

연속 산란 어류의 온도함수 성장곡선 추정[†]

최일수¹

¹전남대학교 응용수학과

접수 2011년 8월 2일, 수정 2011년 8월 30일, 게재확정 2011년 9월 5일

요약

어류의 성장함수로는 동화작용과 이화작용의 차이가 성장을 결정하는 형태의 곡선이 사용된다. 대부분의 어류는 일 년에 정해진 기간에 한번 산란하는 형태를 갖는다. 이러한 어류를 일시적 산란 어류라고 하고 이외는 다르게 일 년 동안 영양 상태에 따라 계속적으로 산란하는 멸치 등의 어류를 연속 산란 어류라고 한다. 본 논문에서는 일시적 산란 어류에 비교하여 산란 시기가 성장에 영향을 많이 주는 연속 산란 어류의 성장곡선을 산란시기의 수온 함수로 성장식을 유도하였다.

주요용어: 성장식, 연속 산란 어류, 해수 온도.

1. 머리말

물질대사 관점에서 어류의 성장을 살펴보면 물질의 흡수를 담당하는 동화작용과 소모를 담당하는 이화작용의 차이가 체내에 쌓이는 현상으로 파악된다. von Bertalanffy (1938)는 한 생물의 질량에 관계되는 여러 작용들의 차이를 단위시간당 축적되는 양을 수식화하여 다음과 같은 성장함수를 유도하였다 (이하 VBGF라고 한다).

$$L(t) = L_{\infty} \left(1 - e^{(-K(t-a_0))} \right)$$

여기서 $L(t)$ 는 연령이 t 인 어류의 길이, L_{∞} 는 이론적 최대 길이, K 는 성장계수, a_0 는 체장이 0일때의 이론적 연령이다. 즉, 성장률은 다음과 같이 어류의 길이의 선형함수라는 의미를 가지고 있다.

$$\frac{dL(t)}{dt} = K(L_{\infty} - L(t)) \quad (1.1)$$

어류는 산란형태에 따라 연속 산란 어류 (continuous spawnig fishes)와 일시적 산란어류 (isochronical fishes)로 구분된다. 일시적 산란 어류는 일 년중 정해진 기간에 산란하는 특징을 갖는 어류로써 대부분의 어류가 이에 해당한다. 이에 비교하여 연속 산란어류는 년중 조건이 적절하면 산란하는 어류로써 우리나라 남해안 멸치의 경우 일년에 30회이상 산란하는 경우도 있다고 보고되고 있다 (Jung 등, 2008). 이러한 연속산란어류의 경우 산란시기의 성장이 해양환경의 영향을 받게 되어 이에 적절한 성장함수의 개발이 요구되고 있다.

VBGF를 여러 형태로 변형한 이론이 발표되어 왔다. Taylor (1958, 1959, 1960)는 성장계수 K 를 연중 평균기온의 함수로 표현하여 대구와 조개류 두 종의 성장식을 유도하였다.

$$K = f(T_m)$$

[†] 이 논문은 2010년도 전남대학교 학술연구비의 지원에 의하여 연구되었음.

¹ (550-749) 전남 여수시 둔덕동 산 96-1, 전남대학교 응용수학과, 교수. E-mail: ichoi@jnu.ac.kr

여기서 T_m 은 연중 평균 수온, f 는 경험함수를 나타낸다.

또한 Cloern과 Nichols (1978)는 VBGF의 지수부분을 사인 (sin) 함수로 변형하고 개체의 크기를 계급으로 분류하여 계급에서 성장률을 달리하는 형태로 K 를 추정하는 다음의 형태를 유도하였다.

$$K = a_1 + a_2 \exp \left[a_3 \sin \left(\frac{\pi}{180}(t + \theta) \right) \right]$$

연중 평균 수온을 사용한 Taylor의 성장식은 일시적 산란 어류에는 적절한 표현으로 알려져 있으나 연속 산란 어류에는 적절하지 않고 Cloern과 Nichols의 성장식은 사인 (sin) 함수 형태를 갖고 있어 계절 성장요인을 표현하고 있으나 어류의 환경을 설명하기에는 설득력이 부족한 상황이다. 이외에도 VBGF를 변형한 Ursin (1963), Pitcher와 MacDonald (1973), Lockwood (1974), Jung 등 (2008) 등이 있으나 계절 성장과 어류의 환경을 적절하게 표현하지 못하고 있다.

본 논문은 연속 산란 어류의 계절 성장과 초기 생활사에서의 성장속도의 차이로 사망률에 커다란 영향을 미치는 가장 큰 변수로 생각할 수 있는 산란시 해수온도를 동시에 고려하는 성장함수를 유도하였다. 어류가 포획되는 시점을 나타내는 관찰 시점의 해수 온도 만을 고려하는 성장함수와 산란시 해수 온도를 추가하는 성장함수를 유도하고 우리나라 대표 어종인 멸치의 연령산정 자료로 각 모형의 추정치를 구하였다. 또한 각 모형에서 구한 잔차제곱합 가설 검정으로 산란시 해수 온도를 포함하는 모형의 타당성을 설명하였다.

2. 연속 산란어류 성장함수

2.1. 관찰 시점의 해수 온도를 고려한 성장함수

해수 온도가 연속 산란 어류의 성장에 영향을 준다는 조건과 이화작용과 동화작용의 누적의 형태를 동시에 고려하여 식 (1.1)을 다음과 같이 수정하였다.

$$\begin{aligned} \frac{dL(t)}{dt} &= K(L_\infty - L(t)) \\ K &= \alpha + \beta T_t \\ L(0) &= L_0 \end{aligned} \quad (2.1)$$

여기서 T_t 는 어류의 연령이 t 인 개체가 포획이 되는 시점인 관찰시점의 해수온도, L_0 는 연령이 0일 때의 이론적 길이를 나타낸다.

어류 각 개체가 관찰된 시점의 온도는 알려져 있는 해수 온도함수를 사용하여 (Jung 등, 2008) T_t 를 다음과 같이 변환한다.

$$T_t = b_0 + b_1 \sin \left[\frac{2\pi(hd + t + t_0)}{365} \right] \quad (2.2)$$

여기서 b_0 , b_1 , t_0 는 각 지역 해수온도에 맞는 추정값이고 hd 는 부화된 날로 줄리안 데이 (Julian day)를 나타낸다. 식 (2.1)의 미분 방정식

$$\frac{dL(t)}{dt} = (\alpha + \beta T_t)(L_\infty - L(t))$$

에 식 (2.2)를 대입하면,

$$\frac{dL(t)}{dt} = \left(\alpha + \beta \left(b_0 + b_1 \sin \left[\frac{2\pi(hd + t + t_0)}{365} \right] \right) \right) (L_\infty - L(t))$$

양변을 적분하고 정리 하면 다음과 같이 닫힌 형태의 식을 구할 수 있다.

$$\begin{aligned} \int \frac{dL(t)}{(L_\infty - L(t))} &= \int \left(\alpha + \beta \left(b_0 + b_1 \sin \left[\frac{2\pi(hd + t + t_0)}{365} \right] \right) \right) dt \\ \log((L(t) - L_\infty)) &= - \left((\alpha + \beta b_0)t - b_1 \beta \frac{365}{2\pi} \cos \left[\frac{2\pi(hd + t + t_0)}{365} \right] \right) + \log((L_0 - L_\infty)) \\ L(t) &= L_\infty + \exp \left(-(\alpha + \beta b_0)t - b_1 \frac{365}{2\pi} \cos \left[\frac{2\pi(hd + t + t_0)}{365} \right] \right) (L_0 - L_\infty) \quad (2.3) \end{aligned}$$

2.2. 부화시점의 해수 온도를 추가한 성장함수

식 (2.3)에 어류의 부화시점의 해수 온도를 추가하여 다음과 같은 연속 산란 어류의 성장 방정식을 구하였다.

$$\frac{dL(t)}{dt} = K(L_\infty - L(t))$$

$$K = \alpha + \beta T_h + \gamma T_t$$

$$T_h = b_0 + b_1 \sin \left[\frac{2\pi(hd + t_0)}{365} \right]$$

$$T_t = b_0 + b_1 \sin \left[\frac{2\pi(hd + t + t_0)}{365} \right]$$

여기서 $L(t)$ 는 연령이 t 인 어류의 길이, T_h 는 부화당시의 해수온도, T_t 는 어류의 연령이 t 인 개체가 포획이 되는 시점인 관찰시점의 해수온도를 나타낸다. 미분방정식을 풀면 다음과 같은 변형된 VBGF를 얻게 된다.

$$L(t) = L_\infty + \exp([h(0) + h(t)])(L_0 - L_\infty)$$

$$h(t) = \left(\alpha + \beta \left(b_0 + b_1 \sin \left[\frac{2\pi(hd + t_0)}{365} \right] \right) \right) t + \gamma \left(b_0 t - b_1 \beta \frac{365}{2\pi} \cos \left[\frac{2\pi(hd + t + t_0)}{365} \right] \right) \quad (2.4)$$

$$h(0) = -b_1 \gamma \beta \frac{365}{2\pi} \cos \left[\frac{2\pi(hd + t_0)}{365} \right]$$

3. 연속 산란 어류의 계절 성장 예제

우리나라에 서식하고 있는 대표적 연속 산란 어류인 멸치 자료를 Hwang 등 (2006)에서 인용하여 사용하였다. 1996년 6월부터 11월까지 서해 위도연안에서 채취한 멸치 173개체에서 이석을 추출하여 연령산정을 하였으며, 역산출법으로 부화 날짜를 추정한 자료를 사용하였다.

표 3.1은 부화한 날이 줄리안 데이 151일 미만인 멸치와 151일 이상인 멸치 두 그룹으로 나누어 각각의 VBGF를 심주용 등 (2010)과 박철용 (2009)의 최소제곱법으로 구한 식을 나타내고 있다. 결과에 따르면 Wald=99.5, 유의확률=0.0085로써 부화한 날이 151일 이상인 그룹의 성장함수와 151일 미만인 성장함수간에 차이가 있음을 알 수 있다. 이를 그림으로 표시하면 그림 3.1과 같은 결과를 얻을 수 있다.

표 3.1 줄리안 데이 151일 이전에 부화된 멸치와 151일 이후에 부화된 멸치에 대한 성장식의 모수 추정치

	모수	추정치	표준오차	t값	유의확률
hd<151	$L_{\infty 1}$	66.92824	8.08550	8.28	<.0001
	K_1	0.011880	0.00242	4.92	<.0001
hd>=151	$L_{\infty 2}$	62.41640	7.00000	8.92	<.0001
	K_2	0.015558	0.00280	5.55	<.0001

Wald=99.5, 유의확률=0.0085
 $H_0 : L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$ 와 $K_1 = K_2$

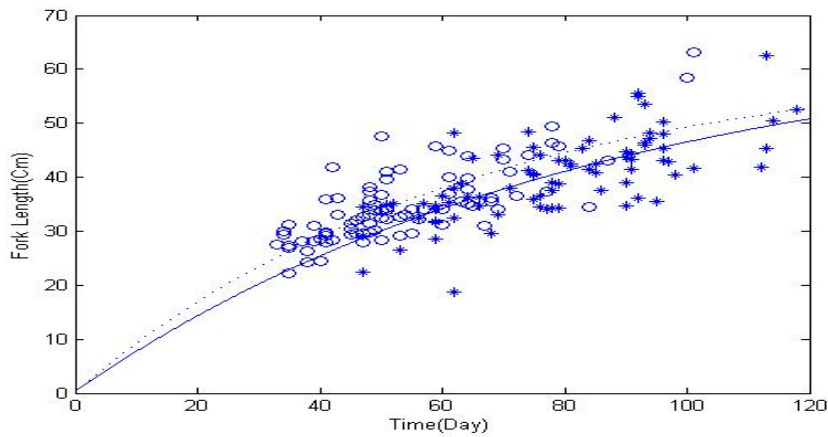


그림 3.1 줄리안 데이 151일 이전에 부화된 멸치의 성장식 (실선)과 151일 이후에 부화된 멸치의 성장식 (점선)

본 논문에서는 부화당시의 해수의 온도에 따라서 성장에 영향을 준다는 식 (2.4)와 부화 당시의 해수 온도를 고려하지 않는 계절 성장함수 식 (2.3)을 추정하였다. 표 3.2는 식 (2.3)의 부화 당시 해수 온도를 고려하지 않은 단순 계절 성장 함수 추정치이고 표 3.3은 식 (2.4)의 부화 당시 해수 온도를 추가한 계절 성장 함수 추정치이다. 부화 당시 해수 온도를 추가한 계절 성장함수와 부화 당시 해수 온도를 고려하지 않은 단순 계절 성장 함수의 비교를 위한 모형의 적합도를 비교해 보면 $R_1^2 = 0.4424 < R_2^2 = 0.6059$ 이므로 부화 당시 해수 온도를 추가한 모형이 단순 계절함수보다 설명력을 현저하게 높이고 있다. 또한 다음과 같은 가설검정을 고려하면

$Model_F$: 부화당시 해수 온도를 추가한 모형 즉 식 (2.4)의 모형 (완전모형)

$Model_R$: 부화당시 해수 온도를 고려하지 않는 모형 즉 식 (2.3)의 모형 (축소모형)

검정통계량은

$$F = \frac{(SSE_R - SSE_F)/(df_R - df_F)}{SSE_F/df_F} = \frac{(5625.5 - 3976.2)/(170 - 169)}{(3976.2/169)} = 70.10$$

로써 그 때의 유의확률 < 0.0001이 되어 부화당시 해수 온도가 멸치의 성장함수 추정에 필요한 요인임을 알 수 있다.

표 3.2 식 (2.3)의 부화 당시 해수 온도를 고려하지 않은 계절 성장 함수 추정치

모수	추정치	표준오차	t값	유의확률
α	0.007529	0.000643	11.71	<.0001
β	0.00013	0.000031	4.06	<.0001
L_∞	119.0263	24.1273	4.94	<.0001
R-제곱=0.4424, SSE=5625.5, df=170				

표 3.3 식 (2.4)의 부화 당시 해수 온도를 추가한 계절 성장 함수 추정치

모수	추정치	표준오차	t값	유의확률
α	13.25662	2.8656	4.63	<.0001
β	0.000284	0.000060	4.72	<.0001
γ	0.725004	0.1567	4.63	<.0001
L_∞	120.00124	25.00026	4.80	<.0001
R-제곱=0.6059, SSE=3976.2, df=169				

그림 3.2는 부화 당시 해수 온도를 추가한 식(2.4)로 추정된 멸치의 부화 시기에 따른 성장함수 추정치를 나타내고 있다. 5월 1일 부화한 멸치의 성장함수 추정치보다 부화 당시 해수 온도가 높은 7월 1일 부화한 멸치의 성장함수 추정치의 성장속도가 크다는 것을 알 수 있다. 또한 그림 3.3은 각 성장 시점에 따른 부화 멸치의 성장함수 추정치를 나타낸 것으로 부화 시기에 따라 성장 속도가 달라지는 것을 알 수 있으며 특히 사망률이 높은 초기 단계에서 50mm까지 자라는 기간이 해수 온도가 높을 때 부화한 멸치의 성장속도가 해수 온도가 낮을 때보다 빨라서 결과적으로 생존률이 높아질 것으로 예상된다. 2월 1일 산란한 멸치는 50mm까지 자라는데 150일, 7월 1일 산란한 멸치는 50mm까지 자라는데 80일이 소요됨을 알 수 있다. 이는 성장 속도의 차이임과 동시에 초기 생활사에서 다른 어류 등에게 포식당하는 가능성의 차이로 사망률에도 많은 차이를 갖게 된다.

4. 결론

본 논문에서는 부화 당시의 해수 온도를 고려한 연속 산란 어류의 계절 성장 함수를 유도하였다. 또한 우리나라 연속산란 어류의 대표어종인 멸치의 예를 들어 계절 성장함수에 산란당시의 해수 온도라는 요인이 필요하다는 것을 보였으며 멸치의 성장함수를 유도하였다.

연속 산란 어류의 계절 성장 함수의 유도는 치어 상태의 생존율을 높이는 정책을 수립하는데 유용한 자료가 될 수 있으리라고 생각된다. 향후 해수 온도를 나경아 등 (2010)과 나중화와 장영미 (2010)의 혼합분포로 표시하여 추정치의 정도를 높이는 것과 부화 당시의 해수 온도뿐만 아니라 프랑크톤의 양이나 엽록소의 분포와 같은 다른 생태학적 환경요인이 추가된 성장함수를 구한다면 환경요인과 연속 산란 어류의 성장함수간의 관계를 파악할 수 있는 실마리를 제공할 수 있을 것이다.

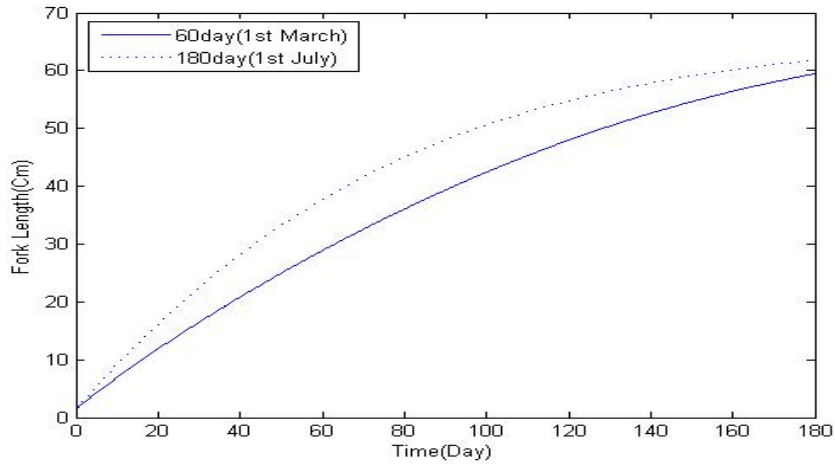


그림 3.2 멸치의 부화 시기에 따른 성장함수 추정치 : 5월 1일 부화한 멸치의 성장함수 추정치 (실선)과 7월 1일 부화한 멸치의 성장함수 추정치 (점선)

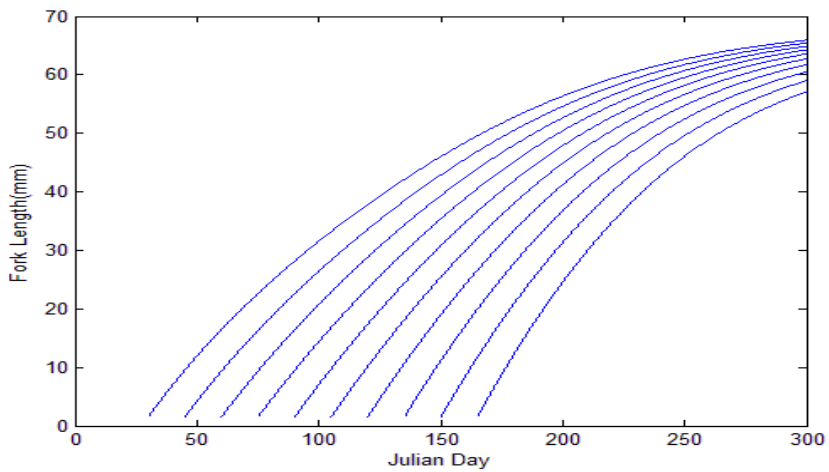


그림 3.3 부화 일에 따른 멸치의 성장함수 추정치

참고문헌

- 나경아, 최일수, 김용국 (2010). 2006년-2008년 삼일열 말라리아환자의 잠복기 연구. <한국데이터정보과학회지>, **21**, 1237-1242.
- 나중화, 장영미 (2010). 곁친왜정규혼합분포를 이용한 비대칭 원형자료의 모형화. <한국데이터정보과학회지>, **21**, 241-250.
- 박철용 (2009). 단순 선형회귀 모형에서 자기공분산에 근거한 최적 추정 방법. <한국데이터정보과학회지>, **20**, 251-260.
- 심주용, 이장택 (2010). 비선형 평균 일반화 이분산 자기회귀모형의 추정. <한국데이터정보과학회지>, **21**, 831-839.

- Cloern, J. E. and Nichols, F. H. (1978). A von Bertalanffy growth model with a seasonally varying coefficient. *Journal of the Fisheries Board of Canada* **35**, 1479-1482.
- Hwang, S. D., Song, S. D., Lee, T. W., McFarlane, G. A. and King, J. R. (2006). Growth of larval Pacific anchovy (*Engraulis japonicus*) in the Yellow Sea as indicated by otolith microstructure analysis. *Journal of Fish Biology*, **69**, 1756-1769.
- Jung, S., Hwang, S. D. and Kim, J. (2008). Fecundity and growth-dependent mortality of Pacific anchovy (*Engraulis japonicus*) in Korean coastal waters. *Fisheries Research*, **93**, 39-46.
- Lockwood, S. J. (1974). The use of the von Bertalanffy growth equation to describe the seasonal growth of fish. *Journal du Conseil*, **35**, 175-192.
- Pitcher, T. and MacDonald, P. (1973). Two models for seasonal growth in fishes. *Journal of Applied Ecology*, **10**, 599-606.
- Taylor, C. C. (1958). Cod growth and temperature. *Journal du Conseil*, **23**, 366-370.
- Taylor, C. C. (1959). Temperature and growth-the Pacific razor clam. *Journal du Conseil*, **25**, 93-101.
- Taylor, C. C. (1960). Temperature, growth, and mortality-the pacific cockle. *Journal du Conseil*, **26**, 117-124.
- Ursin, E. (1963). On the incorporation of temperature in the von Bertalanffy growth equation. *Meddelelser fra Danmarks Fiskeri-Og Havundersogelser NY Serie*, **4**, 1-16.
- von Bertalanffy, L. (1938). A quantitative theory of organic growth. *Humanbiology*, **10**, 181-213.

A seasonal growth curve estimation for continuous spawning fishes[†]

Il Su Choi¹

¹Department of Applied Mathematics, Chonnam National University

Received 2 August 2011, revised 30 August 2011, accepted 5 September 2011

Abstract

The von Bertalanffy growth function (VBGF) is the result of the antagonistic effects of anabolism and catabolism. However VBGF has limitations for describing the growth of continuous spawning fishes. In the present work, a new equation is proposed where the growth parameter K is substituted by a function related to the sea surface temperature of spawning period. Examples for natural population of Pacific Anchovy are presented.

Keywords: Continuous spawning fishes, growth function, sea temperature.

[†] This study was financially supported by Chonnam National University.

¹ Professor, Department of Applied Mathematics, Chonnam National University, Yosu 550-749, Korea.
E-mail: ichoi@jnu.ac.kr