

적응과 제한의 상보성 -생물학적 진화의 방향*

최 종 덕**

이 논문은 진화론의 개념적 논제 중에서 가장 중요하다고 평가되는 적응의 문제를 다루었다. 자연선택은 적응의 결과라는 것이 다윈진화론의 핵심이다. 그러나 종합진화론 이후 적응은 자연선택의 충분조건이지만 필요조건은 아닐 수 있다는 입장이 지지되었다. 이 차이는 현대 발달생물학의 등장에 힘입은 바 크다. 그러나 현대진화론에서 진화생물학과 발달생물학은 근본적인 차이가 있는 것이 아니라 서로 보완적이다. 그 보완적 관계의 구체적인 사례는 적응 개념과 제한 개념이 서로 상보적이라는 데서 찾을 수 있다. 이 논문은 소버가 적응과 제한이 서로 비교불가능하다고 말한 것처럼 지금까지 서로 무관하다고 간주했던 적응과 제한의 개념이 오히려 서로 상보적임을 논증함으로써 진화과정의 자연선택의 기제를 좀 더 분명하게 서술하였다. 다시 말해서 제한은 적응과 모순되는 것이 아니라 선택의 최적합도를 찾아가는 연관조건이라는 점이다.

【주요어】 적응, 제한, 자연선택, 발달생물학, 진화론, 진화적 상동

0. 서론

종합진화론 이후 현대 진화론의 주요 논쟁 중의 하나는 진화생물학(evolutionary biology)과 발달생물학(developmental biology)에서 선택과정을 이해하는 방식의 차이를 다루는 것이다. 선택과정을 이해하는 양쪽의 차이의 핵심은 적응의 문제를 어디까지 그리고 어떻게 수용하느냐에 있다.

* 이 논문은 상지대학교 2001년 교내특별연구비에 의해 수행되었다.

** 상지대, 자연철학

이 차이를 분명히 이해해야만 진화 방향에 대한 논의를 건설하게 할 수 있다. 그래서 이 논문은 그 차이를 분명히 밝히기 위하여 지금까지 서로 무관하다고 간주했던 적응(adaptation)과 제한(constraints)의 개념이 서로 상보적임을 논증하려고 한다.

이러한 논의 전개를 위하여 1 절에서는 진화 논의에 대한 기본적인 개념들을 먼저 설명했다. 전반적인 흐름은 진화의 기제인 적응 개념이지만 적응 개념을 바르게 이해하기 위해서는 선택의 단위 문제, 진화의 인과성의 문제, 선택의 결과가 종의 존속으로 어떻게 이어지는가의 문제, 환경과 적응의 관계 등을 반드시 설명하고 넘어가야 되기 때문이다. 그런 다음 2 절부터 본격적인 적응과 제한의 상보성 논지를 제시했다.

1. 문제배경

브랜든이 정의하는 자연선택은 다음과 같다.¹⁾

“자연선택은 생명체들이 공통의 환경에 대한 다양한 적응 능력에 기인하는 생명체의 상이한 증식의 성공도를 말한다.”

이 정의방식을 따를 때, 진화의 과정은 개별 유기체 단위에서 인과적이다. 다시 말해서 적응 능력의 차이는 곧 성공적인 증식의 원인이 되는 그런 경우이다. 여기서 우리는 자연선택의 경험적 의미를 다음의 몇몇 관점에서 되물어 보아야 한다. (1) 자연선택의 방향이 증식의 성공여부에만 의존하는지를 질문해야 한다. (2) ‘생명 개체(biological entity)’의 단위가 과연 무엇이고 어디까지인지를 질문해야 한다. (3) “~에 기인한다”(due to) 라는 표현에 의한 진화과정의 인과성이 물리적 인과성과 같은 것인지를 질문해야

1) Brandon, Robert N., "The levels of selection: A hierarchy of interactors" in *The Role of Behavior in Evolution*, eds. by H. Plotkin, Cambridge: MIT Press, 1988, p.54

한다. (4) 적응된 형질이 환경의 변화와 관계없이 고유의 기능을 계속 유지할 수 있는지, 아니면 적응성 자체가 변하는 것을 어떻게 이해하는지를 질문해야 하며, 오로지 적응만이 자연선택의 기제인지를 되물어야 한다. (5) 환경의 의미와 범위가 무엇이며, 또한 자연선택 과정에서 환경과 생명 개체가 상호작용 하는지 아니면 독립적인지를 따져 보아야 한다.

1.1 자연선택과 자손증식의 관계

진화론에 의하면 자연선택의 결과는 반드시 생존과 자손 증식에 이익이 되는 방향으로 나타나야 한다고 한다. 그런데 자연선택의 과정이 생존과 자손 증식이라는 기준에서만 가능하다는 입장은 지나친 진화의 역사를 거쳐 형성된 결과론적 해석이다. 따라서 결과에 맞추어 원인을 재구성한다는 비판을 받을 수 있다. 그래서 자연선택의 결과를 기능(function)을 통해 간접적으로 확인하는 방법이 있다. 이런 방법은 유기체의 형질(traits)이 그 고유한 기능을 지닌다는 전제에서 가능하다. 물론 모든 형질이 기능을 갖는 것은 아니다. 이 점 때문에 기능과 자연선택의 결과를 연계하는 논의 전개에 취약점이 있다. 기능을 통해서 형질의 선택결과를 확인하는 방법은 사실 반론이 많다. 이와 연관하여 기능은 두 가지 관점에서 논의되고 있다. 하나는 지금 말한 것처럼 선택된 결과(selected effect)로서 기능을 해석하는 경우이다.(SE 해석) 다른 하나는 기능이란 진화적 시간의 변화를 설명할 필요 없이 단지 현재 시점 및 수준에서 조직 혹은 기관간의 인과적 역할을 통해 설명이 된다는 해석이다.²⁾ (CR 해석) 생물학 전반에서 특히 분자 생물학 계열에서는 SE 해석보다는 CR 해석을 더 선호하는 편이다.

그러나 진화생물학에서는 당연히 SE 해석을 취할 것이다. CR 해석을 통해서 설명이 불가능하고, SE 해석이 제대로 적용되는 경우가 많다.³⁾ 예

2) SE 해석은 소버, 굴드, 브호바(E. Vrba), 마이어 등의 입장이며, CR 해석은 커밍스(Cummins), Kitcher, Godfrey-Smith 등의 입장이다. 참고 : P. Kitcher, "Function and Design" in David Hull / Michael Ruse (eds.), *The Philosophy of Biology*, Oxford : Oxford Univ. Press, 1998, pp.258-278

를 들어 인간을 포함한 척추동물의 눈은 시신경이 망막에 거꾸로 붙어 있어서 기능적으로 볼 경우 꿀뚜기나 오징어의 눈보다 떨어지는 비논리적 구조라는 점을 생각할 수 있다. 그럼에도 불구하고 진화의 점진적인 연결 다리를 통해서 그 표현형과 유전자형을 자손에 이어가고 있다. 이는 매우 특이한 경우이기는 하지만 자연선택의 논리에 다양하게 접근해야 하는 이유를 보여 준다. 분명한 것은 CR-SE 해석의 구분은 과학적 설명을 위해서만 필요한 경우가 대부분이다. 실제 유기체의 기능을 이해하기 위하여 두 해석의 종합이 요청된다.

또 다른 문제는 자연선택이 반드시 자손 증식의 유리함으로만 나타나는지에 대한 것이다. 이 문제를 비판하거나 부정하려면 진화론 자체를 부정해야 하므로 논제 자체가 부적절하다. 그러나 소진화 과정에서는 진화를 억제하는 항상성(homeostasis) 효과가 나타날 수 있다.⁴⁾ 항상성이란 변이를 일으킬 수 있을 정도의 환경의 선택압(select pressure)이 어느 정도 있어도 변이가 일어나지 않고 기존의 표현형질을 관성적으로 계속 유지하는 경우이다. 이런 조절능력을 유전적 항상성이라고 한다.⁵⁾ 이런 경우는 선택과 자손 증식 사이의 상호의존성을 이해하는 기존의 방식과 다른 측면이 있다.

3) SE와 CR 해석의 구분은 키처가 한 것이고, Godfrey-Smith의 구분방식은 다르다. Godfrey-Smith는 "etiological theory of function" 과 "propensity theory of function"으로 나눈다. 'etiological theory'는 진화생물학적인 역사를 거슬러 왜 그런 기능을 갖는 유기체의 구조가 형성되었는가를 질문하는 원인 규명의 방식이며, 'propensity theory'는 CR 해석과 많은 부분에서 공집합을 갖는 설명방식이다. (Godfrey-Smith, "Function : Consensus without unity", Pacific Philosophical Quarterly 74(1993), pp.198-208) 키처의 구분과 Godfrey-Smith의 구분은 관점의 편차를 보여준다. 내가 보기에는 키처의 구분이 더 설명력이 높다.

4) David Hull(구혜영 옮김), 「생명과학철학」, 민음사, p.215

5) 이런 안정된 상태를 유지하는 것을 혈은 canalization 혹은 homeorhesis 라고 표현한다. 이런 "호메오레시스에서는 어떤 하나의 선택된 상태만이 유지되는 것이 아니라, 구체적으로 명시된 통로를 따라 일련의 선택된 상태들이 차례로 유지된다. ... 이는 목적론적 시스템과 비슷하다. 많은 철학자들과 과학자들이 주장하는 것처럼 목적행위는 미래에 일어날 사건이 인과론을 도입하지 않아도 설명 가능하다" (앞의 책, pp. 215-16)

1.2 선택의 단위

다윈 진화론에서는 선택의 단위는 당연히 개체이다. 정확히 말해서 개체의 표현형 수준(the level of organismic phenotype)이다. 그러나 70년대 이후 선택의 단위는 매우 다양하게 확장되었다. 사변적 차원이 아니라 분자생물학과 고생물학의 발전으로 인하여 선택의 단위는 개체에서부터 하위로는 유전자 단위까지, 상위로는 종의 단위까지 확장되었다. 그것이 상위 수준이거나 아니면 하위 수준이거나 선택의 단위가 개체에서 벗어난다는 사실은 표현형 수준의 선택이 다른 확장된 단위의 수준으로 바뀌고 있다는 점을 직접 시사한다.

우선 헐(Hull)은⁶⁾ 유전자형과 표현형의 구분을 일반화하여 선택단위를 상호작용자(interactor)로 표지했다. 그리고 도킨스는 이미 너무 잘 알려진 대로 복제자(replicator)로 표지했다. 도킨스의 복제자 개념은 경험과학의 입장에서 설명력과 일반성의 수준이 상당히 높다. 기존의 진화론에서 합구했던 무성생식을 설명할 수 있으며, 또한 인류학적 선택단위인 "meme"까지를 복제자 개념 안으로 포괄한다. 그러나 지나치게 결정론적이라는 비판을 벗어나기 힘들게 되었다.⁷⁾ 그리고 굴드, 르윈틴과 소버는 도킨스의 유전

-
- 6) David Hull, "A matter of individuality." in *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*, ed. E. Sober, 623-645. Cambridge: MIT Press, 1984
 - 7) 생물학적 결정론은 사회진화론과 간접적으로 연계되어 우생학적 인종주의라는 비판까지 받게 되었다. 70년대 중반 윌슨 Edward O. Wilson의 『사회생물학: 새로운 종합』(1975)과 도킨스의 『이기적 유전자』(1976), 이 두 권의 책은 그 대중성과 내용의 치밀함에서 상당한 파급을 가져 왔다. 그 파급은 긍정과 부정의 양면을 지녔다. 그 부정의 측면이란 바로 그 두 저작이 기계론적 결정론과 우생학적 계급주의를 옹호하거나 빌미를 주었다는 비판이다. 이러한 비난을 두 저자가 모를 리 없었다. 이에 대하여 도킨스는 *The Extended Phenotype*(1982)에서 과학적 사실에 대해서만 비판을 할 것을 청했고, 특히 윌슨은 *Consilience*(1998)에서 물질적 자연과 문화적 자연성 사이의 조화를 피하면서 사회이데올로기의 강한 비난에 응답하려 했다. 어쨌든 그들의 고민의 흔적은 뚜렷했지만 여전히 사회학적 비판의 여지는 남아 있다. 이 이야기를 길게 하는 이유가 있다. 생물철학 혹은 인문사회과학에서 보는 진화론을 공부하

자 선택설이 환경조건에 의한 표현형의 실제적 변화를 설명할 수 없다는 점을 비판한다. 특히 소버(Elliot Sober)가 지적한 이형접합체의 표현형적 우세(heterozygote superiority)는 도킨스의 관점으로는 도저히 설명할 수 없는 사례들이다. 아주 유명한 사례가 있다. 아프리카 원주민에게서 볼 수 있는 겸상 적혈구의 예이다. 말라리아에 약한 동형접합체(AA, aa) 및 치명적인 유전 빈혈증세를 일으키는 변형 동형접합체와 달리 이형접합체(Aa)는 위의 두 장애를 견디고 존속과 증식에 도움이 된다. 스티렐리(Kim Sterelny)에 의해 소버의 주장도 반박되고 있기는 하지만⁸⁾ 여기서 문제는 유전자 선택설로만 설명할 수 없는 부분들이 자연계에는 너무 많다는 점이다.

반면 개체 이상의 상위 수준에서도 선택이 이루어진다는 관찰결과들이 70년대부터 주장되기 시작했다. 최초에는 어류 집단의 크기 및 단위 크기 당 개체수(밀도)의 조절이 집단 선택에 의해 이루어진다는 보고였다.⁹⁾ 그러나 이러한 초기의 집단 선택에 의한 진화과정은 선택과정 이후 지속적인 생식의 성공여부를 판단하기에 어려움이 따랐다. 또한 집단 선택 혹은 종 선택은 종 전체의 표현형의 변화가 개체 표현형의 집합일 뿐, 종 자체를 특징짓는 실재론적 변화는 아니라는 지적도 있다. 그리고 집단 혹은 종이 선택한 형질이 개체의 유전자형의 변화를 가져다 주었다는 구체적 증거나 그 연관성을 찾기 힘든 것도 문제이다.

러는 사람들 사이에서 도킨스와 월슨에 대한 사회학적 편견과 선입관이 너무 강한 나머지 그들의 인식론적 세계관을 놓치는 경우가 많기 때문이다. 다른 한편 골드에 대한 일선 과학자들의 편견 또한 만만치 않다. 이 논의는 계속 될 것이다.

- 8) Sterelny, Kim / Kitcher, Philip, "The return of the gene" in David Hull / Michael Ruse (eds.), *The Philosophy of Biology*, Oxford : Oxford Univ. Press, 1998, pp.156-7
- 9) 같은 종의 물고기 집단이 형성되는 이유는 개체로 활동하는 것보다 집단으로 있을 때 천적으로부터 포식 당할 확률이 작아지기 때문이다. 그러나 집단의 크기가 커지면 반면에 집단 전체가 포식자에 의해 발견될 확률 또한 높아질 것이다. 그래서 집단의 적정 크기를 갖는 일은 물고기 집단의 존속과 매우 밀접한 연관성을 갖는다.

1.3 인과적 균일성

적응성(adaptedness)이 증식(reproduction)에 기여한다는 뜻은 매우 복잡하고 다중적이다. 그 기여의 기제를 인과적 균일성(causal uniformity)으로 해석할 수 있다. 예를 들어 도킨스의 유전자 적응과정은 보통 인과적 균일성이 높은 것으로 평가된다. 유전자나 도킨스의 복제자 혹은 헐(Hull)의 상호작용자처럼 적응의 단위가 작으면 작을수록 인과의 균일도는 높아지고, 적응단위가 개체에서 벗어나 군집 혹은 종 차원으로 나아가 커질수록 인과의 균일도는 낮아진다. 인과의 균일도가 최고일 경우 이는 물리적 인과관계와 구조적으로 같을 수 있다. 그러나 이러한 인과의 균일성은 진화적 시간을 배제한 결과이므로 실제로는 불가능하다는 것이 굴드의 입장이다. 굴드는 선택의 인과성보다는 우연에 의해 종이 살아남았다는 사실이 오히려 오늘의 생명종을 설명하는 더 좋은 가정이라고 한다. 그러나 굴드 역시 소진화 과정에서 기여성 혹은 약한 인과성을 무조건 부정하지 않는다. 다만 그는 진화의 과정을 선택과정으로만 환원하려는 정통 입장보다는 발생학적 형태학의 인과성을 대입하고 있다. 이런 인과성은 전혀 다른 의미의 인과성일 것이다. 여기서 고생물학자와 분자생물학자의 분명한 차이가 드러난다. 전통 다윈주의는 사건들 간의 점진적 인과관계를 찾고 있으며 나아가 종합진화론자들 혹은 도킨스 진영은 대상들 사이의 인과관계를 규명하고자 한다. 반면에 굴드는 형태공간(morphospace)의 입체적 변화의 모습을 연계시키고 또한 그 연계성을 대진화의 시간대에서 찾으려고 한다. 일종의 시간과 공간이 합쳐진 4차원적 인과의 의미를 함의하고 있다.

1.4 적응주의

인과의 균일성 혹은 적응주의에 대한 해석에서 도킨스와 굴드의 사이에서 그 중간 입장을 취하고 있는 사람이 바로 소비이다. 엄밀히 말하면 중간 입장이 아니라 제3의 입장이다. 소비는 굴드처럼 적응주의, 즉 적응 정도에 의한 진화과정 자체를 강하게 부정하지 않는다. 소비의 생각은 두 가지로 생각해 볼 수 있다. 하나는 적응주의의 가능한 범위가 자연선택론자들이

생각하는 것 이상으로 다양하다는 관점을 취한다. 또 어떤 경우에는 모든 적응주의자는 자연선택론자이지만, 모든 자연선택론자들이 적응주의자는 아니라는 관점이다. 이 두 가지 관점은 경험적으로 사실상 비슷한 의미를 갖지만, 어쨌든 도킨스와 굴드의 적응주의 스펙트럼 상에서 정서적으로 말할 때 소비는 굴드 쪽 극성으로 % 정도 되는 지점에 위치한다고 보면 좋다. 소비의 개인적 주장을 털어 내고 일반적으로 받아들여진다고(plausible) 생각하는 적응주의에 대한 소비의 언급은 다음과 같다.¹⁰⁾

“자연선택은 대부분의 종에서 발견되는 대부분의 표현형의 유일하고도 중요한 원인이 되어 왔다.”¹¹⁾

그런데 이런 설명은 “대부분(most)”이라는 한정어가 두 번이나 들어갈 정도로 너무 모호하다. 소비 자신도 이를 인정하는데, 그 이유는 생명의 장구한 역사를 통한 경험적인 추이 과정에 대하여 어느 누구도 확신을 할 수 없기 때문이다. 만약에 자연선택을 설명할 때 “대부분”이라는 표현 대신에 “모두(all)”라고 말할 수만 있다면 그 상태는 순수하게 자연선택만으로도 진화의 결과를 예측할 수 있는 이상적인(ideal) 자연상태가 될 것이다.¹²⁾ 그러

10) Sober, Elliot, "Six saying about adaptationism" in David Hull / Michael Ruse (eds.), *The Philosophy of Biology*, Oxford : Oxford Univ. Press, 1998, p.72

11) "Natural selection has been the only important cause of most of the phenotypic traits found in most species."

12) 선택의 이상상태에서 진화결과의 예측을 할 수 있는 하디-바인베르크 법칙(Hardy-Weinberg Law) 이 있다. 이 법칙은 다음의 이상상태를 만족해야 한다.

- ① 집단은 유성생식하는 개체들의 무한한 수로 구성되어야 한다.
- ② 교배는 완전히 무작위적(random)으로, 그리고 한 성(性)의 배우자가 반대 성의 배우자와 수정할 균등한 기회를 가져야만 한다.
- ③ 두 대립인자는 선택적으로 중립이어야 한다. 즉 어떤 대립인자이던 간에 선택이 작용해서는 안되며, 모든 유전자형은 동등한 생존력과 그들의 빈도에 비례하여 자손을 남겨야 한다.
- ④ 집단은 폐쇄되어 있어야 한다. 즉 집단으로부터 이주해 가거나 이주해 들어오는 것이 허용되지 않아야 한다.
- ⑤ 한 대립인자가 또 다른 대립인자로 돌연변이가 유발되어서는 안 된다.

나 자연의 환경과 역사는 그렇게 순수한 이상적 관념이 아니다. 따라서 적응의 의미도 다양할 수 밖에 없다.

소버는 적응주의의 다양한 입장들을 다음과 같이 정리하고 있다.¹³⁾ 이 6가지 정리는 새로운 사실을 보고하는 것은 아니지만 매우 뛰어난 철학적 분석력을 보이는 유명한 정리이다.

① 자연선택은 현재 존재하는 복잡한 형질이 적응의 결과라는 입장과 함께 적응과 관계없거나 아니면 적응의 부산물이라는 입장도 중시해야 한다.

② 적응된 결과는 나름대로 고유한 기능을 갖는데, 그 기능을 상실하면 적응의 의미는 없어진다. 그런데 이런 사실들이 우리 생명계에 너무 많다는 점을 지적한다. 이 점은 적응주의만이 자연선택의 유일한 기제가 아니라는 사실을 함의한다.

③ 적응과 제한(constraints)은 서로 모순되는 자연현상이다. 적응은 선택을 돕지만, 제한은 선택을 방해한다. 예를 들어 동물의 긴 다리는 빠른 운동에 적응적이지만 그런 긴 다리는 약한 다리 뼈를 수반하여 전반적인 선택에 오히려 해를 끼칠 수도 있다. 이런 류의 요인을 제한이라고 부른다. 그래서 선택은 단일형질에 대하여 무조건 적응지향적인 것이 아니라 반적응적인 제한과의 타협에 의해 최종적으로 수행된다.

④ 유전자형과 표현형 사이의 대응관계를 주장하는 유전자주의자들의 입장이 옳다고 해도, 어떤 표현형질이 왜 그렇게 적응되었는지를 증명하는 것은 쉽지 않다. 눈이 두 개인 이유는 원근감을 갖는 개체가 원근감 없는

⑥ 세대의 중복이 있어서는 안 된다.

⑦ 집단의 모든 구성원들은 동등한 생식적 연령을 가져야 한다.

⑧ 감수분열이 정상적으로 진행되어, 그 결과 기능적인 배우자를 만들어야 하며, 대립인자의 분리가 일어나야 한다.

⑨ 유전자 빈도는 집단 내의 암수에게서 동일해야 한다.

⑩ 어버이들은 동일하게 자손에 대한 유전자 전달에 기여해야 한다.

이를 만족하면 유전결과를 예측할 수 있는 유전적 평형(genetic equilibrium) 상태이며, 이를 벗어나면 선택 외의 다른 요인이 있을 수 있다는 것을 인정해야 한다. 참고문헌 : 『생물진화학』, 형설출판사, 1994, 115-6쪽

13) 소버, 같은 책, pp. 74-84

개체보다 생존과 증식에 유리하기 때문이라고 말한다. 그러나 두 개이기 때문에 보이지 않는 맹점 부위가 있는데 그런 이유로 다른 적응 기제를 찾는다고 해보자. 예를 들어 하나일 경우 한쪽 눈의 부상 이후 대체할 시간이 없으며 세 개일 경우 에너지의 비효율 때문에 두 개로 적응되었다는 주장이 있다고 치자. 그러나 이런 대안 이론은 앞의 이론보다 설명력이 떨어진다는 것을 쉽게 알 수 있다.¹⁴⁾ 결국 적응주의는 생각보다 훨씬 진화적 시간 차원에서 증명가능성이 높다.

⑤ 오로지 적응주의만을 갖고 자연선택을 설명하는 것보다 적응주의를 포함하는 또 다른 설명모델을 복합적으로 동원하는 것이 현상에 더 잘 맞을 수 있다. 그러나 이런 복합이론은 단순성에서 그 정도가 떨어지는데, 이런 점에서 도킨스의 입장을 상대적인 단순 이론으로, 굴드의 입장을 포괄 이론으로 간주할 수 있다. 그러나 무엇이 궁극적으로 더 유효한지는 확신할 수 없다.

⑥ 적응주의는 최적합이론이 아니라, '이것'이 '다른 것' 보다 더 적합적이라는 상대적 결과론에 가깝다.

1.5 환경과의 관계

환경은 다음의 세 가지로 구분할 수 있다. 외재적(external) 환경, 생태적(ecological) 환경, 선택적(selective) 환경이다. 대체로 현재 다수의 견해라고 하는 종합진화론자들은 환경의 의미를 선택적 환경으로 받아들인다. 이런 입장을 대표하는 것은 도킨스 진영이다. 반면에 굴드와 르윈틴은 생태적 환경을 중시하는 고생물학적 입장을 지지한다. 굴드가 말하려는 생태적 환경이란 현재의 수준에서 본 공간적 환경에 그치는 것이 아니라, 통시적 환경을 포함한다. 외재적 환경이란 물리적 환경으로서 극단적인 유전자 결정론자들이 언급하고 있지만 최소한 진화론 논쟁에서는 그다지 강하게 주장하고 있지 않다. 그리고 도킨스의 『*The Extended Phenotype*』(1982) 이후 도킨스와 굴드 사이의 격렬한 논쟁이 수그러지면서 두 진영 사이의 차이

14) George C. Williams, *The Pony Fish's Glow*, New York: Brockman Inc, 1997 pp.18-20

가 어느 정도 좁혀지고 있다.¹⁵⁾ 이 차이를 좁히는 데 소비가 큰 역할을 했다.

2. 진화생물학과 발달생물학의 차이와 종합에서 본 진화의 방향

진화의 방향은 잘 알려진 대로 목적이 없으며 우연에 의존한다. 그러나 그 우연은 마구잡이 우연이 아니라 합리적 인과성에 의한 우연이다. 사실 이러한 설명은 명제 자체로만 본다면 그 자체로 모순적이다. 그러나 여기서 말하는 우연이란 예측을 할 수 없다는 뜻이지 인과성 자체를 부정하는 것은 아니다. 마투라나는 이를 “역사적 표류”(Historisches Driften)라고 표현한다.¹⁶⁾ 표류란 망망대해에 떠다니는 어디로 갈지 모르는 작은 조각배의 신세이기는 하지만 바다물의 조류가 거대한 인과적 흐름의 한 단면이므로 완전히 무작위적인 것이 아니라는 것을 상징한다. 이러한 예측불가능성 때문에 진화론이 목적론을 배제한다고 흔히 말한다.

전통적인 계통발생학의 생물학은 목적론을 충분히 함의하지만, 20세기 들어와서 신 혹은 특정 디자이너의 개입은 대체로 부정한다. 신 혹은 특정 디자이너를 배제한 목적론을 헐은 목적론적 시스템이라고 한다.¹⁷⁾ 이런 목

15) *Selfish Gene*은 도킨스 초기의 사유 구조를 보여줄 뿐이다. 몇 년 후 그는 *Extended Phenotype*(1982)에서 표현형이 유전형과 일대일 대응이라는 것에 대한 의심과 더불어 표현형 자체도 개체가 적응하고 사는 환경과의 관계로부터 비로소 정의된다고 말한다. 최근에(1996) 나온 *Climbing Mount Improbable*에서는 한 술 더 뜬다. 책 제목만 갖고 따진다면, “Climbing Mount”는 진화의 점진주의를 상징하며, “Improbable”는 비우연성을 상징한다. 점진주의는 다윈이 그랬듯이 진화의 비약을 부정하는 것이고, 비우연성은 마구잡이 확률에 의한 것이 아님을 뜻한다. 그렇다고 해서 필연적 진화를 말하려는 것이 아니라 적응이라는 자연선택의 기제가 존재한다는 것을 뜻한다.

16) Humberto R. Maturana / Francisco J. Varela (최효영 옮김), 『인식의 나무』, 자작나무, 1995, 70쪽

17) 헐, 앞의 책, 216쪽

적론은 아리스토텔레스의 분류학적 계통론과는 다르다. 진화의 방향은 신의 설계도면에 따르는 것이 아니라, 단지 계통적 시스템 자체의 역사적 자기조직성에 의존한다. 애먼슨(Ronald Amundson)은 이를 “구조 계획”(structural plans) 이라고 표현했다.¹⁸⁾

“관계적이면서도 생태적으로 다양한 유기체들의 대단위 집단에서 나타나는 구조 계획의 지속적 안정은 적응의 측면에서 중립적이다.”

애먼슨은 구조 계획을 설명하기 위하여 적응성의 관점에서 중립적이라는 표현을 사용했다. 이 표현에는 의도, 목적, 특정 존재의 의지 등을 배제한다는 뜻이 담겨 있다. 이것은 곧 종이 존속할 수 있는 구조 자체가 자기조직적임을 암시한다. 동시에 진화론에 충실할 수 있다. 다시 말해서 진화의 적응 논리와 발달생물학의 구조적 제한 논리가 서로 상보적임을 밝힘으로써 진화의 방향이 목적적 계획은 아닐지라도 방향이 전혀 없는 무작위 선택과정도 역시 아니라는 점을 제시하고자 한다. 먼저 적응과 제한의 상보성을 말하기 위하여 적응과 제한의 모태인 진화생물학과 발달생물학의 차이와 그 종합 가능성을 분석해 보기로 하자.

2.1 진화생물학과 발달생물학의 차이

스티렐리는 발생학적 구조가 보이는 발달과정의 의미를 다음의 몇 가지 측면에서 보고 있다.¹⁹⁾ (1) 발달과정은 예측가능하지만 그렇다고 해서 미리 프로그램 된 것은 아니다. (2) 발달 이론은 진화론처럼 유전자와 같은 발생 배아의 내적 원인과 외부 환경조건이라는 두 가지의 구분된 인과 요인을 따르지 않는다. 즉 유기체와 환경 사이의 경계조건은 발달생물학에서 중요

18) Ronald Amundson, “Two conceptions of constraint”, *Philosophy of Science* 61 (1994) : p.559

“Persistence of basic structural plans in large groups of related but ecological diverse organisms might be adaptively neutral.”

19) Kim Sterelny, “Development, Evolution, and Adaptation”, *Philosophy of Science* 67(2000), p.371

하지 않다. (3) 세대간(from generation to generation) 이동으로 나타나는 발생 사이클은 매우 큰 의미를 지니지만, 그렇다고 해서 유전 정보가 세대를 거쳐 이동한다는 뜻은 아니다. (4) 유전자형과 표현형의 관계로 해석하는 기존 이론에 대한 대안 및 보완이 가능하다. 발달 생물학 역시 공통 조상 이론을 갖고 있다. 이 점에서는 진화론과 같다. 그러나 오로지 적응만을 거치는 점진적인 선택과정의 기제라는 전통 진화론과는 다르다. 그 차이는 진화생물학과 발달생물학의 비교를 통하여 더 쉽게 알 수 있다.

진화생물학	발달생물학
작은 변이가 일어나 누적되었다. ▼ 그런 형질 중의 일부는 환경에 적응적이다.(adaptive) 예를 들어 높은 나무의 열매나 잎을 따먹기 위하여 일부 기린은 자신의 목의 길이를 적응시켰다. 적응된 기린은 살아 남게 되었고 그렇지 못한 기린은 죽었다. ▼ 자연선택에 의해 긴 목의 형질이 확산된다. ▼ 나중에 적응형질이 된다.(adaptation) 다시 말해서 대부분의 기린은 목이 길게 적응되었다. ▼ 모든 개체에 공통적인 군집형질로 고정된다. ▼ 기린의 종은 모두 목이 길다.	작은 변이가 일어난 개체들이 생겼다. ▼ 외부 환경에 적응하는 것이 그 자체로 구조화된다. 예를 들어 긴 목을 갖게 된 기린은 높은 나무의 열매를 따기 위한 조건으로 적응된 것이 아니라, 이형접합의 결과로 나타난 긴 목의 기린과 짧은 목의 기린 중에서 순전히 우연히(그 이유는 설명하지 못한다) 긴 목의 기린이 살아남게 되고 그런 긴 목의 기린이 높은 나무의 열매를 따먹게 되어 오늘의 기린이라는 종의 존속이 가능해졌다는 설명이다. ▼ 이런 방식으로 선택되었고 구조화되었다. ▼ 살아남은 개체는 결국 공통의 형질을 지니고 있는 동일한 구조의 종이 남게 된다.

이 표에서 보듯 진화생물학과 발달생물학 사이에서 중요한 차이는 다음의 두 가지이다. 첫째, 적응을 진화의 충분조건으로 수용하느냐 아니냐의 차이이다. 적응을 충분조건으로 수용하지 않는다는 것은 적응에 의한 자연

선택론의 논리적 추론 외에 다른 논리가 필요하다는 뜻을 담고 있다. 그것은 바로 발생학적 관점의 추론방식이다. 그러나 그럴 경우 적응 외의 다른 기제가 무엇인가라는 질문에 대하여 발생학자들은 시원한 답을 주고 있지 못하다. 물론 그 이유는 발생학의 책임에만 주어지는 것은 아니고 생물학 전반에 놓여 있다. 둘째, 변이와 적응의 관계이다. 진화생물학이나 발달생물학이나 모두 변이가 선택의 기본조건이라는 데에 동의한다. 그러나 발달생물학은 표현형질의 변이가 모든 진화적 변화의 필요조건이기는 하지만 어떤 적응적 변이를 가져오게 하는 바로 그 원인은 아니라는 입장을 취한다. 쉽게 말해서 선택은 외부 환경에 의해 유발된 변이 말고도 유기체의 내부 구조에서 비롯된 어떤 작용자의 영향력이 필요하다는 입장이다.

진화생물학은 앞에서 말한 대로 자연선택의 기제와 적응과 변이의 구체적인 상황논리를 갖는다. 반면에 발달생물학은 계통학과 발생학의 기저에서 출발한 것으로서 생명종의 분화를 통해서 기능상의 분화와 분류가 일어나기는 하지만, 형태상의 고유성은 유지된다고 본다. 그러나 70년대 들어와서 진화생물학과 발달생물학은 서로 연결되고 종합되어 가고 있다. 그 종합의 가능성은 적응의 자연현상을 분석하는 데서 시작된다. 적응 이외의 다른 기제가 무엇인지를 아직 분명히 밝힐 수는 없지만, 적응의 논리가 무차별하게 사용되는 것을 지적함으로써 진화생물학과 발달생물학의 차이를 종합을 위한 발판으로 삼을 수 있다.

2.2 적응주의

혈은 진화적 상동(相同)의 사례를 통해서 진화생물학과 발달생물학의 종합을 시도했다. 진화적 상동이란 서로 다른 종들 간에 표현형에서 나타난 형질 사이의 상동을 뜻한다. 즉 두 종류의 생명종에서 외견상 형태적으로나 기능적으로 전혀 다른 기관처럼 보이더라도 그 발생 기원이나 계통 시스템의 관점에서 동일한 기관으로 간주되는 것을 말한다. 혈의 사례를 다시 들어보기로 하자.²⁰⁾ 포유류의 유스타키오관과 상어의 숨구멍은 초기 유악 척추동물의 아가미 틈에서부터 상이한 기능으로 발달한 것이다. 대부분

의 현존 포유류는 유스타키오관이 인두에서 중이(中耳)까지 연결되어 있어서 고막 안과 밖의 공기 압력을 같게 해주는 기능을 한다. 반면 대부분의 현존 상어류에 있는 숨구멍은 바깥에서 아가미로 물을 나르는 통로 기능을 한다. 포유류의 유스타키오관과 상어의 숨구멍은 구조나 기능이 이렇게 다르지만 같은 조상 그룹 내의 같은 구조에서 비롯된 것이 분명하기 때문에 이를 진화적 상동이라고 한다. 만약에 그들 사이에서 현존하는 기능 차이를 유전자 교차를 야기한 선택의 결과라고만 보면 상동 현상을 이해할 수 없다.

진화론적 상동은 인과론적 역할로서의 기능(CR)보다 선택결과로서의 기능(SE) 해석에 어울린다. CR 해석은 현재적 시간대에서 본 해부학적 접근이지만, SE 해석은 진화의 역사를 통해 선택된 적응과 기능 사이의 대칭 관계로부터 접근하는 방식이다. 그러나 진화론적 상동을 이해하기 위하여 SE 해석 이상의 설명을 요구하는데, 그것은 기능 자체가 변화하거나 기능이 없어지는 경우들, 즉 적응과 기능의 비대칭 관계의 장르이다. 이 점에 대하여 스티펠리가 자신의 최근 책 *Sex and Death*(1999)에서 잘 정리해 놓은 것을 부분적으로 차용한다. 새 날개의 기능이 변화된 진화적 사례를 살펴 본 내용이다. 보통은 새 날개가 날기 위해서 적응 선택된 결과라고 알기 쉽다. 그러나 원래 날개 깃털의 작용은 체온조절의 기능을 위해서 진화한 것으로 확인되고 있다. 그런데 나중에 (충분한 진화적 시간이 흐른 후에) 날기 위한 것으로 기능이 바뀐 것이다. 굴드와 브호바(Vrba)는 이를 “굴절 적응”(exaptation)이라고 불렀다.²¹⁾ 처음에는 어떤 목적에 적응된 것이지만 나중에는(현재에는) 변화된 다른 목적에 유용하게 된 형질을 굴절적응이라고 한다. 다시 말해서 새 깃털은 체온조절에 ‘적용’된 것이고 한편 비행능력으로 ‘굴절적용’된 것이다. 포유류의 귀뼈 역시 턱뼈에서 전환된 것이지만 나중에 소리를 듣는 기능으로 굴절적용된 또 하나의 사례다.²²⁾

20) 혈의 책, 172쪽

21) Kim Sterelny / Paul E. Griffiths, *Sex and Death*, Chicago: The Univ. Chicago Press, 1999, pp.218에서 재인용

22) 50년대까지 이런 변화된 적응을 선택적응(preadaptation)이라고 불렀다. 그러나

그리고 최초 기능에 이차적인 기능이 부가되는 경우도 있다. 『종의 기원』 이후 행동의 문제를 다룬 『인간과 동물의 감정 표현』에서 다윈은 독특한 관찰결과를 보고하였다.²³⁾ 다윈은 사람의 얼굴 표정에 대한 어떤 선택결과가 원래와 다르게 변화한 감정 진화의 사례를 예시하였다. 예를 들어 영장류에서 어금니를 악물고 이를 드러내는 것은 원래 전투태세 혹은 전투능력을 보여주는 것으로 진화했다고 다윈은 말했다. 그러나 나중에는 이러한 얼굴표정이 ‘단순히 화가 났음’의 표시로 확장되었다. 이러한 진화의 확장을 ‘이차 적응’(secondary adaptation)이라고 한다. 그러나 사람들에게 드물게는 이를 드러내 놓고 싸우려는 모습인 원래의 일차 적응이 아직도 남아 있는 것을 보면 이차 적응의 의미를 쉽게 이해 할 수 있다.²⁴⁾

앞에서 말한 굴절적응과 이차 적응의 중요한 의미는 적응된 형질이 고정된 것이 아니라는 사실이다. 다시 말해서 일반 적응과 이차 혹은 굴절적응 사이의 차이는 과거에는 없었지만 오늘날에는 있는 진화결과와 최초의 선택압(selection pressure) 과정 사이의 차이이다. 그리고 이 차이는 “적응적”인(being adaptive) 것과 “적응된 것”(being adaptation) 사이의 차이이다. 이제 용어 사용의 측면에서 “adaptiveness”와 “adaptation”을 구분해야 한다. 예를 들어 박쥐의 날개는 적응된(adaptation) 것이지만, 거의 퇴화되어 간 박쥐의 눈은 현재 적응적이지(adaptiveness) 않다고 말하면 된다.

선적응의 용어 자체가 마치 진화 과정에서 진화의 미래를 예측할 수 있는 것으로 오해를 불러일으키기 때문에 적절하지 않다.

- 23) Darwin, *The Expression of the Emotions in Man and Animals*. Chicago: Univ. of Chicago Press, 1872, 1965 ; Sterelny(1999) 책에서 재인용.(p.220)
- 24) 적응과 선택의 관계를 다루는 몇몇 유형이 있다. (1)굴절적응(exaptation)은 비 적응주의가 아니라 이차적응(secondary-adaptation)의 하나라는 관점. (2)굴절적응도 적응이기는 하지만 비선택적 적응(non-selective adaptation)이라고 보는 관점. (3)굴절적응과 일반적응의 차이가 있지만, 둘 다 선택의 기제라는 관점. (4)굴절적응을 비적응주의로 보는 관점. (5)일차적응에서 이차적응에 이르는 표현형들, 그리고 원적응에서 굴절적응에 이르는 표현형들은 사실 pre-adaptation이라는 비다윈적인 목적론적 관점. (물론 이 관점은 이미 폐기되었다)

이렇게 적응된 형질과 그 기능은 고정된 것이 아니며 또한 그 변화를 예측할 수 없지만, 진화의 변이가 자연의 상식적 흐름을 위배할 수는 없다. 쉽게 말해서 하늘을 나는 새가 1톤 이상의 체중을 갖는 그런 진화의 확률은 전혀 없다. 심해 혹은 고도 6000 미터 이상의 자연환경에서 척추동물이 적응/선택하는 경우의 확률도 생각하기 어렵다. 적응과 선택이 무소불위의 자연의 힘은 아니라는 뜻이다. 이런 점에서 굴드는 적응 만능주의를 비판하였다. 유기체의 현재 형질이 그 유기체가 가질 수 있는 최적의 형질이라는 생각은 가장 비현실적 믿음에 지나지 않는다고 그는 비판하였다. 그 비판의 핵심은 적응주의자들이 적응된 것과 적응적인 것을 혼동하고 있다는 데 있다. 그는 적응주의의 분명한 한계를 지적하였다.²⁵⁾

적응주의자인 스티렐리 역시 적응주의의 지나친 포괄적 설명 방식의 몇몇 문제를 지적했다. 그가 지적한 것 중의 하나는 적응주의가 단위 유기체의 형질군이 모자이크 방식으로 짜집기되어 있다는 추론이다.(모자이크 형질론) 이럴 경우 개별 형질들 사이의 아무런 연관성 없이 서로 무관한 형질이 독립적으로 적응해 간다는 논리에 따르게 되고 그렇게 되면 유기체를 이루는 형질들의 전체적 협동성을 설명할 수 없게 된다.²⁶⁾ 물론 스티렐리

25) Godfrey-Smith는 적응의 개념을 경험적(empirical) 적응주의와 설명적(explanatory) 적응주의 그리고 방법론적(methodological) 적응주의로 구분한다. 경험적 적응주의는 자연선택이 적응이라는 기체에 의해서만 이루어지는 것이 아닐지라도, 진화의 역사에서 가장 강력한 요인이라는 생각이다. 반면 설명적 적응주의는 자연선택만이 복합적 적응을 만족할 만하게 설명하는 유일한 방식이라는 생각이다. 자연선택이 실제로 적응의 과정이 아닐 수가 있다 해도 현재로는 가장 포괄적인 설명력을 지닌다는 점에서 논란의 여지가 없다는 입장이다. 예를 들어 도킨스는 설명적 적응주의자이기는 하지만 경험적 적응주의자는 명백히 아니라는 것이다. 반면에 굴드는 경험적 적응주의자이기는 해도 설명적 적응주의를 거부한다. 방법론적 적응주의란 생물학적 시스템을 연구하는 최상의 방식은 가장 그럴듯한 생물학적 디자인을 찾는 길이라고 생각한다. 즉 진화의 역사 속에서 그럴듯한 조직성 개념으로서 적응을 설명한다. 이 설명은 구체적 자연계의 현실과 다를 수 있다. (Godfrey-Smith의 미출간 원고 "Three Kinds of Adaptationism"에서 ; 스티렐리의 책, p.226쪽에서 재인용)

26) 스티렐리, 앞의 책, p.225 ; "No one doubts that some traits can evolve independently of the rest of the organism. . . . Seeking to explain the chin

는 적응주의의 몇몇 문제점에도 불구하고 굴드나 르윈틴처럼 적응주의 자체를 부정하는 것은 아니다. 오히려 그는 보조이론을 동원하여 핵심이론을 보완하는 이론유지 틀에 대한 라카토스적인 입장을 고수한다. 뉴질랜드에서 사는 스티렐리는 그곳이 진화론적 자연격리 지역이었다는 지리적 장점을 그의 이론에 투영시켰다. 그에게는 뉴질랜드와 호주의 동물행동학자나 발생동물학자가 지역적 특성에 맞게 관찰한 결과들을 철학적인 이론으로 전환하는 좋은 기회들이 많았다는 말과 같다. 그는 모자이크 형질론을 비판하면서도, 적응주의를 예증할 수 있는 최적의 조건인 진화론적 격리의 현장에서 자연스럽게 진화생물학과 발달생물학의 종합을 고민하게 되었다.

앞서 말했듯이 19세기까지만 해도 발달생물학은 개체발생이 계통발생을 반복한다는 반복원리(Recapitulation Principle)가 그 핵심이론이었다. 그러다가 20세기 초반 단순한 발생 반복원리라는 추측으로부터 구체적인 역학적 구조를 찾기 시작하였다. 진화의 역사를 통해서 변이과정에 초점을 둔 진화생물학과 달리 발달생물학은 자연에서 주기적으로 발생하는 유기체 발생계통의 현상에 초점을 두었다. 이러한 주기성 가설은 발달의 예측을 가능케 하는 요인이었다. 진화론에서는 도저히 생각해 볼 수 없는 생각이다. 이렇게 서로 다른 입장을 갖는 진화생물학과 발달생물학은 제한(constraints)의 개념을 통해서 어느 정도 수렴 가능하다.

2.3 제한 개념

앞서 말했듯이 제한은 겉보기에 적응과 상반되는 결과를 낳는다. 적응은 선택에 이롭게 적응되지만 제한은 선택에 도움이 되지 않거나 장애가 되는 경우이다. 포유류의 긴 다리가 운동속도와 다리의 강도에 미치는 상반된 영향이라는 앞에서 든 사례에서 본 제한은 일종의 역학적(mechanical) 제한이라고 부른다. 역학적 제한은 자연선택이 이루어지는 과정에서 좀 더 나은 최종의 적응 결과를 산출하기 위한 일종의 상황적 역변수들이다. 그

래서 전체적으로 보면 적응주의 범주와 어긋나지 않는다.

발달 제한은 역학적 제한과 달리 종 유기체의 구조적 제한을 의미한다. 성비(性比) 조절의 발달 제한을 생각해 보자. 성비 조절을 진화생물학에서는 좀 더 나은 종의 번식을 위해 적응한 선택의 결과라고 본다. 반면에 발달생물학에서는 종 자체가 계통적으로 갖고 있는 조절능력의 기능으로 본다. 생식세포인 난자의 예를 들어보자. 원시 생식세포로부터 두 번의 감수분열을 거쳐 난모세포를 거쳐서 성숙 난자가 형성한다. 특히 포유류에서는 모든 난원세포 분열과 변형은 출생 전후에 이미 완성되어 많은 일정 수의 난모세포가 형성된 채로 유지되다가, 사람의 경우 사춘기 때부터 주기적으로 2차 감수분열을 통해 난자가 배란된다. 결국 포유류는 일정한 수의 난자 개체수가 (사람인 경우 30만개의 제1 난모세포에서 대략 400개 정도의 난자만이 남는다) 있다는 뜻이 된다.²⁷⁾ 이렇게 일생을 통해서 일정하게 정해져 있는 난자의 수는 성비 조절의 제어기능과 후손증식을 제어하는 전형적인 발달 제한의 한 사례이다. 이렇게 발달 제한은 발생 계통의 기능, 역학적성(dynamics), 구조 등이 원인이 되어 생긴 표현형질의 한계 혹은 편차로서 정의된다. 그러한 제한은 선택의 기회보다는 장애의 요인이 되는 경우가 있다. 물론 그 장애 요인은 직접적으로 그리고 단독적으로 발현되는 표현형으로 나타나지 않는 경우가 대부분이다. 선택의 기회는 환경에 대한 우연적 적응에서 비롯되는데, 발달 제한은 유전자 공간, 형태공간(morphological space), 행동공간에서 우연보다는 고정된 방식으로 모종의 환경과 만나 생기는 것이므로 더 이상의 선택 기회는 없다. 다시 말해서 우연에 의한 기회가 아닌 것은 기회가 아니라 일종의 계획(body plan)에 해당한다. 그래서 발달 제한은 계통수로 전해오는 종 유기체 계획이 갖는 구조적 한계이다.

그런데 이 계획의 개념은 누군가에 의해서 설계된(design theory) 계획이 아니다. 앞서 말했듯이 자기조직적인 계획이며, 이 계획은 개체 혹은 종의

27) 김한화 외, 『발생생물학』, 정문각, 50-52쪽

정체성(identification)을 규정하거나 개체 혹은 종의 실재성을 정의하는 그런 외재적 상위 개념이 아니다. 이러한 계획은 (신과 같은) 외재적 존재로부터 부여받은 것이 아니라 유기체 혹은 종의 구조 자체에서 우러나오는 계획이다. 피를 순환시키는 기능을 갖는 심장의 예를 들어보자. 심장의 순환 능력은 외재적 존재로부터 부여받은 목적론적 기능이나 누가 이미 디자인한 설계도에 따르는 것이 아니라, 심장의 구조 자체가 순환 운동을 하게끔 그렇게 조직화되었을 뿐이다.

진화 생물학자들은 심장이 순환운동에 점진적으로 적응하여, 다른 운동 방식이나 다른 역학적 구조를 택한 것보다 오늘의 바로 그러한 심장 기능이 생존과 후손 증식에 더 유리한 결과를 낳게 된 것으로 본다. 반면에 디자인론자들은 심장의 기능을 점진적인 자연의 소산물로 보기에는 심장의 기능이 대단히 복잡하고 너무 정교하다고 생각한다. 그래서 심장은 완벽한 디자이너의 설계도면이나 신의 프로그램에 따라 만들어진 작품이라고 본다. 그리고 발달 생물학자들은 미리 만들어진 설계도면이나 프로그램을 부정하면서도 동시에 심장 기능이 점진적인 자연 적응의 결과라는 것도 부정한다. 구조 자체가 그렇게 될 수밖에 없는 것이라고 보기 때문이다. 그런데 문제는 발달 생물학에서 말하는 구조의 기원은 어디에서 유래하는가의 질문이 당연히 따라오게 된다. 이 질문에 대한 답을 구하기 위하여 20세기 중반 이후 발달생물학과 진화생물학은 자연스럽게 종합되어지고 있다.

2.4 적응과 제한의 상보성

내가 옷 한 벌을 산다고 가정해 보자. 옷을 사기 위하여 내가 쓸 수 있는 돈은 10만원뿐이다. 가게에 걸려 있는 수많은 옷 중에서 나에게 적용되는 것은 10만원보다 비싼 것은 안 되고 그보다 너무 싼 것도 내 맘에 맞지 않아 안 되고 9만원에서 10만원 사이라고 대충 생각한다. 가격도 적정하고 옷감이나 스타일 모두 맘에 든 옷을 겨우 골라 탈의실에서 옷을 입어 보았더니, 이제는 내 체형에 맞지를 않아서 아깝지만 그 옷을 선택할 수 없게 되었다. 그 대신 어쩔 수 없이 나는 약간 맘에 들지 않지만 그래도 차선의

옷을 골라 사게 되었다. 나는 내가 갖고 있는 돈과 다양한 옷의 가격, 그리고 옷에 대한 나의 취향, 그리고 나의 체형 등의 내외적 변수들이 작용하여 한 벌의 옷을 선택한 셈이다. 이러한 옷 고르기 선택과정에서 내가 갖고 있는 돈 액수와 옷의 스타일 등이 가능한 적응 조건이라면, 내 체형 때문에 처음 고른 옷을 포기하고 다른 차선의 옷을 고른 것은 바로 제한 조건에 해당한다. 혹은 내 체형의 옷이 구비되지 못한 그 옷가게의 환경도 역시 제한 조건에 해당한다. 결국 내가 옷을 최종적으로 골랐다는 사실은 유리한 조건만이 관여한 것이 아니라 불리한 조건들도 함께 관여하여 유리성과 불리성의 적절한 타협점이 이루어짐으로써 최적의 선택을 한 것으로 볼 수 있다.

추가적인 두 번째 상황을 더 가상해 보자. 돈이 3만원만 더 있었다라면 더 좋고(외적 조건) 더 맘에 드는(내적 조건) 옷을 선택했을 것이라는 비현실적 가정을 해 보자. 그것은 이루어지지 못한 가정이지만 그 대신 가상의 돈 3만원에 해당하는 맘에 드는 운동화를 하나 더 살 수 있었을 것이라는 상상의 만족을 할 수 있다. 그런 가상적인 상황일 경우, 아직 일어나지 않은 운동화의 선택은 이미 이루어진 옷의 선택과 밀접하게 연관된 것으로 생각할 수 있다. 옷을 사는 일과 운동화를 사는 일이 이처럼 밀접하게 연관되었다는 생각이 바로 발달생물학의 입장이다. 옷이라는 형질과 운동화라는 형질은 모자이크로 짜여진 원자론적 요소가 아니라 전체 구조의 부분 형질들이라는 생각이다.

이제는 세 번째 상황을 고려해 보자. 내가 처음부터 13만원의 돈을 들고 나가서 옷과 운동화를 살 계획이었다면 옷을 먼저 사고 나중에 사려고 염두에 두었던 운동화의 구입 자체가 차선의 옷을 선택하게 된 결과를 제한하는 조건인 셈이다. 첫째 상황과 달리 둘째 상황은 완전한 가상적 상황이며 셋째 상황은 미래에 발생할 선택을 염두에 둔 상황이다. 둘째와 셋째 상황에서 옷을 최종적으로 선택하는 과정에서 생길 수 있는 운동화의 미래선택이 곧 가능성적 제한 조건들이다. 그러나 실제로 그런 제한 조건들을 전적으로 무시하게 되는 이유는 단지 현실적으로 발생한 선택결과에서 긍정적

효과를 보이는 적응만이 눈에 떨 뿐 부정적 역할을 하는 제한 조건들은 눈에 띄지 않기 때문이다. 그러나 무한히 많은 변수가 존재하는 우리 자연계에는 적응 조건뿐만이 아니라 가능한 제한 조건이 더 많을 수 있다. 이 사실은 선택적 적응과 발생학적 제한이 서로 상보적이라는 자연성을 내포한다. 그리고 이 점에서 발달생물학과 진화생물학은 서로 만나게 된다.

다른 측면에서 제한 조건들을 생각해 볼 수 있다. 앞의 첫째 상황에서 내가 좋아하는 옷의 스타일이 첫째 적응 조건이라면 타고난 나의 체형은 제한 조건이 되지만, 만약 옷 사이즈를 먼저 염두에 두고 고를 경우 스타일이 제한 조건으로 바뀔 수 있다. 이런 경우를 역학적 제한이라고 앞에서 말했다. 드넓은 초원에서 사는 얼룩말과 같은 어떤 포유류에서 빠른 운동성을 기준으로 할 경우 그 동물의 긴 다리는 적응 조건이고 허약한 다리 뼈가 제한 조건이 된다고 앞서 말했다. 그러나 산양과 같이 험준한 산악지대에서 빠르게 달릴 수 있는 다리보다는 강건한 다리가 필요한 동물의 경우, 그 동물의 두툼한 정강이뼈는 적응 조건이지만 긴 다리는 제한 조건이 된다. 이렇게 적응과 제한은 단일 사태에서만 볼 경우 서로 모순적인 용어처럼 보이지만 선택이라는 결과적 사태에서 볼 경우 적응과 제한은 최종적인 결과를 산출하기 위한 상보적 변수이다.

셋째 상황에서 옷을 선택한 표현형질과 운동화를 선택한 표현형질은 서로 다른 환경에서 이루어진 선택과정이지만 내부적으로 연관성을 지닌다. 발달 제한의 연관성의 기제가 밝혀진 것은 극히 드물지만 현대 유전학이 발전하면서 유전자형과 표현형 사이의 관계가 일의적이지 아니라 중층적인 경우가 대부분이라는 사실이 밝혀진 것은 미래 발달 제한의 의미가 진화론적으로도 중요함을 시사한다. 예를 하나 더 들어보자. 모든 동물의 생식세포 중에서 정자는 반드시 액체 상태의 이동경로를 필요로 한다. 물에 사는 어류인 경우 물 자체가 액체이므로 암컷에 의해 난자가 물 속에 뿌려지면 그 근처에 있는 수컷이 정자를 뿌려서 정자는 액체인 물 속에서 난자를 찾아가게 된다. 그러나 땅에 사는 동물이나 하늘을 나는 새들은 수컷과 암컷 사이에 액체가 존재하지 않기 때문에 교미라고 하는 특수한 방식으로 그들

의 접합방식이 진화되었다. 이제 정자는 액체상태인 정액에 섞여서 그리고 외부의 물이 아닌 난관의 액체 상태를 따라서 난소를 향해 운동하게 되었다. 그러나 유기체 내부에서는 정자 운동의 조건이 더욱 까다롭게 변모했으며 어류보다 수정란의 개체수가 현저하게 줄었다. 그 대신 정자의 운동능력을 높이기 위하여 정자에서 불필요한 세포질 등은 없애고 오로지 유전자를 담고 있는 생식세포 핵의 밀집도가 굉장히 높아졌다. 그래서 땅에 사는 동물에게서 액체상태를 유지해야만 정자의 운동이 가능하다는 발생학적 대전제는 어류와 달리 자손 증식에 대한 제한 조건일 뿐이다. 그러나 이러한 발달 제한 조건은 정자의 유전자 밀집도를 높이는 기능을 수행함으로써 유전자의 정보량을 어류보다 훨씬 증가시키는데 도움이 되어서 이는 결국 고등동물로 진화하는 표류 과정에 이로운 적응 조건이 되었다.

어쨌든 적응이 생존과 증식에 도움되는 방향으로 작용하는 되먹임 현상(positive feedback)이며 제한은 장애가 되는 방향의 되먹임 작용(negative feedback)이지만, 적응과 제한은 독립적인 영향 인자가 아니라 서로 최적의 선택결과를 찾아가는 상호변수이다. 이를 나는 “적응과 제한의 상보성”이라고 딱지를 붙였다. 앞의 옷 고르기에서 보았듯이 유리한 조건과 불리한 조건이 같이 작용하여 최적의 결과를 산출한다. 유리한 조건들은 나름대로 선택의 방향이 있다고 말한다. 그러나 불리한 조건들은 선택의 방향이 있다고 말할 수 없다. 주사위 놀이를 할 때 주사위 판에 그려진 경로점들을 따라 최종 목표지점을 향해서 주사위를 던진다. 그러나 몇몇 특정 경로점에 주사위 말이 떨어질 경우 뒤로 후퇴 혹은 원점으로 돌아가야 하는 명령들이 도사려 있다. 결국 앞으로 가려는 목표 방향을 분명히 갖고 있지만 실제로 앞으로만 가는 것이 아니라 뒤로 갈 수도 있고 다른 방향으로 갈 수도 있다. 그래서 결과를 예측하기 어렵게 된다. 그러나 끝내는 경로점을 따라서 주사위 말이 앞으로 이동할 것이며 그런 점에서 방향을 상실한 것은 아니다. 이를 진화의 비가역성이라고 한다.

3. 결론

주 13)에서 보여준 하다-바인베르크 법칙은 진화의 결과를 예측할 수 있는 이상적인(ideal) 진화환경을 제시하였다. 이런 이상적인 환경에서 진화론은 인과적이며 당연히 미래의 진화결과를 예측할 수 있다. 그러나 자연의 선택과정은 그 인과 작용을 결코 풀어 낼 수 없다. 진화의 인과율이 숨겨진 변수(hidden variables)라는 뜻만이 아니라 진화적 시간의 폭이 너무 넓기 때문에 인과성을 찾을 수 없다. 또한 적응의 변수가 너무 많기 때문이기도 하다. 반면에 발달생물학은 이러한 고민을 별로 할 필요가 없다. 개체의 선택과정보다는 종의 구조에 관심을 두기 때문이다. 그러나 진화의 방향을 논의하기 위하여 선택과정과 종의 구조는 반드시 함께 논의되어야 함을 본론에서 말했다. 즉 선택의 구체적 현상인 적응과 구조의 구체적 작용인 제한 개념이 상보적으로 종합될 때 비로소 진화의 방향을 이야기 할 수 있다.

진화의 방향이 어떠한지, 무엇이냐는 결론을 내가 단언할 수는 없지만, 최소한 그 논의를 하기 위한 기본 전제가 “적응과 제한의 상보성”이라는 작은 결론만을 내릴 수 있다. 그러나 이러한 상보성의 경향을 가장 강하게 반대할 듯한 사람은 바그너(Gunter Wagner)이다. 그는 선택의 단위가 오로지 “조립 조각”(building block)이라는 조각 진화(evolvability) 이론을 주장하여 강한 원자론적 입장을 취한다.²⁸⁾ 만약 바그너의 이론이 맞다면 적응과 제한의 상보성 논제는 그 의미를 상실한다. 바그너는 자신의 이론이 현대 분자생물학의 강력한 지지를 받고 있다고 말하지만 최근의 유전자 연구프로젝트들은 진화생물학과 발달생물학의 종합적 태도를 지지하는 실험적 결과를 더 많이 보여 주고 있다. 어쨌든 이 논의는 다른 지면에서 할 수밖에 없다.

28) G.P. Wagner, / L. Altenberg, "Complex Adaptations and the Evolution of Evolvability", *Evolution* 50(1996), 967-976

참 고 문 헌

- Humberto R. Maturana / Francisci J. Varela (최호영 옮김), 『인식의 나무』, 자작나무, 1995
- David Hull(구혜영 옮김), 『생명과학철학』, 민음사
- 도킨스, 『이기적 유전자』, 올유문화사, 1976
- 『생물진화학』, 형설출판사, 1994
- 김한화 외, 『발생생물학』, 정문각, 50-52쪽
- Ronald Amundson, "Two conceptions of constraint", *Philosophy of Science* 61 (1994)
- Brandon, Robert N., "The levels of selection: A hierarchy of interactors" in *The Role of Behavior in Evolution*, eds. by H. Plotkin, Cambridge: MIT Press, 1988,
- Darwin, *The Expression of the Emotions in Man and Animals*. Chicago: Univ. of Chicago Press, 1965
- Godfrey-Smith, "Function : Consensus without unity", *Pacific Philosophical Quarterly* 74(1993)
- David Hull, "A matter of individuality." in *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*, ed. E. Sober, Cambridge: MIT Press
- P. Kitcher, "Function and Design" in David Hull / Michael Ruse (eds.), *The Philosophy of Biology*, Oxford : Oxford Univ. Press, 1998
- Sober, Elliot, "Six saying about adaptationism" in David Hull / Michael Ruse (eds.), *The Philosophy of Biology*, Oxford : Oxford Univ. Press, 1998
- Kim Sterelny/ Kitcher, Philip, "The return of the gene" in David Hull / Michael Ruse (eds.), *The Philosophy of Biology*, Oxford : Oxford Univ. Press, 1998
- Kim Sterelny, "Development, Evolution, and Adaptation", *Philosophy of Science* 67(2000)

Kim Sterelny / Paul E. Griffiths, *Sex and Death*, Chicago: The Univ. Chicago Press, 1999

Wagner,G.P. / L. Altenberg, "Complex Adaptations and the Evolution of Evolvability" , *Evolution* 50(1996)

Edward O. Wilson, *Consilience: The Unity of Knowledge*, New York; Vintage Books,1998

George C. Williams, *The Pony Fish's Glow*, New York: Brockman Inc, 1997

The Complementarity between Adaptation and Constraints

Choi Jongduck

In the evolutionary biology the adaptation is a characteristic of an organism whose traits are the results of natural selection. It was supported since synthetic evolutionism that adaptationism may be not necessary condition, but sufficient condition of natural selection. The concept of adaptation is manifold and very confused, but newly reinterpreted in the view of modern developmental biology. The developmental biology are associated deeply with the evolutionary biology. The relevance refers to the complementary character between adaptation and constraints. E. Sober said that adaptationism is incompatible with the existence and importance of constraints that limit the power of natural selection. But I argue that adaptation and constraints are complementary. The point I want to make is this: adaptation and constraints both are causal participants for the fitness in the process of natural selection.