

부영양 저수지에서 식물플랑크톤 성장에 대한 제한영양염과 질소/인 비의 영향

김 호 섭 · 황 순 진*

(건국대학교 지역건설환경공학과)

Effects of Nutrients and N/P Ratio Stoichiometry on Phytoplankton Growth in an Eutrophic Reservoir. Kim, Ho-Sub and Soon-Jin Hwang* (Department of Biological Systems Engineering, Konkuk University, Seoul 143-701, Korea)

We evaluated the effect of limiting nutrients and N/P ratio on the growth of phytoplankton in a small eutrophic reservoir from November 2002 to December 2003. Nutrient limitation was investigated seasonally using nutrient enrichment bioassay (NEB). DIN/DTP and TN/TP ratio (by weight) of the reservoir during the study period ranged 17~187 and 13~60, respectively. Most of nitrogen in the reservoir account for $\text{NO}_3\text{-N}$, but sharp increase of ammonia was evident during the spring season. Seasonal variation of dissolved inorganic phosphorus concentration was relatively small. DTP ranged $26.5\sim 10.1\ \mu\text{g P L}^{-1}$, and the highest and lowest concentration was observed in August and December, respectively. Chlorophyll *a* concentration ranged $28.8\sim 109.7\ \mu\text{g L}^{-1}$, and its temporal variation was similar to that of cell density of phytoplankton. Dominant phytoplankton species were Bacillariophyceae (*Melosira varians*) and Chlorophyceae (*Dictyosphaerium puchellum*) in Spring (March~April). Cyanophyceae, such as *Oscillatoria* spp., *Microcystis* spp., *Aphanizomenon* sp. dominated from May to the freezing time. TN/TP ratio ranged from 46 to 13 (Avg. 27 ± 6) from June to December when cyanobacteria (*Microcystis* spp.) dominated. P limitation for algal growth measured in all NEB experiments (17 cases), while N limitation occurred in 8 out of 17 cases. The growth rates of phytoplankton slightly increased with decreasing of DIN/DTP ratio. Evident increase was observed in the N/P ratio of >30 , and it was sustained with DTP increase until $50\ \mu\text{g P L}^{-1}$. Under the same N/P mass ratio with the different N concentrations ($0.07, 0.7$ and $3.5\ \text{mg N L}^{-1}$), *Microcystis* spp. showed the highest growth rate in the N/P ratio of <1 with nitrogen concentration of $3.5\ \text{mg N L}^{-1}$. The responses of phytoplankton growth to phosphate addition were clearly greater with increase of N concentration. These results indicate that the higher nitrogen concentration in the water likely induce the stronger P-limitation on the phytoplankton growth, while nitrogen deficiency is not likely the case of nutrient limitation.

Keywords : Eutrophic reservoir, N/P ratio (by weight), P-limitation, Algal growth

* Corresponding author: Tel: 02) 450-3748, Fax: 02) 456-5062, E-mail: sjhwang@konkuk.ac.kr

서 론

재료 및 방법

수체내 N/P비는 조류의 생물량과 조류 종의 천이를 예측하거나, 조류 성장에 대한 영양염 제한을 나타내는 간접적인 지표로 활용되고 있다 (Smith, 1983; Fugimoto and Sudo, 1997). 제한영양염에 대한 N/P 변이대는 일반적으로 해양 식물플랑크톤 세포내 물질함량비로 알려진 106C:16N:1P의 원자비가 일반적으로 받아들여지고 있으나 (Redfield *et al.*, 1963), 많은 연구에서 대상으로 하는 종에 따라 다르게 나타나고 있다 (Tilman 1976, 1977; Rhee, 1978; Forsberg and Ryding, 1980). Forsberg and Ryding (1980)은 식물플랑크톤 성장에 있어 질소와 인 제한 변이대를 10~17로 제시하였다. Rhee (1978)는 *Scenedesmus sp.*의 최적 N:P 원자비가 30을 전후로 영양염 제한이 나타남을 보고하였다. 규조류를 이용한 실험에서도 최적 영양염비율에 대한 종간의 특이성이 보고되고 있다. Tilman (1976, 1977)은 두 종의 경쟁관계의 규조류에 있어 최적의 P:Si 비가 다르며, 종에 따른 최적 비율의 차이는 종들의 공존 혹은 경쟁적 배제를 결정하게 되는 요인이 될 수 있음을 제시하였다.

질소와 인의 비율에 따른 조류 성장특성에 대한 많은 연구들은 남조류의 발생과 식물플랑크톤 종간의 변화에 대해 이루어졌다 (Smith *et al.*, 1987; Ping *et al.*, 2003). Smith *et al.* (1987)은 남조류의 성장에 총인의 농도가 가장 중요하며, bloom을 형성하는 남조류가 TN/TP 무게비가 29보다 적은 호수에서 우점하는 경향이 있음을 보고하였다 (Smith, 1983). 한편 TN/TP 무게 비가 29 이상으로 증가하는 경우 총 조류 생물량에 대한 남조류의 비율이 감소한다는 'TN/TP rule' (Smith *et al.*, 1987)과는 달리 남조류의 bloom이 단순히 N/P 비의 감소보다는 인 농도 증가에 따른 결과로도 해석되고 있다 (Trimbee and Prepas, 1987; Sheffer *et al.*, 1997; Ping *et al.*, 2003). 또한, 질소와 인이 조류 성장을 위해 요구되는 양 이상으로 유입되는 부영양 수체에서는 제한 영양염에 따른 조류의 성장반응이 N/P rule과 다르게 나타날 수 있는 가능성도 제기되었다 (Paerl *et al.*, 2001).

본 연구는 부영양상태의 저수지에서 식물플랑크톤 종 조성과 성장반응의 변화를 여러 가지 영양염 (질소, 인)의 비율과 농도조건에서 평가하였다. 이를 위해 수질 및 식물플랑크톤의 계절변화와 더불어 영양염 첨가에 따른 제한영양염 평가와 영양염 비율에 따른 조류 성장반응을 조사하였고, 현장에서 분리한 남조류를 대상으로 농도가 상이한 동일 N/P 비 조건에서 성장량을 비교하였다.

1. 조사대상저수지

신구저수지는 충청남도 보령시 주안면에 위치하는 소규모 (수표면적 0.1 km², 최대 수심이 7.0 m) 과영양상태의 농업용저수지이다. 유역면적은 0.255 km²이며, 유역에서 발생하는 주 오염원은 축산폐수로 총 오염 발생부하량의 75.6%를 차지하고 있다 (농업기반공사, 2001). 신구저수지는 유로연장이 각각 1.3, 3.4 km 인 2개의 유입수로를 가지고 있으며, 짧은 유로연장으로 인해 유역으로부터의 강우유출수가 유입하천을 통해 저수지로 유입되는 시간이 매우 짧을 것으로 예측된다. 신구저수지에서는 만수위 시 표층 방류되고 있으며 조사 기간 중 3월, 4월 그리고 7월과 8월에 방류되었다.

조사기간 동안의 강우량은 6월에 41.5 mm, 7월에 391 mm, 8월에 79.5 mm 그리고 9월에 393 mm였다. 5월 말에 관개용수 이용으로 인해 6월 중순에 수위는 7.1 m에서 5 m로 감소하였다. 6월과 7월에 강우로 인해 7월 중순경에 수위는 7 m까지 다시 상승하였다. 약한 수온성층이 6월 중순부터 표층으로부터 3 m 수심까지 형성되었고, 이 상황은 10월까지 지속되었다. 심층에서의 2 mg O₂ L⁻¹ 이하의 낮은 산소농도는 5월 말부터 관찰되었으며, 8월에 표층으로부터 3 m 수심까지 저산소층이 형성되었다. 심층 저산소 현상은 수온성층이 소멸된 10월까지 지속되었다 (김과 황, 미발표자료).

2. 분석방법

2002년 11월부터 2003년 12월까지 2주일 간격으로 수심이 가장 깊은 제방부근에서 표층수를 채수하였다. 유입수는 저수지로 합류되기 전 지점에서 채수하였으며 유입수량은 유속계 (Swoffer, Model 2100)로 측정된 유속과 수로 단면적을 곱해 계산하였다. 시료는 GF/F여과지로 여과한 후 엽록소 a 농도 측정에 이용하였으며, GF/F 여과지로 여과한 물과 원수를 각각 폴리에틸렌 병에 담은 후 영양염 분석 전까지 -10°C에서 냉동보관하였다. 인은 용존무기인 (Dissolved Inorganic Phosphorus: DIP)과 용존총인 (Dissolved Total Phosphorus: DTP) 그리고 총인 (Total Phosphorus: TP)을 각각 측정하였다. 질소는 질산성질소 (NO₃-N), 아질산성질소 (NO₂-N), 암모니아성 질소 (NH₃-N) 그리고 총질소 (Total Nitrogen: TN)를 각각 측정하였으며, 질산성 질소와 아질산성 질소 그리고 암모니아성 질소의 합을 용존무기질소 (Dissolved Inorganic

Nitrogen: DIN)로 하였다.

엽록소 농도는 엽록소 *a*를 메탄올로 24시간 냉암소에서 추출한 후 흡광도를 측정하여 계산하였다 (Maker, 1972; Maker *et al.*, 1980). 용존무기인은 ascorbic acid법으로 분석하였으며 (APHA, 1995), 용존총인과 총인은 GF/F여과지를 통과한 물과 원수를 각각 persulfate로 분해한 후 용존무기인과 동일한 방법으로 측정하였다. 암모니아성 질소는 인도페놀법으로 측정하였으며, 아질산성 질소 그리고 질산성 질소는 카드뮴환원법으로 측정하였다 (APHA, 1995). 총질소는 persulfate로 분해한 후 카드뮴환원법으로 측정하였다 (APHA, 1995).

식물플랑크톤 중 조성 및 현존량을 분석하기 위해 표층에서 채수된 일정량의 시료를 Whirl-Pak bags에 담아 Lugol 용액으로 고정된 후 실험실로 운반하였다. 식물플랑크톤의 정량분석은 Sedgwick-Rafter 계수관을 이용하여 광학현미경하 (×200)에서 규조류 (Bacillariophyceae), 남조류 (Cyanophyceae), 녹조류 (Chlorophyceae)로 구분하여 동정하고 계수하였으며 와편모조류 (Dinophyceae)와 은편모조류 (Cryptophyceae)는 출현종과 밀도가 작아 두 분류군 모두를 편모조류 (flagellate algae)로 취급하였다.

3. 제한영양염 평가

제한영양염 평가의 방법으로서 영양염 첨가에 따른 조류 성장반응을 평가 (Nutrient Enrichment Bioassay; NEB) 하였다. 현장에서 채수된 물을 대형 동물플랑크톤의 섭식에 의한 영향을 최소화하기 위해 200 μm 네트로 여과하고, 250-mL 삼각플라스크에 50 mL를 넣은 후에 영양염으로 KNO₃ (10 mg L⁻¹)와 KH₂PO₄ (10 mg L⁻¹)를 일정량씩 첨가하였다. 그리고 GF/F 여과지로 여과한 물로 최종 부피 100 mL를 만들었다. 실험은 영양염이 첨가되지 않은 대조구 (Control), 인 (+P)과 질소 (+N)가 각각 1 mg L⁻¹로 조절된 처리구 그리고 질소를 1 mg L⁻¹로 고정된 후 인의 첨가량을 달리하여 5단계의 농도구배 (+0.05, 0.1, 0.5, 1.0, 1.5 mg L⁻¹ KH₂PO₄)로 조절된 처리구에서 3반복으로 이루어졌다. 실험에 사용된 배양액내 질소의 농도는 N/P 비율에 따라 구분된 각 그룹에서 큰 차이는 없었으나, 인의 농도는 첨가된 인의 농도가 0.05~1.5 mg P L⁻¹ 범위였기 때문에 N/P 비 4를 기준으로 큰 차이가 있었다 (Fig. 1).

배양은 실내 (20~25°C)에서 광도 100±5 μE·m⁻²·s⁻¹와, 120 rpm 조건의 교반기에서 실시되었다. 배양전과 배양 3, 5, 7일에 엽록소 *a* 농도를 측정하였다. 각 처리조건에서의 성장률 (μ: day⁻¹)은 다음 식에 의해 계산되었다

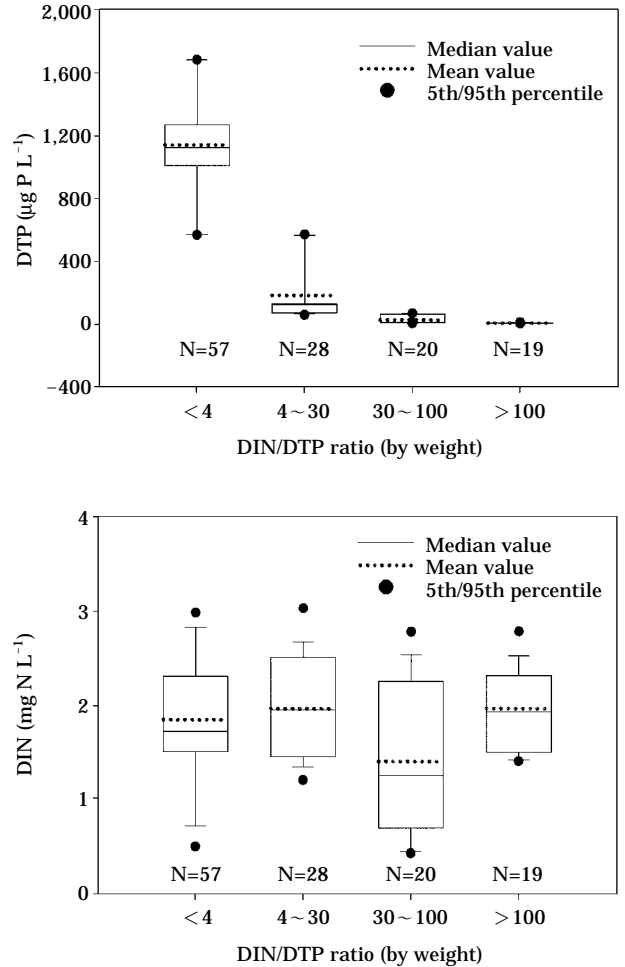


Fig. 1. Distribution of DTP and DIN concentration among various DIN/DTP ratios (by weight).

(APHA, 1995).

$$\mu \text{ (day}^{-1}\text{)} = \text{Ln} (X_2/X_1) / (T_2 - T_1)$$

여기서, X₁는 배양 초기 그리고 X₂는 T₂시간 후의 엽록소 *a* 농도이다. DIN/DTP 농도는 실험 전에 각 처리구에서 채취된 시료로부터 분석된 결과를 토대로 계산하였다. 인 농도와 그에 따른 조류의 성장률 (μ) 토대로 최대 성장률 (μ_{max})과 반포화농도 (K_u)는 steady state 조건을 가정하여 Monod 모델 (1950)에 따라 Sigma plot (Version 7.0, SPSS Inc.)을 이용하여 계산하였다.

4. N/P 비에 따른 남조류 성장 반응

동일한 N/P 무게비 조건에서 인과 질소농도를 다르게

하여 남조류의 성장반응을 조사하였다. 배양온도는 20°C 였고, 광도는 $53 \pm 2 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 로 연속 조사되었다. 이러한 광도는 현장 조사기간 동안 저수지 표층으로 부터 1~1.5 m 수심에서 관측된 값의 범위이다. 남조류는 망목의 크기가 30 μm 인 플랑크톤 네트를 수직 예인하여 채집하였고, 대형 동물플랑크톤을 제거하기 위해 200 μm 네트로 여과하였다. 식물플랑크톤 군집으로부터 남조류를 분리하기 위해서 24시간 동안 실내에 방치하여, 부력에 의해 표층으로 상승한 남조류를 피펫을 이용하여 GF/F 여과지로 여과한 물에 옮겼다.

남조류 세포내 존재하는 인과 질소에 의한 성장을 배제시키기 위해 인과 질소가 배제된 MA2배지에서 배양하였다. 배양 2주일 후에 산세척(2N HCl)된 250-mL 플라스크에 2 mL의 집중액을 인과 질소가 각기 다른 농도로 조절된 MA2배지 용액과 함께 첨가하였다. 실험에 사용된 모든 영양염은 미량원소에 대한 영향을 최소화하기 위해 인과 질소를 배제한 MA2배지로 제조하였다. N/P 무게비는 질소를 각각 0.07, 0.7 그리고 3.5 mg N L^{-1} 로 첨가한 MA2배지에 인의 첨가량을 달리하면서 조절하였다. 실험은 5일 동안 진행되었으며, 배양 전과 5일 후에 엽록소 *a* 농도를 측정하였다.

5. 통계분석

조사항목 간 상관성 분석은 Pearson's correlation analysis를 이용하였다(SPSS 10.0). 영양염 첨가에 따른 조류 생물량의 차이는 one-way ANOVA를 이용해 분석하였고, 통계적 유의 수준은 $P < 0.05$ 를 기준으로 하였다.

결 과

1. 신구저수지의 영양염 및 식물플랑크톤 종 조성 변화

조사기간 동안 질산성 질소, 아질산성 질소, 그리고 암모니아성 질소는 각각 $0.4 \sim 1.9 \text{ mg N L}^{-1}$, 0.92 mg N L^{-1} 이하의 농도로 분포하였다(Fig. 2). 용존무기질소는 3월과 4월에 높은 농도를 나타냈고, 5월 이후 수체내에서 뚜렷한 감소가 나타났다. 이와는 달리 총질소의 농도는 $1.6 \sim 3.2 \text{ mg N L}^{-1}$ 의 범위로, 무기질소가 감소하는 시기에 도 뚜렷한 감소는 나타나지 않았다. 용존 인 농도는 계절에 따른 큰 변화는 없었으며, 용존무기인은 $8.8 \sim 0.6 \mu\text{g P L}^{-1}$ 의 농도분포를 보였고, 용존총인은 $10.1 \sim 26.5 \mu\text{g P L}^{-1}$ 로 8월에 가장 높았고, 12월에 가장 낮은 농도를 나타냈다. 총인 농도는 $48.0 \sim 126.6 \mu\text{g P L}^{-1}$ 의 분포로, 6월부

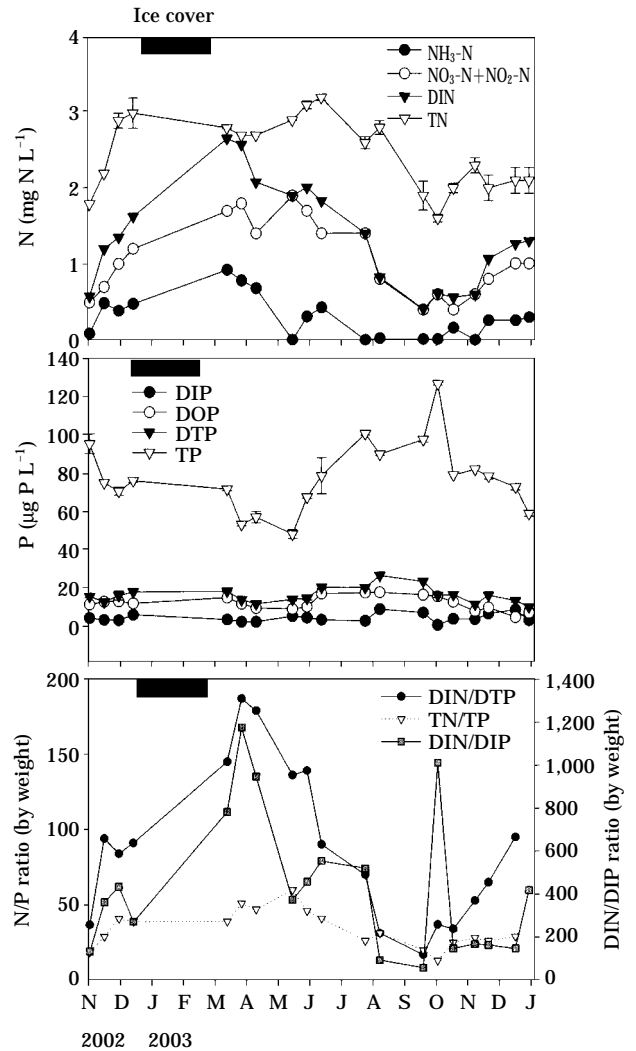


Fig. 2. Temporal variation of nitrogen, phosphorus concentration and N/P ratios (by weight) in Shingu reservoir from November 2002 to December 2003.

터 증가하여 10월에 최대 농도를 나타냈다. 신구저수지에서의 TN/TP 비는 13~60 범위를 보였으며, 4월과 5월에 높은 비율을 나타냈다. DIN/DTP 무게비는 17~187로, 9월을 제외하고는 30 이상의 높은 N/P 비를 보였다.

엽록소 *a* 농도는 $28.8 \sim 109.7 \mu\text{g L}^{-1}$ 의 범위였으며, 총인과는 유의한 양의 상관성 ($r = 0.66$, $P = 0.002$, $n = 19$)을 나타냈다. 반면 총 질소는 음의 상관성 ($r = -0.48$, $P = 0.042$, $n = 18$)을 나타냈다. 엽록소 *a* 농도의 계절적인 변화는 식물플랑크톤 군집 중 남조류가 우점종으로 나타난 5월부터 증가하여 7월과 11월에 가장 높은 농도를 보였고, 규조류와 녹조류가 우점종으로 나타난 봄철(3~4월)에 낮은 농도를 유지하였다(Fig. 2). 엽록소 *a* 농도 변화

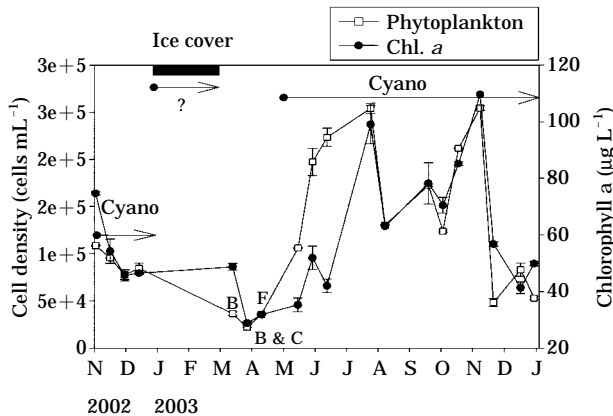


Fig. 3. Temporal variation of cell density, dominant phytoplankton and chlorophyll a concentration in Shingu reservoir from November 2002 to December 2003. B, C, F and Cyano denotes Bacillariophyceae, Chlorophyceae, flagellates algae and Cyanophyceae, respectively.

는 식물플랑크톤 세포밀도의 계절적인 변화와 유사하였고 ($r = 0.73, P < 0.001$), TN/TP 비의 증가시 감소하는 경향을 나타냈다 ($r = 0.70, P < 0.001$).

5월부터 식물플랑크톤의 급격한 증가와 더불어 종 조성의 변화가 관찰되었다. 봄에는 주로 규조류 (*Melosira varians*)와 녹조류 (*Dictyosphaerium puchellum*)가 우점종으로 나타난 반면 5월부터 결빙전까지는 *Oscillatoria* spp., *Microcystis* spp., *Aphanizomenon* sp.와 같은 남조류가 우점하였다 (Figs. 3, 4). 남조류 군집 중 사상성 남조류인 *Oscillatoria* spp.가 가장 먼저 우점하였고, 5월 말 저수지의 급격한 수위감소 이후에는 *Aphanizomenon* sp.이 우점종으로 나타났다. 7월 이후에는 *Microcystis* spp.가 증가하였으며 12월까지 우점하였다 (Fig. 3).

2. 제한영양염 및 N/P 비에 따른 식물플랑크톤 성장 반응

신구저수지 식물플랑크톤 성장은 질소보다는 인에 의해 제한되는 것으로 나타났으며, 인 첨가에 따른 식물플랑크톤 성장률의 계절적인 변화가 관찰되었다 (Figs. 5, 6). 식물플랑크톤의 성장율은 질소보다는 인 첨가시 높았고 ($P < 0.001, n = 17, ANOVA$), 인과 질소가 동시에 첨가된 경우와 비교해서 큰 차이가 없었다 ($P = 0.229, n = 17, ANOVA$). 실험의 모든 경우 (17번)에서 인만 처리된 곳에서의 성장률은 대조구와 비교해 항상 높았으나 ($P < 0.001, ANOVA$), 11월 초 질소와 인 모두가 제한으로 나타난 시기를 제외하고는 질소와 인이 모두 첨가된 곳에

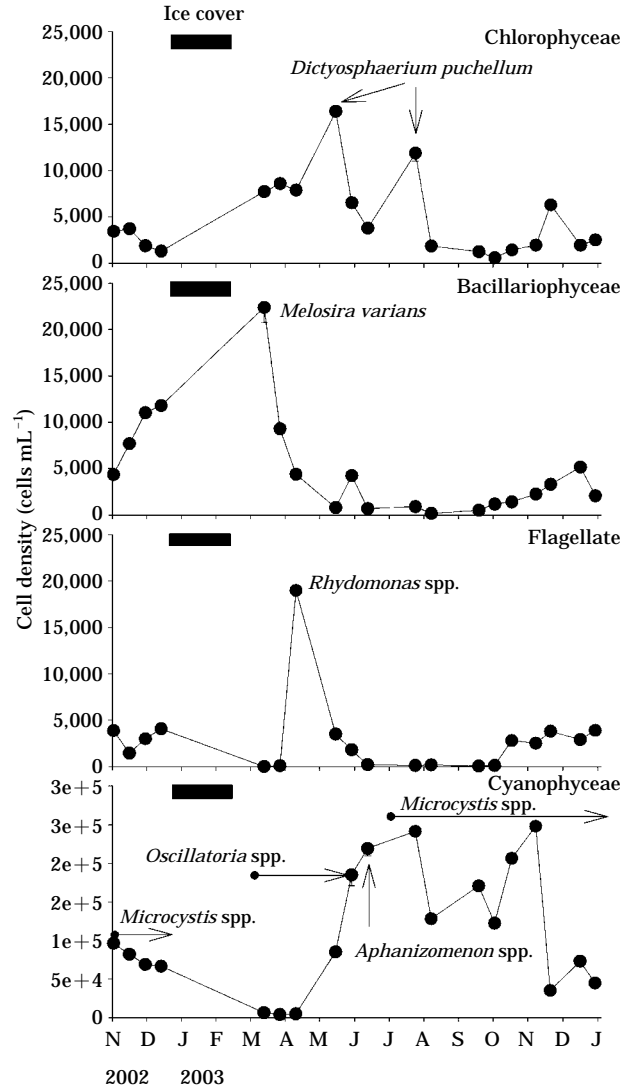


Fig. 4. Temporal change of dominant phytoplankton in Shingu reservoir from November 2002 to December 2003.

서의 성장률과는 큰 차이가 없었다 ($P = 0.229, ANOVA$) (Fig. 5). 17번의 NEB 실험 중 8번의 경우에 (2002년 11월 1일, 11월 29일, 12월 13일, 2003년 3월 14일, 3월 28일, 5월 30일, 9월 19일, 11월 21일) 대조구에 비해 질소만 처리된 곳에서의 성장률이 높아, 인과 질소가 모두 제한되는 것으로 나타났다. 그러나, 대조구에 비해 질소 첨가시 성장률이 높았던 8번 중 3번의 경우에는 (2002년 11월, 2003년 3월과 4월) 인과 질소를 동시에 첨가된 경우에 비해 단지 인만 첨가된 경우의 성장률이 높게 나타났다 (Fig. 6).

질소와 인 농도가 상이하더라도 N/P 비가 동일한 조건에서의 조류 성장 반응은 인의 농도에 의해 크게

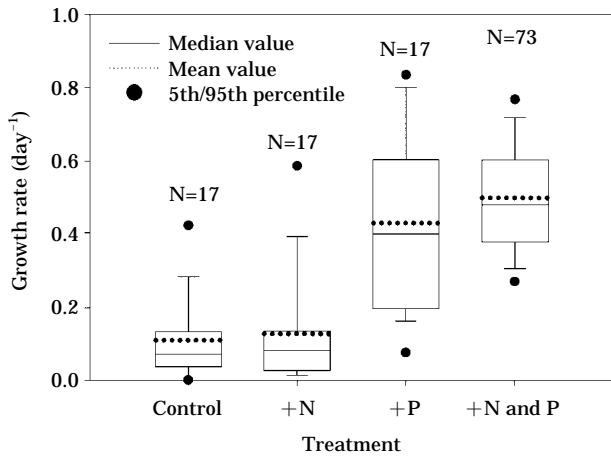


Fig. 5. Growth rate of phytoplankton in the addition of nutrients in Shingu reservoir from November 2002 to December 2003.

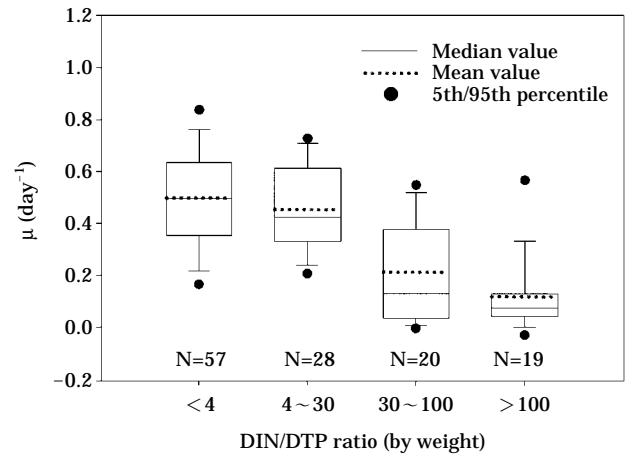


Fig. 7. Growth rate of phytoplankton in various DIN/DTP ratios (by weight).

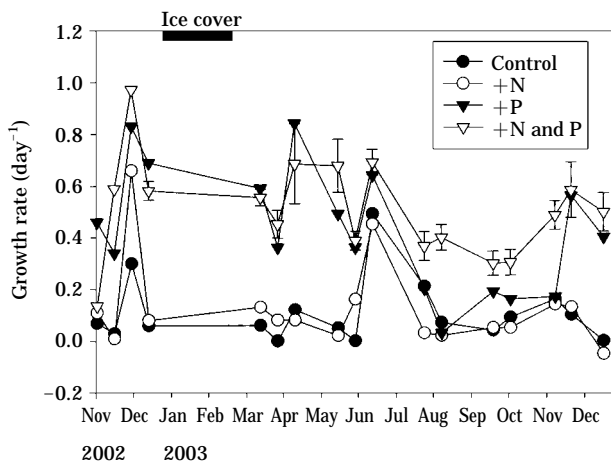


Fig. 6. Temporal variation of growth rate of phytoplankton in the addition of nutrients in Shingu reservoir from November 2002 to December 2003.

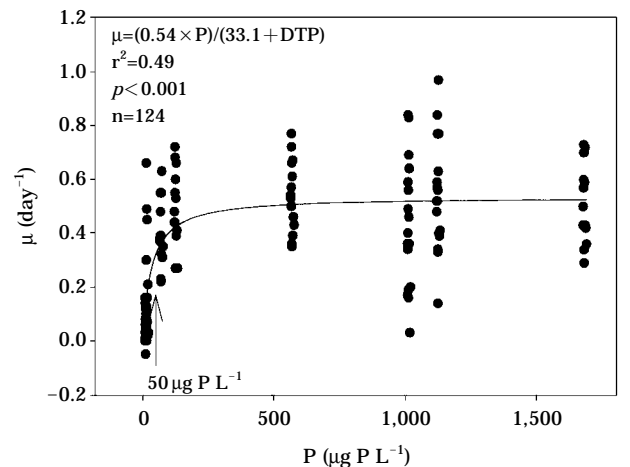


Fig. 8. Phytoplankton growth rate with different P concentrations using phytoplankton assemblages of Shinsu reservoir from November 2002 to December 2003.

영향을 받는 것으로 나타났다. DIN/DTP의 여러범위에서의 성장률은 N/P 비 증가에 따라 다소 감소하였으나, 현저한 감소는 30 이상에서 관찰되었다 (Fig. 7). 조성된 인의 농도가 $50 \mu\text{g P L}^{-1}$ 까지는 성장률의 지속적인 증가가 관찰되었으나, 그 이상의 농도에서는 큰 차이가 없었다 (Fig. 8). Monad equation에 의해 plot한 결과 최대 성장률은 0.54 day^{-1} , 반포화 농도는 $33.1 \mu\text{g P L}^{-1}$ (DTP)로 나타났다. 최대 성장률은 인이 혹은 인과 질소가 모두 첨가된 곳에서 나타났으며, 질소가 첨가된 경우에는 조사기간 중 2002년 12월 단 한번의 경우를 제외하고는 최대 성장률보다 낮은 성장률을 보였다.

3. N/P 비에 따른 남조류 성장 반응

농도에 있어서 차이가 있으나 N/P 비가 동일한 상태에서의 남조류 성장은 N/P 비와 질소농도에 따라 성장량의 차이를 보였다 (Fig. 9). N/P비 20 이하에서 질소농도에 따른 성장량의 차이가 크게 나타났고 (Fig. 9a), 질소 농도가 높을수록 성장률은 높게 나타났다 (Fig. 9b). 0.7 mg N L^{-1} 과 3.5 mg N L^{-1} 에서의 성장량과의 차이 ($P = 0.86$, ANOVA)는 실험에 사용된 가장 낮은 질소 농도인 0.07 mg N L^{-1} 에서의 성장량 차이 ($P = 0.001$, ANOVA)보다 작았다.

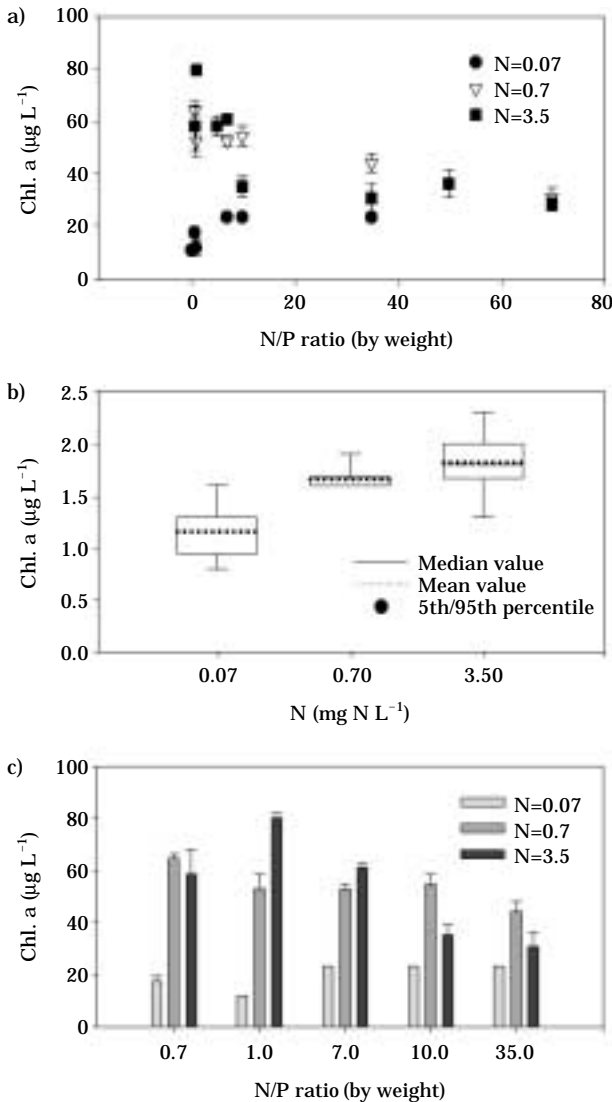


Fig. 9. Comparison of cyanobacteria growth in Chl. *a* increase under the same N/P ratios (by weight) with different N and P concentrations.

N/P 비는 동일하나 질소 농도가 상이한 조건에서 남조류의 성장량은 각기 다른 경향을 나타냈다 (Fig. 9c). 질소 농도가 3.5 mg N L^{-1} 인 경우 N/P 비가 1인 상태에서 성장량이 가장 높고, N/P 비가 증가할수록 현저하게 감소하는 경향을 나타냈다 ($P < 0.01$, ANOVA) (Fig. 9c). 질소 농도가 0.7 mg N L^{-1} 으로 조성된 조건하에서 N/P 0.7에서 성장량이 가장 높았고 ($P < 0.05$, ANOVA), N/P 비 1~10 범위에서는 성장량의 큰 차이가 없었던 반면 ($P > 0.5$, ANOVA) (Fig. 9c), 그 이상 (N/P = 35)에서는 성장량이 상대적으로 감소하였다 ($P = 0.009$, ANOVA) (Fig. 9a). 이와 달리 질소 농도가 가장 낮았던 0.07 mg N L^{-1} 조건에서는

앞선 두 경우와 다르게 N/P 비 1 이하에서 성장량이 낮았고 7 이상에서는 차이없이 ($p = 1$, ANOVA) 낮은 N/P에서보다 높은 성장량을 보였다 ($P < 0.004$, ANOVA) (Fig. 9c).

고 찰

생물의 성장에 필요한 원소로서 해당환경내에 존재하는 영양염의 비율 (stoichiometry)은 특히 조류의 생물량과 종의 천이를 예측하는데 사용되고 있으며 많은 연구가 부영양수계에서 남조류의 발생과 규조류를 포함한 식물플랑크톤 종간의 변화에 대해서 이루어졌다 (Tilman 1976, 1977; Smith, 1983; Smith *et al.*, 1987; Fugimoto and Sudo, 1997; Ping *et al.*, 2003). 현장연구에서 남조류 발생이나 잠재적인 제한영양염에 대한 평가는 대부분 TN/TP 비를 기준으로 설명되고 있고 (Forsberg and Ryding, 1980; Smith, 1983; Trimbee and Prepas, 1987; Fugimoto and Sudo, 1997; Sheffer *et al.*, 1997; Ping *et al.*, 2003) 몇몇 연구자들에 의해서 용존무기질소/용존반응인 (DIN/SRP) (Patricia *et al.*, 2000)나 용존무기질소/유기인 (DIN/OP) 혹은 용존무기질소/총인 (DIN/TP) (Perkins and Underwood, 2000)가 사용되었다. 식물플랑크톤의 성장에 대한 최적 N/P 비에 대한 연구에서는 인위적으로 제조된 배지내 무기형태의 N/P비가 주로 이용되었다 (Redifield *et al.*, 1963; Rhee, 1978). 본 연구에서는 남조류의 발달과 영양염비율과의 관계를 평가하기 위해 TN/TP를 이용하였고, 영양염 비율에 따른 식물플랑크톤 성장반응은 용존질소에 대한 용존총인의 비를 사용하여 분석하였다. 비록 유기질소 또한 잠재적으로 조류 성장에 이용 가능하나, 신규저수지 내 용존무기질소의 농도가 용존무기인 농도 ($8.0 \mu\text{g P L}^{-1}$ 이하)에 비해 45배 이상 높았고, 총인에 대한 용존무기인의 비가 평균 5.8%로 매우 낮았기 때문에, 인 농도가 낮은 환경에서 잠재적으로 식물플랑크톤이 이용 가능한 유기형태의 인 (Islam and Whitton, 1992; Yelloy and Whitton, 1996)을 포함한 용존 총인을 적용하였다. 인 첨가에 따른 식물플랑크톤의 성장반응이 TN/TP 비 ($r = 0.596$, $p = 0.012$, $n = 17$)와 DIN/DTP 비 ($r = 0.575$, $p = 0.016$, $n = 17$)가 증가함에 따라 높게 나타나, 본 연구에서 잠재적 제한영양염에 대한 평가방법으로 사용된 DIN/DTP 비의 적용이 타당성이 있는 것으로 판단되었다.

많은 선행 연구에서 빈영양호보다 부영양호수에서 TN/TP 비가 낮은 것으로 보고되었다 (Forberg *et al.*,

1978; Downing and McCauley, 1992; Welch and Lindell, 1992). Forsberg and Ryding (1980)은 스웨덴의 30개 하수가 유입되는 호수들에서 영양상태의 증가와 더불어 수체 내 TN/TP 비가 감소하였음을 보여 주었다. 영양염 비율로 평가할 때 이러한 결과들은 빈영양이나 중영양상태에서는 조류 성장이 인에 의해 제한되나 부영양상태에서는 질소가 제한될 수 있는 가능성을 의미한다 (Forsberg and Ryding, 1980; Welch and Lindell, 1992). 본 연구에서도 수체 내 엽록소 *a* 농도 증가하는 시기에 TN/TP 비가 감소하였다. 그러나, 신규저수지에서는 높은 N/P 비가 유지되었고 NEB 실험에서 질소보다는 인 첨가시 식물플랑크톤 성장반응이 높았으며, 질소 제한이 관찰된 8번의 경우 모두에서도 질소보다는 인 첨가에 따른 성장률이 높았다. 영양염 첨가에 따른 식물플랑크톤 성장반응(현장 조류 이용)에서도 DTP 농도 $50 \mu\text{g L}^{-1}$ 까지는 인 농도 증가에 따라 성장률이 증가하는 경향을 보였고, DIN/DTP 비 30 이상에서 뚜렷이 감소하였다. 남조류를 대상으로 한 실험에서도 단지 질소농도가 낮은 조건 (0.07 mg N L^{-1})에서만 N/P 7 이하에서 성장률이 감소하였다.

본 연구대상 수체의 연 평균 엽록소 *a* 농도가 $58.5 \pm 21.8 \mu\text{g L}^{-1}$ 로 매우 부영양 상태임에도 불구하고 식물플랑크톤에 성장에 대한 인 제한이 지속적으로 나타난 것은 수체내 존재하는 질소와 인 농도의 큰 차이에 따른 높은 N/P 비와 총인과 총질소 중에 무기형태가 차지하는 양의 차이로 설명될 수 있을 것이다. Forsberg *et al.* (1978)과 Smith (1982)는 부영양호수들에서 영양염 비율을 토대로 한 잠재적인 제한 영양염에 대한 평가에서 TN/TP 무계비 10~17 내에서 인과 질소가 동시에 제한될 수 있고 변이대 이하에서는 질소에 의한 식물플랑크톤 성장 제한될 수 있음을 제시하였다. 또한 엽록소 *a* 농도와 TP, TN 농도와 관계가 영양상태가 높은 호수에서 양의 상관성으로 나타남을 보여주었다 (Forsberg and Ryding, 1980). 엽록소 *a* 농도와 인과 질소와의 높은 상관성은 수체 내 존재하는 인과 질소 대부분이 입자성 형태로 존재함을 의미할 수 있다. 그러나, 본 연구 대상수체는 연구기간 동안 가장 낮은 TN/TP 무계비가 13으로 Forsberg와 Ryding (1980)이 제시한 단지 질소에 의해서만 제한될 수 있는 범위보다 높았고, 수체 내 총 질소 농도는 인에 비해 30 배 이상 높은 농도를 유지하고 있었다. 인과 질소의 존재 형태도 총인 중 용존 형태의 비율이 평균 23%였던 것과 달리 총 질소 중 평균 53% 이상이 용존 형태로 존재하였다. 또한, 엽록소 *a* 농도와 총인과 총질소와의 상관관계에서 총인과는 양의 상관성 ($r = 0.66, P = 0.002, n = 19$)을 나타낸 반면 총 질소는 음의 상관성 ($r = -0.48, P = 0.402,$

$n = 18$)을 나타내 질소가 입자성 형태가 아닌 용존 형태로 존재함이 간접적으로 제시되었다. 이러한 결과들은 수체 내 질소가 인에 비해 상대적으로 높고, 총 질소 중 무기형태의 질소가 높은 환경에서는 단지 질소에 의한 성장 제한가능성이 인에 비해 상대적으로 적을 수 있음을 나타낸다.

제한영양염의 첨가에 따른 식물플랑크톤의 성장반응에서 7월부터 10월 사이에 인이나 인+질소의 동시 첨가에 따른 낮은 성장률은 단순히 수체 영양염 농도와 N/P 비를 근거로 예측되기 보다는 식물플랑크톤의 생리적인 특성도 고려될 필요성이 제기된다. 영양염 첨가에 따른 조류의 성장 반응은 세포내 영양염의 농도와 직접적인 관계를 가지고 있으며, 또한 세포내 영양염 농도는 종마다 특이성을 가지고 있다 (Caperon, 1968; Droop, 1968; Fuhs, 1969; Davis, 1970; Rhee, 1973). 인의 재순환율이 높은 환경에서는, 수체 내 N/P 비를 토대로 인 제한상태가 예측된다 하더라도 많은 조류 종들이 인과 질소를 성장에 필요한 양 이상으로 저장하여 3번 이상 세포분열을 하는데 이용할 수 있는 능력이 가지고 있어 수체 내 무기 영양염 농도에 의존하지 않는 성장을 할 수도 있다 (Goldman *et al.*, 1987).

7월부터 10월 사이에 수체 내 DIN/DTP 비는 7월 (DIN/DTP = 70)을 제외하고는 17~37 범위로, 본 연구 결과에서 제시된 식물플랑크톤 성장에 대한 최적 DIN/DTP 비 30 이하와 유사하였기 때문에 인과 질소 모두가 잠재적인 제한영양염으로 작용할 수 있다. 반면에 이 시기에 유역으로부터 유입된 인과 5월 말부터 심층에서 나타난 저산소 상태에서 퇴적물로부터 용출된 인이 바람에 의한 수체의 교란에 의해 표층으로 공급되어 식물플랑크톤에 필요 이상으로 축적되고 있어 (Goldman *et al.*, 1987) 인 첨가에 따른 성장률이 낮았을 가능성도 있다. 수체 내 용존무기인 농도가 높았던 8월과 9월에는 조사 전 강우량이 많았고, 이를 토대로 할 때 연중 강우량 ($1,359.3 \text{ mm}$)의 66%가 집중된 6월부터 9월 사이에 유역으로부터의 유출수량 증가와 더불어 많은 양의 인이 유입되었을 것으로 예측할 수 있다. 또한, 이 시기에 질소와 엽록소 *a* 농도가 감소한 반면 총인 농도가 증가한 것은 총인 중 입자상 인의 증가에 따른 것으로, 식물플랑크톤 외 동물플랑크톤이나 원생동물의 증가 가능성 뿐만 아니라 식물플랑크톤의 인 과잉 섭취로 엽록소 *a*에 대한 인 함량비가 증가했을 가능성도 있다.

TN/TP 비와 남조류 발생과의 관계에 대한 연구에서 최근 몇몇 연구자들에 의해 남조류의 bloom이 낮은 N/P 비에 따른 결과이기 보다는 퇴적물이나 외부로부터 증가

Table 1. N, P, Chl. *a* concentration and discharge in inflows and outflow of Shingue reservoir from May to October, 2003.

| Date | Inflow 1 | | | Inflow 2 | | | Outflow | | |
|---------|----------------------------------|----------------------|----------------------|----------------------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|--------------------|
| | Discharge | TN | TP | Discharge | TN | TP | TN | TP | Chl. <i>a</i> |
| | m ³ day ⁻¹ | mg N L ⁻¹ | µg P L ⁻¹ | m ³ day ⁻¹ | mg N L ⁻¹ | µg P L ⁻¹ | mg N L ⁻¹ | µg P L ⁻¹ | µg L ⁻¹ |
| May 30 | – | 2.1±0.03 | 197.7±0.8 | – | 3.5±0.10 | 315.8±11.2 | – | – | – |
| Jun. 13 | – | 6.2±0.17 | 143.2±2.3 | – | 7.6±0.08 | 125.3±9.3 | – | – | – |
| Jul. 25 | 3,606 | 5.8±0.04 | 94.4±0.8 | 31,548 | 2.9±0.17 | 89.8±0.8 | 3.2±0.10 | 134.4±3.0 | 132.0±4.6 |
| Aug. 8 | 384 | 1.6±0.04 | 74.9±0.7 | 6,150 | 2.4±0.12 | 91.2±0.7 | 2.9±0.13 | 86.8±0.7 | 55.6±2.7 |
| Sep. 19 | 1,051 | 1.7±0.25 | 96.7±0.7 | 7,833 | 2.5±0.17 | 105.3±0.7 | – | – | – |
| Oct. 3 | 303 | 1.4±0.01 | 94.6±2.8 | 2,378 | 2.5±0.06 | 68.2±2.1 | – | – | – |
| Oct. 18 | 370 | 1.8±0.10 | 29.1±0.7 | 2,229 | 2.5±0.00 | 84.2±0.7 | – | – | – |

– : When there was no inflow nor outflow water.

된 인 공급에 의해 야기됨을 제시하였다 (Trimbee and Prepas, 1987; Sheffer *et al.*, 1997; Ping *et al.*, 2003). Ping *et al.* (2003)은 인 함량이 많은 퇴적물이 있는 조건에서 *Microcystis bloom*을 관찰하였고, 퇴적물 내 인이 남조류의 성장에 이용됨으로써 퇴적물내 인 함량 감소와 더불어 수체 내 TN/TP 비가 낮아짐을 관찰하였다. 그러나, pH, 수온 등과 같은 환경변화에 의해 퇴적물로부터 용출되는 N/P 비가 변할 수 있기 때문에 (Brezonik *et al.*, 1979), 퇴적물로부터 인에 비해 질소의 재생률이 낮아지는 시기에는 수체 내 TN/TP 비가 감소될 수 있다. 본 연구에서 남조류가 우점과 더불어 TN/TP 비가 낮았던 7월부터 10월 사이에는 많은 강우량으로 유입수량의 증가가 예측되었고, 7월을 제외하고 유입수내 질소농도는 호수 내 농도에 비해 낮은 수준이었다. 또한, 7월과 8월에는 조사지점에서의 농도보다 높은 질소농도의 저수지 물이 방류구를 통해 유출되었다 (Table 1). 따라서 남조류 우점 시기에 낮은 TN/TP 비가 퇴적물 내 인을 이용함에 있어 남조류의 탁월한 능력이나 퇴적물로부터 용출된 N/P 변화에 의한 것이기 보다는 질소농도가 낮은 유입수에 의한 희석과 질소농도가 높은 물의 유출이 직접적인 원인으로 판단된다.

비록 많은 연구에서 N/P 비의 감소시기에 질소 고정 남조류의 우점가능성을 제시하고 있으나 (Horne, 1979; Tilman, 1982; Howarth *et al.*, 1988; Paerl *et al.*, 2001), 성층 형성 후 수체 내 질소 농도가 감소한 시기에 나타난 남조류의 우점종 변화는 본 연구 대상수체에서 질소가 중 천이의 주된 원인이 되지 않음을 제시한다. 빈영양 호나 부영양호 모두에서 조류의 성장기간 동안에는 표층에서의 무기질소는 무기인보다 더 빠르게 감소하는 경향을 보이며, 성층기간 동안에는 성장제한요인이 인에서 질소로 변할 수 있고 (Hendrey and Welch, 1974), 식물플랑크톤은 남조류 중 질소고정능력이 있는 종으로의 천이가

이루어질 수 있다 (Horne, 1979; Tilman, 1982; Howarth *et al.*, 1988; Paerl *et al.*, 2001). 그러나, 본 연구에서는 성층 형성 전 질소고정능력이 있는 *Aphanizomenon sp.*이 (Paerl *et al.*, 2001) 성층형성 이후, 수체 내 질소농도가 감소와 인 농도 증가로 N/P 비가 감소한 시기에 *Microcystis spp.*로 바뀐으로서 인이 질소고정이 없는 남조류의 우점을 야기하는 중요한 요인으로 나타났다 (Ping *et al.*, 2003).

본 조사 저수지에서 남조류 발생 시기에 TN/TP 무게비는 Smith (1983)가 제시한 29 이하와 일치하였다. 이는 식물플랑크톤 군집 천이에 있어 5월 이후부터 남조류가 우점하였던 결과로 반영되며, 남조류 우점 시기의 수체 내 TN/TP 비는 27±6이었다. 영양염 첨가 실험을 통한 차별적 영양염 농도와 N/P 비에서의 조류 성장반응에서는 DIN/DTP 무게비에 따른 영양염 제한 변이대 30을 기준으로, 그 이상에서는 인 제한이 나타났으나 30이하에서의 질소제한은 관찰되지 않았다. 남조류를 대상으로 한 실험에서도 단지 낮은 질소농도 조건에서만 질소제한 가능성이 나타났다. 이러한 결과들은 질소가 인에 비해 상대적으로 높고, 총 질소 중 무기형태의 질소가 총 인 중 용존총인의 비율에 비해 높은 수준을 유지하는 수체 특성에 기인된 것으로 판단되었다. 동일한 N/P 비라 하더라도 절대 농도가 다른 경우에는 인과 질소의 잠재적 제한 가능성을 판단하기 위한 N/P 비 기준이 달라질 수 있고, 인에 비해 질소의 절대 농도가 높은 부영양한 수체에서는 질소의 제한 가능성이 인에 비해 상대적으로 낮을 수 있다. 이러한 결과는 제한 영양염을 평가하기 위한 기준이 영양상태가 다른 다양한 수체들에서 단순히 두 영양염의 상대적인 비율로 결정되기보다는 식물플랑크톤 종에 따른 특이성 (Tilman, 1976, 1977; Rhee, 1978) 뿐만 아니라 비교되는 두 영양염이 수체 내에서 존재하는 절대 농도와 식물플랑크톤이 성장에 이용 가능한 영양염의

상대적인 농도 차이 등의 요인들을 고려해야 함을 제시한다.

적 요

소규모 부영양 저수지에서 식물플랑크톤 성장에 대한 제한영양염과 N/P 무계비의 영향을 평가하기 위해 2002년 11월부터 2003년 12월까지 이루어졌다. 조사기간 동안 수체 내 DIN/DTP과 TN/TP 무계비는 각각 17~187, 13~60의 범위로 나타났다. 용존무기질소의 대부분은 질산성 질소(NO₃-N)형태로 존재했으며, 봄에 일시적인 암모니아 농도의 증가가 나타났다. 반면에 무기인은 8.8~0.6 μg P L⁻¹의 범위로 계절에 따른 변화는 적었으며, 용존총인은 26.5~10.1 μg P L⁻¹로 8월에 가장 높았고 12월에 가장 낮은 농도를 나타냈다. 엽록소 a 농도는 28.8~109.7 μg L⁻¹의 범위였고, 식물플랑크톤 세포밀도 변화와 유사한 계절적인 변화를 보였다. 봄에는 주로 규조류(*Melosira varians*)와 녹조류(*Dictyosphaerium puchellum*)가 우점종으로 나타난 반면 5월부터 결빙 전까지는 *Oscillatoria* spp., *Microcystis* spp., *Aphanizomenon* sp.와 같은 남조류가 우점하였다. 남조류 군집 중 *Microcystis* spp.가 우점한 6월부터 12월까지 수체 내 TN/TP 비는 46~13의 범위 (평균 27±5)였다. 영양염 첨가실험의 모든 경우(17번)에서 인에 의한 제한이 나타났으며, 질소 제한은 8번에 걸쳐 나타났다. 식물플랑크톤 성장률은 DIN/DTP 비 30 이하에서 가장 크게 나타났고, 인 농도 50 μg P L⁻¹까지는 지속적으로 증가하였다. 절대 농도에 있어서 차이가 있으나, N/P 비가 동일한 상태에서의 남조류 성장은 질소 농도가 3.5 mg N L⁻¹인 경우 N/P 비가 1인 상태에서 성장량이 가장 컸다. 인 첨가에 따른 성장은 질소농도가 높을수록 현저히 높게 나타났다. 이러한 결과들은 수체 내 질소농도가 높은 환경에서는 식물플랑크톤 성장에 대한 강한 인 제한이 나타나기 쉬운 반면, 질소제한 가능성이 상대적으로 적음을 의미한다.

사 사

본 연구는 2003년 건국대학교 학술진흥연구비 지원에 의해 수행되었음.

인 용 문 헌

농업기반공사. 2001. 농업용수 수질측정망 조사 보고서.

APHA. 1995. Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater, 19th ed., APHA-AWWA-WEF, Washington, D.C., USA.

Brezonik, P.L., E.C. Blancher, V.B. Myers, C.L. Hilty, M.K. Leslie, C.R. Kratzer, G.D. Marbury, B.R. Snyder, T.L. Crisman and J.J. Messer. 1979. Factors affecting primary production in Lake Okeechobee, Florida-Report to the Florida Sugar Cane League. Rep. No. 07-79-01. Dept. of Environmental Engineering Science, University of Florida, Gainesville, Florida.

Caperon, J. 1968. Population growth responses of *Isochrysis galbana*. *Ecol.* **49**: 866-872.

Davis, A.G. 1970. Iron, chelation and the growth of marine phytoplankton. 1. Growth kinetics and chlorophyll production in cultures of the euryhaline flagellate *Dunaliella tertiolecta* under iron-limiting conditions. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* **50**: 65-86.

Downing, J.A. and E. McCauley. 1992. The nitrogen : phosphorus relationship in lakes. *Limnol. Oceanogr.* **37**: 936-945.

Droop, M. R. 1968. Vitamin B₁₂ and marine ecology. 4. The kinetics of uptake, growth and inhibition of *Monochrysis lutheri*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* **48**: 689-733.

Forsberg, O., S.-O. Ryding, A. Forsberg and A. Claesson. 1978. Water chemical analyses and/or algal assay? Sewage effluent and polluted lake water studies. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.* **21**: 352-363.

Forsberg, O. and S.-O. Ryding. 1980. Eutrophication parameters and trophic state indices in 30 Swedish waste-receiving lakes. *Arch. Hydrobiol.* **89**: 189-207.

Fuhs, G.W. 1969. Phosphorus content and rate of growth in the diatom *Cyclotella nana* and *Thalassiosira fluviatilis*. *J. Phycol.* **5**: 305-321.

Fujimoto, N. and R. Sudo. 1997. Nutrient-limited growth of *Microcystis aeruginosa* and *Phormidium tenue* and competition under various N : P supply ratios and temperatures. *Limnol. Oceanogr.* **42**: 250-256.

Goldman, J., D.A. Caron and M.R. Dennet. 1987. Nutrient cycling in a microflagellate food chain, 4. phytoplankton-microflagellate interactions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **38**: 75-87.

Hendrey, G.R. and E.B. Welch. 1974. Phytoplankton productivity in Findley Lake. *Hydrobiol.* **45**: 45-63.

Horne, A.J. 1979. Management of lakes containing N-fixing blue-green algae. *Arch. Hydrobiol.* **13**: 133-144.

Howarth, R.W., R. Marino and J.J. Cole. 1988. Nitrogen fixation in freshwater, estuarine, and marine ecosystems. 2. Biogeochemical controls. *Limnol. Oceanogr.* **33**: 669-687.

- Islam, M.R. and B.A. Whitton. 1992. Retention of P-nitrophenol and 4-methylumbelliferone by marine macroalgae and implications for measurement of alkaline phosphatase activity. *J. Phycol.* **32**: 819-825.
- Marker, A.F.H. 1972. The use of acetone and methanol in the estimation of chlorophyll in the presence of phaeophytin. *Freshwater Biol.* **2**: 361-385.
- Marker, A.F.H., E.A. Nusch, I. Rai and B. Riemann. 1980. The measurement of photosynthetic pigments in freshwaters and standardization of methods: Conclusions and recommendations. *Arch. Hydrobiol. Beih.* **14**: 91-106.
- McCauley, E., J.A. Downing and S. Watson. 1989. Sigmoid relationships between nutrients and chlorophyll among lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **46**: 1171-1175.
- Monod, J. 1950. La technique de culture continue: theorie at applications. *Ann. Inst. pasteur Lille* **79**: 390-410.
- Paerl, H.W., R.S. Fulton, P.H. Moisaner and J. Dyble. 2001. Harmful freshwater algal blooms, with an emphasis on cyanobacteria. *The Scientific World Journal* **1**: 76-113.
- Patricia, A.S., W.H. Shaaw and P.A. Bukaveckss. 2000. Differences in nutrient limitation and grazer suppression of phytoplankton in seepage and drainage lakes of the Adirondack region, NY, USA. *Freshwater Biol.* **43**: 391-407.
- Perkins, R.G. and G.J.C. Underwood. 2000. Gradients of chlorophyll *a* and water chemistry along an eutrophic reservoir with determination of the limiting nutrient by In Situ nutrient addition. *Wat. Res.* **34**: 713-724.
- Ping, X.L., L. Sixin, T. Huijuan and L. Hong. 2003. The low TN;TP ratio, a cause or a result of *Microcystis* blooms?. *Water Res.* **37**: 2073-2080.
- Redfield, A.C., B.H. Ketchum and F.A. Richards. 1963. The influence of organisms on the composition of sea water, pp.26-27. *In: The sea*, 2 (M.N. Hill, ed.), Interscience, N.Y.
- Rhee, G-Y. 1973. A continuous culture study of phosphate uptake, growth rate and polyphosphate in *Scenedesmus* sp. *J. Phycol.* **9**: 495-506.
- Rhee, G.-Y. 1978. Effects of N:P atomic ratios and nitrate limitation on algal growth, cell composition, and nitrate uptake. *Limnol. Oceanogr.* **23**: 10-24.
- Sheffer, M., S. Rinaldi, A. Grangnani, L.R. Mur and E.H. Nes. 1997. On the dominance of filamentous cyanobacteria in shallow, turbid lakes. *Ecol.* **78**: 272-282.
- Smith, V. H. 1983. Low nitrogen to phosphorus ratios favor dominance by blue-green algae in lake phytoplankton. *Sci.* **221**: 669-671.
- Smith, V.H., E. Willen and B. Karlsson. 1987. Predicting the summer peak biomass of four species of blue-green algae (cyanophyta/cyanobacteria) in Swedish lakes. *Wat. Res. Bulletin.* **23**: 397-402.
- Tilman, D. 1977. Resource competition between planktonic algae: An experimental and theoretical approach. *Ecol.* **58**: 338-348.
- Tilman, D. 1978. Ecological competition between algae: Experimental confirmation of resource based competition theory. *Sci.* **192**: 463-465.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton Monographs in Population Biology 17. Princeton University Press.
- Trimbee, A.M. and E.E. Prepas. 1987. Evaluation of total phosphorus as a predictor of the relative biomass of blue-green algae with emphasis on Alberta lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **44**: 1337-1342.
- Welch, E.B. and T. Lindell. 1992. Nutrient limitation. *In: Ecological Effects of Wastewater* (E.B. Welch and T. Lindell, eds.), pp.134-135. Chapman & Hall press. London, Glasgow, New York, Tokyo, Melbourne, Madras.
- Wetzel, R.G. 2001 *Limnology* 3rd edition. Academic Press. San Diego, San Francisco, New York, Boston, London, Sydney, Tokyo.
- Yelloly, J.M. and B.A. Whitton. 1996. Seasonal changes in ambient phosphate and phosphatase activities of the cyanobacterium *Rivularia atra* in intertidal pools at Tyne Sands, Scotland. *Hydrobiol.* **325**: 201-212.

(Manuscript received 25 January 2004,
Revision accepted 28 February 2004)