Original article



안정동위원소 분석을 활용한 멸종위기종 여울마자와 동서종 돌마자의 영양단계 및 생태적 지위 평가

이대희 · 오혜지 · 최예림 · 홍근혁 · 백인혁¹ · 김근식¹ · 장광현^{*} · 윤주덕^{1,*}

경희대학교 환경응용과학과, ¹국립생태원 멸종위기종복원센터

Trophic Level and Ecological Niche Assessment of Two Sympatric Freshwater Fish, *Microphysogobio rapidus* and *Microphysogobio yaluensis* Using Stable Isotope Analysis. *Dae-Hee* Lee (0000-0002-4701-9409), *Hye-Ji* Oh (0000-0003-2098-8485), *Yerim* Choi (0000-0002-8600-1391), *Geun-Hyeok* Hong (0000-0001-5771-7238), *InHyuck Baek*¹ (0009-0003-7469-7883), *Keun-Sik* Kim¹ (0000-0002-2081-2589), *Kwang-Hyeon* Chang* (0000-0002-7952-4047) and *Ju-Duk* Yoon^{1,*} (0000-0003-1667-327X) (Department of Environmental Science and Engineering, Kyung Hee University, Yongin 17104, Republic of Korea; ¹Research Center for Endangered Species, National Institute of Ecology, Yeongyang 36531, Republic of Korea)

Abstract In ecosystems within limited resources, interspecific competition is inevitable, often leading to the competitive exclusion of inferior species. This study aims to provide foundational information for the conservation and restoration management of *Microphysogobio rapidus* by evaluating species' ecological response to biological factors within its habitat. To understand this relationship, we collected food web organisms from site where *M. rapidus* coexist with *Microphysogobio yaluensis*, a specie ecologically similar to *M. rapidus*, and evaluated the trophic levels (TL), isotopic niche space (INS), and the overlap of INS among fishes within the habitat using stable isotope analysis. Our analysis revealed that the *M. rapidus* exhibited a higher TL than *M. yaluensis*, with TL of 2.6 and 2.4, respectively. *M. yaluensis* exhibited a broad INS, significantly influencing the feeding characteristics of most fish. Conversely, *M. rapidus* showed a narrow INS and asymmetric feeding relationships with other species, in habitats with high competition levels. This feeding characteristics of *M. rapidus* and anarow indicate that the increase in competitors sharing the similar resources lead to a decrease in available resources and, consequently, is expected to result in a decrease in their density.

Key words: biological interaction, genus *Microphysogobio*, isotopic niche space, stable isotope analysis, trophic level

Manuscript received 23 March 2024, revised 29 March 2024, revision accepted 29 March 2024 * Co-corresponding author: Tel: +82-31-201-3399 E-mail: chang38@khu.ac.kr Tel: +82-54-680-7360 E-mail: grandblue@nie.re.kr



자원(e.g. 먹이, 서식공간)이 한정된 생태계 내에서 두 종 이상이 공존할 경우, 자원에 대한 종간 경쟁(interspecific competition)은 불가피하다. 이와 같은 생물학적 상호작용은 해당 생태계의 종풍부도, 종다양성 등의 군집요인뿐만 아니

This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0/), which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provide the original work is properly cited.

[©] The Korean Society of Limnology. All rights reserved.

라 종의 개체수, 분포를 결정하는 중요한 요인으로 작용한다 (Tilman, 1987; Bolnick et al., 2010; Eurich et al., 2018). 종간 경쟁은 서식지 내 종들의 지위분화(niche partitioning)를 통 해 완화되어 공존이 유지될 수 있으며(Gause, 1934) 이러한 분화는 각 종의 생태적 지위의 변화가 동반되어야 한다. 종특 이적 전략에 따라 상이하게 나타나는 생태적 지위의 변화는 일반적으로 전문화(specialization)와 일반화(generalization) 로 구분된다(Lynch and Gabriel, 1987). 전문화된 섭식특성 을 보이는 특화종(specialist)은 타 경쟁종과 중첩되지 않 는 좁은 범위의 생태적 지위 폭(niche breadth) 내에서 특정 한 자원을 이용하는 반면 일반화된 섭식특성을 보이는 일반 종(generalist)은 다양한 환경에서 자원의 이용이 가능하여 이용가능한 자원의 범위가 특화종 대비 넓다(Sexton et al., 2017). 최적섭식이론(Optimal Foraging Theory)은 생물이 에너지 섭취를 최대화할 수 있는 먹이를 선택할 것이라고 가 정하기 때문에(Pyke et al., 1977), 두 섭식전략의 차이(전 문화, 일반화)는 섭식하는 먹이원과 먹이활동의 범위에 따 라 구분될 수 있다. 예를 들어 완전한 육식성향을 나타낸 어 류는 잡식성향의 어류보다 좁은 생태지위를 보였는데, 이는 좁은 범위에서 에너지 효율적인 먹이원을 집중적으로 섭식 하는 전문화 전략이 반영된 결과임을 알 수 있다(Hayden et al., 2019). 각 종의 섭식특성은 시공간적으로 변화하는 환경 에 대해 앞선 세대로부터 물려받은 최적의 생존전략임을 시 사하며, 일부 종은 환경변화에 따라 전문화와 일반화 사이에 서 선택적으로 전환할 수 있는 유연성을 가져 타 종에 비해 경쟁력 높은 적응능력을 나타내기도 한다(Werner and Hall, 1979; Bolnick et al., 2003).

종간 경쟁과 같이 생태계 내에서 발생하는 생물학적인 상 호작용을 정량적으로 이해하고자 최근 안정동위원소 분석을 활용한 다양한 시도들이 이루어지고 있다. 탄소·질소 안정 동위원소비는 먹이원 대비 섭식생물 체내에 상대적으로 무 거운 동위원소가 일정한 비율로 축적되어 장기간 섭식한 먹 이원의 정보를 종합적으로 반영하기 때문에(Peterson and Fry, 1987; Choi and Shin, 2018), 안정동위원소 분석은 먹 이망 구조의 시각화 및 영양단계의 산정이 가능할 뿐 아니라 최근 베이지안 통계를 적용하여 먹이원의 상대적인 기여도 (Phillips, 2012), 생태지위면적 (Swanson et al., 2015)에 대 한 확률적인 추정을 바탕으로 생태적으로 발생할 수 있는 불 확실성을 정량적으로 포함시켜 분석 종의 섭식특성에 대해 폭넓은 해석이 가능하다(Phillips et al., 2014). 영양단계는 생 태계 내 물질·에너지 전달 경로에서 생물종의 수직적인 위 치를 의미하기 때문에 섭식특성의 간접적인 추정(e.g. 영양 단계 2: 초식성향, 3: 육식성향, 4 이상: 어식성향)이 가능하 다(Carscallen et al., 2012). 탄소·질소 안정동위원소를 복합 적으로 이용하여 산정한 생태지위면적은 생태계 내 대상생 물이 차지하는 공간적 위치와 기능적 역할을 대변하기 때문 에, 생태지위면적의 활용을 통해 생태지위분화, 종간 경쟁 수 준과 같은 생물학적인 상호작용을 정량적으로 평가할 수 있 다(Andrades *et al.*, 2019). 특히, 종의 생태지위면적 간 중첩 되는 정도는 각 생물종들의 자원 이용 능력, 서식지 내 상대 풍부도를 반영하여 서식지별 종간 경쟁 수준의 비교 및 두 종 사이에서 발생하는 경쟁관계 중 상대적으로 열위에 해당 하는 종의 식별이 가능하다(Swanson *et al.*, 2015; Pelage *et al.*, 2022).

모래주사속 Microphysogobio 어류인 여울마자(M. rapidus) 는 소형의 저서성 1차 담수어류로 우리나라 고유종이다(Hong et al., 2015). 유속이 빠른 여울지대에 주로 살며 모래나 자 갈이 깔린 바닥 가까이에서 부착조류나 수서 곤충 유충을 섭식한다(NIBR, 2019). 여울마자는 2012년 환경부에 의해 멸종위기 야생생물 1급으로 지정되었고, 2019년 한국의 국 가생물적색목록(NIBR, 2019)에서 위급종(CR; Critically Endangered Species)으로 해당되며 절멸이 임박한 종으로 평 가받고 있다. 여울마자의 개체수 감소 현상에 대해 Yoon et al. (2023)은 과거 출현지점과 현재 출현지점의 특징을 비교 하여 주변 도시화에 따른 서식지의 물리적, 이화학적 변화가 여울마자의 분포 및 밀도에 미치는 영향을 규명하였지만 여울 마자의 출현 서식지 내 유사어종과의 경쟁과 같은 생물학적인 상호작용에 대한 이해는 아직 부족한 실정이다.

여울마자의 주요 서식지인 여울 내 어류의 주된 먹이활 동은 부착조류나 곤충 유충 등의 먹이원이 풍부한 저서에서 집중적으로 이루어지며 이에 따라 경쟁이 심화되기 때문에 (Zaret and Rand, 1971; Gilliam et al., 1989), 여울마자의 제 한적인 분포 현상을 더욱 자세하게 이해하기 위해서는 서식 지 내 생물학적 요인에 의한 잠재적인 영향을 파악하는 연구 가 요구된다. 돌마자(Microphysogobio yaluensis)는 여울마 자와 형태적으로 매우 유사할 뿐 아니라 섭식특성 또한 유 사하여 여울마자가 출현하는 지점에서 돌마자가 함께 서식 하고 있는 경우가 많지만(NIBR, 2019), 돌마자는 서해와 남 해로 유입하는 하천에 고루 분포한 반면 여울마자는 낙동강 수계에만 제한적으로 분포하고 있다(Chae and Yang, 1999; Kim et al., 2009). 따라서 본 연구에서는 여울마자의 지속적 인 개체군 감소의 원인들 중 생물학적 요인에 대한 탐색을 위해 안정동위원소를 활용하여 영양단계 및 생태적 지위 평 가를 수행하였다. 특히, 동일지역에 서식하는 동서종이면서 동일속에 포함되는 유사한 돌마자와 비교를 통하여 서식지 의 생물학적인 상호작용에 대한 여울마자와 돌마자의 생태 적인 반응을 파악하여 여울마자의 보전, 복원 수립을 위한 기 초 자료를 얻고자 하였다.

재료 및 방법

1. 조사대상지 및 유기물·어류 시료 채집

본 연구의 시료 채집은 2023년 9월 15일에 실시되었다. 채 집지점은 대상 종인 여울마자와 돌마자가 공서하는 임천-남 강의 합류지점(35°28′56.5″N 127°48′33.3″E)을 선정하였다 (Fig. 1). 조사지점은 자갈과 모래, 크기가 큰 돌 등의 복합적 인 하상구조를 나타냈고 수심이 얕아 여울마자와 돌마자가 공통으로 출현하였다.

조사지점 내 어류들의 먹이원의 기원을 파악하고자 입자 성 부유 유기물(SPOM, Suspended Particle Organic Matter) 과 입자성 부착 유기물(APOM, Attached Particle Organic Matter)의 시료를 채집하였다. 식물플랑크톤 및 기타 부유성 유기물질을 포함하는 SPOM 시료는 수변부에서 채수한 원수 를 500°C에서 2시간 동안 강열건조한 GF/F 여과지(0.7 μm pore size, 47 mm; Whatman, USA)를 이용하여 최소 500 mL 에서 최대 1 L 여과(3반복)하여 시료를 확보하였다. 저서 기 원의 먹이원을 의미하는 APOM 시료는 수변부에서 돌, 대형 자갈 기질을 채집하여 전체 표면을 브러쉬로 벗겨낸 뒤 부착 된 유기물을 농축하였다. 농축한 유기물은 GF/F 여과지를 이 용하여 30~100 mL를 여과(3반복)한 시료를 확보하였다.

어류는 투망을 이용하여 채집하였고, 현장에서 동정하였다. 이후 저온 상태로 실험실까지 운반하여 전장(Total length, mm), 무게(weight, g) 측정 및 안정동위원소 분석을 위한 시료채취가 이루어졌다. 조사지점에서 채집된 어류는 대상 종인 여울마자와 돌마자를 포함하여 12종의 어류가 채집되었다. 채집된 어류는 국립환경과학원에서 고시하고 있는 어류의 섭식특성 및 내성도특성을 참고하였고 (NIER, 2019) 섭식길드(잡식성: 여울마자, 돌마자, 피라미;



Fig. 1. The map of the study site.

충식성: 기름종개, 긴몰개, 돌고기, 모래무지, 참쉬리, 참갈 겨니, 참마자, 참중고기; 육식성: 꺽지)를 기준으로 구분하였 다(Table S1). 멸종위기종의 포획은 낙동강유역환경청으로 부터 허가를 취득하였고(허가번호 2023-30호), 국립생태원 의 동물실험윤리위원회의 승인을 받아 수행하였다(승인번호 NIEIACUC-2023-006).

2. 안정동위원소 분석

안정동위원소 분석을 위한 어류 시료는 개체 간 생애주기 에 따라 발생하는 안정동위원소비 회전율(turnover rate)의 차이 및 개체 크기에 따른 섭식 먹이원의 변화(Won et al., 2023)로 인한 오차를 줄이고자 전장을 기준으로 유사한 크 기를 가진 개체를 선별하여 종별로 최대 5개체의 표본을 확 보하였다(Table S2). 선별된 어류 시료는 정확한 안정동위 원소 분석을 위해 뼈, 혈액, 피부와 같은 기타 조직을 제외하 고 지방을 포함하지 않은 등부분의 근육을 1~2g 채취하여 2 mL 튜브에 냉동 상태로 보관하였다. 입자성 유기물의 여 과지 및 생물 시료는 -80°C에서 48시간 이상 동결건조를 수행하였고 건조된 여과지는 BEAD RUPTOR 12 (OMNI International, USA)를 사용하여 균질화하였다. 안정동위원 소 분석의 경우, 탄소·질소 안정동위원소비를 동시에 분석 하였기 때문에 별도의 무기탄소 및 지질 제거 과정을 수행 하지 않았다(Post, 2002). 전처리된 시료의 안정동위원소 분 석은 전문기관(서울대학교 농생명과학 공동기기원)에 의뢰 하였으며 해당 기관에서는 안정동위원소 측정용 질량 분석 계(Isotope Ratio Mass Spectrometers, Isoprime, UK)를 이 용하여 탄소·질소 안정동위원소비를 측정하였다. 탄소·질소 안정동위원소의 표준물질로 각각 VPDB (Vienna Pee-Dee Belemnite)와 공기를 이용하였으며 표준물질의 원소존재비 와 분석시료 내 존재비와의 차이를 천분율로 나타낸 값을 δ^{13} C. δ^{15} N으로 나타냈다.

 $\delta X_{\text{sample}} = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 1000$

 $X = {}^{13}C$ 또는 ${}^{15}N$ R = 각각 ${}^{13}C/{}^{12}C$ 또는 ${}^{15}N/{}^{14}N$ sample = 측정시료 standard = 표준시료

3. 안정동위원소비 값의 활용

탄소·질소 안정동위원소비를 각각 x축, y축으로 설정한 2 차원 그래프 상에 먹이망 구성생물들의 안정동위원소비를 나타내어 조사지점의 기초먹이망을 시각화하였다. 또한, 탄 소, 질소 안정동위원소의 복합적인 활용 및 적용(e.g. 베이지 안 통계)을 통해 조사지점 내 생물학적 상호작용 및 어류 종 의 섭식특성을 이해하고자 먹이원 기여율, 영양단계 및 생태 지위면적에 대한 정량적인 분석을 수행하였다. 본 연구에서 실시된 안정동위원소 분석은 분석에 따라 요구되는 어류의 최소 개체수가 상이하기 때문에, 분석에 활용되는 종별 개체 수가 최소 1개체에서 10개체로 차이가 있었다는 점을 고려 하여 채집된 개체수에 따라서 종을 선별하여 분석에 활용하 였다(Table S1).

1) 먹이원 기여율 및 영양단계 산출

본 연구에서는 기저생물을 일차생산자인 입자성 유기물 로 선정하여 δ^{15} N_{baseline}와 λ 를 계산하였다. 일차생산자의 질 소 안정동위원소비는 시·공간적으로 넓은 변동 범위를 보이 기 때문에(Kim *et al.*, 2014), SPOM과 APOM을 모두 고려 하여 영양단계를 산출하는 데 있어 평균 질소 안정동위원소 비 값을 사용하는데 공간적 이질성이라는 한계가 있다. 따라 서, 이를 보완하기 위해 본 연구에서는 어류 종별로 산출된 SPOM 및 APOM 먹이원 기여율을 가중치로 활용하여 보정 된 δ^{15} N_{baseline} 값을 통해 영양단계를 산출하였다.

Trophic Level

 $= [\{\delta^{15}N_{sc} - (P_{SPOM}*\delta^{15}N_{SPOM} + P_{APOM}*\delta^{15}N_{APOM})\}/3.4] + 1$

 δ^{15} N_{SPOM}와 δ^{15} N_{APOM}는 각각 SPOM 및 APOM의 질소 안정동위원소비 값을 의미하며 PSPOM과 PAPOM는 각각 대 상 어류에 대한 SPOM과 APOM의 기여율을 의미한다. 먹 이원 기여율은 베이지안 믹싱모델(Bayesian mixing model) 인 R package "simmr"을 이용하여 산출하였다(Parnell et al., 2013). 베이지안 믹싱모델은 먹이망 구성생물의 안정동 위원소비 값의 변동성과 같은 불확실성을 고려하여 먹이원 기여율의 추론을 수행하기 때문에 분석 결과의 신뢰성을 높 이기 위해 2개체 이상의 개체수가 채집된 종을 대상으로 먹 이원 기여율을 산출하였다(Phillips et al., 2014). 또한 믹싱 모델 분석은 베이지안 통계를 기반으로 모수를 추정하기 때 문에, 측정값은 평균이나 중앙값과 같은 고유값이 아닌 확률 분포추정치를 함께 기술하여(95% Credibility Interval) 측정 오류(measurement error), 분석시료 및 TDF의 변동성의 불 확실성을 포함하였다(Phillips et al., 2014). 믹싱모델 분석을 통해 산출되는 먹이원 기여율의 평균값과 확률분포추정치를 δ^{15} N_{baseline} 산정식에 적용하여 영양단계 평균값 및 실현 가능 한 영양단계 범위를 계산하였다. 예외적으로 여울마자와 돌 마자의 영양단계를 계산하기 위해 입자성 부착 유기물을 기 저생물로 하여 일반적인 영양단계 식을 사용하였는데, 이는 대상 종들이 부착조류를 주로 섭식하기 때문에(Hong, 2014; Ji et al., 2021; Byeon, 2022) 부유성 기원의 먹이원에 대한 고려는 필요하지 않을 것으로 판단하였기 때문이다. 조사시 기 동안 1개체가 채집된 종의 경우, SPOM과 APOM의 평균 질소 안정동위원소비 값을 δ¹⁵N_{baseline}로 선정하여 영양단계 를 산출하였다.

2) 생태지위면적의 산정 및 생태지위면적 중첩 정도·가능성

생태지위면적은 통계 소프트웨어 R의 SIAR 계열 package "SIBER"를 이용하여 산출 및 시각화하였다(Layman *et al.*, 2007; Jackson *et al.*, 2011). "SIBER"는 탄소·질소 안정동 위원소비의 2차원 그래프 위 분석생물들의 안정동위원소 데 이터를 연결하여 타원을 생성하고 샘플 수에 따라 타원의 면 적과 모양을 보정하여 산정할 수 있기 때문에, 샘플수가 적고 극한 값에 대한 불확실성을 포함하는 생태지위면적값(SEAc, standard ellipse areas with corrected sample size)의 산출이 가능하여, 샘플 수가 다른 어류 종의 생태지위면적 간 비교가 가능하다. "SIBER"를 사용하여 생태지위면적을 산출하기 위해서 세 개 이상의 표본이 요구되기 때문에, 채집된 개체수 가 3 이상인 어류 종을 대상으로 SEAc값을 산출하였다.

종간 생태지위면적의 중첩 정도 및 중첩가능성은 R package "nicheROVEVR"을 사용하여 산정하였다. 특정 종 의 SEAc 값의 40% 예측면적은 안정동위원소비 분포 내 가 장 밀집된 부분을 포함하기 때문에(Jackson *et al.*, 2017) 종 간 생태지위면적의 중첩 정도는 α값을 0.4로 설정하여 산출 하였다. "nicheROVER"는 MCMC (standard Markov chain Monte Carlo) 샘플링을 활용하여 모집단을 추정하기 때문 에 본 분석에서는 베이지안 신용구간 95% (α=0.95) 내에서 1,000번의 반복작업을 설정하여 중첩가능성의 사후 확률 분 포 평균값을 계산하였다.

결 과

1. 먹이망 구조 및 분류군별 탄소·질소 안정동위원소비

본 조사에서 채집된 모든 어류 종의 안정동위원소를 분석 하였으며 5개체 이상 채집된 어류는 잡식성 어류인 긴몰개 와 피라미로 각각 7, 10개체가 채집되었다(Tables S1, S2). 조사지점에서 채집된 먹이망 구성생물들의 안정동위원소 분 석 결과를 활용한 기초먹이망은 종별 안정동위원소비의 차 이가 뚜렷한 것으로 나타났다. 입자성 유기물은 SPOM과 APOM간 탄소·질소 안정동위원소비의 뚜렷한 차이를 나타 냈는데, APOM의 탄소·질소 안정동위원소비가 SPOM 대비 무거운 것으로 나타났다. 어류들의 평균 탄소 안정동위원소 비의 범위는 -17.7~-16.0‰을 보였다. 어류의 섭식특성 에 따른 분류군 중 충식성 어류의 경우, 기름종개와 참쉬리를 제외한 충식성 어류의 평균 질소 안정동위원소비의 범위는 11.9~12.2‰로 비교적 좁은 범위를 나타냈다. 대상 종인 여 울마자의 탄소 안정동위원소비는 서식지 내 어류 중 가장 무 거운 평균 탄소 안정동위원소비(-15.2‰)를 보였고 여울마 자 개체 간 탄소 안정동위원소비의 범위는 -15.5~15.0‰로 나타났다. 돌마자의 경우, 개체 간 탄소 안정동위원소비의 범 위가 -17.7~-14.2‰로 조사지점 내 어류 중 가장 넓은 범 위를 보였다. 조사지점 내 여울마자와 돌마자의 평균 질소 안 정동위원소비는 각각 12.7‰, 12.1‰로 차이가 크지 않았다 (Fig. 2, Table S2).



Fig. 2. Food web structure of the study site: carbon and nitrogen isotope ratio-biplot of POM, fish; square: primary producer, circle: fish.

2. 먹이원 기여율 및 영양단계

어류에 대한 입자성 유기물의 먹이원 기여율을 분석한 결 과, 믹싱모델을 통해 먹이원에 대한 비율이 계산된 모든 어 류들은 APOM에 대해 75% 이상의 의존도를 나타냈다. 특히 대상 종인 여울마자, 돌마자와 동일한 잡식성향의 섭식길드 로 분류된 긴몰개와 피라미 모두 APOM에 대해 80% 이상의 먹이원 비율을 보였다. 종특이적인 δ^{15} N_{baseline}을 활용하여 산 정한 어류 영양단계의 경우, 충식성 어류의 평균 영양단계 범 위는 2.5~4.0으로 비교적 넓은 범위를 나타냈으며 채집된 충 식성 어류 총 7종 중 4종(모래무지, 참갈겨니, 참마자, 참중 고기)이 2~3의 평균 영양단계 범위를 보였다. 충식성 어류인 기름종개는 영양단계 4.0을 보여 조사지점 내에서 가장 높은 영양단계를 나타냈다. 잡식성 어류의 경우 2.4~3.2의 영양단 계 범위를 보였다. 특히 APOM을 기저생물로 선정하여 산정 한 여울마자와 돌마자의 영양단계는 각각 2.6, 2.4의 영양단 계를 보여 두 종간 상이한 값을 나타냈으며 돌마자는 조사지 점의 어류 중 가장 낮은 평균 영양단계를 보였다. 믹싱모델 을 활용하여 먹이원 기여율의 95% 신용구간을 영양단계 산 정에 적용한 결과, 실현가능한 영양단계의 범위는 참마자와 모래무지가 각각 2.5~3.4, 2.4~3.3으로 가장 넓게 나타났다 (Table 1, Fig. 3).

3. 생태지위면적

어류의 생태지위면적을 계산한 결과, 조사지점 내 여울마 자의 SEAc 값은 0.5로 타 종 대비 좁은 생태지위면적이 분 석된 반면 돌마자는 6.0의 SEAc 값을 보여 조사지점 어류

Table 1. Summary of estimated source proportion (SPOM/APOM, %) and trophic level (average, 95% credibility interval) for fish in the study site.

	Diet pro	Trophic level		
Species	SPOM (%)	APOM (%)	(feasible trophic level)	
Microphysogobio yaluensis	_	-	2.4	
Microphysogobio rapidus	-	-	2.6	
Hemibarbus longirostris	6.9 (3.1~75.7)	93.1 (24.3~96.9)	2.5 (2.5~3.4)	
Pseudogobio esocinus	12.0 (5.3~72.3)	88.0 (27.7~94.7)	2.5 (2.4~3.3)	
Sarcocheilichthys variegatus wakiyae	23.0 (1.7~40.6)	77.0(59.4~98.3)	2.7 (2.4~3.0)	
Zacco koreanus	24.3 (12.7~33.0)	75.7 (67.0~87.3)	2.7 (2.6~2.8)	
Zacco platypus	18.6 (5.8~27.9)	81.4 (72.1~94.2)	2.9 (2.7~3.0)	
Pungtungia herzi	_	_	3.0	
Squalidus gracilis majimae	19.3 (9.5~30.6)	80.7 (69.4~90.5)	3.2 (3.1~3.4)	
Coreoleuciscus aeruginos	-	-	3.5	
Coreoperca herzi	-	-	3.7	
Cobitis hankugensis	-	-	4.0	



Fig. 3. Trophic level (TL) of fish based on species-specific baseline with "simmrs" (Vertical lines denote 95% credibility interval); the color of symbol represents feeding guild categorized by NIER (2019), grey circle: omnivore, blue circle: insectivore, purple circle: carnivore; TL can be interpreted as follows, primary producer: 1, herbivore: 2 \sim 3, carnivore: 2 \sim 3, piscivore: 24.



Fig. 4. (a) Isotopic niche space of fishes in the study site. The Standard Ellipse Areas with corrected sample size (SEAc) are indicated by the solid lines, and convex hulls of the total area (TA) are indicated by the dashed lines estimated by "SIBER" analysis, (b) Density plot of the SEAc for the fish in the study site estimated by "SIBER"; number on the plot: SEAc.

Table 2. Summary of pairwise percentages of directional overlap (the degree of overlap for A by B) between fishes calculated in the study site using "nicheROVER".

А	В								
	Z. koreanus	S. variegatus wakiyae	M. yaluensis	S. gracilis majimae	M. rapidus	Z. platypus			
M. yaluensis	6.2%	45.3%	_	0	3.7%	8.6%			
M. rapidus	0	0	71.9%	0	-	0			

중 가장 높은 값을 보였다. 국내 하천에 광범위하게 서식하 는 참갈겨니와 피라미의 SEAc 값은 각각 1.0과 0.3으로 비 교적 낮은 값을 보였다(Fig. 4). 여울마자는 돌마자를 제외한 어류들과 생태지위면적의 중첩을 나타내지 않았으며, 여울 마자에 대한 돌마자의 중첩 정도는 71.9%가 계산되었다. 돌 마자는 긴몰개를 제외한 모든 어류들과 생태지위면적의 중



Fig. 5. Diagram of pairwise percentages of directional overlap probability between fishes in the study site using "nicheROVER": posterior mean ($\alpha = 95\%$).

첩을 보였고 돌마자에 대한 여울마자의 중첩 정도는 3.7%로 계산되었다(Table 2). 95%의 신용구간에서 종간 생태지위면 적이 중첩될 가능성을 계산한 결과, 여울마자는 돌마자에 의 한 중첩가능성이 가장 높게 계산되었으며(84.4%), 생태지위 면적의 중첩을 보이지 않았던 참중고기에 의해서도 29.5% 의 중첩가능성을 보였다. 반면에 돌마자와 참중고기에 대한 여울마자의 중첩가능성은 10% 안팎으로 계산되었다. 돌마자 는 긴몰개를 제외한 타 어종에 대한 중첩가능성이 70% 이상 나타났고 참갈겨니와 피라미에 의해 중첩될 가능성이 각각 4.6%, 21.0%가 계산되었다(Fig. 5).

고 찰

본 연구의 대상 종인 여울마자와 돌마자의 섭식특성에 대 해 기술한 이전 문헌의 경우, 국립환경과학원(2019)은 부 착조류와 저서곤충을 섭식하는 잡식성 어류로 고시하였으 나 Hong (2014)과 Ji *et al.* (2021)는 여울마자의 위내용물 분석 및 다변량 군집분석을 통해 완전한 초식성 섭식경향 을 확인하였으며 Byeon (2022)은 위내용물 분석을 통해 금 강 지류 내 돌마자가 부착조류만 섭식하였음을 밝혀 돌마자 를 초식성 어류로 평가하였다. 이와 같은 돌마자와 여울마자 의 완전한 초식성향은 해당 종들의 형태적인 특징에서 비롯 한다. 여울마자·돌마자가 속한 잉어과(Cyprinidae) 모래무 지아과(Gobioninae) 어류는 대부분 복부가 편평하여 바닥에 붙어 있으며 머리 아래쪽에 있는 입과 다양한 형태로 발달 한 이빨을 이용하여 부착조류를 주로 뜯어먹는다(Zeng and Liu, 2011). 하지만 본 연구에서 영양단계를 통해 추정한 여 울마자와 돌마자는 각각 2.6, 2.4의 잡식성향을 의미하는 영 양단계를 보였다. 모래무지아과 어류는 저서에서 주로 먹이 활동을 하여 부착조류뿐만 아니라 모래나 자갈 사이에 존 재하는 소형의 저서곤충도 함께 섭식하는 경우도 있다. 여 울마자가 선호하는 서식지인 유속이 빠르고 오염부하가 낮 은 자연형 하천의 경우 수서곤충의 출현율이 높고 기능군별 로 고르게 분포하며(Jo *et al.*, 2019) 특히 납작하루살이과 (Heptageniidae)와 같은 붙는 무리(Clingers)의 출현비율이 높아(Shin *et al.*, 2013) 여울마자와 돌마자가 먹이활동 중 수 서곤충을 함께 섭식했을 가능성이 있을 것으로 판단된다.

여울마자와 돌마자는 형태적인 특징, 섭식특성이 매우 유 사하기 때문에(Hong et al., 2015) 두 종의 영양단계 간 차이 가 크지 않을 것으로 예상되었다. 하지만 대상 종들의 영양 단계는 여울마자가 돌마자보다 0.2 높은 영양단계를 보였는 데, 이는 여울마자의 육식성 먹이원에 대한 섭식비율이 돌마 자보다 20% (영양단계 0.1을 10%로 가정, Page et al., 2013) 높았음을 의미한다. 본 연구가 단일조사 결과로부터 대상 종 들에 대한 섭식특성의 해석을 시도하고 있다는 점에서 이와 같은 결과는 단순히 일시적으로 관찰된 차이인지 혹은 두 종 의 섭식행동의 차이로부터 나타난 결과인지에 대한 판단이 어렵다. 따라서 두 종의 섭식특성에 대해 보다 깊은 이해를 위해서는 몇 차례의 추가적인 조사를 통해 장기적인 경향을 파악할 필요가 있다. 대상 종 이외 어류들의 경우 충식성 및 잡식성 어류 대부분이 잡식성향의 낮은 영양단계를 보였는 데, 이는 육식성 먹이원의 집중적인 섭식이 어류들의 영양단 계 증가를 유도한다는 사실을 고려하였을 때 조사지점의 먹 이환경이 비교적 제한적인 것을 시사한다.

하지만 이와 같이 영양단계 추정치 결과만으로 서식지 내

생물종들의 섭식특성을 비교하는 것은 대상 생물들이 채집 된 장소의 좁은 범위에서 섭식활동을 한다는 가정이 요구되 고 어류의 이동성을 고려하지 않기 때문에 어류 간 섭식특성 을 비교하기 위해서는 생물의 공간적인 변동을 함께 고려할 필요가 있다. 또한, 믹싱모델의 95% 신용구간을 반영하여 산 출한 영양단계의 실현가능한 범위는 일부 어류가 상당히 넓 은 범위를 보여 정확한 섭식특성에 대한 해석의 어려움이 있 다. 예를 들어, 모래무지는 실현가능한 영양단계가 2.4~3.3 의 잡식성향과 육식성향을 동시에 나타내는 결과가 분석되 어 연구자 주관적인 해석으로 인해 발생할 수 있는 오류의 위험성이 존재한다. 이와 같은 경향은 대부분 채집 개체수가 적은(n=2, 3) 어류에게서 나타났기 때문에(Table S2), 믹싱 모델 분석의 신뢰성을 높이기 위해서는 적절한 분석 개체수 를 확보할 필요가 있다(Phillips et al., 2014). 향후 다양한 서 식지에서 충분한 개체수를 확보하여 분석을 진행한다면 대 상 종들의 섭식성향에 대해 보다 정확한 파악이 가능할 것으 로 판단된다.

생물종의 생태지위면적은 종간 경쟁에 의해 변화한 섭식 특성을 반영한 것으로, 한정된 자원에 대해 유사한 먹이원 의 섭식특성을 보이는 생물군들이 존재하는 생태계 내에서 는 종에 따라 다양한 섭식전략을 나타낸다(Andrades et al., 2019). 조사지점 내 어류들은 APOM 먹이원에 대한 섭식비 율이 높았으며 생태지위면적이 분석된 어류 중 긴몰개를 제 외한 모든 어류가 잡식성향의 영양단계를 보여 섭식하는 먹 이생물이 유사할 것으로 판단된다. 특히 일부 어류 종들의 생 태지위면적 간 높은 수준의 중첩가능성을 보였기 때문에, 조 사지점은 한정된 자원에 대해 유사한 먹이원을 섭식하여 일 부 어류 종간 경쟁 수준이 높은 환경일 것으로 예상된다. 이 와 같은 환경에서 돌마자는 채집된 어류 중 가장 낮은 영양 단계를 보인 동시에 가로폭(탄소 안정동위원소)이 넓고 세 로폭(질소 안정동위원소)이 좁은 범위($\Delta \delta^{15}$ N = 1.7)의 가장 넓은 생태지위면적(Fig. 4)을 나타냈다. 돌마자는 타 어종 의 섭식특성에 영향을 미칠 가능성이 비교적 높았는데, 이는 영양단계가 유사한 먹이원을 넓은 범위로 섭식하여 종간 경 쟁에 대응한 일반화된 섭식전략을 나타낸 것으로 사료된다 (Kartzinel et al., 2015).

피라미속(Genus Zacco) 어류인 참갈겨니와 피라미는 국 내 하천에 광범위하게 분포하며(Choi and Kim, 2004; Lee *et al.*, 2017) 하천생태계의 어류 군집에서 대표적인 우점종에 해당하지만(Lee *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2021), 돌마자와 비대칭적인 생태지위면적 중첩가능성 및 비교적 좁은 생태 지위면적을 보였다. 종간 먹이경쟁에 있어 피라미는 타 어종 과 중첩되지 않은 먹이원을 제한적으로 섭식하는 경향을 보 였기 때문에(Katano *et al.*, 2001), 본 연구에서 관찰된 참갈 겨니와 피라미의 좁은 생태지위면적은 서식지 내 타 어종과 의 먹이원 중첩 수준을 최소화한 결과로서 해석이 가능하다. 대상 종인 여울마자는 타 어종에 비해 매우 좁은 생태지위면 적과 함께 돌마자 대비 육식성 먹이원에 대한 높은 비율의 섭식 정도를 보여 종간 자원 경쟁에 대한 전문화된 섭식전략 을 나타낸 것으로 사료된다. 하지만 여울마자는 참중고기, 돌 마자와 비대칭적인 섭식관계를 나타내어 해당 종들의 섭식 활동이 여울마자의 섭식활동에 영향을 미칠 가능성이 크지 만 여울마자가 해당 종들의 섭식활동에 영향을 미칠 가능성 이 적은 것으로 보였다. 채집된 어류 대부분이 잡식성향의 영 양단계를 나타내 여울마자와 유사한 먹이를 섭식할 것으로 예상되는데, 이와 같은 환경에서 여울마자의 좁은 생태지위 면적과 일부 어류 종과의 비대칭적인 지위면적의 중첩은 조 사지점 내 여울마자의 제한적인 섭식특성을 시사한다.

특정 서식지 내 종의 섭식특성은 해당 생태계에서 생물들 의 적응력 및 취약성과 직접적인 관계가 있다(Chipps and Garvey, 2007). 본 연구는 여울마자와 돌마자의 출현 서식지 에서 안정동위원소를 활용하여 서식지에서 출현한 어류 종 의 영양단계·생태지위면적의 중첩 수준을 분석한 결과를 바 탕으로 종간 경쟁 수준을 평가하고 여울마자 및 돌마자의 섭 식특성을 해석하였다. 높은 종간 경쟁 수준을 보인 서식지 내 여울마자와 돌마자는 상이한 섭식특성을 보였는데, 돌마자는 일반화된 섭식특성이 관찰된 반면 좁은 범위에서 집중적인 먹이활동을 하는 것으로 관찰된 여울마자는 전문화된 섭식 특성을 보이는 동시에 섭식활동에 있어 타 어종에 의한 영향 이 큰 것으로 분석되었다.

멸종위기종의 경우 분포가 제한되고 개체수 확보가 어려 워 본 조사에서도 서식이 확인된 지점에서 1회 조사를 실시 하였고 분석에 사용된 개체수도 제한적이었다. 따라서 시간 적인 경과에 따른 추가적인 조사를 통해 환경변화에 대한 여 울마자와 돌마자의 생태지위면적 변화 경향을 관찰하여 대 상 종들의 적응능력을 섭식특성에 근거하여 평가할 필요가 있다. 여울마자의 훼손 원인으로 서식지 구조의 변화 및 오염 원에 의한 영향이 주요한 것으로 밝혀졌기 때문에(Yoon et al., 2023), 추가조사 결과를 바탕으로 여울마자 서식지의 수 질특성과 생물학적 요인 간 관계의 분석이 이루어진다면 여 울마자의 분포에 있어 물리, 이화학적 요인뿐만 아니라 생물 학적인 요인을 함께 고려한 포괄적인 평가가 가능할 것으로 기대된다. 본 연구는 생물학적인 상호작용에 대해 종간 경쟁 의 관점에서 분석 종의 섭식생태의 이해를 시도하였지만, 잡 식성 어류의 경우 종내 개체 간 발생하는 경쟁 역시 생태지 위를 결정하는 중요한 요인으로서 (Bolnick et al., 2003) 대 상 종에 대한 종내 경쟁(intraspecific competition)의 정량적 인 추가 분석이 필요할 것으로 판단된다. 차후 이상의 보완을

통해 서식지의 복합적인 요인과 여울마자 개체수 감소 현상 간 인과성에 대한 유추가 가능할 것으로 예상되며 여울마자 의 보존 및 복원 관리 방안 수립의 중요자료로 활용될 수 있 을 것으로 기대한다.

적 요

중상류 유수 하천의 경우, 빠른 유속의 특징을 가지기 때문 에 서식지 내 어류의 섭식활동은 저서에서 집중적으로 일어 나고 이에 따라 어류 종간 자원 경쟁이 발생하는데 이와 같 은 생물 간 상호작용은 경쟁적 열위에 해당하는 종의 배제라 는 결과를 유도한다. 따라서 멸종위기종인 여울마자의 개체 수 감소 현상의 이해를 위해서는 서식지 특이적인 생물학적 요인에 의한 영향을 고려할 필요가 있다. 본 연구는 여울마자 및 여울마자와 생태적으로 유사한 종인 돌마자가 공통으로 출현하는 지점을 대상으로 먹이망 구성생물들을 채집하였고 안정동위원소를 기반으로 하여 서식지 내 어류들의 섭식특 성 및 경쟁 정도를 정량적으로 분석하였다. 대상 종들의 영양 단계의 경우, 여울마자와 돌마자 각각 2.6, 2.4가 분석되어 잡 식성향의 영양단계를 보였으나 타 어류에 비해 상대적으로 초식성향이 강한 것으로 나타났다. 안정동위원소 믹싱모델 분석 결과, 모든 어류가 부착성 유기물 기원의 먹이원에 대 한 의존도가 높았고 생태지위면적의 경우 돌마자는 가장 넓 은 생태지위면적을 보이는 동시에 타 어류 종의 생태지위면 적에 중첩되는 정도가 가장 높게 나타났다. 반면, 여울마자는 조사지점에서 생태지위면적이 매우 좁은 것으로 분석되었다. 또한 돌마자, 참중고기와 비대칭적인 생태지위면적의 중첩 정도를 보여 해당 종들에 의해 섭식활동이 제한되는 것으로 분석되었다. 본 연구는 여울마자의 제한적인 분포를 결정하 는 주요 요인들 중 생물학적 요인에 초점을 두어 평가한 것 으로 향후 본 연구의 결과를 활용하여 서식지의 이화학적 요 인과의 복합적인 분석이 수행된다면 여울마자의 개체수 감 소에 대한 유추가 가능할 것으로 예상되며 여울마자의 보존 및 복원관리 방안 수립의 중요자료로 활용될 수 있을 것으로 예상된다.

저자 정보 이대희(경희대학교 석사과정), 오혜지(경희대학 교 박사수료), 최예림(경희대학교 박사과정), 홍근혁(경희대 학교 석사과정), 백인혁(국립생태원 멸종위기종복원센터 전 문위원), 김근식(국립생태원 멸종위기종복원센터 선임연구 원), 장광현(경희대학교 교수), 윤주덕(국립생태원 멸종위기 종복원센터 책임연구원)

저자 기여도 개념설정: 이대희, 장광현, 윤주덕, 방법론: 이

대희, 오혜지, 장광현, 윤주덕, 현장조사 및 자료수집: 이대희, 오혜지, 최예림, 홍근혁, 백인혁, 장광현, 윤주덕, 자료 관리: 이대희, 최예림, 분석: 이대희, 원고 초안작성: 이대희, 원고 교정: 이대희, 오혜지, 장광현, 윤주덕, 김근식, 원고 편집: 이 대희, 오혜지, 장광현, 과제관리: 윤주덕, 김근식, 백인혁, 연구 비 수주: 윤주덕

이해관계 이 논문에는 이해관계 충돌의 여지가 없습니다.

연구비 본 논문은 환경부의 지원을 받아 수행되었습니다 (NIE-고유연구-2023-47, NIE-B-2024-47).

REFERENCES

- Andrades, R., J.M. Andrade, P.S. Jesus-Junior, R.M. Macieira, A.F. Bernardino and T. Giarrizzo. 2019. Multiple niche-based analyses reveal the dual life of an intertidal reef predator. *Marine Ecology Progress Series* 624: 131-141.
- Bolnick, D.I., R. Svanbäck, J.A. Fordyce, L.H. Yang, J.M. Davis, C.D. Hulsey and M.L. Forister. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist* 161: 1-28.
- Bolnick, D.I., T. Ingram, W.E. Stutz, L.K. Snowberg, O.L. Lau and J.S. Paull. 2010. Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width. *Proceedings Biological Sciences/ The Royal Society* 277: 1789-1797.
- Byeon, H.K. 2022. Ecological Characteristics of *Microphysogobio* yaluensis in Dugye Stream of Geum River Basin, Korea. *Korean Journal of Ecology and Environment* 36(4): 381-389.
- Carscallen, W.M.A., K. Vandenberg, J.M. Lawson, N.D. Martinez and T.N. Romanuk. 2012. Estimating trophic position in marine and estuarine food webs. *Ecosphere* 3(3): 1-20.
- Chae, B.S. and H.J. Yang. 1999. *Microphysogobio rapidus*, a new species of gudgeon (Cyprinidae, Pisces) from Korea, with revised key to species of the genus *Microphysogobio* from Korea. *Korean Journal of Biological Sciences* 3: 17-21.
- Chipps, S.R. and J.E. Garvey. 2007. Assessment of food habits and feeding patterns, p. 473-514. *In*: Analysis and interpretation of freshwater fisheries data (Christopher, S.G. and L.B. Michael, des.). American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- Choi, B.H. and K.H. Shin. 2018. Applications and prospects of stable isotope in aquatic ecology and environmental study. *Korean Journal of Ecology and Environment* 51(1): 96-104.
- Choi, J.S. and J.K. Kim. 2004. Ichthyofauna and Fish Community in Hongcheon river, Korea. *Korean Journal of Environmental Biology* 22(3): 446-455.

- Eurich, J.G., M.I. McCormick and G.P. Jones. 2018. Direct and indirect effects of interspecific competition in a highly partitioned guild of reef fishes. *Ecosphere* **9**(8): e02389.
- Gause, G.F. 1934. Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science* **79**: 16-17.
- Gilliam, J.F., D.F. Fraser and A.M. Sabat. 1989. Strong effects of foraging minnows on a stream benthic invertebrate community. *Ecology* **70**(2): 445-452.
- Hayden, B., M.L.D. Palomares, B.E. Smith and J.H. Poelen. 2019. Biological and environmental drivers of trophic ecology in marine fishes - a global perspective. *Scientific Reports* 9(1): 11415.
- Hong, Y.K. 2014. Studies of the conservation biology of an endangered freshwater fish, *Microphysogobio rapidus* (Cyprinidae). Doctoral thesis, Soonchunhyang University, Asan-si. 163pp (in Korean).
- Hong, Y.K., M.H. Ko, S.Y. Park and I.C. Bang. 2015. Egg Development and Early Life History of the Endangered Species, *Microphysogobio rapidus* (Cyprinidae). *The Ichthyological Society of Korea* 27(2): 86-94.
- Jackson, A.L., R. Inger, A.C. Parnell and S. Bearhop. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER-stable isotope Bayesian ellipses in R. *Journal* of Animal Ecology 80: 595-602.
- Jackson, A.L., A.C. Parnell and M.A. Jackson. 2017. Package 'SIBER'. Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. R package version 2.1.9. https://cran.r-project.org/package=SIBER
- Ji, C.W., D.S. Lee, D.Y. Lee, Y.S. Park and I.S. Kwak. 2021. Analysis of Food Resources of 20 Endangered Fishes in Freshwater Ecosystems of South Korea using Non-metric Multidimensional Scaling and Network Analysis. *Korean Journal of Ecology and Environment* 54(2): 130-141.
- Jo, M.H., M.J. Lee, E.W. Seo and J.E. Lee. 2019. Analysis of functional habitat groups and community stability of benthic macroinvertebrates before and after Yeongju Dam completion in Korea. *Korean Journal of Environmental Biology* 37(4): 664-671.
- Kartzinel, T.R., P.A. Chen, T.C. Coverdale, D.L. Erickson, W.J. Kress, M.L. Kuzmina, D.I. Rubenstein, W. Wang and R.M. Pringle. 2015. DNA Metabarcoding illuminates dietary niche partitioning by African large herbivores. *Proceedings* of the National Academy of Sciences **112**(26): 8019-8024.
- Katano, O., S.I. Abe, K. Matsuzaki and K. Iguchi. 2001. Interspecific interactions between ayu, *Plecoglossus altivelis*, and pale chub, *Zacco platypus*, in artificial streams. *Fisheries Science* 66(3): 452-459.
- Kim, J.G., D.H. Kim and D.S. Reu. 2009. A Study on the Reproductive Cells in Testes of *Microphysogobio yaluensis*. *Korean Society of Microscopy* **39**(3): 245-252.
- Kim, M.S., J.Y. Hwang, B.K. Kim, H.S. Cho, S.J. Youn, S.Y. Hong, W.S. Lee, O.S. Kwon and J.M. Kim. 2014. Determination of the Origin of Particulate Organic Matter at the

Lake Paldang using Stable Isotope Ratios (δ^{13} C, δ^{15} N). *Korean Journal of Ecology and Environment* **47**(2): 127-134.

- Layman, C.A., D.A. Arrington, C.G. Montana and D.M. Post. 2007. Can stable isotope ratios provide for communitywide measures of trophic structure? *Ecology* 88: 42-48.
- Lee, S.H., H.G. Lee, S.J. Park, S.H. Lee and J.K. Choi. 2014. Distribution Characteristics of Fish Community to Stream Order in Namhan River Watershed. *Korean Journal of Ecology and Environment* 47(s1): 100-115.
- Lee, S.H., H.G. Jeong, H.S. Shin, Y. Shin, S.W. Lee and J.K. Lee. 2017. Comparison on Ecological Index Characteristics between *Zacco platypus* and *Zacco koreanus* by Stream order in Korea. *Korean Journal of Ecology and Environment* 50(4): 403-410.
- Lynch, M. and W. Gabriel. 1987. Environmental tolerance. *The American Naturalist* 129(2): 283-303.
- NIBR (National Institute of Biological Resources). 2019. Red Data Book of Republic of Korea (Second edition) Volume 3. Freshwater Fishes. Incheon.
- NIER (National Institute of Environmental Research). 2019. Survey and evaluation method for river and stream ecosystem health assessment. National Institute of Environmental Research, Incheon. 313pp (in Korean).
- Page, H.M., A.J. Brooks, M. Kulbicki, R. Galzin, R.J. Miller, D.C. Reed, R.J. Schmitt, S.J. Holbrook and C. Koenigs. 2013. Stable Isotope Reveal Trophic Relationships and Diet of Consumers in Temperate Kelp Forest and Coral Reef Ecosystems. *Oceanography* 26(3): 180-189.
- Parnell, A.C., D.L. Phillips, S. Bearhop, B.X. Semmens, E.J. Ward, J.W. Moore, A.L. Jackson, J. Grey, D.J. Kelly and R. Inger. 2013. Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics* 24: 387-399.
- Pelage, L., L.F. Flávia, N.E. Leandro, L.L. François, A. Bertrand, S.L. Alex and F. Thierry. 2022. Competing with each other: Fish isotopic niche in two resource availability contexts. *Frontiers in Marine Science* 9: 975091.
- Peterson, B.J. and B. Fry. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 293-320.
- Phillips, D.L. 2012. Converting isotope values to diet composition: the use of mixing models. *Journal of Mammalogy* 93: 342-352.
- Phillips, D.L., I. Richard, S. Bearhop, A.L. Jackson, J.W. Moore, A.C. Parnell, B.X. Semmens and E.J. Ward. 2014. Best practices for use of stable isotope mixing models in foodweb studies. *Canadian Journal of Zoology* **92**: 823-835.
- Post, D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83(3): 703-718.
- Pyke, G.H., R. Pulliam and E.L. Charnov. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *The Quarterly Review of Biology* 52(2): 137-154.
- Shin, S.M., I.K. Choi, E.W. Seo and J.E. Lee. 2013. Community

Structure of Benthic Macroinvertebrate in the Urban and Nature Stream. *The Koran Environmental Science Society* **22**(12): 1551-1559.

- Swanson, H.K., M. Lysy, M. Power, A.D. Stasko, J.D. Johnson and J.D. Reist. 2015. A new probabilistic method for quantifying *n*-dimensional ecological niches and niche overlap. *Ecology* 96: 318-324.
- Šaulys, V., O. Survilė and R. Stankevičienė. 2019. An assessment of self-purification in streams. *Water* 12: 87.
- Sexton, J.P., J. Montiel, J.E. Shay, M.R. Stephens and R.A. Slatyer. 2017. Evolution of ecological Niche breadth. Annual Review Ecology, Evolution and Systematics 48: 183-206.
- Tilman, D. 1987. The importance of the mechanisms of interspecific competition. *The American Naturalist* **129**: 769-774.
- Wang, J.H., W.S. Choi, J.K. Choi and H.G. Lee. 2021. Current status of fish fauna and *Zacco platypus* population in the Cheonggyecheon stream. *Korean Journal of Ecology and Environment* **39**(1): 68-80.

- Werner, E.E. and D.J. Hall. 1979. Foraging efficiency and habitat switching in competing sunfishes. *Ecology* **60**: 256-264.
- Won, E.J., H.E. Cho, D.K. Kim, J.W. Choi, K.G. An and K.H. Shin. 2023. Interpretation of Trophic Positions Using the CSIA Approach: Focusing on the Invasive Fish Lake Skygazer Chanodichthys erythropterus. Korean Journal of Ecology and Environment 56(3): 218-228.
- Yoon, J.D., K.S. Kim, C.D. Park, D.W. Kang, H.H. Lee, C.H. Lim and N.S. Kim. 2023. Identifying Degradation Causes of Endangered Freshwater Fish, *Microphysogobio rapidus* Using Habitat- Environmental Characteristics. *Korean Journal of Ecology and Environment* 56(3): 229-241.
- Zaret, T.M. and A.S. Rand. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology* **52**: 336-342.
- Zeng, Y. and H. LIU. 2011. The evolution of pharyngeal bones and teeth in Gobioninae fishes (Teleostei: Cyprinidae) analyzed with phylogenetic comparative methods. *Hydrobiologia* **664**: 183-197.

Species	n	Individual size		Ecological characteristics		Stable isotope analysis		
		TL (mm)	TW (g)	Trophic guild	Tolerance guild	Contribution of source $(n \ge 2)$	Trophic level (n≥1)	Isotopic niche space $(n \ge 3)$
Microphysogobio rapidus	4	87.5 (5.0)	6.3 (1.0)	0	SS	0	0	0
Microphysogobio yaluensis	4	64.3 (16.4)	2.4 (1.8)	0	IS	0	0	0
Zacco platypus	10	98.9 (8.0)	7.7 (2.0)	0	IS	0	0	0
Cobitis hankugensis	1	114.0	7.9	I	IS	-	0	-
Squalidus gracilis majimae	7	73.6(3.6)	3.3 (0.5)	Ι	IS	0	0	0
Pungtungia herzi	1	51.0	1.1	Ι	IS	-	0	-
Pseudogobio esocinus	2	66.0(1.4)	1.8(0)	Ι	IS	о	0	-
Coreoleuciscus aeruginos	1	110.0	9.9	Ι	SS	-	0	-
Zacco koreanus	5	82.0(10.8)	4.7 (1.9)	Ι	SS	о	0	0
Hemibarbus longirostris	2	75.0(7.1)	3.0(1.1)	I	IS	0	0	-
Sarcocheilichthys variegatus wakiyae	3	78.7 (5.1)	5.5(0.7)	I	IS	0	0	0
Coreoperca herzi	1	162.0	53.3	С	SS	-	0	-

Table S1. fish species collected in the study site and details of the total length (TL), total weight (TW), trophic guild, tolerance guild, stable isotope analysis utilized based on species sample size; Individual size (average, standard deviation).

O: Omnivore, I: Insectivore, C: Carnivore, IS: Intermediate Species, SS: Sensitive Species

Table S2. Summary of carbon and nitrogen isotope ratio of POM, fish samples (average, standard deviation) in the study site.

	Sample	n	Total length (mm)	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$
	Microphysogobio rapidus		87.5 (5.0)	- 15.2 (0.3)	12.7 (0.5)
Fish	Microphysogobio yaluensis	4	64.3 (16.4)	-16.0(1.5)	12.1 (0.8)
	Zacco platypus	5	102.6 (9.6)	-17.1 (0.6)	12.9 (0.6)
	Cobitis hankugensis	1	114.0	-18.7	15.2
	Squalidus gracilis majimae	5	75.2 (2.7)	-17.4(0.5)	14.1 (0.5)
	Pungtungia herzi	1	51.0	- 16.3	11.9
	Pseudogobio esocinus	2	66.0(1.4)	-17.7 (0.2)	12.1 (0.04)
	Coreoleuciscus aeruginos	1	110.0	-16.5	13.9
	Zacco koreanus	5	82.0 (10.8)	-17.7 (0.2)	12.2 (0.6)
	Hemibarbus longirostris	2	75.0(7.1)	-16.8(0.6)	12.3 (0.2)
	Sarcocheilichthys variegatus wakiyae	3	78.7 (5.1)	-16.2(0.7)	12.2 (0.9)
	Coreoperca herzi	1	162.0	- 16.4	14.3
РОМ	SPOM	3	_	-24.3 (0.1)	3.0 (0.8)
	APOM	3	_	- 17.6 (0.2)	7.4 (0.1)