

생물 종의 개체 수 변화를 기술하는

수학적 모델에 대한 고찰

A study on mathematical models describing population changes of biological species

심성아 Seong-A shim

일정 영역에 서식하는 생물 종의 개체 수가 변화하는 역학적 과정을 이해하고 실질적인 예측을 하는데 도움을 주는 여러가지 수학적 모델이 현재 수학과 생태학 분야에서 활발하게 연구되고 있다. 영국의 경제학자 Malthus가 1798년부터 시작하여 1826년까지 출간한 *An Essay on the Principle of Population*에서 제안했던 세계인구 변화 모델과 1845년 Verhulst의 한계수용모델은 개체 수 변화에 대한 초기 수학적 모델로서 지수적 형태에 기초한 것이었다. 수리생물학으로 불리는 학문분야는 1920년경 Lotka의 연구에서 본격적으로 시작되었다고 할 수 있다. 이때부터 여러 가지 다양한 수학적 모델들이 제안되어지고 검증되어져 왔다. 이 논문에서는 주로 상미분방정식(ordinary differential equations)으로 표현되는 단일 생물종에 대한 개체 수 변화모델들을 살펴본다.

Various mathematical models have been widely studied recently in both fields of mathematics and ecology since they help us understand the dynamical process of population changes in biological species living in a certain habitat and give useful predictions. The world population model proposed by Malthus, a British economist, in his work 'An Essay on the Principle of Population' published in the period of 1789~1826 is one of the early mathematical models on population changes. Malthus' models and the carrying capacity models of Verhulst in 1845 were based on exponential type functions. The independent research field of mathematical ecology has been started from Lotka's works in 1920's. Since then various different mathematical models has been proposed and examined. This article mainly deals with single species population change models expressed in terms of ordinary differential equations.

Keywords: 수리생태학(Mathematical Ecology), 지수적(Exponential) 모델, 한계수용(Carrying Capacity) 모델, 곤충개체수 급증모델, 지연(Delay) 모델, 수확(Harvesting) 모델, 나이별 인구변화모델

1 개요

사람의 인구 수, 멸종 위기에 있는 동식물 종(種)의 개체 수, 박테리아나 바이러스 군체의 성장 등을 다루는 실제적이고 유용한 수학적 모델들은 개체 수 변화의 역학적 과정을 이해하고 실질적인 예측을 하는데 도움을 주기 때문에 현재 활발하게 연구되고 있다. 먹이사슬, 경쟁, 재사용가능한 자원의 관리, 살충제에 대한 저항을 가진 종의 등장, 생태학적 또는 유전적 해충 방제, 다수 종으로 구성된 생물 집단, 식물과 초식동물 사이 등에서의 같은 생물 종들 사이의 상호작용 관계나 생물 종과 그 환경 사이의 상호연관성에 대하여 연구하는 생태학은 이제 아주 광범위한 분야가 되었다. 특히 생물 종(種)의 개체 수를 다루는 문제는 수학과 생물학이 자연스럽게 서로 만나게 되는 분야이다.

영국의 경제학자 Malthus(1766~1834)가 1798년부터 시작하여 1826년까지 출간한 *An Essay on the Principle of Population*[11]에서 제안했던 세계인구 변화 모델은 기하급수적 즉, 지수적으로 증가하다가 인구와 자원의 불균형으로 야기되는 재앙들에 의하여 인구증가가 억제될 것이라는 설정에 기초한 것이었다[6]. Malthus의 인구 변화 모델은 그보다 50년 앞선 1760년에 발표되었던 스위스 수학자 Leonhard Euler의 ‘인구의 안정화’라는 개념에 기초한 것이라고 볼 수 있다[4]. 인구의 안정화란 외부 유입이 없는 고립된 인구체계에서는 초기 조건에 관계없이 인구의 증가율과 나이구조는 시간이 흐름에 따라 일정하게 된다는 것이다. Malthus가 내린 결론은 식량 생산은 산술적으로 증가할 뿐인데, 인구는 새로 태어난 구성원이 또 새로운 구성원을 생산하여 늘어나면서 시간이 흐름에 따라 지수적으로 증가하는 것이었다. 후에 Lotka는 인구증가율이 상수(constant)로 일정한 경우를 ‘Malthusian’이라고 묘사하게 된다. 1845년 Verhulst가 Malthus의 모델에 수용한계치를 나타내는 변수를 추가하여 세운 한계수용모델도 지수적 형태에 기초한 초기 수학적 모델이다. 수리생물학으로 불리는 학문분야는 1920년경 Lotka의 연구에서 본격적으로 시작되었다고 할 수 있다[9]. 이때부터 여러 가지 다양한 수학적 모델들이 제안되어지고 검증되어져 왔다.

이 논문에서는 주로 상미분방정식(ordinary differential equations)으로 표현되는 단일 생물종에 대한 개체 수 변화모델들을 제2절 지수적 증가 모델과 한계성장 모델, 제3절 곤충개체수 급증모델, 제4절 지연(Delay) 모델, 제5절 수확(Harvesting) 모델, 제6절 나이별 인구변화모델의 순서로 살펴본다. 단일 종에 대한 수학적 모델은 의료생물학 분야에서 아주 실제적으로 응용되고 있다. 생태학의 수학적 모델에 대한 개관적인 소개로서 결정론적 모델(deterministic model, 전 단계에 의해서 다음 단계가 결정되는 모델)들을 다룬다.

2 지수적 증가 모델과 한계성장 모델

시간이 t 일때의 인구를 $N(t)$ 로 나타낼 때, 인구의 지수적 증가를 나타내는 미분방정식은

$$\frac{dN}{dt} = rN \tag{2.1}$$

으로 나타난다. 이 방정식은 시간 t 일 때의 인구 증가율 $\frac{dN}{dt}$ 이 그때의 인구 $N(t)$ 자체에 비례함을 뜻한다. $N(0) = N_0$ 로 두고, 변수분리법으로 양변을 적분하여

$$\int_{N_0}^N \frac{dN}{N} = \int_0^t r dt$$

를 계산하면, $\ln\left(\frac{N}{N_0}\right) = rt$ 이므로, 미분방정식 (2.1)의 해는 다음과 같은 지수함수이다.

$$N(t) = N_0 e^{rt}$$

여기에서 r 은 Malthusian parameter(인구 증가율)이다.

세계인구 변화			
연도	인구	연도	인구
60-160만 년 전	인류발생	1960년	30억
BC. 6000경	500만 명 정도	1975년	40억
0년	2.5억	1985년	48억
1700년	6억	1990년	53억
1800년	9억	1995년	57억
1900년	15억	2000년	61억
1950년	25억	2005년	65억

이러한 지수적 증가 모델은 모든 생물 종의 개체 수가 먹이, 물, 서식지 등이나 다른 중요한 자원들이 얼마만큼 사용가능한지에 따라 제한을 받는다는 것을 반영하지 못한다. 자원이 고갈되면, 개체 수가 계속 지수적으로 증가할 수는 없다. 현상유지를 하거나, 아니면 영양부족, 질병 등으로 개체 수가 줄어들 것이다.

세계 인구는 현재까지 지수적으로 증가해왔다고 할 수 있다(그림 1). 앞으로 세계인구가 얼마나 증가할지에 대하여 합리적인 예측을 하려면 출생률과 사망률을 알아야 할 것이다. 세계의 모든 지역에서 여러 해에 걸쳐 출생률과 사망률이 똑같이 유지된다면, 인구증가를 간단하게 계산할 수 있을 것이다. 하지만 출생률과 사망률은 나라마다 다르

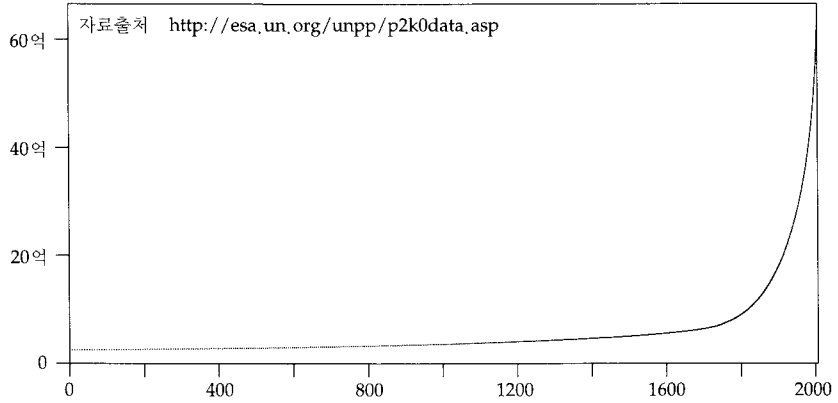


그림 1: 기원 후 0년에서부터 2005년까지 세계 인구의 증가 곡선

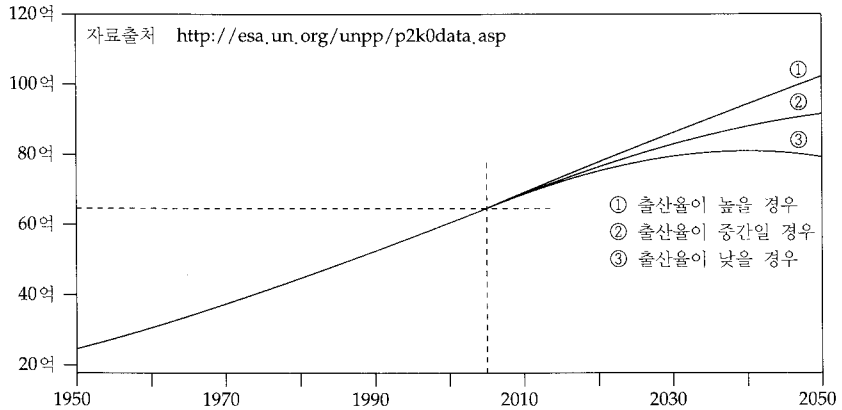


그림 2: 유엔 인구국(United Nations Population Division)이 2008년 발표한 세계인구 예측

고, 시간에 따라 달라진다. 어떤 기간 동안 질병이나 재해가 있었다면 사망률이 증가할 것이고, 경제가 좋은 상황이라면 출생률이 증가할 것이다.

세계인구가 증가하는 비율은 느려지고 있다. 해마다 세계인구가 증가하는 비율이 1960년대에는 2% 정도였으나, 1990년대에 들어서는 1.5% 정도가 되었고, 2015년에는 1%로 떨어질 것으로 예상되고 있다. 가족계획 정책, 인구의 노령화, AIDS같은 질병의 영향 등이 이러한 인구증가율 둔화의 배경요인이다.

하지만 인구증가율이 이렇게 둔화되었다고 하더라도, 세계 인구의 큰 규모로 인하여 인구증가율이 1%로 낮아진다고 하더라도 세계 인구는 2015년에 70억, 2050년에는 100억까지 늘어날 것이라고 전문가들이 예상하고 있다(그림 2). 지구가 그만큼의 인구를

지탱할 수 있을지, 지구의 자원이 한계에 도달하는 것은 언제일지 등의 문제를 고려하여야 할것이다.

Verhulst 모델 또는 로지스틱 증가 곡선이라고도 불리는 로지스틱 방정식은 Pierre Verhulst의 저서(1845[17], 1847[18])에서 처음 제시된 인구증가에 대한 모델이다. 이 모델은 시간에 따라 연속적으로 변하며, 로지스틱 대응(logistic map)이라고 알려진 이산적 2차 점화식

$$N_{n+1} = rN_n(1 - N_n)$$

을 연속적인 방정식으로 일반화한 것이다. 로지스틱 모델의 연속적인 표현은 미분방정식

$$\frac{dN}{dt} = \frac{r}{k}N(k - N) \tag{2.2}$$

으로 나타난다. 여기에서 r 은 Malthusian parameter(인구 증가율)이고, k 는 지속적으로 유지 가능한 최대 인구를 말하는 한계수용치(carrying capacity)이다. 위의 모델 (2.2)에서 양쪽 변을 k 로 나누고, $x = \frac{1}{k}N$ 으로 나타내면 로지스틱 방정식, 또는 한계 성장 모델이라고 불리는 방정식

$$\frac{dx}{dt} = rx(1 - x) \tag{2.3}$$

를 얻게 된다. 초기값 조건을 $x(0) = x_0$ 로 두고 이 방정식의 해를 구하면

$$x(t) = \left(1 + \left(\frac{1}{x_0} - 1\right)e^{-rt}\right)^{-1}$$

이다. 이 함수 $x(t)$ 는 S-자 함수(sigmoid function)라고도 불린다. r 은 일반적으로 양수로 제한하지만, 여러 가지 양수와 음수 값을 부여하고, 초기 조건 $x(0) = x_0$ 의 값을 0에서 1까지 0.05 간격으로 부여하여 로지스틱 방정식 (2.3)의 해 $x(t)$ 의 그래프를 그리면 <그림 3>과 같다.

유기 생물체들에서 두 종류의 특성 사이의 상호관계에 대한 설명으로서 상대성장(Allometric growth)은 한 특성을 나타내는 양이 다른 특성을 나타내는 양의 지수에 비례하는 관계를 말하며, 지수적 법칙(power-law)이라고도 불린다. 두 가지 양을 각각 x, y 로 나타낼 때, 어떤 상수 α 가 존재하여 y 가 x^α 에 비례함을 뜻한다. 예를 들어, 동물의 대사율 q 와 몸무게 M 에 대한 Kleiber의 법칙 $q \propto M^{\frac{3}{4}}$, 심장 박동수 t 와 몸무게 M 에 대한 법칙 $t \propto M^{\frac{1}{4}}$ 등이 있다. 두 가지 생물 종의 개체 수 사이에도 이와 같은 상대법칙이 성립하는 경우가 있다.

예를 들어, 여러 바이러스나 박테리아성 병원균의 개체수 변화를 설명하는 간단한 효

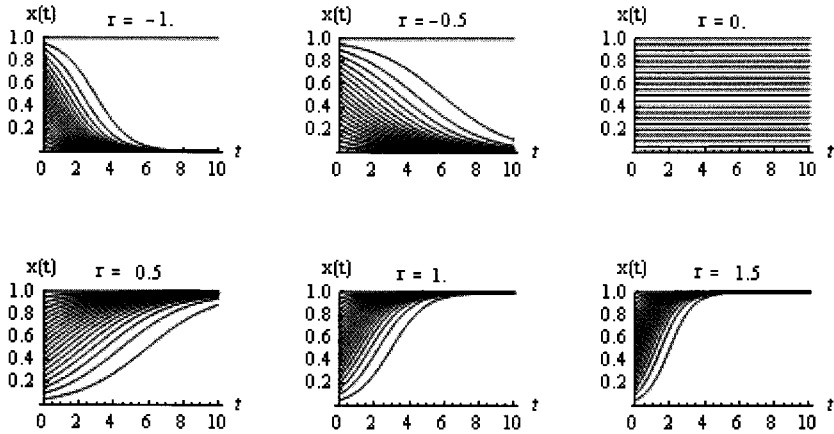


그림 3: Logistic curves

과적인 수학적 모델이 있다[7]. 이러한 모델을 독립생활을 하는 숙주 내부에 적용하는 데, 한 가지 문제점은 전염률을 측정하기 위한 데이터의 부족이다. 이 문제점에 대한 방안으로 숙주 종의 출생률, 사망률과 기생 종의 밀도를 숙주의 몸무게에 대한 상대 함수 (allometric function)로 두는 표준 전염병 모델을 생각해 볼 수 있다. 기생종이 포유류 숙주 종 안에서 정착하기 위한 최소 전염률의 근사값을 알아내기 위해 이 모델에 대하여 표준 경계치 정리(standard threshold theorems)를 사용한다. 기생 종의 기본 번식 수 R_0 와 비교할 수 있는 다른 값들을 주는 전염률은 그 자체가 숙주의 신체 크기에 대한 상대함수이다. 이 모델을 확장하여 전염병 발생 주기가 신체크기에 의존하는 여러 예들에 적용할 수 있다.

개체 수가 극심하게 요동쳤던 10년이 지난 후 보호되었던 미국 수피리어 호 Isle Royale 국립공원의 늑대와 무스의 개체 수가 1983년에는 1950년대에 관찰되었던 수준으로 돌아왔다. 이 포식자-먹이 시스템의 고유한 지연시간과 늑대 개체 수 감소에 따른 무스 개체수의 빠른 회복은 이들 개체 수가 약 35년 주기로 계속 변화할 것임을 의미한다고 볼 수 있다. 변화 주기가 이렇게 긴 것은 초식동물 개체수의 주기가 신체 질량의 네제곱근에 따른다는 개체 수 변화와 생리학적 주기 사이의 기본적인 상대법칙 관계와 일치한다[16].

개체 수 변화의 주기가 3~4년인 들쥐 등의 설치류와 8~10년 주기인 토끼는 과거에는 따로 다루어졌다. 그러한 주기를 설명하려는 시도는 외부적 요인에 집중되어왔다. 이 두 종의 주기를 함께 고려하면, 자연적인 주기는 내적요인에 의존하며, 아마도 수명의 주기 동안 생리적 번식 과정이 신체크기의 네제곱근에 따른 결과로 볼 수 있을 것이다[3].

3 곤충개체수 급증모델

캐나다 등지에서 문제가 되고 있는 Spruce Budworm 나방의 개체수가 급증하는 시기에 한 지역에서 나방의 개체 수 밀도(density)의 변화 모델로 1978년 Ludwig et al.[10]은 다음과 같은 미분방정식을 제시하였다.

$$\frac{dN}{dt} = r_B N \left(1 - \frac{N}{K_B} \right) - p(N), \quad (r_B, K_B \text{는 양의 상수})$$

여기에서 수용한계상수 K_B 는 나무에서 나방의 먹이가 되는 잎의 밀도와 관련이 있다. $p(N)$ 은 새 등의 포식자에 의해서 잡아먹히는 양을 나타낸다. 한 지역에서 나방의 밀도 N 이 작으면 새들은 이 지역을 포기하고 다른 지역에서 먹이를 찾기 때문에, N 의 값이 아주 작아져 0에 가까워지면 $p(N)$ 의 값은 빠르게 낮아진다. 또, N 이 충분히 커질 때 $p(N)$ 의 값은 계속 커지지 않고 한계값 이하로 정체된다. 즉, $N < N_c$ 이면 $p(N)$ 의 값이 작고, $N > N_c$ 이면 $p(N)$ 의 값이 한계값에 가까워지게 되는 어떤 값 N_c 가 존재한다. 이러한 값을 N 의 threshold value(역치, 또는 문턱값)라고 부른다. [10]에서는 구체적으로 함수 $p(N) = \frac{BN^2}{A^2+N^2}$ 을 사용하여 다음과 같은 모델을 제시하였다.

$$\frac{dN}{dt} = r_B N \left(1 - \frac{N}{K_B} \right) - \frac{BN^2}{A^2+N^2}, \quad (A, B \text{는 양의 상수}) \quad (3.1)$$

이 모델에서 상수 A 와 K_B 의 단위는 인구 N 의 단위와 같고, r_B 의 단위는 (time)⁻¹이고, B 의 단위는 $N(\text{time})^{-1}$ 이다. 모델을 수학적으로 분석할 때는 단위가 붙은 상수들을 계속 사용하기보다는 먼저 모델 (3.1)을 단위가 없는 수를 나타내는 함수에 대한 모델로 바꾸는 것이 편리하다. 이를 위하여 다음과 같이 변수와 상수에 대한 변환(scaling)을 사용할 수 있다.

$$u = \frac{1}{A} N, \quad \tau = \frac{B}{A} t, \quad r = \frac{Ar_B}{B}, \quad q = \frac{K_B}{A}$$

이 변환을 사용하여 다음과 같이 단위가 없는 식을 얻는다.

$$\frac{du}{d\tau} = ru \left(1 - \frac{u}{q} \right) - \frac{u^2}{1+u^2} \quad (3.2)$$

식 (3.2)의 우변을 하나의 함수 $f(u)$ 로 나타내기로 할 때, 즉, $ru(1 - \frac{u}{q}) - \frac{u^2}{1+u^2} = f(u)$ 일 때, 식 (3.2)의 평형해를 구하기 위해서는 방정식 $f(u) = 0$ 의 해를 구해야 하는데, 이 방정식의 해의 개수는 상수 q, r 의 값에 의존한다.

<그림 4>의 그래프에서 r 의 값을 0에서부터 증가시켜보면, 가장 작은 평형해인 u_1 은 연속적으로 변하다가 $r = r_2$ 를 지나면 없어진다. $r > r_2$ 일 때에는 큰 평형해인 u_3 만 남는다. 이제는 r 의 값을 1에서부터 감소시켜보면, 가장 큰 평형해인 u_3 는 연속적으로 변하다가 $r = r_1$ 을 지나면 없어진다. $r < r_1$ 일 때에는 작은 평형해인 $u = u_1$ 만 남는다.

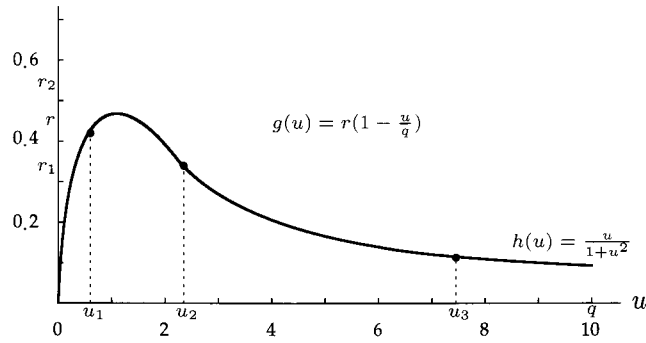


그림 4: 모델 (3.2)의 우변에서 곡선 $h(u) = \frac{u}{1+u^2}$ 의 그래프와 $q = 10$ 일 때 여러 가지 r 값에 대한 직선 $g(u) = r(1 - \frac{u}{q})$ 의 그래프들

이와 같이 어떤 값 r 을 변화시킬 때, 연속성이 깨지는 급작스러운 변화가 생기는 경계값이 r 을 변화시키는 방향에 따라 다르게 나타나는 현상을 ‘뿔족 파국(cusp catastrophe)’라고 한다. 물리학이나 심리학 등에서는 이러한 현상을 ‘히스테리시스 효과(hysteresis effect)’라고 한다. 실제 현장조사를 통하여 매개변수들(parameters)을 결정한 모델에서는 나방의 개체 수의 변화에서 3개의 평형값이 가능하다고 한다. 작은 평형값 u_1 을 ‘피난 평형(refuge equilibrium)’이라고 부르고, 큰 평형값 u_3 를 ‘대발생 평형(outbreak equilibrium)’이라고 부른다. 해충구제 측면에서 나방의 개체 수를 대발생 평형에 도달하지 않고 피난 평형 수준에 머무르게 하기 위한 방법으로 q 또는 r 의 값을 낮추거나 $p(N)$ 을 조절하여 평형해 u_3 가 나타나지 않도록 하는 방법을 생각할 수 있을 것이다. 실제적인 상수들에 대하여 말하자면, 나뭇잎의 밀도를 줄여 수용한계상수 K_B 를 낮추거나, 알이나 애벌레를 잡아 번식률 r_B 를 낮추거나, 포식자의 수를 늘리는 방법이 될 것이다.

4 지연(Delay) 모델

일정 서식지 내의 어느 생물 종의 시간 t 일 때의 개체 수 $N(t)$ 에 대한 $\frac{dN}{dt} = f(N)$ 꼴의 개체 수 모델의 부족한 점 중에 하나는 번식률이 단위 시간마다 즉각적으로 반영된다는 것이다. 개체가 성장하는 등의 시간이 지연된 후에 번식률을 반영하는 모델로 다음과 같은 미분방정식을 생각할 수 있다.

$$\frac{dN(t)}{dt} = f(N(t), N(t-T)), \quad (\text{지연시간(the delay parameter) } T \text{는 양의 상수})$$

이러한 형태의 모델로서 제2절의 식 (2.3)과 같은 형태의 한계성장 모델 (the logistic growth model)을 확장한 다음의 미분지연방정식(differential delay equation)이 사용되어 왔다.

$$\frac{dN(t)}{dt} = r N(t) \left[1 - \frac{N(t-T)}{K} \right], \quad (r, K, T \text{는 양의 상수}) \quad (4.1)$$

위 형태의 미분방정식은 한계성장 모델의 경우와 달리 해를 구하기가 어려워 일반적으로 근사적인 해를 찾아야 한다. 미분지연방정식 (4.1)의 중요한 특성은 ‘극한 회로 주기해(limit cycle periodic solution)’로 불리는 주기적인 해를 가질 경우가 있다는 것이다. 이 방정식이 주기적인 해를 가지게 되는 조건을 찾는 문제는 다음과 같은 방법으로 알아본다.

미분방정식 (4.1)의 상수 평형해 $N \equiv 0$ 와 $N \equiv K$ 의 점근적 안정성(asymptotic stabilities)을 살펴보아야 한다. 평형해 $N = 0$ 근방에서는 $dN/dt \approx rN$ 이므로, 평형해 $N = 0$ 은 불안정적이다. 따라서 $N = 0$ 근방에서는 극한 회로 주기해를 가질 수 없다. 평형해 $N(t) = K$ 는 $0 < rT < \pi/2$ 이면 안정적이고, $rT > \pi/2$ 이면 불안정적이므로, 극값(critical value) $T = T_c = \pi/(2r)$ 는 분기값이 된다. 불안정적인 경우에는 ‘안정적 극한 회로 행동(stable limit cycle behaviour)’을 보이는 해를 기대할 수 있다. 수학적 모델에서 지연의 효과는 일반적으로 불안정성의 가능성을 높이는 것이다. 미분방정식 (4.1)에 대해서 지연시간 T 를 분기값 $T_c = \pi/(2r)$ 를 지나서 더 증가시키면 평형해 $N(t) \equiv K$ 가 불안정적으로 된다. 주기는 근사적으로 $2\pi/r$ 임을 보일 수 있다. 그리고 $rT \approx \pi/2$ 이므로 $2\pi/r \approx 4T$ 이다. 즉, 식 (4.1)의 ‘분기 진동해(bifurcating oscillatory solution)’의 주기는 근사적으로 $4T$ 임을 알 수 있다.

방정식 (4.1)과 같은 간단한 형태의 미분지연방정식은 실제로 여러 상황에서 이용되어왔다. 예를 들어, 오스트레일리아 양 목축에서 중요하게 관리되는 해충인 Australian sheep-blowfly(*Lucila cuprina*)를 관찰한 1957년 Nicholson[15]의 결과에 대한 수학적 모델로서 1975년 May[12]는 방정식 (4.1)를 사용하였다. Nicholson은 온도와 영양분을 조절하며 파리의 개체 수를 관찰하여 기본적인 변동주기가 약 35~40일임을 관찰하였다. May는 방정식 (4.1)에서 K 의 값은 영양분의 정도를 나타는 값으로, 지연시간 T 는 알에서 성충이 되는 기간으로 정하고, 번식률 r 의 값을 여러 가지로 변화시켜 수학적 해를 근사적으로 구하여 $rT = 2.1$ 일 때 실제 데이터에 가까운 결과를 얻었다. 방정식 (4.1)를 사용한 다른 예로, 1974년 Myers와 Krebs[14]의 약 3~4년의 변화 주기를 갖는 설치류 개체 수에 대한 연구가 있다.

5 수확(Harvesting) 모델

동물이나 어류, 식물 등의 어떤 재생산 가능한 자원에 대해서 생태학적으로 받아들일 수 있는 수확 전략을 세우는 것은 분명히 필요한 일이다. 그리고 보통의 경우에 사람들은 최소의 노력으로 최대한의 지속가능한 수확을 얻기를 원한다. 대부분의 생물종은 전체 개체 수에 의존하는 증가율이 있어서 환경의 수용한계 K 와 같은 수준의 일정한 개체 수를 대략적으로 유지한다. 즉, 증가율과 감소율이 거의 같다. 생물종을 수확하는 것은 개체 수 감소율에 영향을 미치고, 너무 지나치지 않다면 개체 수는 조정되어 새로운 평형상태 $N_h < K$ 로 정착되어 간다. 모델링 문제는 개체 수가 최대 증가율을 유지하도록 하는 동역학에 의하여 결정되는 지속가능한 수확량을 어떻게 최대화하느냐 하는 것이다. 이러한 관점으로 수확을 고려한 개체 수 모델 중 간단한 것으로 다음 두 가지 방정식을 들 수 있다.

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - EN, \quad (1977\text{년 Beddington and may}[1]) \quad (5.1)$$

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - Y_0, \quad (1975\text{년 Brauer and Sanchez}[2]) \quad (5.2)$$

위에서 r , K , E , Y_0 는 양의 상수들이다. E 는 수확비율(수확 노력, harvesting effort)이고, Y_0 는 수확량(harvesting yield)를 의미한다. 모델 (5.1)에서 수확에 의한 개체 수 감소율을 나타내는 항 ($-EN$)은 전체 개체 수 N 에 비례하여 생물종을 수확한다는 것을 나타내고, 모델 (5.2)에서 항 ($-Y_0$)는 일정한 시간 단위마다 정해진 수만큼 수확한다는 것을 의미한다.

모델 (5.1)에 대하여 수확 비율 E 가 개체 수의 일차증가율 r 보다 큰 경우, 즉 $E > r$ 일 때는 발생할 수 있는 유일한 평형상태는 $N = 0$ 뿐이다(예를 들어, 1970년대의 고래 잡이). 그렇지 않고 수확 비율 E 가 개체 수의 일차증가율 r 보다 작은 경우, 즉, $E < r$ 일 때는 양의 평형해 $N_h(E) = K \left(1 - \frac{E}{r}\right)$ 가 존재하고, 이때의 수확량은 $Y(E) = EN_h(E) = EK \left(1 - \frac{E}{r}\right)$ 이다.

평형 상태에서 수확 후 개체 수가 원래의 평형 상태에 가까운 값으로 회복까지의 시간 T 를 찾으려면, 개체 수 변화 과정의 동역학적인 면을 살펴볼 수 있다. 위의 관찰로부터 모델 (5.1)를 이용했을 때의 최적수확전략(optimal harvesting strategy)을 판단할 수 있다. 개체 수 밀도(population density)의 평형상태 N_h 가 $N_h > K/2$ 쪽에서 평형상태에서의 수확량을 최대로 하는 평형상태 $N_h|_{Y_M} = K/2$ 에 가능한 가깝게 되도록 수확노력 E 의 값을 정해야 할 것이다. 하지만 N_h 가 $K/2$ 에 가까울수록 상황은 더 미묘해진다. 이 상황에서는 확률적 분석이 필요하게 된다. 최대의 지속적인 수확을 얻고자 할 때, 무작위적인 변화가 큰 혼란을 야기할 수도 있음을 이 모델에 대한 분석으로부터

알 수 있다.

모델 (5.1)과 (5.2)에 대하여 선형근사 방법으로 통하여 각 모델의 회복시간(recovery time) 비율을 구하여 비교해 보면, 일정목표수확량 모델 (5.2)가 훨씬 민감하다는 것을 알 수 있고, 따라서 모델 (5.2)는 수확 전략으로서는 적절하지 않다고 판단할 수 있다. 이 두 가지 모델로 평형 상태에서 수확 후 회복시간에 대하여 분석해 보았을 때의 결론은 일정목표수확량 모델보다는 일정수확노력 모델이 파국을 일으킬 가능성이 적다는 것이다. 또한, 예를 들어, 어업에서 수산자원의 양을 유지하기 위한 방법으로 수확량을 제한하는 규정은 효과적이지 않다고 볼 수 있다.

6 나이별 인구변화모델

자연의 대부분 생물 종마다 나이나 성장 단계, 그 밖의 여러 형태의 세대 구조가 있지만, 그것이 항상 근본적인 중요성을 갖는 것은 아니다. 앞에서 살펴본 개체 수 변화 모델들은 대상 생물 종의 전체 개체 수가 시간에 따라 변하는 방식을 나타내고 있기 때문에 나이 구조가 개체 수의 규모나 성장에 주요한 영향을 미치는 생물 종의 개체 수 변화를 적절하게 설명하기에는 부족하다. 이러한 경우에는 출산률과 사망률에 나이 의존성을 포함하도록 모델을 확장해야 한다.

인구 구조에 나이를 반영하는 방법 중의 하나는 레슬리(Le Leslie)가 1945년에 제안한 레슬리 행렬(Le Leslie matrices)을 이용하는 것이다[8]. 레슬리 행렬 방법의 기본적 원리는 인구를 청소년, 성인 등의 나이 단계로 구분하고, 한 단계에서 그 다음 단계로의 이동을 수치화하는 것이다. 레슬리 행렬은 앞 시간의 각 나이 단계 인구와 사망률, 출산률을 고려하여 나중 시간의 인구를 구할 수 있게 한다. 1980년 Charlesworth의 저서[5]와 1986년 Metz and Diekmann의 저서[13]는 나이구조를 가지는 모델에 대한 자세한 소개와 다양한 예를 제시하고 있다.

$n(t, a)$ 를 시간이 t 일 때 나이의 범위가 a 에서 $a + da$ 사이인 인구밀도를 나타낸다고 하자. 또 $b(a)$ 와 $\mu(a)$ 를 각각 나이가 a 일 때의 출산률과 사망률이라고 하자. 예를 들어 사람의 경우 $b(a)$ 와 $\mu(a)$ 의 그래프는 <그림 5>와 비슷하게 나타날 것이다.

시간이 dt 만큼 조금 증가하는 동안, 나이가 a 인 인구 중 사망하는 수는 $-\mu(a)n(t, a)dt$ 일 것이다. 출산률은 나이가 0인 인구를 늘리고, $a > 0$ 인 인구의 변화에는 기여하지 않는다. 따라서 인구에 대한 보존법칙(conservation law)을 식으로 나타내면 다음과 같다.

$$dn(t, a) = \frac{\partial n}{\partial t} dt + \frac{\partial n}{\partial a} da = -\mu(a)n(t, a)dt$$

위 식에서 $\frac{\partial n}{\partial t} dt$ 항은 시간에 따른 인구의 변화를 나타내고, $\frac{\partial n}{\partial a} da$ 항은 인구 구조가 나이에 따라 변하는 것을 나타낸다. 나이와 시간의 단위를 같게 맞추어 $da/dt = 1$ 로 두면,

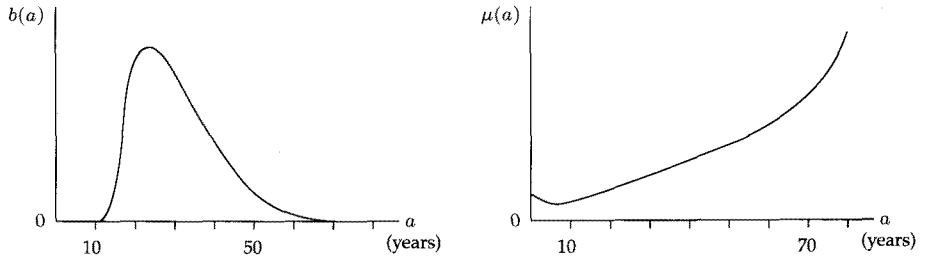


그림 5: 사람의 경우 나이 a 에 대한 출산률 $b(a)$ 와 사망률 $\mu(a)$ 의 개략적인 그래프

다음과 같은 식을 얻는다. (Von Foerster equation)

$$\frac{\partial n}{\partial t} + \frac{\partial n}{\partial a} = -\mu(a)n(t, a), \quad (t > 0, a > 0) \quad (6.1)$$

만약 사망률이 영이면, 즉, $\mu = 0$ 이면, $\partial n / \partial t = -\partial n / \partial a$ 이므로, 시간에 따른 인구의 변화는 인구의 나이구조가 변하는 것 밖에는 없게 된다. $t = 0$ 일 때, 즉 시작할 때의 각 나이의 인구를 함수 $f(a)$ 로 두고, 편미분방정식 (6.1)의 초기 조건(initial condition)을 다음과 같이 나타내자.

$$n(0, a) = f(a) \quad (6.2)$$

그리고 나이의 범위를 편의상 $0 \leq a < \infty$ 라고 하고, 왼쪽 경계 $a = 0$ 에서만 생각하면, 출산률을 고려하여 다음 경계조건(boundary condition)을 얻는다.

$$n(t, 0) = \int_0^{\infty} b(a)n(t, a) da \quad (6.3)$$

여기에서 이 모델을 통하여 우리가 알아보하고자 하는 것은 출산율과 사망률 $b(a)$, $\mu(a)$ 가 긴 시간 후에 인구의 성장에 어떻게 영향을 미치는 가하는 것이다. 식 (6.1)의 해를 구하는 방법의 하나로 두 변수 a 와 t 사이의 관계 $\frac{da}{dt} = 1$ 를 나타내는 그래프인 다음의 특성곡선(characteristic)을 이용하는 것을 생각해 볼 수 있다.

$$a = \begin{cases} t + a_0, & a > t \\ t - t_0, & a < t \end{cases}$$

a_0 는 시간 t 일 때, 나이가 $a > t$ 인 개체의 초기 나이, t_0 는 시간 t 일 때, 나이가 $a < t$ 인 개체가 출생한 시각을 나타낸다. 나이구조를 가지는 인구모델의 편미분방정식 (6.1)과 초기조건 (6.2), 경계조건 (6.3)을 모두 만족하는 해 $n(t, a)$ 는 재귀적인 방법(iteration)으로 얻을 수 있다.

참고 문헌

1. J.R. Beddington and R.M. May, *Harvesting natural populations in a randomly fluctuating environment*, *Science*, 197 (1977), 463–465.
2. F. Brauer and D.A. Sanchez, *Constant rate population harvesting: equilibrium and stability*, *Theor. Population Biol.*, 8 (1975), 12–30.
3. W.A. Calder, III, An allometric approach to population cycles of mammals, *Journal of Theoretical Biology*, Volume 100 (1983), Issue 2, 275–282.
4. G. Caselli, J. Vallin, and G. Wunsch, *Demography: Analysis and Synthesis*, Academic Press, 2005.
5. B. Charlesworth, *Evolution in Age-structured Populations*, Cambridge University Press, Cambridge, 1980.
6. P.M.G. Harris, *The history of human populations*, Indianapolis, Volume 1 (2000).
7. G.A. De Leo and A.P. Dobson, Allometry and simple epidemic models for microparasites, *Nature* 379 (1996), 720–722.
8. P.H. Leslie, On the use of matrices in certain population mathematics, *Biometrika*, 33 (1945), 183–212.
9. A.J. Lotka, *Elements of Physical Biology*, Williams and Wilkins, Baltimore, 1925.
10. D. Ludwig, D.D. Jones, and C.S. Holling, Qualitative analysis of insect outbreak systems: the spruce budworm and forest, *J. Anim. Ecol.*, 47 (1978), 315–332.
11. T.R. Malthus, *An Essay on the Principle of Population*, Penguin Books, 1970, Originally published in 1798.
12. R.M. May, *Stability and Complexity in Model Ecosystems*, Princeton Univ. Press, Princeton, second edition, 1975.
13. J.A.J. Metz and O. Diekmann, *The dynamics of physiologically structured populations*, Lecture Notes in Biomathematics, volume 68, Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 1986.
14. J.H. Myers and C.J. Krebs, Population cycles in rodents, *Sci. Amer.*, June 1974, 38–46.
15. A.J. Nicholson, The self adjustment of populations to change, *Cold Spring Harbor Symposium on Quant. Biol.*, 22 (1957), 153–173.
16. R.O. PETERSON, R.E. PAGE and K.M. DODGE, Wolves, Moose, and the Allometry of Population Cycles, *Science* 22 June 1984: Vol. 224, no. 4655, 1350–1352.
17. P.-F. Verhulst, *Recherche mathématiques sur le loi d'accroissement de la population*, Nouveau Mémoires de l'Académie Royale des Sciences et Belles Lettres de Bruxelles, 18 (1845), 3–38.
18. P.-F. Verhulst, *Deuxième mémoire sur la loi d'accroissement de la population*, Mémoires de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique, 20 (1847), 1–32.

심성아 성신여자대학교 수학과
 Department of Mathematics, Sungshin women's University
 E-mail: shims@sungshin.ac.kr