

# 제주도 노루의 개체수 관리를 위한 확장적 피식-포식모형의 적용에 관한 연구

## Application of an Augmented Predator-Prey Model to the Population Dynamics of Roe Deer in Jeju

전대욱\* · 김도훈\*\*

Jeon, Dae-Uk\* · Kim, Doa-Hoon\*\*

### Abstract

This paper aims at developing a System Dynamics model with an augmented predator-prey interaction structure to deal with the population management of roe deer in Jeju, Korea. Although people still regard the creature as one of the important tourist attractions, there has been much debate on the issues of the appropriateness of the population size of roe deers because they have been stigmatized as crop damagers, and roadkill/poaching victims due to their natural habit to move around from the top mountain to the lowland of the island. The model is therefore to incorporate these migrating and grazing behaviors into an augmented Lotka-Volterra model coupling roe deer population in both parts of the island to that of predators and preys of the species. The authors also provide a comprehensive set of dynamic hypotheses and relevant CLD/SFD to understand the population dynamics of roe deer and co-evolving species and perform the steady-state analysis of the proposed equation system to verify the model behavior of the numerical example lastly presented in this paper.

**Keywords:** 제주도 노루, 동적 균형분석, 이소개체군 동역학, 피식-포식 관계, Lotka-Volterra 모형  
(Roe Deer in Jeju, steady-state analysis, metapopulation dynamics, predator-prey relationship, Lotka-Volterra model)

\* 한국지방행정연구원 수석연구원/DB센터장 (dujeon@krila.re.kr)

\*\* 숙명여자대학교 행정학과 교수 (dhkim@sookmyung.ac.kr)

## I. 서론

예로부터 제주도는 우리나라 노루의 주 서식지로서 각종 역사책에 등장할 정도로 유명하였으나, 일제강점기 무분별한 밀렵으로 1980년대까지 거의 발견하기 힘든 멸종 위기종이었다. 그러나 1987년 제주도는 노루를 제주 상징 포유류로 만들겠다는 의지를 천명하였고 그 결과 국립공원관리사무소와 민간단체들의 보호활동이 시작되면서 개체수가 급증하게 되었다(오장근 외, 2009; 윤성일, 2003). 이후 1990년대에는 노루가 제주도 전역에서 관찰할 수 있는 흔한 종이 되었으며, 2000년대에 이르러서는 각종 농작물과 교통사고를 일으키는 문제의 야생동물로 지목되기도 하였다. 지난 2007년 8월에는 저지대 서식노루의 효율적 보호와 관광자원으로의 활용을 목적으로 제주시에서 노루생태관찰원을 개장하여 제주도의 유명 관광지로 자리 잡는 한편 2011년 초에는 노루를 유해조수로 지정하려는 움직임이 관찰되는 등, 노루는 제주도에 있어서 상징적인 야생종으로서 그 가치를 인정받고 사랑받고 있는 존재인 동시에 경제적 피해를 야기시킨다고 비난받기도 하는 이중적인 존재로 자리 잡게 되었다.

한편 2010년 초 제주도의 환경자원연구원은 “제주노루의 가치와 효율적인 관리방안”라는 학술회의 및 보고서를 통해 제주도의 서식노루의 밀도가 크며<sup>1)</sup>, 노루에 의한 농작물 피해와 교통사고를 줄이기 위해 적정 서식밀도를 결정하는 등 노루관리위원회를 구성하여 그 개체수를 관리하겠다는 계획을 발표한 바 있다. 이러한 주장은 노루에 의한 제주도 농민들의 농작물 피해가 상당하며 이를 위해서는 노루의 개체수를 적정수로 유지하여야 한다(오장근 외, 2009)는 몇 년 전의 논의를 답습하고 있고, 노루의 개체수를 인위적으로 관리하기 보다는 노루의 이동원인을 분석하여 피해를 줄여야 한다는 입장(김도훈 외, 2006)과는 의견 차이를 보이고 있다. 이와 같이 제주도 노루의 개체수에 관한 논란은 현재에도 여전히 진행 중이라고 할 수 있다.

이러한 논쟁을 배경으로, 고립된 생태적 특성을 지닌 제주도 노루의 개체수 관리모형을 개발하고 적용하는 데에 있어서 시스템 다이내믹스를 활용한 시도는 일찍이 김도훈 외(2008, 2006)에 의해 시도된 바 있었다. 시스템 다이내믹스를 활용한 생태계 개체수 관리모형은 카이밥 고원(Kaibab Plateau)의 사슴 모델(Roberts et al, 1983)을 위시하여 시스템 다이내믹스 분야에서는 피식-포식(predator-prey) 모델을 중심으로 지속적으로 연구되어 왔는데, 김도훈 외(2008, 2006)의 모델 역시 그러한 피식-포식 모델에 기반하여 제주도의 노루 개체

1) 2009년 2월부터 12월까지 조사한 결과 제주 전역에 서식하는 노루는 1만 2881마리로 추정되었으며, 고도별 서식밀도를 보면 해발 200m 이하에서는 km<sup>2</sup>당 7.3마리, 201~300m에서는 11.6마리, 301~400m는 7.8마리, 401~500m 14.6마리, 501~600m 29.1마리, 601~800m 17.5마리로 조사되었다.

수의 동태적 변화를 예측하는 시도였다.

이 두 편의 연구는 노루(피식자) 및 들개(포식자)의 2종간 피식-포식관계를 중심으로 논의를 진행하였으며, 이러한 구조 하에서 노루의 주요 생활습관인 저지대-고지대간 이동행태를 다루기 위해 고지대와 저지대에 서식한 노루개체군을 둘로 구분한 이소개체군(異所個體群, metapopulation)의 모델링을 시도하였다. 이 모델은 기존의 피식-포식 모형이 다루지 못했던 동종 간 이소개체군의 분리를 시도함으로써 서식지가 다른 두 개체군간 이동행태를 모델링할 수 있었고 이것이 개체수의 동태적 변화에 어떠한 영향을 미치는지를 모델의 내부로 내生化시켰다는 점에서 의의를 지닌다. 그러나 이 두 편의 연구는 노루의 이동만을 묘사했을 뿐, 이동의 원인이 되는 먹이부족이나 천적관계 등 노루 서식의 생태적 용량(carrying capacity)과 관련된 다양한 변수들을 모델구조의 내부로 포함시키기에는 역부족이었다. 즉, 노루의 먹이인 초목류를 고려하는 경우 초목-노루-들개 등의 3단계 먹이사슬 구조를 표현했어야 하며, 따라서 2단계 먹이사슬 구조로서는 노루의 이동이나 천적 등의 표현에 있어서 상당부분 외생변수에 의존하는 실험결과를 제시할 수밖에 없었다는 아쉬움을 남긴다.

본 논문은 제주도의 노루개체수의 관리라는 궁극적이며 실제적인 목적을 지향하는 과정에서, 상기와 같은 선행연구의 한계를 극복하기 위해 모델의 구조를 확장하고 개선하는 것을 우선적인 목적으로 삼는다. 즉, 선행연구의 장점인 이동행태의 모델구조(이소개체군 모델링)를 살리는 동시에 선행연구의 단점인 2단계 먹이사슬 구조를 극복하기 위해서, 기존 피식-포식모형의 원형이라고 할 수 있는 Lotka-Volterra 모형의 확장구조를 탐색함으로써 제주도의 노루에 관련된 다양한 변수들을 충분히 포함할 수 있도록 새로운 확장구조를 개발하는 것이 본 논문의 주된 목적이다. 본 논문은 궁극적으로 제주노루의 개체수관리라는 실제적인 지향점을 두고 있는 일련의 장기연구에 있어서, 모델링 과정에서 나타나는 문제점을 극복하는 새로운 모델구조의 개발결과를 제시하는 것으로서 방법론적이며 모델구조에 관한 이론적인 성격의 논문이라고 할 수 있다.

따라서 본 논문의 구성은 다음과 같다. 첫째, 선행연구 및 제주도 노루의 생태적 특징에 관한 다양한 문헌으로부터 본 모델의 도출을 위한 동태적 가설의 설정과 개념적 모형(causal-loop diagram)의 도출결과를 제시하며, 둘째, 이를 바탕으로 생태수학적 이론모형(biomath equation system model)을 차용한 세 개체 간 Lotka-Volterra 모델을 구축하고 시스템의 동적 균형상태에 대한 분석을 수행하며, 셋째, 개발된 모형에 대한 간단한 구조검증 및 실제적 적용을 위한 준비과정으로서 간단한 실험례(numerical example)를 제시하고자 한다. 이와 같은 과정을 통해 제시된 모델은 개발과정의 충실성은 물론 이론적이며 실제적인 타당성이 확보될 수 있으며 아울러 노루 생태계에 대한 시스템적 이해를 더욱 풍부하게 할 수 있다.

## II. 제주노루의 생태적 특징과 동태적 가설

본 절에서는 연구모델의 개발을 위해 제주도와 한라산에 서식하는 노루의 생태적 특징을 기술하고, 이로부터 개체수의 동역학에 필요한 인과모형 및 수리모형의 핵심적인 가설(dynamic hypothesis)을 정립하여 제시하고자 한다. 본 절의 노루생태에 대해서는 제주 노루 생태관찰원 생태자료실<sup>2)</sup> 및 오장근 외(2009), 김병수 외(2007)의 문헌을 참고하였다.

노루는 우제목(Artiodactyla) 사슴과(Cervidae) 흰꼬리사슴아과(Odeocoileinae) 노루속(Capreolus)에 속하는 대형 초식동물이다. 노루속에는 유럽노루(Capreolus capreolus)와 시베리아 노루(Capreolus pygargus)등 2종이 있으며, 한반도에 서식하는 노루는 시베리아 노루의 아종(Capreolus pygargus Tianschanicus)임이 확인되었으나 유전학적으로나 외형적으로 독특한 특징을 갖고 있어 고유 토착종으로 보고되고 있다.

노루는 체중당 에너지 요구가 크기 때문에 하루에 5~11번씩 자주 먹이를 섭취하고 흡수된 에너지를 최대한 활용하기 위해 쉽게 소화되는 식물을 골라 먹는 선택적 채식행동을 보인다. 주로 취하는 먹이는 작은 쌍떡잎 초본의 잎, 나무 및 관목의 잎과 새싹 등으로 먹이 중 52.2%가 목초, 풀잎과 활엽 초본이고, 나무와 관목종들은 24.5%로 두 번째로 중요한 먹이 식물을 이룬다. 먹는 행위를 반복하는 것은 기후 요소, 먹이의 양과 유용성, 그리고 계절에 의해 크게 영향을 받는다.

노루는 번식기 이외에는 작은 가족군으로 생활하나, 8월말부터 10월말까지의 번지기간이 되면 수컷노루 한 마리가 여러 마리의 암컷을 거느리는 일부다체제이다. 노루의 임신기간은 290일로서, 5월과 6월이 되면 암노루는 새끼를 낳기 3~4일 전쯤에 무리를 떠나 좋은 장소에 영역을 확보하여 1~2마리의 새끼를 낳는다. 전에 태어난 새끼는 다음 새끼가 태어나기 2~4 주일 전에 독립한다. 새끼는 태어나서 1시간이면 걸을 수 있고 3~4일이 지나면 어른보다 더 빨리 뛸 수도 있다. 새끼는 태어난지 5~10일 후면 식물을 섭취하기 시작하며 식물의 가장 부드러운 부분을 선택하고, 생후 3개월 정도 되면 새끼의 식성은 기본적으로 어미와 같게 된다.

- [가설 1] 노루는 특정 식물(쌍떡잎 초본잎, 나무 및 관목 등)들을 섭취하며, 이 특정 식물들의 섭취를 통해 중을 유지하고 중의 개체수를 증식시킴.

노루의 밀도는 기후요인 등 여러 가지 원인에 의해 영향을 받는다. 기후요인으로서 겨울

2) 제주 노루생태관찰원 생태자료실(<http://roedeer.jejusi.go.kr>)

의 비정상적인 혹독한 추위와 많은 적설량(40cm 이상)은 노루의 수를 감소시켜 사망률을 높이며, 주어진 서식지를 둘러싼 먹이 및 영역다툼과 같은 종 내부의 경쟁<sup>3)</sup>, 천적의 유동 등 생태적 요인과 밀렵·로드킬과 같은 인위적인 방해요인도 노루 밀도에 영향을 준다.

예컨대 제주도 지역언론인 제주타임즈(jejutimes.co.kr)의 2009년 11월 6일자 보도에 따르면, 2009년 1월부터 10월말까지 제주도내 노루 95마리의 각종 사고원인 중 로드킬 사고는 77마리(2008년 1년간 70마리로 보고)로 전체의 79%를 차지하고 있으며, 불법 밀렵(2마리), 들개 공격(1마리), 탈진 및 원인불명(15마리) 등으로 파악되었다. 주요 교통사고 지역은 5·16도로변, 산록도로, 100도로변 등 주로 중산간 지역에서 집중적으로 발생하고 있으며, 노루는 야행성 동물로 주로 밤에 먹이활동을 하는 관계로 사고시간 역시 야간으로 집중된다. 이러한 추세는 본격적으로 겨울철로 접어들면 먹이를 찾아 이동하는 노루가 더 늘어날 것이므로 교통사고로 죽는 노루의 수가 증가될 것으로 전망된다.

- [가설 2] 노루의 개체수는 먹이 및 번식에 있어서 종내 경쟁 등 주어진 서식지에 대한 서식밀도의 제약을 받음.
- [가설 3] 노루의 개체수는 자연사망과 천적에 의한 포식은 물론, 인위적 수렵(밀렵)행태나 로드킬 등을 주요 감소원인으로 제시할 수 있음.
- [가설 4] 노루의 로드킬은 노루의 고지대와 저지대 간 이동습관에 영향을 받으며 이동량에 비례함.
- 기타 혹한, 폭설 등 기후요인에 의한 자연사망률의 증가 등은 동 연구목적에서 벗어나므로 다루지 않음.

노루의 서식밀도에 대한 제약은 노루의 확산과 이동을 결정짓는 중요한 요인 중의 하나이다. 매년 봄에 대부분의 1년생 수컷들은 성숙한 수컷들에 의해 쫓겨 어미의 서식지를 떠나 다른 서식지로 이동하여 영역을 확보하기 때문에 영역은 노루를 폭 넓게 분포하는 원인이 된다. 일반적으로 대형 초식동물들의 계절적 이동은 먹이기회와 포식회피 등의 이유로 발생하는데, 노루의 경우 먹이자원이 풍부하고 은신할 수 있는 지역을 선호하며 겨울철에 새끼가 떨어진 수컷들과 암컷들은 건초가 많은 지역을 선호하기 때문에 먹이와 번식을 위하여 고지대에 서식하는 노루는 주기적으로 저지대로 계절적 이동을 한다.

제주도에서는 일반적으로 11월부터 12월까지는 특히 눈이 많이 쌓여 먹이가 부족할 때

3) 번식기에 수컷노루들의 싸움이 가장 심하게 일어나며 싸움과정에서 다치는 경우도 있고 심할 때에는 죽는 경우도 있다. 봄이 되면 성숙한 수컷은 자신의 세력권을 설정하고 다른 수컷으로부터 이를 방위하며 승리한 수노루는 나무에 채취를 묻히거나 오줌으로 영역표시를 한다.

중산간 지역으로 이동하며, 3월 말부터 4월까지의 번식 등을 위하여 여름서식지인 고산지대로 이동한다. 노루가 서식하기에 가장 적합한 환경은 목초지와 풀밭에 쌓여있는 풍부한 관목림 지대로 이러한 지역에 노루가 집중되는 현상을 보여주고 있고, 이곳의 주변하천은 노루가 은신처로서 안정된 소생활권 역할을 하기 때문에 이곳에 서식하는 노루는 매년 이동하지 않고 남아서 정주한다.

- [가설 5] 노루의 이동은 먹이의 섭취에 의해 영향을 받으며, 구체적으로 서식밀도에 비례하고 먹이량에 반비례(즉 먹이부족률을 ‘먹이량당 서식밀도’로 정의하였을 때, 이에 비례)
- [가설 6] 노루는 서식지를 이동한 후 원래의 서식지로 복귀하기도 하나 일부는 잔존함으로써 지역적 분포에 영향을 줄 수 있음

아울러 서론에서 밝힌 바와 같이 개발행위로 인한 서식지 파괴와 등산객 등 여행객의 출몰 등은 노루의 밀도와 이동에 영향을 주는 중요한 원인이라는 주장도 최근 제기되고 있다. 인간의 행위로서 앞서 제기된 수렵이나 로드킬 외에도 추가적으로 골프장이나 관광시설의 개발행위, 주요 먹이가 되는 서식지의 파괴, 등산객이나 관광객의 출몰 등도 영향을 주는 요인이라고 할 수 있다.

또한 노루가 인간과 접촉을 갖는 부문은 서론에서 밝혔던 바와 같이 농작물의 피해인데, 이러한 농작물의 피해는 질 좋은 먹이를 찾아다니는 이동습성 등에 기인하며 결과적으로 먹이량의 부족과 직접적인 관련이 있다고 할 수 있다. 문제는 선행연구(김도훈 외, 2008, 2006)에서도 지적된 바와 같이 농작물의 피해가 장기적으로 반복되거나 증가하게 되는 경우, 이 피해에 대한 반작용으로서 전기담장의 설치로 인한 노루의 사망, 수렵의 증가 및 허용 등 개체수 조절을 위한 인간의 행위변화가 가능하다는 점인데, 이미 2010년 초 제주도 환경자원연구소의 학술회의 및 개체수관리위원회에 관한 움직임은 이러한 경향을 반영하는 것이라고 할 수 있다.

- [가설 7] 노루에 의한 농작물의 피해는 먹이부족률에 비례

기타 노루의 이동과 밀도제약에 영향을 미치는 인간의 개발행위, 농작물 피해가 장기간 지속되는 경우 전기책 및 수렵허용 등 인위적 개체수 감소요인의 발생 등에 대해서는 본 연구목적에서 벗어나므로 포함시키지 않고 후속연구에서 다룸

### Ⅲ. 인과구조와 노루생태계의 시스템적 사고

#### 1. 시스템 영역과 주요 상태변수

이상과 같은 노루의 행태적 특징으로부터 도출된 동태적 가설을 바탕으로 시스템의 주요 구조를 도출하기 위하여 우선 시스템의 영역(system boundary)을 생태계만으로 제한하여 접근하였다. 이를 위해 노루 개체수는 물론 그 먹이사슬의 상하에 있는 노루 먹이량(biomass) 및 노루 천적개체수와 같이 생산자(pre), 1차 소비자(low-level predator), 2차 소비자(top predator)의 3단계로 생태적 개체군을 시스템의 관심변수로 설정하였다. 이 변수들은 시스템의 주요 상태변수(state variable)로서, 개체군 동역학 시스템을 구성하는 핵심 변수들이다.

다만 노루의 개체수의 경우, 개체수의 주요 변화요인으로 제시된 노루의 로드킬 및 이동 등의 분석을 위하여 지역적 분포를 고려한 이소개체군(metapopulation group)으로 구분하되 분석의 편의를 위하여 고지대와 저지대로 단순화된 구분을 시행하였다. 이는 시스템의 상태변수가 3단계에 걸친 먹이사슬 상의 3개체가 아니라 중간 종을 2개로 분류하여 총 4개체군의 개체수로 분화시켰음을 의미한다. 이는 본 연구의 선행연구인 김도훈 외(2008, 2006)의 이소개체군 구분과 흡사하나, 선행연구에서는 고지대 및 저지대의 구분 대신 한라산 국립공원내의 개체군과 그 외 지역의 개체군으로 구분하였고 본 연구에서는 다른 분류 방법을 취하였다는 점에서 차이점을 보인다.

〈표 1〉 제주노루의 고도에 따른 서식지와 서식밀도

구 분	면적(ha)	밀 도		개체수	
		deer/ha	deer/km <sup>2</sup>		
제주도 면적	184,827	-	-	-	
노루의 서식면적	112,744	-	-	12,881	
고 도	000-200m	29,250	0.073	7.3	2,135
	201-300m	24,010	0.116	11.6	2,785
	301-400m	15,641	0.078	7.8	1,219
	401-500m	11,564	0.146	14.6	1,688
	501-600m	7,685	0.291	29.1	2,236
	601-800m	9,257	0.175	17.5	1,619
	한라산국립공원	15,339	0.078*	7.8	1,196*
골프장	4,190	0.265	26.5	1,108	

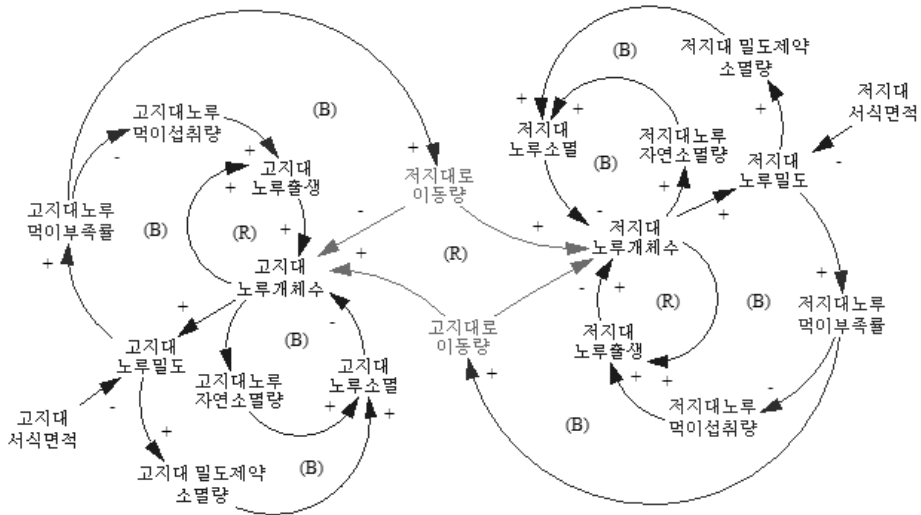
주: 1) \*는 한라산 국립공원에서 측정된 2008년 자료.

2) 동 표는 오장근 외(2009)에서 인용한 것임.

구체적으로 본 연구에서는 <표 1>의 제주도내 해발고도에 따른 노루밀도의 분포에 두 개의 피크(해발 500-600m의 밀도 및 해발 200-400m에 주로 분포한 골프장의 밀도)가 있을 것을 감안하여 이질적인 두 개의 분포를 가정하였다. 아울러 이동이 빈번히 일어나는 중산간 지역을 중심으로 논의를 전개하기 위하여 해발 500m(중산간 지대)를 기준으로 상하로 개체군을 분리하였다. 이러한 시도는, 한라산 국립공원의 경계가 고도 600m 안팎을 중심으로 나뉘고 있고 선행연구에서는 그 주변지역을 포함하여 설명하고 있으므로, 선행연구의 개체 분리의 의미를 살리며 동시에 선행연구 이후에 출간된 데이터를 반영하는 새로운 분류방식<sup>4)</sup>이라고 할 수 있다.

## 2. 인과구조와 행태적 추론: 노루 및 먹이량

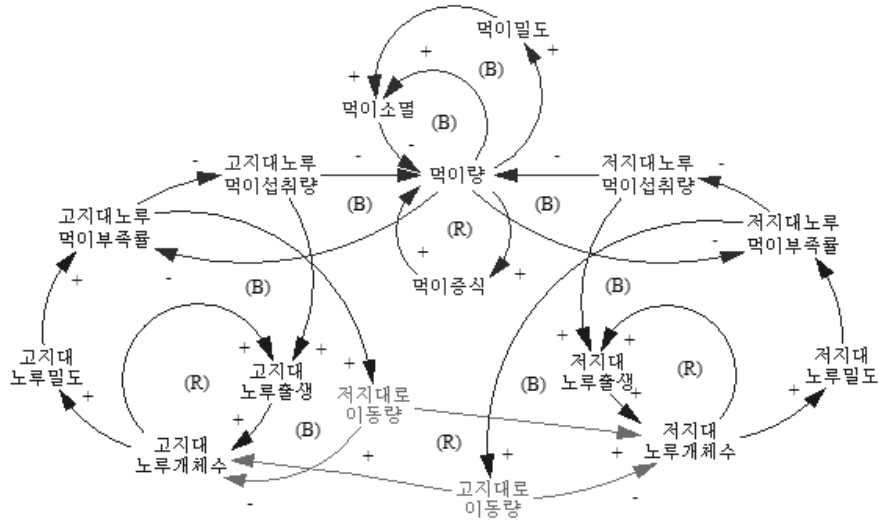
[그림 1]은 노루의 자연적인 개체수 변화와 이동에 관한 인과구조를 나타내고 있다. [가설 1] 및 피식-포식 모형의 원형인 고전적 Lotka-Volterra 모델에서와 같이 노루의 개체수는 피식중인 먹이의 섭취량과 개체수에 따라 결정된 출생량과 [가설 2]의 밀도제약, [가설 3]의 자연사망량, [가설 6]에서 주 서식지를 바꾸는 잔존 이동량에 의해 변화된다.



[그림 1] 인과지도: 노루의 자연증식과 이동

4) 다만 선행연구에서는 한라산 국립공원 내외를 구분하는 분류방식을 통해, 농작물은 국립공원 내에는 없으며 외부에는 고도와 상관없이 존재할 수 있으므로 농작물의 피해를 보다 엄밀하게 모델링하는 것이 가능하다는 장점을 지니고 있다. 다만, 농작물의 피해량에 대한 함수관계의 적용이 단순한 선형관계 가정에 의해 이루어진다면 추정치로서의 의미가 강하므로 본 논문에서와 같은 방식을 취한다 하더라도 이러한 장점이 훼손될 우려는 크지 않다.





[그림 2] 인과구조: 먹이와 이동

이 구조에서 특이한 점은 이동행태를 추가시킴으로써 고지대 및 저지대의 두 이소개체군 간의 연결고리가 형성되며, 이 연결로 인한 새로운 루프가 생성된다는 점이다. 즉, 고지대-저지대간 이동은 두 이소개체군을 연결시킴으로써 두 개의 새로운 조절루프(그림에서 이동량에 인접한 중앙의 B루프) 및 한 개의 새로운 강화루프(그림에서 정중앙의 R루프)를 형성한다. 새로운 두 개의 조절루프는 직접적으로 개체수의 증가[감소]시 이동을 통해 즉각적으로 감소[증가]시키려는 작용을 의미하며, 강화루프는 이동의 결과 타 지역의 개체수를 증가[감소]시킴으로써 장기적으로 자신의 지역 내 개체수를 다시 증가[감소]시키는 작용을 의미한다.

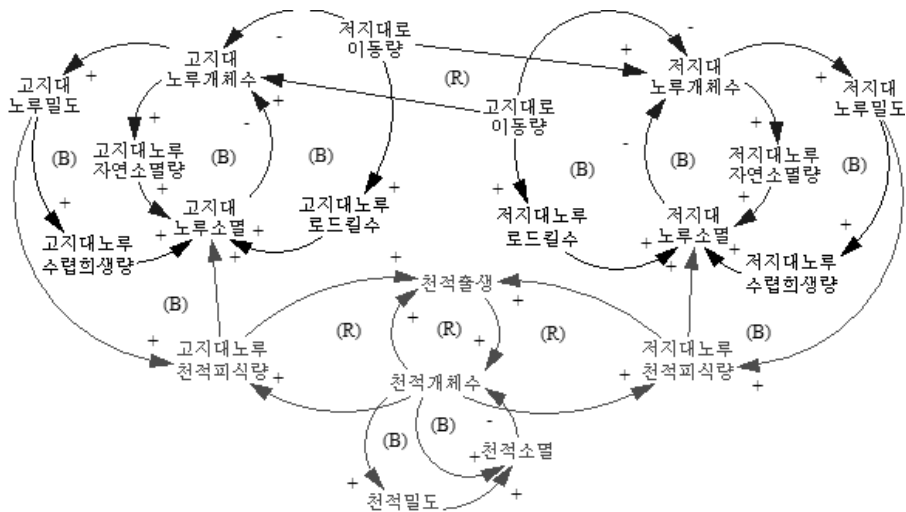
[그림 2]는 노루의 먹이량의 변화 및 이동에 대한 피드백 구조를 보여주고 있다. 먹이량 역시 고전적 Lotka-Volterra 모델에서와 같이, 1차 생산자로서 피식종은 영양공급원의 제한이 없어 출생량이 먹이량 자체에만 영향을 받는 반면 스스로의 밀도제약 및 포식종인 노루의 섭취량에 따라 개체수가 조절된다.

본 모델에서 노루의 이동량은 [가설 5]과 같이 먹이부족률(=서식밀도/먹이량)에 피드백 되는 구조를 나타내고 있다. [그림 1]에서 표현된 [가설 2]의 밀도제약은 본 인과지도에서 먹이의 부족에 의한 이동으로 표현되며, 천적이나 수렵, 로드킬 등의 희생 등 밀도제약과 관련된 피드백은 천적과의 상호작용에서 다시 구체화될 것이다. 이동에 따른 피드백 구조는 결과적으로 노루의 개체수가 증가[감소]하면 먹이부족률이 증가[감소]하여 먹이량이 감소[증가]되고, 먹이량이 감소[증가]되면 출생 및 이동을 촉진하여 개체수를 조절하는 전형적인 생태적 원리를 표현하고 있다.

### 3. 인과구조와 행태적 추론: 노루의 천적과 소멸

[그림 3]은 노루의 소멸에 대한 작용 및 천적의 생태계를 묘사하고 있다. [가설 2] 및 [가설 3]와 같이 노루의 소멸은 자연사망, 먹이부족에 따른 이동, 수렵희생량, 로드킬량, 천적에 의한 피식량 등이 개체수의 감소요인으로 제시되고 있다. 또한 로드킬량은 [가설 4]와 같이 고지대-저지대의 구분기준인 중산간을 중심으로 이동량에 비례하는 것으로, 수렵희생량은 수렵 혹은 밀렵이라는 행위가 생물자원의 수확과 동일한 방법과 의미를 지니는 바 수확량과 같이 밀도 혹은 개체수에 비례(정희성 외, 2005: 167, 182)하는 것으로 표현한다.

천적의 경우 본 모델에서는 들개와 삥 등 제주도 생태계에서 노루에 대한 포식자 역할을 하는 개체군을 통합하여 총합변수(aggregated stock variable)로서 천적을 정의하였으며, 고전적 Lotka-Volterra 모델에서와 같이, 피식종의 섭취량과 개체수에 의해 출생률이 결정되고 밀도제약 및 자연사망량에 의해서 개체수가 조절되는 것으로 모델링하였다. 단, 들개나 삥의 경우 1) 노루 외의 먹이종이 존재할 수 있으며, 2) 단지 영양공급원의 역할 외에 마치 게임하듯 포식자가 사냥하는 습성 등이 존재(김도훈 외, 2008: 60-61)하므로 고정적(외생적)인 출생률에 포식량 만큼 추가된 출생률을 더하여 번식하는 것으로 모델링해야 하는데 이는 수리모형에서 반영하도록 한다.

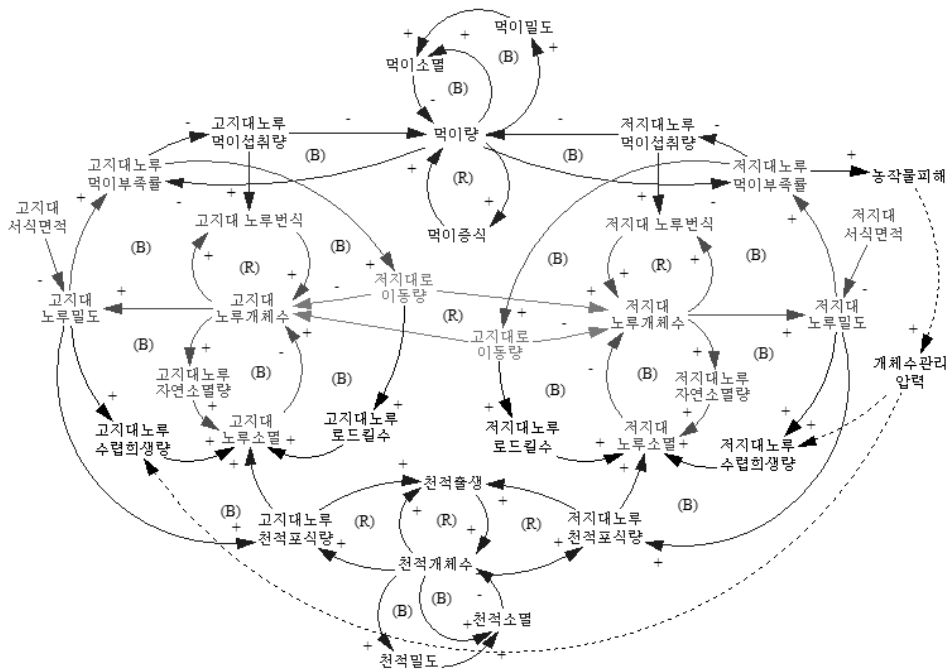


[그림 3] 인과구조: 노루의 소멸과 천적의 생태계

[그림 4]는 3종의 4개체군에 대한 전체적인 역학관계를 하나의 인과모델로 총합한 모델을 제시하고 있다<sup>5)</sup>. 이 시스템에서 노루의 개체수 증가 혹은 감소는 먹이 및 천적 개체수

의 감소 혹은 증가를 통해 조절되는 역학관계를 보이고 있으며, 장기적으로 개체수 증가 혹은 감소에 따른 인간의 개입 역시 노루의 개체수를 조절하는 역할을 수행하게 된다. 따라서 본 생태적 시스템의 장기적인 행태는 안정적인 동적 균형을 유지하려는 항상성(homeostasis)과 생태적 회복력(resilience: Folke, 2006; Anderies *et al.*, 2002)을 지님을 쉽게 추론할 수 있다.

마찬가지로, 먹이사슬 상의 상호작용에 의해 생태적인 조절기능이 충분함에도 불구하고 인간이 인위적인 개입을 할 필요가 있을까에 대해서는 동 구조상으로 보았을 때 판단이 쉽지 않다. 일부 주장과 같이 그간의 과보호로 인해 개체수가 늘어난 것이라면, 먹이 및 천적 등 생태적 작용으로도 개체수의 조절이 충분할 수 있다고 반론할 수 있으나 그 조절기간 등은 이상과 같은 질적인 예측만으로는 불가능하다. 따라서 현실 문제를 해결하려는 목적을 위해서는 이와 같은 시스템적 사고만으로는 충분하지 않고, 보다 정량적인 분석에 대한 시도가 필요하다.



[그림 4] 인과구조: 전체모델과 장기적인 피드백

- 5) 여기서 점선으로 표시된 피드백은 본 연구목적에 벗어나나 추후 연구 등을 위해서 표현한 것으로, 농작물 피해의 지속적 발생과 그로 인한 인간의 개체수 조절행위를 표현하고 있고 수리모형 및 실험모형에서는 반영되지 않을 것이다.

## IV. 이론모델과 동적균형

### 1. 로트카-볼테라(Lotka-Volterra) 원형모형

특정 종의 개체수  $X$ 에 대한 로지스틱 성장곡선에 있어서 한계용량(carrying capacity)  $K$ 로 표현되는 밀도제약(density restriction)은 다음과 같이 성장률(intrinsic birth rate)을 포함한 밀도제약계수(density restriction coeff)  $k$ 로 치환될 수 있으며, 추후의 논의는 이 계수를 활용하여 진행한다:

$$\dot{X} = rX\left(1 - \frac{X}{K}\right) = rX - kX^2 \quad \left(\text{단, } k = \frac{r}{K}\right) \quad \dots\dots\dots M1)$$

피식-포식모형은 시스템 다이내믹스 모델의 이론적 배경이 되는 생태학 분야의 이론모델인 고전적 Lotka-Volterra 시스템으로부터 시작하였으므로, 이 모델이 피식-포식모델의 원형이라고 볼 수 있다(Berryman, 1992; Brauer *et al.*, 2001; 최창현, 1993). 여기서 피식종 개체수를  $X$ , 포식종 개체수를  $Y$ 라 하고, 피식종 번식률을  $a$ , 피식률을  $b$ , 포식종 번식률을  $c$ , 포식종 소멸률을  $d$ 라고 할 때

$$\begin{aligned} \dot{X} &= aX - bXY = aX\left(1 - \frac{b}{a}Y\right) && \dots\dots\dots M2) \\ \dot{Y} &= cXY - dY \end{aligned}$$

가 된다. 식 M2)의 시스템에서 피식자는 무한한 영양공급을 받을 수 있어 출생의 제약이 없으며, 반대로 포식자는 자연사망 외에는 별다른 소멸요인이 존재하지 않는다. 반대로 피식자는 소멸요인이 포식자에게 잡혀먹는 것이며, 포식자는 출생량이 피식자를 잡아먹은 양에 비례한다. 여기서, 잡아먹힌 양은 일정한 서식구역에서 피식자와 포식자가 조우할 확률에 비례한다는 전제 하에 조우할 확률이 개체수에 비례한다는 동태적 가설을 내포하고 있다.

식 M2)의 동적 균형점은 장기적으로 변화가 없다는 가정 하에 두 유량식이 동시에 0이 된다고 설정하고 연립방정식을 풀면 쉽게 식 M3)와 같은 균형점을 구할 수 있다:

$$(X^*, Y^*) = \left(\frac{d}{c}, \frac{a}{b}\right) \quad \dots\dots\dots M3)$$

즉, 피식자의 동적균형 개체수는 포식종 증가율 대비 감소율에 의존하며, 포식자의 동적균형 개체수는 반대로 피식종 감소율 대비 증가율에 의존한다. 이는 피식-포식관계에 있는 두 종의 균형개체수는 그 천적 혹은 영양분이 되는 상대방 개체군의 번식소멸률과 같은 생태적 특징에 의해 결정된다는 것을 의미하며, 두 종의 장기적 지속가능성과 공진화는 서로 분리해서 생각할 수 없음을 의미한다.

이상과 같은 고전적 모델에 대해 다양한 확장이 시도되고 있는데, 그 첫 번째는 종간 혹은 개체군간의 경쟁관계에 관한 것이다. 이를 경쟁적 생태모형(Competitive Lotka-Volterra)이라고 한다면, 두 종의 개체수 X 및 Y의 변화에 대해 식 M4)와 같은 간단한 원리(Smale, 1976)를 반영하고 있다:

$$\begin{aligned} \dot{X} &= aX - bX^2 - cXY \\ \dot{Y} &= pY - qY^2 - rXY \end{aligned} \quad \text{..... M4)}$$

여기서 파라미터는 두 종의 번식률로 a 및 p, 두 종의 밀도제약계수로 b 및 q, 두 종의 종간 경쟁효과계수로 c 및 r이 제시되고 있다. 식 M4)의 모델은 상기 로지스틱 성장곡선의 밀도제약 계수를 적용하고, 고전적 Lotka-Volterra에서 보여지는 종간 상호작용 플로우(interaction term)로 두 변수를 곱한 것을 반영하고 있다.

예컨대 암묵적인 먹이를 놓고 두 종이 경쟁하는 상황에서 한 개체수가 증가하면 경쟁종의 개체수에 대한 제약요인으로 작용한다. 여기서 상호작용 플로우인 XY항은 독립종의 개체군 동역학(single population dynamics)에서의 밀도제약을 대체하는 역할을 하며, r이나 c 둘 중 하나가 0인 경우, 즉 어느 한쪽에만 제약이 가해지는 경우에는 특정 종이 다른 종을 잡아먹거나 몰아내는 착취적 관계(exploitative relation) 혹은 동종이나 더 힘이 센 개체군이 다른 개체군을 일방적으로 잡아먹는 공식행태(cannibalistic behavior)를 의미한다.

경쟁적 모델과는 반대로 종간 혹은 개체군간 협력적 생태모형(Cooperative Lotka-Volterra)도 생각할 수 있다. 즉 한 개체군의 개체수가 증가했을 때, 다른 개체군의 개체수를 늘리는 방향으로 작용하는 경우라고 할 수 있는데, 예컨대 위와 같은 경쟁적 모형에서 XY항의 계수를 (-)로 하지 않고 (+)로 설정하는 경우 두 종간의 공생관계(mutualism or symbiosis)를 표현한다고 볼 수 있다(Wright, 1989).

상기 경쟁모델과 마찬가지로 두 종에 고르게 XY항이 존재하지 않고 한 종에만 존재하는 경우 종간의 기생관계(parasitic relation)을 표현한다고 볼 수 있으며, 두 종간의 상호 보완적 관계(recruitment relationship)를 설명하기 위해, 식 M5)와 같이 한계용량 대신에 상대 종의 개체수를 넣음으로써 상대 종의 개체수가 증가할수록 자신의 개체수가 더 증가하는

것을 표현하는 시도(Armstrong *et al.*, 2000)도 쉽게 찾아볼 수 있다.

$$\begin{aligned} \dot{X} &= aX\left(1 - c\frac{X}{Y}\right) \\ \dot{Y} &= bY\left(1 - r\frac{Y}{X}\right) \end{aligned} \quad \dots\dots\dots M5)$$

## 2. 본 연구논문의 이론모형

본 연구모델에서는 이상과 같은 경쟁과 협력 등의 관계에 대한 모델링의 전통에 기반하여, 일반적으로 생물수학(biomathematics) 분야에서 활용되는 생산자-1차 소비자-2차 소비자의 3단계 Lotka-Volterra 이론모형(Baek, 2008)을 차용하여 [그림 4]와 같은 시스템 구조를 수리모형으로 표현하고자 한다. 식 M6)으로 제시된 본 연구모형은 지역적 구분에 따른 1차 소비자인 노루의 개체군을 고지대 Y1 및 저지대의 개체군 Y2로 분리하여, 생산자인 노루의 먹이량 X 및 2차 소비자인 노루의 천적 Y와의 상호작용을 표현하고 있다. 여기서 각 파라미터의 의미는 <표 2>에 제시된 바와 같다.

$$\begin{aligned} \dot{X} &= \beta X - \delta X^2 - \gamma X(Y_1 + Y_2) \\ \dot{Y}_1 &= bXY_1 - dY_1 + m_2\frac{Y_2}{X} - m_1\frac{Y_1}{X} - a\frac{Y_1}{X} - pY_1 - cY_1Z \\ \dot{Y}_2 &= bXY_2 - dY_2 + m_1\frac{Y_1}{X} - m_2\frac{Y_2}{X} - a\frac{Y_2}{X} - pY_2 - cY_2Z \\ \dot{Z} &= rZ - kZ^2 + q(Y_1 + Y_2)Z \end{aligned} \quad \dots\dots\dots M6)$$

<표 2> 본 연구의 이론모형에 대한 외생변수의 정의

구 분	번식률	소멸률					이동률
		자연 소멸률	밀도제약 계수	피식률	교통 사고율	수렵 희생률	
먹이 X	β		δ	γ			
고지대노루 Y1	b	d		c	a	p	m1, m2
저지대노루 Y2							
천적 Z	r, q		k				

주: 모든 외생변수는 비음으로 정의(outflow인 경우는 수식에서 (-)로 반영)

우선 식 M6)에서 노루의 먹이량  $X$ 의 변화식(flow equation)인  $X'$ 의 우변을 보면 번식량  $\beta X$ , 밀도제한 희생량  $\delta X^2$ , 그리고 노루의 총 개체수  $(Y_1+Y_2)$  및 먹이량  $X$ 에 비례하는 먹이섭취량  $\gamma X(Y_1+Y_2)$ 이 제시되어 있다.

아울러 각 노루의 개체수  $Y_i$ 의 변화식인  $Y_i'$ 의 우변에는, 먹이섭취량과 자신의 개체수에 비례하는 번식량  $bXY_i$ , 자신의 개체수(밀도)에 비례하는 자연사망량  $dY_i$  및 수렵희생량  $pY_i$ , 각 개체의 이동량  $m_iY_i/X$  및 이동량에 비례하는 로드킬 희생량  $aY_i/X$ , 마지막으로 천적  $Z$  및 자신의 개체수(밀도)에 비례하는 천적희생량  $cXY_i$ 로 구성되어 있다.

천적  $Z$ 에 관한 변화식  $Z'$ 은, 노루와 포식종의 여부 등 3장에서 밝힌 바와 같은 이유로 노루개체와 무관한 번식량  $rZ$  및 노루를 포식한 것과 관련된 번식량  $q(Y_1+Y_2)Z$ 의 두 종류의 번식량이 존재하며, 아울러 천적이 없는 관계로 밀도제한 희생량  $kZ^2$ 이 포함되어 있다.

이상과 같은 식에서 본 이론모델의 이해를 돕고 분석결과를 단순하게 하기 위하여 노루의 두 개체군  $Y_1$  및  $Y_2$ 의 파라미터  $b, d, c, a, p$  등은 두 개체군 간에 일단 동일하게 설정하였다. 이동을  $m_i$ 는 다르게 설정되었다고 하더라도, 두 개체군의 모든 파라미터가 같기 때문에 이러한 대칭적(symmetric)한 구조로 인해 두 개체수는 같은 값을 갖고 같은 방향으로 증감할 것이다. 추후 실제적인 데이터를 적용한 실증연구에서는 각각의 개체군의 파라미터를 달리 함으로써 비대칭적인 구조(Kitamura *et al.*, 2006)를 창출할 수 있다.

### 3. 시스템의 동적균형(steady states)과 해의 안정성(local stability)

이상과 같은 이론모델에서 실제적으로 의미 있는 동적 균형점(steady states)은 존재할 것인가? 즉, 개체수가 0인 실제적으로 의미 있는 균형점의 도출은 상기 연립미분방정식의 좌변을 모두 0으로 설정, 즉  $X'=0, Y_1'=0, Y_2'=0, Z'=0$ 으로 설정하여 연립방정식을 푸는 과정으로부터 구해진다. 즉,

$$\begin{aligned} 0 &= \beta X - \delta X^2 - \gamma X(Y_1 + Y_2) \\ 0 &= bXY_1 + \frac{m_2 Y_2 - m_1 Y_1}{X} - \frac{aY_1}{X} - (d+p)Y_1 - cY_1Z \\ 0 &= bXY_2 + \frac{m_1 Y_1 - m_2 Y_2}{X} - \frac{aY_2}{X} - (d+p)Y_2 - cY_2Z \\ 0 &= rZ - kZ^2 + q(Y_1 + Y_2)Z \end{aligned}$$

이때 1번째 및 4번째 식의 경우 모든 항에  $X$ 와  $Z$ 가 있으므로 간단히 다음과 같은 식을 유도할 수 있다.

$$\begin{aligned}
 0 &= \beta X - \delta X^2 - \gamma X(Y_1 + Y_2) = X[\beta - \delta X - \gamma(Y_1 + Y_2)] \\
 \therefore X &= 0 \text{ or } X = \frac{\beta}{\delta} - \frac{\gamma}{\delta}(Y_1 + Y_2) \quad \dots\dots\dots S1) \\
 0 &= rZ - kZ^2 + q(Y_1 + Y_2)Z = Z[r - kZ + q(Y_1 + Y_2)] \\
 \therefore Z &= 0 \text{ or } Z = \frac{r}{k} + \frac{q}{k}(Y_1 + Y_2) \quad \dots\dots\dots S2)
 \end{aligned}$$

여기서 X=0, Z=0인 경우는 종이 멸종했을 때의 상황을 의미하는 자명해(trivial solution) 이므로 고려 대상에서 제외한다면 X와 Z는 식 S1) 및 S2)와 같이 (Y1+Y2)의 함수로 표현할 수 있다. 이번에는 (Y1+Y2)를 구하기 위하여 상기 0으로 놓았던 2번째 및 3번째의 두 유량변화식의 양변을 더하면,

$$\begin{aligned}
 0 &= bX(Y_1 + Y_2) + \frac{m_1 Y_1 + m_2 Y_2 - m_1 Y_1 - m_2 Y_2 - a(Y_1 + Y_2)}{X} \\
 &\quad - (d+p)(Y_1 + Y_2) - c(Y_1 + Y_2)Z \\
 &= (Y_1 + Y_2) \left[ bX - \frac{a}{X} - (d+p) - cZ \right]
 \end{aligned}$$

이 때 위 결과의 [ ]부분의 Z에 식 S2)를 대입하여 소거하면 아래와 같이 식 S3)를 얻게 되며, 마찬가지로 Y1+Y2=0 은 고려하지 않는다.

$$\begin{aligned}
 0 &= (Y_1 + Y_2) \left[ bX - \frac{a}{X} - (d+p) - c \left\{ \frac{r}{k} + \frac{q}{k}(Y_1 + Y_2) \right\} \right] \\
 \therefore (Y_1 + Y_2) &= 0 \text{ or } (Y_1 + Y_2) = \frac{k}{cq} \left[ bX - \frac{a}{X} - \left( d+p + \frac{cr}{k} \right) \right] \quad \dots\dots S3)
 \end{aligned}$$

위의 식 S1) 및 S3)을 활용하여 (Y1+Y2)를 소거하면,

$$\begin{aligned}
 \frac{\beta}{\gamma} - \frac{\delta}{\gamma} X &= \frac{k}{cq} \left[ bX - \frac{a}{X} - \left( d+p + \frac{cr}{k} \right) \right] \\
 \Rightarrow 0 &= \left( b + \frac{\delta}{\gamma} \frac{cq}{k} \right) X - \frac{a}{X} - \left( d+p + \frac{cr}{k} + \frac{\beta}{\gamma} \frac{cq}{k} \right) \\
 \Rightarrow 0 &= \left( b + \frac{\delta}{\gamma} \frac{cq}{k} \right) X^2 - \left( d+p + \frac{cr}{k} + \frac{\beta}{\gamma} \frac{cq}{k} \right) X - a
 \end{aligned}$$



$$\begin{aligned} \Rightarrow 0 &= AX^2 - BX - a \quad \left( \text{단, } A = b + \frac{\delta}{\gamma} \frac{cq}{k}, B = d + p + \frac{c}{k} \left( r + \frac{\beta}{\gamma} q \right) \right) \\ \Rightarrow X &= \frac{1}{2A} [B \pm \sqrt{B^2 + 4aA}] \\ \therefore X &= \frac{B + \sqrt{B^2 + 4aA}}{2A} \quad (\because B < \sqrt{B^2 + 4aA}) \dots\dots S4) \end{aligned}$$

이와 같이 X의 균형값을 두 개 얻을 수 있는데, B2항이 루트 안에 있어 B가 루트보다 작으므로 (-)인 균형개체수를 제외하고 0보다 큰 경우에만 고려하면 위의 식 S4)를 얻는다. 마찬가지로 방법으로 S4)에서 구한 X의 균형값을 x라 놓고, S3) 및 S1)에 대입하면 다음과 같은 동적균형점을 얻을 수 있다.

$$\begin{aligned} \begin{bmatrix} X \\ Y_1 + Y_2 \\ Z \end{bmatrix} &= \begin{bmatrix} x \\ \frac{\beta}{\gamma} - \frac{\delta}{\gamma} x \\ \frac{r}{k} + \frac{q}{k} \left( \frac{\beta}{\gamma} - \frac{\delta}{\gamma} x \right) \end{bmatrix} \quad \text{단, } x = \frac{B + \sqrt{B^2 + 4aA}}{2A}, A = b + \frac{\delta}{\gamma} \frac{cq}{k}, \\ & \quad B = d + p + \frac{c}{k} \left( r + \frac{\beta}{\gamma} q \right) \dots\dots\dots S5) \end{aligned}$$

여기서 A는 노루의 번식률 b 및 상하 먹이사슬의 밀도제약률(소멸률) 대비 포식률에 관한 것으로서 결과적으로 노루개체수의 성장률과 관련이 있고, B는 노루의 사망률, 수렵회생률, 피식률 등 쇠퇴율과 관련이 있다. 즉, 노루먹이의 균형량은 상위 포식자 개체수의 쇠퇴율 대비 하락률이라는 전통적 Lotka-Volterra의 결과와 일맥상통한 결과를 보이고 있다. 단, 상위 포식자인 노루의 개체수 (Y1+Y2) 및 노루의 천적 개체수 Z 역시 균형점에서 0보다 큰 값을 가져야 하므로 상기 동적균형점이 실제적인 의미를 지니기 위해서는 다음의 조건이 추가되어야 한다.

$$\frac{c(d+p) + \sqrt{c^2(d+p)^2 + 4ab}}{2b} < x < \frac{\beta}{\delta} \dots\dots\dots S6)$$

이상과 같은 시스템의 동적균형이 안정적인가에 대해서는 이미 3장의 시스템 사고에서 논한 바와 같이, 멸종까지 이끌 수 있는 과도한 소멸률(남획 등)을 적용하지 않고, 위의 범위조건을 만족시키는 정상적인 파라미터의 값이라면 충분히 조절루프에 의해서 안정성이 확보될 수 있음을 추론할 수 있다. 다만 해석적으로 이를 증명하기 위해서는 본 연립미방

시스템의 Jacobian 행렬을 구한 후 그 행렬의 고유치(eigenvalues)에 의한 테스트를 수행해야 하며, 이는 상기 이론모델로 구할 경우 대단히 길고 복잡한 과정이 될 수 있으므로 다음 절의 실험례의 파라미터 추정치를 적용한 검증의 예시를 [부록 2]에 제시하고자 한다.

## V. 실험례(Numerical Example) 및 실험모형 행태(Model Behavior)

### 1. 파라미터 및 실험값

본 연구에서는 모델의 개발과 모델구조에 대한 타당성 제고에 초점이 있으므로 구체적으로 제주도의 실제 데이터를 적용하지는 않았으며, 제안된 모형이 바람직한 행태를 보이는지, 그 동적균형은 안정적인지 등을 테스트하기 위하여 정상적인 파라미터의 설정값을 통해 실험례를 제시하고자 한다. 제주도의 현황자료에 근거한 시뮬레이션과 실제적인 정책 제언 등은 추후 연구에서 진행될 것이다.

〈표 3〉 본 연구의 실험모형에 대한 외생변수의 설정값

구 분	변식률	소멸률					순 이동률	동적균형 개체수
		자연 소멸률	밀도제 약계수	피식률	교통 사고율	밀렵 희생률		
먹이 X	$\beta$ 1		$\delta$ 0.0001	$\gamma$ 0.0004				$(B+(B^2+4aA)^{1/2})/2A$ = 4007.08
고 지 대 노루 Y1	b 0.0001	d 0.1		c 0.001	a 500	p 0.1	mi 500	$(\beta/\gamma)-(\delta/\gamma)*x$ = 1498.23
저 지 대 노루 Y2								
천적 Z	r, q 0.04, 0.0002		k 0.002					$(r/k)*x-(q/k)*$ $[(\beta/\gamma)-(\delta/\gamma)*x]$ = 94.91

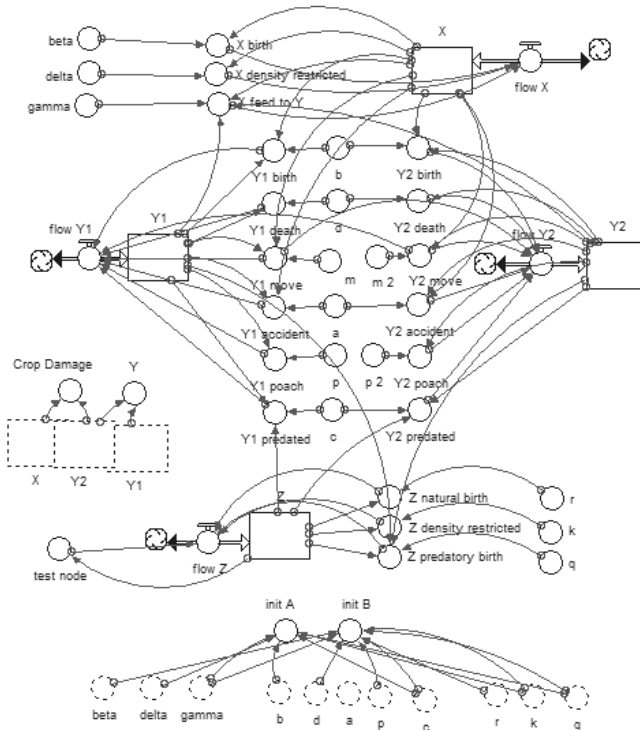
주: 1) 단,  $x = \frac{B + \sqrt{B^2 + 4aA}}{2A}$ ,  $A = b + \frac{\delta}{\gamma} \frac{cq}{k}$ ,  $B = d + p + \frac{c}{k} \left( r + \frac{\beta}{\gamma} q \right)$

2)  $\frac{c(d+p) + \sqrt{c^2(d+p)^2 + 4ab}}{2b} < x < \frac{\beta}{\delta}$

구체적으로 실험에는 초기 동적균형을 가정하고 각 파라미터의 함수로 이루어진 초기 균형값을 대입한 후 이를 변화시키면서 일련의 실험을 수행한다. 따라서 <표 2>의 파라미터에 대해 실제적 의미, 변수의 단위 및 상기 범위조건 등을 만족시킬 수 있도록 적당한 값을 설정하면 초기값으로 입력해야 할 동적균형 개체수를 구할 수 있다. <표 3>의 각 행은 현재 시스템의 주요 상태변수들을 의미한다. 즉, 먹이(초목류)의 생체량(biomass) X, 노루의 이소개체군간 개체수 Y1 및 Y2, 천적(들개 등) Z의 개체수와 관련된 각종 파라미터들의 적절한 실험값을 표의 내용과 같이 제시하는 경우, 동적 균형개체수가 표의 맨 오른쪽 열에 제시된 값으로 계산되는 것을 알 수 있다. 추후의 실험모델의 결과[그림 6]부터 [그림 11])에서도 이와 같은 균형수치를 확인할 수 있다.

## 2. 유량-저량모델(Stock-Flow Diagram)

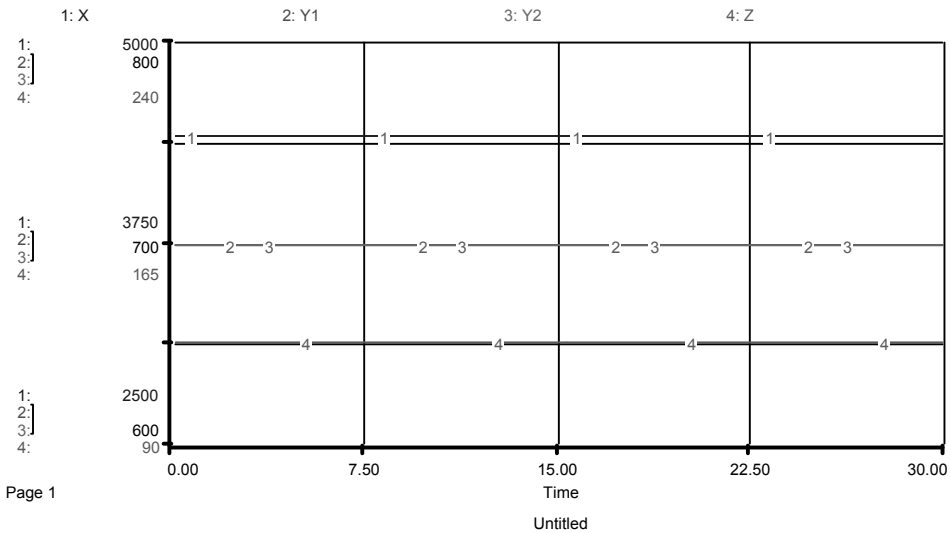
[그림 5]에는 상기와 같은 실험모델에 대한 유량-저량모델(SFD: Stock-Flow Diagram)이 제시되어 있다. 동 모델은 Stella 7.0.3으로 매핑한 결과이며, 이에 대한 자세한 수식은 [부록 1]에 제시된 바와 같다.



[그림 5] 실험모델의 유량-저량모델(SFD)

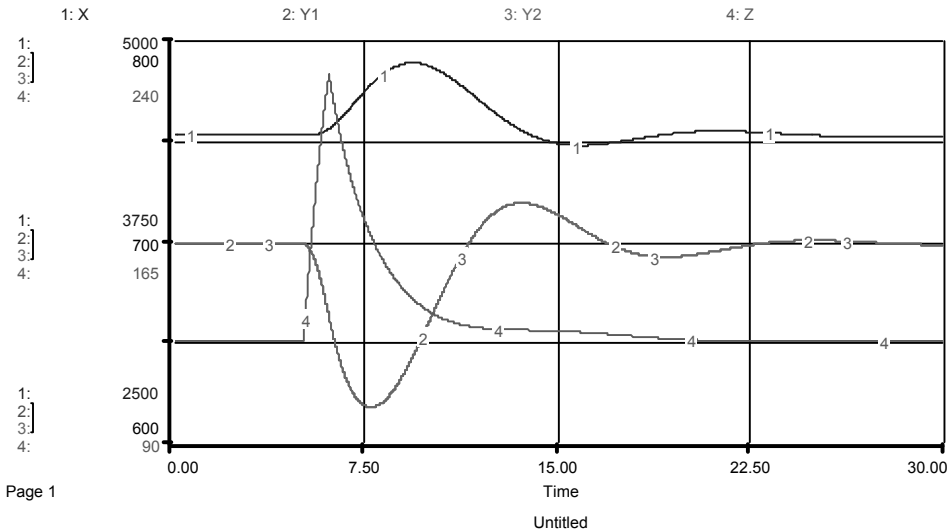
### 3. 실험모델의 행태(Model Behavior)

Stella 7.0.3의 Euler 방법(DT=0.01)에 의한 실험결과는 [그림 6]부터 [그림 9]까지 제시된 바와 같다. [그림 6]은 초기 동적균형(initial equilibrium)을 가정하고 동적균형이 안정적으로 유지되는가를 점검한 그림이다. 그림에서 [1번선]은 먹이량 X, [2번]은 고지대 노루개 채수 Y1, [3번]은 저지대 노루개채수 Y2, [4번]은 들개 등 천적의 개체수 Z를 의미한다. 그림에서 보듯이 식 S5) 및 S6)으로 제시된 초기 동적균형 조건은 안정적으로 유지된다.



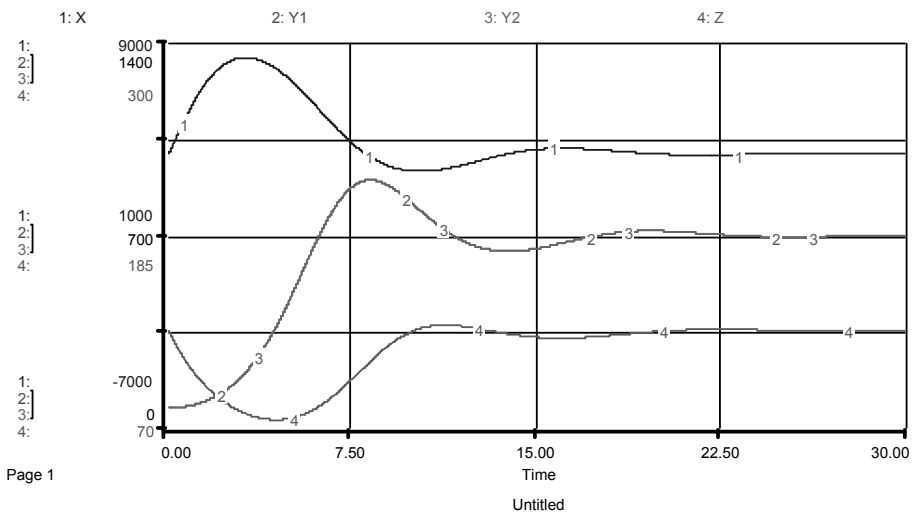
[그림 6] 동적 균형조건에 대한 대입에 의한 초기 동적균형 유지실험

[그림 7]은 동적 균형조건이 유지되다가 시점 5부터 시점 6까지 1년간 천적(Z)의 개체수를 2배까지 늘렸을 때의 실험결과를 제시하고 있다. 그림에서 천적수의 외생적 충격, 즉 급속한 변화에 따라 노루의 개체수 감소와 이후 먹이량의 증가를 관찰할 수 있다. 본 분석모형은 이미 개념모델의 시스템적 사고와 이론모델의 동적 균형분석에서 밝힌 바와 같이 안정적인 균형점을 지니고 있으므로, 일시적인 외부 충격에 대해 수렴하는 과동(damping oscillation)의 행태를 보이고 있음을 쉽게 이해할 수 있다. 이상과 같은 행태는 2개체를 가정한 단순한 Lotka-Volterra 모델이 보이던 비수렴 과동(limit cycle)의 행태가 3개체 간 먹이사슬 구조로 확장시키면서 다양한 조절루프가 추가됨에 의해 안정성이 높아진 결과이다.



[그림 7] 시점 5부터 1년간 천적수를 2배까지 늘리는 경우(일시충격)

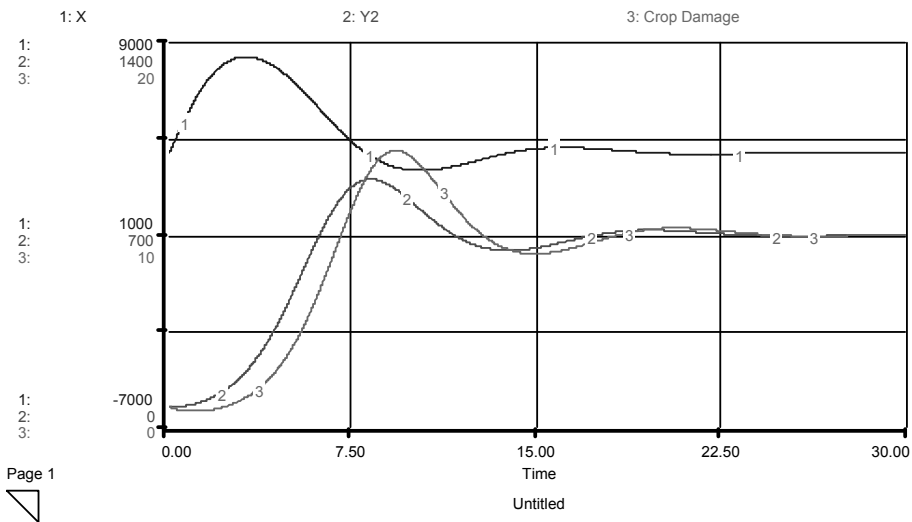
[그림 8]은 초기의 동적균형 가정을 완화하여, 제주도의 1980년대와 같은 멸종위기를 가정한 것이다. 서론에서 밝혔던 바와 같이 무분별한 밀렵 등 노루(Y)의 인위적인 사망률이 상당히 높았던 과거의 상황에서 인위적인 사망률을 다시 원래대로 회복시키는 경우, 동적균형 개체수의 10% 수준으로 가정했던 개체수는 시간을 두고 동적균형으로 회복하게 되는 과정을 보인다. 그림에서 초기 노루의 개체수(Y1 및 Y2)가 균형개체수 보다 작은 값을 가



[그림 8] 노루의 초기값을 균형수준의 10%로 설정(멸종위기 가정)

질 때는 먹이량(X)이 일시적으로 증가하다가 곧 균형점에 수렴하면서 이 일시적 효과(transient effect)가 소멸되며, 천적 개체수(Z)의 경우도 먹이부족으로 인해 균형개체수보다 낮은 수준에서 머물다가 균형점에 수렴하면서 이러한 초기의 일시적 효과들이 사라진다. 이러한 결과는 앞서와 마찬가지로 시스템적 사고와 동적 균형분석의 결과를 잘 반영하고 있다.

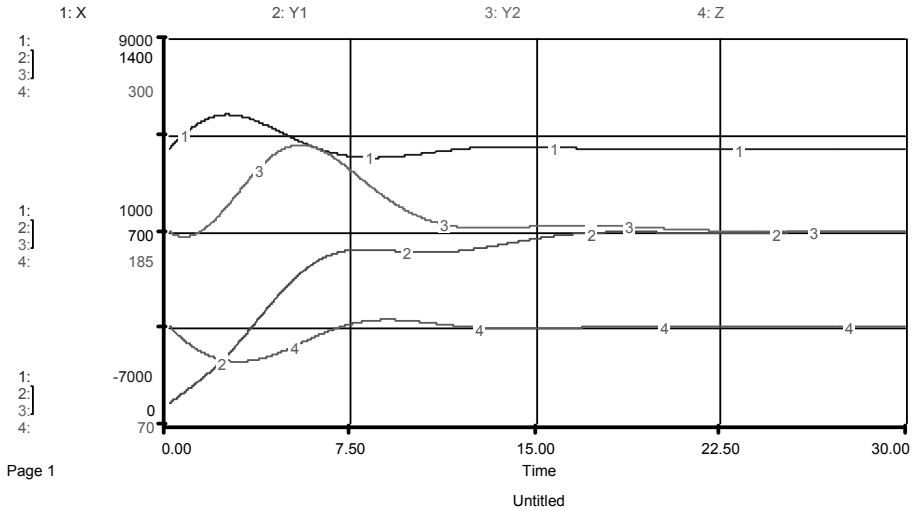
[그림 9]는 [그림 8]과 같은 상황에서 농작물의 피해에 관한 동태적 행태를 제시하고 있다. 본 연구에서는 농작물의 피해는 먹이부족률, 즉 먹이량 대비 저지대 노루의 개체수에 의해 결정되는 것으로 모델링하였으므로, 그림에서 [1번] 및 [2번선]으로 제시된 것은 먹이량(X) 및 저지대 노루의 개체수(Y2)이고 [3번]선은 이 두 상태변수의 비율(저지대 노루수/먹이량)에 비례하는 농작물의 피해를 보여주고 있다. 농작물의 피해는 시점 5부터 시점 10까지의 기간 동안 개체수가 급증하고 먹이량이 부족해지면서 일시적으로 크게 증가하고 있으며, 이후 이에 영향을 미치는 변수들이 균형점으로 수렴하면서 안정화되는 행태를 보이고 있다.



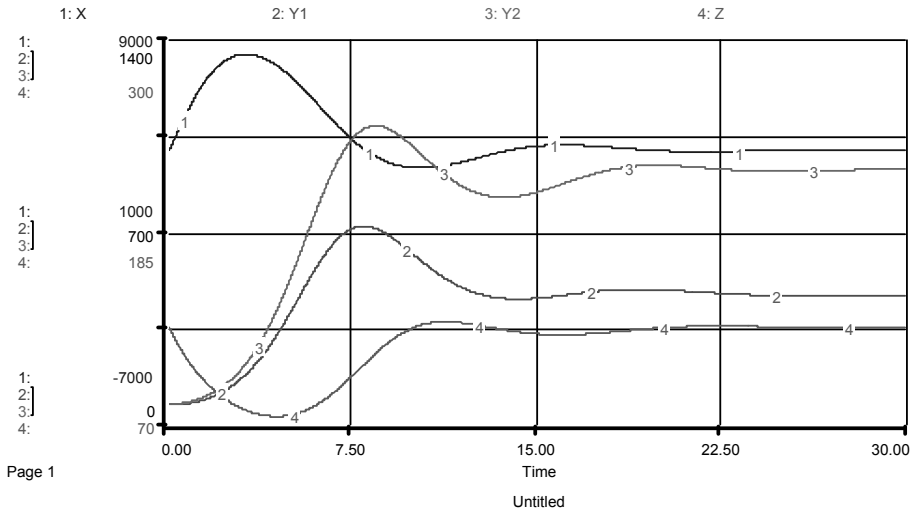
[그림 9] 노루의 멸종위기에서 균형을복시 농작물 피해의 증가행태

[그림 10]과 [그림 11]은 고지대 및 저지대의 대칭적 가정을 완화한 실험결과에 관한 것이다. [그림 10]에서는 초기 균형조건만 상이하고 나머지 파라미터들은 같은 경우인데, 파라미터에 의한 동적균형은 정확히 대칭적이므로 결과적으로 같은 점으로 수렴한다. 반면 [그림 11]에서는 파라미터 중 이동률을 변화시킨 경우인데, 이 경우에는 초기조건이 같다

고 하더라도, 총 노루개체수가 정해져 있으므로 동적 균형점이 정확히 이동률의 상대적인 비율만큼 갈라지게 됨을 알 수 있다. 이에 대한 자세한 증명 및 논의는 후속연구에서 진행하기로 한다.



[그림 10] 고지대 및 저지대의 비대칭 가정 1: 초기 균형조건만 상이할 때 (저지대는 초기 동적 균형이나, 고지대는 균형의 10% 수준일 때)



[그림 11] 고지대 및 저지대의 비대칭 가정 2: 이동률만 상이할 때 (저지대 노루의 이동률 대비 고지대 노루 이동률을 2배로 할 때)

## VI. 결론

본 논문은 제주노루의 개체수 관리를 위한 일련의 연구의 일환으로서, 김도훈 외(2008, 2006) 등에서 제시하였던 노루의 이소개체군간 이동행태를 살리기 위해 선행연구의 모델구조를 개선한 결과를 제시하고 있다. 즉, 선행연구의 한계였던 노루의 이동행태를 정확히 반영하고 관련 외생변수들을 내생화시키기 위하여, 기존 피식-포식 모델에서 활용된 2단계 먹이사슬 구조를 3단계 구조로 표현한 확장적 Lotka-Volterra 구조를 적용한 결과를 제시하였다.

새로운 모델구조의 도출과정은 다음과 같이 단계별로 제시되었다. 첫째, 제주도 노루와 관련된 다양한 문헌에서 제시한 노루의 먹이활동 및 천적으로 인한 개체수 자연증감, 로드킬과 수렵 등의 인위적 감소요인, 이동행태 및 농작물피해 등 주요 개체수 변동요인들을 동태적 가설로 정리하고 이를 기초로 개념모델로서 인과지도를 도출하였다. 이 인과지도에서는 초목류 등 노루의 먹이와 노루, 천적 등이 포함된 3단계 먹이사슬 구조가 표현되어 있으며, 특히 노루의 경우 저지대와 고지대에 서식하는 두 노루 이소개체군의 이동 등 상호작용이 충분히 묘사되고 있다.

둘째, 상기 3단계 먹이사슬 및 이소개체군간 상호작용 구조를 실험모형으로 만들기 위한 전단계로서 이론모형의 검토와 확장구조의 수리적 표현이 제시되고 있다. 이론모델로서는 피식-포식 모델의 이론적 기초가 되는 Lotka-Volterra 원형모델과 그로부터 파생된 다양한 형태의 다단계 먹이사슬 구조 및 생태적 상호작용을 표현한 확장모형을 검토하였고 그로부터 실험모형의 근간이 되는 간단한 형태의 연립미분방정식 시스템과 그 동태적 균형조건을 도출함으로써 본 연구모델의 구조적 특징과 타당성 등에 대한 일차적인 검토를 수행하였다.

마지막으로 이러한 이론모델을 기반으로 간단한 실험모형을 구축하여 상기 도출한 인과모형의 시스템 행태를 점검함과 동시에 수리모델이 갖는 해석적 결과의 타당성 등 모델구조가 갖는 행태적 특징과 타당성 등에 대한 추가적인 검토를 제시하였다. 실험결과 시스템은 풍부한 조절루프로 인해 이들이 지배적인 피드백 루프로 작용하면서 생태계의 충격이나 섭동(perturbation)에 대해 상쇄하는 형태의 과동(damping oscillation)을 보이고 있으며, 이는 개체수를 안정적으로 유지하려는 항상성 및 비균형점에서의 균형회복력(혹은 탄성력, resilience) 등으로 인해 개체수의 급격한 변동이 연출될 수 있다는 이론적/실제적 현상을 잘 반영하고 있다.

그러나 제주도 노루라는 특수한 상황이 야기시킨 독특한 모델개발 노력과 그 구조적 특이성으로 인해 실제데이터를 완벽히 반영한 정량적 실험결과와 정책적 시사점을 충분히 검토하지는 못하고 있다. 후속연구에서는 본 연구의 성과를 바탕으로 이러한 실제적인 접근



이 이루어질 것이며, 특히 이소개체군간 실제적 비대칭성, 기후변화나 인간의 개발행위와 관련된 생태적 영향, 수렵허가 등의 정책효과 등 실제적인 이슈들에 대해 다루어져야 한다.

### 【참고문헌】

- 김도훈 · 홍영교. (2006). “제주도 한라산 노루에 관한 시스템적 접근”. 『한국 시스템다이내믹스 연구』 제7권 2호: 191-213.
- \_\_\_\_\_. (2008). “제주도 한라산 노루 적정 개체수에 관한 시스템 다이내믹스 모델링”. 『한국 시스템다이내믹스연구』 제9권 2호: 45-75.
- 김병수 · 오장근 · 오홍식. (2007). “한라산에 서식하는 노루(*Capreolus pygargus tianschanicus* Satunin)의 개체수 현황과 관리방안”. 『한국환경생태학회지』 제21권 4호: 366-373.
- 오장근. (2004). “제주도 노루의 생태학적 행동 특징”. 한국교원대학교 대학원 생물교육전공 박사학위 논문.
- 오장근 · 박성욱 · 변희수 · 진승환 · 고석형 · 조병창 · 이창흡 · 김철수. (2009). “노루밀도조사('01-09): 제주도 전역에 분포하는 노루 개체수 조사”. 『제주특별자치도 환경자원연구원보』 2: 152-167.
- 윤성일. (2003). “제주도 지역 노루의 생태에 관한 연구”. 고려대학교 대학원 산림자원학과 박사학위 논문.
- 정희성 · 전대욱. (2005). “생태계 복원사업의 생태 · 경제 통합체계 동태모형 분석: 한국 주요 하천의 참계 복원사업을 중심으로”. 『국토계획』 제40권 7호: 165-184.
- 최창현. (1993). “조직이론에 있어서의 상호인과적 분석: 개체군 생태학 이론의 Lotka-Volterra 모형에 대한 Simulation”. 한국시뮬레이션학회 논문지 제2권 1호: 67-76.
- Anderies, J., M. Janssen, B. Walker. (2002). “Grazing Management, Resilience, and the Dynamics of a Fire-driven Rangeland System”. *Ecosystems*, Vol. 5: 23-44.
- Armstrong, C., U. Sumaila. (2000). Cannibalism and the optimal sharing of the North-east Atlantic cod stock: a bioeconomic model. *Journal of Bioeconomics*, Vol. 2: 99-115
- Baek, H. (2008). Dynamics of an impulsive food chain system with a Lotka-Volterra functional response. *Journal of the Korean Society for Industrial and Applied Mathematics*. Vol. 12, No. 3: 139-151.
- Berryman, A. (1992). The Origins and Evolution of Predator-Prey Theory. *Ecology*, Vol. 73, No. 5: 1530-1535.
- Brauer, F., C. Castillo-Chavez. (2001). *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology*, New York: Springer-Verlag.
- Folke, C. (2006). “Resilience: The emergence of a perspective for social-ecological systems analyses”.

*Global Environmental Change*, Vol. 16: 253-267.

- Kitamura, K., K. Kashinwagi, I. Tanaka, T. Hayashi, J. Yoshimura, T. Kawai, T. Kajiwara. (2006). Asymmetrical effect of migration on a prey-predator model. *Physics Letters A*, Vol. 357: 213-217.
- Roberts, N., D. Andersen, R. Deal, M. Garet, W. Shaffer. (1983). *Introduction to Computer Simulation: A System Dynamics Modeling Approach*. Productivity Press, Portland, OR.
- Smale, S. (1976). "On the differential equations of species in competition", *Journal of Mathematical Biology*, Vol. 3: 5-7.
- Wright, D. (1989). "A simple, stable model of mutualism incorporating handling time". *The American Naturalist*, Vol. 134, No. 4: 664-667.

## 【부록 1】 실험모형의 스텔라 수식(System Equations)

하기된 시스템 유량식은 실험을 위한 Stella 수식이며, 여기서 각 스톡의 초기조건은 식 S5) 및 S6)의 결과를 그대로 파라미터의 함수식으로 전환시킨 것이다. 단 두 지역의 노루개 체수의 경우 앞서 밝힌 바와 같이 본 논문에서는 대칭적(symmetric)으로 설정하여 일단은 전체 노루개체수의 50%씩 분할하였다.

$$X(t) = X(t - dt) + (\text{flow}_X) * dt$$

$$\text{INIT } X = (\text{init}_B + (\text{init}_B^2 + 4 * a * \text{init}_A)^{0.5}) / 2 / \text{init}_A$$

$$\text{flow}_X = X_{\text{birth}} - X_{\text{density\_restricted}} - X_{\text{feed\_to\_Y}}$$

$$\text{init}_A = b + (\text{delta} / \text{gamma}) * (c * q / k)$$

$$\text{init}_B = d + p + c * r / k + (\text{beta} / \text{gamma}) * (c * q / k)$$

$$X_{\text{birth}} = \text{beta} * X; \text{beta} = 1$$

$$X_{\text{density\_restricted}} = \text{delta} * X^2; \text{delta} = 0.0001$$

$$X_{\text{feed\_to\_Y}} = \text{gamma} * (Y1 + Y2) * X; \text{gamma} = 0.0004$$

$$Y1(t) = Y1(t - dt) + (\text{flow}_{Y1}) * dt$$

$$\text{INIT } Y1 = 0.5 * (\text{beta} / \text{gamma} - \text{delta} / \text{gamma} * X)$$

$$\text{flow}_{Y1} = Y1_{\text{birth}} - Y1_{\text{death}} + (Y2_{\text{move}} - Y1_{\text{move}}) - Y1_{\text{accident}} - Y1_{\text{poach}} - Y1_{\text{predated}}$$

$$Y2(t) = Y2(t - dt) + (\text{flow}_{Y2}) * dt$$

$$\text{INIT } Y2 = Y1$$

$$\text{flow}_{Y2} = Y2_{\text{birth}} - Y2_{\text{death}} + (Y1_{\text{move}} - Y2_{\text{move}}) - Y2_{\text{accident}} - Y2_{\text{poach}} - Y2_{\text{predated}}$$

$$Y1_{\text{birth}} = b * X * Y1; Y2_{\text{birth}} = b * X * Y2; b = 0.0001$$

$$Y1_{\text{death}} = d * Y1; Y2_{\text{death}} = d * Y2; d = 0.1$$

$$Y1_{\text{move}} = m / X * Y1; Y2_{\text{move}} = m / X * Y2; m = 0.0001$$

$$Y1_{\text{accident}} = a / X * Y1; Y2_{\text{accident}} = a / X * Y2; a = 500$$

$$Y1\_poach = p*Y1; Y2\_poach = p*Y2; p = 0.1$$

$$Y1\_predated = c*Z*Y1; Y2\_predated = c*Z*Y2; c = 0.001$$

$$Y = Y2+Y1$$

$$Crop\_Damage = Y2/INIT(Y2)/(X/INIT(X))$$

$$Z(t) = Z(t - dt) + (flow\_Z) * dt$$

$$INIT Z = r/k+q/k*(beta/gamma-delta/gamma*X)$$

$$flow\_Z = Z\_natural\_birth-Z\_density\_restricted+Z\_predatory\_birth$$

$$Z\_natural\_birth = r*Z; r = 0.04$$

$$Z\_density\_restricted = k*Z^2; k = 0.002$$

$$Z\_predatory\_birth = q*(Y1+Y2)*Z; q = 0.0002$$

### 【부록 2】 동적 균형점의 안정성(Local Stability)

시스템의 주요 변수가 4개 있는 4차원 시스템이나 사실상 두 노루의 개체수는 대칭적 (symmetric)이므로 총합한 것을 하나의 변수로 취급, 즉  $Y=Y_1+Y_2$  로 치환하고 3차원으로 축소시키면 시스템은 다음과 같이 표현할 수 있다(단,  $Y' = Y_1'+Y_2'$ 을 의미하며, 이소개체 군간의 이동효과는  $Y_1'$  및  $Y_2'$ 를 합쳤을 때 소거됨).

$$\begin{aligned} \dot{X} &= \beta X - \delta X^2 - \gamma XY \\ \dot{Y} &= bXY - d'Y - a\frac{Y}{X} - cYZ \quad \text{where } d' = d + p \\ \dot{Z} &= rZ - kZ^2 + qYZ \end{aligned}$$

한편 4장의 동적 균형조건식 S1) 및 S2)는 다음과 같이 S1') 및 S2')로 변형되며, S3)을 유도하는 과정에서 다음과 같은 S3')를 도출할 수 있다. 즉,

$$\begin{aligned} X &= \frac{\beta}{\delta} - \frac{\gamma}{\delta}(Y_1 + Y_2) = \frac{\beta - \gamma Y}{\delta} \quad \dots\dots\dots S1') \\ Z &= \frac{r}{k} + \frac{q}{k}(Y_1 + Y_2) = \frac{r + qY}{k} \quad \dots\dots\dots S2') \\ 0 &= (Y_1 + Y_2) \left[ bX - \frac{a}{X} - (d + p) - cZ \right] \Rightarrow bX - d' - \frac{a}{X} - cZ = 0 \quad \dots\dots S3') \end{aligned}$$

본 연립미방시스템의 특정 점에서의 증감방향을 알기 위해 각 변수로 각 방정식을 편미 분한 결과인 Jacobian Matrix는 다음과 같다.

$$J = \begin{bmatrix} \frac{\partial \dot{X}}{\partial X} & \frac{\partial \dot{X}}{\partial Y} & \frac{\partial \dot{X}}{\partial Z} \\ \frac{\partial \dot{Y}}{\partial X} & \frac{\partial \dot{Y}}{\partial Y} & \frac{\partial \dot{Y}}{\partial Z} \\ \frac{\partial \dot{Z}}{\partial X} & \frac{\partial \dot{Z}}{\partial Y} & \frac{\partial \dot{Z}}{\partial Z} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \beta - 2\delta X - \gamma Y & -\gamma X & 0 \\ bY + \frac{aY}{X^2} & bX - d' - \frac{a}{X} - cZ & -cY \\ 0 & qZ & r - 2kZ + qY \end{bmatrix}$$

이 행렬에 동적 균형점 (X, Y, Z)의 값을 대입한 행렬을  $J^*$  라고 한다면, 동적균형식 S1') 및 S2')를 활용하여  $J_{11}$  및  $J_{33}$ 를 간단히 바꾸고, 아울러 식 S3')을 본다면  $J_{22}$ 는 0임을 알 수 있다. 즉,

$$\begin{aligned}
 J^* &= \begin{bmatrix} \beta - 2\delta\left(\frac{\beta - \gamma Y}{\delta}\right) - \gamma Y & -\gamma X & 0 \\ bY + \frac{aY}{X^2} & 0 & -cY \\ 0 & qZ & r - 2k\left(\frac{r + qY}{k}\right) + qY \end{bmatrix} \\
 &= \begin{bmatrix} \gamma Y - \beta & -\gamma X & 0 \\ \left(b + \frac{a}{X^2}\right)Y & 0 & -cY \\ 0 & qZ & -qY - r \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -\delta X & -\gamma X & 0 \\ \left(b + \frac{a}{X^2}\right)Y & 0 & -cY \\ 0 & qZ & -kZ \end{bmatrix}
 \end{aligned}$$

여기서  $J^*$ 에 대한 고유치(eigenvalue: 임의의 열벡터  $X$ 에 대해  $J^*X = \lambda X$  를 만족시키는 스칼라  $\lambda$ 로서  $\det(J^* - \lambda I) = 0$ 으로 놓고 구할 수 있음)에 의해 동적균형의 안정성을 구할 수 있다. 즉,

$$\det(J^* - \lambda I) = \det \begin{bmatrix} -\delta X - \lambda & -\gamma X & 0 \\ \left(b + \frac{a}{X^2}\right)Y & -\lambda & -cY \\ 0 & qZ & -kZ - \lambda \end{bmatrix} = 0$$

상기 행렬식을 구해서 0으로 놓으면 다음과 같이  $\lambda$ 를 구하기 위한 3차 방정식으로 정리된다. 즉,

$$\begin{aligned}
 0 &= (-\delta X - \lambda)(-\lambda)(-kZ - \lambda) + (-\gamma X)(-cY)(0) + (0)\left[\left(b + \frac{a}{X^2}\right)Y\right](qZ) \\
 &\quad - (0)(-\lambda)(0) - (-\gamma X)\left[\left(b + \frac{a}{X^2}\right)Y\right](-kZ - \lambda) - (-\delta X - \lambda)(-cY)(qZ) \\
 0 &= \lambda(\lambda + \delta X)(\lambda + kZ) + cqYZ(\lambda + \delta X) + \left[r\left(b + \frac{a}{X^2}\right)XY\right](\lambda + kZ)
 \end{aligned}$$

이를  $P\lambda^3 + Q\lambda^2 + R\lambda + S = 0$ 의 형태로 정리하면 우선  $P=1$ 이며,

$$Q = \delta X + kZ, \quad R = \gamma\left(b + \frac{a}{X^2}\right)XY + cqYZ + \delta kXZ, \quad S = \left[\delta cq + \gamma k\left(b + \frac{a}{X^2}\right)\right]XYZ$$

<표 3>의 파라미터 및 균형값을 적용하면  $(P, Q, R, S) = (1, 0.7712, 0.4910, 0.1139)$ 를 구할 수 있으며, 본  $\lambda$ 에 대한 방정식은 3차방정식의 근의 공식에 따라 1개의 실근(-0.3294)과 2

개의 복소근을 갖음을 알 수 있다. 이로부터 4장에서 구한 동적균형점은 1) 1개의 실근과 2개의 복소근을 갖는 경우 focus-node이며, 2) 실근의 부호는 (-)이며 복소근의 실수부분인  $(-Q/3P)$  역시 (-)이므로, 이 균형점인 focus-node는 stable하다는 사실을 알 수 있다.