



저작자표시-비영리-변경금지 2.0 대한민국

이용자는 아래의 조건을 따르는 경우에 한하여 자유롭게

- 이 저작물을 복제, 배포, 전송, 전시, 공연 및 방송할 수 있습니다.

다음과 같은 조건을 따라야 합니다:



저작자표시. 귀하는 원저작자를 표시하여야 합니다.



비영리. 귀하는 이 저작물을 영리 목적으로 이용할 수 없습니다.



변경금지. 귀하는 이 저작물을 개작, 변형 또는 가공할 수 없습니다.

- 귀하는, 이 저작물의 재이용이나 배포의 경우, 이 저작물에 적용된 이용허락조건을 명확하게 나타내어야 합니다.
- 저작권자로부터 별도의 허가를 받으면 이러한 조건들은 적용되지 않습니다.

저작권법에 따른 이용자의 권리는 위의 내용에 의하여 영향을 받지 않습니다.

이것은 [이용허락규약\(Legal Code\)](#)을 이해하기 쉽게 요약한 것입니다.

[Disclaimer](#)

이학박사 학위논문

선택의 단위 논쟁과 모형 시각

2017 년 6 월

서울대학교 대학원

과학사 및 과학철학 협동과정

전진권

초 록

본 논문은 선택의 단위 논쟁에서 일어난 이론 해석의 문제를 다룬다. 문제를 풀기 위해 저자는 과학 이론을 보는 시각을 바꾸자고 제안한다. 모형 시각은 전통적인 관점과 달리 과학 이론을 정합적으로 잘 짜여진 대상이 아니라 모형들이 느슨하게 모인 집합이라고 본다. 시각을 바꾸면 친족 선택론(kin selection theory), 형질집단 선택론(trait-group selection theory)과 같은 이론들의 복잡한 구조가 드러난다. 이 구조의 복잡성 때문에 연구자들 사이에 이론 해석의 차이가 생기고 논쟁의 해결이 어려워졌다.

이론 구조의 분석을 위해 본 논문은 모형 시각을 개량해서 위계적 모형 시각(hierachical model view)이라는 분석 틀을 제안했다. 그리고 이를 이용해서 친족 선택론과 형질집단 선택론의 구조를 분석했다. 분석의 결과는 이론의 상위에 프라이스 방정식(Price's equation)이라는 수학 모형이 있고 그 아래 수준에 해밀턴 규칙(Hamilton's rule)과 형질집단 모형이 있다는 것을 보여준다. 여기서 하위 수준의 두 모형은 인과적 설명을 포함하며 그 내용은 모형이 사용하는 분할(partition) 방식에 의해 표현된다. 이 위계적 구조는 어느 위계에서 이론을 해석하느냐에 따라서 논쟁의 양상이 달라진다는 사실을 알려준다.

2장에서 저자는 이 분석 결과에 의해 '수학적 동등성의 문제'가 해소된다는 것을 보였다. 3장에서는 2010년 네이처(*Nature*)지 상에서 벌어진 논쟁을 다루기 위해 친족 선택론을 상세히 분석했다. 이 장의 분석은 친족 선택론이 적어도 4가지 다른

의미로 해석될 수 있으며 이 해석의 다양성을 간과했기 때문에 비판자들이 이론의 비판에 성공하지 못했다는 것을 보여준다. 이 장의 결론은 개체의 인과적 책임성을 이론의 핵심 내용으로 포함하는 개체 선택 해석이 친족 선택론에 대한 적절한 해석이라는 것이다. 4 장은 2000 년 대 벌어진 형질집단 선택론에 대한 논쟁을 다뤘다. 이 장의 결론은 형질집단 선택론자가 주장한 '관점 다원주의'는 오류에 기반하므로 폐기되어야 하고, 두 이론 모두가 인과적 과정에 대한 설명을 포함한 이론이라는 것이다. 5 장은 논쟁에서 가장 많은 연구자들이 지지하는 시각인 주류 관점을 다루었다. 본 논문의 분석틀로 보면 이 관점은 친족 선택론을 위계 구조의 최상위에 있는 모형으로 해석하는 것이다. 이 장에서 저자는 이 관점이 내적인 모순을 일으킬 뿐만 아니라 이론의 내용을 지나치게 협소하게 만든다고 비판했다.

이상의 분석을 종합한 6 장에서 저자는 이론 해석의 맥락과 경험적 검증 맥락의 구분을 제안했다. 이 구분에 따르면 이 논문의 분석은 이론 해석의 맥락에 대한 것이다. 분석의 결론은 이론 해석의 맥락에서 선택의 단위 문제가 해결되지 않으며 경험적 검증의 맥락에서 해결 된다는 것이다. 그럼에도 불구하고 지금까지 논쟁의 많은 부분이 이론적 고려 만으로 문제가 해결되는 것처럼 진행되었다. 본 논문이 초점을 둔 2000 년 대의 동등성에 대한 논쟁과 2010 년의 친족 선택론의 수학 모형에 대한 논쟁이 그 대표적인 사례이다. 따라서 본 논문의 결론은 이론 해석에 대한 혼동을 걷어내고 나면 선택의 단위 문제는 경험적 문제라는 사실이 드러난다는 것이다. 마지막으로 저자는 경험적 해결을 위한 방법론적 틀을 제안하는 것으로 논문을 마친다.

*주요어: 선택의 단위 논쟁, 모형 시각, 이론 구조, 친족 선택론, 형질집단
선택론, 수학적 동등성.

*학번: 2008-22694

목차

1 장. 서론	1
2 장. 이론 해석의 문제와 위계적 모형 시각	7
1. 서론	7
2. 진화론 이론의 구조: 진화심리학 사례	7
3. 이론 구조와 의미론 시각(semantic view)	12
4. 위계적 모형 시각을 통한 이론 구조의 분석	27
5. 동등성 논제의 문제와 맥락적 해법	41
6. 소결	54
3 장. 친족 선택론(kin selection theory)에 대한 논쟁	56
1. 서론	56
2. 해밀턴의 이론 도출 과정	59
3. 가능한 해석들	68
ㄱ. 친족관계 해석	68
ㄴ. 해밀턴 규칙 해석	70
ㄷ. 프라이어스 접근 해석	75

ㄴ. 개체 선택 해석	78
4. 소결: 새롭지 않은 논란	86
4 장. 형질집단 선택론의 관점 다원주의에 대한 비판	91
1. 서론	91
2. 형질집단 선택론과 관점 다원주의	92
3. 친족 선택론과 형질집단 선택론의 분석	108
4. 관점 다원주의의 문제점	111
5. 소결	115
5 장. 주류 관점에 대한 비판	117
1. 주류 관점	117
2. 주류 관점의 문제들	121
● 동어반복 문제	124
● 과학적 설명의 문제	128
3. 소결	133
6 장. 결론	135
참고문헌	150

1장. 서론

선택 단위의 문제는 다윈(C. Darwin)의 시대까지 거슬러 올라 갈 수 있는 오래된 문제이다. 지난 세기 이 문제를 둘러싼 논쟁은 친족 선택론(kin selection theory)의 승리로 귀결되는 듯 했다(Williams 1966, Dawkins 2006). 그러나 21 세기에 들어와서 논쟁이 재점화 되었다. 변화의 전기는 소버(E. Sober)와 윌슨(D.S. Wilson)의 새로운 집단선택론인 형질집단 선택론(trait-group selection theory)이 마련했다(Sober and Wilson 1999). 이후 노왁(M. Nowak), 타니타(Tanita), 윌슨(E.O. Wilson)이 친족 선택론 비판 논문을 발표하고(Nowak, Tarnita, and Wilson 2010), 그에 대해서 137 명의 친족 선택론 지지자의 이름이 실린 연판장 같은 논문이 실리는 등(Abbot, et al. 2011) 논쟁이 이어지고 있다.

논쟁은 계속 되고 있지만 해결될 기미는 보이지 않는다. 저자는 논쟁의 해소를 어렵게 만들고 있는 원인이 의미론적 혼란에 있다고 본다. 예를 들어 노왁 등 (Nowak, Tarnita, and Wilson 2010)은 친족 선택론(kin selection theory)이 친족 관계(kinship)를 포함하는 것으로 이해하는 반면, 웨스트 등 (West, El Mouden, and Gardner 2011)은 친족 선택론은 친족 관계와 무관하다고 말한다. 여기서 이들은 하나의 용어 ‘친족 선택론’을 서로 다른 의미로 사용하고 있다. 그렇기 때문에 노왁 등의 입장에서 단수이배체(haplodiploidy) 가설의 문제는 친족 선택론에 대한 문제 제기일 수 있는

반면, 웨스트 등에게는 친족 선택론과 무관한 문제가 된다. 논쟁에서 벌어지는 이와 같은 언어적 불일치는 연구자 간의 소통을 어렵게 만들 뿐만 아니라 논쟁을 해결 불가능하게 한다.

이와 같은 이론 해석의 문제가 발생하는 이유는 선택의 단위 논쟁에 연관된 이론들이 복잡하기 때문이다. 이 문제를 해결하기 위해 저자는 과학 이론을 보는 시각을 바꿀 것을 제안한다. 이 논문이 의존하는 '모형 시각(model view)'은 전통적인 관점과 다르게 과학 이론은 논리적으로 잘 짜여진 일관된 체계가 아니라 세계를 묘사하는 모형들의 느슨한 집합이라고 본다. 관점을 바꾸면 이론이 가지는 복잡성과 해석의 다양성이 드러난다.

이론에 대한 정확한 이해는 생산적인 논쟁의 필수적인 조건이다. 이미 여러 연구자들이 이와 같은 이론 해석의 문제를 지적한 바 있다. 프랭크(Frank 2013)는 ‘친족 선택론’이라는 용어의 역사적인 의미 변천 과정을 보여주었다. 켈러(Queller 2011)는 해밀턴 규칙을 친족(kin), 일가친척(kith), 종(kind)에 대한 규칙으로 구분하고 그것을 이론적 확장의 결과로 해석했다. 웨스트와 그 동료들(West, Griffin, and Gardner 2007)은 협력(cooperation)을 설명하는 이론들이 학자들이 사용하는 것보다 훨씬 다양한 차원에서 구분되는 데도 불구하고, 마치 동일한 맥락에 이론이 위치한 것처럼 사용하기 때문에 의미론적 혼동이 발생함을 지적했다. 레만과 켈러(Lehmann and Keller 2006)는 하나의 이론도 중심 메커니즘에 따라 여러 가지로 구분될 수 있음을 보였다. 가드너 등(Gardner, West, and Wild 2011)은 친족 선택을 일반 친족 선택(general kin selection)과 간소화 친족 선택(streamlined kin selection)으로 구별함으로써 의미의

명료화를 꾀했다. 버치(Birch 2014)는 비판에 대응하기 위해 해밀턴 규칙을 특수한 버전(HRS)와 일반적인 버전(HRG)로 구분한 바 있다.

이와 같은 시도들은 이론에 대한 이해를 명확히 하는 데 기여했다. 그러나 저자는 선택 단위 논쟁의 해결을 위해서는 보다 일반적인 분석 틀(frame)이 필요하다고 생각한다. 기존 시도는 세부적인 문제에 한정되거나 논쟁을 해결하기에 불충분하다. 이 문제를 다루기에 적절한 틀은 적어도 다음의 두 조건을 만족해야 한다. 첫째, 분석을 위한 이론적 틀은 수학적 모형의 분석에 적합해야 한다. 지난 세기와 달리, 21 세기의 논쟁은 수학적 모형을 중심으로 이루어지고 있다. 그럼에도 불구하고 이 문제를 다룬 연구들은 수학적 모형의 해석(interpretation) 문제에 대해서는 상대적으로 관심을 두지 않는다. 그러나 실제로 수학적 모형의 의미는 명확하지 않은 경우가 많다. 저자는 모형의 형식에 인과적 의미를 부여하는 인과적 해석(causal interpretation)에 주목하고(Okasha and Martens 2016, Marshall 2015, Frank 1998, Okasha 2008), 그에 기반한 분석틀을 제안할 것이다. 둘째로, 그 이론적 틀은 여러 이론을 일관되게 설명할 수 있어야 한다. 기존 분석은 대부분 개별 이론 내에서 특정한 문제를 다뤘지만, 선택 단위 논쟁의 경우에는 친족 선택론, 형질집단 선택론과 같은 서로 다른 이론을 다룰 수 있는 일반적인 틀이 필요하다.

본 연구는 위와 같은 조건을 만족하는 이론적 틀로 위계적 모형 시각(hierarchical model view)을 제안한다. 이 틀은 인과적 해석과 모형 시각을 기반으로 구성되었다. 2장에서 이 이론적 틀을 제안할 것이다. 이어서 저자는 위계적 모형 시각을 선택 단위 논쟁의 주요 이론인 친족 선택론과 형질집단 선택론에 적용한다. 이 분석의 결과는

논쟁 중인 이론들이 상위에 프라이스 방정식(Price's equation)이라는 수학 모형이 있고, 해밀턴 규칙(Hamilton's rule)과 형질집단 모형이 하위에 위치하는 위계적 구조를 이루고 있다는 것을 보여준다. 이때, 하위에 있는 두 모형은 개체군을 분할(partition)하는 방식이 다르고 이 분할 방식은 두 모형이 설명하는 진화적 변화의 인과적 과정(causal process)를 표현하도록 의도된 것이다. 중요한 점은 논쟁 양상이 위계의 어느 수준에서 이론을 해석하느냐에 따라서 달라진다는 것이다. 이 사실을 이해하는 것 만으로도 동등성 문제와 같은 중요한 문제를 다른 시각에서 볼 수 있다. 이 결론은 이론에 대한 해석이 맥락적이라는 것을 보여준다.

그러나 두 이론의 관계를 명확히 하려면 더 상세한 분석이 요구된다. 이를 위해 3 장에서는 ‘친족 선택론’에 대한 해석의 문제를 다룬다. 이 장은 위계적 모형 시각을 이용해서 친족 선택론의 의미를 4 가지 해석으로 세분하고, 각각의 해석을 평가한다. 분석의 결과는 2010 년대에 진행된 많은 쟁점을 명확하게 만들어주고, 친족 선택론을 비판하는 진영이 실패한 이유를 보여준다.

이어서 4 장은 형질집단 선택론의 문제를 다룬다. 여기서 저자는 관점 다원주의(perspective pluralism)를 중심으로 분석한다. 위계적 모형 시각을 통한 분석은 관점 다원주의가 친족 선택론에 대한 잘못된 해석에 기반하고 있음을 보여줄 것이다. 결론적으로 형질집단 선택론 진영은 오류에 기반하는 관점 다원주의를 버려야 한다.

5 장은 가장 많은 진화론 연구자가 지지하는 주류 관점을 살펴보고 그것의 문제를 분석한다. 주류 관점은 이론적 위계의 상위 수준이 이론을 이해하는 데 적절한 수준이라고 보며, 그에 따라서 친족 선택론이 모든 진화적인 변화를 설명 가능할

정도로 일반적인 이론이라고 주장한다. 이 입장은 여러 비판으로부터 벗어나게 해주지만, 내적인 모순을 일으킬 뿐만 아니라 친족 선택론의 내용을 지나치게 축소시키는 문제가 있다. 따라서 주류 관점은 선택의 단위 문제에 대한 올바른 시각이 아니다.

궁극적으로 이 논문의 분석은 선택 단위 논쟁에 연관된 이론들을 정확하게 이해하기 위한 것이다. 분석의 의의를 설명하기 위해 저자는 결론에서 이론 해석의 맥락과 경험적 검증의 맥락을 구분한다. 이 구분에 따르면 이 연구가 다룬 내용은 이론 해석의 맥락에 위치한다. 분석 결과는 선택 수준 논쟁에 관여된 이론 해석의 맥락에서 충돌하지 않는다는 것이다. 위계적 모형 시각을 이용한 분석의 결과는 상위 수준에서 두 이론은 동등하며, 하위 수준에서 두 이론은 서로 다른 개체군 구조에 적합한 이론이라는 사실을 보여주기 때문이다.

그렇다면 선택의 단위 문제는 경험적 검증의 맥락에서 해결되어야 한다. 그럼에도 불구하고 지금까지의 많은 논쟁은 이론적 고려 만으로 문제가 해결될 수 있는 것처럼 진행되었다. 본 논문이 초점을 두고 있는 2000 년 대 초의 형질집단 선택론에 대한 논쟁과 2010 년의 친족 선택론에 대한 논쟁이 그 대표적인 사례라고 할 수 있다. 이 결론은 그동안 숏한 논쟁이 있었지만 결국 선택 단위의 논쟁은 책상 위에서 해결 될 수 있는 문제가 아니고 경험적으로 해결되어야 하는 문제라는 사실을 보여준다. 이 당연한 결론을 얻기 위해 이처럼 긴 논의가 필요하다는 사실은 이론 해석의 문제가 심각하게 선택 단위 논쟁을 괴롭혀 왔다는 것을 보여준다.

해석의 문제가 지속된 한 이유는 과학자들이 개념적인 문제에 대해서는 무관심하기 때문이다. 문제의 해소를 위해 저자는 과학과 과학철학의 협력이 필요하다고 생각한다. 과학철학은 개념적 문제를 다루기 위한 정교한 도구들을 보유하고 있고 이 연구에서도 그 도구들은 중요한 역할을 했다. 이 연구가 과학철학과 진화론이 시너지(synergy) 효과를 보여준 사례가 되길 바란다.

2장. 이론 해석의 문제와 위계적 모형 시각¹

1. 서론

이 장의 목적은 앞으로의 분석을 위한 이론적 틀을 제안하는 것이다. 이를 위해 2 절에서는 예비적 고찰로 진화론의 내부적 구조를 살펴볼 것이다. 3 절에서 본격적으로 모형 시각을 통해 이론의 위계적 구조가 설명된다. 이어서 앞의 논의를 바탕으로 위계적 모형 시각 (hierarchical model view)을 구성하고 4 절에서 친족 선택론과 형질집단 선택론에 적용할 것이다. 5 절에서는 분석 결과를 바탕으로 선택 단위 논쟁의 중요한 문제인 동등성 논제가 어떻게 해소될 수 있는지 보일 것이다.

2. 진화론 이론의 구조: 진화심리학 사례

이 절에서는 예비적 분석으로 진화심리학의 사례를 살펴본다. 이 예는 진화 이론의 구조를 잘 보여주므로(Buss 2005, Ketelaar and Ellis 2000), 이후의 분석을 위한 안내 역할을 해줄 것이다. 잘 알려진 것처럼 과학적 설명의 상위 수준에는 일반적인 원리(principle)들이 있다. 진화론의 핵심적인 원리는 ‘적응은 자연선택의 산물이다’라는 원리이다(Darwin 1859, Williams 1966). 이 원리를 ‘적응 원리’라고 부르도록 하자.

¹ 이 장의 내용은 “선택 단위 논쟁과 의미론 시각”이라는 제목으로 2017 년 1 월 과학철학회 학술대회에서 발표되었다.

적응 원리는 높은 일반성을 가진다. 그 덕분에 진화론자들은 수많은 종류의 생물에 원리를 적용할 수 있다. 원리의 일반성은 그것의 추상적인 성격에서 온다. 적응 원리에서 ‘적응’이란 용어는 특정한 종의 적응을 지칭하지 않으므로 연구자는 임의의 종에 적응 원리를 적용할 수 있다. 더불어 ‘자연 선택’이라는 용어의 의미 또한 구체적이지 않다. 따라서 연구자가 실제 현상에 적응 원리를 적용하려면 변이를 무엇으로 정의할 것인지, 적합도는 어떻게 측정할 것인지, 유전이 어떤 형태로 일어나는지 등등의 내용을 원리에 추가해야 한다. 이처럼 원리는 일반성을 가지지만 그 대가로 구체적인 의미를 잃는다. 그래서 원리의 경험적인 의미를 산출해내는 것은 쉬운 일이 아니다.

따라서 원리 자체에 대한 경험적 검증이 원칙적으로 불가능한 것은 아니지만, 보통의 경우 경험적 시험은 보다 구체적인 이론 수준에서 이루어지게 된다. 그와 같은 구체적 이론의 예로 ‘부모 투자 이론(parental investment theory)’이 있다(Trivers 1972). 이 이론은 적응 원리를 성 역할이라는 특정한 문제에 적용하려는 의도를 가지고 설계된 것이다. 트리버스는 적응 원리에 ‘양육 행동의 적응에는 이성 간의 자식을 위한 상대적인 투자의 양이 중요하다’는 가설을 추가했다. 그는 이 가설에서 양육을 위한 투자를 많이 하는 성이 배우자 선택에 있어서 까다롭고 차별적이라는 예측을 끌어낼 수 있었다. 부모 투자 이론의 적용 범위는 적응 원리에 비해 상대적으로 작다. 적응 원리는 모든 생명체에 적용 가능하지만 부모 투자 이론은 유성생식을 하는 생물에만 적용 가능하기 때문이다. 대신 부모 투자 이론은 보다 구체적인 경험적인 의미를 가지므로 관찰이나 실험을 통한 검증이 용이하다.

여기서 적응 원리와 부모 투자 이론의 관계가 위계적이라는 점이 이론의 구조를 파악하는 데 있어 중요하다. 두 이론에 위계가 있는 이유는 부모 투자 이론이 적응 원리에 새로운 가설을 추가해서 구성된 이론이기 때문이다. 이때 적응 원리를 상위 단계 이론이라고 하고 부모 투자 이론을 하위 단계 이론이라고 하자. 낮은 단계 이론은 상위 단계 이론을 인정하면서 그 위에 새로운 가설과 예측을 추가한다. 이 추가된 가설은 상위 단계 이론의 일반성을 축소시키지만 대신 이론의 의미를 구체화한다. 그 덕분에 하위 이론의 경험적 의미는 보다 명확하고 검증이 쉽다.

그러나 시야를 넓히면 곧 이론의 구조가 더 복잡하다는 것을 알 수 있다. 그 이유는 동일한 수준에 다수의 이론이 존재하기 때문이다. 부모 투자 이론의 경우, ‘상호 이타성 이론(reciprocal altruism theory)’라는 동일한 수준에 있는 이론이 있다(Trivers 1971). 이 이론은 적응 원리에 ‘부모의 자손에 대한 투자는 양 부모의 상호적 협력에 영향을 받는다’는 가설을 도입한 것이다. 가설이 다르고 다른 예측을 내놓기 때문에 상호 이타성 이론과 부모 투자 이론은 서로 다른 이론이다. 이때 낮은 단계 이론들 사이의 관계를 이해하는 것이 중요하다. 어떤 경우에는 두 이론이 서로 대립되는 가설을 갖는다. 당연하게도 이 경우에 두 이론은 공존할 수 없다. 한 이론이 참이라면 다른 이론은 거짓이기 때문이다. 반면, 이론들의 가설이 서로 독립적인 경우도 있다. 이 경우 두 이론은 공존 가능하다. 대부분 이 경우의 이론들은 현상의 다른 측면을 보여주거나, 다른 주장을 포함한다. 위에 설명한 부모 투자 이론과 상호 이타성 이론이 이 경우에 해당한다. 두 이론의 주장은 배타적이지 않으므로, 둘은 공존 가능하다.

이론 간 관계는 복잡하지만 그럼에도 유지되는 패턴이 있다. 적어도 낮은 단계의 이론은 항상 높은 단계의 이론과 일관적이어야 한다. 여기서 ‘일관적’이라는 말의 의미는 계층적 관계를 이루는 높은 단계의 이론과 낮은 단계의 이론에 서로 대립되는 내용이 포함되지 않는다는 뜻이다. 하위 수준 이론은 항상 상위 수준 이론에 기반해서 구성되기 때문이다. 만약 하위 수준 이론에 상위 수준 이론을 반박하는 내용이 포함되어 있다면 우리는 그것을 위계적 관계라고 부를 수 없을 것이다.

이 하위 단계 이론을 구성하는 과정에서 연구자의 연구 목적과 의도가 중요한 역할을 한다. 앞서 보인 것처럼 원리는 일반적인 지침을 제시해줄 뿐이므로 그로부터 무수히 많은 하위 이론이 나올 수 있다. 그러므로 하위 단계 이론을 구성하려는 연구자는 허용된 가설 중에서 일부를 연구의 핵심 가설로 택해야 하지만 이 선택에는 필연적인 이유가 없다. 그렇기 때문에 이 과정에서 연구자의 목적과 의도가 중요한 역할을 한다. 또한 연구자의 교육적 배경, 상상력 같은 다양한 요소가 개입될 여지가 있다. 이 문제에 관해서는 다음 절에서 상세히 논의할 것이다.

또한 이 과정은 반복해서 일어날 수 있다. 즉, 낮은 단계의 이론에서 파생되는 더 낮은 단계의 이론을 만드는 것도 가능하다. 슈미트와 버스의 ‘장/단기 짝짓기 이론’이 그런 사례라고 할 수 있다(Schmitt and Buss 1996). 이 이론은 부모 투자 이론에 ‘인간이 단기적 짝짓기와 장기적 짝짓기의 맥락에 따라서 이성에게 차등적으로 투자한다’는 새로운 가설을 추가한다. 이 가설 덕분에 장/단기 짝짓기 이론은 상위 이론이 구별하지 못하는 단기적/장기적 짝짓기의 맥락을 구별할 수 있게 해준다. 그것은 부모 투자 이론과 일관적이면서 동시에 추가적인 경험적 내용을 가진다.

지금까지 살펴본 진화 심리학의 이론 사례를 종합하면 다음 <그림 1>과 같은 이론의 구조를 구성할 수 있다.

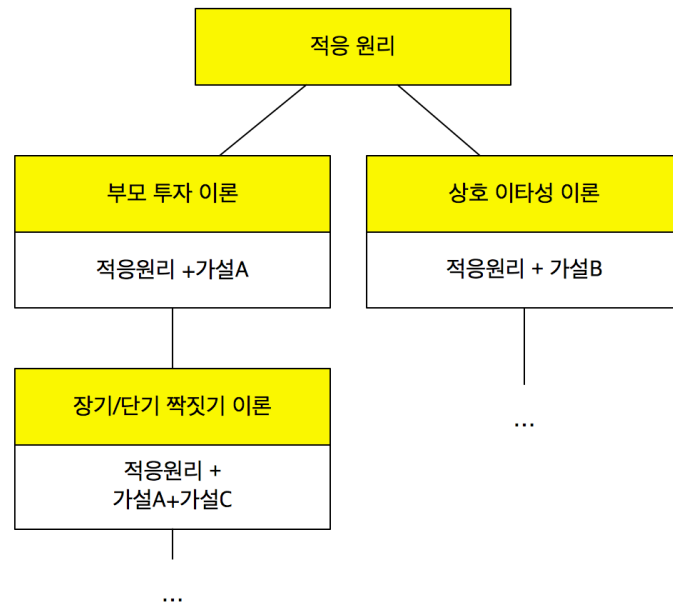


그림 1. 진화론의 이론적 구조

그림 1로부터 진화론에 포함되는 세 이론의 위계적 구조를 알 수 있다. 상단에는 가장 일반적인 이론인 적응원리가, 그 아래에는 부모 투자이론과 상호 이타성 이론이 있다. 부모 투자 이론의 아래에는 장/단기 짝짓기 이론이 있다. 본 연구의 맥락에서 이 위계 구조가 가지는 중요한 함축은 위계의 수준에 따라서 이론의 의미가 달라진다는 점이다. 상위의 적응 원리는 추상적인 원리를 표현하는 반면 하위의 이론은 상세한 의미를 추가한다. 예를 들어, 부모 투자 이론은 특정한 적응적 현상에 대해, 그것이 구체적으로 어떤 이유에 의해서 발생했고 그 사실을 검증하기 위해 어떤 연구가

필요한지 알려준다. 따라서 이 구조를 이해하는 것은 이론을 이해하는 데 중요하다.

다음 절에서 이 통찰을 일반화해서 이론적 도구로 형식화 하도록 하겠다.

3. 이론 구조와 의미론 시각(semantic view)

이제 앞 절의 사례를 일반화해서 이론 구조를 분석하기 위한 일반적인 틀(frame)을 구성하자. 과학철학은 이와 같은 구조를 다루는 데 유용한 이론적 틀을 제공한다.

전통적으로 과학철학자들이 이론을 바라보는 시각은 구문론 시각(syntactic view)과 의미론 시각(semantic view)으로 양분되어왔다. 먼저 구문론 시각을 살펴보도록 하자.

구문론 시각에 따르면 이론은 일차 술어 논리에 의해 형식적으로 연결되는 문장의 집합이다. 가장 일반적인 문장인 공리 혹은 법칙이 위계의 가장 높은 곳에 위치하며 덜 일반적인 공리는 보통 단순한 가정의 도움을 받아 일반적인 공리로부터 연역된다(Suppes 1964). 이때 상위 이론과 하위 이론의 관계는 논리적인 도출 관계이다.

그러나 이 시각은 이론의 경험적 의미를 확정해주지 못하는 문제가 있다. 구문론 시각에 따르면 이론 용어의 경험적 의미는 대응 규칙(correspondence rule)에 의해서 주어진다. 처음에 구문론 시각의 옹호자들은 대응 규칙이 용어의 완전한 의미를 줄 수 있다고 주장했다. 그러나 이 주장은 심각한 비판을 받았고 결국 부분적 해석(partial interpretation)으로 후퇴하고 말았다(Suppe 1977). 그러나 후퇴에도 불구하고 수피즈, 샤프너 등은 부분적 해석은 결코 정확한 의미를 줄 수 없으며 실용적이지도 않는 것을

보였다(Suppe 1972, Schaffner 1969, Suppes 1960, 1969).² 또한 퍼트남은 대응 규칙이 전제하는 이론-경험 용어의 구분이 불가능함을 보였다(Putnam 1966). 본 연구의 목적이 이론의 의미를 명확하게 하는 데 있는 만큼, 구문론 시각이 가진 이와 같은 문제는 심각한 결점이다. 또한 구문론 시각은 법칙이 존재하지 않는다는 이유로 진화론을 과학에서 배제하는 문제가 있다(Beatty 1980, Smart 1963).

이와 같은 이유로 인해 많은 연구자들이 진화론을 설명하는 데 의미론 시각(semantic view)이 더 낫다고 주장했다(Beatty 1981, Lloyd 1988, Thompson 1983). 연구자마다 견해의 차이가 있지만, 의미론 시각은 공통적으로 이론을 모형(model)의 집합으로 여긴다. 그런 의미에서 의미론 시각은 모형 시각(model view)이라고도 불린다. 여기서 모형은 추상적인 이론적 대상으로, 그것은 세계와 1:1로 대응될 필요가 없으며 대신 세계를 표상(represent)한다(Giere 1988, 8, 78-86). 모형은 자연법칙을 통해 세계를 설명하지 않으며 대상 체계(system)의 인과적 구조를 보여줌으로써 대상의 상태를 설명한다. 이때 세계와 모형은 동형성(Van Fraassen 1982)이나 유사성(Giere

² 구문론 시각에 대한 대표적인 반례는 성향적 용어(dispositional term)의 문제이다. 성향적 용어란 대상의 성질을 표현하는 용어로 “깨지기 쉬운” 같은 용어를 예로 들 수 있다. 구문론 시각은 이 용어를 ‘x는 깨지기 쉽다 iff x는 일정 강도 이상의 충격을 가하면 깨진다.’로 정의한다. 이 정의를 기호로 표현하기 위해 Fx 를 ‘x는 깨지기 쉽다’, Sxt 를 ‘시각 t에 x에 충격을 가한다’, Bxt 를 ‘시각 t에 x가 깨진다’로 정의하자. 그러면 이 용어를 ‘ $Fx \equiv (t)(Sxt \supset Bxt)$ ’라는 논리식으로 표현할 수 있다. 그러나 용어를 이렇게 표현하면 전건 Sxt 가 거짓인 경우, 즉 충격을 받은 적이 없는 모든 대상은 깨지기 쉽다는 의미를 갖게 되는 문제가 있다(형식 논리에서 전건이 거짓이면 명제는 항상 참이다). 이 문제를 해결하기 위해 논리경험주의자들은 부분적 해석을 고안했다. 부분적 해석은 대신 ‘ $(x)(t)(Fx \supset (Sxt \equiv Bxt))$ ’로 깨지기 쉬움을 정의한다. 이 명제는 ‘충격이 가해져서 x가 깨진 경우에만 x는 깨지기 쉽다’라는 의미이므로 위의 문제가 해결된다. 그러나 이 식은 충격이 가해진 대상에 대해서만 의미를 가지므로(그런 의미에서 부분적 해석이란 이름이 붙었다) 실제로 충격을 가해보기 전에는 대상의 성향을 설명하지 못하는 문제가 생긴다. 따라서 부분적 해석은 성향적 용어의 완전한 의미를 정의하지 못한다. 그 외에도 다양한 반례가 발견되어 결국 구문론 시각은 과학 이론을 논리적 명제의 집합으로 환원하려는 기획을 포기하고 말았다.

1999a, 1988) 관계를 가진다.³ 구문론 시각이 법칙이 존재하지 않는다는 이유로 진화론을 과학의 범주 밖으로 배척하는 반면 의미론 시각은 법칙을 요구하지 않으므로 자연스럽게 진화론을 과학으로 포용할 수 있다.

의미론 시각에 따르면 이론은 모형의 집합이므로 이론의 구조는 모형들이 이루는 구조로 이해되어야 한다. 여기서 수피즈(Suppes 1969)는 모형 사이에 위계가 있다고 주장한다. 그의 주장은 상위의 이론이 자료와 직접 비교되기 어렵다는 관찰에 근거한다. 그는 가장 상위에 있는 모형에 이론 모형(model of theory)이라는 이름을 붙였다. 이론 모형은 일반적으로 무한한 수의 사례를 허용한다. 그러나 과학자가 얻을 수 있는 경험 자료는 유한하며 경험 자료에서 얻을 수 없는 변수들이 이론 모형에 포함된다. 따라서 이론 모형은 자료와 직접적으로 연관될 수 없고 그 사이를 이어주는 다른 모형이 요구된다. 그런 역할을 하는 모형은 다양하며 경험 자료와 이론 모형 사이에 경험 자료를 처리하기 위한 자료 모형(model of data), 실험 설계를 위한 실험 모형(model of experiment) 등으로 구분할 수 있다. 그리고 그는 이 모형들은 다음과 같이 위계적으로 배열될 수 있음을 보였다.

³ 모형과 세계의 관계는 의미론 시각 내부의 중요한 논쟁거리이다. 그러나 이 연구의 목적은 의미론 시각을 선택 수준 논쟁을 다루기 위한 이론적 틀로 이용하려는 것이므로, 여기서는 이 문제를 깊이 다루지 않을 것이다. 본 연구의 목적을 위해서는 모형이 세계의 특정 측면에 대한 모종의 설명을 제공한다는 것으로 충분하다.



그림 2. 모형의 위계. 이 그림은 (Suppes 1969, 259)의 도표를 수정한 것이다.

수피즈는 대략적인 제안을 했을 뿐, 수준 구별을 위한 상세한 기준을 제공하지는 않았다. 반면, 기어리는 물리학 교과서의 분석을 통해서 더 정교한 틀을 제공한다(Giere 1999a). 그의 분석에 따르면 고전 역학 교과서에 등장하는 모형들은 다음과 같은 위계를 가지고 있다.

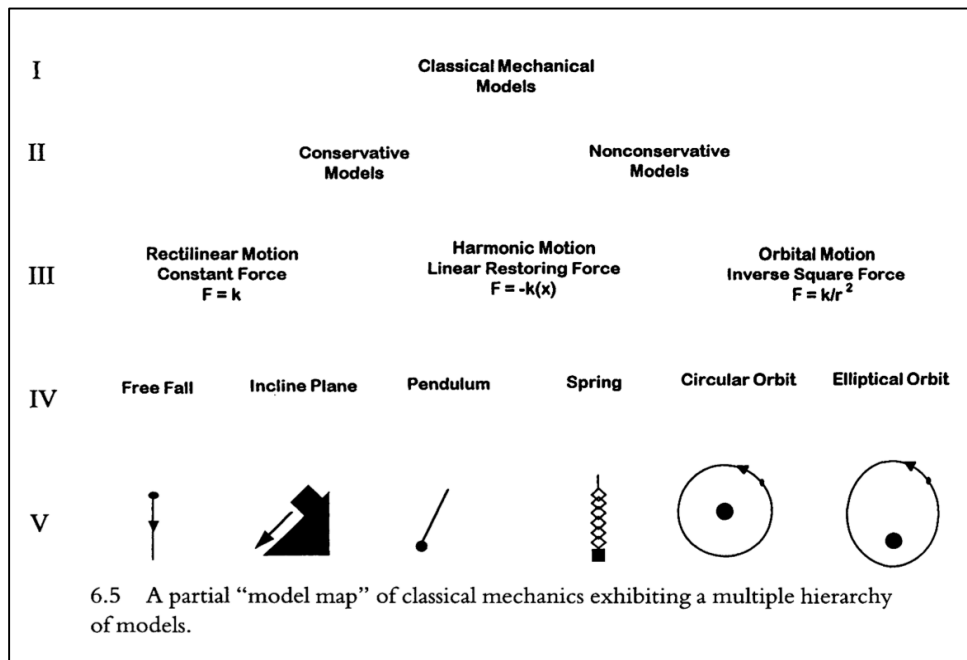


그림 3. 모형의 지도 (Giere 1999a, 110).

이 구조에서 가장 상위에 있는 수준 1은 뉴턴의 3 법칙을 만족하는 모형을 모두 포함하는 범주이다. 여기에 역학적 에너지의 보존에 대한 조건이 추가되면서 수준 2의 모형들이 구성된다. 이 조건의 만족 여부에 따라 수준 2의 모형은 보존계 모형과 비보존계 모형으로 구분된다. 다시, 수준 2에 힘 함수(force function)의 정의가 추가되면 수준 3이 구성된다. 수준 3의 3가지 모형은 힘 함수의 종류에 따라 구분되었다. 마찬가지로 수준 4는 적용된 대상에 따라서 나뉘고 수준 5는 표현하는 방식에 따라 구별된다.

여기서 기어리는 위계의 높낮이를 결정하는 것이 '복잡성(complexity)'이라고 말한다(Giere 1999a, 109). 복잡성은 모형 구성에 관여하는 요소가 얼마나 다양하느냐에 따라 규정된다. 예를 들어, 보존력만이 포함된 수준 2의 모형보다 여기에 역제곱 힘 함수가 추가된 수준 3의 모형은 복잡하다. 수준 3의 모형에는 수준 2에 없는 새로운 힘 함수가 추가되었기 때문이다. 이런 식으로 복잡성은 관계된 요소의 증가에 의해 규정된다. 반면 복잡성의 증가는 '적용 범위'를 축소시킨다. 복잡한 모형일수록 더 많은 제한조건을 만족해야하기 때문이다. 그러나 복잡성이 증가함에 따라서 모형은 실제 물리 시스템을 더 잘 표상한다. 다른 말로 설명하면, 모형의 설계자가 모형을 실제 세계에 가깝게 만들려면 그는 더 많은 제한 조건과 상세한 의미를 추가해야 한다. 그러므로 하위의 모형일수록 세계를 더 잘 표상하지만 대신 모형을 적용할 수 있는 범위는 줄어든다. 예컨대, 역제곱 힘 함수가 포함된 수준 3의 모형은 그 힘 함수에 따르는 힘이 작용하는 대상에만 적용 가능하다. 그와 다른 종류의 대상에 적용하면

모형은 표상에 실패한다. 따라서 기어리의 위계 구조에서 모형은 상위 위계로 갈수록 추상적인 의미를 가지고, 하위 위계로 갈수록 상세한 의미를 갖는다.

이처럼 이론에 위계가 존재한다면 이어지는 문제는 위계와 위계가 어떤 관계를 맺고 있느냐가 된다. 앞서 언급한 것처럼 구문론 시각은 이 관계를 연역적 관계로 본다(Suppe 1972). 그러나 이 견해는 위계 사이의 관계가 논리적인 조건을 만족함을 전제한다. 그러나 실제 과학 이론에서 그런 조건을 찾기란 어렵다. 그 이유는 모형이 단순히 연역적으로 연결된 문장들의 집합 이상이기 때문이다(Lloyd 1994, Giere 2004, Suarez 2005). 과학자가 모형을 만드는 과정을 살펴보면, 그 사실을 확인할 수 있다. 예를 들어, 뉴턴의 3 법칙을 이용해서 조화 진동자 모형을 만드는 모형 설계자를 상상해보자. 이 모형을 구성하려면 특정한 종류의 힘 함수를 선택해야 한다. 그런데 뉴턴의 3 법칙에는 힘 함수에 대한 언급이 없다. 그것은 형식적 구조를 제공할 뿐 하위 모형을 구축하기 위한 상세한 규칙을 제공하지 않는다. 따라서 뉴턴의 3 법칙은 가능한 모든 함수를 힘 함수로 허용한다. 모형 설계자는 힘 함수들 중에서 특정한 형태를 선택해야 하지만 이 선택을 규정하는 어떤 논리적 알고리즘도 존재하지 않는다(Giere 1999a, 114). 기어리의 말에 따르면, 하위 모형에 대해 뉴턴의 3 법칙은 일종의 조리법(recipe)과 유사한 기능을 할 뿐이다. 알려진 것처럼 조리법은 음식을 조리하는 과정에 대한 완전한 지침이 아니라는 점에서 설계도와 다르다. 조리법은 요리사 개인의 기량을 발휘할 여지를 남기는 유연한 지침이다. 따라서 이 관계는 구문론 시각으로 설명되지 않는다.

여기서 의미론 시각은 구문론 시각의 난점을 극복할 수 있는 유용한 지침을 제공한다. 의미론 시각의 주창자들이 공통적으로 강조하는 바는 모형의 구성이나 선택 과정에 과학자의 목적이나 의도가 개입된다는 사실이다. 기어리의 정의에 따르면 모형은 과학자가 특정한 목적(purpose)을 위해 세계의 특정 측면을 표상하는 데 사용하는 ‘무엇(X)’이다(Giere 2004, 742). 본 논문 또한 이 정의를 모형의 정의로 사용할 것이다. 앞서 언급한 것처럼 뉴턴의 원리에서 하위 단계의 모형을 구성하려는 과학자는 힘 함수, 이상화, 근사, 단순화, 가정 등의 많은 요소를 추가해야 한다. 그런데 그는 결코 임의적으로 요소를 선택하지 않는다. 모형 구성 과정에 사용되는 요소들은 모형 설계자가 의도를 가지고 세심하게 선택한 것이다. 그런 의미에서 수아레즈는 "의도적 사용(intended use)는 모형의 본질적인 부분이며 모형은 수학적 혹은 물리적 대상과 의도적 사용 혹은 적용의 이질적인 결합이다"라고 주장한다(Suárez 1999, 82). 목적과 의도는 모형을 구성하는 핵심적인 요소이기 때문이다(Bailer-Jones 2009, 14).

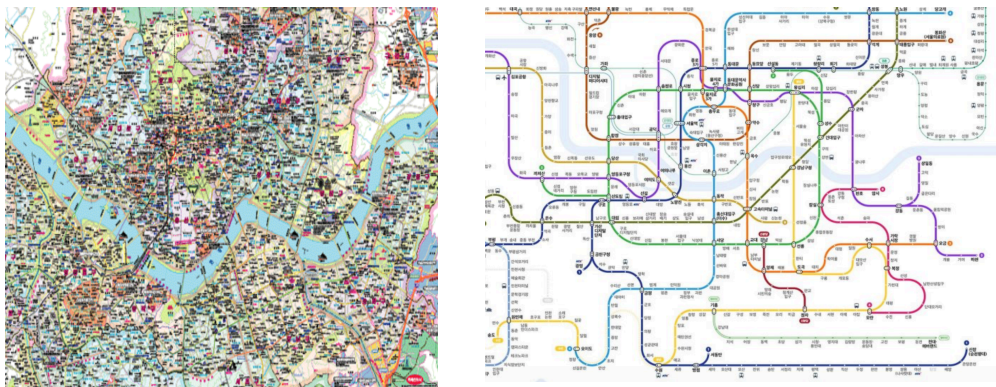


그림 4. 서울시의 일반지도(왼쪽), 서울시의 지하철 지도(오른쪽)

예를 들어, 그림 4의 두 지도가 서울을 표상하는 모형이라고 하자. 두 지도는 같은 도시를 대상으로 하는 지도임에도 시각적인 유사성이 거의 없다. 왼쪽 지도는 실제 거리를 비교적 정확하게 반영하는 반면 오른쪽 지도는 실제 거리와 전혀 관계가 없다. 오른쪽의 지하철 노선도에는 건물도 도로도 표현되어 있지 않으며 오직 역과 역 사이의 관계만이 표현되어 있다. 두 지도가 이처럼 다른 이유는 지도 제작자의 목적이 다르기 때문이다. 왼쪽 지도는 도시의 건물과 도로의 위치를 보여주려는 목적으로 만들어진 것이다. 반면 오른쪽 지도는 지하철 이용객으로 하여금 올바른 역을 찾을 수 있도록 하려는 목적으로 제작되었다. 목적이 다르기 때문에 지도 제작자가 선택한 지도를 그리는 방법 또한 다르다.

기어리의 말에 따르면 가장 완벽한 모형은 현실의 대상 이외에는 없다(Giere 1999b, 45). 그러나 현실의 대상과 동일한 모형은 무용하다. 현실 도시와 완전히 동일한 지도를 상상해보자. 그 지도는 대상 도시와 동일한 크기를 가질 것이다. 유감스럽게도 그런 지도는 들고 다니거나 벽에 붙여놓을 수 없다. 마찬가지로, 과학자들이 사용하는 모형도 목적에 적합하도록 구성된다. 마찬가지로 과학적 모형도 대상의 모든 측면을 완벽하게 기술할 수 없다. 따라서 모형 설계자는 표상하고자 하는 세계의 특정한 측면에 잘 부합하도록 어떤 요소는 포함시키고 다른 요소는 제외하는 선택을 해야 한다(Bailer-Jones 2009). 모형 제작자는 목적에 맞도록 선별 작업을 하므로 목적은 이론의 구조를 이해하기 위해 필요한 힌트를 준다. 이론의 구조를 이루는 모형이 ‘왜 그렇게 구성 되었나?’라는 질문에 대한 답을 찾으려면 모형 설계자가 모형을 그런 방식으로 설계한 이유를 고려해야 한다(Giere 1999a, 116, Mattingly 2005). 상위

모형에서 도출 가능한 하위 모형은 무수히 많으므로 하위 모형이 단순히 ‘그렇게 도출되었다’는 답변은 구조의 이해에 도움이 되지 않는다. 상위의 모형으로부터 하위 모형을 구성하기 위해서는 연역적으로 도출되는 것 이외의 요소가 필요하다. 그 정보를 찾기 위해서는 모형 설계자의 목적을 고려하는 것이 가장 좋은 방법이다. 모형 제작자는 상위 모형에 특정한 가정을 도입하고, 제한 조건을 추가하고, 가설을 세우고, 그로부터 예측을 도출하는 등의 작업을 한다. 또한 수식을 다루기 위해 다양한 이상화, 근사, 단순화 등을 모형에 도입한다. 설계자는 자신의 목적에 적합하도록 신중하게 필요한 요소들을 선택한다.

목적에 맞게 모형을 구성하였다면 다음 단계로 연구자는 경험적 검증을 위한 가설(hypothesis)을 구성해야 한다. 가설은 모형과 실제 세계의 관계를 설명하는 문장들이다(Giere 1988, 80). 모형에 대한 경험적 평가는 모형이 내놓는 가설들이 세계의 상태를 얼마나 잘 반영하는지에 달려있다. 그러므로 이론의 의미를 이해하는 것을 목표로 하는 본 연구의 맥락에서 가설은 중요한 대상이다. 그런데 수퍼즈(Suppes 1969)가 잘 보인 것처럼 일반적으로 모형에서 다양한 가설을 이끌어낼 수 있으며, 특히 수학 모형처럼 추상적인 모형의 경우는 더 많은 수의 가설이 가능하다. 따라서 모형의 경험적 의미를 이해하기 위해서 어떤 가설이 중요한지 판단하는 것이 중요하다. 저자는 이 판단에 있어서 모형 설계자의 목적에 잘 부합하는 가설이 모형의 핵심적인 가설이라는 사실을 강조하고 싶다. 그런 의미에서 설계자의 목적은 이론을 이해하는 데 유용한 지침을 제공한다.

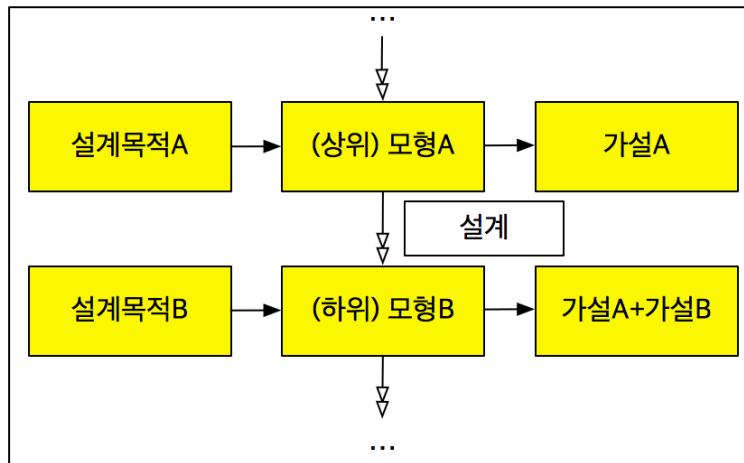


그림 5. 위계적 모형의 설계 과정

지금까지 논의한 모형의 제작과정을 그림 5로 요약할 수 있다. 이 그림은 수학적 모형을 설계하는 과학자의 행위를 분석한 것이다. 이 과정을 묘사하기 위해 저자는 ‘설계(design)’라는 용어를 사용하고자 한다. 이 용어를 사용하는 이유는 단순한 연역적 도출과 구별하고 모형이 제작자의 목적과 의도가 반영된 결과물임을 강조하기 위함이다. 분석의 핵심은 모형 제작자가 어떤 의도와 목적을 가지고 모형을 구성했느냐이다. 그것을 모형제작자의 설계 목적이라고 부르도록 하자. 일반적으로 하위 모형은 상위 모형 보다 구체적인 설계 목적을 가진다(Giere 1999b, 749). 그림 5가 보여주는 것처럼 하위 모형은 상위 모형과 상이한 설계 목적에 따라 구성되며 모형 설계자는 설계 목적에 따라서 필요한 요소들을 선택한다. 따라서 하위 모형은 상위 모형과는 다른 가정, 가설, 예측을 가지게 된다. 그럼에도 불구하고 하위 모형은 상위 모형에 기반해서 구성되었으므로 상위 모형의 내용을 포함해야 하고, 따라서 하위 모형은 상위 모형의 가설 또한 포함한다. 앞서 강조한 것처럼 이 과정은 연역적 도출로

환원될 수 없다. 또한 하위 모형을 설계하는 과정은 재귀적으로 반복될 수 있으므로
원리상 모형의 위계는 무한히 깊어질 수 있다.

그러므로 이론에 속한 모형들에 대해서 일종의 계통수(phylogenetic tree)를 그릴 수
있다. 계통수에서 하나의 계통군은 하나의 위계에 속한 모형들을 포함한다. 계통이
분리되는 분지(branching)는 동일 위계의 모형에 포함된 핵심적인 내용을 다른
내용으로 대체한 모형이 만들어질 때 발생한다. 이 새로운 계통에서 다른 모형이
파생된다면 다시 새로운 계통군이 구성될 수 있다. 이때, 한 위계에서 하나의 모형만이
가지고 있는 가설을 모형 특정 가설(model-specific hypothesis)라 하고 그 위계의 모형
모두가 공통으로 가지고 있는 가설을 모형 공통 가설(model-shared hypothesis)라고
부르도록 하자. 이때 모형 공통 가설은 상위의 모형으로부터 상속(inheritance)된다.
가설이 상속되는 이유는 앞서 밝힌 것처럼 하위 모형이 상위 모형에 기반해서 구성되기
때문이다. 한 가상적 계통도의 사례를 다음 그림과 같이 그릴 수 있다.

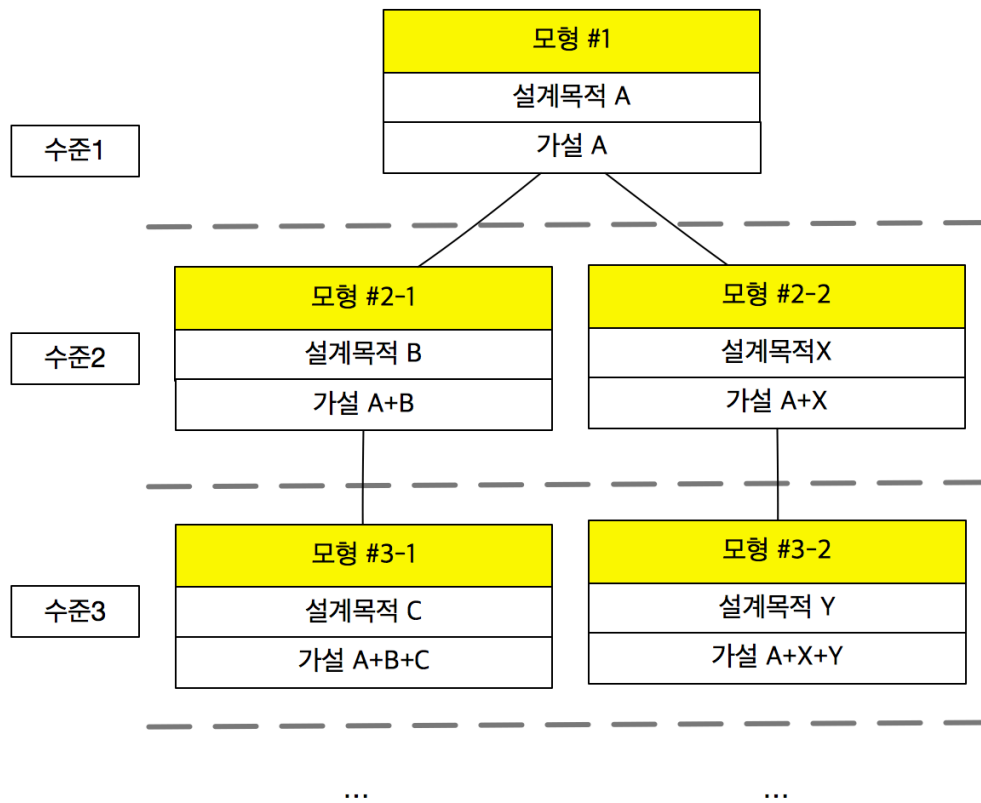


그림 6. 모형의 가상적인 계통도. 여기서 가설 A는 최상위 모형으로부터 상속된 가장 일반적인 모형 공통 가설이다. 수준 2의 가설 B와 가설 X는 수준 2의 두 모형이 가지는 모형 특정 가설이다. 수준 2의 모형은 수준 1에서 상속된 가설 A와 각자의 모형 특정 가설을 가지게 된다. 가설의 상속에 의해 아래로 내려올수록 모형에 포함되는 가설의 숫자가 증가하는 것을 알 수 있다.

그림 6에서 최상위에 있는 모형은 계통도에 포함된 모든 모형의 부모 모형이다. 여기서 다음의 두 가지 관계가 구조를 결정한다.

1. 수직 관계: 하위 모형은 상위 모형으로부터 모형 공통 가설을 상속한다.

2. 수평 관계: 동일 수준에 있는 모형들은 상위 수준의 모형으로부터 상속받는 모형 공통 가설을 공유한다. 동시에, 동일 수준에 있는 다른 모형이 가지지 않는 모형 특정 가설을 적어도 하나 가진다. 이 가설은 동일 수준에 있는 다른 모형의 가설과 독립적이다.

수직적 관계가 생기는 이유는 하위 모형이 상위 모형에 기초를 두기 때문이다. 이것은 위계적 관계가 성립하기 위한 최소한의 조건이다. 수평적 관계는 상위 모형이 수직적 관계를 만족하는 한에서 하위 모형에 다수의 가설을 허용하기 때문에 발생한다. 동일 수준에 있는 모든 모형은 수직적 관계 때문에 적어도 하나의 모형 공통 가설을 공유한다. 동시에 모형은 적어도 하나의 모형 특정 가설을 가져야 한다. 만약 모형 특정 가설이 없다면 그 모형은 독립된 모형이 아니다. 이 관계에 따라서 모형의 위계적 구조를 살펴보자. 그림 6에서 가장 상위의 〈모형#1〉이 가지는 가설을 A 라고 하자. 이때 〈모형 #2-1〉과 〈모형 #2-2〉이 〈모형#1〉을 바탕으로 구성되었다면 수직적 관계에 따라 두 모형 모두 A 가설을 포함한다. 수평적 관계가 성립하려면 여기에 두 모형이 각자의 모형 특정 가설을 가져야 한다. 그림 6에서는 그 가설을 가설 B와 가설 X로 표현했다. 두 가설은 〈모형 #2-1〉과 〈모형 #2-2〉의 고유한 가설이다. 이 고유한 가설들은 각 모형 고유의 설계 목적에 따라서 구성된 것이다. 〈모형 #2-1〉을 예로 들면 이 모형은 가설 A와 B, 두 가지 가설을 포함한다. 여기서 파생된 〈모형 #3-1〉에는 새로운 설계 목적 C에 따라서 다시 가설 C가 추가되었다. 따라서 〈모형 #3-1〉은 가설 A, B, C를 포함하게 된다. 만약 〈모형 #4-1〉을 만든다면 여기에도 또

새로운 가설이 추가될 것이다. 결과적으로 모형의 위계가 낮아질수록 모형의 내용은 증가한다. 따라서 하위 수준의 모형은 더 상세한 경험적 내용을 포함하게 된다. 이 구조는 앞서 논의한 모형의 위계와 경험적 의미의 관계를 잘 설명해준다. 이 구조 내의 모형이 가지는 경험적 의미의 차이를 이해하기 위해 ‘상세함’과 ‘적용 범위’라는 두 변수를 구분하도록 하자. 상세함을 모형이 ‘얼마나 세계에 대한 상세한 의미를 가지는가’에 대한 기준으로 정의하고 적용 범위를 모형이 설명하는 ‘세계의 대상이 얼마나 많은가’에 대한 기준으로 정의하도록 하자. 그러면 상위의 모형은 적용범위가 크고 상세함이 작다. 반면 하위의 모형은 적용범위가 작고 상세함이 크다. 따라서 두 요소는 서로 일종의 트레이드 오프(trade off) 관계를 가지고 있다. 카트라이트는 물리 법칙에 대해서 사실성(facticity)와 설명력(explaining power)이 트레이드 오프 관계에 있음을 보였다(Cartwright 1983). 그와 유사한 관계가 모형에 대해서도 나타난다.

이 트레이드 오프 관계는 모형의 수준에 따라서 이론의 의미가 달라진다는 것을 보여준다. 그림 6의 수준 1에서 이론을 해석하는 연구자는 이론의 경험적 의미를 가설 A를 통해서 해석할 것이다. 반면 수준 2에서 이론을 해석하는 연구자는 가설 A뿐만 아니라 가설 B와 X도 고려해야 이론의 의미를 해석할 수 있다. 여기에는 수준 1에서는 고려되지 않는 새로운 의미가 추가되었기 때문이다. 그러므로 모형을 해석하는 수준에 따라서 이론의 의미가 달라진다. 차이와 그 동료들(Chi et al. 1981)은 이 주제와 연관된 흥미로운 실험을 진행했다. 그와 그의 동료들은 교과서에 등장하는 모형들을 고전 역학 수업을 수강한 대학생(초보자 집단)과 물리학을 전공한 전문가들(전문가 집단)에게 보여주고 그것을 분류하도록 했다. 실험의 결과는 두 집단에서 다르게

나타났다. 초보자 집단은 낮은 수준에서 모형을 파악했고 전문가 집단은 높은 수준에서 모형을 파악했다(Giere 1999a, 114).

현재 맥락에서 피험자들이 모형을 어떻게 파악했는지는 중요하지 않다. 다만 연구자 개인의 배경지식이나 이해의 차이에 따라서 모형이 다르게 이해될 수 있다는 사실이 중요하다. 실제 과학자의 연구 실행에서 상위 수준과 하위 수준이 각각 장단점을 가지므로 연구자는 목적에 따라 적절한 수준을 선택할 수 있다. 상위 수준의 모형은 일반적인 문제를 푸는 데 유리하고 하위 수준의 모형은 세부적인 문제를 푸는 데 유리하기 때문이다. 연구자는 풀려는 문제에 따라 적절한 수준을 선택하면 그만이다. 따라서 모든 경우에 있어 우월하거나 절대적인 수준이 존재하지 않는다. 그렇기 때문에 이론의 의미를 해석하는 수준은 맥락적이다.

다음 절에서는 지금까지 논의한 내용을 선택의 단위 논쟁에 적용할 것이다. 저자는 차이의 실험에서 초보자 집단과 전문가 집단에서 드러난 것과 같은 시각의 차이가 선택 수준 논쟁을 둘러싼 진화론 연구자들 사이에서도 발생하고 있음을 보일 것이다. 서론에서 언급한 것처럼 이 논쟁의 많은 부분은 이론의 경험적 의미가 명확히 해명되지 않은 상태에서 논쟁이 진행된 탓이 크다. 저자는 혼란의 원인이 이론에 대한 해석이 가변적임을 부정하고 본인들이 지지하는 수준만이 올바른 것이라고 주장하는 데 있다고 진단할 것이다. 그를 위해 다음 절에서 논쟁의 핵심에 있는 두 이론, 친족 선택론과 형질집단 선택론의 구조를 분석하도록 하겠다.⁴

⁴ 모형에 대한 과학철학의 논의는 여기서 논의된 것과 약간 다른 방향으로 진행되었음을 언급할 필요가 있다. 저자는 여기서 모형을 과학자의 의도나 목적에 밀접히 연관된 개념으로 사용하고 있지만, 대부분

4. 위계적 모형 시각을 통한 이론 구조의 분석

지금까지 논의한 이론 구조의 분석 틀을 ‘위계적 모형 시각’이라고 부르도록 하자. 저자는 이 틀이 모형을 통해 이론을 파악하는 의미론 시각이면서도 위계적 구조를 강조한다는 의미에서 그 이름을 붙였다.

과학에는 다양한 종류의 모형이 존재하지만(Weisberg 2007, Godfrey-Smith 2006), 선택 단위 논쟁은 수학 모형을 중심으로 진행되었으므로 수학적 모형에 대한 분석이 가장 정확한 정보를 알려줄 것이다. 따라서 저자는 친족 선택론과 형질집단 선택론이 모두 이용하는 프라이스 방정식에서 분석을 시작하도록 하겠다 (Frank 2012, Hamilton 1964, Queller 1992a, Frank 1998, Price 1970, 1972).

$$\Delta z = Cov(\omega, z) + E(\Delta z)$$

〈식 1〉. 프라이스 방정식

일반적으로 생물학적 진화는 세대에 걸친 유전자 빈도의 변화로 정의된다(Futuyma 2005). 이 정의를 받아들이면 프라이스 방정식은 진화적 변화의 정확하고 완전한 기술이다. 그 이유는 이 식이 진화의 정의와 통계학에서 가져온 개념들을 대상

모형에 대한 문헌은 실재론이나 진리대응론과 연관되어 논의되었다. 그러나 이론을 잘 이해하려면 실제 과학자의 생각이나 행동을 잘 살펴야 한다는 기어리의 인지적 접근(cognitive approach)의 측면에서 본다면, 본 연구 또한 의미론 시각이라는 큰 틀에 포함될 수 있다.

개체군에 적용한 것에 불과하기 때문이다. 따라서 이 식은 일종의
동어반복(tautology)이다(Frank 1998, Okasha 2008). 그러므로 그것은 어떤 조건에도
참이며 단지 변화를 기술할 뿐, 아무런 경험적 주장을 담고 있지 않다. 프라이스
방정식은 진화적 변화를 통계적으로 정리한 수학적 표현에 불과하지만 진화론의 핵심
원리인 적응 원리(“적응은 자연 선택의 산물이다”)를 훌륭하게 표현한다. 적합도와 형질
간의 공변으로 식이 기술하는 형질이 적합도에 긍정적인 기여를 한다면 우변의 첫번째
공변 항이 양의 값을 가진다. 반대로 그 형질이 적합도에 부정적인 기여를 한다면 이
항이 음의 값을 가진다. 그러므로 이 공변항이 적응 원리를 수학적으로 표현한다.
우변의 두번째 항은 형질과 무관한, 즉 적응이 아닌 모든 변화에 대한 표현이다.

프라이스 방정식을 이용해서 진화를 기술하는 방법을 프라이스 접근이라 부르도록
하자. 프라이스 접근의 특징은 개체군에 속한 각각의 개체 단위로 변화를 측정한다는
것이다. 다음 그림 7이 프라이스 접근이 가정하는 개체군 구조를 보여준다.

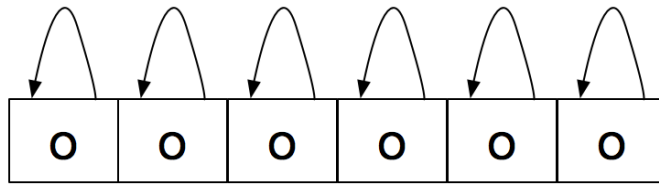


그림 7. 프라이스 접근의 개체군 분할 구조. 여기서 원은 개체를 네모는 개체군의 분할을 의미한다. 이 접근은 개체군을 개체 단위로 분할하므로, 네모 안에 개체가 하나씩 들어있다. 또한 화살표는 개체의 진화적 변화를 의미한다.⁵

그림 7이 보여주는 것처럼 프라이스 접근은 진화적 변화의 양을 개체 단위로 측정하고, 전체 변화량을 단순히 개체군에 속한 개체들의 변화량의 합으로 계산한다. 식의 계산 결과는 변화량의 단순한 합산이다.

높은 일반성과 추상성을 가지므로 프라이스 식은 상위의 모형이다. 앞 절의 분석에서 보인 것처럼 연구자는 상위 모형에 내용을 추가해서 하위 수준 모형을 설계할 수 있다. 친족 선택론이 바로 그런 과정을 거쳐서 만들어진 이론이다.⁶ 친족 선택론의 최초 제안자인 해밀턴(W. Hamilton)은 이타성(altruism)의 문제를 개체 수준에서 설명하고자 했다. 해밀턴은 1964년의 논문을 다음과 같은 말로 시작한다.

⁵ 형질의 인과적 영향은 다음 세대의 자손의 수에 영향을 미치므로 엄밀히 말하면 각각의 원은 한 계통(lineage)을 의미한다. 다만 이 그림은 구조를 보이는 것이 목적이므로 개체에게 인과적 영향이 돌아오는 것으로 간략히 표현했다.

⁶ 여기서 친족 선택론은 개체 선택론 혹은 포괄 적합도 이론 등의 다른 이름으로 부를 수 있다. 이 용어들의 엄밀한 의미는 다르지만 많은 진화론 문헌에서 혼동되어 사용된다. 이와 같은 용어상의 혼란이 본 연구가 지적하는 문제이다. 다만 여기서는 편의상 일반적인 용법에 따라 친족 선택론이란 용어를 사용한다. 친족 선택론의 상세한 의미는 3장에서 다룬다.

수학적으로 지지되는 자연선택 이론은 그것을 소유하는 개체에게 평균적으로 손해를 끼치는 형질의 진화 가능성을 인정하지 않는다...특정한 환경에서, 개체는 자손에게 투자함으로써 자신의 생존에 자원을 투자하는 것 보다 더 많은 자손을 낳는다... 이 선택적 이득은 (자손과 마찬가지로 유전자를 공유하는) 친족을 도울 때도 나타날 수 있다(Hamilton 1964, 1).

여기서 해밀턴은 개체의 시각에서 이타성의 문제를 보고 있다. 여기서 그가 제안하는 아이디어는 ‘어떤 개체가 유전자를 공유하는 다른 개체를 돕는다면 그 행위로 인한 이득이 근친도(relatedness)에 의존하여 증가한다’는 것이다. 그는 이 생각을 수학적으로 구현하기 위해 전체 적합도의 변화를 직접 적합도(direct fitness)와 간접 적합도(indirect fitness)로 나눴다. 여기서 직접 적합도는 한 개체의 행동이나 형질이 본인에게 영향을 끼친 결과로 정해지는 적합도이고, 간접 적합도는 그 개체의 행동이나 형질이 개체군 내의 다른 개체에게 영향을 끼친 결과로 정해지는 적합도이다. 이 구분에 따라 이타적인 행동은 직접 적합도 측면에서는 손해이지만 간접 적합도 측면에서 얻는 이득이 그 손해를 초과하는 경우에 진화하는 것으로 설명된다(West, El Mouden, and Gardner 2011).

진화론 문헌에 자주 등장하는 사례인 물에 빠진 친척 사례를 통해서 이 개념이 어떻게 이타성의 문제에 적용되는지 살펴보자. 만약 한 사람이 물에 빠진 사촌을 5명 구하고 본인은 사망했다고 하자. 이와 같은 이타적 행위는 진화론이 설명하기 까다로운

문제였다. 친족선택론은 이타성의 진화를 설명하려면 유전자를 보유한 개체의 입장에서 그 행위의 손익이 어떻게 되느냐를 계산해야 한다고 주장한다. 직접 적합도 의미에서 위의 이타적인 행위는 명백한 손해이다. 그러나 간접 적합도는 다르다. 간접 적합도계산에서 중요한 점은 행위자와 사촌이 25%의 확률로 유전자를 공유한다는 사실이다. 사촌이 가진 유전자의 25%가 자신의 유전자와 동일하므로 사촌의 생존으로 인한 적합도 이득의 25%는 행위자의 이득이나 마찬가지이다. 위험을 무릅쓴 도움 행동으로 인한 직접적합도의 손해보다 사촌의 생명을 구함으로써 얻게 되는 간접적합도의 이득이 크다면 두 적합도의 합은 양의 값을 가진다. 이 경우 이타적 행동은 전체적으로는 이득이다. 친족 선택론은 이와 같은 논리로 이타적 행위의 진화를 설명한다.

그렇다면 이 아이디어를 해밀턴이 어떻게 수학적 모형으로 설계했는지 살펴보자.⁷ z 를 행위자의 유전형 값이라고 하고 z' 를 행위자와 관계하는 파트너들의 평균 유전형 값이라고 하자. 그러면 표준 회귀 모형을 이용해서 행위자의 상대 적합도 ω 를 다음과 같이 쓸 수 있다.⁸

$$\omega = a + \beta_{w,z,z'} z + \beta_{w,z',z} z' + \epsilon$$

⁷ 이하의 도출은 Queller(1992a)를 따랐다.

⁸ 특별히 언급하지 않으면 이후 적합도 값은 상대 적합도(절대 적합도/평균 적합도)를 사용한다

여기서 우변 두번째 항이 직접 적합도, 세번째 항이 간접 적합도에 대한 표현이다.

이제 이 식을 프라이스 방정식 <식 1>에 대입한다.

$$\Delta z = Cov(w, a) + \beta_{wz, z'} cov(z, z) + \beta_{wz', z} Cov(z, z') + Cov(z, \varepsilon)$$

이 식을 정리해서 우변의 첫째, 넷째 항을 소거하고, 진화가 일어날 조건($\Delta z > 0$)을

적용하면 다음 식이 얻어진다.

$$\beta_{wz, z'} + \beta_{wz', z} Cov(z, z') > 0$$

이제 각 항의 의미를 다음과 같이 해석한다.

$-Cov(z, z')$ 는 본인의 표현형 z 와 파트너의 표현형 z' 가 동일한 정도:

근친도 R

$-\beta_{wz, z'}$ 는 z' 가 고정되었을 때 z 가 w 에 미치는 영향: 비용 C

$-\beta_{wz', z}$ 는 z 가 고정되었을 때 z' 가 w 에 미치는 영향: 이득 B

이 해석을 적용하면 최종적인 조건은 다음과 같다.

$$RB > C$$

<식 2>. 해밀턴 규칙

이 식은 해밀턴 규칙(Hamilton's rule)으로 불린다. 이 식은 어떤 형질은 1) 근친도(R)이 높을 때, 2) 이득(B)이 클 때, 3) 비용(C)이 작을 때 진화하기 쉽다는 의미를 가진다. 이 수학적 모형은 지난 세기 진화론의 발전을 이끈, 성공적인 수학적 모형이다(Abbot et al. 2011, Bourke 2011).

그런데 이 수학적 모형의 중요한 함축은 개체가 진화적 변화의 인과적 책임을 가진다는 점이다. 이 인과적 구조는 친족선택론 모형의 분할(partition) 구조에서 드러난다. 앞서 보인 것처럼 친족선택론은 전체 진화적 변화를 직접 적합도와 간접 적합도로 분할한다. 여기서 변화를 일으키는 행위자(agent)는 직접 적합도의 대상이 되는 개체이고 그의 행동이 자신에게 미치는 영향이 직접 적합도로 측정되고, 개체군 내의 다른 개체 들에게 미치는 영향이 간접 적합도로 측정된다. 이 상호작용의 구조에서 행위자가 변화의 원인이 되고 그와 관계하는 사회적 파트너는 행위자에 의해서 영향을 받는 수동적 대상으로 가정된다. 그림 8에 이 인과적 구조가 묘사되어 있다. 물론 행위자가 그에게 끼친 영향의 일부는 행위자에게 다시 이득으로 돌아오지만 그것은 어디까지나 간접적으로만 일어난다. 그러므로 친족 선택론은 근본적으로 개체를 중심으로 진화를 설명하는 이론이다(Gardner, West, and Wild 2011, West, El Mouden, and Gardner 2011).

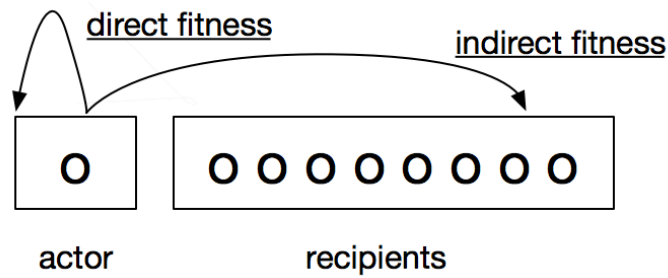


그림 8. 친족 선택론의 인과적 구조. 원은 각각의 개체를, 사각형은 분할(partition)을 의미한다. 화살표의 방향은 인과적 영향력의 방향을 나타낸다.

그런데 저자가 강조하고 싶은 바는 그림 8의 인과적 구조가 우연히 선택된 것이 아니라는 사실이다. 그것은 개체 수준에서 이타성을 설명하겠다는 설계 목적의 자연스러운 귀결이다.

친족선택론은 개체의 행동이 그 자신의 번식적 성공(직접적합도)과 그 의 파트너의 번식적 성공(간접적합도)에 어떻게 영향을 미치느냐를 강조한다. 그것이 바로 친족선택론의 경험적 성공의 이유이다. 그러므로 우리는 개체가 자신의 행동을 변경함으로써 자신의 포괄적합도를 교정한다고 생각할 수 있다(Gardner, West, and Wild 2011, 1049).

위 인용문은 친족선택론자들의 행위자성(agency)에 대한 이해 방식을 잘 보여준다. 그들은 진화 과정의 인과적 원인을 개체로 본다. 친족선택론의 이론적 구도에서 진화적 변화를 일으키는 동인은 개체이며 이 개체의 영향력이 본인 뿐만 아니라 유전자를

공유하는 다른 개체에게 일방향적으로 미친다. 달리 말하면 개체가 간접 적합도와 직접 적합도 모두를 지배(control)하는 것이다. 그러므로 그림 8의 인과적 구조는 개체 수준 선택이라는 이론적 의도에 따라 선택된 것이다(Frank 1998, Okasha 2008, Marshall 2015).

그러나 친족선택론이 프라이스 접근에서 산출 가능한 유일한 모형은 아니다. 소버(E. Sober)와 윌슨(D.S. Wilson)이 제안한 형질 집단선택론(trait-group selection theory) 또한 프라이스 접근에서 산출가능하다. 그것은 이타성의 진화를 설명한다는 점에서 설명 대상이 같지만, 친족선택론과 다른 설계 목적을 가지고 제안되었다.

진화론의 개체주의 전통과 인간 과학의 방법론적 개인주의는 개체 수준 기능주의의 사례이다. 이 배경에 반발하는 이 책의 일차적인 메시지는 집단 또한 기능적 단위일 수 있고 개체는 종종 유기체가 아니라 기관(organ)처럼 행동할 수 있다는 것이다(Sober and Wilson 1999, 10).

여기서 드러나는 형질 집단선택론 제안자들의 의도는 집단 또한 선택의 단위일 수 있다는 것이다. 소버와 윌슨은 이 모형이 개체선택론의 대항 이론임을 숨기지 않는다. 이 이론을 제안한 문헌에서 이들은 많은 분량을 개체선택론을 공격하고 집단선택론에 대한 비판들이 오해임을 밝히는 데 사용하고 있다(Wilson and Sober 1994, 2002a, Sober and Wilson 1999, Wilson 2015). 그 의도에 따라 소버와 윌슨은 ‘이타적인 형질은 집단내 선택의 손해를 집단간 선택의 이득이 초과할 때, 진화할 수 있다’는 아이디어를

제안한다(Sober and Wilson 1999). 이 아이디어를 구현하기 위해 이들은 집단을 특정 형질의 맥락에서 적합도에 영향을 주고 받는 개체들로 정의한 뒤, 자연선택에 의한 진화적 변화를 집단내 선택의 결과와 집단간 선택의 결과로 분할한다(Sober and Wilson 1999). 이때 서로 적합도에 영향을 주고받는 개체들은 집단으로 묶이고 그렇지 않은 개체들은 집단에서 배제된다. 여기서 집단내 선택은 개체 수준에서 일어나는 변화로 이해되고 집단간 선택은 집단 수준에서 일어나는 변화로 이해된다. 전체 변화는 두 수준에서 일어나는 변화의 합이다.

이제 이 아이디어를 바탕으로 이들이 어떻게 수학적 모형을 설계했는지 살펴보자. 개체군을 임의적으로 분할하는 것을 허용하는 프라이스 방정식의 특성을 이용하면 집단 선택 모형을 도출할 수 있다. 전체 개체군이 구별되는 k 개의 집단으로 구성되어 있다고 하자. 그리고 집단의 형질 Z_k 를 집단 내 개체들의 유전형 z_{jk} 의 평균, 집단 적합도 W_k 를 집단내 개체들의 적합도 w_{jk} 의 평균으로 정의하자. 그러면 프라이스 방정식을 이용하여 k 집단의 i 번째 개체의 공변을 다음과 같이 나타낼 수 있다.⁹

$$Cov(w_i, z_i) = Cov(W_k, Z_k) + E_k(Cov_k(w_i, z_i))$$

이 식의 좌변은 개체군 전체의 형질-적합도 공변을 의미한다. 이 공변은 자연선택의 작용으로 해석할 수 있다. 여기서 소버와 윌슨은 우변의 첫번째 항을 집단간 선택의 결과를 나타내는 것으로, 두번째 항을 집단내 선택의 결과를 표현하는 것으로 해석한다.

⁹ 이하의 도출은 Okasha(2008, pp. 63-66)을 따랐다.

그런데 이 도출이 성립하려면 집단이 적합도의 측면에서 독립적이어야 한다. 달리 말하면, 이 도출은 집단내의 경쟁은 집단내의 속한 개체들 사이에서만 발생하고 집단간의 경쟁은 집단 사이에서만 발생하는 경우를 가정하고 있다. 이 때, 각 집단에 대해 집단내 개체의 형질-적합도의 공변을 구하고 그것의 평균을 구하면 집단의 형질-적합도 공변을 구할 수 있다. 그리고 형질 집단선택론은 그것을 집단의 적합도로 해석한다. 편의상 위 식의 아래 첨자를 떼어내고 프라이스 방정식에 대입하면 다음 식이 얻어진다.¹⁰

$$\Delta z = Cov(W, Z) + E(Cov_k(w, z))$$

이 식으로부터 이타성이 진화가능한 조건을 얻을 수 있다.

$$Cov(W, Z) + E(Cov_k(w, z)) > 0$$

〈식 3〉 형질집단선택론 모형

소버와 윌슨은 이 수학적 모형을 프라이스 방정식으로부터 도출한 형질집단 선택론의 수학적 표현이라고 말한다(Sober and Wilson 1999, 73). 형질집단 선택론은 첫번째 항을 집단간 선택의 결과로, 두번째 항은 집단내 선택의 결과로 해석한다.

¹⁰ 이 식은 편의상 유전이 완벽하게 이루어지는 상황을 가정했다. 그러면 프라이스 방정식을 더 간단히 할 수 있다. 그러나 이 가정은 현재 논의에 영향을 미치지 않을 것이다.

진화가 일어나려면 두 항의 값을 합한 결과가 0 보다 커야 한다. 따라서 이 식은 개체 수준의 적합도 손해를 집단 수준의 적합도 이득이 초과할 때 이타적인 형질이 진화할 수 있다는 것을 의미한다. 예를 들어 집단 내의 모든 개체가 동일한 집단(clonal group)을 가정해보자. 이 경우 변이가 없으므로 집단내 선택은 일어나지 않는다. 개체의 변이가 없으므로 집단내의 공변은 0 이고 따라서 위 식의 집단내 선택을 나타내는 두번째 항 $E(Cov_k(w, z))$ 은 0 이 된다. 그러나 이 경우에도 집단간 차이가 존재한다면 선택이 일어날 것이고 첫번째 항 $Cov(W, Z)$ 은 0 이 아닌 값을 가질 것이다. 따라서 이 식은 집단내 선택은 존재하지 않고 집단간 선택만 존재하는 경우를 잘 설명한다. 같은 논리로 집단간 차이가 없는 경우에는 첫번째 항이 0 이 되고 두번째 항만 남게 된다. 이 식은 집단간 선택이 일어나지 않고 집단내 선택만 일어나는 경우도 잘 설명한다. 이처럼 이 식은 형질 집단선택론의 아이디어를 잘 표현하고 있다.¹¹

¹¹ 특수한 경우, 이 모형이 반직관적인 결과를 내놓는다는 것을 언급할 필요가 있다. 그러나 그것은 예외적인 상황에 해당하므로 문제를 일으키지 않을 것이다. 소버와 윌슨 또한 그에 동의한다(Sober and Wilson 1999, 343, 각주 6).

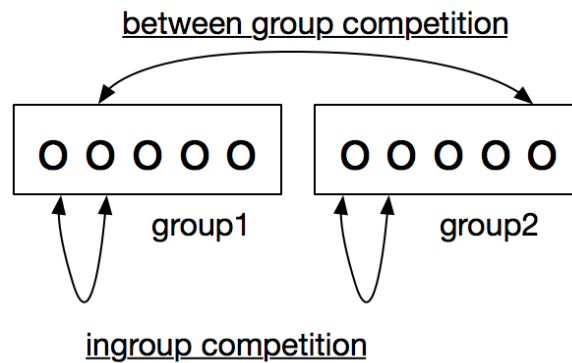


그림 9. 형질 집단선택론의 인과적 구조. 원은 개체를 두 사각형은 집단을 의미한다. 화살표는 각 수준에서 일어나는 경쟁을 의미한다.

그림 9가 형질 집단선택론의 인과적 구조를 보여준다. 이 모형의 전제는 전체 개체군이 집단들로 구성되어 있어야 한다는 것이다. 이 인과 구조의 선택은 집단 수준에서 이타성을 설명한다는 설계 목적에 따른 자연스러운 귀결이다. 이 전제가 만족되면 형질 집단선택론 모형을 이용하여 이타성의 진화를 설명할 수 있다. 이 이론은 개체에게 손해를 주는 이타적인 형질이 진화 가능한 이유가 개체 수준의 손해를 집단 수준의 이득이 상쇄하기 때문이라고 설명한다. 여기서 인과적인 과정은 두 수준에서 일어나므로 형질집단 선택론 모형은 다수준선택론(multi-level selection theory)이다. 상기한 것처럼, 이 인과적인 구조는 형질 집단선택론의 설계 목적에 따른 자연스런 귀결이다(Okasha 2008).

지금까지 저자는 앞 절에서 제안한 위계적 모형 시각에 따라 친족선택론과 형질 집단선택론의 수학적 모형의 구조를 분석했다. 이를 다음 그림 10로 요약할 수 있다.

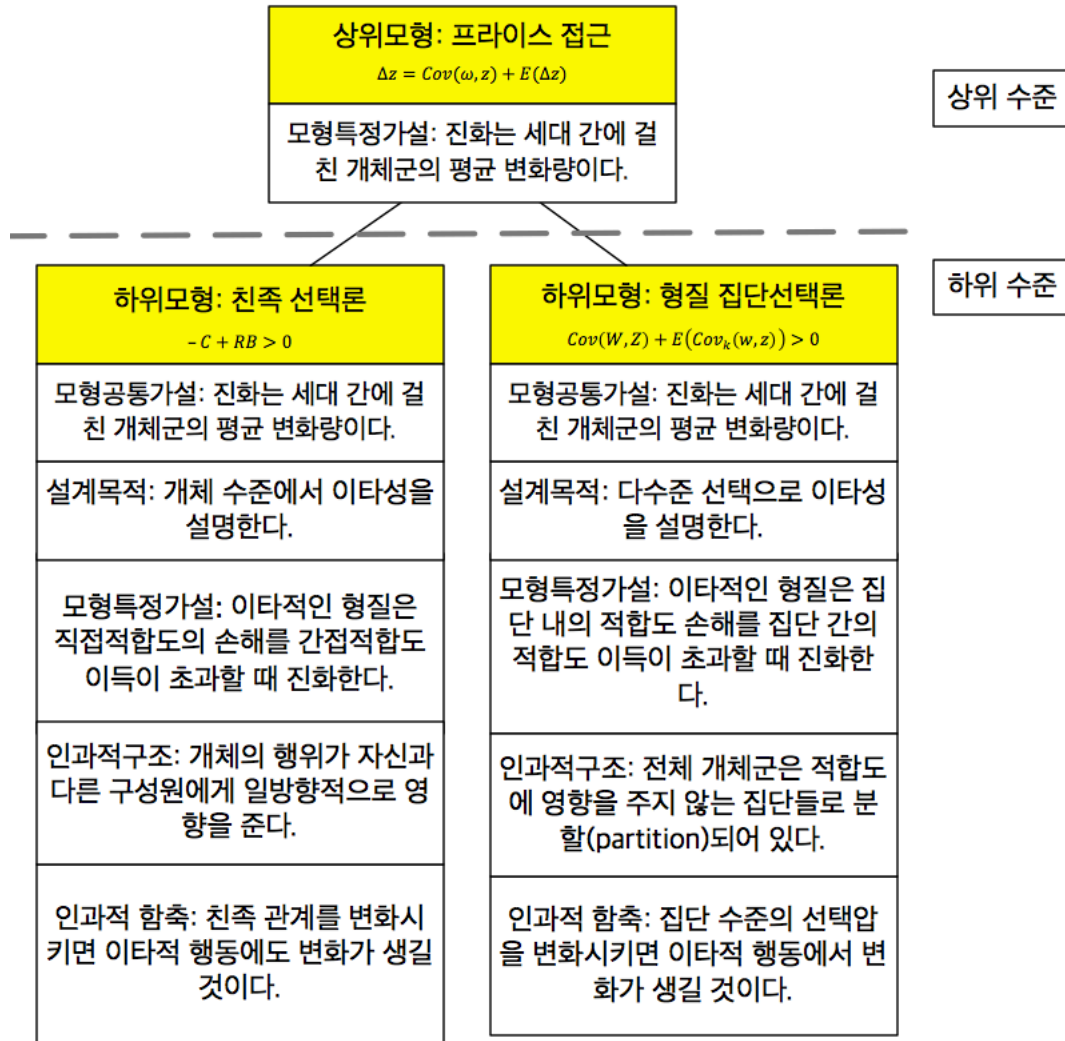


그림 10. 위계적 모형 시각으로 분석한 친족선택론과 형질 집단선택론의 이론 구조.

그림 10는 두 이론의 관계에 대한 철학적 재구성이다. 핵심은 친족선택론과 형질 집단선택론의 수학적 모형 모두를 포괄하는 수학적 모형인 프라이스 방정식이 존재하고, 그것으로부터 설계 목표에 따라서 두 이론이 설계되었다는 것이다. 그림 10이 전체적인 구조를 보여준다. 여기서 주목할 점은 이론들의 개체군 분할 방식이

인과적 과정에 대한 모형 설계자의 의도가 반영된 결과라는 사실이다. 따라서 이 분할 방식은 특정한 인과적 과정의 설명이란 의미가 있다(Okasha and Martens 2016, Okasha 2015, Marshall 2015).¹² 이 위계적 구조는 선택 수준 논쟁을 이해하는 데 중요하다. 다음 절에서 이 분석 방법을 실제 문제에 적용하도록 하겠다.

5. 동등성 논제의 문제와 맥락적 해법

이 절에서는 선택 수준 논쟁의 중심에 있는 ‘동등성 논제’와 그를 둘러싼 논쟁을 위계적 모형 시각을 이용해서 살펴볼 것이다. 그 과정에서 논쟁에서 이론 해석의 문제가 얼마나 중요한지 드러날 것이다. 분석을 위해 먼저 동등성 논제의 내용을 살펴보도록 하자. 형질집단 선택론을 비판하는 이 논증의 핵심은 형질집단 선택론과 친족 선택론의 모형이 수학적으로 동등하다는 것이다(장대익 2005, Dugatkin and Reeve 1994, Godfrey-Smith and Kerr 2002). 그 결과로 두 이론은 서로 번역이 가능하며, 초기 조건이 동일하다면 어떤 경우에도 같은 결과 값을 내놓게 된다.¹³ 요약하자면 동등성 논제는 다음과 같은 논리적 구조를 가진 주장이다.

¹² 분할 방식에 인과적 의미가 있다는 사실을 보이기에 이 장의 논의는 불충분하다. 그에 대한 더 상세한 분석이 3 장에서는 친족 선택론에 대해, 4 장에서는 형질집단 선택론에 대해 이루어질 것이다. 다만 이 절의 목표는 이론의 구조가 그림처럼 구성될 수 있다는 사실을 밝히는 것이므로, 여기서는 이 정도로 충분할 것이다.

¹³ 놀라울 정도로 쉽게 이 사실을 증명 가능하다. 형질집단 선택론의 집단 간 적합도와 집단 내 적합도를 다음과 같이 표현할 수 있다(Godfrey-Smith and Kerr 2002).

$$\pi_i = i\text{명의 } A\text{개체를 포함하는 집단의 전체 개체수}$$

(전제 1). 두 이론은 수학적으로 상호 번역 가능하다.

(전제 2). 두 이론은 같은 조건이면 동일한 결과를 예측한다.

(결론 3). 따라서 두 이론은 동등하다.

동등성 논제는 두 전제로부터 친족선택론과 형질 집단선택론 사이에 이론적으로 중요한 차이가 없다는 결론을 도출한다. 이 논제를 지지하는 연구자들은 두 이론이 동일한 현상을 단지 수학적으로 다르게 기술한 것일 뿐이라고 주장한다(Marshall 2011, Lehmann et al. 2007). 이들은 이론의 선택을 연구자의 취향이나 발견법 수준의 문제로 파악한다. 예를 들어, 리브와 두갯킨은 이론은 설명의 경제성, 이론의 단순성, 가설 생성 능력 등의 기준에 의해 이론을 선택하면 된다고 말한다(Dugatkin and Reeve 1994).

$$\phi_i = \frac{i\text{명의 } A\text{개체를 포함하는 집단의 } A\text{형질을 가진 개체수}}{i\text{명의 } A\text{개체를 포함하는 집단의 전체 개체수}}$$

여기서 π 가 집단의 적합도를 의미하며 ϕ 은 집단내 A 형질의 비율을 의미한다. 전체 개체군에서 A가 진화하려면 다음 조건을 만족하면 된다.

$$\pi_{i+1} > \pi_i \text{ (식 1)}$$

같은 결과를 친족 선택론을 통해서도 기술할 수 있다. 다음과 같이 α 와 β 를 정의하자.

$$\begin{aligned}\alpha_i &= i\text{명의 } A\text{개체와 } (n-i)\text{명의 } S\text{개체를 포함하는 집단의 } A\text{개체의 기대값} \\ \beta_i &= i\text{명의 } A\text{개체와 } (n-i)\text{명의 } S\text{개체를 포함하는 집단의 } S\text{개체의 기대값}\end{aligned}$$

α 는 A 형질을 가진 개체의 적합도를 의미하고 β 는 S 형질을 가진 개체의 적합도를 의미한다. 그런데 여기서 $\pi_i = i\alpha_i + (n-i)\beta_i$ 이므로, <식 1>은 $(i+1)\alpha_{i+1} + (n-i-1)\beta_{i+1} > i\alpha_i + (n-i)\beta_i$ 와 같다. 따라서 형질집단 선택론의 표현과 친족 선택론의 수학적 표현은 상호 변환 가능하다.

커와 갓프리스미스 같은 연구자는 두 이론은 동등하지만 경우에 따라 더 유용한 이론이 있다고 주장한다(Kerr and Godfrey-Smith 2002).

그런데 동등성 논제의 문제는 어떤 경우에는 두 이론이 사실의 문제에 있어서 다른 내용을 갖는 것처럼 보인다는 점이다. 과학 이론의 중요한 의의가 자연계의 현상을 설명하는 데 있다는 상식을 받아들인다면, 중요한 이론적 차이가 없는 이론은 사실의 문제에 있어서 차이가 없어야 할 것이다. 그러나 소버와 윌슨이 지적하는 것처럼 진화의 결과를 예측할 경우에는 동등성 논제가 성립하지만, 만약 인과적인 과정에 대해 묻는 경우에는 동등성 논제는 성립하지 않는다(Sober and Wilson 1999, 52, 331). 즉, 만약 우리가 ‘이 개체군에서 이타적 형질이 진화할 것인가?’라고 묻는다면 두 이론은 같은 답을 내놓을 것이다. 그런데 이번에는 질문을 바꿔서 ‘왜 이타성이 진화했는가?’라는 질문을 던진다면 두 이론은 다른 종류의 답을 내놓는다. 친족 선택론은 그 이유가 개체의 포괄적합도가 높기 때문이라고 답하는 반면, 형질집단 선택론은 집단의 이득이 개체의 손해보다 크기 때문이라고 답할 것이다. 이 두 답은 서로 다른 진화의 인과적 과정(causal process)을 묘사하므로 세계에 대한 실제적인 사실에 있어서 다른 답이다. 이 차이는 동등성 논제에 문제를 일으킨다. 동등성 논제의 제창자들도 두 이론에 차이가 전혀 없다고 주장하지는 않는다. 다만 그들은 그것이 사실에 대한 차이가 아니라 발견법적인 차이라고 주장하는 것이다. 그러나 위의 두 답변의 차이는 단지 발견법적인 차이일 수 없다. 따라서 어떤 질문을 던지느냐에 따라서 두 이론은 동등해 보이기도 하고 다르게 보일 수도 있다. 이 문제는 동등성

논제에 문제를 야기한다. 만약 두 이론이 근본적으로 동일하다면 언제나 동일한 결론을 주어야 할 것이기 때문이다.

동등성 논제만으로는 이 문제에 대해 답을 내놓기에 부족하다. 그러나 이 문제는 앞 절에서 분석한 위계적인 이론의 구조(그림 10)를 통해 해소 가능하다. 앞 절의 분석에서 보인 것처럼 친족 선택론 모형과 형질집단 선택론 모형은 프라이스 방정식으로부터 설계되었다. 두 모형은 프라이스 접근으로부터 진화를 수학적으로 정의하는 방식을 상속받고, 두 모형은 그 내용을 모형 공통 가설로 공유한다. 따라서 프라이스 접근에 기반해서 계산한다면 두 모형의 결과 값은 동일할 수 밖에 없다. 예를 들어, 한 개미 개체군을 연구하는 과학자가 있다고 상상해보자. 이 과학자를 과학자 A 라고 부르자. 과학자 A 의 관심은 오직 이 개체군에서 특정 형질의 빈도가 증가할 것인지, 감소할 것인지 여부에만 있다. 그의 입장에서 원하는 값을 얻기 위해서는 어느 모형을 선택해도 상관이 없다. 두 모형은 형식이 다르지만 잘 조정하면 어떤 모형을 이용하더라도 원하는 값을 얻을 수 있다. 그 이유는 두 모형이 프라이스 접근으로부터 상속 받은 모형 공통 가설이 이 특정 형질의 빈도에 대한 것이기 때문이다. 즉, 프라이스 접근은 진화의 결과로 유전자의 빈도 변화를 계산하고 그 방식을 친족 선택론과 형질집단 선택론에게 상속해준다. 두 이론은 이 모형 공통 가설을 공유하기 때문에 빈도 만을 계산한다면 어느 모형을 선택하든 결과가 같을 수 밖에 없다. 따라서 그는 원하는 모형을 취향에 따라서, 혹은 그 때의 상황에 따라 편리한 것을 선택하면 그만이다.

그러나 다른 목적을 가진 과학자도 생각해볼 수 있다. 과학자 B는 개체군의 빈도가 왜 변화했는지, 그 이유에 대해 관심이 있다. 과학자 A와 달리, 과학자 B의 입장에서 두 모형은 달라 보일 것이다. 친족 선택론은 개체의 행위자성으로 변화의 원인을 설명하는 반면 형질집단 선택론은 집단 간-집단 내 선택압의 차이로 원인을 설명명한다. 그러므로 결과에만 관심이 있는 과학자 A와는 달리 과학자 B의 시각에서 친족선택론의 근친도와 형질 집단선택론의 집단구조는 전혀 다른 의미를 가진 개념으로 이해될 것이다. 진화의 원인이란 측면에서 근친도와 집단 구조는 설사 값이 같다고 하더라도 경험적 의미가 다르기 때문이다.

과학자 A와 과학자 B를 사례를 보면 이론에 대한 이해가 모형을 보는 과학자의 관심에 따라 달라진다는 사실을 알 수 있다. 수학적 모형의 형식은 모형 제작자의 의도와 관련이 있으며 형식이 표현하는 인과적 과정에는 차이가 있다(Okasha 2008, Frank 1998). 그런데 이 차이는 과학자 B에게만 보이고 과학자 A에게는 보이지 않을 것이다. 이 대목에서 위계적 모형 시각은 이 차이를 이론을 해석하는 수준의 차이로 설명할 수 있다. 모형의 수직적 관계에서 하위 모형은 상위 모형의 가설을 상속한다. 그러므로 프라이스 접근에 포함된 가설을 친족 선택론과 형질집단 선택론 모두 포함한다. 프라이스 접근의 핵심적인 내용은 진화를 개체군 내의 형질 빈도 변화로 정의하는 것이므로 두 모형 모두 같은 방식으로 진화를 다루게 된다. 두 모형이 동등한 것처럼 보이는 경우는 두 모형이 공통으로 가지고 있고, 상위 수준에서 상속받은 진화를 다루는 방식에 주목할 때이다. 이 경우 식이 내놓는 결과가 동일하므로 두 모형 같은 이론처럼 보인다(과학자 A의 경우). 그러나 관심 수준을 낮춰서 모형이 제공하는

더 상세한 경험적 의미가 고려되는 경우에는 두 모형은 동등한 것으로 파악되지 않는다. 친족선택론과 형질 집단선택론은 서로 다른 가설을 포함하기 때문에 하위 수준에서는 서로 다른 내용을 가진다. 이들의 가설, 가정, 의도 등은 원리 수준에는 존재하지 않는 상세한 경험적 의미를 담고 있다. 그 경험적 의미는 하위 수준에서만 드러난다(과학자 B의 경우).

모형 특정적 가설과 모형 공통 가설을 구분하면 이 차이를 보다 분명하게 보일 수 있다. 친족선택론과 형질 집단선택론은 프라이스 접근으로부터 상속 받은 모형 공통 가설을 공유한다. 반면 서로 다른 모형 특정적 가설을 가진다. 이론을 상위 수준에서 고려할 때(과학자 A)는 모형 공통 가설에 관심을 가지게 되는 반면, 모형 수준에서 고려할 때(과학자 B)는 모형 특정적 가설에 관심을 가지게 된다. 이렇게 구분하고 나면 어떤 경우에 두 이론이 동등하게 보이고 어떤 경우에 그렇지 않은지 설명할 수 있다.

수학적 형식의 사례를 통해서 이 차이를 살펴보자. 두 가지 형식의 수학적 표현 '2+2'와 '3+1'이 있다고 하자. 이 두 표현은 전체 양을 서로 다르게 분할(partition)한다. 이때 철수는 사과를 2개 가지고 있고 영희는 사과를 2개 가지고 있다고 하자. 한 수학자가 두 사람이 가진 사과의 총합을 설명하려는 의도를 가지고 위의 수학적 표현을 내놓았다고 하자. 사과의 총합은 4이므로 2+2로 계산해도 3+1로 계산해도 그만이다. 물론 3+1로 계산하는 것은 직관적으로 올바른 문제 풀이가 아닌 것 같다. 그러나 의도에는 잘 부합한다. 그런데 의도를 바꿔 수학자가 두 사람 사이의 사과의 분포를 설명하기 위해 위의 수학적 표현을 내놓았다고 하자. 이 경우 두 식의 의미는 같지 않다. 2+2이라는 답변은 "철수: 2개, 영희: 2개"라는 사과의 분포를 뜻하고 3+1라는

답변은 "철수: 3 개, 영화: 1 개"라는 사과의 분포를 의미하기 때문이다. 따라서 경우에 $3+1$ 은 올바른 계산식이 아니다.

이처럼 수학적 모형이라도 의도와 풀고자 하는 문제의 맥락에 따라 무엇이 적절한 답인지가 달라질 수 있다. 선택 단위 논쟁의 경우는 두 이론의 항을 분할한 의도가 중요한 의미를 가지는 상황이다. 항을 분할하는 방식에 모형 설계자의 선택 단위에 대한 의도가 포함되어 있기 때문이다. 친족 선택론은 개체를 중심으로 진화 과정을 설명하려는 의도에 따라 직접, 간접 적합도를 분할하고 형질집단 선택론은 집단의 구분을 통해 진화 과정을 설명하려는 의도에 따라 집단 별로 적합도의 변화량을 분할한다.

동등성 논제를 옹호하는 연구자들이 주장하는 것처럼 친족선택론의 수학적 모형과 형질 집단선택론의 수학적 모형을 서로 수학적으로 변환하는 것은 쉽다(각주 11). 원리적으로 친족선택론의 수학 표현을 프라이스 식으로 바꾼 뒤, 이를 다시 형질 집단선택론의 표현으로 바꾼다면 쉽게 두 모형을 상호 변환할 수 있다. 그러나 두 모형의 설계자가 그 모형의 특정한 형태의 수학적 표현을 선택한 이유가 설계 목적 때문이라면 위의 변환은 설계자가 부여한 의미를 제거하게 된다. 친족 선택론이나 형질집단 선택론의 개체군 분할 방식에는 인과적 과정에 대한 설계자의 의도가 들어있으므로, 두 이론의 상호 변환은 이론이 가진 인과적 내용을 삭제한다.

여기서 선택 수준 논쟁에 많은 혼란을 가져온 것은 ‘예측’이란 용어를 사용하는 방식이다. 진화론 문헌에서 예측이란 용어는 진화의 방향을 예측하는 것을 의미하며, 일반적으로 이론이 예상하는 유전자 빈도 변화량의 의미로 사용된다. 그런데 그 의미의

예측은 상위 모형(프라이스 접근)에 포함되는 것이다. 이 예측에 대한 내용은 하위 수준 모형에도 포함되지만, 그것은 상위 모형으로부터 상속받은 것이다. 그러므로 ‘개체군의 빈도 변화’라는 예측의 의미는 친족 선택론과 형질집단 선택론 모두 모형 공통 가설의 형태로 공유하며, 그 이유로 인해 예측의 측면에서 두 모형은 구별되지 않는다. 그러므로 만약 통상적인 의미의 “예측”만을 염두에 둔다면 두 이론의 차이가 드러나지 않는다.

따라서 이 통상적인 의미의 ‘예측’은 두 이론 사이의 ‘차이’가 문제가 되는 상황에서는 논쟁을 해결하는 데 도움이 되지 않는다. 두 이론의 구별을 위해서는 모형 특정 가설과 그로부터 도출된 경험적 의미가 필요하다. 이 예측의 의미와 하위 수준 모형의 경험적 주장을 구별하기 위해, 저자는 ‘예측’과 ‘인과적 함축’이란 용어를 구분해서 사용한다. 여기서 예측은 세대에 걸친 개체군의 표현형의 빈도 변화를 의미하는 것으로 프라이스 접근에 의해 정의된 내용에 따르며, 그 내용은 상위의 모형에 포함된다. 반면 인과적 함축은 하위 이론이 포함하는 내용이며, 모형 특정적 가설로부터 도출되는 다른 종류의 예측이다. 저자는 친족 선택론과 형질집단 선택론 모형의 경우 모형 특정적 가설이 진화의 ‘원인’에 대한 의미를 담고 있기 때문에 인과적 함축이란 용어를 사용할 것이다.

명백히 예측과 인과적 함축은 경험적 의미가 다르다. 일반적인 의미의 ‘예측’의 검증은 개체군의 빈도 변화를 측정하면 된다. 반면 인과적 함축을 검증하기 위해서는 모형 특정적 가설로부터 도출된, 그 모형만의 특별한 예측을 시험해야 한다. 친족선택론과 형질 집단선택론의 인과적 함축은 모형이 가지는 인과적 구조에서

드러난다. 절의 분석이 보여주는 것처럼 인과 구조는 수학적 모형의 분할 방식에 구현되어 있고 그것은 설계 목적에 따라 세심하게 선택된 것이다. 친족선택론은 한 개체가 인과적 책임성을 가지는 인과적 함축을 가진다. 반면 형질 집단선택론은 두 수준에서 자연선택이 일어난다는 인과적 함축을 가진다.

예측과 인과적 함축을 구별하면, 친족선택론과 형질 집단선택론의 경험적 의미의 공통점과 차이점이 왜 발생하는지 알 수 있다. 핵심은 그림 10의 상위 수준에서 이론을 볼 때는 예측만이 고려되고 하위 수준에서 이론을 볼 때는 인과적 함축이 추가적으로 고려된다는 것이다. 이 이론을 해석하는 수준의 차이를 다음 표 1로 요약할 수 있다.

상위 모형의 수준	하위 모형의 수준
예측의 맥락 - 진화의 결과에 관심 - 번역 가능 - 두 모형의 의미는 동일	예측 맥락 + 인과적 함축의 맥락 - 진화의 결과와 원인에 관심 - 번역 불가 - 두 모형의 의미가 다름
경험적 의미: 예측 - 개체군내 형질 빈도 변화	경험적 의미: 예측 + 진화의 원인 친족선택론: 개체 VS. 개체 형질 집단선택론: 집단 VS. 집단

표 1. 이론의 고려 수준과 이론의 의미.

표 1 은 이론을 고려하는 수준에 따라서 파악되는 이론의 내용이 달라진다는 것을 보여준다. 상위 수준에서는 예측만 문제가 되고 하위 수준에서는 인과적 함축도 문제가 된다. 이렇게 수준을 구분하면 동등성 논제의 문제가 해소될 수 있다. 이 해결책을 ‘맥락적 해법’이라고 부르도록 하자. 맥락적 해법은 동등성 논제의 문제(어떤 경우에는 이론이 달라 보인다)가 언제 발생하는지를 알려준다. 원리의 수준에서 현상을 고려할 때, 연구자는 진화의 결과만 고려하면 된다. 이 경우 연구자는 아래 수준에 있는 모형들이 포함하는 가설을 고려할 필요가 없다. 따라서 이 경우에는 동등성 논제가 성립한다. 그러나 단지 결과가 아니라 더 상세한 경험적 의미에 관심을 가진 연구자라면 더 아래 수준으로 내려와야 한다. 이 경우에는 수학적 동등성이 성립하지 않는다.

여기서 연구자는 관심에 따라서 적절한 수준을 선택할 수 있다. 만약 단지 개체군의 빈도 변화만이 문제되는 상황이라면 상위 수준의 고려만으로 충분하다. 그러나 더 상세한 경험적 의미가 요구되는 상황이라면(예를 들면, 집단 구조가 선택에 미치는 영향을 연구하는 경우) 하위 수준에서 이론의 의미를 고려해야 한다. 수준의 적절성은 연구의 맥락에 의해서 결정되고, 수준에 따라 이론의 내용이 달라지므로, 이론에 대한 해석은 맥락적이다. 위계의 상위 수준이 동등성 논제가 성립하는 경우이고 위계의 하위 수준이 동등성 논제에 문제가 생기는 경우이다.

이런 식으로 동등성 논제가 성립하는 경우와 그렇지 않은 경우를 구분하면 동등성 논제의 문제가 해소될 수 있다. 결과적으로 맥락적 해법은 동등성 논제의 문제가 이론의 위계를 혼동하거나 적절하지 않은 수준을 채택했기 때문에 발생했다고

주장한다. 실제로 논쟁에 관여된 연구자의 일부는 동등성을 인정하고 일부는 인정하지 않는다. 위계적 모형 시각은 이들 사이의 의미론적인 혼란이 발생한 원인은 이론을 고려하는 수준의 차이라고 설명한다. 동등성을 인정하는 연구자들은 모형이 내놓는 결과에 초점을 두는 반면 동등성의 반대자들은 모형이 가지는 인과적 의미에 초점을 둔다. 이 관점의 차이로 인해 연구자들은 동일한 개념을 다른 의미로 사용하게 되고 그렇게 되면 논쟁은 해결될 수 없다. 그러나 맥락적 해법이 알려주는 것처럼 이론의 의미를 파악하는 수준이 가변적이라는 사실을 받아들이면 서로 왜 다른 주장을 하는지 이해할 수 있게 된다.

지금까지 논쟁에 관계된 연구자들은 모두 이론을 해석하는 수준이 고정된 것으로 가정하고 자신의 입장을 고수해왔다. 예를 들어, 동등성 논쟁에 반대하는 오키야와 오토카는 이론을 하위 수준에서 해석할 것을 주문한다(Okasha 2008, Otsuka 2016a). 이들은 소비의 '~의 적응(adapt of)'과 '~를 위한 적응(adapt for)'의 구분(Sober 1984, 98)을 인용하며 진화론에 있어서 보다 중요한 설명 방식은 후자라고 주장한다. 여기서 '~의 적응'은 진화의 결과에 대한 개념이고, '~를 위한 적응'은 진화의 원인에 대한 개념이므로, 두 개념을 이 절의 분석 방식으로 구분한다면 '~의 적응'은 상위 수준에서 프라이스 접근이 설명하는 것에 해당하고 '~를 위한 적응'은 하위 수준에서 두 모형이 설명하는 인과적 함축에 해당한다. 따라서 이들의 주장은 하위 수준에서의 이해가 상위 수준에 비해 항상 우월하다는 것을 전제한다. 이들은 과학적 탐구의 목적은 세계의 인과적 구조를 이해하는 것이므로 하위 수준의 설명 방식이 더 낫다고 주장한다. 그러나 문제는 '~를 위한 적응'이 중요한 필연적인 이유가 없다는 데 있다. 진화론의

맥락에서는 단지 결과만이 문제가 되는 상황도 있다. 중립 진화 같은 경우가 그 사례이다.¹⁴

더 나아가 상위 수준의 설명이 유용한 경우가 존재한다는 사실이 하위 수준의 우월성 주장에 대한 강력한 반론이 된다. 과학자가 상위 수준을 선택함으로써 얻는 중요한 이득은 하위 수준에 포함된 여러 요소들을 고려하지 않아도 된다는 점이다. 앞서 보인 것처럼, 상위 수준의 모형은 추상적이고 일반적이지만, 하위 수준 모형이 가지는 상세한 내용이 제외된다. 상세한 내용을 신경 쓸 필요가 없다면 연구자는 더 쉽게 연구를 진행할 수 있다. 그러므로 만약 하위 수준의 고려 사항인 인과적 과정에 대한 내용이 연구를 통해 달성하고자하는 목적과 관계가 없다면 굳이 하위 수준에서 모형을 다룰 필요가 없다. 그래펜(A. Grafen)이 제안한 표현형 속임(phenotypic gambit)이 그와 같은 실천적 이득에 대한 좋은 예이다(Grafen 1984, 2006, 2014). 그는 이것을 일종의 연구 전략(research strategy)으로 여긴다. 표현형과 유전형의 실제 관계는 대단히 복잡하며 아직도 완전히 밝혀지지 못했다. 따라서 이 관계를 정확히 설명하고 연구를 시작해야만 한다면 연구자는 연구를 시작할 수도 없다. 그래펜은 적합도가 항상 극대화된다는 가정을 하면 유전자-표현형 사이의 복잡한 관계를 간단한 선형적 관계로 치환할 수 있다는 것을 수학적으로 증명했다. 이 전략을 받아들이면 연구자는 유전형-표현형 관계의 세부 사항에 신경 쓸 필요가 없어진다. 그래펜에

14 중립 진화란 자연 선택의 작용 없이 무작위적인 변이에 의해서 개체군이 진화하는 경우를 말한다(Futuyma 2005).

따르면 지난 세기 이 전략은 이미 현장 연구자(field researcher)와 수학적 모형 설계자에게 중요한 실용적 이득을 주었다.¹⁵ 또 다른 예로 아미타니(Amitani)는 종 개념에 일종의 모호성이 존재함을 보여준다. 그런데 그는 그것이 설명의 실패가 아니라 오히려 개념적 유연성을 제공함으로써 과학학자에게 실천적 유용성을 준다고 주장한다(Amitani 2015).

그러므로 상세한 내용을 가진 모형이 항상 좋은 것은 아니다. 수준의 선택에 있어 중요한 기준은 모형 설계자의 목적과 의도를 잘 충족하느냐이다. 연구자는 설계 목적에 부합한다면 상위 수준을 선택함으로써 연구를 더 용이하게 만들 수 있다. 따라서 오카야나 오츠카의 논증은 항상 낮은 수준의 설명이 항상 더 나은 설명이라는 잘못된 전제에 기반하기 때문에 설득력을 잃는다.

동등성을 옹호하는 연구자들도 마찬가지로 오류를 범한다. 이들은 두 이론이 항상 동등하다고 주장하므로 이들 또한 수준이 고정되어 있음을 전제한다. 그러나 연구자의 관심에 따라서 어떤 경우에는 그 형질이 ‘왜 진화했는지’가 연구의 초점이 되고 그 경우에는 인과적 과정이 핵심적인 차이가 된다. 소비의 아래턱과 윗턱 사례를 살펴보자(Sober 1984, 84). 어떤 턱이든 두 부분의 결합이므로 결과의 측면에서만 보면 두 턱은 동일한 적합도를 가진다. 그러나 진화의 ‘결과’가 아닌 ‘이유’가 연구의 초점이라면 문제가 달라진다. 특정한 먹이를 먹는 데 아래턱의 구조가 유리했기 때문에 특정한 턱의 구조가 진화했다고 하자. 이 경우 아래턱과 윗턱의 의미는 다르다. 적응은

¹⁵ 그는 이 이득을 친족선택론을 옹호하는 논증으로 사용하지만 본 연구의 맥락에서 그것은 프라이스 접근 수준에서 얻어지는 이득이다. 그가 그렇게 주장하는 이유는 이론의 수준을 고려하지 않았기 때문이다.

아래턱이 유리했기 때문에 일어난 것이고 윗턱은 단순히 아래턱의 변화에 따라서 같이 변한 것 뿐이다. 이처럼 진화의 이유가 문제가 되는 경우 동등성이 성립하지 않는다. 동등성 논제의 옹호자 또한 상위 수준에 시선을 고정하므로 인과적 설명이 중요한 사례를 무시하는 문제를 일으킨다.

6. 소결

지금까지 저자는 이론의 해석을 위한 틀, 위계적 모형 시각을 제안했다. 그리고 그것을 이용해서 선택 단위 논쟁의 중요한 두 이론 친족 선택론과 형질집단 선택론의 구조를 분석했다. 분석 결과는 두 이론 모두 하나의 수학적 모형인 프라이스 방정식에서 도출가능하며, 따라서 위계적인 구조를 이루고 있다는 것을 보여준다. 이 결과가 가지는 중요한 함축은 이론을 해석하는 위계 수준에 따라서 이론의 의미가 달라진다는 것이다. 저자는 논쟁에서 발생하는 의미론적 혼란이 이 위계의 차이를 무시했기 때문에 발생했다고 주장한다.

논쟁의 중요한 대상 중 하나인 동등성 논제를 놓고 논쟁의 참여자들은 서로 상반되는 주장을 한다. 그러나 이 장의 분석이 보여주는 것처럼 하나의 고정된 이론 해석의 수준이 있다는 전제를 버리면 동등성 논제의 문제는 실제로는 존재하지 않는 유사 문제(pseudo-problem)로 보인다. 논제에 대해 양측의 의견이 일치하지 않는 이유는 이론을 보는 수준이 다르기 때문이다. 따라서 논쟁은 위계가 맥락적이라는 사실을 인정하면 해소될 수 있다.

그러나 이것으로 모든 문제가 해결된 것은 아니다. 여전히 중요한 문제들이 남아 있다. 두 이론은 상위 수준에서 동등하지만 하위 수준에서는 그렇지 않다. 따라서 두 이론의 진정한 차이는 하위 수준에서 드러날 것이다. 저자는 지금까지 하위 수준에서 두 이론의 차이를 인과적 함축의 차이라고 설명했다. 그러나 지금까지의 분석만으로는 그 사실을 증명하기에 충분하지 않다. 따라서 이 문제를 다루기 위해 본 연구는 3장에서 2010년 네이처(*Nature*) 학술지 상에서 진행된 친족 선택론에 대한 논쟁을, 4장에서는 형질집단 선택론의 관점 다원주의(*perspective pluralism*)의 문제를 다룰 것이다. 다음 두 장에서 각각의 문제를 다루면서 이 장의 분석을 더 발전시키도록 하겠다.

3장. 친족 선택론(kin selection theory)에 대한 논쟁¹⁶

1. 서론

지난 반세기 동안 진화학계에서 친족 선택론은 주류 이론으로 확고한 지위를 지켜왔다. 그런데 최근 이 아성에 대한 거센 비판이 제기되었다. 논쟁의 도화선이 된 것은 이론생물학자 노왁(M. Nowak)과 타니타(C. Tanita), 그리고 사회생물학자 윌슨(E. O. Wilson) 3 명이 2010 년 학술지 네이처(*Nature*)에 게재한 논문이었다(Nowak, Tarnita, and Wilson 2010). 이 논문에서 이들은 친족 선택론이 중요한 이론적 제약을 가지고 있으므로 일반적인 진화 이론이 아니라고 비판했다.¹⁷ 더 나아가 이들은 친족 선택론을 본인들이 지지하는 다수준 선택론으로 교체해야 한다고 주장했다. 당연하게도 이 논문은 학계에 파란을 불러왔으며 다음 해 같은 학술지에 137 명의 친족 선택론 지지자들의 이름이 실린 연판장 같은 반박 논문이 실렸다. 이들은 노왁과 그 동료들이 일반적인 이론과 특수 사례를 혼동하고 있으며 노왁 등이 비판하는 이론적 제약은 친족 선택론을 특수한 사례에 적용할 경우에만 발생하는 것이라고 반론했다(Abbot, et al. 2011).

¹⁶ 이 장의 내용은 전진권, 장대익 (2015), 「포괄적합도 이론 논쟁과 의미론적 문제」, 『과학철학』 18 권 1 호 의 내용을 바탕으로 한다.

¹⁷ 실제로 여기서 친족 선택론을 지칭할 때 사용된 용어는 '포괄 적합도 이론(inclusive fitness theory)'이다. 그러나 실제로 포괄 적합도 이론과 친족선택론은 같은 의미로 사용되고 있으므로, 혼동을 피하기 위해 본 연구에서 저자는 따로 포괄 적합도 이론이란 용어를 사용하지 않고 친족 선택론으로 통일해서 사용하도록 하겠다.

논쟁은 지금도 계속되고 있다. 그런데 이 논란에는 이해하기 어려운 측면이 있다. 친족 선택론은 수학적 모델링을 핵심으로 하는 정교한 이론이다. 그런데 한 쪽에서는 그 모델이 특수한 조건이 만족될 때만 적용될 수 있다고 주장하고, 반대쪽에서는 아무 제약이 없는 일반적인 모델이라고 주장한다. 수학적 모형은 외견상 명백해 보이는 데도 불구하고 이론의 해석에 대해 이견이 존재한다는 사실은 얼핏 보기에 납득하기 어렵다. 이 장의 목표는 이처럼 곤혹스러운 상황이 발생하게 된 원인을 밝히는 것이다. 뒤에 논의되겠지만, 그 원인은 논쟁 당사자들이 친족 선택론이라는 이론이 무엇을 의미하는지 다르게 해석하기 때문이다. 그 때문에 이들은 하나의 수학적 모델 또한 다르게 이해하게 되었다. 이와 같은 의미론적 혼동이 발생하는 근본적인 이유는 친족 선택론이 복잡한 이론이기 때문이다. 사실 친족 선택론의 수학적 모형은 여러 모형으로 구성된 복합적인 이론이다. 그러나 많은 진화론 문헌은 친족 선택론을 마치 간단한 이론처럼 다룬다(Frank 1998). 이론을 단순하다고 생각하면 그것에 다른 해석의 여지가 존재한다고 상상하기 어렵다. 논쟁에서 벌어지는 많은 의미론적인 혼란이 이처럼 다른 해석의 여지를 인지하지 못한데서 기인한다.

이 복잡성을 보이기 위해 이 장의 분석은 해밀턴(W. D. Hamilton)이 1964 년 처음 친족 선택론을 제안하면서 사용한 수학적 모형의 구성 과정에 초점을 맞춘다(Hamilton 1964). 그를 위해, 1 장에서 제안된 위계적 모형 시각을 이용해서 모형 구성 과정을 2 절에서 분석한다. 그 과정은 4 개의 단계로 구분된다. 흥미롭게도, 이 단계들은 서로 독립적이기 때문에 모든 단계가 필수적이지 않다. 그렇기 때문에 어떤 단계를 이론에 포함 시킬 수도 있고 제외시킬 수도 있다. 이때, 연구자가 어떤 단계를 이론 구성의

필수 요소로 포함시키느냐에 따라 이론의 의미가 달라진다는 사실이 이 장의 핵심이다. 이 장은 이렇게 달라지는 이론의 의미들을 이론의 ‘해석(interpretation)’으로 이름 붙이고, 친족 선택론에 대해 적어도 4 가지 해석이 가능함을 수학적 모형의 분석을 통해 보인다. 더 나아가 저자는 논쟁 참여자들이 이론을 어떻게 다르게 해석했는지 보일 것이다.

무엇보다 이 분석의 의의는 친족 선택론의 타당성에 대한 검증을 가능하게 해준다는 데 있다. 왜냐하면 각각의 해석에 대해서 기존에 제기된 친족 선택론에 대한 비판점들이 다른 의미를 갖기 때문이다. 이 장은 다음의 대표적인 세 가지 문제 제기에 초점을 맞출 것이다.

- 동어반복(tautology) 문제

친족 선택론(해밀턴 규칙)은 동어반복에 불과하다. 따라서 그것은 아무것도 설명하지 않는다(Allen, Nowak, and Wilson 2013, Allen and Nowak 2016)

- 근친도(relatedness) 문제

친족 선택론은 오직 친족 관계에만 적용 가능하다(Nowak, Tarnita, and Wilson 2010).

- 일반성(generality) 문제

친족 선택론은 비현실적인 가정을 포함한다. 예를 들어, 가법성(additivity), 약선택(weak selection), 1:1 상호작용(pair-wise interaction), 등. 따라서 이론의 적용

범위가 제한적이다(van Veelen 2009, Wild and Traulsen 2007, Traulsen 2010, Nowak, Tarnita, and Wilson 2010).

이 문제들은 친족 선택론에 대해 제기된 중요한 비판들이다. 3 절의 분석은 해석에 따라 문제의 심각성이 달라진다는 사실을 보일 것이다. 결과적으로 이 장의 분석은 이론에 대한 해석의 다양성을 소홀히 다뤘기 때문에 비판자들이 친족 선택론을 비판하는 데 성공하지 못했다는 것을 보여줄 것이다. 나아가 이 장의 분석의 결과는 어떤 해석이 친족 선택론에 대한 적절한 이해 방식인지 보여줄 것이다.

2. 해밀턴의 이론 도출 과정

2 장에서 저자는 친족 선택론이 수학적 모형을 구하는 방법을 간략히 언급했지만 그 구체적인 과정을 소개한다. 친족 선택론(kin selection theory)으로 불리는 이론은 많은 진화론 문헌에서 해밀턴 규칙이 만족될 때 이타적인 형질이 진화할 수 있다는 주장으로 이해되어 왔다. 해밀턴이 제안한 수학적 모형화의 결론은 다음의 간단한 수식으로 정리할 수 있다.

해밀턴 규칙(Hamilton's rule): $RB > C$

(R: 근친도 relatedness, B: 이득 benefits, C: 비용 cost 을 의미한다)

이 부등식은 흔히 해밀턴의 규칙(Hamilton's rule)이라고 불리며, 친족 선택론의 핵심으로 여겨졌다. 이때 해밀턴 규칙은 '어떤 형질이 주는 이득에 근친도를 곱한 것이 그 형질로 인한 비용보다 크면 그 형질이 진화한다'는 의미로 해석된다.¹⁸ 이 해석은 직관적이고 많은 수학적 지식을 요구하지 않는다. 이렇게 해석하면 이론 뒤에 있는 복잡한 내용이 드러나지 않기 때문에 마치 친족 선택론이 간단한 이론처럼 보인다. 그러나 대중적으로 알려진 것과 달리 해밀턴 규칙은 매우 복잡한 과정을 거쳐서 얻어진 것이다. 그 과정을 해밀턴은 다음과 같이 요약한다.

포괄적합도는 한 개체가 다 자란 후손의 생산을 통해서 실제로 나타나는 개체의 적합도라고 생각할 수 있다. 이 후손의 적합도 계산은 분할(stripped out)되었다가 나중에 특정한 방식으로 합쳐지는(augmented) 형태가 된다. 먼저 특정한 사회적 환경에 따른 손실이나 이득에 노출되지 않는 적합도는 그대로 두고, 개체의 사회적 환경에 따른 것으로 간주될 수 있는 모든 요소를 제외시킨다. 이후에 이 양은 개체 자신이 그 이웃의 적합도에 영향을 줄 수 있는 손해와 이득의 크기의 특정한 비율에 따라 합쳐진다. 문제의 이 특정한 비율은 이 개체가 영향을 주는 이웃들과의 관계에 대한 계수이다. 복제된 개체에는 1, 형제에 대해서는 1/2, 삼촌사이에는 1/4, 사촌에 대해서는 1/8, ...그리고 그 관계가 무시될 정도로 작은 모든 이웃에 대해서는 0 이 된다(Hamilton 1964, 8).

¹⁸ 예를 들어, Dawkins (2006), Williams (1966).

이 인용문에서 해밀턴은 부모 세대에서 자식 세대로 이어지는 유전자 빈도의 변화, 즉 진화를 수학적으로 기술하는 방법을 요약하고 있다. 그것은 여러 단계의 과정이 조합된 것이다. 그 과정은 다음의 4 단계로 구분된다.

단계 #1: 적합도 정의

먼저, 해밀턴은 모형 구성을 위해 적합도를 그 개체가 남기는 후손의 수로 정의했다(Hamilton 1964, 1). 그리고 그 양을 프라이스 방정식(Price's equation)을 이용해서 표현했다.¹⁹

프라이스 방정식

$$\Delta \mathbf{z} = \mathbf{Cov}(\boldsymbol{\omega}, \mathbf{z}) \text{ (식 1).}$$

(여기서 $\boldsymbol{\omega}$ 는 적합도의 평균값, $\mathbf{z}$ 는 개체값의 평균을 나타낸다. 자연선택의 효과는 두 변수 사이의 공변으로 표현되었다.)

¹⁹ 1964 년 논문에서 해밀턴은 프라이스 방정식을 사용하지 않았다. 그러나 그가 사용한 원래 방식은 일반성에 문제가 있어 현대의 논의와 연결이 되지 않는 문제가 있고 나중에 본인도 자신의 방법과 프라이스의 방법이 수학적으로 동등하다는 사실을 인정했으므로(Price 1970, Hamilton 1970) 프라이스 방정식을 이용해서 정리하는 편이 나을 것이다. 이후의 정리는 Frank (1998), Queller (1992a)의 현대적 표기법을 따른 것이다.

단계 #2: 두 적합도로 분할(Stripping out into two fitness)

이어서 해밀턴은 프라이스 방정식으로 기술되는 진화적 변화의 양을 개체군 분할을 통해 다음의 두 요소로 분할한다.

- 직접 적합도(direct fitness): 모형이 기술하는 대상이 되는 개체 자신의 적합도. 개체군 내 다른 개체와 상관이 없다.
- 간접 적합도(indirect fitness): 대상 개체와 상호작용하는 다른 개체들의 적합도. 변화의 양은 개체의 형질에서 기인한다.

그는 전체 진화적 변화를 두 적합도의 변화로 기술한다는 위의 아이디어를 선형 회귀 모형(linear regression model)을 이용해서 수학적으로 표현했다(Frank 1998).

수학적 모형: 선형 회귀 모형

$$\omega = a + \beta_{w,z,z'} z + \beta_{w,z',z} z' + \epsilon \quad (\text{식 2})$$

(여기서 ω 는 평균 적합도 $\beta_{w,z,z'} z$, $\beta_{w,z',z} z'$ 는 편회귀 계수이며 두 항은 각각 직접 적합도, 간접 적합도를 표현한다.)

단계 #3: 적합도 합산(Augmenting direct fitness and indirect fitness)

이제 식 2를 식 1에 대입해서 다음 식을 얻는다.

$$\Delta z = Cov(z, a) + \beta_{wz, z'} cov(z, z) + \beta_{wz', z} Cov(z, z') + Cov(z, \varepsilon)$$

우변의 첫번째 항은 상수이고, 마지막 항인 잔차는 z 에 다른 영향이 없다고 가정하면 선형 회귀 모형에 따라서 소거할 수 있다.²⁰ 그러면 다음 식을 얻을 수 있다(Queller 1992a).

$$\Delta z = \beta_{wz, z'} + \beta_{wz', z} Cov(z, z') \quad (\text{식 3})$$

이 식은 단계 #2의 두 요소를 합산해서 전체 적합도 변화를 계산한 것이다. 그런데 간접 적합도는 대상 개체의 적합도와 다르므로 대상 개체와 다른 개체가 유전자를 공유하는 비율만큼 곱해져서 전체 변화에 기여한다. 따라서 해밀턴은 $Cov(z, z')$ 을 이 유전적 관계의 계수(근친도)라고 해석하고 $\beta_{wz, z'}$ 를 비용으로 $\beta_{wz', z}$ 를 이득으로 해석할 수 있다고 하였다. 이렇게 해석된 식 3을 진화가 일어날 조건($\Delta z > 0$)에 대입해서 얻어지는 식이 바로 해밀턴 규칙이다.

해밀턴 규칙

$$RB > C$$

²⁰ 웰러는 이 조건을 분리 조건(separate condition)이라고 부른다(Queller 1992b). 이 조건이 만족되려면 가법성, 약선택 등의 가정이 요구된다. 이 가정들의 도입이 논쟁의 쟁점일 뿐만 아니라 이 장의 핵심적인 문제이기도 하다. 다만 여기서는 모형 설계 과정을 보이는 것이 목적이므로 다음 결과를 얻기 위해 이들 가정이 요구된다는 것만 밝히고 뒤의 절에서 상세히 논의하도록 하겠다.

단계 #4: 계보적(genealogical) 근친도 측정

마지막으로 대상 개체와 다른 개체와의 유전적 관계의 계수(R)를 구해야 한다. 여기서 해밀턴은 그 값을 친족 관계를 통해서 측정할 수 있다고 말하고 있다. 예를 들어, 대상 개체와 부모와의 유전자를 공유할 확률은 $1/2$ 이므로 이 경우 근친도를 $1/2$ 로 정할 수 있다. 연구 대상 개체군의 가계도를 구할 수 있다면 이런 식으로 근친도를 계산할 수 있다.

계보적 근친도 측정: R 은 친족 관계의 계수이다.

이 긴 과정을 마치면 비로소 전체 개체군의 변화량을 얻을 수 있게 된다. 해밀턴은 이 값에 포괄 적합도(inclusive fitness)라는 이름을 붙였다. 이처럼 친족 선택론을 통해 진화 과정을 모델링하기 위해서는 복잡한 여러 단계를 거쳐야 한다.

그런데 중요한 사실은 위에 나열한 각각의 단계가 독립적이라는 사실이다. 예를 들어, 한 연구자가 적합도 합산 과정(단계 #3)을 거쳐서 해밀턴 규칙을 얻었다고 하자. 그런데 다음 단계에서 해밀턴 규칙의 계수 R 을 반드시 계보적 방법으로 구해야 하는 필연적인 이유는 없다. 그는 다른 방법으로 구한 R 값을 사용할 수도 있다. 예컨대, 그가 R 값을 계보적 관계가 아니라 염기 서열 해독(DNA sequencing)을 통해서 결정했다고 하자. 그렇다면 이 연구자에게 단계 #4 는 필수적이지 않을 것이다. 그런 의미에서 친족 선택론은 자체로 논리적으로 엄밀하게 짜여진 이론이라고 할 수 없다. 사실, 그것은 여러 가지 이론적 주장의 집합이다.

이처럼 단계들 중에서 무엇을 이론에 필수적인 과정이라고 생각하느냐에 따라서 친족 선택론의 의미는 달라질 수 있다. 여기서 발생하는 문제를 저자는 친족 선택론에 대한 ‘해석의 문제(interpretation problem)’라고 부를 것이다. 해석의 문제가 어떻게 발생하는지 예를 들어 보겠다. 과학자 1은 친족 선택론이 위의 4 단계를 모두 포함하는 이론이라고 생각하고 과학자 2는 3 단계 까지만 친족 선택론에 포함된다고 생각한다고 하자. 이 경우 과학자 1은 단계 #4가 이론적에 필수적이라고 생각하는 반면 과학자 2는 그것이 부수적인 것이라고 생각하게 된다. 이때 단계 #4에 중대한 이론적 결점이 발견되었다고 하자. 이 증거의 중요성은 친족 선택론을 어떻게 해석하느냐에 따라서 달라진다. 과학자 1에게 그것은 친족 선택론에 문제가 되는 증거가 되는 반면 과학자 2에게 그것은 친족 선택론 자체와는 무관한 증거가 된다. 따라서 두 사람은 하나의 사실을 놓고 전혀 다르게 상황을 파악하게 될 것이다. 저자가 강조하고 싶은 것은 이 가상의 사례와 같은 일이 실제 논쟁 상에서 벌어고 있다는 사실이다. 예컨대 윌슨(E.O. Wilson)은 단수이배체 가설의 문제 때문에 본인이 친족 선택론을 반대한다고 밝히고 있다(Wilson 2013). 그러나 친족 선택론을 옹호하는 쪽에서는 단수이배체 가설은 친족 선택론에 필수적이지 않으며 친족 선택론과 동치되어서도 안된다고 말한다(Abbot, et al. 2011, E7). 이것은 해석의 문제가 발생한 명백한 사례이다. 친족 선택론에 대한 논쟁에서는 이와 같은 문제가 도처에서 발생하고 있다. 따라서 이론에 대한 해석이 명확해지면 논쟁의 많은 부분이 해소될 것이다.

앞서 보인 복잡한 수학적 모형 도출 과정에 대한 서로 다른 이해 방식을 친족 선택론에 대한 해석들이라고 부르도록 하자. 해밀턴이 사용한 방법에는 적어도 4 가지

단계가 등장하기 때문에 그로부터 4 가지 해석을 구분할 수 있다. 가능한 해석을 다음 표 2 에 보였다.

해석의 이름	포함하는 단계
친족관계(kinship) 해석	1 + 2 + 3 + 4
해밀턴 규칙(Hamilton's rule) 해석	1 + 2 + 3
개체 선택(individual selection) 해석	1 + 2
프라이스 접근(Price approach) 해석	1

표 2. 친족 선택론의 4 가지 해석

이 4 가지 해석은 각각 포함하는 과정이 다르다. 친족관계(kinship) 해석은 과정 #1~#4 를 모두 포함한다. 따라서 이 해석에 따르면 친족 선택론은 근친도를 계보적으로 결정하는 과정까지 포함한다. 여기서 과정 #4 를 빼면 해밀턴 규칙 해석이 된다. 이 해석에 따르면 해밀턴 규칙과 같거나 동등한 형식의 수학적 모형을 포함하면 친족 선택론이다. 뒤에 상세히 보이겠지만 해밀턴 규칙을 얻으려면 몇가지 가정이 이론에 포함되어야만 한다. 이 가정이 일으키는 문제를 뒤에 논의할 것이다. 여기서 다시 과정 #3 을 빼면 개체 선택론 해석이 된다. 이 해석에 따르면 개체의 적합도를 직접 적합도와 간접 적합도로 구분하면 친족 선택론이다. 다시 과정 #2 를 빼면 프라이스 접근 해석이 된다. 이 해석에 따르면 프라이스 방정식을 사용해서 관심 대상

개체군의 진화적 변화를 기술하면 친족 선택론이 된다. 4 가지 해석들 사이의 관계를 그림으로 표현하면 다음과 같다.

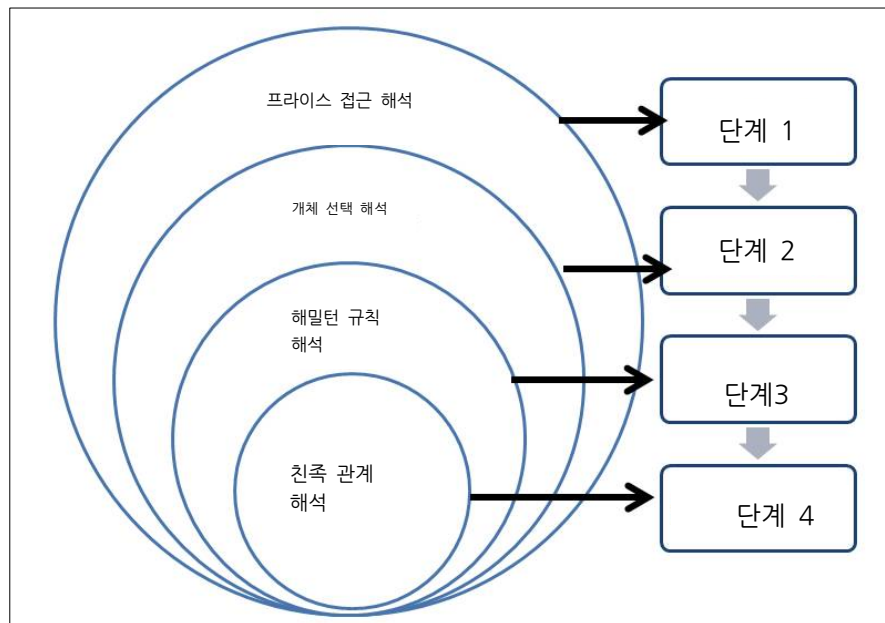


그림 11. 친족 선택론의 수학적 모형 도출 과정과 해석들 사이의 관계.

그림 11은 친족 선택론의 수학적 모형에 대한 위계적 모형 시각에 따른 분석이다. 각 단계에서 다른 내용들이 포함되고 그에 따라 상위의 모형에서 하위의 모형이 도출되었다. 또한 위계의 어느 수준에서 이론을 해석하느냐에 따라서 이론의 의미가 달라진다. 이 대목에서 해석의 문제가 친족 선택론에 대한 논쟁에서 중요한 이유는 논쟁에서 친족 선택론의 ‘일반성(generality)’이 문제가 되었기 때문이다. 비판자들은 친족 선택론이 진화의 일반 이론이 아니라 제한된 사례에만 적용 가능한 이론이라고 주장했다(Nowak, Tarnita, and Wilson 2010, Allen, Nowak, and Wilson 2013). 이들이

문제 삼은 핵심 논거는 친족 선택론에 중요한 이론적 가정들이 있고 그것 때문에 이론의 적용 범위가 줄어든다는 것이었다. 그런데 그림 11의 해석들은 각각 이론적 제약의 범위가 다르다. 예컨대, 가장 많은 단계가 포함된 친족관계 해석은 가장 많은 가정을 포함하고 따라서 일반성이 적다. 반대로 프라이스 방정식 해석은 가장 적은 단계를 포함하므로 가장 가정이 적고 따라서 가장 일반적이다.

해석에 따라서 일반성의 정도가 다르므로 어떤 해석을 선택하느냐가 비판하는 입장이든, 반론하는 입장이든 중요한 의미가 있다. 그리고 저자는 논쟁 참여자들이 의도적으로 자신의 입장에 유리한 쪽으로 친족 선택론을 해석하려고 노력한다고 의심한다. 그러므로 해석의 차이를 명확히 분석하려는 노력은 친족 선택론에 대한 논쟁에 도움이 될 것이다. 다음 절에서 각 해석을 상세히 분석하고 논쟁의 맥락에서 각 해석이 가지는 의의에 대해 논의하도록 하겠다.

3. 가능한 해석들

ㄱ. 친족관계 해석

친족 선택론은 초기에 친족 관계에 대한 이론으로 알려졌다. 그 이유는 메이나드 스미스(J. Maynard-Smith)가 해밀턴의 이론에 ‘친족선택론(kin selection)’이라는 이름을 붙이고 그것을 친족 관계를 중심으로 하는 이론으로 해석했기 때문이다(Maynard-Smith 1964). 당시 해밀턴은 무명의 연구자였기 때문에 많은 동료들이 해밀턴이 아니라

메이나드 스미스의 논문을 통해서 친족 선택론을 접했다. 여전히 많은 연구자들이 친족 선택론의 핵심에 친족 관계에 대한 분석이 있다고 생각한다.²¹ 그러나 이 해석은 해밀턴 법칙의 근친도 R 에 친족관계를 통해서 얻은 값을 대입하므로(예: 형제일 경우 $R=0.5$, 사촌일 경우 $R=0.25$) 이론이 적용될 수 있는 대상이 친족 집단으로 한정된다는 문제가 있다. 예를 들어, 현대 사회의 인간은 친족이 아닌 많은 사람과 빈번하게 상호 교류하며 심지어 수렵 채집 사회에서도 비친족 구성원과의 빈번한 교류가 있었다는 증거가 있다. 따라서 친족 관계 해석에 따른다면 친족 선택론은 인간의 진화를 연구하기에 적절하지 않은 이론이 된다(Nowak, Tarnita, and Wilson 2010, 1060). 그렇다면 이 해석에 대해 친족 집단이라는 특수한 구조의 집단에만 적용 가능한 제한적인 이론이라는 비판은 타당하다.

더욱이 친족 선택론의 제안자인 해밀턴 본인도 후일 이 해석을 거부했다. 1964 년의 논문에서 그는 해밀턴 규칙을 친족 관계를 중심으로 소개했지만 1975 년이 되면 그것이 친족 관계보다 더 포괄적인 이론이라고 말한다.

“친족관계(kinship)는 유전자형 사이의 양의 회귀를 얻기 위한 한 방법에 불과하다...포괄 적합도 개념은 ‘친족 선택’ 보다 일반적이다.”(Hamilton 1975, 337).

²¹ 예를 들어, Bourke (2014), Gintis (2013).

여기서 “유전자형 사이의 양의 회귀”가 근친도를 의미한다. 따라서 그의 말은 근친도가 친족 관계보다 더 넓은 개념이라는 뜻이다. 심지어 해밀턴 본인이 집단 간의 이주율로도 근친도를 표현할 수도 있음을 보였다(Hamilton 1975). 그 사실은 이론적으로 친족 선택론이 반드시 친족 관계에 의존할 필요가 없음을 보여준다. 또한 현재 우리는 유전자의 상관 관계를 만드는 다른 매커니즘을 많이 알고 있다.²² 또한 친족 선택론의 지지자 중에도 많은 연구자 또한 친족 선택론이 반드시 친족 관계에 의존할 필요는 없다고 주장한다(West, El Mouden, and Gardner 2011, Gardner, West, and Wild 2011)..

결론적으로 친족 선택론을 친족 관계 해석으로 이해하게 되면 그것은 이론적 제약을 가진 제한적인 이론이란 비판이 힘을 얻게 된다. 비록 이 해석이 친족 선택론의 초기에 중요한 역할을 담당하기는 했지만 그것은 친족 선택론을 너무 좁은 이론으로 이해한다.

ㄴ. 해밀턴 규칙 해석

앞 절에서 얻을 수 있는 교훈은 친족 선택론에 대한 너무 좁은 해석은 비판이 여지가 크다는 것이다. 이 절의 해밀턴 규칙 해석은 친족 관계 해석보다 넓은 적용

²² 예를 들면, 녹색수염효과(green beard effect) (Dawkins 2006), ‘유유 상종(positive assortment)’(Fletcher and Doebeli 2009) 등.

범위를 가지므로 가능성 있는 대안이 될 수 있다. 이 해석에서 과정 #4가 제외되므로 근친도는 회귀계수 R 로 표현되는 유전적 연관이면 충분하다.

이 해석에 따르면 친족 선택론은 ‘해밀턴 규칙 혹은 그에 상응하는 수학적 형식화를 통해 적합도를 기술하는 이론’이란 의미가 된다. 과정 #3까지를 완료하면 해밀턴 규칙이 얻어지기 때문이다. 그런데 바로 이 해석이야말로 최근 가열된 비판의 초점이라고 할 수 있다. 앞 절에서 보인 것처럼 과정 #3은 과정 #2에서 분할한 직접 적합도에 근친도를 곱한 간접 적합도를 단순히 합산한 것이다. 그러나 그것이 올바른 수학적 도출이라면 가법성(additivity), 약선택(weak selection) 등의 가정이 요구된다.²³ 친족 선택론의 비판자들은 이 가정이 성립되는 사례가 자연계에는 별로 없으며, 그렇기 때문에 친족 선택론은 제한적인 이론일 뿐이라고 주장한다(van Veelen 2009, Wild and Traulsen 2007, Traulsen 2010, Nowak, Tarnita, and Wilson 2010).

이 문제를 이해하기 위해 협동에 의한 시너지(synergy) 효과의 사례를 살펴보자. 예를 들어, 한 집단에 두 개체 A, B가 있고 이들이 협동 게임을 수행한다고 하자. 이 게임에서 각 개체는 협동을 할지 배신을 할지 선택할 수 있다. 협동을 선택한 경우 개체는 일을 하고 배신을 선택한 경우는 일을 하지 않는다. 그러나 일을 마친 뒤에는 총소득을 동일하게 나눠 갖는다. 그런데 A, B 모두가 협동할 경우에는 작업 효율이 더 높아서 각자 따로 일할 경우 보다 더 많은 소득을 얻을 수 있다고 하자. 이런 경우

²³ 본 논문은 가법성을 중심으로 이 주제를 다룬다. 실제 논쟁이 가법성을 중심으로 전개되었고 약선택 또한 비슷한 맥락의 비판이기 때문이다. 약선택과 관련해서는 Nowak et al. (2004), Traulsen (2010) 등을 참고.

시너지 효과가 있다고 한다. 이 경우 개체의 선택에 따라 얻어지는 결과를 보수행렬(pay-off matrix)로 나타내면 다음 표와 같다.

A \ B	협동	배신
협동	$B - C + D$	$-C$
배신	B	0

표 3. 협동의 시너지 효과가 있는 보수행렬

(D는 추가적 이득, C는 일하는 데 드는 비용, B는 노동의 소득이다).

표 3의 시너지 게임 상황에서 주목해야 하는 부분은 개체가 얻는 이득의 크기가 상대방의 선택에 따라서 달라진다는 것이다. 협동적인 플레이어가 협동하는 파트너를 만나면 추가 이득을 얻게 된다. 그러나 같은 플레이어가 배신하는 파트너를 만나면 오히려 손해를 보게 된다. 따라서 어떤 파트너를 만나느냐가 중요하다. 이런 특징 때문에 시너지 게임 상황에서 협력이 진화할 조건을 계산해보면 그 결과는 해밀턴 법칙에 등장하는 세 변수들인 근친도 R , 이득 B , 비용 C 뿐만 아니라 다른 요소에 의해서도 영향을 받게 된다. 따라서 결국 협력의 시너지 효과가 있는 경우 적합도 계산 결과는 해밀턴 규칙에 비해서 복잡해지게 된다. 켈러(Queller)에 따르면 해밀턴 규칙을 얻는 방법을 시너지 효과 사례에 그대로 적용하면 다음과 같은 형태의 식이 나온다(Queller 1992a, Queller 2011).

$$RB - C + ((1 - R)F_{co} + R)D > 0$$

(식 4. 여기서 F_{co} 는 협동적인 파트너를 만날 확률)

문제는 이 수식에 어떤 조작을 가해도 해밀턴 규칙과 같은 형태를 만들 수 없다는 것이다.²⁴ 또한 이 수식은 해밀턴 규칙처럼 직관적으로 이해 가능하지도 않다. 반 빌렌 등의 비판자들은 위와 같은 협력 게임에서 해밀턴 규칙이 도출되지 않는 이유를 밝혔다. 이들의 증명에 따르면 해밀턴 규칙이 도출 가능하려면 적합도가 가법성(additivity)이라는 조건을 만족해야 한다(van Veelen 2009, van Veelen et al. 2012). 여기서 가법성이라는 용어는 두 적합도의 총합이 각각의 적합도를 합산한 결과와 같다는 것을 의미한다. 예를 들어, 어떤 행위를 통해서 A 와 B 가 얻는 적합도가 각각 a 와 b 라고 하자. 이때 A 와 B 가 함께 행위를 했을 때 얻는 적합도가 a+b 라면 이 행위를 통해서 얻어지는 적합도는 가법적이다. 시너지 효과가 있는 경우에는 A 와 B 가 각자 일했을 때 얻는 이득이 a+b 보다 더 크다.²⁵ 따라서 위의 협동게임은

²⁴ 웰러 본인은 위의 식이 해밀턴 규칙과 다른 것이 아니라 그것을 단지 확장한 식이라고 생각한다. 그러나 그의 의견을 인정한다 하더라도 이 식이 해밀턴의 원래 식과 다르며 이 절의 해밀턴 규칙 해석에는 맞지 않는다는 사실에는 변함이 없다. 이 식이 해밀턴 규칙의 확장이라는 그의 의견은 뒤의 2절에서 다루질 것이다.

²⁵ 위의 게임에서 A 와 B 가 각자 일했을 때 얻는 이득은 B-C 이다. 이때 이 게임이 가법적이려면 A 와 B 가 같이 일했을 때 얻는 총 소득은 2(B-C)가 되어야 한다. 그러나 보수행렬에서 확인할 수 있는 것처럼 둘이 협력했을 경우 얻는 소득은 2(B-C+D)이다.

비가법적이고 이 경우 해밀턴법칙도 도출되지 않는다. 포괄적합도 이론의 비판자들은 이외에도 해밀턴 규칙이 도출되지 않는 여러 비가법적인 사례를 발견했다.²⁶

근본적으로 비가법적인 경우가 해밀턴 규칙 해석과 충돌하는 이유는 과정 #3에 있다. 이 과정은 직접 적합도에 간접 적합도를 일정 비율로 단순히 합산한다. 여기서 직접 적합도는 관심 개체에 대한 적합도이고 간접 적합도는 그 외 개체에 대한 것이므로 이 단순 합산이 가능하려면 적합도가 유전적 영향 이외의 다른 요소에 영향을 받지 않아야 한다. 그러나 과정 #3의 단순한 합은 근친도로 표현되는 유전적 연관만을 고려하므로 시너지 효과 만큼 틀린 값을 내놓게 된다. 따라서 과정 #3은 개체군의 변화가 유전자에 대해서 가법적일때만 성립한다.

그렇다면 다음으로 가법성이 진화론의 맥락에서 얼마나 중요한 문제인지 고려해야 한다. 만약 대부분의 진화적 사례들이 가법적이라면 비가법성은 그다지 중요한 문제가 아닐 수 있기 때문이다. 여기서는 협동 사냥의 사례를 살펴보도록 하자. 많은 진화론자와 고인류학자들이 동의하는 바는 협동 사냥이 인류의 진화에 큰 영향을 미쳤다는 것이다. 홍적세의 인류는 힘도 약하고 변변한 무기도 가지지 못했다. 이들이 크고 강한 대형 동물을 사냥할 수 있었던 비결은 집단적으로 힘을 모아서 사냥하는 것이었다(Stiner 2002, Sterelny 2012). 협동사냥을 통해서 더 큰 사냥감을 잡을 수 있게 된 인류는 개인적으로 흠어져서 사냥을 할 때 보다 더 큰 이득을 얻을 수 있었다. 협동에서 이득을 얻었기 때문에 인류는 대규모로 집단적인 협력을 하는 독특한 종으로

²⁶ 3 player stag hunter game, n-player one shot game 등이 있다. Nowak, Tarnita, and Wilson (2010), van Veelen (2009), van Veelen et al. (2012) 등 참고.

진화했다. 협동에 대한 일반적인 생각은 그것이 시너지 효과를 낸다는 것이다.²⁷

그렇다면 해밀턴 규칙을 적용해서 인간의 협동 사냥을 정확히 기술할 수 없을 것이다.

따라서 해밀턴 규칙 해석에 따라 이론을 이해하면 친족 선택론은 협동의 진화 같은 중요한 현상을 제대로 설명할 수 없는 이론이 된다. 특히 인간처럼 진화의 역사에서 협동이 중요한 역할을 담당한 종을 연구하는 데 해밀턴 규칙은 적절한 이론이라고 볼 수 없다. 결국 해밀턴 규칙 해석으로 친족 선택론을 해석하면 그것이 자연계의 여러 현상을 설명하지 못하는 제한적인 이론이라는 비판에 대응할 수 없게 된다. 그러므로 이 해석 또한 비판에 취약한 해석이라고 결론을 내려야 한다.

ㄷ. 프라이어스 접근 해석

지금까지 논의한 두 가지 해석은 모두 특정한 제약을 가지고 있다는 문제가 있다. 그렇다면 가장 적용범위가 넓은 해석이라면 어떨까? 프라이어스 접근 해석이 바로 가장 일반성이 높은 해석이다. 실제로 일부 연구자들은 종종 친족 선택론이 자연 선택의 모든 측면을 설명할 수 있을 정도로 가장 높은 수준의 일반성을 가진 이론이라고 주장한다.

²⁷ 반대로 말하면, 더 큰 이득을 얻을 수 없다면 굳이 복잡하게 협동을 할 이유는 없을 것이다.

친족 선택론은 자연 선택 자체의 유전적 이론라고 할 수 있을 정도로 일반적이다(Abbot, et al. 2011, E1).

해밀턴 규칙의 일반적인 형태는 변이의 원인과 상관 없이, 어떤 유전적 혹은 적합도 자료에도 적용 가능하다. 형질과 재생산 성공 사이의 어떤 관계든 그것은 자연 선택의 작용 효과를 비용, 이득, 적합도로 명확하게 구분해준다(Gardner et al. 2011:1037).

이와 같은 주장을 이해하는 방법은 포괄적합도 이론을 회귀 분석이라는 통계적 방법 혹은 프라이스 방정식과 동치라고 보는 것이다. 그 이유를 살펴보도록 하자. 이들 말대로 가장 일반적인 이론이기 위해서는 이론적 가정을 포함하지 않은 이론이어야 할 것이다. 만약 아무런 이론적 예측을 내놓지 않고 현상을 기술만 하는 이론이 있다면 그 이론이 그런 무전제의 이론이다. 그런 의미에서 포괄적합도 이론이 중요한 방법론적 도구로 사용하는 프라이스 방정식이 무전제의 이론이다. 그 이유는 프라이스 방정식은 동어반복(tautology)이기 때문이다(Okasha 2008).²⁸ 여기서 진화란 개체군 내에서 일어나는 유전자 빈도의 변화를 의미하므로 아무런 조작 없이 유전자의 변화를 기술하기만 한다면 그것은 어떤 진화에도 적용 가능한, 가장 일반적인 이론이다. 그러므로 친족 선택론을 ‘회귀적 방법(프라이스 방정식)을 적용해서 적합도를 기술하는

²⁸ 프라이스 방정식이 동어반복인 이유는 본 논문의 supplement 를 참고.

이론'이란 의미로 해석한다면 친족 선택론은 아무런 제약도 가지지 않는 가장 높은 수준의 일반성을 가지는 이론이라고 할 수 있다. 이 해석에 따르면 아무런 이론적 전제나 제약을 가지지 않으므로 앞 절에서 논의된 특수한 집단구조, 가법성과 같은 비판이 친족 선택론에 적용되지 않는다.

그러나 이 해석은 너무 일반적이기 때문에 다른 종류의 문제를 발생시킨다. 동어반복은 항상 참이지만 아무런 내용을 가지지 않는다. 그렇기 때문에 친족선택론의 반대자들은 친족 선택론이 가장 높은 수준의 일반성을 가진다는 주장에 대해서 그것이 아무런 설명력도 가지지 못하는 텅빈 이론이라고 비판한다.

친족 선택론의 회귀적 방법은 '그저 그런 이야기(just so story)'만을 내놓는다. 그것은 아무 것도 예측하지도 설명하지도 않는다...아무런 가정이 없다면, 회귀적 방법은 어떤 과학적 질문에든 답을 할 수 있다. 그러므로 일반성에 대한 주장은 무의미하다(Allen, Nowak, and Wilson 2013, 20138)

이 비판의 논점은 다음과 같은 논변으로 정리될 수 있다(Birch 2014).

1. 포괄적합도 이론의 지지자들이 주장하는 전제 없는 접근법은 회귀적 방법이다.
2. 회귀적 방법은 상관관계만 설명할 뿐 인과적 예측을 전혀 내놓지 못한다.
3. 인과적 예측이 가능 하려면 인과적 과정과 관련된 전제가 필요하다.
4. 따라서 전제 없는 접근법은 설명력이 없다.

이 논증을 ‘동어반복(tautology) 문제’라고 부르도록 하자. 이 논증에 따르면 가장 높은 수준의 일반성을 가진 이론이라는 포괄적합도 옹호자들의 반론은 오히려 함정에 빠진 격이 된다. 많은 학자들이 경험적으로 이론의 타당성을 판별할 수 있어야 한다는 조건이 과학 이론에 대한 최소한의 요구 사항이라는 생각을 가지고 있다. 프라이스 접근 해석에 따르면 친족 선택론은 결코 틀릴 수 없으며, 이론 자체의 검증이 불가능한 이론이 된다. 따라서 이 해석에 대한 반론의 요지는 그런 이론을 과학이라고 부를 수 있느냐는 것이다. 물론 유전자의 빈도 변화를 단순히 기술하는 이론이라고 해서 그것이 완전히 무의미한 이론이라고 할 수는 없다. 그러나 그것을 중요한 과학 이론이라고 부르긴 힘들다는 데 대부분의 연구자가 동의할 것이다. 따라서 프라이스 접근 해석 또한 비판에 대해 방어하기 어려운 해석이다.²⁹

ㄷ. 개체 선택 해석

지금까지의 논의된 내용을 돌이켜보면 이론에 대한 해석이 너무 일반적이어서 문제가 발생하고 너무 좁아도 문제가 발생함을 알 수 있다. 마지막으로 이 절에서 살펴볼 개체 선택 해석은 지금까지 살펴본 해석들의 중간 정도에 위치한다. 이 해석의 핵심은 과정 #2, 적합도 분할(stripped out)에 있다. 과정 #2는 진화적 변화를 특별한

²⁹ 동어반복의 문제는 5장에서 더 상세히 논의된다.

방식으로 분할한다. 여기서 저자가 ‘특별한’ 방법이라는 수식어를 붙인 이유는 프라이스 방정식은 임의의 분할을 허용하기 때문이다. 즉, 프라이스 방정식에는 수많은 분할 방식이 존재하지만 해밀턴은 그 중에서 직접 적합도와 간접 적합도를 분할하는 방법을 택했다. 그것은 우연이 아니라, 연구 목표에 가장 적절한 방법이기 때문에 의도적으로 선택한 것이다. 여기서 직접 적합도는 관심의 초점이 되는 개체에 관한 요소이고 간접 적합도는 그에게 영향을 받는 다른 개체에 대한 요소이다. 이 분할을 바탕으로 해밀턴은 이타적 행위의 편익이 그 관심 개체와 다른 개체의 근친도에 영향을 받는다는 아이디어를 떠올렸다. 2장에서 논의한 것처럼 이 이론적 착상은 개체가 진화적 변화의 인과적 책임성을 갖는다는 생각을 바탕으로 한다. 친족 선택론이 가정하는 이 개체군 구조에서 관심의 대상이 되는 개체가 인과적 행위자이며 그를 중심으로 근친도가 측정된다. 또한 그의 형질이 영향을 미치는 진화적 변화가 자신 뿐만 아니라 다른 개체에게로 일방향적으로 확산된다. 2장의 그림 8에서 이 인과적 구조가 설명되었다. 다음 인용문이 이 구조의 행위자성에 대한 연구자들의 일반적인 인식을 보여준다

친족선택론은 개체의 행동이 그 자신의 번식적 성공(직접적합도)과 그 의 파트너의 번식적 성공(간접적합도)에 어떻게 영향을 미치느냐를 강조한다. 그것이 바로 친족선택론의 경험적 성공의 이유이다. 그러므로 우리는 개체가 자신의 행동을 변경함으로써 자신의 포괄 적합도를 교정한다고 생각할 수 있다(Gardner, West, and Wild 2011, 1049).

친족 선택론은 대상 개체를 ‘행위자(actor)’로 다른 개체들을 ‘수혜자(recipient)’로 묘사한다. 여기서 한 개체가 자신의 번식적 성공을 위해서 바꿀 수 있는 것은 자신의 행동이며 그는 자신의 포괄 적합도를 최대화하는 방향으로 행동한다. 친족 선택론의 지지자들은 그와 같은 유기체의 행위자성을 포괄적합도 이론이 가장 잘 설명하며 그런 의미에서 포괄적합도 이론이 설명적 이득을 가진다고 주장한다. 그런 의미에서 저자는 이 해석에 개체 선택 해석이란 이름을 붙였다.³⁰

그렇다면 이제 이 해석의 타당성을 검증하도록 하자. 앞 절에서 보인 것처럼 비판자들의 기본적인 전략은 친족 선택론의 중요한 이론적 제약을 지적하는 것이다. 그러므로 이 해석의 타당성을 살펴보려면 앞서 문제가 되었던 제약들이 이 해석에도 적용되는지를 검증해봐야 한다.

먼저 ㄷ절에서 다룬 동어반복의 문제를 살펴보자. 이 문제 제기는 친족 선택론을 너무 일반적인 이론으로 정의하면 설명력이 없어진다는 것이었다. 그러나 개체 선택 해석에는 그런 문제가 발생하지 않는다. 이를 이해하기 위해 먼저 인과적 분할(causal partition)이란 개념을 살펴보도록 하자(Frank 1998, Okasha 2008, Marshall 2015). 인과적 분할이란 개체군을 분할하는 방식에 인과적 의미를 부여하는 것을 말한다. 앞서 살펴본 것처럼 친족 선택론이 직접 적합도와 간접 적합도로 집단을 분할하는 이유는 개체가 진화적 변화의 인과적 책임성을 가진다는 의도를 가지고 있기 때문이다. 그러므로 이 분할은 인과적 분할이다. 과정 #2에 규정된 분할 방식에는 인과적 의미가

³⁰ 동일한 의미로 소버와 윌슨은 친족 선택론이 근본적으로 개체 선택론이라고 설명한다. Sober & Wilson (1998) 참고.

포함되어 있으므로, 개체 선택 해석에 따른 친족 선택론은 인과적인 주장을 포함한다. 인과적 주장이 포함되어 있다면 이론을 경험적으로 검증하는 것도 가능하며 항상 참인 이론일 수 없다. 저자는 앞 장에서 분할 과정에 의해 전제되는 친족 선택론의 인과적 구조를 보였다(그림 8). 예를 들어, 가설적 개입(hypothetical intervention)을 통해 개체군의 인과적 구조를 시험해 볼 수 있을 것이다(Woodward 2005). 따라서 개체 선택 해석에 대해서는 동어반복 문제가 해당되지 않는다.

다음으로 2절에서 다룬 가법성의 문제에 대해 살펴보자. 이 문제 제기는 친족 선택론이 가법적인 사례에만 적용 가능한 제한적인 이론이라고 비판한다. 개체 선택 해석은 ‘일반화된 해밀턴 규칙(generalized Hamilton’s rule)’을 통해서 이 비판에 대응할 수 있다. 일반화된 해밀턴 규칙은 2절에서 적용된 것과 약간 다른 방식으로 얻어진다. 여기서는 먼저 회귀 모형을 유전형이 아니라 표현형에 적용한다. P를 관심 개체의 표현형, p’를 그와 상호작용하는 나머지 개체의 표현이라고 하면 적합도를 다음과 같은 식으로 나타낼 수 있다.

$$\omega = a + \beta_{w,p,p'} p + \beta_{w,p',p} p' + \epsilon$$

이 식을 프라이스 방정식에 넣으면 다음 식을 얻게 된다.

$$\Delta z = Cov(z, a) + \beta_{w,p,p'} cov(z, p) + \beta_{w,p',p} Cov(z, p') + Cov(z, \epsilon)$$

여기서 적합도가 오직 표현형에만 영향을 받는다고 가정하면 우변의 마지막 항을 소거할 수 있고, 다음의 경우 유전자 빈도가 증가한다는 것을 알 수 있다.

$$\beta_{wp \cdot p'} + \frac{\text{Cov}(z, p')}{\text{Cov}(z, p)} \beta_{wp' \cdot p} > 0$$

이제 근친도를 얻어야 한다. 표현형이 유전자형에 의해 결정된다고 가정하면($p = h^2 z$) 다음 식을 얻을 수 있다.

$$\beta_{wp \cdot p'} + \frac{\text{Cov}(z, z')}{\text{Cov}(z, z)} \beta_{wp' \cdot p} > 0$$

선형 회귀 모형의 정의에 따라 $R = \frac{\text{Cov}(z, z')}{\text{Cov}(z, z)}$ 이므로 따라서 다음의 일반화된 해밀턴 규칙을 얻을 수 있다(Queller 1992a, Frank 1998, Gardner, West, and Wild 2011).

$$\text{일반화된 해밀턴 규칙} : \beta_{wp \cdot p'} + \beta_{wp' \cdot p} \cdot R > 0 \text{ (식 4)}$$

중요한 점은 이 결과를 얻는 과정에는 가법성 같은 가정이 필요하지 않다는 점이다. 따라서 이 수학적 모형은 가법성에 의한 비판에서 자유롭다(Marshall 2015, Okasha 2016a).

일반화된 해밀턴 규칙에 가법성 비판이 적용되지 않는 이유는 식에서 표현된 비용($\beta_{wp',p}$)과 이득($\beta_{wp',p}$)이 표현형에 대한 회귀(regression)에 의해 주어지기 때문이다. 여기서 비용과 이득은 주어진 조건에서 개체에게 주어는 비용과 이득의 평균값이다. 그 덕분에 일반화된 해밀턴 규칙은 유전자 이외의 영향을 비용과 이득의 조정을 통해 다룰 수 있다. 예를 들어, 앞 절의 시너지 효과 사례의 비용과 이득을 일반화된 해밀턴 규칙은 다음과 같이 계산할 수 있다(Gardner, West, and Wild 2011, 1028, Marshall 2015, 68).

$$\beta_{wp',p} = B + \frac{1}{1+R}(R + (1-R)F_{co})D$$

$$\beta_{wp',p} = C + \frac{1}{1+R}(R + (1-R)F_{co})D$$

이 값을 비용($\beta_{wp',p}$)과 이득($\beta_{wp',p}$)에 대입하면 일반화된 해밀턴 규칙은 시너지 효과가 있는 협동 사례도 정확히 기술하는게 가능하다.

개체 선택 해석에 있어서 무엇보다 중요한 점은 일반화된 해밀턴 규칙을 도출하는 데는 전체 진화적 변화를 직접 적합도와 간접 적합도로 나누는 과정만 요구된다는 사실이다(Gardner, West, and Wild 2011, 1031). 따라서 일반화된 해밀턴 규칙을 얻기 위해 과정 #3는 필요가 없으며 과정 #2만 포함되면 된다. 과정 #3에는 가법성과 같은 조건이 요구되지만 개체 선택 해석에는 과정 #3이 없으므로 그와 같은 조건이 필요하지 않다. 비판자들은 가법적인 사례들이 친족 선택론의 반례라고 주장했다.

그러나 개체 선택 해석의 경우에 가법성 문제는 문제가 아니라 오히려 이 해석의 장점을 보여주는 사례가 된다.

결과적으로 친족 선택론을 개체 선택 해석으로 해석하면 시너지 관계와 같은 비가법적 상호작용은 친족 선택론의 반례가 되지 못한다. 또한 이 해석에는 인과적 주장도 포함되므로 동어반복 반론도 해당되지 않는다. 과정 #4 와 연관된 친족 관계에 대한 비판도 마찬가지이다. 따라서 개체 선택 해석은 서론에서 언급한 친족 선택론에 대해 제기된 세 가지 비판을 모두 방어할 수 있는 해석이다.

그럼에도 여전히 친족 선택론의 비판자는 이 해석이 왜 친족 선택론에 대한 해석이냐고 반론할 수 있을 것이다. 그러나 개체 선택 해석은 개체를 중심으로 진화를 기술한다는 친족 선택론에 대한 일반적인 이해 방식을 잘 보존하고 있다. 가드너의 말에 따르면 이 절에서 논의된 일반화된 해밀턴 규칙은 친족 선택론의 핵심은 그대로 두고 비용과 이득에 관계된 항만 복잡하게 바꾼 것에 불과하다(Gardner, West, and Wild 2011, 1040). 여기서 가드너가 말하는 친족 선택론의 핵심은 개체의 행위자성(agency)을 의미한다 (Grafen 2015, West, El Mouden, and Gardner 2011). 그런 의미에서 보면, 개체 선택 해석은 비록 과정 #4 와 과정 #3 을 친족 선택론의 핵심에서 제외하지만 여전히 많은 연구자들이 이론적 중핵이라고 생각한 부분을 유지한다고 볼 수 있다. 따라서 친족 선택 해석은 타당한 친족 선택론의 해석이며 기존에 제기된 문제점들이 없는 좋은 해석이라고 결론 내릴 수 있다.

그럼에도 불구하고 이 해석에 대해 다른 종류의 비판이 제기되었음을 언급할 필요가 있다. 이 비판은 일반화된 해밀턴 규칙에 대해 제기된 것이다. 전통적으로

최적화 접근(optimization approach)은 종종 친족 선택론과 연관해서 다뤄져 왔다(Grafen 2009, 2006, Queller 2016, Gardner, West, and Wild 2011).

이 모형에 따르는 종은 각 유기체로 하여금 포괄 적합도를 최대화하는 것처럼 보이는 행동을 진화시키는 경향을 가져야 한다(Hamilton 1964, 2).

우리는 개체가 행동을 변경함으로써 자신의 포괄적합도를 교정한다고 생각할 수 있다. 자연선택은 생명체로 하여금 자신의 포괄적합도를 최대화하도록 설계된 것으로 보이게 한다(Gardner, West, and Wild 2011, 1049).

여기서 주의할 부분은 자연 선택이 ‘처럼(as if)’ 보이게 한다는 점이다. 이 주장을 받아들이면 수학적으로 진화를 다루기가 용이해진다. 예를 들어 그래펜이 제안한 ‘표현형 속임(phenotype gambit)’ 전략은 포괄 적합도가 극대화되는 것을 가정함으로써 유전형과 표현형 사이의 복잡한 관계를 단순한 함수로 기술한다(Grafen 2014). 그는 최적화 접근이 지난 세기 현장 연구자, 수리 생물학자, 비교 생물학자에게 큰 이득을 주었음을 지적하며, 지금 시점에서 이 접근이 학부 1 학년에 배우는 진화론의 기초 중 하나가 되었다고 말한다.

그런데 문제는 일반화된 해밀턴 규칙에 따르면 포괄 적합도가 극대화되지 않는다는 것이다. 그래펜은 가법적 사례에 대해서는 일반화된 해밀턴 규칙도 포괄 적합도를

최적화한다는 것을 증명하는 데 성공했다(Grafen 2006). 그런데 비가법적인 사례에 대해서는 포괄 적합도를 최적화하는 값이 존재하지 않는다는 것이 증명되었다(Lehmann, Alger, and Weibull 2015). 친족 선택론의 비판자들은 이 부분을 공격한다. 이들은 일반화된 해밀턴 규칙에는 해밀턴 규칙과 달리 최적화 접근을 적용할 수 없기 때문에 이론적 결함을 가진다고 비판한다(Okasha and Martens 2015, 2016, Allen and Nowak 2016).

그러나 개체 선택(individual selection)과 최적화는 명백히 개념적으로 구별된다. 저자가 이 절에서 논의한 개체 선택 해석은 개체 선택이라는 개념을 이론 해석에 중심에 놓을 뿐 최적화 접근에 중요한 비중을 두고 있지 않다. 개체 선택은 자연 선택의 생물학적 기반에 대한 개념이고 최적화는 문제를 풀기 위한 연구 도구(tool)에 대한 개념이다(Marshall 2016, 104). 따라서 최적화 접근에 대한 비판은 개체 선택 해석에 대한 적절한 비판이 아니다.

4. 소결: 새롭지 않은 논란

지금까지 위계적 모형 시각에 따라 친족 선택론이 기반하는 수학적 모형을 분석했다. 분석은 친족 선택론의 수학적 모형을 완성한 해밀턴이 거친 과정을 따라서 진행되었고 그 결과 친족 선택론이 4 가지 서로 다른 모형이 위계적으로 배열된 이론임을 보였다.

이 구조에 따라 이 장의 분석은 친족 선택론에 대한 해석을 4 가지로 구분하고 각각의 해석에 대해 최근 제기된 비판을 적용했다. 그 결과 4 가지 해석 중 적어도 3 가지 해석에 대해서 최근의 비판은 심각한 문제를 일으킨다는 것이 드러났다. 그러나 개체 선택 해석에 대해서는 비판이 성공적이지 않았다. 따라서 친족 선택론에 대한 가장 유력한 이해 방식은 개체 선택 해석이라는 것이 이 장의 결론이다.

논란에 대한 이 장의 분석은 논쟁의 해결을 위해서 이론에 대한 정확한 이해와 해석이 요구된다는 교훈을 준다. 이 장에서 구분된 4 가지 해석은 모두 다른 의미를 가진다. 그럼에도 불구하고 논쟁의 참여자들은 4 가지 해석을 구분없이 사용한다. 이 장의 분석이 보여준 것처럼 친족 선택론에 대한 해석의 문제가 발생한 원인은 친족 선택론의 '복잡성'에 있다. 이론이 복잡하면 서로 다른 방법으로 해석할 여지가 생기고 따라서 혼란이 발생할 수 있다. 그러나 지금까지 진화론 연구자들이 친족 선택론을 단일하고 통합적인 이론으로 여기는 오류를 범해왔다는 것이 이 장의 결론이 가지는 함축이다.

문제는 위와 같은 해석의 문제 때문에 손해를 보는 쪽은 어느 쪽이냐는 것이다. 이 장의 결론은 해석의 문제로 인해 결국 노왁, 타니타, 윌슨 등의 친족 선택론을 비판하는 진영이 손해를 볼 수 밖에 없음을 보여준다. 지금까지 친족 선택론은 진화론 내부적으로 지배적인 이론의 지위를 유지해왔기 때문에 입증의 부담은 비판자들에게 있다. 만약 현재의 이론이 문제가 없다면 이론을 수정할 이유는 없을 것이다. 따라서 현재 상태에 문제가 있다는 것을 입증해야 하는 것은 비판자들이다. 그럼에도 불구하고 비판자들은 개체 선택 해석에 대해서는 적절한 비판을 내놓지 못했다. 비판자들이 이

부분을 놓친 이유는 이들이 해석의 문제를 충분히 파악하지 못했기 때문이다. 물론 친족 선택론에 대한 여러 가지 해석이 존재하며 그것을 모두 비판해야 성공적인 비판이라고 한다면 비판자들의 입장에서는 억울함을 느낄 수도 있다. 그러나 기존의 구도를 깨고자 하는 쪽이 현실적으로 더 많은 부담을 질 수 밖에 없다.

그렇다면 당연하게도 비판자들의 남은 과제는 개체 선택 해석의 비판이 될 것이다. 본 연구의 결과에 따르면 2010 년 노왁, 타니타, 월슨이 제기한 비판은 결국 경험적 검증의 문제로 갈 수 밖에 없다. 그렇다면 이들의 문제제기는 선택의 단위 문제에 대해 새로운 주장을 내놓은 것이 없다. 친족 선택론에 대한 개체 선택 해석을 받아들인다면 최근의 논쟁에서 지적된 문제들은 지엽적인 문제에 불과하다. 그 문제 제기를 친족 선택론자가 받아들이지 못할 이유가 없기 때문이다. 비판을 모두 인정하더라도 개체가 진화적 변화의 중심이라는 핵심 아이디어가 유지될 수 있다. 따라서 그들의 비판을 성공적이라고 평가할 수 없다.

서로 다른 언어를 사용하면 논쟁에서 아무 것도 얻을 수 없다. 2010 년의 논쟁 또한 많은 부분이 이와 같은 이론 해석의 혼란에서 기인했다. 그러므로 의미론적인 문제의 해결은 진화론이 해결해야 할 중요한 과제이다. 다음 장에서는 선택 단위 논쟁의 또 다른 축인 형질집단 선택론에 대해 다룰 것이다. 다음 장은 형질집단 선택론에 관련된 논쟁에서도 또 다른 해석의 문제가 발생함을 보여줄 것이다.

Supplement: 프라이스 방정식은 왜 동어반복인가.

프라이스 방정식의 도출 과정을 통해 이 문제를 살펴보자. 먼저 n 명의 개체로 구성된 집단 P 가 있다고 하자. 이 집단의 구성원들은 측정가능한 표현형 z 를 가지고 있다. 이제 z_i 를 i 번째 개체가 가지는 표현형 값이라고 하고 $\bar{z}$ 를 평균 표현형 값이라고 하자. 그러면 $\bar{z} = \frac{1}{n} \sum z_i$ 이다. 또한 w_i 를 i 번째 개체의 전체 후손의 숫자로 정의된 절대적합도라고 하자. 그러면 집단 P 의 평균적합도 $\bar{w} = \frac{1}{n} \sum w_i$ 이고 i 번째 개체의 상대적합도 $\omega = \frac{w_i}{\bar{w}}$ 이다. 이제 z_i' 를 i 번째 개체의 자손의 평균표현형 값이라고 하면 $\Delta z_i = z_i' - z_i$ 가 된다. Δz_i 의 평균을 기댓값으로 나타내면 $E(\Delta z_i) = \frac{1}{n} \sum \Delta z_i$ 가 된다.

이제 집단 P 의 자손으로 구성된 집단 O 를 고려하자. 집단 O 의 표현형 값을 z_o , 그 평균을 $\bar{z}_o$ 라 하고 P 의 각 개체가 O 의 n 개의 하위 집단과 대응한다고 하면 O 의 i 번째 하위 집단의 평균 표현형 값이 z_i' 가 된다. 이를 이용해 전체 집단 O 의 평균 표현형 값 $\bar{z}_o = \frac{1}{n} \sum \frac{w_i}{\bar{w}} z_i'$ 를 계산할 수 있다. 우리가 알고자 하는 것은 집단 전체의 진화의 방향 $\Delta \bar{z} = \bar{z}_o - \bar{z} = \frac{1}{n} \sum \frac{w_i}{\bar{w}} z_i' - \frac{1}{n} \sum z_i$ 이다. 이 식의 양변에 평균 적합도를 곱하면

$$\begin{aligned} \bar{w} \Delta \bar{z} &= \frac{1}{n} \sum w_i z_i' - \frac{1}{n} \sum \bar{w} z_i \\ &= \sum w_i (z_i + \Delta z_i) - \frac{1}{n} \sum \bar{w} z_i = \sum w_i z_i - \frac{1}{n} \sum \bar{w} z_i + \frac{1}{n} \sum w_i \Delta z_i = \sum z_i (w_i - \bar{w}) + \frac{1}{n} \sum w_i \Delta z_i \end{aligned}$$

이다. 이 식에 공분산의 정의를 적용하고 양변을 $\bar{w}$ 로 나누면 다음의 프라이스 방정식이 얻어진다.

$$\Delta z = Cov(\omega, z) + E(\Delta z).$$

이상으로 프라이스 방정식은 가정 없이 정의에 의해서 도출되었다. 따라서 프라이스 방정식은 동어반복이다(Q.E.D.).³¹

³¹ 위 도출과정은 okasha (2008)을 참고한 것이다.

4장. 형질집단 선택론의 관점 다원주의에 대한 비판³²

1. 서론

‘형질집단 선택론(trait-group selection theory)’은 2000년대 초반 선택 수준에 대한 논쟁을 불러온 중요한 진화 이론이다. 이 이론은 새로운 집단 선택의 수학적 모형을 제안하고 다수준 선택론이라는 신선한 시각을 보여줌으로써 학계에 의미있는 변화를 가져왔다. 그러나 그것이 주류 이론인 친족 선택론과 어떤 관계를 가지는지는 명확하지 않다. 형질집단 선택론은 이 문제로 인해 많은 논란을 겪었다. 그러나 이 논란은 형질집단 선택론이 스스로 자초한 면이 있다. 그 이유는 형질집단 선택론에 포함된 관점 다원주의(perspective pluralism) 때문이다. 이론의 제창자인 소버(E. Sober)와 윌슨(D. S. Wilson)은 수학적 동등성(mathematical equivalence)에 기반한 비판에 반론하면서 이 다원주의를 제안했다. 그러나 이 다원주의는 문제를 더 풀기 어렵게 만들었다. 뿐만 아니라 관점 다원주의는 2장의 분석 결과와 충돌한다. 그 이유가 이 장에서 상세히 논의된다.

이 장의 목적은 관점 다원주의의 함축을 살펴보고 그것의 문제를 지적하는 것이다. 앞으로 논의되겠지만 이 다원주의는 친족 선택론에 대한 부정확한 이해에 기반한다. 이 장에서 저자는 위계적 모형 시각을 이용해 친족 선택론과 형질집단 선택론에 대한

³² 이 장의 내용은 전진권, 장대익 (2017), 「 형질집단 선택론의 관점 다원주의에 대한 비판 », 과학철학 20 권 1 호에 발표된 내용을 바탕으로 한다.

상세한 분석을 행하고, 그 결과를 바탕으로 관점 다원주의의 오류를 보일 것이다. 그를 위해 먼저 2 절에서는 형질집단 선택론과 관점 다원주의에 대해서 설명한다. 3 절에서는 친족 선택론과 형질집단 선택론의 수학적 모형에 대한 분석이 이루어진다. 이어서 4 절에서는 3 절의 분석을 토대로 소비와 윌슨의 관점 다원주의가 오류에 기반하고 있음을 보일 것이다.

2. 형질집단 선택론과 관점 다원주의

형질집단 선택론은 여러 면에서 기존의 집단 선택론과 차별화된다. 그 중 두드러지는 특징은 집단에 대해 최소한의 기준만을 요구하는 것이다. 형질집단 선택론의 주창자인 소비와 윌슨은 기존 '집단' 개념을 리뷰한 후에, 대안으로 새로운 집단 개념을 다음과 같이 제안했다.

집단은 특정한 형질의 측면에서 적합도에 영향을 주고받는 개체들의 집합이다. 반대로 집단 밖의 개체들은 영향 받지 않는다. 수학적으로 집단은 특정 형질의 빈도로 표현된다. 적합도는 이 빈도의 함수다. 집단이 얼마나 오래 지속되든지, 어떤 방식으로 경쟁하든지 상관없이 이 조건을 만족하면 다수준 선택론(multi-level selection theory)을 만족하는 집단이다(Sober and Wilson 1999, 92)

이들이 제안한 새로운 집단 개념에서는 특정 형질의 측면에서 적합도에 영향을 미치는 상호작용'이 핵심적인 역할을 담당한다. 형질집단 선택론의 정의에 따르면 이 상호작용의 범위(sphere of influence)는 한정되어 있고 그 범위에 의해서 집단이 결정된다(Sober and Wilson 1999, 96). 소버와 윌슨은 이 집단 정의를 이용해서 선택 단위 문제와 연관된 중요한 주제인 '이타성의 진화'를 충분히 설명할 수 있다고 주장했다(Wilson and Sober 1994, Sober and Wilson 1999). 예를 들어, 200 명의 개체군에 속한 각 개체가 다음의 보수 행렬을 따른다고 하자.

	파트너의 행동		
		A	S
개체의 행동	A	14	9
	S	15	10

〈표 1〉 개체의 보수 행렬. 여기서 A는 이타적인 개체, S는 이기적 개체를

의미한다. 표 안의 숫자가 둘 중 하나의 형질을 가진 두 개체의 상호작용으로 얻게 되는 이득을 나타낸다.

이 개체군 내의 이타적 개체(A)의 수와 이기적 개체(S)의 수가 100:100으로 동일하다면 이타적 개체의 비율(p)은 0.5가 된다. 〈표 1〉에서 세로축을 비교해보면

〈표 1〉의 조건에서는 어떤 경우이든 S 형질이 더 유리하다는 것을 알 수 있다. 표 안의 보수를 적합도로 해석한다면 항상 S 형질을 가진 개체들이 더 높은 적합도를 갖는다.

변수	전체 개체군
현 세대의 개체수	200(A:100, S:100)
현 세대 A 개체의 비율	0.5
다음 세대의 개체수	2400(A:1147.2, S:1252.8)
다음 세대의 A 비율	0.478

〈표 2〉 무작위로 상호작용하는 경우의 진화적 변화.

〈표 2〉는 다음 세대에서 일어나는 진화적 변화를 보여준다. 여기서 다음 세대에서는 A 개체의 비율이 감소($0.5 \rightarrow 0.478$)하는 것을 알 수 있다. 그러므로 세대가 더 지나면 A 형질은 결국 개체군 내에서 사라질 것이다. 따라서 이 경우, 개체들이 무작위로 만나서(random mating) 상호작용한다면 A 형질이 개체군 내에서 진화할 수 없다.

그러나 소비와 월슨은 여기에 전체 개체군이 집단으로 분할(partition)되어 있다는 조건을 추가하면 결과가 달라진다는 것을 보였다.

변수	집단 1	집단 2
현 세대의 개체수	100	100
현 세대 A 개체의 비율	0.2	0.8
집단 내 A 개체의 적합도, S 개체의 적합도	A:9.96, S:11.01	A:12.98, S:14.04
다음 세대의 개체수	1080 (A:198.72, S:881.28)	1320 (A:1038.84, S:281.16)
다음 세대의 A 비율	0.184	0.787
다음 세대의 전체 개체군	2400(A:1237.66, S:1162.44)	
다음 세대의 전체 개체군의 A 비율	0.516	

〈표 3〉 두 집단으로 구성된 개체군 구조에서의 진화적 변화.

〈표 3〉은 집단 구조를 가진 개체군(group-structured population)에서는 어떤 변화가 일어나는지 보여준다. 전체 개체군($n=200$)은 〈표 2〉와 마찬가지로 동수의 A 개체와 S 개체로 구성되어 있다. 다만, 차이는 개체군이 두 집단으로 나뉘어 있고 각 개체는 집단 내의 개체와 상호작용한다는 것이다. 여기서 집단 1은 S 개체가 80%를 차지하고 집단 2는 반대로 A 개체가 80%를 차지한다. 여기서 소비와 월슨이 주목하는 점은 집단

내 적합도와 집단 간 적합도의 차이이다. 집단을 따로 떼놓고 보면 집단 내에서는 S 개체가 늘어났다(집단 1의 A 비율: 0.2 → 0.184, 집단 2의 A 비율: 0.8 → 0.787).

〈표 1〉의 보수 행렬에서 S 개체의 적합도가 높기 때문이다. 그런데 집단 대 집단을 비교해보면 이야기가 달라진다. 집단 2에는 A가 많이 소속되어 있고 A끼리 만났을 때 얻는 이득이 크기 때문에 집단 2의 개체 수는 집단 1보다 더 많이 늘어난다. 이 대목에서 집단내 개체들의 적합도 평균을 집단의 적합도로 정의하면 집단 2(A가 많은 집단)의 적합도가 집단 1(S가 많은 집단)의 적합도보다 높다는 것을 알 수 있다.

그러므로 집단 간 경쟁에서는 A 형질이 더 유리하다. 집단 내 변화와 집단 간 변화를 합산하면 진화적 변화의 총량을 얻을 수 있다. 처음 전체 개체군에서 A와 S의 비율은 동일했다. 그러나 집단 구조의 효과 덕분에 A의 비율이 전체 개체군에서 증가했다(〈표 3〉의 전체 개체군에서 A의 비율: 0.5 → 0.516). 따라서 시간이 더 흐르면 전체 개체군에서 A가 대부분을 차지하게 될 것이다. 소버와 윌슨은 이 결과를 다수준 선택의 사례로 해석한다. A는 집단 내 선택에서는 불리하지만 집단 간 선택에서는 유리하다. 그렇다면 A 형질이 진화할 수 있는 조건을 도출할 수 있는 데, 그것은 집단 간 선택압이 집단 내 선택압을 초과하는 경우이다(Sober and Wilson 1999, 101–114).

소버와 윌슨은 이 모형에 형질집단 선택론이라는 이름을 붙였다. 이 이론에서 가장 새로운 부분은 집단의 개념이다. 이 집단 선택론은 전통적인 집단 선택론이 포함하는 집단의 기준들을 배제한다. 가령, 전통적으로 시공간적인 인접성과 기능적 통합성 등은 중요한 집단의 특성으로 취급되었다. 그러나 소버와 윌슨은 그 조건은 집단과 무관하다고 말한다(Sober and Wilson 1999, 93). 또한 집단은 고정된 경계를 가질

필요도 없다(Sober and Wilson 1999, 94). 더 나아가 형질집단은 복제자가 아니라 운반자(vehicle)이다(Sober and Wilson 1999, 90). 형질집단 선택론의 이와 같은 주장들은 기존 집단 선택론에 대한 비판을 의식한 것이다. 예를 들어, 도킨스는 진화적 변화의 대상을 복제자(replicator)와 운반자(vehicle)로 구분하고 집단이 복제자이기 어렵다는 이유를 들어 집단 선택론을 공격했다. 그런데 소버와 윌슨은 아예 집단이 운반자라고 인정함으로써 이 비판을 피해간다(Sober and Wilson 1999, 87). 또한 다른 비판인 집단이 내부로부터의 반란에 의해 무너지기 쉽다는 문제점(Boyd and Richerson 1988)에 대해서도 이 정의는 마찬가지로 방식으로 대응한다. 형질집단 선택론은 집단의 장기 존속을 요구하지 않는다(Sober and Wilson 1999, 97).

우리는 집단을 이 대안 이론으로 개념화함으로써, 저주받은 '집단이라는 단어(G-word)'를 언급하지 않고서도 다수준 선택론이 가정하는 방식에 따라 집단 내부적으로 중립이거나 손해임에도 불구하고 전체 집단에 이득을 주는 형질이 진화 할 수 있음을 발견했다(Wilson and Sober 2002b, 718, 저자가 강조함).

"새로운" 다수준 선택론과 "오래된" 다수준 선택론은 거의 관계가 없다(Wilson and Wilson 2007, 344).

위 인용문에서 드러나는 것처럼 소버와 윌슨의 새로운 집단 선택론은 의도적으로 기존의 집단 선택론과 거리를 둔다. 이들의 전략은 형이상학적 부담을 최소화하는 것이다. 그렇기 때문에 형질집단 선택론은 집단의 상세를 명시하지 않고 집단을 추상적으로 정의한다. 앞서 보인 것처럼 형질집단 선택론에서 집단의 적합도는 단지 집단에 속한 개체들의 적합도를 평균한 것에 불과하다. 그것은 전통적인 집단 선택론이 집단의 적합도를 집단 자체의 재생산 결과로 본 것과 다른 의미가 있다(Okasha 2008).

그런데 저자가 지적하려는 부분이 바로 이 대목이다. ‘형질집단’ 개념 덕분에 소버와 윌슨의 이론은 기존에 제기된 집단 선택론에 대한 비판을 피해갈 수 있다. 그러나 그 전략은 집단이란 용어의 의미를 모호하게 만드므로 새로운 문제를 야기한다. 소버와 윌슨은 다양한 집단의 예를 들고 있는 데, 집단은 단지 일회적으로 유지되는 집단(예: 나뭇잎에 올라탄 두 마리의 귀뚜라미 사례)부터 친족집단으로 해석되어야 하는 집단(예: 뇌 감염충 사례)까지 다양한 종류의 집단을 포괄한다(Sober and Wilson 1999). 형질집단 선택론에서 ‘적합도의 영향권(sphere of influence)’이 집단임을 결정하는 중요한 기준이기 때문에, 형질집단 선택론의 시각에서 이 사례들 사이에는 본질적인 차이가 없다.³³ 형질집단 선택론에서는 적합도의 측면에서 구분된 집단 외에는 다른 집단의 기준을 찾기 어렵다. 같은 맥락에서 스테렐리(K. Sterelny)도 형질집단 선택론이 너무 자율적(liberal)이어서 집단과 집단 아닌 것의 구분을 모호하게 만든다고

³³ 어느 대목에서 소버와 윌슨은 '공통 운명(common fate)'을 언급하기도 한다(Sober and Wilson 1999, 96). 그러나 이 용어가 구체적으로 무엇을 의미하는지는 이해하기 어렵다.

지적했다(Sterelny 1996, 522). 구분이 모호해지면 집단과 단지 진화에 영향을 주는 환경을 구별할 수 없게 되고, 결국 집단이라고 보기 어려운 것들도 집단으로 규정된다.

더 심각한 문제는 형질집단 선택론의 포괄적인 집단 개념 때문에 수학적 동등성(mathematical equivalence)에 기반한 반론에 이론이 취약해진다는 것이다. 수학적 동등성 논제는 친족 선택론과 형질집단 선택론 사이에 이론적 차이가 없다는 주장이다. 이 논증을 요약하면 다음과 같다(Dugatkin and Reeve 1994, Kerr and Godfrey-Smith 2002).

전제 1. 두 이론의 수학적 모형은 상호 번역가능하다.

전제 2. 두 이론은 진화적 변화의 측면에 있어 동일한 결과를 내놓는다.

결론 3. 따라서 두 이론은 동등하다.

이 논제를 지지하는 연구자들은 두 이론이 동일한 현상을 단지 수학적으로 다르게 기술한 것일 뿐이라고 주장한다(Marshall 2011, Lehmann et al. 2007). 그런데 사실 이 논증에서 전제 1,2 와 결론 3 사이의 논리적 연결은 필연적이지 않다. 수학적으로 동등하다고 두 이론이 동등하다는 결론이 반드시 성립하는 것은 아니기 때문이다(Wilson 2003). 그렇기 때문에, 전통적인 형태의 집단 선택론이라면 집단의 기능적 통합성이나, 지리적 분포 등의 기준을 제시하고, 그를 통해 동등성 논제의 결론 3 이 도출되지 않음을 반론할 수 있다. 그러나 형질집단 선택론의 집단 개념은 포괄적이고 추상적이기 때문에 이 비판에 대응하기 어려워진다. 이론적으로 집단이

단지 적합도의 영향만으로 정의된다면, 이 이론이 규정하는 '집단'과 친족 선택론이 규정하는 적응적 '환경'의 차이를 찾기가 쉽지 않다. 따라서 궁극적으로 동등성 논제가 형질집단 선택론에게 던지는 질문은 왜 '형질집단'이 단순히 개체들이 일시적 모임이 아니라 '집단'이냐는 것이다. 이 문제는 전통적 집단 선택론에는 없던 새로운 문제이다. 이전의 집단 선택론에서는 형이상학적인 지위를 가진 집단을 전제하기 때문에 이 문제가 발생하지 않는다. 하지만 형질집단 선택론은 형이상학적인 부담을 지지 않기 때문에 동등성 논제가 심각한 문제가 된다.

더욱이, 소버와 윌슨의 대응은 문제를 해결하는 것이 아니라 반대로 복잡하게 만들었다. 이들은 선택 수준 논쟁이 다만 하나의 과정을 다르게 보는 방법과 과정 자체가 다른 경우를 혼동했기 때문이라고 말한다(Sober and Wilson 1999, 329). 따라서 이들의 논리를 따르면, 두 경우를 잘 구별하면 논쟁이 해결되어야 할 것이다. 그것이 올바른 해법인지 확인하려면, 먼저 이 구별 뒤에 있는 '관점 다원주의(perspective pluralism)'를 살펴볼 필요가 있다.

우리는 두 종류의 다원주의를 구별하고 지지한다. 첫째는 시각의 다원주의(pluralism of perspectives)이다. 이 다원주의에 따르면 하나의 과정이 동등하게 올바른 다른 방식으로 표상될 수 있다. 두번째는 자연에서 실제로 일어난 것(what happens in nature)의 다원주의이다. 그것의 의미는 다른 종류의 선택 과정에 자연에서 일어난다는 것이다(Wilson and Sober 2002b, 717, 저자가 강조함).

편의상 첫번째 종류의 다윈주의를 관점 다윈주의, 두번째 종류를 인과 다윈주의라고 부르도록 하자. 인과 다윈주의는 여러 수준에서 자연선택 과정이 일어난다는 주장이다. 형질집단 선택론은 다수준 선택론이므로 인과 다윈주의를 인정하는 것은 당연하다. 그런데 이해하기 어려운 부분은 관점 다윈주의이다. 인용문이 보여주는 것처럼, 관점 다윈주의는 하나의 선택 과정을 설명하는 동등하게 올바른 방법이 다수 존재한다는 주장이다. 이 주장을 이해하려면 소버와 윌슨이 사용하는 '올바른'이란 용어의 의미를 고려해야한다. 이들은 이 용어를 특수한 맥락 하에서 사용하기 때문이다.

시각은 진화 과정에 대한 어떤 사실도 변경하지 않는다. 단지 사실을 다른 방법으로 바라본 것에 불과하다...(집단 선택론과 친족 선택론은) 무엇이 진화할지 예측하는 경우에 완벽하게 양립가능하다. 그리고 서로 쉽게 번역가능하다(Sober and Wilson 1999, 52).

그럼에도 불구하고, 모든 시각은 이타성이 진화할 것인지에 대한 사실적 질문의 답에 있어서 일치(converge)한다(Wilson 2007, 372).

소버와 윌슨이 두 이론 모두 '사실의 올바른 묘사'라고 말할 때, 그들이 염두에 두고 있는 것은 진화의 결과를 고려하는 맥락이다. 즉, '올바른' 다른 방식이라는 말의 의미는 두 이론 모두 어떤 형질이 진화할 지의 문제에 있어서 동일한 예측을 내놓는다는

것이다. 이 대목에서 소비와 일은 기술하는 방식의 차이와 실제적인 차이를 구별해야 한다고 말한다.

표상 방식(mode of presentation)의 차이는 자연에 대한 실제적인 주장의 차이와 혼동되어서는 안된다(Sober and Wilson 1999, 331).

따라서 관점 다원주의의 주장은 친족 선택론과 형질집단 선택론이 사실의 문제(진화의 결과)에 있어서는 동일하지만 그것을 표현하는 방식이 다르다는 것으로 요약될 수 있다.

이 다원주의가 동등성 문제를 해결하는 데 도움이 되는가? 그러나 문제는 여기까지만 본다면 관점 다원주의의 주장은 동등성 논제의 주장과 차이가 없어 보인다는 것이다. 사실 동등성 논제를 옹호하는 연구자들도 두 이론의 차이를 완전히 부정하는 것은 아니다. 다만 이들은 두 이론의 차이가 이론적으로 중요한 것이 아니라 발견법(heuristic)적인 것이라고 주장한다. 일례로, 리브와 두갯킨 또한 동등성 논제를 옹호하지만 사례 별로 더 유용한 이론이 있다고 주장한다. 더 나아가 그들의 말에 따르면 설명의 경제성, 이론적 단순성, 가설 생성 능력의 기준을 가지고 어떤 이론이 어느 경우에 더 나은지 결정할 수 있다(Dugatkin and Reeve 1994). 달리 말하면, 동등성 논제는 두 이론이 ‘동등’하다는 것이지 ‘동일’하다고 주장하는 것은 아니다.

그렇다면 형질집단 선택론의 입장에서 유력한 대응은 표상 방식의 차이가 이론적으로 중요한 차이라고 답하는 것이다. 소비와 윌슨의 말에 따르면 두 이론의 표상 방식은 다음과 같은 차이가 있다.

(친족 선택론의) 평균화된 효과는...모든 요소 벡터(component vector)를 합산한 최종 벡터를 제공한다. 그러나 다수준 선택론의 요점은 각 수준에서 일어나는 선택의 대상을 기반으로 진화적 변화에 관한 요소 벡터를 검증하는 것이다(Wilson and Wilson 2007, 337).

이 인용문이 보여주는 것처럼 두 표상 방식은 진화 과정에 대한 설명의 상세한 정도에 차이가 있다. 소비와 윌슨의 말에 따르면, 개체 선택론의 표상 방식은 진화에 작용하는 여러 인과적 과정을 평균화해서 마치 진화가 하나의 수준에서 일어나는 것처럼 기술하는 것이다. 반대로, 형질집단 선택론의 표상 방식은 수준들을 구별해서 기술하므로 그것은 선택 과정에 대한 더 상세한 정보를 제공한다는 것이다. 그렇다면 동등성 논제를 논박하려면 이 ‘정보의 차이’가 이론적으로 중요한 차이임을 보이면 될 것이다. 실제로 어떤 대목에서 소비와 윌슨은 그와 같은 주장을 한다.

(친족 선택론을) 거부해야 할 이유는 진화적 결과에 기여하는 분리된 인과적 과정을 구별하는 데 실패하기 때문이다...서로 다른 두 수준의 과정에 한 개체군 내에서 동시에 일어난다면, 적절한 인과적 분석은 그 사실을 반영해야 한다.

그러나 평균 적합도가 높은 형질이 진화한다는 (친족 선택론의) 요약된 서술은 상세한 정보를 포함하지 않는다...결과의 기술은 원인을 특정하는 데 실패한다(Sober and Wilson 1999, 32).

여기서 소버와 윌슨은 표상 방식의 차이를 이유로 친족 선택론이 거부되어야 한다고 말하고 있다. 한 이론은 인과적 과정을 설명하고 다른 이론은 그렇게 하지 못하기 때문이다. 그렇다면 원인에 대한 설명을 제공하는지 여부를 이론 선택의 중요한 기준으로 정하고, 그것을 바탕으로 동등성 논제를 반박하면 되지 않을까? 대부분의 과학자들은 인과적 설명이 과학적 설명의 중요한 부분이라고 생각하므로 이 주장은 설득력이 있다. 그러나 소버와 윌슨은 그렇게 주장하지 않는다.

만일 우리가 단지 주어진 형질이 진화할 지의 여부에만 관심이 있다면, 선택 단위를 고려할 필요가 없다. 이 경우, 여러 시각이 모두 유용하다. 만일 다수준 선택과 연관된 문제를 다룰 경우에는 적절한 정보가 요구되고, 하나의 시각으로 수렴된다(Wilson and Wilson 2007, 338).

두 (계산) 방법은 동등하게 올바르고 공존할 필요가 있다. 왜냐하면 두 방법은 다른 목적에 유용하기 때문이다...두 방법은 동일한 생물학적 가정을 가지고 동일한 결과에 도달한다는 의미에서 동등하다. 그것들은 정보의 양에 있어서 다르다(Wilson 2015, 35-38).

인용된 서술에서 드러나는 입장은 오히려 동등성 논제에 가까운 것처럼 보인다.

왜냐하면 두 이론은 공존할 필요성이 있으며 맥락에 따라서 유용한 이론이 있다고 말하기 때문이다.

어느 부분에서는 표상 방식의 차이가 다른 이론을 배제해야 할 이유인 것처럼 말하고, 다른 부분에서는 두 이론이 공존할 수 있다고 말하기 때문에, 소비와 월슨의 진의를 알기 어렵다. 리브(K. Reeve) 또한 같은 이유로 소비와 월슨이 상반되는 두 입장을 동시에 취한다고 비판한다(Reeve 2000). 결론적으로 표상 방식의 차이가 가지는 이론적 중요성을 명확히 해명하지 않았기 때문에, 관점 다원주의가 동등성 논제에 대한 적절한 대응이 될 수 있는지 의심스럽다. 형질집단 선택론의 입장에서 가장 강력한 대응은 인과적 과정에 대한 설명이 이론적으로 중요하고, 따라서 두 이론의 표상 방식이 이론적으로 중요한 차이가 있기 때문에 동등성 논제는 성립하지 않는다고 주장하는 것이다. 그러나 소비와 월슨은 적극적으로 동등성 논제를 반박하지 않고, 의미가 모호한 다원주의를 내놓았다.

우리는 이 대응 전략의 배경에 친족 선택론과 형질집단 선택론의 관계에 대한 특정한 방식의 이해가 있다고 생각한다.

우리가 이미 보인 것처럼, 친족 선택론은 더 일반적인 이론의 특수 사례(special case)이다...따라서 인간의 사회적 행동을 연구하려면 특수 사례인

친족 선택론이 아니라 일반 이론인 다수준 선택론이라는 일반 이론이 필요하다(Sober and Wilson 1999, 134).

(친족 선택론을) 다수준 선택론으로 바꾸는 것은, 스포트라이트(spotlight)를 쏘고 전체 무대를 비추는 등을 켜는 것과 같다(Sober and Wilson 1999, 332).

이 인용문이 보여주는 것처럼, 소버와 윌슨은 형질집단 선택론이 친족 선택론을 ‘포함’하는 것으로 이해한다. 형질집단 선택론은 더 풍부한 설명을 제공하고 친족 선택론은 좁은 영역의 설명만을 제공하며, 또한 친족 선택론은 진화의 결과만을 설명하지만 형질집단 선택론은 친족 선택론이 설명하는 결과만이 아니라 인과적 과정까지 설명한다. 따라서 친족 선택론은 특수 이론이고 형질집단 선택론은 일반이론이다. 이들이 이해하는 두 이론의 관계를 그림으로 그리면 다음과 같다.

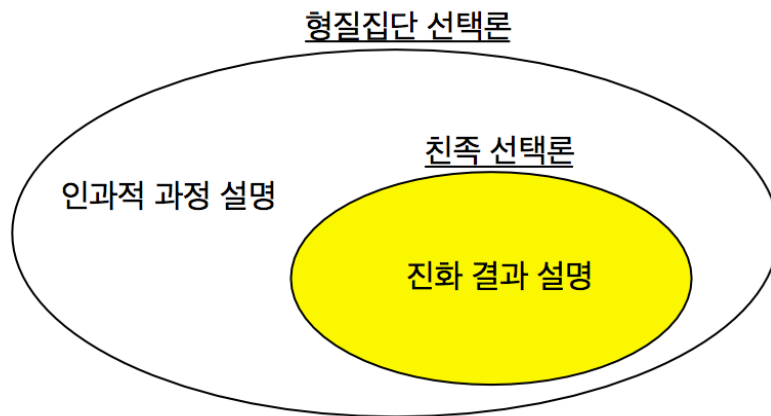


그림 12. 소비와 월슨의 두 이론의 관계 이해. 형질집단 선택론이 친족 선택론을 포함한다.

그림 12로부터 이들이 사실의 문제에 있어서 두 이론이 동일하다고 이야기할 수 밖에 없는 이유를 알 수 있다. 형질집단 선택론 안에 친족 선택론이 포함된다면 경험적 증거는 두 이론의 우열을 가리는 데 역할을 할 수 없다. 친족 선택론을 일반 이론인 형질집단 선택론이 포함하기 때문에 만약 경험적으로 친족 선택론이 오류라면 마찬가지로 오류를 형질집단 선택론도 가질 수 밖에 없기 때문이다. 따라서 이 구도에서는 경험적 검증에 의해서 어느 이론이 나은지 결정할 수 없다. 단지 더 일반적이거나, 더 나은 이론이라는 인식론적 가치 기준에 의존해서 이론을 구별할 수 있을 뿐이다. 그러므로 그렇기 때문에 <그림 1>로 관계를 이해하는 한, 소비와 월슨은 관점 다원주의라는 동등성 논제와 유사한 주장을 내놓을 수 밖에 없다.

그러나 그림 12는 오류에 바탕한다. 오류의 원인은 소비와 월슨이 친족 선택론을 지나치게 단순화한 나머지 그것이 아무런 인과적 설명을 하지 않는 것으로 파악한다는

데 있다. 그것이 이 장의 문제 제기이다. 다음 절에서 수학적 모형의 분석을 통해 소비와 월슨이 범한 오류를 보일 것이다.

3. 친족 선택론과 형질집단 선택론의 분석

이 절에서 저자는 친족 선택론과 형질집단 선택론의 실제 관계를 수학적 모형을 중심으로 분석할 것이다. 두 이론 모두 수학적 모형이 이론의 중심에 있으므로, 그것에 대한 분석이 가장 정확한 이해를 제공해 줄 것이다. 저자는 친족 선택론과 형질집단 선택론 모두 이용하는 프라이스 방정식에서 분석을 시작하도록 하겠다(Frank 1998, 2012, Hamilton 1964, Queller 1992a, Price 1970, 1972).

$$\Delta z = Cov(\omega, z) + E(\Delta z)$$

〈식 1〉 프라이스 방정식

프라이스 방정식은 진화론의 핵심 원리인 적응 원리(적응은 자연 선택의 산물이다)를 훌륭하게 표현한다. 프라이스 방정식을 이용해서 진화적 변화를 기술하는 방법을 프라이스 접근이라고 하자. 프라이스 접근의 특징은 개체군에 속한 각각의 개체 단위로 변화를 측정한다는 것이다. 2장의 그림 7에서 프라이스 접근의 개체군 구조를 보였다. 프라이스 접근은 진화적 변화의 양을 개체 단위로 측정하고, 전체 변화량은 단순히

개체군에 속한 개체들의 변화량의 합으로 계산된다. 프라이스 방정식 자체는 아무런 경험적 의미를 갖지 않으며, 단지 개체군의 진화적 변화를 기술할 뿐이다.

여기에 특정한 개체군 구조를 적용하면 형질집단 선택론의 수학적 모형을 얻을 수 있다. 소버와 윌슨은 이 수학적 모형을 집단 수준에서 이타성을 설명하려는 목적을 가지고 제안했다.

진화론의 개체주의 전통과 인간 과학의 방법론적 개인주의는 개체 수준 기능주의의 사례이다. 이 배경에 반발하는 이 책의 일차적인 메시지는 집단 또한 기능적 단위일 수 있고 개체는 종종 유기체가 아니라 기관(organ)처럼 행동할 수 있다는 것이다(Sober and Wilson 1999, 10).

이 의도에 따라 소버와 윌슨은 ‘이타적인 형질은 집단내 선택의 손해를 집단간 선택의 이득이 초과할 때, 진화할 수 있다’는 아이디어를 제안하고(Sober and Wilson 1999, 101-118). 그것을 아이디어를 구현한 수학적 모형을 제안했다. 그 모형의 핵심은 자연선택에 의한 진화적 변화를 집단내 선택의 결과와 집단간 선택의 결과로 구분해서 기술하는 것이다. 이 구분은 프라이스 방정식의 개체군을 분할함으로써 표현될 수 있다. 여기서 집단내 선택은 개체 수준에서 일어나는 변화로 이해되고 집단간 선택은 집단 수준에서 일어나는 변화로 이해된다. 전체 변화는 두 수준에서 일어나는 변화의 합이다.

$$Cov(W, Z) + E(Cov_k(w, z)) > 0$$

형질집단 선택론 모형

위의 식이 프라이스 방정식으로부터 도출한 형질집단 선택론의 수학적 표현이다(Sober and Wilson 1999, 73). 여기서 첫번째 항이 집단간 선택의 결과를, 두번째 항은 집단내 선택의 결과를 기술한다. 이 식에 의해 표현되는 인과적 과정을 2장의 그림 9에 보였다.

그렇다면 이제 친족 선택론을 살펴보자. 앞 절에서 저자는 친족 선택론에 대한 해석을 4가지로 구분했다. 그리고 그 중에서 개체 선택 해석이 유력한 해석이라는 결론을 내렸다. 이 해석의 핵심은 과정 #2에 있다. 과정 #2는 전체 개체군을 둘로 분할한다. 한 분할은 관심 개체에 대한 것이고 다른 분할은 개체군 내의 나머지 개체들에 대한 것이다. 3장의 결론은 이 분할이 친족 선택론의 핵심이라는 것이었다. 이 분할만으로도 일반화된 해밀턴 규칙을 얻을 수 있고 비판에 대응하는 것이 가능하다. 또한 친족 선택론자들은 이 분할이 개체 선택을 설명해주는 것으로 해석한다(Gardner, West, and Wild 2011, Taylor and Frank 1996, West, El Mouden, and Gardner 2011). 그리고 친족 선택론이 지지자들이 생각하는 인과적 구조를 2장의 그림 8에 보였다.

이상의 분석으로부터 친족 선택론과 형질집단 선택론의 수학적 모형의 구조를 다음 그림으로 요약할 수 있다.

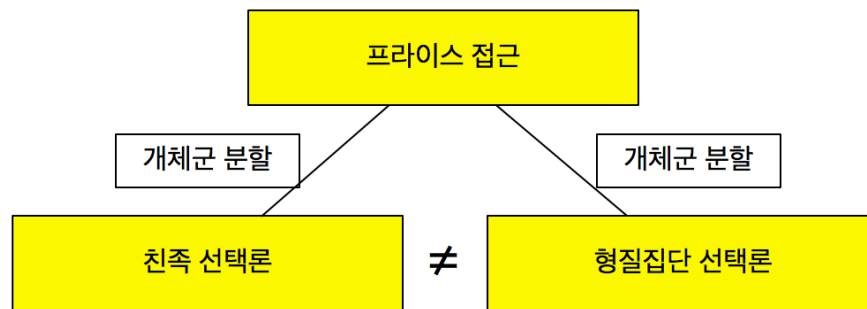


그림 13. 친족 선택론과 형질집단 선택론의 이론 구조. 두 이론 모두 프라이스 방정식에서 도출된다.

이 그림이 보여주는 요점은 친족 선택론과 형질집단 선택론의 수학적 모형 모두 프라이스 방정식에 특정한 개체군 분할 방식을 적용하면 도출된다는 것이다. 다음 절에서 이 분석 결과가 소비와 윌슨의 관점 다원주의에 어떤 문제를 일으키는지 살펴보도록 하겠다.

4. 관점 다원주의의 문제점

지금까지 두 이론의 수학적 모형의 관계를 분석했다. 이제 소비와 윌슨의 시각과 앞 절의 분석 결과를 비교하도록 하자. 중요한 차이는 소비와 윌슨의 그림 12은 형질집단 선택론이 친족 선택론을 포함하는 것으로 이해하는 반면, 그림 13는 두

이론을 하나의 수학적 모형에서 다른 전제를 가지고 도출된 동등한 이론들로 본다는 것이다. 이 절에서 저자는 왜 소버와 윌슨이 잘못된 이해로 나갔으며, 그로 인해 관점 다원주의를 주장하는 오류를 범하게 되었는지 보일 것이다.

앞 절에서 보인 것처럼 두 수학적 모형 모두 특정한 방식으로 전체 개체군을 분할한다. 형질집단 선택론은 개체군을 집단 단위로 분할하고 친족 선택론은 관심 개체와 나머지 개체들로 분할한다. 여기서 소버와 윌슨이 이 분할에서 인과적 의미를 도출한다는 사실이 중요하다. 형질집단 선택론의 수학적 모형 <식 3>을 얻으려면 먼저 개체군을 집단들로 분할해야 한다. 그리고 그것을 프라이스 방정식에 적용하면 <식 3>을 얻을 수 있다. 이 <식 3>에 대해 이들은 다음과 같이 말한다.

(우변의) 첫번째 항은...집단내 선택의 척도로 기능한다. 두번째 항은...집단간 선택의 척도이다...(식 3)은 집단내, 집단간 선택이 진화의 최종 결과에 영향을 준다는 것을 명확히 표현한다(Sober and Wilson 1999, 74).

여기서 소버와 윌슨이 형질집단 선택론이 인과적 과정을 설명한다고 말할 때, 그들이 염두에 두는 것은 이 이론이 집단 내, 집단 간 선택이라는 두 서로 다른 인과적 경로가 존재함을 가정하고, 그 가정에 따라 진화적 변화를 둘로 나눠서 기술한다는 점이다.

이때 <식 3>이 집단 선택이라는 인과적 의미를 갖게 되는 이유는 개체군을 집단 단위로 분할하고, 이 분할된 집단 사이에서 일어나는 변화를 두 항으로 나눠서 기술하기 때문이다. 즉, 형질집단 선택론의 인과적 설명은 개체군을 집단으로 분할하는 것에서

시작해서 <식 3>을 얻고 그것을 집단 선택이라는 인과적 과정을 설명하는 것으로 해석함으로써 완성된다.

그런데 여기서 소비와 월슨이 간과한 사실은 친족 선택론의 모형(개체 선택 해석) 또한 마찬가지로 개체군의 분할을 통해서 구성되었다는 점이다. 이 문제를 살펴보려면 잠시 2장의 분석을 돌아볼 필요가 있다. 2장에서 저자는 친족 선택론이 사실 여러 과정을 거쳐서 구성된 복잡한 이론이고 그로 인해 다른 해석의 여지가 열려 있음을 보였다. 위계적 모형 시각의 분석에 따라 친족 선택론은 적어도 4가지의 해석으로 다르게 이해될 수 있다. 그 해석 중에서 인과적 의미를 포함하지 않은 해석은 프라이스 접근 해석 밖에 없다. 따라서 소비와 월슨의 말대로 친족 선택론을 단지 적합도를 평균화 하고 아무런 인과적 설명을 하지 않는 것이라고 이해한다면 우리는 프라이스 접근 해석에 따라야 할 것이다. 그러나 이미 보인 것처럼 이 해석은 친족 선택론에 대한 올바른 해석일 수 없다. 따라서 친족 선택론이 평균화 오류를 범하고 그로 인해 인과적 과정에 대한 설명을 제공하지 못한다는 소비와 월슨의 주장은 비판의 대상이 되는 이론을 심각하게 단순화 한 것이다.

이 단순화는 평균화 오류(averaging fallacy)에 대한 주장에서도 드러난다. 이것은 친족 선택론을 비판하고 형질집단 선택론을 옹호하는 대표적인 논거로 소비와 월슨이 제안한 것이다. 그것은 적합도의 평균값(자손 수의 기대값)으로 변화를 기술하는 친족 선택론이 특정한 상황에서 심슨의 파라독스(Simson's paradox)와 유사한 오류를 발생시킬 수 있다는 내용을 담고 있다. 이 오류가 발생하는 이유는 친족 선택론의 평균화 과정에서 '개체군에 대한 정보'가 사라지기 때문이다.

(친족선택론은) 진화적 결과에 기여하는 분리된 인과적 과정을 구별하는 데 실패한다. 진화한 형질이 높은 평균 적합도를 가진다는 요약된 기술에는 그에 대한 상세한 정보가 없다(Sober and Wilson 1999, 32).

그러나 평균화 오류의 문제는 3장의 분석 결과와 대치된다. 이 논제는 친족 선택론이 단순히 적합도의 평균값으로 변화를 기술만 한다는 주장을 담고 있다. 그러므로 이 논제는 3장에서 구분한 4가지 해석 중에서 프라이스 접근 해석에 기반한다. 그러나 이미 우리가 논의한 것처럼 친족 선택론을 단순히 프라이스 접근과 동치시킬 수 없다. 따라서 위계적 모형 시각의 맥락에서 소비와 월슨의 오류를 지적한다면 관점 다원주의의 문제는 프라이스 접근과 친족 선택론을 구분하지 못하는 것이라고 말할 수 있다. 그러므로 이들의 오류 또한 이론의 해석의 문제에서 기인한다.

저자는 이미 친족 선택론에 대한 해석으로 가장 적절한 것은 개체 선택 해석임을 밝혔다. 이 해석에 따라 <식 2>로 돌아가보자. 이 식을 도출하기 위해 해밀턴은 먼저 전체 개체군을 관심 개체와 나머지 개체들로 분할했다. 이어서 그는 선형 회귀 모형이라는 수학적 방법을 적용해, 각각의 분할에 대해 직접 적합도와 간접 적합도로 진화적 변화의 양을 측정한다. 그리고 이 과정은 개체가 전체 개체군에 영향을 미치는 인과적 과정으로 해석된다. 이 전체 과정은 소비와 월슨이 형질집단 선택론에 인과적 의미를 부여하는 과정과 동일하다.

	형질집단 선택론	친족 선택론
개체군 분할	집단 vs. 집단	개체 vs. 나머지 개체
인과적 과정	집단간선택 + 집단내선택	직접적합도 + 간접적합도

〈표 4〉 두 이론의 인과적 설명의 구성

〈표 4〉는 두 이론이 인과적 의미를 갖게 되는 과정을 비교한 것이다. 두 이론의 인과적 설명은 다르지만, 동일한 과정(개체군 분할)을 거친다는 사실을 확인할 수 있다. 따라서 소비와 윌슨이 형질집단 선택론이 인과적 의미를 갖는다고 주장한다면, 그들은 친족 선택론 또한 인과적 의미를 가진다고 말해야 한다. 왜냐하면 형질집단 선택론과 마찬가지로 친족 선택론 또한 개체군 분할을 하기 때문이다.

그렇다면 소비와 윌슨은 형질집단 선택론과 친족 선택론의 관계를 그림 12의 포함 관계로 이해한 것은 오류이다. 이들이 두 이론의 관계를 그렇게 이해한 이유는 친족 선택론을 진화의 결과만을 설명하는 형질집단 선택론의 특수 사례라고 생각했기 때문이다. 그러나 친족 선택론을 개체 선택 해석으로 이해한다면 두 이론은 각자 다른 인과적 설명을 제공하는 동등한 위치에 있는 이론이다. 친족 선택론이 설명하는 인과적 과정은 형질집단 선택론의 것과 전혀 다르므로 형질집단 선택론이 친족 선택론을 포함할 수 없다. 따라서 두 이론의 올바른 관계는 그림 13의 구조로 이해되어야 한다.

5. 소결

관점 다원주의는 저자가 3장에서 얻은 결론과 충돌한다. 왜냐하면 관점 다원주의는 형질집단 선택론만이 인과적 과정을 설명한다고 주장하는 데 반해, 저자의 결론은 친족 선택론 또한 인과적 과정을 설명한다는 것이었기 때문이다. 지금까지의 분석은 관점 다원주의가 친족 선택론을 잘못 이해하고 있다는 사실을 보여준다. 저자는 수학적 모형의 분석을 통해, 친족 선택론과 형질집단 선택론이 다른 종류의 인과적 주장을 포함한 이론이란 것을 보였다. 결국 소비와 월슨은 비판의 대상이 되는 경쟁 이론을 지나치게 단순화한 나머지 일종의 허수아비 논증을 펼친 것이다. 그로 인해 관점 다원주의는 친족 선택론자들을 설득하지 못했을 뿐만 아니라, 선택 수준의 문제를 푸는데 도움이 되지 못했다. 궁극적으로 그 이유는 이 다원주의가 오류에 기반하고 있기 때문이다. 따라서 저자는 형질집단 선택론이 관점 다원주의를 버려야 한다고 생각한다.

결국 형질집단 선택론을 둘러싼 논란 또한 이론에 대한 해석의 문제에서 비롯된 것이다. 관점 다원주의는 친족 선택론을 단순히 진화적 변화의 양적인 기술만을 제공하는 이론으로 해석했다. 그러나 소비와 월슨이 친족 선택론을 주의 깊게 살펴봤다면 그렇게 간단히 다룰 수 없었을 것이다. 따라서 관점 다원주의에 대한 논란은 이론에 대한 해석의 문제가 발생하는 한 사례이다. 그리고 이론에 대한 적절한 이해가 동반된다면 논란의 많은 부분이 불식될 수 있다는 것을 보여준다.

5 장. 주류 관점에 대한 비판

지금까지 저자는 친족 선택론과 형질집단 선택론의 문제들을 다뤘다. 3 장에서는 친족 선택론에는 여러 해석이 가능하며 그 중 가장 유력한 해석은 개체 선택 해석이란 결론을 내렸다. 4 장에서는 관점 다원주의의 문제를 보이고, 친족 선택론 또한 형질집단 선택론과 마찬가지로 인과적인 이론이라고 결론 내렸다. 두 장의 분석 결과는 두 이론이 서로 다른 인과적 과정을 전제하는 이론들이라는 사실을 보여준다.

그런데 이 결론은 두 이론의 관계에 대한 주류의 견해라고 할 수 있는 입장과 대립한다. 따라서 그 관점과 본 연구의 분석 결과의 차이에 대해 논의할 필요가 있다. 그를 위해 먼저 1 절에서 주류 견해의 내용을 살펴보고 그 주장을 요약할 것이다. 이어서 2 절에서 위계적 모형 시각의 분석이 다원주의에 대해 일으키는 문제에 대해서 논의하도록 하겠다. 이어서 저자의 대안을 제안하는 것으로 이 장을 마치도록 하겠다.

1. 주류 관점

2010 년에는 중요한 논쟁이 있었다. 친족 선택론(혹은 포괄적합도)³⁴ 이론에 대해 3 명의 과학자가 반론을 폈고, 그에 대응해서 136 명의 과학자들이 재반박 논문을 실었다(Abbot, et al. 2011). 이 논문의 저자에는 코스미디스(R. Cosmides), 두갯킨(L. A.

³⁴ 논문에서 원래 사용된 용어는 포괄 적합도(inclusive fitness)이나 혼동을 피하기 위해 이 장에서는 친족 선택론으로 적는다.

Dugatkin), 가드너(A. Gardner), 그래펜(A. Grafen), 마셜(J. Marshall), 켈러(D. Queller), 웨스트(S. West), 웨스트-에버하드(M. J. West-Eberhard) 등의 저명한 진화론 연구자들이 다수 포함되므로, 이 논문에 포함된 선택 수준 문제에 대한 입장을 주류 입장이라고 부르기에 부족함이 없을 것이다. 따라서 저자는 이 논문에서 천명된 입장을 주류 관점으로 규정하고 이를 중심으로 논의를 진행하도록 하겠다.

이들은 이 논문에서 다음 두 주장을 통해서 노왁(M. Nowak), 타니타(C. E. Tanita), 윌슨(E.O. Wilson)을 비판한다.

(주장 1). 친족 선택론은 자연 선택에 의한 모든 진화적 변화를 설명하는 일반 이론(general theory)이다.

(주장 2). 다수준 선택 모형은 한 과정을 다르게 표현한 것에 불과하다. 따라서 그것은 친족 선택론과 동일한 예측을 내놓으며, 그런 면에서 새로운 것이 전혀 없다.

주장 1 은 다음의 인용문에서 드러난다.

노왁 등은 (친족 선택론)과 표준 자연 선택론(standard natural selection theory)를 부당하게 나눈다. 자연 선택은 자연계의 설계를 설명하고, (친족 선택론)은 그 설계가 무엇을 위한 것인지를 설명한다...따라서 친족 선택론은 자연 선택의 유전적 이론 자체 만큼이나 일반적이다(Abbot et al. 2011, E1)

이들의 말에 따르면 노와 등은 일반 이론과 특정 사례에 대한 모형을 혼동하고 있다. 이들은 친족 선택론자가 이론에 제약 조건을 추가하는 것은 경험적으로 검증 가능한 예측을 만들기 위해서라고 말한다. 여기서 특정한 사례를 설명하기 위해 도입된 조건을 이론 자체의 제약이라고 보서는 안된다는 것이다. 그럼에도 비판자들은 이 과정에서 추가된 제약을 이론의 본질적인 부분으로 착각하고 있기 때문에 이론 전체가 제약적이라고 오해를 하고 있다는 것이다. 그러나 일반 이론인 친족 선택론은 모든 진화적 변화를 설명하는 일반적인 이론이라는 것이 주장 1의 요지이다.

주장 2는 앞서 논의한 동등성 논제와 유사하다.

그러므로 다른 방법을 사용해서 얻은 예측이 동일한 것은 놀라운 일이 아니다...(노와 등의) 모델의 내놓은 예측은 해밀턴의 원래 작업을 단지 재확인(cofirm)한 것에 불과하다(Abbot, et al. 2011, E2)

여기서 이들은 노와 등이 제안한 새로운 모형은 동일한 예측을 내놓기 때문에 경험적으로 새로운 것이 전혀 없다고 말한다. 더 나아가 이들은 노와 등의 방법은 친족 선택론 보다 덜 일반적이며 연구에 가장 유용한 것은 친족 선택론이라고 말한다.

종합해보면 주류 관점은 동등성 논제 보다 강한 입장이다. 동등성 논제는 주장 2만을 포함하나 이 입장은 주장 1을 추가적으로 가지기 때문이다. 그런데 본

연구의 맥락에서 흥미로운 점은 주류 관점 또한 이론의 위계를 인정한다는 점이다.

논문에서 이들은 친족 선택론에 적어도 두 수준의 이론의 위계가 있다고 말한다.

노와 등은 완전히 일반적인 이론(completely general theory)과 특정 사례에 대한 모형(models of specific cases)을 혼동한다. 연구자들은 연구의 대상인 시나리오를 분석적으로 추적가능한(analytical tractability) 모형으로 만들기 위해 종종 제한 가정(limiting assumption)을 만든다(Abbot, et al. 2011, E1).

이 인용문에는 두 수준의 위계가 등장한다. 상위에 완전히 일반적인 이론이 있고 하위에 특정 사례에 대한 모형이 있다. 연구자들은 상위의 일반 이론에 제한 가정을 추가해서 구체적인 시나리오를 묘사하는 하위의 모형을 만든다. 이 과정은 2장에서 설명한 하위 수준 모형을 설계하는 과정과 동일하다. 따라서 이론에 위계를 인정한다는 면에서 주류 입장은 위계적 모형 시각과 유사한 내용을 담고 있다. 그러나 그 수준에 대한 해석은 다르다. 2장에서 저자는 상위 수준 모형과 하위 수준 모형을 다른 모형으로 이해해야 한다고 주장했다. 두 수준의 모형이 가지는 내용이 다를 뿐만 아니라 서로 다른 이론적 목표를 가진다는 것이 그 이유였다. 그러나 주류 관점은 상위 수준의 모형만이 진정한 친족 선택론이며 하위 수준의 모형은 단지 그것에서 파생된 특수한 모형일 뿐이라고 주장한다. 이 아이디어는 주장 2를 입증하는 데 중요하다. 두 이론의 모형이 한 과정의 다른 시각에 불과하다는 주장을 하려면 그 이유를 설명해야

하기 때문이다. 주류 관점의 주장대로 형질집단 선택론의 모형이 가장 일반적인 이론인 친족 선택론에서 파생된 모형이라면 주장 2를 쉽게 정당화하는 것이 가능하다.

지금까지 주류 관점을 소개했다. 위계적 모형 시각의 언어를 빌어 이 관점을 표현하면, 이 관점은 친족 선택론을 상위 수준의 모형으로 이해하는 것이다. 그리고 하위 수준의 해밀턴 규칙이나 형질집단 선택론 등은 친족 선택론에 포괄되는 특정한 사례에 대한 모형으로 이해한다. 이 관점에 따르면 노와 등의 비판은 자연스럽게 부적절한 것이 된다. 주류 관점에서 보면 일반 이론에 대한 비판만이 친족 선택론에 대한 적절한 비판인데도 불구하고, 비판자들은 지엽적인 문제만을 지적하고 있기 때문이다.

그러나 저자는 이 관점이 이론에 대한 적절한 해석이라고 생각하지 않는다. 이 해석을 받아들이면 여러가지 문제가 발생하기 때문이다. 다음 절에서 이 해석이 가지는 문제점들을 살펴보겠다.

2. 주류 관점의 문제들

앞 절에서 보인 것처럼 주류 관점은 위계적 모형 시각과 마찬가지로 모형들의 위계를 인정한다. 그러나 주류 관점은 상위 수준만이 친족 선택론을 이해하는 데 적절한 수준이라고 본다. 이 절에서는 이 주장의 타당성을 살펴볼 것이다. 그를 위해 먼저 주류 관점의 의미를 세부적으로 분석할 필요가 있다. 3장에서 저자는 친족 선택론

혹은 포괄 적합도 이론에 대한 세부적인 의미로 4 가지 해석을 구분했다. 그 중에서 주류 관점은 어떤 해석을 지지하는 것일까?

적어도 주류 관점은 친족 관계 해석을 거부한다. 논문에서 저자들은 근친도 뿐만 아니라 다른 변형(variable) 또한 이 분야에서 중요하다고 말한다(Abbot, et al. 2011, E1). 또한 주류 관점은 해밀턴 규칙 해석도 거부한다. 앞서 보인 것처럼 해밀턴 규칙을 얻기 위해서는 가법성, 약선택 등의 제약 조건이 요구된다. 그러나 주류 관점은 이런 제약 조건이 친족 선택론의 본질적인 부분이 아니라고 말한다.

노와 등은 (친족 선택론)이 다수의 엄격한 가정을 요구한다는 잘못된 주장을 했다...일반화된 이론은 그 중 어느 것도 필요로 하지 않는다(Abbot, et al. 2011, E1).

실제로 논문에 포함된 여러 연구자들은 일반화된 해밀턴 규칙에 대해 찬성하는 입장이므로(Gardner, West, and Wild 2011, Marshall 2016), 주류 관점은 좁은 형태의 해밀턴 규칙으로 친족 선택론을 한정하지 않을 것이다.

개체 선택론 해석의 경우는 약간 미묘하지만 주류 관점은 결국 이 해석도 거부할 것이다. 앞서 보인 것처럼 개체 선택론 해석은 친족 선택론의 분할 방식이 인과적 의미를 가진다는 것이다. 그러나 주류 입장은 분할은 단순히(simply) 직접 적합도와 간접 적합도로 나눈 것이라고 말할 뿐, 그 사실에 인과적 의미를 부여하지는 않는다(Abbot, et al. 2011, E1). 만약 그 분할에 인과적 의미를 부여한다면 노와 등이

제안한 모형을 단지 친족 선택론을 재확인한 것에 불과하다고 말할 수 없을 것이다.

노와 등의 모형은 명백히 친족 선택론과 다른 인과적 과정을 가정하는 다수준

선택론이므로(Nowak, Tarnita, and Wilson 2010), 분할 방식에 이론적 중요성을

부여하면 다른 분할 방식을 사용하는 다수준 선택론에 대해서 그것이 단지 한 과정을

다른 시각에서 설명한 것에 불과하다고 말할 수 없다.

따라서 주류 관점은 해석 중에서 프라이스 접근 해석을 취하는 것으로 봐야한다.

프라이스 접근 해석은 친족 선택론이 모든 진화적 변화를 설명하는 일반 이론이라는

주장 1 과 잘 맞는다. 또한 그 사실은 이 관점이 이론의 경험적 예측을 ‘진화적 변화의

양적인 측면에서만 다룬다는 부분에서도 드러난다.

(친족 선택론)은 개체군 유전학에 기초해서, 자연 선택이 표현형을 어떻게

결정하는지(how natural selection shapes phenotypes) 예측하는 데 사용된다.

따라서 다른 방법으로 얻어진 예측과 친족 선택론에 의한 예측이 동일한 것은

놀라운 일이 아니다(Abbot, et al. 2011, E1).

해밀턴의 원래 요점은 만약 충분한 적합도 이득이 있다면, 이타성이

친족(relatives) 간에 선호된다는 것이다(Abbot, et al. 2011, E2).

인용문에 나타난 것처럼 주류 관점에서는 자연 선택이 어떻게(how) 개체군을

바꾸는지, 즉 적합도의 양적인 고려를 이론의 핵심으로 본다. 여기서 진화의 구체적인

과정이나 원인은 부차적인 것이다. 그런 면에서도 주류 관점은 프라이스 접근 해석에 해당한다고 할 수 있다.

그러나 프라이스 접근 해석으로 친족 선택론을 이해하면 주류 관점의 주장이 잘 설명되지만, 다른 종류의 문제가 발생한다. 저자는 이 새로운 문제를 두 가지 문제로 구분해서 살펴보도록 하겠다.

- 동어반복 문제

앞서 저자는 프라이스 접근 해석이 동어반복 비판에 노출됨을 보였다. 이 문제는 궁극적으로 프라이스 방정식이 논리적으로 동어반복이기 때문에 발생한다(Allen, Nowak, and Wilson 2013). 따라서 친족 선택론이 핵심이 프라이스 방정식이라면 친족 선택론은 자연 선택에 의한 모든 변화를 설명하는 일반성을 갖는다는 주류 관점의 주장이 사소하게(trivial) 입증된다. 그러나 대신 친족 선택론은 현상을 단지 기술할 뿐, 경험적 검증이 불가능한 이론이 된다(Birch 2014).

반세기 전에 포퍼(K. Popper)가 보여준 것처럼 반증가능성(falsifiability)은 과학의 객관성을 보여주는 중요한 요소이다.

필자는 틀림없이 어떤 체계가 경험에 의해 검사될 수 있을 때에만 그것을 경험적 혹은 과학적이라고 인정할 것이다...경험적 과학 체계는 경험에 의해 논파 가능해야 한다(포퍼 2001, 48).

포퍼의 이 주장은 과학이 경험적 사실에 바탕한다는 직관에 의존한다. 그는 과학이 객관성을 가지는 이유는 검증이 가능하기 때문이라고 생각한다. 많은 과학자들 또한 이 의견에 동조하여 반증가능성이 과학 이론이 가져야 할 최소한의 조건이라고 생각한다. 그러나 프라이스 방정식 자체는 동어반복이고, 그것은 항상 참일 수 밖에 없으므로 경험에 의해 반증이 가능하지 않다. 따라서 프라이스 방정식이 전제하는 정의들을 받아들이는 한, 프라이스 접근 해석에 따르는 친족 선택론은 경험적으로 반박 불가능한 이론이라는 논리적 귀결이 나온다. 과학이 경험에 의존한다는 상식이 널리 공유되어 있다는 점을 고려하면, 그것은 받아들이기 힘든 결론이다.

여러 비판자들이 이 문제를 지적했다(Allen, Nowak, and Wilson 2013, Allen and Nowak 2016, Birch 2014, Birch and Okasha 2014). 대표적으로, 앨런 등은 주류 관점에 대해서 예측력과 인과적 설명력을 문제 삼는다. 이들의 말에 따르면 프라이스 방정식을 적용한 결과는 이미 알려진 변수들에 회귀적 방법을 적용한 것일 뿐이다. 따라서 친족 선택론은 통계적 상관만을 보여줄 뿐 인과 관계를 설명해주지 못한다(Allen, Nowak, and Wilson 2013, 20317). 그러므로 주류 관점이 설명하는 친족 선택론은 인과에 대해서 설명하거나 시험 가능한 예측을 내놓는 통상적인 과학 이론이 아니라, 단지 현상을 기술하기만하는 이론이다.

이 문제제기를 피하는 한가지 방법은 진화론의 설명 방식이 인과성(causality)과 무관하다고 주장하는 것이다. 통계주의자(statisticalists)로 불리는 연구자들은 진화

자체가 인과적 과정이 아니라 통계적인 과정이라고 주장한다. 이들은 진화론의 설명 또한 단지 수학적 원리에 개체군의 변화를 귀속시키는 것일 뿐이라고 주장한다.

자연 선택은 본질적으로 수학적이다. 그것은 특정한 인과적 법칙과 무관하다(Matthen and Ariew 2002, 74).

실제로 인류는 천문학 이론이 없었던 시기에도 꾸준히 천문학 기록을 남겼다. 그 기록들은 여전히 과학사의 일부로 남아있다. 마찬가지로 단지 개체군의 진화적 변화량을 통계적으로 기술만 한다고 해서 우리에게 전혀 정보를 주지 않는다고 말할 수는 없을 것이다. 티코 브라헤가 남긴 기록을 이어 받아 케플러가 중요한 천문 법칙을 발견한 것처럼, 단지 개체군의 변화량에 대한 정보가 과학적 지식의 증가에 일정한 역할을 한다면 그것을 과학의 일부로 볼 수도 있을 것이다.

그러나 진화론이 인과적 설명을 하지 않는다는 주장을 과학자들이 받아들일지는 의문이다. 밀스테인(Milstein)이 행한 조사에 따르면 연구자들은 대부분 진화론이 인과적 과정에 대한 연구라고 생각한다(Milstein 2006). 또한 주류 관점이 통계주의 입장을 염두에 두고 자신들의 입장을 주장하는 것은 아닌 것 같다. 주류 관점 또한 친족 선택론이 반증가능한 예측을 만들었고, 예측을 검증하는 데 성공했다는 점을 강조하기 때문이다(Abbot, et al. 2011, E1).

무엇보다 중요한 문제는 주류 관점에 따라 인과적 설명을 하지 않는다는 것을 인정하면 선택 수준의 문제와 무관한 이론이 된다는 점이다. 통계주의자의 말대로 친족

선택론이 단지 현상을 기술할 뿐이라고 하자. 그러면 무엇을 근거로 다수준 선택론이 현상을 기술하는 다른 방법일 뿐이라는 주장을 할 수 있을까? 로버트 윌슨(R. Wilson)의 두 다윈주의 구분의 도움을 받아 이 문제를 상세히 살펴보자. 윌슨은 선택 수준 논쟁과 관련된 다윈주의를 단위 다윈주의(unit pluralism)과 모형 다윈주의(model pluralism)로 구분한다. 그의 구별에 따르면 단위 다윈주의는 선택 단위가 여러가지 존재한다는 주장이다. 따라서 이 다윈주의는 다수준 선택론자의 입장이다. 이 다윈주의는 본질주의(fundamentalism)와 대립한다. 여기서 본질주의란 자연계에 하나의 근본적인 선택 수준 만이 존재한다는 주장으로 주류 관점이 취하는 입장이다. 반면 모형 다윈주의는 맥락이 다른 입장이다. 이 다윈주의는 하나의 인과적 과정을 설명하는 서로 경쟁하지 않는(non-competing) 자연 선택의 모형이 있다는 입장이다(Wilson 2003, 533). 윌슨이 위와 같은 구분을 한 이유는 두 다윈주의가 다른 층위에 있다는 것을 보이기 위해서이다. 즉, 모형 다윈주의가 참이어도 본질주의가 증명되는 것은 아니며, 역으로 본질주의가 참이어도 모형 다윈주의가 증명되는 것이 아니다. 윌슨은 친족 선택론자들이 그럼에도 두 수준을 교묘히 섞어서 논리를 비약 하고 있다고 비판한다.

만약 친족 선택론이 단지 프라이어 방정식으로 진화적 변화를 기술하는 이론일 뿐이라면 윌슨이 제기한 문제가 심각해진다. 친족 선택론이 통계적이라면, 즉 자체적으로 인과적 내용을 포함하지 않는다면, 그것은 본질주의에 대해서 아무 것도 설명해주지 못할 것이다. 그렇다면 친족 선택론 자체는 선택 수준의 문제와 무관한 이론이 된다. 친족 선택론으로 모든 진화적 변화를 기술 가능해도, 그 모든 변화가

하나의 선택 수준에서 일어난다는 근거가 될 수는 없다. 주류 입장을 취하는 연구자들은 친족 선택론으로 모든 진화적 변화를 설명할 수 있다는 이유를 들어 마치 수준이 하나인데 다수준 선택론이 그 사실을 비트는 것처럼 말한다. 그러나 프라이스 접근 해석이 모든 변화를 설명할 수 있는 일반성을 가지는 이유는 그것이 정의에 의해 만들어진 동어반복이기 때문이다. 이 경우 일반성은 선택 수준에 대한 경험적 근거가 될 수 없다.

따라서 친족 선택론이 통계적인 이론이라면, 다수준 선택론이 새로운 통찰을 주지 못한다거나 대안이 아니라는 주류 관점의 비판은 모순이 된다. 4장에서 보인 것처럼 형질집단 선택론과 같은 다수준 선택론은 명백히 인과적 주장을 포함하고 있다. 그러므로 친족 선택론이 인과적 내용을 담고 있지 않다면 다수준 선택론은 이미 친족 선택론이 설명하지 못하는 부분을 설명하고 있는 것이다.

● 과학적 설명의 문제

앞의 문제는 궁극적으로는 과학적 설명의 본질에 대한 철학적 문제와 연결된다. 주류 관점은 생물학적 진화를 개체군 내 형질의 빈도 변화로 정의하고 그 변화의 양을 진화 이론이 내놓는 결과로 정의한다. 진화론이 내놓는 과학적 설명이 단순히 진화의 결과를 보여주는 것이라면 다수준 선택론에 새로운 통찰이 없다는 그들의 주장은 타당할 것이다. 그러나 저자가 제기하고 싶은 문제는 그것이 전부냐는 것이다. 이

문제는 결국 진화론이라는 과학 이론이 우리에게 말해주는 것이 무엇이냐는 문제와 연결된다.

문제의 이해를 위해 다른 분야의 사례와 비교해 보자. 중세 물리학의 ‘임페투스(impetus)’와 뉴턴 물리학의 ‘운동량(momentum)’은 주어진 조건이 같다면 항상 같은 값을 가진다. 그렇다면 중세 물리학과 뉴턴 물리학은 동일한 과학적 설명을 제공해주는 것일까? 파이어아벤트(P. Feyabend)에 따르면 그렇지 않다(Feyerabend 1962). 두 양은 수치적으로는 같지만 물리적 의미는 전혀 다르기 때문이다. 임페투스는 운동의 원인에 해당하는 개념으로 동자(mover)가 물체를 밀거나 당기는 등의 직접 접촉을 통해 물체에 가한 힘이다. 반면 운동량은 결과에 해당하는 개념이다. 운동량은 외부에서 주어진 힘에 의해 물체가 자체로 가지는 양이다. 원인과 결과가 같은 의미를 가지는 개념이라고 말할 과학자는 아마도 없을 것이다. 더 깊이 들여보면, 이 두 개념이 다른 이유는 궁극적으로 두 이론이 전혀 다른 세계를 전제하기 때문이다. 중세 물리학의 세계에서 운동하는 물체는 계속 힘이 주어져야만 계속 운동할 수 있다. 그러므로 물체를 계속 운동하게 만들려면 계속 외부에서 힘이 가해져야 하는 데 그 힘이 바로 임페투스이다. 반면 뉴턴 물리학에서 물체는 관성의 법칙을 따르므로 한번 운동을 시작한 물체는 외부의 영향이 없다면 계속 운동한다. 뉴턴 물리학의 세계에서 외부에서 계속 힘을 줄 필요가 없으므로 운동량은 물체 자체가 가지는 속성이 된다. 따라서 두 개념은 전혀 다른 자연 세계를 가정하고 있다. 그렇다면 과연 임페투스와 운동량이 동일한 자연적 현상을 설명한다고 할 수 있을까?

사실 두 양은 동일한 수식($P=mv$)으로 표현할 수 있다. 따라서 과학적 설명을 좁게 이해해서 수식의 값에만 주목하면 임페투스과 운동량이 동일하다는 결론이 나온다. 그러나 과학 이론이 설명하는 것이 자연계의 여러 측면이라고 넓게 이해하면 두 양은 다르다. 저자는 동일한 문제가 선택 수준 논쟁에도 발생하고 있다고 생각한다. 예를 들어, 웨스트(S. West) 등은 다음과 같이 말한다.

집단 선택론도 마찬가지로 집단 내 유전자 변화량 보다 집단 간 유전자 변화량이 더 큰 경우 협동이 선호된다고 말한다. 그러나 그것은 친족 선택론의 근친도가 증가하는 경우와 동일하다(West, El Mouden, and Gardner 2011, 247).

여기서 주류 관점의 옹호자들은 근친도와 집단 선택론의 집단 내 선택과 집단 간 선택의 차를 동일한 것이라고 말하고 있다. 그러나 위의 주장은 두 이론이 내놓는 결과, 즉 개체군의 유전자 빈도 변화량에 한정하는 경우에만 참이다. 웨스트 등은 위 주장의 근거를 다음과 같이 제시한다.

모든 경우에, 두 방법은 동일한 문제에 적용될 경우, 동일한 결과를 내놓는다. 두 방법이 프라이스 방정식에 바탕해서 형식화된 점을 감안하면 그것은 놀라운 일이 아니다(West, El Mouden, and Gardner 2011, 247).

여기서 웨스트 등이 밝히고 있는 것처럼 친족 선택론과 형질집단 선택론이 같은 결과를 내놓는 이유는 두 이론 모두 프라이스 방정식을 이용해서 형식화되었기 때문이다. 그리고 본 논문의 2장과 위 인용문이 알려주는 것처럼 여기서 ‘결과’라는 단어의 의미는 프라이스 방정식에서 도출된 값이다. 그렇다면 두 이론이 한 과정을 다르게 표현한 것에 불과하다는 주장이 가능한 이유는 주류 입장의 지지자들은 수식의 값이 진화 이론의 핵심이라고 생각하기 때문이다. 특히 경험적 검증의 측면에서 이들은 이 수치적인 결과를 중시한다.

그러나 위 인용문의 “모든 경우, 모든 문제에 대해서 동일한 결과를 내놓는다”는 말은 프라이스 방정식이 내놓은 결과에 대해서 질문하는 경우에만 타당하다. 만약 질문을 바꾸면 그의 주장은 오류가 될 수 있다. 임페투스과 운동량이 $P=mv$ 라는 같은 식으로 표현될 수 있지만 그 배경에 있는 물리적 의미가 다른 것처럼, 근친도와 집단 내-집단 간 차이도 동일한 수식인 프라이스 방정식으로 표현할 수 있지만 그것의 생물학적 의미는 서로 다르기 때문이다.

3장에서 분석한 이론화 과정을 살펴보면 친적 선택론도 결과만을 내용으로 가지지 않는다는 것을 알 수 있다. 해밀턴은 단지 진화적 변화의 결과만을 설명하려고 수학적 모형을 설계하지 않았다. 만약 그가 그런 목적을 가졌다면 프라이스 방정식 수준에서 연구를 멈췄을 것이다. 그러나 그는 멈추지 않고 인과적 의미를 가진 이론적 가정들을 추가해서 이론의 의미를 더 풍부하게 만들었다. 모형 시각을 통한 분석을 통해 저자가 보인 것처럼, 해밀턴은 단순히 연구의 편의를 위해 직접 적합도와 간접 적합도를 분할하지 않았다. 이 분할에는 개체가 진화의 행위자성을 가진다는 인과적 의미가

들어있다. 특히, 친족 선택론자들은 이 의미를 이론의 핵심이라고 생각한다. 주류
관점의 옹호자 또한 예외가 아니다.

특히, 자연 선택은 유기체로 하여금 포괄적합도를 극대화하는 것처럼 적응을
이끈다(Abbot, et al. 2011, E1)

그레펜이 강조한 것처럼 이 이론적 프레임에서 선택의 인과적 책임성은 유전자를
보유한 개체(bearer)에 있고 개체의 행위는 자신의 포괄적합도를 극대화하려 노력하는
것처럼 나타난다(Grafen 2014, 1985, 2006, Gardner, West, and Wild 2011). 이때
선택은 개체 수준에서 일어나는 과정이다. 그러므로 친족 선택론은 시작부터 인과적인
이론이다(Birch 2016, Marshall 2016).

그러나 주류 관점에 따르면 전통적으로 중요한 이론적 요소로 여겨진 개체의
행위자성을 이론의 중심에서 제외해야 한다. 친족 선택론을 개체에 행위자성을
부여하는 인과적인 이론으로 이해하면, 주류 관점에 문제가 발생하기 때문이다.

2장에서 보인 것처럼 친족 선택론은 개체군을 분할하는 방식에서 인과적 의미를
얻는다. 그러나 형질집단 선택론은 다른 방식으로 분할한 모형이고 그것에 다른 종류의
인과적 의미를 부여한다. 인과적 의미의 측면에서 두 이론은 다르다. 그렇다면 주류
관점이 주장하는 것처럼 두 이론을 단지 한 과정을 다른 방식으로 표현한 것일 수
없다. 두 이론은 서로 인과적으로 다른 과정을 다른 방식으로 표현한 결과물이다.

주류 관점의 옹호자들은 반복적으로 비판자들이 도구(tool)과 생물학적 개념(biological concept)을 구분하지 못한다고 주장한다(Marshall 2016, West, El Mouden, and Gardner 2011). 그러나 지금까지의 논의에 비춰보면 오히려 도구와 생물학적 개념을 구분하지 못하는 쪽은 주류 관점인 것으로 보인다. 친족 선택론이 진화의 양적인 결과만을 내놓는 이론이라고 주장하면, 결과적으로 친족 선택론은 단지 계산을 위한 도구가 된다. 이 절의 문제 제기는 사실 친족 선택론이 그렇게 좁은 이론이 아니라는 데 있다. 이미 3장에서 결론 내린 것처럼 그것은 생물학적 개념을 포함한, 보다 더 풍부한 이론이다.

따라서 친족 선택론을 단지 개체군의 빈도 변화만을 설명해주는 일반이론으로 이해하는 주류 관점은 친족 선택론을 양상하게 만든다. 그것은 많은 연구자들이 친족 선택론의 핵심이라고 생각하는, 그리고 해밀턴이 친족 선택론을 구성하면서 의도한 개체의 행위자성이라는 중요한 생물학적 개념을 이론에서 제거한다. 개념을 이론에서 제거하고 나면, 남는 것은 계산을 위한 도구 밖에 없다. 물론 “진화론이 무엇을 설명하는가?”는 어려운 질문이다. 그럼에도 단지 수식이 보여주는 것이 과학이 설명하는 모든 것이라는 생각이 과학을 지나치게 협소하게 만든다는 데 의문을 표하는 과학자는 거의 없을 것이다.

3. 소결

이 장은 많은 진화론자들이 지지하는 입장을 주류 관점으로 지칭하고 그것을 두 주장의 결합으로 분석했다. 이 주장은 첫째로 친족 선택론은 매우 높은 수준의 일반성을 가진 이론이고 둘째로 그러므로 형질집단 선택론이 새로운 내용을 내놓은 것이 없다는 내용을 가진다. 이 장에서 저자는 이 관점에 대해 두 가지 반론을 제기했다. 첫째로, 모든 진화적 변화를 설명하는 일반 이론은 선택 수준에 대해서 아무 것도 설명해주지 못한다. 형질집단 선택론은 선택 수준에 대한 내용을 포함하므로, 주류 관점의 두 주장은 모순을 일으킨다. 둘째로, 주류 관점은 친족 선택론에서 개체의 행위자성이라는 생물학적으로 중요한 내용을 제거한다. 따라서 주류 진화론자들이 이 대응 방식은 눈 앞의 비판을 피해갈 수 있게 하지만 대신 친족 선택론을 양상하게 만든다.

이와 같은 문제 때문에 주류 관점은 친족 선택론과 다수준 선택론의 이론적 구조에 대한 적절한 이해 방식이 될 수 없다. 선택 수준의 문제를 다루는 맥락에서는 주류 관점을 취해서는 안된다. 이 맥락에서 논쟁은 위계의 하위 수준으로 내려와서 이론을 해석해야한다. 그것이 저자의 제안이다. 하위 수준에서 두 이론은 서로 다른 인과적 과정을 설명하는 구별되는 두 이론으로 이해된다. 따라서 항상 우월한 하나의 이론이 존재하는 것이 아니고 설명의 대상에 따라 적절한 이론이 있게 된다. 그렇다면 이론 선택의 문제는 이론 수준에서 해결되는 문제가 아니라 경험적 문제가 된다. 그러나 이 결론을 내리려면 약간의 논의가 더 필요하다. 다음 장의 결론에서 이 장을 포함한 본 연구 전체를 종합하면서 이 문제를 더 논의하겠다.

6 장. 결론

결론에 앞서 과학 이론과 관련된 두 맥락을 구분하자. 모든 과학 이론은 경험적으로 검증된 이후에야 신뢰를 얻을 수 있다. 이 맥락을 '경험적 검증의 맥락'이라 부르자. 그런데 경험적 검증의 단계에 들어가기 위해 먼저 거쳐야하는 단계가 있다. 이론을 검증하려면 그 이론의 내용이 무엇인지, 어떤 선행조건을 전제하는지, 실험을 어떤 식으로 설계해야 하는지 등의 정보가 필요하다. 그것을 얻기 위해 이론을 이해하는 단계를 '이론 해석의 맥락'이라고 부르자. 이 단계는 적절한 경험적 검증을 위해 필수적으로 거쳐야하는 단계이다.

이 구분에 따르면 지금까지 이 논문에서 다룬 논의들은 이론 해석의 맥락에 위치한다. 여기서 저자가 제기하는 문제는 이 단계의 난이도와 복잡성이 선택의 단위 논쟁에서 과소 평가되었다는 것이다. 지금까지 길게 논의한 것처럼 진화 이론은 결코 간단한 이론이 아니다. 특히 친족 선택론과 형질집단 선택론을 비롯한 최신 이론들은 갈수록 고도화된 수학적 방법론을 채용하고 있으며 이 발전 방향은 갈수록 경험 세계와 이론의 관계를 직관적으로 유추하기 어렵게 만든다. 이론 해석의 복잡한 측면을 간과했기 때문에 선택의 단위 논쟁에 관여한 연구자들은 서로 다른 이해 방식을 가지고 논쟁에 임했다. 그로 인해 이들은 지금까지 좋은 성과를 얻지 못했다.

이와 같은 오해를 강화하는 또 다른 축은 과학 이론을 단일하고 잘 통일된 체계라고 보려는 시각이다. 이 선입견을 가지고 이론을 이해하면 해밀턴 규칙과 같은 수학적 모형을 서로 다르게 이해할 수 있으리라 상상하기 어렵다. 그러나 선택의 단위

논쟁에 연관된 이론들은 실제로 잘 통합된 체계를 이루고 있지 않다. 따라서 저자는 과학 이론을 바라보는 시각을 바꾸자고 제안한다. 모형 시각은 과학 이론을 잘 통합된 체계로 보지 않는다. 대신 이 시각은 과학 이론이 실세계를 묘사하는 모형들의 느슨한 집합이라고 주장한다. 이렇게 시각을 바꾸면 선택의 단위 논쟁에 연관된 이론들이 가지는 구조적 복잡성과 해석의 다양성이 눈에 들어오게 된다.

이론의 구조를 분석하기 위해 저자는 선택의 단위 문제에 맞게 모형 시각을 개량했다. 위계적 모형 시각이라고 이름 붙인 이 분석 틀을 이용해서 2장에서 논쟁과 관련된 중요한 두 이론, 친족 선택론과 형질집단 선택론의 이론적 구조를 분석했다. 분석의 결과는 두 이론의 위계적 구조를 보여준다. 두 이론의 수학적 모형은 모두 프라이스 방정식에서 도출된다. 그러나 두 이론의 모형은 다른 이론적 전제를 취해야 얻어질 수 있다. 저자는 이 이론적 전제들이 진화가 일어나는 인과적 과정을 설명하려는 모형 설계자의 의도에 따라 선택된 것임을 보였다. 이론의 구조를 이렇게 이해하면 이론을 해석하는 맥락에 따라서 이론의 의미가 달라진다는 것을 알 수 있다. 이때 상위 수준에서 이론을 해석하면 두 이론은 차이가 없고, 하위 수준에서 해석하면 두 이론은 서로 다르다. 이 분석 결과만으로도 동등성 문제가 해소된다. 그러나 하위 수준에서 두 이론의 차이를 명확히 하려면 더 상세한 분석이 필요하다.

이 하위 수준에 대한 분석이 3장과 4장에서 이루어졌다. 3장의 분석은 친족 선택론의 의미를 명확히 하기 위한 시도이다. 위계적 모형 시각을 이용해서 저자는 해밀턴이 친족 선택론을 제안하면서 사용한 모형 설계의 과정을 분석하고 친족 선택론의 4가지 해석을 구분했다. 그리고 2010년 논쟁을 중심으로 이 해석 구분이

가지는 의의를 살펴 보았다. 그 이유는 이 논쟁에서 제기된 문제들이 이 해석들을 검증하는 데 유용하기 때문이다. 이 장의 결론은 직접 적합도와 간접 적합도로 전체 진화적 변화를 분할하는 과정을 이론의 핵심 요소로 가지는 개체 선택 해석이 친족 선택론에 대한 가장 적절한 해석이라는 것이다. 이 해석을 간과했기 때문에 비판자들은 친족 선택론에 대한 비판에 성공하지 못했다.

4 장은 형질집단 선택론의 논쟁적인 부분인 관점 다원주의를 다뤘다. 이 다원주의는 형질집단 선택론은 인과적 과정에 대한 설명을 포함하는 반면 친족 선택론은 그렇지 않다는 이해에 기반한다. 따라서 그것은 3 장에서 얻은 위계적 모형 시각의 분석 결과와 대치된다. 왜냐하면 위계적 모형 시각의 분석은 맥락에 따라 두 이론 모두 인과적 설명을 하지 않거나(상위 수준), 두 이론 모두 인과적 설명을 한다(하위 수준)는 결과를 내놓기 때문이다. 3 장의 결론에 따르면 친족 선택론은 특유의 개체군 분할을 포함하는 이론이며 형질집단 선택론은 이 분할 방식에 인과적 의미를 부여한다. 그러므로 형질집단 선택론은 친족 선택론 또한 인과적 과정을 설명한다는 것을 인정해야 한다. 따라서 형질집단 선택론 만이 인과적 주장을 한다는 관점 다원주의는 논박된다.

5 장에서는 앞선 분석 결과를 바탕으로 선택 수준 문제에 대한 주류 관점을 평가했다. 그것은 친족 선택론이 가장 높은 수준의 일반 이론이며, 다수준 선택론이 새로운 내용이 없다는, 두 주장의 결합이다. 이 주장을 위계적 모형 시각 입장에서 재해석하면 주류 관점은 친족 선택론을 최상위에 있는 모형으로 보는 것이다. 저자는 두 가지 반론을 제기했다. 첫째 이 입장은 친족 선택론을 선택 수준 문제와 무관한 이론으로 만들며 따라서 내적인 모순을 일으킨다. 둘째, 이 관점은 비판자들에 대한

반론으로써 기능하지만 이론의 내용을 부적절하게 축소한다. 따라서 주류 관점은 선택 수준의 문제를 다루는 데 적절치 않다.

이상의 분석에서 얻을 수 있는 결론은 친족 선택론과 형질집단 선택론의 구조가 다음과 같다는 것이다.

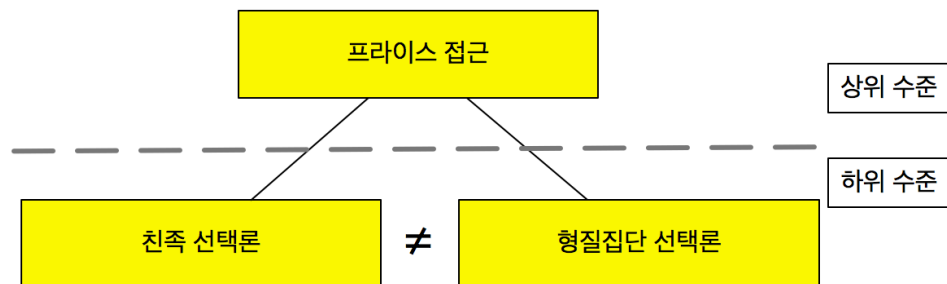


그림 14. 친족 선택론과 형질집단 선택론의 관계.

그림 14은 논쟁의 양상이 이론을 해석하는 위계에 따라 달라지게 된다는 것을 보여준다. 상위 수준에서 해석하면 두 이론에는 차이가 없다. 상위 수준의 모형인 프라이스 방정식의 내용을 친족 선택론과 형질집단 선택론이 모두 공유하기 때문이다. 따라서 상위 수준에서는 두 이론 간의 동등성이 성립한다. 그러나 하위 수준으로 내려와서 이론을 해석하면 두 이론은 다르다. 수학적 모형에 대한 분석은 그 차이를 결정하는 것이 두 이론이 전체 진화적 변화를 분할하는 방식임을 보여준다. 친족 선택론은 개체 vs. 나머지 개체로 형질집단 선택론은 집단 vs. 집단으로 분할한다. 이 두 가지 방식은 프라이스 방정식의 다른 표현 방식으로 설명된다. 그런데 그것은

진화적 변화의 인과적 과정을 설명하기 위해 도입된 것이므로, 결국 하위 수준에서 두 이론의 차이는 인과적 설명의 차이라는 결론이 따라 나온다.

이상의 분석 결과를 종합하면 기존에 거의 논의되지 않은 새로운 사실을 알게 된다. 그것은 연구의 목적에 따라서 이론 해석의 수준이 달라질 수 있다는 것이다. 대부분의 연구 상황에서 상위 수준을 선택하는 것이 실천적으로 유리하다. 대부분의 연구에서 과학자의 일차적 관심은 개체군의 변화를 예측하고 확인하는 것이므로 이 경우는 프라이스 접근 수준의 고려만으로 충분하다. 따라서 예측만이 관심인 과학자에게 하위 수준에서의 차이는 무의미하다. 대부분의 진화론 연구는 상위 수준으로 충분하므로 이 경우 두 이론을 동등한 것으로 취급하는 것이 편리하다. 이 사실은 많은 과학자들이 동등성 논제에 동의하는 이유를 설명해준다.

그러나 선택의 단위가 문제가 되는 상황에서는 문제가 다르다. 물론 모든 과학자가 선택 수준의 문제에 관심을 가질 필요는 없다. 그럼에도 본인의 연구가 어느 수준에 위치해 있는지 아는 것은 중요하다. 예컨대 프라이스 접근 수준에서 대상 개체군을 다룬 연구라면 그 결과가 선택 수준의 문제에 대해서 알려주는 것이 없다는 사실을 이해해야 한다. 그래야 불필요한 오해가 발생하지 않는다. 또한 선택 수준의 문제를 다루는 연구라면 개체군의 특성에 대한 별도의 관찰이 요구된다는 사실을 이해해야 한다. 예를 들어 Pruitt and Goodnight (2014)의 경우처럼 개체군의 특성에 대한 연구없이 양적인 변화만으로 한쪽 이론의 적절성을 주장하면 논란을 불러오기 쉽다.

선택의 단위가 문제가 되는 상황에서는 이론 해석의 하위 수준으로 내려와서 이론을 해석해야한다. 왜냐하면 이 논쟁의 맥락에서는 두 이론이 가지는 인과적 설명

방식이 중요하고, 이 차이는 하위 수준에서만 드러나기 때문이다. 그럼에도 본 연구의 분석 결과는 이 수준에서도 두 이론은 서로 충돌하지 않는다는 것을 보여준다. 두 이론의 수학적 모형의 구조는 서로 다른 인과적 과정을 전제한다. 친족 선택론은 개체가 행위자성을 가지는 인과적 과정을 전제하고 형질집단 선택론은 다수준에서 인과적 변화가 일어나는 개체군을 전제한다. 이때 적합한 이론의 선택은 연구 대상이 되는 개체군의 특징에 달려있다. 진화적 변화를 설명하는 데 적합한 이론은 그 변화가 일어나는 개체군의 특성과 이론이 전제하는 개체군 구조에 대한 가정이 일치하는 이론이다. 그러므로 친족 선택론과 잘 맞는 구조를 가진 개체군이라면 친족 선택론을 선택하면 되고 형질집단 선택론과 맞는 구조를 가진 개체군이라면 형질집단 선택론을 선택하면 된다. 그렇다면 사례 별로 적절한 이론이 있을 뿐, 모든 경우에 적절한 이론은 없다는 결론이 나온다. 이때 두 이론이 설명하는 범위는 다음 그림과 같게 된다.

프라이스 접근의 설명 영역



그림 15. 각 모형이 설명하는 영역. 하위 수준 두 이론의 범위는 겹치지 않는다.

그림 18은 이론 해석의 수준에 따른 설명의 범위를 표시한 것이다. 프라이스 접근은 넓은 설명 범위를 가지는 반면 친족 선택론과 형질집단 선택론은 프라이스 접근보다 적은 영역만을 설명한다. 대신 두 이론은 프라이스 접근이 설명하지 못하는 인과적 과정을 설명해준다. 그림 18은 이때 친족 선택론의 설명 영역과 형질집단 선택론의 설명 영역이 겹치지 않는다는 것을 보여준다. 두 이론은 각자 다른 인과적 과정을 설명하는 다른 이론이기 때문이다.

이제 이 장의 서두에서 언급한 구분으로 돌아가보자. 저자는 이론 해석의 맥락과 이론 검증의 맥락을 구분했다. 지금까지의 분석 결과는 이론 해석의 맥락에서 두 이론이 충돌하지 않으며 공존할 수 있음을 보여준다. 그렇다면 선택의 단위 문제, 즉 두 이론 중 어느 이론이 적절한 이론인가의 문제는 이론을 경험적으로 검증하는 맥락의 문제가 된다.

그럼에도 불구하고 지금까지 많은 경우에 이 문제가 이론적 고려만으로 결정될 수 있는 문제인 것처럼 논의 되었다. 그 대표적인 사례가 이 연구의 초점인 2000년 경의 동등성 논제에 대한 논란과 2010년 경의 친족 선택론에 대한 논란이다. 동등성 논제를 지지하는 연구자들은 수학적 논증만으로 선택의 단위 문제가 해결된다고 주장했다. 2010년의 논쟁에서도 연구자들은 수학적 모형에 대한 비판으로 논쟁이 해결된다고 주장했다. 그러나 두 논쟁 모두 이론 해석의 복잡성을 간과했기 때문에 성과를 거두지 못했다. 이처럼 선택의 단위 논쟁은 불필요한 해석 상의 오류로 인해 많은 희생을 치렀다.

따라서 이 연구의 최종적인 결론은 이론 해석의 맥락에서 발생한 문제들은 이론 구조의 정교한 분석을 통해서 해결된다는 것이다. 그렇다면 남은 문제는 이론 검증의 맥락에 위치하는 문제이다. 친족 선택론은 한 개체의 행동이나 형질이 개체군 내의 다른 개체에게 일방향적으로 영향을 주는 개체군을 설명하는 경우에 적절하다. 반면 형질집단 선택론은 적합도에 영향을 미치는 상호작용이 한 집단 내로 제한되는 집단들로 구성되어 있는 경우에 적절한 이론이다. 이처럼 경험적 검증의 맥락에서 선택의 단위 문제는 설명 대상 개체군의 특성을 알아내야 해결될 수 있다.

그러나 이와 같은 방식으로 경험적 검증의 문제를 해결하기 위해서는 아직 넘어야 할 산이 있다. 지금까지 저자는 두 이론의 개체군 분할 방식에 인과적 의미가 있다는 인과적 해석에 바탕해서 논의를 진행했다(Okasha 2008, 2016b, Marshall 2015, Frank 1998). 그러나 분할 방식에 의해 표현되는 인과적 의미는 직접적으로 드러나지 않으며 그로 인해 오해를 부를 여지가 있다. 따라서 연구자들이 보다 명확한 방식으로 인과적 의미를 표현한다면 의미의 혼동을 줄일 수 있을 것이다(Wilson 2003).

그런 측면에서 최근 선택 수준의 문제에 적용되기 시작한 인과 그래프(causal graph)는 유용한 도구가 될 것이다(Otsuka 2014, 2016a, Okasha 2016b). 오츠키(J. Otsuka)가 제안한 방법은 프라이스 방정식을 기본으로 하고 그것의 인과적 분할이 진화적 상태 변화의 인과 구조를 보여주는 것으로 해석한다. 여기서 인과 그래프는 화살표를 이용해서 인과적 과정을 표현하고 일반적인 인과의 정의에 따라 조작 실험에 의해 인과적 과정이 확인 가능해야 한다.

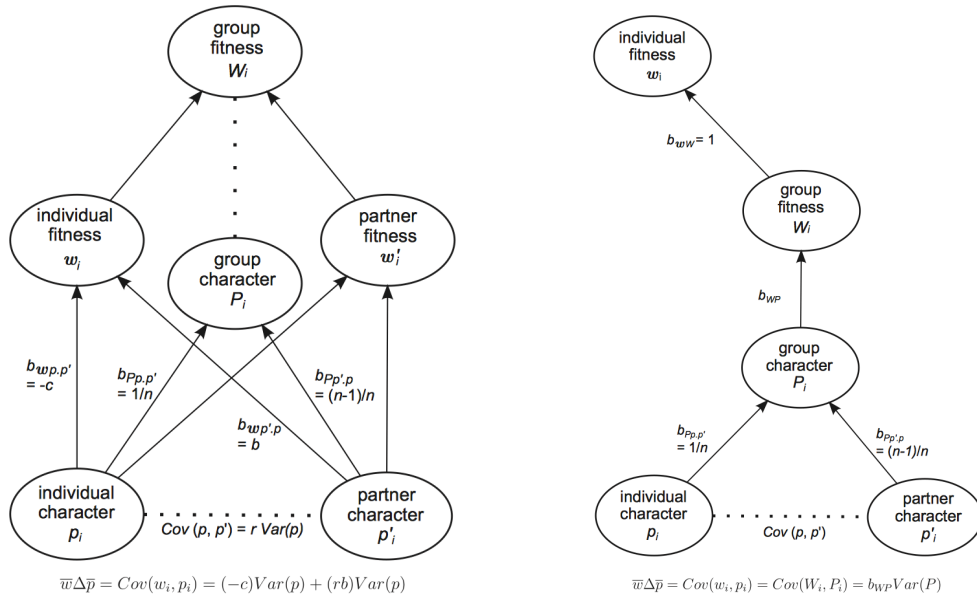


그림 16. 인과 그래프의 예(Okasha 2016b, 18). 타원 안에는 구조 방정식의

변수들이 들어있고 화살표는 인과적 과정을 나타낸다. 점선은 상관을 나타낸다. 화살표

옆의 수식은 영향력의 크기를 표현한다.

그림 16에 인과 그래프의 예를 보였다. 각각의 그림은 형질과 적합도 사이의 인과적 구조를 표현하고 있다. 그리고 인과적 구조를 알면 어떤 이론이 인과적으로 적합한지 알 수 있다. 오카샤(S. Okasha)의 해석에 따르면, 왼쪽 그래프에 대해서는 친족 선택론이 인과적으로 적합하다. 전체 집단의 적합도가 개체의 적합도(직접 적합도)와 협력자의 적합도(간접 적합도)에 의해 결정되기 때문이다. 여기서 집단 형질(group character)은 개체의 형질에 의해서 인과적으로 결정되지만 집단의 적합도와는 인과적 관계를 가지지 않는다. 점선으로 표시된 집단의 형질과 적합도의 관계는 인과관계가 아니고 상관관계이며, 수치적으로는 영향력을 가지는 것처럼

보이지만 인과적인 관계가 아니다. 반면 오른쪽 그림은 다수준 선택론이 인과적으로 적합하다. 집단 형질이 원인이 되어 집단 적합도를 결정하고 개체의 적합도가 집단 적합도를 결정하는 것이 아니기 때문이다.

인과 그래프의 핵심은 인과의 화살표를 실험적 개입(intervention)을 통해 경험적으로 확인 가능해야 한다는 것이다(Woodward 2005, Otsuka 2016a, b). 그러나 유감스럽게도 아직은 인과 관계의 검증을 효과적으로 해낼 수 있는 이론적 도구가 없다(Okasha 2016b, 32). 그러나 저자는 가까운 장래에 이 검증을 위한 방법론이 개발되리라고 기대하며 여기서 그에 대한 밑그림(sketch)을 제안한다. 이 문제를 다루기 위한 첫걸음은 선택의 수준(levels of selection)을 진화의 ‘결과물’로 인식하는 것이다. 생물에 관한 모든 것이 진화와 연결되어 있다는 사실은 당연한 사실이며 따라서 자연계에 선택의 수준이 존재한다면 그것 또한 처음부터 존재한 것이 아니라 진화에 의해서 탄생해야 한다. 선택 수준의 진화를 다루는 개념적 틀로 가장 주목받는 것은 ‘주요 전환(major transitions)’이다(Smith and Szathmary 1997, Sterelny, Joyce, and Calcott 2013). 이 개념은 진화 상에서 발생한 중요한 변화들을 설명하는 일관된 틀을 찾기 위해 제안된 것으로 주요 전환은 새로운 선택 수준의 진화를 이전에 존재하지 않던 상위 수준의 진화 매커니즘의 등장으로 이해한다.

주요 전환에 대해 연구하는 연구자들은 이 상위 수준의 매커니즘이 진화하기 위한 선결 조건이 하위 수준의 선택압이 억제되는 것이라고 생각한다(Michod 2007, Michod 1997b, a, Michod and Roze 1999, Griesemer 2001, Okasha 2005, Calcott and Sterelny 2011). 구형의 군집을 이루며 사는 조류인 볼복스 속(*Volvox*)의 사례는 새로운 선택

수준이 나타나는 과정을 잘 보여주는 예이다(Michod & Nedelcu, 2003; Shelton & Michod, 2014). 볼복스는 여러 조류 개체가 공생하는 종인데 흥미롭게도 잘 조직화된 군집을 이루는 종부터 독립 생활을 하는 종까지 다양한 종류가 있다.

미코드(Michod)와 네텔쿠(Nedelcu)는 볼복스의 다양한 계통이 단세포 생물에서 다세포 생물로 진화하는 주요 전환의 과정을 보여준다고 말한다.

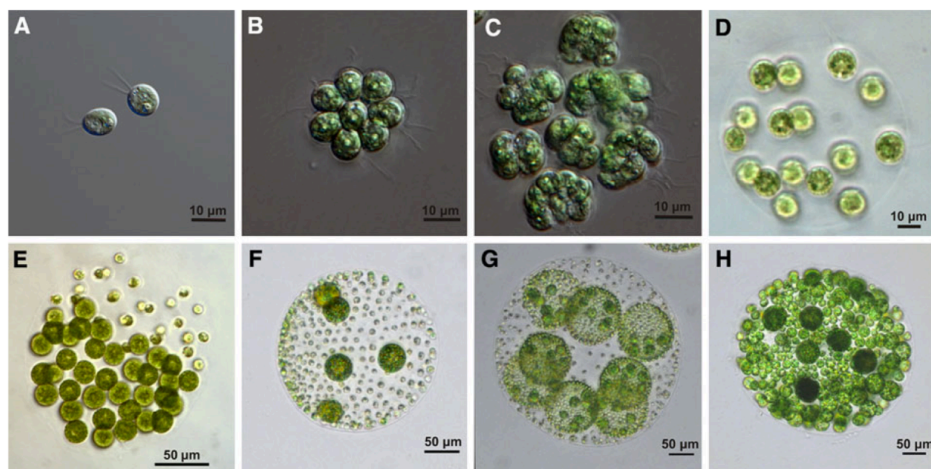


그림 17. 다양한 볼복스 속의 종들. 독립생활을 하는 A.

클라미도모나스(*Chlamydomonas reinhardtii*)부터 거대한 군집을 이루는 H. 볼복스 카테리(*Volvox carteri*)까지 다양한 군집 형태가 있다(Shelton and Michod 2009, 198).

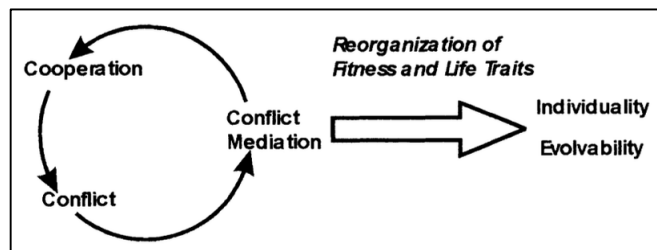


그림 18. 조류의 집단이 볼복스로 진화하는 메커니즘(Michod & Nedelcu, 2003).

그림 17의 다양한 볼복스 속의 종들은 진화적으로 연관된 종들이며 이들의 진화 과정은 잘 연구되어 있다(Kirk 2005, Herron and Michod 2008). 미코드와 네텔쿠는 볼복스에서 커다란 군집으로 진화하는 과정을 충돌(conflict)-충돌 조정(conflict mediation)-협동(cooperation)의 사이클(cycle) 모델로 설명한다. 예를 들어, 이들의 군집 생활에서 ECM(extra-cellular matrix: 볼복스 종에서 개별 세포 사이를 연결해주는 구조)의 생산은 생존을 위해 중요하다. 그러나 ECM을 만드는 것은 에너지를 소모하므로 공공재의 성격을 띤다. 따라서 만약 ECM을 만들지 않고 그 에너지를 자신을 더 많이 복제하는 데 사용하는 돌연변이 세포가 있다면 전체 군집의 이익과 충돌을 일으킨다. 따라서 군집 유지를 위해서 볼복스 종은 주변 세포의 세포 분열 횟수를 조절하는 매커니즘을 진화시켰다. 이같은 매커니즘을 미코드 등은 충돌 조정 매커니즘이라고 부른다. 볼복스 계통에 대한 연구는 이와 같은 매커니즘 없이는 큰 군집을 이루는 볼복스 종이 진화할 수 없음을 보여준다(Herron and Michod 2008). 그리고 충돌 조정 매커니즘이 확립되면 개체 수준의 선택은 억제되고 새로운 수준의 경쟁(즉, 군집 끼리의 경쟁)이 나타난다. 이 결과를 미코드는 적합도 분리(decoupling)라고 부른다(Shelton and Michod 2009, 2014). 선택압이 달라지면 적합도도 이전과 달라지는 것이다.

갓프리스미스(Godfrey-Smith) 또한 비슷한 관점에서 주요 전환의 가장 중요한 요소가 하위 수준의 선택압을 억제하는 것이라고 주장한다(Godfrey-Smith 2009, 122). 그는 이 요소에 탈다윈화(deDarwinizing)라고 이름을 붙였다. 그의 정의에 따르면

다윈화란 자연선택에 의한 진화의 가능성을 획득하는 것이고 탈다윈화란 반대로 진화의 가능성을 잃는 것이다. 갓프리스미스의 말에 따르면 주요 전환은 항상 상위 수준의 다윈화와 하위 수준의 탈다윈화를 동반한다. 즉, 새로운 상위 수준이 진화할 수 있는 다윈 개체군으로 진화하기 위해서는 하위 수준의 개체들의 경쟁을 어떤 식으로든 억제하는 데 성공해야 한다. 하위 수준의 경쟁이 억압되지 않으면 상위 수준의 경쟁이 유지되지 않기 때문이다. 갓프리스미스의 말에 따르면 자연계에는 그와 같은 역할을 담당하는 다양한 매커니즘이 발견된다. 이들 탈다윈화 매커니즘들은 서로 배타적이지 않으며 복합적으로 작용할 수 있다. 따라서 상위 수준의 선택이 나타나는 과정은 역동적(dynamic)인 과정이다.

그렇다면 구체적으로 이 과정을 어떻게 경험적으로 확인할 수 있는지 알아보자. 클라크(E. Clarke)는 하위 수준의 경쟁을 억압하는 장치를 "개체화 매커니즘(individuating mechanism)"이라고 부른다. 클라크의 말에 따르면 개체화 매커니즘의 존재는 하위 수준의 선택압이 억제되고 있다는 사실을 보여주는 유용한 지표이다. 따라서 이 지표를 통해서 주요 전환이 진행되는 정도를 측정하는 것이 가능하다(Clarke 2016). 예를 들어, 인간 몸 속의 한 세포가 변이를 일으켜 암세포로 변했다고 하자. 암세포는 무한 복제가 가능하므로 이 변화는 세포 자신에게 이득이 되며, 이어서 다른 정상세포와의 경쟁을 촉발시킬 것이다. 따라서 암세포가 존재한다면 신체 내의 세포 사이에서 선택압이 증가할 것이다. 그런데 인체에는 암을 억제하는 여러 매커니즘이 존재한다. 이 억제 매커니즘이 잘 작동해서 암세포를 사멸시킨다면 내부의 선택압은 감소할 것이다. 따라서 암 억제 매커니즘은 개체화 매커니즘의

사례이다. 개체화 매커니즘이 한 집단 내에서 효과적으로 작동하고 있다면 그 집단이 주요 전환의 과정을 거쳤다고 유추할 수 있다.

그렇다면 개체화 매커니즘이 작용하고 있는 개체군을 설명하는 데 어떤 이론이 적절한지 살펴보자. 먼저 친족 선택론을 살펴보자. 이 이론은 개체의 영향력이 전체 개체군으로 확산되는 인과적 구조를 전제한다. 그러나 암 억제 매커니즘이 작동하는 경우라면, 무한증식하는 암세포의 형질과 그로 인한 영향력은 전체 세포 집단으로 확산될 수 없다. 따라서 이 경우 친족 선택론은 인과적으로 적절한 이론이 아니다. 암 세포의 영향력은 다른 세포로 확산되지 않고, 반대로 다른 세포가 관여하는 암 억제 매커니즘의 영향력이 암 세포로 전달되기 때문이다. 이때 인과의 방향은 이론이 전제하는 것과 다르다. 그렇다면 형질집단 선택론의 경우는 어떨까? 형질집단 선택론은 두 가지 인과적 과정을 전제한다. 한 과정은 집단 내에서 일어나는 선택 과정이고 다른 과정은 집단 사이에서 일어나는 과정이다. 전체 유기체를 세포들의 집단으로 보고, 세포를 개체로 보면 세포 수준의 변화를 집단 내 선택 과정, 전체 유기체 수준의 변화를 집단 간 선택 과정에 적용할 수 있다. 그렇다면 형질집단 선택론은 암세포의 증식하려는 형질을 집단 내 적합도를 높이는 진화적 변화로 기술하고, 암 억제 매커니즘을 집단 간 적합도를 높이는 변화로 기술한다. 따라서 이 사례는 두 가지의 인과적 과정이 충돌하는 것으로 설명되며, 우리는 암억제 매커니즘이 효과적으로 작동하는 경우를 가정했으므로 형질집단 선택론은 집단간 선택 과정이 집단내 선택 과정을 압도하는 것으로 설명할 것이다. 따라서 암 사례의 경우 형질집단 선택론이 인과적으로 적절하다.

지금까지 보인 것처럼 적어도 이론적으로는 두 이론의 적절성을 경험적으로 판단 가능한 방법이 존재한다. 장래 진화론은 인과적 과정을 다루는 더 나은 도구를 발전시킬 것이다. 인과적 과정에 대한 설명은 늘 과학자들이 중요하게 생각하는 과학적 목표이기 때문이다(Millstein 2006, Otsuka 2016a). 개체군 분할이란 표현이 모호해서 인과적 의미가 정확히 전달되지 않는다면, 인과적 그래프와 같은 대안을 사용하면 이론이 설명하는 인과적 과정을 명확하게 표현할 수 있다. 아직 진화론 연구 공동체 내에서 이 방법은 일반적이지 않지만 이처럼 인과적 의미를 명확히 표현하는 방식으로 과학적 연구의 관행이 개선된다면 경험적 검증 맥락의 문제를 푸는데 도움이 될 것이다.

결론적으로 저자의 주장은 선택의 단위 논쟁이 책상 위에서 이론적으로 해결될 문제가 아니라 경험적으로 해결되어야 할 문제라는 것이다. 그러나 경험적 검증의 이전에 반드시 이론을 정확히 이해하는 과정을 거쳐야 한다. 지금까지 이 과정의 복잡성과 어려움을 간과했기 때문에 많은 이론적 혼란이 발생했다. 본 연구는 이와 같은 이론 해석의 문제를 해소하기 위한 이론적 틀을 제안하고 그것을 이용해 이론의 구조를 분석했다. 그 결과는 의미론적 혼란을 걷어내면 선택의 단위 문제가 연구 대상 개체군의 특성에 대한 경험적 검증을 통해 해결되어야 하는 문제임을 보여준다. 이와 같은 경험적 문제를 해결하기 위한 과학적 방법의 발전이 이루어진다면 장래 선택의 단위 논쟁 또한 역사 속으로 사라질 날도 오게 될 것이다.

참고문헌

장대익. 2005. "이타성의 진화와 선택의 수준 논쟁-다수준 선택론이 더 나은가?" 『과학철학』 8 (1):81-115.

칼 포퍼. 2001. 이한구 옮김. 『추측과 논박 I』 : 민음사.

Abbot, Patrick, Jun Abe, John Alcock, Samuel Alizon, Joao A. C.

Alpedrinha, Malte Andersson, . . . Andrew Zink. 2011. "Inclusive fitness theory and eusociality." *Nature* 471 (7339):E1-E4.

Allen, Benjamin, and Martin A. Nowak. 2016. "There is no inclusive fitness at the level of the individual." *Current Opinion in Behavioral Sciences* 12 :112-118.

Allen, Benjamin, Martin A. Nowak, and Edward O. Wilson. 2013. "Limitations of inclusive fitness." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110 (50):20135-20139.

Amitani, Yuichi. 2015. "Prototypical Reasoning About Species and the Species Problem." *Biological Theory* 10 (4):289-300.

Bailer-Jones, Daniela M. 2009. *Scientific Models in Philosophy of Science*:
University of Pittsburgh press.

Beatty, John. 1980. "Optimal-Design Models and the Strategy of Model
Building in Evolutionary Biology." *Philosophy of Science* 47 (4):532–561.

Beatty, John. 1981. "What's Wrong with the Received View of Evolutionary
Theory?" *PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of
Science Association* 2:397–426.

Birch, Jonathan. 2014. "Hamilton's Rule and Its Discontents." *The British
Journal for the Philosophy of Science* 65 (2):381–411.

Birch, Jonathan. 2016. "Hamilton's two conceptions of social fitness."
Philosophy of Science 83 (5):848–860.

Birch, Jonathan, and Samir Okasha. 2014. "Kin Selection and Its Critics."
BioScience 65 (1):22–32.

Bourke, A. F. G. 2014. "Hamilton's rule and the causes of social evolution."
Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 369
(1642):1–10.

Boyd, Robert, and P. J. Richerson. 1988. "The evolution of reciprocity in sizable groups." *Journal of Theoretical Biology*. 132(3): 337–356.

Buss, David M. 2005. *The Handbook of Evolutionary Psychology*: John Wiley & Sons.

Calcott, B., and Kim Sterelny. 2011. *The major transitions in evolution revisited*: MIT.

Cartwright, Nancy. 1983. "How the laws of physics lie." *Philosophy* 60 (231):133–136.

Clarke, Ellen. 2016. "A levels-of-selection approach to evolutionary individuality." *Biology and philosophy* 31(6):1–19.

Darwin, Charles. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, Or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*: J. Murray.

Dawkins, Richard. 2006. *The Selfish Gene: 30th Anniversary edition*: Oxford University Press.

Dugatkin, L. A., and H. K. Reeve. 1994. "Behavioral ecology and levels of selection: dissolving the group selection controversy." *Advances in the Study of Behavior* 23:101–133.

Feyerabend, Paul K. 1962. "Explanation, Reduction and Empiricism.", In *Theory Reduction and Theory Change*. New York: Garland Publishing: 70–139.

Fletcher, J. A., and M. Doebeli. 2009. "A simple and general explanation for the evolution of altruism." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276 (1654):13–19.

Frank, Steven. 1998. *Foundations of Social Evolution*: Princeton University Press.

Frank, Steven. 2012. "Natural selection. IV. The Price equation." *Journal of Evolutionary Biology* 25 (6):1002–1019.

Frank, Steven. 2013. "Natural selection. VII. History and interpretation of kin selection theory." *Journal of Evolutionary Biology* 26 (6):1151–1184.

Futuyma, Douglas J. 2005. *Evolution*: Sinauer Associates Incorporated.

Gardner, Andy, Stuart West, and G. Wild. 2011. "The genetical theory of kin selection." *Journal of Evolutionary Biology* 24 (5):1020–1043.

- Giere, Ronald N. 1988. *Explaining Science, A Cognitive Approach*: University of Chicago Press.
- Giere, Ronald N. 1999a. *Science Without Laws*: University of Chicago Press.
- Giere, Ronald N. 1999b. "Using models to represent reality." In *Model-based reasoning in scientific discovery*, 41–57.
- Giere, Ronald N. 2004. "How Models Are Used to Represent Reality." *Philosophy of Science* 71 (5):742–752.
- Gintis, Herbert. 2013. "Inclusive fitness and the sociobiology of the genome." *Biology and philosophy* 29 (4):477–515.
- Godfrey– Smith, Peter. 2006. "The strategy of model–based science." *Biology and philosophy* 21 (5):725–740.
- Godfrey– Smith, Peter. 2009. *Darwinian Populations and Natural Selection*: Oxford University Press.
- Godfrey–Smith, P., and B. Kerr. 2002. "Group fitness and multi–level selection: replies to commentaries." *Biology and philosophy* 17(4):539–549.

- Grafen, Alan. 1984. "Natural selection, kin selection and group selection." *Behavioural ecology: an evolutionary approach* 2:62–84.
- Grafen, Alan. 1985. "A geometric view of relatedness." *Oxford surveys in evolutionary biology* 2 (2):28–89.
- Grafen, Alan. 2006. "Optimization of inclusive fitness." *Journal of Theoretical Biology* 238 (3):541–563.
- Grafen, Alan. 2009. "Formalizing Darwinism and inclusive fitness theory." *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364 (1533):3135–3141.
- Grafen, Alan. 2014. "The formal darwinism project in outline." *Biology and philosophy* 29 (2):155–174.
- Grafen, Alan. 2015. "Biological Fitness and the Fundamental Theorem of Natural Selection." *The American Naturalist* 186 (1):1–14.
- Griesemer, James. 2001. "The units of evolutionary transition." *Selection* 1 (1):67–80.
- Hamilton, W. D. 1970. "Selfish and spiteful behaviour in an evolutionary model." *Nature*, 228(5277):1218–1220.

hamilton, William D. 1964. "The genetical evolution of social behaviour. I." *Journal of Theoretical Biology* 7 (1):1–16.

Hamilton, William D. 1975. "Innate social aptitudes of man: an approach from evolutionary genetics." *Biosocial anthropology* 133:155.

Herron, Matthew D., and Richard E. Michod. 2008. "evolution of complexity in the volvocine algae: transitions in individuality through darwin's eye." *Evolution* 62 (2):436–451.

Kerr, Benjamin, and Peter Godfrey– Smith. 2002. "Individualist and multi–level perspectives on selection in structured populations." *Biology and philosophy* 17 (4):477–517.

Ketelaar, T., and B. J. Ellis. 2000. "Are evolutionary explanations unfalsifiable? Evolutionary psychology and the Lakatosian philosophy of science." *Psychological Inquiry* 11(1):1–21.

Kirk, David L. 2005. "A twelve–step program for evolving multicellularity and a division of labor." *BioEssays* 27 (3):299–310.

Lehmann, Laurent, and Laurent Keller. 2006. "The evolution of cooperation and altruism – a general framework and a classification of models." *Journal of Evolutionary Biology* 19 (5):1365–1376.

Lehmann, Laurent, Ingela Alger, and Jörgen Weibull. 2015. "Does evolution lead to maximizing behavior?" *Evolution* 69 (7):1858–1873.

Lehmann, Laurent, Laurent Keller, Stuart West, and Denis Roze. 2007. "Group selection and kin selection: two concepts but one process." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 (16):6736–6739.

Lloyd, Elisabeth Anne. 1994. *The Structure and Confirmation of Evolutionary Theory*: Princeton University Press.

Lloyd, Elizabeth. 1988. "The semantic approach and its application to evolutionary theory." *PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association* 2:278–285.

Marshall, James A. R. 2011. "Group selection and kin selection: formally equivalent approaches." *Trends in Ecology & Evolution* 26 (7):325–332.

Marshall, James A. R. 2015. *Social Evolution and Inclusive Fitness Theory, An Introduction*: Princeton University Press.

Marshall, James A. R. 2016. "What is inclusive fitness theory, and what is it for?" *Current Opinion in Behavioral Sciences* 12:103–108.

Matthen, M., and A. Ariew. 2002. "Two ways of thinking about fitness and natural selection." *The Journal of Philosophy* 99(2):55–83.

Mattingly, James. 2005. "The Structure of Scientific Theory Change: Models versus Privileged Formulations*." *Philosophy of Science* 72 (2):365–389.

Michod. 2007. "Evolution of individuality during the transition from unicellular to multicellular life." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:8613–8618.

Michod, R. E., and D. Roze. 1999. "Cooperation and conflict in the evolution of individuality. III. Transitions in the unit of fitness." In *Lectures on mathematics in the life sciences*: 47–92.

Michod, Richard E. 1997a. "Cooperation and Conflict in the Evolution of Individuality. I. Multilevel Selection of the Organism." *The American Naturalist* 149 (4):607–645.

Michod, Richard E. 1997b. "Evolution of the Individual." *The American Naturalist* 150 (S1):S5–S21.

Millstein, Roberta L. 2006. "Natural selection as a population–level causal process." *The British Journal for the Philosophy of Science* 57 (4):627–653.

Nowak, Martin A., Akira Sasaki, Christine Taylor, and Drew Fudenberg.
2004. "Emergence of cooperation and evolutionary stability in finite
populations." *Nature* 428 (6983):646–650.

Nowak, Martin A., Corina E. Tarnita, and Edward O. Wilson. 2010. "The
evolution of eusociality." *Nature* 466 (7310):1057–1062.

Okasha, Samir. 2005. "Multilevel Selection and the Major Transitions in
Evolution." *Philosophy of Science* 72 (5):1013–1025.

Okasha, Samir. 2008. *Evolution and the Levels of Selection*: Oxford
University Press.

Okasha, Samir. 2015. "The Relation between Kin and Multilevel Selection:
An Approach Using Causal Graphs." *The British Journal for the Philosophy of
Science* 67(2):435–470.

Okasha, Samir. 2016a. "On Hamilton's Rule and Inclusive Fitness Theory
with Nonadditive Payoffs." *Philosophy of Science* 83(5):873–883

Okasha, Samir. 2016b. "The Relation between Kin and Multilevel Selection:
An Approach Using Causal Graphs." *The British Journal for the Philosophy of
Science* 67 (2):435–470.

Okasha, Samir, and Johannes Martens. 2015. "Hamilton's Rule, Inclusive Fitness Maximization, and the Goal of Individual Behaviour in Symmetric Two-Player Games." *Journal of Evolutionary Biology* 29 (3):473–482.

Okasha, Samir, and Johannes Martens. 2016. "The causal meaning of Hamilton's rule." *Royal Society Open Science* 3 (3):160037.

Otsuka, Jun. 2014. "Using causal models to integrate proximate and ultimate causation." *Biology and philosophy* 30(1):19–37.

Otsuka, Jun. 2016a. "Causal Foundations of Evolutionary Genetics." *The British Journal for the Philosophy of Science* 67 (1):247–269.

Otsuka, Jun. 2016b. "A critical review of the statisticalist debate." *Biology and philosophy* 31 (4):459–482.

Price, George R. 1970. "Selection and covariance." *Nature* 227:520–21.

Price, George R. 1972. "Extension of covariance selection mathematics." *Annals of human genetics* 35 (4):485–490.

Pruitt, Jonathan N., and Charles J. Goodnight. 2014. "Site-specific group selection drives locally adapted group compositions." *Nature* 514 (7522):359–362.

- Putnam, H. 1966. "What Theories are Not." In *Logic, Methodology and Philosophy of Science, Proceeding of the 1960 International Congress*:240–251.
- Queller, David C. 1992a. "A general model for kin selection." *Evolution* 46 (2):376.
- Queller, David C. 1992b. "Quantitative Genetics, Inclusive Fitness, and Group Selection." *American Naturalist* 139 (3):540–558.
- Queller, David C. 2011. "Expanded social fitness and Hamilton's rule for kin, kith, and kind." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108:10792–10799.
- Queller, David C. 2016. "The Theory of Inclusive Fitness." *The Quarterly Review of Biology* 91(3):343–347.
- Reeve, Hudson Kern. 2000. "Multi-Level Selection and Human Cooperation." *Evolution and Human Behavior* 21 (1):65–72.
- Schaffner, K. F. 1969. "Correspondence rules." *Philosophy of Science* 36(3):280–290.
- Schmitt, David P., and David M. Buss. 1996. "Strategic self-promotion and competitor derogation: sex and context effects on the perceived effectiveness of

mate attraction tactics." *Journal of Personality and Social Psychology* 70 (6):1185.

Shelton, Deborah E., and Richard E. Michod. 2009. "Philosophical foundations for the hierarchy of life." *Biology and philosophy* 25 (3):391–403.

Shelton, Deborah E., and Richard E. Michod. 2014. "Group Selection and Group Adaptation During a Major Evolutionary Transition: Insights from the Evolution of Multicellularity in the Volvocine Algae." *Biological Theory* 9 (4):452–469.

Smart, J. J. C. 1963. *Philosophy and Scientific Realism*: Routledge.

Maynard-Smith, J. 1964. "Kin selection and group selection." *Nature* 201(4924): 1145–1147.

Maynard-Smith, J. and Szathmari, E. 1997. *The Major Transitions in Evolution*: Oxford University Press.

Sober, Elliott. 1984. *The Nature of Selection, Evolutionary Theory in Philosophical Focus*: University of Chicago Press.

Sober, Elliott, and David Sloan Wilson. 1999. *Unto others: The evolution and psychology of unselfish behavior*: Harvard University Press.

- Sterelny, Kim. 1996. "The Return of the Group." *Philosophy of Science* 63 (4):562–584.
- Sterelny, Kim. 2012. *The Evolved Apprentice*: MIT Press.
- Sterelny, Kim, Richard Joyce, and Brett Calcott. 2013. *Cooperation and Its Evolution*: MIT Press.
- Stiner, Mary C. 2002. "Carnivory, coevolution, and the geographic spread of the genus Homo." *Journal of Archaeological Research* 10 (1):1–63.
- Suárez, Mauricio. 1999. "Theories, models, and representations." In *Model-based reasoning in scientific discovery*:75–83.
- Suppe, Frederick. 1972. "What's Wrong with the Received View on the Structure of Scientific Theories?" *Philosophy of Science* 39 (1):1–19.
- Suppe, Frederick. 1977. "The search for philosophic understanding of scientific theories." *The structure of scientific theorie* 3:232–270.
- Suppes, Patrick. 1960. "A comparison of the meaning and uses of models in mathematics and the empirical sciences." *Synthese* 12(2):287–301.
- Suppes, Patrick. 1969. "Models of Data." *Studies in the Methodology and Foundations of Science*:24–35.

- Taylor, Peter D., and Steven Frank. 1996. "How to make a kin selection model." *Journal of Theoretical Biology* 180 (1):27–37.
- Thompson. 1983. "the structure of evolutionary theory: a semantic approach." *Stud. Hist. Phil. Sci*:1–15.
- Traulsen, Arne. 2010. "mathematics of kin- and group-selection: formally equivalent?" *Evolution* 64 (2):316–323.
- Trivers, Robert. 1971. "The evolution of reciprocal altruism." *Quarterly review of biology*:35–57.
- Trivers, Robert. 1972. "Parental investment and sexual selection." In *Sexual Selection & the Descent of Man*:136–179.
- Van Fraassen, B. C. 1982. *The Scientific Image*: Oxford.
- van Veelen, Matthijs. 2009. "Group selection, kin selection, altruism and cooperation: When inclusive fitness is right and when it can be wrong." *Journal of Theoretical Biology* 259 (3):589–600.
- van Veelen, Matthijs, Julián García, Maurice W. Sabelis, and Martijn Egas. 2012. "Group selection and inclusive fitness are not equivalent; the Price

equation vs. models and statistics." *Journal of Theoretical Biology* 299 (C):64–80.

Weisberg, Michael. 2007. "Three Kinds of Idealization." *The Journal of Philosophy* 104 (12):639–659.

West, Stuart, Claire El Mouden, and Andy Gardner. 2011. "Sixteen common misconceptions about the evolution of cooperation in humans." *Evolution and Human Behavior* 32 (4):231–262.

West, Stuart, A. S. Griffin, and Andy Gardner. 2007. "Social semantics: altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection." *Journal of Evolutionary Biology* 20 (2):415–432.

Wild, Geoff, and Arne Traulsen. 2007. "The different limits of weak selection and the evolutionary dynamics of finite populations." *Journal of Theoretical Biology* 247 (2):382–390.

Williams, George Christopher. 1966. *Adaptation and Natural Selection, A Critique of Some Current Evolutionary Thought*: Princeton University Press.

Wilson, David Sloan. 2007. "Social semantics: toward a genuine pluralism in the study of social behaviour." *Journal of Evolutionary Biology* 21: 368.

Wilson, David Sloan. 2015. *Does Altruism Exist?, Culture, Genes, and the Welfare of Others*: Yale University Press.

Wilson, David Sloan, and Elliott Sober. 1994. "Reintroducing group selection to the human behavioral sciences." *Behavioral and Brain Sciences* 17(4):585–608.

Wilson, David Sloan, and Elliott Sober. 2002a. "Review: Précis of *Unto Others*." *Philosophy and Phenomenological Research* 65 (3):681–684.

Wilson, David Sloan, and Elliott Sober. 2002b. "Review: Reply to Commentaries." *Philosophy and Phenomenological Research* 65 (3):711–727.

Wilson, David Sloan, and Edward O. Wilson. 2007. "Rethinking the Theoretical Foundation of Sociobiology." *The Quarterly Review of Biology* 364 (1533):3191–3207.

Wilson, Edward O. 2013. *The Social Conquest of Earth*: WW Norton & Company.

Wilson, Robert A. 2003. "Pluralism, Entwinement, and the Levels of Selection." *Philosophy of Science* 70 (3):531–552.

Woodward, James. 2005. *Making Things Happen: A Theory of Causal*

Explanation: Oxford University Press.

Abstract

Unit of Selection Debates and Model View

Jun, Jin-Kwon

Program in History and Philosophy of Science

The Graduate School

Seoul National University

This paper deals with the problem of theoretical interpretation that occurs in debates on the unit of selection. To solve this problem, I suggest changing the view of scientific theories. Unlike the traditional view, the model view indicates that the theories are not a well-organized object in a coherent way, but a loosely assembled collection of models. When we change our perspective, we see a complex structure of theories such as kin selection theory and trait-group selection theory. Due to the complexity of this structure, there is a difference in theoretical interpretation among researchers, and it becomes difficult to resolve the dispute.

In order to analyze the structure of the theory, this paper proposed an analytical framework called 'the hierarchical model view' by improving the model view. And I use this to analyze the structure of kinship selection theory and trait-group selection theory. The results of the analysis show the hierarchical structure of

mathematical models, that there is Price's equation at the higher level and there are Hamilton's rule and trait-group model at the lower level. The two low-level models contain causal descriptions and their contents are represented by the partitioning method used by the model. This hierarchical structure shows that the aspect of the debate depends on which hierarchy interprets the theory.

In Chapter 2, I show that the "equivalence problem" is solved by this analysis. In Chapter 3, I analyzed in detail the kin selection theory in order to deal with the controversy on *Nature* in 2010. The analysis of this chapter shows that criticism has failed because kin selection theory can be interpreted in at least four different meanings and it overlooked the diversity of interpretations. The conclusion of this chapter is that 'individual selection interpretation', which includes the agency of the individual as a core content of theory, is a proper interpretation of kin selection theory. Chapter 4 deals with the debate on the trait selection theory of the 2000s. The conclusion of this chapter is that the 'pluralism of perspective', claimed by the trait-group selectionist, should be discarded because it is error-based, and both theories include a description of the causal process. Chapter 5 deals with the mainstream view, which is the perspective supported by the most researchers in the debate. In the framework of this paper, this view is to interpret kin selection theory as a model at the top of hierarchical structure. In this chapter, I criticized that this

view not only causes internal contradictions but also makes the content of the theory too narrow.

At the conclusion of this paper, I proposed a distinction between the context of theory interpretation and the context of empirical verification. According to this classification, the analyses of this paper is about the context of theory interpretation. And the conclusion of the analysis is that in the context of theoretical interpretation the problem on the unit of selection cannot be solved, but it should be addressed in the context of empirical verification. Nevertheless, much of the debate so far has proceeded as if the theoretical considerations solved the problem. The debates on the mathematical equivalence in the 2000s and the debate on the mathematical model of the kin selection theory in 2010, which this paper focuses on, are typical examples. Therefore, the conclusion of this paper is that once the confusion about theory interpretation is removed, the problem on the unit of selection is empirical. Finally, I finished the paper by suggesting a methodological framework for empirical solutions.

*key word: unit of selection, model view, structure of theory, kin selection theory, trait-group selection theory, mathematical equivalence.

*student number: 2008-22694