

## The Paradox of the Plankton

Hak Young Lee<sup>1\*</sup>, Sung-Gi Moon<sup>2</sup> and Man-Kyu Huh<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Department of Biological Sciences, Chonnam National University, Box 77 Youngbong-ro, Kwangju 500-757, Korea

<sup>2</sup>Department of Biology, Kyungsoo University, Busan 608-736, Korea

<sup>3</sup>Department of Molecular Biology, Donggeui University, Busan 614-714, Korea

Received May 4, 2015 / Revised May 18, 2015 / Accepted May 18, 2015

Hutchinson (1961) proposed that the large number of species in most plankton communities is remarkable in review of the competitive exclusion principle, which suggests that in homogeneous, well-mixed environments species that compete for the same resources cannot coexist. The principle of competitive exclusion would lead us to conclude that only a few species could coexist in such circumstances. Nevertheless, numerous competing species in most natural habitats are able to coexist, while generally only few resources (niches) limit these communities. It is coined "the paradox of plankton" by Hutchinson. We reviewed some literature of the proposed solutions and give a brief overview of the mechanisms proposed so far. The proposed mechanisms that we discuss mainly include spatial and temporal heterogeneity in physical and biological environment, externally imposed or self-generated spatial segregation, horizontal mesoscale turbulence of ocean characterized by coherent vortices, oscillation and chaos generated by several internal and external causes, stable coexistence and compensatory dynamic under fluctuating temperature in resource competition, and finally the role of toxin-producing phytoplankton in maintaining the coexistence and biodiversity of the overall plankton populations. Especially we cited Roy and Chattopadhyay's reviews and their toxin-producing hypothesis by phytoplankton. This review may be some information to study plankton communities and effect to put the solutions to the paradox that have been proposed over the years into perspective.

**Key words** : Competitive exclusion, Hutchinson, paradox of plankton, plankton communities, Roy and Chattopadhyay

### 서 론

1961년 허친슨(Hutchinson) [16]이 플랑크톤 패러독스(the paradox of the plankton)를 제기한 이래 많은 연구자들이 플랑크톤 패러독스를 해결하려는 시도가 있었다. 플랑크톤 패러독스란 '가상적으로 동질한 서식지에 자원이 제한되면 가우스의 경쟁배타의 원리가 적용되어 경쟁에서 종이 도태되는 데에도 불구하고 왜 많은 종이 공존할까?'를 일컫는다. 허친슨은 환경이 유의미하게 변하기 때문에 시간과 경쟁배타의 원리, 평형상태에 대해 논의하였다. 물론 그 이전에도 Riley 등[27]은 표준 해양생태계모델로 영양물-식물플랑크톤-동물플랑크톤(nutrient-phytoplankton-zooplankton, NPZ) 모델을 제시하였고, MacArthur [20]가 어떤 집단에서 종과 개체의 분포가 다양한 비오톱이 동질성인지 이질성인지 제기하였다. Hair-

ston [11] 역시 플랑크톤에서 토양의 절지동물이 보다 구조화된 군집을 이루고 있음을 제시하였다. 허친슨은 플랑크톤에 이 원리를 적용하여 시간적으로 평형에 도달할 수 없고, 공간적으로 이질적 다양성을 나타낸다고 보았다.

이렇듯 경쟁 종의 공존에 관한 문제는 이론 생태학에서 고전적 의문 중의 하나이다. 자연적인 서식지에서 수많은 경쟁 종은 공존할 수 있지만 그럴 경우 군락 내 일부 자원(생태적 지위)으로 제한된다[10]. 허친슨은 '비교적 균등하거나 구조화되지 않은 환경, 같은 종류의 자원에 모두 경쟁적일 때 많은 종들이 어떻게 공존하는 것이 가능할까?'에 의문을 던졌으며 이것에 접근하고자 소위 "플랑크톤의 패러독스"로 표현한 공존은 계절적 환경변화로 인해 플랑크톤 자연 군집에서 경쟁배타가 방지되었다는 생각을 하게 되었다. 따라서 군집에서 종은 적어도 비평형으로 공존한다.

수많은 연구자들이 서식지의 공간적·시간적 이질성, 포식, 교란, 공진화 등을 포함한 여러 기작들 발표하여 플랑크톤의 패러독스 개념을 공고히 하였다. 그 후 기후변화와 변동이 플랑크톤군집에서 종의 지속성에 중요한 역할을 한다고 덧붙였다. 담수 생태계에서는 중간 정도의 교란이 높은 생물다양성을 설명하는데 적절한 가설이라고 보았다. 이 견해에 따르면 풍속과 폭풍 같은 환경적 변동이 불균질한 공간, 시간을 통해

#### \*Corresponding author

Tel : +82-62-530-3409, Fax : +82-62-530-5200

E-mail : haklee@jnu.ac.kr

This is an Open-Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0>) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

생태를 교란시킨다.

### 재료 및 방법

#### 왜 플랑크톤인가

플랑크톤은 광합성을 영위하는 독립영양생물로 현미경적 미세 유기체이다. 플랑크톤은 거의 대부분 해양과 담수 생태에서 태양광을 수광하는 최상층에 위치하고 있다. 플랑크톤은 미세 크기이나 일차 생산자로 중요한 생태적 지위를 차지한다. 엽록소를 이용하여 탄수화물, 지질, 단백질을 합성하고 산소를 방출한다. 또한 식물플랑크톤은 동물플랑크톤의 먹이가 되고 이들은 어류 등 수계 동물의 중요한 먹이가 된다. 따라서 플랑크톤은 먹이사슬의 일부로 전 지구생태계의 중요한 역할을 한다[32].

플랑크톤은 복잡한 생태계를 이해하는데 유용한 패러다임이다[21]. 그러나 비교적 단순한 군집조차 자세히 조사해보면 눈이 어지러울 정도로 매우 복잡하다. 예를 들어 적조 플랑크톤에서 분류학적 주요 그룹간 구별이 있다면 부영양화 모델이나 다른 기재적 연구가 중 수준까지 내려가야 한다.

다음은 비록 수년 전에 발표된 것이지만 플랑크톤의 패러독스에 대해 아주 잘 review한 것으로 평가되는 Roy와 Chattopadhyay [29, 30]의 논문과 Scheffer 등[31]의 논문을 중심으로 플랑크톤의 패러독스에 대한 그들의 견해를 재구성하여 여기에 소개한다.

### 결 과

#### 제시된 기작의 범주

경쟁배타의 원리에 입각하여 평형상태에서 공존하는 중수

는 한정 요인의 수를 초과할 수 없기 때문에 플랑크톤 패러독스에 대한 해결책으로 다음 두 가지를 제시하고 있다.

- (1) 여러 원인으로 인해 실제 수 생태계는 역동성으로 평형 상태에 결코 도달할 수 없다.
- (2) 역동성을 조절하는 추가적 제한 요인이 대부분 존재한다.

일반적으로 여러 플랑크톤이 공존하는 이유로 비평형 역동성을 제시하며 여러 외부 요인에 근거하는데 그 외부 요인으로는 환경의 변동성, 주기적 힘, 공간적 이질성 등이다. 또한 유기체 자체의 생활사, 유기체들의 복합 역동성, 공간적·시기적 카오스 역시 비평형 역동성의 원인으로 간주된다. 한편, 수 생태계에서 한정자원의 다른 요인, 예를 들면 생활사, 포식-피식 상호작용, 화학적 신호 교감 과정 같은 여러 행동학적 효과도 잠정적 제한 요인으로 간주한다. Fig. 1은 앞서 기술한 두 가지 범주에 다양한 설명이 제시되어 있음을 나타낸 것이다.

#### 외력 역동성: 비평형상태

##### 순수한 시기 효과

허친슨은 플랑크톤의 높은 밀도 다양성과 패러독스에 따른 공존의 이유를 외부 요인으로 평형에 영구히 도달하지 못하는 것이 일차적이라고 설명했다. 일군의 유기체들의 생식률이 일정한 물리적 조건에서 완전 경쟁배타에 도달하는데 요구되는 시간(tc라 부름)이 같은 논리로 그 환경에서 지속적 변화에 요구되는 시간(te라 부름)을 제시하였고 영구 평형은 불가능하다고 보았다. 왜냐하면 tc와 te는 물론 대부분 유기체의 세대에 걸쳐 같은 순서인데 대략 며칠 또는 몇 주에 걸쳐 측정되고 비평형의 제안이 플랑크톤에 잠정적으로 적용된다. 허친슨은 식물플랑크톤의 패러독스적 공존 이유가 해양이나 호소 같은 물리적 환경 자체라고 보았다. 특히 해수는 기후 같은 요인에

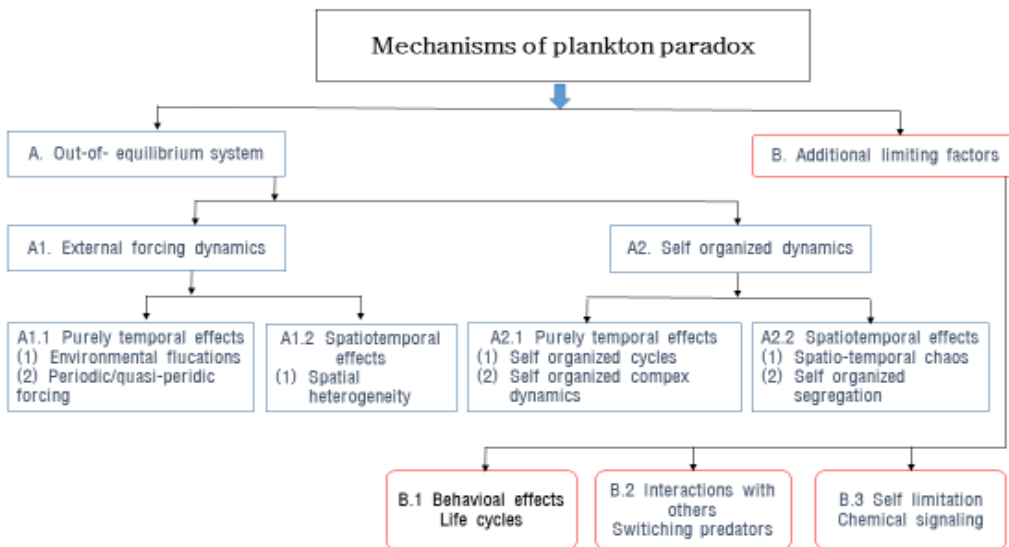


Fig. 1. Various mechanisms for explaining the plankton paradox (Roy and Chattopadhyay, 2007a).

의해 끊임없이 변한다. 여러 학자들도 허친슨과 유사한 맥락으로 계절적 주기, 대기 같은 요인에 의한 환경조건의 지속적 변이가 패러독스를 설명할 수 있다고 주장하였다.

Ebenhöh는 pulse에서 단일 영양물의 유입에 따른 많은 경쟁적 관계가 있는 식물플랑크톤에 대한 간단한 수학적 모델을 제시하였다[7]. 이 모델에서 보여주는 바는 영양물의 파동에서 일련의 변이는 성장과 사멸 같은 생물학적 척도를 조절하여 간단한 주기에서 복잡한 주기까지 다이내믹한 종의 전이를 가져와 결국 무질서한 행동이 된다. 이런 과정에서 경쟁적 관계에 있는 무수한 식물플랑크톤이 단일한 영양구조에서 서로 공존할 수 있다.

그 외 많은 모델들이 플랑크톤 역동성에 작용하는 계절적 효과를 설명하였고 무질서가 자연 상태에 근접한 일부 척도를 예상할 수 있었다[6].

온도는 식물플랑크톤의 최대 성장률에 유의한 영향을 주며 식물플랑크톤 천이를 결정하는 1차 요인이다. 온도는 자원이용의 생리적 측면에 영향을 준다[34, 35]. Descamps-Julien과 Gonzalez [5]의 연구에서 온도 변동을 추가하면 하나의 한정 자원에 두 종의 식물플랑크톤의 지속성을 유지함을 보여주었다. 이 연구를 통해 수 환경에서 온도 변동은 식물플랑크톤의 안정된 공존을 확신하게 되었다. 그런데 넓은 바다에서 수온은 일반적으로 크게 변동이 없어 결국 플랑크톤의 생리학적 연구는 제한적이 된다. 따라서 온도변동을 통한 안정된 공존은 실험적으로는 다당할 수 있지만 현실적으로 적용하려면 더 연구가 필요하다.

### 공간 시기 효과

해양 생태계와 유사하게 호소생태계의 다양성 역시 높다. 캘리포니아 Castle호에서 많은 식물플랑크톤 중에 패치성이 높음을 보여주었다[26]. 이 호수에서는 혼합되는 비율이 조류의 생식비율에 관해 매우 느리고, 많은 다른 생태적 지위가 자발적으로 공존하고 있다는 것을 보여주었다. 이런 실제 생활 자료로부터 '동시대성 불균형 모델'이 호수 식물플랑크톤의 다양성을 설명한다. 이 가설의 출발점은 어떤 시기에 수계의 많은 패치에서 한 종이 다른 종에 비해 경쟁적 장점이 있을 때 기인한다. 일반적으로 호수에서 물은 식물플랑크톤에 상당한 패치성을 허용할 만큼 안정되어 있는 매질이다. 그러나 한 종에 의해 각기 생태적 지위를 배타적으로 점유하는 것을 방지하는 것은 배제된다. 이 가설은 허친슨의 견해와 차이가 있는데 리처슨은 플랑크톤 서식지의 일시적·이질성보다는 동시성을 강조한 반면 허친슨은 이질성을 강조하였다.

Bracco 등[4]은 거친 환경에서 부단한 소용돌이 발생이 공간적으로 강한 불균형을 가진 플랑크톤 양상을 나타낸다고 보았다. 수계에서 거친 소용돌이는 경쟁하는 식물플랑크톤의 생존을 연장시키고, 덜 적합한 종이 영양 부족한 시기에도 수계에서 완전히 배제되는 것을 방지한다. 이 설명은 앞서 허친슨의 견해에서도 감지되는데 플랑크톤의 다양성은 심한 영양

결핍을 겪는 여름철에 조차 영향을 덜 받는다. 실제로 수계에서 환경조건은 변동성이 대단히 커서 중간 규모의 소용돌이 영향으로 인해 경쟁관계에 있는 식물플랑크톤은 비평형에서 큰 규모 시간 단위로 생체량을 지속할 수 있다[4]. 그런데 해양 생태계는 소용돌이 규모는 호수나 담수와 비해 매우 크기 때문에 식물플랑크톤의 다양성이 높다. 따라서 다양한 수계에서 중간 규모의 소용돌이는 여전히 연구 대상이다,

Levin [19], Atkinson과 Shorrocks [2], Tilman [33]은 불안정한 혼합이 종의 공존을 촉진한다고 보았다. 수 환경에서 혼합과정은 식물플랑크톤의 빛 흡수 정도에 따라 좌우되는데 빛 구배를 통한 불안정한 소용돌이 효과를 발생시킨다. 이 과정에서 수직 층간 이질성이 불안정한 혼합과정에 의해 발생하는 경우에는 식물플랑크톤의 다양성과 공존을 촉진한다[9]. 그런데 이 다양성의 규모는 실제 수 환경에 비하면 작기 때문에 빛이 조절되는 환경에서 불안정한 혼합은 수 백 종의 공존을 증진시킬 수 없다. 결과적으로 부영양화 수계에서 식물플랑크톤의 증가는 종다양성이 높지 않고 다른 혼합체계에 있는 식물플랑크톤과 우점의 정도가 다르다[12, 13]. 해양 환경에서 혼합과정의 감소는 심해 엽록소의 최대치를 탈 안정화 시키는 효과가 있으며 결과적으로 이어서 수직 층으로 구조화된 곳에서 플랑크톤 다양성에 영향을 주게 된다[15].

### 내부 힘

#### 무질서

어떤 외부에서 부과되는 교란이 없는 경우 플랑크톤 천이는 1~2개월에 안정된 상태가 되어 대부분의 종은 한 두 우점종으로부터 벗어난다고 보통 생각한다. 교란이 없는 천이는 결국 경쟁배타와 생태적 평형에 접근해야 한다[25]. 그런데 실험실에서 행한 모델 분석에서 환경이 비교적 일정하고 항상성이 있을지라도 플랑크톤은 놀랄만한 사건이 발생하는 것처럼 불규칙한 변동이 일어난다(Fig. 2) [31]. 이는 플랑크톤 시스템 자체에서 피드백이 작동하여 안정상태가 유지되지 못하도록 하기 때문이다. 결국 호수는 변동성 환경으로 인해 내재성 무질서 시스템이 행동으로 잘 드러난다. 이것은 결국 환경에서 변동성 효과인지 내재성 무질서인지 큰 차이가 없기 때문에 이 결과는 소요의 일종으로 보는 것이다. 영양물 상호작용에 덧붙여 다수의 종간경쟁은 무질서를 잘 유발할 수 있다[1].

#### 자기 조절 역동성: 순수한 시간적 효과

경쟁 모델의 분석에서 제한된 주기는 단일 자원에 대해 둘 또는 그 이상의 소비자가 공존함을 보여준다[14]. Huisman과 Weissing [12]의 자원 경쟁모델의 시뮬레이션 결과 제한된 자원을 두고 경쟁하는 것은 변동과 무질서를 야기한다. 무질서한 행동은 아주 명확한 것이므로 여러 모델의 척도에서 사용되고 있는데 모델의 척도가 광범위한 것은 자원 경쟁에 대한 수학 공식이 다르기 때문이다[31]. 이런 이론적 연구에서 보여준 바는 자원 경쟁 자체에서 발생한 무질서 상황이 생체량

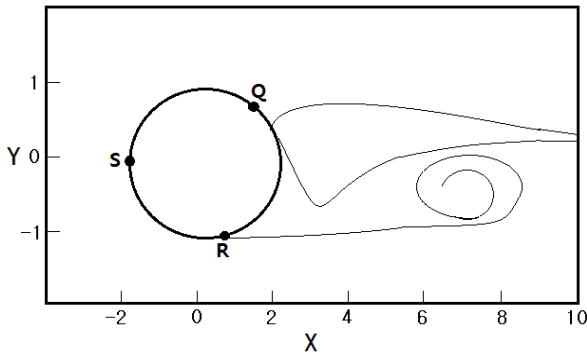


Fig. 2. Flow around a cylindrical obstacle with modified the model of Scheuring et al. [31]. The fluid flows from left to right forming vortices in the wake behind the cylinder. The averted traces form the unstable manifold of the chaotic set in the wake of the cylinder. Three basic stagnation points, Q, R, and S are shown on the cylinder surface.

변동을 가져오기 때문이다. 그런데 무질서를 통한 공존하는 종에서 제시된 이론은 생물량에서 갑작스런 붕괴를 나타내고 경쟁종들의 경쟁능력에 따라 식물플랑크톤의 기본적인 생태적 서열 정도를 예상하는 능력이 어렵다는 것을 제시하였다.

**공간 시간 효과**

시아노박테리아, 녹조류와 경쟁관계에 있는 물벼룩(Daphnis)의 영양에 관한 상호작용 모델의 일부에서 플랑크톤의 무질서 본성이 실험조건에서 예상된다고 제시되었다[8]. 식물플랑크톤-동물플랑크톤 시스템에서 영양물질의 상호작용은 영양물질과 플랑크톤을 섭식하는 어류가 환경조절 변수로 처리할 때 공간적, 시간적, 공간-시간적 양상을 나타낸다[22]. 영양물질-식물플랑크톤-동물플랑크톤 시스템 역시 순환하는 연속 패턴처럼 시간-공간의 매혹적인 변화를 보여준다[23]. 이들 연구에서 경쟁하는 종들이 영양에 의한 상호작용을 하여 공존할 수 있다.

동질성이 있는 환경에서 불완전한 혼합은 공간경쟁에 차이를 수반하고 분산 비율이 경쟁 종의 공간적 분리를 가져올 수 있다. 경쟁하는 종들의 공간적 분리는 공간경쟁을 감소시켜 종의 공존에 우호적이 된다. Petrovskii와 Blackshaw [24]는 경쟁관계에 있는 세 종이 자기 조직화된 공간적 불균등의 결과로 군집이 영속하고 있고, 반면에 공간적으로 동질성 시스템에서는 멸종으로 간다는 것을 보여주었다. 이런 결과에서 시사한 바는 자기-구조화 이질성이 실제 세계에서 식물플랑크톤의 공존을 촉진할 수 있다는 것이다.

**추가적 한정 요인(밀도 의존효과)**

**행동 효과**

다른 생리적, 생활사적 양상이 플랑크톤 군집의 공존과 다양성을 결정하는데 중요한 요인이다. Huisman 등[14]은 생리

학적, 생활사적 특성을 반영한 생물학적 척도를 고려할 때 공존의 역동성을 얻을 수 있다고 하였다. 임의로 생물학적 척도를 이용한 시뮬레이션에 의해 얻어진 생물다양성은 일반적으로 낮다. 그런데 바람직한 생리학적 균형을 가정한 시뮬레이션에서 균형과 비균형 사이에 역동성 전환이 잘 드러난다. 따라서 생리학적, 생활사적 패턴은 가능성 특성-군집의 생물다양성에 영향을 준다. 더욱이, 생리학적 행동에서 피식자의 적응적 변화가 역시 많은 경우 공존을 촉진한다[3, 18].

**다른 요인과 상호작용**

포식자-피식자 상호작용에서 포식은 종종 종의 공존과 생물다양성을 촉진한다. 포식이 공존을 촉진하는 두 가지 모델 기작이 제시되었다. 첫째로, 포식자는 가장 보편적인 먹이를 선호하도록 대상을 변경한다. 둘째로 포식자가 우점하는 경쟁자를 선호한다. 일반적으로 공동자원에 대해 경쟁자들의 공존이 가능한 것은 어떤 포식자가 우점하는 경쟁자에 높은 포식률을 강제할 때이다. 그런데 많은 연구에서 포식자들이 여러 가지 이유로 먹이 전환을 하는 것은 피식자 종들의 공존을 촉진한다. Krivan과 Schmitz [18]도 공유하는 포식자의 적절한 먹이전환은 종의 공존 가능성을 높인다고 주장했다.

**독성을 생성하는 식물플랑크톤에 의한 자기제한**

Roy와 Chattopadhyay [28]은 벵골 만의 북서해안에서 수집한 해양플랑크톤자료를 이용하여 해양환경에서 플랑크톤의 역동성을 조절하는 새로운 내부 기작을 제시하였다. 그들은 이 지역의 플랑크톤의 유의미한 종수의 일부는 독성 또는 저해화합물을 생성한다는 것을 발견하였다. 이 물질들은 플랑크톤의 포식압을 감소시켜 포식활동에 영향을 준다[17].

독성을 생산하는 식물플랑크톤(toxic producing phytoplankton, TPP)에 의한 독성화합물의 방출은 두 가지 중요한 기능을 수행하는데 첫째로 독성물질의 소비에 의한 저해는 플랑크톤의 풍부도를 감소시킨다. 둘째는 TPP에 의해 방출된 독성물질이 플랑크톤 중 중에서 경쟁적 불리함을 가진 종에 대해 유의미한 보상을 해준다. 독성화합물은 잠재적 알레로파시(타감작용)계제로 작용하여 다른 비독성 플랑크톤 종의 성장과 경쟁적 능력에 영향을 준다. 중 수준의 상호작용에서 독성 종의 존재는 다른 비독성종간 경쟁을 유의미하게 감소시킨다[28, 30]. 이런 '부가적' 효과는 독성플랑크톤에 기인하며 간단한 수학적 모델에 적용할 때 경쟁패타로 공존할 수 없다고 가정한 가능성이 반복될 수 있다. 독성화합물에 의한 알로파시 효과는 결정론적, 확률적 환경 무도에 적용되어 플랑크톤 역동성을 안정화시키는 잠정적 후보로 작용할 수 있다. 환언하면 포식자 동물플랑크톤이 없는 상태에서 독성-알레로파시는 생존을 위해 약한 경쟁자를 선호할 수 있다.

**고 찰**

경쟁관계에 있는 식물플랑크톤의 많은 종이 다양하고 한정

된 해양생태계에 어떻게 공존할 수 있을까에 대한 의문이 플랑크톤 생태계 분야에 기본적으로 항구적 의문이다. 이 패러독스가 처음 제기된 이후 약 50년간 많은 해석이 있었다. 제안된 많은 기작 중에서 물리적, 생물학적 환경에서 공간적, 시간적 이질성에 관해 살펴보았다. 이질성은 외부에서 부과되거나 자기-발생적 공간적 분리[9], 불완전한 수직혼합 층[14], 수평적 중간 규모의 소용돌이[4], 플랑크톤간 자원경쟁에 의한 동요와 무질서[31], 자원경쟁에서 변동성 온도에서 안정된 공존과 상보적 역동성[5], 전반적인 플랑크톤 집단에 공존과 다양성을 유지하는데 유일한 독성 생성 플랑크톤의 역할에서 발생한다[29]. 이런 이론은 비평형조건이 많은 플랑크톤에서 발생할 수 있는 여러 다른 과정을 제시하고 있다. 비평형은 외부 힘 또는 내부 조직화에 의해서 발생할 수 있다.

비록 비평형 역동성을 통한 종의 공존이 경쟁배타의 원리를 벗어나는 것은 아니지만 자연적인 수 세계에서 많은 종의 평행적 공존을 지지하는 여러 추가적인 한정요인이 있다. 포식자의 존재와 독성플랑크톤이 이 범주에 속한다. 그런데 독성가설을 다른 지역에서도 그러한지 일반화를 위해서는 더 많은 연구가 필요하다.

실제 세계에서는 여러 제시된 기작들이 보여준 다양성보다 훨씬 더 플랑크톤 다양성이 존재한다. 실제 수 생태계는 자연을 모델로 하는 경우나 실험실에서 수행하는 조건보다 훨씬 복잡하다. 특별한 경쟁관계에 있는 종들의 공존을 문헌을 통해 여러 기작이 있음을 논의했지만 현실 세계가 아니며 일부 자원에 의해 수백 종이 공존하는 이론을 다른 결과도 있다[35].

실제 플랑크톤 세계가 결코 평형에 도달하지 못하는 여러 이유가 있는데 첫째, 이론적 및 실험실에 의한 분석은 많은 종이 서식하는 플랑크톤 군집에서 포식과 경쟁이 무질서를 생성한다. 둘째는 플랑크톤 군집은 실제 세계에서 환경적 변동에 종속적이고 환경변수 효과는 생물종 상호작용 효과보다 훨씬 크기 때문이다. 따라서 플랑크톤 역동성이 중 수준에서 불규칙하다는 것은 새삼 놀랄 일이 아니다. McCauley 등[21]의 주장처럼 플랑크톤에서 일어나는 현상이 다른 생태계에서도 유사하게 발생할 수 있어 플랑크톤 패러독스는 다른 생태계를 연구하는 데에도 활용될 수 있는 중요한 패러다임이다.

제시된 각 기작이 어떤 확신하는 방법에 근거하여 기술한 것이지만 패러독스를 잠정적으로 설명한 것이고 의문은 여전히 남아 있어 실제 플랑크톤 군집에 한 또는 여러 기작들이 혼합되어 있어 해결하기는 어렵다. 제시된 많은 기작이 어떤 계에서 다양성은 잘 설명했지만 포괄적으로 수용된 이론은 없고 어떤 단독이론만으로는 답수, 해양환경에서 플랑크톤 다양성을 설명하기에는 역부족이다. 플랑크톤 역동성에 대해 불예측성 관점에서 보면 허친슨 이후 실제 플랑크톤에 대한 많은 연구의문이 열려있는 셈이다.

## References

1. Arneodo, A., Coulet, P., Peyraud, J. and Tresser, C. 1982. Strange attractors in Volterra equations for species in competition. *J. Math. Biol.* **14**, 153-157.
2. Atkinson, W. D. and Shorrocks, B. 1981. Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *J. Anim. Ecol.* **50**, 461-471.
3. Bolker, B., Holyoak, M., Krivan, V., Rowe, L. and Schmitz, O. 2003. Connecting theoretical and empirical studies of trait mediated interactions. *Ecology* **84**, 1101-1114.
4. Bracco, A., Provenzale, A. and Scheuring, I. 2000. Mesoscale vortices and the paradox of the plankton. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **267**, 1795-1800.
5. Descamps-Julien, B. and Gonzalez, A. 2005. Stable coexistence in a fluctuating environment: an experimental demonstration. *Ecology* **86**, 2815-2824.
6. Doveri, F. M., Scheffer, S., Rinaldi, S., Muratori, S. and Kuznetsov, Y. A. 1993. Seasonality and chaos in a plankton-fish model. *Theor. Popul. Biol.* **43**, 159-183.
7. Ebenhöf, W. 1988. Coexistence of an unlimited number of algal species in a model system. *Theor. Popul. Biol.* **34**, 130-144.
8. Gagnani, A., Scheffer, M. and Rinaldi, S. 1999. Top - down control of cyanobacteria: a theoretical analysis. *Am. Nat.* **153**, 59-72.
9. Hassel, M. P., Comins, H. N. and May, R. M., 1994. Species coexistence and self-organizing spatial dynamics. *Hydrobiologia* **344**, 87-102.
10. Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* **131**, 1292-1298.
11. Hairston, N. G. 1959. Species abundance and community organization. *Ecology* **40**, 404-416.
12. Huisman, J. and Weissing, F. J. 1999. Biodiversity of plankton by species oscillation and chaos. *Nature* **402**, 407-410.
13. Huisman, J., Van Oostveen, P. and Weissing, F. J. 1999. Species dynamics in phytoplankton blooms: incomplete mixing and competition for light. *Am. Nat.* **154**, 46-68.
14. Huisman, J., Johansson, A. M., Folmer, E. O. and Weissing, F. J. 2001. Towards a solution of the plankton paradox: the importance of *physiology* and life history. *Ecol. Lett.* **4**, 408-411.
15. Huisman, J., Pham Thi, N. N., Karl, D. M. and Sommeijer, B. 2006. Reduced mixing generates oscillations and chaos in the oceanic deep chlorophyll maximum. *Nature* **439**, 322-325.
16. Hutchinson, G. E. 1961. The paradox of the plankton. *Am. Nat.* **95**, 137-145.
17. Kozłowski-Suzuki, B., Karjalainen, M., Lehtiniemi, M., Engström-Öst, J., Koski, M. and Carlsson, P. 2003. Feeding, reproduction and toxin accumulation by the copepods *Acartia bifilosa* and *Eurytenora affinis* in the presence of the toxic cyanobacterium *Nodularia Spumigena*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **249**, 237-249.
18. Krivan, V. and Schmitz, O. J. 2004. Trait and density mediated indirect interactions in simple food webs. *Oikos* **107**,

- 239-250.
19. Levins, R. 1979. Coexistence in a variable environment. *Am. Nat.* **114**, 765-783.
  20. MacArthur, R. H. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* **39**, 599-619.
  21. McCauley, S. J., Rowe, L. and Fortin, M. J. 2011. The deadly effects of "nonlethal" predators. *Ecology* **92**, 2043-2048.
  22. Malchow, H. 1993. Spatio-temporal pattern formation in nonlinear non-equilibrium plankton dynamics. *Proc. R. Soc. B.* **251**, 103-109.
  23. Malchow, H. 2000. Non-equilibrium spatio-temporal patterns in models of non-linear plankton Dynamics. *Fresh. Biol.* **45**, 239-251.
  24. Petrovskii, S. V. and Blackshaw, R. 2003. Behaviourally structured populations persist longer under harsh environmental conditions. *Ecol. Lett.* **6**, 455-462.
  25. Reynolds, C. S. 1993. Scales of disturbance and their role in plankton ecology. *Hydrobiologia* **249**, 157-171.
  26. Richerson, P., Armstrong, R. and Goldman, C. R. 1970. Contemporaneous disequilibrium, a new hypothesis to explain the "paradox of the plankton". *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **67**, 1710-1714.
  27. Riley, G. A, Stommel, H. and Bumpus, D. F. 1949. Quantitative ecology of the plankton of the western North Atlantic. *Bull Bingham Oceanogr Coll.* **12**, 1-169.
  28. Roy, S., Alam, S. and Chattopadhyay, J. 2006. Competitive effects of toxin-producing phytoplankton on the overall plankton population in the Bay of Bengal. *Bull. Math. Biol.* **68**, 2303-2320.
  29. Roy, S. and Chattopadhyay, J. 2007a. Towards a resolution of 'the paradox of the plankton': A brief overview of the proposed mechanisms. *Ecological Complexity* **4**, 26-33.
  30. Roy, S. and Chattopadhyay, J. 2007b. Toxin-allopathy among phytoplankton species prevents competition exclusion. *J. Biol. Syst.* **15**, 1-21.
  31. Scheffer, M., Rinaldi, S., Huisman, J. and Weissing, F. J. 2003. Why phytoplankton communities have no equilibrium: solutions to the paradox. *Hydrobiologia* **491**, 9-18.
  32. Stanca, E., Roselli, L. Cellamare, M. and Basset, A. 2013. Phytoplankton composition in the coastal Magnetic Island lagoon, Western Pacific Ocean (Australia) TWB, *Transit. Waters Bull.* **7**, 145-158.
  33. Tilman, D. 1981. Test of resource competition theory using four species of Lake Michigan algae. *Ecology* **62**, 802-815.
  34. Waldrop, M. P. and Firestone, M. K. 2004. Altered utilization patterns of young and old soil C by microorganisms caused by temperature shifts and N additions. *Biogeochemistry* **67**, 235-248.
  35. Williamson, C. E., Sanders, R. W., Moeller, R. E. and Stutzman, P. L. 1996. Utilization of subsurface food resources for zooplankton reproduction: Implications for diel vertical migration theory. *Limnol. Oceanogr.* **41**, 224-233.

## 초록 : 플랑크톤 패러독스

이학영<sup>1\*</sup> · 문성기<sup>2</sup> · 허만규<sup>3</sup>

(<sup>1</sup>전남대학교 생명과학과, <sup>2</sup>경성대학교 생물학과, <sup>3</sup>동의대학교 분자생물학과)

허친슨(Hutchinson)은 동질성이 있고 잘 혼합된 환경에서는 경쟁배타의 원리가 작동하고 있어 많은 종이 공존할 수 없음에도 불구하고 여러 플랑크톤 군집에서 많은 종이 서식하고 있음을 주목하였다. 일부 자원만 공유하면 경쟁배타의 원리가 작용하여 일부 종만이 공존할 수 있다. 그럼에도 불구하고 많은 자연 집단에서 수많은 경쟁관계에 있는 종이 공존하는데 이를 플랑크톤 패러독스라 부른다. 본 연구에서 이 역설에 대한 수많은 견해 중 일부를 소개하였는데 Roy와 Chattopadhyay의 견해를 독성 생성 견해를 포함한 그들의 견해에 따라 기술되었다. 제시된 기작 중 물리적, 생물학적 환경에서 공간적, 시간적 이질성, 외부에서 부과되거나 자기-발생적 공간적 분리, 불안정한 수직 혼합층, 수평적 중간 규모의 소용돌이, 플랑크톤 간 자원경쟁에 의한 동요와 무질서, 자원경쟁에서 변동성 온도에서 안정된 공존과 상보적 역동성을 기술하였다. 본 연구를 통해 플랑크톤과 그 패러독스 연구를 수행하는데 정보가 제공되어 도움이 될 것이다.