

# eDNA 메타바코딩을 이용한 한국 삼척 및 태안 연안 어류 군집구조 및 주야 분포 특성 비교

고윤지 · Shantanu Kundu<sup>1</sup> · 오태건<sup>2</sup> · 김아란<sup>3</sup> · 이경훈<sup>4</sup> · 강경미<sup>1</sup> · 장영주<sup>5</sup> · 강혜은<sup>6\*</sup>

국립부경대학교 4차산업융합바이오닉스공학과, <sup>1</sup>국립부경대학교 해양수산개발국제협력연구소, <sup>2</sup>한국수산자원공단, <sup>3</sup>국립부경대학교 해양바이오닉스 융합기술센터, <sup>4</sup>국립부경대학교 해양생산시스템관리학부, <sup>5</sup>국립부경대학교 해양수산형질전환생물연구소, <sup>6</sup>국립부경대학교 해양생명과학연구소

## eDNA Metabarcoding-Based Comparison of Fish Community Structure and Diel Distribution Patterns in the Coastal Waters of Samcheok and Taean, Korea

Yunji Go, Shantanu Kundu<sup>1</sup>, Taegeon Oh<sup>2</sup>, Ah Ran Kim<sup>3</sup>, Kyounghoon Lee<sup>4</sup>, Kyoungmi Kang<sup>1</sup>, Yeongju Jang<sup>5</sup> and Hye-Eun Kang<sup>6\*</sup>

Industry 4.0 Convergence Bionics Engineering, Pukyong National University, Busan 48513, Republic of Korea

<sup>1</sup>Ocean and Fisheries Development International Cooperation Institute, College of Fisheries Science, Pukyong National University, Busan 48513, Republic of Korea

<sup>2</sup>Korea Fisheries Resources Agency, Busan 46041, Republic of Korea

<sup>3</sup>Research Center for Marine Integrated Bionics Technology, Pukyong National University, Busan 48513, Republic of Korea

<sup>4</sup>Division of Marine Production System Management, Pukyong National University, Busan 48513, Republic of Korea

<sup>5</sup>Institute of Marine Living Modified Organisms, Pukyong National University, Busan 48513, Republic of Korea

<sup>6</sup>Institute of Marine Life Science, Pukyong National University, Busan 48513, Republic of Korea

We investigated variations in diel fish communities and compared the structures of two oceanographically distinct coastal regions using environmental DNA (eDNA) metabarcoding. Surface seawater was sampled from Samcheok (East Sea) and Taean (Yellow Sea) between June and December 2020. A total of 128 samples were pooled into 16 representative groups based on the sampling period and diel phase. Analysis using MiFish universal primers identified 87 species across 26 orders and 56 families. eDNA exhibited high sensitivity, detecting up to 4.7 times more species in Samcheok than traditional gear-based surveys. While the community structure did not vary significantly between day and night, specific species, such as *Sebastes* sp. and *Engraulis japonicus* exhibited distinct diel activity, with high ecological resolution. The seasonal variability associated with temperature fluctuations and significant regional differences were observed, alongside site-specific haplotype distribution in sedentary species. eDNA metabarcoding reflects coastal fish community dynamics beyond simple species lists, providing a critical baseline for long-term biodiversity monitoring in Korean coastal waters.

Keywords: eDNA metabarcoding, Marine fish community, Diel variation, Haplotype distribution, Biodiversity monitoring

### 서론

어류는 역동적인 해양 생태계와 생물다양성을 유지하는 핵심 분류군일 뿐만 아니라, 생태계의 안정성과 건강성을 평가하고

인위적·자연적 교란에 따른 환경적 압력을 나타내는 생태 지표로서 중요한 역할을 한다(Pinna et al., 2023; Deutsch et al., 2024). 어류 군집의 변동을 정확히 파악하기 위해서는 기후 변화나 해류 유입과 같은 해양학적 요인뿐만 아니라, 개별 종의 행

\*Corresponding author: Tel: +82. 51. 629. 5926 Fax: +82. 51. 629. 5931

E-mail address: kanghe24@pukyong.ac.kr



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.

<https://doi.org/10.5657/KFAS.2026.0143>

Korean J Fish Aquat Sci 59(2), 143-154, April 2026

Received 24 March 2026; Revised 31 March 2026; Accepted 8 April 2026

저자 직위: 고윤지(대학원생), Shantanu Kundu(교수), 오태건(실장), 김아란(연구교수), 이경훈(교수), 강경미(교수), 장영주(연구원), 강혜은(연구원)

동 특성에 따른 국지적인 서식지 이용 및 이동 양상에 주목할 필요가 있다. 특히 연안 어류의 군집구조는 수온이나 지형 같은 물리적 환경 요인에 의해 결정되나(Henriques et al., 2017), 섭식, 포식 회피, 산란 등에 따른 일주기 활동에 의해 단기적으로도 변동성을 보인다(Helfman, 1986). 따라서 연안 생태계의 건강성을 정밀하게 진단하기 위해서는 어류의 일주기 변동성을 포함한 고해상도 모니터링이 필수적이다. 기존의 형태학적 조사법은 직접 어류를 채집하여 체장, 생체량 등 구체적인 정보를 얻을 수 있다는 장점이 있지만, 침습적이고 어구 선택성의 영향을 받으며 물리적 환경에 따른 조사 제약이 크다는 한계가 있다(Valentini et al., 2016). 이를 보완하기 위해 도입된 환경 DNA (environmental deoxyribonucleic acid, eDNA) 메타바코딩은 비침습적이고 비용 효율적이며 신속하게 대량 데이터 생성할 수 있어, 해양 생물다양성을 정밀하게 평가할 수 있는 대안으로 다양한 분야에 적용되고 있다(Valentini et al., 2016; Andriyono et al., 2021; Kang et al., 2022; Lee et al., 2022a, 2022b; Miya, 2022; Pranata et al., 2022). 최근 국내에서도 해양 어류의 생물다양성 및 외래종 탐지를 위해 eDNA 기술이 활발히 적용되고 있으나(Kim et al., 2021, 2022; Lee et al., 2025; Yoo et al., 2025; Yu et al., 2025), 물리적 혼합이 강한 연안 환경에서 주야간 주기에 따른 어류 군집의 미세한 변동을 규명한 연구는 부족하다.

본 연구는 해양학적 특성이 상이한 동해의 삼척과 서해의 태안을 대상으로 선정하였다. 삼척 해역은 대마난류의 영향을 직접적으로 받아 외해성 및 난류성 어종의 유입이 활발한 반면(Cho et al., 2004), 태안 해역은 얇은 수심과 큰 조간대 변화 등 지형적 폐쇄성이 뚜렷한 특징을 지닌다(Koh et al., 2016). 이러한 대조적인 두 환경을 바탕으로 eDNA 메타바코딩을 활용한 분석을 수행하기 위해 다음과 같은 가설을 설정하였다. 첫째, eDNA 메타바코딩을 이용해 어류의 일주기 활동에 따른 변동을 확인할 수 있을 것이다. 둘째, 서로 다른 해양학적 특성을 지닌 삼척과 태안 해역 간에는 출현 어종뿐만 아니라 haplotype에서도 차이를 보일 것이다. 본 연구는 이러한 가설 검증을 통해 연안 어류의 일주기 활동 패턴과 해역별 종 조성의 변화를 규명하고, 향후 한국 연안 어류 군집의 고해상도 장기 모니터링 체계 구축을 위한 과학적 기초 자료를 제공하는 데 목적이 있다.

## 재료 및 방법

2020년 6월부터 12월까지 삼척과 태안의 각 8개 정점에서 격월로 주·야간에 걸쳐 총 128개의 표층 해수 시료(각 2 L)를 채수하였다(Fig. 1). 현장 관측 자료의 부재로 인해, 관찰된 군집 변화에 대한 생태학적 맥락을 제공하고자 국립해양조사원(Korea Hydrographic and Oceanographic Agency; <http://www.khoa.go.kr>)에서 운영하는 인근 조위관측소(목호 및 대산)로부터 각 채집 날짜별 대표 수온 자료(일평균, 최저 및 최고 수온)를 확보하였다. 채수된 해수는 0.45 µm membrane filter (GN-6; 47

mm; Pall Corp., Port Washington, NY, USA)를 사용하여 여과하였다. 여과를 마친 필터는 세라믹 비드(MP Biomedicals, Irvine, CA, USA)가 포함된 2 mL screwcap tube (Watson Co. Ltd., Tokyo, Japan)에 넣은 후, DNA 추출 전까지 -70°C에서 냉동 보관하였다. DNA 추출을 위해 해당 튜브에 630 µL의 lysis buffer와 70 µL의 proteinase K를 첨가하였으며, FastPrep-24 (MP Biomedicals)를 이용하여 균질화하였다. 이후, DNeasy Blood & Tissue Kit (Qiagen, Hilden, Germany)를 사용하여 제조사의 매뉴얼에 따라 DNA를 추출하였다. 추출된 DNA는 spectrophotometer (NanoDrop One; Thermo Fisher Scientific Inc., Waltham, MA, USA)를 이용하여 정량한 후 -70°C에 보관하였다.

NGS (next-generation sequencing)는 MiSeq 플랫폼(Illumina Inc., San Diego, CA, USA)을 사용하여 수행되었다. 어류 분류군의 12S 영역 일부를 증폭하기 위해 MiFish 프라이머를 사용하였다(Miya et al., 2015). 1차 polymerase chain reaction (PCR) 혼합액(20 µL)은 1 µL의 template, 2 µL의 10x EX Taq buffer (TaKaRa Bio Inc., Kusatsu, Japan), 2 µL의 dNTP (각 2.5 mM), 각 1 µL의 forward 및 reverse MiFish 프라이머, 0.2 µL의 EX Taq Hot Start (TaKaRa Bio Inc.) 및 DNase/RNase-free water를 포함하였다. 1차 PCR 조건은 94°C에서 3분간 초기 변성 후, 94°C에서 20초, 60°C에서 15초, 72°C에서 15초를 35회 반복하였으며, 마지막으로 72°C에서 5분간 신장하였다. 1차 PCR 산물은 Loading STAR (Dyne Bio Inc., Seongnam, Korea)로 염색한 후 1.5% agarose gel에서 전기영동하여 분리하였다. 전기영동을 통해 예상 크기(250–350 bp)의 밴드가 확인된 1차 PCR 산물을 대상으로, 동일 해역(삼척 또는 태안), 동일 조사 월, 그리고 동일한 일주기(주간 또는 야간) 조건에 해당하는 8개 정점의 시료를 pooling하였다. 이러한 과정을 거쳐 총 128개의 개별 시료를 16개의 pooling 시료로 구성하였으며, 각 pooling 시료는 AccuPrep® PCR/Gel DNA Purification Kit (Bioneer Co., Daejeon, Korea)를 사용하여 정제하였다.

2차 PCR은 Nextera XT Index Kit (Illumina Inc.)를 사용하여 3반복으로 수행하였다. 2차 PCR 혼합액(20 µL)은 6 µL의 template, 4 µL의 5x Phusion HF buffer (New England Biolabs Ltd., Hitchin, UK), 0.5 µL의 dNTP (각 10 mM), 각 1 µL의 인덱스 프라이머, 0.2 µL의 Phusion® High-Fidelity DNA Polymerase (New England Biolabs Inc.) 및 DNase/RNase-free water로 구성하였다. 2차 PCR 조건은 94°C에서 3분간 초기 변성 후, 94°C에서 30초, 55°C에서 30초, 72°C에서 30초를 12회 반복하고 72°C에서 5분간 신장하였다. 2차 PCR 산물의 전기영동 및 정제 과정은 1차 PCR과 동일하게 수행하였다. 농도는 Quantus™ Fluorometer (Promega Corp., Madison, WI, USA)를 사용하여 측정하였으며, 염기서열 분석은 MiSeq 플랫폼을 통해 수행되었다.

Raw read 서열을 Python 2.7.18을 사용하여 pairing 후 Mi-

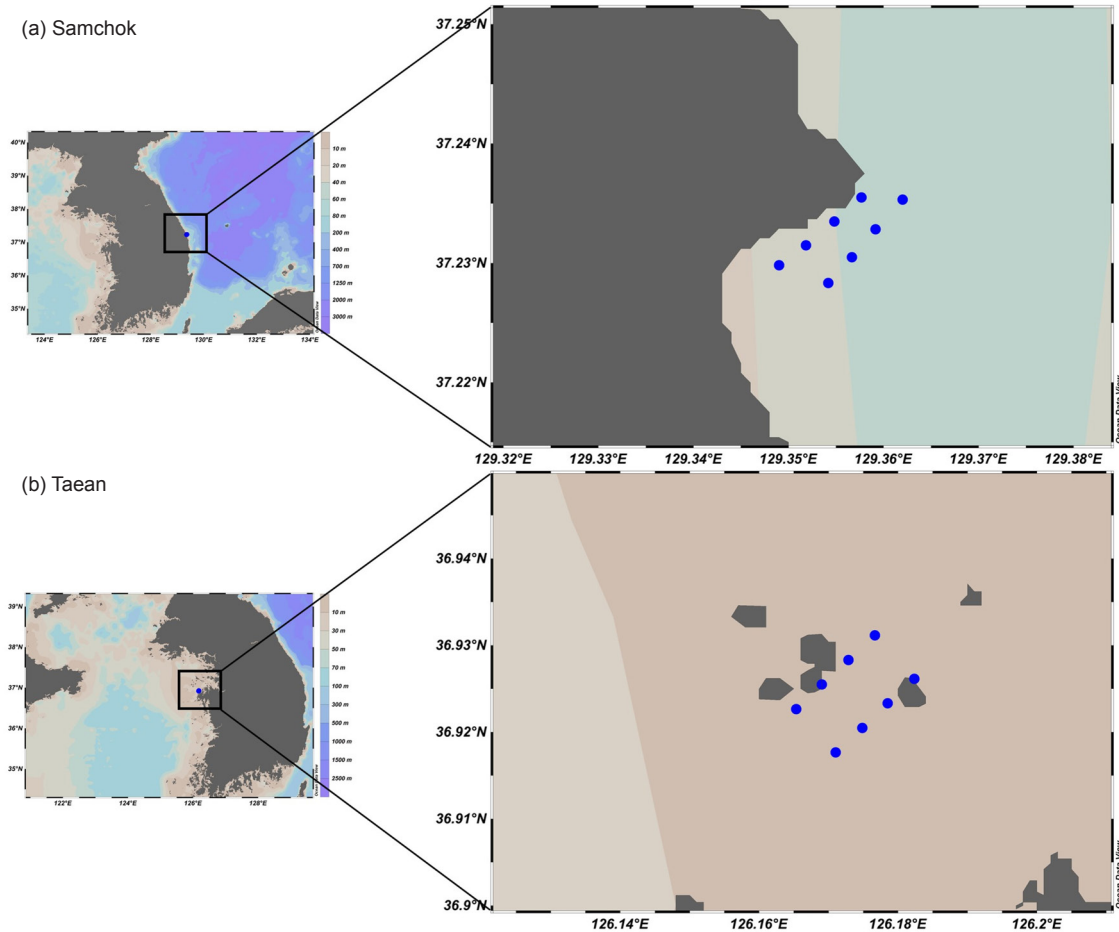


Fig. 1. Location of sampling stations in the coastal waters of Korea. a, Samcheok; b, Taeon. Blue circles indicate the specific sampling sites, and the inset maps show the relative geographical locations of each study area within the Korean Peninsula.

Fish pipeline (<http://mitofish.aori.u-tokyo.ac.jp/mifish>)에 업로드했다. Raw read의 quality filtering은 FastQC 소프트웨어를 통해 수행되었으며, 저품질 서열(QV<20)은 SolexaQA를 사용하여 trimming하였다. Pair-end read는 FLASH (fast length adjustment of short reads)를 사용하여 assembly하였다. Read clustering은 usearch를 이용해 99% identity에서 수행되었으며, 키메라 서열은 UCHIME을 통해 감지 및 제거하였다. Haplotype은 99% 이상의 identity에서 중 수준으로, 90% 이상 99% 미만일때 속 수준으로, 90% 미만일때 unknown으로 분류하였다.

본 연구에서 확보된 어류 및 haplotype 서열의 계통학적 유연관계를 확인하기 위해 R 패키지 phangorn (Schliep, 2011)을 활용하여 계통수를 구축하였다. 염기서열 치환 모델은 GTR+G+I를 적용하였으며, maximum likelihood (ML) 기법을 기반으로 1,000회의 bootstrap 분석을 수행하여 계통수의 신뢰도를 확보하였다. 주야간에 따른 어종별 상대 풍부도 변동을 분석하기 위해 대응 표본 윌콕슨 부호순위검정(paired wilcoxon signed-

rank test)을 실시하였으며, 검출 비율 차이가 큰 상위 20개 어종을 대상으로 통계적 유의 경향성( $P<0.1$ )을 평가하였다. 해역 간 군집구조 비교를 위해 read 수 데이터에 Hellinger 변환을 적용한 후, vegan 패키지(Oksanen et al., 2025)를 이용한 SIMPER (similarity percentage) 분석으로 비유사도에 기여하는 주요 상위 10개 어종을 도출하였다( $P<0.05$ ). 또한 두 해역 간 공통 및 특이 출현 어종 현황은 벤 다이어그램으로 시각화하였으며, 공통 출현 24종의 haplotype 조성 차이는 계통 분석 결과와 heatmap을 병기하여 분석하였다. 모든 통계 분석 및 시각화는 R 소프트웨어(version 4.3.3; R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria)를 활용하였다. 한편, 본 연구의 데이터 신뢰성을 확보하기 위해 과거 동일 또는 인접 해역에서 수행된 어구 조사 결과(Lim and Choi, 2000; Hwang and Lee, 2011; Choi et al., 2012; Park et al., 2013; Jeong et al., 2014; Kang et al., 2014; Lee et al., 2018; Song et al., 2020)와 비교하여 eDNA 메타바코딩의 조사 효율성을 평가하였다(Table 1). 아울러 해역별 샘플 수에 따른 종 누적 곡선을 작성하고 Michaelis-

Menten 모델을 적용하여 잠재적 종 풍부도를 예측하였다.

## 결 과

16개의 해수 시료에 대한 eDNA 메타바코딩 분석 결과, 총 1,413,189개의 raw reads가 생성되었다. MiFish pipeline을 통해, 1,266,045개의 merged reads를 얻었으며, 이는 전체 raw reads의 89.59%였다. 138개의 대표 haplotype이 할당되었으며, 이중 122개(88.4%)는 종 수준으로 할당되었으나, 나머지 16개 haplotype은 근연종 간의 서열 동일성 또는 참조 데이터 베이스의 정보 부족으로 인해 속 수준으로 할당되었다. 조사 기간 동안 26목 56과에 속하는 87종이 확인되었다. 분류군 별로는 농어목(Perciformes) 어류가 21종으로 가장 많았고, Eupercaria incertae sedis 어류가 9종, 가자미목(Pleuronectiformes) 어류가 8종, 청어목(Clupeiformes) 어류가 6종이 확인되었다.

종 수준으로 할당된 122개 haplotype의 ML 계통 분석 결과, 목은 25개였으며 haplotype은 유전적 유연관계에 따라 전반적으로 목 단위의 cluster를 형성하는 경향을 나타냈다(Fig. 2). 이러한 계통 구조는 조사 지역의 환경적 특성을 반영하였다. 조간대와 갯벌, 모래지형이 발달한 태안의 경우 저서성 어종이 다수 포함된 가자미목과 망둑어목(Gobiiformes) 등이 확인되었으며, 수심이 깊고 한난류가 교차하는 삼척의 경우 냉수성 어종들이 포함된 농어목 등이 나타났다.

주야간 샘플 간 전체적인 어류 군집구조의 차이를 PERMANOVA 분석을 통해 검정한 결과, 통계적으로 유의한 차이는 나타나지 않았다( $F=0.39$ ,  $P=0.889$ ). 그러나 개별 어종 수준에서는 상이한 일주기 활동 패턴이 확인되었다(Fig. 3). 대응표본 윌콕슨 부호순위검정 결과, 볼락속(*Sebastes* sp.)은 주간(1.83%) 대비 야간(10.41%)에 비율이 약 5.7배 유의하게 증가하는 경향성을 보였다( $P=0.080$ ). 멸치(*Engraulis japonicus*)의

경우 통계적 유의성은 낮았지만( $P=0.234$ ), 야간에 가장 큰 폭으로 비율이 증가했다(12.48%). 이외에도 청어(*Clupea pallasii*)와 황해볼락(*Sebastes koreanus*)은 야간에, 대구속(*Gadus* sp.)과 까나리(*Ammodytes personatus*)는 주간에 높은 비율을 보였다. 특히 황놀래기(*Pseudolabrus sieboldi*)는 주간에만 검출(6.27%)되는 주간 활동 양상을 확인하였다.

2020년 6월부터 12월까지 삼척과 태안 해역에서 나타난 어류 군집 조성의 시간적 변동을 확인하기 위해, 해역별 주·야간 시료를 통합하여 종 구성을 확인했다(Fig. 4). 두 해역 모두 수온의 계절적 변동에 따라 어류 군집이 변화하는 양상을 보였다. 삼척 해역의 경우, 전체 조사 기간 동안 멸치와 대구속이 각각 15% 이상을 차지하여 높은 비율을 나타냈으나, 6월에는 청어(28.0%), 10월에는 황놀래기(25.1%)가 비교적 높은 비율을 나타내며 시기별 차이를 보였다. 반면 태안 해역은 6월에 볼락속(37.0%)과 까나리(34.3%)의 비율이 높았으나, 수온이 상승한 8월과 10월에는 멸치의 비율이 75% 이상으로 높아졌다. 이후 수온이 급격히 하강한 12월에는 까나리가 90.1%를 차지하여 극우점하는 양상을 나타냈다.

벤 다이어그램을 활용한 해역별 출현 종 비교와 SIMPER 분석을 통해 삼척과 태안 해역의 어류 군집구조를 비교한 결과, 어류 군집 차이와 이에 기여하는 주요 어종이 확인되었다(Fig. 5). 벤 다이어그램 분석 결과, 삼척에서는 총 80종, 태안에서는 총 45종을 확인했으며, 이 중 두 해역에서 공통으로 출현한 종은 28종이었다(Fig. 5a). 삼척 해역에서만 출현한 종은 52종으로 태안 해역(17종)에 비해 약 3배 이상 높은 다양성을 보였다. 두 해역 간 군집의 비유사도에 기여하는 주요 종을 파악하기 위해 SIMPER 분석을 수행하여 통계적으로 유의한 기여를 하는 상위 10개 종( $P<0.05$ )을 확인했을 때, 삼척 해역에서는 대구속과 청어가, 태안 해역에서는 황해볼락이 높은 기여도를 보이며

Table 1. Comparison of fish species richness and survey effort between eDNA metabarcoding (this study) and conventional survey methods (previous studies) in the East Sea and Yellow Sea

Area	Site	Survey method	Period	Number of samples	Number of species	Dominant species	Source
East Sea	Samcheok	eDNA metabarcoding	2020	8	80	<i>Gadus</i> sp.	This study
	Uljin	Trammel net	2011–2012	4	17	<i>Dasycottus setiger</i>	Choi et al. (2012)
	Samcheok	Set net	2006–2007	4	25	<i>Trachurus japonicus</i>	Kang et al. (2014)
	Uljin	Trammel net, bottom gill net	2011–2017	24	46	<i>Glyptocephalus stelleri</i>	Lee et al. (2018)
	Uljin	Otter trawl	2016	20	48	<i>Engraulis japonicus</i>	Song et al. (2020)
Yellow Sea	Taeon	eDNA metabarcoding	2020	8	45	<i>Engraulis japonicus</i>	This study
	Taeon	Casting net, kick net, small-scale set-net, gill net, pot	1996–1999	13	73	Gobiidae	Lim and Choi (2000)
	Taeon	Two-side fyke net	2008	4	22	<i>Sebastes schlegelii</i>	Hwang and Lee (2011)
	Taeon	Shrimp beam trawl	2010	12	54	<i>Okamejei kenojei</i>	Park et al. (2013)
	Taeon	Otter trawl	2010–2011	4	44	<i>Okamejei kenojei</i>	Jeong et al. (2014)

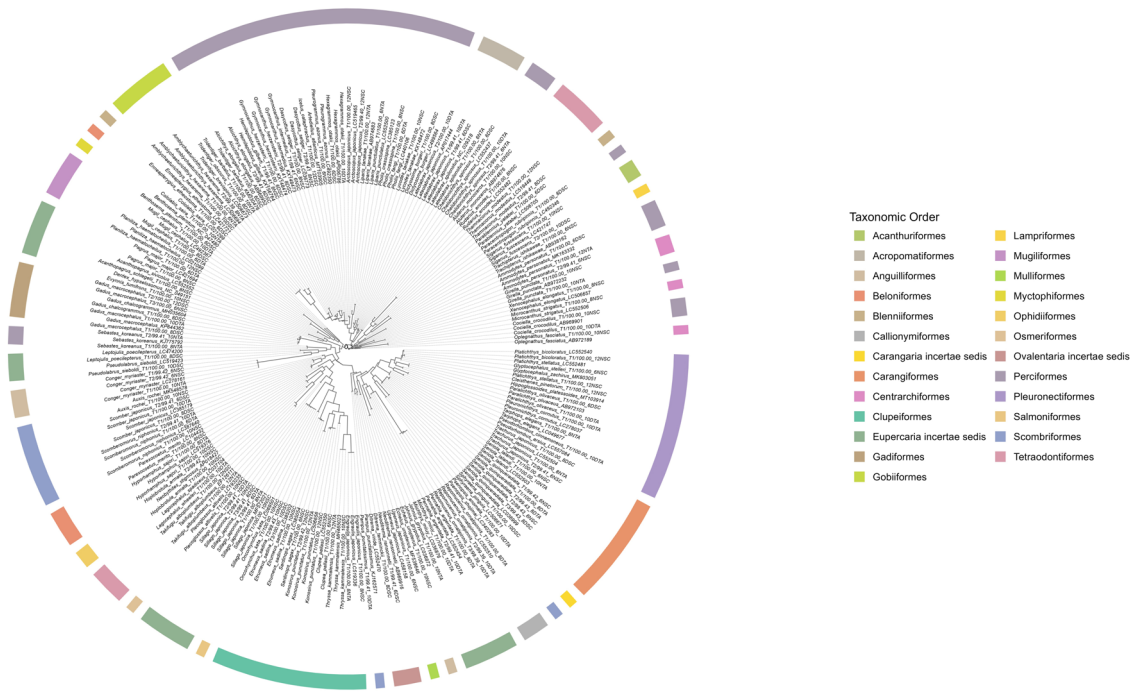


Fig. 2. Maximum likelihood (ML) phylogenetic tree of fish haplotypes reconstructed based on mitochondrial 12S rRNA gene sequences. The tree was inferred using the GTR+G+I substitution model in the R package phangorn with 1,000 bootstrap replicates. Colored strips at the periphery represent 25 distinct taxonomic orders. The scale bar represents 0.1 substitutions per site.

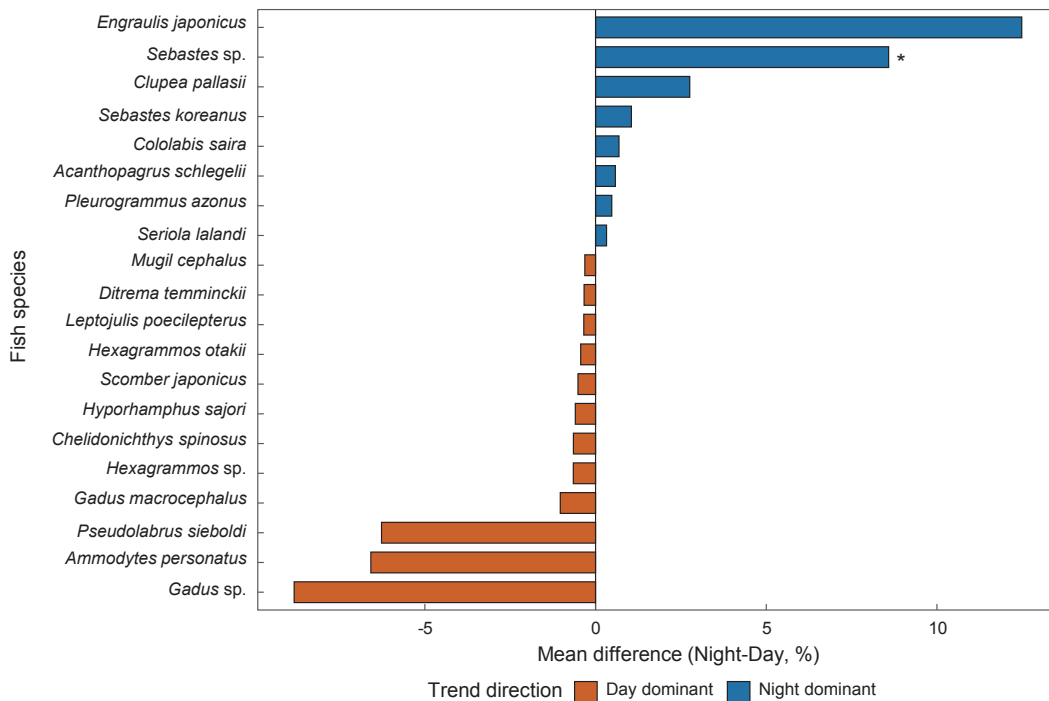


Fig. 3. Diel variation in relative proportions of the top 20 fish species. Bars represent the mean difference in relative proportions (Night-Day, %). Blue and red bars indicate higher detection at night (positive) and day (negative), respectively. Asterisks (\*) denote significant trends based on the paired Wilcoxon signed-rank test ( $P < 0.1$ ).

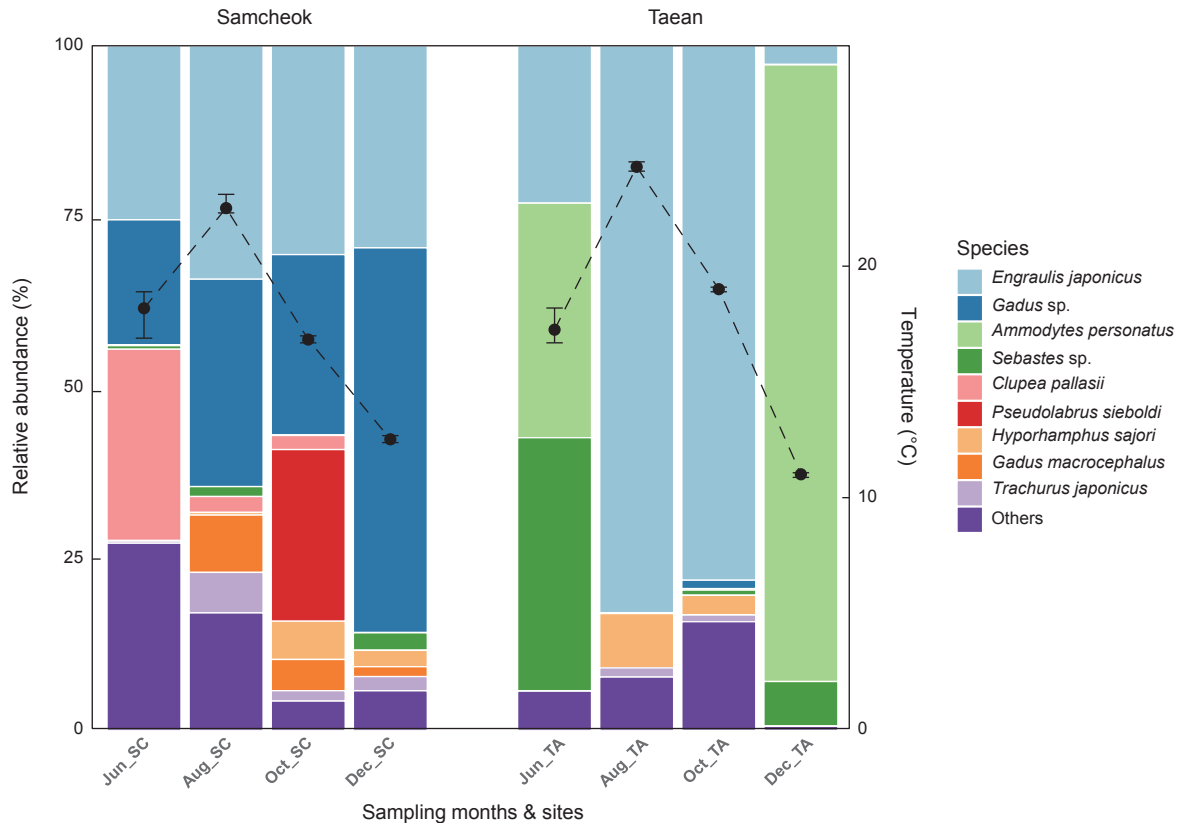


Fig. 4. Monthly variations in fish species composition and water temperature. Stacked bars indicate the relative abundance (%) of major fish species. The dashed line and error bars represent the mean, minimum, and maximum water temperatures ( $^{\circ}\text{C}$ ), respectively (Data: KHOA). X-axis labels denote sampling months and sites (SC, Samcheok; TA, Taean). Day and night samples were pooled for each month due to the lack of significant differences in overall community structure.

군집을 구분 짓는 종으로 나타났다(Fig. 5b).

삼척과 태안 해역에서 공통으로 확인된 어류 중 종 수준까지 식별된 24종을 바탕으로 ML 계통 분석을 수행하였다(Fig. 6). 계통수 우측의 heatmap을 통해 각 지점별 haplotype의 유무를 시각화한 결과, 해역 간 haplotype 조성의 차이가 확인되었다. 방어(*Seriola quinqueradiata*)의 haplotype은 분석 대상종 중 가장 많은 5개였으며, 해역별로 서로 다른 haplotype이 나타났다. 또한 청보리멸(*Sillago japonica*), 붕장어(*Conger myriaster*)와 도화망둑(*Amblychaeturichthys hexanema*)의 haplotype 중 일부는 특정 해역에서만 나타났다.

eDNA 메타바코딩을 통해 확인한 어종 수를 기존 연구와 비교한 결과, 동일하거나 유사한 조사 횟수 대비 본 연구에서 확인한 종 수가 선행 연구들과 유사하거나 더 많음을 확인하였다(Table 1). 특히 동해 삼척 해역의 경우, 8건의 시료 분석을 통해 총 80종의 어류를 확인하여 기존 조사를 통해 보고된 종 수(17-48종)와 비교했을 때, 약 1.6-4.7배 더 많은 종이 확인되었다. 서해 태안 해역 또한 45종을 확인하여, 다양한 어구를 복합적으로 사용

한 장기 조사(73종)를 제외한 대부분의 선행 연구와 비교했을 때 상대적으로 높은 종 검출 민감도를 나타내었다.

Rarefaction 분석 결과, eDNA 데이터는 상대적으로 적은 조사 횟수로도 기존 방식에서 누락될 수 있는 어종의 존재를 확인하였다(Fig. 7). 비록 이번 조사의 계절적 한계로 인해 누적 곡선이 완전한 포화 지점에 도달하지는 않았으나, Michaelis-Menten model 예측 결과는 향후 조사가 지속될 경우 기존 문헌의 자료와 결합하여 해당 해역의 잠재적인 종 풍부도를 더욱 신뢰성 있게 추정할 수 있음을 시사한다.

## 고찰

본 연구는 eDNA 메타바코딩을 통해 동해와 서해라는 상이한 연안 환경에서 어류 군집구조의 차이와 개별 어종의 일주기 활동 패턴을 규명하였다. 주야간에 따른 전체 군집구조의 유의한 차이가 없음에도 개별 어종 수준에서 확인된 일주기 활동 양상과, 해역 간 공통 출현종의 haplotype 조성 차이는 연안 어류 군집의 변동성을 정밀하게 반영하는 결과이다. 이러한 고해

상도 데이터는 단순한 종 목록 확보를 넘어, 향후 한국 연안 해역의 생물다양성 변동을 정밀하게 추적하고 관리하기 위한 장기 모니터링 체계 구축의 핵심적인 기초 자료로서 중요한 의의를 갖는다.

이번 연구에서 선행 연구 대비 상대적으로 많은 어종이 확인된 것은, 기존 어류 채집조사의 어구 선택성의 한계가 본 연구의 eDNA 분석을 통해 보완되었기 때문으로 생각된다(Fraija-Fernández et al., 2020). 본 연구의 삼척 해역에서 높은 검출 비율을 나타낸 멸치, 청어, 황놀래기 등은 가자미류가 우점했던 기존 자망 조사 결과와 상이했으나(Lee et al., 2018), 소형기선 저인망을 이용한 선행 연구와는 부분적으로 일치하는 양상을 보였다(Song et al., 2020). 이는 고정식 어구인 자망의 높은 종 선택성이 기존 조사 결과에 영향을 미쳤을 가능성을 시사한다.

PERMANOVA 분석 결과 주야간 전체 어류 군집구조에서 통계적으로 유의한 차이가 관찰되지 않은 것은( $P=0.889$ ), 해당 연안 해역의 어류 군집이 일주기 내에서 일관된 구조를 유지하고 있음을 시사한다(Pessanha and Araújo, 2003). 수심이 깊고 층화가 뚜렷한 외해역이나 심해와 달리, 본 연구가 수행된 연안 해역은 조석이나 풍랑에 의한 해수의 상하 혼합이 활발하게 일어나는 공간이다(Mann and Lazier, 2005). 이러한 역동적인 환경에서도 군집 조성의 전반적인 틀이 지속되는 것은 주야간의 일시적인 환경 변화보다 주거종의 우점이 군집의 안정성을 유지하는 핵심 기제로 작용하기 때문일 수 있다(Monuki et al., 2021).

또한, 이번 연구는 수심이 얕고 물리적 혼합이 빈번한 연안 환경의 특성상 eDNA 신호가 균질화되었을 가능성이 있음에도(Olds et al., 2018; Hervé et al., 2022; Gold et al., 2023), 일주

기적 행동을 보이는 특정 종의 신호가 포착되었다. 불락속의 경우 이번 연구에서 야간에 유의하게 증가하는 경향성을 나타냈는데, 이전 연구에 따르면 불락(*Sebastes inermis*)은 야간에 먹이 활동을 위해 활동 범위가 넓어지고 대사 활동이 활발해진다(Mitamura et al., 2009). 야간에 높은 비율을 보인 멸치의 경우, 수심이나 먹이생물의 수직이동 같은 환경적 요인에 따라 야간 표층 활동이 두드러질 수 있을 것으로 생각된다. 기존 연구에 따르면 멸치는 수심 20 m 이내에 집중되어 있으며, 일몰 시간대에 섭식 활동이 증가할 수 있다(Takagi et al., 2009). 반면 주간에만 검출된 황놀래기는 기존 연구에서 산란기 동안 이른 아침에 주로 교미를 진행하는 주행성을 보이는 것으로 확인되었다(Kitano et al., 2011). 이러한 결과는 본 연구에서 활용한 분석 기법이 연안의 물리적 교란이 지속되는 환경 속에서도 개별 종의 미세한 생물학적 리듬을 탐지할 수 있는 높은 해상도를 확보하고 있음을 입증한다.

계절별 종 조성 확인 결과 삼척과 태안 두 해역 모두에서 수온의 계절적 변화에 따른 어류 군집 변동이 관찰되었다. 삼척에서 6월에 높은 비율을 보인 청어의 경우, 겨울철에 연안에서 산란하는 냉수성 어종이기 때문에(Moon et al., 2019), 산란 후 수온 상승에 따라 이동하는 시기가 조사 시기와 일치할 가능성이 있다고 생각된다. 황놀래기는 아열대성 어종으로(Froese and Pauly, 2026), 10월에 높은 비율로 확인된 것은 수온 하강 이전 연안 출현과 관련 있을 가능성이 있다. 6월과 12월에 높은 비율을 보인 까나리의 경우, 저수온기에 활발히 활동하고 고수온기에는 여름잠(aestivation) 습성을 보이는 것으로 알려져 있다(Tomiya and Yanagibashi, 2004; Kim et al., 2020). 따라서 6월의 높은 까나리의 비율은 여름잠 직전의 출현과 관련 있을

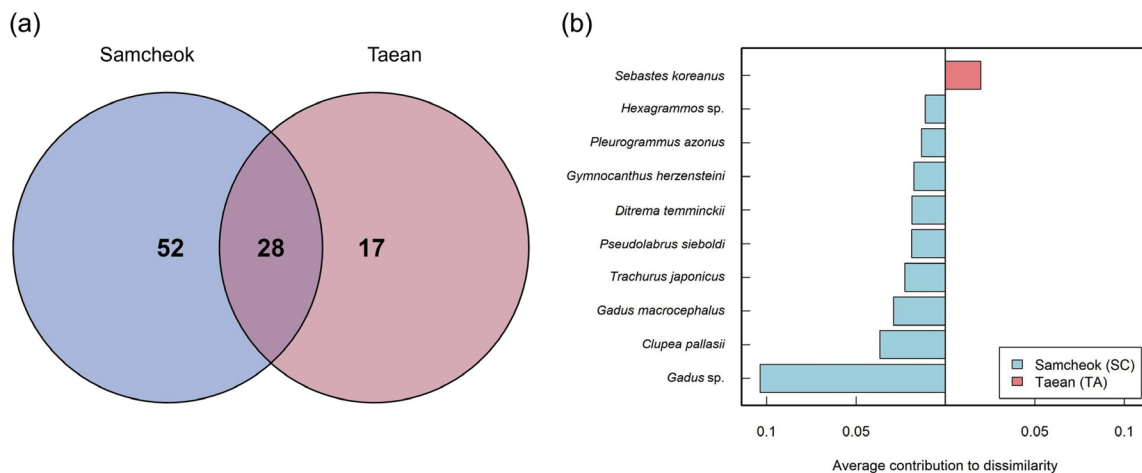


Fig. 5. Comparison of fish species composition and community structure between Samcheok (SC) and Taean (TA). a, Venn diagram showing the number of fish species (including genus-level taxa) detected via eDNA metabarcoding; b, SIMPER analysis identifying the top 10 species significantly contributing to dissimilarity based on Hellinger-transformed data ( $P < 0.05$ ). Bar length represents the average contribution, with blue (left) and red (right) indicating dominance in SC and TA, respectively.

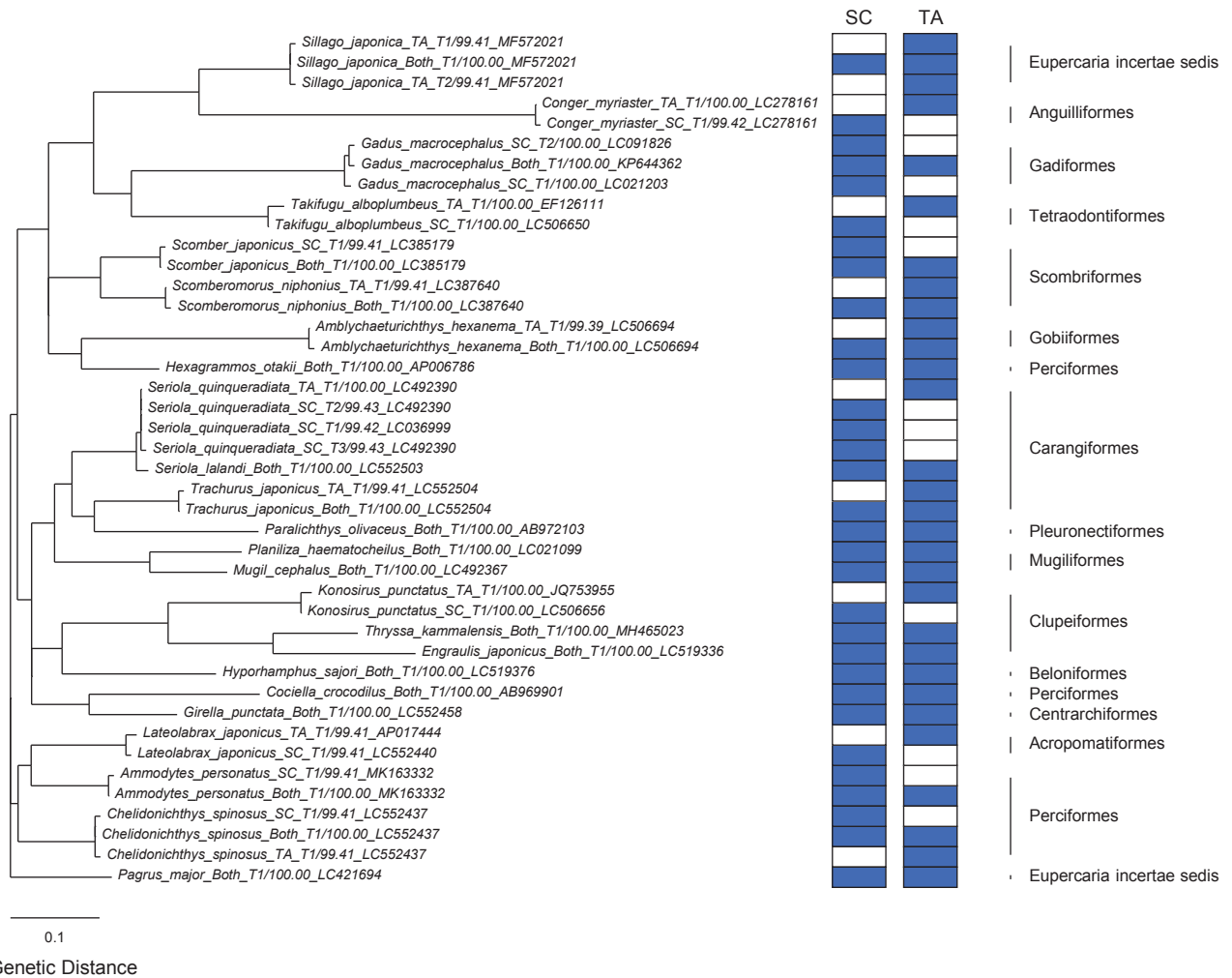


Fig. 6. Maximum likelihood (ML) tree of 12S rRNA haplotypes from 24 fish species. Tip labels include species name, site (SC, Samcheok; TA, Tae'an), and GenBank accession numbers. The heatmap shows haplotype presence (blue) or absence (white) at each site. Vertical bars indicate taxonomic orders. Bootstrap support (1,000 replicates) and a scale bar (0.1 substitutions/site) are provided.

수 있으며, 12월의 극우점 양상은 저수온 회복 후 출현 패턴과 일치한다. 멸치는 수온이 상승하는 늦봄에서 여름 사이에 산란하므로(Bang et al., 2022), 8-10월 태안 해역에서 비율 급증은 멸치의 산란 및 섭식 활동과 관련된 출현을 반영했을 가능성이 있다. 관찰된 시간적 변동성은 eDNA 메타바코딩이 연안 환경에서 계절적 생태적 신호를 효과적으로 포착할 수 있음을 뒷받침하는 기초 자료로서 의미를 갖는다.

태안 해역의 종 다양성이 삼척 해역에 비해 상대적으로 낮게 나타난 결과는, 한반도 주변 해류의 역학적 특성과 그에 따른 생물지리적 유입 차이 때문으로 생각된다(Lee, 2004; Isobe, 2008). 동해안에 위치한 삼척 해역은 쿠로시오 해류의 지류인 대마난류의 직접적인 영향을 받아 다양한 난류성 어종의 유입이 활발하게 일어나는 지역이다(Choi et al., 2012; Kang et al.,

2014). 반면, 서해안의 태안 해역은 지형적 폐쇄성과 수심의 영향으로 인해 난류 유입의 직접적인 경로에서 소외되어 있다(Koh et al., 2016). 서해 고유의 환경적 스트레스 요인(높은 탁도 및 큰 조간대 변화 등)과 더불어, 쿠로시오 해류의 변동에 의한 생태적 수해를 충분히 받지 못하는 지리적 한계가 삼척 해역 대비 낮은 종 다양성을 형성하는 핵심 기제로 생각된다(Isobe, 2008; Shi and Wang, 2010; Lie and Cho, 2016). 따라서 두 해역 간의 다양성 차이는 단순히 국지적인 환경 차이를 넘어, 광역적인 해류 순환 체계가 연안 어류 군집의 구조적 특성을 결정짓는 중요한 변수임을 시사한다(Yu et al., 2025).

이번 연구에서, 방어의 경우 다수의 haplotype이 확인되었지만, 해역 간에 공유되지 않는 haplotype이 존재하여 해역에 따른 haplotype 차이가 확인되었다. 청보리멸이나 도화망둑 같은

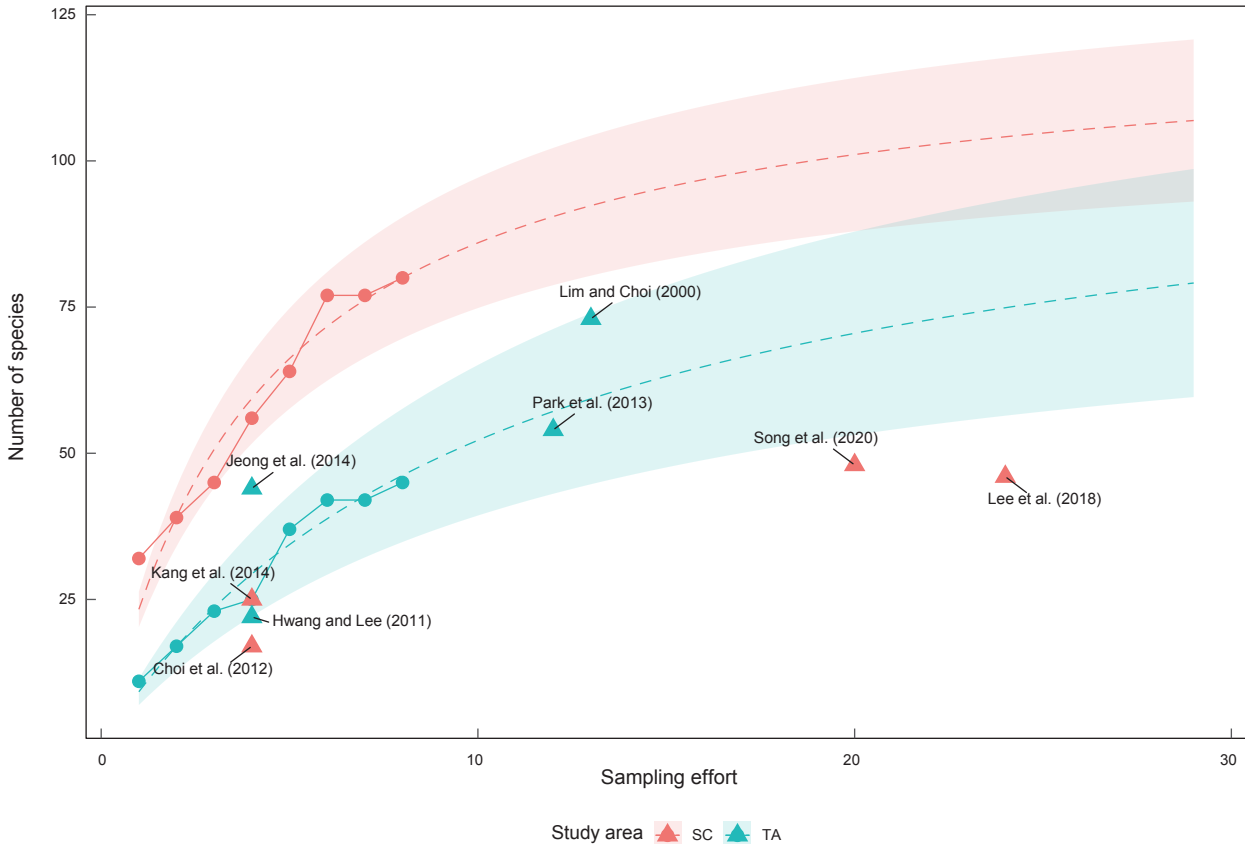


Fig. 7. Species accumulation curves for fish communities in Samcheok (SC) and Taean (TA). Solid lines with circles indicate the observed species richness as a function of sampling effort. Dashed lines and shaded areas represent predicted species richness and confidence intervals, respectively, based on the Michaelis-Menten model. Triangles denote species richness reported in previous literature for comparative assessment of sampling efficiency.

정착성 및 저서성 어종 또한 특정 해역에서만 출현한 haplotype 이 있어 각 해역 내 haplotype 목록의 차이를 확인할 수 있었다. 다만, 본 연구에서 활용한 MiFish 프라이머의 짧은 염기서열 길이(약 172 bp)와 제한된 정점 수로 인해 집단 유전학적 분화를 논의하기에는 통계적 근거에 한계가 있다. 따라서 본 결과는 해역 간 haplotype 조성의 차이를 보여주는 기초 자료로서 의미를 가지며, 향후 정밀한 집단 유전학적 구조 분석을 위해서는 더 긴 염기서열 마커를 활용한 추가적인 연구가 요구된다.

본 연구에서 활용된 MiFish 프라이머는 국내 연안 어류 군집의 전반적인 구조를 파악하고 모니터링하는 데 있어 탁월한 범용성과 효율성을 입증하였으나, 특정 분류군에 대한 중 수준의 식별 해상도에서는 분석적 한계를 나타냈다. 특히 삼척과 태안 해역 모두에서 출현한 문치가자미속(*Pseudopleuronectes*)과 볼락속의 경우, 선행 연구에서는 노랑볼락(*Sebastes steindachneri*), 볼락(*S. inermis*), 조피볼락(*Sebastes schlegelii*), 황해볼락(*S. koreanus*) 및 문치가자미(*Pseudopleuronectes yokohamae*) 등 다양한 종이 보고된 바 있으나(Lim and Choi, 2000;

Hwang and Lee, 2011; Choi et al., 2012; Park et al., 2013; Jeong et al., 2014; Kang et al., 2014; Lee et al., 2018; Song et al., 2020), 본 분석에서는 모두 속 수준으로 동정되었다. 이러한 결과는 MiFish 프라이머가 표적으로 하는 12S rRNA 영역의 증폭 길이(약 172 bp)가 지닌 물리적 제약으로 인해, 유전적 유사도가 높은 근연종 간의 미세한 변이를 완벽히 식별하기에는 정보량이 부족함을 시사한다(Miya et al., 2015; Collins et al., 2019). 따라서 향후 모니터링의 정밀도를 제고하기 위해서는 범용 프라이머와 종 특이적 프라이머를 병행한 다중 마커 분석이나 고해상도 분석 기법의 도입이 필수적이라고 판단된다.

본 연구는 eDNA 메타바코딩을 통해 삼척과 태안 연안 어류의 군집구조와 주야 분포 패턴을 비교 분석하였다. 삼척과 태안 연안 해역에서 총 87종의 어류를 식별하였으며, 전체 군집구조는 주야간에 걸쳐 일관된 양상을 유지하였으나 볼락속과 멸치 등 개별 어종 수준에서는 일주 활동 패턴을 확인하였다. 또한 수온의 계절적 변동에 연동된 어류 군집의 시간적 변화가 두 해역에서 공통적으로 관찰되어, eDNA 메타바코딩이 연안 어

류 군집의 계절적 동태 모니터링에 유효함을 보여주었다. 아울러 삼척과 태안 두 해역 간의 어류 군집 차이를 구분 짓는 종을 확인하였으며, 청보리멸과 봉장어 등 정착성 어종에서 해역간 haplotype 차이를 확인하였다. 본 연구에서 확인된 해역별 어류 군집 정보와 일주기 활동 양상은 향후 한국 연안 생물다양성의 장기 모니터링 체계를 구축하는데 필요한 기초 자료로 활용될 것이다.

## 사 사

이 논문은 2021년도 정부(교육부)의 재원으로 한국연구재단의 지원을 받아 수행된 기초연구사업이며(RS-2021-NR060118) 연구에 사용된 시료는 한국수산자원공단 '2020년 연안바다목장 이관해역(4개소) 효과분석' 과제를 통해 확보되었습니다.

## References

- Andriyono S, Alam MJ and Kim HW. 2021. Marine fish detection by environmental DNA (eDNA) metabarcoding approach in the Pelabuhan Ratu Bay, Indonesia. *Int J Adv Sci Eng Inf Technol* 11, 729-737. <https://doi.org/10.18517/ijaseit.11.2.9528>.
- Bang M, Sohn D, Kim JJ, Choi W, Jang CJ and Kim C. 2022. Future changes in the seasonal habitat suitability for anchovy (*Engraulis japonicus*) in Korean waters projected by a maximum entropy model. *Front Mar Sci* 9, 922020. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.922020>.
- Cho KD, Kim SW, Kang GH, Lee CI, Kim DS, Choi YS and Choi KH. 2004. Relationship between fishing condition of common squid and oceanic condition in the East Sea. *J Korean Soc Mar Environ Saf* 10, 61-67.
- Choi KH, Han MH, Kang CK, Park JM, Choi JH, Park JH, Sohn MH, Baek GW, Choy EJ and Lee CI. 2012. Seasonal variations in species composition of fish assemblage collected by trammel net in coastal waters of the East Sea. *J Korean Soc Fish Ocean Technol* 48, 415-427. <https://doi.org/10.3796/KSFT.2012.48.4.415>.
- Collins RA, Bakker J, Wangenstein OS, Soto AZ, Corrigan L, Sims DW, Genner MJ and Mariani S. 2019. Non-specific amplification compromises environmental DNA metabarcoding with COI. *Methods Ecol Evol* 10, 1985-2001. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13276>.
- Deutsch C, Penn JL and Lucey N. 2024. Climate, oxygen, and the future of marine biodiversity. *Annu Rev Mar Sci* 16, 217-245. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-040323-095231>.
- Fraija-Fernández N, Bouquieaux MC, Rey A, Mendibil I, Cotano U, Irigoien X, Santos M and Rodríguez-Ezpeleta N. 2020. Marine water environmental DNA metabarcoding provides a comprehensive fish diversity assessment and reveals spatial patterns in a large oceanic area. *Ecol Evol* 10, 7560-7584. <https://doi.org/10.1002/ece3.6482>.
- Froese R and Pauly D. 2026. FishBase. Retrieved from <https://fishbase.se/summary/Pseudolabrus-sieboldi> on Mar 23, 2026.
- Gold Z, Koch MQ, Schooler NK, Emery KA, Dugan JE, Miller RJ, Page HM, Schroeder DM, Hubbard DM, Madden JR, Whitaker SG and Barber PH. 2023. A comparison of bio-monitoring methodologies for surf zone fish communities. *PLoS One* 18, e0260903. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0260903>.
- Helfman GS. 1986. Fish behaviour by day, night and twilight. In: *The Behaviour of Teleost Fishes*. Pitcher TJ, ed. Springer, Boston, MA, U.S.A., 366-387. [https://doi.org/10.1007/978-1-4684-8261-4\\_14](https://doi.org/10.1007/978-1-4684-8261-4_14).
- Henriques S, Guilhaumon F, Villéger S, Amoroso S, França S, Pasquaud S, Cabral HN and Vasconcelos RP. 2017. Biogeographical region and environmental conditions drive functional traits of estuarine fish assemblages worldwide. *Fish Fish* 18, 752-771. <https://doi.org/10.1111/faf.12203>.
- Hervé A, Domaizon I, Baudoin JM, Dejean T, Gibert P, Jean P, Peroux T, Raymond JC, Valentini A, Vautier M and Logez M. 2022. Spatio-temporal variability of eDNA signal and its implication for fish monitoring in lakes. *PLoS One* 17, e0272660. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0272660>.
- Hwang HB and Lee TW. 2011. Species composition of fish collected by a two-side fyke net in the coastal water off Taean in 2008. *Korean J Fish Aquat Sci* 44, 173-178. <https://doi.org/10.5657/kfas.2011.44.2.173>.
- Isobe A. 2008. Recent advances in ocean-circulation research on the Yellow Sea and East China Sea shelves. *J Oceanogr* 64, 569-584. <https://doi.org/10.1007/s10872-008-0048-7>.
- Jeong GS, Cha BY, Im YJ, Kwon DH, Hwang HJ and Jo HS. 2014. Comparison of species composition and seasonal variation of demersal organisms caught by otter trawl in the coastal waters off the Taean peninsula, in the West sea of Korea. *Korean J Fish Aquat Sci* 47, 264-273. <https://doi.org/10.5657/KFAS.2014.0264>.
- Kang HE, Yoon TH, Park JW, Lim WA, Kang CK and Kim HW. 2022. A study on the possibility of early warning for *Cochlodinium polykrikoides* blooms, using molecular methods. *Water* 14, 3115. <https://doi.org/10.3390/w14193115>.
- Kang JH, Kim YG, Park JY, Kim JK, Ryu JH, Kang CB and Park JH. 2014. Comparison of fish species composition collected by set net at Hupo in Gyeong-Sang-Buk-Do, and Jangho in Gang-Won-Do, Korea. *Korean J Fish Aquat Sci* 47, 424-430. <https://doi.org/10.5657/KFAS.2014.0424>.
- Kim AR, Yoon TH, Lee CI, Kang CK and Kim HW. 2021. Metabarcoding analysis of ichthyoplankton in the East/Japan Sea using the novel fish-specific universal primer set. *Front Mar Sci* 8, 614394. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.614394>.
- Kim EB, Sagong H, Lee JH, Kim G, Kwon DH, Kim Y and Kim

- HW. 2022. Environmental DNA metabarcoding analysis of fish assemblages and phytoplankton communities in a furrowed seabed area caused by aggregate mining. *Front Mar Sci* 9, 788380. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.788380>.
- Kim SR, Kim JB, Lee SJ and Yang JH. 2020. Maturity and spawning of Pacific sand eels *Ammodytes japonicus* in coastal waters near Donghae, Gangwon-do. *Korean J Fish Aquat Sci* 53, 19-26. <https://doi.org/10.5657/KFAS.2020.0019>.
- Kitano H, Irie S, Yamaguchi A and Matsuyama M. 2011. Diurnal dynamics of S-phase entry of germ cells in the secondary testis of the bambooleaf wrasse (*Pseudolabrus sieboldi*). *J Exp Zool A Ecol Genet Physiol* 315, 232-241. <https://doi.org/10.1002/jez.669>.
- Koh EH, Joo HW, Lee DW, Cha HK and Choi JH. 2016. Community composition and distribution of fish species collected by bottom trawl from the middle of the Yellow Sea in summer (2008-2014). *Korean J Fish Aquat Sci* 49, 849-855. <https://doi.org/10.5657/KFAS.2016.0849>.
- Lee CL. 2004. Review of the fish-fauna of the West Sea of Korea. *Korean J Ichthyol* 16, 60-74.
- Lee CI, Jung HK, Kwon SM, Han MH, Seol KS and Park JM. 2018. Depth-dependent variability of fish fauna in the coastal waters off Hupo, East Sea. *Korean J Ichthyol* 30, 36-45. <https://doi.org/10.35399/isk.30.1.5>.
- Lee JH, La HS, Kim JH, Son W, Park H, Kim YM and Kim HW. 2022a. Application of dual metabarcoding platforms for the meso- and macrozooplankton taxa in the Ross sea. *Genes* 13, 922. <https://doi.org/10.3390/genes13050922>.
- Lee S, Lee JK, Park G, Oh W and Lee K. 2025. Analysis of fishery resource distribution and seasonal variations in the East China Sea: Utilizing trawl surveys, environmental DNA, and scientific echo sounders. *Water* 17, 2477. <https://doi.org/10.3390/w17162477>.
- Lee SR, Choi SG, Chung S, Kim DN, Kang CK and Kim HW. 2022b. Geographical differences in the diet of *Dissostichus mawsoni* revealed by metabarcoding. *Front Mar Sci* 9, 888167. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.888167>.
- Lie HJ and Cho CH. 2016. Seasonal circulation patterns of the Yellow and East China Seas derived from satellite-tracked drifter trajectories and hydrographic observations. *Prog Oceanogr* 146, 121-141. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2016.06.004>.
- Lim HC and Choi Y. 2000. Fish fauna of the coastal waters off Taean in the West Sea of Korea. *Korean J Ichthyol* 12, 215-222.
- Mann KH and Lazier JR. 2005. *Dynamics of Marine Ecosystems: Biological-physical Interactions in the Oceans*. Wiley-Blackwell, Hoboken, NJ, U.S.A.
- Mitamura H, Uchida K, Miyamoto Y, Arai N, Kakihara T, Yokota T, Okuyama J, Kawabata Y and Yasuda T. 2009. Preliminary study on homing, site fidelity, and diel movement of black rockfish *Sebastes inermis* measured by acoustic telemetry. *Fish Sci* 75, 1133-1140. <https://doi.org/10.1007/s12562-009-0142-9>.
- Miya M. 2022. Environmental DNA metabarcoding: A novel method for biodiversity monitoring of marine fish communities. *Annu Rev Mar Sci* 14, 161-185. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-041421-082251>.
- Miya M, Sato Y, Fukunaga T, Sado T, Poulsen J, Sato K, Minamoto T, Yamamoto S, Yamanaka H, Araki H, Kondoh M and Iwasaki W. 2015. MiFish, a set of universal PCR primers for metabarcoding environmental DNA from fishes: Detection of more than 230 subtropical marine species. *R Soc Open Sci* 2, 150088. <https://doi.org/10.1098/rsos.150088>.
- Monuki K, Barber PH and Gold Z. 2021. eDNA captures depth partitioning in a kelp forest ecosystem. *PLoS One* 16, e0253104. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0253104>.
- Moon SY, Choi JH, Lee HW, Kim JN, Heo JS, Gwak WS and Lee YD. 2019. Distribution and characteristics of Pacific herring *Chupea pallasii* spawning beds in Jinhae Bay, Korea. *Korean J Fish Aquat Sci* 52, 534-538. <https://doi.org/10.5657/KFAS.2019.0534>.
- Oksanen J, Simpson G, Blanchet F, Kindt R, Legendre P, Minchin P, O'Hara R, Solymos P, Stevens M, Szoecs E, Wagner H, Barbour M, Bedward M, Bolker B, Borcard D, Borman T, Carvalho G, Chirico M, De Caceres M, Durand S, Evangelista HBA, FitzJohn R, Friendly M, Furneaux B, Hannigan G, Hill MO, Lahti L, Martino C, McGlenn D, Ouellette MH, Cunha ER, Smith T, Stier A, Ter Braak CJF and Weedon J. 2025. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.6-10. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.vegan>.
- Olds AD, Vargas-Fonseca E, Connolly RM, Gilby BL, Huijbers CM, Hyndes GA, Layman CA, Whitfield AK and Schlacher TA. 2018. The ecology of fish in the surf zones of ocean beaches: A global review. *Fish Fish* 19, 78-89. <https://doi.org/10.1111/faf.12237>.
- Park J, Jo HS, Im YJ, Cha BY, Kwon DH, Ryu DK and Hwang HJ. 2013. Species composition and community structure caught by shrimp beam trawl in the marine ranching ground of Taean, Korea. *J Korean Soc Fish Ocean Technol* 49, 238-249. <https://doi.org/10.3796/KSFT.2012.49.3.238>.
- Pessanha ALM and Araújo FG. 2003. Spatial, temporal and diel variations of fish assemblages at two sandy beaches in the Sepetiba Bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Estuar Coast Shelf Sci* 57, 817-828. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00411-0](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00411-0).
- Pinna M, Zangaro F, Saccomanno B, Scalone C, Bozzeda F, Fanini L and Specchia V. 2023. An overview of ecological indicators of fish to evaluate the anthropogenic pressures in aquatic ecosystems: From traditional to innovative DNA-based approaches. *Water* 15, 949. <https://doi.org/10.3390/w15050949>.
- Pranata B, Kusuma AB, Sabariah V, Kim HW and Andriyono

- S. 2022. Environmental DNA metabarcoding reveals biodiversity marine fish diversity of a small island at Manokwari District, West Papua, Indonesia. *Biodiversitas* 23, 5982-5988. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d231152>.
- Schliep KP. 2011. Phangorn: Phylogenetic analysis in R. *Bioinformatics* 27, 592-593. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq706>.
- Shi W and Wang M. 2010. Satellite observations of the seasonal sediment plume in central East China Sea. *J Mar Syst* 82, 280-285. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2010.06.002>.
- Song KJ, Lee SH, Han SJ and Han KH. 2020. Seasonal fluctuation in abundance and species composition of fish collected by a small otter trawl in coastal waters off Uljin. *J Fish Technol Inst* 13, 50-57. <https://doi.org/10.15399/jfti.2020.02.13.1.50>.
- Takagi K, Yatsu A, Itoh H, Moku M and Nishida H. 2009. Comparison of feeding habits of myctophid fishes and juvenile small epipelagic fishes in the western North Pacific. *Mar Biol* 156, 641-659. <https://doi.org/10.1007/s00227-008-1115-8>.
- Tomiyama M and Yanagibashi S. 2004. Effect of temperature, age class, and growth on induction of aestivation in Japanese sandeel (*Ammodytes personatus*) in Ise Bay, central Japan. *Fish Oceanogr* 13, 81-90. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.2003.00272.x>.
- Valentini A, Taberlet P, Miaud C, Civade R, Herder J, Thomsen PF, Bellemain E, Besnard A, Coissac E, Boyer F, Gaboriaud C, Jean P, Poulet N, Roset N, Copp GH, Geniez P, Pont D, Argillier C, Baudoin JM, Peroux T, Crivelli AJ, Olivier A, Acqueberge M, Le Brun M, Møller PR, Willerslev E and Dejean T. 2016. Next-generation monitoring of aquatic biodiversity using environmental DNA metabarcoding. *Mol Ecol* 25, 929-942. <https://doi.org/10.1111/mec.13428>.
- Yoo YJ, An SY, Lee SH, Lee SJ and Gwak WS. 2025. Spatiotemporal patterns of fish diversity in the waters around the Five West Sea Islands of South Korea: Integrating bottom trawl and environmental DNA (eDNA) methods. *Animals* 15, 2613. <https://doi.org/10.3390/ani15172613>.
- Yu TS, Kim WS and Kwak IS. 2025. Underwater drone-based eDNA metabarcoding reveals regional differences in fish communities and early detection of alien species around the Korean Peninsula. *Sci Rep* 15, 18827. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-02685-6>.