

이타적 행동의 진화 메커니즘 규명

- 유전자의 눈높이에서 자연과 인간 관찰

글_ 장대익 KAIST 강사 daeik@chollian.net

편이다. 많은 육식 동물(가령 늑대, 아프리카산 사냥개, 침팬지, 사자 등)은 협동을 해서 사냥을 하고 고기를 나눠 먹는다. 암사자들은 우두머리 수사자의 배다른 새끼들이 자신의 젖을 먹도록 놔둔다. 피를 구하는데 실패한 흡혈 박쥐는 자기 숙소에 있는 다른 동물들에게서 피를 얻어먹는다. 새의 많은 종들은 협동해서 자식들을 돌본다. 심지어, 자기 자식 낳기를 포기하고 평생 동안 여왕개미를 섬기는 암컷 개미와 같은 극단적 행위도 있다. 그렇다면 이타적인 듯 보이는 동물들의 이런 행동은 진화론적으로 어떻게 설명될 수 있을까.

협동의 진화와 이기적 유전자

‘피범벅이 된 이빨과 발톱(red in tooth and claw)’이라는 말로 요약된 경쟁 또는 갈등의 빈도만큼은 아닐지라도, 동물들의 협동행동은 자연계에 꽤나 널리 퍼져 있는 현상으로서 우리에게 하나의 지적 수수께끼를 던져준다.

왜냐 하면, 자연선택이 기본적으로 유기체의 수준(organismic level)에서 작용한다고 주장하는 다윈의 진화론을 받아들인다면, 자기 자신의 적응도(fitness, 생존과 번식의 성공도)를 훼손하면서까지

“ 협동이 어떻게 진화할 수 있는가?” 라는 물음은 『종의 기원』(1859)을 통해 자연선택 이론을 제시했던 찰스 다윈(C. Darwin) 자신에게도 매우 곤혹스러운 난제였다. 동물들의 협동 행동은 자연계에서 흔히 관찰되는 현상이다. 예를 들어 사향소나 어치 등은 포식자들로부터 자기 자신을 보호하려고 집합체를 이루며 협동한다. 또한, 일부 다람쥐에서 관찰되는 바와 같이 서로에게 위험을 알리는 뚜렷한 경고음을 내는 종들은 흔한



Lutz Claudio Marigo

아마존 정글에 들어가는 해밀턴 박사(1996)

기획연재순서

- ① 닐스 보어
- ② 하이젠베르크
- ③ 왓슨과 크릭
- ④ 윌리엄 해밀턴
- ⑤



영국의 동물행동학자 리처드 도킨스



해밀턴의 포괄적응도 이론을 학계에 소개한 하버드대학의 곤충행동학자 에드윌슨

다른 개체와 협동하는 듯 보이는 생명의 또 다른 모습은 잘 설명되지 않기 때문이다. 다윈은 많은 진사회성 곤충(개미, 벌, 말벌 등) 종에서 보편적으로 나타나는 자기 희생적 행동이 자신의 자연선택 이론에 위협이 될까봐 전전긍긍했다. 이런 의미에서 협동의 진화에 관한 물음이 다윈 이후로 진화생물학의 중심에 자리잡아왔다는 사실은 그리 놀랄 만한 것이 못된다.

미국의 저명한 만화가인 라슨(G. Larson)이 그린 만화 한 컷은 협동이 왜 진화하기 어려운가를 희화적으로 잘 보여주고 있다. 모두가 줄줄이 강물 속에 빠져 죽는 상황에서 맨 마지막에 튜브를 두르고 강물에 뛰어드는 양치 나그네쥐(lemming)를 보라. 그 배신자는 그런 상황에서 가장 큰 이득을 챙기는 놈이 되지 않겠는가! 그렇다면, 생명은 어떻게 이런 배신의 유혹을 뿌리치고 협동의 길로 들어서게 되었을까?

사실, 20세기 전반에 수행된 협동에 관한 연구들은 많은 양의 경험적 자료들을 축적하긴 했지만, 불행히도 어떻게 협동이 진화하는지에 대한 새로운 이론들을 발전시키지는 못했다. 예컨대, 60년대 초반까지만 해도 “집단 전체의 이득을 위해 이런 희생적 형질이 진화됐다”라는 식의

영성한 집단 선택론이 널리 퍼져 있었다. 예를 들어 “왜 같은 종의 맹수들은 죽기 살기로 서로 싸우지는 않는가?”라는 질문에 대해 “종을 보존하기 위해서”라고 답하곤 했다. 하지만, 라슨의 만화에서 알 수 있듯이 “집단을 위하여(good for the group)” 존재하는 형질은 자연선택에 의해 개체군내에서 빠른 속도로 사라지기 때문에 그 형질이 진화되리란 거의 불가능하다.

영국의 동물행동학자 리처드 도킨스(R. Dawkins)의 『이기적 유전자』(1976)는 바로 이런 수수께끼를 풀기 위해 쓰여진 책이다. 그는 60년대까지의 집단 선택론을 강하게 비판하면서 자연선택이 집단과 개체보다는 오히려 유전자의 수준에서 작용하며 동물의 협동 행동들은 유전자가 자신의 복사본을 더 많이 퍼뜨리기 위한 전략으로서 진화해왔다고 주장했다. 그에 따르면 동물의 수많은 이타적 행동들은 겉모습으로만 이타적이며 유전자의 시각으로 보면 이기적일 뿐이다. 언뜻 생각해 보면 엉뚱한 발상처럼 보이지만 이는 자연을 개체나 집단의 관점에서가 아니라 가장 아래 단계의 유전자의 시각에서 보기 시작한 획기적 전환이었다. 유전자의 눈높이에서 보면 그의 말대로 “인간은 유

전자의 생존 기계이며 운반자”이다. 주체가 인간 개체에서 유전자로 바뀐 것이다. 일종의 코페르니쿠스적 발상이었다. 어떻게 이런 발상의 전환이 가능했는가?

협동유발 유전자, ‘해밀턴 규칙’ 따라

엄밀히 말해 도킨스는 유전자의 관점에서 자연·인간·사회를 본다는 것이 무엇인지를 알기 쉽게 전달해준 해설가였지 혁명적 발상의 최초 진원지는 아니었다. 그런 공로는 다윈 이후의 가장 뛰어난 이론생물학자라고 평가받던 ‘영국의 진화생물학자 윌리엄 해밀턴(W. D. Hamilton)에게로 돌아가야 마땅하다. 1960년대 당시 영국 런던정경대학(London School of Economics)의 박사과정에 다니면서 이타성의 진화 문제에 골몰해있던 해밀턴은 ‘이론생물학회지’ (1964)에 두 편의 시리즈 논문을 실었다. 논문 제목은 「사회행동의 유전적 진화 I-II(The Genetical Evolution of Social Behaviour, I-II)」였다. 이 논문들에서 그는 이른바 ‘포괄적응도 이론(inclusive fitness theory)’ 혹은 ‘친족선택 이론(kin selection theory)’을 제시함으로써 이타적 행동의 진화를 수학적으로 정식화하는데 처음으로 성공했다. 이 두 편의 논문으로 인해

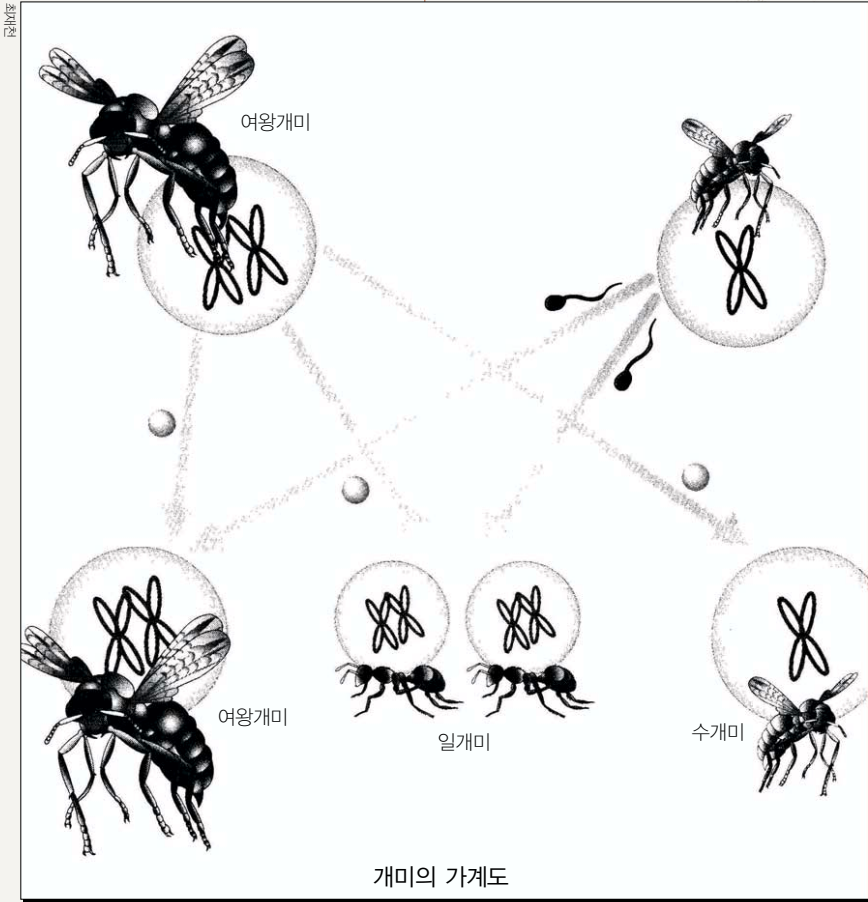
수수께끼와도 같았던 이타적 행동의 진화 메커니즘이 규명되기에 이른다. 다윈의 자연선택 이론이 나온지 무려 100년이 더 지난 후에 벌어진 일이었다.

해밀턴의 모형은 동물의 이타적 행동(특히 개미와 벌과 같은 사회성 곤충의 행동)을 잘 설명해줄 뿐만 아니라 직관적으로도 쉽게 이해될 수 있기 때문에 진화생물학 분야에서 가장 탁월하고 우아한 이론으로 통한다. 우리는 이 모형을 통해, 한 유전자가 그 유전자를 직접 갖고 있는 개체에게 뿐만 아니라 계통적으로 동일한 유전자를 공유하고 있는 다른 개체(즉, 친척)에게 미치는 효과를 함께 고려함으로

써 동물의 이타적 행동을 설명하게 된다. 좀 더 구체적으로 말하면, 이 모형은 어떤 유전자를 갖고 있는 개체의 적응도에다 그 유전자를 일정량 공유한 개체(친족)의 적응도를 더해 그 유전자가 산출하는 형질의 포괄 적응도를 계산함으로써 그 유전자가 세대를 통해 대물림될 수 있는지(즉, 그 형질이 진화될 수 있는지)를 따진다. 이 모형에 의하면, 협동을 유발하는 유전자는 이른바 '해밀턴의 규칙(Hamilton's rule)' 이라 불리는 다음과 같은 부등식을 만족시킬 때 진화한다. 사실 해밀턴의 원래 논문에서는 이 규칙이 상당히 복잡한 수학적식들로 기술되어 있어서 이해하기가 매우 까다롭게 되어 있지만 가장 간단히 표현해 보면 결국 다음과 같다.

$r \times b - c > 0$
 b = 상대방을 도와줌으로써 자신이 받는 이득
 c = 상대방을 도와줌으로써 자신이 입는 손해
 r = 자신과 상대방의 유전 근연도(두 개체가 공통 조상을 공유할 확률)

이해를 돕기 위해 예를 들어보자. 만일 두 개체(툼과 제리)가 있는데 툼이 제리를 도와줌으로써 손해 c 를 입었고, 반대로 제리는 그로 인해 이득 b 를 보았다고 해보자. 여기서 r 값은 툼의 유전자를 제리도 가질 확률로서 흔히 '유전 근연도'라 불린다. 예컨대 둘간의 관계가 형제·자매인 경우에는 0.5, 친부모 자식간에도 0.5, 조카인 경우에는 0.25, 사촌인 경우에는 0.125이다. 이런 상황에서 툼으로 하여금



사회성 곤충인 개미 사회는 독특한 유전체를 갖고 있다.

그런 협동 행동을 하게 만든 유전자가 개체군내로 퍼지려면 $r \times b - c > 0$ 이라는 조건이 만족되어야 한다. 이게 바로 '해밀턴의 규칙'이 뜻하는 바다. 이 규칙에 따르면 협동 행동은 비친족보다는 친족들 사이에서 일어나기가 더 쉽다.

가령, 물에 빠진 친척의 생명을 구하기 위해 죽음을 무릅쓰게 만드는 유전자가 존재한다고 해보자. 1명의 친척을 위해 물에 뛰어들어 죽는다면 이타적 행동을 일으킨 그 유전자는 그 행동으로 인해 소멸되고 말 것이다. 하지만 2명 이상의 형제(또는 자매), 4명 이상의 조카, 8명 이상 사촌들의 목숨을 구할 수 있다면 어떻게 될까? 해밀턴의 규칙은 만일 그런 일이 벌어진다면 그 유전자가 개체군내로 확산될 것을 예측한다. 바로 이 점이 개체나 집단의 수준에서 이타적 행동을 설명하려는 사람들이 간과한 부분이다. 개체는 유전자가 자신의 복제본을 더 많이 퍼뜨리기 위해 고안해낸 하나의 장치에 불과하다. 이런 맥락에서 도킨스는 『이기적 유전자』에서 “인간은 유전자의 생존 기계”라고 말한다. 20세기 초반의 전설적 유전학자 홀데인(J. B. S. Haldane)이 언젠가 선술집에서 “나는 2명의 형제나 8명의 사촌의 생명을 위해 목숨을 던질 준비가 되어 있다”고 말한 유명한 일화도 같은 맥락에서 이해될 수 있다.

자기 희생적 행동의 이유

해밀턴의 포괄 적응도 이론은 단지 이론에 머물러 있지 않고 동물계에 만연해 있는 이타적 행동을 실제로 잘 설명해준다. 특히 개미나 벌 등의 사회성 곤충의 행동은 매우 극적으로 설명된다. 개미 사

회를 보자. 이 사회의 구성원들은 독특한 유전체계를 가지고 있다. 개미 가계도에 나타나 있듯이 만일 여왕개미가 알을 낳을 때 보관하고 있던 정자를 사용하여 수정란을 낳으면 그 수정란은 암컷으로 자라 일개미 또는 차세대의 여왕개미가 된다. 하지만 정자를 사용하지 않고 미수정란을 낳으면 그 자식은 수개미가 된다. 따라서 개미 사회에서 암컷들은 인간처럼 염색체를 한 쌍씩 지니고 있는 이른바 이배체(diploid) 개체들이지만 수컷들은 염색체를 하나만 지닌 반수체(haploid)이다.

이런 독특한 유전체계 때문에 개미 사회에서 일개미들, 즉 자매간의 유전 근연도는 1/2이 아니라 3/4이다. 그런데 만일 일개미가 수개미를 만나 짝짓기를 하여 자식(일개미)을 낳는다면 어미 일개미와 자식 일개미간의 유전 근연도는 1/2이 된다. 3/4은 1/2보다 크다! 해밀턴은 이 사실에 근거해서 일개미가 자식을 안 낳는 대신에 여왕개미의 출산을 도와 자매를 많이 갖는 쪽으로 일개미의 행동이 진화했다고 주장했다. 왜 곤충 사회에서 '불임'과 '자매돌보기'라는 극단적인 이타적 행동이 존재하는지가 명쾌하게 설명되는 순간이었다.

하지만 흥미롭게도 해밀턴의 이 친족 선택 모형은 그 수학적 난해함 때문에 연구자들 사이에서 금방 그 중요성이 부각되지는 못했다. 틀림없이 그들은 무명의 한 대학원생이 다윈의 난제를 풀었으리라고 기대하지 않았을 것이다. 그런데 흥미롭게도 해밀턴의 1964년 기념비적 논문을 학계에 소개해준 사람은 다름 아닌 하버드 대학의 촉망받던 젊은 곤충학자 윌

슨(E. O. Wilson) 교수였다. 물론 이 사람은 사회생물학의 창시자인 윌슨과 동일 인물이다. 윌슨의 자서전 『자연주의자』(1994)를 보면 윌슨이 1965년 봄 기차 여행중에 해밀턴의 논문을 읽고 충격과 감동에 빠진 일화가 실감나게 묘사되어 있다. 윌슨은 해밀턴의 친족 선택 이론에 기초하여 후에 사회생물학이라는 하나의 분야를 창시하기에 이른다.

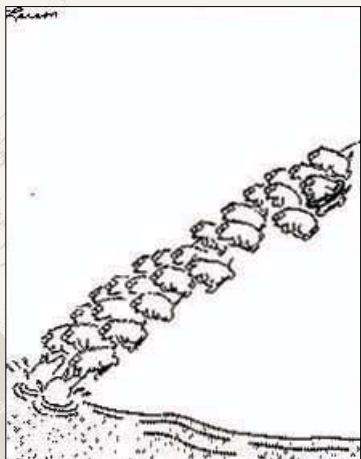
친족 선택 이론의 적용 범위는 사회성 곤충의 경우에만 한정되지 않았다. 예컨대 'Spermophilus beldingi'라는 종명을 가진 땅다람쥐의 경우에도 이 이론이 잘 적용된다. 이 다람쥐는 독수리와 같은 포식자가 주위에 나타나면 경고음을 내곤 한다. 이 경고음을 듣고 다른 개체들은 곧 피신을 해버리지만 정작 경고음을 낸 개체는 포식자의 표적이 되기 쉽다. 그렇다면 어떻게 이런 이타적 행동이 가능할까? 행동 생태학자인 셔먼(P. Sherman)은 1977년에 이런 경고음이 '친족들'을 위협에 잘 대처하도록 돕기 위해서 진화되었을 것이라는 가설을 세우고 이를 경험적으로 입증해 보였다. 그에 따르면, 실제로 수컷 다람쥐보다는 암컷이 더 자주 경고음을 내는데 이는 수컷은 성장한 후에 다른 지역으로 이주하여 비친족 집단을 이루고 사는데 비해 암컷은 계속적으로 친족 집단 속에서 지내기 때문이다. 즉, 친족이나 자식에게 별도움을 못 주는 수컷의 경고음보다 큰 도움을 주는 암컷의 경고음이 더 빈번히 발생해야 할 것인데, 실제로 경험적 조사에서 이런 예측치가 잘 들어맞는다는 이야기이다. 이 다람쥐가 자신의 위험을 무릅쓰고 친족을 위해 경고음을 내는 이타적 행동은 이렇게 친족



땅다람쥐는 포식자가 나타나면 경고를 내어 친족들을 대피시킨다.



일꾼 개미들은 자식을 갖지 않고 여왕개미의 자식 낳기를 돕는다.



Gary Larson

피하기 어려운 배신의 유혹

선택을 통해 잘 설명된다.

현대진화론의 울타리를 넘어선 포괄 적응도 이론

1970년대를 넘어오면서 해밀턴의 친족 선택 이론은 진화생물학에서 가장 중요한 중심 이론으로 자리잡았다. 진화학자들은 이 친족 선택 이론을 바탕으로 다른 이론들까지 발전시켜 인간을 포함한 동물들의 이타적 행동을 설명하기 시작했다. 또한 그런 이론들을 뒷받침해주는 경험적 증거도 계속해서 증가했다. 그 이론들 중에서 호혜성(reciprocity)에 의한 협동 행동의 진화 모형은 경제학 이론 분야에서 진화 게임 이론을 발전시키는데도 큰 공헌을 했다.

한편 인간의 행동의 생물학적 기초를 연구하고 있는 인간 사회생물학과 인간 마음의 구조와 기원을 진화학적으로 연구하는 진화심리학 분야에서 해밀턴의 포괄 적응도 이론은 다윈의 자연선택론을 확장한 가장 중요한 이론으로 평가되고 있다. 예컨대 캐나다의 진화심리학자 데일리(M. Daly)와 윌슨(M. Wilson) 교수는 1974~83년 동안 캐나다에서 일어난 자식 살해 사건들을 조사했다. 그 결과 계부모에 의한 자식 살해 위험이 친부모에 의한 위험보다 엄청나게 높다는 사실을 발견했다. 두 살 이하의 아기의 경우에는 무려 70배나 차이가 났을 정도이다. 그들은 해밀턴의 친족 선택 모형이 이런 놀라운 현상에 대한 최선의 설명이라고 주장했다. 유아 살해는 자신의 유전자가 섞이지 않은 자손에게 엄청난 양의 양육 투자를 하기 곤란한 경우에 부모에 의해서 벌어지는 비극이라는 것이다. 이처럼 해밀턴의

이론은 생물학 분야를 넘어 인문·사회과학으로까지 확장·적용되고 있다.

한편 그는 포괄 적응도 이론 외에도 성의 진화에 대한 유력한 이론(기생자와의 진화 경쟁을 하기 위해 숙주가 두 성을 갖게 되었다는 이론)을 제시했으며 다윈의 성선택 이론을 발전시켰다.

해밀턴은 이런 공로를 인정받아 1993년에 스웨덴 왕립학회로부터 노벨 생물학상이라 불리기도 하는 크래퍼드 상(Crafoord Prize)을 수여받았으며 같은 해 높은 권위를 자랑하는 교토상도 받았다. 하지만 2000년 늦봄, 그는 HIV(에이즈 바이러스)의 기원에 관한 새로운 이론을 입증하기 위해 콩고의 정글로 들어갔다가 말라리아에 걸려 그만 운명을 달리하고 말았다. 그의 죽음을 애도하며 그를 칭송했던 어떤 학자의 말대로 “해밀턴은, 만일 다윈이 살아있었다라면 가장 많은 대화를 나눴을 사람”이었다. 그만큼 해밀턴은 다윈의 이론을 현대적으로 계승·발전시킨 다윈 이후의 최고의 진화생물학자였다. 또한 수많은 수식의 세계와 아마존 정글을 자유자재로 넘나들 수 있었던 몇 안 되는 생물학자 중 한 명이었다. 아프리카의 자연은 이런 그의 재능과 열정을 더 이상 참아줄 수 없었나 보다. ㉓



글쓰는 KAIST 강사, 서울대학교 과학사 및 과학철학 협동과정에서 진화생물학의 개념적 쟁점으로 박사학위 논문을 집필중이다.