

개체 간 행동 양상 변이의 진화적 모델

서울대학교 사회과학대학 인류학과,¹ 서울대학교 사회과학연구원 비교문화연구소²
박 한 선^{1,2}

Evolutionary Model of Individual Behavioural Variations

Hanson Park, M.D.^{1,2}

¹Department of Anthropology, College of Social Science, Seoul National University, Seoul, Korea

²Institute of Cross-Cultural Studies, The Centre for Social Sciences in Seoul National University, Seoul, Korea

ABSTRACT

The behavioural patterns of individuals in the same species are very diverse. The phenomenon in which different behavioural phenotypes are maintained in the same species for long time can be explained by niche specialization or frequency dependent selection, but it has not been proven yet. Especially, the high prevalence of mental illnesses as extreme behaviour patterns is one of the challenges of evolutionary psychology. From an evolutionary point of view, several frameworks for studying various patterns of behaviours or psychopathologies may be proposed. In this paper, I briefly explain animal models, personality factor models, DSM-IV multi-axial models, FSD models, and RDoC models, and discuss their advantages and disadvantages, focusing on the evolutionary approach to behavioural variation among individuals.

KEY WORDS : Evolutionary psychology · Variation · Behavioural pattern · Psychopathology.

서 론

인간을 포함한 동물의 행동 양상은 개체 간 변이를 보인다. 행동 양상은 다유전자성 변이 클러스터로 간주할 수 있는데, 만약 특정 행동 양상의 어떤 임계점을 넘으면 개체 혹은 집단에 부정적 결과를 유발할 수 있다. 그러나 임계점의 수준은 다른 행동 양상을 보이는 인구 집단 내 비율에 따라 좌우된다. 아마 지속적으로 변화하는 시공간적인 모자이크 환경에서 행동 양상에 대한 선택압도 지속적으로 변화했을 것이다.¹⁾

각각의 진화적 안정 전략이 반드시 각 개체에게 최적의 전략인 것은 아니다. 하지만 그럼에도 불구하고 진화적으로 안정된 상태로 유지될 수 있다.²⁾ 이는 앞서 말한 균형 선택을 통해서 나타나는 이단 선택(apostatic selection), 즉 동일한

종 내에서 개체에 따라 다른 형질이 공존하는 현상을 통해서 다양한 양상으로 나타날 수 있다.³⁾ 불균등한 자원 분포라는 생태적 상황에서 단일한 형질의 상대적 우위에 따라 전적으로 적합도가 결정되는 것은 아니다. 각 행위자는 이상적 자유 분포(ideal free distribution)에 따라 개체 당 자원 가치가 동일해지는 지역으로 자유롭게 이동할 수 있다.⁴⁾ 결과적으로 경쟁 수준이 높은 지역에서 소위 우월적 행동 양상을 가진 개체가 보이는 번식 성공률과 경쟁 수준이 낮은 지역에서 소위 열등한 행동 양상을 가진 개체가 보이는 번식 성공률이 동일하게 나타날 수 있다는 것이다.⁵⁾ 즉 환경적 이질성(environmental heterogeneity)에 의해서 다양한 적소에 대한 행동상의 특화된 적응이 일어난다. 한 형질의 적합도가 시공간에 따라 달라진다면, 개체군 집단 내에서 다양한 형질이 유지되는 것이다.⁶⁾

Received: May 16, 2019 / Revised: June 1, 2019 / Accepted: June 3, 2019

Corresponding author: Hanson Park, Department of Anthropology, College of Social Science, Seoul National University, 1 Gwanak-ro, Gwanak-gu, Seoul 08826, Korea

Tel : (02) 880-8910 · Fax : (02) 878-8621 · E-mail : hansonpark@snu.ac.kr

적소 특화는 서식지의 공간적 자원 불균등에 의해서 일어나지만, 이는 해당 개체의 신체적 혹은 정신적 형질의 차별적 분포에 의해서 특정 환경 패치에 대한 적합도 차이에 의해 일어날 수도 있다. 이는 반응성 유전율을 유발하여 마치 개체의 행동 양상이 높은 유전율을 가지는 현상이 일어날 수 있다.⁷⁾ 반면에 개체군 집단 내의 유전자형의 빈도에 따라서 특정 유전형의 적합도가 결정되기 때문에 다양한 행동 양상이 균형을 이룰 가능성도 있다.⁸⁾ 아마 같은 종 내의 개체 간 행동 양상의 차이는 환경 및 유전의 영향이 모두 작용하여 균형 선택이 일어나면서 지속될 것이다.³⁾

따라서 인구 집단 내에서 관찰되는 다양한 행동 변이는 이러한 견지에서 바라볼 수 있다. 하지만 역기능적인 수준의 정신장애도 균형 선택을 통해서 진화적 안정 전략으로 작동한다는 주장은 아직 입증되지 않았다. 역기능적인 행동 양상이 인구 집단 내에서 높은 비율로 유지되는 현상은 진화심리학적인 난제 중 하나다. 하지만 아마도 역기능적 행동 양상은 소위 순기능적 행동 양상의 연속선 극단에 존재할 지도 모른다.⁹⁾

즉 개체군 집단의 여러 행동 양상의 변이 양상에 관한 연

구를 통해서 정신병리의 진화적 연구를 위한 틀을 구축할 수 있을 것이다. 그런데 균형 선택에 의해서 개체 간의 행동 양상 변이가 일어난다고 가정하더라도, 이와 관련된 구체적 하위 모델을 제시하는 것은 쉽지 않은 일이다. 기존의 모델은 진화적 이론에 기반하지 않은 경우가 많기 때문이다. 즉 구체적으로 행동 증후군이나 성격, 정신병리 등을 어떤 기준으로 진화적 모델에 적용하여 검증할 것인지에 관한 어려움이 생긴다.

본 논문에서는 균형 선택 가설에 입각하여 개체 간에 발생하는 행동 양상 변이의 진화적 연구에 적용할 수 있는 몇몇 모델을 진화적 견지에서 분류, 설명하고, 각각의 장단점을 논의하였다.

본 론

본론에서 개체 간 행동 양상의 변이 및 정신병리에 관한 기존의 연구 모델을 동물 모델과 성격 요인 모델, DSM-IV 모델, FSD 모델, RdoC 모델 등으로 나누어 설명하였다. 핵심적인 개념과 주요 모델, 장단점은 Table 1에 요약하였다.

Table 1. Terms, main models, advantages and disadvantages of 5 approaches

	Terms about behavioural variations	Main models	Advantages	Disadvantages
Animal models	Coping style Behavioural syndrome Personality differences	Producer and Scrounger model Leader and Follower model Boldness and Shyness model	Objectivity of observation and evaluation Experimental manipulation is possible Evolutionary taxonomic approaches are possible	Low reliability Poor applicability to human behaviours Risk of over-interpretation
Personality traits models	Personality Trait	the General Factor of Personality model Two Higher-order Factors of Personality model Five Factor model HEXACO model	Abundant data of previous researches Including general personalities besides psychopathology	Phenomenological approach Poor applicability to evolutionary study
Dsm-iv multiaxial model	Personality Disorder	Internalizing-Externalizing model Cluster in Personality model	Applicability to clinical researches High correlation with evolutionary concept	Not include some adaptive behavioural strategies
Fsd model	Strategy	Fast Strategy model Slow Strategy model Defence Activation model	High theoretical consistency with evolutionary theory	Not include some behavioural variations
Rdoc model	Behaviour unit Symptom unit	None	Includes neurotransmitters, cells, neural circuits, physiology, behavior, symptoms, and experimental paradigm	Suitable for the study of proximate causes rather than the study of ultimate causes

1. 동물 모델

동물 연구에서는 성격(personality)을 흔히 대처 유형(coping style)이나 행동 증후군(behavioural syndrome), 기질(temperament)로 일컫는다.¹⁰⁻¹³⁾ 대개는 개체 간의 장기간에 걸친 행동적 차이를 동물의 성격 차이(personality difference)로 표현하는데, 유전성을 가지고 있지만 생애 초기 개별적인 학습 혹은 사회적 학습에 의해 영향을 받으며 오랫동안 지속되는 특징이 있다.¹⁴⁻²⁰⁾

개체의 성격 차이에 대한 가장 일반적인 모델은 생산자(producer)와 약탈자(scrounger) 모델이다.²¹⁾ 게임 이론의 개념을 통해서 설명되는 이 모델에 의하면, 생산자와 약탈자의 비율은 각 전략의 비용과 이익에 따라서 빈도의존적으로 결정된다. 즉 같은 종 내에서 서로 다른 행동상의 형질을 가지는 개체 비율이 일정하게 유지되는 것이다.²²⁾ 최근에는 생산자-약탈자 모델 외에도 지도자-추종자(leader-follower) 동물 모델도 연구되고 있다.²³⁾ 지도자는 새로운 자원에 가장 먼저 접근하지만 다양한 비용(포식, 기생)을 치러야 한다. 추종자는 그 반대다. 생산자-약탈자 모델의 변형이라고 할 수 있다.

지금까지의 연구에 따르면 각 개체의 성격은 기본적으로 대담성(boldness)과 소심성(shyness)라는 두 가지 상반된 행동 연속체 상에 놓이게 된다.^{24,25)} 대담성이란 친숙한 환경 혹은 낮은 환경 모두에서 위협을 감수하는 경향을 말하고, 소심성이란 위협을 꺼리거나 친숙하지 않은 활동을 시도하지 않으려는 경향이다.

심리학에서는 흔히 대담성을 자극 추구(sensation seeking)으로 설명하고, 소심성을 행동 억제(behavioural inhibition)로 설명하는데,²⁵⁾ 일반적인 맥락에서 모두 적용되는 일관된 경향으로 간주한다. 그러나 서로 다른 생태적 환경에서 동일한 행동 경향이 지속되어야 할 적응적 이유는 없다. 자연선택에 의해서 서로 다른 생태적 맥락에서는 대담성과 소심성의 경향이 개체에 따라 서로 다르게 나타날 수 있을 것이다.²⁵⁻²⁷⁾

위에서 언급한 생산자-약탈자 모델 및 지도자-추종자 모델, 대담성-소심성 모델을 제외하면, 다양한 종에서 적용되는 일반적인 성격 혹은 행동 양상에 대한 동물 모델은 거의 없다. 문어가 세 가지 성격 요인을 가지고 있다는 연구, 그리고 하이에나 자기 확신(assertiveness), 흥분성(excitability), 순응성(agreeableness), 사회성(sociability), 호기심(curiosity) 등의 다섯 가지 요인의 성격 경향을 보인다는 연구가 있다.²⁸⁾ 하이에나 연구의 결과 중 일부는 붉은털원숭이나 고릴라에서도 관찰된다는 증거가 있다.^{29,30)} 동물 연구에서 제시된 행동 경향은 총 14개인데, 사회성(sociability), 확신/공격성(confi-

dence/aggression), 두려움(fearfulness), 호기심(curiosity), 불안(anxiousness), 유쾌함(playfulness), 활동성(activity), 흥분성(excitability), 충동성(impulsivity), 지배성(dominance), 순응성(agreeableness), 과민성(irritability), 지능(intelligence), 독립성(independence) 등이다. 이중 사회성과 확신/공격성, 두려움을 평가하는 연구가 가장 흔했다.³¹⁾

동물 연구는 객관적인 관찰과 평가가 가능하다는 장점이 있다. 다양한 환경 조건이나 개체의 상대적인 비율을 조정하는 실험도 가능하다는 장점이 있다. 비교생물학적인 연구가 가능하여 진화계통학적인 차원에서 행동 변이 연구도 가능하다. 그러나 이러한 연구 중 일부는 인간의 성격에 대한 설문지를 사용하여, 관찰자가 평가한 것이므로 신뢰도가 다소 떨어지는 단점이 있다. 주로 관찰자가 동물의 행동을 보고 점수를 매기거나(41%), 특정 항목에 체크하는 방식(89%)으로 이루어졌다. 또한 신뢰도나 정확성을 제시하지 않은 경우도 많고, 교차 평가도 시행하지 않은 경우가 대부분이었다.³¹⁾ 동물의 행동은 의도를 추정할 수 밖에 없으므로 과잉 해석의 위험성도 벗어나기 어렵다. 원초적인 적응적 전략으로서의 개체 행동 변이를 탐구하는 틀로 이용될 수 있으나, 인간의 행동 변이나 정신병리에 바로 적용하기에는 어려움이 많다.

2. 성격 요인 모델

인간의 성격에 대해서는 종종 요인 모델(traits model)을 사용하여 분석한다. 이러한 요인 분석은 어휘 분석(lexical analysis)에서 시작되었는데, 이른바 몇 가지 전제에 입각한 어휘 가설(lexical hypothesis)에 근거하고 있다. 첫째 인간의 상호 작용과 관련된 중요한 개체 간 차이는 언어화될 것이다. 둘째 중요한 차이일수록 더 많은 어휘가 관여할 것이다. 셋째 사전은 이와 관련된 어휘를 포함할 것이다. 넷째 이와 관련된 어휘에 관한 횡문화적인 요인 분석을 통해서 성격의 여러 측면을 찾아낼 수 있을 것이다.³²⁾ 이러한 가설 하에 다양한 요인 분석이 시행되었고, 지금까지 몇 가지 성격 요인 모델이 제시되었다.

가장 유명한 성격 요인 모델은 빅파이버(big five) 모델인데, 외향성(extroversion), 순응성(agreeableness), 성실성(conscientiousness), 신경성(neuroticism), 개방성(openness to experience)의 다섯 가지 요인으로 형성되는 클러스터로 개인의 성격을 설명한다.³³⁾ 외향성을 정열성(surgency)로, 신경성을 정서적 안정성(emotional stability)로 표시하기도 한다.³⁴⁾ HEXACO 모델은 빅파이버 모델에 정직-겸손성(humility)를 추가한 것인데, 일반적으로 높은 신뢰도와 타당성을 가진 것으로 알려져 있다.³⁵⁾

3. 상위 요인 모델

빅파이버 모델의 연구 결과를 기반으로 여러 요인 중에 상위 요인을 찾아내려는 시도가 있었다. 대표적으로 단 하나의 요인으로 행동 양상을 규정하는 일반 요인 성격 모델(the general factor of personality, GFP)와 두 개의 상위 요인으로 설명하려는 이 상위 요인 성격 모델(two higher-order factors of personality)가 제안되었다.^{36,37)}

일반 요인 성격 모델(GFP)는 생애사(LH)적 관점에서 다양한 요인을 빠른 전략(fast strategy)와 느린 전략(slow strategy)의 연속체 상에 속한 것으로 통합한 것이다. 예를 들어 GFP 모델 상의 높은 점수(높은 K 요인)는 높은 성실성, 높은 정서적 안정성(낮은 신경성), 높은 외향성, 높은 순응성, 높은 개방성을 반영한다.³⁸⁾ 그러나 이는 과도하게 단순하게 접근했다는 비판이 있다. 예를 들어 인색과 절약은 비슷한 행동이지만 다른 전략으로 취급되고, 절약과 자비는 다른 행동이지만 비슷한 전략으로 취급될 수 있다.³⁹⁾ 또한 높은 K 요인은 소위 '바람직한' 행동을 시사하는데, 자가 보고와 평가자 보고 점수가 상이하게 나타나는 문제점이 있다.⁴⁰⁾ 그리고 생애사적 전략과 관련되지만 사회적으로 중립적 가치를 가진 행동에 대해서는 GFP 요인으로 나타나지 않는 현상이 보고되었다.⁴¹⁾

게다가 외향성이나 개방성은 자녀의 숫자와 양의 상관 관계를 가진다.⁴²⁾ 이는 외향성과 개방성이 K 전략이라는 전제에 위배된다. 또한 위험 추구 경향은 r 전략이지만, 외향성 및 개방성과 높은 상관성을 가진다.⁴³⁾ 사회성적지수도 오히려 높은 K 요인과 더 깊은 관련성이 있었다.⁴⁴⁾ 이런 점을 볼 때 GFP 모델은 행동 양상의 진화적 분석에 적합하지 않은 것으로 보인다.⁴⁵⁾

진화적 관점에서 성격 요인을 두 개로 나누고자 하는, 이른바 빅투(big two) 모델도 있다.⁴⁶⁾ 이 상위 요인 성격 모델에 의하면, 개인의 행동 양상은 α (안정성, stability) 요인과, β (유연성, plasticity)로 결정된다.^{37,46)} 여기서 α 요인은 빅파이버 모델의 정서적 안정성, 순응성, 성실성과 관련되는데, 세로토닌 체계에 의해 좌우된다. β 요인은 외향성 및 개방성과 관련되며, 도파민 체계와 관련된다.⁴⁷⁾ 이러한 두 요인이 이른바 진화적 사이버네틱 기전(evolved cybernetic mechanism)을 구성하여 생존과 번식이라는 진화적 목적을 달성하도록 한다는 모델이다.⁴⁸⁾

그러나 두 요인으로 행동 양상을 설명하려는 시도는, 실제 각 변수들이 각 요인으로 묶이지 않는다는 방법론상의 문제가 있으며,⁴⁹⁾ 세로토닌과 도파민이라는 단 두개의 신경전달물질로 행동 양상을 규정하려고 했다는 비판이 있다.⁴⁵⁾ 몇

몇 연구에 의하면 세로토닌 체계와 관련된 5-HTTLPR 유전자 다형성이 외향성과, 그리고 도파민 체계와 관련된 DRD4 다형성이 성실성과 관련되는 이론적인 체계에도 허점이 많은 편이다.^{50,51)}

4. 빅파이버 모델

앞서 설명한 빅파이버 모델 혹은 5요인 모델(five factor model, FFM)의 다섯 가지 요인을 진화적인 관점에서 행동상의 형질 및 각각의 적응적인 페이오프, 관련한 정신상태로 정리하면 다음과 같다.

외향성(extroversion)은 성적 파트너의 숫자와 양의 관계를 가진다.⁵²⁾ 특히 이러한 경향은 남성에게 두드러지는데, 적합도를 향상시킬 수 있다. 또한 보다 친사회적인 행동을 촉진하고 사회적 지지를 많이 받을 수 있다.^{53,54)} 신체적으로 활동적이므로 환경을 보다 잘 이용할 수도 있다.⁵⁵⁾ 그러나 외향성이 높은 개체는 질병이나 사고로 입원하는 경우가 많고, 외상을 입는 경우도 많다.^{56,57)} 범죄나 반사회적 행동을 하는 경우도 많고, 체포되는 경우도 많다.^{58,59)} 이는 진화적 적응 환경에서 사회적 추방이나 죽음을 유발했을 가능성이 높고, 자녀의 적합도도 떨어뜨렸을 것이다. 즉 외향성은 파트너의 수를 늘리고, 새로운 환경에 적응하는데 도움을 주었지만, 반대로 본인과 자녀의 생존에 부정적인 영향을 미쳤을 것이다.⁶⁰⁾

신경성(neuroticism)은 일반적으로 우울장애 및 불안장애를 예측하는 강력한 요인이다.⁶¹⁾ 만성적인 스트레스로 인해서 신체적 건강도 불량하고,⁶²⁾ 사회적 관계에 실패하거나 고립되는 경우도 많다.⁶³⁾ 하지만 신경성이 높은 개체는 애매한 상황을 위협적인 것으로 판단하여, 위협을 회피하는 이익이 있다.⁶⁴⁾ 또한 신경성은 경쟁성(competitiveness)과 관련되는데, 이는 성실성이나 지능이 충분할 경우 높은 성취로 이어지기도 한다.^{60,65,66)} 진화적 적응 환경에서 과도하게 낮은 신경성은 위협 회피의 실패로 인한 적합도 소실을 가져왔을 것이다.

개방성(openness to experience)은 예술적인 창조성과 관련이 높다.⁶⁷⁾ 이는 성적 매력으로 작용하여, 성적 파트너의 숫자를 늘리는 결과를 유발할 수 있다.^{68,69)} 그러나 일탈적인 사고 경향은 조현형 인격 및 정신증과 관련된다.⁷⁰⁾ 비정상적인 믿음을 가지거나 망상에 빠지는 경우가 흔하다.⁷¹⁾ 진화적 적응 환경에서 어느 정도의 개방성은 번식 적합도를 늘리는 이익이 있지만, 과도할 경우 조현병 등 심각하게 적합도를 떨어뜨리는 결과를 낳았을 수 있다.^{72,73)}

성실성(conscientiousness)은 보다 긴 수명과 관련되는데,

이는 아마도 건강한 행동 및 양호한 위생에 의한 것으로 보인다.⁷⁴⁾ 성실성이 낮은 경우에는 비행이나 반사회적 행동의 가능성이 높아진다.⁷⁵⁾ 그러나 과도한 성실성은 강박 장애와 식이 장애의 위험성과 관련된다.^{76,77)} 진화적 적응 환경에서 과도한 자기 통제는 환경에서 대한 유연한 반응을 막는 손해가 있었을 것이다. 또한 장기적인 생애사적 전략을 추구하기 때문에, 단기간의 성적 파트너가 감소하는 손해도 있다.⁷⁸⁾

순응성(agreeableness)은 타인의 마음을 읽는 공감적 능력을 통해서 사회적 관계를 늘리고, 협력을 강화하는 이익이 있다.⁷⁹⁾ 또한 대인 간의 폭력과 갈등을 억제하는 장점이 있다.^{80,81)} 그러나 무조건적인 협력은 적응적 전략이 될 수 없으며,⁸²⁾ 너무 낮은 수준의 공격성도 손해가 될 수 있다.⁸³⁾ 과도한 순응성은 보다 낮은 보수와 지위에 만족하게 하여, 사회적 성취 수준을 낮추기도 한다.⁸⁴⁾ 또한 창조적인 능력과도 음과 상관관계를 보이는 경향이 있다.⁸⁵⁾ 진화적 적응 환경에서 순응성은 협력을 강화하는 이익이 있었지만, 동시에 성취 수준을 낮추는 손해도 있었을 것이다.

5. HEXACO 모델

HEXACO 모델은 빅파이버 모델에 기반하여, 정직-겸손성(humility) 요인을 더한 것이다.³⁵⁾ 외향성(X, eXtroversion)과 개방성(O, Openness to experience), 성실성(C, Conscientiousness)는 거의 차이가 없으나, 나머지 요인에서는 다소 차이를 보인다.

HEXACO 모델의 정서성(E, Emotionality)는 빅파이버 모델의 신경성과 비슷하게 불안, 두려움, 의존성을 포함하지만, 호전성(hostility)는 포함하지 않는다. 대신 호전성은 순응성(A, Agreeableness)에 포함하였다. 반대로 빅파이버 모델의 순응성에 포함되는 감상성(sentimentality)는 HEXACO 모델에는 정서성에 포함된다.³⁵⁾

가장 중요한 차이는 정직-겸손(honesty-humility) 요인이 추가된 점이다. 기존의 빅파이버 모델에서도 일부 반영은 되었지만, 비행, 정신병질, 자기 고양(self-enhancement), 자기애, 이기성, 마키아벨리즘, 반사회적 행동 등 적합한 영향을 미치는 행동 양상은 기존의 요인 모델로 잘 설명할 수 없었다.⁸⁶⁻⁸⁸⁾ 정직-겸손은 기존의 순응성에 포함되지는 비판도 있지만,⁸⁹⁾ 여러 연구에 의하면 독립된 요인으로 간주하는 것이 타당하다.⁹⁰⁾

최근에는 HEXACO 모델을 사용하여 진화적인 상황에서 어떤 형질이 어떤 결과를 낳는지 분석하는 틀이 제안된 바 있다.⁴⁵⁾ 이는 범주 특이성 상황 어포던스(domain-specific situational affordance, DSSA)로 불리는데,⁹¹⁾ 총 세 가지 변이를

가정한다. 첫째 상황(환경) 활성화 기전(situational activation system), 둘째 형질(특성) 활성화 기전(trait activation system), 셋째 결과 활성화 기전(outcome activation system)이다.⁴⁵⁾ 이를 줄여서 상황, 형질, 결과 활성화(Situation, trait, and outcome activation, STOA)라고 한다.

이는 타고난 행동 양상, 즉 성격에 따라서 특정한 상황(환경)을 택하려는 경향이 있으며,⁹²⁾ 또한 특정한 환경이나 상황은 특정한 행동 양상을 유발하는 경향이 있으며,⁹³⁾ 또한 특정한 행동상의 형질은 환경에 따라서 다른 평가를 받는다는 것이다.⁹⁴⁾ 두번째와 세번째 기전은 형질(특성) 활성화 이론(trait activation theory, TAT)에서 기초한 것이다.⁹⁵⁾ 예를 들어 외향적인 성격을 가진 사람은, 그에 걸맞는 활동적인 직업이나 야외 환경을 선택하여 살아가는 경향이 있다. 또한 야외에서의 활동적인 직업은 다양한 성격 요인 중에서 외향성을 활성화시키게 된다. 또한 외향성이라는 특성은 외부 활동이 많은 환경에서 보다 긍정적인 평가를 받는다.⁴⁵⁾

6. 기 타

이러한 기본적 성격 요인 외에 인격 장애 요인에 대해서 5개의 요인(공격성, 정신병질성, 억압성, 부정적 감정성-신경성, 긍정적 감정-외향성)등으로 설명하는 경우도 있다.⁹⁶⁾ 혹은 보다 자세하게 요인을 나누어 18개 혹은 22개의 요인으로 설명하는 경우도 있다.^{97,98)}

이상의 성격 요인 모델은 기존에 축적된 연구가 풍부하며, 인간에게 잘 들어맞는 패러다임이라는 장점이 있다. 또한 정신병리가 아닌 일반적인 성격도 포괄한다는 장점이 있다. 그러나 기본적으로 현상학적인 연구를 통해 도출되었기 때문에 진화 모델에 바로 적용하기 어려운 단점이 있다.

7. DSM-IV 다축 모델

다양한 행동 양상이 균형 선택에 의해서 인구 집단 내에 일정한 빈도로 유지된다면, 일부 정신장애는 그러한 표현형의 극단적 형태일 가능성이 있다. 그러나 이러한 변이 선택 균형에 따라 역기능적 행동 양상이 일어난다면, 그 양상은 무작위적일 수 없다. 적합도를 향상시키는 기본적인 심리적 모듈과 밀접한 관계가 있을 것이다. 또한 해당 형질의 상당수는 일생 동안 지속되는 일관성을 보일 것이다. 따라서 오랜 기간 동안 임상적으로 사용하고 있는 정신장애의 진단 분류 체계는 이러한 행동 상의 특정적 양상을 경험적으로 반영하고 있을 것이다.

미국 정신의학회에서 발간한 정신장애의 진단 및 통계 편람(Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders)은 1952년에 처음 제정되었다. 1980년 III판이 출간된 이후

로는 전세계 정신의학계에서 임상 진료 및 연구 목적으로 널리 활용되는 진단 기준을 제공하고 있다. DSM-IV에서는 정신장애를 I축 상의 임상적 장애와 II축 상의 성격 장애로 나누었는데,⁹⁹⁾ 이러한 분류 방법을 뒷받침하는 임상적 근거는 상당히 풍부하다.^{100,101)} 게다가 I축과 II축 장애는 동일한 원인을 가지고 있다는 증거가 많다.¹⁰²⁾ 비록 지금은 DSM-5로 개정되었지만 진화적 연구의 틀을 위해서는 DSM-IV의 다축 모델이 보다 유용할 수 있다.

특히 I축 상의 정신장애는 크게 나누어 내현화-외현화 모델(internalizing-externalizing model)로 설명할 수 있다.¹⁰³⁻¹⁰⁷⁾ 예를 들어 주요우울장애나 범불안장애, 공황장애, 공포증은 내현화 스펙트럼에 속하고, 약물의존증이나 품행장애는 외현화 스펙트럼에 속한다. 최근에는 이를 내현화/정동 장애(internalizing/emotional disorder)와 외현화/탈억제 장애(externalizing/disinhibitory disorder)로 나누기도 한다.¹⁰⁸⁻¹¹⁰⁾ 적지 않은 I축 정신장애는 일생 동안 지속되지만, 반드시 그럴 필요는 없다. 짧은 기간 동안 지속되거나, 특정한 환경적 맥락에서만 나타나기도 한다. 기본적으로 증상의 심각성을 진단 기준으로 삼기 때문에 증상의 지속 기간이 짧아도 진단이 가능하다.

II축상의 장애는 다소 다르다. 원칙적으로 인격 장애와 정신 지체(mental retardation)로 나누지만, 역기능적인 방어 기전도 포함한다. 총 10개의 성격장애를 제시하고 있는데, 이는 크게 셋으로 나눌 수 있다. 특이/괴벽(odd/eccentric) 클러스터-A형 성격, 극화(dramatic) 클러스터-B형 성격, 불안(anxious) 클러스터-C형 성격으로 나누는 것이다.¹¹⁰⁾ A형 인격 장애에는 편집성, 조현형, 조현성 인격장애가 포함되고, B형 인격장애에는 반사회적, 경계성, 연극성, 자기애성 인격장애가 포함되며, C형 인격장애에는 회피성, 의존성, 강박성 인격장애가 포함된다. 하지만 이외에도 네 개 혹은 다섯 개의 요인으로 나누는 경우도 있다.^{76,111,112)} 이러한 인격 장애는 상호 배타적인 것이 아니며, 동반되어 나타나기도 한다. 게다가 진단 기준에 속하지 않는 수준에서, 일반적인 성격 요인 스펙트럼과 이어진다. 여러 성격 이론의 요인은 역기능적 행동 양상의 특징과 질적으로 유사하다.^{113,114)}

시오도어 밀론에 의하면, 진화적 견지에서 성격 양상의 적응적 가치는 대략 세가지 측면에서 살펴볼 수 있다.¹¹⁵⁾

첫째 생존(survival preservation-enhancement)와 관련된, 고통부터 쾌락으로 이어지는 축(pain-pleasure polarity)이다. 특정한 내적/외적 자극에 대한 유기체의 인식은 해당 자극과 연결된 생존율에 의해 결정된다. 자연 선택의 과정을 통해서 생존에 적합한 자극에 대해서는 쾌락 반응이 선

택(survival enhancement)되며, 생존에 부적합한 자극에 대해서는 고통 반응이 선택(survival preservation)된다. 하지만 일부 역기능적 행동 양상은 오히려 쾌락을 거부하거나(조현형 성격), 고통을 추구하는(자학성 성격) 것으로 보인다.¹¹⁵⁾

둘째 번식 전략(reproductive strategy)과 관련된, 자신과 타인으로 이어지는 축(other-self polarity)이다. 번식 지향적 전략과 양육 지향성 전략은 각각 서로 다른 행동 양상을 유발하는데, 전자는 보다 자기 중심적인 양상(self-oriented)으로 나타나고 후자는 보다 타인 지향적 양상(other-nurturing)으로 나타난다.^{116,117)}

셋째 생태적 전략(ecological strategy)과 직접 관련된, 수동부터 능동으로 이어지는 축(passive-active polarity)이다. 환경적 적소에 맞추어 생태적 적응을 추구하는 수동적 전략부터, 환경을 변화시켜서 생태적 적소를 재구성하는 능동적 전략이다. 각 개체는 환경에 따라 두 가지 전략을 모두 사용하지만, 각 모델(active-organism model and passive-organism model)이 활성화되는 역치는 모두 다르다.

이러한 몇 가지 적응적 전략의 조합은 다양한 행동 양상을 낳을 수 있다. 세 클러스터로 분류한 진단 체제는 모듈적 진화 심리 이론에 잘 부합하는 경향이 있다. 그러나 DSM-IV에서 제시하는 인격 장애는 임상적인 부적응성을 기초로 수립된 것이므로, 다양한 적응 전략을 모두 포괄하지 못하는 단점이 있다. 예를 들어 과도하게 의존적인 성격은 인격장애로 진단되지만, 과도하게 독립적인 성격은 장애로 진단되지 않기 때문이다. 또한 경계성 인격장애처럼 다양한 양상으로 나타나는 경우에도, 사실상 어느 전략을 취한다고 명확하게 분류하기 어렵다.

8. FSD 모델

가장 최근에 생애사 이론을 변형한 빠른-느린-방어 모델(fast-slow-defence model)이 제안되었다. 이는 다양한 정신 병리를 진화적 맥락에서 크게 세 가지 범주로 나누는 것이다.¹¹⁸⁾ 이 모델에 의하면 각각의 생애사 전략은 크게 두 가지로 나뉜다.

빠른 전략은 기본적으로 높은 충동성과 위험 추구, 자극 추구, 성적인 문란함, 조속성 및 낮은 장기적 애착, 협력, 정서적 공감 등으로 규정된다. HEXACO 모델에 의하면 낮은 순응성, 낮은 성실성, 낮은 정직-겸손성에 해당한다. 이러한 빠른 전략을 다시 둘로 나누어 길항적/착취적(antagonistic/exploitative) 전략과 유혹적/창조적(seductive/creative) 전략으로 나눈다.¹¹⁹⁾ 유혹적/창조적 전략은 높은 유심론적 인지 능력(mentalistic cognition)과 언어 능력, 예술

적 창조력, 낮은 공격성을 특징으로 한다.¹²⁰⁾ HEXACO 모델에서 의하면, 높은 개방성을 보인다고 할 수 있다.

느린 전략은 낮은 충동성과 위험 추구성, 자극 추구성, 지연되고 제한된 사회성적 경향, 높은 장기적 협력과 안정 애착, 성적인 충실성, 정서적 공감 등을 특징으로 한다. 이는 다시 친사회적/양육제공(prosocial/caregiving) 전략과 숙련성/자원획득성(skilled/provisioning) 전략으로 나뉜다.¹²¹⁾ 숙련성/자원획득성 전략은 높은 기계적 인지 능력(mechanistic cognition), 공간 지각능, 낮은 소속성(affiliation), 낮은 공감 및 순응성을 보인다.¹²²⁾ HEXACO 모델에 의하면, 낮은 개방성, 낮은 순응성을 보인다고 할 수 있다.

방어 전략은 외부의 위협에 대한 대처 기전의 과도한 활성화에 의한 것인데, HEXACO 모델의 정서성 및 외향성과 주로 관련된다고 할 수 있다. 이는 느린 전략과 빠른 전략의 극단에서 보다 많이 나타날 것으로 추정된다.¹²³⁾

FSD 모델은 성격 요인 모델 중 일반 요인 성격 모델(GFP)을 적용하여, 각각의 전략에 성격 편재성을 보이는 특징을 둘로 나누고, 방어 기전의 과도한 활성화에 의한 정신병리를 추가하여 전체 정신병리에 대한 일관적인 이론적 틀을 제공하려고 했다는 점에서 주목할 만 하다. 그러나 일반 요인 성격 모델은 전술한 제한점에서 벗어날 수 없다는 단점이 있다. 또한 생애사 전략이 모든 행동 양상의 변이를 포괄하지 못한다는 단점도 있다.

9. RDoC 모델

DSM이나 ICD 등의 기존의 도구적 분류 체계는 여전히 임상과 연구에서 널리 활용되고 있지만, 장애를 자연적 분류(natural class)로 동정하는데 효과적이지 못하다는 비판을 받고 있다. 전체적인 신경행동학적 시스템에 대한 고려 없이 기술 중심적으로 접근하기 때문에 벌어진 현상이다.¹²⁴⁾ 2009년 미 정신보건원에서는 기존의 진단 체계(DSM-5)와 별개로, 새로운 분류 체계를 개발했다(<https://www.nimh.nih.gov/research-priorities/rdoc/>). 연구 영역 기준(Research Domain Criteria, RDoC)은 NIMH 전략 계획 1.4에 따라, “관찰 가능한 행위와 뇌 기능의 차원에 근거한 정신질환 분류의 새로운 방법을 개발”하기 위해 시행된 프로젝트다.¹²⁴⁾ 임상적 증상에 따라 분류하는 것이 아니라, 인간의 정신 활동을 총 다섯 가지 영역(부정적 동기, 긍정적 동기, 인지, 사회적 과정, 각성/조절)으로 나누고 이를 총 8가지 분석 유닛으로 구분하여 분류하는 체계다.¹²⁵⁾

RDoC는 행동 경향을 진화적으로 연구하는 모델이 아니라, 인간의 전체 정신 활동을 과학적으로 구성화하는 방법

론적 틀이라고 할 수 있다. 또한 상향식(bottom-up) 연구에 적합한 연구의 틀로서 진화적인 연구 방법(top-down)에는 바로 적용하기 어려운 면이 있다. 하지만 연구의 주제가 되는 행동 양상이 다른 분석 유닛에서 어떤 식으로 발현되는지 확인하여, 이론적 열개를 추정하는 장점이 있다.¹²⁶⁾ RDoC 체계는 인지신경과학에 기초하고 있지만, 현재 진단체계의 기준인 정신병리보다 더 원초적인 정신기능에 근거하고 있다는 점에서 진화적 궁극원인의 접근에 보다 더 다가서는 것이다.¹²⁴⁾ 따라서 행동 양상의 진화적인 모델과 직접적인 관련성은 낮지만, 연구 결과를 이해하는 틀로 사용하기 위해서 간략하게 소개한다.

RDoC 모델에서는 각 구성 성분에 대해서 유전자부터 분자 수준의 신경전달물질 활성, 세포, 신경 회로, 생리, 행동, 증상(자가 보고), 실험 방법(패러다임)에 이르기까지 여덟 가지 유닛으로 일관된 연구의 틀을 제공한다. 예를 들어 부정적 정서가 영역의 구성성분인 지속적인 위협에 대한 행동 유닛에는 무욕증(anhedonia), 불안한 각성(anxious arousal), 위협에 대한 주의 편향(attentional bias to threat), 회피(avoidance), 리비도 감소(decreased libido), 무조행동(helplessness behavior), 갈등 탐지 증가(increased conflict detection), 보속 행동의 증가(increased perseverative behavior), 기억 회상 결함(memory retrieval deficits), 처벌 민감성(punishment sensitivity) 등이 확인된다.

RDoC의 긍정적 정서가(positive valence)와 부정적 정서가(negative valence) 범주는 판크세프가 제안한 정서의 내적 표현형에 관한 진화적 설명론과 부합한다. 탐색(seeking), 분노(rage), 두려움(fear), 공황(panic), 유희(play), 욕정(lust), 돌봄(care) 등 내적표현형과 발현되는 감정, 관련 장애, 관련된 대뇌 신경 구조물, 핵심적인 신경전달물질 등을 정리하고 있다. 하지만 RDoC를 활용한 진화적 모델은 아직 제안된 바가 없다. 이는 아마도 RDoC는 진화적 연구에서 바로 적용하기 어려운 특징이 있기 때문인지도 모른다. 기본적으로 RDoC가 근원 원인의 탐구를 위해서 제안된 틀이기 때문이다.¹²⁷⁾ 인간 행동의 적응적 동기에 대한 보다 체계적인 접근에는 제한점이 많다.¹²⁴⁾

결론

개체 간 행동 양상의 변이에 관한 다양한 모델이 제시되어 있다. 동물 모델은 크게 대담성과 소심성을 기준으로 개체의 대처 유형이나 기질을 몇 가지의 범주로 나눈다. 이는 기본적인 행동 전략을 탐구하는 틀로서 유용하나 인간 행

동에 바로 적용하기에는 어려움이 많다. 성격 요인 모델은 지금까지 많은 연구가 이루어져 왔는데, 두 개의 요인부터 여러 개의 요인까지 각 모델의 특성에 따라 조금씩 다른 범주로 성격이나 행동 양상을 분류하고 있다. 진화적 모델을 구축하는데 유용한 틀로 사용될 수 있으나, 처음부터 진화적 연구를 위해 구축된 틀이 아니라는 점을 감안해야 한다. DSM-IV에서 사용된 다축 모델은 I축 상의 장애를 내현화-외현화 모델로 크게 나누고, II축 상의 장애를 생존과 번식, 생태적 적응 전략으로 나누어 진화적으로 구분해볼 수 있을 것이다. 그러나 I축과 II축 모두 임상 양상을 기초로 분류된 것이므로 적응적인 관점에서 일관성이 부족하고 모든 적응 전략을 포괄하지 못하는 단점이 있다. FSD 모델은 처음부터 정신 병리를 진화적 맥락으로 나누어 분류하고 있다. 생애사적 전략과 관련하여 빠른 전략과 느린 전략으로 나누고 있는데, 전체 정신 병리에 대한 일관적인 이론적 틀을 제공하고 있다. 그러나 성격 요인 모델에 크게 의존하고 있으며, 일반적인 행동 양상 변이와 잘 연결되지 않는다는 단점이 있다. RDoC 모델은 연구를 위해 정신 활동을 여러 영역으로 나누어 보는 전문적 체계로서 주로 근연 원인에 초점이 맞추어져 있다는 단점이 있다. 기존의 다양한 모델은 진화적 연구 적용을 위한 장단점을 가지고 있지만, 진화 연구의 목적에 적합한 모델을 적절하게 선택하여 적용하면 인간 행동의 변이, 특히 정신병리의 궁극 원인을 탐구하는데 유용한 길잡이로 활용할 수 있을 것이다.

Acknowledgments

서울대학교 인류학과 박순영 교수님께 깊은 감사를 드린다.

Conflicts of Interest

The authors have no financial conflicts of interest.

REFERENCES

- (1) **Feinberg AP, Irizarry RA, Fradin D, Aryee MJ, Murakami P, Aspelund T, Eiriksdottir G, Harris TB, Launer L, Gudnason V.** Personalized epigenomic signatures that are stable over time and covary with body mass index. *Science translational medicine* 2010;2:49ra67-49ra67.
- (2) **Smith JM, Price GR.** The logic of animal conflict. *Nature* 1973;246:15.
- (3) **Bond AB, Kamil AC.** Apostatic selection by blue jays produces balanced polymorphism in virtual prey. *Nature* 1998; 395:594.
- (4) **Parker G, Sutherland W.** Ideal free distributions when individuals differ in competitive ability: phenotype-limited ideal free models. *Animal Behaviour* 1986;34:1222-1242.
- (5) **Whitham TG.** Habitat selection by Pemphigus aphids in response to response limitation and competition. *Ecology*

- 1978; 59:1164-1176.
- (6) **Roff DA.** *Evolutionary Quantitative Genetics.* Boston, MA: Springer US, Boston, MA, 1997.
- (7) **Tooby J, Cosmides L.** On the Universality of Human Nature and the Uniqueness of the Individual: The Role of Genetics and Adaptation. *Journal of Personality* 1990;58:17-67.
- (8) **Bergmüller R, Taborsky M.** Adaptive behavioural syndromes due to strategic niche specialization. *BMC Ecology* 2007;7:12.
- (9) **Cuthbert BN, Insel TR.** Toward the future of psychiatric diagnosis: the seven pillars of RDoC. *BMC Medicine* 2013;11: 126.
- (10) **Bell AM.** Future directions in behavioural syndromes research. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 2007;274:755-761.
- (11) **Dall SR, Houston AI, McNamara JM.** The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology letters* 2004;7:734-739.
- (12) **Dingemans NJ, Réale D.** Natural selection and animal personality. *Behaviour* 2005;142:1159-1184.
- (13) **Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, Dingemans NJ.** Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological reviews* 2007;82:291-318.
- (14) **Bell AM.** Evolutionary biology: animal personalities. *Nature* 2007;447:539.
- (15) **Clark AB, Ehlinger TJ.** Pattern and adaptation in individual behavioral differences. *Perspectives in ethology.* Springer 1987;1-47.
- (16) **Dingemans NJ, Wolf M.** Recent models for adaptive personality differences: a review. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 2010;365: 3947-3958.
- (17) **Pervin LA, John O.** *Handbook of personality.* Guilford Press, New York, 2008.
- (18) **Stamps JA.** Growth-mortality tradeoffs and 'personality traits' in animals. *Ecology letters* 2007;10:355-363.
- (19) **Webster MM, Ward AJ.** Personality and social context. *Biological Reviews* 2011;86:759-773.
- (20) **Bell AM, Aubin-Horth N.** What can whole genome expression data tell us about the ecology and evolution of personality? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 2010;365:4001-4012.
- (21) **Barnard CJ, Sibly RM.** Producers and scroungers: a general model and its application to captive flocks of house sparrows. *Animal Behaviour* 1981;29:543-550.
- (22) **Giraldeau L-A, Caraco T.** *Social foraging theory.* Princeton University Press, Princeton, 2018.
- (23) **Kurvers RH, Eijkelenkamp B, van Oers K, van Lith B, van Wieren SE, Ydenberg RC, Prins HT.** Personality differences explain leadership in barnacle geese. *Animal Behaviour* 2009; 78:447-453.)

- (24) **Kagan J.** Temperament and the reactions to unfamiliarity. *Child development* 1997;68:139-143.
- (25) **Kagan J.** The concept of behavioral inhibition to the unfamiliar. *Perspectives on Behavioral Inhibition* 1989:1-23.
- (26) **Rödel HG, Monclús R, von Holst D.** Behavioral styles in European rabbits: social interactions and responses to experimental stressors. *Physiology & Behavior* 2006;89:180-188.
- (27) **Wilson AD, Stevens E.** Consistency in context-specific measures of shyness and boldness in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Ethology* 2005;111:849-862.
- (28) **Gosling SD.** Personality dimensions in spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). *Journal of Comparative Psychology* 1998;112:107.
- (29) **Gold KC, Maple TL.** Personality assessment in the gorilla and its utility as a management tool. *Zoo Biology* 1994;13:509-522.
- (30) **Bolig R, Price CS, O'Neill PL, Suomi SJ.** Subjective assessment of reactivity level and personality traits of rhesus monkeys. *International Journal of Primatology* 1992;13:287-306.
- (31) **Freeman HD, Gosling SD.** Personality in nonhuman primates: a review and evaluation of past research. *American Journal of Primatology* 2010;72:653-671.
- (32) **Goldberg LR.** Language and individual differences: The search for universals in personality lexicons. *Review of Personality and Social Psychology* 1981;2:141-165.
- (33) **Costa Jr PT, McCrae RR.** Age differences in personality structure: A cluster analytic approach. *Journal of Gerontology* 1976;31:564-570.
- (34) **Wiggins JS.** *The five-factor model of personality: Theoretical perspectives.* Guilford Press, New York, 1996.
- (35) **Ashton MC, Lee K.** Empirical, Theoretical, and Practical Advantages of the HEXACO Model of Personality Structure. *Personality and Social Psychology Review* 2007;11:150-166.
- (36) **Musek J.** A general factor of personality: Evidence for the Big One in the five-factor model. *Journal of Research in Personality* 2007;41:1213-1233.
- (37) **Digman JM.** Higher-Order Factors of the Big Five. *Journal of Personality and Social Psychology* 1997;73:1246-1256.
- (38) **Figueredo AJ, Vásquez G, Brumbach BH, Schneider SMR.** The K-factor, Covitality, and personality. *Human Nature* 2007;18:47-73.
- (39) **Pettersson E, Turkheimer E, Horn EE, Menatti AR.** The General Factor of Personality and Evaluation. *European Journal of Personality* 2012; 26: 292-302.
- (40) **Danay E, Ziegler M.** Is there really a single factor of personality? A multirater approach to the apex of personality. *Journal of Research in Personality* 2011;45:560-567.
- (41) **Bäckström M, Björklund F, Larsson MR.** Five-factor inventories have a major general factor related to social desirability which can be reduced by framing items neutrally. *Journal of Research in Personality* 2009;43:335-344.
- (42) **Jokela M, Alvergne A, Pollet TV, Lummaa V.** Reproductive behavior and personality traits of the Five Factor Model. *European Journal of Personality* 2011;25:487-500.
- (43) **Vries RE, Vries Ad, Feij JA.** Sensation seeking, risk-taking, and the HEXACO model of personality. *Personality and Individual Differences* 2009;47:536-540.
- (44) **Dunkel CS, Decker M.** Convergent validity of measures of life-history strategy. *Personality and Individual Differences* 2010;48:681-684.
- (45) **de Vries RE, Tybur JM, Pollet TV, van Vugt M.** Evolution, situational affordances, and the HEXACO model of personality. *Evolution and Human Behavior* 2016;37:407-421.
- (46) **DeYoung CG, Peterson JB, Higgins DM.** Higher-order factors of the Big Five predict conformity: Are there neuroses of health? *Personality and Individual Differences* 2002;33:533-552.
- (47) **Colin GD.** The Neuromodulator of Exploration: A Unifying Theory of the Role of Dopamine in Personality. *Frontiers in Human Neuroscience* 2013;7.
- (48) **DeYoung CG.** Cybernetic Big Five Theory. *Journal of Research in Personality* 2015;56:33-58.
- (49) **Ashton MC, Lee K, Goldberg LR, de Vries RE.** Higher Order Factors of Personality: Do They Exist? *Personality and Social Psychology Review* 2009;13:79-91.
- (50) **Gillihan SJ, Farah MJ, Sankoorikal GMV, Breland J, Brodtkin ES.** Association between serotonin transporter genotype and extraversion. *Psychiatric Genetics* 2007;17:351-354.
- (51) **Dragan WL, Oniszczenko W.** An association between dopamine D4 receptor and transporter gene polymorphisms and personality traits, assessed using NEO-FFI in a Polish female population. *Personality and Individual Differences* 2007;43:531-540.
- (52) **Heaven PCL, Fitzpatrick J, Craig FL, Kelly P, Sebar G.** Five personality factors and sex: preliminary findings. *Personality and Individual Differences* 2000;28:1133-1141.
- (53) **Buchanan T, Johnson JA, Goldberg LR.** Implementing a Five-Factor Personality Inventory for Use on the Internet. *European Journal of Psychological Assessment* 2005;21:115-127.
- (54) **Franken RE, Gibson KJ, Mohan P.** Sensation seeking and disclosure to close and casual friends. *Personality and Individual Differences* 1990;11:829-832.
- (55) **Chen C, Burton M, Greenberger E, Dmitrieva J.** Population Migration and the Variation of Dopamine D4 Receptor (DRD4) Allele Frequencies Around the Globe. *Evolution and Human Behavior* 1999;20:309-324.
- (56) **Nettle D.** An evolutionary approach to the extraversion continuum. *Evolution and Human Behavior* 2005;26:363-373.
- (57) **Field CA, Amp, Apos Keefe G.** Behavioral and psychological risk factors for traumatic injury. *Journal of Emergency Medicine* 2004;26:27-35.
- (58) **Ellis L.** Relationships of criminality and psychopathy with eight other apparent behavioral manifestations of sub-optimal

- arousal. *Personality and Individual Differences* 1987;8:905-925.
- (59) **Samuels J, Bienvenu OJ, Cullen B, Costa PT, Eaton WW, Nestadt G.** Personality dimensions and criminal arrest. *Comprehensive Psychiatry* 2004;45:275-280.
- (60) **Nettle D.** The Evolution of Personality Variation in Humans and Other Animals. *American Psychologist* 2006;61:622-631.
- (61) **Claridge G, Davis C.** What's the use of neuroticism? *Personality and Individual Differences* 2001;31:383-400.
- (62) **Neeleman J, Sytema S, Wadsworth M.** Propensity to psychiatric and somatic ill-health: evidence from a birth cohort. *Psychological Medicine* 2002;32:793-803.
- (63) **Kelly EL, Conley JJ.** Personality and Compatibility: A Prospective Analysis of Marital Stability and Marital Satisfaction. *Journal of Personality and Social Psychology* 1987;52:27-40.
- (64) **Mathews A, Mackintosh B, Fulcher EP.** Cognitive biases in anxiety and attention to threat. *Trends in Cognitive Sciences* 1997;1:340-345.
- (65) **McKenzie J, Taghavi-Khonsary M, Tindell G.** Neuroticism and academic achievement: the Furneaux Factor as a measure of academic rigour. *Personality and Individual Differences* 2000;29:3-11.
- (66) **Ross SR, Stewart J, Mugge M, Fultz B.** The imposter phenomenon, achievement dispositions, and the five factor model. *Personality and Individual Differences* 2001;31:1347-1355.
- (67) **McCrae RR.** Creativity, Divergent Thinking, and Openness to Experience. *Journal of Personality and Social Psychology* 1987;52:1258-1265.
- (68) **Haselton M, Miller G.** Women's fertility across the cycle increases the short-term attractiveness of creative intelligence. *An Interdisciplinary Biosocial Perspective* 2006;17:50-73.
- (69) **Nettle D, Clegg H.** Schizotypy, Creativity and Mating Success in Humans. *Proceedings: Biological Sciences* 2006;273:611-615.
- (70) **Green MJ, Williams LM.** Schizotypy and creativity as effects of reduced cognitive inhibition. *Personality and Individual Differences* 1999;27:263-276.
- (71) **McCreery C, Claridge G.** Healthy schizotypy: the case of out-of-the-body experiences. *Personality and Individual Differences* 2002;32:141-154.
- (72) **Avila M, Thaker G, Adami H.** Genetic epidemiology and schizophrenia: a study of reproductive fitness. *Schizophrenia Research* 2001;47:233-241.
- (73) **Bassett AS, Bury A, Hodgkinson KA, Honer WG.** Reproductive fitness in familial schizophrenia. *Schizophrenia Research* 1996;21:151-160.
- (74) **Friedman HS, Tucker JS, Schwartz JE, Martin LR, Tomlinson-Keasey C, Wingard DL, Criqui MH.** Childhood Conscientiousness and Longevity: Health Behaviors and Cause of Death. *Journal of Personality and Social Psychology* 1995;68:696-703.
- (75) **Furnham A, Thompson J.** Personality and self-reported delinquency. *Personality and Individual Differences* 1991;12:585-593.
- (76) **Austin EJ, Deary IJ.** The 'four As': a common framework for normal and abnormal personality? *Personality and Individual Differences* 2000;28:977-995.
- (77) **Claridge G.** *Personality and psychological disorders* Oxford University Press, London, 2003.
- (78) **Schmitt DP.** The Big Five related to risky sexual behaviour across 10 world regions: differential personality associations of sexual promiscuity and relationship infidelity. *European Journal of Personality* 2004;18:301-319.
- (79) **Baron-Cohen S, Wheelwright S.** The Empathy Quotient: An Investigation of Adults with Asperger Syndrome or High Functioning Autism, and Normal Sex Differences. *Journal of Autism and Developmental Disorders* 2004;34:163-175.
- (80) **Suls J, Martin R, David JP.** Person-Environment Fit and its Limits: Agreeableness, Neuroticism, and Emotional Reactivity to Interpersonal Conflict. *Personality and Social Psychology Bulletin* 1998;24:88-98.
- (81) **Caprara GV, Barbaranelli C, Zimbardo PG.** Understanding the Complexity of Human Aggression: Affective, Cognitive, and Social Dimensions of Individual Differences in Propensity Toward Aggression. *European Journal of Personality* 1996;10:133-155.
- (82) **Axelrod R, Hamilton WD.** The evolution of cooperation. *Science* 1981;211:1390.
- (83) **Maynard Smith J.** *Evolution and the theory of games.* Cambridge: Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1982.
- (84) **Boudreau JW, Boswell WR, Judge TA.** Effects of Personality on Executive Career Success in the United States and Europe. *Journal of Vocational Behavior* 2001;58:53-81.
- (85) **King LA, Walker LM, Broyles SJ.** Creativity and the Five-Factor Model. *Journal of Research in Personality* 1996;30:189-203.
- (86) **Gangestad SW, Simpson JA.** Toward an Evolutionary History of Female Sociosexual Variation. *Journal of Personality* 1990;58:69-96.
- (87) **Glenn AL, Kurzban R, Raine A.** Evolutionary theory and psychopathy. *Aggression and Violent Behavior* 2011;16:371-380.
- (88) **Gladden PR, Figueredo AJ, Jacobs WJ.** Life History strategy, Psychopathic Attitudes, personality, and general intelligence. *Personality and Individual Differences* 2009;46:270-275.
- (89) **De Raad B, Barelds DPH, Timmerman ME, De Roover K, Mlačić B, Church AT.** Towards a Pan-cultural Personality Structure: Input from 11 Psycholexical Studies. *European Journal of Personality* 2014;28:497-510.
- (90) **Barelds DP, De Raad B.** The role of word-categories in trait-taxonomy: Evidence from the Dutch personality taxonomy. *International Journal of Personality Psychology* 2015;1:15-25.

- (91) **Reis HT.** Reinvigorating the Concept of Situation in Social Psychology. *Personality and Social Psychology Review* 2008; 12:311-329.
- (92) **Rauthmann JF.** You Say the Party is Dull, I Say It is Lively: A Componential Approach to How Situations Are Perceived to Disentangle Perceiver, Situation, and Perceiver×Situation Variance. *Social Psychological and Personality Science* 2011; 3:519-528.
- (93) **Lievens F, Chasteen CS, Day EA, Christiansen ND.** Large-Scale Investigation of the Role of Trait Activation Theory for Understanding Assessment Center Convergent and Discriminant Validity. *Journal of Applied Psychology* 2006;91: 247-258.
- (94) **Ten Berge MA, De Raad B.** Taxonomies of situations from a trait psychological perspective. A review. *European Journal of Personality* 1999;13:337-360.
- (95) **Tett RP, Burnett DD.** A personality trait-based interactionist model of job performance. *Journal of Applied Psychology* 2003;88:500-517.
- (96) **Harkness AR, McNulty JL, Ben-Porath YS.** The Personality Psychopathology Five (PSY-5): Constructs and MMPI-2 scales. *Psychological Assessment* 1995;7:104.
- (97) **Livesley WJ, Jackson DN, Schroeder ML.** A study of the factorial structure of personality pathology. *Journal of Personality Disorders* 1989;3:292-306.
- (98) **Clark LA.** Toward a consensual set of symptom clusters for assessment of personality disorder. *Advances in Personality Assessment* 1990;8:243-266.
- (99) **American Psychiatric A.** Diagnostic and statistical manual of mental disorders: DSM-IV-TR. American Psychiatric Publishing, Inc., Washington, 2000.
- (100) **Trull TJ, Durrett CA.** Categorical and dimensional models of personality disorder. *Annu Rev Clin Psychol* 2005;1:355-380.
- (101) **Widiger TA, Simonsen E, Krueger R, Livesley WJ, Verheul R.** Personality disorder research agenda for the DSM-V. *Journal of Personality Disorders* 2005;19:315-338.
- (102) **Reichborn-Kjennerud T, Czajkowski N, Torgersen S, Neale MC, Ørstavik RE, Tambs K, Kendler KS.** The relationship between avoidant personality disorder and social phobia: a population-based twin study. *American Journal of Psychiatry* 2007; 164:1722-1728.
- (103) **Kessler RC, Davis CG, Kendler KS.** Childhood adversity and adult psychiatric disorder in the US National Comorbidity Survey. *Psychological Medicine* 1997;27:1101-1119.
- (104) **Kessler RC, Chiu WT, Demler O, Walters EE.** Prevalence, severity, and comorbidity of 12-month DSM-IV disorders in the National Comorbidity Survey Replication. *Archives of General Psychiatry* 2005;62:617-627.
- (105) **Krueger RF.** The structure of common mental disorders. *Archives of General Psychiatry* 1999;56:921-926.
- (106) **Krueger RF, Markon KE.** Reinterpreting comorbidity: A model-based approach to understanding and classifying psychopathology. *Annu Rev Clin Psychol* 2006;2:111-133.
- (107) **Slade T, Watson D.** The structure of common DSM-IV and ICD-10 mental disorders in the Australian general population. *Psychological Medicine* 2006;36:1593-1600.
- (108) **Eaton NR, Krueger RF, Markon KE, Keyes KM, Skodol AE, Wall M, Hasin DS, Grait BF.** The structure and predictive validity of the internalizing disorders. *Journal of Abnormal Psychology* 2013;122:86.
- (109) **Krueger R, South S.** Externalizing disorders: Cluster 5 of the proposed meta-structure for DSM-V and ICD-11: Paper 6 of 7 of the thematic section: 'A proposal for a meta-structure for DSM-V and ICD-11'. *Psychological Medicine* 2009;39: 2061-2070.
- (110) **Goldberg D, Krueger R, Andrews G, Hobbs M.** Emotional disorders: Cluster 4 of the proposed meta-structure for DSM-V and ICD-11: Paper 5 of 7 of the thematic section: 'A proposal for a meta-structure for DSM-V and ICD-11'. *Psychological Medicine* 2009;39:2043-2059.
- (111) **Mulder RT, Joyce PR.** Temperament and the structure of personality disorder symptoms. *Psychological Medicine* 1997; 27:99-106.
- (112) **Sheets E, Craighead WE.** Toward an empirically based classification of personality pathology. *Clinical Psychology: Science and Practice* 2007;14:77-93.
- (113) **Clark LA, Watson D, Mineka S.** Temperament, personality, and the mood and anxiety disorders. *Journal of Abnormal Psychology* 1994;103:103.
- (114) **Hettema JM, Neale MC, Myers JM, Prescott CA, Kendler KS.** A population-based twin study of the relationship between neuroticism and internalizing disorders. *American Journal of Psychiatry* 2006;163:857-864.
- (115) **Millon T, Millon CM, Meagher S, Grossman S, Ramnath R.** Personality disorders in modern life. John Wiley & Sons, New York, 2012.
- (116) **Gilligan C, Brown LM, Rogers AG.** Psyche embedded: A place for body, relationships, and culture in personality theory. Springer Publishing Co., New York, 1990.
- (117) **Rushton JP.** Differential K theory: The sociobiology of individual and group differences. *Personality and Individual Differences* 1985;6:441-452.
- (118) **Del Giudice M.** Evolutionary psychopathology: a unified approach/Marco Del Giudice. Oxford University Press, New York, 2018.
- (119) **Johnson RT, Burk JA, Kirkpatrick LA.** Dominance and prestige as differential predictors of aggression and testosterone levels in men. *Evolution and Human Behavior* 2007; 28:345-351.
- (120) **Slaughter V, Imuta K, Peterson CC, Henry JD.** Meta-Analysis of Theory of Mind and Peer Popularity in the Preschool and Early School Years. *Child Development* 2015;86:1159-1174.

- (121) **Del Giudice M.** An Evolutionary Life History Framework for Psychopathology. *Psychological Inquiry* 2014;25:261-300.
- (122) **Baron-Cohen S.** The extreme male brain theory of autism. *Trends in Cognitive Sciences* 2002;6:248-254.
- (123) **Lienard P.** Life stages and risk-avoidance: Status- and context-sensitivity in precaution systems. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 2011;35:1067-1074.
- (124) **Park C, Kang U.** Evolutionary Psychiatry I-Concept of Evolutionary Psychology and Evolutionary Psychopathology. *Journal of Korean Neuropsychiatric Association* 2018;57:157-172.
- (125) **NIMH.** Research Domain Criteria (RDoC).
- (126) **Vaidyanathan U, Pacheco J.** Research Domain Criteria Constructs: Integrative reviews and empirical perspectives. *Journal of Affective Disorders* 2017;216:1-2.
- (127) **Kozak MJ, Cuthbert BN.** The NIMH research domain criteria initiative: background, issues, and pragmatics. *Psychophysiology* 2016;53:286-297.

국문초록

한 종에 속하는 개체의 행동 양상은 다양한 변이를 가진다. 같은 종 내에서 다른 행동적 표현형이 유지되는 현상은 진화적으로 적소 특화나 빈도의존성 선택으로 설명할 수 있는데, 아직 명확하게 밝혀진 것은 아니다. 특히 극단적인 행동 양상으로서의 정신병리가 높은 비율로 관찰되는 현상은 진화심리학의 난제 중 하나다. 행동 양상의 다양한 변이 및 정신병리를 진화적인 견지에서 접근하기 위한 몇 가지 틀이 제안될 수 있을 것이다. 본 논문에서는 개체 간 행동 양상 변이에 관한 진화적 접근을 중심으로 동물 모델과 성격 요인모델, DSM-IV 다축 모델, FSD 모델, RDoC 모델 등을 간략하게 설명하고, 그 연구에 적용할 때 예상되는 장단점을 논의하고자 한다.

중심 단어 : 진화심리학 · 변이 · 행동 양상 · 정신병리.