

남해 장목만에서 PVC판 투입시기와 투입기간에 따른 부착생물군집 구조

박소현, 서진영, 최진우

한국해양연구원 남해연구소 남해특성연구부

Community structure of sessile organisms on PVC plates according to different submerged timings and durations in Jangmok Bay, Korea

So-Hyun Park, Jin-Young Seo, and Jin-Woo Choi

South Sea Environment Research Dept., KORDI, Geoje 656-830, Korea

ABSTRACT

This study was conducted to compare the species composition of sessile organisms on the artificial substrates of PVC submerged at different time intervals and duration in Jangmok Bay, Geoje Island, southern coast of Korea. Three PVC plates were submerged at one month interval from March to October and retrieved in November, 2007. A mussel, *Mytilus galloprovincialis* exclusively occupied the artificial substrates submerged from March to April and occurred as a dominant species to July. An ascidian, *Styela plicata* occurred as a dominant sessile species from May to August. *Balanus amphitrite*, *Bugula* sp., and hydrozoans occurred as dominant species on the plates submerged from July to September. There was a mis-match between the peak time of settlement and dominance of sessile organisms due to the interspecies competitions when the PVC plates were retrieved in November. There was no clear relationship between submerged duration and the abundance of sessile organisms due to the different settlement period. *M. galloprovincialis* seemed to be a strong competitor which could exclude the previous recruiters of macroalgae by overgrowth and occupy the substrate surface and maintain its high population density by preventing the settlement of other species until late autumn. These results suggested that the composition of sessile organisms in vacant hard substrates could be determined by the combined effects of supply-timing of larvae and post-settlement competitions.

Keywords: artificial substrate, sessile organisms, submerged duration, competition, Korean enclosed bay

서론

조하대 암반에 형성된 부착생물군집은 성체인 저서생물로부터 산란된 유생이 일정시간이 경과하여 변태를 할 수 있는 상태에 도달한 후에 다양한 환경조건의 영향을 받아서 정착하여 이루어진 결과이다. 유생의 착저에 영향을 미치는 환경요인으로는 지금까지 다양한 이론이 제시되었는데, 유생은 성체로부터 기인한 화학물질에 유인되어 착저되거나 (Crisp and

Meadows, 1962), 이화학적인 환경조건에 반응하여 착저하거나 (Thorson, 1966), 수동적으로 해수유동에 의해 이동되어 착저한다는 (Butman, 1987) 이론 등이다. 부착기질에 물리적인 요인에 의해서 빈공간이 생기거나 새로운 해양시설물이 설치되면 그 곳에 부착생물의 재생산 시기에 따라서 순차적으로 가입되고, 기존의 가입생물과 중간경쟁을 통해 군집이 형성되는 일련의 천이과정을 거쳐 최종적으로 안정된 군집으로 정착하게 된다. 암반생물군집은 유생의 초기 착저와 가입 (Glasby, 1998), 중간 경쟁력 (Smith and Whiteman, 1999), 유생공급 (Bertness et al., 1996) 등에 의해서 유지되고 변화를 겪게 된다.

자연 암반에 부착하는 저서생물이나 인공시설물에 부착하는 오손생물의 군집형성을 연구하기 위해서는 보통 인공서식지 (artificial habitat unit, AHU) 를 많이 사용한다. 인공서식

Received May 7, 2011; Accepted June 1, 2011
Corresponding author: Jin-Woo Choi
Tel: +82 (55) 639-8550 e-mail: jwchoi@kordi.re.kr
1225-3480/24383

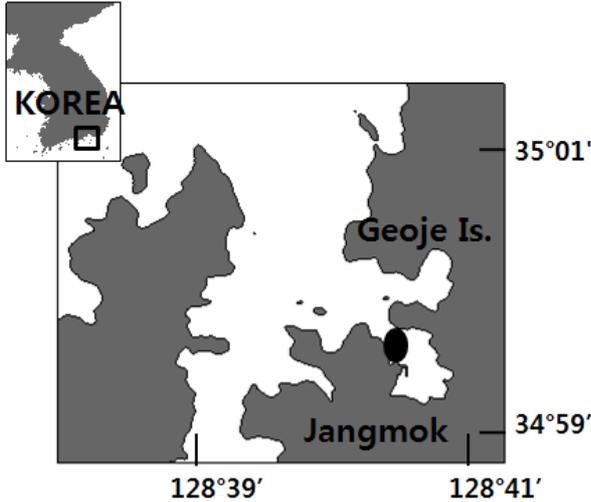


Fig. 1. Map showing the study site (dark circle) in Jangmok Bay, southern coast of Korea.

지는 실제 자연상태에서 얻기 어려운 반복 실험구를 쉽게 만들 수 있고, 다양한 크기와 기질종류, 배열방향 등을 조정하여 실험할 수 있는 장점이 있다. 인공서식지 중에서 판상의 기질을 사용하는 경우에는 수중에 위치한 판의 방향에 따라서 수평 또는 수직으로 부착기질을 투입하게 되는데, 부착판의 수중 위치에 따라서 또는 대형 해조류와 같은 다른 생물의 존재에 따라서 부착하는 저서생물의 종류와 양에 영향을 받는다 (Glasby and Connell, 2000; Fowler-Walker and Connell, 2007; Rule and Smith, 2007). 한편, 부착기질 투입시기와 거치기간에 따라서 부착생물군집의 구조가 달라지는 것으로 알려져 있다 (Underwood and Chapman, 2006). 따라서 방오 시설이나 방오장비의 성능을 시험하고자 할 경우에 실험구의 시험판과 대조구 해역에서의 시험판이 부착기질로 제공되는데, 예상되는 대조구의 부착생물을 어느 정도 파악할 수 있다면 실험구의 시험판을 해석하는데 많은 정보를 얻을 수 있을 것이며, 실험 디자인에도 이러한 정보는 필요하다.

해양부착생물이 인간이 이용하는 시설물에 부착하여 어떤 악영향을 미칠 경우 이를 생물오손 (biofouling) 이라 한다. 해양에서 생물오손이 선박선체, 양식장 그물과 시설물, 양식생물체 등 다양한 형태로 악영향을 미치고 있지만 생물오손을 일으키는 부착생물에 대한 국내 연구는 지금까지 거의 이루어지지 않았다. 굴 양식장 수하면에 부착한 다모류의 분류학적인 연구를 수행한 Paik (1980) 의 연구와 군사시설의 방오를 위해서 초기 biofilm 형성과 5개월에 걸친 인공기판에서의 부착생물의 발달과 천이에 대한 Shim and Jeong (1987) 의 연구가 있었을 뿐이었고, 최근에 수행된 남해안 내만에서 부착생물의 가입시기와 가입특성에 대한 연구가 있는 정도였다 (Choi et al., 2011).

본 연구에서는 한국 남해 내만해역에서 부착생물들이 PVC 판을 투입한 시기에 따라 군집조성이 어떻게 달라지며, 투입기간이 늘어남에 따라서 부착생물의 군집조성에 어떠한 변동이 있는지를 파악하고자 하였다.

재료 및 방법

현장실험은 거제도 장목만에 위치한 한국해양연구원 남해연구소의 실험 가두리에서 수행되었다 (Fig. 1). 장목만의 2007년 수온 및 염분 변화를 보면 수온은 2007년 2월 2일에 6.3°C로 가장 낮았고, 8월 21일에 28.8°C로 가장 높았다 (Choi et al., 2011). 염분은 강우의 영향으로 2007년 9월 10일에 25.84 psu로서 최저 염분을 보였고, 2007년 1월과 6월에는 각각 33.16 psu 및 33.27 psu에 이르는 상대적으로 높은 염분을 보였다.

인공부착기질의 공급은 2007년 3월부터 10월까지 매월 이루어졌고, 2007년 11월에 모든 부착판이 회수되었다. 인공부착판은 20 cm × 25 cm 크기의 PVC판을 사용하였으며, PVC판을 수직으로 배열하여 5개를 틀에 매달아 표층 50 cm 수심에 투입하였다 (Fig. 2). 수심에 따라서도 다양한 저서생물이 부착을 하지만 부착판 투입수심을 50 cm로 한 것에는 조건대와 조하대 부착생물이 모두 부착이 가능할 것이라는 판단으로 결정되었다.

투입한 부착판 중에서 2개는 투입한 지 1개월이 경과한 후에 수거하였고, 나머지 3개의 부착판은 실험종료 시기인 11월에 수거하였다. 따라서 최초 투입 부착판은 10개월 동안 해수에 계속 투입되어 있는 것이고, 점차 해수투입시기가 감소하여 최종 투입 부착판은 1개월 동안만 해수에 투입되는 것으로서 투입시기에 따른 부착생물군집의 구조에 대한 정보를 얻을 수 있도록 하였다. 여기서는 투입시기가 서로 다르다는 단점이 있지만, 투입초기의 우점 가입종을 1차 회수 부착판에서 알 수 있기에 차후에 가입되는 부착생물과 어떤 경쟁관계를 가지는지에 대한 정보를 얻을 수 있다고 판단하였다.

부착판에 부착된 부착생물들은 부착판을 점유한 정도에 기준하여 주요 우점종으로 선별하였으며, 우점종에 대해서는 종 동정 이후 개체수와 습중량을 측정하였다. 본 연구에서는 부착생물군집의 기능을 반영하는 생물량 자료를 사용하여 Shannon-Weaver의 종다양성지수 (H') 를 구하였고, 또한 다변량분석법에서도 생물량 자료를 사용하여 square root 변환과 Bray-Curtis 유사도지수를 구하여 non-parametric multidimensional scaling (nMDS) 으로 배열법을 수행하여 투입기간별 종조성의 유사정도를 2차원평면에 나타내었다. 자료의 분석에는 PRIMER 5.0을 사용하였다 (Clark and Warwick, 1994).



Fig. 2. The experimental platform and artificial substrates (PVC plates) in the study site (Jangmok Bay).

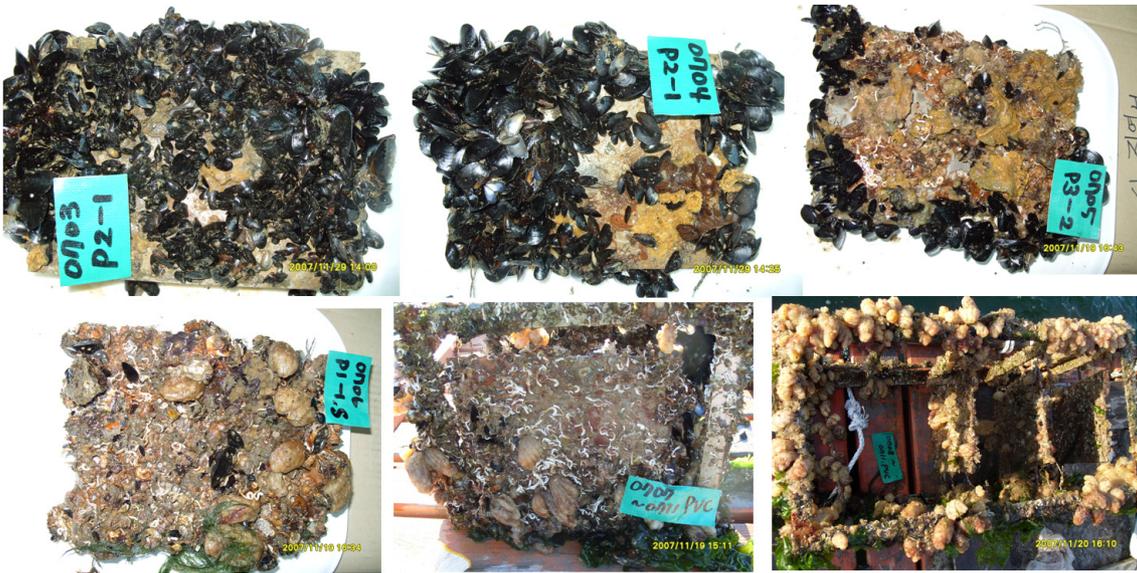


Fig. 3. Sessile macrobenthic organisms retrieved in November settled on the PVC plates submerged in the water depth of 50 cm from March to August, 2007.

결 과

2007년 11월에 회수된 PVC판에 부착된 저서생물의 생물량 우점양상을 보면 투입시기별로 간존하는 우점종이 달라짐을 보였는데, 2007년 3월과 4월에 투입한 PVC판에서는 주로 지중해담치 (*Mytilus galloprovincialis*) 가 우점하였다 (Fig. 3; Table 1). 5월에 투입된 PVC판에는 지중해담치와 주름미더덕 (*Styela plicata*) 가 우점종으로 출현하였지만, 지중해담치의 경우 3월과 4월에 투입한 부착판에 비해서 우점도가 감소하였다. 6월의 부착판에는 지중해담치, 주름미더덕, 주걱따개비 (*Balanus amphrite*) 가, 7월의 부착판에는 주름멍게, 석회관갯지렁이 (*Hydroides ezoensis*), 지중해담치, 검은큰따개비 (*Tetraclita japonica*), 주걱따개비 순으로 우점

하고 있었다. 8월에 투입된 부착판에서는 주로 주걱따개비가 우점종으로 출현하였고, 석회관갯지렁이, 주름멍게, 말미잘류 (anthozoans) 등도 부착하고 있었다, 9월의 부착판에서는 주걱따개비, 구멍갈파래 (*Ulva pertusa*), 석회관갯지렁이, 히드라충류 (hydrozoans) 등이 우점종으로 출현하였다. 10월의 부착판에서는 투입기간이 짧았지만 구멍갈파래와 석회관갯지렁이가 소량 남아 있었다.

2007년 3월에서 10월까지 부착판을 투입한 후 11월 말에 회수한 부착판에서의 분류군별 개체수와 습중량은 투입기간이 길수록 많았고, 투입기간이 짧을수록 부착생물의 현존량이 감소하였다 (Fig. 4). 2007년 3월에 투입된 PVC판은 총 8개월 동안 해수에 잠겨 있었고, 그 이후 투입된 PVC판은 1개월씩

Table 1. Dominant species in biomass on the PVC plates submerged at one month interval from March to October and retrieved in November, 2007 (+++: extremely, ++: highly, +: commonly dominant)

Species/submerged time	MAR	APR	MAY	JUN	JUL	AUG	SEP	OCT
<i>Ulva pertusa</i>							+	+
<i>Halichondria japonica</i>		+	+					
<i>Bugula sp.</i>				+	+	+	+	
<i>Crassostrea gigas</i>				+				
<i>Mitylus galloprovincialis</i>	+++	+++	+++	+++	++			
<i>Hydroides ezoensis</i>			+	+	++	+	+	+
<i>Tetraclita japonica</i>					++			
<i>Balanus amphitrite</i>				++	+	+	+	
<i>Styela plicata</i>			+	++	+++	+		
Asciacea unid.		+	+					

투입 기간이 감소된 상태에서 회수된 것이다. 2007년 3월-5월의 시기에 투입되어 6개월에서 8개월 동안 해수에 잠겨 있었던 PVC판에는 주로 지중해담치 (*Mytilus galloprovincialis*)

가 대부분의 생물량을 차지하였다. 6월 이후에 투입되어 5개월 이하의 기간 동안 투입되어 있었던 PVC판에서는 주름미더덕 (*Styela plicata*) 이 대부분의 생물량을 차지하였으나, 봄철에 투입한 부착판에 비해서 생물량이 적었다. 한편 Choi et al., (2010) 에 의하면 유생 가입시기가 주름미더덕과 다발이 끼벌레류 (*Bugula sp.*) 는 5월로서 거의 같은 시기이지만 4월에 이미 가입한 지중해담치가 부착한 5월에 투입된 PVC판에서는 이 두 종이 가장 부착판을 많이 차지한 우점종으로 남아 있지 않았다. 주름미더덕은 지중해담치의 가입이 거의 없는 시기에 가입하여 6월에서 8월까지 투입된 PVC판에서 우점종으로 나타난 것이 특징적인 현상이었다.

이러한 종별 생물량 우점도는 생물량 자료에 기초하여 구한 종다양성지수 (H') 의 값에서도 잘 나타났다 (Fig. 5). 즉, 4월에 투입된 부착판에서는 지중해담치가 극히 우점하여 종다양성지수가 매우 낮은 값을 보였고, 그 외의 시기에 투입된 부착판에는 다양한 종들이 가입하여 상대적으로 높은 종다양성지수를 보였다.

부착생물의 종별 생물량 변동을 보기 위해서 MDS배열법으로 나타난 2차원 그림을 보면 2007년 3월에서 5월에 이르는 봄철에 투입되었던 부착판에서는 부착생물의 종조성이 서로 유사한 양상을 보였으나, 봄철 이후에 투입된 부착판의 생물군집은 시간이 갈수록 점차 봄철 부착판 생물군집과 종조성이 달라짐을 보였다 (Fig. 6). 특히 10월에 투입한 부착판은 다른 시기에 투입된 부착판의 생물군집과는 종조성에 많은 차이를 보였다. 이와 같이 연중 시기에 따라서 가입종이 달라지고 가입 후 새로이 가입되는 종들과의 종간경쟁의 결과로 부착생물군집의 종조성이 달라지는 것으로 나타났다.

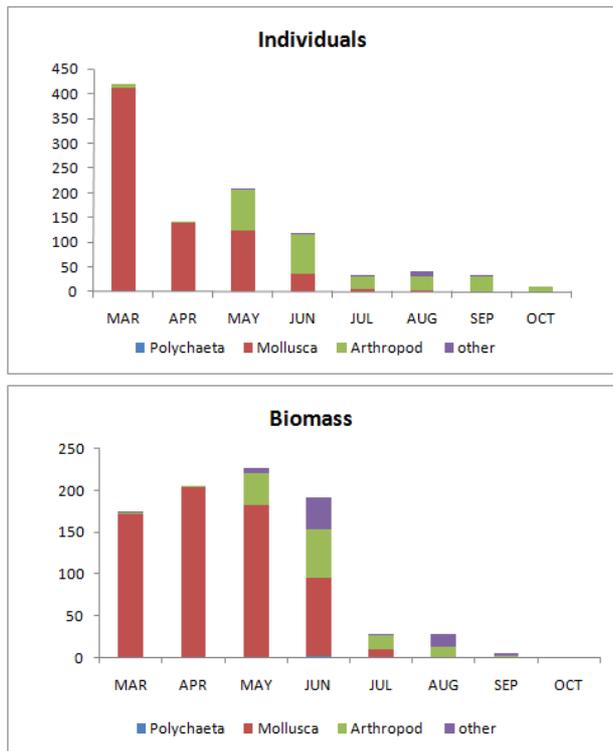


Fig. 4. The individuals (ind./m²) and biomass (g/m²) of sessile organisms settled on the PVC plates submerged in the water depth of 50 cm at one month interval from March to October and retrieved in November, 2007.

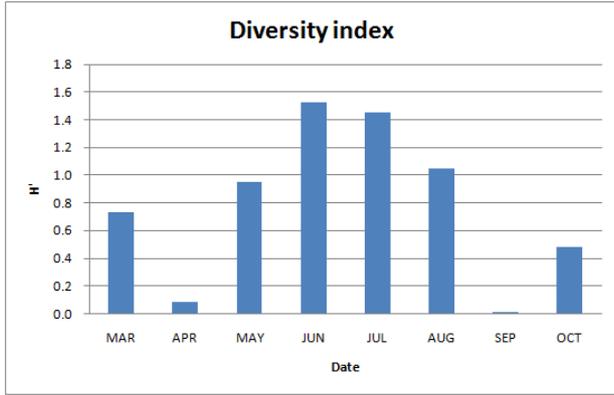


Fig. 5. Species diversity index (H') of sessile organisms settled on PVC plates submerged at one month interval from March to October and retrieved in November, 2007.

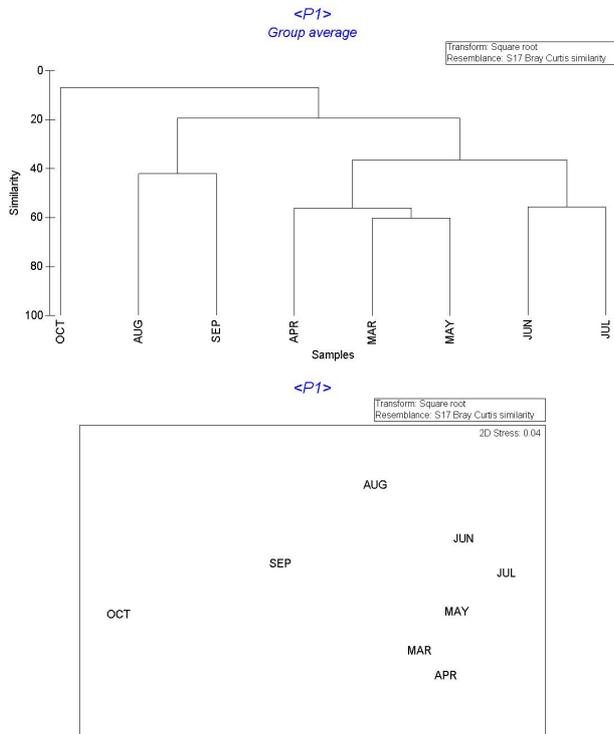


Fig. 6. The dendrogram and MDS plot based on the biomass data of sessile organisms settled on PVC plates submerged at one month interval from March to October and retrieved in November, 2007.

토 의

암반에 부착하는 저서생물군집의 구조는 일차적으로 유생의 공급에 의해서 시작되며, 가입시기와 양 및 부착 후의 중간 경쟁에 의해서 군집구조가 변화는 천이과정을 거치게 된다. 유생의 공급과 부착기질에의 가입은 군집의 구조를 결정하는 중요

한 요인으로 간주되고 있다. 본 연구에서는 남해안의 내만역에 새로운 부착기질을 공급하는 시기와 투입기간에 따른 부착성 저서생물군집의 조성차이를 보고자 하였다. 인공기질을 이용한 실험에서는 기존 부착생물의 영향을 최소화 하고, 시간별 가입중간 공간경쟁을 파악할 수 있는 장점이 있다. 부착판의 성분은 설치와 파손을 고려하여 PVC 재질을 사용하였고, 부두시설이나 해수면 양식시설과 같은 대부분의 해양 인공구조물을 모사하기 위해서 부착판을 수직으로 세워서 해수에 넣었다. Glasby and Connell (2001) 에 의하면 실제 암반에 인공기질을 제공하는 것과 본 연구에서와 같이 부교에서 인공기질을 제공하는 것에 부착생물군집의 종조성이 달라지며, 위의 각각의 경우에서 부착기질을 수직 또는 수평으로 넣은 경우에도 주요 부착생물의 현존량이 달라짐을 보고하였다.

가입시기는 해양생물의 고유한 생활사 주기와 연관이 깊기 때문에 대부분 유생의 가입시기는 종별로 고정되어 있으며, 가입기간에서도 종별 차이를 보이게 된다 (Choi et al., 2011). 지중해담치는 유생의 주 가입시기가 5월이지만 3월과 4월에 투입된 부착판에 미리 가입하여 다른 종에 비해 상대적으로 빠른 성장을 가져 부착판의 공간을 대부분 점유하여 11월 회수 시기까지 우점하였던 것으로 보인다. 하지만 5월에 투입된 부착판에서 지중해담치의 점유율이 3월과 4월에 비해 적은 것은 지중해담치가 부착판에 가입 후 다른 가입종을 압도할 만큼 성장하지 못했던 것과 연관이 있을 것으로 보인다. 특히 5월에 투입된 부착판에서는 매우 많은 유령명게가 부착되어 있어서 두 종간에 공간점유 경쟁이 있었을 것으로 추정되고, 다른 종들의 가입을 제한하였을 것으로 판단된다.

Shim and Jeong (1987) 은 진해만과 마산만에서 수행한 인공부착판 실험에서 유생 출현의 계절성과 부착 후 성장율이 부착생물군집의 발달에 중요한 요인인 것으로 보고하였다. 또한 대형오손생물군집 (macrofaouling communities) 의 시간별 천이과정은 초기의 미생물과 규조류의 부착을 거쳐서 대형 해조류 - 따개비, 담치류, 다모류 - 해면, 말미잘류, 멍게류 등이 우점하는 부착생물군집으로 군집천이가 일어남을 보고하였다. 따라서 Fig. 4에서 본 바와 같은 투입시기가 연제인가에 따라서 일정투입기간 동안 부착하는 생물종수와 생물량에 차이를 보일 것으로 예상된다. 5월에 투입된 부착판에는 1개월 동안에도 8월이나 9월에 투입된 부착판 보다 더 많은 생물량을 보였다. 지중해담치와 주름명게 간의 공간경쟁에서는 3월에서 5월에 투입된 부착판에서 지중해담치의 우점도가 극히 높은 것은 지중해담치가 어느 정도 성장한 후에는 주름명게에 비해 경쟁력이 강한 것으로 나타났다. 반면에 주름명게와 주걱 따개비 간에는 주름명게의 성장이 왕성한 시기에는 부착판의 대부분을 차지하는 것으로 나타났고, 주걱따개비는 주 가입시기가 8월임에도 불구하고 6월과 7월에 투입된 부착판에서 우

점도가 가장 높은 것은 5월에 가입된 주름멍게의 주 성장시기가 8월 이후인 것과 관련이 있을 것으로 보이나, 정확한 관련성을 가지기 위해서는 주름멍게의 성장에 대한 자료가 필요하다.

투입기간이 길어지면 일반적으로 부착생물군집이 더 성숙한 군집으로 변화할 것으로 예상되며, 언제 안정된 저서생물 군집 구조를 가질 지가 관심사였다. Underwood and Chapman (2006) 은 호주의 New South Wales의 Long Bay에 나일론 재질의 청소용 솔을 인공기질로 제공하여 투입기간을 1개월, 3개월 6개월 등 3가지 기간에 인공기질에 가입되는 저서생물 군집을 비교하였다. 투입기간이 1개월인 군집은 3개월이나 6개월 투입 군집에 비해서 종조성이 크게 달랐고, 3개월과 6개월 군집은 매우 유사한 종조성을 가진 것으로 나타나 3개월 정도 투입되면 대체로 안정된 군집 구조를 보이는 것으로 나타났다. 본 연구에서는 동일한 투입시기 아니라 1개월씩 투입시기가 달랐고, 인공부착기질의 종류도 서로 달라서 Underwood and Chapman (2006) 의 실험결과와 직접 비교가 어렵지만 대략 5개월 (5월 투입판) -8개월 (3월 투입판) 투입 기간의 부착군집이 서로 유사한 종조성을 보였다 (Fig. 6). 하지만 가입시기와 우점종의 종류에 따라서는 투입기간에 상관없이 한 종에 의한 과도한 공간 점유는 오히려 종다양성을 낮추게 된다 (Fig. 5). 비록 공간경쟁에서 우월한 1-2종에 의해서 부착판이 점유될 지라도 이들도 다른 종에 대한 부착기질로 이용된다는 보고가 있다 (Claar *et al.*, 2011). 미국 캘리포니아의 Bodega Bay에서는 멍게류인 *Ascidia ceratodes*가 본 연구해역의 지중해담치와 같은 주요 우점경쟁자이기 때문에 이종이 전체 부착생물군집의 종다양성에 미치는 영향은 빠른 성장으로 다른 종들의 부착기질을 없애는 부정적인 영향과 이들 자체가 다른 부착생물의 부착기질로 이용되는 긍정적인 영향을 가지게 된다. 반면에 지중해담치는 부착생물의 기질로는 거의 제공되지 못하고 주로 부착사 주변에 소규모 서식공간을 제공하여 이동성 저서동물에게 긍정적인 영향을 주고 있다.

요 약

남해안 내만해역에서 인공부착판 투입시기와 투입기간에 따른 군집구조의 차이를 보고자 하였다. 거제도 장목만에서 2007년 3월에서 10월에 이르는 기간 동안 매월 PVC 재질의 인공부착판을 수심 50 cm에 수직방향으로 투입하였다. 2007년 11월에 저서동물이 부착된 PVC판을 회수하여 부착생물군집을 조사한 결과 지중해담치는 3월에서 7월에 투입된 부착판에서 우점종으로 출현하였고, 석회관갯지렁이와 주름멍게는 5월 이후 10월까지 투입한 부착판에서 우점종으로 남았다. 주걱따개비와 다발이끼벌레류는 6월-9월 사이에 투입한 부착판에서 우점하였다. 실험종료 시에 회수한 부착판에서의 분류군별 개체수와 습중량은 지중해담치의 우점으로 3월-7월 사이에

투입된 부착판에서 최대치를 보였다. 종간 경쟁으로 인하여 최대가입시기와 우점시기가 일치하지 않은 부착생물들이 나타났고, 투입기간과 생물량이나 개체수 간에는 가입시기의 차이로 인하여 뚜렷한 관련성을 보이지 않았다. 투입시기별 및 투입기간별로 특정 저서생물이 우점종으로 출현하였는데, 이는 유생 공급을 결정하는 가입시기와 나중에 유입되는 유생을 배제하는 종간경쟁에 의해 최종 부착생물군집의 조성에 중요한 결정요인이 되는 것으로 나타났다.

사 사

본 연구는 한국해양연구원 남해연구소의 어장관리비 및 전략무인도서 해양생태계기반 관리기술 개발연구 (PE98583)의 지원으로 수행되었다. 본 논문을 위해서 자세한 지적과 검토를 해 주신 익명의 심사위원께 감사드립니다.

REFERENCES

- Bertness, M.D., Gaines, S.D., Wahle, R.A. (1996) Wind-driven settlement patterns in the acorn barnacle *Semibalanus balanoides*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **137**: 103-116.
- Butman, C. (1987) Larval settlement of soft sediment invertebrates: the spatial scales of pattern explained by active habitat selection and the emerging role of hydrodynamic processes. *Oceanog. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **25**: 113-165.
- Choi, J.-W., Seo, J.-Y., Park, S.-H. (2011) Recruitment patterns of sessile organisms on the artificial PVC panels in Jangmok Bay, southern coast of Korea. *Korean J. Malacol.*, **27** (in press).
- Clark, K.R. and Warwick, R.M. (1994) Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth Marine Laboratory, UK, 144 pp.
- Crisp, D.P. and Meadow, P.S. (1962) The chemical bases of gregariousness in cirripedes. *Proc. Roy. Soc. London (Biolo)*, **150**: 500-520.
- Fowler-Walker, M.J. and Connell, S.D. (2007) Habitat heterogeneity as a consequence of substratum-orientation and kelp canopy: Relating interdependent responses to common patterns. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **343**: 127-137.
- Glasby, T.M. (1998) Estimating spatial variability in developing assemblages of biota on subtidal hard substrata. *Mar. Freshw. Res.*, **49**: 429-437.
- Glasby, T.M. and Connell, S.D. (2001) Orientation and position of substrata have large effects on epibiotic assemblages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **214**: 127-135.
- Hulbert, C.J. (1991) The effects of larval abundance, settlement and juvenile mortality on the depth distribution of a colonial ascidian. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **150**: 183-202.
- Paik, E.-I. (1980) Polychaetous annelids growing in

- oyster farms. *Bull. Korean Fish. Soc.*, **13**: 33-44.
- Rule, M.J. and Smith, S.D.A. (2007) Depth-associated patterns in the development of benthic assemblages on artificial substrata deployed on shallow, subtropical reefs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **345**: 38-51.
- Shim, J.H. and Jeong, M.S. (1987) Development and succession of marine fouling organisms on artificial substrata. *J. Oceanol. Soc. Korea*, **22(4)**: 257-270.
- Smith, F. and Witman, J.D. (1999) Species diversity in subtidal landscapes: maintenance by physical processes and larval recruitment. *Ecol.*, **80**: 51-69.
- Thorson, G. (1966) Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities. *Neth. J. Sea Res.*, **3**: 267-293.
- Underwood, A.J. and Chapman, M.G. (2006) Early development of subtidal macrofaunal assemblages: relationships to period and timing of colonization. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **330**: 221-233.