

청소년기 준가임성의 진화적 가설

김민욱^{1,2}, 박한선^{1,2}

¹서울대학교 사회과학대학 인류학과, ²서울대학교 진화인류학 교실

Evolutionary Anthropological Hypothesis of Adolescent Subfecundity

Minwook Kim^{1,2}, Hanson Park^{1,2}

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

²Laboratory of Evolutionary Anthropology, Seoul National University

Abstract : This paper examines the phenomenon of adolescent subfecundity in humans and some great apes from the perspectives of biological anthropology and evolutionary biology. Owing to their altricial nature, humans require considerable energy and time to reach full maturity, and they exhibit a unique developmental pattern in which the onset of menarche and the optimal timing for reproduction (i.e., pregnancy and childbirth) are misaligned. Consequently, a period emerges during which reproductive capability is only partially realized despite incomplete physical readiness. In this study, we review the developmental physiological mechanisms underlying subfecundity, with particular emphasis on the immaturity of the hypothalamic-pituitary-ovarian (HPO) axis, incomplete hormonal feedback regulation, and metabolic disturbances related to nutritional status and energy balance. We further discuss the prevalence of this phenomenon by drawing on evidence from hunter-gatherer societies and research on great apes. Additionally, by preliminarily analyzing the influence of life history variables—such as average adult female body mass, age at menarche, age at first reproduction, and survival probability until age 15—on the duration of subfecundity, we propose three evolutionary hypotheses: the growth-reproduction trade-off hypothesis, the inclusive fitness enhancement hypothesis, and the beginner mate-search hypothesis. A comprehensive understanding of adolescent subfecundity from an evolutionary perspective will require further research involving diverse populations, including hunter-gatherers, as well as mathematical modeling within a biological anthropology framework.

Keywords : Adolescent subfecundity, Life history strategy, Mate-search hypothesis, Inclusive fitness hypothesis, Evolutionary behavioral ecology

이 연구는 서울대학교 신입교수 연구정착금으로 지원되는 연구비에 의하여 수행되었음.

저자(들)는 '의학논문 출판윤리 가이드라인'을 준수합니다.
저자(들)는 이 연구와 관련하여 이해관계가 없음을 밝힙니다.

Received: February 25, 2025; **Revised:** May 19, 2025;

Accepted: May 29, 2025

Correspondence to: 박한선 (서울대학교 사회과학대학 인류학과)

E-mail: hansonpark@snu.ac.kr

서론

모든 생물은 번식을 통해 유전자를 다음 세대로 전달한다. 긴 생애를 가진 동물은 번식 시기까지 에너지를 주로 성장에 투자하며, 성장과 유지, 번식에 에너지를 할당하는 과정에서 다양한 생애사적 전략이 나타난다. 인간은 성체로 성장하기

까지 많은 에너지와 긴 시간이 필요한 만숙성(altriciality) 동물이다[1]. 그러나 일부 종에서는 성적 성숙을 알리는 외현적 징후(월경, 발정, 교미 등)가 나타난 후에도 일정 기간 동안 배란 및 생리 주기가 불안정하고, 이로 인해 임신 가능성이 낮은 현상이 관찰된다.

이러한 시기는 조류, 어류, 설치류, 그리고 사회적 곤충 등 다양한 계통군에서 보고되어 왔다[2-6]. 특히 침팬지와 인간 등 고등 영장류에서는 이러한 낮은 가임성을 보이는 시기가 더욱 뚜렷하게 나타난다[7,8]. 예를 들어, 아프리카 칼라하리 사막 일대에 분포한 쿡산족(!Kung¹, 또는 Ju/'hoansi) 수렵채집 사회에서는 평균 초경 연령이 15.5세, 첫 출산 연령이 19.5세로 약 48개월의 공백기가 있다[9]. 방글라데시의 한 농촌 인구를 조사한 결과, 피임을 하지 않고 초경 무렵에 결혼했음에도 불구하고 약 40%의 부부에게서 첫 출산까지 최대 3년의 지연이 나타났다. 이를 두고 칼 하트만(Carl Hartman)은 ‘초경과 동시에 결혼을 하는 문화라고 하더라도, 자연은 모성의 실현을 일정한 준비 기간 동안 지연시킨다’고 하였다[10].

의료계에서는 이른 흔히 ‘청소년기 불임(adolescent sterility)’ 또는 ‘청소년기 난임(adolescent infertility)’ 등으로 부르는 경우가 많다[11-17]. 그러나 이 기간은 완전히 불임한 상태가 아니다. 따라서 최근 체질·생물인류학 연구에서는 인간의 초경 이후 1~5년간 일어나는 무배란, 불규칙 배란, 골반 및 산도의 미성숙 등으로 인해 생식이 가능해지기까지 시간이 걸리는 현상을 ‘청소년기 준가임성(adolescent subfecundity)’이라고 일컫는다[18,19].

이러한 흥미로운 현상에 관한 몇몇 체질인류학적 연구가 진행되었다[6,20,21]. 그러나 청소년기 준가임성의 적응적 결과를 진화적으로 고찰한 연구는 드물다. 본 논문은 이러한 청소년기 준가임성 현상을 체질인류학적 차원에서 고찰하고, 생애사 이론 및 비교동물학, 수렵채집사회 연구 결과 등을 바탕으로 진화적 관점에서 준가임성 현상 및 준가임성 기간의 가변성에 관한 몇 가지 가설과 향후 접근 방향을 제안하고자 한다.

본 론

1. 인간 청소년기 준가임성의 발달생리학

청소년기에는 난소와 시상하부-뇌하수체-난소 축(HPO axis)의 미성숙으로 인해 정상적인 배란 주기가 형성되지 않는다. 사춘기 초반에는 에스트로겐 분비가 점진적으로 증가

하더라도, 시상하부의 피드백 조절 기능이 아직 충분히 발달하지 않아 뇌하수체에서 황체형성호르몬(luteinizing hormone)과 난포자극호르몬(follicle-stimulating hormone)의 분비가 적절히 이루어지지 않는다. 이로 인해 난포는 성장하더라도 배란을 유도할 만큼의 호르몬 자극을 받지 못해 무배란 상태가 지속된다. 시간이 지나며 시상하부의 기저 조절 중추는 점차 에스트로겐 농도 변화에 대한 민감도를 획득하지만, 주기성 조절 중추는 여전히 에스트로겐 최고 농도에 대한 반응성이 낮아 완전한 배란 주기가 형성되기까지 일정한 시간이 소요된다.

난소 기능 조절은 다음 세 가지 주요 경로를 통해 이루어진다(Fig. 1). 첫째, HPO 축을 통해 분비되는 생식샘자극호르몬분비호르몬(GnRH, gonadotropin-releasing hormone), 난포자극호르몬, 황체형성호르몬, 그리고 프로락틴(prolactin) 등의 호르몬이 난소를 자극하며, 이와 함께 카테콜아민(catecholamines), 인돌아민(indolamines) 및 카테콜 에스트로젠(catechol estrogens) 등의 국소 신호전달물질이 작용한다. 둘째, 난소 내에서는 난포자극호르몬과 에스트로겐(E2: estradiol)이 호르몬 수용체 발현을 촉진하여 상호 긍정적 작용을 유도하는 반면, 안드로겐(androgen)은 일정 수준에서는 에스트로겐 합성의 기질로 작용하나, 과도할 경우 부정적인 영향을 미친다. 셋째, 난소에서 분비되는 스테로이드 호르몬(E2, progesterone)과 인히빈(inhibin)은 시상하부와 뇌하수체에 각각 배란기와 난포기 동안 상반된 피드백 신호를 전달하며, 특히 인히빈은 난포자극호르몬 분비 억제에 중요한 역할을 담당한다[22-28].

발달생리학적 관점에서 청소년기 준가임성의 원인을 크게 두 가지로 분류할 수 있다.

첫째, 단순히 신경내분비 조절 미성숙에 의한 무배란 또는 난소 주기 부전이다. 초경 후 초기 1~2년 동안 약 절반 정도의 생리 주기가 무배란으로 보고되는데, 이는 미숙한 HPO 축으로 인해 에스트로겐의 양성 피드백에 의한 황체형성호르몬 급증이 제대로 발생하지 않기 때문이다[29]. 그 결과, 배란이 이루어지지 않거나 배란이 되더라도 황체 기능이 불충분한 짧은 황체기로 나타난다[30].

둘째, 영양 상태와 스트레스, 또는 병리적 원인에 의해 신체의 항상성이 깨져 나타나는 기능적 또는 기질적 생식 장애이다. 영양 결핍이나 낮은 체지방률로 인한 극단적인 스트레스 상태에서는 시상하부의 생식샘자극호르몬분비호르몬 분비가 억제되어 기능적 시상하부성 무월경이 나타난다. 이러한 상태는 식욕부진증, 과도한 다이어트, 과격한 운동과 같은 극단적인 상황에서 주로 나타나며, 스트레스 감소나 체중 회복 시

¹!Kung에서 ‘!’은 그들이 사용하는 언어인 !Kung어의 협착음을 뜻한다.

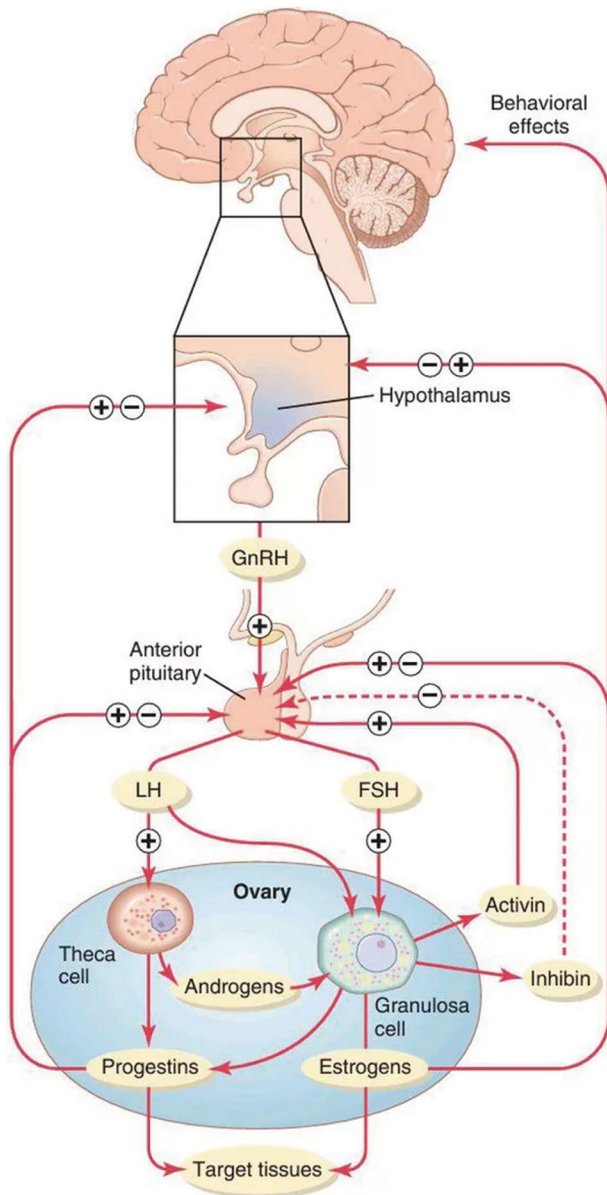


Fig. 1. Feedback regulation of the hypothalamic-pituitary-ovarian (HPO) axis in females (Adapted from Tammasse & Tamrin (2023), licensed under CC BY). Stimulatory effects are shown by plus signs; negative feedback inhibitory effects are shown by minus signs. Estrogens and progestins exert both negative and positive feedback effects on the anterior pituitary and hypothalamus depending on the stage of the ovarian cycle. Inhibin has a negative feedback effect on the anterior pituitary, whereas activin has the opposite effect, stimulating FSH secretion by the anterior pituitary. CNS, central nervous system; FSH, follicle-stimulating hormone; GnRH, gonadotropin-releasing hormone; LH, luteinizing hormone. The feedback mechanism gradually matures during adolescence.

회복될 수 있다[31]. 한편, 비만이나 인슐린 저항성과 같은 대사적 이상 상태도 시상하부-뇌하수체 축의 기능을 교란시키

고, 고인슐린혈증으로 인해 난소 내 안드로젠 생성 증가를 촉진하여 다낭성 난소 증후군(Polycystic Ovarian Syndrome, PCOS) 등 병리적 상태로 이어질 수 있다[30]. 또한 조기 난소 기능 부전(Primary Ovarian Insufficiency, POI)이나 뇌하수체 종양과 같은 구조적·기질적 질환도 포함된다[29-31].

결국 이러한 발달생리학적 관점은 청소년기의 무배란이나 난소 기능 저하를 단순한 생리적 미성숙 상태, 즉 배란 기능의 점진적 학습 과정으로 해석한다[30]. 이러한 관점은 개체 수준에서의 근원 원인(proximate cause)을 규명하는 데는 효과적이지만, 인류학적 관점에서 왜 종이나 집단에 따라 증가임성 기간이 달라지는지를 설명하기에는 한계가 있다. 실제로 한 연구에 의하면, 정상 체중의 소녀들 중 일부는 초경 후 몇 달 이내에, 심지어 초경 이전에도 성숙한 호르몬 패턴을 보이는 사례가 관찰되었다[32]. 배란은 단지 호르몬 조절 시스템의 물리적 성숙에 필요한 시간에 좌우되지 않을 수 있다. 포유류는 이미 1억 년 이상 배란 관련 기전을 진화했기 때문에 단지 생리적 원인으로 인해 모든 포유류가 수년 이상 배란을 ‘배워야’ 한다는 것은 합당하지 않다.

2. 동물의 청소년기 증가임성

초경 또는 첫 발정으로 대표되는 생식 성숙의 지표가 나타난 이후에도 임신과 출산이 이루어지지 않는 기간은 다양한 포유류, 특히 영장류에서 나타나는 보편적 현상이다. 20세기 초반에 처음 보고되었고[33], 이후 쥐, 마카크(Macaque), 침팬지, 고릴라를 대상으로 한 관찰 및 실험 연구를 통해 인간에서도 유사한 현상이 나타난다는 사실이 제안되었다[6] (Table 1).

침팬지의 경우, 고펜(Gombe) 및 마할레(Mahale) 지역의 야생 혹은 사육 개체에서 각각 평균 생식 성숙 연령 10.9세(표본 수 n=49), 청소년기 증가임 기간 29.3개월(n=26), 첫 출산 연령 13.53세(n=22)가 보고되었다[34,35]. 고릴라의 경우, 카리소케(Karisoke) 지역의 야생 개체에 관한 관찰 연구에서 평균 생식 성숙 연령 7.0세, 증가임성 기간 24.0개월, 첫 출산 연령 10세(n=8)가 기록되었다[36,37]. 오랑우탄의 경우, 탄중 푸팅(Tanjung Puting) 지역의 야생 개체에서 평균 생식 성숙 연령 10.9세(n=3)와 청소년기 증가임 기간 16.8개월(n=7)이 보고되었으며[38,39], 긴팔원숭이의 경우 하울렛 야생 동물 공원(Howletts Wild Animal Park)에서 사육 개체를 대상으로 평균 생식 성숙 연령 7.0세, 증가임성 기간 34.1개월, 첫 출산 연령 9.9세(n=8)가 확인되었다[40]. 마카크의 경우 약 2.5살에 초경을 하지만, 평균 첫 출산 연령은 3~6년이다[10]. 여기서 평균 생식 성숙 연령은 월경을 겪는 동물의 경우 초경, 그렇지 않은 경우 첫 발정 시점을 의미

Table 1. Age at reproductive maturation, period of adolescent subfecundity, and age at first birth across primate species

Species	Scientific name	Origin	Status (wild/captive)	Age at reproductive maturation (years)	Period of adolescent subfecundity (months)	Age at first birth (years)	References
Human	<i>Homo sapiens</i>	!Kung (Ju/'hoansi)	Wild	15.5	48	19.5	Howell, 2010
Chimpanzee	<i>Pan troglodytes</i>	Gombe, Mahale	Wild & Captive	10.9 (n = 49)	29.3 (n = 26)	13.53 (n = 22)	Tutin and Elizabeth Gaskell, 1975; Walker et al., 2018
Gorilla	<i>Gorilla beringei beringei</i>	Karisoke	Wild	7.0 (n = 8)	24.0 (n = 8)	10 (n = 8)	Harcourt et al., 1995; Watts and Gavan, 1986
Orangutan	<i>Pongo pygmaeus</i>	Tanjung Puting	Wild	10.9 (n = 3)	16.8 (n = 7)	-	Galdikas, 1995; Knott et al., 2010
Gibbon	<i>Hylobates moloch</i>	Howletts wild animal park	Captive	7.0 (n = 8)	34.1 (n = 8)	9.9 (n = 8)	Hodgkiss et al., 2010
Baboon	<i>Papio cynocephalus</i>	Amboseli National Park.	Wild	-	11.7 (n = 3)	-	Altmann et al., 1977
Indochinese rhesus macaque	<i>Macaca mulatta</i>	Oregon, Wisconsin	Captive	-	18 (n = 48)	-	Resko et al., 1982
Pigtail macaque	<i>Macaca nemestrina</i>	Yerkes Regional Primate Center's Field Facility	Captive	7.0 (n = 7)	15 (n = 7)	9.9 (n = 7)	Hadidian and Bernstein, 1979
Crested black macaque	<i>Macaca nigra</i>	Yerkes Regional Primate Center's Field Facility	Captive	-	17 (n = 3)	-	Hadidian and Bernstein, 1979

This table summarizes comparative data from populations of various primate species, including humans. The variables include the average age at reproductive maturation (defined as the age at menarche or first estrus), the duration of the adolescent subfecundity period (i.e., the interval between reproductive maturation and first successful birth), and the age at first birth. Sample sizes (n) are indicated where available. Note that data for some variables or species are not available (-). Human data are from the !Kung population, a well-studied foraging group.

한다[20].

동물의 준가임성 기간은 대체로 영양 수준에 크게 좌우되는 것으로 보인다. 야생 환경에 비해서 사육 환경에서 더 빠른 생식시기를 보인다[41-45]. 비록 준가임성 기간이 야생과 사육 환경에 따라 큰 차이를 보이지 않는다는 주장도 있으나[46], 다수의 연구에서는 사육 상태에서 보다 빠른 번식 가능성이 확인되었다. 대표적으로 야생 침팬지는 11~13세부터 13~15세까지 준가임성 기간이 지속되지만, 사육 침팬지는 8.5세부터 10~11세까지 이어지며[20], 표본수는 소수에 불과하지만, 평균 11.3개월의 짧은 준가임성 기간을 보인 사례도 있다[47].

영장류 계통군 수십종을 대상으로 진행한 연구에 의하면[48], 청소년기 준가임성은 성선택이 강력하게 일어나는 종에서 더 길어지는 경향을 보였다. 또한, 성선택이 강하게 일어날수록 암컷의 체구도 상대적으로 커지는 경향을 보인다[49]. 이를 성적 길항적 선택(sexually antagonistic selection)이라고 한다. 즉 강한 성선택으로 인해 암컷의 체구도 어느 정도 커지도록 유도되며, 따라서 성장을 위한 에너지 할당이 더 늘어나야 하므로 번식 시기가 늦어진다는 것이다. 그러나 이러한 설명은 왜 번식 시기 자체가 전면적으로 지연되지 않고, 준가임성 기간 동안 일부 자원이 번식에 할당되는지에 대한 문제는 충분히 해명하지 못한다.

3. 인간과 유인원의 비교를 통한 청소년기 준가임성의 인류학적 가설

특히 인류는 다른 근연종에 비해서 독특한 발달적 특징을 보인다. 청소년기 급성장(adolescent growth spurt)인데, 이는 초경 시점과 최적 임신, 출산 시점이 상이하게 나타나는 현상을 말한다. 즉 평균적으로 17~18세가 되어야 출산을 위한 골반 성숙 및 수유를 위한 유방 성숙 등이 완료되는데, 초경은 이보다 수년 전에 일어난다. 따라서, 임신과 출산에 필요한 신체적 준비가 미흡한 상태에서도 어느 정도 임신 가능성이 내포된 시기가 형성된다[50]. 그러나 다른 종에서는 청소년기 급성장 현상이 거의 관찰되지 않는다[37,51].

생애사 전략에 기반한 성장-번식 트레이드오프 가설에 의하면, 청소년기 준가임성은 신체적으로 안전한 임신·출산을 위해 신장과 골반, 지방 등을 발달시키고[52], 정신적으로 어머니 역할을 준비하고, 문화적으로 동생을 대리 양육하며 학습하는 기간으로 해석된다[53]. 이러한 설명은 장기적인 생식 적합도를 향상시키는 전략으로 이해될 수 있으나, 왜 18세 이후 성숙이 완료된 후에도 완전한 가임성이 즉시 발현되지 않고 준가임성 시기를 유지해야 하는지에 대한 문제는 충분히 설명되지 않는다.

한편, 포괄적합도 향상 가설에 의하면, 준가임성 기간은 자

신의 번식을 늦추고 동생 돌봄을 통해 간접 적합도를 높이는 전략이다. 과거 아버지 부재 가설(absent father hypothesis)은 아버지가 없는 어려운 환경에서 딸의 번식 시기가 빨라진다고 설명했으나[54], 최근 연구에서는 아버지가 없는 상황에서 이복 동생이 생길 가능성이 높아져 청소년기가 이복 동생 돌봄에 할애되는 가치가 낮아지고, 그 결과 오히려 조기 번식을 선택하게 될 수 있다고 주장한다[53]. 그러나 이 가설에 따르면, 동생이 없을 경우 준가임성이 단축되어야 하는데, 그러한 증거는 아직 확인되지 않았다.

또한, 초보자 짝 탐색 가설(beginner mate-search hypothesis)에 따르면, 청소년기 준가임성은 사춘기 여성이 임신 가능성을 유지하면서도 초기 구애 기간 동안 다양한 잠재적 배우자를 평가할 기회를 확보하기 위한 전략적 선택이다[21]. 즉, 암컷은 발정 신호(signal)를 보내면서도 실질적인 임신은 지연시킴으로써, 수컷의 유전적 품질, 행동 특성, 사회적 지위 등을 평가할 수 있는 ‘유예 기간(grace period)’을 확보하여 최적의 배우자 식별 및 교배 기회를 향상시킬 수 있다. 만약 그렇다면 준가임성을 통해 최적 배우자 식별 및 교배 기회 향상(Optimal Mate Identification and Breeding Opportunity Enhancement)의 이득을 누릴 수 있을 것이다. 또한, 이러한 소위 유예 기간(grace period)은 강압적 전략을 사용하는 종에서 원치 않는 교미에 따른 임신 가능성을 줄이고 암컷이 자신의 번식을 더 능동적으로 조절할 수 있도록 한다.

실제로, 일부다처제(multi-male mating systems)를 보이는 침팬지나 비비원숭이(baboon)에서 준가임성 기간이 더 긴 경향을 보인다. 또한, 강압적 번식 전략을 사용하는 오랑우탄에서도 긴 준가임성 기간이 나타난다[21]. 그러나, 수컷의 양육 투자가 이루어지는 일부일처제에서는 암컷이 초기 번식기에 만나는 짝에 따라 자손의 생존 가능성, 즉 번식 적합도가 크게 달라질 수 있다. 이 경우 암컷 간 경쟁이 발생하면서도 짝 자질을 평가할 충분한 기간 확보를 위해 임신이 동반되지 않는 발정기가 나타날 수 있다. 예를 들어, 방랑 알바트로스(*Diomedea exulans*)와 같이 부성 투자가 큰 종에서는 구애 기간이 수년 이상으로 길어지는 사례가 보고된다[55]. 조류에서 구애 기간은 부성 투자량과 양의 상관 관계를 보이는데, 장기 구애-긴 육아 협력 패턴은 여러 종을 비교한 연구에서 일반적인 양상으로 나타난다. 반면에 일부다처제 혹은 수컷이 육아에 참여하지 않는 종은 성선택이 화려한 디스플레이나 구애 노래 등으로 주로 나타나고 구애 기간도 짧고 단발적이다[56].

만약 행동생태학적 관점에서 준가임성 기간이 최적 적합도를 위한 적응적 형질이라면, 아마 성비나 자원 분포, 기대 수명, 짝짓기 체계 등에 따라서 준가임성 기간의 집단 간 차이 혹은 개체 간 차이가 나타날 것이다(Table 2) [57]. 여러

Table 2. Adolescent subfecundity and life-history traits across hunter-gatherer populations

Tribe	Average adult size (women, kg)	Age at menarche	Age at first reproduction	Adolescent subfecundity (year)	Probability of survival to age 15	Life expectancy at age 15
Ache	53.7	14	17.7	3.7	0.68	50.4
Aeta	38	13.8	18.7	4.9	0.33	27.3
Agta	40.3	17	20.14	3.14	0.42	33.4
Baka	44.4	14.5	18	3.5	—	—
Batak	40.8	14.6	18.7	4.1	0.51	29.5
Gainj and Asai	38	18.4	25.7	7.3	0.69	29.7
Hadza	48	16	19	3	0.58	44
Hiwi	49.7	12.6	20.5	7.9	0.45	36.3
Ju/'hoansi	42.2	15.5	19.5	4	0.6	41.5
Pumé	12.9	12.9	15.5	2.6	0.5	—
Toba	64.2	12.8	17.8	5	—	—
Tsimane	51	13.9	18.6	4.7	0.76	41.2
Turkana	48.9	16.5	22.2	5.7	0.76	46.6
Walbiri	45	14	17	3	—	—
Wichi	62.3	12.9	16.2	3.3	—	—
Average	47.6	14.7	19	4.3	0.6	38
S.D.	8.2	1.8	2.5	1.7	0.1	7.9

This Table presents adolescent subfecundity data (calculated as the difference between age at first reproduction and age at menarche), along with life-history traits such as average adult female body weight, probability of survival to age 15, and life expectancy at age 15, across 15 hunter-gatherer societies. Growth and life-history data are primarily adapted and modified from the table presented in [58], which recompiled and supplemented data originally reported by Walker et al. (2006) [57].

수렵채집사회의 생애사 및 성장 데이터를 취합하여 메타분석한 연구의 예비 결과에 따르면[58], 평균 성인 여성 체중과 준가임성 기간 간에는 강한 양의 상관관계($r=0.8473$, $p=0.0089$)가 나타났다. 예를 들어, 히위족(Hiwi)은 평균 체중이 49.7 kg이며 준가임성 기간이 7.9년인 반면, 아그타족(Agta)은 평균 체중이 40.3 kg에 준가임성 기간이 3.14년이었다.

15세까지의 생존 확률과 준가임성 기간 간에는 중간 정도의 양의 상관관계($r=0.6388$, $p=0.0765$)가 나타났다. 이는 유년기 생존 확률이 높은 부족일수록 청소년 준가임성 기간이 다소 길어지는 경향을 시사하는데, 생애사 이론의 관점에서 어린 시절의 생존 확률이 높을 경우 전반적인 생애 전략이 늦은 생식 개시를 포함할 가능성이 있음을 암시한다. 예를 들어 아체족(Ache)은 15세까지의 생존 확률이 0.68인 반면, 치마네족(Tsimane)은 생존 확률이 0.76인데, 준가임성 기간은 각각 3.7년, 4.7년이다. 이는 초보자 짝 탐색 가설의 예측과 일치하는 결과다. 반면, 15세 이후 기대수명과 준가임성 기간 간에는 약한 음의 상관관계($r=-0.2995$)가 관찰되었는데, 이는 초보자 짝 탐색 가설의 예측과 상반되는 결과를 보여준다. 예비 연구는 최대 15개 부족의 데이터, 그리고 기대 수명은 9~10개 부족의 데이터에 불과하여, 정확한 예측

을 위해서는 추가적인 자료 수집과 분석이 필요하다. 특히 수렵채집 부족의 짝짓기 체계, 성적 이형성 수준, 구애 방식, 평균 자녀 수와 부성 투자 수준 등에 관한 자료를 확보하여 보다 정밀한 연구를 진행할 필요가 있다.

4. 준가임성 현상에 관한 진화행동생태학적 접근 방향

준가임성 현상에 대한 가설들을 검증하려면 다양한 연구 접근법이 동원될 수 있다. 가설연역법에 의거하여, 실험부터 현지조사, 비교 연구, 수학적 모델링에 이르기까지 여러 검증 전략을 통해 이 현상의 진화적 기원을 해명할 수 있을 것이다.

첫째, 중간 비교 연구를 통해 준가임성의 진화적 패턴을 파악할 수 있다. 예를 들어, 영장류 및 포유류 전반에서 성숙 후 첫 출산까지의 평균 간격을 수집하여, 수명이나 몸집, 생태적 요인(포식 압력, 자원 수준)과의 상관관계를 분석할 수 있을 것이다. 만약 짧은 수명·고위험 환경의 종이 사춘기 직후 곧바로 번식하는 반면 긴 수명·저위험 환경의 종이 번식을 지연한다면, 이는 준가임성이 적응적으로 진화했음을 시사할 것이다. 그리고 발정기 및 월경의 유무에 따라 준가임성 기간에 차이가 생기는지 확인함으로써 짝짓기 방식, 배란 은폐 등의 요소에 따라 준가임성 기간에 영향을 미치는지 알 수 있

을 것이다. 더불어, 전통적인 수렵채집사회, 농경사회, 현대 산업사회 간의 초경-첫 출산 간격 비교를 통해 사회생태적 환경이 미치는 영향을 파악할 수 있다.

둘째, 인간과 유인원의 장기 중단 연구를 통해, 암컷의 번식행동, 사회적 상호작용, 신체 발달을 기록하여 무엇이 임신 성공을 제한하는지 확인할 수 있다. 예를 들어, 침팬지 사회에서 청소년 암컷이 성숙 수컷과 교미하는 빈도 및 배란시기의 행동을 관찰하면, 사회적 요인(암컷의 사회적 지위나 수컷 선호)에 따른 임신 확률 변화를 분석할 수 있을 것이다. 또한, 의료 개입이 없는 전통 사회나 농촌 지역에서 생식 자료를 수집하여 10대 초반과 후반 여성의 임신 성취율을 비교하는 방법도 유용하다.

셋째, 직접적인 실험 연구는 어려울 수 있으나, 임상 자료를 활용한 대리 연구를 설계할 수 있다. 예를 들어, 청소년 여성의 호르몬 검사와 난자 질 분석을 통해 초경 후 초기 주기의 생리적 특징을 조사하거나, 10대 산모의 유산율, 조산율, 산모 합병증 발생률을 20대 초반 산모와 비교하면, 너무 이른 임신과 관련된 다양한 사회생태학적 요인과의 상관관계를 분석하고, 적응적 형질 여부를 추정할 수 있을 것이다. 또한 동일 집단 내에서 교배에 노출되는 나이와 빈도에 따른 증가임성 기간에 차이가 나타나는지 살펴봄으로써, 청소년기 증가임성을 조절하는 변수로서 성적 접촉 연령 및 빈도가 유효한지 살펴볼 수 있을 것이다.

넷째, 생애사 최적화 모델을 구축하여 증가임성의 진화 가능성을 평가하는 접근도 유망하다. 예를 들어, 여성 개체를 대상으로 나이별 생존율, 성장률, 번식 성공률에 관한 가정치를 넣어 시뮬레이션하면, 생애 적합도를 극대화하는 최적의 첫 출산 시기를 추정할 수 있다. 이러한 모델링 연구는 구체적인 수치를 필요로 하므로, 앞서 언급한 현지 관찰 및 비교 연구에서 얻어진 데이터를 토대로 시나리오를 구성해야 한다. 나아가 민감도 분석을 통해 어떤 요인이 결과에 가장 큰 영향을 미치는지 파악하면, 추후 경험적 연구에서 집중적으로 검증해야 할 변수를 식별할 수 있다.

현대 산업사회에서는 혼인 연령과 초산 연령이 지속적으로 높아지는 추세를 보인다[59-61]. 이에 대해 인구 감소 및 저출산 문제와 맞물려 사회적·정책적 관심이 커지고 있다. 늦은 초산은 산모와 아이 모두에게 잠재적 건강 위험을 야기하지만, 학계에서는 이러한 현상을 단순히 ‘개인적 선택’이라 보기보다는, 경제적·문화적·심리적·생태학적 요인이 복합적으로 작용한 결과로 이해하고 있다.

본 논문에서 제시한 영양류의 사례나 ‘초보자 짝 탐색’ 가설은 인간의 만혼, 늦은 초산과 같은 문화적 현상이 진화적 기제와 무관하지 않을 수 있음을 시사한다. 예를 들어, 레서스원숭이, 마모셋, 개코원숭이 등에서는 서열이 낮은 암컷이

번식 시기를 지연하는 행동 양상을 보이며[62-65], 올빼미원숭이는 원래의 출생 집단을 떠나 분산하는 암컷이 그렇지 않은 암컷보다 번식이 지연된다는 결과도 보고되었다[66]. 현대 인간 사회 또한 지리적·계층적 이동과 사회적 서열화가 가속화되는 경향이 있기 때문에, 이와 유사한 사회·심리적 스트레스 요인이 번식을 지연시키는 방향으로 작용할 가능성이 있다.

나아가 ‘초보자 짝 탐색’ 가설에 따르면, 인간은 짝 결속(mating bond)을 중시하는 종이므로 일시적인 생식 능력 저하를 감수하더라도, 짝 탐색 기간을 확보함으로써 궁극적으로 적합도를 높일 수 있다. 따라서 신체적으로는 성적 성숙을 지연시켜 임신 확률을 낮추고, 인지·심리적으로는 적극적으로 짝 탐색을 하도록 진화했다. 그러나 현대 산업사회에서 출산 조절이 용이해지고, 사회적·경제적 계층 이동이 빈번해지면서 짝 가치(mate value)의 불균등 분배가 심화되었으며, 높은 인구밀도, 이동성, 온라인 네트워크의 발달로 인해 가용한 잠재적 짝의 수가 비약적으로 증가하여, 더 나은 짝에 대한 기대치가 높아지는 등 등 짝 선택 과정의 복잡성이 증가했다. 따라서 진화적으로 예측된 ‘적정 짝 탐색 시간’을 훨씬 넘어서는 형태의 번식 지연이 발생할 수 있다. 이는 결과적으로 저출산 문제와 연결되며, 일종의 진화적 불일치(evolutionary mismatch) 현상이 나타난 것으로 볼 수 있다. 이에 대해서는 향후 모델링 연구 및 현장 조사 연구를 통해, 어떠한 사회생태적 조건에서 짝 탐색 시간이 길어지는 것이 진화적으로 이득이 될 수 있는지 구체적으로 규명하는 작업이 이루어져야 할 것이다.

결론

청소년기 증가임성은 인간과 일부 유인원에서 두드러지게 관찰되는 독특한 생식 형질이다. 성숙 직후 즉각 번식하지 않고 장기간 유예 기간을 유지하는 현상이 어떻게 진화했는지에 대해서는 아직 충분한 증거를 갖춘 설명이 부족하다. 이에 관한 의학적 근원 설명은 다양하게 제시되어 왔으나, 궁극 설명은 명확하지 않다. 지금까지 성장과 번식 간의 트레이드오프에 따른 생존 전략, 협력적 양육과 포괄적 적응도, 그리고 배우자 선택과 사회적 성숙과 같은 여러 가설이 이 현상을 설명하려고 시도되었다. 특히, 인간 사회에서 관찰되는 증가임성 현상은 수렵채집사회를 포함한 다양한 집단 간 비교 연구와, 이러한 데이터를 활용한 최적화 모델링 또는 행위자 기반 모델링 연구 방법을 통해 보다 현실적으로 접근할 수 있을 것으로 보인다. 향후 청소년기 증가임성 현상에 관한 진화적 차원의 광범위한 체질인류학적 연구가 필요하다고 할 수 있다.

REFERENCES

- Gopnik A, O'Grady S, Lucas CG, Griffiths TL, Wente A, Bridgers S, et al. Changes in cognitive flexibility and hypothesis search across human life history from childhood to adolescence to adulthood. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2017; 114:7892-9.
- Martin TE. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecol Monogr*. 1995;65:101-27.
- Robinson G. Regulation of division of labor in insect societies. *Annu Rev Entomol*. 1992;37:637-65.
- McCormick S, Saunders RL. Preparatory physiological adaptations for marine life of salmonids: osmoregulation, growth, and metabolism. *Am Fish Soc Symp*. 1987;1:1-229 [Internet]. Available from: <https://www.webpages.uidaho.edu/fish511/Readings/Readings%202010/McCormick%20and%20Saunders.pdf> [cited 2024 Jun 15].
- Sisk CL, Zehr JL. Pubertal hormones organize the adolescent brain and behavior. *Front Neuroendocrinol*. 2005;26:163-74.
- Ashley-Montagu MF. Adolescent Sterility. *Q Rev Biol*. 1939; 14:13-34.
- Dixon A. Primate sexuality: comparative studies of the prosimians, monkeys, apes, and human beings. 1998 [Internet]. Available from: https://books.google.com/books?hl=ko&lr=&id=r56ov450wbEC&oi=fnd&pg=PA1&dq=Dixon,+1998&ots=oIJ1XPDD2p&sig=PR41C8xsUllitP_cVEy0s991-Y [cited 2024 Jun 15].
- Storey AE, Ziegler TE. Primate paternal care: Interactions between biology and social experience. *Horm Behav*. 2016; 77:260-71.
- Howell N. Life histories of the Dobe! Kung: Food, fatness, and well-being over the life span. Vol. 4. California Press; 2010.
- Wallen K, Zehr JL. Hormones and history: the evolution and development of primate female sexuality. *J Sex Res*. 2004; 41:101-12.
- Bay B, Mortensen E, Hvidtjørn D, Kesmodel US. Fertility treatment and risk of childhood and adolescent mental disorders: register based cohort study. *BMJ*. 2013;347:f3978.
- Brougham MF, Wallace WHB. Subfertility in children and young people treated for solid and haematological malignancies. *Br J Haematol*. 2005;131:143-55.
- Evers JL. Female subfertility. *The Lancet*. 2002;360:151-9.
- Gnoth C. Natural fertility in couples and epidemiological aspects of subfertility. *Bundesgesundheitsblatt-Gesundheitsforschung-Gesundheitsschutz*. 2013;56:1633-41.
- Jacobson D, Johnson E. Varicoceles in the pediatric and adolescent population: threat to future fertility? *Fertil Steril*. 2015;108:370-7.
- Rumbold AR, Moore VM, Whitrow MJ, Oswald TK, Moran LJ, Fernandez RC, et al. The impact of specific fertility treatments on cognitive development in childhood and adolescence: a systematic review. *Hum Reprod*. 2017;32:1489-507.
- Velez M, Richardson H, Baxter N, McClintock C, Greenblatt E, Barr R, et al. Risk of infertility in female adolescents and young adults with cancer: a population-based cohort study. *Hum Reprod*. 2021;36:1981-8.
- Trevathan W. Ancient bodies, modern lives: How evolution has shaped women's health. New York: Oxford University Press; 2010.
- Chester EM, Vitzthum VJ. Reproductive maturation, human. In: *The International Encyclopedia of Biological Anthropology*. 2018 Oct 4;1-7.
- Lancaster JB. Human Adolescence and Reproduction: An Evolutionary Perspective. In: *School-Age Pregnancy & Parenthood*. 2019 Feb;17-38.
- Bercovitch FB, Ziegler TE. Current topics in primate socioendocrinology. *Annu Rev Anthropol*. 2002;31:45-67.
- Ebling FJP. The neuroendocrine timing of puberty. *Reproduction*. 2005;6:675-83.
- Laffan SB, Posobiec LM, Uhl JE, Vidal JD. Species comparison of postnatal development of the female reproductive system. *Birth Defects Res*. 2018;110:163-89.
- Lomniczi A, Ojeda SR. The emerging role of epigenetics in the regulation of female puberty. *Endocr Dev*. 2016;29:1-16.
- Ojeda SR, Roth C, Mungenast A, Heger S, Mastronardi C, Parent AS, et al. Neuroendocrine mechanisms controlling female puberty: new approaches, new concepts. *Int J Androl*. 2006;29:256-63.
- Morohashi K, Baba T, Tanaka M. Steroid hormones and the development of reproductive organs. *Sex Dev*. 2012;7:61-79.
- Plant TM. Neurobiological bases underlying the control of the onset of puberty in the rhesus monkey: a representative higher primate. *Front Neuroendocrinol*. 2001;22:107-39.
- Fadhilah I, Tammase U, Tamrin F. Different of Hypothalamic-Pituitary-Gonadal Axis in Male and Female. *Reproductive Medicine International*. 2023;6:23.
- Attia GM, Alharbi OA, Aljohani RM. The impact of irregular menstruation on health: a review of the literature. *Cureus*. 2023;15:e49146.
- Rosenfield RL. Adolescent anovulation: Maturation mechanisms and implications. *J Clin Endocrinol Metab*. 2013;98: 3572-83.
- Roberts RE, Farahani L, Webber L, Jayasena C. Current understanding of hypothalamic amenorrhoea. *Ther Adv Endocrinol Metab*. 2020;11:2042018820945854.
- Zhang K, Pollack S, Ghods A, Dicken C, Isaac B, Adel G, et al. Onset of ovulation after menarche in girls: A longitudinal study. *J Clin Endocrinol Metab*. 2008;93:1186-94.
- Hartman CG. On the Relative Sterility of the Adolescent Organism. *Science*. 1931;74:226-7.
- Elizabeth Gaskell CT. Sexual behaviour and mating patterns

- in a community of wild chimpanzees (Pan Troglodytes Schweinfurthii). 1975.
35. Walker KK, Walker CS, Goodall J, Pusey AE. Maturation is prolonged and variable in female chimpanzees. *J Hum Evol.* 2018;114:131-40.
 36. Harcourt AH, Purvis A, Liles L. Sperm competition: mating system, not breeding season, affects testes size of primates. *Funct Ecol.* 1995;9:468-76.
 37. Watts ES, Gavan JA. Postnatal growth of nonhuman primates: the problem of the adolescent spurt. *Hum Biol Hum Biol.* 1982;54:53-70.
 38. Galdikas BMF. Social and reproductive behavior of wild adolescent female orangutans. In: R.D. Nadler BFM, Galdikas LKS, N. Rosen, editors. *The neglected ape.* New York: Springer; 1995. p. 163-82.
 39. Knott CD, Thompson ME, Stumpf RM, McIntyre MH. Female reproductive strategies in orangutans, evidence for female choice and counterstrategies to infanticide in a species with frequent sexual coercion. *Proc Biol Sci.* 2009;277:105-13.
 40. Hodgkiss S, Thetford E, Waitt CD, Nijman V. Female reproductive parameters in the javan gibbon (*Hylobates moloch*). *Zoo Biol.* 2010;29:449-56.
 41. Altmann J, Altmann SA, Hausfater G, McCuskey SA. Life history of yellow baboons: physical development, reproductive parameters, and infant mortality. *Primates.* 1977;18:315-30.
 42. Bentley GR. Aping our ancestors: comparative aspects of reproductive ecology. *Evol Anthropol.* 1999;7:175-85.
 43. Coe CL, Connolly AC, Kraemer HC, Levine S. Reproductive development and behavior of captive female chimpanzees. *Primates.* 1979;20:571-82.
 44. Mori A. Analysis of population changes by measurement of body weight in the Koshima troop of Japanese monkeys. *Primates.* 1979;20:371-97.
 45. Nicolson NA. Weaning and the development of independence in olive baboons [Internet]. Harvard University; 1982. Available from: https://search.proquest.com/openview/782e00a4f6a3a6db18670aaca25a70d5/1?pq-origsite=gscholar&cbl=18750&diss=y&casa_token=plEw4mmJX0kAAAAA:-eS8J9MucLdwxxZcxbMTnvN8OMZ3LtKfryZy5h_uGn1_hkmVdUAajWDW8In-c8JCTV5iZXWZWj4
 46. Altmann J. Adolescent pregnancies in non-human primates: an ecological and developmental perspective. In: *School-Age Pregnancy & Parenthood.* 2019 Feb;247-62.
 47. Young WC, Yerkes RM. Factors influencing the reproductive cycle in the chimpanzee; the period of adolescent sterility and related problems. *Endocrinology.* 1943;33:121-54.
 48. Lindenfors P, Tullberg BS. Phylogenetic analyses of primate size evolution: the consequences of sexual selection. *Biol J Linn Soc.* 1998;64:413-47.
 49. Lindenfors P. Sexually antagonistic selection on primate size. *J Evol Biol.* 2002;15:595-607.
 50. Moerman ML. Growth of the birth canal in adolescent girls. *Am J Obstet Gynecol.* 1982;143:528-32.
 51. Gavan JA, Swindler DR. Growth rates and phylogeny in primates. *Am J Phys Anthropol.* 1966;24:181-90.
 52. Reiches MW, Moore SE, Prentice AM, Prentice A, Sawo Y, Ellison PT. The adolescent transition under energetic stress: body composition tradeoffs among adolescent women in The Gambia. *Evol Med Public Health.* 2013;2013:75-85.
 53. Smith D. O brother, where art thou? Investment in siblings for inclusive fitness benefits, not father absence, predicts earlier age at menarche. *Biol Lett.* 2017;13:20170464.
 54. Draper P, Harpending H. Father absence and reproductive strategy: an evolutionary perspective. *J Anthropol Res.* 1982;38:255-73.
 55. Jouventin P, Lequette B, Dobson FS. Age-related mate choice in the wandering albatross. *Anim Behav.* 1999;57:1099-106.
 56. Mitoyen C, Quigley C, Fusani L. Evolution and function of multimodal courtship displays. *Ethology.* 2019;125:503-15.
 57. Walker R, Gurven M, Hill K, Migliano A, Chagnon N, De Souza R, et al. Growth rates and life histories in twenty-two small-scale societies. *Am J Hum Biol.* 2006;18:295-311.
 58. Kim M. The evolution of adolescent subfecundity: mate choice strategies for cooperative parenting. Master's Thesis. Seoul National University; 2025.
 59. Gündoğdu A, Bulut S. The positive and negative effects of late marriage. *Open J Depress.* 2022;11:63-71.
 60. Dixon RB. Late marriage and non-marriage as demographic responses: are they similar? *Popul Stud (NY).* 1978;32:449-66.
 61. Mohd Isa NA, Misri NA, Fazlan MI, Rezali NSN, Moktar NAA, Ku Aziz KA. The perceptions of women in late marriage. *e-Journal of Media and Society (e-JOMS).* 2020;4:2-16.
 62. Zehr J, Van Meter PE, Wallen K. Factors regulating the timing of puberty onset in female rhesus monkeys (*Macaca mulatta*): role of prenatal androgens, social rank, and adolescent body weight. *Biol Reprod.* 2005;72:1087-94.
 63. Sapolsky RM. The influence of social hierarchy on primate health. *Science.* 2005;308:648-52.
 64. Abbott DH. Behaviourally mediated suppression of reproduction in female primates. *J Zool.* 1987;213:455-70.
 65. Bercovitch FB, Strum SC. Dominance rank, resource availability, and reproductive maturation in female savanna baboons. *Behav Ecol Sociobiol.* 1993;33:313-8.
 66. Corley M, Valeggia C, Fernandez-Duque E. Hormonal correlates of development and natal dispersal in wild female owl monkeys (*Aotus azarae*) of Argentina. *Horm Behav.* 2017;96:42-57.

간추림 : 본 논문은 인간과 일부 유인원에서 관찰되는 청소년기 증가임성 현상을 체질인류학적 및 진화생물학적 관점에서 고찰한다. 인간은 만숙성 특성으로 인해 성체로 성장하는 데 많은 에너지와 시간이 필요하며, 초경과 최적 임신·출산 시기가 불일치하는 독특한 발달 패턴을 보인다. 이로 인해 신체적 준비가 완전하지 않은 상태에서도 일정 기간 임신 가능성이 내포된 ‘증가임성’ 현상이 발생한다. 본 연구에서는 시상하부-뇌하수체-난소(HPO) 축의 미성숙과 불완전한 호르몬 피드백, 그리고 영양 상태 및 대사 장애와 같은 발달생리학적 요인을 중심으로 증가임성의 기전을 검토하고, 수렵채집 사회와 유인원 사례를 통해 이 현상의 보편성을 논의한다. 또한, 평균 성인 여성 체중, 초경 연령, 첫 출산 연령, 15세까지의 생존 확률 등 생애사적 변수가 증가임성 기간에 미치는 영향을 예비적으로 분석하여 제시한다. 이를 통해서 성장-번식 트레이드오프, 포괄적합도 향상, 초보자 짝 탐색이라는 세 가지 진화적 가설을 제시한다. 청소년기 증가임성 현상을 진화적으로 설명하기 위해서는 향후 수렵채집인을 비롯한 다양한 인구집단 연구와 수리적 모델링을 통한 체질인류학적 연구가 필요하다.

찾아보기 낱말 : 청소년 증가임성, 생애사 전략, 짝 탐색 가설, 포괄적합도 가설, 진화행동생태학