

A History of Investigations of Population Dynamics and Epidemiology

집단 및 질병 동역학에 대한 역사발생적 고찰

LEE Weon Jae 이원재 HAN Gil Jun* 한길준

The late 18C Malthus studied population growth for the first time, Verhulst the logistic model in 19C and, after that, the study of the predation competition between two species resulted in the appearance of Lotka-Volterra model and modified model supported by Gause's experiment with bacteria. Instable coexistence equilibrium being found, Solomon and Holling proposed functional and numerical response considering limited abilities of predator on prey, which applied to Lotka Volterra model. Nicholson and Baily, considering the predation between host and parasitoid in discrete time, made a model. In 20C there were developed various models of disease dynamics with the help of mathematics and real data and named SIS, SIR or SEIR on the basis of dynamical phenomena.

Keywords: Population Dynamics, Epidemiology; 집단 동역학, 질병 동역학.

MSC: 01A50, 01A55, 01A60 *ZDM:* A30

1 서론

18세기 맬더스의 단순한 가정에서 출발한 집단 동역학은 20세기 초반 Lotka 와 Volterra 의 포식자-피식자 모델이 이론적 기반이 되었고 Gause의 박테리아 실험은 실증적 모델로서의 입지를 굳히기 시작했다. 현상에 더욱 가깝게 모델링하기 위해 Holling은 개체군의 작용에 기능반응과 수반응이라는 개념을 새로이 도입하였고 이후 많은 연구자들이 기존의 모델을 변형 발전시켰다. 집단에 대한 다른 접근으로서 질병 동역학 분야는 각종 전염병의 역학적 부분을 연구한다. 특히 질병 발생과 전파에 대한 다양한 상황을 고려하여 그에 알맞은 모델을 만들어 통제하고자 하였다.

이 논문의 첫 번째 부분에서는 집단 동역학에 대한 수학적 모델의 특징과 역사적 발달 과정을 알아볼 것이며 두 번째 부분에서는 다양한 상황에서 발생하는 질병 동역학에 대한 수학적 모델을 알아볼 것이다.

*Corresponding Author.

Received on Feb. 28, 2013, revised on Mar. 29, 2013, accepted on Apr. 10, 2013.

2 집단 동역학에 대한 역사 발생적 고찰

2.1 단일종 모델

1798년 Thomas Malthus는 그의 저서 “인구론”에서 집단은 지수함수적으로 성장하지만 동시에 생존공간 또는 먹이에 대한 경쟁도 함께 증가할 것이라면서 이를 “생존경쟁”라고 하였다[14]. 그는 인구 성장을 예측하기 위한 모델로서, 시간 t 에서의 개체수를 $P(t)$ 라고 할 때, 다음과 같은 모델

$$\frac{dP}{dt} = rP \quad (1)$$

를 제시하였고 이를 맬더스 성장 모델이라 한다. 그런데 개체수가 증가하면 생활공간의 감소, 먹이 부족 그리고 종내의 경쟁으로 개체수의 증가는 둔화될 것이며 이런 현상을 포괄하는 새로운 모델로서 1838년에 Verhulst는 모델

$$\frac{dP}{dt} = r_0 \left(1 - \frac{P}{K}\right)P \quad (2)$$

를 연구하였는데, 이를 로지스틱 성장 모델이라 한다. 이 모델은 S자형 성장곡선을 가지며 집단이 작을 때는 지수함수적으로 성장하지만 클 때는 환경이 수용할 수 있는 한계 K 까지만 성장할 것이라고 가정하고 이를 한계수용능력(Carrying Capacity)이라고 하였다[6].

한편, 어떤 동물들은 집단이 뚜렷한 번식시기를 가지는데 n 세대와 $n+1$ 세대 사이에 뚜렷한 구분이 있을 때는 개체수의 변화에 대하여 이산 모델을 만들 수 있다. 단순한 형태로는 이산 맬더스 성장 모델과 로지스틱 성장 모델이 있으나, 연어 집단처럼 집단의 개체수의 변이가 매우 큰 경우에는 로지스틱 모델은 개체수가 음수 값을 가질 수 있어 이를 보완한 모델로서, 시간 n 에서의 개체수를 P_n 이라고 할 때, 다음과 같은 모델

$$P_{n+1} = f(P_n) = e^{r_0 \left(1 - \frac{P_n}{K}\right)} P_n \quad (3)$$

을 사용하는데, 이를 Ricker 모델이라고 한다. Ricker(1954)는 산란하는 물고기(연어)의 경우 수가 증가함에 따라 새로운 개체도 증가하지만 어느 시점에서는 더 이상 증가하지 않고 반대로 감소하는 현상을 관찰하고 식 (3)과 같은 모델을 연구하였다[6, 7]. 이외에도 주로 곤충집단의 동역학에는 분수함수 형태의 아래와 같은 Hassel 모델이 사용되었다[5, 6].

$$P_{n+1} = H(P_n) = \frac{aP_n}{(1 + bP_n)^c} \quad (4)$$

2.2 포식자-피식자 모델

생태계에는 단일종만 존재하지 않는다. 두 개 이상의 종이 서로 공생하거나 종 간, 종 내 경쟁을 하고 또한 피식자 포식자 관계를 형성하면서 생존한다. 이들 관계에 대한 각 모델의 발전과정과 대표적인 특성을 보면 다음과 같다. 20세기 초반에 Vito Volterra와 Alfred J. Lotka는 각각 종간의 상호작용에 대한 포식자-피식자 모델(Predator-Prey Model)을 만들었는데 피식자의 개체수를 $N(t)$ 라 하고 포식자의 개체수를 $P(t)$ 라 할 때 Lotka-Volterra의 피식자-포식자 모델은 아래와 같다.

$$\frac{dN}{dt} = aN - bNP \quad (5)$$

$$\frac{dP}{dt} = cNP - dP \quad (6)$$

분석을 용이하게 하기 위해 변수 및 상수들에 대하여 비차원화 과정을 거치면

$$\frac{du}{dt} = u(1 - v) \quad (7)$$

$$\frac{dv}{dt} = \alpha v(u - 1) \quad (8)$$

가 된다. 여기서 u 와 v 는 각각 비차원화된 피식자와 포식자의 수로서 이 식에 대해 위상평면 분석을 하면 간단하게

$$\frac{dv}{du} = \frac{\alpha v(u - 1)}{u(1 - v)} \quad (9)$$

$$E(u, v) = \alpha u + v - \ln u^\alpha v = C \quad (10)$$

가 된다. 여기서 $C = \alpha u_0 + v_0 - \ln u_0^\alpha v_0$ 이고, E 를 피식자 u 와 포식자 v 의 에너지 함수로 본다면 E 는 에너지 보존 형태의 닫혀진 주기해의 한 집합을 가진다고 볼 수 있다. 위상평면에서 보면 두 집단은 주기적인 변화를 하며 부동점에 대해 동심원을 형성하면서 안정적인 구조를 이룬다[6]. 나중에 Volterra는 먹이 경쟁으로 인한 종내 개체수 감소를 고려하여 모델 식 (5)-(6)보다 일반적인 형태로서

$$\frac{dP}{dt} = aN - bN^2 - cNP \quad (11)$$

$$\frac{dP}{dt} = dP - eP^2 + fNP \quad (12)$$

을 제시하였다. 예를들면, 피식자의 경우 aN 에 따라 기하급수적 성장을 하지만 bN^2 와 cNP 에 의하여 종내 그리고 종간 경쟁에 의한 감소를 보인다. Gause는 원생생물을 가지고 직접 실험을 하였는데, 같은 종을 가지고 실험한 경우에는 종내에서 서로 경쟁하며, 피식자 *Paramecium*과 포식자 *Didinium*을 이용한 실험에서는 종간의 포식활동을 관찰하였다.(Gause(1934))[4].

Gause 이후의 많은 생물학자들의 연구에 의하면 실제 생태계 내의 포식자와 피식자 간의 상호작용 중에서 일부는 안정적 부동점을 가진 시스템을 따르지만 캐나다의 눈신토끼와 스라소니 간의 관계에서처럼 공존부동점을 불안정화시키는 생태학적 현상이 존재한다는 사실이 밝혀졌고, 따라서 이러한 현상을 포괄하는 새로운 시도로서 Lotka-Volterra 모델에 기능반응과 수반응 개념을 도입하게 되었다. 포식자의 기능반응이란 단위 시간에 대하여 포식자 개체당 피식자의 밀도의 변화율을 피식자의 밀도의 함수로 나타낸 것이며 수반응이란 피식자 집단에 대한 포식자 집단의 반응인데 포식자의 출생률은 포식자의 먹이 섭취율의 함수로 표현된다. 따라서 피식자의 수가 많을수록 포식자의 출생률 또한 증가하며 어떤 경우에는 점근적으로 특정값에 수렴하기도 한다. Lotka-Volterra 모델에 의하면 피식자의 수가 무한대로 증가하면 하나의 포식자에 의해 감소되는 피식자의 수도 무한정 증가한다. 그러나 Holling(1965, 1966)은 피식자 집단이 증가하여도 포식자는 피식자를 무한정 소비할 수는 없다고 생각했다. 그래서 그는 하나의 포식자에 의해 포획되는 피식자 수의 변화율을 피식자 집단의 밀도의 함수로서 3개의 함수를 제시하였는데, 어떤 기간 T 동안 한 마리의 포식자가 잡아먹은 피식자의 수를 m_1 이라 하고 다음과 같은 I형, II형, III형 등을 제시하였다.

$$\text{I형} : m_1 = aTN \quad \text{II형} : m_1 = \frac{aTN}{1 + aT_N N} \quad \text{III형} : m_1 = \frac{aTN^\gamma}{1 + aT_N N^\gamma} \quad (13)$$

여기서 N 은 피식자 전체의 개체수이고, T_N 는 포식자가 피식자를 잡아먹는 시간이며 γ 는 포식자의 지체시간으로 보통 2의 값을 가진다. Holling(1965)은 실제 실험을 통한 경험적 자료에 근거하여 III형 기능반응 곡선이 옳다는 것을 보였고 Swenson(1977)은 물고기 Walleye와 Sauger를 이용한 실험에서 II형 기능반응이 적합함을 보였다. 그 외 여러 학자가 기능반응곡선을 제시하였는데 대표적으로는 Beddington-DeAngelis(Beddington 1975, DeAngelis et al. 1975), Hassell-Varley (Hassell and Varley 1969) 그리고 Crowley-Martin (Crowley and Martin 1989) 등이 있다.

피식자 의존형 모델 Rosenzweig와 McArthur(1963), Holling and Tanner(1975), Jitsuro Sugie, Rie Kohno, Rinko Miyazaki(1997) 그리고 Yodzis 등등의 학자에 의해 다양한 모델이 고안되었으나 대부분은 시스템

$$\frac{dN}{dt} = Nf(N) - Pg(N) \quad (14)$$

$$\frac{dP}{dt} = Ph(N) - dP \quad (15)$$

를 기본형태로 하고 기능반응을 나타내는 함수에 변화를 주었다. 여기서 $f(N)$ 은 단위 개체당 성장률이고 $g(N)$ 이 소위 포식자-피식자 기능반응을 나타낸다. $h(N)$ 은 수반응을

나타내는 함수로서 $g(N)$ 와 $h(N)$ 는 양의 값을 가지는 증가함수이며 $g(0) = h(0) = 0$ 이다. 보통 $h(N) = cg(N)$ 로 사용되는데 이때 c 는 전환률을 의미한다. 이러한 모델 대부분은 공통적으로 기능반응 함수 $g(N)$ 가 피식자의 밀도에 대한 함수로 주어지기 때문에 보통 피식자 의존성 반응 함수라고 한다. 이러한 모델은 실제 실험 데이터와 비교하면서 체계적으로 연구되었는데, Harrison은 *Didinium* 과 *Paramecium*에 대한 Luckinbill의 연구자료와 비교하여 어떤 모델이 질적으로 잘 들어맞는지 알아본 바, Rosenzweig 와 McArthur의 모델이 타당한 것으로 예측되었다.

비율 의존형 모델 Lotka-Volterra 이후 기능반응에 대한 함수로 피식자 의존성 모델이 주류를 이루다가 근래에 와서 다양한 분석과 실험을 통해 이 모델의 문제점이 발견되었다. Hairston et al.[1960]과 Rosenzweig[1969]는 Lotka-Volterra 형태의 포식자-피식자 모델의 경우 포식자와 피식자간의 상호작용에서 “Paradox of enrichment”현상이 존재한다는 사실을 발견했다[2, 16]. Lotka-Volterra 형태의 피식자-포식자 모델에서 한계 수용능력 K 값을 증가시키면 포식자의 부동점 밀도는 증가하지만 피식자의 부동점 밀도는 증가하지 않으며 따라서 양의 값을 갖는 부동점은 불안정화되어 K 의 값이 증가함에 따라 안정적 부동점에서 불안정적 부동점으로 변화된다. 다른 현상으로는 “biological control paradox”이 있는데 Luck(1990)에 의하면 이 모델의 경우 작은 값의 안정적인 피식자 부동점 밀도가 존재하지 않는다는 것이다[8]. 그러나 현실적으로는 피식자는 한계 수용능력의 2퍼센트보다 적은 밀도로 존재하는 성공적인 생물적 조절 현상이 발견되고 있다(Arditi and Berryman (1991))[13]. 다른 주목할 현상으로 위의 모델에서는 피식자와 포식자가 동시에 멸종하지 않는 것으로 나타나지만 원생동물 *Paramecium*과 포식자 *Didinium*을 가지고 수행한 Gause의 실험에서 두 종이 모두 멸종하는 경우가 발생했다(Gause(1934), Abrams and Ginzburg(2000))[13]. 최근에는 포식자가 먹이를 찾고 따라서 먹이를 공유하거나 먹이에 대한 경쟁을 하는 상황에 대한 좀 더 일반적인 포식자-피식자 모델의 필요성이 부각되면서 이에 대한 대안으로 소위 비율-의존형 이론이 대두되었다. 이론에 의하면 포식자 한 개체당 성장률은 포식자에 대한 피식자의 비율의 함수로 표현되어야 한다는 것으로, 이 때문에 기능반응 함수를 포식자 의존형 반응라고도 한다[13].

일반적인 비율-의존형 포식자-피식자 모델은

$$\frac{dN}{dt} = Nf(N) - Pg\left(\frac{N}{P}\right) \quad (16)$$

$$\frac{dP}{dt} = P\left(h\left(\frac{N}{P}\right) - d\right) \quad (17)$$

의 형태를 갖는다. Ariditi 와 Ginzburg(1989)는 Holling type II 함수에 비율을 적용하

여

$$\frac{dN}{dt} = N(a - bN) - \frac{mNP}{AP + N} \quad (18)$$

$$\frac{dP}{dt} = P(-d + \frac{cmN}{AP + N}) \quad (19)$$

을 연구하였고 비슷한 형태지만 Kuang and Beretta(1997)도 다음과 같은 모델을

$$\frac{dN}{dt} = N(1 - \frac{N}{K}) - \frac{cNP}{mP + N} \quad (20)$$

$$\frac{dP}{dt} = P(-d + \frac{fN}{mP + N}) \quad (21)$$

을 연구하였는데 그들에 의하면 어떤 초기 조건에서는 포식자와 피식자 모두 동시에 전멸할 수도 있으며 양의 값을 갖는 부동점이 국소적으로 안정적이라면 매우 특이한 주기함수적 해를 갖는다는 사실이 밝혀졌다. 이외에도 Hassell and Varley(1969), Bddington(1975)와 DeAngelis, et. al.(1975), 그리고 Yodzis(1994)등도 기존의 모델을 수정하여 연구하였다.

2.3 경쟁 모델

두 개의 종이 같은 공간내에 있으면 먹이나 생존 공간에 대하여 서로 서로 경쟁을 한다. Gause는 원생동물을 이용한 실험에서 종내 그리고 종간 경쟁이 발생함을 관찰하고 로지스틱 성장 경쟁 모델을 만들어서 연구하였는데, 경쟁의 형태에 따라 극단적으로 한 종이 멸종하는 현상을 발견하였고 이를 “경쟁적 배제의 원리”라고 하였다[4].

두 종 u , v 에 대하여 a_{12} 는 u 에 미치는 v 의 경쟁적 효과이고, a_{21} 는 v 에 미치는 u 의 경쟁적 효과라면 경쟁 모델은

$$\frac{du}{dt} = u(1 - u - a_{12}v) = f(u, v) \quad (22)$$

$$\frac{dv}{dt} = \rho v(1 - v - a_{21}u) = g(u, v) \quad (23)$$

로서 4개의 부동점을 가진다. 그리고 안정성 분석에 의하면, 이 중에서 $(0,0)$ 은 불안정 점이고 $(1,0)$ 와 $(0,1)$ 그리고 $(\frac{1-a_{12}}{1-a_{12}a_{21}}, \frac{1-a_{21}}{1-a_{12}a_{21}})$ 은 a_{12} 와 a_{21} 의 값이 1보다 크고 작음에 따라 안정점 또는 불안정한 안장점이 된다. (u, v) 위상평면에서 보면 위상궤적은 두 개의 안정점 $(1,0)$ 와 $(0,1)$ 중에 어느 하나로 향하게 되는데 초기에 어떤 값에서 출발하느냐에 따라 접근하게 되는 안정점이 결정된다. 곧 어느 한 종은 멸종하게 된다는 뜻으로 이를 경쟁적 배제의 원리라 하며 Gause의 실험에서도 같은 현상이 관찰되었다.

2.4 상리공생 모델

각기 다른 두 개나 그 이상의 개수의 종이 상호작용을 통해 모두 이익을 얻는 공생관계를 일컫는데 예를 들면 흰개미와 흰개미의 내장 속에 사는 원생동물이 있다. 간단한 상리 공생 모델로는

$$\frac{du}{dt} = u(1 - u + a_{12}v) = f(u, v) \quad (24)$$

$$\frac{dv}{dt} = \rho v(1 - v + a_{21}u) = g(u, v) \quad (25)$$

이다. 이 모델에 대한 안정성 분석에 의하면 4개의 부동점 중에서 $(0, 0)$ 은 불안정점이고 $(1, 0)$ 와 $(0, 1)$ 는 안장점이다. 또한 $1 - a_{12}a_{21} > 0$ 인 경우 부동점 $(\frac{1+a_{12}}{1-a_{12}a_{21}}, \frac{1+a_{21}}{1-a_{12}a_{21}})$ 는 1사분면에 위치하며 모든 위상궤적은 이 점으로 수렴한다.

2.5 숙주-포식기생자 모델

앞의 피식자-포식자, 경쟁 그리고 공생 모델과는 별도로, 수십년 동안 생태학자와 수학자들은 숙주와 포식기생자 사이의 관계도 포식현상이라고 보고 수학적인 모델을 만들어서 분석하였다. 여기서 포식기생자란 유충기에 다른 곤충의 체내에서 성장하면서 숙주를 죽이는 곤충을 말한다. 세대 n 에서의 숙주와 포식기생자를 각각 H_n, P_n 라고 하면 숙주-포식기생 모델은 일반적으로

$$H_{n+1} = R(H_n)H_n f(H_n, P_n) \quad (26)$$

$$P_{n+1} = qH_n(1 - f(H_n, P_n)) \quad (27)$$

로서, 여기서 $R(H)$ 는 숙주집단의 개체당 증가율이며 $f(H, P)$ 는 포식기생자의 공격을 피한 숙주개체의 부분을 나타낸다. 숙주-포식기생 모델은 Thomson의 연구를 출발로 하여 연속모델에 이르기까지 다양한 상황을 고려하여 지속적인 모델을 변형시키면서 발전하였다.

Thomson 모델 1920년 Thompson은 암컷 포식기생자는 무작위로 개개의 숙주에 알을 낳는다고 가정하였고 이때 하나의 숙주가 가지고 있는 포식기생자의 알의 수는 포아송분포 $p(i) = \frac{M^i}{i!} e^{-M}$ 를 이룬다고 생각했다[15]. 여기서 $p(i)$ 는 i 개의 포식기생자 알을 가지고 있는 숙주들의 비율이고 M 은 한 숙주당 포식기생자 알의 평균 개수이다. 숙주 중에서 나중에 살아남은 숙주는 포식기생자의 알을 하나도 가지지 않은 숙주이므로 생존 숙주의 비율은 $p(0) = e^{-M}$ 이다. P 를 암컷 포식기생자의 밀도, H 를 숙주들의 밀도 그리고 F 를 숙주기생자의 생식력이라고 한다면 PF 는 단위 면적당 모든 암컷 포식기생자가 낳은 알의 밀도가 되며 $M = \frac{PF}{H}$ 는 숙주당 포식기생자 알의 평균 개수가 된다.

따라서 생존한 숙주의 수는 $s = e^{-\frac{PF}{H}}$ 가 되어 전체적인 모델은

$$H_{n+1} = r_0 H_n e^{-\frac{P_n F}{H_n}} \quad (28)$$

$$P_{n+1} = q H_n (1 - e^{-\frac{P_n F}{H_n}}) \quad (29)$$

로서 표현되는데 식 (28)은 살아남아 생식하는 숙주의 밀도를 기술하는 식으로 생식률 r_0 을 곱함으로써 생존한 숙주의 수를 구할 수 있다. Thomson은 이 모델에서 포식기생자는 그들의 모든 알을 숙주에 낳는다고 가정함으로써 포식기생자의 잠재적 생식률은 그대로 현실적인 생식률과 같다고 하였는데 이는 달리 말하면 숙주를 찾아내는 포식기생자의 능력은 무한함을 의미한다. 그러나 자연계에서는 포식기생자는 생식을 위한 충분한 수의 숙주를 찾지 못한다.

Nicholson and Bailey의 모델 (1935) Thomson의 모델보다는 좀 더 현실적인데 암컷 포식기생자는 생존하는 동안 면적 a 를 가진 지역을 탐색할 수 있으며 숙주가 발견되면 그것에 한 개의 알을 낳는다고 전제하였다. 1개의 알을 낳으므로 실제적인 생식률은 탐색 면적 a 에 숙주의 밀도를 곱한 값 $F = aH$ 이 되고 이 값을 Thomson 모델 (28)와 (29)의 F 에 대입하면

$$H_{n+1} = r_0 H_n e^{(-aP_n)} \quad (30)$$

$$P_{n+1} = q H_n (1 - e^{(-aP_n)}) \quad (31)$$

와 같은 모델을 얻을 수 있다[9]. 이 모델에서는 포식기생자의 잠재적인 생식률은 무한하지 않으며 포식기생자는 매 접촉때마다 한 개의 알을 낳기 때문에 숙주의 밀도가 큰 경우 기생률을 과대평가하게 되는 단점이 있다.

Rogers 모델 Rogers는 초기의 포식자-피식자 모델을 숙주-포식기생자 시스템에 적용함으로써 Holling의 모델을 응용한 것으로 Thomson 모델의 포식기생자의 생식력을 제한하였고 Nicholson-Bailey 모델의 탐색능력에 한계를 두었다[11]. 한 마리의 암컷 포식기생자가 공격하는 숙주의 수를 $H_a = \frac{aHT}{1+aHT_h}$ 라고 하였으며 모델에서 시간 단계는 1세대이므로 생존기간을 1로 할 수 있고 탐색율은 암컷 포식기생자의 매 생존기간에 대하여 고려하였기 때문에 $T = 1$ 로 할 수 있다. 그리고 $F_{max} = \frac{T}{T_h}$ 은 암컷 포식기생자의 최대 생식율이므로 $H_a = \frac{aHF_{max}}{F_{max}+aHT_h}$ 을 얻을 수 있다. 암컷 포식기생자는 한 마리의 숙주를 공격하고 한 개의 알을 낳기 때문에 실질적인 생식율은 $F = H_a$ 가 되고 이를 Thomson 모델에 대입하면

$$H_{n+1} = r_0 H_n e^{\left(\frac{-aHF_{max}}{F_{max}+aHT_h}\right)} \quad (32)$$

$$P_{n+1} = qH_n(1 - e^{(\frac{aHF_{max}}{F_{max} + aHT_h})}) \quad (33)$$

가 된다. 이 모델에서는 포식기생자 암컷의 잠재적인 생식능력과 실질적인 생식능력은 다르다고 가정하였다.

Beddington, et. al 모델 (1975) Beddington은 Nicholson-Bailey 모델에 집단 내에서의 종내 경쟁 개념을 도입하여 모델

$$H_{n+1} = R(H_n)H_n e^{(-aP_n)} \quad (34)$$

$$P_{n+1} = qH_n(1 - e^{(1-aP_n)}) \quad (35)$$

을 만들었는데 여기서 $R(H_n)$ 은 Nicholson-Bailey 모델의 r_0 을 바꾼 것으로 숙주의 생식률은 숙주 개체수의 단조적으로 감소하는 함수로서

$$R(H) = e^{r_0(1-\frac{H}{K})} \quad (36)$$

이다. 시뮬레이션한 결과 안정점을 얻을 수 있었으며 모델의 매개상수를 변화시키면 안정점은 무한사이클로 바뀐다.

연속모델 숙주-포식기생 모델에서 포식기생자의 세대는 숙주세대와 같으며 숙주의 경우 뚜렷이 구분되는 세대를 가진다고 가정하였는데 적도에 가까운 지역의 일부 숙주의 경우에는 세대가 겹치는 현상이 관찰되고 있다(Godfray and Hassell, 1987, 1989; Gorden et al, 1991). 이처럼 숙주 세대가 겹치는 경우에는 연속 모델이 좀 더 타당하며 다음과 같은 형태를 가질 수 있다[10].

$$\frac{dH}{dt} = g(H)H - h(H, P)P \quad (37)$$

$$\frac{dP}{dt} = \gamma h(H, P)P - \mu P \quad (38)$$

여기서 $g(H)$ 는 개체당 전체 증가율, $h(H, P)$ 는 포식기생자의 개체당 기능반응을 나타내는 함수, γ 은 숙주가 포식기생자로의 전환률 그리고 μ 는 포식기생집단의 개체당 사망률을 의미한다. 식(37)과 식(38)는 포식자-피식자 모델과 매우 유사한 형태를 띠기 때문에 Holling의 기능반응 함수를 적용시키는 연구가 이루어졌다. Siza Mwalusepo et al.(2011)은 식(37)과 식(38)를 기본으로 하여 8개의 모델을 연구하였고 배추좀나방과 그것의 포식기생자에 대한 실질적인 자료를 가지고 모델을 비교 분석하였으며 Holling Tanner Type III 모델이 이 중에서는 가장 타당하다는 결론을 얻었다[12].

3 수학적 질병 동역학

1760년 Daniel Bernoulli의 천연두 발생에 대한 수학적 모델 시작으로 많은 학자들이 수학적 질병 동역학(Mathematical Epidemiology)에 기여하였다. 1906년에 Hamer은 홍역에 대한 이산 모델을 만들고 분석을 하였는데, 그는 단위 시간당 질병의 발생수는 질병에 감염될 수 있는 건강한 집단(susceptibles)과 감염자 집단(infectives)의 밀도의 곱과 관련이 있다고 처음으로 가정한 사람이다. Ross는 말라리아의 발생과 조절에 대해 관심이 많아 말라리아를 host-vector 질병으로 보고 미분방정식 모델을 만들었다. 다른 결정론적인 질병 모델이 Ross, Ross and Hudson, Martini 그리고 Lotka와 같은 학자들의 논문에서 발표되었다. 1926년 Kermack 와 McKendrick의 질병 모델에 대한 논문에서는 어떤 질병이 전파되기 위해서는 예비감염자의 밀도는 어떤 임계값을 초과해야 한다는 질병 역치(epidemic threshold) 개념을 도입하였다.

3.1 SIR 모델

1927년 W. O. Kermack와 A. G. McKendrick는 일정한 전체 집단 N 을 건강한 집단(Susceptible) $S(t)$, 감염자 집단(infected) $I(t)$ 그리고 질병에서 회복한 집단(recovered) $R(t)$ 처럼 세 개의 소집단으로 구분하고 다음과 같은 모델을 만들었다[3].

$$\frac{dS}{dt} = -rSI \quad (39)$$

$$\frac{dI}{dt} = rSI - aI \quad (40)$$

$$\frac{dR}{dt} = aI \quad (41)$$

이 모델을 SIR 모델이라고 하는데 집단의 개체는 감염자와 접촉할 확률이 모두 같으며 이러한 접촉 중에서 r 비율만이 병에 걸린다고 가정하였는데 이런 의미에서 r 을 그 병의 감염률 또는 접촉률이라고 한다. 한 감염자는 접촉을 통해 단위 시간동안 rN 만큼의 다른 개체에게 병을 전파시킬 수 있으며 이 감염자가 건강한 사람과의 접촉하는 비율은 $\frac{S}{N}$ 이다. 따라서 각 감염자에 의한 단위 시간당 새로운 감염자의 수는 $rN\frac{S}{N}$ 이 될 것이며 결과로서 새로운 감염자 전체 수는 $rN\frac{S}{N}I = rSI$ 가 될 것이다.(Brauer and Castillo-Chavez, 2001). 그리고 감염자 중의 일정 비율은 병에서 회복하여 회복 집단에 속한다고 가정하였고 이런 의미에서 a 를 평균 회복률이라고 하는데 이때 $\frac{1}{a}$ 는 평균적인 회복 시간을 의미한다. 이러한 과정은 동시에 발생하기 때문에 학계에서 보편적으로 인정되고 있는 질량작용의 법칙(Law of Mass Action)에 근거한다.(Daley and Gani, 2005). 식 (39)-(41)을 모두 더하면

$$\frac{dS}{dt} + \frac{dI}{dt} + \frac{dR}{dt} = 0 \quad (42)$$

이므로 $N = S(t) + I(t) + R(t)$ 이다. 초기값은 $S(0) = S_0 > 0, I(0) = I_0 > 0, R(0) = 0$ 이다. 중요한 관심사는 질병이 전파될 것인가 아닌가이며 만약 전파된다면 시간에 따라 어떻게 전파되며 이후 전파속도가 감소되는 것은 언제인가 등이다. 질병 발생 초기에 $S_0 < \frac{a}{r}$ 라면

$$\left. \frac{dI}{dt} \right|_{t=0} = I_0(rS_0 - a) \quad (43)$$

에서 $\frac{dS}{dt} < 0$ 이므로 $S(t) < S_0$ 이고, 또한

$$\frac{dI}{dt} = I_0(rS_0 - a) < 0 \quad (44)$$

이며 $I_0 > I$ 이므로 시간이 흐름에 따라 I 는 0으로 수렴하면서 그 질병은 소멸하게 되고 전염병은 발생하지 않게 된다. 반대로 $S_0 > \frac{a}{r}$ 라면 어떤 시간 t 에 대해 $I(t) > I_0$ 가 되어 $I(t)$ 는 증가함수가 되고 전염병은 발생하게 된다. 곧 $\frac{a}{r}$ 의 값에 따라 전염병이 발생할 것인지 아닌지 결정되므로 이런 현상을 역치현상이라 하고 $\frac{a}{r}$ 을 상대적임 제거율 그리고 역수 $\frac{r}{a}$ 를 감염자의 접촉율이라 한다. 그리고

$$R_0 = \frac{r}{a} S_0 \quad (45)$$

을 그 질병의 기본적 생식율(basic reproduction rate)이라 하는데 이 값의 의미는 건강한 집단 내에서 어떤 질병의 일차적인 감염자에 의해 새로 감염된 이차적인 감염자의 수를 나타낸다고 할 수 있다. 일차 감염자로부터 이차감염자보다 더 많은 감염자가 발생할 경우 즉 $R_0 > 1$ 인 경우 확실히 이 질병은 전파하게 된다.

3.2 질병의 특성에 따른 다양한 역학 모델

이후의 여러 모델들은 질병의 상황에 따라 SIR모델을 변형 발전시켰다. 예를 들면 인간의 출생과 사망, 질병에서의 회복 후 다시 S집단에 속하는 경우 또는 병의 잠복기를 고려하는 경우 처럼 질병의 특성에 따라 기존의 SIR모델을 수정하여 모델을 만들고 실제 자료와 비교하였다.

출생과 사망을 포함한 SIR모델 홍역 같은 질병의 경우처럼 집단내에 출생과 사망이 발생한다면 모델은 변형되어야 한다.

$$\frac{dS}{dt} = -rSI + \mu N - \mu S \quad (46)$$

$$\frac{dI}{dt} = rSI - aI - \mu I \quad (47)$$

$$\frac{dR}{dt} = aI - \mu R \quad (48)$$

여기서 새로 출생한 사람의 일정 비율 μN 이 건강한 사람의 집단에 들어가며 μS 는 건강한 사람 중에서 사망하는 비율을 나타낸다.

출생과 사망을 포함한 SIS 모델 SIR 모델에서 질병에 대한 면역성을 가지고 있지 않은 상태로 회복되어 다시 질병에 걸릴 수 있는 집단으로 속하게 된다고 가정하면, SIR 모델에서 회복 집단을 나타내는 식(53)은 없어지게 되고 회복한 개체는 감염자 집단에서 건강한 집단에 속하게 될 것이므로

$$\frac{dS}{dt} = -rSI + \mu(N - S) + aI \quad (49)$$

$$\frac{dI}{dt} = rSI - aI - \mu I \quad (50)$$

을 얻을 수 있으며 이 모델을 SIS 모델이라고 한다.

SIRS 모델 이 모델 또한 SIR 모델을 확장한 것으로 병으로부터 회복한 사람들 중에서 일부는 병에 대한 면역성이 없어지면서 다시 병에 걸릴 수 있는 건강한 사람의 집단에 속하는 경우로서 이에 대한 연립미분방정식은

$$\frac{dS}{dt} = -rSI + \mu(N - S) + fR \quad (51)$$

$$\frac{dI}{dt} = rSI - aI - \mu I \quad (52)$$

$$\frac{dR}{dt} = aI - \mu R - fR \quad (53)$$

로 모델할 수 있다.

SEIS 모델 어떤 질병은 잠복기를 가지고 있다. 어떤 병원체는 숙주(피감염자)의 몸에서 일정 기간 잠복한 후에 발병되는 경우로서 발병하지는 않았지만 병원체를 가지고 있는 새로운 집단을 고려하면 이때의 모델은

$$\frac{dS}{dt} = B - rSI + \mu S - \delta I \quad (54)$$

$$\frac{dE}{dt} = rSI - (\lambda + \mu)E \quad (55)$$

$$\frac{dI}{dt} = \lambda E - (\mu + \delta)I \quad (56)$$

이다. 이 모델의 경우 앞의 SIS모델에서처럼 병에서 회복하였다 할지라도 면역성이 없어 또 다시 병에 걸릴 수 있는 건강한 집단에 속하게 된다.

이 외에도 병원체가 잠복기를 가지고 있지만 병에서 회복한 집단은 면역성을 가지고 있어 다시 발병하지는 않는 경우를 고려한 SEIR 모델, 유전적 요인이든 모체의 영향에

의한 경우이든 면역성을 가지고 있으므로 특정 질병에는 감염되지는 않는 경우를 모델화한 MSEIR 모델 그리고 기타 MSIR 모델과 MSEIRS 모델이 있는데, 이런 모델들 또한 앞의 모델들과 큰 차이가 없다.

4 결론

18세기 질병 발생과 인구론에 대한 수학적인 관심에서 출발한 수리생물학은 20세기에 들어오면서 장족의 발전을 한다. 집단 및 질병 동역학 부분은 역사가 오래됐고 인구 집단과도 밀접히 관련 있어 다양한 이론이 고안되었고 현상적 관찰 자료와 비교 연구되었다. 종내 경쟁 개념에 대한 로지스틱 형태의 모델은 지금도 적용되고 있으며 포식자-피식자 모델은 Lotka-Volterra 모델에서 시작하여 Gause 모델로 발전하고 Holling에 의해 기능반응과 수반응을 도입하게 되면서 급격한 발전을 이룬다. 이산 모델로서 숙주-포식기생자 모델은 확률적 개입을 전제한 결정론적 모델로서 이산 시간적 관점에서 출발하였지만 연속적인 관점까지 포괄하게 되었다. 모델의 역사적 발달과정을 알아보는 것은 의식 및 관점의 변화를 파악하는 과정인 동시에 각 모델의 주요한 특징을 파악하는 것이며 이러한 과정은 새로운 모델의 창안에 기여할 것이다. 수학적 질병 동역학은 경우에 따른 수학적 모델을 통해 질병의 예방, 치료 그리고 통제 프로그램을 평가, 비교 그리고 최적화하기 위한 이론적인 접근이며 또한 질병의 전파에 대한 예측을 하고 분석하는 것이 목적이다. 그렇지만 연구의 제한점 또한 존재하는데 첫째는 이런 모델은 현실을 지나치게 단순화하였다는 것이며, 둘째는 이러한 결정론적 모델은 질병 전파에 있어서 우연성의 역할을 고려하지 않아 결과에 대한 신뢰도를 제공하지 않는다는 것이며, 마지막으로서는 확률적 모델은 우연성을 고려하지만 결정론적 모델에 비해 분석이 어렵다는 것이다. 결정론적 모델과 확률적 모델의 적절한 이용과 컴퓨터를 이용한 시뮬레이션 분석과 같은 도구를 이용한다면 현실을 좀 더 정확하게 반영하는 모델과 결과를 얻을 수 있을 것이다.

감사의 글 보다 좋은 논문을 위해 성심어린 가르침과 충고를 해주신 심사위원들께 감사의 마음을 전합니다.

참고 문헌

1. Arditi, R. and Berryman, A. A., "The Biological control paradox", *Trends in Ecology and Evolution*, 6(1991), p. 32.
2. Dongmei Xiao and Shigui Ruan, "Global dynamics of a ratio-dependent predator prey system", *J. Math. Biol.*, 43(2001), 268-290.

3. Eric W. Weisstein et al, "Kermack-mckendrick disease model", <http://mathworld.wolfram.com/Kermack-McKendrickModel.html>.
4. Gause, G. F., *The struggle for existence*, Williams and Wilkins, Baltimore, Maryland, USA, 1934.
5. Gerda de Vries et al, *A Course in Mathematical Biology: Quantitative Modeling with Mathematical and Computational Methods*, Siam, Society for Industrial and Applied Mathematics Philadelphia, 2006.
6. J. D. Murray, *Mathematical Biology: I. An Introduction, Third Edition*, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2002.
7. J. David Logan and William R. Wolesensky, *Mathematical Methods in Biology*, A Wiley-Interscience Series of Texas, Monographs, and Tracts, 2009.
8. Luck, R. F., "Evaluation of natural enemies for biological control: a behavior approach", *Trends in Ecology and Evolution*, 5(1990), 196–199.
9. Nicholson, A. J. and V. A. Bailey, "The balance of animal populations", *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1(1935), 551–598.
10. N. J. Mills and W. M. Getz, 1996. "Modeling the biological control of insect pests : a review of host-parasitoid models", *Ecological Modelling*, 92(1996), 121–143.
11. Rogers, D. J., "Random search and insect population models", *Journal Animal Ecology*, 41(1972), 369–383.
12. Siza Mwalusepo, Henri E.Z. Tonnang and Estomih S. Massawe, "Evaluation of continuous host-parasitoid models", *African Journal of Mathematics and Computer Science Research*, 4(2) (2011), 39–54.
13. Sze-Bi Hsu, Tzy-Wei Hwang and Yang-Kuang, "Global analysis of the Michaelis-Menten-type ratio-dependent predator-prey system", *J. Math. Biol.*, 42(2001), 489–506.
14. Thomas Malthus, *An Essay on the Principle of Population*, Electronic Edition, St. Paul's Church-Yard, 1798.
15. Thompson, W. R., "On the relative value of parasites and predators in the biological control of insect pests", *Bull. Entool. Res.*, 19(1929), 343–350.
16. Yang Kuang, "Rich dynamics of Gause-type ratio-dependent predator-prey system", *Fields Institute Communications*, 21(1999), 325–337.

LEE Weon Jae

Seongji High School, YongIn, Kyeonggi, Korea.

E-mail: univ0000@hanmail.net

HAN Gil Jun

Department of Mathematics Education, Dankook University

E-mail: gilhan@dankook.ac.kr

JEON Young Ju 전영주 History of the College Scholastic Ability Test in Mathematics Section 『대학수학능력시험 수학(수리) 영역 변천사』

본 연구는 대학수학능력시험 수리(수학) 영역의 개념 및 성격을 살펴보고, 수리(수학) 영역의 20년 변천 과정을 도입기(1994~1996학년도), 조정기(1997~2004학년도), 발전기(2005~2011학년도), 전환기(2012학년도 이후)로 구분하여 시기별 변천 과정을 고찰한 후, 향후 수학 영역의 과제를 제시하였다.

LEE Weon Jae, HAN Gil Jun 이원재, 한길준 A History of Investigations of Population Dynamics and Epidemiology 『집단 및 질병 동역학에 대한 역사발생적 고찰』

18세기 후반, 맬더스는 최초로 집단의 개체군 성장에 대해 연구하였고 버룰스트는 맬더스 모델을 수정하여 로지스틱 모델을 창안하였다. 종간의 포식경쟁에 대한 모델로서 록카-볼테라모델이 만들어졌으며 가우스는 박테리아를 이용한 실험을 통해 록카-볼테라 모델을 변형 발전시켰다. 종간의 포식 작용과 경쟁에 대해 연구하는 와중에 불안정 공존 부동점의 존재가 밝혀지면서 솔로몬과 홀링은 피식자에 대한 포식자의 제한된 능력을 고려한 기능 반응과 수반응을 록카-볼테라 모델에 적용하였다. 니콜슨과 베일리는 숙주와 기생포식자 사이의 포식활동을 연구하여 이산 모델을 만들었다. 20세기에 들어와서 질병 역학에 대한 수학적 모델이 연구되었고 실제 자료와의 비교 연구가 진행되었다. 질병 역학 모델은 역학적 현상에 따라 SIS, SIR 또는 SEIR과 같은 다양한 모델로 명명되었는데, 이들 대부분은 SIR모델을 기본으로 하여 발전되었다.