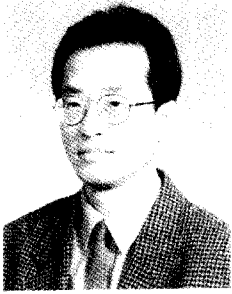


동 · 물 · 학 · 논 · 단

동물행동학의 역사와 연구 주제들

History and Research Topics of Animal Behavior



최재천

1973~1977 서울대학교 자연대 동물학과 (학사)
 1979~1982 펜실베이니아 주립대 생태학부 (석사)
 1983~1986 하바드대 생물학과 (석사)
 1986~1990 하바드대 생물학과 (박사)
 1990~1992 하바드대 생물학과 전임강사
 1992 터프스대 생물학과 조교수
 1992~1994 미시건대 생물학과 조교수
 1994~현재 서울대 생물학과 조교수

1. 동물행동학의 역사 (History of the Study of Behavior)

인간은 처음 이 지구상에 출현했을 때부터 동물들의 생태와 행동을 관찰하기 시작했다. 한편으로는 무섭고 큰 동물들로부터 몸을 피하기 위해, 또 다른 편은 먹이로 쓸 동물들을 포획하기 위해 인간은 다른 동물들의 습성과 서식지에 대한 지식을 얻어야만 했다. 세계 각처에서 발굴된 동굴벽화는 물론 우리나라 고구려 시대의 고분벽화를 보아도 우리 인간이 동물에 대해 얼마나 각별한 관심을 가졌었는가를 잘 알 수 있다.

동물들의 습관과 행동반경을 잘 알아야 보다 효과적인 사냥을 할 수 있음은 너무나 당연한 일이다. 아프리카의 칼라하리 사막 (Kalahari Desert)에 사는 Bushman들도 보다 효과적인 사

냥을 위해 동물들의 움직임과 생태를 항상 관찰한다 (Lee 1979). 인류학자 Raymond Dart에 의해 인간 (*Homo sapiens*)보다 오래전에 살았던 직립원인 *Australopithecus*의 화석 옆에서 개코 원숭이의 두개골과 영양의 다리뼈들이 잔뜩 발굴된 일이 있었는데 이는 동물들과 우리 인간의 관계가 오랜 옛날에 기원함을 나타낸다.

생물학의 많은 분야가 그렇듯이 동물행동학도 Charles Darwin으로부터 시작된다. Darwin은 그의 유명한 *On The Origin of Species* (1859)를 비롯한 *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex* (1871)와 *The Expression of the Emotions in Man and the Animals* (1872) 등의 저서들을 통하여 자연선택설 (the theory of natural selection)에 입각한 행동생물학의 기반을 마련했다. 그러나 동물행동학이 일반에게 알려진 것은 1937년 독일에서 *Zeitschrift für Tierpsychologie*라는 이름의 학술지 (지금은 *Ethology*라는 이름으로 출판되고 있다)의 발간을 시작으로 그 후 1950년대를 거치면서 자연과학의 한 분야로 입문하면서였다. 이 당시 동물들을 그들이 살고 있는 자연환경 (natural environment) 속에서 관찰과 실험을 통하여 행동의 적응과 진화를 연구해야 한다고 주장하는 행태학 (ethology)이라는 학문이 등단하는데 Karl von Frisch, Nikko Tinbergen, Konrad Lorenz 등이 대표적인 학자들이었다. 이 세 학자들은 결국 그들의 업적을 인정받아 1973년 노벨 생리학 및 의학상을 공동으로 수상하게 된다. 노벨상 위원회가 이들을 수상자로 선택한 이유는 행동기제의 기능적 연구에 대한 업적을 기리기 위함이었지만 동물행동학 전반으로 보면 행동의 진화학적 연구에 대한 이론과 방법을 정립했다는 점에 보다 큰 의의가 있다.

자연환경에서 동물들의 생태와 행동을 연구하

는 행태학이 유럽에서 발전하는 동안 미국에서는 B.F. Skinner, T.C. Schneirla, D.S. Lehrman 등이 추축이 되어 이른바 비교심리학(comparative psychology)이 발달하였다. 행태학자들이 행동을 < 타고난 행동(innate behavior)> 과 < 배운 행동(learned behavior)> 으로 구분하는데 비해 비교심리학자들은 모든 행동이 경험에 의해 만들어진다고 주장했다. 이 두 학파는 이 점 외에도 여러 면에서 심한 대립을 보이며 오랫동안 격렬한 논쟁을 벌여왔으나 현대 동물행동학은 두 학파의 다른 방법론은 물론 그밖의 많은 새로운 연구방법들을 도입하여 행동의 기능과 진화를 밝히는 종합적인 과학으로 발전했다.

1960년대에 들어서면서 동물행동학은 커다란 개념적 혁신을 맞게 된다. 동물행동학이 그 논리적 기초를 Darwin의 자연선택설에 둔다고는 했으나 초기 행동학자들은 동물들이 자기가 속해 있는 집단이나 종의 보전을 위해 자신을 희생하도록 진화했다고 믿었다. 이같은 < 종의 이익을 위하여(for-the-good-of-the-species)> 식의 논리는 이른바 집단선택설(group selection theory)에 입각한 것으로 1964년 Scotland의 조류학자 V.C. Wynne-Edwards의 저서 *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*의 출판으로 절정에 달했다. 그는 동물의 행동 거의 모두가 지나친 먹이 섭취로 집단의 생존을 위협하지 않도록 각 개체들이 번식을 자제하는 방향으로 진화했다고 주장했다. 그의 이론에 의하면 이같은 집단조절기능(population-regulating mechanism)을 가진 종들만이 이 지구상에 남아 있고 그렇지 못한 종들은 자원고갈로 인해 멸종했다는 것이다.

그러나 이같은 집단선택설적 사고방식은 1960년대의 중반에 접어들면서 William D. Hamilton(1964)의 포괄적응도설(inclusive fitness theory)을 필두로 George C. Williams의 *Adaptation and Natural Selection*(1966), David Lack의 *Population Studies of Birds*(1966), *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*(1968) 등을 통해 Darwin의 < 개체 중심적 자연선택설(individual selection)> 이 부활하면서

위력을 잃게 되었다. 집단선택설에 의하면 여러 집단들이 자기 생존을 위한 경쟁을 하는 과정에서 집단 전체의 이익을 위하여 구성원들이 각자의 번식을 자제하는 집단이 선택을 받는다는 것이다. 그러나 Darwin의 자연선택은 개체, 즉 표현형(phenotype)간의 차이로 인해 일어나는 현상이다. 개체가 집단의 존속을 위해 자발적으로 산아제한을 하는 체제는 결코 진화할 수 없다. 왜냐하면 그런 집단 내에서도 자기만의 이익을 추구하는 개체들을 막을 길이 없기 때문이다.

이렇듯 개체선택 이론으로 재무장한 동물행동학은 그 후 질적 및 양적으로 엄청난 발전을 거듭하여 현재 그 전성기를 맞고 있다해도 과언이 아니다. 특히 1970년대 중반에는 E.O. Wilson의 저서 *Sociobiology*(1975)가 학계는 물론 사회 전반에 걸쳐 상당한 논란을 불러 일으킴으로써 사실상 동물행동학이 널리 알려지는데 큰 역할을 했다. 한편 1978년 J.R. Krebs and N. B. Davies의 편저 *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*를 선두로 행동생태학(behavioral ecology)이 등장하여 현대 행동생물학의 중심적인 역할을 맡고 있다. 행동생태학은 행동학, 생태학, 진화학의 세 분야가 합쳐진 것으로 왜 종마다 제각각 사는 방식이 다르며, 또 같은 종 내에서는 각 개체들의 행동양식이 이처럼 다양하게 진화했는가를 연구하는 학문이다.

현대 동물행동학은 사회생물학(sociobiology)과 행동생태학 외에도 행동유전학(behavioral genetics), 행동신경생물학(neuroethology), 행동내분비학(behavioral endocrinology), 감각생리학(sensory physiology), 인지생물학(cognitive biology) 등 생물학의 여러 분야로 이루어진 포괄적인 학문이다. 방법론에 있어서도 생태학, 진화학, 계통분류학, 집단유전학 및 곤충학, 무척추동물학, 조류학, 인류학과 같은 각종 개체생물학 등의 진화생물학(evolutionary biology) 분야와 세포학, 생리학, 분자생물학, 발생학, 신경생물학, 내분비학 등 기능생물학(functional biology) 분야는 물론, 사회학, 경제학, 정치학, 심리학, 논리학, 언어학 등 이른바 인문사회과학의 도움도 필요한 범분야적 학문이기도 하다.

2. 행동에 관한 질문 (Questions about Behavior)

동물의 행동을 연구할 때 우리는 어떻게 (how) 와 왜 (why)라는 두 가지 질문을 할 수 있다. 어떻게는 행동의 요인, 기제, 발달 등을 묻는 기능에 관한 질문이고, 왜는 행동의 궁극적인 목적이나 가치를 묻는 진화적인 질문이다. 따라서 어떻게라는 질문에 답하려면 대체로 생리학, 내분비학 등의 기능생물학적 방법이 필요하고, 왜라는 질문을 푸는 데는 주로 진화생물학적 방법이 유용하다.

동물행동학의 창시자 중의 한 사람인 Tinbergen은 동물의 행동에 관한 의문을 푸는 데 네 가지 길이 있다고 설명했다. 이른 봄 종달새가 보리밭 끝 하늘 높은 곳에서 노래하는 걸 생각해 보자.

- 1) 종달새는 번식을 위해 배우자를 유혹하려 노래한다. 이는 노래하는 행동의 기능(function) 또는 생존가치(survival value)에 관한 질문이다.
- 2) 종달새는 봄이 되어 낮이 길어지면 체내의 호르몬 수준(hormone level)이 변하여, 또는 공기가 울대(syrinx)의 막을 진동시켜 노래를 하게 된다. 이는 종달새가 왜 꼭 봄이 되어야만 노래를 하는지, 그리고 어떻게 노래소리를 내는 지에 대한 직접적인 원인(immediate causation)을 묻는 질문이다.
- 3) 종달새는 부모나 이웃에게서 노래하는 법을 배워 노래한다. 이는 행동의 발달(development)에 관한 질문이다.
- 4) 종달새가 복잡한 구조의 노래를 할 수 있음은 그 종의 노래가 좀 더 간단한 조상종(ancestral species)의 노래로부터 진화되었기 때문이다. 이는 행동의 진화(evolutionary history)를 묻는 질문이다.

동물행동학에서는 위의 네 가지 질문들을 명확히 구분해야 한다. 제비들이 왜 가을이 되면 강남으로 떠나느냐는 질문에 어떤 이는 먹이가 더 풍부한 곳을 찾아서 가는 것이라고 주장하

고, 또 어떤 이는 낮의 길이가 짧아져 생리적인 변화가 일어나 남쪽으로 가는 것이라고 설명한 후 서로 자기가 맞다고 논쟁을 벌인다면 사실상 시간 낭비다. 두 대답이 다 정답일 수 있기 때문이다. 처음 대답은 생존가치나 기능에 관한 설명이고 나중 대답은 생리적 요인에 관한 설명이다. 달리 표현하면, 전자는 궁극적인 원인(ultimate causation)을 다루는 문제이고 후자는 근접적인 원인(proximate causation)에 관한 문제이다. 어떠한 행동양식이든 근접적 분석과 궁극적 분석 모두가 수행되어야만 비로소 그 행동에 대한 종합적이고 포괄적인 이해가 가능하다.

3. 동물행동학의 방법론 (Methodology of Animal Behavior)

1) 가설 검증과 행동의 분석 (Hypothesis Testing and the Analysis of Behavior)

행동의 기능과 진화를 연구하는데 크게 관찰(observation), 가설(hypothesis), 예측(prediction), 검증(test)의 네 단계를 있다. 관찰과 가설 단계는 흔히 같이 이루어지기도 한다. 어떤 종에 대해 오랜 기간 동안의 충분한 관찰이 없이 그 종의 행동에 관한 의미있는 연구과제를 잡기란 쉽지 않다. 세밀한 관찰에도 불구하고 이해하기 어려운 행동에 대해 우리는 관찰을 통해 얻은 지식을 바탕으로 가설을 세우고 그 가설에 따른 결과를 예측한 후 그를 검증함으로써 그 행동의 적응을 탐구한다. 만일 예측한 결과가 실제로 관찰이나 실험을 통해 얻은 결과와 일치하지 않으면 그 가설은 기각된다. 그러나 예측한 결과와 실제의 결과가 일치하면 그 가설은 잠정적으로나마 인정을 받는다.

가설 검증의 방법론은 크게 다음의 세 가지를 들 수 있다. 필자가 수년전 스미소니언 열대연구소(Smithsonian Tropical Research Institute)에서 연구한 것으로 다드미벌레목(Order Psocoptera)에 속하는 곤충 *Ectopsocus richardsi*의 새끼 돌보기(parental care) 행동을 예로 설명해 보자. 관찰 결과 대부분의 어미들은 한번에 12~15개의 알을 낳은 후 입 근처에서 생실(silk)

을 준비하여 알들을 덮은 다음 그 알들이 모두 깨어날 때까지 그 위에 앉아 보호한다는 사실을 알아냈다. 이 곤충에 있어서 새끼 돌보기 행동의 기능은 과연 무엇인가를 연구하려면 다음과 같은 과정들을 밟을 수 있다.

(1) 같은 종의 다른 개체들과의 비교

더 많은 관찰을 통해 어떤 어미들은 알을 낳개로 여기저기 낳기도 하고, 또 어떤 어미들은 한 6개 정도의 알들을 낳고 그들을 잘 보이지 않을 정도로 두툼하게 생실로 덮은 후 그들을 남겨 두고 또 다른 장소에서 같은 행동을 대개 서너번씩 반복하는 사실을 발견했다. 왜 어떤 어미들은 오랜 시간 동안 새끼를 돌보는 행동을 보이는 반면 또 다른 어미들은 다른 형태로 번식하는가?

이들이 사는 군락(colony)에는 이들의 알을 먹는 노린재목(Order Hemiptera)에 속하는 곤충도 있음을 알았다. 이 포식곤충은 길고 뾰족한 주둥이(proboscis)로 두꺼운 생실막을 뚫고 알들에 구멍을 내어 내용물을 빨아 먹는데, 일단 한 무리의 알을 발견하면 거의 하나도 남김없이 먹어 치운다. 포식곤충의 피해가 없다면 분명히 새끼를 장시간에 걸쳐 보호하는 전략(strategy)보다는 알무리(clutch)를 여럿 만드는 전략이 선택받을 것이다. 왜냐하면 같은 시간 내에 거의 두 배의 알을 낳을 수 있기 때문이다. 그러나 포식곤충에게 당하기 시작하면 새끼를 돌보지 않는 어미들은 그들의 알 전부를 잃기도 한다. 따라서 이 종에서는 새끼 돌보기 행동이 포식압(predation pressure)에 대한 적응일 가능성이 높다.

(2) 실험

그러나 보다 분명히 그 기능을 밝히려려면 실험을 통한 검증이 필요하다. 실험적으로 포식곤충들이 있는 군락들과 없는 군락들을 조성하여 비교 연구한 결과 포식곤충들이 자주 출몰하는 지역에서는 새끼를 돌보는 전략이 더 빈번하고 포식곤충이 없는 지역에서는 복수 알무리 전략(multiple clutch strategy)이 더 우세한 것으로 나타났다. 포식곤충의 피해가 있는 군락의 경우 새끼 돌보기 전략(parental care strategy)을 택

한 어미들이 복수 알무리 전략을 선택한 어미들보다 평균적으로 산란하는 알의 총수는 작아도 실제로 부화하는 알의 수는 더 크다. 한 가지 분명하지 않은 것은 어미들 각자가 포식압을 설정하는 능력이 있어서 그에 따라 적절한 전략을 선택하는지, 아니면 한 개체는 한 전략을 택하도록 유전적으로든 발생적으로든 정해져 있는데 각기 다른 환경에서는 다른 전략이 더 성공적일 뿐인지는 양육실험(breeding experiment) 등을 통하여 더 연구해야 할 것이다.

(3) 다른 종과의 비교

진화적으로 가깝지만 행동 양식이 다른 종들과의 비교 또는 진화적으로 먼 멀지만 비슷한 행동 양식을 보이는 종들과의 비교 등을 통해 연구하고 있는 행동의 기능이나 진화를 분석할 수 있다. 이같이 다른 종 간에 나타난 행동의 분화(divergence)와 수렴(convergence)을 분석하는 것은 마치 자연선택이 오랜 진화의 역사를 통하여 수행한 실험의 결과들을 비교 연구하는 것과 같아 행동 적응(behavioral adaptation)의 기원과 발달을 연구하는데 필수적인 연구방법이다. *Ectopsocus*의 새끼 돌보기 행동도 다른 다드미벌레들은 물론 새끼 돌보기 행동을 보이는 많은 다른 동물들과도 비교되어야 한다.

2) 비교법 (The Comparative Method)

어느 특정한 종의 행동에 관한 기능적인 질문을 할 때 우리는 주로 왜 그 행동 적응이 다른 종에서는 진화하지 않았는가를 묻거나 생태적으로 유사한 종들이 비슷한 행동 성향(behavioral trait)을 보이는지 조사한다. 진화학에 있어서 비교법은 결코 새로운 방법론이 아니다. 비교법은 Darwin이 가장 즐겨 사용한 연구 방법이기도 했다. Darwin 이후 많은 진화학자들도 이 방법을 많이 썼으며 사실상 적응에 관한 대부분의 지식도 이 방법을 통해 얻어진 것이라 해도 과언이 아니다.

그러나 지난 10여년간 비교법에 엄청난 혁신이 있었다. 보다 많은 자료가 축적되면서 보다 더 정교한 비교가 가능해졌고 비교 검증에 따른 가정들도 훨씬 명백해졌다. 특히 계통진화학적

분석(phylogenetic analysis (예, Martins 1995))의 도입으로 어느 종들에서 어떤 특정한 진화적 변화가 일어났는가를 비교 연구할 수 있다. 이러한 새 비교법들은 형질들간의 또는 형질과 환경간의 연관관계들을 통계학적으로 분석할 수 있는 방법들을 제공한다. 심지어는 형질의 수렴 진화 현상은 물론 형질의 진화적 전환까지도 분석할 수 있어 형질의 진화사(evolutionary history)를 재건할 수 있다(예, Crespi and Choe 1997a, b).

3) 적응주의적 강령 (Adaptationist Program)

현대 생물학자들은 특정한 환경에서의 특정한 생활방식에 대한 생물체의 적응의 모든 면이 다 자연선택의 산물이라 가정한다. 자연선택에 의해 생물은 처해진 환경에 보다 훌륭하게 적응할 수 있도록 끊임없이 조율되고 있다고 믿는다. 그래서 대부분의 진화학자들은 현존하는 생물들이 오랜 진화의 역사를 통해 최상 수준에 가까운 적응을 갖추고 있다는 전제하에 모든 가설을 수립한다. 이러한 연구 방식에 대해 Stephen J. Gould와 Richard Lewontin은 적응주의적 강령(adaptationist program)이라는 이름을 붙이고 특정한 행동 형질들이 왜 완벽한 적응 상태에 도달하지 못하는가에 대한 여러가지 이유들을 들어 비판한다(Gould and Lewontin 1979). 그들은 역사적 제한성이나 상반되는 선택압 등의 이유로 인해 어떤 형질도 결코 완벽해질 수 없기 때문에 적응주의자들이 모든 형질은 다 자연선택의 완벽한 산물이라 믿고 그들을 분석하려는 것은 시간 낭비라고 비난한다.

그러나 현대 진화학자들이 그렇게 무분별하게 자연선택설을 남용하지는 않는다. 그들은 어느 특정한 적응에 대한 가정들을 세울 때 <기각시킬 수 있는 작업 가설(falsifiable working hypothesis)>을 수립하지 결코 적응의 보편성에 대한 자신들의 믿음을 언명하지 않는다. 그리고 대부분의 경우, 단 하나의 가설만을 세워 놓고 검증하는 것이 아니라 흔히 둘 이상의 대안 가설(alternative hypothesis)들을 동시에 검증한다. 부당한 가설들은 검증을 통해 기각되며 그런 과정을 거치면서 형질의 진화에 대한 보다

궁극적인 원인을 추적해 간다(Williams 1992; Reeve and Sherman 1993).

4) 행동의 경제학적 분석 (Economic Analysis of Behavior)

경제학과 생물학 간의 교류는 오랜 역사를 지니고 있다. Darwin이 1838년 우연히 재미삼아 Thomas Malthus의 인구증가에 관한 논문을 읽고 그의 자연선택설에 결정적인 실마리를 얻은 것은 잘 알려져 있는 사실이다. 최근에는 Darwin의 이론으로 경제 원리를 분석하려는 경제학자들이 많이 나와 두 학문 간의 교류는 완전히 한 바퀴를 돈 셈이다.

근래에 들어 현대 동물행동학자들은 경제학으로부터 <최적화 이론(optimization theory)>과 <게임 이론(game theory)>을 도입하여 특정한 행동의 이득과 손실을 분석함으로써 그 기능과 진화를 연구하고 있다. 이 두 이론들은 생물은 모두 자신의 포괄적응도(inclusive fitness)를 극대화하는 방향으로 경제적인 결정을 내린다는 가정 아래 주어진 환경에서 각 개체가 취할 가장 적합한 행동 전략이 무엇인가를 분석한다. 동물들이 어느 특정한 상황에서 어떤 행동 전략을 택할 것인가를 결정할 때 개별적으로 몇 가지 대안 중 이득과 손실의 차가 가장 큰 것을 선택하는 경우도 있고 또는 다른 동물들이 어떤 전략들을 취하는가에 따라 결정되는 경우도 있다. 최적화 이론은 대체로 전자의 경우를 분석하는데 유용하게 쓰이며 게임 이론은 후자의 경우를 분석하기에 적합하다. 게임 이론도 결국 한 행동 전략의 적응성을 손실과 이득의 측면에서 분석하는 최적화 이론의 일부라 할 수 있으나(Stephens and Krebs 1986), 적용하는 면에서 상당한 차이가 있다.

(1) 최적화 이론 (Optimization Theory)

최적화 이론은 유명한 이론생태학자 Robert MacArthur에 의해 생물학에 도입된 이후(MacArthur and Pianka, 1966)<최적섭식 이론(optimal foraging theory)> 분야에 가장 활발히 적용되었다. 최적섭식 이론은 크게 <먹이선택 모형(pre choice model)>과 <먹이구획 모

형(patch model)의 두 가지로 나뉜다. 먹이선택 모형은 섭식자(forager)가 어떤 먹이를 접했을 때 그 먹이를 취할 것인가 아니면 더 좋은 먹이를 찾기 위해 탐색을 계속할 것인가를 분석한다. 섭식자로서는 먹이로부터 얻는 정해진 양의 에너지는 물론 그 먹이를 택했을 때 소요되는 시간, 즉 그 먹이를 쫓아 잡은 다음 먹는 데까지 드는 시간도 고려해야 한다. 섭식동물은 먹이들을 하나씩 접하기도 하지만 또 군데군데 집중적으로 모여 있는 먹이들, 예를 들면 썩은 나무 속의 곤충들이나 열매가 잔뜩 열린 과일나무같은 먹이구획을 찾기도 한다. 먹이구획 모형은 섭식자의 입장에서 먹이의 밀도가 줄어가는 현 구획을 언제 떠나 다음 구획을 찾아야 하는가를 분석한다.

먹이선택 모형은 식단폭 모형(diet width model)이라 불리우기도 하는데, 이는 여러 종류의 먹이들 중 어떤 것들이 섭식자의 식단에 포함되는가를 분석하기 때문이다. 먹이의 유익성 순서대로 포함된다는 이론이지만, 그에 대한 정확한 분석을 위해서는 섭식시간과 각 먹이유형의 에너지 보답은 물론 탐색시간에 대한 정량적인 지식이 필요하다. 영국 Cambridge University의 John Krebs와 그의 동료들은 큰 박새(great tit)의 먹이선택 행동을 여러가지의 조작실험을 통하여 연구해왔다(예, Krebs and McCleery, 1984).

먹이유형들이 일률적으로 분포하지 않고 군데군데 집중적으로 구획을 이루어 분포할 경우 동물들이 어떻게 최소의 비용을 들여 최대의 이득을 얻는가를 분석하는 것이 먹이구획 모형이다. 먹이선택 모형이 분할법칙(contingency theorem)에 기초를 두고 있다면 먹이구획 모형은 경제학의 한계효용법칙(marginal value theorem)에 의거하여 만들어진 이론이다. 섭식자가 어느 특정한 먹이구획에서 먹이를 섭취함에 따라 그 구획의 유익성은 감소하기 마련이다. 따라서 어느 순간 섭식자는 그 구획을 떠나 더 유익성이 높은 구획을 찾아야 한다. 먹이구획 모형은 섭식자가 현 구획을 떠나야 하는 최적의 시간을 구하는 이론이다.

지난 30여년간 행동생태학자들이 최적화이론

을 사용하여 섭식과 번식은 물론 그 밖의 다른 많은 행동들을 분석하는 동안 적응주의적 강령에 대한 일반적인 비판과 마찬가지로 동물들이 언제나 가장 효율적으로만 행동하는 것은 아니라며 비평이 끊이지 않았다(예, Pierce and Ollason, 1987). 최적화 이론이 비교적 단순한 모형들로 이루어져 있어서 복잡한 자연 현상들을 충분히 분석하지 못하는 경우들도 많지만, 최적화 이론의 가장 큰 장점은 모형이 낳는 여러 예측들을 정량적으로 검증할 수 있다는 점이다. 실험결과는 종종 예측에서 벗어나지만 그 또한 특정한 행동이 어떻게 진화되었는가를 이해하는데 매우 유용하다. 지난 30여년간 활발한 연구를 통해 최적화 모형들은 상당히 철저한 검증을 거쳤고, 각종 실험자료에 의해 대체로 지지되었으며, 무엇보다도 중요한 것은 보다 자세한 행동분석의 기초를 마련했다는 점이다(Krebs and Davies, 1993).

(2) 게임 이론(Game Theory)

게임 이론은 원래 전산과학의 창시자인 John von Neumann과 그의 동료 Oskar Morgenstern에 의해 만들어진 것으로 도박을 할 때나 그와 흡사한 상황에서 가장 이득이 높은 전략을 찾아내는 방법을 수학적으로 분석하는 이론이다(von Neumann and Morgenstern, 1944). 생물학에서는 기본적으로 같은 사고방식이 Ronald A. Fisher(1930)에 의해 성비(sex ratio)의 진화를 설명하는데 이미 쓰여진 적이 있지만 게임 이론을 정식으로 생물학적인 현상에 적용한 사람은 William D. Hamilton(1967)이었고 그 후 John Maynard Smith와 그의 동료들에 의해 체계화되었다(Maynard Smith, 1982; Maynard Smith and Price, 1973; Parker, 1974).

전통적인 게임 이론은 게임에 임하는 사람들이 자기 이익을 추구하는 어떤 기준에 의해서 합리적으로 행동한다는 가정하에 이루어진다(Luce and Raiffa, 1957). 진화학에서는 그런 가정을 세울 수 없기 때문에 진화적 적응도에 의한 자기 이익 추구하고 그에 따른 집단 성장에 대한 기준이 합리성 기준을 대신한다. 따라서 특정한 표현형의 적응도가 그 표현형의 집단

내에서의 상대적 빈도에 의해 결정된다고 볼 때, 진화적 게임 이론(evolutionary game theory)이란 결국 진화의 기작을 표현형 수준에서 분석하는 연구방법이다. 어느 특정한 게임 상황에서 진화적 게임 이론에 의해 결정되는 최선의 해결책을 Hamilton은 <무적의 책략(unbeatable strategy)>이라 불렀지만(Hamilton, 1967), 요즘에는 흔히 <안정된 진화책략(evolutionarily stable strategy)>이라 불리우며 줄임말로 ESS라 한다.

여기서 책략(strategy)이란 한 개체가 어떤 상황에 처했을 때 채택하는 특정한 행동 표현형(behavioral phenotype)을 일컫는다. 따라서 ESS는 다음과 같은 책략으로 정의할 수 있다: <한 집단의 구성원 모두 혹은 대부분이 다 그 책략을 택했을 때 그 어떤 돌연변이 책략도 자연선택에 의해 그 집단에 파고들 수 없게 만드는 책략> (Maynard Smith, 1982). 다시 말하면, 한 개체가 취할 수 있는 최선의 책략은 그 집단의 다른 구성원들이 어떤 책략들을 취하는가에 달려있다는 것이다. 우리가 흔히 하는 간단한 게임인 가위-바위-보에서도 이기고 지는 것은 상대방이 무엇을 내느냐에 달려 있다. 물론 상대의 책략을 유심히 관찰하며 자기의 책략을 결정하는 이들도 있지만 우리는 대개 가위, 바위, 보를 마구잡이로 적절히 섞어 내보인다. 계산을 해보아도 세 책략을 같은 빈도로 무작위적인 순서에 의해 내보이는 것이 가장 손해를 줄이는 방법이다.

진화적 게임 이론은 성비나 양육투자(parental investment) 등 에너지의 성적 할당(sexual allocation), 개체나 종 간의 자원경쟁, 동물들의 산포(dispersal), 식물의 성장과 번식 등 여러 진화적 상황에 적용되었으나, 동물들 간의 직접적인 몸싸움과 그에 관련된 각종 경쟁상황에 가장 많이 적용되었기 때문에 그런 연구들을 중심으로 분석되어 왔다.

가. 매-비둘기 게임(The Hawk-Dove Game)

진화적 게임 이론의 기본 개념은 매-비둘기 게임을 통해 잘 이해할 수 있다. 두 동물이 일정한 가치를 지닌 자원을 놓고 경쟁하고 있다고

가정하자. 여기서 <가치>란 한 개체가 그 자원을 쟁취함으로써 그의 진화적 적응도가 그만큼 증가함을 의미한다. 때론 자기도 부상을 당하면서도 상대가 부상하거나 죽을 때까지 싸우는 매 책략(hawk strategy)과 그저 디스플레이(display)만 하다가 상대가 공격하면 바로 피하는 비둘기 책략(dove strategy)의 두 가지 책략이 있다고 하자. 이 두 책략은 지극히 단순하지만 자연계에서 실제로 벌어지는 두 극한적 행동양식들이라는 점에서 의의가 있다.

이해를 돕기 위해 이 게임의 각 상황에서 얻어지는 적응도에 실제값을 주고 각 책략의 평균 적응도를 계산해 보자. 경쟁에서 이긴 개체가 누리는 적응도 증가량을 +50으로 하고 패자의 적응도 증가량은 0이라 하자. 싸움에서 심한 부상을 입을 경우 오랫동안 다시 경쟁할 수 없으므로 그 적응도 부담을 -100으로 잡고 디스플레이로 인해 발생하는 시간적 손실을 -10이라 하자. 매가 비둘기를 만나면 항상 이기므로 매의 적응도는 50이 증가하고 비둘기의 적응도에는 변화가 없다. 하지만 매가 매를 만나면 평균적으로 한번은 이기고 한번은 지게 되므로 적응도 변화는 -25라는 계산이 나온다. 비둘기와 비둘기 간의 경쟁 역시 반반의 승패를 갖게 되어 그 적응도는 +40과 -10의 평균인 +15만큼 변하게 된다.

그러면 매나 비둘기 책략은 과연 ESS인가? 만일 전부 비둘기로만 구성되어 있는, 다시 말해서 구성원 모두가 늘 비둘기 책략만 취하는 집단에 매 한 마리가 돌연변이에 의해 또는 이웃 집단으로부터 건너와 나타나면, 그 매는 모든 싸움에서 승리할 것이고 그로 인해 다음 세대에는 더 많은 매들이 나타날 것이다. 반대로 처음에는 매들만 있던 집단도 시간이 가면서 차츰 비둘기가 많아질 수도 있다. 따라서 순전히 매나 비둘기 책략만을 고집하는 것은 ESS가 될 수 없다.

그렇다면 매-비둘기 게임의 ESS는 과연 무엇인가? 이 집단의 매의 빈도를 h 라 하자. 그러면 비둘기의 빈도는 $(1-h)$ 가 된다. 따라서 매의 평균 적응도는 두 종류의 상대를 만나는 각각의 확률에 그 싸움으로부터 얻는 적응도를 곱한 값

이다. 수식으로 표현하면,

$$H = -25h + 50(1-h).$$

마찬가지로 비둘기의 평균 적응도는

$$D = 0h + 15(1-h).$$

평형상태, 즉 ESS 상태에서는 $H=D$ 가 되므로 두 식을 풀면, h 즉 매의 빈도는 7/12이고 비둘기의 빈도는 5/12가 된다. 따라서 ESS는 다음과 같이 두 형태로 나타난다.

1. 집단의 구성원들이 각기 한 전략만을 취하는 순수전략자 (pure strategist)들이라면, ESS는 집단의 7/12가 매이고 5/12가 비둘기일 때 얻어진다.
2. 집단의 구성원들이 두 전략 모두 취할 수 있는 이른바 혼합전략자 (mixed strategist)들이라면, 각 개체가 7/12의 확률로 매 전략을, 또 5/12의 확률로 비둘기 전략을 무작위로 취할 때 ESS가 얻어진다.

한 가지 재미있는 사실은 이 게임의 ESS 적응도를 계산해 보면, 즉 $h=7/12$ 를 두 식에 대입하면, 6.25가 되는데 이는 구성원 모두가 비둘기 전략을 취하기로 합의하여 평화롭게 살 때 얻는 적응도인 15에 비해 훨씬 작은 값이라는 점이다. 모든 구성원의 적응도를 극대화하는 최적의 전략 (optimal strategy)은 모두 비둘기가 되기로 약속하는 것이지만, 그것은 결코 평형상태가 될 수 없다. 왜냐하면 매의 침입을 막을 길이 없기 때문이다.

나. 부르조아 전략과 텃세 (Bourgeois Strategy and Territoriality)

매-비둘기 게임을 조금 더 현실적이고 복잡하게 만들기 위해서 부르조아라는 새로운 전략을 고려해 보자. 부르조아는 자기가 터 (territory)의 임자일 때는 매로, 남의 터를 침입할 때는 비둘기로 행동한다. 매-비둘기-부르조아 게임의 ESS는 단연코 부르조아 전략이다. 모두가 다 부르조아 전략을 취한다면 그 누구도 싸우지 않게 된다. 왜냐하면 터를 놓고 경쟁하든 또 그밖의 무슨 자원을 놓고 경쟁하든 거기엔 반드시 임자가 있고 침입자가 있게 마련이고 쌍방이 모

두 부르조아라면 임자가 언제나 승리하기 때문이다. 계산에 따르더라도 부르조아의 적응도인 25는 매의 12.5나 비둘기의 7.5보다 훨씬 크다.

부르조아 전략은 이른바 조건부 전략 (conditional strategy)이다. 조건부 전략은 매-비둘기 게임에서 본 혼합전략 (mixed strategy)과 크게 두 가지 면에서 다르다. 첫째, 혼합전략이 매 상황마다 무작위적 확률원리에 의해 행동 표현형이 결정되는 것이라면, 조건부 전략은 매 상황마다 상태를 파악하고 그 결과에 따라 행동 표현형이 결정되는 것이다. 둘째, 혼합전략의 경우에는 각 전략의 평균 적응도는 모두 동일하고 그들의 적절한 배합이 ESS인 반면, 조건부 전략의 경우에는 한 전략이 다른 전략보다 단연 우세하며 조건부 전략을 취하는 개체의 총평균 적응도의 값이 ESS를 결정한다 (Dawkins, 1980).

다. 지구전 게임 (The War of Attrition Game)

매-비둘기 게임에서 비둘기와 비둘기가 만났을 때 승패의 확률이 반반이므로 각 비둘기의 평균 적응도는 두 비둘기가 얻을 수 있는 총 적응도의 반으로 대개 간주하지만 (Maynard Smith, 1982), 때로 그들이 경쟁하고 있는 자원이 둘로 나뉠 수 없는 경우도 있다. 이런 경우에는 둘 중의 누가 더 오래 버티거나 디스플레이하느냐에 따라 승패가 결정되는데 이를 지구전 게임이라 부른다. 상대보다 조금이라도 더 오래 버티면 이기므로 언뜻 생각하면 버티는 기간이 한 없이 길어지는 방향으로 진화할 것 같지만, 실제로는 어느 한도를 넘어서면 지구전을 하는데 드는 비용 자체가 이득을 능가하게 된다. 따라서 이 모형의 예측에 의하면 버티는 기간에는 변이가 있으며 ESS 상태에서는 각 변이의 적응도가 모두 동일하다.

라. 관례적 싸움의 진화 (The Evolution of Ritualized Fighting)

동물들 간의 싸움도 때로 격렬해지기도 하지만 대부분의 경우 큰 부상이 없도록 해결한다. 이를 들어내고 으르렁거리는 늑대도 실제로 상대를 물어뜯기보다는 디스플레이에 그치는 경우가 더 많다. 왜 동물들은 이처럼 전면적인 격투

보다 디스플레이로 그들의 대립을 해결하는가? 60년대 중반까지도 이러한 현상에 대한 설명 중 격렬한 싸움은 많은 개체들을 부상하게 만들고 그렇게 되면 궁극적으로 그 종의 생존마저 위협하기 때문에 동물들 스스로 자제한다는 집단선택설적 해설이 지배적이었다. 그러나 Williams (1966)를 비롯한 몇몇 학자들은 그러한 싸움이 각 개체의 진화적 적응도에 미치는 영향을 손실과 이득의 측면에서 분석해야 한다고 주장했다. 특히 게임 이론의 도입으로 동물들 간에 벌어지는 각종 경쟁상황의 요인들을 체계적으로 분석할 수 있게 되었다.

4. 현대 동물행동학의 주요 연구과제

1) 사회성의 진화 (Evolution of Sociality)

인간을 위시한 사회성 동물들이 이 지구 생태계를 지배하고 있다. 현대 물질문명을 지배하는 것이 우리 인간이라면 자연 생태계를 움직이는 것은 작은 곤충들, 그중에서도 벌, 개미, 흰개미 등 이른바 사회성 곤충들이다. 사회성의 생태적 장점과 진화적 의의는 무엇인가? 생물이란 본래 철저하게 자기의 생존과 번식만을 추구하는 이기적인 존재임에도 불구하고 어떻게 남을 위해 일하거나 심지어는 목숨까지 바치는 이른바 이타주의(altruism)가 생겨나게 되었는가? 이 분야에 관한 연구는 Hamilton의 포괄적응도설이 나온 이래 지난 30여년간 사회성 곤충을 비롯한 많은 동물들에서 대단히 활발하게 진행되어 왔다(예, Choe and Crespi, 1997a).

2) 성의 진화와 생태 (Evolution and Ecology of Sex)

남녀의 성적 차이들은 무엇에 기인하는가? 유전적으로 보면 한 쌍의 성염색체를 제외하곤 다를 바 없는 남녀가 어쩌면 이렇게도 다른 것인가? 여자들이 옷도 더 화려하게 입고 화장도 많이 하는 현대 인간사회와는 달리 대부분의 동물에서는 수컷들이 더 화려하고 암컷은 그런 수컷들의 아름다움을 감상하고 평가한다. 현대 동물행동학에서는 이러한 암수의 차이를 경제학적 측면에서 분석한다. 암컷의 투자가 수컷의 투자

보다 월등히 크기 때문에 선택의 권한을 갖게 되고, 그에 따라 수컷은 큰 투자를 해줄 암컷에게 선택받기 위해 온갖 노력을 다한다는 것이다. 서양에서는 벌써 이 분야의 연구가 동물행동학자들은 물론(예, Choe and Crespi, 1997b), 인류학자나 사회학자들에 의해 활발히 진행되고 있고 또 그런 연구들로부터 얻은 지식들이 실제에도 응용되고 있다.

3) 동물의 인지능력과 인간의 지능 (Animal Cognition and Human Intelligence)

인간의 지능도 과연 진화의 산물인가? 인간이 오늘날 엄청난 물질문명을 이룩하고 이 지구에서 가장 우월한 동물이 될 수 있었던 가장 결정적인 요인은 바로 고도로 발달한 인간의 지능이다. 그러나 과연 인간만이 사고할 능력을 지니고 있는가? 동물들의 도구 사용 행동, 의사소통 방법, 건축 설계와 보수, 그리고 각종 새로운 상황에서의 문제 해결 능력 등을 관찰해 보면 물론 인간만큼 발달한 지능을 가진 동물은 아직 발견되지 않았지만 그렇다고 해서 그들이 아무런 인지능력이 없는 것은 아니라는 사실을 쉽게 알 수 있다. 그 동안 이 분야는 주로 인문사회학 계통의 학자들, 특히 철학자들에 의해 단순히 논리적으로만 분석되어 왔지만 결국 정신도 생명체의 물질적 반응의 산물이고 보면 이 문제의 해결은 앞으로 동물행동학자들을 비롯한 생물학자들에게 달려 있다고 해도 과언이 아니다.

5. 맺음말

동물행동학이 학문으로서 정립된 지는 그리 오래지 않으나 인간의 지적 활동으로 보면 가장 역사가 깊은 것 중의 하나다. 행동에 관한 관찰은 물론 필요에 의해 시작되었지만 만일 동물행동학이 인류에 기여할 바가 전혀 없다 하더라도 필자를 비롯한 대부분의 동물행동학자들은 자신들의 연구활동을 멈추지 않을 것이다. 왜냐하면 동물의 행동은 너무나 신기하고 다양하여 호기심과 흥미만으로도 충분히 연구할 가치가 있기 때문이다.

동물의 행동은 물론 인간의 본성과 사회구조

에까지 직접적으로 관여하는 학문인 동물행동학을 가르켜 University of Michigan의 유명한 행동진화학자 Richard D. Alexander는 다음과 같이 서술하고 있다.

“행동의 연구는 동물이나 인간이 그들의 환경과 물리적, 생물학적, 또는 사회적 관계를 맺어주는 모든 동작과 감각에 관한 분석을 포함한다. 동물행동학보다 더 복잡적이며 또 인간이 가지고 있는 모든 욕망과 제반 문제들에 더 직접적으로 관련되어 있는 학문은 없다.”

참 고 문 헌

- Choe, J.C. and B.J. Crespi, eds. 1997a. *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. Cambridge:Cambridge University Press.
- Choe, J.C. and B.J. Crespi, eds. 1997b. *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids*. Cambridge:Cambridge University Press.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species*. London: Murray.
- Darwin, C. 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. London: Murray.
- Darwin, C. 1872. *The Expression of the Emotions in Man and the Animals*. London: Marray.
- Dawkins, R. 1980. Good strategy or evolutionarily stable strategy? In: G.W. Barlow and J. Silverberg, eds., *Sociobiology: Beyond Nature/Nurture?* pp.331-367. Boulder, Colorado: Westview Press.
- Fisher, R.A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Press.
- Gould, S.J. and R.C. Lewontin. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm:a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 205:581-598.
- Hamilton, W.D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* 156:477-488.
- Krebs, J.R. and N.B. Davies, eds. 1978. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. 1st ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Krebs, J.R. and N.B. Davies, eds. 1993. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. 3rd ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Krebs, J.R. and R.H. McCleery. 1984. Optimization in behavioural ecology. In: J.R. Krebs and N.B. Davies, eds., *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 2nd ed., pp.91-121. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Lack, D. 1966. *Population Studies of Birds*. Oxford: Clarendon Press.
- Lack, D. 1968. *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. London: Methuen.
- Lee, R.B. 1979. *The Kung San: Men, Women and Work in a Foraging Society*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Luce, R.D. and H. Raiffa. 1957. *Games and Decisions*. New York: John Wiley & Sons, Inc.
- MacArthur, R.H. and E.R. Pianka. 1966. On the optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100:603-609.
- Martins, E. ed. 1995. *Phylogenies and Comparative Method in Animal Behaviour*. Oxford: Oxford University Press.
- Maynard Smith, J. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Parker, G.A. 1974. Assessment strategy and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology* 47:223-243.
- Pierce, G.J. and J.G. Ollason. 1987. Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. *Oikos* 49:111-118.
- Reeve, H.K. and P.W. Sherman. 1993. Ada-

- ptation and the goals of evolutionary research. *Quarterly Review of Biology* 68:1-32.
- von Neumann, J. and O. Morgenstern. 1944. *Theory of Games and Economic Behavior*. Princeton: Princeton University Press.
- Williams, G.C. 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Williams, G.C. 1992. *Natural Selection: Do-*
- mains, Levels, and Challenges*. Oxford: Oxford University Press.
- Wilson, E.O. 1975. *Sociobiology: The New Synthesis*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Wynne-Edwards, V.C. 1964. *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Edinburgh: Oliver & Boyd.