

동물의 인지능력과 인간 두뇌의 진화

Animal Cognition and the Evolution of the Human Brain

최재천*
(Jae C. Choe)

요약 인간이 진화의 산물이라면 인간의 두뇌도 당연히 진화의 산물이다. 따라서 인간의 두뇌를 연구하는 데에는 진화적 관점이 필수적으로 요구된다. 그래서 나는 이 짧막한 논문에서 우리 인간을 제외한 다른 동물도 사고의 능력을 갖추고 있다는 사실을 증명해줄 수 있는 직접 또는 간접적 증거들을 제시하고 그러한 정보들이 우리 두뇌의 진화를 이해하는 데 어떤 함의가 있는지 논의하고자 한다. 동물의 인지능력을 엿볼 수 있는 대표적인 행동들로 도구의 사용, 동물들이 만드는 각종 구조물, 진화의 역사 동안 한 번도 접하지 못했던 새로운 문제에 대한 해결책, 속임수, 언어, 그리고 복잡한 사회구조에 대한 이해 등에 대해 동물행동학자들의 관찰 결과를 간략히 소개한다. 아울러 지난 몇 년간 본인이 추진해온 한국영장류연구소(Institute of Primate Research and Conservation: IPRC)의 건립 계획과 연구 목표를 간략하게나마 밝히고자 한다.

“꿀벌의 춤언어(dance language)를 밝혀냈으며 함께 행태학(ethology)이란 학문을 창시한 로렌츠(Konrad Lorenz), 틴버젠(Niko Tinbergen)과 더불어 야외생물학자로는 유일하게 1973년 노벨 생리 및 의학상을 수상한 바 있는 폰 프리쉬(Karl von Frisch) 박사가 임종 직전에 남긴 말이 있다. 역시 벌들의 언어를 연구했던 그의 수제자 린다우어(Martin Lindauer)가 마지막 숨을 몰아쉬는 스승에게 “스승님은 진정 동물들도 생각할 줄 안다고 생각하십니까?”라고 물었다고 한다. 이에 폰 프리쉬 박사는 “동물들이 생각할 줄 안다는 사실은 나도 알고 있고 자네도 알고 있네. 다만 우리 동물행동학자들은 다른 사람들도 그 사실을 알 수 있도록 객관적이고 과학적인 방법을 찾아야 할 것일세”라고 대답하시고 숨을 거두셨다고 한다.))

동물의 인지 에 관한 연구는 여러 각도에서 접근할 수 있다. 대표적인 접근법으로는 동물의 인지 현상을 신경생물학적으로 분석하는 것과 진화생물학적으로 이해하는 것을 들 수 있다. 본 연구자는 이 논문에서 다윈의 자연선택론에 입각하여 동물들의 인지능력을 감지하는 행동학적 연구들을 묶어 정리하고자 한다. 그리고 그들이 인간 두뇌

의 진화에 어떤 의미를 지니는지 생각해보고자 한다. 동물의 인지능력에 관한 연구들은 아직 대부분 관찰 수준의 초기 단계에 머물러 있는 상태라 명확한 결론을 내리기는 어렵다. 다만 최근에 수행된 침팬지를 비롯한 영장류의 인지 에 관한 연구는 그 함의가 남다르다.

인지능력을 나타내는 행동

동물들이 과연 생각할 줄 아는가 하는 문제는 불과 20~30여 년 전 만해도 제대로 교육 받은 과학자로서는 문기조차 어려운 질문이었다. 그러나 최근 놀라운 속도로 발전하고 있는 신경생물학과 인지과학이 인간의 정신을 일종의 정보처리 시스템으로 보고 연구하는데 힘입어 동물들의 인지능력에 관한 탐구도 새로운 장을 맞게 되었다.

이 같은 연구를 자연과학의 한 분야로堂堂히 올려놓는데 결정적인 공헌을 한 사람은 일찍이 박쥐들이 초음파를 사용하여 서로 의사를 전달한다는 사실을 밝혀 유명해진 행동생물학자 그리핀(Donald Griffin)이다. 그는 *Animal Thinking*(1984)과 *Animal Minds*(1992) 등 두 권의 책을 통해 동물들의 사고체계에 과학적으로 연구할 수 있는 과제임을 밝혔다.

그리핀은 동물의 인지능력을 “새로운 상황과 도전에 융통성 있게 대처하는 행동 적응”이라고 정의한다. 그렇다면 동물들의 어떤 행동을 보면 그들이 생각하고 있다는 사실

* 서울대학교 자연과학대학 생명과학부
School of Biological Sciences, Seoul National University
E-mail: jchoe@snu.ac.kr

1) 하버드 대학의 내 지도교수이자 린다우어 교수의 제자인 헬도블러(Bert Holdöbler) 교수가 폰 프리쉬 교수의 장례식에 다녀와서 들려준 얘기다.

을 알 수 있는가? 작은 곤충으로부터 큰 포유류에 이르기까지 동물들의 구애 행위는 엄청나게 다양하고 복잡한 과정을 거친다. 본인이 연구하는 민벌레(Zoraptera)라는 아주 희귀한 곤충은 몸길이가 2-3mm 밖에 되지 않는 미세한 동물이지만 기가 막히게 복잡한 구애 행위를 보인다. 수컷이 머리 한 가운데에 있는 분비샘을 통해 만들어낸 액체방울을 암컷에게 예물로 바쳐야만 암컷이 교미를 허락하는 등 그들의 구애 행위는 미리 정해진 여러 복잡한 단계를 거친다 (Choe 1995).

새들이 등지를 뜨는 행동 역시 매우 복잡한 과정들을 거친다. 하지만 이 같은 행동들은 아무리 복잡해도 특별히 배워야만 할 수 있는 행동패턴들이 아니다. 민벌레 수컷들은 태어나자마자 따로 격리해서 키워도 성충이 되어 암컷을 만나면 기본적으로 어떤 행동을 취해야 하는지 이미 알고 있다 (Choe 1997). 아무리 복잡한 행동이라도 유전자의 지령에 따라 그저 펼치기만 하는 행동을 보고 사고하는 능력을 보인다고 할 수는 없다. 행동이 복잡하다는 사실만으로는 행동의 인지능력을 기대할 수 없다.

1. 복잡한 단계를 거치는 상호 행동 (Complex sequences of interactive behavior)

침팬지가 흰개미나 개미 굴속에 나뭇가지를 집어넣어 그걸 흰개미나 개미들이 물면 다시 빼내어 그들을 잡아먹는다는 사실은 1960년부터 줄곧 아프리카의 탕가니카 호숫가에 위치한 공비국립공원에서 침팬지를 연구하고 있는 제인 구달(Jane Goodall) 박사에게 의해 처음으로 관찰되었다. 침팬지는 그냥 아무렇게나 생긴 나뭇가지를 마구잡이로 흰개미 굴 안에 쑤셔 넣는 것이 아니라 굴속으로 넣어 보며 그 굴 모양에 잘 맞도록 잔 가지도 치고 구부리기도 하며 사용한다 (Goodall 1986).

굴을 보면 그 시각적 자극에 따른 단순한 반응으로 쑤시는 것이 아니라 자신이 행한 행동의 결과를 분석하여 단계적으로 스스로의 행동을 개선한다는 점에서 침팬지의 사고를 간접적으로 보여주는 행동인 듯싶다. 또 침팬지는 흰개미 굴 앞에 가서야 그 굴속에 넣을 나뭇가지를 찾은 것이 아니라 다른 곳에서 놀다가도 자기가 알고 있는 흰개미 굴에 알맞은 나뭇가지를 발견하면 그걸 집어 들고 흰개미 굴로 가서 뉘시를 한다. 자기가 공략하려 했던 굴의 모양을 기억하며, 또 적당한 도구를 발견했을 때 그 도구와 작업을 연관시킬 수 있다는 것이다.

단순히 그 과정이 복잡하지만 한 행동이 특별히 사고능력을 반영하지 않는다 하더라도 이처럼 스스로행동의 결과가 새로운 자극정보로 입력되어 새로운 행동을 유발하는 일련의 행동 단계들은 충분히 인지과정을 의미할 수 있

다. 물론 이 같은 단계적 행동은 영장류 등에서 관찰될 확률이 상대적으로 높은 것은 사실이나 앞으로 좀더 주의 깊은 관찰을 기울이면 다른 동물들에서도 발견될 수 있을 것이다.

2. 도구의 사용 (Tool use)

인간이 오늘날 만물의 영장으로 군림할 수 있도록 만들어준 가장 결정적인 원인으로 우리는 도구를 사용할 줄 아는 인간의 특별한 능력을 든다. 하지만 도구는 결코 인간의 전유물이 아니다. 인간의 자존심을 상하게 하는 일인지는 모르나 최근 몇 십 년간 동물행동학자들의 관찰과 실험에 의하면 인간 외의 많은 다른 동물들도 온갖 형태의 도구들을 사용한다.

바로 위에서 언급한 침팬지의 뉘시질은 그 대표적인 예다. 침팬지는 단순히 도구가 될만한 나뭇가지를 발견하여 그대로 사용하는 것 뿐 아니라 때로는 나뭇가지를 굴의 구조에 맞도록 변형시켜 사용한다. 마치 구석기시대에는 그저 뾰족한 돌들을 주어 썼던 것에 비해 신석기시대에 들어서는 그런 돌들을 용도에 맞게 다듬어 썼던 것과 흡사한 수준이다.

동물들이 도구를 사용하여 정상적으로는 구하지 못할 이득을 얻는 예들은 침팬지나 오랑우탄과 같은 영장류에서 특별히 많이 관찰되었다. 길이와 모양이 적절한 나뭇가지를 이용하여 흰개미를 낚는 것은 물론, 돌로 견과외의 껍질을 깨거나 물에 직접 뛰어들지 않고도 물가에 앉아 긴 나뭇가지를 가지고 물에 빠진 물건을 건져내기도 한다. 물체가 나뭇가지로도 건질 수 없을 정도로 멀리 있을 경우 손이나 나뭇가지로 물을 휘저어 물의 방향을 바꾸면 물에 떠있는 물체를 몸 쪽으로 좀더 가까이 오게 만들 수 있다는 다분히 역학적인 원리를 이용하는 침팬지들도 있다.

아프리카 북부 지역에 사는 민대머리독수리(Egyptian vulture)는 돌을 다른 용도로 사용한다. 민대머리독수리는 주로 죽은 동물을 먹고살지만 종종 다른 새들의 알도 훔쳐 먹는다. 그 중에서도 그들이 가장 좋아하는 것은 타조의 알이다. 하나만 먹어도 배가 부를 정도로 큼직하기 때문이다. 그런데 문제는 타조의 알 껍질이 너무 단단하여 부리로 쪼아서는 좀처럼 깨지지 않는다는 것이다. 언제부터 인지는 모르나 민대머리독수리들은 기발한 방법으로 이 문제를 해결하기 시작했다. 큼직한 돌을 부리로 들어올린 후 타조의 알 위에 떨어뜨리는 것이다. 우리들이 딱딱한 호두를 망치나 돌로 깨먹는 것과 흡사한 일이다.

갈매기는 같은 문제를 정반대의 방법으로 푼다. 조개나 소라를 입에 물고 높이 날아오른 후 바위 같은 딱딱한 표면에 떨어뜨려 깨먹는다. 실제로 민대머리독수리의 경우

부리로 들어올리는 돌의 크기에 따라 성공도가 다르다. 작은 돌은 들어올리기는 쉬우나 타조의 알을 깨는데 큰 도움이 되지 못한다. 하지만 민대머리독수리가 들 수 있는 돌의 무게에는 한계가 있기 때문에 많은 경우 힘겹게 끌어올린 돌로 여러 번 내려쳐야 식사를 할 수 있다. 갈매기들이 택한 방법이 훨씬 지능적으로 보인다. 만일 민대머리독수리가 우리처럼 손을 가지고 있다면 갈매기들의 방식으로 문제를 해결했을까도 모른다.

지금까지 든 예들을 보고 두뇌의 크기가 어느 정도는 되는 비교적 큰 동물들만이 도구를 사용할 줄 아는가 생각할지 모르지만 도구를 사용하는 동물의 예는 곤충이나 거미와 같은 무척추동물에서도 발견된다. 뉴시를 즐기는 것은 인간을 위시한 원숭이나 새 등 이른바 척추동물들만이 아니다. 노린재의 일종인 자객벌레(assassin bug)도 기가 막힌 방법으로 흰개미를 낚는다. 이들은 우선 흰개미 굴 근처에 있는 흙 부스러기를 등에 얹어 위장을 하고 가만히 굴 입구에서 기다리다가 흰개미 한 마리를 잡아 그 체액을 빨아먹은 다음 그 시체를 굴 앞에서 흔들어서 시체에서 풍기는 냄새에 자극되어 쏟아져 나오는 다른 흰개미들을 차례로 잡아먹는다.

코스타리카 대학의 에버하드(William Eberhard) 박사에 의해 처음으로 관찰된 볼라스거미(bolas spider)의 기가 막힌 사냥술은 또 어떤가. 거미 하면 우린 대개 둥그렇게 망처럼 거미줄을 치고 먹이가 그 줄에 걸릴 때까지 무작정 기다리는 모습을 상상하게 된다. 이에 비하면 볼라스거미는 대단히 적극적인 거미가 아닐 수 없다. 망처럼 넓게 치는 분량의 끈적끈적한 거미줄을 한데 뭉쳐 공처럼 만들어 줄 끝에 매달아 가지고 있다가 먹이가 될만한 곤충이 가까이 날아오면 끈끈이 공을 좌우로 살살 흔들며 조준을 한 후 파격을 맞추듯 팔매질을 하여 잡아먹는다. 끈끈이 공을 도구로 먹이를 잡는 기발함 외에도 볼라스거미는 속임수를 써서 먹이를 유인하는 고단위 수법을 사용한다. 암나방이 수컷을 유인할 때 쓰는 화학물질인 성페로몬(sex pheromone)과 흡사한 냄새를 피워 암컷을 찾아온 숫나방들을 전문적으로 잡아먹는 직업 사냥꾼이다 (Eberhard 1980).

3. 동물들이 만드는 구조물 (Animal architecture)

우리 인간이 만들어내는 건축물들은 참으로 다양하다. 동물계를 둘러보면 그들이 짓는 건축물 또한 그 규모나 구조에 있어서 매우 다양함을 쉽게 알 수 있다. 가장 대표적인 예로 새들의 둥지와 짐작이동물들의 굴을 들 수 있다. 새의 경우 뼈꾸기처럼 남의 둥지에 자기 알을 낳아 의붓어미로 하여금 자기 자식을 양육하게 하는 소수의 기생새들을 제외하곤 모두 여러 모습의 둥지들을 만든다. 새들이

둥지를 트는 행동은 여러 종에서 많은 조류학자들에 의해 자세히 관찰되었다 (von Frisch 1974, Collias and Collias 1984, Hansell 1984).

다세포 생물 중 비교적 간단한 동물들로서 여러 가지 복잡한 구조물을 만드는 예로는 곤충이 대표적이다. 우리나라 산야에서도 심심찮게 볼 수 있는 호리병벌(potter wasp)이라는 말벌들은 소담스런 작은 항아리 모양의 토담집을 짓고 그 속에 새끼를 낳아 기른다. 둥글둥글 빛은 작은 진흙 덩어리를 입에 물고 돌아와 차곡차곡 쌓아올려 마치 우리 인간 도예가가 만든 항아리 모습의 아가방을 만든다. 미장이벌(mason bee)들은 이보다 한층 더 떠 항아리에 뚜껑까지 해 닫고 주변 환경과 잘 섞이도록 흙으로 뭍질까지 한다. 이 작은 곤충들이 의식적으로 청사전을 퍼놓고 이런 구조물들을 만드는 것은 물론 아니지만 그들의 기술이나 용의주도함은 참으로 놀랄만한 수준이다.

곤충들 중에도 우리 못지않게 훌륭한 토목건축 기술을 갖고 있는 것들이 있다. 그 대표적인 예로 흰개미를 들 수 있다. 아프리카나 호주의 초원지대에 우뚝우뚝 솟아 있는 마천루들은 규모나 기능 면에서 조금도 손색없는 흰개미들의 걸작품이다. 흰개미 굴의 단면을 보면 여러 방들을 서로 연결시켜 주는 통로들은 물론굴뚝처럼 거의 수직으로 높이 뿜려 있는 통풍관들을 발견할 수 있다. 불 붙듯 강렬한 태양열 아래 노출되어 있지만 굴의 하층부의 입구를 통해 들어온 공기가 더워지며 판을 타고 상승하는 과정에서 굴속의 수분을 증발시킴으로써 실내의 온도를 효과적으로 조절해준다. 실내 온도가 불쾌한 수준으로 접어들면 일개미들은 모두 물을 길러 간다. 티끌 모아 태산인 격이지만 제기꿈 입에 물고 온 물방울을 굴 벽면에 뿌려 온도를 조절한다. 삼복더위에 집 앞뜰에 물을 뿌려 시원하게 만들던 옛 어른들과 흡사하다. 어찌 보면 지극히 간단한 물리학적 원리지만 우리 어른들이 반드시 중학교 물상 시간에 배웠기 때문에 물을 뿌렸던 것이 아닌 것처럼 흰개미들도 경험을 통해 터득한 생활의 지혜가 아닐까?

동물계를 통틀어 가장 엄청난 토목사업을 벌이는 동물은 역시 비버일 것이다. 비버는 날카롭고 강한 이빨로 상당한 크기의 나무들을 잘라 흐르는 강물에 댐을 건설하여 호수를 만들고 그 호수 안에 집을 짓는다. 겨울이 되어 호수가 얼어붙어도 얼음 아래서 겨울을 날 수 있을 만큼 깊은 물을 스스로 만들며 살아간다. 자연을 있는 그대로 놓고 적응해가며 사는 것이 아니라 우리 인간처럼 자연을 변화시켜 보다 적합한 환경을 만들어가며 사는 것이다. 비버가 댐을 건설하는 토목사업은 그 규모나 공법에 있어서 인간에 버금가는 놀라운 수준에 달해 있다.

4. 새로운 문제의 해결 (Solution to novel problems)

인류의 역사를 돌이켜 보면 어떤 한 사람의 새로운 발견이나 기발한 고안으로 말미암아 사회 전체의 생활양식이 변한 사례들을 흔히 볼 수 있다. 또는 어느 한 집단에 속해 있는 사람들끼리만 지키던 풍습이 다른 집단으로 전파되어 그곳의 풍습으로 자리 잡기도 한다. 새로운 문화가 형성되고 한 문화권이 다른 문화권에 영향을 끼치기도 하는 것이다. 벨(Alexander Graham Bell)이 전화를 발명한 이후 변화된 우리의 삶을 생각해 보자. 며칠씩, 아니 때론 몇 달씩 걸리는 편지를 이용해야만 겨우 의사소통을 할 수 있었던 시절에 비해 장거리 전화는 물론 영상전화와 컴퓨터 통신에 이르기까지 우린 진정 새로운 문화 속에 살고 있다.

동물세계에도 문화가 있고 새롭게 형성된 문화 중 어떤 것들은 성공적으로 다른 문화권에 전파되거나 다음 세대로 전달된다. 1953년 이웃 나라 일본 근해의 코시마섬에서 식하는 짧은꼬리일본원숭이(Japanese macaque) 집단에서 생겼던 일이다. 어느 날 공원의 관리인이 실수로 원숭이들에게 주려고 고구마를 한 바구니 들고 가다가 실수로 가지고 가던 고구마를 모두 모래사장에 쏟았다. 원숭이들은 모두 배가 고프 나머지 제각금 고구마를 하나씩 들고 먹기 시작했으나 입 속에 가득히 씹히는 모래 때문에 어쩔 줄을 몰라 했다. 이 때 '이모(Imo)'라는 이름을 가진 한 어린 소녀 원숭이가 모래 투성이인 고구마를 물가로 가져가 씻어 먹는 것이었다. 일본 동물행동학자들의 관찰에 의하면 그 후 그 원숭이 집단에는 고구마는 물론 다른 음식도 모래가 묻으면 씻어 먹는 풍습이 생겨났다고 한다.

그로부터 몇 년 후 이모는 또 다시 기발한 방법을 고안해냈다. 이번에는 공원관리인이 모래 바닥에 쌀을 엮질렀는데, 이 때에도 이모는 침착하게 그 엮질러진 쌀을 모래와 함께 손으로 한 줌 떠서 물로 가져가 뿌렸다. 그러자 모래는 즉시 물 속으로 가라앉고 쌀은 물 위에 뜨자 손으로 모아 건져 먹었다. 역시 마찬가지로 다른 원숭이들은 이번에도 이모가 개발해낸 기발한 방법을 배워 그 후론 그 동네에 사는 원숭이들은 모두 쌀을 걸러 먹을 줄 알게 되었다. 또 이러한 새로운 생활의 지혜는 어머니로부터 자식들에게 전수되어 세대를 거듭하며 전해지고 있다. 한 '위대한' 선각자의 힘으로 이들에게 새로운 문화가 창출된 것이다.

아프리카에 사는 침팬지들은 언제부터인가 이른바 '이파리 뜯기' 행동이 집단 내에 만연되기 시작했다. 나뭇가지로부터 이파리를 소리 내어 뜯어내는 이 행동은 무서운 속도로 퍼져나갔고, 재미있는 것은 집단에 따라 다른 기능

을 갖게 되었다. 탄자니아의 마할리 침팬지들은 이 행동을 구애행위의 일부로 발전시킨 반면, 기니의 보수지방에 사는 침팬지들은 기분이 상했거나 불만에 가득 찼을 때 이러한 행동을 보인다. 똑같은 행동이 서로 다른 문화권에서 상이한 용도로 쓰이는 예는 우리 인간 사회에서도 종종 발견되는 일이다.

우리나라에서도 흔히 볼 수 있는 박새들이 1930년대를 시작으로 예전엔 없었던 새로운 풍습을 만들어 가는 과정이 영국 옥스퍼드대학의 조류학자들에 의해 관찰되었다. 그 당시에도 요즘처럼 아침마다 문 밖에 우유가 배달되었었는데 지금처럼 지방을 제거하고 균질화 된 우유가 아니라서 한 동안 찬 공기를 쏘이면 우유 위에 크림이 한 켠 뜨곤 했다. 또 그 당시에는 우유병을 그저 얇은 금박지로 막은 정도였기 때문에 몇몇 박새들이 찢어진 은박지 마개 밑에 있는 크림을 발견하여 건져 먹기 시작했다. 평소 씹어서 느슨해진 나무껍질을 들추고 벌레를 잡아먹던 것과 크게 다를 바 없는 행동이었다. 아마도 처음에는 어찌다 조금 찢어진 병마개 밑의 크림을 먹기 시작했겠지만 차츰 은박지를 찢고 크림을 찾아 먹게 되었다. 불과 몇몇 박새들에 의해 개발된 이 새로운 먹이 획득 방법은 그리 오래지 않아 한 동네에 사는 모든 박새들의 풍습으로 발전했고, 결국에는 거의 영국 전역으로 전파되었다. 어렵게 나무껍질을 들추기보다 집집마다 놓여 있는 우유병을 습격하는 새로운 박새 문화가 형성된 셈이다. 결국 우유 배달 회사들은 돌려서 막는 병마개를 사용해야 했다고 한다.

동물사회에서 새로운 문화가 형성되려면 그들에게 남의 행동을 보고 흉내낼 수 있는 능력이 있어야 한다. 그리고 부모가 자식에게 가르쳐야 하고 자식은 그걸 배울 수 있는 학습능력을 갖추고 있어야 한다. 언뜻 생각할 때 이 같은 능력을 지닌 동물들이라면 모두 새나 짐작이동물 정도는 되어야 할 것이라고 생각할지 모르나 자연계에는 의외로 많은 동물들이 학습능력을 갖추고 있다. 그들 중에는 매우 간단한 동물들도 들어 있다. 물론 우리 인간처럼 학교나 학원을 다니며 배우거나 부모로부터 훈련을 받는 것은 아니더라도 그들도 나름대로 반복되는 자극에 보다 효율적으로 적응하는 법을 터득한다.

5. 언어 (Language)

인간의 두뇌가 이처럼 발달한 원인을 언어에서 찾는 이들이 많다 (Dunbar 1996). 그 엄청난 어휘를 저장하고 언어를 이해하고 구성하려면 훌륭한 두뇌의 발전이 필수적이라는 것이다. 음성신호에 바탕을 둔 언어를 사용하는 동물들, 즉 인간을 비롯한 여러 영장류 동물들과 고래 등을 볼 때 복잡한 언어구조를 가진 동물들의 뇌가 일반적으로 크

고 복잡한 것으로 보인다. 하지만 언어의 복잡성이 인지능력과의 상관관계를 맺는지는 좀더 연구해야 할 과제이다.

동물들의 의사소통 수단 중 가장 신기한 것은 역시 꿀벌의 춤언어(dance language)다 (Frisch 1967, Wilson 1971). 들에 꽃들이 만발하는 계절이 오면 하루 종일 꿀과 꽃가루를 수확해 들이는 수많은 벌들로 벌집은 정말 분주해진다. 꿀벌을 공부하는 곤충학자들의 관찰에 의하면 한 꿀벌 군락(colony)은 보통 3만 마리의 일벌들로 구성되어 있고 전체 중량은 약 4 kg에 달한다. 이들이 일년 동안 모아 들이는 꿀과 꽃가루는 무려 85 kg. 그러려면 매일 만 마리가 넘는 일벌들이 떨리는 10 km씩이나 떨어진 곳까지 날아갔다와야 한다. 여름 동안 한 군락의 일벌들이 나는 총 출력 횟수는 무려 수백만에 이르고 총 비행 거리는 2천만 km가 넘는다. 만일 이를 인간에 비유한다면 매일 남북한을 합한 것의 세 배 이상이나 되는 지역을 섭렵하는 셈이다.

이같이 광활한 지역에 널려있는 자원을 효과적으로 이용하려면 그들이 언제 어디에 나타나는가를 잘 알아야 한다. 꽃들은 제각각 다른 때에 여기저기 다른 곳에서 피었다간 사라지기 때문에 벌들은 늘 주변 환경에 대한 실태 조사를 해야만 한다. 주어진 환경 속에서 가장 경제적으로 자원을 활용하기 위해서 벌들은 매일 제일 수확성이 높은 지역을 택하여 군락 전체가 힘을 모아 집중적으로 공략한다.

그렇다면 벌들은 과연 어느 곳이 가장 수확성이 높은 지역인지 어떻게 알아내는가? 그것은 바로 벌들이 춤언어라는 상징적인 의사소통 수단을 사용하여 정보를 신속하게 교환할 수 있기 때문이다. 꿀벌의 춤언어는 오스트리아의 동물학자 칼 폰 프리쉬(Karl von Frisch)에 의해 처음으로 밝혀진 것인데 그 수많은 벌들이 잉잉거리며 분주하게 돌아치는 모습을 들여다보며 어떻게 그들이 춤을 추며 서로 얘기하고 있다는 사실을 생각해냈는지 참으로 기가 막힌 발견이 아닐 수 없다.

정찰벌(scout bee)이 집에 돌아와 제일 먼저 하는 일은 다른 동료들에게 자기가 가지오온 꿀을 맛보이는 일이다. 수확해온 꿀을 한 방울 게워내어 턱(mandibles) 사이에 물고 있으면 집에서 기다리고 있던 다른 벌들이 혀(proboscis)를 날름거리며 맛을 본다. 이렇게 해서 시식이 끝나면 정찰벌은 바로 춤을 추기 시작하는데 꿀을 따온 곳이 집에서 얼마나 떨어져 있는냐에 따라 춤의 종류가 다르다.

꿀을 따온 곳이 집에서 그리 멀지 않을 경우, 즉 집에서 반경 30-50m 이내인 경우에는 정찰벌은 이른바 원형춤(round dance)을 춘다. 시계 방향과 시계 반대 방향으로 번갈아 조그만 원을 그리며 춤을 춘다. 정찰벌이 추는 춤을 따라 몇 바퀴 따라 돌던 다른 일벌들은 벌집을 떠나 사방

팔방으로 날며 꿀의 출처를 찾는다. 이런 관찰 결과로 미루어 보아 원형춤은 단순히 집 근처에 좋은 먹이가 있음을 알리는 자극신호에 불과한 듯싶다.

그러나 먹이가 집으로부터 50m 이상 떨어져 있을 경우 정찰벌이 추는 춤은 단순한 원형춤으로부터 숫자 8을 옆으로 누어 놓은 것과 같은 모습의 꼬리춤(waggle dance)으로 변한다. 몸통을 좌우로 13-15 Hz의 진동수를 유지한 채 부르르 떨며 짧은 직선 거리를 움직인 다음 반원을 그리며 원점으로 되돌아와선 또 몸통을 흔들며 직진한 후 이번엔 반대 방향으로 반원을 그리며 제 자리로 돌아오는 춤이다. 정찰벌들은 대개 이런 춤을 몇 분 동안, 특별히 좋은 먹이를 찾았을 때는 몇 시간 동안 계속해서 추는데 다른 일벌들은 이런 정찰벌을 세 번에서 여덟 번쯤 따라 다닌 후 벌집을 떠나 정탐벌이 얘기해준 먹이원을 정확하게 찾아가는 것이다. 이는 바로 꼬리춤 속에, 더 정확히 말하면 꼬리춤에서도 특히 직진춤(straight run) 부분에 먹이가 있는 방향과 거리에 관한 정보가 들어 있기 때문이다.

먹이가 있는 곳이 멀어질수록 정찰벌은 점점 더 천천히 춤을 춘다. 직진춤을 추는데 드는 시간이 증가한다는 뜻이다. 거리가 멀면 말수록 그 만큼 더 많은 에너지가 소모된다는 것을 상징적으로 표현하는 것이다. 실제로 정찰벌들은 춤을 추기 전에 먹이가 있는 곳과 집 사이를 몇 번이고 왕복하며 에너지 소모량을 측정한다. 실험적으로 정찰벌의 등에 작은 납덩이를 붙여 놓으면 실제 거리보다 더 멀리 날아가라고 얘기하는 걸 관찰할 수 있는데 이는 바로 그 만큼 더 많은 양의 에너지를 소모했기 때문이다.

먹이가 있는 곳까지의 거리를 암만 정확하게 가르쳐준다 해도 방향을 알려주지 않으면 별 도움이 되지 않을 것이다. 예를 들어 방향도 모르는 채 한 10km쯤 날아가고 후 먹이를 찾아야 한다고 상상해보자. 방향에 관한 정보가 결여된 채 거리만을 알려주는 꼬리춤이 얼마나 무의미한가 잘 알 수 있으리라.

먹이의 방향에 관한 정보는 직진춤의 각도로 나타낸다. 정찰벌은 먹이의 방향과 해의 방향간의 각도를 측정한다. 감감한 벌집 안에 수직으로 놓여있는 봉방 위에서 이미 재놓은 각도를 지구의 중력의 방향으로 전환시켜 춤을 춘다. 만일 먹이가 해의 방향과 같은 선상에 있다면 정찰벌은 중력의 방향과정반대로 즉 똑바로 위를 향해 직진춤을 춘다. 그러나 만일 먹이가 해의 방향에서 왼쪽으로 40도 떨어진 곳에 위치한다면 직진춤 역시 중력의 반대 방향에서 왼쪽으로 40도 각도를 유지한다.

이처럼 꿀벌의 춤을 사용한 의사소통은 단순히 어떤 외부의 자극을 받았을 때 내부적 상태를 표현하는 단계를 넘어서 시간과 공간을 초월한 경험을 상징적인 부호를 사용

하여 남에게 전달하는 이른바 언어의 수준에 도달한 수단이다. 정찰벌이 일정시간 전에 벌집 안이 아닌 다른 곳에서 수집해온 정보를 춤이라는 새로운 부호를 사용하여, 그것도 해의 방향에서 중력의 방향으로 전환시켜 상징적으로 표현한다는 점에서 인간의 언어를 연구하는 언어학자들도 언어가 갖추어야 할 기본적인 구조들을 갖췄다고 인정한다. 보잘것없는 두뇌를 가진 작은 곤충들이 어떻게 이런 엄청난 일을 해낼 수 있는 것일까?

한 꿀벌 군락이 매일 내보내는 정찰벌의 수는 전체의 5 내지 35%에 달한다. 그렇다면 이 많은 정찰벌들이 제각각 수집해온 정보를 가지고 춤을 출 때 군락은 무슨 메커니즘으로 어떤 과정을 통해 하나의 통일된 결정을 내리는가? 연속적이고 직렬적(serial)으로 수집된 정보가 병렬적(parallel)으로 분석되는 것이다. 여러 면에서 볼 때 컴퓨터나 인간의 두뇌에서 벌어지는 분석메커니즘과 유사한 점이 많다. 그래서 종종 벌들의 의사 결정 과정을 인간의 두뇌 작용에 비유하기도 한다.

꿀벌의 사회는 철저하게 모계사회다. 여왕벌을 중심으로 모든 일벌이 다 암컷이다. 수벌들은 번식기에만 태어나 어느 날씨 좋은 날 모두 나가 다른 집에서 나온 여왕벌과 단 한번의 정사를 갖곤 사라지고 마는 어찌 보면 사뭇 덧없는 삶을 살뿐이다. 군락을 위해 평생 시집도 가지 않고 목숨을 바쳐 일하는 일벌들이라 해서 개체의 특성이 전혀 없는 것은 아니지만 워낙 일사분란하게 조직적으로 움직이는 사회라 우린 흔히 그들의 사회를 초개체(superorganism)라 일컫는다. 마치 수많은 세포들이 모여 한 개체(organism)를 이루듯이 일벌들이 모여 거의 한 개체처럼 행동하는 군락을 형성한다는 뜻이다.

물론 세포들이 모여 한 생명체를 이룬 개체와 꿀벌의 사회와 같은 초개체와는 근본적으로 다른 점도 있다. 개체의 경우에는 거의 모든 외부로부터의 정보가 두뇌에 전달되어 분석된 후 종합적인 반응으로 나타나는 데 비해 초개체에는 두뇌와 같은 중앙집권적인 부서가 따로 있는 것이 아니라 모든 것이 각각의 지방 자치 조직 수준에서 분석된다. 여왕벌은 초개체의 두뇌가 아니다. 일벌 각자가 받아 분석하는 자극의 강도에 따라 다분히 민주적으로 궁극적인 결정을 내린다. 성경에 나오는 솔로몬 왕의 표현을 빌면 꿀벌의 사회는 지도자도 없고 통치자도 없는 사회인 셈이다.

꿀벌의 춤언어만 보더라도 언어에는 우리가 사용하는 것과 같은 음성언어만 있는 것이 아니다. 화학언어를 사용하는 곤충을 비롯한 많은 동물들의 경우 서로 다른 분비샘에서 나오는 화학물질들을 마치 각테일을 만들 듯 서로 다른 비율로 섞으면 거의 무한대의 조합을 만들 수 있다. 아직 화학언어에 대한 연구가 많이 진행되지 않아서 뚜렷한

결론은 내릴 수 없으나 언어의 사용만으로 인지능력을 판단하는 것에는 한계가 있다.

6. 속임수 (Deception)

동물의 인지능력을 연구하는 학자들은 그들대로 동물들의 속임수 행동에 엄청난 기대를 걸고 있다. 동물이 주어진 상황을 자기에게 유리하게 만들기 위해 적절한 속임수를 쓸 수 있다는 것은 비교적 높은 수준의 사고력을 지니고 있음을 의미하기 때문이다 (Mitchell and Thompson 1986).

제인 구달은 자기가 관찰하던 침팬지들을 데리고 다음과 같은 흥미로운 실험을 실시했다. 늘 함께 몰려다니는 침팬지 무리 중 한 마리만 따로 은밀히 불러 한번에 먹어 치울 수 없는 정도로 많은 바나나를 안겨주었다. 그러자 이 침팬지는 곧바로 그 바나나들을 자기만이 이는 안전한 장소에 숨기고 나서 기회가 있을 때마다 하나씩 꺼내 먹는 것이었다. 혼자서만 바나나를 먹고 있는 이 침팬지에게 친구들이 소리를 지르며 달려들자 그는 자기가 바나나를 감춰놓은 곳과 엉뚱한 방향으로 친구들을 보낸 후 계속해서 혼자만 바나나를 먹는 것이었다.

미국의 Rutgers 대학을 중심으로 몇몇 연구진들이 오랫동안 물떼새(killdeer)의 속임수 행동을 연구하고 있다. 물떼새 어미는 들판에 등지를 틀고 새끼를 품는데 여우와 같은 포식동물이 나타나면 우선 몸을 낮추고 숨는 반응을 보인다. 그러다가 들켰다고 판단하면 홀연 등지에서 50여 미터 정도 날아가 갑자기 날개가 부러져 잘 날지 못하겠다는 흉내를 낸다. 쉬운 먹이감을 찾았다고 생각하며 다가오는 여우를 기다리다 마지막 순간에 공중으로 날아오른다. 그 쫓겨난 여우는 이미 등지가 있던 곳을 잊은 후이기 때문에 안전하게 새끼들을 보호할 수 있다.

Rutgers 연구진은 최근 더욱 기발한 물떼새의 행동을 관찰했다. 여우와 같은 포식동물이 아닌 소들이 자신의 등지를 향해 접근할 경우 어미가 하는 행동은 더욱 기가 막힌 수준이다. 초식동물인 소들을 향해 날개가 부러졌다는 행동을 보여본 들 아무런 이득이 없을 것임은 너무나 당연하다. 어미새는 자기 등지를 향해 서서히 전진해오는 소들에게 등지 위에 꽃꽂이 몸을 한껏 길게 펴고 서서 날개를 휘저으며 소리를 지른다. 이를 발견한 소들은 결국 등지를 밟지 않고 비켜간다. 위험의 종류에 따라 전혀 다른 방법으로 대응하는 물떼새의 행동은 앞으로 더욱 깊이 연구할 대상이다.

침팬지나 새 등 비교적 우리와 가까운 척추동물들이 속임수를 쓰는 것도 대단하지만 사실 동물계에서 가장 기막힌 속임수를 쓰는 것은 다름 아닌 반딧불이다. 반딧불이는

시각을 이용하여 의사를 전달하는 동물들로는 드물게 깜깜한 밤에 활동한다. 반딧불이 수컷들은 제가끔 자기 종의 특이한 발광 패턴에 따라 빛을 발하며 밤하늘을 난다. 풀숲에 앉아 있던 암컷이 자기 종의 수컷이 보내는 신호가 마음에 들면 암컷만의 신호를 보내고 그를 감지한 수컷이 암컷을 찾아 풀 위에 내려앉으면 둘만의 짝짓기가 이뤄진다.

그런데 미국 플로리다 대학(University of Florida)의 생물학자 로이드(James Lloyd)의 관찰에 따르면 다른 종의 암수간의 신호체계를 파악한 후 암컷의 신호를 흉내내는 반딧불이가 있다 (Lloyd 1997). 포투리스(*Photuris*) 속(屬)의 암컷들은 다른 종의 수컷이 신호를 보내면 그 종의 암컷이 보내는 신호를 흉내 내어 짝짓기를 하기 위해 내려앉은 수컷을 잡아먹는다. 로이드의 연구에 의하면 어떤 포투리스 암컷은 하루 저녁에 많으면 서너 종의 신호를 흉내 내며 그 종들의 수컷들을 공략할 수 있다고 한다. 어떻게 이 작은 곤충의 머리 속에 그 같은 정보가 죄다 입력되어 있으며 상황에 따라 적절한 정보를 검색하여 사용할 수 있는지 신경생물학적으로 분석해보면 매우 흥미로운 결과를 얻을 수 있을 것이다.

7. 사회구조의 이해 (Understanding of social structure)

최근에 등장한 이론에 따르면 동물들의 두뇌는 복잡한 사회구조를 이해하기 위해 발달했다고 한다. 두뇌 용량이 크고 특별히 지능이 높다고 판단되는 동물들은 모두 한결같이 사회성 동물이라는 점이 이 이론을 뒷받침한다. “온갖 세상살이 중 가장 어려운 것이 인간관계”라던가 “사람을 상대하는 일처럼 힘든 직업이 없다”는 말에서도 알 수 있듯이 남과의 관계를 얼마나 원만하게 유지하는가 하는 문제는 인간사회는 물론 많은 동물들의 사회에서도 생존과 번식 모두에 매우 중요하다.

제인 구달과 침팬지 연구에 쌍벽을 이루는 미국 Emory 대학의 드 발(Frans de Waal)은 그의 저서 ‘침팬지 폴리티크스(Chimpanzee Politics, 1982)’에서 “침팬지 사회에서는 무엇을 아느냐보다 누구를 아느냐가 더 중요하다”고 말했다. 사뭇 비슷한 현상이 인간사회에서도 관찰되듯이 사회구조를 명확히 이해하여 자신에게 이득이 되는 방향으로 행동하는 것이 얼마나 중요한가를 단적으로 말해주는 표현이다. 실제로 침팬지를 비롯한 여러 영장류 사회에서는 생존과 번식의 이득을 얻기 위해 종종 다른 개체들과 동맹을 맺어 상대를 공략한다 (de Waal 1982, 1989).

돌고래의 사회에서도 흡사한 현상들이 관찰되었다. 대부분의 동물사회에서 수컷들이 모두 그렇듯이 적령기의 돌고래 수컷들도 늘 암컷을 얻기 위해 온갖 노력을 다한

다. 암컷을 한적한곳에 몰아넣고 사랑을 호소할만한 장소를 발견하기 힘든 망망대해에서 돌고래 수컷들이 할 수 있는 유일한 일은 즐기차게 암컷의 꼬무니를 따라다니는 길 뿐이다. 하지만 그 같은 일은 혼자서 하기에는 매우 어렵다. 그래서 돌고래 수컷들은 삼삼오오 떼를 지어 함께 한 마리의 암컷을 쫓아다닌다. 그래야 암컷을 여러 각도로 포위하여 놓치지 않고 따라 다닐 수 있다.

끈질기게 따라붙는 수컷들에 못 이겨 드디어 암컷이 허락을 하면 그 중 한 마리의 수컷이 짝짓기를 할 수 있는 영광을 얻는다. 그리곤 또 다른 암컷을 쫓고 또 그 암컷이 허락하면 이번엔 다른 수컷의 차례가 된다. 이처럼 돌고래 수컷들은 자기와 함께 협동하는 동료들을 기억해야 하고 짝짓기 순서도서로 기억해야 한다. 나만 짝짓기를 하고 다른 동료들을 돕지 않으면 동맹은 깨지고 만다. 실제로 자기 이익만 챙기며 소속을 자주 바꾸는 수컷은 결국 비협조적인 자로 낙인이 찍혀 패거리에 낄 수는 있지만 막상 짝짓기 기회가 오면 다른 수컷들로부터 따돌림을 받기까지 한다. 사회적인 평판을 관리하는 일은 이들 돌고래 수컷들에게 있어서 번식성공도(reproductive success)에 직접적인 영향을 미친다.

돌고래들의 사회구조는 이보다 훨씬 복잡하다는 사실이 최근에야 밝혀졌다. 만일 세 명으로 이뤄진 패거리가 한 암컷을 쫓고 있는데 갑자기 네 명으로 구성된 다른 패거리가 덤벼들어 암컷을 채가려 하는 사건이 발생하면 세 마리 패는 이미 자신들과 동맹이 맺어져 있는 다른 패거리를 부른다. 긴박한 상황을 알리는 음성신호를 전해들은 원조군이 즉시 달려와 다른 패거리를 물리쳐준다. 훗날 상황이 바뀌면 받았던 호의를 갚는다. 이처럼 돌고래들은 같은 패거리 안에 속해 있는 개체들간의 관계는 물론 패거리들간의 관계도 원만하게 유지해야 한다. 상당한 기억력과 상황 판단능력을 요구하는 사회생활이다 (Connor et al. 1992).

영장류 연구와 인간 두뇌의 진화

동물행동학자들이 동물들의 인지 활동을 관찰하고 실험하는 궁극적인 목적은 결국 인간의 뇌가 어떻게 진화했는가를 알기 위함이다. 학자에 따라서는 아무리 많은 동물들의 인지 활동을 연구한다 하더라도 인간의 인지를 이해할 수는 없다고 주장하는 이들이 있다. 그러나 동물의 인지에 관한 연구가 인간의 인지에 실마리를 제공할 수 있는 길은 여럿 있다. 인간과 유전적 연관관계가 높은 침팬지와 다른 영장류의 인지를 연구하면 인간의 인지에 대해 직접적인 자료를 제공할 수 있을 것이다.

물론 인간은 참으로 특별한 동물이다. 아무리 침팬지와

거의 99%의 유전자를 공유한다고 하더라도 언어만 예로 든다 해도 침팬지를 비롯한 모든 영장류들이 모두 변연계 (limbic system)에서 언어를 이해하고 구성하는데 반해 유일하게 인간만이 언어중추를 대뇌 즉 생각하는 뇌로 옮기는데 성공했다. 이는 실로 엄청난 진화적 도약이다. 그러나 이 같은 차이는 다른 모든 유사성에 비하면 일부에 지나지 않는다. 침팬지와 인간은 불과 5백만 년 전에 공동조상으로부터 갈려나온 것으로 알려져 있다. 5백만 년이란 시간은 진화의 역사를 놓고 볼 때 결코 긴 시간이 아니다. 지구의 역사를 통틀어 약 46억 년으로 추정하는데 이를 하루로 환산하면 5백만 년이란 기간은 초 단위에 지나지 않는 시간이다. 자연계를 통틀어 더할 수 없이 가까운 우리의 사촌 침팬지의 인지를 연구하여 우리 자신의 인지과정을 이해하려는 시도는 결코 헛되지 않을 것이다.

그렇다면 진화적 연관이 먼 동물들의 인지는 연구할 필요가 없다는 것인가? 결코 그렇지 않다. 서로 다른 계통의 생물에서 비슷한 방향으로 진화하는 현상을 수렴진화 (convergent evolution)이라 하는데 진화의 메커니즘을 이해하는데 많은 도움이 되는 예들이 제공한다 (Ridley 1993, Futuyma 1998). 명확하게 수렴진화의 과정을 밝은 경우가 아니더라도 여러 종들에서 연구된 풍부한 자료들은 각종 계통진화학적 비교분석법들을 사용하여 특정한 형질의 진화를 밝히는데 유용하게 쓰일 수 있다.

또 한 가지 중요한 일은 동물을 연구할 경우 인간을 재료로 하는 연구와 달리 어느 정도 조작실험 (manipulative experiment)이 가능하다는 사실이다. 동물 실험을 하더라도 물론 동물보호 규정을 따라야 하지만 인간을 대상으로 시행할 수 없는 여러 가지 실험들을 비교적 수월하게 수행할 수 있다. 바로 이 점 때문에 과학 선진국들은 또 다시 영장류 연구에 열을 올리고 있다. 대부분의 학자들이 공감하는 바대로 20세기의 과학이 강성과학(hard science)이었다면 21세기에는 연성과학(soft science)이 발달할 것이다. 그 중에서도 특히 인지과학을 비롯한 이른바 감성과학이 과학의 총아가 될 것임을 누구나 예측하고 있다. 지난 해 DNA 이중나선 구조 발견 50주년 기념행사에서 왓슨 (James Watson) 역시 이제 유전자 과학이 파고들어야 할 곳이 바로 우리의 두뇌라고 말한 바 있다.

영장류 연구는 다른 첨단과학 분야와 달리 엄청난 설비 투자와 운영비가 드는 연구가 아니다. 일단 영장류들이 비교적 행복하게 살 수 있는 공간이 확보되고 기본적인 관찰 시설만 갖춰지면 그리 어렵지 않게 국제경쟁력을 갖출 수 있는 분야라서 후발주자인 우리도 충분히 해볼만한 연구이다. 1996년에 내한했던 세계적인 침팬지 연구가 제인 구달 박사가 적극적인 도움을 약속했고, 그 후 일본 교토 대

학 영장류연구소의 마츠자와(Tetsuro Matsuzawa) 교수를 비롯한 일본 영장류학자들은 물론 미국과 독일의 동료들도 도움과 조언을 아끼지 않고 있다. 지난해인 2003년 구달 박사의 두 번째 한국 방문을 계기로 일단 서울대학교 행동-생태 연구소 내에 한국영장류연구소(Institute of Primate Research and Conservation: iPRC) 건립 준비기관을 설립하고 현재구체적인 기획과정을 거치고 있다. 앞으로 5년 내에 시설을 완성하고 침팬지 가족을 입주시켜 본격적인 연구를 시작할 수 있도록 추진하고 있다. 영장류학 (primatology)이란 영장류의 모든 것을 연구하는 학문이므로 인간을 이해하기 위해 다양한 학문들이 있는 것처럼 그 안에 무척 다양한 연구 분야들이 존재한다. 따라서 본질적으로 학제적인 연구(interdisciplinary research)의 성격을 띤다. 나는 새로 세워질 한국영장류연구소에는 진화, 생태, 행동, 생리, 유전 등을 연구하는 생물학자들은 물론, 크게 인지과학이라는 영역에 속하는 모든 학문 분야의 연구자들과 철학, 언어학, 심리학, 사회학 등 전통적인 인문사회학 분야의 연구자들도 모두 모여 함께 연구할 수 있는 곳이 되었으면 한다. 더불어 학생들과 일반인들도 참여하여 '대중의 과학화'를 이룰 수 있는 곳으로 만들고자 한다.

참고문헌

- Choe, J. C. 1995. Courtship feeding and repeated mating in *Zorotypus barberi* (Insecta: Zoraptera). *Animal Behaviour* 49: 1511-1520.
- Choe, J. C. 1997. The evolution of mating systems in the Zoraptera: mating variations and sexual conflicts. In: Choe, J. C. and B. J. Crespi, eds. *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids*, pp. 130-145, Cambridge: Cambridge University Press.
- Collias, N. and E. Collias. 1984. *Nest Building and Bird Behavior*. Princeton: Princeton University Press.
- Connor, R., R. A. Smolker, and A. F. Richards. 1992. Two levels of alliance formation among male bottlenose dolphins (*tursiops* sp.). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 89: 987-990.
- de Waal, F. 1982. *Chimpanzee Politics*. London: Jonathan Cape. [황상익, 장대익 옮김. 침팬지 폴리티क्स. 바다출판사, 2004]
- de Waal, F. 1989. *Peacemaking among Primates*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Dunbar, R. 1996. *Grooming, Gossip, and the Evolution of Language*. Cambridge, Mass.: Harvard University

- Press.
- Eberhard, W. G. 1980. The natural history and behavior of the bolas spider *Mastophora dizzydeani* sp. n. (Araneidae). *Psyche* 87: 143-169.
- Frisch, K. von. 1967. *The Dance Language and Orientation of Bees*. Cambridge, Mass.: Belknap Press of Harvard University Press.
- Futuyma, D. J. 1998. *Evolutionary Biology*, 3rd ed. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.
- Goodall, J. 1986. *The Chimpanzees of Gombe*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Griffin, D. R. 1984. *Animal Thinking*. University of Chicago Press.
- Griffin, D. R. 1992. *Animal Minds*. Harvard University Press.
- Hansell, M. H. 1984. *Animal Architecture and Building Behaviour*. London: Longman.
- Lloyd, J. E. 1997. Firefly mating ecology, selection and evolution. In: Choe, J. C. and B. J. Crespi, eds. *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids*, pp. 184-192, Cambridge: Cambridge University Press.
- Mitchell, R. W. and N. S. Thompson (eds.). 1986. *Deception: Perspectives on Human and Nonhuman Deceit*. Albany: State University of New York Press.
- Ridley, M. 1993. *Evolution*. Cambridge, Mass.: Blackwell Scientific Inc.
- von Frisch, K. 1974. *Animal Architecture*. New York and London: Harcourt Brace Jovanovich.
- Wilson, E. O. 1971. *The Insect Societies*. Cambridge, Mass.: Belknap Press of Harvard University Press.