

상호작용하는 두 생물 종의 개체 수 변화에 대한 수학적 모델

Mathematical models for population changes of two interacting species

심성아 Seong-A Shim

최근 그 중요성이 인식되면서 수학에서 뿐만 아니라, 생물학, 의학, 면역학 등의 여러 분야에서 세계적으로 광범위하게 연구되어지고 있는 수리 생물학(Mathematical biology) 분야의 학문적 시초이며 그 기초를 제공하는 개체 수 생태학(population ecology)은 생물 종(種)의 개체 수가 서식지 안의 특정 위치에서 시간에 따라 어떻게 변하는 지를 연구하는 분야이다. 이 논문에서는 두 종류의 생물 종이 한 서식지 안에서 상호작용하는 형태로서 포식자-먹이 관계, 경쟁관계, 협력관계를 나타내는 모델들을 살펴본다.

Mathematical biology has been recognized its importance recently and widely studied in the fields of mathematics, biology, medical sciences, and immunology. Mathematical ecology is an academic field that studies how populations of biological species change as times flows at specific locations in their habitats. It was the earliest form of the research field of mathematical biology and has been providing its basis. This article deals with various form of interactions between two biological species in a common habitat. Mathematical models of predator-prey type, competitive type, and simbiotic type are investigated.

Keywords: 수리생태학(mathematical ecology), 상호작용, Lotka-Volterra systems, Kolmogorov models, 포식자-먹이관계 모델, 경쟁관계 모델, 공생관계 모델

1 개요

먹이사슬, 경쟁, 재사용가능한 자원의 관리, 살충제에 대한 저항을 가진 종의 등장, 생태학적 또는 유전적 해충 방제, 다수 종으로 구성된 생물 집단, 식물과 초식동물 사이 등에서와 같은 생물 종들 사이의 상호작용 관계나 생물 종과 그 환경 사이의 상호 연관

이 논문은 2009년도 정부(교육과학기술부)의 재원으로 한국연구재단의 지원을 받아 수행된 기초연구사업임(2009-0072326).

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

제출일: 12월 13일 수정일: 1월 20일 게재확정일: 1월 30일

성에 대하여 연구하는 생태학은 이제 아주 광범위한 분야가 되었다. 특히 사람의 인구 수, 멸종 위기에 있는 동식물 종(種)의 개체 수, 박테리아나 바이러스 군체의 성장 등을 다루는 실제적이고 유용한 수학적 모델들을 세우고 이에 대한 수학적 분석의 결과를 이용하여 개체 수 변화의 역학적 과정을 이해하고 실질적인 예측을 하는데 도움을 주는 개체 수 생태학은 현재 활발하게 연구되고 있는 분야이다. 개체 수 생태학에서는 생물의 확산과 상호반응 현상을 설명하는 모델을 통하여 미생물 종에 대한 실험적 결과들이나, 보호구역 안에 서식하며 상호작용하는 동물군의 개체 수 변화를 수학적으로 설명하고, 그를 기초로 예측하여, 실험 계획을 세우거나, 동물 보호, 보전 계획을 세우는 근거로 이용한다.

수리생물학으로 불리는 학문분야의 본격적인 시작은 1920년경 Lotka[8]와 Volterra[12]가 서로 독립적으로 발표한 논문에서 후에 'Lotka-Volterra system'으로 불리게 된 개체 수 변화 모델을 제안했을 때부터라고 할 수 있다[9]. 이 모델에 대한 연구에서부터 개체 수 변화에 대한 여러 가지 다양한 수학적 모델들이 현재까지 제안되어지고 검증되어져 오고 있다. 자연에서 가장 흥미로운 역동성의 대부분은 유기체들 사이의 상호작용과 관계있다. 그러한 상호작용은 많은 경우 간접적이고 미묘해서 감지하기가 어렵지만, 두 생물종으로 한정하고 그 사이의 상호작용 관계를 단순화하여 분류할 때, 포식자-먹이(predator-prey) 관계, 경쟁(competitive) 관계, 협력(cooperative) 관계 등에 대한 연구가 이루어지고 있다[7]. 특히, 포식자-먹이 관계는 직접적이고 잘 드러나서 연구하기가 비교적 용이하기 때문에 포식자-먹이 관계에 대하여 알려진 내용이 방대하며, 그에 대한 여러 가지 모델이 있다. 두 종 사이의 상호작용을 분류하는 기본적인 기준은 다음과 같이 세울 수 있다.

- (i) 한 종의 개체 수 성장률은 감소하고 다른 종의 개체 수 성장률은 증가하면 포식자-먹이 관계이다.
- (ii) 두 종 각각의 개체 수 성장률이 감소하면 경쟁 관계이다.
- (iii) 두 종 각각의 개체 수 성장률이 증가하면 협력 관계이다.

시간이 t 일 때 먹이가 되는 종과 포식자 종의 개체 수의 평균밀도를 두 함수 $u(t)$ 와 $v(t)$ 로 나타내고, 두 종 사이의 상호작용 관계를 기술하기 위하여 반응함수 $f(u, v)$, $g(u, v)$ 를 사용하여, 두 함수 $u(t)$ 와 $v(t)$ 에 대하여 세운 다음 형태의 수학적 모델은 Kolmogorov 모델이라고 불린다 ([1], [2]).

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = u f(u, v) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = v g(u, v) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ u(0) = u_0 \geq 0, \quad v(0) = v_0 \geq 0 \end{cases} \quad (1.1)$$

Kolmogorov 모델이 포식자-먹이 관계를 나타내도록 하기위한 일반적인 조건은 $\frac{\partial f}{\partial v} < 0$, $\frac{\partial g}{\partial u} > 0$ 인 것이다. $\frac{\partial f}{\partial v} < 0$ 이라는 조건의 의미는 모델 (1.1)의 첫 번째 식에서 포식자 종의 개체 수 밀도 v 가 증가하면 함수 f 의 값이 감소하여 결과적으로 먹이가 되는 종의 개체 수 밀도의 시간에 따른 변화율 $\frac{\partial u}{\partial t}$ 를 감소시킨다는 것이다. 또, $\frac{\partial g}{\partial u} > 0$ 이라는 조건은 모델 (1.1)의 두 번째 식에서 먹이가 되는 종의 개체 수 밀도 u 가 증가하면 함수 g 의 값이 증가하여 결과적으로 포식자 종의 개체 수 밀도의 시간에 따른 변화율 $\frac{\partial v}{\partial t}$ 를 증가시키는 역할을 한다. Kolmogorov 모델이 경쟁 관계를 나타내도록 할 때는 $\frac{\partial f}{\partial v} < 0$, $\frac{\partial g}{\partial u} < 0$ 의 조건을 부여하고, 협력 관계의 경우에는 $\frac{\partial f}{\partial v} > 0$, $\frac{\partial g}{\partial u} > 0$ 의 조건을 부여한다. Lotka-Volterra 모델은 Kolmogorov 모델의 한 형태라고 할 수 있다.

이 논문에서는 어떤 공동의 서식지 내에서 상호작용하며 살아가는 두 가지 생물 종의 개체 수 변화에 대한 수학적 모델들로서 위에서 제시한 분류에 정확히 맞는 형태인 것과 그 밖의 다른 형태인 것들을 살펴볼 것이다. 이러한 여러 수학적 모델들을 상호작용 관계의 종류별로 분류하여, 제2절에서는 포식자-먹이 관계 모델, 제3절에서는 경쟁 관계 모델, 제4절에서는 협력 관계 모델을 고찰한다.

2 포식자-먹이(predator-prey) 관계 모델

Lotka-Volterra equations으로 불리는 다음 모델은 포식자-먹이 관계를 나타내기 위하여 제안되었던 초기 모델이다.

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = u(a - bv) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = v(-c + du) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ u(0) = u_0 \geq 0, \quad v(0) = v_0 \geq 0 \end{cases} \quad (2.1)$$

여기에서 a, b, c, d 는 양의 상수들이다. Alfred Lotka는 1925년 미국에서 출판된 저서 'Elements of physical biology' [8]에서 화학물질의 농도가 주기적으로 변하는 화학반응을 나타내는 가설적인 모델로서 (2.1)의 모델을 제시했다. 1차 세계대전 중인 1926년 이탈리아 수학자 Vito Volterra[12]는 독립적인 연구에서 아드리아 해에서 관측된 포식어류 종의 증가와 그에 따라 먹이가 되는 어류 종이 감소하는 현상을 설명하기위하여 (2.1)과 같은 미분방정식 모델을 제안했다.

Lotka-Volterra 모델 (2.1)은 Kolmogorov 모델 (1.1)에서 반응함수 $f(u, v)$, $g(u, v)$ 를 다음과 같이 둔 형태라고 할 수 있다.

$$f(u, v) = a - bv, \quad g(u, v) = -c + du$$

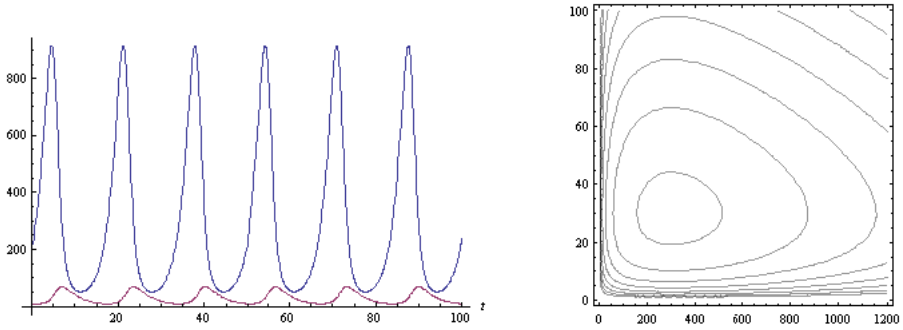


그림 1: 모델 (2.2)의 해 $u(t)$, $v(t)$ 각각의 그래프(왼쪽)와 (u, v) -평면 위의 $(u(t), v(t))$ 의 phase portrait(오른쪽)

적분을 이용하여 미분방정식 시스템 (2.1)의 해 $(u(t), v(t))$ 를 구하면, 초기 조건에 따라 정해지는 상수 C 에 대하여

$$a \ln v(t) - bv(t) - du(t) + c \ln u(t) \equiv C$$

를 만족함을 확인할 수 있다. 여기에서 상수 C 는

$$C = a \ln v(0) - bv(0) - du(0) + c \ln u(0)$$

로 정해진다. 미분방정식 시스템 (2.1)의 해 $u(t)$ 와 $v(t)$ 에 대하여 $(u(t), v(t))$ 를 u -축과 v -축으로 이루어진 위상평면(phase plane)에 나타내면 일반적으로 <그림 1>의 오른쪽과 같은 닫힌 곡선들로 나타난다. 따라서 미분방정식 시스템 (2.2)는 주기적인 해를 가지며, 자연에서 관찰되는 생물 종의 개체 수의 주기적 변화를 수학적으로 나타내는 모델이 된다. <그림 1>은 미분방정식 시스템 (2.1)에서 계수를 구체적으로 아래의 모델 (2.2)에서와 같이 두었을 때의 $u(t)$ 와 $v(t)$ 각각의 그래프와 $(u(t), v(t))$ 를 (u, v) -평면에 나타낸 phase portrait이다.

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = u(0.6 - 0.02v) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = v(-0.3 + 0.001u) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ u(0) = 200, \quad v(0) = 10 \end{cases} \quad (2.2)$$

서식지에서 같은 종의 개체들 사이에서 한정된 자원을 두고 생존경쟁을 해야 하는 상황을 포식자 종과 먹이가 되는 종에 각각 설정하여 위의 포식자-먹이 모델 (2.1)를 일반화한 모델이 다음에 제시된 (2.3)이다. 모델 (2.3)은 'classical Lotka-Volterra prey-

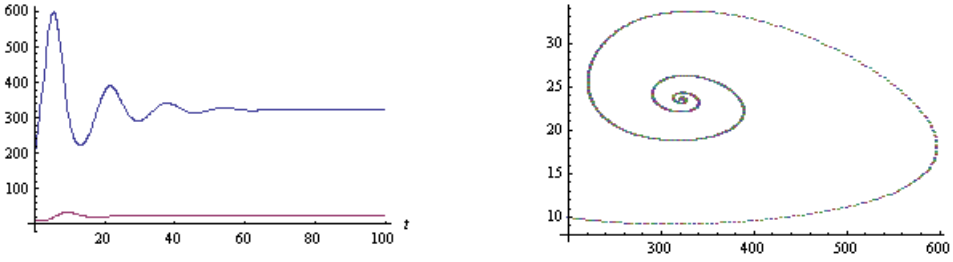


그림 2: 모델 (2.4)의 해 $u(t)$, $v(t)$ 각각의 그래프(왼쪽)와 (u, v) -평면 위의 $(u(t), v(t))$ 의 phase portrait(오른쪽)

predator model' 이라 일컬어진다.

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = u(a_1 - b_1u - c_1v) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = v(-a_2 + b_2u - c_2v) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ u(0) = u_0 \geq 0, \quad v(0) = v_0 \geq 0 \end{cases} \quad (2.3)$$

여기에서 $a_1, a_2, b_1, b_2, c_1, c_2$ 는 양의 상수이다. 모델 (2.3)의 phase portrait을 살펴 보면, 아래 <그림 2>의 오른쪽 그림에서와 같이 시간이 흐름에 따라 한 점으로 가까이 가는 모양이 된다. 즉, 충분히 긴 시간이 흐르면 포식자 종과 먹이가 되는 종의 개체 수가 변하지 않고 일정하게 유지되는 상태로 수렴한다는 것이다. 모델 (2.3)의 이러한 성질은 자연에서 경쟁이 있는 포식자-먹이 관계에서 관찰되는 현상을 설명하고 있다. 아래의 모델 (2.4)는 미분방정식 시스템 (2.3)에서 계수 $a_1, a_2, b_1, b_2, c_1, c_2$ 에 구체적인 값을 대입한 예로서, 그에 대한 $u(t)$ 와 $v(t)$ 각각의 그래프와 $(u(t), v(t))$ 를 (u, v) -평면에 나타낸 phase portrait는 <그림 2>과 같다.

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = u(0.6 - 0.0004u - 0.02v) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = v(-0.3 + 0.001u - 0.001v) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ u(0) = 200, \quad v(0) = 10 \end{cases} \quad (2.4)$$

앞에서 소개된 모델 (2.3)에서 포식자 종과 먹이가 되는 종에 상수 b_1, c_2 를 사용하여 같은 형태의 종 내부 경쟁을 설정하였다. 여기에서 더 확장하여 두 종의 내부 경쟁을 서로 다른 형태로 부여하는 모델을 생각할 수 있다. 예를 들어, 한 서식지 안에 살고 있는 늑대와 토끼의 관계를 포식자-먹이 모델로 나타낼 때, 늑대의 개체 수 $v(t)$ 가 어떤 기준이 되는 값 v^* 를 넘으면 사냥 등의 외부요소를 도입하여 늑대의 개체 수를 줄이고, 늑대의 개체 수 $v(t)$ 가 기준치 v^* 를 넘지 않으면, 농작물에 피해를 주는 토끼의 개체 수를

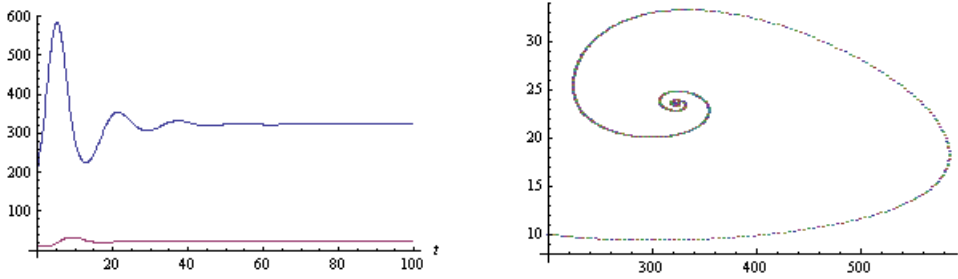


그림 3: 모델 (2.6)의 해 $u(t)$, $v(t)$ 각각의 그래프(왼쪽)와 (u, v) -평면 위의 $(u(t), v(t))$ 의 phase portrait(오른쪽)

조절하도록 늑대 사냥을 금하는 상황을 다음의 모델 (2.5)로 나타낸다.

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = u(a_1 - b_1u - c_1v) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = \begin{cases} v(-a_2 + b_2u) & \text{if } v < v^* \\ v(-a_2 + b_2u - c_2v) & \text{if } v > v^* \end{cases} & \text{for } t \in (0, \infty), \\ u(0) = u_0 \geq 0, \quad v(0) = v_0 \geq 0 \end{cases} \quad (2.5)$$

모델 (2.5)의 phase portrait은 모델 (2.3)의 경우와 비슷하게 시간이 흐름에 따라 한 점으로 수렴하는 모양이 되는데, 모델 (2.3)과 비교하면 모델 (2.5)의 해가 좀 더 빠른 시간 안에 수렴한다. <그림 3>은 미분방정식 시스템 (2.5)에서 계수를 구체적으로 아래의 모델 (2.6)에서와 같이 두었을 때의 $u(t)$ 와 $v(t)$ 각각의 그래프와 $(u(t), v(t))$ 를 (u, v) -평면에 나타낸 phase portrait이다.

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = u(0.6 - 0.0004u - 0.02v) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = \begin{cases} v(-0.3 + 0.001u) & \text{if } v < 22.82 \\ v(-0.3 + 0.001u - 0.001v) & \text{if } v > 22.82 \end{cases} & \text{for } t \in (0, \infty), \\ u(0) = 200, \quad v(0) = 10 \end{cases} \quad (2.6)$$

위에서 살펴본 (2.1), (2.3), (2.5)와 같은 전통적인 포식자-먹이 모델에서 $\frac{\partial g}{\partial u} > 0$ 의 조건을 부여하여 먹이 종의 개체 수 밀도에 대한 포식자 종의 개체 수 밀도의 반응을 단조증가함수로 나타내고 있다. 이는 서식환경에서 먹이 개체가 늘어날수록 포식자는 더욱 더 번성하게 된다는 가정을 바탕으로 두고 있는 것이다. 이러한 가정이 적용되지 않는 예에 대한 실험이나 관찰이 근래에 들어 여러 분야에서 이루어지고 있다. Rosenzweig는 1971년 논문[10]에서 포식자-먹이 관계와 기생-숙주 관계의 여섯 가지 수학적 모델을 다루었다. 이 모델들은 먹이 종의 개체 수 밀도가 충분히 높아지면 포식자 종과 먹이 종의 개체 수 밀도의 불균형을 초래하고 포식자 종이 멸종 상태에 이르게 되는 결과를

보여준다. 자연에서 먹이 종의 개체 수가 충분히 많으면 포식자로부터 방어하거나 집단에 숨어 스스로를 보호하는 능력이 높아지는 이러한 현상을 집단 방어(group defence)라고 한다. 그린란드 등지에 사는 사향소(musk ox)가 무리를 지어 그 포식자인 북극늑대(arctic wolf)에 대하여 방어하거나 곤충이 무리를 형성하는 것, 물속의 영양분을 소비하여 물을 정화시키는 미생물의 성장이 영양분이 과다한 경우에는 저하되는 현상 등은 집단방어의 예로 볼 수 있다. 다음의 모델 (2.7)은 'Holling type의 포식자-먹이 모델'로 불리며 집단 방어 현상을 설명하는 모델로 제시되었다([3], [4], [5]). 이 모델에서 Holling type의 반응함수 $\frac{c_1}{1+qu}$ 는 u 에 대한 감소함수이다($a_1, a_2, b_1, b_2, c_1, q$ 는 양의 상수).

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = u(a_1 - b_1u - \frac{c_1}{1+qu}v) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = v(-a_2 + \frac{b_2}{1+qu}u) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ u(0) = u_0 \geq 0, \quad v(0) = v_0 \geq 0 \end{cases} \quad (2.7)$$

Holling type의 포식자-먹이 모델에 대하여 많은 연구가 이루어지고 있다. 그에 대해서는 [11]과 이 논문에 제시된 문헌들을 참조할 수 있다.

그 밖의 포식자-먹이 모델로서 다음에 제시된 (2.8)과 (2.9)를 들 수 있다.

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = -c_1uv & \text{for } t \in (0, \infty), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = -a_2v + c_2v & \text{for } t \in (0, \infty) \end{cases} \quad (2.8)$$

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = -\frac{av}{b+v}u & \text{for } t \in (0, \infty), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = -\frac{au}{c(b+v)}v & \text{for } t \in (0, \infty) \end{cases} \quad (2.9)$$

위의 두 모델에서 a_2, c_1, c_2, a, b, c 는 양의 상수이다. (2.8)은 전염병학에서 연구되는 Kermack-McKendric[6] 모델이다. (2.9)는 미생물 생태학에서 영양분과 박테리아의 관계에서 다루어지는 Jacob-Monod 모델로서, 생화학 분야의 Haldane-Briggs 모델이나 어류학의 Beverton-Holt 모델과 유사하다.

3 경쟁 관계 모델

위에서 다루어진 classical Lotka-Volterra prey-predator model (2.3)에서 포식자-먹이 관계를 바꾸어 한 서식영역 안에서 먹이나 영토를 놓고 서로 경쟁하는 관계에 있는 두 생물 중 사이의 관계를 나타낸 것이 다음에 제시된 '경쟁관계 모델'이다.

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = u(a_1 - b_1u - c_1v) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = v(a_2 - b_2u - c_2v) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ u(0) = u_0 \geq 0, \quad v(0) = v_0 \geq 0 \end{cases} \quad (3.1)$$

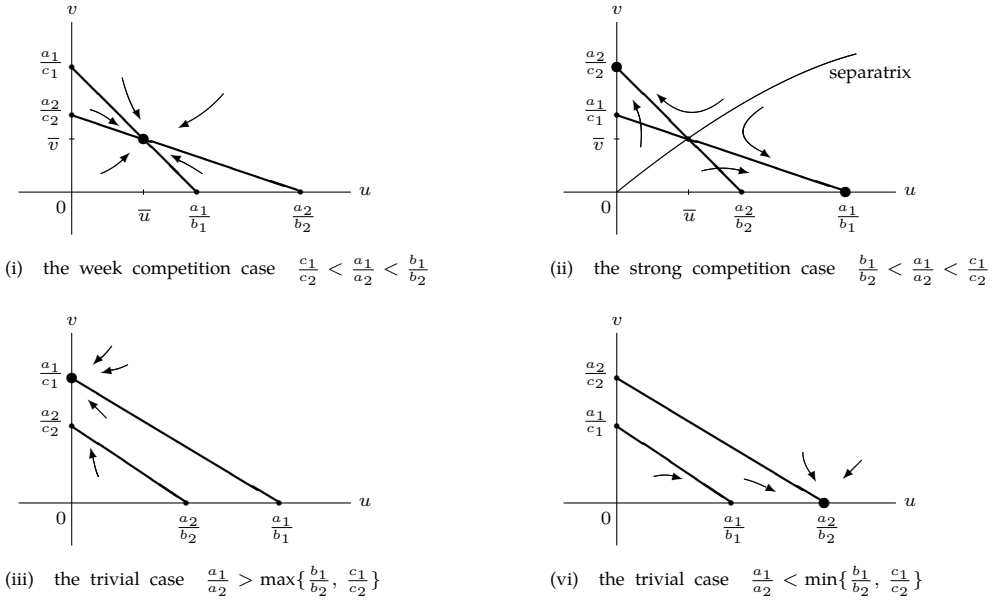


그림 4: 경쟁관계 모델 (3.1)의 해 $(u(t), v(t))$ 의 점근적 성질

여기에서 $a_1, a_2, b_1, b_2, c_1, c_2$ 는 양의 상수이다. 이 모델은 시간이 t 일 때의 개체 수 밀도가 각각 함수 $u(t)$ 와 $v(t)$ 로 표현되는 두 생물 종이 자체적으로는 수용한계성장을 하고, 경쟁에 의한 개체 수의 감소율은 두 종의 개체들이 서로 접촉하게 되는 빈도에 의존하여, u 와 v 의 곱에 비례한다고 설정하고 있다. 이 모델은 ‘classical Lotka-Volterra competition model’이라 일컬어진다.

경쟁관계 모델 (3.1)에 대한 (u, v) -위상평면(phase plane)에서 $\frac{\partial u}{\partial t} = 0, \frac{\partial v}{\partial t} = 0$ 을 만족하는 두 직선 $a_1 - b_1u - c_1v = 0$ 과 $a_2 - b_2u - c_2v = 0$ 의 위치관계는 아래 (그림 4)의 네 가지 경우가 될 수 있다. 경우 (i)과 (ii)에서는 두 직선 $a_1 - b_1u - c_1v = 0$ 과 $a_2 - b_2u - c_2v = 0$ 이 제1사분면에서 만나고, 그 교점 (\bar{u}, \bar{v}) 의 좌표는 다음과 같다.

$$(\bar{u}, \bar{v}) = \left(\frac{a_1c_2 - a_2c_1}{b_1c_2 - b_2c_1}, \frac{a_1b_2 - a_2b_1}{b_1c_2 - b_2c_1} \right)$$

(그림 4)의 화살표들은 모델 (3.1)에 대하여 초기값 (u_0, v_0) 를 여러 가지 위치에서 택 하였을 때 $\frac{\partial u}{\partial t}$ 와 $\frac{\partial v}{\partial t}$ 의 부호가 양인지 음인지를 살펴 $u(t)$ 와 $v(t)$ 의 시간에 따른 증감을 표시한 것이다. (그림 4)의 네 가지 경우 중 (i), (iii), (iv)의 세 경우에는 모델 (3.1)의 국소적 안정적 상수 평형해(locally stable steady-state)가 각각 $(\bar{u}, \bar{v}), (0, \frac{a_1}{c_1}), (\frac{a_2}{b_2}, 0)$ 로 유일하며, 그림에서 화살표로 나타낸 것처럼 (3.1)의 해 $(u(t), v(t))$ 는 어느 초기값 (u_0, v_0) 에서 시작하여도 시간 t 가 커짐에 따라 유일한 안정적 상수 평형해로 수렴한다. 즉, (i), (iii), (iv)의 세 경우에는 유일한 국소적 안정적 상수 평형해가 실제로는 대역적

안정적 상수 평형해(globally stable steady-state)이다. 그리고 (ii)의 경우, 양의 평형해 (\bar{u}, \bar{v}) 는 비안정적이고, $(0, \frac{a_2}{c_2})$ 와 $(\frac{a_1}{b_1}, 0)$ 가 국소적 안정적 상수 평형해이며, (u, v) -평면의 제1사분면을 나누는 'separatrix'라고 불리는 곡선이 존재하여, separatrix의 윗쪽 부분에서 초기값 (u_0, v_0) 을 택하면 $t \rightarrow \infty$ 일 때 $(u(t), v(t)) \rightarrow (0, \frac{a_2}{c_2})$ 이고, separatrix의 아랫쪽 부분에서 초기값 (u_0, v_0) 을 택하면 $t \rightarrow \infty$ 일 때 $(u(t), v(t)) \rightarrow (\frac{a_1}{b_1}, 0)$ 이다. 이러한 분석으로부터 경쟁관계 모델 (3.1)의 해는 시간이 충분히 많이 흐르면 상수로 수렴하게 되고, 주기적인 패턴을 나타내지 않는다는 것을 알 수 있다.

(그림 4)에서 보여주는 경쟁관계 모델 (3.1)의 해 $(u(t), v(t))$ 의 점근적 성질을 다음과 같이 생물학적 현상으로 해석할 수 있다. 경우 (i)에서는 조건 $\frac{c_1}{c_2} < \frac{a_1}{a_2} < \frac{b_1}{b_2}$ 이 만족되면 두 종의 개체 수 $(u(t), v(t))$ 가 시간이 흐름에 따라 양의 평형해 (\bar{u}, \bar{v}) 로 수렴한다. 즉, 두 종 사이의 경쟁 b_2c_1 이 내부 경쟁 b_1c_2 보다 작은 조건(the weak competition) 하에서는 경쟁 관계의 두 종이 공존하는 상태로 안정화된다는 것이다. 경우 (ii)에서는 조건 $\frac{b_1}{b_2} < \frac{a_1}{a_2} < \frac{c_1}{c_2}$ 이 만족되면 두 종의 개체 수 $(u(t), v(t))$ 는 초기값 (u_0, v_0) 을 separatrix 위 쪽에서 택하는가 아래 쪽에서 택하는가에 따라 평형해 $(0, \bar{v})$ 와 $(\bar{u}, 0)$ 으로 각각 수렴한다. 즉, 두 종 사이의 경쟁 b_2c_1 이 내부 경쟁 b_1c_2 보다 큰 조건(the strong competition) 하에서는 유리한 조건에서 시작한 종만 살아 남고, 나머지 종은 멸종하는 상태로 안정화된다는 것이다. 경우 (iii)에서는 조건 $\frac{a_1}{a_2} > \max\{\frac{b_1}{b_2}, \frac{c_1}{c_2}\}$ 이 만족되면 두 종의 개체 수 $(u(t), v(t))$ 가 시간이 흐름에 따라 평형해 $(0, \frac{a_1}{c_1})$ 으로 수렴한다. 이 조건은 u -종의 내부 경쟁 b_1 이 u -종의 v -종에 대한 경쟁 b_2 보다 비교적 작고, v -종의 u -종에 대한 경쟁 c_1 이 v -종의 내부 경쟁 c_2 보다 비교적 작음을 의미하고, 이 경우 내외부의 경쟁을 절대적으로 많이 받는 u -종은 결국 멸종하게 되고, v -종만 살아남는 상태로 안정화된다는 것이다. 경우 (iv)는 경우 (iii)과 반대로 v -종이 내외부의 경쟁을 절대적으로 많이 받아 멸종하게 되고 u -종만 살아 남는 상태로 안정화된다고 해석할 수 있다.

4 협력 관계 모델

자연에는 포식자-먹이 관계나 경쟁관계가 아닌 협력적인 관계도 존재한다. 예를 들어, 식물은 뿌리에서 곰팡이에게 탄수화물을 제공하고 대신 황이나 질소 화합물을 제공 받는다. 또, 꽃은 벌에게 꿀을 제공하고, 벌은 꽃의 씨앗을 퍼뜨려준다. 개미는 진딧물의 콩무늬에서 나오는 단 액체를 먹고, 대신 무당벌레 등으로부터 진딧물을 보호해준다. 바다말미잘은 광대물고기를 보호해주고, 광대물고기는 바다말미잘을 뜯어 먹는 나비물고기를 물리쳐주며, 또한 광대물고기의 배설물은 바다말미잘의 영양분이 된다. 이러한 공생관계를 설명하는 수학적 모델은 포식자-먹이관계나 경쟁관계에 비하여 활발히 연구

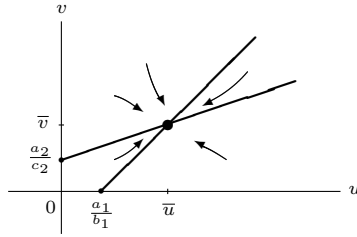


그림 5: 조건 $b_2c_1 < b_1c_2$ 이 만족되는 경우 공생관계 모델 (4.2)의 해 $(u(t), v(t))$ 의 점근적 성질

되지 않았다. 그 이유 중 하나는 아래 식 (4.1)과 같은 ‘공생관계에 대한 Lotka-Volterra system’이 앞서 살펴본 포식자-먹이관계나 경쟁관계에 대한 Lotka-Volterra system과는 다르게 $\frac{\partial u}{\partial t} > 0$, $\frac{\partial v}{\partial t} > 0$ 이어서 두 종의 개체 수 밀도 u 와 v 가 한없이 증가하게 되는 맹점이 있기 때문이다.

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = u(a_1 + c_1v) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = v(a_2 + b_2u) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ u(0) = u_0 \geq 0, \quad v(0) = v_0 \geq 0 \end{cases} \quad (4.1)$$

식 (4.1)의 우변에 각각의 종 자체의 내부경쟁을 나타내는 상수 b_1 , c_2 를 포함하는 항을 추가하여 만든 다음의 모델 (4.2)는 ‘공생관계에 대한 classical Lotka-Volterra system’으로 부를 수 있다.

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = u(a_1 - b_1u + c_1v) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = v(a_2 + b_2u - c_2v) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ u(0) = u_0 \geq 0, \quad v(0) = v_0 \geq 0 \end{cases} \quad (4.2)$$

$b_1c_2 > b_2c_1$ 이면 모델 (4.2)에 대한 (u, v) -위상평면(phase plane)에서 $\frac{\partial u}{\partial t} = 0$, $\frac{\partial v}{\partial t} = 0$ 을 만족하는 두 직선 $a_1 - b_1u + c_1v = 0$ 과 $a_2 + b_2u - c_2v = 0$ 이 제1사분면에서 만나고, 그 교점 (\bar{u}, \bar{v}) 의 좌표는 다음과 같다.

$$(\bar{u}, \bar{v}) = \left(\frac{a_1c_2 + a_2c_1}{b_1c_2 - b_2c_1}, \frac{a_1b_2 + a_2b_1}{b_1c_2 - b_2c_1} \right)$$

모델 (4.2)에 대한 조건 $b_2c_1 < b_1c_2$ 은 공생에 의한 도움 b_2c_1 이 내부경쟁 b_1c_2 보다 작다는 것을 의미한다.

모델 (4.2)의 첫 번째 식에서 $v = 0$ 으로 두면 $u > \frac{a_1}{b_1}$ 이 될 때 $\frac{\partial u}{\partial t} < 0$ 이 되므로, $u = \frac{a_1}{b_1}$ 을 u -종 자체의 수용한계라고 할 수 있다. 마찬가지로 v -종 자체의 수용한계는 $v = \frac{a_2}{c_2}$ 이다. 이 수용한계 값들과 비교해서 $\bar{u} > \frac{a_1}{b_1}$ 이고 $\bar{v} > \frac{a_2}{c_2}$ 임을 쉽게 확인할 수 있다. <

그림5)에서 나타나는 바와 같이 조건 $b_1c_2 > b_2c_1$ 하에서 모델 (4.2)의 해 $(u(t), v(t))$ 는 시간이 흐름에 따라 상수 평형해 (\bar{u}, \bar{v}) 로 수렴한다. 이는 두 종이 각각 단독으로 생활하는 것보다 공생관계에 있을 때, 두 종 모두 더 많은 개체 수로서 평형상태를 유지할 수 있음을 설명하는 것이다.

공생관계의 두 종 u, v 에 대하여, 한 종의 수용한계가 다른 종의 개체 수에 의하여 정해지는 값 $s_1 + r_1v, s_2 + r_2u$ 에 각각 비례하도록 설정한 다음과 같은 모델을 생각할 수 있다.

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = k_1 u \left(1 - \frac{u}{s_1 + r_1 v}\right) & \text{for } t \in (0, \infty), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = k_2 v \left(1 - \frac{v}{s_2 + r_2 u}\right) & \text{for } t \in (0, \infty) \end{cases} \quad (4.3)$$

여기에서 $k_1, k_2, s_1, s_2, r_1, r_2$ 는 양의 상수이다. 모델 (4.3)에서 $u > s_1 + r_1v$ 이면 $\frac{\partial u}{\partial t} < 0$ 이 되어 u 의 값이 시간이 흐름에 따라 감소한다. 마찬가지로, $v > s_2 + r_2u$ 이면 $\frac{\partial v}{\partial t} < 0$ 이 되어 v 의 값이 시간이 흐름에 따라 감소한다. 이 사실은 공생관계에 있는 한 종에 대하여 상대방 종의 개체 수가 많으면 그 종의 수용한계가 더 커지게 됨을 뜻한다. $r_1r_2 < 1$ 이면 모델 (4.3)에 대한 (u, v) -위상평면(phase plane)에서 $\frac{\partial u}{\partial t} = 0, \frac{\partial v}{\partial t} = 0$ 을 만족하는 두 직선 $u = s_1 + r_1v$ 와 $v = s_2 + r_2u$ 가 제1사분면에서 만나고, 그 교점 (\bar{u}, \bar{v}) 의 좌표는 다음과 같다.

$$(\bar{u}, \bar{v}) = \left(\frac{r_1 s_2 + s_1}{1 - r_1 r_2}, \frac{r_2 s_1 + s_2}{1 - r_1 r_2} \right)$$

모델 (4.3)에 대한 조건 $r_1r_2 < 1$ 은 공생에 의한 도움 r_1r_2 가 비교적 작다는 것을 의미한다. 모델 (4.3)의 첫 번째 식에서 $v = 0$ 으로 두면 $u > s_1$ 이 될 때 $\frac{\partial u}{\partial t} < 0$ 이 되므로, $u = s_1$ 을 u -종 자체의 수용한계라고 할 수 있다. 마찬가지로 v -종 자체의 수용한계는 $v = s_2$ 이다. 이 수용한계 값들과 비교해서 $\bar{u} > s_1$ 이고 $\bar{v} > s_2$ 임을 쉽게 확인할 수 있다. (그림6)에서 나타나는 바와 같이 조건 $r_1r_2 < 1$ 하에서 모델 (4.3)의 해 $(u(t), v(t))$ 는 시간이 흐름에 따라 상수 평형해 (\bar{u}, \bar{v}) 로 수렴한다. 이는 두 종이 각각 단독으로 생활하는 것보다 공생관계에 있을 때, 두 종 모두 더 많은 개체 수로서 평형상태를 유지할

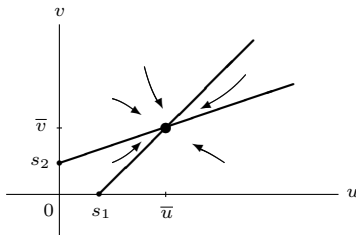


그림 6: 조건 $r_1r_2 < 1$ 이 만족되는 경우 공생관계 모델 (4.3)의 해 $(u(t), v(t))$ 의 점근적 성질

수 있음을 설명하는 것이다.

해가 무한히 커지는 공생관계 모델 (4.1)과 비교하여 모델 (4.2)와 (4.3)은 각각 조건 $b_2c_1 < b_1c_2$ 와 $r_1r_2 < 1$ 하에서는 공생관계의 두 종의 개체 수가 안정적 평형상태로 수렴하므로 보다 현실적인 공생관계 모델이라고 할 수 있다. 하지만 공생에 의한 도움이 비교적 작다는 것을 의미하는 이 조건들이 만족되지 않는 경우에는 모델 (4.2)와 (4.3)의 해도 무한히 커질 수가 있다는 단점은 있다.

참고 문헌

1. F. Brauer and C. Castillo-Chavez, *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology*, Springer-Verlag, Heidelberg, 2000.
2. H.I. Freedman, *Deterministic Mathematical Models in Population Ecology*, Marcel Dekker, New York, 1980.
3. C. Holling, *The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly*, *Can. Entomol.*, 91, (1959), pp. 293–320.
4. C. Holling, “The characteristics of simple type of predation and parasitism”, *Canadian Entomologist* 91, (1959), pp. 385–398.
5. C. Holling, “The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation”, *Mem. Entomol. Soc. Can.*, 45, (1965), pp. 3–60.
6. W.O. Kermack and A.G. McKendrick, “A Contribution to the Mathematical Theory of Epidemics”, *Proc. Roy. Soc. A*, 115, (1927), pp. 700–721, 138, (1932), pp. 55–83, 41, (1933), pp. 94–122.
7. M. Kot, *Elements of Mathematical Ecology*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 2001.
8. A.J. Lotka, *Elements of Physical Biology*, Williams and Wilkins, Baltimore, 1925.
9. J.D. Murray, *Mathematical biology*, Springer-Verlag, Heidelberg (1989).
10. M. Rosenzweig, “Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time”, *Science*, 171, (1971), pp. 385–387.
11. S.A. Shim, *Hopf Bifurcation Properties of Holling Type Predator-Prey Systems*, *Honam Mathematical Journal* 30, (2008), no. 3, pp. 293–320.
12. V. Volterra, *Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together*, 1926. Translated by R.N. Chapman, *Animal Ecology*, pp. 409–448, McGraw-Hill, New York, 1931.

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