

외부 환경영향에 대한 밀도비 의존 3영양단계의 개체군 동태 모델

이 상 희 · 최 경 희¹ · 전 태 수^{1,*}

(부산대학교 물리학과, ¹부산대학교 생명과학부)

Modeling on Ratio-Dependent Three-Trophic Population Dynamics Responding to Environmental Impacts. Lee, Sang-Hee, Kyung-Hee Choi¹ and Tae-Soo Chon^{1,*} (Department of Physics, Pusan National University, Busan Korea, ¹Division of Biological Sciences, Pusan National University, Busan Korea)

The transient dynamics of three-trophic populations (prey, predator, and super predator) using ratio-dependent models responding to environmental impacts is analyzed. Environmental factors were divided into two parts: periodic factor (e.g., temperature) and general noise. Periodic factor was addressed as a frequency and bias, while general noise was expressed as a Gaussian distribution. Temperature bias ε , temperature frequency Ω , and Gaussian noise amplitude σ accordingly revealed diverse status of population dynamics in three-trophic food chain, including extinction of species. The model showed stable limit cycles and strange attractors in the long-time behavior depending upon various values of the parameters. The dynamic behavior of the system appeared to be sensitive to changes in environmental input. The parameters of environmental input play an important role in determining extinction time of super predator and predator populations.

Key words : Lotka-Volterra equations, population dynamics, stable limit cycle

서 론

먹이사슬 관계에 관한 개체군 동태 문제를 효과적으로 이해하기 위해서 로카-볼테라(Lotka-Volterra)모델에 기초한 결정적(deterministic) 수리 모델들이 다수 제안되었다(Bazykin, 1998). 이러한 모델들은 실제 자연계에서 볼 수 있는 포식자-피식자 간의 계량적 관련성을 설명해 주었다. 그러나 실제 먹이사슬 구조에서는 포식자와 피식자 간의 포식율이 단지 피식자의 개체군의 밀도에만 의존해서는 잘 설명되어지지 않는다는 것이 알려짐(Leslie, 1948; Arditi *et al.*, 1978)에 따라, 새로운 형태의 모델이

요구되었다(Arditi and Berryman, 1991). Arditi와 Ginzburg (1989)이 밀도비에 의존하는 포식자-피식자 모델(density ratio-dependent prey-predator model)을 처음으로 제안하였는데, 이들은 포식자의 기능적 반응(functional response)에 근거하여 이 개념을 발전시켰다. 이들은 포식자의 증식률이 단지 피식자의 밀도에만 의존하는 것이 아니라 포식자밀도와 피식자밀도의 비에 의존한다고 하였다. Gutierrez (1992)는 포식자의 생리학적 에너지와 피식자에 대한 무작위적(random) 탐색 행동개념을 결합시켜 로지스틱 방정식을 제안하였다. 이를 토대로 Berryman (1991)은 포식자-피식자 밀도비 의존모델을 수 환경에서 특정 종에 대하여 적용하고, 이는 영양단계를 이

* Corresponding author: Tel: 051) 510-2261, Fax: 051) 512-2262, E-mail: tschon@pusan.ac.kr

루는 많은 종들 중에서 식물성 플랑크톤과 동물성 플랑크톤의 중간 관계를 설명하는데 용이하다고 보고하였다.

상기 포식자-피식자 밀도의존 모델은 먹이사슬 모델에서 중간 상호작용을 비선형적으로 확대시킬 가능성이 매우 높다. 따라서 약간의 변수 값 변화에 대해서도 민감하게 반응하여 종 밀도가 시간에 대한 주기적 양상 또는 혼돈행동(chaotic behavior)을 다양하게 야기시킬 수가 있다(Klebanoff and Hastings, 1993). 그러나 여기에 외부환경의 영향까지 고려한다면 예측할 수 없는 복잡한 결과를 나타내게 된다. 따라서 대부분의 먹이사슬 모델에는 이러한 복잡성을 피하기 위해서 외부환경영향을 배제하여 환경효과를 효과적으로 설명할 수 없었다(Bazykin, 1998). 그러나 개체군동태에서 기후조건, 바람, 온도 등의 환경조건이 실험적으로 매우 중요함이 알려져, 환경효과에 대한 개체군 동태 반응의 해석이 요구된다. 이를테면 수 환경에서 물고기의 경우 수온변화와 같은 외부 환경의 작은 변화에도 개체군 동태가 큰 영향을 받는 것으로 알려져 있다(Wildhaber, 2001). 최근 컴퓨터 성능의 발달로 인해, 이러한 외부환경과 생태계의 복잡한 상호작용 문제에 대한 접근이 용이하게 되었다(Freund and Poschel, 2000). 또한 최근 외부환경이 생태계에 미치는 영향을 알아보기 위해 다양한 모델이 제안되고 있으나, 아직은 시작단계로 심도 있는 연구가 이루어지지 않은 상태이다(Barbera and Spagnolo, 2002).

본 연구에서는 외부환경요인이 먹이 사슬관계를 이루는 각 개체군 동태에 병렬적으로 어떤 영향을 미치는지를 알아보고자 하였다. 먹이 사슬의 전형적인 피식자-포식자-최 상위포식자(super predator)의 세 단계 개체군 동태를 설정하고, 각 개체군이 서로 중간 연관 관계를 가지면서도 환경 영향에 대해 어떻게 유기적으로 반응하는지를 살피고자 하였다.

연구의 간편성을 위해 환경요인은 주기성 요인과 일반 노이즈(noise)로 나누었다. 수 환경에서 일반적으로 중요하게 고려되는 수온을 주기성 요인으로 하고 이를 주기와 바이어스(bias)로 표현 했으며, 기타 복잡한 환경효과는 별도로 가우스 노이즈(Gaussian noise)로 나타내었다. 여기서 바이어스는 주기성 성분을 제외한 해당 환경요인(여기서는 온도)의 평균치 증가를 의미한다.

1. 외부환경요소가 포함된 세 영양단계의 생태계 모델

먹이 사슬관계를 가지는 3영양단계 개체군 동태를 기술하기 위해서 피식자, 포식자 및 최상위포식자의 밀도변이를 다음과 같은 방정식으로 나타내었다.

$$\frac{dX_3}{dT} = X_3 \left(a_3 - \frac{X_3}{K_3 X_2} \right)$$

$$\frac{dX_2}{dT} = X_2 \left(a_2 - \frac{X_2}{K_2 X_1} \right) - \left(\frac{d_2(t) X_2}{\gamma_2 + X_2} \right) X_3,$$

$$\frac{dX_1}{dT} = a_1 X_1 \left(1 - \frac{X_1}{K_1} \right) - \left(\frac{d_1(t) X_1}{\gamma_1 + X_1} \right) X_2$$

X_3 은 영양단계의 최상위층인 최상위포식자 밀도를 나타내고, X_2 은 최상위포식자의 먹이가 되는 포식자 밀도를 나타내며, X_1 은 피식자 밀도를 나타내고 있다. T 는 시간을 의미하고, K_1 , K_2 및 K_3 은 각각 피식자, 포식자, 최상위 포식자에 대한 계의 수용력(carrying capacity)를 나타낸다. 그리고 a_1 , a_2 및 a_3 은 각각의 종에 대한 밀도 증가에 관련된 비례상수들이다. γ_1 , γ_2 는 피식-포식행동이 이루어지기 위한 서로 다른 종끼리의 접촉하는 가능성을 나타내는 상수이다. 각 식의 우변 첫째 항들은 포식자-피식자 밀도비 의존적으로 증가하는 성장을 나타낸다. 여기서 포식자 밀도 변이 X_2 를 나타내는 식의 우변 두 번째 항은 최상위포식자 X_3 에 의해 포식되어 밀도가 줄어드는 사항을 나타내고, 피식자 변이 밀도 X_1 을 나타내는 식의 우변 두 번째 항은 포식자 X_2 에 의해 포식되어 밀도가 줄어드는 사항을 나타낸다.

환경영향의 중요성과 모델 구성의 간편성을 고려하여 본 연구에서는 온도를 주기성이 있는 환경인자로 택하였다. 잘 알려져 있다시피, 온도는 수 환경에서 매우 중요한 요인인데 특히 온대지역에서 주기성을 가지고 개체군 동태에 영향을 미친다. 모델의 간편성을 고려하여 최상위포식자 개체군에 대해서는 온도변이 영향을 고려하지 않았다. 구현되는 모델에서는 포식자와 피식자 개체군이 주기성을 가지는 환경영향인 온도에 의해 영향을 받는 것으로 가정하여 이에 따른 효과를 아래와 같이 표현 하였다.

$$d_1(Ta_1) = \varepsilon + A \sin(\Omega T a_1)$$

$$d_2(Ta_1) = \varepsilon + A \sin(\Omega T a_1)$$

여기서 ε 은 온도변이 바이어스를 나타내고 있으며, Ω 는 온도변이의 주기를 나타내고 있다. 온도변이는 계절성이 나타나도록 주기함수를 적용하였다. 본 연구에서는 $A=1$ 을 가정하였다.

위 방정식에서 각 변수들을 무차원(dimensionless)으로 만들기 위해서 아래와 같이 치환하였다.

$$t = a_1 T, u_1 = \frac{X_1}{K_1}, u_2 = \frac{d_1(t) X_2}{a_1 K_1}, u_3 = \frac{d_1(t) d_2(t) X_3}{a_1^2 K_1}$$

무차원으로 변형된 모델을 더 간결하게 하기 위해서 다시 아래와 같이 변수 치환을 하였다.

$$w_1 = \frac{\gamma_1}{K_1}, w_2 = \frac{a_2}{a_1}, w_3 = \frac{1}{c_2}, w_4 = \frac{\gamma_2}{a_1 K_1}, w_5 = \frac{a_3}{a_1}, w_6 = \frac{1}{c_3}$$

변수 치환 후 가우스 노이즈로 나타내어지는 주기성 환경인자 외의 기타 환경 영향을 모델에 추가하였다. 최종적으로 다음과 같은 방정식을 구하였다.

$$\frac{du_3}{dt} = u_3 \left(w_5 - w_6 \frac{u_3}{u_2} \right) - (\varepsilon + A \sin(\Omega t))^2 \tag{1}$$

$$\begin{aligned} \frac{du_2}{dt} = & u_2 \left(w_2 - w_3 \frac{u_2}{u_1} \right) - (\varepsilon + A \sin(\Omega t)) \\ & - u_3 \left(\frac{u_2}{w_4 + u_2} \right) - (\varepsilon + A \sin(\Omega t))^2 + u_2 \phi_{u_2} \end{aligned} \tag{2}$$

$$\frac{du_1}{dt} = u_1 (1 - u_1) - u_2 \left(\frac{u_1}{w_1 + u_1} \right) (\varepsilon + A \sin(\Omega t)) + u_1 \phi_{u_1} \tag{3}$$

$$\langle \phi_i(t) \phi_j(t) \rangle = \sigma \delta(t-t') \delta_{ij} \quad (i=j=u_1, u_2) \tag{4}$$

위의 식(4)에서 $\langle \rangle$ 는 피식자 또는 포식자에 대한 가우스 노이즈 $\phi_i(t)$ 또는 $\phi_j(t)$ 의 시간에 대한 평균을 뜻하며, δ 는 델타함수이고 σ 는 가우스 노이즈의 크기를 나타낸다.

사전 연구를 통해 먹이사슬을 이룬 피식자-포식자-최상위포식자 개체군의 제반 성장 특성이 잘 나타내어 질 수 있도록 초기조건을 정했는데, $u_1 = 0.5, u_2 = 0.3$ 그리고 $u_3 = 0.01$ 를 각 개체군의 초기 밀도로 하였다. 이 값은 위에서 주어진 모델에 있어 초기조건에 대해 안정된(stable) 영역에 있는 값을 사용한 것이다. 본 연구의 목적은 외부 환경이 계에 미치는 영향을 알아보고자 하는 것이므로, 각종들의 초기 밀도에 따른 계의 변이에 대한 논의는 다루지 않았다. 밀도 외의 다른 변수 값들은 실제 수서 생태계(식물성 플랑크톤 - 동물성 플랑크톤 - 어류연구)에서 측정된 값(Gakkhar and Naji, 2002)을 참고하여 정하였다($w_1 = 0.2, w_2 = 0.1, w_3 = 0.05, w_4 = 0.034, w_5 = 0.01$, 그리고 $w_6 = 0$.) Gakkhar와 Naji(2002)의 실험치는 큰 수조 내에서 제한된 조건하에 수행되어 구해진 값들이다. 일부 외부실험 자료들이 알려져 있으나, 논문마다 수치 값의 변동이 심하여 인용하는데 부적절 하였는데, Gakkhar and Naji(2002)의 실험치는 상대적으로 안정된 값들을 보여 주어 모델이 구현하는 계를 대표적으로 나타내 줄 수 있었다.

결과 및 고찰

Fig. 1은 각각 가우스 노이즈와 온도변이 주기를 나타내는 변수 $\sigma = 0.1$ 및 $\Omega = 0.1$ 를 고정하고, 온도 변이의 바이어스 ε 가 0.0~8.0으로 변할 때 세 종들의 시간에 따른

밀도변이를 보여준다. 온도변이 바이어스가 없는 $\varepsilon = 0.0$ 인 경우에는 최상위포식자와 포식자가 각각 $t = 200$ 과 $t = 100$ 근처에서 멸절되는 양상을 보여주었다(Fig. 1(a)). 반면 제일 아래 단계의 피식자 개체군은 주기성을 가지고 나타났으며 멸절되지 않았다. 이는 주기적 영향이 일정한 바이어스를 가지고 있지 않을 때, 비록 주기성($\Omega = 0.1$)이나 가우스 노이즈($\sigma = 0.1$)가 있다고 하더라도 피식자 개체군과 상위 개체군들의 동태가 달라짐을 시사하였다. 특히 상위 개체군인 포식자와 최상위포식자 개체군들이 주기성 환경의 바이어스에 민감하여 $\varepsilon = 0.0$ 일 때 멸절되었다.

그러나 ε 이 점차 증가 함에 따라서 포식자, 최상위포식자 두 개체군은 멸절하지 않았으며 미약하나마 전체적인 밀도가 서서히 증가함을 볼 수 있었다. $\varepsilon = 0.2$ 를 거쳐 $\varepsilon = 1.0$ 에 이르러서는 세 개체군이 주기성을 가지고 뚜렷이 공존하였다(Fig. 1(b-d)). 그러나 온도변이 바이어스가 더욱 증가하여 $\varepsilon = 2.0$ 에 이르러서는 포식자와 최상위포식자의 개체군 크기가 감소하였으며(Fig. 1(e)), $\varepsilon = 8.0$ 에서는 포식자와 최상위포식자 개체군이 다시 멸절되었다(Fig. 1(f)). 위의 결과는 개체군 동태에 있어 주기적 환경영향의 일반적 성질을 나타내준다. 곧 주기적 환경요인(여기서는 온도)의 바이어스가 너무 낮거나 높은 경우 포식자와 최상위포식자에게 불리하게 작용하여 이들이 멸절될 가능성이 높음을 보여 주었다.

반면 제일 아래 단계인 피식자 개체군은 온도 변이 바이어스에 따른 영향을 상대적으로 크게 받지 않았다. 이는 식(3)에서 보는 바와 같이 피식자의 경우 개체군이 로지스틱 성장을 하도록 설정되었는데, 로지스틱 성장은 밀도의 급격한 증가나 감소를 막아 주는 역할을 한다. 식(3)의 우변 두번째 항에서 주기성 환경요인이 밀도가 낮은 방향으로 영향을 미칠 경우 우변 첫 번째 항에서 이를 보상해 줄 수 있다. 특히 중간 수준($u_1 = 0.5$ 근처)의 밀도에서는 증가율이 최대로 높아지기 때문에 우변 두 번째 항의 감소를 용이하게 보상해 줄 수 있다. 본 모델에서 초기 조건이 $u_1 = 0.5$ 로 주어졌기 때문에 전체적으로 밀도가 용이하게 증가하는 방향으로 진행될 수 있었다. 경우에 따라 밀도가 $u_1 = 0.5$ 가까이로 떨어질 경우는 이 수준에서 밀도 증가율이 높기 때문에 다시 용이하게 높은 수준의 밀도를 유지 할 수 있게 되었다(Fig. 1(a)). 잘 알려진 바와 같이 밀도의 급격한 증가 다음에 자원 부족 등으로 인하여 밀도의 급격한 감소를 초래하는데 로지스틱 성장이 밀도의존적으로 밀도감소를 보상해 주어 밀도의 안정적 유지를 위해 많이 사용되어진다. 본 연구에서는 3영양단계에서 로지스틱 성장모형이 주기적 환경영향

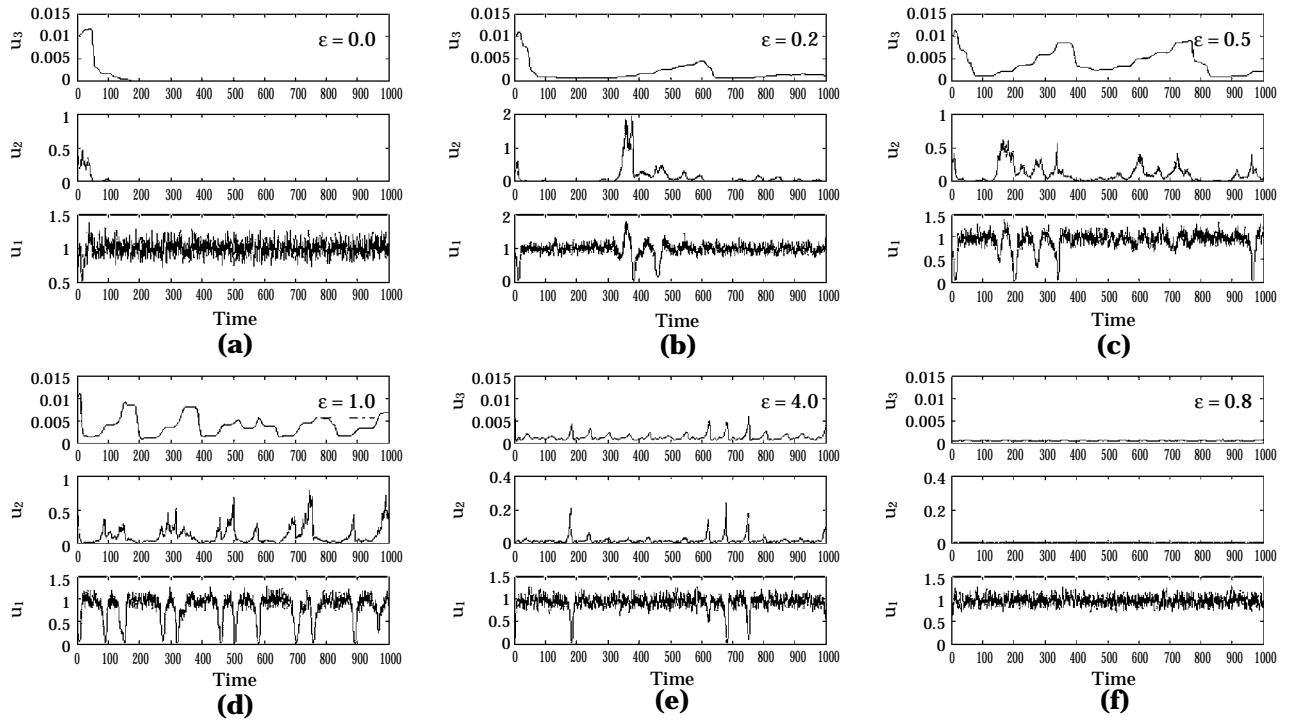


Fig. 1. Population dynamics of super-predator, predator, and prey at different levels of temperature amplitude ϵ ranging from 0.0 to 8.0 at $\sigma=0.1$ and $\Omega=0.1$.

에 대해서도 피식자 개체군의 안정적 유지에 효율적으로 작용함을 보였다.

반면 포식자의 경우 밀도가 전반적으로 불안정 하였다. 식(2)에 의하면 포식자는 피식자와 최상위포식자의 밀도에 함께 영향을 받는다. 포식자 개체군은 피식자 개체군 크기에 의존 하는데, 피식자 개체군 크기가 일정한 수준 이하로 낮아지면 포식자는 피식자로부터 먹이공급의 제한을 받는다. 동시에 최상위포식자로부터도 낮은 밀도에서 피식 압력을 받기 때문에 멸절의 위험이 배증된다고 볼 수 있겠다. Fig. 1(a)에서 피식자의 밀도가 전체적으로 상당히 높음에도 불구하고 초기에 밀도가 절멸되는 것은 포식자 개체군이 피식자, 최상위포식자 양쪽으로부터 상당한 압력을 받는 것으로 여겨질 수 있었다(Fig. 1(b)). 포식자의 밀도가 매우 낮아질 경우 이를 먹이로 의존하고 있는 최상위포식자의 개체군도(식(1)) 이에 따라 크기가 매우 낮아지거나 멸절 가능성이 높았다(Fig. 1(c)).

그러나 앞서 언급한 바와 같이 적절한 수준으로 온도변이 바이어스가 조절될 때 포식자 및 최상위포식자는 멸절되지 않았다. 이는 온도변이 같은 주기성 환경영향이 종의 생존에 중요한 영향을 미칠 수 있음을 시사하였다. 특정한 온도변이 바이어스에서 개체군 주기성을 관찰할 수 있었는데, $\epsilon \sim 1.0$ 근처에서 주기성이 비교적 잘 나타

났다. 피식자 개체군의 밀도가 0과 1 사이를 진동하였고, 포식자, 최상위포식자 개체군도 적절한 수준에서 주기성을 나타내었다(Fig. 1(d)). 이러한 양태는 로카-볼테라 모델에서 포식자-피식자간에서 나타나는 “안정된 진동”과 유사하였다(Gonzalez-Gascon and Salas, 2000).

Fig. 2는 세 종이 서로 공존하고 있는 일정 변수 영역($\sigma=0.0, \Omega=0.1$)에서 주기성 환경요인의 바이어스 ϵ 이 0.7~3.0으로 변할 때 각 개체군 동태가 어떻게 다양하게 변하는지를 위상그림으로 보여주고 있다. $\epsilon=0.7$ 으로 낮을 때 “안정된 제한 사이클(stable limit cycle)”을 보이나(Fig. 2(a)), $\epsilon=1.0$ 로 증가한 경우 “이상한 끌개(strange attractor)”가 나타났다(Fig. 2(b)). 그러나 $\epsilon=2.0, \epsilon=3.0$ 으로 더 증가해 갈수록 “안정된 제한 사이클”을 다시 보였다(Fig. 2(c, d)). 전체적인 ϵ 의 변이를 고찰할 때 기존의 결과와는 다소 다른 구조를 보여준다. 여기서는 ϵ 값이 더 증가하게 되면 다시 개체군 동태양상이 단순하게 되었다(Fig. 2(c, d)).

$\epsilon=0.7$ 인 경우 최상위포식자 u_3 의 밀도 영역이 넓게 퍼지는 형태를 보여준다(Fig. 2(a)). 이것은 u_3 의 밀도변화가 여러 주기를 가지고 진동하고 있음을 의미하는데, 주기적 환경요인에 따라 최상위포식자의 주기성이 다양하게 나타났다. $\epsilon=1.0$ 인 경우에 집중된 두 개의 고리 모

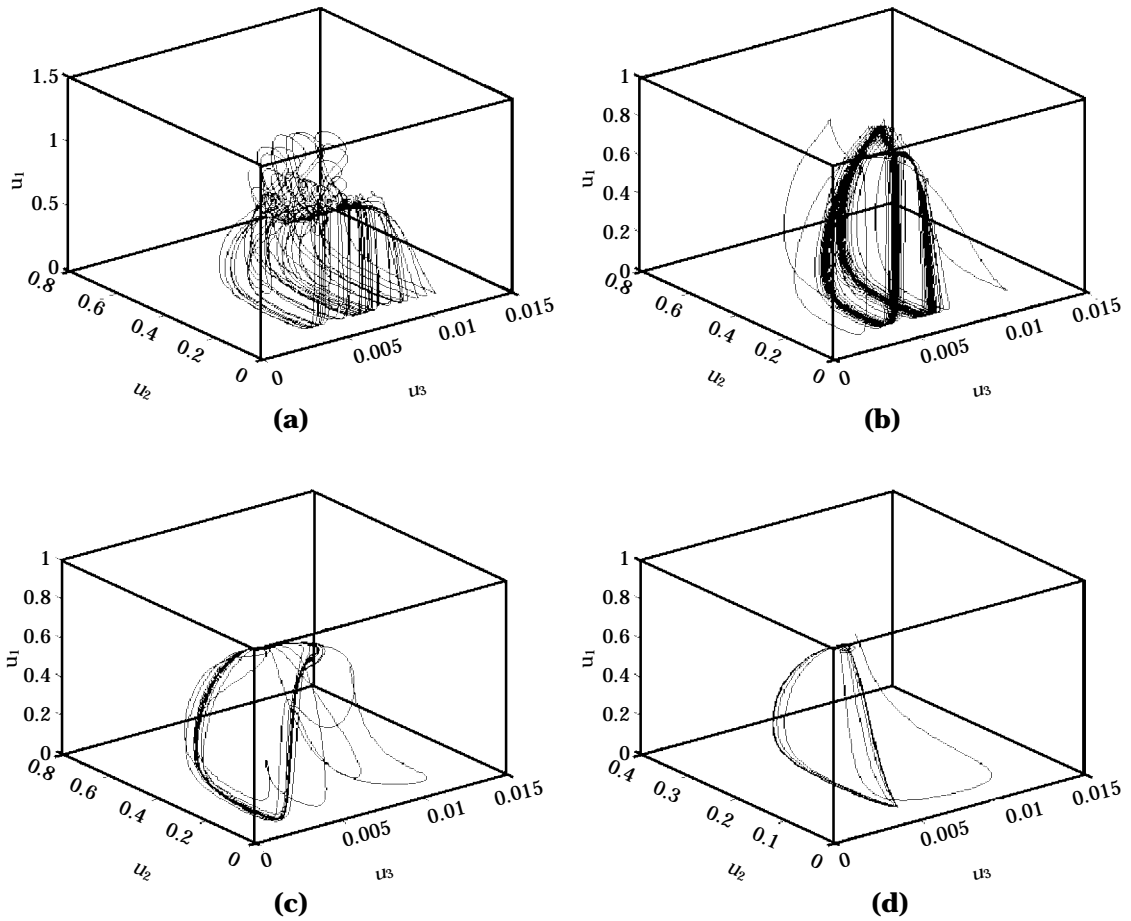


Fig. 2. Three dimensional phase plot of the solution of system at $\sigma=0$ and $\Omega=0.1$. (a) limit cycle at $\epsilon=0.7$, (b) strange attractor at $\epsilon=1.0$, (c) limit cycle at $\epsilon=2.0$, and (d) limit cycle at $\epsilon=3.0$.

양의 “이상한 끌개” 형태를 보여주었는데, 이는 세 종간의 동태가 혼돈행동(chaotic behavior)으로 나타남을 시사 하였다(Fig. 2 (b)). 세 종간의 먹이사슬 모델에서 “차잔 모양의 이상한 끌개 (tea-cup strange attractor)”는 잘 알려져 있다(Zlatinka and Nicolay, 2000). 여기서 환경요인을 나타내는 변수는 포식자와 최상위포식자 개체군 동태에 중요한 영향을 끼쳤는데 이는 “노이즈-촉진 안정현상(Noise-enhanced stability phenomenon)”과 유사하였다.

노이즈-촉진 안정현상은 물리적 현상에서 많이 볼 수 있는데, 혼돈양상을 보이는 계에 외부에서 노이즈를 가해 주면 갑자기 안정한 주기성으로 변환하던지 또는 그 반대 과정이 일어나는 것을 말한다. 본 연구를 통해 이러한 현상이 먹이사슬로 연관된 생태계 개체군 동태 모델에서도 일어남을 볼 수 있었다. 수학적 구조가 다른 모델(Berryman, 1991)에서도 변수 값의 변화에 대해서 다양

한 위상곡선이 나타남이 알려져 있으나, 아직 이러한 효과를 일으키는 생태학적 기전은 세세히 설명되지 않았으므로 앞으로 실험결과와 대비하여 계속 연구 되어져야 할 사항이라 여겨진다(Kendall et al., 1999).

Fig. 3은 각 종들의 밀도 변이에 외부환경변수 σ, ϵ, Ω 가 독립적으로 변할 때 개체군 동태에 각각 어떤 영향을 미치는지를 분기도식(bifurcation diagram)으로 보여 준다. Fig. 3 (a, b, c)는 가우스 노이즈 크기 및 온도주기를 $\sigma=0.0, \Omega=0.1$ 로 고정 하고 ϵ 이 0.0~3.0 사이로 변할 때, 각각 최상위포식자 u_3 , 포식자 u_2 및 피식자 u_1 의 밀도에 대한 분기도식을 보여주고 있다. 최상위포식자의 경우 $1.0 < \epsilon < 1.5$ 영역에서 밀도가 한 주기를 가지고 진동을 하고, $1.6 < \epsilon < 2.1$ 영역에서는 두 주기를 보여주며 진동하였다(Fig. 3 (a)). 이러한 특정 부분을 제외하고는 밀도주기가 불규칙적으로 진동하였다. 포식자와 피식자의 경우에도 예외적인 경우를 제외하고 대부분 한 주기에서

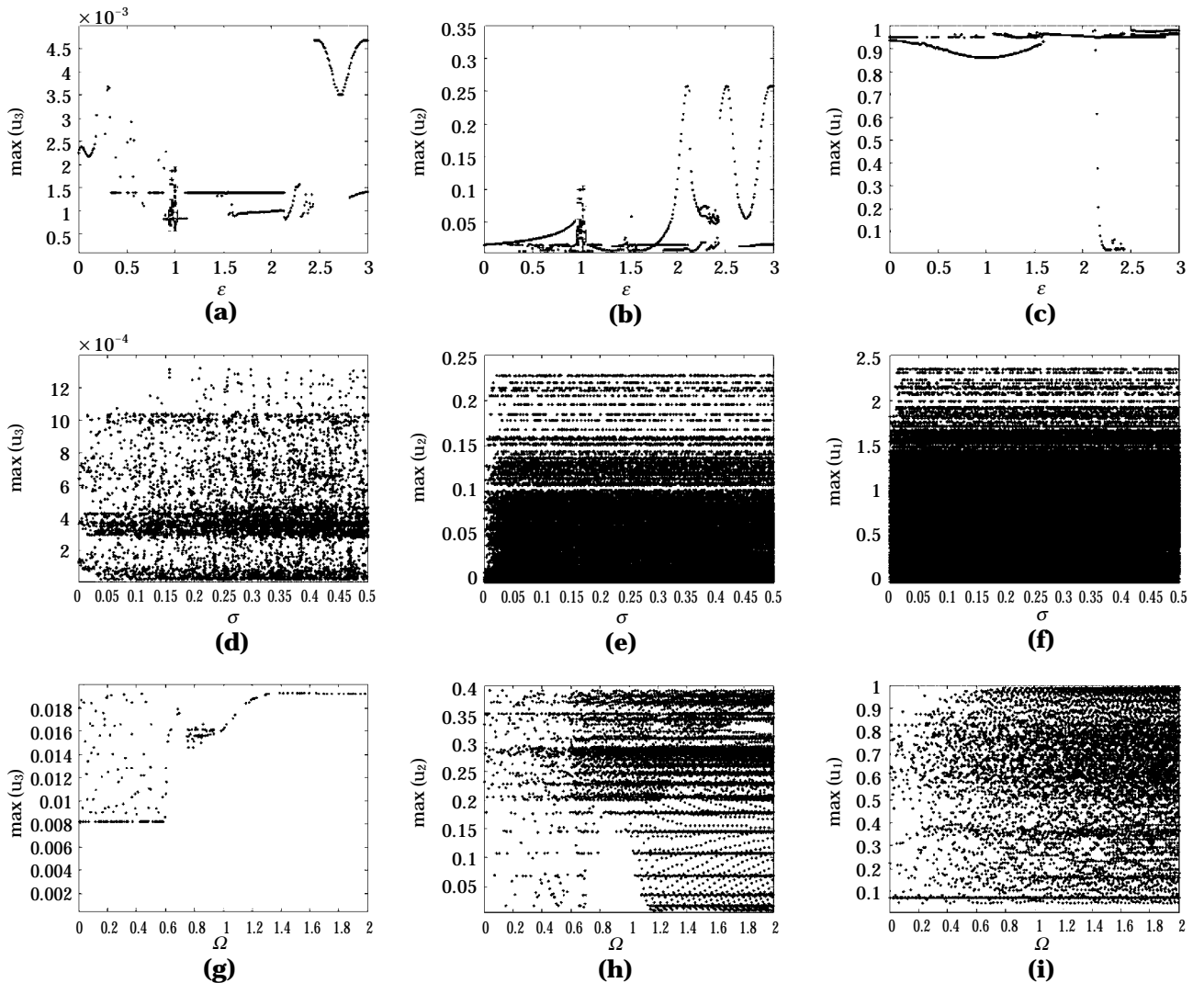


Fig. 3. Bifurcation diagram for super-predator, predator, and prey populations: (a), (b), (c) with ϵ varying between 0.0 and 3.0 at $\sigma=0$ and $\Omega=0.1$; (d), (e), (f) with σ varying between 0.0 and 0.5 at $\epsilon=1.0$ and $\Omega=0.1$; (g), (h), (i) with Ω varying between 0.0 and 2.0 at $\sigma=0$ and $\epsilon=1.0$.

세 주기 정도까지 진동하였는데 진동 양상이 다양하게 나타났다(Fig. 3(b, c)). 포식자의 경우 비교적 낮은 밀도 수준에서 다양한 주기성을 나타내었는데 ϵ 가 높은 경우 독특하게 주기성이 파행으로 나타났다(Fig. 3(b)). 피식자의 경우 높은 밀도에서 주기성을 나타내었고, $\epsilon \sim 2.1$ 근처에서는 예외적으로 급속히 밀도가 떨어지는 경우도 있었다(Fig. 3(c)).

반면 온도의 주기 $\Omega=0.1$, 온도변이 바이어스 $\epsilon=1.0$ 로 고정하고 노이즈의 크기 σ 를 0.0~0.5로 변화게 할 경우, Fig. 3(d, e, f)에서 볼 수 있듯이 주기성은 대부분 사라지고, 밀도에 대한 밴드 구조의 분기 도식이 나타났다. 최상위포식자의 경우, 밀도가 0에 가까운 곳과, 4×10^4 근처에,

그리고 10×10^4 근처에서 밴드 구조가 나타났다(Fig. 3(d)). 가우스 노이즈로 인해 밴드 주위로 흩어지는 주기들도 나타났다. 그러나 σ 가 증가할수록 주기가 특별히 더 흩어져 나타나는 않았다. 포식자와 피식자에서는 상대적으로 낮은 밀도에서 두텁고 강하게 밴드가 나타났는데, 이는 피식자에서 더 뚜렷하게 관찰되었다(Fig. 3(e, f)).

Fig. 3(g, h, i)에서는 외부환경요소가 $\sigma=0.0$ 및 $\epsilon=1.0$ 로 고정되고 Ω 가 0.0~2.0로 변할 경우의 밀도 변이를 보여준다. 온도 주기가 변함에 따라 최상위포식자, 포식자, 피식자에서 밀도변이가 다양하게 나타났다. 최상위포식자의 경우는 독립적 주기성이 나타나고(Fig. 3(g)), 포식자와 피식자의 경우는 밴드구조가 더 나타났다. 최상위

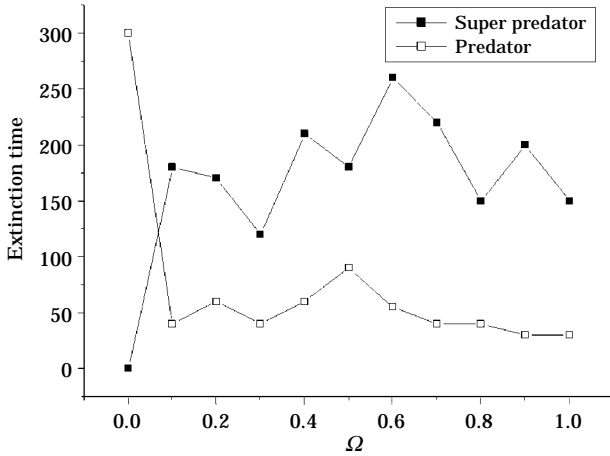


Fig. 4. Averaged extinction time as a function of the temperature frequency Ω (0.0~2.0) at $\sigma=0.1$ and $\varepsilon=1.0$.

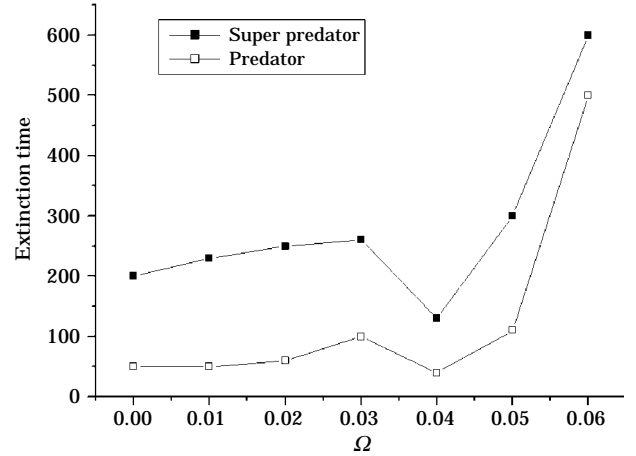


Fig. 5. Averaged extinction time as a function of the temperature amplitude ε (0.0~3.0) at $\sigma=0.1$ and $\Omega=0.1$.

포식자의 경우 $0 < \Omega < 0.7$ 에서는 여러 개의 주기를 가지고 진동하고, Ω 가 증가함에 따라 주기성이 점차 모여졌다가, 이후 $\Omega > 1.2$ 의 영역에서는 한 주기를 나타내었다 (Fig. 3 (g)). 직접 온도 영향을 받는 포식자, 피식자의 경우는 좀 더 복잡한 양상이 나타났다. 포식자에서는 $\Omega < 0.7$ 영역에서 여러 개의 주기성이 불규칙으로 보이다가 0.7을 넘어서서는 밀도의 크기에 따라 다양하게 밴드 구조가 나타났다 (Fig. 3 (h)). 피식자에서는 Ω 값 전반에 걸쳐 주기성이 강하게 흩어져 나타나는 경향을 보였다 (Fig. 3 (i)).

온도변화 주기 Ω 도 개체군 멸절에 영향을 미쳤는데, Fig. 4는 $\sigma=0.1$ 및 $\varepsilon=1.0$ 으로 고정되었을 때 온도변이 주기 Ω 에 따라서 최상위포식자, 포식자의 멸절시간 추이를 보여준다. 앞서 언급한 바와같이 피식자의 경우는 멸절되지 않았기 때문에 (Fig. 1), 그래프 상에 나타나지 않았다. Ω 가 0.0에서 0.1로 증가할 때 포식자와 피식자의 멸절시간이 서로 달리 급속히 변하였는데, 포식자는 급격히 감소한 반면 최상위포식자는 증가하였다. 온도변이 바이어스 ε 에 따라서도 멸절시간이 달라졌다 (Fig. 5). $\sigma=0.1$, $\Omega=0.1$ 일 때, ε 가 0.00에서 0.03사이인 경우 최상위포식자, 포식자의 멸절 시간이 비교적 안정된 양상을 나타내었다. 그러나 이후 $\varepsilon=0.05$ 부터 멸절시간은 급격히 증가하였다. 온도변이 바이어스가 상대적으로 증가할수록 포식자, 최상위포식자 개체군의 존속 가능성이 높아짐을 알 수 있었고, 전체적으로 최상위포식자의 멸절시간이 포식자보다 길었다. Fig. 6은 $\Omega=0.1$, $\varepsilon=1.0$ 일 때, 노이즈 크기 σ 가 변할 경우 최상위포식자, 포식자 개체군의

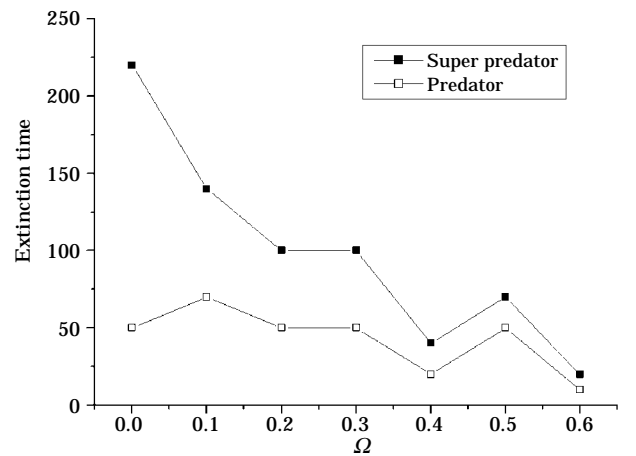


Fig. 6. Averaged extinction time as a function of the noise amplitude σ (0.0~0.5) at $\varepsilon=1.0$ and $\Omega=0.1$.

멸절 시간 변이를 보여주고 있다. 이 경우도 최상위포식자의 멸절시간이 포식자 개체군의 멸절시간보다 길었다. 포식자의 경우 매우 미약하게 멸절시간이 감소하였으나, 최상위포식자의 경우 σ 증가에 따라서 멸절시간이 급속히 단축하였다. 즉, 외부 노이즈 크기 σ 가 증 멸절시간 단축에 영향을 미칠 수 있음을 나타내었다.

종합적으로 본 연구를 통해서 외부환경영향이 먹이사슬로 연계된 개체군 동태에 다양한 영향을 줄 수 있음을 알 수 있었다. 최상위포식자, 포식자, 피식자가 외부 환경 요소의 영향에 따라 주기성 등이 복잡하게 나타나며, 경우에 따라서는 최상위포식자와 포식자 개체군이 멸절될

수도 있음을 보여 주었다(Figs. 1-3). 이를테면, 온도변이 바이어스 ε 의 조절을 통해서 세 종이 공존하거나, 일부종이 멸절되게 할 수 있고, 경우에 따라 복잡한 혼돈 양상(chaotic behavior)도 야기할 수 있었다. 앞서 언급한 바와 같이 포식자, 최상위포식자 두 개체군이 멸절하는 ε 값에 대해 개체군의 멸절시간이 가우스 노이즈의 크기 σ 와 온도 변이주기 Ω 값의 변이에 상응하여 지연되거나 앞 당겨 질 수 있음도 보여 주었다(Figs. 4-6).

본 연구에서는 세 종들끼리 연계를 가진 상황에서 비록 밀도와 환경요인의 효과가 복잡하게 얽혀서 다양한 동태양상을 나타내나, 제한된 범위에서나마 개체군-환경요인의 관련성에서 물성적 일관성(coherence)을 찾을 수 있었다. 아울러 주기성 및 가우스 노이즈의 환경요소를 추가한 먹이사슬 모델은 복잡한 생태계 이해에 유용한 도구로 쓰일 수 있음을 시사하였다. 종의 지속적 관리, 종의 새로운 이입이나 이출 후 먹이사슬 안정성 유지 등의 생태적 문제 해결에 도움을 줄 수 있다. 그러나 구현된 모델에 대한 개체군 동태를 검증할 수 있는 실제 자료가 부족하여 현 상태에서는 실측치와 바로 비교하기 힘들다. 한 개체군이 아니라 피식자 - 포식자 - 최상위포식자가 같이 연계되어 상당기간 개체군 동태 조사를 수행한 예는 드물다. 앞으로 실제자료와 비교해 볼 수 있는 연구가 필요하다 하겠다. 아울러 환경요인의 특성에 대한 검토도 더 필요하다. 이를테면 온도의 바이어스나 주기가 실제 생태계에서 실측치와 어떤 연관성을 가지는 지를 앞으로 고찰해야 할 필요가 있다. 아울러 수 환경에서는 온도 외에 적절한 크기의 주기성을 띄는 요인(예, 광조건, 용존산소)에 대해서도 고려해 볼 필요가 있고, 자연적인 조건 외에 인위적 환경 교란 요인(예, 유기물, 독성물질 등)도 추가적으로 고려해 볼 필요가 있다.

이러한 복잡한 요인이 있음에도 불구하고 본 연구에서는 이론적 모델로서 많이 적용되고 있는 밀도비 의존 개념을 적용하여 3영양단계로 개체군 동태 모델을 구성하고 영양단계로 연계된 개체군들의 동태나 환경과의 관련성에서 물성적 규칙성을 찾았는데 의의가 있다 하겠다. 환경요인을 주기적 요인과 기타 요인으로 압축하여 이들의 영향을 개체군 동태에 적용해 본 결과 수 생태계의 복잡한 양태를 잘 묘사해 주었고 복합적 수 생태계의 개체군 동태의 다양한 특성을 설명할 수 있었다.

적 요

수 생태계 내에서 흔히 볼 수 있는 3영양단계 먹이사

슬 구조를 이루는 종들이 밀도비 의존 모델로써 구현 될 때 외부 환경에 대해서 어떻게 반응하는지를 연구하였다. 환경 요인은 주기적 요인과 일반적 노이즈 두 부분으로 나누었다. 주기적 요인이 온도로써 대표되었을 때 온도변이를 바이어스와 주기로 나누었고, 기타 복합적인 노이즈는 가우스 분포로 나타내었다. 온도변이 바이어스 ε , 온도주기 Ω 및 가우스 노이즈 크기 σ 가 서로 결합하여 3영양단계 먹이사슬에서 개체군 멸절을 포함한 다양한 개체군 동태를 보여 주었다. 변수의 적절한 값에 따라 “안정된 제한 사이클”이나 “이상한 끌개”를 보여 주었으며, 전체적으로 개체군 동태는 환경 변수에 따라 민감하게 반응하였고, 포식자 및 최상위포식자 개체군의 멸절시간이 조절되었다.

감사의 글

본 연구는 과학재단 특정기초 연구비(KOSEF R01-2001-000-00087-0)에 의해 수행되었습니다.

참 고 문 헌

Arditi, R. and L.R. Ginzburg. 1989. Coupling in predator-prey dynamics: ratio-dependent. *J. Theor. Biol.* **139**: 311-326.

Arditi, R., J.M. Abillon and J.V. DaSilva. 1978. A predator-prey model with satiation and intraspecific competition. *Ecol. Model.* **5**: 173-191.

Bazykin, A.D. 1998. Nonlinear dynamics of interacting populations. WorldScientific, Singapore.

Berryman, A.A. 1991. The biological control paradox. *Trends Ecol. Evol.* **6**: 32.

Freund, J.A. and T. Poschel (Eds.). 2000. Stochastic processes in physics, chemistry, and biology, Lecture Notes in Physics, Vol. 557, Springer, Berlin.

Gakkhar, S. and R.K. Naji. 2002. Chaos in three species ratio-dependent food chain. *Chaos, Solitons and Fractals* **14**: 771-778.

Gonzalez-Gascon, F. and D. Peralta Salas. 2000. On the first integrals of lotka-volterra systems, *Physics Letters A* **266**: 336-340

Gutierrez, A.P. 1992. Physiological basis of ratio-dependent predator-prey theory: the metabolic pool model as a paradigm. *Ecology* **73**: 1552-1563.

Kendall, B.E., C.J. Briggs, W.W. Murdoch, P. Turchin, S.P.

- Ellner, E. McCauley, R.M. Nisbet and S.N. Wood. 1999. Why do population cycle? A synthesis of statistical and mechanistic modeling approaches. *Ecology* **80**: 1789–1805.
- Klebanoff, A. and A. Hastings. 1993. Chaos in three species food chains. *J. Math. Biol.* **32**: 427–451.
- La Barbera, A. and B. Spagnolo. 2002. Spatio-temporal patterns in population dynamics. *Physica A*, 120–124.
- Leslie, P.H. 1948. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika* 35: 213–45.
- Wildhaber, M.L. 2001. The trade-off between food and temperature in the habitat choice of bluegill sunfish. *J. Fish Biol.* **58**: 1476–1478.
- Zlatinka, I.D. and K.V. Nikolay. 2000. Influence of adaptation on the nonlinear dynamics of a system of competing populations. *Physics Letters A* **272**: 368–380

(Manuscript received 5 July 2004,
Revision accepted 28 August 2004)