

Researches in 1900's on cooperative population dynamics

협력형 개체 수 동역학에 대한 1900년대 연구

CHANG Jeongwook 장정욱 SHIM Seong-A* 심성아

Cooperative behavior may seem contrary to the notion of natural selection and adaptation, but is widely observed in nature, from the genetic level to the organism. The origin and persistence of cooperative behavior has long been a mystery to scientists studying evolution and ecology. One of the important research topics in the field of evolutionary ecology and behavioral ecology is to find out why cooperation is maintained over time. In this paper we take a historical overview of mathematical models representing cooperative relationships from the perspective of mathematical biology, which studies population dynamics between interacting biological groups, and analyze the mathematical characteristics and meanings of these cooperative models.

Keywords: population dynamics, cooperative models, Lotka-Volterra models, Kolmogorov models, evolution game models, Allee effect; 개체 수 동역학, 협력 관계 모델, Lotka-Volterra 모델, Kolmogorov 모델, 진화 게임 모델, Allee 효과.

MSC: 34-03, 35-03, 92-03, 34D23, 35B40, 92B05 ZDM: A30

1 서론

생물학의 면역학이나 진화생태학 분야에서는 질병의 진행이나 숙주와 기생체의 상호 진화와 같은 문제를 수학적 모델을 이용하여 분석한다. 수리생물학에서 다루는 이러한 모델들은 수학적으로 잘 짜여진 완벽한 체계를 이루고 있지는 않지만, 생물학 분야에서 중요한 직관적인 주장에 대한 다양한 질문을 제기한다. 수리생물학이라는 학문 분야의 시작은 1920년경 Lotka [16]와 Volterra [23]에 의하여 독립적으로 발표된 논문에서 이후

*Corresponding Author.

이 연구는 정부(과학기술정보통신부)의 재원으로 한국연구재단의 지원을 받아 수행된 연구임(No. 2018R1A2B6004724). 이 논문은 2017년도 정부(교육부)의 재원으로 한국연구재단의 지원을 받아 수행된 기초연구사업임(No. 2017R1D1A1B03031651).

CHANG Jeongwook: Dept. of Math. Edu., Dankook Univ. E-mail: jchang@dankook.ac.kr

SHIM Seong-A: Dept. of Math., Sungshin women's Univ. E-mail: shims@sungshin.ac.kr

Received on Mar. 30, 2020, revised on May 11, 2020, accepted on Jun. 8, 2020.

'Lotka-Volterra system'으로 일컬어지게 된 개체 수 변화 모델이라고 할 수 있다 [18]. 이러한 형태의 모델에 대한 연구로부터 개체 수 동역학(population dynamics)의 다양한 수학적 모델들이 제안되어 오고 있으며 수학적 연구가 이루어지고 있다.

최근 활발하게 연구가 이루어진 특정 분자들의 상호작용을 서술하는 화학 기체에 대한 연구, 예를 들어, 바이러스가 숙주 세포에 침투하기 위하여 결합 단백질을 어떻게 이용하는 지에 대한 이해 등의 결과는 중요한 진전이지만, 질병의 진행과정이나 기생체와 숙주의 상호 진화와 같은 기본적인 문제를 해결하기에는 아직 충분하지 않다. 바이러스 입자 또는 면역세포, 숙주 각각의 빈도를 조절하는 것은 그들의 개체 수이다. 이들의 생태 시스템의 서로 맞물려 순환하는 고리는 말로만 설명하기에는 너무 복잡하다. 이런 이유로 면역학이나 진화생물학의 기본적인 요소들을 수학적 방법으로 분석하게 된다.

유전자, 바이러스 입자, 면역세포 또는 숙주 유기체와 같은 상호작용하는 자기복제 개체들의 개체 수 밀도 조절의 되먹임 기체에 대한 수리모델을 상미분방정식으로 나타낼 수 있다. 일반적으로 n 가지의 종(species)이 상호작용하는 생태계를 생각하고, 정해진 측정 단위의 시각 t 일 때의 i 번째 종의 밀도를 $p_i(t)$ 로 나타내며, $P = (p_1, p_2, \dots, p_n)$ 이라 하면 시간에 따른 단위 개체 수 당 개체 수 밀도의 변화는 상호작용하는 개체들의 수에 어떤 방식으로 의존한다. 즉,

$$\frac{d(p_i)}{dt} = p_i f_i(P) \quad (1)$$

으로 나타난다. 여기에서 함수 $f_i(P)$ 의 형태에 따라 상호작용의 다양한 경우를 표현하게 된다. 상 공간(phase space) \mathbb{R}_+^n 는 식 (1)에 의하여 불변(invariant)이며, \mathbb{R}_+^n 의 경계면들도 마찬가지이다. 함수 $f_i(P)$ 가 가장 간단하게 p_i 들에 대한 일차식인 경우도 실제적인 생태 집단을 묘사하는 유용한 수학적 동역학(dynamics)을 보여준다. 그 한 예로 다음과 같은 Lotka-Volterra 방정식을 들 수 있다.

$$\frac{d(p_i)}{dt} = p_i \left(c_i + \sum_j a_{ij} p_j \right) \quad (2)$$

자연의 역동성은 대부분 유기체들 사이의 상호작용에 기인하고, 그러한 상호작용은 일반적인 경우 광범위하며 간접적이고 미묘해서 체계를 모델화하기 어렵지만, 생물 종의 수를 두 개로 한정하고 그 두 종 사이의 상호작용을 단순화한 함수 관계로 나타내어 분류할 때, 포식자-먹이(predator-prey) 관계, 경쟁(competitive) 관계, 그리고 협력(cooperative) 관계 세 종류로 구분할 수 있다[15]. 이 중에서 가장 많은 연구가 이루어진 것은 포식자-먹이 관계이다. 이는 관찰과 연구에 용이한 면이 있어, 지금까지 발표된 내용이 많으며, 여러 가지 파생되고 변화된 모델이 있다.

시간 변수 t 에 대하여 먹이 종과 포식자 종의 서식 지역 내의 개체 수 평균밀도를 함수 $p_1(t), p_2(t)$ 라 하고, 두 종의 상호작용 관계를 나타내는 반응함수를 $f_1(p_1, p_2), f_2(p_1, p_2)$

로 두어, 두 함수 $p_1(t)$ 와 $p_2(t)$ 의 시간에 대한 변화율을 다음 형태의 식으로 나타낸 것을 Kolmogorov 모델이라고 부른다([4, 9]).

$$\begin{cases} \frac{\partial(p_1)}{\partial t} = p_1 f_1(p_1, p_2) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ \frac{\partial(p_2)}{\partial t} = p_2 f_2(p_1, p_2) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ p_1(0) \geq 0, \quad p_2(0) \geq 0 \end{cases} \quad (3)$$

이러한 Kolmogorov 모델의 형태로 포식자-먹이 관계를 표현하는 일반적인 방법은 $\frac{\partial(f_1)}{\partial(p_2)} < 0$, $\frac{\partial(f_2)}{\partial(p_1)} > 0$ 인 조건을 부여하는 것이다. 여기에서 $\frac{\partial(f_1)}{\partial(p_2)} < 0$ 의 의미는 위의 모델 (3)에서 첫 번째 식의 포식자 종 개체 수 밀도 p_2 가 증가함에 따라 함수 f_1 의 값이 감소하여 그 결과로 먹이 종 개체 수 밀도가 시간에 따라 변하는 비율 $\frac{\partial(p_1)}{\partial t}$ 가 감소되도록 한다는 것이다. 그리고 $\frac{\partial(f_2)}{\partial(p_1)} > 0$ 의 의미는 위의 모델 (3)의 두 번째 식의 먹이 종 개체 수 밀도 p_1 이 증가함에 따라 함수 f_2 의 값이 증가하여 그 결과로 포식자 종 개체 수 밀도가 따라 변하는 비율 $\frac{\partial(p_2)}{\partial t}$ 가 증가되도록 한다는 것이다. Kolmogorov 모델 (3)의 형태로 경쟁 관계를 표현하는 방법은 $\frac{\partial(f_1)}{\partial(p_2)} < 0$, $\frac{\partial(f_2)}{\partial(p_1)} < 0$ 인 조건을 부여하고, 협력 관계에 대해서는 $\frac{\partial(f_1)}{\partial(p_2)} > 0$, $\frac{\partial(f_2)}{\partial(p_1)} > 0$ 으로 조건을 부여한다.

Lotka-Volterra 모델 (1)을 2개 종에 대하여 나타낸 것은 Kolmogorov 모델의 한 형태라고 할 수 있다. 이러한 Kolmogorov 모델 형태로 분류되는 것들 외에도, 개체 수 동역학 분야에서 종들 사이의 상호작용을 묘사하는 다양한 모델들이 존재한다. 이 논문에서는 그 중 협력관계를 나타내는 수학적 모델에 집중하여 살펴보고자 한다.

협력적 행동은 자연선택과 적응이라는 개념에 반하는 것으로 보이기도 하지만, 유전자 수준에서 유기체에 이르기까지 자연에서 광범위하게 관찰된다. 협력적 행동의 유래와 지속성은 오랜 동안 진화와 생태를 연구하는 과학자들에게 수수께끼로 여겨져 왔다. 시간이 흘러도 협력이 유지되는 이유를 찾고자 하는 것이 생태학 분야의 중요한 연구 주제 중에 하나이다. 한편으로, 수학적 또는 실험적 연구로 한 종의 집단 안에서든, 또는 여러 집단 사이에서든 생태학자들은 종종 협력과 상호 혜택 요소를 추가하면 집단 개체 수의 평형이 무너지는 것을 발견했다. May [17]는 특히 협력이 절대적인 경우에 이러한 현상을 “상호 후원의 흥청거림(orgy of mutual benefaction)”으로 표현했다. 그에 비해서 음의 밀도 의존성, 비선형적인 혜택 함수와 줄어드는 보상, 포식자, 주기적 의존성 등은 상호적 상관 관계에 평형을 가져다 줄 수 있다. 이러한 효과는 현재까지 몇 개의 종 집단 간의 협력에 대해서 관찰되고 연구되었고, 종 집단 내부의 상호작용에 대해서는 아직 이루어지지 않았으며 앞으로 해결되어야 하는 과제이다.

협력 관계를 나타내는 수학적 모델에 대하여 먼저 역사적인 개관을 2절에서 살펴보고, 3절에서 이러한 협력 관계 모델의 수학적 특성과 의미를 분석한다.

2 협력 관계를 나타내는 수학적 모델에 대한 역사적인 개관

하나의 종 안에서 개체들 사이의 협력이나 두 개 이상의 종 사이의 협력은 자연에서 흔히 관찰되지만, 다윈의 진화론 이래 진화 생태학과 행동 생태학의 의문으로 이어져왔다 ([3, 6, 21]). 다윈이 '종의 기원' [7]에서 자연선택설을 주장하면서도 진(眞)사회성 곤충의 특이한 자기희생적 행동이 이 이론에 들어맞지 않는 난제임을 인식하고 있었다 [8]. 1950년대까지 이어진 협력 관계에 관한 많은 연구들은 대부분 경험적 자료를 쌓아가는 것이었고, 협력의 진화에 대한 체계적인 이론을 제시하지는 못했다. 1964년에 이르러 해밀턴 [11]이 포괄적 적응도(inclusive fitness) 모델을 제시하여 친족 관계 선택의 이타성의 진화에 대한 수학적 이론을 발표하여 이후의 진화생태학 연구에 획기적인 영향을 미치게 되었다([6, 21]). 현재까지의 연구는 협력의 결과를 유도하는 진화론적 경로의 모형으로 크게 네 가지 즉, 상호 호혜(reciprocity), 부차적 상호 이익(byproduct mutualism), 집단 선택(group selection), 그리고 친족 선택적 협력(kin-selected cooperation) 등이 제시되고 있다.

협력적 진화의 역사는 분자 네트워크로부터 시작하여 단일 유기체와 같이 조밀하게 짜여진 사회로 이어진다. 벌 군집이나 불개미 집단은 대표적인 예이다. 이들의 특이하게 높은 협력의 정도는 사회 안에서 모든 구성원들 사이의 가까운 친척 관계에 기인한다. 한 유전자가 자신의 딸 유전자를 돕는 것은 자신의 복제본을 돕는 것이기 때문이다. 벌 군집 안에서의 가까운 친척 관계는 그 안에서 아주 소수만이 번식능력을 가지는 것이 원인이다. 이러한 유형의 협력 관계는 친족이론(kinship theory)으로 설명된다. 번식을 면에서 기증자가 c 의 비용을 치르고 수증자가 b 의 혜택을 받게 되는 이타적 행동은 기증자와 수증자 사이의 관계성이 비용 대 혜택 비율 c/b 을 초과하는 경우에 선택적인 이익을 가져온다. 인간 사회에서는 협력에 있어서 친족관계는 아주 작은 영향을 끼치며, 유전적 요인보다는 경제적 요인이 대부분을 차지한다.

가장 단순한 기제는 직접적인 호혜 관계로서 $b > c$ 인 조건 하에서 도움이 바로 되 돌아 온다면 남을 도와주는 상황이다. 그런데 이러한 기제는 도움을 되돌려주지 않는 기생(무임승차)을 유발하게 된다. 게임 이론에 이러한 면을 명료하게 잡아내는 모델이 있다. 죄수의 딜레마는 2인 대칭 게임으로서 협력과 배반 중에서 선택하는 시행을 한다. 이때 보상 행렬 A 를 다음과 같이 나타낼 수 있다.

$$A = \begin{matrix} & \begin{matrix} \text{협력} & \text{배반} \end{matrix} \\ \begin{matrix} \text{협력} \\ \text{배반} \end{matrix} & \begin{bmatrix} b-c & -c \\ c & 0 \end{bmatrix} \end{matrix}$$

협력자는 $b > c$ 인 조건 하에서는 c 의 비용을 치르고 b 의 혜택을 받는다. 반면, 배반자 또는 무임승차자는 혜택을 베풀기를 거절한다. 따라서 두 협력자 사이의 시행에서는 둘 다 효과적인 게임값 $b - c$ 를 얻는다. 만일 협력자가 배반자와 시행을 하게 되면 배반자는 b

의 혜택을 얻고, 협력자는 혜택은 없이 비용 c 만 치르게 되어 $-c$ 의 보상을 얻게 된다. 두 배반자 사이의 시행에서는 서로 혜택도 없고 비용도 없다. 그러므로 이기적인 개체는 상대가 협력자이든 배반자이든 상관없이 배반하는 것이 항상 이익이다. 이러한 상태는 게임 이론의 Nash equilibrium이 된다. 여기에서 딜레마는 모두가 배반자가 되어 0의 보상을 받게 되어, 모두 협력했을 때 모두가 얻는 $b - c$ 의 보상보다 나쁜 결과를 가져오게 된다는 것이다.

위와 같이 공공의 이익을 전략 게임으로 바라보는 대신, 보상 행렬에 의하여 결정되는 변식 적응도를 가지고 서로 상호작용하는 개체 수 동역학으로 해석할 수 있다. 배반자가 상호작용하는 협력자들보다 항상 이익을 얻는다면, 배반자의 개체 수가 증가하게 되고, 장기적으로 배반자만 남을 것이다. 이에 대한 수학적 모델로 협력자의 비율 q 에 대한 미분방정식을 이용하여 나타낼 수 있다. 모든 개체가 다른 개체들과 균일한 확률로 상호작용한다고 하고, 보상 기댓값을 적응도 기댓값으로 간주하여,

$$\frac{dq}{dt} = -cq(1 - q) \quad (4)$$

의 관계로 표현한다. $c > 0$ 이고, 협력자 수의 초기값에 독립적이므로, 이 미분방정식의 해 $q(t) = (1 + Ce^{ct})^{-1}$ (C 는상수)는 항상 $q = 0$ 으로 향할 것이다. 즉 협력자가 남아있지 않은 상태가 평형상태인 것이다. 앞서 말한 Nash equilibrium이 진화적 평형 상태로서, 협력하지 않는 것이 진화적 평형 전략이다.

그러나 미생물의 세계에서 보이는 것과 같은 실제 생태학적 또는 생물학적 현상은 훨씬 복잡하고 많은 요소가 결합되어 있어 게임 이론과 같이 미생물 개체 사이의 협력이라는 개념으로 접근할 수 없다. 예를 들어, 미생물 종 사이에 영양분 교환을 의미하는 교차 먹임(cross-feeding)은 두 가지 유력한 진화적 기원을 가진다. 하나는 종 간에 대사 노폐물이나 부산물을 교환하는 것이고, 또 하나는 이타적 호혜로 알려진 협력 형태이다. 두 종 사이에 이러한 교차 먹임 관계가 이루어지게 하는 몇 가지 조건에 대하여 광범위한 연구들이 이루어져왔다. 그 중에 적은 개체 수의 작은 집단이 공간적으로 제한된 환경 안에서 상호작용하는 경우나 협력적인 교차 먹임의 진화가 상대 종으로부터의 교차 먹임이 이미 존재하는 것을 전제로 한다는 등을 조건으로 하여 진행된 연구들이 있다. Bull 등의 논문 [5]에서는 이러한 조건을 넘어서 직관적이지 않은 몇 가지 동력학적인 제한을 적용하였다. 세부적으로, 협력적 교차 먹임의 혜택은 세포 밀도가 중간 정도일 때만 나타나는 것을 관찰하였다. 낮은 밀도에서는 자원의 밀도가 너무 낮아 협력의 비용을 상쇄할 수 없고, 높은 밀도에서는 두 종이 서로 나누는 자원이 제한되어 서로 경쟁하게 된다. 이러한 결과를 고려하면 자연에서 협력적 교차 먹임의 진화는 다른 형태의 협력보다 더 나타나기 힘든 것으로 보인다. 그러나 이러한 원리는 교차 먹임의 실험적 진화를 가능하게 하는 데 적용할 수 있을 것이다.

협력은 아주 단순하게 서로 주고받는 것으로 생각할 수 있다. 한 개체는 적응 면에서 평가하여 혜택이 비용을 능가하면 다른 개체와 연대할 것이다 [11]. 더 많은 개체가 협력하게 되면 협력의 집합체를 구성하여 더 큰 집단 수준에서의 협력을 이끌어 낸다. 개체 수 생태학에서 이러한 현상은 'Allee 효과'로 모델화 되거나 또는 개별 개체의 적응도와 집단 안에서의 연대 사이의 양의 관계로 모델화된다([1, 2]). Allee 효과를 추가함으로써, 자주 무시되어 왔던 집단 내에서의 연대와 그들의 적응도 사이의 상호작용을 나타낼 수 있다.

협력은 개별 개체가 적응 기회의 차이에 기반을 둔 연대를 선택할 수 있게 해주기 때문에 그러한 행동은 개체 수 동역학에 직접적인 영향을 준다. 협력적 행동은 특권적(facultative) 형태와 절대적인(obligate) 형태 두 가지로 분류할 수 있다. 찌르레기 떼의 군집비행, 물고기 집단 유영, 대규모 메뚜기 떼에서 볼 수 있는 특권적 협력은 이러한 협력을 하지 않는 결과가 심각하지 않기 때문에 각 개체는 연대에 대하여 전적인 선택권을 가진다. 개(dogs)과, 고래목 또는 영장류 동물, 진사회적 곤충에서 보이는 절대적 협력은 이러한 협력을 하지 않는 결과가 심각하여 참여자의 선택권이 부분적으로만 허용된다. 특권적 협력의 개체 수 동역학 모델에 대해서는 많은 연구가 이루어졌으나, 상대적으로 절대적 협력에 대해서는 그렇지 않다. Halloway 등의 논문 [10]에서는 게임 이론을 적용한 행동 동역학을 이용하여 특권적 협력에 대한 모델을 세우고 분석하였고, 일반적인 결과로 행동적인 평형상태와 개체 수 규모의 평형상태 사이의 근본적 불일치로 인해 절대적 협력을 하는 종은 완전한 안정상태를 얻을 수 없다는 것을 보였다.

3 협력 관계 모델의 수학적 특성과 의미

상호작용하는 개체들 사이의 반응을 다루는 게임 이론으로서의 간접적인 상호 호혜 관계 모델은 이타적 행동의 보상이 직접적인 수혜자가 아니라 어딘가 다른 곳으로부터 돌아오는 상황을 나타낸다. 그러한 하나의 간단한 모델에서 각 참가자마다 점수를 부여한다고 생각하여 도움을 베풀 때마다 점수가 올라가고, 베풀지 않으면 내려간다. 참가자들은 도움을 받을 잠재적 상대의 점수가 정해진 기준을 넘으면 도와준다. 이런 정해진 기준은 선택하기 나름이다. 낮은 점수의 참가자를 도와주지 않음으로써 벌주는 것은 자신의 점수를 낮추는 비용을 치르게 되지만, 배반자가 벌 받지 않으면 그들이 득세를 할 것이다. 각 참가자가 몇 번의 시행에 시혜자와 수혜자 양쪽 입장으로서 참여하는데, 단 같은 참가자를 다시 만나지는 않는다고 가정하면, 참가자들이 서로의 점수를 충분히 잘 안다는 전제 하에 이러한 변이된 선택의 반복은 협력적으로 진화하게 된다 [19]. 때때로 집단 전체의 개체 수 안에서 배반자들이 증가하여 비차별적인 이타적(점수가 낮은 상대에게도 도움을 베푸는) 개체들의 밀도를 증가하기도 하는데, 집단이 이러한 위험에 처하게 되면 협력이 더 공고해진다. 이 현상은 세 종류의 참가자가 있는 단순한 게임으로 잘 설명된다. 전체 집단에 대하여 개체

수 비율이 p_1, p_2, p_3 로 나타나는 세 종류의 참가자는 각각 무조건적인 이타적 개체들, 배반자들, 차별적인 이타적(도움을 주지 않는 상대를 제외하고 도움을 주는) 개체들이다. 예를 들어, 참가자마다 한 번은 수혜자로서 다른 한 번은 시혜자로서 두 번의 시행을 한다고 하면, 각각의 보상 $\hat{r}_1, \hat{r}_2, \hat{r}_3$ 은

$$\begin{aligned} \hat{r}_1 &= 2(b - c - bp_2) \\ \hat{r}_2 &= 2bp_1 + bp_3 \\ \hat{r}_3 &= 2(b - c) - cp_2 \quad (a, b, c \text{는 상수}) \end{aligned} \tag{5}$$

으로 주어진다. 여기에서 세 종류의 비율의 합은 전체이다. 즉 $p_1 + p_2 + p_3 = 1$ 이다. 식 (5)에서 $r_1 = \hat{r}_1 = \hat{r}_2, r_2 = 0, r_3 = \hat{r}_3 = \hat{r}_2$ 로 두면

$$\begin{aligned} r_1 &= -2c + bp_3 \\ r_2 &= 0 \\ r_3 &= 2b - 3c + (c - 2b)p_1 + (c - b)p_3 \end{aligned} \tag{6}$$

$\bar{r} = \sum p_i r_i = p_1 r_1 + 0 + p_3 r_3$ 으로 두고 이 시행의 반복을 연속 모델에 반영하면

$$\begin{aligned} \frac{d(p_1)}{dt} &= p_1 (r_1 - \bar{r}) \\ \frac{d(p_3)}{dt} &= p_3 (r_3 - \bar{r}) \end{aligned} \tag{7}$$

으로 나타난다. $p_2 = 0$ 일 때, $r_1 = r_2$ 를 만족하는 해는 $p_1 = \frac{b - 2c}{b}, p_3 = \frac{2c}{b}$ 이다. 그리고 $p_1 = 0$ 일 때, $r_3 = r_2$ 를 만족하는 해는 $p_2 = \frac{-b + 2c}{b - c}, p_3 = \frac{2b - 3c}{b - c}$ 이다. 여기에서 만일 차별적인 이타적 개체들이 너무 소수이면, 즉 $p_3 < \frac{2b - 3c}{b - c}$ 이면 배반자들이 득세할 것이다. 그러나 $p_3 > \frac{2b - 3c}{b - c}$ 인 모든 경로는 $x_2 = 0$ 인 경계 모서리에서 출발하여 다시 그곳으로 돌아간다. 따라서 이타적 개체들이 점점 섞여지게 되고, 무작위적인 경향들이 이 모서리를 따라 오르내리는 고정점만으로 구성된 상태를 만든다. 그리고 변이가 일어나 배반자의 밀도 p_2 가 작은 상태가 유도된다. $p_3 > \frac{2c}{b}$ 이면 배반자들이 많아질 수 없다. 그리고

$$\frac{2b - 3c}{b - c} < p_3 < \frac{2c}{b} \tag{8}$$

이면 배반자의 개체 수 밀도가 일시적으로 증가하지만, 곧이어 차별적인 이타적 개체들에 의하여 제거된다. 그러한 무산된 시도는 차별적인 이타적 개체들의 밀도를 너무 높여 배반자들이 세력을 얻을 수 없게 된다. 무작위적 변동이 식 (5)의 범위를 벗어날 때만 배반자들이 득세할 것인데, 이는 시간이 걸리며, 배반자들의 득세가 자주 일어나면 성공에 이를 수 없다. 이런 모델은 규칙 습득, 도덕적 감정, 사회적 규범, 명성을 선택함으로써 협력이 어떻게 유도되는지를 보여준다.

한 서식지 안의 두 개 종에 대한 협력 관계를 나타내는 가장 단순한 형태는 다음과 같은

Lotka-Volterra 모델이다.

$$\begin{cases} \frac{\partial(p_1)}{\partial t} = p_1(a_1 + c_1 p_2) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ \frac{\partial(p_2)}{\partial t} = p_2(a_2 + b_2 p_1) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ p_1(0) \geq 0, \quad p_2(0) \geq 0 \end{cases} \quad (9)$$

Shim의 논문[22]에서 살펴본 바와 같이 식 (9)와 같은 협력 관계 Lotka-Volterra system 은 $\frac{\partial(p_1)}{\partial t} > 0$ 이고 동시에 $\frac{\partial(p_2)}{\partial t} > 0$ 이 항상 성립하기 때문에 두 종의 개체 수 밀도 p_1 과 p_2 가 시간이 흐름에 따라 계속 증가하여 현실적이지 않다. 이러한 문제점을 해결하는 한 가지 방법으로 식 (9)의 반응함수에 종 내부의 경쟁을 상수 b_1, c_2 로 도입하여 다음과 같은 모델을 이용할 수 있다.

$$\begin{cases} \frac{\partial(p_1)}{\partial t} = p_1(a_1 - b_1 p_1 + c_1 p_2) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ \frac{\partial(p_2)}{\partial t} = p_2(a_2 + b_2 p_1 - c_2 p_2) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ p_1(0) \geq 0, \quad p_2(0) \geq 0 \end{cases} \quad (10)$$

이 모델에 대하여 $b_1 c_2 > b_2 c_1$ 인 조건 하에서 양이 값을 갖는 평형점

$$(\bar{p}_1, \bar{p}_2) = \left(\frac{a_1 c_2 + a_2 c_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1}, \frac{a_1 b_2 + a_2 b_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1} \right)$$

이 존재하게 되는 것을 관찰 할 수 있다. 조건 $b_2 c_1 < b_1 c_2$ 의 실제적 의미의 한 가지 해석은 협력에 의한 도움 $b_2 c_1$ 이 종 내부의 경쟁 $b_1 c_2$ 보다 작을 경우를 표현하는 것이다. 모델 (9)에서 p_1 종과 p_2 종 각각의 수용한계는 $\frac{a_1}{b_1}$, $\frac{a_2}{c_2}$ 이다. 이 값들과 비교해서 $\bar{p}_1 > \frac{a_1}{b_1}$ 이고 $\bar{p}_2 > \frac{a_2}{c_2}$ 임을 다음과 같이 계산하여 확인할 수 있다. 이 사실로부터 이러한 협동 관계를 유지하는 것이 두 종 모두에게 이익이 되는 현상이 나타나게 됨을 관찰할 수 있다.

미생물 종 사이에 영양분 교환을 의미하는 교차 먹임(Cross-feeding) 관계를 다음과 같은 모델로 나타낸다[5].

$$\begin{cases} \frac{\partial(p_1)}{\partial t} = p_1 \left(a_1 + b_1 \frac{p_2}{p_1 + c_1} \right) \left(1 - \frac{p_1 + p_2}{k} \right) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ \frac{\partial(p_2)}{\partial t} = p_2 \left(a_2 + b_2 \frac{p_1}{p_2 + c_2} \right) \left(1 - \frac{p_1 + p_2}{k} \right) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ p_1(0) \geq 0, \quad p_2(0) \geq 0 \end{cases} \quad (11)$$

여기에서 a_i, b_i, c_i ($i = 1, 2$), k 는 모두 양수이다. a_i 를 양수로 둬으로써, 교차 먹임이 없더라도 각각의 종 집단은 성장할 수 있으며, 교차-먹임을 보조적인 수단임을 나타낸다. Bull 등의 논문[5]에서 이 모델을 이용하여 개체 수 밀도 p_1, p_2 의 변화를 세 가지 경우로 나누어 살펴보았다. 먼저 p_1, p_2 가 c_1, c_2, k 에 비해서 아주 작은 경우:

$$\begin{cases} \frac{\partial(p_1)}{\partial t} = a_1 p_1 + \left(\frac{b_1}{c_1} \right) p_1 p_2 & \text{for } t \in (0, \infty), \\ \frac{\partial(p_2)}{\partial t} = a_2 p_2 + \left(\frac{b_2}{c_2} \right) p_1 p_2 & \text{for } t \in (0, \infty) \end{cases} \quad (12)$$

다음으로, p_1, p_2 가 c_1, c_2 에 비교하여 크지만 $p_1 + p_2$ 는 k 에 비하여 작은 경우:

$$\begin{cases} \frac{\partial(p_1)}{\partial t} = a_1 p_1 + b_1 p_2 & \text{for } t \in (0, \infty), \\ \frac{\partial(p_2)}{\partial t} = b_2 p_1 + a_2 p_2 & \text{for } t \in (0, \infty) \end{cases} \quad (13)$$

마지막으로 p_1, p_2 가 c_1, c_2, k 에 비해서 아주 큰 경우에는 모델 (11)을 직접 분석한 결과, 협력적 교차 먹임의 혜택은 세포 밀도가 중간 정도일 때만, 즉 모델 (13)에서만 나타나는 것을 관찰하였다. 모델 (12)의 경우, 낮은 밀도에서는 자원의 밀도가 너무 낮아 협력의 비용을 상쇄할 수 없고, 모델 (11)에 대하여 높은 밀도 조건을 부여하면 두 종이 서로 나누는 자원이 제한되어 서로 경쟁하게 된다. 이 세 가지 경우에 대한 결과를 종합하면 자연에서 협력적 교차 먹임의 진화는 다른 형태의 협력보다 더 나타나기 힘든 것으로 볼 수 있다.

다음으로, 두 가지 종이 한 서식지 안에서 상호작용하는 모델에서 한 종 내부의 협력 관계를 설정하여 그에 따라 변화된 양상을 얻게 되는 예를 살펴보자. 전통적인 포식자-먹이 모델은 먹이 종의 밀도에 대한 포식자 반응 함수가 단조증가라고 설정하여, 주어진 서식 환경에서 먹이가 더 많아질수록 포식자 집단은 더 번성한다고 가정한다. 예를 들어, Kolmogorov 모델 (3)에서 포식자-먹이 모델에서 $\frac{\partial(p_2)}{\partial(p_1)} > 0$ 인 조건으로 먹이 종 개체 수 밀도에 대한 포식자 종 개체 수 밀도의 반응 양상을 단조증가함수로 표현한다. 이러한 가정은 제한된 서식지 안에서 먹이 개체의 밀도가 증가할수록 포식자 밀도가 더 증가하게 된다는 개념을 바탕으로 한다. Shim의 논문[22]에서 이러한 개념이 적용되지 않는 예에 대한 몇 가지 연구를 소개하였다. 그 중 Rosenzweig[20]가 다루었던 포식자-먹이 관계와 기생-숙주 관계 모델은 먹이 종 개체 수 밀도가 일정 정도 이상 높아지면 포식자 종과 먹이 종의 개체 수 밀도에 대한 불균형 상태를 야기하여 결과적으로 포식자 종이 멸종되는 균형 상태에 도달함을 보여준다. 자연에서 이러한 종류의 여러 가지 현상이 관찰된다. 먹이 종의 개체 수가 어느 정도 이상 많으면 포식자로부터 집단을 방어할 수 있게 되는 현상을 집단 방어(group defence)라고 부른다. 그린란드 등지에 서식하는 사향소(musk ox)가 떼를 이루어 포식자인 북극늑대(arctic wolf)에 대응하여 방어하는 현상, 또 곤충이 거대한 무리를 형성하는 현상, 물 속 영양분을 소비함으로써 수질을 개선시키는 미생물 종에 대하여 영양분의 밀도가 지나치게 높아지면 오히려 미생물 종의 개체 수 밀도가 낮아지는 현상 등은 집단 방어의 실제 예이다. 이러한 현상을 표현하고자 제시된 ‘Holling type의 포식자-먹이 모델’ (14)은 한 종 집단 내에서의 협력이 반영된 것이라고 볼 수 있다([12, 13, 14]).

$$\begin{cases} \frac{\partial(p_1)}{\partial t} = p_1 \left(a_1 - b_1 p_1 - \frac{c_1}{1 + q p_1} p_2 \right) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ \frac{\partial(p_2)}{\partial t} = p_2 \left(-a_2 + \frac{b_2}{1 + q p_1} p_1 \right) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ p_1(0) \geq 0, \quad p_2(0) \geq 0 \end{cases} \quad (14)$$

이러한 Holling type의 반응 함수는 더 많은 개체가 협력하여 큰 집단 수준에서의 협력을 이끌어 내는 ‘Allee 효과’를 나타낸다.

References

1. W. C. ALLEE, *Animal Aggregations: A Study in General Sociology*, University of Chicago, Chicago, 1931.
2. W. C. ALLEE, *The Social Life of Animals*, Heinemann, London, 1938.
3. R. AXELROD, *The Evolution of Cooperation*, Basic Books, Ann Arbor, 1981.
4. F. BRAUER & C. CASTILLO-CHAVEZ, *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology*, Springer-Verlag, Heidelberg, 2000.
5. J. BULL & W. HARCUMBE, *Population Dynamics Constrain the Cooperative Evolution of Cross-Feeding*, PLoS ONE, Vol. 4, no. 1, January 2009.
6. H. CRONIN, *The Ant and the Peacock*, Cambridge University Press, 1991.
7. C. DARWIN, *On the origin of species*, J. Murray, London, 1859.
8. C. DARWIN, *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, J. Murray, London, 1871.
9. H. I. FREEDMAN, *Deterministic Mathematical Models in Population Ecology*, Marcel Dekker, New York, 1980.
10. A. HALLOWAY, M. MALONE & J. BROWN, *The Population Dynamics of Obligately Cooperative Species Are Inherently Unstable*, preprint on bioRxiv, Oct. 26, 2017; <https://doi.org/10.1101/208934>
11. W. D. HAMILTON, The genetical evolution of social behavior. I and II, *Journal of Theoretical Biology* 7 (1964), 1–52, .
12. C. HOLLING, The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly, *Can. Entomol.* 91 (1959), 293–320.
13. C. HOLLING, The characteristics of simple type of predation and parasitism, *Canadian Entomologist* 91 (1959), 385–398.
14. C. HOLLING, The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation, *Mem. Entomol. Soc. Can.* 45 (1965), 3–60.
15. M. KOT, *Elements of Mathematical Ecology*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 2001.
16. A. J. LOTKA, *Elements of Physical Biology*, Williams and Wilkins, Baltimore, 1925.
17. R. MAY & A. MCLEAN, *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, 3rd ed., Oxford University Press, 2007.
18. J. D. MURRAY, *Mathematical biology*, Springer-Verlag, Heidelberg, 1989.
19. M. A. NOWAK & K. SIGMUND, Evolution of indirect reciprocity by image scoring, *Nature* 393 (1998), 573–577.
20. M. ROSENZWEIG, Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time, *Science* 171 (1971), 385–387.
21. U. SEGERSTRALE, *Defenders of the Truth: The Battle for Science in the Sociobiological Debate and Beyond*, Oxford University Press, 2000.
22. S. A. SHIM, Mathematical models for population changes of two interacting species, *Journal for History of Mathematics* 25(1) (2012), 45–56. 심성아, 상호작용하는 두 생물 종의 개체 수 변화에 대한 수학적 모델, *한국수학사학회지* 25(1) (2012), 45–56.

23. V. VOLTERRA, *Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together*, 1926., Translated by R.N. Chapman, *Animal Ecology*, 409-448, McGraw-Hill, New York, 1931.