

유속조건에 따른 수중 생태계내 소형어류의 동물플랑크톤 포식 행동 변화에 관한 연구

박배경 · 박석순[†]

이화여자대학교 공과대학 환경학과

Effect of Water Velocity on Foraging Behavior of Planktivore on Zooplankton in Aquatic Ecosystems

Bae Kyung Park · Seok Soon Park[†]

Department of Environmental Science and Engineering, College of Engineering, Ewha Womans University

(Received 8 November 2004, Accepted 9 December 2004)

Abstract : Foraging behaviour of false dace, *Pseudorasbora parva*, was investigated in water flowing at various velocities with the existence of a cavity for rest. The pursuit comprised three succeeding processes such as, approaching, chasing and attacking. Angles between the fish body and the water flow direction and swimming speeds increased in the latter stages of approaching, chasing and attacking. All pursuit angles, swimming speeds and distances increased with flow velocity and peaked at the flow velocity of 7 cm/sec. At higher velocities, however, the fish avoided the use of much energy against the large drag force. The probability of capture and the feeding rate steadily decreased with increasing flow velocity. Under the fast flow, the fish adjusted their swimming speed to get the optimum velocity relative to the flowing water for the energetic budget. Fish spent more time in the cavity as flow velocity increased to avoid the energy expenditure necessitated by the high velocity.

keywords : Aquatic ecosystem, Flowing water environment, Focal velocity, *Pseudorasbora parva*, Saltatory searching

1. 서론

수중생태계를 구성하는 각각의 영양단계의 특성과 상호 작용을 연구하는 것은 수중생태계의 보호 측면에서 매우 중요하다(Asaeda et al., 2001, Eggers, 1977). 특히, 소형어류(planktivore)는 수중생태계 먹이구조에서 중간부분에 위치하여 상·하 영양단계에 영향을 미치고 있으며, 이러한 이유로 인해 일부 소형어류는 생물학적인 방법을 통해 수질개선을 도모하는 생물조절(biomanipulation) 분야에서도 가장 중요한 인자로 이용되고 있다(Kasprzak et al., 2002; Mehner et al., 2002). 따라서 플랑크톤섭식을 포함하는 소형어류가 먹이를 포획하는 특성 및 효율에 관한 연구는 수중생태계의 균형 및 변화에 대한 분석, 그리고 예측을 위해 매우 중요하나 이들 인자들은 어류의 서식환경에 의해 변화하는 등 복잡한 특성을 보인다(Lazzaro, 1987).

하천환경에서 유속은 여러 가지 서식처 환경중 어류의 행동을 결정시키는 주된 요소가 되며, 특히 먹이를 인식하고 공격하는 반응범위(reaction field) 및 먹이 섭취율(feeding rate)에 영향을 미친다. 다양한 유속환경에서 먹이를 섭취할 수 있는 능력의 특성은 상위 포획자(대형어류)로

부터 도망갈 수 있는 능력을 포함하는 것까지 고려하면서 서식처를 결정하는 중요한 요소로 작용한다(Flore et al., 1998; Flore et al., 2000).

지난 수십년동안 많은 연구자들은 이러한 어류의 행동특성에 대해 연구해 왔다. 그러나 대부분의 연구가 연어와 grayling같은 대형어류에 의해 이루어져 왔으며 수체내의 플랑크톤 및 수질에 직접 관여하는 소형어류(주로, 플랑크톤 섭식 및 잡식성 어류)에 대한 연구는 적었다. 따라서 이들 어류들의 행동특성에 대한 구체적인 연구는 아직도 부족한 편이며, 특히 하천에서 서식하는 어류에 대한 연구는 더욱 진행되고 있지 않은 실정이다(Asaeda et al., 2002; Hughes, 1992; Kaufmann, 1990; Kiflawi et al., 1997). 플랑크톤섭식 어류가 수중생태계의 동물플랑크톤 양에 많은 영향을 미치며 이것이 다시 수질문제를 유발하는 것을 고려할 때, 이들 어류의 행동특성을 파악하는 것은 수중생태계 및 수질관리 측면에서 중요한 의미를 가진다(Lazzaro, 1987).

따라서 본 연구에서는 소형어류인 참붕어(false dace, *Pseudorasbora parva*)를 이용하여 여러 가지 유속조건에 따라 잉어과 소형어류가 보이는 동물플랑크톤 포식행동과 하천내 위치선정에 관한 특성을 연구하였다. 이러한 결과는 하천의 유속에 따른 서식환경에 따라 소형어류가 어떠한 특징으로 먹이 포식행동을 전환하며 이를 통해 에너지수지

[†] To whom correspondence should be addressed.
ssp@ewha.ac.kr

의 균형을 유지하는가에 대한 중요한 자료로 활용될 것이다.

2. 재료 및 방법

본 실험에 이용된 참붕어(false dace)는 다양한 물 환경에서 서식하는 소형어류이며(김 등, 2001; Okuda et al., 1996) 먹이환경에 따라 동물 플랑크톤을 포함한 저서생물, 곤충 등 다양한 먹이를 포식하는 잡식성 어류로 알려져 있다. 참붕어는 수중생태계에서 동물플랑크톤의 존재에도 많은 영향을 미치는 것으로 보고되고 있으나(Manatunge, 1999) 포식행동 특성에 관한 연구는 활발히 진행되어 있지 않다.

2.1. 실험방법

하천유속에 따른 연구대상 어류의 행동특성을 살펴보기 위해서 본 연구에서는 2.5, 5, 7, 11, 16, 18.5 cm/sec 등의 6가지 유속조건에서 실험을 실시하였다. 실험수조는 Fig. 1에서 보는 바와 같이 400×80×80 cm 크기의 아크릴 재질로 만들었으며, 물은 펌프를 통해 지속적으로 순환되도록 설치하였다. 수심은 30 cm를 유지하였으며 수조안에는 보호지(shelter)를 만들어 유속에 따른 소형어류의 에너지 소모를 조절할 수 있는 정체지역을 조성하였다. 실험수조위에 할로겐램프를 설치하여 2000 lux의 빛강도를 유지하였으며 실험수조의 바닥 및 벽면에 1 cm의 간격을 갖는 격자 측정판을 설치하여 향후 어류의 행동특성 분석을 위한 단위로 이용하였다. 실험수조의 외부는 검고 짙은 커튼으로 처리하여 외부스트레스에 따른 오류를 방지하였다. 수온은 실온(20~22°C)을 유지하였으며 용존산소는 90% 이상을 유지하였다.

본 연구에서는 6.0~8.0 cm의 크기를 보이는 참붕어를 사용하였으며, 먹이는 *Daphnia pulex*를 이용하였다. 실험전에는 먹이를 주지 않는 상태에서 2일 정도 시간을 주어 새로운 환경에 적응할 수 있도록 하였으며, 각각의 실험이 종료된 후에는 다른 참붕어를 이용하여 동일한 적응시간을

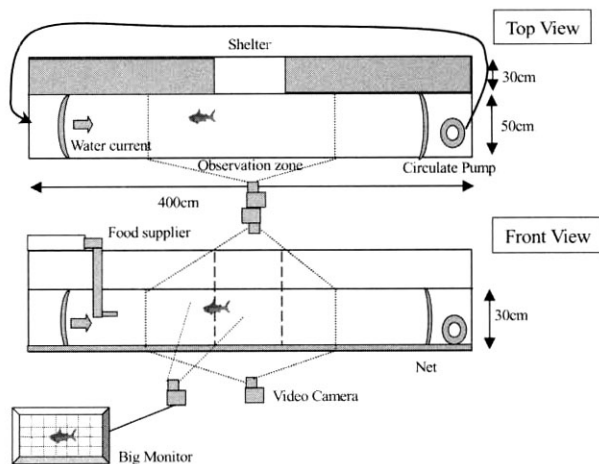


Fig. 1. Experimental setup.

거쳐 다른 조건에서의 실험을 실시하였다. 먹이는 자동 주입기에 의해 자동적으로 실험조건이 유지되도록 하였으며 먹이밀도는 27 개체수/m²/sec를 유지하였다. 각각의 실험은 30분간 진행되었으며 실험후에는 수조내 모든 먹이를 제거한 후 새로운 상태에서 다시 시작하였다. 모든 실험조건은 5회 반복 수행하였으며 실험결과에 오류를 미치는 자료는 제거한 후 자료 분석을 실시하였다.

자료분석을 위한 물고기의 행동(이동거리 및 시간)은 실험수조 정면 및 상부, 그리고 연구대상 어류의 주위를 관측한 3대의 비디오카메라(SONY, DVBK-W200)를 이용하여 3차원으로 측정하였으며 모든 분석에 대하여 0.033 sec의 시간단위로 기록하여 분석하였다.

2.2. 자료분석

참붕어는 서식환경조건에 따라 먹이를 탐색하는 방법을 전환하는데 정체수체 환경에서는 순항형 탐색형태의(cruising search) 포식특성을 보이나, 유속이 있는 조건에서는 먹이를 탐색하는 동안 빈번하게 순간적으로 정지하며 먹이를 찾는 saltatory 포식 특성을 보인다(Asaeda et al., 2002). Browman and O'Brien(1992)은 1회 먹이 공격시 보이는 물고기 행동의 단계를 Fig. 2에서 제시한 바와 같이 다음의 5가지 순차적인 단계로 구분하고 있는데 이는; (1) 먹이를 인식하기 위해 이동하다가 순간적으로 자주 멈추는 순간 멈춤 단계(stop-and-waiting stage) (2) 먹이를 추적하는 3단계(approach, chase, and attack stage) (3) 먹이섭취후의 유영단계(gliding stage) (4) 다른 먹이를 찾기 위한 이동단계(moving stage) (5) 휴식단계(resting) 등이다. 추적단계에서는 물고기가 먹이까지 이동하는 동안 먹이 역시 이동함으로써 점점 진행방향을 전환하게 되는데, 이때의 각각의 단계에서 나타나는 각도는 Asaeda 등(2002)이 제시한 방법에 의해 계산하였다.

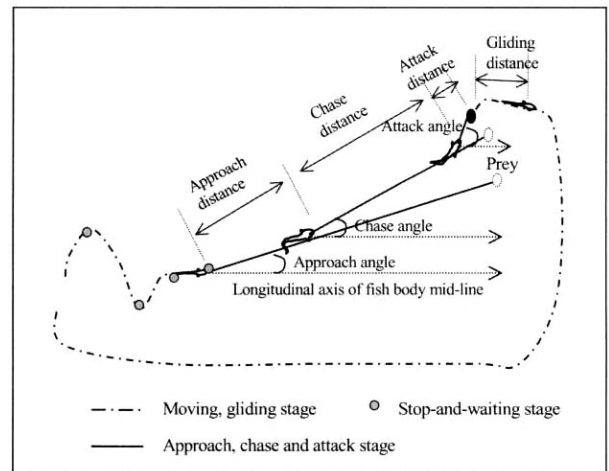


Fig. 2. Predation cycle of false dace.

3. 결과 및 고찰

3.1. 먹이 탐색 및 포식행동

Fig. 3에 먹이추적과정에서 유속조건에 따른 각각의 단계에서의 이동거리 및 각도, 그리고 속도를 제시하였다. 유속 변화와 상관없이 물고기는 가장 작은 각도로 먹이에 접근하였으며 돌진(chase)단계와 공격(attack)단계에는 점점 그 각도가 증가하였다. 모든 단계에서의 각도는 유속조건이 7 cm/sec일 때 가장 컸으며 그 이상과 이하의 유속조건에서 감소하였다. 물고기가 먹이를 향해 접근할 때, 접근(approach)각도는 유속조건 7 cm/sec에서 최대를 보이다 그 이상의 유속조건에서는 현저히 감소하는 경향을 보였는데 이는 유속이 빠른 상태에서는 물 흐름방향의 측면으로 진행할 때 마찰 저항력에 의한 에너지 소모가 커지기 때문에 작은 각도에서 먹이를 인식하고 접근하기 때문이라 사료된다.

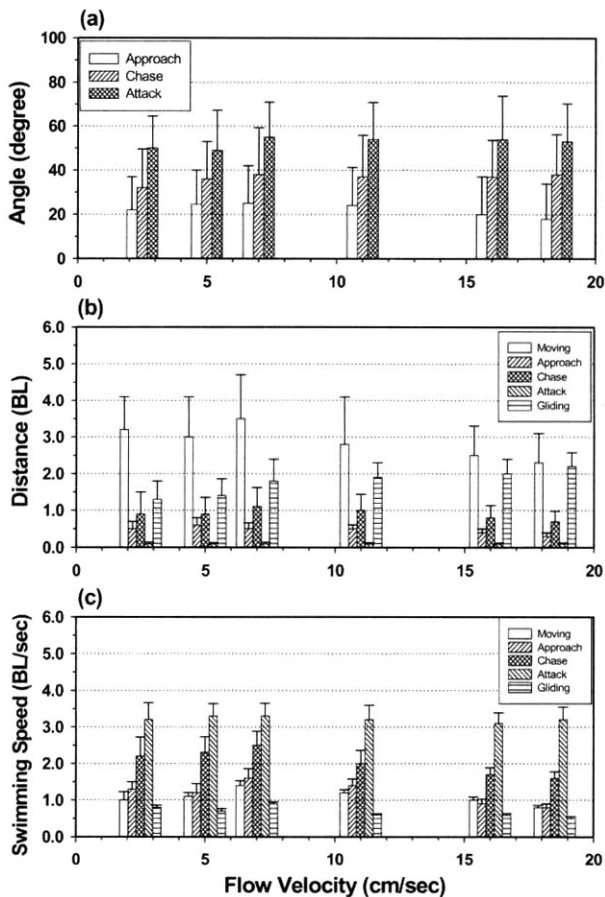


Fig. 3. Mean pursuit angles, swimming distances and speed of false dace for each stage of pursuit versus flow velocity. Vertical bars represent +1SD.

접근거리는 일반적으로 돌진거리보다 짧았으며, 전 단계에 걸쳐 유속이 7 cm/sec까지는 증가하였으나 이보다 유속이 증가하면 이동거리는 감소하였다(특히 접근거리).

이는 유속이 빠를수록 에너지 보존을 위해 먹이를 향해 먼저 접근하지 않고 어느 정도의 거리를 기다리는 행동을 하기 때문이다. 그러나 유속조건에 관계없이 공격거리는 0.6±0.2에서 0.8±0.4 cm의 범위를 보였는데 이는 아마도 물고기가 유속이 있는 상황에서 작은 먹이를 향해 정확하게 공격할 수 있는 거리로 판단된다. 먹이의 위치를 인식하기 위해 물고기는 반복적으로 짧은 거리의 이동과 멈춤을 반복하였다. 이때의 이동거리는 7 cm/sec 조건까지는 증가하였으나 그 이상의 유속조건에서는 감소하였다. 이는 빠른 유속조건에서 물고기가 긴 거리를 이동하지 않는 것을 의미한다. 유평거리는 비록 7 cm/sec에서 최대치를 보였으나 빠른 유속조건에서 일반적으로 긴 거리를 보였다.

수영속도는 공격, 돌진, 이동, 접근, 유평의 순으로 나타났다. 이동과 추적속도는 7 cm/sec까지 점차적으로 증가하다 빠른 유속조건에서 현저하게 감소하였다. 이러한 것으로 볼 때, 물고기는 빠른 유속환경에서는 느리게 이동하여 마찰 저항력에 의한 과대한 에너지 소모를 피하는 것으로 나타났다. Stahlberg 등(1987)은 *Neomacheilus barbatulus*가 특정 유속조건을 중심으로 그 이상과 이하의 조건에서 각도, 이동거리, 수영속도 등이 감소한다고 보고하였는데 이는 본 연구의 결과와 일치하는 것이다.

먹이 포식과정에서 유속조건에 따른 각각의 단계에서 소요된 시간의 특성은 Table 1에 제시하였다. 먹이를 인식하기 위한 순간 멈춤(stop-and-waiting)에 소요된 시간은 7 cm/sec의 유속조건까지는 증가하다 그 이상의 유속조건에서는 감소하였는데, 이는 느린 유속에서 먹이를 보다 정확하게 인식하고 공격하기 위해 준비단계에 시간을 소모했기 때문이라 사료된다. 유속이 빠른 경우에는 유속에 의한 에너지 소모가 증가하기 때문에 에너지 보존을 위해 휴식시간이 최대를 보였다(전체 포식행동중 휴식시간이 약 56% 차지). 물고기가 보호지 밖에서 행동하는 시간은 7 cm/sec 조건을 저점으로 현저한 감소를 보였다.

1회의 먹이 포식사이클(predation cycle)에서 먹이를 인식하기 위해 순간적으로 멈추는 횟수는 유속이 증가할수록 증가하였는데 이는 빠른 유속조건에서 먹이가 빠르게 이동하고 움직임도 심하기 때문에 자주 먹이를 인식하기 위해 멈추기 때문이라 판단된다.

Table 1. Percentage of time spent on each component in one predation cycle for false dace with various flow velocities.

Percentage of time spent	Flow Velocity (cm/sec)					
	2.5	5	7	11	16	18.5
Total moving	79.7±0.1	75.2±7.0	73.0±9.9	61.1±11.2	51.6±22.6	31.2±16.8
Stop-and waiting	20.4±3.3	23.8±6.8	22.7±5.9	20.4±4.4	18.7±3.3	12.4±2.5
Resting	0.5±0.1	0.9±0.4	4.2±4.0	18.3±6.8	29.6±15.1	56.0±11.5
Number of stop-and-waiting per one predation cycle	18.5±0.9	24.4±0.8	23.2±1.0	29.7±0.9	39.9±1.4	55.4±2.1

3.2. 먹이 섭취율 및 성공률

Fig. 4는 각각의 유속조건하에서 먹이를 섭취하는 성공률과 섭취율을 나타낸 것이다. 공격성공율은 최저 유속조건에서 99%로 높게 나타났으나 최대 유속조건(18.5 cm/sec)에서는 34%로 현저히 감소하였다. 이는 유속이 빠를수록 먹이도 빠른 속도로 유하하고 심하게 움직이기 때문에 성공률이 낮아지기 때문이다. 유속조건에 따른 먹이 섭취율은 7 cm/sec의 유속조건까지 최대를 보이다 그 이상의 유속조건에서는 감소하는 특성을 보였다. 일반적으로 먹이는 낮은 밀도를 가지기 때문에 물의 흐름과 난류에 의해 유하하면서 요동치게 되며 유속이 증가할수록 그 움직임은 더욱 빨라진다. Lazzaro(1987)는 물고기는 먹이가 적절한 움직임을 보일 때, 보다 먹이를 쉽게 인식하고 활발하게 공격한다는 것을 보고하였다. 이러한 관점에서 볼 때, 참붕어는 유속조건 7 cm/sec까지가 먹이인식의 용이성과 유속에 따른 마찰저항력이 적절한 균형을 이루어 먹이를 쉽게 공격할 수 있는 조건이라 판단된다.

4. 결론

본 연구는 참붕어의 하천유속에 따른 먹이 포식특성을 살펴보기 위해 다양한 유속조건에서 포식행동 형태, 헤엄속도, 먹이 섭취율 등의 연구를 실시하였다. 참붕어는 유속이 있는 환경에서는 saltatory 형태의 포식특성을 보였다.

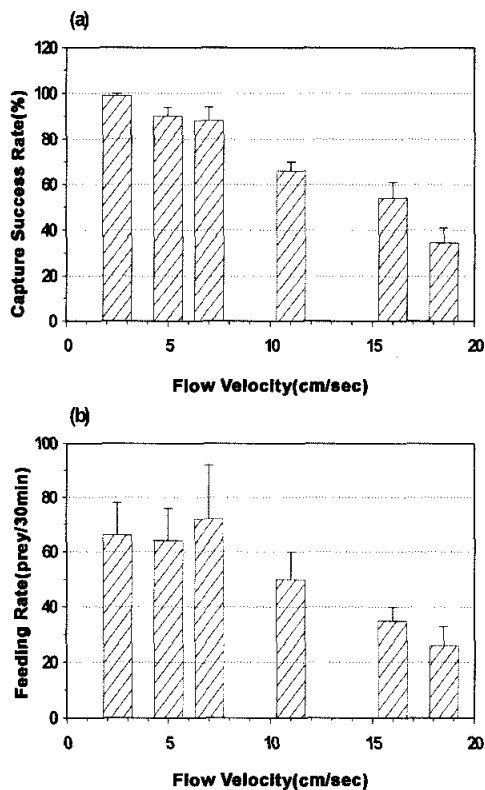


Fig. 4. Prey capture success rate and mean feeding rate as a function of flow velocity. Vertical bars represent +1SD.

먹이 섭취율은 유속이 7 cm/sec일 때까지 최대치를 보이다 그 이상의 유속조건에서 현저히 감소하는 것으로 나타났다. 이는 적절한 유속 조건에서 물고기가 먹의 포식 행동의 전환을 통해 효율을 높인 결과라 판단된다. 먹이를 섭취하기 위한 추적과정에서 물고기는 유속이 증가할수록, 비록 공격단계에서는 그 각도가 증가하여도 마찰력을 최소화하기 위해 작은 각도로 먹이에 접근하는 것을 알 수 있었다.

모든 물고기의 이동거리 및 헤엄속도는 7 cm/sec의 유속조건까지는 점차 증가하는 경향을 보이다 그 이상의 유속조건에서는 현저히 감소하는 결과를 보였으며 이로 인해 먹이 섭취율도 유사한 경향을 보였다. 이는 참붕어와 같이 시각적인 능력을 통해 먹이를 섭취하는 종들의 경우, 먹이가 적절하게 움직이며 유하할 때, 먹이를 쉽게 인식하고 공격하는 것을 의미한다. 흐르는 유속에서 먹이를 추적하면 정체수체에 비해 에너지는 많이 소모되나 먹이의 인식이 보다 용이하고 공격효율이 증가하여 에너지 획득도 용이해지기 때문이다. 이러한 이유로 볼 때, 참붕어는 7 cm/sec내외의 유속조건이 Fore 등(1998)이 제시한 focal velocity인 것으로 판단되며 따라서 정체수체와 더불어 하천환경에서 약간의 유속을 보이는 곳도 서식처로서 좋은 환경이 될 수 있을 것으로 판단된다.

사 사

본 연구는 교육인적자원부 BK21 “지표수 환경관리 시스템 연구” 사업의 일부 지원으로 수행되었습니다. 연구지원에 감사드립니다.

참고문헌

- 김익수, 양현, 전북 부안댐 어류군집의 변화, *한국생태학회지*, **24**(1), pp. 45-50 (2001).
- Asaeda, T., Priyadarshana, T., and Manatunge, J., Effects of satiation on feeding and swimming behaviour of planktivores, *Hydrobiologia*, **443**, pp. 147-157 (2001).
- Asaeda, T., Park, B. K., and Manatunge, J., Characteristics of reaction field and reactive distance of a planktivore, *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae), in various environmental conditions, *Hydrobiologia*, **489**, pp. 29-43 (2002).
- Browman, H. I. and O'Brien, W. J., The ontogeny of search behaviour in the white crappie, *Pomoxis annularis*, *Environmental Biology of Fishes*, **34**, pp. 181-195 (1992).
- Eggers, D. M., The nature of prey selection by planktivorous fish, *Ecology*, **58**, pp. 46-59 (1977).
- Flore, L. and Keckeis, H., The effects of water current on foraging behaviour of the reophilic cyprinid, *Chondrostoma nasus*, during early ontogeny: evidence of a trade-off between energetic benefit and swimming costs, *Regul. Rivers Res. Manage.*, **14**, pp. 141-154 (1998).
- Flore, L., Reckendorfer, W., and Keckeis, H., Reaction field, capture field, and search volume of 0+ nase: effects of

- body size and water velocity, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **57**, pp. 342-350 (2000).
- Hughes, N. F., Selection of positions by drift-feeding salmonids in dominance hierarchies: Model and test for Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in Subarctic Mountain Stream, Interior Alaska, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **49**, pp. 1999-2008 (1992).
- Kasprzak, P., Benndorf, J., Mehner, T., and Koschel, R., Biomanipulation of lake ecosystems: an introduction, *Freshwater Biol.*, **47**, pp. 2277-2281 (2002).
- Kaufmann, R., Respiratory cost of swimming in larval and juvenile cyprinids, *J. Exp. Biol.*, **150**, pp. 343-366 (1990).
- Kiflawi, M. and Genin, A., Prey flux manipulation and the feeding rates of reef-dwelling planktivorous fish, *Ecology*, **78**, pp. 1062-1077 (1997).
- Lazzaro, X., A review of planktivorous fishes: their evolution, feeding behaviors, selectivities, and impacts, *Hydrobiologia*, **146**, pp. 97-167 (1987).
- Manatunge, J., *Analyzing visual predation in aquatic ecosystems incorporating environmental variables and its top-down effect on trophic relations*, PhD thesis, Saitama University, Japan, p. 126 (1999).
- Mehner, T., Benndorf, J., Kasprzak, P., and Koschel, R., Biomanipulation of lake ecosystems: successful applications and expanding complexity in the underlying science, *Freshwater Biol.*, **47**, pp. 2453-2465 (2002).
- Okuda, S., Shibata, T., Shimatani, Y., Mizuno, N., Yajima, M., and Yamagishi, T., *Cyclopedia of River Biota*, Sankaido Publishers, Japan, p. 346 (1996).
- Stahlberg, S. and Peckmann, P., The critical swimming speed of small teleost fish species in a flume, *Arch. Hydrobiol.*, **110**, pp. 179-193 (1987).