

해양 생태모델링 고찰

김해철 · 조양기^{1,*}

I. M. Systems Group at Environmental Modeling Center, NCEP/NWS/NOAA, 5830 University Research Court,
College Park, MD 20740, U.S.A.

¹서울대학교 지구환경과학부/해양연구소

A Brief Introduction to Marine Ecosystem Modeling

HAE-CHEOL KIM AND YANG-KI CHO^{1,*}

I. M. Systems Group at Environmental Modeling Center, NCEP/NWS/NOAA, 5830 University Research Court,
College Park, MD 20740, U.S.A.

¹School of Earth and Environment Sciences/Research Institute of Oceanography, Seoul National University

생태모델은 생태계 구성 요소간의 관계를 수치적으로 표현하여 생태계 내에 존재하는 다양한 요인들의 시간에 따른 내재적 변동과 외부 조건의 변화에 따른 반응을 예측하는데 유용한 도구다. 해양 생태모델은 학제간 공동 연구 결과를 토대로, 보다 체계적이고 종합적인 접근 방법을 통해, 최근 수 십 년 동안 많은 발전을 이룩하였다. 이 글은 해양 생태모델의 이론적 배경을 살피고, 모델 수립 시 고려해야 할 사항 및 최근 동향에 대하여 소개한다.

Ecosystem models are mathematical representations of underlying mechanistic relationships among ecological components and processes. Ecosystem modeling is a useful tool to visualize inherent complexities of ecological relationships among components and the characteristic variability in ecological systems, and to quantitatively predict effects of modification of systems due to human activities and/or climate change. A number of interdisciplinary programs in recent 20 to 30 years motivated oceanographic communities to explore and employ systematic and holistic approaches, and as an outcome of these efforts, synthesis and modeling became a popular and important way of integrating lessons learned from many on-going projects. This is a brief review that includes: background information of ecosystem dynamics model; what needs to be considered in building a model framework; biologically-physically coupled processes; end-to-end modeling efforts; and parameterization and related issues.

Key words: ecosystem modeling; parameterization; biologically-physically coupled processes; synthesis and modeling; N-P-Z model

서 론

생태모델은 생태계의 구성 요소간의 관계를 미분 방정식을 사용하여 수치적으로 표현한 형태이다. 일반적으로 생태계 구성요소로는 물리, 화학적 환경 요인 및 생물학적 환경 요인 등이 있다. 생태모델은 생태계 내에 존재하는 이러한 다양한 요인들을 상태 변수로 간주하여 시간에 따른 상태변수 간의 관계 및 양적 변화를 추정 및 예측하는데 유용한 도구라 할 수 있다.

생태모델의 종류는 연구 목적에 따라 다양한데, 외부적인 요인의 변화와 계의 반응 양상에 대한 일반적인 이해를 목적으로 하는 단순개념모델부터 구체적인 정책 결정을 위한 도구로 제공될 수 있

는 응용성과 역학적인 측면이 가미된 과정 중심의 역학모델이 있다. 미분방정식의 직접적인 풀이를 통한 상태변수의 역학적 변동을 추정하지는 않지만, 관심대상의 변화를 시간에 따른 함수로 표현하는 통계모델도 넓게는 생태모델의 범주에 포함되는데, 이 글에서는 논의를 제외하기로 한다. 단순개념모델은 계의 일반적인 변동양상을 이해하는데 적절하지만, 현실성과 정확성이 낮은 반면, 과정 중심의 수치모델은 정량적 특성과 연역적 방법론으로 인하여 계의 반응을 보다 구체적이고 현실적으로 예측할 수 있는 장점이 있다. 하지만, 수치 연산과정으로 인한 비용이 많이 소모되며, 상태변수 간의 구체적인 과정 예를 들면, 변화율 상수 및 파라미터화에 대한 실험 또는 경험적인 이해를 필요로 하는 번거로움이 있으며, 모델 보정 및 검증에 필요한 장기 시계열 자료가 요구된다.

Franks (1995)는 과정 중심의 해양 생태 역학모델을 접근 방법

따라 이론모델(theoretical model), 경험모델(heuristic model) 그리고 예측모델(predictive model)로 분류하였다. 이론모델은 일반적으로 개념적인 문제를 설명할 때 주로 쓰이고, 경험모델은 해양학계 전반에서 가장 많이 쓰이는 방법론으로서, 특정 현장자료를 설명하기 위해 사용되는 모델이다. 예를 들면, JGOFS (Joint Global Ocean Flux Study)의 일환으로 남극해, 대서양, 인도양 및 적도 태평양에서 수집된 자료를 분석하기 위해 많은 모델들이 소개되었는데 공통된 특징으로는 모델 결과를 현장자료로 보정하여, 현실성을 높였다는 것이다. 특히, 1990년대 이루어진 JGOFS의 성과는 이미 많은 논문으로 정리 보고되었다(<http://www1.who.edu/publications/index.html>). 예측 모델은 자료가 없을 경우, 자료를 대신할 수 있는 결과를 예측할 때 쓰인다.

유의할 점은 이와 같은 분류들은 주관적이며, 그 경계가 불분명하여 때로는 중복적일 수도 있다는 것이다. 특히, 모델 연구의 목적이 “과거로부터 배운 경험에 기반하여 미래를 예측하기 위함”이라고 할 때는 더욱 더 그러하다. 예를 들면, 최근 기후 변화에 대한 관심이 높아지면서, 지역규모(regional)에서 수집된 장기 시계열 자료에 근거하여 보정된 모델이 가까운 미래를 예측하는데 쓰이는 경우가 많이 있다. 최근 출판된 많은 논문들이, IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change)가 전지구 규모(global)의 기후모델 결과를 기반으로 평가보고서에서 제시하는 다양한 시나리오에 입각하여, 가까운 미래에 벌어질 상황에 대해, 그 불확실성(uncertainty)을 지역규모로 축소(down-scaling)하여 예측하고 있다. 이 경우는 한 모델이 경험모델과 예측모델의 두 가지 범주에 사용된 경우이다.

이 글에서는 과정중심의 생태 역학모델(ecosystem dynamics model)의 이론적 배경을 살피고, 간단한 예를 소개하며, 모델 수립 시 고려해야 할 사항 및 최근 동향에 대하여 고찰하려고 한다.

생태모델의 이론적 배경

Malthus (1798)는 시간에 따른 인구(또는 개체군; N)의 기하급수적인 증가(exponential growth)를 식 (1)을 통해 제시하였는데, 여기서 r 은 개체군의 내재적 증가속도를 표현해 주는 일종의 변화율 상수이다(Fig. 1a). 이 모델은 짧은 시간 동안 빠르게 증가하는 개체군에 적용이 가능하다.

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \quad (1)$$

이후, Verhulst (1838)는 환경수용능력(carrying capacity)를 감안한 밀도종속적(density-dependent) 성장 모델(식 2)을 제시하는데, 이는 닫혀진 계 내에서, 개체군의 증가를 수용할 수 있는 한계가 존재할 것이라는 문제의식에서 출발하였다. 현실적으로는 개체군의 무한대 증가는 불가능하기에 어느 순간에는 성장이 느려지게 되고 한계에 도달하게 됨을 지수적 표현으로 제시한다. 여기서 K 는 계가 수용할 수 있는 최대 수용능력을 표현한 상수이다.

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \cdot \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad (2)$$

식 (2)의 해를 구하면 아래 식 (3)과 같고, 여기서 N_0 는 초기조건이다. 밀도 종속적인 지수모델은 초기값(N_0)의 위치에 관계없이 시간이 지날수록 한계수용능력 K 에 가까워 짐을 알 수 있다(Fig. 1b). 여기서 주목할 것은, 한계수용능력 K 의 위치에 따라 개체군의 성장 형태가 다르다는 점이다. 예를 들면, K 의 위치가 무한에 가깝다면, 식 (3)은 식 (1)과 같아짐을 알 수 있다. 반면, K 값이 유한하다면, 식 (3)은 초기값의 위치에 따라 Fig. 1b의 성장형태를 보이게 된다. 무한 기하 급수적인 성장을 가정한 Malthus 모델(Fig.

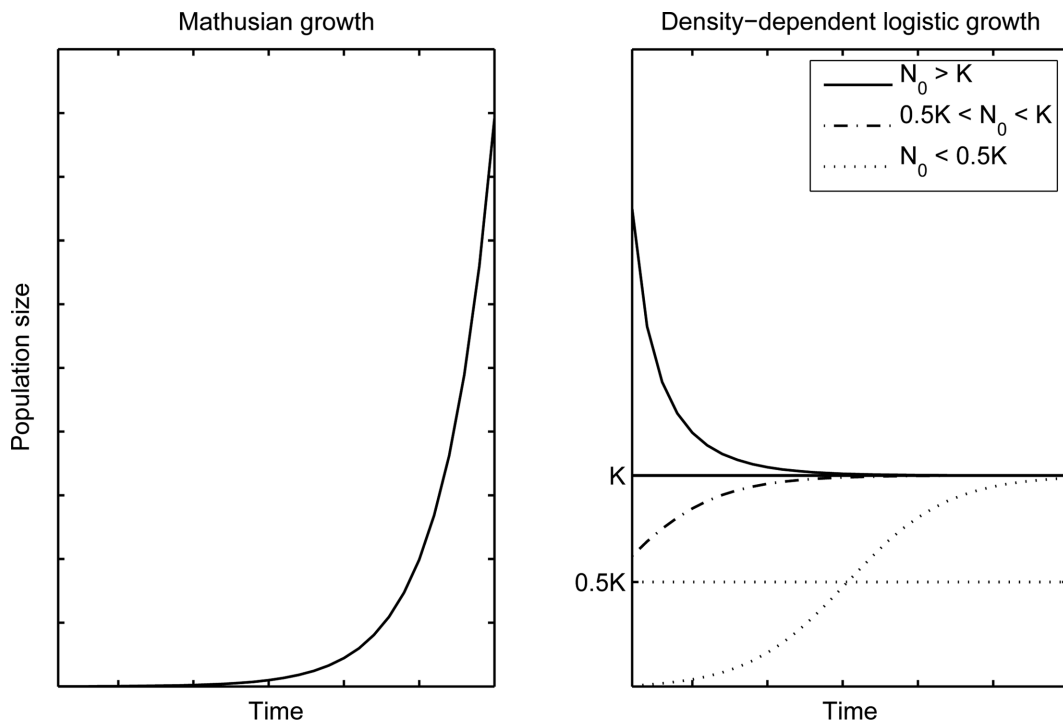


Fig. 1. Examples of exponential (Malthusian) growth (a) and density-dependent logistic growth (b).

1a)과 비교해 보면 더 현실에 가깝다고 할 수 있다.

$$N(t) = \frac{N_0}{\frac{N_0}{K} + \left(1 - \frac{N_0}{K}\right) \cdot e^{-rt}} \quad (3)$$

흔히, 생태학에서 개체군의 생존을 위한 번식 방법으로 r -선택 전략자(r -selected strategist) 또는 K -선택 전략자(K -selected strategist)로 구분하는데, r -과 K -의 구분은 개체군의 성장 특징이 기하급수적인지 환경수용능력에 구애받는 지수적 성장인지를 알려주는 위 식에서 유래되었다. 참고로, r -선택 전략자는 밀도(혹은, 자원)에 구애받지 않고 기회가 닿는 대로 많은 후손을 만드는 경우이고, 주로 개체의 크기가 작고, 생식(혹은 분열)속도가 빠르며, 수명이 짧은 생물이 여기에 속한다. 예를 들면, 박테리아, 곤충 등이 있다. 반면, K -선택 전략자는 한정된 밀도/자원 내에서 항상 일정한 성장률을 유지하는 경우이다. 주로, 상위 포식자나 큰 개체의 동물들과 같이 생식이 느리지만, 수명이 긴 생물이 여기에 속한다. 예를 들면, 코끼리, 인간 등이 해당된다.

Lotka (1925)와 Volterra (1926)는 비슷한 시기에 독립적으로 포식자와 피식자의 상호관계를 수식으로 정리하였는데, 이는 우리가 흔히 알고 있는 Lotka-Volterra model이다(식 3-4).

$$\frac{dN_1}{dt} = r \cdot N_1 - a \cdot N_1 \cdot N_2 \quad (3)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = b \cdot N_1 \cdot N_2 - q \cdot N_2 \quad (4)$$

위에서 N_1 와 N_2 는 각각 피식자와 포식자를 나타내며 r 은 피식

자의 성장 속도, a 는 단위 포식자 별 포식률, 그리고 b 는 포식자가 섭취하는 단위 피식자 당 포식자의 성장 속도, 마지막으로 q 는 포식자의 사망률이다. 여기서 주목할 것은, 위 상태 변수 및 변화율 상수들의 정의는 “계는 닫혀 있고(closed system), 계 내에는 오직 피식자(N_1)와 포식자(N_2)만 존재한다”는 가정에서 나왔다.

여기서 계가 안정적인 경우, 피식자와 포식자의 역학관계를 알려 주는, 정상해를 구해보면, $(N_1, N_2)=(0, 0)$ 또는 $(N_1, N_2)=(q/b, r/a)$ 이다. 첫 해인(0, 0)는 두 종 모두 멸종되었을 때를 의미하고, 두번째 해는 두 종이 어느 순간 평형상태를 유지하게 되는 시점에 이르르게 되는데, 그 때 개체군의 크기를 의미한다. 이 평형상태에서의 두 개체군의 크기는 먹고 먹히는 관계를 나타내는 변화율 상수에 의존한다. 이와 같이 미분방정식을 수치적으로 풀어, 상태변수의 해가 나타내는 역학적 변동을 2차원(X-Y)평면에서 해석하면 그 모양에 따라 계의 방향성(안정적 또는 불안정적인 것이지)을 예측할 수 있다(Fig. 2). 미분방정식의 안정성 분석(stability analysis)은 여러가지가 있다. 예를 들면, Liapunov, von Neumann, Poincaré-Bendixon, Isocline-Arrow 등이다. 안정성 분석을 하는 이유로는 계의 평형상태가 존재하는 지, 또는 존재하지 않는 지, 만일 있다면, 언제 어떻게 도달하는 지를 알기 위함이고, 이를 통해, 평형상태가 깨졌을 때의 상황도 예측하려 함이다. 미분방정식 안정성 분석에 대한 자세한 내용은 이 글의 주제에 벗어나므로 언급하지 않겠다. 위에서 언급했듯이, 속도 상수(a, b, r, q)는 계의 방향을 결정하고 모델이 사실에 가까운 모사(simulation)를 하도록 하는데 중요한 역할을 하는 미지수이다. 이들은 외부 조건이 배제된 (closed) 독립적 실험을 통해 도출되는 게 바람직하다. 하지만, 여

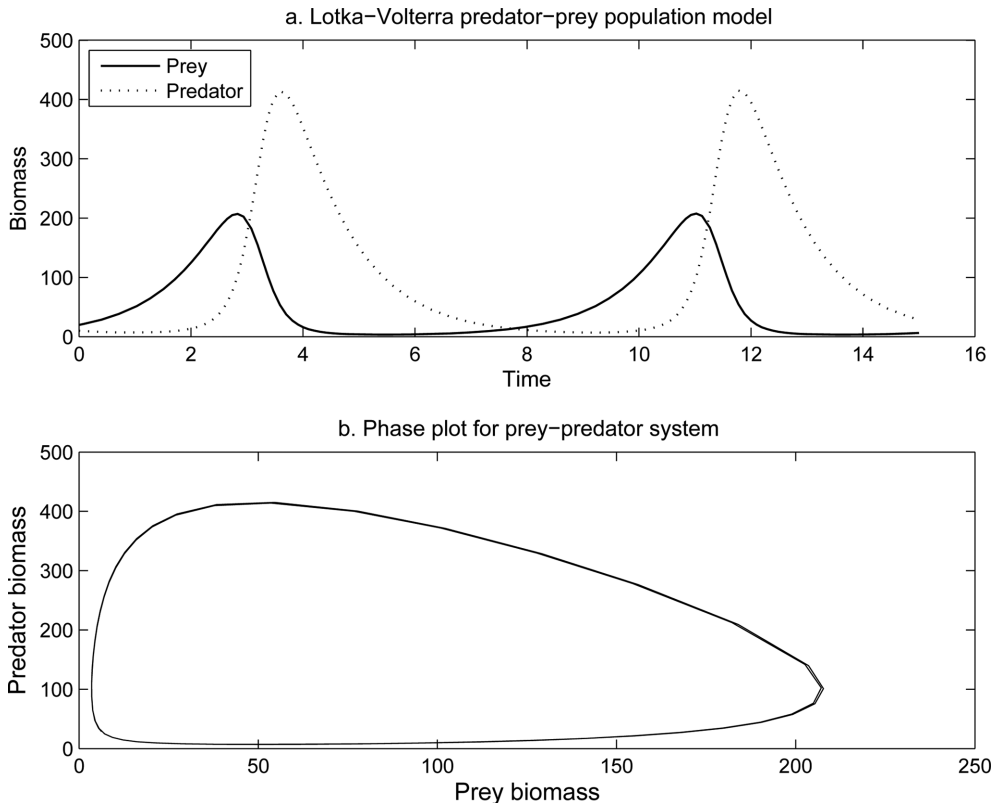


Fig. 2. Examples of Lotka-Volterra prey-predator population model (a) and phase plot showing equilibrium (b).

기엔 많은 시간, 노력 및 제약이 따르기 때문에 해양학과 같이 현상중심의 학문에서는 현실적이지 않다. 이를 우회하기 위한 수치적인 노력에 대한 소개는 나중에 하기로 하겠다.

이상에서 제시한 개체군 증가에 관한 초기 모델들은 이후 더욱 변형, 발전되어 개체군 역학(population dynamics) 및 생태모델(ecosystem model)의 이론적인 근거가 되며, 물리 해양학과 생물 해양학적인 특성이 결합된 해양 생태 순환모델(ecosystem circulation dynamics model)이 등장하기 이전까지 해양 생태학 전반의 정량적인 기초를 제공한다(Mills, 1989). 초기 개체군 역학에 관한 고찰은 많지만, Freedman (1980)은 단일종 성장 및 피식-포식자의 관계에 대한 이론적 고찰을 비교적 체계적으로 한 것으로 알려져 있다. Blower and Roughgarden (1987)의 해양 생태계의 숙주와 기생관계에 초점을 맞춘 연구도 흥미로운 결과이다.

해양 생태 순환모델에서 고려할 사항들

모식도의 수립

Walsh (1972)는 해양 현장 자료의 수집 방법 및 컴퓨터 연산 능력이 시대적으로 발전함에 따라, 해양 생태 모델의 연구 주제도 단일 개체(군) 중심에서 전체 생태계 중심으로 이동해야 하고, 따라서 학제간 결합과 총체적이고 체계적인 접근이 필요함을 제기 하였다. 1970년대 초반부터 학제간의 종합화에 대한 문제의식들은 싹트고 있었다고 볼 수 있다. 그에 따르면 해양 생태계의 종합적인 연구에 대한 문제 제기는 이미 오래 전에도 있었지만(Allee 1934), 1970년대 디지털 혁명으로 진보된 연산능력을 가진 컴퓨터가 등장할 때까지는 이러한 문제 의식을 구현할 수 없었다. Walsh

(1972)는 해양 용승해역의 생태계를 연구하기 위해 물리-생물학적 방법을 결합한 체계적 접근 방법을 모식도로 보여준다(Fig. 3). 이러한 모식도의 수립은 모든 해양 생태 순환모델 연구의 출발점이라 할 수 있는데, 이는 건축가가 건물을 짓기 전 반드시 고려야 하는 청사진과도 같다. 그 이유는 계를 구성하는 서로 다른 구성 요소(여기서는 생물, 물리적 요소)를 어떻게 체계적으로 결합할 것인지를 보여주는 기초단계이기 때문이다.

규모분석

해양 생태 순환모델 수립에서 반드시 고려해야 할 점은 시공간적 규모 및 연관성이다. 특히, 외부 환경요인의 변화와 그에 따른 생물학적 반응의 규모가 다를 경우엔 무차원적 규모분석(dimensionless scale analysis)을 통해 표준화하여, 지배방정식의 각 항의 중요성을 파악하는 것이 바람직하다. Wroblewski (1983)는 Navier-Stokes 운동방정식과 결합된 단순 생물 모델을 이용한 규모분석을 하였다(식 5).

$$\frac{\partial P}{\partial t} + u \frac{\partial P}{\partial x} + v \frac{\partial P}{\partial y} + w \frac{\partial P}{\partial z} - K_h \left(\frac{\partial^2 P}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 P}{\partial y^2} \right) - K_z \frac{\partial^2 P}{\partial z^2} = B \quad (5)$$

여기서 u, v, w 는 각각 x, y, z 방향의 해수의 운동 속도이고, K_h 와 K_z 는 각각 수평과 수직 방향의 확산계수(diffusion coefficient)이다. P 는 해수 내에 존재하는 관심대상이 되는 물질이다. 여기서 B 는 흔히 좌측항의 물리적인 요인이 아닌 관심 물질의 계 내에서의 국지적인 변화(local change)이다. 흔히, SMS (source minus sink)라고도 표현한다. 이 관심물질이 염분과 같이 보존적이면 우측 항은 0이고, 비보존적이면 0이 아니다. Wroblewski (1983)은 우측항 B 를 다음과 같이 표현하였다(식 6).

$$B = \frac{V_m NP}{K_s + N} - R_m (1 - e^{-AP}) Z \quad (6)$$

위 식은 해양 생태 역학모델에서 자주 쓰이는 상태방정식이다. 우측의 첫번째 항은 식물플랑크톤에 의한 주변 용존물질의 능동적인 흡수(active uptake)를 나타내는 Michaelis-Menten식이고 (Michaelis and Menten, 1913; Dugdale, 1976), 우측의 두번째 항은 초식동물(grazer)에 의한 섭식을 표현한 Ivlev식이다(Ivlev, 1955; Steele and Mullin, 1977). 따라서, 식 (5)의 우측항, B 는 식물플랑크톤의 시간에 따른 증감을 표현한 상태방정식이라고 할 수 있다.

요약하면, Wroblewski (1983)는 지배방정식, 식 (5) 각 항의 상대적 크기, 다시 말해, 물리적 과정과 생물 작용의 크기를 비교하기 위해, 양 변을 각각 관심 물질(여기선, 식물플랑크톤)의 최대 흡수 속도(V_m) 및 관심 물질이 가질 수 있는 최대 수평(수직) 속도 및 분포 거리로 나누어 새로운 무차원 방정식을 도출하여, 모든 항의 수치적 범위를 0부터 1 사이에 분포하도록 변환하여 상호 비교가 가능하도록 하였다. 따라서 관심 해역에서의 물리, 생물적인 작용의 규모를 알고 있으면, 그 해역에서의 지배적인 작용에 대한 개략적인 파악이 가능하다. Denman (1993)과 Horne and Schneider (1994)는 해양 생태계 내에서의 물리-생물학적 연관성에 대한 규모분석(scale analysis)으로 고찰하였고, O'Brien and Wroblewski (1973)과 Wroblewski and O'Brien (1981)이 수행한 연구는 해양 생태계 내에서 생물-물리적 요인의 결합 작용에 대한

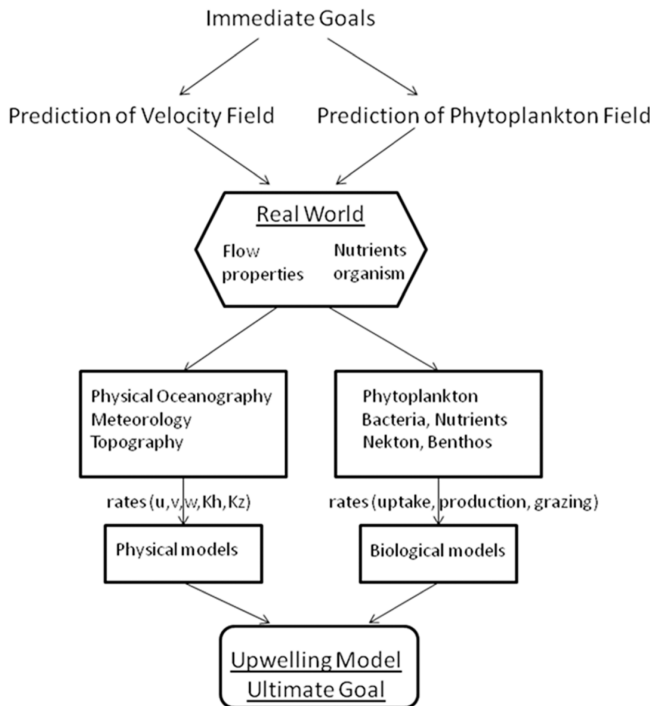


Fig. 3. A schematic of bio-physically coupled model illustrating how physically driven upwelling enhances phytoplankton production (modified from Walsh, 1972).

이론 및 사례연구를 예로 들어 자세히 고찰하였다.

보정 및 검증을 위한 자료 수집

원칙적으로 모델 보정에 사용된 자료는 검증에 사용해서 안된다. 비교적 짧은 역사를 가진 해양학 분야에서는, 그 동안 수집된 해양 자료가 시공간적으로 매우 적기 때문에 이를 실천하기가 쉽지 않다. 시공간적 관측자료의 한계는 일부 관측센서 기술의 발달로 많이 극복되고 있다. 원격탐사 기술은 절대 부족한 광역 해양학 자료의 빈 공간을 채울 수 있는 혁명적인 역할을 한다. 원격탐사 장비의 지상검증(ground truthing)을 통한 검보정은 항상 필수적인 사항이지만, 현재까지 원격탐사는 광역에 걸친 현장 해양의 상태를 가장 빠르게 알려주는 역할을 하는 중요한 도구임엔 틀림없다. 그럼에도 불구하고, 원격탐사로 관측된 해양은 2차원적 정보만을 제공하는 한계가 있고, 이와 같은 한계를 보완하기 위한 노력들이 진행 중이다(예를 들면, ARGO floats, glider 등). 이와 같이 센서기술 및 플랫폼의 발달이 해양자료의 축적에 많은 도움을 준 것은 사실이나, 연구선을 이용한 현장 관측은 여전히 해양학에 있어서 빼놓을 수 없는 중요한 방법론이다. 이처럼 현장 학문의 특성이 강한 해양학은 한동안 관측 중심의 현장 조사가 대세를 이뤄왔지만, 관측중심의 현장조사 못지 않게 중요한 과정중심의 병행 연구도 중요하다. 그 이유는 해양 생태모델의 보정 및 검증에는 생물량(biomass) 중심의 상태변수에 대한 직접적인 관측도 필요하지만, 변화율의 파라미터화에 쓰일 정보도 필요하기 때문이다. 다음은 해양 생태계의 물리, 화학 및 생물학적인 과정의 지역적 혹은 전지구적 특징을 규명하기 위하여 최근 20년 동안 이루어진 해양학계의 노력 중 몇 가지 성공적인 예를 소개한다.

JGOFS (Joint Global Ocean Flux Study)는 1980년 후반에 시작되어 2000년 초반에 끝난 대표적인 해양 국제협력 프로그램 중 하나이다. 이 프로그램은 전지구적 규모의 탄소 및 생명활동과 관련된 원소들의 대기, 해양 및 육상 간의 순환작용을 결정짓는 주요 요인을 파악하고 기후 변화 및 인간활동으로 인해 발생하는 교란이 해양 생지화학적 순환에 어떠한 영향을 미치는 지를 예측하기 위한 목적으로 만들어졌다. 이 프로그램은 해양학의 학제간 결합을 이용한 종합적인 현장 관측 및 실험, 이를 통한 장기 자료의 구축, 또 마지막으로, 이렇게 해서 축적된 결과를 이용한 모델의 개발이라는 체계적인 접근 방법을 채택하여 성공한 대표적인 사례이다. 1990년 대 해양학 학제간 융합과 모델 연구의 눈부신 발전은 거의 대부분 이 프로그램의 성과물이라고 할 수 있다(Doney et al. 2002).

GLOBEC (Global Ocean Ecosystem Dynamics)는 1990년 초반에 시작되어 2000년 후반에 끝난 해양 국제협력 프로그램인데, 전지구적 규모의 해양 생태계의 구조 및 기능에 대한 이해와 주요 해양 생태계의 분류 및 파악, 그리고, 기후 변화 및 인간활동으로 인한 지구규모의 변화가 해양 생태계에 어떠한 영향을 미치는 지를 예측하기 위한 목적으로 만들어졌다. 이 프로그램의 종료 후 주요 과제들은 IMBER (Integrated Marine Biogeochemistry and Ecosystem Research)로 통합되어 진행 중이다.

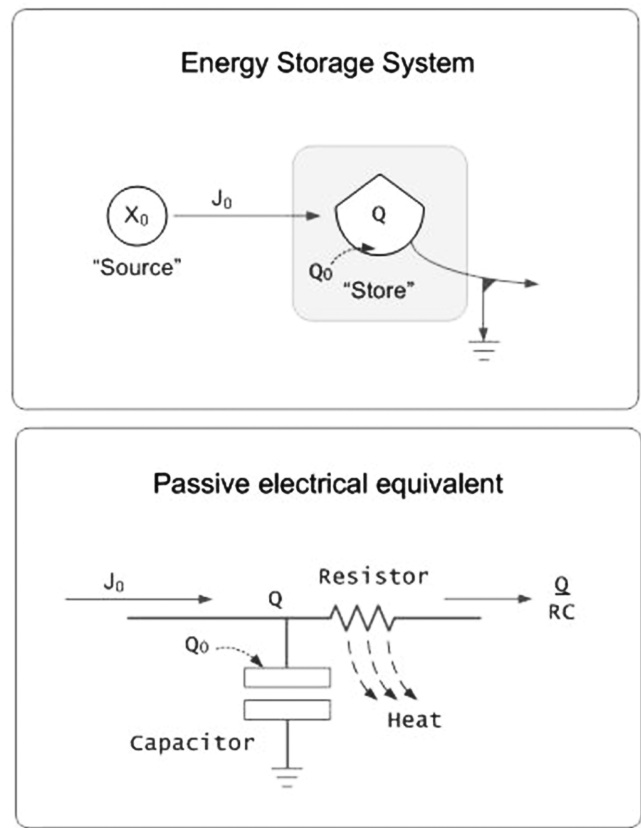
이 외에도 육상 환경과 해양 환경이 만나는 전이 지역인 유역(watershed), 하구(estuary) 및 연안 해역에서의 물질 순환과 생물물리 작용에 초점을 맞춘 LOICZ (Land Ocean Interactions in the

Coastal Zone), 해양과 대기의 생지화학 및 물리적인 순환 작용에 관심을 둔 SOLAS (Surface Ocean Lower Atmosphere Study) 등도 학제간의 융합 및 모델 연구의 발전에 공헌한 대표적인 프로그램들이다. 위에 언급한 국제협력 과제들은 모두 IGBP (International Geosphere-Biosphere Programme)의 핵심 프로그램들인데, IGBP는 지구의 생물, 물리, 화학적인 과정의 지역 또는 전 지구 규모의 상호 작용 및 이들의 인간사회와의 관계를 규명하기 위하여 출범된 국제 협력 프로그램이다. 위 대부분의 연구과제들이 자료의 총화 및 모델링(synthesis and modeling)의 형태로 내용을 정리하였고, 그 학문적 성과물들은 이미 많은 논문들을 통해 발표되었다(<http://www1.who.edu/publications/index.html>; <http://www.globec.org/index.php?id=249>).

지배 방정식 수립 및 파라미터화

흐름도

흐름도(flow chart)는 계 내에서 물질 및 에너지의 흐름을 한 눈에 볼 수 있도록 도와주는 역할을 한다. 생태학계의 거두 Odum은 계의 구성 요소와 그들의 상관관계를 전기회로도들 모방하여 자체적으로 개발한 회로도로 표현하기도 하였다(Fig. 4). 이 글에서는 해양 생태계 내에서의 영양물질(예를 들면, 무기질소)의 물질 흐름을 매우 간략하게 표현한 흐름도를 예로 들겠다(Fig. 5). 일반적으로, 용



Adapted from H.T.Odum (1994) Fig. 3-8, p. 35
Fig. 4. A comparison between Odum's energy circuit and electric circuit diagram (<http://en.wikipedia.org/wiki/File:PassiveAnalog.jpg>; by Sholto Maud).

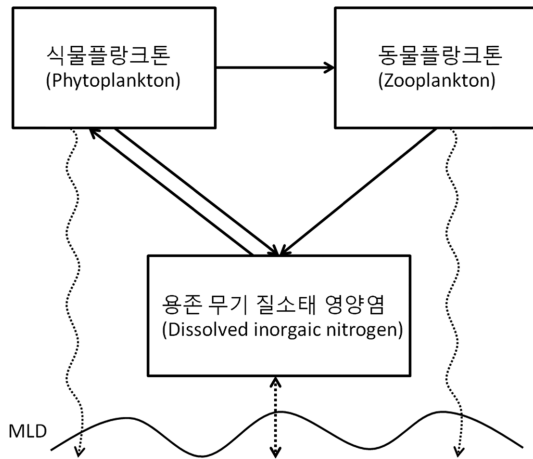


Fig. 5. A flow chart illustrating relationships among three components: dissolved inorganic nutrient (nitrogen); phytoplankton; and zooplankton. MLD represents fluctuating mixed layer depth (modified from Franks *et al.*, 1986b).

존성 무기질소는 해양에서 일차 생산을 담당하는 식물플랑크톤에 의해 광합성이라는 과정을 통해 흡수된 후, 입자성 유기질소로 변환되며, 일부는 동물플랑크톤에 의해 섭식된다. 이렇게 생물량으로 변환되어진 질소의 일부는 퇴적작용을 통해 계를 빠져 나가거나 또는 용승 등 물리적인 작용을 통해 다시 들어오게 된다(Fig. 5의 점선으로 표시된 화살표 참조). 여기서 화살표는, 상태변수간의 관계를 나타내는 변화율 상수(rate constant) 또는 외부로부터의 물리, 환경적인 요인을 나타내는 힘이고, 상태변수의 시간에 따른 증가와 감소를 상태변수 및 외력의 함수로, 다시 말해서, 상미분 또는 편미분방정식으로 표현한 지배방정식이다. 생태 모델링의 중요한 목표 중 하나는 이러한 모식도의 수립과, 지배방정식을 얼마나 정확하고 현실적으로 세우고 풀어내는 지에 있다고 할 수 있다. 하지만, 정확한 지배방정식은 추론이 불가능하며, 연구자의 관점에 따라 다를 수 있다. 이는, 마치 실험실에서 반복 관측된 값의 정밀도는 알 수 있어도, 정확도는 알 수 없는 것과 같다. 왜냐하면, 우리는 참값을 모르기 때문이다.

지배 방정식 및 파라미터화

위 Fig. 5를 해양 생태 모델링에서 자주 쓰이는 방정식으로 표현해 보면 다음과 같다(Franks *et al.*, 1986a).

$$\frac{dP}{dt} = \frac{V_m NP}{K_s + N} - mP - R_m(1 - e^{-\lambda P})Z \tag{7}$$

$$\frac{dZ}{dt} = (1 - \gamma)R_m(1 - e^{-\lambda P})Z - gZ \tag{8}$$

$$\frac{dN}{dt} = -\frac{V_m NP}{K_s + N} + mP + gZ + \gamma R_m(1 - e^{-\lambda P})Z \tag{9}$$

이를 흔히, N-P-Z모델이라고 하는데, 여기서 N은 영양물질(nutrients), P는 식물플랑크톤(phytoplankton) 그리고 Z는 동물플랑크톤(zooplankton)을 일컫는다. 여기서 제시된 N-P-Z 모델은 이 세가지 구성성분의 관계를 간단한 함수로서 파라미터화한 형태이고, 특히, 식물플랑크톤이나 박테리아 등 하위 영양 단계(lower

trophic level)에 위치한 생물의 역학을 연구하는데 유용한 도구이다. 초기 해양 플랑크톤 생태모델의 대표적인 연구로는 Riley (1946)과 Steele and Frost (1977)를 눈 여겨 볼 만하다. 특히, 현재 많은 생태모델들이 사용하는 하위 영양단계 관련 상태 방정식들은 Riley (1946)가 제안했던 형태에서 크게 벗어나지 않는다.

각 항의 파라미터화에 대하여 간단히 소개하면, 식 (7)의 우측 첫 번째 항은 전에 언급했듯이 식물플랑크톤의 영양물질 흡수 기작 (uptake kinetics)를 나타내는 Michaelis-Menten식이고(자세한 내용은 Dugdale (1967; 1976) 참조할 것), 우측 두 번째 항은 식물플랑크톤의 사망률을 일차 미분방정식으로 표현한 것이고, 마지막 세 번째 항은 전술했듯이 Ivlev 방정식이다. Ivlev (1955)는 동물플랑크톤의 섭식률(ingestion rate)을 이들의 먹이 생물인 식물플랑크톤의 농도(P), 최대 섭식률(R_m) 및 기율기 상수(λ)로 표현하였다. 식 (8)의 우측 첫 번째 항은 동물플랑크톤의 체내 흡수율 (assimilation rate)이고, 여기서 γ는 동물플랑크톤의 몸 밖으로 빠져나가는 물질의 비율을 나타내는데, 일종의 영양염의 재생산률 (regeneration rate)이다. 우측 두 번째 항은 동물플랑크톤의 사망률을 일차 미분방정식으로 나타내었다. 여기서 주목할 것은 식 (9)는 우측 첫 번째 항만 빼고 나머지 모든 항들은 식 (7,8)에서 손실된 항(loss term)들을 모아 놓았다. 즉, 위 지배방정식에선 계내의 물질은 100% 순환되어 질량이 보존됨(mass balance)을 가정하였다(Fig. 5의 실선으로 표시된 화살표 참조). 따라서, 모든 상태변수의 총합은 항상 일정하다(N-nitrogen+P-nitrogen+Z-nitrogen=total N).

생물-물리 결합 모델(biologically-physically coupled model)

앞서 제시된 N-P-Z 모델은 생태 구성 성분 간의 상호작용을 상미분 방정식으로 표현한 형태이다. 여기에는 계를 구성하는 중요한 요인 중 하나인 물리적인 성분이 포함되어 있지 않다. 물리작용은 해양생태계의 물질순환에서 반드시 고려해야 하는데, 그 이유는 일차생산에 필요한 영양염의 전달은 주로 확산(diffusion), 용승(upwelling), 난류 혼합(turbulence mixing)등과 같은 물리적인 과정을 통해 이루어지고, 순환되지 않는 물질이 계를 빠져나가는 과정 역시 침강(sinking) 등과 같은 물리적인 요인이기 때문이다. 해수 내에 존재하는 유기체의 대사반응 역시, 자연계 내 다른 유기체와 마찬가지로 Arrhenius 방정식(흔히, Q₁₀ 법칙이라 불리며, 이는 온도가 10°C 증가하면 대사활동은 약 2배 증가한다는 이론)처럼 온도에 의존적인데(Epply, 1972), 수온은 해수 혼합과 같은 물리작용의 원인 및 결과물이다. 해양 물리-생물의 상호 작용을 0-D, 1-D, 2-D 및 3-D 형태로 가시화하려는 노력은 많이 존재하는데, 다음 열거한 예들은 그 중 일부이다.

Fasham *et al.* (1990)은 7가지 생태 구성성분(질산염, 암모니아, 식물플랑크톤, 동물플랑크톤, 박테리아, 용존 유기질소, 부유물)으로 이루어진 상태방정식을 세우고, 이들의 혼합층 내에서의 시간에 따른 변화를 모사하였는데, 이 연구의 의의는 혼합층 깊이의 수직적 변화에 따른 층간 이동(entrainment 또는 detrainment)과정을 0-D 모델(box model)을 통해 모사하였다는 점이다. 저자들은 혼합층 깊이의 시간에 따른 증감을 다음과 같이 정의한 후, Evans and Parslow (1985)의 혼합층 증감에 따른 각 생태 구성성분의 농도 변화에 대한 가설을 적용하였다.

$$\frac{dM}{dt} = h(t) \quad (10)$$

식 (10)에서 M 은 혼합층 두께, $h(t)$ 는 혼합층 두께의 시간에 따른 증감을 표현한 식이다. 일반적으로 동물플랑크톤과 같이 유행 능력을 갖춘 생물들은 먹이가 존재하는 혼합층 내에 존재하려는 경향이 있다. 따라서 혼합층이 깊어지면 단위 부피당 농도가 희석되고(왜냐하면, 혼합층 아래의 농도는 무시할 정도로 낮다고 가정), 혼합층이 얇아지면 부피의 감소로 인해 농도가 증가하게 된다. 이 특성을 동물플랑크톤 상태 방정식에 $-h(t)\frac{Z}{M}$ 와 같은 형태로 추가하여 혼합층 증감에 따른 혼합층 내 개체수의 증감을 표현하였다 (Fasham *et al.* (1990) 논문 식 (7) 참조할 것). 마찬가지로, 식물플랑크톤, 그리고 부유물질과 같은 수동적인 입자들은 유행능력이 없기 때문에, 혼합층이 깊어지면 희석되지만(동물플랑크톤과 마찬가지로 혼합층 아래의 농도는 무시), 반대로 혼합층이 얇아지면 일부 물질은 혼합층 아래에 남게 되므로(detrainment), 실제 부피당 농도 변화가 이전과 같게 된다. 이는 $-h^+(t)\frac{P}{M}$ 의 형태로 식물플랑크톤 및 부유물질 상태 방정식에 삽입하여 혼합층 증감에 의한 농도 변화를 파라미터화하였다. 영양염과 같이 혼합층 밑의 농도가 높은 경우엔, 혼합층이 깊어지면, 반대로 부피당 농도는 증가하게 되고(entrainment), 혼합층이 얇아지면 농도변화는 없다(detrainment). 이 또한 $h^+(t)\frac{N}{M}$ 같은 형태로 영양염 상태 방정식에 추가하였다. 여기서 $h^+(t)=\max(h(t), 0)$ (Fasham *et al.* (1990) 논문 식 (2)와 (19) 참조할 것). 비록 Fasham *et al.* (1990)의 시도는 직접적인 편미분 방정식 풀이를 통한 생물-물리요인의 외재적(explicit) 결합은 아니지만, 혼합층 증감에 대한 시계열 자료가 있을 경우 생물작용에 대한 수치적인 물리적인 혼합의 영향을 추정하는데 유용한 방법이다. 하지만, 0-D 모델은 혼합층 아래에서 일어나는 물리적인 과정을 지나치게 무시하고, 모델 결과 또한 혼합층을 어떻게 정의하느냐에 따라 달라지는(Eigenheer *et al.*, 1996) 한계를 지닌다.

1-D 생물-물리 모델을 이용하여 철 가설(Martin and Fitzwater, 1988)을 수치적으로 증명해 보려는 시도들도 주목할 만하다. 철 가설이란 적도 태평양 또는 남극해와 같이 질소 등 영양염이 풍부한 해역에서 식물플랑크톤 생물량이 여전히 낮은 이유는 철과 같이 미량으로 존재하는 미소영양염(micronutrient)이 제한요인으로 작용하기 때문일 것으로 추정하고, 미소영양염의 간헐적인 공급이 식물플랑크톤의 성장을 촉발할 수 있다는 가설이다. 이 가설에 대한 논쟁 및 수치/현장 실험을 통한 증명 노력은 주로 1990년대에 집중적으로 이루어졌는데, Denman and Peña (1999)는 1-D 물리 혼합 모델(Mellor-Yamada level 2.5)과 N, P, Z, D, 네 가지 구성성분과 최대 흡수속도를 철의 함수로 파라미터화한 생태모델을 결합하여 수치 실험을 시도하였다. 또 다른 1-D 생물-물리 결합 모델의 예로 Doney *et al.* (1996)은 생물모델과 난류혼합을 표현하는(turbulence scheme) KPP (K-Profile Parameterization; Large *et al.* 1996) 1-D 물리 혼합 모델을 결합하여 JGOFS 산하 프로그램인 Bermuda Atlantic Time-series Study (JGOFS-BATS)에서 수집된 수층 시계열 자료로써 보정/검증하였다.

Franks *et al.* (1986b)은 멕시코 난류(Gulf Stream)으로부터 분리된 난수성 소용돌이(warm-core ring: WCR 82B)가 마찰력에 의해 수직적인 흐름이 변하면서 표층으로 영양염 공급이 이루어져 일

차생산 증가를 촉진하는 현상을 2-D 수치모델 실험을 통해 제시하였다. 저자들은 현장관측에서 얻어진 자료를 이용하여 WCR 82B 수직 단면(2-D)에서 수직방향(z)과 수평방향(r)의 해류 속도(w, u)의 관계를 파라미터화하고 이전 연구에서 사용한 N-P-Z 모델 (Franks *et al.* 1986a)을 결합하여 지배방정식을 원통형 좌표(cylindrical coordinate) 형태로 표현하였다(식 11).

$$\frac{\partial P}{\partial t} + u\frac{\partial P}{\partial r} + w\frac{\partial P}{\partial z} = K_r\left(\frac{\partial^2 P}{\partial r^2} + \frac{1}{r}\frac{\partial P}{\partial r}\right) + K_z\left(\frac{\partial^2 P}{\partial z^2}\right) + SMS \quad (11)$$

또 다른 2-D 생물-물리 결합의 예로 Wroblewski (1977)은 오레곤(Oregon) 해역의 용승작용과 일차생산의 관계를 2-D 단면에서 설명하였다. 오레곤 해역 북풍기원의 용승 기간 동안 형성되는 순환(용승-외해역으로 수송-침강-연안으로 수송)은 심층의 풍부한 영양염을 표층에 공급하여 일차생산의 증가를 촉진한다. 이 때 증가된 식물플랑크톤의 시공간적 분포 양상은 바람의 세기와 용승 패턴 및 수평해류의 속도에 따라 달라지는데, 그 이유는 공급된 영양염을 이용하여 식물플랑크톤이 광합성을 할 수 있는 유광대 체류 시간(residence time)이 중요하기 때문이다. 영양염 공급 속도와 식물플랑크톤의 수층 내 체류 시간을 결정하는 중요한 요인인 물리적인 과정에 주목한 대표적 2-D 생물-물리 결합 모델링 연구라 할 수 있다.

Fasham *et al.* (1993)과 Sarmiento *et al.* (1993)은 북대서양의 유광대에서 이뤄지는 질소 순환과 질산염 수치(nitrate budget) 및 신생산(new production)을 설명하기 위해, Fasham *et al.* (1990)의 생태모델을 3-D 해수 순환 모델에 결합하여 대양 규모(basin scale)에서의 수치실험을 시도하였다. 모델결과는 버뮤다 해역 정점 S와 해양기상 정점(Ocean Weather Station "India")에서 수집된 시계열 자료로 검증하였다. 사용된 해수 순환 모델의 영역(domain)은 대서양 남위 30°부터 북위 68°를 포함하고, 수평 해상도는 2°, 수층은 25개 (z-level)로 이루어져 있다. 이와 같은 3-D 생물-물리 결합 모델 노력은 특히 1990년 대 중후반부터 지속되어 현재는 많은 해수 순환 모델이 생태 부모 모듈(sub-module)을 개발 및 구현(implementation)하고 있는 중이며, 다양한 해역에 적용되어진 많은 사례 연구들이 쏟아져 나오고 있다. 이들 생태 부모 모듈의 공통점들은 생태계 내에서 벌어지는 다양한 해양 생물학적 과정은 비보존적인 형태이지만, 해류 흐름에 따른 공간적인 분포는 온도와 염분과 같은 보존적 추적자(tracer)로 고려하여 역학 모델 내부(on-line)에서 물리적으로 요소들과 함께 계산(embedded)하였다. Table 1은 일부 해수 순환 모델을 열거하였다. 더 많은 해양대기 모델에 대한 유용한 정보는 다음 웹사이트에 소개되어 있다(www.stommel.tamu.edu/~baum/ocean_model.html). 각 모델의 생태 부모 모듈 구현 현황, 적용 해역 및 사례 등은 생략한다.

파라미터의 최적화(parameter optimization)

연구자가 정확한 지배방정식을 수립하는 것은 불가능하다. 다만, 연구자는 자신이 설명하려는 현상을 주관(혹은 직관) 및 기존하는 이론에 근거하여 지배방정식의 형태로 가설화할 뿐이다. 때문에, 지배방정식에 사용되는 파라미터가 가지는 불확실성은 그 범위가 매우 넓을 수 있다. 엄밀하게 말하면, 이 모든 파라미터들은 폐쇄적이고 독립된 실험을 통해 도출함이 바람직하다. 하지만, 현실은

Table 1. Ocean general circulation models (OGCMs)

해수 순환 모델	Grid	Vertical Coordinate
Regional Ocean Modeling System (ROMS)	Structured	σ, s
Princeton Ocean Model (POM)	Structured	σ, s
HYbrid Coordinate Ocean Model (HYCOM)	Structured	Hybrid ($z, \sigma, \text{isopycnal}$)
Miami Isopycnic Coordinate Ocean Model	Structured	isopycnal
MIT General Circulation Model (MITgcm)	Structured	r
GFDL Modular Ocean Model (MOM)	Structured	z
Environmental Fluid Dynamics Code (EFDC)	Structured	σ, s
Coupled Hydrodynamical Ecological model for Regional Shelf seas (COHERENS)	Structured	σ, s
Ocean PARallelise (OPA) (NEMO ocean related engine)	Structured	z, s
QUODDY	Unstructured	s
ADvanced CIRCulation model (ADCIRC)	Unstructured	s for 3-D version
Finite Volume Coastal Ocean Model (FVCOM)	Unstructured	σ, s

이를 허용하지 않는 경우가 많다. 이를 극복하기 위해 모델 연구자가 일반적으로 택하는 방법으로는 두 가지가 있다: 기존의 이미 보정된 파라미터들을 차용하여 불확실성 범위 내에서 대한 민감도 분석(sensitivity analysis)을 실행한 후 사용하는 방법이 그 하나이고(예를 들면, Fasham *et al.*, 1990); 다른 하나는 자료동화(data assimilation)와 같은 통계적 기법을 사용하여 파라미터를 최적화(optimization)시키는 것이다. 전자의 경우는 연산에 드는 노력이 적다는 장점이 있지만, 모델을 수정하여 개선코자 할 때, 모델 결과가 자료와 맞지 않을 경우, 그 정확한 원인을 찾을 수 없다는 어려움이 있다. 즉, 모델과 자료 간의 차이가 임시로 사용하였던 미지의 파라미터로 인한 것인지, 아니면, 모델 자체의 구조적인 문제로부터 생기는 것인지를 알 수 없다(Hurtt and Armstrong, 1999). 반면, 후자는 체계적인 접근 방법이지만 미지의 파라미터들을 최적화하기 위하여 동원되는 수치연산 과정이 복잡할 뿐 아니라, 많은 노력이 요구된다. Fasham *et al.* (1990)은 자신들의 모델에 쓰인 미지의 파라미터들을 최적화하기 위하여, 200회 이상의 연산이 필요하다고 보고하였다.

이 글에서는 파라미터 최적화에 대한 소개를 간단히 하려 한다. 식 12은 모델 결과(x_m)와 자료(x_o) 간의 차이, 객관함수(objective function) 또는 목적함수(cost function)라 불린다.

$$J(p) = \sum (\sqrt{x_o} - \sqrt{x_m}) \tag{12}$$

파라미터의 최적화는 이 목적함수를 최소화 하는 것이 목적인데, 이에 쓰이는 연산방법(알고리즘)으로는 공액경사법(conjugate gradient methods) (Fasham and Evans, 1995), 최소자승법(least square methods) (Prunet *et al.*, 1996a,b), 변분수반법 (variational adjoint methods) (Lawson *et al.*, 1996; Spitz *et al.*, 1998) 등이 소개되었다. Fig. 6는 Spitz *et al.* (1998)이 사용한 파라미터 최적화 방법이다. 우선, 최적화하고자 하는 파라미터의 초기 추정치(initial guess)를 사용하여 연산된 모델 결과와 실제 자료를 비교하여 목적함수를 계산한 후, 수반(adjoint) 모델을 이용하여 시간의 역순으로 계산하면 관심 대상인 파라미터의 초기 추정치에 대한 목적함수의 시간에 따른 구배를 파악할 수 있다. 일단, 목적함수의 구배가 줄어드는 방향을 파악하면, 다음 반복 연산 때 파라

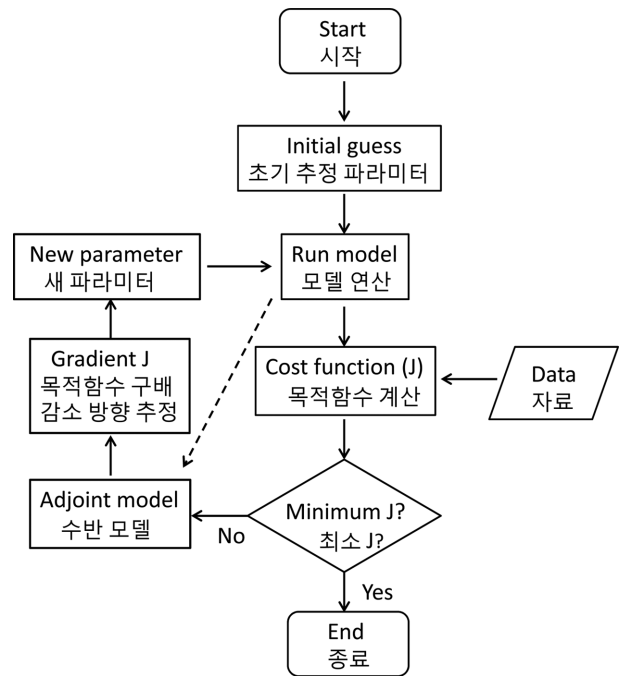


Fig. 6. Schematic of the adjoint method for parameter optimization used in Spitz *et al.* (1998).

미터에 단계적 변화를 주어, 최종 목표인 목적함수의 최소화에도 달하게 하는 기법이다. 위에 소개된 최소화 방법들의 단점 중 하나는 반복 연산을 통해 얻어진 최소값이 전역최소값(global minimum)이 아닌 국지최소값(local minimum)일 가능성이 높고 (Fig. 7 참조), 초기 추정치(initial guess)에 매우 의존적이다. 이와 같은 단점을 극복하고 전역최소값을 추정하기 위한 방법으로 임의적(random)이고 확률적인(stochastic)과정이 포함된 방법인 시뮬레이티드 어니얼링(simulated annealing) (Matear, 1995; Hurtt and Armstrong, 1999)와 유전알고리즘(genetic algorithm) (Vallino, 2000)을 들 수 있다. 보다 자세한 내용은 최근 발간된 Journal of Marine Systems (vol 76, 2009) 1-2권에서 다양한 모델 기술 평가(skill assessment) 및 파라미터화 방법을 제시하고 있다.

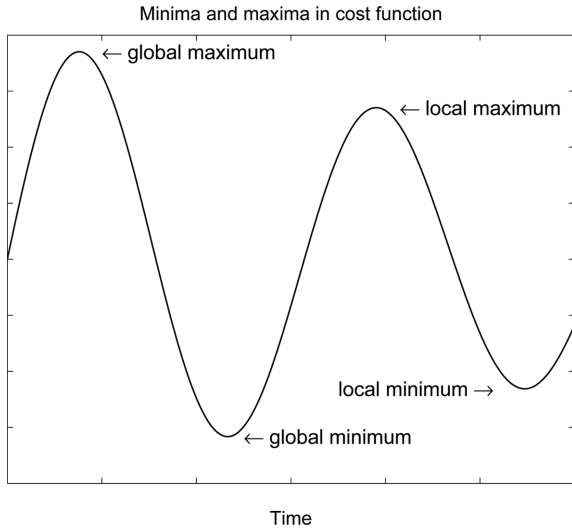


Fig. 7. Examples of minima and maxima in cost function.

End-To-End 모델

2000년 대 후반 들어, 해양 생태 순환모델 연구자들의 주된 관심 중 주목할 만한 움직임은 하위 영양단계(lower trophic level)와 상위 영양단계(upper trophic level)의 생태계를 어떻게 결합하여 해양 생태계 전반을 아우르는 모델(보통, end-to-end 모델이라 불리며 이후 E2E 모델이라 부르겠다)을 만들 것인지에 대한 고민이다 (Fennel, 2007; 2009). 지금까지 이 글에서 소개된 방법론 내지는 모델들은 주로 생지화학적 순환과 직접적인 연관을 가진, 하위 영양단계에서의 물질의 흐름에 초점을 맞춘 예들인데, 이 모델들은 대부분 상위 영양단계와의 관계를 암시할 때 사용되는 유일한 장치인 사망률(식 (8)의 사망률 g)을 사용하여 미분방정식으로 표현된 지배방정식을 종료한다. 마찬가지로, 상위 영양단계의 모델, 주로 연급군(age/size class) 중심의 어류 생산 모델에서는 가입단계(recruit) 이전의 초기 생활사(어류 플랑크톤 및 자치어 단계)에 대한 정보는 여전히 부족하여 파라미터화가 어렵고, 가입된 어류들의 먹이 생물 또한 단순히 동물 플랑크톤(특히, 요각류)의 생물량과 같이 미리 결정된(prescribed) 값이 쓰이는 경우가 많다. 따라서 이 두 영양단계를 아우르는 E2E 모델의 수립 노력은 보다 완벽한 형태의 해양 생태계를 모사하려는 고민에서 출발하였고, 바람직한 방향이라고 본다.

E2E 모델링에서 우선 제기되는 기술적인 문제는 “원소 중심의 하위 영양단계 모델을 개체(individual) 중심의 상위 영양단계 모델과 어떻게 결합할 것인가”이다. 지금까지 고찰한 하위 영양 단계 모델은 상태 변수의 단위(이를 보통 model currency라 부른다)가 질소와 같은 기본 원소인데, 상위 영양 단계 모델은 나이(연급군)를 중심으로 상태 방정식을 수립하기 때문에 그 기본 단위는 크기 또는 무게가 되는 개체 중심의 모델(individual-based model)이 주를 이룬다. 때문에 서로 다른 화폐단위를 연결시키는 환율 장치가 필요하다. 이는 마치, 하위 영양 단계 모델에서 서로 다른 종류의 영양염과 엽록소를 기본단위로 쓰이는 원소(예를 들면, 질소나 인)로 전환하기 위해 C:Chl비율과 Redfield 비율(참고로, C:N:P

=106:16:1이다)을 사용하는 것과 비슷하다.

한 예를 들어 설명하겠다. Ito *et al.* (2004)와 Megrey *et al.* (2007)는 북서 태평양 해양 생태계를 기반으로 구축되어진 하위 영양 단계 모델 NEMURO (North Pacific Ecosystem Model for Understanding Regional Oceanography)를 Rudstam (1988)이 대서양 청어 생산량을 추정하기 위해 개발한 생물 에너지 모델(bioenergetics model)과 결합하여 NEMURO_FISH를 개발한다. 이는 E2E 모델의 좋은 예라고 할 수 있다.

$$\frac{dW}{W \cdot dt} = [C - (R + S + F + E + P)] \cdot \frac{CAL_i}{CAL_f} \quad (13)$$

여기서 좌측 항은 어류의 단위 생체 중량(wet weight)당 무게의 변화를 나타내고, 우측 항의 C, R, S, F, E, P는 각각 소비(consumption), 호흡(respiration), 소화(specific dynamic action), 배설(egestion), 분비(excretion), 어류 난생성(egg production), 마지막으로 CAL_i 와 CAL_f 는 각각 단위 먹이 생물(여기서는 동물플랑크톤)과 포식자(어류)의 열량이다. 우측 각 항들의 자세한 파라미터화 과정은 위 논문들을 참조하길 바란다. 간단히 설명하자면, 단위 체중의 증가는 먹이를 소비하는 양에서 어류의 대사(호흡, 소화, 배설) 및 생식에 소모되는 에너지를 뺀 부분이다. 여기서 소비에 해당되는 부분이 하위 영양단계에서 제공되는 먹이인데, NEMURO에서 모사된 동물플랑크톤이 상위 영양단계의 먹이로 연결된다. 동시에 어류의 배설 및 분비를 통한 대사 산물인 입자 유기 질소 및 암모니아 등은 하위 영양단계로 다시 돌아가게 된다. 일종의 양방향 결합(two way coupling)인데, 이 결합이 이루어지려면 위에 잠깐 언급했듯이 모델 화폐단위가 같아야 한다. 화폐의 전환은 주로 먹이 생물의 건조 중량에 포함된 질소 함량을 직접 측정하여 전환식을 만든다(식 14).

$$\frac{14gN}{molN} \cdot \frac{1g \text{ dry weight}_i}{0.07gN \text{ dry weight}} \cdot \frac{1g \text{ wet weight}_f}{0.2g \text{ dry weight}} \cdot \frac{10^3l}{m^3} = 10^{-6} g \text{ wet weight } m^{-3} \quad (14)$$

한 예로, 위 식은 Megrey *et al.* (2007)에서 제시된 요각류에 포함된 질소 함량(몰농도)을 생체 중량으로 전환하는 식이다.

결론

지금까지 서술된 해양 생태 역학모델 전반에 대한 간단한 고찰에서 언급하지 못한 부분이 많이 있다. 본 고찰에서는 누락되었지만, 중요하게 고려해야 할 사항들 중엔 미분방정식의 풀이를 위한 간단한 수치 연산 기술, 해양 생태 순환모델의 초기화 방법, 그리고 파라미터 최적화를 위한 수치적 도구의 개발 및 구현 현황 등이다. 보다 자세한 내용은 이 글의 참고문헌에서 제시된 대표적인 논문들과 그 저자들의 다른 저작, 그리고 해당 웹 사이트 등에서 소개하고 있다.

모델 개발이나 선택에 있어서 연구자의 관심사 및 접근 방법도 중요한 부분이다. 해양 생태 모델의 복잡성과 관련한 고찰들은 이미 많이 존재한다(DeCoursey, 1992; Friedrichs *et al.*, 2006; Fulton *et al.*, 2003). 어떤 난이도의 모델을 개발(또는 선택)할 것인지에 대한 해답은 정해져 있지 않다. N-P-Z 모델과 같은 단순한 모델

은 초기화가 쉽고, 기본 자료만 가지고 있으면, 보정 및 검증이 용이하지만, 복잡한 물리적 과정을 둘러싼 군집 변화와 같은 현상을 설명할 수 없다. 난류가 식물플랑크톤 군집구조의 변화에 미치는 영향이 대표적인 사례이다. 반면, 특정 현상을 좀 더 사실적으로 묘사하기 위해 더 많은 상태변수와 파라미터를 사용하는 복잡한 모델은 비싼 연산비용을 지불하며 만든 결과가 자료의 부재 및 새로운 파라미터들의 불확실성으로 인해 질적으로 양호하지 않을 경우가 많다. 따라서 단순한 모델이 꼭 질적으로 떨어지는 것만은 아니고, 복잡한 모델이 꼭 정확성을 담보하는 것만은 아니다. 보다 중요한 건, 모델의 복잡성은 연구자가 “어떤 과학적 물음에 답할 것인지”에 전적으로 달려 있다고 할 수 있다 (Franks, 1995).

최근 Franks (2009)는 학계에 근본적인 문제제기를 하였다. 그의 문제 제기는 모델 연구자뿐 아니라, 이들과 공동 연구를 수행하는 현장 관측 또는 실험 중심의 해양학자들도 꼭 한 번쯤은 고민해 볼 만한 가치가 있어 보인다. 그에 따르면, 해양 생태모델에서 자주 쓰이는 파라미터화 기법들이 무비판적으로 남용되고 있으며, 이를 혁신하려는 움직임은 보이지 않는다. 그는 이를 실패를 위한 실패라며, 최근 20여 년 동안 정제된 모델링 학계의 분발을 요구한다. 예를 들면, 모델 연구자들이 가장 흔히 사용하는 식물플랑크톤의 영양염 흡수 기작인 Michaelis-Menten 식은 그 기원이 효소 흡수 기작(enzyme uptake kinetics)이고 이는 Dugdale (1967) 이 처음으로 해양 생태학 분야에 소개하였는데, 이 식은 개체가 아닌 군집의 생리반응을 가정하고 적용되었다. 그렇지만, 많은 모델 연구자들은 이러한 배경과 기원에 대한 문제의식 없이 이를 무비판적으로 수용 및 사용해 온 사례가 많다.

Franks (2009)가 강조하는 다른 한 가지는 현장에서 관측 또는 실험 되는 대상(상태 변수)이 모델 연구자들이 묘사를 하려 하는 대상과 동일한 지에 대한 검토를 해야 한다는 것이다. 다시 말해, 검증하려는 자료의 성격에 맞지 않는 형태로 지배 방정식(가설)이 세워졌다면 그 모델은 기각되어야 한다. 예를 들면, 식물플랑크톤의 단위는 엽록소(Chl. *a*)인데, 모델 연구자들이 보통 사용하는 단위는 질소와 같은 단위 원소이다. 물론, 화폐의 전환이 개입되며, 흔히 쓰이는 식이 C:Chl 비율과 Redfield 비율이다. 엽록소에서 탄소 그리고 질소로 두 번의 화폐 전환이 이뤄진다. 그러나, 실제 해양 생태계는 이러한 선형적인 전환이 가능할 만큼 단순하지 않다. 물론, 식물플랑크톤 생물량을 직접 탄소량으로 측정하는 연구자들은 많지 않고, 때문에 모델 검보정을 위한 자료 또한 많지 않다는 현실로 보면, 그의 주장은 너무 원칙적이라고 할 수 있지만, 중요한 내용이다. 결론적으로 그는 최근 20여 년 동안 하위 영양 단계의 생태 역학을 설명하기 위해 사용된(N-P-Z 형태의) 파라미터 기법을 넘어선 혁신적인 접근 방법을 호소하고 있다. 가능한 얘기다. 왜냐하면, 모든 과학 발전이 그렇듯이, 고정관념을 깨며, 기존의 흐름을 바꾸는 데 한 획을 긋는 선구적인 노력은 항상 있어 왔고, 이러한 노력들은 앞으로도 있을 것이며, 다음 이어질 새로운 흐름을 한 동안 주도할 것이기 때문이다.

관측 기술이 발전하고, 자료가 방대해 질수록 수집된 정보를 체계적으로 정리할 필요가 있다. 모델링은 이러한 종합적인 접근 방법에 없어서는 안될 도구이다. 따라서, 자료 수집과 모델링은 상호 보완적이다. 한국에서도 해양 생태 모델에 대한 관심이 갈수록 높아지

고 있으며, “자료의 총화와 모델링”이라는 형태로 내용을 정리하려는 시도들도 눈에 띄게 많아졌다. 현장 및 실험 중심의 연구자와 모델 연구자가 주축이 되어 테스트베드(testbed)를 중심으로 수행되는 학제간 공동연구가 더 활발하게 이루어졌으면 하는 바람이다.

사 사

저자들은 익명의 심사자 분들께서 해주신 건설적인 비판과 제안에 감사드립니다. 본 논문은 국토해양부의 재원으로 한국해양과학기술진흥원의 일부 지원을 받아 수행된 연구임(해양기인 중장기 기후변동의 역학적 연구와 예측기술 개발).

참고문헌(References)

- Blower, S. and J. Roughgarden, 1987. Population dynamics and parasitic castration: a mathematical model, *American Naturalist*, **129**: 730–754.
- DeCoursey, D.G. 1992. Developing models with more detail: do more algorithms give more truth? *Weed Technology*, **6**: 709–715.
- Denman, K.L., 1993. Scale-determining biological-physical interactions in oceanic food webs, *In: Aquatic Ecology, Pattern and Process*, 377–402 pp.
- Denman, K.L. and M.A. Peña, 1999. A coupled 1-D biological/physical model of the northeast subarctic Pacific Ocean with iron limitation. *Deep-Sea Research II*, **46**: 2877–2908.
- Doney, S.C., D.M. Glover and R.G. Najjar, 1996. A new coupled, one-dimensional biological-physical model for the upper ocean: Applications to the JGOFS Bermuda Atlantic Time-series Study (BATS) site. *Deep-Sea Research II*, **43**: 591–624.
- Doney, S.C., J.A. Kleypasa, J.L. Sarmiento and P.G. Falkowski, 2002. The US JGOFS Synthesis and Modeling Project—An introduction. *Deep-Sea Research II*, **49**: 1–20.
- Dugdale, R.C., 1967. Nutrient limitation in the sea: dynamics, identification, and significance. *Limnology and Oceanography*, **12**: 685–695.
- Dugdale, R.C., 1976. Modeling. *In: The Sea*, **6**: 789–806.
- Eigenheer, A., W. Kuhn and G. Radach, 1996. On the sensitivity of ecosystem box model simulations on mixed-layer depth estimates, *Deep-Sea Research I*, **43**: 1011–1027.
- Eppley, R.W., 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fisheries Bulletin*, **70**: 1063–1085.
- Evans, G.T. and J.S. Parslow, 1985. A model of annual plankton cycles. *Biological Oceanography*, **3**: 327–347.
- Fasham, M.J.R., H.W. Ducklow and S.M. Mckelvie, 1990. A nitrogen based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer, *Journal of Marine Research*, **48**: 591–639.
- Fasham, M.J.R., J. L. Sarmiento, R. D. Slater, H.W. Ducklow and R. Williams, 1993. A seasonal three-dimensional ecosystem model of nitrogen cycling in the North Atlantic euphotic zone: A comparison of the model results with observation from Bermuda Station “S” and OWS “India”, *Global Biogeochemical Cycles*, **7**: 417–450.
- Fasham, M.J.R. and G.T. Evans, 1995. The use of optimization techniques to model marine ecosystem dynamics at the JGOFS sta-

- tion at 17°N 20°W, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **348**: 203–209.
- Fennel, W., 2008. Towards bridging biogeochemical and fish-production models, *Journal of Marine Systems*, **71**: 171–194.
- Franks, P.J.S., J.S. Wroblewski and G.R. Flierl, 1986a. Behavior of a simple plankton model with food-level acclimation by herbivores, *Marine Biology*, **91**: 121–129.
- Franks, P.J.S., J.S. Wroblewski and G.R. Flierl, 1986b. Prediction of phytoplankton growth in response to the frictional decay of a warm-core ring, *Journal of Geophysical Research*, **91**: 7603–7610.
- Franks, P.J.S., 1995. Coupled physical-biological models in oceanography, *Review of Geophysics Supplement*, July: 1177–1187.
- Franks, P.J.S., 2009. Planktonic ecosystem models: perplexing parameterizations and a failure to fail, *Journal of Plankton Research*, **31**: 1299–1306.
- Freedman, G.I., 1980. Single-species growth, In: *Deterministic Mathematical Models in Population Ecology*, 3–19 pp.
- Freedman, G.I., 1980. Chapters 3, 4 and 5, In: *Deterministic Mathematical Models in Population Ecology*, 33–109 pp.
- Friedrichs, M.M., R.R. Hood, J.D. and Wiggert, 2006. Ecosystem model complexity versus physical forcing: Quantification of their relative impact with assimilated Arabian Sea data, *Deep-Sea Research II*, **53**: 576–600.
- Fulton, E.A., A.D.M. Smith and C.R. Johnson, 2003. Effect of complexity on marine ecosystem models, *Marine Ecology Progress Series*, **253**: 1–16.
- Horne, J.K. and D.C. Schneider, 1994. Analysis of scale-dependent processes with dimensionless ratios, *Oikos*, **70**: 201–211.
- Hurtt, G.C. and R.A. Armstrong, 1999. A pelagic ecosystem model calibrated with BATS and OWSI data, *Deep-Sea Research II*, **46**: 27–61.
- Ito, S, M.J. Kishi, K. Kurita, Y. Oozeki, Y. Yamanaka, B.A. Megrey and F.E. Werner 2004. A fish bioenergetics model application to Pacific saury coupled with a lower trophic ecosystem model, *Fisheries Oceanography*, **13**(Suppl 1): 111–124.
- Ivelev, V.S., 1955. Experimental ecology of the feeding of fishes, *Pishepromizdat*. Moscow. 302pp (translated from the Russian by D. Scott (1969), New Haven, Yale University Press).
- Large, W. G., J. C. McWilliams and S. C. Doney, 1994: Oceanic vertical mixing: a review and a model with a nonlocal boundary layer parameterization. *Review Geophysics*, **32**: 363–403.
- Lawson, L.M., E.E. Hofmann and Y.H. Spitz, 1996. Time series sampling and data assimilation in a simple marine ecosystem model, *Deep Sea Research II*, **43**: 625–651.
- Lotka, A.J., 1925. *Elements of Physical Biology*, Williams and Wilkins.
- Martin, J.H. and S.E. Fitzwater, 1988. Iron deficiency limits phytoplankton growth in the north-east Pacific subarctic, *Nature* **331**: 341. doi:10.1038/331341a0.
- Matear, R.J., 1995. Parameter optimization and analysis of ecosystem models using simulated annealing: A case study at Station P, *Journal of Marine Research*, **53**: 571–607.
- Malthus, T.R., 1798. *An Essay on the Principle of Population*. Johnson, London.
- Megrey, B.A., K.A. Rose, R. A. Klumb, D.E. Hay, F.E. Werner, D.L. Eslinger and S.L. Smith 2007. A bioenergetics-based population dynamics model of Pacific herring (*Clupea harengus pallasi*) coupled to a lower trophic level nutrient–phytoplankton–zooplankton model: description, calibration, and sensitivity analysis, *Ecological Modelling*, **202**: 144–164.
- Michaelis, L. and M. Menten, 1913. Die Kinetik der Invertinwirkung, *Biochem. Z.*, **49**: 333–369.
- Mills, E.L., 1989. Disciplined thinking in biological oceanography: phytoplankton dynamics, physical oceanography and Riley’s “synthetic method”, In: *Biological Oceanography, An Early History*, 1870–1960, pp. 282–309.
- O’Brien, J.J. and J.S. Wroblewski, 1971. On advection in phytoplankton models, *Journal of Theoretical Biology*, **38**: 197–202.
- Prunet, P., J.F. Minster, V. Echevin and I. Dadou, 1996a. Assimilation of surface data in a one-dimensional physical biogeochemical model of the surface ocean: 1. Adjusting a simple trophic model to chlorophyll, temperature, nitrate, and $p\text{CO}_2$ data, *Global Biogeochemical Cycles*, **10**: 139–158.
- Prunet, P., J.F. Minster, D. Ruiz-Pino and I. Dadou, 1996b. Assimilation of surface data in a one-dimensional physical biogeochemical model of the surface ocean: 1. Method and preliminary results, *Global Biogeochemical Cycles*, **10**: 111–138.
- Riley, G.A., 1946. Factors controlling phytoplankton populations on Georges Bank, *Journal of Marine Research*, **6**: 54–73.
- Rudstam, L.G., 1988. Exploring the dynamics of herring consumption in the Baltic: applications of an energetic model of fish growth, *Kieler Meeresforschung Sonderheft* **6**: 321–322.
- Spitz, Y.H., J.R. Moisan, M.R. Abott and J.G. Richman, 1998. Data assimilation and a pelagic ecosystem model: Parameterization using time series observations, *Journal of Marine System*, **16**: 51–68.
- Steele, J.H. and M.M. Mullin, 1976. Zooplankton dynamics, In: *The Sea*, **6**: 857–890.
- Steele, J.H. and B.W. Frost, 1977. The structure of plankton communities, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **270**: 485–534.
- Vallino, J.J., 2000. Improving marine ecosystem models: Use of data assimilation and mesocosm experiments, *Journal of Marine Research*, **58**: 117–164.
- Verhulst, P.-F., 1838. Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement. *Correspondance mathématique et physique* **10**: 113–121. Retrieved 09/08/2009.
- Volterra, V., 1926. Variazioni e fluttuazioni del numero d’individui in specie animali conviventi, *Mem. Acad. Lincei Roma*, **2**: 31–113.
- Walsh, J.J., 1972. Implications of a systems approach to oceanography. *Science*, **176**: 969–975.
- Wroblewski, J.S., 1977. A model of phytoplankton plume formation during variable Oregon upwelling. *Journal of Marine Research*, **35**: 357–394.
- Wroblewski, J.S. and J.J. O’Brien, 1981. On modeling the turbulent transport of passive biological variables in aquatic ecosystems, *Ecological Modelling*, **12**: 29–44.
- Wroblewski, J.S., 1983. The role of modeling in biological oceanography. *Ocean Science and Engineering*, **8**: 245–285.

2013년 1월 4일 원고접수

2013년 2월 4일 수정본 접수

2013년 2월 5일 수정본 채택

담당편집위원: 이충일