

사회성의 진화를 모형화하기: 포괄 적합도 접근법

전중환^{1*}

요약: 사회적 행동을 만드는 유전자의 경우, 개체가 평생 낳는 자식수는 더 이상 그 개체가 지닌 유전자에만 달려 있지 않다. 개체는 마치 무엇을 최대화하려 애쓰는 것처럼 선택되는가? 해밀턴은 특정한 행위자의 관점에서 수용자 이웃들에게 끼친 적합도 효과에 적절한 가중치를 곱해서 모두 더하는 새로운 척도인 포괄 적합도를 제시하여 이 문제를 해결했다. 해밀턴을 따르면, 개체는 포괄 적합도를 최대화하게끔 자연 선택에 의해 만들어졌다. 이 논문은 테일러와 프랭크(1996) 등이 제안하여 오늘날 널리 사용되는 방법, 즉 사회성의 진화를 포괄 적합도 접근법을 활용해 모형화하는 방법을 소개한다. 적합도 함수를 최대화하는 형질 값이 무엇인지 계산할 때, 이웃의 표현형이 행동을 하는 행위자의 유전자형에 따라 달라지는 변화율은 행위자와 이웃 사이의 유전적 근연도로 대체될 수 있다. 이러한 방법을 통해 야외 개체군에서 관찰되리라 기대되는 진화적으로 안정한 형질 값을 계산할 수 있다.

키워드: 포괄 적합도, 사회상, 최대화, 유전적 근연도, 진화적 안정성

¹경기도 용인시 기흥구 덕영대로 1732 경희대학교 국제캠퍼스 후마니타스칼리지

*Corresponding author: evopsy@khu.ac.kr

서론

사회적 행동의 진화는 어려운 문제다. 사회적 행동(social behavior)은 행위자 자신의 적합도(fitness)뿐만 아니라 수용자의 적합도에도 영향을 끼치는 행동을 말한다. 행위자 혹은 수용자의 적합도를 증가 또는 감소시키는가에 따라 사회적 행동에는 상리(mutual benefit), 이기(selfishness), 이타(altruism), 악의(spite)라는 네 범주가 있다(Hamilton 1964; West et al. 2007). 먼저 비사회적 행동을 지정하는 유전자를 생각해 보자. 음식을 소화하기, 외부 환경을 정확하게 감지하기 등이 있다. 어떤 유전자를 지닌 개체가 전보다 더 많은 자식을 낳을 수 있다면 그 유전자의 빈도는 세대를 거쳐 높아진다. 요컨대 개체는 적합도, 곧 평생 낳는 자식 수를 증가시키는 방향으로 선택된다(Fisher 1930).

아쉽게도, 사회적 행동을 만드는 유전자가 자연 선택에 의해 선호될지 제거될지 여부는 유전자가 개체의 적합도를 높이는지 혹은 낮추는지만 따져서는 알 수 없다. 행위자에게 적합도 상의 비용 c 를 부담시키면서 남에게 적합도 상의 이득 b 를 주게 하는 이타적 행동을 만드는 유전자를 생각하자($b > c > 0$ 이고, 기저 적합도는 1이라고 가정). 어느 이타적 행위자가 평생 낳는 자식 수는 이웃이 누군지에 따라 다르다. 만약 이웃이 남이 주는 이득을 받기만 하는 이기주의자였다면, 이타적 행위자의 적합도는 $1 - c$ 가 된다. 만약 이웃도 이타적 행위자였다면, 그 이타적 행위자의 적합도는 $1 + b - c$ 가 된다. 이처럼 사회적 행동을 만드는 유전자의 경우, 개체가 평생 낳는 자식 수는 더 이상 그 개체가 지닌 유전자에만 달려 있지 않다. 이웃이 지닌 유전자에도 일정 부분 달려 있다. 즉, 어떤 개체가 평생 낳은 자식의 ‘일부’는 자신이 아니라 이웃의 유전자 덕분이다. 마찬가지로 어떤 개체는 이웃이 평생 낳은 자식의 ‘일부’가 자신의 유전자 덕분이라고 주장할 수 있다. 그러므로, 사회적 행동의 진화만 보더라도 우리는 개체가 적합도를 최대화하게끔 선택된다고 결론 내릴 수 없다(Hamilton 1964; Grafen 1991).

개체는 마치 무엇을 최대화하려 애쓰는 것처럼 선택되는가? 개체군에 널리 퍼진 형질과 약간 다른 형질을 지정하는 돌연변이 유전자가 개체군 내에서 그 빈도가 증가할지 혹은 감소할지 어떻게 알 수 있는가? 이타적 행동을 만드는 유전자를 계속 예로 들어 보자. 제한된 이소(dispersal) 등으로 인해 자연 개체군에는 거의 언제나 소집단 사이에 유전적 분화가 이루어진다. 이타적 행위자는 이타적 행위자끼리 주로 어울리고, 이기주의자는 이기주의자끼리 주로 어울린다. 즉, 이타적 행위자의 이웃도 이타적 행위를 만드는 유전자를 지니고 있을 가능성은 전체 개체군에서 이타적 행동을 만드는 유전자가 차지하는 평균 빈도보다 더 높다. 이 점에 착안하여 해밀턴(Hamilton 1964, 1970)은 어떤 개체의 이웃들이 - 이때 그 개체 자신도 이웃의 일원으로 간주함 - 그 개체의 적합도에 끼친 효과에 각각 적절한 가중치를 곱해서 모두 더한 값이 양수인지 혹은 음수인지 알면 그 사회적 행동을 만드는 유전자가 선택될지 여부를 알 수 있다고 주장했다. 수용자의 관점을 채택하는 이 척도를 해밀턴은 ‘이웃-조정 적합도(neighbor-modulated fitness)’라 불렀다. 그러나, 이웃-조정 적합도를 활용하여 사회성의 진화를 탐구하는 접근법은 이타적 행위자는 주변에 이타적인 이웃이 있을 가능성이 더 높다는 통계적 상관에 의존하기 때문에 자연 선택이 개체의 수준에서 과연 무엇을 최대화하는지 개념적으로 뚜렷하지 않다(Levin and Grafen 2019). 해밀턴(1964)은 그 대안으로 행위자의 관점을 채택하는 ‘포괄 적합도(inclusive fitness)’를 제시했다. 포괄 적합도는 행위자가 주변 이웃들의 - 이 때 행위자 자신도 이웃의 일원으로 간주함 - 적합도에 끼친 효과에 각각 적절한 가중치를 곱해서 모두 더한 값으로 정의된다. 개체는 자신이 평생 낳는 자식 수가 아니라 마치 자신의 포괄 적합도를 최대화하려 애쓰는 것처럼 자연 선택된다. 오늘날 많은 연구자가 두 접근법은 동등하다고 본다(e.g., Frank 2013; Grafen 1979; Hamilton 1964; Lehmann et al. 2015; Taylor et al. 2006).

이 글은 사회성의 진화를 포괄 적합도 접근법을 활용해 모형화하는 기법을 간략히 소개한다. 근래에 포괄 적합도 이론은 집단 선택 이론과 맞물려 격렬한 논쟁을 불러일으켰으나(e.g., Abbot et al. 2011; Birch 2017; Bourke 2011; Nowak et al. 2010; Queller 2016) 여기서는 다루지 않는다. 그보다는, 개체의 사회적 행동을 수학적으로 모형화하는 것에 관심이 있지만 수리 모형이 너무 어렵거나 막연하다고 생각해 온 현장 연구자들에게 다소 도움이 되고자 한다. 이른바 ‘해밀턴의 규칙(Hamilton’s rule)’이 널리 알려져 있긴 하지만, 이 부등식을 구성하는 유전적 근연도(r)와 적합도 상의 비용(b)과 이득(c)은 너무 포괄적이어서 현장 생물학자들이 연구하는 생물종의 행동과 생태에 대한 구체적인 예측을 곧바로 제공해주진 못하기 때문이다. 먼저 유전형이 다를 수 있다는 점을 제외하면 나이, 성별, 몸집, 건강 상태 등 모든 측면에서 동일한 개체들로 이루어진 개체군을 살펴본다. 그 다음에 나이나 성별, 건강 상태 등이 다른 개체들로 이루어진 개체군을 살펴본다(Fisher 1930). 더 친절하고 상세한 논의를 여러 문헌에서 찾을 수 있다(Frank 1998; Otto and Day 2007; Taylor and Frank 1996; Taylor et al. 2006; Wenseleers, Gardner and Foster 2010).

동질적인 개체군

단순한 최적 모델

사회적 행동을 지정하는 유전자가 다를 수 있다는 점 외에는 나이, 성별, 몸집, 건강 상태 등이 모두 동일한 개체들로 이루어진 개체군을 가정하자. 개체들은 단수체 무성생식이거나 암수동형으로 이배체

유성생식한다. 상호작용은 쌍으로 이루어지며, 개체는 행위자와 수용자 둘 다 될 수 있다. 이소(dispersal)할 가능성, 자원을 분배하는 비율, 남을 구해주는 성향 등 어떤 사회적 행동의 형질 값을 x 라 하자. 처음에 개체군에 x^* 라는 전략을 구사하는 개체들만 있을 때, x^* 가 진화적으로 안정한 전략(Evolutionarily Stable Strategy)일 조건은 개체군에 생긴 소수의 다른 돌연변이 전략이 기존 전략이 얻는 적합도보다 더 낮은 적합도를 거두어서 결국 개체군에 침입할 수 없어야 한다는 것이다(Maynard Smith and Price, 1973). 어떤 전략 x 가 기존의 지배적인 전략 x^* 를 상대해서 얻는 적합도를 $W(x, x^*)$ 라 하면, x^* 가 진화적으로 안정한 전략일 조건은 다음과 같다:

$$W(x, x^*) \leq W(x^*, x^*). \quad (1)$$

이는 적합도 W 를 최대화하는 최적의 전략 x^* 를 구한다는 뜻이다. 즉, x^* 와 가까운 모든 x 에 대해서 dW/dx 를 x^* 에서 평가한 값이 0이고 d^2W/dx^2 를 x^* 에서 평가한 값이 0보다 작아야 한다(Parker and Maynard Smith, 1990):

$$\left. \frac{dW}{dx} \right|_{x=x^*} = 0, \quad \left. \frac{d^2W}{dx^2} \right|_{x=x^*} < 0 \quad (2)$$

엄밀하게 말하면, 어떤 전략이 일단 개체군을 지배하면 다른 어떤 돌연변이 전략도 이 개체군 내에서 빈도를 높일 수 없어야 한다는 ‘진화적 안정성’ (evolutionary stability) 뿐만 아니라 자연 선택이 개체군을 진화적으로 안정한 전략이 있는 방향으로 추진해야 한다는 ‘수렴 안정성(convergence stability)’도 검토해야 한다(Eshel and Motro 1981; Taylor 1989; Otto and Day 2007). 논의를 쉽게 하기 위해 수렴 안정성을 충족시킬 조건은 생략한다.

단순한 예를 들어보자. 행위자와 수용자가 어떤 행동을 일으키는 유전자를 공유할 가능성을 고려해야 하는 사회적 행동은 아래에 다루고, 상어가 헤엄치는 속도라는 비사회적 행동을 예로 든다. 상어의 에너지 섭취율에서 에너지 소모율을 뺀 순수 에너지 섭취율이 상어의 적합도에 근사한다고 가정하자. 에너지 섭취율 I 는 상어가 헤엄치는 속도(v)에 선형적으로 비례한다고 가정한다. I 는 αv 로 쓸 수 있고, 여기서 α 는 먹이를 만나는 계수이다. 에너지 소모율 E 는 헤엄치는 속도(v)의 제곱에 비례한다고 가정한다. E 는 βv^2 로 쓸 수 있고, 여기서 β 는 물의 저항을 나타내는 계수이다. 따라서 적합도에 근사하는 상어의 순수 에너지 섭취율은 다음과 같다:

$$W(v) = I - E = \alpha v - \beta v^2. \quad (3)$$

등식 (3)을 사용하면 상어의 적합도 W 를 최대화하는 속도 v^* 는 $\alpha/(2\beta)$ 임을 알 수 있다.

이웃-조정 적합도와 포괄 적합도

사회성의 진화를 설명하는 포괄 적합도 접근법이 어떻게 수행되는지 살펴보기 전에 포괄 적합도의 개념적 이해를 공고히 하자. 개체군 내에 어떤 사회적 행동을 만드는 새로운 돌연변이 유전자가 생겼을 때 이 유전자가 선택될지 여부는 그 돌연변이 유전자를 지닌 개체가 거두는 고전적인 적합도, 즉 평생 낳는 자식 수만 가지고는 알 수 없다. 그림 1A에서 보듯이, 두 이타적 행위자가 쌍을 이루어 상호작용할 때 각 개체가 거두는 적합도 $1+b-c$ 가운데 b 는 자신이 아니라 이웃으로부터 유래하기 때문이다. 이웃이 만일 이득을 받기만 하는 이기주의자였다면 ‘나’의 고전적 적합도는 $1-c$ 였을 것이다.

이웃-조정 적합도는 개체군 내에서 무작위적으로 수용자를 하나 뽑은 다음에 이 수용자 주변의 이웃들이 이 수용자에게 끼친 적합도 효과를 각각 가중치를 곱해서 모두 더한 값이다. 전술했듯이,

이타적 행동을 일으키는 유전자를 지닌 개체 주변의 이웃들이 이타적 행위를 만드는 유전자를 지닐 가능성은 이 유전자의 개체군 평균 빈도보다 더 높다. 얼마나 더 높을까? 어떤 행위자 이웃의 표현형을 수용자 ‘나’의 유전자가에 회귀(regression)한 계수만큼 더 높다. 이는 곧 특정한 이웃과 수용자 ‘나’ 사이의 유전적 근연도(genetic relatedness)이다 (Hamilton, 1970). 그림 1B는 이웃-조정 적합도를 구하는 과정을 나타낸다. 이 그림에서 수용자 ‘나’에게 영향을 끼치는 이웃은 하나가 아니라 둘이다. 즉, 상단에 그려진 다른 개체와 나 자신이 ‘나’에게 영향을 끼치고 있다. 상단의 이웃이 수용자 ‘나’에게 끼친 적합도 효과 $+b$ 에 이웃과 나 사이의 유전적 근연도 r 을 곱하면 $+rb$ 이다. ‘나’라는 이웃이 수용자 ‘나’에게 끼친 적합도 효과 $-c$ 에 자기 자신과의 근연도 1을 곱하면 $-c$ 이다. 기저 적합도 1까지 고려하면 이웃-조정 적합도는 $1+rb-c$ 가 된다. 이 값이 1보다 크면 이타적 행동을 일으키는 유전자는 선택된다($rb-c > 0$).

포괄-적합도는 개체군 내에서 무작위적으로 행위자를 하나 뽑은 다음에 이 행위자가 행위자 주변의 이웃들에게 끼친 적합도 효과를 각각 가중치를 곱해서 모두 더한 값이다. 이때 행위자 ‘나’와 어떤 수용자 이웃 사이의 유전적 근연도는 수용자 이웃의 표현형을 행위자 ‘나’의 유전자가에 회귀한 계수이다. 그림 1C는 포괄 적합도를 구하는 구정을 나타낸다. 마찬가지로, 이 그림에서 행위자 ‘나’가 영향을 끼치는 이웃은 하나가 아니라 둘이다. 행위자 ‘나’는 상단에 그려진 다른 개체와 나 자신에게 영향을 끼치고 있다. 행위자 ‘나’가 상단의 이웃에게 끼친 적합도 효과 $+b$ 에 이웃과 나 사이의 유전적 근연도 r 을 곱하면 $+rb$ 이다. 행위자 ‘나’가 나 자신에게 끼친 적합도 효과 $-c$ 에 자기 자신과의 근연도 1을 곱하면 $-c$ 이다. 기저 적합도 1까지 고려하면 포괄 적합도는 $1+rb-c$ 가 된다. 이 값이 1보다 크면 이타적 행동을 일으키는 유전자는 선택된다($rb-c > 0$). 앞에서 서술했듯이, 개체는 자신의 이타적 행동에 따르는 이득과 비용을 어느 정도 유전적으로 통제할 수 있으므로 포괄 적합도 방법은 이웃-조정-적합도 방법보다 직관적인 이해가 용이하다는 장점이 있다.

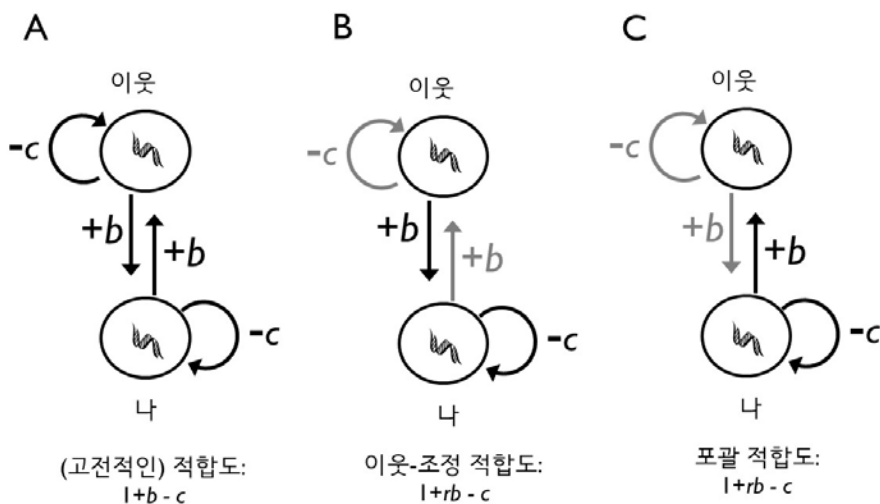


그림 1. 고전적인 적합도, 이웃-조정 적합도, 포괄 적합도의 비교.

테일러와 프랭크(Taylor and Frank, 1996)의 포괄 적합도 접근법

이제 동질적인 개체군에서 사회적 행동을 일으키는 돌연변이 유전자의 빈도가 증가할지 혹은

감소할지 포괄 적합도 접근법으로 계산해 보자. 어떤 좌위에 특정한 형질 값 x^* 를 지정하는 대립유전자 하나가 고정된 개체군이 있다. 이 개체군에 기존의 형질 값과 약간 다른 값을 지정하는 돌연변이 대립유전자가 발생했을 때, 이 돌연변이 대립유전자가 개체군에 침입할 수 있는지 물음으로써 진화의 방향을 파악할 수 있다. 모든 가능한 돌연변이 대립유전자의 침입을 막아낼 수 있는 유전자는 어떠한 형질 값을 지정할지 추론함으로써, 오랜 진화의 역사를 통해 개체군이 어떠한 형질 값에서 진화적으로 안정한 상태를 유지할지 이론적으로 예측할 수 있다. 이러한 개념적 틀은 최적화 모형(optimality model), 게임-이론 모형(game-theoretic model), 적응 동력학(adaptive dynamics), 진화적 침입 분석(Evolutionary invasion analysis) 등 그 동안 제기되어 온 여러 모형이 공통으로 공유해 온 틀이다(Parker and Maynard Smith 1990; Diekmann and Law 1996; Otto and Day 2007).

어떤 사회적 행동을 만드는 형질 값 x 를 지닌 행위자가 일단의 이웃들로 둘러싸여 있다. 이 행위자의 상가적 유전자가(additive genetic value) 혹은 육종가(breeding value)를 g 라고 하자. 육종가라는 용어가 생소한 독자는 어느 한 개체의 유전자형이 표현형을 통계적으로 예측하는 개념이라고 생각하면 된다. 자신을 제외한 이웃들이 지니는 형질의 평균값이 y 라고 하자. 그 특정한 행위자의 적합도는 자신의 표현형뿐만 아니라 수용자 이웃들의 평균적인 표현형에도 달려 있으므로 다음과 같이 쓸 수 있다:

$$W = W(x, y). \quad (4)$$

여기서 적합도 W 가 g 에 따라 어떻게 변화하는지 살펴보자. 달리 말하면, 형질 값 x^* 에 상응하는 유전자가 g^* 를 띠는 유전자를 지닌 개체들만 존재하는 개체군 내에서 g^*+dg 라는 약간 다른 유전자가 만드는 돌연변이 유전자를 지닌 어느 특정한 행위자가 거두는 적합도가 증가할지 혹은 감소할지 살펴보는 것이다. 연쇄법칙을 쓰면 아래와 같다:

$$\frac{dW}{dg} = \frac{\partial W}{\partial x} \frac{dx}{dg} + \frac{\partial W}{\partial y} \frac{dy}{dg}. \quad (5)$$

이변수 합성함수의 미분이 생소한 독자는 이변수 함수 $z = f(x, y)$ 에 대해 $x = g(t)$, $y = h(t)$ 이면 z 는 다음과 같이 미분됨을 회상하기 바란다:

$$\frac{dz}{dt} = \frac{\partial z}{\partial x} \frac{dx}{dt} + \frac{\partial z}{\partial y} \frac{dy}{dt}. \quad (6)$$

등식 (5)에서 dy/dg 는 (행위자 자신을 제외한) 수용자 이웃들의 표현형 y 가 특정한 행위자의 육종가 g 에 따라 달라지는 변화율이다. 즉, 수용자 이웃들의 표현형을 특정한 행위자의 유전자형에 회귀한 계수이므로 특정한 행위자와 (행위자 자신을 제외한) 수용자 이웃들 사이의 평균적인 유전적 근연도 r 로 대체할 수 있다. 행위자 자신의 표현형은 잔차(residual)와 육종가의 합이므로 dx/dg 는 1이다. 육종가 g 에 따른 적합도의 변화율 dW/dg 를 포괄 적합도 효과 ΔW_{IF} 로 나타내면 등식 (5)는 아래와 같다:

$$\Delta W_{IF} = \frac{\partial W}{\partial x} + \frac{\partial W}{\partial y} r. \quad (7)$$

물론 $\partial W / \partial x$ 는 행위자가 나타내는 형질 값 x 가 특정한 행위자의 적합도에 끼치는 한계 효과(marginal effect)이고, $\partial W / \partial y$ 는 행위자의 주변 이웃들이 나타내는 형질 값 y 가 특정한 행위자의 적합도에 끼치는 한계 효과이다. 이타적 행동의 경우, $\partial W / \partial x$ 는 이타적 행동이 행위자 자신에게 끼치는 한계 비용(marginal cost)인 $-c_m$ 이고 $\partial W / \partial y$ 는 이타적 행동이 주변 이웃에게 주는 한계 이득(marginal benefit) b_m 이다. 따라서 이타적 행동의 포괄 적합도 효과 ΔW_{IF} 는 다음과 같다:

$$\Delta W_{IF} = -c_m + b_m r. \quad (8)$$

이는 곧 해밀턴의 규칙(Hamilton's rule)의 한계 버전(marginal version)이다(Frank, 1998). 이타적

행동의 포괄 적합도 효과가 0이 되는 진화적 평형에서 $c_m = rb_m$ 임을 알 수 있다. 등식 (7)로 돌아가자. 다른 돌연변이 유전자가 침입할 수 없는 평형 상태에서 모든 개체는 동일한 최적의 행동을 구사하므로, $dW/dg = 0$ 을 $x = y = x^*$ 에서 평가해서 진화적으로 안정한 전략 x^* 를 구할 수 있다.

테일러와 프랭크(1996)는 이처럼 게임-이론 모형과 최적화 모형에서 사용해 온 최대화 방법이 혈연 관계처럼 사회적 행동을 일으키는 유전자를 공유하는 개체 사이의 상호작용을 모형화하는 데 응용될 수 있음을 강조하였다. 표현형의 도함수를 그에 상응하는 근연도 계수로 바꾸기만 하면, 적합도 W 의 육종가 g 에 따른 변화율 dW/dg 는 어느 특정한 행위자가 거두는 포괄 적합도 효과 ΔW_{IF} 가 된다는 것이다. 아래에서 구체적인 예를 들어보자.

예: "공유지의 비극" 모형

프랭크(1994)의 "공유지의 비극(Tragedy of the commons)" 모형은 개인의 성공과 집단의 성공이 일치하지 않는 상황을 다룬다. 지하자원, 바닷속의 물고기, 초원, 공기, 탕비실의 음식처럼 집단의 구성원들이 공동으로 소유한 자원이 있다고 하자. 각 개체는 자원을 많이 취할수록 더 큰 성공을 거둔다. 그러나, 모든 개체가 지나치게 이기적으로 행동하면 자원이 곧 고갈되어 집단 전체의 생산성이 하락한다(Hardin 1968). 예를 들어, 숙주 안에서 각 기생체가 숙주의 신체 조직을 과도하게 섭취하면 숙주의 생명이 위험해져 숙주 안의 모든 기생체가 공멸할 수 있다. 프랭크(1994)는 집단 내의 경쟁과 자원의 분별 있는 소비 사이의 긴장을 단순한 모형으로 나타냈다:

$$W(x, y) = \frac{x}{y} G(y).$$

(9)

등식 (9)에서 x 는 어느 특정한 행위자가 공동 자원을 가져다 쓰는 정도이고, y 는 집단에 속한 모든 구성원들이 공동 자원을 가져다 쓰는 정도의 평균값이다. 따라서 x/y 는 집단 내에서 특정한 행위자가 거두는 상대적인 성공을 뜻한다. $G(y)$ 는 남아있는 공동 자원을 통해 얻을 수 있는 집단 전체의 평균 생산성이며, y 가 증가할수록 감소한다. 편의상 $G(y)$ 가 선형적으로 감소한다고 가정해서 $G(y) = 1 - ky$ 라고 하자. 이때 k 는 집단 전체의 평균적인 자원 이용률이 사용가능한 공동 자원을 감소시키는 매개 변수이다.

등식 (9)에서 특정한 행위자가 거두는 적합도 W 의 육종가 g 에 따른 변화율을 구하면 다음과 같다:

$$\frac{dW}{dg} = \frac{\partial W}{\partial x} \frac{dx}{dg} + \frac{\partial W}{\partial y} \frac{dy}{dg} = \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{x}{y} (1 - ky) \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left(\frac{x}{y} (1 - ky) \right) \frac{dy}{dx} = \frac{1 - ky}{y} + \left(-\frac{x}{y^2} \right) \frac{dy}{dx}. \quad (10)$$

여기서 dy/dg 를 어느 한 개체가 자기 자신을 포함한 집단 전체의 구성원 중에 임의로 추출된 상대와 유전적으로 연관되는 정도 r 로 대체한다. 등식 (10)이 0과 같다고 한 다음에 $x = y = x^*$ 에서 평가하면 공동 자원을 개인이 가져다 쓰는 정도의 진화적으로 안정된 수준 $x^* = (1 - r)/k$ 이 도출된다. 즉, 유전적으로 가까운 혈연들로 구성된 집단일수록 각 개체가 공동 자원을 마음껏 가져다 쓰는 정도는 낮으리라고 예측된다.

등급별로 구조화된 개체군

번식 가치의 개념

서로 다른 유전자를 지닌 개체들이 차별적인 번식 성공도를 거둘 때 자연 선택이 작동한다. 그러나, 개체들은 자신이 지니고 있는 유전자 외에도 나이, 성별, 몸집, 서식처, 역할 등 다른 요인에 의해 번식 성공도가 체계적으로 달라질 수 있다. 이처럼 각각의 개체가 다른 등급(class)에 속할 수 있다는 사실은 사회적 행동의 진화에 큰 영향을 끼친다(Fisher 1930; Frank, 1998; Grafen 2006; Taylor 1990; Taylor and Frank 1996; Rodrigues and Gardner 2022). 어미새가 나이 차이가 나는 새끼들의 입 안에 먹이를 배분하는 상황을 생각해 보자. 갓 태어난 새끼는 지금 함께 경쟁 중인 나이든 새끼의 연령에 미처 도달하기 전에 질병 등으로 사망할 수 있다. 반면에 나이든 새끼는 지금까지 살아 남아서 어미새 앞에 입을 벌리고 있다. 어미새의 입장에서는 둘 다 친자식이라든가 나이든 새끼가 더 어린 새끼보다 어미새의 유전자를 먼 미래에 더 잘 전달할 수 있는 운반수단이 된다(Jeon 2008). 요컨대, 나이, 성별, 역할 등에서 서로 다른 등급에 속하는 개체들을 고려할 때는 그들이 먼 미래의 개체군에 유전자를 기여하는 정도, 즉 피셔(Fisher 1930)가 ‘번식 가치(reproductive value)’라고 명명한 가중치를 곱해주어야 한다.

언뜻 생각하면 번식 가치를 포함해 해밀턴의 규칙을 확장시키는 일은 다음과 같이 하면 될 것 같다:

$$rbv_r > cv_a. \quad (11)$$

여기서 v_a 는 행위자(actor) 자신의 번식 가치, v_r 은 수용자(recipient) 이웃의 번식 가치, c 는 행위자가 감수하는 적합도 상의 비용, b 는 수용자 이웃이 받는 적합도 상의 이득, r 은 행위자와 수용자 사이의 유전적 근연도이다. 물론 앞에서 살펴본 최대화 방법을 쓰면 진화적 평형 상태에서 이타적 행동에 따르는 한계 비용(c_m)과 한계 이득(b_m) 사이에는 $c_m v_a = r b_m v_r$ 이 성립될 것이다. 문제가 벌써 해결된 것일까?

그렇지 않다. 부등식 (11)은 틀렸다. 부등식에 등장하는 변수들의 정의가 뚜렷하지 않기 때문이다. 예컨대, 어미새가 새끼에게 먹이를 주는 행동을 생각하자. 새끼의 번식 가치는 새끼가 번식 가능한 연령까지 생존할 가능성, 그리고 어른이 되어서 거두는 다산성(fecundity)에 달려 있다. 어미로부터 공급받은 먹이 덕분에 새끼의 생존 가능성이 증가했다면, 이는 새끼의 적합도 상의 이득(b)을 높인 것일까, 아니면 새끼의 번식 가치(v_r)를 높인 것일까? 실제 세계에서 사회적 행동이 초래하는 효과는 다층적이기 때문에 어디까지가 행위자나 수용자의 적합도에 끼친 영향이고 어디까지가 행위자나 수용자의 번식 가치에 끼친 영향인지 짐작만으로는 가려내기 어렵다(Frank 1998). 번식 가치가 사회성의 진화에 끼치는 영향을 포괄 적합도 접근법으로 분석하는 방법을 살펴보자.

등급 번식 가치를 고려한 포괄 적합도 접근법

번식 가치의 의미를 다르게 표현하면, 먼 훗날의 개체군에서 어떤 유전자 하나를 무작위적으로

뽑았을 때, 그 유전자가 과거를 돌아보면서 자기 자신이 현재 개체군에서는 어떤 등급에 속하는 조상(혹은 어느 한 개체)의 몸 안에서 들어 있는지 발견할 가능성이(Fisher 1930). 성에 따른 등급을 예로 들어 보자. 현재 개체군의 성비가 일시적으로 한쪽 성으로 기울어졌다고 가정하자. 이 경우, 드문 성에 속한 개체들은 흔한 성에 속한 개체들보다 미래의 개체군에 자손을 더 많이 남긴다. 먼 미래의 개체군에서 무작위적으로 뽑힌 유전자의 입장에서 보면, 자신이 오늘날 상대적으로 드문 성에 속하는 조상으로부터 유래했을 가능성이 흔한 성에 속하는 조상으로부터 유래했을 가능성보다 더 높다. 즉, 드문 성의 번식 가치는 흔한 성의 번식 가치보다 더 높다.

이상의 예시를 놓고 보면 세 가지 요소가 중요함을 알 수 있다. 어떤 등급의 번식 가치, 어떤 등급에 속하는 개체의 수, 그리고 각각의 개별적인 개체가 지니는 번식 가치가 다 중요하다. 어떤 등급 j 가 전체 개체군에서 차지하는 빈도는 u_j 이다. 어떤 등급의 번식 가치 c_j 는 먼 미래의 개체군에 있는 모든 유전자 가운데 현재 개체군에서 등급 j 에 속하는 조상들로부터 유래된 유전자들이 차지하는 빈도이다($\sum_j c_j = 1$). 따라서 등급 j 에 속하는 각각의 개체가 지니는 번식 가치는 다음과 같다:

$$v_j = \frac{c_j}{u_j}. \quad (12)$$

등급 번식 가치(class reproductive value) c_j 와 개체 번식 가치(individual reproductive value) v_j 를 잘 구별할 필요가 있다(Taylor and Frank 1996; Frank 1998). 예컨대, 수컷은 단수체이지만 암컷은 배수체인 단수배수체(haplodiploidy) 개체군을 생각해 보자. 먼 미래의 개체군에서 무작위적으로 뽑은 어느 유전자는 과거를 회상했을 때 자기 자신을 현재 개체군의 수컷의 몸이 아니라 암컷의 몸에서 발견할 확률이 2배 더 높다. 따라서 단수배수체 개체군에서 암컷의 번식 가치 c_f 는 $2/3$ 이고 수컷의 번식 가치 c_m 는 $1/3$ 이다(Price 1970). 반면에 나이 등급에 따라 구조화된 개체군을 분석할 때는 어느 특정한 행위자가 각기 다른 나이 등급에 속하는 여러 수용자에게 끼친 적합도 효과를 일일이 따져야 하므로 피셔(1930)가 정의한 개체 번식 가치가 긴요하게 활용된다. 이때 생활사 이론(life history theory)에서 개발된 개체군 동역학 모형을 써야 하기에 논의가 복잡해진다(Taylor 1990, 1996; Taylor and Frank, 1996; Frank, 1998; Rodrigues and Gardner 2022). 이 글에서는 성별(암컷 혹은 수컷), 서식처(이소한 개체 혹은 출생지에 머무른 개체), 역할(번식가능한 개체 혹은 불임성 개체) 등의 등급에 따라 구조화된 경우여서 등급 번식 가치만 고려하면 되는 개체군에 초점을 맞춘다.

등급별로 구조화된 개체군에 대해서도 앞에서 살펴본 포괄 적합도 접근법이 그대로 적용된다. 유전자 좌위에 어느 한 유전자가 고정된 기존 개체군 내에서 무작위적으로 선정된 행위자가 주변의 수용자 이웃들에게 끼친 적합도 효과를 살펴보자. 이웃들은 서로 다른 등급에 속할 수 있음을 고려하여 행위자가 거두는 적합도를 다음과 같이 쓴다:

$$W = \sum c_j W_j \quad (13)$$

즉, 각 등급의 적합도 W_j 를 그에 상응하는 등급 번식 가치 c_j 로 가중한 것이다. 동질적인 개체군의 경우와 마찬가지로, 적합도는 특정한 행위자의 표현형 x 뿐만 아니라 수용자 이웃들의 표현형 y 에 달려 있다. 적합도 W 의 자식에게 전달된 육종가 g' 에 따른 변화율을 구하면 다음과 같다:

$$\frac{dW}{dg'} = \sum c_j \frac{dW_j}{dg'_j} = \sum c_j \left\{ \frac{\partial W_j}{\partial x} \frac{dx}{dg'_j} + \frac{\partial W_j}{\partial y} \frac{dy}{dg'_j} \right\}. \quad (14)$$

이때 g_j 는 j -등급 자식에게 전달된 육종가이다. 표현형의 도함수를 그에 상응하는 유전적 연관도로 대체한 다음, 등식 (14) = 0이라 하고 $x = y = x^*$ 에서 평가함으로써 진화적으로 안정한 표현형 x^* 를

구할 수 있다.

예: 국소적 배우자 경쟁과 암컷에 치우친 성비

해밀턴(1967)은 왜 어떤 개체군에서는 한쪽 성에 치우친 성비가 관찰되는지 탐구했다. 예를 들어, 파리금좀벌(*Nasonia Vitripennis*) 암컷은 금파리의 번데기에 알들을 낳고 떠나는데, 이 때 암컷은 대개 아들보다 딸을 더 많이 낳는 경향이 있다. 한 개체군 안에 수많은 구역(patch)들이 나누어져 있고, 한 명의 엄마가 어느 한 구역에 여러 자식을 낳고 가버린다고 가정하자. 여기서는 한 번데기가 곧 한 구역이 된다. 이 때 한 구역에는 한 엄마만 자식을 낳을 수 있는 것이 아니라 여러 엄마가 각자 자기 자식들을 낳고 가버릴 수 있다. 구역 내에서 자식들이 성장한 다음에는 친남매 사이에도 짝짓기가 흔히 이루어진다. 수컷들은 배우자를 두고 국소적인 경쟁을 한다. 자원은 풍부해서 암컷들끼리 자원을 놓고 경쟁하지는 않는다. 짝짓기가 이루어진 이후, 수컷들은 모두 죽고 암컷은 새로운 구역으로 떠나 가서 다시 생애주기가 시작된다. 어느 특정한 행위자 엄마는 구역 내에 아들과 딸을 어떠한 비율로 낳아야 할까? 여기서는 프랭크(1998)가 해밀턴의 결과를 재도출한 과정을 소개한다.

특정한 행위자 엄마가 낳은 자식 가운데 아들이 차지하는 비율을 y 라고 하자. 딸이 차지하는 비율은 물론 $1-y$ 이다. 어떤 특정한 구역 안에서 있는 모든 자식 가운데 수컷이 차지하는 비율은 z 이다. 물론 구역 내에서 있는 모든 자식들 가운데 암컷이 차지하는 비율은 $1-z$ 이다. 형질 값 y 를 나타내는 특정한 행위자 엄마의 적합도는 자신의 성비뿐만 아니라 같은 구역에 알을 낳는 다른 암컷들의 성비에 의해서도 영향을 받는다. 적합도는 아들과 딸들을 통한 번식 성공도의 합이므로 등식 (13)을 응용한다:

$$W(y, z) = c_m W_m(y, z) + c_f W_f(y, z). \quad (15)$$

이때 c_m 은 수컷의 등급 번식 가치이고 c_f 는 암컷의 등급 번식 가치이다. 아들을 통해 얻는 행위자 엄마의 적합도 W_m 는 아래와 같이 쓸 수 있다:

$$W_m = y \left(\frac{1-z}{z} \right) = \frac{y}{z} (1-z) \quad (16)$$

여기서 $(1-z)$ 는 구역 안에 있는 모든 자식 가운데 암컷이 차지하는 비율이므로 $(1-z)/z$ 는 한 구역에서 수컷 하나가 얻는 암컷 배우자들의 평균 숫자이다. 엄마가 낳는 아들의 총수는 y 에 비례한다. 딸들 사이에는 배우자나 자원을 둘러싼 경쟁이 없다고 가정했으므로, 딸을 통해 얻는 행위자 엄마의 적합도 W_f 는 아래와 같이 쓸 수 있다:

$$W_f = 1 - y. \quad (17)$$

등식 (15), (16), (17)에 의거해서 적합도 W 의 형질 값 y 에 따른 변화율을 구한다:

$$\frac{dW}{dy} = c_m \left(\frac{\partial W_m}{\partial y} \frac{dy}{dy} + \frac{\partial W_m}{\partial z} \frac{dz}{dy} \right) + c_f \left(\frac{\partial W_f}{\partial y} \frac{dy}{dy} + \frac{\partial W_f}{\partial z} \frac{dz}{dy} \right) \quad (18)$$

위의 식에서 dy/dg_m' 은 특정한 행위자 엄마와 아들 사이의 유전적 근연도 r_m 로 대체할 수 있고, dy/dg_f' 은 특정한 행위자 엄마와 딸 사이의 유전적 근연도 r_f 로 대체할 수 있다. 또한 dz/dg_m' 은 특정한 행위자 엄마가 이 구역에서 태어난 모든 어린 수컷들(자기 아들들 포함) 가운데 무작위적으로 뽑은 한 수컷에 대한 유전적 근연도 R_m 이다. 마찬가지로 dz/dg_f' 은 어느 특정한 엄마가 이 구역에서

태어난 모든 어린 암컷들(자기 딸들 포함) 가운데 무작위적으로 뽑은 어느 한 암컷에 대한 유전적 근연도 R_f 이다. 진화적으로 안정된 성비를 y^* 라고 하자. 등식 (18)=0으로 놓고 $y = z = y^*$ 에서 평가한다:

$$\left. \frac{dW}{dy} \right|_{y=z=y^*} = c_m \left[r_m \left(\frac{1-z}{z} \right) + R_m \left(-\frac{y}{z^2} \right) \right] + c_f [r_f(-1) + R_f * 0] \Big|_{y=z=y^*} = 0 \quad (19)$$

그러므로, 진화적으로 안정된 성비 y^* 는 다음과 같다:

$$y^* = \frac{c_m(r_m - R_m)}{c_m r_m + c_f r_f}. \quad (20)$$

해밀턴(1967)은 특정한 행위자 엄마가 위치하는 구역에 알을 낳는 다른 엄마들은 행위자 엄마와 유전적으로 무관한 비친족이라고 가정할 수밖에 없었다. 즉, 한 구역에 자식을 낳는 엄마들이 N 명이라면 $R_m = r_m/N$ 이라고 가정했다. 과리금줄벌레는 단수배수체이므로 $c_f = 2c_m$ 이라 하고, $r_m = 1$, $r_f = 0.5$ 를 등식 (20)에 대입하면, 국소적 배우자 경쟁이 벌어지는 상황에서 해밀턴의 유명한 결과가 얻어진다.

$$y^* = \frac{N-1}{2N}. \quad (21)$$

결론

비사회적 행동이나 생리적 특성을 만드는 유전자가 선택될지 여부는 그 유전자가 개체의 적합도를 높이는지 혹은 낮추는지만 따지면 된다. 즉, 개체는 자신의 적합도를 최대화하는 방향으로 자연 선택된다. 그러나 사회적 행동을 만드는 유전자의 경우, 개체가 평생 낳는 자식 수는 더 이상 그 개체가 지닌 유전자에만 오롯이 달려 있지 않다. 생명의 복잡하고 정교한 적응은 마치 무엇을 최대화하게끔 자연 선택에 의해 만들어졌는가? 아니, 자연 선택에 의해 최대화되는 그 무엇이 과연 있거나 한가? 해밀턴(1964)은 특정한 행위자의 관점에서 수용자 이웃들에게 끼친 적합도 효과를 적절히 가중해서 모두 더하는 새로운 척도인 포괄 적합도를 제시하여 이 문제를 해결했다. 개체의 복잡한 적응은 포괄 적합도를 최대화하게끔 자연 선택에 의해 만들어졌다 (West and Gardner 2013).

아쉽게도, 해밀턴의 규칙을 구성하는 유전적 근연도(r)와 적합도 상의 비용(b)과 이득(c)은 너무 포괄적이어서 현장 생물학자들이 연구하는 생물종의 행동과 생태에 대한 구체적인 예측을 곧바로 제공해주진 못한다. 이 글은 테일러(1990, 1996), 프랭크(1998; Taylor and Frank, 1996) 등에 의해 확립된 포괄 적합도 접근법을 활용해 사회성의 진화를 분석하는 방법을 간략히 소개했다. 단순한 최적화 모델과 마찬가지로, 사회성의 진화를 연구할 때도 적합도 함수를 적절히 찾아낸 다음에 이를 최대화함으로써 실제 개체군에서 관찰되리라 기대되는 진화적으로 안정한 형질 값을 예측할 수 있다. 적합도 함수의 육중가에 따른 순간변화율을 계산했을 때, 수용자 이웃의 표현형에 대한 행위자의 유전자형의 도함수(기울기)는 행위자와 수용자 이웃 사이의 유전적 근연도가 된다.

이론 연구와 실증 연구 사이의 긴밀한 협력이 중요함은 새삼 강조할 필요도 없지만, 실제로는 둘 간의 소통이 대단히 미약하고 간접적으로 이루어지는 것이 현실이다. 예를 들어, 성선택과 종분화에 대한 이론 논문들은 실증 논문(19~23%)보다 이론 논문(56~59%)들에 의해 주로 인용된다 (Fitzpatrick et al. 2018). 성선택과 종분화에 대해 발표되는 논문들의 압도적인 다수가 실증 연구 임을 감안하면, 대다수 현장 연구자가 이론적 모형에 대해서는 관심이 적음을 알 수 있다 (Fitzpatrick et al. 2018). 뒤집어 말하면, 현장 생물학자가 수식 모형에 조금만 더 관심을 기울여

도 남들에 비해 돋보이는 연구성과를 낼 수 있다는 뜻이다. 이 논문이 이론 연구자와 실증 연구자 사이의 소통에 도움이 되길 바란다.

사사

논문 원고에 건설적인 조언을 해준 익명의 심사위원에게 대단히 감사드립니다.

참고문헌

- Abbot P., Abe J., Alcock J., Alizon S., Alpedrinha J.A., Andersson M., Andre J.B., Van Baalen M., Balloux F., Balshine S. et al. 2011. Inclusive fitness theory and eusociality. *Nature*, 471: E1-E4.
- Birch J. 2017. *The philosophy of social evolution*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Bourke, A.F.G. 2011. The validity and value of inclusive fitness theory. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 278:3313-3320.
- Daly M. and Wilson M. 1988. *Homicide*. Transaction Publishers.
- Dieckmann U. and Law R. 1996. The dynamical theory of coevolution: a derivation from stochastic ecological processes. *J. Math. Biol.* 34:579-612.
- Eshel, I. and Motro, U. 1981. Kin selection and strong evolutionary stability of mutual help. *Theor. Popul. Biol.* 19:420-433.
- Fisher R.A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford.
- Fitzpatrick C.L., Hobson E.A., Mendelson T.C., Rodríguez R.L., Safran R.J., Scordato E.S., Servedio M.R., Stern C.A., Symes L.B. and Kopp M. 2018. Theory meets empiry: A citation network analysis. *BioScience* 68:805-812.
- Frank S.A. 1998. *Foundations of Social Evolution*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Frank S.A. 2013. Natural selection. VII. History and interpretation of kin selection theory. *J. Evol. Biol.* 26:1151-1184.
- Frank, S.A. 1994. Kin selection and virulence in the evolution of protocells and parasites. *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.* 258:153-161.
- Grafen A. 1979. The hawk-dove game played between relatives. *Anim. Behav.* 27:905-907.
- Grafen A. 1991. Modelling in behavioural ecology. In Krebs, J. R. and Davies, N. B. (ed.), *Behavioural ecology: an evolutionary approach*, 3, Pp.5-31. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Grafen A. 2006. A theory of Fisher's reproductive value. *J. Math. Biol.* 53:15-60.
- Hamilton W.D. 1964. The genetical theory of social behaviour. I, II. *J. Theor. Biol.* 7:1-52.
- Hamilton W.D. 1970. Selfish and spiteful behaviour in an evolutionary model. *Nature* 228:1218-1220.
- Hardin, G. 1968. The tragedy of the commons. *Science* 162:1243-1248.
- Jeon, J. 2008. Evolution of parental favoritism among different-aged offspring. *Behav. Ecol.* 19:344-352.
- Lehmann L., Alger I., Weibull J. 2015. Does evolution lead to maximizing behavior?. *Evolution*, 69:1858-1873.
- Levin S.R. and Grafen A. 2019. Inclusive fitness is an indispensable approximation for understanding organismal design. *Evolution* 73:1066-1076.
- Maynard Smith J. and Price G.R. 1973. The logic of animal conflict. *Nature*, 246:15-18.
- Nowak M.A., Tarnita C.E., Wilson E.O., 2010. The evolution of eusociality. *Nature* 466:1057-1062.
- Otto S.P. and Day T. 2007. *A biologist's guide to mathematical modeling in ecology and evolution*. Princeton Univ. Press, Princeton.

- Parker, G.A. and Smith, J.M. 1990. Optimality theory in evolutionary biology. *Nature* 348:27-33.
- Price, G.R. 1970. Selection and covariance. *Nature* 227:520-521.
- Queller D.C. 2016. Kin selection and its discontents. *Philos. Sci.* 83:861-872.
- Rodrigues A.M. and Gardner A. 2022. Reproductive value and the evolution of altruism. *Trends Ecol. Evol.* 37:346-358.
- Taylor P.D. and Frank S.A. 1996. How to make a kin selection model. *J. Theor. Biol.* 180:27-37.
- Taylor P.D., Wild, G., Gardner, A. 2007. Direct fitness or inclusive fitness: how shall we model kin selection?. *J. Evol. Biol.* 20:301-309.
- Taylor, P.D. 1989. Evolutionary stability in one-parameter models under weak selection. *Theor. Popul. Biol.* 36:125-143.
- Taylor, P.D. 1990. Allele-frequency change in a class-structured population. *Am. Nat.* 135:95-106.
- Taylor, P.D. 1996. Inclusive fitness arguments in genetic models of behaviour. *J. Math. Biol.* 34:654-674.
- Wenseleers T., Gardner A., Foster K.R. 2010. Social evolution theory: a review of methods and approaches. In T. Székely, T., Moore, A. J., Komdeur, J. (ed.), *Social behaviour: genes, ecology and evolution*, Pp.132-158. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- West S.A. and Gardner, A. 2013. Adaptation and inclusive fitness. *Current Biology* 23:R577-R584.
- West S.A., Griffin A.S., Gardner A. 2007. Social semantics: altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *J. Evol. Biol.* 20:415-432.

영문초록

Title: Modelling social evolution: Inclusive fitness approach

Abstract: For a gene coding for a social behavior, the number of offspring over lifetime is no longer under the exclusive control of an individual carrying the gene. What variable are organisms selected to maximize? William Hamilton (1964) solved the vexing problem by proposing a new formulation, inclusive fitness. It takes a random individual in the population and adds up the effects of its behavior on the fitness of all recipients. Hamilton concluded that an organism is selected to maximize its inclusive fitness. I hereby describe Taylor and Frank (1996)'s inclusive fitness approach, a quantitative method to model social evolution. The method begins with a function that express fitness. When the function is maximized with respect to small changes in the effect of breeding value, the derivative of actor genotype on recipient phenotype is identified as the genetic relatedness between the actor and the recipient.

Authors: Joonghwan Jeon*

Affiliation: Humanitas College, Global Campus, Kyung Hee University, Yongin-si, Gyeonggi-do, Korea 17104

Corresponding author: *evopsy@khu.ac.kr