

A Historical Review on Discrete Models of Population Changes and Illustrative Analysis Methods Using Computer Softwares

개체 수 변화에 대한 이산적 모델의 역사적 개요와
컴퓨터 소프트웨어를 이용하는 시각적 분석 방법

SHIM Seong-A 심성아

Species like insects and fishes have, in many cases, non-overlapping time intervals of one generation and their descendant one. So the population dynamics of such species can be formulated as discrete models. In this paper various discrete population models are introduced in chronological order. The author's investigation starts with the Malthusian model suggested in 1798, and continues through Verhulst model(the discrete logistic model), Ricker model, the Beverton-Holt stock-recruitment model, Shep- herd model, Hassell model and Sigmoid type Beverton-Holt model. We discuss the mathematical and practical significance of each model and analyze its properties. Also the stability properties of stationary solutions of the models are studied analytically and illustratively using GSP, a computer software. The visual outputs generated by GSP are compared with the analytical stability results.

Keywords: population dynamics, discrete models, cobweb diagram, discrete logistic model, the Beverton-Holt stock-recruitment model, Ricker model, Shepherd model, Hassell model, Sigmoid type Beverton-Holt model; 개체 수 역학, 이산 모델, 거미줄 도식, 이산적 로지스틱 모델, Beverton-Holt 개체수 보충 모델, Ricker 모델, Shepherd 모델, Hassell 모델, S자형 Beverton-Holt 모델.

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

1 서론

수명주기가 짧고 한 번에 많은 수의 알을 낳는 이유로 곤충이나 어류 집단의 개체 수 또는 단위 면적 당 개체 밀도는 매우 빠르게 증가할 수 있다. 그리고 많은 종류의 곤충이나 어류는 성장한 세대의 개체들이 일정하고 동시적인 번식기에 알을 낳은 직후 모두 죽는 생애

주기를 가진다. 이러한 경우 한 세대와 그 다음 세대를 겹치지 않는 시간 단위로 나눌 수 있어서 시간에 따른 곤충이나 어류의 개체 수의 역학적인 변화를 한 세대를 단위시간으로 하는 이산적 모델로 표현하기에 적합하다. 전체 관찰 기간에 비하여 단위시간이 아주 짧은 경우에는 미분을 사용하는 연속적인 모델로 근사적인 결과를 얻을 수 있다. 하지만 일반적으로는 같은 형태의 연속적 모델과 이산적 모델이 반드시 근사적인 결과를 나타내는 것은 아니다. 이 논문에서는 이산적 모델들을 역사적인 순서로 고찰하고, 각 모델의 중요한 특성과 의미를 분석한다.

개체 수의 변화 역학을 나타내기 위하여 제시된 여러 가지 모델을 분석하여 세대가 거듭될 때 개체 수가 어떻게 변화하는지를 살펴 실제 데이터와 비교하고 미래의 전망에 대한 예측을 제시할 수 있다. 개체 수 변화에 대한 모델의 해를 시간에 대한 함수 형태로 구할 수 있는 경우도 있지만, 대부분의 경우에는 그렇지 않아서 컴퓨터 소프트웨어를 이용하여 수치해석적인 근사해를 구하거나 그래프를 이용한 시각적 표현 방법을 사용하여 개체 수 변화의 양상을 나타낸다. 이산적 점화식에 대한 기하적 분석 방법의 하나로 거미줄 도식(cobweb diagram)을 들 수 있다. Vurhulst diagram이라고도 불리는 이 방법은 수학의 동역학계 분야에서 1차 점화식의 성질을 조사하는 데 이용되며, 생태학이나 경제학의 모델에 대하여 광범위하게 사용되고 있다. 거미줄 도식의 기원은 경제학 모델의 분석 방법에서 찾을 수 있다. 경제학에서 수요와 공급에 대한 거미줄 이론(cobweb theory)은 가격이 주기적으로 변동하는 현상을 설명하는 데 이용된다. Nicholas Kaldor가 이 모델에 대한 1934년의 연구[4]에서 'cobweb theory'라는 용어를 제안하였다. 본 논문에서는 시기적으로 다양하게 제시된 여러 가지 이산적 모델의 안정적 해에 대한 이론적 분석과 함께 GSP 프로그램을 이용하여 해의 시간적 변화를 시각적으로 나타내는 방법을 제시하고자 한다.

2 개체 수 변화에 대한 여러 가지 이산적 모델에 대한 역사적 개요

단위시간은 종에 따라서 짧게는 몇 시간에서 길게는 몇 년까지 광범위한데, 이산적 모델을 세울 때는 시간의 단위를 조정하여 한 단위시간을 1로 나타낸다. 그래서 집단 개체 수의 변화 역학에 대한 이산적 모델은 시간 $t+1$ 일 때의 개체 수 N_{t+1} 이 그 직전 세대의 개체 수, 즉 시간 t 일 때의 개체 수 N_t 에 의하여 어떻게 결정되는지를 식으로 표현한다. 이산적 모델의 기본적인 형태는 다음과 같이 하나의 식으로 이루어진 모델이다.

$$N_{t+1} = N_t \cdot F(N_t) = f(N_t)$$

여기서 함수 F 는 성장함수(growth function), f 는 번식함수(reproduction function)라고 부르며, 두 함수의 정의역은 양의 실수 안에서 잡는다. 이러한 형태의 모델 중에서 중요한 것 몇 가지를 제안된 역사적 순서에 따라 살펴보기로 한다. 다음에서 상수 ρ , r , K , a , b 는 상수로 양의 실수이다.

먼저 영국의 경제학자 Malthus가 1798년에 출판되어 1826년까지 출간이 지속된 An Essay on the Principle of Population[5]에서 세계 인구의 지수적 증가를 나타내는 모델로 다음과 같은 식을 제시하였다.

$$N_{t+1} = \rho N_t + r N_t \quad (2.1)$$

이러한 지수적 증가 모델은 생물 집단의 생존에 필요한 자원이 제한적인 상황에 적용하기에 적당하지 않다. 여러 요인에 의하여 정해지는 수용한계값이 존재하는 상황에 대한 모델로서 1838년 Verhulst[10]는 다음과 같은 모델을 제시하였다.

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) \quad (2.2)$$

여기에서 r 은 번식률이고, K 는 지속적으로 유지 가능한 최대 인구를 말하는 한계수용치 (carrying capacity)이다. 1845년 출판된 논문에서 Verhulst는 위 방정식의 해를 로지스틱 함수(늘어진 S-자 모양의 곡선이라는 뜻)라고 불렀고, 이후 위 방정식 자체를 로지스틱 방정식으로 부르게 되었다. 이 모델은 1920년 Pearl 과 Reed에 의하여 재발견되어, 이후 여러 영역에서 광범위하게 사용 되었다. 연속적인 로지스틱 모델에서 $\Delta t = 1$ 로 두고 $\frac{dN}{dt} \approx N_{t+1} - N_t$ 로 생각하여 다음과 같은 이산적 로지스틱 모델로 바꾸게 된다.

$$N_{t+1} = N_t + rN_t \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \quad (2.3)$$

Verhulst 모델 (2.3)에서 $N_t > K$ 이면 r 의 값에 따라 $N_{t+1} < 0$ 이 되는 경우가 생길 수 있다. 실제로 개체 수가 음이 될 수는 없으므로 이 경우 집단이 멸종된 것으로 간주하거나, 또는 음의 값을 갖지 않도록 하기 위하여 다음과 같이 모델을 바꾸어 이용하기도 한다.

$$N_{t+1} = N_t + rN_t \left(1 - \frac{N_t}{K} \right)_+ \quad (2.4)$$

$N_t > K$ 일 때에도 N_{t+1} 이 영 또는 음수가 되지 않고, 작은 값이나 양수가 되도록 하여, 개체 수가 수용한계치를 넘으면 다음 세대의 개체 수가 급격히 줄어들기는 하지만 집단이 멸종하지는 않고 유지되는 모델로서 1954년 소개된 다음과 같은 Ricker[7] 방정식을 들 수 있다.

$$N_{t+1} = N_t e^{r(1 - \frac{N_t}{K})} \quad (2.5)$$

위의 모델들은 N_t 의 값이 커질수록 번식함수 f 의 증가율이 낮아진다. Beverton-Holt 개체수 보충 모델(the Beverton-Holt stock-recruitment model)이라고 불리는 다음 모델은 1957년 Beverton과 Holt의 논문[2]에서 수산자원이 되는 어류집단에서 세대가 지남에 따라 개체 수가 보충되는 관계에 대한 모델로서 소개되었다.

$$N_{t+1} = \frac{rN_t}{1 + aN_t} \quad (2.6)$$

이 모델에서 r 은 각 세대의 번식률, $\frac{r-1}{a}$ 는 서식환경의 수용한계치를 나타낸다. Beverton-Holt 모델 (2.6)에서 N_t 의 값이 작을 때는 $N_{t+1} = \frac{rN_t}{1+aN_t} \approx rN_t$ 이므로 근사적으로 성장

률이 r 인 지수적 증가에 가깝고, N 의 값이 크면 $N_{t+1} = \frac{rN_t}{1+aN_t} \approx \frac{r}{a}$ 이므로 근사적으로 개체 수가 상수에 가까운 상태가 지속되는 양상을 보이게 된다. 따라서 집단의 개체 수가 남획이나 어떤 이유로 크게 감소하면 새로 유입되는 어린 세대의 개체 수가 이전 세대의 개체 수에 비례하여 감소하기 시작할 것이라는 것을 Beverton-Holt 모델을 이용하여 예측할 수 있다. 더 나아가 개체 수가 어느 값 이하로 작아지면 남획을 금지하더라도 시스템의 안정성이 무너져서 자체적으로 집단이 멸종하게 될 가능성이 크다는 것을 알 수 있다.

Beverton-Holt 모델은 비선형이지만, 변수를 $y_t = \frac{1}{N_t}$ 로 치환하면 $y_{t+1} = \frac{1}{r}y_t + \frac{a}{r}$ 의 형태가 되는 사실을 이용하여 다음과 같이 함수형태의 해를 구할 수 있다.

$$N_t = \frac{KN_0}{N_0 + (K - N_0)r^{-t}}, \quad K = (r - 1)/a \quad (2.7)$$

이산적인 Beverton-Holt 모델의 이러한 해는 연속 로지스틱 모델

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right)$$

의 해

$$N(t) = \frac{KN(0)}{N(0) + (K - N(0))e^{-rt}} \quad (2.8)$$

와 비슷한 형태임을 알 수 있다. t 에 대한 함수로서 (2.7)과 (2.8)은 r 이 작은 양수인 경우에는 거의 같은 S-자(sigmoid) 모양을 갖는다. 이런 이유로 Beverton-Holt 모델은 연속 로지스틱 모델과 유사한 성격을 갖는 이산적 모델로 간주된다.

Beverton-Holt 모델 (2.6)을 일반화한 모델로 다음의 두 식을 들 수 있다.

$$N_{t+1} = \frac{rN_t}{1 + (aN_t)^b} \quad (2.9)$$

$$N_{t+1} = \frac{rN_t}{(1 + aN_t)^b} \quad (2.10)$$

1973년에 Maynard Smith와 Slatkin[6]이 제안한 식 (2.9)는 Maynard Smith-Slatkin 모델 또는 Shepherd 모델로 불린다. Shepherd는 1982년의 연구[8]에서 모델 (2.9)의 여러 가지 상수들의 역할에 대하여 논의하였다. 식 (2.10)은 Hassell 모델이라고 불리며 1975년에 소개되었다[3]. 두 모델은 $b = 1$ 인 경우 Beverton-Holt 모델 (2.6)과 일치한다.

Verhulst 모델 (2.3), (2.4)나 Ricker 모델 (2.5)는 N_t 의 값이 커질 수록 번식함수 f 의 증가율이 낮아진다. 하지만 1931년 Allee[1]는 몇 가지 현상에서 개체 수가 작거나 넓은 지역에 흩어져 있을 때도 번식함수의 증가율이 낮아지는 것을 관찰하였다. 번식을 하는 세대의 개체 수가 작으면 번식율이 낮아지는 현상(depensation)을 “앨리 효과(Allee effect)”라고 일컫는데, 이는 W. C. Allee의 논문[1]에서 “동종 집단의 개체 수 또는 개체 밀도와 개별 개체의 적응도 사이의 긍정적 상관관계(positive relationship between any component of individual fitness and either numbers or density of conspecifics)”라고 정의한 것에서 유래하였다. 앨리 효과는 짝짓기를 위한 짝을 찾기가 어려워지거나 포식자 또는 남획

으로부터 보호할 어린 개체가 충분하지 않아 어린 개체들의 생존율이 낮아지기 때문으로 볼 수 있다. 실제 현상에서 엘리 효과는 개체 밀도가 낮으면 개체 당 번식률이 낮아져서, 결국에는 집단의 멸종을 초래할 수도 있다. 다음의 S자형 Beverton-Holt 모델(Sigmoid Beverton-Holt model)은 1995년 Thompson[9]이 제시한 모델로서 수산자원의 남획을 막기위한 안전기준을 제시하고자 하는 연구에서 사용되었다.

$$N_{t+1} = \frac{rN_t^b}{1 + aN_t^b} \quad (2.11)$$

이 모델은 Beverton-Holt 개체수 보충 모델을 일반화하여 번식을 하는 세대의 개체 수가 작으면 번식율이 낮아지는 현상을 나타낼 수 있도록 한 것이다. 즉, $b > 1$ 일 때 모델 (2.11)은 엘리 효과(Allee effect)를 보여준다.

Beverton-Holt 모델 (2.6), Hassell 모델 (2.10), S자형 Beverton-Holt 모델 (2.11), Shepherd 모델 [8] 등은 죽기 직전 단 한 번만 알을 낳아, 앞뒤 세대가 공존하지 않는 곤충류나 어류에 가장 잘 적용된다. 그리고 Malthus 모델 (2.1), Verhulst 모델 (2.3), Ricker 모델 (2.5)은 r 의 값에 따라 한 세대의 전체나 일부가 다음 세대까지 살아있는 경우에도 적용 가능하다.

3 각 모델에 대한 컴퓨터 소프트웨어를 이용하는 시각적 분석 방법

다음과 같은 형태의 이산적 모델로 표현되는 개체 수의 변화 역학을 분석하여 세대가 거듭될 때 개체 수가 어떻게 변화하는지를 살펴 실제 데이터와 비교하고 미래의 전망에 대한 예측을 제시할 수 있다.

$$N_{t+1} = f(N_t) \quad (3.1)$$

이러한 형태의 모델 가운데 해를 시간에 대한 함수 형태로 구할 수 있는 것도 있지만, 대부분의 경우에는 그렇지 않아서 컴퓨터 소프트웨어를 이용하여 수치해석적인 근사해를 구하거나 그래프를 이용한 시각적 표현 방법을 사용하여 개체 수 변화의 양상을 나타낸다. 특히 거미줄 그림(cobweb diagram)이라고 불리는 다음과 같은 방법은 이산적 모델 (3.1)을 분석하여 시각적으로 나타내는 데 효과적이다. 먼저 (x, y) 평면의 x 축과 y 축에 각각 N_t 의 값과 N_{t+1} 의 값을 나타내도록 하고 번식곡선 $y = f(x)$ 와 직선 $y = x$ 을 그린다. x 축 위의 N_0 를 지나는 수직선을 따라 이동하여 번식곡선 $y = f(x)$ 와 만나는 점을 찾으면 이 점의 y 좌표가 N_1 이고, 이 점을 지나는 수평선이 직선 $y = x$ 와 만나는 점의 x 좌표는 N_1 이다. 다시 수직으로 이동하여 번식곡선 $y = f(x)$ 위의 점을 찾고 앞의 과정을 계속 반복하여 거미줄 그림을 그린다.

GSP 프로그램을 이용하여 다음과 같은 순서를 따라 거미줄 그림을 그릴 수 있다.

- ① [함수의 그래프] 메뉴를 이용하여 점화식의 함수 $y = f(x)$ 와 직선 $y = x$ 의 그래프를

그린다.

- ② [점 도구]를 이용하여 x 축 위에 원하는 위치에 점 $A_0(N_0, 0)$ 을 찍는다.
- ③ [수선] 메뉴를 이용하여 점 $A_0(N_0, 0)$ 를 지나는 x 축의 수선을 작도한다.
- ④ 함수 $y = f(x)$ 의 그래프와 ③에서 그린 직선의 교점을 마우스로 찍어 표시한다.
- ⑤ 위 ④의 점과 ③의 직선을 선택하여 수선을 작도한다.
- ⑥ 위 ⑤의 직선과 직선 $y = x$ 의 교점을 표시한다.
- ⑦ 위 ②, ④, ⑥의 점들 사이를 선분으로 연결하고 기존의 수선들은 숨긴다.
- ⑧ 점 $A_0(N_0, 0)$ 를 선택하고 [변환]-[반복] 메뉴를 이용하여 ⑥의 점에 대응시키고 반복의 깊이를 5~6회 정도 또는 적당한 횟수로 조절한다. 그리고 반복의 모든 과정을 보이게 한다.
- ⑨ 점 $A_0(N_0, 0)$ 를 축 위에서 여러 위치로 옮겨 보아 N_0 의 값에 따라 수열의 극한이 달라지는 지 확인한다.

이산적 모델 (3.1)에 대한 분석에서 해의 점근적 성질을 알아보기 위하여 다음과 같이 정의되는 모델의 고정점(fixed points) 또는 평형점(equilibrium points)을 찾아본다.

정의. f 의 정의역 안에서 등식 $f(x^*) = x^*$ 을 만족시키는 점 x^* 를 모델 (3.1)의 고정점(fixed points) 또는 평형점(equilibrium points)이라고 부른다.

즉, 고정점 x^* 는 모델 (3.1)의 상수해이다. 각 모델에 대한 거미줄 그림을 그려보면 시간 t 에 따른 N_t 의 값의 점근적인 변화와 고정점과의 관계를 살펴볼 수 있다. 이때, 고정점의 안정성(stability)를 다음과 같이 정의한다.

정의. 고정점 x^* 의 근방에서 점화식의 초기값 N_0 를 택하면 $\lim_{t \rightarrow \infty} N_t = x^*$ 이 성립하는 경우 x^* 를 점근적으로 안정적(asymptotically stable)인 고정점이라고 하고, x^* 의 근방에서 택한 초기값 N_0 로부터 시작하여 N_t 가 x^* 에서 멀어지는 경우 x^* 를 불안정적(unstable)인 고정점이라고 한다.

거미줄 그림으로 살펴보는 고정점의 안정성을 다음 정리의 결과를 이용하는 해석적인 방법으로도 판정할 수 있다.

정리. 모델 (3.1)에서 고정점 x^* 에 대하여 $|f'(x^*)| < 1$ 이 성립하면 x^* 는 점근적으로 안정적이고, $|f'(x^*)| > 1$ 이 성립하면 x^* 는 불안정적이다.

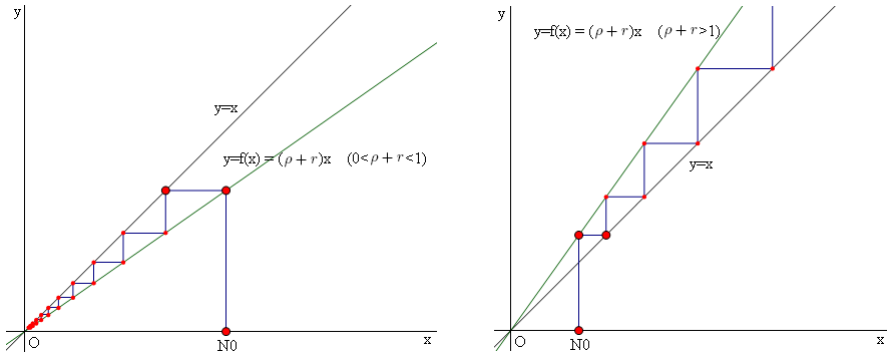


Figure 1. Geometric iterations for the Malthusian model. Cases when $0 < \rho + r < 1$ and $\rho + r > 1$; Malthus 모델에 대한 기하적 반복법. $0 < \rho + r < 1$ 인 경우와 $\rho + r > 1$ 인 경우

이제 각 모델에 대하여 거미줄 그림을 이용하여 시각적으로 분석하고, 그 결과를 해석적 분석과 비교한다.

3.1 Malthus 모델과 Verhulst 모델

Malthus의 이산 모델 (2.1)은 다음과 같다.

$$N_{t+1} = \rho N_t + r N_t$$

초기값 조건을 $N(0) = N_0$ 로 두면 등비수열의 일반항으로부터 이산 모델의 해는

$$N_t = N_0(\rho + r)^t \tag{3.2}$$

로 나타난다. 따라서 $0 < \rho + r < 1$ 인 경우 $\lim_{t \rightarrow \infty} N_t = 0$ 이고, $\rho + r > 1$ 인 경우 $\lim_{t \rightarrow \infty} N_t = \infty$ 이다. 이 결과는 <Figure 1>의 거미줄 그림이 보여주는 시각적 분석과 일치한다.

Verhulst의 이산 모델 (2.3)은 다음과 같다.

$$N_{t+1} = N_t + r N_t \left(1 - \frac{N_t}{K}\right)$$

이 모델에서 $P_t = \frac{1}{1+r} \frac{N_t}{K}$ 로 치환하면 다음과 같은 단순한 형태의 이산적 로지스틱 모델 (discrete logistic model)을 얻는다.

$$P_{t+1} = (1+r)P_t(1-P_t) \tag{3.3}$$

이산적 로지스틱 모델 (3.3)의 고정점은 등식 $x = f(x) = (1+r)x(1-x)$ 으로부터 $x = 0$, $x = \frac{r}{1+r}$ 이다. 그리고 $f'(x) = (1+r)(1-2x)$ 이므로

$$f'(0) = 1+r, \quad f'\left(\frac{r}{1+r}\right) = 1-r$$

이다. 따라서 앞의 정리에 의하여 $r > 0$ 인 모든 r 에 대하여 $|f'(0)| > 1$ 이므로 고정점 $x = 0$ 은 불안정적이다. 그리고 $0 < r < 2$ 이면 $|f'(\frac{r}{1+r})| < 1$ 이므로 고정점 $x = \frac{r}{1+r}$ 은 점근적으로 안정적이고, $r > 2$ 이면 $|f'(\frac{r}{1+r})| > 1$ 이므로 고정점 $x = \frac{r}{1+r}$ 은 불안정적이다. <Figure 2>의 여러 거미줄 그림이 보여주는 시각적 분석은 이러한 해석적 결과와 일치한다.

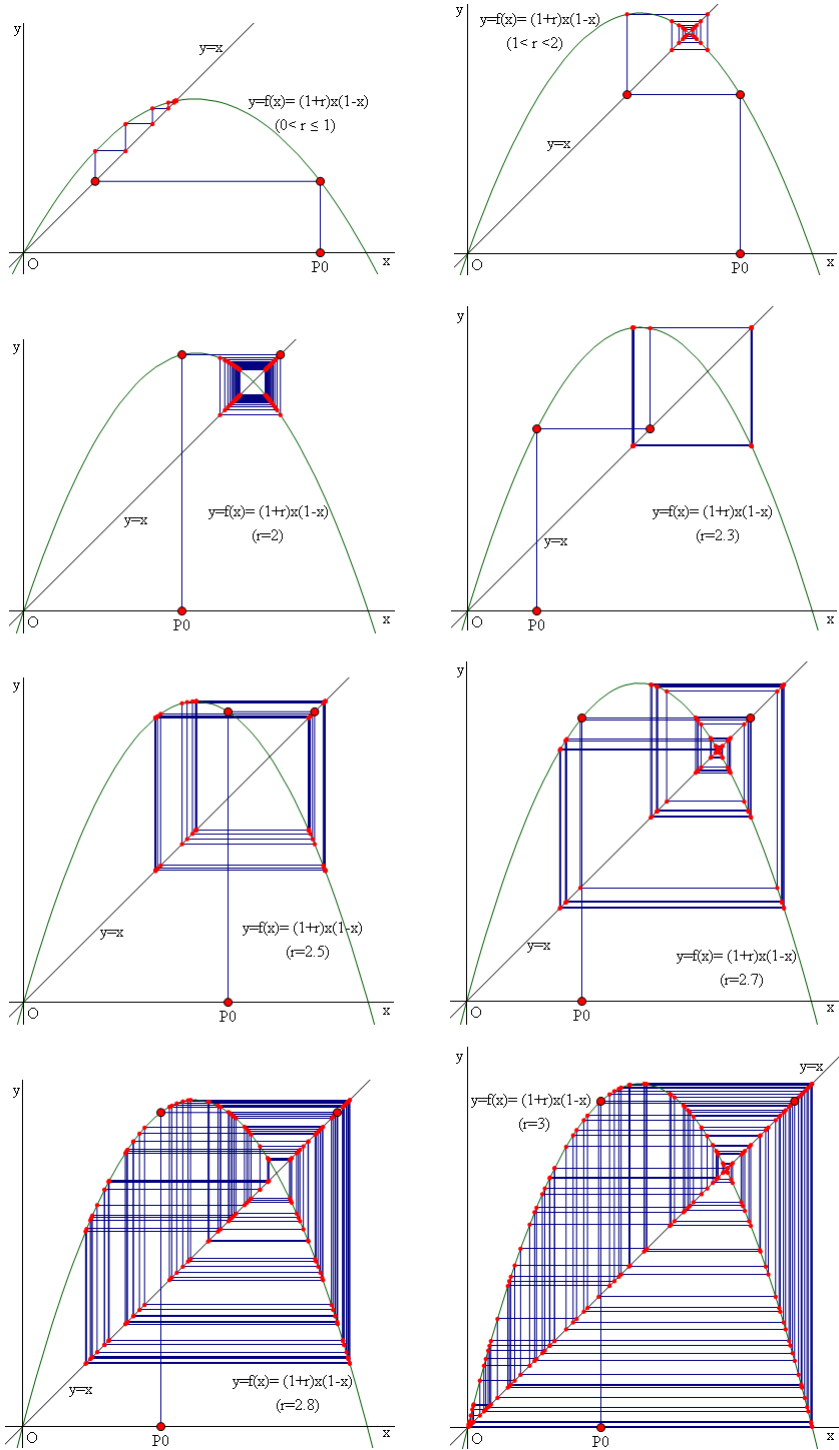


Figure 2. Geometric iterations for the discrete logistic model; 이산적 로지스틱 모델에 대한 기하적 반복법

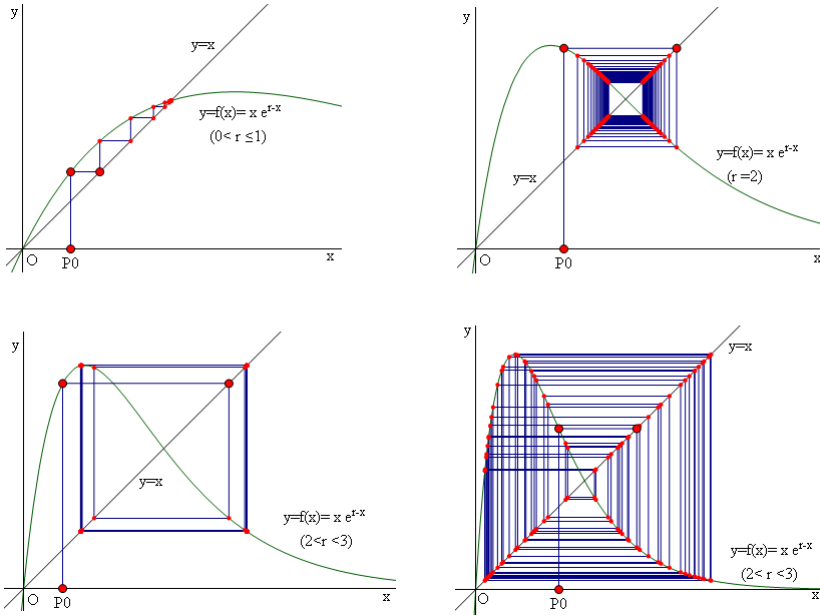


Figure 3. Geometric iterations for the Ricker model; Ricker 모델에 대한 기하적 반복법

3.2 Ricker 모델

Ricker 모델 (2.5)은 다음과 같다.

$$N_{t+1} = N_t e^{r(1 - \frac{N_t}{K})}$$

이 모델에서 $P_t = \frac{rN_t}{K}$ 로 치환하면 다음과 같은 형태로 나타낼 수 있다.

$$P_{t+1} = P_t e^{r - P_t} \tag{3.4}$$

Ricker 모델 (2.5)의 고정점은 등식 $x = f(x) = x e^{r-x}$ 로부터 $x = 0, x = r$ 이다. 그리고 $f'(x) = (1 - x) e^{r-x}$ 이므로

$$f'(0) = e^r, \quad f'(r) = 1 - r$$

이다. 따라서 앞의 정리에 의하여 $r > 0$ 인 모든 r 에 대하여 $|f'(0)| > 1$ 이므로 고정점 $x = 0$ 은 비안정적이다. 그리고 $0 < r < 2$ 이면 $|f'(r)| < 1$ 이므로 고정점 $x = r$ 은 점근적으로 안정적이고, $r > 2$ 이면 $|f'(r)| > 1$ 이므로 고정점 $x = r$ 은 비안정적이다. 이러한 결과는 <Figure 3>의 거미줄 그림이 보여주는 시각적 분석과 일치한다.

3.3 Beverton-Holt 모델과 그로부터 일반화된 모델들

Beverton-Holt 모델 (2.6)은 다음과 같다.

$$N_{t+1} = \frac{rN_t}{1 + aN_t}$$

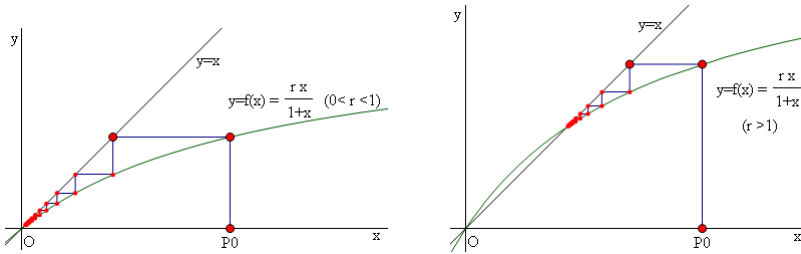


Figure 4. Geometric iterations for the Beverton-Holt model; Beverton-Holt 모델에 대한 기하적 반복법

그리고 이를 일반화한 모델로 앞에서 소개한 Shepherd 모델 (2.9)과 Hassell 모델 (2.10)은 각각 다음과 같다.

$$N_{t+1} = \frac{rN_t}{1 + (aN_t)^b}, \quad N_{t+1} = \frac{rN_t}{(1 + aN_t)^b}$$

이제 $P_t = aN_t$ 로 치환하면 위의 Beverton-Holt 모델, Shepherd 모델, Hassell 모델을 각각 다음의 (3.5), (3.6), (3.7)과 같이 단순화된 형태로 나타낼 수 있다.

$$P_{t+1} = \frac{rP_t}{1 + P_t} \tag{3.5}$$

$$P_{t+1} = \frac{rP_t}{1 + (P_t)^b} \tag{3.6}$$

$$P_{t+1} = \frac{rP_t}{(1 + P_t)^b} \tag{3.7}$$

등식 $x = f(x) = \frac{rx}{1+x}$ 로부터 Beverton-Holt 모델 (3.5)의 고정점은 $0 < r \leq 1$ 인 경우에는 $x = 0$ 하나 뿐이고, $r > 1$ 인 경우에는 $x = 0, x = r - 1$ 이다. 그리고 $f'(x) = \frac{r}{(1+x)^2}$ 이므로

$$f'(0) = r, \quad f'(r - 1) = r^{-1}$$

이다. 따라서 앞의 정리에 의하여 $0 < r < 1$ 인 경우에는 $|f'(0)| < 1$ 이므로 고정점 $x = 0$ 은 점근적으로 안정적이고, $r > 1$ 인 경우에는 $|f'(0)| > 1, |f'(r - 1)| < 1$ 이므로 고정점 $x = 0$ 은 불안정적이고, 고정점 $x = r - 1$ 은 점근적으로 안정적이다. 이러한 결과는 <Figure 4>의 거미줄 그림이 보여주는 시각적 분석과 일치한다.

등식 $x = f(x) = \frac{rx}{1+x^b}$ 로부터 Shepherd 모델 (3.6)의 고정점은 $0 < r \leq 1$ 인 경우에는 $x = 0$ 하나 뿐이고, $r > 1$ 인 경우에는 $x = 0, x = (r - 1)^{\frac{1}{b}}$ 이다. 그리고 $f'(x) = \frac{r+r(1-b)x^b}{(1+x^b)^2}$ 이므로

$$f'(0) = r, \quad f'((r - 1)^{\frac{1}{b}}) = \frac{r+r(1-b)(r-1)}{r^2} = \frac{b+(1-b)r}{r} = 1 - b + br^{-1}$$

이다. 따라서 앞의 정리에 의하여 $0 < r < 1$ 인 경우에는 $|f'(0)| < 1$ 이므로 고정점 $x = 0$ 은 점근적으로 안정적이고, $r > 1$ 인 경우에는 $|f'(0)| > 1$ 이므로 고정점 $x = 0$ 은 불안

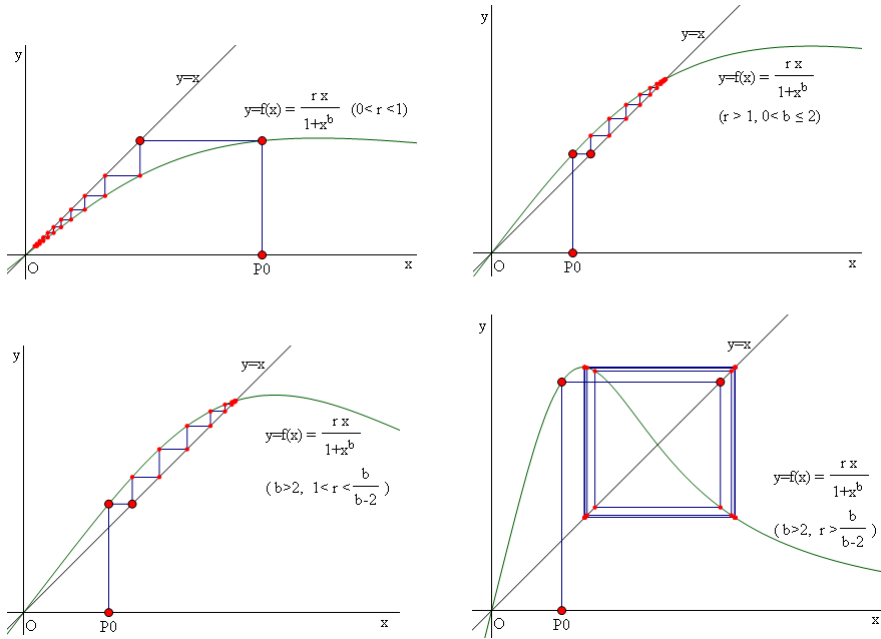


Figure 5. Geometric iterations for the Shepherd model; Shepherd 모델에 대한 기하적 반복법

정적이다. 또 $r > 1$ 일때, 모든 $b > 0$ 에 대하여 $f'((r - 1)^{\frac{1}{b}}) < 1$ 이고, $0 < b \leq 2$ 이면 $f'((r - 1)^{\frac{1}{b}}) > -1$ 이다. 그리고 $b > 2$ 이면 $1 < r < \frac{b}{b-2}$ 일 때 $f'((r - 1)^{\frac{1}{b}}) > -1$ 이다. 여기에서 함수 $\frac{b}{b-2}$ 는 b 에 대한 감소함수이며 $\lim_{b \rightarrow \infty} \frac{b}{b-2} = 1$ 이다. 따라서 $r > 1$ 이고 $0 < b \leq 2$ 이거나 $b > 2$ 이고 $1 < r < \frac{b}{b-2}$ 이면 고정점 $x = (r - 1)^{\frac{1}{b}}$ 은 점근적으로 안정적이다. 그리고 $b > 2$ 이고 $r > \frac{b}{b-2}$ 이면 고정점 $x = (r - 1)^{\frac{1}{b}}$ 은 비안정적이다. $b > 2$ 인 몇 개의 정수 b 값에 대한 함수 $\frac{b}{b-2}$ 의 값을 구해보면 다음 표와 같다.

b	3	4	5	6	7	8
$\frac{b}{b-2}$	3	2	1.66	1.5	1.4	1.33

이러한 결과는 <Figure 5>의 거미줄 그림이 보여주는 시각적 분석과 일치한다.

등식 $x = f(x) = \frac{rx}{(1+x)^b}$ 로부터 Hassell 모델 (3.7)의 고정점은 $0 < r \leq 1$ 인 경우에는 $x = 0$ 하나 뿐이고, $r > 1$ 인 경우에는 $x = 0, x = r^{\frac{1}{b}} - 1$ 이다. 그리고 $f'(x) = \frac{r+r(1-b)x}{(1+x)^{b+1}}$ 이므로

$$f'(0) = r, \quad f'(r^{\frac{1}{b}} - 1) = \frac{rb+r(1-b)r^{\frac{1}{b}}}{r^{\frac{b+1}{b}}} = \frac{b+(1-b)r^{\frac{1}{b}}}{r^{\frac{1}{b}}} = 1 - b + br^{-\frac{1}{b}}$$

이다. 따라서 앞의 정리에 의하여 $0 < r < 1$ 인 경우에는 $|f'(0)| < 1$ 이므로 고정점 $x = 0$ 은 점근적으로 안정적이고, $r > 1$ 인 경우에는 $|f'(0)| > 1$ 이므로 고정점 $x = 0$ 은 비안

정적이다. 또 $r > 1$ 일때, 모든 $b > 0$ 에 대하여 $f'(r^{\frac{1}{b}} - 1) < 1$ 이고, $0 < b \leq 2$ 이면 $f'(r^{\frac{1}{b}} - 1) > -1$ 이다. 그리고 $b > 2$ 이면 $1 < r < (1 - \frac{2}{b})^{-b}$ 일 때 $f'(r^{\frac{1}{b}} - 1) > -1$ 이다. 여기에서 함수 $(1 - \frac{2}{b})^{-b}$ 는 b 에 대한 감소함수이며 $\lim_{b \rightarrow \infty} (1 - \frac{2}{b})^{-b} = e^2$ 이다. 따라서 $r > 1$ 이고 $0 < b \leq 2$ 이거나 $b > 2$ 이고 $1 < r < (1 - \frac{2}{b})^{-b}$ 이면 고정점 $x = r^{\frac{1}{b}} - 1$ 은 점근적으로 안정적이다. 그리고 $b > 2$ 이고 $r > (1 - \frac{2}{b})^{-b}$ 이면 고정점 $x = r^{\frac{1}{b}} - 1$ 은 비안정적이다. $b > 2$ 인 몇 개의 정수 b 값에 대한 함수 $(1 - \frac{2}{b})^{-b}$ 의 값을 구해보면 다음 표와 같다.

b	3	4	5	6	7	8
$(1 - \frac{2}{b})^{-b}$	27	16	12.86	11.39	10.54	9.98

이러한 결과는 <Figure 6>의 거미줄 그림이 보여주는 시각적 분석과 일치한다.

$b > 1$ 일 때 Allee 효과를 나타는 S자형 Beverton-Holt 모델 (2.11)은 다음과 같다.

$$N_{t+1} = \frac{rN_t^b}{1 + aN_t^b}$$

여기에서는 $b = 2$ 인 경우의 S자형 Beverton-Holt 모델인 (3.8)에 대하여 고정점과 그 안정성을 살펴 보기로 한다.

$$N_{t+1} = \frac{rN_t^2}{1 + aN_t^2} \tag{3.8}$$

등식 $x = f(x) = \frac{rx^2}{1+ax^2}$ 로부터 모델 (3.8)의 고정점은 $0 < r < 2\sqrt{a}$ 인 경우에는 $x = 0$ 하나 뿐이고, $r \geq 2\sqrt{a}$ 인 경우에는 $x = 0$ 과 $x = \frac{r \pm \sqrt{r^2 - 4a}}{2a}$ 이다. 그리고 $f'(x) = \frac{2rx}{(1+ax^2)^2}$ 이며, $x = \frac{r \pm \sqrt{r^2 - 4a}}{2a}$ 는 등식 $1 + ax^2 = rx$ 를 만족시키므로

$$f'(0) = 0, \quad f'(\frac{r \pm \sqrt{r^2 - 4a}}{2a}) = \frac{2}{r \frac{r \pm \sqrt{r^2 - 4a}}{2a}} = 1 \mp \sqrt{1 - \frac{4a}{r^2}}$$

이다. 여기에서 $|f'(0)| < 1$ 이므로 고정점 $x = 0$ 은 항상 점근적으로 안정적이다. $r > 2\sqrt{a}$ 인 경우에 $|f'(\frac{r - \sqrt{r^2 - 4a}}{2a})| > 1$ 이고 $|f'(\frac{r + \sqrt{r^2 - 4a}}{2a})| < 1$ 이므로 고정점 $x = \frac{r - \sqrt{r^2 - 4a}}{2a}$ 은 점근적으로 안정적이고, 고정점 $x = \frac{r + \sqrt{r^2 - 4a}}{2a}$ 은 비안정적이다. 이러한 결과는 <Figure 7>의 거미줄 그림이 보여주는 시각적 분석과 일치한다.

References

1. W. C. ALLEE, *Animal Aggregations*, University of Chicago Press, Chicago, 1931.
2. R. J. H. BEVERTON, S. J. HOLT, *On the Dynamics of Exploited Fish Populations*, Fishery Investigations Series II Volume XIX(1957), Ministry of Agriculture, Fisheries and Food.
3. M. P. HASSEL, Density-dependence in single-species populations, *Journal of Animal Ecology* 44(1975), 283-295.
4. N. KALDOR, A Classificatory Note on the Determination of Equilibrium, *Review of Economic Studies* Vol. I(1934), 122-136.

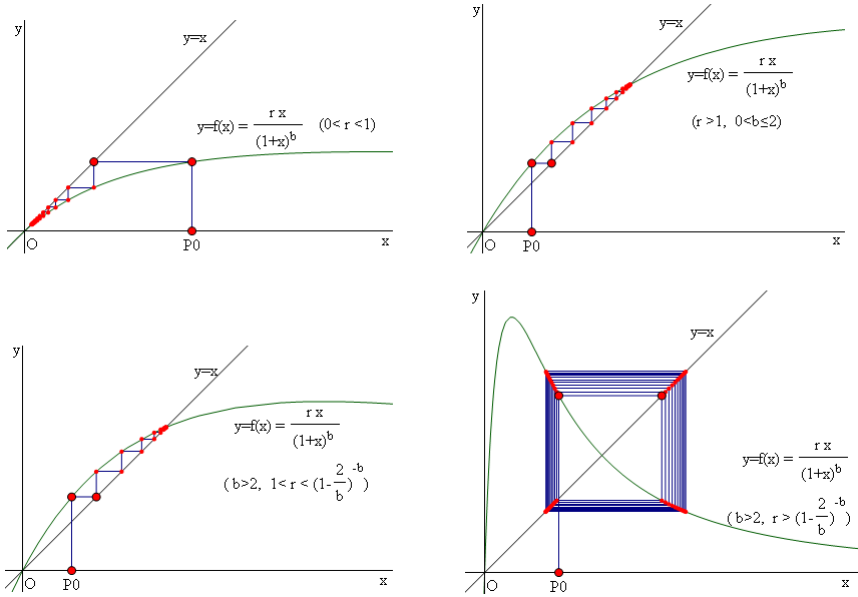


Figure 6. Geometric iterations for the Hassell model; Hassell 모델에 대한 기하적 반복법

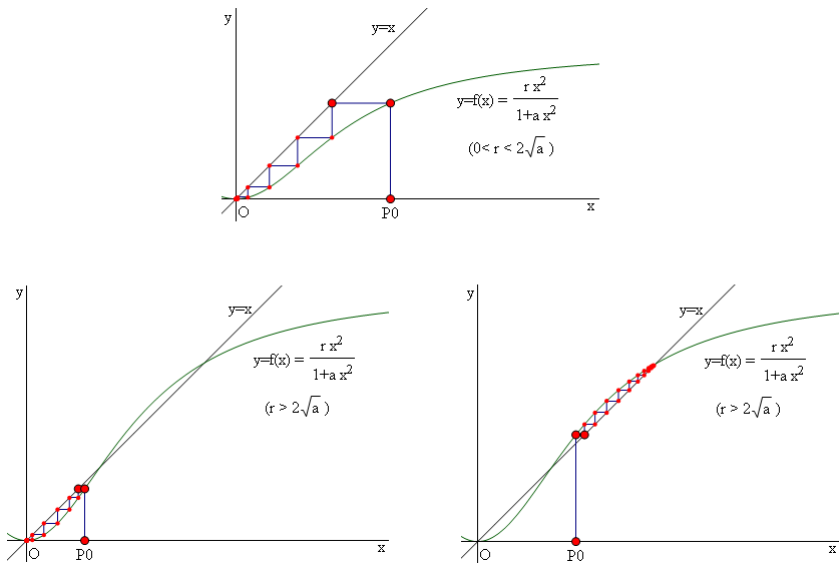


Figure 7. Geometric iterations for the sigmoid type Beverton-Holt model; S자형 Beverton-Holt 모델에 대한 기하적 반복법

5. T. R. MALTHUS, *An Essay on the Principle of Population*, Penguin Books, 1970, Originally published in 1798.
6. J. MAYNARD SMITH, M. SLATKIN, The stability of predator-prey systems, *Ecology* 54(1973), 384–391.
7. W. E. RICKER, Stock and recruitment, *J. Fisheries Res. Board Can.* 11(1954), 559–623.
8. J. G. SHEPHERD, A versatile new stock-recruitment relationship for fisheries and the construction of sustainable yield curves, *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 40(1982) 67–75.
9. G. G. THOMSON, A proposal for a threshold stock size and maximum fishing mortality rate, Risk Evaluation and Biological Reference Points for Fisheries Management, *Canad. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 120(1993), 303–320.
10. P.-F. VERHULST, Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement, *Correspondance mathematique et physique* 10(1838) 113–121.