Journal for History of Mathematics
Vol. 29 No. 6 (Dec. 2016), 353–363
http://dx.doi.org/10.14477/jhm.2016.29.6.353

A Historical Study on the Representations of Diffusion Phenomena in Mathematical Models for Population Changes of Biological Species

생물 종의 개체 수 변화를 기술하는 수학적 모델의 확산현상 표현에 대한 역사적 고찰

SHIM Seong-A 심성아

In mathematical population ecology which is an academic field that studies how populations of biological species change as times flows at specific locations in their habitats, PDE models have been studied in many aspects and found to have different properties from the classical ODE models. And different approaches to PDE type models in mathematical biology are still being tried currently. This article investigate various forms to express diffusion effects and review the history of PDE models involving diffusion terms in mathematical ecology. Semi-linear systems representing the spatial movements of each individual as random simple diffusion and quasi-linear systems describing more complex diffusions reflecting interspecific interactions are studied. Also it introduce a few of important problems to be solved in this field.

Keywords: population ecology, diffusion, semi-linear system, quasi-linear system; 개체 수 생태학, 확산, 반선형 시스템, 준선형 시스템.

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

1 개요

수리생물학(mathematical biology)의 한 분야인 개체 수 생태학(population ecology)이 다루는 수학적 모델에서 일정한 영역의 서식지 안에서 상호작용하는 두 생물 종의 개체수 변화를 나타내는 방식에 대하여 이전의 연구 [36]에서 살펴보았다. 이 논문에서는 두 생물 종의 상호작용뿐만 아니라 서식 영역 안에서 개체들의 무작위 이동을 고려하는 확산(diffusion)의 개념을 도입한 수학적 모델의 역사에 대하여 고찰하고자 한다.

SHIM Seong-A: Dept. of Math. Sungshin Women's University E-mail: shims@sungshin.ac.kr
Received on Dec. 4, 2016, revised on Dec. 20, 2016, accepted on Dec. 23, 2016.

개체 수 생태학(population ecology)은 1924년 Lotka의 논문과 또 그와 독립적인 연구인 1926년 Volterra의 논문에서 시작되었다. 이 논문에서 제안되었던 식 (1.1)과 (1.2) 형태의 모델들은 이후에 각각 Classical Lotka-Volterra Prey-Predator Model과 Classical Lotka-Volterra Competition Model이라 일컬어지고 있다(이 모델들에 대한 자세한 설명은 [36] 참조).

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = u(a - bv) & \text{for } t \in (0,\infty), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = v(-c + du) & \text{for } t \in (0,\infty), \\ u(0) = u_0 \geq 0, \quad v(0) = v_0 \geq 0 \end{cases} \tag{1.1}$$

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = u(a_1 - b_1 u - c_1 v) & \text{for } t \in (0,\infty), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = v(a_2 - b_2 u - c_2 v) & \text{for } t \in (0,\infty), \\ u(0) = u_0 \geq 0, \quad v(0) = v_0 \geq 0 \end{cases} \tag{1.2}$$

Classical Lotka-Volterra Model들은 상호작용하는 생물 종의 개체 수 밀도 사이의 관계식을 아주 단순화된 상미분방정식으로 나타내고 있지만, 이 모델에 기초한 계산들이 실질적으로 가치가 있는 여러 결과를 제공하고 있으며, 현재까지도 이 분야의 새로운 연구들의 기초가 되고 있다.

초기의 Classical Lotka-Volterra 모델은 시간을 변수로 생물 종의 개체 수 밀도 사이의 관계의 변화를 살펴보는 것이어서, 개체들의 공간적인 분포의 변화(spatial variation)는 고려하지 않았다. 하지만 개체들이 위치에 따라 다르게 움직일 수 있는 일반적인 상황에 대한 모델의 필요성에 의하여 시간 변수와 공간 변수를 함께 고려하는 편미분방정식 형태가 이어 등장하게 되었다. 이러한 과정에서 제안된 방정식들은 정해진 서식 공간 안에서 두 생물 종 개체들의 확산효과(diffusion effects)와 두 종 사이의 상호작용을 수식화하여 개체 수의 변화를 살펴보기 위한 것이었다. 확산효과를 도입한 초기 모델의 간단한 예로 경쟁관계 모델 (1.2)에 확산계수 d_1, d_2를 추가한 다음과 같은 '반선형(semilinear)' 모델을 들 수 있다. 여기에서 반선형 미분방정식이란 미분의 차수가 가장 높은 항들이 선형(linear)인, 즉 함수 u의 최고차미분에 곱해진 계수가 함수 u에 의존하지 않는 형태의 미분방정식을 말한다.

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = d_1 \Delta u + u(a_1 - b_1 u - c_1 v) & \text{for } t \in (0,\infty),\ X \in \Omega \\ \frac{\partial v}{\partial t} = d_2 \Delta v + v(a_2 - b_2 u - c_2 v) & \text{for } t \in (0,\infty),\ X \in \Omega \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial v}{\partial \nu} = 0 & \text{on } \partial\Omega \times (0,\infty), \\ u(X,0) = u_0(X) \geq 0, \quad v(X,0) = v_0(X) \geq 0 & \text{for } X \in \overline{\Omega} \end{cases} \tag{1.3}$$

위에서 Ω가 $\mathbb{R}^2$의 영역인 경우, $X = (x,y)$를 나타내며, 함수 $u(X,t)$에 대하여 $\Delta u = u_{xx} + u_{yy}$를 의미하며, $v(X,t)$에 대해서도 마찬가지이다. 그리고 ν는 영역 Ω의 경계인 $\partial\Omega$의 바깥쪽 방향의 법선벡터를 나타낸다. 그리고 위 식에서 나타나는 상수들 d_i, a_i, b_i, c_i $(i,j = 1,2)$에 대한 설명은 제2절에서 모델 (2.6)에 대한 부분과 같다. 제2절에서 (1.3), (2.6)를 포함하는 반선형 모델들에 대하여 고찰한다.

이후 무작위적 움직임에 의한 확산을 나타내는 항들 $d_1\Delta u$와 $d_2\Delta v$를 더 일반적인 형태로 나타낸 '준선형(quasilinear)' 모델들이 등장하게 되었다. 여기에서 준선형 미분방정식이란 미분의 차수가 가장 높은 항들에 곱해진 계수가 더 낮은 차수의 미분들로 이루어진 형태의 미분방정식을 말한다. 준선형 모델의 한 예로 다음의 식 (1.4)는 경쟁관계 확산모델 (1.3)에서 확산을 나타내는 항들을 일반화한 형태이다.

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \Delta[u(d_1 + \alpha_{11}u + \alpha_{12}v)] + u(a_1 - b_1 u - c_1 v) & \text{for } t \in (0,\infty),\ X \in \Omega \\ \frac{\partial v}{\partial t} = \Delta[v(d_2 + \alpha_{21}u + \alpha_{22}v)] + v(a_2 - b_2 u - c_2 v) & \text{for } t \in (0,\infty),\ X \in \Omega \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial v}{\partial \nu} = 0 & \text{on } \partial\Omega \times (0,\infty), \\ u(X,0) = u_0(X) \geq 0, \quad v(X,0) = v_0(X) \geq 0 & \text{for } X \in \overline{\Omega} \end{cases} \tag{1.4}$$

위 식에 새로 등장하는 상수들 중에서 α_{11}과 α_{22}는 self-diffusion, α_{12}과 α_{21}는 cross-diffusion 계수라고 일컬어지며, 이들을 도입함으로써 상호작용하는 종들의 확산 정도가 서로에 의하여 영향을 받는 다양한 상황을 식으로 표현하게 되었다. 제3절에서 이러한 준선형 모델들에 대하여 고찰한다.

마지막으로 제4절에서는 확산을 고려한 모델들에 대하여 해결되어야 할 중요한 몇 가지 연구 주제들에 대하여 살펴본다.

2 무작위 확산을 도입한 반선형(semilinear) 모델들

생물 종들 사이의 상호작용은 공간변수에 대한 개체 수 밀도 함수의 변화율 자체보다는 영역의 임의의 극소 부분에서 그 지점을 통과하는 개체 수 흐름의 총량(the net population flux)과 밀접하다. 따라서 생물 종들 사이의 상호작용을 수식으로 적절히 표현하고자 할 때 각 개체의 이동 기제에 대한 분석이 바탕이 된다.

생물 개체의 이동 기제를 나타내기 위하여 앞서 알려진 비생물적인 양들의 이동에 대한 여러 현상들을 생각해볼 수 있다. 온도의 분포가 고르지 않은 공간에서 열이 온도가 높은 부분에서 낮은 부분으로 흐르는 전도현상(conduction)이 일어나고, 물질의 밀도가 고르지않게 분포된 경우 물질의 흐름이 밀도가 높은 곳에서 낮은 곳으로 형성되는 확산현상(diffusion)이 일어난다. 또 공기의 흐름에 따라 열이 이동하는 대류현상(convection)이나 이류현상(advection)도 있다. 생물 개체들의 이동 기제는 물질이나 열의 이동과는 다르지만, 생물 개체 수 밀도의 확산에 대한 연구의 시작 단계로 개체들이 통계적 물리에서 생각하는 입자들과 같이 무작위로 이동한다고 가정하는 연구들이 나타났다. 1906년에 발표된 Pearson과 Blakeman [27]의 연구와 1911년에 발표된 Brownlee [3]의 연구 등에서 그러한 생각들이 시작되었고, 이후 유전자의 확산이나 전염병의 확산 모델에 개체들의 무작위 이동을 적용한 1937년 Fisher [6], 1937년 Kolmogorov et al. [16], 1948년 Kendall [12] 등의 연구들이 이어졌다. 생물 개체군의 무작위 확산에 대한 수학적 이론은 1951년

Skellam [37]에 의하여 정립되었다고 볼 수 있다. 확산을 도입한 초기 모델의 예로 1937년에 Fisher [6]에 의하여 제시된 1차원 모델은 다음과 같다.

$$\frac{\partial u}{\partial t} = ku\left(1 - \frac{u}{K}\right) + d\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} \tag{2.5}$$

여기에서 k, d, K는 양의 상수이다. 이 모델은 어떤 종의 집단에서 선호되는 유전자의 공간적 확산을 표현하기 위하여 제안된 것이었다.

'무작위적 운동에 의한 확산' 효과를 고려하여 확산계수 d_1, d_2를 갖는 (1.3) 형태의 모델들과 그 해에 대하여 광범위한 연구들이 계속 이어졌다. 이들 연구에서 다루었던 여러 생태학적 모델의 예로 Lotka-Voltarra Prey-Predator Model을 확장하여 얻은 '반선형 포물형(semi-linear parabolic)' 시스템 (1.3)과 다음의 (2.6) 등을 들 수 있다.

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = d_1 \Delta u + u(a_1 - b_1 u - c_1 v) & \text{for } t \in (0,\infty),\ X \in \Omega \\ \frac{\partial v}{\partial t} = d_2 \Delta v + v(-a_2 + b_2 u - c_2 v) & \text{for } t \in (0,\infty),\ X \in \Omega \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial v}{\partial \nu} = 0 & \text{on } \partial\Omega \times (0,\infty), \\ u(X,0) = u_0(X) \geq 0, \quad v(X,0) = v_0(X) \geq 0 & \text{for } X \in \overline{\Omega} \end{cases} \tag{2.6}$$

여기에서 서식공간을 나타내는 $\Omega \subset \mathbb{R}^n$는 유계인 매끈한 영역이고, d_i, a_i, b_i, c_i $(i = 1, 2)$들은 양의 상수이다. 식 (2.6)에서 $u = u(X,t)$와 $v = v(X,t)$는 음이 아닌 함수들로서, 두 종의 개체 수 밀도를 나타낸다. d_1과 d_2는 두 종 각각의 확산계수(diffusion rates)를 나타내고, a_1과 a_2는 종 내에서의 성장률(the intrinsic growth rates), b_1과 c_2는 종 내에서의 경쟁(the intra-specific competitions), b_2와 c_1는 두 종 사이의 경쟁(the inter-specific competitions)을 나타내는 계수들이다.

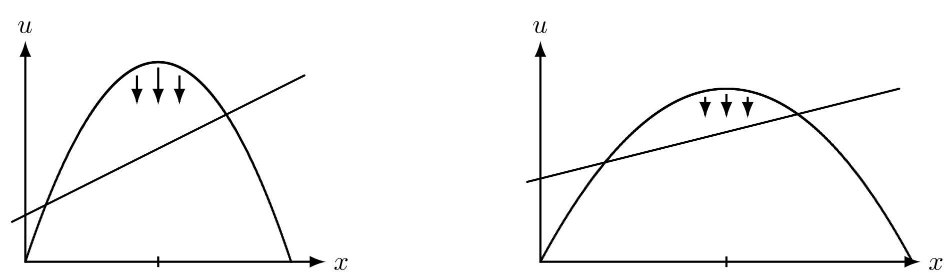

Figure 1. The rate of change u_t increases as the absolute value of u_{xx} increases in the equation $u_t = u_{xx}$ (the smoothing effect of diffusion); $u_t = u_{xx}$일 때에는 u_{xx}의 절댓값이 클수록 시간에 따른 변화율 u_t도 커진다(확산의 smoothing effect).

서식공간인 유클리드 공간의 한 영역 $\Omega \subset \mathbb{R}^n$ 내의 각 위치 X와 시간 t에 대하여 상호작용하는 두 생물 종의 개체 수 밀도를 각각 함수값 $u(X,t)$와 $v(X,t)$로 나타낸다. 서식영역 안에서 각 개체들이 확산하는, 즉 퍼져나가는 행태는 그 종의 특성에 따라 다양하다. 그 중 가장 단순한 행태는 열, 화학물질의 농도, 미생물의 밀도 등과 같이 밀도가

높은 곳에서 낮은 곳으로 각 개체가 확률적으로 퍼져나가는 '무작위적 운동에 의한 확산 (diffusion by random motion)' 방식이다. 이러한 무작위적 운동에 의한 확산을 수학적 모델에서 Δu, Δv 항들을 이용하여 나타낼 수 있다. 여기에서 Δu은 함수 $u = u(X,t)$의 공간변수 $X = (x_1, x_2, \cdots, x_n)$에 대한 2계 편미분들의 합을 나타낸다. 즉, $\Delta u = u_{x_1x_1} + u_{x_2x_2} + \cdots + u_{x_nx_n}$이다. 가늘고 긴 유리관 속에 미생물을 배양하는 경우에는 서식공간을 1차원 유클리드 공간의 한 영역 $\Omega \subset \mathbb{R}$로 나타낼 수 있다. 이때 Δu는 함수 $u = u(x,t)$의 1차원 변수 x에 대한 2계 미분을 나타내게 된다. 즉 $\Delta u = u_{xx}$이다. 위의 ⟨Figure 1⟩의 두 그림에서 함수 u의 그래프가 더 볼록할수록 2계 미분 u_{xx}의 절댓값이 크다. 이 사실에 의하여 $\Delta u = u_{xx}$ 꼴의 미분방정식의 해가 되는 함수 $u = u(x,t)$는 x-축을 따라 밀도의 변화가 심한 영역에서는 시간에 따른 변화율 u_t가 커지는 성질을 갖게 된다. 이러한 현상을 확산(diffusion)의 smoothing effect라고 한다. 여기에서 $u_t = u_{xx}$는 열 방정식(the heat equations)의 기본형이며 확산방정식(diffusion equation)이라고도 불린다.

반선형 포물형에 대한 연구는 1952년 Turing [41], 1959년 Carslaw [4], 1975년 Murray [23], 1977년 Othmer [25], 1978년 Mimura and Nishida [22], 1978년 Conway, Hoff, and Smoller [5], 1982년 Kishimoto [13], 1983년 Kishimoto, Mimura, and Yoshida [14] 등으로 활발하게 전개되었다. 이러한 연구들을 통하여 확산을 고려한 반선형 포물형 모델들이 상미분방정식 시스템으로 표현되었던 (1.1)과 (1.2) 형태의 classical model들과 비교하여 다른 성질을 가진다는 사실을 여러 측면에서 밝혀졌다. Turing은 [41]에서 서로 상호반응하는 두 종류의 화학물질이나 유전물질의 확산에 대한 모델들로 위의 (1.3), (2.6)과 유사한 반선형 시스템 형태의 모델을 연구하여 균일하지 않은 패턴을 가지는 안정적인 해가 존재할 수 있다는 중요한 특성을 밝혀냈다. 이는 이전의 상미분방정식 시스템에서는 발견할 수 없는 성질이었다. 그리고 또 상미분방정식 시스템에서는 안정적이었던 균일한 해가 확산(diffusion)이 포함된 반선형 미분방정식 시스템에서는 비안정적으로 바뀐다는 'diffusion-driven instability', 혹은 'Turing intstability' 라고 불리는 사실도 밝혀졌다. Diffusion이 포함된 반선형 Lotka-Volterra 시스템에 대하여 상수 평형상태들의 안정성은 항상 보장되는 것이 아니라, 서식영역 Ω의 크기와 경계조건 등에 의존하는데, Ω가 유계이면 상수가 아닌 안정적인 평형상태가 존재하지 않는다는 사실이 [23], [22] 등의 논문에서 밝혀졌다. 따라서 유계인 영역에서 정의된 반선형 Lotka-Volterra 시스템으로부터는 공간적 변이가 있는 평형상태를 얻을 수 없음을 알 수 있다. [5]와 [25]에서 얻어진 결과는 일반적으로 이류 항(advection terms), 확산계수(diffusion), 비선형 반응함수(nonlinear reactions), 임의의 초기 조건, zero Neumann boundary conditions을 가지는 weakly coupled multi-species systems에 대하여, 확산계수가 어떤 값 이상이면 그 해는 항상

공간적으로 균일한 함수로 지수적으로 수렴한다는 사실이다. 즉, 확산계수의 smoothing effect가 반응함수의 source and sink effect보다 강하면 공간적인 패턴이 점근적으로 나타날 수 없다는 것이다. 이와 비교하여 세 가지 생물 종에 대한 Lotka-Volterra 시스템은 안정적이면서 공간적으로 균일하지 않은 진동하는 평형상태를 가질 수 있다는 사실이 [13]와 [14]에서 보여졌다. 이후 2008년 [35]에서 Lotka-Voltarra Competition 모델을 확장하여 얻은 반선형 포물형(semi-linear parabolic) 시스템 (1.3)에 대하여 시간에 따르는 대역적인 해(time global solutions)의 점근적인 성질을 규명하였다.

3 상호작용이 반영된 복합적 확산을 도입한 준선형(quasi -linear) 모델들

반선형 포물형(semi-linear parabolic) 시스템의 확산 항들 $d_1\Delta u$ 와 $d_2\Delta v$는 서식 공간에서 두 생물 종이 비유기체의 움직임처럼 무작위적으로 이동한다는 가정을 나타내고 있는 것이다. 이러한 가정이 합당한 생태학적 상황들도 있지만, 어떠한 위치나 개체 구성 방식에 대한 선호, 기피의 경향이 있는 경우도 존재한다. Skellam은 1951년 [37], 1972년 [38], 1973년 [39]의 연구에서 생물학적 확산이 단순히 무작위적이라고는 할 수 없다는 문제를 제기하였다. 동물 집단의 움직임은 단순히 퍼져나가는 것만 있는 것이 아니다. 곤충, 어류, 새들이 무리를 이루어 움직이는 것이나, 들소 등이 무리를 지어 이동하는 것은 확산과는 반대되는 현상으로 개체들 사이의 상호작용과 행동양식에 기인하는 효과이다. 동물의 움직임이 비유기체의 운동과 다른 점으로서 중요한 것은 이러한 '확산(spreading)'과 '응집(concentration)'의 미묘한 균형이다. 개체들의 확산이 생물 종의 내부적 관계, 또는 다른 생물 종과의 외부적 관계와 결합되면, 생태계의 불안정성을 야기할 수 있다(1952년 Segel and Jackson [30], 1974년 Levin [20]). 이는 형태형성학(morphogenesis)의 동역학 이론(the dynamic theory)에서 유명한 튜링효과(Turing effect, 1952년 Turing [41])를 생태학에 적용한 것으로 이해될 수 있다. 생물 종의 개체들 사이에 작용하는 힘은 시간에 따르는 개체들의 흐름을 형성하기도 한다. 이러한 맥락에서 반선형(semi-linear) 시스템에서 다루었던 확률적 단순 확산이 아닌 상호작용이 반영된 복합적인 확산을 도입한 것은 1978년 발표된 Shigesada, Kawasaki, Teramoto의 논문 [31]이다. 그 논문에서 다음의 식 (3.1)을 포함하는 종류의 준선형(quasi-linear) 시스템을 제시하고 그에 대하여 수치해석적 방법으로 분석하였다. 그들이 얻어낸 결과는 (3.1)과 같은 종류의 준선형 시스템이 공간적인 변화를 갖는 안정적 평형 상태를 가질 수 있다는 것이었고, 이 결과는 준선형(quasi-linear) 시스템이 반선형(semi-linear) 시스템과는 다른 성질을 갖는다는 사실을 의미한다. 준선형 시스템 (3.1)은 무작위적 움직임에 의한 확산을 나타내는 diffusion term $d_1\Delta u$와 $d_2\Delta v$를 더 일반적인 형태로 나타낸 포식자-먹이 관계의 반응함수를 갖는

모델이다.

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \Delta[u(d_1 + \alpha_{11}u + \alpha_{12}v)] + u(a_1 - b_1u - c_1v) & \text{for } t \in (0,\infty), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = \Delta[v(d_2 + \alpha_{21}u + \alpha_{22}v)] + v(-a_2 + b_2u - c_2v) & \text{for } t \in (0,\infty), \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial v}{\partial \nu} = 0 & \text{on } \partial\Omega \times (0,\infty), \\ u(X,0) = u_0(X) \geq 0, \quad v(X,0) = v_0(X) \geq 0 & \text{in } \overline{\Omega} \end{cases} \tag{3.1}$$

여기에서 서식공간을 나타내는 $\Omega \subset \mathbb{R}^n$ 는 유계인 매끈한 영역이고, α_{ij} $(i, j = 1, 2)$는 음이 아닌 상수들이고, d_i, a_i, b_i, c_i $(i = 1, 2)$ 들은 양의 상수이다. 통상적으로 α_{11} 과 α_{22} 는 self-diffusion pressures라고 부르며, α_{12}와 α_{21}은 cross-diffusion pressures라고 부른다. α_{ij} $(i, j = 1, 2)$을 도입함으로써 시스템 (3.1)은 서로 경쟁하는 반응관계에 있는 두 생물종의 확산에 서로의 공간적 분포가 압력으로 영향을 주는 다양한 상황을 반영할 수 있게 되었다. $\alpha_{11} = \alpha_{12} = \alpha_{21} = \alpha_{22} = 0$이면 시스템 (3.1)은 Lotka-Voltera competition-diffusion system (2.6)이 된다. Cross-diffusion과 self-diffusion이 포함된 준선형 Lotka-Volterra 시스템에 대하여 증명된 사실들을 바탕으로 하여, 일반적으로 Self-diffusion은 공간적 변이를 없애는 방향으로 작용하고, Cross-diffusion은 시스템의 해에 대하여 불안정성을 증가시키는 역할을 한다고 믿어지고 있다. 그와 관련된 결과로서, [8]에서 cross-diffusion과 self-diffusion을 갖는 생태학적 개체수 변화 모델을 구성하여, cross-diffusion이 두 생물종이 서식 공간 내에서 지역을 나누어 분리되는 평형상태를 가질 수 있음을 보였다. cross-diffusions에 대한 더 자세한 이론적 배경은 Okubo and Levin [24]을 참조할 수 있다.

준선형 시스템 (3.1)과는 다른 형태의 반응함수를 가지는 모델에 대한 연구로 [15], [19], [26], [29], [35], [40], [42] 등이 있다. 예를 들어 [35]에서 Holling type의 반응함수를 가지는 다음의 준선형 시스템 (3.2)에 대한 결과를 발표하였다. 그 논문에서 시스템 (3.2)의 해에 대한 W_2^1 bound를 얻고, 그를 바탕으로 해의 시간에 따른 대역적 존재성을 증명하였다.

$$\begin{cases} u_t = (d_1u + \alpha_{12}uv)_{xx} + u(a_1 - b_1u - \frac{c_1v}{1+qu}) & \text{in } [0,1] \times (0,\infty), \\ v_t = (d_2v + \alpha_{21}uv)_{xx} + v(a_2 + \frac{b_2u}{1+qu} - c_2v) & \text{in } [0,1] \times (0,\infty), \\ u_x(x,t) = v_x(x,t) = 0 & \text{at } x = 0, 1, \\ u(x,0) = u_0(x) \geq 0, \quad v(x,0) = v_0(x) \geq 0 & \text{in } [0,1], \end{cases} \tag{3.2}$$

여기에 새로 등장하는 계수 q는 양의 상수를 나타낸다. 이러한 형태의 반응함수에 대한 자세한 내용은 [7], [10], [17], [21], [28] 등을 참조할 수 있다. Cross-diffusion을 포함하는 타원형 시스템에 대한 해의 존재성과 안정성 여부에 관련한 연구들의 예로 [1], [18], [19], [29] 등의 논문 등이 있다.

Cross-diffusion을 포함하는 일반적인 포물형 시스템에 대하여, 국소적으로 해가 존재한다는 사실이 [2]에서 밝혀졌다. 시스템 (1.4), (3.1), (3.2) 등은 [2]의 Introduction에 제시된 예 (7), (8)의 특별한 경우에 해당한다. 이 결과는 만일 우리가 이러한 모델에 대

하여 maximal existence time T에 의존하지 않는 uniform bound를 얻을 수 있다면, 주어진 시스템에 대한 해의 대역적 존재성이 따라온다는 것을 의미한다. 그리고 부가적으로, 초기 함수 u와 v가 W_2^2 공간에 속한다면, 얻어진 boundness 결과 만으로 한 단계 높은 regularity를 얻는 W_2^1-boundness 결과를 도출할 수 있다는 것이다. [32]에서 준선형 Competition 시스템 (1.4)에 대하여 시간에 따른 대역적인 해의 존재성과 그 해의 Uniform pointwise boundedness가 증명되었고, 또한 확산계수 d_1, d_2가 큰 경우에 해의 수렴성을 보였다. Prey-Predator type의 cross-diffusion 시스템 (3.1)에 대한 해의 대역적 존재성과 수렴성이 [**?**], [34]에서 연구 되었다.

많은 종류의 곤충이나 동물의 종에서 개체들끼리 정보를 교환하는 방법으로 예리한 후각에 의존한다. 이러한 과정에 관계되는 화학물질들인 페로몬의 농도가 서식영역의 지점에 따라 다르게 분포할때, 개체들의 이동이 페로몬 농도가 높은 부분 또는 낮은 부분으로 향하는 지향성을 나타내는 현상을 'chemotaxis'라고 하며, 이는 단순히 무작위적으로 퍼지는 확산 (diffusion)과는 다른 성질을 가진다. 1971년 Keller와 Segel [11]이 제안한 다음의 모델 (3.3)은 단세포 아메바의 점균류 dictyostelium discoideum에서 나타나는 'cyclic-AMP' 라는 화학물질에 대한 지향성을 반영한 것이다.

$$\begin{cases} n_t = D\nabla n + \operatorname{div}(n\,\xi(a)\nabla a) + f(n) \\ a_t = D_a\nabla a + hn - ka \end{cases} \tag{3.3}$$

이 모델에 대하여 어떤 조건 하에서 'finite-time blow-up'이 일어나는지, 그리고 대역적인 해가 존재할 조건은 무엇인지 등에 대하여 광범위한 연구들이 이루어졌다 [9].

4 확산을 고려한 모델들에 대하여 해결되어야 할 연구 주제들

준선형 시스템에 관련된 연구는 현재 많은 수학자들이 활발하게 진행하고 있는 새롭게 확장되고 있는 분야이다. 해결해야 할 중요한 몇 가지 문제들로, d_1, d_2가 작을 때 non-constant steady-states가 나타나는가, periodic solution이 존재하는가, 긴 유한 시간 안에 공간적인 패턴이 형성 되는가의 여부 등이 본 연구의 과제의 하나이다. 그리고 일반화된 여러 가지 반응함수들과 diffusion의 여러 모양들이 결합된 생태학적 모델로 확장하는 연구가 필요하다. 또한 개체의 확산 범위에 비해 서식 영역이 충분히 큰 경우, 유계인 서식 영역 Ω 대신 $\mathbb{R}^2$ 전체를 정의구역으로 하는 cross-diffusion 시스템을 고려하여, 그때 해의 존재성과 정성적 성질을 밝히는 과제도 앞으로 해결되어야 할 중요한 문제이다. Cross-diffusion Competition 시스템과 Prey-Predator 시스템을 1차원의 정의구역에서 다루었던 [32] 등의 내용을 2차원 정의구역에 대하여 증명하는 것도 해결되어야 하며, 이후 일반적인 n-차원의 문제도 고려하여야 한다.

반선형 모델들에 대한 연구 과제 중에도 아직 해결되어야 할 여러 문제들이 남아 있다.

반선형 포물형(semi-linear parabolic) 시스템 (1.3) 또는 (2.6)의 diffusion term $d_1\Delta u$ 와 $d_2\Delta v$는 서식 공간에서 두 생물종이 비유기체의 움직임처럼 random하게 이동한다는 가정을 나타내고 있는 것이다. 이러한 모델들과 같이 확산계수 d_1, d_2를 갖는 수학적 모델들에 대하여 해결해야 할 중요한 과제들로, 먼저, d_1, d_2가 아주 작아서 population density의 spatial inhomogeneities가 어느 만큼의 시간 안에는 소멸되지 않는다면, 이 diffusive system이 아주 천천히 변하는 파동 모양의 해를 가질 수도 있음을 증명하고, 그 예를 구체적으로 찾는 문제가 있다. 또한 서식공간의 크기가 확산에 관련된 거리에 비해 충분히 큰 경우에는, 무한한 공간 정의구역에 대한 diffusive system을 고려하여, 이 경우에도 파동처럼 변하는 해를 가질 수 있음을 증명하는 것도 해결되어야 한다. 그리고 Competition이나 Prey-Predator type의 반응 함수뿐만 아니라, 일반화된 여러 가지 반응함수들과 diffusion의 여러 모양들이 결합된 생태학적 모델들을 이용하여, 실제 실험 결과와 데이터들을 해석하고 예측하는 것도 이 분야에서 중요한 과제이다.

References

1. E. AHMED, A. S. HEGAZI, A. S. ELGAZZAR, On persistence and stability of some biological systems with cross-diffusion, *Advances in Complex Systems* 7(1) (2004), 65–76.
2. H. AMANN, Non-homogeneous linear and quasilinear elliptic and parabolic boundary value problems, Function spaces, differential operators and nonlinear analysis (Friedrichroda, 1992), 9–126, Teubner-Texte Math. 133, Teubner, Stuttgart, 1993.
3. J. BROWNLEE, *The mathematical theory of random migration and epidemic distribution*, Proc. Roy. Soc. Edinburgh 31 (1911), 262–289.
4. H. S. CARSLAW, J. C. JAEGER, *Conduction of Heat in Solids, 2nd ed.*, Oxford Univ. Press, 1959.
5. E. CONWAY, D. HOFF, J. SMOLLER, Large time behavior of solutions of systems of nonlinear reaction-diffusion equations, *SIAM J. Appl. Math.* 35 (1978), 1–16.
6. R. A. FISHER, The wave of advance of advantageous genes, *Ann. Eugenics* 7 (1937), 353–369.
7. H. I. FREEDMAN, *Deterministic Mathematical Models in Population Ecology*, Marcel Dekker, New York, 1980.
8. M. E. GURTIN, Some mahematical models for population dynamics that lead to segregation, *Quart. J. Appli. Math.* 32 (1974), 1–9.
9. T. HILLEN, K. J. PAINTER, A user's guide to PDE models for chemotaxis, *Journal of Mathematical Biology* 58 (2009), 183–217.
10. 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.
11. E. F. KELLER, L. A. SEGEL, Model for chemotaxis, *J. Theor. Biol.* 30 (1971), 225–234.
12. M. G. KENDALL, A form of wave propagation associated with the equation of heat conduction, *Proc. Cambridge Phil. Soc.* 44 (1948), 591–593.

13. K. Kishimoto, The diffusive Lotka-Volterra system with three species can have a stable, non-constant equilibrium solution, *J. Math. Biol.* 16 (1982), 103–112.
14. K. Kishimoto, M. Mimura, K. Yoshida, Stable spatio-temporal oscillations of diffusive Lotka-Volterra system with 3 or more species, *J. Math. Biol.* 18 (1983), 213–221.
15. W. Ko, I. Ahn, Positive coexistence for a simple food chain model with ratio-dependent functional response and cross-diffusion, *Commun. Korean Math. Soc.* 21(4) (2006), 701–717.
16. A. Kolmogorov, I. Petrovskii, N. Piscounov, A study of the diffusion equation with increase in the amount of substance, and its application to a biological problem, In V. M. Tikhomirov, editor, *Selected Works of A. N. Kolmogorov* I, Kluwer 1991, 248–270. Translated by V. M. Volosov from Bull. Moscow Univ., *Math. Mech.* 1 (1937), 1–25.
17. Y. Kuang, H. Freedman, Uniqueness of limit cycles in Gause-type models of predator-prey system, *Math. Biosci.* 88 (1988), 67–84.
18. K. Kuto, Stability of steady-state solutions to a prey-predator system with cross-diffusion, *J. Differential Equations* 197 (2004), 293–314.
19. K. Kuto, Y. Yamada, Multiple coexistence states for a prey-predator system with cross-diffusion, *J. Differential Equations* 197(2) (2004), 315–348.
20. S. A. Levin, Dispersion and population interactions, *Amer. Naturalist* 108 (1974), 207–228.
21. R. may, *Stability and Complexity in Model Ecosystems*, 2nd ed., Princeton Univ. press, Princeton, 1974.
22. M. Mimura, T. Nishida, On a certain semilinear parabolic system related to Lotka-Volterra's ecological model, *Publ. Research Inst. Math. Sci. Kyoto Univ.* 14 (1978), 269–282.
23. J. D. Murray, Non-existence of wave solutions for the class of reaction-diffusion eqautions given by the Volterra interacting-population equations with diffusion, *J. Theor. Biol. 52* (1975), 459–469.
24. A. Okubo, L. A. Levin, *Diffusion and Ecological Problems: modern perspective*, Interdisciplinary Applied Mathematics, 2nd ed., Vol. 14, Springer, New York, 2001.
25. H. G. Othmer, Current problems in pattern formation, *Lectures on Mathematics in the Life Sciences* 9 (1977), 57–85, S. A. Levin (ed), Amer. Math. Soc.
26. C. Pao, Strongly coupled elliptic systems and applications to Lotka-Volterra models with cross-diffusion, *Nonlinear Analysis* 60 (2005), 1197–1217.
27. K. Pearson, J. Blakeman, *Mathematical contributions to the theory of evolution - XV. A mathematical theory of random migration*, Drapers' Company Research Mem. Biometric Series III, Dept. Appl. Math., Univ. College, Univ. London, 1906.
28. L. Real, Ecological determinants of functioal response, *Ecology* 60 (1979), 481–485.
29. K. Ryu, I. Ahn, Coexistence theorem of steady states for nonlinear self-cross diffusion system with competitive dynamics, *J. Math. Anal. Appl.* 283 (2003), 46–65.
30. L. A. Segel, J. L. Jackson, Dissipative structure: An explanation and an ecological example, *J. Theor. Biol.* 37 (1952), 545–559.

31. N. SHIESADA, K. KAWASAKI, E. TERAMOTO, Spatial segregation of interacting species, *J. Theor. Biol.* 79 (1978), 83–99.
32. S.-A. SHIM, Uniform Boundedness and Convergence of Solutions to Cross-Diffusion Systems, *J. Differential Equations* 185 (2002), 281-305.
33. S.-A. SHIM, Long-time Properties of Prey-Predator System with Cross-Diffusion, *Comm. KMS* 21(2) (2006), 293–320.
34. S.-A. SHIM, Global Existence of Solutions to the Pre-Predator system with a Single Cross-Diffusion, *Bull. KMS* 43(2) (2006), 443–459.
35. S.-A. SHIM, W_2^1-estimates on the prey-predator systems with cross-diffusion and functional responses, *Comm. KMS* 23(2) (2008), 211–227.
36. S.-A. SHIM, Mathematical models for population changes of two interacting species, *The Korean Journal for History of Mathematics* 25(1) (2012), 45–56.
37. J. G. SKELLAM, Random dispersal in theoretical populations, *Biometrika* 38 (1951), 196–218.
38. J. G. SKELLAM, Some philosophical aspects of mathematical modelling in empirical science with special reference to ecolgy, *Mathematical Models in Ecology* 13–28, J.N.R. Jeffers (ed.), London, Blackwell Sci. Publ., 1972.
39. J. G. SKELLAM, The formulation and interpretation of mathematical models of diffusion processes in population biology, *Mathematical Theory of the Dynamics of Biological Populations*, 63–85, M.S. Bartlett, R.W. Hiorns (eds.), New York, Academic press, 1973.
40. M. A. TSYGANOV, J. BRINDLEY, A. V. HOLDEN, V. N. BIKTASHEV, Soliton-like phenomena in one-dimensional cross-diffusion systems: a predator-prey pursuit and evasion example, *Phys. D* 197(1-2)(2004), 18–33.
41. A. M. TURING, The chemical basis of morphogenesis, *Phil. Trans. Roy. Soc. London B* 237 (1952), 37–72.
42. X. ZENG, Non-constant positive steady states of a prey-predator system with cross-diffusions, *J. Math. Anal. Appl.* 332(2) (2007), 989–1009.