

<Note>

## 생태계 네트워크 분석을 이용한 생물 군집의 구조와 기능에 대한 연구: 청계천을 사례로

이 민 영 · 김 용 은<sup>1,2</sup> · 조 기 중\*

고려대학교 환경생태공학과, <sup>1</sup>고려대학교 환경생태연구소,

<sup>2</sup>고려대학교 오정에코리질리언스 연구원

## Exploring Community Structure and Function with Network Analysis: a Case Study of Cheonggye Stream

Minyoung Lee, Yongeun Kim<sup>1,2</sup> and Kijong Cho\*

Department of Environmental Science and Ecological Engineering, Korea University,  
Seoul 02841, Republic of Korea

<sup>1</sup>Institute of Environment and Ecology, Korea University, Seoul 02841, Republic of Korea

<sup>2</sup>Ojeong Eco-Resilience Institute, Korea University, Seoul 02841, Republic of Korea

**Abstract** - It is important to consider interaction between species in understanding structure and function of the biological community. Current ecological issues such as climate change and habitat loss emphasize the significance of the concept of species interaction in that varying species' interaction across environmental gradients may lead to altered ecological function and services. However, most community studies have focused on species diversity through analysis of quantitative indices based on species composition and abundance data without considering species interactions in the community. 'Ecological network analysis' based on network theory enables exploration of structural and functional properties of ecosystems composed of various species and their interactions. In this paper, network analysis of Cheonggye stream as a case study was presented to promote uses of network analysis on ecological studies in Korea. Cheonggye stream has a simple biological structure with link density of 1.48, connectance 0.07, generality 4.43, and vulnerability 1.94. The ecological network analysis can be used to provide ecological interpretations of domestic long-term monitoring data and can contribute to conserving and managing species diversity in ecosystems.

**Keywords:** species interaction, food web ecology, biodiversity, network theory, species diversity

### 서 론

생물 군집의 구조와 기능을 설명함에 있어 생물 간

의 상호작용을 이해하는 것은 중요하다고 알려져 있다 (Thompson *et al.* 2012). 생태계를 구성하는 생물종은 독립적으로 존재하지 않으며, 지속적인 상호작용을 통해 시간적 공간적 수준에서 다른 생물종들과 공존한다. 따라서, 생물 상호작용은 생물 군집 구조를 이루는 필수구성요소의 하나로 이해되고 있으며, 이를 바탕으로 생물종은 생명을 유지하고,

\* Corresponding author: Kijong Cho, Tel. 02-3290-3064,  
Fax. 02-3290-6509, E-mail. [kjcho@korea.ac.kr](mailto:kjcho@korea.ac.kr)

생태계는 그 기능을 유지한다(McCann 2007). 현재의 기후 변화와 서식처 손실과 같은 환경 변화는 생물종간 상호작용의 변화를 야기하고 있으며, 환경이슈들에서는 이에 따른 생태계 서비스 및 기능 변화 측면에서 생물 상호작용 개념의 중요성을 강조하고 있다(Tylianakis *et al.* 2007; Tylianakis and Morris 2017).

그럼에도 불구하고 기존의 군집 연구들은 생물 군집의 특성을 규명함에 있어 생물 상호작용에 대한 정보는 고려하지 않은 채, 생물종 수 및 밀도 조사자료에 기반한 군집 자료 분석에 초점을 맞추고 있다(Table 1). 우점도 지수(dominance index), 종다양성지수(species diversity index) 등의 정량적인 군집 지표를 이용한 군집분석 방법은 가장 널리 사용되는 방법으로 육상 또는 수계 생물의 군집 특성을 파악하는데 활용되고 있으며(Bae *et al.* 2012; Hong *et al.* 2017), cluster analysis는 군집의 분포 특성을 유형화하고 시각화하는데 사용되어 왔다(Bae *et al.* 2018). 이 외에도 저서성대형무척추동물 생태점수(Ecological score of benthic macroinvertebrate; ESB), 어류지수평가(Fish assessment index; FAI) 등 다양한 지표들이 군집분석에 활용되고 있으며, 섭식기능도 분석 및 군집지표와 환경인자와의 관계 분석에 대한 연구도 활발히 진행되고 있다(Park *et al.* 2013). 또한, 군집분석 연구결과들은 물리적 서식환경 평가 및 생태계 건강성 평가를 위한 기초자료로 활용되고 있다(Park *et al.* 2017).

이러한 기존의 군집분석 방법들은 군집지표 계산시 생물종의 개체수 자료를 해당종의 생태적 지위와 관계없이 독립적인 정보로 사용함으로써 생물종별 고유한 기능 및 역할을 반영하지 못한다는 한계점이 있다. 또한, 기존의 군집

분석 결과들은 생물 상호작용 개념이 배제되어 있기 때문에 생물 군집의 구조적인 특성으로부터 생태계의 기능을 설명함에 있어 구조와 기능 간 연결 관계를 형성하기에는 제한이 있다. 일반적으로 생태계의 구조적인 특성뿐만 아니라 분해, 생산, 조절과 같은 기능적인 특성을 이해하는 것은 중요한 일이다. 생물 상호작용은 생물다양성의 구조와 생태계의 기능을 연결시키는 역할을 하는 것으로 이해되고 있으며(Thompson *et al.* 2012), 기능적인 측면에서 생태계의 가치에 대한 적절한 평가가 이루어지기 위해서는 군집 연구에 있어 생물 상호작용에 대한 고려가 필수적이다.

생태계 내의 생물 종간 상호작용을 고려하여 생물 군집의 특성을 설명하기 위해 해외에서는 생태계 네트워크 분석(Ecological network analysis)을 활용하고 있다(Maunsell *et al.* 2015; Morris *et al.* 2015; Delmas *et al.* 2018). 본 연구에서는 군집분석 방법의 하나로써 생태계 네트워크 분석을 소개하고, 청계천 사례 연구를 통해 그 활용 방안을 제시하고자 한다.

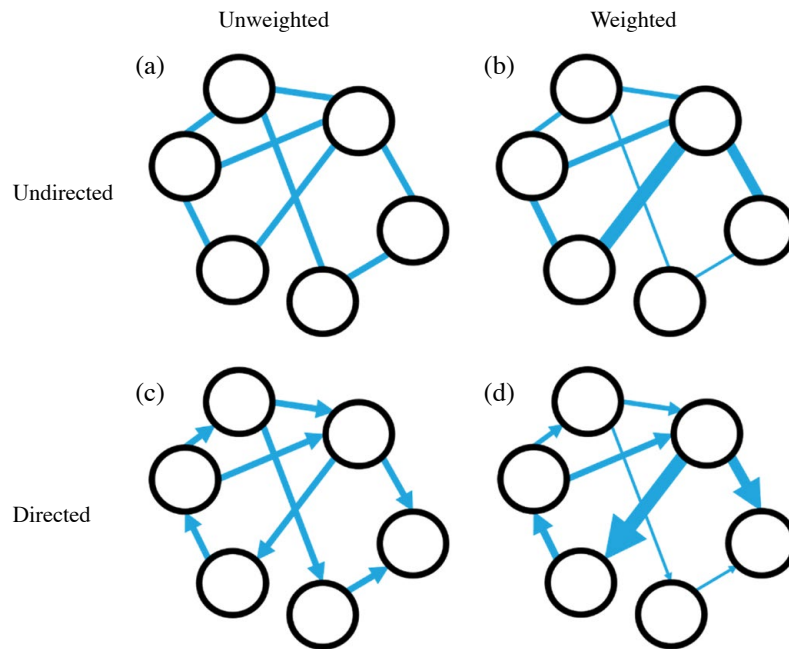
## 본 론

생태계 네트워크 분석은 네트워크 이론(Network theory)에 기반하여 생태계 내의 다양한 생물 종들과 그들 간의 복잡한 상호작용으로 구성된 생물 군집의 특성을 설명한다. 네트워크 이론은 그래프 이론(Graph theory)의 한 부분으로 복잡계(complex system) 네트워크의 구조, 동태, 안정성을 설명하는 데 이용되며, 공학, 사회학, 경제학 등 다양한 학문분야에서 사용되고 있다. 생태학 분야 내에서는 2000년대에

**Table 1.** Analytical methods of biological community data.

| Type             | Method  | Equation                           | Purpose of usage                                  |
|------------------|---|------------------------------------|---|
| Indices analysis | Species diversity index (Shannon-Weaver 1949) | $H' = - \sum_{i=1}^s p_i \log p_i$ | Quantifying properties of community               |
|                  | Species richness index (Margalef 1958)        | $RI = \frac{S-1}{\ln N}$           |   |
|                  | Species evenness index (Pielou 1975)          | $J = \frac{H'}{\ln S}$             |   |
|                  | Dominance index (McNaughton 1967)             | $DI = \frac{(N_1 + N_2)}{N}$       |   |
| Cluster analysis | Self-organizing map (Kohonen 1982)            | -                                  | Identifying assemblage structure and distribution |

*S*, total number of species; *i*, number assigned to the species; *N*, total number of individuals; *N<sub>i</sub>*, number of individuals in species *i*; *p<sub>i</sub>*, proportional abundance of *i*<sup>th</sup> species (*N<sub>i</sub>*/*N*); *N<sub>1</sub>*, number of individuals in 1<sup>st</sup> dominant species; *N<sub>2</sub>*, number of individuals in 2<sup>nd</sup> dominant species



**Fig. 1.** Four types of networks. An example of undirected and unweighted network (a); undirected and weighted network (b); directed and unweighted network (c); and directed and weighted network (d). Each circle and line (or arrows) represents nodes (species taxa) and links (interactions), respectively. Width of lines (or arrows) represents an intensity of the links.

도입되어, 군집의 구조적인 특성을 분석하는 데 주로 사용되어왔다 (Poisot *et al.* 2016).

생태계 네트워크는 그래프 이론의 표현 방식에 따라 노드(Node)와 그들을 연결하는 링크(Link)로 구성되며, 일반적으로 노드는 생물종을, 링크는 생물종간 상호작용을 나타낸다 (Fig. 1). 네트워크의 종류는 방향성 및 링크 가중치의 여부에 따라서 방향 네트워크 (directed network)와 무방향 네트워크 (undirected network), 가중 네트워크 (weighted network)와 비가중 네트워크 (unweighted network)로 구분될 수 있다. 생태계 네트워크에서 종 A에 대한 종 B의 포식 또는 종 A에 대한 종 B의 기생과 같이 방향성이 있는 상호작용은 방향 네트워크를 통해 표현될 수 있으며, 종 A와 B 간 경쟁과 같이 방향성이 없는 경우 무방향 네트워크로 나타낼 수 있다. 또한, 생태계 네트워크는 '상호작용의 강도' 또는 'biomass flow'를 통해 링크 가중치를 부여함으로써 가중 네트워크의 특성을 가질 수 있다 (Bersier *et al.* 2002). 예를 들어, 동일한 시간동안 종 A가 종 B를 10마리를 포식하고, 종 A가 종 C를 20마리 포식하는 경우, 포식의 강도를 이용하여 각각의 링크에 가중치를 부여할 수 있다. Maunsell *et al.* (2015)은 기주-기생자 먹이그물망 (host-parasitoid food-web)의 구조적 특성 분석에 있어 기주에 대한 기생자의 상호작용 강도로써 기생된 기주의 수를 링크 가중치로 사용하였다. 이와 같이 생태계를 하나의 네트워크로 보는 접근 방식을

통해 복잡한 실제 생태계를 보다 효율적으로 표현할 수 있으며, 기존의 생태적으로 유의미한 질문들에 대해 새로운 해답을 제시해 줄 수 있다.

생태계 네트워크를 분석하기 위해서는 생태계 네트워크 구성이 선행되어야 한다. 생태계 네트워크는 종간 상호작용을 규명하는 방식에 따라 다양한 방법으로 구축될 수 있다. 직접적인 방법으로는 실제 야외에서의 관찰 또는 조사분석 (예, 소화기관내 내용물 분석 및 동위원소 분석 등)을 통해 상호작용을 규명하는 방법이 있으며 (Issac *et al.* 2017), 간접적인 방법으로는 종간 상호작용에 대해 기존에 조사된 문헌 자료 또는 전문가의 지식을 바탕으로 링크를 구성해내는 방법이 있다 (Gray *et al.* 2015). 또한, 생태계 이론이나 규칙에 기반한 먹이그물망 예측 모델들을 통해서도 상호작용 네트워크를 구성할 수 있다 (Petchev *et al.* 2008; Bartomeus *et al.* 2016).

생태계 네트워크의 구조적 특성은 다양한 네트워크 지표들을 이용하여 설명될 수 있다 (Table 2). Link density는 생태계 네트워크의 가장 기본적인 속성인 종 수(S)와 상호작용 수(L)로부터 계산되며, 생태계 내 임의의 한 종이 가지는 상호작용의 수의 기댓값이다. Link density는 생물종들이 평균적으로 몇 종의 생물과 상호작용하고 있는지를 나타내지만, 생태계에는 자원 이용 범위가 상이한 광식성 포식자 (generalist)와 협식성 포식자 (specialist)가 공존하며 생물

**Table 2.** Indices of ecological network proposed by Bersier *et al.* (2002), Thompson *et al.* (2012) and Delmas *et al.* (2018)

| Index                                 | Ecological interpretation  |
|---------------------------------------|--|
| Taxa richness ( $S$ )                 | Number of taxa.  |
| Number of trophic links ( $L$ )       | Number of interaction links between taxa. It can present the size of network and links can be predation, parasitism, and competition.  |
| Link density ( $=L/S$ )               | Number of links per taxon.   |
| Connectance ( $=L/S^2$ )              | Proportion of potential trophic links that do occur. It has a value between 0 and 1.   |
| Number of basal taxa ( $n_b$ )        | The number of taxa which only has consumers.   |
| Number of intermediate taxa ( $n_i$ ) | The number of taxa which has prey and consumers.   |
| Number of top taxa ( $n_t$ )          | The number of taxa which has prey but no consumers.  |
| Generality ( $=L/(n_t + n_i)$ )       | Mean number of prey per consumer.  |
| Vulnerability ( $=L/(n_b + n_i)$ )    | Mean number of consumers per prey.   |
| Degree                                | The number of interactions per taxa.   |
| Degree distribution                   | The frequency distribution of degree.  |
| Modularity                            | It measures how separated are modules of network. A module means a subgroup of interacting species. Modularity can promote stability by containing perturbations within a module.  |
| Centrality                            | Centrality measures the influence of each species under various definitions of influence. It has been used to identify possible keystone species in ecological networks (e.g. degree centrality is a count of degrees by a species). |
| Nestedness                            | A nested structure of network presents that the species composition of larger assemblages include subsets of small assemblages.  |

종들이 상호작용하는 생물의 수(degree)가 균일하게 분포하는 경우가 드물기 때문에(Dunne *et al.* 2004), 이는 degree distribution와 함께 고려될 필요가 있다. Connectance는 네트워크의 구조를 나타내는 핵심적인 지표로서, 생태계 네트워크의 복잡성을 나타내며, 교란에 대한 생물 군집의 민감도를 설명하는 데 사용될 수 있다. Connectance는 비교적 단순하게 계산( $L/S^2$ )되지만 다른 많은 구조적인 지표들(예, modularity, nestedness 등)과 공변하는 특징을 가진다는 점에서 중요한 정보를 포함하고 있는 지표이다(Delmas *et al.* 2018). Generality와 vulnerability의 경우, 영양단계로 이루어진 네트워크에서 영양단계별 특성을 설명하는 데 주로 이용되며, 각각 소비자 역할과 먹이 역할을 하는 종들의 영양학적 특성을 나타낸다. Morris *et al.* (2015)는 connectance, link density, nestedness 등을 이용해 고도에 따른 열대우림내 기주-기생자 네트워크의 특성 변화를 설명하였고, Tylianakis *et al.* (2007)는 서식지의 변화가 기주-기생자 구조에 미치는 영향 분석에 connectance, link density, generality, vulnerability 등과 같은 지표들을 활용하였다. 이외에도 생태계 네트워크 분석은 서식처 파편화에 따른 생물 군집 구조 변화 연구(Valladares *et al.* 2012), 생물 종 풍부도 감소에 따른 먹이그물망의 구조 및 안정성 변화 연구(Barbosa *et al.* 2017) 등 생물 군집 연구에 있어서 다양하게 활용되고 있다.

이에 반해 국내 생태계 네트워크 연구는 안정성 동위원소 분석을 통한 생태계 먹이그물망의 구조 규명이나 영양흐름모형을 이용한 해양생산성 변화 예측에 한정되어 있으며(Kang *et al.* 2012; Yoon *et al.* 2015), 네트워크 분석을 이용

한 군집의 구조와 기능에 대한 연구는 매우 부족한 실정이다. 본 연구에서는 사례 연구로써 청계천을 대상으로 네트워크 분석을 수행하였으며, 기존의 정량적인 군집분석 결과와 함께 청계천 생물 군집의 특성을 분석하였다.

## 사례 연구

### 네트워크 분석을 이용한 청계천 생물 군집 연구

청계천 생물 군집에 대한 네트워크 구성은 기존에 조사된 문헌자료를 바탕으로 하는 간접적인 방법을 통해 이루어졌다. 청계천 네트워크 구축을 위해, 생물종 조사자료는 물환경정보시스템(water.nier.go.kr)에서 제공하는 생물측정망 자료(2014년 1회차, B청계천2지점[37°34'11.40"N, 127°01'48.90"E])중 어류, 저서성대형무척추동물, 부착조류 자료를 이용하였으며, 생물 상호작용은 GloBI(Global Biotic Interactions, www.globalbioticinteractions.org) 정보를 이용하여 구축하였다. Gray *et al.* (2015)의 제안에 따라, 계통학적 유사성에 따른 포식 특성의 유사성에 근거하여 생물 속(genus) 정보를 두 종간 상호작용의 유무를 판별하는 기준으로 사용하였으며, 생물종 조사가 과(family) 단위로 이루어진 경우는 예외적으로 과 수준의 정보로 대체하여 사용하였다. 또한, 본 사례연구에서는 포식의 상호작용으로 이루어진 네트워크의 구조적 특성 분석에 초점을 두고 있으므로, 기생과 관련된 생물조사자료는 포함하지 않았다. 기존의 군집 분석에서 사용되는 군집 지표로는 우점도 지수(dominance

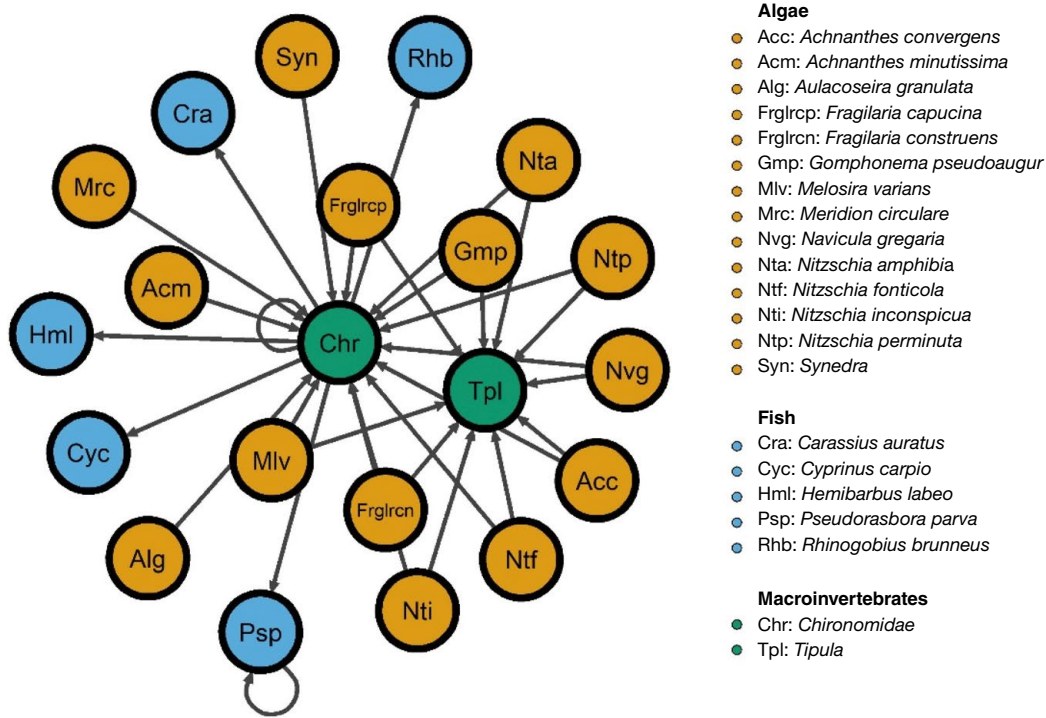


Fig. 2. Graphical representation of Cheonggye stream network.

Table 3. Results of community analysis of Cheonggye stream community.

| Dominance index | Diversity index | Richness index | Evenness index |
|-----------------|-----------------|----------------|----------------|
| 0.61            | 1.93            | 2.07           | 0.63           |

index), 다양도 지수 (diversity index), 풍부도 지수 (richness index), 균등도 지수 (evenness index)를 산출하였다. 청계천 네트워크의 구축 및 모든 분석 과정은 R 3.5.1 (R Core Team 2018)과 RStudio (R Studio Team 2018) 환경 하에서 이루어졌다.

군집분석 결과, 청계천의 우점도 지수는 0.61, 다양도 지수는 1.93, 풍부도 지수는 2.07, 균등도 지수는 0.63으로 나타났으며 (Table 3), 네트워크 분석 결과, 청계천 네트워크는 총 21종과 31개 상호작용 링크로 구성된 것으로 나타났다 (Fig. 2, Table 4).

인공하천인 청계천의 connectance는 일반적인 자연생태계가 가지는 연결성의 범위내 (0.05~0.3)에 있었지만 비교적 낮은 연결성을 갖는 것으로 분석되었다 (Martinez 1992; Warren 1994). 이는 청계천 내 광식성 포식자의 수가 적고, 소수의 광식성 포식자가 대부분의 먹이사슬에 관여하기 때문으로 해석되며, 따라서 청계천은 자연생태계와 비

Table 4. Results of network analysis of Cheonggye stream community.

| Index                     | Value |
|---------------------------|-------|
| Species richness          | 21    |
| Number of links           | 31    |
| Link density              | 1.48  |
| Connectance               | 0.07  |
| Generality                | 4.43  |
| Vulnerability             | 1.94  |
| Maximum degree centrality | 21    |

교해 비교적 단순한 시스템이라고 할 수 있다. 청계천의 생물종들은 평균적으로 1.48종과 상호작용 (Link density)하고 있으며, 소비자는 약 4종의 먹이 (Generality: 4.43)를 먹이는 약 2종의 소비자 (Vulnerability: 1.94)를 가지는 것으로 확인되었다. Chironomidae는 개별 노드 중 가장 높은 중심성 지수 (centrality)를 갖는 분류군으로 확인되었으며, 이는 Chironomidae가 청계천 네트워크에서 중추적으로 역할하고 있음을 나타낸다.

### 결론

생태계 네트워크의 구조와 동태를 분석하는 것은 생태계의 안정성과 지속성을 이해하는데 있어 중요한 일이다

(Dunne *et al.* 2004). 현재 생태계 네트워크 분석은 생태계 안정성에 대한 평가, 생물다양성-생태계 기능(biodiversity-ecosystem function; BEF) 연구, 생태계 서비스의 유지 관리 등에 활용되고 있다. 또한 환경 변화에 따른 생태계의 구조와 기능 변화를 설명한다는 점에서 환경 이슈들(예, 기후 변화, 서식처 손실, 침입종 관리 등)에 대해 그 영향을 예측하고 대응방안을 마련하는 데에도 활용될 수 있다. 생태계 네트워크 분석은 군집 연구를 위한 분석방법을 넘어 현재는 'Food web ecology'라는 하나의 학문 분야로 인식되고 있으며, 생태학 내 다른 하부 학문분야들을 통합하는 학문으로써의 역할을 수행하고 있다(Thompson *et al.* 2012; Layman *et al.* 2015). 군집 연구에서 활용되는 네트워크 분석의 중요성과 급속한 발전에도 불구하고(Borrett *et al.* 2014), 국내 학계의 관심과 연구 시도는 매우 미진한 상황이다. 본 단보의 사례 연구에서는 청계천을 대상으로 시범적으로 생태계 네트워크 분석을 수행해보았으며, 이를 통해 기존의 군집 분석방법들로는 설명할 수 없었던 청계천 생물 군집의 복잡성 정도나 피식자와 포식자종들의 상호작용 특성과 같은 구조에 관한 생태적인 정보들을 추가적으로 파악할 수 있었다. 본 사례 연구에서 분석된 지표들 이외에도 생태계 네트워크를 설명하기 위해 현재 다양한 네트워크 지표들이 활용되고 있다(Delmas *et al.* 2018). 이후 연구에서 추가적인 지표 분석 및 시공간적 변화에 따른 생태계 네트워크의 구조 및 동태 변화 분석을 수행함으로써, 청계천 생물 군집의 구조적 특성 뿐만 아니라 기능적 특성 및 안정성에 대한 설명을 제시하는 것이 가능하다.

국내에서는 생태계 생물 모니터링 자료들을 장기간 축적 및 공개하고 있으며, 생태계 네트워크 분석을 활용하기 위한 연구 기반이 갖춰져 있다고 할 수 있다. 따라서, 본 단보에서는 생태계 네트워크 분석방법을 소개함으로써 국내 군집 연구에서 이를 활성화하고자 하였다. 생태계 네트워크 분석의 적극적인 활용은 국내 생태계의 구조와 기능에 대해 생태적으로 보다 유의미한 정보를 제공해 줄 수 있을 것으로 판단되며, 생물 종 다양성 보존 및 관리를 위한 방안을 마련하는 데에도 기여할 수 있을 것으로 기대된다.

## 사 사

본 연구는 고려대학교 오정에코리질리언스연구원 연구 기금 및 환경부(한국환경산업기술원)의 '기후변화 영향 및 취약성 통합평가 모형 요소 기술 개발: 산림, 농업 부문(2014001310008)'의 지원에 의하여 이루어진 것입니다.

## REFERENCES

- Bae JI, HC Shin, SI Hwang and JH Lee. 2018. Distribution of sedimentation environments and benthic macro-fauna communities in habitats and non-habitats of *Zostera marina* on the Yeongheung-do tidal flats, West coast of Korea. *Korean J. Environ. Biol.* 36:107-116.
- Bae KS, GC Lim, KR Kim, KH Kim, KS Lee, HS Cho and MH Lee. 2012. Benthic macroinvertebrate community of Hongje and Bulgwang streams in Seoul. *Korean J. Nat. Conserv.* 10:101-114.
- Barbosa M, GW Fernandes, OT Lewis and RJ Morris. 2017. Experimentally reducing species abundance indirectly affects food web structure and robustness. *J. Anim. Ecol.* 86:327-336.
- Bartomeus I, D Gravel, JM Tylianakis, MA Aizen, IA Dickie and M Bernard-Verdier. 2016. A common framework for identifying linkage rules across different types of interactions. *Funct. Ecol.* 30:1894-1903.
- Bersier LF, CB Richter and MF Cattin. 2002. Quantitative descriptions of food-web matrices. *Ecology* 83:2394-2407.
- Borrett SR, J Moody and A Edelman. 2014. The rise of network ecology: maps of the topic diversity and scientific collaboration. *Ecol. Modell.* 293:111-127.
- Delmas E, M Besson, MH Brice, LA Burkle, GVD Riva, MJ Fortin, D Gravel, PR Guimarães Jr, DH Hembry, EA Newman, JM Olesen, MM Pires, JD Yeakel and T Poisot. 2018. Analysing ecological networks of species interactions. *Biol. Rev.* DOI: <http://doi.org/10.1111/brv.12433>.
- Dunne JA, U Brose, RJ Williams and ND Martinez. 2005. Modeling food-web dynamics: complexity-stability implications. In: *Aquatic food webs: An ecosystem approach*, Belgrano *et al.* (eds.), OUP Oxford. pp. 117-129.
- Gray C, DH Figueroa, LN Hudson, A Na, D Perkins and G Woodward. 2015. Joining the dots: An automated method for constructing food webs from compendia of published interactions. *Food Webs* 5:11-20.
- Hong E, Y Kim, JC Jeong, SH Kang, JK Jung and SW Suk. 2017. Community structure and distribution of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in Sobaeksan National Park, Korea. *J. Ecol. Environ.* 41:17.
- Issac P, M Robert, H Le Bris, J Rault, L Pawlowski and D Kopp. 2017. Investigating feeding ecology of two anglerfish species, *Lophius piscatorius* and *Lophius budegassa* in the Celtic Sea using gut content and isotopic analyses. *Food Webs* 13:33-37.
- Kang YH, SJ Ju and YG Park. 2012. Predicting impacts of climate change on Sinjido marine food web. *Ocean Polar Res.* 34:239-251.

- Kohonen T. 1982. Analysis of a simple self-organizing process. *Biol. Cybern.* 44:135–140.
- Layman CA, ST Giery, S Buhler, R Rossi, T Penland, MN Henson, AK Bogdanoff, MV Cove, AD Irizarry, CM Schalk and SK Archer. 2015. A primer on the history of food web ecology: Fundamental contributions of fourteen researchers. *Food webs* 4:14–24.
- Margalef R. 1958. Information theory in ecology. *General Systems* 3:36–71.
- Martinez ND. 1992. Constant connectance in community food webs. *Am. Nat.* 139:1208–1218.
- Maunsell SC, RL Kitching, CJ Burwell and RJ Morris. 2015. Changes in host-parasitoid food web structure with elevation. *J. Anim. Ecol.* 84:353–363.
- McCann K. 2007. Protecting biostructure. *Nature* 446:29.
- McNaughton SJ. 1967. Relationship among functional properties of California grassland. *Nature* 216:168–169.
- Morris RJ, FH Sinclair and CJ Burwell. 2015. Food web structure changes with elevation but not rainforest stratum. *Ecography* 38:792–802.
- Park HK, JK Choi, KH Won and HG Lee. 2017. Study on the evaluation of ecological health by using fish communities in the Wonju stream, Korea. *Korean J. Environ. Biol.* 35:684–693.
- Park YJ, YL Jeon, KD Kim, HN Yoon and SH Nam. 2013. Community analysis and biological water quality evaluation of benthic macroinvertebrate in Wangpi-cheon watershed. *Korean J. Environ. Biol.* 27:327–343.
- Petchey OL, AP Beckerman, JO Riede and PH Warren. Size, foraging, and food web structure. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 105:4191–4196.
- Pielou EC. 1975. *Ecological diversity*. Wiley Interscience Publication. p. 165.
- Poisot T, DB Stouffer and S Kéfi. 2016. Describe, understand and predict: why do we need networks in ecology? *Funct. Ecol.* 30:1878–1882.
- R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- R Studio Team. 2018. RStudio: Integrated Development for R. RSudio, Inc., Boston, MA.
- Shannon CE and W Weaver. 1949. *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, Urbana.
- Thompson RM, U Brose, JA Dunne, RO Hall Jr, S Hladysz, RL Kitching, ND Martinez, H Rantala, TN Romanuk, DB Stouffer and JM Tylianakis. 2012. Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends Ecol. Evol.* 27:689–697.
- Tylianakis JM and RJ Morris. 2017. Ecological networks across environmental gradients. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 48:25–48.
- Tylianakis JM, T Tschardtke and OT Lewis. 2007. Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature* 445:202–205.
- Valladares G, L Cagnolo and A Salvo. 2012. Forest fragmentation leads to food web contraction. *Oikos* 121:299–305.
- Warren PH. 1994. Making connections in food webs. *Trends Ecol. Evol.* 9:136–141.
- Yoon JD, SH Park, KH Chang, JY Choi, GJ Joo, GS Nam and MH Jang. 2015. Characteristics of fish fauna in the lower Geum River and identification of trophic guilds using stable isotopes analysis. *Korean J. Environ. Biol.* 33:34–44.

Received: 30 August 2018

Revised: 12 September 2018

Revision accepted: 12 September 2018