

엑솔로틀(Axolotl)에 대한 역사적 고찰: 변태 현상이 야기했던 생물학적·발생학적 이슈들을 중심으로*

정혜경 (한양대학교)

1. 들어가면서

하도른(Ernst Hadorn)의 1974년 저작 『양서류 발생에 대한 실험적 연구(*Experimental Studies of Amphibian Development*)』는 멕시코 도롱뇽(Mexican salamander, 학명 *Ambystoma mexicanum*), 일명 엑솔로틀(axolotl)이 발생생물학(developmental biology) 분야에서 연구를 위한 사육동물이 되었음을 언급하고 있다.¹⁾ 아울러 보다 최근의 발생생물학 관련 텍스트들을 보면 연구대상물로서의 엑솔로틀의 위상은 한층 더 강화된 것을 볼 수 있다.²⁾

그러나 이러한 부류의 텍스트들은 현대의 시점에서 사육의 수월성, 실험 조작의 용이성, 특정 연구목적과의 적합성 등의 측면에서 엑솔로틀이 지닌 효용에 대해 유용한 정보들을 제공하고 있지만,³⁾ 엑솔로틀이 생물학에서 연

투고 2013년 11월 11일. 심사 및 게재확정 2014년 4월 6일.

* 이 논문은 한양대학교 교내연구지원사업으로 연구되었음(HY-2013년도).

1) Ernst Hadorn, *Experimental Studies of Amphibian Development*, trans. D. Turner (New York: Springer, 1974), p. 5.

2) T. A. Dettlaff and S. G. Vassetzky, eds., *Animal Species for Developmental Studies: Vertebrates* (New York: Springer, 1991), pp. 203-230; S. Randal Voss, Hans H. Epperlein, and Elly M. Tanaka, “*Ambystoma mexicanum*, the Axolotl: A Versatile Amphibian Model for Regeneration, Development, and Evolution Studies,” *Cold Spring Harbor Protocols* 2009:8 (2009): pdb.emo128; H. Bradley Shaffer, “Phylogenetics of Model Organism: The Laboratory Axolotl, *Ambystoma mexicanum*,” *Systematic Biology* 42 (1993), pp. 508-522.

3) 오늘날 엑솔로틀이 발생생물학 분야에서 효용성을 인정받고 있는 이유의 상당 부분은

구대상으로서의 지위를 획득해 온 역사적 시원(始原)에 대한 고찰들은 아니다. 그러한 시원은 19세기 중후반으로까지 거슬러 올라간다고 할 수 있는데, 이 무렵과 그 직후의 시기에 액솔로틀이 생물학자들로부터 끌었던 관심의 내용은 오늘날의 그것과는 다소 차이가 있다. 중앙아메리카 멕시코 고지대의 몇몇 호수들을 원산지로 하는 이 도롱뇽 종이 어떻게 생물학, 특히 발생학에서의 중요한 연구대상이 되었는가에 대한 의문을 풀기 위해서는, 19세기 당시로 탐색의 시점을 되돌려 봄과 동시에 액솔로틀이 지닌 가장 원초적인 특색에 대해 잠시 짚어볼 필요가 있다.

액솔로틀은 기본적으로는 알에서 깨어나 유생(幼生, larva), 즉 올챙이 시기에 몸에 지녔던 아가미를 성체가 되어서도 그대로 유지하며 물속에서만 살아가는 완전수생종(完全水生種, fully aquatic species)이다. 즉, 자연상태에서의 액솔로틀은 육지로 올라오지 않고 평생을 물에서만 생활한다. 아울러 액솔로틀은 변태(變態, metamorphosis)를 일으키지 않아 신체의 다른 부분은 유생상태인 채로 생식 능력을 갖추는 유형성숙(幼形成熟, neotony)의 특징을 보여준다. 유형성숙 자체는 단지 액솔로틀만의 전유물은 아니지만, 특히 액솔로틀은 유생상태인 채로 성적 성숙에 이르고 일생을 유생상태로 살아간다는 점에서 유형성숙의 전형적이고 대표적인 사례, 즉 완전 유형성숙(full neoteny)의 사례로 일컬어진다.⁴⁾ 또한 액솔로틀은 기본적으로는 완

사육과 관찰/실험조작의 용이함에 있다. 우선 사육 측면에서, 액솔로틀은 추위에 강하고 성숙기에 신속하게 도달하며 번식 역시 수월하다. 관찰/실험조작 측면에서도, 액솔로틀의 알은 투명막으로 둘러싸여 있고 크기가 비교적 커서 관찰과 실험조작이 용이할 뿐 아니라 극단적 수술 조치에도 높은 생존력을 보여준다. 그 결과 액솔로틀은 어떤 배역(胚域)이 그에 인접한 배역의 분화와 발생에 영향을 미치는 배아 유도(embryonic induction), 발생의 패턴 형성(pattern formation), 배세포가 생명체의 모든 신체기관으로 분화하여 그 기관을 형성하는 기관 형성(organogenesis), 생물체의 일부가 상실되었을 때 그 부분을 보충하는 재생(regeneration) 등 다양한 발생학적 현상들을 연구하는 데 활용되고 있다. 동시에 다양한 돌연변이가 가능하기에 액솔로틀은 발생학적(developmental) 형태학적(morphological) 분석, 배의 조절에 관한 실험발생학(experimental embryology) 연구, 발생유전학(developmental genetics) 연구 등에서 관심을 받고 있다. John Armstrong and George Malacinski, eds., *Developmental Biology of the Axolotl* (Oxford: Oxford Univ. Press, 1989); Shaffer, op. cit., pp. 508-522.

- 4) 이에 반해 부분 유형성숙(partial neoteny)은 단순히 변태가 지연되어 유생의 시기가 더 길어지기는 하지만 결국에는 변태를 통해 성체형으로 변모하는 경우를 지칭하며, 이러한 예는 개구리의 종으로부터 찾을 수 있다. W. W. Swingle, "Experiments on the Metamorphosis of Neotenuous Amphibians," *Journal of Experimental Zoology* 36 (1922),

전수생종이고 유형성숙의 특징을 보여주는 종이지만, 실험조건 하에서는 폐로 호흡하는 육생동물(陸生動物, land animal)로의 변태를 일으키기도 한다.

19세기 중반 이후 엑솔로틀에 쏟아진 생물학자들의 관심은 바로 엑솔로틀의 이러한 특징들과 관련이 깊다. 고생물학자 겸 과학사학자인 굴드(Stephen J. Gould)는 19세기 말에서 20세기 초의 시기에 발생반복설(recapitulation theory)의 유명한 쟁점(cause celebres)의 중심에는 바로 엑솔로틀이 있었다고 주장한다.⁵⁾ 비록 오늘날에는 과학적 진실과는 거리가 먼 것으로 비판 받고 있으나 한때는 지배적 패러다임으로 수많은 파생연구를 낳은 바 있는 발생반복설의 요지는 “개체발생(ontogeny)은 계통발생(phylogeny)을 반복한다”는 헤켈의 저 유명한 경구(警句, aphorism)에 잘 압축되어 있다.⁶⁾ 이는 어떤 생물이 미성숙 단계(배 및 유생단계)에서 성체로 발달해가는 과정, 즉 개체발생의 과정은 그 조상이 진화해 온 단계들, 즉 계통발생의 단계들을 되풀이한다는 주장이다. 이와 같은 소위 발생반복설의 원리에 비추어 볼 때, 엑솔로틀의 발생과정은 문제적인 현상이었다. 엑솔로틀이 유형성숙을 한다는 것은, 그 조상이 겪어온 (것으로 발생반복설에서 추정하는) 계통발생의 단계들을 끝까지 완료하지 않은 채 유생단계에서 발생을 멈춰버린다는 의미였다. 엑솔로틀은 조상이 유생단계에서 지녔던 특징이 자손의 성체에 그대로 보유했다는 유형진화(幼形進化, paedomorphosis)의 살아있는 증거에 해당하기에, 발생반복설의 예외사례로서 주목과 관심을 끌었던 것이라고 굴드는 주장한다.⁷⁾

p. 397.

5) 생물학사 고전의 반열에 오른 굴드의 1977년 저작『개체발생과 계통발생(*Ontogeny and Phylogeny*)』은 굴드 특유의 지적 감수성을 통해 그리스 철학에서부터 독일 자연철학과 (Naturphilosophie school)의 전성기를 거쳐 독일 헤켈(Ernest Haeckel)에 이르기까지 발생반복설 아이디어의 지적 전개과정은 물론 생물 발생(development)과 진화(evolution)와의 복잡한 관계를 조명한다. Stephen J. Gould, *Ontogeny and Phylogeny* (Cambridge: Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1977), p. 181; 굴드의 연구를 이어가는 연장선상에서 1992년 리처즈는 19세기 초 진화적 발생반복설(evolutionary recapitulation) 아이디어가 ‘종의 유래’를 설명하는 다윈 진화론과 연계된 과정을 조명한다. Robert J. Richards, *The Meanings of Evolution: The Morphological Construction and Ideological Reconstruction of Darwin's Theory* (Chicago: Univ. of Chicago Press, 1992).

6) Gould, op. cit., p. 2.

7) 굴드는 발생반복설 이론의 진퇴에 대해 서술하는 과정에서, 이시성(異時性, heterochrony) 개념에 새로운 활력을 불어넣은 바 있다. 이시성이란 개체발생에서 발생과정들(developmental processes) 사이에 상대적 속도 또는 시기의 차이가 나타나는 것으로, 이

이러한 굴드의 연구는 액솔로틀이 발생학 연구사, 보다 직접적으로는 발생반복설 연구사에서 지니는 중요성을 고찰한 귀중한 성과라고 할 수 있다. 물론 발생반복설 이론의 역사적 쇠퇴에 대해서는 굴드 이외에도 다수의 연구자들이 다른 바 있다. 예를 들어 1991년에 라스무센(Nicolas Rasmussen)은 20세기 초에 관찰·기술생물학에서 실험생물학으로 생물학의 무게중심이 이동한 것과 궤를 같이 하여 발생반복설 이론이 쇠퇴해 간 과정을 분석한 바 있다. 그에 따르면, 전통적 형태학을 대신하여 실험발생학과 모건(Thomas Morgan) 유전학이 부상함에 따라, 유전자야말로 생물 발생과 진화를 이해하는 데 있어 중요한 요소라는 공감대가 형성되면서 발생반복설은 쇠퇴를 맞이했다는 것이다. 이에 반해 마인샤인(Jane Maienschein)은 발생반복설에 대한 이론적 일침을 가하는 데 세포계보(cell lineage) 연구가 기여했던 바에 초점을 맞추고 있다. 즉, 위트먼(C. O. Whitman), 윌슨(E. B. Wilson), 릴리(F. R. Lillie) 등과 같은 19세기 말~20세기 초 미국의 진화론자·발생학자들이 생물발생의 초기단계인 수정란의 세포분열을 대상으로 수행한 난할(cell cleavage) 연구들이 개체발생-계통발생의 관계에 대한 기존의 설명, 즉 발생반복설을 대체하는 대안적 설명을 제공했다는 것이다.⁸⁾ 그러나 액솔로틀의 존재가 발생학과 진화론 연구에 있어 어떠한 이슈를 야기했으며, 이러한 이슈가 발생반복설의 쇠퇴와 어떠한 연관성을 지니는지에 대한 역사적 분석은 굴드가 거의 유일하다.

그럼에도 불구하고, 굴드의 해당 연구는 액솔로틀이 발생학에 가져다주었던 논란과 이를 둘러싼 각종 주의주장들에 대한 세부적인 묘사와 배경의 제

는 진화의 중요한 메커니즘의 하나가 될 수 있다. 이시성 관련 이슈들은 이미 20세기 초에 간헐적으로 선보인 바 있지만, 1977년 굴드에 의해서 이시성 개념은 현대 진화생물학의 관점에서 다시 조명받게 되었다. Ibid., pp. 209-266. 이러한 이시성을 보여주는 현상으로는 바로 척추동물에서 관찰되는 유형진화를 들 수 있다. Rudolf A. Raff and Thomas C. Kaufman, *Embryos, Genes, and Evolution* (Bloomington: Indiana Univ. Press, 1983), p. 175. 굴드는 바로 액솔로틀의 유형진화가 발생반복설에 대한 예외사례로서 끌어들었던 주목과 관심에 대해 두어 페이지에 걸쳐 논평하고 있다. Gould, op. cit., pp. 179-180.

8) Nicolas Rasmussen, "The Decline of Recapitulationism in Early Twentieth-Century Biology: Disciplinary Conflict and Consensus on the Battleground of Theory," *Journal of the History of Biology* 24 (1991), pp. 51-89; Jane Maienschein, "Cell Lineage, Ancestral Reminiscence, and the Biogenetic Law," *Journal of the History of Biology* 11 (1978), pp. 129-158.

시에는 부족한 면이 있다. 후술하겠지만, 발생반복설이라는 당대의 지배적인 패러다임 못지않게 액솔로틀이라는 살아있는 증거가 지지해 주는 유형진화 메커니즘 역시 발생과 진화의 문제라는 함수를 푸는 데 있어 견고한 상수(constant)로 간주되었다고 평가할 수 있다. 그러나 굴드의 서술은, 생물학자의 실험실로 도입된 지 얼마 되지 않은 상태였던 액솔로틀이 견고한 위상을 지닐 수 있었던 배경을 이해하는 데 있어서는 기여가 제한적이다. 예를 들어, 발생반복설과 관련하여 액솔로틀의 존재를 회피할 수는 없었는지? 액솔로틀의 존재는 왜 진화의 원리, 구체적으로 발생반복설과의 연관 아래 해석이 되어야 했는지? 발생반복설이 득세한 가운데서도 액솔로틀의 존재와 특이성 자체는 왜 견고한 고정적 사실로 취급받았는지? 즉, 액솔로틀의 종이 규명되고 그것의 변태 메커니즘에 대한 연구가 축적되는 과정이 어떻게 하여 그것의 발생 과정에 영향을 미치는 내·외적(internal vs. external) 요인의 역할에 대한 논란으로 이어졌는지, 이러한 논란이 액솔로틀이 생명의 발생과 조절을 이해하는 도구로서 활용되었던 것에 어떠한 영향을 미쳤는지에 대한 통사적·분석적 서술은 굴드를 위시한 기존 연구에는 결여되어 있는 사항이다. 이러한 결여는 발생반복설의 패러다임이 막강했던 가운데서도 액솔로틀의 존재 또한 견고했던 역사적 사실과 관련하여 그러한 역사적 사실이 가능했던 개연성에 대한 이해의 부족으로 이어질 우려가 있다.

그러한 측면에서, 19세기 중후반~20세기 초에 이르기까지 액솔로틀이 생물학 연구에서 중요한 연구대상으로 자리 잡게 된 과정을 통사적으로 분석하는 것은 발생반복설 이론의 몰락에 일조했던 액솔로틀에 관하여 굴드를 위시한 그동안의 역사가들이 간과해 온 연구 공백을 메우는 의의가 있다. 이를 위해 본고는 1) 멕시코 토착동물인 액솔로틀이 유럽과 미국의 생물학자들에게 연구대상으로 자리 잡게 된 과정, 2) 액솔로틀의 선별적 변태 현상, 즉 액솔로틀이 유생형으로도 성체형으로도 존재할 수 있는 복잡성으로 인해 발생한 종 규명의 난제와 변태 메커니즘을 둘러싼 논란, 3) 이러한 논란이 발생학과 진화론에 가져다준 이슈에 대해 다룸으로써, 19세기 중후반~20세기 초 발생학의 역사에서 액솔로틀이 차지했던 지위에 대한 이해를 도모하고자 한다.⁹⁾

9) 본고의 초점은 액솔로틀이 과학적 연구로서 대상화되었던 역사적 과정에 대한 지적·내재적 접근(intellectual-internal approach)에 한정된다. 액솔로틀 연구와 사회경제적·문화

2. 1863년, 그리고 뒤메릴: 유럽의 실험실로 도입되기 시작한 액솔로틀

멕시코 도롱뇽(Mexican salamander, 학명 *Ambystoma mexicanum*)에 대한 일반적인 명칭인 액솔로틀(axolotl)은 멕시코 아즈텍(Aztec) 언어로 물속의 개(water-dog)를 의미한다. 또는 물속의 노예(water-slave), 물속의 일꾼(water-servant), 물속의 요정(water-sprite), 물속의 괴물(water-monstrosity) 등 액솔로틀의 의미에 대한 다른 해석에서도 유추할 수 있듯이, 원산지인 멕시코의 토착사회에서 이 동물은 명백한 수생동물(水生動物, aquatic animal)로 인식되어 왔다. 액솔로틀은 오늘날에는 멕시코의 소치밀코(Xochimilco) 호수에서 서식하고 있는 양서류로, 몸길이는 약 10~12인치 정도까지 성장한다.¹⁰⁾ 아즈텍인에게는 식용으로 이용되기도 했던 액솔로틀의 존재가 유럽인들에게 알려진 것은 16세기 스페인의 신대륙 침략 이후이며, 액솔로틀에 대한 분류학적·생물학적 접근의 흔적을 찾을 수 있는 것은 19세기 이후의 문헌들로부터이다. 원산지에서는 단지 유생의 모습을 한 액솔로틀밖에 관찰되지 않는 것과 관련하여, 19세기 초 프랑스 박물학자 퀴비에(Georges Cuvier)는 액솔로틀은 미지의 도롱뇽류(salamander/newt)의 유생이며 단지 액솔로틀이 자라서 되는 성체에 대해 우리가 아직 파악하지 못하고 있을 뿐이라고 주장했다. 반면 1844년 프랑스의 동물학자 밀네두아르스(Henri Milne-Edwards)는 액솔로틀이 비록 유생의 모습을 띠고 있으나 실은 이들은 이미 다 자란 성체라고 주장하면서, 액솔로틀이 유생상태를 유지하는 것은 유미류(有尾類, urodela), 즉 도롱뇽에서 흔히 볼 수 있는 발생지연(arrest of development) 현상에 해당하는 것으로 추측했다.¹¹⁾

액솔로틀에 대한 본격적인 연구의 효시는 프랑스의 뒤메릴(Auguste Duméril)로부터 찾을 수 있으며, 액솔로틀의 변태 현상이 지닌 미스터리가 학계의 관심을 끌게 된 것 역시 뒤메릴을 통해서였다. 멕시코 계곡(Valley of Mexico)의 강 배수지(river drainage)에서 채집된 이 도롱뇽의 표본은 1863년 멕시코로부터 귀향하던 프랑스 원정군의 총사령관 포레(Elie Frederic Forey)

적 요소들 간의 상호작용에 대한 고찰은 별도의 연구를 통해 시도되기를 기대해본다.

10) Hobart M. Smith, "Discovery of the Axolotl and Its Early History in Biological Research," Armstrong and Malacinski, eds., *Developmental Biology of the Axolotl*, pp. 3-5.

11) Gould, op. cit., p. 178.

의 군선에 실려 프랑스 파리에 도착했다. 대서양을 건너는 동안 생존한 34마리 중 6마리(수컷 5마리와 암컷 1마리)는 프랑스 국립자연사박물관(Muséum National d'Histoire Naturelle)의 파충류·어류학 교수 뒤메릴에게 전달되었다. 1년여 간의 보살핌 끝에 1865년에 이 엑솔로틀은 유생단계인 채로 성적 성숙에 이르렀으며, 뒤메릴은 이를 엑솔로틀들의 성장이 완료되었다는 의미로 파악했다. 이상의 경과는 아가미를 지닌 채로 일생을 물속에서 살아가는 수생동물로서의 엑솔로틀의 지위를 재확인해 주는 것이었으며, 따라서 엑솔로틀이 당시에 유생형 도롱뇽으로 널리 알려진 *Siredon*속의 종이라는 것을 보여주는 듯했다.¹²⁾

그러나 놀랍게도 그 다음 세대에서 일부 엑솔로틀 개체들이 육생동물로 변태하는 현상이 관찰되었다. 이들 개체들의 경우, 몸체 외부로 돌출되어 있던 아가미가 사라지고 등지느러미는 쪼그라들어 없어지는 등 수생동물의 가장 큰 외형적 특징들이 자취를 감추었을 뿐 아니라, 머리의 형태가 변화되고 눈꺼풀이 한층 발달되었으며 이빨은 연속적으로 배열되고 피부는 반점으로 덮이는 등 광범위한 신체적 변화를 보여주었다. 1865년에 알에서 부화한 2세대 엑솔로틀 개체들 중 일부가 이러한 변태를 겪었고, 1866년 말에는 상당수 개체들이 변태를 완료했다. 이와는 대조적으로 이들의 양친 세대, 즉 멕시코로부터 공수되어왔던 원래의 엑솔로틀 개체들은 모두 여전히 유생상태로 남아 있었다. 뒤메릴은 변태를 거친 성체형 개체들이 당시에 이미 알려져 있던 *Amblystoma*속의 도롱뇽들과 유사하다는 점을 파악했다. 이에 뒤메릴은 멕시코로부터 공수된 엑솔로틀 개체들이 파리에서 낳은 자식 세대들의 일부는 *Siredon*속의 종으로 남아 있는 반면, 일부는 *Amblystoma*속의 종으로 변태한다고 해석했다.¹³⁾

뒤메릴은 엑솔로틀의 변태 현상에 대한 수동적인 관찰에 그치지 않고, 그러한 변태에 영향을 줄 수 있는 환경적 요인을 밝히기 위한 실험 역시 수행했다. 그는 멕시코로부터 공수된 것들의 이후 세대 중에서 아직 변태하지 않

12) Smith, "Discovery of the Axolotl," pp. 5-7. Hobart M. Smith, "The Mexican Axolotl: Misconception and Problems," *BioScience* 19 (1969), pp. 594-595; James Hanken, "Development and Evolution in Amphibians," *American Scientists* 77 (1989), p. 336.

13) George A. Boulenger, "Axolotl," *Encyclopaedia Britannica*, 11th ed., vol. 3 (1911), The Internet Archive, <http://archive.org/stream/encyclopaediabri27478gut/27478.txt> (2014). 3. 1 접속).

은 액솔로틀 몇 마리를 수족관에 두고 수족관 수면의 높이를 천천히 낮추어 갔다. 액솔로틀의 아가미가 이미 사라지기 시작했던 경우에는, 수면의 높이에 따라 변태의 진행 속도가 달라지는지를 관찰했다. 또한 뒤메틸은 수족관의 한쪽에는 물을 가득 채우고 다른 한쪽에는 마른 흙으로 소형 육지를 조성한 다음 액솔로틀들의 이동을 관찰해 보기도 했지만, 액솔로틀이 물을 떠나 마른 흙으로 올라가는 것을 볼 수는 없었다. 이외에도 뒤메틸은 액솔로틀이 공기호흡을 할 수 있도록 아가미를 자르는 방식으로 변태를 인위적으로 유도해보기도 했다. 뒤메틸이 액솔로틀의 바깥쪽으로 돌출된 아가미에서 아가미 구멍을 몇 주에 걸쳐 없애버리자 일부 액솔로틀 개체들은 변태를 했지만 그러한 변태가 모든 개체에서 일어나는 것은 아님 역시 관찰되었다.¹⁴⁾

뒤메틸의 연구결과는 다음과 같은 측면에서 액솔로틀에 대한 본격적인 연구의 효시에 해당하는 것이었다. 첫째, 뒤메틸은 액솔로틀의 유생들의 일부는 변태를 통해 성체형 도롱뇽으로 변하는 현상을 관찰한 최초의 생물학자였다.¹⁵⁾ 본고 5장에서 상술하겠지만 그가 발견한 이 현상은 조만간 발생반복설 이론에 대한 예외사례로서 생물학계를 달구게 된다.¹⁶⁾

둘째, 뒤메틸은 액솔로틀의 변태 메커니즘을 규명하기 위한 여러 가지 실험들을 시도했던 최초의 연구자였다. 환경적 요인을 조절함으로써 액솔로틀의 변태를 유발할 수 있다는 뒤메틸의 주장은 액솔로틀에 대한 다른 연구자들의 관심을 자극했다. 본고 4장에서 보듯 뒤메틸 이후의 실험연구들이 뒤메틸의 실험결과에 대한 확증 또는 반증을 시도해가는 과정에서 액솔로틀의 자연적 변태(spontaneous metamorphosis)에 대한 연구성과들이 축적되어 갔다.

셋째, 이러한 시초적인 시도들과 더불어 액솔로틀 연구에 대한 뒤메틸의

14) M. Auguste Duméril, "Experiments on the Axolotl," *The Annals and Magazine of Natural History*, 3rd ser. 20 (1867), pp. 446-449.

15) Henry L. Osborn, "A Remarkable Axolotl from North Dakota," *American Naturalist* 34 (1900), p. 551; 본고 3장에서 보듯 코프(Edward Cope)는 베어드(Spencer F. Baird)가 뒤메틸에 앞서 북미에 서식하는 *Siredon*속의 모든 종들의 변태 현상을 인지했다고 주장하고 있지만, 이러한 코프의 주장에는 구체성은 다소 결여된 감이 있다. 베어드에 대한 코프의 주장에 관해서는 각주 21과 22에 해당되는 부분을 참조할 것.

16) 이 *Siredon*속 액솔로틀이야말로 조상종의 계통발생의 단계를 반복하지 않고 유생단계에서 발생의 지연이 이루어진 생명체로 발생반복설 이론의 예외사례가 될 수 있는 것이었다. 물론 뒤메틸 본인은 자신의 발견이 발생반복설과 관련하여 지니는 의미에 대해서는 언급하지 않았다.

축매 역할 중 빼놓을 수 없는 것은, 그가 바로 유럽에 엑솔로틀을 널리 퍼뜨린 장본인이라는 점이다. 뒤메릴은 자신의 실험실에서 성공적으로 사육한 엑솔로틀 9,000~10,000 마리를 유럽 전역의 생물학자들에게 배포했다. 이후 엑솔로틀에 대해 유럽에서 행해졌던 수많은 실험들은 뒤메릴이 보급했던 엑솔로틀의 자손을 이용한 것으로 추정된다.¹⁷⁾

3. 이 종의 정체는 무엇인가?: 엑솔로틀 종 규명의 난제

엑솔로틀이 도롱뇽 성체로 변태하기도 한다는 뒤메릴의 1865년의 주장은 생물학계에 커다란 반향을 일으켰다. 파리의 실험실에서 뒤메릴은, 유생상태로 남아 있는 유생형 도롱뇽(*Siredon*속)¹⁸⁾과 변태를 완료한 성체형 도롱뇽(그의 주장에 따르면 *Amblystoma*속에 해당) 두 생명체를 모두 관찰했던 것이다. 이러한 뒤메릴의 관찰결과는 유럽과 북미의 생물학자들에게 커다란 과제를 던져주었다. 변태를 겪지 않은 유생의 모습으로 번식하고 생을 마감하는 유생형 엑솔로틀의 정체는 과연 무엇인가? 또한, 변태를 거친 성체형 엑솔로틀은 뒤메릴이 추정한 *Amblystoma*속의 구체적으로 어떤 종에 해당하는가? <표 1>은 이러한 의문들에 답하기 위해 당시의 연구자들이 유생형 엑솔로틀과 성체형 엑솔로틀의 종을 규명/추정한 내역을 요약한 것이다.

<표 1>에서 보듯이 엑솔로틀의 종을 규정하는 문제, 즉 엑솔로틀의 종 규명(species identification) 또는 추정의 문제는 엑솔로틀의 변태와 직접적으로 연관이 있는 것이었다. 즉, 뒤메릴이 관찰한 엑솔로틀의 변태에 수반되는 변화들 중 아가미의 수축은 엑솔로틀을 아가미를 가진 생물로 분류하기 어렵게 만들었으며, 따라서 당대의 생물학자들은 변태를 거치는 엑솔로틀과 그렇지 않은 엑솔로틀은 서로 별개의 종으로 구분되어야 마땅한 것으로 인식했던 경향이 드러난다. <표 1>을 보면, 19세기의 생물학자들은 엑솔로틀의 종이 *Siredon*속의 구체적으로 어느 종에 해당하는지와 관련해서는 추정이

17) Smith, "Discovery of the Axolotl," p. 7.

18) 오늘날 '*Siredon*속'이라는 분류는 1963년에 국제동물명명법위원회(International Committee of Animal Nomenclature)가 내린 결정에 의해 공식적으로는 사용되지 않으며 *Ambystoma* 속으로 통용되고 있다. Smith, "The Mexican Axolotl," pp. 594-595.

연구자(연구시기)	유생형 액솔로틀(미변태) 종 규명/추정 내용	성체형 액솔로틀(변태) 종 규명/추정 내용
베어드(미국, 1852)	<i>S. mexicanus</i> Baird으로 명명	
뒤메릴(프랑스, 1865)	<i>Siredon</i> 속의 종으로 추정	<i>Amblystoma</i> 속의 종으로 추정
코프(미국, 1867)	상기 뒤메릴의 종이 적어도 <i>S. mexicanus</i> 는 아니라고 추정	상기 뒤메릴의 종이 구체적으로 <i>A. mavortium</i> Cope이라고 추정
뒤 메 릴 (프 랑 스 , 1866~68)	<i>S. lichenoides</i> 인 것으로 추정 (<i>S. mexicanus</i> 를 관찰하지 않 음)	<i>A. mavortium</i> 으로 추정 (코프에 동조)
미쉬(미국, 1868)	<i>S. lichenoides</i>	<i>A. mavortium</i> 으로 추정
티켓마이어(영국, 1870)	<i>S. mexicanus</i>	<i>A. tigrinum</i> 으로 추정
바이스만(독일, 1882)	<i>S. lichenoides</i> 인 것으로 추정	<i>A. mavortium</i> 와 <i>A. tigrinum</i> 이 동일한 것으로 추정
불랑제(영국, 1882)	<i>S. lichenoides</i> 와 <i>S. mexicanus</i> 은 사실 동일한 하나의 종으로 추정	<i>A. trigrinum</i> , <i>A. mavortium</i> , <i>A.</i> <i>mexicanum</i> 이 모두 동일한 하 나의 종으로 추정

표 1. 19세기 중후반 주요 연구자들의 액솔로틀 종 규명/추정 내역¹⁹⁾

참고: S. = *Siredon*속, A. = *Amblystoma*속.

불분명하거나 추정결과가 서로 엇갈리기도 하지만, 적어도 변태를 거치지 않은 유생형 액솔로틀이 *Siredon*속의 한 종이라는 데는 의견의 일치를 보였음을 볼 수 있다. 아울러 공통적으로 이들 생물학자들은 변태를 통해 성체형으로 변모한 액솔로틀은 *Amblystoma*속의 한 종으로 보았음도 알 수 있다.

사실 액솔로틀의 원산지인 멕시코와 인접했던 미국에서는 유럽에서의 관심 이전에 이미 액솔로틀에 대한 생물학자들의 연구가 간헐적으로나마 시작되고 있었다. 미국 스미소니언 박물관(Smithsonian Institution)의 초대관장으

19) 각 연구자의 규명/추정 내역에 관해서는, 본 연구에서 해당 연구자에 대해 서술한 대목들을 참조할 것.

로서 박물학자·어류학자였던 베어드(Spencer F. Baird)는 1852년에 *Siredon* 속에 속하는 여러 종들을 구별한 바 있다. 베어드는 자신이 *Siredon lichenoides* 라고 명명한 종의 외형적 특징에 관해 기술했으며, 멕시코에 서식하는 유생형 액솔로틀에 대해서는 그것이 *Siredon* 속에 속하지만 *Siredon lichenoides*와는 구분되는 종이라고 판단하여 *Siredon mexicanus* Baird라는 종명을 붙이기도 했다.²⁰⁾ 다만 베어드가 이러한 종명에 있어 액솔로틀의 변태 현상을 얼마나 고려했는지는 미지수이다. 미국의 고생물학자이자 파충류학자 코프(Edward Cope)는 베어드가 뒤메릴보다 훨씬 전에 북미에 서식하는 *Siredon* 속의 모든 종들의 변태 현상을 인지했을 뿐 아니라 *Siredon lichenoides*가 (어떤 생물체의) 유생일 것으로 간주했다고 언급한 바 있으나²¹⁾ 이에 대한 증거는 부족하며, 적어도 베어드가 *Siredon* 속의 변태 현상을 직접 관찰하는 데까지는 이르지 못한 것이 사실인 듯하다.²²⁾ 즉, 19세기 중반 당시에 유생형 도롱뇽으로 널리 알려졌던 *Siredon* 속의 종의 변태를 처음으로 관찰한 주인공은 바로 액솔로틀의 변태를 관찰한 뒤메릴이라고 보는 편이 타당하다.

뒤메릴 이후로 액솔로틀의 종 규명은 성체형 도롱뇽으로의 변태 여부와의 연관 하에 시도된 흔적이 보다 직접적으로 드러난다. 코프는 *Amblystomidae* 도롱뇽과(科)에 대한 1867년의 한 논문에서 멕시코의 고원(table land)에서 서식하는 것으로 알려진 액솔로틀(*Siredon* 속)은 변태 단계에 이르지 못한 채 영속적으로 아가미를 가진 유생형 도롱뇽이라고 기술했으며, 이는 뒤메릴이 관찰한 바 있는, 변태를 거친 성체형 액솔로틀(*Amblystoma* 속)과는 상이한 것이라고 했다. 코프는 멕시코 원산지의 *Siredon mexicanus*가 진짜 액솔로틀이라고 간주했다.²³⁾

뒤메릴의 액솔로틀, 즉 멕시코로부터의 액솔로틀로 추정되는 양서류의 변

20) Osborn, op. cit., p. 552; J. T. Cunningham, "Siredon," *Encyclopedia Britannica*, 9th ed., vol 22 (1887), Library Index, <http://www.libraryindex.com/encyclopedia/pages/cpxlbdi8h0/siredon-axolotl-metamorphosis-species.html> (2014. 3. 1 접속); 상기 항목의 보다 상세한 서지정보에 관해서는 Ciencias, UNAM, "Siredon," Duraspace, <http://repositorio.fciencias.unam.mx:8080/xmlui/handle/11154/171212?show=full> (2014. 3. 1 접속)을 참조.

21) E. D. Cope, "On *Siredon* Metamorphosis," *American Journal of Science and Arts* 1 (1871), p. 89.

22) Osborn, op. cit., p. 552.

23) E. D. Cope, "A Review of the Species of *Amblystomidae*," *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 19 (1867), p. 183.

태 현상에 대한 관찰 실험은 이후의 다른 연구자들에 의해 계속되었다. 예일대 교수였던 고생물학자 마쉬(Othniel C. Marsh)는 1868년에 *Siredon lichenoides*의 변태에 대한 관찰결과를 내 놓았다. 그는 해발 7천 피트의 와이오밍(Wyoming) 호수로부터 *Siredon lichenoides* 표본들을 채집하여, 실험실에서 이들 중 일부가 *Amblystoma*속(*Amblystoma mavortium* Cope)으로 추정되는 도롱뇽 성체로 변태하는 현상을 실험실에서 관찰했다. 그러나 마쉬의 논문을 보면, 그가 표본을 채집했던 고산지대의 호수에서의 개체들이 유생 상태인 채로 번식이 가능한지 여부에 대해서는 정확하게 파악하지 못했다.²⁴⁾ 즉, 마쉬가 스스로 액솔로틀이라고 부른 표본들은 사실 뒤메릴을 위시한 다른 생물학자들이 실험했던 것과 정확히 일치하는 종은 아니었을 가능성도 배제할 수는 없다.

한편에서는, 멕시코 현지로부터 채집되어 진짜 액솔로틀(*Siredon mexicanus*)이라는 점이 확실시되었던 종을 대상으로도 실험실 환경에서 변태가 가능하다는 점이 확인되었다. 영국의 박물학자 티겟마이어(William B. Tegetmeier)가 런던에 도입한 5마리의 *Siredon mexicanus* 중 1마리가 성체형 도롱뇽으로 변태했던 것이다. 티겟마이어는 이 성체형 도롱뇽이 *Amblystoma tigrinum*이라고 생각했다.²⁵⁾ 이는 유생형 *Siredon*속의 개체가 성체형 *Amblystoma*속으로 (생각되는 종으로) 변태하는 경우가 확실히 존재한다는 점을 확인시켜 주는 것이었다.

그러나 뒤메릴과 학술적으로 교류가 있었던 코프는 1867년의 논문에서, 뒤메릴이 변태를 관찰한 도롱뇽 개체들은 멕시코 현지로부터 가져온 종은 맞을 수 있으나, *Siredon*속이 아니라 *Amblystoma*속일 것이라고 추정했다. 아울러 이 논문에서 코프는 뒤메릴의 성체형 액솔로틀을 *Amblystoma mavortium* Cope라고 추정했다.²⁶⁾ 뿐만 아니라 코프는 티겟마이어의 관찰 이후인 1871년에도, 뒤메릴이 실험실로 도입한 *Siredon*속의 양서류가 성체형으로 변태하여 번식한다는 점과 그러한 변태에의 영향 요인에 대해서는 긍정적으로 평가하였지만, 뒤메릴이 변태를 관찰한 액솔로틀은 멕시코에서 유생형으로

24) O. C. Marsh, "Observations on Transformation of *Siredon* into *Amblystoma*," *The American Journal of Science and Arts*, 2nd ser. 46 (1868), pp. 364-374.

25) Osborn, op. cit., p. 552.

26) Cope, "A Review of the Species of *Amblystomidae*," pp. 169-170, 183.

존재하는 *Siredon*속의 종, 즉 *Siredon mexicanus*는 아니며 진짜 액솔로틀인 *Siredon mexicanus* Baird의 경우에는 변태가 관찰된 적이 당시로서는 없다고 주장했다.²⁷⁾ 이후에도 코프는 미국과 유럽의 생물학자들이 성체형으로의 변태를 관찰했다고 파악한 액솔로틀은 아마도 멕시코의 진짜 액솔로틀, 즉 *Siredon*속이 아니라 *Amblystoma*속의 유생을 액솔로틀로 착각한 것이었을 가능성을 제기하였다.²⁸⁾ 즉, 코프는 뒤메릴 이후의 액솔로틀들이 *Siredon mexicanus*가 아니었을 가능성을 지속적으로 제기한 인물이었다.

다른 한편으로, 뒤메릴 역시 자신이 확보하여 관찰한 액솔로틀 표본이 진짜 액솔로틀, 즉 *Siredon mexicanus*라는 견해를 관찰하기에는 확신이 부족했다. 이는 파리 박물관을 통해 뒤메릴에게 전달된 최초의 액솔로틀이 어디서부터 획득되었는지를 보여주는 문헌상의 증거가 부족했기 때문이었다.²⁹⁾ 따라서 그는 액솔로틀 중 규명과 관련하여 미국 동물학자들, 구체적으로 코프의 견해에 대체로 동조하는 모습을 보여주었다. 뒤메릴은 자신의 실험실에서 유생상태로 남아있었던 액솔로틀 표본은 베어드가 주장한 *Siredon lichenoides*에 해당한다고 스스로 결론 내렸다. 또한 뒤메릴은 변태한 성체 도롱뇽은 코프가 규명한 대로 *Amblystoma mavortium* Cope라는 데도 동의하였다.³⁰⁾

액솔로틀 중 규명 문제에 가세한 인물들 중에서는 독일 프라이부르크 대학(Albert-Ludwigs-Universität Freiburg)의 동물학 교수이자 진화생물학자였던 바이스만(August Weismann)도 있었다. 1882년에 바이스만은 *Siredon*속에 속한 많은 종들이 자연조건 하에서 일상적으로 변태하여 성체 도롱뇽(*Amblystoma*속)으로 살아가는 반면 같은 *Siredon*속의 두어 가지 종들이 자연의 생활 조건에서 *Siredon*속에 속한 채로 일생을 살아간다고, 즉 변태에 이르지 못하고 유생 단계인 채로 변식하고 생을 마감한다고 추정했다. 즉, 이 두어 가지 종들이 바로 유생형 액솔로틀이라는 추정이었다. 바로 이 유생형의 두 가지 종들이 무엇인지와 관련하여, 바이스만은 *Siredon mexicanus*가 유생형으로 남아 있다는 베어드의 믿음을 수용하는 한편 *Siredon*

27) Cope, "On *Siredon* Metamorphosis," pp. 89-90.

28) Osborn, op. cit., pp. 551-552.

29) Cunningham, "Siredon."

30) E. D. Cope, "On the Origin of Genera," *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 20 (1868), p. 276.

*mexicanus*는 토착의 서식지에서는 결코 변태를 일으키지 않는다는 점을 들어, 파리의 뒤메릴이 처음으로 연구했던 액솔로틀은 바로 *Siredon mexicanus*였을 것이라고 언급하기도 했다. 그러나 이후에 바이스만은 뒤메릴의 액솔로틀이 *Siredon lichenoides*였을 것이라고 견해를 바꾸었다. 아울러 뒤메릴이 연구했던 성체화된 액솔로틀을 *Amblystoma mavortium* Cope로 코프가 규정했을 때, 바이스만은 그것이 비록 *Amblystoma mavortium* Cope는 아니지만 거의 동종이거나 아마도 새로운 종일 것이라는 추측을 내놓았다.³¹⁾ 바이스만의 이러한 추정들은, 유생형 액솔로틀의 후보로도 *Siredon*속의 여러 종이 물망에 올랐거나 서로 다른 종명으로 불리었으며, 변태를 거친 성체형 액솔로틀의 종착지로의 후보로도 *Amblystoma*속의 여러 종들이 고려되었던 당대의 난맥상을 보여주는 한 단면이라고 할 수 있다.

액솔로틀의 종 규명/추정이 이러한 난맥상을 넘어 정확히 오늘날과 같은 방식으로 정착되기까지의 과정 전체를 살펴보는 것은 의미 있는 작업일 수는 있으나 본 연구의 관심의 초점과는 다소 어긋날 수 있다. 다만, 액솔로틀의 종 규명/추정의 진전에 힘입어 액솔로틀의 선별적 변태 현상에 대한 의구심이 적어도 19세기 후반의 시기에는 해소되었음은 짚고 넘어갈 필요가 있다. 벨기에에서 귀화한 영국 동물학자로서 대영박물관(The British Museum)의 양서류 목록작업 책임연구원이었던 불랑제(George A. Boulenger)는 유생형 액솔로틀의 종으로 학자들이 각기 제기해왔던 *Siredon lichenoides*와 *Siredon mexicanus*가 사실은 동일한 하나의 종이라는 점을 1882년에 밝혀냈다.³²⁾ 즉, 뒤메릴이 관찰했던 액솔로틀 표본은 멕시코 현지의 액솔로틀(*Siredon mexicanus*)이라는 점이 불랑제에 이르러 규명된 것이다. 이는 액솔로틀의 종 규명/추정을 둘러싼 난맥상이 점차 수렴점을 찾아가는 과정을 보여줄 뿐 아니라, 액솔로틀의 선별적 변태 현상에 대해 남아있던 의구심을 해소해 줄 수 있는 것이었다. *Siredon mexicanus*, 즉 멕시코 도롱뇽은 자연상태에서는 결코 변태하지 않는다는 점은 이미 현지로부터의 관찰결과를 통해 확고하게 확인된 현상이었다.³³⁾ 그런데 실험실에서 변태 현상이 관찰되었던 *Siredon*

31) August Weismann, *Studies in the Theory of Descent* (London: Sampson Low, Marston, Searle, and Rivington, 1882), 특히 3부 3장 “The Transformation of the Mexican Axolotl into *Amblystoma*,” pp. 567-570.

32) Cunningham, “*Siredon*.”

33) Cunningham, “*Siredon*.”

*lichenoides*가 실은 *Siredon mexicanus*라는 것은, 액솔로틀 개체의 발달 경로에는 유생형 도롱뇽으로서 생을 마치는 길과 성체형 도롱뇽으로 변태하는 길 모두가 공존한다는 사실을 보다 명확하게 만들어주는 것이었다.

물론 오늘날의 관점에서 보면 불랑제의 분류에도 한계는 있다. 그는 성체형 액솔로틀의 종으로 학자에 따라 다르게 추정되었던 *Amblystoma tigrinum*, *Amblystoma mavortium* Cope, *Amblystoma mexicanum*의 세 가지 종의 정체는 모두 미국과 멕시코에 걸쳐 분포하는 호랑이 도롱뇽, 즉 *Amblystoma tigrinum*이라고 주장했지만³⁴⁾ 오늘날 액솔로틀(*Ambystoma mexicanum*으로 불림)과 *Amblystoma tigrinum*은 서로 유사하지만 별개의 종이라는 점이 알려져 있다.³⁵⁾ 뿐만 아니라 불랑제가 *Amblystoma trigrinum*과 *Amblystoma mavortium*이 동일하다고 본 것과는 달리 현대에는 *Ambystoma trigrinum*과 *Ambystoma mavortium*은 서로 가깝지만 다른 종으로 구분하고 있다.³⁶⁾ 그러나 이러한 한계에도 불구하고, 실험환경에서 성체형으로의 변태 현상이 관찰되어 온 *Siredon lichenoides*가 자연환경에서 변태하지 않는 것으로 알려진 *Siredon mexicanus*가 실은 동일한 종이라는 점을 밝혀냈다는 점에서 불랑제의 분류는 액솔로틀의 종 규명/추정 문제에서 매우 중요한 의의를 지니

34) 불랑제는 바로 이 호랑이 도롱뇽 종의 구체적인 식별요소로 구개골 치열(palatine teeth), 큰 머리, 노란색 반점을 가진 갈색·검은색의 피부를 강조했다. Cunningham, “Siredon.”

35) George M. Malacinski, “The Mexican Axolotl, *Ambystoma mexicanum*: Its Biology and Developmental Genetics, and Its Autonomous Cell-lethal Genes,” *American Zoologist* 18 (1978), p. 195.

36) 19세기 중후반의 생물학자들에게 액솔로틀의 변태의 종착지로 오인 받았던 *Amblystoma tigrinum*종과 *Amblystoma mavortium*종, 즉 오늘날의 이름으로는 *Ambystoma tigrinum*종과 *Ambystoma mavortium*종은 각각 동부 호랑이 도롱뇽(eastern tiger salamander)과 막대무늬 호랑이 도롱뇽(barred tiger salamander)으로, 그리고 둘을 합쳐 호랑이 도롱뇽(tiger salamanders)으로 불린다. “*Ambystoma mavortium*/*Ambystoma tigrinum*,” Caudata Culture /The Information Resource for Newt and Salamander Enthusiasts, http://www.caudata.org/cc/species/Ambystoma/A_tigrinum.shtml (2014. 3. 1 접속); 오늘날 액솔로틀은 유생형 액솔로틀이든 성체형 액솔로틀이든 *Ambystoma mexicanum*종, 통칭 멕시코 도롱뇽으로 불린다. Hanken, op. cit., p. 336; *Ambystoma*속은 점박이도롱뇽과(*Ambystomatidae*) 내의 유일한 속(genus)으로, 주로 북 아메리카에 서식한다. 액솔로틀과 동부/막대무늬 호랑이 도롱뇽들은 모두 이 속에 속하는 여러 종들의 하나로, 이 중 액솔로틀은 생물학 연구에서 널리 활용되고 있을 뿐 아니라 애완동물로도 널리 사육되고 있다. “Axolotls,” Caudata.org, <http://www.axolotl.org/index.htm> (2014. 3. 1 접속).

는 대목이다.

액솔로틀의 종 규명/추정 문제가 중요한 이유는, 그 과정에서 액솔로틀의 선별적 변태 현상에 대한 관찰적·실험적 증거가 축적되어 갔다는 점에서 찾을 수 있다. 액솔로틀 개체의 발달 경로에는 유생형 도롱뇽으로서 생을 마치는 길과 성체형 도롱뇽으로 변태하는 길이 모두 공존한다는 점이 처음부터 학계의 전폭적인 공감을 획득한 것은 아니었다. 예를 들어, 위에서 서술했듯이 1867년에 코프는 액솔로틀(*Siredon*속)은 어디까지나 변태 단계에 이르지 못한 채 영속적으로 아가미를 가진 유생형 도롱뇽이며 이는 뒤메릴이 관찰한 바 있는 변태를 거친 성체형 액솔로틀(*Amblystoma*속)과는 별개의 것이라고 주장한 적도 있었다. 그러나 생물학자들의 액솔로틀 종 규명 노력을 거쳐, 19세기 말 경에는 자연환경 하에서 변태를 하지 않고 유생 상태로 일생을 마치는 액솔로틀과 실험실 환경에서 변태를 거치기도 하는 액솔로틀이 사실은 같은 종이라는 점이 확인되었다. 이는 액솔로틀이 변태를 전혀 거치지 않는 종도, 기본적으로 모든 개체들이 공통적으로 변태를 거치는 종도 아니라 환경에 따라 변태를 거칠 수도 그렇지 않을 수도 있는 종, 즉 선별적 변태를 하는 종이라는 사실을 확인시켜 주는 것이었다.

만약 당대의 생물학자들에게 액솔로틀 개체가 변태가 가능하지 않은 것으로 받아들여졌다면, 또는 이와는 반대로 변태가 모든 액솔로틀에 공통적으로 발생하는 현상으로 받아들여졌다면, 본고의 이후 부분에서 서술하는 것처럼 액솔로틀이 그 조상이 겪은 바 있는 (것으로 발생반복설에서 추정한) 계통발생의 단계들을 끝까지 완료하지 않은 채 유생단계에서 발달을 멈춰버리는 문제적 사례로 간주될 이유가 없다. 따라서 굴드가 묘사한 액솔로틀이 발생반복설의 명백한 배반사례로 생물학자들의 관심을 받을 수 있었던 현상의 배경에는, 액솔로틀의 선별적 변태 현상이 확고한 현상으로 받아들여졌던 점이 기여한 바가 크다고 볼 수 있다. 뒤에서 상술하겠지만, 변태가 가능함에도 자연상태에서는 그러한 변태를 완료하지 않고 유생단계에서 발달을 멈춰버리는 액솔로틀의 특징은, 19세기 후반에 발생반복설이 지녔던 강력한 영향력에도 불구하고 관찰상의 오류로 치부되지 않았다. 도리어 액솔로틀의 존재가 보여주는 현상은 발생반복설 못지않게 기각하기 어려운 그 무엇으로 취급받았다. 이러한 존중에는 여러 가지 요인이 작용했을 수 있겠지만, 액솔로틀의 선별적 변태 현상 자체가 지닌 관찰적·실험적 토대가 굳건했기 때문

이라고 할 수 있다. 따라서 본장에서 조명한 액솔로틀의 종 규명·추정을 위한 19세기 중후반 생물학자들의 노력은, 액솔로틀의 선별적 변태 현상에 대한 과학적 증거의 축적을 가져왔다는 점에서 액솔로틀이 중요한 연구 대상으로서 부각된 역사적 연원의 첫 단계에 해당한다고 할 수 있다.

4. 수생동물과 육생동물의 갈림길에서: 액솔로틀의 변태 메커니즘을 둘러싼 논란

액솔로틀 종 규명이 난해했던 이유 중의 하나는, 액솔로틀이 변태를 통해 성체형으로 변모하기도 하지만 변태를 거치지 않고 유생형으로 남아 있기도 한다는 점이었다고 할 수 있다. 다른 도롱뇽류처럼 액솔로틀에게 있어서도 변태가 기본적(default)인 발달경로였다면 전장에서 살펴본 것과 같은 종 규명의 문제는 한결 더 수월하게 해결되었을 지도 모른다. 그러나 한편으로는 액솔로틀이 선별적으로 변태한다는 사실은 이러한 변태가 어떤 요인 하에서 보다 잘 일어나는지에 대한 관심, 즉 변태에 영향을 끼치는 요인들에 대한 관심을 불러 일으켰다.

뒤메릴 이후에도 액솔로틀의 변태에 대한 촉진요인을 발굴하기 위한 실험은 매우 진지하게 수행되었다. 바이스만은 액솔로틀 유생으로 하여금 아가미 사용이 어려운 조건에 노출시키면 폐의 사용이 촉진되어 성체형 도롱뇽(*Amblystoma*속)으로 변태가 가능한지 여부를 확인하고자 했다. 이를 위해 그는 수족관의 수심을 낮추어 액솔로틀이 공기에 노출되는 빈도를 높여 보았으나 뾰족한 결과를 얻지는 못했다. 그러나 1874년에 바이스만의 요청에 따라 박물학자 쇼빈(Fraulein von Chauvin)은 액솔로틀 유생이 수생생활에서 육생생활로 나아가는 과정에서 *Amblystoma*속 성체로 변태하는 현상을 실험을 통해 재연했다. 그녀에 의하면, 수족관 수심을 낮추어가는 한편으로 유생형 액솔로틀을 물을 품은 축축한 이끼 위에 둔 다음에 물에서부터 벗어나게 하자 그 액솔로틀이 성체형으로 변태하는 현상이 관찰되었다.³⁷⁾ 쇼빈은 수차례에 걸친 실험을 토대로, 환경적·외부적 측면에서의 변태 촉진책은 액솔

37) Weismann, op. cit., p. 557; Andrew Wilson, *Chapters on Evolution* (London: Chatto & Windus, 1883), pp. 242-243.

로틀의 생명력을 흡사하지 않는 수준에서 점진적으로 가해져야 한다고 주장하였다. 바이스만은 쇼빈의 이러한 결론에 근거하여, 액솔로틀을 6개월에서 9개월에 걸쳐 얇은 물에서 살도록 하면 폐를 이용한 공기 중 호흡이 촉진되어 성체형 액솔로틀로의 변태를 유도할 수 있다고 보았다.³⁸⁾ 1902년에 멕시코를 직접 방문한 캠브리지 대학교의 포유동물학 교수 가도우(Hans Gadow)는 찰코(Chalco) 호수와 소치밀코(Xochimilco) 호수에서 액솔로틀이 육생의 성체형으로 변태하지 않는 원인은 이 호수들의 풍부한 먹이와 안정된 수량, 그리고 곳곳에 흩어져 있는 수많은 은신처들로 인해 수중서식이 유리하기 때문이라고 주장하였다.³⁹⁾ 비록 세부적인 대목에서는 차이가 있었지만,⁴⁰⁾ 이러한 주장들은 수생생활과 육생생활의 용이성이나 기회와 같은 환경적 요인들이 액솔로틀의 변태에 영향을 준다고 본 점에서는 서로 궤를 같이 하는 것이었다.

그러나 이러한 요소들, 즉 수생생활의 용이성이나 공기예의 노출 기회 등이 액솔로틀의 변태를 일으키는 요인이 아니라는 반박이 제기되었다. 미국 돈 대학(Doane College)의 파워즈(J. H. Powers)는 일련의 실험을 통해, 수면의 높이 조절이나 폐호흡 유도가 변태율에 별다른 영향을 주지 않는다는 결론에 도달하였다. 파워즈는 변태 가능성은 기존에 추정되던 요인들보다는 영양(nutrition) 상태에 달려 있다고 주장하면서, 신진대사의 변화야말로 변태의 핵심이라고 강조했다. 이는 액솔로틀의 변태에 영향을 미치는 것으로 뒤뉘틸 이래 잠정적으로 가정되어 왔던 요인들에 대한 전면적인 반박이었다.⁴¹⁾

이러한 파워즈의 주장에 대하여 런던동물협회 수족관(London Zoological Society's Aquarium) 관장인 보울린저(Edward G. Boulenger)가 1913년에 발표된 논문을 통해 먹이(영양분) 요인은 액솔로틀의 변태에 별다른 영향을 주

38) Weismann, op. cit., pp. 562, 564; Wilson, op. cit., p. 243.

39) H. Gadow, "The Mexican Axolotl," *Nature* 67 (1903), p. 330.

40) 예를 들어 어떠한 환경적 요인이 액솔로틀의 변태를 촉진시키는지에 초점을 맞춘 가도우와는 달리, 바이스만은 변태에의 저해요인으로서의 환경적 요인의 면모에 초점을 맞추었다. 즉, 바이스만은 멕시코 고원지대의 공기가 지닌 건조함이야말로 현지에서 액솔로틀이 변태를 일으키지 않게 하는 주요한 원인이라고 추정하였다. Weismann, op. cit., pp. 603-604; George A. Boulenger, "Axolotl."

41) J. H. Powers, "The Causes of Acceleration and Retardation in the Metamorphosis of *Amblystoma tigrinum*: A Preliminary Report," *The American Naturalist* 37 (1903), pp. 385-410.

지 못한다고 주장하며 기존의 요인들을 옹호하는 등의 재반박 역시 있었다.⁴²⁾ 그러나 적어도 환경적 요인들 중 강요된 폐호흡의 기회라는 요인의 영향이 점차적으로 설득력을 상실해 간 것은 사실이다. 예를 들어 당대 영국 최고의 생물학자로 명성을 날리던 헉슬리(Julian Huxley)의 1925년 논문은 액솔로틀의 변태를 다양한 측면에서 검토했는데, 이 중에는 육생생활에의 노출이 액솔로틀에 미친 형태학적 변화가 포함되어 있었다. 헉슬리는 수족관에서 액솔로틀 몸체의 상부가 물 밖에 오랫동안 노출되면 액솔로틀 등에서 지느러미가 사라져 변태하는 것처럼 보이는 현상은, 실은 수면 위로 노출된 액솔로틀의 등지느러미 정중앙부가 마르면서 한쪽으로 기울어진 탓이지 실제로 액솔로틀의 등에 변화가 나타난 것은 아니라고 보았다. 아울러 그는 액솔로틀의 지느러미가 소멸된다 하더라도 그것은 공기에서의 노출이 지느러미에 직접 작용한 현상이 아니라, 그와 같은 노출로 인해 강요된 공기 중 호흡의 결과로 액솔로틀이 변태하면서 수반되는 부수적인 변화일 가능성이 있다고 보았다.⁴³⁾

보다 심각한 것은, 공기 중 호흡 기회에서의 노출이 정말로 액솔로틀의 변태를 촉진하는지 여부 자체가 의문스러웠다는 점이었다. 상기 연구에서 헉슬리는 16여 마리의 액솔로틀을 공기 중 호흡에 노출시켰으나 그중 한 마리도 변태를 관찰하지 못했다고 했다.⁴⁴⁾ 이보다 다소 앞선 1923년에 영국의 실험동물학자이자 의학통계학자인 혹벤(Lancelot Hogben)은 쇼빈의 실험을 재연하여 액솔로틀 유생을 얇은 물속에 두어 폐호흡의 기회에 강제로 노출시켜 보았으나, 변태는 좀처럼 발생하지 않았다. 이에 쇼빈의 액솔로틀 변태 촉진 실험결과는 일반화할 수 없는 사례라는 비판과 함께 논란은 더욱 가중되었다.⁴⁵⁾

42) E. G. Boulenger, "Experiments on the Metamorphosis of the Mexican Axolotl (*Amblystoma tigrinum*), Conducted in the Society's Gardens," *Proceedings of the Zoological Society of London* 83 (1913), pp. 403-413.

43) Julian Huxley, "Studies on Amphibian Metamorphosis.—II," *Proceedings of the Royal Society B/Biological Sciences* 98 (1925), p. 143.

44) Ibid., pp. 114-117.

45) Lancelot Hogben, "Studies on Internal Secretion.—I. The Effect of Pituitary (Anterior Lobe) Injection upon Normal and Thyroidectomised Axolotls," *Proceedings of the Royal Society of London Series B/Biological Sciences* 94 (1923), pp. 213-214; Smith, "The Mexican Axolotl," p. 596.

이렇듯 환경적 요인의 영향에 대한 설득력 있는 검증은 지지부진한 가운데, 한편으로는 액솔로틀의 변태를 내부적 요인의 영향으로 규명하려는 시도 역시 뒤따랐다. 이러한 시도들 중 특히 괄목할 만한 성과를 거둔 것은 호르몬의 영향에 대한 검증이었다. 혹벤은 특정한 뇌하수체 전엽(pituitary anterior lobe) 호르몬을 액솔로틀에 투여하자 변태율이 증가했으며, 갑상선 호르몬(thyroid hormone)을 투여한 경우에는 이보다 신속하게 투여 후 2~3주부터 변태가 이루어졌다고 했다.⁴⁶⁾ 특히 갑상선 호르몬이 액솔로틀의 변태를 촉진시키는 현상에 대한 실험적 증거들이 축적되어 갔다. 체코의 생리학자 라우프베르거(Vilem Laufberger)는 갑상선 호르몬 투입을 통해 액솔로틀의 변태를 유도했다.⁴⁷⁾ 헉슬리 역시 호르몬 투여를 통해 액솔로틀의 변태 유도를 시도한 바 있었다. 1920년 네이처(*Nature*)에 발표한 논문에서, 헉슬리는 소로부터 추출한 갑상선 호르몬을 15인치 길이의 액솔로틀 두 마리에게 투입한 결과를 보고하였다. 이 액솔로틀들은 호르몬 투여 15일 이내에 지느러미와 아가미가 몸속으로 흡수되어 버렸으며, 이보다 며칠 뒤에는 액솔로틀 한 마리가 공기 중 호흡을 할 수 있게 되었고 심지어 다른 한 마리는 물에서 기어 다닐 수 있게 되었다.⁴⁸⁾ 반면 1926년에 발표한 연구에서 헉슬리는 갑상선 호르몬 자체가 아니라 그것의 합성에 필요한 요오드(iodine)를 액솔로틀에 투여할 경우에는 변태가 이루어지지는 않았음을 보고하였다.⁴⁹⁾

이상에서 보듯, 액솔로틀의 변태 메커니즘을 둘러싼 논란은 종 규명 논란과 마찬가지로 복잡한 공방을 낳았다. 이러한 논란의 상당 부분은 액솔로틀 변태 현상 자체가 지닌 복잡성에 기인했다고도 볼 수 있다.⁵⁰⁾ 19세기 후

46) Hogben, op. cit., pp. 210-212, 214-215.

47) 리처드 도킨스, 이한음 역, 『조상이야기: 생명의 기원을 찾아서』(까치, 2005), 355쪽.

48) Julian Huxley, "Metamorphosis of Axolotl Caused by Thyroid Feeding," *Nature* 104 (1920), p. 435.

49) Huxley, "Studies on Amphibian Metamorphosis," p. 144.

50) 오늘날 액솔로틀뿐 아니라 도롱뇽류의 변태는 다양한 요인과 경로를 지닌다고 알려져 있다. 일부는 자연에서 또는 실험실에서 유생에서 성체로 변태하는 경우도 있지만 (facultative metamorphosis), 일부는 좀처럼 변태가 일어나지 않기도 한다(obligate metamorphosis). 후자의 경우에도, 갑상선 호르몬 요법에 의해 변태를 유발 가능한 것으로 알려져 있다 (inducible obligate metamorphosis). 그리고 오늘날에는 갑상선 호르몬의 투여가 액솔로틀의 변태를 유도한다는 사실은 물론, 갑상선 호르몬 분비 기능의 이상이 액솔로틀로 하여금 변태를 저해하여 유생형으로 남아있게 한다는 것도 알려져 있다. E. R. Kühn, and G. F. Jacobs, "Metamorphosis," Armstrong and Malacinski, eds., *Developmental Biology*

반~20세기 초반의 시기에 있었던, 엑솔로틀의 변태에 영향을 미치는 내·외적 요인에 대한 위와 같은 연구들은 엑솔로틀이 생물학자들로부터 받았던 관심에 대한 역사적 증거라는 점에서 그 자체로 의의가 있다. 그러나 본고에서 보다 주목하는 것은 엑솔로틀의 변태 메커니즘에 대한 규명 시도가 보다 일반적인 차원에서의 진화 메커니즘의 규명 시도와 지니는 연관성이다. 구체적으로, 앞서 언급한 쇼빈과 바이스만은 비록 엑솔로틀의 변태에 대한 환경적 요인들의 영향을 검증하는 데 앞장섰으나 이들은 엑솔로틀의 변태에 대한 근본적인 영향 요인을 그것의 진화과정과 연관시켜 파악하려 했다.

먼저 쇼빈은 뒤메릴의 실험에 대한 유사 재현에만 머물지는 않았다. 뒤메릴이 영향력을 입증했다고 믿었던 변태 촉진 요인들이 설령 실제로 효과가 있거나 변태에 필요한 조건이라고 하더라도, 그 자체로 변태의 원인이라고는 할 수 없을 것이다. 쇼빈이 뒤메릴보다 한 단계 더 나아갔던 것은 바로 그녀가 엑솔로틀의 변태를 일으키는 근본적인 원인에 대해 탐색했으며, 그러한 원인을 엑솔로틀의 조상종이 경험했던 진화의 궤적으로부터 찾으려 했다는 점이다. 즉, 쇼빈은 엑솔로틀의 변태는 엑솔로틀에 ‘잠재되어 있는 경향(latent tendency)’이 회복된 결과이며 이러한 경향은 엑솔로틀이 진화해 오는 과정에서 그 안에 내재된 것이라고 주장했다. 이미 성적으로 성숙해버린 엑솔로틀 개체에서는 변태가 일어나기 어렵지만, 특정한 여건이 뒷받침되는 경우 그 다음 세대에서도 변태의 가능성이 커지는 이유는 바로 육생 동물로의 변태가 조상이 걸어온 진화과정을 통해 엑솔로틀에 기본적으로 잠재되어 있는 경향이기 때문이라고 쇼빈은 설명했다.⁵¹⁾

바이스만 역시 엑솔로틀의 변태 현상에 대해 쇼빈과 마찬가지로 보다 거시적인 진화의 관점에 입각한 견해를 제시하였다. 바이스만은 엑솔로틀이 원래는 *Amblystoma*속의 다른 도롱뇽 종들과 마찬가지로 성체형으로의 변태를 거쳤을 것이라고 추정하였다. 원래는 성체형으로 변태하던 *Amblystoma*속 도롱뇽이 환경적 조건에 적응하기 위하여 변태를 포기하고 아가미를 지닌 채로 번식하게 된 결과물이 오늘날의 엑솔로틀이라고 바이스만은 추측했

of the Axolotl, pp. 187-197; R. B. Page, J. R. Monaghan, J. A. Walker, and S. R. Voss, “A Model of Transcriptional and Morphological Changes during Thyroid Hormone-induced Metamorphosis of the Axolotl,” *General and Comparative Endocrinology* 162 (2009), p. 220.
 51) George A. Boulenger, “Axolotl.”

다. 그렇다면 실험실 사육 상태의 액솔로틀의 경우에는 왜 성체형으로의 변태가 관찰되기도 하는 것일까? 바이스만은 이러한 변태를 이른바 격세유전(atavism)의 사례로 파악했다. 도롱뇽의 변태는 외적인 요인의 탓으로 돌리기에는 변태에 수반되는 변화의 폭이 너무나도 크기에, 종이 계통적으로 그 전의 조상형으로 복귀(reversion)한 결과라고 보는 편이 보다 타당하다고 바이스만은 설명했다.⁵²⁾ 즉, 환경에 의해서 액솔로틀이라는 종이 변태를 통해 성체형으로 새롭게 진입했다기보다는 이전에 종 차원에서 경험했던 단계를 다시 겪었을 뿐이라고 추론하였다.

액솔로틀의 진화과정에 대한 쇼빈과 바이스만의 언급, 특히 바이스만이 액솔로틀의 변태 현상에 깔려 있는 메커니즘의 하나로 격세유전을 든 것은 액솔로틀의 변태 문제가 그것의 생물 진화과정과 지니는 관련성을 보여준다. 이러한 생물 발생과 진화의 연결에 대한 일차적인 배경 요인으로 당시에 이미 확립되어 있었던 발생학과 진화론 간의 밀접한 관계를 들 수 있을 것이다. 과학사학자 리처즈(Robert J. Richards)는 근대 이래로 축적되어 온 발생학의 아이디어들이 19세기에 들어 종의 진화에 관한 아이디어와 밀착되어 간 과정을 조명하고 있다.⁵³⁾ 진화론의 거두였던 다윈은 『종의 기원(*On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*)』에서 진화론에 대해 발생학적 증거가 지니는 중요성을 강조했을 뿐 아니라, 제6판(1872년)에서는 발생반복설로부터 받은 영향을 직접적으로 드러내기도 하였다.⁵⁴⁾ 나아가 헤켈이 발생반복설 이론을 널리 보급시킨 결과 1870년대에 발생반복설은 진화론의 주요 원리로 인정받게 되었다. 아울러 헤켈은 물론 그에 앞서 1864년에 발생반복설 아이디어를 근대 생물학적 체계에 도입한 뮐러(Fritz Müller) 역시 독일에서 다윈 진화론의 전파에 앞장선 인물이었다.⁵⁵⁾

52) Cunningham, “Siredon,”; Weismann, op. cit., pp. 572, 581, 620.

53) Richards, op. cit., pp. 5-61.

54) A. W. Meyer, “Some Historical Aspects of the Recapitulation Idea,” *The Quarterly Review of Biology* 10 (1935), p. 390; Ernst Mayr, “Recapitulation Reinterpreted: The Somatic Program,” *The Quarterly Review of Biology* 69 (1994), p. 225; Richards, op. cit., pp. 111-114.

55) Nick Hopwood, “Embryology,” Peter J. Bowler and John V. Pickstone, eds., *The Cambridge History of Science: The Modern Biological and Earth Sciences* (Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2009), p. 296; Ghiselin and Christiane Groeben, “Elias

그러나 이러한 배경적 요인만으로는 당시의 연구자들이 엑솔로틀의 변태를 그것의 진화과정과 연관시켜 파악하게 된 연원을 온전하게 설명하기 어렵다. 그러한 연관에는 역시 선별적 변태라는 엑솔로틀 특유의 현상이 매우 중요한 요인으로 작용했다고 보는 편이 보다 타당할 것이다. 예를 들어 쇼빈이 그랬던 것처럼 변태에 대한 환경적 요인의 중요성에도 불구하고 그것을 변태의 근본적인 원인 또는 유일한 원인으로 단정 짓지 않는 이상, 엑솔로틀의 변태에 대한 내적인 요인의 영향을 고려하지 않을 수 없다. 그리고 엑솔로틀의 변태로 인한 변화는 너무나도 크기에, 그 변태가 현재의 엑솔로틀에 이르러 나타난 격변으로 파악하는 것보다는 바이스만이 그랬던 것처럼 과거에 오랜 기간 동안 축적되어 나타난 변화를 다시 한 번 겪는 것으로 파악하는 것이 보다 현실성 있다고 할 수 있을 것이다. 즉, 엑솔로틀의 변태와 관련하여 엑솔로틀이라는 종에 내재되어 있을 수 있는 요인의 존재를 고려하고, 변태가 가져오는 변화의 급변성이 단기간에 형성되기란 어렵다는 점을 받아들인다면, 엑솔로틀의 변태 경향을 그것의 조상이 진화해 온 과정과 연관 짓게 되는 것은 매우 개연성이 높은 귀결이라고 할 수 있다. 따라서 엑솔로틀의 선별적 변태 현상은 전장에서 다룬 것처럼 종 규명에 난해함을 안겨다주었으나, 일단 그것이 확고한 현상으로 정착되자 엑솔로틀이 생물 진화의 과정과 관련한 연구대상으로까지 관심을 획득하는 데 있어 기여 요인으로 작용했다고 볼 수 있다.

5. 발생반복설에 끼친 엑솔로틀의 영향: 발생반복설의 배반사례이자 유형진화의 증거물

이상에서 보듯, 이제 엑솔로틀의 변태 메커니즘에 대한 생물학자들의 관심은 생물 진화의 과정에 대한 관심과 깊은 연관을 가지게 되었다. 따라서 엑솔로틀의 연구가 지닌 역사적인 가치를 평가하기 위해서는 그것이 진화 관련 연구에서 수행했던 역할들에 대한 고찰이 필수적이라 할 수 있다. 19세기 후반 헤켈에 의해 널리 알려지게 된 발생반복설의 요지는 “개체발생은

Metschnikoff, Anton Dohrn, and the Metazoan Common Ancestor,” *Journal of the History of Biology* 30 (1997), p. 212; Richards, op. cit., pp. 158-159.

계통발생을 반복한다”는 것으로, 동물의 개체발생 과정에서 나타나는 형태적 변화에는 해당 동물이 진화해 온 계통발생 과정에서의 변화가 재현된다는 의미이다.⁵⁶⁾ 여기서 개체발생의 범위는 배뿐 아니라 유생단계까지 포함되며, 발생반복설에서는 동물 종의 자손 개체의 배/유생단계에는 해당 개체의 조상들의 성체가 지녔던 특징이 나타난다고 본다.

그러나 헤켈이 1860년대와 1870년대에 걸쳐 유력한 근대적 생물학 이론의 반열에 올려놓은 발생반복설⁵⁷⁾에 대해 도처에서 도전이 제기되었다. 1885년 독일의 동물학자 콜만(Julius Kollmann)은 유생기의 특징이 그대로 성체단계에서도 유지되는 현상에 대해 유형성숙이라는 이름을 붙였다. 아울러 독일 자연철학(Naturphilosophie)의 신봉자였던 폰 베어(K. E. von Baer)는 구조적으로 교미가 불가능한 유충들 사이에서 발생하는 처녀생식(parthenogenesis)의 몇 가지 사례에 대해 보고한 바 있었다. 암컷의 역할 없이 개체가 증식하는 처녀생식 현상을 폰 베어는 유생생식(paedogenesis)이라고 불렀으며, 이 용어는 1891년 하만(O. Hamann)에 의해 널리 전파되었다.⁵⁸⁾

엄밀히 말하자면 유형성숙과 유생생식의 지칭 대상이 일치하는 것은 아니라고 할 수 있다. 유형성숙이 액면 그대로 지칭하는 것은 유생기의 특징을 지닌 채로 성체가 되는 현상이다. 그러나 일반적으로 성체 여부를 판단하는 기준은 생식 가능 여부와 밀접한 연관이 있기에, 유형성숙에서 ‘성숙’은 생식기관이 성숙했다는 의미를 담고 있다. 즉, 유형성숙은 생식기관의 성숙에도 불구하고 체기관의 발생(somatic development)은 지연되어, 형태학적으로

56) Maienschein, op. cit., p. 129.

57) 헤켈은 “개체발생은 계통발생을 반복한다”는 1866년의 저 유명한 경구에 이어 1874년에는 “계통발생은 개체발생을 일으키는 구동원인이다(Phylogenesis is the mechanical cause of ontogenesis)”라고 발표하면서, 계통발생은 개체발생의 동력이고 개체발생은 계통발생을 반복한다는 요지로 발생반복설을 보다 큰 차원에서 완성하였다. 근래까지도 적지 않은 생물학 교과서를 장식했던 그의 척추동물 배 발생도(vertebrate embryos)가 완성된 것도 이 때이다. Kurt M. Pickett, John W. Wenzel, and Steven W. Rissing, “Iconoclasts of Evolution: Haeckel, Behe, Wells & the Ontogeny of a Fraud,” *The American Biology Teacher* 67 (2005), p. 279; 발생학자 겸 과학사학자인 홉우드(Nick Hopwood)는 1874년도의 척추동물 배 발생도를 위시한 헤켈의 삽화들의 제작과정에 대한 재구성을 토대로 그의 삽화들이 학계와 지식인들 사이에 거센 영향과 논란을 불러일으켰던 과정에 대해 분석하고 있다. Nick Hopwood, “Pictures of Evolution and Charges of Fraud: Ernst Haeckel’s Embryological Illustrations,” *Isis* 97 (2006), pp. 260-301.

58) Gould, op. cit., pp. 179, 181.

유생상태가 과도하게 자랐음(overgrown larva)을 의미한다. 유생생식이라는 용어는 신체의 다른 부분은 유생단계임에도 불구하고 생식이 이루어졌다는 것으로, 생식 현상에 초점을 맞춘 개념이라 할 수 있다. 요컨대, 유형성숙과 유생생식은 개념적으로 각각 지칭하고 있는 현상 자체에는 차이가 있지만 양자 모두 유생기의 특징이 성체의 단계에서 나타나는 현상에 관한 것이라는 점에서 서로 밀접한 관계에 있으며, 조상종의 유생의 특징이 자손의 성체에 그대로 보유되는 식으로 생명체가 진화하는 유형진화의 구체적인 경로들이 될 수 있다.⁵⁹⁾

유형성숙 현상, 그리고 그것을 진화의 관점에서 파악한 유형진화의 아이디어는 발생반복설에 균열을 가하는 것이었다. 헤켈의 발생반복설에는 라마르크주의적(Lamarckian) 진화론의 관점, 구체적으로는 획득형질(acquired character, 獲得形質)의 유전과 같은 개념이 투영된 흔적들을 찾을 수 있는데, 가령 동물종의 개체발생 과정에서 조상종의 계통발생의 반복에 더하여 새로운 단계가 추가됨으로써 종의 진화가 이루어진다고 가정하는 것을 예로 들 수 있다. 그러나 이에 반해 유형진화는 계통발생의 과정에서 조상종의 계통발생의 ‘축소(truncation)’ 내지는 ‘단절(subtraction)’, 또는 종이 계통적으로 그 전의 조상의 상태로 ‘복귀’하는 것을 의미하고 있다. 유형진화는 동물종의 생활사(life-history)에서 점진적인 발생에 일종의 ‘퇴행(degeneration)’이 일어난 사례라는 것이다.⁶⁰⁾

엑솔로틀의 선별적 변태와 결합할 경우, 유형성숙이 발생반복설에 대해 지니는 침해의 요소가 매우 잘 드러난다. 만약 엑솔로틀의 조상이 육생동물의 단계로 진화했던 적이 없는 것이 확실하다면, 엑솔로틀이 유형성숙을 통해 수생동물인 채로 번식한다는 사실에 대해 그다지 놀랄 이유가 없을 것이다. 그러나 실험실에서는 엑솔로틀이 육생생활을 하는 도롱뇽으로 변태하는 경우가 엄연히 존재했기에, 엑솔로틀의 계통발생 과정에 육생생활의 도롱뇽으로서의 단계는 존재한 적이 없었다고 간주하는 것은 설득력이 없게 된다. 그렇다면 성체형 도롱뇽으로 변태하지 않은 엑솔로틀의 유형성숙은 조상들의 계통발생의 반복이 미완성인 채로 멈추어버렸다는 것으로, 유형성숙을 하는 미변태 엑솔로틀은 개체발생이 계통발생을 되풀이한다는 발생반복설

59) Raff and Kauman, op. cit., pp. 175-178.

60) Gould, op. cit., p. 181.

에 대한 직접적인 배반사례가 된다. 액솔로틀이 발생반복설에 대한 유일한 변칙 또는 위반사례였던 것은 아니지만,⁶¹⁾ 변태를 거치는 액솔로틀은 그것의 계통발생 과정에 육생의 도롱뇽 단계가 포함되어 있음을 예증하는 한편 변태를 거치지 않는(유형성숙) 액솔로틀은 그러한 단계의 반복이 개체발생 과정에서 중단되었음을 예증하는 것이기에, 액솔로틀의 선별적 변태 현상, 그리고 변태를 하지 않는 액솔로틀의 유형성숙 현상은 발생반복설의 핵심을 정면으로 반박하는 사례라고 할 수 있다.

액솔로틀이 유형성숙을 통해 발생반복설에 가한 균열은, 유형성숙 현상을 진화 메커니즘의 일환으로 접근한 유형진화 이론의 차원에서 보면 보다 큰 그림에서 고찰될 수 있다. 미변태한 액솔로틀은 조상종의 유생의 특징이 자손의 성체에 그대로 보유되는 방식으로 진화하는 유형진화를 보여준다. 그러나 발생반복설에 따르면, 형태학적 진화는 조상종의 계통발생에 새로 추가된 특징이 자손에 전달됨으로써 이루어진다. 따라서 발생반복설에 의하면 변태하지 않은 액솔로틀처럼 아가미가 달린 도롱뇽은 조상종의 한 단계이며, 이로부터 고등의 도롱뇽종은 변태를 통해 아가미가 없는 단계가 추가됨으로써 진화된다고 설명되어야 했다. 만약 자손의 개체가 조상종의 유생단계에서 멈춰 성숙해버린다면(따라서 조상종의 계통발생의 마지막 단계인 아가미가 없는 단계가 삭제된다면), 발생반복설에서 이야기하는, 조상종의 계통발생에 추가된 새로운 특징이 자손에서는 생략되는 셈이므로 발생반복설의 커다란 전제가 흔들리게 된다.⁶²⁾ 즉 변태하지 않는 액솔로틀은 유형성숙 현상을 뚜렷하게 보여주는 동물종일뿐 아니라, 자손의 성체가 조상종의 성체 특유의 특징을 생략한 채 조상종의 유생의 특징을 그대로 보유하는 유형

61) 네덜란드의 해부학자 볼크(Louis Bolk)는 태아화 이론(fetalization theory), 즉 인간은 그 조상종인 유인원의 태아의 특징을 닮는(태아화) 방향으로 진화해 왔다는 이론을 제기하였다. 예를 들어 갓 태어난 인간의 특징은 유인원의 태아의 특징을 닮아 있으며, 이러한 특징은 성체(성인) 때까지도 유지된다는 것이다. 이러한 태아화 현상은 조상이 유생 단계에서 지녔던 특징이 자손의 성체에 보유되는 방향으로 종의 진화가 이루어지는 유형진화 현상의 일종으로, 발생반복설의 대한 예외사례의 하나이다. Allan G. Brodie Jr., "The Behavior of the Cranial Base and Its Components as Revealed by Serial Cephalometric Roentgenograms," *The Angle Orthodontist* 25 (1955), pp. 148-160; Jos Vhrhulst, "Bolkian and Bokian Retardation in Homo Sapiens," *Acta Biotheoretica* 46 (1999), pp. 7-28.

62) Gould, op. cit., p. 179.

진화 현상을 보여주기에 발생반복설의 강력한 배반사례로 이해될 수 있는 것이었다.

헤켈은 엑솔로틀이 대단히 흥미로운 사례라는 점을 인정하면서도, 엑솔로틀은 (그것과 다른 인접 종들의 분기가 이루어진) 조상형을 그대로 보존해 온(a persistent ancestral type) 경우라는 설명으로 발생반복설을 옹호하였다.⁶³⁾ 진화과정에서 조상형이란 어떤 종 또는 생물 유형의 과거 조상이 지녔던 종 또는 유형을 의미하며, 복수의 종이나 생물 유형이 하나의 공통된 조상형을 지니는 현상 또한 일반적이다.⁶⁴⁾ 따라서 헤켈이 엑솔로틀이 그것의 조상형을 보존해 왔다고 말한 것은, 과거에 수생동물 단계에 있던 하나의 종으로부터 다른 도롱뇽 종들과 엑솔로틀이 분기했으며 다른 도롱뇽 종들은 시간의 흐름에 따라 육생동물로 진화한 반면 엑솔로틀은 여전히 분기 당시의 조상형의 특징을 그대로 지니고 있다는 의미를 담고 있다. 이러한 해석을 따른다면, 설령 자연상태에서 다른 도롱뇽들은 육생동물로 변태를 하는 것과 달리 엑솔로틀은 그러한 변태를 하지 않더라도, 그것은 엑솔로틀이 과거에 계통발생에서 겪었던 육생동물의 단계가 오늘날의 개체발생 과정에서는 삭제되어 있기 때문이 아니라 애초에 엑솔로틀이 육생동물의 단계를 겪지 않은 채 오늘날까지 세대를 거듭해 왔기 때문이라는 의미가 된다. 아울러 오늘날의 엑솔로틀의 일부 개체들이 변태를 거치는 현상은 다른 도롱뇽들은 이미 과거에 진화를 통해 진입을 완료한 육생동물의 계통발생 단계에 엑솔로틀이 이제 막 진입하고 있기 때문이라는 해석이 가능해진다. 튀빙겐(Tubingen) 대학의 동물학 교수였던 아이머(Gustave H. T. Eimer)가 발생반복설과 엑솔로틀의 선별적 변태 현상을 양립시키기 위해 취했던 설명 역시 헤켈의 그것과 궤를 같이 하는 것이었다. 그는 점박이 도롱뇽(spotted salamander)과 그 인접 종들의 경우에는 폐호흡 동물로의 변태가 법칙 수준으로 확고하게 정착된 현상인데 반해 엑솔로틀의 경우에는 변태 현상의 발생 빈도가 떨어지는 것은 그러한 변태 단계로의 엑솔로틀의 (종 차원에서의) 진입이 이제

63) Ibid., p. 181.

64) 공통된 조상형으로부터 종 또는 생물 유형의 분기를 다룬 19세기 후반의 연구들의 예로는 다음을 참조하라. Charles Sedgwick Minot, "Cephalic Homologies. A Contribution to the Determination of the Ancestry of Vertebrates," *American Naturalist* 31 (1897), pp. 927-943; Thomas W. Shore, "Relations of the Mammalia to the Ichthyopsida and Sauropsida," *Journal of Anatomy and Physiology* 21, pt. 3 (1887), pp. 362-373.

막 개시되었기 때문이라며 헤켈에 동조했다.⁶⁵⁾

그러나 액솔로틀의 변태는 현재의 액솔로틀에 새로 나타나는 변화로 파악하기에는 그에 수반되는 신체상의 변화가 너무나도 크다는 점에 주목했던 바이스만⁶⁶⁾은 헤켈이나 아이머와 같은 방식으로 액솔로틀의 선별적 변태 현상을 합리화할 수는 없었다. 바이스만의 다음 서술을 보면, 발생반복설의 틀을 훼손하고 싶지 않았으나 액솔로틀이라는 살아있는 배반사례가 지닌 위력을 외면할 수는 없었던 그의 고민이 드러난다.

액솔로틀은 발생반복설에 대한 정반대의 사례인 듯하다. 왜냐하면 액솔로틀 개체의 조상은 이미 변태된 도롱뇽(*Amblystoma*속)으로의 진화를 겪은 바 있지만 정작 액솔로틀의 개체발생에서는 성체 도롱뇽(*Amblystoma*속)의 특징은 아무 것도 남아있지 않기 때문이다. 그러나 모순은 분명하다. 개체발생의 진전 과정을 볼 때 그리고 그 전에 없었던 새로운 단계가 나타날 경우에도, 조상종의 단계들이 개체발생에 나타날 뿐이지만, 그 새로운 단계가 진정 새로운 단계가 아니라 더 먼 조상종의 계통발생의 최종단계라면... 바꿔 말해 더 먼 조상의 계통발생 단계로의 복귀라면, 이 경우는 직전의 조상종의 계통발생의 최종단계가 단순히 없어진 것일 뿐이다. 액솔로틀은 더 먼 조상형인 아가미 달린 동물로의 단계로 복귀한 것이며, [다만] 개체발생으로부터 남은 흔적은 각 액솔로틀 개체에 보유되었던 경향, 즉 우호적인 조건 하에서 [변태를 일으켜] 다시 도롱뇽 단계로 거슬러 올라가는 것이다.⁶⁷⁾

액솔로틀과 같은 유생형 도롱뇽을 저 먼 조상종으로 복귀한 것으로 보았던 바이스만의 이러한 해석은, 액솔로틀이 발생반복설 이론을 반증하는 유형진화의 전형적인 사례로 규정될 수 있음을 드러내는 것이었다. 그러나 정작 바이스만은 액솔로틀의 존재를 발생반복설에 모순되지 않는 현상으로 해석하고자 다소 모호한 단서를 덧붙였다. 요컨대, 액솔로틀이 보여주는 것과 같은 현상이 발생반복설에 대한 반론으로 받아들여지기 위해서는 귀납적 논증 과정을 통해 발생학자들이 의심 없이 받아들일 수 있을 정도로 입증 이루어져야 한다는 것이었다.⁶⁸⁾ 이는 말하자면 액솔로틀의 사례는 어디까지

65) Gould, op. cit., p. 181.

66) 각주 52 및 관련 본문 참조.

67) Weismann, op. cit., p. 611.

68) Gould, op. cit., p. 182.

나 예외적인 것이기에 그것이 보여주는 현상을 일반화하기에는 좀 더 많은 증거들이 필요하다는 요지였다.

유형진화의 사례로서 엑솔로틀이 지니는 중요성을 보여주는 또 다른 해석의 사례는 영국의 동물학자이자 진화생물학자 랭커스터(E. Ray Lankester)로부터 찾을 수 있다. 1880년에 『퇴행: 다윈진화론의 한 장(Degeneration: A Chapter in Darwinism)』이라는 제하의 에세이에서 랭커스터는 엑솔로틀의 중요성을 강조했다. 그는 엑솔로틀이 유생단계에서 성체로의 발생을 멈춘 채 변태를 꺼리는 현상을 가리켜 초유생화(super-larvation)라고 칭했는데, 이는 오늘날의 관점에서 유형성숙과 같은 개념이다.⁶⁹⁾ 당시에 엑솔로틀이 초유생화, 즉 유형성숙의 사례로서 지녔던 확실성과 회소성에 대하여 랭커스터는 다음과 같이 서술하고 있다.

초유생화가 엑솔로틀의 경우에서처럼 여러 지질시대와 동물계의 여러 그룹에서 발생할 가능성은 있다. 그러나 아직까지 우리는 (적절한 실험을 통해 성체형 도롱뇽으로 변태할 수 있는 엑솔로틀의 경우에서처럼) 어느 예외적 경우에도, 완전한 성체형을 회복하기가 어려운 경우에서도 초유생화가 발생한다는 것을 확신할 수 있는 적합한 증거를 찾지는 못하고 있다.⁷⁰⁾

발생반복설을 따르자면, 엑솔로틀은 성체형 도롱뇽으로 변화가 전개되어야 하는 통상적인 과정에서 나타난 변칙적인 사례로 치부되어야 했다. 그러나 랭커스터에 따르면 유형진화의 과정은 반드시 발생반복설에 따라 조상종계통발생의 성체 단계로 복귀할 필요가 없으며, 오히려 발생과정에서 유생단계에서의 변형이 일어나 새로운 적응이 나타날 수도 있다는 것이다. 따라서 유형진화가 일어난 성체는 계통적으로 이전에 없었던 점진적인 새로운 특징을 낳을 수 있으며, 이는 저 먼 조상종으로의 복귀(reversion)가 아니라 새로운 적응의 산물일 수 있다는 것이다. 즉, 엑솔로틀의 진화를 가져온 발생상의 변형은 배의 발생이 그것을 둘러싼 외적·환경적 조건과 상호작용하여 진행된 결과이며, 이러한 상호작용의 방향이 조상종이 지녔던 특징에 의

69) Joseph Lester, *Ray Lankester: The Making of Modern British Biology*, BSHS Monograph 9 (Oxford: British Society for the History of Science, 1995), p. 87.

70) E. Ray Lankester, "Degeneration: A Chapter in Darwinism," William Coleman, *The Interpretation of Animal Form* (New York: Johnson Reprint Corporation, 1967), p. 129.

해 제약을 받는 것은 아니라는 것이다.⁷¹⁾ 비록 랭커스터는 발생반복설의 지지자로 알려져 있지만, 그가 액솔로틀을 유형성숙(조유생화)의 전형적 사례로 파악한 것, 그리고 유형성숙이 발생반복 메커니즘에 얼마일 필요가 없음을 주장한 것은 액솔로틀의 존재가 발생반복설에 가한 균열을 보다 잘 드러내는 대목이다.

영국의 해양동물학자(marine zoologist) 가스탱(Walter Garstang)은 랭커스터의 주장에서 한 걸음 더 나아가, 발생상의 변형이 조상종이 지녔던 특징의 반복과는 무관함을 보다 직접적으로 주장했다. 가스탱은 발생 초기단계에서 변이의 발생은 혼한 현상임에 착안했다. 그리고 그는 해양무척추동물에 대한 일련의 연구를 통해, 유생 단계에서의 변이가 수반하는 놀라운 형태학적 변화는 유생의 개체가 지닌 환경에의 적응력의 산물이지 조상종의 개체가 기존에 지녔던 특징을 반복하고자 하는 기제와는 무관한 현상임을 주장하였다. 뿐만 아니라 가스탱은 이러한 개체발생 과정에서 적응 기제에 의한 변형을 통해 기존의 종으로부터 새로운 종으로의 진화적 분기가 일어날 수 있음을 주장하였다. 이 과정에서 가스탱은 비록 액솔로틀을 직접 지목하지는 않았으나, 종의 형질 변화가 개체의 미성숙기(배기, 유생기 등)에 일어나는 유형진화는 충분히 발생 가능한 현상이라고 주장하였다. 즉, 발생 과정에서의 적응으로 인한 변화가 발생 시기의 변동을 함께 수반할 경우 이는 성체의 형태에 급격한 변형을 가져올 수 있으며⁷²⁾ 이러한 변형의 결과로 종은 일찍이 그 조상 개체가 겪은 바 없는 새로운 계통발생 역시 겪을 수 있음을 주장하였다. 그 결과 가스탱은 개체발생은 새로운 개체발생을 창조하는 것이지 개체발생이 계통발생을 반복하는 것은 아니라는(“Ontogeny does not recapitulate phylogeny: it creates it.”) 요지로 발생반복설을 정면으로 반박하였다.⁷³⁾

19세기 말 이후 대두된 유전학의 발달 역시 발생반복설의 몰락에 기여했다. 유전학에 의하면, 유전자는 생식세포(gamete), 접합체(zygote), 유생(larva), 미성숙 동물(immature animal), 생식기관(reproductive organ) 등 개체발생의 다양한 단계들에서 동작할 수 있는 것으로 알려져 있었다. 그리고 개체발생

71) Ibid., pp. 128-130.

72) Nicholas D. Holland, “Walter Garstang: A Retropective,” *Theory in Biosciences* 130 (2011), pp. 249-250, 254-258.

73) Walter Garstang, “The Theory of Recapitulation: A Critical Re-statement of the Biogenetic Law,” *Linnean Journal of Zoology* 35 (1921), pp. 98-100, 인용은 p. 98.

에서 발생과정들(developmental processes) 사이에 상대적 속도 또는 시기의 차이는 발생과정들의 진도(속도)를 통제하는 유전자들의 작용 시간이 변화하는 것과 연관이 있다고 제안되었다. 즉, 유전자는 발생의 어느 단계에서든 작동할 수 있기 때문에 단순히 이러한 유전자들의 작동 시기가 변화하는 것만으로도 형태, 생리학적 적응, 행동 상에 진화적 변화가 야기될 수 있다는 것이다.⁷⁴⁾ 이러한 설명은 유형성숙과 같은 유형진화의 현상이 결국 발생과정들 사이의 시간차로 설명될 수 있다는 점에서(예를 들어 유형성숙은 체기관의 발생 진도에 비해 생식기관의 발생 진도가 현저히 빠른 경우라고 할 것이다) 유형진화론 아이디어에 대한 유전학적 설명이라고 할 수 있다. 발생과정의 진도를 조절하는 이러한 유전자로는, 헉슬리(Julian Huxley)의 제자였던 영국의 포드(Edmund B. Ford), 그리고 독일의 골드슈미트(Richard B. Goldschmidt) 등의 유전학자들은 물론 헉슬리를 포함한 발생학자-진화론자들에 의해 널리 알려진 진도유전자(rate gene)를 들 수 있다.⁷⁵⁾ 이처럼 유전학은 발생과 진화에서 유전자의 역할에 대한 고찰을 통해 유형진화론을 뒷받침함으로써 발생반복설이 효력을 상실하는 데 일조했다.

이상의 경과를 보면, 물론 엑솔로틀의 연구결과만으로 발생반복설에 중지부를 찍은 것은 아니었다. 이는 엑솔로틀에 대한 연구결과의 해석들의 상당부분은 발생반복설의 타당성을 전제로 인정하는 바탕 위에 엑솔로틀의 존재를 발생반복설과 연관 또는 조화시키는 방향으로 전개되었음을 보아도 알 수 있다. 그러나 동시에, 이러한 해석들이 필요로 했던 다수의 예외 조건들과 추가적인 가정들은 역설적으로 엑솔로틀의 존재와 발생반복설의 양립이 그만큼 난해한 것임을 드러내는 것이기도 했다. 이러한 시도들이 계속되었던 사실은 일차적으로는 당대의 생물학계에 드리워진 발생반복설의 강력한 영향을 여실히 보여준다. 그러나 동시에 이는 발생반복설과 배치되는 관계에 있는 유형진화의 아이디어가 발생반복설의 영향력에도 불구하고 명맥을 유지할 수 있었던 데는, 엑솔로틀의 존재가 이러한 아이디어에게 일종의 방파제 역할을 해 주었을 것이라는 해석을 가능케 한다. 즉, 발생반복설이라는 당대의 견고한 패러다임 못지않게 엑솔로틀이라는 살아있는 증거가 지지해

74) Raff and Kauman, op. cit., pp. 173-174.

75) Yasha Gall, "Julian Huxley: Developmental Genetics and the Theory of Evolution," *Ludus Vitalis* 19 (2011), pp. 5-7.

주는 유형진화 메커니즘 역시 발생과 진화의 문제라는 함수를 푸는 데 있어 견고한 상수(constant)로 간주되었다고 평가할 수 있다.

6. 나가면서

엑솔로틀이 멕시코로부터 프랑스 파리 뒤메릴의 실험실로 들어온 19세기 중후반 이후에 엑솔로틀을 대상으로 행해진 방대한 규모의 연구성과들⁷⁶⁾은 엑솔로틀이 지닌 미스터리를 연구하는 데 기여했을 뿐 아니라 유형진화와 같은 진화 메커니즘에 대한 제안에도 힘을 실어주었다. 발생반복설의 예외 사례로서 엑솔로틀에 할애되었던 주목과 관심에 대해서는 이미 굴드가 언급한 바 있지만, 본고에서 강조하듯 유형진화의 원리는 다름 아닌 엑솔로틀 연구를 자양분으로 삼아 성장해 온 면이 크다고 할 수 있을 것이다. 즉, 발생반복설의 위상이 강력한 가운데서도 엑솔로틀의 존재는 기각할 수 없는 상수로 취급받았다. 그와 같은 엑솔로틀의 확고한 존재는 그것의 선별적 변태 현상이 지니는 특징에 대한 19세기 중후반의 수십 년간의 연구 성과에 바탕을 두고 있었다. 뿐만 아니라 쇼빈과 바이스만의 사례에서 보듯, 엑솔로틀에 대한 관심이 생물의 진화 과정에 대한 관심으로 확장되는 과정 자체가 엑솔로틀의 선별적 변태가 지니는 특이성을 고려하지 않고는 설명되기 어려운 부분이 있다. 그리고 이러한 엑솔로틀의 선별적 변태 현상이 지닌 확실성은, 엑솔로틀의 종 규명 문제와 변태를 둘러싼 혼란상이 해결되지 않았더라면 확보되기 어려웠을 성격의 것이다.

이러한 점에서, 굴드가 묘사했던 엑솔로틀에 대한 발생학자들의 관심은 그 이전의 시기에 걸쳐 축적되어 왔던 엑솔로틀에 관한 지식의 진보가 발생학과 진화론의 영역에서 표출된 사건이라 할 수 있다. 본고는 바로 굴드가 미처 묘사하지 못했던, 그러한 이면에서 진행되어 왔던 지식의 변화에 대한 서술을 담았다. 즉, 엑솔로틀이 생물학자들의 관심을 끌기 시작한 시원(始

76) 이러한 연구들 중에는 엑솔로틀의 변태를 일으키는 내·외적 요인을 중심으로 자연적 수단 대(對) 인위적 수단의 영향에 대한 연구들과 엑솔로틀을 통한 진화 메커니즘에 관한 연구는 물론, 비록 본고에서는 다루지는 않았지만 배 발생과정에 대한 구체적 기술, 재생(regeneration) 실험, 생식의 기술과 번식 습성 등에 관한 연구에 이르기까지 다양한 방면의 연구들이 있었다. Smith, "Discovery of the Axolotl," p. 6.

原)은 물론 그것이 유형진화의 원리를 수호하는 실체적 증거로서 역할을 할 수 있었던 배경의 중심에는 항상 엑솔로틀의 선별적 변태 현상이 자리 잡고 있었다고 할 수 있는데, 본고는 바로 그러한 선별적 변태 현상이 엑솔로틀의 종 규명/추정에서 야기한 문제는 무엇이었으며 이러한 문제가 해결되는 과정이 어떻게 하여 생명의 발생 과정에 영향을 미치는 내·외적 요인의 역할에 대한 논란으로 이어졌는지, 이러한 요인에 대한 고찰이 생물의 진화 과정에 대한 고찰과 연결되는 과정에서 엑솔로틀의 선별적 변태 현상이 기여한 바는 무엇인지에 관한 통사적·분석적 서술을 시도하였다.

엑솔로틀이 지니는 발생학 연구사적 중요성은 비단 역사적인 유물로서의 위상에 국한되는 것은 아니다. 엑솔로틀 연구는 오늘날 진화를 발생 및 유전과의 연관성 하에 탐구하는 진화생물학, 진화발생생물학(evolutionary developmental mechanism), 즉 이보디보(evo-devo, devo-evo 또는 EDB) 분야에서도 주목을 받고 있다. 따라서 보다 현대적인 이보디보 분야에서의 엑솔로틀에 대한 연구사적 고찰을 시도하는 것은,⁷⁷⁾ 생물학 분야에서의 엑솔로틀의 연구사에 관해 본 연구가 미처 시도하지 못한 다른 한쪽 퍼즐을 찾는 의미가 있을 것이다.

77) Jessica A. Bolker, “Model Species in Evo-devo: A Philosophical Perspective,” *Evolution & Development* 16 (2014), p. 53.

A Historical Study of the Axolotl: Metamorphosis and Its Biological/Embryological Issues

GEONG Hae-Gyung (Hanyang University)

Abstract. The axolotl, *Ambystoma mexicanum* in its binomial name, lives its whole life in nature as an aquatic and gilled organism and reproduces in its juvenile form, which indicates that it is a neotenic salamander. However, it also surprisingly metamorphoses into an adult form of salamander which does pulmonary respiration. This study is a historical research on how the axolotl, introduced from its habitat(Mexico) to France in 1863, has been a significant research organism to the biologists of both Europe and North America in the late 19th and the early 20th centuries, considering the metamorphosis issues in embryology of those days. Particularly, the study deals with (1) the historic course whereby the axolotl came to draw the considerable attention of researchers, (2) the issues in its species identification and the investigation of the metamorphosis mechanism, (3) the controversies that the axolotl stirred in evolutionary biology with a particular attention to recapitulation theory.

Key words. axolotl, Auguste Duméril, metamorphosis, paedomorphosis, August Weismann