

탈국경적·학제간·협동생태적 연구로서의 동물행동학의 발달

20세기 초중반 본능이론을 중심으로

정혜경 (한양대학교)[†]

1. 들어가면서

19세기 유럽에서 박물학은 저변 측면에서는 아마추어들까지 활동 세력으로 포함하는 대중과학의 성격을 지닌 동시에, 깊이 측면에서는 과학적 접근법을 구사하는 전문적인 연구의 면모를 보여주고 있었다. 동물·식물·광물 등 자연물 전반에 대해 연구하던 박물학자들의 관심사는 하등동물의 행동에까지 이르렀다. 그러나 조류나 벌꿀의 행동을 시적 터치와 위트로 기술하고, 바바리원숭이(Barbary ape)의 행동에 인간의 동기와 지능을 부여하는 등 동물의 행동에 관한 한 과학적 정확성을 수반한 어떠한 체계적인 접근은 아직 요원했다.

동물행동학(ethology)에 대한 오늘날의 사전적 정의가 동물의 행동에 대한 과학적 연구(the scientific study of animal behavior)라는 데서도 볼 수 있듯이 동물행동학을 관통하고 있는 동물 관련 키워드는 행동이지만, 동물행동학의 태동은 동물의 본능에 대한 다발적인 연구 또는 고찰에 뿌리를 두고 있다. 동물행동학이라는 분야의 정체성이 확립되기 이전부터 동물의 행동은 본능이라는 관점에서 이해되기 시작했기 때문이다. 예를 들어 진화론의 정립자로 유명하지만 본디 박

[†] 이 논문은 2009년 정부(교육과학기술부)의 재원으로 한국연구재단의 지원을 받아 수행된 연구임 (KRF-2009-327-H00003).

물학자이기도 했던 다윈(Charles R. Darwin)은 그의 저서 『종의 기원』, 『인간의 유래』 곳곳에서 동물의 본능에 대하여 설명했다. 그 중 조류의 탁란, 개미의 노예화, 사회적 곤충의 불임의 카스트 등에 대한 관찰은 오늘날에도 우리의 관심을 끌고 있다. 그러나 자연선택설의 확립을 직접적인 화두로 삼았던 다윈은 종의 행동이 지닌 적응성에 초점을 두으로써 그의 진화론적 관심에 충실했을 뿐, 본능에 대한 충분한 사례나 동물행동에 대한 분석 틀을 제시하지는 못했다. 그럼에도 불구하고 본능이란 경험·학습의 기회와 무관하게 개체들이 똑같은 방식으로 수행되는 행동이라고 본 다윈의 정의는 오늘날에도 참고할 만하며, 그가 본능에 동물형태의 구조만큼이나 높은 중요성을 부여한 것 역시 높이 평가할 만하다.¹⁾

동물행동에 대한 연구가 하나의 과학분야로서 자리하는 과정에는 미국의 생물학자 휘트먼(Charles W. Whitman)과 크레이그(Wallace Craig), 유럽의 동물학자 로렌츠(Konrad Lorenz)와 틴베르헌(Niko Tinbergen), 그리고 미국의 심리학자 레허만(Daniel S. Lehrman)의 공이 크다 할 수 있다. 이들이 동물의 본능에 관해 수행한 연구들을 이론적·방법론적인 토대로 삼아 동물행동학은 과학분야로서의 지적 권위를 획득할 수 있었다. 예를 들어 로렌츠와 틴베르헌은 생물학자의 시각으로 동물행동에 대한 관찰·분석에 과학적·이론적인 토대를 제공

1) 다윈이 관심을 기울였던 동물행동의 몇몇 개념에 관해서는 다음의 설명을 참조하라. 탁란(brood parasitism)이란 어떤 새가 다른 종류의 새의 둥지에 알을 낳아 그 둥지의 입자로 하여금 부화, 양육을 대신하도록 하는 행동을 의미한다. 개미의 노예화란 일부 개미 종이 다른 종의 개미집을 습격해 부모·형제를 물어 죽이고 알과 번데기를 집에 데려와 키워서 노예로 부려먹는 것을 가리킨다. 아울러 이러한 악명 높은 개미들을 노예화개미, 이들의 노예가 되는 개미를 노예개미라 부른다. 개미들의 사회에서는 번식력을 일정 한도 내로 억제하기 위해 일부 계급은 번식의 기회를 박탈당하는데, 이러한 계급을 학자들은 불임의 카스트(sterile castes)라고 부른다. Bennett G. Gale, "Historical Origins," Lynne D. Houck and Lee C. Drickamer, eds., *Foundations of Animal Behavior* (Chicago: University of Chicago Press, 1996), pp. 5-12; Charles Darwin, "Instinct," *ibid.*, pp. 13-37.

하였으며, 이를 통해 고전적 동물행동학을 새로운 행동생태학 (behavioral ecology)으로 재편함으로써 현대 동물행동학의 발달을 가져온 장본인이다. 이들은 이에 대한 공로로 1973년 노벨 생리의학상을 공동수상하는 쾌거를 달성하였다.

그러나 동물행동학이 과학분야로서의 지적 권위를 인정받은 이후에도 그에 대한 역사학적 접근은 미흡한 수준이다. 흔히 동물행동 연구라 하면 텔레비전의 야생동물 다큐멘터리나, 모리스(Desmond Morris)의 『털 없는 원숭이』(*The Naked Ape*), 윌슨(Edward O. Wilson)의 『사회생물학』(*Sociobiology*), 도킨스(Richard Dawkins)의 『이기적 유전자』(*The Selfish Gene*) 등과 같은 베스트셀러들을 떠올린다. 동물행동학은 그 연구자들을 탁월한 저술가로 탈바꿈시킬 만큼 학술적으로나 대중적으로나 융성하고 있지만, 동물행동학의 발달역사에 대한 종합적인 서술과 의미 분석을 담은 연구는 여전히 연구자의 손길을 기다리는 상태이다.

우선 동물행동학의 발달역사를 조명하는 그동안의 연구는 주로 연대기적 서술, 개인적 회고록, 또는 인물 전기의 범주를 벗어나지 못하고 있는 것이 현실이다. 틴베르헌(Niko Tinbergen, 1969), 소프(W.H. Thorpe, 1979)와 같은 동물행동학자들이 자신들의 분야에 대한 연대기적 서술을 제공한 바 있으며, 심리학자이자 역사학자인 뒤스베리(Donald Dewsbury, 1985)는 동물행동학 분야의 형성에 기여한 19인의 동물행동학자들의 개인 회고록을 편집 출간한 바 있다. 카리코우(Theodora Kalikow, 1975), 리차즈(Robert Richards, 1979), 듀란트(John Durant, 1981) 등의 역사학자들 역시 동물행동에 대한 관찰·기술을 동물행동학이라는 과학의 반열에 올려놓은 인물들의 주요 아이디어의 발달과 수용 과정을 조명했다. 특히 동물행동학의 아버지로 평가받는 로렌즈에 대한 인물론적·전기물적 접근은 비교적 빈번하게 시도되어 왔다(예: R. I. Evans, 1975; A. Nisbet, 1976). 아울러 틴베르헌의 제자였던 크루크(Hans Kruuk, 2003)는 ‘생물학적 연구’로서의 동물행동학을 창안한 틴베르헌에 대한 전기를 선보인 바 있으며, 과학사학자인

부르크하트(Richard Burkhardt, 2005)의 저작은 로렌츠와 틴베르헌에 대한 인물론적 분석을 통해 동물행동학 분야의 구성에 연관된 지적 체계와 제도화 과정에 대한 통찰력 있는 해석을 보여주고 있다.²⁾

이상의 연구들이 동물행동학의 역사를 이해하는 데 있어 중요한 기초자료임은 분명하며 특히 부르크하트의 저작은 동물행동학 분야의 정립 과정 전반에 대한 해석의 기틀 마련을 시도하고 있는 것으로 높게 평가할 만하다. 그러나 이들 연구들은 공통적으로, 동물행동학의 역사에 드러난 융합적 과학 활동의 과정에 대한 해석에는 상대적으로 적은 관심을 할애하고 있는 측면이 있다. 이에 본고에서는 동물행동학과 그 유관 분야에서의 연구 활동에 대한 일련의 사료들을 취합하여, 동물행동학의 발달 과정이 유럽과 미국을 넘나드는 초국가적 맥락에서 본능연구를 둘러싼 지적 대립과 조정의 과정에서 다양한 개성을 지닌 인물들 간에 벌어진 역동적 교류의 산물이었음을 조명하고자 한다. 다시 말해 유럽과 미국에서 상이한 이해관계를 지닌 동물학 vs. 동물심리학, 동물학자 vs. 비교심리학자, 그리고 필드 기반 vs.

2) Niko Tinbergen, "Ethology," R. Harre, ed., *Scientific Thought 1900-1960, A Selective Survey* (Oxford: Oxford University Press, 1969), pp. 238-268; William H. Thorpe, *The Origins and Rise of Ethology* (New York: Praeger, 1979); Donald A. Dewsbury, ed., *Studying Animal Behavior: Autobiographies of the Founders* (Chicago: Chicago University Press, 1985); Theodora Kalikow, "History of Konrad Lorenz's Ethological Theory, 1927-1939: The Role of Meta-Theory, Theory, Anomaly, and New Discoveries in a Scientific 'Evolution'," *Studies in History and Philosophy of Science* 6 (1975), pp. 331-341; Robert Richards, "The Innate and the Learned: The Evolution of Konrad Lorenz's Theory of Instinct," *Philosophy of the Social Sciences* 4 (1979), pp. 11-133; John R. Durant, "Innate Character in Animals and Man: A Perspective on the Origins of Ethology," Charles Webster, ed., *Biology, Medicine, and Society* (Cambridge: Cambridge University Press, 1981), pp. 157-192; Richard I. Evans, *Konrad Lorenz: The Man and His Ideas* (New York: Harcourt Brace Jovanovich, 1975); Alec Nisbet, *Konrad Lorenz* (New York: A Helen and Kurt Wolff Book, 1976); Hans Kruuk, *Niko's Nature: A Life of Niko Tinbergen and His Science of Animal Behavior* (Oxford: Oxford University Press, 2003); Richard W. Burkhardt, Jr., *Patterns of Behavior: Konrad Lorenz, Niko Tinbergen, and the Founding of Ethology* (Chicago: University of Chicago Press, 2005).

실험실 기반의 연구전통 간의 건설적 상호비판을 통한 융화의 과정에서, 학술대회(congress), 심포지엄(symposium), 컨퍼런스(conference), 친선 방문(visiting)을 통해 과학이론의 소개와 비판과 독려, 인적 교류가 이루어진 “교역지대”³⁾의 장을 통해 동물행동학이라는 새로운 권위가 확립되어 갔다. 결국, 동물행동학은 유럽과 미국의 국경을 넘어 동물학자와 심리학자들이 학제간 편견을 버리고 상호간 동맹의 전선을 구축함으로써 협동 연구 활동이 이루어진 탈경계적 정립과정에 있었다.⁴⁾ 동물행동학 그리고 동물행동학자들에 관한 기존의 파편화된 연구들을 탈국경적·학제간·협동생태적이라는 관점에서 재구성하는 것은 동물행동학 발달 초기의 역사를 이해하는 새로운 관점을 제공하는 데 일조할 것으로 기대된다.

이를 위해 본고에서는 1) 본능이론의 정립과 개념화 과정이 동물행동학의 연구프로그램으로 자리하는 과정, 그리고 2) 그 과정에서 동물행동학 커뮤니티 성장을 둘러싼 다원적인 실태를 풀어내고자 한다. 본 연구가 본능이론의 전개 과정에 대해 페이지를 할애하는 것은 일차적으로는 본능에 관한 다양한 연구들이 점차 동물행동학으로 정립되어 갔기 때문이며, 아울러 이 과정에서 탈국경적·학제간·협동생태적 연구로서의 동물행동학의 발달과정이 잘 드러났기 때문이다. 다윈 이래 동물행동에 대한 주된 관심사는 본능이론을 중심으로 이루어져왔는데, 이러한 접근들은 동물학·심리학·생리학 등 다양한 전통의 배경 속에서 이루어져왔다. 그러나 아직 과학으로서의 지적 정체

3) 교역지대란 과학사학자 갤리슨(Peter Galison)이 제시한 개념적 틀이다. 한 분야의 전문지식을 가진 이들이 다른 분야의 전문지식을 가진 이들과의 상호교류를 통해 공통의 언어와 개념, 그리고 방법론을 만들어나가는 공간으로서의 교역지대에서 학제간 학문의 발달의 자극이 이루어진다는 것이다. 갤리슨의 교역지대론은 다음을 참조하라. Peter Galison, *Image & Logic: A Material Culture of Microphysics* (Chicago: University of Chicago Press, 1997), pp. 803-844.

4) 본 연구에서 인용하는 연구 저작들 역시 동물행동학의 발전사가 보여주는 이러한 특징을 다루지 않은 것은 아니지만, 일관되게 동물행동학의 탈경계적 정립 과정에 초점을 맞춘 통사적 연구로서의 면모는 상대적으로 약한 면이 있다.

성이 모호했던 초기 단계에서 동물행동 연구의 정립과정을 건인했던 것은 동물학과 심리학의 양 진영이 상대 진영을 배타적으로 소외시킴으로써 지적 우월성을 확보하고자 하는 영역간 경계설정에 의해서가 아니었다. 오히려 양 진영 간 공통의 지적맥락을 찾아 연구자간 상호소통에 근거하여 유럽과 미국의 지리적 국경은 물론 심리학·동물학·생리학 영역의 경계를 넘어 서로 융화·공존이 가능한 협동의 연구 생태계라는 교역지대의 장을 통해서였다.

2. 고독한 파이오니어들: 동물 본능에 대한 다발적인 접근들

동물행동학의 역사에서 최초의 선각자로는 20세기 전환기의 미국 생물학자 휘트먼(Charles W. Whitman)을 들 수 있다. 미국 생물학의 정체성을 수립하고 시카고 대학교에 생물학부를 창설한 휘트먼은 본디 진화와 유전이 그의 주요 관심사였지만, 동물행동의 연구에도 지대한 관심을 가졌다. 동물행동과 관련해서는 비록 2편의 논문을 발표했을 뿐이지만 휘트먼은 동물행동 연구에 대한 중요한 주장을 내놓았다. 첫째, 한 동물 종의 행동을 이해하고자 한다면 그 동물 행동의 전체 레퍼토리에 대한 상세한 지식은 물론 자연의 조건에서 동물의 자유로운 행동에 대한 관찰·실험이 기본 요건이라고 강조했다. 예를 들어 거미류(clepsine)의 소위 ‘속이는 듯 조용한 행동’은 실제로는 빛 자극에 대한 반응으로 나타난 행동임에도 불구하고, 거미류의 행동에 익숙하지 못한 관찰자는 이를 잘못 해석하여 위와 같은 이름을 붙이게 된 것이다.⁵⁾ 둘째, 비둘기 그룹을 대상으로 진화에 대한 연구를 수행하던 중 휘트먼은 여행비둘기(passenger pigeon), 산비둘기(ring dove) 등이 둥지 바깥에 알을 두는 본능적 반응에 대한 관찰, 그리고

5) Charles O. Whitman, "Myths in Animal Psychology," *Monist* 8 (1899), pp. 524-537.

비둘기 울음소리의 비교 연구를 통해 본능과 지능, 행동의 진화 사이의 관계를 분석했다. 이를 통해 본능이란 경험이나 모방을 통한 학습이 없이 나타나는 행동이라고 설명함으로써, 휘트먼은 동물의 본능행동은 생물의 형태학적 구조(morphological structure)와 마찬가지로 계통발생을 재구성하는 데 중요한 요소라고 강조했다.⁶⁾

휘트먼의 동물행동 연구는 크레이그(Wallace Craig)에게로 이어졌다. 시카고 대학에서 비둘기 행동에 관한 연구로 박사학위를 준비했던 크레이그는 비둘기의 생활사(life history), 비둘기 행동에 내재된 생물학적 기능과 본능, 행동 및 환경과의 상관관계를 연구했다. 근 500여종의 야생비둘기를 대상으로 크레이그는 서로 다른 비둘기 종의 독특한 발성 표현과 그 연관 행동을 통해 비둘기의 진화사를 재구성하고자 했다. 1907년에 발표한 논문에서 크레이그는 산비둘기의 발성과 노래는 비둘기 집단 내의 사회적 통제의 수단으로, 집단 내에서 사회적 행동에 중요한 영향을 끼친다고 주장했다. 이러한 사회적 행동에는 어린 비둘기의 먹이 구걸, 성적 행동의 자극에 따른 양식화된 행동, 등지의 선택, 영역의 수호 등등의 행동이 발성과 노래에서 나타나는 바, 이는 경험학습과 무관하게 이루어지는 본능에 가까운 행동임을 강조했다.⁷⁾

아마도 크레이그의 동물행동 연구에서 최고의 압권은 본능행동에 내재된 일정한 법칙성을 제시한 것이다. 크레이그는 행동이 일어나는 주기에서 욕구행동이라는 단계의 역할을 구별했으며 이는 완료행동과 분리되어 이해할 수 있어야 한다고 분석했다. 크레이그에 의하면, 본능행동은 즉각적으로 이루어지는 것이 아니라 다음의 단계들로 이루어져 있다는 것이다. 욕구를 충족시켜 주는 특정한 자극의 부재가 지속될 경우 동물은 그러한 특정한 자극을 찾아 헤매는 욕구행동

6) Charles O. Whitman, "Animal Behaviour," Jane Maienschein, ed., *Defining Biology: Lectures from the 1890s* (Cambridge: Harvard University Press, 1986), pp. 217-272.

7) Wallace Craig, "The Voices of Pigeons Regarded as a Means of Social Control," *American Journal of Sociology* 14 (1908), pp. 86-100.

(appetitive behavior)을 보이며, 그러한 자극이 충족될 경우 욕구행동은 중단되고 동물은 그 다음 단계인 완료행동(consummatory act)으로 이행하여 한동안 욕구행동의 휴지기가 찾아온다는 것이다. 다른 말로 표현하면, 크레이그는 본능행동을 특정한 자극에 대한 행동을 준비하는 단계에 해당하는 욕구행동과, 이를 완성해서 종료시키는 단계인 완료행동으로 구분하여 정의한 것이다. 크레이그는 완료행동은 종 특유의 정형화된 본능행동으로, 산비둘기의 물마시기, 등지 만들기, 등지 짚 찾기, 알 낳기, 짹짹기 등의 선천적 행동을 관찰했다. 크레이그의 본능이론은 본능행동은 선천적 반사의 반응(*innate reflex actions*)이라는 당시 생리학자들의 이론과는 차별화된 것으로, 본능행동을 반사행동 그 이상이라고 보는 것이었다.⁸⁾

그러나 크레이그의 동물행동 연구는 더 이상 진전을 보지 못했다. 부르크하트(R. Burkhardt)와 카리코우(T. Kalikow)의 논문이 보여주듯이, 연구자로서의 크레이그에게 가장 큰 걸림돌은 그의 연구를 둘러싼 분야의 지적 정체성의 모호함에 따른 제도적 지원의 한계였다. 시카고 대학을 졸업한 크레이그는 메인대학교에서 심리학 교수로서 출발했으며, 그 후 그의 연구 행보는 순탄치 못했다. 그 스스로는 동물행동의 연구프로그램을 고안하는 생물학자로서의 정체성을 가지고자 했지만, 어디까지나 심리학과에 속해 있었던 터라 그의 월경(越境) 시도 역시 한계에 부딪혔다. 메인대학교에서 그가 지냈던 철학자-심리학자로서의 정체성으로 인해 크레이그는 첫 번째 논문을 사회학 저널(*American Journal of Sociology*)에 게재하는 불가피한 선택을 해야 했다. 이 논문에서 크레이그가 비둘기 산란행동에 대한 생리적 분석보다는 심리적 요소의 영향을 더욱더 강조한 것은 바로 자신의 연구를 심리학계에 어필하고자 하는 그의 시도였음을 알 수 있다. 더욱이 크레이그는 메인에서 심리학·동물학 실험실도 없이 자신의 적은 월급

8) Wallace Craig, "Appetites and Aversions as Constituents of Instinct," *Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory* 34 (1918), pp. 91-107.

으로 겨우 연맹할 수 있었던 처지라 자신의 커리어를 만들어나가는 데 필요한 동맹자를 끌어낼 정치적·제도적 능력과 소양은 더더욱 부족했다. 결국 심리학자로 출발을 시도한 크레이그는 미국심리학회(American Psychological Association)에 가입했으며, 메인을 떠난 후에 하버드대학 방문교수로 머문 것 역시 심리학자로서였다. 이렇듯 크레이그의 연구는 그를 둘러싼 심리학의 외벽 속에서 고립되어가고 있었다.⁹⁾

그렇지만 심리학 분야의 다른 한 편에는 동물의 본능에 관한 연구의 요람 역시 존재했다. 동물의 본능에 대한 연구는 심리학에서도 수행되고 있었던 것인데, 이들 심리학자들은 생물학자로서의 마인드로 접근했던 크레이그와는 달리, 그들의 연구는 말하자면 ‘동물’의 본능이 아니라 동물의 ‘본능’에 관한 연구였기 때문에 심리학이라는 학문적 배경이 장벽으로 작용하지는 않았다. 일부 심리학자들은 인간이 아니라 동물의 의식, 마음, 또는 정신적 상태에 관심을 기울였다. 1920년대에 본능 개념을 대중화하는 데 중요한 역할을 한 영국의 맥두갈(William McDougall)은 동물행동의 핵심에는 본능이 자리한다고 주장했다. 맥두갈에 의하면 본능이란 행동을 이끌어내는 심리적 드라이브 또는 성향이라는 것이다. 동물의 모든 행동에는 각기 특정한 목적이 내포되어 있다는 요지에서 이른바 목적성 심리학(purposive psychology)을 제창했던 맥두갈은 모성 본능(parental instinct), 싸움 본

9) Richard W. Burkhardt, Jr., "Charles Otis Whitman, Wallace Craig, and the Biological Study of Animal Behavior in the United States, 1898-1925," Ronald Rainger, Keith Benson, and Jane Maienschein, eds., *The American Development of Biology* (Philadelphia: University of Pennsylvania Press, 1991), pp. 185-218; 말년의 크레이그에 대하여 다음을 참조하라. 동물행동학자로서의 크레이그는 제도권의 진입에 실패하면서 그의 연구는 잊혀져가고 있었다. 예를 들어, 1951년 캠브리지대학교의 소프(William Thorpe)는 하버드 대학교에서 동물행동학 강연을 마친 직후, 청중석에 크레이그가 있었음에 깜짝 놀랐다고 했다. 이유인즉 그는 크레이그가 유명을 달리한 것으로 믿었기 때문이다. Theodora J. Kalikow and John A. Mills, "Wallace Craig (1876-1954), Ethologist and Animal Psychologist," *Journal of Comparative Psychology* 103 (1989), p. 281.

능(pugnacious instinct), 섭식 본능(feeding instinct) 등 목적에 따라 총 13여개의 본능으로 동물의 행동을 분류했으며 본능행동의 발현은 구체적인 환경 불가능한 심리적 요소를 통해 설명될 수 있다고 보았다.¹⁰⁾

미국의 심리학자 왓슨(James Watson)도 본능의 연구를 수행했다. 왓슨은 동료 심리학자 래슬리(Karl S. Lashley)와 함께 플로리다 드라이 토르투가스(Dry Tortugas) 섬에서 갈매기 집단의 행동을 연구했다. 필드관찰의 중요성을 인지했던 왓슨은 갈매기 집단이 먹이를 구하는 행동, 물을 마시는 행동, 둥지를 만드는 행동, 구애를 하는 행동, 미로 학습 등을 관찰했다. 뿐만 아니라 연관된 종들의 행동을 비교 연구하여 본능은 “특정 대상 또는 대상의 부류에 반응하는 행동 양식으로, 선천적이며 학습과는 무관한 것”이라고 했다. 또한, 실험에 의하면 어린 동물은 부모나 상대 쪽으로부터 통찰학습(intuition)을 받아본 적이 없이도 동일한 상황에서 정확한 반응을 수행한다는 결과를 얻었다.¹¹⁾ 이후 동물행동에 대한 왓슨의 연구는 본능연구의 범주를 벗어나, 실험실 연구에 기초한 객관적 행동 관찰과 분석을 골자로 하는 미국 행동주의(Behaviorism)를 창시했다.

이상에서 보듯, 19세기 말에서 20세기 초 영미권의 생물학과 심리학 어느 쪽에서도 동물행동의 연구에 대한 통합되고 체계적인 분야의 비전을 발견하기란 시기상조였다. 다만 동물심리학(animal psychology)·비교심리학(comparative psychology)에서 동물행동의 진화, 자연에서의 행동관찰, 행동의 비교연구, 행동의 발달 등에 관한 산발적인 연구가 선보였을 뿐이다. 특히 동물의 행동 연구는 동물학과 심리학 양 분야

10) William McDougall, *An Outline of Psychology* (New York: Charles Scribner's Sons, 1924), pp. 92-93; “William McDougall,” C. Murchison, ed., *A History of Psychology in Autobiography* 1 (Worcester: Clark University Press, 1930), pp. 191-223.

11) J.B. Watson, “Instinctive Activity in Animals,” *Harper's Magazine* 116 (1912), pp. 376-379, 인용은 p. 376; *idem.*, “Recent Experiments with Homing Birds,” *Harper's Magazine* 121 (1915), pp. 457-464.

사이에서 줄타기를 하고 있었으며, 이러한 양상은 특히 미국에서 두드러져, 시카고, 하버드, 존스 홉킨스, 클라크 대학 등의 동물학과와 심리학부에서 동물의 행동에 대한 연구가 이루어지고 있었다. 심리학자 역사가자인 뉘스베리(Donald Dewsbury)가 북미권에서의 19세기 말 동물행동 연구의 약사(略史)를 잘 보여주고 있다. 예를 들어, 왓슨이 동물행동에 관한 강제운동설(tropism)¹²⁾을 주장한 생물학자 뢰브(Jacques Loeb)와 귀 집단의 행동연구를 수행한 심리학자 도날드슨(H.H. Donaldson)의 영향을 받은 것은 시카고 대학에서였다. 또한, 왓슨은 존스 홉킨스에서는 생물학자 제닝스(H.S. Jennings)의 사사를 받았다. 하등동물을 대상으로 한 연구에서 제닝스가, 동물이 지닌 내·외적 요소의 작용이 행동의 발현을 낳는다고 주장한 것은 마치 오늘날의 동물행동학자를 연상하게 한다. 귀의 학습행동의 신경생물학적 기반에 대한 연구로 유명했던 심리학자 래슬리는 제닝스와 왓슨의 영향을 받았다. 이외에도, 비둘기의 본능행동에 대한 강연으로 동물행동 연구의 중요성을 제시한 것은 시카고 대학의 생물학자 휘트먼이었지만, 1899년에 본능에 대한 휘트먼의 주장을 지지했던 것은 심리학자 손다이크(Edward Thorndike)였다. 휘트먼의 비둘기 그룹의 진화와 행동 연구의 사후출간을 편집한 것 역시 시카고 대학의 심리학자 카(Harvey Carr)였다.¹³⁾

동물의 행동 연구에 대한 생물학과 심리학 양 분야 간의 공존은 저널에서도 나타났다. 미국의 대표적 심리학자인 여키스(Robert M. Yerkes)가 1911년 창간한 동물행동저널(*Journal of Animal Behavior*)의 편집위원회에는 심리학자 손다이크, 왓슨, 카와 생물학자인 홈스(S.J.

12) 자크 러브의 강제운동설이란 동물의 양쪽 감각기와 근육이 같은 자극을 받으며 근육도 같은 반응을 나타내지만, 한쪽만 강한 자극을 받으면 생리적으로 균형을 잃어 근육은 바른 상태로 회복하는 운동으로 나가는 것을 의미한다.

13) Donald A. Dewsbury, "A Brief History of the Study of Animal Behavior in North America," P.P.G. Bateson and Peter H. Klopfer, eds., *Perspectives in Ethology, Whiter Ethology* (New York: Plenum Press, 1989), pp. 98-100.

Holmes), 제닝스(Jennings), 휠러(William M. Wheeler) 등이 골고루 섞여있었다. 이 저널은 심리학자, 생물학자, 필드박물학자를 대상으로 동물의 본능, 습관, 사회적 행동의 고찰은 물론 필드·실험실 연구를 출간했다. 심리학자들은 무척추동물을 중심으로, 생물학자가 척추동물 위주로 연구를 진행하는 등 연구대상은 서로 달랐지만, 이 저널은 당시에 동물행동 연구를 위한 유일한 소통의 장 역할을 충실히 수행했다. 안타깝게도 저널은 7년 정도로 단명했으며 그나마 그것이 유지될 수 있었던 것은 여키스의 정열적인 활동 덕분이었지만, 그 이면에는 동물 본능에 대한 다발적인 접근들의 존재가 있었다.¹⁴⁾

3. 로렌츠와 틴베르헌, 그리고 과학적 동물행동학을 향하여

동물행동학이라는 분야가 아직 뚜렷한 정체성을 드러내지 못하던 시기에, 여러 분야의 연구자들이 자체적으로 이론적 접근을 시도해나갔다. 그 기폭제는 유럽 대륙 오스트리아의 로렌츠(Konrad Lorenz)로부터 시작되었다. 로렌츠의 본능이론의 지적 체계의 확립 과정에 대해서는 리차즈(R. Richards, 1975), 브리겐트(I. Brigandt, 2005), 부르크하트(R. Burkhardt, 2005) 논문·저서들이 잘 보여주고 있다. 1903년에 태어난 로렌츠는 대학에서 의학을 공부했지만, 어린 시절부터 지녔던 동물에 대한 유별난 사랑은 그를 동물행동학으로 전향하도록 이끌었다. 비엔나 인근 알텐베르그에 위치한 거주지 겸 필드관찰의 실험장에서 로렌츠는 갈까마귀, 해오라기, 회색기러기, 까치류, 앵무새, 거위 등 조류들이 보여주는 자유로운 행동형에 대해 관찰과 분석

14) Richard W. Burkhardt, Jr., "The Journal of Animal Behavior and the Early History of Animal Behavior Studies in America," *Journal of Comparative Psychology* 101 (1987), pp. 223-230; Robert M. Yerkes, "Psychology in Its Relations to Biology," *The Journal of Philosophy Psychology and Scientific Methods* 7 (1910), pp. 113-124.

을 시도했다. 관찰뿐 아니라 스스로 동물들을 키워내는 데도 일가견이 있었던 로렌츠는 비교 관찰과 분석을 통해 행동의 발현 메커니즘을 규명하고자 했다. 1930년대 여러 편의 논문에서 로렌츠는 조류의 생득적(生得的) 행동이라는 것을 주장했다. 생득적 본능이란 개체발달 중 경험과는 무관하게 나타나는 정형화된 일정한 형태의 반응으로, 학습을 통해서 변화된 행동으로 진화되지 않는다는 것이다. 로렌츠는 종 특유의 행동(species-specific activity)으로서의 본능행동형은 생물의 구조와 마찬가지로 생물계통수를 재구성할 때 동일한 준거가 된다는 주장을 내놓았는데, 이는 앞서 휘트먼의 주장을 계승한 것이었다.

본능이론에 대한 로렌츠의 이론적 통찰은 멘토들의 영향으로부터 나왔다. 우선 베를린 동물원의 동물학자였던 하인로스(Oskar Heinroth)는, 어린 새를 고립시켜 학습경험을 배제한 채 양육한 실험(deprivation experiment)을 실시함으로써 동물의 본능에 가까운 종 특유의 행동을 분석하는 것이 가능하다고 보았다. 로렌츠가 종 특유의 생득적 행동은 학습 및 모방을 통해 획득된 행동과는 구별된다는 본능행동의 생득성(innateness)을 주장하는 과정에서 하인로스의 실험기법을 그대로 차용하였다. 또한, 동물에 대한 해박한 지식을 지닌 생물학자였던 워스켈(Jakob von Uexkull)로부터 로렌츠는 환경이라는 자극에 대한 동물의 사회적 반응관계를 의미하는 반려(companion)의 개념을 배웠는데, 이는 로렌츠가 해발인(releaser)이라는 아이디어를 정립하는 데 도움이 되었다. 로렌츠는 동물의 본능행동을 이해하는 핵심은 바로 이 해발인과 생득적 해발 메커니즘(innate releasing mechanism, IRM)¹⁵⁾과의 관계를 이해하는 데 있다고 주장했다. 해발인이란 어떠한 동물 종의 생득적 행동을 유발하는 데 필요한 특정한 자극의 일체로, 로렌츠는 구체적 자극에 해당하는 해발인으로부터 특정한 본능행동이 발현된다고 보았다.¹⁶⁾ IRM은 동물이 어떠한 환경적인 자극에 대하여 생

15) 훗날 고정행동형(fixed action pattern)으로 명칭이 바뀜.

특적으로 결정되어 있는 특정한 행동으로 반응하는 메커니즘을 의미하며, 동물행동에 대한 로렌츠의 이론에서 핵심에 해당하는 부분이다.

그러나 로렌츠가 고안한 본능의 개념화 과정에 가장 큰 영향을 끼친 지적 영감은 미국의 크레이그로부터 나왔다. 동물의 본능은 욕구 행동으로 시작하여 완료행동으로 전개된다는 로렌츠의 주장은 전장에서 살펴본 크레이그의 행동주기 분석을 차용한 것이다. 특히 크레이그의 욕구행동에 주목함으로써 로렌츠는 특정활동 에너지(ASE: action-specific energy), (해발인의) 역치저하(threshold lowering), 진공행동(vacuum activity) 등의 개념을 내놓았다. 우선 특정활동 에너지란 본능행동이 개시되기 위해 필요한 내적인 자극을 의미하는 개념으로, 어떤 특정한 본능행동이 정상적인 공백기보다 오랫동안 충족되지 않을 경우 특정활동 에너지는 마지막으로 본능행동이 해발된 이후 경과한 시간에 비례하여 점점 축적되어가게 된다. 특정활동 에너지가 축적되어가면서, 즉 해당 본능행동의 반복을 위한 준비상태가 점차 고조되어가면서 해당 본능행동의 발현을 일으키기 위해 해발인이 지녀야 할 최소한의 자극의 최소한의 크기는 줄어든다는 것, 즉 본능행동의 발현을 위한 해발인의 역치가 저하(threshold lowering)된다는 것이다. 이외에도 로렌츠는, 행동의 발현에 필요한 관련된 자극이 상당한 시간 동안 존재하지 않았음에도 불구하고 해당 행동이 해발되는 특이한 현상, 즉 진공행동에 대해 분석했다. 로렌츠가 말한 진공행동의 예는, 적절한 자극(예: 곤충)이 없는 데도 불구하고 동물이 사냥하거나 먹이를 쫓는 행동이 발현되는 것을 들 수 있다.

이상과 같이 로렌츠가 고안한 본능 행동형은 대체로 생득적이며 고정된 행동형이지만, 일부 행동형은 학습의 경험을 내포하고 있다고

16) 예를 들어 수컷 나방의 교미행동은 나방 중에 내재된 번식본능이 행동으로 촉발된 것이지만, 이러한 촉발은 무작위적으로 일어나는 것이 아니라 나방의 암컷이 방출하는 성페로몬을 계기로 일어난다. 즉, 해발인은 좀 더 쉬운 말로 표현하면, 특정한 본능적 행동을 일으키는 뇌관에 해당하는 자극이라 하겠다.

보았다. 이런 현상을 보여준 사례로 로렌츠는 각인(imprinting) 행동을 들었다. 각인의 대표적인 예는 새끼 오리가 갓 부화한 직후에 어미 오리만을 따라다니는 것이다. 그러나 각인 행동에서 새끼는 설령 어미 오리가 아니라 다른 동물이나 물체를 보는 경우에도 해당 물체를 따라다니는다는 점에서, 각인이라는 본능행동 자체는 생득적이지만 그 해발인에 해당하는 대상(움직이는 물체)은 학습을 통해 획득된 것이라고 보았다.¹⁷⁾

로렌츠의 본능이론은 기존의 이론에 대한 새로운 도전이었다. 로렌츠는 행동의 핵심에는 본능이 있으며, 그것은 획득된 학습이 아니라 생득성에 근거한 것이라고 주장했다. 이 과정에서 우선 로렌츠는 본능연구의 서막을 열었던 영국의 모건(Conway L. Morgan)의 주장을 거부했다. 일찍이 모건은 본능이 경험에 의해 획득된 지능행동으로 변화할 수 있다고 했다. 로렌츠는 생득적 본능이야말로 행동의 연구와 관련하여 여전히 규명이 필요한 부분이라고 보았는데, 그에 따르면 본능행동의 입지는 서로 적대적인 기계론자와 생기론자 간이라는 양극단의 중간 지대에 놓여있었다. 로렌츠는 미국의 행동주의에 영향을 받은 심리학자들이 본능을 구체적 자극에 대한 기계적 반응으로서 간주한 나머지 본능행동이 보여주는 복잡한 레퍼토리를 제대로 설명하지 못하고 있다고 비판했다. 반면에 행동주의를 반박했던 맥두갈과 같은 보수적 심리학자들에 대해서는, 그들이 목적에 따른 행동의 통제와 본능을 설명하는 데 있어서 환원 불가능한, 즉 더 이상 쪼개어 설명할 수 없는 심리적 요인들에 의존하고 있다고 비판했다. 이렇듯 로렌츠는 생기론과 기계론 모두에게 비판적인 입장이었지만, 그가 특히나 비판적이었던 쪽은 맥두갈의 본능이론이었다.

로렌츠는 본능행동을 단계별로 일어나는 일련의 행동(즉, 욕구행

17) Thorpe, *The Origins and Rise of Ethology*, pp. 53-58; Richards, "The Innate and the Learned," pp. 111-120; Ingo Brigandt, "The Instinct Concept of the Early Konrad Lorenz," *Journal of the History of Biology* 38(2005), pp. 571-608; Burkhardt, *Patterns of Behavior*, pp. 127-186.

동, IRM, 완료행동)으로 이해했으며, 본능은 일련의 행동을 통하여 특정 목적이 달성되는 과정이라는 맥두갈의 주장을 믿지 않았다. 오리가 새끼오리를 돌보고 먹이는 일련의 생득적 행동 반응(즉, 모성의 본능)을 보인 것은 오리가 한 가지 목적을 향한 본능에 의해 인도된 결과라는 맥두갈의 생각을 로렌츠는 비판했다. 로렌츠는 동물 개체의 목적성이 결여되는 행동으로 진공행동을 꼽았다. 예를 들어, 로렌츠가 길렀던 어린 찌르레기(starling)가 평소에 날아다니는 곤충을 보고도 그것을 잡아본 적이 없었음에도 어느 날 갑자기 곤충을 잡는 행동을 보인다면, 해당 행위는 맥두갈이 의미하는 것처럼 생물학적 목적을 성취하기 위한 본능행동이 아니라는 의미가 될 것이다. 결과적으로, 맥두갈의 목적성 심리학은 행동의 유발이 심리적·주관적 동기의 자극에 의해 일어난다는 심리적 관점을 표방했다면, 로렌츠는 심리적 동기가 아니라 생리학적 자극에 의해 행동 발현을 설명하는 인과적·생물학적 메커니즘이 필요하다고 보았다.¹⁸⁾

로렌츠의 정교화된 본능이론은 훗날 1949년 옥스퍼드에서 열린 심포지엄에서 소개된 [그림 1]과 같은 유체저수관 모델(hydronechanical model)이었다. 이 모델에 의하면, 특정한 본능행동에 유발하는 특정활동 에너지(ASE)가 저수관에 축적된다. 저수관의 출구는 밸브로 잠겨 있어 저수관의 액체물이 배출되지 못하고 있지만(즉, 본능행동이 발현되지 않고 있지만), 외부적 자극이라는 해발인과 함께 생득적 해발 메커니즘(IRM)에 따라 본능행동으로 해발된다는 것이다. 정리하면, 본능행동은 다음과 같은 단계별 요소로 설명된다. 특징의 행동을 위한 특정활동 에너지(ASE)에 의해 욕구행동이 발현되고, 해발인에 의해 IRM이 활성화되어 생득적 행동이 해발되면서 완료행동으로 마무리된다는 것이다. 이 모든 과정은 동물의 중추신경계에서 일어나는

18) Konrad Lorenz, "The Nature of Instinct,"(1937), translated by C.H. Schiller and D.J. Kuenen, eds, *Instinctive Behavior* (New York: International Universities Press, 1957), pp. 131-163.

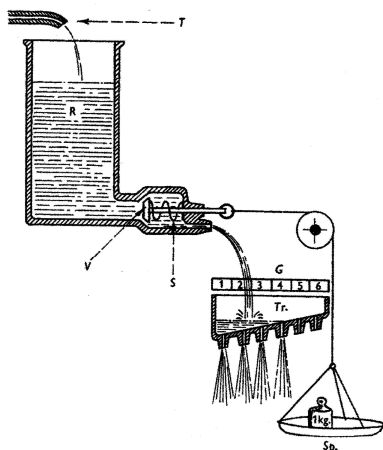


그림 1. 로렌츠의 유체 저수관 모델 [출처: Konrad Lorenz, "The Comparative Method in Studying Innate Behaviour Patterns," Peter H. Klopfer and Jack P. Hailman, eds., *Function and Evolution of Behavior: An Historical Sample from the Pens of Ethologists* (Menlo Park, California: Addison-Wesley Publishing Company, 1972).]

신경생리학의 과정, 즉 특정한 행동을 위한 에너지가 중추신경계에서 계속 생성이 되지만, 그러한 행동은 적절한 자극을 통해 에너지가 특정의 근육계에 반응함으로써 발현된다는 것이다.¹⁹⁾

생득적 행동과 해발인 연구를 통한 로렌츠의 본능행동 분석을 보다 체계적으로 확대한 이는 네덜란드의 틴베르헌이었다. 1907년에 태어난 틴베르헌은 어린 시절 동물과 야생생물의 매력에 빠졌다. 1932년 라이덴 대학에서 생물학 박사학위를 받았던 틴베르헌은 로렌츠와 함께 동물행동학의 개념적 발달에 있어 중요한 역할을 했다. 틴베르헌은 큰가시고기(stickleback)의 생식행동의 분석을 통해 본능행동의 수직적 조직화 모델(hierarchical organization model)을 제시했다.

19) Konrad Lorenz, "The Comparative Method in Studying Innate Behaviour Patterns," reprinted in Peter H. Klopfer and Jack P. Hailman, eds., *Function and Evolution of Behavior: An Historical Sample from the Pens of Ethologists* (Menlo Park, CA: Addison-Wesley Publishing Company, 1972), pp. 23-27.

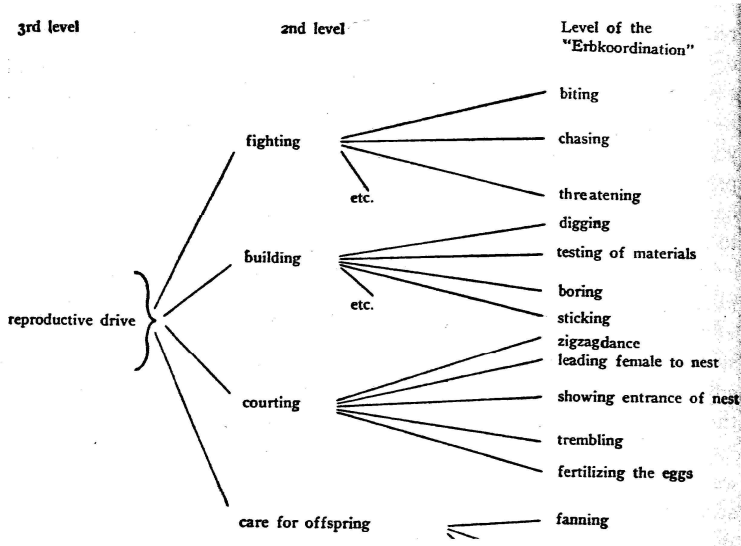


그림 2. 틴베르헌의 큰가시고기의 생식행동으로 본 수직적 구조화 모델 [출처: Gordon M. Burghardt, "Instinct and Innate Behavior: Toward an Ethological Psychology," in J.A. Nevin, ed., *The Study of Behavior: Learning, Motivation, Emotion, and Instinct* (Glenview, IL: Scott Foresman and Company,, 1973).]

[그림 2]에서는 편의상 각 본능행동의 계층이 가로로 전개되어 있지만, 그림 상에서 가장 왼쪽에 위치한 것이 가장 상위(super-ordinate) 계층에 해당한다. 일종의 충동(mood)에 해당하는 드라이브가 가장 상위의 계층에 위치하며, 이로부터 복수의 하위 드라이브가 파생되고, 또 각 하위 드라이브로부터는 복수의 행동이 파생되는 구조이다. 예를 들어 봄이 되면 수컷 큰가시고기는 내적 호르몬의 변화와 세력권 수호를 위해 생식 드라이브(reproductive drive)가 깨어난다. 이 생식 드라이브 단계로부터, 신호자극(signal stimuli)의 종류에 따라 싸우거나(fighting drive), 둥지를 만들거나(building-nesting drive) 암컷고기와 짝짓기를 하는(mating drive) 등의 다양한 하위 드라이브(sub-drive)가 일어난다. 예를 들어, 수컷 큰가시고기가 공격자의 등장이라는 자극에 처해서는 전투 드라이브(fighting submood)로 들어가든지, 또는 세력권의 경계에서 다른 암컷과의 조우라는 자극을 접하면 짝짓기 드

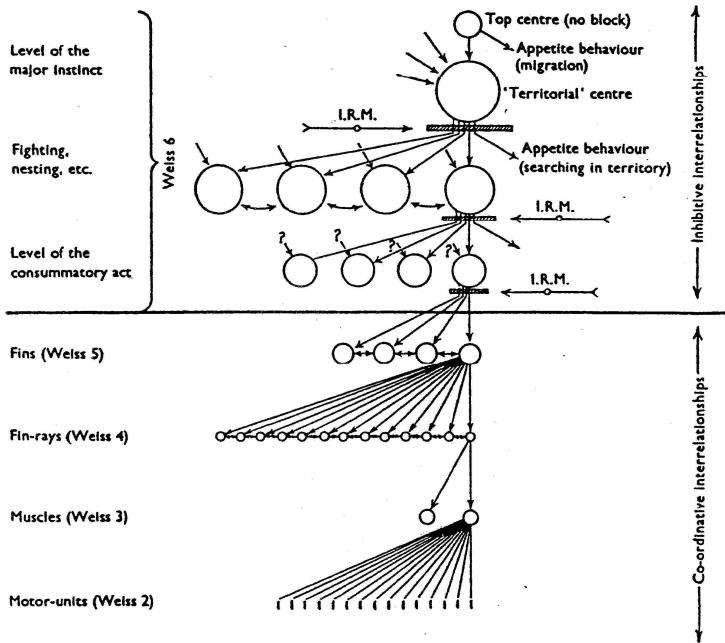


그림 3. 틴베르헌의 중추신경계의 수직적 조직화 모델 [출처: Niko Tinbergen, "The Hierarchical Organization of Nervous Mechanism Underlying Instinctive Behaviour," Lynne D. Houck and Lee C. Drickamer, eds., *Foundations of Animal Behavior* (Chicago: University of Chicago Press, 1996).]

라이브(mating submood)로 들어간다든지 하는 것이다. 또한, 이 짝짓기 드라이브 단계에서 어떤 자극은 수컷고기로 하여금 지그재그 춤을 추게 한다든지(zigzag dance) 또는 어떤 자극은 수정시키기(fertilizing the eggs) 등의 행동을 이끈다고 분석했다. 틴베르헌은 수직적으로 조직화된 구조는 모든 행동에 적용되며 각 단계의 행동들은 인과적 분석에 의해 설명된다고 주장했다.

틴베르헌의 모델과 로렌츠의 모델은 여러 면에서 궤를 같이 했다. 첫째, 틴베르헌은 모든 드라이브와 그 행동형은 고정된 생득성을 보여주며 각 행동형은 IRM에 의해 해발된다고 했다(그림 3). 또한, 본능은 일련의 욕구행동과 완료행동으로 이루어지며, 욕구행동은 보다 구

체적이고 낮은 단계에서의 행동으로 구체화된다고 했다. 예를 들어, 생식 드라이브가 활성화되면 가시고기는 얇은 민물로 이동한다. 이어서 민물 온도의 상승과 식생의 시각적 자극을 만나면 등지를 칠 적절한 영역을 찾는 등지 만들기(building·nesting subdrive) 단계의 욕구행동으로 해발된다는 것이다.

틴베르헌의 모델은 로렌츠의 모델보다도 한층 구조적인 체계를 갖추었다. 로렌츠의 모델에서 각 본능행동형은 그 자체의 특정활동 에너지(ASE), 적절한 자극·해발인과 그 내적 해발 메커니즘을 지닌다. 반면 틴베르헌의 모델에서는 행동은 신호자극에 의해 해발된 많은 드라이브들은 단순히 운동신경의 반응(motor response)이 아니라, 동물로 하여금 보다 구체적인 행동을 준비하게 만드는 내적 반응이라는 것이다. 비록 틴베르헌은 저수관에서 쌓여가는 에너지의 축적(특정활동 에너지, ASE)이라는 로렌츠의 이론이 지니는 가치를 인정했지만, 그와 같은 에너지가 하나의 구체적인 반응형이라는 가정에는 동의하지 않았다. 틴베르헌은 로렌츠의 특정활동 에너지의 축적보다는 중추신경계의 신경생리학적 요소에 근거한 인과관계가 동물의 행동을 이해하는 데 유효하다고 보았다.

틴베르헌의 모델은 수직적 피라미드형의 구조를 띄고 있는데 이 구조란 신경중심계를 의미한다(그림 3). 각 신경계는 항상 내적으로 축적되는 일종의 준비상태로, 신경계의 방출은 억제장치에 의해 막혀 있지만, 충분한 신호자극이 생기며 생득적 해발 메커니즘(IRM)으로 작동되며 이 IRM이 억제장치를 제거하면서 본능행동이 해발된다는 것이다. 즉 보다 상위의 신경계(예를 들어 생식 드라이브)는 하위의 신경계(예를 들어 싸움하기, 등지만들기, 짹짹기 드라이브)에 영향을 주며 그리고 바로 이 하위의 각 신경계는 보다 더 하위의 신경계(예를 들어, 지그재그 춤추기, 수정시키기 등)에 영향을 준다. 이러한 신경계들은 욕구행동이라 불리는 상황을 찾으려는 행동을 시작함으로써 작동하며 이 욕구행동은 보다 하위 단계의 신경계에서 해당반응을 해발하는 데 필요한 신호자극을 제공하는 상황까지 계속되며 최

종의 완료행동으로 종결된다고 틴베르헌은 주장했다.²⁰⁾

요컨대, 본능행동의 이론화 과정에는 크레이그의 욕구-완료행동, 로렌츠의 해발인과 생득적 해발 메커니즘(IRM), 틴베르헌의 중추신경계 모델 등 혁신적 개념은 전문분야로서의 동물행동학의 과학적 합법성(scientific legitimacy)을 세우는 지적 근거가 될 수 있었다. 그러나 새로운 분야를 개척하는 이들에게 현실은 녹록치 않았다. 전장에서 살펴본 비운의 크레이그의 경우와 유사하게 로렌츠 역시 동물행동학 연구를 지원해 줄 제도권에로의 진입은 결코 쉽지 않았다. 1930년대 동물행동에 대한 연구를 시작했을 때, 로렌츠는 알텐베르그 거주지 인근 다뉴브섬 조류연구소 설립을 위한 지원에도 실패했으며 쇤브른(Schonbrunn) 동물원의 원장직도 얻지 못했다. 비엔나 대학 심리학연구소(Karl Buhler's Institute of Psychology)에서 무급강사로 활동하다가 1940년 독일 쾨니스베르크(Koenigsberg)대학에서 잠깐 심리학 교수로 재직했으며 2차 대전 이후에 막스플랑크연구소에서 동물행동학자로서 은퇴했다. 아직 하나의 과학분야로서 성숙하지 못한 시절 동물행동학자들은 늘 제도적 한계에 부딪혔다.

4. 틴베르헌과 탈국경적 협동 네트워크의 조성

20세기 초 생물학의 중심이 관찰생물학에서 실험생물학으로 옮겨가는 대전환이 이루어지는 가운데²¹⁾ 동물행동학은 그다지 주목을 끌지 못했다. 19세기 말 미국의 휘트먼과 크레이그에 의해 동물행동 연구가 시작되어 1930년대~40년대 유럽의 로렌츠와 틴베르헌이 그 지

20) Niko Tinbergen, "The Hierarchical Organization of Nervous Mechanism Underlying Instinctive Behaviour," reprinted in Houck and Drickamer, eds., *Foundations of Animal Behavior*, pp. 406-412.

21) 관찰생물학에서 실험생물학으로의 추이에 대하여 다음을 참조하라. Jane Maienschein, Ronald Rainger, and Keith R. Benson, "Introduction: Were American Morphologists in Revolt?," *Journal of the History of Biology* 14 (1981), pp. 83-87.

적 바통을 이었지만, 연구의 시너지를 위한 커뮤니티의 조성은 용이하지 않았다. 동물행동 연구자들은 대서양 양편 미국과 유럽 도처에 드문드문 흩어져있을 뿐이었다. 아직 과학적 커뮤니티가 처한 열악한 제반 상황을 타개하기 위한 전략적 선택은 연구자 상호간 동맹관계의 조성이었다. 그것은 미국과 유럽의 지리적 경계를 뛰어넘는 탈국경의 상호교류였으며, 그 시작은 미국 아마추어 조류학자 니스(Margaret Nice)로부터 비롯되었다. 대학에서 심리학을 전공한 니스는 필드의 조류학자로 전향했다. 그러나 니스는 조류 행동의 분석에 필요한 전문이론가의 도움이 절실했으며, 그러한 니스의 고민을 해결해 줄 수 있는 돌파구는 과학자간의 인적 접촉과 사회적 교류를 통해 아이디어의 교환과 소통이 이루어지는 과학 컨퍼런스의 장을 활용하는 것이었다. 그 본격적인 기회는 1938년 옥스퍼드에서 국제 조류학 학술대회에서 마련되었다.

니스는 미국자연사박물관(American Museum of Natural History)의 진화생물학자인 마이어(Ernst Mayr)를 통해 유럽의 로렌츠와 그의 멘토인 하인로스, 그리고 영국의 헉슬리(Julian Huxley)를 만났다. 옥스퍼드에서 니스가 발표한 노랑참새(song sparrow)의 세력권 수호와 짝짓기 행동에 대한 필드연구는 조류학자들의 큰 관심을 끌었으며, 동시에 니스는 로렌츠가 지닌 조류 행동의 다양성에 대한 해박한 지식, 그리고 본능적 행동을 일으키는 해발인(releaser)의 개념에 대한 이론적 성찰에 깊은 감동을 받았다. 옥스퍼드 학술대회가 끝나고 니스는 로렌츠의 알텐베르그를 방문하였다. 두 사람은 실험실에서의 흰쥐의 행동에 관심을 할애하는 동물심리학자의 연구는 지나치게 편협하다는 데 공감하면서 자연의 야생 조건에서 동물의 행동에 대한 연구의 필요성을 역설하는 등 서로 의견이 잘 통하는 상대였다. 니스는 미국의 조류학자들과 로렌츠를 잇는 가교의 역할을 자처했는데, 예를 들어 미국의 조류학자들에게 자신들의 논문 별쇄본을 로렌츠에게 전달하도록 했다. 니스의 역할에서 가장 주목할 것은 그가 로렌츠와 크레이그를 연결해 준 매신저였다는 점이다. 로렌츠는 니스가 주선한 크

레이그와의 서신 교류가 매우 유익했음을 니스에게 털어놓았으며, 심지어 크레이그를 “현존하는 최고의 동물행동학자”라고 평했다. 실제로 로렌츠가 역치저하 개념을 고안해 낸 것은 크레이그와의 서신교류를 통해 그의 욕구행동 개념으로부터 영향을 받은 이후였다.²²⁾

이 무렵 유럽에서도 동물행동 연구자 동맹의 네트워크가 가시화되고 있었다. 1936년 네덜란드 라이덴의 〈본능에 대한 심포지엄〉에서 로렌츠와 틴베르헌과의 역사적 만남이 이루어졌다. 이 무렵 틴베르헌은 박사학위를 받은 직후 본격적으로 동물행동학자로서의 활동을 시작하던 때였다. 이 심포지엄에서 해발인, IRM, 특정활동 에너지 등의 새로운 개념을 제시하면서 동물행동 연구의 새로운 도전장을 내민 로렌츠의 야심찬 발표는 틴베르헌을 사로잡았다. 처음부터 두 사람은 동물행동학이라는 새로운 분야의 탄생이라는 공통의 관심사를 지니고 있었다. 로렌츠가 동물의 행동을 본능적으로 이해하는 데 능통했다면 틴베르헌은 신중한 실험가로서 동물행동의 과학적 일반화를 시도했으며 이론의 완성에 능력을 발휘했다. 이 두 사람의 상호적 능력이 동물행동학의 역사에서 빛을 발휘했다. 예를 들어, 동물행동학의 생득적 해발 메커니즘(IRM)은 로렌츠 스스로도 자신과 틴베르헌 중 어느 누가 먼저 고안한 개념인지를 가늠하기가 어렵다고 고백했을 정도로, 이 두 사람에 의한 복수발견의 사례로 평가되고 있다.²³⁾ 심포지엄에서 만난 두 사람 사이에는 평생에 걸친 우정과 협력이 시작되었다. 이듬해 1937년 틴베르헌은 로렌츠의 알텐베르크를 방문했

22) Margaret Morse Nice, *Research Is a Passion with Me* (Toronto: Consolidated Amethyst Communications, 1979), pp. 128-135, 인용은 140-141, 그리고 172-180; Gregg Mitman and Richard W. Burkhardt, Jr., “Struggling for Identity: the Study of Behavior in America, 1930-1945,” Keith R. Benson, Jane Maienschein, and Ronald Rainger, eds., *The Expansion of American Biology* (New Brunswick: Rutgers University Press, 1991), pp. 179-186; Brigandt, “The Instinct Concept,” pp. 581-582.

23) Niko Tinbergen, “Watching and Wondering,” Dewsbury, ed., *Studying Animal Behavior*, pp. 443-447; Konrad Lorenz, “My Family and Other Animals,” *ibid.*, p. 269.

고, 그 곳에서 두 사람은 회색기러기의 알 굴리기 본능행동에 대한 공동실험을 통해 동물의 행동이 자극에 반응하는 복잡한 현상을 분석했다.²⁴⁾

로렌츠와의 극적인 만남 이후 틴베르헌은 동물행동학이 제도적 안정기로 자리하는 데 큰 역할을 했다. 네덜란드-미국 재단의 도움으로 미국을 방문할 수 있었던 1938년은 틴베르헌에게 또 하나의 기회의 시기였다. 틴베르헌은 동물행동학의 ‘순회 세일즈맨’의 역할을 자처하고 나섰다. 이미 왓슨의 행동주의 전통의 심리학이 강세였던 미국을 타겟으로 틴베르헌은 동물행동 연구의 새로운 경향을 전파하고자 했다. 그는 예일대학 교수 겸 플로리다 오렌지 파크 연구소 소장인 심리학자 여키스²⁵⁾를 만나는가하면 미국자연사박물관의 노블(G. Kingsley Noble)을 방문했다. 카멜레온의 사회적 행동과 호르몬의 효과 규명과 같은 실험연구를 수행한 바 있던 노블은 미국자연사박물관에서 동물행동의 연구에 전념하는 독립분과를 세웠다. 바로 이 동물행동학부가 심리학자 시나일라(T.C. Schneirla), 비치(Frank A. Beach), 레허만으로 이어지는 미국 동물행동 연구의 산실이 되었다. 아울러 미국 순회 방문을 통해 틴베르헌은 미국의 조류학자들과도 친숙한 만남을 도모하는 등, 동물행동 연구자의 커뮤니티를 조성하려는 틴베르헌의 노력은 성과를 거두고 있었다.²⁶⁾

그러나 이어 발발한 제2차 세계대전은 동물행동 연구자의 커뮤니티의 구성에 일대 위기를 가져왔다. 독일 나찌 체제에 연루되었던 로렌츠의 행보는 전쟁 중에 끊어졌으며²⁷⁾ 이러한 공백기를 이어간 것

24) 회색기러기는 둥지 바깥에서 알과 같이 생긴 물체에 대하여 부리를 둥지 쪽으로 알을 굴리는 본능행동을 보이는데 하며, 동시에 부리(몸 전체)를 이용하여 둥지 방향으로 알을 굴리도록 유지하는 측면균형을 조정하는 반응이 해발된다 고 분석했다. Kruuk, *Niko's Nature*, pp. 90-98.

25) 여키스는 미국 심리학의 중심적인 인물이었다.

26) Kruuk, *Niko's Nature*, p. 143; Dewsbury, "A Brief History of the Study," Bateson and Klopfer, eds., *Perspectives in Ethology*, p. 102.

27) 독일 나찌 정권하의 로렌츠의 활동에 대해서는 본 논문의 연구범위를 벗어난다.

은 틴베르헌이었다. 전쟁이 끝나자마자 틴베르헌은 유럽과 미국 곳곳에 흩어져있었던 동물행동 연구자 네트워크를 부활시켜 활동을 공유하고 정보·아이디어를 교환하는 탈국경적 소통을 재개하고자 했다. 전쟁이 끝난 직후인 1946년 틴베르헌은 다시 미국을 순회하며 동물행동 연구에 대한 세일즈 활동을 재개했다. 틴베르헌은 버클리대학, 칼텍, 월슨조류클럽, 시카고대학, 위스콘신대학 등에서 동물의 생득적 행동의 본질에 대한 순회강연을 통해 유럽대륙의 동물행동학을 미국에 전파했다. 두 번째로 방문한 미국자연사박물관에서 노블을 계승한 심리학자 비치, 래슬리와 맺은 관계는 틴베르헌으로 하여금 동물행동 연구에 관심 있는 심리학자들로부터 동물행동 연구에 대한 과학적 아이디어와 자문을 얻는 계기를 만들어 주었다. 틴베르헌이 심리학자들과의 협력 커넥션을 도모한 것은 그가 1948년에 저널(Behavior)을 창간했을 때 비치를 편집위원으로 위촉한 것에서도 드러난다.

틴베르헌이 옥스퍼드대학으로 자리를 옮기면서 동물행동학 분야의 지적 정체성은 더욱 더 공고하게 확립되어갔다. 1949년 영국 실험생물학협회(The Society for Experimental Biology)의 후원으로 동물행동학의 이론적·방법론적 분석에 대한 심포지엄이 캠브리지에서 개최되었다. 심포지엄은 전쟁으로 상호 연락이 끊겼던 동물행동 연구자들 간의 만남과 소통을 재개시켰다. 이 심포지엄을 통해 틴베르헌과 로렌츠의 재회가 이루어졌을 뿐 아니라, 심포지엄 개최에 큰 역할을 했던 곤충학자로서, 로렌츠의 동물행동학으로 전향한 캠브리지의 소프(William Thorpe)가 혜성같이 등장했다.

특히 심포지엄에는 캠브리지의 그레이(J. Gray), 리스만(Hans Lissmann), 그리고 미국의 와이스(Paul Weiss) 등의 생리학자들이 대거 참여했는데, 이들의 눈길을 끈 것은 로렌츠와 틴베르헌의 신경생리학적 모델에 대한 발표였다. 로렌츠와 틴베르헌은 행동의 제어로서 중추신경계의 모델을 강조했는데, 특히 [그림 3]에서와 같은 틴베르헌의 신경계의 수직적 구조화 모델은 단계별로 특정행동의 발현에 관

여하는 복잡한 행동군(群)의 변화를 설명할 수 있었다. 그의 모델은 동물의 일반행동에서부터 보다 세밀한 구체적인 행동의 기술에도 적용시킴으로써 중추신경계의 자기분화(self-differentiation)에 대한 미국 생리학자 와이스의 입장을 포괄할 수 있었다.²⁸⁾

틴베르헌의 모델은 동물의 행동을 이해하는 데 있어 인접분야인 신경생리학자와의 공통의 언어 및 방법론을 공유하고자 하는 의도가 있었다. 한편으로는 전문 과학분야로서의 생리학과의 밀착을 통해 동물행동학의 과학적 객관성을 확보하는 것은 물론 다른 한편으로는 동물의 행동연구에 공통의 관심사를 지닌 생리학자들과의 또 하나의 네트워크를 통해 양 분야간 협동의 연구생태계를 향한 일종의 교역 지대가 만들어가고 있었다. 확실히, 틴베르헌의 주도 아래 동물행동 연구는 이들 분야간의 경쟁이 아니라 상호협력에 기반을 둔 지적 소통을 통해 성장하고 있었다. 이제 동물행동 연구는 또 하나의 교역지대의 조성으로 나아가게 되는데, 그 과정에서 일찍이 본능연구의 또 하나의 축 역할을 해왔던 심리학 진영과의 갈등이 예고되어 있었다.

5. 레허만 vs. 로렌츠, 그리고 심리학과 동물행동학의 교역지대

로렌츠와 틴베르헌은 행동을 이해하는 데 있어 내적·주관적 성찰에 대한 접근을 취하는 동물심리학에 원칙적으로 거부했지만, 틴베르헌은 그렇다고 반드시 대립의 각을 세울 필요가 없다고 보았다. 오히려 동물행동학이 과학으로서의 신뢰성을 확보하기 위해서는 심리학 진영과의 전략적 협조가 필요하다고 틴베르헌은 생각했다. 특히 미국 심리학 진영은 동물행동학의 지적 정체성 수립에 있어 하나의 걸림돌로 작용해 왔었기에, 이를 해소하는 것은 반드시 필요한 과제였다. 미국에서 동물행동 연구는 대체로 비교심리학에 의해 이루어져왔다.

28) Kruuk, *Niko's Nature*, pp. 143-148.

20세기 초 왓슨의 행동주의의 유산에 사로잡힌 미국 비교심리학의 전통은 실험실 미로 상의 흰쥐를 대상으로 한 학습행동을 인간과 고등동물에게 적용하는 것으로, 본능 행동의 중요성을 다소 무시하는 경향을 드러내고 있었으며 대부분의 행동연구의 논문은 비교심리학 저널(*Journal of Comparative Psychology*)에서 선보였다. 물론 비교심리학 커뮤니티의 모습이 획일적인 면모만을 보여주는 것은 아니었다. 흰쥐의 학습이론에 치중하는 비교심리학과는 명백히 다른 노선 역시 있었으며, 그 중심에는 미국자연사박물관이 있었다.

미국자연사박물관의 동물행동학부는 행동과 관련하여 생물학의 일반적인 원칙을 수용하면서도 심리학적 관점의 분석을 강조하는 심리생물학자(psychobiology) 그룹이었다. 그들은 형태학·생태학·생리학과 분류학 등의 동물학 분야와 관련 있었으며 이런 분야들의 종합적 관점에서 동물행동 연구는 이루어져야 한다고 보았다. 확실히, 미국자연사박물관은 흰쥐 학습이론에 초점을 둔 비교심리학과는 거리감이 있었으며 오히려 유럽대륙의 동물행동학에 훨씬 가깝게 뒤쫓혀 있었다. 이들 심리학자들은 동물의 행동이 지니는 발달(ontogeny)의 측면을 중요시했으며, 본능 역시 생득적 행동이기는 하지만 유연한 변화가 가능하다고 보았다. 대조적으로, 유럽대륙의 동물행동학자들은 동물의 행동형의 생물학적 원인에 관심을 기울이면서 본능은 모든 행동의 근원이며 고정불변의 생득적 행동이라고 보았다.²⁹⁾

1950년대에 들어 로렌츠의 본능이론에 대한 비판이 제기되었다. 시작의 포문을 연 것은 미국자연사박물관의 시나일라였다. 필드의 조건에서 행동의 관찰실험연구에 기초하여 개미의 행동에 대한 광범위한 연구를 수행했던 시나일라는 생득적 고정행동형, 해발메커니즘, 특정활동 에너지(ASE) 등의 개념을 사용하기를 꺼려했다. 즉, 시나일라는 로렌츠가 구별했던 생득적 vs. 학습 행동과의 양극화된 개념이

29) Mitman and Burkhardt, "Struggling for Identity," Benson, Maienschein, Rainger, eds., *The Expansion of American Biology*, pp. 173-179.

동물행동의 연구를 방해한다고 비판했다. 그는 획일적인 개념의 도구를 다양한 동물 종에 적용할 경우 외형적으로 비슷한 행동들은 모두 동일한 메커니즘의 탓으로 귀인될 위험성이 있다고 느꼈다. 동물 종의 계통발생의 질적 차이가 중요하다고 보았던 시나일라는 외부적 자극의 양적 변화에 반응하는 차이점에 근거하여 개체의 행동의 발달에 관심을 가져야 한다고 주장했다.³⁰⁾

로렌츠의 본능이론에 대한 보다 직접적인 비판은 시나일라를 계승한 레허만으로부터 제기되었다. 미국자연사박물관에서 조류의 행동발달에 대한 박사학위 논문을 준비했던 레허만은 심리학을 전공했지만 조류 관찰에 열정을 지닌 박물학자이자 동물학자의 면모를 지니고 있었다. 요컨대, 레허만은 심리학자 겸 동물학자로서 양 영역의 경계를 넘나드는 교역지대의 중심에 설 수 있는 인물이었다. 1953년에 로렌츠의 동물행동학에 대한 체계적인 비평논문이 레허만에 의해 수면 위로 올라왔다.

레허만은 로렌츠의 동물행동학에서 보여준 본능의 생득성 개념에는 동물행동의 발현과정에 드러난 발달(development)의 문제에 대한 전반적인 숙고가 결여되어 있다고 보았다. 시카고대학에서 심리학 학위취득을 했던 중국계 심리학자 쿠오(Z. Y. Kuo)의 결과를 이용하여, 레허만은 병아리의 쪼아 먹는 본능행동(pecking behavior)이 생득적이라는 로렌츠의 주장에 비판을 가했다. 쿠오에 의하면 병아리에 나타난 종 특유의 쪼아 먹는 행동은 생득적 본능이 아니라, 병아리 배 단계에서 심장 박동에 의해 머리가 위아래로 움직임에 따라 발달되어 나온 행동이라는 것이었다. 로렌츠가 생득적이라고 생각한 행동이 실제로는 병아리 배의 조건형성에 의한 배의 발달 과정에서 획득된 학습 행동으로 간주되어야 한다는 것이다. 레허만은 동물행동학자들이

30) T.C. Schneirla, "Interrelationships of the 'Innate' and the 'Acquired' in Instinctive Behavior," Klopfer and Hailman, eds., *Function and Evolution of Behavior*, pp. 48-55, 88-89.

개체의 발생이 수정란에 잠재된 형태의 발현이듯 동물의 행동 역시 이미 정해진 반응이 전개된 것이라고 간주한 나머지 본능행동의 발달이라는 관점을 거부했다고 지적하였다. 레허만은 이러한 동물행동 학자들과는 반대 지점에서 본능행동은 구체적인 환경에 부응하는 자연선택의 과정을 통해 발달되어간다고 보았다.³¹⁾

레허만의 1953년 비평논문은 상당한 파장을 가져왔다. 레허만의 멘토인 시나일라에게 보낸 편지에서 미국 곤충학자 에머슨(Alfred E. Emerson)은 레허만의 비평은 “보다 더 완화된 건설적인 입장으로 표명했어야 했으며 그 같은 격렬한 공격은 바람직하지 못하다”고 썼다. 그러나 뜻밖의 반응이 틴베르헌으로부터 나왔다. 그는 레허만이 제기한 행동의 개체발달(ontogeny)의 비판에 적대적이기는 커녕 적극적인 수용 의지를 보였다. 미국의 마이어에게 보낸 편지에서, 틴베르헌은 “레허만의 비평과 ... [그 엄청난 관심은...] 오히려 대륙의 동물행동학 연구가 미국으로 파고 들어갈 절호의 기회라고 봅니다”라고 강조했다.³²⁾

레허만의 비평논문을 계기로 다른 한편으로 동물행동학과 심리학 양 분야간 상호소통의 교역지대의 환경이 조성되어갔다. 1954년 몬트리올에서 제 4차 국제 심리학 학술대회에서 틴베르헌의 제자 겸 동료로서 네덜란드 동물행동학자인 판 이어설(Jan van Iersel)과 베렌드

31) Daniel S. Lehrman, “A Critique of Konrad Lorenz’s Theory,” *Quarterly Review of the Biology* 28 (1953), pp. 340-342; 쿠오의 논문으로는 다음을 참조하라. Z.Y. Kuo, “Ontogeny of Embryonic Behavior in Aves,” *Journal of Experimental Zoology* 61 (1932), pp. 395-430 그리고 62 (1932), pp. 453-489; *idem*, “Ontogeny of Embryonic Behavior in Aves,” *Journal of Comparative Psychology* 13 (1932), pp. 245-272 그리고 14 (1932), pp. 109-122. 이외에도, 미국자연사박물관의 비치와 젠슨(Donald Jensen)은 학습된 행동 vs. 생득적 행동 간의 인식론적·방법론적 차이를 구별했다. 학습은 자극에 따른 반응으로 변화가 나타나는 행동이며, 학습 vs. 생득성의 구별은 특정조건에 반응을 보이는 차이의 효과일 뿐이라고 했다. 생득적 행동이란 반응의 효과가 드러나지 않은 유전적으로 결정된 행동이라고 주장했다. Richards, “The Innate and the Learned,” pp. 121-122.

32) Burkhardt, *Patterns of Behavior*, p. 388.

스(Gerard Baerends)는 조류관찰에 열정이 있었던 레허만과는 서로 대화가 통하는 상대였으며, 그 덕에 판 이어설과 미국 심리학자들과 학문적 우정이 확립되었다. 또한 1954년 바로 그 해 파리에서 열렸던 <본능에 관한 학술대회>에서, 로렌츠와 레허만의 첫 만남이 이루어졌다. 로렌츠와 미국 심리학자들과의 관점 차이는 뚜렷했다. 로렌츠는 본능이 중추신경계의 내적 메커니즘에 따라 행동의 발현이 이루어진다고 했다면, 시나일라와 레허만은 중추신경계의 이론은 행동의 원인을 이해하기에 필요한 분석에 도움이 되지 못한다고 했다. 즉, 동물행동이 전개되는 과정에는 내외적 요소의 영향이 복잡한 방식으로 상호작용할 뿐 아니라 어느 한 가지 상호작용의 유형만이 행동형으로 나타나는 것은 아니라고 했다. 어린 병아리의 쪼아먹는 본능행동은 동물의 개체가 수정란에서 성체가 되는 개체 발달의 전개과정에서 확립된 것이라고 주장하면서 환경적 요소의 역할을 강조했던 레허만이었기에, 행동의 선천적 생득성은 무의미하다고 보았다.³³⁾

양 분야간의 갈등이 해소된 것은 파리학술대회 후 미국 메이시 재단(Josiah Macy, Jr Foundation)의 후원 아래 뉴욕에서 열린 <메이시 컨퍼런스>(The 1954 Macy Conference)에서였다. 학문 권위와의 추종을 버리고 학문 분야간의 소통을 독려함으로써 학제간 학문발전에 대한 토론회의 성격을 띤 메이시 컨퍼런스에서 동물행동 연구에 대해서 학제간 논의가 진솔하게 그룹토론을 통해 이루어졌다. 여기서 유럽과 미국의 생물학자·심리학자·동물행동학자 그리고 비교심리학자들이 모여 심리학과 생물학과의 상호작용에 대한 논의를 진행하였다. 로렌츠가 동물행동학과 생리학과의 밀월관계를 강조했다면, 레허만은 동물학자에 가까운 심리학자로 자신을 소개했다. 틴베르헌은 스스로를 필드본위의 동물행동학자라고 단언하면서, 로렌츠와의 과학

33) Gerard P. Baerends, "Two Pillars of Wisdom," Dewsbury, ed., *Studying Animal Behavior*, p. 29; Paul E. Griffiths, "Instinct in the '50s: The British Reception of Konrad Lorenz's Theory of Instinctive Behavior," *Biology and Philosophy* 19 (2004), pp. 626-627.

적 인연 그리고 레허만과 맺은 학문적 우정을 부각시키면서 유럽 동물행동학과 미국 심리학과의 공동 연구프로그램의 필요성을 역설했다. 틴베르헌은 동물행동학자들이 행동의 생득성 개념을 너무 감상적으로 사용해왔던 점을 인정하고 레허만이 강조한 행동의 개체발달이라는 주장이 지니는 중요성을 역설했다.³⁴⁾

레허만과 로렌츠 사이의 갈등이 봉합되는 데는 틴베르헌의 역할이 컸다. 틴베르헌은 레허만이야말로 심리학자임에도 불구하고 비둘기의 모성의 본능에 대한 프로락틴(prolactin) 호르몬의 영향을 다룬 논문으로 박사학위를 취득한, 일류급 동물행동학자에 필적하는 인물이라고 부각시켰다. 또한, 틴베르헌은 레허만이 동물행동학의 관심사에 개방적인 자세를 지니고 있으며 따라서 동물행동학과 심리학 양 그룹간 매개자가 될 수 있다고 보고, 양 그룹의 건설적인 상호조정과 융화에 레허만의 역할이 절실하다고 강조했다. 이에 동물행동학자의 입장에도 분명한 변화가 서서히 감지되었다. 1961년 로렌츠는 그의 저서 『행동의 진화와 변화』(*Evolution and Modification of Behavior*)에서 특성의 행동형 발현은 동물 종의 계통발생의 프로그램에 의해 결정된 정보에 달려있지만 이 정보를 해독하는 과정에서 동물 종은 개별적으로 학습·경험에도 의존한다고 함으로써 행동의 발달론의 관점을 온건하게나마 수용했다. 또한 틴베르헌은 그의 논문 『동물행동학의 목적과 방법론』(1963년)에서 행동의 생득성 개념에 대한 이론적 무용론을 주장했다.³⁵⁾

이제, 동물행동학과 심리학 양 분야의 조우가 이루어지는 교역지대에서의 활동은 보다 본격적으로 전개되었다. 메이시 학술대회 이후 로렌츠 역시 레허만을 보다 개인적으로 이해하였을 뿐 아니라 시나

34) Burkhardt, *Patterns of Behavior*, pp. 398-400.

35) Konrad Lorenz, *Evolution and Modification of Behavior* (Chicago: University of Chicago Press, 1965), p. 47; Niko Tinbergen, "On Aims and Methods of Ethology," reprinted in Houck and Drickamer, eds., *Foundations of Animal Behavior*, pp. 423-427.

일라, 비치와 같은 발달심리학자들과도 교류를 텄다. 로렌츠는 동물 행동학의 전파를 위해서 코넬대학, 하버드의과대학 등에서 순회강연을 했으며, 미국자연사박물관의 TV쇼(Adventure)에 출연해서 5일된 어린 오리의 각인현상을 보여줌으로써 청중을 사로잡기도 했다. 역으로, 레허만은 로렌츠에 비판의 칼날을 세워 유명해졌음에도 유럽 동물행동학 커뮤니티에서도 우호적으로 수용되어갔다. 그의 따뜻한 인간미와 유머, 그리고 조류관찰에 대한 열정은 그와 연구자들 사이에 끈끈한 동료애를 만들어주었다. 이외에도, 레허만은 캠브리지 동물행동학자 힌데(Robert Hinde)와는 평생의 공동연구를 시작하게 되었다. 두 사람은 데이터와 아이디어를 주고받는 “경쟁”의 관계가 아닌 긴밀한 협동관계를 유지했다. 요컨대, 레허만은 심리학자 왓슨과 스키너(B.F. Skinner)보다도 틴베르헌과 힌데와 훨씬 더 가까운 동종의 그룹에 속해 있었다. 최고의 분석가·이론가로서 동물행동학의 세계적 권위를 자랑하는 힌데는 동물행동 연구를 향한 교역지대의 중심에 서 있었다. 틴베르헌과 함께 쓴 공동저술은 동물행동학, 비교심리학과 생리학 등과의 연계를 보여줌으로써 힌데는 연관분야와의 지적 소통이야말로 동물행동학의 가장 중요한 성취라고 주장했다. 실제로, 로렌츠의 유체저수관 모델에 대한 남다른 애정을 품었던 힌데는 동물행동의 신경생물학적 모델에 대한 경험적 연구를 거쳐 행동의 내분비계의 연구에 전념하는가하면, 레허만의 조류관찰의 열정을 함께 함으로써 비교심리학의 주요한 접근이었던 동물행동의 발달프로그램을 동물 행동의 통합적 이해로 나아갈 수 있다고 생각했다. 상당수의 저술물이 이를 단적으로 보여주고 있다. 레허만이 동물행동학자의 전형성을 보여준다고 평가한 이색적인 에세이 논문이 비어(C.G. Beer)에 의해 선보이는가하면, 행동에 대한 동물학적 접근을 취한 틴베르헌의 『본능론』(*Study of Instinct*), 그리고 비어의 논문은 행동의 심리학적(즉, 발달론적) 분석의 중요성을 역설하였다. 또한 소프(W.H. Thorpe)는 동물의 본능과 학습이 지니는 종합적 관계를 제시하고자 했다.³⁶⁾

1955년 네덜란드 호로닝언(Groningen)에서 개최된 제3차 동물행동

학 학술대회에서는 미국 측 비교심리학자들이 대거 참여하는 등 뚜렷한 변화가 있었다. 미국 측으로부터의 참가자들 중에는 박쥐의 반향정위(反響定位, echolocation)의 연구로 유명한 실험동물학자 그리핀(Donald Griffin), 곤충 행동의 신경생리학에 대한 연구로 유명한 신경생리학자인 로더(Kenneth Roeder) 등이 있었다. 뉘스버리(Donald Dewsbury)의 조사 자료에 의하면, 1949년에서 1974년에 걸쳐 약 83명의 미국의 생물학자 및 심리학자들이 유럽 동물행동학의 세계와 직접적인 접촉을 경험하였다. 여기에는 막스플랑크연구소의 로렌츠, 옥스퍼드의 틴베르헌, 캠브리지의 소프와 힌데, 라이텐의 판 이어설 등과 함께한 공동연구가 포함되어 있었다.³⁷⁾

1950년대는 고전적인 동물행동학의 전성기로 평가받는 시기이다. 이러한 황금기의 완성이 신경생리학 진영과의 지적 소통에 이어 심리학 진영과의 학제간 소통과 시기적 흐름을 같이 한다는 점은 시사하는 바가 크다. 동물학·심리학·생리학 등 다양한 전통의 배경 속에서 이루어져왔던 동물행동의 연구는 초기의 개별적이고 산발적인 접근에서 벗어나 공통의 지적맥락을 토대로 소통하였으며, 이제 동물행동학이라는 공통의 기치 아래 협동적인 연구생태계를 조성하게 된 것이다.

36) Robert A. Hinde, "Ethology in Relation to Other Disciplines," Dewsbury, ed., *Studying Animal Behavior*, pp. 195-196; C.G. Beer, "Was Professor Lehrman an Ethologist?," *Animal Behaviour* 23 (1975), pp. 957-964; *idem*, "Ethology-The Zoologists Approach to Behaviour," Klopfer and Hailman, eds., *Function and Evolution of Behavior*, pp. 238-264; Niko Tinbergen, *The Study of Instinct* 3rd ed. (Clarendon: Oxford University Press, 1976); William H. Thorpe, *Learning and Instinct in Animals* (Cambridge: Harvard Univ. Press, 1963); G.M. Burghardt, "Instinct and Innate Behavior: toward an Ethological Psychology," J.A. Nevin, ed., *The Study of Behavior: Learning, Motivation, Emotion, and Instinct* (Glenview, IL: Scott Foresman and Company, 1973), pp. 321-400.

37) Donald A. Dewsbury, "Americans in Europe: The Role of Travel in the Spread of European Ethology after World War II," *Animal Behavior* 49 (1995), pp. 1649-1663.

6. 나가면서

1950년대를 기점으로 고전적 동물행동학의 시대는 저물어갔다. 동물행동학의 탄생에 기여했던 로렌츠와 틴베르헌의 체계는 1950년대와 60년대에는 변화를 겪었다. 로렌츠의 유체저수관 모델도 틴베르헌의 수직적 조직화 모델도 퇴색되어갔다. 본능은 학습행동과 대조되는 생득적 행동이라는 고전적인 명제도 퇴색되어갔다. 비록 로렌츠의 그 어느 개념도 틴베르헌의 그 어느 이론도 더 이상 지배적인 패러다임의 지위를 고수하지는 못했다.³⁸⁾ 이제, 동물행동학은 제2차 세계대전 전후 생태학 분야와의 만남으로 행동생태학(behavioral ecology)이라는 새로운 노선으로 재편되어갔다. 즉, 동물행동학에 과학으로서의 지적 정체성과 권위가 확보된 이후에도, 그것을 둘러싼 경계를 넘어 새로운 융화와 공존을 도모하려는 시도는 끊임없이 계속되었다.

1949년 틴베르헌이 옮겨간 영국 옥스퍼드 대학은 틴베르헌 학파의 동물행동학의 산실이었다. 옥스퍼드로 옮겨간 틴베르헌은 생태학과 진화 문제에 초점을 둔 옥스퍼드 동물학 학풍에 큰 영향을 받았다. 옥스포드 조류학의 리더인 락(David Lack)은 연구소(Edward Gray Institute)를 중심으로 조류행동의 생태학적 기능에 초점을 맞춘 행동 연구를 열었으며, 틴베르헌은 그의 학생들과 함께 행동생태학

38) 최근 역사학자 비세도(Marga Vicedo)에 의해 로렌츠에 대한 관심이 다시 일고 있다. 로렌츠는 자신이 고안한 각인(imprinting)의 아이디어를 인간에게 확대 적용하여, 모성(mother-child dyad) 역시 일종의 본능적 행동으로 파악했다. 제2차 세계대전 이후는 미국사회에서 모자간 유대감의 붕괴에 대한 사회적 우려가 고조되었던 시기였다. 이에 정서적으로 건강한 사회 건설을 위하여 가정과 자녀 양육이라는 여성의 전통적인 젠더의 역할을 강조하는 사회적 비전이 요구되었다. 여기서 로렌츠의 동물행동학은 중요한 지적 권위로 활용되었다. 요컨대 모성은 본능적이며 인격형성의 요람이라는 견해를 조성하는 과정에서, 로렌츠의 동물행동학은 과학적·대중적 관심을 끌었던 것이다. Marga Vicedo, "The Father of Ethology and the Foster Mother of Ducks: Konrad Lorenz as Expert on Motherhood," *Isis* 100 (2009), pp. 263-291.

(behavioral ecology) 프로그램을 구체화시켰다. 1950년대를 통해 틴베르헌은 행동의 생리학적 관점으로부터 행동의 적응가치(adaptive value)에 대한 실험연구의 관점으로 옮겨가게 되었다. 이로부터 틴베르헌은 필드와 실험연구와 부합되는 동물행동의 4가지 연구주제, 동물행동의 원인(causation), 생존가치(survival value), 발달(development)과 진화(evolution)에 초점을 둔 동물행동학의 새로운 목적과 방법론을 제시하게 되었다.

옥스퍼드와 더불어 캠브리지 대학은 동물행동학 연구의 또 하나의 허브였다. 곤충학자로서 로렌츠의 동물행동학 체계로 전향했던 소프는 로렌츠를 초빙하려는 시도가 무산되자 캠브리지 외곽에 세워진 조류관찰연구소(Ornithological Field Station at Madingley)를 통해 힌데와 함께 행동연구를 발달시켰다. 옥스퍼드의 틴베르헌 학파는 행동의 생존가치(survival value)와 진화(evolution)를 중심으로, 캠브리지의 힌데는 동물행동의 원인(causation)과 발달(development)에 초점을 맞춘 연구프로그램을 구체화했다.³⁹⁾ 로렌츠로부터 시작되어 틴베르헌의 헌신 아래 동물학·심리학·생리학을 아우르는 융합적 체계를 이룩했던 동물행동학은 오늘날에는 생태학 분야와의 새로운 교역지대를 통해 행동생태학이라는 새로운 종합학문의 한 축을 이루고 있다.

39) 틴베르헌에 의한 새로운 경향의 동물행동 연구에 대하여 그의 다음 논문을 참조하라. Tinbergen, "On Aims and Methods of Ethology," Houck and Drickamer, eds., *Foundations of Animal Behavior*, pp. 114-137; Paul Griffiths, "Ethology, Sociobiology, and Evolutionary Psychology," <http://paul.representinggenes.org/webpdfs/Griff.IP.EthoSocioEvoPsych.pdf> (2011. 4. 22 접속), pp. 5-7.