

하구 생명의 패러다임 - 염분에 따른 하구 생물의 분포와 생물다양성 모델 리뷰

Paradigms in Estuarine Life - A Review of Estuarine Models Based on the Distribution of Estuarine Organisms and Salinity

박기연¹, 곽인실^{2,*}Kiyun Park¹, Ihn-Sil Kwak^{2,*}¹전남대학교 수산과학연구소,
²전남대학교 해양융합학과¹Fisheries Science Institute, Chonnam National University, Yeosu 59626, Republic of Korea²Department of Ocean Integrated Science, Chonnam National University, Yeosu 59626, Republic of Korea*Correspondence to Ihn-Sil Kwak
E-mail: iskwak@chonnam.ac.krReceived September 24, 2025
Accepted March 3, 2026

Abstract : Salinity is one of the main physical properties that govern the distribution of organisms across aquatic habitats. Estuaries are characterized by their brackish waters that result from the mixing of salty seawater and riverine freshwater in their middle section. The salinity gradient of an estuary is an important factor in determining the diversity of the biota that inhabits it. In this study, the ecological categories of estuarine organisms are defined according to salinity and a biodiversity model according to estuarine salinity is presented. Estuarine ecology has been introduced with the so-called Remane diagram which is derived from German studies in the Baltic Sea region during the early part of the 20th Century. The model shows how aquatic species diversity changes from freshwater to more marine areas. In essence it aims to show the relative proportions of each component of the fauna (freshwater, brackish and marine) and how these change along a salinity gradient. We also present modified models to understand the characteristics of the Remane diagram, a representative model representing biodiversity along a salinity gradient, and the distribution patterns of organisms within estuaries, and how these patterns may be influenced by climate change. Furthermore, we apply a model to explain the distribution of species diversity according to salinity in each estuarine biota. We also provide information on how an appropriate estuarine biodiversity model can influence future research on estuarine transition zones and ecological niches.

Keywords : Estuary environment, Biodiversity model, Salinity, Aquatic biota

서론

하구는 담수와 해양이 만나는 기수역으로 육지와 바다의 수문 순환을 자연스럽게 연결한다. 바다로 흘러가기 전 환경 물질들을 거르는 필터 역할을 하기에 해양 환경 보존을 위한 중요한 완충 역할을 한다. 염분 변화가 급격한 하구에는 다양한 생명이 살고 있으며 이러한 생태는 보존적 가치가 매우 높다 (McLusky and Elliott, 2004). 여러 가지 종류의 물고기와 게, 조개류와 고라니 및 족제비와 같은 포유류는 물론 멸종위기종인 큰기러기와 천연기념물인 저어새와 같은 조류들도 발견된다. 생명의 고리인 하구 갯벌에는 모두 1천여 종 이상의 생물이 서식한다고 알려져 있다 (Han and Kim, 2011).

하구는 인간과 해양 생물에게 중요하다. 조수의 영향을 받지 않는 하구의 수역은 바다 가장자리에 서식하는 독특한 동식물 군집을 지탱한다. 하구 서식지는 염분의 급격한 변화와 높은 탁도를 경험하며, 이로 인해 진흙이 섞인 조간대가 형성된다 (Henderson and Bird, 2010). 이 서식지는 야생동물이 풍부하며, 지구상의 많은 사람들에게 자연 서식지에 가장 가까운 곳을 제공한다. 인간이 착취하고 종종 파괴해 온 서식지이지만, 하구 서식지는 산업화와 토지 개간에도 불구하고 야생동물에게 매력적인 환경을 유지하며 지구상에서 가장 회복력이 강한 서식지 중 하나로 남아 있다. 이곳은 오염물질을 퇴적물에 가두는 등 바다와 인류에게 특별한 생태계 서비스를 제공할 수 있는 공간이다. 또한, 바닷물고기의 산란지와 철새의 먹이 공급원 역할

도 한다. 하구에 서식하는 식물과 동물은 공통적이며 일반적인 특징들을 가지고 있다. 하구에 서식하는 모든 생물은 바다 또는 담수에서 유래한다(McLusky and Elliott, 2004; Henderson and Bird, 2010; Kim, 2011). 이들은 이동의 일환으로 하구에 들어오거나, 생전에 이동을 하거나, 아니면 조상이 하구에 들어와 후손들이 하구에 정착하여 현재 일부 종의 유일한 서식지가 되었다. 이로 인해, 하구에 서식하는 생물 종은 염분에 따라 여러 범주로 나뉘지게 된다(McLusky and Elliott, 2004).

하구 염분에 따른 생물다양성 모델은 20세기 초 발트해 지역에 대한 독일의 연구에서 파생된 레마네(Remane) 다이어그램으로 시작한다. 이 모델은 수생종 다양성이 담수 지역에서 해양 지역으로 어떻게 변화하는지 보여준다. 즉 본질적으로 동물상(담수, 기수, 해양)의 각 구성 요소의 상대적인 비율과 이들이 염분 기울기에 따라 어떻게 변화하는지가 나타난다(Whitfield *et al.*, 2012). 본 연구에서는 하구의 염분 환경에 따른 생물의 생태학적 범주와 분포를 제시하고 염분구배에 따른 담수-해양의 생물다양성을 표현하는 모델들에 대해 리뷰하고자 한다.

재료 및 방법

하구 생물의 분포와 염분에 따른 생물다양성 모델에 대한 리뷰를 위해 “하구 생태계: 생태학, 위협 및 관리”(McLusky and Elliott, 2004) 저서와 하구 생태학 관련 참조문헌 조사를 통해 1934년 레마네(Remane) 다이어그램 모델부터 시작된 다양한 나라의 하구 환경에 적용된 생물다양성 모델에 대해 정리하였다.

결과 및 고찰

1. 하구 생물의 생태학적 범주

1) 빈염성 생물(Oligohaline organisms)

강과 기타 담수에 서식하는 대부분의 동물은 0.5 psu 이상의 염분을 견디지 못하지만, 일부 빈염성 종은 최대 5 psu의 염분에서도 생존한다.

2) 진정한 하구 생물(True estuarine organisms)

대부분 하구 중앙부에 서식하는 해양 친화성을 가진 동물이다. 대부분은 바다에 살 수 있지만, 다른 동물과의 경쟁으로 인해 바다에는 서식하지 않는 것으로 보인다. 가장 일반적으로 5~18 psu 염분에서 서식한다.

3) 광염성 해양생물(Euryhaline marine organisms)

하구에 서식하는 대부분의 생물을 구성하며, 바다에서 하구

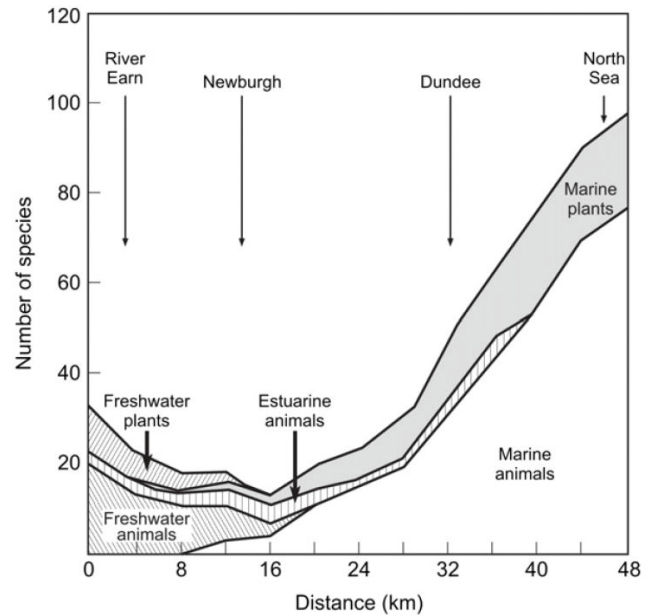


Fig. 1. Composition of the biota (species number) along the Tay Estuary (redrawn after Alexander *et al.*, 1935).

중앙부까지 분포한다. 각 종은 생존 가능한 최소 염분이 있다. 많은 종은 18 psu 염분까지 사라지지만, 일부는 5 psu 염분까지 생존할 수 있다.

4) 협염성 해양생물(Stenohaline marine organisms)

염분이 25 psu 이하인 하구에서만 서식하는 해양생물이다.

5) 이주 동물(Migrants)

주로 어류와 게인 이 동물들은 생애의 일부만을 하구에서 보낸다. 넙치(*Platichthys flesus*)나 새우(*Pandalus montagui*)와 같은 일부 종들은 하구에 서식하며 먹이를 찾는다. 연어(*Salmo salar*)나 장어(*Anguilla anguilla*)와 같은 다른 종들은 하구를 강이나 외해의 번식지로 오가는 경로로 이용하는 순회 동물이다.

2. 하구 염분에 따른 생물다양성 모델

하구에 서식하는 동식물의 분포와 풍부도에 대한 많은 연구에서 하구 내 종의 수가 해양이나 담수보다 적다는 사실이 밝혀졌다. 하구의 저서생물을 조사한 자료에서 하구 입구에서 안쪽으로 갈수록 종의 수가 현저히 감소하는 것으로 나타났다. 하구에 서식하는 주요 종 집단에서는 하구의 양쪽 끝에서 하구로 진입할 때 다양성 감소라는 명확하고 일반적인 양상을 볼 수 있다. 빈염성 종의 수는 진담수에서는 높지만, 하구 내에서는 감소한다. 담수 내 종의 수를 100%로 표시하면, 염분이 5 psu가 되면 빈염성 종의 수는 5% 미만으로 감소한다. 협염성 해양 종의 수도 마찬가지로 하구의 해양 쪽 끝에서 하구로 진입할

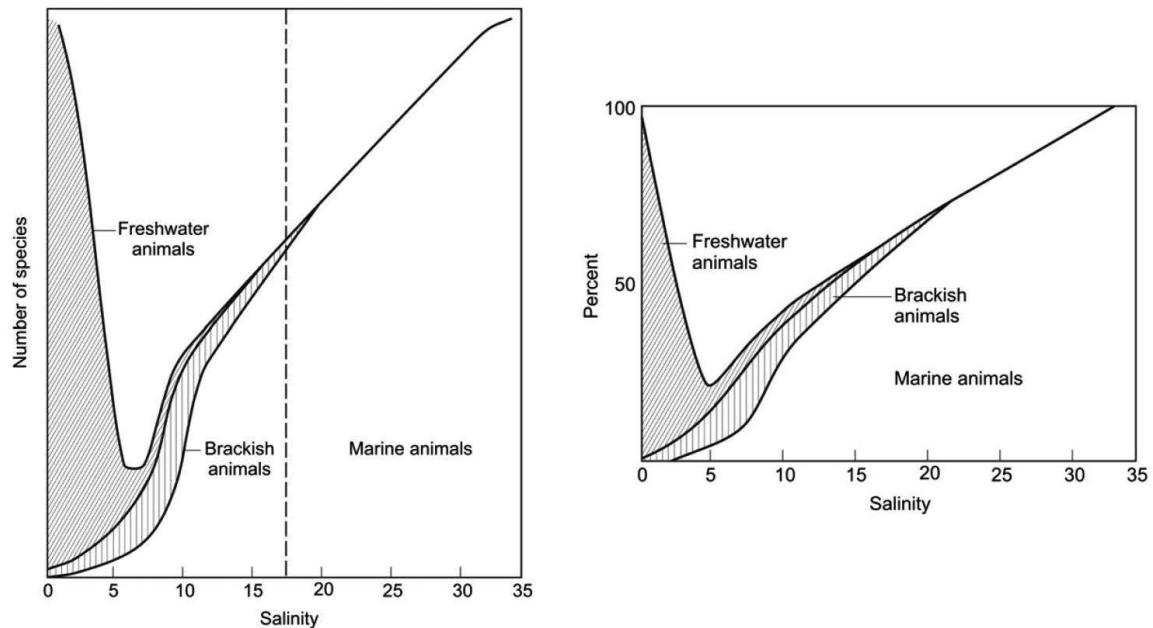


Fig. 2. A redrawn version of the original Remane diagram (Remane, 1934) (Left) and A redrawn version of the Remane and Schlieper (1958) diagram, as depicted in McLusky and Elliott (2004), showing that the Y-axis has now been scaled according to percentage (not number) (Right).

때 감소한다. 따라서 전체 농도의 해수에 존재하는 혐염성 종의 경우 염분 25 psu 이하에서는 거의 존재하지 않는다. 염분이 낮은 해양생물의 종 수는 해양에서 하구로 갈수록 점차 감소하지만, 이 경우 일부는 염분 5 psu까지 살아남는다. 종 다양성 감소 패턴을 상세하기 위해 해양이나 담수에서 진정한 하구 동물의 종 수는 적거나 없지만, 하구 내에서는 증가하며, 염분이 5~18 psu인 지역에서 하구 종의 수가 가장 많다. 그러나 진정한 하구 종의 총 수와 이동성 종의 수는 빈염성 또는 해양성 종의 수에 비해 상대적으로 적게 나타난다.

1) 알렉산더외(Alexanfer *et al.*)의 하구역 생물패턴 모델

다양한 범주의 하구 생물의 풍부함을 고려한다면 테이(Tay) 하구 데이터에서 보는 것처럼 명확한 생물 패턴이 나타난다 (Fig. 1). Alexander *et al.* (1935)는 스코틀랜드 테이 하구의 생물패턴을 보여주었다. 수생식물과 동물 모두의 종단적 다양성 추세를 포함한 이 연구는 바다에서 강어귀로 갈수록 생물다양성이 감소하는 것을 확인하였다. 이는 염분 감소와도 일치하는 패턴이다. 또한 연속체의 담수 끝부분에서는 다양성이 크게 증가하지 않았다.

2) 레마네(Remane) 다이어그램 모델

하구에 서식하는 모든 종의 수를 그린 “레마네 다이어그램” (Fig. 2)에 따르면 하구는 주변 수생 환경보다 종의 수가 적다는 특징을 보인다. 염분은 종이 하구로 침투할 수 있는 거리를 결정하지만, 모든 종이 하구로 유입될 수 있는 잠재력은 적절한

기질이 존재할 때에만 발휘될 수 있다. 이러한 곡선 모델은 동물상 각 구성 요소(담수, 기수, 해양)의 상대적인 비율과 이들이 염분 기울기에 따라 어떻게 변화하는지 보여준다. 이러한 구성 요소들의 조합은 스펙트럼의 담수와 해양 양 끝으로 갈수록 다양성이 감소하며, 5~7 psu 염분 지역은 소수의 진정한 기수/하구 종이 우세하다.

Remane and Schlieper (1958)는 Remane의 이전 다이어그램의 Y축을 “백분율”로 표시한 버전을 사용하면 더 명확하게 염분에 따른 생물의 분포가 나타난다. 이는 각각 담수 및 해양 동물의 총 수에 대한 담수 및 해양 동물의 백분율로 나타날 가능성이 높다. 이 다이어그램에서 기수 동물을 포함하는 것은 다소 혼란스럽지만 해양 분류군의 하위 집합일 가능성이 높다. 레마네(Ramane) 모델은 담수 분류군의 다양성이 염분 0.5~5 psu 사이에서 급격히 감소하며, Telesh and Khlebovich (2010)에 따르면 수생 생물의 중요한 물리화학적 범위인 염분 5~7 psu에서 종 풍부도가 최소가 된다고 제시한다. 염분 6 psu에서는 기수종이 발트해의 우점종이지만, 해양 종이 압도적으로 우점종이 되는 염분 7 psu를 넘으면 이 비율이 상당히 변한다. 염분 17 psu (해수의 약 50%) 이상에서는 기수종이 거의 기록되지 않으며, 염분 20 psu 이상에서는 기록되지 않았다. Remane (1934)는 염분 0.1~17 psu 사이의 모든 수역을 “기수”로 분류했으며, 따라서 그의 기수 종 그룹은 사실상 이 염분 범위에 국한된다. 레마네(Remane) 다이어그램에서 모든 종 그룹이 다양한 정도로 광염분성이며, 이것이 염분 구배를 따라 출현하는 주요 원인이라는 것이다. 그러나 염분이 35 psu 미만으로 감소함에 따라 종

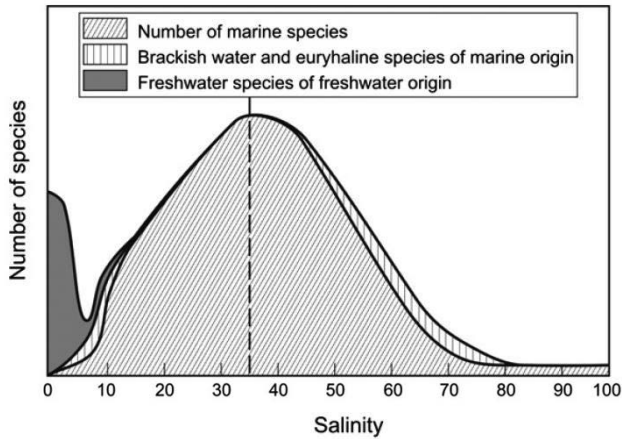


Fig. 3. Extension of the salinity scale showing faunal changes according to salinity (redrawn from Khlebovich, 1969).

다양성이 즉각적으로 감소하기 때문에 협염분성 분류군도 Remane 해양 구성 요소에 포함될 가능성이 높다. 또한, 염분이 증가함에 따라 담수 분류군의 현저한 감소는 특정 담수 종이 염수에 대한 내성이 없음을 시사한다.

3) 클레보비치(Khlebovich)의 동물상 변화와 염분 척도의 확장 모델

염분에 따른 동물상 변화를 보여주는 염분 척도의 확장이 Khlebovich (1969)에 나타난다(Fig. 3). 레마네 염분 연속체를 100까지 확장하여 연속체에서 가장 적은 종 수가 염분 70 psu 이상에서 기록되고, 절대적인 다양성은 80에서 100 사이에서 기록된다고 지적했다. Khlebovich는 고염분 수역에 서식하는 종을 설명하기 위해 ‘전염성’ 또는 ‘초염분’이라는 용어를 사용하지 않았다. 대신, 보다 전통적인 접근법을 따라 “전이성” 수생 동물상을 담수종(담수 기원), 기수 및 광염분종(해양 기원), 그리고 해양종(협염분형)의 세 범주로 구분했다. 이러한 모델은 초염분대에서 제안된 종 다양성 추세를 확장하여 포함함으로써 레마네(Remane) 모델을 더욱 개선하였다.

4) 허드슨(Hudson)의 화석생물군에 적용된 레마네 다이어그램 모델

Hudson (1990)은 담수 생물상을 해양 생물상보다 종 다양성 수준이 낮은 수준으로 표시하고, 하구/기수 종의 존재 범위를 염분 한계 20% 이상으로 확장함으로써 원래 레마네(Remane) 다이어그램의 형태를 변경했다(Fig. 4). 또한, Hudson은 X축에 염분 범주를 추가하여 레마네(Remane) 모델을 더욱 개선했다.

5) 염분 연속체(담수에서 초염분 조건)를 포괄하는 하구 생물다양성 변화 모델

많은 연구에서 하구 Whitfield *et al.* (2012)에서 기수에 더 많

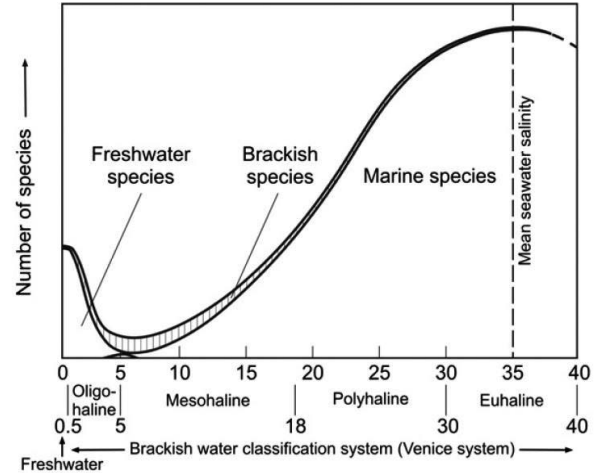


Fig. 4. Revised version of the Remane diagram as applied to fossil biota (modified after Hudson, 1990).

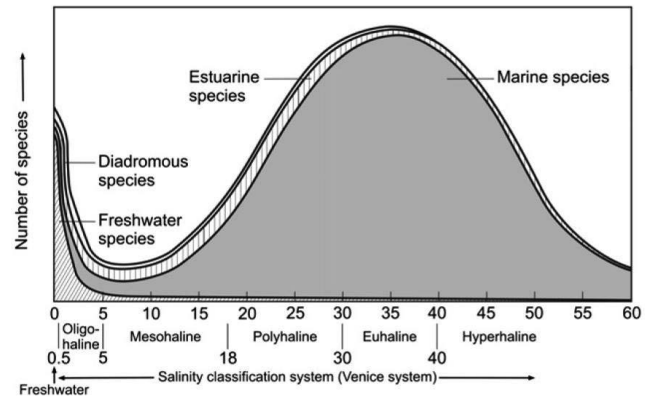


Fig. 5. Proposed conceptual model for estuarine biodiversity (species) changes covering the salinity continuum from freshwater to hyperhaline conditions (Whitfield *et al.*, 2012).

이 적용되는 레마네(Remane) 다이어그램과는 대조적으로 하구에 대한 개념적 종 다양성 변화 모델을 제시하였다(Fig. 5). 이러한 하구 생물다양성(종) 변화 모델의 특징은 다음과 같다.

구분(Type)	염분범위(psu)	특징
Oligohaline(빈염성)	0.5~5.0	담수에 가까운 저염분 상태
Mesohaline(중염성)	5.0~18.0	담수와 해수가 본격적으로 섞이는 구간
Polyhaline(다염성)	18.0~30.0	해수에 가까운 고염분 구간
Euhaline(진해수성)	30.0~35.0+	전형적인 대양의 해수 염도

(1) 특정 하구의 담수 군집은 일반적으로 같은 하구의 해양 분류군만큼 종이 풍부하지 않다.

- (2) 대부분의 담수종은 염수에 침투하지 않는다. 즉, 주로 하구 상류의 담수 지역에만 국한되어 있으며, 중염수(mesohaline), 다염수(polyhaline), 진염수(euhaline) 지역으로 확장되는 분류군은 소수에 불과하다.
- (3) 해양종은 빈염수(oligohaline) 하구, 그리고 때로는 담수까지 확장되지만, 염분이 더 높은 수역의 다양성에 비해 상대적으로 수가 적다.
- (4) 해양종은(분류군 측면에서) 중염수, 다염수, 진염수, 고염수(hyperhaline) 하구 수역에서 압도적으로 우세하다.
- (5) 하구/기수종은 중염수와 다염수에서 가장 다양하지만, 표층수(limnetic), 빈염수, 진염수, 심지어 고염수에도 존재할 수 있다.
- (6) 하구의 생물 다양성은 염분이 약 40 psu 이상에서 감소하기 시작하며, 대부분의 종은 염분이 50 psu 이상인 지역에서 생존할 수 없거나 이동을 겪는다.
- (7) 담수, 하구 또는 해양에서 염분이 0~100 psu 범위인 수역에서 서식할 수 있는 종, 즉 홀로하린종(holohaline species)이라고 할 수 있는 종은 매우 적다.

3. 하구 생물군과 염분: 종 다양성 분포

1) 플랑크톤의 염분에 따른 다양성 변화

발트해의 식물플랑크톤과 동물플랑크톤 모두에 대해 레마네(Remane) 다이어그램의 적용은 적절하지 않았다(Telesch *et al.*, 2011). 원생생물과 후생동물플랑크톤의 경우, 호로할리니쿰(horohalanicum) (5~8 psu 염분 구역)에서 종 풍부도가 최대에 도달하는 반면, 레마네(Remane) 모델은 이 지역에서 다양성이 최소임을 시사한다. 플랑크톤 생물이 발트해와 같은 안정적인 기수 환경에서 번성하며, 이들의 고도화된 삼투압 조절 전략이 저염분 환경에 적응하는 데 뚜렷한 이점을 제공한다. 하구와 같이 염분 변동이 심한 환경에서의 상황은 앞서 발트해에서의 상황과는 다르다. Gómez *et al.* (2004)은 라플라타 강 하구의 상류 및 중류 지역에서는 강변 식물플랑크톤이 우세하고, 혼합염분대에서는 다양성이 감소하는 것으로 나타났다. 라플라타 강 지역의 식물플랑크톤에 대한 연구(Calliari *et al.*, 2009)에서는 담수 및 상류 하구 지점에서 염분이 높은 해안 대륙붕 지점으로 갈수록 대표 분류군의 수가 증가하였다. 하구의 동물플랑크톤 다양성은 식물성 플랑크톤에서 나타난 경향과 유사하다. Duggan *et al.* (2008)은 호주 북부의 하구에서 하천 유역까지 동물플랑크톤 종 풍부도가 현저히 감소하는 것이 보고되었다. 남아프리카 공화국 하구의 동물플랑크톤 종 다양성은 하류에서 최고조에 달하는 경우가 많다(Grindley, 1981). 이는 주로 하구와 해양 생물이 이 지역 전체 개체군에 기여하기 때문이다(Wooldridge, 1999). 따라서 하구의 종 다양성은 하구 상류보다 하구에서 더 높게 나타난다(Wooldridge and Deyzel, 2009).

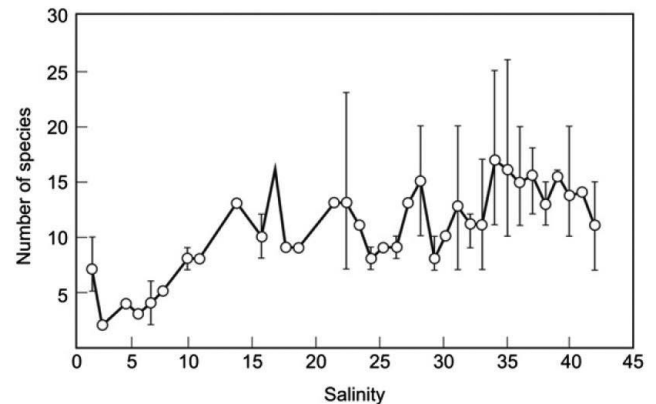


Fig. 6. Diversity of zooplankton from samples collected between the head and mouth of the Swartkops Estuary (redrawn after Grindley, 1981).

결과적으로 동물플랑크톤 종은 특정 하구의 상류에서 해양성 저염분 지역으로 갈수록 감소하는데(Fig. 6), 이는 레마네(Remane) 모델에서 예측한 바와 같지만, 염분 자체보다는 해양성 종 풍부도에 근접한 결과일 수 있다.

또한, Taylor (1993)는 포스 강 하구(스코틀랜드)를 따라 동물플랑크톤 종의 출현에 기울기가 존재한다는 사실을 발견했다. 이러한 기울기는 염분 및 기타 수문학적 특징과 관련이 있을 수 있으며, 하구 및 유입 해양종이 모두 존재한다. 많은 분류군의 풍부도는 염분뿐만 아니라 수온과도 관련이 있었다. 일부 종은 수온이 증가함에 따라 풍부도가 증가하고 다른 종은 수온이 증가함에 따라 풍부도가 감소했다.

2) 거대식물과 조류의 염분에 따른 다양성 변화

저염분 지역에 비해 해수에서 수생 식물의 다양성이 더 높게 나타나며 발트해 기수지역에서 대부분의 담수 대형식물 종이 배제되는 것을 확인하였다(Remane, 1934). 남아프리카에서는 해양 식물과 하구 식물이 염분이 더 높은 영구 개방 하구의 하류에서 우세한 경향이 있으며(Adams *et al.*, 1992), 하구 상류로 갈수록 감소하는 경향을 보이며, 담수 유래 대형식물이 더 다양한 하구 상류로 갈수록 그 수가 감소하였다(Fig. 7). 남아프리카 하구에서 기록된 담수, 하구 및 해양 수생 대형식물의 염분 범위를 바탕으로, 식물 종 다양성은 염분 25~30 psu에서 가장 높고, 35 psu를 초과하면 급격히 감소하는 것으로 나타났다(Fig. 7). 마찬가지로, 조류의 다양성 또한 염분이 증가함에 따라 감소한다. Sapozhnikov *et al.* (2009)은 아랄해의 저서조류 다양성의 염분이 저염분에서 고염분으로 증가함에 따라 2000년 159종에서 2005년 38종으로 감소했다고 보고하였다.

3) 저서생물의 염분에 따른 다양성 변화

레마네(Remane) 모델은 남아프리카(Schlacher and Wooldridge, 1996, Fig. 8)와 유럽(Rodrigues *et al.*, 2011) 모두에서

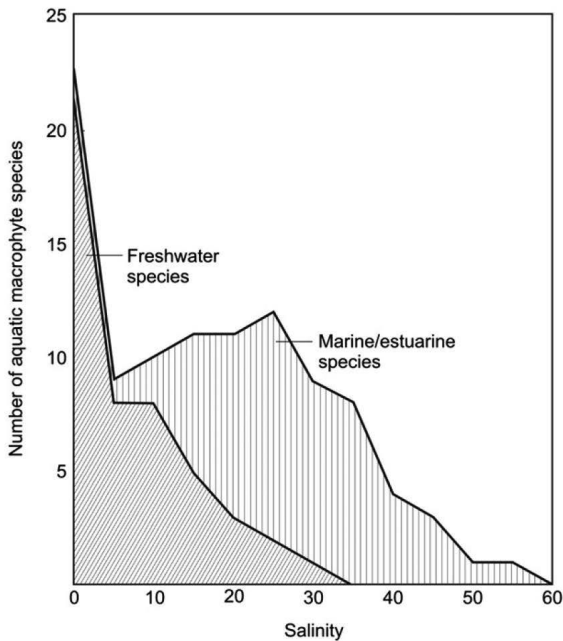


Fig. 7. Cumulative coastal aquatic macrophyte diversity, comprising species of freshwater and marine/estuarine origin according to recorded salinity ranges for each taxon (data extracted from Ward, 1976; Howard-Williams, 1980; Adams *et al.*, 1992).

전형적인 하구의 하류(진염수)에서 상류(올리고염수)까지 대형 저서동물 무척추동물 다양성의 일반적인 패턴을 매우 잘 반영하는 것으로 나타난다. 안타깝게도 이러한 하구 상류 담수 지역의 동등한 무척추동물 종 다양성 정보는 항상 이용 가능한 것은 아니므로, 유입되는 하천에서 이차적인 다양성 증가(레마네 다이어그램에서 예측한 바와 같음)가 있는지 확인할 수 없다. 이러한 표본 추출 연속성의 단절은 담수에서 하구를 거쳐 인접 해양 지역까지 완전한 저서동물 연속체를 평가하려는 시도에서 중요한 문제이다.

유럽 저서 무척추동물 다양성 추세 측면에서 레마네(Remane) 모델을 더욱 뒷받침하는 연구로는 Elliott and Kingston (1987)과 Mouny *et al.* (1998)의 연구가 있다. 포스 강과 센 강 하구의 다염수대에서 저염수대로 갈수록 종 풍부도가 감소하는 것이 발견되었다. 예를 들어, Elliott and Kingston (1987)이 제시한 대형저서동물 분포(Fig. 8)는 상류에서 전형적인 최소값을 보인 후, 주요 염분 전이대를 지나 기하급수적으로 증가하다가 바다에 가까운 배경 해양 다양성으로 갈수록 약간 감소하는 양상이 나타났다.

대형저서생물에서 해양 수위가 감소하기 전, 하구 바다쪽 끝에서 종 풍부도가 증가한 것은 두 개의 별개 군집(하구와 해양 군집)이 합쳐지는 것으로 정의되는 이행대의 위치를 보여준다. 그러나 오차 범위는 하구 특정 지역의 내재적 변동성을 나타내며, 이는 서식지 이질성이 대형저서동물에 미치는 영향을 반영

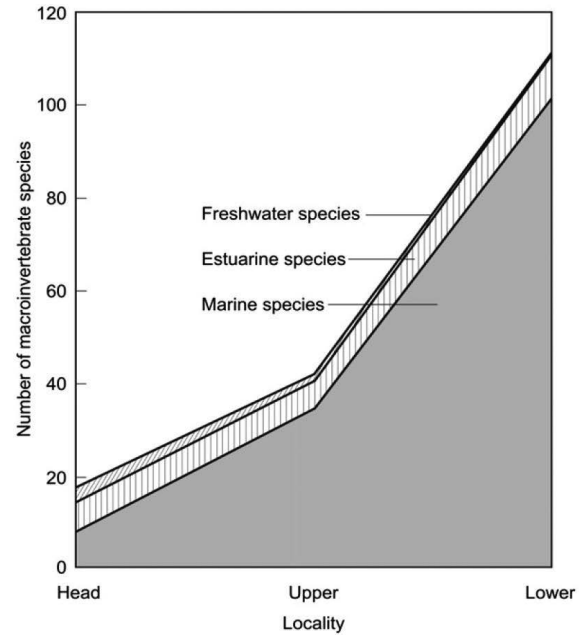


Fig. 8. Average freshwater, estuarine and marine macrobenthic invertebrate diversity in the headwaters (salinity 1~11), upper reaches (salinity 8~28) and lower reaches (salinity 17~35) of four permanently open South African estuaries (data from Day, 1981).

한다(Fig. 9). 마찬가지로, Rosa-Filho *et al.* (2004)은 브라질 하구의 대형저서동물 데이터를 결합하여 다변량 모델을 사용하여 염분을 이용하여 하구를 따라 종의 변화를 설명하고 예측할 수 있지만, 데이터의 변동성을 더 자세히 설명하기 위해서는 다른 서식지 특성(식생 유형 및 수심 등)이 필요하다.

호주 시드니 인근 호크스베리 강 수계에서 저서동물 군집의 공간적 및 시간적 패턴을 염분 및 퇴적물 유형과 관련하여 조사하였다(Jones *et al.*, 1986; Jones, 1987). 그들은 수계를 따라 종 풍부도가 지속적으로 감소하지는 않았지만, 염분이 높은 지역에서는 대부분의 종이 서식하고 상류 지역에서는 종이 가장 적다는 것을 확인하였다(즉, 레마네(Remane) 모델과 일치). 또한 저서동물의 주요 패턴이 종종 염분과 관련이 있으며(Jones *et al.*, 1986), 홍수와 가뭄 조건이 저염분 지역보다 염분이 높은 지역의 종 다양성과 군집 구조에 더 큰 영향을 미친다는 점을 제시한다(Jones, 1987).

4) 어류의 염분에 따른 다양성 변화

많은 연구에서 하구 상류 담수 지역으로의 종 이동을 보여주는 자료는 없지만, 전반적으로 남아프리카 하구 상류의 강에서는 담수어 다양성이 낮은 것으로 나타났다(Skelton, 2001). 특히 같은 하구에 인접한 해역의 해양어종 다양성과 비교했을 때 더욱 뚜렷하다(Heemstra and Heemstra, 2004). Fig. 10은 전형적인 남아프리카 어류 다양성 다이어그램의 형태를 나타낸다.

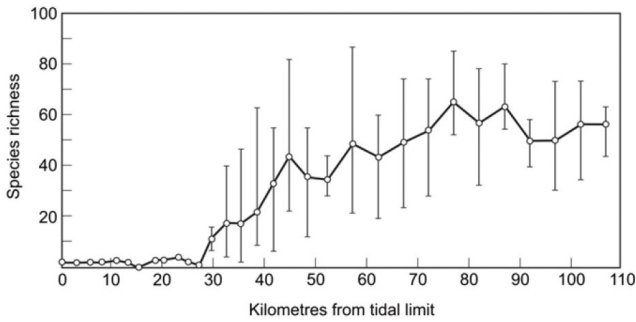


Fig. 9. Macrobenthic species richness (mean SE for each location) along the Forth Estuary and Firth of Forth showing overall declining diversity with increasing proximity to freshwater supply (modified from Elliott and Kingston, 1987).

해양어종이 중염수, 다염수, 그리고 진염수에서 압도적으로 우세한 반면, 하구와 담수어종이 합쳐지면 빈염수에서 더욱 다양함이 나타난다. 즉, 강하성 어종은 담수에서 해수까지 염분 범위에 걸쳐 넓고 고르게 분포한다. 염분이 높은 해역에서 해양 분류군의 전반적인 다양성은 레마네(Remane) 다이어그램에 나타난 추세를 따르지만, 염분이 50 psu 이상으로 상승하면 이 다양성은 현저히 감소한다.

세계적인 패턴과 위에서 인용된 사례들을 바탕으로, 레마네(Remane) 모델이 잘못 해석되어 전 세계 하구와 모든 생물 구성 요소에 무차별적으로 적용되었다는 것이 확인되었다. 레마네(Remane) 다이어그램은 하구를 포함한 어떤 전이수역에도 정량적으로 적용할 수 없다는 것이 일반적으로 받아들여지고 있다(Attrill, 2002). 이 모델은 조석 체계가 유럽 하구와 매우 다르고, 하구가 해양이 아닌 기수로 이어지는 발트해 지역의 연구 결과를 기반으로 하고 있다는 점을 고려하면, 레마네(Remane) 다이어그램의 정성적 측면조차도 하구 교과서에서 널리 받아들여지고 있다는 것은 놀라운 일이다. 그러나 레마네(Remane) 다이어그램은 하구의 생물 구성을 폭넓게 설명하는 데 가장 유용한 두 가지 정보를 통합할 수 있기 때문에, 하구 상황에 더 잘 부합하도록 수정하는 데에는 장점이 있다. 첫 번째 층은 하구를 점유하는 길드(예: 해양, 하구, 담수)와 관련되고, 두 번째 층은 하구 및 인접 생태계에서 발견되는 종의 염분 내성 또는 선호도와 관련된다. 따라서 담수종은 하구의 호염수 및 아마도 빈염수 지역에 국한되는 분류군일 것이고, 광염수 담수, 하구 및 해양종은 시스템의 빈염수, 중염수, 그리고 다염수 지역에 가장 풍부할 것이며, 혐염수 해양종은 준염수 지역에, 그리고 완전염수종은 호염수에서 극초염수까지 모든 염분 조건에 걸쳐 풍부하게 나타날 것이다. 본 연구에서 리뷰한 하구 생물다양성 분포도는 일반적인 하구 생태계 내 종단적 종다양성 변화에 대한 정성적 평가에 불과하지만, 하구 경사도를 따라 동식물의 주요 동인 중 하나로 염분을 지목하는 것으로 보

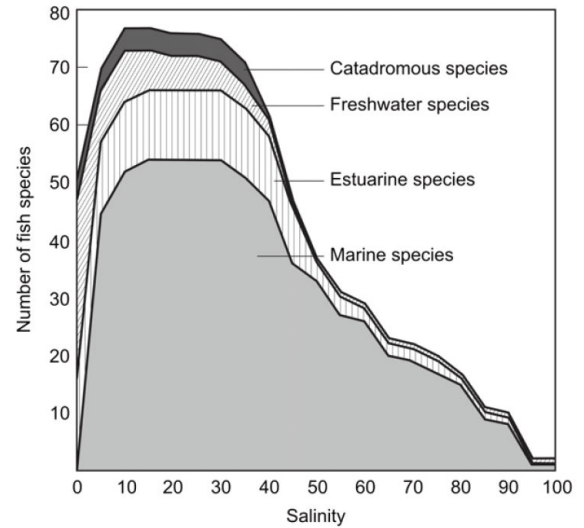


Fig. 10. Species diversity changes of freshwater, catadromous, estuarine and marine fish species in the St Lucia system according to recorded salinity ranges (data from Skelton *et al.*, 1989; Whitfield *et al.*, 2006).

이는 지배적인 종단적 종다양성 패턴을 설명하는 데 도움이 된다. 개별 하구에서 이러한 생물다양성 추세가 확인되면, 다양한 환경요인과 관련된 생태학적 이론을 검증할 수 있을 뿐만 아니라(Barnes, 1999; Elliott and Whitfield, 2011; Basset *et al.*, 2013), 이러한 생태계의 근본적인 속성에 기반한 현실적인 하구 품질 지표 개발을 뒷받침할 수 있을 것이다.

요 약

염분은 수생 서식지 전반에 걸쳐 생물의 분포를 결정하는 주요 물리적 특성 중 하나이다. 하구는 중간 부분에서 염분이 높은 바닷물과 강물의 담수가 섞여 발생하는 기수를 특징으로 한다. 하구의 염분 구배는 서식하는 생물상의 다양성을 결정하는데 중요한 요인이다. 본 연구에서는 하구 생물의 생태학적 범주를 염분에 따라 정의하고 하구 염분에 따른 생물 다양성 모델을 제시하고 있다. 하구 생태학은 20세기 초 발트해 지역에 대한 독일의 연구에서 유래된 소위 레마네 다이어그램으로 소개되어 왔다. 이 모델은 수생 종 다양성이 담수 지역에서 해양 지역으로 갈수록 어떻게 변화하는지 보여준다. 본질적으로 이 모델은 동물상(담수, 기수, 해양)의 각 구성 요소의 상대적 비율과 이들이 염도 기울기에 따라 어떻게 변화하는지 보여주는 것이다. 염분 구배에 따른 생물다양성을 나타내는 대표적 모델인 레마네 다이어그램의 특징과 하구 내 생물 분포 패턴을 이해하고 이러한 패턴이 기후변화에 어떻게 영향을 받을 수 있는지 이해

하기 위한 수정된 모델들도 제시한다. 나아가 하구 생물군별 염분에 따른 종 다양성 분포를 모델로 적용하여 설명한다. 또한, 적절한 하구 생물다양성 모델이 향후 하구 이행대 및 생태약층 연구에 어떤 영향을 미칠 수 있는지에 대한 정보도 제공한다.

사 사

본 연구는 한국연구재단의 지원(과제번호: NRF-2018R1A6A1A03024314)을 받아 수행되었습니다.

참고 문헌

- Adams, J.B., W.T. Knoop and G.C. Bate, 1992. The distribution of estuarine macrophytes in relation to freshwater. *Botanica Marina*, 35, 215-226.
- Alexander, W.B., B.A. Southgate and R. Bassindale, 1935. Survey of the river tees, part II-the estuary, chemical and biological. DSIR, Water Research Technical Paper 5, 1-171.
- Attrill, M.J., 2002. A testable linear model for diversity trends in estuaries. *J. Animal Ecol.*, 71(2), 262-269.
- Barnes, R.S.K., 1999. The conservation of brackish-water systems: priorities for the 21st century. *Aqua. Conserv.: Mar. Freshwater Ecosys.*, 9, 523-527.
- Basset, A., E. Barbone, M. Elliott, B.L. Li, S.E. Jorgensen, P. Lucena-Moya I. Pardo and D. Mouillot, 2013. A unifying approach to understanding transitional waters: fundamental properties emerging from ecotone ecosystems. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 132(1), 5-16.
- Calliari, D., E. Brugnoli, G. Ferrari and D. Vizziano, 2009. Phytoplankton distribution and production along a wide environmental gradient in the south-west Atlantic off Uruguay. *Hydrobiologia*, 620, 47-61.
- Day, J.H., 1981. The estuarine fauna. In: Day, J.H. (Ed.), *Estuarine Ecology with Particular Reference to Southern Africa*. A.A. Balkema, Cape Town, pp. 147-178.
- Duggan, S., A.D. McKinnon and J.H. Carleton, 2008. Zooplankton in an Australian tropical estuary. *Estuar. Coast.*, 31(2), 455-467.
- Elliott, M. and P.F. Kingston, 1987. The sublittoral benthic fauna of the Estuary and Firth of Forth. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 93B, 449-465.
- Elliott, M. and A.K. Whitfield, 2011. Challenging paradigms in estuarine ecology and management. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 94, 306-314.
- Gómez, N., P.R. Hualde, M. Licursi and D.E. Bauer, 2004. Spring phytoplankton of the Rio de la Plata: a temperate estuary of South America. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 61, 301-309.
- Grindley, J.R., 1981. Estuarine plankton. In: Day, J.H. (Ed.), *Estuarine Ecology with Particular Reference to Southern Africa*. A.A. Balkema, Cape Town, pp. 117-146.
- Han, D.W. and W.S. Kim, 2011. Han River estuary with natural wetlands. Jiseongsa, pp. 1-127.
- Heemstra, P. and E. Heemstra, 2004. Coastal fishes of Southern Africa. NISC and SAIAB, Grahamstown, 488pp.
- Henderson, P.A. and D.J. Bird, 2010. Fish and macro-crustacean communities and their dynamics in the Severn estuary. *Mar. Pollut. Bull.*, 61(1-3), 100-114.
- Howard-Williams, C., 1980. Aquatic macrophytes of the coastal wetlands of Maputaland. In: Bruton, M.N., Cooper, K.H. (Eds.), *Studies on the Ecology of Maputaland*. Rhodes University, Grahamstown and Wildlife Society, Durban, pp. 42-51.
- Hudson, J.D., 1990. Salinity from faunal analyses and geochemistry. In: Briggs, D.E.G., Crowther, P.R. (Eds.), *Palaeobiology, a Synthesis*. Blackwell Scientific, Oxford, pp. 406-408.
- Jones, A.R., C.J. Watson-Russell and A. Murray, 1986. Spatial patterns in the macrobenthic communities of the Hawkesbury estuary, New South Wales. *Australian J. Mar. Fresh. Res.*, 37, 521-543.
- Jones, A.R., 1987. Temporal patterns in the macrobenthic communities of the Hawkesbury estuary, NSW. *Australian J. Mar. Fresh. Res.*, 38, 607-624.
- Khlebovich, V.V., 1969. Aspects of animal evolution related to critical salinity and internal state. *Mar. Biol.*, 2(4), 338-345.
- McLusky, D.S. and M. Elliott, 2004. The estuarine ecosystem; Ecology, threats and management, third ed. Oxford University Press, Oxford, 216pp.
- Mouny, P., J.C. Dauvin, C. Bessineton and B. Elkaim, 1998. Biological components from the Seine Estuary: first results. *Hydrobiologia*, 373/374, 333-347.
- Remane, A., 1934. Die Brackwasserfauna. *Verhandlungen Der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 36, 34-74.
- Remane, A. and C. Schlieper, 1958. Die Biologie des Brackwassers. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 348pp.
- Rodrigues, A.M., V. Quintino, L. Sampaio, R. Freitas and R. Neves, 2011. Benthic biodiversity patterns in Ria de Aveiro, Western Portugal: environmental biological relationships. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 95(2-3), 338-348.
- Rosa-Filho, J.S., C.E. Bemvenuti and M. Elliott, 2004. Predicting biological parameters of estuarine benthic communities using models based on environmental data. *Braz. Arch. Biol. Technol.*, 47(4), 613-627.
- Sapozhnikov, F.V., P.S. Ivanishcheva and U.V. Simakova, 2009. Modern assemblage changes of benthic algae as a result of hypersalinization of the Aral Sea. *J. Mar. Syst.*, 76(3), 343-358.
- Schlacher, T.A. and T.H. Wooldridge, 1996. Axial zonation patterns of subtidal macrozoobenthos in the Gamtoos estuary, South Africa. *Estuaries*, 19, 680-696.
- Skelton, P.H., A.K. Whitfield and N.P.E. James, 1989. Distribution and diversity of Mkuze swamp fishes during a summer flood. *Southern African J. Aqua. Sci.*, 15, 50-66.
- Skelton, P.H., 2001. A complete guide to the freshwater fishes of Southern Africa. Struik, Cape Town, 395pp.
- Taylor, C.J.L., 1993. The zooplankton of the Forth Estuary. *Aqua. Ecol.*, 27(2-4), 87-99.

- Telesh, I.V. and V.V. Khlebovich, 2010. Principal processes within the estuarine salinity gradient: a review. *Mar. Pollut. Bull.* 61, 149-155.
- Telesh, I.V., H. Schubert and S.O. Skarlato, 2011. Revisiting Remane's concept: evidence for high plankton diversity and a protistan species maximum in the horohalinicum of the Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 421, 1-11.
- Ward, C.J., 1976. Aspects of the ecology and distribution of submerged macrophytes and shoreline vegetation at Lake St Lucia. In: Heydorn, A.E.F. (Ed.), St Lucia Scientific Advisory Council-Workshop Meeting e Charters Creek 15-17 February 1976. Natal Parks, Game and Fish Preservation Board, Pietermaritzburg.
- Whitfield, A.K., R.H. Taylor, C. Fox and D.P. Cyrus, 2006. Fishes and salinities in the St Lucia system e a review. *Rev. Fish Biol. Fish-er.*, 16, 1-20.
- Whitfield, A.K., M. Elliott, A. Basset, S.J.M. Blaber and R.J. West, 2012. Paradigms in estuarine ecology e A review of the Remane diagram with a suggested revised model for estuaries. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 97, 78-90.
- Wooldridge, T.H., 1999. Estuarine zooplankton community structure and dynamics. In: Allanson, B.R., Baird, D. (Eds.), *Estuaries of South Africa*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 141-166.
- Wooldridge, T.H. and S.H.P. Deyzel, 2009. Temperature and salinity as abiotic drivers of zooplankton community dynamics in the Great Berg Estuary. *Trans. R. Soc. S. Afr.*, 64(2), 219-237.

