KOR. JOUR. MICROBIOL December, 1991 p. 371~379 Vol. 29, No. 6

소양호에서 *Peridinium bipes*에 의한 적조가 수층 미생물 순환고리에 미치는 영향

강찬수 · 김상종

서울대학교 자연과학대학 미생물학과

Effects of Freshwater Red Tide by *Peridinium bipes* on Microbial Loop in the Water Column of Soyang Reservoir

Kang, Chansu and Sang-Jong Kim

Department of Microbiology, College of Natural Sciences, Seoul National University, Seoul 151-742, Korea

ABSTRACT: Effects of freshwater red tide of *Peridinium bipes* (dinoflagellate) in August of 1991 on the carbon flux through the microbial loop were studied in Soyang Reservoir. Chlorophyll a and primary production, bacterial production in red tide area were 22, 18 and 400 times higher, respectively, than other sites. Phytoplankton biomass comprised 97% and 20% of food source of zooplankton grazing within and without red tide, respectively. The percent bacterial production supported by phytoplankton exudate was 14% within red tide and >100% without red tide. In laboratory experiments, more than 85% organic carbon of *Peridinium* biomass was released or degraded by heterotrophic bacteria within 14 days. As results of red tide of *Peridinium* with sudden influx of organic carbon in water column, the main food source of zooplankton and dependency of bacteria on phytoplankton exudate were changed. Therefore, the relative importance of microbial loop to grazing food web was changed.

KEY WORDS □ Freshwater red tide, *Peridinium bipes*, Microbial loop, Soyang Reservoir

수계 생태계 내의 탄소와 에너지 흐름에서 미생물 군집이 차지하는 역할에 대한 본격적인 연구가 지난 십여년 동안 이루어져 왔으며, 해양 생태계 뿐만 아니라 담수 생태계에서도 많은 연구가 이루어져 왔다. 수계 생태계에서 일차생산자 역할을 담당하는 식물플랑크톤에 의해 생물군집의 구조와 크기가 결정되며, 먹이사슬의 구조 역시 식물플랑크톤의 성장에 큰 영향을 받게 된다.

전통적으로는 식물플랑크톤의 생물량이 동물플랑크톤에 의해 포식되므로써 더 높은 영양단계(trophic level)로 물질과 에너지가 전달되는 먹이사슬의 구조로써 수계 생태계를 파악하였다. 하지만 지난 10년간의 연구를 통해 식물플랑크톤이 광합성을 진행하는 동안 세포 외로 배출하는 유기물(exudate)이나 식물플랑크톤 사체가 종속영양 세균 군집에 의해 이용되고, 이를 통해 생성된 생물량이 다시 동물플랑크톤을 비롯한 더 높은 영양단계로 우회하는 미생물 순환고리(microbial loop) 이론이 자리를 잡게 되었다(Scavia and Fahnenstiel, 1988; Azam et al., 1983).

특히 빈영양 생태계의 경우에는 식물플랑크톤이 생성한 유기물이 전통적인 먹이사슬(convenient food chain)인 식물플랑크톤-동물플랑크톤-어류로 전달되는 것보다 미생물 순환고리를 통하는 것이 높은 경우도 있다. 이는 빈영양 환경의 경우는 식물플랑크톤의 생산이 영양염류에 의해 제한을 받게 되고, 이것은 다시 동물플랑크톤에 의한 포식을 제한하기 때문에 물질과 에너지의 흐름이 크지 않다. 반면에 부영양호의 경우에는 식물플랑크톤의 일차생산이 활발하고 동물플랑크톤의 포식이 제한되지 않기 때문에 전통적인 먹이사슬을 통한 물질의 이동이 활발하게 일어나는 것이다(Bernardi, 1987).

이에 비하여 세균 군집의 분포는 커다란 변화를 나타내지 않으며, 수층에서 세균 생물량이 일정 정도 이상으로 존재할 경우에는 동물플랑크톤의 먹이로

이용될 수 있다. 부영양화에 의해 증가된 수층의 유기물을 바탕으로 하여 세균 생물량이 크게 증가할 수 있지만, 빈영양 환경에서도 세균의 생물량은 일정한 수준을 유지하기 때문에 부영양화 정도에 따라 전통적인 먹이사슬에 대한 미생물 순환고리를 통한 탄소의 흐름이 가지는 상대적 중요성은 달라지게 된다.

하나의 호수 생태계에서 식물플랑크톤의 분포가 공간적으로 커다란 차이를 나타낼 경우 그에 따라 수층에 유입되는 유기물의 양과 질에 있어서 뚜렷한 차이를 보이게 된다. 일부 수역에서 국지적으로 나타나는 식물플랑크톤의 대발생은 이러한 차이를 두드러지게 한다. 식물플랑크톤의 대발생이 일어난 정점과 일어나지 않은 정점이 동시에 나타나면 식물플랑크톤의 분포와 일차생산이 크게 다르게 나타나고 이는 미생물 군집의 분포와 활성에 영향을 미치게 되는 것이다.

본 연구는 계곡수 유입부에 국한되어 나타나는 소양호의 *Peridinium bipes*에 의한 적조의 발생이 미생물 군집을 통한 탄소와 에너지 흐름에 미치는 영향을 알아보기 위해 적조가 발생한 수역과 발생하지 않은 수역을 비교 조사하였다.

재료 및 방법

1991년 8월 소양호에서 적조가 나타난 상걸리 수역 및 다른 5개 정점에서 미생물 순환고리를 통한 탄소 및 에너지 흐름을 측정하였다.

조사정점 및 채수

1991년 8월 소양호에서 상걸리 계곡수(정점1, 표층수), 적조가 나타난 정점 2(수심 1m), 6월과 7월 수위가 감소하였을 때 적조가 일어났던 정점 3 (수심 1, 3, 8m), 양어장이 위치한 정점 4 (수심 1, 30, 65m), 상걸리 지류와 본류의 합류지점인 정점 5 (수심 1m) 및 댐앞의 정점 6(수심 1, 30, 80m)에서 채수하였다 (Fig. 1). 시료는 4℃의 dark 상태로 실험실로 운반한 후 당일로 처리하였다. 현미경 관찰을 위한 시료는 현장에서 formalin으로 고정하였다(최종농도 2%).

식물플랑크톤 및 *P. bipes*의 분포

식물플랑크톤의 분포는 엽록소 a의 농도와 형광현미경을 통한 계수를 이용하였다. 엽록소 a는 시료 500 ml를 pore size 0.45 μm membrane filter(φ47 mm, Gelman)로 여과하여 90% acetone 용액을 사용하여 추출한 뒤 측정하였다(APHA, 1985). 형광현미경을 통한 계수는 Sudan Black B (Merk)로 염색한 polycarbonate membrane (Nuclepore, φ25 mm, pore size 8.0 μm)을 사용하였다. 시료에 따라 3 - 15 ml의 시료를 여과한 후, 1% acridine orange 1 ml을 가하여 1분간 염색하여 현미경(Balplan, x150) 하에서 계수하였다. 식물플랑크톤 개체수 및 cyst의 수는 시료당 30 field를 관찰하여 평균값으로부터 산출하였다.

세균의 분포 및 생물량

현장에서 formalin으로 고정한 시료를 acridine orange로 염색한 후 형광현미경 하에서 관찰하여 총세균수와 세균생물량을 측정하였다(김 등, 1989). 종속영양세균의 분포는 ZoBell 2216e 배지를 증류수로 대체한 배지를 사용하였다(김 등, 1989).

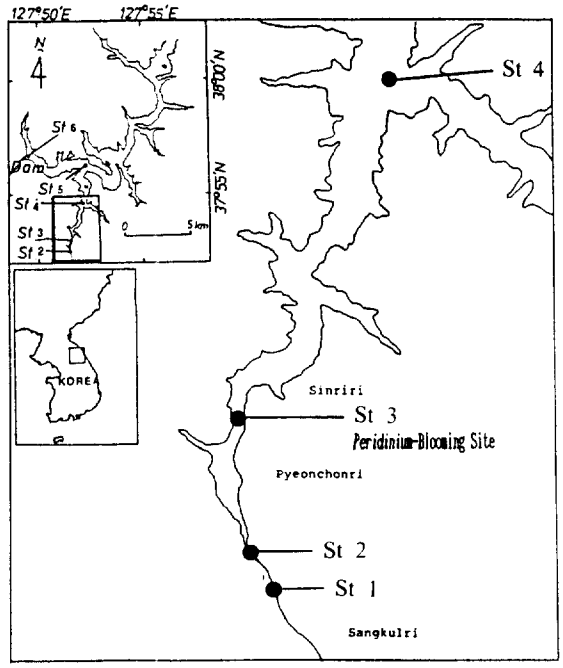

Fig. 1. *Map of sampling sites in Soyang Reservoir.*

세균의 이차생산

세균의 이차생산을 측정하기 위하여 52 μm로 사전 여과한 시료를 100 ml dark bottle 4개에 20 ml씩 담고 [methyl-^{3}H]-thymidine (NEN, specific activity 72.5 Ci/mmole)을 최종농도가 5nM이 되도록 넣어주었다 (Fuhrman and Azam, 1982). Control로써 하나의 bottle에는 formalin 0.5 ml을 넣었다. 1시간 동안 현장온도에서 배양한 후 4℃로 냉각된 10% trichloroacetic acid(TCA) 용액을 20 ml 넣고 5분간 냉각시킨 후 0.22 μm membrane (φ25 mm, Gelman)으로 여과하였다. Bottle 및 filter set은 5% TCA 용액 5 ml씩으로 헹구어 여과하였다. 세균 이차 생산은 incorporation된 thymidine 1 mole 당 1.4×10^{18} cells이 생성되고(Fuhrman and Azam, 1982), 세포 당 2.1×10^{-13} g-C으로 하여 환산하였다 (Bratback, 1985).

종속영양 세균군집의 활성

종속영양 세균군집의 활성을 측정하기 위하여 두 가지 방법을 사용하였는데, 하나는 방사성동위원소로 label된 유기물인 ^{3}H-glucose 및 ^{3}H-acetate를 기질로 하여 turnover time을 측정하는 방법이었고(강과 김, 1989), 다른 하나는 다양한 유기물을 기질로 제공한 후 기질을 가하지 않은 경우와의 산소소모율을 비교한

heterotrophic index를 측정한 것이었다(Godlewsk-Lipowa, 1979).

Heterotrophic index의 측정을 위하여 각 정점의 상층수를 실험실로 운반하여 1.2 μm membrane (φ25 mm, Gelman)으로 여과하였다. 각 시료당 18개의 100 ml 짜리 dark bottle에 BOD방법을 이용하여 시료를 가득 채우고, 농도가 1 mg/100 ml인 기질들을 1 ml씩 각각 3개의 dark bottle에 조용히 가해 최종농도가 10 mg/l가 되도록 하였다. 기질의 종류를 보면 다음과 같다. ① glucose 및 fructose 각 5 mg/l ② cellulose 10 mg/l ③ starch 10 mg/l ④ tryptophan 및 lysine 각 5 mg/l ⑤ Peptone 10 mg/l ⑥ 기질을 가하지 않음.

각 기질 당 세개의 bottle 중 하나는 곧 바로 BOD법으로 용존산소를 측정하고, 나머지는 두껑을 닫고 밀봉하여 현장온도에서 24시간 배양한 후 용존산소를 측정하여 소비된 산소의 양을 측정하였다. Heterotrophic index (A/B)는 다음의 식에 의해 계산하였다.

$$\frac{A}{B} = \frac{\text{기질을 포함한 bottle 내에서 24시간 동안 세균이 소모한 } O_2 \text{ (mg)}}{\text{기질이 없는 bottle 내에서 24시간 동안 세균이 소모한 } O_2 \text{ (mg)}}$$

광합성 및 세균에 의한 세포 외 배출물의 이용

현장에서 채취한 시료를 100 μm sieve로 사전 여과한 다음, 200 ml의 light 및 dark bottle에 채우고 희석한 $NaH^{14}CO_3$ 0.1 ml(20 μCi, Amersham)을 넣었다. 배 위에서 2-3시간 동안 자연광 아래에서 배양한 후 dark 상태에서 실험실로 운반하여 곧 바로 처리하였다. 식물플랑크톤 세포 내에 고정된 유기물의 양은 pore size 1.2 μm membrane filter (φ25 mm, Gelman)로 여과하여 측정하고, 세균에 의해 흡수된 광합성 산물은 0.2 μm membrane (φ25 mm, Gelman)로 여과하였다(Coveney, 1982; Jensen and Søndergaard, 1985). 최종적으로 나온 여과액으로부터 세포 외로 배출된 광합성산물의 양을 측정하였다. 각 membrane filter는 여과 후 scintillation vial에 옮긴 후 0.1 N HCl 0.1 ml로 acidification시켜 잔류한 inorganic $^{14}CO_2$를 제거하였고, 최종 여과액에는 1.0 N HCl 0.1 ml로 pH를 2.0 이하로 떨어뜨린 후 30분간 공기로 bubbling하여 inorganic $^{14}CO_2$를 제거하여다. 처리가 끝난 후 최종여과액 1 ml을 scintillation vial에 옮긴 다음 scintillation fluid 10 ml을 넣고 counting하였다.

세균 및 식물플랑크톤에 대한 동물플랑크톤의 포식

현장에서 채취한 시료를 100 μm sieve로 사전 여과한 다음 투명한 유리병(200 ml)에 담고 $NaH^{14}CO_3$ 0.1 ml(20 μCi, Amersham)과 [methyl-^{3}H]-thymidine 2 ml (10 nM, specific acivity 72.5 μCi/mM, NEN)을 넣은 후 태양광 아래에서 1시간 동안 배양하였다.(Bjørnsen *et al.*, 1986; Hollibough *et al.*, 1980). 각 정점의 시료 500 ml 씩을 두 개의 bottle에 넣고, 하나에는 formalin 5 ml를 넣어 control로 하였다. 두 개의 bottle에 사전 배양액 25 ml씩 넣고 dark 상태로 배 위에서 2-3시간 동안 배양한 뒤, sample을 formalin 5 ml로 고정하여 실험실로 운반하여 처리하였다.

동물플랑크톤에 의해 포식된 식물플랑크톤 및 세균의 양은 52 μm sieve로 여과하여 이를 pore size 5 μm membrane filter로 여과하였으며, 포식되지 않은 식물플랑크톤 및 세균의 세포 내에 존재하는 방사능은 sieve의 여과액 5 ml를 pore size 0.22 μm membrane filter로 다시 여과하여 얻었다. 각각의 membrane filter를 scintillation vial에 옮긴 뒤 ^{14}C과 ^{3}H의 radioactivity를 산정하여 이를 식물플랑크톤 및 세균에 대한 포식의 양을 계산하는 데 사용하였다.

식물플랑크톤 및 세균에 대한 포식은 다음의 식에 의해 구하여졌다. 식물플랑크톤의 세포 내에 존재하는 엽록소 a의 양을 식물플랑크톤 전체 생물량의 탄소량으로 환산하기 위해, 식물플랑크톤 생물량 중에서 엽록소 a가 차지하는 비율을 1%로 하고(APHA, 1985; Atlas and Bartha, 1981), 탄소량을 전체 생물량의 49%라고 가정하여 계산하였으며(Brock, 1985), 세균 생물량은 현미경을 통해 측정한 값이다.

$$\text{식물플랑크톤에 대한 포식} = \frac{\text{동물플랑크톤 체내의 } ^{14}\text{C 방사능(dpm)}}{\text{여과액의 } ^{14}\text{C 방사능(dpm)} \times \text{배양시간(hr)}} \times \text{엽록소 a의 양} \times 49$$

$$\text{세균에 대한 포식} = \frac{\text{동물플랑크톤 체내의 } ^{3}\text{H 방사능(dpm)}}{\text{여과액의 } ^{3}\text{H 방사능(dpm)} \times \text{배양시간(hr)}} \times \text{세균생물량 (mg-C/m}^3\text{)}$$

세균에 의한 *P. bipes* 생물량의 분해

적조 발생으로 수층에 증가된 *P. bipes*의 생물량은 동물플랑크톤에 의해 포식이 되거나 저니로 퇴적되어 세균에 의해 분해된다. 세균에 의한 분해속도를 측정하기 위하여 적조가 발생한 정점 2의 시료를 실험실로 운반하여 4개의 500 ml 짜리 flask에 300 ml씩

분주한 다음, $NaH^{14}CO_3$ (60 μCi)를 넣고 25℃ 에서 48 시간 배양하였다. 이 때의 광도는 640 E/m^2/s였으며, 100 rpm으로 진탕배양하였다.

Peridinium 생물량을 harvest하기 위하여 4,000 rpm으로 10분간 centrifuge하여 1200 m*l*을 100 m*l*로 농축하고, aged lake water (ALW)로 2회 세척하여 inorganic $^{14}CO_2$를 제거하였다. 그런 후 *Peridinium* 생물량을 10분간 autoclave하였다. 세균 시료는 적조 수역의 시료 1100 m*l*을 1.2 μm pore size(ϕ25 mm)의 membrane filter를 통과한 여과액을 사용하였다.

Control의 경우는 500 m*l* flask에 autoclaved ALW 250 m*l*와 autoclaved *Peridinium* biomass 25 m*l*을 넣어 주었고, Sample 1에는 세균시료 250 m*l* 및 autoclaved된 *Peridinium* biomass 25 m*l*을 넣었다. Sample 2에는 Sample 1에 N,P source를 보강하였다($NaNO_3$ 75 mg, K_2HPO_4 2 mg). 이들의 배양조건은 dark 상태의 25℃에서 100 rpm으로 2주일간 배양하였다.

P. bipes 생물량이 세균으로 전달되는 과정을 밝히기 위하여 각 Sample에서 10 m*l*의 배양액을 따내어 1.2 μm (ϕ25 mm) membrane filter로 여과하였고, 여과액 중에서 micropipett으로 5 m*l*을 0.22 μm filter로 여과하였다. filter는 vial에 넣고, 0.1N HCl 0.1 m*l* 가한 후 30분간 방치하였으며, 최종적으로 나온 여과액에는 1N HCl 0.1 m*l*을 넣고 30분간 bubbling하여 1 m*l*을 vial에 옮겨 방사능을 측정하였다(Pett, 1989; Cole et al., 1984).

결 과

식물플랑크톤 및 *P. bipes*의 분포

식물플랑크톤의 분포를 나타내는 엽록소 a의 농도를 보면 적조가 발생한 정점 2에서는 121.4 mg/m^3으로 측정이 되었으며, 7월에 적조가 나타났던 정점 3의 상층은 24.5 mg/m^3이었다(Fig.2). 그 외 정점들의 상층에서는 10 mg/m^3 이하로 나타나 적조의 발생여부에 따라 큰 차이를 보였다. 현미경으로 측정한 *P. bipes*의 분포를 보면 정점 2에서는 1294 cells/m*l*의 수준이었으며, 정점 3에서는 상층에서 430 cells/m*l*, 중층에서는 730cells/m*l*, 저층에서는 55 cells/m*l*이었다. 그 외의 정점에서는 *P. bipes*의 분포는 미미하였다.

세균의 분포 및 생물량

총세균수의 분포를 보면 정점 2는 2.82×10^6 cells/m*l*이었고, 정점 3의 상층은 2.96×10^6 cells/m*l*, 정점 4의 상층은 2.71×10^6 cells/m*l*로 측정되었으며, 정점 6의 상층은 3.65×10^6 cells/m*l*로 나타났다(Fig.3). 세균의 생물량은 정점 1에서 21.67, 정점 2에서 39.98 mg-C/m^3으로 측정되었으며, 총세균수가 가장 많은 정점 6에서는 오히려 낮은 32.63 mg-C/m^3으로 측정되었다. 이는 세포 당 평균체적에서 차이가 나타나기 때문인데, 세포당 평균체적은 정점 1이 0.138, 정점 2가 0.117 μm^3이며, 정점 6의 경우가 가장 낮은 0.074 μm^3으로 측정되었기 때문이다.

종속영양세균수의 분포를 보면(Fig.4), 정점 1에서 7.24×10^3 CFUs/m*l*로 가장 높은 값을 나타내었으며, 정점 2에서는 2.51×10^3 CFUs/m*l*, 정점 3의 상층에서는 9.60×10^2 CFUs/m*l*을 나타내면서 감소의 추세를 보였다. 한편, 양어장이 위치한 정점 4의 경우에는 5.73×10^3 CFUs/m*l*로 높은 값을 보였지만, 댐 앞의 정점에서는 2.15×10^3 CFUs/m*l*로 측정되었다.

세균의 이차생산

세균의 이차생산 역시 식물플랑크톤 및 세균의 분포와 밀접한 관련성을 가지고 나타났다(Fig.5). 적조가 일어난 정점 2에서는 세균의 이차생산이 39.99 mg-C/m^3/hr로 측정되었으며, 정점 3의 상층에서는 31.56 mg-C/m^3/hr, 중층에서는 27.52 mg-C/m^3/hr로 나타났다. 하지만 정점 3의 저층에서는 0.94 mg-C/m^3/hr로 큰 차이를 나타내었다. 정점 4와 6의 상층의 경우는 각각 0.56 및 0.39 mg-C/m^3/hr로 측정되어

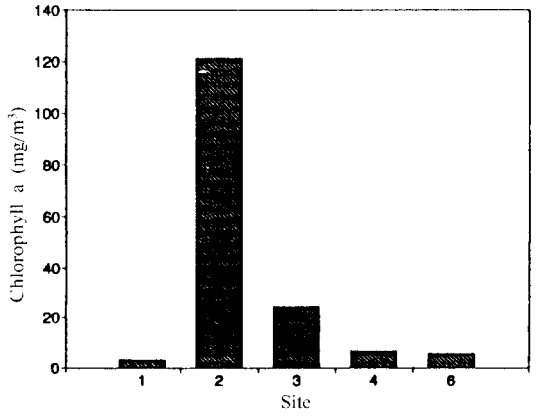

Fig. 2. *Variation of chlorophyll a in surface water of Soygan Reservoir, on Aug. 14, 1991.*

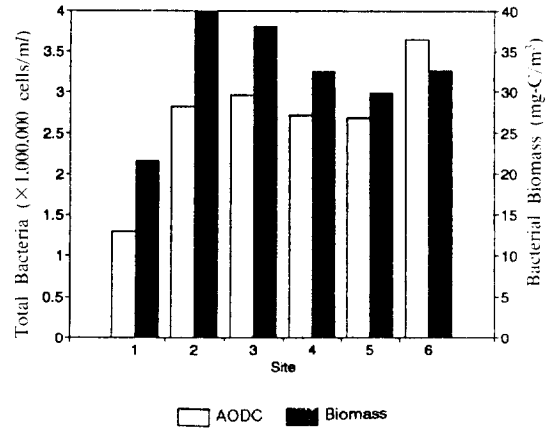

Fig. 3. *Distribution of total bacterial number and bacterial biomass in surface water of Soyang Reservoir on Aug. 14, 1991.*

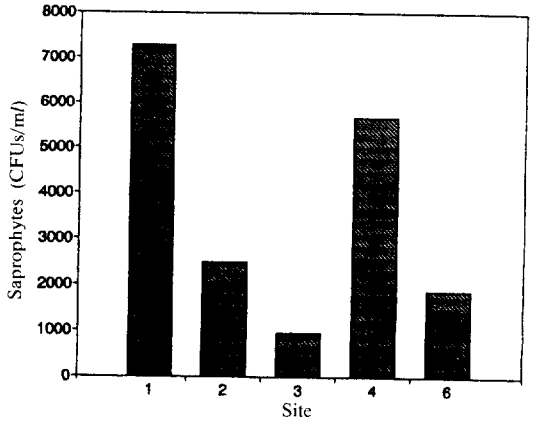

Fig. 4. *Distribution of heterotrophic bacteria in Soyang Reservoir on Aug. 14, 1991.*

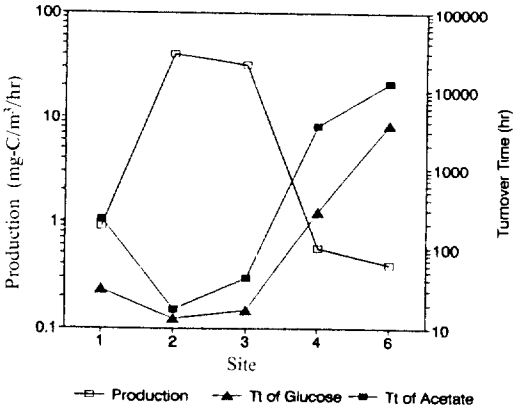

Fig. 5. *Bacterial secondary production and heterotrophic activity in Soyang Reservoir, on Aug. 14, 1991.*

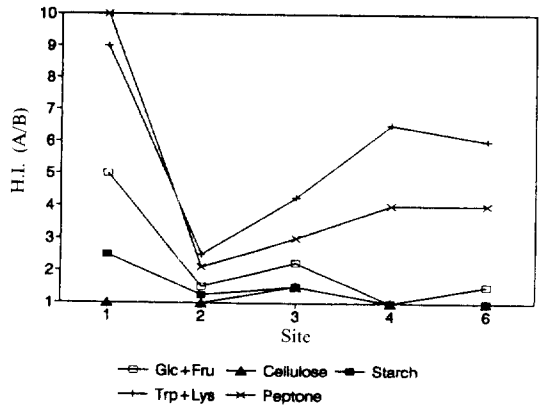

Fig. 6. *Heterotrophic index of bacteria for various organic substrates in Soyang Reservoir, on Aug. 14, 1991.*

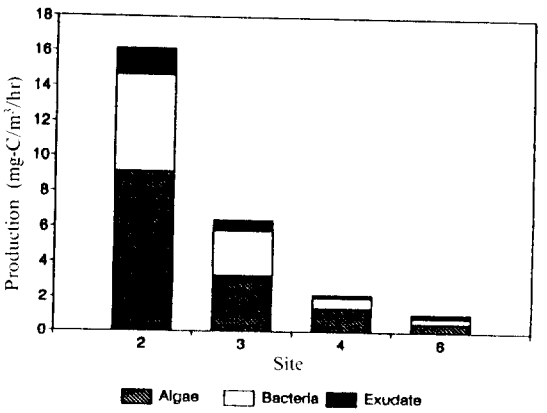

Fig. 7. *Distribution of photosynthetic products in algae, bacteria, and exudate of surface water of Soyang Reservoir, on Aug. 14, 1991.*

적조발생이 일어난 수역에 비해 훨씬 낮은 값을 나타내었다.

종속영양 세균군집의 활성

^{3}H-glucose와 ^{3}H-acetate의 turnover time으로 측정한 종속영양 세균군집의 생리적 활성도는 Fig.5와 같다. Glucose의 경우 정점 2와 정점 3의 상층과 중층은 13-22시간으로 세균의 생리적 활성이 높음을 보여주고 있으며, acetate의 경우도 이와 유사한 경향을 나타내고 있다. 이에 비해 적조가 일어나지 않은 정점 4, 5, 6에서는 매우 긴 turnover time을 보여 생리적 활성이 낮은 것으로 나타났다.

유기물을 가한 후 산소소모율로 측정한 heterotrophic index의 경우 정점에 따른 특징과 유기물의 종류에 따른 특징이 동시에 나타났다(Fig.6). 적조와 관련이 없는 정점 1, 4, 6의 경우는 유기물의 농도에 의해 제한을 받아서 heterotrophic index인 A/B 값이 높게 나타난 반면에, 적조가 일어난 정점 2와 3의 경우는 A/B 값이 비교적 낮게 측정이 되었다.

또한 유기물 종류에 따른 차이를 보면, amino acid들이나 단백질이 세균의 활성을 크게 증가시키는 반면에, starch나 cellulose의 경우는 세균의 생리적 활성을 거의 증가시키지 않는 것으로 나타났다.

광합성 및 세균에 의한 세포 외 배출물의 이용

식물플랑크톤의 일차생산과 유기물 배출을 현장에서 조사한 결과, 적조 발생 여부에 따라 전체 일차생산 및 유기물 배출량 모두 큰 차이를 보였다(Fig.7). 정점 2의 경우 전체 일차생산 16.17 mg-C/m^3/hr의 43.4%가 세포 외로 배출되고 이 중 78.5%인 5.51 mg-C/m^3/hr이 세균에 의해 이용이 되었다.

정점 3의 경우는 전체 일차생산은 6.45 mg-C/m^3/hr였고, 이 중에서 49.2%가 세포 외로 배출이 되고, 배출된 유기물의 80.0%인 2.54 mg-C/m^3/hr가 세균에 의해 최종적으로 이용되었다. 정점 4에서는 일차생산

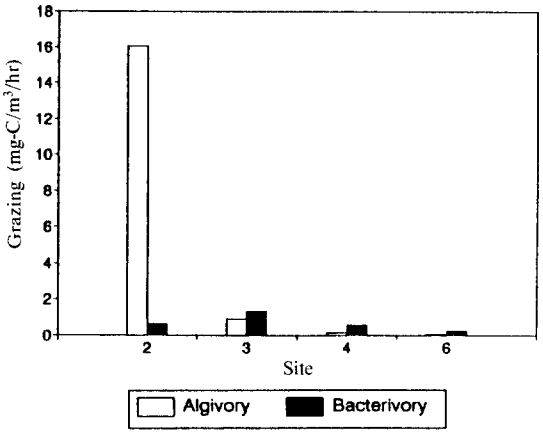

Fig. 8. *Zooplankton grazing on phytoplakton and bacteria in surface water of Soyang Reservoir on Aug. 14, 1991.*

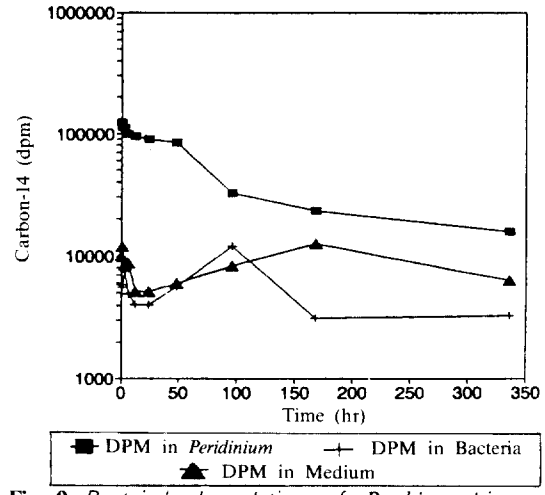

Fig. 9. *Bacteiral degradation of P. bipes biomass without N,P-enrichment.*

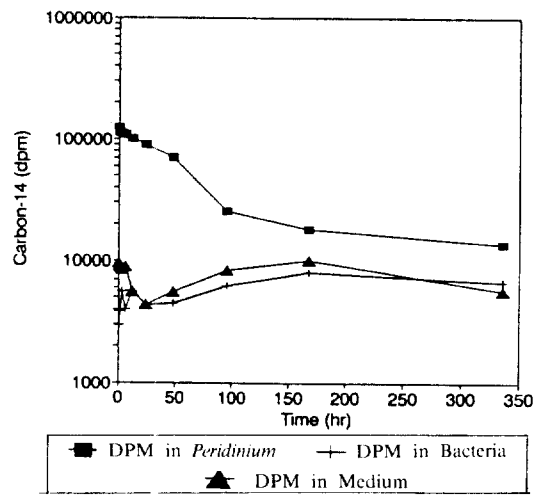

Fig. 10. *Bacterial degradation of P. bipes biomass with N, P-enrichment.*

2.25 mg-C/m³/hr 중 36.6%가 세포 외로 배출되고, 이 중에서 73.6%가 세균에 의해 이용되었다. 댐 앞인 정점 6의 경우는 일차생산이 가장 낮은 1.07 mg-C/m³/hr이었고, 52.1%가 세포 외로 배출되어 이 중 57.3%가 세균에 의해 흡수되었다. 대체적으로 보아서 일차생산이 많을수록 세포 외로 배출되는 비율이 적고, 세포 외로 배출되는 양이 많을수록 세균에 의한 이용도 높은 것으로 나타났다.

한편, 세균 이차생산 중에서 광합성 산물이 차지하는 비율을 보면, 정점 2의 경우는 13.8%, 정점 3의 상층은 8.1%, 정점 4는 108%, 정점 6의 경우는 81.8%로 나타나 전체 광합성량 및 용존 유기물의 양에 의해 차이를 나타내었다. 이러한 유기물 배출비율 및 세균 이차생산에 기여하는 비율은 Arlington호에서 측정한 값과는 유사하지만(Chrzanowski and Hubbard, 1989), Constance호에 비해서는 높은 값이다(Kato and Stabel, 1984).

세균 및 식물플랑크톤에 대한 동물플랑크톤의 포식

소양호 수층의 미생물 군집 내에서 이루어지는 탄소의 흐름을 측정하기 위한 현장측정 결과는 Fig.8에 나타낸 바와 같다. 세균에 대한 동물플랑크톤의 포식을 보면, 정점 3이 가장 높은 1.33 mg-C/m³/hr이고 그 다음으로는 정점 2와 4가 유사한 값인 0.57-0.64 mg-C/m³/hr을 나타내었으며, 정점 6의 경우는 0.26 mg-C/m³/hr으로 가장 낮게 나타났다.

식물플랑크톤에 대한 동물플랑크톤의 포식은 적조가 일어난 정점 2에서 가장 높은 15.76 mg-C/m³/hr으로 나타났고, 그 외 다른 정점들에서는 1 mg-C/m³/hr 이하로 측정되어 적조에 따라 큰 차이를 나타내었다.

각 정점 별로 식물플랑크톤이 동물플랑크톤의 food source에서 처지하는 비율을 보면, 정점 2에서는 식물플랑크톤이 각각 96.1%를 차지하였고, 정점 3에서는 40.1%를 차지하였다. 또한 정점 4에서는 19.7%, 정점 6에서는 18.8%를 나타내 적조가 일어난 정점에서는 식물플랑크톤이 동물플랑크톤의 주된 food source이지만 적조가 나타나지 않은 정점에서는 반대로 세균이 동물플랑크톤의 주된 food source인 것으로 나타났다.

세균에 의한 *P. bipes* 생물량의 분해

2주일 동안의 배양을 통해 *P. bipes* 세포 내에 존재하던 유기물 중 많은 부분이 세포 외로 방출되거나 세균에 의해 이용되는 것으로 나타났다. 영양염을 보충하지 않은 경우에는 2주일 후 13.19%의 radioactivity가 *P. bipes* 세포 내에 남아 있었으며, 영양염을 보충한 경우에는 11.13%만이 남아 있었다(Fig.9, Fig. 10). *Skeletonema* 를 이용한 실험의 경우 17일 동안 67%가 분해되었는데 (Pett, 1989), 본 실험의 경우는 80% 이상의 분해 및 방출을 보여 분해가

잘 이루어짐을 나타내고 있다. 또한 세균에 흡수되는 과정을 보면, 영양염을 공급하지 않은 경우에는 96시간 이후에는 세균의 흡수가 감소하고 배양액의 radioactivity가 증가하지만, 영양염을 공급해 준 경우에는 168시간까지 지속적으로 증가하다가 336시간에는 감소하는 것으로 보아 영양염의 농도가 유기물의 지속적인 흡수에 중요한 영향을 끼치고 있음을 볼 수 있다.

고 찰

적조원인 생물인 *P. bipes*를 비롯한 쌍편모조류가 수계 생태계 먹이사슬에서 차지하는 역할에 대해서는 논란이 있었다. 다른 식물플랑크톤에 비해 상대적으로 body size가 커기 때문에 대부분의 쌍편모조류들이 담수 동물플랑크톤에 의해 직접적으로 이용될 수 없다는 것이었다. 하지만 Kinneret호에서 얻어진 최근의 연구 결과들에서는 ciliate인 *Bursariella turncatella*나 rotifer인 *Hydatina, Asplanchna* 등이 *Peridinium*을 포식하는 것으로 나타났다. 또한 *Daphnia*도 쌍편모조류를 포식하는 것으로 알려져있다(Pollingher, 1987). 물론 *Peridinium*에 의한 적조가 지속되고 있는 Kinneret호에서 쌍편모조류에 대한 주된 포식자는 어류인 *Tilapia galilaea*이다(Gophen, 1990).

소양호의 경우 *P. bipes*를 선택적으로 포식하는 어류의 존재에 대해서 밝혀진 바는 없으며, *P. bipes*의 포식이 일어날 경우 동물플랑크톤에 의해 이루어질 것으로 생각된다. 실제로 적조시료에서는 *Daphnia*를 비롯한 동물플랑크톤이 1 l당 100개체까지 관찰되었다. 동물플랑크톤에 의한 포식만을 생각할 경우에는 포식효율이 높지 않기 때문에 적조발생 과정에서 형성된 *P. bipes* 생물량의 상당부분은 전통적인 먹이사슬, 즉 grazing food chain 보다는 미생물에 의해 분해되는 미생물 순환고리(microbial loop) 혹은 detritus food chain을 통해 전달될 것으로 생각된다.

소양호의 경우 지류 유입부에서 연례적으로 일어나는 *P. bipes*의 적조는 표층수의 교란으로 저니층이 재부유될 때 저니로부터 영양염이 용출되고 동시에 *P. bipes*의 cyst가 수층으로 떠오르게 되므로써 발생하게 된다(강과 김, 1991). 이러한 저니의 재부유는 수위의 변화에 따라 공간적으로 확대되면서 넓은 수역에 영향을 미치게 된다. 적조의 발생은 대체로 단일종의 식물플랑크톤의 급속한 증식의 결과로 볼 수 있는데, 이는 수계 생태계에 다양하고 커다란 영향을 가져오게 된다.

적조의 발생은 수층의 미생물군집에 대해 대량의 유기물 유입으로 나타나게 되는데, 주기적인 적조가 발생하는 소양호 상걸리 적조수역의 경우는 미생물군집의 분포 및 활성이 다른 군집에 정점에 비해 큰 차이를 보이고 있다. 적조가 발생하고 쇠퇴함에 따라 증가된 수층의 유기물을 바탕으로 하여 세균군집의 성장이 이루어지게 된다.

수계 생태계 내에서 종속영양 세균군집은 용존상태의 유기물을 탄소 및 에너지원으로 하여 살아가고, 세균의 이차생산은 유기물의 존재에 의해 제한을 받게 된다. 수계 생태계에 유기물을 공급하는 역할을 맡고있는 식물플랑크톤의 분포와 이들에 의한 일차생산은 수계 생태계 군집의 형성에 중요한 위치를 차지한다.

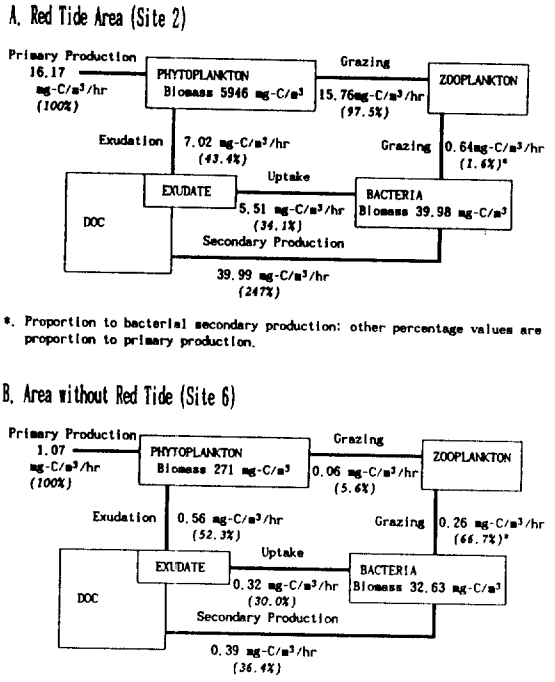

Fig. 11. *Carbon flow through microbial communities in surface water of Soyang Reservoir, on Aug. 14, 1991 (A:Red tide area, St. 2; B: Area without red tide, St.6).*

수층에 존재하는 유기물의 농도에 따라 종속영양세균의 유기물 이용형태가 달라질 수 있다. 유기물의 양이 적어서 세균의 성장을 제한할 경우에는 세균의 성장은 식물플랑크톤이 광합성을 통해 생성하여 세포외로 배출한 유기물인 exudate를 곧 바로 이용하므로써 이에 대한 의존도가 높아지게 되고, 이를 통해 식물플랑크톤과 종속영양세균 간의 유기물 이용은 밀접하게 결합이 되는 것이다. 이에 비하여 수층에 이미 유기물의 농도가 높은 경우에는 식물플랑크톤에서 배출되고 있는 exudate에 의존도가 낮아질 것이다. 이처럼 적조의 발생 여부에 따라 세균군집에 공급되는 유기물의 원천이 달라질 수 있는데, 적조의 발생이 일어난 정점과 일어나지 않은 정점들 사이에는 이러한 관계가 잘 나타나고 있다(Fig. 11).

적조가 일어난 정점 2와 적조가 일어나지 않은 댐 앞의 정점 6을 비교하였을 때, 전체적으로 전달되고 있는 유기물의 양에서 큰 차이를 보이고 있다. 두 정점

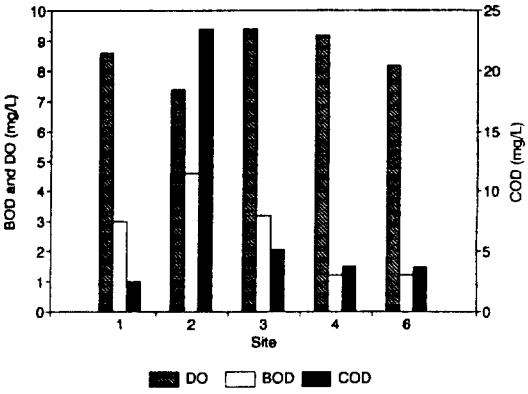

Fig. 12. *Variation of DO, BOD, and COD in surface water of Soyang Reservoir, on Aug. 14, 1991.*

간 식물플랑크톤의 생물량은 21배에 달하지만 일차생산은 15배에 불과한데 이는 일반적으로 쌍편모조류가 상대적으로 낮은 specific productivity를 보이고 있기 때문으로 생각된다. 두 정점의 세균 생산량은 100배 이상의 차이를 보이고 있고, 세균 이차생산 중에서 exudate가 차지하는 비율은 정점 2에서 14%, 정점 6에서 82%로써 적조가 일어나지 않은 정점 6에서 exudate에 대한 세균의 의존도가 훨씬 큼을 알 수 있다. 특히 정점 2의 경우 세균생산량은 100배이지만 exudate 이용량은 17배에 불과하여 많은 양의 유기물을 식물플랑크톤이 직전에 생산 방출된 exudate 보다는 기존에 수층에 존재하던 유기물을 많이 이용하고 있음을 나타내고 있다. 이러한 사실은 정점 2에서 측정된 BOD나 COD의 양이 정점 6에 비해 훨씬 높다는 점에서 뒷받침되고 있다(Fig. 12).

한편 동물플랑크톤에 의한 식물플랑크톤의 포식을 보면 정점 2의 경우는 일차생산의 97.5%가 동물플랑크톤에 의해 포식되는 것으로 나타났다. 이 값을 식물플랑크톤이 생산하여 미생물 군집에 제공하는 양과 함께 생각하면 식물플랑크톤의 생산을 초과하고 있다. 특히 정점 2에서는 세균 이차생산이 식물플랑크톤의 일차생산의 2.5배에 달하고 있는 점도 비정상적인 면으로 나타나고 있다. 하지만 1991년 8월 정점 2의 적조는 이미 쇠퇴기에 접어들고 있기 때문에 이러한 현상이 나타나고 있는 것으로 생각된다(강과 김, 1991). 정점 2의 적조는 6월에 정점 3에서 나타난 적조가 8월의 수위의 증가로 정점 2로 이동된 것이며, 수온의 증가와 다른 물리화학적인 요인 때문에 쇠퇴기에 접어든 것으로 생각된다.

동물플랑크톤에 의한 *P. bipes*의 포식이 일차생산의 대부분을 차지할 만큼 높은 것은 이미 수층에 존재하는 *P. bipes*의 생물량이 높기 때문에 가능한 것으로 생각되며, 마찬가지로 수층의 높은 유기물로 제한을 덜 받고 있는 종속영양세균의 이차생산도 식물플랑크톤의 일차생산을 능가할 수 있을 것으로 판단된다.

정점 4와 정점 6의 경우 식물플랑크톤에 대한 동물플랑크톤의 포식이 극히 낮은 것은 식물플랑크톤의 일차생산 자체가 낮은 것도 주요한 원인이지만 광합성을 통해 생성된 유기물의 절반 이상을 exudate로 배출하기 때문으로 생각된다. 특히 정점 2의 경우는 식물플랑크톤의 생물량에 대한 세균 생물량의 비율이 0.6%에 불과하지만 정점 6의 경우는 12%로 20배나 높기 때문에 동물플랑크톤의 food source로서의 세균생물량의 중요성이 강조되는 것이다. 동물플랑크톤의 종 조성에 대한 구체적인 자료가 없기 때문에 동물플랑크톤의 종류에 따른 식물플랑크톤과 세균에 대한 선호도를 밝히기는 힘들지만, 소양호의 다른 정점에서 원생동물인 *Difflugia corona*가 표층에서 우점하고 있다는 보고가 있기 때문에 이것에 의한 세균의 선택적 포식을 생각할 수 있다 (조 등, 1989).

적조발생에 의해 형성된 *P. bipes* 생물량의 상당부분은 수층이나 저니의 표면에서 세균에 의해 분해가 이루어지는데, 실험실 내에서 행한 분해실험에서 2주일 내에 80% 이상이 분해되는 것으로 나타났다. 실제로 7월까지 적조가 나타났던 정점 3의 저층 (수심 8m) 에서는 용존산소가 4.4 mg/*l*로 낮게 측정되었는데, 이는 저니의 표면으로 침강된 *P. bipes*의 세포가 활발하게 분해되고 있음을 보여주고 있다.

소양호의 적조가 미생물 군집에 영향을 미치는 것은 식물플랑크톤의 생물량, 일차생산 등에서 큰 차이를 가져오고, 이로 인한 유기물은 미생물 군집을 통한 탄소 및 에너지 흐름에 변화를 주게 되는 것이다. 수층의 유기물 농도의 증가는 세균의 식물플랑크톤 exudate에 대한 의존도를 감소시키고, 식물플랑크톤의 생물량의 증가는 동물플랑크톤 군집을 식물플랑크톤을 선호하는 쪽으로 전환시키는 역할을 한다. 이러한 결과로 적조의 발생은 수층에서 미생물 순환고리와 grazing food chain의 상대적인 중요성을 변화시키며, grazing food chain을 통한 물질의 순환을 선호하도록 한다.

적 요

*1991*년 *8*월 소양호에서 발생한 쌍편모조류인 *Peridinium bipes*에 의한 적조가 미생물 먹이사슬을 통한 탄소의 흐름에 미치는 영향을 조사하였다. 적조수역에서의 엽록소 a, 일차생산 및 세균이차생산은 적조가 일어나지 않은 정점들에 비해 각각 22, 18, 400 배 높게 나타났다. 적조발생 유무에 따라 식물플랑크톤의 생물량이 동물플랑크톤의 먹이에서 차지하는 비율은 각각 97%와 20%로 나타났다. 식물플랑크톤의 세포외 배출 유기물이 세균 생산에서 차지하는 비율은 적조수역에서 14%로 나타났고, 적조가 일어나지 않은 정점에서는 100% 이상으로 나타났다. 실험실 내에서 행한 분해실험에서 14일

동안 *Peridinim* 생물량의 85% 이상이 세포 외로 방출되거나 종속영양세균에 의해 분해되는 것으로 나타났다. *Peridinium*의 적조는 수층에 갑작스러운 유기물의 유입을 유발하므로써 동물플랑크톤의 주된 먹이 및 식물플랑크톤 세포외 배출 유기물에 대한 세균의 의존도를 변화킨다. 따라서 미생물 순환고리와 포식 먹이사슬 간의 상대적 중요성도 변화하게 된다.

사 사

본 연구는 한국과학재단의 지원을 받아 서울대학교 분자미생물학연구센터 제6연구부 연구계획 (1990-1991)의 일부로 수행되었으며, 본 연구 수행에 협조한 한국수자원공사 소양호 댐관리사무소에 사의를 표한다.

참 고 문 헌

1. **강찬수, 김상종**, 1991. 소양호에서 *Peridinium bipes*에 의한 담수적조발생에 미치는 환경요인의 영향. 한국미생물학회지. 인쇄중.
2. **김명운, 강찬수, 김상종**, 1989. 소양호 수중 생태계에서의 세균 생체물질량의 분포. 한국미생물학회지, **27**, 130-138
3. **조규송, 박영춘, 조성주**, 1989. 소양호 동물성플랑크톤의 수직분포. 한국육수학회지, **22**, 191-197.
4. **APHA-AWWA-WPCE**, 1985. Standard methods for the examination of water and wastewater. 16th ed. AWWA. Dencer. Co.
5. **Atlas, R.M. and R. Bartha**, 1985. Microbial ecology. Addison-Wesley Publishung Company.
6. **Azam, F., T. Fenchel, J.G. Field, J.S. Gray, L.-A. Meyer-Reil and F. Thingstad**, 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **10**, 257-263.
7. **Bjørnsen, P.K., J.B. Larsen, O. Geertz-Hansen and M. Olesen**, 1986. A field technique for the determination of zooplankton grazing on natural bacterioplankton. *Freshwater Biol.*, **16**, 245-253.
8. **Bratback, G.**, 1985. Bacterial biovolume and biomass estimation. *Appl. Environ. Microbiol.*, **49**, 1488-1493.
9. **Brock, T.D.**, 1985. A eutrophic lake - Lake Mendota, Wisconsin. Springer-Verlag, New York.
10. **Cole, J.J., G.E. Likens and J.E. Hobbie**, 1984. Decomposition of planktonic algae in an oligotrophic lake. *Oikos*, **42**, 257-266.
11. **Coveney, M.F.**, 1982. Bacterial uptake of photosynthetic carbon from freshwater phytoplankton. *Oikos*, **38**, 8-20.
12. **Chrzanowski, T.H. and J.G. Hubbard**, 1989. Bacterial utilization of algal extracellular products in a southwestern reservoir. *Hydrobiologia* **179**, 61-71.
13. **de Bernardi, R.**, 1987. Biomanipulation of aquatic food chains to improve water quality in eutrophic lakes. *In.* Ecological assessment of environmental degradation, pollution and recovery (ed. by O. Ravera). pp. 195-215. Elsevier Science Publishers, Amsterdam.
14. **Fuhrman, J.A. and F. Azam.**, 1982. Thymidine incorporation as a measure of bacterioplankton production in marine surface water. *Mar. Biol.*, **66**, 109-120.
15. **Godlewska-Lipowa, W.A.**, 1979. O_2-consumption as an indicator of heterotrophic activity of bacteria in lakes of different trophic conditions. *Arch. Hydrobiol. Beih.*, **12**, 11-23.
16. **Gophen, M.**, 1990. Ensuring water quality in the Sea of Galilee. Part I, The food web structure. *Israel Land and Nature*, **16**, 6-11.
17. **Hollibaugh, J.T., J.A. Fuhrman and F. Azam**, 1980. Radioactively labeling of natural assemblages of bacterioplankton for use in trophic studies. *Limnol. Oceanogr.*, **25**, 172-181.
18. **Jensen, L.M. and M. Søndergaard**, 1985. Comparison of two methods to measure algal release of dissolved organic carbon and the subsequent uptake by bacteria. *J. Plankton Res.*, **7**, 41-56.
19. **Kato, K. and H.-H. Stabel**, 1984. Studies on the carbon flux from phyto- to bacterioplankton communities in Lake Constance. *Arch. Hydrobiol.*, **102**, 177-192.
20. **Pett, R.J.**, 1989. Kinetics of microbial mineralization of organic carbon from detrital Skeletonema costatum cells. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **52**, 123-128.
21. **Pollingher, U.**, 1987. Ecology of dinoflagellates - B. Freshwater ecosystems. *In.* The biology of dinoflagellates (ed. by F. J. R. Tayor). pp. 502-529. Blackwell Scientific Publications, London.
22. **Scavia, D. and G.L. Fahnenstiel**, 1988. From picoplankton to fish: complex interactions in the Great Lakes. *In.* Complex interactions in lake communities (ed. by S.R. Carpenter). pp.85-97. Springer-Verlag, New York.

(Received October 23, 1991)
(Accepted November 22, 1991)