

영일만 쇄파대에 나타나는 부유성 요각류의 주야 수평이동

서해립 · 유옥환
전남대 해양학과

Diel Horizontal Migration of Planktonic Copepods in the Surf Zone of Yongil Bay, Korea

Hae-Lip SUH and Ok-Hwan YU

Department of Oceanography, Chonnam National University, Kwangju 500-757, Korea

The patterns of diel horizontal migration (DHM) of 7 copepod species are compared as part of a general investigation of the zooplankton adaptations to the surf zone habitats. In a sandy shore surf zone of Yongil Bay, 3 sites such as the bottom and surface of 1 m water depth and water's edge are sampled with a sledge net (n=108). The surf zone copepod assemblage is dominated by 7 species; *Acartia hudsonica*, *Pseudodiaptomus marinus*, *Paracalanus indicus*, *Calanus sinicus*, *Oithona similis*, *Sinocalanus tenellus* and *Labidocera bipinnata*. Threefold variations in copepod abundance are observed within a diel cycle. Abundances of 7 dominant species and total copepods captured in the surface exhibit significant diel differences, but those taken in the bottom are not significantly affected by diel period. It is shown that about 90% of the surf zone copepods performed DHM. The nocturnal high densities of copepods occurred for a neap tide when the offshore winds prevailed, suggesting the animals' ability for horizontal orientation and an active locomotion without invoking passive transportation by currents. Photoreactive behavior of copepods triggered by relative changes in light intensity may be a primary factor inducing DHM by aggregating in the surf zone during the night and spreading out at day; then copepods may reduce encounters with visual predators. In *A. hudsonica*, ontogenetic variations in timings of DHM are evident. Such variations are likely to minimize intraspecific competition for diets. Data on shoreward migration of copepods indicate that *A. hudsonica*, *P. indicus*, *O. similis* and *S. tenellus* can maintain swimming velocities of about 20 m h⁻¹ for durations of more than an hour. Our observations of strong diel difference in abundances point out the need for both day and night samplings in surf zone habitats, if the importance of these habitats to planktonic copepods are to be fully understood.

Key words : surf zone, planktonic copepods, diel horizontal migration, swimming velocity

서 언

쇄파대는 해안선에서 파도가 부서지는 곳까지를 가리키며, 파도 영향을 직접 받는 곳이다. 쇄파대의 규모는 해안에 따라 다르고, 설령 같은 곳이라 하더라도 파도 길이와 높이에 따라 변한다. 쇄파대를 고유 생태계로 보기 시작한 것은 비교적 최근의 일이다. 파도가 바다 모래를 움직여 저서생물 정착을 막기 때문에 쇄파대의 저서계 생물상은 암반 조건대나 산호초

등에 비해 훨씬 빈약하다. 하지만, 표영계에는 쇄파대 환경에 적응한 어류와 플랑크톤이 다양하게 살고 있다 (Modde and Ross, 1981; McLachlan, 1983; Shin and Lee, 1990).

Brown and McLachlan (1990)은 쇄파대에 나타나는 동물플랑크톤을 크게 정주성 (resident)과 비정주성 (non-resident)으로 나누었다. 정주성 플랑크톤은 다시 곤쟁이류와 새우류같이 부유생활하는 무리와, 등각류와 단각류같이 저서부유 (benthoplanktonic) 생활

하는 무리로 구분했다. 그리고, 비정주성 플랑크톤은 요각류, 지각류, 화살벌레류같은 종생플랑크톤과, 어류나 무척추동물의 유생같은 정기성플랑크톤으로 나누었다. 쇄파대에서 정주성과 비정주성 동물플랑크톤을 대표하는 분류군은 각각 곤쟁이류와 요각류다 (Wooldridge, 1983).

요각류는 저서·기생·공생·부유 생활을 하면서 여러 환경에 잘 적응해서, 지금까지 약 10,000여종이 보고되었다 (Huys and Boxshall, 1991). Hardy (1970)는 요각류를 가리켜 후생동물 가운데 마릿수가 가장 많은 동물군이라 했다. 부유성 요각류는 표영계에서 식물플랑크톤과 어류를 이어주는 고리 역할을 한다. 요각류가 배설하는 분립은 표영계 에너지를 저서계로 전달해 준다. Suh et al. (1995)은 영일만 쇄파대에 사는 동물플랑크톤 가운데 곤쟁이류와 요각류가 각각 생물량과 마릿수에서 가장 중요하다고 했다. 쇄파대는 어류의 성육장으로 잘 알려져 있다. 이곳에서 치어는 동물플랑크톤을 먹이로 이용한다 (Lasiak and McLachlan, 1987). 따라서, 요각류 생태를 바로 아는 일은 쇄파대 생태계의 에너지 흐름을 밝히는 데 큰 도움이 된다.

수생 생태계에서 잘 알려진 사실 중 하나가 동물플랑크톤의 주야 수직이동이다 (Gliwicz, 1986; Hays, 1995). 수직이동에 영향을 주는 요인을 밝혀 생물의 적응 양상을 밝히는 일은 생태 연구에서 중요한 부분이다. 해양에서 동물플랑크톤의 주야이동은 수심이 수십~수천m 되는 곳에서 대부분 연구되었다. 하지만, 쇄파대처럼 수심 1m 이하인 얇은 곳에서 연구한 예는 매우 드물다 (Raymont, 1983). 이마저도 정주성 플랑크톤에 속하면서 비교적 몸이 큰 곤쟁이류를 대상으로 했다 (McLachlan et al., 1979; Webb and Wooldridge, 1990; Suh et al., 1995). 비정주성 플랑크톤인 요각류를 대상으로 한 연구는 거의 없다 (참고 Brown and McLachlan, 1990).

이 연구에서 여름철 영일만의 모래해안 쇄파대에 나타나는 요각류의 주야분포 양상을 시계열로 조사했다. 이 조사자료를 바탕으로 1) 요각류의 주야이동 양상을 밝히고, 2) 우점종과 개체발생 단계별로 나타나는 이동의 특징을 비교하고, 3) 주야이동에 관여하는 요인들을 검토했다.

재료 및 방법

이 연구를 1993년 8월 13일 16시부터 다음날 14시까지 영일만의 포항 북부해수욕장에서 수행했다 (Fig. 1). 채집장소의 경사도는 1:40이고, 모래 입자크기의 중앙값은 약 125 μm 이다. 조석은 일주조 (diurnal tide)이었고, 조차는 15 cm였다. 간조는 8월 13일 19시 30분에 조위 29 cm, 만조는 14일 1시 31분에 조위 44 cm였다 (OHA, 1993). 해지는 시각은 8월 13일 19시 26분, 해뜨는 시각은 다음날 5시 47분이었다. 이 연구에서 야간시료는 20시부터 4시에 걸쳐 채집한 것으로 했다. 야간을 제외한 나머지 시간에 채집한 것을 주간시료로 했다. 조사기간에 날씨는 맑았고, 파고는 0.5 m 이하로 잔잔했다. 수온과 염분의 평균값은 각각 21.5°C와 25.9‰였다. 풍향과 풍속자료는 조사지점에서 약 4 km 떨어진 포항기상대에서 한 시간마다 관측한 자료를 이용했다. 조사기간 내내 바람은 육지에서 바다쪽으로 불었다 (남서풍과 서남서풍). 풍속은 0.5~3.2 m s^{-1} (평균, 1.6 m s^{-1})였다 (Fig. 2).

요각류 시료를 Suh et al. (1995)의 썰매 네트 (망구, 12×30 cm; 망목, 300 μm)로 해안선과 나란히 20m를 초당 1m 속도로 끌어 채집했다. 쇄파대 요각류의 주야이동 양상을 알아보고 두 시간 간격으로 12회 채집했다. 채집 때마다 해변가와 수심 1m 되는 곳의 표층 (이하 표층)과 수심 1m 되는 곳의 저층 (이하 저층)을 함께 조사했다. 시료는 모두 108개였다 (9개 × 12회). 표층을 채집할 때는 스티로폼을 썰매 네트 양쪽에 부착시켜 망구가 수면 바로 밑에 오도록 했다. 해변가와 저층을 채집할 때는 스티로폼을 떼어내어 네트가 바닥에 끌리도록 했다. 예비 실험에서 네트가 잘 작동하고 있는 것을 잠수하여 눈으로 확인했다. 네트의 여과효율을 100%로 가정한다면, 망구 면적에 예인거리를 곱한 값 (0.12 m × 0.3 m × 20 m)이 여수량이 되는데 그 값은 0.72 m^3 다. 그리고, 저층과 해변가에서 채집한 면적은 망구 폭에 예인거리를 곱하여 (0.3 m × 20 m) 6 m^2 다.

채집한 요각류를 현장에서 5% 중성 포르말린으로 고정했다. 실험실에서 종별로 나누어 마릿수를 셸 다음, 1 m^3 당 마릿수 (ind. m^{-3})로 생물량을 나타냈다. 전체 요각류에서 마릿수가 1% 이상 되는 종을 우점

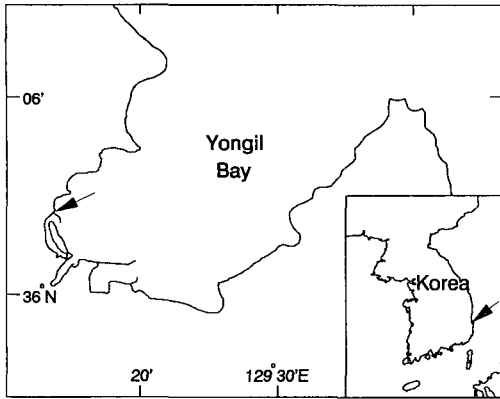


Fig. 1. Location of the sampling site in the sandy shore surf zone of Yongil Bay, eastern Korea.

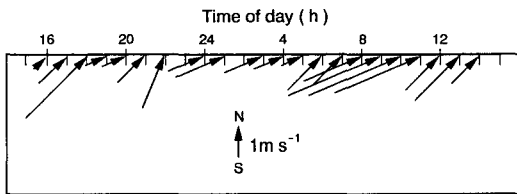


Fig. 2. Wind direction and velocity from 16:00 on 13 August to 14:00 on 14 August 1993 at Yongil Bay, eastern Korea.

종으로 했다. 모두 일곱 종이였다. 1% 미만이 되는 요각류에는 *Corycaeus affinis*, 하르팍티쿠스목, 동정미안되는 유생 등이었다. Lee (1986)를 참고하여, 생물량이 가장 많았던 *Acartia hudsonica*를 개체발생 단계별로 나누었다. 체장은 전체절 (prosoma) 앞에서 강모를 제외한 꼬리분지 (caudal ramus) 끝까지로 했다.

결 과

1. 생물량의 주야변동

쇄파대에 나타난 요각류 가운데 전체 마릿수에서 차지하는 비율이 1% 이상 되는 종은 다음 일곱 종이였다: *Acartia hudsonica*, *Pseudodiaptomus marinus*, *Paracalanus indicus*, *Calanus sinicus*, *Oithona similis*, *Sinocalanus tenellus*, *Labidocera bipinnata*. 이 종들이 전체 요각류에서 차지하는 비율은 주간과 야간에 각각 95.9%와 94.5%이었고, 주·야간을 합치면 95.0%로 나타났다. 우점하는 요각류 일곱 종은 모두 주간보다 야간에 생물량이 많았다. *A. hudsonica*, *O. similis*, *L. bipinnata* 세 종은 전체 요각류에서 차지하는 비율이 주간보다 야간에 높았다. 이 종들은 나머지 네 종보다 주야이동이 활발한 듯하다 (Table 1).

쇄파대에 나타나는 요각류 생물량의 주야변동을 채집 위치별로 (표층·저층·해변가) 나누어 살펴보았다. 전체 조합수 24개 (분류군 8개×채집 3곳) 가운데 야간에 채집한 생물량이 주간보다 유의하게 많은 조합은 11개였다 (Table 2). 홍미륵개도, 표층에서 채집한 분류군 8개 모두가 주간과 야간에 생물량 차가 유의하게 나타났지만 저층 채집에서는 모두 유의하지 않았다. 표층과 해변가에서 야간 생물량이 주간보다 각각 약 아홉 배와 두 배가 늘어났다. 하지만, 저층에서는 야간에 생물량이 주간보다 30% 감소하는 데 그쳤다. 이 결과에서 야간 표층에 나타나는 생물량 대부분이 쇄파대 밖에서 들어온다는 것을 알 수 있다. 그리고 해변가에서 주·야간 생물량 차가 유의하게 나타난 우점종은 *Ps. marinus*와 *P. indicus*였다. 이 종

Table 1. Mean abundance (ind. m⁻³) of the seven dominant species and the total copepods collected at the sandy shore surf zone of Yongil Bay. Dominant species comprised >1% of the total copepod assemblage. Values in parentheses indicate percentage

Species	Day	Night	Day+Night
<i>Acartia hudsonica</i>	17.9 (42.6)	60.0 (49.3)	35.4 (47.1)
<i>Pseudodiaptomus marinus</i>	9.7 (23.2)	22.6 (18.5)	15.1 (20.1)
<i>Paracalanus indicus</i>	6.1 (14.5)	16.6 (13.6)	10.5 (13.9)
<i>Calanus sinicus</i>	3.2 (7.7)	7.4 (6.1)	5.0 (6.6)
<i>Oithona similis</i>	1.1 (2.6)	3.6 (3.0)	2.2 (2.9)
<i>Sinocalanus tenellus</i>	1.9 (4.6)	2.7 (2.2)	2.3 (3.0)
<i>Labidocera bipinnata</i>	0.3 (0.7)	2.2 (1.8)	1.1 (1.4)
Total copepods	42.0 (100.0)	121.8 (100.0)	75.2 (100.0)

Table 2. Mean abundance (ind. m⁻³) of the seven dominant species and total copepods collected at the three sites, the surface and bottom of 1 m water depth and water's edge, in the surf zone of Yongil Bay. Dominant species comprised >1% of the total copepod assemblage. Paired comparisons (Mann-Whitney *U*-test) for the differences between day and night sampling. Levels of significance: NS, not significant; *, <0.05; **, <0.01

Species	Surface			Bottom			Edge		
	Day	Night	<i>U</i>	Day	Night	<i>U</i>	Day	Night	<i>U</i>
<i>Acartia hudsonica</i>	8.0	126.5	**	35.0	33.3	NS	10.7	20.3	NS
<i>Pseudodiaptomus marinus</i>	2.7	50.0	**	25.8	10.7	NS	0.8	7.0	*
<i>Paracalanus indicus</i>	9.1	30.1	**	3.3	2.7	NS	5.8	16.4	*
<i>Calanus sinicus</i>	3.1	14.6	**	3.6	2.2	NS	3.0	5.5	NS
<i>Oithona similis</i>	1.3	8.3	*	0.6	0.6	NS	1.4	2.0	NS
<i>Sinocalanus tenellus</i>	1.6	5.5	**	3.1	1.0	NS	1.1	1.7	NS
<i>Labidocera bipinnata</i>	0.1	4.5	*	0.7	0.5	NS	0.1	1.6	NS
Total copepods	26.1	240.9	**	72.2	51.0	NS	23.9	55.4	*

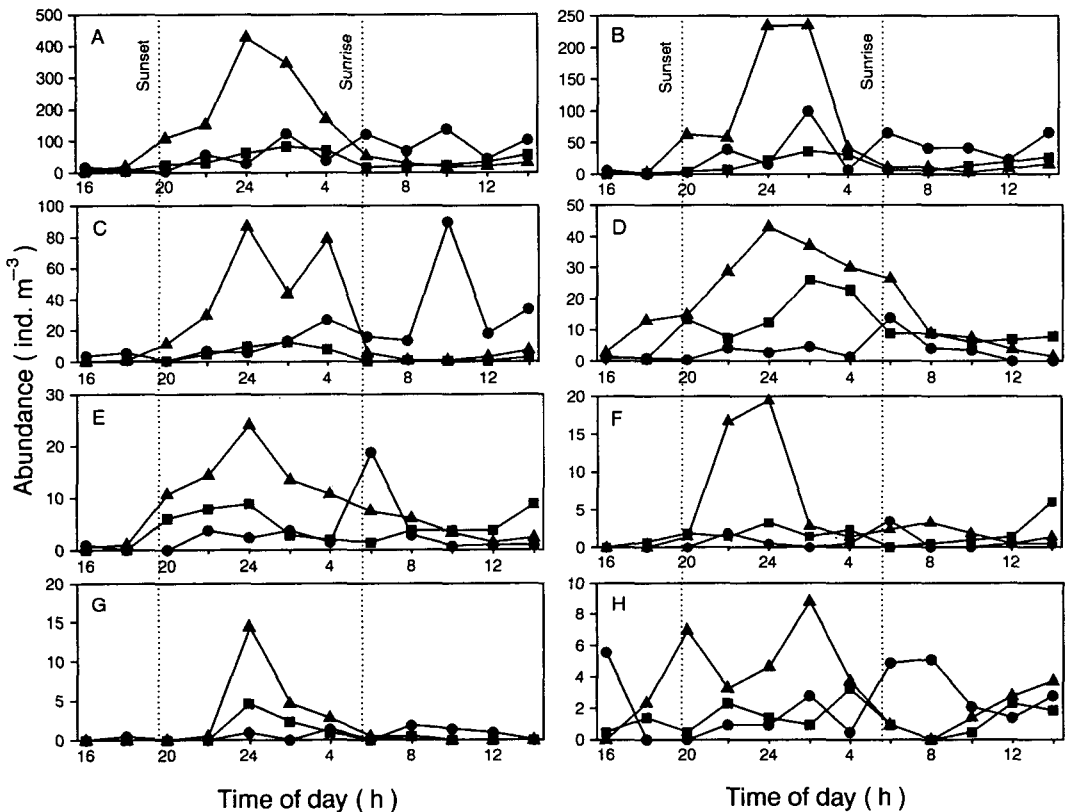


Fig. 3. Diel variation in mean abundance of the copepods collected at the three sites, the bottom (●) and surface (▲) of 1 m depth and water's edge (■), at the sandy shore surf zone of Yongil Bay. A, total copepods; B, *Acartia hudsonica*; C, *Pseudodiaptomus marinus*; D, *Paracalanus indicus*; E, *Calanus sinicus*; F, *Oithona similis*; G, *Labidocera bipinnata*; H, *Sinocalanus tenellus*.

들은 나머지 다섯 종보다 야간에 쇄파대 깊숙한 곳까지 이동했다.

2. 요각류의 주야이동

전체 요각류의 생물량은 표층에서 해가 지면서 109 ind. m⁻³로 증가하기 시작하여, 24시에 428 ind. m⁻³로 가장 많았다가 해가 뜨면서 56 ind. m⁻³으로 급격히 줄었다. 해변가에서는 해가 지면서 생물량이 서서히 증가하여 2시에 84 ind. m⁻³로 최고값이었다 (Fig. 3A). 그런데, 저층에서는 표층과 달리, 일출 직후(6시) 생물량이 증가했다 (122 ind. m⁻³). 주간 평균은 72 ind. m⁻³로 야간 51 ind. m⁻³보다 많았다 (Table 2). 이 결과에서 야간에 쇄파대 표층과 해변가에 있던 요각류 일부가 주간 저층으로 이동한 것으로 나타났다.

요각류의 주야이동은 우점종별로 다르게 나타났다. 전체 요각류의 47%를 차지한 *A. hudsonica*는 해가 지면서 표층에 나타나기 시작하여 (63 ind. m⁻³), 24시와 2시에 각각 234 ind. m⁻³와 235 ind. m⁻³로 생물량이 많았지만 일출 두 시간 전(4시)에 급격히 줄었다. 해변가에서는 2시에 생물량이 36 ind. m⁻³으로 최고값이었다. 해뜰 때(6시) 표층과 저층의 생물량은 각각 43 ind. m⁻³과 65 ind. m⁻³로 저층이 많았고, 이 현상은 낮 동안 지속되었다 (Fig. 3B). *Ps. marinus*는 표층에서 24시와 4시에 각각 87 ind. m⁻³, 79 ind. m⁻³로 생물량이 많았다. 쇄파대에 나타나는 시각은 *A. hudsonica*와 비슷했으나 쇄파대를 떠나는 시각은 두 시간 늦었다. 낮 동안에 *Ps. marinus*는 표층보다 저층에 많았다. 특히, 10시에 저층에서 90 ind. m⁻³으로 생물량이 많았는데, 이것은 팻취를 채집하여 나타난 결과로 여겨진다 (Fig. 3C). *P. indicus*는 앞에서 본 두 종과 달리 일출 1.5 시간 전(18시)부터 서서히 생물량이 증가하여 24시에 최고값(43 ind. m⁻³)에 이른 다음, 서서히 줄어들다가 일출 두 시간 후에 쇄파대를 떠났다. 출현 양상이 다른 종에서 볼 수 없는 완만한 단봉형이었다 (Fig. 3D). *C. sinicus*의 출현 양상은 24시에 생물량이 가장 많았던 *A. hudsonica*와 거의 비슷했다. 일출 직후(6시) 저층에서 생물량이 많았던 것은 *Ps. marinus*처럼 팻취를 채집했기 때문인 듯하다. 이 종은 *P. indicus*와 함께 야간에 다른 종보다 해변가에 많이 나타났다 (Fig. 3E). *O. similis*는 22시와 24시에

각각 17 ind. m⁻³과 19 ind. m⁻³로 생물량이 많이 나타나, *A. hudsonica*의 출현 양상과 비슷했다. 하지만, *A. hudsonica*와 달리 이 종은 낮 동안 저층에서 생물량이 증가하지 않았다 (Fig. 3F). 육식성 포식자인 *L. bipinnata*는 24시에 표층에 갑자기 나타났다가 사라져, 출현 양상이 독특했다 (Fig. 3G). *S. tenellus*는 표층에서 일출 직후(20시)와 2시에 각각 7 ind. m⁻³과 9 ind. m⁻³로 생물량이 많았고, 일출 후에는 저층에서 비교적 많이 나타났다 (Fig. 3H).

3. 요각류의 발생단계별 주야이동

마릿수가 가장 많았던 *A. hudsonica*는 개체발생 단계별로 주야이동 양상이 달랐다 (Fig. 4). 코페포디드 3기(C3) 유생은 24시에 집중적으로 나타났고, C4 유생부터 성체는 24시에서 2시에 걸쳐 나타났다. 특히, C5 수컷이 24시에 47%가 나타나 2시에 29%보다 높은 비율로 나타난 것과 성체 암컷이 2시에 43%로 24시에 29%보다 비율이 높은 것이 흥미롭다. 영양력의 한 지표가 되는 체장은 개체발생이 진행되면서 증가했다. 증가율은 암컷이 수컷보다 높았다. 암컷 성체

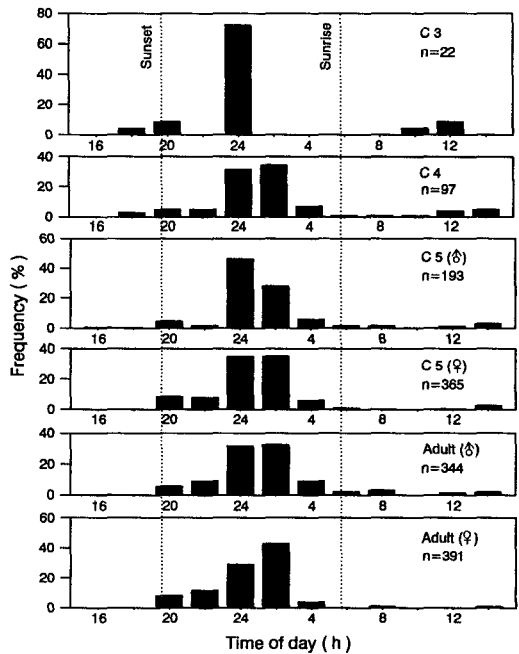


Fig. 4. Ontogenetic diel migration patterns of *Acartia hudsonica* from the surface of the surf zone.

Table 3. Body length (mm) in each developmental stage of *Acartia hudsonica* from C3 to adult stages. F, female; M, male; U, unsexed; SD, standard deviation; n, number of specimens examined

Stage	Sex	Range	Mean	SD	n
C3	U	0.48~0.59	0.53	0.05	13
C4	F	0.65~0.73	0.70	0.03	16
	M	0.67~0.72	0.70	0.02	14
C5	F	0.76~0.95	0.86	0.03	48
	M	0.75~0.86	0.82	0.03	26
Adult	F	0.96~1.06	1.01	0.02	39
	M	0.87~0.95	0.91	0.03	23

의 평균 체장은 1.01 mm로 발생단계에서 가장 컸다 (Table 3).

고 찰

쇄파대에서 동물플랑크톤은 물리적 요인의 변화에 직접 반응하여 이동하고 (McLachlan et al., 1979), 등각류와 단각류 등 일부 갑각류는 내인성 리듬을 갖고 이동 시간을 조절하며 움직인다 (Naylor, 1985). 쇄파대 동물플랑크톤의 분포에 영향을 주는 가장 중요한 물리적 요인은 이류 (advection)다. 그 세기는 바람·파도·조차 등에 비례하여 변한다. 현장에서 동물플랑크톤의 주야이동에 관여하는 생물적 요인을 밝혀려면 플랑크톤 분포에 영향을 주는 물리적 요인의 효과가 최소, 곧 이류의 세기가 가장 약한 시기와 장소를 골라야 한다. 이 연구에서는 이류가 미칠 수 있는 수송 효과를 줄이려고, 조사시기를 조차 15 cm인 조급 때 (OHA, 1993)와 육지에서 바다 쪽으로 바람이 약하게 (평균풍속, 1.6 m s⁻¹) 부는 때로 골랐다 (Fig. 2). 따라서, 이 연구에서 요각류가 쇄파대에 접근하는 현상이 나타났다면, 이것은 요각류가 이류를 타고 수동적으로 운반된 것이 아니라 생물적 요인 (반응행동, 유영력 등)에 따라 능동적으로 이동했기 때문이라고 할 수 있다.

영일만 쇄파대에서 야간에 요각류 생물량이 뚜렷하게 늘어났다. 이것은 표층에서 생물량이 크게 증가했기 때문이다 (Fig. 3). Table 2에 보면, 표층과 저층과 해변가에서 주·야간 생물량의 차는 (야간 생물량-주간 생물량) 각각 214.8 ind. m⁻³과 -21.2 ind. m⁻³와

31.5 ind. m⁻³였다. 야간에 표층과 해변가에서 늘어난 생물량 (246.3 ind. m⁻³)을 저층에서 줄어든 양 (-21.2 ind. m⁻³)만으로 메울 수 없다. 주·야간 생물량의 균형을 맞추려면, 나머지 부족분 (225.1 ind. m⁻³)은 쇄파대 밖에서 들어와야 한다. 야간 표층에 나타나는 생물량 증가를 100%로 보면 저층에서 생물량이 수직 이동해서 늘어난 부분은 9%에 불과하고 나머지 91%는 쇄파대 바깥쪽에서 수평이동해 온 것으로 보인다. 쇄파대 요각류의 주야 수평이동은 중간에 쇄파대 밖 깊은 수심에 머물던 요각류가 야간에 수직이동하면서 그 가운데 일부가 쇄파대 안으로 들어 와서 나타난 현상으로 여겨진다. 하지만, 쇄파대 밖에서 요각류 분포를 조사한 자료가 없어서 중간에 모여 있는 위치와 수심은 알 수 없다.

생물이 환경에 잘 적응하면, 생존율이 증가하고 사망률이 감소한다. 생물은 생리와 행동 기작을 조절하여 환경에 잘 적응하려고 노력하고, 그 방향으로 진화해 간다. 적응 행동에 영향을 주는 요인은 자연에서 다양하다. 그러나, 각 요인이 미치는 영향 정도는 생물에 따라 다르게 나타난다 (Ringelberg, 1995). 그러면, 어느 요인이 쇄파대 요각류의 주야 수평이동에 영향을 주었는가를 살펴보자. Stearns and Forward (1984)는 *Acartia tonsa*가 미국 동해안의 New Port항 하구에서 일몰 후 상대조도가 최소일 때에 이동한다고 보고했다. Ringelberg (1995)는 동물플랑크톤의 주야 수직이동에 관여하는 인과요인들 (causal factors) 가운데 가장 중요한 일차요인으로 조도 변화를 들었다. 곧, 상대조도가 변하면서 요각류의 광반응 행동을 자극하고, 이것이 유영과 섭식활동의 증가로 이어진다고 했다. 흔히 주야 수직이동하는 요각류가 수심이

얕은 쇄파대라는 환경에 적응해서 주야 수평이동을 한 것 같다. Ringelberg (1995)에 따라, 쇄파대 요각류의 주야 수평이동에 영향을 준 가장 큰 요인으로 조도의 변화를 든다. 쇄파대 요각류는 주간에 쇄파대를 떠나 깊은 곳으로 이동해서 자외선 노출에 따른 피해를 줄일 수 있다 (Haney, 1988).

한편, Ringelberg (1995)는 주야 수직이동의 이차요인으로 포식자 출현과 먹이 밀도를 들었다. *Acartia hudsonica*는 미국 서해안의 Jakles 기수호에서 포식성 어류가 가장 많을 때 주야 수직이동을 했다 (Bollen et al., 1992). 또, Dabob 만에서 *Calanus pacificus*도 포식성 어류가 많을 때 주야 수직이동을 했다 (Bollen and Frost, 1989). 호수에서 동물플랑크톤은 호숫가보다 호수 안쪽에 많이 모이는 이른바 호숫가 회피 (shore avoidance) 행동을 한다. Gliwicz and Rykowska (1992)는 이 행동을 호수 안쪽보다 호숫가에서 어류의 포식 위험 (predation risk)이 더 크기 때문에 동물플랑크톤이 포식자를 피하려고 적응한 것이라고 했다. 이 연구에서 포식성 어류를 채집하지 않아서 참고문헌과 직접 비교할 수 없었다. 하지만, 같은 시기 영일만 쇄파대 저층에서 야간에 잡식성 곤쟁이류가 우점하면서 (Suh et al., 1995), 야간 저층에서 요각류 생물량이 주간보다 30% 가량 줄었다 (Table 2). 이것은 쇄파대에서 포식자 출현이 요각류 이동에 영향을 줄 수 있다는 것을 간접적으로 보여준다. 이 연구에서 먹이 밀도에 대한 조사를 하지 않아서 먹이 밀도의 영향은 알 수 없지만, 일반적으로 쇄파대는 동물플랑크톤의 먹이 밀도가 높다고 알려져 있다 (Clutter, 1967; Webb et al., 1987; Odebrecht et al., 1995). 따라서, 쇄파대로 수평이동하는 요각류 군집은 수심이 깊은 곳에 머물면서 먹이 밀도가 낮은 표층으로 수직이동하는 군집보다 먹이 경쟁에서 유리할 것이다. Ringelberg (1995)를 참고하여 정리하면, 영일만 쇄파대에서 요각류의 주야 수평이동에 영향을 주는 가장 중요한 인과요인은 상대 조도의 변화인 것 같고, 포식자 출현과 먹이 밀도는 이차요인인 듯하다.

여러 종이 한 곳에 모여 살 때 시간을 달리하여 공간과 먹이를 이용하면, 종간 경쟁은 크게 줄어든다. 일몰을 전후해서 쇄파대에 나타나는 시각에 따라 (Fig. 3) 우점종을 네 무리로 나누었다: 첫째 무리는 일몰 1.5시간 전부터 쇄파대에 나타나는 *P. indicus*와

S. tenellus, 둘째 무리는 일몰 직후에 나타나는 *A. hudsonica*와 *C. sinicus*, 셋째 무리는 일몰 2.5시간 후에 나타나는 *O. similis*와 *Ps. marinus*, 그리고 마지막 무리는 가장 늦은 일몰 4.5시간 후에 나타나는 *L. bipinnata*다. 이 연구에서 종별로 출현시각이 다르게 나타난 것은 조도 변화에 반응하는 행동의 차 때문이고, 이밖에도 유영력, 서식위치 등의 차에 따른 것인 듯하다. 종별 출현시각 차는 쇄파대를 서식지로 함께 이용하는 요각류 집단 내에서 종간 경쟁을 줄이는 데 기여할 것이다.

요각류의 유영속도는 이동·섭식·도피 능력을 이해하는 데 매우 중요하다. 하지만, 종 수준의 분류군에서 얻은 자료는 매우 드물다 (Heywood, 1996). 요각류의 유영속도는 실험실과 현장에서 측정할 수 있다. 실험실 자료에서 요각류의 유영속도는 측정시간에 따라 변동 폭이 컸다 (Hardy and Bainbridge, 1954). 예컨대, 실험실에서 *Paracalanus* sp.의 유영속도는 2분간 측정할 때 32.7 m h^{-1} 이었지만 60분간 측정에서는 3.2 m h^{-1} 로 크게 변했다. 그러나, *Centropages* sp.의 유영속도를 2분과 60분간 측정할 때 각각 54.6 m h^{-1} 과 30.6 m h^{-1} 으로 나타나 큰 차가 없었다. Enright (1977)는 미국 서부해안에서 *Metridia pacifica*의 수직 분포를 한 시간마다 조사하여 상승 이동속도를 계산해서, 이 종이 $30\sim 90 \text{ m h}^{-1}$ 속도로 한 시간 이상 빠르게 이동한다고 했다. 쇄파대에서 요각류는 야간에 수평이동하므로, 생물량은 표층에 먼저 높게 나타나고 이어서 해변가에 높게 나타난다 (Fig. 3). 표층과 해변가에 나타나는 시간 차와 표층에서 해변가까지의 거리를 안다면 요각류의 유영속도를 알 수 있다. Fig. 3에서 *A. hudsonica*, *P. indicus*, *O. similis*, *S. tenellus* 네 종은 표층에서 생물량이 높게 나타난 두 시간 후에 해변가에서 높게 나타났다. 이 종들의 유영속도를 시간당으로 환산하면 약 20 m h^{-1} 이 된다. 그러나 몸이 큰 *C. sinicus*와 육식성으로 알려진 *L. bipinnata*는 거의 동시에 표층과 해변가에 나타나므로 유영속도가 앞의 네 종보다 빠른 것 같다. 앞으로 쇄파대에서 채집시간과 조사거리의 간격을 좁히면 더 자세한 요각류의 현장 유영속도를 알 수 있을 것이다.

*A. hudsonica*는 영일만 쇄파대에서 야간에 몰려 나타났다. 출현 시간은 개체발생 단계에 따라 조금 차이가 있었다 (Fig. 3). 시료에서 개체발생 단계를 나눌

수 있던 유생시기 중 가장 어린 C3 유생은 24시에 가장 많이 나타났다. C4와 C5 유생 그리고 성체는 대체로 24시와 2시에 많이 나타났다. 성체 암컷은 2시에 가장 많이 나타났다 (Fig. 4). 만약 C3 유생에서 성체가 모두 같은 공간에 분포했다면, 요각류의 유영력은 크기에 비례하므로 몸이 큰 암컷 성체가 먼저 쇄파대에 나타나야 한다. 하지만, 체장이 가장 큰 암컷 성체가 C3 유생보다 오히려 두 시간 늦게 나타났다 (Fig. 4). 요각류는 개체발생 단계에 따라 빛에 대한 반응 행동이 다르고, 결과적으로 이것이 주야 수직이동 양상의 차로 나타난다 (Raymont, 1983). Osgood and Frost (1994)는 요각류의 발생단계별 수직분포 양상을 조사하여 성체보다 유생이 얕은 곳에 분포하는 경향이 있다고 했다. 따라서, *A. hudsonica*가 개체발생 단계에 따라 쇄파대 출현시간이 다른 것 (Fig. 4)은 개체발생 단계별 반응 행동, 또는 서식 공간의 차 등에 따른 것으로 보인다. *A. hudsonica*는 발생단계별로 다른 시간에 쇄파대를 서식지로 이용해서 종내 경쟁을 줄이는 듯하다.

쇄파대에 우점하는 요각류 일곱 종과 요각류 전체의 마릿수는 모두 주간보다 야간에 많았고 (Table 1), 주야이동 양상도 종에 따라 다르게 나타났다 (Fig. 3). 따라서, 주간 채집만으로 요각류 생물량을 추정하는 것은 생물량을 과소 평가하는 것이다. 쇄파대 생태계에서 요각류가 차지하는 역할을 바로 알려면, 주간과 야간 채집을 함께 하는 것이 바람직하다. 동물플랑크톤의 생산량을 평가하는 일은 쇄파대에 방류하는 치어의 생산율을 높이는 데 도움을 준다.

요 약

동물플랑크톤이 쇄파대에서 어떻게 적응하여 살아 가고 있는가를 연구하면서, 부유성 요각류 일곱 종의 주야 수평이동 양상을 조사하여 비교했다. 동해 영일만 쇄파대에서 수심 1m 되는 곳의 표층과 저층과 해변가 세 곳을 썰매형 네트로 채집했다 (총시료수 = 108개). 쇄파대 요각류 집단은 일곱 종 (*Acartia hudsonica*, *Pseudodiaptomus marinus*, *Paracalanus indicus*, *Calanus sinicus*, *Oithona similis*, *Sinocalanus tenellus*, *Labidocera bipinnata*)이 우점했다. 쇄파대 요각류의

주·야간 생물량 차는 약 세 배였다. 표층에서 채집한 전체 요각류와 우점하는 일곱 종의 생물량은 주간보다 야간에 모두 유의하게 많았다. 하지만, 저층에서 주·야간 생물량의 차는 모두 유의하지 않았다. 이 연구에서 쇄파대 요각류의 약 90%가 주야 수평이동하는 것을 밝혔다. 조금때 바람이 육지에서 바다쪽으로 불었지만, 표층에서 야간에 요각류 밀도가 높게 나타났다. 요각류가 해류에 따라 수동적으로 운반되지 않더라도 능동적으로 수평 방향을 유지하여 헤엄칠 수 있는 능력을 갖고 있기 때문인 듯하다. 요각류는 상대 조도의 변화에 따라 광반응 행동을 하고, 그래서 야간에 쇄파대에 모였다가 주간에 흩어지게 하는 주야 수평이동이 나타난 것 같다. 주야 수평이동은 요각류가 시각 포식자와 마주칠 기회를 줄일 것이다. *A. hudsonica*가 개체발생 단계별로 이동시각을 달리한 것은 발생단계에 따라 광반응 행동이 다르기 때문에 나타난 현상인 듯하다. 결과적으로 이것이 먹이를 둘러싼 종내 경쟁을 줄일 것 같다. 요각류 이동 자료에서 *A. hudsonica*, *P. indicus*, *O. similis*, *S. tenellus* 네 종은 한 시간 이상 유영속도를 20 m h⁻¹으로 유지할 수 있는 것으로 나타났다. 쇄파대에서 요각류가 차지하는 중요도를 바로 알려면, 주야 생물량이 매우 다르므로 주간과 야간 채집을 함께 해야 한다.

사 사

현장에서 채집을 도와준 서호영, 구영경씨에게 감사합니다. 아울러, 이 논문의 부족한 곳을 지적해 주신 심사위원 두 분께 감사드립니다.

참 고 문 헌

- Bollen, S.M. and B.W. Frost. 1989. Zooplanktivorous fish and variable diel vertical migration in the marine plankton copepod *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.*, 34, 1072~1083.
- Bollen, S.M., B.W. Frost, D.S. Thoreson and S.J. Watts. 1992. Diel vertical migration in zooplankton: field evidence in support of the predator avoi-

- dance hypothesis. *Hydrobiologia*, 234, 33~39.
- Brown, A.C. and A. McLachlan. 1990. Ecology of Sandy Shores. Elsevier Sci., Amsterdam, 328 pp.
- Clutter, R.I. 1967. Zonation of nearshore mysids. *Ecology*, 48, 200~208.
- Enright, J.T. 1977. Copepods in a hurry: Sustained high-speed upward migration. *Limnol. Oceanogr.*, 22, 118~125.
- Gliwicz, M.Z. 1986. Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton. *Nature*, 320, 746~748.
- Gliwicz, M.Z. and A. Rykowska. 1992. 'Shore-avoidance' in zooplankton: a predator-induced behavior or predator-induced mortality? *J. Plankton Res.*, 14, 1331~1342.
- Haney, J.F. 1988. Diel patterns of zooplankton behaviour. *Bull. Mar. Sci.*, 43, 583~603.
- Hardy, A. 1970. The Open Sea. The World of Plankton. Collins, London, 335 pp.
- Hardy, A.C. and R. Bainbridge. 1954. Experimental observations on the vertical migrations of planktonic animals. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 33, 409~448.
- Hays, G.C. 1995. Zooplankton avoidance activity. *Nature*, 376, 650.
- Heywood, K.J. 1996. Diel vertical migration of zooplankton in the Northeast Atlantic. *J. Plankton Res.*, 18, 163~184.
- Huys, R. and G.A. Boxshall. 1991. Copepods Evolution. Ray Soc., London, 468 pp.
- Lasiak, T.A. and A. McLachlan. 1987. Opportunistic utilization of mysid shoals by surf-zone teleosts. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 37, 1~7.
- Lee, S.S. 1986. Morphological studies of developmental copepodid stages of calanoids in the southern coastal waters of Korea. *Bull. Fish. Res. Dev. Agency Korea*, 37, 45~150 (in Korean).
- McLachlan, A. 1983. Sandy beach ecology - a review. In: *Sandy Beaches as Ecosystems*, A. McLachlan and T. Erasmus, eds., W. Junk, Hague, 321~380.
- McLachlan, A., T. Wooldridge and G. Van der Horst. 1979. Tidal movements of the macrofauna on an exposed sandy beach in South Africa. *J. Zool., Lond.* 188, 433~442.
- Modde, T. and S.T. Ross. 1981. Seasonality of fish occupying a surf zone habitats in the Gulf of Mexico. *Fish. Bull.*, 78, 911~922.
- Naylor, E. 1985. Tidally rhythmic behaviour of marine animals. *Symp. Soc. Exp. Biol.*, 39, 63~93.
- Odebrecht, C., A.Z. Segatto and C.A. Freitas. 1995. Surf-zone chlorophyll a variability at Cassino Beach, southern Brazil. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 41, 81~90.
- OHA (Office of Hydrographic Affairs). 1993. Tide Tables. Vol. 1. OHA, Inchon, 250 pp.
- Osgood, K.E. and B.W. Frost. 1994. Ontogenetic diel vertical migration behaviors of the marine planktonic copepods *Calanus pacificus* and *Metridia lucens*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 104, 13~25.
- Raymont, J.E.G. 1983. Plankton and Productivity in the Oceans. Volume 2 Zooplankton. Pergamon Press, New York, 824 pp.
- Ringelberg, J. 1995. Changes in light intensity and diel vertical migration: a comparison of marine and freshwater environments. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 75, 15~25.
- Shin, M.C. and T.W. Lee. 1990. Seasonal variation in abundance and species composition of surf zone fish assemblage at Taechon sand beach, Korea. *J. Oceanol. Soc. Kor.*, 25, 135~144 (in Korean).
- Stearns, D.E. and R.B. Forward Jr. 1984. Photosensitivity of the calanoid copepod *Acartia tonsa*. *Mar. Biol.*, 82, 85~89.
- Suh, H.-L., S.-G. Jo and K.Y. Kim. 1995. Diel horizontal migration of the two mysids *Archaeomysis kokuboi* and *Acanthomysis* sp. in the sandy shore surf zone of Yongil Bay, eastern Korea. *J. Kor. Soc. Oceanogr.*, 30, 523~528.
- Webb, P., R. Perissinotto and T.H. Wooldridge. 1987. Feeding of *Mesopodopsis slabberi* (Crusta-

- cea, Mysidacea) on naturally occurring phytoplankton. Mar. Ecol. Prog. Ser., 38, 115~123.
- Webb, P. and T.H. Wooldridge. 1990. Diel horizontal migration of *Mesopodopsis slabberi* (Crustacea: Mysidacea) in Algoa Bay, southern Africa. Mar. Ecol. Prog. Ser., 62, 73~77.
- Wooldridge, T. 1983. Ecology of beach and surf-zone mysid shrimps in the Eastern Cape, South Africa. In: Sandy Beaches as Ecosystems, A. McLachlan and T. Erasmus, eds., W. Junk, Hague, 449~460.
-
- 1996년 4월 3일 접수
1996년 7월 6일 수리