처리 조건에 따라 나타내어, 차후 산림 내 간벌 계획 작성 또는 간벌을 이용한 산림 자원 관리에 대한 기초 자료를 제공한다. 이후로 다양한 간벌처리지 내 조사 등이 수반된 추가 연구가 수행된다면, 간벌로 인한 산림 절지동물 군집 변화를 더욱 명확하게 규명할 수 있을 것이다.

저자정보 이대성(경희대학교 대학원 박사과정), 권태성(알파곤충다양성연구소 소장), 김성수(동아시아환경생물연구소 소장), 박영규(한국유용곤충연구소 소장), 양희문(국립산림과학원 연구관), 최원일(국립산림과학원 연구관), 박영석(경희대학교 교수)

저자기도 연구설계: 박영석, 권태성, 양희문, 야외조사: 권태성, 김성수, 이대성, 박영석, 분류동정: 박영규, 김성수, 권태성, 자료 검토: 이대성, 최원일, 자료분석: 이대성, 박영석, 원고작성: 이대성, 박영석, 원고 수정 및 검토: 이대성, 권태성, 김성수, 박영규, 양희문, 최원일, 박영석

이해관계 본 연구는 이해관계의 충돌 여지가 없습니다.

연구비 본 연구는 국립산림과학원 연구과제와 한국연구재단 연구과제(NRF-2019R1A2C1087099)의 지원을 받아 수행되었습니다.

사사 연구를 충실하게 수행할 수 있도록 지원해주신 국립산림과학원 연구자분들께 감사드립니다.

REFERENCES

- Báldi, A. 2003. Using higher taxa as surrogates of species richness: a study based on 3700 Coleoptera, Diptera, and Acari species in Central-Hungarian reserves. *Basic and Applied Ecology* 4: 589-593.
- Basset, Y., L. Cizek, P. Cuénoud, R.K. Didham, F. Guilhaumon, O. Missa, V. Novotny, F. Ødegaard, T. Roslin, J. Schmidl, A.K. Tishechkin, N.N. Winchester, D.W. Roubik, H.-P. Aberlenc, J. Bail, H. Barrios, J.R. Bridle, G. Castaño-Meneses, B. Corbara, G. Curretti, W. Duarte da Rocha, D. De Bakker, J.H.C. Delabie, A. Dejean, L.L. Fagan, A. Floren, R.L. Kitching, E. Medianero, S.E. Miller, E. Gama de Oliveira, J. Orivel, M. Pollet, M. Rapp, S.P. Ribeiro, Y. Roisin, J.B. Schmidt, L. Sørensen and M. Leponce. 2012. Arthropod diversity in a tropical forest. *Science* 338: 1481-1484.
- Bruhl, C.A., G. Gunsalam and K.E. Linsenmair. 1998. Stratification of ants (Hymenoptera, Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 14:

- 285-297.
- Cardoso, P., I. Silva, N.G. de Oliveira and A.R.M. Serrano. 2004. Higher taxa surrogates of spider (Araneae) diversity and their efficiency in conservation. *Biological Conservation* **117**: 453-459.
- Choi, J.W., E.H. Lee, J.K. Eo, C.D. Koo and A.H. Eom. 2014. Community changes of ectomycorrhizal fungi by thinning in a forest of Korea. *The Korean Journal of Mycology* **42**: 133-137.
- Converse, S.J., W.M. Block and G.C. White. 2006. Small mammal population and habitat responses to forest thinning and prescribed fire. *Forest Ecology and Management* **228**: 263-273.
- Dinno, A. 2017. dunn.test: Dunn's Test of Multiple Comparisons Using Rank Sums. R package version 1.3.5. <https://CRAN.R-project.org/package=dunn.test>.
- Filser, J. 2002. The role of Collembola in carbon and nitrogen cycling in soil: Proceedings of the Xth international Colloquium on Apterygota, České Budějovice 2000: Apterygota at the Beginning of the Third Millennium. *Pedobiologia* **46**: 234-245.
- Frouz, J. 1999. Use of soil dwelling Diptera (Insecta, Diptera) as bioindicators: a review of ecological requirements and response to disturbance. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **74**(1-3): 167-186.
- Grace, J.M., R.W. Skaggs and G.M. Chescheir. 2006. Hydrologic and water quality effects of thinning loblolly pine. *Transactions of the ASABE* **49**: 645-654.
- Grialou, J.A., S.D. West and R.N. Wilkins. 2000. The effects of forest clearcut harvesting and thinning on terrestrial salamanders. *The Journal of Wildlife Management* **64**: 105-113.
- Hagar, J. and C. Friesen. 2009. Young Stand Thinning and Diversity Study: Response of Songbird Community One Decade Post-Treatment. US Geological Survey, Reston, Virginia 20 pp.
- Hayes, J.P., J.M. Weikel and M.M.P. Huso. 2003. Response of birds to thinning young Douglas-fir forests. *Ecological Applications* **13**: 1222-1232.
- Holldobler, B. and E.O. Wilson. 1990. *The Ants*. Belknap Press, Cambridge.
- Kang, H.M., J.T. Song, S.H. Choi and D.H. Kim. 2017. The change of soil animals by forest ecosystem restoration types. *Korean Journal of Environment and Ecology* **31**: 62-71.
- Kang, J.S., M. Shibuya and C.S. Shin. 2014. The effect of forest-thinning works on tree growth and forest environment. *Forest Science and Technology* **10**: 33-39.
- Kitching, R.L., A.G. Orr, L. Thalib, H. Mitchell, M.S. Hopkins and A.W. Graham. 2000. Moth assemblages as indicators of environmental quality in remnants of upland Australian rain forest. *Journal of Applied Ecology* **37**: 284-297.
- Kwon, T.-S., Y.S. Kim, S.W. Lee and Y.-S. Park. 2016a. Changes of soil arthropod communities in temperate forests over 10 years (1998~2007). *Journal of Asia-Pacific Entomology* **19**: 181-189.
- Kwon, T.S., C.M. Lee, S.-S. Kim and Y.K. Park. 2016b. Change of Beetle Communities in Burned Forest. National Institute of Forest Science, Seoul.
- Kwon, T.S., Y.K. Park, J.H. Lim, S.H. Ryou and C.M. Lee. 2013. Change of arthropod abundance in burned forests: different patterns according to functional guilds. *Journal of Asia-Pacific Entomology* **16**: 321-328.
- Kwon, T.S., H.M. Yang, J.H. Shin, S.-K. Kim and H. Yi. 2010. Effects of thinning on abundance and community structure of arthropods in a *Pinus koraiensis* plantation. *Korean Journal of Applied Entomology* **49**: 187-198.
- Lenski, R.E. 1982. The impact of forest cutting on the diversity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in the southern Appalachians. *Ecological Entomology* **7**: 385-390.
- Maleque, M.A., K. Maeto and H.T. Ishii. 2009. Arthropods as bioindicators of sustainable forest management, with a focus on plantation forests. *Applied Entomology and Zoology* **44**: 1-11.
- May, R.M. 1988. How many species are there on Earth? *Science* **241**: 1441-1449.
- Menta, C. and S. Remelli. 2020. Soil health and arthropods: From complex system to worthwhile investigation. *Insects* **11**(1): 54.
- Michaels, K.F. and P.B. McQuillan. 1995. Impact of commercial forest management on geophilous carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in tall, wet Eucalyptus obliqua forest in southern Tasmania. *Australian Journal of Ecology* **20**: 316-323.
- Miranda, P.N., F.B. Baccaro, E.F. Morato, M.A. Oliveira and J.H.C. Delabie. 2017. Limited effects of low-intensity forest management on ant assemblages in southwestern Amazonian forests. *Biodiversity and Conservation* **26**: 2435-2451.
- Moon, M., S.-S. Kim, D.-S. Lee, H. Yang, C.-W. Park, H. Kim and Y.-S. Park. 2018. Effects of forest management practices on moth communities in a Japanese larch (*Larix kaempferi* (Lamb.) Carrière) plantation. *Forests* **9**: 574.
- Niemelä, J., J.R. Spence and D.H. Spence. 1992. Habitat associations and seasonal activity of ground-beetles (Coleoptera, Carabidae) in central Alberta. *The Canadian Entomologist* **124**: 521-540.
- Oksanen, J., F.G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P.R. Minchin, R.B. O'Hara, G.L. Simpson, P. Solymos, M.H.H. Stevens, E. Szoecs and H. Wagner. 2019. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-6. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Olajuyigbe, S., B. Tobin, M. Saunders and M. Nieuwenhuis. 2012. Forest thinning and soil respiration in a Sitka spruce forest in Ireland. *Agricultural and Forest Meteorology* **157**: 86-95.

- Oxbrough, A.G., T. Gittings, J. O'Halloran, P.S. Giller and G.F. Smith. 2005. Structural indicators of spider communities across the forest plantation cycle. *Forest Ecology and Management* **212**: 171-183.
- Paoletti, M.G., M. Bressan and C.A. Edwards. 1996. Soil invertebrates as bioindicators of human disturbance. *Critical Reviews in Plant Sciences* **15**: 21-62.
- Park, Y.-S., Y.K. Park and H.M. Yang. 2016. Effects of clear-cutting on forest arthropod communities at two different vertical levels (crown and ground surface). *Korean Journal of Ecology and Environment* **49**: 271-278.
- 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/>.
- Rambo, T.R. and M.P. North. 2009. Canopy microclimate response to pattern and density of thinning in a Sierra Nevada forest. *Forest Ecology and Management* **257**: 435-442.
- Ricotta, C., M. Ferrari and G. Avena. 2002. Using the scaling behaviour of higher taxa for the assessment of species richness. *Biological Conservation* **107**: 131-133.
- Schowalter, T.D., J.W. Webb and D.A. Crossley. 1981. Community structure and nutrient content of canopy arthropods in clearcut and uncut forest ecosystems. *Ecology* **62**: 1010-1019.
- Schowalter, T.D., Y.L. Zhang and J.J. Rykken. 2003. Litter invertebrate responses to variable density thinning in western Washington forest. *Ecological Applications* **13**: 1204-1211.
- Seastedt, T.R. and D.A. Jr. Crossley. 1984. The Influence of arthropods on ecosystems. *BioScience* **34**: 157-161.
- Sing, L., M.J. Metzger, J.S. Paterson and D. Ray. 2018. A review of the effects of forest management intensity on ecosystem services for northern European temperate forests with a focus on the UK. *Forestry: An International Journal of Forest Research* **91**: 151-164.
- Sullivan, T.P., D.S. Sullivan and M.F.L. Pontus. 2001. Stand structure and small mammals in young lodgepole pine forest: 10-year results after thinning. *Ecological Applications* **11**: 1151-1173.
- Taki, H., T. Inoue, H. Tanaka, H. Makihara, M. Sueyoshi, M. Iso-no and K. Okabe. 2010. Responses of community structure, diversity, and abundance of understory plants and insect assemblages to thinning in plantations. *Forest Ecology and Management* **259**: 607-613.
- Verschuyf, J., S. Riffell, D. Miller and T.B. Wigley. 2011. Biodiversity response to intensive biomass production from forest thinning in North American forests - A meta-analysis. *Forest Ecology and Management* **261**: 221-232.
- Vesala, T., T. Suni, Ü. Rannik, P. Keronen, T. Markkanen, S. Sevanto, T. Grönholm, S. Smolander, M. Kulmala, H. Ilvesniemi, R. Ojansuu, A. Uotila, J. Levula, A. Mäkelä, J. Pumpanen, P. Kolari, L. Kulmala, N. Altimir, F. Berninger, E. Nikinmaa and P. Hari. 2005. Effect of thinning on surface fluxes in a boreal forest. *Global Biogeochemical Cycles* **19**: GB2001.
- Watt, A.D., N.E. Stork, C. McBeath and G.L. Lawson. 1997. Impact of forest management on insect abundance and damage in a lowland tropical forest in Southern Cameroon. *Journal of Applied Ecology* **34**: 985-998.
- Yi, H. and A. Moldenke. 2005. Response of ground-dwelling arthropods to different thinning intensities in young Douglas fir forests of Western Oregon. *Environmental Entomology* **34**: 1071-1080.
- Yi, H. and A. Moldenke. 2008. Responses of litter-dwelling arthropods to four different thinning intensities in Douglas-fir forests of the Pacific Northwest, USA. *Annales Zoologici Fennici* **45**: 229-240, 212.