

난류가 플랑크톤의 거동에 미치는 영향: 역학적 관점에서 본 얇은 층의 형성과정

황진환*

동국대학교 건설환경공학과

Effect of Turbulence on the Plankton Behavior: Mechanical Perspective of a Process for Developing Thin Layers

JIN HWAN HWANG*

Dongguk university-seoul, department of civil and environmental engineering

본 연구에서는 최근 물리적 관측 방법으로 그 존재가 확인된 얇은 층(thin layer)의 형성 메커니즘에 대하여 검토하였다. 기존의 연구들에서는 성층과 전단응력의 상대적 크기인 Richardson수가 얇은 층의 중요한 결정요인인 것으로 밝혀졌다. 성층이 없는 조건하에서의 물리적 수치 실험은 미세 난류(micro-structure turbulence)가 플랑크톤의 거동에 변화를 주어 성장과 재생산 등에 영향줄 수 있음을 설명하였다. 기존의 플랑크톤 거동에 성층과 전단응력의 효과를 고려하여 최근 Gyrotaxis의 메커니즘으로 얇은 층이 형성되는 과정을 설명하였다. 이러한 생태학적 문제에 물리학적 연구방법론의 적용이라는 최근의 연구경향은 현재 및 향후에 해양생태학에서 중요한 접근방법이라고 할 수 있다.

The present work reviews some mechanism explaining how thin layer can develop in the near coastal zone. The existence of thin layer was observed by physical research methods later than classical biological approaches. The Richardson number, which is a ratio between the stratification and shear stress is crucial factor determining the occurrence of thin layer. Micro-structure turbulence seems to affect the plankton behavior, in particular the encountering rate. Encountering rate affects significantly feeding, reproduction etc. and this fact was proved by the mechanical simulation methods. Recently the Gyrotaxis was introduced to explain how thin layer occurs in the mixing layer. Such physical approaches to explain ecological problem will be prominent methods for marine ecological research area.

Key words: Thin layer, Turbulence, Stratified flow, Plankton behavior, Biomechanics

서론

얇은 층(Thin layer)이란 주로 식물 플랑크톤을 위주로 하여 다양한 미생물(Micro-organism) 및 유기 입자 등이 수 cm에서 수 m의 두께로 수 km²의 면적에 층으로 형성되어 주변보다 높은 농도를 띠고 몇 시간부터 몇 주 동안 유지되는 군집형태를 말한다. 최근 음향 및 광학측정 등의 첨단기술을 활용하여 유체의 수피내의 미세구조를 관측 할 수 있는 장비가 개발되고 보급되었다. 이에 특정 음향 및 광학 신호의 분석기법을 통해 얇은 층의 군집형태가 연안에서 염수와 담수가 만나서 강한 수직 성층을 형성하는 곳에 존재함이 확인되었다(sullivan *et al.*, 2010). 얇은 층의 발견 이

전에는 플랑크톤의 군집은 불균일한 형태로 무작위적으로 존재하는 것으로 여겨졌고, 상당부분은 내부파의 붕괴에서 발생하는 미세 난류 군집(patch)와 상당한 연관성이 있는 것으로 알려졌다(Yamazaki, 2002). 그러나 얇은 층은 주변 상부 및 하부의 수피보다 플랑크톤을 포함한 다양한 미세물질이 상대적으로 매우 높은 농도로 가지고 넓은 영역 걸쳐 분포하는 것으로 알려짐으로써 반드시 무작위적으로 군집이 분포하는 것은 아님을 보여준다.

플랑크톤 자체만의 군집형태 이상이 연안 전체 생태계에 영향을 줄 수 있으므로 이러한 얇은 층이 형성되는 과정을 이해하는 것은 중요하다. 얇은 층은 표면아래 3-10 m내에 존재하여 빛의 투과율에 영향을 주게 되며, 식물 플랑크톤 및 동물 플랑크톤 등에 의한 산소 소비의 증가는 포식자인 유영생물의 단계까지 매우 큰 영향을 줄 수 있다. 이와 더불어 상대적으로 높은 밀도를 갖는 얇

Received July 03, 2012; Revised November 10, 2012; Accepted November 10, 2012
*Corresponding author: jinhwang@dgu.edu

은 층의 군집형성 과정은 적조나 녹조의 발생 메커니즘과 상당한 관련성이 있을 것으로 사료된다.

얇은 층에 대한 연구는 이전에도 많이 수행되었지만, Donaghay *et al.* (1992)이 기존 생태학적 관측을 이용한 섬세한 샘플링으로 얇은 층을 확인한 이후 본격적인 연구가 수행되었다고 할 수 있다. Alldredge *et al.* (2002)은 미 서부 태평양 연안의 피오르드 형태의 얇은 만에서 얇은 층에 대한 현장 관측을 수행하였고, McManus *et al.* (2003)은 미국 서안의 4개의 지역에서 수행된 현장관측을 통해 얇은 층의 존재를 분명하게 입증하였다. 좀 더 체계적 관측의 예는 Deksheniaks *et al.* (2001)의 연구에서 찾아 볼 수 있다. Deksheniaks *et al.* (2001)은 미국 서부 밴쿠버 섬 인근의 이스트 사운드(East Sound)라는 외역에서 보호되어 있는 지역에서 식물 플랑크톤을 중심으로 하여 얇은 층을 관측하였다. Deksheniaks *et al.* (2001)은 다른 연구와 달리 얇은 층에 대해 좀 더 명확한 관측기준을 가지고 연구를 수행하였다. 즉, 첫째, 고감도 광학측정을 수직방향으로 측정하여 동일위치에서 두 번 이상 강한 신호가 발생하여 시간적으로 지속성이 보여야 얇은 층이 존재하는 것으로 정의하였으며, 둘째, 광도가 최대치의 반 이상인 층의 두께가 5m 이하여야 얇은 층이라 정의하였다. 이러한 두께의 정의는 검사병(sampling bottle)이나 망(net)으로 측정할 수 없는 두께라고 볼 수 있어서 정확한 두께의 정의라기보다는 관측에서 정의할 수 있는 두께이다. 셋째, 광도가 최대치의 반 이상이 되는 연직 관측점이 연속적으로 6개 이상 나타나야 한다고 규정하였다. 이 기준은 측정 주파수에 따라 유동적일 수 있다. 마지막 정의는 최대 광도는 주변에서 관측된 값보다 3배 이상이어야 한다는 것이다(Fig. 1).

이처럼 기존 연구에서는 얇은 층의 중요성, 존재 유무, 정의 등을 생태학적 측정 방법이나 물리학적 측정 방법으로 연구하였다. 최근에는 얇은 층이 형성될 수 있는 조건과 메커니즘을 이해하기 위한 연구가 수행되고 있다.

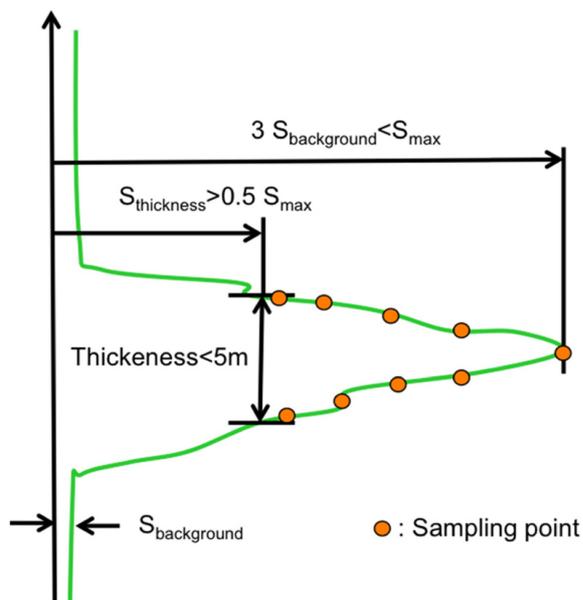


Fig. 1. Detection criteria for thin layers following Deksheniaks *et al.* (2001).

물리적 관측에 의한 얇은 층의 형성 조건

Deksheniaks *et al.* (2001)은 전 절에서 제시한 관측기준에 따라서 4개월 동안의 현장 관측을 바탕으로 얇은 층의 형성조건을 역학적으로 설명하고자 하였다. 120회의 연직구조 관측결과에 따르면 전체 자료 중 54%에서 얇은 층의 형성이 발견되었다. 얇은 층의 두께는 최소 0.12 m에서부터 최대 3.61 m이었으며, 이중 약 80%는 층의 두께가 2 m보다 얇았다. 또한, 이 관측의 결과로 볼 때 얇은 층의 형성은 여러 곳에서 반복적으로 일어난다는 측면에서 하나의 초단기의 생물 변동성이라고 주장하였다.

얇은 층은 가장 얇은 경우 표면에서 약 1.41 m 깊이에서 발견되었으며, 24.49 m의 깊은 곳에서도 발견되었다. 평균깊이는 6.69 m이었으며, 전체 얇은 층중 71%는 수온약층(pycnocline)에 위치하였다. 얇은 층이 발견된 곳의 성층 정도는 약 40%에서 부력주파수(buoyancy frequency)가 $0.0005(\text{rad/sec})^2$ 보다 작았으며, 약 60%에서 $0.0005(\text{rad/sec})^2$ 보다 컸다. Deksheniaks *et al.* (2001)은 역학적 조건이 얇은 층의 형성에 영향을 주는 증거로서 전단응력(shear rate)이 0.05 s^{-1} 보다 큰 곳에서는 얇은 층이 발견되지 않았음을 제시하였다. 최종적으로 성층과 전단응력을 동시에 고려한 Richardson수가 0.23보다 작은 경우에는 전혀 얇은 층이 발견되지 않았다고 보고하였다. 이 0.23은 성층이 전단응력이 성층을 파괴하는 이론적 한계 Richardson에 상응한다. 표면 유동의 영향으로는 바람의 영향을 들 수 있는데 바람의 크기가 변한다고 하여도 두께 자체는 크게 변하지 않지만, 얇은 층의 농도는 바람이 강해짐에 따라 약해지는 것이 관측되었다. 이러한 이유는 표면에서 발생한 난류의 전파로 인해 난류점성(turbulence viscosity)이 증가하고 전단응력 분산력(shear dispersion)이 커지는 것으로 설명할 수 있다. 플랑크톤 등이 일단 빠르게 분산된다면, 정의된 얇은 층의 농도보다 작아져서 얇은 층에 포함되지 않기 때문이다. 즉, 해석의 관점에 따라 두께는 두꺼워질 수도 있을 것이다. 이러한 다양한 관측결과로 물리 역학적 수괴의 특성이 얇은 층의 형성을 상당부분 결정하는 것으로 Deksheniaks *et al.* (2001)은 주장하였다.

미국 서부 몬트레이(Monterey)지역에서 수행된 현장 관측으로 McManus *et al.* (2005)는 먼저 기존의 식물 플랑크톤의 연구결과를 검토하고 이와 관련된 동물 플랑크톤의 형성조건을 식물 플랑크톤과 연계하여 설명하였다. 관측결과는 식물 플랑크톤의 얇은 층 형성은 약 62%가 수온약층의 저층에, 9%는 수온약층 상부와 내부에 그리고 14%는 수온약층의 약간 아래에서 이루어 지며 15%는 수온약층이 없는 지역에서 나타났음을 통계적으로 보여주었다. 이러한 식물 플랑크톤의 얇은 층은 동물 플랑크톤의 얇은 층 형성에도 영향을 준다.

McManus *et al.* (2003)은 동물 플랑크톤의 얇은 층은 식물 플랑크톤의 얇은 층과 강한 상관관계가 있음을 보였으며 고농도의 식물 플랑크톤의 얇은 층은 동물 플랑크톤의 먹이를 충분히 공급할 수 있으므로 동물 플랑크톤의 얇은 층이 성장하는 데 도움을 준다고 보고하였다. 동물 플랑크톤의 얇은 층 형성도 식물 플랑크톤의 얇은 층 형성과 마찬가지로 성층이 중요한 결정요인으로 작용한다. 더불어서 강한 성층은 수직 혼합을 방해하여 혼합에 의한 산소의 유입이 감소하게 되므로 동물 플랑크톤의 포식자의 접근을 방해하게 되고 그러므로 동물 플랑크톤의 얇은 층 형성에

도움이 된다고 할 수 있다.

McManus *et al.* (2005)은 다시 한번 동물 플랑크톤의 형성조건을 수괴의 물리적 특성과 연계하여 설명하고자 하였다. 동물 플랑크톤의 얇은 층이 발견되는 조건은 유속이 6 cm/sec보다 작거나 유속이 없는 경우였다. 몬트레이 베이에서 관측된 동물 플랑크톤의 얇은 층은 최소 1.5 m부터 최대 8 m까지 나타났다. 동물 플랑크톤의 얇은 층은 내부파(internal wave)가 발생할 때 유지되는 것을 알 수 있었고 내부파의 파고가 증가함에 따라 얇은 층의 두께가 함께 증가하였다. 이것은 내부파 붕괴는 난류 강도를 증가시켜 수직방향 이송을 증가시키기는 하지만, 얇은 층을 파괴하기에 충분하지 못하다는 것을 설명한다. 또한, 동물 플랑크톤의 얇은 층은 낮에는 유지되다가 밤에 사라지고 다시 낮에 형성되는 반복적 주기를 가지고 있다는 점을 보고하였다. 이러한 점은 비록 이전의 연구에서 성층이 중요한 동물 플랑크톤의 얇은 층 형성 메커니즘이라고 주장한 바와는 조금 상반된 연구결과로서 동물 플랑크톤의 얇은 층의 형성은 생물학적 이유가 상당히 지배적일 수도 있다. 이 전의 Deksheniaks *et al.* (2001)에 비해 개별 부력주파수와 전단응력 각각의 범위가 다르지만, 기존의 관측과 유사하게 Richardson수가 0.25 보다 낮은 조건에서는 식물 플랑크톤과 마찬가지로 동물 플랑크톤의 얇은 층이 몬트레이 베이에서도 발견되지 않았다.

McManus *et al.* (2005)의 연구가 상대적으로 약하고 지역적인 바람이 얇은 층의 형성 과정에 미치는 영향에 대한 연구인 반면, Cheriton *et al.* (2007)의 연구는 상대적으로 넓은 지역에 걸쳐서 장기간 부는 바람이 동물 플랑크톤의 얇은 층의 형성에 미치는 영향에 대한 연구이다. McManus *et al.* (2005)는 미국 서해안의 4개의 지역에서 관측을 수행하였고, 모든 지역에서 동물 플랑크톤의 얇은 층이 형성되는 것을 확인하였다. 바람이 불어서 발생하는 용승(upwelling)은 동물 플랑크톤의 얇은 층 형성에 큰 영향을 주는데, 특히 이미 저층에 형성되어 있던 저산소층의 수괴가 상층부로 용승되는 경우 동물 플랑크톤 얇은 층의 형성이 방해된다. 또한 Cheriton *et al.* (2007)은 플랑크톤의 형태와 길이가 얇은 층 내에서 어떻게 분포하고 있는가에 관한 연구를 수행하였다. 이스트사운드, 몬트레이 만 산타 바바라(Santa Barbara) 연안의 경우 구형의 작은 플랑크톤이 있는 것으로 파악된 반면 퍼페추아(Cape Perpetua) 연안의 경우는 여러 개의 후방산란(back scattering) 신호가 발생하는 것으로 보아 그 형태와 크기가 다양한 얇은 층이 있음을 유추할 수 있었다. 이에 따라 상대적으로 많은 동물 플랑크톤 종류가 존재하는 것으로 파악되었다. 또한, Oregon에 수행된 관측으로부터 조석의 변화에 따라서 내부파가 발생하게 되며 이러한 내부파는 동물 플랑크톤의 얇은 층을 수평으로 이동시키는 것으로 파악되었다.

최근 고도화되고 정밀해진 연구기법이 얇은 층의 관측에 적용되었다. 예를 들어 Churnside and Donaghay (2009)는 lidar 기법을 활용하여 연구를 수행하였고, Sullivan *et al.* (2010)은 음향 및 광학적 측정방법을 활용하여 얇은 층이 형성되는 지역에서의 음향과 광학적 특성에 관한 연구를 수행하였다. 또한, T-REMUS (AUV)를 활용하여 난류와 얇은 층의 상관관계를 밝힌 연구도 수행되었다(Wang and Goodman, 2010).

Churnside & Donaghay (2009)는 비행기에 탑재된 lidar를 이용

하여 미국 서부지역의 광범위한 지역을 관측하였고, 이때 후방산란의 강도로서 얇은 층으로 추정되는 산란층의 존재를 확인하였다. 이후 Sullivan *et al.* (2010)에서 광학적 후방산란이 넓은 지역에서 얇은 층을 측정할 수 있는 중요한 관측방법임이 입증되었다. Sullivan *et al.* (2010)은 캘리포니아 몬트레이만에서 여름 1-3주 정도 3년간 음향 및 광학의 후방산란 특성을 활용하여 얇은 층이 형성 되는 지역을 관측하였다. 광학 및 음향학적 특성상 상대적으로 두꺼운(>2 m) 층만을 확인하였고 현장 관측에서 비슷한 위치에 얇은 층이 존재하는 것을 밝혔다. 이 연구에서는 얇은 층이 가지고 있는 광학적 성질에 대해서 중요한 연구 결과를 발표하였는데, 약 2 m의 얇은 층은 약 10에서 100배의 크기로 각 파장의 영역에서 투과율을 떨어뜨렸으며 이러한 투과율의 감소는 얇은 층 아래 수괴의 광합성 등에 영향을 줄 수 있다.

광학적 후방산란의 특성은 인공위성 측정에서 중요하게 사용되는데, 식물 플랑크톤의 경우 엽록소(chlorophyll)로 구성된 상대적으로 연한 표면이 딱딱한 입자 보다 후방산란을 매우 적게 시킨다. 표면에 가까운 곳에서 발견되는 얇은 층의 경우 후방산란이 상대적으로 적어서 식물성 플랑크톤이 주류를 이루고 있다. 반면, 비교적 깊은 수심에 존재하는 얇은 층의 경우 투과율과 반사율이 모두 높다. 이는 주로 표면에 CaCO₃를 가지고 있는 층이 존재함을 말해준다. 결국 얇은 층을 찾아내는 데 있어서 엽록소만 가지고 측정하는 것은 적절하지 않고, 후방산란을 고려할 때 좀 더 다양한 정보를 획득할 수 있다. 또한, 이러한 광학 혹은 음향학적 연구결과는 내부파의 존재를 인공위성 등을 활용하여 유추할 수 있는 단서를 제공한다. 즉, 얇은 층이 존재하는 성층이 강한 지역에서 후방산란 등의 급격한 변화는 내부파의 진행으로 생각될 수 있다.

Wang & Goodman (2010)은 T-REMUS AUV를 활용하여 난류의 강도가 어떻게 얇은 층의 형성에 영향을 주는지 관측하였다. 이 연구에서는 T-REMUS에 장착된 미세구조(microstructure)측정 장비를 통해 난류를 측정하였다. 최종적 목적은 식물 플랑크톤이 자유유영 능력을 완전히 배제되는 수동적 라그랑지안 추적자(passive lagrangian tracer)로 되는 기준을 제시하는 것이다. 난류 레이놀즈수(turbulence Reynolds number) $Re_b = \epsilon/\nu N^2$ 가 약 200이상이 되면 난류가 상대적으로 강하다고 볼 수 있으며 여기서는 전단응력에 의한 분산(shear dispersion)이 커져서 얇은 층의 두께가 두꺼워지며, 동물 혹은 식물 플랑크톤의 자체 추진력에 의한 이동 보다는 난류의 비선형적 움직임에 따라 이동하는 것을 확인하였다.

각 성층과 비성층 조건하에서 플랑크톤의 거동

전 절에서는 관측에 의한 결과를 바탕으로 하여 얇은 층이 형성되는 물리적 조건에 대해서 검토하였다. 얇은 층이 형성되는 조건에서 주로 수괴가 가지고 있는 성층과 여기에 작용하는 전단응력의 상대적 안정성이 중요한 역할을 한다. 주로 경계층에서 혼합이 일어나며 평균유속이 주변보다 매우 작은 수심에서 얇은 층이 발달하게 된다. 이러한 경계층내에서 플랑크톤의 거동은 또한 얇은 층의 형성 메커니즘을 이해하는 데 매우 중요할 것이다. 성층의 경계층에 작용하는 전단응력은 미세난류를 발생시키며, 미세난류는 플랑크톤의 군집내의 미시적 이동을 결정한다. 특히 미세난류는 플랑크톤의 섭식 및 재생산을 결정하는 충동물을 결정하는

요인이 된다. 본 절에서는 먼저 난류 강도와 조건이 플랑크톤 입자 사이의 충돌물에 미치는 영향에 관하여 논의하고 이후 성층이 플랑크톤의 거동에 미치는 영향을 소개한다.

유체와 생물의 상호작용

자유유영 능력이 상대적으로 약한 플랑크톤은 주변 유체의 흐름에 따라 생존률 및 성장률이 결정되므로써 생물이 주변 물리환경에 반응하는 기작을 이해하는 것은 전체 생태계를 이해하는 데 매우 중요하다. 이러한 유체와 생물체간의 상호작용에 관한 연구는 다양한 생태학적 문제를 해결하기 위해 수행되었다. Thomas and Gibson (1992)은 어류의 유충(larvae or plankton)의 성장과 거동에 있어서 국지적 변형률(local rates of strain)은 중요한 요인이며 수산자원에 대한 섭식과 성장을 이해하는 데 중요한 단서임을 주장하였다. 또한, Metcalfe *et al.* (2004)은 난류가 플랑크톤의 먹이그물에 미치는 영향에 대한 연구를 통해 순수 군집생태학 관점에서도 유체의 난류, 광도, 전단 응력, 점성 등 물리적 성질의 생태적 영향에 대한 연구의 중요성을 보여주었다.

대표적으로 발견되는 유체의 상태 중 하나인 난류는 생태학적 문제로 다양하게 접근되어오고 있다. 저서생물과 바다경계층 내의 난류와의 상호작용은 Nowell and Jumars (1984)에 의해 일찍이 연구되었다. 수피 분사형 수정 방법(broadcasting spawning)에 대한 연구는 Criminaldi & Browning (2004)에 의해 입자추적방법을 이용한 수치해석방법으로 시도되었다. 수피에 분사된 성체의 난자와 정자의 수정율은 난류구조와 분사위치, 난류강도 및 평균 유속, 그리고 성체간의 거리 등 물리적 요인에 의해 변한다는 것을 Yund & Meidel (2003)이 실험적으로 제시한 바 있다. 또한, 유속장이 저서생물 중 무척추동물(invertebrate)의 여과섭식(filter feeding)에 미치는 영향에 관한 연구는 Ackerman (1999)에 의해서 수행되었다.

얇은 층의 형성에 중요한 단서로 제공될 수 있는 플랑크톤과 유체의 상호작용에 관한 연구는 Gargett (1997)를 통해 정립되었다. Gargett (1997)은 동물 플랑크톤의 성장률은 표면에서 바람의 강도와 이로 인해 생성되는 난류와 깊은 관계가 있음을 보여주었다. 수온약층 아래에서는 난류가 먹이의 군집(patchiness)을 분산시켜서 동물 플랑크톤의 성장률이 감소하지만 수온약층의 상부에서는 난류가 먹이와 포식자의 접촉율을 증가시켜 플랑크톤의 성장률을 증가시킨다. 또한, 식물 플랑크톤은 충분한 광합성을 위해 해양의 상층부인 유광층(euphotic zone)에서 서식하여야 하고 영양염류가 난류 혹은 유체의 흐름에 의해 수직적으로 혼합되어 상층에 공급되어야 성장하게 된다(Gargett, 1997).

즉 난류와 유체의 특성은 다양한 생태 군집에 중요한 역할을 하는 것이 분명하다. 난류의 가장 큰 역할 중의 하나는 역시 유영능력이 비교적 적은 플랑크톤이 군집을 형성함에 있어서 접촉률 등을 변화시킴으로써 섭식, 회피 및 재생산등에 기여를 한다는 점으로 얇은 층의 메커니즘을 이해하기 위해서는 난류에 대한 좀 더 정량적인 연구가 수행되어야 한다.

비 성층 조건하에 난류가 플랑크톤 군집에 미치는 영향

플랑크톤의 군집과 난류의 구조 및 강도의 상관관계에 관한 연구는 여러 가지 접근 방식을 통해 연구되어왔다. 식물 플랑크톤이

덩어리화된(aggregate) 군집의 구조는 난류의 일관성 있는 형태(coherent patterns)와 상관관계가 있음은 이미 Denman (1984)에 의해서 논의된 바 있다. 개별 동물 플랑크톤의 거동에 관한 실험실 물리 실험은 Yen and Stickler (1996)와 Yen *et al.* (1998)에 의해서 수행되기도 하였으나, 제한된 실험실 물리실험의 결과가 플랑크톤이 해양에서 실제로 이동하는 것을 설명하기에는 충분하지 못한 것이 사실이다.

난류가 충돌률을 변화시킴으로써 플랑크톤의 군집에 영향을 준다는 사실이 Rothschild and Osborn (1988)에 의해 제기된 이래로 난류와 플랑크톤의 상호작용에 관한 관심은 더욱 증가되었고, Yamazaki (1993)는 특히, 난류의 반복구조를 표현해주는 통계적 상관성된 부분(correlated portion)이 생물 유기체의 중요한 단서가 될 수 있음이 제기하였다. 직접적으로 미세난류에 따른 입자의 충돌물에 관한 연구는 Squires and Eaton (1991)에 의해 수행되었다. 이러한 접근 방식은 이후 Squires and Yamazaki (1994)에서 플랑크톤거동에 입자추적 방식의 고난도 수치모델방법을 통해 적용되기도 하였다. Yamazaki *et al.* (2002)은 이러한 충돌률의 결정은 생태학적으로도 매우 중요한 의미를 가지고 있으며, 특히 섭식(feeding), 천적에 대한 회피(avoidance), 플랑크톤의 덩어리화(aggregate) 및 교합(mating) 등 생존과 재생산과 관련된 있는 기작에서 자유유영을 할 수 없거나 주변 유체의 흐름에 비해 유영능력이 매우 낮은 플랑크톤의 경우 난류적 해석이 매우 중요함을 주장하였다. Yamazaki *et al.* (2002)은 과거의 연구들을 검토하면서 특히 난류의 와류구조(vortices structure)가 이 부분에서 중요한 역할을 한다고 주장하였다. 이것의 의미는 플랑크톤의 섭식에 있어서 영양염류의 섭취율은 결국 난류의 강도와 구조의 함수라는 것이다. 또한, 플랑크톤의 섭식과 관련된 연구로 Metcalfe *et al.* (2004)은 난류의 강도증가가 식물과 동물 플랑크톤의 영양염류 섭취율을 증가시킨다고 하였다.

플랑크톤 입자간의 충돌률 혹은 접촉률에 관한 수학적 연구는 1977년 Gerritsen and Strickler(1977; 이하 GS)에서 시작되었다고 볼 수 있다. 이 연구는 먹이와 포식자 사이의 접촉률에 관한 수학적 모형을 제시하였다. 먹이와 포식자의 접촉률은 밀도, 두 종의 각각의 이동속도, 그리고 접촉반경에 달려있다. 포식자의 접촉반경 안으로 들어오는 먹이의 속도(v)와 포식자의 이동속도(u)를 이용하여 GS는 접촉률(Z_p)을 다음과 같이 나타내었다.

$$Z_p = \begin{cases} \frac{\pi R^2 N_H (u^2 + 3v^2)}{3} & \text{for } v \geq u \\ \frac{\pi R^2 N_H (v^2 + 3u^2)}{3} & \text{for } u \geq v \end{cases} \quad (1)$$

여기서 R 은 접촉반경, N_H 는 먹이의 밀도이다. GS는 상기 방정식을 이용하여 결과를 그림과 같이 도시하였는데, GS가 π 를 계산의 문제점 때문에 3으로 정의하였으나 본 연구에서는 원래의 값을 사용하여 도시하였다(Fig. 2).

접촉 확률은 플랑크톤이 무작위적으로 분포하고 있다면, 시간에 따른 개별 사건이 일반적으로 포아송(Poisson)분포를 따른다고 가정할 때 포아송 변수를 각각 $\lambda_p = Z_p t$ 와 $\lambda_H = Z_H t$ 로 정의될 때, x 개의 포식자가 t 라는 시간동안 먹이를 만날 확률은 다음과 같다.

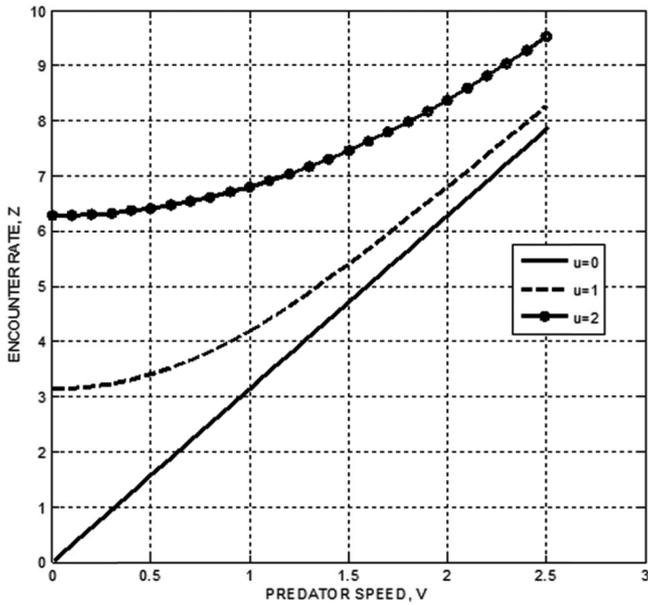


Fig. 2. Encountering rate depending on the predator speed. Redrawn based on GS.

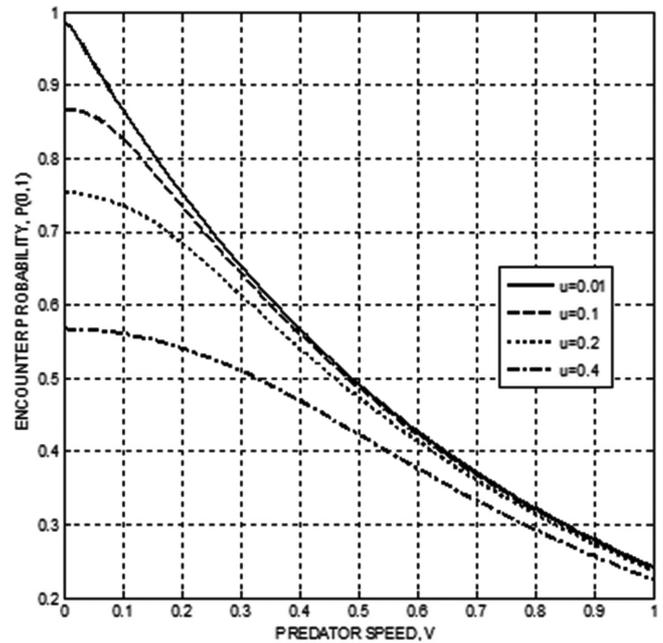


Fig. 4. Encounter probability depending on the encountering radius.

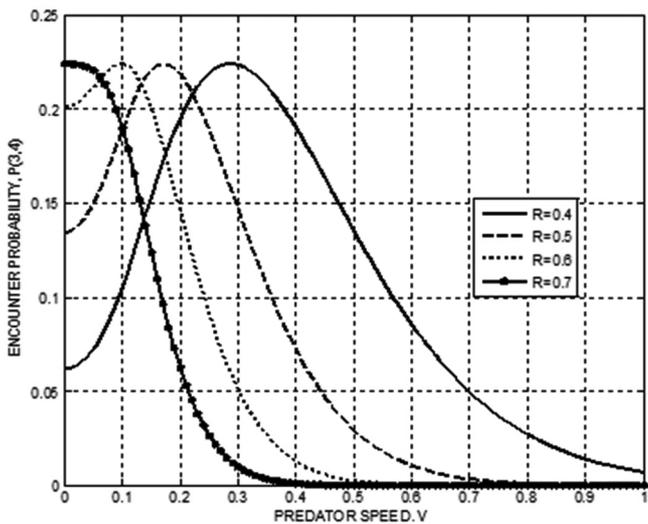


Fig. 3. Encounter probability. During $t=1$, it does not encounter 5 preys with encounter radius of 0.3.

$$p(x, t) = \frac{e^{-Z_p t} (Z_p t)^x}{x!} \quad (2)$$

여기서 먹이가 포식자를 만날 확률은 Z_p 대신에 Z_H 를 사용하면 된다. GS의 접촉확률에 관한 수식을 이용하여 Fig. 3에서 접촉확률을 도출하였다. Fig. 3의 경우는 3개의 포식자가 4 시간동안 먹이를 만날 수 있는 확률을 포식자의 속도와 접촉반경을 고려하여 나타낸 것이며 이때 먹이의 수는 5개이며 먹이의 무차원 속도는 0.1이다. Fig. 2의 경우 접촉률이 포식자의 속도가 증가함에 따라 증가하는 경향을 보이는 반면, Fig. 3에서처럼 접촉확률의 경우에는 포식자의 속도가 증가한다고 해서 꼭 접촉확률이 증가하는 것은 아니며, 속도와 접촉반경에 따라서 최적화된 접촉확률이 존재

하는 것을 알 수 있다. 또한, 충분히 접촉반경이 큰 경우에는 오히려 포식자가 움직이지 않을 때 접촉확률이 가장 높일 수도 있음을 보여준다. Fig. 4는 먹이의 속도가 증가할 때 먹이가 포식자에게 잡히지 않을 확률에 대한 설명이다. 먹이의 속도가 증가할수록 잡히지 않을 확률이 감소하여 먹이의 속도가 증가하면 포식자에게 더욱 잘 잡힐 수 있다.

Rothschild and Osborn (1988; 이하 RO)은 여기에 난류에 의한 영향을 포함하였고 이에 따라서 먹이와 포식자간의 접촉률이 변화함을 주장하였다. 즉, 먹이와 포식자의 속도에 주변 난류에 의한 속도(w)를 고려하면 수식 1에서 속도부분이 다음과 같이 변형된다.

$$\begin{aligned} \frac{u^2 + 3v^2}{3v} &\rightarrow \frac{u^2 + 3v^2 + 4w^2}{3(v^2 + w^2)^{1/2}} \quad \text{for } v > u \\ \frac{v^2 + 3u^2}{3v} &\rightarrow \frac{v^2 + 3u^2 + 4w^2}{3(v^2 + w^2)^{1/2}} \quad \text{for } u > v \end{aligned} \quad (3)$$

최종적으로 RO의 연구에서는 먹이와 포식자의 관계를 이용하여 플랑크톤 서식을 설명할 때 영양염류, 플랑크톤의 밀도 등 생태학적 현상과 더불어 이러한 것의 거동에 영향을 주는 미세난류의 이해 없이는 생태적 현상을 정확하게 파악하기 어렵다는 점을 지적하였다.

Yamazaki *et al.* (1991)은 Rothschild and Osborn의 연구에 기반하여 먹이와 섭식자간의 관계에 대한 직접 수치 모형(Direct Numerical Simulation)실험을 수행하였다. Yamazaki *et al.* (1991)은 접촉률을 계산하기 위하여 브라운이안 운동(Brownian motion)을 고려한 충돌률 계산방법을 도입하였다. 만약 난류의 유속장이 존재하지 않는다고 가정한다면, 입자의 충돌률은 정확하게 Brownian을 따른다고 할 수 있으며, 이 경우 맥스웰 분포(Maxwell distribution)

를 통해 입자의 충돌을 유추할 수 있다. 여기서 맥스웰분포에 기반한 충돌률은 다음과 같이 정의할 수 있다.

$$f_M(w_1, w_2, w_3) = \pi^{3/2} \sigma^{-3} \exp[-(w_1^2 + w_2^2 + w_3^2) \sigma^{-2}] \text{ for } -\infty < w < \infty \quad (4)$$

여기서 σ 는 각기 속도의 표준편차이다. Yamazaki *et al.* (1991)의 연구에서는 총 각 512개의 입자로 구성된 8개의 그룹에 서로 다른 속도의 표준편차를 갖는 무작위수를 발생 시켜서 충돌의 가능성을 연구하였다.

난류와 플랑크톤의 상호작용에 대한 이론적 연구 중 대표적인 것 하나는 선호 농도(preferential concentration)라는 개념이다. 유체 내 부유입자가 존재할 때는 이 부유입자가 특정 크기(scale)에 집중되는 경향을 보이는 데 이것을 선호 농도라고 한다. 이러한 선호 농도의 형성은 주로 입자와 유체간의 밀도차에 의한 관성력(inertia)에 의해 결정되는 것으로 알려졌다. 그러나 Squire & Yamazaki (1995)는 직접난류 모사방법(turbulence Direct Numerical Simulation; 이하 DNS)을 통해 밀도차이가 매우 작은 경우에도 선호 농도가 발생할 수 있음을 보여주었다. 그러나 Zimmenez (1997)는 밀도차이가 매우 작은 경우에는 관성력에 의한 선호 농도가 발생할 수 없음을 간단한 입자 유동 방정식을 통해 증명하였다. 또한, 그는 DNS에서 선택적 농도가 발생하는 이유로 수치모델의 초기조건에 따라서 분포가 수치계산에 의해서 다시 정렬되는 것을 지적하였다.

Yamazaki *et al.* (1991)에서 사용한 입자방정식은 다음과 같다. 일반적으로 불균일한 유체의 흐름에서 구형태의 고체 입자가 움직이는 다음의 방정식을 따른다(Maxey and Riley, 1983).

$$m_p \frac{d\mathbf{v}}{dt} = 6\pi\alpha\mu \left(\mathbf{u} - \mathbf{v} + \frac{1}{6} \alpha^2 \nabla^2 \mathbf{u} \right) + m_f \frac{D\mathbf{u}}{Dt} + \frac{1}{2} m_f \left(\frac{D\mathbf{u}}{Dt} \frac{d\mathbf{v}}{dt} + \frac{d}{dt} \frac{1}{10} \alpha^2 \nabla^2 \mathbf{u} \right) \quad (5)$$

여기서 아래 첨자 p 는 입자의, f 는 유체를 의미하며 m 은 질량이며, \mathbf{v} 가 입자의 속도, \mathbf{u} 는 유체의 속도를 의미한다. 또한, a 는 입자의 반지름이며, μ 와 ν 는 각각 동적(dynamic)과 운동학적(kinematic) 점성을 의미한다. 두 번째 줄에서 첫 번째 항을 우리는 보통 Basset항이라고 부르는데 매우 빠르게 사라지는 힘으로 본 연구에서는 무시하였다. Squires and Yamazaki (1995)에서는 위의 식을 단순화 시켜 다음과 같은 입자의 유동 방정식을 유도하였다.

$$\frac{d\mathbf{v}}{dt} = \alpha [\mathbf{u} - \mathbf{v} - w\mathbf{e}_2] + \frac{2}{3} R \frac{D\mathbf{u}}{Dt} \quad (6)$$

여기서 α 는 관성 파라미터이며, R 은 질량비를 그리고 w 는 침강 속도이며 다음과 같이 정의할 수 있다.

$$\alpha = \frac{6\pi\alpha\mu}{m_p + 1/2m_f}, \quad R = \frac{m_f}{m_p + 1/2m_f}, \quad w = \frac{(m_p - m_f)g}{6\pi\alpha\mu} \quad (7)$$

Squires and Yamazaki (1995)에서는 $m_p/m_f = 1.02$ 로 매우 작을이다. Squire & Yamazaki (1995)의 난류모형 실험을 통계적 균일 등방성 초기 난류조건(homogeneous isotropic initial condition)을

이용하여 수행하였다. 그러나 이미 이 조건하에서 수치적 선호 농도가 존재함으로써 이러한 특정 크기에서의 선호 농도의 크기의 변화만이 있음을 Zimmenez (1997)는 지적하였다. 그러나 여전히 Zimmenez의 반론에도 자연상태에서는 되짚어보아야 할 점이 있는데 자연 상태에서 초기 난류조건은 표면파, 내부파 등에 의해 특성 선호 농도가 있을 것으로 예상되고 이러한 점에서 초기 선호 농도가 이후 증가하는 것이 실제로 밀도차가 매우 작은 경우에도 선택적 농도를 증가시킬 수 있을 것이라는 점이다.

정리하자면 난류는 플랑크톤의 거동에 분명한 영향을 주고 있으며, 성장과 섭식을 지배하는 중요한 요소이다. 특히 난류의 일관성 있는 구조와 성질은 수온약층에서 마치 플랑크톤의 군집과 같은 형태로 군집 구조(patchiness)를 가지고 관측되며, 두께가 수 미터 정도로 매우 구배가 심한 밀도경계면에서 발견되는 것이 일반적이라는 점에서 얇은 층이 형성되는 층에서의 난류적 이해는 매우 중요하다고 할 수 있다. 또한, 수평 공간적 분포에서 보면 이 난류군집의 크기는 수 미터 정도의 크기로 넓은 지역에서 간헐적으로 발견되며, 이것의 분포는 플랑크톤의 군집과 밀접한 관계가 있음을 Osborn (1998)에 의해서 물리적 설명과 재현되기도 하였다. 또한, Yamazaki *et al.* (2002)는 난류의 미세 구조와 동물 플랑크톤의 분포에는 명백한 관계가 있음을 여러 가지 사전 연구들의 예를 들어 주장하였다. 즉, 이미 전절에서 언급한 데로 얇은 층의 형성되는 조건과 난류의 군집구조가 나타나는 조건은 유사하게도 전단응력과 성층이 존재하는 수온약층과 같은 밀도구배가 분명한 경계층이라는 점이다. 그래서 최근 이러한 성층이 어떻게 얇은 층을 형성하는 데 있어서 플랑크톤의 거동에 영향을 주는 지에 대한 연구가 활발하게 진행되고 있다.

성층 조건하의 Gyrotaxis, 얇은 층의 형성 메커니즘

난류와 성층이 수평분산과 혼합(lateral dispersion and mixing)에 영향을 주는 과정은 Sundermeyer *et al.* (2004)이 추적자(dye tracer) 실험을 통하여 보고 하였는데 여기서 전단응력(shear)과 성층의 영향의 중요성을 밝혀졌다. 이러한 연구는 우리가 플랑크톤의 군집(patch)이 어떻게 수평과 수직방향으로 혼합되고 이동하게 되는지 보여주는 좋은 사례일 것이다. 그러나, 이러한 대형 현장실험은 반복적 수행이 어려울 뿐 더러, 군집 내 플랑크톤 개체들의 개별적 이동 메커니즘을 밝히는 데는 한계가 있다. 그러므로 여전히 이러한 군집 내의 재배열(reorganization)을 통한 상기 기술한 선호 농도(preferential concentration)에 관한 물리적 메커니즘은 규명되어 있지 못하고 있다.

얇은 층의 형성을 역학적으로 설명하려고 하려는 노력은 기존의 난류적 관점에서의 해석과 함께 얇은 층의 형성 조건인 한계 Richardson 수와 관련이 있는 성층류의 관점에서 접근되었다. Franks (1995)는 내부파(Internal wave)와 관련되어 간단한 운동량 방정식을 이용하여 얇은 층의 형성과정에 대하여 설명하였다. 그가 사용한 모델에서는 기본적으로 수직으로 이동하는 내부파의 경우 수직 전단응력을 형성하게 되고, 이러한 내부파가 관성력이 상당히 큰 경우 얇은 수직 층을 형성할 수 있다. 잠재적으로 이러한 층이 수직 구배를 매우 뚜렷하게 만들 가능성이 있고 여기에 얇은 층이 존재할 수 있으므로 설명하였다. Franks (1995)는 밀도의 차이가 큰 층에서는 입자가 농축되어서 플랑크톤이 짧은 거리를 이동하여도

충분한 섭식이 가능할 것으로 설명하여 생태적으로 성장 및 섭식에 장점이 있음을 주장하였다.

난류와 관련된 플랑크톤의 거동 해석에서 난류의 강도는 플랑크톤의 자체 추진력과 상대적으로 작용함을 보여주었다. Torney & Neufeld (2007)의 연구에서는 자체로 추진할 수 있는 입자의 이송과 뭉침(aggregation)에 관한 연구를 시스템 동역학(Dynamical systems)적 관점에서 해석하였다. 이 연구는 입자가 층류(Laminar flow)에서 이동하는 것에 대하여 연구를 수행하였는데, 일반적으로 난류가 존재하는 경우에도 매우 작은 스케일에 있어서는 점성이 지배적이고 유체를 라그랑지안 관점에서 본다면 선형적으로 층류의 성질을 가지고 있기 때문에 이들의 연구가 큰 스케일로 확장되어 생태계를 설명하는 것에 무리가 없을 것이다. 이 연구에서는 층류가 타원형의 형태로 흐르고 있을 때 생물체의 자체 추진력이 특정 한계속도를 넘어서는 경우 이 타원형의 흐름을 파괴하는 양상을 보이고 있다는 점을 보여주었다. 이러한 경우 뭉침(aggregation)이 일어나기 힘들뿐 더러 자체적으로 흐름을 변화하는 양상까지 보임으로써 생물 유도 흐름(biological driven convection)을 미세 규모에서 형성하는 게 될 수도 있다. 이러한 연구는 성층과 플랑크톤의 자체특성을 반영하여 얇은 층 형성에 대한 메커니즘 규명에 적용되는 단초를 제공하였다고 볼 수 있다.

얇은 층의 형성의 역학적 설명은 Durham *et al.* (2009)의 설명이 가장 설득력이 있는 것으로 보인다. 플랑크톤의 경우 Gravitaxis 라는 특성을 가지고 있는데 이것은 중력의 반대 방향으로 유영하려는 특성을 말한다. 원인은 여러 가지라고 할 수 있지만, 일반적으로는 생물체 내의 밀도 분포가 달라서 생기는 비 대칭 구조로 회전력(torque)가 발생하거나 혹은 광도에 대한 적극적 인지(active sensing)로 인해 수직방향으로 자체 추진력으로 유영을 하게 되는 경우이다. 이러한 Gravitaxis가 발생될 때 전단응력(shear)의 작용은 플랑크톤의 이동을 수직에서 수평으로 바꿔주는 역할을 하게 되고, 특히 전단 응력이 일정 수준 이상이 되면, 전단 응력이 강한 지역을 벗어나지 못하는 특성인 Gyrotactic 고립화(trapping) 현상을 발생시키게 된다(Fig. 5). 특히 이러한 전단응력이 존재하는 경우는 성층이 강하게 나타나는 위치와 동일한 경우가 대부분이며 주로 혼합 경계층(mixing layer)이 연안에서 강하게 발달하게 되는 경우에 쉽게 발견되며, 이러한 경계층에서 얇은 층이 형성하게 될 수 있다(Durham *et al.*, 2009). 그들의 연구는 얇은 층이 형성되는 새롭고 논리적인 메커니즘을 제시하였다는 점에서 매우 중요한 결과라고 할 수는 있다. 그럼에도 불구하고 여전히 전단응력이 한계이상으로 강하게 작용해야 한다는 점이 현장에서 관측된 강한 전단응력이 발생할 때 얇은 층이 발생할 수 없다는 결과와 모순된다. 향후 실험에서 나타난 결과를 무차원화된 Richardson 수와 정량적으로 비교한다면 확실한 얇은 층의 형성의 설명이 될 수 있을 것이다.

Durham *et al.* (2011)은 2009년에 양방향으로 흐르는 두 층으로 되어 있는 성층류에서 전단응력을 고려한 연구에 이어, 정상상태의 회전류에서의 gyrotaxis에 대한 연구를 수행하였다. 이 연구에서는 회전류의 경우 식물 플랑크톤과 동물 플랑크톤과 같이 서로 다른 유영능력을 가진 종들이 분리되어 뭉치게 되는 것을 수치적 연구를 통해 밝혔다. 다른 측면에서 보면 2002년 수행되었던 Squires & Yamazaki (1994)의 선호농도에 관한 연구에서 생물

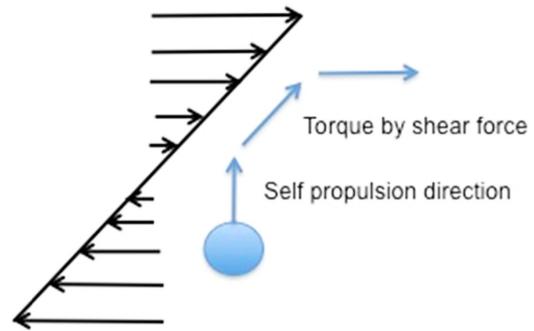


Fig. 5. Schematic of Gyrotaxis mechanism under sheared condition.

체에 자체유영능력을 부여함으로써 각 생물체가 선호농도에 의한 군집형태(Patchiness)를 형성할 수 있음을 보여주는 중요한 연구결과를 생산하기도 하였다.

Hoeker-Martinez and Smyth (2012)는 2차원 모델을 통해 Gyrotactic에 관한 연구를 수행하였다. 주요한 관측으로는 켈빈헬름홀츠(Kelvin-Helmholtz) 불안정성이 발달하면 두 개의 고립(trapping) 메커니즘이 발생하게 된다고 주장하였다. 먼저 빌로우의 끝단에서의 강한 전단응력이 생물체가 gyrotactically 불안정하게 되어서, 빌로우 밖으로 나가지 못함으로써 얇은 층이 상당히 높은 농도를 유지하게 된다. 두 번째로는 빌로우 내에서 섭동하는 수직 속도가 오히려 물체의 수직이동을 지배하게 되어 밖으로 물체를 나가지 못하게 함으로써 내부의 농도를 높게 유지시킨다. 그리고 초기의 Richardson 수가 빌로우의 크기를 결정한다는 점에서 정량적으로 얇은 층의 두께를 결정하는 것은 결국은 Richardson에 달려 있다고 주장하였다. 이 연구에서 문제점으로 지적한 것은 첫 번째 빌로우 양단에서 설명되는 메커니즘의 경우 유지되는 시간이 너무 짧다는 데 있다. 두 번째로는 뭉침(aggregation)을 고려하기는 했지만, 향후 이 부분에 대한 심층적 연구가 필요함을 지적하였다.

정리 및 제언

최근 물리, 생물, 화학, 지질 및 정책을 포함한 경제사회적 연구가 전체 기초 학문 및 해양 관련 학문에서 융합이라는 측면에서 확장되고 서로 교차되고 있다. 이러한 측면에서 볼 때 무엇보다도 얇은 층의 발견이 가지고 있는 학문적 의미는 생태학적 문제에 물리학적 방법론이 적용되어 기존의 한계를 넘으려는 시도라는 점에서 중요할 것이다.

얇은 층의 형성에서 물론 생물학적 화학적 요인이 매우 중요함에 틀림이 없다. 그럼에도 불구하고 성층이라는 물리적 수괴구조의 역학적 요인만을 고려하여도 어느 정도 형성 과정을 설명할 수 있음을 과거와 현재의 연구를 통해 알 수 있었다. 즉, 성층에서 적극적 혼합(active mixing)이 발생하는 한계 Richardson (~0.25) 이하에서 얇은 층이 형성되지 않았고, 이러한 경향은 식물 및 동물 플랑크톤의 얇은 층 모두에서 발견되었다는 점은 유체학적 설명이 해양생태학적 문제의 해결에 도움이 될 수 있는 좋은 예를 보여준 것이다.

기존의 난류를 이용한 비 성층 유체에서의 플랑크톤 거동은 여

전히 많은 연구가 필요한 부분이다. 난류가 가지고 있는 일관성 있는 구조와 플랑크톤의 유영능력 등의 상호작용의 이해는 미세 구조하의 플랑크톤의 식생, 성장 및 재생산을 이해하는 데 있어 매우 중요한 요소이다. 이러한 미세측면에서의 연구결과가 전체 군집에 대한 해석의 확장에서는 여전히 많은 난제를 가지고 있는 것이 사실이지만, 향상된 수치해석 기법과 실험실 실험 그리고 첨단 현장 측정 기법 등을 통해 조금씩 해결되어가고 있다.

밀도차가 존재 하지 않는 미세 구조 내에서의 플랑크톤의 거동의 이해는 이제 성층이 존재하는 곳에서 대단위 군집의 이해로 확장되었다. 특히 Gyrotaxis의 설명은 얇은 층이 형성될 수 있는 역학적 이해를 한층 높였다고 할 수 있다. 또한 연구 과정에서 시도된 레이저를 이용한 유체 가시화 기법은 이미 현장 실험에서 적용되고 있으며, 향후 물리 및 생물 해양학에서 상당히 중요한 연구기법으로 사용될 것으로 전망해 본다.

얇은 층이 형성되는 과정에 대한 역학적 이해는 플랑크톤의 상태를 이해하는 데 작은 발전을 이루었지만, 여전히 많은 과제를 남기고 있다. 기본적으로 비 성층구조에서의 플랑크톤의 연구와 성층구조에서의 Gyrotaxis에 의한 설명은 실험실과 수치해석적 방법에 국한되어 실제 현장에 적용하는 데 있어서 규모의 문제(Scale problem)가 여전히 남아있다. 향후 이러한 문제점을 넘어서서 현장에서 미세과정을 통해 거대 군집을 해석하려는 노력이 시도되어야 할 것이다. 또한, 이를 위해서 물리적 측면에서 생태를 이해하고 접근하려는 연구가 더 많이 이루어질 것으로 기대된다. 또한, 생태학 관점에서도 물리적 이해를 시도하는 생태 생리학적 접근이 많이 시도될 것으로 예상해본다.

사 사

본 연구는 연구재단 기초연구 일반연구자 사업(2010-0021305)의 지원을 받아 수행하여 이에 감사 드립니다.

참고문헌(References)

- Ackerman, J.D., 1999. Effect of velocity on the filter feeding of dreissenid mussels (*Dreissena polymorph* and *Dreissena bugensis*): Implication for trophic dynamics, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **56**: 1551–1561.
- Allredge, A.L., T.J. Cowles, S. MacIntyre, J.E.B. Rines, P.L. Donaghay, C.F. Greenlaw, D.V. Holliday, M.M. Deksheniaks, L.M. Sullivan and J.R. Zaneveld, 2002. Occurrence and mechanisms of formation of a dramatic thin layer of marine snow in a shallow Pacific fjord. *Marine Ecology Progress Series* **233**: 1–12.
- Churnside, J.H. and P.L. Donaghay, 2009. Thin scattering layers observed by airborne lidar, *Journal of Marine System*, **66**: 778–789.
- Cheriton, O.M., M.A. McManus, D.V. Holliday, C.F. Greenlaw, P.L. Donaghay and T.J. Cowles, 2007. Effects of Mesoscale physical processes on thin zooplankton layers at four sites along the west coast of the U.S., *Estuaries and coasts* **30**(4): 575–590.
- Criminaldi, J.P. and H.S. Browning, 2004. A proposed mechanism for turbulent enhancement of broadcast spawning efficiency, *J. Mar. Sys.* **49**, 3–18.
- Deksheniaks, M.M., P.L. Donaghay, J.M. Sullivan, J.E.B. Rines, T.R. Osborn and M.S. Twardowski, 2001. Temporal and spatial occurrence of thin phytoplankton layers in relation to physical processes. *Mar. Eco. Prog. Ser.* **223**: 61–71.
- Denman, K.L. 1984. Predictability of the marine ecosystem, In *Predictability of Fluid Motions*, G. Holloway and Bb. West, eds. American Institute of Physics, New York, pp 601–602.
- Donaghay P.L., H.M. Rines and J.M. Sieburth, 1992. Simultaneous sampling of fine scale biological, chemical and physical structure in stratified waters. *Arch Hydrobiology* **36**: 97–108.
- Durham, W.M., J.O. Kessler and R. Stocker, 2009. Disruption of vertical motility by shear triggers formation of thin phytoplankton layers, *Science*, **323**: 1067–1070
- Durham, W.M., E. Climent and R. Stocker, 2011. Gyrotaxis in a steady Vortical Flow, *Physical Review Letters*, 106, 238102-1~238102-4. DOI: 10.1103/PhysRevLett.106.238102.
- Franks, P.J.S., 1995. Thin layers of phytoplankton: a model of formation by near inertial wave shear, *Deep-Sea Research I*, **42**(1): 75–91.
- Gargett, 1997. “Theories” and techniques for observing turbulence in the ocean euphotic zone, *Sci. Mar.*, **61**: 22–45.
- Hoecker-Martinez, M.S. and W.D. Smyth, 2012. Trapping of Gyrotactic organisms in an unstable shear layer Continental Shelf Research **36**, 8–18. DOI: 10.1016/j.csr.2012.01.003.
- Hwang, J.H., H. Yamazaki and C.R. Rehmann, 2006. Buoyancy generated turbulence in sheared stably stratified flow. *Phys. Fluids*, **18**, 045104.
- Jumars, P.A., J.H. Trowbridge, E. Boss, and L. Karp-Boss, Turbulence-plankton interactions: A new cartoon, submitted to *Marine Ecology: An Evolutionary perspective*.
- Holliday D.V., P.L. Donaghay, G.F. Greenlaw, D.E. McGee, M.A. McManus, J.M. Sullivan and J.L., Miksis, 2003. Advances in defining fine- and microscale patterns in plankton. *Aquatic Living Resources* **16**: 131–136.
- McManus, M.A., A.L. Alldredge, A.H. Barnard, E. Boss, J.F. Cases, T.J. Cowles, P.L. Donaghay, L.B. Eisner, D.J. Gifford, C.F. Greenlaw, C.M. Herren, D.V. Holliday, D. Johnson, S. MacIntyre, D.M. McGhee, T.R. Osborn, M.J. Perry, E. Pieper, J.E.B. Rines, D.C. Smith, J.M. Sullivan, M.K. Talbot, M.S. Twardowski, A. Weidemann and J.R. Zaneveld, 2003. Characteristics, distribution and persistence of thin layer over a 48-hour period, *Marine ecology progress series*, **261**: 1–19.
- McManus, M.A., O.M. Cheriton, P.J. Drake, D.V. Holliday, C.D. Storlazzi, P.L. Donaghay and C.F. Greenlaw, 2005. Effects of physical processes on structure and transport of thin zooplankton layers in the coastal ocean., *Marine Ecology Progress series*. **301**: 199–215.
- Maxey, M.R. and J.J. Riley, 1983. Equation of motion for a small rigid sphere in a nonuniform flow, *Phys. Fluids* **26**: 883–890.
- Metcalfe, A.M., Pedley, T.J. and Thingstad, T.F. 2004. Incorporating turbulence into a plankton foodweb model, *J. Mar. Sys.* 1–18.
- Nowell, A.R.M. and P.A. Jumars, 1984. Fluid and sediment dynamic effects on marine benthic community structure, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **15**: 303–328.
- Osborn, T.R. 1998. Finestructure, microstructure, and thin layers,

- Oceanography*, **11**: 36–43.
- Rothschild, B.J. and T.R. Osborn, 1988. Small-scale turbulence and planktonic contact rates *J. Plankton Res.*, **10**: 465–474.
- Squires, K.D. and J.K. Eaton, 1991. Preferential concentration of particles by turbulence, *Phys. Fluids*, **3**: 1169–1178.
- Squires, K.D. and H. Yamazaki, 1995. Preferential concentration of marine particles in isotropic turbulence, *Deep-Sea Res.* **42**: 1989–2004.
- Sullivan, J.M., D.V. Holliday, M. McFarland, M.A. McManus, O.M. Cheriton, K.J. Benoit-Bird, L. Goodman, Z. Wang, J.P. Ryan, M. Stacey, C. Greenlaw and M. A. Moline, 2010. Layered organism in the coastal ocean: An introduction to planktonic thin layers and the LOCO project. *Continental Shelf Research* **30**, 1–6. DOI: 10.1016/j.csr.2009.09.001.
- Sullivan, J.M., P.L. Donaghay and J.E.B. Rines, 2010. Coastal thin layer dynamics: consequences to biology and optics. *Continental shelf research*, **30**: 50–65, DOI: 10.1015/j.csr.2009.07.009.
- Sundermeyer, M.A., J.R. Ledwell, N.S. Oakey and J.W. Greenan, 2004. Stirring by small-scale vortices caused by patchy mixing. *J. Phys. Oceanogr.*
- Thomas, W.H. and C.H. Gibson, 1992. Effects of qualified small-scale turbulence on the diatome, *Gymnodinium sanguineum (splendens)*: contrast with *Gonyaulax (Lingulodinium) polyedra* and the fishery implication., *Deep-Sea Res.* **39**: 1429–1437.
- Torney, C. and Z. Neufeld, 2007. Transport and Aggregation of Self-Propelled Particles in Fluid Flows, *Physical Review Letters*, **99**: 078101-1–078101-4.
- Yamazaki, H., 1993. Lagrangian study of planktonic organisms: perspectives. *Bull. Mar. Sci.* **53**: 265–278.
- Yamazaki, H., D.L. Mackas and K.L. Denman, 2002. Coupling small-scale physical process with biology, In *The Sea*, A.R. Robinson, J. McCarthy, and J. Rothschild, John Wiley & Sons, Inc. New York, pp 51–112.
- Yamazaki, H., T.R. Osborn and K.D. Squires, 1991. Direct numerical simulation of plankton contact in turbulence flow. *J. Plankt. Res.* **13**: 629–643.
- Wang, Z. and L. Goodman, 2010. The evolution of a thin phytoplankton layer in strong turbulence, *Continental Shelf Research* **30**: 104–118. DOI:10.1016/j.csr.2009.08.006.
- Yen J. and R. Strickler, 1996. Advertisement and concealment in the plankton: what makes a copepod hydrodynamically conspicuous?, *Invertebr. Biol.* **115**: 191–205.
- Yen, J., M.J. Weissburg and M.H. Doall, 1998. The fluid physics of signal perception by mate-tracking copepods, *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B*, **353**: 787–804.
- Yund, P.O. and S.K. Meidel, 2003. Sea urchin spawning in benthic boundary layers: Are eggs fertilized before advecting away from females?, *Limn. Oceanogr.* **48**: 795–801.
- Zimenez, J., 1997. Oceanic turbulence at millimeter scales, *Sci. Mar.* **61**: 47–56.

2012년 7월 3일 원고접수

2012년 11월 10일 수정본 접수

2012년 11월 10일 수정본 채택

담당편집위원: 이충일