

# 생태계 모델링을 위한 기초 연구

Basic Study for Ecosystem Modeling.

1995. 11.

한국해양연구소

# 提出文

韓國海洋研究所長 貴下

본 報告書를 “生態界 모델링을 위한 基礎 研究” 事業의 最終報告書로  
提出합니다.

1995년 11월 30일

韓國海洋研究所

研究責任者: 俞 信 在

## 요약문

생태계 모형의 기초를 다루었다. 첫째로 생태학적 모형의 목적과 기본용어를 설명하였다. 시뮬레이션 모형의 과정을 개념적 도식화, 수식화, 정당화와 미세조절, 민감도분석, 검증의 제단계로 나누어 설명하였다. 그 다음 장에 단순화된 호수를 대상으로 하여 앞서 설명한 과정을 예시하였다.

개체군 성장, 종내-종간 경쟁, 포식과 같은 개체군 과정 모형에 대해 토의하였다. 또한 일차생산에 관계된 모형도 설명하였는데 한 지점에서의 일조시간의 길이와 해수면에서의 일사량, 그리고 광합성-광량 모형을 다루었다. 일일 물기둥 일차생산력의 추정방법도 토의하였다.

끝으로 여러 저자들이 제안한 총체주의적 생태계 모형에 대해 토의하였는데 식물 플랑크톤, 동물 플랑크톤, 영양염 등의 과정모형에 기반을 둔 것이다.

## Abstract

Basics of ecological modeling are reviewed here. Firstly, the purposes and terminologies of ecological modeling are explained. Procedures of simulation modeling for ecosystem analysis are described, namely, conceptual and mathematical formulation, verification and fine-tuning, sensitivity analysis, and validation. In the next chapter, these are explained using a simplified lake system.

Process models for population processes, such as population growth, intra- and interspecific competition, and predation are discussed. Also, models for primary productivity are described, which include daylength at a given location, solar radiation at seasurface at a given location, and photosynthesis-irradiance models with or without photoinhibition. Calculation of water column primary productivity is discussed.

Finally, examples of holistic ecosystem models proposed by several authors based on process models of phytoplankton, zooplankton, and nutrients are reviewed.



## 목차

|  |     |
|--|-----|
| 요약문 (국문) .....                                     | ii  |
| 요약문 (영문) .....                                     | iii |
| 표차례 .....  | ix  |
| 그림차례 .....   | x   |
| <br>   |     |
| 1. 모형과 생태학 .....                                   | 1   |
| 1.1. 모형 .....                                      | 1   |
| 1.2. 모형의 유용성 .....                                 | 2   |
| 1.3. 생태학 .....                                     | 3   |
| 2. 생태학적 모형의 특성 .....                               | 6   |
| 3. 시뮬레이션 모형화의 과정 .....                             | 8   |
| 3.1. 개념 모형과 수식화 .....                              | 8   |
| 3.2. 정당화 (verification)와 미세 조절 (fine-tuning) ..... | 9   |
| 3.3. 민감도 분석 (sensitivity analysis) .....           | 9   |
| 3.4. 검증 (validation) .....                         | 10  |
| 4. 생태 모형의 방법론 .....                                | 11  |
| 4.1. 격실모형 (隔室模型: Compartment Model) .....          | 11  |
| 4.2. 모형화의 실례 .....                                 | 13  |
| 4.2.1. 모형화의 각 단계 .....                             | 13  |
| 4.2.2. 호수의 부영양화 .....                              | 13  |
| 4.2.3. 모형의 확장과 개선 .....                            | 15  |
| 4.2.4. 민감도 분석과 미세조정 .....                          | 15  |
| 4.2.4.1. 민감도 분석과 강건도 .....                         | 15  |
| 4.2.4.2. 편 민감도 (Partial sensitivity) .....         | 17  |
| 5. 생태학적 과정 모형 .....                                | 18  |
| 5.1. 개체군의 성장 .....                                 | 18  |
| 5.1.1. 종내경쟁 .....                                  | 21  |
| 5.1.2. 종간경쟁 .....                                  | 25  |
| 5.1.3. 포식 .....                                    | 29  |
| 6. 일차생산의 과정모형 .....                                | 33  |
| 6.1. 일광량의 연중 변화 .....                              | 33  |

|                                 |    |
|---------------------------------|----|
| 6.1.1. 날의 길이 .....              | 33 |
| 6.1.2. 해수면에 도달하는 일광량 .....      | 33 |
| 6.2. 광합성 모형 .....               | 41 |
| 7. 생태계 모형의 예 .....              | 54 |
| 7.1. Evans and Parslow 모형 ..... | 54 |
| 7.2. Fasham et al.의 모형 .....    | 55 |
| 7.3. Walsh 모형 .....             | 57 |
| 7.4. Hoffman과 Ambler 모형 .....   | 60 |
| 7.5. 부 영양화 모형 .....             | 62 |
| 참고문헌 .....                      | 66 |

## CONTENTS

|  |     |
|--|-----|
| Summary (Korean) .....                             | ii  |
| Summary (English) .....                            | iii |
| List of Tables .....                               | ix  |
| List of Figures .....                              | x   |
| <br>   |     |
| 1. Models and ecology .....                        | 1   |
| 1.1. Models .....                                  | 1   |
| 1.2. Utility of models .....                       | 2   |
| 1.3. Ecology .....                                 | 3   |
| 2. Properties of ecological models .....           | 6   |
| 3. Procedures of simulation modeling .....         | 8   |
| 3.1. Conceptual and mathematical formulation ..... | 8   |
| 3.2. Verification and Fine-tuning .....            | 9   |
| 3.3. Sensitivity analysis .....                    | 9   |
| 3.4. Validation .....                              | 10  |
| 4. Methods of ecological modeling .....            | 11  |
| 4.1. Compartment models .....                      | 11  |
| 4.2. An example .....                              | 13  |
| 4.2.1. Procedures of modeling .....                | 13  |
| 4.2.2. Eutrophication of a lake .....              | 13  |
| 4.2.3. Extension and refinement of models .....    | 15  |
| 4.2.4. Sensitivity analysis and fine-tuning .....  | 15  |
| 4.2.4.1. Sensitivity analysis and robustness ..... | 15  |
| 4.2.4.2. Partial sensitivity .....                 | 17  |
| 5. Ecological process models .....                 | 18  |
| 5.1. Population Growth .....                       | 18  |
| 5.1.1. Intraspecific Competition .....             | 21  |
| 5.1.2. Interspecific Competition .....             | 25  |
| 5.1.3. Predation .....                             | 29  |
| 6. Process models for primary productivity .....   | 33  |
| 6.1. Daily change of insolation .....              | 33  |



|   |    |
|---|----|
| 6.1.1. Day length .....                     | 33 |
| 6.1.2. Solar radiation at sea surface ..... | 33 |
| 6.2. Photosynthesis models .....            | 41 |
| 7. Examples of ecosystem models .....       | 54 |
| 7.1. Evans and Parslow model .....          | 54 |
| 7.2. Fasham et al. model .....              | 55 |
| 7.3. Walsh model .....                      | 57 |
| 7.4. Hoffman and Ambler model .....         | 60 |
| 7.5. Eutrophication model .....             | 62 |
| References .....                            | 66 |

## List of Tables

|  |    |
|--|----|
| Table 1. Phosphorus concentrations in lake ..... | 14 |
|--|----|

## List of Figures

|  |    |
|--|----|
| Fig. 1. Three patterns of survivorship curve .....   | 20 |
| Fig. 2. Carrying capacity of trout .....   | 21 |
| Fig. 3. Growth rate and carrying capacity .....  | 22 |
| Fig. 4. Intraspecific competition and growth of limpet. (a) Size of individuals decreased with increase of density and total biomass of population was preserved. (b) Proportion of small-sized individuals increased as the density increased (Branch, 1975) .....  | 23 |
| Fig. 5. (a) Exponential growth model. (b) Logistic model .....   | 24 |
| Fig. 6. Various patterns of population growth .....  | 25 |
| Fig. 7. Effects of interspecific competition of barnacles (Begon <i>et al.</i> , 1992) .....   | 26 |
| Fig. 8. Competitive exclusion in cultures of diatoms. (a) When <i>Asterionella</i> alone was cultured. The curve with small dots represents silicates concentration. (b). When <i>Synedra</i> alone was cultured. (c) When both species were cultured together, <i>Synedra</i> outgrew regardless of initial density (Tilman <i>et al.</i> , 1981) ..... | 28 |
| Fig. 9. Cycle of prey-predator growth by Lotka-Volterra model .....  | 30 |
| Fig. 10. Food switch .....   | 31 |
| Fig. 11. Functional and numerical responses of predator .....  | 32 |
| Fig. 12. Calculated day length at various locations .....  | 34 |
| Fig. 13. Calculated daily insolation at latitude 10 ° .....  | 37 |
| Fig. 14. Calculated daily insolation at latitude 36 ° .....  | 38 |
| Fig. 15. Calculated daily insolation at latitude 50 ° .....  | 39 |
| Fig. 16. Comparison of observed and calculated daily insolation at a station in the East China Sea on Dec. 8, 1993 .....   | 40 |
| Fig. 17. Photoinhibition observed at a Equatorial Pacific station TEQ 01 .....   | 44 |
| Fig. 18. Comparison of photosynthesis models .....   | 46 |
| Fig. 19. Chlorophyll profile and calculated primary productivity at station TEQ 03 .....   | 47 |

|   |    |
|---|----|
| Fig. 20. Chlorophyll profile and calculated primary productivity at station<br>TEQ 16 .....                             | 48 |
| Fig. 21. A hypothetical example of potential primary productivity at latitude<br>10 ° based on Platt et al. model ..... | 51 |
| Fig. 22. A hypothetical example of potential primary productivity at latitude<br>36 ° based on Platt et al. model ..... | 52 |
| Fig. 23. A hypothetical example of potential primary productivity at latitude<br>50 ° based on Platt et al. model ..... | 53 |



## 1. 모형과 생태학

### 1.1. 모형

모형이란 어떤 사물을 중요한 특성만이 남도록 단순화 시켜 놓은 것을 말한다. 모형을 만드는 목적은 간단하다. 인간이 쉽게 다룰수 있기 위한 것이다. 여기서 “다룬다”는 것은 이해나 개념화와 같은 인식기능에서부터 개량과 같은 모든 종류의 조작행위를 뜻한다. 인간의 인식 기능에 있어 개념화 그 자체가 모형을 만드는 것이라고 볼 수 있다. 지구의의를 생각해 보자. 지구의는 지구의 몇 가지 형태상의 특징을 잘 보여 주고 있다. 구형이라는 점과 그 외에 지구 표면의 특징, 즉, 대륙과 해양의 분포를 잘 나타내고 있다. 지구의 형태를 생각해 보지 못한 사람에게 지구의는 지구의 형태를 이해시킬 수 있는 가장 효율적인 도구가 된다. 모형은 대상의 모든 특징을 가질 수 없다. 그렇다면 대상 그 자체가 될 수 밖에 없을 것이다. 지구의는 대개 지구와 달리 속이 텅 비어 있다.

모형비행기는 날개에 생기는 양력에 의해 뜨고 보조 날개에 의해 방향을 바꾸는 등의 현대의 항공기의 기본적 원리를 재현하고 있다. 새로운 비행기 구조를 시험하고자 할 때 모형 비행기를 풍동에 넣고 시험하는 것이 실제의 비행기를 다루는 것 보다 여러가지 면에서 쉬울 것이다. 해양공학자들은 항만의 구조를 설계 할때 대상지역의 비례모형 (scale model)을 만들고 거기에 방파제를 만든 뒤 “작은” 파도를 일으켜 방파제의 효율을 예측한다.

모형의 대상이 되는 것은 물체 만은 아니다. 광합성과 같은 과정 역시 모형의 대상이 된다. 지구상의 인구증가, 전염병의 전파, 인간 심리의 발달과정, 가족구조 등은 몇가지 예에 불과하다. 모형 역시 물체 일수도 있고 머리 속의 개념이 될 수도 있고 수식이나 그림, 컴퓨터 안의 계산과정이 될 수도 있다.

## 1.2. 모형의 유용성

### 연구도구

가변한 환경조건의 수가 많은 경우

가설 유도

실험결과의 종합과 연장

### 본질적으로 실험해볼 수 없는 경우

과거의 재현

규모가 너무 큰 경우

실험하기에 위험 부담이 큰 경우

미장원

### 예측이 필요한 경우

환경관리

자원관리

### 1.3. 생태학

생명현상은 개체를 단위로 하여 일어난다. 호흡, 단백질의 합성, DNA의 복제 등의 생화학적 과정이 물론 근본적인 부과정 (sub process)이지만 개체가 살아남아 번식을 하지 못한다면 이러한 과정이 지속될 수 없다. 개체 이상의 수준에서 일어나는 생명현상을 다루는 것이 생태학이다.

생태학 (Ecology) 이란 말은 1869년 독일의 생물학자 Ernst Haeckel에 의해 처음 정의되었다. 이 말의 어원은 그리스어인 oikos로 이는 집 또는 사는 곳을 뜻한다. 헤켈이 내린 정의는 “생물과 그 환경간의 상호작용을 연구하는 과학”이었다. 이 정의는 폭 넓은 반면 매우 모호하기도 하다. Krebs (1985)는 좀 더 명확하고 구체적으로 정의하였는데 그에 의하면 생태학은 “생물의 분포와 양을 결정짓는 상호작용에 대한 과학적 연구”이다. 이 개념에는 무생물적인 환경 뿐 아니라 생물 간의 상호작용이 포함되어 있다.

이러한 생태학의 목표에 접근하는 방법으로 크게 세 가지 방식을 들 수 있다. 첫번째 접근 방식인 현장 관찰은 가장 오래된 방법으로 아마 인류역사의 시작과 그 기원을 같이 할 것이다. 동식물의 구분과 명명, 습성, 서식처, 먹이 등에 관한 관찰과 기재 (description)등이 주요한 내용이 된다. 이러한 연구는 자연사 (natural history) 연구라 불리우며 19세기에 이르러 다양한 분야에서 발전되었으며 생태학의 모태가 되었다. 다아윈의 따개비에 관한 연구가 그 예이다.

두번째 접근방식은 분석적 방법인데 수학이 그 주요 도구가 된다. 17세기에 들어 시작된, 인구의 증감을 연구하는 인구학의 영향을 받아 도입, 촉진되었다. 수학적 인구학의 발전을 촉발한 말더스의 인구론 (1798)은 특히 생태학의 발전에 큰 영향을 미쳤다. 이 흐름은 1920년대에 발전하였으며 1950년대에 들어 크게 두 갈래로 나뉘게 된다. 그 하나는 이론 개체군 생태학 (theoretical population ecology)이라 하며 개체군을 대상으로 경쟁, 먹이선택, 분포 등 제반 문제에 수학적 모형을 적용하여 가설을 만들고 이를 검증하는 분야이다. 다른 갈래는 생태계 생태학 (Ecosystem ecology; 또는 계생태학, System ecology) 분야로 컴퓨터의 발달과 함께 가능해진 복잡한 수학모형을 써서 생태계 전체를 모형화하고 생태계 전체의 동향을 분석, 예측하는 분야이다.

세번째 접근 방식은 실험을 통한 연구방법 이다. 초기에는 주로 실험실 안에서 이루어 졌는데 가우스 (Gauss)는 1930년대에 Lotka-Volterra의 경쟁, 포식 모형을 가설로 하여 쥘신벌레 등을 여러 조건 하에 배양하여 모형의 검증을 시도하



였다. 이후 많은 생태학자들이 다양한 생물을 소재로 하여 실험을 하였다. 실험실 내에서의 인위적 실험환경은 자연 조건과는 크게 다르고 주요 환경 요인이 배제되어 실험결과를 토대로 자연 현상을 유추하기에는 근본적인 어려움이 있다. 이러한 단점을 보완할 수 있는 것은 자연 환경에서 하는 현장 실험이다. 해양에서는 1960년대 초 부터 자연환경에서의 실험이 시작되었다 (Connel, 1963). 이러한 현장 실험은 가급적 자연 조건을 유지하면서 경쟁, 포식 등 한 두 가지의 요인의 효과를 측정할 수 있다.

이러한 방법론적인 접근 방식과는 다른 측면에서도 생태학의 접근 방식을 생각해 볼 수 있다. 생태학적 관점에서 볼때 생물계는 그 구성 수준에 있어 다음과 같은 계층구조를 가지게 된다.

생물권  
생물군계 (Biome)  
군집, 생태계  
개체군  
개체

한 수준은 그 아래 수준의 구성원이 모여 형성하게 되는데 이 때 새로운 독특한 성질이 나타날 수 있으며 이를 창발성 (emergence)이라고 한다. 예를 들면 종다양성은 군집 수준에서만 볼 수 있으며 개체 나 개체군 수준에서는 볼 수 없는 성질이다. 어느 수준을 주 대상으로 하는가에 따라 생태학 분야를 나눌 수 있는데 생태학에서 주로 다루는 수준은 개체, 개체군, 군집, 생태계 등이다. 생태학적 현상은 개체를 기본적인 단위로 하여 일어난다. 개체를 이루는 조직과 기관은 개체의 생존과 번식을 위하여 서로 종속적이며 유기적인 기능을 가지고 있다. 어떤 생물의 환경에 대한 반응을 다루는 생리생태학이나 행동에 관한 연구는 개체를 주 연구 대상으로 하고 있다.

대개의 생물은 유성생식을 하므로 번식을 위해서는 같은 종에 속하는 다른 개체의 존재를 필요로 한다. 같은 지역에 살고 있고, 잠재적으로 조우가 가능한 같은 종에 속하는 개체들의 집합을 개체군(population)이라고 한다. 개체군은 그 안에서 유전자의 흐름(gene flow)이 가능한 유전자 풀(gene pool)을 형성한다. 개체군 수준에서는 개체군의 밀도, 연령구조, 성장을 같이 개체군에만 나타나는 특성들이 주요 연구 대상이 된다. 개체군의 변동에 관한 연구를 개체군 생태학

(population ecology)이라고 한다.

어떤 지역에 동시에 살고 있는 개체군의 집합을 군집(community)이라고 한다. 군집을 이루는 개체군의 종류와 크기, 개체군 간의 관계 등을 군집 구조(community structure)라고 한다. 경쟁, 포식, 공생, 기생 등의 상호작용은 각 개체군의 분포와 증감에 큰 영향을 미치게 된다. 따라서 어떤 지역의 군집구조는 물리적 환경 뿐만아니라 생물 간의 상호작용에 의한 결과로 이러한 군집구조의 특성을 연구하는 것이 군집 생태학(communnity ecology)이다. 종다양성, 먹이망 구조 등은 군집수준에서만 볼 수 있는 성질이다.

군집을 포함하는 환경 전체를 생태계(ecosystem)라고 한다. 개체는 생존과 증식을 위하여 영양(에너지)을 필요로 하며, 광합성을 하거나 다른 유기물을 섭취하여야 한다. 생태계의 한 특징은 에너지 전달이 물질을 통하여 이루어 진다는 점이다. 생태계내의 물질은 한정되어 있으므로 에너지의 흐름은 물질 순환과 맞물려 일어난다. 생태계 내의 생산력, 물질 순환, 에너지 흐름, 생물 과정을 총체적으로 연구하는 것이 생태계 생태학(ecosystem ecology)이다.

## 2. 생태학적 모형의 특성

Platt *et al.* (1977)은 모형의 목적을 크게 세 가지로 들고 있다. 첫째는 어떤 계에서 관찰된 많은 양의 자료에서 변량들 간의 양적인 관계를 찾아냄으로써 요약하는 기술적 (descriptive) 목적, 둘째는 계의 장래의 상태에 대한 정량적 예측, 셋째는 계가 작동하는 기작을 밝히고 이것을 정량화하는 설명적 (explanatory) 목적이다. 이들은 또한 모형을 몇 가지 기준에 의해 분류하였는데, 첫번째 분류는 내적 구조를 기준으로 한것으로 경험적 (empirical) 모형과 합리적 (rational) 모형로 나눈다. 두번째 분류는 환원주의적 (reductionistic) 모형과 총체주의적 모형 (holistic)로 나눈다. 세번째 분류에 의하면 결정론적 (deterministic) 모형과 확률론적 (probablistic) 모형로 나누게 된다.

경험적 모형은 변수간의 관계를 결정짓는 기작에 대한 내부적 이해가 없는 상태에서 단지 변수간의 현상적 관계를 기술하게 된다. 합리적 모형은 반대로 구조적이며 임의성을 최소한으로 하게 된다. 변수간의 실제의 기작을 포함하고 있으며 실험이나 세부적 관찰에 기반을 두게 된다. 경험적 모형과 합리적 모형은 이분적 또는 상호배타적인 것은 아니며 정도에 따라 흔히 부분적인 혼합이 일어나게 된다.

생태계의 계층 구조의 어느 수준을 대상으로 하는가에 따라 환원주의적 모형과 총체주의적 모형로 나눌 수 있는데 개체군 수준에서 다루는 것을 환원주의적 접근이라고 하며 생태계나 군집 수준에서 계 전체를 다루는 것을 총체주의적 접근이라고 한다. 환원주의적 접근은 선형적으로 어떤 외부인자나 상호작용이 중요한지 알 수 가 없으므로 중요한 상호작용을 빠뜨릴 수 있다. 총체주의적 접근에서는 아직까지는 계 전체를 대표할 새로운 변수, 즉 거대 변수(macro variable)가 규정되어 있지 않다. 따라서 현재까지 널리 통용되는 방법으로 환원주의적 모형을 묶어서 계 전체를 기술하고 있으며 이러한 방법론을 총체주의적 기계론적 모형 (holistic mechanistic model)이라고 한다. 이러한 방법이 과연 총체주의적이나 하는 것은 논란의 대상이 되어 왔다 (Simberloff, 1981).

결정론적 모형은 주어진 독립변수의 값에 대응하는 종속 변수의 값이 하나로 결정되는 모형이다. 반대로 확률론적 모형에서는 독립변수의 값에 대해 종속변수의 값은 수의 집합으로 대응하게 되고 결과는 하나의 정밀한 값이 아닌 확률로 표현되게 된다. 이러한 확률론적 접근은 두 가지 측면에서 볼 수 있는데

즉, 현상자체가 확률적이라고 보는 관점과, 그렇지 않다 하더라도 내부구조의 불확실성이나 우리가 모르는 부분을 처리하기 위한 경우가 있겠다.

모형의 가치를 평가할 때는 여러가지 기준이 적용될 수 있으나 가장 중요한 것은 예측력 (predictive power)이라고 할 수 있다. 이러한 예측력은 정확도에 의해 판단 되지만 정확도의 기준은 일괄해서 결정되는 것은 아니다. 정확도는 규모의 문제와 연계되어 있기 때문이다. 즉, 모형에서 다루고 있는 현상의 시간적, 공간적 규모가 커지면 따라서 정확도도 떨어지게 되는데 그렇다고 그 모형이 쓸모가 없는 것은 아니다.

씨뮬레이션 모형은 시스템 내의 정해진 구성원의 양적 변화를 예측하는데는 쓸모가 있지만 질적 변화 (즉 시스템의 구조의 변화)에 의한 양적 변화를 예측하거나 모형 할 수 없다는 단점이 있다. 이러한 단점은 보강할 수 있는 방법으로 input-output 분석이 있다. 최근에 활발히 다루어지기 시작한 network 분석은 한 분야로 플럭스의 분석 특히, 순환구조, 평균전달 길이, 영양효율 등의 생태계 특성을 분석하는 방법이다.

### 3. 시뮬레이션 모형화의 과정

#### 3.1. 개념 모형과 수식화

대상으로 하는 계의 주요 구성요소와 외부인자를 파악하고 이들 구성요소 간의 상호작용 등을 결정한다. 이 과정에서는 정량적이고 구체적인 관계보다는 정성적이며 개념적 관계설정이 이루어지며 도식적 표현을 이용하게 된다.

정립된 개념모형을 토대로 하여 개념 모형을 수식적으로 표현한다. 모형의 구성요소는 크게 상태변수 (State variables), 강제함수 (forcing functions, or driving variables), 중간 변수 (intermediate variables) 등의 변수와 이들 변수간의 함수관계에 포함되는 매개변수 (parameter) 등이 있다. 상태변수란 계의 구성요소 중 특히 관심의 대상이 되는, 모형의 표적이 되는 변수를 말한다. 예컨대 생태계 모형에 있어 일차생산자, 이차생산자 등의 생물군의 생체량은 상태변수가 될 수 있다. 강제함수는 계의 구성요소는 아니지만 계의 외부에서 계의 행동에 영향을 미치는 요소를 말한다. 예컨대 태양에너지는 생태계의 구성요소는 아니지만 일차생산 등에 영향을 미침으로써 생태계 기능에 영향을 주게 되므로 강제함수이라고 할 수 있다. 다른 예로는 조석, 바람 등을 들 수 있다.

중간 변수란 실제로 규정될 수 있는 변수라기 보다는 모형러의 편의에 의해 임의로 정의된 변수를 말한다. 예컨대 식물 생체량의 증감에 대한 모형에서 주요 성분은 증식과 감소이며 증식은 광합성에 의해 좌우된다. 광합성 자체는 광량, 수온, 영양염 농도 등 여러가지 요인에 의해 결정되며 이들의 복잡한 함수로 규정된다. 모형의 구성에서 편의상 광합성을 하나의 변수로 규정할 수 있으며 이럴 경우 중간 변수라고 하게 된다.

변수가 결정되면 이들 간의 관계를 수식화하며 여러가지 형태의 함수가 가능하다. 이들은 형태상 선형 (linear)과 비선형 (non linear) 함수로 나눌 수 있으며 대개는 비선형 함수일 경우가 많다. 함수의 구체적 형태는 실험이나 현장조사에의 알려진 자료를 토대로 하며 여러가지 대안이 가능하므로 모형의 목적과 편의에 맞게 선택하게 된다. 매개변수는 변수 간의 규정된 함수관계에 포함되는 상수들이다.

### 3.2. 정당화 (verification)와 미세 조절 (fine-tuning)

수식화가 되면 모형의 실행에 들어가게 된다. 그러나 실제로는 수치모형의 상당한 부분은 미결정 상태인 경우로 남아 있게 된다. 매개변수의 정확한 값 뿐 아니라 함수 형태도 달라질 수 있기 때문이다. 원리적으로 볼 때 매개 변수의 값은 하나의 고정된 값이라기 보다 분포를 가지므로 실험이나 관측에 의해 얻어진 값이라도 하나의 샘플이며 따라서 되풀이 할 경우 값이 달라질 것이다. 또 다른 이유는 모형의 구성에 있어 대개의 매개 변수의 값은 문헌의 값을 참고하게 되며 기존의 연구 결과가 없는 경우도 많기 때문이다. 따라서 매개변수의 값을 조금씩 조정하며 적당한 값을 찾아내게 된다.

이때 중요한 기준이 되는 것은 작성된 모형이 대상으로 하고 있는 계와 유사하게 작동하고 있는 가 하는 것이다. 그렇지 않을 경우 모형은 임의적인 것이 되며 무한대의 가능한 함수와 매개변수의 집합 중 하나의 경우에 불과하게 된다.

매개변수의 값과 함수를 조절하여 모형 전체가 대상 계와 유사하게 움직이게 만드는 과정을 정당화 (verification)라고 하며 모형이 대략적으로 조정된 후 매개변수의 값을 조금씩 조절하여 세부적 유사성을 높이는 과정을 미세 조절이라고 한다.

정당화에서 유사성의 기준은 관측된 정상변수의 행동이 된다. 이때의 행동이란 수치와 같은 정량적인 값 뿐만 아니라 변화 양상과 같은 정성적인 성질을 포함하는 포괄적 개념이다. 정당화 과정에서 매개변수 값의 조정으로 모형의 행동이 개선되지 않을 때는 모형 자체, 즉 수식의 설정이 부적합할 가능성과 개념 모형 자체가 잘못된 가능성이 있으므로 각각 제 2 단계, 제 1 단계로 되돌아가 점검을 해야 한다.

### 3.3. 민감도 분석 (sensitivity analysis)

일단 정당화에 성공하고 나면 그 모형의 다른 특성들을 점검해 볼 필요가 있다. 즉, 상태변수의 초기값이나 매개변수 값에 대해 모형의 출력력이 얼마나 영향을 받는 가 하는 것이다. 이를 민감도 (sensitivity)라고 하며 민감도 분석은 모형 자체의 행동 특성을 파악하게 할 뿐 아니라 모형의 적합성을 재검토하는 기능도 가진다. 즉, 어떤 초기 값이나 매개변수가 아주 좁은 범위의 값을 가질

경우에만 제대로 작동한다면 모형의 적합성에 대해 재고해 볼 필요가 있는 것이다.

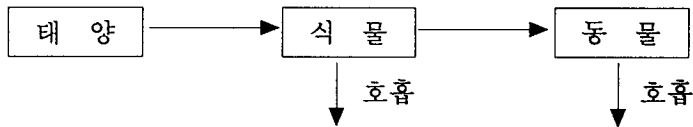
#### **3.4. 검증 (validation)**

모형이 앞서 말한 여러가지 과정을 거쳐 계의 행동을 충실히 되풀이 하게 되면 모형을 검증하게 된다. 이때는 모형의 정당화 과정에 쓰이지 않은 다른 세트의 초기 값과 그에 따른 출력 값을 사용하게 된다. 즉, 새로운 초기 값을 넣어 모형을 실행하여 모형의 행동을 예측 하고 이 예측값과 실제로 관측된 결과가 일치하는가를 평가하는 것이다. 검증 과정에서 모형의 행동이 적합하지 않은 경우에는 앞의 각 단계로 되돌아가 모형 자체를 수정하게 된다.

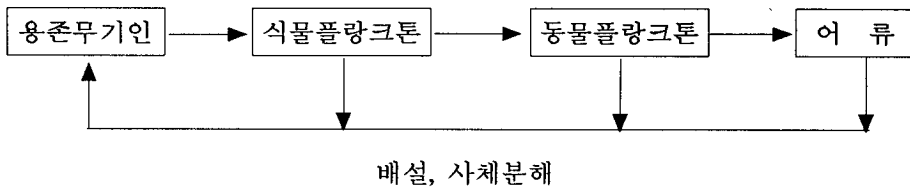
## 4. 생태 모형의 방법론

### 4.1. 격실모형 (隔室模型: Compartment Model)

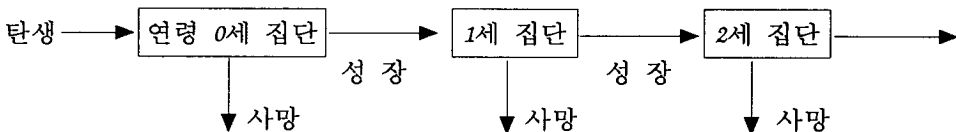
공간 내에서의 물질의 행동을 추적하는 방법은 여러가지가 있을 수 있다. 어떤 공간 좌표에서의 물질의 농도를 관측하거나 반대로 어떤 입자의 이동경로를 추적할수 있다. 생태학적 모형에서 가장 흔히 추적하는 것은 물질 (물체)의 상태 변화이다. 대상이 되는 존재가 불연속적인 몇 개의 상태를 거칠 때 각각의 상태를 격실 (隔室, compartment)로 규정하고 각 격실에서의 밀도 변화와 격실간의 이동을 추적하는 것을 격실모형이라고 한다. 예를 들어 지구 생태계에서의 태양에너지의 이동은 다음과 같이 나타낼 수 있다.



다른 예를 들자면 호수 내의 인이 어떻게 이동하는가를 다음과 같은 격실모형으로 나타낼 수 있다.



격실모형의 대상은 물질이나 에너지에 국한되지 않는다. 동물 개체군의 연령 구조도 다음과 같은 격실모형으로 나타낼수 있다.





대상이 되는 물질이나 에너지 등이 각 격실 사이로 움직이는 속도를 플럭스 (flux)라고 하며 단위시간 당의 이동량으로 나타낸다.

$$x_i \xleftrightarrow{\frac{F_{ij}(x,t)}{F_{ji}(x,t)}} x_j$$

량  $x$ 의 격실  $i$  내에서의 값은  $x_i$ , 격실  $j$ 에서의 값은  $x_j$ 이며 그 사이의 플럭스는  $F_{ij}(x,t)$ 로 표시된다. 여기서  $ij$ 는  $i$ 에서  $j$ 로 가는 방향을 나타낸다. 따라서 거꾸로  $j$ 에서  $i$ 로 가는 플럭스는  $F_{ji}(x,t)$ 로 표시된다.

플럭스  $F_{ij}(x,t)$ 는 여러가지 형태의 함수로 수학적으로 기술될 수 있다.

즉,

- 1)  $F_{ij} = k$  (상수)
- 2)  $F_{ij} = \Phi_{ij} x_i$
- 3)  $F_{ij} = \Phi_{ij} x_j$
- 4)  $F_{ij} = \Phi_{ij} x_i x_j$
- 5)  $F_{ij} = \Phi_{ij} x_j (1 - \alpha_{jk} x_k)$
- 6)  $F_{ik} = \Phi_{ij} x_k (1 - \alpha_{kj} x_j)$
- 7)  $F_{ij} = \Phi_{ij} x_j (1 - \beta_{ij} x_j)$
- 8)  $F_{ij} = \Phi_{ij} x_k (1 - \alpha_{ij} x_i - \beta_{ij} x_j)$

## 4.2. 모형화의 사례

### 4.2.1. 모형화의 각 단계

모형화는 일반적 가설 수립과 동일하다. 가설이야 말로 모형이라고 볼 수 있기 때문이다. 수리적 모형은 수학적으로 표현된 모형이다. 따라서 모형화 과정은 일반적 가설 수립 과정과 유사한 단계를 거친다. 즉 개념적인 정리를 거치고 이를 토대로 도식화하고 더 나아가 수식화한 다음 수식화된 모형의 정당성을 검증하고 조정하여 현실의 자료에 대응하여 모형을 검증하고 검증이 끝난 모형을 적용하게 되는 것이다.

### 4.2.2. 호수의 부영양화

다음의 예에서는 가상의 호수에서 일어나는 부영양화를 예로 모형화의 기본 과정을 적용하여 보기로 한다. 문제의 호수에서는 대개의 다른 호수와 마찬가지로 인의 유입이 미세조류의 대번식을 유발한다. 이 호수에는 미세조류와 이를 먹고 사는 동물플랑크톤 만이 살고 있다.

#### [ 상 황 ]

부피가  $V$ 인 호수에 한 쪽 입구에서 단위시간당  $Q$  만큼의 물이 흘러 들어오고 다른 한 쪽으로 흘러나간다. 이 호수에는 미세조류만이 살고 있고, 이들의 성장을 제한하는 영양염은 인으로 알려져 있다. 조류의 성장은 광량에 의해 제한된다. 물 속의 인과 조류 세포내의 인이 유입량 등의 변화에 따라 연중 어떻게 변하게 될지 Simulation을 해보고자 한다. Table 1은 실제 관측된 물 속의 인과 조류 체내의 인의 농도이다.

#### [ 초기조건 ]

유입량  $Q/V = 0.01/\text{day}$

유입수 내의 인 농도  $P_{in} = 1.0 \text{ mg/m}^3$

조류의 Michaelis-Menten half saturation coeff.

$$K = 1.0 \text{ g P/m}^3$$

조류의 호흡에 의한 인 방출  $R = 0.1 \text{ /P}_A/\text{day}$

1. 개념적 flow diagram을 그리고 state variable, physical forcing, parameter 등을 설정할 것
2. 수학적 모델을 작성할 것.  
태양광량의 년중 변화는  $S = S_{\text{may}} (1 + \sin (0.0091 * \text{Day}))$ 를 쓸 것
3. Simulation model을 verify 할 것
4. Parameter estimation을 할 것
5. 유수량 Q의 변화, 유입되는 인의 농도 변화에 대한 시스템의 반응은 어떠한가?
6. K, Q,  $P_{\text{in}}$ 에 대한 sensitivity analysis를 할 것
7. 이 모델이 현실적으로 되기 위해서는 여러가지 부족한 점이 있다. 최소한 세 가지 이상 지적하고 토의할 것

Table 1. Phosphorus concentrations in lake.

| 일   | $P_s$ (물속의 인) | $P_A$ (조류내의 인) |
|-----|---------------|----------------|
| 0   | 0             | 1.0            |
| 80  | 0.16          | 0.8            |
| 160 | 0.14          | 0.85           |
| 240 | 0.18          | 0.80           |
| 365 | 0.12          | 0.88           |

### 4.2.3. 모형의 확장과 개선

위에서 예로 든 모형은 물론 가상적으로 단순화된 계로서 현실의 호수생태계와는 여러가지 면에서 다르다고 볼 수 있다. 예를 들어 현실의 호수에는 여러가지 종류의 물고기들이 살고 있으며 이들은 여러가지 수준의 영양준위를 차지하고 생태계역학 전체에 영향을 미칠 수 있다.

또한 미세조류나 동물플랑크톤도 기능적으로 동일한 각각의 한 집단으로 가정하여 광합성 특성이나 성장율, 포식율, 호흡율이 동일한 것으로 가정하였다. 이러한 세부의 정밀도는 단순히 오차라고 할 수는 없다. 세부의 정밀도를 높이면 그 대신 불확실성이 커지고 일반성이 줄어 들게 되기 때문이다. 따라서 모형에 있어 그 세부적 정밀도를 어떤 수준으로 할 것인가는 이러한 여러가지 상반되는 성질을 고려하여 그 모형의 궁극적인 목적에 맞추어 결정해야 한다 (“모형의 정밀도와 일반성” 절 참조).

모형의 정밀도는 상태변수 뿐 아니라 강제기능 이나 중간함수도 일어나는 문제이다. 앞에서 예로든 일사량의 변화에서 구름은 전혀 고려되지 않았으며 계절에 따라 변하는 것으로 묘사되었다. 그러나, 실제 구름의 양은 일사량을 크게 좌우한다. 그림x 에서는 서산지역의 일사량의 일변화를 나타내었다. 여기서 볼 수 있듯이 일사량의 변화의 정도는 매우 커서 모형의 결과를 좌우 할 수 있고 그 변화는 모형의 관점에서 무작위적이라고 볼 수 있다. 제 x 장에서는 이러한 stochastic 강제기능이 모형화를 다루게 된다.

중간과정의 수학적 함수를 어떤 것으로 할 것인가도 문제 중의 하나이다. 예컨대 광합성을 기술하는 과정모형은 적어도 20개 이상이 제안 되었다 (Jorgensen). 각각의 모형은 그 정밀도나 매개변수의 수에 있어 특징이 다르다. 결국 어떤 모형을 택하느냐 하는 것은 앞서 말한 상태변수의 경우와 마찬가지로 모형의 목적에 따라 결정하게 된다.

### 4.2.4. 민감도 분석과 미세조정

#### 4.2.4.1. 민감도 분석과 강건도

모형화에서 가장 어려운 과정은 매개변수의 결정이라고 할 수 있다. 앞에서 예로든 호수의 부영양화 모형에서 상태변수가 단지 4가지 였음에도 관계된

매개변수의 수는 20개 였다. 이들 20개의 매개변수를 결정하는 것은 모형화 과정 전체의 성공을 결정하게 된다. 매개변수의 값을 결정하는 것이 특히 어려운 점은 i) 대개의 경우 매개변수의 값을 실제 대상계에서 실험적으로 구하기 어렵고 구한다 하더라도 일부에 제한된 경우가 많고 ii) 이렇게 실제로 구할 때에도 실측치 역시 실험오차가 있을 수 있고 한 두 개의 실측치로 계 전체를 대표한다고 보기 어려운 점이 있다. 따라서 모르는 매개변수의 값을 결정하고 실험적으로 측정된 매개변수의 값을 조정할 필요가 생기게 된다. 모르는 매개변수 값은 문헌에서 그 변동 범위를 찾아 여러 가지 값을 시험해 볼 수 있다. 실험적으로 얻어진 값은 그 값을 중심으로 약간씩 가감한 값을 적용하여 모형의 행동과 비교해 평가해 볼 수 있다.

이렇게 매개변수의 값을 여러 가지로 바꾸어 시험해 보고 가장 적합한 값을 찾아 내려면 실제적인 문제에 부딪히게 된다. 수 많은 매개변수 중에서 어떤 것을 조정해야 하는가 하는 문제이다. 또 다른 문제는 시행의 양이 매우 많아질 수 있다는 점이다. 여러 가지 매개변수를 동시에 바꾸어 그 결과를 분석하려면 그 조합의 수는 천문학적이 될 수 있다. 예컨대 하나의 매개변수에 대해 2개의 수준 (즉, 높은 값과 낮은 값)을 선택하려하고 매개변수의 숫자가 모두 10 개라면 가능한 조합의 수는  $2^{10} = 1024$ 가 된다.

일반적으로 m개의 매개변수에 대해 각각 n개의 수준의 값을 조합하면 그 수는  $n^m$ 개가 된다. 40개의 매개변수에 대해 각각 4개의 값을 시험해 보려면 그 수는  $4^{40} \approx 1.2 \times 10^{24}$ 가 된다. 따라서 이러한 시험의 수를 현실적인 수준으로 줄일 필요가 생긴다.

모든 매개변수가 모형의 결과에 똑같은 영향을 주는 것은 아니다. 어떤 매개변수는 값을 크게 바꾸어도 모형의 행동이 별로 달라지지 않으나 어떤 매개변수는 그 값을 조금만 바꾸어도 모형의 행동이 크게 달라질 수 있다. 이렇게 매개변수의 값이 모형의 행동이나 결과에 미치는 영향의 정도를 민감도 (sensitivity)라고 한다. 그 값의 변화가 작은 결과를 초래하는 매개변수는 민감도가 낮고 그 반대의 경우는 민감도가 크다고 할 수 있다.

각각의 매개변수의 민감도를 안다면 매개변수의 값을 조정하는 것은 현실적으로 다룰 수 있게 된다. 즉, 민감도가 큰 매개변수의 값을 조정하게 되면 그 시험의 수를 대폭 줄일 수 있기 때문이다.

민감도 분석은 매개변수의 조정에 국한되지는 않는다. 앞서 살펴 본 바와 같이 전체모형을 이루는 각 과정에 대한 부 모형 (submodel)에는 여러 가지 가능

한 형태의 모형들이 쓰일 수 있으며 이러한 부 모형의 종류에 따라 전체 모형의 행동과 결과가 크게 달라 질 수 있기 때문이다. 따라서 민감도 분석은 전체모형의 강건도 (robustness)를 점검하는 방법이라는 점에서도 중요하다.

강건도란 모형이 부분적인 변동에도 상관없이 일관된 행동을 유지하는 정도를 말한다. 한 두개의 민감도가 큰 매개변수의 좁은 범위의 값을 주어 야만 기대되는 행동을 하는 모형은 강건도가 낮다. 어떤 특수한 부모형을 썼을 때만이 기대행동을 나타내는 모형은 역시 강건도가 낮다. 예를 들어 광합성 모형에는 약 20가지가 있는데 이 중 한가지 모형만을 썼을 때 만족되는 모형은 강건도가 낮다. 반대로 여러 가지 광합성 모형을 바꾸어 써도 비슷한 행동을 유지하는 모형은 강건도가 높다.

#### 4.2.4.2. 편 민감도 (Partial sensitivity)

민감도의 지수 중 단순한 것은 다른 매개변수를 일정하게 유지하면서 하나의 매개변수만을 변화시켜 보는 편 민감도가 있다. 즉, 어떤 매개변수를 P라 하고 P의 민감도를 S라하고 관심의 대상인 상태변수를 x라고 하면

$$S = \frac{\partial x}{\partial P}$$

가 된다. 선형모형일 때는 S를 해석적으로 구할 수 있으나 비선형모형일 때 계모형에서 해석적인 방법은 구하기 어렵다. 따라서 비선형 계모형에서는 문제의 매개변수를 조금씩 바꾼 다음 그 결과가 어떻게 달라지는 가를 보게 된다. 이때 상태변수의 어떤 점을 비교하는가 하는 문제가 생긴다. 예를 들어 식물플랑크톤 생체량의 연중 변화를 하나의 지수로 대표하는 방법은 연중 평균값, 최대값, 최대시기, 전반적 형태 (피크가 하나인지 둘인지), 변화 폭 등 여러 가지가 가능하다. Rose (1981)은 민감도 분석에서 기준이 될 네 가지 문제점을 다음과 같이 요약하였다.

## 5. 생태학적 과정 모형

### 5.1. 개체군의 성장

어떤 지역에 살고 있는 개체군의 크기는 일정한 시간이 경과한 후 다음과 같이 변하게 된다.

$$N(\text{미래}) = N(\text{현재}) + B - D + I - E$$

즉, 개체수  $N$ 은 출생( $B$ )과 전입( $I$ )에 의해서 증가하며, 사망( $D$ )과 전출( $E$ )에 의해서 감소하게 된다. 개체군의 변동과 변동요인에 관한 연구를 **demography**라고 한다. 여기서는 우선 출생과 사망에 의한 개체군의 변동을 살펴보기로 한다.

생물의 가장 큰 특성은 증식을 하려는 경향이며, 좋은 조건하에서 생물은 끊임없이 늘어나게 된다. 개체군이 어떻게 늘어나는가는 아래 식에서 살펴볼 수 있다. 한 번의 번식기를 가지는 일년생 생물을 가정해보자. 여기서는 편의상 암컷의 개체수만을 따지기로 한다.  $N_0$ 의 개체가 새로 열린 좋은 환경으로 이주하였다고 하자.  $R$ 을 한 마리의 암컷이 낳아 다음 해의 번식기 까지 생존하는 평균 자손 수라고 하면 (즉,  $R = B-D$ ), 다음해의 개체수  $N_1$ 은

$$N_1 = N_0 R$$

이 되며 해마다  $R$ 이 일정하다고 하면

$$N_2 = N_1 R = N_0 R^2$$

⋮

$$N_T = N_0 R^T \quad (5-1)$$

이 되므로 개체군의 증감은 기하급수적이 된다. 여기서  $R > 1$  이면, 개체군은 증가하고,  $R < 1$  이면 감소하며  $R = 1$  이면 변화가 없다. 식 (5-1)은 이산적 세대(discrete generation) 모형이나 좀 더 흔한 유형은 번식기간이 연속적이거나 반

복되는 형태이다. 이런 경우, 개체군의 변화도 연속적이 되므로 좀더 적합한 모형은

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

$$N = N_0 e^{rt} \quad (5-2)$$

이 된다.

이러한 연속적 모형(continuous model)에서  $r > 0$  이면 개체군은 증가하고,  $r < 0$  이면 감소하고  $r=0$  이면 변화가 없게 된다. 즉, 개체군의 크기는 좋은 조건이 계속 유지되는 한 기하급수적으로 늘어나게 된다.

위의 모형들 (5-1), (5-2)에서는 일년생 생물을 가정하였으나 자연의 많은 생물은 다년생이며 복잡한 번식 유형을 가지므로 개체군 성장율의 계산은 복잡해진다. 다년생의 생물의 개체군에서는 연령에 따른 구성비율이 달라지는데 이를 연령 구조(age structure)라고 한다. 연령에 따라 생존율(survivorship)도 달라지게 되는데, 각 연령별로 사망율을 표로 만든 것을 life-table 이라 하며, 이를 토대로 생존율곡선(survivorship curve)를 만들 수 있다 (Fig. 1).

Pearl (1928)은 생존율 곡선을 크게 3 형태로 분류하였는데, 형태 I 은 최대수명에 이르기까지 적은 사망률이 유지되는 경우, 형태 II는 전생애를 통해 일정한 비율로 유지되는 경우, 형태 III은 생애의 초기에만 큰 사망율을 보이는 경우이다. 형태 I 은 선진국의 인간이나 동물원의 동물등에 볼 수 있고 형태 III은 어류 등에서 흔히 볼 수 있다. 생존율의 특성은 번식 등 기타의 생활사적 특성의 진화에 큰 영향을 미치게 된다.

인간처럼 연령구조가 복잡하고 세대가 겹쳐져 있을 때는 성장을 계산이 약간 복잡해진다. 이런 경우 흔히 Euler-Lotka 방정식으로 알려져 있는 다음 식에서 구할 수 있다.

$$\sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x e^{-rx} = 1$$

여기서  $l_x$ 는  $x$  살 때까지의 생존율이고  $m_x$ 는  $x$ 살 때 낳는 자손 수이다. 예컨



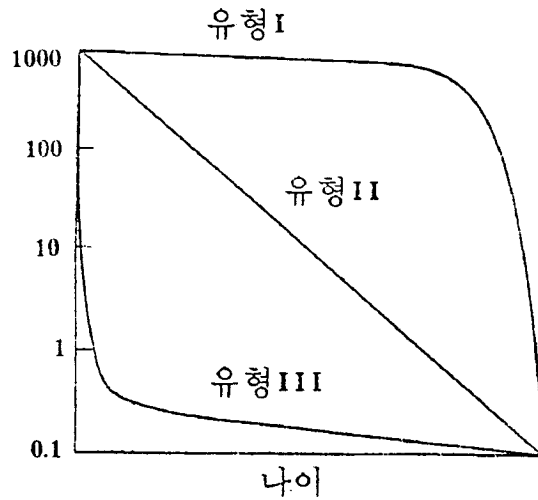


Fig. 1. Three patterns of survivorship curve

테<sup>1)</sup> 어떤 종의 개체가 6 개체를 생산한 후 죽는다고 하자. 3살 때까지의 생존율이 50%라고 하면,

$$l_5 m_5 e^{-rx} = 1 \quad 2)$$

$$0.5 \cdot 6 \cdot e^{-5r} = 1 \quad \text{에서 } r = 0.220 \text{ 이 된다.}$$

각주 1. 여기서 가장 간단한 예를 들었으나 항이 여러개가 될때는 반복적으로 구해야 한다. 적당한  $r$ 값을 주어 계산하여 값이 1에 가까워 지도록  $r$ 을 조금씩 조절하여 구한다.

각주 2. 적당한  $r$ 값을 주어 계산하여 값이 1에 가까워 지도록  $r$ 을 조금씩 조절하여 구한다.

### 5.1.1. 종내경쟁

생물이 생존, 번식하기 위해서는 먹이나 에너지, 물, 영양염, 공간 등이 필요하며 이러한 것들을 자원이라고 한다. 자원은 생물에 의해 소비되며 생물활동에 의해 감소하게 된다. 자원은 한정되어 있으므로 어떤 서식처가 지탱할 수 있는 최대개체의 수도 한정되게 된다. 이러한 한계를 환경수용력 (carrying capacity)이라고 한다. Fig. 2를 보면 송어치어의 초기 밀도에 상관없이 성장 후의 밀도는 일정함을 알 수 있다. 즉 여기서의 환경수용력은 대략 1 개체/m<sup>2</sup>인 것이다.

생물의 생존과 번식에 필요한 자원은 한정되어 있으므로 생물은 같은 개체군의 다른 개체나 다른 종에 속하는 개체와 경쟁을 하게 된다. 식물은 햇빛과 영양염, 공간을 놓고 경쟁하며 동물은 공간, 먹이 등을 놓고 경쟁한다. 경쟁에는 자원을 소비하여 다른 개체에 간접적으로 영향을 미치는 exploitation competition과 텃세와 같이 직접적으로 다른 개체를 몰아내는 간섭경쟁 (interference competition)이 있다.

개체 밀도가 커질수록 경쟁은 치열해지며 그 결과 출생율은 낮아 지고 (Fig. 3c) 사망율은 높아지게 된다 (Fig. 3b). 앞 절에서 본 바와 같이 이동을 무시하면 개체군 성장율은 출생율과 사망율의 차이가 되므로 ( $r = b - d$ ) 개체 밀도가 높아질수록 개체군 성장율은 낮아지게 된다. 개체밀도가 환경수용력 부근에서는 늘지 않으므로 이는 개체군의 성장율이 0임을 의미한다 (Fig. 3a). 개체밀도

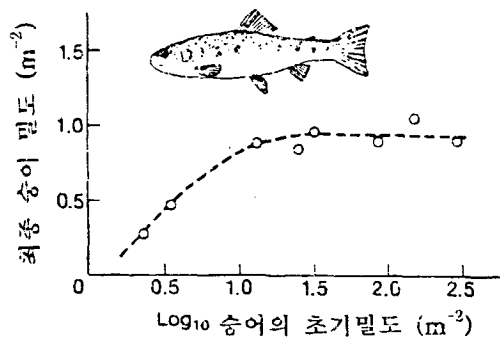


Fig. 2. Carrying capacity of trout

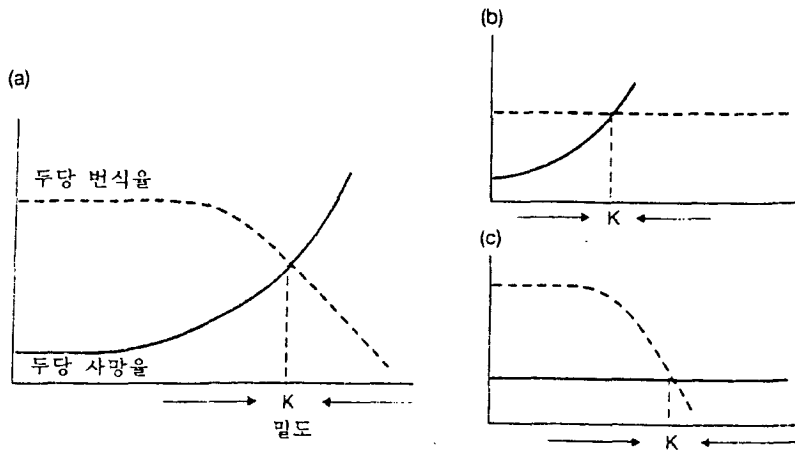


Fig. 3. Growth rate and carrying capacity

가 K보다 커지면 개체군 성장률  $r$ 은 음이 되어 개체군의 크기가 감소하여 K에 가까워지게 된다.

실제로 여러가지 생물에서 밀도가 높아짐에 따라 출생률이 낮아지고 사망률이 높아지고 개체크기도 감소함이 입증되었다. Fig. 4a에서 보듯이 사슴조개의 밀도가 증가하여도 생체량은 밀도에 비례하여 늘지않으며 대신 개체 크기가 줄어들어 생체량은 일정 수준을 유지한다. 밀도가 높아질수록 작은 개체가 상대적으로 늘어난다 (Fig. 4b).

이제 이러한 경쟁효과를 정량적 모형로 나타내 보자. 가장 간단한 식은 성장률이 개체군의 크기에 비례하여 감소 한다고 가정하는 것이다. 어떤 생물이 가장 좋은 조건에서의 성장률 (intrinsic rate of increase)을  $r_{\max}$ 라고 할때  $r$ 이 감소하는 것을 다음과 같이 나타낼 수 있다.

$$\frac{dN}{dt} = r_{\max} \left(1 - \frac{N}{K}\right) N \quad (5-3)$$

실제성장률은 최대 가능 성장률과  $\left(1 - \frac{N}{K}\right)$ 의 곱에 비례하며 K는 환경수용

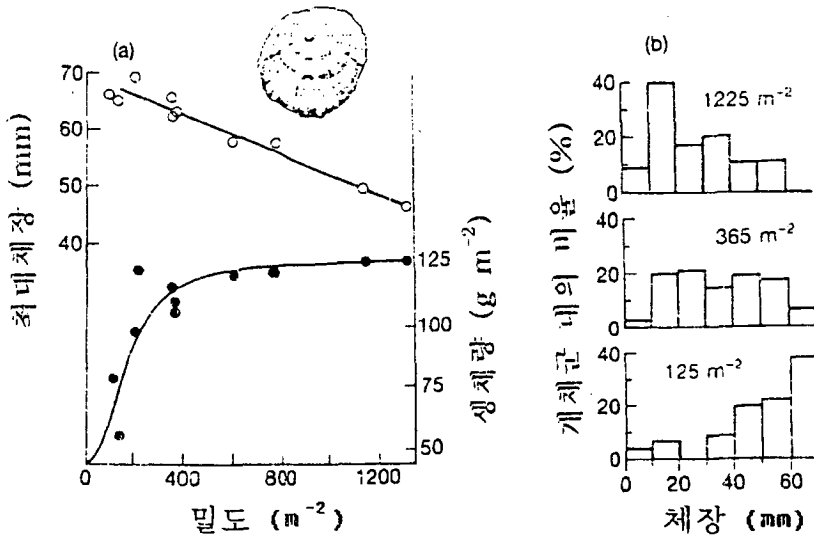


Fig. 4. Intraspecific competition and growth of limpet. (a) Size of individuals decreased with increase of density and total biomass of population was preserved. (b) Proportion of small-sized individuals increased as the density increased (Branch, 1975)

력이다. 위 식을 로지스틱 모형 (logistic model)이라고 한다. 이 식을 풀어 시간에 따른 개체군 크기와의 관계를 그린 것이 Fig. 5 이다. 개체군 크기가 작을 때는  $(1 - \frac{N}{K})$  항은 1에 가까우므로 식 (5-3)은 실질적으로는 식 (5-2)와 같게 되며

개체군은 지수함수적으로 성장하게 된다. 그러나 개체군의 크기가 환경수용력  $K$ 에 가까와 질수록 실제성장률은 0에 가까와지고 전체적으로 S자형 곡선을 이루며 안정된 평형점에 도달한다. 로지스틱모형은 몇 가지 면에서 비현실적이지만 종내경쟁이 가지는 특성을 잘보여주며 단순하다는 장점이 있다. 이 특성들은 뒤에 나올 생활사의 이해에 토대가 된다.

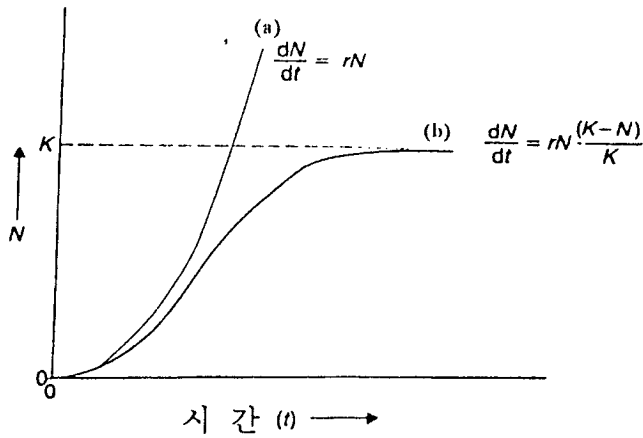


Fig. 5. (a) Exponential growth model. (b) Logistic model

경쟁의 결과, 항상 일정한 수 즉  $K$ 만큼 살아남는 경우를 contest competition이라고 하며 그 반대되는 경우 즉 경쟁의 결과 모두가 영향을 받는 - 즉 단적으로 모두 죽는 - 경우를 scramble competition이라고 한다.

실제자연의 개체군들이 평형상태를 유지하는 것은 드문데 환경변화와 포식 등의 요인도 작용할 것이다. 그러나 이론적으로는 개체군내의 종내경쟁 만에 의해서도 여러가지 형태의 변동이 가능하다 (Fig. 6).

앞서 말한 바처럼 경쟁이 성장율을 감소하기 위해서는 개체군 밀도가 충분히 커져야 한다. 경쟁이 아닌 다른요인 즉, 포식이나 자연재해에 의해 경쟁이 큰요인이 될만큼 개체군 크기가 늘지않는 경우가 자연계에는 흔하다. 이런 경우 밀도독립 (density independence)이라고 하고 위에서 본 반대의 경우를 밀도 종속 (density dependence)이라고 한다.

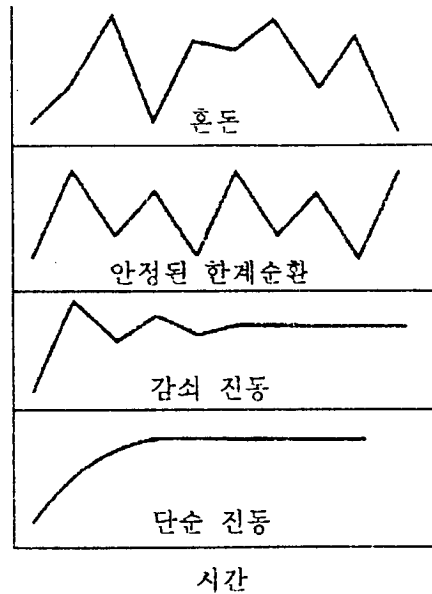


Fig. 6. Various patterns of population growth

### 5.1.2. 종간경쟁

다른 종에 속한 개체라도 같은 종류의 먹이나 공간을 필요로 하는 경우 경쟁이 일어나게 되며 이를 종간 경쟁 (interspecific competition)이라고 한다. 종내 경쟁은 개체군의 크기를 감소시킬 뿐이지만 종간 경쟁은 어떤 지역에서 개체군을 완전히 몰아 낼 수 있다. Connell(1960)이 조간대에서 한 실험은 전형적 예라고 할 수 있다 (Fig. 7). 대서양의 암반해안에는 두 종의 따개비, *Chthamalus stellatus*와 *Balanus balanoides*가 함께 발견된다. 그러나 *Chthamalus*의 성체는 *Balanus* 성체가 사는 곳보다 위인 조간대 상부에서만 살고 있었다. *Chthamalus*의 유생은 *Balanus*가 사는 곳에도 많이 정착하였으므로 *Chthamalus*는 정착후 살아 남지 못한다고 볼 수 있다. Connell이 인위적으로 *Balanus*를 제거했을때 *Chthamalus*는 잘 자랐다. 직접 관찰한 결과 *Balanus*가 *Chthamalus*를 밀어내거나

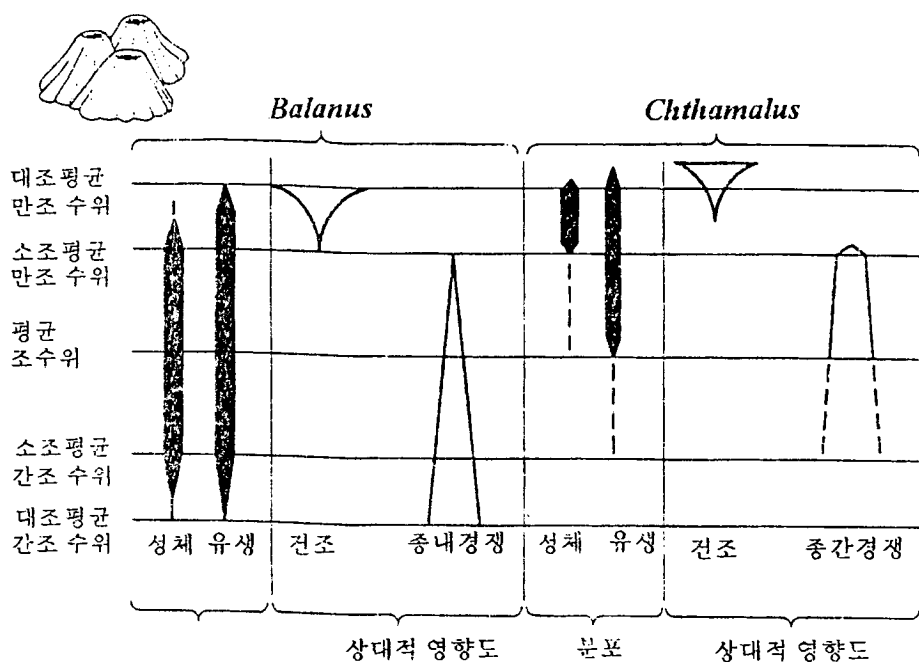


Fig. 7. Effects of interspecific competition of barnacles  
(Begon *et al.*, 1992)

뒤덮어 거의 대부분을 죽이는 것을 알았다. 이 경우는 앞서 말한 간섭경쟁 (interference competition)의 한 예이다. *Chthamalus*는 경쟁에는 뒤졌으나 *Balanus*가 건디지 못하는 건조한 조건대 상부에는 잘 살아 남았다.

이렇게 비슷한 자원을 놓고 두 종의 개체가 경쟁을 할때 일반적으로 그 결과는 어떻게 될까? Lotka와 Volterra는 각기 독립적으로 경쟁관계에 대한 모형을 만들었다. 종내 경쟁과 유사하나 다른 종이 미치는 영향은 조금 다르다고 가정

할 때 두 종의 변동은 종내 경쟁 (로지스틱 모형)에 종간 경쟁을 더한 것이 된다.  
즉,

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 \left(1 - \frac{N_1 + \alpha_{12}N_2}{K_1}\right) N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 \left(1 - \frac{N_2 + \alpha_{21}N_1}{K_2}\right) N_2\end{aligned}$$

여기서  $\alpha_{12}$ ,  $\alpha_{21}$ 는 경쟁상수라 한다.  $\alpha_{12}$ 는 종 2가 종 1에 대해 가지는 경쟁효과를 종 1의 종내 경쟁효과에 대한 비율로 나타낸 것이다. 즉  $\alpha_{12} = 0.5$ 라면 종 2가 종 1에 대해 가지는 경쟁효과는 종 자체의 경쟁효과의 절반이다. 이 모형의 행동은<sup>3)</sup> 다음과 같이 요약될 수 있다.

1) 초기 조건에 관계없이 어느 한 종이 항상 독점하게되는 경우: 종 1이 항상 이기는 경우를 예로 들면 그 조건은  $K_1 > K_2 \alpha_{12}$ ,  $K_1 \alpha_{21} > K_2$  이다. 첫 부등식의 의미는 종 1의 환경포용력은 종 2의 종간 경쟁력 보다 크다는 것이며 둘째식의 의미는 종 1의 종 2에 대한 종간경쟁력이 종 2의 환경포용력 보다 크다는 것이다. 따라서 종 1이 항상 이기게 된다.

2) 초기 조건에 따라 한 종이 이기는 경우:  $K_2 \alpha_{12} > K_1$ ,  $K_1 \alpha_{21} > K_2$

즉, 두 종다 종간 경쟁력이 타 종의 환경포용력 보다 클 경우 이다.

3) 항상 두 종이 공존하는 경우:

$$K_1 > K_2 \alpha_{12}, \quad K_2 > K_1 \alpha_{21}$$

두 종다 종간경쟁력이 타종의 환경포용력 보다 작을 경우이다.

위 두 부등식의 양변을 각각 곱하여 정리하면  $\alpha_{12} \cdot \alpha_{21} < 1$ 이 된다. 즉 두 종이 공존하기 위해서는 종간 경쟁력이 충분히 작아야 한다. 거꾸로 말하면 두 종의 생태학적 지위가 비슷 할수록 종간경쟁력이 커지므로 Lotka-Volterra 모형에 의하면 일정한 환경에서 생태학적 지위가 같은 두 종이 공존하기는 어렵게 된다.

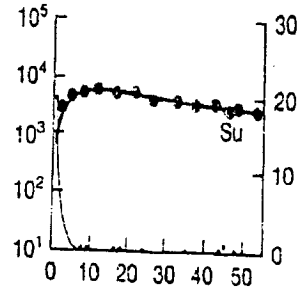
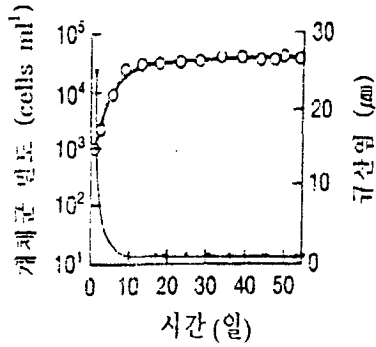
---

3) 결과의 유도는 생략하였으나 조건의 의미는 명확하다.

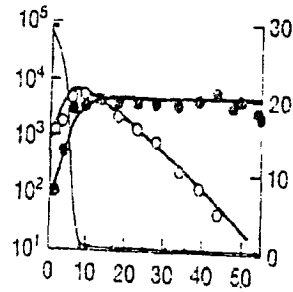
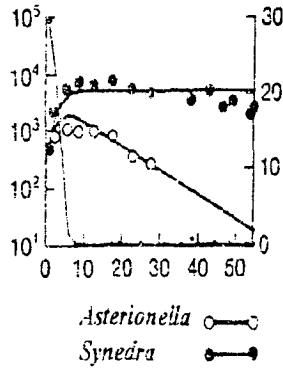


(a) *Asterionella* 단일 배양

(b) *Synedra* 단일 배양



(c) 종간 경쟁



*Asterionella* ○—○  
*Synedra* ●—●

Fig. 8. Competitive exclusion in cultures of diatoms. (a) When *Asterionella* alone was cultured. The curve with small dots represents silicates concentration. (b). When *Synedra* alone was cultured. (c) When both species were cultured together, *Synedra* outgrew regardless of initial density (Tilman *et al.*, 1981)

이것을 경쟁적 배타의 원리 (competitive exclusion)라고 한다. 두 종이 공존한다면 지위의 분화 (niche differentiation)이 일어났기 때문이라는 것이다.

경쟁적 배타의 예로 담수 플랑크톤을 들 수 있다 (Tilman *et al.*, 1981). 규조류인 *Astrionella formosa*와 *Synedra ulna* 는 성장을 위해 규산염을 필요로 한다. 같은 농도의 규산염을 연속적으로 공급하며 두 종을 따로 배양했을 때 각자 환경수용력에 도달하였다 (Fig. 8a, b). 이때 규산염의 농도는 *Synedra* 배양에서 더 낮았다. 이 두 종을 섞어 배양했을 때 초기 밀도에 상관없이 *Synedra*가 항상 독점하였다 (Fig. 8c). *Synedra*가 규산염의 농도를 *Astrionella*의 생존 조건보다 낮게 만들었기 때문이었다.

경쟁적 배타는 다음과 같은 경우는 일어나기가 어려울 것이다. 즉, i) 불안정하여 평형에 이르지 않는 환경 ii) 경쟁이 일어나지 않는 경우 iii) 변동이 계속되어 경쟁효과의 방향이 바뀌는 경우 (Hutchinson, 1958) 등을 들 수 있다. i)의 예로는 플랑크톤을 들 수 있다. 해수나 담수의 플랑크톤은 비교적 균일한 환경에서 공통의 자원인 영양염을 놓고 경쟁하게 된다. 그럼에도 많은 종의 플랑크톤이 항상 공존하고 있으며 Hutchinson(1961)은 이를 “플랑크톤의 역설”이라고 불렀다. ii)의 경우는 포식이나 기생, 또는 자연재해로 경쟁자의 밀도가 항상 낮으므로 자원은 제한되지 않을 때 이다.

자연에서 경쟁적 배타는 얼마나 흔히 일어나는가? 이점에 있어 생태학자들의 의견은 크게 엇갈리고 있다. 포식이나 자연재해가 더 중요하며 경쟁은 크게 영향을 미치지 못한다는 견해와 종간 경쟁은 흔히 일어나며 군집구조의 결정에 있어 가장 큰 요인이라는 견해가 대립되고 있는 것이다. 그렇다면 자연에서 흔히 관찰되는 비슷한 종의 공존은 어떻게 설명할 것인가? 많은 경우 지위의 차별화가 일어나 있는것이 밝혀졌다. 그러나 지위의 차별화가 일어났을 때 이것이 곧 현재 경쟁이 진행됨을 의미하는 것은 아니다. 다른 가능성으로 과거에 일어났던 경쟁의 결과나 아니면 단순히 진화의 결과일 수도 있는 것이다.

### 5.1.3. 포식

포식이란 한 개체가 다른 개체를 소비하여 에너지를 취하는 행위를 말한다. 이 정의에는 육식 뿐 아니라 초식, 기생 등도 포함된다. 포식은 먹이가 되는 생물의 개체군 크기를 조절하는 주요 요인이 된다.

포식에 의한 포식자, 피식자 개체군의 변동을 Lotka-Volterra 모형을 써서 알아보자.

$$\frac{dN}{dt} = rN - \alpha NP \quad (5-6)$$

$$\frac{dP}{dt} = -\beta P + c \alpha NP \quad (5-7)$$

여기서 피식자의 수는  $N$ , 포식자의 수는  $P$ 이다. 식 (5-6)에서 피식자 개체군의 성장은 개체군의 증가에서 포식에 의한 손실을 뺀 값이다. 포식에 관한 항  $\alpha NP$ 는 포식율이 피식자-포식자의 무작위적인 조우 빈도에 비례함을 의미한다. 포식된 양 ( $\alpha NP$ ) 중 일부가 새로운 포식자 개체 생산에 쓰이고 피식자가 없을 때는 (즉 오른쪽 두번째 항이 0일때) 일정한 비율로 죽어간다고 가정하면 식 (5-7)이 성립된다. 이 모형의 행동은 Fig. 9 와 같다. 즉, 피식자와 포식자는 일정한 간격을 두고 진동을 되풀이 하게 된다. 그러나 이러한 진동은 자연계에서는 관찰된 예가 거의 없다.

Gause를 비롯한 많은 사람들이 Lotka-Volterra 모형이 보여주는 진동을 실험실에서 입증하려 하였으나 실패하였다. 대부분의 경우 피식자의 소멸, 그리고 결국에는 포식자의 소멸로 끝났다. 즉 피식자-포식자 계는 유지 될 수 없었다. 그렇다면 자연계에서는 어떻게 피식자와 포식자가 공존하게 되는 것일까? 후 파커 (Huffaker, 1958)의 두 종의 진드기를 이용한 실험에서는 환경이 patch로 이루어져 있고 피식자가 patch를 피난처로 이용할 수 있을 때만 포식자-피식자가 공존하였다. 즉, 대개의 자연환경은 patch 구조로 되어 있고 포식자는 피식자의

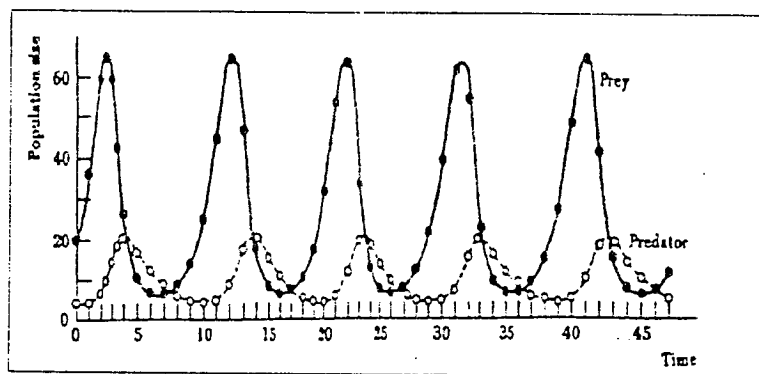


Fig. 9. Cycle of prey-predator growth by Lotka-Volterra model

밀도가 낮은 (경제성이 낮은) patch는 이용하지 않아 피난처로 쓰이고 있어 피식자-포식자는 안정된 계를 이루게 된다. 또한 대개의 포식자는 여러 종류의 먹이를 먹으며 먹이 밀도가 일정한 값을 넘는 먹이만 포식한다 (Fig. 10). 이러한 현상을 전환(*switching*)이라고 하며 피식자 개체군을 소멸하지 않고 유지하게 한다.

또 다른 가능성은 Lotka-Volterra 모형은 지나치게 단순하다는 점이다. 이 모형에 포식자, 피식자 개체군의 종내경쟁을 도입할 경우 안정된 평형에 도달한다. Lotka-Volterra 모형의 또 다른 약점은 포식의 빈도를 피식자, 포식자 수의 곱에 비례한다고 ( $\alpha NP$ ) 가정하는데 있다. 이는 포식자가 먹이를 만나는 빈도는 포식자와 피식자의 밀도에 비례하고 포식자는 피식자를 만나는 대로 끝없이 먹어 치운다고 가정하는 것이다. 그러나 실제로 포식자는 이와는 달리 반응한다.

피식자의 밀도에 따른 포식자의 포식량을 기능적 반응 (*functional response*)라고 하며 Holling (1963)은 이를 세가지 유형으로 나누었다 (Fig. 11a에서 그 중 두 가지 유형을 볼 수 있다). 한편 포식자가 먹이를 찾을 때도 Lotka-Volterra

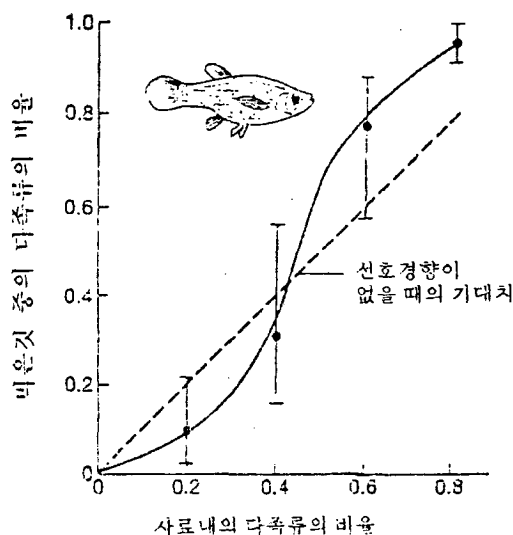


Fig. 10. Food switch

모형처럼 무작위적인 탐색을 하는 것은 아니다. 피식자의 밀도에 대한 포식자의 밀도 변화 (포식자 개체군의 성장이나 먹이에 대한 밀집에 의한)를 수적 반응 (numerical response)라고 한다 (Fig. 11b). 어떤 포식자의 수적반응과 기능적반응을 안다면 포식자가 피식자 개체군을 어떻게 조절하는지 알 수 있다. Fig. 11a, b 와 같은 수적반응과 기능적 반응이 주어졌을때 전체적 반응 (포식자 전체가 먹어치우는 피식자 수)는 Fig. 11c와 같다. 즉, 피식자의 밀도가 일정한 한계를 넘어서면 포식자는 더이상 피식자 밀도증가를 조절할 수 없게 된다. 포식자가 있음에도 일어나는 먹이 생물의 폭발적 증가는 실제로 자연계에서 흔히 관찰되는 현상이다.

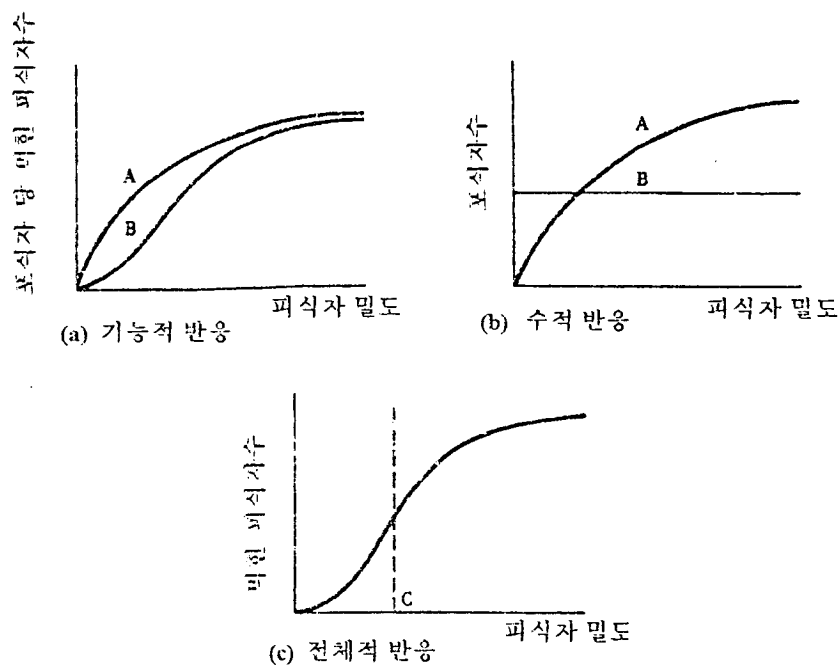


Fig. 11. Functional and numerical responses of predator

## 6. 일차생산의 과정보형

### 6.1. 일광량의 연중 변화

#### 6.1.1. 날의 길이

위도  $\phi$  와 적위 (solar declination)  $\delta$  이 주어지면 날의 길이는 아래의 식에서 얻어 진다 (Iqbal, 1983).

$$D = 0.133(180/\pi) \cos^{-1} (-\tan \phi \tan \delta)$$

여기서 D는 날의 길이이고 단위는 시간이다. Fig. 12에서는 계산한 적도  $0^\circ$ ,  $10^\circ$ ,  $32^\circ$ ,  $50^\circ$ ,  $66.5^\circ$  가 되는 지역에서의 연중 날의 길이를 보여주고 있다.  $\phi$  와  $\delta$  의 단위는 도이다. 적위는 아래의 식에서 얻어 진다 (Spencer, 1971).

$$\begin{aligned} \delta = & 0.006918 - 0.399912 * \cos(\text{dayrad}) + 0.070257 * \sin(\text{dayrad}) \\ & - 0.006758 * \cos(2 * \text{dayrad}) + 0.000907 * \sin(2 * \text{dayrad}) \\ & - 0.002697 * \cos(3 * \text{dayrad}) + 0.00148 * \sin(3 * \text{dayrad}) \end{aligned}$$

여기서 dayrad는 라디안으로 표시된 줄리안 일 (Julian day)이다.

#### 6.1.2. 해수면에 도달하는 일광량

위의 식에 의해 위도와 적위가 구해지면 해당지역의 대기권 밖에 도달하는 태양 복사에너지의 하루 중 최대량을 아래의 식에서 구할 수 있게 된다 (Iqbal, 1983).

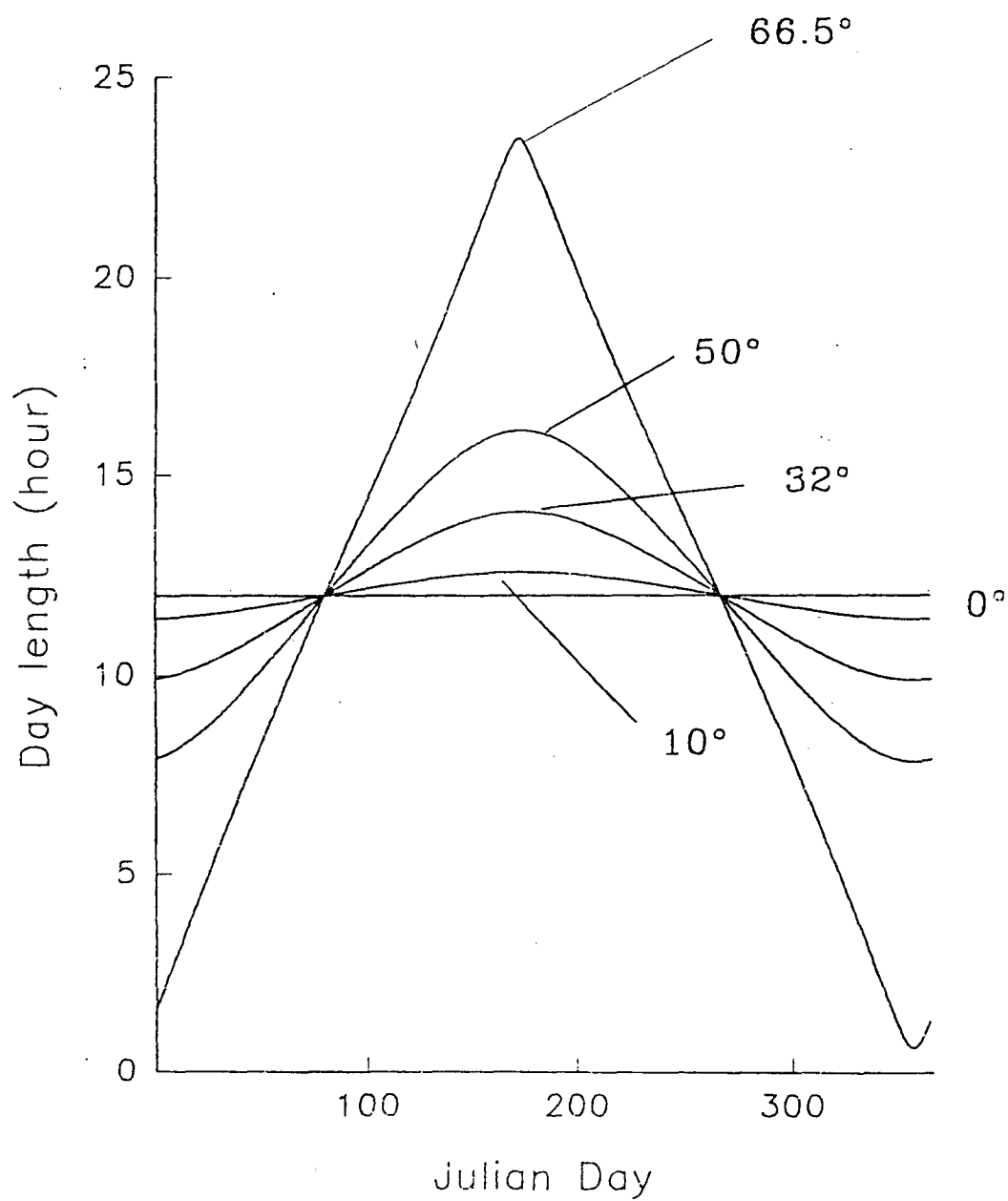


Fig. 12. Calculated day length at various locations

$$I_{ex} = I_{sc} (\sin \delta \sin \phi + \cos \delta \cos \phi)$$

여기서  $I_{ex}$ 는 태양복사에너지의 대부분을 차지하는 단파복사 (short-wave radiation)로 태양에서 수직방향으로 대기권밖에 도달한 에너지로 단위는  $w/m^2$ 이다.  $I_{sc}$ 는 태양상수로  $1353 w/m^2$ 이다. 이 식에서 지구 공전궤도의 이심률 (eccentricity)은 무시되었으며 이에 의한 오차는 3% 이하이다. 위 식은 태양상수에 지방시 정오의 태양의 정점각에 대한 코사인 값을 곱하여 코사인 법칙을 적용한 것이다.

이제 태양의 복사에너지는 대기권을 통과하여 해수면에 도달하기 까지 여러 가지 요인에 의해 감소되게 된다. 즉 일부는 구름에 의해 반사되고 그렇지 않은 부분 중 일부는 대기의 Rayleigh 산란에 의해 반사되거나 대기중의 수증기에 의해 흡수되게 된다. Platt *et al.* (1990)은 이러한 대기에 의한 감소과정을 거쳐 해수면에 도달하는 광량을 다음의 식에 의해 모형화 했다.

$$I_T = I_{EX} (1 - \sum_i A_i F_i) [ 1 - m - A_a (1 - F) ]$$

여기서  $A_i$ 는 각 높이의 구름과 그 위의 대기에 의한 알비도이며  $F_i$ 는 분수로 나타낸 그 높이의 운량이다. 따라서  $(1 - \sum_i A_i F_i)$ 는 구름층을 통과한 복사

에너지 부분이다.  $m$ 은 대기중 수분에 의한 흡광이고  $A_a$ 는 맑은 대기의 알비도이고  $F = \sum F_i$  즉, 총 운량이 된다. 그래서  $[ 1 - m - A_a (1 - f) ]$ 는 구름층을 통과하거나 피한 복사에너지가 수증기에 의한 흡광이나 대기산란 반사를 거쳐 지표면에 도달하는 부분이 된다. 구름은 그 모양이나 색, 구도에 있어 여러가지 형태가 있으며 Paltridge and Platt (1976)에 의하면 알비도는 대략 0.35~0.60이 된다고 한다. Dobson and Smith (1988)는 경험적 모형을 썼을때 구름의 종류를 고려하든 안하든 큰 차이없이  $\pm 5\%$  정도의 정확도를 얻었다. Paltridge and Platt (1976)은 또한 Rayleigh 대기를 가정하고  $A_a$ 의 값을 다음에 의해 추정하였다.



$$A_a = 0.28 / (1 + 6.43(\sin \delta \sin \phi + \cos \delta \cos \phi))$$

여기서  $(\sin \delta \sin \phi + \cos \delta \cos \phi)$ 는 위에서와 마찬가지로 태양의 정점고도의 코사인 값이다. Platt *et al.* (1990)은  $m$  값으로 0.18을 가정하였다. 이렇게 하여 해수면에 도달한 단파복사중 PAR는 45% 정도되므로 (Baker and Frouin, 1987) 해수면의 PAR는 대기를 통과한 일광량과 다음의 관계를 가진다.

$$I_{par} = 0.45 I_T$$

Fig. 13, 14, 15에서는 이 루틴을 써서 계산한 각각 위도가  $10^\circ$ ,  $50^\circ$ 가 되는 곳의 해표면의 PAR의 계절적 변화를 보여 주고 있다. 여기서 운량은 0.0, 즉 맑은 날을 가정하였으므로 최대 가능한 PAR 값이 된다. 각 계절의 날짜는 각각 춘분, 하지, 추분, 동지를 택하였다.

Fig. 16에서는 1993년 12월 8일 동중국해에서 관측된 하루동안의 광량변화와 계산된 예측최대 광량을 비교하였다.

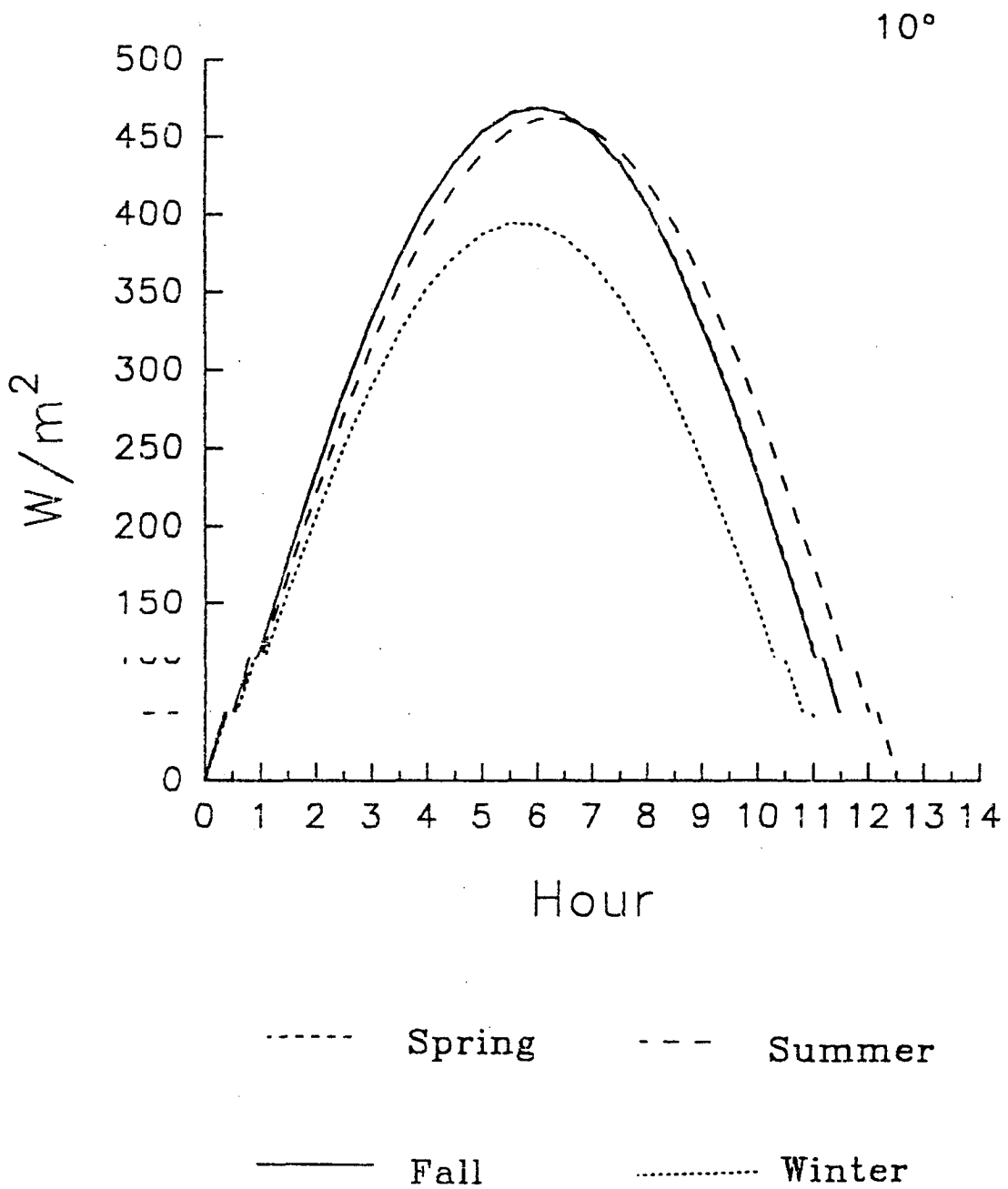


Fig. 13. Calculated daily insolation at latitude 10 °

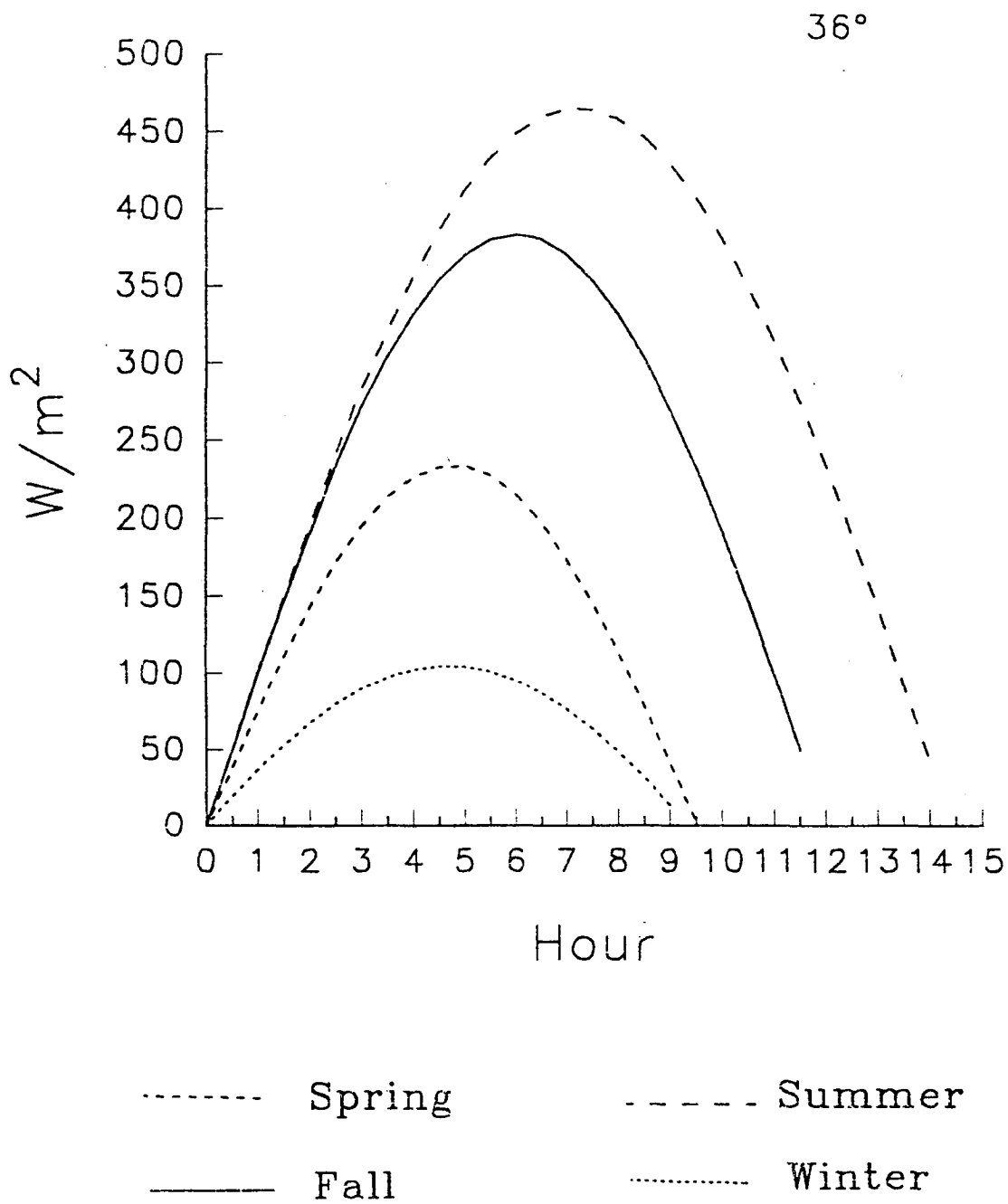


Fig. 14. Calculated daily insolation at latitude 36 °

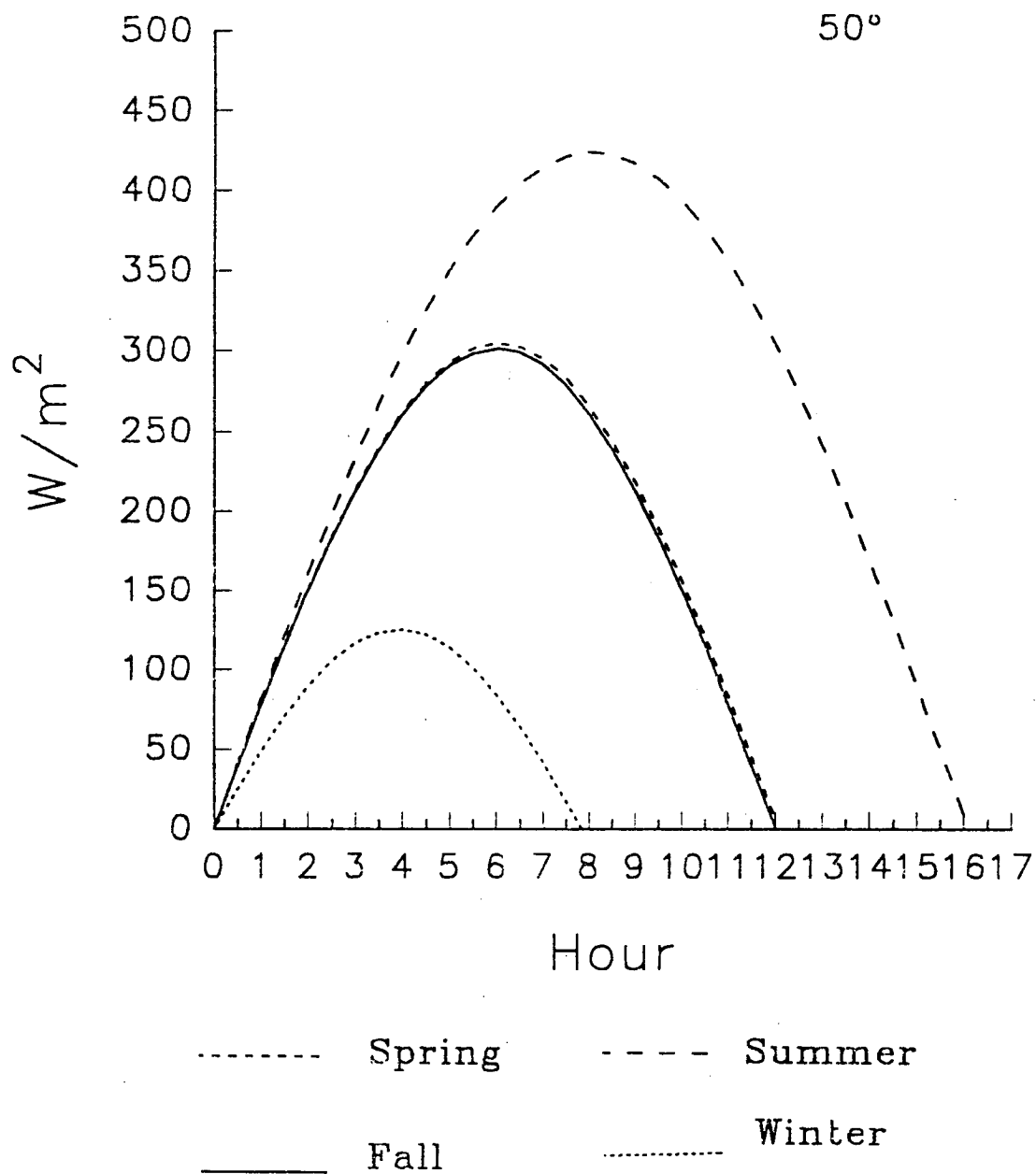


Fig. 15. Calculated daily insolation at latitude 50 °

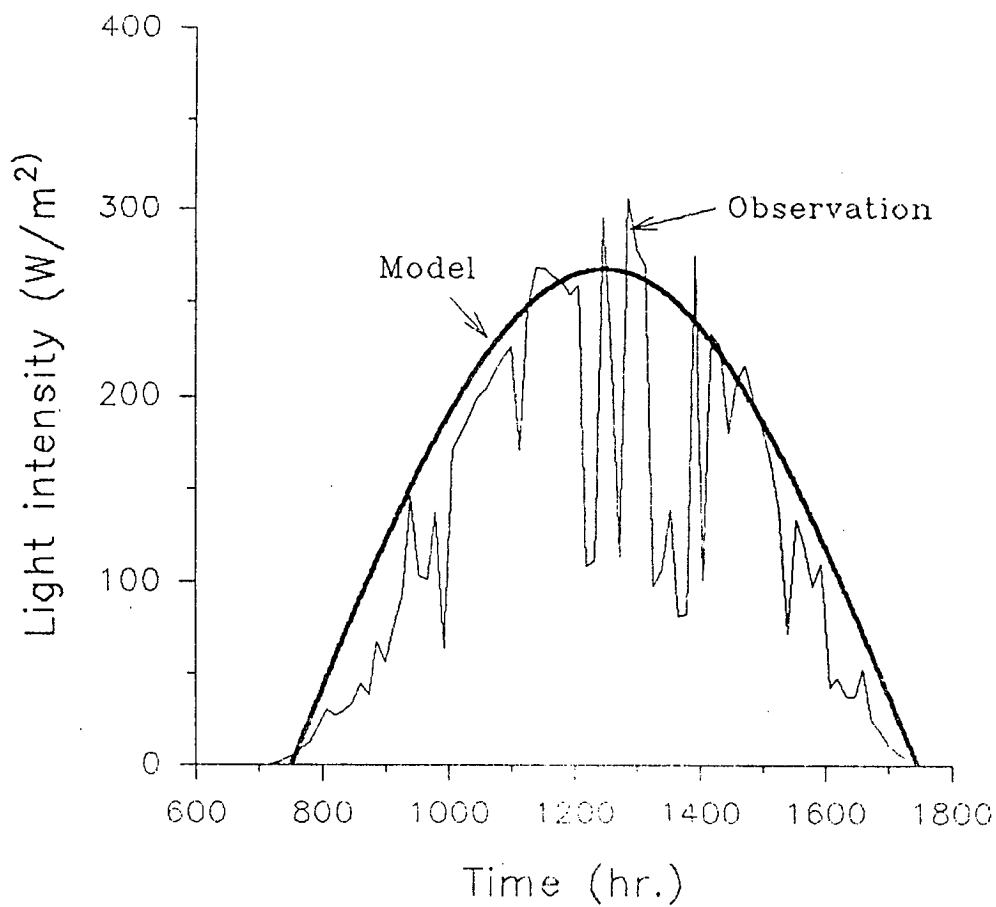


Fig. 16. Comparison of observed and calculated daily insolation at a station in the East China Sea on Dec. 8, 1993

## 6.2. 광합성 모형

식물플랑크톤의 변화는 성장요인-감소요인의 결과이며 성장요인으로는 광합성, 감소요인으로는 호흡, 용존유기물의 삼출, 동물에 의한 포식, 혼합·와류 확산(1 차원 모형)에 의한 증감이 있다. *Fasham et al.* (1990)은 식물플랑크톤의 일일 성장을  $\sigma$ 는 크게 광조건과 영양염의 두 가지 제한요인의 함수로 표현하였다. 즉,

$$\sigma = J(t, M) Q(N_n, N_r)$$

$J$ 는 광에 의한 성장제한율,  $Q$ 는 영양염에 의한 제한율이다. 일일 광합성의 계산식은 대개 식물세포가 혼합층 내에 평균적으로 비슷한 시간을 보내며 한 잎이 매무는 시간은 세포분열 주기보다 짧으나 광합성 반응 시간보다 짧다고 가정한다. 광합성식은 아래와 같다.

$$J(t, M) = 2 \frac{1}{M} \int^r \int^M F(I_o(t) \exp^{-(k_w + k_c P)_z}) dz dt$$

여기서  $F(I)$ 는 광합성-광량 관계식이고  $I_o$ 는 표층의 광량,  $K_w$ ,  $K_c$ 는 각각 해수와 식물플랑크톤에 의한 소광계수이다.

$F(I)$ 에 대해 여러가지 함수가 제안되었으며(reviewed by Jassby and Platt, 1976), 이 중 특히 많이 쓰여 온 것은 *Smith*(1936), *Steele*(1962), 등이며 최근에는 *Platt et al.*(1980), *Platt et al.*(1990) 등이 있다. 이러한 모형들은 경험적, 또는 반경험적인 것이나 *Cullen*(1990)은 좀더 합리적 모형(rational model)에 가까운 모형을 검토하였다. *Smith*(1936)의 모형은 다음과 같다.

$$F(I) = \frac{V_p \alpha I}{(V_p^2 + \alpha^2 I^2)^{1/2}}$$

$V_p$ 는 광포화 상태의 광합성율이며  $\alpha$ 는 초기 경사이다. 이때  $I_0(t)$ 의 하루 중 분포가 삼각형이라고 가정하고 Evans and Parslow(1985)는 일일 누적 광합성량의 분석적 해를 구하였다.

$$G = Q\alpha I / (Q^2 + \alpha^2 I^2)^{1/2}$$

$$I = I(z, t) = J e^{-kz} t / \tau$$

$$\overline{G} = 2 \int_0^{\tau} \frac{1}{M} \int_0^M G(z, t) \cdot dz \cdot dt$$

$$G(z, t) = \frac{Q\alpha J}{\tau} \frac{e^{-kz} t}{\left( Q^2 + \frac{(\alpha J)^2}{\tau^2} e^{-2kz} t^2 \right)^{1/2}}$$

$$\beta = \frac{Q\tau}{\alpha} J \text{ and } y = \beta e^{kz}$$

$$G = \frac{2Q}{kM} \int_0^{\tau} \int_{\beta}^{\beta e^{kM}} \frac{t \, dy \, dt}{y (y^2 + t^2)^{1/2}}$$

$$G = \frac{2Q}{Mk} [ F(\beta e^{kM}, \tau) - F(\beta, \tau) - F(\beta e^{kM}, 0) - F(\beta, 0) ]$$

$$F(y, t) = (y^2 + t^2)^{1/2} - t \ln \frac{t + (y^2 + t^2)^{1/2}}{y}$$

높은 광도에서 일어나는 광저해 현상은 자연의 광조건에서 일어날 수 있으므로 충분히 고려되어야 한다. 특히 일정한 수심에 서식하므로 어느 정도의 적응이 가능한 대형 조류와는 달리 물기둥내를 수직적으로 순환하는 식물플랑크톤은 광범위한 광량조건을 경험하게 되므로 광저해 현상의 정도가 커지게 된다. 광저해가 나타나는데는 약간의 시간지연이 있으며 노출시간이 경과함에 따라 정도가 심해지게 된다. 또한 온도가 높을 수록 정도가 심해지는 것으로 알려져 있다.

낮은 광조건으로 옮겼을 때 회복되는 시간은 강한 광도에 노출된 시간에 비례하여 길어지게 된다. 광저해는 주로 UV에 의해 일어나는 것으로 보이며 고등 식물과 같은 기작으로 일어난다고 가정할 경우 외양해에서는 UV에 의한 효과가 약 50%, 가시영역에 의한 효과가 50%가 될 것으로 추정된다 (Kirk, 1983). CDOM의 농도가 높은 연안역에서는 UV의 효과가 상대적으로 줄어들게 될 것이다.

Fig. 17은 적도해역에서 측정된 식 일차생산에 있어 광저해현상을 보여주고 있다. Smith (1936)의 모형에는 광저해 현상이 포함되어 있지 않으나 Steele(1962)의 모형에서는 가능하다.

$$G = G_{\max} \times \frac{I}{I_{opt}} e^{(1 - I / I_{opt})}$$

위의 식도 Evans and Parslow (1985)와 같은 가정을 할 경우 일일 광합성량의 누적이 가능하다.

$$\frac{\bar{G}}{G_{\max}} = \frac{e I_{opt}}{2 \bar{I}} \left[ 1 - \left( 1 + \frac{2 \bar{I}}{I_{opt}} \right) e^{-2 \bar{I} / I_{opt}} \right]$$

- $e$  = the base of natural log ,  
 $k$  = extinction coefficient ( $m^{-1}$ ) ,  
 $z$  = the depth (m) ,  
 $f$  = the photoperiod as a fraction (e. g., 0.5 at the equinoxes) ,  
 $\bar{I}, I_{opt}$  = incident average and optimal light (eg., ly / day) .



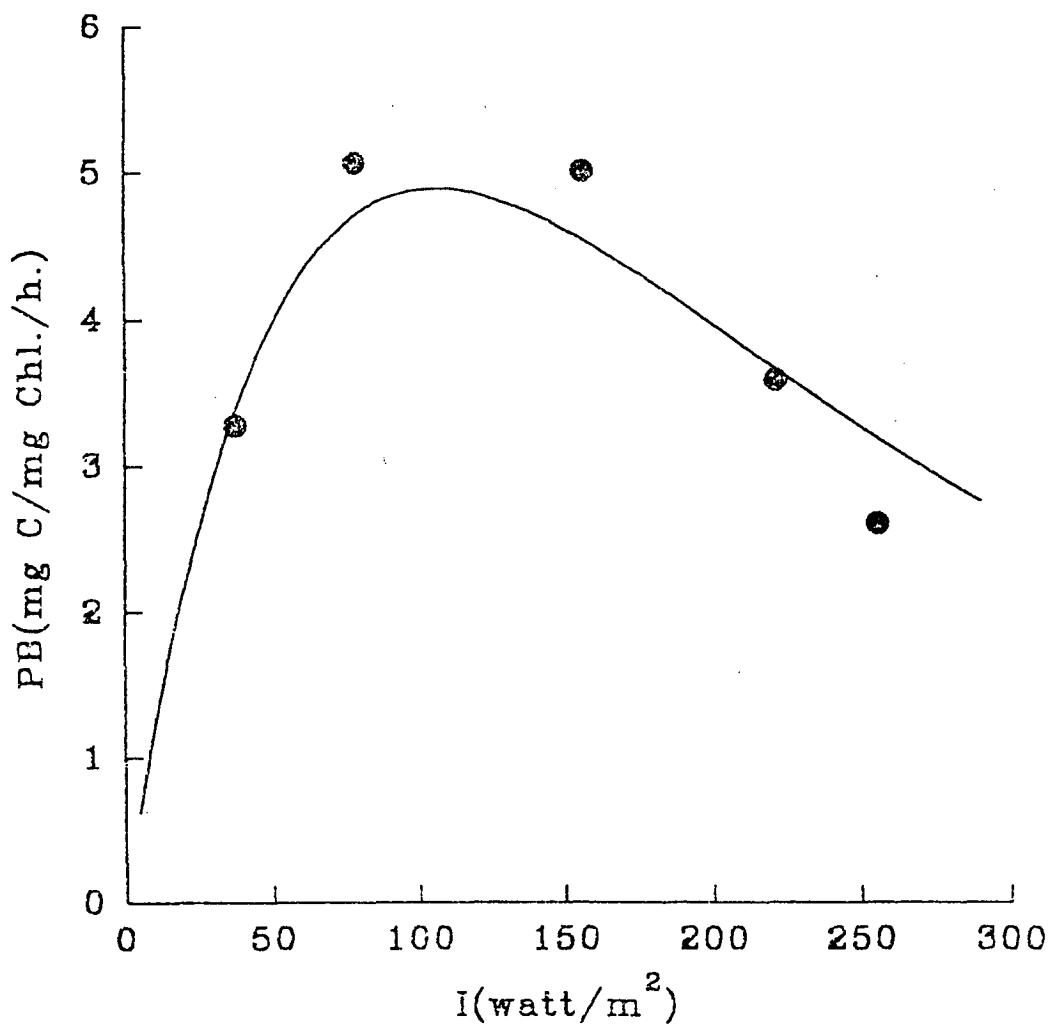


Fig. 17. Photoinhibition observed at a Equatorial Pacific station TEQ 01

Steele (1962)의 식의 문제는 광저해 현상이 광량이 낮을 때의 광합성 과정과 같은 매개변수에 의해 좌우된다는 점이며 이는 근거가 없다 (Jassby and Platt, 1977).

Platt *et al.*(1980)의 모형은 3 개의 매개변수를 가지고 있으며 광저해 현상이 포함된다.

$$P = B P_s^B (1 - \exp [ - \alpha^B I / P_m^B ] ) \exp[ - \beta^B I / P_s^B]$$

여기서 B는 생체량, 위첨자 B는 단위 생체량당 매개변수임을 의미한다.  $P_s^B$ 는 다음과 같이 정의된다.  $\beta^B$ 는 광저해 정도를 좌우하는 매개변수이다.

$$P_s^B = P_m^B \left( \frac{\alpha + \beta}{\alpha} \right) \left( \frac{\beta}{\alpha + \beta} \right)$$

Fig. 18에서는 여러가지 광합성 모형 중 가장 적합도가 높은 것으로 알려진 세가지 모형을 비교하였다. Jassby & Platt (1976) 모형과 Smith (1936)모형은 광저해 현상을 포함하지 않으나 Platt *et al.*(1990)의 모형은 이를 포함한다. Fig. 17의 자료를 Platt *et al.*의 모형을 적합화 한 결과  $\alpha = 0.3126 \text{ mgC/mg chl-a/hr/Wm}^2$ ,  $\beta = 0.057 \text{ mgC/mg chl-a/hr/Wm}^2$ ,  $P_s^B = 11.7 \text{ mgC/mg chl-a/hr/Wm}^2$ 이 얻어졌다. 이 값들과 현장에서 측정된 엽록소 프로파일을 토대로 각 수심 별로 Platt *et al.* 모형을 써서 일차생산을 추정해본 결과가 Fig. 19, 20이다. 실제로 광저해 현상이 표층 25m정도까지 일어남을 알 수 있다. 따라서 일반적 광합성 모형로 광저해 현상을 포함하는 모형이 더 적절하며 Steele의 모형보다는 Platt *et al.*의 모형이 더 적절하다고 판단된다. 생태계 모형에 쓰이기 위해서는 하루 동안 물기둥 전체에서 일어난 일차생산 누적량이 필요하다. 즉,

$$P_{z,t} = \int \int P_{(z,t)} dz dt$$

이 주어져야 하며 Platt *et al.*(1990)은 위 식의 일일 누적량에 대한 분석해를 구하였다.

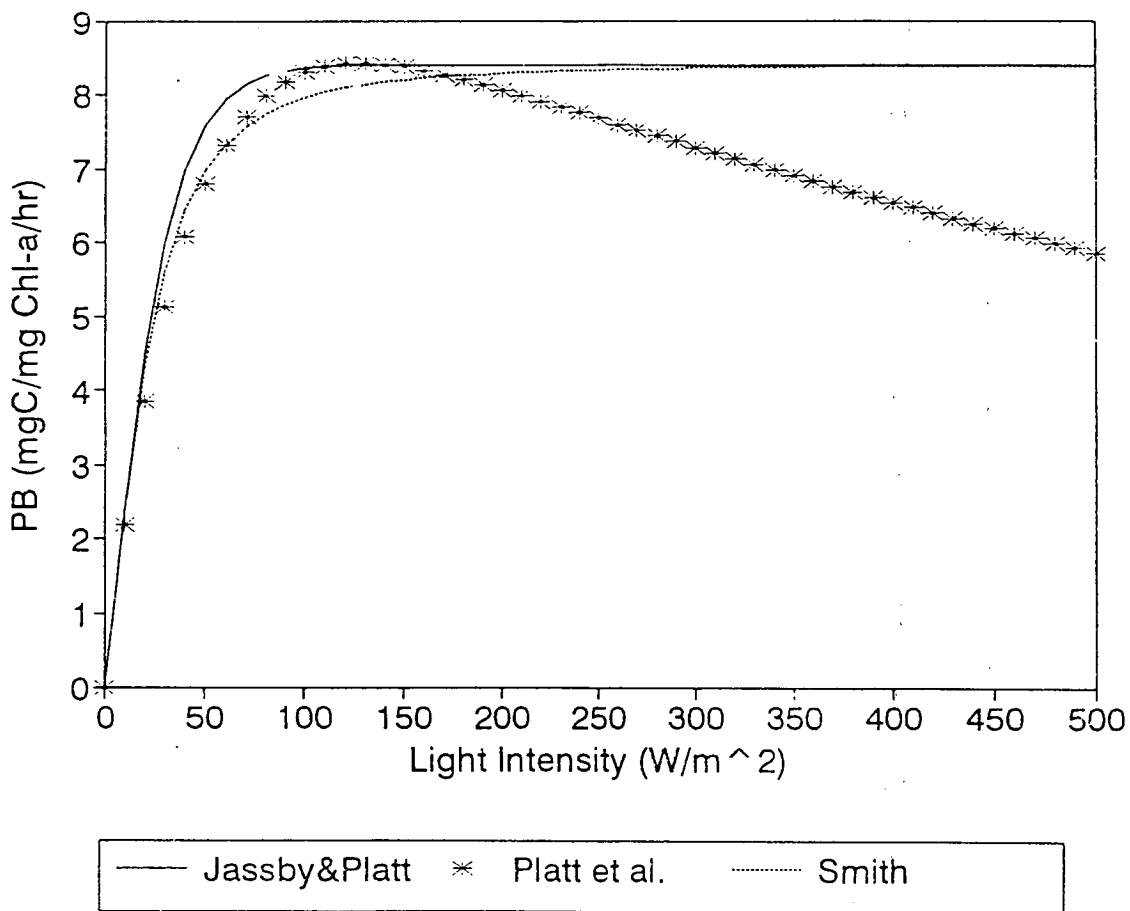
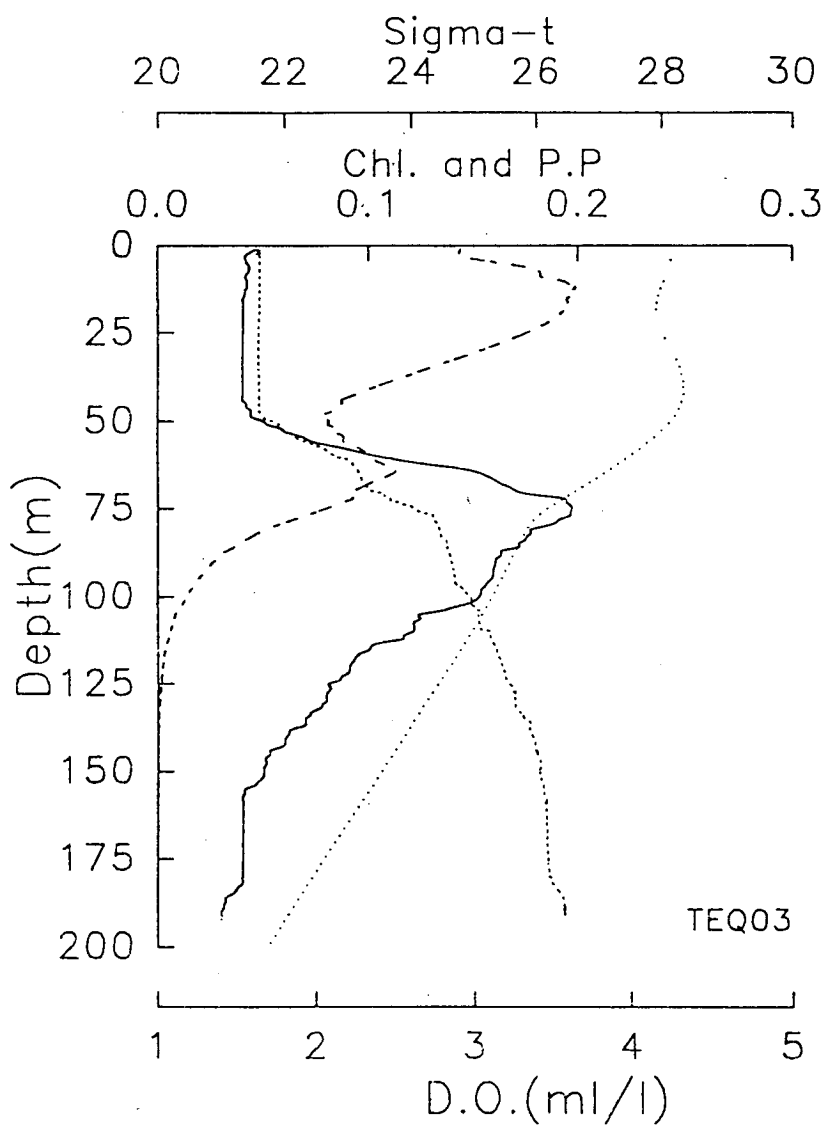


Fig. 18. Comparison of photosynthesis models



— Chl.    --- P.P    ..... Sigma-t    -.-.- D.O.

Fig. 19. Chlorophyll profile and calculated primary productivity at station TEQ 03

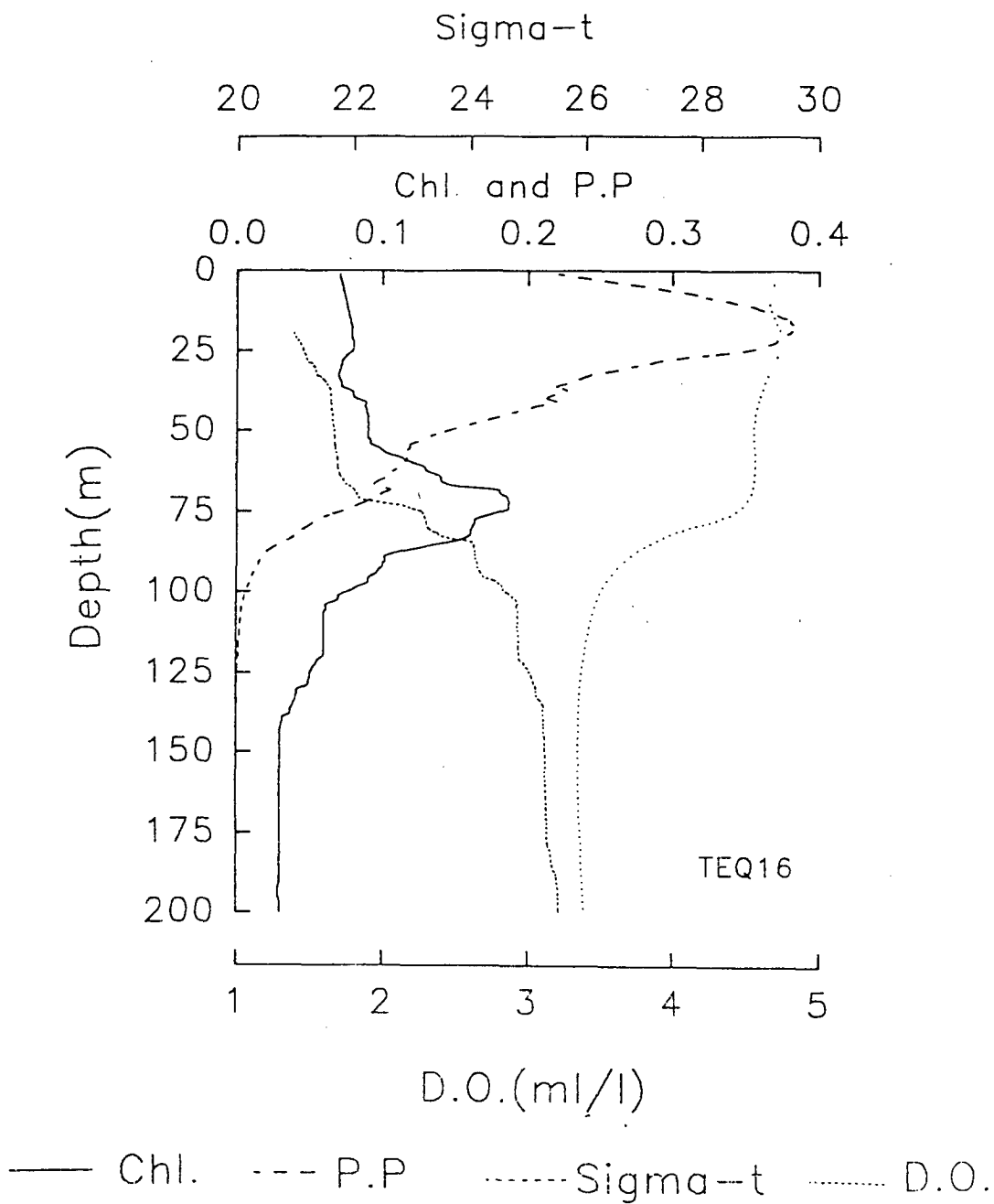


Fig. 20. Chlorophyll profile and calculated primary productivity at station  
TEQ 16

$$\begin{aligned}
P_{Z,T} = & 2\dot{A} \sum_{n=1}^{\infty} [ ((\alpha + \beta) / \alpha)^{2n-1} - (\beta / \alpha)^{2n-1} ] \\
& \times \frac{(I_{**}^m)^{2n-1}}{(2n-1)(2n-1)!} \frac{(2n-2)!!}{(2n-1)!!} \\
& - \pi \dot{A} \sum_{n=1}^{\infty} [ ((\alpha + \beta) / \alpha)^{2n} - (\beta / \alpha)^{2n} ] \\
& \times \frac{(I_{**}^m)^{2n}}{2n(2n)!} \frac{(2n-1)!!}{(2n)!!}
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
P_{Z,T} = & \dot{A} \sum_{x=1}^x (1 + \beta / \alpha)^x \Omega_x (I_{**}^m)^x \\
& - \dot{A} \sum_{x=1}^x (\beta / \alpha)^x \Omega_x (I_{**}^m)^x .
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\text{여기서 } A' &= \frac{BDP_m^B}{\pi K} \frac{\alpha + \beta}{\alpha} \left( \frac{\beta}{\alpha + \beta} \right)^{\frac{\beta}{\alpha}} \\
I_{**}^B &= \frac{I_o^m \alpha^B}{P_s^B} \\
I_o^m &= \text{surface irradiance at local noon.}
\end{aligned}$$

위의 광합성 모형 들에서 쓰이는 소광계수 K는 엽록소량에 따라 달라지며 Case 1 해역을 가정할때 다음 식에 의해 표현된다.

$$k = k_o + 0.054C^{2/3} + 0.0088C ,$$

$$K_o = \text{extinction of water with no chlorophyll } (0.04 \text{ m}^{-1}) ,$$

$$C = \text{Chlorophyll } a \text{ concentration } (\text{mg m}^{-3}) ,$$

$$k = \text{total apparent extinction coefficient } (\text{m}^{-1}) .$$

Platt *et al.*의 모형으로 위도  $10^\circ$ ,  $36^\circ$ ,  $50^\circ$ 의 위치에서의 연간 잠재일차생산력을 계산한 것이 Fig. 21, 22, 23이다. 여기서 물기둥내의 엽록소 농도는  $0.3 \mu\text{g/l}$ , 운량은 0, 소광계수는  $0.033/\text{m}$ 를 가정했다. 각각의 경우 두가지의 자료를 썼다. 즉, 식물플랑크톤 군집이 광저해현상을 보이는 경우의 자료 ( $\alpha=0.038$ ,  $\beta=0.0022$ ,  $P_m=0.64$ ,  $P_s=0.81$ )와 광저해 현상이 별로 없는 경우의 자료 ( $\alpha=0.041$ ,  $\beta=0.0005$ ,  $P_m=0.98$ ,  $P_s=1.05$ )을 써서 위도에 따른 일차생산력의 상대적 차이를 살펴 보았다. 위도  $10^\circ$ 에서는 여름보다 봄, 가을에 오히려 잠재 일차생산력이 더 높음을 알 수 있다.

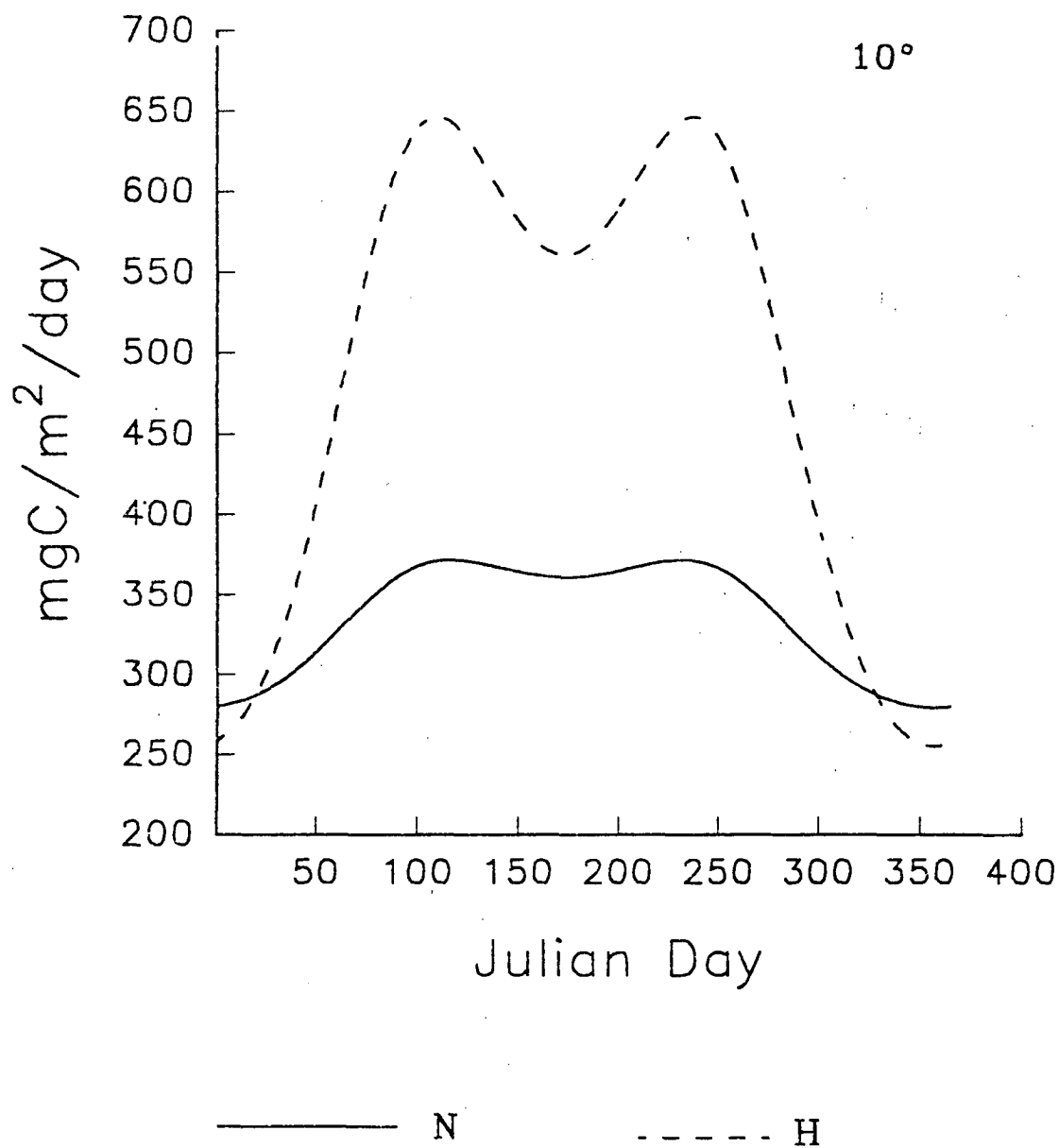


Fig. 21. A hypothetical example of potential primary productivity at latitude  $10^\circ$  based on Platt et al. model



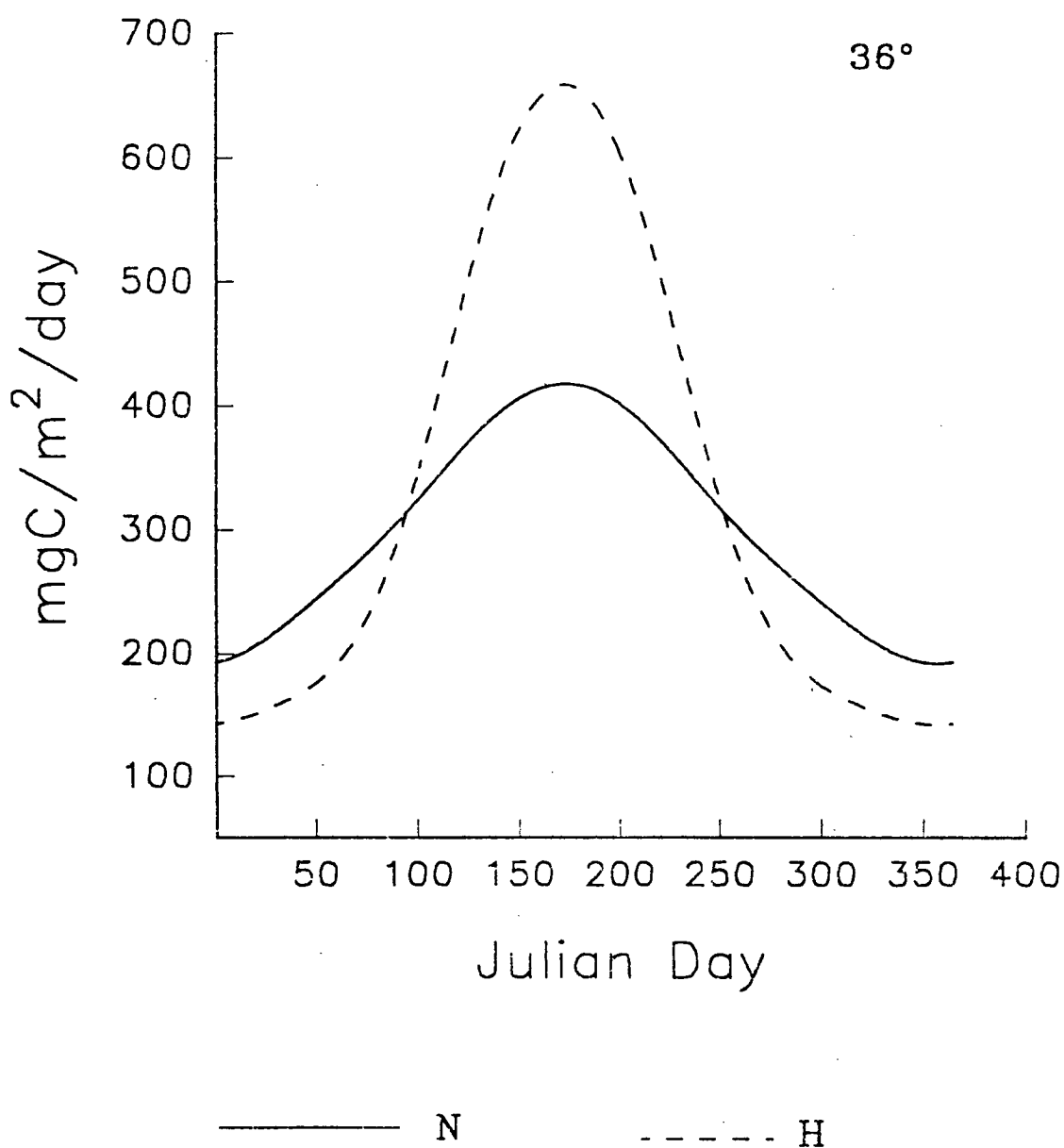


Fig. 22. A hypothetical example of potential primary productivity at latitude 36 ° based on Platt et al. model

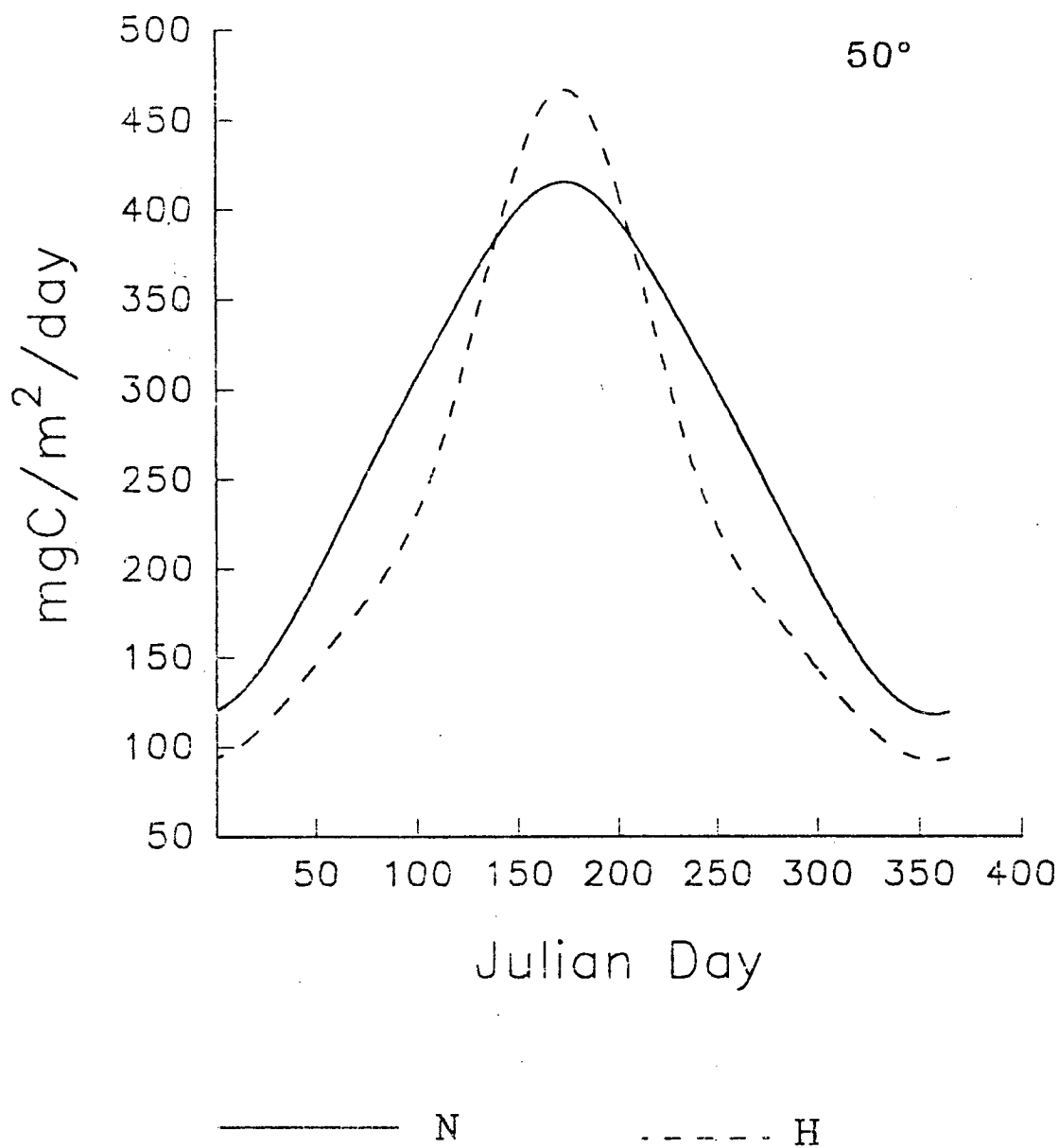


Fig. 23. A hypothetical example of potential primary productivity at latitude 50 ° based on Platt et al. model

## 7. 생태계 모형의 예

### 7.1. Evans and Parslow 모형

Evans and Parslow(1985)는 식물플랑크톤의 봄에 대증식이 되풀이 되는 조건을 알아보기 위해 표층혼합층에 대한 단순한 일차원적 Box-model을 만들었다. 이 모형에서 상태변수는 혼합층의 깊이  $M$ , 영양염  $N$ , 식물플랑크톤  $P$ , 초식동물  $N$ 이었다. 이 모형의 목적은 정량적 예측 보다는 봄의 대증식이라는 정성적 유형의 재현에 있으므로 모형 식들은 기본골격만을 포함하는 최소한의 구조를 가진다. 혼합층의 깊이  $M$ 은

$$\frac{dM}{dt} = \zeta(t)$$

$\zeta(t)$ 는 함수로 정의될 수도 있고 실제 관측치 등 숫자로 입력이 가능하다. 물리적 혼합과정을 제외한 생물과정을 광합성, 호흡, 포식만이 포함되었다. 따라서 영양염은 광합성에 의해 소비되고 호흡에 의해 증가된다.

$$\frac{dN}{dt} = - \left[ \frac{\alpha(t, M, P) N}{j + N} - r \right] P + \frac{m + \zeta^+(t)}{M} (N_o - N)$$

식물플랑크톤은 (광합성-호흡)에 비례하여 증가하며 포식에 의해 감소한다.

$$\frac{dP}{dt} = \left[ \frac{\alpha(t, M, P) N}{j + N} - r \right] P - \frac{c(P - P_o)H}{K + P - P_o} - \frac{m + \zeta^+(t)}{M} P$$

우측변 2번째 항은 Michaelis-Menten 방정식으로 표현한 비선형 포식모형이다.  $P_o$ 는 포식의 역가(threshold value)이다. 초식동물은 식물플랑크톤의 포식에 의

해 증가하고 어류 등의 포식을 포함하는 자연사망에 의해 감소한다. 즉,

$$\frac{dH}{dt} = \frac{fc(P - P_o)H}{K + P - P_o} - gH - \frac{\zeta(t)}{M} H$$

## 7.2. Fasham et al.의 모형

다음은 Fasham et al.(1990)의 질산염을 근거로 한 표층혼합층의 일차원적(Box model) 플랑크톤 모형의 식물플랑크톤의 방정식이다.

$$\frac{dP}{dt} = (1 - \gamma_1)\sigma(t, M, N_n, N_r) P - G_1 - \mu_1 P - \frac{(m + h^+(t)) P}{M}$$

여기서  $\sigma(t, M, N_n, N_r)$ 은 식물플랑크톤의 일일 평균성장율이며  $\gamma_1$ 은 용존유기물의 삼출에 의한 감소,  $G_1$ 은 포식에 의한 감소,  $\mu_1$ 은 자연 사망율, 마지막 항은 저층과의 혼합과정을 나타낸다.

Fasham et al.의 모형에서는 암모니아에 의해 질산염의 흡수가 억제되는 것을 다음식을 써서 나타냈다.

$$Q(N_n, N_r) = Q_1(N_n, N_r) + Q_2(N_r) = \frac{N_n e^{-\eta N_r}}{K_1 + N_n} + \frac{N_r}{K_2 + N_r}$$

동물플랑크톤의 식은 아래와 같다.

$$\frac{dZ}{dt} = \beta_1 G_1 + \beta_2 G_2 + \beta_3 G_3 - \mu_2 Z - \mu_5 Z - h(t) \frac{Z}{M}$$

여기서  $G_1, G_2, G_3$ 는 각각 식물플랑크톤, 박테리아, 쇠설물에 대한 포식이다. 이들 중간변수는 유사한 형태로 표현되는데  $G_1$ 만 예를 들면,

$$G_1 = gZ \frac{\rho_1 P}{K_3 + F}$$

$$G_1 = \frac{gZ\rho_1 P^2}{K_3(\rho_1 P + \rho_2 B + \rho_3 D) + \rho_1 P^2 + \rho_2 B^2 + \rho_3 D^2}$$

박테리아의 증가는 다음식에 의해 표현되며  $U_1$ ,  $U_1$ 는 용존유기물, 암모니아 흡수에 의한 성장 이다.

$$\frac{dB}{dt} = U_1 + U_2 - G_2 - \mu_3 B - \frac{(m + h^+(t))B}{M}$$

쇄설물은 식물플랑크톤과 박테리아의 포식과정 중 생기고 분해되거나 ( $\mu_4$ ) 포식되어( $\beta_3$ ) 감소한다.

$$\begin{aligned} \frac{dD}{dt} = & (1 - \beta_1)G_1 + (1 - \beta_2)G_2 - \beta_3 G_3 - \mu_4 D + \mu_1 F \\ & - \frac{(m + h^+(t)) + V)D}{M} \end{aligned}$$

질산염은 식물플랑크톤의 흡수만이 생물학적 과정이 되므로 아래와 같이 표현된다.

$$\frac{dN_n}{dt} = -J(t, M)Q_1(N_n, N_r)P + \frac{(m + h^+(t))}{M}(N_o - N_n)$$

암모니아는 식물에 의한 흡수 뿐 아니라 박테리아의 배출( $\mu_3$ ), 흡수( $\mu_2$ ), 동물플랑크톤의 배설( $\epsilon \mu_2$ ), 동물플랑크톤이 포식된 뒤 소화되어 배설( $(1-\Omega)\mu_5$ )되는것 등이 포함된다.

$$\begin{aligned}\frac{dN_r}{dt} = & -J(t, M)Q_2(N_r)P - U_2 + \mu_3 B \\ & + (\varepsilon\mu_2 + (1 - \Omega)\mu_5)Z - \frac{(m + h^+(t))}{M} N_r\end{aligned}$$

용존유기물은 광합성 산물의 일부가 용출되거나 쇄설물의 분해( $\mu_4$ )과 동물플랑크톤의 배설( $\mu_2$ )에 의해 증가하고 박테리아의 흡수에 의해 감소한다.

$$\begin{aligned}\frac{dN_d}{dt} = & \gamma_1 J(t, M)Q(N_n, N_r)P + \mu_4 D \\ & + (1 - \varepsilon)\mu_2 Z - U_1 - \frac{(m + h^+(t))}{M} N_d\end{aligned}$$

### 7.3. Walsh 모형

Walsh(1975)는 페루 용승해역의 2 차원 모형에서 질산염의 흡수가 암모니아에 의해 억제되는 현상을 포함시켰다.

$$\begin{aligned}\frac{\partial NO_3^*}{\partial t} = & - \frac{\partial \mu NO_3}{\partial x} - \frac{\partial \omega NO_3}{\partial z} \\ & + K_y \frac{\partial^2 NO_3}{\partial y^2} - \frac{(V_m)(NO_3)}{(K_t + NO_3)(P)} \\ V_m = & (0.11 - 0.02 NH_3) \sin (0.2618 t).\end{aligned}$$

여기서 우변의 세번째 항은 저층에서의 과류확산에 의한 질산염의 유입이다.  
이러한 영양염 흡수과정에 생물학적 일 주기를 포함하고 있다.

암모니아과 인산의 농도변화에는 동물에 의한 배설이 추가된다.

$$\begin{aligned} \frac{\partial NH_3}{\partial t} = & - \frac{\partial \mu NH_3}{\partial x} - \frac{\partial \omega NH_3}{\partial z} \\ & + K_y \frac{\partial^2 NH_3}{\partial y^2} - \frac{(V_3)(NH_3)(P)}{(K_t + NH_3)} \\ & + (0.67) \frac{[(G_Z)(P - P_A)(Z)]}{[K_f + (P - P_A)]} + (0.67) \frac{[(G_F)(P - P_O)(F)]}{[K_f + (P - P_O)]} \end{aligned}$$

$$V_5 = (0.11) \sin (0.2618 t)$$

$$G_Z = \begin{cases} (0.03) \cos (0.2618 t + 1.571) & \text{if } z < 30 \text{ m} \\ (0.03) \sin (0.2618 t) & \text{if } z > 30 \text{ m} \end{cases}$$

$$G_F = \begin{cases} (0.008) \cos (0.2618 t + 1.571) & \text{if } z < 30 \text{ m} \\ (0.008) \sin (0.2618 t) & \text{if } z > 30 \text{ m} \end{cases}$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial PO_4}{\partial t} = & - \frac{\partial \mu PO_4}{\partial x} - \frac{\partial \omega PO_4}{\partial z} + K_y \frac{\partial^2 PO_4}{\partial y^2} \\ & - \frac{(V_s)(PO_4)(0.67P)}{(K_p + PO_4)} + (0.13) \frac{[(G_Z)(P - P_A)(Z)]}{[K_f + (P - P_A)]} \\ & + (0.13) \frac{[(G_F)(P - P_O)(F)]}{[K_f + (P - P_O)]} \end{aligned}$$

이러한 제 요인을 종합하면 Walsh model의 식물플랑크톤에 대한 식은 다음과 같이 된다.

$$\frac{\partial P}{\partial t} = - \frac{\partial \mu P}{\partial x} - \frac{\partial \omega P}{\partial z} + K_y \frac{\partial^2 P}{\partial y^2} - \frac{(G_z)(P - P_A)(Z)}{K_f + (P - P_A)} - \frac{(G_F)(P - P_O)(F)}{K_f + (P - P_O)} + VF$$

$$V = \text{minimum of } \left\{ \begin{array}{l} \frac{(V_m)(NO_3)}{K_t + NO_3} + \frac{(V_s)(NH_3)}{K_t + NH_3} \\ \frac{(V_s)(PO_4)}{K_p + PO_4} \\ \frac{(V_s)(SiO_4)}{K_s + SiO_4} \\ \frac{(V_3)(I_z)}{K_I + I_z} \end{array} \right.$$

$$I_z = I_0 e^{-rz}$$

$$r = 0.16 + 0.0053 P + 0.039 P^{2/3}$$

쇄설물은 주로 포식활동에 의해 생긴다.



$$\begin{aligned} \frac{\partial D}{\partial t} = & - \frac{\partial \mu D}{\partial x} - \frac{\partial \omega D}{\partial z} - \omega_s \frac{\partial D}{\partial z} \\ & + \frac{(0.2)(G_z)(P - P_A)(Z)}{K_f + (P - P_A)} + \frac{(0.2)(G_f)(P - P_O)(F)}{K_f + (P - P_O)} \end{aligned}$$

Walsh 모형에서는 동물플랑크톤과 멀치는 대상기간 (10일) 동안에는 성장하지 않는 것으로 가정됐다.

#### 7.4. Hoffman과 Ambler 모형

Hoffman과 Ambler(1988)은 2 차원 모형을 써서 미국 남동부의 대륙붕에서의 용승과 전선 와류와 생물학적 과정의 상호작용을 다루었다. 이 들 모형의 특징은 식물플랑크톤을 크기  $10 \mu m$  전후로 2 그룹으로 나누었고 요각류를 발생단계에 따라 5 개의 그룹으로 나누었다는 점이다. 여기에다 질산염, 암모니아, 쇠설물의 상태변수를 추가하여 전부 10개의 상태변수를 설정하였다. 광합성과 영양염 흡수 모형로 Michaelis-Menten 방정식을 썼고 동물플랑크톤의 섭취는 Ivlev 형의 방정식을 썼다. 질산염 흡수에 대한 암모니아의 억제  $\sigma = e^{-\beta NH_4}$ 의 인자를 적용하였다. 이렇게 하여 식물플랑크톤 중 큰 세포 그룹(LP)의 변화는 다음과 같다.

$$\begin{aligned} \frac{dLP}{dt} = & \frac{P_m I}{I_k + I} \frac{Chl}{C} \left[ \frac{NO_3}{k_n + NO_3} \sigma + \frac{NH_4}{k_a + NH_4} \right] LP - \delta LP \\ & - \sum_{i=3}^5 \frac{W_{i,1} LP}{EPN_i} I_{m_i} (1 - e^{-r_i EPN_i}) ZN_i \end{aligned}$$

작은 세포 그룹은 매개변수의 값만 다를 뿐 동일한 방정식에 의해 기술된다.

요각류의 발생단계 중 알은 먹이 섭취가 없으므로

$$\frac{dZN_1}{dt} = \phi E_m(1 - e^{-\lambda(I_5 - E_o)})ZN_5 - D_{m1,2}ZN_1 - \left(\frac{M_p ZN_1}{k_1 + ZN_1}\right)ZN_1$$

여기서 우측변의 첫항은 산란에 의한 증가로 산란율은 성체의 먹이 섭취율,  $I_5$ 의 함수로 나타냈다. 둘째항과 셋째항은 각각 다음 단계로의 성숙과 포식에 의한 사망율이다. 유생 3 단계의 변화는 다음과 같은 식에 의해 기술 된다.

$$\begin{aligned} \frac{dZN_i}{dt} = & \phi_i I_{mi}(1 - e^{-\gamma_i(EPN_i)})ZN_i(\eta_i + \nu_i EPN_i)ZN_1 \\ & + D_{mi-1,i}(1 - e^{-\Lambda_{i-1}(EPN_{i-1})})ZN_{i-1} \\ & - D_{mi,i+1}(1 - e^{-\Lambda_i(EPN_i)})ZN_i - \left(\frac{M_p ZN_1}{k_1 + ZN_1}\right)ZN_1 \end{aligned}$$

우측 첫 항은 먹이 섭취에 의한 동화, 둘째 항은 배설, 셋째 항은 그 전 발생 단계에서 현 단계로 성숙, 네째 항은 다음 단계로 성숙해서 빠져나간것, 마지막 항은 포식에 의한 사망이다. 성체는 위와 유사하나 다음 단계로 성숙하는 대신 산란에 의해 생체량의 감소가 일어나게 된다. 즉,

$$\begin{aligned} \frac{dZN_5}{dt} = & \phi_5 I_{m5}(1 - e^{-\gamma_5(EPN_5)})ZN_5(\eta_5 + \nu_5 EPN_5)ZN_5 \\ & - \phi E_m(1 - e^{-\lambda(I_5 E_o)})ZN_5 \\ & + D_{m4,5}(1 - e^{-\Lambda_4(EPN_4)})ZN_4 - \left(\frac{M_p ZN_5}{k_5 + ZN_5}\right)ZN_5 \end{aligned}$$

질산염은 두 그룹의 식물플랑크톤에 의한 소비만 있으므로 아래와 같이 기술된다.

$$\frac{dNO_3}{dt} = - \sum_{j=1}^2 \left[ \frac{P_m I}{I_k + I} \frac{Chl}{C} \frac{NO_3}{k_n + NO_3} \sigma \right] P_j$$

$$+ \begin{cases} S_o/L, & \text{for } 0 + n \times (\text{upwelling interval}) < t < L + \\ & n \times (\text{upwelling interval}), n = 0, 1, 2, \dots \\ 0, & \text{for all other times} \end{cases}$$

암모니아는 식물에 의한 소비 이외에도 동물플랑크톤의 배설과 fecal pellet의 분해에 의해 증가하며 다음과 같다.

$$\frac{dNH_4}{dt} = - \sum_{j=1}^2 \left[ \frac{P_m I}{I_k + I} \frac{Chl}{C} \frac{NH_4}{k_n + NH_4} \right] P_j + \sum_{i=2}^5 (\eta_i + \nu_i EPN_i) ZN_i$$

$$+ \sum_{i=2}^5 \Gamma_i (1 - \phi_i) I_m (1 - e^{-\gamma_i (EPN_i)}) ZN_i$$

## 7.5. 부 영양화 모형

다음은 기본적인 부 모형 (Submodel)을 모아 만든 단순한 구조의 부 영양화 모형이다. 여기서 상태변수는 식물플랑크톤, 동물플랑크톤, 혼합층 아래와 위의 규산염이며 강제기능으로는 수온, 일광량, 조석 등이 설정되었다. 광합성외의 과정으로 영양염의 흡수와 재생산, 이동, 포식, 호흡 등이 있다.

$$\frac{dp}{dt} = (G - R_P) \cdot P - F \cdot Z - \frac{L}{V_s} \cdot P - M_V \cdot F$$

P는 식물플랑크톤 생체량 (mg C/l), G는 광합성량 (/day), R<sub>P</sub>는 식물 플랑크톤의 호흡량, F는 동물플랑크톤에 의한 포식량, Z는 동물플랑크톤 생체량, L은 담수유입량 (l/day), V<sub>s</sub>는 상층의 부피, M<sub>V</sub>는 수직혼합을 (/day)로 tidal energy의 함수이다 (아래참조).

$$\frac{dz}{dt} = (k_a \cdot F - R_z - T) \cdot Z - \frac{L}{V_s} \cdot Z$$

K<sub>a</sub>는 동화율, R<sub>z</sub>는 동물플랑크톤의 호흡량, T는 동물플랑크톤의 사망율이다.

$$\frac{dS_s}{dt} = -k_{sc} \cdot G \cdot P - \frac{L}{V_s} S_s + k_{mM} \cdot M_V (S_B - S_s)$$

S<sub>s</sub>는 상층의 규산염 농도, K<sub>sc</sub>는 규산염 대 탄소의 치환 상수, S<sub>B</sub>는 저층의 규산염 농도이다.

$$\frac{dS_B}{dt} = k_{mM} \cdot M_V (S_B - S_s) - \frac{L}{V_B} S_B + M_B \cdot D$$

V<sub>B</sub>는 저층의 부피이며 M<sub>B</sub>는 저층 퇴적물 표면의 조류에 의한 혼합율이고 D는 저층 퇴적물에서의 규산염 유출량이다. 이들 4개의 상태변수는 각각 여럿의 중간 변수들을 가지는데 다음과 같다. 식물플랑크톤의 경우 광합성은 광량, 수온, 제한 영양염 농도의 곱으로 나타낼 수 있다.

$$G = G_I \cdot G_T \cdot G_S$$

G<sub>I</sub>는 광량에 대한 광합성율, G<sub>T</sub>는 수온에 대한 광합성율, G<sub>S</sub>는 영양염에 의한 광합성율이다.

$$G_I = \frac{k_m \cdot e}{E \cdot kd} \left( e^{\frac{-sol \cdot E \cdot kd}{kop}} - e^{\frac{sol}{kop}} \right)$$

$G_I$ 는 Steele (1962)의 광합성식을 euphotic depth까지 적분한 식으로 (Swartzman and Kaluzny, 1987)  $k_m$ 은 최대 광합성율,  $E$ 는 소광계수,  $kd$ 는 euphotic depth,  $sol$ 은 일사량,  $k_{cp}$ 는 최적 광량이다. Riley (1956)는 selfshading에 의한 소광계수를 다음과 같이 계산하였다.

$$E = 0.0088 \frac{P}{kc \cdot c} + 0.053 \left( \frac{P}{kc \cdot c} \right)^{\frac{2}{3}} + k_e$$

$K_{cc}$ 는 식물플랑크톤 탄소의 chlorophyll a에 대한 비율,  $k_e$ 는 해수의 소광계수이다.

$$G_S = \frac{S_S - S_0}{S_S - S_0 + k_{PS}}$$

위는 규산염에 대한 Michaelis-Menten식의 변형으로  $k_{PS}$ 는 half saturation 계수이다 (Paasche, 1973).

$$R_P = k_{RP} \cdot T$$

$k_{RP}$ 는 온도에 대한 호흡량 계수이다.

$$F = k_{Fm} \cdot F_T \cdot F_P$$

동물플랑크톤에 의한 포식율  $k_{Fm}$ , 온도 보정된 포식율  $F_T$ , 식물플랑크톤의 밀도에 대한 포식율  $F_P$ 에 따라 정해진다.

$$F_T = k_{F1} \cdot k_{F2} \cdot T$$

$F_T$ 는 수온의 선형 함수이다.

$$F_P = \frac{P}{P + k_{FP}}$$

$F_p$ 는 Michaelis-Menten식이며  $k_p$ 는 half saturation 계수이다.

$$R_z = k_R \cdot z \cdot T$$

동물플랑크톤의 호흡을  $R_z$ 도 식물플랑크톤과 마찬가지로 수온에 대한 선형 함수로 접근된다.

$$M_V = (1 - T_D) + T_D \cdot \sin \left( 2\pi \frac{Day_T}{28} \right)$$

수직 혼합을  $M_v$ 는 조석에 비례하고 그 비율은  $T_D$ 이다.

$$M_B = (1 - T_D) + T_D \cdot S \left( 2\pi \cdot \left( \frac{Day_T}{28} - Delay \right) \right)$$

저층 퇴적물 확산을  $M_B$ 은 조석에 비례하고 그 비율은  $T_D$ 이나 밑바닥에서 상층과의 접촉면까지 확산되는데 Delay만큼 지연된다.

## 참고문헌

- Allen, K. R., 1971. Relation between production and biomass. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 28:1573-1581.
- Arnone, R. A., and P. E. La Violette, 1984. A method of selecting optimal angstrom coefficients to obtain quantitative ocean color data from Nimbus-7 CZCS. *SPIE.*, 489:187-194.
- Arthur, C. R., and F. H. Rigler, 1967. A possible source of error in the  $^{14}\text{C}$  method of measuring primary productivity. *Limnol. Oceanogr.*, 12:121-124.
- Austin, R. W., 1974. The remote sensing of spectral radiance from below the ocean surface. In: *Optical Aspects of Oceanography*, edited by N. G. Jerlov and E. S. Nielsen, Academic Press, London. Ch., 14:317-344.
- Baker, K. S. & Frouin, R. 1987. Relation between photosynthetically available radiation and total insolation at the ocean surface under cloudy skies. *Limnol. Oceanogr.*, 32, 1370-1377.
- Bautista, B., V. Rodriguez, and F. Jimenez, 1988. Short-term feeding rates of *Acartia grani* in natural conditions: diurnal variation. *J. Plankton Res.*, 10:907-920.
- Betzer, P. R., K. L. Carder, R. A. Duce, J. T. Merrill, and N. W. Tindale, 1988. Long-range transport of giant mineral aerosol particles. *Nature*, 336:568-571.
- Brock, T. D., 1978. Comment on "Loss of  $^{14}\text{C}$  activity after chemical fixation of phytoplankton"(M. W. Silver and P. J. Davoll). *Limnol. Oceanogr.*, 23:1083-1084.
- Burke, M. V., and K. H. Mann, 1974. Productivity and production: biomass ratios of bivalve and gastropod populations in an Eastern Canadian estuary. *J. Fish. Res. Board Can.*, 31:167-177.
- Carpenter, E. J., and J. S. Lively, 1980. Review of estimates of algal growth using  $^{14}\text{C}$  tracer techniques. In: *Primary productivity in the sea*, edited by P. G. Falkowski. Plenum Press, New York, p161-178.

- Cullen, J. J. 1990. On models of growth and photosynthesis in phytoplankton. *Deep-Sea Res.* Vol 37:667-683.
- Dickie, L. M., 1976. Predation, yield, and ecological efficiency in aquatic food chains. *J. Fish. Res. Board Can.*, 33:313-316.
- Dobson, F. W. & Smith, S. D., 1988. Bulk models of solar radiation at sea. *Q. Jl R. met. Soc.* 14, 165-192.
- Eppley, R. W., E. Stewart, M. R. Abbott, and R. W. Owen, 1987. Estimating ocean production from satellite-derived chlorophyll: Insights from the Eastro-pac data set. *Oceanologica Acta, Proc. Int. Symp. Equatorial Vertical Motion*, Paris, May 6-10, 1985, pp109-113.
- Eppley, R. W., E. Stewart, M. R. Abbott, and U. Heyman, 1985. Estimating ocean primary production from satellite-derived chlorophyll: Introduction to regional differences and statistics for the southern Californian bight. *J. Plankton Res.* 7:57-70.
- Evans, G. T. & J. S. Parslow, 1985. A model of annual plankton cycles. *Biological Oceanography*, 3:327-347.
- Falkowski, P. G., R. M. Greene, and R. J. Geider., 1992. Physiological limitations on phytoplankton productivity in the ocean. *Oceanography*. Vol. 5:84-91.
- Fasham, M. J. R., H. W. Ducklow and S. M. McKelvie, 1990. A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *J. Plankton Res.* 48: 591-639.
- Flagg, C. N., and S. L. Smith, 1989. On the use of the acoustic doppler current profiler to measure zooplankton abundance. *Deep-Sea Res.*, 36:455-474.
- Gieskes, W. W. C., G. W. Kraay, and M. A. Baars, 1979. Current  $^{14}\text{C}$  methods for measuring primary production: gross underestimates in oceanic waters. *Neth. J. Sea Res.*, 13:58-78.



- Gieskes, W. W. C., and A. Van Bennekom, 1973. Unreliability of the  $^{14}\text{C}$  method for estimating primary productivity in eutrophic Dutch coastal waters. *Limnol. Oceanogr.*, 18:494-495.
- Goldman, C. R., and D. T. Mason, 1961. Inorganic precipitation of carbon in productivity experiments utilizing carbon-14. *Science*, 136:1049-1050.
- Gordon, H. R., O. B. Brown, R. H. Evans, J. W. Brown, et al., 1988. A semianalytic radiance model of ocean color. *J. Geophysical Res.* 93:10,909-10,924.
- Harris, G. P., and B. B. Piccinin, 1977. Photosynthesis by natural phytoplankton populations. *Arch. Hydrobiol.*, 80:405-457.
- Hofmann, E. E., J. E. Capella, R. M. Ross, and L. B. Quetin. 1992. Models of the early life history of euphausia superba-Part I. Time and temperature dependence during the descent-ascent cycle. *Deep-Sea Res.* Vol 39:1177-1200.
- Hofmann, E. E., and J. W. Ambler. 1988. Plankton dynamics on the outer southeastern U.S. continental shelf. Part II: a time-dependent biological model. *J. Mar. Res.* Vol 46:883-917.
- Holligan, P. M., T. Aarup and S. B. Groom. 1989. The north sea satellite colour Atlas. *Continental Shelf Res.* Vol 9(8):665-765.
- Iqbal, M., 1983. *Introduction to solar radiation*, p. 390. Toronto: Academic Press.
- Iverson, R. L., H. F. Bittaker, and V. B. Myers, 1976. Loss of radiocarbon in direct use of Aquasol for liquid scintillation counting of solutions containing  $^{14}\text{C-NaHCO}_3$ . *Limnol. Oceanogr.*, 21:756-758.
- Jassby, A., & T. Platt, 1976. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 21:540-547.

- Jamart, B. M., D. F. Winter and K. Banse, 1979. Sensitivity analysis of a mathematical model of phytoplankton growth and nutrient distribution in the Pacific Ocean off the northwest US coast. *J. Plankt. Res.* 1: 267-290.
- Kirk, J. T. O., 1983. *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*, p. 401. Cambridge University Press.
- Kraus, E. B., and J. S. Turner. 1967. A one-dimensional model of the seasonal thermocline II. *Tellus*. Vol 19:98-105.
- Lean, D. R. S., and B. K. Burnison, 1979. An evaluation of errors in the  $^{14}\text{C}$  method of primary production measurement. *Limnol. Oceanogr.*, 24:917-928.
- Longhurst, A. R., 1984. The importance of measuring fluxes in marine ecosystems. In: *Flows of energy and materials in marine ecosystems, Theory and Practice*, edited by M. J. R. Fasham., Plenum Press, New York, 3-22p.
- Merrill, J. T., M. Uematsu, R. Bleck. 1989. Meteorological analysis of long range transport of mineral aerosols over the north pacific. *Journal of Geophysical Res.* 94:8584-8598.
- Miller, C. B., J. K. Johnson, and D. R. Heinle, 1977. Growth rates in the marine copepod genus *Acartia*. *Limnol. Oceanogr.*, 22:326-335.
- Mitchelson, E. G., N. J. Jacob, and J. H. Simpson. 1986. Ocean colour algorithms from the case 2 waters of the Irish Sea in comparison to algorithms from case 1 waters. *Continental Research*, 5:403-415.
- Morel, A. Y., and H. R. Gordon. 1980. Report of the working group on water color boundary layer meteorology 18:343-355.
- Morel, A. and L. Prieur, 1977. Analysis of variations in ocean color. *Limnol. Oceanogr.* 22: 709-722.
- Morel, A., 1988. Optical modeling of the upper ocean in relation to its biogenous matter content (Case I Waters). *J. Geophysical Res.* 93: 10749-10768.

- Morris, I., C. M. Yentsch, and C. S. Yentsch, 1971. The physiological state with respect to nitrogen of phytoplankton from low-nutrient subtropical water as measured by the effect of ammonium ion on dark carbon dioxide fixation. *Limnol. Oceanogr.*, 16:859-868.
- Nalewajko, C., and D. R. S. Lean, 1972. Retention of dissolved compounds by membrane filters as an error in the  $^{14}\text{C}$  method of primary production measurement. *J. Phycol.*, 8:37-43.
- Niler, P. P. 1977. 3. One-dimensional models of the seasonal thermocline. In: *The Sea*, vol. 6 (eds. E.D. Goldberg, I.N. McCave, J.J. O'Brien and J.H. Steele) J. Wiley & Sons, Inc. pp97-116.
- Paltridge, G. W. & Platt, C. M. R., 1976. *Radiative processes in meteorology and climatology*, p. 318. Amsterdam: Elsevier scientific Publishing Company.
- Parslow, J. S., and G. P. Harris, 1990. Remote sensing of marine photosynthesis. 269-290pp. IN: R. J. Hobbs, and H. A. Mooney, eds. "Remote Sensing of Biosphere Functioning." Springer-Verlag.
- Parsons, T. R. 1988. Trophodynamic phasing in theoretical, experimental and natural pelagic ecosystems. *Journal of the Oceanographical Society of Japan* Vol 44:94-101.
- Parsons, T., and T.A. Kessler 1986. Computer model analysis of pelagic ecosystems in estuarine waters. IN: S. Skreslet, ed., "The Role of Freshwater Outflow in Coastal Marine Ecosystems." Springer-Verlag, Berlin, 453 p.
- Platt, T. 1986. Primary production of the ocean water column as a function of surface light intensity: algorithms for remote sensing. *Deep-Sea Res.* 33:149-163.
- Platt, T., 1986. Primary production of the ocean water column as a function of surface light intensity: algorithms for remote sensing. *Deep-Sea Res.* 33:149-163.

- Platt, T., C. Gallegos, and W.G. Harrison, 1980. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *J. Mar. Res.*, 38:687-701.
- Platt, T., D. F. Bird, and S. Sathyendranath. 1991. Critical depth and marine primary production. *Proc. R. Soc. Lond. B* Vol 246:205-217.
- Platt, T., S. Sathyendranath, and P. Ravindran. 1990. Primary production by phytoplankton: analytic solutions for daily rates per unit area of water surface. *Proc. R. Soc. Lond. B*. Vol 241:101-111.
- Prieur, L. and A. Morel 1975. Int. Union Geophys. Geod. 16th General Assembly, Grenoble, 250-251pp.
- Prieur, L. and S. Sathyendranath, 1981. An optical classification of coastal and oceanic waters based on the specific spectral absorption curves of phytoplankton pigments, dissolved organic matter, and other particulate materials. *Limnol. Oceanogr.* 26:671-689.
- Pugh, P. R., 1973. An evaluation of liquid scintillation counting techniques for use in aquatic primary production studies. *Limnol. Oceanogr.*, 18:310-319.
- Sathyendranath, S., L. Prieur and A. Modrel 1987. An evaluation of the problems of chlorophyll retrieval from ocean colour, for case 2 waters. *Adv. Space Res.* 7:22-30.
- Schindler, D. W., and S. L. Holmgren, 1971. Primary production and phytoplankton in the Experimental Lakes Area, northwestern Ontario, and other low-carbonate waters, and a liquid scintillation method for determining <sup>14</sup>C activity in photosynthesis. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 28:189-201.
- Simpson, J. H., and J. Brown. 1987. The interpretation of visible band imagery of turbid shallow seas in terms of the distribution of suspended particulates. *Continental Shelf Research*, 7:1307-1313.
- Smith, E. L., 1936. Photosynthesis in relation to light and carbon dioxide. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A* 22:504-511.

- Smith, R. C., and Baker, K. S. 1978. The bio-optical state of ocean waters and remote sensing. *Limnol. Oceanogr.* 23:247-259.
- Spencer, J. W. 1971. Fourier series representation of the position of the sun. *Search* 2, 172.
- Steele, J. H., 1962. Environmental control of photosynthesis in the sea. *Limnol. Oceanogr.*, 7:137-150.
- Steele, J. H., and E. W. Henderson. 1992. The role of predation in plankton models. *J. Plankton Res.* 14:157-172.
- Sterns, D. E., 1986. Copepod grazing behavior in simulated natural light and its relation to nocturnal feeding. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 30:65-76.
- Swartzman, G. L., and S. P. Kaluzny, 1987. Ecological simulation primer, Macmillan.
- Taguchi, S., and T. Platt, 1977. Assimilation of  $^{14}\text{CO}_2$  in the dark compared to phytoplankton production in a small coastal inlet. *Est. Coast. Mar. Sci.*, 5:679-684.
- Toratani, M., and H. Fukushima. 1993 Atmospheric correction scheme for ocean color remote sensing in consideration to asian dust aerosol. Proc. IGARSS '93, IEEE (submitted).
- Van Eijk, A. M. J., and G. de Leeuw. 1992. Modeling aerosol particle size distributions over the north sea. *Journal of Geophysical Res.* 97:14417-14429.
- Viollier, M. and B. Sturm. 1984. CZCS data analysis in turbid coastal water. *Journal of Geophysical Research*, 89:4977-4985.
- Vollenweider, R. A., and A. Nauwerck, 1961. Some observations on the  $\text{C}^{14}$  method for measuring primary production. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 14:134-139.

- Walsh, J.J., 1975. A spatial simulation model of the Peru upwelling ecosystem. *Deep-sea Res. Oceanogr. Abstr.*, 22:201-236.
- Wroblewski, J. S. 1980. A simulation of the distribution of *acartia clausi* during Oregon upwelling, August 1973. *J. Plankton Res.* 2:43-68.
- Wroblewski, J. S. 1982. Interaction of currents and vertical migration in maintaining *calanus marshallae* in the Oregon upwelling zone-a simulation. *Deep-Sea Res.* 29:665-686.
- Wroblewski, J. S., and J. J. O'Brien. 1981. On modeling the turbulent transport of passive biological variables in aquatic ecosystems. *Ecol. Mod.*, 12:29-44.

