

기후변화와 수상레저활동 인구변화가 어류의 초기생활사에 미치는 영향

이 후 승*

(퀘벡주립대학교 생물학과)

Effects of Climate and Human Aquatic Activity on Early Life-history Traits in Fish. Lee, Who-Seung* (*Department of Biological Sciences, Université du Québec à Montréal, Montréal, Québec, H3C 3P8, Canada*)

Environmental condition can induce changes in early life-history traits in order to maximise the ecological fitness. Here I investigated how temperature change and variation in human aquatic activity/behaviour affect early life-history consequences in fish using a dynamic-state-dependent model. In this study, I developed a general fish's life-history model including three life-history states depending on foraging activity, such as body mass, mass of reproductive tissue (i.e., gonadal development) and accumulated stress (i.e., cellular or physiological damage). I assumed the level of foraging activity maximises reproductive success-ultimately, fitness. The model predicts that growth rate, development of reproductive tissues and damage accumulation are greater in higher temperature whereas higher human aquatic activity rapidly reduced the growth rate and development of reproductive tissue and increased damage accumulation. While higher foraging activity in higher temperature is less affected by human aquatic activity, the foraging activity in lower temperature rapidly declined with human aquatic activity. Moreover, lower survival rate in higher temperature or human aquatic activity was independent on mortality rate due to human aquatic activity or mortality rate when foraging activity, respectively. However, the survival rate in lower temperature or human aquatic activity was dependent on these mortality rates. My findings suggest that including of early life-history traits in relation to climate-change and human aquatic activity on the analysis may improve conservation plan and health assessment in aquatic ecosystem.

Key words : dynamic-state-dependent model, early life-history, climate-change, fishing, stress

* Corresponding author: Tel: +1-514-299-8963, Fax: +1-514-987-4647, E-mail: whoseung@gmail.com

서 론

기후나 환경의 변화는 생물의 행동에 영향을 줄 수 있다. 동물이나 사람의 행동빈도와 그 시간은 일반적으로 온도가 상승함에 따라 증가하지만, 반대로 온도가 낮아짐에 따라 감소한다. 예를 들어, 어린 대서양 연어 (*Salmo salar*)는 서식하는 하천의 온도가 10도 이상으로 높아지면 일일취식빈도가 증가하며 (Fraser *et al.*, 1993), 마찬가지로 하천이나 호수에서의 레저활동인구(예, 낚시 또는 수상스포츠)와 활동시간도 기온이 높아짐에 따라 증가한다. 또한 생물의 성장과 번식수행 같은 생활사 특성도 온도 변화에 영향을 받을 수 있다 (Roff, 2002; Metcalfe and Monaghan, 2003). 최적자원분배전략 (optimal resource allocation strategy, De Jong and van Noordwijk, 1992)에 따르면, 생물이 이용할 수 있는 자원은 언제나 유한하기 때문에, 주어진 환경에서 번식성공이나 생존율(즉, 적합도)을 극대화할 수 있도록 최적화된 비율로 취득한 에너지를 분배한다. 이때, 온도와 같은 환경의 변화는 최적화된 비율조절에 영향을 줄 수 있다 (Boggs, 1992). 예를 들어, 광주기와 수온 변화를 통해 계절을 인식하는 어류는 수온이 상승하면(단, 성장속도가 낮아지는 임계온도보다는 낮은) 번식시기가 가까워진 것으로 인식하여 성장속도를 빠르게 하는데 (time stress hypothesis, Metcalfe *et al.*, 2002), 이것은 섭취한 에너지를 번식세포의 발달보다 체세포의 성장(즉, 몸의 크기와 무게)에 더 많이 배분하기 때문인 것으로 알려져 있다 (Bone and Moore, 2008). 하지만 이러한 빠른 성장은 단기적으로는 취식행동이나 먹이경쟁에서 유리할 수 있지만, 장기적으로는 혼인색이나 알의 크기와 양(즉, 번식에 대한 투자)을 감소시키거나 또는 질병에 걸릴 확률을 증가시키는 등의 불이익을 초래할 수 있다 (Metcalfe and Monaghan, 2001). 다시 말해 초기생활사에서의 온도변화는 생활사 전략과 생태적 결과에 장, 단기적인 영향을 줄 수 있음을 의미한다. 따라서 생물, 특히 어류의 초기생활사에 대한 이해는 '생물-환경'의 관계를 보다 정확하게 이해하는 데 도움이 될 수 있을 것이다. 하지만 아직 하천생태계의 이해와 수생태계의 건강성 평가와 관련된 초기생활사의 영향에 대해서는 연구가 미흡하다.

생물은 주어진 환경에서 최대의 적합도를 유도하기 위해 진화적으로 안정화된 최적의 전략 (evolutionary stable strategy)을 선택한다 (Roff, 2002). 그러나 서식환경에서의 경험과 유전적 정보에 의해 최적화된 전략으로 유지되던 생물-환경 간의 안정화된 균형은 예측 불가능하고

불규칙적인 환경변화에 의해 깨질 수 있다 (Lee, 2012a). 특히 기후변화(즉, 지구 온난화)와 같은 환경변화에 의해 초래된 불균형은 어류의 성장과 번식에 영향을 줄 수 있다 (Mangel, 1994). 예를 들어, Thresher *et al.* (2007)은 기후변화의 영향으로 호주 타스미아섬 동부 해안의 수온이 수심이 얕은 곳에서는 평균 2°C 정도 상승하여 어류의 성장속도가 빨라졌지만, 수심이 깊은 곳은 수온의 변화가 없었고 느린 성장속도는 그대로 유지되어 수심에 따른 어류의 성장과 분포의 균형이 무너지고 있음을 보고하였다. 또한, 기후변화는 어류의 신진대사에 영향을 주어 개체의 성장뿐만 아니라 크기에 영향을 받는 먹이경쟁이나 서식지경쟁 등에 영향을 주어 개체군변동을 초래할 수 있다 (Perry *et al.*, 2005). 예를 들어, 수온의 상승은 일시적으로 어류의 번식빈도를 높일 수 있지만, 장기적으로는 빠른 성장과 번식회수의 증가로 인한 누적스트레스의 상승으로 어류생태계의 균형을 무너뜨려(예 - 수심이 깊은 곳과 얕은 곳에 서식하는 생물다양성의 변화, Thresher *et al.*, 2007) 개체군 감소를 초래할 수 있다. 이러한 개체군 수준에서의 전략적 균형의 적응과 초기생활사에 대한 이해는 기후변화와 관련된 어류의 보전전략을 수립하는 데 있어, 예측의 정확성과 신뢰성을 높일 수 있는 요소로서 평가되어지고 있다 (Clark *et al.*, 2012; Lee, 2012a; Urban *et al.*, 2012).

사람의 활동도 환경 변화처럼 생물의 생활사에 영향을 줄 수 있다. 예를 들어, 하천 주변이나 모래톱 등에서 번식하는 수조류(예, 오리류 등)는 개발과 레저 활동의 증가로 인해 번식 성공률의 감소와 나아가 개체군의 감소까지 초래한다 (Schreiber and Burger, 2001). 또한 호수나 하천에서의 수상레저활동 인구의 증가나 어업기술의 발달 및 어업인의 증가는 어류와 같은 수생생물과 수생태계가 감당할 수 있는 수준을 넘는 스트레스를 유도하여 생존에 위협이 될 수 있다 (Vinther and Eero, 2013). 비록 수상활동 인구는 경제, 사회 또는 문화적 요인에 영향을 받을 수 있지만, 기온상승은 사람의 활동, 특히 하천이나 호수 등의 수생태계에서의 활동 인구수와 시간 그리고 빈도를 빠르게 증가시킨다. 흥미롭게도 Kight and Swaddle (2011)은 사람의 수상활동 증가는 어류에게 시각적 및 청각적 스트레스를 유도할 수 있다고 보고하였으며, 특히 Slabbekoorn *et al.* (2010)은 수생태계에서의 소음의 증가는 어류의 이동과 번식을 방해하고, 신진대사와 같은 생리적 스트레스가 빠르게 상승함을 보였다(예, 선박의 영향, Wysocki *et al.*, 2006). 하지만 아직까지 기후 변화에 따른 수상레저활동 인구의 증감이 어류생태에 미치는 영향에 대해서는 명확하게 알려지지 않았다. 물

론, 수생태계의 건강성 평가 및 보전전략을 수립할 때에 사람의 활동도 물리적, 화학적, 생물학적인 환경변화처럼 수생태계 내에서의 활동 범위와 정도를 제한함으로써 건강성을 유지하고 있다 (Rappart *et al.*, 1998). 하지만, 환경변화에 민감한 초기성장 기간 동안의 기후-수상레저활동의 상호작용이 어떻게 어류의 성장과 번식에 영향을 주는지, 나아가 어류의 개체군 크기와 구조에 영향을 줄 수 있는지에 대해서는 아직 불명확하다.

본 연구에서는 처음으로 온도변화와 온도에 따른 수상레저활동 인구의 변화가 어류의 초기생활사에 미치는 영향을 동적상태의존모델 (dynamic-state-dependent model) 을 이용하여 분석하였다. 먼저, 어류의 생활사 모델에서 온도 변화와 수상레저활동 인구비율변화에 영향을 받는 최적취식행동이 체세포의 성장 (즉, 몸무게)과 생식소의 발달 그리고 누적된 스트레스를 감소하기 위한 회복과정에 어떠한 영향을 줄 수 있는지를 분석하였다. 또한 성장과정에서 온도 및 수상레저활동 인구와 관련된 사망률이 어류의 생존에 어떠한 영향을 줄 수 있는지도 분석하였다. 이를 통해 1) 온도변화와 수상레저활동 인구 변화가 어류의 성장속도와 누적 스트레스에 미치는 영향과 2) 생식소의 발달과 초기 성장기간 동안의 생존율에 미치는 영

향, 그리고 3) 취식행동과 수상레저활동에 따른 사망률이 어떻게 생존율 변화에 영향을 주는지 분석하였다. 또한 하천생태의 건강성과 어류와 같은 수생물의 보호계획을 수립하는데에 초기생활사 요소가 어떻게 활용될 수 있는지에 대해서도 고찰하려고 한다.

재료 및 방법

1. 동적상태의존모델

어류의 초기생활사에 온도변화와 수상레저활동 인구가 미치는 영향을 이해하기 위해 동적상태의존모델을 이용하였다. Mangel and Munch (2005)와 Lee *et al.* (2011)의 생활사 모형을 응용하여, 체세포성장, 번식체세포성장 그리고 누적된 스트레스 (예, 세포 손상)를 어류의 생활사 상태 (life-history state)로 정의하였다 (Fig. 1a). 취식행동빈도에 따른 어류의 체세포성장 변화는 Brett and Groves (1979)의 어류 신진대사 모델과 Lee *et al.* (2011)의 생활사 모델을 결합한 새로운 모델을 개발하였다. 또한 수상레저활동 인구가 취식을 위한 어류의 수영비용에 미치는

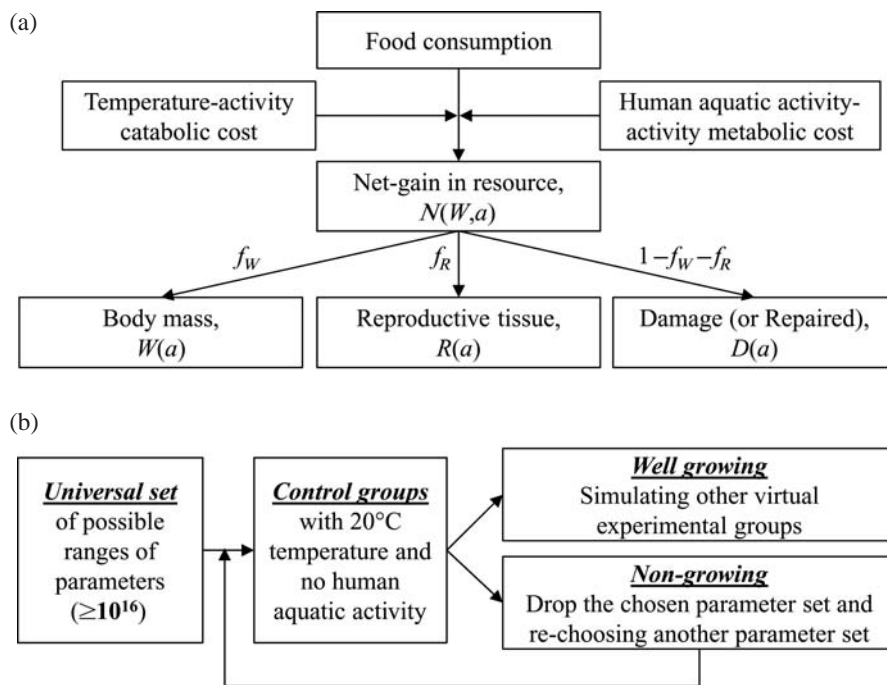


Fig. 1. (a) Illustration of the resource allocation process in the model. $W(a)$, body mass; $R(a)$, reproductive tissue; $D(a)$, accumulated damage level (or repaired level); $N(W, a)$, net-gain in resource; f_W , the fraction of resources allocated to mass gain; f_R , the fraction of resources allocated to reproductive tissue; $1 - f_W - f_R$, the fraction of resource allocated to repair. (b) Scheme of the virtual experiment.

영향은 Beamish (1978)의 수영 시간에 대한 비용과 수영 속도에 대한 모델을 응용하였다. 생활사 상태와의 연관성을 동적에너지모델 (dynamic energy budget model)로 설명하기 위해, 취식행동에 따른 먹이 섭취 및 소비량의 동적변이를 모델에 적용하였다 (Mangel and Clark, 1988; Clark and Mangel, 2000). 단, 본 연구의 목적이 환경변화에 따른 개체의 초기생활사에 대한 영향을 분석하기 위한 것이기 때문에, 취식지 간의 이동이나 거리에 대한 에너지 소비는 포괄적으로 취식행동의 차이로 정의하였다 (Lee et al., 2011). 또한 수상레저활동은 수상에서 수행되는 포괄적인 사람의 활동(예, 보트타기, 낚시 등)으로 정의하였다.

먼저, 어류 개체의 일일순취식량 (net-gain of resource)은 몸무게 W 와 취식행동 a 에 따른 취득한 총 먹이양과 소비한 먹이양으로 정의하였다 (Eqn. 1).

$$N(W, a) = \underbrace{\alpha_0 A(a) W^{3/4}}_{\text{Amount consumed food}} - \underbrace{\alpha_s(a) W e^{-E/kT_k}}_{\text{Temperature-activity catabolic cost}} - \underbrace{(1-a)\alpha_U W e^{\omega U} \left(\zeta \frac{1}{1+e^{-0.2T+4}} \right)}_{\text{Human aquatic behaviour-activity physiological cost}} \quad (1)$$

취식행동 a 에 따라 개체가 취득한 총 먹이양 $\alpha_0 A(a) W^{3/4}$ 은 취식과 관련한 몸무게계수 α_0 와 섭취한 먹이의 취식행동에 따른 동화작용 $A(a)$ 를 통해 기술하였다 (Table 1). 무게에 대한 3/4의 지수승은 순환시스템을 통해 체내에 들어온 에너지가 분배되는 속도를 의미한다 (West et al., 1997). 본 모델에서는 어류가 취식행동을 통해서만 먹이를 얻을 수 있으며 (즉, $a=0$ 이면 취식한 먹이양=0), 생리적 동화작용은 먹이양에 따라 달라지므로 취식 행동에 영향을 받는다고 가정하였다 (Mangel and Munch, 2005). 또한 개체의 취식행동은 일일순취식량을 최대로 하기 위해 최적의 선택을 한다고 가정하였다. 생리적 동화 작용에 영향을 미치는 취식행동 $A(a)$ 은 먹이를 통해 얻을 수 있는 에너지의 최대 비율과 에너지의 반포화지수 (half-saturation) κ 에 의해 다음과 같이 기술할 수 있다 (Mangel and Munch, 2005).

$$A(a) = \eta \frac{a}{a + \kappa} \quad (2)$$

취식행동 a 에 따른 생리적 소비비용으로는 온도변화에 따른 신진대사비용과 수상레저활동 인구에 의해 초래된 생리적 비용으로 구분하여 기술하였다. 온도변화에 따른 신

진대사비용 $\alpha_s(a) W e^{-E/kT_k}$ 은 취식행동 a 에 따른 특이대사비용 (specific metabolic cost) $\alpha_s(a)$, 활성에너지 계수 E , 볼츠만 상수 k , 그리고 체온 T_k 로 기술하였다. 여기서, e^{-E/kT_k} 는 어류의 체온에 따른 신진대사에너지 (또는 생물학적 활동에너지)를 나타낸다 (Boltzmann, 1872; Arrhenius, 1889; Brown et al., 2004). 또한, 취식행동 a 에 따른 특이대사비용 $\alpha_s(a)$ 은 몸무게에 따른 이화비용 α 과 비취식행동 $(1-a)$ 에 소비된 신진대사비용 m_r 으로 기술할 수 있다.

$$\alpha_s(a) = \alpha a + \alpha(1-a)m_r \quad (3)$$

수상레저활동 인구에 의해 초래된 생리적 비용 $(1-a)\alpha_U W e^{\omega U} \left(\zeta \frac{1}{1+e^{-0.2T+4}} \right)$ 은 비취식행동 $(1-a)$, 몸무게에 따른 수영에너지 상수 α_U , 수영속도 (cm s^{-1}) U , 그리고 수상레저활동 인구에 따른 수영에너지 계수 ζ 로 기술하였다. 여기서, $(1-a)e^{\omega U}$ 는 비취식행동에 따른 수영에너지를 의미하여 (Stewart et al., 1983; Beauchamp et al., 1989;

Rand et al., 1993), $\frac{1}{1+e^{-0.2T+4}}$ 는 온도변화에 따른 수상레저활동 인구비율을 나타낸다 (Fig. 2c). 여기서, 온도 변화에 따른 수상레저활동 인구의 변화패턴에 대한 수학적 모델은 2005년부터 2010년까지 경상북도 안동호에서의 수상레저활동 입장객 수 (관광지식정보시스템 DB, <http://www.tour.go.kr>; Fig. 2a)와 같은 시기의 온도변화 (기상청 DB; Fig. 2b)를 이용한 '온도-수상레저활동 인구'의 관계분석을 통해 나타내었다 (2005년부터 2010년까지 안동호의 기온은 상승하였으며, 입장객 수는 기하급수적으로 증가하였으며, 비록 경제적 또는 문화적인 이유가 입장객수에 영향을 줄 수 있겠지만 기온변화에 따른 안동호 입장객의 수는 로지스틱한 성장을 보였다).

개체의 순취식량 $N(W, a)$ 은 체세포성장 (몸무게), 번식세포의 발달 (생식소) 그리고 체내에 누적된 세포적 또는 생리적 스트레스의 회복과정을 위해 사용되며, 최적 자원 분배전략에 따라 적합도를 최대화 시킬 수 있는 최적비율로 분배된다. 만약, f_W 를 몸무게를 늘리기 위한 에너지의 분배비율 ($0 \leq f_W \leq 1$)이라 하고, f_R 를 번식세포의 발달을 위한 에너지 분배비율 ($0 \leq f_R \leq 1 - f_W$)이라고 하면, 체세포 즉 몸무게의 성장률은 $\frac{dW}{ds}$ 와 번식세포의 성장률 $\frac{dR}{ds}$ 은 다음과 같이 기술할 수 있다.

$$\frac{dW}{ds} = f_W N(W, a) \quad (4)$$

Table 1. Summary of variables and parameters definitions and the range of values in used in simulations.

Variable or parameter	Description	Range or values
Time:		
s	Time	1 ~ 52
S	Final time, at which reproduction is assessed	52
State variables:		
$W(s)$	Current body mass at time s	
$R(s)$	Current mass of reproductive tissue at time s	
$D(s)$	Current level of damaged tissue at time s	
$N(W, a)$	Current net-gained resource when activity a	
Model output:		
w	Body mass	1 ~ 100
r	Reproductive tissue	1 ~ 50
d	Damage	1 ~ 80
Parameters for growth:		
a	Activity	0 ~ 1 (30)
α_0	Weight coefficient for food consumption	0.125
H	Maximum rate of energy gain	0.2 ~ 0.6 (30)
κ	Half-saturation of food consumption	0.15 ~ 0.35 (30)
α	Weight-specific catabolic rate	0.05 ~ 0.40 (30)
ω	Swimming constant	0.02 ~ 0.12 (30)
U	Swimming speed (cm s^{-1})	0.5 ~ 1.2 (30)
α_U	Weight coefficient for swimming	0.02 ~ 0.08 (30)
ζ	Fishing-mortality coefficient	0.05 ~ 0.19 (30)
T	Temperature	10 ~ 40
E	Average activation energy of the respiratory complex	0.1 ~ 0.45 (30)
k	Boltzmann's constant	0.0001 ~ 0.0002 (30)
T_k	Body temperature in the basal state	15 ~ 20 (30)
Parameters for damage:		
a_D	Activity level at zero damage	0.001 ~ 0.19 (30)
ρ_D	Energy to damage conversion	0.01 ~ 0.04 (30)
ρ_a	Parameter for damage accumulation	0.159 ~ 0.33 (30)
ρ_U	Parameter for fishing stress to damage conversion	0.02 ~ 0.04 (30)
Parameters for mortality:		
μ	Mortality rate when foraging activity	0.005 ~ 0.015 (30)
μ_R	Mortality rate when resting	0.001 ~ 0.004 (30)
μ_D	Mortality rate due to damage	0.001 ~ 0.005 (30)
μ_U	Mortality rate due to human aquatic activity	0.001 ~ 0.007 (30)
μ_B	Mortality rate during breeding season	0.015 ~ 0.031 (30)

$$\frac{dR}{ds} = f_R N(W, a) \quad (5)$$

시간이 흐름에 따라 개체의 세포와 조직에서의 누적된 스트레스의 비율은 신진대사와 환경요인에 영향을 받을 수 있으며, 체내에 누적된 스트레스의 회복은 자원분배와 취식행동 등에 영향을 받을 수 있다고 가정하였다. 따라서, 자원분배전략에 따른 스트레스 회복을 위한 자원분배 비율은 $(1 - f_W - f_R)$ 로 나타낼 수 있으며, 누적스트레스

$\frac{dD}{ds}$ 은 회복효율 ρ_D , 스트레스를 유발하지 않는 취식행동 a_c , 취식행동과 스트레스를 연결해주는 계수 ρ_{cb} 그리고

비취식행동과 수상레저활동 인구에 따른 수영스트레스를 연결해주는 계수 ρ_U 를 통해 다음과 같이 기술할 수 있다.

$$\frac{dD}{ds} = \rho_D(1 - f_W - f_R)N(W, a) - \rho_a(a - a_c) - \rho_U(1 - a) \quad (6)$$

본 모델에서는 취식행동과 누적된 스트레스가 개체의 생존확률에 영향을 준다고 가정하였다 (Mangel and Munch, 2005; Lee *et al.*, 2011; Lee, 2012b). 생존확률 $\beta(a)$ 은 취식행동에 따른 사망확률 μ , 휴식하는 동안의 사망확률 μ_r , 수상레저활동에 따른 사망확률 μ_U , 그리고 스트레스 누적에 따른 사망확률 μ_D 을 이용하여 다음과 같이 기술할 수 있다.

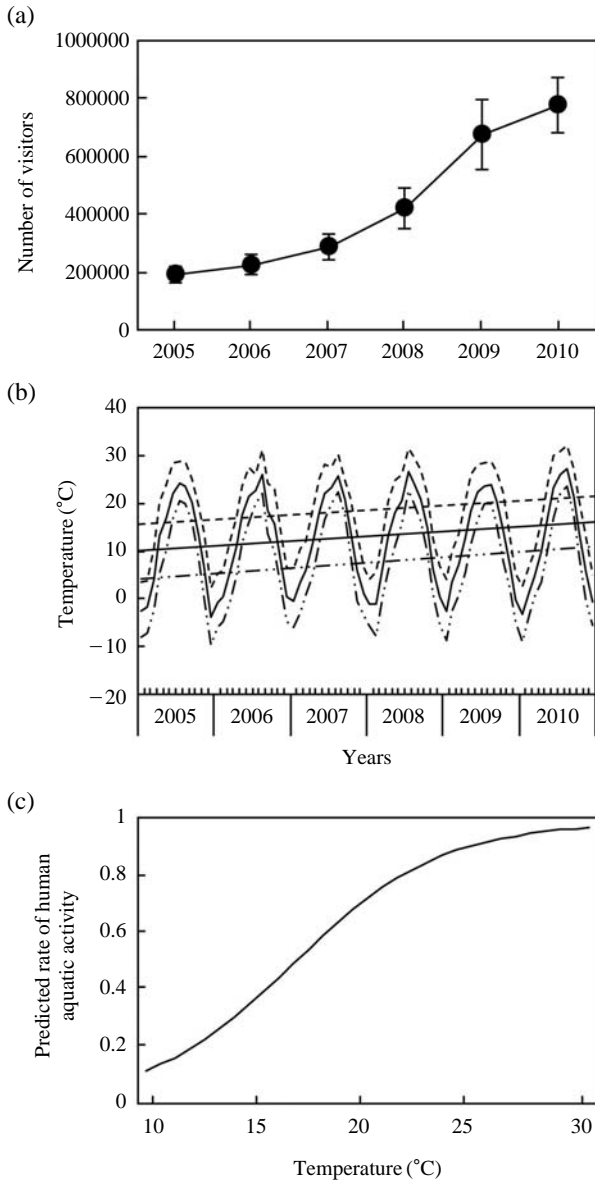


Fig. 2. (a) Number (mean \pm s.d.) of visitors (provided by the Tourism knowledge system, <http://www.tour.go.kr>) and (b) The changes of temperature (provided by the Korea Meteorological Agency) in Andong lake, Gyeongsangbuk-do, South Korea, during 2005~2010. Data of the changes of temperature in (b) are plotted for different mean temperature monthly mean temperature, solid oscillating curve and solid line; monthly maximum temperature, dashed oscillating curve and dashed line; monthly minimum temperature, double dashed oscillating curve and double dashed line (c) Predicted rate of human aquatic activity in relation to temperature using $\zeta \frac{1}{1+e^{-0.2T+4}}$, where ζ is fishing-mortality coefficient and T is temperature.

$$\beta(a) = e^{-\mu_a - \mu_R(1-a) - \mu_U(1-a) - \mu_D d} \tag{7}$$

주어진 모든 변수와 계수의 최적 값을 결정하기 위해, 성장과정 (번식이전)이 끝나는 시간 S 에서의 적합도는 번식세포의 크기와 누적된 스트레스에 의한 번식투자비용의 최대값으로 정의하였다 (Mangel and Munch, 2005; Lee *et al.*, 2011). 따라서 성장과정이 끝나는 시간 S 에서의 적합도는 번식기간 동안의 사망확률 μ_B 와 누적스트레스 d 에 의해 다음과 같이 기술할 수 있다.

$$F(w, r, d, S) = Re^{-\mu_B d} \tag{8}$$

여기서, 성장과정 동안 누적된 스트레스의 양은 번식기간 동안 생존에 직접적인 영향을 줄 수 있으므로 번식기간 동안의 사망확률에 누적스트레스를 곱해주었다.

한편, 시간 S 에서의 최적 취식행동 선택과 최적의 자원분배 비율은 적합도가 극대화시키는 값으로 정의될 수 있으며, 적합도를 계산할 수 있는 동적모델은 다음과 같이 나타낼 수 있다.

$$F(w, r, d, s) = \max_a \max_{f_W f_G} [\beta(a) F(w+dW, r+dR, d+dD, s+ds)] \tag{9}$$

그리고, 이 적합도 동적모델은 Eqn. (1)과 Eqns. (4~6)을 이용하여 다음과 같이 계산할 수 있다.

$$F(w, r, d, s) = \max_a \max_{f_W f_G} [\beta(a) F(w+f_W N(W, a) ds, o + f_R N(W, a) ds + G_D(w, a) ds, s+ds)] \tag{10}$$

본 연구에서 동적상태의존모델 방정식은 우선 역순환과정 (backward iteration)을 이용하여 최적 전략선택과 최적자원분배비율을 계산하였다 (Mangel and Clark, 1988; Clark and Mangel, 2000). 이 과정에서 동적상태의존모델은 초기 생활사 상태 (체세포성장, 번식세포성장, 누적스트레스)가 주어졌을 때, 주어진 시간에서의 적합도를 극대화할 수 있는 최적취식행동 $a^*(w, s)$ 와 최적자원분배 전략 $f_W^*(w, s)$ 와 $f_R^*(w, s)$ 을 결정하였다. 최적의 행동과 분배전략이 모두 계산된 다음에, 개체가 부화한 시간 $s=1$ 에서의 체세포의 무게 $W(1)$, 번식세포의 무게 $R(1)$ 그리고 스트레스 $D(1)$ 가 주어졌을 때, 이를 이용하여 최적의 취식행동 $a^*(w, s)$ 과 최적 분배전략 $f_W^*(w, s)$ 와 $f_R^*(w, s)$ 을 Eqn. (1)에 대입하여 $s=2$ 에서의 체세포의 무게, 번식세포의 무게, 누적스트레스를 전방몬테카를로 시뮬레이션 (forward Monte Carlo simulation, Mangel and Clark, 1988; Clark and Mangel, 2000)을 이용하여 계산하였다.

2. 가상실험

수리생태학적 모델에 사용되는 계수와 상수의 수리적 범위는 실험이나 야외에서 관찰된 자료와 차이가 가장 작은 값으로 결정되거나 또는 모델 선택(예, AIC가 최소인 모델)방법을 통해서 결정된다(Mangel, 2006). 하지만, 실험 및 관찰 자료가 부족하거나 또는 어류 종 및 지역적 제한성은 모델의 예측결과와 정확성을 낮출 수 있기 때문에 최근 몬테카를로 방법을 통한 가상실험접근법(the virtual experiment)의 활용이 증가하고 있다(Munch and Mangel, 2006; Mangel, 2008; Lee, 2012b; Schmitt *et al.*, 2013). 본 연구는 특정종과 지역에 국한되지 않은 일반적인 경향을 예측하고 분석하는 데 목적이 있기 때문에 가상실험접근법을 논문에 활용하였다. 만약 자연생태계의 모든 생물자료를 전체집합으로 가정한다면, 현재의 실험이나 관찰자료는 이 전체집합의 부분집합이라 할 수 있으며, 연구자의 임의적인 선택으로 수집될 것이다(Hilborn and Mangel, 1997). 마찬가지로 가상실험모델 방법은 모델에 사용되는 모든 생리적 또는 생활사와 관련된 요인값의 전범위를 모델에 포함시키고, 몬테카를로 방법을 통해 임의의 모수 집합을 추출하여 결과를 예측하는 방법으로 일반적인 실험과 야외에서의 자료수집 방법과 동일하다고 할 수 있다.

먼저, 가상 실험을 위해 모델에 사용된 16개의 생리적 또는 생태적 계수와 상수의 수리적 범위를 각각 30개의 선택단위로 나누었다(Table 1). 그러나 모델에 사용된 16개 요인들의 수치적 공간(numerical space)은 $\geq 10^{16}$ 의 매우 넓은 범위이므로, 몬테카를로 방법으로 10,000번의 요인부분조합을 선택하여 모델을 계산하였다. 본 연구의 목적은 온도와 수상레저활동 인구의 변화가 어류의 초기 생활사에 미치는 영향을 분석하는 데 있기 때문에, 어류가 부화한 시간 $s=1$ 에서부터 번식기 직전의 시간 S 까지의 성장률이 '0'이 아닌 경우만 고려하였다. 선택된 임의의 요인조합에 의해 예측된 어류의 성장률이 '0'이거나 또는 시간 S 에서의 몸무게가 시간 $s=1$ 에서의 몸무게보다 2배이상 성장하지 않았을 경우에는, 모형의 정확성과 정밀성을 높이기 위해 선택된 요인조합을 버리고 중복되지 않은 새로운 요인조합을 임의로 다시 선택하여 계산하였다(Fig. 1b; Munch and Mangel, 2006; Lee, 2012b).

본 모델에서는 성장기간 동안의 취식행동에 대한 중간 경쟁의 영향은 고려하지 않았으며, 취식하는 먹이의 양도 제한을 두지 않았다. 비록 중간경쟁과 먹이가 충분하지 여부가 어류의 취식행동에 영향을 줄 수 있지만, 본 연구에서는 사회적 상황과 먹이가 진화적으로 안정화된 상태

에서 온도와 수상레저활동 인구의 변화가 어류의 취식행동과 초기생활사에 어떠한 영향을 주는지 분석하고자 하였다. 또한 온도의 경우도 계절에 따라 온도변화가 있는 것이 아니라, 실험실에서 진행되는 어류 실험처럼 일정하게 유지된다고 가정하였다. 먼저, 부화 후 온도가 20°C 로 일정하고 수상레저활동 인구가 없는 상황을 대조군으로 설정하였다. 실험군은 크게 온도의 변화와 수상레저활동 인구의 변화로 구분하였는데, 온도가 10°C 에서 40°C 사이로 변할 경우와 수상레저활동 인구비율은 0에서 1.0 사이로 구분하였다.

3. 분석방법

본 모델은 Microsoft Visual Basic 2010 (Microsoft, 2010)을 이용하여 동적상태의존모델을 구현하였으며, 예측된 결과의 분석은 Matlab 2012b (Mathworks, 2012)를 이용하여 계산하였다.

결 과

동적상태의존 모델에 의해 예측된 어류의 성장속도는 수온이 상승할수록 빠르게 증가하였지만, 수상레저활동 인구의 비율이 증가함에 따라 성장속도는 빠르게 감소하였다(Fig. 3a). 또한, 수온이 낮아질수록 어류의 성장속도는 감소하였지만, 수상레저활동 인구비율은 성장속도에 큰 영향을 주지 않았다(Fig. 3a): 수온이 낮아지면 수상레저활동 인구비율의 증감이 어류의 성장속도에 영향을 주지 않았지만, 수온이 상승하면 성장속도에 미치는 영향이 높아졌다. 어류의 생식소의 발달도 성장속도와 비슷한 경향을 보였지만, 수온이 낮아질수록 수상레저활동 인구의 영향에 따른 생식소의 발달에는 차이가 있었다(Fig. 3b): 수상레저활동 인구비율이 감소하면 생식소의 발달은 빨라졌으며, 수온변화의 영향은 적었다. 전체적으로 수온이 높고 수상레저활동 인구비율이 낮을수록 성장속도가 빠르고 생식소의 발달도 빨라졌지만, 수온이 낮고 수상레저활동 인구비율이 높을수록 성장속도는 느리고 생식소의 발달도 느려졌다.

어류가 성장하면서 체내에 누적된 스트레스 지수는 수온이 상승할수록 높아졌으며, 수상레저활동 인구비율이 증가함에 따라 더 빠르게 높아졌다(Fig. 3c). 하지만, 수온이 낮아질수록 누적된 스트레스 지수는 낮아졌지만, 수상레저활동 인구비율이 증가함에 따라 누적된 스트레스 지수는 높아졌다(Fig. 3c): 수온이 낮고 수상레저활동 인구비율이 낮을수록 누적된 스트레스 지수는 낮았으며, 수온

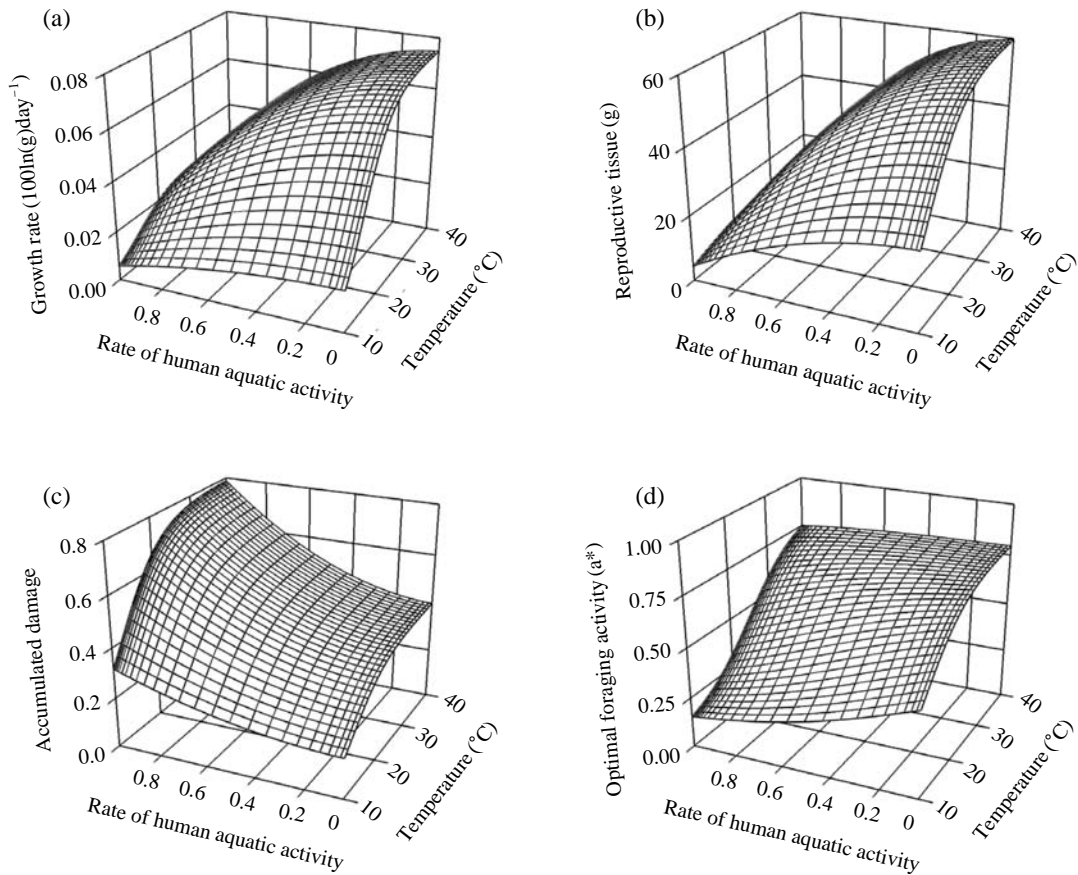


Fig. 3. (a) Growth rate ($100\ln(g)\text{day}^{-1}$), (b) Reproductive tissue (g), (c) Accumulated damage and (d) the Optimal foraging activity level (a^*) in relation to temperature ($^{\circ}\text{C}$) and rate of human aquatic activity. Data of 10,000 iterations tested for 16 parameter combinations are plotted.

이 높고 수상레저활동 인구비율이 높을수록 누적 스트레스 지수는 높았다.

어류의 최적취식행동(a^*)은 수온이 높아질 수록 증가하였지만, 수온이 높아질 수록 수상레저활동 인구비율의 증가에 따른 취식행동차이는 적었다(Fig. 3d). 또한, 최적취식행동은 수온이 낮아질 수록 감소하였지만, 수온이 낮아지고 수상레저활동 인구비율이 증가함에 따라 취식행동은 감소하였다(Fig. 3d). 전체적으로 수온이 높아지고 수상레저활동 인구비율이 낮을 수록 최적취식행동은 높았으며, 수온이 낮아지고 수상레저활동 인구비율이 높을 수록 최적취식행동은 낮았다.

초기성장 기간 동안의 어류의 생존율은 수온의 변화와 수상레저활동 인구비율에 영향을 받았다(Fig. 4). 수온이 낮을 수록 수상레저활동 인구비율에 따른 사망률(μ_D)에 대한 가중치의 변화는 생존율에 영향을 주었다(Fig. 4a): 수온이 낮아지면 사망률의 가중치가 높아짐에 따라 초기성장 기간 동안의 생존율이 감소하였지만, 수온이 높아지

면 가중치가 낮아지더라도 생존율이 낮았다. 또한 수상레저활동 인구비율이 높을수록 어류의 취식행동에 따른 사망률(μ)에 대한 가중치의 변화는 초기성장 기간 동안의 생존율에 영향을 주지 않았다(Fig. 4b). 하지만 수상레저활동 인구비율이 낮을수록 어류의 취식행동에 따른 사망률의 가중치의 변화는 생존율에 큰 영향을 주었다(Fig. 4b): 취식행동에 따른 사망률의 가중치가 낮아지면 초기성장 기간 동안의 생존율은 높아지지만, 가중치가 증가하면 생존율은 빠르게 낮아졌다. 전체적으로 초기성장 기간 동안의 수온이 높고 수상레저활동 인구비율이 높을 때에는 어류의 취식행동에 따른 사망률이나 수상레저활동 인구비율에 따른 사망률은 초기성장 기간 동안의 생존율에 미치는 영향이 적을 만큼 항상 낮았다. 하지만 수온이 낮고, 수상레저활동 인구비율이 낮을 때에는 취식행동에 따른 사망률이나 수상레저활동에 따른 사망률의 변화는 초기성장 기간 동안의 생존율에 많은 영향을 주었다.

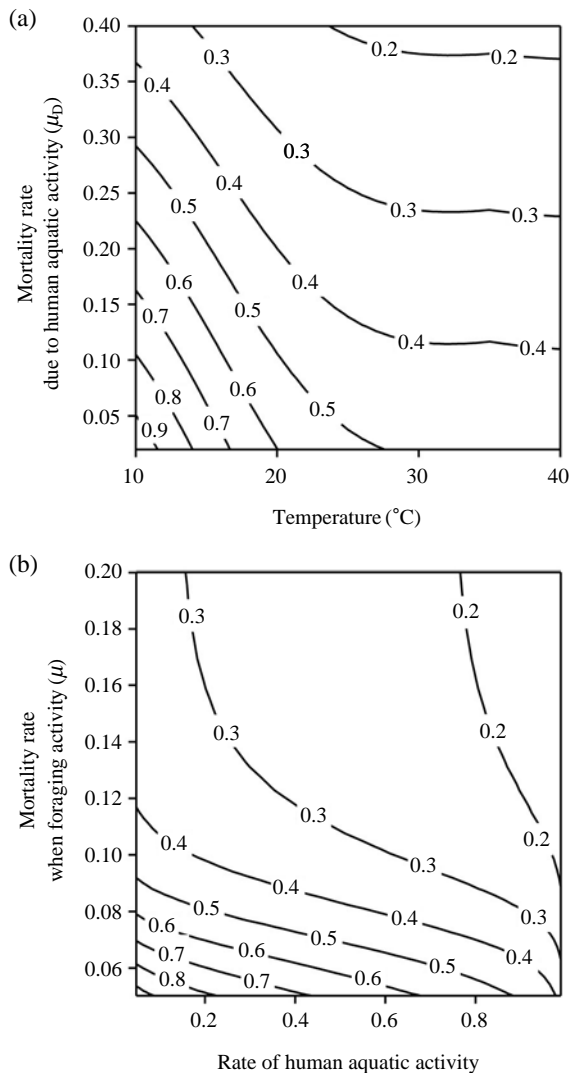


Fig. 4. Survival rate in relation to (a) temperature ($^{\circ}\text{C}$) across mortality rate due to human aquatic activity (μ_D) and (b) rate of human aquatic activity across mortality rate when foraging activity (μ). The number on curves represents the value of the survival rate.

고찰

본 연구에서는 온도변화와 온도에 따른 수상레저활동 인구변화가 어류의 초기 생활사 특성, 즉 체세포 성장(성장속도), 번식세포(생식소) 발달 그리고 누적스트레스의 회복과정과 어떠한 관계가 있는지를 동적상태의존모델 기법을 이용하여 분석하였다. 어류의 일반 생활사 모델(general life-history model)을 이용한 성장속도와 생식소의 발달은 온도가 상승함에 따라 빨라졌다. 그러나 빠른

속도의 성장과 발달은 스트레스 회복을 위한 자원분배를 감소시켜 체내의 스트레스 누적속도를 빠르게 하였다. 수상레저활동 인구는 온도가 상승함에 따라 빠르게 증가하였고, 성장속도와 스트레스 간의 상충관계(trade-off)에 영향을 주었다. 또한 초기 생활사 특성을 결정하는 요소로서, 적합도(번식성공)를 극대화시키기 위한 취식행동은 수상레저활동 인구의 변화에 관계없이 수온이 상승함에 따라 증가하였지만, 수온이 낮아질 때에는 수상레저활동 인구가 증가할수록 급격히 감소하였다. 최적취식행동과 그로인해 최적화된 순취식량을 성장과 번식 그리고 스트레스 회복을 위해 분배하는 과정에 있어서 온도와 수상레저활동 인구의 변화가 최적 자원분배결정에 영향을 주고 있음을 보였다. 뿐만 아니라, 초기성장기간 동안의 생존율도 온도와 수상레저활동 인구변화에 영향을 받았는데, 온도가 낮아지고 수상레저활동 인구가 적을 때에는 취식행동이나 인간 활동에 따른 어류의 사망률 증감이 생존률 변이에 영향을 주었다. 반대로 온도가 높아지고 수상레저활동 인구가 많을 때의 생존율은 취식행동이나 사망률에 관계없이 항상 낮았다. 결국, 온도와 수상레저활동 인구의 증가는 초기생활사에 영향을 주었으며, 특히 성장-스트레스 상충관계에서의 불균형은 성장속도와 생식소의 발달을 감소시키고 스트레스 누적을 가속화하여 초기 성장기간 동안의 생존율의 감소를 초래하였다.

온도 변화는 어류와 같은 변온동물의 성장과 번식에 직접적인 영향을 줄 수 있다(Bone and Moore, 2008). 온도의 상승은 신진대사를 촉진시켜 세포내 스트레스를 증가시키고, 이상식욕증진(hyperphagic)에 따른 취식행동의 증가로 성장속도도 빠르게 할 수 있다(단, 임계온도 이상으로 높아지면 용존산소량이 감소하여 성장속도가 느려짐, Bone and Moore, 2008; Lee *et al.*, 2010). 일반적으로 빨라진 성장속도는 먹이경쟁과 배우자선택에서 유리하지만(Peter, 1979), 장기적으로 운동성 저하, 질병발생률의 증가 그리고 노화의 가속화 등을 유도할 수 있다(Metcalf and Monaghan, 2003). 예를 들어, Lee *et al.* (2010; 2012; 2013)은 큰가시고기(*Gasterosteus aculeatus*)에서 온도변화를 통한 초기성장의 속도와 형태를 바꾸는 보상성장실험(compensatory growth, 극한 환경(먹이제한, 수온 변동)하에서 멈추거나 느려진 성장이 환경이 회복되면 빠르게 가속하여, 정상 환경 하에서 자란 개체들의 크기(또는 무게)와 같아지게 되는 기작, Mangel and Munch, 2005)을 통해 초기 발달 단계에서의 빠른 성장이 가시고기의 운동성과 번식에 대한 투자(혼인색)가 감소하고 수명이 단축됨을 보였다. 특히 초기성장단계에서의 빠른 성장속도는 신진대사 촉진과 산화스트레스의 증가시키는데

(Pike *et al.*, 2007), 아마도 생식소의 발달이나 면역성의 증가와 같은 성장 이외의 발달에 필요한 에너지를 스트레스를 감소하는 데 사용함으로써 장기적으로 번식성공률과 수명의 감소를 유도했을 것이다 (Lee *et al.*, 2013). 이처럼 개체의 생활사는 작은 온도변화에도 민감하게 반응하여 빠르게 전략적 대응행동을 수행할 수 있다. 개체의 빠른 대응은 기후변화가 수생태계에 미치는 영향에 대한 연구에서 개체군 및 군집수준에서 뿐만 아니라, 개체수준에서의 온도-생활사전략의 상충관계를 이용한 연구의 필요성을 뒷받침해 주고 있다 (Clark *et al.*, 2012; Urban *et al.*, 2012). 특히 개체군 수준에서는 2~5°C의 작은 기후변화는 그 영향이 명확히 나타나지 않을 수 있지만, 개체수준에서의 생활사 결과는 큰 차이를 보일 수 있기 때문이다 (예, Thresher *et al.*, 2007). 하지만 온도변화와 개체의 생활사의 반응에 대한 연구들이 대부분 실험실의 안정화된 환경상태에서 주로 수행되었기 때문에, 야외 수생태계에서의 다양한 환경변이(수온변화에 따른 포식자의 취식행동의 변화, 빠르고 불규칙적인 온도변화 등)에 따른 전략적 선택에 대한 연구가 추가로 진행되어야 할 것이다.

기후 온난화에 의한 수상레저활동 인구의 급격한 증가는 어류의 취식, 성장, 번식 그리고 스트레스 유발요인으로 작용할 수 있다 (Brander, 2007). 수상레저활동 인구는 일반적으로 경제적 및 문화적 이유로 증가할 수 있지만, 기온이 상승하고 평균기온보다 높은 날이 길어짐에 따라 수상레저활동 인구는 빠르게 증가하고 있다. Bujosa and Rossello (2013)은 스페인의 호수와 하천 그리고 연안에 방문하는 관광객의 증가가 국내총생산(GDP)의 영향보다는 기온 상승에 영향을 받고 있음을 보였다. 특히 기후시나리오 모델과 경제성장 모델을 이용하여 수상레저활동 인구가 기후변화에 더 민감하게 반응하고 기후 온난화에 따라 지속적으로 증가할 것을 예측하였다. 이러한 기후변화와 관련된 수상레저활동 인구의 증가는 어류의 야생포식자(예 - 조류 또는 포유류)의 접근과 포식압을 낮출 수 있지만 (Muhly *et al.*, 2011), 사람의 활동 자체가 시각 및 청각적 스트레스로 작용하여 어류의 생활사에 부정적인 영향을 줄 수 있을 것이다 (Popper and Hastings, 2009; Bellwood *et al.*, 2012). 예를 들어, 독일 콘스탄츠 호수(Lake Constance)에 서식하는 유럽송어(*Coregonus lavaretus*)는 수상레저활동 인구증가와 호수의 특정 장소로 편중된 레저 활동으로 인해 산란율과 개체수가 빠르게 감소하였으며, 특히 늘어난 레저활동장비(예 - 모터보트, 낚시배 등)로 인한 소음의 증가와 운행 빈도의 증가는 송어의 산란과 치어의 성장을 방해하였다(Thomas *et al.*,

2009). 본 연구의 모델도 수온 상승이 어류의 초기생활사에 미치는 영향이 수상레저활동 인구가 증가할수록 기하급수적으로 증가할 것임을 예측하였다. 즉, 성장 속도는 온도가 낮아지면 신진대사가 낮아져 느려지게 되지만, 수상레저활동이 증가는 스트레스의 상승을 추가로 유도하여 성장속도가 더 빠르게 감소하고 결국 어류의 생존에도 위협을 줄 수 있을 것이다. 이것은 어류의 생활사가 온도변화뿐만 아니라, 온도변화에 따른 환경적인 변화가 어류의 생활사에 추가적인 영향을 더 줄 수 있다는 것을 의미하며, 왜 작은 온도의 변화에도 개체수준에서의 어류의 생활사가 민감하게 반응하는지를 설명해주는 것으로 사료된다. 하지만 본 연구를 포함한 최근 연구들이 대부분 모델링 기법을 이용하여 인간의 활동이 개체의 생활사에 미치는 영향을 설명하였기 때문에 (Clark *et al.*, 2012; Urban *et al.*, 2012), 어떠한 기작으로 기후변화와 기후변화에 따른 인간 활동의 변화가 어류의 성장과 번식 그리고 수명에 영향을 주는지에 대해서는 추가적인 실험적 연구가 필요하다.

기후변화와 수상레저활동 인구변화에 따른 어류의 행동변화는 개체군이나 군집구조에 영향을 줄 수 있을 것이다. 일반적으로 어류는 성장을 위해 취식 빈도와 거리를 증가시키며, 포식자와 같은 스트레스원의 출현빈도는 취식행동에 영향을 준다(Wootton, 1999). 비록 본 연구에서는 개체의 초기생활사에 관련된 취식행동만을 고려하였지만, 스트레스 증가에 따른 새로운 서식지로의 이동도 생활사에 영향을 줄 수 있으며, 이는 개체군 수준에 대한 연구에는 반드시 추가되어야 할 것이다. 어류의 최적취식행동은 행동(즉, 수영)에 따른 생리적 비용과 행동에 의해 얻어지는 결과(먹이)와의 상충관계에 의해 결정된다. 따라서 새로운 서식지로의 이동은 현 서식지에서 발생한 스트레스가 이동하는 비용보다 높기 때문에 결정되는 것이며, 다른 서식지로의 이동은 결국 현재의 스트레스가 생존에 위협을 줄 만큼 매우 높다는 것을 의미한다. 예를 들어, Scheuerell and Schindler (2004)은 미국 워싱턴주와 캐나다 브리티시컬럼비아주에 있는 23개의 호수유역의 개발과 주거인구의 증가가 호수에 서식하는 어류 개체군 크기와 종다양성의 감소를 초래하였고, 다른 서식지로의 이동결정에 영향을 주었음을 보고하였다. 특히 호수유역의 개발에 따른 물리적 환경 변화와 내수에서 유입되는 무기물의 변화는 수생식물과 플랑크톤 군집크기의 변화를 유도하여 어류의 취식행동에 직접적인 영향을 주었으며, 호수에서의 수상레저활동 인구증가는 어류의 행동에 포식자와 같은 위협과 소음의 스트레스를 유도하여 결국 새로운 서식지로의 이동을 초래한 것으로 고찰하였

다. 이처럼 수생태계에서의 인간활동에 따른 어류 행동(취식 또는 비취식)의 차이는 먹이사슬구조와 개체군 또는 군집크기와 구조의 변화에 영향을 주며, 어류 개체군의 변동사항은 아마도 수생태계의 건강성평가에도 영향을 줄 수 있을 것이다. 따라서 본 연구의 결과는 개체수준에서의 행동과 생활사 결과를 이용한 개체군이나 군집의 변화는 다양한 환경요인(수질오염, 독성, 기후변화, 인간의 활동)을 고려하였을 때에 향상된 평가를 수행할 수 있을 것이라 제안하고 있다.

기후변화와 수상레저 활동 인구변화에 따른 어류의 초기생활사는 어류가 서식하는 호수 유형(예, shallow/deep), 호수내 서식하는 어류의 중구성과 밀도 그리고 계절별 수리수문학적 특성에 의해 달라질 수 있다(Minms and Olden, 2012; Blair *et al.*, 2013). 예를 들어, 호수의 영양단계(trophic state), 포식자 밀도(predator-density effect), 수문학적 동태(hydrological dynamics), 서식지의 질(physical habitat quality), 그리고 수체의 우점 어종 구성도 특성(예, 내성종 vs. 민감종; Omnivore sp. vs. Insectivore sp.)에 따라 어류의 초기생활사의 결과는 다양해질 수 있다(Connell, 1988; Blair *et al.*, 2013). 본 연구에서는 어류의 일반 생활사 모델을 이용하여 기후와 수상레저활동 인구변화에 따른 초기생활사의 영향을 분석하였지만, 수생태계 경관특성과 어류 생태계의 종 구성에 따른 특이적 유형의 결과는 반드시 해당 서식지의 특성화된 요소가 고려되어야 분석의 정밀성을 높일 수 있을 것이다.

결론적으로 본 연구에서 어류의 초기생활사는 기후변화로 인해 직간접적인 영향을 받았으며, 기후변화의 영향을 받은 수상레저활동 인구의 증감에는 간접적인 영향을 받았다. 특히 수상레저활동 인구에 따른 어류 초기생활사의 영향은 기후변화로 인해 그 영향의 정도가 달라졌다. 하천이나 호수 등의 수생태계는 경제적 및 문화적으로 우리의 생활과 문화에 밀접한 관련이 있으며, 기후변화와 경제성장과 맞물려 수상레저활동 인구와 관련 시설들은 지속적으로 빠르게 증가하고 있다. 따라서 어류와 같은 수생 생물권에 직접적인 영향을 주는 수질 및 수생태계 환경의 보전뿐만 아니라 이러한 간접적인 외부환경의 영향도 수생태계의 건강성 평가에 고려되어야 할 것이다. 비록 본 연구에서 동적상태의존모델을 통하여 기온의 상승과 수상레저활동 인구의 증가가 어류의 적합도를 감소시키는 결과를 보였지만, 어류 개체군 수준에서의 영향을 분석하기 위해서는 기후와 수상레저활동의 변화에 따른 어류의 생리적 변화 기작은 실험적인 분석 연구가 추가로 수행되어야 할 것이다. 또한 개체수준에서의 수생태계에 대한 보전전략과 건강성 평가를 향상시킬 수 있는지

여부를 판단하기 위해서는, 개체군 및 군집구조의 변화가 어떻게 개체수준의 생활사와 행동전략의 변동에 따라 영향을 받는지에 대한 추가 연구가 필요하다. 뿐만 아니라 수생태계 보전전략과 관련하여 유입된 외래종과 재래종과의 생태적 관계에 미치는 영향도 후속연구에 포함되어야 할 것이다.

적 요

환경상태는 생물이 적합도(번식성공 또는 생존율)를 극대화하기 위해서 초기생활사의 변화를 초래할 수 있다. 본 연구에서는 온도변화와 온도에 따른 수상레저활동 인구변화가 어류의 초기 생활사 특성, 즉 체세포 성장(성장속도), 번식세포(생식소) 발달 그리고 누적스트레스의 회복과정과 어떠한 관계가 있는지를 동적상태의존모델을 이용하여 분석하였다. 우선 어류의 초기 생활사 특성이 취식행동에 영향을 받는다고 가정하였고, 이러한 관계를 고려하여 어류의 일반 생활사 모델을 개발하였다. 모델은 성장속도와 번식세포(생식소)의 발달이 온도가 상승함에(단, 성장속도를 감소시키는 임계온도보다는 낮은) 따라 빨라졌으며, 또한 체내에 누적되는 스트레스도 함께 증가하였다. 흥미롭게도 온도가 높을 때에는 수상레저활동 인구의 증가는 성장속도와 생식소의 발달을 느리게 했지만, 스트레스의 누적은 가속화시켰다. 그러나 온도가 낮을 때에는 초기 생활사에 대한 수상레저활동 인구의 영향이 상대적으로 낮았다. 또한 최적취식행동은 높은 온도에서는 수상레저활동 인구의 변화에 관계없이 항상 높았지만, 낮은 온도에서는 수상레저활동 인구가 증가할 수록 급격히 감소하였다. 초기성장기간 동안의 생존율은 온도가 낮아지고 수상레저활동 인구가 적을 때에는 취식행동이나 인간 활동에 따른 어류의 사망률 증감이 생존률 변이에 영향을 주었다. 반대로 온도가 높아지고 수상레저활동 인구가 많을 때의 생존율은 취식행동이나 사망률에 관계없이 항상 낮았다. 끝으로 본 연구를 통해 기후변화와 수상레저활동 인구변화와 관련된 어류의 초기 생활사를 수생태계 보전전략이나 건강성 평가분석에 포함시키는 것은 분석의 정확성과 정밀성을 향상시킬 수 있을 것이라 사료된다.

사 사

논문에 대해 많은 시간을 들여 심사와 의견을 주신 편

집위원과 익명의 심사위원들께 진심으로 감사드립니다. 본 연구는 캐나다 FQRNT Postdoctoral Research Fellowship의 연구 프로그램의 지원으로 수행되었습니다 (Dossier-168744). 논문을 위해 조언을 아끼지 않으신 University of California, Santa Cruz의 Marc Mangel 교수님께 감사의 마음을 전합니다.

인 용 문 헌

- Arrhenius, S. 1889. Über die reaktionsgeschwindigkeit bei der inversion von rohrzucker durcj Sauren. *Zeitschrift für Physik Chemie* **4**: 226-248.
- Beamish, F.W.H. 1978. Swimming capacity, p. 101-187. *In*: Fish physiology, volume VII. Locomotion (Hoar, W.S. and D.J. Randall, eds.). Academic Press, New York.
- Beauchamp, D.A., D.J. Stewart and G.L. Thomas. 1989. Corroboration of a bioenergetics model for sockeye-salmon. *Transactions of the American Fisheries Society* **118**: 597-607.
- Bellwood, D.R., A.S. Hoey and T.P. Hughes. 2012. Human activity selectively impacts the ecosystem roles of parrotfishes on coral reefs. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **279**: 1621-1629.
- Blair, J.M., I. Ostrovsky, B.J. Hicks, R.J. Pitkethley and P. Scholes. 2013. Growth of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in warm-temperature lakes: implications for environmental change. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **70**: 815-823.
- Boggs, C.L. 1992. Resource-allocation - exploring connections between foraging and life-history. *Functional Ecology* **6**: 508-518.
- Boltzmann, L. 1872. Weitere studien über das wärme-gleichgewicht unter gasmolekülen. *Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften Wien* **66**: 275-370.
- Bone, Q. and R.H. Moore. 2008. Biology of fishes. Taylor & Francis Groups, Abingdon.
- Brander, K.M. 2007. Global fish production and climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**: 19709-19714.
- Brett, J.R. and T.D.D. Groves. 1979. Physiological energetics, p. 162-259. *In*: Fish physiology (Hoar, W.S., D.J. Randall and J.R. Brett, eds.). Academic Press, New York.
- Brown, J.H., J.F. Gillooly, A.P. Allen, V.M. Savage and G.B. West. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* **85**: 1771-1789.
- Bujosa, A. and J. Rossello. 2013. Climate change and summer mass tourism: the case of Spanish domestic tourism. *Climatic Change* **117**: 363-375.
- Connell, S.D. 1998. Effects of predators on growth, mortality and abundance of a juvenile reef-fish: evidence from manipulations of predator and prey abundance. *Marine Ecology Progress Series* **169**: 251-261.
- Clark, C.W. and M. Mangel. 2000. Dynamic state variable models in ecology: methods and applications. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Clark, J.S., D.M. Bell, M. Kwit, A. Stine, B. Vierra and K. Zhu. 2012. Individual-scale inference to anticipate climate-change vulnerability of biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **367**: 236-246.
- De Jong, G. and A.J. van Noordwijk. 1992. Acquisition and allocation of resources - genetic (co)variances, selection, and life histories. *American Naturalist* **139**: 749-770.
- Fraser, N.H.C., N.B. Metcalfe and J.E. Thorpe. 1993. Temperature-dependent switch between diurnal and nocturnal foraging in salmon. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **252**: 135-139.
- Hilborn, R. and M. Mangel. 1997. The ecological detective: confronting models with data. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Kight, C.R. and J.P. Swaddle. 2011. How and why environmental noise impacts animals: an integrative, mechanistic review. *Ecology Letters* **14**: 1052-1061.
- Lee, W.-S. 2012a. Climate-change and individual life history. *Ocean and Polar Research* **34**: 275-286.
- Lee, W.-S. 2012b. Effect of environmental stressors in stop-over sites on the survival and re-migration using a dynamic-state-dependent model. *Korean Journal of Ornithology* **19**: 277-291.
- Lee, W.-S., N.B. Metcalfe, P. Monaghan and M. Mangel. 2011. A comparison of dynamic-state-dependent models of the trade-off between growth, damage, and reproduction. *The American Naturalist* **178**: 774-786.
- Lee, W.-S., P. Monaghan and N.B. Metcalfe. 2010. The trade-off between growth rate and locomotor performance varies with perceived time until breeding. *The Journal of Experimental Biology* **213**: 3289-3298.
- Lee, W.-S., P. Monaghan and N.B. Metcalfe. 2012. The pattern of early growth trajectories affects adult breeding performance. *Ecology* **93**: 902-912.
- Lee, W.-S., P. Monaghan and N.B. Metcalfe. 2013. Experimental demonstration of the growth rate-lifespan trade-off. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **280**: 20122370.

- Mangel, M. 1994. Climate change and salmonid life history variation. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* **41**: 75-106.
- Mangel, M. 2006. The theoretical biologist's toolbox: quantitative methods for ecology and evolutionary biology. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Mangel, M. 2008. Environment, damage and senescence: modeling the life history consequences of variable stress and caloric intake. *Functional Ecology* **22**: 422-430.
- Mangel, M. and C.W. Clark. 1988. Dynamic modeling in behavioral ecology. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Mangel, M. and S.B. Munch. 2005. A life-history perspective on short- and long-term consequences of compensatory growth. *American Naturalist* **166**: E155-E176.
- Mathworks, T. 2012. Matlab 2012b. Mathworks. Natick, MA.
- Metcalfe, N.B., C.D. Bull and M. Mangel. 2002. Seasonal variation in catch-up growth reveals state-dependent somatic allocations in salmon. *Evolutionary Ecology Research* **4**: 871-881.
- Metcalfe, N.B. and P. Monaghan. 2001. Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology and Evolution* **16**: 254-260.
- Metcalfe, N.B. and P. Monaghan. 2003. Growth versus lifespan: perspectives from evolutionary ecology. *Experimental Gerontology* **38**: 935-940.
- Microsoft. 2010. Microsoft Visual Basic 2010. Microsoft Cooperation. Redmond, WA.
- Mims, M.C. and J.D. Olden. 2012. Life history theory predicts fish assemblage response to hydrologic regimes. *Ecology* **93**: 35-45.
- Muhly, T.B., C. Semeniuk, A. Massolo, L. Hickman and M. Musiani. 2011. Human activity helps prey win the predator-prey space race. *PLoS One* **6**: e17050.
- Munch, S.B. and M. Mangel. 2006. Evaluation of mortality trajectories in evolutionary biodemography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103**: 16604-16607.
- Perry, A.L., P.J. Low, J.R. Ellis and J.D. Reynolds. 2005. Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* **308**: 1912-1915.
- Peter, R.E. 1979. The brain and feeding behavior, p. 121-159. *In: Fish physiology - bioenergetics and growth* (Hoar, W.S., D.J. Randall and J.R. Brett, eds.). Academic Press, New York.
- Pike, T.W., J.D. Blount, B. Bjerkeng, J. Lindström and N.B. Metcalfe. 2007. Carotenoids, oxidative stress and female mating preference for longer lived males. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **274**: 1591-1596.
- Popper, A.N. and M.C. Hastings. 2009. The effects of human-generated sound on fish. *Integrative Zoology* **4**: 43-52.
- Rand, P.S., D.J. Stewart, P.W. Seelbach, M.L. Jones and L.R. Wedge. 1993. Modeling steelhead population energetics in lakes Michigan and Ontario. *Transactions of the American Fisheries Society* **122**: 977-1001.
- Rapport, D.J., R. Costanza and A.J. McMichael. 1998. Assessing ecosystem health. *Trends in Ecology and Evolution* **13**: 397-402.
- Roff, D.A. 2002. Life history evolution. Sinauer, Sunderland, UK.
- Scheuerell, M.D. and D.E. Schindler. 2004. Changes in the spatial distribution of fishes in lakes along a residential development gradient. *Ecosystems* **7**: 98-106.
- Schmitt, W., E. Bruns, M. Dollinger and P. Sowig. 2013. Mechanistic TK/TD-model simulating the effect of growth inhibitors on Lemna populations. *Ecological Modelling* **255**: 1-10.
- Schreiber, E.A. and J. Burger. 2001. Biology of marine birds. CRC Press, New York.
- Slabbekoorn, H., N. Bouton, I. van Opzeeland, A. Coers, C. ten Cate and A.N. Popper. 2010. A noisy spring: the impact of globally rising underwater sound levels on fish. *Trends in Ecology and Evolution* **25**: 419-427.
- Stewart, D.J., D. Weininger, D.V. Rottiers and T.A. Edsall. 1983. An energetics model for lake trout, *Salvelinus namaycush*: application to the Lake Michigan population. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **40**: 681-698.
- Thomas, G., H. Quoss, J. Hartmann and R. Eckmann. 2009. Human-induced changes in the reproductive traits of Lake Constance common whitefish (*Coregonus lavaretus*). *Journal of Evolutionary Biology* **22**: 88-96.
- Thresher, R.E., J.A. Koslow, A.K. Morison and D.C. Smith. 2007. Depth-mediated reversal of the effects of climate change on long-term growth rates of exploited marine fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**: 7461-7465.
- Urban, M.C., J.J. Tewksbury and K.S. Sheldon. 2012. On a collision course: competition and dispersal differences create no-analogue communities and cause extinctions during climate change. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **279**: 2072-2080.
- Vinther, M. and M. Eero. 2013. Quantifying relative fishing impact on fish populations based on spatio-temporal overlap of fishing effort and stock density. *ICES Journal of Marine Science* **70**: 618-627.
- West, G.B., J.H. Brown and B.J. Enquist. 1997. A general

model for the origin of allometric scaling laws in biology.
Science **276**: 122-126.

Wootton, R.J. 1999. Ecology of teleost fishes. Springer, London, UK.

Wysocki, L.E., J.P. Dittami and F. Ladich. 2006. Ship noise

and cortisol secretion in European freshwater fishes.
Biological Conservation **128**: 501-508.

(Manuscript received 10 June 2013,
Revised 10 September 2013
Revision accepted 12 September 2013)