

## 패류양식해역 환경용량 산정 모델 구축

### I. 모델 검정 및 민감도 분석

이원찬<sup>+</sup> · 김형철 · 최우정 · 이필용 · 구준호 · 박청길\*  
국립수산과학원 환경관리과, \*부경대학교 환경공학과

## Modification of an Ecosystem Model for Carrying Capacity of Shellfish System

### I. Validation and Sensitivity Analysis

Won-Chan LEE<sup>+</sup>, Hyung-Chul KIM, Woo-Jeung CHOI, Pil-Yong LEE  
Jun-Ho KOO and Chung-Kil PARK\*

National Fisheries Research & Development Institute, Kijang-Gun,  
Busan 619-902, Korea

\*Department of Environmental Engineering, Pukyong National University,  
Busan 608-737, Korea

Carrying capacity model focused on interactions between the filter-feeder growth and their environments is presented, and differences among existing various carrying capacity models are reviewed. For carrying capacity modeling of shellfish system, we constructed a new numerical model coupled oyster growth model with an ecosystem model (EUTRP2). Physical and biological processes such as water transport and mixing, primary production, feeding and growth of the cultivated oyster, *Crassostrea gigas* and benthic-pelagic exchange were included in the model. Simulated results for validation showed that the more phytoplankton biomass decreased, the more oyster meat weight and nutrients increased, suggesting a powerful tool for reasonable management of shellfish aquaculture. The model was sensitive to parameters controlling the primary production. Among the ecosystem compartments, the oyster growth is highly influenced by small changes in the physiological parameters of phytoplankton and oyster. This sensitivity analysis indicated the importance of experimental data on biological parameters for calibration of the model.

Key words: Carrying capacity model, Ecosystem model, Oyster growth model, Shellfish system, Validation, Sensitivity analysis

## 서 론

연안 양식해역은 해면의 지속적인 이용과 자가 오염 부하 등에 의한 어장 환경 악화 그리고 가용 먹이량을 초과한 시설량 증대로 양식 생물의 생존 및 성장률이 저하되어 생산량이 감소하고 있으며 (Sugawara and Okoshi, 1991; Kang et al., 2000), 부영양화가 진행되지 않은 일부 해역에서도 양식 생물의 미생속으로 인해 양식기간이 연장되고 있다 (Choi et al., 1997). 이와 같은 이유로 양식 어장의 지속적인 개발과 이용을 위해서는 해역의 환경용량 (carrying capacity)에 적합하도록 양식 생물 시설량을 재조정할 필요성이 제기되고 있다 (Héral et al., 1990; Kang et al., 2000).

연안 이용률이 높은 선진외국에서도 패류 양식 어업의 산업적인 개발로 인해 야기된 생산성 저하 문제를 해결하기 위하여 환경용량과 생태계 관리에 관심을 가지고 활발한 연구를 수행하여 왔으며, 그 결과 이매패류의 환경생리·생태에 관하여 많은 지식을 축적하였다 (Smaal, 1991; Héral, 1993). Dame (1993)은 이매패류와 서식 환경과의 상호 작용을 이해하기 위한 방안으로서 양식 해역의 물질 이동, 양식 생물의 환경 생리·생태 그리고 기초 생산 과정의 연계성을 강조하였다. 또한, 서식 환경 조건 중 먹이환경과 양식 생물의 성장은 상호 밀접한 관계를 갖기 때문에, 먹이원 (식

물플랑크톤, 입자성 유기물)과 이매패류의 영양 상호 작용은 이매패류의 성장과 환경에 미치는 영향을 평가하는데 있어 매우 중요한 인자가 된다고 하였다 (Bacher et al., 1998).

패류성장 및 생산성과 서식환경과의 상호관계를 평가할 수 있는 방법으로서 모델링 기법이 유용한 도구로 많이 이용되고 있기 때문에 (Prins et al., 1998), 포괄적인 환경용량 산정 모델을 구축하기 위해 1996년 Plymouth에서 개최된 TROPHEE workshop에서 기존 환경용량 산정 모델들의 유사성과 차이점을 검토한 결과, 개체군 성장 모델 (ecophysiology model)과 생태계 모델 (ecosystem model)의 연계 필요성을 제시하였다 (Bayne, 1998). 그리고, Smaal et al. (1998)은 환경용량 산정 모델이 갖추어야 할 최소한의 필수 조건으로 해수 유동, 해수·퇴적물간의 물질 교환, 이매패류의 생리 및 개체군 성장 과정을 필히 포함시켜야 한다고 하였다.

따라서, 본 연구의 목적은 이매패류 중 상업종인 참굴 (*Crassostrea gigas*)의 성장과 관련된 생리 대사 과정을 수식화하여 굴 성장 모델을 정립한 후, 기존에 개발된 생태계 모델 (EUTRP2)에 연계시켜 양식해역의 환경용량 산정 모델을 구축하였다. 또한, 구축된 모델이 패류 양식해역의 생태계 관리를 위한 도구로서의 이용 가능성을 검정 (validation)하였고, 민감도 분석 (sensitivity analysis)을 통하여 양식생물의 환경생리와 현장관측 자료의 중요성을 제시하였다.

<sup>+</sup> Corresponding author: wcleee@nfrdi.re.kr

### 기존 환경용량 산정 모델의 비교·검토

환경용량은 패류 양식 산업을 지속적으로 관리하고 개발하기 위하여 프랑스, 일본, 캐나다, 네덜란드, 스웨덴 등 연안 해역 이용률이 높은 나라들의 주요 관심사가 된 후, 환경용량 산정이 가능한 다양한 모델 개발을 위하여 많은 연구가 수행되었다. 일반적으로 패류 양식 해역의 환경용량 산정에 사용되고 있는 모델은 생산량 변동 모델 (global model), 경험식 모델 (empirical model), 에너지 수지 모델 (dynamic energy budget model), 개체군 성장 모델 (ecophysiology model) 및 생태계 모델 (ecosystem model)로 구별할 수 있다.

생산량 변동 모델은 환경용량을 산정 할 수 있는 가장 간단한 방법이지만, 생물 생산 변동 특성과 관련하여 자료를 수집하는데 장기간 소요되고, 수집된 자료에 대한 신뢰성 문제가 있다. 경험식 모델은 환경 인자와의 상관성을 고려한 패류 성장 예측은 가능하지만, 시·공간적으로 모델의 유효성이 한계가 있으며, 환경인자 변화에 따른 생물의 환경 생리 과정을 포함하고 있지 않다 (Grant et al., 1993). 한편, 에너지 수지 모델의 경우도 양식 해역의 환경 특성에 따른 양식 생물 생리 과정 중 에너지 흡수와 분배는 개체 크기의 함수이고, 먹이 선택성 그리고 수산 생물의 호흡 과정을 고려하지 않은 사항들에 대하여 기존에 정립된 생리학적인 에너지 전환 과정을 고려하여 모델의 수정이 필요하다 (Ross and Nisbet, 1990; Scholten and Smaal, 1998). 개체군 성장 모델은 먹이량에 따른 양식생물 개체군의 성장 특성을 효과적으로 재현할 수 있으나, 해수 유동에 의한 먹이 공급 특성, 양식 생물이 어장환경에 미치는 영향, 양식이 성행하는 생태계 내의 먹이 재생산 그리고, 생태계 내 생물의 생리 과정과 물리적 특성에 대한 공간적인 차이를 고려하지 못하는 단점을 가지고 있다 (Raillard and Ménesguen, 1994). 생태계 모델은 해수유동 모델에 의한 비보존성 물질의 이류와 확산과정에 생태계 변수들의 생물·화학적 순환과정을 파악하여 연안해역의 환경 관리를 위한 방안을 구축할 수 있으나, 양식 생물의 성장과 서식 환경과의 상호 관계를 규명하기 위해서는 양식 생물의 성장과 관련된 생리 과정을 연계시켜야 한다. 이와 같은 이유로 여러 연구자들은 양식 생물의 먹이 섭식 생태와 성장 과정 및 해역의 기초 생산 부모델을 재구성하여 양식 생물의 성장과 관련한 먹이 영향, 이때패류가 해양 생태계의 질소 순환과 기초 생산에 미치는 영향 (Grant et al., 1993; Raillard and Ménesguen, 1994; Gerritsen et al., 1994; Chappelle et al., 2000)을 규명하였다.

### 환경용량 산정 모델의 구성

환경용량 산정 모델은 첫째, 양식어장의 먹이공급과 비보존성 물질의 이류·확산과 관련된 해수유동 특성을 파악하기 위한 해수유동 모델과 둘째, 양식생물 성장과 서식환경과의 상호 관계를 이해할 수 있는 굴 성장 모델이 연계된 생태계모델로 구성되어 있다 (Fig. 1).

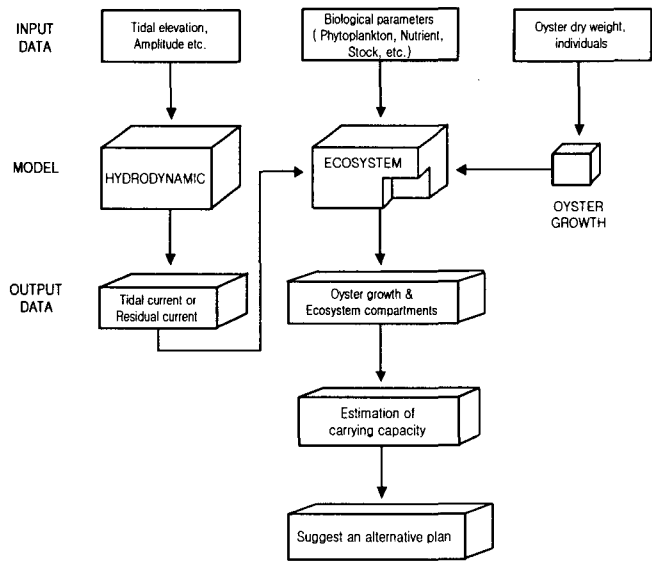


Fig. 1. The schematic diagram of an ecosystem model for carrying capacity.

#### 1. 해수유동 모델

본 프로그램은 내만에서 밀도류를 3차원적으로 해석하여 해수유동과 관련된 물질이동 뿐만 아니라 부영양화 대책, 오염 물질 확산 및 공유 수면 매립에 대한 평가 등에 이용되는 역학 모델 중의 하나로서 생태계 모델을 위한 유동장 모델로 이용된다 (Nakata et al., 1985). 동 모델에 사용된 기본방정식과 경계조건 등에 대해서는 Choi et al. (1994)의 논문에 잘 설명되어 있다.

#### 2. 생태계 모델

연안 생태계 내 저차 생태계만을 대상으로 시스템 공학적인 방법을 이용하여 물질 순환 과정을 수치적으로 해석한 것으로, 생태계의 구성요소는 4개의 유기상 요소, 2개의 무기상 요소 및 2개의 수질 요소로 구성되어 있다. 유기상의 구성 요소에는 식물플랑크톤 (P), 동물플랑크톤 (Z), 입자성 비생물 유기물 (detritus) 및 용존성 유기물 (DOC)이 있다. 무기태 구성 요소에는 인산인 (DIP)과 용존 무기 질소 (DIN)가 있으며, 수질의 구성 요소로서 용존 산소 (DO)와 화학적 산소 요구량 (COD)이 정의되어 있다. 저생 생물이나 퇴적물 등으로 이루어진 해저계는 영양염 용출과 산소소비 과정만을 경계조건으로 취급하여 모델의 변수로 구성되어 있다. 본 연구에 사용된 모델의 각 구성요소들에 대한 생물화학적 변화과정은 Lee (2001)의 논문에 잘 명시되어 있다.

#### 3. 굴 성장 모델

굴 성장 모델은 먹이 섭이량에 근거한 에너지 전환 수치가 산정된 (Bernard, 1974; Kim, 1980) 후, 생리학자들이 과학적으로 체계화시킨 "scope for growth" 개념을 열역학의 정상 상태 방정식을 이용하여 시간의 종속 함수로서 양식 생물의 성장 과정을 수치적으로 해석한 것이다 (Klinck et al., 1992; Powell et al., 1992). 굴의 생리 과정은 먹이 여수율, 섭이, 소화, 배설, 호흡 및 재생산으로 이루어져 있고, 굴 성장의 지배 방정식은 다음과 같다.

$$\frac{dO}{dt} = P_g + P_r = \text{Assimilation} - \text{Respiration}$$

$$= \text{Ingestion} - \text{Faeces rejection} - \text{Respiration} \quad (1)$$

여기서,  $dO/dt$ : 시간 변화에 따른 굴 성장

$P_g$ : 굴의 체세포 조직의 성장

$P_r$ : 굴의 재생산

### 1) 여수율 (Filtration rate)

여수율은 이매패류의 에너지 전환 과정의 중요한 요소로서 수온, 염분, 먹이량, 먹이질 등의 환경 인자에 영향을 받는 것으로 알려져 있다 (Powell et al., 1992). 5종의 패류를 대상으로 개체 크기와 수온이 여수율에 미치는 영향을 조사한 결과, Walne (1972)은 건조 육중량이 생물 크기를 가장 잘 반영하기 때문에 건조 육중량을 독립 변수로 하여 여수율을 구해야 한다고 하였다. 그래서, Powell et al. (1992)은 여수율을 수온과 건조 육중량 함수로 수식화하기 위하여 Hibbert (1977)가 *Mercenaria mercenaria* 종을 대상으로 구한 육중량대 각장의 관계식을 Doering and Oviatt (1986)의 여수율에 적용하였으며, 굴을 포함한 각장 0~10 cm 크기의 모든 패류에 적용 가능성을 입증하였다.

$$FR_d = \frac{SL^{0.96} T^{0.95}}{2.95}, \quad SL = W^{0.317} 10^{0.669} \quad (2)$$

여기서,  $FR_d$ : 여수율 (mL/g dry-wt/min)

$SL$ : 각장 (cm)

$W$ : 건조 육중량 (g)

$T$ : 수온 (°C)

그러나, 육중량과 각장의 관계식인 (2)는 굴보다는 *M. mercenaria*를 대상으로 구한 식이기 때문에 Kobayashi et al. (1997)은 일본의 굴 양식 수역인 Hinase에서 구한 건조 육중량대 각장의 관계식을 (2) 식에 적용하여 *C. gigas*에 대한 여수율 식을 다음과 같이 정립하였다.

$$2.0 \text{ g} < W_d: FR_w = 2.51 W_d^{0.279}$$

$$W_d \leq 2.0 \text{ g}: FR_w = 0.117W_d^3 - 1.05W_d^2 + 3.09W_d + 0.133$$

$$FR = \frac{FR_w T^{0.5}}{4.47} \quad (3)$$

여기서,  $FR$ : 여수율 (L/g dry-wt/h)

$W_d$ : 건조 육중량 (g)

### 2) 섭이 (Ingestion)

일반적으로 먹이의 섭이는 여수율과 서식 환경 중의 먹이 농도로 알려져 있다 (Klinck et al., 1992; Powell et al., 1992). 굴의 성장과 관련된 이용 가능한 먹이량으로는 식물플랑크톤, 질소 성분 이 풍부한 입자물과 미소플랑크톤 (Kusuki, 1977; Newell and Jordan, 1983) 그리고, 일정 크기 이상의 유기물 (Soniati et al., 1984; Soniati and Ray, 1985) 등으로 알려져 있다. 굴은 부유성 먹이를 여과 · 섭이하는 생물로서 여과한 물질 중 아가미에서 체내로 들어가기 전에 입수공 (inhalent siphon)을 통하여 먹이로서 가치가 없는 물질을 pseudofeces 형태로 배출하므로, 굴의 섭이율은 다음과 같이 정식화 할 수 있다.

$$I = FR \times D - PF \quad (4)$$

여기서,  $I$ : 굴의 섭이율 (mg/g dry-wt/h)

$D$ : 굴의 먹이량 ( $\mu\text{g C/L}$ )

$FR$ : 여수율 (L/g dry-wt/h)

$PF$ : 먹이로서 가치가 없는 물질 배출율 (mg/g dry-wt/h)

### 3) 소화 (Assimilation)

굴은 서식환경으로부터 섭이한 먹이 중 소화관을 통하여 소화되지 않은 물질을 feces 형태로 배출하므로, 소화율은 섭이한 먹이량과 소화되지 않은 물질 배출량의 차이로 (5)식과 같이 나타낼 수 있다.

$$A = I - F \quad (5)$$

여기서,  $A$ : 굴의 소화율 (mg/g dry-wt/h)

$F$ : 섭이된 먹이 중 소화되지 않은 물질 배출율 (mg/g dry-wt/h)

그리고, 양식 굴이 생리 대사 과정의 부산물로 배출하는 영양염은 서식 환경 중에 공급되어 식물플랑크톤의 재생산에 이용되므로 아래와 같이 표현할 수 있다.

$$\text{Nutrient (N, P)} = P_{N,P} \times W_d \quad (6)$$

여기서,  $P_{N,P}$ : 굴의 건조육량당 배출되는 질소와 인량 ( $\mu\text{M/g dry-wt/h}$ )

### 4) 호흡 (Respiration)

굴의 호흡율은 개체 크기와 수온, 염분과 같은 서식환경 요인에 따라 변하지만 (Shumway, 1982), 정상적인 생리 활동이 이루어지는 경우 부유물질의 농도에 따라 반응하는 여수율의 변화와는 직접적인 관련이 없는 것으로 보고되고 있다 (Clemmesen and Jørgensen, 1987).

Dame (1972)은 굴 (*C. virginica*)의 호흡율을 건조 중량과 온도와의 함수로 (7)식과 같이 정립하였고, Powell and Stanton (1985)은 이 식을 이용하여 모든 패류를 대상으로 호흡률과 건조 중량과의 관계를 일반화시켰다.

$$R = (69.7 + 12.67T)W_d^{-0.25} \quad (7)$$

여기서,  $R$ : 굴의 호흡률 ( $\mu\text{L O}_2/\text{g dry-wt/h}$ )

그러나, (7)식은 버지니아 굴 (*C. virginica*)을 대상으로 실험한 자료로부터 구한 식이기 때문에 Raillard et al. (1993)은 참굴 (*C. gigas*)을 대상으로 아래와 같이 정식화하였다.

$$R = (0.031T - 0.022)W_d^{-0.3} \quad (8)$$

여기서,  $R$ : 굴의 호흡률 (mL O<sub>2</sub>/g dry-wt/h)

### 5) 재생산 (Reproduction)

굴 성체의 경우 순생산은 체세포 성장 부분과 재생산 부분으로 나누어지며, 굴의 재생산은 순생산에 대한 재생산 효율의 식으로 나타낼 수 있다.

$$R = R_{eff} \times NP \quad (9)$$

여기서, R: 굴의 재생산  
 R<sub>cr</sub>: 굴의 재생산 효율  
 NP: 굴의 순생산

4. 굴 성장 모델과 생태계 모델 연계

이매패류 양식 해역의 환경용량은 생태계의 구조와 기능은 물론 양식 생물과 밀접한 관련이 있기 때문에, 환경 인자 변수 (수온, 먹이농도, 먹이 공급 등)에 따른 양식 생물의 성장뿐만 아니라, 양식 생물이 해양 생태계에 미치는 영향, 즉 포식자와의 먹이 경쟁에 의한 먹이원인 식물플랑크톤의 상쇄 효과, 양식 생물 대사 활동에 의한 해양 환경 변화를 고려하고, 어장 환경을 변화시키지 않고 지속적으로 생산 가능한 적정 시설량과 생산량을 평가할 수 있는 모델을 구축할 필요가 있다 (Héral, 1993). 따라서, 양식 굴과 서식환경과의 상호관계를 설명하기 위해 굴 성장 모델과 기존에 개발된 생태계 모델을 연계시켜 양식 해역의 환경용량을 산정 할 수 있는 보다 향상된 생태계 모델을 구축하였다. 양식해역 생태계 내 상태변수들의 물질 순환과정은 Fig. 2와 같으며, 모델에 사용된 상태변수들의 기초식과 계수들의 정식화는 각각 Table 1과 2에 나타내었다.

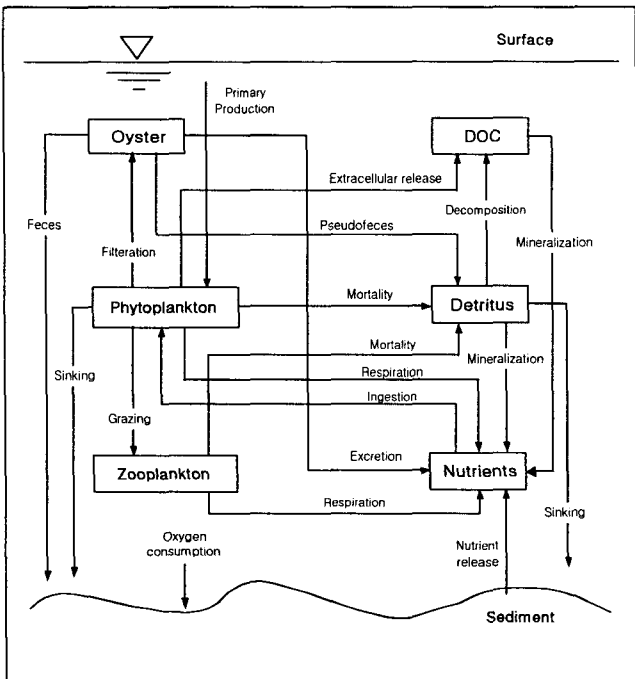


Fig. 2. The schematic diagram for the cycle of nutrients (C, N and P) in the oyster culture ecosystem.

모델 검증

일반적으로 검증 (validation)이란 “모든 구성 요소와 이들의 주요한 과정들이 정확히 수식화된 모델이 연구하고자 하는 분야의 시스템을 적절하게 표현할 수 있는가에 대한 신뢰도를 평가 또는

Table 1. Formulation of the biochemical processes used in the ecosystem model

Oyster dry weight (mg C/ind)	$\frac{dO}{dt} = Sfg - Spwan = O_{ass} - O_{res} = O_{ing} - O_F - O_{res}$
Phytoplankton (mg C/m <sup>3</sup> )	$\frac{dP}{dt} = (P_{growth} - P_{exu} - P_{mort} - P_{res}) \cdot P - Z_{graz} \cdot Z - O_{ing} \cdot O$
Zooplankton (mg C/m <sup>3</sup> )	$\frac{dZ}{dt} = (Z_{graz} - Z_{egest} - Z_{excr} - Z_{mort}) \cdot Z$
Detritus (mg C/m <sup>3</sup> )	$\frac{dDET}{dt} = P_{mort} \cdot P + (Z_{egest} + Z_{mort}) \cdot Z + O_{PF} \cdot O - D_{remin} \cdot DET$
Dissolved organic carbon (mg C/m <sup>3</sup> )	$\frac{dDOC}{dt} = P_{exu} \cdot P + D_{remin} \cdot DET - DC_{remin} \cdot DOC$
Dissolved nutrient (μmol/L)	$\frac{dNUT}{dt} = (P_{res} - P_{growth}) \cdot P + Z_{excr} \cdot Z + O_{excr} \cdot O + D_{remin} \cdot DET + DC_{remin} \cdot DOC$
Dissolved oxygen (mg/L)	$\frac{dDO}{dt} = PhotoP + O_{Air} - P_{res} - O_{res} - Z_{excr} - ReminORG - SOD$

증명”하는 것이다 (Law and Kelton, 1991; Brown and Kulasiri, 1996; Schnoor, 1996). 대부분의 생태계 모델은 과학적인 연구 목적으로 개발되었지만, 생태계 환경 예측 및 관리를 위한 목적으로 사용되고 있다. 기존의 생태계 모델에 새로운 구성 요소를 추가하여 시스템을 표현할 수 있도록 개발된 생태계 모델이 오류없이 정확하게 프로그래밍 되었다고 인정하는 경우, 개발된 모델이 연구 대상 시스템을 적절하게 재현할 수 있는가에 대한 의문을 가지게 된다. 이와 같은 이유로, 연구 목적에 대한 타당성 여부를 결정하기 위해서 개발된 모델이 얼마나 잘 수행되는가에 대한 검증 과정이 필요하다 (Kleijnen, 1995). 따라서, 굴 성장과 서식환경과의 상호관계를 Rykiel (1996)의 시각화 기법에 따라 양식 순기 동안의 계산값과 실측값을 비교하여 검증하였다. 모델에 사용된 인자들은 현장 관측과 문헌조사를 통해 Table 3에 나타난 값을 적용하였으며, 수하 초기의 굴 개체당 육중량은 0.058 gC/ind.로 하였다. 모델에 의해 계산된 굴 성장과 서식 환경 인자를 Fig. 3에 나타내었다. 굴 성장의 경우 계산값은 실측값에 매우 잘 일치하고 있으며, 수확 시기인 이듬해 2월에는 굴 육중량이 641 mgC/ind.까지 증가하였다. 굴의 먹이원인 식물플랑크톤 현존량은 여름과 가을에 실측치와 거의 유사하게 재현되었지만, 겨울에는 다소 과대평가된 것으로 나타났다. 겨울의 경우 식물플랑크톤의 현존량이 10 mgC/m<sup>3</sup> 이하의 낮은 농도가 유지되고 있는데, 이는 약 8℃ 정도인 수온과 광의 효과뿐만 아니라 굴의 먹이 생물 여과 속도는 느리지만 섭이 활동에 기인한 것으로 판단된다. 그리고, 식물플랑크톤 증식 제한 인자인 용존성 무기 질소의 경우 담수 유입으로

Table 2. Definition and formulation of parameter in the ecosystem model

Parameter	Definition	Formula
$P_{growth}$	Phytoplankton growth rate	$\mu_{max} \cdot f(I) \cdot f(T) \cdot f(N,P)$
$f(T)$	Temperature effect	$e^{kt \cdot T}$
$f(I)$	Light effect on phytoplankton	$\int_0^{24} \int_{zmin}^{zmax} \frac{I_{z,t}}{I_{opt}} e^{(1-\frac{I_{z,t}}{I_{opt}})} dzdt$
$I_{z,t}$	Light at depth z and time t	$I_{surf,t} \cdot e^{-k \cdot t}$
$k$	Light extinction coefficient	$k_o + k_s[Chl.a : C] \cdot P$
$f(N,P)$	Nutrient limitation of phytoplankton	$\min(f(N), f(P))$
$f(N), f(P)$	Nitrogen, Phosphorous limitation	$\frac{N}{N+K_n} \cdot \frac{P}{P+K_p}$
$P_{mort}$	Phytoplankton mortality rate	$dp \cdot f(T)$
$P_{exu}$	Phytoplankton exudates rate	$\alpha \cdot e^{(-\beta \cdot [Chl.a : C] \cdot P)}$
$Z_{graz}$	Zooplankton grazing rate	$R_{max} \cdot f(T) \cdot \{1 - e^{[\lambda(P^*-P)]}\}$
$Z_{egest}$	Zooplankton egestion rate	$(1-e) \cdot Z_{graz}$
$Z_{excr}$	Zooplankton excretion rate	$(e-g) \cdot Z_{graz}$
$Z_{mort}$	Zooplankton mortality rate	$dz \cdot f(T)$
$O_{ing}$	Individual oyster ingestion rate	$FR \cdot P \cdot (1-O_{PF})$
$FR$	Individual oyster filtration rate	$af \cdot W_d^{bf} \cdot f(T)$
$O_{PF}$	Proportion rejected as pseudofaces	$PF_p \cdot FR \cdot P$
$O_F$	Proportion rejected as faces	$F_p \cdot O_{ing}$
$O_{ass}$	Oyster assimilation efficiency	$O_{ing} - O_F$
$O_{excr}$	Individual oyster excretion rate	$ae \cdot W_d$
$D_{remin}$	Detritus mineralization	$\min DET \cdot f(T)$
$DC_{remin}$	Dissolved organic mineralization	$\min DOC \cdot f(T)$
$Photop$	Oxygen production by photosynthesis	$OCP \cdot P_{growth}$
$P_{res}$	Phytoplankton respiration rate	$rp \cdot f(T)$
$Remin_{ORG}$	Oxygen consumption by mineralization	$rmin(D_{remin} + DC_{remin})$
$O_{res}$	Individual oyster respiration rate	$(art \cdot T + aro) \cdot W_d^{br}$
$SOD$	Oxygen consumption by sediment	$QBOX \cdot f(T)$
$O_{Air}$	re-aeration	$ka \cdot (O_2sat - O_2)$

인한 고농도를 보인 7월에는 현장 관측치에 비해 다소 과소 평가되었지만, 전반적으로 관측치를 잘 재현하는 것으로 나타났다. 따라서, 구축된 모델은 굴이 서식환경 중의 식물플랑크톤을 여과하여 소비하고, 생물 대사 활동에 의해 해수 중으로 다시 영양염을 공급하는 등 생태계 내의 영양염 및 에너지 순환과 관련된 양식 생물의 성장과 서식 환경과의 상호 관계 (Smaal, 1991)를 잘 재현하는 것으로 판단된다.

민감도 분석

민감도 분석 (sensitivity analysis)이란 수치 시뮬레이션을 통하여 모델 인자들의 적은 변화가 상태 변수들의 결과에 미치는 영향을 결정하기 위한 것이다 (Schnoor, 1996). 민감도 분석 방법은 다양하며 모델의 타당성을 시험하는 간단한 방법으로서 생태계 모델에 가장 일반적으로 사용되고 있다 (Hoch and Menesguen, 1997).

환경용량 산정 모델을 구축하면서 굴 성장이 어떤 인자들에 의해 가장 민감하게 반응하는가를 평가하기 위한 수치 실험을 수행하였다. 민감도 분석에 사용된 생물 인자들의 초기치는 Table 3과 같으며, 굴의 육중량은 0.248 gC를 사용하였다.

모델의 상태 변수에 영향을 미치는 인자에 대한 민감도는 초기치를 이용하여 시뮬레이션한 계산값과 초기치 인자를 ±10%로 조절하여 시뮬레이션한 계산값을 아래와 같은 식을 이용하여 도출된 민감도 계수를 이용하여 평가하였다 (Dowd, 1997).

$$S = \left| \frac{\Delta V/V}{\Delta \text{parameter}/\text{parameter}} \right| \tag{10}$$

여기서, S : 민감도 계수

V : 초기치를 이용한 상태 변수 결과값

ΔV: 초기치와 초기치 변화에 의한 상태 변수 증감값  
denominator: 초기치의 변화폭

상기 식은 단순히 모델 인자의 변화에 따른 상태 변수들의 민감성을 비교하는 것으로, 각 인자들의 민감도 계수 (S)를 비교하여

Table 3. List and values of the parameters used in the model

Parameter	Definition	Value	Reference
<b>Phytoplankton</b>			
$\mu_{max}$	Maximum growth rate	0.6/d	1
kt	Temperature coefficient	0.0633/°C	2
Iopt	Optimal light intensity	200 ly/d	3
k	Extinction coefficient	0.4/m	OD
Kn	Half saturation constant for N limiting	0.4 mmol/m <sup>3</sup>	4
Kp	Half saturation constant for P limiting	0.05 mmol/m <sup>3</sup>	1
dp	Mortality rate	0.075/d	5
rp	Respiration rate	0.01/d	6
Wp	Settling velocity	0.01 m/d	7
<b>Zooplankton</b>			
Rmax	Maximum growth rate	0.05/d	1
$\lambda$	Ivlev constant	0.01 m <sup>3</sup> /mgC	8
P*	Feeding threshold	75 mgC/m <sup>3</sup>	9
e	Assimilation efficiency	0.7	10,11
g	Growth efficiency	0.3	12
dz	Mortality rate	0.02/d	Tu
<b>Oyster</b>			
FR	Filtration rate	Eq.(3)	13 (OD)
PF <sub>p</sub>	Fraction of pseudofaeces production	0.273	14
F <sub>p</sub>	Fraction of faeces production	0.172	14
A	Assimilation efficiency	0.555	14
NP	Net production efficiency	0.205	14
art	Slope of respiration curve vs temperature	0.031 mL O <sub>2</sub> /h/ind./°C	15
aro	Intercept of respiration curve vs temperature	-0.022 mL O <sub>2</sub> /h/ind.	15
aen	Excretion rate of N	2 $\mu$ mol/g dry wt/h	16
aep	Excretion rate of P	0.57 $\mu$ mol/g dry wt/h	17
ec	Carbon to dry weight	0.4 gC/g dry wt	OD
<b>Organic matter</b>			
minDET	Mineralisation rate of detritus	0.065/d	18
minDOC	Mineralisation rate of dissolved matter	0.002/d	19
Dbio	Fraction of biodegradation of detritus	0.25	18
Wd	Settling velocity of detritus	0.013 m/d	Tu

1, Jørgensen (1979); 2, Eppley (1972); 3, Ryther (1956); 4, Eppley et al. (1969); 5, Salas & Thomann (1978); 6, Di Toro et al. (1971); 7, Smayda (1970); 8, Frost (1972); 9, Steele (1974); 10, Marshall & Orr (1955a); 11, Marshall & Orr (1955b); 12, Suschenya (1970); 13, Powell et al. (1992); 14, Kim (1980); 15, Raillard et al. (1993); 16, Boucher & Boucher-Rodoni (1988); 17, Asmus et al. (1990); 18, Ishikawa & Nishimura (1983); 19, Ogura (1975); OD, Observation data; Tu, Tuning.

상태 변수에 영향을 미치는 각 인자들의 상대적인 민감도 평가가 가능하다. 민감도 계수는 양의 변화와 음의 변화에 대한 평균값으로 모델의 주요 변수인 식물플랑크톤, 영양염, 입자성 비생물 유기물, 용존성 유기물과 굴의 육중량에 대한 계산 결과를 Table 4에 나타내었다.

높은 민감도 계수는 식물플랑크톤 증식 속도와 관련이 있었으며, 이 인자는 식물플랑크톤 현존량, 영양염 및 입자성 비생물 유기물 변수에 많은 영향을 줄 뿐만 아니라 굴 성장에도 영향을 미치는 것으로 나타났다. 그리고 이 변수들에 영향을 미치는 다른 인자는 식물플랑크톤 사멸 속도와 굴의 여수율이었다. 식물플랑크톤 성장, 사망 속도, 동물플랑크톤 성장 속도 및 굴의 여수율에 가장 민감하게 영향을 받는 변수는 식물플랑크톤 현존량과 영양염이었다. 서식 환경중의 영양염과 관련하여 높은 민감도 계수를

가진 인자는 식물플랑크톤의 성장, 사망 속도, 유기물들의 분해 속도 및 굴의 여수율과 동물플랑크톤 증식 속도였고, 식물플랑크톤 기초 생산성 계산에 사용되는 영양염 제한 기능과 관련된 반포화 상수의 영향은 거의 없었다. 입자성 유기물과 높은 민감도 계수를 가진 인자는 식물플랑크톤 성장 속도, 입자성 유기물 분해 속도 및 굴의 여수율이었다. 굴 성장에 영향을 미치는 인자로는 식물플랑크톤 성장 및 사망 속도와 굴의 먹이 흡수 효율과 매우 민감하였고, 동물플랑크톤 최대 섭이 속도 인자 변화와는 비교적 민감도가 적었으며, 식물플랑크톤 침강 속도, 유기물 분해 속도 및 반포화 상수에는 거의 영향을 받지 않는 것으로 나타났다. 이와 같은 민감도 분석 결과는 모델에 사용된 인자 값 조절에 따라 상태변수가 영향을 받기 때문에, 모델을 보정하거나 패류성장 예측 모델을 구축 할 경우 양식생물의 환경생리 및 현장 관측 자료의

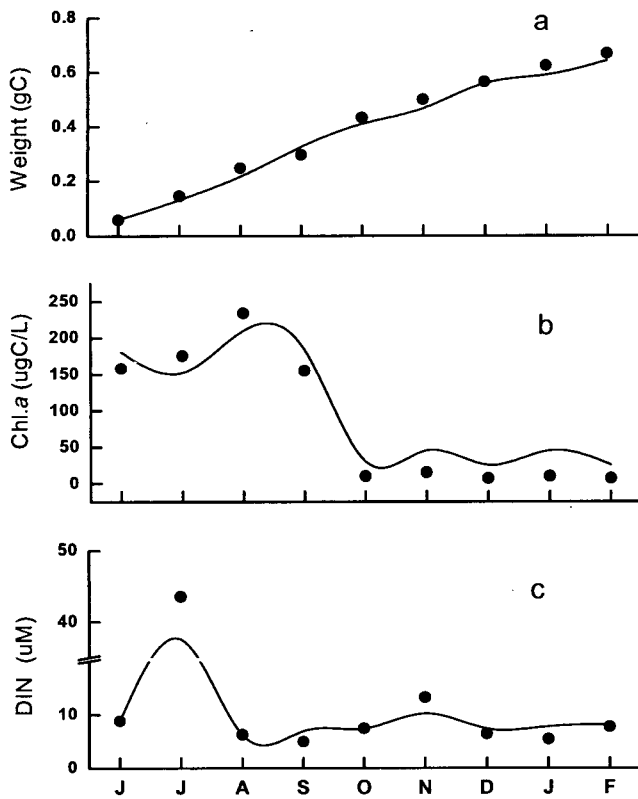


Fig. 3. The comparison of predictions (solid curve) with observation data (black circles) used for model validation. a) individual oyster weight, b) phytoplankton carbon and c) dissolved inorganic nitrogen.

Table 4. Sensitivity coefficients of the model variables to 10% change of some parameters

Parameter	Variable	Phyto-plankton	Detritus	DOC	Nutrient	Oyster
Phytoplankton motility		2.756	0.549	0.029	0.706	0.064
Maximum growth rate of phytoplankton		2.987	1.254	0.079	1.231	0.063
Michaelis-Menten constant		0.050	0.011	0.001	0.011	0.000
Detritus mineralization rate		0.036	1.059	0.017	0.135	0.001
Dissolved organic matter mineralization rate		0.011	0.005	0.063	0.096	0.000
Maximum grazing rate of zooplankton		0.360	0.112	0.005	0.097	0.007
Settling velocity of phytoplankton		0.052	0.022	0.001	0.010	0.001
Oyster filtration rate		0.812	1.391	0.002	0.328	0.047
Oyster absorption efficiency		0.009	0.002	0.000	0.024	0.066

중요성을 강조하고 있다 (Bacher et al., 1995; Dowd, 1997).

요 약

패류 양식 해역의 서식 환경과 양식 생물간의 상호 관계를 파

악하고 지속적인 생산 방안을 위하여 굴 성장과 관련된 생리 대사 과정인 섭이, 소화, 배설, 호흡 등의 제 인자를 수식화하여 기존에 개발된 생태계모델 (EUTRP2)에 연계하여 환경용량 산정 모델을 구축하였다. 구축된 모델이 굴 성장과 서식환경과의 상호관계를 재현함에 있어 타당성 여부를 검증한 결과, 굴 성장에 따른 서식 환경 중 식물플랑크톤 현존량이 감소하고 영양염 농도가 증가하는 것으로 보아, 패류양식해역의 생태계 환경관리를 위한 도구로 사용할 수 있는 것으로 나타났다. 그리고, 생태계 구성 요소에 영향을 미치는 생물 인자에 대한 민감도 분석 결과, 구성 요소들은 식물플랑크톤의 증식 속도와 높은 민감도를 보였고, 굴 성장의 경우 동물플랑크톤 최대 섭이 속도와는 민감도가 낮은 반면, 식물플랑크톤 증식 속도, 사멸 속도와 굴의 먹이 흡수 효율에 매우 민감하였다.

감사의 글

본 연구는 국립수산물연구원 고유연구 과제인 연안어장 적정 환경관리 기술연구 중 양식장 환경개선 및 관리 기술연구로 수행되었습니다. 굴 성장 모델을 정립하여 생태계 모델 구축에 많은 도움을 준 황 재동 군에게 심심한 감사를 드립니다. 본 원고에 대한 익명의 세분 심사위원의 세심한 심사과 지적들은 논문의 질을 높일 수 있는 좋은 기회가 되었기에 이에 감사드립니다.

참 고 문 헌

Asmus, H., R. Asmus and K. Reise. 1990. Exchange processes in an intertidal mussel bed: A Sylt-flume study in the Wadden Sea. *Ber. Biol. Anst. Helgoland*, 6, 1~79.

Bacher, C., H. Bioteau and A. Chapelle. 1995. Modelling the impact of a cultivated oyster population on the nitrogen dynamics: The Thau lagoon case (France). *Ophelia*, 42, 29~54.

Bacher, C., P. Duarte, J.G. Ferreira, M. He'ral and O. Raillard. 1998. Assessment and comparison of the Marennes-Ole'ron Bay (France) and Carlingford Lough (Ireland) carrying capacity with ecosystem models. 1998. *Aquatic Ecology*, 31, 379~394.

Bayne, B.L. 1998. The physiology of suspension feeding by bivalve molluscs: An introduction to the Plymouth "TROPHEE" workshop. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 219, 1~19.

Bernard, F.R., 1974. Annual biodeposition and gross energy budget of mature Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *J. Fish. Res. Board Canada*, 31, 185~190.

Boucher, G. and R. Boucher-Rodoni. 1988. In site measurement of respiratory metabolism and nitrogen fluxes at the interface of oyster beds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 44, 229~238.

Brown, T.N. and D. Kulasiri. 1996. Validating models of complex, stochastic, biological systems. *Ecol. Model.*, 86, 129~134.

Chapelle, A., A. Menesguen, J.M. Deslous-Paoli, P. Souchu, N. Mazouni, A. Vaquer and B. Millet. 2000. Modelling nitrogen, primary production and oxygen in a Mediterranean lagoon. Impact of oysters farming and inputs from the watershed. *Ecol. Model.*, 127, 161~181.

- Choi, W.J., C.K. Park and S.M. Lee. 1994. Numerical simulation of the formation of oxygen deficient water-masses in Jinhae Bay. J. Kor. Fish. Soc., 27, 413~433 (in Korean).
- Choi, W.J., Y.Y. Chun, J.H. Park and Y.C. Park. 1997. The influence of environmental characteristics on the fatness of Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in Hansan-Koje Bay. J. Kor. Fish. Soc., 30, 794~803 (in Korean).
- Clemmesen, B. and C.B. Jorgensen. 1987. Energetic costs and efficiencies of ciliary filter feeding. Mar. Biol., 94, 445~449.
- Dame, R.F. 1972. The ecological energies of growth, respiration and assimilation in the intertidal American oyster *Crassostrea virginica*. Mar. Biol., 17, 243~250.
- Dame, R.F. 1993. The role of bivalve filter feeder material fluxes in estuarine ecosystem. In *Bivalve Filter Feeders in Estuarine and Coastal Ecosystem Processes*, R.F. Dame, ed. NATO ASI Series, Springer-Verlag, New York, pp. 245~269.
- Di Toro, D.M., D.J. O'Connor and R.V. Thomann. 1971. A dynamic model of the phytoplankton population in the Sacramento-San Joaquin Delta. Adv. Chem. Ser., 106, 131~180.
- Doering, P.H. and C.A. Oviatt. 1986. Application of filtration rate models to field populations of bivalves: An assessment using experimental mesocosms. Mar. Ecol. Prog. Ser., 31, 265~275.
- Dowd, M. 1997. On predicting the growth of cultured bivalves. Ecol. Mod., 104, 113~131.
- Eppley, R.W., J.N. Rogers and J.J. McCarthy. 1969. Half saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. Limnol. Oceanogr., 14, 912~920.
- Eppley, R.W. 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. Fish. Bull., 70, 1063~1082.
- Frost, B.W. 1972. Feeding behaviour of *Calanus pacificus* in mixtures of food particles. Limnol. Oceanogr., 17, 805~815.
- Gerritsen, J., A.F. Holland and D.E. Irvine. 1994. Suspension-feeding bivalves and the fate of primary production: An estuarine model applied to Chesapeake Bay. Estuaries, 17, 403~416.
- Grant, J., M. Dowd, K. Thompson, C. Emerson and A. Hatcher. 1993. Perspectives on field studies and related biological models of bivalve growth and carrying capacity. In *Bivalve Filter Feeders in Estuarine and Coastal Ecosystem Process*, R.F. Dame, ed. NATO ASI Series, Springer-Verlag, New York, pp. 371~420.
- Héral, M., B.J. Rothschild and P. Gouletquer. 1990. Decline of oyster production in the Maryland portion of the Chesapeake Bay: Causes and perspectives. ICES Shellfish Committee K:20, 37p.
- Héral, M. 1993. Why carrying capacity models are useful tools for management of bivalve molluscs culture. In *Bivalve Filter Feeders in Estuarine and Coastal Ecosystem Processes*, R.F. Dame, ed. NATO ASI Series, Springer-Verlag, New York, pp. 455~478.
- Hibbert, C.J. 1977. Growth and survivorship in a tidal-flat population of the bivalve *Mercenaria mercenaria* from Southampton Water. Mar. Biol., 44, 71~76.
- Hoch, T. and A. Menesguen. 1997. Modelling the biogeochemical cycles of elements limiting primary production in the English Channel. II. Sensitivity analyses. Mar. Ecol. Prog. Ser., 146, 189~205.
- Ishikawa, M. and H. Nishimura. 1983. A new method of evaluating the mineralization of particulate and dissolved photoassimilated organic matter. J. Oceanogr. Soc. Japan., 39, 29~42.
- Jørgensen, S.E. (ed.). 1979. Handbook of Environmental Data and Ecological Parameters. International society for ecological modeling. Pergamon Press, New York, 1162pp.
- Kang, C.K., M.S. Park, P.Y. Lee, W.J. Choi and W.C. Lee. 2000. Seasonal variations in condition, reproductive activity and biochemical composition of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg), in suspended culture in two coastal bays of Korea. J. Shellfish Res., 19, 771~779.
- Kim, Y.S. 1980. Efficiency of energy transfer by a population of the farmed Pacific oyster, *Crassostrea gigas* in Geoje-Hansan Bay. Bull. Kor. Fish. Soc., 13, 179~193 (in Korean).
- Kleijnen, J.P.C. 1995. Theory and methodology: Verification and validation of simulation models. European J. Operational Res., 82, 145~162.
- Klinck, J.M., E.N. Powell, E.E. Hofmann, E.A. Wilson and S.M. Ray. 1992. Modeling oyster populations: The effect of density and food supply on production. Pro. Adv. Mar. Tech. Conf., 5, 85~105.
- Kobayashi, M., E.E. Hofmann, E.N. Powell, J.M. Klink and K. Kusaka. 1997. A population dynamics model for the Japanese oyster, *Crassostrea gigas*. Aquaculture, 149, 285~321.
- Kusuki, Y. 1977. Fundamental studies on the deterioration of oyster growing grounds II. Organic content of faecal materials. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish., 43, 167~171 (in Japanese).
- Marshall, S.M. and A.P. Orr. 1955a. Experimental feeding of the copepod *Calanus finmarchicus* on phytoplankton cultures labeled with radioactive carbon. Pap. Mar. Biol. Oceanogr., Deep-Sea Res., 3, 110~114.
- Marshall, S.M. and A.P. Orr. 1955b. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VIII. Food uptake, assimilation and excretion in adult and stage V. Calanus. J. Mar. Biol. Asso. UK., 34, 495~529.
- Nakata, K., K. Ishikawa and Y. Matukawa. 1985. Numerical models of coastal current and transport in the bay. Bull. Coastal Oceanogr., 22, 96~108 (in Japanese).
- Law, A.M. and W.D. Kelton. 1991. Simulation Modeling and Analysis. 2nd ed., McGraw-Hill, New York, 299pp.
- Lee, W.C. 2001. Modification and Application of an Ecosystem Model for Carrying Capacity in Oyster Culturing Ground. Ph. D. Thesis. Pukyong Univ., 132pp (in Korean).
- Newell, R.I.E. and S.J. Jordan. 1983. Preferential ingestion of organic material by the American oyster *Crassostrea virginica*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 13, 47~53.
- Ogura, N. 1975. Decomposition of dissolved organic matter in coastal seawater. Mar. Biol., 31, 101~111.
- Powell, E.N. and R.J. Stanton. 1985. Estimating biomass and energy flow of molluscs in palaeocommunities. Palaeontology, 28, 1~34.
- Powell, E.N., E.E. Hofmann, J.M. Klink and S.M. Ray. 1992. Modeling oyster populations. I. A commentary on filtration rate. Is faster always better? J. Shellfish Res., 11, 387~398.
- Prins, T.C., A.C. Smaal and R.F. Dame. 1998. A review of the feedbacks between bivalve grazing and ecosystem processes. Aquat. Ecol., 31, 349~359.
- Raillard, O., J.M. Deslous-Paoli, M. Heral and D. Razet. 1993. Modeling growth and feeding of the Japanese oyster *Crassostrea gigas* in Marennes-Oleron Bay (France). Oceanolog. Acta., 16, 73~82 (in French).
- Raillard, O. and A. Ménesguen. 1994. An ecosystem box model for



- estimating the carrying capacity of a macrotidal shellfish system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 115, 117~130.
- Ross, A.H. and R.M. Nisbet. 1990. Dynamic models of growth and reproduction of the mussel, *Mytilus edulis* L. *Functional Ecology*, 4, 777~787.
- Rykiel, E.J. 1996. Testing ecological models: The meaning of validation. *Ecol. Model.*, 90, 229~244.
- Ryther, J.H. 1956. Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity. *Limnol. Oceanogr.*, 1, 61~70.
- Salas, H.J. and R.V. Thomann. 1978. A steady-state phytoplankton model of Chesapeake Bay. *J. WPCF*, 50, 2752~2770.
- Schnoor, J.L. 1996. Environmental Modeling: Fate and Transport of Pollutants in Water, Air, and Soil. A Wiley-Interscience Publication, John Wiley & Sons Inc., pp. 9~11.
- Scholten, H. and A.C. Smaal. 1998. Response of *Mytilus edulis* L. to varying food concentration: Testing EMMY, an ecophysiological model. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 219, 217~239.
- Shumway, S.E. 1982. Oxygen consumption in oysters: An overview. *Mar. Biol. Lett.*, 3, 1~23.
- Smaal, A.C. 1991. The ecology and cultivation of mussels: New advances. *Aquaculture*, 94, 245~261.
- Smaal, A.C., T.C. Prince, N. Dankers and B. Ball. 1998. Minimum requirements for modelling bivalve carrying capacity. *Aquat. Ecol.*, 31, 423~428.
- Smayda, T.J. 1970. Suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 8, 354~411.
- Soniat, T.M., S.M. Ray and L.M. Jeffrey. 1984. Components of the seston and possible available food for oysters in Galveston Bay, Texas. *Contriv. Mar. Sci.*, 27, 127~141.
- Soniat, T.M. and S.M. Ray. 1985. Relationships between possible available food and the competition, condition and reproductive state of oysters from Galveston Bay, Texas. *Contriv. Mar. Sci.*, 28, 109~121.
- Steele, J.H. 1974. *The Structure of Marine Ecosystems*. Cambridge, Mass., Harvard University Press, pp. 1~128.
- Sugawara, Y. and K. Okoshi. 1991. An important problem for oyster farming in enclosed coastal waters. *Mar. Pollut. Bull.*, 22, 271~274.
- Suschenya, L.M. 1970. Food rations, metabolism and growth of crustaceans. In *Marine Food Chains*, J.H. Steele, ed. University of California Press, Berkeley, CA.
- Walne, P.R. 1972. The influence of current speed, body size and water temperature on the filtration rate of five species of bivalves. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 52, 345~374.

---

2002년 1월 18일 접수

2002년 7월 11일 수리