

## 삼림생태계에서의 교란과 그 역할

曹 度 純

(聖心女子大學 生物學科)

### Disturbance and Its Role in Forest Ecosystems

Cho, Do-Soon

(Department of Biology, Songsim College for Women, Puchon)

#### ABSTRACT

Different species with similar niches can coexist in the same community if disturbances prevent competitive exclusion of competitively inferior species. Disturbances which open up gaps are common in all kinds of community. Even in virgin forests without any artificial disturbance, there exist a significant proportion of trees of early successional shade-intolerant species in addition to the dominant late successional shade-tolerant species. In forest ecosystems, most canopy tree species including shade-tolerant ones require one or more gaps in their life-time to reach the canopy. Because of these frequent disturbances, forests can be considered of dynamic mosaics of patches of different ages and with different species composition which are in certain stages of recovery from disturbances. Disturbances temporarily increase the availability of resources such as light, water and soil nutrients for other individuals through the death of one or more canopy trees.

#### 평형설과 비평형설

식물군집에서 높은 종다양성을 설명하는 데는 두 가지 견해가 있다. 그 중 하나는 평형설 (equilibrium theory) 이고 다른 하나는 비평형설 (nonequilibrium theory) 이다. 평형설에 의하면 평형상태의 군집에서는 경쟁배타의 원리에 의해서 경쟁에 약한 종이 그 군집에서 쫓겨나게 된다. 평형상태에서 여러 종이 공존하려면 그들간에 생태적 지위가 분리되어 자원의 분할이 이루어져야 한다. 비평형설에 의하면 식물군집에서는 단지 소수의 생태적 지위만이 존재하기 때문에 많은 종 사이에 생태적 지위가 중복되어 평형상태에서 경쟁배타가 필연적이고 따라서 이 평형을 깨뜨리는 교란이 일어나야만 경쟁배타를 방지하여 멸종을 피하고 종다양성을 높일 수 있다는 것이다 (Hutchinson, 1961 ; Pickett, 1980).

지금까지 많은 사람들이 생태계의 동태에 관심을 가져왔지만 대부분의 연구가 평형상태의 군집의 천이적 발달에 집

중되어 왔다. 군집의 천이에서 평형상태가 이루어졌을 때 생기는 최종적으로 안정된 군집을 극상 (climax) 이라고 하는데 1960년대까지만 하여도 평형상태의 중요성만 강조되어 여러 가지 극상설이 제안되었다. 그러나 최근에는 많은 사람들이 교란에 관심을 가지게 되었고, 생물군집에서의 그 역할의 중요성을 인식하게 되었다. 특히 여러 삼림생태학자들은 식물군집에서 그 평형이 거의 이루어지지 않고 있음을 밝혀왔다.

교란은 처녀림에서도 빈번히 일어나고 있다. 인위적인 교란을 전혀 받지 않은 온대지방의 낙엽활엽수림에서는 천이의 후기에 우세한 옴수 이외에 참나무 (*Quercus* spp.) 나 물푸레나무 (*Fraxinus* spp.) 등 많은 수의 내음성이 약한 천이초기종이 분포하고 있다 (Boerner and Cho, 1987). 처녀지인 아마존강 유역을 비롯한 열대우림에서는 비교적 빈번한 큰 규모의 홍수 외에도 간혹 큰 규모의 산불이 발생한다 (Campbell and Frailey, 1984 ; Frost, 1988). 이러한 이유로 어떤 사람들은 자연생태계에 극상의 개념을 적용하는

것이 형이상학적인 문제라고 주장하기도 한다(Sousa, 1984). 그래서 점차 많은 생태학자들이 천이의 마지막에 들어오는 종을 “극상종”이라 하지 않고 “천이후기종”(late successional species)이라고 부르고 있다.

자연군집은 보통 시간적으로나 공간적으로 균일하지 않다(Sousa, 1984). 특히 삼림군집은 교란된 나이, 크기 및 종조성이 다른 군반(patch)의 모자이크로 이루어져 있다. 각각의 군반은 교란에 의하여 나무가 넘어져서 형성된 것이며 교란으로부터 회복되는 과정에 있다고 볼 수 있다. 교란은 평형상태에서 일어나는 경쟁배타를 방지하기 때문에 이 같은 교란에 의해서 생겨난 시간적, 공간적 변이는 많은 종의 공존에 필수적이다(Connell, 1978; Brokaw, 1985a).

### 교란의 정의

White와 Pickett(1985)는 교란이란 “생태계나 생물군집 또는 개체군 구조를 파괴시키고 자원이거나 물리적 환경을 변화시키는 시간적으로 비교적 뚜렷한 사건”이라고 정의하고 있다. 삼림생태계에서는 교란이란 수관층(canopy layer)을 이루고 있는 성숙한 나무를 적어도 하나 또는 그 이상 죽이는 힘이라고 볼 수 있으며, 삼림에서 이러한 성숙한 나무의 개체들이 죽는 양식(pattern)을 교란체제(disturbance regime)라고 부른다(Runkle, 1985).

삼림이나 조간대의 생태계에서는 교란의 결과로 “빈 공간” 즉 “틈”(gap)이 형성된다. 특히 삼림에서는 수관층을 이루는 나무들이 넘어지면 이와 같은 틈 또는 수직적인 구멍이 생겨 햇빛이 임상에까지 직접 들어오게 되는데 이러한 빈 공간을 “숲틈”(forest gap) 또는 “수관틈”(canopy gap)이라고 부르고 있다. 이러한 틈은 일반적으로 나무가 넘어져서 생기기 때문에 “treefall gap”이라 불리지만 때로는 나무가 서서 죽거나 한 나무의 큰 가지가 부러져서 생기도 한다(Brokaw, 1982). 숲을 구성하는 대부분의 나무들은 자라서 성숙한 개체가 되기 위해서 정도의 차이는 있지만 이러한 틈을 필요로 하게 된다(Runkle, 1982; Canham, 1985; Brokaw, 1985b; Schupp *et al.*, 1989).

### 교란의 종류와 크기

교란은 사람의 활동의 결과로 일어나는 것(인위적 교란)과 그렇지 않은 것(자연적 교란)으로 나눌 수 있다. 대표적인 인위적 교란으로는 벌목을 들 수 있고, 자연적 교란에는 산불, 태풍, 선풍, 폭풍, ice storm, 홍수, 산사태, 가뭄, 화산폭발 등 물리적인 것과 포식, 해충, 질병, 땅굴을 파는 동물 등 생물적인 것이 있다. 교란은 또한 그 요인이 발생한 위치에 따라서 외생적(exogenous) 교란과 내생적(endogenous) 교란으로 나눈다. 수관층을 이루는 나무가 외부적인 힘과 관계없이 노쇠하여 죽는 현상이나 조간대의 무척추 동물군집이나 해조류 군집에 있어서의 포식 및 삼림

생태계에서 주기적으로 일어나는 해충의 피해와 같은 많은 생물적 교란은 내생적 교란에 속하며(Paine, 1966; Lubchenko, 1978; White and Pickett, 1985) 대부분의 물리적 교란은 외생적 교란에 속한다.

식물군집은 교란의 종류와 강도 및 빈도에 영향을 받는다. 우리나라의 대부분이 위치하고 있는 온대낙엽활엽수림 대에서는 산불, 태풍, 선풍 등 많은 종류의 대규모 교란이 일어나고 있지만 하나의 삼림생태계 전체를 파괴시키는 이 같은 큰 교란이 다시 같은 곳에 닥쳐오는 재발주기는 대부분의 나무의 수명보다 길어 보통 1000년 또는 그 이상이다(Lorimer, 1977; Bormann and Likens, 1979; Canham and Loucks, 1984; Boerner and Cho, 1987). 그러나 강한 바람에 의해서 하나 또는 수 그루의 나무가 넘어지는 것과 같은 소규모의 물리적 교란은 매우 빈번히 일어난다(Runkle, 1982; Cho, 1989).

소규모 교란과 대규모 교란은 서로 독립적으로 일어나는 것은 아니다. 대규모 교란이 자주 일어나는 지역의 삼림에서는 그러한 교란에 의해서 높고 큰 개체들의 대부분이 동시에 피해를 입기 때문에 소규모의 숲틈이 생겨날 수 있는 빈도가 낮아지며 따라서 소규모의 교란이 식물의 재생과 군집의 동태에 미치는 영향이 적어진다(Lorimer, 1989). 그러나 대부분의 경우 비록 대규모 교란이 식물군집에 미치는 영향이 매우 크다고 하더라도 그 발생빈도가 낮아 소규모 교란이나 삼림의 일부를 파괴시키는 정도의 중간 크기의 교란의 중요성이 높다. 한번 벌목이 행해진 후 새로 생겨난 2차림에서는 직경이 큰 나무들이 적고 밀도가 높아 경쟁이 심하다. 이러한 곳에서는 높이가 낮거나 다른 나무의 그늘에서 자라는 억압된 나무들이 주로 죽기 때문에 숲틈을 잘 형성하지도 않고 숲틈을 형성하더라도 그 크기가 작아서 숲틈을 둘러싸고 있는 수관층을 이루고 있는 성숙한 나무의 수관이 옆으로 뺏어나 비교적 짧은 기간에 숲틈이 닫히게 된다(Hibbs, 1982; Runkle, 1982). 숲틈을 어떻게 정의하느냐에 따라서 그 크기가 달라지지만(Brokaw, 1982; Runkle, 1981; Barden, 1989) 대체로 하나 또는 수 그루의 나무가 넘어져서 생기는 작은 틈은 25m<sup>2</sup>에서 0.1ha까지의 크기이고 많은 나무가 동시에 넘어져서 생기는 큰 틈은 1ha 미만에서 3000ha까지 다양하다(Runkle, 1982; Canham and Loucks, 1984; Foster, 1988; Lorimer, 1989).

### 삼림생태계에 대한 교란의 영향

삼림생태계에서는 숲틈의 크기가 그 숲의 군집구조 결정에 큰 영향을 준다. 이용하는 숲틈의 크기에 따라 나무의 종을 양수(shade intolerant species)와 음수(shade tolerant species)로 나눌 수 있는데 전자는 그 재생에 큰 틈을 필요로 하는 종이고, 후자는 틈을 요구하지 않거나 작은 틈을 필요로 하는 종이다(Brokaw and Scheiner, 1989). 양

수와 음수는 각각 천이초기종과 천이후기종, 개척자종과 비개척자종(극상종) (Whitmore, 1989), 또는 “큰틈종”(LGS: large gap species)과 “작은틈종”(SGS: small gap species)으로 (Denslow, 1987) 분류되기도 한다. 양수의 어린 나무는 큰 틈(150m<sup>2</sup> 이상)에서 빈도가 매우 높은 반면, 음수는 큰 틈이나 작은 틈에서 비슷한 분포를 보인다 (Brokaw, 1985a). 한편 음수들 사이에서도 숲틈에 대한 반응의 차이를 볼 수 있다. *Tsuga canadensis*는 닫힌 수관층 아래에서 어린 개체들이 빠른 속도는 아니지만 계속 자라며 숲틈이 형성되더라도 크게 반응을 보이지 않는다. 그러나 *Acer saccharum*은 닫힌 수관층 아래에서 오래 걸디기는 하지만 매우 천천히 자라며 반면에 작은 숲틈이라도 생기면 이에 민감히 반응하여 대부분의 생장은 이 때 이루어진다 (Canham, 1989). 실제로 *Acer saccharum*과 *Fagus grandifolia*를 비롯한 많은 음수들도 수관층까지 자라기 위해서는 일생 동안 하나 또는 그 이상의 작은 숲틈을 필요로 한다 (Runkle, 1982; Canham, 1985).

북미대륙의 동북부 지방에서는 크기가 작은 숲틈은 양수의 재생에는 불충분하지만 *Acer saccharum*이나 *Fagus grandifolia*와 같은 음수들은 이를 효율적으로 이용할 수 있다 (Runkle, 1982; Canham, 1985; Cho, 1989). 크기가 400m<sup>2</sup> 이상의 비교적 큰 숲틈은 *Liriodendron tulipifera*, *Betula alleghaniensis* 및 *Fraxinus americana*와 같은 양수들이 현재의 우점도를 유지하는데 충분하다 (Williamson, 1975). 그러나 같은 종이라도 지역적인 차이에 의해서 숲틈에 대한 반응이 달라질 수 있다 (Veblen, 1989; Spies and Franklin, 1989).

교란은 숲에서 빛, 수분 및 영양염류의 이용도를 일시적으로 증가시키게 된다. 이것은 근본적으로는 이러한 자원을 많이 이용하던 큰 개체들이 죽어서 경쟁이 감소된 데 그 원인이 있고 또한 증가된 임상의 유기물이 분해되어 영양염류를 방출하기 때문이기도 한다 (Canham and Marks, 1985). 숲틈(gap)에서는 임상에 증가된 낙엽으로 인하여 수관층으로 덜인 곳(non-gap)에 비해서 토양과 공기의 온도가 더 높다 (Denslow, 1985). 그러나 산불과 같은 대규모 교란은 생태계를 물리적으로 파괴시켜 오히려 수분과 염류의 공급을 감소시킨다. 대규모 교란으로 형성된 숲틈에서는 온도와 수분의 변화가 심하고 빛이 많이 들어와 이러한 불리한 환경에서도 잘 견딜 수 있는 천이초기의 식물들이 들어오게 된다.

숲틈의 크기와 그 발생빈도 및 공간적 분포는 각 수종의 종자전파속도와 어린 식물의 생존과 아울러 식물의 재생에 결정적 영향을 미친다 (Schupp *et al.*, 1989). 참나무와 같이 종자가 큰 식물은 종자가 작은 식물에 비해서 닫힌 수관층 아래에서도 잘 정착한다. 이것은 큰 종자속에 저장영양분이 많기 때문이며 또한 닫힌 수관층 아래에서는 토양이 두꺼운 낙엽층으로 덮혀 있어서 작은 종자가 잘 정착할 수 없기 때문이기도 하다 (Canham and Marks, 1985). 반면에 종자가 작은, 특히 바람에 의해서 종자가 전파되는 식물

은 새로이 형성된 숲틈에 가장 많이 분포하며 닫힌 수관층 아래에서는 정착하거나 생존하기 어렵다 (Schupp *et al.*, 1989).

## 교란과 자연보존

자연적 및 인위적 교란이 식물군집에 미치는 영향에 대한 지식은 자연보존에도 크게 이용될 수 있다. 미국 오대호 주변의 중서부 지역에는 미국 원주민들이 살고 있던 당시에 상당한 면적의 대평원 (Tall grass prairie)이 남아 있었는데 자연적 및 인위적인 화재가 이 대평원을 유지시키는데 있어서 가장 중요한 요인이었다 (Gleason, 1923; Transeau, 1935). 현재 그 지역의 여러 주에서는 대평원의 식물이 남아있던 곳을 자연보존지구로 지정하여 보호하고 있는데 만약 이 자연보존지구에서 화재가 전혀 일어나지 못하게 한다면 그 곳은 얼마 안가서 대평원이 아니라 숲으로 변할 것이다. 대규모의 산불이 주기적으로 일어나는 북방침엽수림과 같은 곳에서 인위적으로 화재를 방지하게 되면 그 곳도 내음성이 강한 수종이 우점하는 전혀 종조성이 다른 군집으로 변할 것이다. 그러므로 어떤 군집에서 미세한 교란체제 자체를 그 자연의 일부로 보아야 한다.

## 결론

식물군집에서는 생태적 지위의 수가 많지 않으므로 종간의 경쟁이 매우 심하다. 큰 교란이 없는 평형상태에서는 경쟁에 약한 종은 강한 종에 의해서 그 군집에서 밀려난다. 따라서 많은 종의 식물이 공존하려면 경쟁배타가 이루어지기 전에 교란이 일어나야 하는데 실제로 자연적 교란은 어느 곳에서나 매우 빈번히 일어나 알맞은 환경에서 인위적 교란이 없이 잘 보존된 곳은 높은 종다양성을 보여주고 있다. 삼림생태계에서는 양수는 물론 음수까지도 포함한 대부분의 나무들이 수관층(canopy layer)을 구성하는 성숙한 개체로 자라기 위해서 정도의 차이는 있지만 일생에 적어도 한번 또는 그 이상 교란(disturbance)에 의해서 형성되는 숲틈(forest gap)의 생성을 필요로 한다. 온대나 열대지방의 삼림에서 교란이, 식물군집에 따라 그 종류나 강도 및 빈도가 다르지만, 빈번히 일어나고 있으므로 많은 사람들은 삼림의 식물군집이 교란에 의해서 형성된 다른 나이의 식생의 모자이크로 되어 있다고 말한다. 따라서 한 식물군집의 식생의 동태를 파악하기 위해서는 그 군집의 교란체제(disturbance regime)와 여러 가지 다양한 교란에 대한 각 수종의 반응에 관한 조사가 선행되어야 한다.

## 참고 문헌

- Barden, L.S. 1989. Repeatability in forest gap research: studies in the Great Smoky Mountains. *Ecology* **70**: 558-559.

- Boerner, R.E.J. and D.S. Cho. 1987. Structure and composition of Goll Woods, and old-growth forest remnant in northwestern Ohio. *Bull. Torrey Bot. Club* **114**: 173-179.
- Bormann, F.H. and G.E. Likens. 1979. Pattern and Process in a Forested Ecosystem. Springer-verlag, New York. 253 pp.
- Brokaw, N.V.L. 1982. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica* **14**: 158-160.
- Brokaw, N.V.L. 1985a. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. In, *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, S.T.A. Pickett and P.S. White (eds.), Academic Press, New York. pp. 53-69.
- Brokaw, N.V.L. 1985b. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* **66**: 682-687.
- Brokaw, N.V.L. and S.M. Scheiner. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology* **70**: 538-541.
- Campbell, K.E. and D. Frailey. 1984. Holocene flooding and species diversity in Southwestern Amazonia. *Quaternary Research* **21**: 369-375.
- Canham, C.D. 1985. Suppression and release during canopy recruitment in *Acer saccharum*. *Bull. Torrey Bot. Club* **112**: 134-145.
- Canham, C.D. 1989. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology* **70**: 548-550.
- Canham, C.D. and O.L. Loucks. 1984. Catastrophic windthrow in the presettlement forests of Wisconsin. *Ecology* **65**: 803-809.
- Canham, C.D. and P.L. Marks. 1985. The response of woody plants to disturbance: patterns of establishment and growth. In, *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, S.T.A. Pickett and P.S. White (eds.). Academic Press, New York. pp. 197-216.
- Cho, D.S. 1989. Regeneration of oaks and the disturbance pattern in hardwood forests and oak savannas in Ohio. Ph.D. Dissertation. The Ohio State University, Columbus, Ohio, 200 pp.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199**: 1302-1310.
- Denslow, J.S. 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. In, *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, S.T.A. Pickett and P.S. White (eds.), Academic Press, New York. pp. 307-323.
- Denslow, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **18**: 431-451.
- Foster, D.R. 1988. Disturbance history, community organization and vegetation dynamics of the old-growth Pisgah Forest, south-western New Hampshire, USA. *J. Ecol.* **76**: 105-134.
- Frost, I. 1988. A Holocene sedimentary record from Anan-guocha in the Ecuadorian Amazon. *Ecology* **69**: 66-73.
- Gleason, H.A. 1923. The vegetation history of the Middle West. *Ann. Assoc. Amer. Geogr.* **12**: 39-85.
- Hibbs, D.E. 1982. Gap dynamics in a hemlock-hardwood forest. *Can. J. For. Res.* **12**: 522-527.
- Hutchinson, G.E. 1961. The paradox of the phytoplankton. *Amer. Natur.* **95**: 137-145.
- Lorimer, C.G. 1977. The presettlement forest and natural disturbance cycle of northeastern Maine. *Ecology* **58**: 139-148.
- Lorimer, C.G. 1989. Relative effects of small and large disturbances on temperate hardwood forest structure. *Ecology* **70**: 565-567.
- Lubchenko, J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *Amer. Natur.* **112**: 23-39.
- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Amer. Natur.* **100**: 65-75.
- Pickett, S.T.A. 1980. Non-equilibrium coexistence of plants. *Bull. Torrey Bot. Club* **107**: 238-248.
- Runkle, J.R. 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. *Ecology* **62**: 1041-1051.
- Runkle, J.R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology* **63**: 1533-1546.
- Runkle, J.R. 1985. Disturbance regimes in temperate forests. In, *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, S.T.A. Pickett and P.S. White (eds.). Academic Press, New York. pp. 17-33.
- Schupp, E.W., H.F. Howe, C.K. Augspurger and D.J. Levey. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* **70**: 562-564.
- Sousa, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **15**: 353-391.
- Spies, T.A. and J.F. Franklin. 1989. Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific Northwest. *Ecology* **70**: 543-545.
- Transeau, E.N. 1935. The prairie peninsula. *Ecology* **16**: 423-437.
- Veblen, T.T. 1989. Tree regeneration responses to gaps along transandean gradient. *Ecology* **70**: 541-543.
- White, P.S. and S.T.A. Pickett. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. In, *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, S.T.A. Pickett and P.S. White (eds.). Academic Press, New York. pp. 3-13.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* **70**: 536-538.
- Williamson, G.B. 1975. Pattern and seral composition in an old-growth beech-maple forest. *Ecology* **56**: 727-731.