강화도 남단 갯벌에서의 세균수 및 활성의 분포

Distribution of bacterial population and activities at the tidal flat in southern area of Ganghwa Island, Korea

권 개 경* / 이 홍 금** / 제 종 길***

Kae Kyoung Kwon / Hong Kum Lee / Jong Geel Je

:: Abstract ::

Vertical distribution of bacterial population and activities were compared between the muddy and sandy sediment of the tidal flat located in southern area of Ganghwa Island. The average of bacterial number and activities in mud flat was slightly higher than that in sand flat. Bacterial number was markedly increased at the sandflat during the investigation period, which seemed to be the result of increase of mud content. The number and activities of microorganisms in mudflat was comparable to that of the mangrove sediments. There was no differences in bacterial number with the depth, but the aminopeptidase activity and bacterial productivity were decreased markedly within 3~5 ㎝ depth of sediment due to the availability of carbon sources and molecular oxygen in pore water. The number and activities of microorganisms in mudflat did not correlated with the distribution of benthic microalgae; however, those in sand flat were closely correlated with the distribution of benthic microalgae. The distribution of marsh plant in the mudflat area might be the reason of the difference.

Keywords: Tidal flat, Bacterial number, Aminopeptidase activity, Marsh plant

:: 요 지 ::

갯벌환경에 대한 이해의 증진과 가치산정에 필요한 자료 생산의 측면에서 강화도 남단의 모래갯벌과 펄갯벌의 세균수와 활성의 수직분포를 비교하였다. 평균적으로 펄갯벌의 세균수와 활성이 모래갯벌에 비해 더 높은 값을 보였다. 모래갯벌의 세균수는 조사기간동안 펄갯벌과 비슷한 수준으로 증가하였는데 이는 펄성분의 증가에 따른 환경조건의 변화가 원인인 것으로 생각된다. 강화도 펄갯벌의 세균수와 활성은 맹그로브지역에 버금가는 높은 수준이었으며 모래갯벌의 세균수와 활성도 외국의 갯벌에 비교해서는 높은 수준을 보였다. 세균수는 퇴적토의 깊이에 따른 차이가 명확하지 않았으

* 한국해양연구원 해양생물자원연구본부 선임연구원·e-mail: kkkwon@kordi.re.kr
** 한국해양연구원 부설 한국극지연구소 극지생물응용연구본부 책임연구원·e-mail: hklee@kopri.re.kr
*** 한국해양연구원 국회의원·e-mail: jgje@assembly.go.kr

나 효소활성, 세균생산력은 깊이 3~5 ㎝이내에서 급격히 감소하였다. 이는 퇴적토 깊이의 증가에 따라 수분함량이 감소하며 용존상태로 공급되는 유기물의 양도 감소하는 것이 원인인 것으로 생각된다. 한편, 펄갯벌의 세균수와 활성이 미소 일차생산자의 분포와 큰 상관관계를 보이지 않은 반면 모래갯벌에서는 미소 일차생산자의 분포가 세균수와 활성을 조절하는 요인인 것으로 나타났는데 이는 펄갯벌의 경우 주변에 서식하는 칠면초군락으로부터 공급되는 유기물의 영향을 받기 때문인 것으로 사료된다.

핵심용어: 갯벌, 세균수, 아미노펩티다제 활성, 식생

1. 서 론

습지는 육상환경과 해양 또는 호수 등과 같은 수중생태계의 사이에 위치하여 각각의 생태계로부터 크게 영향을 받는 한편 두 생태계의 특성이 혼합되어 양 생태계와는 다른 독특한 생태적 특징을 갖는 이행대의 생태계이다. 습지는 남극을 제외한 전 지구상에 분포하며 면적은 지구 육지면적의 약 7%로 추정된다 (Mitsch와 Gosselink, 1993). 람사협약에서는 습지를 「천연 또는 인공이든 영구적 또는 일시적이든 물이 정체되어있건 흐르건, 담수나 기수, 또는 염수든지 저조시 6m를 초과하지 않는 깊이의 해수지역을 포함하는 늪, 습원, 이탄지 또는 물로 된 지역들」로 정의한다. 이 중 해안습지는 육상과 바다사이에 위치하여 조석에 의해 주기적으로 노출과 침수가 반복되는 공간으로 갯벌, 염하구와 수심이 얕은 조하대의 일부 등이 이에 속한다. 우리나라의 경우 해안습지 중 갯벌의 면적이 1998년 당시 2,393 ㎢로 국토면적의 약 2.4%에 해당하는 것으로 확인되었다 (해양수산부, 1998). 갯벌환경은 주기적인 조석현상에 의해서 물리-화학적 요인의 변화가 매우 크므로 생물에게 불리한 조건을 제공한다. 그러나 갯벌에 서식하는 생물은 오랜 진화과정을 거치며 갯벌환경에 잘 적응하여 살아가고 있다.

한국의 갯벌은 주로 간만의 차가 크고 경사가 완만한 서해안과 남해안에 발달하였는데, 서해안의 갯벌은 캐나다 서부해안, 북해연안, 미국동부해안 등과 비견되는 세계에서 보기 드문 천혜의 갯벌이다. 국내에서는 근래까지도 갯벌을 육지의 연장으로 생각하여 대규모 간척사업을 통해 농지나 공업용지로 개발해 왔으며 지속적인 간척, 개간 및 매립 등의 인위적인 개발의 결과 고유한 갯벌이 현저하게 줄어들고 있는 실정이다(해양수산부, 1998). 이에 따라 육상으로부터 유입되는 유기물질이 집적·분해되는 공간이 상실되었으며 결과적으로 다량의 오염물질이 직접 해양생태계로 유입됨으로써 연안오염이 가중되는 것으로 생각되고 있다.

갯벌환경 변화와 관련하여 1970년대 이래로 산업발달과 간척사업 등의 연안역 개발과 맞물려 조간대의 생물상을 대상으로 한 연구가 꾸준히 이루어져 왔다. 그러나 갯벌에서 진행되는 유기물 분해의 대부분을 담당하는 미생물의 분포와 활성에 관한 연구는 1980년대 이후 서해안 일대의 퇴적토 및 낙동강 하구 등에서 부분적으로 이루어졌다(김 등, 1985; 이, 1987; 최와 이, 1996; 권 등, 1998). 갯벌의 기능과 관련하여 미생물의 세포외 효소활성은 1990년대 후반부터 연구가 진행되었으며 (최와 이, 1996; 권 등, 1998; 백 등, 2000) 최근 들어 유기물 분해력이 정량적으로 연구되기 시작하였다 (현 등, 2004; 목 등, 2005; 안, 2005). 그러나 아

직까지 국내 갯벌에서 세균의 현존량과 생산력에 관한 연구는 매우 드물다. 본 연구에서는 갯벌에서의 물질순환 및 유기물 분해와 관련하여 강화도 남단의 갯벌을 대상으로 하여 세균의 분포와 유기물 분해과정에 관여하는 세포외 효소 활성 및 세균의 생산력을 측정하였다.

2. 재료 및 방법

2.1. 연구지역, 시기 및 시료 채취

2.1.1 연구지역

연구지역으로는 보존상태가 비교적 좋고 접근이 용이한 강화도 남단의 갯벌을 선정하였다. 강화도 남단의 갯벌은 해안선을 따라 방조제가 건설되고 간척작업이 이루어져 자연상태의 모습을 많이 상실하기는 했으나 경기도 내의 다른 지역에 비해 비교적 갯벌이 잘 보존된 상태로 남아있으며 한강 하구에서 멀지 않은 곳에 위치하여 하구로서의 특성도 지니는 곳이다. 또한 갯벌의 동쪽은 펄이, 서쪽으로 가면서 모래가 우세한 퇴적물 입도분포를 보인다(우와 제, 2002). 본 연구에서는 모래갯벌과 펄갯벌에서의 미생물분포 및 활성을 비교하기 위하여 퇴적토의 성상에 따라 주로 모래로 이루어진 곳(여차리, YC)과 펄로 이루어진 곳(선두리, SD)에 각각 1개의 정점을 잡은 후 깊이에 따른 변화를 조사하였다(Fig. 1). 선두리갯벌의 경우 방조제로부터 약 150 m 지점까지 칠면초(Sueda japonica)군락이 서식하고 있으며 약 400 m 지점에 깊은 수로가 있다.

2.1.2 조사 시기

시료는 1997년 11월, 98년 3월과 8월의 3회에 걸쳐 채취하였으며 12시를 전후하여 최간조가 되는 대조기에 조사를 실시하였다.

2.1.3 시료 채취 및 전처리

시료는 각 정점에서 외경 5 ㎝의 아크릴 코어로 채취한 후 core extruder를 이용하여 깊이별로 분획하였다. 분획 할 때 세 개의 시료를 한 군데로 모아 잘 섞은 후 사용하였다. 준비된 시료 3 ㎤를 끝이 잘린 주사기로 채취한 후 25 ㎖의 멸균해수가 든 50 ㎖ 배양병에 희석시켜

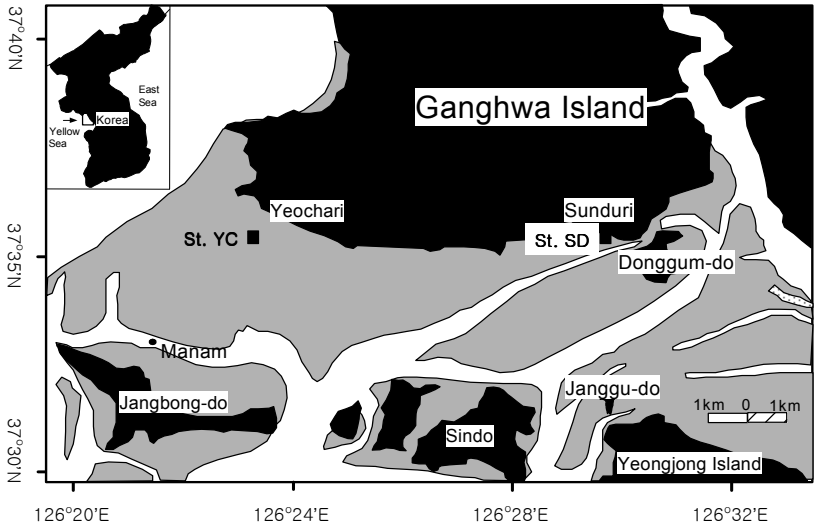

Fig. 1. Map of the sampling sites in the Ganghwa Island. The tidal flat area was represented as gray color.

배양세균수, 효소활성 및 세균생산력 분석 시료로 사용하였다.

2.2 엽록소 a

20 ㎖ 용량의 유리 vial에 시료 1 ㎤ 씩을 취하여 넣은 후 5 ㎖의 90% acetone으로 엽록소를 추출하였다. 3,000 × g로 5분간 원심분리시켜 부유물을 가라앉힌 후 상등액을 취하여 standard method(APHA, 1985)에 따라 엽록소와 phaeopigment의 농도를 계산하였다.

2.3 총세균수

총세균수 측정에는 기존에 제안된 방법들 중 비교적 시간이 짧게 걸리고 우수한 결과를 내는 방법으로 homogenizer를 이용해서 퇴적물 내의 세균을 분산시키는 방법을 선정하여 사용하였다(Kuwae와 Hosokawa, 1999). 시료 1 ㎤를 19 ㎖의 5% formalin으로 현장에서 고정하였다. 고정된 시료를 vortex mixer로 1분간 잘 섞어준 후 1 ㎖를 취하여 0.01% Triton X-100이 함유된 99 ㎖의 여과멸균된 해수와 함께 Two speed blender(Waring Co.)로 1분씩 2회 섞어주었다. 준비된 시료 0.5~1 ㎖를 0.2 ㎛ pore size의 polycarbonate filter (Nuclepore)로 여과한 다음 5㎎/ℓ의 DAPI용액 1 ㎖로 5분간 염색하였다(Fry, 1988). 염색이 끝난 후 형광현미경 (Axioplan, Carl Zeiss)하에서 최소 7화면 300개체 이상을 측정하여 총세균수를 구하였다.

2.4. 배양세균수

배양세균수 측정을 위하여 2.1.3.에 따라 준비된 시료 1 ㎖를 적당한 농도로 희석한 후 3M사의 일반세균용 Petrifilm배지에 1 ㎖씩 농도별로 3장씩 접종하였다. 20 ℃에서 2주일간 배양한 후 형성된 집락의 수를 계수하였으며 희석배수를 곱하여 배양세균수를 구하였다.

2.5 Aminopeptidase활성

효소활성의 측정에는 peptide bond가 끊어지면 형광을 띄는 leu-MCA를 기질로 이용하였다(Hoppe, 1993). 실험과정은 권 등(1998)의 방법에 따라 다음과 같이 실시하였다. 2.1.3에서 준비된 시료를 8개의 1.5 ㎖ 용량 microtube에 0.95 ㎖씩 넣었다. 8개의 tube 중 3개에는 최종농도가 2 μM, 3개에는 100 μM이 되도록 leu-MCA를 50 ㎕씩 첨가하여 잘 섞어준 후 1시간 이내로 배양한 전후의 형광도 차이로부터 가수분해율(Hr)과 가수분해력(VMAX)를 계산하였다. 남은 2개의 tube에는 100 nM의 MCA를 첨가한 후 함께 배양하여 퇴적토로부터의 MCA회복율을 구하였다 (권 등, 1998). 형광은 microtube를 10,000 × g에서 1분간 원심분리시켜 퇴적토를 가라앉힌 후 취한 0.1 ㎖의 상등액으로부터 측정하였다. 채취된 상등액을 black microplate에 옮긴 후 200 ㎕의 glycine-ammonia 용액(pH 10.5)을 첨가하여 pH를 높여준 다음 형광광도계(Fluoroscan ascent, Lab systems)로 excitation 355 ㎚, emmission 460 ㎚에서 형광을 측정하였다. 측정된 형광도는 MCA 표준곡선을 이용하여 기질농도로 전환하였다.

2.6 세균 생산력 및 ^{14}C-leucine 전환율로 측정한 종속영양활성

널리 쓰이는 ^{3}H-thymidine의 incorporation을 이용한 세균생산 측정방법은 혐기성세균이 thymidine을 이용하지 못하므로(Wellsbury 등,

1993) 혐기성 세균의 비중이 높은 퇴적토에서는 세균생산이 저평가될 수 있다. 이에 따라 혐기성세균에 의해서도 이용이 가능한 ^{14}C-leucine을 기질로 하여 세균생산력과 종속영양활성을 측정하였다(Fischer와 Pusch, 1999). 2.1.3.에 따라 준비된 시료 희석액 0.95 ㎖를 8개의 1.5 ㎖ microtube에 준비한 후 4개에는 기질로 ^{14}C-leucine을 trace revel(1 nCi/㎖)로, 4개에는 1,000 nM 농도로 첨가하였다. 한 시간 후 formalin 100 ㎕를 첨가하여 배양을 중단시켰다. 배양에 앞서 각 1개의 vial에는 formalin 100 ㎕를 첨가하여 control로 삼았다. 배양이 끝난 시료는 0.2 ㎛ 공극의 막여과지로 여과 한 후 Liquid Scintillation Counter (Lackbeta II, Wallac)로 방사선량을 측정한 다음 Kirchman(1993)의 계산식에 따라 기질전환율과 생산력을 계산하였다.

2.7 상관관계 분석

미생물의 분포 및 활성과 환경요인간의 상호관계 규명을 위하여 Spearman의 순위상관계수를 구하였다. 분석에는 SPSS PC+ 프로그램(ver 8.0)을 이용하였다.

3. 결과 및 고찰

3.1 엽록소 a

갯벌환경에서 1차생산을 담당하는 미세조류의 현존량을 나타내는 지표인 엽록소 a 농도의 깊이에 따른 분포를 보면 정점 SD에서 1.37~13.65 ㎍/㎤, 정점 YC에서 0.66~9.34 ㎍/㎤의 범위를 보였으며 펄갯벌에서는 3 ㎝이내, 모래갯벌에서는 5 ㎝이내의 깊이에서 급격히 감소하는 경향을 보였다 (Fig. 2). 계절별로는 3월에 가장 높은 농도를 보인 반면 8월에 가장 낮은 농도를 보였다. Phaeopigment의 농도는 정점 SD에서 0.47~2.12 ㎍/㎤, 정점 YC에서 0.27~1.76 ㎍/㎤의 농도를 보였으며 펄갯벌에서의 농도가 모래갯벌에 비해 높은 편이었다. 엽록소의 분해산물로 미세조류 사체의 지표인 phaeopigment의 농도는 엽록소의 양과는 반대로 3~5 ㎝까지는 깊이가 깊어지면서 증가하는 경향을 보였다. 모래갯벌인 정점 YC와 펄갯벌인 정점 SD를 비교해 보면 정점 YC에서는 엽록소의 양이 5 ㎝ 깊이까지 비교적 높은 농도를 보이고 phaeopigment의 농도는 5 ㎝보다 깊은 곳에서 크게 증가하는 반면 정점 SD에서는 엽록소의 농도가 깊이 3 ㎝ 이내에 몰려있고 phaeopigment의 농도는 5 ㎝부터 급격하게 증가한 것을 볼 수 있다. 이것은 미세조류 생체와 사체의 분포깊이가 명확하게 구분됨을 의미한다. 또한 펄갯벌과 모래갯벌에서 미세조류의 생체와 사체 분포의 경계면 깊이가 다른 것을 확인할 수 있다. 모래갯벌은 펄갯벌에 비해 입자의 크기가 크며 이로 인해 공극도 상대적으로 크게 형성된다. 반면 미생물들이 체외로 분비하는 EPS의 양은 펄갯벌에서 모래갯벌에 비해 높은 것으로 알려져 있는데(Kuwae와 Hosokawa, 1999) 이로 인해 펄갯벌이 모래갯벌에 비해 조석에 의해 혼합되는 깊이가 더 낮을 것으로 추정된다. 이와 같이 조석에 의해 혼합되는 깊이와 공극의 차이 등이 펄갯벌과 모래갯벌 간에 엽록소와 phaeopigment의 수직분포에 차이를 가져온 원인으로 생각된다.

한편 유와 최(2005)는 강화도 갯벌의 엽록소 a의 양이 계절에 따라 0.12~3.45 ㎍/㎤의 농도를 보이며 봄철에 대증식을 보이는 반면 여름과 가을에 상대적으로 낮은 분포를 보이는 것으로 보고함으로써 본 연구결과와 일치되는 계절적

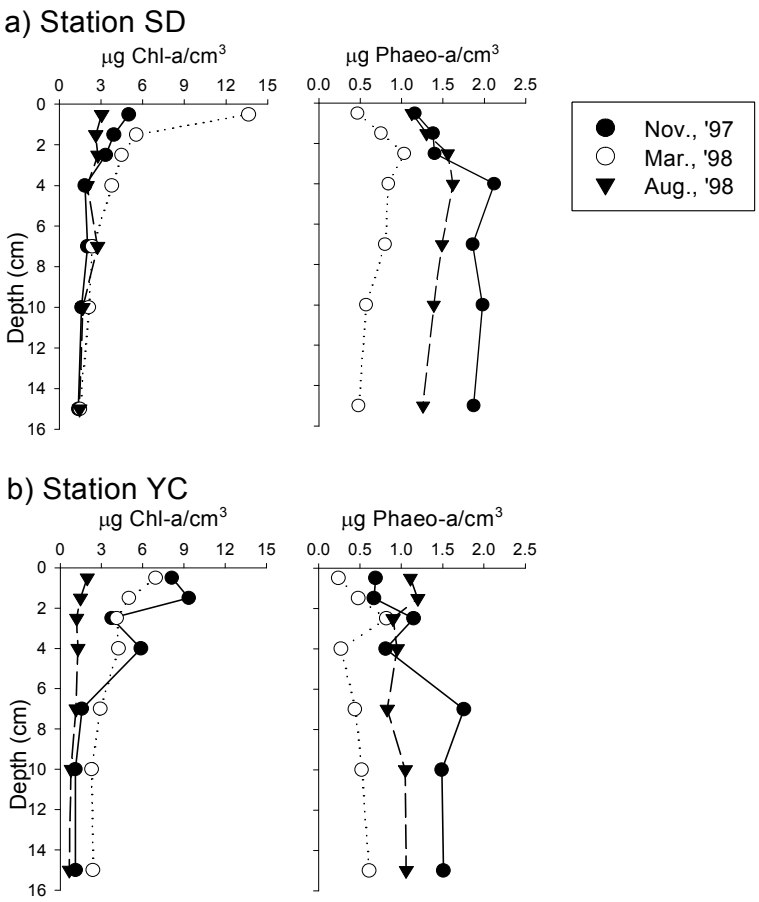

Fig. 2. Depth profiles of chlorophyll-a and phaeopigment-a at the SD (mud flat) (a) and YC (sand flat) stations (b) on the Ganghwa Island.

특성을 보고하였다. 유사한 분포경향이 새만금 갯벌 (오 등, 2004)에서도 보고되는 등 국내 여러 갯벌에 공통되는 현상으로 보이는데 그 원인 규명을 위해서는 향후 물리화학적인 여러 요인을 포함한 추가 연구가 필요하다.

3.2 총세균수 분포

조사기간 중 깊이에 따른 총세균수의 분포는 정점 SD에서 0.51~2.89 × 10^{11} cells/㎤, 정점 YC에서는 0.12~1.67 × 10^{11} cells/㎤의 분포를 보였는데 조사시기와 퇴적토 특성에 관계없이 깊이변화에 따른 세균수의 차이는 없었다(Fig. 3). 깊이에 따른 분포와 관련하여 Alongi(1992)나 Wellsbury 등(1996)은 퇴적토깊이가 증가할수록 총세균수가 감소하는 것으로 보고하였고 李(1998)는 20 ㎝이내에서는 세균수에 큰 변화가 없는 것으로 보고하였다. 이와 같이 조사지역에 따라 총세균수의 분포경향이 다르다는 것은 이것이 대상지역의 환경특성에 따라 달라짐을 의미한다. 1997년 11월 강화도갯벌의 유기물 양은 깊이에 따른 차이를 보이지 않았는데 (한국해양연구소, 1998) 깊이에 관계없이 비교적 일정하게 유기물 양이 유지되는 것이 총세균수가 깊이변화에 상관없이 일정한 분포를 보인 한 요인인 것으로 생각된다.

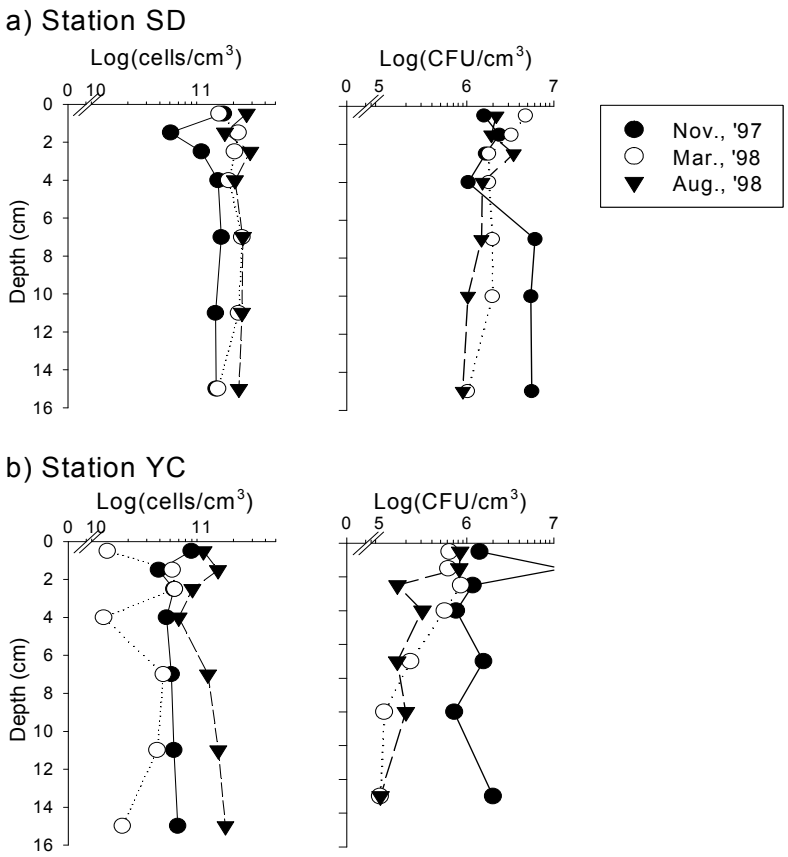

Fig. 3. Vertical distribution of total bacterial number and cultured bacterial number at the SD (mud flat) (a) and YC (sand flat) stations (b) on the Ganghwa Island.

강화도 갯벌의 총세균수를 다른 지역과 비교해 보면 펄갯벌인 Fundy Bay의 2~5 × 10^9 cells/㎤(Cammen과 Walker, 1986), 평균적으로 0.77~2.30 × 10^9 cells/㎤의 범위를 보인 San Antonio Bay(Montagna와 Yoon, 1991), 0.5~3.5 × 10^8 cells/㎤의 범위를 보인 서부 Dutch Wadden Sea의 모래갯벌(van Duyl과 Kop, 1990) 등에 비해 매우 높은 수준이었으며, 최대 3.8 × 10^{10} Cells/g-dry wt.를 보인 Chunda Bay(Alongi, 1988b)에 비해서도 높은 것으로 나타났다. 그러나 호주의 맹그로브지역 퇴적물에서 측정된 0.02~3.6(평균 1.1) ×10^{11} cells/g dry wt.(Alongi, 1988a)와 비교해 보면 펄갯벌인 선두리에서는 조금 높은 분포를 보였고 모래갯벌인 여차리에서는 조금 낮은 범위에 속하였다.

생물의 현존량 파악은 물질 순환 측정의 기본적인 자료로서 매우 중요한 사항이다. 그러나 세균의 경우 아직까지 퇴적환경에서는 절대적으로 인정받는 분석방법이 확립되지 못 하였다. 이것은 수층에서와는 달리 대부분의 세균이 세포외로 분비하는 고분자물질(EPS)로 퇴적물입자에 부착해서 존재하기 때문이다(Kuwae와 Hosokawa, 1999). 결과적으로 입자에 부착된 상태로 존재하는 세균을 입자로부터 떼어내는 방법의 확립이 개체수 측정의 핵심관건이 되고 있다. 이에 따라 세균을 분산시키는 방법으로 단순히 vortex mixer나 shaker를 쓰는 방법에

서부터 ultrasonicator, ultrasonic cleaner, homogenizer 등을 이용하는 등의 다양한 방법이 시도되었으며 이때 사용하는 용액의 조성, 형광염료의 개선 등 다양한 방면의 연구가 진행되었다(Epstein과 Rossel, 1995; Lindahl과 Bakken, 1995; Tso와 Taghon, 1995; Weinbauer 등, 1998; Kuwae와 Hosokawa, 1999). 그러나 이들 방법도 대상이 되는 퇴적물의 특성에 따라 일률적으로 적용할 수 없다는 문제점을 지닐 뿐만 아니라 탈리된 세균보다 입자에서 떨어져 나오지 않는 세균의 수가 더 많은 것이 관찰되기도 한다 (최동한, 사신). 따라서 기존에 보고된 갯벌 퇴적물의 세균수는 과소평가되었을 가능성이 높다. 이와 같은 한계점에도 불구하고 강화도 갯벌에서 측정된 총세균수는 외국의 갯벌과 비교해서 맹그로브지역에 버금가는 매우 높은 수준인 것으로 평가된다.

3.3 배양세균수 분포

배양세균의 수는 대상 환경의 쉽게 이용 가능한 유기물의 양을 반영한다 (Rheinheimer, 1977). 이에 따라 배양세균의 수는 세균 활성의 지표로 이용 될 뿐만 아니라 유기오염도를 반영하는 지표로 이용되기도 한다. 깊이에 따른 배양세균수의 분포를 보면 펄갯벌에서 0.30~4.73 × 10^6 CFU/㎤였으며 모래갯벌에서는 0.10~12.50 × 10^6 CFU/㎤의 분포를 보였다 (Fig. 3). 1997년 11월에 모래갯벌에서 가장 높은 숫자를 보였지만 평균적으로는 펄갯벌에서의 배양세균수 분포가 더 높았다. 특별한 점으로는 1997년 11월에 펄갯벌에서 표층보다는 5㎝보다 깊은 곳에서 더 많은 종속영양세균수를 보인 점이다. 이에 따라 각 조사시기의 깊이별 종속영양세균수의 평균은 모래갯벌에서는 깊이의 증가에 따라 감소하는 경향을 보였으나 펄갯벌에서는 표층에서 5㎝까지 감소하다가 7 ㎝부근에서 표층과 유사한 수준으로 증가한 후 깊이의 증가에 따라 다시 감소하는 경향을 보였다. 그러나 11월의 결과를 제외하면 퇴적토의 입도에 관계없이 퇴적토의 깊이가 증가함에 따라 종속영양세균수가 감소하는 경향을 보였다.

Graf(1986)는 해양퇴적토에서 세균의 생체량과 활성이 겨울에 역전되는 현상을 보고한 바 있는데 이때 호기성 세균그룹과 황산염환원세균간에 낮은 온도에 대한 적응정도가 다른 것이 주된 원인이 되는 것으로 보고한 바 있다. 그러나 정점 SD의 경우 11월에 황산염환원세균수가 다른 계절에 비해 낮을 뿐만 아니라 7 ㎝보다 깊은 곳의 황산염환원세균수가 표층부근과 비교할 때 비슷하거나 오히려 적었다(한국해양연구소, 1999). 특히 배양세균수의 측정과정에서는 산소에 민감한 세균은 생존하기 어렵다는 점에서 볼 때 이와 같은 역전현상이 황산염환원세균과 관계가 있을 것으로는 생각되지 않는다. 오히려 퇴적환경의 변화나 생물교란 혹은 조석교란 등의 원인에 의해 깊이가 깊은 곳의 호기성 세균의 성장이 자극 받았을 가능성이 더 큰 것으로 생각된다. 저서동물의 활동이 미생물의 수직분포 및 활성에 미치는 영향에 대해서는 국내에서도 최근 그 중요성에 관한 연구가 진행된 바 있다 (목 등, 2005). 강화도갯벌의 배양세균수를 국내의 다른 갯벌과 비교해 보면 깊이에 따라 750~1.1 × 10^7 CFU/g-dry wt. 수준을 보인 대부도갯벌(권 등, 1998), 0.22~64 × 10^5 CFU/g-dry sed.의 분포를 보인 서천연안 퇴적토(최와 이, 1996), 0.67~2.5 × 10^5 CFU/g-dry wt.의 분포를 보인 금강하구(이, 1987) 등 국내의 여러 갯벌환경과 유사한 범위에 속하였다. 배양세균수로부터 총세균수를 추정하는 것에는 무리가 있지만 이상의 결과로

볼 때 국내 여타의 갯벌환경에도 강화도갯벌 수준의 총세균수 분포가 예상된다.

3.4 세포외 효소활성

갯벌생태계의 경우 다량의 유기물이 육상으로부터 유입되는 한편 수층으로부터 퇴적되는 유기물과 저서성 미소조류의 광합성을 통해 자체 생산되는 유기물도 상당한 양에 이른다(李, 1998). 유입 혹은 자체생산된 유기물은 대부분 고분자형태인데 미생물은 이들 고분자유기물을 직접 이용이 가능한 저분자물질로 분해시키기 위해 다양한 종류의 가수분해효소를 세포외로 분비한다(Chr□st, 1990). 이 중 aminopeptidase는 aminopeptide, 즉 단백질성분을 아미노산과 같은 저분자물질로 가수분해시켜 세균이 이용할 수 있도록 만드는 역할을 한다. 아미노산은 생체의 주요 구성성분중의 하나인 단백질합성의 전구물질이며 이의 생성 및 소비를 조사함으로써 탄소 및 질소의 흐름을 일부 파악할 수 있다(Jϕrgensen 등 1993; Rath 등, 1993). 특히 해양환경은 육상에서와는 달리 질소가 제한요인으로 작용하는 경우가 많다는 점에서 볼 때 연안생태계에서의 유기질소순환의 시작점이라는 면과 고분자 유기화합물의 분해라는 점에서 aminopeptidase활성을 측정하는 것은 갯벌환경이 지닌 정화능력의 평가와 갯벌생태계를 통한 물질의 순환을 파악하는데 있어 매우 중요한 요소가 된다.

아미노펩티드 가수분해력의 깊이에 따른 분포는 정점 SD에서 시기와 깊이에 따라 0.48~51.74 nmol/㎤/hr의 값을 보였으며 전 깊이에서 고르게 높은 값을 보인 1998년 8월을 제외하면 깊이 6 ㎝ 이내에서 급격히 감소하는 경향을 보였다(Fig 4). 정점 YC에서는 시기와 깊이에 따라 1.04~49.00 nmol/㎤/hr의 가수분해력을 보였는데 정점 SD에서와 마찬가지로 깊이 4 ㎝ 이내에서 가수분해력이 급격히 감소하였다(Fig. 4). 가수분해력의 깊이별 평균값은 깊이가 증가함에 따라 표층에서 24.0±18.7 nmol/㎤/hr에서 15 ㎝깊이에서는 1.7±1.1 nmol/㎤/hr로 감소하였다. 깊이에 따른 가수분해율도 정점 SD에서 1.05~27.8%/hr, 정점 YC에서 0.74~10.7%/hr로 펄갯벌에서 더 높은 값을 보였으며 그 분포경향은 가수분해력과 유사하였다(Fig. 4).

세균의 세포외 효소활성은 많은 경우 온도, 염도, 압력 등의 주변 환경조건에 적응하여 달라지기보다는 영양결핍 정도와 유입되는 유기물의 양에 비례하여 증가하는 것으로 생각되고 있는데(Meyer-Reil과 Köster, 1992; Poremba, 1995) 가수분해력이 높았던 시기에 가수분해율도 높은 것으로 보아 이 시기에는 유기물 공급이 세균 성장의 제한요인으로 작용하였을 것으로 추측된다. 또한 1998년 장마기간 동안 담수와 함께 육상으로부터 다양한 종류의 오염물질이 대량으로 유입되어 환경조건에 큰 영향을주었을 것으로 생각되지만 그 전후의 변화를 조사해 보지 않아 확인할 수는 없었다. 이와 같은 급격한 기상변화가 갯벌생태계에 미치는 영향은 향후 많은 연구를 통해 규명되어야 할 것이다.

16 ㎝ 깊이까지의 가수분해력을 누적해 보면 정점 SD에서 평균적으로 1.92 mmol/㎡/hr였으며 이때 가수분해력의 48.4%가 깊이 5 ㎝ 이내에 존재하였다. 정점 YC에서는 0.92 mmol/㎡/hr의 가수분해력을 보였으며 펄갯벌인 정점 SD에서보다 높은 68.9%정도의 가수분해력이 깊이 5 ㎝ 이내에 존재하였다. 그러나 정점 SD에서도 1998년 8월의 값을 제외할 경우 가수분해력이 1.08 mmol/㎡/hr로 정점 YC와 유사한 수준이며 5 ㎝ 이내의 가수분해력도 67.8%로

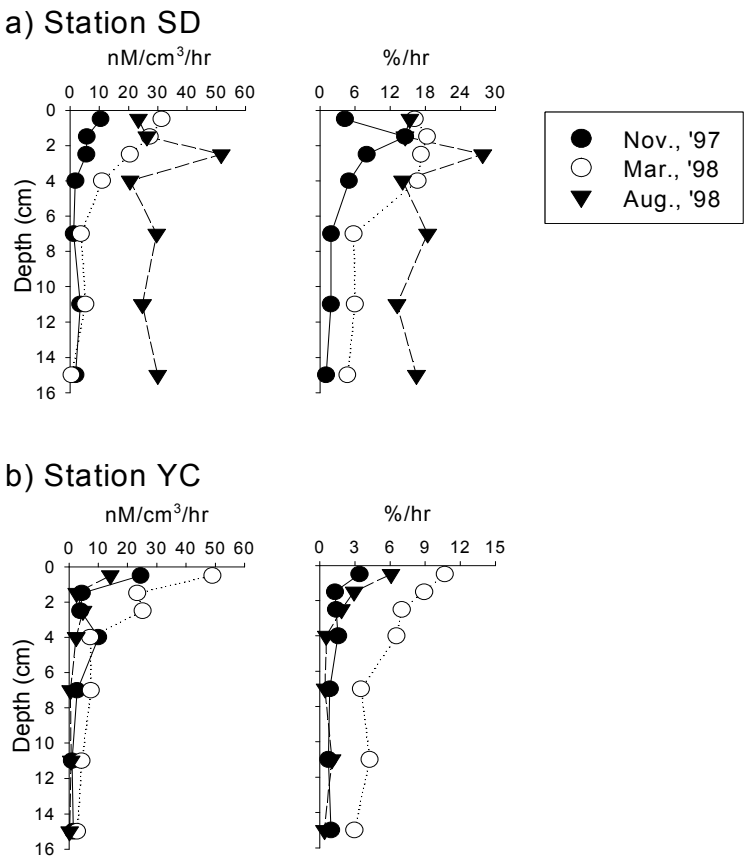

Fig. 4. Vertical distribution of aminopeptidase activity and hydrolysis rate of aminopeptide compounds at the SD (mud flat) (a) and YC (sand flat) stations (b) on the Ganghwa Island.

유사한 수준을 보여 깊이에 따른 효소활성의 분포경향은 두 갯벌간에 차이가 없는 것으로 나타났다. 한편 위의 결과를 질소의 양으로 계산해 보면 평균적으로 0.5 mmol/㎡/hr에 해당하는 질소가 세균을 통해 순환되고 있음을 알 수 있다.

세포외 aminopeptidase의 가수분해력은 Maine만에서 측정된 1.2~12 nmol/g-dry wt./h (Mayer, 1989), 심해퇴적토에서 측정된 8~24 nmol/㎤/h (Poremba, 1995), 0.7~33.1 nmol/g-dry wt./hr의 범위를 보인 대부도(권 등, 1998)에 비해서는 높았으며 대단히 높은 효소활성도를 보인 244~532 nmol/g/hr의 범위를 보인 히로시마만(李, 1998)에 비해서는 낮은 수준이었다.

3.5 세균생산력

세균생산력의 깊이별 분포를 보면 정점 SD에서 0.003~2.16 μg-C/㎤/hr, 정점 YC에서는 0.001~2.21 μg-C/㎤/hr의 범위를 보여 11월에 가장 낮은 생산력을 보였으며 3월에는 11월에 비해 소폭 증가하였다(Fig. 5). 8월에는 생산력이 큰 폭으로 증가하였으며 다른 두 계절에 비해 깊이에 따른 차이도 뚜렷하지 않았다. 뚜렷한 차이는 아니지만 정점 SD에 비해 정점 YC의 생산력이 조금 높은 수준이었다. 정점 YC에서는 기질전환율도 생산력과 유사한 경향을 보였으나 정점 SD에서는 정점 YC에 비해 기질전환율이 낮고 조사시기에 따른 차이도 명확하

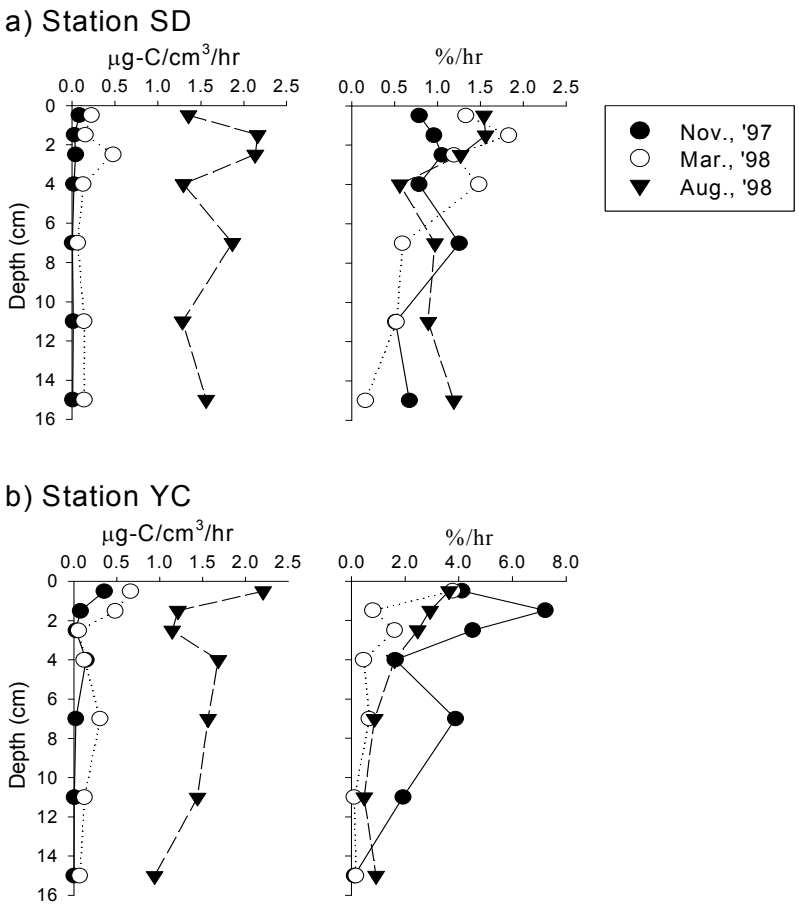

Fig. 5. Vertical distribution of bacterial productivity and turn-over rate of ^{14}C-leucine at the SD (mud flat) (a) and YC (sand flat) stations (b) on the Ganghwa Island.

지 않은 편이었다.

깊이별로 측정된 세균생산력을 누적해보면 정점 SD에서는 1997년 11월에 16 ㎝까지 0.07 g-C/㎡/day의 생산력을 보였으며 1998년 3월에는 10 ㎝까지 0.37 g-C/㎡/day, 16 ㎝까지는 0.57 g-C/㎡/day, 8월에 10 ㎝까지 4.02 g-C/㎡/day, 16 ㎝까지는 6.07 g-C/㎡/day의 생산력을 보였다. 정점 YC에서는 1997년 11월에 0.22 g-C/㎡/day, 1998년 3월에 깊이에 따라 각각 0.63, 0.77 g-C/㎡/day였으며 8월에는 각각 3.76, 5.48 g-C/㎡/day가 된다. 이 값을 다른 지역에서 측정된 생산력과 비교해 보면 0.4~5.7 g-C/㎡/day의 생산력을 보인 호주 대보초 부근 퇴적토(Alongi, 1992)에 비해 비슷하거나 낮은 수준이며 0.04~0.09 g-C/㎡/day의 범위를 보인 영국 Kingoodie Bay (Wellsbury 등, 1996)와 비교할 때에는 대단히 높은 수준이었다.

높은 생산성에도 불구하고 세균의 현존량이 비교적 일정하게 유지되는 것은 대부분의 경우 세균생산과 세균군집에 가해지는 포식압이 균형을 이루기 때문인데 포식압이 증가할 경우 그에 비례하여 생산력도 증가하는 것으로 생각되고 있다(Wikner 등, 1990; Gonz□lez 등, 1993; Kinner 등, 1997; Biagini 등, 1998). 강화도 갯벌에서 측정된 세균생산력은 세균에 가해지는

포식압보다 현저하게 낮은 것으로 보고되었다(한국해양연구소, 1999). 또한 양 등 (2005)도 원생동물에 의한 포식압이 세균생산력의 31%에 달하는 것으로 보고하였다. 갯벌에서는 원생동물 외에 중형저서동물이나 대형저서동물 일부가 직접적인 포식자가 된다는 점을 고려해볼 때 이와 같은 결과는 세균 생산력이 측정된 값 보다 높을 가능성을 시사한다. Montagna와 Yoon(1991)의 경우 ^{3}H-TdR을 이용해 측정한 생산력보다 포식율이 월등히 높게 나왔으며 이 문제의 해결을 위해 산소소모량으로 추정한 세균생산력(^{3}H-TdR을 이용한 방법보다 약 15배 높다.)을 대입함으로써 생산력과 포식율의 균형(생산력이 포식율의 약 2배가 됨)을 맞출 수 있었다. 따라서 강화도 갯벌을 비롯해 퇴적환경에서 유기물의 flux를 계산할 때에는 측정된 세균생산력이 크게 저평가되었음을 고려해야 한다. 또한 정확한 생산력의 측정을 위해서는 다른 방법(예를 들어 산소소모량과 같은)을 병행해야 할 필요성이 있으며 장기적으로는 퇴적토에서 범용으로 이용할 수 있는 새로운 생산력 측정방법의 개발이 요구된다.

3.6 상관관계 분석 및 종합 토의

앞에서 살펴본 세균수와 활성의 상호관계를 확인하기 위하여 Spearman의 순위상관계수를 구하였다. 분석 결과 퇴적토의 깊이는 엽록소(ρ=−0.555, p=0.000), 배양세균수(ρ=−0.278, p=0.038), aminopeptidase에 의한 가수분해력(ρ=−0.597, p=0.000), 기질전환율(ρ=−0.610, p=0.000) 등과 음의 상관관계를 보였다. 수분함량이 깊이증가에 따라 감소하며 이들 요인과 유기물의 양이 수분함량과 양의 상관관계를 보이는 것 (한국해양연구소, 1999)을 고려할 때 깊이증가에 따른 세균분포와 활성의 변화는 수분함량의 변화에 원인이 있는 것으로 생각된다. 즉, 퇴적토 내의 유기물 농도가 증가하면 이에 따라 배양세균수가 증가하게 되고 결과적으로 세균활성이 증가하는 과정이 진행된 것으로 추측된다.

한편 펄갯벌인 정점 SD에서 총세균수는 aminopeptidase의 가수분해력(ρ=0.597, p=0.004), 세균생산력(ρ=0.706, p=0.000)등의 세균활성과 높은 상관관계를 보였으나 엽록소, paheopigment 등의 미소 일차생산자의 지표와는 별다른 상관관계를 보이지 않았다. 반면 모래갯벌인 정점 YC에서는 엽록소의 농도가 aminopeptidase의 가수분해력(ρ=0.826, p=0.000)과 높은 상관관계를 보였고 phaeopigment의 농도는 총세균수(ρ=0.622, p=0.003)와 높은 상관관계를 보였다. 즉, 세균의 현존량은 미소 일차생산자의 사체와, 세균의 활성은 일차생산자와 직접적인 관계를 보이는 것으로 나타났다. 이상의 결과를 정리해 보면 식생이 없는 모래갯벌인 정점 YC의 경우 세균의 활성은 미소 일차생산자에 의해 조절되는 반면 세균의 현존량은 미소 일차생산자의 사체에 의해 조절되는 생태계가 형성된 것으로 볼 수 있다. 반면 식생이 있는 펄갯벌인 정점 SD에서는 세균수와 활성이 직접적인 상관관계를 가지는 반면 미소 일차생산자와는 별다른 관계를 가지지 않는 생태계를 구성하는 것으로 나타났는데 이는 미소 일차생산자 이외의 유기물 공급원이 존재함을 시사한다. 외국의 갯벌에서 연구된 바에 의하면 *Spartina alterniflora*(Kostka 등, 2002) 혹은 *Zostera marina*(Isaksen과 Finster, 1996) 등과 같은 식생의 존재는 뿌리를 통해 주변 퇴적토에 유기물을 공급함으로써 유기물 분해 및 황산염환원력을 높이는 것으로

보고되었다. 정점 SD의 경우 배양세균수가 퇴적토 깊이에 따른 차이를 보이지 않으며 세균생산력도 정점 YC에 비해 깊이에 따른 차이가 적게 나타나는 등의 특성을 나타내는 것을 볼 때 식물의 뿌리를 통해 퇴적토 아래쪽으로 공급되는 유기물의 양이 상당할 것으로 추측된다. 정점 SD에서는 칠면초의 뿌리를 통해 공급되는 유기물이 세균군집에 미치는 미소 일차생산자의 영향을 약화시키는 원인으로 작용하였을 것으로 생각되지만 식생의 영향이 세균수와 활성의 수직분포에 미치는 영향에 대해서는 좀 더 많은 연구를 통해 규명되어야 한다. 한편, 상관계수의 계산에 포함되지는 않았지만 여차리의 모래갯벌에 펄성분이 덮이고 있는 것을 고려해 볼 때 펄성분의 증가에 따른 환경요인의 변화는 모래갯벌에 분포하는 세균군집의 수와 활성을 증가시키는 요인이 되는 것으로 생각된다(Deflaun과 Mayer, 1983; 李, 1998).

4. 요약 및 결론

강화도 남단의 모래갯벌과 펄갯벌에서 깊이에 따른 세균수의 변화 및 활성의 변화를 비교하였다. 조사지역의 세균수와 세포외 효소활성 및 세균생산력은 홍수림에 버금가는 높은 수준이었으며 깊이에 따른 차이를 보이지 않은 총세균수를 제외하면 계절에 따라 차이는 있지만 퇴적토의 깊이가 증가함에 따라 엽록소의 분포 및 배양세균수와 활성은 감소하는 경향을 보였다. 조사된 각 항목간의 상관관계 분석결과에 따르면 유기물의 분포가 깊이에 따른 세균수와 활성에 영향을 미친 것으로 추측된다. 한편 같은 갯벌이라도 펄갯벌과 모래갯벌은 조건이 전혀 다른 환경이라고 할 수 있는데 실제 미생물의 분포와 활성은 펄갯벌에서 모래갯벌에 비해 높은 값을 보였다. 또한 세균수와 활성을 조절하는 요인이 펄갯벌과 모래갯벌에서 다른 것으로 나타났는데, 이와 같은 차이는 퇴적토의 입도 외에도 식생의 존재 유무 등의 환경조건의 차이가 영향을 미친 것으로 추정된다.

감사의 글

이 연구는 한국해양연구원 기관고유과제(PE9974800, PE92300)의 지원으로 수행되었음을 밝힙니다. 현장연구와 분석에 도움을 준 박수진, 정성영, 조한윤님께 감사를 전합니다.

참고문헌

권개경, 조한윤, 이홍금, 대부도 갯벌에서의 종속영양세균수, 황산염환원세균 및 세포외효소활성의 수직분포, 해양연구 제 20권 pp. 73-80, 1998.

김상종, 홍순우, 이윤, 최성찬, 낙동강 하구 간석지에 존재하는 세균의 분포 및 생리적 활성도, 미생물학회지. 제 23권 pp. 215-220, 1985.

목진숙, 조혜연, 현정호. 강화도 남단 갯벌의 혐기성 유기물 분해능과 황산염 환원력 및 저서 동물이 이에 미치는 잠재적 영향. 한국해양학회지 바다, 제10권 1호 pp. 38-46, 2005.

백근식, 최지혁, 성치남, 순천만 갯벌 토양의 섬유소 분해능 및 체외효소 활성, 미생물학회지, 제 36권 pp. 130-135, 2000.

안순모, 강화도 갯벌 퇴적물의 산소요구량과 탈질소화의 계절 변화, 한국해양학회지 바다, 제10권 1호 pp. 47-55, 2005.

양은진, 최중기, 유만호, 조병철, 최동한, 강화도 펄 갯벌에서 저서성 원생동물 분포의 시간적

변이와 박테리아 및 미세 조류에 대한 포식압, 한국해양학회지 바다, 제10권 1호 pp. 19-30, 2005.

오승진, 문창호, 박미옥, 한국 서해 새만금 갯벌에서 저서미세조류의 생체량과 군집조성에 대한 HPLC 분석, 한국수산학회, 제 37권 3호 pp. 215-225, 2004.

우한준, 제종길, 강화 남부 갯벌의 퇴적환경 변화, Ocean and Polar Research, 제 24권, pp. 331-343. 2002.

유만호, 최중기, 강화도 장화리 갯벌에서 저서미세조류의 계절적 분포 및 일차 생산력, 한국해양학회지 바다, 제10권 1호 pp. 8-18, 2005.

이건형, 금강하구 퇴적토에서의 종속영양세균의 분포에 미치는 환경요인과 계절적 우점속에 관하여, 미생물학회지. 제 25권 pp. 137-143, 1987.

최강국, 이건형, 서천 연안 퇴적토에서 종속영양세균의 분포와 세포외 효소활성과의 관계, 미생물과 산업. 제 22권 pp. 119-126, 1996.

한국해양연구소. 갯벌의 효율적인 이용과 보존을 위한 연구 (1차년도). 한국해양연구소 보고서. BSPI97611-00-1058-3. p.312, 1998.

한국해양연구소. 갯벌의 효율적인 이용과 보존을 위한 연구. 한국해양연구소 보고서. BSPE 99748-00-1245-3. p.841, 1999.

해양수산부. 우리나라의 갯벌. 28pp, 1998.

현정호, 목진숙, 조혜연, 조병철, 최중기. 2004. 하계 강화도 갯벌의 혐기성 유기물 분해능 및 황산염 환원력, 한국습지학회지, 제6권 1호 pp. 117-132.

李正奎, 干潟の 創出に 關する 基礎的 硏究, 廣島大學 大學院 博士學位 論文. p. 105, 1998.

Alongi, D.M., Bacterial productivity and Microbial biomass in tropical mangrove sediments, Microb. Ecol. Vol. 15, pp. 59-79, 1988a.

Alongi, D.M., Microbial-meiofaunal inter-relationships in some tropical intertidal sediments, J. Mar. Res. Vol. 46, pp. 349-365, 1988b.

Alongi, D.M., Vertical profiles of bacterial abundance, productivity and growth rates in coastal sediments of the Great Barrier Reef laggon, Mar. Biol. Vol. 112, pp. 657-663, 1992.

APHA, AWWA, WPCF, Standard method in water and wastewater, 1985.

Biagini, G.A., Finlay, B.J., and Lloyd, D., Protozoan stimulation of anaerobic microbial activity: enhancement of the rate of terminal decomposition of organic matter, FEMS Microbiol. Ecol. Vol. 27, pp. 1-8, 1998.

Cammen, L.M. and Walker, J.A., The relationship between bacteria and micro-algae in the sediment of a Bay of Fundy mudflat, Estuar. Coast. Shelf Sci. Vol. 22, pp. 91-99, 1986.

Chr□st. R.J., "Microbial ectoenzymes in aquatic environments", Aquatic microbial ecology, Edited by Overbeck, J. and Chr□st R.J., Springer-Verlag, New York, pp. 47-78, 1990.

Deflaun, M.F. and Mayer L.M., Relationships between bacteria and grain surfaces in intertidal sediments, Limnol. Oceanogr. Vol. 28, pp. 873-881, 1983.

Epstein, S.S. and Rossel, J., Enumeration of sandy sediment bacteria; search for optimal protocol, Mar. Ecol. Prog. Ser.

Vol. 117, pp. 289-298, 1995.

Fischer, H. and Pusch, M., Use of [14C]leucine incorporation technique to measure bacterial production in river sediments and the epiphyton, Appl. Environ. Microbiol. Vol. 65, pp. 4411-4418, 1999.

Fry, J.C., "Determination of biomass." Methods in Aquatic Bacteriology, Edited by Austin, B., John Willey & Sons, Chichester, pp, 27-72 1988.

Gonz□llez, J.M., Sherr, E.B., and Sherr, B.F., Differential feeding by marine flagellates on growing versus starving, and on motile versus nonmotile, bac-terial prey, Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 102, pp. 257-267, 1993.

Graf, G., Winter inversion of biomass and activity profile in a marine sediment, Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 33, pp. 213-235, 1986.

Hoppe, H.G., "Chapter 48 Use of fluorogenic model substrates for Extra-cellular Ezyme Ativity(EEA) measure-ment of bacteria." Handbook of methods in Aquatic Microbial Ecology, Edited by Kemp, P.F., Sherr, B.F., Sherr, E.B., and Cole, J.J., Lewis Pub. Boca Raton, Florida, USA, pp. 423-431, 1993.

Isaksen, M.F. and Finster, K., Sulphate reduction in the root zone of the seagrass Zostera noltii on the intertidal flats of a coastal lagoon(Arcachon, France), Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 137, pp. 187-194, 1996.

Jφrgensen, N.O.G., Kroer, N., Coffin, R.B., Yang, X.-H., and Lee, C., Dissolved free amino acids, combined amino acids, and DNA as sources of carbon and nitrogen to marine bacteria, Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 98 pp. 135-148, 1993.

Kinner, N.E., Harvey, R.W., and Kazmierkiewicz-Tabaka, M., Effect of flagellates on free-living bacterial abundance in an organically contami-nated aquifer, FEMS Microbiol. Rev. Vol. 20, pp. 249-259, 1997.

Kirchman, D.L., "Chapter 58 Leucine incorporation as a measure of biomass production by heterotrophic bacteria." Handbook of methods in Aquatic Microbial Ecology, Edited by Kemp, P. F., Sherr, B. F., Sherr, E. B., and Cole, J. J., Lewis Pub. Boca Raton, Florida, USA, pp. 509-512, 1993.

Kostka, J.E., Roychoudhury, A., and Van Cappellen, P., Rates and controls of anaerobic microbial respiration across spatial and temporal gradients in saltmarsh sediment, Biogeochem. Vol. 60, pp. 49-76, 2002.

Kuwae, T. and Hosokawa, Y., Deter-mination of abundance and biovolume of bacteria insediments by dual staining with 4',6-diamidino-2-phenylindole and acridine orange: Relationship to disper-sion treatment and sediment charac-teristics, Appl. Environ. Microbiol. Vol. 65, pp. 3407-3412, 1999.

Lindahl, V. and Bakken, L.R., Evaluation of methods for extraction of bacteria from soil, FEMS Microbiol. Ecol. Vol. 16, pp. 135-142, 1995.

Mayer, M.M., Extracellular proteolytic

enzyme activity in sediments of an intertidal mudflat, Limnol. Oceanogr. Vol. 34, pp. 973-981, 1989.

Meyer-Reil, L.-A. and K□ster, M., Microbial life in pelagic sediments: the impact of environmental parameters on enzymatic degradation of organic material, Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 8, pp. 65-72, 1992.

Mitsch, R.C. and Gosselink. J.G., Wetlands. 2nd. ed. Van Nostrand Reinhold, 1993.

Montagna, P.A. and Yoon, W.B., The effect of freshwater inflow on meiofaunal consumption of sediment bacteria and microphytobenthos in San Antonio Bay, Texas, USA, Estuar. Coast. Shelf Sci. Vol. 33, pp. 529-547, 1991.

Poremba, K., Hydrolytic enzyme activity in deep-sea sediments, FEMS Microbiol. Ecol. Vol. 16, pp. 213-222, 1995.

Rheinheimer, G., "Regional and seasonal distribution of saprophytic and coliform bacteria", Microbial ecology of a brackish water environment, Edited by Rheinheimer, G., Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. pp. 121-137, 1977.

Rath, J., Schiller, C., and Herndl, G.J., Ectoenzymatic activity and bacterial dynamics along a trophic gradient in the Caribbean Sea, Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 102, pp. 89-96, 1993.

Tso, S.F. and Taghon, G.L., Enumeration of protozoa and bacteria in muddy sediment, Microb. Ecol. Vol. 16, pp. 144-148, 1995.

van Duyl, F.C. and Kop, A.J., Seasonal patterns of bacterial production and biomass in intertidal seiments at the western Dutch Wadden Sea, Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 59, pp. 249-261, 1990.

Weinbauer, M.G., Beckmann, C., and Höfle, M.G., Utility of green fluorescent nucleic acid dyes and aluminum oxide membrane filters for rapid epi-fluorescence enumeration of soil and sediment bacteria, Appl. Environ. Microbiol. Vol. 64, pp. 5000-5003, 1998.

Wellsbury, P., Herbert, R.A., and Parkes, R.J., Incorporation of [methyl-3H] thymidine by obligate and facultative anaerobic bacteria when grown under defined culture conditions, FEMS Microbiol. Ecol. Vol. 12, pp. 87-95, 1993.

Wellsbury, P., Herbert, R.A., and Parkes, R.J., Bacterial activity and production in near-surface estuarine and freshwater sediments, FEMS Microbiol. Ecol. Vol. 19, pp. 203-214, 1996.

Wikner, J., Rassoulzadegan, F., and Hagström, Å., Periodic bacteriovore activity balances bacterial growth in the marine environment, Limnol. Oeanogr. Vol. 35, pp. 313-324, 1990.