

NETWRK을 이용한 쇄파대 생태계의 탄소수지와 네트워크 해석

강 윤 호

여수대학교 수산증양식연구센터

Carbon Budget and Network Analysis of a Surf Zone Ecosystem by NETWRK

Yun Ho KANG

Aquaculture Research Center, Yeosu National University, Yeosu 550-749, Korea

A carbon budget model was constructed and analyzed for the Bangjukpo surf zone ecosystem in southern Korea by using the NETWRK. The model consists of 11 living and 1 non-living groups. Using boxes and arrows, a topological map was created to depict biomasses of each group and exchange rates between them. The system includes primary producers of phytoplankton and benthic algae, primary consumers of particle feeding zooplankton, carnivorous zooplankton, meiobenthos, malacostracans and bivalves, and top consumers of detritivorous, omnivorous, carnivorous and piscivorous fishes. The surf zone ecosystem was analyzed by means of network analysis, showing total system throughput of $574 \text{ gCm}^{-2}\text{yr}^{-1}$, development capacity of $1,876 \text{ gCm}^{-2}\text{yr}^{-1}$, ascendancy value of $768 \text{ gCm}^{-2}\text{yr}^{-1}$, Finn cycling index of 4.4% and internal relative ascendancy of 27%. These results were compared with similar data from other systems.

Keywords: Carbon budget, Surf zone, Ecosystem, Network analysis, NETWRK

서 론

생태계생태학 (ecosystem ecology or network ecology)은 계 (system)를 생물·비생물 구성요소 (compartment or group)로 분류하고, 이들 구성그룹사이의 에너지 혹은 물질 흐름을 추적하며, 아울러 네트워크 해석 (network analysis)을 통해 계의 특성을 이해하는 것이라 할 수 있다 (Dodson et al., 2000). 계를 구성하는 그룹과 그룹간의 에너지 흐름은 박스와 화살표로 표현되는 먹이망모형으로 파악될 수 있다. 네트워크 해석은 계를 구성하는 그룹간의 직·간접적 관계를 정의하고 계의 특성을 다양한 지수로 정량화하는 것이다. 먹이망모형과 네트워크 해석은 만과 하구 및 용승역의 다양한 해양환경에 적용되어 연구된 바 있다.

본 연구의 대상지역인 방죽포는 전라남도 여수시 돌산도에 위치하는 모래해안으로서 1998년부터 2000년에 걸쳐 종합적 생태연구가 이루어진 바 있다 (MOMAF, 2001). 아울러 ECOPATH를 이용한 생태계 모형실험이 이루어진 바 있다 (Kang, 2003). 일반적으로 해빈에 대한 생태계 연구는 1950년대 이후 이루어지기 시작하였으나 강한 파 에너지로 인한 관측의 어려움 때문에 조간대에 비해 연구가 많이 이루어지지 않았다 (McLachlan, 1983; Brown and McLachlan, 1990). 쇄파대에는 amphipods, isopods, mysids와 같은 저서부유성 갑각류가 우점하고 회전율 (turnover rate)이 높다고 보고된 바 있다 (McDermott, 1983; Reise, 1985). 쇄파대 저서성 무척

추생물은 생태학적으로 일차생산자와 어류 등의 대형 소비자 간의 에너지 흐름에서 주요 고리의 기능을 한다 (De Lancey, 1989; Edgar and Shaw, 1995). 또한, 쇄파대는 다양한 어류의 배양장으로 널리 사용되며, 주요 어종은 동물플랑크톤을 주로 먹는 저서성 어류이다 (Brown and McLachlan, 1990). 이들 어종의 먹이는 대부분 조간대 모래에 구멍을 뚫고 사는 peracarid crustacean이며 양이 비교적 풍부하여 어류 성장에 도움이 된다고 하였다 (Takahashi et al. 1999). 본 연구에서 방죽포 해변생태계를 연구지역으로 선정한 이유는 해변생태계에 대해 많은 연구가 필요하며 아울러 본 해역의 경우 생물자료가 비교적 많이 구축되어 있어 모형실험이 용이하기 때문이다 (Song, 2002; Suh and Koo, 1997; Yu et al., 2002a; Yu et al., 2002b).

본 연구는 방죽포 해변생태계를 파악하고 계의 특성을 정량적으로 해석하기 위해 다음과 같은 내용을 포함한다. 첫째, 방죽포 쇄파대 생태계의 먹이망을 구축한다. 이를 통해 계를 구성하는 다양한 생물·비생물 그룹간의 생체량 및 에너지 흐름 등의 상호관계를 파악하고자 하였다. 둘째, 네트워크 해석을 실행한다. 이를 통해 연구해역의 생태특성과 기능에 대해 조사하고자 하였다. 네트워크 해석은 다음과 같이 input-output analysis, Lindmann trophic analysis, biogeochemical cycling analysis 그리고 global system analysis의 네 가지로 구성된다. 해석결과는 total system throughput, development capacity, ascendancy, system overhead, Finn cycling index 등의 정량적 수치로 제공된다. 먹이망구축과 네트워크 해석은 생태계모형

*Corresponding author: ykang@yosu.ac.kr

NETWRK IV을 이용하였다 (Ulanowicz, 1987). 마지막으로 네트워크 해석의 결과는 다른 계의 특성과 비교되었다.

재료 및 방법

연구지역

방죽포는 전라남도 돌산 (34°37'39"N, 127°47'44"E)에 위치한다. 해변의 해안선은 190 m, 경사는 1:48, 쇄파대의 거리는 약 130 m 이다 (Fig. 1). 해변의 양끝은 암반으로 구성되어 있으며 방파제가 축조되어 있다. 해안선 형태와 방파제로 인해 쇄파대는 외해로부터 반폐쇄된 형태를 보인다. 표층퇴적물은 주로 사질로 구성되어 있다. 조차는 대조시 297.2 cm이며 평균해수면은 180.8 cm이다 (OHA, 1993). 1999년 2월에서 2000년 12월 사이에 관측된 수온은 만조시 7.2-26.1 °C, 간조시 7.5-28.4 °C 범위를 보였다 (Song, 2002). 만조와 간조시 높은 수온차는 여름철 수심이 얇은 쇄파대의 특성을 잘 보여주는 것으로 생각된다. 염분은 만조시 25.8-33.7 psu이며 간조시 16.2-32.4 psu 범위인 것으로 나타났다 (Song, 2002). 만조와 간조시 염분차는 0.1-12.3 psu이며 최대값은 여름철 강우로 인한 것으로 파악되었다. 연구지역으로 소규모 하천이 있어 담수가 유입되며 하천의 배수분지는 약 8.7 km²이다. 여수기상청 (<http://www.kma.go.kr>)에 따르면 강우량은 2000년에

2023 mm이었으며, 이 중 80%는 6월부터 9월 사이에 집중되었다. 기상조건은 11월에서 2월까지 북풍이 우세하고 나머지 기간에는 남풍이 우세하다. 풍속은 0.7-9.4 m/s 범위인 것으로 나타났다.

생태계 모형

본 연구에서는 방죽포 해안을 NETWRK IV 프로그램을 이용하여 해변생태계 모형을 구축하였다. NETWRK는 계의 다양한 특성 및 생태관련 계수들을 계산하도록 만들어진 컴퓨터 프로그램이다. 모형의 이론적 근거와 계산방법에 대한 세부적 내용은 Ulanowicz (1986), Kay et al. (1989) 그리고 Ulanowicz and Kay (1991)에 의해 주어졌다. 모형의 지배방정식은 일반적인 에너지수지 방정식이다:

$$C = P + R + E$$

위 식에서 C 는 소비량 혹은 섭식량, P 는 생산량, R 은 호흡량, E 는 배출량이다 (Crisp, 1971). 모든 항목의 단위는 $gCm^{-2}yr^{-1}$ 를 갖는다. 배출량은 소화된 물질 중 체내에 축적되지 않고 대·소변으로 배설되는 양과 침출 (exudation)을 포함한다 (Baird and Ulanowicz, 1989). 특히, 일차생산자의 침출은 용존성유기탄소의 주요 공급원으로 알려져 있다 (Valiela, 1984). 계는 정상 상태를 유지하며 계를 구성하는 그룹으로 유입되는 양은 유출

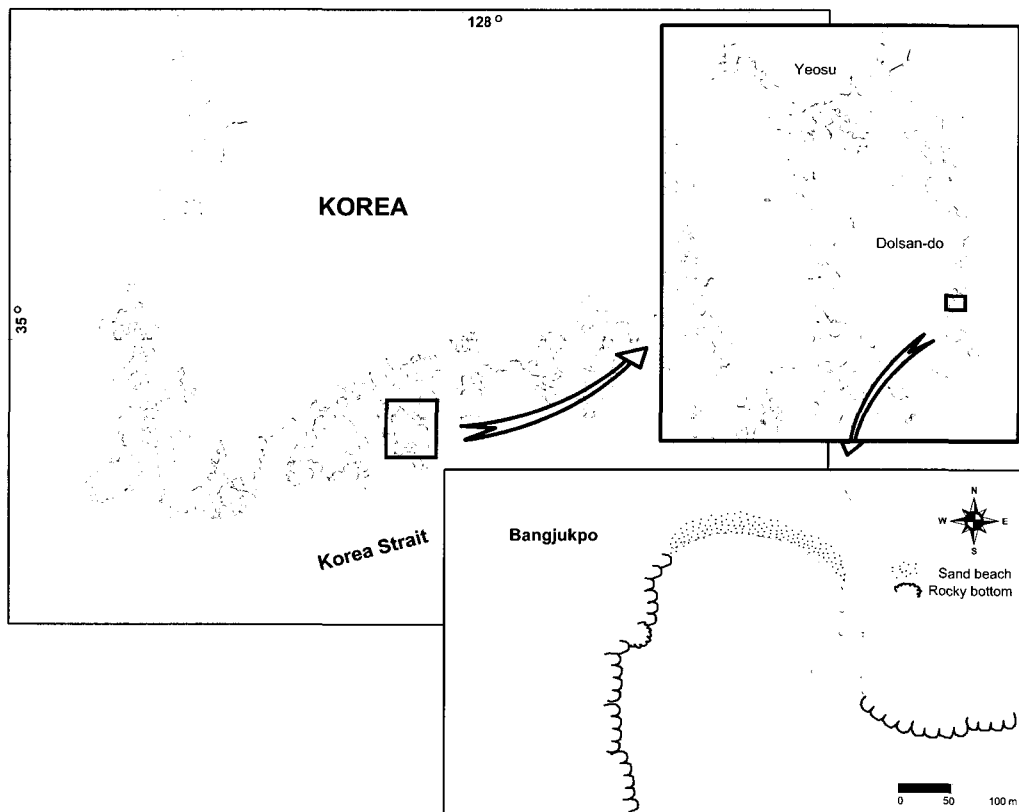


Fig. 1. Map showing study area of the Bangjukpo surf zone ecosystem.

되는 양과 평형을 이룬다고 가정하였다. 일차 및 이차생산량은 상위 소비자의 먹이로서 사용되거나 쇄설물로 전환되거나 혹은 계를 이출하는 것으로 가정하였다. 식물플랑크톤에 의한 총일차생산량은 순일차생산량과 호흡의 합으로 가정하였다. 쇄설물은 쇄설물식자에 의해 섭식되거나 퇴적물로 이동하여 수주에서 이출된다. 경우에 따라 탄소나 에너지 섭취량은 성장계수 ($P:C$ 비)로, 생산량이나 호흡량은 $P:B$ 와 $P:R$ 비를 이용하여 계산하였다. B 는 생체량으로 단위는 gCm^{-2} 를 갖는다. 본 연구에서 모든 과정은 년 평균값으로 환산하여 사용되어 계절변화는 고려되지 않았다.

본 연구해역의 생태계는 12개 그룹의 먹이망 네트워크로 구성되며 그룹을 구성하는 주요 생물종과 그룹의 생체량, P/B , C/B 비는 Table 1과 같다. Phytoplankton은 chlorophyll a 와 생산량 관측자료 (Song, 2002)를 상관식 (Parsons et al., 1984)을 이용하여 탄소량으로 전환하였다: chl- a to carbon=25:1; carbon to dry weight (DW)=1:2.5; DW to wet weight (WW)=1:5. 저서성 조류는 *Ulva pertusa*와 *Codium fragile*로 구성되며, 생체량은 직접 관측하였고, P/B and C/B 비는 Odum and Odum (1955)을 인용하였다. 일차생산자의 호흡을 생산량의 20%로 가정하였다 (Parsons et al., 1984; Baird and Ulanowicz, 1989). 침출량은 생산량의 25% (Valiela, 1984, Baird and Ulanowicz, 1989; Jorgensen et al., 1991), 사망량은 생산량의 9.6% (Jorgensen et al., 1991)로 가정하였고 이들은 쇄설물로 이동되는 것으로 계산하였다. 외해로의 이출은 남아프리카 해빈연구를 참고하여 생산량의 약 5%로 가정하였다 (Heymans and Baird, 1996). Zooplankton 생체량은 $ind./m^3$ 단위로 관측된 자료 (Soh, unpubl. data)를 건중량 (OSJ, 1986; Uye, 1982)으로 이를 다시 탄소량 (Parsons et al., 1984)으로 전환하여 사용하였다. P/B 와 C/B 비는 조건대, 산호초 및 라군에서 보고된 자료를 인용하였다 (Schwinghamer et al., 1986; Riddle et al., 1990; Chavez et al., 1993). Meiobenthos는 amphipods, harpacticoid copepods, cumaceans으로 구성된다. Amphipod의 생체량은 회귀식을 이

용하여 구하였다 (Yu, 2001): $DW=a BLb$; DW 는 건중량, BL 는 체장, a 와 b 는 계수이다. 계산된 값을 습중량 (Ricciardi and Bourgel, 1998)으로 전환한 후 다시 탄소량으로 최종 전환하였다. Amphipod의 생산량을 구하기 위해 size-frequency법을 이용하여 P/B 비를 구하였다 (Yu, 2001). Harpacticoid copepods와 cumaceans의 생체량은 $ind./m^3$ 의 관측값 (Seon, 2001; Suh and Koo, 1997)을 평균체장과 실험식을 이용하여 습중량으로 구하였다 (OSJ, 1986): $Log WW=a+bLogL$; WW 는 습중량, a 와 b 는 계수, L 는 체장이다. 이를 다시 탄소량으로 전환하였다. Meiobenthos의 P/B 와 C/B 비는 Chavez et al. (1993)를 인용하였다. Malacostraca는 shrimps, crabs, mysids로 구성되며 P/B 와 C/B 비는 Chavez et al. (1993)와 Polovina (1984)를 인용하였다.

어류생체량은 Han (unpubl. data)을 이용하였다. P/B 비는 von Bertalanffy growth function과 연평균 수온에 근거하는 경험식 (Pauly, 1980)을 이용하여 구하였다. 성장자료가 없을 경우 Froese et al. (cited in Froese et al., 2002)의 경험식을 사용하였다. 경험식의 입력자료는 평균수온과 접근체장이다. 연구지역의 연평균수온은 17.5°C이다. 접근체장 자료가 없으면 Froese and Binohlan (2000)가 제시한 경험식을 이용하여 구할 수 있다. 성장자료 및 최대체장은 문헌자료로부터 구하였다. 어류의 C/B 비는 Palomares and Pauly (1999)의 경험식을 사용하여 구하였다. 식에는 수온, 먹이종류, 체장, 체중, 꼬리지느러미 자료를 사용한다. 먹이종류는 쇄설물식, 초식, 잡식, 육식으로 구성되며 주요먹이의 종류 혹은 영양단계로부터 결정된다. 꼬리의 형태는 FishBase (Froese and Pauly, 2003)로부터 자료를 구하였다.

쇄설물은 퇴적물과 수피에서 입자성 및 용존성 유기물을 모두 포함한다. 수질시료는 거르고 말린 후 무게를 측정하였다. 퇴적물은 표서생물과 어류에 의해서만 제한적으로 이용되기 때문에 표층 5 cm 깊이에서 채취하였다 (Lin et al., 1999).

먹이조성은 생물그룹을 이루는 주요 종의 위 내용물 분석으로 측정하였다 (Table 2). 조성은 무게, 부피나 에너지 함량으로

Table 1. Main species of functional groups and input parameters for the Bangjukpo surf zone ecosystem

Group	Main species	Biomass ($gC m^{-2}$)	P/B (yr^{-1})	C/B (yr^{-1})	
1	Phytoplankton	Diatom, dinoflagellates	0.470	393.330	-
2	Benthic algae	<i>Ulva pertusa</i> , <i>Codium fragile</i>	1.714	12.500	-
3	Particle feeding zooplankton	Hervivorous copepoda, cirriped larvae, polychate larvae	0.199	18.000	93.000
4	Carnivorous zooplankton	Copepoda, chaetognath	0.132	18.000	90.000
5	Meiobenthos	Amphipoda, harpacticoid copepods, cumaceans	0.190	10.000	50.000
6	Bivalve	<i>Ruditapes philippinarum</i>	0.131	2.600	16.115
7	Malacostraca	Shrimp, crab, mysidae	0.051	4.102	21.070
8	Detritivorous fish	<i>Trachinocephalus myops</i>	0.005	1.590	9.600
9	Omnivorous fish	<i>Mugil cephalus</i> , <i>Limanda yohohamae</i>	0.019	1.600	5.510
10	Carnivorous fish	<i>Takifu nipholes</i> , <i>Enedrias nebulosus</i> , <i>gobidae</i> , <i>Paraplagusia japonica</i>	0.138	1.800	5.320
11	Piscivorous fish	<i>Platycephalus indicus</i>	0.010	0.530	3.400
12	Detritus		398.600	-	-

Table 2. Diet composition matrix of functional groups in the Bangjukpo surf zone ecosystem

Prey	Predator									
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
1 Phytoplankton	0.48	0.40	0.32	0.10			0.05			
2 Benthic algae		0.10	0.23	0.10						
3 Particle Feeding zooplankton		0.10	0.10	0.10	0.05		0.08	0.05		
4 Carnivorous zooplankton			0.11	0.20	0.05		0.25	0.05		
5 Bivalve				0.30	0.30					
6 Meiobenthos						0.20	0.08	0.25	0.57	0.09
7 Malacostraca								0.20	0.26	0.14
8 Detrivorous fish										
9 Omnivorous fish										
10 Carnivorous fish										0.70
11 Piscivorous fish										
12 Detritus	0.52	0.40	0.24	0.20	0.40	0.92	0.17	0.07	0.07	
Total	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00

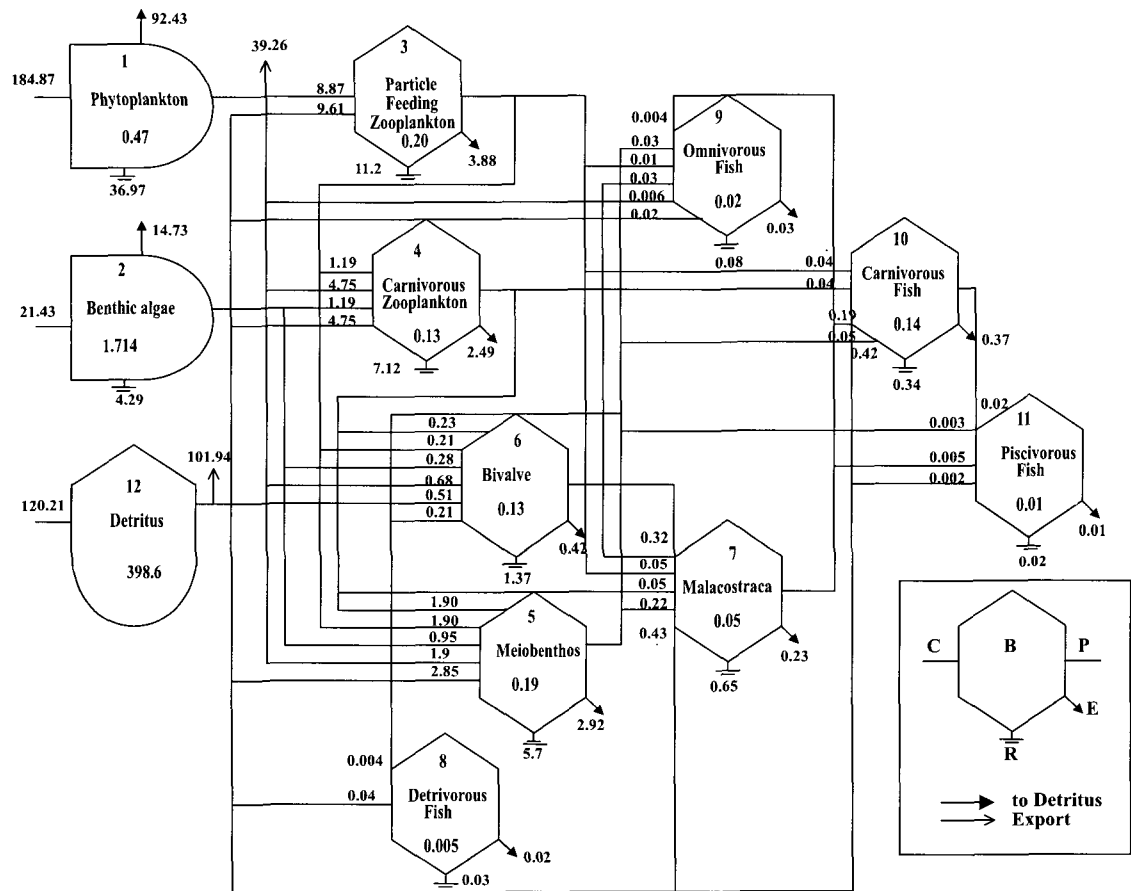


Fig. 2. Energy flow diagram of the Bangjukpo surf zone ecosystem, with biomass (B) in gCm^{-2} , consumption (C), production (P), respiration (R), egestion (E) and flows between groups in $\text{gCm}^{-2}\text{yr}^{-1}$.

백분율로 표현하며 모두 더하여 1이 되도록 한다 (MacDonald and Green, 1983). 저서생물의 먹이조성은 amphipods (Yu et al., 2002b), harpacticoids와 cumaceans (Riddle et al., 1990; Schwinghamer et al., 1986) 으로부터 구하였다. Malacostraca는 Lin et al.(1999)과 Bowman et al. (2000)을 인용하였다. Detritivorous fish의 경우 Horinouchi and Sano (2000), Huh and Kwak (1997, 1998, 1999), Kimura et al. (1987), Masuda et al. (1984), Yamahira et al. (1996)을 인용하였다. Omnivorous fish의 경우 Pisarevskaya and Akseanova (1991), Shuozen and Jiming (1993)을 인용하였다. 특히, carnivorous fish와 piscivorous fish의 경우 Nasir (2000)와 본 연구지역에서 비교적 가까운 광양만에서 보고된 자료를 인용하였다 (Huh and Kwak, 1997, 1998, 1999, 2002).

실험결과는 탄소흐름행렬로 표현되며 이를 이용하여 다양한 네트워크 해석이 가능하도록 하였다. 본 연구에 적용된 모형의 탄소수지는 Fig. 2에 제시하였다.

네트워크 해석

네트워크 해석에는 유입-유출해석 (input-output analysis), 린드만영양해석 (Lindmann trophic analysis), 생지화학순환해석 (biogeochemical cycle analysis) 그리고 전시스템해석 (global system analysis)이 포함된다 (Ulanowicz, 1987). 유입-유출해석은 유출로부터 거꾸로 유입을 찾는 것으로 (Field et al., 1989) 계의 구조를 정의하는데 유용하며 계에 대한 직접간접 영향을 알 수 있도록 도와준다 (Hannon, 1973). 에너지흐름 (Throughput)은 그룹을 통과하는 에너지의 총량으로서 이에 근거하여 그룹을 서열화 할 수 있다 (Szyrmer and Ulanowicz, 1987). 총기여계수 (Total Contribution Coefficients)는 그룹 (i)가 생산하는 총에너지 중 직접 혹은 간접 경로를 통과하여 최종적으로 그룹 (j)로 이동하는 에너지의 분율이다. 총종속계수 (Total Dependency Coefficients)는 TCC의 역수이며 그룹 (j)가 소비하는 총섭식량 중 그룹 (i)가 차지하는 분율이다. NETWRK의 하부모형 IMPACTS를 이용하면 영양영향 (trophic impacts)과 편익포식 (beneficial predation)을 계산할 수 있다. 포식자가 피식자보다는 피식자의 경쟁자를 더 많이 포식할 때 포식자는 편익포식자라고 정의할 수 있다 (Ulanowicz and Puccia, 1990).

린드만영양해석은 Lindmann (1942)이 제시한 영양에 대한 개념에 근거하여 네트워크를 조사한다. NETWRK에서 유효영양단계는 변환행렬의 영양단계에 가중치를 주어서 모두 더한 값으로 계산한다 (Ulanowicz and Kay, 1991). 영양해석의 결과는 먹이사슬이나 Lindman Spine으로 표현할 수 있다 (Field et al., 1989). Lindman Spine은 네트워크를 분해하여 유한개의 수로 만든 추상적인 먹이망이라고 할 수 있고, 각 그룹의 상호영양단계에 대한 상대적 기여도를 표현한다 (Field et al., 1989). 영양효율(trophic efficiency)은 유입량 중 다음 단계로 이동되는 유출량의 분율이다.

생지화학순환해석은 네트워크에 내재하는 모든 내부 순환을

가장 작은 결합으로 분류하고 정량화하는 작업이다 (Ducklow et al., 1989). 순환은 임의의 그룹에서 발생한 물질 혹은 에너지가 한 개 이상의 다른 그룹을 통해 다시 원래의 그룹으로 돌아오는 것을 의미한다. 물질과 에너지 순환은 생태계 기능에서 매우 중요한 과정이다. 순환은 여러 개의 특정한 경로거리 (path length)를 통하여 발생한다. 짧은 순환은 순환속도가 빠른 것이고, 긴 것은 느린 것과 관련된다. 순환을 이루는 여러 개의 흐름 중에서 가장 작은 것을 취약고리 (weak arc)라 정의하며, 동일한 취약고리를 공유하는 순환그룹을 넥서스 (nexus)라 정의한다 (Ulanowicz, 1999). 취약고리는 순환 내에서 흐름을 제한 혹은 조절하는 기능을 한다. 또한 넥서스 내 모든 순환은 동일한 조절효과를 공유한다. 순환분포를 보면 다양한 크기를 갖는 넥서스에서 순환이 얼마만큼 발생하는지 알 수 있으며 교란에 대한 계의 반응을 평가하는데 사용할 수 있다. 순환이 많은 것은 성숙한 계의 주요 특징이라 할 수 있으며 (Odum, 1969), 물질을 재이용 하기 위해 계 내에 유지하려는 항상성 조절작용이라 할 수 있다. 만일 순환경로 (cycle path)가 폐쇄되었다면, 에너지는 생물학적으로 사용 가능한 형태로 유지되는 한 순환과정을 수없이 반복할 수 있다. 따라서 에너지는 적절한 생화학적 형태로 계에서 없어질 때까지 순환할 수 있다. 경로가 폐쇄된 네트워크에서의 에너지는 오래되고 재순환되는 특징을 갖는다. 한편, 총에너지흐름 (Total system throughput, T)으로 순환분포를 정규분포로 전환하면 정규분포를 보이게 되고 합산하면 Finn Cycling Index (FCI)를 얻게 된다 (Ulanowicz, 1987). 영양단계의 복잡성을 표현하기 위해 평균경로거리 (Average Path Length)를 다음과 같이 계산하였다: $APL = (T-Z)/Z$; Z는 총외부유입량이다.

마지막으로 전시스템해석은 이상의 세 가지 해석이 전체 시스템의 부분에 한정되는 데 반해, 시스템 전체의 특성에 대해 조사하는 기능을 갖는다. 총에너지흐름 (Total system throughput)은 계를 구성하는 그룹을 통과하는 모든 에너지의 합으로서 계의 크기를 지시한다. 지배성 (ascendency)은 평균상호정보를 정량화한 값으로서 정보이론에서 유래된 개념이다 (Ulanowicz and Norden, 1990). 만일 한 단위 에너지의 위치를 안다면, 그 에너지가 어디로 이동할 지에 대한 불확실성은 평균상호정보 (I)에 의해 감소될 수 있다:

$$I = \sum_{i=1, j=1}^n f_{ij} Q_i \log \left(\frac{f_{ij}}{\sum_{k=1}^n f_{kj} Q_k} \right)$$

위 식에서 T_{ij} 가 j에서 i로 에너지흐름의 값이라면, f_{ij} 는 j로부터 총흐름 (T_{ij})의 분율이다:

$$f_{ij} = \frac{T_{ij}}{\sum_{k=1}^n T_{kj}}$$

또한, Q_i 는 단위에너지가 i를 통과하는 확률이다:

$$Q_i = \frac{\sum_{k=1}^n T_{ki}}{\sum_{l=1, m=1}^n T_{lm}}$$

Q_i 에 총에너지흐름 (T)를 곱하면 지배성을 구하게 된다.

$$T = \sum_{i=1}^n T_{ij}$$

지배성은 네트워크의 발전정도를 지시한다. 발전용량 (development capacity)은 지배성의 최대값으로 네트워크가 발전할 수 있는 가능성을 지시하며, 다음과 같이 주어진다: $C=H \cdot T$, H 는 통계적 엔트로피로서 다음과 같이 계산된다:

$$H = \sum_{i=1}^n Q_i \log Q_i$$

$A:C$ 비는 지배권과 발전용량에 대한 총에너지흐름의 영향을 배제한 무차원 값이다. 계와 계를 비교할 때 적절한 항목이다 (Field et al., 1989). 발전용량과 지배성의 차를 오버헤드라 한다. 오버헤드는 기대치 못한 교란에 계를 보전할 수 있는 능력을 반영한다 (Ulanowicz, 1986). 계의 지배권을 증가시키기 위해서 오버헤드 혹은 엔트로피를 감소시킬 수 있다. 이입, 이출 및 호흡에 대한 불확실성의 크기는 모두 오버헤드의 증가에 기여한다. 오버헤드는 계의 비효율성 혹은 자유도를 반영한다. 내부용량과 내부지배성 (internal capacity and internal ascendancy)은 발전용량과 지배성을 내부 지수로 바꾸어 사용한 것으로 오로지 내부 교환만의 함수이다. $A_i:C_i$ 비는 계의 발전상태를 대표할 수 있는 값이다 (Field et al., 1989). $A_i:C_i$ 비가 높으면 계가 잘 조직화되었다는 것을 의미한다. 교란이 미칠 경우 계가 분리되는 경향은 작다고 할 수 있다. 또한, 내부안정도가 높아 새로운 영향에 대한 계의 저항은 크다고 할 수 있다 (Baird et al., 1991). 연결 (connectance)은 그룹 당 유효연결수로서 총연결 (overall connectance)은 모든 외생운반 (exogenous transfer)을 포함하는 반면, 내부그룹연결 (inter-compartmental connectance)은 내생교환 (endogenous exchange)만을 포함한다. 먹이망연결 (food web connectance)은 비생물을 제외한 생물그룹 간의 물질이동에만 적용된다. 연결은 1 보다 크거나 같은 값을 갖게 된다.

결과 및 고찰

Input-output analysis

에너지흐름 계산결과 방죽포 해빈생태계를 구성하는 생물그룹 중 phytoplankton ($185 \text{ gCm}^{-2}\text{yr}^{-1}$)과 detritus ($119 \text{ gCm}^{-2} \text{ yr}^{-1}$)가 가장 중요한 것으로 나타났다. 다음으로는 benthic algae, particle feeding zooplankton, carnivorous zooplankton, meiobenthos로서 $21.4\text{-}9.5 \text{ gCm}^{-2}\text{yr}^{-1}$ 의 범위 내에서 나타났다. 다음 단계로는 bivalve, malacostraca, carnivorous fish, omnivorous fish, detritivorous fish 그리고 piscivorous fish의 순서로 중요성이 평가되었다 (Table 3). 총기여계수에 의하면, Phytoplankton의 총생산량 중 9%는 particle feeding zooplankton, 5%는 carnivorous zooplankton, 그리고 53%는 detritus로 이동된다 (Table 4). Benthic algae의 총생산량 중 6%는 particle feeding zooplankton, 9%는 carnivorous zooplankton, 8%는 meiobenthos

Table 3. Throughputs ($\text{gCm}^{-2}\text{yr}^{-1}$) for each group in the Bangjukpo surf zone ecosystem

Group	Throughputs
1 Phytoplankton	185.00
2 Benthic algae	21.40
3 Particle Feeding zooplankton	18.50
4 Carnivorous zooplankton	11.90
5 Meiobenthos	9.50
6 Bivalve	2.12
7 Malacostraca	1.08
8 Detritivorous fish	0.05
9 Omnivorous fish	0.10
10 Carnivorous fish	0.73
11 Piscivorous fish	0.03
12 Detritus	118.00

그리고 72%는 detritus로 이동된다 (Table 4).

NETWRK의 하부모형 IMPACTS를 이용하여 계산한 결과 9가지 경우의 편익포식이 있는 것으로 나타났다. (1) phytoplankton을 포식하는 meiobenthos, (2) particle feeding zooplankton을 포식하는 malacostraca, (3) carnivorous zooplankton을 포식하는 malacostraca, (4) phytoplankton을 포식하는 omnivorous fish, (5) particle feeding zooplankton을 포식하는 omnivorous fish, (6) particle feeding zooplankton을 포식하는 carnivorous fish, (7) carnivorous zooplankton을 포식하는 carnivorous fish, (8) meiobenthos를 포식하는 piscivorous fish 그리고 (9) malacostraca를 포식하는 piscivorous fish.

Lindman trophic analysis

Lindman 영양해석 결과는 Lindman 변환행렬 (Table 5)에 제시하였고 행렬에서 행은 영양단계를 열은 그룹을 지시한다 (Ulanowicz, 1999). 본 실험결과 최상위 포식자인 어류식어류의 유효영양단계는 4.07이며 그 다음은 잠식성어류로서 3.38로 나타났다 (Table 6). 연구해역의 Lindman Spine (Fig. 3)은 8개 부분으로 구성되며 Baltic 해나 Chesapeake 만 보다는 많으나 Kromme 하구보다는 작다 (Baird et al., 1991; Heymans, 1992). Fig. 3에서 II 단계에서 사용된 $36.9 \text{ gCm}^{-2}\text{yr}^{-1}$ 중 $6.3 \text{ gCm}^{-2}\text{yr}^{-1}$ 만이 III 단계로 이동되어 영양효율 (trophic efficiency)은 17.2%가 되었다. 영양단계의 일차에서 영양효율은 32%로서 Ems (60%), Ythan (46.9%), Swartkops (41%) 하구에 비해서는 작으며, 일차생산량을 비효율적으로 사용하였다고 추론할 수 있다 (Baird and Ulanowicz, 1993). 또한 평균 영양효율은 10.2%로서 southern Benguela 용승역의 12.1% 보다는 작으나 일반적인 평균값 10%와는 유사한 것으로 나타났다 (Pauly and Christensen, 1993). Fig. 3에서 영양단계는 로마숫자로 영양효율은 박스 내에 백분율로 표시하였다.

Biogeochemical cycle analysis

방죽포 쇄파대 생태계에는 129개의 순환이 있는 것으로 나타났으며, 다른 생태계에서 보고된 값으로는 Kromme 하구

Table 4. Total contribution coefficients (TCC) matrix (percentage)

Group	Group										
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
1 Phytoplankton	9	5	4	1	0	0	0	0	0	0	53
2 Benthic algae	6	9	8	2	1	0	0	1	0	0	72
3 P. F. zooplankton	2	8	12	2	1	0	0	1	0	0	27
4 C. zooplankton	3	1	17	3	1	0	0	1	0	0	27
5 Meiobenthos	2	2	1	2	3	0	0	1	0	0	34
6 Bivalve	3	1	1	0	15	0	0	5	0	0	25
7 Malacostraca	3	1	1	0	0	0	0	3	1	0	30
8 Detri. fish	2	2	2	0	0	0	0	17	0	0	38
9 Omni. fish	4	1	1	0	0	0	0	0	0	0	28
10 Carni. fish	3	2	2	0	0	0	0	0	3	0	52
11 Pisci. fish	3	2	1	0	0	0	0	0	0	0	35
12 Detritus	8	5	4	1	1	0	0	0	0	0	4

Table 5. Lindman transformation matrix

Group	Group										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
2	0.00	0.00	1.00	0.90	0.60	0.69	0.40	0.92	0.27	0.07	0.06
3	0.00	0.00	0.00	0.10	0.38	0.26	0.42	0.05	0.56	0.54	0.16
4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.05	0.16	0.03	0.16	0.33	0.48
5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.01	0.05	0.26
6	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04
7	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
8	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

Table 6. Effective trophic level of each group in the Bangjukpo surf zone ecosystem

Group	Effective trophic level
1 Phytoplankton	1.00
2 Benthic algae	1.00
3 Particle Feeding zooplankton	2.00
4 Carnivorous zooplankton	2.10
5 Bivalve	2.42
6 Meiobenthos	2.36
7 Malacostraca	2.80
8 Detrivorous fish	2.12
9 Omnivorous fish	2.92
10 Carnivorous fish	3.38
11 Piscivorous fishs	4.07
12 Detritus	1.00

에서 99개 (Heymans, 1992), 남아프리카의 해빈/쇄파대에서 187개 (Heymans and McLachlan, 1996), 그리고 Chesapeake Bay에서 61개 (Baird and Ulanowicz, 1989) 인 것으로 나타났다. Ulanowicz (1984)는 생태계 조절은 순환거리에 비례하나 순환크기에 역비례 한다고 제의하였다. 교란 받는 계에서 취약고리는 붕괴되기 쉬워 큰 규모의 넥서스는 뚜렷이 감소한다. 본 연구에서 24개와 16개 순환을 갖는 넥서스가 나타난

것으로 보아 방죽포 쇄파대계는 큰 교란을 받지 않는 것으로 해석된다 (Table 7). 쇄파대에서 순환의 25%는 16-순환 넥서스, 19%는 4-순환 넥서스, 그리고 18%는 24-순환 넥서스에서 나타났다. 이러한 결과로 보아 흐름의 많은 부분이 큰 규모의 순환 넥서스에서 발생하는 것을 알 수 있다. Swartkops 하구와 Southern Benguela에서 모든 순환과 Chesapeake 만에서는 순환의 80%가 단일-순환 넥서스에서 발생하였다 (Baird et al., 1991). 이와는 반대로 Ems 하구, 발트해, 페루연안 (Baird et al., 1991)과 본 연구지역에서는 대부분의 순환이 4, 2, 3 그리고 16-순환 넥서스에서 각기 나타난 것으로 보아 교란이 비교적 적은 것으로 생각되었다.

FCI는 계 내에서 발생하는 모든 흐름 중 순환되는 흐름의 비율로서 실험결과 4.4%인 것으로 나타났다 (Table 8). 이 값은 Southern Benguela 0.01%와 페루연안 3.2% (Baird et al., 1991) 보다 크지만 South Carolina의 염습지 8% (Asmus et al., 1989), Northern Benguela 용승역 7.1% (Heymans and Baird, 2000), 남아프리카 해빈/쇄파대 12.8% (Heymans and McLachlan, 1996) 보다는 작은 것으로 나타났다.

충분히 발달한 계는 먹이의 경로가 길며 평균경로의 거리가 크다는 특징을 갖는다. 본 연구에서 APL은 1.61%로서 Northern Benguela 용승역 2.9% (Heymans and Baird, 2000),

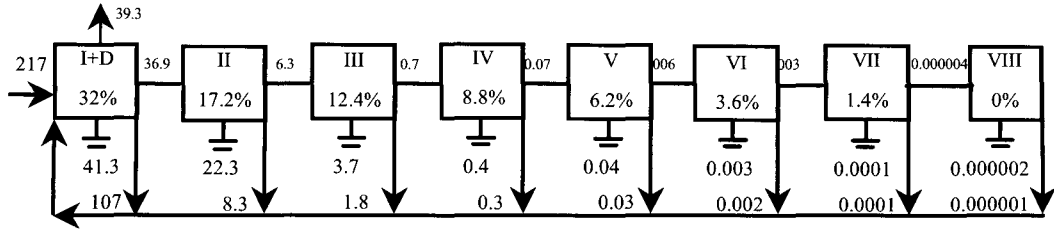


Fig. 3. Trophic aggregation into the Lindman Spine, with the autotrophs merged with the detrital pool (I+D).

Table 7. Frequency (%) of cycles per nexus in the Bangjukpo surf zone ecosystem

Cycles per nexus	Number of nexuses	Number of cycles per nexus	% of cycles per nexus
1	12	12	9
2	5	10	8
4	6	24	19
6	1	6	5
8	1	8	6
13	1	13	10
16	2	32	25
24	1	24	18
Total		129	100

Table 8 Global attributes of the Bangjukpo surf zone ecosystem

Global attributes		
Total systems throughput (T)	unit	574.06
Ascendency (A)	unit	767.91
Development capacity (C)	unit	1,876.40
$A:C$	%	40.92
Finn cycling index	%	4.39
Average path length	%	1.61
Overhead on imports (ϕ_i)	unit	99.25
Overhead on exports (ϕ_e)	unit	231.08
Dissipative overhead (ϕ_a)	unit	253.09
Redundancy (ϕ_r)	unit	525.07
Internal capacity (C_i)	unit	722.44
Internal ascendency (A_i)	unit	197.37
$A_i:C_i$	%	27.32
Overall connectance	unit	1.81
Intercompartmental connectance	unit	2.18
Food web connectance	unit	2.39

unit: $gCm^{-2}yr^{-1}$

Southern Benguela 2.54%와 페루연안 2.24% (Baird et al., 1991), 남아프리카의 해빈/쇄파대 2.3% (Heymans and McLachlan, 1996) 보다는 작으나 Kromme 하구 1.8% (Baird and Heymans, 1996)와 유사하게 나타났다.

Global system analysis

NETWRK은 Table 8과 같이 계에 대한 다양한 정보를 제공한다. 방죽포 쇄파대 생태계에서 총에너지흐름은 $574 gCm^{-2}yr^{-1}$ 으로서 northern Benguela 용승역에서 $3,613 gCm^{-2}yr^{-1}$

(Heymans and Baird, 2000) 이나 남아프리카의 해빈/쇄파대에서 $3,247 gCm^{-2}yr^{-1}$ (Heymans and McLachlan, 1996) 보다 작게 나타났다. 연구해역에서 지배성은 $768 gCm^{-2}yr^{-1}$ 이며 northern Benguela 용승역 $4,256 gCm^{-2}yr^{-1}$ (Heymans and Baird, 2000)과 남아프리카 해빈/쇄파대 $6,316 gCm^{-2}yr^{-1}$ (Heymans and McLachlan, 1996) 보다 작게 나타났다. 연구해역에서 발전용량은 $1,876 gCm^{-2}yr^{-1}$ 이며 northern Benguela 용승역 $13,155 gCm^{-2}yr^{-1}$ (Heymans and Baird, 2000)과 남아프리카의 해빈/쇄파대 $9,518 gCm^{-2}yr^{-1}$ (Heymans and McLachlan, 1996) 보다 작게 나타났다. 연구에서 $A:C$ 비는 41%이며 남아프리카의 해빈/쇄파대에서 45% (Heymans and McLachlan, 1996)와 유사한 결과를 보이고 있다. 본 연구에서 이입, 이출, 호흡에 의한 오버헤드는 각기 99, 231 그리고 $253 gCm^{-2}yr^{-1}$ 인 것으로 나타났다. 본 연구에서 $A_i:C_i$ 비는 27%로서 northern Benguela 용승역 43.9% (Heymans and Baird, 2000)와 남아프리카 해빈/쇄파대 40.8% (Heymans and McLachlan, 1996) 보다는 작은 값이다. 본 연구에서 총연결은 1.81, 내부그룹연결은 2.18 그리고 먹이망연결은 2.39를 갖는 것으로 나타났다.

방죽포 쇄파대 생태계의 총에너지흐름은 $574 gCm^{-2}yr^{-1}$ 로서 남아프리카의 해빈/쇄파대와 서아프리카 용승역의 16-17%로 나타났다. 총에너지흐름을 구성하는 생물그룹은 Phytoplankton과 detritus가 가장 중요하며, 다음으로 benthic algae, particle feeding zooplankton, carnivorous zooplankton, meio-benthos, bivalve, malacostraca, carnivorous fish, omnivorous fish, detritivorous fish, piscivorous fish 순서로 평가되었다. 린드만영양해석 결과 일차영양단계의 영양효율이 Ems, Ythan, Swartkops 하구에 비해 작은 것으로 보아, 해역의 일차생산량을 충분히 사용하지 못하고 있음을 알 수 있다. 즉, 일차생산량을 소비할 이차이상의 소비자가 충분치 않다는 의미이며 따라서 총에너지흐름은 작게 평가되었다. 연구해역의 총에너지흐름이 작기 때문에 지배성과 발전용량 역시 남아프리카의 해빈/쇄파대와 서아프리카 용승역에 비해 각각 12-18%, 14-20%인 것으로 나타났다. 한편, 일차생산량이 높은 이유는 본 해역에서 일차생산에 필요한 영양염이 원활하게 공급된다는 의미로 해석된다. 특히, 해빈에서 관측된 질산염과 아질산염의 농도는 여름철 강수시 증가하며, 고조보다는 저조시 높은 농도가 관측되었다 (Song, 2002). 이는 소하천에서 공급되는 영양염이 외해보다 많다는 것을 지시한다.

생지화학순환해석 결과 순환과 넥서스는 Chesapeake 만, Kromme 하구보다는 크고 남아프리카의 해빈/쇄파대보다는 작게 나타났다. 이는 외부로부터 계에 미치는 물리적 혹은 생물적 교란이 비교적 작다는 것을 의미한다. 아울러, FCI는 계 내에서 순환되는 물질의 분율로서, Southern Benguela와 페루연안 보다 크지만 South Carolina 염습지, Northern Benguela 용승역, 남아프리카 해빈/쇄파대에서보다는 작은 것으로 나타났다. 또한 먹이의 평균경로 APL은 서아프리카 용승역, 남아프리카 해빈/쇄파대 환경에 비해 작게 평가되었으나, Kromme 하구의 값과 유사하게 나타났다. APL은 총에너지 흐름과 총외부이입량의 함수로 결정되며 이입량이 증가할수록 APL은 감소하게 된다. 즉, 외부 해역과의 물질교환율과 상관관계가 있는 것으로 파악되었다. 본 연구에서는 남아프리카 해빈/쇄파대에서 보고된 교환율 자료를 이용하였으나, 향후 파와 해류 등 물리관측을 통한 현장자료를 이용하여 보다 정확한 해석이 이루어져야 할 것으로 생각되었다.

참 고 문 헌

- Asmus, M.L. and H.J. McKellar, Jr. 1989. Network analysis of the North Inlet salt marsh ecosystem. In: Network Analysis in Marine Ecology: Methods and Applications, Wulff, F., J.G. Field and K.H. Mann, eds. Springer-Verlag, Berlin, pp. 206-217.
- Baird, D. and J.J. Heymans. 1996. Assessment of ecosystem changes in response to fresh water inflow of the Kromme River estuary. St. Francis Bay, South Africa: a network analysis approach. Water S. Afr., 22(4), 307-318.
- Baird, D., J.M. McGlade and R.E. Ulanowicz. 1991. The comparative ecology of six marine ecosystems. Phil. Trans. Royal Soc. London B., 333, 15-29.
- Baird, D. and R.E. Ulanowicz. 1989. The seasonal dynamics of the Chesapeake Bay ecosystem. Ecol. Monogr., 59, 329-364.
- Baird, D. and R.E. Ulanowicz. 1993. Comparative study on the trophic structure, cycling and ecosystem properties of four tidal estuaries. Mar. Ecol. Prog. Ser., 99, 221-237.
- Bowman, R.E., C.E. Stillwell, W.L. Michaels and M.D. Grosslein. 2000. Food of northwest Atlantic fishes and two common species of squid. NOAA Tech. Memo. NMFS-NE, 155, pp. 138.
- Brown, A.C. and A. McLachlan. 1990. Ecology of Sandy Shores, Elsevier Sci., Amsterdam, pp. 328.
- Chavez, E.A., M. Garduño and F. Arreguín-Sánchez. 1993. Trophic dynamic structure of Celestun Lagoon, Southern Gulf of Mexico. In: Trophic Models of Aquatic Ecosystems, ICLARM Conf. Proc., Christensen, V., D. Pauly, eds. 26, 186-192.
- Crisp, D.J. 1971. Energy flow measurements. In: Methods for the Study of Marine Benthos, International Biological Programme Handbook No. 16. Holme, N.A., A.D. McIntyre, eds. Blackwell, Oxford, pp. 197-334.
- De Lancey, L.B. 1989. Trophic relationship in the surf zone during the summer at Folly beach, south Carolina. J. Cost. Res., 5, 477-488.
- Dodson, S.I., T.F.H. Allen, S.R. Carpenter, A.R. Ives, R.L. Jeanne, J.F. Kitchell, N.E. Langston and M.G. Turner. 2000. Ecology. Oxford University Press, pp. 482.
- Ducklow, H.H., M.J.R. Fasham and A.F. Vezina. 1989. Derivation and analysis of flow networks for open ocean plankton systems. In: Network Analysis in Marine Ecology: Methods and Application, Coastal and Estuarine Studies, Wulff, F., J.G. Field and K.H. Mann, eds. Springer-Verlag, Berlin, pp. 159-206.
- Edgar, G.J. and C. Shaw. 1995. The production and trophic ecology of shallow-water fish assemblages in southern Australia. II. Diets of fishes and trophic relationships between fishes and benthos at Western Port, Victoria. J. Exp. Biol. Ecol., 194, 83-106.
- Field, J.G., F. Wulff and K.H. Mann. 1989. The need to analysis ecological networks. In: Network Analysis in Marine Ecology: Methods and Application, Coastal and Estuarine Studies, Wulff, F., J.G. Field and K.H. Mann, eds. Springer-Verlag, Berlin, pp. 3-12.
- Froese, R. and C. Binohlan. 2000. Empirical relationships to estimate asymptotic length, length at first maturity and length at maximum yield per recruit in fishes, with a simple method to evaluate length frequency data. J. Fish Biol., 56, 758-773.
- Froese, R., M. Lourdes, D. Palomares and D. Pauly. 2002. Estimation of life-history key facts. Version of 17 July 2002, In: FishBase, WWW Electronic Publication. www.fishbase.org.
- Froese, R., D. Pauly and Editors. 2003. FishBase. World Wide Web Electronic Publication.
- Hannon, B. 1973. The structure of ecosystems. J. Theor. Biol., 41, 535-546.
- Heymans, J.J. 1992. Energy flow model and network analysis of the Kromme Estuary, St. Francis Bay, South Africa. MS Thesis, University of Port Elizabeth, Port Elizabeth, South Africa.
- Heymans, J.J. and D. Baird. 1996. Carbon budget and network analysis of a high-energy beach/surf-zone ecosystem. Est. Coast. Shelf Sci., 43, 485-505.
- Heymans, J.J. and D. Baird. 2000. A carbon flow model

- and network analysis of the northern Benguela upwelling system, Namibia. *Ecol. Model.*, 126, 9-32.
- Heymans, J.J. and A. McLachlan. 1996. Carbon budget and network analysis of a high-energy beach/surf-zone ecosystem. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 43, 435- 505.
- Horinouchi, M. and M. Sano. 2000. Food habits of fishes in a *Zostera marina* bed at Aburatsubo, central Japan. *Ichthyol. Res.*, 47(2), 163-173.
- Huh, S.H. and S.N. Kwak. 1997. Feeding habits of Juvenile *Enedrias nebulosus* in Eelgrass (*Zostera marina*) bed in Kwangyang Bay. *Kor. J. Ichthyol.*, 9(1), 22-29. (in Korean)
- Huh, S.H. and S.N. Kwak. 1998. Feeding habits of Juvenile *Takifu nipholes* in Eelgrass (*Zostera marina*) bed in Kwangyang Bay. *J. Kor. Fish. Soc.* 31(6), 806-812. (in Korean)
- Huh, S.H. and S.N. Kwak. 1999. Feeding habits of Juvenile *Acanthogobius flavimanus* in the Eelgrass (*Zostera marina*) bed in Kwangyang Bay. *J. Kor. Fish. Soc.*, 32(1), 10-17. (in Korean)
- Huh, S.H. and S.N. Kwak. 2002. Feeding habits of *Platycephalus indicus* in Eelgrass (*Zostera marina*) beds in Kwangyang Bay. *Kor. J. Ichthyol.*, 14(1), 29-35. (in Korean)
- Jorgenson, S.E., S.N. Nielsen and L.A. Jorgensen. 1991. *Handbook of Ecological Parameters and Ecotoxicology*, Elsevier., pp. 1263.
- Kang, Y.H. 2003. A trophic model of a sheltered surf-zone at Bangjukpo Southern Korea. *Ecol. Model.* (submitted)
- Kay, J.J., L.A. Graham and R.E. Ulanowicz. 1989. A detailed guide to network analysis. In: *Network Analysis in Marine Ecology: Methods and Application*, Coastal and Estuarine Studies, Wulff, F., J.G. Field, and K.H. Mann, eds. Springer-Verlag, Berlin, pp. 15-19.
- Kimura, S., T. Okazawa and K. Mori. 1987. Growth of the tidepool gunnel in Ago Bay, Central Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 53(1), 1965-1968.
- Lin, H.J., K.T. Shao, S.R. Kuo, H.L. Hsieh, S.L. Wong, I.M. Chen, W.T. Lo and J.J. Hung. 1999. A trophic model of a sandy barrier lagoon at Chiku in southwestern Taiwan. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 48, 575-588.
- Lindeman, R.L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23, 399-418.
- MacDonald, J.S. and R.H. Green. 1983. Redundancy of variables used to describe importance of prey species in fish diets. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40, 635- 637.
- Masuda, H., K. Amaoka, C. Araga, T. Uyeno and T. Yoshino. 1984. *The Fishes of the Japanese Archipelago Vol. 1*, Tokai University Press, Tokyo, Japan, pp. 437.
- McDermott, J.J. 1983. Food web in the surf zone of an exposed sandy beach along the mid-Atlantic coast of the United States. In: *Sandy Beaches as Ecosystems*, McLachlan, A. and T. Erasmus, eds. W. Junk, The Hague, pp. 529-538.
- McLachlan, A. 1983. Sandy beach ecology-a review. In: *Sandy Beaches as Ecosystems*, McLachlan, A. and T. Erasmus, eds. W. Junk, The Hague, pp. 321-380.
- MOMAF (Ministry of Marine Affairs and Fisheries). 2001. Ecological studies on the carrying capacity for release of fish larvae in the eastern areas of Jeonnam Province. pp. 127. (in Korean)
- Nasir, N.A. 2000. The food and feeding relationships of the fish communities in the inshore waters of Khor Al-Zubair, northwest Arabian Gulf. *Cybiium* 2000, 24(1), 89-99.
- Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, 10, 262-270.
- Odum, H.T. and E.P. Odum. 1955. Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok Atoll. *Ecol. Monogr.*, 25, 291-320.
- OHA (Office of Hydrographic Affairs, Korea). 1993. *Tide tables*, Vol.1, OHA, Inchon, pp. 250.
- OSJ (Oceanographical Society of Japan). 1986. *Manual of coastal environmental research Part: bottom sediment biology*. Kouteisha, pp. 266.
- Palomares, M.L.D. and D. Pauly. 1999. Predicting the food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. *Mar. Freshwat. Res.*, 49, 447-453.
- Parsons, T.R., Y. Maita, C.M. Lalli. 1984. *A Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater Analysis*, Pergamon Press, Oxford.
- Pauly, D., 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J. Cons. CIEM*, 39(2), 175-192.
- Pauly, D. and V. Christensen. 1993. Graphic representation of steady-state trophic ecosystem models. In: *Trophic Models of Aquatic Ecosystems*. ICLARM Conference Proceedings No. 26, Christensen, V., D. Pauly, eds. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines, pp. 20-28.
- Pisarevskaya, I.I. and E.O. Aksenova. 1991. Feeding of Black Sea mullets during early ontogeny. *J. Ichthyol.*, 31(3), 22-30.

- Polovina, J.J. 1984. Model of a coral reef ecosystem. Part I. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs*, 3, 1-11.
- Reise, K. 1985. Tidal flat ecology. An experimental approach to species interactions. Springer-Verlag, Berlin, pp. 191.
- Ricciardi, A. and E. Bourgel. 1998. Weight-to-weight conversion factors for marine benthic macro-invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 163, 245-251.
- Riddle, M.J., D.M. Alongi, P.K. Dayton, J.A. Hansen and D.W. Klumpp. 1990. Detrital pathways in a coral reef lagoon. *Mar. Biol.*, 104, 109-118.
- Schwinghamer, P., B. Hargrave, D. Peer and C.M. Hawkins. 1986. Partitioning of production and respiration among size groups of organisms in an intertidal benthic community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 31, 131-142.
- Seon, S.-G., 2001. Taxonomical studies on the benthic harpacticoid copepods in an intertidal sandy shore, southern Korea. MS Thesis, Chonnam National University, Kwangju, Korea, pp. 64.
- Shuozeng, D and Y. Jiming. 1993. Feeding habit and seasonal variation of stomach contents of sand dabs, *Pseudopleuronectes yokohamae*, in the South Bohai Sea. *Acta Oceanol. Sinica*, 12(4), 629-635.
- Song, I.J., 2002. The phytoplankton biomass, primary productivity and photosynthetic characteristics at surf zone of a protected sandy beach. MS Thesis, Chonnam National University, Gwangju, Korea, pp. 78. (in Korean)
- Suh, H.L. and Y.K. Koo. 1997. Subtidal zonation of the cumacean *Bodotria biplicata* in the surf zone of Dolsando, southern Korea. *J. Kor. Fish. Soc.*, 30, 39-45. (in Korean)
- Szyrmer, J. and R.E. Ulanowicz. 1987. Total flows in ecosystems. *Ecol. Model.* 35, 123-136.
- Takahashi, K., T. Hirose and K. Kawaguchi. 1999. The importance of intertidal sand burrowing peracarid crustaceans as prey for fish in the surf zone of a sandy beach in Otsuchi Bay, Northeastern Japan. *Fish. Sci.*, 65, 856-864.
- Ulanowicz, R.E. 1984. Community measures of marine food networks and their possible applications. In: *Flow of Energy and Materials in Marine Ecosystems: Theory and Practice*, M.J.R. Fasham, ed. Plenum, New York.
- Ulanowicz, R.E. 1986. *Growth and Development: Ecosystem Phenomenology*. Springer-Verlag, New York.
- Ulanowicz, R.E. 1987. NETWRK4: A package of computer algorithms to analyse ecological flow networks. UMCEES Ref. No. 82, University of Maryland, USA.
- Ulanowicz, R.E. 1999. NETWRK 4.2a: A Package of Computer Algorithms to Analyze Ecological Flow Networks. University of Maryland.
- Ulanowicz, R.E. and J.J. Kay. 1991. A package for the analysis of ecosystem flow networks. *Environ. Softw.*, 6, 131-142.
- Ulanowicz, R.E. and J.S. Norden. 1990. Symmetrical overhead in flow and networks. *Int. J. Systems Sci.*, 21(2), 429-437.
- Ulanowicz, R.E. and C.J. Puccia. 1990. Mixed trophic impacts in ecosystems. *Coenoses*, 5(1), 7-16.
- Uye, S.I., 1982. Length-weight relationships of important zooplankton from the Inland Sea of Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 38, 149-158.
- Valiela, I. 1984. *Marine Ecological Processes*. Springer-Verlag, New York.
- Yamahira, K., T. Kikuchi and S. Nojima. 1996. Age specific food utilization and spatial distribution of the puffer, *Takifugu niphobles*, over an intertidal sand flat. *Environ. Biol. Fish.* 45(3), 311-318. (in Japanese)
- Yu, O.H. 2001. Population ecology and production of the benthic amphipods (Crustacea) in a temperate sandy shore, southern Korea. Ph.D. Thesis, Chonnam National University, Kwangju, Korea, pp. 133.
- Yu, O.H., H.Y. Soh and H.L. Suh. 2002a. Life history and reproduction of *Synchelidium lenoretstralum* (Amphipoda, Oedicerotidae) in a temperate sandy shore, southern Korea. *J. Crust. Biol.*, 22(1), 126-134.
- Yu, O.H., H.Y. Soh and H.L. Suh. 2002b. Seasonal zonation patterns of benthic amphipods in a sandy shore surf zone of Korea. *J. Crust. Biol.*, 22(2), 459-46.

2003년 11월 21일 접수

2004년 2월 9일 수리