

노래미, *Agrammus agrammus*의 日週攝食活動에 關한 數理的 接近

金鍾觀·姜龍柱*

韓國海洋研究所 海洋生物研究室·*釜山水產大學校 海洋生物學科

Mathematical Approaches Related to Daily Feeding Activities of Rock Trout, *Agrammus agrammus*

Chong-Kawn KIM and Yong-Joo KANG*

Biological Oceanography Laboratory, KORDI, Ansan P. O. Box 29,

Seoul 425-600, Korea

*Department of Marine Biology, National Fisheries University of Pusan

Pusan 608-737, Korea

This study was tried for a mathematical approaches related to daily fluctuations in the stomach fullness of *Agrammus agrammus*. The specimen was collected by angling and gill net from September 1984 to August 1985 off Shinsudo, Samchonpo.

Fullness of the stomachs was increased in the early morning and the late afternoon, decreased in the late morning, at noon, and during the night. That is, feeding activity of the fish was more intense at sunrise and sunset. Daily feeding activity of the fish in a day was divided into the time period of gastric evacuation and both feeding and gastric evacuation. Stomach fullness with the lapse of time in the time period of gastric evacuation was geometrically decreased. Stomach fullness in the time period of both feeding and gastric evacuation was affected by gastric evacuation rates, feeding rates, and maximum fullness of the stomach. These parameters were able to estimate from the method estimating the regression coefficient in the relationship between the time(t) and the stomach fullness(F_t), or between stomach fullnesses at the time t and $t+\Delta t$. The rates of feeding and gastric evacuation were the highest in spring and the lowest in winter.

The relationships between time(t) and stomach fullness(F_t) in the time period of gastric evacuation and both feeding and gastric evacuation induced from hypotheses were respectively as follows.

$$F_t = F_{t_0} e^{-r(t-t_0)}$$

$$F_t = F_{\infty} - (F_{\infty} - F_{t_0}) e^{-(p+r)(t-t_0)}$$

序 論

沿岸生物群集에서 먹이 그물(food web)이나營養段階間에 物質의 流動을 파악하기 위해서는 攝食者(predator)와 被食者(pre)間에 攝食關係의 究明이 必要하다. 특히, 物質流動의 定量的 分析을

위해서는 捕食者의 攝食量이 推定되어야 하며, 이를 위해서는 攝食量 推定法에 關한 研究가 先決되어야 한다.

魚類의 攝食量 推定法은 實驗室에서 飼育을 통하여 推定하는 方法(Hunt, 1960; Molnar and Tölg, 1962; Johnson, 1966; Brett and Higgs, 1970; Peters

and Hoss, 1974)과 自然에서 採集된 魚體의 日週 攝食活動에 관한 數理모델로부터 推定하는 方法 (Darnell and Meierotto, 1962; Nakashima and Leggett, 1978; Cochran, 1979; Andersen, 1985; Pennington, 1985)으로 大別된다. 最近에 와서 前者의 方法은 飼育條件에 따라 攝食量이 달라지는 문제점을 가지고 있어서 後者의 方法을 많이 利用하고 있다.

後者의 方法에서 攝食量 推定에 필요한 魚類 攝食活動의 日週變化를 나타내는데 使用된 資料는 現在까지 胃內容物의 重量이었다. 즉, 하루동안에 時間別 胃內容物의 重量이 어떻게 變하는가에 대한 假說을 設定하여 模型을 세우고 있다. 그러나, 胃內容物의 重量은 同一時間帶에서도 魚體의 크기에 따라 變化가 심하여 攝食活動의 日週變化를 나타내기에는 適合性이 결여되어 있는 것으로 나타났다.

따라서, 本 調査에서는 이를 좀더 改善하기 위하여 胃內容物의 重量을 魚體重量에 대해 標準化한 胃滿腹度로써 魚類 攝食活動의 日週變化를 나타내었다. 이의 調査對象魚種은 노래미(*Agrammus agrammus*)이며, 이의 胃滿腹度 日週變化에 관한 數理모델은 向後 이 魚種의 攝食量 推定에 使用될 것이다.

材料 및 方法

本 調査에 使用된 標本은 慶尙南道 三千浦市에서 南方 2km 떨어진 新樹島(東經 128° 04', 北緯 34° 54')의 沿岸에서 1984年 9월부터 1985年 8월 사이에 採集된 것이다(Fig. 1).

魚體는 줄낙시 또는 대낙시를 使用하여 主로 採集하였고, 一部는 三重刺網을 使用하여 採集하였다. 三重刺網에 의한 採集標本은 投網後 1時間 間隔으로 揚網하여 魚體를 收去하였다. 採集된 魚體는 採集 즉시 採集時刻를 表示한 標識을 附着시키고 10% 포르말린 溶液을 腹腔注射하였다. 그 後 全長(mm)과 全重(mg)을 잰 다음 解剖하여 胃를 떼어내어 胃重量을 測定하였다. 그리고, 胃를 切開하여 胃內容物을 分離한 다음 空胃의 重量을 달아서 胃內容物을 제거하기 前의 胃重量에서 胃內容物을 제거한 空胃의 重量을 減하여 이 差異 重量을 胃內容物의 重量으로 하였다.

胃滿腹度(fullness of stomach)는 胃內容物의 重量을 魚體의 體重으로 나눈 값에 100을 곱하여 나

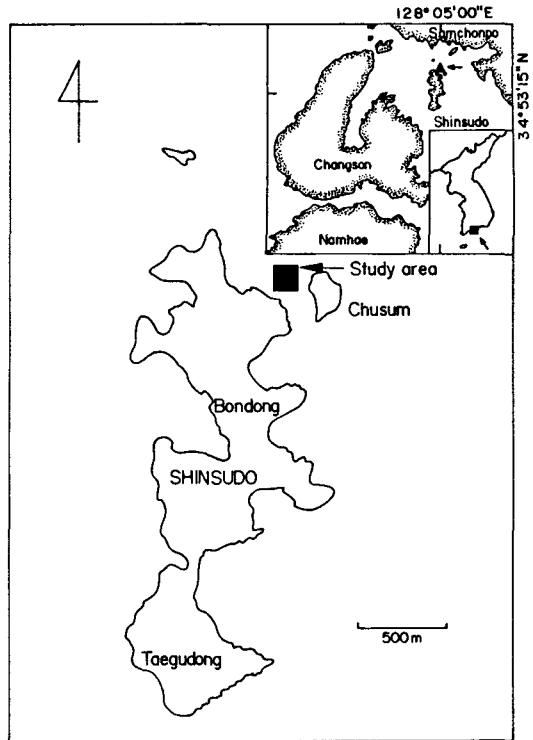


Fig. 1. Location of the study of Shinsudo, Samchonpo, Korea.

타났다. 魚體의 體重은 魚體의 總重量에서 胃內容物의 重量을 제거한 값으로 하였다.

胃滿腹度の 日週變化는 胃滿腹度 값을 0.25의 級間隔으로 나누어 1時間 單位의 時間帶別로 階級別 度數를 求하여 히스토그램(histogram)으로 나타내었고, 時間帶別 平均 胃滿腹度값을 代表值로 하여 季節別 胃滿腹度の 日週變動을 分析하였다. 胃滿腹度の 日週變化에서 胃滿腹度가 增加하는 時間帶를 攝食과 胃排出(gastric evacuation)이 同時에 일어나는 時間帶로 간주하였고, 胃滿腹度가 減少하는 時間帶를 胃排出 時間帶로 간주하였다.

모델의 適合性은 모델로부터 推定된 時間別 胃滿腹度の 理論値와 觀察値를 比較檢討하여 파악하였다. 胃滿腹度の 理論値 推定에 必要한 모델의 파라메타(parameters)인 攝食率, 胃排出率, 胃의 最大 滿腹度(maximum fullness of stomach), 胃의 最大 收容滿腹度(capacity fullness of stomach) 등은 胃滿腹度の 季節別 日週變化에서 胃排出 時間帶와 攝食과 胃排出이 同時에 일어나는 時間帶를 區分하여 區間時間帶別로 파악하였다.

結 果

1. 胃滿腹度の 日週變化

調査期間동안 採集된 標本の 尾數, 魚體의 크기, 胃滿腹度の 範圍를 月別로 나타낸 結果는 Table 1 과 같다. 月平均 49尾 採集하여 總 587尾 標本되었다. 이들의 全長範圍는 9.5~21.8cm였고, 胃滿腹度の 範圍는 0.13~4.83이었다.

月別 採集된 標本 中 胃의 保存狀態가 좋지 않은 標本을 제외한 나머지 標本들을 季節別로 聚合하여 하루의 時間帶別로 採集尾數와 平均 胃滿腹度를 나타낸 結果는 Table 2와 같다. 하루 24時間 中 採集尾數가 많은 時間帶는 四季節에서 04:00~09:00와 14:00~18:00였다. 胃滿腹度도 하루 中 이 時間帶에서 높은 값을 나타내었다.

胃滿腹度の 階級別 度數를 季節別 時間帶別로 나타내어 時間帶別로 平均 胃滿腹度の 變化推移로써 노래미 胃滿腹度の 日週變化를 追跡하여 보면 (Fig. 2), 季節別로 약간의 差異를 보이긴 하지만 一般的으로 胃滿腹度는 해뜰 무렵인 새벽(04:00~06:00)부터 아침(07:00~08:00)까지는 增加하다가 아침 以後 正午무렵까지는 減少하고 正午가 지나 午後가 始作되면 增加한다. 增加된 胃滿腹度는 해질 무렵인 늦은 午後(17:00~19:00)를 頂點으로 하여 다음날 새벽까지 減少하는 日週變化를 나타냈다. 여름에는 다른 季節에 비해 正午무렵에 胃滿腹度の 一時的인 增加가 한 차례 더 있었다.

이와 같은 胃滿腹度の 日週變化를 관찰하고 이를 數理化하기 위하여 다음과 같은 假定을 두고 노래미의 日週攝食活動에 關한 數理的 接近을 시도하였다.

2. 假 定

- 1) 하루 동안에 環境에 있는 먹이 生物의 分布 密度는 一定하다.
- 2) 單位時間當 攝食量과 胃排出量(胃에서 消化되어 腸으로 排出되는 量)은 魚體의 胃滿腹度(또는 胃空腹度)에 의해 決定된다(比例한다).
- 3) 하루 동안에 魚體의 體重은 變함이 없다.
- 4) 胃排出은 하루내내 계속 일어난다.
- 5) 攝食은 하루의 特定時間帶에서만 일어난다.

3. 胃滿腹度

時刻 t에 있어서 魚體의 胃滿腹度, 胃內容物의 重量, 體重을 各各 F_t, S_t, W_t 라 하면

$$F_t = \frac{S_t}{W_t} \times 100 \dots\dots\dots (1)$$

이며, 單位時間 dt에 대한 F_t 의 變化量 $\frac{dF_t}{dt}$ 는

$$\frac{dF_t}{dt} = \frac{1}{W_t} \frac{dS_t}{dt} \times 100 \dots\dots\dots (2)$$

이다.

4. 攝 食

노래미 1尾가 먹이를 最大로 收容할 수 있는 胃의 容量을 K, 이 때의 胃滿腹度를 F_k , 單位時間當 攝食率을 p라 할 때, 單位時間 dt에 대해 攝食에 의한 胃內容物 重量의 變化量 $\left(\frac{dS_t}{dt}\right)_p$ 은 假定 2)에 의해

Table 1. Sampling periods, number of samples, total length, and stomach fullness of *Agrammus agrammus* collected at Shinsudo, Samchonpo from September 1984 to August 1985

Sampling period	Number of samples	Total length(cm)	Stomach fullness
Sept. 9 ~ Sept. 27, 1984	38	11.0 ~ 21.8	0.15 ~ 3.00
Oct. 4 ~ Oct. 29, 1984	64	10.2 ~ 21.1	0.42 ~ 4.32
Nov. 11 ~ Nov. 28, 1984	45	11.7 ~ 21.2	0.13 ~ 3.11
Dec. 5 ~ Dec. 27, 1984	35	11.2 ~ 21.3	0.14 ~ 3.77
Jan. 13 ~ Jan. 27, 1985	28	10.7 ~ 19.9	0.80 ~ 4.68
Feb. 10 ~ Feb. 25, 1985	68	11.0 ~ 20.4	1.30 ~ 4.83
Mar. 10 ~ Mar. 28, 1985	42	11.4 ~ 21.1	1.18 ~ 4.71
Apr. 16 ~ Apr. 17, 1985	33	9.5 ~ 21.8	1.56 ~ 4.35
May 16 ~ May 25, 1985	55	10.0 ~ 21.1	0.18 ~ 4.46
June 18 ~ June 26, 1985	71	13.5 ~ 18.7	0.55 ~ 3.86
July 13 ~ July 28, 1985	50	10.5 ~ 21.8	0.89 ~ 3.09
Aug. 18 ~ Aug. 27, 1985	58	11.6 ~ 21.0	0.63 ~ 3.37

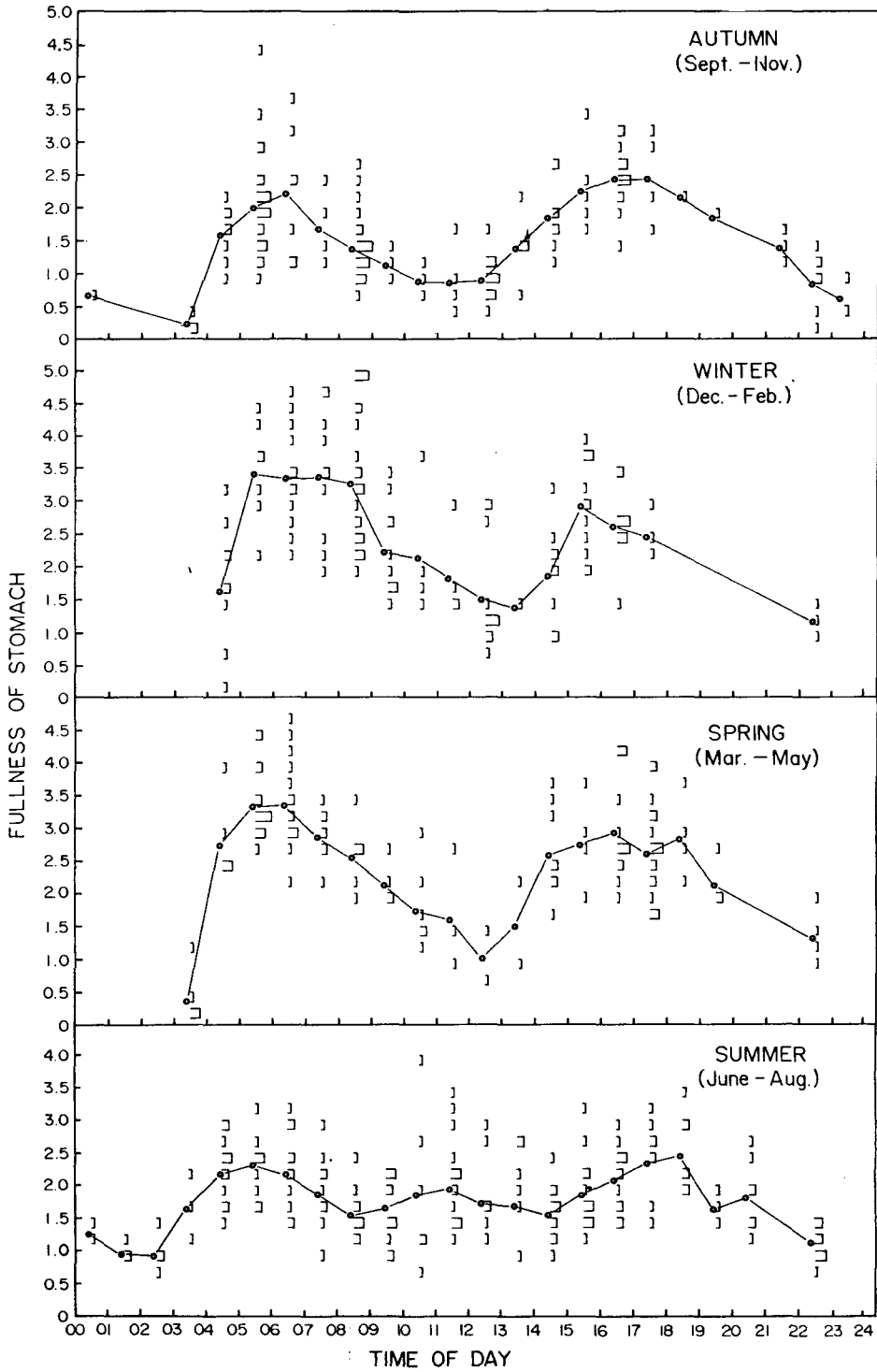


Fig. 2. Fullness of *A. agrammus* stomachs in relation to different time of day.

$$\left(\frac{dS_t}{dt}\right)_p = p(K - S_t) \dots\dots\dots (3)$$

가 되며, 式(1)을 S_t 에 대한 꼴로, 式(2)를 dS_t/dt 에 대한 꼴로 나타내어 式(3)에 代入하면

$$W_t \left(\frac{dF_t}{dt}\right)_p = p(W_t F_k - W_t F_t) \dots\dots\dots (4)$$

가 되며

$$\left(\frac{dF_t}{dt}\right)_p = p(F_k - F_t) \dots\dots\dots (5)$$

가 된다. 式(5)를 풀어서 攝食時間帶에 있어서 時間 t 에 대한 F_t 의 變化關係를 나타내면

$$F_t = F_k(1 - e^{-p(t-t_0)}) \dots\dots\dots (6)$$

와 같이 된다. 여기서 t_0 는 攝食開始初의 時刻를 의미한다. 式(6)에서 攝食時間이 無限히 길어져서 時間 t 가 無限大가 되면 F_t 는 F_k 에 수렴하게 된다 (Fig. 3).

5. 胃排出

魚體가 攝食한 먹이 生物을 胃에서 消化하여 腸으로 내보내는 胃排出率을 r 이라 할 때, 單位時間 dt 에 대해 胃排出에 의한 胃內容物 重量의 變化量 $\left(\frac{dS_t}{dt}\right)_r$ 은 假定 2)에 의하여

$$\left(\frac{dS_t}{dt}\right)_r = -rS_t \dots\dots\dots (7)$$

가 되며, 式(1)과 (2)를 S_t 와 dS_t/dt 에 대한 꼴로 各各 나타내어 式(7)에 代入하면

$$W_t \left(\frac{dF_t}{dt}\right)_r = -rW_t F_t \dots\dots\dots (8)$$

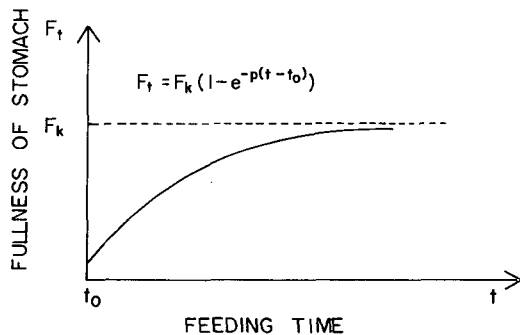


Fig. 3. A diagram showing how stomach fullness in changing according to feeding time.

가 되어

$$\left(\frac{dF_t}{dt}\right)_r = -rF_t \dots\dots\dots (9)$$

가 된다. 式(9)를 풀어서 胃排出 時間帶에 있어서 時間 t 에 대한 F_t 의 變化關係를 나타내면

$$F_t = F_{t_0} e^{-r(t-t_0)} \dots\dots\dots (10)$$

와 같이 된다. 여기서 F_{t_0} 는 胃排出 開始初의 胃滿腹度를 의미하고 t_0 는 이 때의 時刻를 의미한다. 式(10)에서 胃排出時間이 無限히 길어져서 時間 t 가 無限大가 되면 F_t 는 0에 接近하게 된다 (Fig. 4).

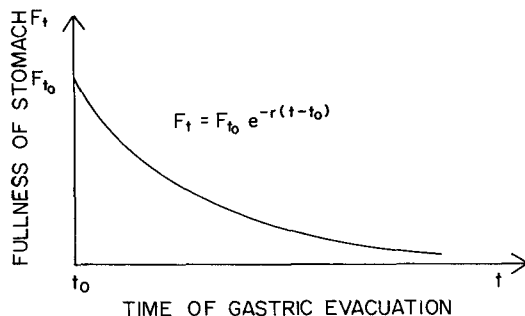


Fig. 4. A diagram showing how stomach fullness in changing according to time of gastric evacuation.

6. 하루 中 時刻 t 에서 胃內容物의 重量變化

하루 中 胃內容物의 重量은 攝食과 胃排出에 의하여 변한다. 하루 中에서 胃排出는 계속 일어나고 攝食은 特定時間帶에서만 일어난다고 본다면, 하루 中 胃內容物의 重量變化가 일어나는 時間帶는 크게 두가지로 區分할 수 있다. 즉, 攝食은 없고 胃排出만 일어나는 時間帶와 攝食과 胃排出이 同時에 일어나는 時間帶로 區分할 수 있다.

가. 攝食은 없고 胃排出만 일어나는 時間帶
單位時間 dt 에 대한 F_t 의 變化量을 나타내는 dF_t/dt 는 式(9)에 의해

$$\frac{dF_t}{dt} = \left(\frac{dF_t}{dt}\right)_r = -rF_t \dots\dots\dots (11)$$

와 같으며, 이를 풀면 式(10)과 같고, 時間 t 와 F_t 의 關係를 그래프로 나타낸 結果는 Fig. 4와 같다.

나. 攝食과 胃排出이 同時에 일어나는 時間帶
單位時間 dt 에 대한 F_t 의 變化量을 나타내는 dF_t/dt 는 式(5)와 (9)에 의해

$$\frac{dF_t}{dt} = \left(\frac{dF_t}{dt}\right)_p + \left(\frac{dF_t}{dt}\right)_r = p(F_k - F_t) - rF_t \dots\dots\dots (12)$$

와 같이 되며, 이를 풀면

$$F_t = \frac{pF_k}{p+r} - \left(\frac{pF_k}{p+r} - F_{t_0}\right)e^{-(p+r)(t-t_0)} \dots (13)$$

가 된다. 여기서 攝食時間을 충분히 준다면 즉, 時間 t 가 ∞ 일 때 F_t 가 F_{∞} 이라 하면 式 (13)에서

$$F_{\infty} = \frac{pF_k}{p+r} \dots\dots\dots (14)$$

이다. 式 (14)를 式 (13)에 代入하여 攝食과 胃排 出이 同時에 일어나는 時間帶에서 時間 t 에 대한 F_t 의 變化關係를 나타내면

$$F_t = F_{\infty} - (F_{\infty} - F_{t_0})e^{-(p+r)(t-t_0)} \dots\dots\dots (15)$$

와 같고, 이를 그래프로 나타낸 結果는 Fig. 5와 같다. Fig. 5에서 F_k 는 魚體가 攝食한 먹이를 전혀 胃排 出시키지 않고 계속 胃에 收容한다고 가정했을 때 胃가 最大로 收容할 수 있는 容量의 滿腹度를 나타내고, F_{∞} 은 魚體가 攝食한 먹이 中 먼저 攝食 한 것은 消化에 의해 胃排 出되고 胃에 남을 수 있는 最大量의 滿腹度를 의미한다.

다. 노래미의 日週攝食活動

위에서 論議한 하루 中 胃排 出 時間帶와 攝食과 胃排 出이 同時에 일어나는 時間帶에서 時間 t 와 F_t 의 關係를 利用하여, 하루 24時間을 胃排 出 時

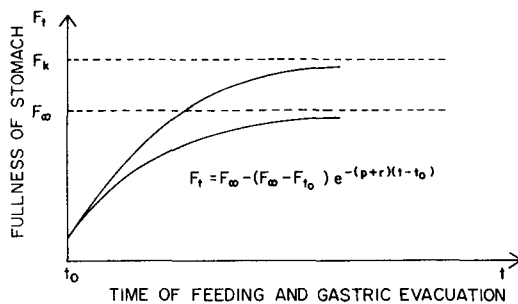


Fig. 5. A diagram showing how stomach fullness in changing according to time of both feeding and gastric evacuation.

間帶와 攝食과 胃排 出이 同時에 일어나는 時間帶로 임의로 나누어 時間 t 에 따른 F_t 의 日週變化를 나타내는 模型圖는 Fig. 6과 같다. Fig. 2와 Fig. 6을 비교하여 보면 胃滿腹度의 日週變化에서 實際觀察에 의한 變化型과 理論의 模型에 의한 變化型은 서로 類似함을 알 수 있었다.

7. 파라메타(parameters)의 推定

하루 中 時刻 t 에서 胃內容物의 重量變化를 나타내는 式 (11)과 (15)에서 求해야 할 파라메타는 單位時間當 胃排 出率(r), 攝食率(p), 胃의 最大收容 滿腹度(F_k), 胃의 最大滿腹度(F_{∞})이다.

가. 胃排 出率(r)

胃排 出率은 두가지 方法으로 推定할 수 있었다.

1) 第1方法

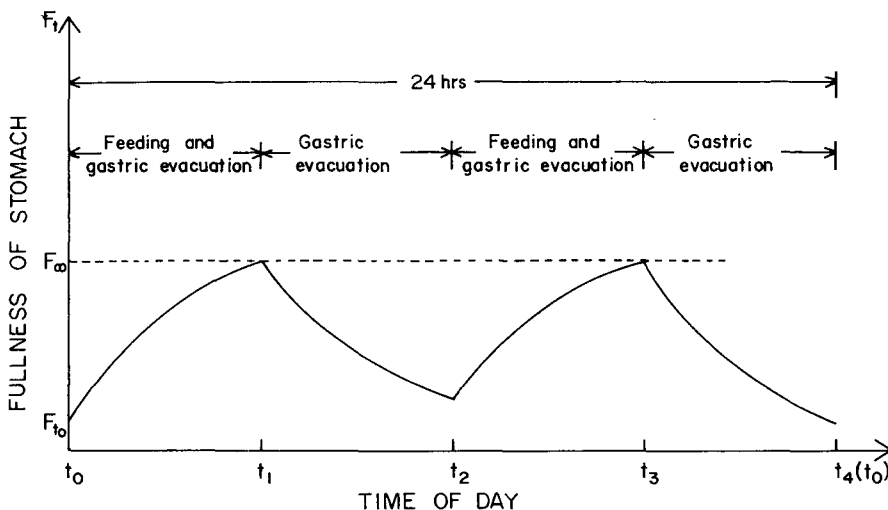


Fig. 6. A diagram showing how stomach fullness in changing according to time elapsed in a day.

式 (10)에서 양변에 自然對數 \ln 을 취하면

$$\ln F_t = \ln F_{t_0} - r(t - t_0) \quad \dots\dots\dots (16)$$

이다. 여기서 $\ln F_t = Y$, $\ln F_{t_0} = A$, $r = B$, $t - t_0 = X$ 라 두면 式 (16)은 $Y = A + BX$ 와 같이 1次 直線式이 되어 胃排出 時間帶에서 時間 t 와 F_t 間的 回歸關係式에서 回歸係數를 推定하는 方法으로부터 胃排出率(r)을 求할 수 있다. 즉,

$$r = \frac{\sum(t - t_0) \cdot \ln F_t - \{\sum(t - t_0) \cdot \sum \ln F_t\} / n}{\sum(t - t_0)^2 - \{\sum(t - t_0)\}^2 / n} \quad \dots\dots\dots (17)$$

이다. 여기서 n 은 標本數이다.

2) 第2方法

式 (10)에서 時點 t 에서 Δt 時間後의 F_t 는 $F_{t+\Delta t}$ 가 되며, 이 때의 $F_{t+\Delta t}$ 는

$$F_{t+\Delta t} = F_t e^{-r\Delta t} \quad \dots\dots\dots (18)$$

이다. 이 式은 절편이 없이 원점을 지나는 回歸關係式이며 이로부터 胃排出率(r)은

$$r = \frac{1}{\Delta t} \ln \frac{\sum F_t \cdot \sum F_{t+\Delta t}}{\sum F_t^2} \quad \dots\dots\dots (19)$$

로써 求할 수 있다.

나. 攝食率(p)

式 (15)에서 時點 t 에서 Δt 時間後의 F_t 는 $F_{t+\Delta t}$ 가 되며, 이 때의 $F_{t+\Delta t}$ 는

$$F_{t+\Delta t} = F_{\infty}(1 - e^{-(p+r)\Delta t}) + F_t e^{-(p+r)\Delta t} \quad \dots (20)$$

이다. 여기서 $F_{t+\Delta t} = Y$, $F_{\infty}(1 - e^{-(p+r)\Delta t}) = A$, $F_t = X$, $e^{-(p+r)\Delta t} = B$ 라 두면 式 (20)은 $Y = A + BX$ 와 같이 1次 直線式이 되어 式 (16)으로부터 式 (17)을 求하는 것과 同一한 方法으로 攝食率(p)을 求할 수 있다. 즉,

$$e^{-(p+r)\Delta t} = \frac{\sum F_t \cdot F_{t+\Delta t} - (\sum F_t \cdot \sum F_{t+\Delta t}) / n}{\sum F_t^2 - (\sum F_t)^2 / n}$$

에서

$$p = r - \frac{1}{\Delta t} \ln \frac{\sum F_t \cdot F_{t+\Delta t} - (\sum F_t \cdot \sum F_{t+\Delta t}) / n}{\sum F_t^2 - (\sum F_t)^2 / n} \quad \dots\dots\dots (21)$$

이다. 여기서, r 은 式 (17) 또는 (19)로부터 求한 값을 사용한다.

다. 胃의 最大滿腹度(F_{∞})

式 (20)의 F_t 와 $F_{t+\Delta t}$ 間的 回歸式에서 절편 $F_{\infty}(1 - e^{-(p+r)\Delta t})$ 는 1次 함수의 절편을 求하는 것과 同一한 方法으로 求할 수 있다. 즉,

$$F_{\infty}(1 - e^{-(p+r)\Delta t}) = \frac{\sum F_t^2 \cdot \sum F_{t+\Delta t} - \sum F_t \cdot \sum (F_t \cdot F_{t+\Delta t})}{n \sum F_t^2 - (\sum F_t)^2}$$

에서

$$F_{\infty} = \frac{1}{1 - e^{-(p+r)\Delta t}} \frac{\sum F_t^2 \cdot \sum F_{t+\Delta t} - \sum F_t \cdot \sum (F_t \cdot F_{t+\Delta t})}{n \sum F_t^2 - (\sum F_t)^2} \quad \dots\dots\dots (22)$$

로써 求할 수 있다.

라. 胃의 最大收容滿腹度(F_k)

式 (14)로부터 胃의 最大收容滿腹度(F_k)는

$$F_k = \frac{p+r}{p} F_{\infty} \quad \dots\dots\dots (23)$$

로써 求할 수 있다.

8. 適用例

本 研究에서 究明된 노래미 胃滿腹度의 日週變化를 나타내는 數理的 모델이 自然으로부터 觀察된 狀況에 잘 부합되는 지를 알아보기 위하여 Table 2와 Fig. 2의 資料로부터 하루 中 胃排出 時間帶와 攝食 및 胃排出이 同時에 일어나는 時間帶를 區分하여 區間時間帶別 攝食率(p), 胃排出率(r), 胃의 最大滿腹度(F_{∞}), 胃의 最大收容滿腹度(F_k)를 推定하였으며, 그 結果는 Table 3과 같다. Table 3의 資料를 式 (18)과 (20)에 代入하여 하루 24時間을 1時間單位로 나누어 時間別 胃滿腹度를 計算하여 이 計算値와 觀察値 間을 季節別로 比較檢討하였다(Fig. 7). 그 結果 四季節에서 計算値는 觀察値를 잘 반영하여 이들 間에 有意한 差異는 없었다($p > 0.05$). 따라서, 노래미 胃滿腹度의 日週變化를 數理的으로 接近한 本 調査의 結果가 胃滿腹度의 日週變化를 나타내는 數理모델로서 적합함을 알 수 있었다.

考 察

魚類의 胃滿腹度는 하루 동안에 時時刻刻 달랐다. 하루 中 魚體體重의 變化가 없다고 假定한다면, 이는 胃內容物의 重量이 隨時로 달라짐을 말해주는 것으로, 魚體의 攝食活動이 하루에서도 어느 特定時間帶에서 왕성하게 일어나고 있음을 意味한다. 本 研究의 結果에서 胃滿腹度가 하루에 두 차례씩 크게 增加함을 볼 때, 本 魚種의 主攝食活動은 하루 中 午前과 午後에 各 1回씩 두 번 일어나고 있음을 알 수 있었다. 이와 같은 攝食 리듬은 肉食性 魚類에서 많이 볼 수 있다(Darnell and Meierotto,

Table 2. Number of individuals, mean fullness of the stomachs by season and time of the day of *A. agrammus* collected at Shinsudo, Samchonpo from September 1984 to August 1985

Time of day	Autumn(Sept.~Nov.)		Winter(Dec.~Feb.)		Spring(Mar.~May)		Summer(June~Aug.)	
	Number	MFS* ¹	Number	MFS	Number	MFS	Number	MFS
0~ 1	1	0.71	0	-	0	-	2	1.25
1~ 2	0	-	0	-	0	-	3	0.96
2~ 3	0	-	0	-	0	-	4	0.93
3~ 4	3	0.24	0	-	5	0.39	3	1.65
4~ 5	8	1.57	9	1.62	5	2.75	12	2.17
5~ 6	22	2.02	7	3.42	15	3.34	9	2.23
6~ 7	7	2.24	12	3.33	14	3.36	11	2.19
7~ 8	4	1.65	10	3.35	8	2.85	9	1.87
8~ 9	19	1.30	23	3.28	6	2.55	9	1.54
9~10	3	1.15	10	2.21	4	2.13	11	1.65
10~11	3	0.87	4	2.13	6	1.75	6	1.88
11~12	4	0.87	4	1.80	3	1.62	14	1.93
12~13	12	0.89	11	1.51	2	1.00	6	1.72
13~14	5	1.35	1	1.35	2	1.50	6	1.67
14~15	8	1.85	9	1.84	8	2.60	11	1.53
15~16	5	2.28	12	2.88	4	2.75	12	1.87
16~17	14	2.42	10	2.57	13	2.92	12	2.07
17~18	4	2.45	3	2.45	18	2.59	8	2.34
18~19	1	2.15	0	-	4	2.83	7	2.44
19~20	1	1.83	0	-	3	2.12	3	1.62
20~21	0	-	0	-	0	-	7	1.79
21~22	3	1.37	0	-	0	-	0	-
22~23	7	0.85	3	1.12	4	1.30	9	1.13
23~24	2	0.60	0	-	0	-	0	-

*¹ Mean fullness of the stomach

Table 3. Estimated parameters based on stomach fullness of *A. agrammus*. p=feeding rates per hour, r=gastric evacuation rates per hour, F_∞=maximum fullness of the stomach, F_k=capacity fullness of the stomach

Season	Period	Time period of feeding and gastric evacuation	Time period of gastric evacuation	p (hr ⁻¹)	r (hr ⁻¹)	F _∞	F _k
Autumn	1st	03:30~06:30	06:30~12:30	0.795	0.205	2.332	2.933
	2nd	12:30~17:30	17:30~03:30	0.170	0.168	2.847	5.661
Winter	1st &	04:30~07:30	07:30~13:30	0.767	0.120	3.420	3.955
	2nd	13:30~15:30	13:30~04:30				
Spring	1st	03:30~06:30	06:30~12:30	1.354	0.164	3.428	3.843
	2nd	12:30~18:30	18:30~03:30	0.388	0.230	2.887	4.598
Summer	1st	02:30~05:30	05:30~08:30	0.622	0.106	2.420	2.832
	2nd	08:30~11:30	11:30~14:30	0.235	0.078	2.175	2.897
	3rd	14:30~18:30	18:30~02:30	0.136	0.161	2.837	6.196

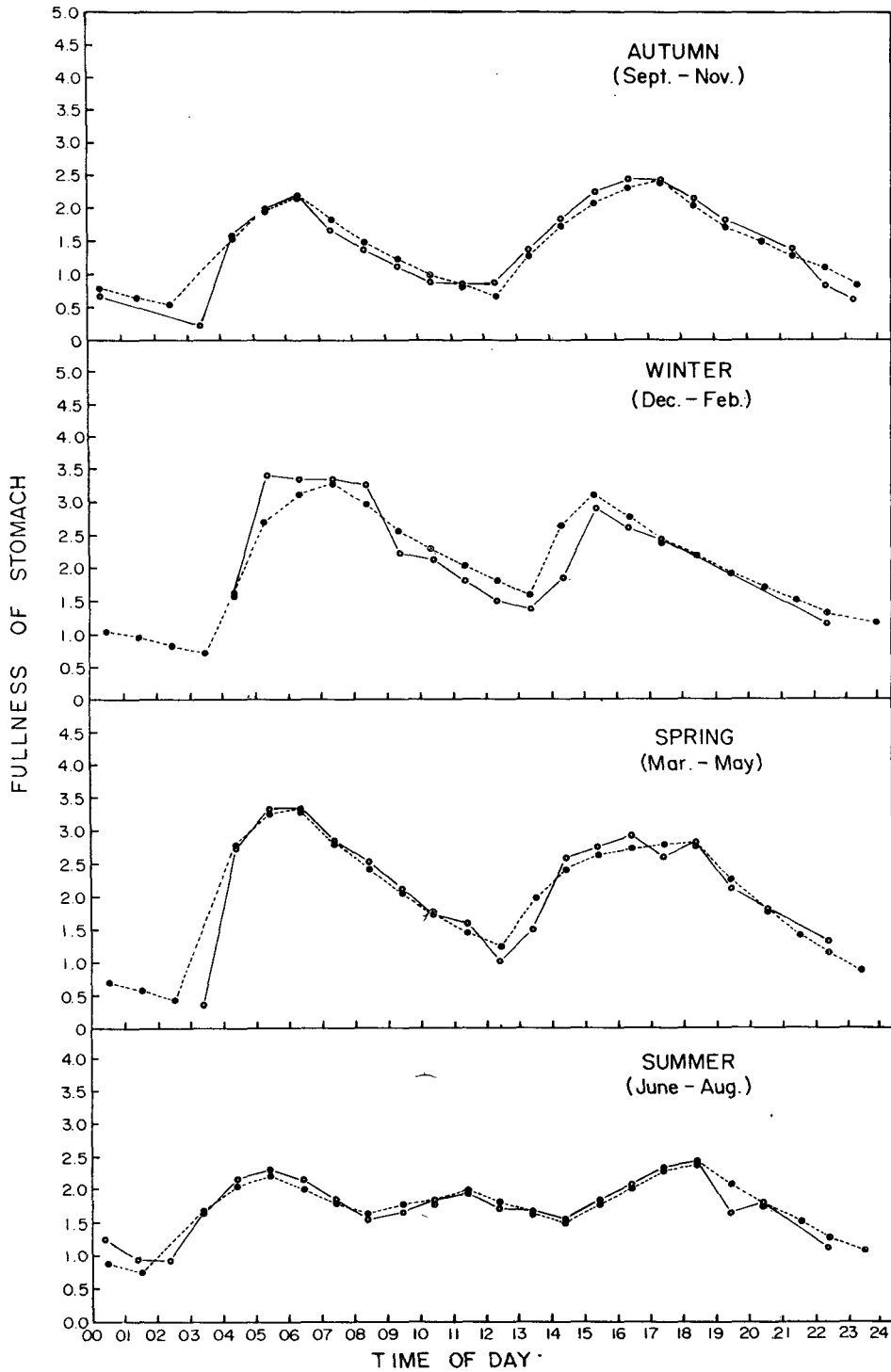


Fig. 7. Comparison of observed fullness of the stomachs with calculated values of *A. agrammus*.
 ○—○, observed values; ●—●, calculated values.

1962; Steigenberger and Larkin, 1974; Nakashima and Leggett, 1978; Helfman, 1981). 本種의 胃內容物에서 端脚類(Amphipods)에 속하는 小形甲殼類가 많이 관찰된 점(金·姜, 1986)은 노래미가 肉食性 魚類임을 반영하였다.

노래미의 攝食率は 午後보다 午前에서 높았다. 이를 통해 本種의 攝食活動이 午後보다 午前에서 더 活潑하다는 것을 알 수 있었다. 이는 夜間에 空腹狀態로 있다가 日出이 시작됨과 동시에 먹이 生物이 보이기 始作하면 積極的인 攝食活動을 開始하기 때문인 것으로 생각된다.

魚類의 攝食率과 胃排出率은 季節에 따라 달랐다. 水溫과 魚類의 消化酵素의 活性能力, 胃의 水素이온 濃度, 胃의 蠕動運動 等과의 關係를 分析한 研究報告에 의하면(Tyler, 1970), 水溫이 變함에 따라 魚類의 消化機能은 달라진다. 水溫과 胃排出率間의 關係를 보면, 水溫이 5℃에서 23.5℃의 範圍에서는 水溫이 增加함에 따라 胃排出率이 增加하였지만, 水溫이 23.5℃ 以上일 때는 水溫이 上昇함에 따라 胃排出率이 減少한다(Brett and Higgs, 1970). 本 海域에서 魚類 採集時 測定한 季節別 平均水溫이 봄에 12.7℃, 여름에 23.7℃, 가을에 14.7℃, 겨울에 4.9℃였음을 감안할 때, 本 魚種의 攝食率과 胃排出率은 봄과 가을에 높고 여름과 겨울에 낮은 것은 水溫의 變化에 따른 結果가 아닌가 생각된다(Brett, Shelbourn and Shoop, 1969; Brett and Higgs, 1970; Steigenberger and Larkin, 1974; Doble and Eggers, 1978).

그리고, 攝食率은 봄에 가장 높았던 것은 이 種의 生殖期가 겨울인 점을 감안할 때(姜·李, 1982; 金·姜, 1991), 生殖活動으로 인해 消耗된 體力를 補充하기 위하여 다른 季節보다 봄에 많이 먹었던 것으로 생각되며, 한편으로는 봄의 環境條件이 이 種의 代謝機能을 促進시키기 때문이 아닌가 생각된다.

한편, 攝食率과 胃排出率은 同一季節 中에서도 하루의 區間時間帶別로 달랐다. 따라서, 胃滿腹度의 日週變化를 나타내는 數理모델로부터 季節別 하루의 單位時間帶別로 理論的인 胃滿腹度を 求하기 위해서는 어느 區間時間帶로부터 推定된 攝食率과 胃排出率을 적용하여야 할 지 몰랐다. 이에 대해 5가지의 경우를 생각해 보았다. 첫째는 하루 中 처음 區間時間帶(즉, 午前的 區間時間帶)의 資料로부터 推定된 攝食率과 胃排出率을 모델에 代入하여 하루의 單位時間帶別로 理論的인 胃滿腹度を 求하고, 둘째는 하루 中 두번째 區間時間帶(즉, 午後的 區間時間帶)의 資料로부터 推定된 攝食率

과 胃排出率으로써, 셋째는 하루 中 처음과 두번째 區間時間帶의 資料를 모두 합하여 이로부터 推定된 攝食率과 胃排出率으로써, 넷째는 하루 中 처음과 두번째 區間時間帶別로 각기 推定된 두 率을 平均하여 推定된 攝食率과 胃排出率으로써 하루의 單位時間帶別로 理論的인 胃滿腹度を 各各 求하였다. 다섯째는 하루 中 區間時間帶別로 推定된 各各의 攝食率과 胃排出率을 그 해당 區間時間帶別로 적용하여 하루의 單位時間帶別로 胃滿腹度を 求하였다. 그리고나서, 하루의 單位時間帶別 胃滿腹度の 觀察値와 各 경우의 理論的인 胃滿腹度を 서로 比較하였다. 그 結果 다섯번째의 方法으로써 推定된 胃滿腹度の 理論値가 觀察値를 가장 잘 反映하였다. 따라서, 本 調査에서 攝食率과 胃排出率은 季節別 區間時間帶別로 나타내었다. 그러나, 겨울에는 區間時間帶別로 파라메타를 推定할만한 資料를 확보하지 못하여, 하루 전체의 資料로부터 파라메타를 推定하였다. Fig. 7에서 다른 季節보다 겨울에 胃滿腹度の 觀察値와 理論値 間에 差異가 큰 것은 파라메타를 區間時間帶別로 推定하지 못하였기 때문인 것으로 생각된다.

胃排出率을 推定하는 두가지 方法 中 어느 方法을 使用하느냐에 따라 胃排出率의 推定値는 약간의 差異를 나타냈으며, 이와 아울러 어느 方法으로 推定된 胃排出率을 使用하느냐에 따라 하루의 時間帶別 胃滿腹度の 理論値도 약간의 차이를 나타내었다. 그러나, 季節別로 이 두 理論値間에 t-test로써 差異有無를 檢定한 結果, 어느 季節에서도 有意水準 0.05에서 有意한 差異를 나타내지 않았다. 그리고, 이 두 理論値와 觀察値 間에 差異有無를 單一因子의 分散分析으로써 季節別로 檢討한 結果, 어느 季節에서도 有意水準 0.05에서 서로 間에 有意한 差異를 나타내지 않았다. 따라서, 어느 方法으로 推定된 胃排出率을 使用하더라도 하루의 單位時間帶別 胃滿腹度の 理論値를 推定하는데는 有意한 差異가 없음을 알 수 있었다.

魚類 攝食活動의 日週變化에 관해 數理的 接近을 한 既存研究(Eggers, 1977; Clarke, 1978; Elliott and Persson, 1978)와 本 研究를 比較해 본 結果, 두 가지 점이 달랐다. 첫째는 攝食活動의 觀察對象 資料로서 使用한 것이 本 研究에서는 胃滿腹度였는데 비해 既存研究에서는 胃內容物의 重量이었다. 둘째는 攝食과 胃排出에 관한 假定에서 胃排出에 관한 假定은 本 研究와 既存研究 間에 一致하였는데 攝食에 관한 假定은 서로 달랐다. 즉, 本 研究에서 單位時間當 攝食量은 魚體의 滿腹度(또는 空腹度)에 比例한다고 하였는데 비해 既存研究에서

는 魚體의 滿腹度와 관계없이 單位時間當 항상 一定한 量을 먹는 것으로 假定하였다.

魚體의 攝食 리듬은 胃內容物 重量의 日週變化로 檢討하여야 하겠으나, 一般적으로 胃滿腹度의 日週變化로써 檢討하는 것이 常例이다(Keast and Welsh, 1968; Doble and Eggers, 1978; Godin, 1980). 이는 同一時間에 採集된 魚體라도 魚體의 크기에 따라 胃內容物의 重量이 다르고, 每時間마다 同一體長級의 魚體만을 採集할 수가 없어, 胃內容物 重量變化의 日週周期性을 觀察하기가 困難하기 때문인 것으로 本 調査를 통해 알 수 있었다. 이에 비해, 胃滿腹度는 胃內容物의 重量을 體重에 대해 標準化한 값이므로 採集魚體의 크기에 따른 影響을 적게 받아 日週變化를 觀察하기가 適合하였다.

한편, 單位時間當 攝食量이 어떻게 決定될 것인가는 그 魚類의 攝食生態와 관련이 있을 것으로 판단된다. 既存研究에서 標本對象으로 삼은 中深海性 魚類(mesopelagic fish)처럼 浮遊生物을 濾過하여 攝食하는 魚種들은 單位時間當 攝食量이 一定할 것으로 假定하여도 큰 무리가 없을 것 같으나, 本 調査에 使用된 노래미와 같이 攝食活動이 하루 종일 持續되지 않고 어느 特定時間帶에서만 일어나는 視覺攝食者(visual feeder)인 경우는 하루내내 單位時間당 一定한 量을 攝食한다기 보다는 胃가 비게되면 많이 먹으려 하고 胃가 차게되면 적게 먹으려고 하는 性質이 강할 것으로 생각하였다. 따라서, 이런 魚種에 대해서는 하루 中 單位時間當 攝食量이 항상 일정할 것으로 假定하기 보다는 胃空腹度에 比例할 것으로 보는 것이 더 合理的이라 思料되었다.

이와 같이, 魚類의 胃內容物 重量의 日週變化를 나타내는 數理的 모델은 모든 魚種에 대해 同一할 수 없고, 그 魚種의 攝食生態에 따라 달라질 것으로 생각된다. 따라서, 本 調査에서 밝힌 胃滿腹度의 日週變化 모델은 濾過攝食性 魚類(filter feeder)들에게는 適合하지 않고, 하루의 特定時間帶에서만 攝食活動을 하는 視覺攝食性 魚類들에게는 適合할 것으로 判斷되었다.

要 約

本 調査는 노래미(*Agrammus agrammus*)의 胃滿腹度의 日週變化에 關한 數理的 接近을 試圖한 것이다. 標本은 三千浦 新樹島 沿岸에서 1984年 9月 부터 1985年 8月사이에 낚시와 三重刺網으로 採集된 것이다.

하루 中 胃滿腹度는 이른 아침과 늦은 午後에 各各 한차례씩 增加하였고, 늦은 午前과 正午무렵 및 夜間에는 減少하였다. 즉, 노래미의 攝食活動은 해돋무렵과 해질무렵에 強하였다.

本 種의 하루 中 日週攝食活動은 胃排出만 일어나는 時間帶와 攝食과 胃排出이 同時에 일어나는 時間帶로 區分할 수 있었다. 胃排出 時間帶에서 時間의 經過에 따른 胃滿腹度는 指數 函數적으로 減少하였고, 攝食과 胃排出이 同時에 일어나는 時間帶에서 時間의 經過에 따른 胃滿腹度는 單位時間當 胃排出率과 攝食率, 胃의 最大滿腹度 等에 影響을 받았다.

胃排出率은 胃排出 時間帶에서 時間 t 와 t 時點에서의 胃滿腹度 F_t 間, 또는 F_t 와 $t+\Delta t$ 時點에서의 胃滿腹度 $F_{t+\Delta t}$ 間의 回歸關係式으로부터 回歸係數를 推定하는 方法으로써 求할 수 있었다. 攝食率과 胃의 最大滿腹度는 攝食과 胃排出이 同時에 일어나는 時間帶에서 F_t 와 $F_{t+\Delta t}$ 間의 回歸關係式으로부터 推定할 수 있었다. 攝食率과 胃排出率은 봄에 높았고 겨울에 낮았다.

本 種의 日週攝食活動에 關한 假說들로부터 推論된 胃排出 時間帶와 攝食과 胃排出이 同時에 일어나는 時間帶에서 時間 t 와 t 時點에서의 胃滿腹度 F_t 間의 關係式은 各各 아래와 같다.

$$F_t = F_{\infty} e^{-r(t-t_0)}$$

$$F_t = F_{\infty} - (F_{\infty} - F_{t_0}) e^{-(p+r)(t-t_0)}$$

參 考 文 獻

- 姜龍柱·李澤烈. 1982. 釜山 동백섬 淺海에 分布하는 노래미(*Agrammus agrammus*) 個體群의 動態. 釜山水大海研報, 14, 23~36.
- 金鍾觀·姜龍柱. 1986. 釜山 동백섬 沿岸에 棲息하는 노래미 *Agrammus agrammus*의 먹이생물. 韓水誌, 19(5), 411~422.
- 金鍾觀·姜龍柱. 1991. 三重刺網에 의한 三千浦 新樹島沿岸 淺海魚類 群集의 構造. 韓水誌, 24(2), 99~110.
- Andersen, K. P. 1985. Some reflections on the possibility of estimating predation and digestion parameters from stomach data. Dana, 5, 87~94.
- Brett, J. R., J. E. Shelbourn and C. T. Shoop. 1969. Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in

- relation to temperature and ration size. J. Fish. Res. Bd. Canada, 26, 2363~2394.
- Brett, J. R. and D. A. Higgs. 1970. Effect of temperature on the rate of gastric digestion in fingerling sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. J. Fish. Res. Bd. Canada, 27, 1767~1779.
- Clarke, T. A. 1978. Diel feeding patterns of 16 species of mesopelagic fishes from Hawaiian waters. Fish. Bull., 76, 495~513.
- Cochran, P. A. 1979. Comment on some recent methods for estimating food consumption by fish. J. Fish. Res. Bd. Canada, 36, 1018~1020.
- Darnell, R. M. and R. R. Meierotto. 1962. Determination of feeding chronology in fishes. Trans. Amer. Fish. Soc., 91, 313~320.
- Doble, B. D. and D. M. Eggers. 1978. Diel Feeding chronology, rate of gastric evacuation, daily ration, and prey selectivity in Lake Washington juvenile sockeye salmon. Trans. Amer. Fish. Soc., 107, 36~45.
- Eggers, D. M. 1977. Factors in interpreting data obtained by diel sampling of fish stomachs. J. Fish. Res. Bd. Canada, 34, 290~294.
- Elliott, J. M. and L. Persson. 1978. The estimation of daily rates of food consumption for fish. J. Anim. Ecol., 47, 977~991.
- Godin, J. -G. J. 1980. Daily patterns of feeding behavior, daily rations, and diets of juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in two marine bays of British Columbia. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 38, 10~15.
- Helfman, G. S. 1981. Twilight activities and temporal structure in a freshwater fish community. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 38, 1405~1420.
- Hunt, B. P. 1960. Digestion rate and food consumption of Florida gar, warmouth, and largemouth bass. Trans. Amer. Fish. Soc., 89, 206~211.
- Johnson, L. 1966. Experimental determination of food consumption of Pike, *Esox lucius*, for growth and maintenance. J. Fish. Res. Bd. Canada, 23, 1495~1505.
- Keast, B. A. and L. Welsh. 1968. Daily feeding periodicities, food uptake rates, and dietary changes with hour of day in some lake fishes. J. Fish. Res. Bd. Canada, 25, 1133~1144.
- Molnar, Gy. and I. Tölg. 1962. Relation between temperature and gastric digestion of largemouth bass (*Micropterus salmoides* Lacépède). J. Fish. Res. Bd. Canada, 19, 1005~1012.
- Nakashima, B. S. and W. C. Leggett. 1978. Daily ration of yellow perch (*Perca flavescens*) from Lake Memphremagog, Quebec-Vermont, with a comparison of methods for *in situ* determinations. J. Fish. Res. Bd. Canada, 35, 1597~1603.
- Pennington, M. 1985. Estimating the average food consumption by fish in the field from stomach contents data. Dana, 5, 81~86.
- Peters, D. S. and D. E. Hoss. 1974. A radioisotopic method of measuring food evacuation time in fish. Trans. Amer. Fish. Soc., 3, 626~629.
- Steigenberger, L. W. and P. A. Larkin. 1974. Feeding activity and rates of digestion of northern squawfish (*Ptychocheilus oregonensis*). J. Fish. Res. Bd. Canada, 31, 411~420.
- Tyler, A. V. 1970. Rates of gastric emptying in young cod. J. Fish. Res. Bd. Canada, 27, 1177~1189.

1991년 8월 17일 접수

1991년 9월 8일 수리