Korean Journal of Environmental Biology

Original article

Korean J. Environ. Biol.

41(1) : 89-100 (2023) ISSN 1226-9999 (print) ISSN 2287-7851 (online)

https://doi.org/10.11626/KJEB.2023.41.1.089

하계 동중국해 북부해역에서 종속영양박테리아의 분포 특성 및 미생물 먹이망의 역할

김보미나, 윤석현*

국립수산과학원 기후변화연구과

Spatial distribution of heterotrophic bacteria and the role of microbial food web in the northern East China Sea in summer

Bomina Kim and Seok-Hyun Youn*

Oceanic Climate and Ecology Research Division, National Institute of Fisheries Science, Busan 46083, Republic of Korea

Contribution to Environmental Biology

• This study is significant as it reported the distribution of heterotrophic bacteria associated with the effects of Changjiang diluted water and the Kuroshio branch in the outer continental shelf of the northern East China Sea.

This study identified the role of the microbial food web through correlation analysis between organisms of lower trophic levels
(picophytoplankton and ciliates) and bacteria.

*Corresponding author

Seok-Hyun Youn Tel. 051-720-2240 E-mail. younsh@korea.kr

Received: 6 March 2023 Revised: 16 March 2023 Revision accepted: 17 March 2023 Abstract: We investigated the spatial distribution of heterotrophic bacteria associated with different water masses in the northern East China Sea (ECS) in summer. The surface water masses were divided into the Changjiang Diluted Water (CDW) and high salinity water (HSW). In the CDW region, the concentrations of dissolved inorganic nitrogen (DIN) and chlorophyll-a (Chl-a), and micro Chl-a contribution were high; and bacterial abundance (BA) and ciliate abundance (CA) were also high. In the HSW region with relatively low DIN concentrations, Chl-a concentration and micro Chl-a contribution were low, but pico Chl-a contribution was increased compared to those in the CDW region. BA did not show any significant difference from the CDW region, but CA was decreased. BA showed a positive correlation with Chl-a concentration in the CDW region; however, it did not show a significant correlation with Chl-a concentration in the HSW region. The ratio of bacterial carbon biomass/phytoplankton carbon biomass was exponentially increased with a decrease in the Chl-a concentration. Compared to the past (1990-2000s), the surface phosphate concentrations and the size of dominant phytoplankton have recently decreased in the ECS. Considering this trend of nutrient decrease and miniaturization of the phytoplankton, our results indicate that changes in the strength of the oligotrophic water mass could alter the function of the microbial food web.

Keywords: bacteria, microbial food web, Changjiang diluted water, oligotrophic warm current, East China Sea

1. 서 론

미생물 고리(microbial loop)는 용존유기탄소-종속영 양박테리아-종속영양편모류-섬모충류의 복잡한 먹이단 계로 이루어져 있다(Azam et al. 1983). 식물플랑크톤의 일차생산 중 초미소식물플랑크톤의 기여율이 높아지고 (Magazzù et al. 1995; Lee et al. 2013; Joo et al. 2017; Jang et al. 2018) 해양먹이망 내 미생물 먹이망(microbial food web)의 중요성이 강조되면서(Sarmento et al. 2010; Šolić et al. 2020), 미생물 고리의 주요 구성원인 종속영양박테 리아(이하, 박테리아)의 중요성에 관한 연구들이 지속적으 로 보고되고 있다(Cotner and Biddanda 2002; Kirchman 2008). 박테리아는 용존유기탄소를 유기물원으로 이용하 며, 작은 크기 때문에 빈영양 환경에서 식물플랑크톤과의 영양염 경쟁에서 유리하다. 또한, 박테리아는 중형동물플 랑크톤에게 영양을 전달하는 역할을 하는 섬모충류의 주 요 먹이 중 하나로 여겨진다(Yang et al. 2003; Calbet and Alcaraz 2009), 따라서, 미생물 먹이망을 통해 상위영양단 계(중형동물플랑크톤)로 전달되는 유기물 및 에너지의 흐 름을 이해하기 위해서는 중간 전달자의 역할을 하는 박테 리아의 분포 특성에 대해 파악해야 한다. 물리-화학적 환 경변화에 따른 식물플랑크톤의 크기별 분포는 박테리아 및 종속영양 원생생물(종속영양편모류 및 섬모충류)의 분 포 및 군집구성에 영향을 미치며, 미생물 먹이망의 구조 및 역할에도 영향을 미치게 된다(Yang et al. 2003; Šolić et al. 2020). 최근 연구 결과에 따르면 수온 증가와 함께 초 미소식물플랑크톤이 증가하고 있어(Morán et al. 2010), 지금까지의 전통적인 먹이망(식물플랑크톤-동물플랑 크톤-어류)보다는 미생물 먹이망의 중요성이 높아지고 있 다(Legendre and Le Fèvre 1995; Marañón 2009; Sarmento et al. 2010; Trombetta et al. 2020).

동중국해는 북서태평양에 위치한 대륙붕으로 주로 양쯔 강 희석수, 대만난류, 쿠로시오 해류, 황해저층냉수의 영 향을 받으며, 계절에 따라 다양한 수괴가 혼합되어 나타난 다(Ichikawa and Beardsley 2002). 특히, 강수량이 높은 여 름철에는 양쯔강의 방류량 증가로 주변 해수와 혼합된 염 분 31.0 미만의 양쯔강 희석수(Changjiang Diluted Water, CDW)가 제주까지 확장되어 나타난다(Isobe *et al.* 2004). 해양으로 유입되는 담수기원의 높은 농도의 영양염과 유 기물은 인접 해역의 물리-화학적 특성에 영향을 미치며, 이 는 주요 식물플랑크톤 군집 및 박테리아와 종속영양원생 동물의 생물량에도 영향을 미치계 된다(Shiah et al. 2006; Austria et al. 2018). 또한, CDW와 쿠로시오 해류부터 수 송되는 유기물 및 에너지가 동중국해를 통해 동해로 유입 되기 때문에 동중국해에서의 미생물 먹이망 연구는 동해 의 먹이망 과정 변화를 예측하기 위해서도 매우 중요하다. 그러나, 대부분의 미생물 먹이망 관련 연구들은 양쯔강 하 구와 동중국해 및 남중국해 대륙붕에서 수행되었고(Shiah et al. 2006; Chen et al. 2020; Chen et al. 2021), 동중국해 외대륙붕(outer shelf)에서의 연구는 부족하다(Choi et al. 2012; Lee et al. 2018). 따라서, 본 연구는 하계 동중국해 외 대륙붕의 수괴분포에 따른 물리-화학적 요인이 미생물 먹 이망에 미치는 영향을 파악하기 위해 물리-화학적 요인, Chlorophyll-a (Chl-a) 농도 및 크기별 기여도 그리고 박테 리아와 섬모충류의 분포 특성을 조사하였다.

2. 재료 및 방법

2.1. 현장 조사 및 시료 채집

본 연구는 동중국해 북부해역의 식물플랑크톤, 박테리 아, 섬모충류의 분포 특성을 파악하기 위해 국립수산과 학원 해양조사선 탐구 3호를 활용하여 총 15개 정점에서 2020년 8월 7일~15일까지 조사를 수행하였다(Fig. 1A). 수 온 및 염분은 CTD (SBE 911; Seabird Electronics, USA)를 이용하여 100 m 이내 수심에서 측정하였고, 해수 시료는 rosette sampler에 부착된 Niskin bottle을 이용하여 0, 10, 20, 30, 50, 75, 100 m에서 채수하였다.

2.2. 화학요인 분석

영양염 분석을 위한 시료는 해수 10 mL를 syringe filter (0.45 μm hydrophilic, Advantec, Japan)로 여과한 후 15 mL conical tube에 담아 -20°C에서 냉동 보관하였다. 영 양염 자동분석기 (Quaatro; Seal Analytical, Norderstedt, Germany)를 이용하여 암모늄(ammonium, NH₄⁺), 아질산 염(nitrite, NO₂⁻), 질산염(nitrate, NO₃⁻), 인산염(dissolved inorganic phosphate, DIP) 및 규산염(dissolved silicate, DSi) 농도를 분석하였고, 용존무기질소(dissolved inorganic nitrogen, DIN) 농도는 NH₄⁺, NO₂⁻ 및 NO₃⁻ 농도를 합 하여 구하였다.



Fig. 1. (A) A study site located in the northern East China Sea (ECS). (B) The T-S diagram of each station in the ECS in August 2020. Each red dashed box indicates different water masses in this region: Changjiang Diluted Water (CDW), Taiwan Warm Current (TWC), Shelf Mixed Water (SMW), Kuroshio Surface Water (KSW), Kuroshio subsurface Water (KSSW).

2.3. 생물학적 요인 분석

식물플랑크톤 크기별 Chl-*a* 분석을 위한 시료는 해수 500 mL를 20 µm membrane filter (polycarbonate track etched membrane disk dim, 47 mm, GVS, USA), 3 µm membrane filter (polycarbonate membrane filter, 47 mm, Whatman, USA) 및 0.45 µm membrane filter (47 mm, Advantec, Japan)를 이용하여 순차적으로 여과하여 소형 (micro, > 20 µm), 미소(nano, 3 µm < Chl-*a* \leq 20 µm) 및 초미소(pico, \leq 3 µm) 크기의 Chl-*a* 농도를 구하였다. 총 Chl-*a* 농도는 이들 3개 값을 합한 값을 사용하였다. 각 여 과지는 냉동 보관 후 실험실로 운반하여 90% 아세톤으로 24시간 냉암소에서 Chl-*a*를 추출하고 fluorometer (Tuner Designs 10-Au; San Jose, CA, UAS)를 이용하여 측정하였 다(Parsons *et al.* 1984). 식물플랑크톤 탄소량은 총 Chl-*a* 농도에 Wienke and Cloern (1987)의 전환값을 이용하여 계산하였다.

박테리아 개체수를 분석하기 위해 해수 10 mL를 글루 타르알데히드 용액으로 최종 농도가 1%가 되게 고정한 후 냉동 보관하였다(Hyun and Yang 2003). 고정된 시료 를 0.2 µm nuclepore polycarbonate black filter (25 mm, Whatman, USA)로 여과하여 DAPI (4',6-Diamidino-2-Phenylindole)로 염색한 후(Porter and Feig 1980), 형광현 미경(Eclipse 80i; Nikon, Tokyo, Japan)으로 관찰하였다. 박테리아 탄소량은 Fukuda *et al.* (1998)의 전환값인 10 fg

C cell⁻¹을 이용하여 구하였다.

섬모충류 현존량을 파악하기 위해 해수시료 1L를 포르말 린으로 고정한 후 100 mL 내외로 농축하였다. 농축한 시료 는 광학현미경(BH50; Olympus Co., Japan)으로 관찰하였다.

2.4. 자료 분석

해수 특성을 파악하기 위해 각 정점의 수심별 수온, 염 분, 밀도 분포를 대응시킨 T-S diagram을 통해 수괴를 구 분하였다. 식물플랑크톤 탄소량과 박테리아 탄소량의 표층 누적값은 혼합층(mixed layer depth, MLD) 깊이까지 누적 하여 계산하였고, MLD는 5 m 수심의 밀도값을 기준으로 밀도가 0.1 kg m⁻³ 이상 높아지는 깊이로 구하였다(Gong *et al.* 1999). 해역 간 화학적, 생물학적 요인의 평균값을 비 교하기 위해 Mann-Whitney U test를 사용하였고, 동중국 해 해역의 환경요인과 박테리아의 상관관계 분석을 위해 Spearman's 상관계수를 산출하였다. 통계치의 유의 수준은 p < 0.05로 구분하였다.

3.결 과

3.1. 물리적, 화학적 환경요인

T-S diagram 분석 결과(Fig. 1B), 조사해역의 북동쪽에 위치한 정점(31513, 31515, 31517) 표층에서 수온 24.0℃

Korean J. Environ. Biol. 41(1): 89-100 (2023)



Fig. 2. Spatial distributions of surface temperature (Temp.), salinity, dissolved inorganic nitrogen (DIN), dissolved inorganic phosphate (DIP), and dissolved silicate (DSi) in the northern ECS. Green box and orange ellipse indicate the Changjiang Diluted Water (CDW) and high salinity water (HSW) regions, respectively.

이상, 염분 31.0 이상의 고온 고염의 수괴가 출현하였고, 수 심이 깊어짐에 따라 쿠로시오 표층수(Kuroshio Surface Water, KWS: T≥24°C, S>34.0)와 쿠로시오 아표층수 (Kuroshio Subsurface Water, KSSW: 14.0 < T < 24.0°C, S>34.0)가 관찰되었다(Zhang et al. 2007). 그 외 나머지 정점에서는 표층에서 고온 저염의 CDW (T≥24.0°C, S< 31.0)가 나타났고, 수심이 깊어지면서 CDW와 고염의 수 괴가 혼합된 Shelf Mixed Water (SMW: 14.0<T<24.0°C, 31.0≤S<34.0)가 관찰되었다(Zhang et al. 2007). T-S diagram 결과를 바탕으로 표층 10 m 이내 깊이에서 고염 (S≥31.0) 특성이 나타난 31513, 31515, 31517 정점은 high salinity water (HSW) 해역, 그 외 저염(S<31.0) 특성이 나 타난 정점을 CDW 해역으로 구분하였다(Fig. 2). 하계 높 은 표층 수온으로 혼합층이 10m 이내에서 발생하였고, 혼 합층 아래에서 강한 성층이 발달하여, 표층 10 m 이내의 화학적 요인들의 평균값을 비교하였다. 표층에서 DIN 농 도는 CDW 해역에서 9.1±3.8 μM로 HSW 해역(6.3±2.4 μM)에 비해 1.4배 높았지만 유의한 차이는 보이지 않았다.

DIP 농도도 CDW 해역(0.1±0.1 μM)과 HSW 해역(0.1± 0.05 μM)에서 유의한 차이를 나타내지 않았다. DSi 농도는 CDW 해역(4.6±2.3 μM)이 HSW 해역(7.9±0.8 μM)에 비 해 1.7배 낮았다(*p*<0.05).

3.2. 생물학적 요인

표층 Chl-a 농도는 CDW 해역에서 0.9±0.8 μg L⁻¹으로 HSW 해역(0.1±0.1 μg L⁻¹)보다 7.6배 높았다(p<0.05; Fig. 3). 크기별로 분류한 Chl-a 농도는 CDW 해역에서 소 형 Chl-a 28.2%, 미소 Chl-a 24.8% 그리고 초미소 Chl-a 가 47.0%로 나타났고, HSW 정점에서는 소형 Chl-a 9.0%, 미소 Chl-a 30.1% 그리고 초미소 Chl-a 60.9%로 나타났다 (Fig. 3).

표층 박테리아 개체수는 CDW에서 1.4±0.2×10⁶ cells mL⁻¹으로 HSW 정점(1.0±0.4×10⁶ cells mL⁻¹)에 비해 1.5 배 높게 나타났지만, 유의한 차이는 보이지 않았다(Fig. 4). 섬모충류 현존량은 CDW 해역의 31617, 31619 정점에서 최댓값을 보였고, CDW 해역(2.4±4.0×10³ cells L⁻¹)이

HSW 해역(0.4±0.2×10³ cells L⁻¹)에 비해 6.8배 높게 나 타났다(*p*<0.05; Fig. 4).

두 해역의 자료를 함께 비교했을 때, Spearman's 상관계



Fig. 3. Chlorophyll-*a* (Chl-*a*) concentrations and Chl-*a* size composition (%) in the upper 10 m in the Changjiang Diluted Water (CDW) and high salinity water (HSW) regions.



Fig. 4. Box plot of bacterial abundance (BA) and ciliate abundance (CA) in the upper 10 m in the Changjiang Diluted Water (CDW) and high salinity water (HSW) regions. The solid and dashed lines indicate the median and average values, respectively.

수는 박테리아 개체수가 수온, 총 Chl-a, 소형 Chl-a, 미소 Chl-a 및 초미소 Chl-a와 유의한 양의 상관관계, 염분과 는 유의한 음의 상관관계를 보였다(p<0.05; Table 1). 섬 모충류 현존량은 미소 Chl-a 및 박테리아 개체수와 유의 한 양의 상관관계, 염분과 유의한 음의 상관관계를 보였다 (p<0.05; Table 1).

3.3. 수괴별 수직분포 특성

CDW와 HSW 해역의 특성이 가장 잘 나타난 정점에서 의 물리, 화학 및 생물 요인의 수직분포 특성을 파악하였 다(Figs. 5, 6). 두 해역 모두 10~30 m 깊이에서 수온약층 이 발달하였다. CDW 해역은 양쯔강 희석수의 영향을 받 아 표층 염분이 31.0 미만으로 나타났고, 10m 이하 깊이에 서 염분이 점차 증가했다. 반면, 쿠로시오 지류의 영향을 받는 HSW 해역은 표층 염분이 31.0 이상으로 나타났고, 10 m 이하 깊이에서 염분이 증가하여 30 m 이하 깊이에서 는 염분이 약 34.0으로 일정하게 나타났다. DIN 농도는 두 해역 모두 표층에서 높았지만 수온약층에서 약간 감소하 다가 수심이 깊어지면서 증가하는 경향으로 나타났다. 총 Chl-a 농도는 CDW 해역이 HSW 해역보다 높게 나타났고, CDW 해역에서는 표층에서 높고 수심이 깊어지면서 감소 하는 경향을 보였으나, HSW 해역에서는 20~30 m 깊이에 서 가장 높은 농도를 보였다. CDW 해역에서는 총 Chl-a 중 소형 Chl-a 농도가 높게 나타났고, HSW 해역에서는 총 Chl-a 중 초미소 Chl-a 농도가 높게 나타났다. 박테리아 개 체수와 섬모충류 현존량은 CDW 해역이 HSW 해역에 비 해 높았지만, 두 해역 모두 수심이 깊어짐에 따라 감소하는 경향을 보였다.

Table 1. Summary of Spearman correlation analysis to examine the relationship between bacteria abundance (BA) and ciliate abundance (CA) with temperature (Temp.), salinity, total Chlorophyll-*a* (TChl-*a*), micro Chl-*a* (MChl-*a*), nano Chl-*a* (NChl-*a*), and pico Chl-*a* (PChl-*a*) in the Changjiang diluted water (CDW) and high salinity water (HSW) in summer

		Temp.	Salinity	TChl-a	MChl-a	NChl-a	PChI-a	BA
	Rho	0.509	-0.779	0.651	0.385	0.582	0.502	n.a.
BA	р	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	n.a.
	п	47	47	47	47	47	47	n.a.
	Rho	_	-0.406	-	_	0.289	-	0.368
CA	р	-	< 0.001	-	-	< 0.05	-	< 0.050
	п	-	70	-	-	70	-	41

'-' indicates p>0.05; n.a.: not applicable



Fig. 5. Vertical profiles of temperature, salinity, DIN, total chlorophyll-a (TChl-a), micro chlorophyll-a (MChl-a), nano chlorophyll-a (NChl-a), pico chlorophyll-a (PChl-a), bacterial abundance (BA), and ciliate abundance (CA) in the Changjiang Diluted Water (CDW) region.

4.고 찰

4.1. 수괴에 따른 크기별 식물플랑크톤 분포

여름철 강한 성층발달로 인해 대부분의 정점에서 혼합 층 깊이가 10 m 내외로 나타났다. 연구지역에서 혼합층 내 크기별 식물플랑크톤 분포는 소형 Chl-a 23.3%, 미소 Chl-a 24.6%, 초미소 Chl-a 48.8%로 초미소식물플랑크톤 이 우세한 것으로 나타났다. 그러나, 양쯔강 희석수가 양 쯔강 하구에서 제주도 부근까지 확장되어 나타난 결과, 혼 합층 이내에서 염분 31.0을 기준으로 CDW와 HSW 해역 간 크기별 식물플랑크톤 분포가 다르게 나타났다. 양쯔강 희석수로부터 높은 농도의 DIN을 공급받은 CDW 해역에 서는 총 Chl-a가 높고, 소형 Chl-a의 비중이 28.2%까지 나 타났다(Fig. 3). 동중국해에서 수행된 이전 연구들도 양쯔 강 희석수에 의해 공급되는 DIN과 DSi에 의해 양쯔강 하 구 인근 해역에서 소형식물플랑크톤의 기여율이 40~81% 까지 증가하며(Chen *et al.* 2004; Kim *et al.* 2021), 이때 Diatom과 Dinoflagellate 생물량이 증가한다고 보고하였



Fig. 6. Vertical profiles of temperature, salinity, DIN, total chlorophyll-a (TChI-a), micro chlorophyll-a (MChI-a), nano chlorophyll-a (NChI-a), pico chlorophyll-a (PChI-a), bacterial abundance (BA), and ciliate abundance (CA) in the high salinity water (HSW) region.

다(Jiang et al. 2015; Kim et al. 2021). 반면, 상대적으로 DIN 농도가 낮은 HSW 해역에서는 총 Chl-a 농도가 낮고, 소형 Chl-a의 비중은 9.0%, 초미소 Chl-a 비중은 60.9%로 나타났다(Fig. 3). 또한, 동시기에 수행된 초미소식물플랑 크톤 연구에서는 CDW 해역에서 Synechococcus 현존량이 높았지만, HSW 해역에서는 Prochlorococcus 현존량이 상 대적으로 높게 나타났다(Park et al. 2022). 이는 HSW 해 역이 CDW 해역에 비해 빈영양인 쿠로시오 지류(대마난 류)의 영향을 받기 때문에 영양염 농도가 상대적으로 낮 고, 따라서 상대적으로 영양염이 높은 해역에 서식하는 Synechococcus 현존량은 감소하고 빈영양 쿠로시오 해류 에서 주로 분포하는 Prochlorococcus 현존량이 증가하게 된 것으로 여겨진다(Jiao et al. 2005; Park et al. 2019). Kim et al. (2021)의 연구에서도 크기가 작은 식물플랑크톤인 Prymesiophyceae 분류군에 속하는 착편모조류가 빈영양 의 대마난류 영향을 받은 해역에서 높은 우점률을 보였다. Sun et al. (2022)은 2019년 하계에는 작은 식물플랑크톤인 Prymnesiophytes의 기여도가 높게 나타났지만, 높은 강수 량으로 인해 양쯔강 방류량이 증가했던 2020년 하계에는 크기가 큰 식물플랑크톤인 Diatom과 Dinoflagellate의 기 여도가 증가하여, 양쯔강 방류량 변화에 따라서도 식물플 랑크톤 군집이 영향을 받는다고 보고하였다. 이러한 수괴 분포에 따른 식물플랑크톤의 크기별 분포 차이는 각 해역 의 박테리아 분포 및 미생물 먹이망 과정에도 긴밀한 영향 을 미친다(Marañón 2009).

4.2. 수괴에 따른 박테리아 분포 특성

박테리아 생물량은 유기물 및 영양염 공급(bottom-up) 또는 종속영양편모류나 섬모충류와 같은 원생동물에 의한 포식(top-down)에 의해 조절된다(Jürgens and Massana 2008; Shiquan *et al.* 2014). 수괴에 따라 유기물 및 영양염 공급이 달라지기 때문에, 각 수괴별 박테리아 및 원생동물 의 분포를 조절하는 요인이 다르게 작용할 수 있다.

박테리아 개체수 조절요인은 CDW와 HSW 해역에서 다르게 나타났다. CDW 해역에서는 총 Chl-a, 소형 Chl-a, 미소 Chl-a 및 초미소 Chl-a이 증가할수록 박테리아 개체 수가 증가하는 것으로 나타났다(p<0.05; Table 2). 그러나, Park et al. (2022)에서 보고한 초미소식물플랑크톤 현존 량과 상관관계를 비교했을 때, 크기별 Chl-a 분포 중 초미 소 Chl-a 비중이 가장 높았음에도 불구하고, 초미소식물플 랑크톤 중 현존량이 가장 높은 Synechococcus 현존량과 박 테리아 개체수가 유의한 상관관계를 보이지 않았다(Table 2). 박테리아 개체수와 Chl-a 간의 양의 상관관계는 박테 리아 개체수가 식물플랑크톤이 배출한 유기물의 영향을 받으며(Cole et al. 1988; Simon et al. 1992), 해역 내에서 식물플랑크톤을 기반으로 하는 먹이망이 형성되어 있음을

가리킨다(Trombetta et al. 2020). 그러나, Synechococcus와 박테리아 개체수 간의 상관성이 나타나지 않은 점은, 박테 리아가 초미소식물플랑크톤에 의한 유기물 외의 다른 유 기물을 사용할 가능성이 있는 것으로 여겨진다. Kim et al. (2020)에 의하면 경기만에서는 한강 하구로부터 상당량의 육상기원 DOC가 유입되어, 박테리아 생산력이 Chl-a보다 는 DOC와 높은 상관관계를 보였다. 남중국해에서 수행된 연구에서도 Pearl River로부터 상당량의 DOC가 공급되 며, DOC가 박테리아 개체수 및 생산력에 주요 유기물 소 스로 작용한다고 밝혔다(Austria et al. 2018). 동중국해 서 쪽 해역은 양쯔강 희석수로부터 상당량의 DOC를 공급받 는 것으로 알려졌다(Shiah et al. 2006; Chen et al. 2021). 따라서, CDW 해역에서는 식물플랑크톤이 배출하는 유 기물 이외에도 육상기원 DOC의 공급이 박테리아 개체수 에 중요한 영향을 미칠 것으로 사료된다. 반면, HSW 해 역에서는 Chl-a 농도가 낮아 박테리아 개체수가 총 Chl-a 와는 유의한 상관성을 보이지 않았으나, 초미소 Chl-a 비 중과는 양의 상관관계를 보였다. 특히, 초미소식물플랑크 톤 중 현존량이 높은 Synechococcus와 Prochlorococcus가 유의한 양의 상관관계를 보였다(p<0.05; Table 3). 이는 HSW 해역에서는 박테리아가 초미소식물플랑크톤에 의해 배출되는 유기물을 유기물 소스로 사용하며, 박테리아와 Synechococcus를 기반으로 하는 미생물 먹이망이 강화되 었음을 가리킨다(Table 3).

섬모충류 현존량은 CDW와 HSW 해역 모두에서 Chl-a 와는 유의한 상관성이 없었지만, CDW 해역에서 미소 Chl-a의 기여도 및 Synechococcus 현존량과 양의 상관관 계 그리고 HSW 해역에서는 초미소 Chl-a의 기여도와 양

Table 2. Summary of Spearman correlation analysis to examine the relationship between total Chlorophyll-a (TChl-a), micro Chl-a (MChl-a)
nano Chl-a (NChl-a), pico Chl-a (PChl-a), NChl-a contribution (nano%), PChl-a contribution (pico%), Synechococcus abundance (SA)
Prochlorococcus abundance (PA), bacteria abundance (BA), and ciliate abundance (CA) in the CDW in summer

		TChI-a	MChl-a	NChl-a	PChI-a	Nano%	Pico%	SA*	PA*	BA
	Rho	0.642	0.495	0.562	0.458	_	_	_	0.471	n.a.
BA	р	< 0.001	< 0.005	< 0.001	< 0.05	-	-	-	0.005	n.a.
	n	34	34	34	34	-	-	-	34	n.a.
CA	Rho	_	_	_	-	0.509 ^a	_	0.273	_	_
	р	-	-	-	-	< 0.05	-	< 0.05	-	-
	п	-	-	-	-	55	-	55	-	-

*SA and PA data were adopted from Park et al. (2022)

^aSpearman's Rho value in the surface layer; '-' indicates p>0.05; n.a.: not applicable

		TChl-a	MChl-a	NChl-a	PChI-a	Nano%	Pico%	SA*	PA*	BA
	Rho	_	_	_	_	_	0.742	0.626	0.626	n.a.
BA	р	-	-	-	-	-	< 0.005	< 0.05	< 0.05	n.a.
	п	-	-	-	-	-	13	13	13	n.a.
CA	Rho	_	_	_	-	_	0.643	_	_	_
	р	-	-	-	-	-	< 0.05	-	-	-
	п	-	-	-	-	-	15	-	-	-

Table 3. Summary of Spearman correlation analysis to examine the relationship between total Chlorophyll-a (TChl-a), micro Chl-a (MChl-a), nano Chl-a (NChl-a), pico Chl-a (PChl-a), NChl-a contribution (nano%), PChl-a contribution (pico%), Synechococcus abundance (SA), Prochlorococcus abundance (PA), bacteria abundance (BA), and ciliate abundance (CA) in the HSW in summer

*SA and PA data were adopted from Park et al. (2022)

'-' indicates p>0.05; n.a.: not applicable

의 상관관계를 보였다(p<0.05; Tables 2, 3). Conty et al. (2007)은 섬모충류가 Chl-a와는 양의 상관관계를 나타냈 지만, 박테리아 개체수와는 상관성이 나타나지 않았고, 박 테리아 개체수와 다른 소형동물플랑크톤 현존량과 유의한 상관관계를 보였을 때, 박테리아가 섬모충류 외 다른 소형 동물플랑크톤의 주요 먹이원이었을 가능성을 보고하였다. 이번 연구 결과에서도, 섬모충류 현존량은 CDW와 HSW 해역 모두에서 박테리아 개체수와 유의한 상관성이 없었 다(Tables 2, 3). 이는 Choi et al. (2012)이 동중국해 북부해 역에서 전체적으로 소형동물플랑크톤 중 작은 크기의 종 속영양와편모류(<20 μm)의 현존량이 섬모충류보다 약 10배 많고, 종속영양와편모류가 다른 원생동물들에 비해 Chl-a와 더 강한 상관관계를 가진다고 보고한 바와 비슷한 결과로 보여진다. 이러한 결과는 동중국해 북부해역에서 섬모충류가 미소-, 초미소식물플랑크톤의 섭식에 관련이 있으나, 전체 식물플랑크톤 및 박테리아의 주요한 소비자 는 섬모충류 외 작은 크기의 종속영양와편모류와 같은 다 른 소형동물플랑크톤일 가능성을 가리킨다.

4.3. 수괴구조에 따른 미생물 먹이망 역할 변화

조사해역 서쪽은 영양염 농도가 높은 양쯔강 희석수가 유입되고, 북동쪽은 빈영양의 대마난류와 같은 쿠로시오 지류의 영향을 받는다. 이러한 수괴 차이는 해양의 먹이망 구조에도 영향을 미친다. 빈영양 환경에서는 부영양 환경 에 비해 미소 및 초미소식물플랑크톤이 기여도가 증가하 고, 대부분의 유기물이 수층에서 미생물에 의해 분해되어 미생물 먹이망의 역할이 강화된다(Legendre and Le Fèvre 1995). 조사 결과, 하계 동중국해 북부해역에서 미소 및 초 미소 Chl-a가 대체로 우점했지만, 영양염 농도가 더 낮았 던 HSW 해역에서는 CDW 해역에 비해 총 Chl-a 농도 및 소형 Chl-a 비중이 감소하고, 초미소 Chl-a 비중이 증가했 다(Fig. 3). Kim et al. (2021)의 연구에서도 2020년 하계에 CDW의 영향을 받는 해역에서는 Diatom과 Dinoflagellate 가 우점했으나, 대마난류의 영향을 받는 해역에서는 Cyanobacteria인 Synechococcus와 Prochlorococcus가 우 점한 것으로 나타났다. 이러한 연구결과들은 해류 분포에 따라 식물플랑크톤의 크기별 분포 및 군집구조가 달라질 수 있음을 의미한다.

일반적으로 빈영양 해역에서는 박테리아 탄소량이 식물 플랑크톤 탄소량과 비슷하거나 더 높게 나타나며, Chl-a 농도가 감소할수록 박테리아 탄소량/식물플랑크톤 탄소 량 비는 증가한다(Cho and Azam 1990). 이는 Chl-a 농도 (또는 일차생산)가 낮은 빈영양 환경일수록 박테리아를 통 해 미생물 먹이망으로 전달되는 유기물 및 에너지의 비중 이 증가해, 해양 먹이망 내 미생물 먹이망의 중요성이 커진 다는 것을 의미한다(Legandre and Le Fèvre 1995). 본 연 구에서도 영양염 농도가 상대적으로 높은 CDW 해역에서 식물플랑크톤 탄소량(760.6 mg C m⁻²)이 박테리아 탄소량 (171.7 mg C m⁻²)보다 약 6배 높았지만, 상대적으로 영양 염이 낮은 HSW 해역에서는 식물플랑크톤 탄소량(133.9 mg C m⁻²)과 박테리아의 탄소량(126.4 mg C m⁻²)이 비 슷한 수준으로 나타났다(Fig. 7). 또한, Chl-a 농도가 감소 할수록 박테리아 탄소량/식물플랑크톤 탄소량의 비가 증 가하는 것으로 나타났다(Fig. 7). 동중국해는 1990~2000



Fig. 7. Depth integrated bacterial carbon biomass (BCB) and phytoplankton carbon biomass (ChI-C) (A), and plot of BCB/ChI-C ratio vs. average ChI-a concentration for mixed layer depth (B).

년에는 크기가 큰 Diatom이나 Dinoflagellate가 우점하는 것으로 나타났으나, 인산염 농도 감소추세로 인해 2016~ 2020년에는 Nanoflagellate가 우점 식물플랑크톤으로 보 고되었다(Park et al. 2022). 경기만에서도 온난화의 영향 으로 1990년대 초반에 비해 2015~2016년에 미소 및 초미 소 Chl-a이 비중이 증가하고 일차생산력이 감소하였으며, 그 결과 일차생산으로 생성된 유기물 중 박테리아를 통해 미생물 먹이망으로 전달되는 비율이 증가하는 것으로 나 타났다(Kim et al. 2020). 이러한 결과들은 동중국해 북부 해역에서 빈영양 대마난류의 기여율이 증가할수록, Chl-a 농도가 감소하고 초미소식물플랑크톤의 기여도가 높아지 며, 그 결과 박테리아 및 종속영양원생동물의 역할이 강 화되는 미생물 먹이망 과정이 더욱 중요하게 작용한다는 것을 가리킨다. 쿠로시오 해류의 세기는 태평양 순년 진 동(Pacific Decadal Oscillation, PDO)이 음의 부호를 가 질 때 약해지고, 상대적으로 동중국해 북부해역을 통해 동 해로 유입되는 쿠로시오 지류의 유입량이 증가하게 된다 (Pak 2019; Lee et al. 2022). 2010년을 기점으로 2010년 전 에는 PDO가 양의 부호를, 2010년 이후에는 PDO가 음의 부호를 나타내고 있다(Lee et al. 2022). 향후, PDO 변화로 인해 동중국해와 동해로 유입되는 쿠로시오 지류의 유입 량에 변화가 생긴다면, 동중국해뿐만 아니라 동해의 일차 생산 및 미생물 먹이망 과정에도 영향을 미칠 것으로 사료 된다. 따라서, 기후변화에 따른 우리나라 연근해의 먹이망 과정을 파악하기 위해서는 동중국해에서 수괴분포 변화에 따른 박테리아 및 미생물 먹이망 과정에 대한 연구가 지속 적으로 수행되어야 한다.

적 요

하계 동중국해 북부해역의 표층은 CDW와 HSW 해역으 로 구분되며, CDW 해역은 DIN 농도, 총 Chl-a 농도 및 소 형 Chl-a 비중이 높았고, 박테리아와 섬모충류 개체수도 높 게 나타났다. 상대적으로 영양염 농도가 낮은 HSW 해역에 서는 총 Chl-a 농도가 낮고, CDW 해역에 비해 소형 Chl-a 비중은 감소하고, 초미소 Chl-a 비중이 증가한 것으로 나타 났다. 박테리아 개체수는 CDW 해역과 유의한 차이가 나타 나지 않았지만, 섬모충류 개체수는 감소한 것으로 나타났 다. CDW 해역에서는 박테리아가 식물플랑크톤 외에도 용 존유기탄소로부터 유기물을 공급받을 것으로 생각되지만, HSW 해역에서는 박테리아가 초미소식물플랑크톤으로부 터 배출되는 유기물에 의존하는 것으로 나타났다. 두 해역 모두에서 박테리아와 섬모충류 간의 유의한 상관성이 관 찰되지 않아, 조사해역에서는 박테리아가 섬모충류의 주요 먹이원이 아닌것으로 여겨진다. Chl-a 농도가 감소할수록 박테리아 탄소량/식물플랑크톤 탄소량이 증가했으며, 이는 영양염이 풍부한 CDW 해역에 비해 빈영양 수괴의 영향을 받은 HSW 해역에서는 미생물 먹이망의 역할이 더욱 강하 게 작용한다는 것을 가리킨다. 본 연구 결과는 CDW 및 빈 영양 대마난류의 세기 변화가 식물플랑크톤의 크기 및 군 집 분포에 영향을 미치며, 이에 따라 해양 먹이망 내 미생물 먹이망의 기여도가 다르게 나타난다는 것을 시사한다.

CRediT authorship contribution statement

B Kim: Conceptualization, Formal analysis, Writing -Original Draft. SH Youn: Writing - Review & Editing, Project administration.

Declaration of Competing Interest

The authors declare no conflicts of interest.

사 사

이 논문은 국립수산과학원의 생태계 구조 변동 구명 및 평 가기술 개발 사업(R2023056)의 지원으로 수행되었습니다.

REFERENCES

Austria ES, CC Lai, CY Ko, KY Lee, HY Kuo, TY Chen, JH Tai and FK Shiah. 2018. Growth-controlling mechanisms on hetero-

trophic bacteria in the South China Sea shelf: Summer and winter patterns. Terr. Atmos. Ocean. Sci. 29:441–453. https://doi.org/10.3319/tao.2018.01.19.01

- Azam F, T Fenchel, JG Field, JS Gray, LA Meyer-Reil and F Thingsted. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 10:257–263. https://doi.org/10. 3354/meps010257
- Calbet A and M Alcaraz. 2009. Microzooplankton, key organisms in the pelagic food web. pp. 227–242. In: Fisheries and Aquaculture (Safran P ed.). Oxford: EOLSS Publications. Paris, France.
- Chen CC, GC Gong, KP Chiang, FK Shiah, CC Chung and CC Hung. 2021. Scaling effects of a eutrophic river plume on organic carbon consumption. Limnol. Oceanogr. 66:1867– 1881. https://doi.org/10.1002/lno.11729
- Chen TY, CC Lai, FK Shiah and GC Gong. 2020. Dissolved ad particulate primary production and subsequent bacterial C consumption in the southern East China Sea. Front. Mar. Sci. 7:713. https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00713
- Chen YLL, HY Chen, GC Gong, YH Lin, S Jan and M Takahashi. 2004. Phytoplankton production during a summer coastal upwelling in the East China Sea. Cont. Shelf Res. 24:1321– 1338. https://doi.org/10.1016/j.csr.2004.04.002
- Cho BC and F Azam. 1990. Biogeochemical significance of bacterial biomass in the ocean's euphotic zone. Mar. Ecol. Prog. Ser. 63:253–259. https://doi.org/10.3354/meps063253
- Choi KH, EJ Yang, D Kim, HK Kang, JH Noh and CH Kim. 2012. The influence of coastal waters on distributions of heterotrophic protists in the northern East China Sea, and the impact of protist grazing on phytoplankton. J. Plankton Res. 34:886– 904. https://doi.org/10.1093/plankt/fbs046
- Cole JJ, S Findlay and ML Pace. 1988. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystem overview. Mar. Ecol. Pro. Ser. 43:1–10. https://doi.org/10.3354/meps043001
- Conty A, F García-Criado and E Bécares. 2007. Changes in bacterial and ciliate densities with trophic status in Mediterranean shallow lakes. Hydrobiologia 584:327–335. https://doi.org/10. 1007/s10750-007-0585-x
- Cotner JB and BA Biddanda. 2002. Small players, large role: microbial influence on biogeochemical processes in pelagic aquatic ecosystems. Ecosystems 5:105–121. https://doi. org/10.1007/s10021-001-0059-3
- Fukuda R, H Ogawa, T Nagata and I Koike. 1998. Direct determination of carbon and nitrogen contents of natural bacterial assemblages in marine environments. Appl. Environ. Microbiol. 64:3352–3358. https://doi.org/10.1128/AEM.64.9.3352-3358.1998
- Gong GC, J Chang and YH Wen. 1999. Estimation of annual primary production in the Kuroshio waters northeast of Taiwan

using a photosynthesis-irradiance model. Deep-Sea Res. I-Oceanogr. Res. Pap. 46:93-108. https://doi.org/10.1016/ S0967-0637(98)00057-0

- Hyun JH and EJ Yang. 2003. Freezing seawater for the long-term storage of bacterial cells for microscopic enumeration. Korean J. Microbiol. 41:262–265.
- Ichikawa H and RC Beardsley. 2002. The current system in the Yellow and East China Seas. J. Oceanogr. 58:77–92. https:// doi.org/10.1023/A:1015876701363
- Isobe A, Y Fujiwara, PH Chang, K Sugimatsu, M Shimizu, T Matsuno and A Manda. 2004. Intrusion of less saline shelf water into the Kuroshio subsurface layer in the East China Sea. J. Oceanogr. 60:853–863. https://doi.org/10.1007/ s10872-005-5778-1
- Jang HK, JJ Kang, JH Lee, M Kim, SH Ahn, JY Jeong, MS Yun, IS Han and SH Lee. 2018. Recent primary production and small phytoplankton contribution in the Yellow Sea during the summer in 2016. Ocean Sci. J. 53:509–519. https://doi.org/ 10.1007/s12601-018-0017-z
- Jiang Z, J Chen, F Zhou, L Shou, Q Chen, B Tao, X Yan and K Wang. 2015. Controlling factors of summer phytoplankton community in the Changjiang (Yangtze River) Estuary and adjacent East China Sea shelf. Cont. Shelf Res. 101:71–84. https://doi.org/10.1016/j.csr.2015.04.009
- Jiao N, Y Yang, N Hong, Y Ma, S Harada, H Koshikawa and M Watanabe. 2005. Dynamics of autotrophic picoplankton and heterotrophic bacteria in the East China Sea. Cont. Shelf Res. 25:1265–1279. https://doi.org/10.1016/j.csr.2005.01.002
- Joo H, S Son, JW Park, JJ Kang, JY Jeong, JI Kwon, CK Kang and SH Lee. 2017. Small phytoplankton contribution to the total primary production in the highly productive Ulleung Basin in the East/Japan Sea. Deep-Sea Res. Part II-Top. Stud. Oceanogr. 143:54–61. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2017.06. 007
- Jürgens K and R Massana. 2008. Protistan grazing on marine bacterioplankton. pp. 383–441. In: Microbial Ecology of the Oceans, Second Edition (Kirchman DL ed.). Wiley-Blackwell. New Jersey. https://doi.org/10.1002/9780470281840.ch11
- Kim B, SU An, TH Kim and JH Hyun. 2020. Uncoupling between heterotrophic bacteria and phytoplankton and changes in tropic balance associated with warming of seawater in Gyeonggi Bay, Yellow Sea. Estuaries Coasts 43:535–546. https://doi. org/10.1007/s12237-019-00606-1
- Kim J, DH Choi, HE Lee, JY Jeong, J Jeong and JH Noh. 2021. Phytoplankton diversity and community structure devein by the dynamics of the Changjiang Diluted Water plume extension around the leodo ocean research station in the summer of 2020. J. Korean Soc. Mar. Environ. Saf. 27:924–942. https://doi.org/10.7837/kosomes.2021.27.7924

- Kirchman DL. 2008. Introduction and overview. pp. 1–26. In: Microbial Ecology of the Oceans, Second Edition (Kirchman DL ed.). Wiley-Blackwell. New Jersey. https://doi.org/10. 1002/9780470281840.ch1
- Lee CI, YW Jung and HK Jung. 2022. Response of spatial and temporal variations in the Kuroshio Current to water column structure in the Western part of the East Sea. J. Mar. Sci. Eng. 10:1703. https://doi.org/10.3390/jmse10111703
- Lee SH, MS Yun, BK Kim, H Joo, SH Kang, CK Kang and TE Whitledge. 2013. Contribution of small phytoplankton to total primary production in the Chukchi Sea. Cont. Shelf Res. 68:43–50. https://doi.org/10.1016/j.csr.2013.08.008
- Lee Y, EJ Yang, SH Youn and JK Choi. 2018. Influence of the Changjiang diluted waters on the nanophytoplankton distribution in the northern East China Sea. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 98:1535–1545. https://doi.org/10.1017/S0025315417001163
- Legendre L and J Le Fèvre. 1995. Microbial food webs and the export of biogenic carbon in oceans. Aquat. Microb. Ecol. 9:67–77. https://doi.org/10.3354/ame009069
- Magazzù G and F Decembrini. 1995. Primary production, biomass and abundance of phototrophic picoplankton in the Mediterranean Sea: A review. Aquat. Microb. Ecol. 9:97–104. https://doi.org/10.3354/ame009097
- Marañón E. 2009. Phytoplankton size structure. pp. 445–452. In: Encyclopedia of Ocean Sciences, Second Edition (Steele JH, KK Turekian and SA Thorpe eds.). Elsevier. Amsterdam, Netherlands. https://doi.org/10.1016/B978-012374473-9. 00661-5
- Morán XAG, Á López-Urrutia, A Calvo-Díaz and WKW Li. 2010. Increasing importance of small phytoplankton in a warmer ocean. Glob. Change Biol. 16:1137–1144. https://doi.org/10. 1111/j.1365-2486.2009.01960.x
- Pak G. 2019. Correlation between the Pacific Decadal Oscillation and East/Japan Sea SST in the autumn. J. Kor. Soc. Oceanogr. 24:509–518. https://doi.org/10.7850/jkso.2019.24.4.509
- Park KW, MH Yoo, HJ Oh, SH Youn, KY Kwon and CH Moon. 2019. Distribution characteristics and community structure of picophytoplankton in the northern East China Sea in 2016–2017. Korean J. Environ. Biol. 37:93–108. https://doi.org/10.11626/ KJEB.2019.371.093
- Park KW, HJ Oh, SY Moon, MH Yoo and SH Youn. 2022. Effects of miniaturization of the summer phytoplankton community on the marine ecosystem in the Northern East China Sea. J. Mar. Sci. Eng. 10:315. https://doi.org/10.3390/jmse10030315
- Parsons TR, Y Maita and CM Lalli. 1984. A Manual of Biological and Chemical Methods for Seawater Analysis. Pergamon Press. Oxford, UK.

- Porter KG and YS Feig. 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. Limnol. Oceanogr. 25:943–948. https://doi.org/10.4319/lo.1980.25.5.0943
- Sarmento H, JM Montoya, E Vazquex-Dominguez, D Vaque and JM Gasol. 2010. Warming effects on marine microbial food web processes: How far can we go when it comes to predictions? Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B-Biol. Sci. 365:2137–2149. https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0045
- Shiah FK, GC Gong and T Xiao. 2006. Effects of Changjiang River summer discharge on bottom-up control of coastal bacterial growth. Aquat. Microb. Ecol. 44:105–113. https://doi.org/10. 3354/ame044105
- Shiquan L, H Lingfeng and L Jiachang. 2014. Weak coupling between heterotrophic nanoflagellates and bacteria in the Yellow Sea Cold Water Mass area. Acta Oceanol. Sin. 33:125– 132. https://doi.org/10.1007/s13131-014-0523-5
- Simon M, BC Cho and F Azam. 1992. Significance of bacterial biomass in lakes and the ocean: comparison to phytoplankton biomass and biogeochemical implications. Mar. Ecol. Prog. Ser. 86:103–110. https://doi.org/10.3354/meps086103
- Šolić M, D Šantic, S Šestanović, N Bojanić, S Jozić, M Ordulj, AV Tomaš and G Kušpilić. 2020. Changes in the trophic pathways within the microbial food web in the global warming scenario: an experimental study in the Adriatic Sea. Microorganisms 8:510. https://doi.org/10.3390/microorganisms8040510
- Sun Y, SH Youn, Y Kim, JJ Kang, D Lee, K Kim, HK Jang, N Jo, MS Yun, SK Song and SH Lee. 2022. Interannual variation in phytoplankton community driven by environmental factors in the northern East China Sea. Front. Mar. Sci. 9:769497. https:// doi.org/10.3389/fmars.2022.769497
- Trombetta T, F Vidussi, C Roques, M Scotti and B Mostajir. 2020. Marine microbial food web networks during phytoplankton bloom and non-bloom periods: warming favors smaller organism interactions and intensifies trophic cascade. Front. Microbiol. 11:502336. https://doi.org/10.3389/fmicb.2020. 502336
- Wienke SM and JE Cloern. 1987. The phytoplankton component of seston in San Francisco Bay. Neth. J. Sea Res. 21:25–33. https://doi.org/10.1016/0077-7579(87)90020-2
- Yang EJ, JK Choi and JH Hyun. 2003. The study on the seasonal variation of microbial community in Kyeonggi Bay, Korea. J. Kor. Soc. Oceanogr. 8:44–57.
- Zhang J, SM Liu, JL Ren, Y Wu and GL Zhang. 2007. Nutrient gradients from the eutrophic Changjiang (Yangtze River) Estuary to the oligotrophic Kuroshio waters and re-evaluation of budgets for the East China Sea Shelf. Prog. Oceanogr. 74:449– 478. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.04.019