

파편화된 서식처 복원을 위한 기초이론 고찰

김 명 수

서울대학교 조경학과 박사과정

The Basic Theories for Restoration of Fragmented Habitats

Myoung-Soo Kim

Dept. of Landscape Architecture, Graduate School of Seoul National Univ.

ABSTRACT

At least, there are intense pressures on the natural habitats from various disturbance, including urbanization, extension of industrial area, and road construction. These human land use result in fragmentation of landscape and natural habitat. The ecological consequences of habitat fragmentation include the direct effects of habitat loss and the indirect effects of reduced inter-patch dispersal. The decline of biological diversity has been rapidly declined by the habitat loss and fragmentation.

Conservation strategists should consider not only the habitat amount of that must be preserved, but also the spatial configuration of habitat across the landscape. But, the paucity of available data for most species forces landscape ecologists to develop the concept, model, and theory.

The developed theories are often misused in academic papers and practical applications. The development history, presumption of concept, model, theory is ignored. This tendency have led to failure of landscape restoration and the use of theory in conservation practice have come under increasing attacks.

This paper will highlight the ecological theory that have proven the most influential in landscape ecology, restoration and conservation : the theory of island biogeography, the theory of nested subset analysis, minimum viable population(MVP), the theory of metapopulation dynamics. And, it find the problem and usefulness of four theory in application to real world.

Consequently, the understanding of theoretical implication about landscape ecological theory is required. We must carefully apply the theory after examining the problem and availability of various theory because of no existence of only one general theory.

Key words : *island biogeography, nested subset analysis, minimum viable population(MVP), metapopulation dynamics, landscape ecology, fragmentation*

I. 서론

II. 파편화 영향에 대한 연구

경관은 상호작용하는 다양한 생태계로 구성된 이질적인 토지(Forman and Godron, 1986)로 정의된다. 모든 경관은 산불, 태풍, 산사태 등의 자연적 간섭(disturbance)¹⁾과 인간의 토지이용 활동에 의한 인위적 간섭의 영향을 받는다.

인간의 토지이용은 자연서식처를 파편화시키고 패취의 구조를 변화시킨다. 즉 패취의 규모의 감소, 형태의 변화, 패취간의 격리화를 가져오고, 이는 다시 패취내 종다양성의 감소를 가져와 종국에는 국지적인 종의 멸종을 가져온다.

특히, 도시는 간섭의 형태, 빈도, 강도가 강하여 패취구조의 변화가 빠른 지역이다. 따라서 인공적인 바탕내에 존재하는 도시내 녹지에 대한 적절한 관리가 이루어지지 않으면 멀지 않은 장래에 자연서식처 파편화가 가속화되고, 종의 공급원(source)인 도시 주변의 mainland와 연결이 단절되어 생물 이입이 감소하여, 결국 도시내 생물다양성이 감소하는 결과가 올 것이다.

또한, 도시화에 의한 인한 도시내 자연서식처의 파편화와 격리(isolation)는 패취간의 종 이동(dispersal) 등 메타개체군 dynamics²⁾를 방해하고, 패취내에 서식하는 개체수의 감소를 가져와 유지가능한 최소개체군(Minimum Viable Population : MVP) 이하로 종수가 감소하기 때문에, 도시내 생물종의 멸종으로 귀결될 것이다.

이러한 파편화된 경관을 복원하기 위한 노력들이 많이 기울여 지고 있지만, 적용되는 원리의 이론적 기반에 대한 이해가 부족한 상태에서 이용되는 경우가 많다. 본 연구에서는 현재 파편화된 경관복원을 위해 적용되는 이론들을 소개하고 현재 복원활동에 주는 시사점을 밝히고자 한다.

보전문제에 관한 논의에서 자연적 서식처의 파편화와 그 영향에 대한 연구들이 증가하고 있다. 예를 들면, “격리된 패취에서 개체군 멸종을 막을 수 있는 개체군의 크기는 얼마이며, 이를 유지할 수 있는 패취의 면적은 얼마인가?” 등이 다. 분명한 합의가 도출되지 못하고 있으나, 실증적 연구결과들이 축적되고 있다.

인간활동이 빠른 속도로 자연생태계를 점점 작은 규모로 파편화시키고 있기 때문에 이러한 연구는 중요하다. 파편화는 주어진 자연 서식처 패취의 크기를 감소시키고, 패취간의 거리를 증대시키고, 주연부 면적에 대한 내부면적의 비율을 줄이고, 바탕의 부정적 영향의 증대(Pickett and White, 1985 : 190)를 가져온다³⁾.

국내의 주연부에 대한 연구(오구균 등 1989; 1991; 2000; 2001)는 주로 국립공원 등산로 주변 산림 식생구조와 이용에 의한 영향에 대해 연구되었다. 등산로 주연부⁴⁾ 식생에 영향을 미치는 인자는 환경인자가 크며, 이용강도는 하층식생에 많은 영향을 주는 것으로 나타났다.

파편화와 관련하여 가장 심각한 문제는 과도한 주연부의 생성이다. 연속된 산림이 도로, 철도, 송전선 등 시설물 설치, 도시개발 등에 의해 단절된다. 서식처 단절은 이전과는 다른 자연적이지 못한 주연부를 만든다. 또한 주연부 길이가 길어져 환경적으로 부정적인 영향⁵⁾을

1) 간섭은 일반적으로 “생태계, 군집, 개체군의 구조를 방해하고 자원의 이용가능성 또는 물리적 환경을 변화시키는 상대적으로 불연속적인 사건”(Pickett and White, 1985)을 말한다.
 2) 메타개체군 dynamic에 대해서는 Hanski and Gilpin (1991)를 참조

3) 국외의 주연부에 대한 연구주제는 주연부 형태, 형성, 기능, 폭 등이다. 특히, 파편화에 의한 주연부에서의 생물다양성 감소, 감소된 서식처에서 종의 멸종, 외래종의 침입 등에 대한 연구가 활발하다. 주연부에 대한 선구적 연구로 Hansen and Cartri(1992)가 있으며, 최근의 경향은 Forman(1997)을 보라.
 4) 주연부는 산림생태계 보호, 야생동물 서식처, 인위경관과 자연경관의 전이지대의 기능을 갖기(오구균·박석곤, 2001) 때문에 중요하다. 등산로 이용으로 인한 식생구조에 미치는 영향은 연구되었지만, 도로 및 도시화로 인한 파편화가 주연부의 형태에 미치는 영향(김명수·안농만, 1996)과 주연부 생태계에 미치는 부정적 영향에 대한 연구는 부족한 실정이다.
 5) 주연부 효과는 보통 100m 이상 미치는 것으로 알려져 있으며, 강풍에 노출되는 면적이 증가하고 쓰러지는 나무에 의한 피해, 바람에 의한 조류 보급

받게 된다.

일반적으로, 파편화가 임계점에 도달할 때까지는 개체군 크기가 서식처 손실과 비례해서 감소한다(Andren, 1994). 기존 연구들은 패취면적에 대한 개체군의 반응에 초점을 맞추고 있으며 (Fahrig and Merriam, 1985; Dooley and Bowers, 1998), 이러한 연구들은 패취의 면적과 개체군 반응을 비교하며 큰 패취는 작은 패취보다 다양한 서식처를 갖는다는 가정을 하고 있다.

Bender *et al.*(1998)은 파편화가 패취면적의 감소로 인한 영향, 즉 면적효과(area effect)에 관심을 갖고 기존 25개 연구결과를 토대로 134 종에 대해 분석하였다. 일반종(generalist species)의 경우에는 순수하게 서식처가 손실된 만큼 개체군 크기가 줄어든 반면에, 내부종은 서식처 손실 이상으로 개체군 크기가 감소했고, 주변부 종은 면적효과 이하로 개체군 크기가 줄었다.

많은 작은 포유류에 대한 연구가 최근에 행해졌지만, 연구결과는 일관되지 못하다. 파편화된 경관에서 종 수가 증가하는 종이 있는 반면에, 감소하는 종도 있다. 이러한 비일관성은 서식처 이질성에 대한 개체군 반응의 종-특이성 때문(Dooley and Bowers, 1998)이다.

파편화가 생물다양성에 미치는 영향은 직접적 영향과 간접적 영향이 있으며, 파편화 후 즉시 나타나는 영향, 수 십년 후에 나타나는 영향, 드러나지 않는 영향 등 다양한 영향이 있다.

파편화의 생태학적 영향⁶⁾은 개체군내에서 유

자리의 파손, 내부서식처의 건조를 가져온다. 이러한 환경변화가 식생패턴을 바꾸고 이것은 동물 종에 영향을 줄 수 있다.

- 6) Bender *et al.*(1998)은 파편화로 인한 개체군 크기의 감소가 면적이 줄어든 것 이상으로 감소하는지, 면적이 감소한 것에 비례하여 감소하는지에 관심이 있었다.
- 7) 주변부종에서는 상대적으로 영향이 적다는 것이지, 작은 패취가 제거되면 주변부 면적도 줄어들 수 있기 때문에 영향을 받을 수 있다. 즉, 작은 패취에서 서식처 손실은 주변부 종에 영향이 많고, 패취에서는 내부종에 영향을 많이 미칠 것이다. 또한 텃새보다 철새에 대한 영향이 적을 것이다.
- 8) 서식처 파편화의 생태적 영향에 대해서는 Meffe and Corroll(1994) 9장을 보라. 생태적 영향을 초기배제(Initial Exclusion), 장벽과 격리화(Barriers and Isolation), 혼잡효과(Crowding Effect), 국지적 멸종(Local

extinction)에서부터 대륙간 종분포의 변화까지 다양하다. 파편화된 경관에서 인공적 토지이용 바탕에서 생존가능하거나 번성하는 종(많은 잡초), 파편화된 경관에서 개체군을 유지하는 종(작은 Home Range를 갖는 종, 작은 면적 요구종, 많은 식물과 무척추동물 등), 이동능력이 강한 종(highly mobile species)은 멸종을 면할 것이다. 세가지 중 선택을 하지 못하는 종은 파편화된 경관에서 멸종할 것이다.

파편화는 주변부의 증가를 가져와 건조한 환경에 약한 종에게는 치명적인 영향을 줄 수 있으며, 포식자에게 쉽게 노출되어 양육성공율이 감소한다. 또한 산림 내부종은 감소하고, 주변부 종이 증가하는 종구성의 변화도 있다. 또한, 파편화에 의해 경관에서 잡초나 외래종이 침투하고 간섭에 민감한 종은 감소할 수 있다.

III. 경관복원을 위한 이론적 기초

경관생태학에서 경관은 다양한 생태계의 집합¹⁰⁾을 말하며, 따라서 본 논문에서 경관복원은 인간의 간섭에 의해 훼손된 경관을 원상태로 되돌리기 위한 적극적인 조치¹¹⁾을 의미한다. 경관복원에는 물리적인 행위뿐만 아니라 생태적 과정의 회복을 위한 조치를 포함한다. 3장에서는 이러한 의미의 경관복원 관련이론을 살펴본다.

1. 도서생물지리학

도서생물지리학은 어떤 지역의 종수를 결정하는 변수가 있고, 그러한 변수가 비슷한 지역의 생물상은 유사할 것이라는 가정에서 출발한

and Regional Extinctions)으로 구분하여 설명하고 있다.

- 9) 주변부는 바람과 햇볕에 의해 건조를 가져와 배설물의 분해를 막기 때문에 배설물이나 썩은 고기를 먹고 사는 벌(dung and carrion beetle) 군집의 감소를 가져온다.
- 10) 경관생태학에서는 일반적으로 경관을 개체-개체군-군집-생태계-경관-지역-생물군계-생물권 위계상의 경관으로 받아들인다. 따라서, 흔히 조경학에서 쓰이는 시각적 의미가 강한 경관과는 구별되는 용어이다.
- 11) 복원(restoration)과 관련된 보존, 제한, 완화, 방치 등의 개념에 대해서는 Boon *et al.*(1992)를 참조하라.

다. 이러한 가정하에 큰 서식처는 작은 서식처보다 많은 종수를 포함할 것이라고 생각했다.

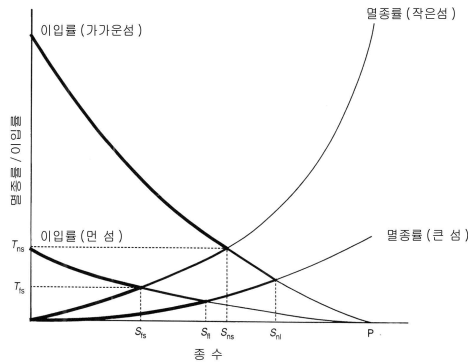


그림 1. MacArthur and Wilson의 도서생물지리학 개념

MacArthur와 Wilson(1967)은 『The Theory of Island Biogeography』에서 고립된 지역에서 어떤 종의 수는 이입율과 멸종률 사이의 동적 평형에 의해 결정되며, 또한 생물종의 수는 서식처 면적과 고립된 정도에 영향을 받는다고 보았다. 1970년대 말까지 도서생물지리학의 많은 연구 결과들이 보전을 위한 결정, 특히 자연보호구(natural reserve)의 설계에 응용되었다.

도서생물지리학은 육상생태계에 적용하기 위해 패취면적과 종수 간의 관계를 규명하고자 하는 노력이 있었다. 일반적으로, 파편화된 서식처의 면적과 종수는 $S = cA^z$ 의 관계를 갖고(여기서 S =종수, A =면적, c 와 z =상수), 많은 종에 대한 연구결과 z 값¹²⁾은 0.20~0.35 범위를 갖는 것으로 나타났다(Meffe and Carroll, 1994 : 93)¹³⁾.

그러나, 70년대에 많이 적용된 도서생물지리학은 1980년대 들어오면서 도서생물지리학에 대한 회의와 함께 힘을 얻은 이론이 메타개체

군 Dynamics이다(Hanski, 1997).

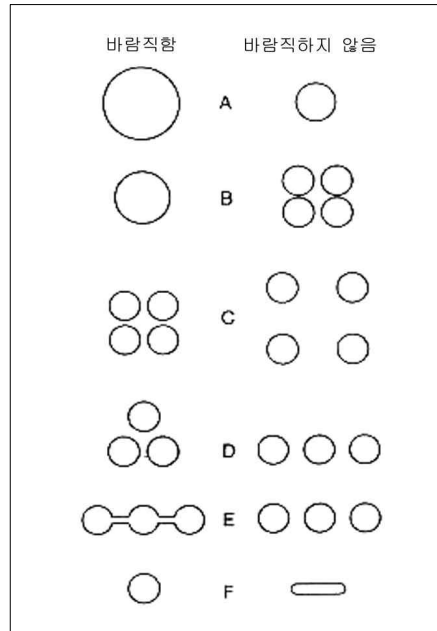


그림 2. Diamond가 제시한 보호구설계의 기준

Forman(1997) 도서생물지리학을 육상생태계에 적용할 때, 비판받을 수 있는 문제로 경관의 모자이크적 특성에서 오는 문제, 패취 특성에서 오는 문제, 방법론적 문제, 결과 적용상의 문제로 나누어 지적하고 있다.

여러 비판에도 불구하고 도서생물지리학의 가장 강력한 도구는 서식처 면적이 주어지면 종수를 예측할 수 있다는 점이다. 그러나 어떤 종이 멸종해 갈 것인지, 멸종할 종의 순서, 특정한 종을 보호하고자 할 때의 중요한 고려사항은 무엇인지는 설명하지 못한다. 이러한 취약점을 보완하기 위해 서식패턴분석이 나왔다.

2. 서식패턴분석(Nested Subset Analysis)

서식패턴분석은 다양한 면적의 패취에 서식하는 동식물 분석자료를 토대로 조사되지 않는 면적의 패취에 서식할 수 있는 종을 예측하거나 패취의 면적이 감소할 경우 멸종가능성이 있는 종을 예측하는 방법이다.

Patterson and Atmar(1986)에 의해 처음으로 소

12) $S=cAz$ 의 식에 상용로그를 취하면 $\log S = \log c + z \log A$ 로, z 값은 종수와 면적의 1차함수 기울기가 된다.

13) Cox(1997)는 z 값은 보통 0.2~0.4의 값을 갖고, 섬 생태계가 0.1~0.2의 값을 갖는 대륙생태계보다 더 급한 기울기를 갖는다고 주장하고 있으며, 유사하게 Whittaker(1998)도 섬의 경우 0.2~0.35의 값을 갖지만 파편화되지 않은 육상 서식처의 경우 0.12~0.17의 값을 갖는다고 주장함.

개된 서식패턴분석(Nested Subset Analysis)은 군도내의 각 섬의 종수 뿐만 아니라 종의 정체성을 규명함으로써 종-면적 곡선 접근의 한계를 극복하고자 했다. 그래서, 서식패턴분석은 서식처에 사는 종의 정체성과 종수 간의 관계를 찾고자 한다. 이 분석은 종이 빈약한 섬에 사는 종은 풍부한 섬에 사는 종의 부분(subset)인지에 대한 의문에서 출발하였다(Doak and Mill, 1994)¹⁴).

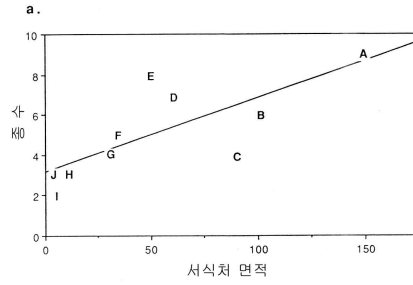
Cutler(1991)는 서식패턴에 의해 나타나는 멸종 순서 예측이 전통적인 종-면적 곡선에 근거한 멸종율 예측보다 더 의미있는 예측임을 보임으로써 서식패턴분석의 가치를 증명했다¹⁵).

그러나, 어떤 서식처에서 예측한 멸종 순서가 서식처의 감소에 의한 것이라고 가정하는 것은 위험하다. 서식패턴분석은 서식처 면적을 고려하지 않고 있어서, 서식패턴과 종-면적 관계는 유의하지 않을 수도 있다(Doak and Mill, 1994).

따라서, 서식패턴분석이 가장 멸종 위험이 높은 종을 찾는 데 사용될 수 있지만, 서식처 면적 손실의 정도로부터 멸종순서를 예측하거나, 어떤 면적의 잔여 서식처가 유지할 수 있는 총 종수를 예측하는 데는 한계가 있을 것이다.

서식패턴분석이 갖는 가장 큰 문제점은 도서생물지리학처럼 육상생태계에 남아 있는 잔여 서식처를 연륙도서에 비유한 점이다¹⁶). 또한, 표본오차 문제¹⁷), 통계적 유의성 문제¹⁸) 등이 있다.

- 14) 패취 면적에 따라 종의 서식패턴(nestedness)에 일관성이 있다면, 이것은 시간의 경과에 따라 예측가능하고 결정론적인 멸종의 순서를 정할 수 있다는 것을 암시한다(Patterson, 1987; Cutler, 1991). 따라서, 어떤 종은 다른 종보다 미래의 멸종으로부터 더 위험한가를 예측할 수 있다.
- 15) 서식패턴분석에서 예측가능한 멸종의 순서와 도서생물지리학 이론에 의한 서식처 손실로 인한 서식처 면적 감소로 인한 손실되는 종수 예측을 연계하는 것은 유용할 것이다(Patterson, 1987; Cutler, 1991).
- 16) 종의 멸종과 이입이 잔여 서식처 주변 바닷가의 미묘한 차이에 의해 영향을 받기 때문에 매우 민감하다. 연륙도서의 바닷가는 바다로 모든 바닷가를 동일 조건으로 취급할 수 있지만, 잔여패취 서식처의 바닷가의 조건은 차이가 많다.
- 17) 먼저 회귀중, 국지중, 포획이 어려운 종 등이 잔여 서식처에 무작위적으로 분포하지 않기 때문에 표본추출이 어렵다는 점이다. 이러한 종의 멸종위험을 높게 예측하게 할 수 있다. 특별히 주의를 요하는 종(예를 들면, 낮은 밀도의 종, 패취적으로 존재하



b.

서식처	종 명										종 수
	aa	bb	cc	dd	ee	ff	gg	hh	ii		
A	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	9
E	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	8
D	X	X	X	X	X	X	X	X			7
B	X	X	X	X	X	X	X				6
F	X		X	X	X	X					5
G	X	X	X	X	X	X					4
C	X	X	X	X				X			4
J	X	X	X						X		3
H	X	X	X								3
I	X							X			2

출현 빈도: 9 8 7 6 6 5 4 3 3

그림 3. 서식패턴분석의 사례

서식패턴분석 기법이 종이 풍부한 서식처에서 종이 빈약한 서식처로 갈 때, 손실되는 종을 예측하는 유일한 기법인 것만은 분명하다. 그러나, 큰 서식처에서 작은 서식처로 변해갈 때, 손실되는 종에 대한 일반적 언급을 할 수 없을 뿐만 아니라 가장 작은 서식처에서 살 수 있는 종을 언급할 수도 없다. 일례로, 종 hh와 ii가 서식처가 줄어들 때, 멸종의 위험이 가장 높다고 말할 수 없다. <그림 3> 결국, 보전계획에서 서식패턴분석과 도서생물지리학을 모두 고려하고, 종-특징적인 생태정보가 있어야 멸종순서를 정확히 예측할 수 있을 것이다.

3. 유지가능한 최소개체군(Minimum Viable Population : MVP)

개체군 크기가 어느 정도가 적당한가에 대한

- 는 종, 특산종, 기타 멸종위기종)의 경우에는 세심한 표본추출 기법이 필요하다. 멸종위험이 높게 예측된 종, 그래서 보전의 우선순위가 높은 종의 예측에는 항상 위험이 따른다(자세한 내용은 Cutler, 1991을 보라).
- 18) 멸종 민감성의 관점에서 정확하게 멸종순서를 알 수 없는 종이 있을 수 있어서 통계적 유의성이 낮은 경우가 있다.

무수한 논의가 있었다¹⁹⁾. 보전전략수립시 개체군 유지가능성평가(Population Viability Analysis)와 MVP 산정이 필수적인 과정으로 인식되고 있다.

최소개체군의 크기의 개념을 최초로 제시한 사람은 Shafer로서, 유지가능한 최소개체군을 “예측 가능한 demographic stochasticity, 환경적 stochasticity, 자연재해, genetic stochasticity의 영향²⁰⁾에도 불구하고 1,000년동안에 99%의 생존확률²¹⁾을 갖는 가장 작은 격리된 개체군”(Shafer, 1981 : 131)이라고 정의했다. 여기서 임계수준 99%와 시간범위(time frame) 1,000년은 자의적인 것이며, 종의 생활사와 교배 효율성(breeding effectiveness) 등 종 특성에 따라 달라질 것이다

Caughley *et al.*(1994 : 254)는 유지가능한 최소개체군의 크기를 50~500개체로 보고 있다. 표현형의 변이는 50%는 유전적인 것이고 50%는 환경적인 것으로 가정하고, 이러한 유전자 변이를 가질 때 건전한 개체군이라고 보았다. 이때 유전적 침체²²⁾(genetic drift)와 교잡에 의한 유전적 잡종성 획득간에 균형을 이루고, 이때 개체군 크기(Ne)를 500개체라고 보았다. 또한 세대당 유전적 변이가 1% 정도 손실되는 것은 유

전적으로 문제가 없다는 동물 관찰 결과를 토대로 $0.01 = 1/2 \times Ne$ (개체군 크기) 공식으로 계산하여 $Ne = 50$ 개체를 얻었다²³⁾.

Forman(1997 : 68~72)은 가장 일반적으로 이용되는 500개체²⁴⁾에 안전율 20~50%를 적용하여 최소개체군의 크기를 1,000~2,500개체로 제안하였다. 그러나, MVP계산을 위해 사용된 모델은 무작위적 교잡을 전제로 하기 때문에 교잡에 참여하는 개체군²⁵⁾이 상당히 작은 경우(1~50%까지 다양)가 있기 때문에 종에 따라 MVP에 상당한 차이가 있다는 점에 유의해야 할 것이다.

더 경험적인 연구로 Newmark(1986)는 75년동안 생존한 종과 멸종한 종의 개체군 크기를 비교하여 다음과 같은 유지가능한 최소개체군을 제시하였다.

<표 1> 멸종개체군과 생존개체군의 크기

집 단	멸종개체군 크기		생존개체군 크기	
	중간 값	95% 신뢰구간	중간 값	95% 신뢰구간
토끼목	3,276	702~56,952	70,889	34,720~173,150
우제류	241	3~1,273	792	429~1,504
작은 육식동물	256	122~880	1,203	908~1,704
큰 육식동물	24	14~68	108	70~146

반면에 Belovsky(1987)²⁶⁾는 환경변수, 인구통

19) Minimum Viable Area(MVA)에 대한 연구도 있으며, 주로 홈레인지(home range)에 근거해서 최소서식처 면적은 구한다. 딱따구리(woodpecker) 5.5~7.6km²의 산림 서식처를, 참매(goshawk)는 30~50km², 사자(mountain lion)는 400km²의 서식처를 요구한다(Wilcove *et al.*, 1986).

20) Gilpin and Soule(1986)은 개체군 크기에 영향을 미치는 인자로 개체군 표현형(population phenotype; 형태, 대사를 포함한 생리, 행태, 이동을 포함), 환경(서식처의 양과 질), 개체군 구조와 적합성(population structure and fitness; 개체군의 연령구조, 성비, 몸 크기 구조, 개체의 시공간적 분포 등)로 구분하고, 이러한 변수가 변할 경우, 멸종에 이르는 4가지 기작을 제시하고 있다.

21) 반면에, Whittaker(1998)와 Cox(1997)는 100년 동안의 95% 생존확률을 기준으로 제시하고 있다.

22) genetic drift는 개체의 생존과 생식(reproduction)에 영향을 사건에 의해 쌍염색체의 대립형질(alleles)에 변화가 생기어 단순화되는 것을 말한다. 즉, 유전자의 여러 쌍염색체의 대립형질이 하나로만 이루어진 염색체의 수가 많아지는 것을 말한다. 근친교배(inbreeding) depression은 근친교배에 의해 유전자 이형성(heterozygosity)의 감소하는 것을 말한다.

23) 근친교배(inbreeding) depression만을 막는다면 50개체 정도로 가능하지만, 돌연변이(mutation) 등에 의한 대립형질의 단순화(genetic drift)를 막기 위해서는 최소 500개체가 필요하다고(Spellerberg, 1996) 제안하지만, 너무 일반화된 기준일 뿐이다.

24) Lande(1988)은 근친번식에 의한 개체군 침체를 막고 충분한 유전적 다양성을 유지하기 위해 척추동물의 MVP로 500~1,000개체 이상을 제안하고 있다.

25) 전체 개체군을 N, 번식에 참여하는 개체군을 Ne라 할 때, Ne/N은 0.1~0.95까지 더 다양하다는 연구결과도 있다.(Crawford 1984) 원인은 연령구조, 성비, 번식률의 차이, 무작위적인 짝짓기의 어려움(동물의 경우, 사회적 집단이 식물의 경우 유전자 흐름의 지역적 제한 등) 등이 있다.

26) Belovsky, G. E.(1987) "Extinction Models and Mammalian Persistence", in M. E. Soule(1987) Viable Popu-

계적 변수, 자연재해 변수를 고려한 시뮬레이션 접근을 통해 25g 정도의 동물은 변수의 변화가 큰 경우 150,000개체에서 변화가 적은 경우의 8,000개체를 제안하고, 100kg 정도의 대형동물은 전자의 경우 8,000개체, 후자의 경우 300개체를 제안하였다.

결론적으로, MVP를 정하는 일은 매우 어려운 일이고, 개별 종별로 번식특성, Home range, 개체군 구조 등을 고려하여 결정되어야 할 문제이다. 특히 야생에서는 이론적 기준들이 맞지 않는 경우²⁷⁾를 자주 볼 수 있기 때문이다.

4. 메타개체군 Dynamics

개체군은 공간에 연속적 또는 동질적으로 존재하지 않는다. 개체군의 분포와 밀도 등이 다르고, 서로 격리되어 있는 경우가 많다. 이렇게 격리된 작은 개체군 사이에는 많은 생태적 흐름이 일어나고 있다.

1970년에 Levins는 서로 격리되어 있지만 상호작용하는 개체군의 집합을 “개체군의 개체군”이라는 메타개체군(MP) 개념을 제안하고 MP Dynamics 이론을 제안하였다. Levins(1970)은 “MP를 부적합한 환경에 의해 격리된 다른 서식처 패취에 존재하는 개체군”이라고 정의했다. 이러한 격리된 개체군은 멸종과 재이입이 반복해서 일어난다.

연속적인 서식처에서는 식물이나 동물 개체군의 모든 개체는 상호작용한다. 반면에, 서식처 패취가 멀리 떨어져 있어서 패취간의 이동이나 상호작용이 전혀 없는 경우도 있다. 이러한 두가지 경우가 MP를 구성하는 극단적 예이다(Forman, 1997 : 372). 즉, MP는 개체의 이동에 의해 연결되지만 공간적으로 분리된 하위 개체군의 집합이다. 다른 패취에 존재하는 분리된 개체군간의 상호작용을 MP Dynamics라고 정의(Dramstad, et al., 1996 : 23)할 수 있다.

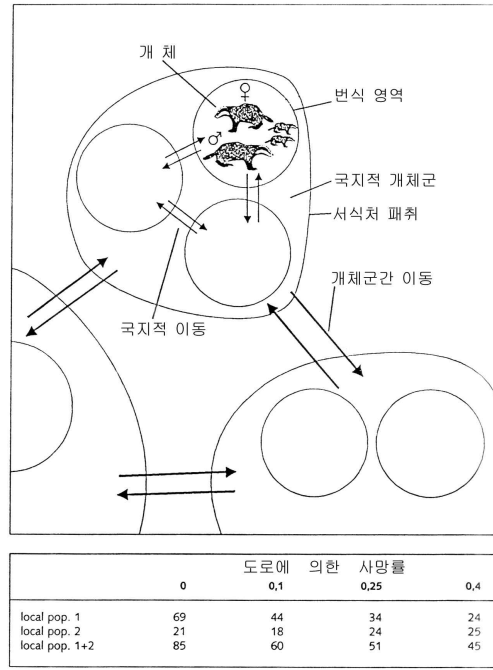


그림 4. 도로에 의한 사망률(m)이 낮고 메타개체군 Dynamics가 일어나는 경우(local pop. 1+2), 개체군 유지기간이 증대됨(Apel-doom, 1995)

그래서, 각 개체군은 상대적으로 독립적인 자신만의 Dynamics를 가지지만, MP의 장기적인 유지와 안정성은 개체군 멸종과 패취간 개체의 이동에 달려 있다(Doak and Mills, 1994 : 619). 즉, 지역 전체 개체군의 생존은 많은 하위 개체군의 구성에 달려있다.

각 패취에 존재하는 하위개체군에서는 두가지 과정이 일어날 것이다. 하나는 작은 격리된 패취에서처럼 멸종률이 높아서 개체군이 사라지는 경우이고, 또 하나는 다른 패취로부터 재이입이 일어나 새로운 개체군이 형성되는 것이다. 결국, 멸종 뒤에는 재이입이 일어나야 전체 MP가 지속되는 것이다. 여기에서 MP의 유지와 관련되는 하위개체군의 멸종율은 서식처의 질과 면적, 종의 특성과 관련이 있다. 재생산가능한 암컷의 수, 개체군의 성장율, 성장율과 밀도와의 관련성, 환경에 대한 성장율의 민감성이 중요하다(Opdam et al., 1993 : 155).

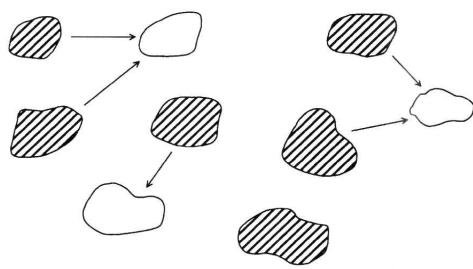
한편, 재이입과 관련되는 변수는 주변 모자이

lation for Conservation, Cambridge Univ., Cambridge : 34~57를 Spellerberg(1997 : 272)에서 재인용
 27) Shafer(1990)는 엘로우스톤 국립공원의 회색곰(grizzly bear)에 대한 연구를 통해, inbreeding depression을 막을 수 있는 개체군 크기가 제안된 50개체가 아니라 200개체에서 일어났다고 밝히고 있다.

크의 패턴과 관련된다(Forman, 1997 : 375). 즉, 패취간의 격리도, 바탕의 적합성, 패취간의 연결성(통로 또는 징검다리의 존재 여부) 등이 MP Dynamics에 관련된다. 결론적으로, 패취 특성은 멸종에 영향을 주고, 바탕의 특성은 재이입에 영향을 준다.

그래서 MP는 개체군의 변화, 멸종, 새로운 개체군의 형성과 밀접하게 관련되고 MP 다이나믹스에 대한 연구는 필연적으로 멸종과 이입이라는 두 과정의 균형과 균형의 결과에 대한 조건을 연구하게 된다(Hanski and Gilpin, 1991).

(a) 고전적 metapopulation



(b) 최근의 metapopulation (source-sink)

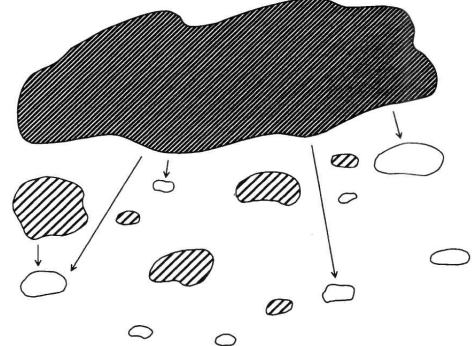


그림 5. 고전적 MP와 현대적 MP의 개념(Whittaker, 1998 : 201)

Levins 모델 같은 전통적인 MP 모델은 같은 크기와 동일한 서식처 질을 가진 패취를 가정했기 때문에 단지 사망률과 이입률만을 고려했다. 그러나 최근에 사용되는 발견함수모델 (incidence function model)²⁸⁾에서는 이입률에 영향을 주는 변수로 거리를, 멸종률에 영향을 주

는 변수로 패취의 면적(결국, 개체군의 크기)을 고려하고 있다. 그러나, 전통적으로 생태학자들은 이동성이 강한 종의 이입·이출 측정의 기술적 어려움 때문에 주로 출생률과 사망률에 초점을 맞추어 개체군 밀도²⁹⁾를 연구했다.

결국, 개체군간의 MP Dynamics가 일어나지 않는다면 격리된 국지적 개체군의 inbreeding depression³⁰⁾으로 인한 개체군 쇠퇴, 인접한 종 공급원³¹⁾으로부터의 종 이입의 감소로 개체군 멸종에 이를 것이다.

IV. 결론 및 제안

현재 이용되고 있는 많은 복원 및 보전 전략은 보전생물학이나 경관생태학에서 이용되고 있는 이론에 근거한 것이다. 그러나, 이론이 나온 역사적 배경과 한계에 대한 이해없이 사용되는 경우도 있다.

본 연구에서는 이러한 문제의식에서 우리 분야에서 중요하고 많이 사용되는 이론들의 역사적 발전과정과 한계들을 정리하였다.

결론적으로, 각 이론의 한계와 적용시 유의점을 정리하면 다음과 같다.

28) 발견빈도함수로 많이 사용되는 것은 다음의 식이다(Moilanen and Hanski, 1998).

$$C_i = \frac{S_i^2}{S_i^2 + y^2} \quad S_i = \sum p_j \exp(-\alpha d_{ij}) \quad A_j^b, \quad i \neq j$$

$$E_i = \frac{e}{A_i^x}$$

여기서 C_i 는 이입률, S_i 는 격리도, A_i 는 패취의 면적, d_{ij} 는 거리, E_i 는 멸종률이다. x, y, e, b, α 는 변수이다. 여기서 p_i 는 0~1의 값을 갖는다(이입이 완료된 경우 0, 종이 멸종하여 없는 패취는 0의 값을 갖는다).

29) 개체군 수의 변화는 다음의 기본식을 주로 이용한다. $N_{t+1} = N_t + B + I - D - E$ N_t =시간 t에서 개체군 밀도, B=출생률, I=이입률, D=사망률, E=이출률을 말한다.

30) 근친교배의 단점은 유전적 이형성의 감소로 인한 환경에 대한 적응성 감소, 출산율과 어린 개체 생존율의 감소를 들 수 있다(Spellerberg, 1996).

31) 종 공급원이란, Sink Population으로 생식성공률이 사망률 보다 낮아 종의 이입이 일어나는 개체군, Source Population은 개체군 성장률이 0보다 커서(생식성공률이 사망률 보다 높음) Sink population으로 개체의 이동이 있는 개체군을 말한다.

이론	한계	적용시 유의점
도서생물지리학	·해양과 육상의 바탕의 차이 ·종수는 면적 이외의 다른 변수의해 영향을 받음	·간단한 예측의 사용에는 가능 ·많은 종에 대한 종-면적 곡선의상수값 부족
서식패턴분석	·종 특이성이 강한 종에 대한 예측의 어려움	·종 특이성이 강한 종의 경우 주의 ·다른 이론과 병행 필요
MVP 분석	·보전전략수립시 유용한 이론 ·국내의 경우, 다양한 종에 대한 연구 부족	·번식특성, 생활사, Home-range 고려 필요 ·적용시 보전지역내 서식종수에 대한 정보 필요
MP Dynamics	·개체군 유지를 가장 잘 설명할 수 있지만, 복잡한 조사 필요	·개체군의 사망률, 출생률, 이동률에 대한 정보 필요

각 이론이 갖는 한계를 이해하는 동시에, 도서생물지리학과 서식패턴분석은 패취내의 전체 종 군집에 관심을 갖는 반면에, MVP분석과 MP Dynamics는 개별 종의 행태에 초점을 둔 이론이라는 점도 중요하다.

따라서, MVP분석과 MP Dynamics을 통해 개별 종에 대한 정보를 축적한 후에, 도서생물지리학과 서식패턴분석을 통해 보호구의 거시적인 종 보전전략이 수립되어야 할 것이다.

인 용 문 헌

김명수 · 안동만. 1996. 도시공원의 경관생태학적 분석. 한국조경학회지 23(4) : 12~19

오구균 · 권태호 · 양민영. 1989. 가야산국립공원의 주연부식생 구조. 응용생태연구 3(1) : 51~69

오구균 · 권태호 · 이규완. 1991. 지리산국립공원 주연부식생 구조. 응용생태연구 5(1) : 68~78

오구균 · 박석근. 2001. 계룡산국립공원 등산로의 주연부식생. 한국환경생태학회지 14(4) : 280~286

오구균 · 정승준 · 임윤희. 2000. 지리산국립공원 동부지역 등산로 주연부식생 구조. 한국환경생태학회지 13(4) : 309~315

Andren, Henrik. 1994. Effects of habitat fragmen-

tation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat : a review. OIKOS 71(3) : 355~366

Apeldoorn, Rob C. 1995. Fragmented Mammals : What does that mean?. Proceedings of the International Conference 『Habitat Fragmentation, Infrastructure and the Role of Ecological Engineering』. Delft, Netherlands : 121~126

Bender, D. J., T. A. Contreras, and L. Fahrig. 1998. Habitat Loss and Population Decline : A Meta-Analysis of the Patch Size Effect. Ecology 79(2) : 517~533

Boon, P. J., P. Calow, and G. E. Petts eds., 1992. River conservation and management. New York : Wiley

Caughley, G. and A.R.R. Sinclair. 1994. Wildlife Ecology and Management, Cambridge(MA) : Blackwell Science

Cox, G. W. 1997. Conservation Biology : Concepts and Applications, Dubuque(AI) : Wm. C. Brown Publishers

Cutler, A. 1991. Nested Faunas and Extinction in Fragment Habitats. Conservation Biology 5 : 496~505

Doak, D. F. and L. S. Mills 1994. A Useful Role for Theory in Conservation. Ecology 75(3) : 615~626

Dooley, J.L. and M. Bowers. 1998. Demographic Responses to Habitat Fragmentation : Experimental Test at the Landscape and Patch Scale. Ecology 79(3) : 969~980

Dramstad, W. E., J. D. Olson and R. T. T. Forman. 1996. Landscape Ecological Principles in Landscape Architecture and Land-Use Planning. Washington, D.C. : Island Press

Fahrig, L. and G. Merriam. 1985. Habitat patch connectivity and population survival. Ecology 66 : 1762~1768

Forman, R. T. T. 1997. Land Mosaic : The Ecology of Landscapes and Regions. Cambridge(UK)

- : Cambridge University Press : 68~72
- Forman, R. T. T. and M. Godron. 1986. Landscape Ecology. New York : John Wiley and Sons.
- Franklin, J. F and R. T. T. Forman. 1987. Creating Landscape Patterns by Forest Cutting : Ecological Consequence and Principles. Landscape Ecology 1 : 5~18
- Gilpin, M. E. and M. E. Soulé. 1986. Minimum Viable Population : Process of Species Extinction(In Soulé, M. E. ed., "Conservation Biology : The Science of Scarcity and Diversity"). Sunderland(MA) : Sinauer Associates, Inc. pp. 19~34
- Hansen, A. J. and F. Castri. 1992. Landscape Boundaries. New York : Spriger-Verlag
- Hanski, I and M. Gilpin. 1991. Metapopulation Dynamics : Brief History and Conceptual Domain. Biological Journal of Linnnean Society 42 : 3~16
- Hanski, I. 1997. Habitat Destruction and Metapopulation Dynamics(In Pickett, S.T.A., R.S. Ostfeld, M. Shachak and G.E. Linkens eds., "The Ecological Basis of Conservation : Heterogeneity, Ecosystem, and Biodiversity"). New York : Chapman & Hall. pp. 217~227
- Lande, R. 1998. Genetics and Demography in Biological Conservation. Science 241 : 1455~1460
- Levins, R. 1970. Extinction. Some Mathematical Questions in Biology 2 : 75~107(American Mathematical Society)
- MacArthur, R. H. and E. O. Wilson. 1967. The Theory of Island Biogeography, Princeton (NJ) : Princeton Univ. Press
- Meffe, G. K. and C. R. Carroll. 1994. Principles of Conservation Biology, Sunderland(MA) : Sinauer Associates, Inc.
- Newmark, W. D. 1986 Mammalian Richness, Colonization, and Extinction in Western North American National Parks. Ph.D Dissertation, Univ. of Michigan(Ann Arbor)
- Opdam, P., R. Apeldoorn, A. Schotman and J. Kalkhoven. 1993. Population Responses to Landscape Fragmentation(In Vos, C.C. and P. Opdam eds., "Landscape Ecology of a Stressed Environment"). London : Chapman & Hall
- Patterson, B. D. 1987. The Principle of nested subsets and its implication for Biological Conservation. Conservation Biology 1 : 323-333
- Patterson, B. D. and W. Atmar. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. Biological Journal of the Linnnean Society 28 : 65-82
- Pickett, S. T. A. and P. S. White eds. 1985. The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics, San Diego : Academic Press
- Shaffer, M. L. 1981. Minimum Population Sizes for Species Conservation. Bioscience 31(2) : 131~134
- Spellerberg, Ian F. 1996. Conservation Biology. London : Longman
- Spies, T. A., W. J. Ripple and G. A. Bradshaw. 1994. Dynamics and Pattern of a Managed Coniferous Forest Landscape in Oregon. Ecological Application 4 : 555~568
- Whittaker, R. J. 1998. Island Biogeography : Ecology, Evolution, and Conservation, Oxford : Oxford Univ. Press
- Wilcove, D. S., C. H. McLelland and A. P. Dobson. 1986. Habitat Fragmentation in the Temperate Zone(In Soule, E. M. ed. "Conservation Biology : The Science of Scarcity and Diversity"). Sunderland(MA) : Sinauer Associates, Inc.

接受 2001年 4月 25日