「협력의 공식」 특별 부록

프라이스 방정식을 유도해 보자

프라이스 방정식은 부모 개체군에 속한 개체들이 자식 개체군에 속한 개체들과 어떻게 연결되는지 알려 준다. 모두 n명의 개체들로 이루어진 부모 개체군을 생각해 보자. 각 개체는 저마다 어떤 형질 z를 지닌다. 이 형질이 어떻게 진화하는가가 우리의 관심사다. 부모 개체군에 속한 각 개체들에게 이름표 i를 하나씩 붙여 주자($i = 1, 2, \cdots, n$). 이때 i번째 개체의 형질 값은 z_i이고, $\bar{z}$는 부모 개체군에서 형질의 평균값이다($\bar{z} = \frac{1}{n}\sum_1^n z_i$). 예컨대, z가 키라면 z_i는 i번째 개체의 키이고 $\bar{z}$는 부모 세대의 키의 평균값이다.

형질의 평균값이 한 세대 후에 어떻게 달라지는지 알아 보려면, 부모 세대의 각 개체가 낳은 자식 수를 조사해야 한다. i번째 개체의 적합도, 즉 평생 동안 그가 낳은 자식 수를 w_i라고 하자. 쉽게 설명하고자 무성 생식을 가정했지만, 실제로 프라이스 방정식은 유성 생식 여부와 관계없이 항상 성립한다. 부모 개체군의 평균 적합도는 $\bar{w} = \frac{1}{n}\sum_1^n w_i$가 된다.

부모 세대의 i번째 개체가 낳은 모든 자식들이 지닌 형질의 평균값을 z_i'라고 하자. 만약 유전 정보가 부모에서 자식으로 완전하게 전달된다면, 부모 세대에 속한 어떤 개체의 형질 값은 그 개체가 낳은 자식들의 형질 값의 평균과 똑같을 것이다. 즉 각각의 $i(=1, 2, \cdots, n)$에 대해 $z_i' = z_i$이다. 유전 정보가 불완전하게 전달된다면 어떨까? 이를테면 키가 180센티미터인 사람이 낳은 자식들의 평균 키가 180센티미터를 초과하는 경우를 말한다. i번째 개체의 형질 값과 이 개체가 낳은 자식들의 평균 형질 값 사이의 차이를 $\Delta z_i = z_i' - z_i$라고 정의하자. 즉 Δz_i는 i번째 개체가 형질 z를 자식들에게 전달할 때 끼어든 편향의 정도를 측정해 준다. 전체 개체군에서 나타난 전달 편향(transmission bias)의 평균은 $E(\Delta z_i) = \frac{1}{n}\sum_1^n \Delta z_i$가 된다.

한편, 자식 개체군에서 형질 z의 전체 평균값을 $\bar{z}_0$라고 하자. 우리는 한 세대를 거치면서 형질의 평균값에 일어나는 차이, 즉 $\Delta\bar{z} = \bar{z}_0 - \bar{z}$에 관심이 있다. i번째 개체가 낳은 자식들의 평균 형질 값과 i번째 개체가 낳은 자식 수(적합도)를 곱해 준 다음에, i가 1부터 n에 이르기까지 모두 더해 주면 자식 개체군에서 형질 값의 총합이 된다. 이를 자식 개체군의 총수인 $n\bar{w}$로 나누면 $\bar{z}_0$가 얻어진다. 즉 $\bar{z}_0 = \frac{1}{n}\frac{1}{\bar{w}}\sum_1^n w_i z_i'$이다. 이제 형질의 평균값이 변화한 정도인 $\Delta\bar{z}$로부터 출발해 프라이스 방정식을 유도하자.

$$\Delta\bar{z} = \bar{z}_0 - \bar{z} = \frac{1}{n}\frac{1}{\bar{w}}\sum_1^n w_i z_i' - \frac{1}{n}\sum_1^n z_i.$$

양변에 $\bar{w}$를 곱하면,

$$\bar{w}\Delta\bar{z} = \frac{1}{n}\sum_1^n w_i z_i' - \frac{1}{n}\sum_1^n \bar{w} z_i.$$

$z_i' = z_i + \Delta z_i$를 대입하면,

$$\begin{aligned}
\bar{w}\Delta\bar{z} &= \frac{1}{n}\sum_1^n w_i (z_i + \Delta z_i) - \frac{1}{n}\sum_1^n \bar{w} z_i \\
&= \frac{1}{n}\sum_1^n w_i z_i - \frac{1}{n}\sum_1^n \bar{w} z_i + \frac{1}{n}\sum_1^n w_i \Delta z_i \\
&= \frac{1}{n}\sum_1^n z_i (w_i - \bar{w}) + \frac{1}{n}\sum_1^n w_i \Delta z_i \\
&= \frac{1}{n}\sum_1^n w_i z_i - \bar{w}\bar{z} + \frac{1}{n}\sum_1^n w_i \Delta z_i.
\end{aligned}$$

일반적으로 두 변수 X, Y 사이의 상관 정도를 나타내는 값을 공분산(covariance)이라고 하며, $\mathrm{Cov}(X, Y) = E((X - \bar{X})(Y - \bar{Y})) = E(XY) - \bar{X}\bar{Y}$으로 정의된다. 참고로 공분산을 각 변수의 표준 편차로 나누어 표준화한 값이 우리에게 친숙한 상관 계수(correlation coefficient)이다. 그러므로 다음과 같은 프라이스 방정식을 얻을 수 있다.

$$\boxed{\bar{w}\Delta\bar{z} = \mathrm{Cov}(w_i, z_i) + E(w_i\Delta z_i).}$$

우리가 주로 관심을 쏟는 $\Delta\bar{z}$, 즉 한 세대를 거치면서 형질의 평균값이 변화하는 정도는 앞의 방정식에서 좌변에 있다. 부모 개체군의 평균 적합도 $\bar{w}$는 개체군의 크기 변화를 보정하기 위한 상수이니 크게 중요하지 않다. 그러므로 프라이스 방정식은 형질의 진화적 변화를 두 변화의 합으로 나타낸다. 첫 번째 변화는 개체의 형질 값(z)과 그 개체의 적합도(w) 사이의 통계적인 상관 관계다. 만약 높은 형질 값을 지닌 개체가 상대적으로 더 많은 자식들을 낳는다면, Cov(w, z)가 양수가 된다. 만약 형질 값과 적합도 사이에 아무런 관계도 없다면, 형질의 평균값은 한 세대 이후에도 변화하지 않는다. 즉 첫 번째 변화는 자연 선택이 그 형질에 작용한 결과 만들어진 변화다. 두 번째 변화인 $E(w_i\Delta z_i)$는 부모에서 자식으로 유전 정보가 전해질 때 유전자 돌연변이나 재조합 등으로 그 전달 과정이 체계적으로 치우침에 따라 일어난다. 전달 과정상의 편향이 없다면 Δz_i가 0이 되어 두 번째 항이 생략되므로, 단순한 형태의 프라이스 방정식을 다음과 같이 얻을 수 있다.

$$\boxed{\bar{w}\Delta\bar{z} = \mathrm{Cov}(w_i, z_i).}$$