

클레멘츠(1874—1945)의 군집유기체 이론의 성격 — *Research Methods in Ecology*와 *Plant Succession*을 중심으로 —

김 훈 기

서울대 대학원 과학사 및 과학철학 협동과정

The Nature of Frederic E. Clements's(1874—1945) Community Organicism: *Research Methods in Ecology* and *Plant Succession*

KIM Hoon Gi

Program in History and Philosophy of Science
Seoul National University

ABSTRACT

Frederic E. Clements was a leading ecologist during the formation of American ecology in the early 20th century. In constructing a theory of succession, he adopted a viewpoint of reductionism used in physiology. He recorded this idea in *Research Methods in Ecology*(1905) and *Plant Succession*(1916).

In *Research Methods*, Clements understood the developmental process of community from the viewpoint of reductionism: Community developed gradually toward stabilization through its interaction with physical environment. And he thought that the stage of stabilization was the unchangeable state of community. Therefore, his succession theory had a teleological tendency. In *Plant Succession*, the idea of the stage of competition was newly added to the process of development. Clements said that competition implied decrease in the amount of water and light available for each individual, and that it affected the response of each plant through them. In addition, he frequently changed the term, 'stabilization', to 'climax', and divided the latter by climatic factors, into subclimax and potential climax. Thus, Clements understood the developmental process of community from the reductionist viewpoint, too. Also, the stage of climax was the state of incomplete equilibrium with physical environment, which another community could invade. Due to this instability of the stage of climax in his succession theory, the teleological tendency was weakened.

I. 머리말

생물 집단과 물리 환경의 상호관계에 관해서 연구하는 생물학의 한 분야인 생태학(ecology)¹⁾은 20세기에 이르러서 그 이론적·제도적 형태들을 본격적으로 갖추기 시작하였다. 당시에 많은 생태학자들은 자신들의 학문 분야에 일관적으로 적용될 수 있는 개념이나 연구 방법이 결여되어 있다는 점에 대해서 통감하고 있었으며, 이러한 문제점들에 대한 해결책을 19세기 말 이후 정립되기 시작한 실험 식물 생리학의 영역에서 찾고자 하였다.²⁾ 당시까지 생태학 분야에서 채택되어 왔던 자연사적인 연구 방법과는 달리 생리학 분야에서는 유기체의 발달 과정과 구조, 기능에 대한 연구가 행해지고 있었고 그 발달 과정에 대한 물리·화학적 설명이 이루어지고 있었으며 기구를 이용한 실험적·정량적 연구가 수행되고 있었다.³⁾

생태학자들의 이러한 노력 결과 미국에서는 식물 생태학을 중심으로 생태학 제반 분야들이 성립하기 시작하였는데, 여기서 이론적 주류를 형성시킨 사람이 Nebraska대학의 식물학 교수인 클레멘츠(Frederic E. Clements, 1874-1945)였다.⁴⁾ 클레멘츠는 천이(succession) 현상을 이론화시키는 과정에서 당시의 실험 식물 생리학적 연구 방법을 도입하였으며, 식물 군집(community)을 하나의 실재하는 독립된 유기체로서 설정하였다.⁵⁾ 그의 천이 이론에는 식물 군집이 개체와 마찬가지로 여러가지 구조와 기능을 가진다는 개념과 그 발달과정—생성, 성장, 성숙,

- 1) '생태학(ecology)'이라는 용어는 Ernst H. Haeckel(1843-1919)의 *Generelle Morphologie der Organismen* (1866)에서 "모든 생존조건을 포함하는 환경과 유기체와의 관계에 관한 과학"이라고 정의되면서 처음으로 등장하였다: Frank N. Egerton, "Ecological Studies and Observations before 1900," B.J. Taylor & T.J. White eds., *Issues and Ideas in America* (Oklahoma, 1976), p.339. '생태학'에 대한 Haeckel의 보다 자세한 정의는 Egerton, "A Bibliographical Guide to the History of General Ecology and Population Ecology," *Hist. Sci.* 15(1977), 189를 볼 것.
- 2) 식물 생리학에 대한 생태학자들의 관심을 파악하기 위해서 Joel B. Hagen, "Organism and Environment: F. E. Clements's Vision of a Unified Physiological Ecology," R. Ranger ed., *The American Development of Biology* (Philadelphia, 1988), pp.257-280에서 p.258; Ronald C. Tobey, *Saving the Prairies: The Life Cycle of the Funding School of American Plant Ecology, 1895-1955* (Berkeley, 1981), pp.9-47 등을 볼 것.
- 3) 당시 식물 생리학의 연구 방법에 대한 논의는 Hagen, 앞의 글, pp.261-262; J. Schiller, "Physiology's Struggle for Independence in the First Half of the Nineteenth Century," *Hist. Sci.* 7(1969), 64-89; R. Paul, "German Academic Science and the Mandarin Ethos," *BJHS* 17(1984), 1-29; J.V. Pickstone, "Bureaucracy, Liberalism and the Body in Post-revolutionary France: Bichat's Physiology and the Paris School of Medicine," *Hist. Sci.* 19(1981), 113-142; T.O. Lipman, "Vitalism and Reductionism in Liebig's Physiological Thought," *Isis* 58(1967), 167-185; E. Glas, "Methodology and the Emergence of Physiological Chemistry," *Stud. Hist. Phil. Sci.* 9(1978), 291-312; W. Coleman, "The Cognitive Basis of the Discipline: Claude Bernard on Physiology," *Isis* 76(1985), 49-70 등을 참조할 것.
- 4) 당시 미국 생태학계에서의 클레멘츠의 위치에 대해서는 Daniel Simberloff, "A Succession of Paradigms in Ecology: Essentialism to Materialism and Probabilism," *Synthese* 43(1980), 13-17; Jonathan L. Richardson, "Organismic Community: Resilience of an Embattled Concept," *Bioscience* 30(1980), 465-470; Robert P. McIntosh, "The Background and Some Current Problems of Theoretical Ecology," *Synthese* 43(1980), 209-211; Tobey, 앞의 책, pp.110-154 등을 볼 것.
- 5) '천이'는 시간이 진행됨에 따른 생물 집단의 변화를 의미한다. '군집'은 여러 종들로 구성된 집단을 의미하며, 이에 비해 단일종으로 구성된 집단을 '개체군(population)'이라고 한다.

사멸 등의 과정—이 물리환경에 의한 자극과 이에 대한 군집의 반응을 통해서 진행된다는 개념 등이 골간을 이루고 있었다.

클레멘츠의 이러한 관념은 *Research Methods in Ecology*(1905)의 집필을 통해 가시화되기 시작하였다. *Research Methods*는 클레멘츠가 천이 과정을 설명해 주는 개념들을 바탕으로 실험 식물 생리학의 연구 방법을 처음으로 생태학에 도입하려 했던 저작이었다. 여기서 그는 생리학에 사용되던 실험 기구 뿐만 아니라 환원론적인 연구 관점까지 도입하여 군집의 발달 과정을 설명하였다. 그 후 *Research Methods*에서 정립한 천이 이론과 천이 연구방법을 바탕으로 클레멘츠는 미국에 존재하는 많은 천이 실험지를 연구하였으며, 그 결과들을 주로 북아메리카의 천이에 대한 방대한 양의 정보를 담고 있는 *Plant Succession*(1916)에 수록하였다. 따라서 *Plant Succession*은 그 내용의 풍부함으로 인하여 많은 생태학자들에게 감명을 주었는데, 예를 들어 클레멘츠의 주된 논점으로 알려져 있는 글리슨(Henry A. Gleason, 1882-1975)은 클레멘츠의 유기체 개념에 대해 비판적 입장을 취했음에도 불구하고 이 책이 식물 집단의 구조와 발달을 연구하는 데 매우 중요한 출판물이라고 찬사를 보냈다.⁶⁾ *Research Methods*와 *Plant Succession*은 1940년대 말까지 미국의 식물 군집 생태학 분야를 형성시켰던 이론적 근거를 제공해 준 저작들이었다.

클레멘츠의 천이 이론은 당시의 생태학계에서 뿐만 아니라 최근의 생태학사가들의 집중된 관심을 불러 일으켰으며, 그 평가는 대체로 클레멘츠가 전일론적(holistic)인 관점을 견지한 생태학자였다는 점에 맞춰져 있었다.⁷⁾ 예를 들어 Worster는 클레멘츠가 상정한 군집 유기체가 개체 수준보다 더 높은 차원의 질서를 가지는 복합적 유기체이며 또한 군집 유기체 전체는 각 개체들의 성질의 합보다 더 큰 성질을 갖는 특징을 함유하고 있다고 주장하였다.⁸⁾ 이와 유사하게 Richardson은 미국 생태학계에서의 논쟁들을 예시하는 과정에서, “군집이 구성 종이나 개체들의 합 이상의 특성을 가질 뿐만 아니라 이들 구성원들이 군집과 유리되었을 때 그 이전과는 다른 양상을 띠게 된다”는 클레멘츠의 언급을 인용하면서 클레멘츠를 전일론자로서 평가하였다.⁹⁾ 또한 Richardson은 클레멘츠가 군집내 식물 개체들간에는 경쟁보다 오히려 상호의존관계가 존재하는 것으로 보았으며, 실제로 천이 초기 과정에서 군집은 상호의존보다는 종간(inter-species)의 경쟁적 관계를 유지하는 것이므로 클레멘츠의 이론은 부적절한 것이었다고 주장하였다.¹⁰⁾

6) *Plant Succession*이 생태학계에 미친 영향에 대해서는 Hagen, 앞의 글, pp.272-273을 볼 것.

7) ‘전일론’이란 생명현상의 본질을 물리·화학적, 분석적 접근을 통해서 설명할 수 있다는 ‘환원론’의 입장과 대립적인 입장을 의미한다. 따라서 ‘전일론’에 따르면, 생명체를 이루는 각 수준—세포—조직—기관—개체—개체군—군집 등—중의 어느 한 수준은 그보다 하위 수준만을 분석해서는 그 본질이 밝혀질 수 없다. 클레멘츠가 전 생애를 걸쳐 전일론적인 관념을 가졌다는 지적은 Simberloff, 앞의 글, p.15를, *Research Methods* 발간 이전과 *Plant Succession* 발간 시기에 전일론적인 관념을 가졌다는 지적은 Hagen, 앞의 글, pp.165, 272를 볼 것. ‘전일론’과 유사한 의미를 갖는 ‘organicism’에 대한 설명은 D.C. Phillips, “Organicism in the Late Nineteenth and Early Twentieth Centuries,” *J. Hist. Ideas* 31(1970), 413을 참조할 것.

8) Donard Worster, *Nature's Economy: The Roots of Ecology*(San Francisco, 1977), p.211.

9) Richardson, 앞의 글, p.465. 그가 인용한 내용은 Clements, “Experimental Ecology in the Public Service,” *Ecology* 16(1935), 342-363 중 일부이다.

10) 같은 글, p.446.

한편 Simberloff와 Tobey의 논의는 클레멘츠가 상정한 군집 유기체와 물리 환경과의 관계에 대해 행해졌다. Simberloff는 *Research Methods*에서 식물 군집이 개체의 발달과 유사하게 매우 결정론적(deterministic)으로 발달해 나간다는 클레멘츠의 관념이 나타나며, 이러한 관념은 ‘본질주의(Essentialism)’적인 것이었다고 주장하였다.¹¹⁾ 즉, 클레멘츠의 생각에 따르면 군집이 환경의 영향과는 무관하게 자신의 ‘본질’을 발현해 나가는 발달 과정을 겪는다는 것이었다. 이에 비해 Tobey는 클레멘츠가 상정한 군집 유기체의 발달이 환경에 의해 일방적으로 영향을 받으면서 진행된다고 주장하였다.¹²⁾ Tobey에 의하면, 클레멘츠는 식물 개체가 온도, 빛, 습도 등의 환경으로부터 일방적으로 영향받으면서 그 화학적·기계적 구조의 변화를 통해 반응해 나간다는 라마르크주의(Lamarckism)적인 관념을 수용하였으며, 이러한 관념을 군집의 발달에도 적용시켰다는 것이었다.

클레멘츠의 천이 이론에 대한 이상과 같은 평가들은 대체로 클레멘츠의 저작들에 대한 자세한 분석이 결여된 채 이루어졌다. 즉 위와 같은 평가들은 클레멘츠의 관념이 시간이 지나면서 변화된 것을 고려하지 않은 채, 그리고 각 저작의 전체 내용을 조망해 보지 않은 채 부분적인 발췌 형식을 통해서 이루어진 것이었고, 이에 따라 지나친 단순화나 왜곡된 해석을 낳기도 하였다. 예를 들어 Worster는 클레멘츠의 언급을 인용할 때 저작 연도조차 표시하지 않았으며, Richardson은 *Research Methods*에서 이미 경쟁 요소가 포함되어 있다는 점을 간과하였다. 또한 Simberloff는 ‘천이 계열(sere)’이나 ‘극상(climax)’ 등의 개념이 *Research Methods*에서 나타났던 것처럼 서술하였는데, 실제로 이러한 개념들은 *Research Methods*에서 발견되지 않는다.

이들과는 달리 Hagen은 *Research Methods* 전체를 분석함으로써 클레멘츠의 천이 이론에 대한 평가를 내렸다. 그는 클레멘츠가 군집을 유기체로서 파악하였다는 이유만으로 대부분의 선행 연구자들이 클레멘츠를 ‘반기계론자(anti-mechanist)’라고 파악하는 점을 비판하면서, *Research Methods*에서는 오히려 클레멘츠의 기계적인 관점이 뚜렷하게 관찰된다고 주장하였다.¹³⁾ Hagen에 따르면, *Research Methods*에서 군집 유기체는 여러 물리 요소들에 의해 조절되는 ‘물리·화학적 기계(physicochemical machine)’로서 설정되어 있었으며, 그 유기체의 발달 과정은 물리환경과 유기체간의 단순한 자극-반응 도식을 통해서 설명되었다는 것이다. 계속해서

11) Simberloff, 앞의 글, pp.3-17. 여기서 Simberloff는 미국 생태학의 성립 과정에서 1940년대 이후에 ‘클레멘츠 패러다임’이 ‘글리슨 패러다임’으로 대체되었다고 주장하였다(글리슨의 주장에 대해서는 II절에 다룰 것임). Simberloff는 이러한 패러다임의 변화를 다윈(Charles Darwin)에 의해 생물학상의 패러다임의 변화가 이루어졌다는 관점에서 설명하였다. 그에 따르면, 다윈 이전까지의 생물학의 주된 관심은 생명체 고유의 ‘유형(type)’을 발견하는 데 맞추어져 있었으며, 생명체에 대한 이러한 관심의 기원은 Aristoteles(384-322, B. C.)의 ‘본질주의’로부터 유래한다는 것이었다. 생물학자들은 새로운 종의 발생 현상을 직절하게 해명하지 못하고 있었으며, 그 해명은 다윈의 자연선택 이론에 의해 비로소 가능해졌다. 그러나 다윈은 ‘유전’의 메카니즘을 여전히 본질주의적인 관점을 통해 파악하였다는 한계점을 갖고 있었다. 즉 다윈은 부모의 ‘본질(essence)’이 생식 시기에 서로 혼합되어 자손에게 그대로 전달된다고 파악했던 것이다. Simberloff는 다윈의 이러한 한계가 20세기 초반의 세포학과 유전학을 통해서 비로소 극복되었으며, 그 결과 20세기 이후에는 생물학 분야에서 생명체의 유전에 대한 확률론(Probabilism)적 혹은 유물론(Materialism)적 패러다임이 성립되었다고 주장하였다.

12) Tobey, 앞의 책, p.86.

13) Hagen, 앞의 글, p.265. 여기서 Hagen이 제기한 ‘기계적’이라는 용어는 생명 현상을 물리·화학적 원리로 환원시켜서 설명한다는 ‘환원론(Reductionism)적’이라는 용어와 같은 의미를 갖는다.

Hagen은 *Research Methods*에 나타난 군집 유기체의 이러한 성격은 생태학을 정립시키기 위해 실험 생리학의 방법을 도입하려고 했던 클레멘츠의 열정으로 인한 것이었으며, 이와 같은 기계적 관점이 *Plant Succession*에서는 많이 줄었고 오히려 애매한 전일론적 표현들이 사용되기 시작하였다는 점을 지적하면서, 이에 대한 몇가지 실례들을 들었다.¹⁴⁾

*Research Methods*에 대한 Hagen의 이와 같은 분석은 실험 식물 생리학에서 사용되던 연구방법을 도입하려고 했던 클레멘츠의 집필 의도를 잘 지적하고 있는 것이었다. 하지만 Hagen은 *Research Methods*에 대한 선행 연구자들—Tobey와 Simberloff—의 분석을 소개만 하였을 뿐 그 분석에 대한 자신의 입장을 밝히지는 않았다. Hagen이 강조하였던 것은 단지 클레멘츠가 환원론적인 연구 방법을 사용하였다는 사실이었다. 또한 그는 *Plant Succession*의 전체적인 내용을 분석하지 않은 채 그 저작에서 나타나는 군집 유기체의 성격을 단지 몇가지 실례들을 통해 단정적으로 평가하였다.

이 논문에서는, 첫째, *Research Methods*에서 나타나는 군집유기체의 성격을 좀더 상세히 고찰함으로써 천이 과정에 대한 설명에서 나타나는 클레멘츠의 환원론적 관점과, 천이 과정에서 나타나는 목적론적 경향을 살펴 볼 것이다. 그리고 둘째, *Research Methods*에 비해 *Plant Succession*에서 군집 유기체의 성격이 어떻게 변화하였는가를 살펴 볼 것이다. 그 결과 이 논문에서는 클레멘츠의 대표적인 두 저작 모두에서 군집 유기체가 환원론적 관점에서 파악되고 있다는 점과, 시간이 지나면서 목적론적인 성격이 약화되었다는 점을 보일 것이다. 이를 위해 먼저 II절에서 클레멘츠의 생애와 *Plant Succession* 이후의 클레멘츠 자신과 다른 생태학자들의 연구를 살펴보고, III절에서는 *Research Methods*의 전체적인 구성과 내용을 살펴 볼 것이다. 그리고 IV절에는 *Research Methods*에서 나타나는 군집 유기체의 성격에 대해 논의할 것이다. 마지막으로 V절에서는 *Plant Succession*에서 나타나는 군집 유기체의 성격을 *Research Methods*에서의 경우와 비교 고찰할 것이다.

II. 생태학의 발전과 클레멘츠

생태학의 등장은 19세기까지 진행되어 왔던 자연사(natural history), 식물 지리학(plant geography) 등의 분야들을 배경으로 이루어졌다. 자연사 연구 전통내에서 생태학적 연구의 필요성을 처음으로 인식했던 과학자는 린나이우스(Carolous Linnaeus, 1707-1778)였으며, 그 후 이러한 연구는 뷔퐁(G. Buffon, 1707-1788), 아가씨즈(L. Agassiz, 1807-1893), 그레이(A. Gray, 1810-1888) 등에 의해 지속되었다.¹⁵⁾ 한편 식물 지리학자들 중에서 생태학 연구를 수행했던 대표적인 과학자들은 훔볼트(A. von Humboldt, 1769-1859), 워밍(J. Warming, 1841-1924) 등이었다.¹⁶⁾

14) Hagen, 앞의 글, pp. 258-267. Hagen이 언급한 실례들에 대하여 V절에서 다룰 것임.

15) 린나이우스, 뷔퐁, 아가씨즈, 그레이 등의 생태학적 연구에 대해서는 Egerton, "A Bibliographical Guide" (주1), pp.192-194를 볼 것.

16) 훔볼트, 워밍 등의 생태학적 연구에 대해서는 M.G. Barbour ed., *Terrestrial Plant Ecology*(California, 1980), pp.13-16을 볼 것.

이와 같은 학문적 배경을 바탕으로 19세기 중반 이후에 해양학(oceanography), 陸水學(limnology), 식물 생태학, 동물 생태학 등의 4가지 생태학 분야가 성립되기 시작하였다.¹⁷⁾ 이들 중 식물 생태학은 식물의 不動性으로 인해 다른 분야보다 생태학자들이 쉽게 접근할 수 있는 분야였으며, 여기서 연구되었던 군집, 천이, 식물과 동물의 연관성의 관념 등과 현장 연구 기술은 이후 동물 생태학의 발달에 자극을 가하였다.¹⁸⁾

미국의 경우, 식물 생태학은 중서부(Midwest) 지역의 Nebraska대학과 Chicago대학을 중심으로 형성되기 시작하였다.¹⁹⁾ Chicago대학의 식물학 교수였던 카울즈(Henry C. Cowles, 1869-1939)는 미국 생태학의 첫 세대의 주도자로서, 그리고 천이 연구에 대한 개척자로서 인식되고 있다.²⁰⁾ 그는 Michigan 호반의 모래 언덕에 사는 식물에 대한 연구를 통해 식물 집단이 지형학(physiography)적 변화에 따라 상이하게 변화한다고 파악하였으며, 이러한 변화를 조절하는 법칙에 대한 연구를 수행함으로써 생태학을 그 발달 과정(developmental process)에 대한 고찰을 목적으로 하는 ‘역동적(dynamic)’ 분야로서 정립시켰다. 이러한 연구 과정을 통해 그는 천이를 법칙 통제적(law-governed) 과정이라 여겼으며, 결국 개체 식물과 식물 집단의 발달을 조절하는 법칙이 유사하다고 생각하기에 이르렀다. 하지만 카울즈의 이러한 생각은 하나의 제안에 불과했을 뿐 이론적으로 정형화된 것은 아니었으며, 그 정형화는 클레멘츠에 의하여 비로소 이루어졌다.

클레멘츠는 Nebraska대학의 식물학 분야의 학사, 석사 과정을 마치고 난 뒤 1898년에 박사 논문인 *Phytogeography of Nebraska*를 동료인 파운드(Roscoe Pound)와 공동인 형태로 출판하였다.²¹⁾ 클레멘츠는 이 논문에서 Nebraska 지역의 식물 분포를 자연사적인 방법으로 기술하였다. 그러나 그 후 그는 점차 식물 분포에 대한 연구가 단순히 자연사적인 연구 방법으로는 충족될 수 없다는 점을 인식하기 시작하였으며, 그 결과 식물 집단과 물리 환경과의 관계를 연구하는 생태학 분야를 과학적으로 정립시키고자 노력하게 되었다. 그리고 그 노력의 일환으로 클레멘츠는 생태학 분야에 걸쳐되어 있는 실험적·정량적인 연구 방법을 실험 식물 생리학 분야로부터 도입하려고 하였던 것이다.²²⁾ 클레멘츠의 이러한 생각은 그의 스승이었던 베씨(Charles E. Bessy)로부터 많은 영향을 받은 것이었다. 1848년에 Iowa대학으로부터 Nebraska대학으로 전임해 온 베씨는 실험을 통한 식물학 연구를 강조함으로써 당시의 자연사적인 식물학과는 다른 ‘새로운 식물학(new botany)’을 개척한 인물로서 평가받고 있었다.²³⁾ 그러나 베씨가 생태학을 일시적인 유행 분야 정도로서만 파악하면서 실험실내의 식물학 연구에만 관심을 두고 있었던

17) 이들 4가지 생태학 분야의 내용은 Egerton, “Ecological Studies”, pp.339-347을 볼 것.

18) 동물 생태학의 발달에 미친 식물 생태학의 영향은 W.C. Allee et al., *Principles of Animal Ecology* (Philadelphia, 1949), p.44를 볼 것.

19) 당시 미국 중서부 지역은 방대한 규모의 목초지가 인간에 의해 파괴되지 않은 채 유지되어 있었으므로 생태학 연구에 적합한 환경을 제공해줄 수 있었다. 1940년대 말까지 두 대학에서의 식물 생태학 발달 과정에 대해서 Tobey, 앞의 책, pp.111-153을 참조할 것.

20) 생태학 성립 과정에서의 카울즈의 역할에 대해서 McIntosh, “Ecology since 1900,” Taylor White eds., *Issues and Ideas*(주1), p.354; Egerton, “A Bibliographical Guide”, pp.257-258 등을 볼 것.

21) *Phytogeography of Nebraska* (Lincoln, Nebr., 1898)로 출판.

22) 생리학에 대한 클레멘츠의 강한 관심은 Hagen, 앞의 글, pp.263-270을 볼 것.

23) 베씨의 ‘새로운 식물학’의 내용과 그것이 제자들에게 미친 영향에 대해서는 Tobey, 앞의 책, pp. 9-23을 참조할 것.

데 반해 클레멘츠는 실험적 방법을 자연에 직접 적용시켜야 한다는 점을 주장하였다.²⁴⁾ 또한 생태학 분야를 정립시키기 위한 클레멘츠의 노력은 카울즈가 제안하였던 천이 이론을 정형화시키는 과정에서도 나타났다. 여기서 클레멘츠는 식물 군집을 실재하는 하나의 유기체 단위로 인식하면서 그 발달 과정을 고찰하기에 이르렀다.²⁵⁾ *Research Methods*는 바로 클레멘츠의 이러한 노력들의 산물이었다. 클레멘츠는 *Research Methods* 발간 이후 *Plant Succession* 발간에 이르기까지 계속해서 여러 저작들을 집필하였는데, 그 저작들은 주로 *Research Methods*에서 서술했던 천이 연구방법을 실제 대상에 적용시킨 내용을 담고 있던 것 같다.²⁶⁾

Plant Succession 저술 후 클레멘츠는 1917년부터 Carnegie Institution의 지원 하에 Colorado의 고산 실험실(alpine laboratory)에서 천이에 대한 연구를 계속 진행시켰다. 이 실험실에서 클레멘츠는 1920년대 말까지 Nebraska대학의 졸업생들과 함께 공동 연구를 수행하였다. 이 외에 Nebraska대학 출신의 연구자들은 많은 형태의 조직적인 협동 연구를 수행하였는데²⁷⁾, 이들은 특히 정부 기관에서도 많은 연구를 수행하였다. 19세기의 낭만주의적 환경 의식의 시대²⁸⁾에서와는 달리 이 시기에는 자연 자원에 대한 과학적인 관리의 필요성이 인식되기 시작하였다. 이

24) 배씨와 클레멘츠의 이와 같은 갈등과 그 결과에 대해서 같은 책, pp.25-39를 참조할 것.

25) 이와 같이 일정 집단을 유기체로서 파악하는 것과 발달을 그 집단의 속성으로 하는 일은 19세기 말 이후 20세기 초반까지 미국에 만연해 있던 '사회 다윈주의(Social Darwinism)'의 지적 풍토 속에서 쉽게 발견되는 것이었다. 클레멘츠가 재학중이던 Nebraska대학에서는 1901년 이후 사회 다윈주의자들이었던 H. Spencer나 L.F. Ward 등에 대한 재조명이 시작되는 등 사회학 분야가 특별히 관심을 끌고 있었는데, 당시 클레멘츠는 Spencer의 저서를 읽고 동료들과 열띤 토론을 벌였으며, Ward와 사상이 비슷했던 E. A. Ross와도 편지를 통해 사회학, 생태학 등에 대한 왕성한 토론을 벌였다: Tobey, 앞의 글, p. 84. 여기서 Tobey는 L. Ward, *Dynamics Sociology* 2 (New York: D. Appleton, 1897); H. Spencer, *The Principles of Biology* 2 (Osnabruck: Otto Zeller, 1898), *Principles of Sociology* 1 (Osnabruck: Otto Zeller, 1904) 등을 예로 들고 있다. Worster, 앞의 책, pp.84-85에서도 Spencer의 영향이 지적되어 있다. 이와 같은 사실은 클레멘츠가 군집을 유기체 단위로서 파악하는 데 영향을 주었으리라고 추측되는 분위기를 암시해 준다.

26) *Research Methods* 발간 이후 *Plant Succession*의 발간까지의 저작들의 성격에 대한 암시는 Frederic E. Clements, *Plant Succession* (Washington, D.C.: Carnegie Institution of Washington, 1916), pp.30-31과 서문을 볼 것.

27) Nebraska대학 출신 학자들의 연구 조직에 대해서 Tobey, 앞의 책, pp.110-122를 참조할 것.

28) 19세기에 국내적으로 진전된 산업화로 인하여 발생한 도시의 공해 문제, 자연 자원 파괴 등의 폐해들은 사람들로 하여금 오염되지 않은 자연을 동경하게 만들었고 심지어 거친 야생 생활을 통해서 자연과의 일체감을 느끼고자 하는 낭만주의적 자연관을 발생시켰다. 하지만 공해 문제나 자연 자원의 고갈의 문제는 당시 사람들에게 그들의 생존 조건을 치명적으로 저해하는 요인으로 여겨지지는 않았으며, 오히려 산업화로 인한 물질적 풍요로움은 자연 자원이 무한하리라는 낙관적 미래관을 야기시켰다. 따라서 당시의 환경에 대한 관심은 경제적인 이유에서 야기된 것이라기 보다는 낭만주의적인 것이었다: Egerton, "Ecological Studies"(주1), p. 334. N.S. Burdick, *The Evolution of Environmental Consciousness in 19th Century America: An Interdisciplinary Study* (UMI 48106, Case Western Reserve Univ., 1981), pp.230-231에는 J.F. Cooper, H.D. Threau, G.P. Marsh, V. Colvin, J. Muir 등의 낭만주의자들의 공통점으로, 이들이 자연에 대해 동경심을 가지고 있었음에도 불구하고 물리적 풍요와 지적 자극을 제공해 주는 문명화에 대해서도 미련을 가지고 있었다는 양면성이 지적되고 있다. 이러한 흐름과 생태학의 성립 과정을 결부시키는 입장에 대해서 Worster, 앞의 책, p.58을 볼 것. 아울러 유럽으로부터 곡물을 수입하는 과정에서 발생한 해충 문제나 18세기 이전부터 환경에 실재하는 병원균에 대한 의학 분야에서의 관심 등도 역시 당시의 환경에 대한 주의를 불러일으킨 요인들이었다: Egerton, "Ecological Studies," pp.315, 321, 336.

러한 인식은 당시의 ‘혁신주의(Progressivism)’의 시대적 분위기 하에서 생태학에 대한 국가의 지원이 증가함에 따라 더욱 발전될 수 있었다.²⁹⁾ 이 때 국가의 지원을 받으면서 환경 문제의 해결책을 연구한 집단은 주로 Nebraska대학 출신의 연구자들이었다. 예를 들어 베씨는 당시에 산림청의 책임자였던 핀초트(G. Pinchot)로부터 Nebraska내의 삼림지역 보존을 위한 지원을 받았으며, 그 외에도 “Forest Conservation Practices in Nebraska”와 “National Preservation Organization” 등에서 자연 보존을 위한 지속적인 활동을 벌였다.³⁰⁾ 한편 클레멘츠도 1930년대에 잇따른 폭풍 이후의 가뭄으로 인하여 미국에서 형성되었던 “黃塵 地帶(Dust Bowl)”에 대한 연구를 수행하였다. 클레멘츠 외에도 많은 그의 제자들이 황진 지대의 형성 원인을 탐구하였으며, 그 결과 이들은 인간이 자연 자원을 계획성없이 사용함으로 인하여 황진 지대가 형성된 것이라고 파악하였다.³¹⁾

클레멘츠의 제자 중의 한사람이었던 위버(John E. Weaver)는 인간에 의해 식물 군집이 파괴되지 않는 경우에 한해서만 클레멘츠의 천이 이론이 식물의 군집의 발달을 설명해 줄 수 있다는 점을 인식하였다. 이러한 인식은 클레멘츠의 천이 이론의 한계점을 시사해 주는 것이었다. 클레멘츠 역시 이러한 한계점을 인식하기 시작하였으며, 그 결과 클레멘츠와 위버가 공동 집필한 *Plant Ecology*(1938)에서 그들은 식물 군집의 발달 과정에 대한 인간의 영향력을 이전보다 더욱 강조하였다.³²⁾ 한편 Illinois대학의 글리슨은 클레멘츠의 천이 이론을 강하게 비판했다. 글리슨은 Mississippi 계곡의 식생에 대한 연구 결과를 토대로 식물군집들이 실제로는 클레멘츠가 주장한 것처럼 불연속적이지 않고 연속적으로 존재하고 있다고 주장하였다. 즉 그는 식물 군집을 독립된 단위로서 분류하는 것이 단지 인위적인 행위에 불과하다고 주장함으로써 클레멘츠의 이론에 대해 비판적인 입장을 취했던 것이다. 글리슨의 이러한 주장은 1940년대 이후에서야 생태학계내에 많은 영향을 미치기 시작하였다.³³⁾ 1940년대 이후의 이러한 변화는 식물생태학에서 지속적으로 축적되어 온 연구 업적을 바탕으로 생겨난 인식—실제로 생물 집단 주위에 경계선이 존재하지는 않으며, 만일 경계가 존재한다고 하더라도 이는 물리적 환경에 의해 급변할 수밖에 없다는 인식—으로 인하여 성립되었다. 또한 이러한 변화는 생태학 분야에 점차 실험적 연구 전통이 성립되면서 군집보다는 보다 정확하고 용이한 실험이 수행될 수 있는 개체군을 연구하려고 했던 당시의 학문적 경향으로 인하여 성립된 것이었다.³⁴⁾

이제 다음 절들에서는 이 논문의 주제로 돌아가서 *Research Methods*와 *Plant Succession*을 분석함으로써 이들 저작에서 나타나는 군집 유기체 이론의 성격을 고찰할 것이다.

29) 혁신주의자들은 기업에 의해 무차별적으로 파괴된 자연 자원의 문제를 자연 과학을 통해서 해결하고자 하였다. 과학의 역할에 대한 혁신주의자들의 믿음은 H. Dupree, *Science in the Federal Government* (Harvard, 1957), pp.232-247을 참조할 것.

30) 베씨의 환경 운동에 대해서는 Tobey, 앞의 책, p.13을 볼 것.

31) 클레멘츠는 가뭄의 원인을 태양의 흑점 주기의 변화에서 찾았다. 클레멘츠와 그의 제자들의 황진 지대 연구에 대해서는 Worster, 앞의 책, pp.221-234를 참조할 것.

32) *Plant Ecology*에서 인간의 영향력이 강조된 부분에 대해서 Tobey, 앞의 책, p.197을 볼 것.

33) 글리슨의 생태학적 업적에 대해서는 McIntosh, “H.A. Gleason—“Individualistic Ecologist” 1882-1975,” B. J. Taylor & T.J. Whide eds., 앞의 책, pp.252-272; M. Nicolson, “No Longer a Stranger? A Decade in the History of Ecology,” *Hist. Sci.* 26(1988), 183-200; Richardson, 앞의 글, pp.456-466 등을 참조할 것.

34) 1940년대 이후 식물 생태학 연구 전통의 변화 원인에 대해서 Simberloff, 앞의 글, pp.16-17을 볼 것.

III. *Research Methods*의 구성과 내용

클레멘츠가 식물군집의 발달과정을 개체와의 연관성 속에서 파악하려 했던 처음 시도는 *Development and Structure of Vegetation*(1904)에서 이루어졌다. 그는 이 저작에서 군집이 개체의 경우에서와 같이 구조와 기능을 가진다고 언급하면서, 그 구조를 群叢(association), 帶狀 분포(zonation), 불균형 분포(alternation) 등으로, 그리고 그 기능을 침입(invasion), 천이 등으로 설정하였다. 또한 그는 이 저작에서 ‘천이의 법칙(Law of Succession)’을 6가지 항목—원인(causation), 반작용(reaction), 근접(proximity)과 운동(mobility), 정착(ecesis), 안정화(stabilization), 일반적 법칙(General Laws) 등—으로 나누어 서술하였다.³⁵⁾ 물론 이러한 개념들은 *Research Methods*에서 동일한 의미로 다시 사용되었다.³⁶⁾ 그러나 Tobey가 이야기하듯이, 클레멘츠는 *Development and Structure of Vegetation*에서 군집을 유기체와 같은 실재로서가 아니라 비교적 ‘유사한’ 실재로서만 언급하고 있는 등 식물군집을 유기체로서 명시적으로 설정하지는 않았다.³⁷⁾ 이것은 *Research Methods*에서의 클레멘츠의 입장과는 대조적이었다.

*Research Methods*는 전체적으로 4개의 장으로 구성되어 있다. 먼저 제1장에서 클레멘츠는 기존의 생태학 연구에 대해 비판하면서 생태학의 연구 범위 및 방법을 새롭게 제안하였다.³⁸⁾ 클레멘츠는 생태학이 식물학의 중심 영역이며 그 내용은 식물과 생육지(habitat)에 관한 것이라는 점을 밝히면서 생리학과 형태학(morphology), 조직학(histology) 등의 식물학 분야들이 생태학 연구를 위해 통합적으로 응용되어야 한다고 주장하였다. 그는 이들 분야 중 특히 생리학에 대해 언급하는 과정에서, 생리학에서는 식물의 기능에 대한 연구가 실험실내에서만 수행되고 있다는 점과 기존의 생태학은 단지 식생(植生, vegetation)³⁹⁾에 대해서 기술적(descriptive)·비체계적·추상적으로만 다루어 온 점을 동시에 비판하면서 양자의 단점이 보완되기 위하여 생태학에는 생리학에서 사용되는 실험적 방법, 연구체계 등이, 그리고 생리학에는 생태학과 같은 광범위한 연구 범위가 도입되어야 한다고 주장하였다. 따라서 그는 생태학의 연구 범위를 다음과 같이 설정하였다.

생육지와 식물의 관계를 분석하는 과정에서 볼 때, 생육지내의 원인들(causes) 혹은 요소들(factors)이 하나의 개체로서의 식물에 대해, 그리고 동시에 개체들의 집단으로서의 식물에 대해 직접적으로 작용하고 있음이 명백하다.… 따라서 생태학은 자연스럽게 세가지의 커다란 탐구 영역으로 나뉜다: 생육지, 식물 [개체], 군상(formation) 혹은 식생. 확실히 군상은 식물 [개체]를 통해서만 고찰될 수 있으나 군상이

35) 클레멘츠 자신을 포함한 당시 생태학자들의 업적이 Clements, *Plant Succession*, pp.18-34에 수록되었다. 관련 내용은 p.29를 볼 것.

36) 의미가 변한 것은 ‘association’ 개념 뿐이다. *Research Methods*에서 클레멘츠는 ‘association’ 개념을 군집 유기체의 구조 요소(‘군총’ 개념)인 동시에 기능 요소(‘연합’ 개념)로서 그 중에서도 주로 기능 요소로서 설정하였다.

37) Tobey, 앞의 책, p.265.

38) Clements, *Research Methods in Ecology*(Lincoln, Nebr.: Univ. Publishing Co., 1905)에서 1장은 pp. 1-18. 이 중 지리적 분포, 식물 군상, 천이 등에 대한 연구를 수행했던 선행 연구자들에 대한 비판은 pp. 2-6을 볼 것.

39) ‘식생’은 일정 지역내에 존재하는 식물들의 총합을 의미한다. 클레멘츠는 ‘식생’을 ‘군집’과 동일한 의미로 사용하였다.

하나의 개체는 아니므로... 군상 자체는 복합유기체(multiple organism)의 한 종류로서 고려되어야 한다.⁴⁰⁾

생태학 분야에서 다루어야 할 부분으로 클레멘츠가 제시한 세가지 영역에 따라 *Research Methods*는 크게 생육지(2장 : pp.18-99), 식물 개체(3장 : pp.100-160), 군집(4장 : pp.161-313) 등에 대한 내용으로 구성되어 있다. 이들 영역 중, 먼저 2장에서 클레멘츠는 생육지의 개념과 그 내부의 환경 요소들의 종류, 그리고 이들을 측정할 수 있는 많은 종류의 실험 기구 및 그 사용법 등을 열거하였다. 그리고 3장에서 그는 생육지내의 환경 요소를 개체에 대한 자극(stimulus) 요소로서 재규정하고서, 자극에 대한 개체의 반응(response)—수분 흡수, 호흡, 엽록체 배열, 잎이나 줄기의 형태 등의 변화과정—을 측정하는 방법에 대해서 언급하였다. 물리 환경의 자극과 개체의 반응 관계는 유기체의 발달 과정을 설명하는 과정에서 클레멘츠가 기본적으로 사용하고 있던 환원론적 연구 관점을 제공해 주었다. 마지막으로 책 전체 분량의 절반에 달하는 4장에서 클레멘츠는 군집을 하나의 유기체로서 파악할 수 있는 근거로서 군집의 구조와 기능을 제시하였으며, 그 기능 중의 하나인 천이를 설명하는 과정에서 ‘천이의 법칙’과 천이의 실례들, 그리고 천이 조사 방법 등에 대해 서술하였다. 이 절의 남은 부분에서는 클레멘츠를 쫓아 먼저 생육지의 개념과 식물 개체 연구에서 사용되던 자극-반응 개념을 살펴보고, 이러한 개념들이 군집의 발달 과정을 설명하는 데 어떻게 사용되었는가를, 그리고 군집 유기체의 구조와 기능이 어떻게 설정되었는가를 고찰할 것이다.

클레멘츠는 생육지를 일정한 지역에서 식생에 영향을 미치는 모든 힘이나 요소들의 합이며 다른 용어로는 환경(environment)이라고도 표현한다고 이야기하고서, 그 요소들을 크게 물리(physical) 요소, 생물(biotic) 요소로 나누었다.⁴¹⁾ 여기서 물리 요소는 주로 잎에 영향을 주는 습도, 빛, 온도, 바람, 압력 등의 기후(climatic) 요소와 뿌리의 기능에 영향을 주는 수분 함량, 토질 조성(영양분 함량), 토양 온도, 경사도, 고도 등의 토양 요소(soil factors 혹은 edaphic factors) 등을 포함한다. 한편 생물 요소는 인간에 의한 식생 파괴나 변형(modification)을 주로 의미하는 동물 요소와, 사멸한 식물의 부패로 인한 그 지역내 수분 함량이나 습도 등의 변형을 의미하는 식물 요소 등을 포함한다.⁴²⁾ 그런데 클레멘츠는 이러한 요소들을 식물에 대해 미치는 영향력의 정도에 따라 다시 구분하였다. 즉 그는 이들 요소를 1)식물의 주요 기능에 변화를 일으키는 수분 함량, 습도, 빛 등의 직접 요소(direct factors), 2)다른 요소와의 관련속에서 식물의 기능 변화를 일으키는 온도, 바람, 압력 등의 간접 요소(indirect factors), 3)고도, 경사 등의 지형학적 요소나 생물 요소를 포함하는 遠隔 요소(remote factors) 등으로 구분했던 것이다.

두번째의 개체에 대한 설명 부분은 자극에 대한 논의로 시작한다. 그에 따르면,

식물 기능의 변화를 유발시키는 것은 자극이다. 자극은 하나의 힘이거나 물질일 수 있으며, 무계가 없는 형태이거나 있는 형태일 수 있다... 충격(impact)이 반작용을 낳지 못하는 것인지 아니면 단지 잠복적인 형태를 유발시키는 것인지를 구별한다는 것이 불가능하므로, 인지할 수 있는 혹은 가시적인 반응을 통해서만 자극의 존재를 인식할 수 있다. 이로부터 충격이 하나의 자극으로 되는지 여부를 결정하는 데

40) 같은 책, p.17. []는 인용자에 의한 것임.

41) 같은 책, pp.18-19.

42) 같은 책, pp.86-87.

있어서 그 양이 결정적으로 중요함이 명백하다.⁴³⁾

이와 같이 클레멘츠는 식물의 기능에 영향을 주는 모든 물리 조건의 변화를 ‘충격’이라고 이야기하였다. 또한 그는 ‘충격’이 가시적인 ‘기능’ 변화를 유발시키는 경우에 한해서 ‘자극’이 될 수 있다고 파악하였다. 여기서 무게가 없는 자극 형태는 그 강도(intensity)에 의해 측정될 수 있는 빛, 열 등을 의미하고, 무게가 있는 자극 형태는 수분 함량, 습도, 염분 함량 등을 의미한다. 그러나 클레멘츠는 자극의 종류를 무게를 기준으로 구분하는 것은 타당하지 않다고 언급하였다. 그에 따르면, 생육지에 다양하게 존재하는 물리 요소들 중에서 식물의 기능을 즉각적이고 가시적으로 변화시킬 수 있는 “직접 요소만이 자극”⁴⁴⁾인 것이다.

이에 비해,

반응은 자극에 대한 식물의 반작용이다... 즉각적인 반응은 항상 기능적이다. 자극의 본성과 강도는 이러한 기능적 반응이 그에 상응하는 구조의 변화를 수반할 수 있는지 여부를 결정짓는다... 이러한 구분이 갖는 주된 가치는 많은 반응들이 기능적으로만 이루어진다는 사실에 있으며, 그것은 또한 구조와 기능의 절대적 상호의존성을 강조한다... 기능면에서의 반응을 표현하기 위하여 조절(adjustment)이라는 용어를, 그리고 구조면에서의 반응을 표현하기 위하여 적응(adaptation)이라는 용어를 사용할 수 있다.⁴⁵⁾

이와 같이 클레멘츠는 식물의 ‘기능적’인 반응을 유발시키는 ‘자극’이 그 본성과 강도에 따라 ‘구조적’ 반응까지도 유발시키는 것이라고 이야기하면서, 반응을 ‘조절’과 ‘적응’으로 구분하였다. 여기서 ‘조절’은 식물 기관(organ)의 기능적 변화인 기공(stomata) 개폐, 잎의 위치 변화 등을 의미한다. 이에 비해 ‘적응’은 ‘조절’에 의해 야기된 식물의 모든 구조적 변화를 의미하는 데, 여기서 클레멘츠는 ‘적응’을 다시 정상적인 환경하에서 발생하는 식물의 성장 과정과 비정상적인 환경이 형성됨으로 인한 식물의 변형 과정으로 구분하였다. 그리고 그는 식물의 기능적 반응에 대한 연구가 생리학 분야에서 진행되어 왔으며, 그 구조적 반응에 대한 연구는 생태학 분야에서 수행되어야 한다고 지적하였다.

식물의 변형적 반응의 일례를 들면 다음과 같다. 잎이 빛에 노출되어 있는 각도에 따라 잎을 등光性(isophotic)인 경우와 二光性(diphotic)인 경우로 구분할 수 있다. 전자는 잎이 빛에 대해 수직에 가까운 각도를 취하는 경우를 의미하며, 후자는 잎이 빛에 대해 수평에 가까운 각도를 취하는 경우를 가리킨다. 후자의 경우에 해당하는 식물의 일례로서 *Quercus novimexicana*를 들 수 있는데, 이 식물의 상층부에 위치한 잎이 직접적으로 많은 양의 빛을 받는 데 비해 하층부에 위치한 잎은 상층부의 잎에 의해 생긴 그늘에 의해 상대적으로 적은 양의 빛을 받게 된다(물리환경의 ‘자극’). 이러한 자극에 의해 하층부 잎의 광합성률은 감소하게 되며(‘조절’, 즉 기능적 반응), 이때 하층부 잎에서는 빛 흡수를 위한 최적 조건을 만들기 위해 엽록체의 수가 증가되거나 그 위치가 재배열된다(‘적응’, 즉 구조적 반응)⁴⁶⁾.

그가 이처럼 충격과 자극을 구분짓는 일이나 조절과 적응을 나눈 데에는 생태학 분야에(자연사적인 방법과는 달리) 실험적이고 정량적인 연구방법을 적용하려는 클레멘츠의 생각이 반

43) 같은 책, p.100

44) 같은 책, p.101.

45) 같은 책, pp.101-102.

46) 같은 책, p.142. 이 외에 빛에 대한 식물 적응의 여러 예는 pp. 129-144를 볼 것.

영되어 있다.⁴⁷⁾ 먼저 총격과 자극의 구분에서 볼 때, 앞에서 언급했듯이 클레멘츠는 이들간의 구분 기준을 ‘가시성’에서 찾았다. 즉 실험 기구를 이용하여 식물의 발달 과정을 정량적으로 측정하는 데에는 식물의 ‘가시적’인 변화만이 유용한 ‘정보’를 제공해줄 수 있는 것이다. 또한 클레멘츠에게 식물 군집의 ‘구조적’인 반응은 ‘기능적’인 반응에 비해 보다 ‘가시적’으로 측정되기 쉬운 반응이었을 것이다. 물론 개체의 경우에는 兩者 중 어느 반응이 보다 쉽게 측정될 수 있는가를 파악하기가 어려울 것이다. 하지만 클레멘츠가 *Research Methods*에서 궁극적으로 다루려고 했던 생태학의 연구 범위는 바로 군집이었다. 즉 군집의 발달 과정을 파악할 때 수많은 개체들의 ‘기능적’ 반응에 비해 ‘구조적’인 반응이 보다 ‘가시적’인 ‘정보’를 제공해줄 수 있는 것이다. 따라서 클레멘츠는 “[직접 요소인] 습도, 수분함량, 빛 등이 중요한 요소인 이유는 이들만이 식물의 구조적 변화를 일으킬 수 있으므로 군상의 분류를 가능하게 해주기 때문⁴⁸⁾”이라고 이야기했던 것이다. 클레멘츠의 이러한 생각은 생육지내 ‘생물요소’에 대한 언급에서도 나타났다. 그는 ‘생물 요소’의 존재를 물리 요소의 복합체인 생육지에 어떠한 영향을 미쳤는가를 통해서 파악해야 한다고 이야기했으며, 그 영향을 이들에 의해 물리요소가 변화한 양상을 통해서 측정할 수 있다고 말하였다.⁴⁹⁾ 즉 클레멘츠는 그 자체로서는 정량적으로 측정되기 어려운 ‘생물요소’를 정량적으로 측정 가능한 물리 요소를 매개로 파악하였던 것이다.

마지막으로 군집에 관한 논의에서 클레멘츠는 개체를 물리 환경에 대응하는 유기체로서 파악했던 것과 마찬가지로 군집 역시 물리 환경에 대응하는 하나의 유기체로서 파악하였다. 그에 따르면,

식물 군상은 하나의 유기체 단위(organic unit)이다. 그것은 발달, 구조, 재생산(reproduction) 등을 유발시키는 변화를 수반한다. 이 변화는 진보적(progressive)이거나 주기적(periodic)이며, ...군상은 하나의 복잡한 유기체로서의 구조와 기능을 가지며 식물 개체의 경우와 유사하게 발달 경로를 거친다. ... 식물 개체와 같이 군상의 변화는 생육지에 의한 것이기 때문에, 그리고 이들 변화가 구조적인 면에서 기록되기 때문에 기능과 구조라는 용어는 군상에 적용될 수 있다. [그러나] 식물 개체와 군상의 기능이 절대적으로 다른 활동을 명심해야 할 필요가 있다. ... 그 구조를 대상 분포 혹은 불균형 분포 등으로 분류할 수 있다.⁵⁰⁾

그러면 이제 클레멘츠가 군집을 유기체로서 파악한 근거로서 제시했던 군집의 구조와 기능에 대해서 살펴보자. 먼저 군집 구조 중의 하나로 설정되었던 대상 분포는 자연에서 관찰되는 보편적인 식물 분포로서, 일정 지역내에서 존재하는 물리 조건들⁵¹⁾의 일정하고 규칙적인 배열에 따라 식물들이 방사적(radial), 대칭적(bilateral), 수직적(vertical) 분포를 나타내는 경우를

47) 클레멘츠의 실험적·정량적 연구 태도는 *Research Methods*에서 소개된 많은 실험 기구들과 그 측정 방법을 통해서 쉽게 파악될 수 있다. 본문에서는 클레멘츠가 설정했던 개념들에 내포되어 있는 실험적·정량적 연구 태도만을 다룰 것이다.

48) 같은 책, p. 20.

49) 같은 책, p. 87.

50) 같은 책, p. 199.

51) 군집에 대한 설명 부분에서 클레멘츠가 언급하고 있는 ‘물리 조건’ 혹은 ‘물리 환경’은 주로 ‘직접 요소’를 의미하는 것이다.

지칭한다.⁵²⁾ 이에 비해 생육지내에 물리 조건들이 불규칙적으로 존재함에 따라 식물의 분포도 불규칙적으로 나타나는 구조—예를 들어 한 종류의 식물이 여러 장소에서 동시에 나타나는 분포 등—를 가리켜 불균형 분포라고 한다.

클레멘츠는 이러한 불균형 분포가 식물들간의 ‘경쟁’에 의해서도 형성된다는 점을 지적하고 이어서 ‘경쟁’에 대해 짚막하게 논의하였다.⁵³⁾ 먼저 그는 ‘경쟁’을 식물 군집의 발달 과정에 ‘드물지만 중요하게’ 영향을 미치는 요소라고 다소 애매하게 설정하였다. 클레멘츠는 식물 군집이 연합⁵⁴⁾을 이루고 있는 점으로 봐서 군집내에 ‘생존 경쟁’보다는 무언가 신비롭고 생기론적인 요소들이 존재한다고 느껴지지만, 이들 요소가 존재한다는 구체적 증거는 없다고 이야기했다.⁵⁵⁾ 이와 같은 언급에 이어서 그는 물리 환경이 풍요롭지 못할 경우, 그리고 유사종으로 구성되어 있는 군집의 경우에는 비록 드문 형태이기는 하지만, ‘경쟁’이 분명히 존재한다고 지적하였다. 계속해서 클레멘츠는 경쟁에 의해 형성되는 군집의 구조적 형태를 식물의 씨앗 생산력과 씨앗의 운동성에 따라서 구분하였다. 그는 그러한 구조적 형태들의 예로서 먼저 생산력이 크고 운동성이 작은 경우 유사성과 밀도증가로 인하여 경쟁이 극한에 이르게 되는 群棲性(gregarious) 구조, 그 반대의 경우 유사성에 의해서만 경쟁이 생기게 되는 散漫性(copious) 구조, 그리고 생산력과 운동성이 모두 큰 경우에 발생하는 군서—산만성 구조 등을 들었다. 아울러 그는 이렇듯 드물게 존재하는 ‘경쟁’이, 불균형 분포를 유발시키는 지형학적 불균형성의 효과를 증대시키거나 감소시키는 등 중요한 역할을 수행하는 요소라는 점을 지적하였던 것이다.⁵⁶⁾

한편 클레멘츠가 군집의 기능 요소로 설정했던 연합, 침입, 천이 중에서, 먼저 ‘연합’은 여러 식물 종들이 서로 결집(aggregation)하여 생존하는 현상을 의미한다. 클레멘츠에게 ‘연합’이란 모든 식물 집단에 적용될 수 있는 원리를 의미하는 것이었다. 즉 클레멘츠는 “연합의 원리는 식생의 근원적인 법칙(fundamental law of vegetation)”⁵⁷⁾이라고 이야기하였던 것이다. 그는 이러한 연합의 발생 원인을 개체들의 생식과 不動性(immobility)에서 찾았다. 그에 따르면, 육상식물을 포함한 대부분의 식물들은 씨앗 상태를 제외하고는 운동하지 못하므로, 이러한 식물들이 생식했을 때 개체들간의 연합이 발생하는 것이다. 이에 비해 운동성을 띠고 있는 식물성 플랑크톤이나 藻類(algae) 등이 생식한 경우 그 자손들에게서 연합은 발생하지 않을 수도 있다.⁵⁸⁾ 여기서 클레멘츠는 연합 현상의 발생을 야기하는 결정적인 요소가 생육지내 물리 조건의 상태라는 점을 강조하였다. 그리하여 그는 연합의 종류를 토양 조성, 빛의 강도, 수분 함량 등의 차이에 따라 구분하고 그 실례들을 예시하였다.⁵⁹⁾ 한편 ‘침입’과 ‘천이’는 군집의 발달을 야기하는 기능들이다. 클레멘츠에 따르면, ‘침입’은 다른 지역으로부터 하나의 개체나 종, 종 집단 등의 씨앗이 일정 지역으로 이동, 정착하는 과정을 의미하며⁶⁰⁾ ‘천이’는 한 장소에서 발생

52) 같은 책, p.274.

53) 같은 책, pp.283—284.

54) ‘연합’의 의미는 본 논문의 p.46 아래의 군집의 기능에 대한 설명 부분을 볼 것.

55) 같은 책, p.285.

56) 같은 책, pp.286—289. 그러나 경쟁이 구체적으로 어떻게 지형학적 불균형성에 영향을 미치는가에 대해서 클레멘츠는 설명하지 않았다.

57) 같은 책, p.200.

58) 같은 책, pp.200—202.

59) 그 실례에 대해서는 같은 책, pp.204—209를 볼 것.

60) ‘침입’의 정의는 같은 책, p.210을 볼 것.

하는 일련의 ‘침입’ 현상을 의미한다.⁶¹⁾ 즉 식물 씨앗의 지속적인 ‘침입’은 생육지에서 군집의 ‘천이’를 유발시키는 하나의 조건인 것이다.

그러면 클레멘츠는 군집의 ‘천이’ 과정 전체를 어떤 단계들을 통해서 설정하였을까? 클레멘츠는 ‘천이의 법칙’에서 ‘천이’ 과정을 원인, 반작용, 군집과 운동, 정착, 안정화 등의 단계로 구분하여 설명하였다. 이제 그 각각의 단계를 살펴보자⁶²⁾

“천이의 초기 원인은 새로운 생육지의 출현 혹은 기존 생육지의 효과적 변화이다.” 여기서 클레멘츠는 전자의 경우를 일차 천이, 후자의 경우를 이차 천이라고 명명하였다. 일차 천이는 화산 활동이나 風化 작용(weathering) 등으로 인하여 식물이 생존하기에 적절한 토양이 형성됨으로써 시작되는 천이를 가리킨다.⁶³⁾ 이에 비해 이차 천이는 홍수, 침식, 침전, 화재, 동물 및 인간 활동 등에 의해 일차 천이가 일시적으로 중단되었다가 다시 진행되는 천이를 의미한다. 여기서 “이차 천이는 일차 천이의 초기 단계보다 훨씬 이후의 단계에서 시작한다.”⁶⁴⁾ 중단되었던 일차 천이가 다시 진행될 수 있는 이유는 休止 상태의 씨앗이 토양내에 여전히 생존하고 있기 때문이다.

이상과 같이 생육지의 물리 조건이 변화하면 생육지 근처의 씨앗들이 이동해와서(‘군집과 운동’) ‘정착’한다. 이러한 “개척자들(pioneers)은 가장 유동적이고, [생육지에] 가장 가까운 위치의 종들”이며, “이동자들(migrants)의 수는 [생육지로부터의] 거리의 제곱에 반비례한다.” 여기서 “이동자들은 정착과정에서 다음의 세가지 집단으로 나뉜다: 발아나 성장을 못하고 곧 사망하는 경우, 정상적으로 성장하는 경우, 처음 몇단계에서 잠복하고 있다가 후기에 발현되는 경우.” 클레멘츠는 이처럼 이동자들이 구분되는 원인을 침입에 대한 생육지내 장애물들(barriers)의 존재에서 찾았다. 그는 장애물들을 해양, 강, 산맥, 사막 등의 지형학적 특성을 중심으로 한 물리 요소와, 이동해 온 씨앗을 제거시키는 역할을 하는 동물, 인간 등의 생물 요소로 구분하면서, 이들 중 물리 요소가 보다 규정적인 요소인 점을 강조하였다.⁶⁵⁾

생육지에 정착한 군집은 “물리 조건이 기존 군집의 영구성에 다소 불리하도록, 그리고 다음 단계의 침입자에게 유리하도록 생육지에 반작용한다.” 클레멘츠는 이러한 군집의 반작용의 사례로서 몇가지를 들었는데, 여기서는 이들 중 직접 요소와 관련된 예들을 중심으로 살펴보겠다.⁶⁶⁾ 먼저 직접 요소 중 ‘수분함량’이 군집의 발달에 중요한 요소로서 작용하는 경우를 살펴보자. 이러한 예는 고산 지대에 살고 있는 地衣類(Lichen)나 이끼류에서 발견된다. 식물이 생존할 수 없는 암석표면이 風化 작용에 의해 地衣類나 이끼류가 생존할 수 있는 새로운 암질로 변형된다. 이 때 식물은 암석의 표면을 덮어 버림으로써 風化 강도를 완화시키며, 그 완화 정도의 차이에 의해 암석에는 작은 구멍이들이 생성된다. 이 구멍이에 점차 수분이 모이기 시

61) ‘천이’의 정의는 같은 책, p.239를 볼 것.

62) ‘천이의 법칙’은 pp.264-267에 수록. 그 내용은 ‘침입’과 ‘천이’에 대한 설명을 바탕으로 정리되었다. 본문에서 각 단계를 설명할 때 인용된 구절들은 별도의 註가 없으면 위의 페이지들에서 직접 인용한 것이다.

63) 일차 천이의 원인에 대해서는 pp.241-247을 볼 것.

64) 이차 천이의 원인에 대해서는 pp.247-254를 볼 것.

65) 장애물의 종류에 대해서는 pp.224-227을 볼 것. 여기서 클레멘츠가 언급하고 있는 ‘물리 요소’, ‘생물 요소’ 등은 생육지의 개념을 설명할 때 언급했던 바로 그것들을 의미한다.

66) 군집의 반작용의 사례들에 대해서는 pp.257-264를 볼 것.

작함으로써 암석에는 葉狀 식물(foliose)이 침입해서 생존할 수 있는 새로운 환경이 형성되는 것이다. 또 다른 예로서 경사도가 큰 지형에 살고 있는 식물들의 반작용을 들 수 있다. 이 지역은 강우에 의해서 쉽게 침식되는 곳이므로, 이곳에는 뿌리가 땅에 깊이 박힐 수 있는 식물들이 살 수 있다. 이들이 점점 이 지역을 점유함에 따라 이 지역의 하부에서는 강우에 의한 침식 정도가 줄어들게 되며, 그 결과 하부 지역에서는 乾生 식물(xerophytes)⁶⁷⁾이 침입할 수 있는 환경이 조성되는 것이다. 한편 ‘습도’와 관련한 군집의 반작용은 바람이 많은 사막 지역에 살고 있는 식물들의 예에서 발견된다. 이들은 주로 가느다란 뿌리와 튼튼한 根莖(root-stock), 그리고 길고 곧은 잎 등으로 이루어진 다년생 목초들인데, 이들이 빠른 속도로 사막 지역을 점유함에 따라 이 지역은 바람으로부터 보호되고 습도가 높아지는 지역으로 바뀌게 된다. 즉 濕生 식물이 침입할 수 있는 조건이 형성되는 것이다. 마지막으로 ‘빛’은 陽地 식물(heliophytes)이 陰地 식물(sciophytes)로 대체되는 과정에서 중요하게 작용한다. 즉 양지 식물은 일정한 지역에서 군집을 이루면서 그 지역의 빛을 차단시키는데, 그 결과 그 지역에서는 빛의 양과 강도가 상대적으로 감소된 환경에서 생존할 수 있는 음지 식물 군집이 형성되는 것이다. 클레멘츠는 이상과 같은 군집의 반작용의 예들을 통해서 군집의 형태가 “1)藻類, 곰팡이류, 이끼류, 2)일년생 혹은 이년생 식물, 3)다년생 초본(herbs), 4)관목(bushes 혹은 shrubs), 5)교목(tree)” 등의 순서로 발달해 간다고 이야기하였다.

천이의 마지막 단계는 ‘안정화’ 단계이다. 클레멘츠에 따르면, 천이의 각 단계에서 군집은 생육지를 점차 광범위하게 점유하게 되며, 그 결과 생육지에서는 더 이상 새로운 군집이 침입하기 어려운 안정화 단계가 형성된다.⁶⁸⁾ 여기서 일반적으로 안정화 단계를 이루고 있는 군집의 형태는 초원(grassland) 혹은 삼림(forest)이며, 극 지역 및 빙하 지역 등에서는 예외적으로 地衣類가 이 단계의 군집 형태를 이루기도 한다.

한편 군집의 전 천이 기간은 수백년에 이른 것이므로, 그 기간의 장구함으로 인하여 천이 연구에 어려움을 주게 된다. 또한 생육지 범위의 광대함도 천이 연구 수행을 어렵게 하는 또 하나의 요인이다. *Research Methods*에서 클레멘츠는 이러한 어려움들을 극복하기 위하여 몇가지 대안들을 제시하였다. 먼저 그는 생육지내 일정 지역의 테두리를 정하기 위하여 方形區(quadrat) 사용을 제안하였다.⁶⁹⁾ 또한 그는 단기간 내에 천이 연구를 수행할 수 있는 천이 조사 방법 두가지를 제시하였다.⁷⁰⁾ 이 중 한가지가 교체 단계법(methods of alternating stages)인데, 클레멘츠에 따르면 이는 같은 종류의 천이가 여러 지역에서 동시에 진행되고 있을 때 각각으로부터 서로 다른 천이 단계들을 관찰함으로써 전체 천이의 순서를 파악할 수 있는 방법이다. 또 다른 한가지는 잔존 식물(relict) 방법인데, 여기서 ‘잔존 식물’이란 천이 각각의 단계에서 생

67) 클레멘츠는 식물이 생존하는 토질내 수분 함량의 정도에 따라 식물을 乾生(xero), 中生(meso), 濕生(hydro) 식물 등으로 구분하였다.

68) 클레멘츠는 ‘안정화’ 단계에 대해 매우 간략하게 설명하였다. 그 설명은 pp.255-256을 볼 것.

69) 방형구는 사각형 테두리 모양의 기구를 말하며, 그 크기는 필요에 따라 다양하게 조정될 수 있다. 클레멘츠는 방형구를 이용해서 그 내부의 식물 수나 시간에 따른 변화 양상을 조사하는 방법을 제안한 것이다. 그는 방형구의 종류로서 목록(list) 방형구, 그림(chart) 방형구, 영구성(permanent) 방형구 등을 제시하였다. 방형구는 원래 식물 지리학에서 사용되고 있던 기구로서 클레멘츠가 처음으로 이를 생태학 연구에 적용시킨 것이며, 이후 방형구는 생태학 연구에 보편적으로 사용되었다. 생태학 발달 과정에 미친 방형구의 영향에 대해서는 Tobey, 앞의 책, pp.48-75를 참조할 것.

70) *Research Methods*, pp.271-272.

육지를 주로 점유하고 있던 식물이 그 다음 단계에서도 여전히 남아 있는 식물을 의미한다. 가령 다년생 초본이 형성된 군집에 일년생 혹은 이년생 식물들이 생존하고 있는 경우를 의미하는 것이다. 클레멘츠에 따르면, 이와 같은 잔존 식물이 대부분의 경우 천이 과정 중에서 계속 남아 있으며 또한 다른 식물들과 쉽게 구별될 수 있으므로, 잔존 식물은 시간 변화에 따른 군집의 형태 변화를 알려주는 중요한 단서인 것이다.

IV. *Research Methods*에서 나타난 군집유기체 이론의 성격

Ⅲ절에서 살펴 보았듯이, 클레멘츠는 *Research Methods*에서 자신의 군집 유기체 이론을 군집의 구조와 기능을 상정하면서 전개시켰다. 그런데 클레멘츠는 군집의 구조와 기능 각각에 대해서 설명했을 뿐 이들간의 관계를 설명하지는 않았다. 클레멘츠는 물리 환경의 자극에 의해 식물개체가 기능적 변화 뿐만 아니라 그 구조적 변화를 수반하는 ‘적응’ 반응을 보인다고 주장함으로써 개체의 구조와 기능간의 상응 관계를 분명히 설명했었다. 그러나 그는 군집의 경우에는 그 구조와 기능의 개념을 설명하고 그 실례들을 나열했을 뿐 양자의 관계에 대해서는 언급하지 않았다. 이러한 점은 클레멘츠가 상정했던 군집은 유기체적인 특성을 명확하게 갖지 못하고 있다는 한계성을 시사해주는 것이다.

한편 군집 유기체의 구조와 기능에 대한 클레멘츠의 논의에는 환원론적 관점이 드러난다. 먼저 클레멘츠는 군집의 구조인 대상 분포와 불균형 분포의 구분 기준을 생육지내 물리 조건의 분포가 규칙적인지 여부에 따라 구분하였다. 또한 그는 각각의 구조가 형성되는 원인을 물리 조건에 찾았으며, 특히 불균형 분포의 형성에 영향을 미치는 ‘경쟁’(생물요소)의 발생 원인 역시 물리 요소의 결핍에서 찾았던 것이다. 클레멘츠는 군집의 기능인 연합, 침입, 천이 등에 대해서도 환원론적 관점을 견지하면서 설명하였다. 즉 그는 연합이 발생하는 주된 원인을 생육지내 물리 조건의 상태에서 찾았으며, 씨앗들이 침입하여 생육지에 정착할 수 있는 조건을 생육지내 물리적 장애물들의 상태에서 찾았던 것이다. 또한 그는 천이의 원인을 생육지의 물리 환경의 변화라고 주장하였으며, 그 원인에 대해 군집의 반작용이 미치는 효과 역시 군집이 생육지의 물리 환경을 어떻게 변형시켰는가를 파악하면서 고찰하였다. 마지막으로 안정화 단계도 클레멘츠에게는 군집이 물리 환경과 ‘평형’을 이룬 상태를 의미하는 것이었다.⁷¹⁾ 그는 “안정화가 진행될수록 이를 저해할 수 있는 기후 및 지형학적 변화 범위는 더욱 커질 수밖에 없으며,”⁷²⁾ 그 결과 안정화된 생육지에는 더 이상 새로운 군집이 침입할 수 없다고 이야기했다. 결국 클레멘츠는 군집 유기체가 생성되어서 안정화되기까지의 과정을 환원론적 관점에서 파악하였던 것이다.

한편 클레멘츠가 *Research Methods*에서 설명한 군집 유기체라는 개념은 개체 유기체의 경우와 비교해 볼 때 어느 정도 차이점을 함유하고 있다. 그 차이점은 첫째 환경과 유기체와의 상호관계에서 발견된다. Ⅲ절에서 언급했듯이, 클레멘츠는 개체가 환경의 자극에 대해 조절, 적응 등의 형태로 반응한다고 주장하였지만 개체가 환경을 변화시킨다는 점을 언급하지는 않았다. 즉 그는 개체의 발달이 환경에 의해 일방적으로 영향을 받는 것으로 파악했던 것이다. 반면에

71) 클레멘츠 자신은 ‘평형’이라는 용어를 사용하지는 않았다. 안정화 상태가 ‘평형’ 상태라는 언급은 Hagen, 앞의 글, p.269를 볼 것.

72) *Research Methods*, p.255.

군집의 경우에는, 클레멘츠는 정착한 군집이 생육지의 물리 환경을 변화시킨다고 주장하였다. 즉 그는 군집의 발달 과정을 군집과 환경간에 일방적이 아닌 상호 작용을 통해서 진행되는 것으로 파악했던 것이다.

따라서 클레멘츠가 군집의 발달을 라마르크주의적인 일방적 환경결정론의 관점에서 파악하였다는 Tobey의 주장⁷³⁾은 잘못된 것이라고 할 수 있다. 또한 클레멘츠가 설정한 군집 유기체의 발달이 '본질주의'적인 경향을 내포하고 있다는 Simberloff의 주장도 재고되어야 한다. '본질주의'에 의하면, 유기체가 그 성장 과정에서 고유의 '본질'을 발현시켜 나갈 때 환경은 오히려 이를 방해하는 요인으로서 작용하는 것이기 때문이다.

군집 유기체와 개체와의 사이의 두번째 차이점을 천이 과정에서 나타나는 목적론적인 경향에서 발견할 수 있다.⁷⁴⁾ 클레멘츠의 천이 이론에서 목적론적 분위기를 내포하고 있는 부분은 천이의 마지막 과정인 안정화 단계이다. 클레멘츠에 의하면, "군집이 점진적으로 일정하게 안정화를 향해 이동해 나간다는 것은 하나의 일반적 원리이다." 그리고 III절에서 언급했듯이, 안정화 단계에서 군집은 주로 초원이나 삼림 중의 어느 하나의 형태를 이루는 것이다. 즉 전체 천이 과정의 어느 단계에서 군집이 천이를 시작하거나—가령 일차 천이의 경우이거나 혹은 이차 천이의 경우이거나—군집은 고정불변의 특성을 갖는 안정화 단계에 이르는 것이며, 이로 부터 이미 정해진 도달점을 향해 발달해 나간다는 의미의 '목적론적' 경향이 클레멘츠의 천이 이론에서 나타나는 것이다.

이와 같은 '안정성'은 개체의 경우에는 나타날 수 없는 현상임이 명백하다. 그렇다면 개체와는 다른 이러한 특성에 대해서 클레멘츠는 어떻게 표현할 수 있었을까? 이러한 문제의 답을 군집 유기체에 대한 클레멘츠의 정의에서 발견할 수 있다. 클레멘츠는 군집을 유기체로서 파악하는 근거로서 '발달, 구조, 재생산' 등의 특성만을 표현했을 뿐이었다. 즉 생명체의 공통적인 특성인 '사멸'에 대한 표현은 클레멘츠가 설정했던 어느 개념에도 발견되지 않고 있는 것이다.⁷⁵⁾

요약컨대, *Research Methods*에서 군집 유기체는 환원론적인 관점에서 파악되고 있으며, 군집의 발달 과정에 목적론적인 경향이 내포되어 있다고 할 수 있다. 이제 다음 절에서는 이같은 환원론적 관점과 목적론적 경향이 그보다 10년 후에 발간된 *Plant Succession*에서 어떻게 변하였는가를 살펴 보겠다.

V. *Plant Succession*에서 나타난 군집유기체 이론의 성격

*Plant Succession*에 내용은 크게 두 부분으로 구성되어 있다. 그 첫 부분은 천이 이론에 대한 설명으로 이루어져 있으며, 나머지 부분은 *Research Methods* 발간 이후 클레멘츠가 조사한 방

73) Tobey, 앞의 책, p.86.

74) 클레멘츠의 천이 이론에 목적론적 경향이 존재하는가 하는 의문은 *Research Methods* 출간 이후 이에 대한 생태학계내의 비판 과정에서도 드러나고 있다. 물론 비판은 주로 클레멘츠가 사용하였던 간단한 도식에 대한 것이었지만 이와 아울러 주로 클레멘츠의 체계내에 목적론적인 경향이 존재한다는 카울즈 등의 비판 역시 존재했던 것이다. 클레멘츠에 대한 카울즈의 비판 내용은 같은 책, pp.166—176; Hagen, 앞의 글, pp.270—271 등을 참조할 것.

75) 그럼에도 불구하고 Hagen은 *Research Methods*에서 군집이 사멸한다는 표현이 나오는 것처럼 언급하고 있다. 이러한 언급은 Hagen, 앞의 글, p.258을 볼 것.

대한 양의 천이 실례들로 채워져 있다. 이 절에서는 그 첫 부분만을 고찰함으로써 이 저작에서 나타난 군집 유기체 이론의 성격에 대해 논의할 것이다.

*Research Methods*와 *Plant Succession*의 전체적인 내용을 비교해 볼 때 후자에는 생리학의 실험적 연구 방법에 대한 강조가 많이捨象된 점이 발견된다. Hagen은 그 이유로서 *Research Methods*에서 클레멘츠가 제시한 실험적·정량적 방법은 너무 비용이 많이 들 뿐만 아니라 실험 시간이 오래 걸린다는 점을 지적하였다.⁷⁶⁾ 또한 클레멘츠가 *Research Methods* 발간 이후에 실제로는 실험적이기 보다는 기술적이거나 단순한 관찰적인 방법을 사용하였다는 점을 지적한 학자도 있었다.⁷⁷⁾

아울러 *Plant Succession*에서는 *Research Methods*에서 서술되었던 천이 이론의 내용이 다소 변경되었거나 보다 세분화되는 등의 변화가 나타나고 있다. 먼저 클레멘츠는 천이가 시작되는 지점부터 안정화에 이르기까지의 주기를 ‘천이 계열’이라고 명명하고 하나의 천이 계열이 같은 장소에서 여러번 반복되는 재생산 과정을 ‘연속 천이 계열(cosere)’이라고 명명한 뒤, 천이 계열을 (1) (새로운 생육지의 출현 과정인) 荒地형성(nudation), (2) (주위 군집으로부터의 씨앗의) 이동, (3) (씨앗의 발아, 성장 과정인) 정착, (4) (성장한 식물들간의) 경쟁, (5) (생육지에 대한 식물의) 반작용, (6) 안정화 (혹은 극상) 등의 6단계로 나누어 서술하였다. 또한 그는 천이 초기 상태, 즉 재생산이 몇번 안된 상태에서는 이들 과정이 순차적으로 진행되지만 말기에 이르면 복합적인 형태로 진행된다는 점을 지적하였다.⁷⁸⁾ 여기서 알 수 있듯이, *Research Methods*의 경우에 비해 *Plant Succession*에서 클레멘츠는 군집의 발달 단계로서 ‘경쟁’ 단계를 새롭게 설정하였다. 그리고 그는 생육지내 환경 요소를 *Research Methods*에서와는 다르게 구분하였으며, 안정화 단계를 *Research Methods*의 경우에 비해 좀더 세분화시켜 설명하였다. 따라서 이와 같이 변화된 개념들을 살펴봄으로써 *Research Methods*에서 보았던 클레멘츠의 환원론적 관점과 군집 유기체의 목적론적 성격이 어떻게 변하였는지를 파악할 수 있을 것이므로, 이제 이들을 하나씩 검토해 보기로 하겠다.

*Plant Succession*에서 클레멘츠는 *Research Methods*에서 생육지내의 환경 요소로서 언급하였던 간접, 원격 요소 등을 직접 요소들과 구분하지 않고 이들이 정도 차이없이 군집 발달에 영향을 미치는 것으로 설정하였다. 그대신 그는 천이 과정에서 작용하는 환경 요인을 초기 요인과 정착 요인 등으로 구분하였으며, 이 중 초기 요인을 다시 침식, 퇴적, 홍수, 고도, 침전 등의 ‘지형학적’ 요인과 가뭄, 바람, 눈, 우박, 서리, 번개 등의 ‘기후’ 요인, 그리고 ‘토양’ 요인과 ‘생물’ 요인 등으로 나누었다. 그리고 그는 이들 중 지형학적 요인을 가장 중요한 생육지 요인으로 설정하였다.⁷⁹⁾ 또한 그는 ‘생물’ 요인을 토양 파괴나 수분 함량에 큰 변화없이 식생을 파괴하는 경우, 토양을 파괴하여 생육지를 건조화시키는 경우, 그리고 수분 함량을 증가시키는 경우 등으로 구분하여 설명하였다.⁸⁰⁾ 즉 클레멘츠는 생물 요인을 그것이 생육지내 ‘물리’ 조건을 어떻게 변형시켰는가를 파악하면서 고찰했던 것이다. 한편 클레멘츠는 정착 요인들을 식물들간의

76) Hagen, 앞의 글, p.272.

77) Nicolson, 앞의 글(주33), p.194.

78) Clements, *Plant Succession*, p.4.

79) 같은 책, p.5.

80) 같은 책, pp.58-59.

결집, 이동, 침입, 경쟁 요인 등으로 다시 구분하였다.⁸¹⁾ 여기서 알 수 있듯이 클레멘츠는 천이의 6단계 중 ‘(2) 이동’, ‘(4) 경쟁’ 단계 등을 결집, 요인들과 함께 ‘(3) 정착’ 단계에 포함시켰던 것이다. 즉 클레멘츠에게 ‘정착’ 단계란 주위의 여러 군집으로부터 이동해 온 씨앗들이 생육지내에 침입해서 1) 개체로서 성장하기까지의 과정을 의미하는 동시에, 2) 성장한 개체들간의 ‘경쟁’을 거쳐서 한가지 형태의 군집을 이루기까지의 과정을 의미하는 것이었다. 아래의 논의에서 언급할 ‘정착’ 단계는 전자의 경우를 의미한다.

한편 클레멘츠는 결집, 이동, 침입, 경쟁 등의 요인을 ‘물리’ 조건의 상태에 따라 분석하였는데, 이들 중 천이 과정에 미치는 경쟁 요인의 역할을 *Research Methods*에 비해서 더욱 강조하였고, 아울러 경쟁 요인에 대해 환원론적 관점을 보다 강하게 관철시키면서 분석하였다. 먼저 *Research Methods*에서 클레멘츠는 경쟁이 실제로 거의 존재하지는 않지만 천이 과정에서는 중요한 역할을 수행한다고 하는 다소 애매한 표현을 하였던 데 비해서, *Plant Succession*에서는 천이의 발달 과정 중에 존재하는 하나의 단계로서 명확히 설정하였다. 그러한 경쟁은

모든 식물 군집의 보편적 특성이며, 개척자들이 아직 [지역적으로] 고립되어 있는 천이 초기 단계에서만 존재하지 않는다. 그것은 극상 혹은 아극상에 도달하기까지... 군집 [구성물 수의] 증가와 함께 증가하며 이후 군집 감소와 함께 감소한다... 경쟁은 각 개체들에게 유용한 수분과 빛의 양이 감소된 것을 의미하며... 이들 두가지 요소에 직접적인 영향을 미치고, 이들을 통해서 각 식물의 반응에 영향을 미친다.⁸²⁾

그리고 경쟁은 ‘정착’을 이룬 군집들의 씨앗의 발달 기간이나 재생산 시기에, 특히 다년생 식물의 경우에 가장 결정적인 영향을 미침으로써 점유자나 침입자의 상대적 수를 결정짓는 데 큰 역할을 담당한다.⁸³⁾ 이와 같이 클레멘츠는 천이 과정에서의 경쟁의 역할을 *Research Methods*에서 보다 더욱 크게 보았다. 또한 클레멘츠가 군집의 발달에 미치는 경쟁의 영향을 ‘수분’과 ‘빛’ 등의 물리 요소를 통해서 파악하였다는 점은 *Research Methods*에 비해 *Plant Succession*에서 생물 요소인 ‘경쟁’ 요소에 대해 보다 강하게 환원론적 관점을 견지하면서 분석하였음을 의미한다. 왜냐하면 *Research Methods*에서 클레멘츠는 ‘경쟁’의 발생 원인을 물리 요소의 결핍에서 찾아야 한다고 이야기하였을 뿐 별다른 지적을 하지는 않았기 때문이다. 결국 클레멘츠는 하나의 군집이 일정한 생육지에 정착하여 경쟁 단계에 이르기까지의 과정을 환원론적 관점으로 파악하고 있었던 것이다.

클레멘츠는 경쟁 이후의 단계인 반작용 단계에 대해서도 여전히 이러한 관점을 통해서 설명하였다. 즉 그는 군집의 반작용에 의한 생육지의 변화를 토양의 구조, 수분 함량, 용해물, 토지 유기체 등에 영향을 주는 토질 반작용과, 빛, 습도, 대기 유기체 등에 영향을 주는 대기 반작용 등으로 구분하였던 것이다.⁸⁴⁾

이러한 환원론적 관점은 안정화 단계에 대한 클레멘츠의 고찰에서도 나타났다. *Research Methods*에서 클레멘츠가 천이 과정의 마지막 단계를 지칭했던 ‘안정화’라는 용어는 *Plant Suc-*

81) 이들 요인에 대한 클레멘츠의 분석은 pp.63-71, pp.75-78을 참조할 것.

82) 같은 책, p.72.

83) 같은 책, p.73.

84) 같은 책, pp.77, 81. 군집의 반작용의 실례에 대해서는 pp.81-97을 볼 것.

cession에서도 사용되었지만, 많은 경우 그는 ‘안정화’를 ‘극상’이라는 새로운 용어로 바꾸어 사용하였으며, 이들간의 공통점은 “더이상의 군집이 침입할 수 없는 상태”라는 점이라고 이야기하였다.⁸⁵⁾ 즉 그는 *Research Methods*에서와 같이 모든 천이 계열들이 극상에서 끝나게 되며, 이 단계에 이르면 생육지 내의 점유물의 작용으로 인하여 또다른 군집이 침입하지 못하게 된다고 생각했던 것이다. 따라서 ‘극상’ 단계의 군집은 *Research Methods*에서의 ‘안정화’ 단계의 경우와 마찬가지로 물리환경과 ‘평형’을 이룬 상태를 의미하는 것이다. 한편 클레멘츠는 극상을 아극상(subclimax)과 잠재 극상(potential climax)으로, 그리고 후자를 다시 전극상(preclimax)과 후극상(post-climax)으로 구분하였다.⁸⁶⁾ 이들 중 아극상은 천이 진행 과정 중에서 토질, 반응, 경쟁, 이동 장애물, 벌초나 방화 등 인간 활동 등의 방해 요소들에 의해 정상적인 극상 이전 단계에서 멈춘 경우를 지칭하며, 이 단계에서 군집은 앞에서 이야기한 ‘연속 천이 계열’의 과정을 겪는다. 이에 비해 잠재 극상은 가뭄, 바람, 눈, 우박, 서리, 번개 등의 ‘기후’ 변화가 발생하기만 하면 멈춘 상태에서 계속 발달해 나갈 수 있다는 의미에서 ‘잠재적’이다. 여기서 클레멘츠는 기후 변화가 극한의 상황을 제외하고는 천이를 유발시키지 못하며 단지 진행 중인 천이 과정을 지속시켜 주는 역할을 한다고 언급하였다. 클레멘츠에 따르면, 기후 변화는 특히 강우 현상과 관련하여 식생에 커다란 영향을 미치며, 그 결과 생육지내의 ‘수분 함량’이 감소하면 전극상이 형성되고 그 반대의 경우에는 후극상이 형성된다고 말하였다.⁸⁷⁾ 또한 그는 이와 같이 오랜 기간 동안 지속적 변화를 겪게 되는 경우 외에도 기후의 급격한 변화에 의하여 극상 군집도 역시 커다란 변화를 겪기도 하며, 이러한 현상이 빙하기의 극지방의 식생에서 관찰된다는 점을 지적하였다.⁸⁸⁾ 이와 같이 클레멘츠는 아극상과 잠재 극상간의 구분 근거 및 극상 군집의 커다란 변화 원인을 ‘물리’ 요소인 ‘기후’ 변화에서 찾았으며, 전극상과 후극상간의 구분 근거 역시 ‘수분 함량’의 차이에서 찾았다. 즉 클레멘츠는 *Research Methods*에 비해서 더욱 세분화된 단계를 여전히 환원론적 관점으로 관찰하였던 것이다.

이상과 같이 *Plant Succession*에는 식물 군집의 발달 과정이 *Research Methods*에서 보다 다소 복잡하게 묘사되어 있는데 Hagen은 이러한 특징을 클레멘츠의 기계론적 관점이 약화된 결과로 인해 파생된 것이라고 주장하였다.⁸⁹⁾ Hagen에 의하면, *Research Methods*의 발간 이후 지나치게 간단한 도식적 표현에 대한 강한 비판을 받은 결과, 그에 대한 반응으로 *Plant Succession*에서는 클레멘츠가 생리학 연구에 대한 언급을 생략했고 간단한 기계적 인과론을 별로 강조하지 않았다는 것이다. Hagen은 클레멘츠가 기후나 생물 요소 등 보다 일반적인 환경 요소를 설정하였다는 점과 천이 과정의 복잡성에 대해 언급—예를 들어 전극상, 후극상의 설정 등—하고 있다는 점을 이에 대한 근거로서 제시했다. 그러나 앞에서 살펴본 바와 같이 천이의 전과정에 걸쳐서—특히 경쟁이나 극상 등 새롭게 설정된 단계들에 대해서도—클레멘츠는 여전히 환원론적 관점을 관철시키고 있었다. 따라서 환경 요소의 범위가 확대되었다는 사실로부터 곧바로 클레멘츠의 환원론적 연구 태도가 약화되었다는 Hagen의 주장은 부적절한 것이었다.

85) 같은 책, p.98.

86) 같은 책, pp.107-110

87) 클레멘츠는 전극상, 후극상에 대한 일례로 Front and Rampert Ranges of Colorado 계곡 북부의 中生 식물(후극상)과 남부 乾生 식물(전극상)을 들었다.

88) 같은 책, p.100.

89) Hagen, 앞의 글, pp.272-274.

한편 *Plant Succession*에서의 ‘극상’ 개념은 *Research Methods*에서 보이던 ‘목적론적’ 경향이 오히려 약화되었음을 시사해준다. *Research Methods*에서 설정된 안정화 단계는 고정불변의 상태를 의미하는 것이었으며 이로부터 목적론적 관점이 도출될 수 있다는 점을 앞에서 지적하였다. 그런데 *Plant Succession*에서 클레멘츠는 ‘극상’이 종속이나 공동 우점 관계를 유지할 수 있는 새로운 군집이 침입할 수도 있는 상태일 뿐만 아니라⁹⁰⁾ 기후변화에 의해 극상 군집의 형태가 다시 변할 수도 있으므로, 극상 단계에서 군집은 물리 환경과 완전한 평형을 이룬 상태가 아니라고 말하였다. 즉 그에 의하면,

천이는 군상 발달의 보편적 과정이다. 그것은 모든 극상 군상의 역사에서 반복되어 발생하며 적절한 조건이 주어지면 항상 유발될 수 있다. 그러나 가장 안정한 연합일지라도 결코 완전한 평형을 이룰 수가 없으며, 또한 이차 천이의 원인이 되는 파괴된 지역으로부터 분리될 수도 없다.⁹¹⁾

따라서 군집이 다다르게 될 극상 단계는 그 불안정성으로 인하여 더 이상 목적론적 해석을 가능하게 해주는 역할을 수행할 수가 없게 되었다. 그리고 바로 극상의 불안정성에 대한 인식으로 인하여 클레멘츠는 군집을 유기체로 정의하는 과정에서 *Research Methods*에서 사용하지 않던 ‘사멸한다’는 표현을 사용했던 것으로 보인다. 즉 그에 따르면,

식생의 발달에 대한 연구는 반드시 단위, 혹은 극상 군상이 하나의 유기적 실체라는 가정에 의존한다. 하나의 유기체와 같이 군상은 발생하고, 성장하고, 성숙하고, 사멸한다. ... 게다가 각 극상 군상은 ... 자신을 재생산할 수 있다. 하나의 군상의 생애는 복잡하지만 개체의 역사에서 나타나는 주된 특징과 비교될 수 있는 뚜렷한 과정이다.⁹²⁾

요약컨대, *Plant Succession*에서는 천이 과정의 복잡성이 증대했음에도 불구하고 *Research Methods*에서 사용되던 환원론적 연구 관점이 계속 사용되고 있으며, 오히려 목적론적인 경향이 줄어들어 나타나고 있다고 할 수 있다.

VI. 맺음말

클레멘츠는 생태학에 보편적으로 적용될 수 있는 원리가 결여되어 있다는 한계점을 극복하기 위하여 당시까지 생태학에서 사용되던 기술적인 방법을 비판하고 실험 생리학에서 사용되던 환원론적 연구 관점과 정량적·실험적 연구 방법을 수용하였으며, 그 노력의 산물이 바로 *Research Methods*였다. 따라서 *Research Methods*에서 군집 유기체의 발달 과정은 물리 환경과의 관련 속에서 환원론적으로 파악되고 있었다. 또한 *Research Methods*에서는 개체의 특성과는 다른 군집의 고정불변적인 안정화 단계가 도달될 수 밖에 없는 하나의 목표로서 설정되어 있었고, 이로 인해 그의 천이 이론은 목적론적인 성질을 가지고 있었다. 그리고 안정화를 향해 나아가는 발달 과정 속에서 군집은 환경과 상호 작용을 수행하고 있으며, 이러한 면에서 군집과

90) *Plant Succession*, p.105. 여기서 클레멘츠는 안정화 단계에서 이러한 관계가 존재할 수 있지만 아직까지 그 실례가 발견되지는 않았다고 이야기했다.

91) 같은 책, p.3.

92) 같은 책, p.3.

환경과의 관계는 일방적으로 환경결정론적이지는 않았다.

한편 *Research Methods*에서 사용되었던 환원론적 연구 방법은 *Plant Succession*에서도 일관되게 적용되었다. 비록 *Plant Succession*에서 생육지의 물리 요소 외에도 경쟁 등의 생물 요소가 이전보다 강조되어 나타나고 있지만 이들 요소에 대해서도 클레멘츠는 여전히 환원론적으로 고찰했던 것이다. 따라서 단지 직접 요소가 간접, 원격 요소 등과 정도 차이없이 식물 발달에 영향을 미치는 것으로 설정되었다는 점과 비물리 요소의 비중이 커졌다는 점 등이 *Plant Succession*에서 환원론적 관점이 약해지고 애매한 전일론적인 관점이 많이 발견됨을 의미한다는 Hagen의 주장은 부적절한 것이었다.

물론 *Plant Succession*에서 클레멘츠의 전일론적 표현이 가끔씩 발견되고 있는 것은 사실이다. 예를 들어 “군집의 반응은 구성 종들이나 개체들 반응의 합 이상”⁹³⁾이라는 등의 표현이 분명히 나타나고 있다. 그러나 전일론적인 관점이 표현되고 있다는 사실이 연구방법으로서의 환원론적 관점이 약해졌음을 의미하는 것은 아니다. 왜냐하면 전일론과 환원론은 반드시 대립적인 입장이 아니기 때문이다. 예를 들어 전일론적인 세계관에 심취해 있는 한 과학자는 자신의 세계관에 만족하면서도 자신의 세계관의 진리성을 검증해내기 위해 끊임없이 환원론적 연구 방법을 추구해 나갈 수도 있는 것이다. 그럼에도 불구하고 실험 생리학에 대한 클레멘츠의 열정을 강조한 나머지 그를 기계론자로서 평가한 Hagen은 전일론과 환원론을 대립되는 입장으로 파악하고 있는 것이다.

이와 같이 *Research Methods*와 *Plant Succession* 등의 저작에서 드러난 클레멘츠의 환원론적 관점은 생태학이 보다 과학적인 분야로서 자리잡아 가는 데 중요한 영향을 미친 것이었다. 비록 클레멘츠가 유기체와 물리 환경과의 관계를 단순화시켰다는 사실로 인해 그의 천이 이론에 대해 많은 비판들이 계속해서 가해졌음에도 불구하고, 환원론적 관점은 이후의 천이 연구자들에게 정량적·실험적 연구 태도를 제공해 주었던 것이다.

*Plant Succession*에서 달라진 점은 오히려 군집 유기체의 목적론적인 성격이 약해졌다는 사실이었다. *Research Methods*에서 고정불변의 안정화 단계는 *Plant Succession*에서 완전한 평형을 이루지 못하는 극상 단계로서 대체되었으며, 따라서 이제 도달될 수밖에 없는 목표란 없어지게 된 것이었다. 그리고 이와 같이 극상 이후의 과정을 상정하고부터야 비로소 클레멘츠는 군집의 사멸 현상을 명확히 인식할 수 있었던 것이다.

93) 같은 책, p.94.