

Review

## 수생태계 먹이망 모델 고찰

박영석 · 구경아<sup>1,\*</sup>

경희대학교 생물학과, <sup>1</sup>한국환경연구원 자연환경연구실

**Food Web Models in Aquatic Ecosystems: Review.** Young-Seuk Park (0000-0001-7025-8945) and Kyung Ah Koo<sup>1,\*</sup> (0000-0001-7139-5757) (Department of Biology, Kyung Hee University, Dongdaemun, Seoul 02447, Republic of Korea; <sup>1</sup>Division for Natural Environment, Korea Environment Institute, Sejong 30147, Republic of Korea)

**Abstract** Interactions between species in a community are very complex, and they are visualized and analyzed through a food web in simple way. Food web is a network of species connected by trophic links showing energy flow from prey to predator. Various models were developed to characterize the food web in ecosystems. In this study, we classified food web models to static models such as Ecopath and dynamic models such as AQUATOX. We presented characteristics of several different types of food web models in each category, and reviewed their applications used in aquatic ecosystems. Finally, we presented issues to be considered to develop food web models.

**Key words:** aquatic ecosystem, foodweb, ecological model, static model, dynamic model

### 서 론

생물 군집 내의 종들 사이의 관계를 함축적으로 표현하는 것이 먹이사슬(food chain)이며, 설명을 곁들인 그림으로 나타내고, 어떠한 한 종(피식자)에서 출발하여 다른 종(포식자)으로 향하는 화살표로 에너지의 흐름을 나타낸다(Fig. 1a) (Smith and Smith, 2021). 이러한 먹이사슬은 특성에 따라 초식먹이사슬(grazing food chain)과 부니(유기물 잔해) 먹이사슬(detrital food chain)로 구분된다. 초식먹이사슬은 생산자에서 1차소비자인 초식동물, 초식동물을 섭식하는 2차소비자, 2차소비자를 섭식하는 3차소비자 등으로 이어지는 먹이사슬이며, 부니먹이사슬은 동물·식물의

유기물 잔해 또는 부니질로부터 에너지가 시작되어 미생물 및 동물들이 유기물을 분해하고 다음 소비자로 이어지는 먹이사슬이다(Smith and Smith, 2021). 그러나 실제 생태계에서는 종들 사이의 관계가 단순한 직선적인 관계가 아니라 여러 생물이 서로 먹고 먹히는 관계를 형성하여 여러 개의 먹이사슬이 서로 얽혀지는 복잡한 관계를 형성하여 먹이망(food web, 먹이그물)을 형성한다(Fig. 1b). 먹이망은 생태군집 내의 생물들 사이의 관계를 나타내는 것으로 어느 생물이 어느 생물을 섭식하는가 하는 관계와 생태계 내에서 에너지가 어떻게 흘러가는가 하는 것을 의미한다(Fig. 1) (Dodson *et al.*, 2000).

먹이망은 군집의 종구성과 중간 관계를 나타내줄 뿐만 아니라 먹이망을 구성하는 요소를 정량화하여 구조를 분석하고 이해하는 데 유용하며, 영양단계(trophic level)로 나타낼 수 있다(Smith and Smith, 2021). 먹이망에서 피식자와 포식자를 연결하는 화살표는 연결(linkage, link)이라

Manuscript received 13 December 2022, revised 21 December 2022,  
revision accepted 21 December 2022  
\* Corresponding author: Tel: +82-44-415-7202, Fax: +82-44-415-7644  
E-mail: kakoo@kei.re.kr

하며, 에너지의 흐름을 나타낸다. 먹이망에서 최대 연결수는 종풍부도(종 수  $S$ )의 제곱( $S^2$ )이며, 먹이망에서 관찰된 실제 연결 수( $L$ )를 가능한 최대 연결수의 비율로 나타내면 먹이망 연결성(connectance,  $C$ )의 크기가 된다.

$$C = L/S^2$$

연결밀도(linkage density,  $LD$ )는 먹이망에서 종당 평균 연결 수로, 먹이사슬에서 관찰된 총 연결 수( $L$ )를 총 종 수( $S$ )로 나눈 값이다.

$$LD = L/S$$

평균먹이사슬길이(mean chain length)는 먹이망에 있는 모든 사슬의 산술평균이다. 먹이사슬 길이는 군집구조, 생태계 기능, 상위포식자 오염물질 농축 등에 영향을 미치기 때문에 생태 군집의 중요한 특징이다.

따라서 먹이망은 화살표로 에너지 흐름을 나타내는 방향성 그래프이며 그래프 이론(graph theory)과 망 이론(network theory)으로 설명된다(Alcantara and Rey, 2012). 먹이망에 관한 연구는 군집의 영양 패턴, 피식자와 포식자 사이의 개체군 동태, 생태계 안정성, 생태계 내 물질/에너지 흐름 등의 이해에 도움을 준다(Chiu, 2013).

먹이망 모델은 생태계 군집의 중간 관계 복잡성을 이상적으로 표현해 주며 자연 생태계에서 관찰된 군집 유형에 대한 정보를 제공해 준다(Belgrano *et al.*, 2009). 따라서 먹이망 모델은 대상 군집의 특성과 동태를 연구하는 도구로 사용될 수 있다. 먹이망 모델은 다량의 영양단계 상호작용과 에너지와 생체량 전이의 결과로써 나타나는 개체수 변화를 강조하며(Gotelli and Ellison, 2006), 하향식과 상향식 과정(Matson and Hunter, 1992), 영양단계 연쇄반응(Brett and Goldman, 1996), 다중 영양단계 간 복잡한 상호작용(Polis and Strong, 1996) 등을 포함한다.

먹이망 모델은 생태계 구성 요소들 사이의 관계성, 즉 피식자와 포식자의 관계를 개체수가 아닌 에너지 흐름을 기반으로 설명하며, 대상 생태계에 서식하는 생물의 총 생체량을 계산하므로 정량적인 수치를 제시할 수 있다(NIER, 2018). 이는 생태계 특성을 규명하고 생태계 관리에 효율적인 기초자료가 될 수 있다. 특히 생태계 관리와 정책 수립은 가능한 복잡하지 않고 정량적인 자료에 기초하는 것이 바람직하므로 이론과 계산과정은 복잡하지만, 결과를 정량적으로 이해하고 설명이 쉬운 형태로 명료하게 제시할 수 있는 먹이망 모델이 필요하다. 먹이망에 대한 이러한 관심과 필요성에 따라 전 세계적으로 먹이망 모델 연구가 지속적으로 증가하고 있다.

먹이망 모델은 단위 개체군들의 개체군 동태모델이 서

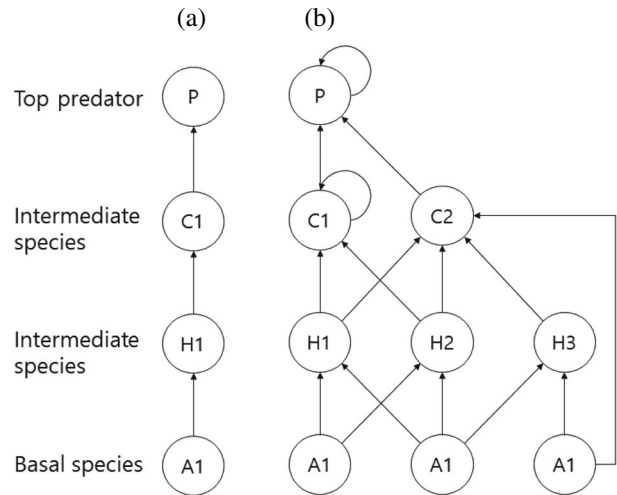


Fig. 1. Schematic diagram of food chain and food web. Adapted from Smith and Smith (2021).

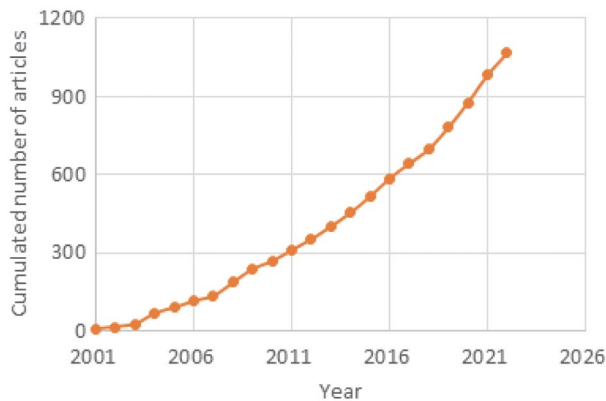
로 연계된 형태이므로, 생태계의 전체적인 특성을 반영할 수 있고 대상 생태계의 환경 특성이 생태계에 미치는 영향을 파악할 수 있다. 그러나 먹이망 모델을 효과적으로 활용하기 위해서는 모델의 특성을 파악하고 목적에 맞는 적절한 모델을 선택하는 것이 중요하다. 따라서 본 연구에서는 국내외에서 주로 사용되고 있는 주요 먹이망 모델의 특성을 고찰하고 앞으로의 활용 방향성을 제시하고자 한다.

## 먹이망 모델 종류와 특성

생태 모델은 기준에 따라 다양하게 구분될 수 있다. 그 중 상태변수의 시간 흐름에 따른 변화 여부에 따라 정적 모델(static model)과 동적 모델(dynamic model)로 구분될 수 있다. 정적 모델은 모델의 상태변수 값이 시간에 따라 변하지 않는다는 것을 가정한다. 따라서 정적 모델의 출력 값은 대상 시스템(예, 생태계)의 평형상태를 나타내며, 일정 기간 현장에서 관찰될 평균값으로 보정된다. 실제, 대부분 정적 상태는 기본적으로 대상 생태계의 입력과 출력이 같은 동적 평형이다(Kong *et al.*, 2016). 반면, 동적 모델은 시간에 따라 대상 시스템의 변화를 나타내고 모의하기 위해 사용하며 실제 대상 시스템을 수식 등으로 단순화하여 나타낸 것이다. 먹이망 모델 중 정적 모델에 속하는 것은 Ecopath(Christensen and Pauly, 1992), EcoNet(Kazanci, 2007) 등이 있으며, 동적모델 프로그램은 AQUATOX, Ecopath with Ecosim(EwE), ATLANTIS 등이 대표적이다(Table 1).

**Table 1.** Types of food web models.

Static	Dynamic
Ecopath	AQUATOX
EcoNet	Ecopath with Ecosim
FoodWeb	ATLANTIS
RAMAS® Ecosystem	StrathE2E2: r package PCLake +

**Fig. 2.** Cumulated number of articles with “ecopath” in Web of Science from January 2001 to November 2022.

## 1. 정적 모델

### 1) Ecopath 모델

Ecopath 모델은 Polovina (1984)에 의해서 처음 개발되었고 이후, Christensen and Pauly (1992)에 의해 Ecopath II로 발전되었다. Ecopath는 해양에서 어획량 관리를 위해 처음 개발되어 해양생태계에서 먹이망 연구를 위해 대부분 사용되었으며 호수에서도 다수 사용되었다. 연구 결과 생성되는 자료가 DB로 제공되는 가장 대표적인 먹이망 모델이다. 2000년 이후 Ecopath 모델의 이용이 많이 증가하고 있으며 (Fig. 2), 2005년 version 5.1 이후 Ecosim과 연동하여 Ecopath with Ecosim (EwE)으로 통합되어 운용되고 있다. 2022년 11월 말 현재 Ecopath with Ecosim 6.6.8이 출시되었다 (<https://ecopath.org/downloads>). 이 프로그램은 홈페이지에서 내려받아 사용할 수 있으며, 일부 고급기능 및 기술지원을 제외한 프로그램 기능의 대부분은 무료로 이용할 수 있다. 한편, 최근 Lucey *et al.* (2020)은 R에서 구현되는 Ecopath model로 Rpath R package를 보고하였다.

#### (1) Ecopath 구성

Ecopath 모델은 상태변수로 이루어진 다수의 그룹으로 구성되며, 이들을 기능적 그룹(functional groups)이라 한

다. 각각의 기능적 그룹은 하나의 선형방정식에 대응한다. Ecopath 모델은 질량-균형(mass-balance)에 초점이 맞춰져 있어 질량-균형모델이라고도 한다. 하나의 생태계 내에 존재하는 단일 종(혹은 종 그룹)에 대한 현 상태와 종별 변화율을 추정해서, 주어진 기간에 대해 생태계의 상태를 정량적으로 설명한다. 각 그룹으로부터의 유입량과 유출량이 균형을 이룬다는 가정하에 질량-균형모델식(mass-balance equation)과 각 그룹에 대한 에너지 균형모델식(energy balance equation)을 기본식으로 한다(Kim *et al.*, 2018).

모델에 요구되는 입력자료는 이용 가능한 자료 세트에 따라 다른 형식일 수 있다. 입력으로 생체량(biomass)과 에너지 흐름(flow) 값이 사용될 수 있다. 흐름 값은 먹이 섭취, 호흡, 배설물 등 대사 매개변수(metabolic parameters)와 같이 주어져야 한다. 알려지지 않은 매개변수는 에너지 균형식에 의해 자동으로 결정된다. 기초 대사 매개변수의 필요한 입력비는 다음과 같다.

- 생산량/생체량 비(P/B)
- 섭식량/생체량 비(Q/B)
- 성장효율,  $GE = \text{생산량/섭식량} = (P/B) * (Q \cap B)$
- 먹이의 동화되지 않은 부분(미동화량)

한편 에너지 균형모델식에서는 모든 생물의 에너지 유입과 유출이 균형을 이루어야 한다. 각 그룹 간 에너지 균형은 다음 식으로 나타낸다.

$$Q = P + R + NA$$

이때  $Q$ 는 섭식량(Consumption,  $Q$ ),  $P$ 는 생산량(Production,  $P$ ),  $R$ 은 호흡량(Respiration,  $R$ ), 그리고  $NA$ 는 미동화량(Non-assimilated food,  $NA$ )이다. 이처럼 생태계를 구성하는 생물 그룹들은 상호 간에 피식자와 포식자 관계에 따라 에너지 흐름으로 연결되기 때문에 피식자에 의한 소비량을 위와 같이 나타낼 수 있다(Christensen and Pauly, 1992).

Ecopath 모델이 실행될 때 이입과 이출의 균형을 이루기 위해서, EE(생태영양효율) 값은 모델의 평형을 유지하기 위해 0과 1 사이에 있도록 조정한다(Kim *et al.*, 2018). 여기서 0이라는 값은 시스템 내에서 어떤 다른 생물군도 해당 생물군을 섭식하지 않는다는 것을 나타내며, 1 혹은 1에 가까운 값은 생물군이 강한 포식압력 혹은 어획압력을 받음을 의미한다. 특히 이 값은 평형상태에서 1을 초과할 수 없다(Zhang and Yoon, 2003). Ecopath는 Ecosim 모델과 연계되어 동적 모델에서 보다 자세히 소개되었다.

#### (2) Ecopath 적용

Ecopath 모델은 다양한 목적으로 다양한 수생태계 연구

에 사용되었으며, 이 연구들은 다음 3가지로 구분할 수 있다. 첫째, Ecopath 모델의 출력값은 연구 대상지의 먹이망 구조, 영양 상호작용, 에너지 흐름, 안정성과 성숙성 등과 같은 생태계 상태 등의 측면에서 생태계의 기본 특성을 밝히는 데 사용되었다. 특히 Ecopath 모델의 주요 목적 중의 하나는 수생태계에서 어획의 영향을 평가하고, 보다 지속 가능한 방법으로 어획 전략을 제시하는 것이다(Coll *et al.*, 2006; Thapanand *et al.*, 2007). Guo *et al.* (2013)은 어획이 많은 호수에서 생태계 관리를 위해 어획 관리의 심각성을 제시하였으며, Paves and Gonzalez (2008)은 하구에서 중요한 기능군이나 핵심종을 밝혔다. 둘째, 생태계 구조와 기능을 장기간 연구하는 목적으로 사용되었다. 예로서 물흐름을 조절하여 습지 생태계의 취약성을 평가하고(Yang and Chen, 2013), 외래생물의 유입이 생태계에 미치는 영향을 평가한 연구(Stewart and Sprules, 2011; Dowing *et al.*, 2012) 등이 있다. 셋째, 외부 환경 등 특징이 매우 다른 둘 이상의 인접한 생태계를 비교하기 위해 사용되었다. 예로서, 인접한 두 호수에서 생태계 생산의 차이가 에너지 흐름의 주요 소스와 경로(부식질 기원과 조류 기원 경로)의 차이에 기인한다는 것을 밝혔다(Villanueva *et al.*, 2006). Chea *et al.* (2016)은 열대지역 Tole Sap호에서 홍수가 호수 생태계와 먹이망에 미치는 영향에 대해 평가하였다.

국내에서는 Jang *et al.* (2008)이 Ecopath 모델을 이용하여 남양호 생태계의 영양 구조와 에너지 흐름을 분석하였다. 그리고 Jang and Lee (2011)는 Ecopath 모델을 이용하여 남양호와 낙동강 하류 생태계의 영양구조 및 에너지 흐름을 비교하였다. Zhang *et al.* (2017)은 우리나라 남해의 어획대상 환경수용량 추정에 대한 연구를 하였다. 또한 Lee and Zhang (2018)은 통영 바다에서 바다목장의 영향을 평가하였으며, Kim *et al.* (2018)은 바다목장의 생태계 기반 자원관리방안을 도출하기 위하여 우리나라 동해안의 울진 바다목장 생태계의 기능과 구조, 그 기능에 따른 영양구조와 에너지의 흐름을 파악하는 연구를 하였다.

2) EcoNet 모델

EcoNet은 2007년 처음 개발(Kazanci, 2007)된 이후 현재는 version 2.2가 공개되어 있다(EcoNet: <http://eco.engr.uga.edu/>). EcoNet은 먹이망의 피식자와 포식자 등과 같이 일련의 구성요소들과 그들 사이의 흐름을 표현하는 생태 시스템을 모의하고 네트워크 분석을 하는 프로그램이다. 흐름의 단위는 에너지, 생체량, 또는 C, N, P와 같은 특정 요소가 될 수 있다. 구성요소는 축적된 유기물부터 생물 종 그룹까지 무엇이든 될 수 있다. Stock-flow 그림으로 나타낼 수 있는 모든 과정을 EcoNet에 구현할 수 있으며, 초

기 조건으로부터 결정론적 또는 확률론적 동태 모의를 수행할 수 있다. 그리고 시스템이 안정상태에 도달 후 생태 네트워크 분석을 할 수 있다. 모델에서 구성요소들 사이의 관계는 화살표를 이용하여 나타내며, 다음 4개의 수리적 방법을 사용할 수 있다.

- adaptive time-step (Runge-Kutta-Fehlberg) (default)
- fixed time-step (4-th order Runge-Kutta)
- Discrete stochastic (exact, Gillespie's algorithm)
- First order stochastic (Langevin equation)

모델이 실행된 후 결과는 그래프, 표 등으로 제시된다 (Fig. 3).

Fig. 3은 EcoNet 홈페이지에서 제시하는 먹이망 구현 예로서, 조간대 굴 생태모델, 미국 조지아 염습지 모델, 조류-물벼룩 마이크로코즘에서 산소순환, 수달에 의한 질소의 수환경-육상환경 수송 등 다양하게 적용되었다(<http://eco.engr.uga.edu/Examples/>). Buzhdygan *et al.* (2012)는 EcoNet을 이용하여 일시적 동태, 정상상태, 시스템 특성 분석을 하였으며, Buzhdygan *et al.* (2016)은 범람원 생태계에서 외래생물인 아카시나무 (*Robinia pseudoacacia* L.)가 질소순환에 미치는 영향을 연구하였다.

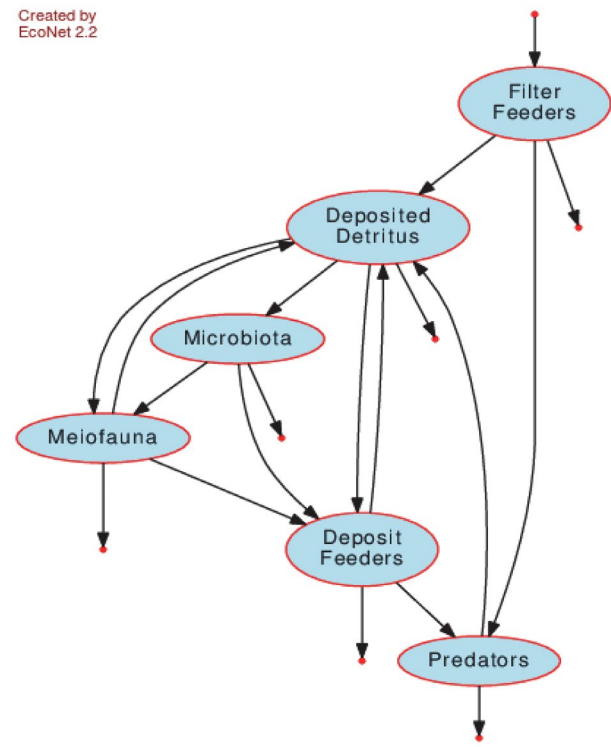


Fig. 3. Example diagram of Econet model with oyster reef (<http://eco.engr.uga.edu/>).

### 3) FoodWeb 모델

FoodWeb은 Canadian Environmental Modelling Centre (CEMC)에서 개발한 것으로 Campfens and Mackay (1997)의 연구 결과에 근거를 두고 있다. Fugacity 기반 모델로 생태계 먹이망에서 폴리염화비페닐 (PCB) 농축을 평가 모의하는 모델로 제시되었다. 모델 프로그램이 엑셀 시트로 제공되며 생물을 9종까지 처리할 수 있는 것으로 간단한 모델이다. Ecopath와 같이 질량균형모델에 속하며, 다음과 같은 특성이 있다.

- 3개의 데이터베이스 제공: 화학적 성질, 호수 성질, 먹이망 성질(생물 성질 포함)
- 각 요소와 그들의 성질을 모의하기 위해 시간적 추가 및 변경이 가능
- 각 데이터베이스에서 요소와 그들의 성질을 추가, 변경, 삭제 가능
- 도움말 기능 제공
- 계산표 및 요약 그림

모델에 요구되는 입력자료는 화학물질 이름과 성질, 물질량, 헨리 상수, 옥탄올-물 분배계수 등이다. 호수의 특성으로는 부유물질 농도, 고형물 퇴적물 부피비율, 부유물질과 퇴적물 입자의 유기탄소 양, 고형물 밀도 등이 필요하다. 그리고 생물 종수(최대 9), 종이름, 부피, 지방부피 비율, 생물 종별 생물변환 반감기, 소화 인자, 성장율, 섭식률, 호흡률, 장흡수 효율인자, 먹이선호성 등의 먹이망 특성 인자가 필요하다.

엑셀 프로그램은 CEMC 홈페이지에서 제공된다(<https://www.trentu.ca/cemc/resources-and-models/foodweb-model>).

### 4) RAMAS<sup>®</sup> Ecosystem

RAMAS사에서 개발한 위험도 평가를 위한 먹이사슬, 먹이망 모델이며 상용 소프트웨어이다. RAMAS<sup>®</sup> Ecosystem은 실험실 생물검정 결과의 자료를 개체군과 군집 동태로 연결하며 독성물질에 대한 먹이망 수준에서 평가를 수행한다. 먹이망 모듈은 먹이망/사슬 작성, 독성물질 동역학 모델 구성, 생물농축인자 설정, 투여-반응 선택, 피식-포식 함수 선택, 동태 시뮬레이션 및 위험도 평가 등을 수행한다(<https://www.ramas.com/ecosystem>). RAMAS<sup>®</sup> Ecosystem 특징은 Table 2와 같다.

## 2. 동적 모델

### 1) StrathE2E2

StrathE2E2는 생태계 또는 해양 먹이망에서 수리역학,

**Table 2.** Characteristics of RAMAS<sup>®</sup> Ecosystem model (<https://www.ramas.com/ecosystem>).

- 
- Specify parameters as scalar numbers, intervals (e.g., [10,15] mg per liter) or distributions (e.g., (10,1) mg per liter)
  - Automatic unit conversions and checking for dimensional consistency
  - Dose-response model: Weibul, probit, logit
  - Predator-prey interactions: Lotka-Volterra, Holling type II, ratio-dependent
  - Density dependence: ceiling, logistic, Ricker, Beverton-Holt
  - Monte Carlo treatment of measurement error and environmental variation
  - Summarize results as biomass/abundance projections and risk statistics
  - Display graphs and tables, save or paste into other applications
  - Comprehensive online help
- 

온도, 영양염, 어로 등의 영향을 평가하기 위한 모델로, 어선대모델 (fishing fleet model)과 생태모델 두 부분으로 연결되어 있다(Heath *et al.*, 2021). 어선대모델은 수확, 폐기, 기어 범위 내에서 해저 교란율이 연결되어 있으며 그 결과를 생태모델로 전달한다(Fig. 4). 생태모델은 유기물의 질소량 변화율 등을 나타내는 상미분방정식의 결합으로 구성되어 있다. StrathE2E2은 R package로 개발되어 있으며, 파라미터 최적화, 모델 출력값에 대한 민감도분석 신뢰 구간 평가 등의 기능을 포함하고 있다. 개발된 모델은 북해지역에 적용되었다(Heath *et al.*, 2021). 자료는 <https://github.com/cran/StrathE2E2>에서 받을 수 있다.

### 2) PCLake+

1990년대 초 네덜란드에서 성층현상이 발생하지 않는 얇은 호수의 수질 연구를 위한 모델로 PCLake가 개발되었으며, 2019년에 이러한 조건과 관계없이 적용 가능한 PCLake+로 발전되었다. 호수의 부영양화를 연구하기 위해 개발된 동적 수리모델로서, 영양염류 순환과 함께 가장 중요한 생물 그룹과 그들의 상호작용을 모델링한다(Janssen *et al.*, 2019). 주요 생물 변수는 1차생산을 나타내는 식물플랑크톤과 침수식물이다. 그리고 동물플랑크톤, 저서무척추동물, 어류 치어와 성어를 포함하여 간단한 먹이망을 만든다(Fig. 5). 주요 무생물적 인자는 투명도, 인, 질소, 규소 등이다.

PCLake를 활용한 연구는 네덜란드를 중심으로 많이 수행되었으며, Janse *et al.* (2008)은 네덜란드, 벨기에, 아일랜드, 덴마크, 스페인, 폴란드의 호수에 적용하여 호수 특성을 비교하였다. 또한 중국의 Taihu호(Janssen *et al.*, 2017), Dianchi호(Li *et al.*, 2019), Chaohu호(Kong *et al.*, 2017) 등

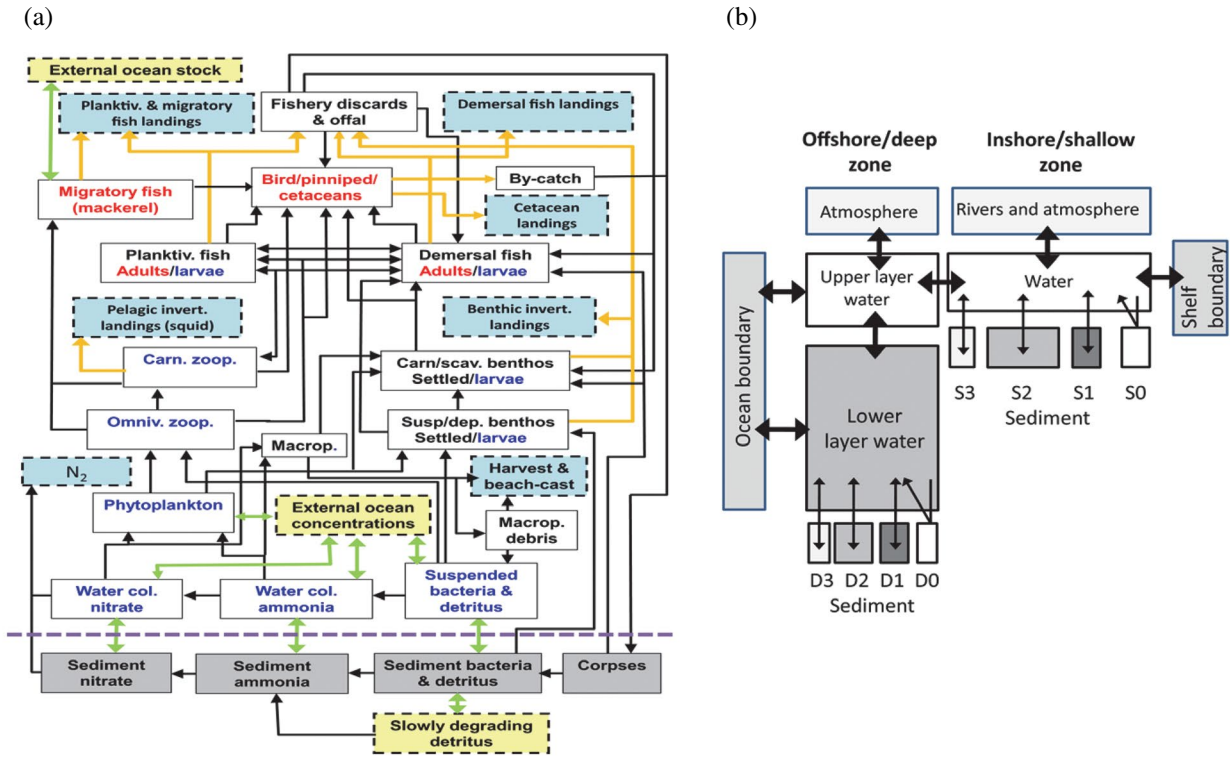


Fig. 4. Structure of StrathE2E2. (a) Schematic of the food web compartments of the StrathE2E2 mode, (b) schematic showing the horizontal and vertical spatial structure of the model (Heath *et al.*, 2021).

에 적용되었다.

### 3) PCDitch

PCDitch는 PCLake와 같이 개발된 쌍둥이 모델로서 도랑, 배수로에서 부영양화 영향을 평가하기 위해 만들어진 동적 수생태계 모델이다 (Janse 1998). PCDitch는 물, 퇴적층, 식물에서 영양염류 거동과 수생식물 그룹들 사이의 경쟁 등을 모델링한다. 모델 입력값은 물 유입량, 증발, 영양염부하, 빛세기, 수온, 퇴적물 특성, 수심 등이 사용되며, 수생식물 인자로는 다음 6가지 기능군을 포함한다 (<https://handwiki.org/wiki/PCDitch>).

- floating-leaved plants,
- emerged plants,
- non-rooted floating plants,
- non-rooted submerged&#160;flowering plants,
- rooted submerged flowering plants,
- Charophytes, and one phytoplankton group

생물인자로 다른 분류군은 고려하지 않으므로 먹이망 모델로는 적합하지 않으나, 영양염류와 식물들에 관한 연구에는 유용한 방법이 될 수 있다.

PCLake+와 PCDitch를 모아 PCModel로 배포하고 있다 (<https://github.com/pcmodel/PCModel>).

### 4) AQUATOX

#### (1) AQUATOX 특성

AQUATOX 모델은 호소 생태계에 질소, 인 등 오염물질 거동을 예측하고 어류 등 수생생물에 미치는 영향을 평가하기 위해 개발된 생태독성 평가 시뮬레이션 모델이다. 1974년 미국 환경청 (US EPA)에서 개발되었으며, 이후 2003년 version 2, 2013년 version 3.1, 2018년 9월에 version 3.2가 출시되어 세계 각지에서 다양한 분야와 수역에 적용되고 있다. AQUATOX는 US EPA에서 제공하며 (<https://www.epa.gov/ceam/aquatox>), 관련되는 다양한 자료를 같이 제공하고 있다.

AQUATOX는 변수 간 인과관계를 설명할 수 있는 구조 모델로서 생태계 구성요소 간의 피식-포식 관계를 정의하는 먹이망 기반 모델이다. 특히 수리-수질-생태계를 연계하여 동시 모의할 수 있으므로 통합 수생태계 분석 모델로 활용할 수 있으며, 기존의 연구 논문 및 보고서 등에서 제공하는 모델 입력값을 활용하여 구동할 수 있다는 점에서 매우 유용하다. 이들 값은 특정 연구 대상지에 적용 시 해

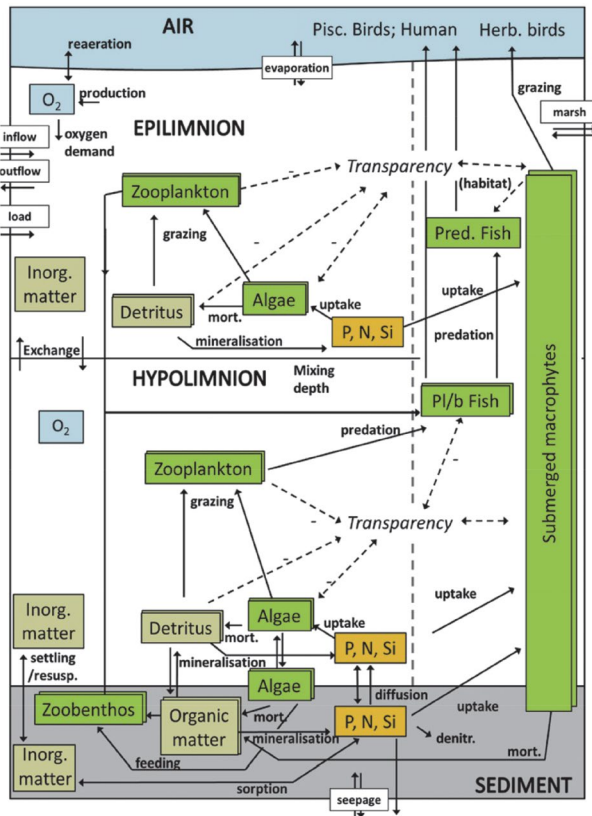


Fig. 5. Schematic of PCLake + 2 (Janssen et al., 2019).

당 지역에 적절한 값으로 수정하여 사용할 수 있다.

(2) 개발환경 및 소스코드

AQUATOX는 Borland Delphi 플랫폼을 사용하여 개발되었다. Delphi는 객체지향적 프레임워크를 사용하며, 객체지향적 프로그래밍은 프로그램을 수많은 ‘객체’라는 기본단위로 나누고 이 객체들의 상호작용으로 서술하는 방식이다. 따라서 절차적 프로그래밍보다 모듈화가 편리하므로 생태모델과 같이 다양한 요소들의 상호 조합을 고려해야 하는 프로그램 개발에 유리하다. 또한, AQUATOX는 Delphi 기반 소스 코드도 함께 제공하기 때문에 소스코드 수정, 보완 및 새로운 모듈 추가가 가능하다.

(3) 구성모듈 및 상태변수

AQUATOX는 수리·수질 및 생물·독성 모듈로 구성되어 있다(Fig. 6). 생물 모듈 계산에 사용되는 수리, 수질 정보는 AQUATOX 내 수리·수질 모듈을 이용하여 계산하거나 외부 입력이 가능하다.

(4) 입출력 환경

AQUATOX 모델은 기본적으로 GUI를 통해 모델 구축에

필요한 정보를 입력한다. 259종류의 모델계수, 69종의 식물, 56종의 무척추동물, 80종의 어류, 69종의 독성물질 DB를 제공하며, GUI에서 이를 선택할 수 있고 기존의 DB를 수정할 수도 있다(NIER, 2018). 오염부하, 경계조건, 기상조건, 수리조건 등은 엑셀을 활용하여 시계열 입력조건을 구성한 후 사용자 메뉴에서 불러오기하여 입력조건을 구성할 수 있다. 모델 결과는 GUI를 통해 시계열, 막대그래프 등 다양한 형태의 그래프로 제시되며 그림파일로 저장할 수 있다. 또한 상태변수별 시계열, 민감도 분석 결과, 불확실성 분석 결과 등 다양한 모델링 결과를 엑셀 파일 형식으로 출력할 수 있다.

(5) AQUATOX 적용

최근 연구된 논문들의 분야를 보면 AQUATOX는 생태독성평가를 위해 많이 사용되었으며, 그 외 생태계 반응, 먹이망, 모델링 방법론, 정책 및 관리 등의 목적으로 다양하게 사용되었다. Fig. 7은 Web of Science에서 2001년부터 출판된 AQUATOX 논문을 검색한 결과 누적 논문을 보여준다.

AQUATOX를 이용한 연구는 호수를 중심으로 다양하게 수행되었다. Zeng et al. (2022)은 중국 Baiyangdian Lake에서 AQUATOX 모델을 이용하여 polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs)의 영향을 평가하였다. Meng et al. (2022)은 Poyang Lake에서 인위적 교란이 호소 생태계에 미치는 영향을 종합적으로 평가한 결과, 인간 활동과 관련하여 식물플랑크톤 생체량은 증가하였으나, 저서생물과 어류는 감소하였으며, 먹이망은 줄어들고 생태계 안정성은 감소함을 보였다. Rashleigh et al. (2009)는 미국 Lake Hartwell 상류에 있는 Sangamo-Weston plant에서 배출되는 PCBs가 호수 생태계와 먹이망에 미치는 영향을 평가하고 먹이망 동태 연구를 위해 AQUATOX 모델을 활용하였다. Akkoyunlu and Karaaslan (2015)은 터키 Mogan Lake에서 수질 개선 시나리오를 AQUATOX 모델에 적용하여 영양염과 퇴적물 등 오염물질과 수생생물들을 포함하여 시뮬레이션하여 호수 수질 개선안을 도출하였다.

최근 수행된 AQUATOX model의 하천 적용연구로, Salvadori et al. (2022)은 이탈리아 Cixerri 강에서 환경교란이 수생태계에 미치는 영향을 예측하였으며, Gredelj et al. (2018)은 이탈리아 Po 강에서 신규오염물질의 predicted no-effect concentrations (PNECs)를 계산하고 생태독성 평가에 활용하였다. Lombardo et al. (2015)은 영국에서 음이온 계면활성제 선형 알킬벤젠 설포네이트(anionic surfactant linear alkylbenzene sulfonate)와 항균 트리클로산(antimicrobial triclosan)이 Thames 강 생태계에 미치는

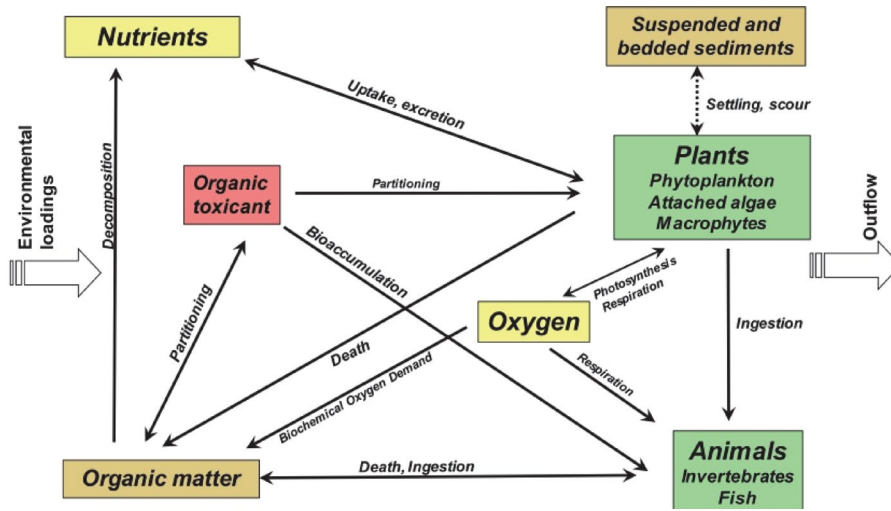


Fig. 6. Conceptual model of ecosystem represented by AQUATOX (Park and Clough, 2014).

영향을 평가하였다. 모델 시뮬레이션 결과 두 화학물질은 빠르게 정상상태 (steady state)에 도달하였으며 생체량 변화에는 유의한 영향이 없음을 보였다. Lei *et al.* (2008)은 중국 Songhua 강에서 있었던 nitrobenzene 유출 사고 때 시간에 따른 nitrobenzene의 분포와 생태적 영향을 모의하였다. Rashleigh (2003)은 미국 North Carolina 지역에 있는 Contentnea Creek에서 물리적 화학적 서식지 변화에 대한 어류의 반응을 평가하였다.

한편 국내에서도 최근 다양한 수생태계에 적용한 연구가 보고되고 있다. Hoang *et al.* (2021)은 AQUATOX 모델을 사용하여 낙동강 하구역에 대한 생태계 변동을 예측할 수 있는 생태계 모델을 구축하고, Lee *et al.* (2021)이 모델을 이용하여 총일차생산량과 호흡량을 산정하였다. 그 결과 낙동강 하구역의 방류수의 양이 증가할 때는 하구역에서 서식하는 식물플랑크톤의 유실로 총일차생산량은 0에 수렴하였고, 반면 방류수에 포함된 유기물질의 유입으로 인해 호흡량이 급격히 증가 등 낙동강 하구역의 총일차생산량과 호흡량은 하굿둑 방류수의 양에 크게 영향을 받는 것으로 나타났다. Yeom *et al.* (2020)은 수리·수질모델인 EFDC와 AQUATOX를 연계하여 우리나라 전주천에 화학물질 toluene이 30~30,000 kg 유출되는 시나리오를 만들고 모델을 시뮬레이션하여 단기간에 생태계에 미치는 영향을 평가하였다. 그 결과, 하루에 3,000 kg의 toluene이 유출되는 경우는 사고지점으로부터 640 m까지 심각한 피해를 유발하였으며 2.3 km까지도 상당한 피해가 예상되었다. 특히 어류에서 가장 큰 피해가 예상되었다. Rhee (2012)와 Yoon *et al.* (2017)은 팔당호에서 수생태 위해성 예측 및 장기 생태 영향 평가를 위한 유역모델 BASINS/

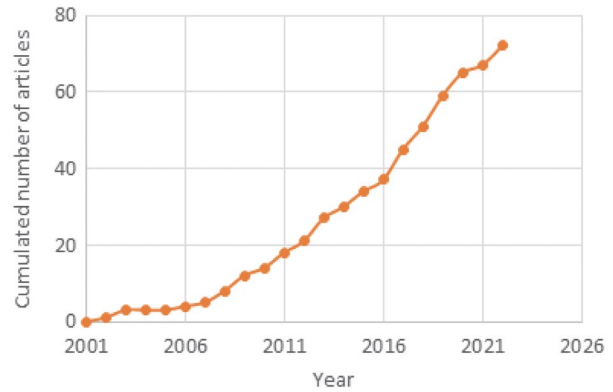


Fig. 7. Cumulated number of articles with "AQUATOX model" in Web of Science published from January 2001 to November 2022.

WinHSPF과 연계된 AQUATOX 모델의 국내 적용성을 평가하였다. Cho (2016)는 대청호와 상류 유역을 대상으로 유역 모델인 BASINS/WinHSPF를 적용하여 수문과 수질 모의를 시행하였고, 이 결과와 연계하여 대청호를 대상으로 AQUATOX 모델을 이용하여 환경요인 변화에 따른 수중생태계 먹이망 변화에 대하여 예측하였다.

한편 국립환경과학원 (NIER, 2018)은 낙동강 본류의 달성보, 합천창녕보, 창녕함안보 구간에 AQUATOX 모델을 적용하였으며, 모델에 생물 분류군별로 식물플랑크톤과 동물플랑크톤 7종, 저서성 대형무척추동물 10종, 어류 11종을 포함하였다. 그리고 구축된 AQUATOX 모델이 연구 대상지 환경변화에 따른 생태계 특성 변화 평가에 적용성이 있는지 초기 검토하기 위하여 환경변화 시나리오를 작성하고 수행하여 그 결과가 합리적인지를 평가하였다. 시나



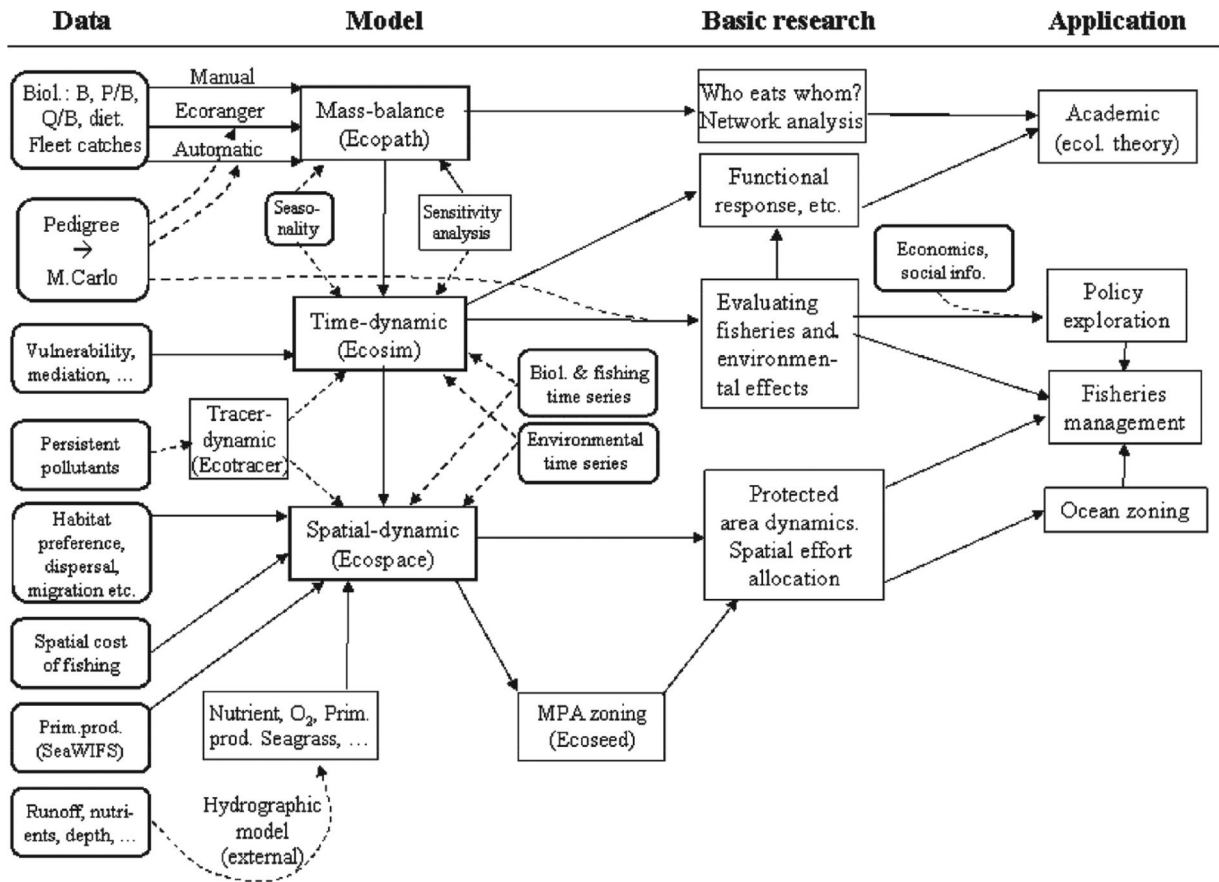


Fig. 8. An overview of EwE data requirements, model types, and their application (Christensen, 2009).

리오 실험을 위해 우선 대상 수역의 범위를 설정하고 평가목적과 방법을 정의한 후 평가대상과 측정지표를 선정하였다. 그리고 이를 기반으로 시나리오를 개발하여 최종적으로 위험평가를 수행하고 결과를 산정하여 비교하였다 (NIER, 2018).

5) Ecopath with Ecosim (EwE)

(1) EwE 특성

EwE은 2011년 캐나다 밴쿠버에서 구성된 Ecopath Research and Development Consortium (<https://ecopath.org/>)에서 개발 배포하고 있는 생태계/생태 모델링 무료 프로그램이다. 2022년 11월 현재 EwE 6.6.8이 32 bit 및 64 bit 버전으로 배포되고 있다. EwE는 Ecopath 모델과 같이 어업 어획량 관련 많은 연구가 수행되었으며, 대상지로는 해양생태계에서 많이 적용되었다.

EwE는 세 개의 주요 요소로 구성되어 있으며, 세 모델을 통합한 한 모델로 어업에서 어획 대상 환경수용량을

추정하는 방법으로 개발되었다(Christensen and Walters, 2004).

- Ecopath: 앞서 설명된 것과 같이 정적이며 질량균형모델을 기반으로 하는 모델
- Ecosim: 시간에 따른 구성요소들의 변화에 따라 생태계 구조의 변화를 예측하고 정책지원을 위한 모델
- Ecospace: 시공간적 변화 모델

Fig. 8은 EwE에서 이들 모델이 필요로 하는 자료 그리고 이용 분야 등을 연계하여 보여주고 있으며(Christensen, 2009), 다음과 같은 목적들로 사용될 수 있음을 보여준다(Christensen *et al.*, 2005).

- 생태학적으로 궁금한 사항들 탐구 - 어업이 생태계에 미치는 영향 평가
- 생태계 관리를 위한 정책적 선택 사항 결정 - 해양 보호지역 설치에 따른 영향 분석
- 오염물질의 이동과 축적 예측 - 환경변화 영향 모델링

- 종단간 모델(end-to-end model) 개발

(2) EwE 적용

EwE는 국내외에서 생태모델로 가장 많이 사용되고 있으며, 지속적으로 EwE를 사용한 연구가 증가하고 있다. Web of Science에서 Ecopath with Ecosim을 검색어로 검색한 결과 최근 2020년과 2021년에는 매년 50편 이상이 출판되고 있다(Fig. 9).

EwE를 활용한 연구 중 2022년에 출판된 일부 연구는 다음과 같다. Rehren *et al.* (2022)은 어장관리에서 피식-포식자 상호작용을 추정하여 생태계 영향을 평가하였으며, Ortega-Cisneros *et al.* (2022)은 남아프리카 Algoa Bay에서 해양공간 관리 계획수립을 지원하기 위해 생태모델을 개발하였다. Szalaj *et al.* (2022)은 정어리어업, 정어리 경쟁자와 포식자의 생체량, 해수 표면온도 등의 변화가 개별적으로 또한 복합적으로 생태계에 미치는 영향과 어업의 지속가능성을 평가하였다. Testa *et al.* (2022)은 환경과 크릴 어업이 기후변화 영향으로 변화하는 남극대륙의 먹이망에 미치는 영향을 예측하였다. 한편, Bhele *et al.* (2022)은 에스토니아 Vortsjarv 호수에서 EwE 모델을 이용하여 영양관계, 기능군 상호작용, 에너지 거동, 생태계에 큰 영향을 미치는 핵심 그룹 등을 평가하였다. 이를 통해 어류와 작은 식물플랑크톤의 생체량 사이에 양의 상관관계가 있음을 보였다.

국내에서 대부분의 연구는 장창익 연구팀이 해양에서 어획량 관련하여 수행하였다. 대표적으로 Zhang *et al.* (2017)은 EwE를 이용하여 1) 생태계 기반 분석 방법과 개체군 기반 분석 방법을 비교·분석하고, 2) 우리나라 남해 생태계에 대하여 통합생산량 분석법으로 어획 대상 환경수용량을 추정하였다. 또한 3) 방법별 추정치를 비교·분석하여 가장 합리적인 어획 대상 환경수용량을 선정하고 4) 추정 방법과 자료의 신뢰도를 향상시키기 위한 방안을 제시하였다. 또한 Lee (2014)가 EwE를 이용하여 우리나라 서해 생태계의 잠재생산량을 추정하였으며, Lee and Zhang (2018)은 통영 바다 생태계에서 바다목장의 영향을 평가하였다. Zhang *et al.* (2019)는 동중국해, 서해, 동해에서 어류 종의 환경수용력과 잠재적 생체량을 평가하였다.

6) ATLANTIS

(1) ATLANTIS 특성

ATLANTIS는 2004년 호주 CSIRO에서 해양생태계를 모의하고 어업관리를 지원하기 위해 개발하였으며 이후 지속적으로 발전하고 있다 (<https://research.csiro.au/atlantist/>). ATLANTIS는 해양생태계의 모든 부분(생물물리

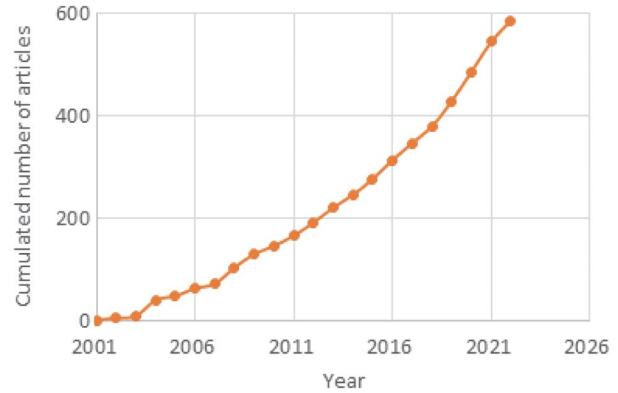


Fig. 9. Cumulated number of articles with “Ecopath with Ecosim” in Web of Science published from January 2001 to November 2022.

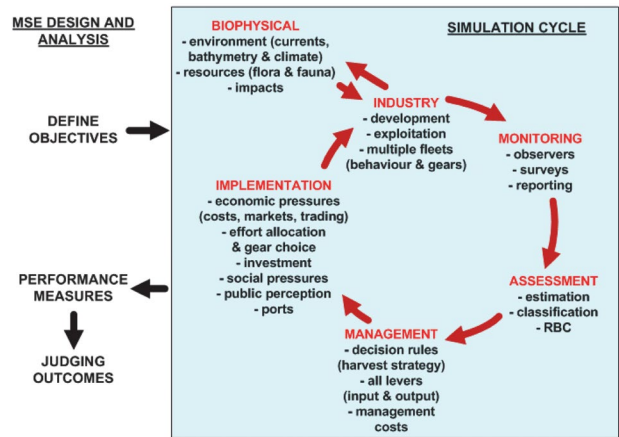


Fig. 10. Atlantis model structure based on the management strategy evaluation cycle (<https://research.csiro.au/atlantist/>).

적, 경제적, 사회적)을 포함하고 있으며, Visual Studio C++로 작성된 소스코드와 같이 공개된다. ATLANTIS는 관리 전략 평가 순환에 따라 6개의 모듈로 구성된다(Fig. 10).

(2) ATLANTIS 적용

Kaplan *et al.* (2010)은 전 지구적 변화에서 어획량 할당 정책을 위해 활용하였으며, 미국 북동부 지역에서 해양생명자원 관리에서 해양생태계 변동 탐구(Link *et al.*, 2010), 해양생태계에서 복잡성이 미치는 영향(Fulton *et al.*, 2003), 생태계 기반 어업관리 종합접근(Fulton *et al.*, 2014) 등 다수의 관련 연구들이 있다. 한편, Ortega-Cisneros *et al.* (2017)은 앙골라의 남부 Benguela에 적용하여 다양한 환경 스트레스가 어획량 등에 미치는 영향을 평가하였다. 국내에서는 연구 적용사례가 없다.

## 7) WET

WET (Water Ecosystem Tool)은 최근 덴마크의 Aarhus University에서 개발한 오픈소스 수생태계 모델로서 (Schnedler-Meyer *et al.*, 2022), FABM-PCLake (Hu *et al.*, 2016)를 기반으로 하여 개발되었다. WET은 영양물질의 재부유(resuspended), 퇴적(burial), 수체와 하상 퇴적층에서의 비생물적 과정, 식물성 플랑크톤, 수생식물, 동물성 플랑크톤, 저서동물, 어류를 포함하여 총 12개의 모듈로 구성되어 있다(Woo *et al.*, 2021; Schnedler-Meyer *et al.*, 2022). WET은 오픈소스 프로그램으로 실행파일뿐만 아니라 소스코드 및 관련 자료가 WET 홈페이지(<https://projects.au.dk/wet/>)를 통해 공개 공유되고 있다.

WET는 최근 개발 공개되어 이용한 연구는 많지 않다. Schnedler-Meyer *et al.* (2022)은 덴마크에 있는 Lake Bryrup에 WET 모델을 적용하여 검증하였으며, 우리나라에서는 Woo *et al.* (2021)이 SWAT-WET을 이용하여 안동호의 수질 및 수생태계 모델링 연구를 수행하였다.

## 먹이망 모델 활용과 발전 방향

먹이망 모델은 생태계 군집 내 생물들 사이의 복잡한 관계를 그래프로 나타내고, 구성요소인 개체군 들의 개체군 동태 모델이 서로 연계된 형태로서 생태계의 전체적인 특성을 반영할 수 있고 대상 생태계의 환경 특성이 생태계에 미치는 영향을 파악할 수 있다. 앞서 먹이망 모델은 특성에 따라 정적 모델과 동적 모델로 구분하여 각 모델 유형의 대표적인 먹이망 모델의 특성을 살펴보았다. 실제 연구에서 모델의 유형 및 종류를 선택하여 사용하는 것은 연구의 목적, 주제에 따라 결정되어야 한다. 시간 변화를 고려하지 않은 구성요소들 사이의 관계를 밝히는 것이 주요 목적인 경우는 정적 모델이 적절하다. 정적 모델은 모델 구조가 단순하여 비교적 쉽게 모델을 구축할 수 있는 장점이 있다. 그러나 환경변화에 따른 군집내 종들 사이의 관계와 먹이망 변화 등에 대해서는 파악할 수 없는 단점이 있다. 반면 동적모델은 생태계 내 환경변화에 따른 개체군의 변동을 반영해 주므로 시간에 따라 환경변화의 영향을 모의하고 그 영향을 평가하기에 적합한 모델 유형이다. 또한 개체군과 개체군 사이의 상호작용뿐만 아니라 환경 인자와 개체군 사이의 상호작용을 분석할 수 있게 해준다. 그러나 모델 구축시 다양한 인자들이 포함되어 모델의 복잡성이 높아지고 모델 구축에 시간과 노력이 많이 소요된다.

먹이망 모델을 효과적으로 활용하기 위해서는 생태계 구성요소들의 생리·생태자료, 피식·포식 관계, 다양한 환

경 자료 등 방대한 종류와 양의 자료가 필요하다(NIER, 2018). 먹이망 모델에서 가장 중요한 인자 중의 하나는 피식자와 포식자의 관계 설정과 섭식 선호성의 정량적 설정이다. 이를 위해 현장 조사를 통해 대상 생물의 위 내용물을 직접 관찰 분석하는 방법, 장내 물질의 metabarcoding, 방사성안정동위원소 분석법 등이 사용되고 있다. 안정동위원소 분석 결과는 mixing 모델을 이용하여 먹이선호성을 산정한다. 이러한 먹이 선호성 결과는 대상종의 서식지 및 섭식 시기에 따라 많은 변이가 있어 다양한 조건에서 조사 연구가 필요하다. 최근 Ji *et al.* (2020)은 문헌조사를 통해 국내 담수어류 45종의 먹이원을 분석하였다. 한편 최근에는 야외조사 현장조사의 효율을 높이기 위하여 환경유전자(eDNA) 기법이 도입되고 있으며 이를 통해 연구 대상지의 생물 군집을 보다 정확하게 파악하는 연구가 활발히 진행되고 있다(Kwak *et al.*, 2021; Oh *et al.*, 2021). 그러나 현재 국내에서는 이러한 생물들의 먹이원에 대한 연구가 충분히 수행되어 있지 않아 이에 대한 기초연구가 절실한 실정이다.

먹이망 모델 구축을 위해서는 생물과 생물 사이의 먹이 선호성뿐만 아니라 각 생물 종의 생활사, 개체군 동태, 환경변화에 대한 반응 등에 대한 주요 모델 계수가 가장 기초적이고 필요한 정보로 확보되어야 한다. 또한 더 효율적으로 먹이망을 포함하는 생태계를 모의하기 위해서는 먹이망 모델과 환경 특성을 모의하는 모델의 통합된 모델의 구축 개발이 요구된다. 생태계 교란 및 재난 등에 대한 환경변화 시나리오를 작성하고 이를 동적 모델에 적용하여 생태계 변화를 예측하고 적절한 대응 전략을 수립하는 것이 필요하다.

## 적 요

먹이망은 군집의 종구성과 중간 관계를 나타내줄 뿐만 아니라 먹이망을 구성하는 요소를 정량화하여 구조를 분석하고 이해하는 데 유용하다. 먹이망에 관한 연구는 군집의 영양 패턴, 피식자와 포식자 사이의 개체군 동태, 생태계 안정성, 생태계 내 물질/에너지 흐름 등의 이해에 도움을 준다. 먹이망 모델은 생태계 군집의 중간 관계 복잡성을 이상적으로 표현해 주며 자연 생태계에서 관찰된 유형에 대한 정보를 제공해주므로, 먹이망 모델은 대상 군집의 특성과 동태를 연구하는 도구로 사용될 수 있다. 본 연구에서는 국내외에서 사용되는 주요 먹이망 모델을 정적 모델과 동적 모델의 유형으로 구분하여 주요 모델의 특성과 적용 사례를 고찰하였다. 정적 모델로 Ecopath 모델이

많이 사용되고 있고 이는 동적 모델인 Ecosim과 연계되어 Ecopath with Ecosim으로 통합되어 사용되고 있다. 또한 동적 모델로 독성물질 특성 등의 영향을 분석하고자 하는 경우 AQUATOX 모델이 많이 사용되고 있다. 효율적인 먹이망 모델을 구축하기 위해서는 대상 생태계의 생물 요소들 사이의 섭식선호성 관계가 충분히 파악되어야 하고 또한 주요 환경인자들이 이들 생물에 미치는 영향에 대한 기초자료 수집이 필요하다. 효율적인 생태계 관리를 위해서는 환경변수만을 고려하는 관리가 아닌 환경과 생물 특성과 관계, 그리고 먹이망을 같이 고려하는 생태계 수준의 연구가 요구된다.

**저자정보** 박영석(경희대학교 교수), 구경아(한국환경연구원 연구위원)

**저자기여도** 개념설정 및 방법론: 박영석, 구경아, 자료 수집 및 정리: 박영석, 원고 초안 작성: 박영석, 원고 교정 및 편집: 박영석, 구경아

**이해관계** 이 논문에는 이해관계 충돌의 여지가 없습니다.

**연구비** 이 논문은 2022년도 해양수산부 재원으로 해양수산과학기술진흥원의 지원을 받아 수행된 “해양 기후변화에 대한 동해 심해생태계 반응 연구(20220533)”와 한국환경연구원에서 수행 중인 “생물다양성 보전을 통한 생태계 탄소흡수원 확대 방안(GP2022-16)” 연구, 환경부의 재원으로 한국환경산업기술원 수생태계 건강성 확보 기술개발사업(과제번호: 2020003050003), 한국연구재단의 지원(NRF-2019R1A2C1087099)을 받아 수행 되었음.

## REFERENCES

- Akkoyunlu, A. and Y. Karaaslan. 2015. Assessment of improvement scenario for water quality in Mogan Lake by using the AQUATOX Model. *Environmental Science and Pollution Research* **22**: 14349-14357, <https://doi.org/10.1007/s11356-015-5027-0>
- Alcantara, J.M. and P.J. Rey. 2012. Linking topological structure and dynamics in ecological networks. *The American Naturalist* **180**: 186-199, <https://doi.org/10.1086/666651>.
- Belgrano, A., J.A. Dunne and J. Bascompte. 2009. Food Webs, p. 596-603. *In: Encyclopedia of Ocean Sciences* (Steele, J.H., ed.). Academic Press, Oxford, <https://doi.org/10.1016/B978-012374473-9.00780-3>
- Bhele, U., B. Oglu, T. Feldmann, P. Bernotas, H. Agasild, P. Zingel, P. Noges, T. Noges and F. Cremona. 2022. Modelling how bottom-up and top-down processes control the major functional groups of biota in a large temperate shallow lake. *Inland Waters* **12**: 368-382, <https://doi.org/10.1080/20442041.2022.2031813>
- Brett, M.T. and C.R. Goldman. 1996. A meta-analysis of the freshwater trophic cascade. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **93**(15): 7723-7726, <https://doi.org/10.1073/pnas.93.15.7723>
- Buzhdygan, O.Y., B.C. Patten, C. Kazanci, Q. Ma and S.S. Rudenko. 2012. Dynamical and system-wide properties of linear flow-quantified food webs. *Ecological Modelling* **245**: 176-184.
- Buzhdygan, O.Y., S.S. Rudenko, C. Kazanci and B.C. Patten. 2016. Effect of invasive black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) on nitrogen cycle in floodplain ecosystem. *Ecological Modelling* **319**: 170-177.
- Campfens, J. and D. Mackay. 1997. Fugacity-based model of PCB bioaccumulation in complex aquatic food webs. *Environmental Science & Technology* **31**: 577-583, <https://doi.org/10.1021/es960478w>
- Chea, R., C. Guo, G. Grenouillet and S. Lek, S. 2016. Toward an ecological understanding of a flood-pulse system lake in a tropical ecosystem: Food web structure and ecosystem health. *Ecological Modelling* **323**: 1-11.
- Chiu, G.S. 2013. Food web modeling. *In: Encyclopedia of Environmetrics* (El-Shaarawi, A.-H. and W. Piegorisch, eds.). John Wiley & Sons Ltd: Chichester, UK, <https://doi.org/10.1002/9780470057339.vnn156>
- Cho, M. 2016. Prediction of Foodweb Dynamics in Reservoir Aquatic Ecosystem Using AQUATOX. Ph.D. Thesis, Konkuk University, Seoul.
- Christensen, V. 2009. Chapter 5. Ecopath with Ecosim: linking fisheries and ecology. p. 55-70 *In: WIT Transactions on State of the Art in Science and Engineering*, Vol 34. WIT Press, <https://doi.org/10.2495/978-1-84564-207-5/05>
- Christensen, V., C.J. Walters and D. Pauly. 2005. Ecopath with Ecosim: a User's Guide. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver. November 2005 edition, 154p (available online at [www.ecopath.org](http://www.ecopath.org))
- Christensen, V. and D. Pauly. 1992. ECOPATH II - a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling* **61**: 169-185.
- Christensen, V. and C.J. Walters. 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling* **172**: 109-139.
- Coll, M., I. Palomera, S. Tudela and F. Sarda. 2006. Trophic flows, ecosystem structure and fishing impacts in the South Catalan Sea, Northwestern Mediterranean. *Journal of Marine Systems* **59**: 63-96.
- Dodson, S.I., S.E. Arnott and K.L. Cottingham. 2000. The Relationship in lake communities between primary productivity and species richness. *Ecology* **81**: 2662-2679.
- Downing, A.S., E.H. van Nes, J.H. Janse, F. Witte, I.J.M. Cornelissen, M. Scheffer and W.M. Mooij. 2012. Collapse and

- reorganization of a food web of Mwanza Gulf, Lake Victoria. *Ecological Applications* **22**: 229-239.
- Fulton, E.A., A.D.M. Smith, D.C. Smith and P. Johnson. 2014. An integrated approach is needed for ecosystem based fisheries management: Insights from ecosystem-level management strategy evaluation. *PLoS One* **9**: e84242.
- Fulton, E.A., A.D.M. Smith and C.R. Johnson. 2003. Effect of complexity on marine ecosystem models. *Marine Ecology Progress Series* **253**: 1-16.
- Gotelli, N.J. and A.M. Ellison. 2006. Food-web models predict species abundances in response to habitat change. *PLOS Biology* **4**, e324.
- Gredelj, A., A. Barausse, L. Grechi and L. Palmeri. 2018. Deriving predicted no-effect concentrations (PNECs) for emerging contaminants in the river Po, Italy, using three approaches: Assessment factor, species sensitivity distribution and AQUATOX ecosystem modelling. *Environment International* **119**: 66-78.
- Guo, C.B., S.W. Ye, S. Lek, J.S. Liu, T.L. Zhang, J. Yuan, Z.J. Li. 2013. The need for improved fishery management in a shallow macrophytic lake in the Yangtze River basin: Evidence from the food web structure and ecosystem analysis. *Ecological Modelling* **267**: 138-147.
- Heath, M.R., D.C. Speirs, I. Thurlbeck and R.J. Wilson. 2021. StrathE2E2: An R package for modelling the dynamics of marine food webs and fisheries. *Methods in Ecology and Evolution* **12**: 280-287.
- Hoang, T., D. Nguyen, J. Lee, K. Han and T. Lee. 2021. Development of Nakdong river estuary ecosystem model using AQUATOX model. *Journal of Korean Society of Environmental Engineers* **43**: 51-65.
- Hu, F., K. Bolding, J. Bruggeman, E. Jeppesen, M.R. Flindt, L. van Gerven, J.H. Janse, A.B.G. Janssen, J.J. Kuiper, W.M. Mooij and D. Tolle. 2016. FABM-PCLake - linking aquatic ecology with hydrodynamics. *Geoscientific Model Development* **9**: 2271-2278.
- Jang, S.-H. and J.-H. Lee. 2011. Comparison of trophic structures and energy flows using the Ecopath model in the Lake Namyang and the lower reaches of the Nakdong river. *Korean Journal of Environment and Ecology* **25**: 747-759.
- Jang, S.H., C.I. Zhang, J.H. Na, S.W. Kim, K.G. An, J.J. Lee and J.H. Lee. 2008. A analysis of trophic structure in Lake Namyang using the Ecopath modelling. *Korean Journal Limnology* **41**: 144-154.
- Janse, J.H. 1998. A model of ditch vegetation in relation to eutrophication. *Water Science and Technology* **37**: 139-149.
- Janse, J.H., L.N. De Senerpont Domis, M. Scheffer, L. Lijklema, L. Van Liere, M. Klinge and W.M. Mooij. 2008. Critical phosphorus loading of different types of shallow lakes and the consequences for management estimated with the ecosystem model PCLake. *Limnologia* **38**: 203-219.
- Janssen, A.B.G., V.C.L. de Jager, J.H. Janse, X. Kong, S. Liu, Q. Ye and W.M. Mooij. 2017. Spatial identification of critical nutrient loads of large shallow lakes: Implications for Lake Taihu (China). *Water Research* **119**: 276-287.
- Janssen, A.B.G., S. Teurlincx, A.H.W. Beusen, M.A.J. Huijbregts, J. Rost, A.M. Schipper, L.M.S. Seelen, W.M. Mooij and J.H. Janse. 2019. PCLake+: A process-based ecological model to assess the trophic state of stratified and non-stratified freshwater lakes worldwide. *Ecological Modelling* **396**: 23-32.
- Ji, C.W., D.-S. Lee, D.-Y., Lee, I.-S. Kwak and Y.-S. Park. 2020. Analysis of food resources of 45 fish species in freshwater ecosystems of South Korea (based on literature data analysis). *Korean Journal of Ecology and Environment* **53**: 311-323.
- Kaplan, I.C., P.S. Levin, M. Burden and E.A. Fulton. 2010. Fishing catch shares in the face of global change: A framework for integrating cumulative impacts and single species management. *Canadian Journal Fisheries and Aquatic Sciences* **67**: 1968-1982.
- Kazanci, C. 2007. EcoNet: A new software for ecological modeling, simulation and network analysis. *Ecological Modelling* **208**: 3-8.
- Kim, H.C., J.K. Lee, M.H. Kim, B.-M. Choi, I.-S. Seo and J.H. Na. 2018. Analysis of trophic structure and energy flows in the Uljin marine ranching area, Korean East Sea. *Journal of the Korean Society of Marine Environment and Safety* **24**: 750-763.
- Kong, X., Q. He, B. Yang, W. He, F. Xu, A.B.G. Janssen, J.J. Kuiper, L.P.A. van Gerven, N. Qin, Y. Jiang, W. Liu, C. Yang, Z. Bai, M. Zhang, F. Kong, J.H. Janse, W.M. Mooij. 2017. Hydrological regulation drives regime shifts: evidence from paleolimnology and ecosystem modeling of a large shallow Chinese lake. *Global Change Biology* **23**: 737-754.
- Kong, X.Z., F.L. Xu, W. He, W.X. Liu and B. Yang. 2016. Chapter 4 - Steady State Models. p. 65-89. In: *Ecological Model Types* (Jørgensen, S.E. ed.). Elsevier, Amsterdam.
- Kwak, I.-S., Y.-S. Park and K.-H. Chang. 2021. Application and utilization of environmental DNA technology for biodiversity in water ecosystems. *Korean Journal of Ecology and Environment* **54**: 151-155.
- Lee, M.W. 2014. Ecosystem-base Stock Assessment and Fisheries Management in the West Coast of Korea. Doctoral Dissertation, Pukyong National University, Busan.
- Lee, S.I. and C.I. Zhang. 2018. Evaluation of the effect of marine ranching activities on the Tongyeong marine ecosystem. *Ocean Science Journal* **53**: 557-582.
- Lee, T., T. Hoang, D. Nguyen and K. Han. 2021. Simulating the gross primary production and ecosystem respiration of estuarine ecosystem in Nakdong estuary with AQUATOX. *Journal of the Korean Geo-Environmental Society* **22**: 15-29.

- Lei, B., S. Huang, M. Qiao, T. Li and Z. Wang. 2008. Prediction of the environmental fate and aquatic ecological impact of nitrobenzene in the Songhua River using the modified AQUATOX model. *Journal of Environmental Sciences (China)* **20**: 769-777.
- Li, X., A.B.G. Janssen, J.J.M. de Klein, C. Kroeze, M. Stokal, L. Ma and Y. Zheng. 2019. Modeling nutrients in Lake Dianchi (China) and its watershed. *Agricultural Water Management* **212**: 48-59.
- Link, J.S., E.A. Fulton and R.J. Gamble. 2010. The Northeast US application of ATLANTIS: An full system model exploring marine ecosystem dynamics in a living marine resource management context. *Progress in Oceanography* **87**: 214-234.
- Lombardo, A., A. Franco, A. Pivato and A. Barausse. 2015. Food web modeling of a river ecosystem for risk assessment of down-the-drain chemicals: A case study with AQUATOX. *Science of The Total Environment* **508**: 214-227.
- Lucey, S.M., S.K. Gaichas and K.Y. Aydin. 2020. Conducting reproducible ecosystem modeling using the open source mass balance model Rpath. *Ecological Modelling* **427**: 109057.
- Matson, P.A. and M.D. Hunter. 1992, Special feature: The relative contributions to top-down and bottom-up forces in population and community ecology. *Ecology* **73**: 723-723.
- Meng, J.-N., H. Fang, L. Huang, G. He, X. Liu, C. Xu, X. Wu and D. Scavia. 2022. Multidimensional ecosystem assessment of Poyang Lake under anthropogenic influences. *Ecological Modelling* **473**: 110134.
- NIER (National Institute of Environment Research) 2018. Studies on the Availability of Foodweb Model to Predict Stream Aquatic Ecosystem Changes. National Institute of Environment Research, Incheon.
- Oh, H.J., Y.-J. Chae, Y. Choi, D. Ku, Y.-J. Heo, I.-S. Kwak, H. Jo, Y.-S. Park, K.-H. Chang and H.-W. Kim. 2021. Review and suggestions for applying DNA sequencing to zooplankton researches: from taxonomic approaches to biological interaction analysis. *Korean Journal of Ecology and Environment* **54**: 156-169.
- Ortega-Cisneros, K., K. Cochrane and E.A. Fulton. 2017. An Atlantis model of the southern Benguela upwelling system: Validation, sensitivity analysis and insights into ecosystem functioning. *Ecological Modelling* **355**: 49-63.
- Ortega-Cisneros, K., E. Weigum, R. Chalmers, S. Grusd, A.T. Lombard and L. Shannon. 2022. Supporting marine spatial planning with an ecosystem model of Algoa Bay, South Africa. *African Journal of Marine Science* **44**: 189-204.
- Park, R.A. and J.S. Clough. 2014. AQUATOX (RELEASE 3.1 Plus) Modeling Environmental Fate and Ecological Effects in Aquatic Ecosystems, Vol. 2, EPA. Technical Documentation.
- Paves, H.J. and H.E. Gonzalez. 2008. Carbon fluxes within the pelagic food web in the coastal area off Antofagasta (23 S), Chile: The significance of the microbial versus classical food webs. *Ecological Modelling* **212**: 218-232.
- Polis, G.A. and D.R. Strong. 1996. Food web complexity and community dynamics. *The American Naturalist* **147**: 813-846.
- Polovina, J.J. 1984. Model of coral reef ecosystem. I. The Eopath model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs* **3**: 1-11.
- Rashleigh, B. 2003. Application of AQUATOX, a Process-Based Model for Ecological Assessment, to Contentnea Creek in North Carolina. *Journal of Freshwater Ecology* **18**: 515-522, <https://doi.org/10.1080/02705060.2003.9663992>
- Rashleigh, B., M.C. Barber and D.M. Walters. 2009. Foodweb modeling for polychlorinated biphenyls (PCBs) in the Twelvemile Creek Arm of Lake Hartwell, South Carolina, USA. *Ecological Modelling* **220**: 254-264.
- Rehren, J., M. Coll, N. Jiddawi, L.C. Kluger, O. Omar, V. Christensen, M.G. Pennino and M. Wolff. 2022. Evaluating ecosystem impacts of gear regulations in a data-limited fishery-comparing approaches to estimate predator-prey interactions in Ecopath with Ecosim. *Ices Journal of Marine Science* **79**: 1624-1636.
- Rhee, H.-P. 2012. Ecological Impact Assessment Using AQUATOX Model in Paldang Reservoir. Ph.D. Thesis, Konkuk University, Seoul.
- Salvadori, L., D. Moccia, L. Melis, G. Folegnani, A. Pusceddu, A. Carucci and S. Ferrari. 2022. Using the AQUATOX model to forecast water bodies quality status response to environmental perturbations. EPJ Web Conf. 269, 01051.
- Schnedler-Meyer, N.A., T.K. Andersen, F.R.S. Hu, K. Bolding, A. Nielsen and D. Trolle. 2022. Water ecosystems tool (WET) 1.0 - A new generation of flexible aquatic ecosystem model. *Geoscientific Model Development* **15**: 3861-3878.
- Smith, T.M. and R.L. Smith. 2021. Elements of Ecology. Pearson, Boston.
- Stewart, T.J. and W.G. Sprules. 2011. Carbon-based balanced trophic structure and flows in the offshore Lake Ontario food web before (1987-1991) and after (2001-2005) invasion-induced ecosystem change. *Ecological Modelling* **222**: 692-708.
- Szalaj, D., A. Silva, P. Re and H. Cabral. 2022. Predictions of sardine and the Portuguese continental shelf ecosystem dynamics under future fishing, forced-biomass and SST scenarios. *Marine Pollution Bulletin* **178**: <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2022.113594>
- Testa, G., S. Neira, R. Giesecke and A. Pinones. 2022. Projecting environmental and krill fishery impacts on the Antarctic Peninsula food web in 2100. *Progress in Oceanography* **206**, <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102862>
- Thapanand, T., J. Moreau, T. Jutagate, P. Wongrat, T. Lekchon-

- layout, C. Meksumpun, S. Janekitkarn, A. Rodloi, V. Du-lyapruk and L. Wongrat. 2007. Towards possible fishery management strategies in a newly impounded manmade lake in Thailand. *Ecological Modelling* **204**: 143-155.
- Villanueva, M.C., P. Laleye, J.J. Albaret, R. Lae, L.T. de Morais and J. Moreau. 2006. Comparative analysis of trophic structure and interactions of two tropical lagoons. *Ecological Modelling* **197**: 461-477.
- Woo, S., Y. Kim, W. Kim, S. Kim and S. Kim. 2021. Development of water quality and aquatic ecosystem model for Andong lake using SWAT-WET. *Journal of Korea Water Resources Association* **54**(9): 719-730.
- Yang, Y. and H. Chen. 2013. Assessing impacts of flow regulation on trophic interactions in a wetland ecosystem. *Journal of Environmental Informatics* **21**: 63-71.
- Yeom, J., I. Kim, M. Kim, K. Cho and S.D. Kim. 2020. Coupling of the AQUATOX and EFDC models for ecological impact assessment of chemical spill scenarios in the Jeonju river, Korea. *Biology* **9**: 340.
- Yoon, C., H.-P. Rhee and Y. Son. 2017. Applicability study of ecological impact assessment using AQUATOX model in Paldang Reservoir, South Korea. *Desalination and Water Treatment* **60**: 39-47.
- Zeng, Y., W. Yang and Y. Zhao. 2022. Ecological impact of polycyclic aromatic hydrocarbons on Baiyangdian Lake based on an ecosystem model. *Ecological Modelling* **472**: 110103.
- Zhang, C.I. and S.C. Yoon. 2003. Effects of climatic regime shift on the structure of marine ecosystem in the Southwestern East Sea during the 1970s. *Korean Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **36**: 389-401.
- Zhang, C.-I., Y.-I. Seo and H.-J. Kang. 2017. Estimation of the exploitable carrying capacity in the Korean Water of the East China Sea. *Journal of Fisheries and Marine Sciences Education* **29**(2): 513-525.
- Zhang, C.I., Y.I. Seo, H.J. Kang and J.H. Lim. 2019. Exploitable carrying capacity and potential biomass yield of sectors in the East China Sea, Yellow Sea, and East Sea/Sea of Japan large marine ecosystems. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **163**: 16-28.