



저작자표시-비영리-변경금지 2.0 대한민국

이용자는 아래의 조건을 따르는 경우에 한하여 자유롭게

- 이 저작물을 복제, 배포, 전송, 전시, 공연 및 방송할 수 있습니다.

다음과 같은 조건을 따라야 합니다:



저작자표시. 귀하는 원저작자를 표시하여야 합니다.



비영리. 귀하는 이 저작물을 영리 목적으로 이용할 수 없습니다.



변경금지. 귀하는 이 저작물을 개작, 변형 또는 가공할 수 없습니다.

- 귀하는, 이 저작물의 재이용이나 배포의 경우, 이 저작물에 적용된 이용허락조건을 명확하게 나타내어야 합니다.
- 저작권자로부터 별도의 허가를 받으면 이러한 조건들은 적용되지 않습니다.

저작권법에 따른 이용자의 권리는 위의 내용에 의하여 영향을 받지 않습니다.

이것은 [이용허락규약\(Legal Code\)](#)을 이해하기 쉽게 요약한 것입니다.

[Disclaimer](#)

이 학 박사 학 위 논 문

경남 거제만 해역의
Aurelia coerulea 개체군 특성과
대량발생 원인 규명



2025년 2월

국립부경대학교대학원

해양생물학과

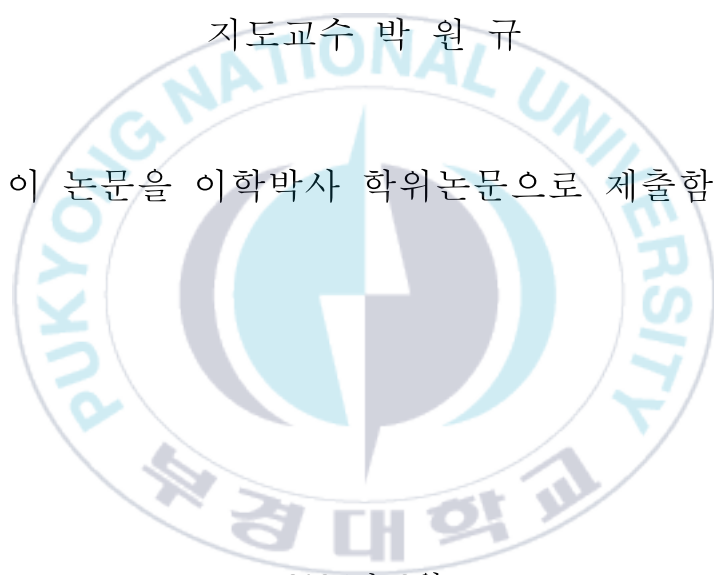
김경연

이 학 박사 학 위 논문

경남 거제만 해역의
Aurelia coerulea 개체군 특성과
대량발생 원인 규명

지도교수 박 원 규

이 논문을 이학박사 학위논문으로 제출함.



2025년 2월

국립부경대학교대학원

해양생물학과

김경연

김경연의 이학박사 학위논문을 인준함.

2025년 2월 21일



위원장 이학박사 윤석현 (인)

위원 수산학박사 이경훈 (인)

위원 이학박사 황인서 (인)

위원 이학박사 이창래 (인)

위원 이학박사 박원규 (인)

목 차

| | |
|---|-----|
| 목 차 | i |
| List of Tables | iv |
| List of Figures | v |
| 초 록 | vii |
| | |
| 제 1 장 서론 | 1 |
| 1.1 <i>Aurelia coerulea</i> 생물학적 특성 | 1 |
| 1.1.1 <i>Aurelia coerulea</i> 생태 특성과 분포 현황 | 1 |
| 1.1.2 <i>Aurelia coerulea</i> 생활사 및 대량발생 | 4 |
| 1.2 연구 배경 및 목적 | 7 |
| 1.2.1 <i>Aurelia coerulea</i> 장기 출현 변동 및 특보 발령 현황 | 7 |
| 1.2.2 연구 목적 | 11 |
| | |
| 제 2 장 <i>Aurelia coerulea</i> 서식 환경과 폴립의 서식지 탐색 | 12 |
| 2.1 서론 | 12 |
| 2.2 재료 및 방법 | 14 |
| 2.2.1 연구해역의 환경조사 | 14 |
| 2.2.2 폴립 서식지 탐색 범위 | 15 |
| 2.3 결과 | 18 |
| 2.3.1 <i>Aurelia coerulea</i> 서식 환경 | 18 |
| 2.3.2 <i>Aurelia coerulea</i> 폴립 서식지 | 24 |

| | |
|---|----|
| 2.4 고찰 | 28 |
| 2.4.1 <i>Aurelia coerulea</i> 서식 환경 | 28 |
| 2.4.2 <i>Aurelia coerulea</i> 폴립 서식지 | 41 |
| 제 3 장 <i>Aurelia coerulea</i> 플라눌라 생리·생태학적 특성 | 44 |
| 3.1 서론 | 44 |
| 3.2 재료 및 방법 | 45 |
| 3.2.1 플라눌라 채취 및 처리 | 45 |
| 3.2.2 수온에 따른 폴립 형성 실험 | 46 |
| 3.2.3 통계분석 | 46 |
| 3.3 결과 | 47 |
| 3.3.1 플라눌라의 생태학적 특성 | 47 |
| 3.3.2 수온에 따른 폴립 형성률 | 51 |
| 3.4 고찰 | 55 |
| 제 4 장 <i>Aurelia coerulea</i> 개체군 특성 | 59 |
| 4.1 서론 | 59 |
| 4.2 재료 및 방법 | 60 |
| 4.2.1 현장 조사 및 성장률 | 60 |
| 4.2.2 데이터 분석 | 61 |
| 4.3 결과 | 62 |
| 4.3.1 월별 <i>Aurelia coerulea</i> 출현 밀도 | 62 |
| 4.3.2 월별 <i>Aurelia coerulea</i> 크기 빈도 분포 | 67 |

| | |
|--|----|
| 4.3.3 <i>Aurelia coerulea</i> 체장-체중 관계 및 성장률 | 71 |
| 4.4 고찰 | 74 |
| 4.4.1 월별 <i>Aurelia coerulea</i> 출현 밀도 | 74 |
| 4.4.2 월별 <i>Aurelia coerulea</i> 크기 빈도 분포 | 76 |
| 4.4.3 <i>Aurelia coerulea</i> 체장-체중과 성장 | 79 |
| 제 5 장 종합 고찰 및 결론 | 84 |
| 참고문헌 | 89 |



List of Tables

| | |
|---|----|
| Table 1-1. <i>Aurelia coerulea</i> alerts from 2010 to 2024 announced by the Ministry of Oceans and Fisheries | 10 |
| Table 2-1. Habitat and occurrence patterns of <i>Aurelia</i> species across various regions | 30 |
| Table 2-2. Monthly mean abundance (ind.m ⁻³) of zooplankton species in Geoje Bay | 35 |
| Table 3-1. One-way ANOVA results for seasonal changes in planulae size | 49 |
| Table 3-2. T-test results for water temperature and planulae size | 49 |
| Table 3-3. Monthly average planulae size and size range of <i>Aurelia coerulea</i> | 50 |
| Table 4-1. CCA results table for predicting <i>Aurelia coerulea</i> by according to environmental variables | 65 |

List of Figures

| | |
|---|----|
| Fig. 1-1. Worldwide distribution of the genus <i>Aurelia</i> species | 3 |
| Fig. 1-2. Life cycle of <i>Aurelia coerulea</i> | 5 |
| Fig. 1-3. The frequency rate status of <i>Aurelia coerulea</i> occurrence from 2006 to 2024 based on fisherman census | 8 |
| Fig. 1-4. <i>Aurelia coerulea</i> occurrence trends from 2016 to 2024 | 9 |
| Fig. 2-1. Map of the study area in Geoje Bay | 14 |
| Fig. 2-2. Polyp habitat survey areas and methods | 17 |
| Fig. 2-3. Average monthly environmental data from November 2022 to October 2024 | 20 |
| Fig. 2-4. <i>Aurelia coerulea</i> polyps residing on artificial structures. Polyps attached to submerged oyster farm | 25 |
| Fig. 3-1. Size distribution of <i>Aurelia coerulea</i> planulae | 48 |
| Fig. 3-2. Polyp formation process from planula | 52 |
| Fig. 3-3. Predatory process and asexual reproduction of formed polyp | 53 |
| Fig. 3-4. Cumulative polyp formation rate (%) for <i>Aurelia coerulea</i> planulae at water temperatures ranging from 5°C to 25°C | 54 |
| Fig. 4-1. Abundance of monthly average developmental stage of <i>Aurelia coerulea</i> | 63 |
| Fig. 4-2. CCA results for predicting <i>Aurelia coerulea</i> population by stage according to environmental variables | 66 |
| Fig. 4-3. Size frequency distribution of <i>Aurelia coerulea</i> from November 2022 to October 2024 | 68 |
| Fig. 4-4. Size-weight relationship of <i>Aurelia coerulea</i> (n=44) | 71 |

Fig. 4-5. Growth rates of *Aurelia coerulea* and zooplankton biomass of 2023 and 2024 73

Fig. 5-1. Population characteristics of *Aurelia coerulea* in Geoje Bay 88



Population characteristics and massive outbreak of *Aurelia coerulea* in Geoje Bay, Korea

Kyoung Yeon Kim

Department of Marine Biology, Pukyong National University
(Advisor: professor Won Gyu Park)

(Abstract)

The southern waters of Gyeongsangnam-do have been under a jellyfish warning for more than 10 years due to the mass outbreak of *Aurelia coerulea*. Monthly surveys from November 2022 to October 2024 in Geoje, Southern Gyeongsangnam-do, were conducted to identify the cause of the massive outbreak of jellyfish based on the study of population characteristics of *A. coerulea*.

The Geoje water is characterized by typical temperate region with a wide range of seasonal water temperatures. The salinity is temporarily reduced during the rainy season in summer. The water is nutritious due to the influx of nutrients from rainfall in summer.

The main habitat of *A. coerulea* polyps was identified as artificial structures including suspended oyster farms. Polyps were attached mainly to the lower part of artificial structures because they are safe from predators, and oyster shells provide the shade they prefer. The large surface area of oyster shells makes an optimal habitat for polyps.

The population of *A. coerulea* in Geoje water was characterized by large spring and overwintering populations. *A. coerulea* appear all year round, with the main population starting in spring, additional ones joining during summer and fall. Overwintering population survives at the low-temperature period. *A. coerulea* spawned monthly. The planula were significantly larger during low water temperatures, suggesting that they store energy to increase their size at low water temperatures. Planula formed polyps in water temperatures ranging from 5 to 25°C.

When the foods were abundant during the ephyra stage, the initial mortality rate was low and the growth rate was high. Also, when the biomass of zooplankton was low, the growth rate of *A. coerulea* decreased. Zooplankton biomass was regulated by jellyfish, as predation pressure lowered zooplankton biomass during the periods of high jellyfish density. In years when foods were abundant, jellyfish grew up to 300 mm in umbrella diameter, but in years when foods were scarce, jellyfish did not grow beyond 180 mm, except for one individual that grew to 240 mm, indicating that jellyfish growth was mainly controlled by food availability.

제 1장 서론

1.1 *Aurelia coerulea* 생물학적 특성

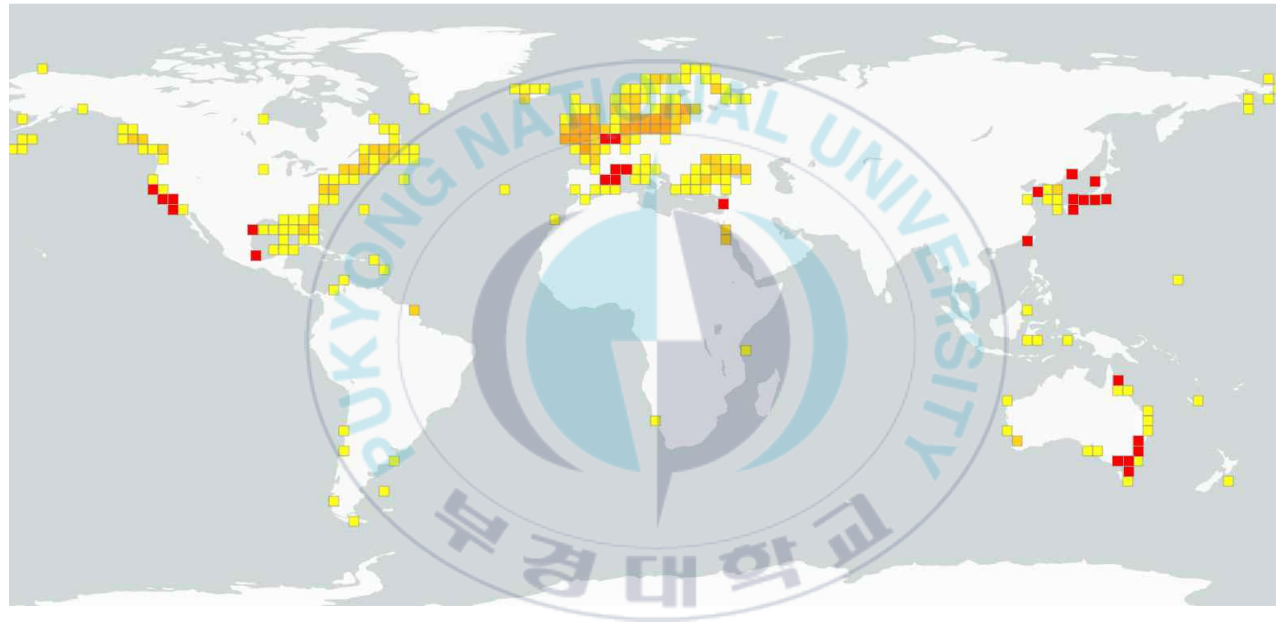
1.1.1 *Aurelia coerulea* 생태 특성과 분포 현황

해파리는 자포동물문에 속하는 대형 동물플랑크톤으로 해파리강(Scyphozoa), 히드라충강(Hydrozoa), 상자해파리강(Cubozoa), 십자해파리강(Staurozoa)으로 나뉜다. 해파리는 동물성 플랑크톤인 중·소형 요각류(copepods), 난바다곤쟁이류(euphausiids), 저서동물의 유생(benthos larvae), 어류의 알, 기타 젤라틴성 동물플랑크톤(gelatinous zooplankton)을 포식하는 육식성 동물이다(Fenton, 2018). 이들은 해양생태계에서 포식자이자 다양한 해양생물의 먹이로 해양 먹이망에서 중요한 역할을 한다(Milisenda et al., 2014). 또한 영양학적 역할에 대한 과학적 관심이 증가하고 있고, 해파리의 화학적 특성은 생물 의학 연구와 생명공학 분야에서 중요성이 부각되고 있다(Båmstedt, 1990; Olesen, 1995; Hansson et al., 2005; Lucas et al., 2014).

*Aurelia*속의 종들은 전 세계적으로 넓게 분포하고 있으나, 주로 온대에서 아열대 지역에 서식하며(Fig. 1-1), 북위 70°에서 남위 40°사이의 연안해역과 동아시아 연안해역에 빈번하게 발견된다(Kramp, 1961; Russell, 1970). 그 중, 이 종은 지리적 위치와 서식 조건에 따라 광범위한 변이를 보이는 것으로 알려져 있다. 최근 수십 년 동안 동아시아 연안해역에 발생하는 *Aurelia* 속은 계통발생학적 분석에 의하면 *Aurelia coerulea*로 우리나라뿐만 아니라 중국, 일본 연안을 포함한 동아시아 연안해역에서 발생이 보고되고 있다(Dong et al., 2010; Uye, 2011; Scorrano et al., 2017). *Aurelia* 속은 *A. coerulea*를 포함해 모두 26개 종으로 구성되어 있으며, 광범위한 환경조건에서 개체군이 존재한다(WoRMS, 2024).

우리나라에서는 *A. coerulea* 가 *A. aurita* 또는 *Aurelia* sp. 1.로 알려져 왔었으나, *Aurelia* 속의 형태학 및 분자생물학적으로 분류한 결과, *A. coerulea*로 재분류되었다(Scorrano et al., 2017). 또한 우리나라를 포함해 동아시아(중국, 일본), 지중해(Varano Lagoon, Empuriabrava)와 북태평양 California에도 *Aurelia coerulea*로 분류되었고, 대서양 북동부(Sweden, UK)와 발트해(Finland)는 *Aurelia aurita*로 분류되었다. 그러므로 이전에 보고된 동아시아의 *A. aurita* 또는 *Aurelia* sp. 1 개체는 *A. coerulea* 개체일 가능성이 높기 때문에 이 연구에서는 동아시아에서 이전에 보고된 *Aurelia* 종을 *A. coerulea*로 간주하였다. 또한 남대서양 (Brazil)에는 *Aurelia* sp. 2, Palau에는 *Aurelia* sp. 3, *Aurelia* sp. 4와 *Aurelia* sp. 6으로 분류되고, 태평양 북동부(Mexico)에는 *Aurelia* sp. 9, 북태평양 Alaska에는 *Aurelia* sp. 10, 지중해(Tunisia, Ionian Sea, Adriatic Sea)는 *Aurelia solida*로 재분류 되었다(Scorrano et al., 2017; Lawley et al., 2021).

Aurelia coerulea (■) *Aurelia aurita* (■ ■ ■ ■)



<출처: GBIF. org(24. October 2024) GBIF occurrence download
<http://doi.org/10.15468/dll.ezwhh6>>

Fig. 1-1. Worldwide distribution of the genus *Aurelia* species.

1.1.2 *Aurelia coerulea* 생활사 및 대량발생

해파리강(Scyphozoa)에 속하는 해파리는 저서성 폴립 단계(무성생식)와 부유성 메두사 단계(유성생식)를 한 세대 내에서 생활사를 교번하는 이분생활사를 가지고 있다(Schneider and Weisse, 1985; Lucas and Williams, 1994; Lucas, 2001; Fuchs et al., 2014; Xing et al., 2020) (Fig. 1-2). *A. coerulea*의 성숙한 암수는 유성생식을 통해 수정란을 만들고 (Schneider, 1988; Brewer and Feingold, 1991; Dong et al., 2008), 수정란은 플라눌라 (planula) 유생으로 발달한 후 폴립(polyp)으로 변태한다(Lucas, 2001; Lucas et al., 2012). 발달한 폴립은 무성생식을 통해 그 수를 급격히 늘려 번식한다(Arai, 1997). 폴립은 환경 자극에 의한 횡분열(strobilation)을 통해 부유유생(epnyra)을 방출하며, 부유유생은 유체(young medusa), 메두사(medusa)로 성장한다. 성숙한 메두사는 유성생식을 통해 산란 후 퇴화(수축)되서 사망하며(Lucas, 2001), 이 생활사는 주로 1년 미만에 이루어진다고 알려져 있다. 해파리의 대량 발생은 무성생식과 유성생식을 한 세대 내에서 모두 할 수 있는 생활사적 특성 때문에 타 생물과의 생존경쟁에서 우위를 차지할 수 있다. 또한 서식환경이 불리한 조건에서는 포도시스트(podocyst)라는 휴면포자를 형성하는 생물학적 잠재력을 가지고 있어 먹이가 풍부할 경우 급격히 개체수가 증가할 수 있다.

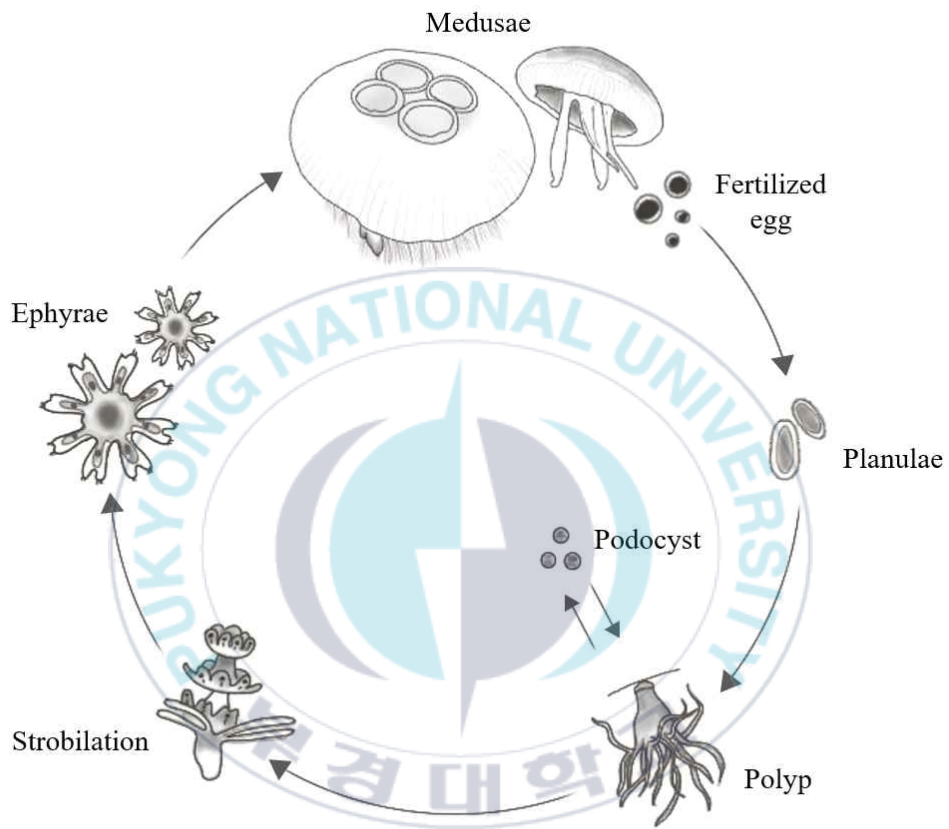


Fig. 1-2. Life cycle of *Aurelia coerulea*.

해파리의 대량발생 원인은 크게 5가지로 정리할 수 있다. 첫째, 인공 구조물 등의 증가에 의한 서식지 확장이며(Purcell, 2007), 둘째 부영양화(Purcell, 2007)로 인한 먹이량 증가, 셋째, 지구온난화 및 기후변화(Lynam et al., 2006)로 인한 수온 상승, 넷째, 남획에 의한 해파리 포식자의 감소(Richardson et al., 2009), 다섯째 외래종 침입(Brodeur et al., 2002) 등이 원인으로 제시되고 있다. 이러한 발생요인들은 한 가지 요인에 의해 대량발생하기 보다는 대부분 동시다발적으로 영향을 주는 것으로 알려져 있어(Purcell, 2007), 해파리의 대량발생 원인을 규명하는 것은 매우 복잡하다. 또한 인구가 증가함에 따라 해양환경에 대한 인위적 영향이 강화되어 해파리 출현 빈도와 규모가 증가하기에 적합한 조건이 형성될 수 있어 향후 해파리가 더 큰 규모로 출현할 가능성이 높을 것으로 예상된다.

해파리가 대량발생하면 어란, 유어 및 치어까지 섭식하는 포식자로 연근해 수산자원 생물량을 직접적으로 감소시킬 수 있다(Purcell, 2007). 또한 다량의 동물플랑크톤을 포식함으로써 동물플랑크톤 군집구조를 변화시켜 어류가 이용할 수 있는 먹이를 감소시켜 어업자원이 줄어들게 되어 해양생태계의 구조와 기능에 상당한 변화를 일으킬 수 있다 (Purcell, 1985; Purcell and Arai, 2001; Richardson et al., 2009; Uye, 2011). 해파리의 대량발생으로 인해 그물 손상과 혼획된 해파리로 인해 어획물 품질 저하 및 조업 시간 지연 등 수산업과 어업에 피해가 발생할 수 있다. 그 외 산업적 피해로는 해안 발전소의 취수구가 막혀 발전소 중단으로 인한 경제적 피해를 초래할 수 있으며(Purcell, 2007; Helm, 2018), 해수욕객에 쏘임 사고를 일으켜 레저 관광산업에도 영향을 끼친다.

우리나라에서는 1996년 해파리의 대규모 발생으로 인해 원자력 발전소의 첫 정지가 발생했으며, 이후 해파리가 집적되어 발생하여 연안 발전소의 폐쇄가 빈번해지고, 동시에 어업 피해가 심각했다(Han and Uye, 2010). 또한 마산만, 진해만, 새만금, 시화호 등 부영양화된 만과 하구에서 *Aurelia coerulea*의 발생은 일반화되었다(Han and Uye, 2010).

1.2. 연구 배경 및 목적

1.2.1. *Aurelia coerulea* 장기 출현 변동 및 특보 발령 현황

해파리는 환경변화 등에 의해 연간 출현량의 변동이 크다. *A. coerulea*는 2006년부터 매년 우리나라 연안에서 지속적으로 증가와 감소를 반복하면서 출현하고 있다. 국립수산과학원에서는 매년 전국 어업인 약 400여명을 대상으로 해파리가 주로 출현하는 5월 2주부터 12월 2주까지 청취조사를 수행하고 있다. 어업인 청취조사 데이터는 어업인이 조업 중 발견한 해파리의 발견율로 응답자 중 해파리를 발견한 사람 수를 백분율화한 값으로 정량적인 자료는 아니지만, 해파리의 장기 출현 변동을 파악하기 위한 자료로는 충분한 것으로 판단해 사용해 왔다(Fig. 1-3). 해파리는 매년 6~7월 가장 높은 빈도로 출현을 하며 이후 감소하는 계절적 추세를 보였다(Fig. 1-3). 최근 2016년 이후 발견율이 감소하는 경향을 보이다($R^2=0.75$) 2021년 이후 다시 증가하는 경향($R^2=0.70$)을 보였다(Fig. 1-4).

해파리 대량발생으로 인해 2010년 해파리 특보체계가 수립된 이후, 남해 연안은 2019년을 제외(특보 미발령)하고 매년 특보가 발령되고 있다. 특보 발령 기간은 일반적으로 7월에 처음 발령되었으며, 해제는 10월로 약 4개월간 지속되었다. 특히 2024년은 본 연구해역인 거제해역을 포함한 경남해역에서 해파리 특보체계 수립 이후 가장 빠른 5월 27일에 특보가 발령되어 대량출현 시기가 앞당겨졌다(Table 1-1).

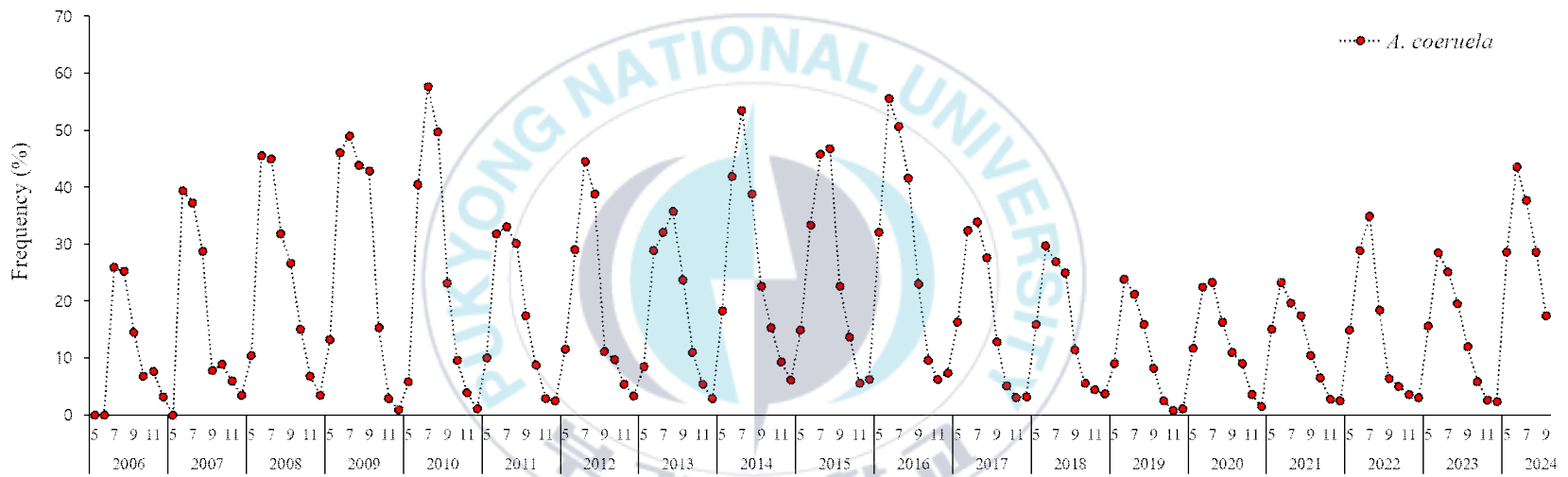


Fig. 1-3. The frequency rate status of *Aurelia coerulea* occurrence from 2006 to 2024 based on fisherman census.

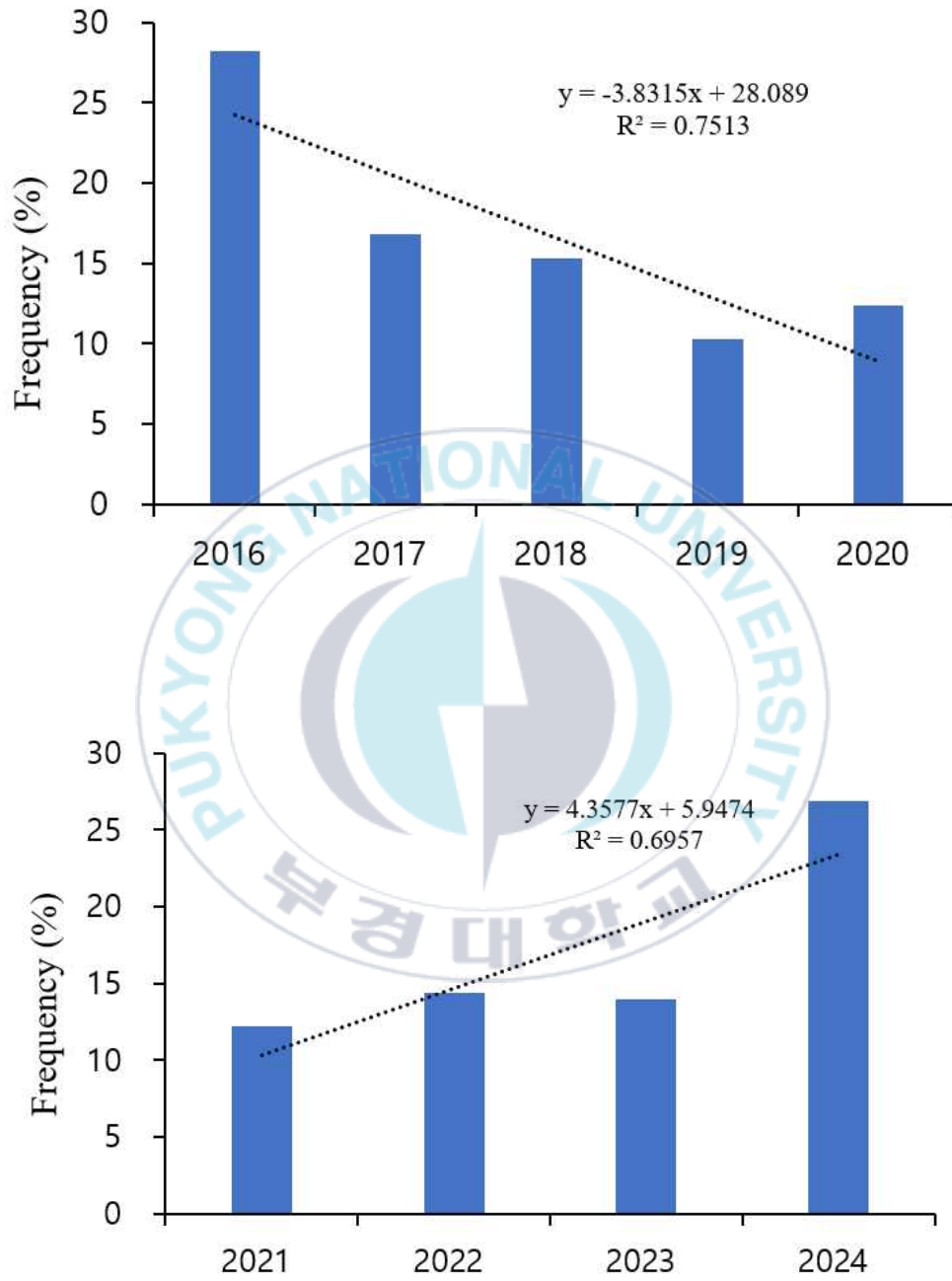


Fig. 1-4. *Aurelia coerulea* occurrence trends from 2016 to 2024.

Table 1-1. *Aurelia coerulea* alerts from 2010 to 2024 announced by the Ministry of Oceans and Fisheries

| Year | Type | Warning issued areas | WSD | WLD | MP |
|------|---------|---|-------|-------|-----|
| 2010 | Care | Jeonnam (Goheung-gun, Boseong-gun, Jangheung-gun, Deukryaon Bay) | 7.1 | 8.26 | 56 |
| | Alert | Incheon, Busan, Gyeonggi, Chungnam, Jeonbuk, Gyeongnam, Gyeongbuk | 7.9 | 9.1 | 54 |
| | Caution | | 9.1 | 10.29 | 58 |
| 2011 | Caution | Jeonnam (Goheung-gun, Boseong-gun, Jangheung-gun, Deukryaong Bay) | 7.1 | 8.26 | 56 |
| | | Gyeongnam (Tongyeong Wonmoon Bay) | 7.1 | 10.18 | 109 |
| | | Gyeongnam (Gohyeonman, Geoje-si) | 8.26 | 10.18 | 53 |
| 2012 | Caution | Gyeongnam (Changwon Masan Bay) | 7.3 | 9.4 | 63 |
| | | Jeonnam (Yeosu Gamak Bay) | 7.3 | 9.4 | 63 |
| | | Gyeongnam (Jindongman, Changwon) | 10.26 | 12.6 | 41 |
| 2013 | Caution | Jeonnam (Goheung-gun, Boseong-gun, Jangheung-gun, Deukryaong Bay) | 7.15 | 10.8 | 85 |
| | | All sea areas of Gyeongnam | 8.26 | 11.29 | 95 |
| 2014 | Care | Jeonnam (Goheung-gun, Boseong-gun, Jangheung-gun, Deukryaong Bay) | 6.19 | 12.01 | 165 |
| | Caution | All sea areas of Gyeongnam | 8.19 | 12.01 | 104 |
| 2015 | Caution | Gyeongnam (Goseong-gun, Goseong · Jaran Bay) | 6.10 | 11.04 | 147 |
| | | Jeonnam (Goheung-gun, Boseong-gun, Jangheung-gun, Deukryaong Bay) | 6.11 | 11.04 | 146 |
| | | All sea areas of Gyeongnam | 6.19 | 11.04 | 138 |
| 2016 | Caution | Gyeongnam (Goseong-gun, Goseong · Jaran Bay) | 6.2 | 10.18 | 138 |
| | | Jeonbuk (all) | 7.7 | 10.18 | 103 |
| | | All sea areas of Gyeongnam Jeonnam | 7.27 | 10.18 | 83 |
| 2017 | Caution | Gyeongnam (Goseong-gun, Jaran Bay) | 7.20 | 9.8 | 50 |
| | | Jeonnam (Goheung-gun, Boseong-gun, Jangheung-gun, Deukryaong Bay) | 8.1 | 9.14 | 44 |
| | | Gyeongnam (Tongyeong, Goseong, Changwon, Geoje) | 8.18 | 9.8 | 21 |
| 2018 | Caution | Jeonnam (Goheung-gun, Boseong-gun, Jangheung-gun, Deukryaong Bay) | 7.27 | 9.11 | 46 |
| 2019 | | Unissued | | | |
| 2020 | Caution | Jeonnam (Deukryaong Bay), Gyeongnam (West of Namhae-gun to East of Geoje) | 6.16 | 11.11 | 148 |
| 2021 | Caution | Jeonnam (Deukryaong Bay), Gyeongnam (West of Namhae-gun to East of Geoje) | 6.23 | 11.12 | 142 |
| 2022 | Caution | Jeonbuk · Jeonnam · Gyeongnam (all) | 6.21 | 10.05 | 106 |
| 2023 | Caution | Gyeongnam · Jeonbuk (all) | 6.8 | 11.6 | 151 |
| | Alert | Jeonbuk (all) | 6.20 | 9.27 | 51 |
| 2024 | Caution | Jeonnam · Gyeongnam (all) | 5.27 | 10.21 | 148 |
| | | Chungnam · Jeonbuk (all), | 6.3 | | 141 |

* WSD: Warning start date, WLD: Warning lifting date, MP: Maintenance Period

1.2.2. 연구 목적

이 연구의 목적은 매년 특보가 발령되고 있는 경남 거제만을 대상으로 *A. coerulea*의 개체군 특성을 통해 대량발생 원인을 규명하기 위해 수행되었다. 해파리의 대량발생을 이해하려면 해파리 개체군 형성과정을 종합적으로 이해하는 것이 필수적이다. 하지만 *A. coerulea*를 대상으로 한 발생원인 규명 연구는 매우 부족하며, 국내에서는 2013년 폐쇄해역인 시화호에서 *A. aurita*를 대상으로 춘계부터 추계기간인 단기간 동안 개체군 변동에 대한 연구가 전부이다. 본 연구는 *A. coerulea*의 서식지 탐색 및 생활사 단계별 개체군 특성을 실험실 실험과 현장조사를 통해 해파리 대량발생 기작을 규명한 연구로 국내에서 처음이다.

본 연구해역은 굴 양식장이 넓게 분포하는 해역으로 굴 양식장을 해파리 폴립 서식지로 추정했으며, 연중 지속적인 출현하는 *A. coerulea*를 대상으로 하였다. 해파리의 개체군을 조절하는 초기 부유유생 단계는 자연생태계에서 폴립 서식지의 가용성에 영향을 받는다. 또한 집단 발달 특성에 대한 이해는 해파리의 대량발생 원인을 밝히는 데 중요하다. 이번 연구의 목적은 (1) *A. coerulea*의 서식처 환경요인과 생활사 중 저서 부착생활을 하며 무성생식하는 폴립의 서식지 탐색 (2) 유성생식을 통해 산란한 플라눌라(planula)의 생리·생태특성을 파악 (3) 횡분열을 통해 방출된 부유유생(ephyra, BD<10 mm)과 유체(young medusa, BD<50 mm), 성체(medusa, BD>50 mm)의 개체군 변동 파악을 통해 대량발생 기작을 규명하고자 하였다.

제 2장 *Aurelia coerulea* 서식 환경과 폴립의 서식지 탐색

2.1 서론

거제만은 한국 남해 동부해역 거제도 서쪽에 위치해 있고, 북동~남서방향으로 뻗어 있으며, 만의 크기는 약 8×6 km²이다. 거제만은 입구에 산달도, 좌도, 송도, 한산도 추봉도 등이 위치해 있는 반폐쇄해역이며, 만의 북동쪽으로 작은 규모의 소하천인 오수천과 산양천이 위치한다. 또한 이 해역의 조석류는 반일주조(semidiurnal tide)가 우세한 왕복성이 강한 조류의 특징을 가지고 있으며, 조석주기에 따른 조차는 1~2 m의 범위를 보인다. 거제만이 속해 있는 남해동부 연안해역은 낙동강, 섬진강 등에서 대형 하천과 인근지역의 소규모 하천 등에서 유입되는 다량의 영양염류를 포함한 담수와 쿠로시오해류의 지류인 고온 고염의 대마난류수의 영향을 받는 해역이다. 하계에는 양자강 희석수의 간헐적 유입이 발생하는 해역으로 지역별 시기별로 다양한 수괴의 영향을 받는 해역으로 알려져 있다(Lee and Kim, 1998). 이처럼 지리적·환경적 특성에 의한 충분한 영양염류 공급은 해양생태계의 기초생산자인 식물플랑크톤의 현존량을 증가시킬 수 있으며, 이는 해양먹이망의 에너지 흐름에 의해 상위 영양단계인 동물플랑크톤의 생체량 증가로 이어진다. 또한 풍부한 식물플랑크톤은 여과식자(Filter feeder)인 굴, 멍게 등과 같은 양식생물의 주요 먹이원으로 이용될 수 있으므로 이들의 생산력 증대에 기여할 수 있다.

이러한 먹이를 포함한 다양한 환경적 요인은 해파리 개체군의 크기와 발생시기에 직접적인 영향을 미칠 수 있다(Purcell et al., 2007). *Aurelia* 속은 비교적 수온이 높은 해역에서 출현하지만, 일부 해역에서는 5°C 이하에서도 메두사가 출현하는 광범한 수온과 염분대에서 서식하는 특징이 있다

(Kogovsek et al., 2012). 또한 *A. coerulea*가 서식하는 거제도 인근 해역은 우리나라에서 대표적인 굴 생산해역으로 거제시의 2023년 자료에 의하면 거제도의 굴 생산량은 약 11,400톤으로 수하식 굴 어업권은 223건, 굴 양식장 면적은 총 952 ha에 이른다. 우리나라의 전체 굴 생산량은 2023년 기준 약 30만톤이며 이는 중국(50만톤)에 이어 세계 2위에 해당하는 양이다. 연안에 양식장이 밀집하게 되면 다량의 양식시설 및 양식생물에서 기인한 유기물이 수층에서 저층으로 퇴적되어 연안 생태계에 부정적인 영향을 미칠 수 있으며(Cranford et al., 2009; Silva et al., 2013), 이러한 유기물은 해파리의 먹이량 증가로 이어질 수 있다.

특히 해파리의 폴립은 주로 경성기질에 부착하는 것을 선호하기 때문에 양식시설 및 기타 해양구조물은 해파리의 저서 생활단계인 폴립에 유리한 서식지를 제공할 수 있어(Dong et al., 2018), 해파리 개체수를 증가시킬 수 있다. *A. coerulea*의 폴립은 다년생으로 수년간 새로운 폴립과 해파리를 생산할 수 있으며(Arai, 1997), 하나의 폴립은 횡분열을 통해 부유유생을 방출하는데 폴립당 최대 40개의 부유유생을 생산할 수 있어(Lucas et al., 2012) 폴립의 서식지는 해파리의 대량발생 원인 규명에 있어서 매우 중요한 요인이 될 수 있다.

많은 해안 구조물들이 폴립이 서식할 수 있는 표면을 제공하지만 그 중요성은 잘 알려져 있지 않다(Purcell et al., 2007). 또한 전 세계 이매패류(홍합, 굴, 가리비) 및 해양 어류 양식은 최근 수십 년 동안 특히 아시아에서 급격히 증가하고 있다(Purcell et al., 2007; FAO, 2007). 이로 인해 해파리가 대량발생하고 있으며 장기간 양식업의 운영 등에 의해 연안환경의 오염이 심화되면 부영양화에 따른 해파리의 발생량을 증가시킬 수 있다.

2.2 재료 및 방법

2.2.1 연구해역의 환경조사

본 연구는 경상남도 거제만($34^{\circ} 8'N$, $128^{\circ} 57'E$)에서(Fig. 2-1), 2022년 11월부터 2024년 10월(24개월)까지 수행되었다. *A. coerulea* 서식지 조사는 거제만 내측의 3개 정점에서 수행되었으며, 30일 간격으로 매월 조사를 실시하였다.

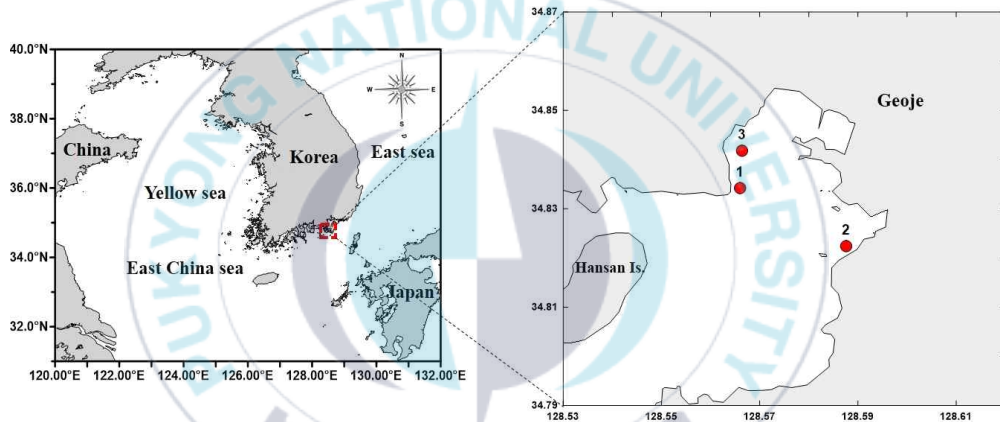


Fig. 2-1. Map of the study area in Geje Bay.

서식지 환경조사는 수온, 염분, 엽록소-*a* 농도, 동물플랑크톤, 영양염을 대상으로 하였다. 조사해역의 평균 수심은 8 m이며 수온과 염분 측정은 CTD (Concerto3 model, RBR, Ltd., Ontario, Canada)를 이용해 표층부터 저층까지 측정되었다. 식물플랑크톤 현존량 파악을 위한 엽록소-*a*의 측정에 필요한 시료 확보는 Niskin water sampler를 이용하여 표층 2~3 m에서 해수를 채수하였다. 현장에서 채수된 해수 샘플을 Whatman GF/F 여과지로 여과한 후 냉동 보관하여 실험실로 운반하였고, 엽록소-*a*는 아세톤으로 추출 후 형광광도계(Turner Designs 10AU Fluorometer)를

이용해 측정하였다. 중형동물플랑크톤 채집은 유량계(Model 2030R, General Oceanic, Inc, Miami Florida)가 부착된 원추형 네트(망목 200 μm , 망구 60 cm)를 이용하여 저층부터 표층까지 소형 선박을 이용하여 약 2 노트로 3~5분 동안 경사 예망하였다. 동물플랑크톤 시료는 중성 포르말린을 이용해 최종 농도가 5%가 되도록 고정하였으며, 분석은 해부현미경(Nikon DS-Ri2 camera, 16 MP)하에서 계수하고, 가능한 종 수준까지 동정하였으며, 단위체적당 개체수(ind.m⁻³)로 나타냈다.

화학적 환경요인인 용존무기질소(Dissolved Inorganic Nitrogen, DIN)와 용존무기인(Dissolved Inorganic Phosphate, DIP) 영양염류의 농도 파악을 위하여 암모니아질소, 아질산질소, 질산질소, 인산인은 해양환경공정시험 기준(MOF, 2018)에 따라 영양염 자동분석기(Auto-analyzer: QuAatro, Seal Analytical, Norderstedt, Germany)를 사용하여 측정하였다.

용존무기질소(DIN)는 암모니아질소, 아질산질소 및 질산질소의 합으로 표시하고, 용존무기인(DIP)은 인산인의 값을 사용하였다.

2.2.2. 폴립 서식지 탐색 범위

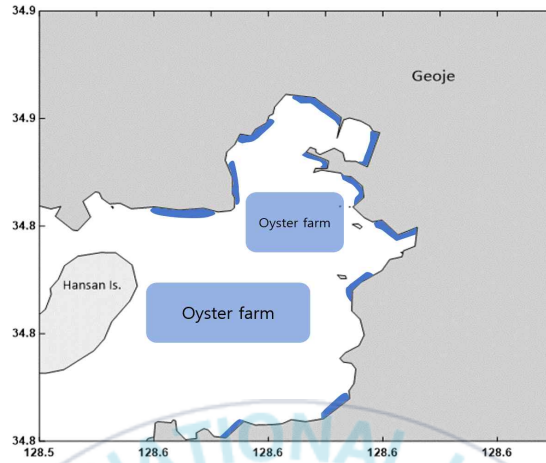
폴립 서식지 조사는 거제 동부면 전체 해역으로(Fig. 2-2), 2023년과 2024년 3~4월, 총 2년에 걸쳐 수중 잠수조사로 수행되었다. 조사 대상은 거제시 동부면 방파제, 바지선, 소형선박 하부와 수하식 굴 양식장 10곳 이상을 탐색했다. 2인 1조로 잠수하여 현장에서 폴립 존재의 유무를 확인했고, 폴립이 확인된 후에는 서식지 분포와 밀도를 파악했다. 폴립이 발견된 곳은 밀도 파악을 위해 자를 이용하여 크기 등을 측정했다(Fig. 2-2). 폴립 서식지는 사진과 영상(Canon EOS 200D)을 통해 기록하였고, *A. coerulea* 폴립 여부를 확인하기 위해 폴립 생시료를 채집해 에탄올에 고정했다.

A. coerulea 메두사와 폴립의 유전자 분석은 DNA 추출을 위해 샘플을 증류수에 3시간 동안 옮겨 에탄올을 세척하고 제거했으며, 기존 연구에서

제시된 프로토콜에 따라 분석을 위해 해파리와 18개의 폴립에서 mtCOI 및 16S rRNA 부분 서열을 얻었다(Park et al., 2021). BLAST (Altschul et al., 1990) 검색을 통해 획득한 시퀀스(sequence)가 오염 물질이 없는 해파리강(Scyphozoa)임을 확인하고, 획득한 시퀀스와 NCBI 시퀀스 간의 동일성 백분율을 계산했다. 이 연구의 염기 서열 정보는 GenBank에 저장되었고, 유전학적 분석을 통해 이 연구에서 수집한 해파리와 폴립이 실제로 *A. coerulea*임을 확인했다.



a)



b)



c)

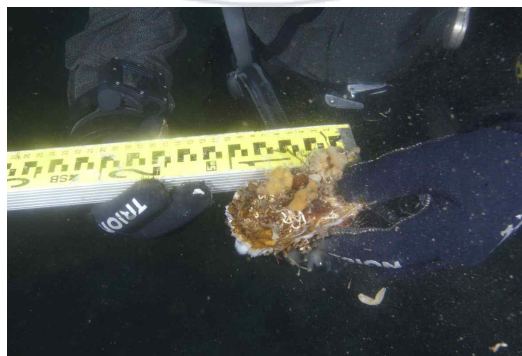


Fig. 2-2. Polyp habitat survey areas and methods; a) survey areas, b) diving survey, c) shell measurement using ruler.

2.3. 결과

2.3.1. *Aurelia coerulea* 서식 환경

2022년 11월부터 2024년 10월 사이 월별 관측된 수온 분포는 8.0~29.9°C의 범위로 1월에 가장 낮았고, 8월에 가장 높은 전형적인 온대 수역의 수온 분포를 나타냈다. 월별 수온 변동은 1월에서 8월 사이 월 평균 2.9°C로 비교적 느리게 상승한 반면, 8월 이후 수온 하강은 월 평균 3.8°C로 비교적 빠르게 나타났다(Fig. 2-3). 연구 기간 중 폴립에서 횡분열이 주로 발생하는 저수온기인 12~2월 사이의 수온 차이는 2022~2023년에 비해 2023~2024년에 평균 1.1°C 높은 양상을 보였다. 2024년 수온 분포는 전반적으로 2022~2023년에 비해 지속적인 높은 수온 분포를 보였으며, 특히 2024년 8~9월 사이에는 30°C에 가까운 매우 높은 수온이 관측되었다.

조사기간 중 염분의 월별 분포는 25.5~34.0 범위로 하계 강우가 집중되는 시기(7~8월)의 염분이 일시적으로 낮았으며, 그 외 시기의 평균 염분은 32.1 ± 2.3 로 비교적 일정한 값을 나타냈다. 2023년과 2024년 1월에서 10월 사이 연도별 염분 차이는 각각 32.4와 31.8로 큰 차이를 보이지 않았다(Fig. 2-3).

생물학적 환경요인으로 엽록소-*a*의 월별 분포는 $0.47 \sim 19.93 \mu\text{g L}^{-1}$ 의 범위로 연구기간 평균 $3.70 \pm 2.6 \mu\text{g L}^{-1}$ 이었다. 연중 가장 높은 엽록소-*a*는 하계인 6~9월에 나타났으며, 동계인 12~1월 사이에도 비교적 높은 엽록소-*a*가 관측되었다. 반면 연구기간 중 연중 가장 낮은 엽록소-*a*는 동계 대증식이 끝난 2~4월 사이에 나타났다. 2023년 1월~10월 사이 엽록소-*a*의 평균값은 $3.00 \mu\text{g L}^{-1}$ 인 반면 2024년에는 $4.68 \mu\text{g L}^{-1}$ 였으며 이러한 차이는 2024년 6~7월 사이 $10.0 \mu\text{g L}^{-1}$ 이상의 높은 엽록소-*a*에 기인했다(Fig. 2-3). *A. coerulea*의 먹이원으로 가장 중요한 중형 동물플랑크톤의 월별 출현개체수 분포는 127~20,276 ind.m⁻³의 범위로 월별 변동이 컸다.

연구기간 중 1~3월 사이에 가장 많은 양의 동물플랑크톤이 출현했으며, 2023년의 경우 하계인 8월에도 12,277 ind.m⁻³의 많은 개체수가 출현하였고, 비교적 적은 양의 동물플랑크톤 개체수가 출현한 시기는 춘계인 4~6월 사이로 관측되었다(Fig. 2-3). 연구해역에서 출현한 동물플랑크톤 우점종은 요각류 *Acartia* spp.와 기수성 요각류인 *Eurytemora pacifica*였으며 이들은 주로 동계에서 춘계에 집중적인 출현을 보였다. 하계에는 따개비 유생(cirriped larvae) 등 저서생물의 유생 분류군이 비교적 다량 출현하는 양상을 보였다.

조사해역의 화학적 환경요인을 파악하기 위해 측정된 DIN(용존무기질소)의 범위는 0.08~10.82 $\mu\text{mole L}^{-1}$ 이며 평균은 2.81±2.34 $\mu\text{mole L}^{-1}$ 이었다. 조사해역에는 주변 하천이 있으나 담수의 유입량이 많은 편은 아니지만, 대체로 강우가 집중되는 하계에 높은 DIN 값이 나타났다. 특히 2024년 7월 집중 강우에 의해 육상에서 영양염 유입량이 매우 많아 10.82 $\mu\text{mole L}^{-1}$ 로 매우 높았다. DIP(용존무기인)의 경우 0.05~1.22 $\mu\text{mole L}^{-1}$ 의 범위로 조사 기간 평균 0.42±0.29 $\mu\text{mole L}^{-1}$ 이었고, 월별 변동양상은 DIN과 대체로 유사한 계절적 변동양상을 보였다. 조사기간 중 N:P ratio는 1.16~187.73의 범위로 평균 14.75였으며, 계절별 특이한 변동 양상을 보이지 않고 불규칙한 분포를 보였다(Fig. 2-3).

a)

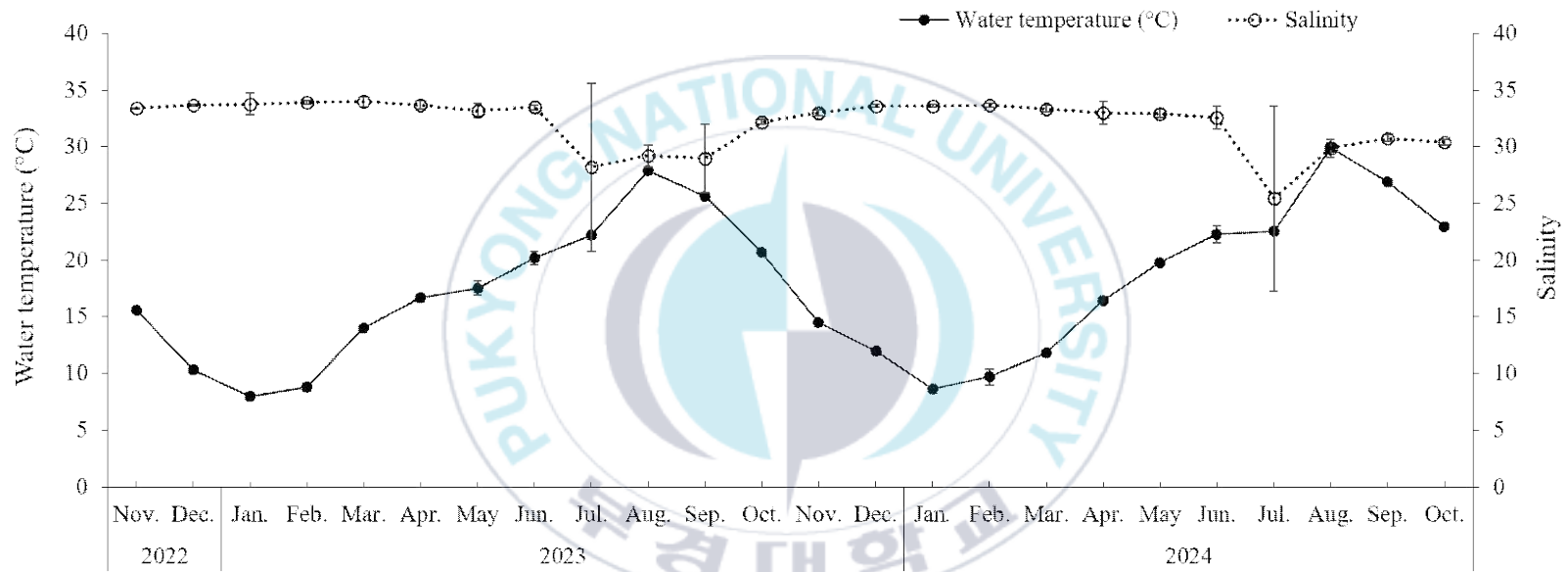


Fig. 2-3. Average monthly environmental data from November 2022 to October 2024. a) Water temperature and salinity, b) nutrients dissolved inorganic nitrogen (DIN) and dissolved inorganic phosphorus (DIP), c) total Chl-*a* concentration, d) total abundance of zooplankton.

b)

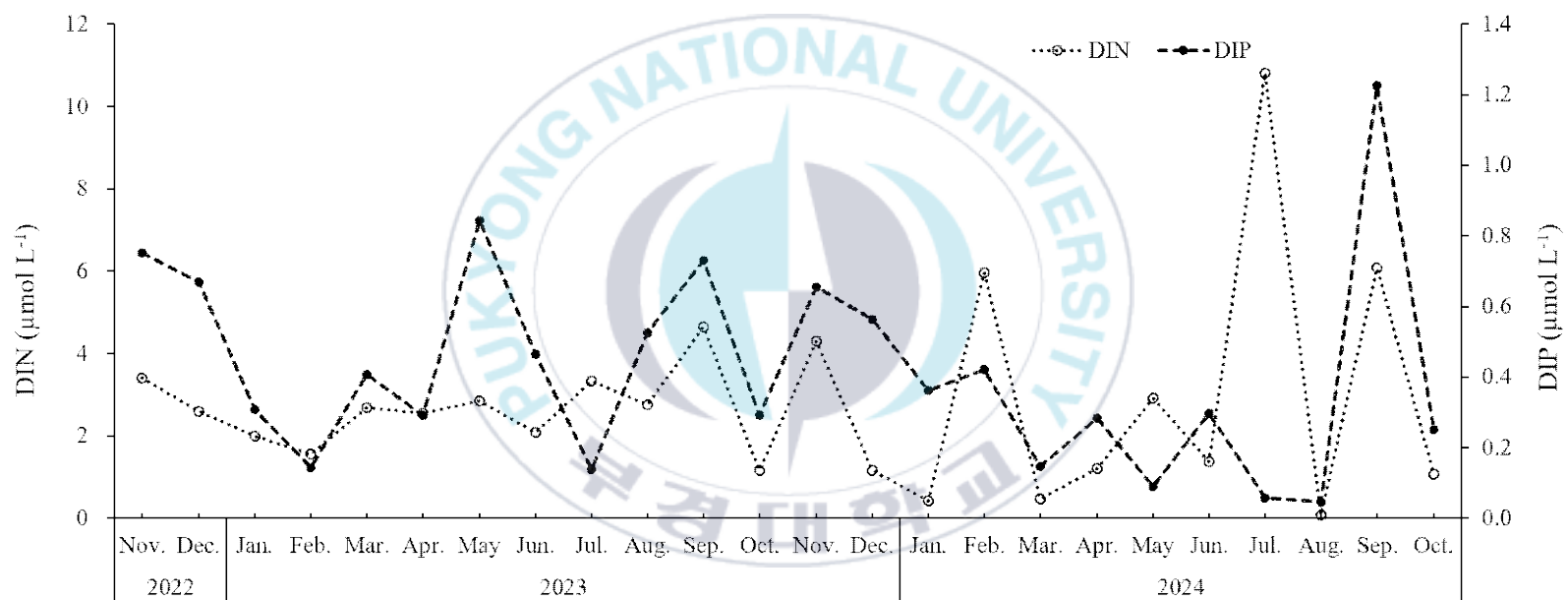


Fig. 2-3. Continued.

c)

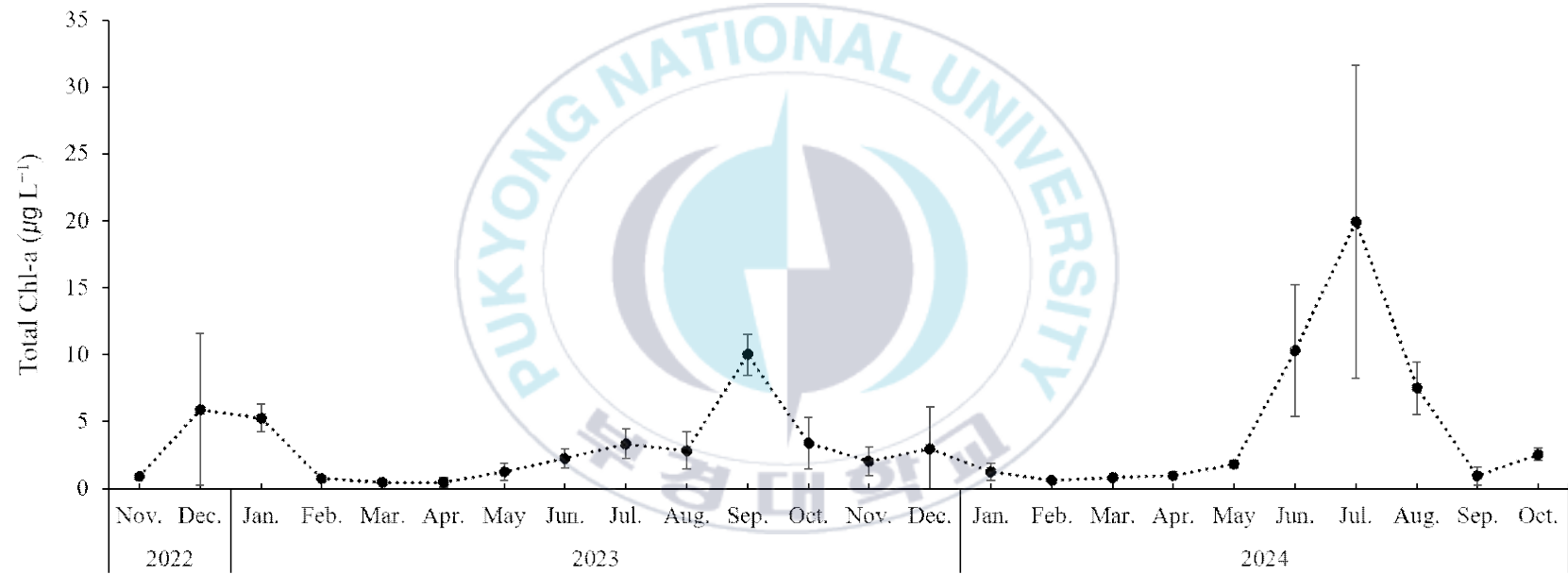


Fig. 2-3. Continued.

d)

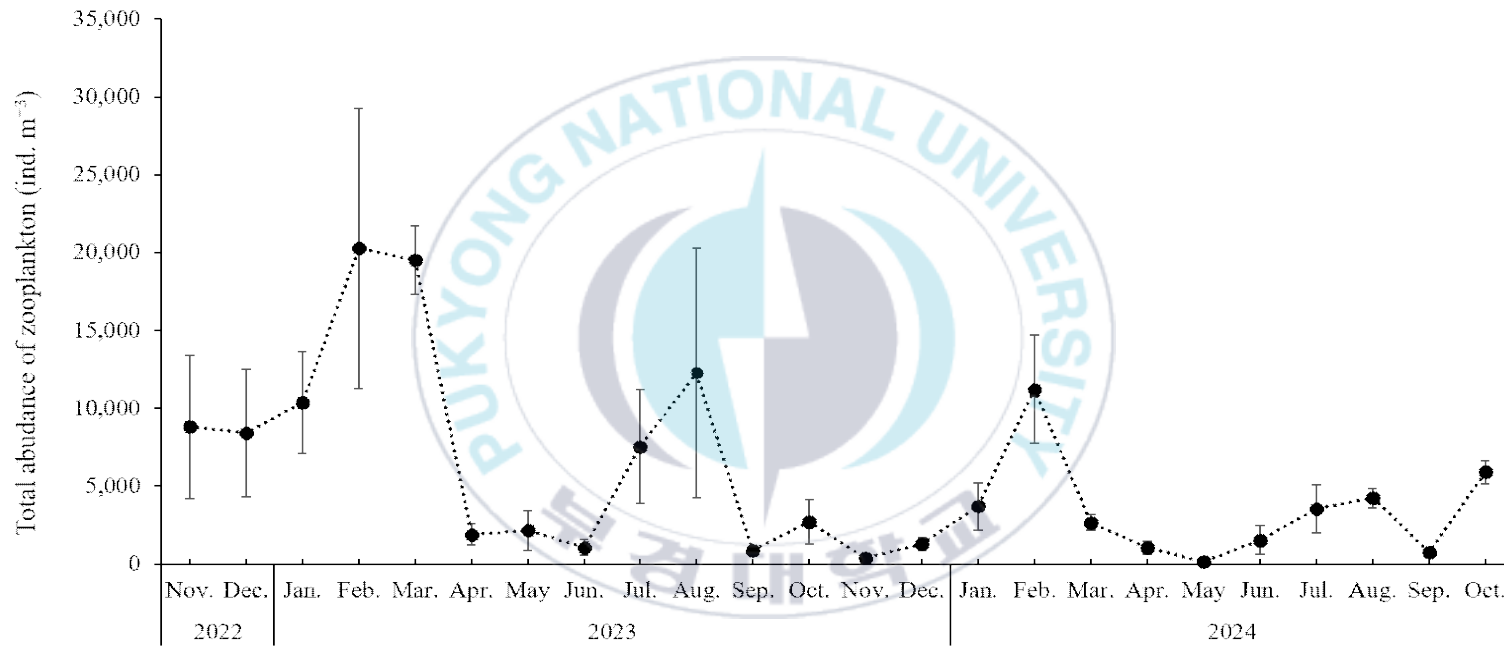


Fig. 2-3. Continued.

2.3.2. *Aurelia coerulea* 폴립 서식지

A. coerulea 폴립의 서식지를 탐색하기 위한 수중 조사대상 구조물은 방파제, 항구의 벽면, 조간대 바위, 소형 어선, 바지선 하부의 폰툰, 수하식 굴 양식장의 부표와 굴 패각을 대상으로 했다. 폴립은 항구 벽면과 조간대 바위를 제외한 모든 조사 대상 구조물에서 다양한 밀도로 발견되었다. 조사대상 구조물에는 유령명게(*Ciona* sp.), 말미잘류(Sea anemone), 해면류(Sponge), 관갯지렁이(*Hydroides* sp), 따개비 유생들이 혼합·부착되어 있었으며, 폴립은 부착생물 사이 빈 공간과 부착생물이 없는 곳에 주로 분포하고 있었다. 폴립은 10 cm x 10 cm당, 바지선 하부에는 152~205개체, 폰툰은 174~218개체, 소형어선 하부에는 100~142개체의 밀도로 분포하였다(Fig. 2-4). 그 중 폴립이 가장 밀집 분포해 있는 구조물은 굴 양식장으로, 특히 3년 이상된 굴 패각에서 밀집 분포하고 있었다. 폴립은 수하식 굴 패각과 패각이 겹쳐진 곳과 패각이 밑으로 향한 곳에 주로 분포해 있었으며, 굴 패각 전체에 균집을 이루고 있거나 일부에 밀집 분포해 있었다. 폴립 개체수는 10 cm 이상의 굴 패각 당 172~384개체로 비교적 높은 밀도가 나타났으나, 종묘 생산을 위한 부착기질로 사용되는 10 cm 가리비 패각에서는 패각 당 13~14개체의 폴립이 소량 분포해 있었다(Fig. 2-4). 폴립의 일부는 유령명게 표면에 80개체 이상 부착되어 있는 것도 관찰되었다(Fig. 2-4). 3~4월 부착된 폴립의 8~24%는 횡분열(strobilation)이 진행 중이었으며, 일부 폴립은 부유유생 방출을 끝낸 개체도 관찰되었다.

거제만에서 수집한 18개의 폴립에서 mtDCOI와 16S rRNA의 두 가지 유전자 마커를 사용해 총 36개의 새로운 부분 시퀀스를 성공적으로 얻었다. BLAST 검색 결과, 이러한 시퀀스는 NCBI 데이터 베이스의 *Aurelia coerulea* von Lendenfeld, (1884) (완전한 유전체 접근 번호: NC046792)와 가장 높은 유사성을 보였으며, mtCOI의 경우 99.53~99.88%, 16S rRNA의 경우 99.54~99.84%의 동일성 값을 보였다.

a)

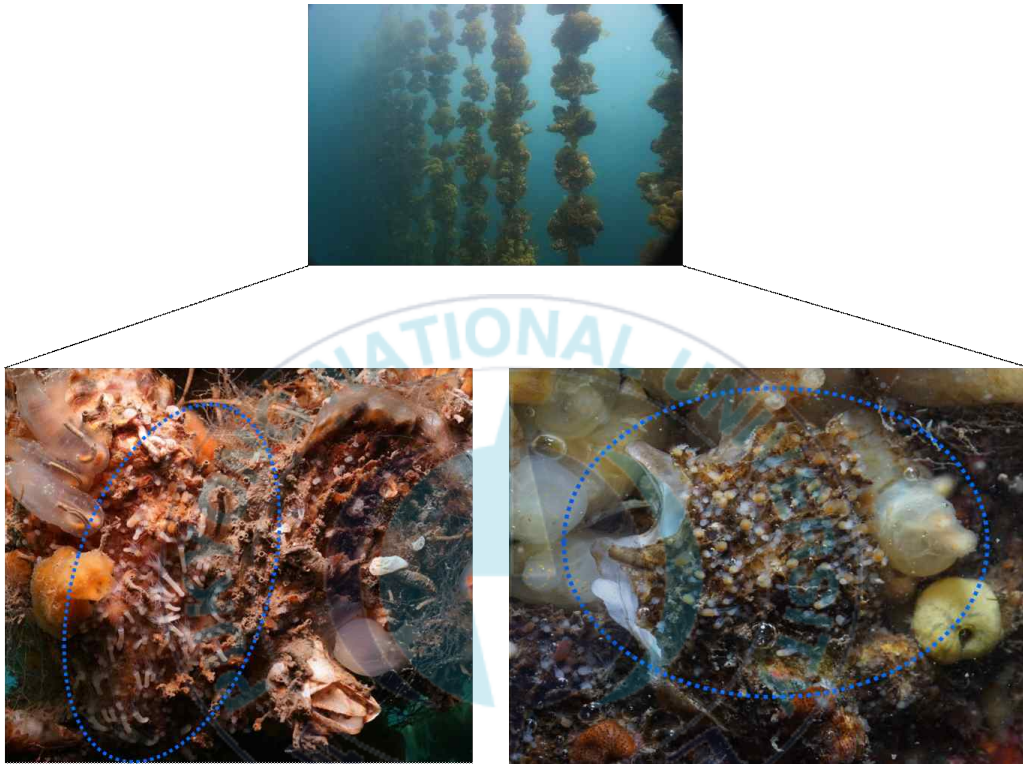
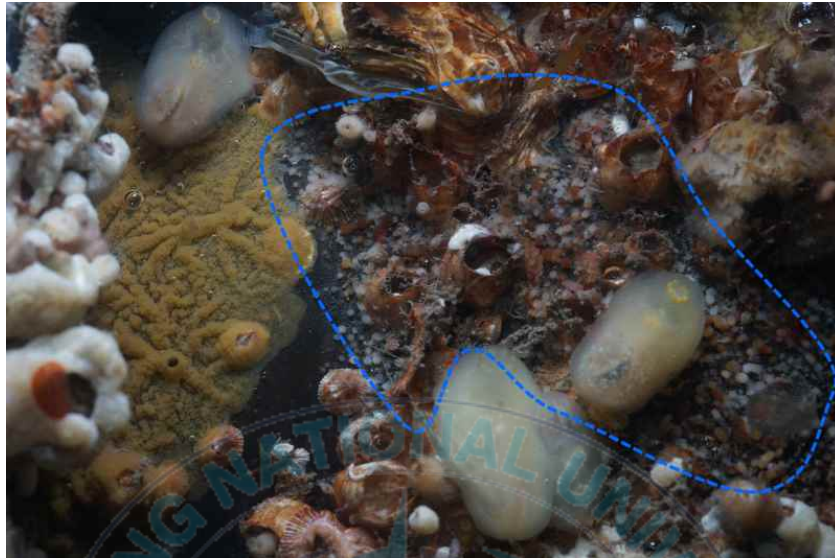


Fig. 2-4. *Aurelia coerulea* polyps residing on artificial structures. Polyps attached; (a) to submerged oyster farm, b) to the bottom of the barge, (c) to the underside of a pontoon, (d) to the lower part of a small vessel, (e) to the surface of *Ciona* sp. Blue circles indicate polyp.

b)



c)

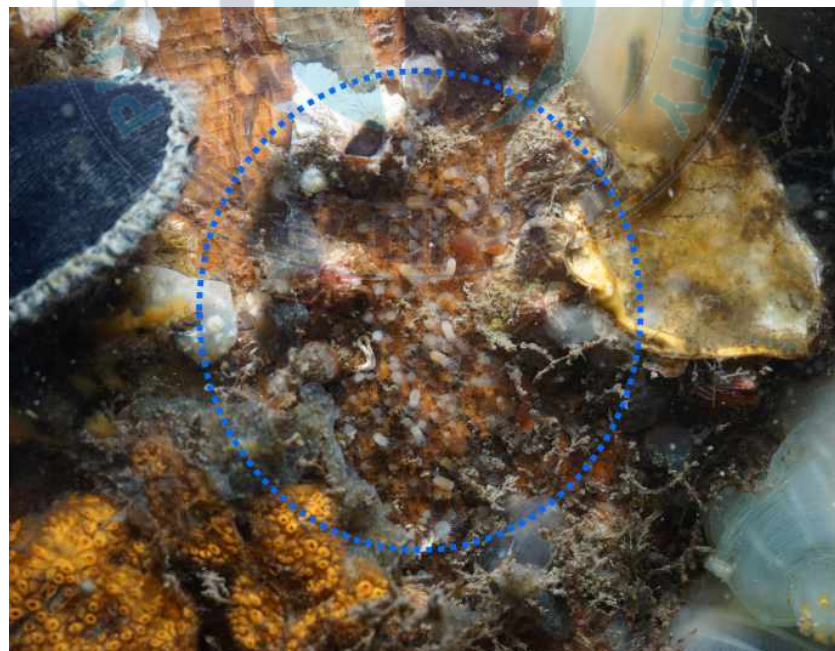


Fig. 2-4. Continued.

d)



e)



Fig. 2-4. Continued.

2.4. 고찰

2.4.1. *Aurelia coerulea* 서식 환경

지난 2010년 이후 본 연구해역인 거제만을 포함한 고수온기에 남해 동부해역에서는 매년 보름달물해파리 대량발생이 지속적으로 나타나고 있다. 보름달물해파리는 조석에 의한 혼합작용이 제한적인 반폐쇄 내만 해역에서 주로 서식하는 것으로 알려져 있으며(Lucas, 1996; Ishii and Bámstedt, 1998), 서식지의 수온, 염분, 먹이조건은 해파리와 폴립의 개체수 및 성장률 변동에 영향을 주는 환경요인들로 알려져 있다(Lucas and Williams, 1994; Xing et al, 2020). 환경요인 중 수온과 염분 변동은 해파리의 직접적인 생리적 대사작용과 간접적인 먹이 포식과 관련한 주요 조절요인이기 때문에 횡분열과 같은 무성생식에 영향을 준다고 알려져 있다(Ma and Purcell, 2005; Purcell, 2005). 또한 해파리 생활사 중 폴립과 부유유생 시기에 수온과 염분 조건이 적절할 경우 해파리 대량발생이 나타날 수 있어 수온과 염분 조건은 해파리 개체군의 발달과 생체량에 직접적인 영향을 미치게 된다(Purcell et al., 2007). 특히 수온은 폴립으로부터 횡분열(strobilation)의 주요한 원인이며(Holst, 2012), 염분과 함께 폴립의 위도 분포를 제한하고 해파리의 생리와 생태 속도를 결정한다(Willcox et al., 2008; Gambill and Peck, 2014). 연구해역에서 2023년 12월~2024년 2월 사이 수온은 2022~2023년의 동일 시기에 비해 평균 1.1°C 높았다. 이는 2023년에 비해 2024년에 보름달물해파리 폴립의 횡분열을 촉진시킬 수 있는 요인으로 작용할 수 있다. 기존 연구에서 수온 증가는 횡분열의 시기와 속도, 부유유생의 개체수를 증가시킬 수 있으며, 아울러 부유유생의 성장률 증가도 발생한다고 보고한 바 있다(Lucas, 2001; Fu et al., 2020).

*A. coerulea*를 포함한 *Aurelia* 속은 전 세계에 걸쳐 다양한 환경조건에서 서식한다고 알려져 있다(Lawley et al., 2021). 특히 *A. coerulea*는

한국을 포함한 중국, 일본, 대만 등 북서태평양 연안에서 출현하고 있는데(Scorrano et al., 2017), 기존 보고들을 종합해보면 *A. coerulea*의 서식 수온은 1~33.0℃이다(Table 2-1). 이번 연구기간 중 거제만의 수온 범위는 8.0~29.9℃로 기존 보고된 서식 수온 범위내에 포함되어 있다. 또한 거제만의 염분 변동은 하계 일부 시기를 제외하고 32.09±2.3의 일정한 분포를 보여 급격한 염분 변동에 따른 개체군 감소 등의 영향은 크지 않은 것으로 판단된다. 이상의 결과를 바탕으로 거제만의 물리적 환경요인은 *A. coerulea*의 서식과 대량발생에 비교적 적합한 해역이라고 판단할 수 있다.



Table 2-1. Habitat and occurrence patterns of *Aurelia* species across various regions

| Area | Species | Location | Water Temp. (°C) | Ephyra | | Medusa | | References |
|---------------|-------------------------|------------------------------|---------------------|------------------|-------|------------|-------------------------------------|-------------------------|
| | | | | Occu. (month) | Occu. | BD (cm) | Growth rate (day ⁻¹) | |
| East Asia | <i>Aurelia coerulea</i> | Geoje Bay, Korea | 8.8~29.4 | 2~4 | WY | 6~30 | -0.007~0.07 | This study |
| | | Maizuru Bay, Japan | 11~28 | 12~5 | WY | Nd | nd | Suzuki et al., 2019 |
| | | Tokyo Bay, Japan | 10~26 | 3~5 | WY | 30(max) | 0.07 | Omori et al., 1995 |
| | <i>A. aurita</i> | Tapong Bay, SW Taiwan | 17~33 | 12~4 | WY | 29.7(max) | 0.8** | Lo et al., 2008 |
| | | Inland Sea of Japan | 9.3~29.6 | 1~2 | 4~11 | 16.4~27.3 | 0.07 | Uye and Shimauchi, 2005 |
| | <i>A. aurita</i> sp.1 | Jiaozhou Bay, China | 4~27.4 | 5~6 | 7~9 | 16.8(max) | nd | Wang and Sun, 2015 |
| | | Lake Nakaumi, Japan | 3.2~30.7 | 12~4 | 6~11 | 10.4~17.1 | nd | Han et al., 2009 |
| Mediterranean | <i>A. aurita</i> sp. | Mikawa Bay, Japan | 8.3~26.5 | nd | 3~8 | 12~32.6 | 0.06~0.08 | Aoki et al., 2012 |
| | | Thau lagoon | 4.6~26.7 | 11~5 | 3~6 | 22.38(max) | 0.57~2.53** | Marques et al., 2015 |
| | | Berre lagoon, France | 4.5~25.6 | 11~4 | 1~5 | 17(max) | 1.57~2.22** | Marques et al., 2015 |
| | | Mijet Island (veliko Jezero) | 9.7~29.4 | nd | WY | 55(max) | nd | Benovic et al., 2000 |
| | | Bages-Sigean | 11.2~27.6 | nd | 5~8 | 31.9(max) | 2.66** | Marques et al., 2015 |

Table 2-1. continued

| Area | Species | Location | Water Temp (°C) | Ephyra | | Medusa | | References |
|-----------------------|-----------------------|---------------------------|--------------------|------------------|-------|------------|-------------------------------------|-----------------------------|
| | | | | Occu. (month) | Occu. | BD (cm) | Growth rate (day ⁻¹) | |
| Baltic sea | <i>A. aurita</i> | Kiel Bight, W. Baltic sea | nd | 11~8 | 4~11 | 44(max) | 0.18 | Möller, 1980 |
| Northeastern Atlantic | <i>A. aurita</i> | Gullmarfjord, Sweden | 1~14 | 10~5 | 4~6 | nd | 0.23 | Hernroth and Grondahl, 1983 |
| | | Horsea Lake, U.K | 5.5~23 | 12~6 | WY | 10.5(max) | -0.03~0.07 | Lucas, 1996 |
| | | Southampton Water, U.K | 4~21 | 2~5 | 4~6 | 2~15 | 0.02~4.8 | Lucas and Williams, 1994 |
| | | Vagsbopollen, Norway | 8~15.8 | nd | nd | 11.8(max) | 0.04~0.1 | Ishii and Båmstedt, 1998 |
| | | Kertinge Nor, Denmark | 2~22 | 2~3 | 4~8 | 22.3(max) | -0.09~0.17 | Møller and Riisgård, 2007 |
| Black sea | <i>A. aurita</i> | Black sea | 8~26 | 3~5 | WY | 1.2~43 | nd | Mutlu, 2001 |
| Northwestern Pacific | <i>A. aurita</i> sp.4 | Jellyfish Lake, Palau | 30~33 | WY | WY | 29(max) | nd | Hamner and Jenssen, 1974 |

* Abbreviations; Water Temp.; water temperature, Occu.; occurrence, BD; bell diameter, nd; no data, WY; whole year

** Growth rate unite: mm day⁻¹.

이전 연구에서 조사해역인 거제만의 식물플랑크톤 현존량 변동의 주요 특징은 동계와 하계 대증식이 발생하는 것이다. 일반적으로 우리나라를 비롯한 온대해역의 식물플랑크톤 현존량 변동의 가장 큰 특징은 춘계 대증식(Spring bloom)으로 알려져 있다(Choi, 1986). 그러나 2000년대 이후 서해와 남해 연안을 중심으로 계절별 식물플랑크톤 대증식 발생 시기가 춘계에서 동계와 하계로 변화하고 있다(Yoo et al., 2007). 기존 연구에 의하면 남해 연안의 동계 대증식은 낮은 수심, 조류와 북서 계절풍에 의한 활발한 수괴 혼합에 의한 영양염 공급 및 충분한 광조건 등으로 알려져 있다(Yoon, 2014). 또한 동계에는 낮은 수온으로 식물플랑크톤 성장이 억제될 수 있으나 최근 기후변화로 인한 수온 상승으로 식물플랑크톤의 성장률이 과거에 비해 높아질 수 있으므로 이러한 연안 수온 상승도 동계 대증식의 원인이 될 수 있을 것으로 판단된다. 반면 하계 남해 연안의 식물플랑크톤 대증식은 계절적 장마 이후 육상에서 유입되는 영양염 증가로 인해 발생하는 것으로 알려져(Lee and Baek, 2017), 거제만의 하계 대증식은 장마와 빈번한 강우로 인해 육상에서 유입되는 영양염류가 증가하면서 발생한 현상으로 판단된다. 이번 연구에서 제시된 영양염류의 월별 분포를 보면 하계 DIN이 농도가 다른 계절에 비해 상대적으로 높다. 또한 연구 기간 중 거제만의 평균적인 N:P ratio는 14.8로 질산염과 인산염이 동시에 식물플랑크톤 성장 제한요인으로 작용하고 있음을 보여준다. 이러한 근거를 통해 거제만의 하계 식물플랑크톤 대증식은 육상에서 유입된 다량의 영양염 증가로 인한 현상으로 판단되며, 이는 기존에 보고된 다른 연구 결과와 일치한다.

거제만의 중형동물플랑크톤 군집은 전체적으로 요각류의 우점율이 높았으며, 고수온기에 따개비 유생의 상대적 우점율이 다소 높아지는 경향을 보였다(Table 2-2). 동물플랑크톤의 월별 개체수 분포를 보면 식물플랑크톤 현존량 변동과 유사하게 동계와 하계에 비교적 많이 출현하고 있다. 연구기간 중 가장 많은 개체수가 나타나는 시기는 2월로 동일하였으며, 이러한 동계 동물플랑크톤 대량출현은 식물플랑크톤 동계

대증식 시기(12~1월)보다 약 1~2달 정도 늦게 나타나고 있다. 또한 2월 동물플랑크톤 최대 개체수 출현 이후 급격히 개체수 감소가 발생하는 것은 식물플랑크톤 동계 대증식 이후 비교적 낮게 유지되고 있는 식물플랑크톤 현존량에 의한 결과로 판단된다. 이는 피·포식 관계인 식물플랑크톤과 동물플랑크톤 사이에서 생물량 변동의 시간차(Time lag)에 의한 것으로 기존 연구 결과와 유사한 것으로 판단된다(Youn and Choi, 2003). 연구기간 중 2월에 동물플랑크톤 최대 개체수가 출현하고, 3월 이후 감소 추세가 발생하는 시기는 *A. coerulea*의 부유유생이 가장 많이 나타나는 시기와 일치한다. 이는 *A. coerulea*의 부유유생의 대량발생에 의한 출현으로 부유유생의 먹이원으로 이용되는 동물플랑크톤 생체량이 조절될 수 있음을 보여준다. 기존 연구에서도 *A. coerulea*의 높은 포식압은 같은 서식처를 공유하는 동물플랑크톤 생체량의 유의적 감소를 초래할 수 있다고 보고하였다(Uye and Shimauchi, 2005). 또한 거제만에서 *A. coerulea* 대량발생에 먹이조건인 동물플랑크톤의 생체량 변동이 중요한 제한요인임을 제시하는 것으로 판단된다. 이와 관련한 상세한 분석 결과는 4장에서 논의하고자 한다. 이전 연구에서는 섬모충류(Ciliates)과 요각류 노플리우스(copepod nauplius)와 같은 미세동물플랑크톤 (microzooplankton)이 다양한 생활단계에서 *A. coerulea*의 먹이원으로서 중요한 역할을 한다는 점을 강조했다(Kamiyama, 2018, 2023). 조사해역에서 동물플랑크톤 군집을 구성하는 최우점종은 연안성 요각류 *Acartia* spp. (동·춘계; *Acartia omorii*, 하·추계; *A. omorii*, *A. pacifica*, *A. ohtsukai*, *A. erythraea*)이며, 차우점종은 저수온기의 경우 기수성 요각류인 *Eurytemora pacifica*였으며 고수온기에는 따개비 유생이었다. 요각류 *Acartia* spp.는 *Paracalanus parvus* s.l.와 더불어 우리나라 전 해역에서 출현하며, 연안역이나 내만 해역에서 우점하는 종들로 알려져 있다(Moon et al., 2010; Jang et al., 2012). 특히 거제만에서 가장 많은 동물플랑크톤 개체수가 출현한 동계에 우점종인 *Acartia omorii*는 전체 동물플랑크톤 개체수의 50% 이상을 점유하였다(Table 2-2). 저수온기에 차우점한 *E. pacifica*는 기수성

요각류로 거제만 인근 소하천에서 유입되는 담수의 영향으로 출현하는 것으로 판단된다. 또한 이 종은 11~4월 사이에만 출현하고 있는데, 이는 기존 가막만에서 보고된 계절적인 분포 양상과 유사하다(Moon and Oh, 2021).



Table 2-2. Monthly mean abundance (ind.m⁻³) of zooplankton species in Geoje Bay

| Species | 2022 | | | | | | 2023 | | | | | | | |
|-----------------------------------|-------|-------|-------|--------|--------|-------|-------|------|-------|-------|------|-------|------|-------|
| | Month | | | | | | | | | | | | | |
| | Nov. | Dec. | Jan. | Feb. | Mar. | Apr. | May | Jun. | Jul. | Aug. | Sep. | Oct. | Nov. | Dec. |
| Calanoida | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Acartia</i> spp. | 8,131 | 7,961 | 6,826 | 10,176 | 13,058 | 1,768 | 1,221 | 457 | 5,558 | 8,984 | 564 | 1,756 | 398 | 1,151 |
| <i>Calanus sinicus</i> | 0 | 0 | 0 | 39 | 15 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| <i>Centropages abdominalis</i> | 0 | 0 | 8 | 23 | 0 | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Centropages</i> copepodites | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eurytemora pacifica</i> | 167 | 263 | 3,348 | 9,572 | 5,874 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 9 | 128 |
| <i>Paracalanus parvus</i> s.l. | 455 | 166 | 98 | 367 | 483 | 53 | 62 | 3 | 47 | 617 | 12 | 120 | 1 | 0 |
| <i>Parvocalanus crassirostris</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * | 0 |
| <i>Pseudodiaptomus</i> spp. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 15 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Labidocera euchaeta</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Labidocera</i> copepodite | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6 | 0 | * | 0 |
| Copepod nauplius | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * | 0 |
| Amphipoda | | | | | | | | | | | | | | |
| Unidentified Amphipods | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Table 2-2. continued

| Species | 2022 | | | | | | 2023 | | | | | | | |
|-------------------------------|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| | Month | | | | | | | | | | | | | |
| | Nov. | Dec. | Jan. | Feb. | Mar. | Apr. | May | Jun. | Jul. | Aug. | Sep. | Oct. | Nov. | Dec. |
| Cyclopoida | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Corycaeus affinis</i> | 0 | 6 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Oithona</i> spp. | 44 | 15 | 12 | 0 | 15 | 4 | 15 | 0 | 129 | 61 | 12 | 3 | 3 | 0 |
| <i>Oncaea</i> sp. | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Harpacticoida | | | | | | | | | | | | | | |
| Unidentified harpacticoids | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 |
| Chaetognatha | | | | | | | | | | | | | | |
| Sagittid spp. | 4 | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 0 | 0 | 0 | 4 | 5 | 1 | 0 |
| Copelata | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Oikopleura</i> sp. | 0 | 0 | 42 | 71 | 16 | 17 | 54 | 17 | 81 | 98 | 0 | 0 | * | * |
| Cladoceran | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Pseudevadne tergestina</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 191 | 12 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Penilia avirostris</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Podon leukartii</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 15 | 107 | 607 | 263 | 14 | 0 | 0 | 0 |

Table 2-2. continued

| Species | 2022 | | | | | | 2023 | | | | | | | |
|------------------------|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|-------|------|------|------|------|
| | Month | | | | | | | | | | | | | |
| | Nov. | Dec. | Jan. | Feb. | Mar. | Apr. | May | Jun. | Jul. | Aug. | Sep. | Oct. | Nov. | Dec. |
| Ostracoda | | | | | | | | | | | | | | |
| Unidentified ostracods | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Larvae | | | | | | | | | | | | | | |
| Bivalve larvae | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Calyptopis larvae | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 33 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| Cirriped larvae | 16 | 0 | 0 | 0 | 0 | 11 | 682 | 456 | 774 | 2,044 | 208 | 816 | * | 0 |
| Lucifera larvae | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Megalopa larvae | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 |
| Gastropod larvae | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * | 15 | 0 | 99 | 165 | 13 | 0 | 0 | 0 |
| Mysid larvae | 0 | 4 | 44 | 27 | 74 | 2 | 22 | 0 | 0 | 22 | 0 | 8 | 1 | 1 |
| Polypchaeta larvae | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 18 | 0 | 6 | 0 | 11 | 0 | 0 | * | 0 |
| Tadple larvae | 0 | 0 | 0 | 0 | 222 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Fish larvae | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Fish egg | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zoea larvae | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 3 | 54 | 4 | 16 | 0 | 0 | 0 | * | 1 |

Table 2-2. continued

| Species | 2024 | | | | | | | | | |
|-----------------------------------|-------|-------|-------|------|-----|-------|-------|-------|------|-------|
| | Month | | | | | | | | | |
| | Jan. | Feb. | Mar. | Apr. | May | Jun. | Jul. | Aug. | Sep. | Oct. |
| Calanoida | | | | | | | | | | |
| <i>Acartia</i> spp. | 2,176 | 4,603 | 1,690 | 424 | 92 | 1,474 | 3,064 | 2,062 | 671 | 4,807 |
| <i>Calanus sinicus</i> | 0 | 0 | * | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Centropages abdominalis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 12 | 0 |
| <i>Centropages copepodites</i> | 0 | 43 | * | 0 | 1 | 0 | 0 | 26 | 6 | 0 |
| <i>Eurytemora pacifica</i> | 1,342 | 6,553 | 857 | 342 | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Paracalanus parvus</i> s.l. | 0 | 2 | 5 | 2 | 1 | 1 | 24 | 29 | 14 | 44 |
| <i>Parvocalanus crassirostris</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6 | 2 | 0 |
| <i>Pseudodiaptomus</i> spp. | 0 | 0 | 0 | * | 0 | 0 | 24 | 0 | 4 | 0 |
| <i>Labidocera euchaeta</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Labidocera</i> copepodite | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Copepod Nauplius | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 5 |

Table 2-2. continued

| Species | 2024 | | | | | | | | | |
|-------------------------------|-------|------|------|------|-----|------|------|------|------|------|
| | Month | | | | | | | | | |
| | Jan. | Feb. | Mar. | Apr. | May | Jun. | Jul. | Aug. | Sep. | Oct. |
| Amphipoda | | | | | | | | | | |
| Unidentified amphipods | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Cyclopoida | | | | | | | | | | |
| <i>Corycaeus affinis</i> | 0 | 0 | 0 | * | 0 | 0 | 6 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Oithona</i> spp. | 0 | 0 | * | 1 | 1 | 0 | 0 | 17 | 4 | 67 |
| <i>Oncaea</i> sp. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Harpacticoida | | | | | | | | | | |
| Unidentified harpacticoids | 122 | 17 | 110 | 204 | 1 | 2 | 6 | 0 | 0 | 0 |
| Chaetognatha | | | | | | | | | | |
| Sagittid spp. | 0 | 0 | 0 | * | 0 | 0 | 13 | 146 | 3 | 0 |
| Copelata | | | | | | | | | | |
| <i>Oikopleura</i> sp. | 1 | 4 | * | 3 | 3 | 0 | 15 | 223 | 11 | 169 |
| Cladoceran | | | | | | | | | | |
| <i>Pseudevadne tergestina</i> | 0 | 0 | 2 | * | 0 | 0 | 0 | 308 | 0 | 0 |
| <i>Penilia avirostris</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 33 | 0 | 0 |
| <i>Podon leukartii</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Table 2-2. continued

| Species | 2024 | | | | | | | | | |
|------------------------|-------|------|------|------|-----|------|------|-------|------|------|
| | Month | | | | | | | | | |
| | Jan. | Feb. | Mar. | Apr. | May | Jun. | Jul. | Aug. | Sep. | Oct. |
| Ostracoda | | | | | | | | | | |
| Unidentified ostracods | 0 | 0 | 0 | * | * | 0 | 0 | 64 | 0 | 0 |
| Larvae | | | | | | | | | | |
| Bivalve larvae | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 12 | 0 | 0 | 4 | 0 |
| Calytopis larvae | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Cirriped larvae | 0 | 0 | 0 | 1 | 26 | 25 | 325 | 1,060 | 8 | 0 |
| Lucifera larvae | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 23 | 0 | 0 |
| Megalopa larvae | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Gastropod larvae | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 5 | 154 | 11 | 0 |
| Mysid larvae | 58 | 2 | 8 | 1 | 1 | 5 | 0 | 24 | 15 | 8 |
| Polypchaeta larvae | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 9 | 0 | 0 | 0 |
| Tadple larvae | 0 | 0 | 1 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Fish larvae | 1 | 6 | 0 | * | 0 | 6 | 2 | 24 | 1 | 0 |
| Fish egg | 2 | 0 | 0 | 2 | * | 4 | 10 | 17 | 0 | 0 |
| Zoea larvae | 0 | 0 | 2 | 29 | * | 7 | 18 | 29 | 5 | 0 |

* : 1 ind.m⁻³ 이하 값

2.4.2. *Aurelia coerulea* 폴립 서식지

*A. coerulea*는 우리나라 남해와 서해 연안에서 폴립이 자연 서식하고 있어 한국 자생종이다. 폴립은 다년생으로 무성생식을 통해 개체수를 증가시키고 횡분열을 통해 수많은 부유유생을 방출해 성체 메두사의 생체량을 결정하기 때문에(Purcell, 2007; Ishii and Katsukoshi, 2010; Robinson et al., 2013; Wang and Sun, 2015), 대량발생 원인 규명에 있어 폴립 서식지 연구는 매우 중요하다. 또한 폴립의 생태적 특징에 대한 정보는 해파리 발생 메커니즘을 파악하는데 필수적이다. 그러나 해파리 폴립은 크기가 매우 작고 반투명하여 육안으로 폴립을 식별하는 것이 어렵고, 넓은 해안이나 하구 환경에서 자생하는 폴립 군집을 찾는 것은 어려운 것으로 알려져 있다(Omori et al., 1995). 따라서 최근 연구는 eDNA 기술 등을 사용해 폴립 서식지를 식별하기도 한다(Morrissey et al., 2024). Toyokawa et al. (2011)은 정착한 폴립에서 방출된 부유유생은 물의 움직임에 의해 점차적으로 분산되기 때문에 부유유생이 발견되는 위치는 일반적으로 폴립 군집의 서식처로 판단했다.

이번 연구에서 부유유생이 대량발생하는 주변 환경에서 폴립이 부착하기 쉬운 경성 구조물 등을 대상으로 폴립의 서식지를 탐색하기 위한 수중조사를 수행했다. 폴립이 수 mm 이하로 작기 때문에 관찰이 용이한 횡분열 기간인 3~4월(12~16°C)에 조사를 수행하였다. 조사기간 중 폴립은 다양한 인공 구조물에서 발견되었으며, 주로 구조물들의 하부인 그늘진 곳에 산재 또는 패치(patch)를 이루어 다양한 형태로 분포하고 있었다. 대부분의 폴립은 부착생물 틈새와 굴 패각에 부착되어 있었으나, 일부 폴립은 부착생물인 유령멍게(*Ciona* sp.) 표면에도 서식하고 있는 경우도 관찰되었다(Fig. 2-4). 동일 시기 해양환경공단의 폴립 서식지 조사에서 경남 거제만 1,553 m² 면적에서 인공 구조물 23개를 대상으로 폴립의 서식 유무를 조사한 결과에서 양식장 및 바지선의 부표로 사용되는 수상 스티로폼 구조물 5개, 총 303 m² 면적에서 5.3 x 10⁶ 개체의 폴립을 발견한

바 있다(MOF, 2023). 이번 연구에서 발견된 *A. coerulea* 폴립 개체수와 해양환경공단에서 발견한 폴립의 개체수는 조사기간 중 발견된 폴립 일부의 추정치로, 거제만 전체에 분포해 있는 폴립의 개체수라고 단정할 수 없으나 이러한 결과는 대상해역에서 대규모 해파리 발생을 유발하기에 충분한 개체수라고 판단된다.

본 연구해역은 수하식 굴 양식장이 매우 많이 분포하고 있다. 이번 연구에서 폴립이 많이 발견된 수하식 굴 양식장은 수중에 굴이 매달린 구조로, 저서성 포식자가 접근하는 것이 제한되어 있다(Condon et al., 2014). 폴립의 포식자는 주로 복족류와 갑각류로 알려져 있는데(Takao et al., 2018), 수하식 굴 양식장은 저층 바닥에서 이격되어 수중에 부유하기 때문에 포식자로부터의 위협이 상대적으로 적어질 수 있다. 이러한 서식처 환경은 폴립 개체군 밀도를 크게 늘릴 수 있어 연구해역에서 굴 양식장이 폴립 형성과 발달에 중요한 기질을 제공한다.

양식 구조물은 저서단계의 폴립에 적절한 기질을 제공한다고 알려져 있다(Purcell et al., 2007). 대만 타푹만(Tapong Bay)에서 광범위한 굴과 어류 양식이 이루어진 시기에 *A. aurita*가 다량 출현 하였으나, 양식시설을 제거한 후에는 해파리 개체수가 급격히 감소하였다(Lo et al., 2008). 이는 양식업이 해파리 개체군에 미치는 영향을 확인할 수 있는 사례라고 판단된다. 또한 본 연구에서도 제시하였듯이 다수의 이전 연구와 유사하게 자연 상태에서 폴립은 이매패류 껍질의 수평 표면 그늘진 환경과 인공기질을 선호하였다(Pitt, 2000; Miyake et al., 2002; Holst and Jarms, 2007; Lo et al., 2008; Ishii and Katsukoshi, 2010; Toyokawa et al., 2011; Duarte et al., 2013). 이번 연구에서 폴립이 집중적으로 분포하는 수하식 굴 양식장의 패각 하부, 양식장 시설물의 하부 및 해양환경공단에서 탐색한 양식장의 스티로폼 구조물은 폴립이 서식하기에 적합한 그늘진 기질을 제공해 폴립의 서식하기에 유리한 환경이라 사료된다. 또한 이미 그늘진 서식지에 형성된 폴립을 대상으로 태양광이 폴립의 황분열에 미치는 영향에 대한 연구에서 많은 빛에 노출된 폴립은

황분열이 가속화되었다(Purcell et al., 2009). 그러므로 본 연구해역의 수하식 굴 양식장은 수중에 떠 있는 구조물로 굴 패각들의 넓은 표면적과 하부에 그늘진 공간에서 폴립이 무성생식을 통해 개체수를 늘리고, 저서에 있는 폴립에 비해 포식자로부터 안전하며, 황분열에 유리한 빛에 쉽게 영향을 받을 수 있는 환경으로 폴립의 최적의 서식지로 판단된다.

전 세계 이매패류(홍합, 가리비, 굴)와 해양 어류 양식은 최근 수십년 동안 지속적으로 증가했으며, 특히 아시아에서 급격히 증가하고 있다(Purcell et al., 2007). 이러한 양식업은 여러 가지 방식으로 해파리 개체군에 의도치 않게 긍정적인 영향을 미칠 수 있다. 또한 어류 양식장에서 사료용으로 먹이가 공급되면 주변 해역의 부영양화가 발생해 해파리 먹이인 동물플랑크톤 양이 증가하여 해파리에게 유리할 수 있다.

현재 세계 인구는 2050년까지 46% 증가할 것으로 예상되며, 인구 증가와 함께 해양에 대한 인간의 영향과 수요도 증가할 것이다(Purcell et al., 2007). 인공 구조물을 선호하는 해파리 폴립의 잠재적 서식지로는 양식시설 외 해저기둥, 하구의 부두 플랫폼, 부유식 도크, 선착장, 방파제, 해안 풍력 터빈을 지지하는 플랫폼, 교량, 도시 인공수로, 인공어초 등으로 모든 구조물들은 폴립이 서식할 수 있는 표면을 제공할 수 있다(Omori et al., 1995; Purcell et al., 2007; MOF, 2023). 해안 구조물 증가에 따른 폴립의 서식지 확산은 해파리 발생 원인으로 지적되고 있으며(Omori et al., 1995; Holst and Jarms, 2007; Duarte et al., 2013), 특히 플라스틱 기질에 잘 붙기 때문에(Tomaru et al., 2014) 최근 환경 문제로 제기되고 있는 해양쓰레기와 폐어구 등은 잠재적인 폴립의 서식지로 이용될 수 있기 때문에 폴립의 서식면적은 지속적으로 확대될 수 있을 것으로 사료된다.

Chapter 3. *Aurelia coerulea* 플라놀라의 생리·생태학적 특성

3.1. 서론

*A. coerulea*는 생활사에서 유성생식을 통해 성숙한 암컷은 섬모를 가진 플라놀라(planula) 유생을 육아낭(brood pouch)에서 성장시켜 방출한다 (Ishii and Takagi, 2003). 일반적으로 온대해역에서 플라놀라는 고수온기인 하계에서 추계 사이에 방출되며, 수중으로 방출된 플라놀라는 대사에너지가 고갈되면 짧게는 12시간에서 길게는 1주일 이내에 적절한 기질에 정착하는 것으로 알려져 있다(Lucas, 2001; Conley and Uye, 2015). 플라놀라는 해파리 생활사 중 초기단계로 가장 취약한 단계이며, 성체 메두사에 비해 외부 스트레스에 더 민감하다고 알려져 있다(Takao and Uye, 2018). 정착에 성공한 플라놀라의 변태로 형성된 폴립은 그 양에 따라 부유유생의 발생량이 결정되므로 플라놀라의 생존은 성체 메두사의 양을 결정하는 중요한 단계이며, *A. coerulea* 메두사 개체군의 크기에 영향을 미치는 중요한 성장단계로 제안되었다(Schneider, 1988; Holst and Jarms, 2007; Lucas et al., 2012). 따라서 해파리의 생활사 단계 중 플라놀라는 잠재적으로 해파리 번성을 일으킬 수 있는 폴립 개체군 가입에 직접적으로 기여하기 때문에 해파리 개체군 크기를 결정하는데 중요한 역할을 할 수 있다. 하지만 기존 연구들은 대부분 해파리의 생활사 단계 중 폴립과 성체 메두사를 대상으로 수행되었으며, *A. coerulea*의 플라놀라에 대한 연구는 소수에 불과하다(Webster and Lucas, 2012). 특히 *A. coerulea* 플라놀라의 환경요인(수온이나 염분)이 플라놀라의 생존과 정착에 어떤 영향을 미치는지 연구는 매우 부족하다.

플라놀라가 방출되는 단계에서 환경요인(수온, 염분, 빛, 용존산소)은 플라놀라의 생존과 정착 및 폴립 변태에 영향을 미칠 수 있다고 알려져

있다(Lucas et al., 2012). 기존 연구들에 의하면 수온은 플라놀라 생존과 정착 전 기간에 영향을 미치는 주요한 요인이다(Webster and Lucas, 2012; Gambill et al., 2018). 또한 플라놀라가 노출되는 환경조건은 개체군마다 다르며(Conley and Uye, 2015), 동아시아 연안해역에 서식하는 *A. coerulea*의 플라놀라는 계절적 변동이 큰 온대 해역에서 출현하여 다양한 환경조건에 노출될 수 있다.

본 연구에서는 *A. coerulea* 플라놀라의 생리적 특성을 분석하기 위해 현장조사와 실험실 실험을 병행하였고, 방출시기와 월별 크기 변동, 수온에 따른 부착 시간 등의 연구를 통해 거제만에서 플라놀라가 대량발생에 기여하는지에 대해 연구하고자 한다.

3.2. 재료 및 방법

3.2.1. 플라놀라 채취 및 처리

연구해역에서 플라놀라의 월별 크기 측정을 위해, 2022년 11월~2024년 10월까지 매달 무작위로 100개체 이상의 메두사를 채집하였다. 그 중 육안으로 플라놀라를 가진 성숙한 암컷 30개체 이상을 선별하여 각각의 암컷으로부터 수십개~수백개 플라놀라를 채취하였다. 채취방법은 암컷 메두사의 우산아래(subumbrella)의 구완(oral arm)에 있는 육아낭에 부착된 플라놀라를 여과해수(20 μm 필터)가 담긴 스퀴즈를 이용해서 약하게 흐르는 물로 50 μm 체로 걸러내어 채취했다. 채취한 플라놀라는 점액 제거를 위해 50 μm 체에 여과해수(20 μm 필터)로 헹군 후 중성 포르말린을 이용해 최종 농도가 5%가 되도록 고정하였다.

플라놀라의 크기 측정은 암컷 메두사 한 마리당 30개 이상의 포르말린에 고정된 플라놀라를 무작위로 뽑아내고, 실체현미경(Nikon DS-Ri2)에 장착된 디지털카메라로 촬영해 이미지 분석 소프트웨어(Nikon Instruments Inc. USA)를 이용해 종축과 횡축의 길이를 측정했다.

또한 플라놀라 일부는 폴립 형성률 실험에 사용하기 위해 살아있는 상태로 여과 해수(염분 30~32)에 담아 현장 수온을 유지해서 실험실로 옮겼고, 현장 수온과 동일한 수온을 유지하기 위해 인큐베이터에 보관하였다.

3.2.2. 수온에 따른 폴립 형성 실험

수온에 따른 폴립 형성 여부와 부착 시간 실험은 2022년 7~9월에 성숙한 암컷으로부터 채집한 플라놀라로 수행했다. 실험에 사용된 플라놀라 크기는 240~320 μm 의 범위였다. 실험은 염분 32의 여과 해수(20 μm 필터)가 담긴 사각 페트리디쉬(125 mm x 125 mm x 17.8 mm, 150 ml)를 사용했으며, 살아있는 플라놀라를 피펫을 이용해 무작위로 30개를 채취해 사용하였다. 수온 설정은 연구해역의 수온을 고려해 5 $^{\circ}\text{C}$ 간격으로 5개(5, 10, 15, 20, 25 $^{\circ}\text{C}$) 구간으로 나누어 설정하였고, 인큐베이터를 이용해 수행하였다. 각 실험은 동일 수온 3개씩 5개의 그룹으로, 3회 이상 반복하였다. 해수는 23일간 3일 간격으로 일부를 환수하였고, 폴립 형성률은 누적 폴립을 계수하였다.

3.2.3. 통계분석

모든 통계분석은 SPSS버전 17.0(SPSS Inc., Chicago, IL)을 사용해 수행되었으며, 유의수준은 $p < 0.05$ 로 설정되었다. ANOVA는 2022년 11월부터 2024년 10월까지 플라놀라 크기의 계절적 변화를 평가에 사용되었고, t-test는 플라놀라 크기와 수온과의 관계에 사용되었다.

3.3. 결과

3.3.1. 플라놀라의 생태학적 특성

거제만의 *A. coerulea*는 2022년 11월부터 2024년 10월까지 2024년 7월을 제외하고 연중 플라놀라를 보유하고 있다. 연구기간 동안 월별 플라놀라의 평균 크기는 198~540 μm 범위였으며, 플라놀라 크기의 전체 평균은 $304 \pm 36 \mu\text{m}$ 였다(Fig. 3-1).

계절에 따른 플라놀라 크기 차이를 파악하기 위한 ANOVA분석 결과(Table 3-1), 겨울철 플라놀라 크기가 봄~가을에 비해 유의하게 더 컸으며($F((3, 19)) = 6.33, p=0.003$), 겨울철 플라놀라 크기가 평균적으로 더 컸다($p<0.05$). 또한 수온별 플라놀라 크기 차이를 확인하기 위해 t-test를 진행했다. 먼저 저수온과 나머지 수온 그룹 간 분산이 동일한 지 여부를 확인하기 위해 등분산성 검정(Levene's Test)을 진행한 결과 $F=0.538, p=0.475$ 으로 p 값이 0.05보다 커서 두 그룹간 분산이 동일하여 t-검정을 수행한 결과(Table 3-2), $t(18)=-2.24, p=0.042$ 으로 저수온과 고수온의 플라놀라 크기 차이는 저수온에서 유의하게 더 큰 것으로 나타났다(t-test, $p<0.05$).

해파리의 크기와 상관없이 암컷 메두사는 플라놀라를 보유하고 있었고, 플라놀라를 보유한 해파리의 평균 크기는 145 mm이며, 플라놀라를 보유한 가장 작은 개체는 60 mm, 최대 크기는 300 mm로 다양하였다(Table 3-3).

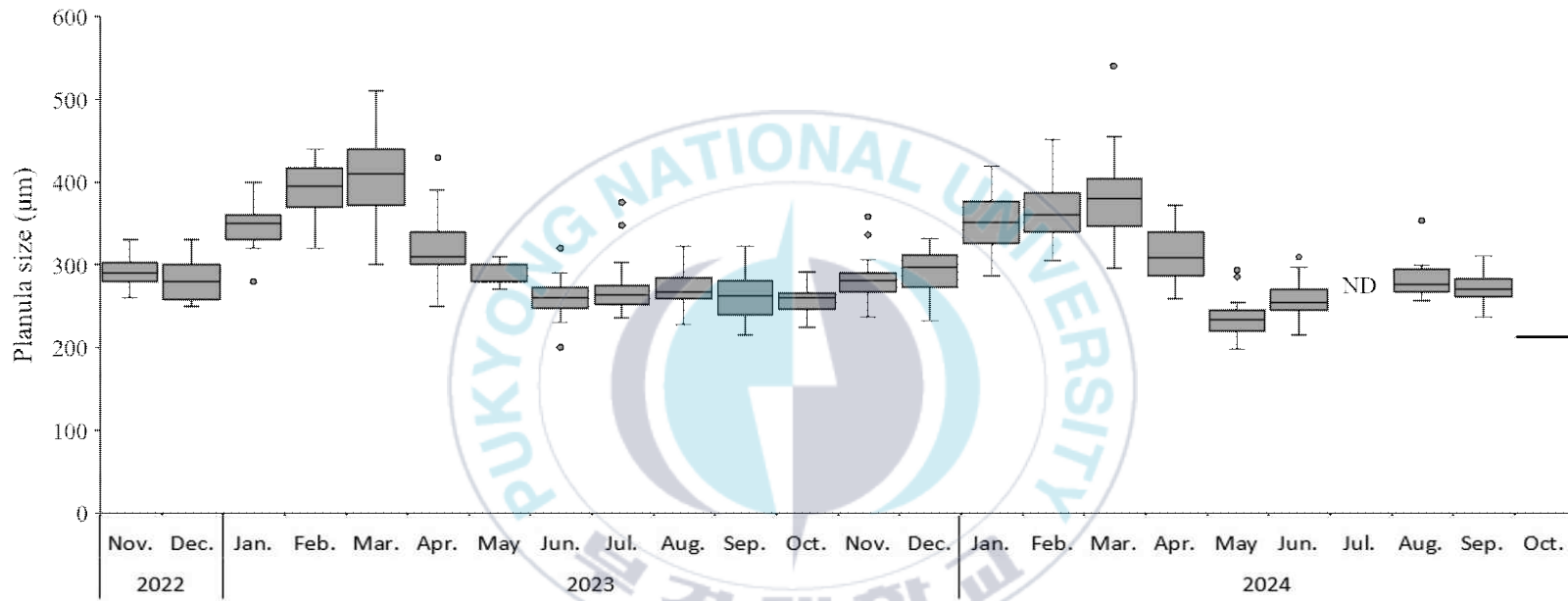


Fig. 3-1. Size distribution of *Aurelia coerulea* planulae. The boxplots represent the median (line within the box), interquartile range (IQR; box), and potential outliers (points outside the whiskers) of planulae size (μm). The whiskers extend to the lowest and highest values within 1.5 times the IQR from the lower and upper quartiles. ND is no data.

Table 3-1. One-way ANOVA results for seasonal changes in planulae size

| | SS | <i>df</i> | MS | <i>F</i> | <i>p</i> |
|-----------|-----------|-----------|------------|----------|----------|
| Between G | 325,800 | 3 | 108,600.0 | 6.33 | 0.003 |
| Within G | 2,120,400 | 19 | 111,058.95 | | |
| Total | 2,446,200 | 22 | | | |

*SS; Sum of Squares, MS; Mean Square

Table 3-2. T-test results for water temperature and planulae size

| Water Temp. type | N | Mean | SD | SE | t | <i>df</i> | <i>p</i> |
|-------------------------|----|--------|-------|-------|-------|-----------|----------|
| Low T (8~12°C) | 5 | 408 | 46.57 | 20.86 | -2.24 | 18 | 0.042 |
| Etc. T (12.5~29.9°C) | 15 | 349.67 | 56.14 | 18.71 | | | |

*Water Temp.; Water Temperature, SD; Standard deviation, SE; Standard error

Table 3-3. Monthly average planulae size and size range of *Aurelia coerulea*

| Date | Water Tem. | <i>n</i> | Planulae size | <i>A. coerulea</i> |
|------|------------|----------|-----------------|--------------------|
| | (°C) | | (mean ± SD, μm) | size range (mm) |
| 2022 | Nov. | 30 | 291±19.4 | 80~150 |
| | Dec. | 18 | 282±24 | 60~180 |
| 2023 | Jan. | 13 | 348±32 | 100~200 |
| | Feb. | 20 | 391±33 | 100~200 |
| | Mar. | 30 | 403±49 | 120~250 |
| | Apr. | 30 | 321±37 | 110~300 |
| | May | 30 | 286±12 | 110~170 |
| | Jun. | 30 | 258±22.2 | 100~180 |
| | Jul. | 16 | 274±38 | 100~170 |
| | Aug. | 29 | 271±20 | 130~230 |
| | Sep. | 30 | 261±27 | 120~210 |
| | Oct. | 30 | 260±16 | 120~190 |
| | Nov. | 30 | 280±24 | 80~190 |
| | Dec. | 30 | 290±25 | 110~170 |
| 2024 | Jan. | 30 | 350±33 | 90~200 |
| | Feb. | 30 | 370±380 | 80~190 |
| | Mar. | 31 | 380±49 | 80~180 |
| | Apr. | 30 | 310±31 | 110~220 |
| | May | 22 | 230±23 | 100~180 |
| | Jun. | 23 | 260±21 | 100~180 |
| | Jul. | nd | nd | nd |
| | Aug. | 12 | 280±26 | 120~170 |
| | Sep. | 30 | 270±15 | 95~180 |
| | Oct. | 1 | 210 | 115 |

* Water Tem.; Water Temperature

3.3.2. 수온에 따른 폴립 형성률

폴립 형성은 플라눌라가 유영 후 플레이트에 안착 후 1일 이내 타원형 모양으로 형태가 변하고 입이 형성되었다(Fig. 3-2 a-c). 15~25℃에서는 2일 이내 측수가 8~16개의 폴립을 형성하였다. 5℃에서는 측수가 6개 이내인 폴립이 형성되거나, 일부 폴립은 측수가 형성되지 않는 비정상적인 형태의 폴립이 관찰되었다(Fig. 3-3 d-f). 실험 기간동안 25℃에서는 16일차, 20℃는 13일차에 무성생식을 위한 스톨론(stolon)이 형성되기 시작했고, 그 외 그룹에서는 스톨론은 형성되지 않았다(Fig. 3-3 b).

플라눌라에서 누적 폴립 형성률은 15, 20, 25℃에서는 5일 이내, 10℃는 7일 이내 50% 이상 폴립을 형성했다. 5℃에서는 실험 종료인 23일 이후까지 32.2±9.1%의 폴립 형성률을 보였다. 특히 15℃는 2일 이내 55.6±5.9%가 형성되었고, 20℃는 3일 이내 71.1±4.8%의 폴립 형성률을 보였다(Fig. 3-4). 5℃에서는 19일 쯤까지 살아있던 플라눌라 일부가 폴립에 먹히는 모습이 관찰되었고(Fig. 3-3 a), 19일 이후 움직임이 없어졌으며 폴립을 형성하지 못한 플라눌라는 사망한 것으로 간주했다. 실험 종료 23일째까지 25℃에서 최종 누적 폴립 형성률이 94.4%로 가장 높았다(Fig. 3-4).

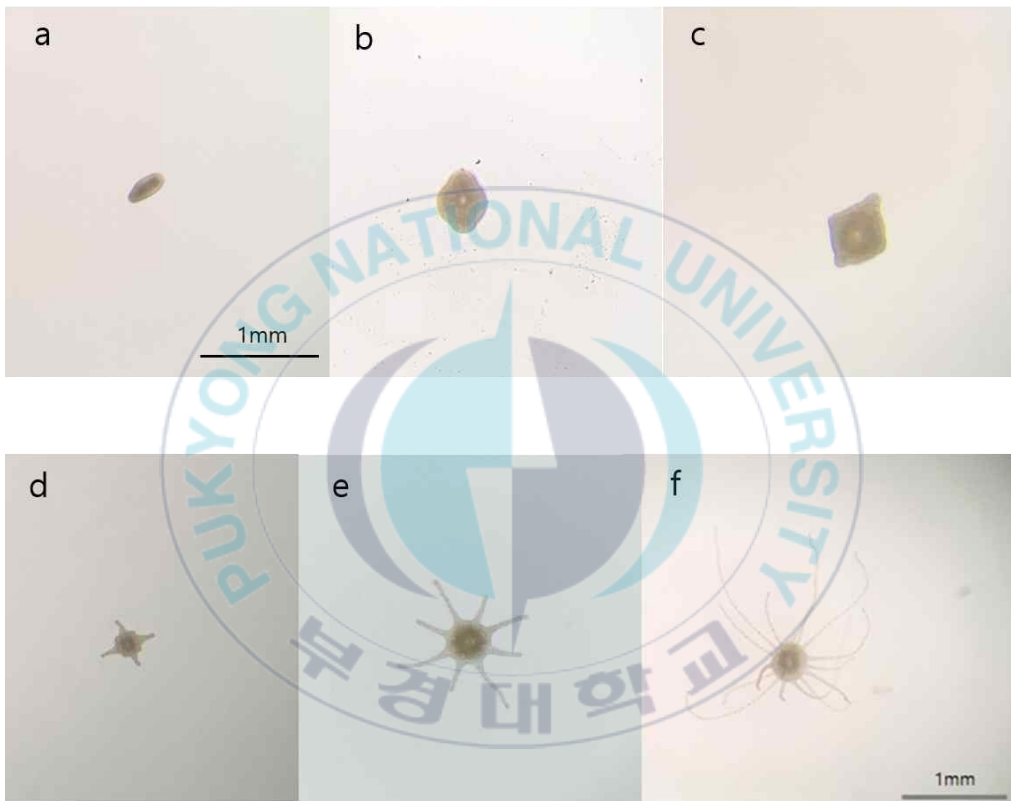


Fig. 3-2. Polyp formation process from planula; a) planula, b) after settling on the plate, polyp formation begins, c) before tentacle formation, d) formation of 4 tentacles, e) forming 8 tentacles, f) complete polyp formation.



Fig. 3-3. Predatory process and asexual reproduction of formed polyp;
a) polyp predation on planulae, b) stolon.

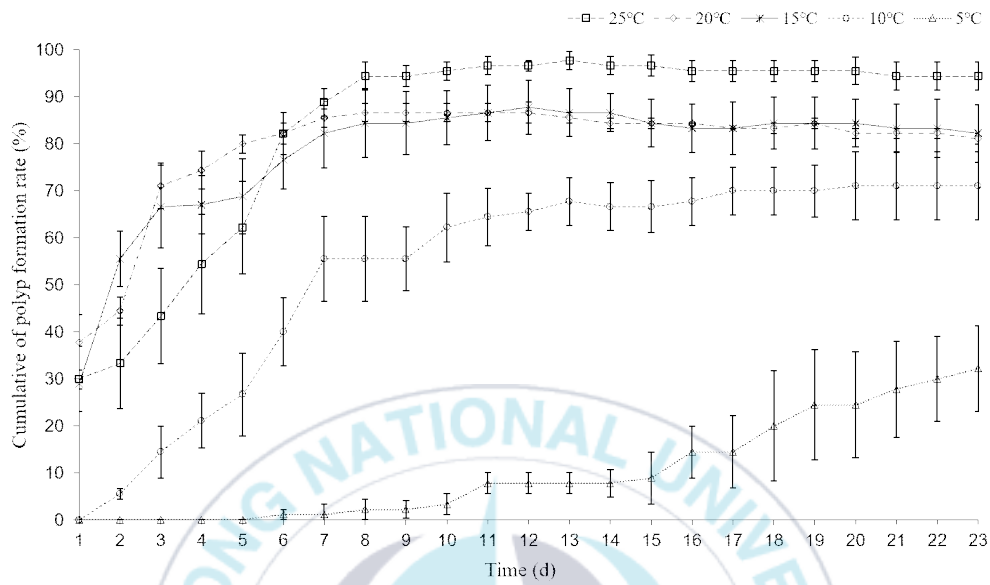


Fig. 3-4. Cumulative polyp formation rate (%) for *Aurelia coerulea* planulae at water temperatures ranging from 5°C to 25°C. Error bars indicate standard deviation.

3.4. 고찰

거제만의 *A. coerulea*의 가장 중요한 생리적 특징은 연중 출현하는 해파리가 지속적으로 플라눌라를 체내에 보유하고 연중 산란한다는 것이다. 연중산란은 연구기간인 24개월간 동물플랑크톤 고정시료에서 플라눌라가 매달 확인되어 연중산란으로 판단했다. 온대해역에서 *Aurelia*속의 해파리들은 일반적으로 하계에 성장해 산란시기인 추계에 한정적으로 플라눌라를 방출하는데, 거제만 *A. coerulea*는 연중 플라눌라를 보유하고 방출하고 있었다. 2024년 7월에는 플라눌라를 가진 개체를 확보하지 못했지만, 2022년 11월~2024년 10월까지 조사한 동물플랑크톤 포르말린 고정시료에서 산란된 플라눌라를 관찰할 수 있었다.

연구해역에서 매월 메두사가 보유한 플라눌라의 평균 크기는 198~540 μm 로 *Aurelia* sp. 플라눌라 평균 크기인 200~300 μm (Kakinuma, 1975) 보다 비교적 큰 것으로 나타났다. 특히 2023년과 2024년 수온이 낮은 1~3월의 플라눌라 크기는 280~540 μm 로 유의하게 증가하였으며(t-test, $p < 0.05$) 일반적인 크기보다 약 2배 정도 컸다.

이전 연구에서 크기가 큰($< 700 \mu\text{m}$) 플라눌라가 일본 Urazoko Bay와 Maizuru Bay에서 폴립 단계를 생략하고 부유유생으로 직접 발달한 사례가 있다(Yasuda, 1975; Suzuki et al., 2019). 본 연구 수행 전, 플라눌라의 직접발달 여부를 확인하기 위해 2023년 1~3월 채취한 크기가 비교적 큰($< 300 \mu\text{m}$) 플라눌라로 현장수온을 유지하여 실험을 3회 이상 진행했지만 모두 폴립을 형성했고(unpublished data), 5~25°C의 수온 구간에서 수행한 실험에서도 플라눌라는 수온에 상관없이 부유유생으로 직접발달 하지 않았다. 그러므로 거제만의 플라눌라는 크기와 수온과 관계없이 모두 폴립을 형성해, 직접 발달은 확인할 수 없었다.

Aurelia 속 플라눌라는 비섭식성인 난황영양성(lecithotrophic)으로 에너지가 고갈되기 전 정착하지 못하면 자연사하게 되며(Grondahl, 1989; Lucas et al., 2012; Conley and Uye, 2015), *A. aurita*의 플라눌라가 가진

유기물은 자연에서 사망률을 줄이고 정착을 촉진하기 위해 사용된다고 보고했다(Schneider, 1988). 해양 무척추동물을 대상으로 한 연구에서 수온과 알의 크기는 음의 상관관계로 알 크기는 온도가 증가함에 따라 감소했고(Thatje and Hall, 2016), 남극해역의 십각목(Decapoda) *Cancer setosus*에서 난황영양성 유생은 저온에서 크기가 더 컸으며, 단기간에 발달을 촉진할 수 있다고 했다(Weiss et al., 2010). 이전의 연구와 같이 거제만의 플라놀라도 생존을 위해 낮은 수온 상태에서 장기간 낮은 대사율과 많은 양의 에너지를 축적해 크기가 크며, 이러한 적응 전략을 통해 저수온기에서 생존 가능성을 높였을 것으로 판단된다. 또한 에너지가 충분히 저장된 크기가 큰 플라놀라는 정착 과정에서 사망률이 낮고 건강한 폴립을 형성해 다음해 메두사 개체군의 크기에 영향을 줄 것으로 사료된다. 플라놀라는 먹이를 섭식하지 않기 때문에 일반 동물플랑크톤과 같이 활발하게 먹이를 섭식하는 동물보다 신진대사율이 상대적으로 낮고, 적은 양의 단백질로 자신의 체내 저장산물을 이화시킨다(Schneider and Weisse, 1985). 겨울에 크기가 큰 플라놀라는 에너지 저장이 크기 때문에 수명이 더 길어 폴립으로 부착할 시간을 확보할 수 있을 것으로 판단된다. 이는 저온에서 낮은 대사율로 인한 암컷의 장기간 성장은 난황 형성에 할당할 수 있는 이용 가능한 에너지 비율을 증가시키기 때문으로 볼 수 있다(Shedder, 1996).

이번 실험에서 저온에서 장기간 생존한 플라놀라는 Lucas et al. (2012)이 보고한 플라놀라의 정착과 폴립으로 변태하는데 걸리는 시간은 저온에서 더 길다고 한 결과와 일치한다. 또한 *A. aurita* 플라놀라는 약 20°C에서의 대사율 측정 결과에서 최대 생존기간은 10일 이상으로 보고했으며, 아울러 수온이 낮을수록 신진대사 요구량이 감소하고 최대 생존 기간이 길어질 수 있음을 제시했다(Schneider and Weisse, 1985). 본 연구 결과에서도 5°C에서 19일째까지 생존한 플라놀라는 신진대사를 낮춰 장기간 생존했을 것으로 추정되며, 연구해역에서 최저 수온은 이보다 3°C 높은 8°C로 실험 수온 5°C에 비해 더 높은 환경이다. 겨울철 산란한

플라눌라는 폴립이 형성되기 충분한 조건으로 저온에서도 연중 재가입이 충분할 것으로 판단된다. 하지만 이는 포식자가 배제된 안정된 환경으로 자연상태에서는 포식자에 의해 일부는 포식될 수 있음을 고려해야 할 것이다.

본 실험에서는 20℃와 비교적 수온이 높은 25℃에서는 24시간 이내 30% 이상 빠르게 폴립 형성을 시작했다. 또한 실험 13일 차 이후 스톨론이 관찰되었다. 스톨론은 폴립의 기저부에서 확장되어 근처 기질에 부착되어 폴립을 형성하는(Lucas et al., 2012) 무성생식 중 하나로 20℃에서는 13일 차에 25℃에서는 16일 차에 무성생식이 시작되었다.

이번 실험에서 저수온에서 플라눌라의 일부 사망은 폴립에 의한 것으로 폴립이 플라눌라를 포식하는 것은 이전 실험실 실험을 바탕으로 한 연구에서 약 20%의 플라눌라가 이미 형성된 폴립에 의해 섭식될 수 있다고 했다(Gröndahl, 1988). 먹이가 부족한 환경에서 폴립은 플라눌라를 섭식할 수 있음을 이번 실험을 통해 확인했다. 자연에서 플라눌라 단계에서 사망률은 여과식자들에 의한 포식과 적합한 기질에 부착하지 못하는 자연사망이 대부분으로 플라눌라 단계에서 충분한 생존을 확보하기 위해서는 부착 전 체류 시간이 짧아야 생존율이 높아질 수 있다(Schneider and Weisse, 1985). 높은 수온에서 플라눌라의 빠른 정착은 폴립 가입률을 높일 수 있을 것으로 추정된다. 그러나 높은 수온은 강장동물(산호)의 유생 발달과정에서 기능적 효소와 단백질을 손상 시킬 수 있고(Negri et al., 2007), 지나치게 높은 수온(27℃ 이상) 상승은 해파리의 플라눌라 발달, 생존, 정착에 부정적인 영향을 미칠 수 있다(Dong et al., 2018).

이번 연구결과에서 플라눌라는 수온이 높은 시기에 빠른 정착으로 폴립을 형성하고, 수온이 낮은 시기에는 많은 에너지를 보유해 수명을 연장시킬 수 있는 크기가 큰 플라눌라를 방출해 정착 성공률을 높인 것으로 판단된다. 그러나 최근 이상기후 등에 의한 하계의 극단적인 고수온은 오히려 플라눌라의 폴립 가입에 부정적인 영향을 줄 수 있을 것으로 판단된다. 거제해역의 *A. coerulea*는 주 산란 시기인 추계에 매우

높은 수온(최대 29.9℃)이 유지되면서 이 시기 춘계 개체군이 성장해 산란한 플라놀라의 폴립 정착률은 상대적으로 낮을 것으로 예상된다. 따라서 겨울에 생존한 개체들이 다음해까지 이어지는 개체군인 월동 개체군에 의해 겨울철~초여름 사이에 방출된 플라놀라의 생존율이 전체 해파리 개체군의 양적 크기를 조절하는데 중요한 생리적 요인인 것으로 판단된다.



Chapter 4. *Aurelia coerulea* 개체군 특성

4.1. 서론

A. coerulea 개체군의 생물량과 발달 정도는 계절적으로 크게 변동한다. 이러한 개체군 변동은 주로 환경요인의 다양한 변수에 의해 해역에 따라 차이가 나며, 이러한 환경요인은 해파리 발생량과 유체의 출현 시기 등에 영향을 끼친다. 주요 환경요인으로는 수온, 먹이 가용성, 빛의 강도, 다양한 화학물질이 해파리의 성장, 성숙시기 및 횡분열 시작과 정도에 영향을 미치는 것으로 알려져 있으며(Palmén, 1945; Thiel, 1962; Spangenberg, 1968; Hernroth and Grondahl, 1983), 해파리 대량 발생은 이처럼 다양한 환경요인에 의한 복합적인 작용으로 발생한다고 알려져 있다.

수온은 해파리 개체군의 발달에 영향을 주는 환경요인 중 가장 대표적인 요인이며, *Aurelia* 속에 속하는 종들은 전 세계적으로 출현 해역이 광범위하기 때문에 노출되는 수온 범위도 상대적으로 넓다. 많은 온대 해역에서 해파리 부유유생은 봄에 방출되나(Lucas, 1996), 수에즈 운하의 개체군 중 일부 개체군은 겨울철 최저 수온에 도달하면 횡분열에 의해 부유유생이 방출된다(El-Serehy and Al-Rasheid, 2011). 또한 겨울철 저수온 유지 기간과 수온의 차이로 인해 부유유생 발생 시기의 연도별 변동이 큰 폭으로 발생한다(Loveridge et al., 2021).

이전 연구에서 수온과 더불어 먹이 가용성은 *Aurelia* 속의 저서 폴립 및 메두사 생활단계에 모두 영향을 미치며 먹이 가용성에 따라 해마다 해파리의 양적 변동을 조절하는 밀도 의존적 메커니즘이 제시된 바 있다(Schneider and Behrends, 1994). 메두사의 크기와 성장률, 메두사와 폴립의 건강도에 중요한 요인으로 먹이를 제한 없이 섭식한 개체는 몸체 크기와 비례해 산란량이 증가한다. 이는 해파리의 주요 먹이인 동물플랑크톤 생체량과 *Aurelia* 속의 성장 사이에 밀접한 관계가 있음을

의미한다(Olesen et al., 1994; Lucas, 1996). 먹이 공급 조건이 좋지 않으면 생식률 감소로 인해 개체군 성장이 급격히 감소할 뿐만 아니라 생식 방법도 변경된다(Han and Uye, 2010; Schiariti et al., 2014). 또한 먹이 가용성에 따라 성체의 최대 크기가 결정된다(Ishii and Bamstedt, 1998). 풍부한 양의 동물플랑크톤은 해파리의 크기 증가는 물론 성장의 주요 요인이며(Marques et al., 2015), 수온은 제한적인 먹이 조건이 아닌 경우 매두사의 성장률에 영향을 미칠 수 있다(Hansson, 1997).

본 연구에서는 수온과 먹이 조건이 *A. coerulea* 발생량과 성장에 미치는 영향을 규명하기 위하여 수온에 따른 발생과 먹이 가용성에 따른 성장률을 현장조사를 통해 파악했다.

4.2. 재료 및 방법

4.2.1. 현장 조사 및 성장률

연구해역에서 *A. coerulea* 개체군 특성 조사를 위해, 2022년 11월~2024년 10월까지 매월 30일 간격으로 해파리 출현량을 조사하였다. 정량적 출현량 조사는 직경 60 cm, 망목 200 μm 인 원추형 네트에 유량계(model 2030R, General Oceanics, Inc, Miami Florida)를 부착하고 소형 선박을 이용해 약 2 노트의 선속을 유지하면서 3~5분 동안 저층에서 표층까지 경사 채집했다. 채집한 성체 해파리는 현장에서 계수하고, 부유유생 시료는 5% 중성 포르말린으로 고정하여 실체현미경(Nikon DS-Ri2 camera, 16 MP)을 이용하여 계수하였다. 출현량은 ind.m^{-3} 으로 표시했으며, 발달단계별 해파리는 부유유생(우산 직경<10 mm)과 유체(우산 직경<30 mm), 성체(우산 직경>30 mm)로 구분했다.

또한 매월 해파리의 크기-빈도 분포와 성장률 측정을 위해, 매월 30일 간격으로 소형 어선과 바지선에서 핸드네트를 이용하여 무작위로 100개체 이상의 해파리를 채집하였다. 해파리는 자(scale bar)를 이용하여 우산

직경(mm)을 측정하였고, 습중량(g)은 저울을 이용해 현장에서 측정하였다. 해파리는 크기가 유사하더라도 개체별 습중량의 차이가 발생할 수 있기 때문에 크기-습중량 회귀분석에 사용되는 해파리의 크기와 습중량 값은 우산 직경 5 mm 구간의 평균값을 사용해 계산했다. 성장률은 해파리 평균 체장을 이용해 Toyokawa et al. (2000)의 방법에 따라 계산하였으며, 식은 다음과 같다.

$$G=(\ln W_{i+t} - \ln W_t)/t$$

성장률(G)은 d^{-1} 로 표시하고, W는 습중량(g), t는 두 채집 시기 사이의 기간(일)이고, W_i 는 i 일과 $i+t$ 일의 평균 직경으로부터 추정된 메두사의 습중량이다.

4.2.2. 데이터 분석

검정력 회귀분석은 *A. coerulea* 표본의 습중량과 해당 종 직경 간의 관계를 평가하는데 사용했고, 환경인자와 해파리 단계별 출현 관계를 파악하기 위해 정준상관분석(Canonical Correlation Analysis)을 수행하였다.

4.3. 결과

4.3.1. 월별 *Aurelia coerulea* 출현 밀도

연구기간 동안 거제만에서 *A. coerulea*의 연중 월 평균 출현 밀도는 2023년은 0.06~9.80 ind.m⁻³, 2024년은 0.01~13.83 ind.m⁻³으로 4월에 가장 높았고, 10~11월에는 비교적 낮았다. 부유유생 개체수가 가장 많은 3월 기준 2023년 5.89 ind.m⁻³에 비해 2024년 12.12 ind.m⁻³로 2배 이상 출현 밀도가 높았다. 부유유생은 2024년이 2023년에 비해 한 달 빠른 1월부터 4월까지 지속적으로 관찰 되었다. 유체 출현량은 2023년은 1.32~6.22 ind.m⁻³, 2024년은 0.04~4.40 ind.m⁻³로 2023년이 높았으며, 5월 성체 메두사는 2023년 5.7±9.32 ind.m⁻³, 2024년은 5.33±9.24 ind.m⁻³로 유사한 수준으로 출현했다(Fig. 4-1).

부유유생의 주요 발생 시기는 2~4월이었으며, 2024년의 경우 부유유생 발생량에 비해 성체 출현량이 낮았고, 연구기간인 2022년 11월부터 2024년 10월까지 성체 메두사는 매달 지속적으로 출현하였다(Fig. 4-1).

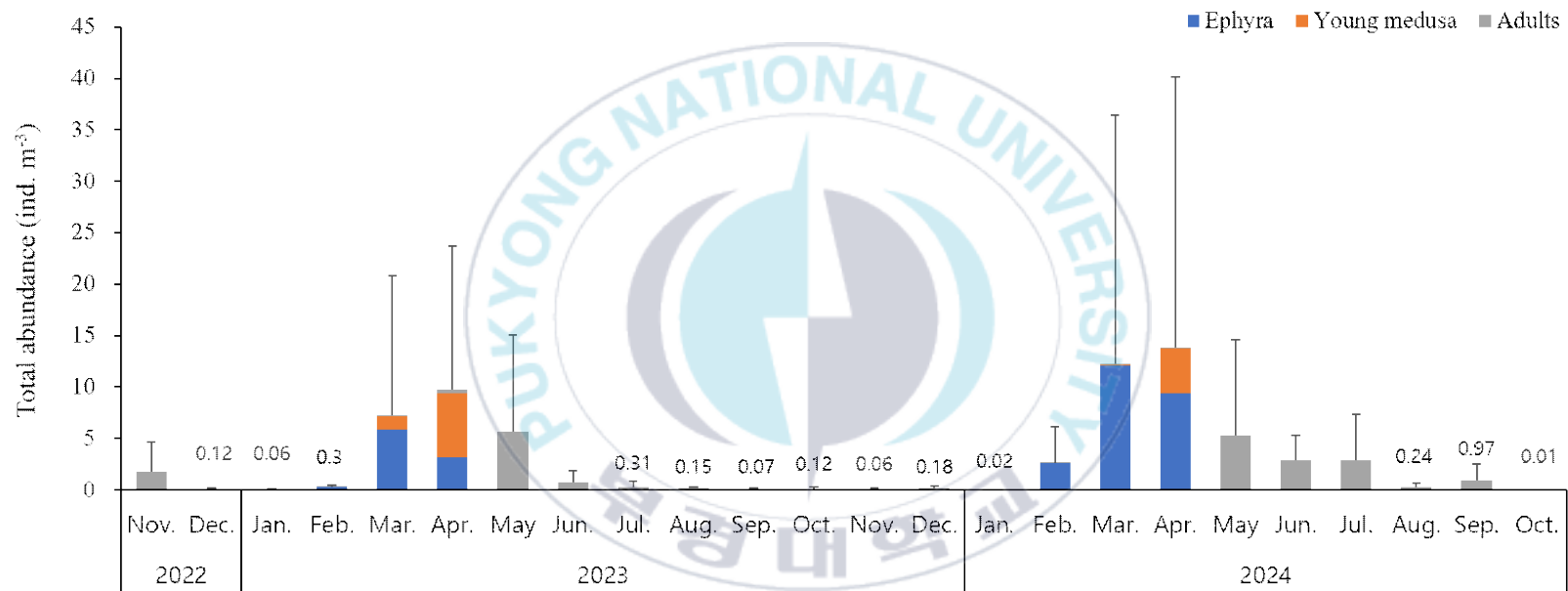


Fig. 4-1. Abundance of monthly average developmental stage of *Aurelia coerulea*.

정준상관분석에서 해파리와 환경요인(수온, 염분, 엽록소-*a*, 동물플랑크톤)과의 관계에서 기여하는 정도는 92.2였으며, 특히 부유유생의 개체수는 동물플랑크톤 생물량에 영향을 주로 받는 것으로 나타났다(Table 4-1, Fig. 4-2).



Table 4-1. CCA results table for predicting *Aurelia coerulea* by according to environmental variables

| Axes | 1 | 2 | 3 | 4 | Total inertia |
|----------------------------------|-------|-------|-------|-------|---------------|
| Eigenvalues | 0.273 | 0.023 | 0 | 0.262 | 0.623 |
| Species-environment correlations | 0.781 | 0.364 | 0.566 | 0 | |
| Cumulative percentage variance | | | | | |
| of species data | 43.9 | 47.6 | 47.6 | 89.7 | |
| of species- environment relation | 92.2 | 100 | 100 | 0 | |
| Sum of all eigenvalues | | | | | 0.623 |
| Sum of all canonical eigenvalues | | | | | 0.296 |

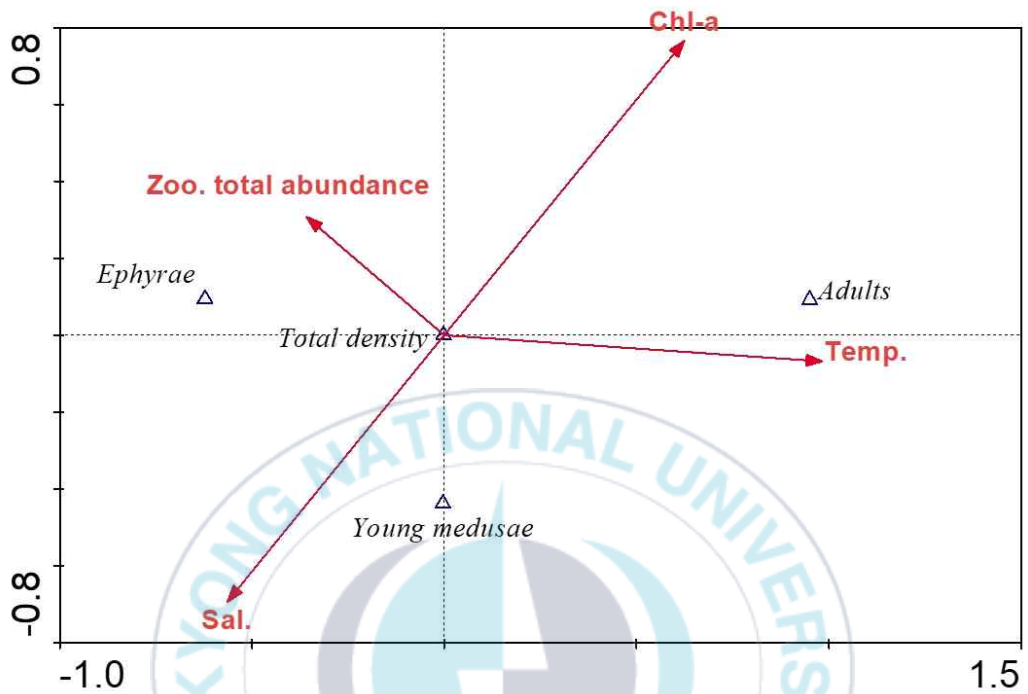
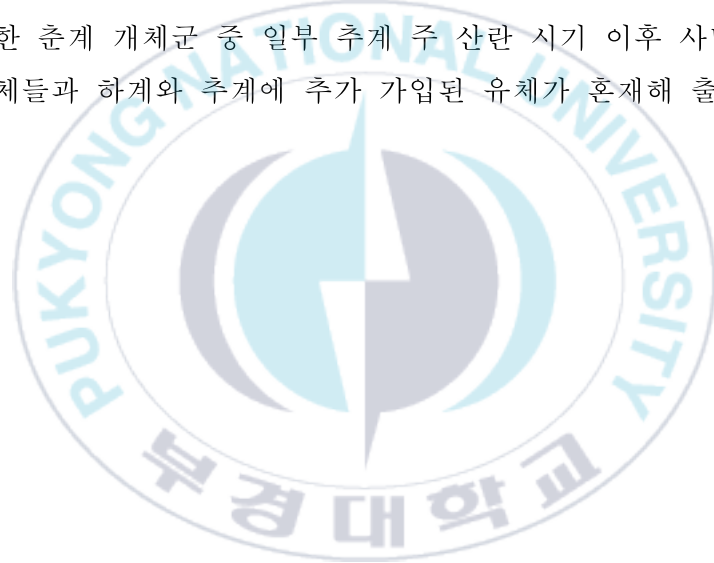


Fig. 4-2. CCA results for predicting *Aurelia coerulea* population by stage according to environmental variables.

4.3.2. 월별 *Aurelia coerulea* 크기 빈도 분포

연구기간 동안 거제만에서는 연중 해파리가 출현했으며, *A. coerulea* 개체군은 겨울에 생존한 개체들이 다음 해까지 이어지는 월동 개체군과 봄철에 발생을 시작하여 발달한 춘계 개체군으로 두 그룹을 형성하였다 (Fig. 4-3). 처음 월동 개체군은 2022년 11월 이전에 형성되어 2023년 4월까지 지속되었고, 2023년 2월과 4월 사이 부유유생(<10 mm)에서 발생한 춘계 개체군은 다음 해 2024년 4월까지 지속되었다.

2022년 11월부터 2024년 10월의 전체 연구기간 동안 월동 개체군은 봄에 발생한 춘계 개체군 중 일부 추계 주 산란 시기 이후 사망하지 않고 생존한 개체들과 하계와 추계에 추가 가입된 유체가 혼재해 출현했다(Fig. 4-3).



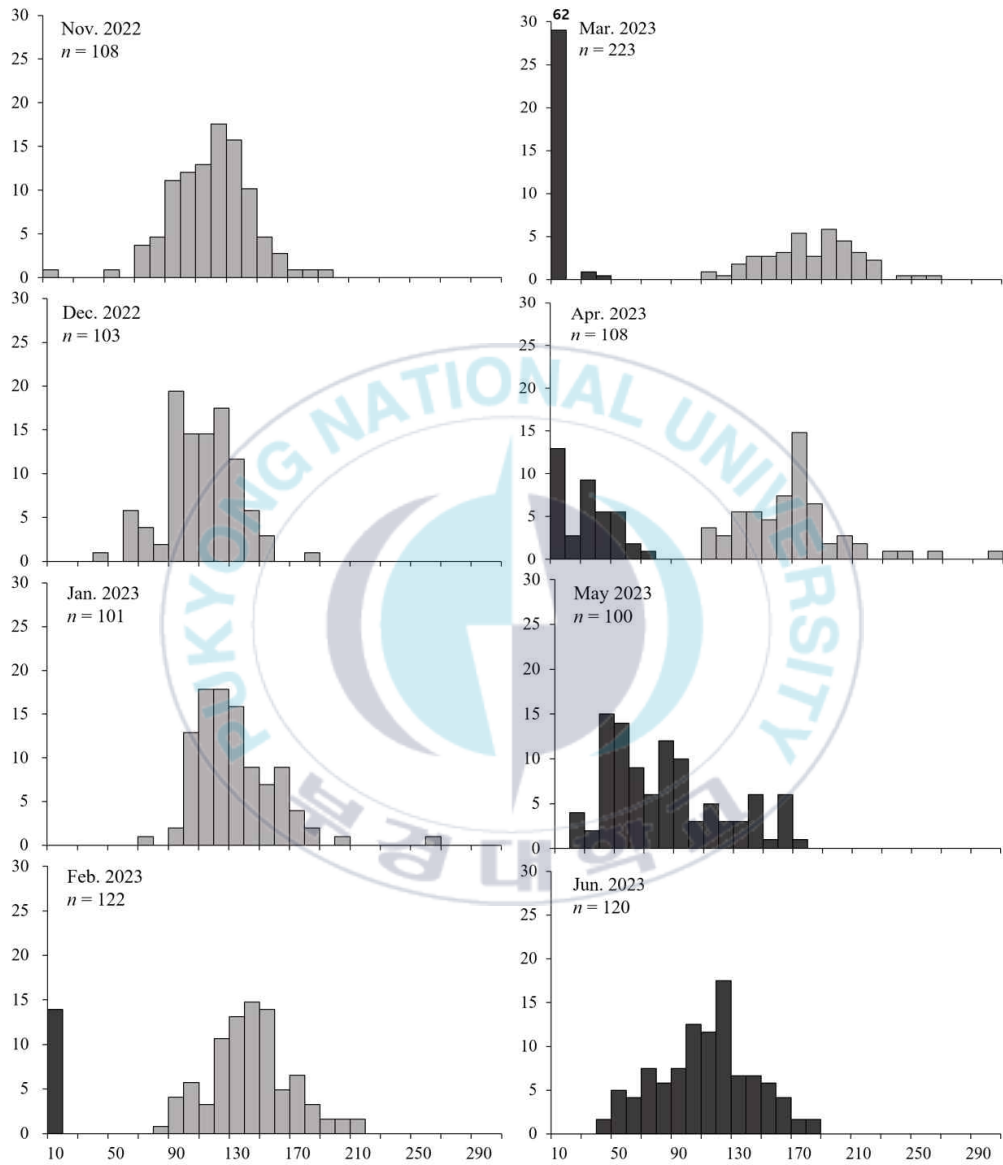


Fig. 4-3. Size frequency distribution of *Aurelia coerulea* from November 2022 to October 2024.

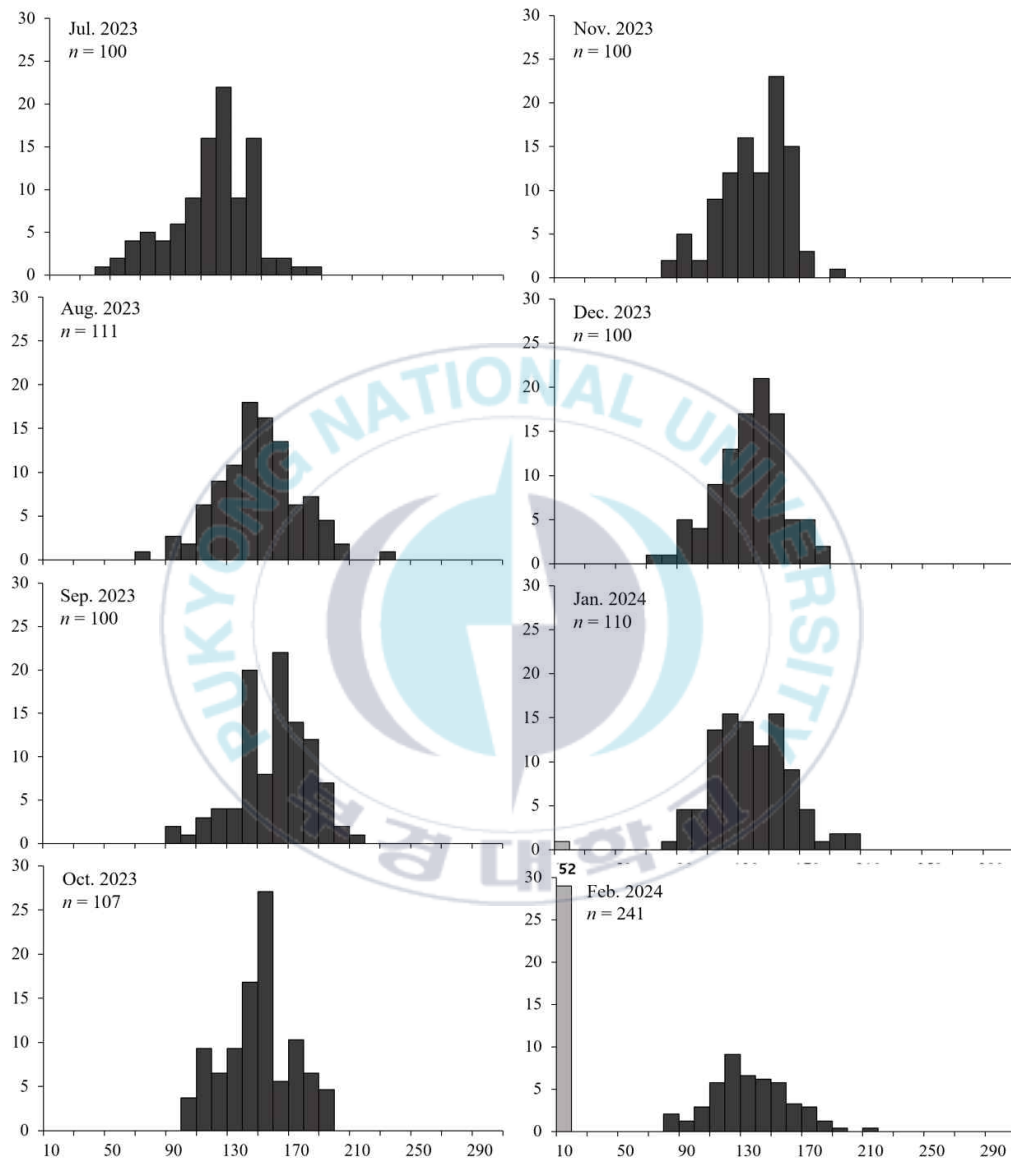


Fig. 4-3. Continued.

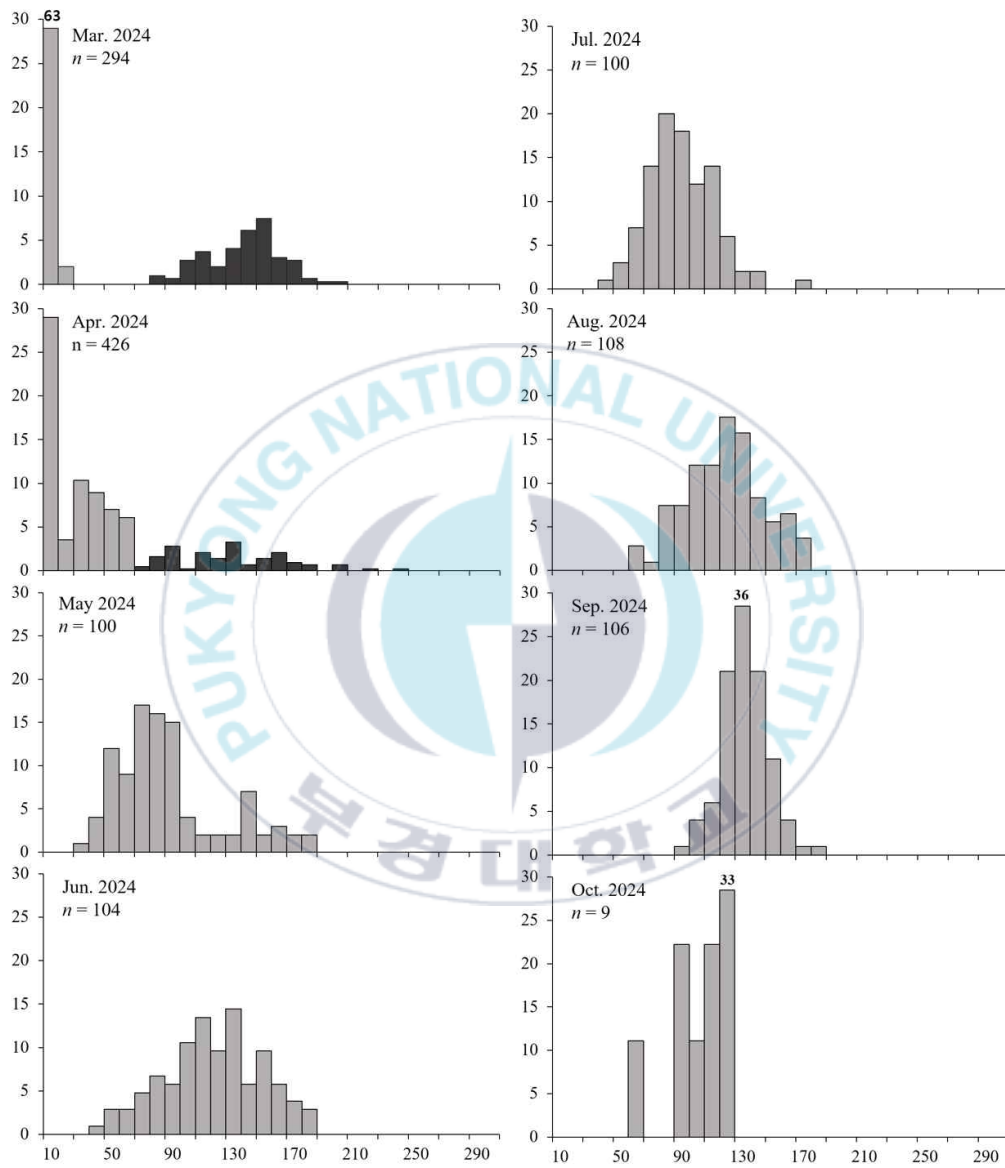


Fig. 4-3. Continued.

4.3.3. *Aurelia coerulea* 체장-체중 관계 및 성장률

2022년 11월~2024년 10월까지 매월 100마리 이상과 채집한 해파리 전체의 체장(BD, bell diameter)은 월 평균 범위 6~300 mm, 습중량(WW, wet weight)은 0.05~778 g 범위로 나타났으며, 해파리의 크기가 증가함에 따라 습중량도 지수적으로 증가했다($WW = 0.0007BD^{2.4466}$, $r = 0.9004$, $p < 0.05$, $n=44$, Fig. 4-4).

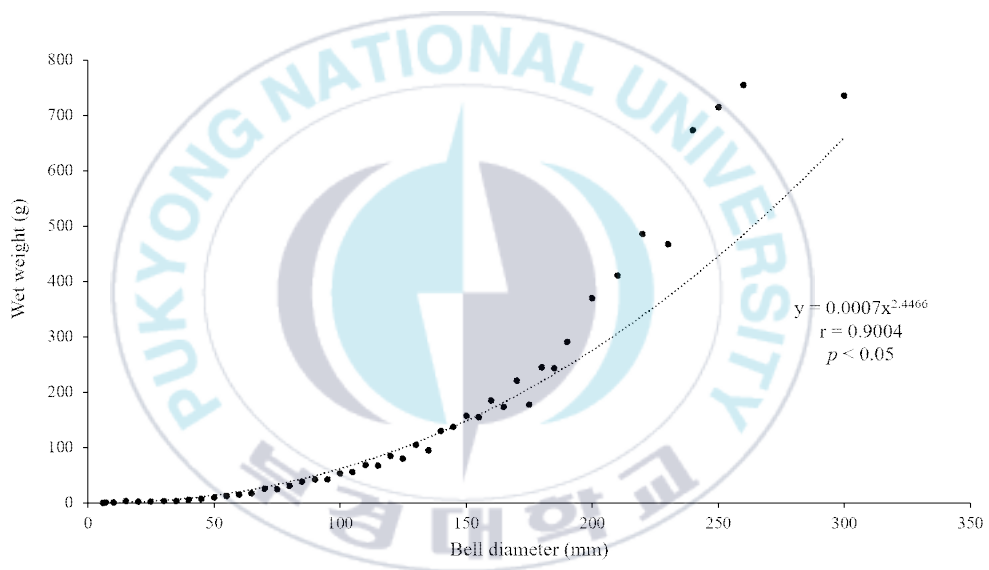


Fig. 4-4. Size-weight relationship of *Aurelia coerulea* ($n=44$).

A. coerulea 개체군의 일일 성장률은 2023년은 $-0.007 \sim 0.065 \text{ d}^{-1}$, 부유유생과 유체의 초기 성장 시기인 3~4월은 $0.049 \sim 0.065 \text{ d}^{-1}$ 사이의 높은 성장률을 보였으나, 이후에는 점차 감소하여 9월에는 산란 후 수축에 의해 음의 성장률을 보였다. 2024년에는 $-0.022 \sim 0.019 \text{ d}^{-1}$ 로 초기 성장률이 $0.007 \sim 0.010 \text{ d}^{-1}$ 로 낮았으며, 6월 성체 시기에 -0.018 d^{-1} 를 보였고 이후 다시 증가하다 추계에 다시 음의 성장률을 보였다(Fig. 4-5).



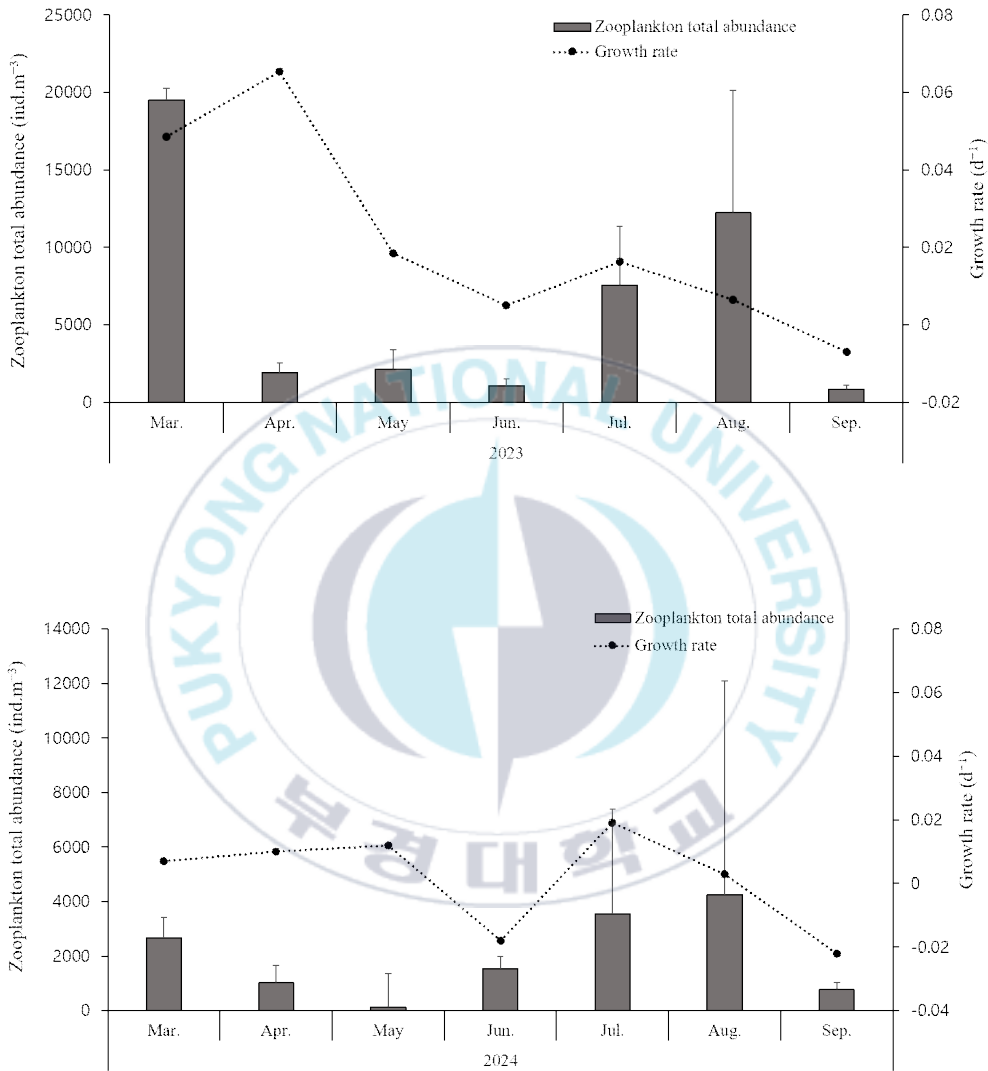


Fig. 4-5. Growth rates of *Aurelia coerulea* and zooplankton biomass of 2023 and 2024. Zooplankton biomass represents the mean values from three sampling points. Data are presented as the mean \pm SD.

4.4. 고찰

4.4.1. 월별 *Aurelia coerulea* 출현 밀도

해파리의 출현 밀도는 부유유생 발생량에 의해 좌우될 수 있다. 해파리의 발생량과 부유유생의 초기 사망률은 환경요인 등에 의해 결정될 수 있으며, 이로 인해 해파리는 해마다 뚜렷한 출현량 변화를 보인다. 이러한 연간 출현량 변동은 해파리 발달 단계별 차이가 있으며 환경요인 변동에 의한 것으로 사료된다.

*Aurelia*의 생활사 중 부유유생 단계는 개체군 형성에 중요한 역할을 하며 부유유생의 개체수 변동은 메두사 개체군의 풍도를 결정하는데 큰 영향을 줄 수 있다고 알려져 있다(Ishii et al., 2004; Fu et al., 2014). 거제만에서는 2023년에 비해 2024년 부유유생의 발생량은 2배 이상 증가하였으며, 수온과 먹이 조건 등의 환경요인에 의해 부유유생 발생 시기와 양적 차이가 나타난 것으로 볼 수 있다. 2024년 많은 양의 부유유생 발생은 높은 수온과 먹이 조건의 차이가 주요한 원인으로 판단된다. 기존 연구에 의하면 높은 수온에서 해파리는 생산이 가속화되고 부유유생의 생산을 증가시키며, 횡분열을 가속화시킨다(Purcell et al., 1999, 2007). 2024년은 2023년에 비해 횡분열이 발생하는 12~2월에 0.7~1.7°C 더 높았다. 높은 수온으로 인해 횡분열이 조기에 시작되어 2023년에 비해 한 달 앞당겨진 1월부터 부유유생이 출현하였으며, 발생량 또한 증가한 것으로 판단된다.

이전 실험실 실험에서 2주간 먹이 공급이 중단된 폴립은 먹이가 공급되는 즉시 횡분열을 시작했다(Purcell et al., 2009). 이것은 먹이 공급이 충분한 폴립은 무성생식에 에너지를 할당하고 먹이가 제한적인 폴립은 개체수를 늘리지 않고 번식에 에너지를 할당하기 때문으로 해석할 수 있다. 또한 성체에서도 먹이가 풍부할 때 성장하기 위해 크기를 증가시키며, 먹이가 부족한 환경에서는 성장을 멈추고 산란에 에너지를

사용하는 것과 유사한 것으로 판단된다(Lucas, 1996). 동물플랑크톤의 낮은 풍도로 인해 2024년에는 황분열 전 준비 기간에 플립은 먹이 공급이 충분하지 못하였고, 이로 인해 플립은 황분열이 자극되어 플립의 개체수가 증가한 것으로 추정된다.

2024년은 부유유생이 많이 발생했지만 높은 초기 사망률로 인해 성체 메두사로 발달하는 개체수는 감소한 것으로 판단된다. 이는 해파리의 주요 먹이원인 동물플랑크톤 생체량이 적었기 때문으로 추정된다. 자연 상태에서 먹이가 부족해도 부유유생은 장기간 생존하지만(Fu et al., 2014), 수온이 높은 상태에서는 오래 생존하지 못한다. 또한 부유유생이 성장하기 시작하는 3월부터 동물플랑크톤 생체량은 급격히 감소해 5월 127 ind.m⁻³으로 수중에 매우 적은 개체수의 동물플랑크톤이 분포하였기 때문에 부유유생 및 유체의 사망률이 높았을 것으로 판단된다. 그러므로 2024년은 비교적 높은 수온과 먹이 조건으로 인한 황분열 자극으로 많은 양의 부유유생이 발생하였지만 이후 부족한 먹이조건으로 인해 부유유생의 사망률이 높아 성체 메두사의 양이 적었던 것으로 해석할 수 있다.

해파리의 출현이 적은 해에는 먹이의 제한이 없기 때문에 해파리는 번식력이 매우 높다. 이때는 r-전략을 통해 유기물 함량이 낮은 많은 양의 플라눌라를 생산한다고 알려져 있다(Schneider, 1988). 이것은 플라눌라의 사망률이 높을 수 있지만 생산되는 많은 양의 플라눌라 수로 보상하는 개체군 유지 전략으로 판단된다. 따라서 해파리 생물량이 높은 해에 뒤이은 수년 동안은 해파리 대량발생이 억제될 수 있으며 그 이후 해파리의 급격한 대량발생으로 이어질 수 있어 연간 출현량의 변동이 나타날 수 있다.

본 연구 기간동안 환경변수에 의한 해파리 생활사별 출현 관계분석에서 부유유생은 동물플랑크톤의 생체량에 주로 영향을 받는 것으로 나타났다(Fig. 4-2). 이것은 단기간의 데이터이며, 해파리 단계별 출현은 계절성에 영향을 받기 때문에 다른 환경요인에 영향을 받지 않는 것으로 보인다.

거제만의 *A. coerulea*는 2~4월 사이 부유유생이 발생·성장하여

6~10월 사이 해파리 생체량이 최고치에 도달하며, 10월 이후 감소하는 것은 주 산란 시기에 플라눌라 방출 후 성체 해파리의 형태적 퇴화 및 사망의 결과로 나타난 것으로 판단된다. 일부 개체는 저수온기에 생존하여 다음해까지 출현해 성체가 저밀도로 연중 지속 출현하였으며, 이는 남해 연안에서 출현하는 *A. coerulea* 개체군의 독특한 생태적 특징이라고 판단된다.

4.4.2. 월별 *A. coerulea* 크기 빈도 분포

일반적으로 온대 해안에서 대부분의 해파리 개체군은 동시에 성장하고 성숙하는 단일 동일연급군으로 구성되며, 낮은 빈도지만 하계 동안 플라눌라를 보유하고 있는 암컷 성체가 존재한다고 알려져 있다(Lucas et al., 2012). 반면, 거제만의 *A. coerulea* 개체군은 봄철 발생한 춘계 개체군과 월동 개체군으로 나뉘었다. 춘계 개체군은 2월에 부유유생이 발생하면서 시작되어 다음해 봄철(4월)까지 지속되었고, 월동 개체군은 춘계 개체군의 생존 개체들과 하계~추계 재가입된 개체들이 혼재되어 구성되었다.

연중 해파리 개체군이 유지되는 해역인 일본 Maizuru bay에서 부유유생 출현은 12~5월, 대만 Tapong Bay에서는 12~4월까지, 영국 Horsea Lake에서 12~6월까지로 알려져 있다(Table 2-1). 이들 해역에서 출현하는 개체군의 특징은 부유유생의 발생 기간이 5~8개월로 비교적 장기간에 걸쳐 발생하는 점이다. 연구해역에서는 부유유생의 발생기간은 2~4월 사이로 비교적 짧았으나, 유사한 연구로 일본의 Tokyo Bay와 흑해에서는 이번 연구 결과와 유사하게 부유유생 출현 기간이 3개월 간으로 짧지만 연중 해파리가 출현했다. 거제만에서 부유유생의 발생기간은 비교적 짧았고 횡분열은 봄철 수온이 상승하는 동안 발생하였으나 연간 해파리가 관찰되었다. 일반적으로 성체는 산란 후 수축하여 사망한다고 알려져 있다(Lucas, 2001). 그러나 2022년 주 산란이 종료된 것으로 추정되는 11월 이후 출현한 50 mm 이하의 소형 개체는 거제만의

여름철 수온과 성장률을 고려해보면, 2022년 7~9월 사이 추가로 발생한 개체군으로 추정되며, 12월에 관측된 60 mm 이하 개체는 플라눌라도 보유하고 있어 여름철 산란 후 몸체가 수축된 춘계 개체군에 속하는 개체가 아니고 여름철에 추가로 발생하여 성체로 성장한 개체로 판단된다. 또한 Lucas (1996)의 연구에서도 성체 메두사의 크기가 19~20 mm로 매우 작은 성숙한 암컷에서 수정란과 플라눌라가 구완의 위수강에서 관찰된 바 있어 개체군의 성적 성숙도는 메두사의 연령이나 크기와 연관될 수 없다고 했다. 그러므로 겨울철부터 이듬해 봄까지 성체 개체군이 유지되는 것은 당해년도 하계~추계 사이에 발생한 일부 개체들에 의한 재가입으로 사료된다. 하지만 연구기간 동안 7~10월 현장에서는 부유유생을 발견하지 못했다. 이러한 결과는 하계에서 추계 수온이 높은 상황인 경우 횡분열 기간이 짧아, 부유유생의 발생 수가 적었기 때문으로 추정된다. 최근 연구에서 폴립을 평균보다 높은 수온에서 배양했을 때 적은양의 횡분열이 관찰되었는데, 고수온에서 적은 양의 횡분열은 CL 390 전사체 유전자의 활성화 임계값에 도달하지 못해서 나타난 현상이라고 보고 하였다(Loveridge et al., 2021). 그러므로 부유유생은 겨울철 충분한 저온이 유지된 이후 횡분열에 의해 부유유생을 방출하기 때문에 하계에서 추계 사이에 비교적 높은 수온에서는 최소한의 횡분열에 의해 소량의 부유유생을 발생시켰을 것으로 판단된다. 또한 온대종을 대상으로 한 Willcox et al., (2007)의 실험실 실험에서도 수온이 일정 수준 이상 높을 경우 적은 규모의 횡분열이 발생한다고 보고한 바 있다. Kiel Bight에서는 *A. aurita* 폴립의 지속적인 환경요인들의 자극에 의해 여러 번의 부유유생 발생이 보고된 바 있으며(Moller, 1980), 흑해에서 *A. aurita*는 두 번(11~1월, 5~6월)에 걸쳐 부유유생이 발생하였으나 이에 대한 원인을 밝히지는 못했다(Lebedeva and Shushkina, 1991). 본 연구에서 채취한 *A. coerulea* 폴립을 대상으로 실험실에서 수행한 실험에서 수온 8°C, 16°C를 유지하고 먹이 공급이 충분한 사육 조건에서 지속적으로 부유유생을 생산했다(unpublished data). Thiel (1962)의 연구에서도

부유유생은 폴립의 지속적인 자극(수온, 좋은 영양 조건, 높은 산소 함량)에 의해 발생되고, 폴립은 수년간 생존할 수 있으며, 적절한 조건이 갖추어질 경우 연중 다수의 횡분열이 발생할 수 있다는 연구 결과를 보고했다.

Aurelia 속의 해파리들은 비교적 낮은 수온에서도 생존할 수 있는데, *Aurelia* sp.의 경우 5°C 이상일 때 겨울에 생존할 수 있으며, 수명은 4개월에서 2년 사이로 알려져 있다(Yasuda, 1969; Lucas, 1996, 2001; Miyake et al., 1997; Han et al., 2009). Omorii et al. (1995)와 Toyokawa et al. (2000)의 연구에서 Tokyo Bay의 *A. aurita*는 연중 플라눌라를 생산하며 봄에 출현한 비교적 큰 개체들은 전년도에 발생하여 월동한 그룹에서 유래한 것이라고 밝혔으며, 해파리의 수명이 1년보다 길다는 것을 제시하였다. 이와같이 부유유생의 발생 기간과 수명의 차이는 환경조건에 따라 생존 전략을 변경할 수 있는 *Aurelia* 속의 광범위한 생태적 적응 능력을 반영한다. 따라서 10월 이후 출현한 크기가 비교적 작은 개체들은 하계~추계의 주요 산란시기 이후 줄어든 개체가 아니며, 거제만의 하계~추계 수온과 성장률을 고려할 때 이 소형 개체들은 고수온기에 추가로 발생한 것으로 판단된다.

4.4.3. *A. coerulea*의 체장-체중과 성장

전 세계 분포해 있는 *Aurelia* sp.의 크기는 다양한데, 거제만의 최대 종 직경은 300 mm로 흑해(Black Sea)나 발틱해(Baltic Sea), 지중해의 일부 해역에 비해 크기가 작았지만 동아시아에서 보고된 크기와는 유사했다 (Table 2-1). 해파리의 크기와 습중량의 차이는 성장, 먹이의 양과 질, 채집 시기, 성숙 단계, 환경조건인 수온, 염분 등의 계절적 변동과 같은 다양한 생태학적 요인에 의해 결정될 수 있다고 알려져 있다(Özdemir et al., 2019). 특히 *Aurelia* sp. 성체의 크기는 연도별 유의한 차이가 있으며(Schneider, 1989), 이는 고수온 기간 동안 먹이 부족과 그에 따른 종내 경쟁을 반영한 것으로 볼 수 있다(Uye and Shimauchi, 2005). 이 중 먹이 가용성(food availability)은 해파리의 성장에 중요한 제한요인으로 알려져 있다(Kogovsek et al., 2012). 먹이가 제한되지 않는 서식지에서는 *Aurelia* 속의 최대 종 직경은 300~400 mm까지 성장할 수 있으며, 성숙한 개체의 크기도 비교적 크다고 알려져 있다(Møller and Riisgård, 2007). *Aurelia* 속의 일반적인 성체 크기는 200~300 mm 내외이지만 400 mm가 넘는 개체가 흑해에서 발견되기도 했다(Table 2-1). 이러한 현상은 먹이가 충분할 때 체내 탄소 함량을 감소시켜 빠른 성장을 가능하게 하고, 이로 인해 체내 표면적이 넓어져 먹이를 포획하는 능력을 향상시키기 때문으로 알려져 있다(Condon et al., 2014). Hammer and Jenssen (1974)은 인공적인 환경에서 배양된 *A. aurita*에 지속적으로 충분한 먹이를 공급하면 자연 개체군보다 더 크게 성장할 수 있음을 보여주었다. 또한 Lucas (2001)는 먹이 가용성에 따라 *A. aurita*는 최대 400 mm를 초과해 성장할 수 있다고 했으나, 덴마크 Kertinge Nor에서는 먹이가 제한된 *A. aurita* 개체군의 최대 평균 종 직경은 54 ± 12 mm에 불과했다(Olesen et al., 1994). 거제해역에서 2023년에 비해 2024년 *A. coerulea*의 크기가 대부분 기간 동안 180 mm를 넘지 못한 것은 2023년에 비해 해파리가 가용할 수 있는 먹이인 동물플랑크톤의 생체량이 매우 낮아 먹이가 제한된 환경에서

해파리가 최대 크기로 성장하지 못한 결과로 판단된다.

A. coerulea 개체수가 증가하기 시작하는 3월에는 주로 부유유생이 지배적으로 높은 밀도로 출현하나, 부유유생은 포식압이 낮아 동물플랑크톤 개체수가 크게 감소하지 않은 것으로 판단된다(Fig. 4-5). 그러나 4~6월 해파리가 성장함에 따라 증가하는 포식압에 의해 동물플랑크톤 개체수는 낮아졌으며, 이후 *A. coerulea* 출현이 1 ind.m^{-3} 이하로 감소하면서 동물플랑크톤은 8월 다시 증가하는 양상이 나타나고 있다. 이러한 동물플랑크톤의 시간적 변동은 해파리 포식압에 의한 영향으로 사료된다. 2024년은 8월에는 해파리 출현이 1 ind.m^{-3} 이하로 적었으나, 동물플랑크톤 생물량이 증가하지 못한 이유는 수온이 표층부터 저층까지 30°C 내외로 매우 높게 유지되면서 고수온에 의한 동물플랑크톤의 사망률 증가로 인해 급격히 감소하였을 것으로 판단된다(Garzke et al., 2020). 9월 해파리 출현이 1 ind.m^{-3} 이상으로 증가하면서 해파리의 포식압에 의해 동물플랑크톤은 $1,000 \text{ ind.m}^{-3}$ 이하로 다시 낮아진 것은 *A. coerulea* 생물량이 증가하면 먹이량이 감소하고, 먹이량이 감소하면 해파리의 생물량도 감소하는(Lucas, 1996) 이전 연구 결과와 일치한다. 동물플랑크톤 생물량과 *A. aurita* 성장 사이의 밀접한 양의 상관관계는 덴마크의 Kertinge Nor에서도 관찰되었다(Lüskow, 2020). Omori et al., (1995)은 *Aurelia* 속의 높은 생물량과 빠른 성장을 고려할 때, *A. aurita*의 포식이 동물플랑크톤 생물량 감소에 크게 기여할 수 있으며 해파리의 높은 포식압으로 인해 Tokyo Bay에서 저차 영양단계의 구조에 변화를 가져올 수 있다고 했다. 또한 Horsea Lake의 *A. aurita* 개체군에서 먹이 가용성은 성숙한 개체의 크기뿐만 아니라 개체당 생산되는 플라눌라의 수에도 영향을 미치는 것으로 나타났다(Lucas, 1996). 해파리는 먹이 밀도가 증가함에 따라 섭식률이 증가하기 때문에 해파리에 의해 동물플랑크톤 군집의 구조가 변화될 수 있다(Omori et al., 1995; Hansson and Kiørboe, 2006).

Bamstedt (1990) 연구에 따르면 *A. aurita*는 주로 $200\sim 2,000 \mu\text{m}$ 크기의

중형플랑크톤을 포식하는 포식자로 자연환경에서 관찰되는 최대치를 훨씬 초과하는 성장률을 가능하게 하는 잠재적 포식률을 가지고 있어 자연 개체군의 경우 먹이 중속적인 발달을 제시하였다. 자연 상태에서 먹이가 부족해 해파리의 성장이 제한을 받는다 하더라도(Fu et al., 2014), 해파리와 같은 젤라틴성 포식자들은 먹이가 부족할 경우 사망하지 않고 몸체의 크기가 줄어들며, 장기간 제한된 먹이 조건에서도 생존하고 성장할 수 있어(Hansson and Kiørboe, 2006), 지속적인 개체군을 유지하는 것으로 판단된다. 또한 *Aurelia* sp.의 개체군 발달은 수온과 먹이 조건에 의해 결정된다고 하였다(Marques et al., 2015). Marques (2015)의 결과에서는 부유유생 단계에서 개체군 발달이 시작될 때까지 성장률은 낮게 유지되었고, 종 직경이 최대 크기에 도달할 때 성장률은 급격히 증가했다. 하지만 본 연구에서 2023년 거제만의 *A. coerulea*의 대발생을 주도하는 춘계 개체군은 2월에 발생하여 3~4월 수온 증가와 충분한 먹이 공급으로 초기 성장률이 높았으나 성체의 성장률은 비교적 낮았으며, 추계인 9월에는 음의 성장률을 보였다. 2024년은 먹이 부족으로 인해 초기 성장률이 낮게 나타났고, 이후 먹이가 비교적 풍부해지면서 6월 이후 성장률이 높게 나타났다. 거제만에서 출현한 *A. coerulea*의 성체 성장률은 동아시아의 일본 Inland와 Tokyo Bay (0.07 mm d^{-1})와 영국 Horsea Lake (0.07 mm d^{-1})와 유사한 성장률을 보였다(Omori et al., 1995; Lucas, 1996; Uye and Shimauchi, 2005). 하지만 지중해와 발틱해, 북동대서양에서 보고된 성장률에 비해 낮은 값을 나타냈다(Table 2-1). 이러한 해역별 성장률의 차이는 먹이 조건에 의한 것으로 판단된다. 또한 산란시기 음의 성장률은 거제해역에서 9월에 나타났다. 메두사의 경우 생활사에서 생애 주기가 끝날 때 종 직경이 줄어들 수 있으며, 이는 번식과정에 소모하는 에너지 양이 크기 때문으로 알려져 있다(Hamner and Jenssen, 1974; Möller, 1980; Lucas, 1996; Fu et al., 2014; Fuchs et al., 2014). Omorii et al. (1995) 연구에서는 종의 크기 감소 원인을 먹이생물의 부족으로 인한 기아 가능성을 배제하고 산란기간 생식세포의 방출이 종 지름의 감소의 원인일

가능성이 높다고 주장하였다. Möller (1980)는 성적 번식 후 8~9월 중 직경이 13~18% 감소했음을 제시하였고, *A. aurita*의 종 크기 감소는 주로 수정과 산란, 방출과정에서 에너지 투입과 관련있으며, 이는 성체 메두사의 형태학적 퇴화(regression) 및 사망을 초래할 수 있다고 알려져 있다(Lucas, 1996; Hansson, 1997; Aoki et al., 2012).

해파리의 성장률은 먹이 가용성 뿐만 아니라 먹이의 양적·질적 특성 및 행동 방식에 의해 영향을 받을 수 있다. *A. aurita*는 먹이의 양적 변동 뿐만 아니라, 높은 영양학적 가치가 있는 먹이원 공급이 이루어질 경우 더 높은 성장률이 나타났다(Båmstedt et al., 2001). 기존 연구결과에 의하면 *Aurelia* 속의 위 내용물 분석 결과, 식물플랑크톤, 유충섬모충, 윤충류, 요각류 유생, 따개비 유생, 히드로충 등과 같은 다양한 먹이원을 섭식한다고 알려져 있다(Olesen, 1995; Sullivan et al., 1997; Båmstedt et al., 2001; Ishii et al., 2004). 흑해에서는 요각류와 이매패류 유생 외에도 소형 해파리인 *Rathkea octopunctata*, 그리고 어란 및 자치어를 섭식한다는 보고하였으나(Mutlu, 2001; Purcell et al., 2007), 위 내용물은 주로 요각류 성체와 따개비 유생이 전체 위 내용물의 31~34%를 차지해 요각류와 다양한 저서생물 유생이 해파리의 가장 중요한 먹이원임을 시사한다(Yasuda, 1969). Moller and Riisgård (2007)는 다양한 먹이 종류와 농도에 의한 실험 결과에서 *Artemia* nauplii, *Balanus* sp. *Brachionus* sp. *Rathkea octopunctata* 등 먹이 농도가 증가함에 따라 성장률이 증가했지만, 요각류 *Acartia tonsa*만 먹이로 사용했을 때 먹이 농도는 높았지만 성장률은 낮았다. 그리고 성체 요각류인 *Calanus finmarchicus*를 제공했을 때 성장률이 낮았는데 이것은 요각류의 영양학적 가치가 다른 먹이원에 비해 낮았기 때문일 수 있다.

또한 *Aurelia* 속은 모든 중·대형 동물플랑크톤과 다양한 입자 크기의 먹이를 먹는 것으로 알려져 있다(Omori et al., 1995; Kamiyama, 2018). Gröndahl (1988)은 먹이의 크기와 모양이 *Aurelia* sp.의 먹이 섭식행동에 영향을 미치는 주요한 요인이라고 보고했고, Båmstedt et al. (2001)은

크기가 큰 요각류 *Calanus finmarchicus*를 섭식한 부유유생이 가장 낮은 성장률(4~9% d⁻¹)을 보인 반면, 이때패류 유생을 먹이로 공급할 때 비교적 높은 성장률(12~14% d⁻¹)을 보였다.

연구해역에서 *A. coerulea*가 서식하기에 충분한 요각류가 우점하고 있고 담수의 영향으로 인해 연안 기수종이 혼재되어 출현하고 있으며, 소량의 히드로충도 출현하고 있어 먹이 가용성이 거제만에서 *A. coerulea*의 발생에 영향을 미치는 중요한 요인임을 시사한다. 6월에 *A. coerulea*의 성장률이 낮은 것은 동물플랑크톤의 풍부도가 비교적 낮았기 때문으로 사료된다. *A. aurita*가 높은 밀도로 출현하면 높은 포식압으로 인해 동물플랑크톤 군집의 생물량을 급격히 감소시킬 수 있다(Uye and Shimauchi, 2005). 따라서 개체군 발생 초기의 높은 성장률이 나타난 이후 고수온기로 들어서면서 성장률이 낮아지고 결국 음의 성장까지 나타나는 월별 성장률의 변동은 기존 연구 결과와 유사한 것으로 판단된다(Möller, 1980; Ishii and Båmstedt, 1998).

Chapter 5. 종합 고찰 및 결론

전 세계적으로 온대 연안해역에서 우점하는 *Aurelia* 속은 광범위한 수온과 염분 범위의 환경에 적응하며 한 세대 내에서 유성생식과 무성생식을 교번할 수 있는 생활사적 특성으로 타 생물과의 생존 경쟁에서 우위를 차지할 수 있다. 또한 서식환경이 적합하지 않을 경우 휴면포자를 형성하여 세대를 지속적으로 유지할 수 있는 생물학적 잠재력을 가지고 있고, 노출된 환경요인이 성장에 적합하게 되면 기하급수적으로 개체수를 증가시킬 수 있는 특징을 가지고 있다. 해파리의 대량발생 원인은 연안 인공구조물의 증가와 기후변화 등에 의한 서식지의 확장, 부영영화 및 연안 오염으로 인한 영양염 증가, 남획 등이 주요 원인으로 지적되고 있다. 또한 대량 발생한 해파리는 수산업 피해와 산업적 피해, 관광업에 문제를 일으키고 있다.

국내에서 자생하는 *Aurelia* 속의 해파리는 *A. coerulea*로 기존 *A. aurita*로 오동정 되었던 종을 2017년 재분류하였다. 우리나라에서는 1996년부터 해파리의 대량발생이 시작되어 현재까지 지속되고 있으며, 2010년 이후 매년 *A. coerulea*의 대량발생으로 인해 전국적인 규모로 해파리 특보가 발령되고 있으나 연간 해파리의 양적 변동은 크게 나타나고 있다. 이러한 해파리 대량발생 기작을 파악하기 위하여 해외 기존 연구들에서는 *Aurelia* 속의 대량발생 조건 및 원인에 대한 연구가 활발히 진행되었으나, 국내에서는 아직까지 관련 연구가 수행되지 못하였다.

본 연구에서는 2010년 이후 *A. coerulea* 대량발생에 의해 지속적으로 특보가 발령되고 있는 남해 연안 경남 거제만을 대상으로 발달단계별 개체군 특성 파악을 통해 대량발생 기작을 규명하기 위해 2022년 11월부터 2024년 10월(24개월)까지 연구를 수행하였다. 연구해역은 굴 양식업이 활발한 해역으로 굴 양식장이 *A. coerulea* 폴립의 주요 서식지로 확인되었다. 수하식 굴 양식장은 폴립이 선호하는 그늘을 제공하고

황분열에 유리한 빛 조건과 포식자로부터 안전한 환경으로(Takao et al., 2014) *A. coerulea* 폴립이 서식하기에 적합한 장소로 판단된다. 연구해역에서는 발견한 폴립의 대부분은 인공 구조물에 부착이 되어 서식하고 있었고, 기질에 차이는 있었으나, 개체수는 10 cm × 10 cm 면적에 80~384 개체 밀도로 분포하고 있었다. 이는 조사 기간 발견한 폴립의 일부이며 양식장은 폴립 형성과 발달에 중요한 기질을 제공하는 것으로 판단했다.

*A. coerulea*의 서식지 환경은 월 평균 수온 8.8~29.4℃, 월 평균 염분은 25.5~34.0으로 나타나 북동대서양의 최저 수온 1℃ (Hernroth and Grondahl, 1983)와 동아시아 대만의 33℃ (Lo et al., 2008) 범위 내로 전형적인 온대수역의 수온 분포가 나타났다. 염분은 7월 장마 기간에 25.5로 낮아진 이후 잦은 강우로 인해 10월까지 30.0 내외를 유지하였다. 해파리는 염분보다 수온에 영향을 많이 받으며, 수온은 해파리의 발생시기, 발생량과 성장률, 폴립의 무성생식 개체수에 영향을 미친다(Xing et al., 2020). 2024년 수온 상승은 부유유생 발생 시기를 한 달 앞당겼으며, 부유유생 발생량 또한 증가시켰다. 하지만 여름철 이상 고수온이 발생하여 저층부터 표층까지 수온이 30℃까지 상승함에 따라 9월 이후 개체수 감소로 이어졌다. 해파리의 주요 먹이는 중·대형 동물플랑크톤과 다양한 입자의 먹이를 섭이하는 것으로 알려져 있는데(Ishii et al., 2004), 연구해역에서 동물플랑크톤 군집을 구성하는 대부분은 요각류로 최우점종은 *Acartia* spp., 차우점종은 *Eurytemora pacifica*가 분포하고 있어 이들이 *A. coerulea*의 주요 먹이원으로 역할을 한 것으로 추정한다. 동물플랑크톤 생체량은 2023년은 146~20,276 ind.m⁻³, 2024년은 127~11,230 ind.m⁻³으로 연간 변동이 크게 나타났다. *A. coerulea* 부유유생이 방출되는 2~3월에 동물플랑크톤의 생체량은 비교적 풍부해 부유유생의 생존과 성장을 증가시켜 *A. coerulea* 대량발생에 유리했을 것으로 판단된다. *A. coerulea*가 발달 단계에 따라 성장하면서 증가하는 포식압에 의해 동물플랑크톤 생체량은 감소하는 경향이 발생하였고,

이러한 현상으로 해파리에 의해 동물플랑크톤 군집구조가 변화할 수 있음을 확인하였다. 먹이가 풍부한 해역에서 서식하는 *Aurelia* 속의 크기는 300~400 mm 이상 성장할 수 있는데(Lucas, 2001), 연구해역에서 먹이가 풍부했던 2023년에는 *A. coerulea*의 최대 크기는 300 mm으로 나타났지만, 2024년 먹이가 부족했던 환경에서 최대 크기는 4월 200 mm를 제외하고 *A. coerulea*가 성장하는 5~월에 180 mm 이하였으며, 먹이가 부족한 환경에서 초기 성장률도 $0.007\sim 0.010\text{ d}^{-1}$ 로 비교적 낮았다. 이는 먹이 가용성이 해파리의 성장에 영향을 미치는 이전 연구 결과들과 일치했다.

연구해역에서 *A. coerulea*의 개체군 특성은 춘계 개체군과 월동 개체군으로 구성되어 연중 출현하는 것은 대량발생 원인 규명에 있어서 이번 연구의 중요한 결과이다. 춘계 개체군은 2~4월 사이 발생한 부유유생이 성장하여 하계에 최대 생체량을 보이고 추계 이후 개체군 밀도 감소가 발생한다. 하지만 일부 개체는 추계 주 산란 시기 이후에도 생존하여 다음 해까지 이어지며, 하계와 추계에 추가로 가입된 유체에 의해 월동 개체군이 유지된다. 하계와 추계에 발생한 부유유생은 직접 관찰하지 못했지만, 폴립은 적절한 조건에서 일년에 여러 번 횡분열 할 수 있고, 또한 지속적인 환경 자극에 의해 여러번 부유유생을 발생시킬 수 있다(Thiel, 1962; Moller, 1980). 실험실 실험을 통해 먹이를 충분히 공급한 환경에서 지속적으로 부유유생이 발생한다는 결과들을 고려하면 11~12월 사이 출현한 50~60 mm 유체는 춘계 개체군의 생존 개체가 아닌 하계~추계 사이에 추가로 가입된 개체로 판단된다. 또한 연구해역에서 대량발생 규명을 위한 또 다른 중요한 점은 *A. coerulea*는 연중 지속적으로 산란이 발생하는 생태적 특성이 가지고 있다는 점이다. 전체 연구기간 동안 *A. coerulea*는 지속적으로 플라눌라를 보유하고 있었으며, 보유한 플라눌라의 크기를 측정한 결과, 저수온기에는 평균보다 유의하게 크기가 증가하였다. 이는 저수온기에 플라눌라 체내에 많은 유기물을 함량하고 에너지 축적을 통해 생존율을 높이기 위한 적응

전략으로 판단된다. 또한 연구해역의 수온범위인 5~25℃ 그룹에서 모든 플라눌라는 폴립을 형성했다. 15~25℃는 5일 이내 폴립을 형성하였고, 수온이 가장 낮은 5℃에서도 23일까지 30% 이상의 폴립을 형성하였다. 이는 거제해역에서 연중 산란된 플라눌라는 지속적으로 폴립을 형성할 수 있다는 것을 의미한다. 이러한 생태적 특성은 연구해역에서 *A. coerulea* 대량발생을 유발할 수 있는 높은 폴립 밀도가 지속되는 원인으로 판단된다.

결론적으로 본 연구에서 거제만 *A. coerulea* 대량발생은 연구해역에 광범위하게 분포한 수하식 굴 양식장 등의 대규모 폴립 서식지에서 2~4월 사이 다량의 부유유생이 발생되고, 동일시기에 조성된 풍부한 먹이 조건을 기반으로 빠르게 성장하여 하계 최대 생체량을 보이는 춘계 개체군에 의해 이루어진다. 또한 *A. coerulea*의 연중 출현은 주 산란시기 이후 일부 생존한 춘계 개체군과 하계~추계에 추가로 가입된 유체들이 월동 개체군을 형성하면서 연구해역에서 연중 *A. coerulea*가 출현한 것으로 판단된다. 아울러 연구해역의 *A. coerulea* 개체군은 지속적으로 플라눌라를 산란하고 산란된 플라눌라는 연구해역 전 수온 구간에서 폴립을 형성해 높은 밀도의 폴립을 유지할 수 있는 것으로 판단된다.

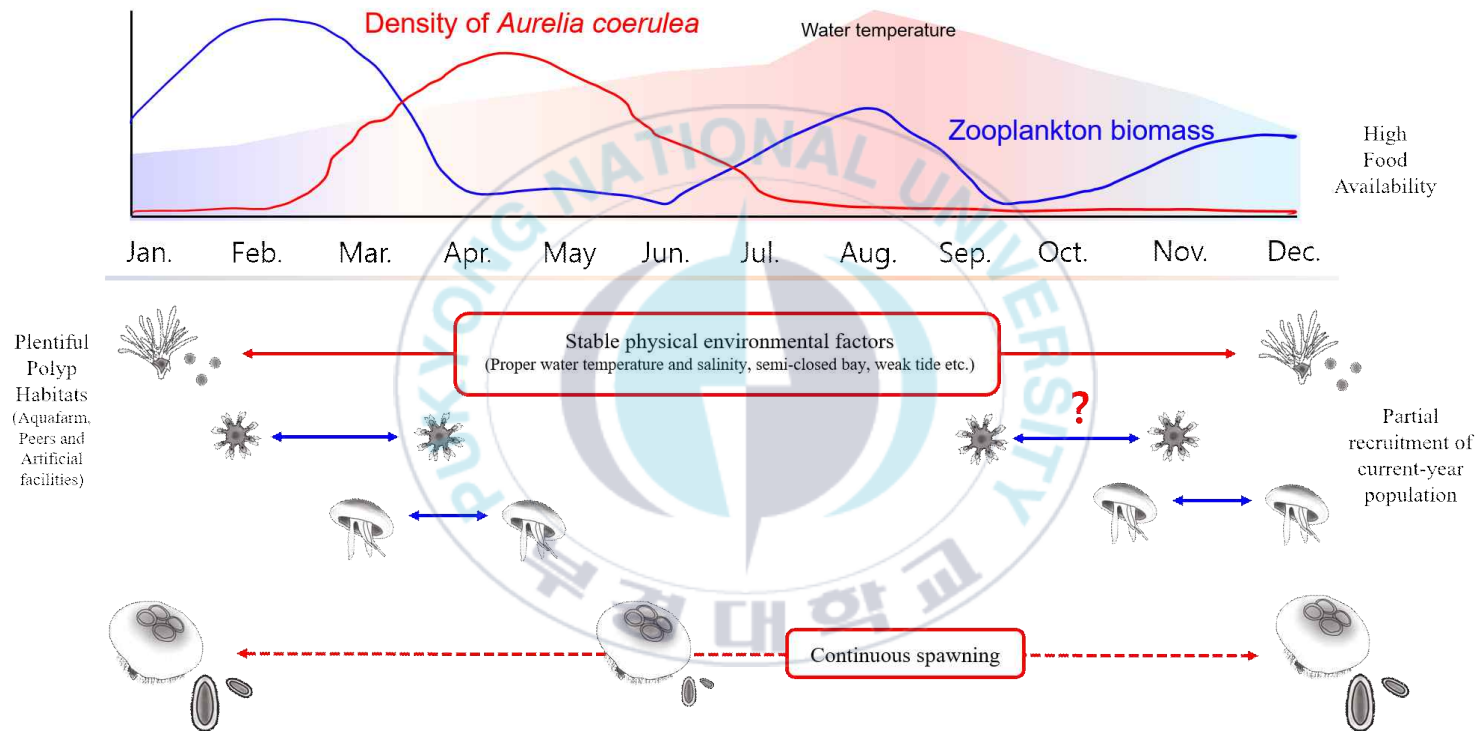


Fig. 5-1. Population characteristics of *Aurelia coerulea* in Geojje Bay.

참고문헌

- Altschul, S. F., Gish, W., Miller, W., Myers, E. W., & Lipman, D. J. (1990). Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology*, 215(3), 403-410.
- Aoki, K., Yamada, S., Toyokawa, M., Yasuda, A., & Kikuchi, T. (2012). Horizontal distribution and growth of jellyfish, *Aurelia aurita* (Linnaeus 1758) sensu lato, in Mikawa Bay, Japan. *Coast Marine Science*. 35, 103-111.
- Arai, M. N. (1997). A functional biology of Scyphozoa. *Springer Science & Business Media*. 56-58, 137-187.
- Båmstedt, U. (1990). Trophodynamics of the scyphomedusae *Aurelia aurita*. Predation rate in relation to abundance, size and type of prey organism. *Journal of Plankton Research*, 12(1), 215-229.
- Båmstedt, U., Wild, B., & Martinussen, M. (2001). Significance of food type for growth of ephyrae *Aurelia aurita* (Scyphozoa). *Marine Biology*, 139, 641-650.
- Beonvic, A., Lucic, D., Onofri, V., Pehardia, M., Carre, M., Jasprica, N., & Bobanovic-Colic, S. (2000). Ecological characteristics of the Mljet Islands seawater lakes (South Adriatic Sea) with special reference to their resident populations of medusa. *Scientia Marina*, 64(S1), 197-206
- Brewer, R. H., & Feingold, J. S. (1991). The effect of temperature on the benthic stages of *Cyanea* (Cnidaria: Scyphozoa), and their seasonal distribution in the Niantic River estuary, Connecticut. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 152(1), 49-60.

- Brodeur, R. D., Sugisaki, H., & Hunt Jr, G. L. (2002). Increases in jellyfish biomass in the Bering Sea: implications for the ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 233, 89-103.
- Choi, J. K. (1986). The ecological study of phytoplankton in Kyeonggi Bay. Yellow Sea. 3. Phytoplankton composition, standing crops. tychopelagic plankton. *Journal of Oceanological Society of Korea*, 21, 3-156.
- Condon, R. H., Lucas, C. H., Pitt, K. A., & Uye, S. I. (2014). Jellyfish blooms and ecological interactions. *Marine Ecology Progress Series*, 510, 109-110.
- Conley, K., & Uye, S. I. (2015). Effects of hyposalinity on survival and settlement of moon jellyfish (*Aurelia aurita*) planulae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 462, 14-19.
- Cranford, P. J., Hargrave, B. T., & Doucette, L. I. (2009). Benthic organic enrichment from suspended mussel (*Mytilus edulis*) culture in Prince Edward Island, Canada. *Aquaculture*, 292(3-4), 189-196.
- Dong, J., Sun, M., Wang, B., & Liu, H. (2008). Comparison of life cycles and morphology of *Cyanea nozakii* and other scyphozoans. *Plankton and Benthos Research*, 3(Supplement), 118-124.
- Dong, Z., Liu, D., & Keesing, J. K. (2010). Jellyfish blooms in China: dominant species, causes and consequences. *Marine Pollution Bulletin*, 60(7), 954-963.
- Dong, Z., Wang, L., Liu, Q., & Sun, T. (2018). Effects of salinity and temperature on the recruitment of *Aurelia coerulea* planulae. *Marine Biology Research*, 14(5), 454-461.
- Duarte, C.M., Pitt, K.A., Lucas, C.H., Purcell, J.E., Uye, S.I., Robinson, K. Brotz, L., Decker, M.B., Sutherland, K.R., Malej, A., Madin, L., Mianzan, H., Malek, J., Graham, W.M., & Condon, R.H. (2013) Is

- global ocean sprawl a cause of jellyfish blooms? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(2), 91 - 97.
- El-Serehy, H. A., & Al-Rasheid, K. A. (2011). Reproductive strategy of the jellyfish *Aurelia aurita* (Cnidaria Scyphomedusae) in the Suez Canal and its migration between the Red Sea and Mediterranean. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 14(3), 269-275.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). 2007. <http://www.fao.org> (accessed on 13 May 2024).
- Fenton, K. (2018). PICES publications-PICES Scientific report No. 51, 2017-Report of working group 26 on Jellyfish.
- Fu, Z., Shibata, M., Makabe, R., Ikeda, H., & Uye, S. I. (2014). Body size reduction under starvation, and the point of no return, in ephyrae of the moon jellyfish *Aurelia aurita*. *Marine Ecology Progress Series*, 510, 255-263.
- Fu, Z., Li, J., Wang, J., Lai, J., Liu, Y., & Sun, M. (2020). Combined Effects of Temperature and Salinity on the Growth and Pulsation of Moon Jellyfish (*Aurelia coerulea*) Ephyrae. *American Journal of Life Sciences*, 8, 144-151.
- Fuchs, B., Wang, W., Graspentner, S., Li, Y., Insua, S., Herbst, E. M., Dirksen, P., Böhm, A.M., Hemmrich, G., Sommer, F., Domazet-Lose, T., Klostermeier, U.C., Erxleben, F.A., Rosenstiel, P., Bosch, T.C.G., & Khalturin, K. (2014). Regulation of polyp-to-jellyfish transition in *Aurelia aurita*. *Current Biology*, 24(3), 263-273.
- Gambill, M., & Peck, M. A. (2014). Respiration rates of the polyps of four jellyfish species: Potential thermal triggers and limits. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 459, 17-22.
- Gambill, M., McNaughton, S. L., Kreuz, M., & Peck, M. A. (2018). Temperature-dependent settlement of planula larvae of two

- scyphozoan jellyfish from the North Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 201, 64-71.
- Garzke, J., Sommer, U., & Ismar-Rebitz, S. M. (2020). Zooplankton growth and survival differentially respond to interactive warming and acidification effects. *Journal of Plankton Research*, 42(2), 189-202.
- Gröndahl, F. (1988). Interactions between polyps of *Aurelia aurita* and planktonic larvae of scyphozoans: An experimental study. *Marine Ecology Progress Series*, 45(1), 87-93.
- Gröndahl, F. (1989). Evidence of gregarious settlement of planula larvae of the scyphozoan *Aurelia aurita*: An experimental study. *Marine ecology progress series*. Oldendorf, 56(1), 119-125.
- Hamner, W. M., & Jenssen, R. M. (1974). Growth, degrowth, and irreversible cell differentiation in *Aurelia aurita*. *American Zoologist*, 14(2), 833-849.
- Han, C. H., Kawahara, M., & Uye, S. I. (2009). Seasonal variations in the trophic relationship between the scyphomedusa *Aurelia aurita* sl and mesozooplankton in a eutrophic brackish-water lake, Japan. *Plankton and Benthos Research*, 4(1), 14-22.
- Han, C. H., & Uye, S. I. (2010). Combined effects of food supply and temperature on asexual reproduction and somatic growth of polyps of the common jellyfish *Aurelia aurita* sl. *Plankton and Benthos Research*, 5(3), 98-105.
- Hansson, L. J. (1997). Effect of temperature on growth rate of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphozoa) from Gullmarsfjorden, Sweden. *Marine Ecology Progress Series*, 161, 145-153.
- Hansson, L. J., Moeslund, O., Kiørboe, T., & Riisgård, H. U. (2005). Clearance rates of jellyfish and their potential predation impact on

- zooplankton and fish larvae in a neritic ecosystem (Limfjorden, Denmark). *Marine Ecology Progress Series*, 304, 117–131.
- Hansson, L. J., & Kiørboe, T. (2006). Prey specific encounter rates and feeding hydromedusae. *Limnology and oceanography*, 51(4), 1849–1858.
- Helm, R. R. (2018). Evolution and development of scyphozoan jellyfish. *Biological Reviews*, 93(2), 1228–1250.
- Hernroth, L., & Gröndahl, F. (1983). On the biology of *Aurelia aurita* (L.) 1. Release and growth of *Aurelia aurita* (L.) ephyrae in the Gullmar Fjord, western Sweden, 1982 - 83. *Ophelia*, 22(2), 189–199.
- Holst, S., & Jarms, G. (2007). Substrate choice and settlement preferences of planula larvae of five Scyphozoa (Cnidaria) from German Bight, North Sea. *Marine Biology*, 151, 863–871.
- Holst, S. (2012). Effects of climate warming on strobilation and ephyra production of North Sea scyphozoan jellyfish. *Jellyfish Blooms IV: Interactions with humans and fisheries*, 127–140.
- Ishii, H., & Båmstedt, U. (1998). Food regulation of growth and maturation in a natural population of *Aurelia aurita* (L.). *Journal of Plankton Research*, 20(5), 805–816.
- Ishii, H., & Takagi, A. I. (2003). Development time of planula larvae on the oral arms of the scyphomedusa *Aurelia aurita*. *Journal of Plankton Research*, 25(11), 1447–1450.
- Ishii, H., Kojima, S., & Tanaka, Y. (2004). Survivorship and production of *Aurelia aurita* ephyrae in the innermost part of Tokyo Bay, Japan. *Plankton Biology and Ecology*, 51(1), 26–35.
- Ishii, H., & Katsukoshi, K. (2010). Seasonal and vertical distribution of *Aurelia aurita* polyps on a pylon in the innermost part of Tokyo Bay. *Journal of Oceanography*, 66, 329–336.

- Jang, M. C., Baek, S. H., Jang, P. G., Lee, W. J., & Shin, K. S. (2012). Patterns of zooplankton distribution as related to water masses in the Korea Strait during winter and summer. *Ocean and Polar Research*, 34(1), 37-51.
- Kakinuma, Y. (1975). An experimental study of the life cycle and organ differentiation of *Aurelia aurita* Lamarck (Doctoral dissertation, Tohoku University).
- Kamiyama, T. (2018). Planktonic ciliates as food for the scyphozoan *Aurelia coerulea*: feeding and growth responses of ephyra and metephyra stages. *Journal of oceanography*, 74(1), 53-63.
- Kamiyama, T. (2023). Microzooplankton as a food source for the scyphozoan *Aurelia coerulea*: growth and feeding responses of the polyp stage in field assemblages. *Plankton and Benthos Research*, 18(1), 34-46.
- Kogovsek, T., Molinero, J. C., Lucic, D., Onofri, I., Gangai, B., Miloslavica, M. & Malej, A. (2012). Interannual size changes of adult *Aurelia* sp. 5 medusae stage in the Marine Protected Area of Mljet Island South Adriatic. *Acta Adriatica*, 53(2), 233-242.
- Kramp, P. L. (1961). Synopsis of the medusae of the world. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 40, 7-382.
- Lawley, J. W., Gamero-Mora, E., Maronna, M. M., Chiaverano, L. M., Stampar, S. N., Hopcroft, R. R. & Morandini, A. C. (2021). The importance of molecular characters when morphological variability hinders diagnosability: systematics of the moon jellyfish genus *Aurelia* (Cnidaria: Scyphozoa). *PeerJ*, 9, e11954.
- Lebedeva, L. P., & Shushkina, E. A. (1991). Evaluation of population characteristics of the medusa *Aurelia aurita* in the Black Sea.

- Oceanology*, 31, 314-319.
- Lee, T. S., & Kim, K. H. (1998). A Study on the Origin of Anomalously Low Saline Tsushima Current Water Using 228 Ra. *The Sea: Journal of the Korean Society of Oceanography*, 3(4), 175-182.
- Lee, M., & Baek, S. H. (2017). Changes in marine environmental factors and phytoplankton community composition observed via short-term investigation in a harbor in the eastern part of the south sea of Korea. *Journal of the Korean Society of Marine Environment & Safety*, 23(6), 669-676.
- Lo, W. T., Purcell, J. E., Hung, J. J., Su, H. M., & Hsu, P. K. (2008). Enhancement of jellyfish (*Aurelia aurita*) populations by extensive aquaculture rafts in a coastal lagoon in Taiwan. *ICES Journal of Marine Science*, 65(3), 453-461.
- Loveridge, A., Lucas, C. H., & Pitt, K. A. (2021). Shorter, warmer winters may inhibit production of ephyrae in a population of the moon jellyfish *Aurelia aurita*. *Hydrobiologia*, 848(3), 739-749.
- Lucas, C. H., & Williams, J. A. (1994). Population dynamics of the scyphomedusa *Aurelia aurita* in Southampton Water. *Journal of Plankton Research*, 16(7), 879-895.
- Lucas, C. H. (1996). Population dynamics of *Aurelia aurita* (Scyphozoa) from an isolated brackish lake, with particular reference to sexual reproduction. *Journal of Plankton Research*, 18(6), 987-1007.
- Lucas, C. H. (2001). Reproduction and life history strategies of the common jellyfish, *Aurelia aurita*, in relation to its ambient environment. In *Jellyfish Blooms: Ecological and Societal Importance: Proceedings of the International Conference on Jellyfish Blooms*, held in Gulf Shores, Alabama, 12 - 14 January

- 2000 (pp. 229–246). Springer Netherlands.
- Lucas, C. H., Graham, W. M., & Widmer, C. (2012). Jellyfish life histories: role of polyps in forming and maintaining scyphomedusa populations. *Advances in Marine Biology*, *63*, 133–196.
- Lucas, C. H., Gelcich, S., & Uye, S. I. (2014). Living with jellyfish: management and adaptation strategies. *Jellyfish blooms*, 129–150.
- Lüskow, F. (2020). Importance of environmental monitoring: Long-term record of jellyfish (*Aurelia aurita*) biomass in a shallow semi-enclosed cove (Kertinge Nor, Denmark). *Regional Studies in Marine Science*, *34*, 100998.
- Lynam, C. P., Gibbons, M. J., Axelsen, B. E., Sparks, C. A., Coetzee, J., Heywood, B. G., & Brierley, A. S. (2006). Jellyfish overtake fish in a heavily fished ecosystem. *Current biology*, *16*(13), R492–R493.
- Marques, R., Albouy-Boyer, S., Delpy, F., Carre, C., Le Floc'h, E., Roques, C., Molinero, J & Bonnet, D. (2015). Pelagic population dynamics of *Aurelia* sp. in French Mediterranean lagoons. *Journal of Plankton Research*, *37*(5), 1019–1035.
- Ma, X., & Purcell, J. E. (2005). Effects of temperature, salinity, and predators on mortality of and colonization by the invasive hydrozoan *Moerisia lyonsi*. *Marine Biology*, *147*, 215–224.
- Milisenda, G., Rosa, S., Fuentes, V. L., Boero, F., Guglielmo, L., Purcell, J. E., & Piraino, S. (2014). Jellyfish as prey: frequency of predation and selective foraging of *Boops boops* (Vertebrata, Actinopterygii) on the mauve stinger *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphozoa). *PLoS one*, *9*(4), e94600.
- Miyake, H., Iwao, K., & Kakinuma, Y. (1997). Life history and environment of *Aurelia aurita*. *South Pacific Study*, *17*(2), 273–285.
- Miyake, H., Terazaki, M., & Kakinuma, Y. (2002). On the polyps of the

- common jellyfish *Aurelia aurita* in Kagoshima Bay. *Journal of Oceanography*, 58, 451-459.
- MOF (Ministry of Oceans and Fisheries), (2018). Marine environmental standard methods. Ministry of Oceans and Fisheries, 79-125.
- MOF (Ministry of Oceans and Fisheries). (2023). Annual Report for the Restoration and Improvement of Marine Habitats in Korea, 39 - 49. <http://www.mof.go.kr> (accessed on 20 December 2023).
- Möller, H. (1980). Population dynamics of *Aurelia aurita* medusae in Kiel Bight, Germany (FRG). *Marine Biology*, 60, 123-128.
- Møller, L. F., & Riisgård, H. U. (2007). Population dynamics, growth and predation impact of the common jellyfish *Aurelia aurita* and two hydromedusae, *Sarsia tubulosa* and *Aequorea vitrina*, in Limfjorden (Denmark). *Marine Ecology Progress Series*, 346, 153-165.
- Moon, S. Y., Oh, H. J., & Soh, H. Y. (2010). Seasonal variation of zooplankton communities in the southern coastal waters of Korea. *Ocean and Polar Research*, 32(4), 411-426.
- Moon, S. Y., & Oh, H. J. (2021). Seasonal changes in copepod biomass and production in Gamak Bay, Korea. *Fisheries and Aquatic Sciences*, 24(4), 171-179.
- Morrissey, S. J., Jerry, D. R., & Kingsford, M. J. (2024). Use of eDNA to Determine Source Locations of Deadly Jellyfish (Cubozoa) in an Open Coastal System. *Coasts*, 4(1), 198-212.
- Mutlu, E. R. H. A. N. (2001). Distribution and abundance of moon jellyfish (*Aurelia aurita*) and its zooplankton food in the Black Sea. *Marine Biology*, 138, 329-339.
- Negri, A. P., Marshall, P. A., & Heyward, A. J. (2007). Differing effects of thermal stress on coral fertilization and early embryogenesis in four Indo Pacific species. *Coral Reefs*, 26, 759-763.

- Olesen, N. J., Frandsen, K., & Riisgård, H. U. (1994). Population dynamics, growth and energetics of jellyfish *Aurelia aurita* in a shallow fjord. *Marine Ecology Progress Series*, 105, 9–18.
- Olesen, N. J. (1995). Clearance potential of jellyfish *Aurelia aurita*, and predation impact on zooplankton in a shallow cove. *Marine Ecology Progress Series*, 124, 63–72.
- Omori, M., Ishii, H., & Fujinaga, A. I. (1995). Life history strategy of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphomedusae) and its impact on the zooplankton community of Tokyo Bay. *ICES Journal of Marine Science*, 52(3-4), 597–603.
- Özdemir, Z. B., Özdemir, S., Özsandıkçı, U., Büyükdeveci, F., & Baykal, B. (2019). The seasonally determination of disc diameter-weight relationship of moon jellyfish *Aurelia aurita* in the Black Sea Coasts of Turkey. *Turkish Journal of Maritime and Marine Sciences*, 5(1), 8–16.
- Palmén, E. (1945). Seasonal occurrence of ephyrae and subsequent instars of *Aurelia aurita* (L.) in the shallow waters of Tvärminne. *Archivum Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae Vanamo*, 8, 122–131.
- Park, N., Yeom, J., Jeong, R., & Lee, W. (2021). Novel attempt at discrimination of a bullet-shaped siphonophore (Family Diphyidae) using matrix-assisted laser desorption/ionization time of flight mass spectrometry (MALDI-ToF MS). *Scientific Reports*, 11(1), 19077.
- Pitt, K. A. (2000). Life history and settlement preferences of the edible jellyfish *Catostylus mosaicus* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Marine Biology*, 136, 269–279.
- Purcell, J. E. (1985). Predation on fish eggs and larvae by pelagic

- cnidarians and ctenophores. *Bulletin of Marine Science*, 37(2), 739-755.
- Purcell, J. E., White, J. R., Nemazie, D. A., & Wright, D. A. (1999). Temperature, salinity and food effects on asexual reproduction and abundance of the scyphozoan *Chrysaora quinquecirrha*. *Marine ecology progress series*, 180, 187-196.
- Purcell, J. E., & Arai, M. N. (2001). Interactions of pelagic cnidarians and ctenophores with fish: a review. *Hydrobiologia*, 451, 27-44.
- Purcell, J. E. (2005). Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85(3), 461-476.
- Purcell, J. E., Uye, S. I., & Lo, W. T. (2007). Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. *Marine Ecology Progress Series*, 350, 153-174.
- Purcell, J. E. (2007). Environmental effects on asexual reproduction rates of the scyphozoan *Aurelia labiata*. *Marine Ecology Progress Series*, 348, 183-196.
- Purcell, J. E., Hoover, R. A., & Schwarck, N. T. (2009). Interannual variation of strobilation by the scyphozoan *Aurelia labiata* in relation to polyp density, temperature, salinity, and light conditions in situ. *Marine Ecology Progress Series*, 375, 139-149.
- Richardson, A. J., Bakun, A., Hays, G. C., & Gibbons, M. J. (2009). The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends in ecology & evolution*, 24(6), 312-322.
- Robinson, K. L., & Graham, W. M. (2013). Long term change in the abundances of northern Gulf of Mexico scyphomedusae *Chrysaora* sp. and *Aurelia* spp. with links to climate variability. *Limnology*

and *Oceanography*, 58(1), 235-253.

- Russell, F. S. (1970). The Medusae of the British Isles volume II: pelagic scyphozoa, with a supplement to the first volume of *Hydromedusae*. 11.
- Schiariti, A., Morandini, A. C., Jarms, G., von Glehn Paes, R., Franke, S., & Mianzan, H. (2014). Asexual reproduction strategies and blooming potential in Scyphozoa. *Marine Ecology Progress Series*, 510, 241-253.
- Schneider, G., & Weisse, T. (1985). Metabolism measurements of *Aurelia aurita* planulae larvae, and calculation of maximal survival period of the free swimming stage. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 39, 43-47.
- Schneider, G. (1988). Larvae production of the common jellyfish *Aurelia aurita* in the Western Baltic 1982-1984. *Kieler Meeresforschungen-Sonderheft*, 6, 295-300.
- Schneider, G. (1989). The common jellyfish *Aurelia aurita*: standing stock, excretion and nutrient regeneration in the Kiel Bight, Western Baltic. *Marine Biology*, 100, 507-514.
- Schneider, G., & Behrends, G. (1994). Population dynamics and the trophic role of *Aurelia aurita* medusae in the Kiel Bight and western Baltic. *ICES journal of Marine Science*, 51(4), 359-367.
- Scorrano, S., Aglieri, G., Boero, F., Dawson, M. N., & Piraino, S. (2017). Unmasking *Aurelia* species in the Mediterranean Sea: an integrative morphometric and molecular approach. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 180(2), 243-267.
- Shedder, M. (1996). Factors influencing egg size in the gammarid amphipod *Gammarus insensibilis*. *Marine Biology*, 124, 519-526.
- Silva, C., Yanez, E., Martin-Diaz, M. L., Riba, I., & DelValls, T. A.

- (2013). Integrated ecotoxicological assessment of marine sediments affected by land-based marine fish farm effluents: physicochemical, acute toxicity and benthic community analyses. *Ecotoxicology*, *22*, 996–1011.
- Spangenberg, D. B. (1968). Recent studies of strobilation in jellyfish. *Oceanography and Marine Biology an Annual Review*, *6*, 231–247.
- Sullivan, B. K., Suchman, C. L., & Costello, J. H. (1997). Mechanics of prey selection by ephyrae of the scyphomedusa *Aurelia aurita*. *Marine Biology*, *130*, 213–222.
- Suzuki, K.S., Suzuki, K.W., Kumakura, E., Sato, K., Oe, Y., Sato, T., Sawada, H., Masuda, R., & Nogata, Y.. (2019). Seasonal alternation of the ontogenetic development of the moon jellyfish *Aurelia coerulea* in Maizuru Bay, Japan. *PLoS One*, *14*(11), e0225513.
- Takao, M., Okawachi, H., & Uye, S. I. (2014). Natural predators of polyps of *Aurelia aurita* sl (Cnidaria: Scyphozoa: Semaestomeae) and their predation rates. *Plankton and Benthos Research*, *9*(2), 105–113.
- Takao, M., & Uye, S. I. (2018). Effects of low salinity on the physiological ecology of planulae and polyps of scyphozoans in the East Asian Marginal Seas: potential impacts of monsoon rainfall on medusa population size. *Hydrobiologia*, *815*, 165–176.
- Thatje, S., & Hall, S. (2016). The effect of temperature on the evolution of per offspring investment in a globally distributed family of marine invertebrates (Crustacea: Decapoda: Lithodidae). *Marine Biology*, *163*, 1–9.
- Thiel, H. (1962). Untersuchungen über die Strobilisation von *Aurelia aurita* Lam. an einer Population der Kieler Förde. *Kieler*

meeresforschungen, 18(2), 198–230.

- Tomaru, A., Sasaki, R., Miyahara, H., Okino, A., Ogawa, N., & Hamasaki, K. (2014). Settlement of planulae of the moon jellyfish *Aurelia aurita* onto hydrophilic polycarbonate plates modified by atmospheric plasma treatment. *PLoS One*, 9(1), e85569.
- Toyokawa, M., Aoki, K., Yamada, S., Yasuda, A., Murata, Y., & Kikuchi, T. (2011). Distribution of ephyrae and polyps of jellyfish *Aurelia aurita* (Linnaeus 1758) sensu lato in Mikawa Bay, Japan. *Journal of oceanography*, 67, 209–218.
- Toyokawa, M., Furota, T., & Terazaki, M. (2000). Life history and seasonal abundance of *Aurelia aurita* medusae in Tokyo Bay, Japan. *Plankton Biology and Ecology*, 47(1), 48–58.
- Uye, S. I., & Shimauchi, H. (2005). Population biomass, feeding, respiration and growth rates, and carbon budget of the scyphomedusa *Aurelia aurita* in the Inland Sea of Japan. *Journal of Plankton Research*, 27(3), 237–248.
- Uye, S. I. (2011). Human forcing of the copepod - fish - jellyfish triangular trophic relationship. *Hydrobiologia*, 666, 71–83.
- Wang, Y. T., & Sun, S. (2015). Population dynamics of *Aurelia* sp. 1 ephyrae and medusae in Jiaozhou Bay, China. *Hydrobiologia*, 754, 147–155.
- Webster, C. N., & Lucas, C. H. (2012). The effects of food and temperature on settlement of *Aurelia aurita* planula larvae and subsequent somatic growth. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 436, 50–55.
- Weiss, M., Thatje, S., & Heilmayer, O. (2010). Temperature effects on zoeal morphometric traits and intraspecific variability in the hairy crab *Cancer setosus* across latitude. *Helgoland Marine Research*,

64, 125-133.

- Willcox, S., Moltschaniwskyj, N. A., & Crawford, C. (2007). Asexual reproduction in scyphistomae of *Aurelia* sp.: Effects of temperature and salinity in an experimental study. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 353(1), 107-114.
- Willcox, S., Moltschaniwskyj, N. A., & Crawford, C. M. (2008). Population dynamics of natural colonies of *Aurelia* sp. scyphistomae in Tasmania, Australia. *Marine Biology*, 154, 661-670.
- WoRMS (2024). <http://www.marinespecies.org>
- Xing, Y., Liu, Q., Zhang, M., Zhen, Y., Mi, T., & Yu, Z. (2020). Effects of temperature and salinity on the asexual reproduction of *Aurelia coerulea* polyps. *Journal of Oceanology and Limnology*, 38, 133-142.
- Yasuda, T. (1969). Ecological studies on the jellyfish, *Aurelia aurita*, in Urazoko Bay, Fukui Prefecture-I. Occurrence pattern of medusa. *Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish*, 35, 1-6.
- Yasuda, T. (1975). Ecological studies on the jelly-fish, *Aurelia aurita* (Linné), in Urazoko Bay, Fukui prefecture-XI. An observation on ephyra formation. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*, 22(1-4), 75-80.
- Yoo, M. H., Song, T. Y., Kim, E. S., & Choi, J. K. (2007). The characteristics on the spatial and temporal distribution of phytoplankton in the Western Jinhae Bay, Korea. *The Sea: Journal of the Korean Society of Oceanography*, 12(4), 305-314.
- Yoon, Y. H. (2014). Spatio-temporal distribution of phytoplankton community in the Jangsu Bay and adjoining sea of South Sea, Korea. *Korean Journal of Environmental Biology*, 32(1), 75-87.
- Youn, S. H., & Choi, J. K. (2003). Seasonal changes in zooplankton

community in the coastal waters off Incheon. *Journal of the Korean Society of Oceanography*, 38(3), 111-121.



감사의 글

박사과정을 진행하면서 저의 학위 논문이 잘 마무리될 수 있게 도움을 주신 많은 분들에게 이 짧은 글을 통해 감사의 인사를 전하고자 합니다.

먼저 저의 연구논문이 잘 완성될 수 있도록 지도해 주신 박원규 교수님께 깊은 감사드립니다. 교수님께서 이끌어 주신 덕분에 사회생활을 병행하면서도 논문이 무사히 잘 마무리 될 수 있었고 좋은 연구를 할 수 있었습니다. 또한 바쁘신 와중에 논문 심사를 맡아주신 윤석현 연구관님, 이정훈 교수님, 황인서 박사님, 이창래 박사님 감사합니다. 심사위원들께서 정말 꼼꼼하게 봐주시고 코멘트를 해주셔서 논문의 완성도를 올릴 수 있었습니다. 다시 한 번 감사의 인사드립니다.

본 연구가 진행된 3년간 끊임없는 격려와 조언, 아낌없는 도움을 주신 국립수산과학원 윤석현 연구관님과 24개월 간 조사를 함께 한 해파리 연구원들 덕분에 힘든 시간을 즐겁게 보낼 수 있어서 감사했고 행복했습니다. 더불어 본 연구를 진행할 수 있도록 배려해주시고 끊임없는 격려를 해주신 한인성 과장님께도 감사드리며, 처음 수과원에 들어와 애정어린 지도를 해주신 임월에 과장님께도 감사드립니다.

가족에게도 깊은 감사를 전합니다. 엄마와 언니, 남편 덕분에 수많은 출장을 맘 편하게 다닐 수 있었고, 바쁘다는 핑계로 잘 챙겨주지 못한 아들에게도 미안함과 감사한 마음을 전합니다.