

# 위내용물 분석과 안정동위원소 분석을 이용한 겨울철 동해 북부 연안에 출현하는 명태(*Gadus chalcogrammus*)와 대구(*G. macrocephalus*)의 먹이분할 연구

박주면\* · 정해근<sup>1</sup> · 이충일<sup>2</sup> · 박현재<sup>2</sup>

한국해양과학기술원 독도전문연구센터, <sup>1</sup>국립수산과학원 동해수산연구소 자원환경과,  
<sup>2</sup>강릉원주대학교 해양생태환경학과

**Winter Food Resource Partitioning between Sympatric *Gadus macrocephalus* and *G. chalcogrammus* in the Northern Coast of East Sea, South Korea Inferred from Stomach Contents and Stable Isotopes Analyses by Joo Myun Park\*, Hae Kun Jung<sup>1</sup>, Chung Il Lee<sup>2</sup> and Hyun Je Park<sup>2</sup>** (Dokdo Research Center, Korea Institute of Ocean Science and Technology, Uljin 36315, Republic of Korea; <sup>1</sup>Fisheries Resources and Environment Research Division, East Sea Fisheries Research Institute, National Institute of Fisheries Science, Gangneung 25435, Republic of Korea; <sup>2</sup>Department of Marine Ecology and Environment, Gangneung-Wonju National University, Gangneung 25457, Republic of Korea)

**ABSTRACT** This study investigated dietary habits and intra- and inter-specific food resource partitioning of co-occurring walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*) and Pacific cod (*G. macrocephalus*) from the waters off the north-eastern coast of South Korea using stomach contents and stable isotopes ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ) analyses. Both species are mesopelagic carnivores that consumed mainly benthopelagic crustaceans, but teleosts were also abundant in the diet of Pacific cod. Non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination and permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) of dietary data revealed significant intra- and inter-specific dietary differences, i.e., food resource partitioning. Nitrogen stable isotope values ( $\delta^{15}\text{N}$ ) were similar between walleye pollock and Pacific cod, but carbon stable isotope values ( $\delta^{13}\text{C}$ ) were significant different, suggesting different trophic positioning. Canonical analysis of principal coordinate (CAP) ordination plot further demonstrated that differences in the type and range of prey ingested by the two species contributed such an inter-specific difference in the diet compositions. Ontogenetic changes in diet compositions were evident. As walleye pollock, they preyed more upon carid shrimps and cephalopods, but no such trend was observed in the diets of Pacific cod. While stable isotope values indicated that large-sized specimens of both species were significantly enriched in  $^{15}\text{N}$  relative to smaller conspecifics thus supporting these data. Consequently, in this study, both methodologies, i.e., stomach contents and stable isotope analyses, provided evidence of inter- and/or intra-specific dietary segregations and trophic niche partitioning between co-occurring walleye pollock and Pacific cod off eastern Korean waters.

**Key words:** Resource partitioning, stomach contents, stable isotope, Gadidae, East Sea

## 서 론

저자 직위: 박주면 (책임연구원), 정해근 (해양수산연구사), 이충일 (교수), 박현재 (부교수)

\*Corresponding author: Joo Myun Park Tel: 82-54-780-5344,  
E-mail: joomyun.park@kiost.ac.kr

해양생태계에서 동소종(Sympatric species)은 종종 서식지 내 공간과 먹이자원을 공유하면서 서식한다(Platell and Potter,

2001; O'Shea *et al.*, 2013). 해양생태계에서 군집구조를 조절하는 요인 중 먹이자원의 분할과 생태지위 분리는 군집 생태를 이해하는 기본적인 과정이며, 동일 서식지에서 유사종의 공존을 가능하게 하는 요인이다(Ross, 1986; Platell and Potter, 1999). 다양성이 높고 생태지위가 복잡한 자연생태계는 일반적으로 외력에 대하여 큰 복원력을 보여준다(Elmqvist *et al.*, 2003). 따라서 공존하는 어종 간 먹이자원의 이용과 분할은 생태지위 분리의 기본적인 메커니즘이고(Gerking, 1994; Duarte and García, 1999), 이러한 연구는 생태계의 보존과 지속가능성을 위한 관리 접근법 개발에도 유용하게 이용된다(Micheli and Halpern, 2005; Greenstreet and Rogers, 2006).

대구과 어류(Gadiformes: Gadidae)는 전형적인 한해성 어종으로 주로 북반구의 극지방 또는 고위도 해역에 분포하며, 일부 종은 남반구 고위도 해역에 분포한다(Froese and Pauly, 2022). 우리나라에서 대구과 어류는 총 4종이 출현하는 것으로 알려져 있다(MABIK, 2021). 이 중 명태(*Gadus chalcogrammus*)와 대구(*G. macrocephalus*)가 가장 많이 출현하며 모두 중요한 상업성 어종으로 어획된다(Kim *et al.*, 2004). 명태와 대구는 북태평양 연안에 넓게 분포하는 저서성 어류이다(Froese and Pauly, 2002). 북태평양에서 명태와 대구는 유사한 분포범위, 분포수심, 서식형태를 가지고 있지만(Froese and Pauly, 2022), 우리나라에서 명태는 주로 동해 강원도 연안에 분포하고, 대구는 동해 전 연안과 남해 및 서해까지 더 넓은 분포범위를 보인다(Kim *et al.*, 2005).

명태와 대구의 섭식생태에 관한 연구는 전 세계적으로 다수 보고되었다(e.g., Albers *et al.*, 1985; Yamamura *et al.*, 2002; Adams *et al.*, 2007; Urban, 2012; Park *et al.*, 2021). 국내에서는 동해 연안에 출현하는 명태와 강원도 주문진 주변해역에 출현하는 대구의 섭식생태에 관한 연구가 보고되었다(Yoon *et al.*, 2012; Ko *et al.*, 2020). 국외에서 Urban *et al.* (2012)은 알래스카 남부해역에 출현하는 명태와 대구의 섭식생태를 연구하였고, 두 어종이 다른 종류의 먹이를 섭식하고 있음을 보고하였다. 또한, Knickle and Rose (2014)는 위내용물 분석과 안정동위원소 분석을 이용하여 캐나다 동부 Newfoundland 연안에 동시에 출현하는 대구과 어류 두 종(Atlantic cod, *Gadus morhua* and Greenland cod, *Gadus ogac*)의 섭식생태지위 분할 연구를 하였고, 두 종이 서로 다른 기원에서 유래한 먹이원을 섭식하는 것으로 보고하였다. 같은 지역에서 출현하는 분류학적 유사종들은 서식지 내 제한된 먹이자원을 공유하거나 분할하여 이용한다(e.g. Kwak *et al.*, 2005; Huh *et al.*, 2016; Park *et al.*, 2017). 동해 연안에서 명태와 대구가 종종 서식지를 공유하며 동시에 출현하지만 지금까지 국내에서 두 종이 어떻게 먹이자원 또는 생태지위를 분할하는지에 대한 연구는 없었다.

지금까지 해양생태계 먹이망에서 어종 간 섭식관계에 대한 연구는 주로 소화관내용물 분석 또는 안정동위원소 분석을 이용하

여 수행되었지만, 각각 개별 방법을 이용하여 연구한 경우가 대부분이다. 소화관내용물 분석은 짧은 기간 섭식한 먹이생물을 분석하는 것으로 먹이 선택에 따른 소화정도(soft vs. hard prey)에 영향을 많이 받는다(Cortés, 1997). 반면 비교적 최근에 이용되고 있는 안정동위원소 분석은 오랜 기간 포식자의 먹이선택을 더 정확하게 반영할 수 있다(Bearhop *et al.*, 2004). 포식자가 먹이를 섭식할 때 먹이생물의 탄소( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) 및 질소( $\delta^{15}\text{N}$ ,  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) 동위원소 비율은 포식자 체내에 통합되어 몇 주에서 몇 달까지 누적된 섭식상태를 반영한다(Buchheister and Latour, 2010). 따라서 안정동위원소는 포식자의 성장과 생산을 촉진하는 데 직접적인 영향을 미치는 먹이원을 설명할 수 있고 저서 또는 표층 기원 영양 경로를 구별하는 데 유용하다(Fry, 2006). 그러나 안정동위원소 분석은 소화관내용물 분석과 같이 먹이원의 분류학적 정보를 제공하지 못한다. 예를 들어 동위원소 값이 유사한 다른 분류군의 먹이생물을 섭식하였을 경우 안정동위원소 분석에 의해 먹이종류를 구별할 수 없다. 따라서 해양생태계 영양생태와 먹이망 연구를 위해 소화관내용물 분석과 안정동위원소 분석의 조합을 통한 연구가 증가하고 있는 추세이다(e.g. Lin *et al.*, 2007; Cresson *et al.*, 2014; Knickle and Rose, 2014; Park *et al.*, 2017). 그러나 국내에서 두 방법을 통합하여 영양생태를 해석한 연구는 거의 없는 실정이다.

본 연구는 겨울철 우리나라 동해 북부에 출현하는 명태와 대구의 위내용물 분석과 안정동위원소 분석을 통하여, 1) 명태와 대구의 주요 먹이생물을 파악하고, 2) 체장군에 따른 위내용물 조성의 차이를 파악하며, 3) 종내 또는 종간 먹이자원과 생태지위에서 어떤 차이가 있는지 조사하였다. 본 연구 결과는 향후 우리나라 동해 연안 상위생태계 기능을 파악하고 조사해역 어류 군집의 영양생태를 연구하기 위한 중요한 자료가 될 것이다.

## 재료 및 방법

### 1. 연구지역 및 시료채집

본 연구에서 사용된 명태(Walleye pollock, *Gadus chalcogrammus*)와 대구(Pacific cod, *G. macrocephalus*) 시료는 2018년 1월 우리나라 동해 북부(고성 아야진) 주변해역의 수심 80~250 m 사이에서 저층자망을 이용하여 채집하였다(Fig. 1). 명태와 대구 시료는 조사해역 내에 2지점을 선정하여 저층자망(bottom gill net, 길이×높이×폭: 75 m×2 m×13폭, 망목: 90 mm)을 24시간 동안 설치한 뒤 어구에 채집된 어류를 수거하였다. 채집된 시료는 현장에서 냉장 보관하여 실험실로 운반한 뒤 실험실에서 각 개체의 전장(total length, TL)과 체중을 각각 mm와 g 단위까지 측정하였다. 측정된 개체는 위 부분을 분리한 뒤 위내용물 분석 전까지 70% 에탄올에 보관하였다.

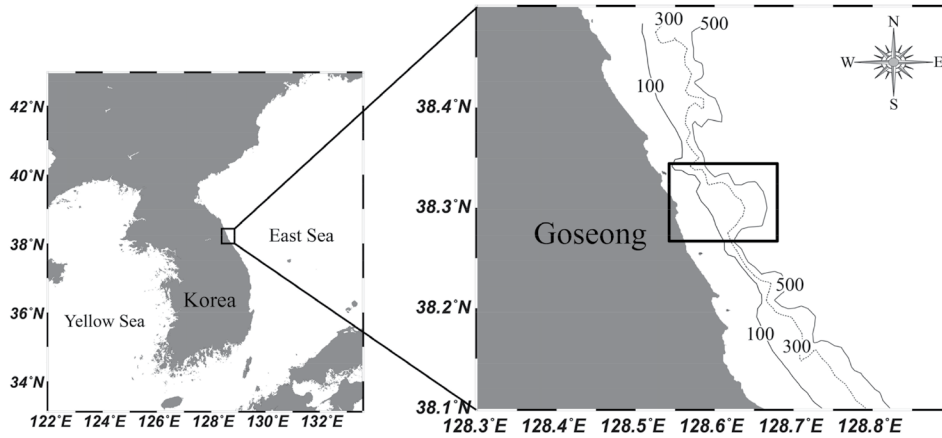


Fig. 1. Location of study area in the north-eastern coast of South Korea. Samples were collected within boxed area.

### 2. 위내용물 분석

각 개체는 위 부분을 해부현미경 아래에서 해부가위와 핀셋을 이용하여 절개한 뒤, 먹이생물을 종류별로 구분하였다. 발견된 먹이생물을 가능한 종(species) 수준까지 분류하였으며, 소화가 진행되어 분류가 어려울 경우 과(family) 또는 목(order) 수준으로 나타났다. 위내용물에서 발견된 모든 먹이생물은 종류별로 개체수와 전체 중량을 측정하였다. 위내용물 분석 결과는 각 먹이생물 별로 출현빈도(%F)와 중량비(%W)의 평균 백분율로 나타났다(Hyslop, 1980). 명태와 대구 위내용물에서 발견된 일부 먹이생물은 분쇄되어 있거나 소화가 진행되어 정확한 개체수 산정이 힘들었기 때문에 개체수비(%N)는 먹이생물 정량화에서 제외하였다. 많은 어류 섭식생태 연구에서 체장별 위내용물 조성의 변화는 성숙체장을 기준으로 미성숙개체(immature)를 작은 체장군, 성숙개체(mature)를 큰 체장군으로 구분하여 각 체장군(size class)에서 먹이 분류군의 조성을 분석하였다(e.g. Alcaraz and García-Berthou, 2007; Park *et al.*, 2017; Park and Huh, 2018). 동해에서 출현하는 명태의 성숙체장은 35.3~39.0 cm TL, 대구는 56.3 cm TL으로 알려져 있고(Cha *et al.*, 2007; Lee *et al.*, 2019), 대구는 대부분 미성어가 채집되어 성숙도에 따라 먹이 변화를 분석하기 어려웠다. 따라서 본 연구는 전체 채집된 개체의 체장범위(16.1~53.6 cm TL) 내에서 중간 체장인 35.0 cm TL을 기준으로 작은 체장군(small size class)과 큰 체장군(large size class)으로 구분하여 먹이 분류군 조성 변화를 분석하였다(see also Fig. 2).

### 3. 안정동위원소 분석

명태와 대구 체내의 탄소( $\delta^{13}C$ ) 및 질소( $\delta^{15}N$ ) 안정동위원소 분석을 위하여 각 종별 크기에 따라 무작위로 12개체를 선정하였다. 선정된 각 개체는 등쪽 근육을 떼어내어 RO (reverse

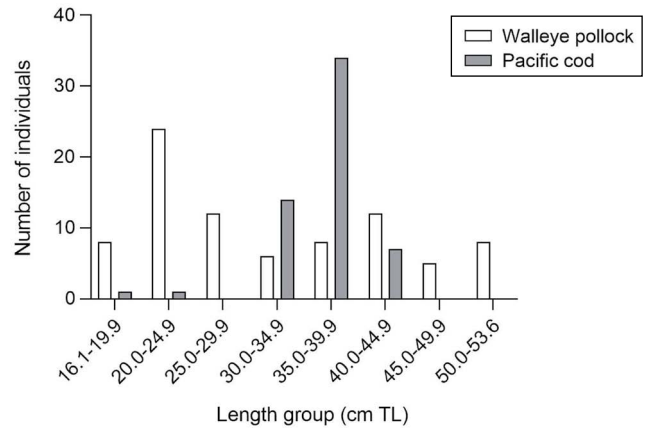


Fig. 2. Size distributions of walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*) and Pacific cod (*G. macrocephalus*) in 5 cm length intervals.

osmosis) water에 세척한 뒤 건조기에서 50°C로 72시간 동안 완전 건조하였다. 어류의 백색 등근육(white dorsal muscle tissue)은 안정동위원소비 값 변동에 영향을 미치는 지질 함량이 낮기 때문에 상기 방법으로 분석 시료를 준비하였다(Pinnegar and Polunin, 1999). 건조된 근육 시료는 막자(pestle)와 사발(mortar)을 이용하여 미세하게 분쇄한 뒤 1~2 mg을 덜어내어 tin capsule에 포장하였다. 준비된 분석시료는 안정동위원소 질량분석기(CF-IRMS; IsoPrime 100, Cheadle, UK)에 연결된 CHN elemental analyzer (vario MICRO cube, Hanau, Germany)를 이용하여 분석하였다. 분석 결과는 다음과 같이 각각 탄소(Pee Dee Belemnite)와 질소(atmospheric N<sub>2</sub>) 동위원소  $\delta$  표기법으로 나타났다.

$$\delta X(\text{‰}) = \left[ \left( \frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} \right) - 1 \right] \times 10^3$$

여기서 R<sub>sample</sub>는 표본에서 <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C 또는 <sup>15</sup>N/<sup>14</sup>N의 비율, R<sub>standard</sub>

는 Pee Dee Belemnite와 대기(N<sub>2</sub>)에서 <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C 또는 <sup>15</sup>N/<sup>14</sup>N의 비율이다.

#### 4. 자료 분석

본 연구에서 분석한 어류의 개체수가 명태와 대구의 섭식생태를 설명하기 위한 충분한 표본인지 판단하기 위하여 먹이누적곡선을 통하여 분석하였다(Ferry and Cailliet, 1996). 분석을 위해 먹이생물이 발견된 개체들의 순서를 10번 무작위한 뒤 각각의 무작위한 순서에서 새로운 먹이 분류군에 대한 누적 먹이 분류군 수에 대하여 평균 먹이 분류군 수를 표시하였다. 먹이누적곡선이 점근선에 도달하였을 때, 위내용물 분석을 위한 적정 표본수로 간주하였다. 적어도 누적곡선 점근선에 근접한 값 이전 10개의 값이 총 먹이 분류군 수에 대하여 ±0.5일 때 적정 표본수로 간주하였다(Huveneers *et al.*, 2007).

명태와 대구 위내용물 조성의 종별 및 체장군별 차이는 non-metric multidimensional scaling (nMDS), permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA), Canonical analysis of principal coordinate (CAP)을 이용하여 분석하였다(Anderson *et al.*, 2008; Clarke and Gorley, 2015). 먹이생물 중량비(%W)는 포식자가 다른 크기(또는 중량)의 먹이생물을 섭식하였을 때 각 먹이 분류군의 상대적 중요성을 나타낼 수 있는 최적의 방법이므로 먹이생물 중량비를 이용하여 다변량분석(multivariate analysis)을 수행하였다(Hyslop, 1980). 자료 분석을 위하여 채집 종별로 같은 체장군에 속하는 개체들을 무작위로 3~5개체로 분리하여 소그룹으로 구분한 뒤, 각 소그룹에서 먹이 분류군의 평균 중량 백분율을 계산하였다. 이러한 무작위 소그룹에서 먹이 분류군의 평균값 사용은 한 개체의 위내용물 조성에서 '0'의 비율을 나타내는 먹이 분류군 수를 감소시킬 수 있어 다변량분석의 효율성을 증가시킬 수 있다(White *et al.*, 2004; Marshall *et al.*, 2008). 또한 위내용물 중 우점 먹이생물의 편향성을 감소시키기 위하여 평균 중량비 자료는 제곱근변환(square root transformation)을 실시하였고 Bray-Curtis similarity를 이용하여 유사도 매트릭스를 구축하였다(Platell and Potter, 2001).

우선 종별 및 체장군별 위내용물 조성의 차이는 nMDS 분석을 통하여 시각화하였다. 이후 명태와 대구 위내용물 조성에서 종(species, two levels), 체장군(size class, two levels) 그리고 2요인(species × size class)의 상호효과에 따른 유의성은 two-way PERMANOVA를 통하여 분석하였다. PERMANOVA는 표본 간 거리를 이용한 비모수(non-parametric) 분산분석으로, 가설을 검증하기 위하여 permutation 방법을 사용한다. PERMANOVA에서 component of variation (COV)는 각 요인의 영향 정도를 나타내는 값으로, COV가 클수록 특정 요인 또는 상호효과의 영향이 크다는 것을 의미한다. PERMANOVA의

상호효과에서 유의한 차이가 나타났을 경우 사후분석(posteriori pairwise PERMANOVA comparisons)을 통하여 종내 체장군 간 차이 및 체장군별 종간 차이의 유의성을 분석하였다. 또한, PERMANOVA 분석에서 유의한 차이는 CAP 분석을 통하여 어떤 먹이 분류군이 이러한 차이에 높은 상호연관계수(correlation coefficients)를 나타냈는지 분석하였다. 각 먹이 분류군의 상대적 기여도는 상호연관계수 0.4 이상을 나타내는 먹이 분류군을 CAP 성분축 1과 2에 나타냈다.

탄소 및 질소 안정동위원소비 값의 종간, 체장군 간 차이는 two-way analysis of variance (ANOVA)을 이용하여 분석하였다. 종과 체장군의 2요인은 고정변수(fixed effects)로 고려하였다.

위내용물 조성의 다변량분석은 PRIMER v7 multivariate statistics package (www.primers-e.com)와 PERMANOVA + add-on module을 사용하여 분석하였고(Anderson *et al.*, 2008; Clarke and Gorley, 2015), 안정동위원소비 값의 차이는 SYSTAT software (Systat version 18. SPSS Inc., USA)를 이용하여 분석하였다.

## 결 과

### 1. 위내용물 조성

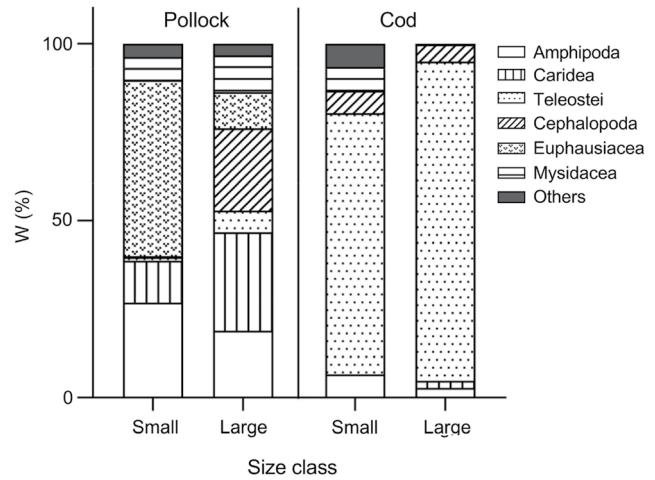
조사기간 동안 총 83개체의 명태와 57개체의 대구가 채집되었다. 명태의 전장범위는 16.1 cm에서 53.6 cm였고, 대구는 18.5 cm에서 41.1 cm였다(Fig. 2). 대구는 30.0 cm에서 39.9 cm 체장군의 개체가 대부분을 차지하였고, 명태는 전 체장군에서 골고루 시료가 채집되었다. 명태와 대구의 누적 먹이곡선은 분석된 개체 수 내에서 점근선에 도달하였으며, 최소 표본 크기는 명태가 51개체, 대구가 55개체로 추정되었다. 본 연구에서 총 분석된 명태와 대구는 두 종의 섭식생태를 설명하기에 충분한 개체수를 분석하였다.

명태와 대구의 위내용물에서 각각 최소 9개와 7개 분류군(taxa)에 속하는 먹이생물이 확인되었다(Table 1). 명태 위내용물에서는 출현빈도(%F) 48.4%, 중량비(%W) 35.0%를 차지한 난바다곤쟁이류(Euphausiacea)와 출현빈도 32.3%, 중량비 23.9%를 차지한 단각류(Amphipoda)가 우점한 먹이생물이었다. 그 다음으로 새우류(Caridea), 두족류(Cephalopoda), 곤쟁이류(Mysidacea)가 많이 섭식되었는데, 각각 27.4%, 19.4% 12.9%의 출현빈도, 17.8%, 8.8% 7.9%의 중량비를 나타냈다. 반면 어류(Teleostei)는 출현빈도 4.8%, 중량비 2.9%로 명태의 중요한 먹이생물이 아니었다. 대구는 출현빈도 87.5%, 중량비 85.7%를 나타낸 어류를 대부분 섭식하였고, 그 다음으로 두족류가 출현빈도 7.1%와 중량비 5.3%, 단각류가 출현빈도 10.7%와 중량비

**Table 1.** Percentage frequency of occurrence (%F) and weight (%W) prey in the diets of walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*) and Pacific cod (*G. macrocephalus*) inhabiting waters off the north-eastern coast of South Korea. Prey taxa and total dietary values of each prey taxon are indicated in bold letters

Taxa	Prey items	Walleye pollock		Pacific cod	
		%F	%W	%F	%W
<b>Nematoda</b>	<b>Total</b>	<b>4.8</b>	<b>0.5</b>	<b>12.5</b>	<b>0.1</b>
<b>Polychaeta</b>	<b>Total</b>			<b>1.8</b>	<b>1.8</b>
<b>Cephalopoda</b>	<b>Total</b>	<b>19.4</b>	<b>8.8</b>	<b>7.1</b>	<b>5.3</b>
	<i>Berryteuthis magister</i>			1.8	1.8
	Sepiolidae sp.			1.8	0.3
	<i>Todarodes pacificus</i>			1.8	1.8
	<i>Watasenia scintillans</i>	1.6	0.4		
	Unidentified	17.7	8.4	1.8	1.4
<b>Copepoda</b>	<b>Total</b>	<b>3.2</b>	<b>1.9</b>		
	<i>Calanus cinicus</i>	1.6	0.3		
	Unidentified	1.6	1.6		
<b>Mysidacea</b>	<b>Total</b>	<b>12.9</b>	<b>7.9</b>	<b>1.8</b>	<b>1.8</b>
	<i>Neomysis</i> spp.	3.2	0.8		
	Unidentified	9.7	7.2	1.8	1.8
<b>Euphausiacea</b>	<b>Total</b>	<b>48.4</b>	<b>35.0</b>		
	<i>Euphausia pacifica</i>	14.5	13.0		
	Unidentified	33.9	22.0		
<b>Amphipoda</b>	<b>Total</b>	<b>32.3</b>	<b>23.9</b>	<b>10.7</b>	<b>3.9</b>
	<i>Anonyx</i> sp.	8.1	4.3	1.8	1.8
	<i>Paraphronima gracilis</i>	0.0	0.0	3.6	0.3
	<i>Themisto</i> spp.	27.4	19.6	1.8	0.0
	Unidentified	0.0	0.0	3.6	1.8
<b>Caridea</b>	<b>Total</b>	<b>27.4</b>	<b>17.8</b>	<b>1.8</b>	<b>1.5</b>
	Crangonidae spp.	8.1	4.9		
	Hippolytidae sp.	1.6	0.0		
	<i>Neocrangon communis</i>	3.2	3.1	1.8	1.5
	Pandalidae sp.	1.6	0.2		
	Unidentified	14.5	9.6		
<b>Paguroidea</b>	<b>Total</b>	<b>1.6</b>	<b>1.2</b>		
<b>Teleostei</b>	<b>Total</b>	<b>4.8</b>	<b>2.9</b>	<b>87.5</b>	<b>85.7</b>
	Agonidae sp.			1.8	1.8
	<i>Arctoscopus japonicus</i>			26.8	26.4
	Clupeidae sp.			1.8	1.8
	<i>Glyptocephalus stelleri</i>			1.8	0.2
	Pleuronectidae sp.			1.8	0.2
	Unidentified	4.8	2.9	57.1	55.4

3.9%를 차지하였다. 명태와 대구에 의해 섭식된 먹이생물 중 난 바다곤쟁이류, 집게류(Paguroidea), 요각류(Copepoda)는 명태의 위내용물에서만 발견되었고, 갯지렁이류(Polychaeta)는 대구의 위내용물에서만 발견되었다.



**Fig. 3.** Size-related changes in dietary compositions of walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*) and Pacific cod (*G. macrocephalus*).

**2. 체장군별 위내용물 조성의 차이**

본 연구해역에 출현한 명태와 대구는 체장군별 다른 위내용물 조성을 나타냈다(Fig. 3). 중량비(%W) 기준으로 작은 체장군 명태는 난바다곤쟁이류(49.7%)를 가장 많이 섭식하였고, 그 다음으로 단각류(26.9%)와 새우류(11.8%)를 많이 섭식하였다. 큰 체장군 명태의 위내용물에서 난바다곤쟁이류(10.2%)와 단각류(18.9%)의 비율이 감소한 반면 새우류와 두족류의 비율은 증가하여 각각 27.8%와 23.3%를 차지하였다. 대구는 작은 체장군과 큰 체장군에서 모두 어류를 대부분 섭식하였는데, 각각 73.7%와 90.1%의 중량비를 나타내어 큰 체장군에서 비율이 좀 더 높았다. 어류 외에 작은 체장군에서는 단각류, 곤쟁이류, 두족류가 많이 섭식되었고, 큰 체장군에서는 두족류가 많이 섭식되었다.

**3. 종내 및 종간 먹이분할 관계**

Two-way PERMANOVA 결과 명태와 대구의 위내용물 조성은 종간 유의한 차이가 있었으나, 체장군 간 유의한 차이는 없었다(Table 2). 2요인 간 상호효과(species × size classes)도 통계적 유의성을 나타냈다. COV 값은 종에 의한 효과가 가장 컸으며, 2요인의 상호효과 또한 높은 값을 나타냈다. PERMANOVA 사후 분석 결과 작은 체장군과 큰 체장군의 종간 비교에서 모두 유의한 차이를 나타냈고, 종별로 명태는 체장군 간 유의한 차이를 나타냈으나, 대구는 체장군 간 유의한 차이가 없었다(Table 3).

nMDS ordination은 명태와 대구의 체장군별 위내용물 조성 차이가 공간적으로 뚜렷이 구분됨을 보여줬다(Fig. 4). nMDS ordination에서 명태 표본은 왼쪽에 위아래로 분포하였고, 대구 표본은 오른쪽 가운데에 분포하였다. 체장군별로 명태는 작은 체

**Table 2.** Mean squares (MS), pseudo-F ratios, components of variation (COV) and significance levels (P) for a series of PERMANOVA tests, employing Bray-Curtis similarity matrix derived from the mean percentage weight contributions of the various prey taxa to the stomach contents of walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*) and Pacific cod (*G. macrocephalus*)

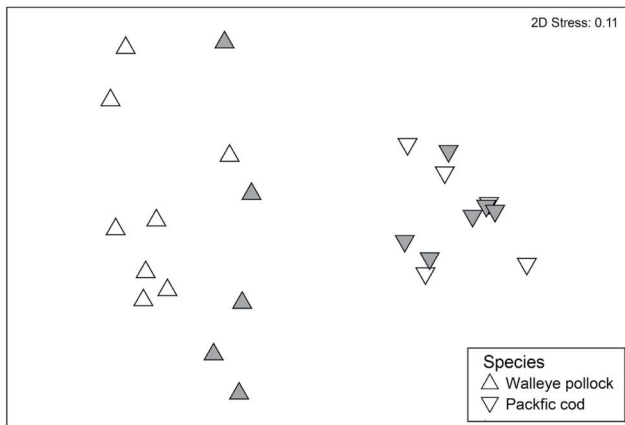
Source	df	MS	Pseudo-F	COV	P
Species	1	35805.0	45.827	52.772	0.001
Size class	1	2044.8	2.617	10.023	0.098
Species × Size class	1	4172.8	5.341	23.224	0.001
Residual	23	781.3		27.952	

**Table 3.** Results of pairwise PERMANOVA tests for species - size class interaction within each species and size class. Asterisk indicates statistical significance at P<0.05

Size class	Small size class	Large size class
Between species	4.620*	5.637*

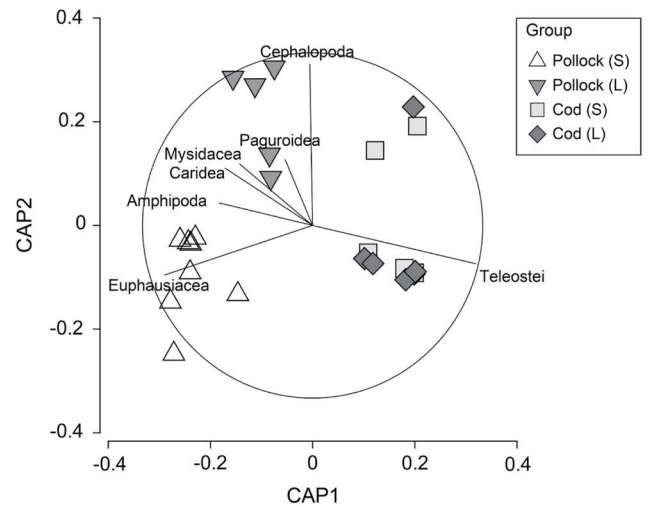
Species	Walleye pollock	Pacific cod
Between size classes	2.206*	1.123



**Fig. 4.** Non-metric multidimensional scaling ordination of the dietary composition constructed from Bray-Curtis similarity matrix that employed the weight contributions on the diets of walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*) and Pacific cod (*G. macrocephalus*) inhabiting waters off the eastern coast of Korea. Blank symbols = small size class; gray symbols = large size class.

장군과 큰 체장군 표본이 좌우로 구분되는 것을 보여줬지만, 대구 표본은 체장군별 표본이 공간적으로 뚜렷이 구분되지 않았다.

CAP 분석 결과 성분축 1과 2를 따라 명태와 대구의 위내용물 표본은 ‘종’과 ‘체장군’의 요인에 따라 공간적으로 분리됨을 알 수 있었다(Fig. 5). nMDS 분석과 유사하게 종간 표본은 성분축 1을 따라 좌우에 분포하였고, 성분축 2를 따라 명태 위내용물 표본은 체장군에 따라 구분되는 경향을 보였다. 그러나 대구 위

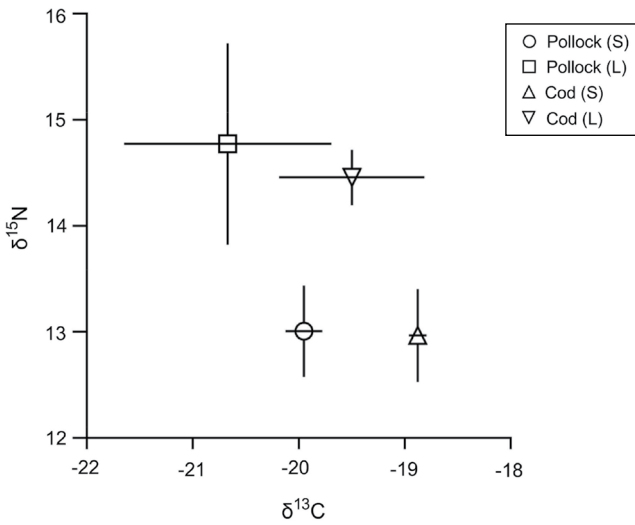


**Fig. 5.** Canonical analysis of principal coordinate (CAP) ordination plot of stomach contents of walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*) and Pacific cod (*G. macrocephalus*) to assess differences between species, and between size classes. Correlations of prey taxa with each canonical axis are represented as vectors for the taxa with correlations >0.4. Vectors represent Pearson correlations, and the circle indicates a correlation of ‘1’. Pollock = *G. chalcogrammus*; Cod = *G. macrocephalus*; S = small size class; L = large size class.

내용물 표본은 체장군에 따른 구분이 뚜렷하지 않았다. CAP 분석에서 난바다곤쟁이류는 명태 작은 체장군 표본을 구분하는 데 기여도가 높았고, 두족류는 명태 큰 체장군 표본을 구분하는 데 기여도가 높았다(Fig. 5). 그리고 어류는 대구 위내용물 표본을 명태와 구분하는 데 기여도가 높았다.

#### 4. 탄소( $\delta^{13}\text{C}$ ) 및 질소( $\delta^{15}\text{N}$ ) 안정동위원소비 값

명태의 탄소 안정동위원소비 ( $\delta^{13}\text{C}$ ) 값은  $-22.47\text{‰}$ 에서  $-19.66\text{‰}$ 의 범위 (mean  $\pm$  SD =  $-20.35 \pm 0.87\text{‰}$ )를 보였고, 대구는  $-20.55\text{‰}$ 에서  $-18.74\text{‰}$  ( $-19.19 \pm 0.60\text{‰}$ )의 범위를 보였다. 질소 안정동위원소비 ( $\delta^{15}\text{N}$ ) 값은 명태가  $12.43\text{‰}$ 에서  $15.81\text{‰}$  ( $13.99 \pm 1.23\text{‰}$ )의 범위, 대구가  $12.42\text{‰}$ 에서  $14.84\text{‰}$  ( $13.71 \pm 0.86\text{‰}$ )의 범위를 보였다.  $\delta^{13}\text{C}$  값은 종별로 명태가 더 낮았고, 체장군별로 두 종 모두 큰 체장군이 작은 체장군에 비해 상대적으로 낮은 값을 나타냈다(Fig. 6).  $\delta^{15}\text{N}$  값은 같은 체장군을 비교했을 때 종간 차이가 크지 않았지만, 체장군별로 큰 체장군이 작은 체장군에 비해 높은 값을 나타냈다(Fig. 6). Two-way ANOVA 결과  $\delta^{13}\text{C}$  값은 종과 체장군에 따라 유의한 차이를 나타냈다(Table 4). 반면  $\delta^{15}\text{N}$  값은 종간 유의한 차이가 없었으나, 체장군에 따라 두 종 모두 큰 체장군이 작은 체장군에 비해 높은 값을 나타냈다(Table 4). 그리고 종과 체장의 상호효과는  $\delta^{13}\text{C}$ 과  $\delta^{15}\text{N}$ 에서 모두 유의한 차이가 없었다.



**Fig. 6.** Biplot of carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) stable isotope ratios (mean  $\pm$  SD) for walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*) and Pacific cod (*G. macrocephalus*). Pollock = *G. chalcogrammus*; Cod = *G. macrocephalus*; S = small size class; L = large size class.

**Table 4.** Results of a two-way ANOVA testing the effects of species and size class on carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) stable isotopes of walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*) and Pacific cod (*G. macrocephalus*)

Source	df	MS	F	P
$\delta^{13}\text{C}$				
Species	1	6.450	14.085	0.002
Size class	1	2.291	5.001	0.039
Species $\times$ Size class	1	0.013	0.028	0.870
Error	17	0.458		
$\delta^{15}\text{N}$				
Species	1	0.166	0.414	0.528
Size	1	13.548	33.751	<0.001
Species $\times$ Size class	1	0.096	0.239	0.631
Error	17	0.401		

## 고찰

본 연구에서 명태와 대구의 위내용물 분석 결과 명태는 난바다곤쟁이류, 단각류, 새우류를 주로 섭식하였고, 대구는 어류를 주로 섭식하였다. 과거 명태와 대구 섭식생태 연구에서도 본 연구와 유사한 결과를 나타냈다. 동해 강원도와 경북 연안에서 채집된 명태 섭식생태 연구에서 중량비 기준으로 명태의 주 먹이생물은 난바다곤쟁이류였고, 그 다음으로 두족류, 어류, 새우류가 높은 비율을 보여 본 연구와 유사한 결과를 보였다(Ko *et al.*, 2020). 반면 강원도 주문진 해역에서 채집된 대구의 식성 연구에

서 어류, 두족류, 새우류가 주요 먹이생물이었지만, 본 연구처럼 어류가 극 우점하지는 않았다(Yoon *et al.*, 2012). 국외에서 수행된 연구 중 알래스카 남부해역에서 출현하는 명태는 난바다곤쟁이류, 새우류, 어류를 주로 섭식하였고, 대구는 계류, 새우류, 어류를 주로 섭식하였다(Urban, 2012). 그리고 일본 북해도 연안에 출현하는 명태는 난바다곤쟁이류와 어류를 주로 섭식하였다(Yamamura *et al.*, 2002). 이와 같이 명태와 대구의 먹이생물은 연구지역 및 시기에 따라 다른 결과를 보였지만, 전반적으로 명태는 중층성의 소형 갑각류(난바다곤쟁이류, 곤쟁이류 등)를 선호하고 대구는 비교적 큰 크기의 유영동물(어류, 두족류 등)과 갑각류(계류, 새우류)를 선호하는 것으로 판단된다.

안정동위원소 분석 결과  $\delta^{15}\text{N}$  값은 명태와 대구 사이에서 유의한 차이가 없었으나,  $\delta^{13}\text{C}$  값은 유의한 차이를 나타냈다. 해양 생태계에서  $\delta^{13}\text{C}$  값은 다양한 유기물 기원(저서조류, 해조류, 식물플랑크톤, 용존탄소의 재활용 등)을 통하여 포식자 체내에 누적된 먹이원을 반영한다(Fry and Sherr, 1984; Fry, 2006). 즉, 상대적으로 높은  $\delta^{13}\text{C}$  값은 저서성 및 육상기원 먹이원을 반영하며, 낮은 값은 부유성 및 외양성 먹이원을 반영한다. 따라서 명태 먹이생물은 상대적으로 부유성 먹이원이 우세하고 대구 먹이생물은 저서성 먹이원이 우세하는 것으로 판단된다. 위내용물 분석 결과 명태의 먹이생물은 상대적으로 부유성이고 외양성인 난바다곤쟁이류와 곤쟁이류의 비율이 높았고, 대구의 먹이생물은 어류 중 저어류인 도루묵(*Arctoscopus japonicus*) 및 가자미과(Pleuronectidae) 어류의 비율이 높아 안정동위원소 분석 결과를 뒷받침하는 결과를 보여줬다(see Table 1). 캐나다 동부 연안에 출현하는 대구과 어류 두 종(*G. ogac* and *G. morhua*)의 섭식생태 연구에서도 위내용물 분석 결과에서 나타난 먹이원(pelagic vs. suprabenthic vs. benthic)의 차이가  $\delta^{13}\text{C}$  값에 반영되어 나타나는 결과를 보였다(Knickle and Rose, 2014).

명태와 대구의 같은 체장군을 비교해 봤을 때  $\delta^{15}\text{N}$  값은 중간 차이가 없었지만, 종내에서 체장군별 유의한 차이가 있었다.  $\delta^{15}\text{N}$  값은 상대적인 영양단계를 나타내는 지시자로 영양단계가 높은 먹이생물을 많이 섭식할수록 포식자의  $\delta^{15}\text{N}$  값은 증가한다(Hesslein *et al.*, 1991; Fry, 2006; Park *et al.*, 2017). 그리고 어식성 어류는 갑각류 섭식 어류에 비해 상대적으로 높은 영양단계를 나타낸다(Stergiou and Karpouzi, 2002; Cresson *et al.*, 2014). 위내용물 분석 결과 대구는 상대적으로 영양단계가 높은 어류를 더 많이 섭식하였기 때문에  $\delta^{15}\text{N}$  값이 높을 것으로 예상되었지만, 본 연구에서는 명태와 유사한 값을 보였다. 이는 두 종이 장기간에 섭식한 먹이생물의 영향을 반영한 결과로 판단된다. 위내용물 분석과 안정동위원소 분석은 다른 시간적 해상도를 가지기 때문에, 종종 다른 결과를 도출한다. 위내용물 분석은 비교적 최근에 섭식된 먹이를 반영하지만(i.e., on the order of hours; Hyslop, 1980), 안정동위원소 분석은 몇 주에서 몇 달 동안 누

적 섭식된 먹이원을 반영한다(Buchheister and Latour, 2010). 본 연구에서 두 방법에 의한 결과의 불일치는 1) 두 종이 과거 몇 달 동안 유사한 먹이를 섭식하였지만 최근 섭식된 먹이생물이 달랐거나, 2) 조사해역에서 두 종이 섭식한 먹이생물의  $\delta^{15}\text{N}$  값이 유사하였기 때문으로 판단된다. 과거 호주 타즈메니아 연안에 출현하는 성대과(Triglidae) 어류 두 종의 먹이분할 연구에서도 *Lepidotrigla vanessa*가 어류를 더 많이 섭식하였지만, 계류를 많이 섭식한 *L. mulhallyi*와 유사한  $\delta^{15}\text{N}$  값을 나타냈다(Park *et al.*, 2017). 그러나 본 연구에서 명태와 대구가 직접 섭식한 먹이생물의 안정동위원소를 분석하지 않았기 때문에 정확한 해석은 어려웠다. 따라서 이러한 관점을 고려한 추가 연구가 요구된다.

성장에 따른 먹이생물 변화는 대부분 어류에게 나타나는 일반적인 현상으로 성장하면서 섭식 에너지 최대화와 관련 있으며(Gerking, 1994), 같은 서식지에 출현하는 동종 간 크기에 따른 종내 직접적인 먹이경쟁 감소의 효과가 있다(Langton, 1982; Chizinski *et al.*, 2007; Barnes *et al.*, 2011). 일반적으로 어류의 성장에 따른 먹이전환은 큰 크기의 개체가 큰 크기의 먹이 또는 다양한 범위의 먹이생물을 섭식할 수 있는 능력 증가와 관련 있다. 본 연구에서 명태는 작은 체장군에서 단각류와 난바다곤쟁이류를 주로 섭식하였지만, 큰 체장군에서는 비교적 큰 크기의 두족류와 새우류의 섭식 비율이 증가하였다. 반면 대구는 체장군 간 먹이생물의 큰 차이를 보이지 않았지만, 큰 체장군의 위내용물에서 단각류와 곤쟁이류의 비율이 감소하고 어류의 비율이 증가하는 경향을 보였다. 국내외에서 연구된 명태와 대구의 섭식생태 연구에서도 본 연구와 유사한 성장에 따른 먹이변화 특성을 보였다(Yoon *et al.*, 2012; Urban, 2012; Ko *et al.*, 2020). 안정동위원소 분석 결과 또한 두 종 모두 체장군 간 차이를 보였는데, 큰 체장군이 작은 체장군에 비해 높은  $\delta^{15}\text{N}$  값을 보였다. 명태와 대구 모두 큰 체장군에서 상대적으로 영양단계가 높은 먹이생물을 주로 섭식하였기 때문에  $\delta^{15}\text{N}$  값이 높게 나타났던 것으로 판단된다. 결론적으로 두 종은 크기 증가에 따라 선호하는 먹이생물이 변하고 낮은 영양단계에서 높은 영양단계로 생태지위 변화를 겪는 것으로 보인다.

해양생태계에서 먹이자원의 분할은 분포가 겹치는 종들이 먹이 경쟁을 최소화하기 위하여 다른 섭식전략을 보일 때 발생한다(Krajewski *et al.*, 2006). 본 연구에서 명태와 대구는 다른 종류의 먹이를 섭식하여 먹이자원에 대한 낮은 경쟁관계를 나타냈다. 탄소 안정동위원소 분석 결과에서도 두 종은 다른 영양경로의 먹이원(benthic vs. pelagic)을 선호하였다. 이러한 먹이원의 차이는 종간 입과 턱의 형태 차이에 따른 먹이 선호도 차이가 영향을 미쳤을 것으로 생각된다. 즉, 명태는 부유성 먹이원을 섭식하기 적합한 위턱보다 긴 아래턱을 가졌고, 대구는 위턱이 돌출되어 있어 저서성 먹이원을 섭식하기 적합하도록 발달되어 있었다(Qiao *et al.*, 2020). 또한 먹이자원의 분할은 종별 섭식

전략, 섭식행동 등의 차이에 따라 나타나기도 한다(Ross, 1986; Platell and Potter, 2001; Smith *et al.*, 2011). 과거 몇몇 연구에서도 같은 지역에 출현하는 대구과 어류 사이에서 먹이분할에 관한 결과를 보여줬다(e.g. Urban *et al.*, 2012; Kinckle and Rose, 2014).

본 연구는 겨울철 우리나라 동해 북부 연안에 출현하는 명태와 대구의 섭식관계와 생태지위 분할을 분석하였다. 위내용물 분석 결과 두 종은 다른 종류의 먹이를 섭식하였고, 안정동위원소 분석 결과(특히,  $\delta^{13}\text{C}$ )에서도 두 종의 먹이원 차이를 보여줬다. 이러한 먹이자원 분할은 두 종 사이에 먹이 중복도와 먹이 경쟁이 낮음을 의미한다. 위내용물 분석 결과 명태는 저서성(benthic) 및 중층성(benthopelagic) 갑각류와 두족류를 더 많이 섭식하였고, 대구는 어류를 더 많이 섭식하였다. 두 종은 성장에 따른 먹이생물 및 생태지위 차이도 뚜렷했는데, 성장함에 따라 작은 먹이생물(난바다곤쟁이류, 곤쟁이류, 단각류)에서 상대적으로 큰 먹이생물(새우류, 두족류, 어류)로 먹이가 바뀌는 경향을 보였으며,  $\delta^{15}\text{N}$  값도 큰 체장군에서 더 높은 값을 나타냈다. 본 연구는 소화관내용물 분석과 안정동위원소 분석의 조합을 통하여 어류 섭식생태 연구 결과 해석의 해상도를 높이는 결과를 보여줬다. 그러나 한 계절의 시료분석과 분석된 개체수의 부족은 두 종의 완전한 섭식생태 및 먹이분할 관계를 밝히는데 한계점이 있었다. 어류의 섭식생태 연구는 해양생태계에서 포식-피식관계와 먹이경쟁 관계를 이해하기 위한 중요한 자료이고, 미래 동해 연안 생태계 어류 군집 연구를 위한 기초 연구로 이용될 것이다.

## 요 약

본 연구는 위내용물 분석과 안정동위원소( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ) 분석을 통하여 우리나라 동해 북부 연안에 출현하는 명태(*Gadus chalcogrammus*)와 대구(*G. macrocephalus*)의 종내 및 종간 먹이자원 분할을 조사하였다. 두 종은 중층성 육식성 어종으로 명태는 저서성 및 중층성 갑각류를 주로 섭식하였고, 대구는 어류를 주로 섭식하였다. 위내용물 분석 결과에 대한 Non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination과 permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA)은 두 종의 종내 및 종간 먹이조성의 차이와 먹이자원 분할을 보여줬다. 안정동위원소 분석 결과  $\delta^{15}\text{N}$  값은 종간 유사하였지만,  $\delta^{13}\text{C}$  값은 대구가 높은 값을 나타내어 두 종간 생태지위 차이를 보여줬다. 명태는 체장 증가에 따라 큰 체장군에서 새우류와 두족류를 더 많이 섭식하는 먹이 전환을 나타냈지만, 대구는 체장군 간 먹이조성이 유사하였다. 안정동위원소 분석에서도 체장군 간 차이를 보였는데, 두 종의 큰 체장군은 작은 체장군에 비해 더 높은  $\delta^{15}\text{N}$



값을 나타낸다. 결론적으로 본 연구는 명태와 대구의 위내용물 분석과 안정동위원소 분석을 통하여 종내 및 종간 먹이 차이와 생태지위 분할의 증거를 보여줬다.

## 사 사

이 논문은 한국연구재단 개인기초연구(NRF-2020R1F1A1051773)와 2022년 국립수산물품질관리원 수산과학연구소(동해 연안 어업 및 환경생태 조사, R2022035)의 지원을 받아 수행되었습니다. 본 연구의 시료 채집과 분석에 도움을 준 강릉원주대학교 수산해양학 연구실 학생들에게 감사드립니다.

## REFERENCES

- Adams, C.F., A.I. Pinchuk and K.O. Coyle. 2007. Seasonal changes in the diet composition and prey selection of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) in the northern Gulf of Alaska. *Fish. Res.*, 84: 378-389. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2006.11.032>.
- Albers, W.D. and P.J. Anderson. 1985. Diet of Pacific cod, *Gadus macrocephalus*, and predation on the northern pink shrimp, *Pandalus borealis*, in Pavlof Bay, Alaska. *Fish. Bull.*, 83: 601-610.
- Alcaraz, C. and E. García-Berthou. 2007. Food of an endangered cyprinodont (*Aphanius iberus*): ontogenetic diet shift and prey electivity. *Environ. Biol. Fish.*, 78: 193-207. <https://doi.org/10.1007/s10641-006-0018-0>.
- Anderson, M.J., R.N. Gorley and K.R. Clarke. 2008. PERMANOVA for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods. PRIMER-E, Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, UK, 214pp.
- Barnes, L.M., M. Leclerc, C.A. Gray and J.E. Williamson. 2011. Dietary niche differentiation of five sympatric species of Platycephalidae. *Environ. Biol. Fish.*, 90: 429-441. <https://doi.org/10.1007/S10641-010-9752-4>.
- Bearhop, S., C.E. Adams, S. Waldron, R.A. Fuller and H. MacLeod. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *J. Anim. Ecol.*, 73: 1007-1012. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x>.
- Buchheister, A. and R.J. Latour. 2010. Turnover and fractionation of carbon and nitrogen stable isotopes in tissues of a migratory coastal predator, summer flounder (*Paralichthys dentatus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 67: 445-461. <https://doi.org/10.1139/F09-196>.
- Cha, H.K., S.I. Lee, S.C. Yoon, Y.S. Kim, Y.Y. Chun, D.S. Chang and J.H. Yang. 2007. Maturation and spawning of the Pacific cod, *Gadus macrocephalus* TILESIIUS in East Sea of Korea. *J. Korean Soc. Fish. Ocean Technol.*, 43: 320-328. <https://doi.org/10.3796/KSFT.2007.43.4.320>.
- Chizinski, C.J., C.G. Huber, M. Longoria and K.L. Pope. 2007. Intra-specific resource partitioning by an opportunistic strategist, inland silverside *Menidia beryllina*. *J. Appl. Ichthyol.*, 23: 147-151. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2006.00811.x>.
- Clarke, K. and R. Gorley. 2015. PRIMER v7: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth, UK, 296pp.
- Cortés, E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54: 726-738. <https://doi.org/10.1139/f96-316>.
- Cresson, P., S. Ruitton, M. Ourgaud and M. Harmelin-Vivien. 2014. Contrasting perception of fish trophic level from stomach content and stable isotope analyses: a Mediterranean artificial reef experience. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 452: 54-62. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.11.014>.
- Duarte, L.O. and C.B. García. 1999. Diet of the mutton snapper *Lutjanus analis* (Cuvier) from the gulf of Salamanca, Colombia, Caribbean Sea. *Bull. Mar. Sci.*, 65: 453-465.
- Elmqvist, T., C. Folke, M. Nyström, G. Peterson, J. Bengtsson, B. Walker and J. Norberg. 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Front. Ecol. Environ.*, 1: 488-494. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2003\)001\[0488:RDECAR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2003)001[0488:RDECAR]2.0.CO;2).
- Ferry, L.A. and G.M. Cailliet. 1996. Sample size and data analysis: are we characterizing and comparing diet properly? In: MacKinlay, D., K. Shearer (eds.), International congress on the biology of fishes. University of California, San Francisco, California, U.S.A., pp. 71-80.
- Froese, R. and D. Pauly. Eds. 2022. FishBase. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), version (02/2022).
- Fry, B. 2006. Stable Isotope Ecology. Springer-Verlag, New York, U.S.A., 308pp.
- Fry, B. and E.B. Sherr. 1984.  $\delta^{13}\text{C}$  measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contrib. Mar. Sci.*, 27: 13-47.
- Gerking, S.D. 1994. Feeding ecology of fish, 1st ed. Academic Press, San Diego, U.S.A., 416pp.
- Greenstreet, S.P. and S.I. Rogers. 2006. Indicators of the health of the North Sea fish community: identifying reference levels for an ecosystem approach to management. *ICES J. Mar. Sci.*, 63: 573-593. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.12.009>.
- Hesslein, R.H., M.J. Capel, D.E. Fox and K.A. Hallard. 1991. Stable isotopes of sulfur, carbon, and nitrogen as indicators of trophic level and fish migration in the lower Mackenzie River basin, Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48: 2258-2265. <https://doi.org/10.1139/f91-265>.
- Huh, S.H., J.M. Park and G.W. Baeck. 2016. Diet partitioning between co-occurring *Amblychaeturichthys hexanema* and *Amblychaeturichthys sciistius* in the southeastern Korean waters. *Korean J. Ichthyol.*, 28: 79-86.
- Huveneers, C., N.M. Otway, S.E. Gibbs and R.G. Harcourt. 2007. Quantitative diet assessment of wobbegong sharks (genus

- orectolobus) in New South Wales, Australia. ICES J. Mar. Sci., 64: 1272-1281. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsm111>.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. J. Fish Biol., 17: 411-429. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x>.
- Kim, I.S., Y. Choi, C.L. Lee, Y.J. Lee, B.J. Kim and J.H. Kim. 2005. Illustrated book of Korean fishes. Kyo-hak Publ. Co, Seoul, Korea, 615pp.
- Kim, Y.S., K.H. Han, C.B. Kang and J.B. Kim. 2004. Commercial fishes of the coastal and offshore waters in Korea. 2nd ed. Hangeul, Busan, Korea, 333pp.
- Knickle, D.C. and G.A. Rose. 2014. Dietary niche partitioning in sympatric gadid species in coastal Newfoundland: evidence from stomachs and CN isotopes. Environ. Biol. Fish., 97: 343-355. <https://doi.org/10.1007/s10641-013-0156-0>.
- Krajewski, J.P., R.M. Bonaldo, C. Sazima and I. Sazima. 2006. Foraging activity and behaviour of two goatfish species (Perciformes: Mullidae) at Fernando de Noronha Archipelago, tropical West Atlantic. Environ. Biol. Fish., 77: 1-8. <https://doi.org/10.1007/s10641-006-9046-z>.
- Ko, A.R., S.J. Lee, J.H. Yang and G.W. Baeck. 2020. Diet of the walleye pollock *Gadus chalcogrammus* in the East Sea, Korea. Korean J. Fish. Aquat. Sci., 53: 456-463. <https://doi.org/10.5657/KFAS.2020.0456>.
- Kwak, S.N., G.W. Baeck and D.W. Klumpp. 2005. Comparative feeding ecology of two sympatric greenling species, *Hexagrammos otakii* and *Hexagrammos agrammus* in eelgrass *Zostera marina* beds. Environ. Biol. Fish., 74: 129-140. <https://doi.org/10.1007/s10641-005-7429-1>.
- Langton, R.W. 1982. Diet overlap between Atlantic cod, *Gadus morhua*, silver hake *Merluccius bilinearis* and fifteen other northwest Atlantic finfish. Fish. Bull., 80: 745-759.
- Lee, C.I., M.H. Han, H.K. Jung, H.J. Park and J.M. Park. 2019. Spawning season, and factors influencing allometric growth pattern and body condition of walleye pollock *Gadus chalcogrammus* in the middle East Sea, Korea. Korean J. Ichthyol., 31: 141-149. <https://doi.org/10.35399/ISK.31.3.3>.
- Lin, H.J., W.Y. Kao and Y.T. Wang. 2007. Analyses of stomach contents and stable isotopes reveal food sources of estuarine detritivorous fish in tropical/subtropical Taiwan. Estuar. Coast. Shelf Sci., 73: 527-537. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.02.013>.
- MABIK (Marine Biodiversity Institute of Korea). 2021. 2021 National List of Marine Species, I. Marine Vertebrata. Namu Press, Seocheon, Korea, 138pp.
- Marshall, A.D., P.M. Kyne and M.B. Bennett. 2008. Comparing the diet of two sympatric urolophid elasmobranchs (*Trygonoptera testacea* Müller & Henle and *Urolophus kapalensis* Yearsley & Last): evidence of ontogenetic shifts and possible resource partitioning. J. Fish Biol., 72: 883-898. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01762.x>.
- Micheli, F. and B.S. Halpern. 2005. Low functional redundancy in coastal marine assemblages. Ecol. Lett., 8: 391-400. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00731.x>.
- O'Shea, O.R., M. Thums, M. Van Keulen, R.M. Kempster and M.G. Meekan. 2013. Dietary partitioning by five sympatric species of stingray (Dasyatidae) on coral reefs. J. Fish Biol., 82: 1805-1820. <https://doi.org/10.1111/jfb.12104>.
- Park, J.M., H.K. Jung and C.I. Lee. 2021. Factors influencing dietary changes of walleye pollock, *Gadus chalcogrammus*, inhabiting the East Sea off the Korean coast. J. Mar. Sci. Eng., 9: 1154. <https://doi.org/10.3390/jmse9111154>.
- Park, J.M. and S.H. Huh. 2018. Ontogenetic and seasonal change in the diets of the glowbelly *Acropoma japonicum* Gunther 1859 in the south-eastern waters of Korea. Indian J. Fish., 65: 7-14. <https://doi.org/10.21077/ijf.2018.65.1.67628-02>.
- Park, J.M., T.F. Gaston and J.E. Williamson. 2017. Resource partitioning in gurnard species using trophic analyses: the importance of temporal resolution. Fish. Res., 186: 301-310. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2016.10.005>.
- Pinnegar, J.K. and N.V.C. Polunin. 1999. Differential fractionation of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. Funct. Ecol., 13: 225-231. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1999.00301.x>.
- Platell, M.E. and I.C. Potter. 1999. Partitioning of habitat and prey by abundant and similar-sized species of the Triglidae and Pempheridae (Teleostei) in coastal waters. Estuar. Coast. Shelf Sci., 48: 235-252. <https://doi.org/10.1006/ecss.1998.0419>.
- Platell, M.E. and I.C. Potter. 2001. Partitioning of food resources amongst 18 abundant benthic carnivorous fish species in marine waters on the lower west coast of Australia. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 261: 31-54. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(01\)00257-X](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00257-X).
- Qiao, J., J. Hu, Q. Xia, R. Zhu, K. Chen, J. Zhao, Y. Yan, L. Chu and D. He. 2020. Pelagic-benthic resource polymorphism in *Schizopygopsis thermalis* Herzenstein 1891 (Pisces, Cyprinidae) in a headwater lake in the Salween River system on the Tibetan Plateau. Ecology and evolution, 10(14): 7431-7444. <https://doi.org/10.1002/ece3.6470>.
- Ross, S.T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. Copeia, 1986: 352-388. <https://doi.org/10.2307/1444996>.
- Smith, J.A., L.J. Baumgartner, I.M. Suthers and M.D. Taylor. 2011. Generalist niche, specialist strategy: the diet of an Australian percichthyid. J. Fish Biol., 78: 1183-1199. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.02926.x>.
- Stergiou, K.I. and V.S. Karpouzi. 2002. Feeding habits and trophic levels of Mediterranean fish. Rev. Fish Biol. Fish., 11: 217-254. <https://doi.org/10.1023/A:1020556722822>.
- Urban, D. 2012. Food habits of Pacific cod and walleye pollock in the northern Gulf of Alaska. Mar. Ecol. Prog. Ser., 469: 215-222. <https://doi.org/10.3354/meps10135>.
- White, W.T., M.E. Platell and I.C. Potter. 2004. Comparisons between the diets of four abundant species of elasmobranchs in a subtropical embayment: implications for resource partitioning. Mar. Biol., 144: 439-448. <https://doi.org/10.1007/s00227->

003-1218-1.

Yamamura, O., S. Honda, O. Shida and T. Hamatsu. 2002. Diets of walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the Doto area, northern Japan: ontogenetic and seasonal variations. Mar. Ecol. Prog. Ser., 238: 187-198. <https://doi.org/10.3354/meps238187>.

Yoon, S.C., J.H. Yang, J.H. Park, Y.M. Choi, J.H. Park and D.W. Lee. 2012. Feeding habits of the Pacific cod *Gadus macrocephalus* in the coastal waters off Jumunjin, Gangwondo of Korea. Korean J. Fish. Aquat. Sci., 45: 379-386. <https://doi.org/10.5657/KFAS.2012.0379>.