

진해만 동부해역에 분포하는 멸치(*Engraulis japonicus*) 자치어의 식성

김현지 · 정재묵¹ · 박종혁 · 백근욱

경상대학교 해양식품생명과학과/해양산업연구소, ¹국립수산과학원 연근해자원과

Feeding Habits of Larval Japanese Anchovy *Engraulis japonicus* in Eastern Jinhae Bay, Korea

Hyeon Ji Kim, Jae Mook Jeong¹, Jong Hyeok Park and Gun Wook Baeck*

Department of Seafood and Aquaculture Science/Institute of Marine Industry/Marine Bio-Education and Research Center, Gyeongsang National University, Tongyeong 53064, Korea

¹Coastal Water Fisheries Resources Research Division, National Institute of Fisheries Science, Busan 46083, Korea

The feeding habits of larval *Engraulis japonicus* (3.2-11.0 mm SL) were examined based on 414 individuals, collected in October 2010, and from June to September 2011, in the coastal waters of Eastern Jinhae Bay, Korea. *E. japonicus*, fed mainly on copepods 62.6% IRI and tintinnid were the second-largest dietary component. *E. japonicus* diet also included small quantities of rotifers, eggs and diatoms. The results of analysis of ontogenetic changes showed that *E. japonicus* of small size classes (≤ 4 mm) fed primarily on tintinnids. The dietary percentage of copepods decreased, as fish size increased, and monogeneans became increasingly important as size class increased above 4-6 mm. The highest rate of daily feeding *E. japonicus* took place during the day.

Key words : Larval fishes, *Engraulis japonicus*, Feeding habits, Daily feeding rate

서론

멸치(*Engraulis japonicus*)는 청어목(Clupeiformes), 멸치과(Engraulidae)에 속하는 어류로 표층에서 군집 생활을 하고 (Kim et al., 2005), 주 산란기는 3월에서 6월이며 분리부성란을 산란하는 특성을 가진다(Chyung, 1977). 멸치는 전 세계적으로 식품으로 이용되는 어류 중 하나로 경제적 가치가 매우 높은 상업성 어종이기 때문에 이들을 지속적으로 이용하기 위해서는 초기생활사에 대한 연구가 필요할 것이다.

멸치를 대상으로 수행된 선행 연구를 살펴보면 요각류를 주로 섭식한 광양만 후기 자어 멸치에 관한 연구(Park and Cha, 1995), 특정 환경에서의 변화하는 먹이용성에 관한 연구(Takahashi and Watanabe, 2005), 만각류 등의 섭식 비율이 높은 멸치 성어에 관한 연구(Kim et al., 2013), 어란과 자치어의 분포 및 수송에 관한 연구(Kim and Pang, 2015), 초기성장과 발달에 관한 연구(Lee and Go, 2003) 등이 알려져 있다. 향후 수산자원관리를 위한 가입량 등에 대한 기초자료를 확보하기 위해서는 멸치 자치어에 대한 생태학적 연구가 기본이 되어야 하

는데, 본 연구지역인 진해만 동부해역에 출현하는 멸치 자치어의 식성 연구는 미비한 실정이다. 또한 진해만 동부해역은 거가대교, 부산 신항만 건설 등과 같은 개발이 지속적으로 이루어지고 있는 지역이며 향후 진해만 동부해역의 멸치 자치어 생태에도 영향을 있을 것으로 생각된다.

본 연구의 목적은 멸치 자치어를 대상으로 주 먹이생물을 파악하고, 성장에 따른 먹이생물 조성의 변화, 일주기 섭식율, 월별 먹이생물 조성을 바탕으로 진해만 동부해역에 우점하여 분포하는 멸치 자치어의 식성을 알아보고자 한다. 이는 이후 본 해역에 출현하는 멸치 자치어 생태 변화를 파악하는데 도움이 되고, 진해만 동부해역의 멸치 자원을 지속적으로 이용하기 위한 자료로 제공 될 것이다.

재료 및 방법

멸치 자치어는 2010년 10월, 2011년 6월에서 9월에 채집되었으며, 채집은 RN80네트(망구 0.8 m, 망목 330 μ m)를 이용하여 약 5분간 수평 채집하였다(Fig. 1).

<http://dx.doi.org/10.5657/KFAS.2017.0092>



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, provided the original work is properly cited.

Korean J Fish Aquat Sci 50(1) 092-097, February 2017

Received 14 October 2016; Revised 16 January 2017; Accepted 8 February 2017

*Corresponding author: Tel: +82. 55. 772. 9156 Fax: +82. 55. 772. 9159

E-mail address: gwbaeck@gnu.ac.kr

채집된 시료는 현장에서 5% 중성 포르말린으로 고정하여 실험실로 운반하였으며, 각 개체의 척색장(notochord length)을 1 mm까지 측정하였다. 이후, 현미경 아래에서 소화관 전체를 분리 한 뒤, 소화관 내용물을 70% 젖산으로 이물질을 제거 한 후, 분석하였다(Youn et al., 2010). 소화관 내용물은 가능한 종 수준까지 동정하였으며, Yoo et al. (1991), Chang (2010), Soh (2010)을 이용하여 요각류, Yamaji (1984)를 이용하여 요각류를 비롯한 동물플랑크톤을 동정하였다. 요각류의 경우 전체적 형태뿐만 아니라, 분류학적 형질들을 자세히 관찰하였다. 동정한 먹이생물은 종류별로 크기(가로, 세로)를 측정하고 개체수를 계수하였으며 이후 Takatu et al. (2007)의 부피 계산식을 참고하여 부피를 계산하였다. 소화관 내용물 분석 결과는 각 먹이생물의 출현빈도(%F), 개체수비(%N) 그리고 부피비(%V)로 나타내었으며, 다음 식을 이용하여 구하였다.

$$\begin{aligned} \%F &= A_i / N \times 100 \\ \%N &= N_i / N_{total} \times 100 \\ \%V &= V_i / V_{total} \times 100 \end{aligned}$$

여기서, A_i 는 소화관내용물 중 해당 먹이생물이 발견된 자치어의 개체수이고, N 은 먹이를 섭식한 자치어의 총 개체수, N_i (V_i)는 해당 먹이생물의 개체수(부피), N_{total} (V_{total})은 전체 먹이 개체수(부피)이다. 먹이생물의 상대중요성지수(index of relative importance, IRI)는 Pinkas et al. (1971)의 식을 이용하여 구하였다.

$$IRI = (\%N + \%V) \times \%F$$

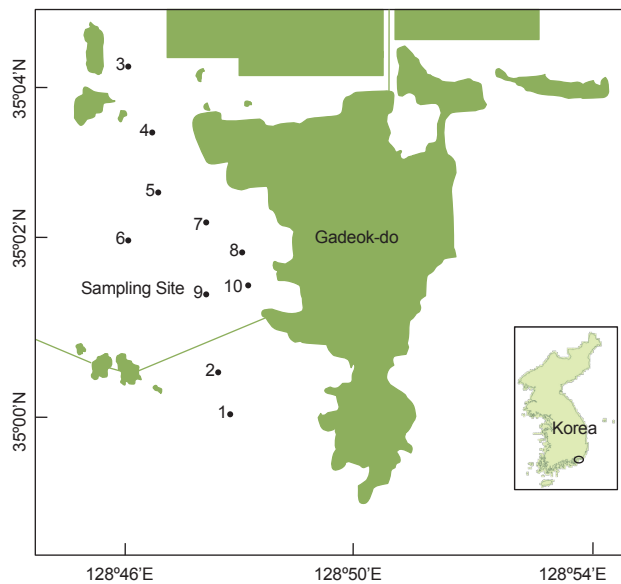


Fig. 1. Location of sampling sites in the Eastern Jinhae Bay Oct. 2010, from Jan to Sep. in 2011.

상대중요성지수는 백분율로 환산하여 상대중요성지수비(%IRI)로 나타내었다. 멸치 자치어의 일주기 섭식 양상을 살펴 보기 위해 채집된 모든 개체를 오전 6시부터 자정까지 3시간 간격[6 h:40N, 9 h:34N, 12 h:116N, 15 h:6N, 18 h:35N, 21 h:43N, 24 h:138N (h:시간, N:개체수)]으로 채집 후, 섭식율을 알아 보았다(Choi et al., 2015). 또한 척색장별 먹이조성의 변화를 파악하기 위하여 ≤4 mm, 4-6 mm, 6-8 mm, 8 mm<의 4개 크기군으로 구분하였으며, 크기군별 개체당 평균 먹이생물 개체수(Mean number of preys per gut, mN/Gut), 개체당 평균 먹이생물 부피(Mean volume of preys per gut, mV/Gut)를 구하였으며, 크기군별 먹이생물의 개체수와 부피 차이를 분산분석(Analysis of variance, ANOVA)으로 유의성을 검정하였다.

결과 및 고찰

멸치 자치어 식성 연구를 위하여 사용된 시료를 살펴보면(Fig. 2) 총 411개체가 출현하였다. 6월에 13개체, 7월에 330개체, 8월에 68개체가 출현하였으며, 7월에 가장 많이 출현하였고, 6월에 가장 적게 출현하였다. 척색장 분포를 살펴보면 6월에 5.0-9.8 mm의 출현 범위를 나타냈으며 4-6 mm 크기군에서 69.2%로 가장 많이 출현하였으며, 7월에 3.2-11.0 mm의 출현 범위를 나타냈으며, 4-6 mm 크기군에서 56.4%로 가장 많이 출현하였다. 8월에 3.3-8.1 mm의 출현 범위를 나타냈으며, 6-8 mm 크기군에서 45.6%로 가장 많이 출현하였다.

본 연구기간 동안 출현한 멸치 자치어는 총 411개체 중 중복인

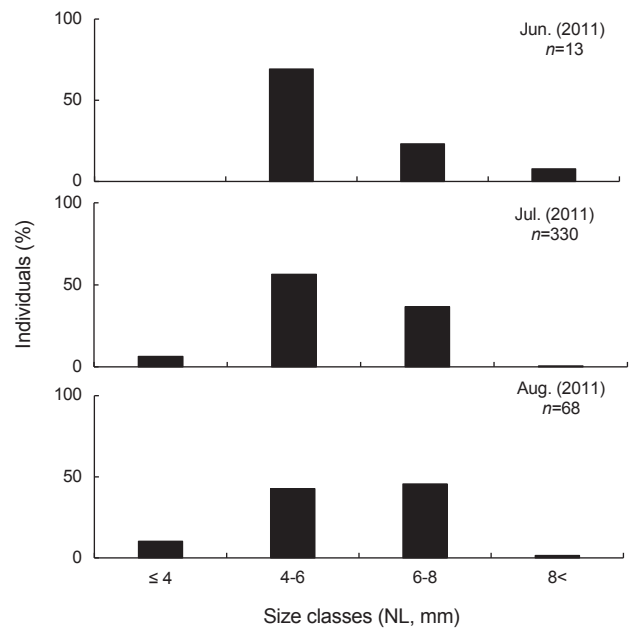


Fig. 2. Monthly size frequency of *Engraulis japonicus* collected in the Eastern Jinhae Bay.

190개체를 제외한 221개체를 대상으로 소화관 내용물을 분석한 결과(Table 1), 요각류(Copepoda)가 출현빈도 46.6%, 개체수비 50.3%, 부피비 62.3%, 상대중요성지수비 62.3%로 가장 중요한 먹이생물이었다. 요각류 중 요각류 후기 유생(Copepodite)이 출현빈도 20.8%, 개체수비 18.0%, 부피비 29.5%로 가장 많이 섭식되었으며, 그 다음으로 요각류 난(Copepods eggs)이 출현빈도 11.8%, 개체수비 11.9%, 부피비 8.1%로 두 번째로 많이 섭식된 먹이생물이었다. 요각류 다음으로 많이 섭식된 먹이생물은 유충섬모충류(Tintinnid)로 출현빈도 44.8%, 개체수비 36.1%, 부피비 32.6%, 상대중요성지수비 36.5%를 나타내었다. 이 외에 윤충류(Rotifera), 난(Eggs), 규조류(Diatom)를 섭식되었지만 출현량은 매우 적었다.

멸치 자치어의 섭식 연구 결과, 요각류가 가장 우점한 먹이생물로 나타났는데 이는 크기가 작은 요각류를 입 크기가 작은 자치어가 섭식하기 용이하고, 표영 생태계에서 차지하는 비율이 높아 최소한의 노력으로 쉽게 섭식할 수 있기 때문인 것으로 생각된다(Huh and Kwak, 1997).

광양만, Ariake Bay, 남해안, Toyama bay, Kii Channel 등의 해역에서 출현하는 멸치 자치어의 먹이생물 역시 요각류가 가장 우점한 먹이생물로 나타났다. 이와 같이 다른 해역에서도 멸치 자치어의 우점 먹이생물이 요각류로 나타난 것은 본 연구결

과와 매우 유사하다는 것을 알 수 있었다(Park and Cha, 1995; Islam and Tanaka, 2009; Yasue et al., 2010; Kim, 2012).

멸치 자치어는 요각류 중에서도 긴노요각목(Calanoida)에 속하는 *Acartia* spp.의 비율이 높게 나타났다. Soh and Choi (2004)의 선행연구에 의하면 본 연구해역인 진해만 주변 해역에 *Acartia* spp. 종들이 우점하여 출현한다고 보고하였는데, 멸치 자치어가 진해만에 풍부하게 서식하는 *Acartia* spp.를 우점 먹이생물로 선택 하였을 것으로 생각된다.

멸치 자치어의 두 번째 우점 먹이생물은 유충섬모충류로 나타났다. 유충섬모충류는 많은 해산 자치어에서 먹이생물로 중요한 분류군이고(Jenkins, 1987; Govoni and Chester, 1990; Choi et al., 2015c, 2015d), 유충섬모충류를 비롯한 섬모충류는 상위 소비자에게 에너지를 효율적으로 전달하는 부유생물로 알려져 있으며, 해양 생태계의 먹이사슬에서도 중요한 역할을 차지하고 있다(Yoo et al., 1988; Kim and Jang, 2008).

멸치 자치어는 성장에 따른 먹이생물의 변화를 알아보기 위하여 ≤ 4 mm, 4-6 mm, 6-8 mm, 8 mm<의 4개의 크기군으로 나누었다(Fig. 3). 4 mm 이하의 크기군은 12개체가 출현하였으며 유충섬모충류가 89.5%를 차지하여 가장 우점하였고 요각류가 9.0%를 차지하였으며, 규조류가 1.5%를 차지하였다. 4-6 mm의 크기군에서는 122개체가 출현하였으며, 요각류가 72.7%로

Table 1. Composition of the gut contents of *Engraulis japonicus* by frequency of occurrence, number, volume and index of relative importance (IRI)

Prey organisms	%F	%N	%V	IRI	%IRI
Copepoda	46.6	50.3	62.3	5,248.0	62.3
Calanoida	5.0	5.1	7.2		
<i>Acartia</i> spp.	1.8	2.4	3.9		
<i>Paracalanus</i> spp.	3.2	2.7	3.3		
Cyclopoida	7.2	6.5	6.3		
<i>Oithona</i> spp.	7.2	6.5	6.3		
Nauplius	8.6	7.5	9.6		
Copepods eggs	11.8	11.9	8.1		
Copepodite	20.8	18.0	29.5		
Unidentified Copepods	1.4	1.4	1.6		
Tintinnid	44.8	36.1	32.6	3,075.6	36.5
<i>Favella</i> spp.	31.2	25.5	16.4		
<i>Codonellopsis</i> spp.	12.7	9.5	15.1		
Unidentified Tintinnid	1.4	1.0	1.1		
Rotifera	0.9	0.7	0.9	1.4	+
Eggs	8.1	7.1	1.2	68.1	0.8
Unidentified eggs	8.1	7.1	1.2		
Diatom	5.0	4.8	2.0	33.5	0.4
Total		100.0	100.0	8,426.6	100.0

+, less than 0.1

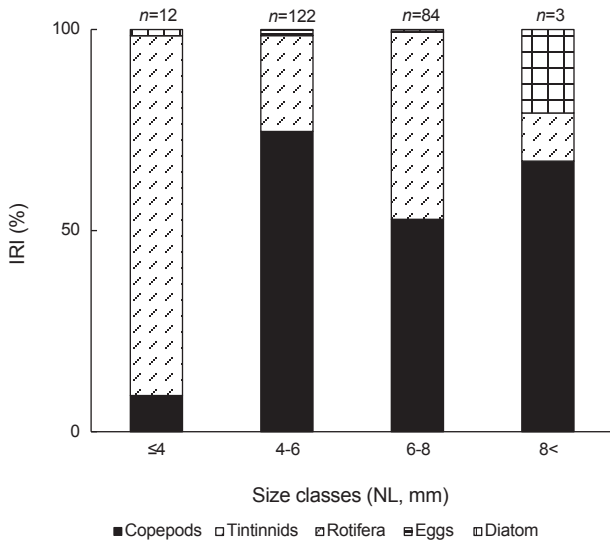


Fig. 3. Ontogenetic changes in composition of gut contents of *Engraulis japonicus* by percentage of IRI.

증가하여 가장 우점하였고 유충섭모충류가 25.7%로 감소하여 두 번째로 우점 하였으며, 난이 1.4%를 차지하였다. 6-8 mm의 크기군에서는 84개체가 출현하였으며, 요각류는 51.6%로 감소하였지만 가장 우점하였고 유충섭모충류가 47.7%로 증가하였다. 8 mm<의 크기군에서 3개체가 출현하였으며 요각류가 71.0%로 증가하여 가장 우점하였고 규조류가 17.1%를 차지하여 두 번째로 우점 하였으며, 유충섭모충류가 11.9%를 차지하였다. 그 외 먹이생물은 전 크기군에서 0.1% 이하의 작은 수준을 나타내었다.

본 연구에서 멸치 자치어의 성장에 따른 먹이생물 변화를 알아본 결과, 멸치 자치어는 가장 작은 크기군에서 유충섭모충류의 비율이 높았다가 이후 유충섭모충류의 비율은 줄어들고 요각류의 비율이 증가하는 먹이전환이 일어났다. 유충섭모충류는 자치어기의 소화관 내용물에서 출현하여 초기 먹이생물로 중요한 역할을 한다고 알려져 있지만(Jenkins, 1987, Govoni and Chester, 1990; Zhang et al., 2002) 대부분의 크기군에서 요각류의 비율이 높게 나타났다. 남해안에 출현하는 멸치 자치어의 경우도 작은 크기군에서 요각류가 주로 출현하다가 크기가 증가할수록 십각류(Decapoda), 만각류(Cirriped)와 같은 먹이생물의 비율이 증가했으나 여전히 요각류의 비율이 더 높은 것을 확인 할 수 있었다(Kim, 2012). 또한 광양만에 출현하는 후기자어 멸치의 경우는 전 크기군에서 요각류의 비율이 높았다(Park and Cha, 1995). 이와 같은 결과들을 보았을 때, 멸치는 대부분의 크기군에서 요각류를 주로 섭식하는 것으로 판단된다(Chyung, 1977).

멸치 자치어의 크기군별 먹이생물의 평균 개체수(mN/Gut), 평균 부피(mV/Gut)를 알아본 결과(Fig. 4), 척색장이 증가하면서

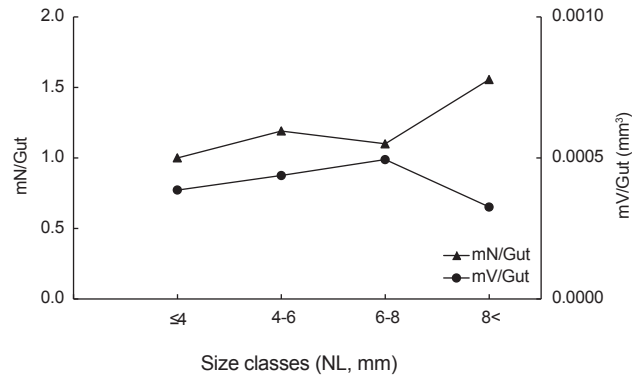


Fig. 4. Variation of mean number of preys per gut (mN/Gut) and mean volume of prey per gut (mV/Gut) of *Engraulis japonicus* among size classes.

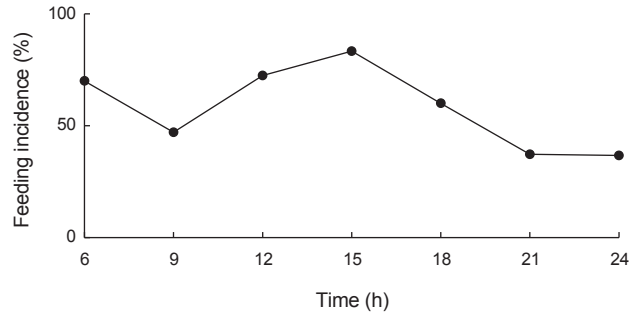


Fig. 5. Daily feeding rate in gut of *Engraulis japonicus* in the Eastern Jinhae Bay.

평균 먹이생물 개체수는 증가하였으며(ANOVA, $F_{3,288}=3.397$, $P<0.05$), 평균 먹이생물 부피는 감소하는 경향을 보였다(ANOVA, $F_{3,288}=0.627$, $P>0.05$).

어류의 성장에 따른 먹이생물 평균 개체수와 부피를 살펴보면 일반적으로 성장하면서 평균 먹이생물 개체수와 부피 모두가 증가하는 경향, 평균 먹이생물 개체수는 증가하지만 부피는 감소하는 경향, 평균 먹이생물 개체수는 감소하지만 부피는 증가하는 경향과 같은 세 가지 경향이 있는데, 이는 성장에 따른 영양학적 효율성을 위한 섭식전략의 한 양상이다. 본 연구결과, 멸치 자치어는 성장하면서 평균 먹이생물 개체수는 증가하지만 평균 먹이생물의 부피는 감소하는 경향을 확인할 수 있었다. 일본의 Kii Channel에 출현한 멸치의 경우도 성장하면서 먹이생물 개체수는 증가하지만, 먹이생물의 크기는 뚜렷한 증가를 보이지 않아 본 연구결과와 유사하였다(Yasue et al., 2010). 이는 성장하면서 전 크기군에서 먹이생물의 크기 보다는 개체수의 증가로 영양학적 효율성을 높이기 때문인 것으로 판단된다.

멸치 자치어의 일주기 섭식 양상을 살펴본 결과(Fig. 5), 9 h 시간대에 47.1%에서부터 12 h 72.4%로 증가하면서 15 h 시

간대에 섭식율이 83.3%로 가장 높게 나타났으며, 이후 18 h 시간대에 62.9%, 21 h 시간대 37.2%, 24 h 시간대 37.2%로 점차 감소했다.

Urtizberea et al. (2008) 연구에서도 멸치 자치어의 섭식은 대부분 낮 시간대에 이루어진 것으로 나타나 본 연구결과와 유사한 경향을 나타내었으며, 광양만에 출현한 멸치 자치어 역시 15 h 시간대에 가장 높은 섭식율을 나타내 본 연구와 일치하는 결과를 나타내었다(Park and Cha, 1995). 이러한 경향으로 보아 멸치 자치어는 다른 해역이나 다른 환경과 같이 다른 물리적 상황에서 크게 영향 받지 않고 시각을 사용하여 섭식하는 것을 알 수 있었으며, 시각적 섭식자로 판단된다. 하지만 더 다양한 물리적 상황에 대한 지속적인 연구가 필요할 것으로 생각된다.

References

- Chang CY. 2010. Invertebrate Fauna of Korea-Continental Harpacticoida, NIBR, Korea 21, 246.
- Choi HC, Han IS, Suh YS and Huh SH. 2015a. Feeding Habits of Larval *Konosirus punctatus* from the Nakdong River Estuary, Korea. Korean J Fish Aquat Sci 48, 752-759. <http://dx.doi.org/10.5657/kfas.2015.0752>.
- Choi HC, Huh SH, Park JM, Baek GW and Suh YS. 2015b. Feeding Habits of Larval *Liparis tanakae* from the Nakdong River Estuary, Korea. Korean J Fish Aquat Sci 48, 368-376. <http://dx.doi.org/10.5657/kfas.2015.0368>.
- Chyung MK. 1977. The Fishes of Korea. Ilji Publishing, Seoul, Korea.
- Govoni JJ and Chester AJ. 1990. Diet composition of larval *Leiostomus xanthurus* in and about the Mississippi River plume. J Plankton Res 12, 819-830. <http://dx.doi.org/10.1093/plankt/12.4.819>.
- Han KH, Lee SH, Hwang JH, Yeon IH, Kim HJ and Oh SJ. 2011. Early developmental morphology of the Pacific herring, *Clupea pallasii*. Bull Fish Sci Inst Chonnam Nat Univ 19, 17-22.
- Huh SH and Kwak SN. 1997. Feeding habits of *Pholis nebulosa*. Korean J Ichthyol 9, 22-29.
- Islam MS and Tanaka M. 2009. Diet and prey selection in larval and juvenile Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Ariake Bay, Japan. Aquat Ecol 43, 549-558. <http://dx.doi.org/10.1007/s10452-008-9207-6>.
- Jenkins GP. 1987. Comparative diets, prey selection, and predatory impact of co-occurring larvae of two flounder species. J Exp Mar Biol Ecol 110, 147-170. [http://dx.doi.org/10.1016/0022-0981\(87\)90025-6](http://dx.doi.org/10.1016/0022-0981(87)90025-6).
- Kim IS, Choi Y, Lee CH, Lee YJ, Kim BJ and Kim JH. 2005. Illustrated Book of Korean Fishes. Kyohak Publ, Seoul, Korea, 615.
- Kim MJ. 2012. Feeding ecology of anchovy *Engraulis japonicus* in the southern coastal waters of Korea. Ms Thesis Pukyong Natl Univ, Busan, Korea.
- Kim MJ, Youn SH, Kim JY and Oh CW. 2013. Feeding Characteristics of the Japanese Anchovy, *Engraulis japonicus* According to the Distribution of Zooplankton in the Coastal Waters of Southern Korea. Korean J Environ Biol 31, 275-287. <http://dx.doi.org/10.11626/kjeb.2013.31.4.275>.
- Kim SH and Pang IC. 2015. Distribution and Characteristic of Transport Mechanism of Eggs and Larvae of Anchovy, *Engraulis japonicus* in the Southwestern Sea of Korea in July and November, 2001. J Korean Fish Soc 38, 331-341. <http://dx.doi.org/10.5657/kfas.2005.38.5.331>.
- Kim YO and Jang MC. 2008. Temporal Distribution of Planktonic Ciliates in Jangmok Bay, South Coast of Korea. Ocean Polar Res 30, 419-426. <http://dx.doi.org/10.4217/opr.2008.30.4.419>.
- Lee SJ and Go YB. 2003. Development of Trunk Musculature and Fins in the Early Growth of Anchovy, *Engraulis japonicus* Korean J Ichthyol 15, 45-52.
- Park KJ and Cha SS. 1995. Food Organisms of Postlarvae of Japanese Anchovy(*Engraulis japonicus*) in Kwangyang Bay. J Korean Fish Soc 28, 247-252.
- Pinkas L, Oliphant MS and Iverson ILK. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in California waters. Fish Bull 152, 1-105.
- Soh HY. 2010. Invertebrate fauna of Korea-Marine Planktonic Copepods. NIBR, 21, 199.
- Soh HY and Choi SD. 2004. Species composition and occurrence patterns of zooplankton in Jinhae Bay. Korean J Environ Biol 22, 43-56.
- Takatsu T, Suzuki Y, Shimizu A, Imura K, Hiraoka Y and Shiga N. 2007. Feeding habits of stone flounder *Platichthys bicoloratus* larvae in Mutsu Bay, Japan. Fish Sci 73, 142-155. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1444-2906.2007.01312.x>.
- Urtizberea A, Fiksen Ø, Folkvord A and Irigoien X. 2008. Modelling growth of larval anchovies including diel feeding patterns, temperature and body size. J Plankton Res 30, 1369-1383. <http://dx.doi.org/10.1093/plankt/fbn090>.
- Yamaji I. 1984. Illustration of the Marine Plankton of Japan. Hoikusha publishing Co., Ltd. Tokyo, Japan, 538.
- Yasue N, Doiuchi R, Yoshimoto Y and Takeuchi T. 2010. Diet of late larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in the Kii Channel, Japan. Fish Sci 76, 63-73. <http://dx.doi.org/10.1007/s12562-009-0181-2>.
- Yoo GI, Hue HK and Lee WC. 1991. Taxonomical revision on the genus *Acartia* (copepoda : calanoida) in the Korean Waters. Bull Korean Fish Soc 24, 255-265.
- Yoo KI, Kim YO and Kim DY. 1988. Taxonomical Studies on Tintinnids (Protozoa: Ciliata) in Korean Coastal Waters - 1. Chinhae Bay. Korean J Syst Zool 4, 67-90.
- Youn SH, Oh GS and Chung MH. 2010. Zooplankton Community Structure and Copepod Production in the Seomjin River Estuary. Korean Soc Mar Environ Saf 16, 369-379
- Zhang W, Xu K, Wan R, Zhang G, Meng T, Xiao T, Wang R,

Sun S and Choi JK. 2002. Spatial distribution of ciliates, copepod nauplii and eggs, *Engraulis japonicus* post-larvae and microzooplankton herbivorous activity in the Yellow Sea, China. *Aquat Microb Ecol* 27, 249-259. <http://dx.doi.org/10.3354/ame027249>.