

이타성의 진화와 선택의 수준 논쟁

— 다수준 선택론이 더 나은가? —^{*†}

장 대 익[‡]

자연선택이 어느 수준에서 작용하는지에 관한 문제는 이타성의 진화 문제와 맞물려 다윈 이후로 큰 논란이 되어 왔다. 1960년대에 제안된 해밀턴의 “포괄적응도” 이론은 친족 선택적 관점에서 이타성의 진화와 선택의 수준 문제를 해결해보려는 매우 성공적인 시도였으며, 그로 인해 친족 선택론은 생물학계의 주류 입장이 되었다. 그런데 흥미롭게도 최근에 소버(E. Sober)와 윌슨(D. S. Wilson)이 “다수준 선택론(multi-level selection theory)”이라는 새로운 유형의 집단 선택론을 제안하여 선택의 수준에 대한 논란이 새로운 국면을 맞았다.

나는 이 논문에서 이타성의 진화와 선택의 수준에 관한 최근 논쟁이 어떤 쟁점들을 중심으로 진행되고 있는지를 고찰하고 이에 대한 새로운 해법을 제시해보고자 한다. 그것은 충돌하는 듯이 보이는 두 선택론이 실은 수학적으로 동등하기 때문에 실용적인 차원에서 공존할 수 있다는 주장이다. 이런 입장은 다수준 선택론이 더 포괄적이고 우월하다는 다수준 선택론자들의 표준적인 주장에 반한다. 나는 이런 분석들을 바탕으로 같은 주제에 대한 국내외 논의들 - 최종덕, 정상모 교수의 논의를 중심으로 -을 비판적으로 고찰한다. 친족 선택론과 다수준 선택론에 대한 정확한 이해는 이타성의 진화 문제에 관한 후속 논의들을 위해서 꼭 필요한 작업이다.

【주요어】 친족 선택론, 다수준 선택론, 수학적 동등성, 이타성, 최종덕, 정상모

자연선택은 과연 어떤 수준에서 일어나는 것일까? 개체 수준에서인가, 아니면 종 수준에서인가, 그것도 아니면 유전자 수준에서인가? 혹시 이 모든 수준에서 작용할 수는 없을까? 이른바 이 “선택의 수준 문제”(levels of selection problem)는 지난 40여 년 동안 진화생물학자들이 완전한 합의에 이르지 못한 쟁점들 중 하나이다. 사실 이런 불일치의 뿌리는 다윈의 『종의 기원』으로까지 거슬러 올라간다(Darwin 1859; Cronin 1991).

나는 이 논문에서 우선적으로 선택의 수준 문제에 관한 최근의 논의 지형도를 그려보려 한다. 그러나 모든 견해들을 나열하는 방식보다는 서로 경쟁한다고 알려진 대표적인 두 이론(친족 선택론과 다수준 선택론)을 핵심적으로 소개하고 대립각을 세워볼 것이다(1~2절). 그런 후에 할 일은 그 논의 지형에서 새로운 해법을 제시하는 작업이다(3절). 좀더 구체적으로 말하면 이런 작업은, 최근에 벌어진 새로운 집단 선택론의 등장과 그에 대한 친족 선택론자들의 격렬한 대응들이 진화생물학적으로 정확히 어떤 의미를 지니며 철학적으로 어떤 문제와 함의를 갖고 있는지를 이해하기 위한 것이다. 흥미롭게도 최근 국내 학계에서도 선택의 수준 문제를 이타성의 진화 문제와 결부시켜 다룬 논문들이 몇 편 출간되었다. 나는 내가 그린 논의 지형도와 새로운 해법을 바탕으로 그 논의들 — 최종덕, 정상모 교수의 논문을 중심으로 —을 비판적으로 고찰해볼 것이다(4절).

* 접수완료: 2005. 4. 15. / 심사 및 수정완료: 2005. 5. 25.

† 이 논문은 2004년도 한국학술진흥재단의 지원에 의하여 연구되었다.

(KRF-2004-043-A00027). 이 논문의 초고에 대해 유익한 조언을 해주신 조인래, 최재천 교수님께 감사드립니다.

‡ 서울대학교 과학사 및 과학철학 협동과정

1. 친족 선택론은 이타성의 진화를 어떻게 설명하는가?

동물들의 협동 행동들은 자연계에 만연해 있다. 단지 사냥을 함께 하고 먹이를 공유하는 수준의 행동에서부터 자신의 자식을 낳지 않고 다른 개체의 번식을 돕는 수준의 행동까지, 협동의 강도는 매우 다양하다. 하지만 이런 행동들은 다윈의 자연선택론을 받아들이는 사람들에게 일종의 수수께끼와 같은 것이었다. 도대체 자신이 손해를 보면서까지 남에게 이득을 주는 행동들이 진화론적으로 어떻게 가능하단 말인가? 이를 우리는 흔히 “이타성의 진화 문제”(evolution of altruism problem)라 부른다.

이 문제의 기원은 자연스럽게 다윈의 『종의 기원』으로까지 거슬러 올라간다. 그리고 그 후 100년이 지날 때까지 생물학자들은 일종의 집단선택(group selection)을 동원해 그럭저럭 이 문제를 설명해왔다. 즉, “집단을 위해” 이타적 행동이 진화했다는 식이었다. 하지만 1960 년대에 들어와 몇몇 학자들은 이런 식의 집단선택으로는 이타성의 진화를 설명할 수 없다는 점을 분명히 하고 새로운 이론을 찾아 나선다. 시혜자와 수혜자의 혈연관계는 그 이론의 실마리였다.

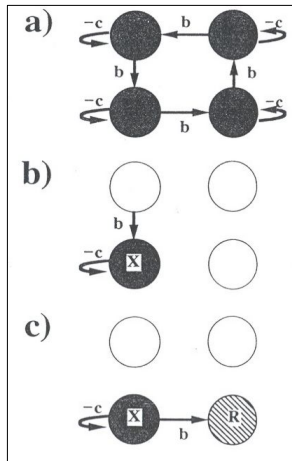
사실, 다윈을 포함한 몇몇 학자들은 오래 전부터 동물들이 혈연관계가 없는 개체들보다는 친족들과 더 잘 협동한다는 사실을 경험적으로 인지하고 있었다. 영국의 진화생물학자 해밀턴(W. D. Hamilton)은 그런 생각을 발전시켜 그 유명한 “포괄적응도 모형”(inclusive fitness model), 혹은 “친족선택 모형”(kin selection model)을 만들어냈다. 다윈의 자연선택론이 나온 지 무려 한 세기가 더 지난 후에 벌어진, 이타성의 진화에 대한 최초의 수학적 공식화였다(Hamilton 1964).

해밀턴은 친족들을 향한 이타적 행동이 일종의 번식적 보상이 되어 이타자에게 되돌아온다는 사실을 밝혀냄으로써 이타적 행동의 진화를 이해하는데 결정적인 통찰을 주었다. 그에 따르면 이타성 유발 유전자(이타적 행동을 일으키는데 관여하는 유전자)는 친족들의 번식 성공도를 높임으로써 “간접적”인 방식으로 친족들 속에 들어있는 자기 자신의 복사본을 후세에 전달한다. 만일 그 친족이 그 자신의 자손인 경우, 즉 “자식 돌봄” (parental care)의 경우에는 “직접적 효과”라 부를 수 있을 것이다. 하지만 해밀턴 이론의 참맛은, 이타적 행동이 형제·자매의 관계와 같이 비직계 친족 사이에서 일어나는 경우에도 “간접적”이기는 하나 본질적으로는 부모·자식간의 경우에서와 마찬가지로 방식으로 이타자의 번식 성공도에 도움을 줄 수 있다는 점을 수리적인 모형으로 밝힌 데 있다. 이때 만일 그 “간접적” 효과가 충분히 강력하면 이타성 유발 유전자는 친족들의 후손들을 통해 확산될 수 있다. 해밀턴은 간접 효과가 직접 효과보다 덜 강력하다고 말할 아무런 이유가 없다고 주장한다.(Hamilton 1964)

해밀턴의 기본적인 생각은 직관적으로 비교적 분명해 보인다. 사실 동물행동학의 기본 입문서에 등장하는 해밀턴 이론은 그의 기본적인 생각을 정성적으로 말로 표현한 것들이 대부분이다. 하지만 문제는 이런 직관적 명료함만으로는 해밀턴 이론의 정확한 수학적 공식화가 도출되지 않는다는 점이다. 또한 그 공식을 실례들에 양적으로 적용하는 일도 그리 쉽지는 않다는 점이다. 따라서 해밀턴의 이론을 단지 말로만 표현함으로써 생겨나는 혼란 오해들을 피하기 위해서라도 그의 이론에 대한 수학적 기초를 바로 세우는 일이 필요하다. 해밀턴의 원래 논문들에는 이런 작업이 매우 복잡한 수식들로 전개되어 있으나, 다행스럽게도 매우 단순한 형태의 공식화 작업에는 그러한 수학 지식이 없이도 가능하다.(Hamilton 1964; 1996;

Reeve 1998; Dugatkin & Reeve 1994)

친족 선택 모형에는 크게 두 종류의 적응도 계산법이 있다. 주변조정 적응도(neighbor-modulated fitness) 계산법과 포괄적응도(inclusive fitness) 계산법이 그것이다. 주변조정 적응도는 한 이타자가 다른 이들로부터 “받는” 번식적 이득이나 손해에 초점이 맞춰져 있다. “주변조정 적응도”라는 용어에는 적응도가 사회적 환경으로부터 영향을 “받는다”는 의미가 담겨있다. 반면 포괄적응도는 한 이타자가 다른 이들에게 “베풀어주는” 번식적 이득과 손해에 초점이 맞춰져 있다. “포괄적”이라는 용어에는 자기 자신을 제외한 모든 친족들



<그림 1> 친족선택의 그림 모형

(a) 일반적 의미 (b) 주변조정 적응도 모형 (c) 포괄적응도 모형(Reeve 1998, p. 46)

에 미치는 번식적 효과까지 합쳐져야 한다는 뜻이 담겨져 있다. <그림 1>은 두 계산법의 차이를 이해하는데 도움을 준다(Reeve 1998).

이 두 가지 적응도 계산법은 각각 특정한 이타적 행동이 자연 선택에 의해서 확산되고 유지될 것인지를 예측하는데 이용될 수 있다. 사실, 이 두 계산법은 이타성의 확산에 대해서 정확히 동일한 조건을 결과한다. 이 조건이 바로 그 유명한 “해밀턴의 규칙”(Hamilton’s Rule)이다. 이 규칙은 이타성의 진화를 예측하는데 궁극적으로 사용되는 일종의 손익분기점 조건이다. 그리고 이 규칙은 주변조정 적응도 모형과 포괄적응도 모형 모두로부터 도출 가능하다.¹⁾

그렇다면 여기서는 포괄적응도 계산법에 의해 해밀턴의 규칙이 어떻게 유도되는지를 가장 간단한 방식으로 살펴보기로 하자. 앞서 언급했듯이 포괄적응도 계산법은 이타성 산출 유전자를 담지하고 있는 개체가 다른 개체들에 베푸는 번식 효과에 초점이 맞춰져 있다. 기본적인 생각은, 한 개체가 베푸는 모든 번식 효과들을

그 개체를 위한 “포괄적응도” 속에 더해 넣는 것이다. 포괄 적응도 계산법을 해밀턴은 다음과 같이 말로 설명한다. 개체의 최저 번식치를 상정하라. 그리고 그것에 그 개체의 행동이 자기 자신에 미칠 수 있는 비용이 드는 효과를 더하라. 여기서 이 합은 포괄 적응도의 “개인 요소”라 불린다. 그리고 그 개체의 행동이 다른 개체들의 번식에 미치는 효과를 더하되 그 개체가 다른 개체들과 맺고 있는 유전적 근연도(genetic relatedness)의 가중치를 줘야 한다. 여기서 가중치가 부여된 이 합은 포괄 적응도의 “친족 요소”이다. 그렇게 되면, 평균적인 포괄 적응도를 최대치로 만드는 행동은 자연선택을 통해 확산될 것이라 예측된다(Hamilton 1964; 2001).

그렇다면 유전적 근연도는 무엇이며 어떻게 계산해야 하는가? 유전적 근연도는 흔히 오해하고 있듯이 두 개체간의 절대적인 유전적 유사성을 의미하지 않는다. 대신 개체군에서 무작위로 선택된 두 개체들이 가지는 “배경” 유사성에서 얼마나 떨어져있는지를 나타내는 지표로서 이해되어야 한다. 유전적 근연도를 계산하는 한 가지 방식은 이타적 행동에 있어서 시혜자의 특정 대립유전자(allele)가 공통의 가계(common descent)를 통해 수혜자 속에 존

1) 이 두 가지 접근법이 근본적으로는 동등하지만 문제에 따라 얼마나 쉽게 적용되는지가 서로 다르다. 가령, 포괄적응도 접근법은 이타자들이 이타성을 베풀지만 받는 않는 그러한 특별한 개체들인 경우에 가장 간단하다. 반면 주변조정 적응도 접근법은 이타자들로부터 받는 효과들이 복잡한 방식으로 합쳐져서 전체 번식적 출력에 영향을 주는 경우에 더 유용하다. 이 두 가지 방식이 이타성의 확산을 위한 동일한 조건을 산출해낸다는 사실은 매우 중요한 진전이었다. 왜냐하면 포괄적응도는 일반적으로 주변조정 적응도 계산법의 경우보다 계산이 훨씬 더 쉽기 때문이다(Reeve 1998).

재할 개연성을 계산하는 것이다(Hamilton 1964; Grafen 1985). 이것을 흔히 “계보적 근연도”(genealogical relatedness)라 부른다. 우리는 이렇게 시혜자와 수혜자 간의 유전적 근연도값을 얻음으로써 비로소 포괄적응도를 다음과 같은 방식으로 계산할 수 있게 된다.

비이타자들은 평균적으로 “x” 개체를 낳는다고 하자. 이것은 이타자들의 최저 번식치이기도 하다. 그러면 이타자들의 총 개인적 번식치는 “x - c”가 된다. 여기서 “c”는 이타적 행동에 따르는 손실이다. 이타성의 수혜자는 자신의 번식값에 평균적인 이득 “b”를 받는다. 따라서 정의에 의해 이타자들의 평균적인 포괄 적응도는 “x - c + rb”(여기서, r = 유전적 근연도)이 된다. 이타성은 이타자들을 위한 포괄 적응도가 비이타자들을 위한 포괄 적응도를 초과할 때 확산되기 시작할 것이다. 이것을 식으로 나타내면 “x - c + rb > x”가 된다. 더 간단히 하면 다음과 같다.

$$rb > c$$

이 조건이 바로 이타성이 진화하기 위한 해밀턴의 규칙이다. 이 부등식에 따르면, r 값이 증가할수록 협동이 선택되는데 필요한 c/b값이 감소하고 따라서 협동이 친족간에 더 쉽게(혹은, 자주) 일어나야(협동이 비친족에게서 발생하는 경우보다) 한다는 결론이 나온다. 해밀턴의 규칙은 다양한 종류의 친족들과의 다중적 상호작용을 포괄하도록 다음과 같이 쉽게 확장될 수 있다.

$$\sum_{i=1}^N r_i b_i > 0$$

여기서 N은 친족의 수에 자기 자신을 더한 수이며 i째 친족과 연합된 b_i값은 양수뿐만 아니라 음수도 될 수 있다. 즉, 수혜자에게 이득이나 손해가 될 수 있다. 흥미로운 사실은 이 규칙이 이타적 행동뿐만 아니라 그 밖의 다른 모든 표현형의 진화에도 동일하게 적용될 수 있다는 사실이다.²⁾

동물의 협동 행동이 친족 선택적 과정에 의해 진화될 수 있다는 사실은 다윈의 퍼즐을 해결하는 열쇠일 뿐만 아니라 자연선택이 도대체 어느 수준에서 작용하는가에 대한 유력한 대답을 제공하는 듯이 보인다. 그래서 해밀턴 이후의 많은 진화생물학자들은 유전자가 자연선택의 대상(혹은, 단위, 수준)이라는 점을 확인해왔다. 친족 선택 모형을 흔히 “유전자 선택론”(gene selectionism)라고도 부르는 이유가 바로 여기에 있다.

친족 선택 모형을 지지해주는 실례들은 수없이 보고되었다. 그리고 그 모형의 적용 범위는 사회성 곤충의 경우에만 한정되지 않는다. 예컨대 *Spermophilus beldingi* 라는 종명을 가진 땅다람쥐의 경우, 이 다람쥐는 독수리와 같은 포식자가 주위에 나타나면 경고음(alarm call)을 내곤 한다. 이 경고음을 듣고 다른 개체들은 곧 피신을 해버리지만 정작 경고음을

2) 하지만, 일반화된 규칙은 몇 가지 중요한 한계들을 가진다(Grafen 1985; Reeve 1998). 특히, 이 규칙을 사용할 때는 다음과 같은 사항들이 전제된다. (1) 손해와 적절히 가중치가 잡힌 이득이 함께 더해져서 이타성의 전체적 적응도 효과를 결정한다. (2) 선택이 충분히 약하기 때문에 유전적 근연도는 상수로 취급될 수 있으며 그 값이 계보적 근연도와 동일하다. (3) 주어진 근연도 r의 수혜자가 실제로 이타성을 촉진하는 유전자를 소유하는지 안 하는지는 무작위적으로 결정된다(Grafen 1984; 1991). 이 전제들이 충족되지 않으면 다른 방법을 동원하여 친족 선택의 진화적 출력을 계산해야 한다(Queller 1992; Frank 1998). 해밀턴의 규칙은 이타성의 표현이 사회적 환경에 매우 강하게 의존하는 경우, 그래서 이타성의 수혜자 자신이 동일한 이타적 행동을 표현하는 경우에 더 타당하다고 알려져 있다.

낸 개체는 포식자의 표적이 되기 쉽다. 그렇다면 어떻게 이런 이타적 행동이 가능할까?

행동 생태학자인 서먼(P. Sherman)은 이런 경고음이 “친족들”을 위험에 잘 대처하도록 돕기 위해서 진화되었을 것이라는 친족 선택 가설을 세우고 이를 경험적으로 입증해 보았다. 그에 따르면, 실제로 수컷 다람쥐보다는 암컷이 더 자주 경고음을 내는데 이는 수컷은 성장한 후에 다른 지역으로 이주하여 비친족 집단을 이루고 사는데 비해 암컷은 계속적으로 친족 집단 속에서 지내기 때문이다. 즉, 친족이나 자식에게 별 도움을 못 주는 수컷의 경고음보다 큰 도움을 주는 암컷의 경고음이 더 빈번히 발생해야 할 것이라는 예측이었다. 흥미롭게도 경험적 조사에서 이런 예측치가 실제로 잘 들어맞았다. 게다가 주변에 가까운 친척을 가진 암컷들이 그렇지 않은 암컷들보다 더 자주 경고음을 냈다. 이 또한 친족 선택 모형에서 예측되는 사실이었다.(Sherman 1977) 다윈이 풀지 못한 퍼즐들이 친족 선택 모형, 혹은 유전자 선택론에 의해 말끔히 해결되는 듯이 보이는 대목이다. 실제로 60년대 후반부터는 해밀턴을 필두로 한 친족 선택론자들이 진화 및 행동 생태학계에서 주류의 자리를 차지해왔다. 그와 동시에 집단 선택론은 일종의 “금기”로 전락하고 말았다.(Cronin 1991; Sober & Wilson 1998; Segerstrale 2000; Alcock 2001)³⁾

2. 다수준 선택론은 이타성의 진화를 어떻게 설명하는가?

이론의 변천은 어쩌면 주기를 갖고 있는지도 모른다. 1970년대부터 동물행동학 분야에서 거의 이단 취급을 받아온 집단 선택론을 새로운 형태로 부활시키려는 움직임들이 최근에 매우 활발히 진행되어 왔다. 그 중심에 서 있는 진화생물학자 윌슨(D. S. Wilson)과 생물철학자 소버(E. Sober)는 옛 집단 선택론을 버리고 “형질 집단 선택(trait group selection)” 또는 “다수준 선택(multi-level selection)” 이론이라는 새로운 형태의 집단 선택론을 발전시켰다(Wilson & Sober 1994; Sober & Wilson 1998; 2000).

그렇다면 옛 이론과 새 이론은 어떻게 구별되는가? 구 집단 선택(old group selection) 모형에서는 개체군이 번식적으로 서로 격리되어 있다. 따라서 한 집단이 소멸될 확률은 그 집단 내에 존재하는 이기적 행위자의 빈도와 비례한다. 이런 상황에서는 두 가지 이유 때문에 이타적 행동이 진화될 수 없다. 첫째, 집단들이 번식적으로 격리되어 있기 때문에 시간이 흐르면 이기적 개체 하나만을 포함한 집단도 빠른 속도로 이기적 개체들로만 채워지게 된다. 둘째, 적당한 규모를 가진 집단의 소멸은 드문 일로 간주되기 때문에 많은 이타적 행위자들로 구성된 집단은 집단 자신의 생산성을 전파할 수 없다.

반면 형질 집단 선택(trait-group selection) 모형에서는 한 개체군이 여러 형질 집단들로 구성되어 있고 번식은 그 집단들 내에서 이뤄진다. 여기서 “형질 집단(trait-group)”이란, 어떤 개체의 특정 형질이 그 자신뿐만 아니라 다른 개체들의 적응도에도 영향을 주는, 그런 개체들로 구성된 집단을 지칭한다(Wilson 1983; 2002; Sober & Wilson 1998). 예컨대 까치를 포함한 여러 종의 새 무리들이 있다고 해보자. 포식자인 독수리가 나타나면 까치 무리 속의 한 개체가 경고음(alarm call)을 낸다. 이때 여러 가지 가능성이 생긴다. 그중 하나는, 그 경고음이 다른 종의 새 무리에게는 어떠한 영향도 주지 않고 오직 까치 무리에게만 영향을 주는 경우이다. 이때 경고음을 내는 그 까치의 행동은 까치들(자기 자신을 포함한)의 적

3) “많은 진화생물학자들은 대학원 시절에 집단 선택에 관해 단 한가지만을 배웠다. 하지 마라!” Sober & Wilson (1998), p. 9.

용도를 바꾸지만 그 효과가 다른 종의 집단들에는 미치지 않는다.

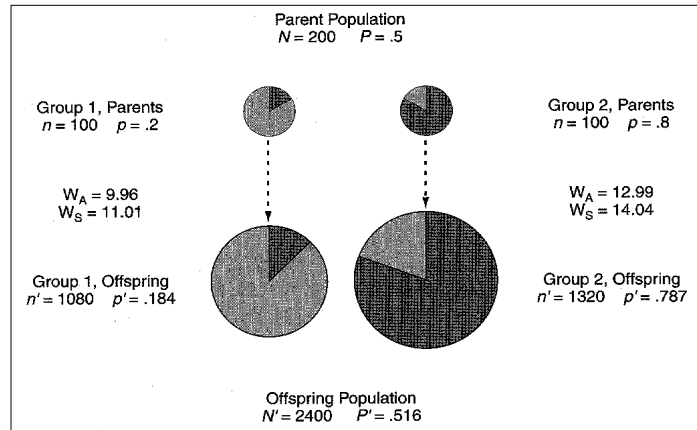
반면 포식자가 여러 종의 새 집단들을 동시에 목표로 삼고 있고, 경고음을 그 집단들의 모든 구성원들이 인지할 수 있다면 “형질 집단”의 외연은 모든 집단으로 확대된다. 마찬가지로 경고음이 그 경고음을 내는 새의 주변에만 영향을 준다면 형질 집단은 축소될 것이다. 이처럼 형질 집단 선택 모형에서는 집단이 특정 형질 — 가령, 경고음을 내는 행동, 먹이를 공유하는 행동 등 —의 세부 내용과 아주 밀접하게 연계되어 있고, 이는 그 형질의 진화를 예측하고자 하기 때문이다. 만일 그 형질이 개체 자신의 적응도에만 영향을 주는 비사회적인 행동이라면 우리는 집단을 염두에 둘 필요가 없다. 하지만 그 형질이 사회적인 행동이라면 그 개체의 적응도는 자신의 형질과 다른 개체들(그와 상호작용하는)의 형질에 따라 결정된다. 어떤 형질이 진화할 수 있는지를 판가름하기 위해서는 적응도 비교가 필수적인데 이를 위해서는 먼저 해당 집단을 명확하게 식별해내야 한다. 이처럼 집단은 각각의 형질마다 개별적으로 정의되어야만 한다.

이제 다시 형질 집단 모형으로 가보자. 물론 이 경우에도 한 형질 집단 내에서는 이기적 행위자들이 점점 더 많아질 것이다. 하지만 많은 이타적 행위자들로 구성된 형질 집단들은 그렇지 않은 형질 집단들보다 더 많은 자손을 산출해낼 것이다. 이 모형의 핵심은 형질 집단들이 번식 후에 해체되고 혼합 과정을 겪는다는데 있다. 혼합 단계가 한 개체의 생존 기간동안 여러 차례 일어난다면 이타적 집단들은 자신의 생산성을 전파시킬 수 있는 기회들을 여러 번 갖게 된다. 혼합 단계가 끝난 뒤에는 또 다른 종류의 형질 집단들이 다시 형성된다. 이런 상황에서 이타적 행위자들을 상당히 많이 갖고 있는 집단의 생산성 증가가 이기적 행위자의 집단 내 이득을 앞지르게 되면 이타성은 진화한다. 그렇다면 그런 특수한 상황이 발생할 수 있을까?

이에 대해 소버와 윌슨은 집단 내의 유유상종(類類相從)이 이타성의 진화를 가능케 한다고 주장한다. 즉, 한 개체군 내에서 이타적인 개체들은 이타적인 개체들끼리 이기적인 개체들은 이기적인 개체들끼리 상호작용을 하게 되면, 그렇지 않을 때 생기는, 이기적인 개체들로 인한 전체 집단의 붕괴를 막을 수 있고, 따라서 이타성이 진화할 수 있다. 소버와 윌슨은 유전자 선택론자들이 집단 내부로부터의 붕괴를 막고 협동을 강제하는 이러한 기제들을 무시했다고 비판해왔다(Sober & Wilson 1998).

그들은 통념과는 달리 집단 선택이 개념적으로 정합적일 뿐만 아니라 경험적으로도 좋은 증거들을 가진, 진화의 중요한 원인이라고 주장한다. 최근의 공저 『남에게로』(Unto Others)에서 “집단 선택과 이타성에 관한 논쟁은 단지 “평균화의 오류(the fallacy of averaging)”를 범하지 않음으로써 간단히 해결될 수 있다”는 대답하고 흥미로운 주장을 펼치고 있다(Sober & Wilson 1998, p. 34). 그렇다면 “평균화의 오류”란 무엇인가? 그것은, 집단 내(within group)의 개체들 사이에서 일어나는 선택과 집단 간(between group)에 일어나는 선택이 엄연히 존재함에도 불구하고 그런 구별 없이 개체의 적응도를 집단들을 통틀어 평균해버리는(averaging the fitness of individuals across groups) 오류를 말한다.⁴⁾

4) 소버는 이 오류가 통계학에서 잘 알려진 “심슨의 역설”(Simpson’s paradox)을 통해 잘 드러난다고 논증한다. 그에 따르면 심슨의 역설은 부분에서 참인 것이 전체에서도 반드시 참은 아니라는 사실을 드러내준다. 예컨대 각 학과에서는 동일한 남녀 합격률을 보였으나 대학 전체에서는 남학생(혹은 여학생)이 더 많이 합격하는 상황이 발생할 수 있다. 즉, 각 학과에서 참인 것이 대학 전체에서는 참이 아닌 상황이 가능하다는 것이다. 소버는 이와 동일한 논리에서 집단 내에서 참인 것 — “이타성은 진화할 수 없다.” — 이 전체 집단에서 참이 아닐 수 있음에도 불구하고, 친족 선택론자들은 “평균화의 오류”를 범하면서까지 이를 인정하지 않는다고 비판한다. 심슨의 역설과 평균화의 오류의 관계에 관해서는 Sober (2000)와 Sober & Wilson (1994, 1998, 2000), 그리고 Okasha (2004)를 참조하시오.



<그림 2> 이타적 행동의 진화에 대한 선택 모형들
개체중심적 선택 모형과 다수준 선택 모형은 이타적 형질의 진화를
설명하는 방식에 있어서 분명한 차이를 보인다(Sober & Wilson
1998, p. 24).

<그림 2>는 규모 $n=100$ (작은 원)의 두 집단으로 나누어진 무성생식 개체군에서 이타적 행위 유형(진한 색)과 이기적 행위 유형(얇은 색)의 빈도가 세대를 거치면서 어떻게 변화하는지를 도식화하고 있다. (단 여기서, p = 초기 집단의 이타적 행위 유형 비율, p' = 다음 세대의 그 비율, W_A = 그 집단 내에서 이타적 행위자가 갖는 적응도, W_S = 그 집단 내에서 이기적 행위자가 갖는 적응도) 초기에 이타적 행위 유형은 집단 1의 20%를, 집단 2의 80%를 차지하고 있다. 다음 세대에는, 각 집단 내에서 이타적 행위 유형이 줄어들긴 하지만, 더 많은 이타적 행위 유형을 가진 집단은 더 적은 이타적 행위자들로 구성된 집단에 비해 더 커진다 ($1320 > 1080$). 결과적으로, 2400 자손들로 구성된 전체(global) 개체군 내에서 이타적 행위자의 빈도는 증가한다. 만약, 두 집단이 주기적인 혼합과 재형성 과정을 거친다면 장기적으로 이타적 행동이 진화할 수 있다.

그러나 이런 동일한 상황에 대해서 개체 중심적 선택 모형(대표적으로, 친족 선택 모형)은 전혀 다른 설명을 제공한다. 그 모형에 따르면, 이타적 행위 유형의 평균 적응도가 이기적 행위 유형의 평균 적응도에 비해 더 크기 때문에($\bar{W}_A = 12.38 > \bar{W}_B = 11.62$) 결국 이타적 행위 유형이 진화했다. 즉, 이타적 행위 유형이 결과적으로 더 “이기적”이기 때문에 진화한 것이고 이는 명백한 넓은 의미의 “개체 선택”에 의한 진화라는 주장이다. 소버와 윌슨에 따르면 이런 주장이 바로 “평균화의 오류”이다. 왜냐하면 집단 내 선택과 집단 간 선택 모두를 고려해야 하는 상황인데도 집단들을 통틀어 개체의 평균 적응도를 계산함으로써 모든 선택을 개체 선택으로 환원해서 설명하기 때문이다.

그런데 “평균화의 오류”의 정체를 더 깊이 이해하기 위해서는 조금 더 추상적인 수준으로 올라갈 필요가 있다. 이를 위해 두 유형 — 이타자(A)와 이기자(S) —의 개체들이 상호작용하는 경우를 생각해 보자. 단순화를 위해 두 개체로 이뤄진 집단을 상정한다면 두 개체가 상호작용할 때 네 가지 경우의 수가 나온다. 편의상 “나”와 “내 짝”이 상호작용을 한다고 가정하면 각 경우에 “나”의 적응도는 <표 1>과 같아진다.⁵⁾

5) 소버와 윌슨은 적응도를 이런 식의 손익배당치로 계산해야 한다고 주장한다(Sober & Wilson 1998; 2000).

		내 짝	
		A	S
나의 적응도	A	$x - c + b$	$x - c$
	S	$x + b$	x

<표 1> 적응도 표

이기적 개체들이 서로 짝을 이룰 때 각각은 x 만큼의 “기저 적응도”를 받는다. 이때 b 는 수혜자가 받는 이득이고 c 는 이타적 행동으로 인한 손해이다. 이타자(A)가 이기자(S)와 짝을 이룰 경우 이타자에게는 손해 c 가 생기고 따라서 그 적응도는 $x - c$ 로 줄어든다. 반면 이기자는 이타자인 짝이 준 이득 b 를 챙기고 아무런 손해도 보지 않는다. 따라서 이타자와 짝을 이룬 이기자는 $x + b$ 의 적응도를 갖는다. 그렇다면 이타자들끼리 짝을 이룰 경우에는 어떻게 될까? 이 경우에는 자신의 시혜 행위로 손해를 보지만 동시에 자기 짝으로부터 기부를 받기 때문에 이득도 얻어 결국 이타자의 적응도는 $x - c + b$ 가 된다.

우선, 우리는 여기서 이타자가 이기자와 짝을 이룰 경우 이타자는 언제나 이기자보다 못한 적응도를 갖는다는 사실을 알 수 있다. 왜냐하면 $b + c > 0$ 라는 가정 하에서는 언제나 $x - c < x + b$ 이기 때문이다. 그렇다면 이 사실로부터 개체들이 짝을 이루어 상호작용할 경우에는 이타자가 이기자보다 “전반적으로” 적응도가 낮다고 결론내릴 수 있는가? 소비와 월슨은 그럴 수 없다고 논증한다. 그들에 따르면 상호작용이 일어나는 집단구조(population structure)가 어떤지에 따라 이타자의 적응도가 더 높아질 수 있다. 가령, 대상 집단의 구성원들이 무작위적으로 상호작용을 하는 경우에는 이타성의 진화가 불가능하지만 구성원들이 특별한 방식으로 상호작용을 하게 되면 이타성의 진화가 가능하다는 것이다. 어떻게 이런 일이 가능한지를 이해하기 위해 위의 손익배당표에 의거하여 이타자와 이기자의 적응도를 계산해보자(Sober & Wilson 1998; 2000; Sober 2000).

$$w(A) = (x - c + b)P(A|A) + (x - c)P(S|A)$$

$$w(S) = (x + b)P(A|S) + (x)P(S|S)$$

여기서 $P(A|S)$ 는 A인 개체와 S인 개체가 짝을 이룰 확률이다. 이때 이타성이 진화하기 위해서는 $w(A) > w(S)$ 이어야 하는데 위의 식을 대입해보면 다음과 같은 결론이 쉽게 얻어진다.

$$\text{개체들이 짝을 이루어 상호작용하는 경우에 } P(A|A) - P(A|S) > c/b \text{ 일 때 그리고 오직 그때에만 이타성이 진화한다.} \dots\dots\dots (C)$$

위에서 알 수 있듯이 소비와 월슨에게 중요한 값은 바로 $P(A|A) - P(A|S)$ 이다. 이 값은 이타자가 다른 이타자와 상호작용할 확률에서 이기자가 이타자와 상호작용할 확률을 뺀 값으로서 바로 두 상호작용자인 이기자와 이타자의 상관관계(correlation)를 뜻하는 통계치이다. 따라서 명제 (C)는 이타자와 이기자의 상관관계의 강도 차이로 인해 이타성의 진화 여부가 결정된다는 뜻을 함축한다. 여기서 (C)의 두 가지 귀결도 검토해볼 가치가 있다.

$$\text{짝이 무작위로 형성되는 경우에는 } P(A|A) = P(A|S) = P(A) \text{ 이기 때문에, } 0 > c/b \text{ 일 때 그리고 오직 그 때에만 이타성이 진화한다.} \dots\dots\dots (C1)$$

이것은 시혜자의 손해와 수혜자의 이득이 실제로 존재하는 한(즉, $c, b > 0$), 이타성이 진화할 수 없다는 사실을 뜻한다. 그러면 비슷한 것들끼리만 짝을 이루는 경우는 어떨까?

비슷한 개체들끼리 짝을 이루는 경우에는 $P(A|A) = 1$ 이고 $P(A|S) = 0$ 이 되므로, $b > c$ 일 때 그리고 오직 그럴 때에만 이타성이 진화한다. (C2)

명제 (C2)는 이타성의 진화를 위해서는 가장 선호될만한 경우이다. 왜냐하면 수혜자의 이득이 시혜자의 손해보다 더 크기만 하면 이타성이 진화할 것이기 때문이다.

이타성의 진화 조건에 대한 소비와 윌슨의 이 같은 분석 자체는 논란의 여지가 없어 보인다. 하지만 그들은 사람들이 이 조건을 해석하는 방식에서 오류를 범할 수 있다고 지적한다. 가령, 평균적으로 더 높은 적응도를 가진 형질이 바로 이기적 형질이며 이 형질을 진화하게끔 만드는 그런 과정이 바로 개체 선택(individual selection)이라고 주장할 때 오류가 발생한다는 것이다. 그들에 따르면, 이런 오류에 빠진 사람들은 어떤 존재가 진화를 한다면 그것은 이기적인 개체일 수밖에 없으며 그 과정에서 개체 선택이 작용했을 수밖에 없다고 믿는 사람들이다. 소비와 윌슨은 그런 사람들에게 이타성은 자연선택에 의해 원리적으로 결코 진화할 수 없는 형질이며 집단 선택은 애초부터 존재할 수 없는 쓸데없는 기제일 뿐이라고 말한다(Sober & Wilson 1998; 2000; Sober 2000).

사실, “결국 이기적이었기 때문에 진화한 것이다”라는 결론은 해밀턴의 포괄적응도 이론에 세례를 받은 1970년대 이후의 친족 선택론자들에게는 너무나도 익숙한 해석이다. 그러나 소비와 윌슨은 바로 그 익숙한 해석에, “평균화의 오류를 범해서는 안 된다”라며 메스를 대고 있는 것이다. 그들은 이타성과 집단 적응의 존재 여부는 “정의(definition)”의 문제가 아니라 “경험적인” 문제라고 말한다. 따라서 “어떤 경우이든 진화한 것은 이기적인 것”이라고 해석해버린다면 그것은 다윈과 그 계승자들이 제기했던 심오한 생물학적 물음을 제대로 다루지 못한 경우라고 그들은 비판한다(Sober & Wilson 1998; 2000).⁶⁾

그렇다면 소비와 윌슨의 다수준 선택 모형에서 집단 선택이 실제로 어떻게 작용할 수 있는지를 살펴보기로 하자. 우선 <표 2>에 이미 계산되어 있듯이 한 집단 내에서는 이타자가 이기자보다 덜 적응적일 수밖에 없다. 이 점은 b 와 c 가 모두 양수이므로 “ $x + b > x - c$ ”일 수밖에 없다는 사실에서 잘 드러난다. 하지만 이것으로부터 이타자가 이기자보다 모든 집단을 통틀어 평균적으로 덜 적응적이라는 사실은 따라 나오지 않는다. 왜냐하면 집단의 평균 적응도를 계산해보면 다음과 같이 서로 다르기 때문이다.

집단 유형	집단의 평균 적응도
AA	$x + b - c$
AS	$x + (b-c)/2$
SS	x

<표 2> 집단의 평균 적응도

여기서 소비와 윌슨은 $\bar{W}_{AA} > \bar{W}_{AS} > \bar{W}_{SS}$ 이기 때문에 집단 선택과 개체 선택의 힘이 서로 반대 방향으로 작용하고 있다고 주장한다. 즉 이타성은 집단 선택에 의해 선호되지만 이

6) 그들은 이런 맥락에서 “이 진짜 문제는 의미론적 기교로 해결될 수 없다.”고 말한다 Sober & Wilson (2000), p. 190.

기성은 개체선택에 의해 선호된다는 것이다. 물론 여기서 개체 선택은 AS집단에서만 작용하며 그 경우에 이기자는 이타자를 압도한다. 하지만 그들은 전체 개체군에서 이타성의 빈도가 결과적으로 증가할 것인지는 개체 선택과 집단 선택의 힘 중에 어떤 것이 큰 지에 따라 결정된다고 주장한다.

그렇다면 소비와 윌슨의 이런 주장이 다윈을 포함한 1960년까지의 집단 선택론과 어떻게 구별되는가? 다시 말해, 집단 선택론자들에 대한 표준적인 비판 — “내부로부터의 붕괴를 어떻게 막겠느냐?”라는 비판 — 을 어떻게 피해갈 수 있는가? 우선, 앞서 언급했듯이 소비와 윌슨은 이타성의 진화를 위해서는 형질 집단들의 적절한 섞임이 반드시 필요하다고 본다. 이에 덧붙여 그들은 어떤 형질이 진화하는 과정에서 집단 선택이 실제로 작용했는지 아닌지를 알기 위해서는 평균 적응도를 집단 내 부분과 집단 간 부분으로 분해해서 보아야만 한다고 주장한다(Sober & Wilson 1998; 2000). 다시 정리해보면 소비와 윌슨과 같은 다수준 선택론자의 핵심 주장은, 어떤 형질의 진화 여부와 진화 원인에 대한 올바른 설명은 그 형질의 평균 적응도를 집단 내 적응도와 집단의 적응도로 분해해서 보았을 때에만 가능하다는 것이다.

이런 맥락에서 소비와 윌슨은, 선택의 결과(product)에 대한 질문 — 가령, “어떤 형질이 진화할 수 있는가?”와 같은 질문 — 에 대해서는 친족선택 이론 등이 자신들의 이론과 동일한 대답을 내놓긴 하지만, 선택의 과정(process)에 대한 물음 — 가령, “그 형질이 진화하는데 어떤 인과적 과정이 개입되었는가?”와 같은 질문 — 에 대해서는 자신들의 이론만이 가장 실재(reality)에 부합하는 대답을 제공한다고 주장한다. 즉, “친족선택 모형은 선택 과정을 왜곡시킨다.”(Sober & Wilson 1998, p. 33)는 것이다. 그들은 선택이 개체 수준과 집단 수준 모두에서 실제로 작용하며 이를 제대로 포착해낸 자신들의 모형이 다른 선택 모형들에 비해 “더 우월”하다고 역설한다. 그들에 따르면 친족 선택은 집단 선택의 한 유형에 지나지 않는다. “다수준 선택 모형(multi-level selection model)”이라는 이름은 바로 이런 다층적인 선택 과정을 포괄하는 모형이라는 뜻에서 그들이 지어낸 새로운 이름이다(Sober & Wilson 1998; 2000).

그렇다면 다수준 선택론을 지지하는 경험적 증거들이 있을까? 소비와 윌슨은 자연계에서 일어나는 여러 현상들이 다수준 선택 모형으로 잘 설명된다고 주장한다. 심지어 그들은 몇몇 사례들이 친족 선택론에 대한 다수준 선택론의 우위를 잘 보여준다고까지 말한다. 그 사례들 중 암컷 편향적 성비(female-biased sex ratio)와 기생자의 독성 감소 현상(reduced virulence)이 가장 많이 인용되었다(Sober & Wilson 1998, pp. 35-50). 통계학자이며 진화이론가였던 피셔(R. A. Fisher)에 의해 이미 1930년대에 밝혀졌듯이 한 집단 내에서는 자연 선택이 암컷과 수컷에 동일한 투자를 하게끔 한다. 하지만 집단의 관점에서 보면 암컷 편향적 성비를 가진 집단이 수컷 편향적 성비를 가진 집단들보다 더 빨리 성장한다. 그리고 실제로 암컷 편향적 성비를 가진 종들은 자연계에 드물지 않다. 소비와 윌슨은 이 경우에 집단 간에 작용하는 선택압이 존재한다는 사실을 부인할 수 없다고 말한다(Sober & Wilson 1998; 2000; Sober 2000)⁷⁾

또 다른 예는 기생자의 독성 감소 현상으로서 점액종 바이러스의 경우가 가장 잘 알려져 있다(Lewontin 1970; Sober 2000 재인용). 점액종 바이러스는 호주에서 발생하여 토끼 집단을 격감시켰다. 그런데 몇 년 후에 토끼와 바이러스에 두 가지 흥미로운 변화가 생겨났다.

7) 한발 더 나아가 어느 정도로 암컷 편향적인지를 제대로 이해하려면 집단 내 선택과 집단 간 선택이 어떤 식으로 균형을 잡고 있는지를 정확히 이해해야 한다고 주장하는 사람도 있다(Herre 1999).

하나는 이 병에 대한 토끼들의 저항력이 커졌다는 사실이고 다른 하나는 바이러스의 독성이 감소했다는 점이다. 르윈틴은 후자를 집단 선택으로 설명했다. 즉, 감염된 토끼들은 여러 변종 바이러스들을 갖고 있으며 독성이 더 강한 변종들은 다른 변종들에 비해 더 빨리 복제한다. 말하자면 여기서 독성이 더 강한 변종은 이기적인 것들이고 그렇지 않은 변종은 이타적인 것들이다. 이타적인 것들은 동일 집단 내에서는 독성이 더 강한 바이러스들보다 번식 성공도가 떨어지지만 약한 독성을 가진 바이러스 집단은 강한 독성을 지닌 바이러스 집단들보다 더 낫다. 소비와 윌슨은 두 수준에서 이렇게 반대 방향으로 작용하는 선택압으로 바이러스의 독성이 감소하는 현상이 벌어졌다는 르윈틴의 설명에 동의한다.(Sober 2000; Sober & Wilson 1998; 2000)⁸⁾

3. 다수준 선택론이 더 나은가?

지금까지 우리는 이타성의 진화와 선택의 수준 문제에 관해 친족 선택론과 다수준 선택론이 각각 어떤 주장을 펼치고 있는지를 비교적 자세히 살펴보았다. 이런 검토를 바탕으로 논의의 지평도를 그려보면 어떻게 될까? 서로 경쟁하는 듯이 보이는 두 이론 중 어떤 것이 더 우월한가? 많은 생물학자들이 믿고 있듯이, 넓은 의미의 개체론적 선택론(즉, 친족 선택론)이 더 일반적인 이론이고 집단 선택적 과정은 매우 까다로운 조건에서나 일어날 수 있는 별로 중요하지 않은 현상일 뿐인가? 아니면 다수준 선택론자들이 주장하고 있듯이, 다수준 선택론이야말로 여러 수준들에서 일어날 수 있는 선택과정을 포착한 더 일반적인 이론이고 오히려 친족 선택은 집단 선택의 부분 집합에 해당된다고 보아야 하는가?

이런 개념적 쟁점들 외에도 몇 가지 흥미로운 경험적 쟁점들도 있다. 예컨대 두 이론을 차별화해주는 경험적 증거들이 존재하는가? 존재한다면 어떤 것들인가? 또한 인간 이타성의 진화에 대한 경험적으로 더 적합한 설명은 어떤 것인가? 이 절에서 나는 두 이론이 충돌하는 지점들을 개념적 쟁점들과 경험적 쟁점들로 나눠서 검토해봄으로써 이타성의 진화와 선택의 수준 논쟁에 대한 새로운 해법을 모색해볼 것이다.

우선 개념적 쟁점들부터 살펴보자. 주로 이 쟁점들은 다수준 선택론자들이 친족 선택론에 대해 제기하는 비판들로서 다음과 같은 것들이다. 첫째, 친족 선택론은 평균화 오류를 범하고 있는가? 둘째, 친족 선택론은 선택의 “인과적 과정”을 왜곡시키고 있는가? 셋째, 친족 선택론은 비친족인 경우에는 적용될 수 없는가? 이 모든 물음들은 결국 “다수준 선택론이 친족 선택론보다 더 포괄적이고 우월한가?”라는 물음으로 귀착될 것이다. 소비와 윌슨 같은 다수준 선택론자들은 이 모든 물음들에 대해 긍정적인 답변을 내놓는다(대표적으로 Sober & Wilson 1998).

하지만 나는 그들의 이런 답변이 친족 선택론에 대한 오해에서 비롯되었다고 생각한다. 어떤 오해가 개입되었는지를 검토해보기 위해 매우 간단한 형태의 모형을 상정해보자.⁹⁾ 두

8) 불(Bull)도 독성의 진화에 대해 설명하면서 다음과 같이 말하고 있다. “두 수준의 진화 과정의 복잡함을 이해하기 위해서는 숙주들 사이에서 벌어지는 과정과 숙주 내에서 벌어지는 과정을 분해해서 보는 것이 가장 빠른 길이다.”(Bull 1994, p. 1425)

9) 이 모형은 기본적으로 Reeve (2000)에서 차용했다. 친족 선택론과 다수준 선택론을 비교하기 위한 모형화 작업은 Dugatkin & Reeve (1994), Reeve (1998), Kerr & Godfrey-Smith (2002), Kerr, Godfrey-Smith, & Feldman (2004) 등에서 볼 수 있다. 여러 모형들은 실재성(reality)과 복잡성 측면에서 정도의 차이가 있지만

사람(나와 상대방)으로 구성된 집단이 있다. 여기서 $s(x)$ 는 나의 행동 x 로 인해 생기는 나의 자손수이고, $p(x)$ 는 x 로 인해 생겨나는 상대방의 자손수이다. 1절에서 언급된 해밀턴의 포괄적응도 이론에 따르면 자연선택은 다음과 같은 포괄적응도를 최대화하게끔 x 에 작용할 것이다.

$$r_s s(x) + r_p p(x) \dots\dots\dots (E1)$$

여기서 r_s 는 나와 내 자손의 유전적 근연도이고 r_p 는 나와 상대방 자손의 근연도이다. 어떤 경우에 상대방과 내가 각자의 포괄적응도를 동시에 최대화할 수 있을지는 게임 이론을 동원하여 진화적으로 안정된 x 값을 풀면 된다. 이때 식 (E1)에서의 첫째 항은 포괄적응도의 “본인”(personal) 요소로, 둘째 항은 “친족”(kin) 요소로 간주된다.

다수준 선택론은 이 상황에서 포괄적응도 (E1)를 다음과 같이 더 분할한다. 즉, $s(x)$ 는 두 사람의 총 자손 수 중 내가 담당한 부분인 $f(x)$ 와 집단의 총 개체수인 $k(x)$ 의 곱으로 분해된다. 이와 유사하게 상대방의 자손수인 $p(x)$ 는 $1-f(x)$ 에 $k(x)$ 를 곱하는 식으로 분해된다. 따라서 포괄적응도는 다음과 같이 변환될 수 있다.

$$r_s f(x)k(x) + r_p [1 - f(x)]k(x) \dots\dots\dots (E2)$$

그런데 (E2)를 풀면 다음과 같은 식이 나온다.

$$k(x)[r_p + (r_s - r_p)f(x)] \dots\dots\dots (E3)$$

물론 여기서 (E3)는 (E1)과 여전히 수학적으로 동등하다. 하지만 우리는 전자의 분할 방식이 후자의 것과 사뭇 달라졌음을 알 수 있다. 구체적으로 (E3)에서는 “집단 적응도”라 불리는 $k(x)$ 값 — 전체 집단 출력에 의해 표상되는 전체 파이의 크기 —과 나의 개인 적응도(individual fitness)인 $[r_p + (r_s - r_p)f(x)]$ 값 — 전체 파이 중에서 내 유전자를 담고 있는 부분 —으로 분할되었다. 즉, 다수준 선택론자들은 전체 적응도를 “집단”(group)과 “개인”(individual) 요소로 분할하고 있는 셈이다. 반면 친족 선택론자들은 식 (E1)에서처럼 동일한 적응도를 “본인”(personal)과 “친족”(kin) 요소로 분할한다.

그렇다면 (E1)에서 (E3)로의 변환(혹은 번역)은 선택의 수준 논쟁에 어떤 함의를 지니는가? 흥미로운 사실은 소버와 윌슨도 이런 변환 자체를 부인하지는 않는다는 점이다.¹⁰⁾ 하지만 그들은 한결같이 그런 변환에도 불구하고 친족 선택론에서는 자연선택의 인과적 과정에 대한 왜곡이 일어날 수밖에 없다고 주장한다(Sober & Wilson 1998; 2000).

그렇다면 정말로 왜곡이 일어나는 것일까? 2절에서 언급되었듯이 다수준 선택론자들은 그 왜곡을 “평균화의 오류”라고 규정한다. 이런 비판의 기저에는 친족 선택론이 선택의 구조(structure)에 대한 정보를 갖고 있지 못하다는 생각이 놓여 있다. 하지만 친족 선택론은 식 (E1)에 표현되어 있듯이 선택의 실제 구조가 본인과 친족으로 나뉘어 작용하는 상황을 잘 포착한다. 이에 비해 다수준 선택론은 식 (E3)에 표현되어 있듯이 선택 구조가 개인과 집단으로 나뉘어 작용하는 상황만을 잘 포착할 뿐이다. 만일 다수준 선택론자들이 늘 주장하듯

기본적인 생각은 가장 간단한 형태의 Reeve (2000)와 일맥상통한다.

10) 특히 Sober & Wilson (1998)의 1장을 볼 것.

이, 선택과정을 왜곡해 표현하는 선택이론은 나쁜 이론이라고 한다면, 다수준 선택론은 실제로 친족 선택적 과정에 의해 일어나는 이타적 행동을 인과적으로 왜곡하는 — 왜냐하면 다수준 선택론은 모든 선택 과정을 다양한 수준들 사이에서 벌어지는 선택압력의 합으로 설명하는 이론이므로 — 나쁜 이론이 될 수 있다.

요컨대, 두 이론은 서로 다른 방식으로 적응도를 분해하기 때문에 서로 다른 각도에서 이타성의 진화를 볼 뿐이다. 따라서 순전히 이론 내적인 측면에서 두 이론의 우열을 가릴 수는 없다. 실제로 어떤 인과적 경로를 통해 이타성이 진화했는지는 일차적으로 경험적인 문제이다. 적응도를 분해하는 두 가지 방식 중에 어떤 것이 더 근본적이라거나 우선적이라고, 심지어 더 실재적인 것이라고 말할 수는 없다. 단지 사례에 따라서 어떤 방식이 더 적합한지가 결정될 뿐이다. 그렇다면 구체적으로 어떤 기준에 의해서 적합도를 판정할 수 있겠는가? 친족 선택론과 집단 선택론의 수렴 문제를 탐구해온 리브와 두캇킨에 따르면 그 기준은 설명의 경제성, 이론의 단순성, 그리고 가설 생성 능력이다. 그들은 두 이론이 각 기준에 대해 사례들마다 다른 점수를 받는다고 말한다. 따라서 어떤 이론이 언제나 더 우월하다는 식의 주장(소버와 윌슨의 견해)에 대해 그들도 찬성하지 않는다(Dugatkin & Reeve 1994).

또한 친족 선택론이 비친족인 경우에는 적용될 수 없다는 다수준 선택론자의 통념에도 문제점이 있다. 다시 식(E1)과 (E3)로 돌아가 보자. 집단의 구성원이 비친족인 경우에는 “ $r_p=0$ ”이라는 뜻이다. 이렇게 나와 상대방이 친족이 아닐 때 (E1)과 (E3)는 각각 다음과 같이 된다.

$$r_s s(x) \dots\dots\dots (E4)$$

$$k(x)r_s f(x) \dots\dots\dots (E5)$$

여기서 주목해야 할 것은 (E4)와 (E5)에서도 r_s 값은 여전히 남아 있다는 점이다. 따라서 친족 선택론은 구성원들이 친족인 경우에만 적용된다거나, 다수준 선택론에서 유전적 근연도는 고려할 필요가 없다는 식의 생각은 오해에 지나지 않는다. 식 (E5)에서 볼 수 있듯이 비친족들 사이에서 자연선택이 작용하려해도 r_s 값이 필요하지 않는가? 이런 맥락에서 우리는 가장 일반적인 친족 선택론과 다수준 선택론은 “수학적으로 동등”하다는 결론을 내릴 수밖에 없다.¹¹⁾ 따라서 다수준 선택론이 더 포괄적이고 우월하다는 소버와 윌슨식의 주장은 개념적 측면에서 근거를 잃고 만다.

그렇다면 경험적 측면에서는 어떤 이론에 더 높은 점수를 줄 수 있겠는가? 사실 이런 유형의 경험적 쟁점은 위에서 탐구한 개념적 쟁점과 밀접하게 연관되어 있다. 가령, 두 이론간의 수학적 동등성을 진지하게 받아들이면 한 이론만을 배타적으로 지지하는 증거들을 찾기란 원칙적으로 불가능해 보인다. 실제로, 다수준 선택론의 지지 증거들로 자주 언급되는 두 가지 사례들 — 암컷 편향적 성비와 독성 감소 현상 — 도 친족 선택론에 의해 기술될 수 있다. 소버와 윌슨도 이 점은 인정한다. 다만 그들은 이 사례들에 집단 선택적 과정이 개입되어 있다고 봐야만 왜곡이 일어나지 않는다고 주장하고 있는 것이다(Wilson & Sober 1994;

11) 나는 친족 선택론과 다수준 선택론을 이런 식으로 비교하게 되면 현대의 주류 진화생물학자들 대부분이 “수학적 동등성” 혹은 “번역적 동등성” 논제에 공감을 표할 것이라고 믿는다. 왜냐하면 그들은 해밀턴 이후로 일반화된 친족 선택론에 이미 익숙해져 있기 때문이다. 그들은 다수준 선택론에 대한 소버와 윌슨의 수학적 정교화 작업을 음미하면서 오히려 동등성 논제가 더욱 분명해졌다고 대답할 것 같다(Reeve 2000). 이는 소버와 윌슨이 원래 의도하던 바와 거리가 멀다. 이와 비슷한 맥락에서 소버와 윌슨의 작업에 영감을 얻은 몇몇 학자들이 최근에 좀더 엄격한 모형화 작업을 통해 오히려 이 동등성 논제를 옹호하고 있다. 이에 대해서는 Kerr & Godfrey-Smith (2002), Kerr, Godfrey-Smith, & Feldman (2004)을 보시오.

Sober & Wilson 1998; 2000, Sober 2000)¹²⁾.

하지만 이런 사례들은 자연계에서 집단 선택이 실제로 일어나고 있음을 함축할 뿐이지, 다수준 선택론이 친족 선택론보다 더 우월함을 결코 함축하지는 않는다. 만일 후자를 함축한다면, 똑같은 논리로 친족 선택론자들은 자연계에서 친족 선택이 자주 발생하니 친족 선택론이 다수준 선택론보다 더 우월하다고 주장할 수 있다. 친족 선택론자들 중에 집단 선택의 실제 자체를 부인하는 이는 거의 없을 것이다. 다만 그것이 상대적으로 드물게 일어나고 또 그만큼 정확히 구별해 내기가 쉽지 않다는 점을 강조할 뿐이다. 이런 맥락에서 소비와 윌슨이 옹호하는 다수준 선택론이 틀린 까닭은 선택이 실제로 여러 수준에서 작용하지 않아서가 아니라 다수준 선택론의 우월성을 위한 그들의 논변에 무리가 있기 때문이다. 그들이 제시한 개념적 논증과 경험적 지지 사례만으로는 다수준 선택론이 왜 친족 선택의 대안인지를 납득하기 어렵다.

다수준 선택론과 친족 선택론의 관계를 이런 방식으로 설정하는 작업은 인간 이타성의 진화 문제에도 중요한 몇 가지 함의를 지닌다. 우선, “이타적 처벌”(altruistic punishment)이나 “강한 호혜성”(strong reciprocity)과 같이 사회 규범이나 문화적 압력 등으로 인간 이타성의 진화를 설명하려는 최근의 시도들을 떠올려보자(Fehr & Gächter 2002; Fehr & Fischbacher 2003; 2004).¹³⁾ 이것들이 집단 선택을 적극적으로 끌어드린다고 해서 다수준 선택론의 우월성이 입증되고 있다고 말할 수 있는가? 한 술 더 떠서 친족 선택론이 인간의 이타성 진화에는 적용될 수 없다고 주장할 수 있는가? 위에서처럼 두 이론의 수학적 동등성을 주장하고 이론의 적용을 실용적 관점에서 수행하고자 하는 나는 이에 대해 부정적인 답변을 할 수밖에 없다.

4. 국내 논의들에 대한 비판적 검토 — 최종덕, 정상모 교수의 논문을 중심으로

이제 시선을 국내 논의로 돌려보자. 그동안 이타성의 진화에 대한 논의들은 주로 윤리학적 측면에서 진행되어 왔다(김상원 1998; 정연교 2002; 2003; 김성한 2002; 정상모 2004, 최종덕 2004). 하지만 국제 생물철학계에서 그동안 가장 활발히 토론되어온 주제 중 하나인, 선택의 수준 문제에 관해서는 오히려 상대적으로 관심이 많지 않았다(장대익 2003; 최재천 2003; 정상모 2004; 최종덕 2004). 이 절에서 검토해볼 최종덕, 정상모 교수의 논문은 이런 상황에서 의미가 깊다. 게다가 두 교수는 이타성의 진화 문제와 선택의 수준 문제를 연계시켜 논의하고 있다는 측면에서도 자연스럽고 흥미롭다. 나는 여기서 주로 선택의 수준 문제에 대한 그들의 해법들을 비판적으로 검토하는 정도로 내 일을 한정지으려 한다. 물론 이 검토는 1절~3절에서 전개된 내 이해와 견해에 근거해 있다.

우선 최종덕 교수(이하, 관례상 “최 교수”라 칭함)의 논문 (2004)부터 살펴보자. 최 교수는 자신의 2004년 논문에서 그 제목처럼 “생물학적 이타주의의 가능성”을 주장하고 있다. 그는 소비를 따라 “행위자의 [포괄]적응도가 감소하고 수혜자의 [포괄]적응도는 증대될 때, 그 행동을 생물학적으로 이타적”이라고 정의한다(p. 181) 그리고 이런 이타성의 가능성을 탐구하

12) 점액종 바이러스의 독성 감소 현상을 다수준 선택론의 지지 증거로 사용할 수 있는지에 대해서도 최근에 회의적인 견해들이 나오고 있다. 로버트 윌슨(Wilson)이 바로 그런 견해를 발전시켰는데, 흥미롭게도 그는 동등성 논제를 받아들이기를 꺼린다. 자세한 논의는 Wilson (2004)을 참조하시오.

13) 이에 대한 간략한 소개는 장대익 (2004)을 참조하시오.

기 위해 대안적인 이론들을 조사한다. 그것들은 친족 선택론, 상호 이타주의 및 진화게임이론, 그리고 이기적 유전자 이론이다. 최 교수는 이 이론들을 차례로 비판적으로 고찰한 후, 소버와 월슨 식의 다수준 선택론만이 생물학적 이타성의 존재를 잘 설명한다고 결론내린다.

이 논문의 핵심은 개체 차원에서 이기주의는 당연히 인정되며, 동시에 집단 차원에서 이타주의를 인정하는 다층선택 이론(multilevel selection theory)을 지향하면서, 두 방식의 진화 압력이 서로 상호적으로 작용하여 적응도의 기준을 확립할 수 있다는 주장이다(p. 180)¹⁴⁾

본 논문은 특정 논문에 대한 논평문 성격의 글은 아니기 때문에 최 교수의 글 전반에 대한 세세한 지적보다는 중심 논증에 대한 핵심적인 비판을 가하는 선에서 정리를 해보려 한다. 최 교수가 대안으로 분류해 놓은 세 이론에 대해 제대로 평가가 이루어졌는지부터 살펴볼 필요가 있다. 그런데 우선 눈에 띄는 것은 친족 선택론과 이기적 유전자 이론이 마치 매우 다른 견해인 양 분류되어 있는 구도이다. 이는 적절하지 못하다. 왜냐하면 이미 1절에서 충분히 언급되어 있듯이 친족 선택론은 해밀턴의 포괄적응도 이론과 동일한 것이며 도킨스가 제안한 이기적 유전자 이론과도 내용상으로 구별되지 않기 때문이다.¹⁵⁾ 차이라면, 이기적 유전자 이론은 친족 선택론을 좀더 대중적으로, 때로는 은유적으로 표현하여 이해하기 쉽도록 만든 것뿐이다(Dawkins 1976; 장대익 2003). 이런 혼동은 최 교수가 친족 선택론보다는 이기적 유전자 이론에 상대적으로 더 좋은 점수를 주는 대목에서도 발견된다.¹⁶⁾

하지만 무엇보다 최 교수의 논문에서 두드러지게 드러나는 문제점은 친족 선택과 집단 선택의 혼동이다. 그가 집단 선택의 옹호 근거로 든 사례들은 기생 흡강충의 경우만을 제외하고는 전부 부적절하다. 사례 1(물고기 떼의 형상화)은 만화나 책에서 가끔 등장하는 삽화에 해당될 뿐, 실제 자연계에서 벌어지는 일인지는 알 수 없으며, 설령 그런 현상이 실제로 벌어진다 해도 그것이 집단 선택에 의한 것일 이유는 없다. 왜냐하면 그런 형상을 한다고 해서 각 개체들의 포괄적응도가 반드시 낮아질 필요는 없기 때문이다.¹⁷⁾ 사례 3(아프리카 흰 개미)과 사례 4(경고음을 내는 새)도 집단 선택의 사례가 아니다. 그런 행동들이 “집단을 위한다”고 할 때 실은 그 집단이 모두 친족으로 이루어진 집단이기 때문이다. 따라서 그 사례들은 모두 친족 선택론을 옹호해주는 전형적인 사례들이다. 그가 이어서(p. 193) 들고 있는 사례들도 동일한 이유에서 전부 친족 선택론의 사례들이다. 이런 맥락에서 “이제 집단선택 이론은 희망의 정서적 기대가 담긴 단순한 이론에 그치는 일이 아니면, 진화생물학의 어느 다른 이론보다도 더 많은 사례 조사가 보고되고 있다”(p. 193)라는 그의 평가는 매우 부당한 것이다.

14) 앞으로 언급될 최종덕, 정상모 교수의 용어들은 나의 것도 다소 차이가 난다. 예컨대 나의 “이타성”, “다수준 선택론” 등은 그들의 “이타주의”, “다층 선택론” 등이다. 이런 식의 번역어의 차이는 별로 중요한 것이 아니기에 여기서는 혼용해서 쓰겠다. 하지만 그들이 “선택의 단위”(units)와 “선택의 수준”(levels)을 같은 것으로 보는 데에는 의견을 달리한다. 나는 이 두 문제가 명확히 구분되는 매우 다른 문제라고 본다. 이 구분에 관해서는 장대익 (2003)을 참조하시오.

15) 사실, “친족 선택론”이라는 용어는 메이너드 스미스(Maynard Smith)가 해밀턴의 포괄적응도론에 붙여준 이름이었다(Hamilton 1996).

16) “... 친족 선택 이론이 이타적 형질 압력이 상대적으로 더 강하며 도킨스의 입장은 이기적 형질 압력이 상대적으로 더 강한 것으로 이해하면 된다.”(p. 189) “친족 선택 이론은 ... 가족이 아닌 타자, 즉 동일한 유전자를 공유하지 않은 타자에게 이타적 행위를 하는 수 없이 많은 사례들을 이론으로 담아낼 수 없기 때문이다 ... 이기적 유전자 이론은 이타주의를 설명하는 매력적인 측면을 보유하고 있다.”(p. 193)

17) 소버 자신도 그 그림은 자신의 다수준 선택론을 대변해주지 못한다고 말했다(개인적 대화, 1998).

나는 이런 혼동이 부분적으로 친족 선택론과 다수준 선택론에 대한 그의 이해 부족 때문이 아닌가 의심한다. 몇 가지 사례만 들어보면, 친족 선택론을 소개하는 부분에서 “일개미의 경우 ... 자매의 유전자는 자신의 유전자와 동일하므로...”(p. 183)라는 언급이 나오는데 이는 생물학적 사실과 거리가 멀다. 해밀턴의 공헌으로 잘 알려져 있듯이, 일개미들 간의 유전적 근연도는 $3/4$ 이다. 그리고 “그래서 이타적 유전자는 자신이 속한 집단의 적응도를 증가시켜, 상대적으로 다른 집단과의 친족규모의 적응의 크기가 늘어난다. 이렇게 이타적 행위를 통하여 자신과 타인(자식)의 이익을 함께 증가시킬 경우, 이를 해밀턴은 포괄적응도 현상이라고 했다”(p. 184)라고 말하고 있는데, 이 또한 잘 이해가 되질 않는 구절들이다. 왜냐하면 인용문에서 앞 문장은 집단선택에 관한 언급인데 뒤 문장은 친족선택에 관한 인용이기 때문이다. 최 교수가 나처럼 다수준 선택론과 친족 선택론을 동등한 것으로 보지는 않을진대, 어떻게 이런 표현이 가능한지 의아하다. 게다가 “이타적 유전자”라는 용어의 어색함은 덮어두고라도 “자신과 타인(자식)의 이익을 함께 증가시키는 경우를 포괄적응도 현상”이라고 말한 문장은 친족 선택론에 대한 표준적인 이해에 전혀 근접해 있지 않다.¹⁸⁾

이제 정상모 교수(이하, “정 교수”)의 논문을 검토해보자. 사실 이 논문은 최 교수의 2004년 논문에 대한 토론 논문 형식으로 되어 있다. 하지만 그런 토론을 통해 몇 가지 중요한 쟁점들이 잘 부각되었기 때문에 그것은 논평 논문 그 이상의 중요성을 지닌다. 정 교수의 논지는 다음의 세 가지로 명료하게 요약될 수 있다. 첫째 이타주의 개념의 모호성이 논란의 주범이고, 둘째 다수준 선택론에 대한 소비와 월슨, 그리고 (그들에 동조하는) 최 교수의 견해를 전면적으로 수용하기 힘들며, 셋째 이타주의 진화의 동인으로서 집단 선택이 아닌 “진화적 과급 효과”와 “문화적 진화” 이론이 제시될 수 있다. 차례로 살펴보자.

우선, 그동안 여러 유형의 이타주의들이 제안되어 왔다는 지적에 대해서는 전적으로 공감할 만하다. 정 교수가 언급하고 있는 구분들은 대개 “심리학적/생물학적” 이타주의와 “혈연적/호혜적/순수” 이타주의 정도인데, 나는 두 구분 자체가 서로 보완적인 의미를 담고 있다고 생각한다. 왜냐하면 후자의 구분은 특정 이타주의(전자의 구분에 의한)가 어떤 경로를 통해 진화할 수 있는지에 관한 것으로서 기본적으로 기제(mechanism)에 관련된 구분이기 때문이다. 즉, “친족(정 교수의 용어로는 “혈연”) 선택적 과정을 통해 진화한 이타성은 심리학적 이타성인가, 아니면 생물학적 이타성인가, 그것도 아니면 외견상 이타성인가?”라는 식의 질문이 가능하며 또 의미있다는 뜻이다.

이타주의는 실제로 이렇게 여러 측면에서 입체적으로 조명될 수 있다. 하지만 “이타성과 이기성의 개념적 구분이 모호해지는 순간이다.”(p. 97)라는 식의 표현이 등장하는 것을 보면 정 교수는 이런 입체성에 오히려 혼란을 느끼는 듯하다. 게다가 소비와 월슨의 이타주의 정의에 대해 의문을 표시하는 대목에서는 다소간의 오해가 개입되어 있다. 가령, “‘이타주의자’ 대신 ‘지능이 뛰어난 자’를 넣어도 뜻이 통하는 것을 봐도 이 요소로만 규정되는 정의가 이기·이타주의의 정의로 부족함을 알 수 있다”(pp. 100-101)고 했는데, 문제는 실제로 대입을 해보면 뜻이 통하지 않는다는 것이다. 그럼에도 불구하고 정 교수가 이타주의의 모호성을 이런 식으로 계속 잘못 지적하고 있는 이유는, 이타주의가 기본적으로 “포괄적응도”라는 용어로 “정의”되는 것임을 간과하고 있기 때문은 아닌지 의심스럽다. 이타주의/이기주의 구분

18) 선택의 수준에 관한 이런 문제점들은 다수준 선택론을 인간의 이타성에 적용하는 부분에서도 비슷한 양상으로 나타난다. 인간 사회에서 집단 선택이 정확히 어떻게 작용할 수 있는가에 대한 명확한 설명이 없어 보인다. 이에 대해서는 Fehr & Fischbacher (2004)를 참조하시오. 그러나 나는 3절에서 논증한 바 있듯이 인간의 이타성의 진화가 집단 선택의 관점에서 설명될 수 있다 해도, 그것이 다수준 선택론과 집단 선택론의 우열을 가려주는 해결사 역할을 해주지는 못한다고 생각한다. 그것은 일차적으로 경험적 문제이다.

은 기본적으로 “정의”(definition)의 문제이기 때문에 이에 관해 우리는 필요에 따라 유용한 개념들을 정의하면 된다. 관건은 그렇게 만들어진 정의들이 얼마나 쓸모있는지에 관한 것이다. 이런 맥락에서 나는 소버와 월슨이 제시한 이타주의의 표준적인 정의가 아직도 매우 유용하다고 생각한다.

이제 다수준 선택론에 대한 그의 평가를 검토해볼 차례이다. 우선, 짚막하긴 하지만 비교적 최근의 문헌에 대한 논평을 통해 다수준 선택론의 지위를 재평가한 대목은 매우 흥미로운 부분이다.¹⁹⁾ 하지만 나는 “이것은 ... 집단 선택이 이타주의가 진화할 수 있는 유일한 혹은 가장 그럴듯한 방법이 틀렸다는 것을 뜻한다. ... 순수한 이타주의는 아마 불가능할 것이고 이타주의의 역설은 진정한 난제로 남을 것이다. 다층 선택 이론도 결국은 시간 별기용에 불과할 것이고”(p. 100)라는 식의 논평이 과연 선택의 수준 논쟁에 대한 적절한 결론인지에 대해서는 의심스럽다. 왜냐하면 3절에서 이미 논증했듯이, 최근의 논의들이 친족 선택론과 다수준 선택론의 수학적 동등성 문제에 관한 논란이지, 생물학적 이타성을 결과하는 집단 선택이 존재하지 않는다거나 친족 선택만으로는 불충분하다는 식의 논란은 아니기 때문이다.

마지막으로 정 교수는 인간 사회의 이타성이 “진화적 파급 효과”나 “문화적 진화”에 의해 진화할 수 있는 가능성을 탐구한다. 그의 주장은 친족 선택이나 집단 선택 등으로는 이를 수 없는 경지(“순수 이타주의”)를 그런 기제들을 통해서 도달할 수 있다는 것이다. 그런 사례들로 그는 성직자, 순국지사 등을 들고 있으며 문화적 진화 이론만이 이런 행동을 낳게 한다고 말한다.²⁰⁾ 하지만 과연 그런 행동들이 친족 선택이나 집단 선택과 아무런 관련이 없는 것일까? 일단, 3절의 말미에서도 언급했듯이 문화적 압력이나 사회적 규범에 의한 이타성의 진화는 오히려 일종의 집단 선택적 과정으로 분류될 수 있다. 왜냐하면 문화적 압력이나 사회적 규범을 통해 집단 선택적 과정의 높은 문턱 — 다시 말해, 집단 선택을 가능하게 만드는 매우 까다로운 조건들 —이 낮아질 수 있기 때문이다. 게다가 정 교수가 든 예들은 친족 선택으로도 충분히 설명 가능하다. 가령 대개 영웅의 후손이나 친척들은 이후에 융숭한 대접을 받는 경우가 많기 때문이다. 따라서 그런 영웅적 행위들을 장려하고 존경하며 보답하는 문화적 풍토는 오히려 친족 선택과 같은 생물학적 기초를 가지고 있다고 해야 옳을 것이다. 즉, 인과의 화살이 기본적으로 생물학에서 문화 쪽으로 향해 있다는 말이다.

이 절에서 나는 두 교수의 논문을 통해 이타성의 진화와 선택의 수준 논쟁에 관한 국내 논의들을 비판적으로 검토해보았다. 위에서 지적한 몇 가지 문제점들에도 불구하고 나는 그들의 논문이 국내의 기존 논의들을 한 단계 끌어올리는 역할을 했다고 믿는다. 특히 선택의 수준 문제와 이타성의 진화 문제를 본격적으로 연관지어 논의를 이끌어갔다는 측면은 높이 살만하다. 그들의 작업에 대한 나의 작은 비판도 논의 수준의 향상에 긍정적으로 기여할 수 있기를 바랄 뿐이다.

5. 맺음말

19) 케어와 갓프리 스미스(Kerr & Godfrey-Smith)의 최근 논의 (2002)에 대한 그의 간략한 논평(p. 100)을 참조하시오.

20) “문화에서 그러한 이타행에 대해 부여하는 높은 가치와 그러한 가치에 대한 부단한 학습을 통해, 생물학적 적응도 저하에도 불구하고 순수 이타주의가 선택되고 진화할 수 있다는 것이다.”(p. 104)

나는 지금까지 이타성의 진화와 선택의 수준 문제를 탐구했다. 이를 위해 친족 선택론과 다수준 선택론의 정체를 정확하게 파악하려고 노력했으며(1~2절), 이 두 이론 간의 관계에 관해 새로운 해법을 제공하려 했다(3절). 그리고 이런 작업을 바탕으로 국내의 주요 논의들에 대한 토론을 전개했다(4절). 일련의 이런 노력들이 다소 장황해진 이유 중 하나는 선택의 수준에 관한 국내 논의가 아직까지 충분하지 못하다는 내 판단 때문이다. 선택의 수준에 관한 쟁점은 해묵은 주제이기도 하지만 가장 활발한 토론이 전개된 부분이었던 만큼, 관련된 논의들은 매우 정교하고 복잡하다. 나는 이 논문으로 인해 이 흥미로운 쟁점의 입구에 놓여 있는 진입장벽이 조금이라도 낮아졌기를 바랄 뿐이다.



참고문헌

- 김상원 (1998), 「진화론적 윤리학에 대한 비판적 고찰 — 루즈의 다윈주의 윤리학을 중심으로」, 서울대학교 대학원 석사 학위 논문.
- 김성한 (2002), 「도덕의 기원에 대한 진화론적 설명과 다윈주의 윤리설」, 고려대학교 대학원 박사학위 논문.
- 장대익 (2003), 「선택 이론의 개념적 쟁점: 선택의 수준과 단위, 그리고 힘에 관하여」, 『진화론과 철학』, 철학연구회 편, 철학과 현실사, pp. 221-277.
- _____ (2004), 「루즈의 진화윤리학과 진화인식론: 얼마나 진화론적이고, 윤리학적이고, 인식론적인가?」, 6회 석학강좌 준비 모임 발표문, 한국학술협의회, 미출간.
- 정상모 (2004), 「적응도의 늪 — 최종덕 교수의 “생물학적 이타주의의 가능성”에 대한 의문들」, 『과학철학』(한국과학철학회) 7: 91-107.
- 정연교 (2002), 「사회생물학적 도덕철학은 어떻게 가능한가?」, 『과학과 철학』(과학사상연구회) 제13집, pp. 115-137.
- _____ (2003), 「진화생물학과 윤리학의 자연화」, 『진화론과 철학』, 철학연구회 편, 철학과 현실사, pp. 278-304.
- 최재천 (2003), 「다윈의 진화론: 철학 논의를 위한 기본 개념」, 『진화론과 철학』, 철학연구회 편, 철학과 현실사, pp. 45-81.
- 최종덕 (2004), 「생물학적 이타주의의 가능성」, 『철학연구』(철학연구회): 179-198.
- Alcock, J. (2001), *The Triumph of Sociobiology*, Oxford University Press.
- Bull, J. J. (1994), “Virulence”, *Evolution* 48: 1423-1437.
- Cronin, H. (1991), *The Ant and the Peacock*, Cambridge University Press.
- Darwin, C. (1859). *On the origin of species*. Murray.
- Dawkins, R. (1976/1989), *The Selfish Gene*, Oxford University Press. 홍영남 옮김 (1993), 『이기적 유전자』, 을유문화사.
- Dugatkin, L. A. and Reeve, H. K. (1994), “Behavioral ecology and levels of selection: Dissolving the group selection controversy”, *Advances in the study of behavior* 23: 101-133.
- Fehr, E. and Fischbacher, U. (2003), “The nature of human altruism”, *Nature* 425: 785-791.
- _____ (2004), “Social norms and human cooperation”, *TRENDS in Cognitive Sciences* 8: 185-190.
- Fehr, E. and Gächter, S. (2002), “Altruistic punishment in humans”, *Nature* 415: 137-140.
- Frank, S. A. (1998), *Foundation of Social Evolution*, Princeton University Press.
- Grafen, A. (1984), “Natural Selection, Kin Selection, and Group Selection”, in *Behavioral Ecology: An Evolutionary Approach*, edited by Krebs, J. R. and Davies, N. B., 2nd ed., pp. 62-89, Sunderland.
- _____ (1985), “A Geometric View of Relatedness”, in *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, edited by Dawkins, R. and Ridley, M., vol. 2., pp. 28-89, Oxford University Press.

- _____ (1991), "Modelling in Behavioral Ecology", in *Behavioral Ecology: An Evolutionary Approach*, edited by Krebs, J. R. and Davies, N. B., 3rd ed., pp. 5-31, Oxford University Press.
- Hamilton, W. D. (1964), "The genetical evolution of social behavior, I & II", *Journal of Theoretical Biology* 7: 1-52.
- _____ (1996), *Narrow Roads of Gene Land*, vol. 1, W. H. Freeman Spectrum.
- _____ (2001), *Narrow Roads of Gene Land*, vol. 2, Oxford University Press.
- Herre, E. A. (1999), "Laws Governing Species Interactions? Encouragement and Caution from Figs and their Associates", in *Levels of Selection in Evolution*, edited by Keller, L., pp. 209-237, Princeton University Press.
- Kerr, B. and Godfrey-Smith, P. (2002), "Individualist and Multi-level Perspectives on Selection in Structured Populations", *Biology and Philosophy* 17: 477-517.
- Kerr, B., Godfrey-Smith, P., and Feldman, M. W. (2004), "What is altruism", *TRENDS in Ecology and Evolution* 19: 135-140.
- Okasha, S. (2004), "The "averaging fallacy" and the levels of selection", *Biology and Philosophy* 19: 167-184.
- Queller, D. C. (1992), "A General Model for Kin Selection", *Evolution* 46: 376-380.
- Reeve, H. K. (1998), "Acting for the good of others: kinship and reciprocity with some new twists", in Crawford, C. & Krebs, D. (eds.) *Handbook of Evolutionary Psychology*, pp. 43-83, Lawrence Erlbaum Associates.
- _____ (2000), Book Review of *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior* by Sober, E. and Wilson, D. S., *Evolution and Human Behavior* 21: 65-72.
- Segerstrale, U. (2000), *Defenders of the Truth: The Battle for Science in the Sociobiological Debate and Beyond*, Oxford University Press.
- Sherman, P. (1977), "Nepotism and the evolution of alarm calls", *Science* 197: 1246-1253.
- Sober, E. (2000), *Philosophy of Biology*, 2nd, Westview Press.
- Sober, E. and Wilson, D. S. (1998), *Unto Others: The Evolution & Psychology of Unselfish Behavior*, Harvard University Press.
- _____ (2000), "Summary of *Unto Others: The Evolution & Psychology of Unselfish Behavior*", in Kats, L. D. (ed.) (2000), *Evolutionary Origins of Morality*, pp. 185-206. Imprint Academic.
- Wilson, D. S. (1983), "The Group Selection Controversy: History and Current Status", *Annual Review of Ecology and Systematics* 14: 159-187.
- _____ (2002), *Darwin's Cathedral: Evolution, Religion and the Nature of Society*, The University of Chicago Press.
- Wilson, D. S. and Sober, E. (1994), "Reintroducing group selection to the human behavioral sciences", *Behavioral and Brain Sciences*, 17: 585-654.
- Wilson, R. A. (2004), "Test Cases, Resolvability, and Group Selection: A Critical Examination of Myxoma Case", *Philosophy of Science* 71: 380-401.

Wynne-Edwards, V. (1962), *Animal Dispersion in Relation to Social Behavior*, Oliver and Boyd.

K C I

Evolution of Altruism and Levels of Selection Controversy: Is Multi-level Selection Theory Better?

Dayk Jang

Since Darwin's publication of *Origin of Species* (1859), the question concerning the levels at which natural selection operates has been lively discussed. In 1960's, W. D. Hamilton proposed his inclusive fitness theory to answer the question in terms of kin selection. Its success led to current environment in which kin selection theory is the most important one among others in evolutionary biology. Interestingly, however, E. Sober and D. S. Wilson have claimed recently that their multi-level selection theory is superior to kin selection theory. As their argument seems strong, levels of selection problem has come under heated dispute recently again.

In this paper, I draw a geography of the debate and argue against Sober & Wilson's multi-level selection theory. I'm going to argue that the two theories are mathematically equivalent and are able to coexist without conflict in the pragmatic respect. This is not compatible with Sober & Wilson's main argument for multi-level selection theory. Lastly, on the basis of my argument, I review the relevant papers written by two Korean philosophers - Jongduck Choi (2004) and Sang-Mo Chung (2004) - critically.

[Key Words] kin selection theory, multi-level selection theory, altruism, mathematical equivalence, Jongduck Choi, Sang-Mo Chung