

진화생태학의 형성을 통해 살펴본 생태학의 성격*

1

김기윤
서울대학교 과학문화연구센터

Nature of the Ecology Seen
Through the Formation of Evolutionary Ecology

KIM Kiyoon
Science Culture Research Center
Seoul National University

ABSTRACT

Contemporary textbooks in ecology incorporate the terms and language which have been developed through the competing and often seemingly incompatible conceptual bases. Advocates of the prevailing trend in ecology which has been dubbed as the evolutionary ecology, have been criticising the major premises and concepts of the old-fashioned ecosystem ecology. Yet they can not but adopt concepts and premises of the ecosystem ecology when they have to handle concrete problems in ecology. It is particularly noticeable in handling the practical issues at the textbook of environmental sciences, but the same tendency could be seen from most of the general textbooks in ecology. The obvious reason is the usefulness of those concepts and methods developed from different disciplinary bases developed for different purposes.

The incompatibility between premises and assumptions in evolutionary biology and ecology has been noticed from the inception of the ecology as a discipline, yet significant conflicts between the evolutionary viewpoints and functional viewpoints in ecology started from the early 1970s. Nevertheless, in spite of the diverse opinions on the nature of ecology, the practitioners of ecology in general seem to be rather liberally using the conceptual and methodological tools borrowed from the evolutionary ecology, ecosystem ecology, population ecology, and the community ecology.

1 * 이 글은 2001년도 과학문화연구센터의 연구지원을 받아 작성되었다. 연구보고문 “생태학의 과학적 문화적 배경에 관한 연구: 진화생태학”의 내용을 기초로 하였다. 일관된 초점을 만들어 내기 위해서 본지 심사위원들과 편집인의 조언에 크게 힘입었다.

Through a brief historical reflections on the rather puzzling diversities in ecological perspectives on nature, I was led to a conclusion that the methodological pluralism and conceptual diversity do not necessarily mean unfavorable fragmentation of the discipline. Methodological and conceptual diversity in ecology could mean equipping adequate instruments to grasp the many faces of ecological scopes, and to describe the multi-faceted layers of nature. Indeed, the diversity could be a sign of health rather than a sign of crisis in ecology.

Key Words: Ecology, Systems Ecology, Ecosystem Ecology, Evolutionary Ecology, Environment, *The Limits to Growth*

1. 서론

전지구적인 환경, 에너지, 부존 자원 등의 과거, 현재상황, 그리고 미래의 예측에 대한 연구보고서의 형태로 출판된 □성장의 한계□는 환경문제에 대한 생태학적 분석의 유용성과 한계를 논의할 때 항상 되돌아 보게되는 중요한 문서가 되었다.²⁾ 하지만 또 한편 이 연구에서 사용된 시스템모델링 자체의 한계에서 시작하여 많은 비판이 이어졌다. 그 비판의 입장은 참으로 다양해서, 인류의 진보에 대한 낙관론이 유지되어야한다는 도덕적인 의무감에 기초한 비판으로부터 자유주의 이데올로기를 등에 업은 다국적 기업의 음모가 아닌가하는 의혹까지 대두되었다.³⁾ 최근까지도 성장의 한계란 마르크시즘이나 종속이론과 함께 지나간 20세기를 풍미하던, 그러나 이제는 분명 지나가 버린 과거의 아이디어라는 “관련학자와 연구자들의 의견”이 소개되는 형편이다.⁴⁾

오래 전 이 문제를 다룬 송상용 교수의 글 “성장의 한계”에서 우리는 그의 균형감각과 문제를 파악하는 치밀함을 읽을 수 있고, 또 생명현상에 관해 오랫동안

2) Donella H. Meadows, Dennis L. Meadows, Joergen Randers, and William W. Behrens, III, *The Limits to Growth: A Report for the Club of Rome's Project on the Predicament of Mankind* (New York: Universe Books, 1972).

3) H. S. D. Cole, et al., *Model of Doom: A Critique of the Limits to Growth* (New York: Universe Books, 1973)에서 Boern Lomborg, *The Sceptical Environmentalist: Measuring the Real State of the World* (New York: Cambridge University Press, 2001/1998)에 이르기까지 수많은 출판물이 쏟아져 나왔다.

4) *Foreign Policy* (2002년 11-12월)의 기사를 소개하는 2002년 11월 13일 □동아일보□ A10의 국제관계 기사에서.

진화생태학의 형성을 통해 살펴본 생태학의 성격 3

관심을 가져온 역사학자로서의 조심스러운 통찰을 엿볼 수 있다.⁵⁾ 그는 □성장의 한계□가 생태계생태학의 시스템 모델링으로 지구전체의 환경문제를 다룬 중요한 사례연구로서, 그 한계와 쏟아지는 비판에도 불구하고 생태학과 환경문제 사이의 관계에 대한 많은 논의를 유발하게 되었으며, “성서, 자본론, 종의 기원, 정신분석학과 함께 세계를 뒤흔든 불멸의 고전”이라는 평가를 내린다. 많은 약점에도 불구하고 성장의 한계는 환경론의 중요한 개념으로 남게 되리라는 송 교수의 평가는 환경론의 기초가 되어있는 생태학의 역사에 대한 통찰을 통해서도 뒷받침된다.

무엇보다도 □성장의 한계□는 많은 변수들을 생략한 시스템생태학의 추정 모델링에 기초한 개략적인 연구였다. 그리고 □성장의 한계□의 기초가 되었던 시스템생태학은 좀 더 다양한 생태현상을 포함한 생태계생태학의 중요한 그러나 일부에 불과한 도구로 간주될 수 있다.⁶⁾

현재 학문분야로서 생태학의 주요 연구과제들은 □성장의 한계□의 기초였던 생물상의 기능적 구조를 살피려는 생태계생태학을 넘어서 긴 시간을 두고 생물상의 변화양상을 살피려는 진화생태학을 표방하는 경향으로 기울고 있다. 하지만 생태계생태학은 여전히 교육과 연구의 대상이 되고 있으며 환경과학의 중요한 도구로 남아있다. 생태계생태학과 진화생태학은 생태학이라는 분야가 하나의 통일된 방법론과 목적을 지녀야한다는 입장으로 바라볼 때는 타협하기 힘든 갈등을 드러내고 있는 듯 보인다. 하지만 생태학이란 무엇이며 어떤 내용이 이 분야의 연구프로그램으로 선택되는지는 단순히 논리적인 추론을 따라서 결정되지 않는다. 이는 우발적일 수도 있는 역사적인 사건의 연속선상에서, 의사소통과 교육을 위한 필요 속에서, 실제 문제의 해결을 위한 노력 속에서, 어떤 경우에는 논문을 만들기 위한 연구주제를 좇아서 만들어지기도 한다. 그 속에서 생태학은 다층적인 자연의 위계들과 다양한 현상들을 함께 다루는 복합적인 구조를 갖추게 된다. 즉 다양한 역사적 사건들의 배경 속에서 배태된 다양한 연구 대상 및 방법론들을 함께 포함하게 되는 것이다.

5) 송상용, “성장의 한계,” 金泰吉外, □現代社會와 哲學□ (文學과知性社, 1981), 292-303쪽.

B. 카머너, □원은 닫혀야한다: 자연과 인간과 기술□, 송상용 옮김 (전파과학사, 1980), 301쪽의

역자후기에서 송 교수는 1970년경 르네 뒤보의 □팩이나 인간적인 동물□을 읽고 생태학의 내용을 접하면서 생명현상의 “특이성”에 눈뜨게 되었다고 말한다. 하지만 그의 생명현상에 관한 관심은 다윈의 자연주의적 입장에서 목적론적인 요소를 찾아내려 애쓰는 강단철학자들의 형이상학적인 일탈을 비판하는 석사학위 논문, 그리고 18세기를 풍미하던 자연관에 단지 신을 매개로 한 유신론 및 이신론이나 거친 유물론적 체계뿐 아니라 균형 잡힌 자연주의의 요소가 면면이 유지되고 있었음을 주장하는 라메트리에 관한 연구에서도 볼 수 있다. 송상용, “다윈의 진화론과 목적론,” 1966년 서울대학교 철학과 석사학위 논문; “*L’homme machine*의 분석”, □과학사 중심 교양과학□, 송상용 편저 (祐成文化社, 1980), 298-314쪽.

6) 생태계생태학과 시스템생태학의 차이, 그리고 수많은 생태학 관련분야들의 역사적 개관을 위해서는 로버트 매킨토시, □생태학: 개념과 이론 *The Background of Ecology*□, 김지홍 옮김 (아르케, 1999/1985)를 보라.

2. 생태계생태학과 진화생태학

영국의 식물학자 텐즐리(Arthur G. Tansley, 1871-1955)는 1935년 최초로 “생태계ecosystem”라는 단어를 만들어 쓰기 시작할 것을 제안하면서, 시스템이라는 용어가 “물리적”인 의미를 지님을 강조한다. 그는 생태학이 물리과학의 용어와 개념을 사용해야 함은 물론, 물리과학의 성격을 지니게 되어야한다고 주장하면서, 무엇보다도 미국의 식물학자 클레멘츠(Frederic E. Clements, 1874-1945)에 의해 확립된 천이, 극상 등의 개념을 바탕으로 하는 군집생태학community ecology에 내재되어 있는 유기체론적인 기본 관점을 부정한다. 즉 텐즐리는 식물군집을 한 단위의 “복잡한 유기체complex organism”로 보는 클레멘츠의 입장을 비판하면서 그 대안으로 생물뿐 아니라 생물의 물리적인 환경요소들을 포함하는 좀 더 확장된 생태학적 개념단위로 “생태계”를 제시했다. 물론 그는 클레멘츠류의 생태학을 전면 부정하지는 않았다. 텐즐리는 클레멘츠가 만들어 낸 이론들이 식물상의 이해를 위한 초석이 되어 있음을 인정하는데, 특히 “천이succession” 개념은 식물상의 역동적인 변화양상을 보여주는 중요한 개념임을 지적한다. 하지만 천이가 기후조건에 따라 일정한 방향으로 변화하여 결국은 안정상태인 극상에 이르게된다는 이론전개에 대해서는 이의를 제기한다. 극상으로 이어지는 이들 일련의 개념은 한 식물군집이 그 전체로서 한 생명체의 성격을 띠는 초유기체super-organism론 및 한 식물군집은 그를 이루고 있는 개별적인 구성요소들의 집합만으로는 설명될 수 없는 새로운 성질을 만들어내게 된다는 전일론holism에 바탕한 논의들이다.⁷⁾ 텐즐리는 이들 초유기체론이나 전일론을 의심스럽게 여기며, 이러한 의심스러운 논의의 전형적인 모습을 클레멘츠에게서 보다는 클레멘츠보다 더 열성적으로 식물군집의 유기체적인 성격을 읽어내려 드는 학자들에게서 읽어낸다.⁸⁾ 하지만 텐즐리는 생태계생태학이라는 독특한 패러다임을 갖춘 한 학문 분야를 만들어내지는 못했다. 생태계생태학이라는 분야는 20세기 중반 미국의 역사적 배경 속에서 독특한 성격을 띠고 만들어진다.⁹⁾

-
- 7) 이도원 “생태학에서의 부분과 전체,” □과학사상□, 제40호(2002년 봄), 58-73쪽을 통하여 전일론을 둘러싼 논의가 생태학 내에서도 얼마나 다양한 주제로 나타날 수 있는가를 살필 수 있다. 클레멘츠 생태학의 유기체론적 성격에 대해서, 그리고 유기체론적인 군집의 개념에도 불구하고 클레멘츠가 지녔던 방법론상의 환원론적인 입장에 관해서는 김훈기, “클레멘츠(1874-1945)의 군집유기체 이론의 성격,” □한국과학사학회지□, 제13권 제1호(1991), 34-55쪽을 보라.
- 8) Arthur Tansley, “Use and Abuse of Vegetable Concepts and Terms,” *Ecology* 16 (1935), pp. 248-307. 텐즐리는 특히 1934년에서 1935년에 걸쳐 발표된 John Phillips의 논문, “Succession, Development, the Climax, and the Complex Organism: An Analysis of Concepts,” *Journal of Ecology* 22 (1934), pp. 554-571; 23 (1935), pp. 210-243; 23 (1935), pp. 488-508을 비판하고 있는데, 필립스가 자연을 있는 그대로 본 것이 아니라, 자연 속에서 조화롭게 살아가는 인간사회의 이상을 보려들었다는 인상을 받았다고 말한다.
- 9) 생태계생태학의 형성과정에 대해서는 Joel B. Hagen, *An Entangled Bank: The Origin of Ecosystem Ecology* (New Brunswick: Rutgers University Press, 1992), 그리고 Frank Benjamin Golley, *A History of the Ecosystem Concept in Ecology: More Than the Sum of the Parts* (New Haven: Yale University Press, 1993)을 보라. 좀 더 사회, 문화적인 배경의 맥락에서 생태계생태학은 물론, 그 전의 군집생태학과 그 후의 진화생태학의 형성과정을 그린 Donald Worster, *Nature's Economy: A History of Ecological Ideas*, 2nd ed. (Cambridge: Cambridge University Press, 1994)가 있으며, 간단한 소개로는 김기윤, “생태학의 사회적, 문화적 배경에

생태계생태학을 새로운 패러다임과 내용을 갖춘 분야로 만들어 선을 보이는 사람은 유진 오덤(Eugene P. Odum, b. 1913)이다. 그는 생태계의 개념을 중심으로 하는 “새로운 생태학”을 표방하며 영향력 있는 생태학 교과서를 출판한다.¹⁰⁾ 오덤의 생태계생태학은 생태계의 생물요소들과 무생물요소들을 기능적인 전일체로 묶고 그 구조와 기능의 관계를 보여주는 공통분모로서의 물질과 에너지 이동을 정량적으로 그려내는 모습으로 나타난다. 즉 오덤의 생태계생태학은 기술적인 자연사를 벗어나 이론적인 틀을 갖춘 물리과학으로서의 면모를 지향하면서도 유기체론적이고 전일론적인 생물상의 개념을 유지한다. 생태계생태학의 표준적인 교과서를 출판해 내면서 그 개념을 정립하는데 주도적인 역할을 하게되는 유진 오덤이 클레멘츠의 유기체적 개념들을 대체로 받아들이고 또 무엇보다도 생물군집에 대한 전일론적 시각을 더욱 강조하게 되는 상황이 벌어졌다.¹¹⁾ 따라서 생태계생태학은 클레멘츠류의 유기체적인 성격과 시스템학의 기계론적 또는 공학적인 성격이 결합된 형태라는 뜻으로 “사이버네틱” 생태학이라고 불려지기도 한다. 생태계생태학은 핵실험의 결과물인 오염물질들의 이동경로를 살피는데 탁월한 모델로 여겨졌고, 한때는 방사생태학radiation ecology라 불리기도 하면서 정부기관의 재정지원 아래 급속히 성장한다.¹²⁾ 이어서 생태계생태학의 개념과 여타의 생태학 내용들은 1960년대 말에서 1970년대에 걸쳐 환경문제에 대한 관심이 높아지면서, 그리고 스푸트니크의 영향으로 새로운 교과과정이 미국에 도입되는 과정에서 중등학교의 교과내용으로 채택되기 시작하였고, 일반인을 겨냥한 생태학 입문서의 형태로도 출판되기 시작하였다.¹³⁾ 지금도 도서관이나 책방에서 발견되는 생태학 입문서 또는 일반인들을 위한 교양서들은 대부분 오덤이 채택한 생태계생태학의 틀을 따르고 있다. 생산자, 소비자, 분해자들을 이어주는 물질과 에너지의 열역학적 흐름을 중요하게 다루지만, 식상이 천이를 거쳐 극상에 이르면 생태계는 평형을 이루게 된다는 클레멘츠류의 유기체적인 자연관에 기초한 개념들 역시 당연한 것으로 인정하면서 논의가 전개된다. 여기에 동물상을 위주로 한 개체군생태학의 정량적인 피식자와 포식자 사이의 관계에 관한 내용들이 덧붙여진다.¹⁴⁾ 오덤류의 생태학이 단지 생태학 입문서나 교양서에서만 큰 비중을 차지하고 있는 것은 아니다. 생태학 전문서적들 역시 오덤의

관한 역사적 고찰,” □한국과학사학회지□, 제24권 제1호 (2002년 6월), 40-56쪽을 보라.

*Nature's Economy*는 □생태학, 그 열림과 닫힘의 역사□, 강현, 문순홍 옮김 (아카넷, 2002)로 번역 출판되었다.

- 10) Eugene P. Odum, *Fundamentals of Ecology* (Philadelphia: W. B. Saunders, 1953).
- 11) 오덤의 전기인 Berry Jean Craige, *Eugene Odum: Ecosystem Ecologist and Environmentalist* (Athens: University of Georgia Press, 2001)에서 볼 수 있듯이 오덤의 생태계생태학을 논하는 사람들은 거기서 드러나는 유기체론적인 그리고 전일론적인 성격을 특히 강조한다.
- 12) Chunglin Kwa, “Radiation Ecology, Systems Ecology and the Management of Environment,” *Science and Nature*, ed. Michael Shortland (Oxford: The Alden Press, 1993), pp. 213-250.
- 13) 김기운, “생태학의 사회적, 문화적 배경에 관한 역사적 고찰”.
- 14) 이 글에서 논의하지 않은 개체군생태학population ecology은 나름대로의 역사적 족적을 지니고 있다. Sharon E. Kingsland, *Modeling Nature: Episodes in the History of Population Ecology* (Chicago: University of Chicago Press, 1985). 사실, 생태학을 나누는 여러 가지 틀이 있을 수 있다. 그리고 이 글에서 전혀 언급하지 않는 많은 생태학 분야를 기술하고 있는 매킨토시의 □생태학□을 보라.

“열역학적” 이면서도 유기체론적인 생태계의 개념을 식물상이나 동물상의 구조와 기능 그리고 그 변화를 기술하는 유용한 도구로 쓰고 있다.

하지만 영어권 국가들에서의 생태학 전문서적들을 살펴보면 오덤의 생태계생태학의 유기체론적인 논의들과는 거리를 두는 진화생태학이라 일컬어지는 내용들이 무게 있게 다루어지고 있다. 영국에서 가장 많이 쓰이고 있는 베곤 등이 쓴 생태학 교과서에는 생태계에 대한 언급이 빠져있으며, 미국에서 상당히 널리 채택되고 있는 콜린보의 교과서 역시 생태계는 아주 짧게 소개되고 있을 뿐이다.¹⁵⁾ 진화생태학이라는 제목의 책도 여러 권 눈에 띄는데, 이 분야의 대표적인 교과서의 저자는 그 책의 제 5판 서문에서 이제 이 진화생태학이라는 분야가 한껏 꽃피면서 “다른 종류의 생태학을 대체해가고 있다” 라고 단언한다.¹⁶⁾

생태계생태학이 생태학계에서 사라질 리는 없지만, 이제 이 분야의 저자들은 점차 다소간 방어적인 언급을 서론에 담기 시작하고 있다. 영어권에서 가장 널리 사용되고 있는 리클레프스의 생태학 교과서는 오덤의 책과 마찬가지로 생태계 개념의 중요성이 강조되고 있는 책이다. 대부분의 생태학자들과 마찬가지로 그 역시 초판에서부터 제 3판에 이르기까지 계속해서 진화론적 시각의 중요성을 강조하고 있지만, 제 3판에서 그는 이전의 판본에서 책의 말미에 배치되었던 생태계에 대한 내용을 책 앞머리에서 다루겠노라고 말하면서 생태계 개념의 유용성을 더욱 강조한다. 사실 1973년 출판된 리클레프스의 책 초판 서문에서 그는 자신의 주 관심사가 “환경문제의 해결을 위한 실제적인 목적을 수행하기에 가장 훌륭한 도구” 인 “자연군집의 구조적 기능” 을 보이는데 있음을 이야기하고 있다.¹⁷⁾

둘이켜 보면 오덤 자신도 아직 영향력 있는 생태계생태학의 고전인 그의 □생태학의 기초들□ 제2판에서 그의 생태학이 “원자력 에너지의 평화적 이용을 위한 환경문제의 해결을 위해 기능적인 접근” 을 하고 있다고 말한다.¹⁸⁾ 생태계생태학이 환경문제를 다루기 위한 도구적 성격이 강한 연구방향이라면, 진화생태학은 자연의 모습을 있는 그대로 충실히 그려내고 있는 생태학이라는 진화생태학자의 주장이 그럴 듯 해 보이기도 한다.¹⁹⁾ 국내의 많은 생태학 교과서 저자들은 대체로 이러한 생태계생태학과 진화생태학의 갈등에 대해 특별히 언급하지 않고 이 내용 저 내용을 섞어서 다루는 경향을 보인다. 하지만 국제적으로 알려져 있는 저자들은 대체로

15) Michael Begon, John L. Harper, and Colin R. Townsend, *Ecology: Individuals, Populations, and Communities* 3rd ed. (Cambridge, Mass.: Blackwell, 1996). 초판은 1986에 출판되었다; Paul A. Colinvaux, *Introduction to Ecology* (New York: John Wiley, 1973). 제 3판은 *Ecology 2* 라는 제목으로 1993년에 같은 출판사에서 출판되었다.

16) Eric R. Pianka, *Evolutionary Ecology*, 5th ed. (New York: HarperCollins, 1994), p. ix. 그리고 이 책의 500쪽 가까운 내용에 대한 긴 색인에서 생태계는 단 네 군데에서 나타나는 것으로 되어있다.

17) Robert E. Ricklefs, *Ecology*, 1st ed. (Portland: Chiron Press, 1973), p. vii. 제 3판이 출판되어 있다 (New York: W. H. Freeman, 1990).

18) Eugene P. Odum, and Howard T. Odum, *Fundamentals of Ecology*, 2nd ed. (Philadelphia: W. B. Saunders, 1959/1953). 후에 생태계생태학의 기초적인 사례연구로 제시되는 중요한 오덤의 연구들은 1953년 이 책 초판이 출판된 후에 시작되었다.

19) 생태학적 개념들이 지니는 인식론적인 성찰에 대한 논의는 의외로 빈약하다. 우선 *The Philosophy of Ecology: From Science to Synthesis*, ed. David R. Keller and Frank B. Golley (Athens: The University of George Press, 2000)의 글들을 볼 수 있다.

그들의 생태학 교과서에서 생태계생태학과 진화생태학사이의 갈등에 대해 간접적으로나마 언급을 하고 있다.²⁰⁾ 리클레프스의 경우, 생태계생태학적 개념들의 유용성에 크게 의존하고 있으면서도 진화생태학자들의 비판을 염두에 두면서 생태계생태학의 개념과 모델들이 실제 자연환경을 얼마나 정확하게 예측하고 효율적으로 관리할 수 있는 도구들인가 하는 문제에 대해서는 상당히 신중한 입장을 보인다.

이러한 혼란에 대하여 많은 생물학자들, 분자생물학자들은 물론이고 분류학자들 역시 생태학이 과연 통일된 한 학문분야라 할 수 있는가 의문을 던지기도 한다. 하지만 그 와중에도 환경과학 또는 환경생태학이라는 이름 아래 생태학의 다양한 방법론 및 개념들이 뒤섞여 이용되는 경향이 점차 자리를 잡아가기 시작하고 있다.²¹⁾

3. 진화생태학의 핵심적인 주장들

현대적인 내용을 갖춘 진화생태학의 등장과는 독립적으로, 진화론과 생태학의 관계에 대한 논의는 오래 전부터 있어왔다.²²⁾ 앞서 소개하였던 생태계 개념의 중요성을 강조하는 영향력 있는 교과서인 리클레프스의 책도 초판부터 제3판까지 계속해서 생태학의 이해를 위해 진화론이 중요하다는 설명을 서문에 담고 있다. 아니, 이미 헤켈(Ernst Haeckel, 1834-1919)이 생태학이라는 단어를 만들어 낼 당시부터 생태학은 진화론의 논의들 속에서 형성되고 또 설명될 수 있으리라는 입장이었다.²³⁾ 도브잔스키(Theodosius Dobzhansky, 1900-1975)는 일찍이 모든 생명과학이 진화론의 배경아래서 이해되어야 한다고 주장했으며, 허친슨(Evelyn G. Hutchinson, b. 1903) 같은 개체군생태학자도 생태학이라는 극장에서 공연되고 있는 연극은 사실은 진화라는 이야기를 하고 있다.²⁴⁾ 하지만 이러한 다소 막연한 진화와 생태학에 관한 논의들과는 달리, 최근의 생태학자들이 생각하는 진화생태학의 그림은 좀 더 구체적인 것이어서 근본적인

20) Robert Leo Smith, *Elements of Ecology*, 2nd ed. (New York, 1986), p. xiii에서 저자는 2판의 내용은 초판과 비교해 볼 때 “생태계생태학적 접근”에서 “진화생태학적 접근”으로 변화했다고 말한다. 저자에 따라서는 생태학의 파편화를 근심하며 한 통합분야로서의 생태학을 지향한다는 의도를 표명하기도 한다.

21) 그 자신 진화생태학자임을 내세우는 붓킨의 교과서인 붓킨, 그리고 켈러, □환경과학□, 김강주 외 옮김 (신호서적, 2001)을 보라. 원저는 Daniel B. Botkin, Edward A. Keller, *Environmental Science: Earth as Living Planet*, 3rd ed. (New York: John Wiley & Sons Inc., 2000)이다.

22) James P. Collins, “Evolutionary Ecology and the Use of Natural Selection in Ecological Theory,” *Journal of the History of Biology* 19 (1986), pp. 257-288. 콜린스는 진화론과 생태학의 관계에 대한 역사적인 연구를 제안한다. 그러나 이 글은 주로 1920년에서 1940년 사이에 격리되어 있던 진화론과 생태학이 1950년에서 1960년대 사이에 개념과 이론의 연결을 시도하는 노력이 있었음을 보여주는데 그치고 있다. 생물학의 통일, 특히 진화이론의 통일을 위한 학자들의 노력과 정열, 그리고 그 통일을 위한 노력 속에서 생태학이 완전히 빚겨 서 있는 모습을 Vassiliki Betty Smocovitis, *Unifying Biology: The Evolutionary Synthesis and Evolutionary Biology* (Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1996)는 보여준다.

23) Ernst Haeckel, *Generelle Morphologie der Organismen: Allgemeine Grundzuege der organischen Formen-Wissenschaft, mechanische begründet durch die von Charles Darwin reformierte Descendenz-Theorie...*, 2 vols. (Berlin: G. Reimar, 1866).

24) G. Evelyn Hutchinson, *The Ecological Theater and the Evolutionary Play* (New Haven: Yale University Press, 1965).

지식관의 변화를 보여준다. “진화생태학”이라는 용어는 생태학의 “기능적인 접근,” 즉 생물과 그 환경 사이의 관계가 어떻게 작용하는가에 대한 연구에 그칠 것이 아니라 어떠한 원인에 의해 어떠한 과정을 거쳐서 그러한 관계에 이르게 되었는지를 연구해야한다는 주장 속에 1962년 오라이언에 의해 제시되었다.²⁵⁾ 1970년대에 이르면 생태학의 이해를 위해 진화론이 도움을 줄 수 있으리라는 막연한 내용을 크게 넘어서는 논의가 시작된다. 생태학 교과서들이 진화생태학이라 일컬어지는 새로운 내용들을 좀 더 많이 다루기 시작하면서 생태계생태학의 논의들을 상대적으로 덜 다루는 것만도 아니다. 이들 사이에는 자연을 보는 좀 더 근본적인 차이가 존재한다. 물론 교과서적인 책에서 이들 사이의 갈등이 구체적으로 논의되는 일은 드물지만, 흔히 이들 새로운 생태학 교과서의 저자들은 오덤의 생태계생태학에서 매우 중요하게 다루어지는 개념들을 오류로 간주한다.²⁶⁾

1960년대에 뜨거웠던 자연선택의 단위에 대한 진화론 내에서의 논쟁이 군집의 변화양상을 자연선택의 결과와 유비시켜 논하던 생태계생태학의 담론에 의혹을 일으켰다고 이야기되기도 한다. 하지만 본격적인 반론은 역시 생태계생태학이 널리 알려지기 시작하며 1970년대에 시작된다. 우선, 드러리와 니스벳은 1973년 뉴잉글랜드 지방의 삼림에 대한 연구를 통해서 천이의 개념 및 이에 기반한 생태학의 기본가정들에 의문을 던진다. 천이가 진정 시간의 흐름에 따라서 극상을 향해 진행되는지, 천이 과정에서 생체량이 항상성을 유지하는 가운데 생물 종들이 다양해지는 경향이 나타나는지, 그리고 이어서 안정된 식상에서는 종 다양성이 커지며, 또 다양한 종으로 구성된 식상은 안정성이 높아지는지 등에 대한 의문이 제기된다. 드러리와 니스벳은 생태계생태학에서 인정되고있는 이들 기본적인 관점들을 부정한다. 이들은 숲이 보여주는 식상의 변화는 각 종의 식물들이 생육지점의 상황에 따라 각각 다르게 진행되면서 특정 개체군이 도태되기도 하고 또 널리 퍼져 나가기도 하면서 “모자이크” 형태로 나타나며, 그 과정에서 어떤 “질서”가 드러나지는 않는다고 주장한다.²⁷⁾

생태계생태학의 기본적인 가정이나 개념들에 대한 부정이 계속되면서 식물상 및 그 변화를 표현하는 새로운 용어와 개념들이 나타나기 시작한다. 과연 나지에 처음 자리잡은 개척자식물이 죽어서 사라지거나 “자연적인 교란natural disturbance”의 간섭이 일어나지 않는데도 식물들이 천이의 다음단계인 식물들에게 유리한 환경을 만들어주면서 그 자리를 물려주는 것일까? 이러한 이어주기가 식상이 극상에 이르러 안정된 상태가 되면 그치게 되고 자연상태에서는 극상상태라는 일종의 평형이 오랜 기간 유지되는 것일까? 인간의 간섭 외에도 불, 폭우, 폭풍, 해충, 그리고 질병 등의 자연현상들이 끊임없이 식상의 안정상태를 교란하고 있는데 어떻게 정연한 순서로 천이가 일어나며 어떻게 안정된 극상상태가 지속될 수 있다는 것인가?²⁸⁾ 피켓과

25) Gordon H. Orians, “Natural Selection and Ecological Theory,” *The American Naturalist* 96 (1962), pp. 256-263.

26) Donal Botkin, *Discordant Harmonies: The New Ecology for the Twenty-First Century* (Oxford: Oxford University Press, 1990).

27) William H. Drury and Ian C. T. Nisbet, “Succession,” *Journal of the Arnold Arboretum* 54 (July 1973), p. 360.

28) Joseph H. Connell and Ralph O. Slatyer, “Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization,” *The American Naturalist* 111

화이트는 1985년에 출판된 일련의 논문에서 이러한 의문들에 근거가 있음을 보여주는 증거들을 제시한다. 이들은 중남미에서 플로리다에 이르는 열대삼림 및 초원의 식상들이 갖가지 동물들의 활동이나 화재, 한발, 폭풍, 홍수 등에 의해 끊임없이

요동치고 있는 “역동적이고 섬세한 모자이크”를 이루고 있음을 보여준다.²⁹⁾ 그렇다면 자연상태 식상의 이러한 모습이 왜 식물학자들의 눈에 드러나지 않아 왔던 말인가? 피켓과 화이트는 전통적으로 생태학에서 당연하게 받아들여 왔던 자연의 평형이라는 개념이 생태계생태학자들의 눈을 흐리게 했다고 본다. 자연 식상들이 보여주는 당연한 교란과 그 구성의 이질성에도 불구하고 생태계생태학자들은 그 속에서 조화와 균형과 질서를 찾는데 열중해왔다는 것이다.

20세기 중반에 접어들면서 지질학적 시간단위를 대상으로 하는 고생물학자들의 연구는 단순한 지층의 층서에 따른 화석연구를 벗어나 내용이 크게 확장되기 시작했다. 고생물학자들이 지층의 연대를 측정할 수 있게 되었을 뿐 아니라 꽃가루 등의 분석을 통해 과거의 기후나 생물상등을 추정할 수 있게 되었다. 그리고 이들 새로운 고생물학적 연구결과들은 식물상의 변화에 대한 진화생태학자들의 입장을 뒷받침하여 주었다. 캐나다 지역의 숲은 침엽수림이고 미 동부지역의 삼림은 활엽수림이라고 이야기하지만, 불과 1만 8000년 전 대부분의 북미대륙은 얼음에 덮여 있었다. 지질학적으로는 순간에 지나지 않는 지난 몇 만 년 사이에 빙하기와 간빙기가 연이어지면서, 특정지역의 생물상이 크게 변화해 왔으리라는 점은 당연하다. 이 변화의 흔적을 고생물학자들이 읽기 시작했고, 이러한 변화 속에서 고생물학자들은 하나 하나의 식물 개체들이 변해 가는 다양한 환경 속에서 살아남기 위해 경쟁했던 흔적만을 볼 수 있을 뿐이었다. 그들에게는 경쟁 속에서 군집의 균형과 개체군들 사이의 조화를 유지하는 식물군집의 안정된 시스템은 허구로 보였을 것이다.³⁰⁾ 지질학 및 생물학 분야의 여러 논의들은 오랫동안 동일과정설로 표현되는 안정된 지구환경을 가정해 왔다. 그런데, 지질학적인 시간단위로 조망할 경우, 지역에 따른 지표의 기후변화가 의외로 컸으며 또 일정한 변화의 방향성을 찾을 수 없다는 고생물학의 연구들이 이러한 믿음을 크게 흔들기 시작했다. 지질학에서

“격변설”이라는 다분히 조롱 섞인 이름이 붙여진 지구환경의 변화에 있어 큰 변동의 가능성을 인정하는 입장들이 되살아났다. 공룡의 절멸을 설명하려는 유성 충돌 원인설이 이제는 거의 정설로 받아들여지기 시작하였다. 비슷한 흐름 속에서, 생태학자들은 개척식물로부터 점진적으로 진행되는 천이과정에서 끊임없는 동요와 간섭, 그리고 우발적인 요소들에 주목하기 시작했다. 그리고 이렇게 생태학자들이 생물상을 만들어 가는데 있어서의 우발적인 요소들을 강조하는 입장을 학자들은 “진화론적인” 관점이라고 표현한다.

생태학 역시 다른 생명과학 분야들과 마찬가지로 진화의 시각에서 이해될 수 있어야한다는 오랜 논의에도 불구하고, 진화론과 생태학은 서로의 탐구에 대해 딱히

(November -December 1977), pp. 1119-1144.

29) *Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, ed. S. T. A. Pickett and P. S. White, (San Diego: Academic., 1985).

30) Margaret B. Davis, “Quaternary History and the Stability of Forest Communities,” in *Forest Succession: Concepts and Applications*, ed. Darrel C. West, Herman H. Shugart, and Daniel B. Botkin (New York: Springer Verlag, 1981).

기여할 바가 없는 듯싶은 상태가 오래 계속되어 왔다.³¹⁾ 물론 다소 피상적인 유비는 있었다. 예를 들면, 천이과정에서 한 군집이 지배적인 생물상으로 나타나는 것을 군집생태학자들은 한 군집이 다른 군집에 비해 특정 기후나 지리적 조건 아래서 적응도가 높기 때문에 자연 선택되는 것으로 이해해 왔다. 그런데, 진화론에서의 집단선택이라는 개념을 강하게 비판하면서 자연선택의 단위는 우선 무엇보다도 개체일 수밖에 없음을 설득력 있게 보여주었던 윌리엄즈의 논의는 한 군집이 다른 군집으로 대체되면서 진행되는 천이의 개념을 진화의 용어로 표현하곤 했던 생태계생태학자들의 용어사용에 대한 논란을 불러일으켰다.³²⁾ 그리고 보면 텐즐리도 인정했던, 또 대부분의 생태학자들이 매우 유용한 생태학적 개념임을 인정하고 있는 천이 역시 제대로 정의되어 있지 못했다는 사실에 생각이 미칠 수 있을 것이다. 천이란 한 그룹의 생물들이 통째로 다른 그룹의 생물들로 바뀌는 것은 아니지 않은가? 일부가 계속적으로 다른 개체들로 대체되는 것일텐데, 그렇다면 굳이 천이라는 개념이 필요한 것일까? 자연상태의 식상이란 차라리 끊임없이 그 구성이 변하면서, 이곳 저곳에서 작은 지역단위로 특성을 보이는 식상들이 자리잡아 누더기처럼 기워진 “조각보 patch” 모양으로 나타난다고 보는 것이 옳지 않을까?³³⁾ 이제 혼돈, 교란, 모자이크, 조각보라는 용어들이 생태학에서 빈번히 등장하기 시작한 것이다.

4. 진화생태학 등장 사상, 사회, 제도적 배경

이렇게 생태학이 변해 가는 모습을 진화생태학자 심벌로프는 생태학의 연구동향이 잘못된 “본질주의적” 시각을 벗어나 “유물론적이고 개연적” 시각을 갖추어 가는 패러다임의 변화로 표현했다. 그는 “플라톤류의 관념주의나 아리스토텔레스류의 본질주의”를 떨치고 물질증거에 의거한 생태학을 지향하는 이러한 패러다임의 변화를 바람직한 흐름으로 본다. 심벌로프에 의하면 군집의 유기체적 성격이니 전일론적인 자연관이니 하는 논의들이 모두 실제 자연의 물질증거를 결여한 관념적인 유희일 뿐이다. 생태계 역시 자연에 존재하는 물질적인 대응물이 확인되지 않은 오덤과 같은 생태학자들의 마음의 상에 불과하다. 유기체론적인 성격의 생태계생태학뿐만 아니라, 계량적인 개체군생태학의 기계론적이고 결정론적인 면모에 대해서도 심벌로프는 생태계생태학의 유기체론적인 성격에 대한 것과 마찬가지로 비판을 가한다. 자연은 한가지 원인으로부터 한가지 결과가 도출될 수밖에 없는 기계적인 필연성을 보이지 않는다는 것이다. 특정한 원인이 특정한 효과를 만들어낼 수밖에 없다는 자연상은 인간의 마음이 물리과학의 자연관을 연상하며 만들어 낸 관념일 뿐이라고 그는 주장한다.³⁴⁾

31) Smocovitis, *Unifying Biology*.

32) G. C. Williams, *Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought* (Princeton: Princeton University Press, 1966). 군집이 자연선택의 단위가 될 수 없으며 따라서 진화의 단위가 될 수 없다하더라도, 외견상 구분되는 군집을 구분하는 이름을 붙일 수 없을 이유는 없다. 그러나 1960년대 자연선택의 단위에 대한 논쟁은 군집의 천이를 논하는 생태학자들을 상당히 위축시켰던 듯싶다.

33) Pickett and White, *Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*.

34) Daniel Simberloff, “A Succession of Paradigm in Ecology: Essentialism to Materialism and

심벌로프는 유기체적 자연관이나 기계론적 자연관 등 생태학이 기대어 왔던 이론들이 그리스시대 이래의 형이상학적 그림자를 벗어나지 못한 추상과 유비에 머무르고 있다고 이야기하는 것이다. 철학자들은 심벌로프의 도발적인 주장 속에서 손쉽게 논리적 오류나 철학적 개념의 오용 사례들을 찾아내어 비판할 수 있었지만, 복잡하고 다지한 방향으로 진행되는 생태계의 모습을 유기체적인 또는 기계적인 구도로 간단히 묶어내는 것은 무리일 것이다. 생명계는 개체, 개체군, 또는 군집의 수준에서 각기 유일하고 독특한 성질들을 지닌다. 그렇다면 생태계생태학이 표방하는 생태계는 물리학자들이 환원론적 방식으로 물리세계를 다루듯 연구되어야 할 이유가 없는 것이다. 심벌로프는 이어서 물리학에 익숙해져있거나 그를 흉내내려 드는 생물학자들의 기대와는 달리, 생태학은 물리학의 연구방식을 따른다고 해서 좋은 성과를 기대할 수 있는 분야가 아니라고 주장한다.³⁵⁾ 그는 특히 1968년부터 1974년 사이에 미국이 활발하게 관여한 국제생물학프로그램 International Biological Program에서 시행했던 것과 같은 대규모의 연구프로그램은 가당치 않은 것이라고 비판한다.³⁶⁾ 사실 오덤은 1950년대 초반에 에니웨톡環礁 등에서의 소규모 연구를 통하여 그의 지질학적, 화학적 물질 순환을 기초로 한 생태계생태학의 개념들을 확립했다. 그가 생태학에서는 전례없는 대규모의 재정지원을 받아 수행했던 국제생물학프로그램의 연구결과들은 엄청난 분량의 보고서로 출판되었지만 영향력 있는 성과로 인정받지는 못했다. 너무 큰 생물상이나 지리적 단위는 생태학의 실험적 연구단위로 적당치 않았고, 생태학자들은 물리학자들과는 달리 위계적인 구조의 거대 프로젝트의 한 부분으로서의 연구 관행에 익숙지 않았다.³⁷⁾

생태학자 메이는 1970년대 중반에 이미 카오스 이론의 원리를 식물상, 동물상의 변화를 기술하는데 이용한다.³⁸⁾ 개체군의 수적 변화가 선형으로 나타난다기보다는 혼돈의 양상을 보인다는 메이의 통찰은 분명 당시 여러 분야의 예민한 학자들을 들뜨게 했던 카오스 이론의 영향이었다. 그는 기상학자나 경제학자 그리고 물리학자들 사이에서 논의되고 있던 카오스이론으로부터 생태학에서 비 선형적인 개체군의 수적 변화를 그려낼 수 있는 새로운 도구를 본 것이다. 물리학자로 학문활동을 시작한 메이는 프린스턴 대학에서 로버트 맥아더 교수좌에 있으면서 왕성한 학문활동을 통하여 생태학의 새로운 연구과제들을 보여주는 많은 흥미로운 논문을 발표하게 된다. 그는 특히 카오스 이론이 제공하는 통찰에 힘입어 특이한 결론을 이끌어내는 연구결과를 연이어 발표한다. 예를 들면, 메이는 한 지역의 생물상이 다양하면

Probabilism," *Synthese* 43 (1980), pp. 3-39. 나는 *Conceptual Issues in Ecology*, ed. Esa Saarinen (London: D. Reidel Publishing Company, 1982), pp. 63-105에 수록된 reprint본을 이용하였다.

35) 심벌로프의 인용근거는 Ernst Mayr, "Cause and Effect in Biology: Kinds of Causes, Predictability, and Teleology are Viewed by a Practicing Biologist," *Science* 134 (1961), pp. 1501-1506이지만 생명과학과 물리과학의 차이에 관한 논의는 그의 글 여러 곳에서 볼 수 있다.

특히 에른스트 마이어, □이것이 생물학이다□, 최재천 외 옮김 (몸과마음, 2002/1997)을 보라.

36) Simberloff, pp. 88-89.

37) 하겐이 이를 잘 보여주고 있지만, 당시의 연구에 참여했던 골리 역시 크게 보아 국제생물학프로그램이 생태계생태학의 발달에 미친 영향이 크지 않았다는 일반적인 판단에는 동의한다. Hagen, pp. 164-188과 Golley, pp. 109-140을 비교해 보라.

38) Robert M. May, "Biological Populations with Nonoverlapping Generations: Stable Points, Stable Cycles, and Chaos," *Science* 189 (November 15, 1974), pp. 645-647.

다양할수록 그 생태계가 안정성을 유지하게 된다는 믿음에 도전했다. 몇 가지 알려진 변수들을 이용한 컴퓨터 시뮬레이션을 통하여 메이는 매우 다양한 종들로 구성된 열대 우림지역의 생태계는 외부의 충격에 매우 취약하여 한 번 교란되면 다시 복원되기 어렵다는 결론을 내렸다. 반대로 단순한 생태계는 파괴된 후 그 복원 역시 단순하고 쉬우리라는 계산을 해 낸다. 이어서 메이는 생태계 내에서의 한 종의 수가 증가하거나 감소하는 양상이 전통적으로 논의되던 피식자-포식자 사이의 관계나 개체수 성장곡선같이 단순한 선형적인 계산으로는 이해되지 않는 혼란스러운 변화양상을 띤다는 사실을 보여주는 여러 사례들을 모았다.³⁹⁾ 그리고 이러한 직관에 반하는 자연의 실재를 찾아낼 수 있는 카오스라는 도구를 다른 분야로 확장할 수 있으리라 생각했다. 그는 모든 사람들이 “휴대용 계산기를 갖고 논리 차이 방정식을 쉽게 풀 수 있다면 이 세상은 좀 더 바람직해졌을 것”이라 말한다.⁴⁰⁾

사상사 또는 관념사의 분석틀을 통하여 역사학자들은 또한 20세기 후반의 진화생태학 속에서 이 시대의 특징인 개인주의적인 경향을 읽어 내거나, 질서와 균형과 같은 전통적인 자연관에 대한 포스트모던적인 부정과 해체의 영향을 추적해 내기도 한다.⁴¹⁾ 앞서 잠시 논의되었듯이 종군집association이나 군집과 같은 개체 이상의 집단이 과연 자연선택의 단위가 될 수 있는가하는 논의들이 불거져 나오고, 또 이에 대한 부정적인 견해가 지배적인 것이 되어 가는 진화론에서의 흐름 역시 생태학에서 군집이 형성될 수 있는 조건에 대한 의문이 확대되는데 힘을 더했다는 것이다.⁴²⁾ 역사가 켈러는 유전학 분야가 급격히 확산되면서 환원론적 연구경향이 생명과학 일반에 지배적인 것으로 자리잡기 시작한 것도 군집생태학의 퇴조 경향과 무관하지는 않았을 것이라 분석한다.⁴³⁾ 이렇게 환원론적인 시각이 생물학 일반에서 대세가 되어간다거나 개체간의 경쟁이 진화론에서 중요시되는 경향이 생태학에 미치는 영향을 단선적인 인과관계로 그럴 수는 없을 것이다. 거대과학 프로그램에 대한 진화생태학자 심벌로프의 거센 반발도 이런 맥락에서 이해될 수 있을 듯하다. 심벌로프는 국제생물학프로그램의 거대과학이 개별과학자들의 창의적인 연구의체를 질식시키며, 일방적으로 규정되는 관료적인 연구계획의 모습이 옳지 않다고 주장한다.⁴⁴⁾

39) May, “When Two and Two Do Not Make Four: Nonlinear Phenomena in Ecology,”

Proceedings of the Royal Society of London, Series B (August 22, 1986), pp. 241-266.

40) 메이는 생태학을 통하여 카오스 이론의 전파와 확장에 크게 기여해 온 인물이다. 제임스 글릭의

□카오스: 현대과학의 대혁명□, 박배식, 성하운 옮김 (동문사, 1993/1987), 특히 75-101쪽, “생명체의 번성과 감소”를 보라. 인용은 101쪽.

41) 대표적인 학자는 위스터이다. 그의 *Nature's Economy*, 17장.

42) Williams, *Adaptation and Natural Selection*; Collins, “*Evolutionary Ecology and the Use of Natural Selection*.” 하겐과 콜린스는 1960년대 유전의 단위에 대한 생물학자들의 논의가 생태계생태학의 위상에 큰 위협이 되었다 보는 듯하다. 그러나 이 논의는 1970년대에 현대적인 의미의 진화생태학이 등장하기 이전의 前史로 보는 것이 옳다고 생각한다.

43) 분자생물학과 유전학의 확장, 그리고 그 확장이 과학의 환원론적인 경향에 미치는 영향에 관해서는 Evelyn F. Keller의 여러 글들이 많은 시사점들을 제공해주고 있다. Keller, *Refiguring Life: Metaphors of Twentieth-Century Biology* (New York: Columbia University Press, 1995)를 보라. 생태학에 관해서는 Keller, “Demarcating Public from Private Values in Evolutionary Discourse,” *Journal of the History of Biology* 21-2 (Summer 1988), pp. 195-211이 유용하다.

44) 역사학자인 위스터는 거대프로젝트에 대한 여러 생태학자들의 반발을 생태학자들 사이에 지배적이었던 개인주의적인 경향의 표출로 본다. 생태학자인 콜리는 그보다는 생물학자들 사이의 재정적 지원을 둘러싼 경쟁관계의 영향에 더 큰 무게를 둔다. Worster, p. 401; Golley, pp. 5-6.

진화생태학 분야의 형성과 변화를 제도적, 사회적인 시각에서 분석해 볼 수도 있을 것이다. 우선 생태학자들의 수가 20세기 후반에 이르러서 급격히 증가하면서, 그 연구분야 역시 전문화되고 또 특화되는 경향을 보이게 된다. 1940년대 초반 허친슨의 지도 아래 생태계생태학의 중요한 기점을 마련하는 린드만(Raymond Lindeman, 1915-1942)의 논문이 발표될 때, 미국 생태학회의 회원은 700명 정도였으며, 오덤이 새로운 생태학으로서 생태계생태학이 등장하였음을 주장하는 1964년의 회원 수는 3000명 정도였다. 하젠은 무엇보다도 이러한 생태학계의 양적 팽창 속에서

“새로운 새 생태학new new ecology”으로서 진화생태학이 성장할 수 있었으리라는 점을 지적한다. 이 과정에서 젊은 생태학자들은 이미 잘 정리된 생태계생태학보다는 새로운 분야인 진화생태학에서 유망한 연구프로그램을 발견할 수 있었다는 것이다.⁴⁵⁾ 오덤이 일찍이 그 능력과 열정을 알아보고 자신이 있던 조지아 대학으로 영입했던 생태학자 골리는 생태학이 생태계생태학의 등장에 힘입어 팽창해 가는 유망한 분야가 되었다고 느끼지는 않았다. 그는 생물학계 내에서의 생태학의 입지가 처음부터 취약했다고 기억한다. 생태학은 생물 주변의 무생물 환경에 대한 관심이 중요한 몫을 차지하고 있는데, 식물학과 동물학 분야로 나뉘어 있는 전통적인 생물학의 성격상 생태학자들이 학계에 발붙이기가 쉽지 않았다는 것이다. 생태계생태학자의 수가 크게 늘기 시작하는 무렵은 또한 분자생물학이 급속히 팽창하기 시작하던 시기와 맞물리고, 분자생물학자들과의 경쟁 역시 이제 막 자신들의 연구를 위한 터전을 찾던 생태계생태학자들에게는 큰 장애였다고 골리는 기억한다. 이에 더해서 생태계생태학이 다분히 전쟁 직후의 거대과학을 지향하는 시스템생태학의 성격을 지니고 있었고, 많은 유망한 대학원 학생들이 이 거대과학의 위계적인 연구 시스템의 일부로 귀속되면서 각자의 학위논문 연구주제를 선택하는 것이 매우 힘들었다는 사실도 그는 지적한다.⁴⁶⁾ 이와 같이 생태계생태학은 무소불위의 위상을 순탄하게 유지해 온 것만은 아니었다. 초반의 어려움에 이어서 곧바로 진화생태학으로부터의 도전에 직면하게 되는 것이다. 카오스 이론으로부터 진화생태학의 많은 통찰을 일구어냈던 메이는 고전물리학적인 자연질서와 결정론적인 자연관을 버리지 않는다. 메이는 그가 그리는 생태학의 많은 현상들은 비결정론적인 면모를 보이지만, 이는 그 비결정론적인 면모들을 구성하는 개별적인 요소들의 결정론적인 인과관계의 결과물이라고 주장한다. 메이 이후, 복잡계 과학이라는 분야가 이러한 비결정론적인 생태학이 지니는 취약점을 보완해 줄 수 있으리라 생각하는 학자들이 나타났다. 선형적이고 결정론적인 요소와 비결정론적이고 비선형적인 요소가 결합된 형태의 복잡계 과학이 제공하는 개념적 도움을 이용하여 새로운 진화생태학의 설계를 꿈꾸는 생태학자가 봇킨이다. 그는 또한 지금까지 진화생태학이 갖추지 못하고 있다고 생각되던 환경의 관리와 그 문제의 해결을 위한 도구로서의 유용성에 대해서도 자신감을 갖춘 진화생태학의 미래를 그린다.⁴⁷⁾ 봇킨은 심벌로프와 마찬가지로 유기체론적인 군집생태학의 개념들과 기계론적인 생태계생태학의 개념들, 그리고 선형적인 개체군생태학의 모델들을 모두 거부한다.

45) Hagen, pp. 122-145. 생태학자들의 수에 관한 자료는 Robert L. Burgess, “The Ecological Society of America: Historical Data and Some analyses,” in *History of American Ecology* (New York: Arno Press, 1977)이며 Hagen, p. 147에 인용되어 있다.

46) Golley, pp. 1-7. 생태학자인 심벌로프 역시 비슷한 경험을 한 듯하다.

47) Botkin, *Discordant Harmonies*.

하지만 그 결과 남게되는 혼돈 또는 복잡계의 양상을 보이는 생물상이 예측과 통제가 가능한 질서를 결여하고 있다는 두려움을 그는 일소에 부친다. 복잡계를 예측, 통제할 수 있는 도구인 컴퓨터와 새로운 수학이 개발되고 있다고 보기 때문이다. 굳이 생태계생태학의 단순화된 도구적인 관점에 매달릴 이유가 없게 되었으며, 복잡한 자연을 그대로 그리는 진화생태학도 자연을 관리, 통제할 수 있는 기능을 갖출 수 있다는 것이다.⁴⁸⁾ 그러나 실제로 환경문제들을 다룰 때 그는 군집생태학, 생태계생태학은 물론 진화생태학과 환경사의 두드러진 주제, 개념 및 연구결과들을 고루 이용하여 문제에 대한 해결과 이해를 도모한다.⁴⁹⁾ 진화생태학을 표방하며 이전의 생태학 개념들을 신랄하게 공격하는 붓킨이 환경과학의 영역에서는 이들 옛 생태계생태학의 개념이나 연구결과들을 주저 없이 사용하기도 하는 것이다. 이러한 혼란을 어떻게 이해하여야 할까?

5. 덧붙임: 생태학의 역사로부터의 성찰

폴리는 시스템생태학에 관한 진화생태학자들의 공격이 생태계생태학에 대한 오해에서 비롯된 것이라고 본다. 생태계생태학은 결코 □성장의 한계□에서 이용된 시스템 모델링에 머무는 것이 아니라는 것이다. 그는 현대의 생태계생태학에서 다루는 시스템은 잘 정의된 시스템 내에서의 논의를 대상으로 하는 연구여서 그 한계 내에서는 유의미한 결론을 도출하고 있다고 본다. 하겐은 생태계생태학에서 상정하는 시스템의 개념은 원래 하워드 오덤이 그렸던 공학적인 닫힌 회로를 의미하는 것이 아니었으며, 단지 국제생물학프로그램을 둘러싼 생태학자들 사이의 논란이 불러일으킨 소요가 생태계생태학을 시스템생태학과 동일시하게 되는 계기가 되었다고 본다.⁵⁰⁾ 원래 생태계의 개념이 좀 더 폭넓은 “외부요인” 들을 시스템 안으로 끌어들이 종합적인 자연상을 그리려는 것이었고 따라서 생태계생태학의 지향점은 진화생태학이 제공하는 통찰들까지도 생태계를 논함에 이용할 수 있는 것이라고 하겐의 논의를 확장해 볼 수도 있을 것이다.

심벌로프는 생태학 이론의 역사적인 변화를 그려내는데 유용한 도구로 패러다임 개념을 사용했다. 그는 20세기 전반의 군집생태학, 중반의 생태계생태학, 그리고 후반 이후의 진화생태학이라는 독특한 패러다임이 이전의 패러다임을 제치고 등장하는

48) 생태학자들은 대체로 붓킨의 확신에 찬 목소리에 동의하는 분위기인 듯싶다. 역사가자인 위스터나 환경운동가인 작스 같은 사람들이 불안감을 표시하고 있을 뿐이다. 위스터는 고전물리학의 붕괴를 불안해하는 20세기 전반의 막스 플랑크와 같이 정연한 자연관과 결정론적인 과학관이 버려서는 안될 근거와 이유가 있다고 생각하며, 작스는 붓킨에게서 환경의 관리를 위해 위험한 게임을 벌이려 드는 과학주의를 읽는다. Donald Worster, “The Ecology of Order and Chaos,” in Worster, *The Wealth of Nature: Environmental History and the Ecological Imagination* (Oxford: Oxford University Press, 1993), pp. 156-170; Wolfgang Sachs, “Global Ecology and the Shadow of ‘Development’,” in *Global Ecology: A Political Conflict* ed. Wolfgang Sachs (London: Zed Books, 1993), pp. 3-21.

49) 붓킨과 켈러, □환경과학□.

50) Hagen, pp.179-180.

모습을 강렬한 이미지로 부각시켰다.⁵¹⁾ 하지만 생태학의 변화는 그러한 패러다임의 전환이라는 언어보다는 항상 새로운 개념적 도구와 연구목표들이 이전의 내용에 더해지는 모양새로 나타난다. 그간 물리과학이나 천문학과는 달리 생명과학의 변화를 패러다임이라는 언어로 그리는 것이 적절하지 않다는 논의가 많았다. 생명과학의 경우, 흔히 한 패러다임이 다른 패러다임으로 바뀐다기보다는 경쟁하는 패러다임들이 공존하는 모양을 보여왔다.⁵²⁾

생태학 역시 그런 궤적을 보여왔다. 이미 군집생태학의 천이, 극상 등의 개념이 1920년경 카네기재단의 도움 등을 통해 강력한 도구로 자리잡아가던 생태학의 형성 초기에 글리슨과 같은 학자들이 군집의 개념에 이의를 제기하기도 했다. 글리슨은 클레멘츠의 천이와 개체발생 사이의 유사성이 단순히 피상적인 인상일 뿐이며, 천이과정이란 개별 식물 종들이 우발적인 씨앗의 산포나 무작위적인 환경 설정의 결과가 통계적인 변화로 표현되는 현상일 뿐이라 주장했다. 글리슨의 주장이 생태학의 역사 속에서 실제로 영향력을 발휘하였는가는 논란의 대상이 되고있다. 하지만 글리슨의 주장으로부터 우리는 현대적인 생태학이 형성 초기부터 이론적인 틀에 대해서는 통상 그 틀지움으로써 생기는 허점을 보완해 주는 이의들이 제기되곤 했음을 볼 수 있다.⁵³⁾

오덤의 생태계생태학에 대해서도 마찬가지로의 이야기를 할 수 있다. 그는 클레멘츠의 유기체론적 자연관에 기초한 개념들에 원래 이를 거부하는 취지에서 시작되었던 시스템적 사고양식을 결합시키면서 생태계생태학이라는 분야를 만들어냈다. 그리고 뜻밖에도 많은 생태학자들이 1950년대 생태계생태학의 등장과 거의 동시에 군집생태학의 내용을 포함한 생태계생태학의 이론적 틀에 대한 의문들이 제기되어 왔다고 기억한다.⁵⁴⁾ 역사학자들은 오덤의 생태계생태학이 훌륭한 연구도구로 인정받게되는 결정적인 연구가 오덤 자신이 주도한 초대형 프로젝트였던 국제생물학 프로그램의 연구결과가 아니라, 거의 같은 시기에 진행된 비교적 작은 단위의 허바드 브룩 생태계연구였음을 인식하기 시작했다. 허바드 브룩 생태계의 연구결과들은 수많은 저널에 논문으로 실리고, 교과서나 생태학을 논하는 과학잡지에 인용되었음을 확인할 수 있다. 그런데 허바드 브룩 생태계 연구결과가 정리되는 과정에서는 이미 나중에 진화생태학자들이 즐겨 사용하기 시작하게되는 자연계를 그리는 비선형적인

-
- 51) 패러다임이라는 언어를 강조하지는 않았지만 위스터의 *Nature's Economy*는 심벌로프의 논문보다 훨씬 더 강력하게 이러한 이미지의 근거를 제공해 주었다.
- 52) 대표적인 글은 John C. Greene, "The Kuhnian Paradigm and the Darwinian Revolution in Natural History," *Perspectives in the History of Science and Technology*, ed. Duane H. D. Roller (Norman: University of Oklahoma Press, 1971), pp. 3-25이다. 마이어 역시 여러 번 비슷한 주장을 했다.
- 53) Henry A. Gleason, "The Individualistic Concept of the Plant Association," *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53 (1926), pp. 7-26. Allan Marshall은 그의 "A Postmodern Natural History of the World: Eviscerating the GUTs from Ecology and Environmentalism," *Studies in the History and Philosophy of the Biomedical Sciences* 29 (1998), pp. 137-164에서 글리슨이 포스트모던 자연사, 즉 진화생태학의 개념적 씨앗을 뿌렸다고 주장한다. 하겐은 글리슨이 진화의 개념을 염두에 두고 있지 않았고, 또 글리슨 이후 진행될 개체군생태학의 개념적 틀조차 갖추지 못했으므로, 그리고 무엇보다도 글리슨은 그의 개념을 구체적인 연구프로그램으로 확산시키지 못했으므로, 글리슨의 개념과 현대진화생태학을 비교하는 것은 단지 생태학자들의 호기심을 충족시키는 일에 불과하다고 본다. Hagen, pp. 28-31.
- 54) Michael Barbour, "Ecological Fragmentation in the Fifties," *Uncommon Ground: Toward Reinventing Nature*, ed. William Cronon (New York: W. W. Norton & Company, 1995), pp. 233-255.

자연의 변화를 그리는 언어들이 나타나기 시작하는 것을 볼 수 있다.⁵⁵⁾

환경논의에 진화생태학이 어떤 모습으로 영향을 미치게 될지 아직은 구체적인 모습이 드러나 있지 않다. 하지만 진화 이론이 생태학에 어떠한 통찰을 제공하게 되더라도 환경의 논의에는 현 생물상의 구조와 기능에 관한 생태계생태학이 중요한 부분으로 남게 될 것이다. 물론 자연은 역사를 지닌 진화의 결과물이다. 하지만 그 자연에서 인간은 어떤 기능을 갖춘 구조를 인식할 수 있기 때문이다.

55) F. Herbert Bormann and Gene E. Likens, *Pattern and Process in a Forested Ecosystem: Disturbance, Development, and the Steady State Based on the Hubbard Brook Ecosystem Study* (New York: Springer-Verlag, 1979), ch. 1. 하겐이 특히 허바드 브룩 생태계연구의 중요성을 강조한다. Hagen, pp. 181-188. 이전에는 허바드 브룩 생태계연구를 단지 국제생물학프로그램의 아류로 보는 것이 정설이었다.