

팔당호 플랑크톤 군집의 탄소생물량 동태

노 성 유 · 한 명 수^{1,*}

(한양대학교 분자생명환경과학과, ¹한양대학교 생명과학과)

Carbon Dynamics of Plankton Communities in Paldang Reservoir. Noh, Seong-You and Myung-Soo Han^{1,*} (Department of Molecular and Environmental Bioscience Hanyang University, Seoul 133-791, Korea; ¹Department of Life Science, Hanyang University, Seoul 133-791, Korea)

In an effort to identify structure and function of microbial loop in Paldang reservoir, we monitored environmental and biological factors at Kyungan stream (station K), Paldang dam (station P) and the confluence of North and South Han River (station M) from March to December, 2005. DOC concentration was higher in March to May and November than the others. Nutrient concentration in station K detected relatively higher than that of two stations. Both of phosphate and silicate gradually increased at all stations until September, after then decreased. The highest Chl-*a* concentration was observed at all stations in April, and November. The carbon biomass of bacteria and HNF were relatively higher in March, May and August than the others, whereas that of the ciliate showed no significant difference in monthly fluctuation. Nevertheless, the significant relationships revealed between ciliate ($P < 0.001$) and HNF ($P < 0.05$) and bacterial density. *Tintinnopsis cratera*, *Didinium* sp., *Vorticella* sp., *Paramecium* sp. and *Strombidium* sp. were dominant species in ciliate community. The dominant species of phytoplankton were *Stephanodiscus hantzschii* and *Cyclotella meneghiniana* at almost stations in Spring, Summer and Autumn. However, *Aulacoseira granulata* accounted for >95% of phytoplankton biomass at station P and M in Autumn. The carbon biomass of zooplankton was highest at station P and M in June, and relatively higher biomass observed at all stations in August, October and November. *Diaphanosoma brachyurum* and *Bosmina longirostris* were dominant in stations P and M of June and in all stations of October and November, respectively. The maximum growth (*A. granulata*: 0.17 d^{-1} , *S. hantzschii*: 0.14 d^{-1}) and grazing rate (*A. granulata*: $1.93 \text{ preys d}^{-1}$, *S. hantzschii*: $1.63 \text{ preys d}^{-1}$) of *Bosmina longirostris* revealed in algal preys as *Aulacoseira granulata* and *Stephanodiscus hantzschii*. In conclusion, these results suggest that bacteria and phytoplankton can play the most crucial source as prey within microbial food chain in Spring and Summer and grazing food chain in Autumn, respectively.

Key words : Paldang reservoir, environmental factor, plankton communities, microbial loop

* Corresponding author: Tel: 02) 2220-0956, Fax: 02) 2296-1741, E-mail: hanms@hanyang.ac.kr

서론

부유생물의 에너지 흐름은 1980년 이전까지는 고전적인 먹이연쇄망의 개념으로 식물플랑크톤이 생산한 에너지가 소비자인 동물플랑크톤에게 전달되고, 이들은 다시 다음단계인 소형어류 및 대형어류에게 전달되는 먹이사슬로 일명 grazing food chain의 개념으로 부유생물의 중요성이 강조 되어 왔으나, 1980년대 초반 Azam *et al.* (1983)에 의해 보고된 신 개념의 미소생물환(Microbial loop)은 에너지 흐름의 해석을 새롭게 정립하는 계기가 되었다. 미소생물환은 수서생태계 내 용존유기탄소(dissolved organic carbon: DOC)를 근간으로 이 물질은 종속성 박테리아에 의해 이용되고, 이는 원생동물(미세편모조류(Heterotrophic nanoflagellates: HNF), 섬모충), 동물플랑크톤에 섭식되는(Sheldon *et al.*, 1986; Carrick *et al.*, 1992; Hwang, 1995) 등 생물 영양단계들 간의 직·간접적인 영양물질 순환의 경로가 존재한다.

수서 생물은 외부 환경에 의해 생장이 조절되는 피동적 측면과 아울러 생물이 환경에 적응하는 능동적 측면을 함께 지니고 있다. 따라서 수생태계의 효율적인 관리와 보전을 위해서는 생태계 내의 생물학적 영양단계의 흐름, 즉 수중먹이망의 기초단계를 점유하고 있는 생물(박테리아, 식물플랑크톤, 원생동물 그리고 동물플랑크톤)들의 구조와 기능의 파악과 함께 수서환경 변화와 연계된 이해가 필요하다. 이 같은 Microbial loop에 근거하여 수서 생태계 내 에너지 흐름과 물질순환의 재해석을 위해 국외에서는 1980~1990년대에 수서생태계의 microbial loop에 관한 많은 연구가 이루어졌으며(Sherr and Sherr, 1988; Bloem and Bar, 1989; Weisse *et al.*, 1990; Pirjo *et al.*, 1994; Hwang and Heath, 1997), 현재도 많은 연구가 이루어지고 있다(Ventelä *et al.*, 2002; Søreide *et al.*, 2006). 국내의 경우 해수역에서는 Microbial loop에 관한 연구가 비교적 많이 연구되어 왔으나(Cho *et al.*, 2000; Choi *et al.*, 2002; 양 등, 2005; 김 등 2007), 담수역인 저수지, 호수에서는 동·식물플랑크톤의 지리적·계절적 분포에 관한 연구에 머물러 있으며(한 등, 1995; 한 등, 1999; Hong *et al.*, 2002; 김 등, 2003; 정 등, 2003; 정 등, 2004; Kim *et al.*, 2005), Microbial loop의 탄소 흐름에 대한 연구는 매우 미흡한 실정이다(Kim and Hwang, 2004; 손 등, 2006; 엄과 황, 2006).

본 연구는 하천과 호수의 특성을 동시에 지닌 생태학적으로 특이한 환경을 나타내는 팔당호 생태계에서의 미세먹이망 구성원의 군집 동태와 먹이사슬을 통한 탄소의

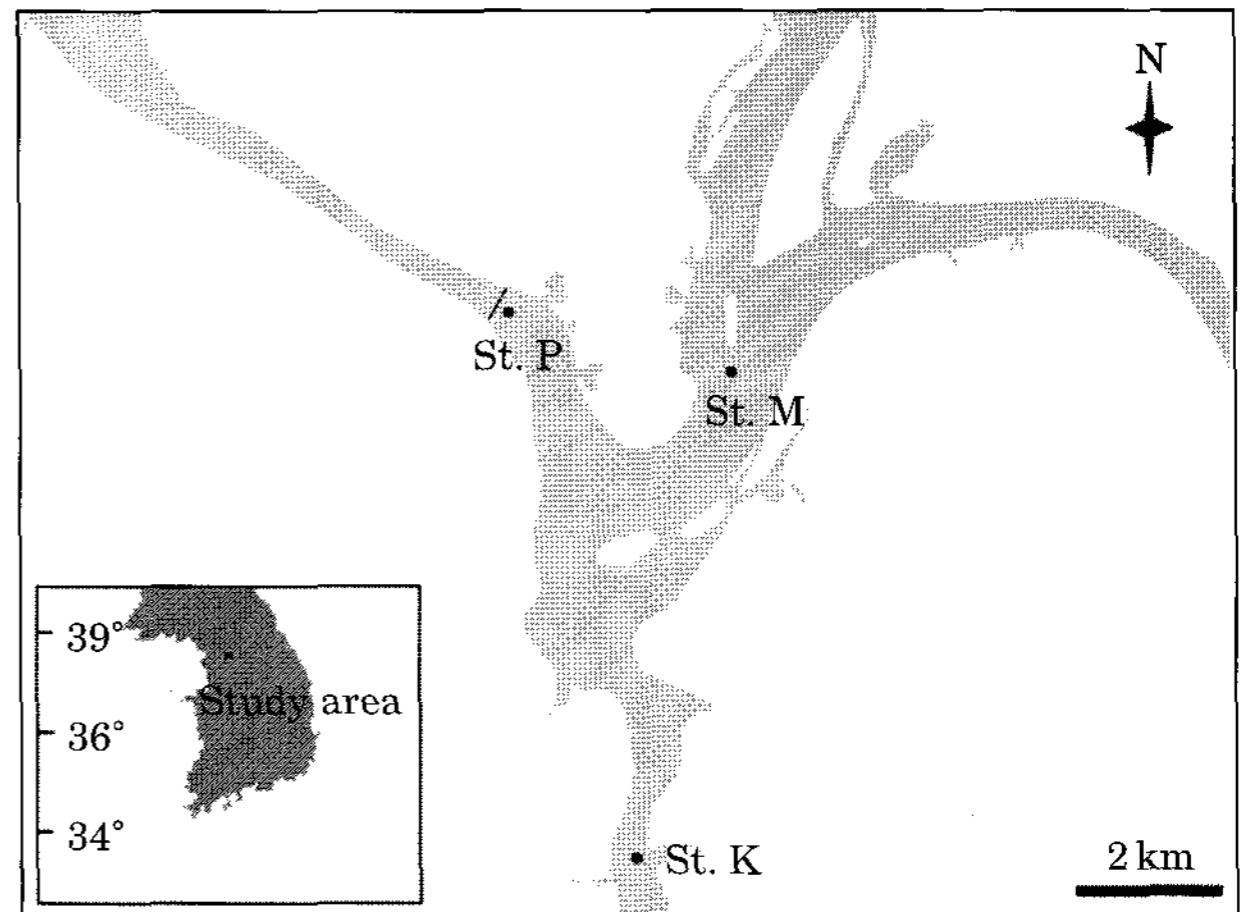


Fig. 1. The map of sampling stations in the Paldang reservoir (St. K: Kyungan stream, St. P: Paldang dam and St. M: the confluence of north and south Han river).

에너지 흐름의 경로를 파악하고자 팔당댐과 그 주변정점(경안천, 남·북한강 합류부)에서 환경요인을 바탕으로 박테리아, 식물플랑크톤, HNF, 섬모충플랑크톤 그리고 동물플랑크톤에 이르는 탄소량의 변화를 조사하고, 우점종을 중심으로 이들 간의 섭식관계를 규명하고자 하였다.

재료 및 방법

1. 물리·화학적 환경요인

본 조사 정점은 팔당호에 영향을 미치는 하천으로서, 경안천(정점 K), 남·북한강 합류부(정점 M) 그리고 팔당댐(정점 P)의 3개 정점을 선정하였다(Fig. 1). 조사는 2005년 3월부터 2005년 12월까지 매월 1회씩 실시하였다.

시료의 채집은 각 수역의 표층수(수심 0.5 m)를 5 L Van-Dorn 채수기를 이용하여 채수하였다. 동시에 현장에서 용존산소, pH, 전기전도도는 T-S meter (U-10, Horriba)로, 투명도는 Secchi disc (직경 30 cm)를 이용하여 각각 측정하였다. 채수한 시료는 냉암소 상태로 운반하였으며, DOC와 영양염류의 분석을 위한 시료는 냉동보관했다. 측정 전에 암상태에서 해동해 TOC analyzer (Shimatzu 5000A, Japan)로 DOC를 측정하였고, 영양염류(암모니아, 질산염, 아질산염, 인산염, 규산염)는 영양염류 분석기 (ALPKEM, U.S.A.)를 이용하여 APHA (1995)의 방법에 따라 분석하였다. Chlorophyll *a*는 현장에서 즉시 GF/F 여과지로 여과하여 냉암소상태로 실험실로 옮긴

후, 90% 아세톤으로 냉암소에서 24시간 추출 후 UV-VIS Spectrophotometer (HEWLETT PACKARD, Germany)로 분석하였다. 강수량은 국가 수자원관리 종합시스템에 게재된 운영정보의 자료를 참고하였다.

2. 미세먹이망 구성원의 탄소량 분석

박테리아 시료는 300 mL 폴리에틸렌병에 채수 후, glutaraldehyde 용액으로(최종농도 1%) 고정하였으며, 0.2 μm membrane filter (Millipore, Ireland)로 여과하여 DAPI (4',6-diamidino-2-phenylindole) 염색법을 이용하여 형광현미경 (BX51, OLYMPUS, Japan) 1,000배 하에서 계수하였다 (Porter and Feig, 1980). 박테리아 탄소량은 Laws *et al.* (1984), Lees and Fuhrman (1987), Nagata (1988), Simon and Azam (1989), Wylie and Currie (1991)로부터 얻어진 값의 평균값인 13.2 fgC bacterium⁻¹을 전환계수로 하여 계산하였다.

편모조류는 100 mL 폴리에틸렌병에 채수 후, glutaraldehyde 용액으로(최종농도 0.5%) 고정하였으며, 1.2 μm membrane filter (Millipore, Ireland)로 여과 후 Primulin (Caron, 1983)으로 염색하여 형광현미경 (BX51, OLYMPUS, Japan) 1,000배 하에서 계수하였다. 편모조류의 탄소량 환산을 위해 100 cells 이상의 평균 체적을 구한 후, 전환계수(183 fgC μm^{-3})를 이용하여 탄소량을 환산하였다 (Caron *et al.*, 1995).

식물플랑크톤은 300 mL 폴리에틸렌병에 채수 후, glutaraldehyde 용액으로(최종농도 2%) 고정하였다. 시료는 72시간 이상 침강시킨 후, 균일하게 혼합하여 Sedgwick-Rafter Counting Chamber를 이용하여 광학현미경 (Axioplan, Zeiss, Germany) 200배 하에서 군체 또는 세포수를 계수하였으며, 400배 하에서 동정하였다. 식물플랑크톤 탄소량 분석을 위해서는 여러 동일종에 대한 평균 체적을 구한 후 Wetzal and Likens (1991)의 방법에 의해 탄소량을 환산하였다.

섬모충플랑크톤은 300 mL 폴리에틸렌병에 채수하여 4%의 Bouin's solution (Skibbe, 1994)으로 고정 후 QPS (quantitative protargol stain)방법을 이용하여 계수 및 동정하였다 (Montagnes and Lynn, 1987). 동정 및 계수는 광학현미경 (Axioplan, Zeiss, Germany) 200배, 400배 하에서 실시하였다. 섬모충플랑크톤의 탄소량 분석을 위하여 각 종의 평균 체적 ($V = \mu\text{m}^3$)을 계산하였고, 탄소량은 Weisse (1991)의 탄소환산계수(110 fgC μm^{-3})를 이용하여 각각의 세포 당 탄소량을 계산하였다.

동물플랑크톤은 직경 30 cm, 망목 80 μm 인 동물플랑크

톤 네트로 5 m 수평 예인하였으며, 최종농도 4%의 중성 포르말데하이드 (formaldehyde)용액으로 고정하였다. 동물플랑크톤은 해부현미경 (Axioplan, Zeiss, Germany) 100배 하에서 윤충류, 요각류, 지각류로 구분하여 동정 및 계수하였다. 동물플랑크톤의 탄소량은 출현종에 대한 가로, 세로 및 길이를 측정 후 평균값을 이용하였다. 윤충류 체적은 Downing and Rigler (1984)가 제시한 식에 따라 계산하였고, 동물플랑크톤의 비중을 1.025로 가정하여 습중량을 계산하였다. 다시 습중량의 10%를 건중량으로 계산하였다 (Pace and Orcutt jr, 1981). 예외적으로 *Asplanchna*는 몸체가 매우 약해서 약간의 충격에도 쉽게 파괴되고 다른 종에 비해 수분함량이 많기 때문에 건중량은 습중량의 4%로 하였다 (Dumont *et al.*, 1975). 지각류와 요각류의 건중량은 Length-Dry weight 관계식을 사용하였으며 (Culver *et al.*, 1985), 동물플랑크톤 건중량의 48%를 탄소량으로 고려하여 계산하였다 (Anderson and Hessen, 1991).

3. 통계분석

통계분석으로는 각 정점별 생물요인간의 유의성을 파악하고자 선형 회귀분석 (Linear regression)을 실시하였다. 통계적 유의성은 $P < 0.05$ 을 기준으로 하였다 (SPSS v10.0).

4. 먹이생물과 동물플랑크톤의 분리 및 배양

현장조사에서 가을철 10월과 11월에 높게 우점한 동물플랑크톤 *Bosmina longirostris*가 어떠한 식물플랑크톤을 먹이로 선호 하는지를 알아보기 위하여 *B. longirostris*를 대상으로 성장률과 섭식율을 분석하였다. 식물플랑크톤은 *B. longirostris*가 나타난 시기에 우점한 *Aulacoseira granulata*, *Stephanodiscus hantzschii*, *Cyclotella meneghiniana* 그리고 *Asterionella formosa*의 4종을 선정하였다.

먹이생물의 분리 및 배양을 위하여 11월 팔당댐 (정점 P)에서 채수한 후 독립현미경 (Axioplan, Zeiss, Germany) 하에서 Pasteur micropipette를 이용하여 분리 및 배양하였다. 배양은 DM 배지 (Beakes *et al.*, 1988)를 사용하였으며, 20°C, 40~48 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 12L : 12D cycle 조건 하에서 배양하였다.

동물플랑크톤은 직경 30 cm, 망목 80 μm 의 동물플랑크톤 네트를 이용하여 수평 예인하여 채집한 후, 동물플랑크톤을 안정화시키기 위하여 3일 동안 현장과 동일한 조

건하에서 유지하였다. 안정화된 동물플랑크톤은 해부현미경 (SZX21, OLYMPUS, Japan) 하에서 Pasteur micropipette를 이용하여 *Bosmina longirostris*만을 분리하였다. 먹이생물은 시판중인 Chlorella™ (Aquanet)를 공급해 주었고, 20°C, 40~48 μmol m⁻² s⁻¹, 12L:12D cycle의 조건 하에서 배양, 유지하였다.

5. 동물플랑크톤의 성장률과 섭식율

*Bosmina longirostris*의 식물플랑크톤 선호도를 알아보기 위하여 4종의 식물플랑크톤을 제공하였다 (1 × 10⁵ cells mL⁻¹). 대수성장기의 식물플랑크톤들을 2,000 rpm

으로 5분 동안 원심 분리하여 배지를 제거하였고, 6 Tissue culture plate에 9 mL의 현장수의 여과 멸균액을 주입한 후 1 × 10⁵ cells mL⁻¹의 농도의 식물플랑크톤을 접종하였다. 동물플랑크톤은 각 2 ind. mL⁻¹의 농도로 접종하였고, 실험 2일 전부터 식물플랑크톤을 제공하지 않았다. 실험은 20°C, 40~48 μmol m⁻² s⁻¹, 12L:12D cycle의 조건하에서 실험하였다. 모든 실험은 3배수로 수행하였으며, 식물플랑크톤의 개체수 변화를 관찰하기 위하여 24시간 간격으로 0.5 mL씩 시수를 취하여 glutaraldehyde 용액으로 고정하였다. 동물플랑크톤의 개체수는 culture plate 하에서 직접 계수하였으며, 식물플랑크톤의 개체수

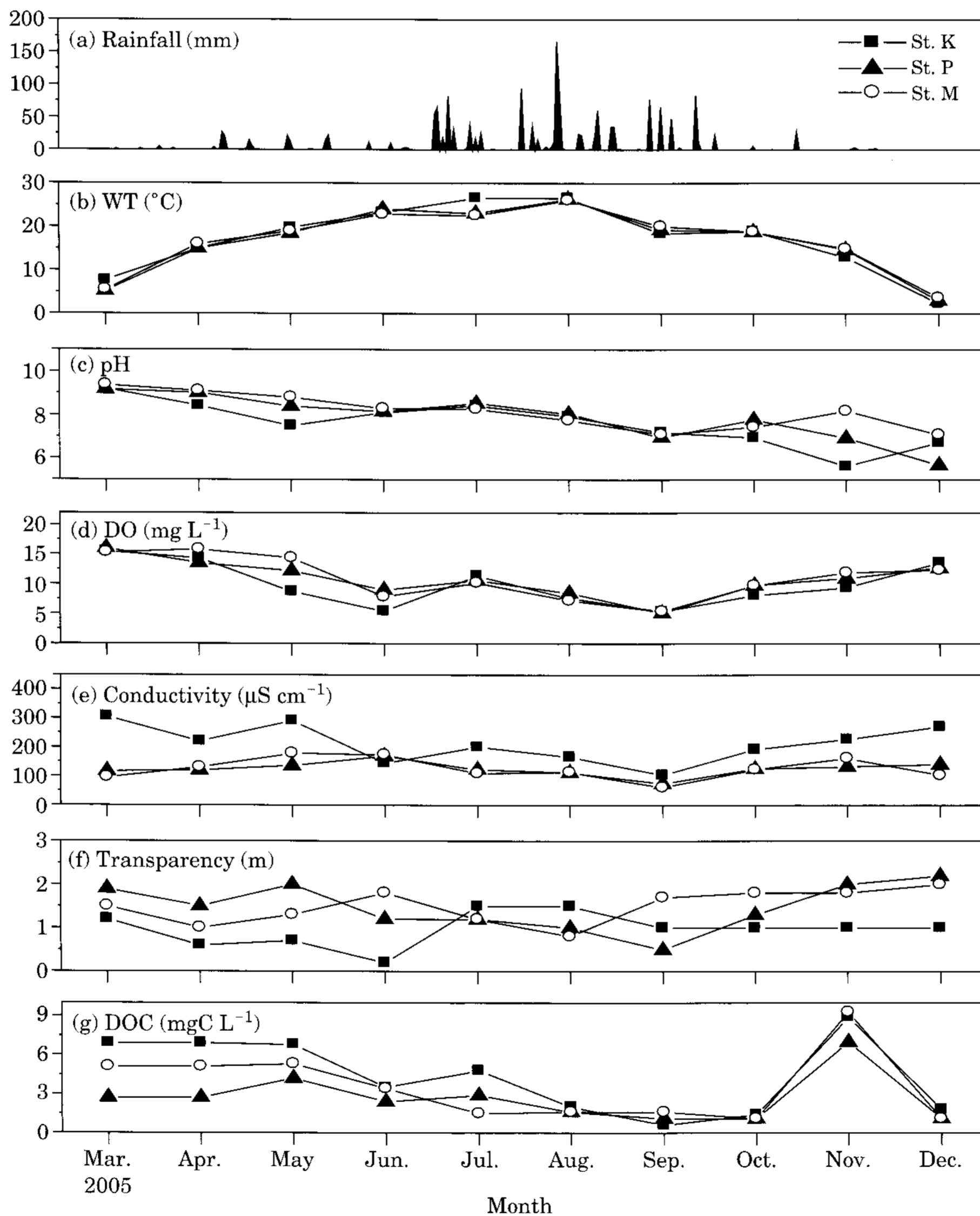


Fig. 2. Monthly fluctuation of (a) rain fall, (b) water temperature, (c) pH, (d) DO, (e) conductivity, (f) transparency and (g) DOC in Paldang reservoir from March to December 2005.

는 Sedgwick-Rafter Counting Chamber를 이용하여 광학현미경 (Axioplan, Zeiss, Germany) 200배 하에서 계수하였다.

식물플랑크톤에 따른 동물플랑크톤의 성장, 섭식률을 산출하였다 (Frost, 1972; Heinbokel, 1978).

순간성장률 (specific growth rate μ ; d^{-1})

$$\mu = (\ln g_t - \ln g_0) / t$$

(g_0 는 동물플랑크톤의 초기 개체수, g_t 는 t 시간 후의 동물플랑크톤의 개체수)

섭식률 (Ingestion rate I : preys zooplankton $^{-1} d^{-1}$)

$$I = p \times C \times 24$$

(p 는 preys의 평균 개체수, C 는 제거율)

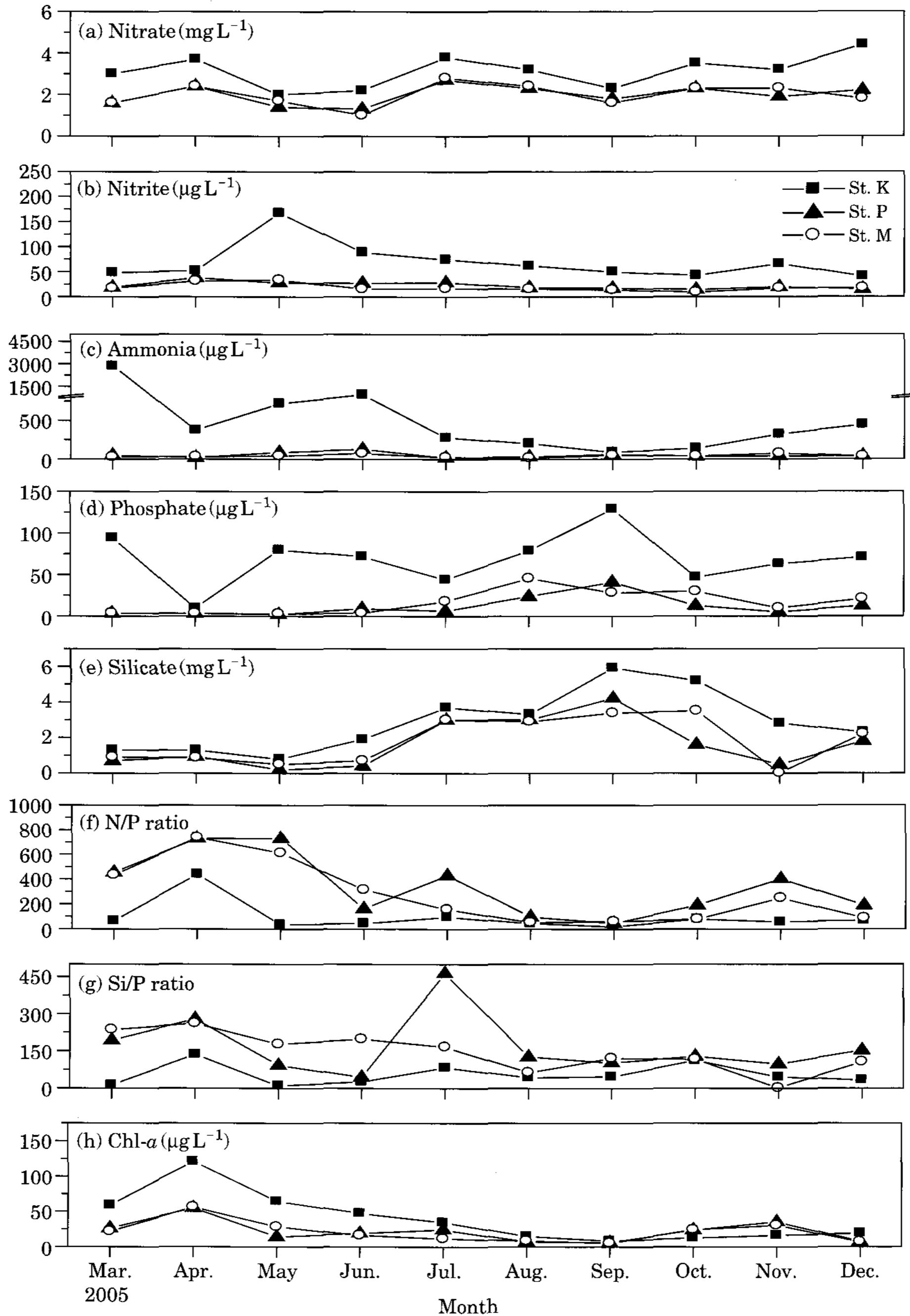


Fig. 3. Monthly fluctuation of environmental factors ((a) Nitrate, (b) Nitrite, (c) Ammonia, (d) Phosphate and (e) Silicate), (f) N/P ratio, (g) Si/P ratio and (h) chlorophyll a in Paldang reservoir from March to December 2005.

결 과

1. 물리·화학적 환경요인의 변화

조사기간 동안 누적 강우량은 1490.5 mm로 기록되었고, 6월과 9월 사이에 전체의 84% 이상으로 집중강우현상을 보였다(Fig. 2a). 수온은 각 정점간의 차이는 보이지 않았고, 12월에 3°C로 가장 낮게 7월과 8월에 26°C로 높게 관찰되었다(Fig. 2b). pH는 조사기간 중 봄철(3월~5월)에 높게 관찰되었으나, 그 이후 점차적으로 감소했다(Fig. 2c). 용존산소(DO)는 저수온기(3월, 12월)에 높게 관찰된 반면, 고수온기(6월~9월)에는 낮게 관찰되었다(Fig. 2d). 전기전도도는 6월을 제외하면 경안천(정점 K)이 다른 2개 정점보다 조사기간 동안 항상 높게 관찰되었고, 팔당댐(정점 P)과 남·북한강 합류부(정점 M)에서는 계절적인 변화가 거의 관찰되지 않았다(Fig. 2e). 투명도는 조사기간 동안 3정점 모두 2m 이하로 낮게 관찰되었고, 동계가 하계보다 높게 나타났다(Fig. 2f). 용존유기탄소(DOC)는 3월~5월 상대적으로 높은 값을 보였으며, 11월에는 최고치(정점 K: 8.9 mgC L⁻¹, 정점 P: 7.0 mgC L⁻¹, 정점 M: 9.3 mgC L⁻¹)를 기록했고, 그 전(9월, 10월)과 그 후(12월)에 각각 낮게 나타났다. 특히, 정점 P에서는 조사기간 동안 11월을 제외하고 낮은 값을 보였다(Fig. 2g).

영양염류에 관한 각각의 농도와 그 비(ratio)는 Fig. 3a~g에 나타내었다. 용존무기질소(질산염, 아질산염, 암모니아)는 정점 K에서 다른 2개 정점보다 높게 관찰되었고, 특히, 3월~6월에 관찰된 암모니아의 농도는 다른 2개 정점보다 10배 이상 높았다. 정점 K를 제외하면, 다른 2개 정점에서 용존무기질소의 계절적 변동은 뚜렷하게 관찰되지 않았고, 그 농도 또한 상대적으로 낮게 나타났다(Fig. 3a, 3b and 3c). 조사기간 동안 인산염은 정점 K에서 다른 2개 정점보다 상대적으로 높고 큰 폭으로 변동했으며, 다른 2개 정점은 집중강우기인 6월~10월 사이에서만 증가하였다(Fig. 3d). 규산염 또한 정점 K에서 높았고, 집중강우기인 6월~10월에는 3개 정점에서 증가하는 패턴을 보였다(Fig. 3e). 영양염류의 비는 각 정점의 일부 기간을 제외하면, Red-field ratio(N/P=16, Si/P=16)보다 극히 높게 관찰되었다. N/P 비는 암모니아가 높게 관찰된 3월~5월 사이에 높게 나타났고, Si/P 비는 7월 정점 P에서 가장 높았다(Fig. 3f and 3g).

Chl-a 농도는 N/P 비와 Si/P 비가 높은 3월과 5월에 3개 정점에서 높게 관찰되었다. Chl-a는 4월 정점 K에서

121.2 μg L⁻¹로 최고치를 나타낸 후 감소했다. 특히, 9월에 3개 정점에서 10 μg L⁻¹ 이하로 가장 낮은 값을 보였다(Fig. 3h).

2. 미세먹이망 구성원의 생물량 및 우점종 변화

박테리아의 탄소량은 정점간의 차이가 뚜렷하지 않았고, 계절적 증감의 패턴 또한 유사하게 나타났다(Fig. 4). 종속영양성 편모조류(HNF)는 각 정점에서 3월, 5월 그리고 8월에 높게 관찰되었고, 정점 K의 8월을 제외하면, 박테리아의 증감패턴과 유사한 경향을 보였다(Fig. 4). 그러나 박테리아와 HNF간의 회귀분석 결과에 의하면, 두 인자 간의 관계는 통계학으로는 유의했으나(P<0.05), 상관계수는 낮게 나타났다(r=0.14)(Fig. 5).

섬모충플랑크톤은 *Tintinnopsis cratera*가 3월 모든 정점에서 전체 출현의 60~89%를 보였고, 4월에도 정점 P와 정점 M에서 50% 이상을 나타내었다(Table 1). 5월 정점 K에서는 박테리아를 선택적으로 섭식하는 *Didinium*

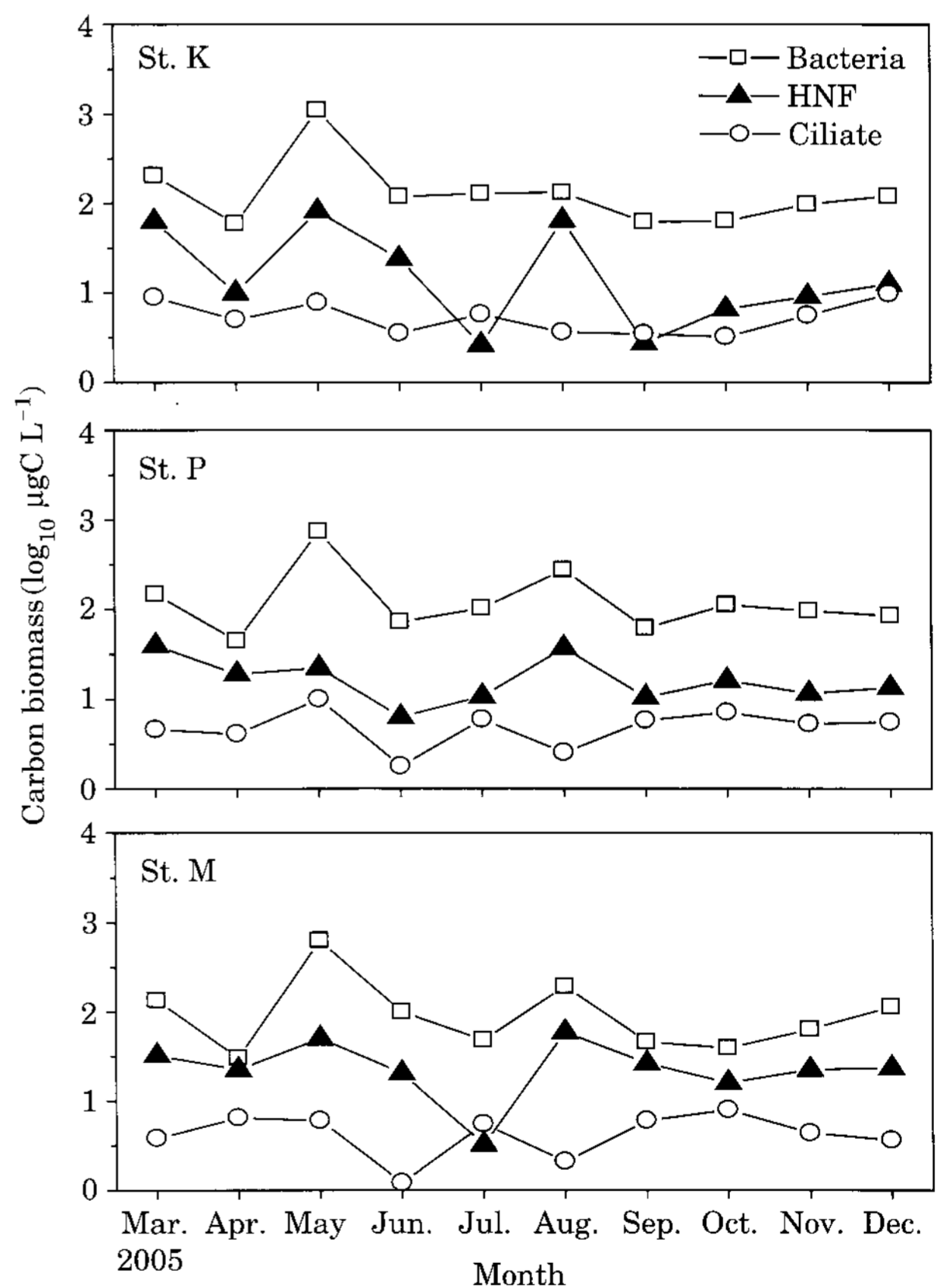


Fig. 4. Fluctuation in carbon biomass of bacteria, HNF and ciliate in Paldang reservoir from March to December 2005.

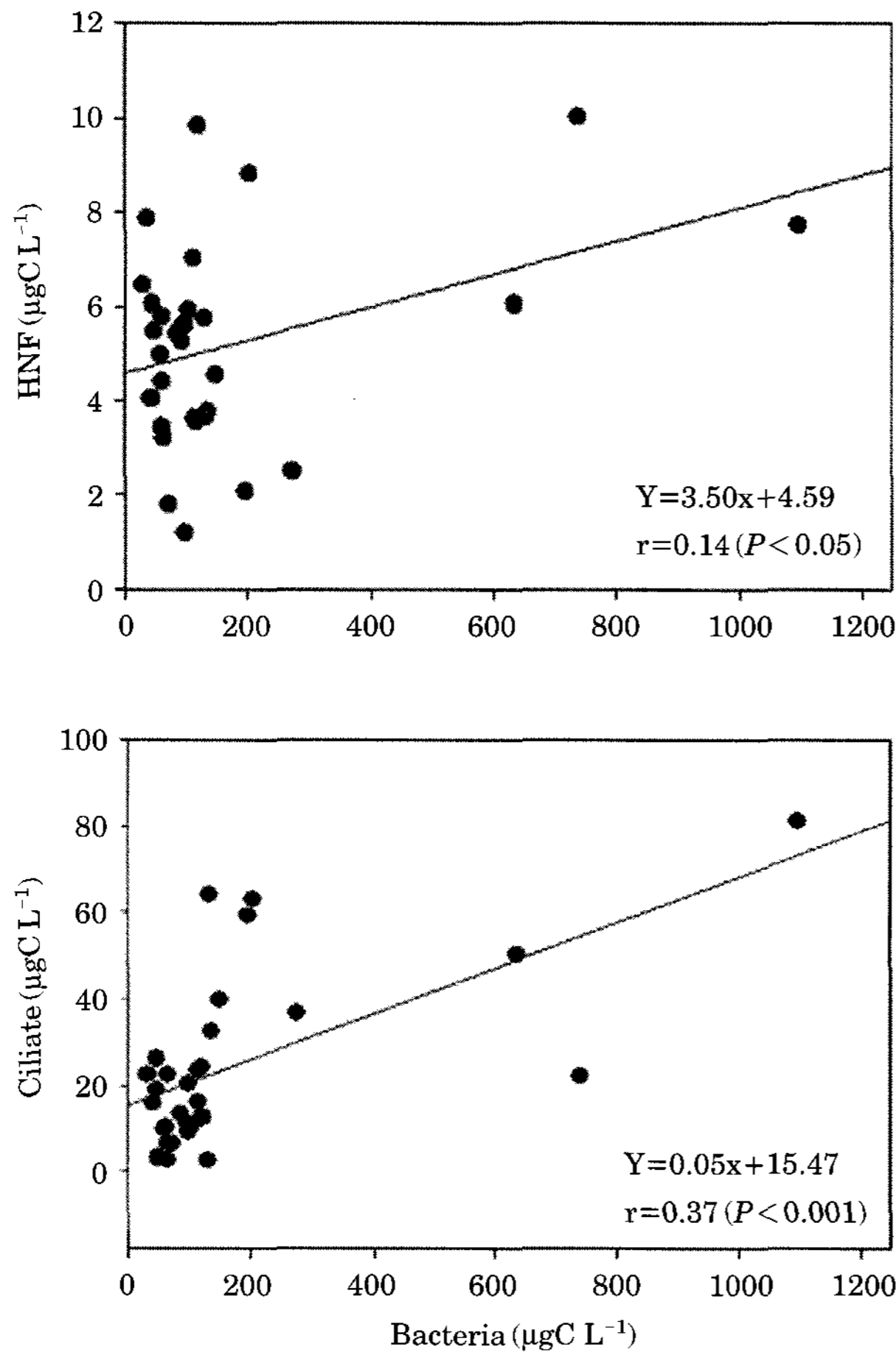


Fig. 5. Relationship between bacteria-HNF and bacteria-ciliate carbon biomass in Paldang reservoir.

sp.(20%)와 함께 *T. cratera* (40%), *Vorticella* sp. (31%)가 높게 출현했고, 같은 시기 정점 P와 정점 M에서는 *Vorticella* sp. (33~36%)가 단독으로 우점했다 (Table 1). 고수온기인 8월에는 모든 정점에서 *T. cratera* (64~93%)가 높게 나타났으며, 이와 함께 정점 K에서는 *Paramecium* sp. (24%)가, 정점 P에서는 *Strombidium* sp. (20%)가 각각 우점했다 (Table 1). 겨울철 12월에는 정점 K에서 *Paramecium* sp.가 63%로 우점하였으나, 정점 P와 정점 M에서는 *T. cratera*가 60% 이상의 높은 우점도를 보였다 (Table 1). 이와 같이 섬모충플랑크톤은 고수온인 여름철에 높게 출현하였으나, 수온이 점차적으로 하강하는 가을철에는 우점종이 나타나지 않았다. 섬모충플랑크톤의 탄소량은 여름철을 제외하면, 3개 정점에서 계절적 증감패턴이 관찰되지 않았으나, 박테리아와 섬모충플랑크톤 간의 통계학적 분석으로는 박테리아 탄소량의 변화와 유사한 패턴을 나타내었고 ($P < 0.001$), 이 두 인자 간의 상관관계 ($r = 0.37$)가 HNF와 박테리아의 상관관계 ($r =$

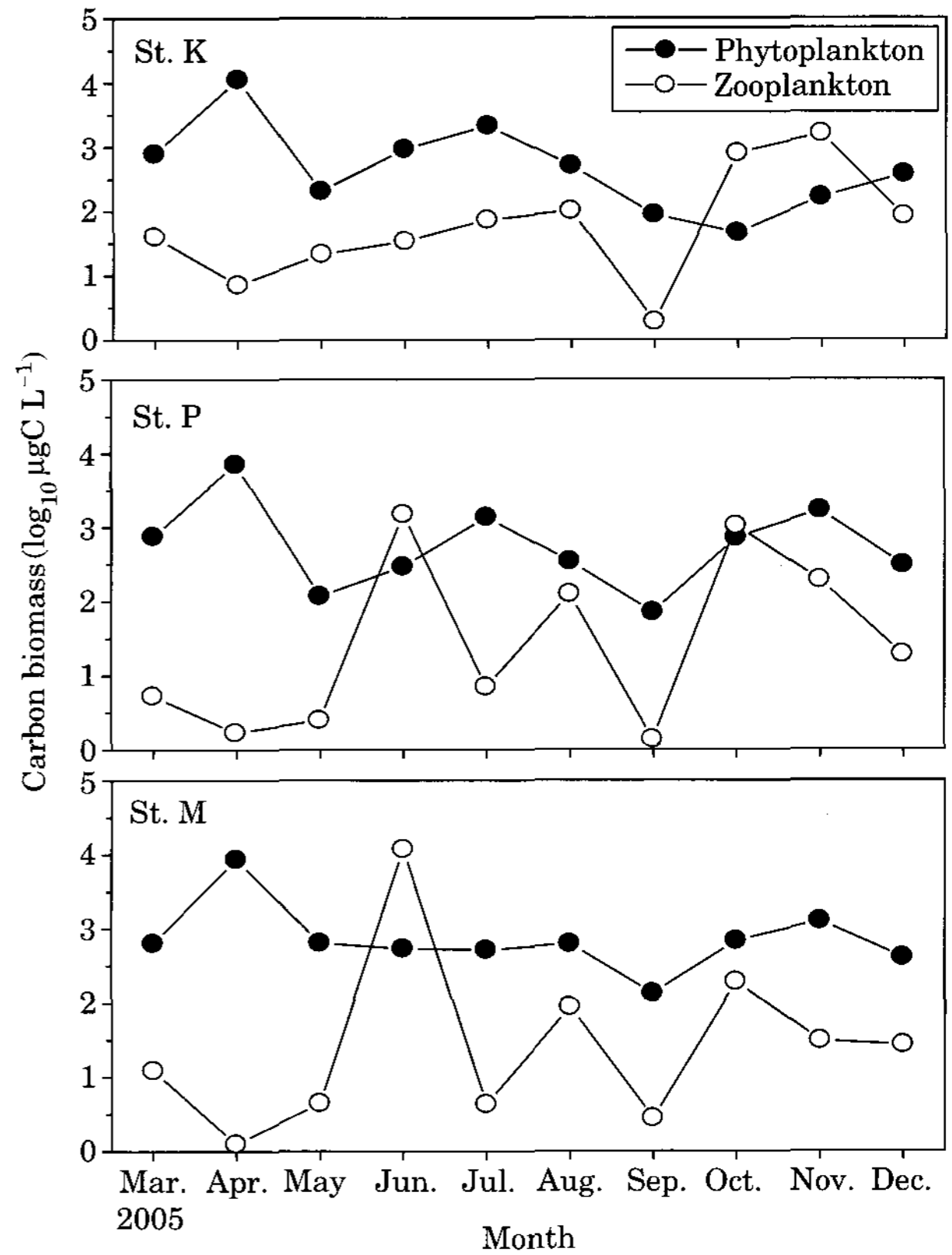


Fig. 6. Fluctuation in carbon biomass of phytoplankton and zooplankton in Paldang reservoir from March to December 2005.

0.14)보다 더 높게 나타났다 (Fig. 5).

조사 기간 중 식물플랑크톤 탄소량은 봄철인 4월에 *Cyclotella meneghiniana*와 *Synedra acus*의 춘계 녹조 (spring bloom)현상의 영향으로 3개 정점에서 높게 기록되었다 (Fig. 6 and Table 1). 식물플랑크톤은 저수온 시기의 3월에 3개 정점에서 *Stephanodiscus hantzschii*가 50% 이상으로 우점했고, 다음으로 7월에 정점 K와 정점 P에서 *Cyclotella meneghiniana*가 각각 높게 출현했다 (Table 1). 가을철인 10월과 11월에는 정점 P와 정점 M에서 *Aulacoseira granulata*가 95% 이상으로 높게 우점하였고, 정점 K에서는 정점 P와 정점 M과는 달리 *S. hantzschii*와 *C. meneghiniana*가 19%의 출현 양상을 보였다 (Table 1).

동물플랑크톤 탄소량은 6월에 정점 P와 정점 M에서 각각 $1.5 \times 10^3 \mu\text{gC L}^{-1}$, $1.1 \times 10^4 \mu\text{gC L}^{-1}$ 로 가장 높은 값을 보였으며 (Fig. 6), 그 중 *Diaphanosoma brachyurum*가 각각 65%, 96%로 우점을 하였고, 정점 P에서는 *Daphnia galeata*도 31%를 나타내었다 (Table 1). 동물플

Table 1. Dominant species (over 20% of total carbon contents in each month and over 5% of total carbon contents in year) of phytoplankton, ciliate and zooplankton in station K, P and M of Paldang reservoir.

Month	Station K				Station P				Station M			
	Phytoplankton	Ciliate	Zooplankton	Phytoplankton	Ciliate	Zooplankton	Phytoplankton	Ciliate	Zooplankton	Phytoplankton	Ciliate	Zooplankton
Mar.	<i>Stephanodiscus hantzschii</i> (49%) <i>Cryptomonas ovata</i> (36%)	<i>Tintinnopsis cratera</i> (89%)	—	<i>Stephanodiscus hantzschii</i> (53%)	<i>Tintinnopsis cratera</i> (74%)	—	<i>Stephanodiscus hantzschii</i> (55%)	<i>Tintinnopsis cratera</i> (60%)	—			
Apr.	<i>Cyclotella meneghiniana</i> (53%)	—	—	<i>Cyclotella meneghiniana</i> (42%) <i>Synedra acus</i> (22%)	<i>Tintinnopsis cratera</i> (56%)	—	<i>Cyclotella meneghiniana</i> (39%) <i>Synedra acus</i> (29%)	<i>Tintinnopsis cratera</i> (66%)	—			
May		<i>Tintinnopsis cratera</i> (40%) <i>Vorticella</i> sp. (31%) <i>Didinium</i> sp. (20%)	—	—	<i>Vorticella</i> sp. (36%)	—	—	<i>Vorticella</i> sp. (33%)	—			
Jun.		—	—	—	—	<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (65%) <i>Daphnia galeata</i> (31%)	—	<i>Tintinnopsis cratera</i> (89%)	<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (96%)			
Jul.	<i>Cyclotella meneghiniana</i> (49%)	—	—	<i>Cyclotella meneghiniana</i> (27%)	—	—	—	—	—			
Aug.	—	<i>Tintinnopsis cratera</i> (64%) <i>Paramecium</i> sp. (24%)	—	—	<i>Tintinnopsis cratera</i> (82%) <i>Strombidium</i> sp. (20%)	—	—	<i>Tintinnopsis cratera</i> (93%)	—			
Sep.	—	—	—	—	—	—	—	<i>Tintinnopsis cratera</i> (92%)	—			
Oct.	—	—	<i>Bosmina longirostris</i> (89%)	<i>Aulacoseira granulata</i> (96%)	—	<i>Bosmina granulata</i> (94%)	<i>Aulacoseira longirostris</i> (94%)	—	<i>Bosmina longirostris</i> (93%)			
Nov.	<i>Stephanodiscus hantzschii</i> (19%) <i>Cyclotella meneghiniana</i> (19%)	—	<i>Bosmina longirostris</i> (92%)	<i>Aulacoseira granulata</i> (95%)	—	<i>Bosmina longirostris</i> (89%)	<i>Aulacoseira granulata</i> (99%)	—	—			
Dec.	—	<i>Paramecium</i> sp. (63%)	—	—	<i>Tintinnopsis cratera</i> (93%)	—	—	<i>Tintinnopsis cratera</i> (60%)	—			

St. K#. Species are less than 20% of total carbon contents in each month and over 5% of total carbon contents in year. St. M#. Species is over 90% of total carbon contents in each month but less than 5% of total carbon contents in year.

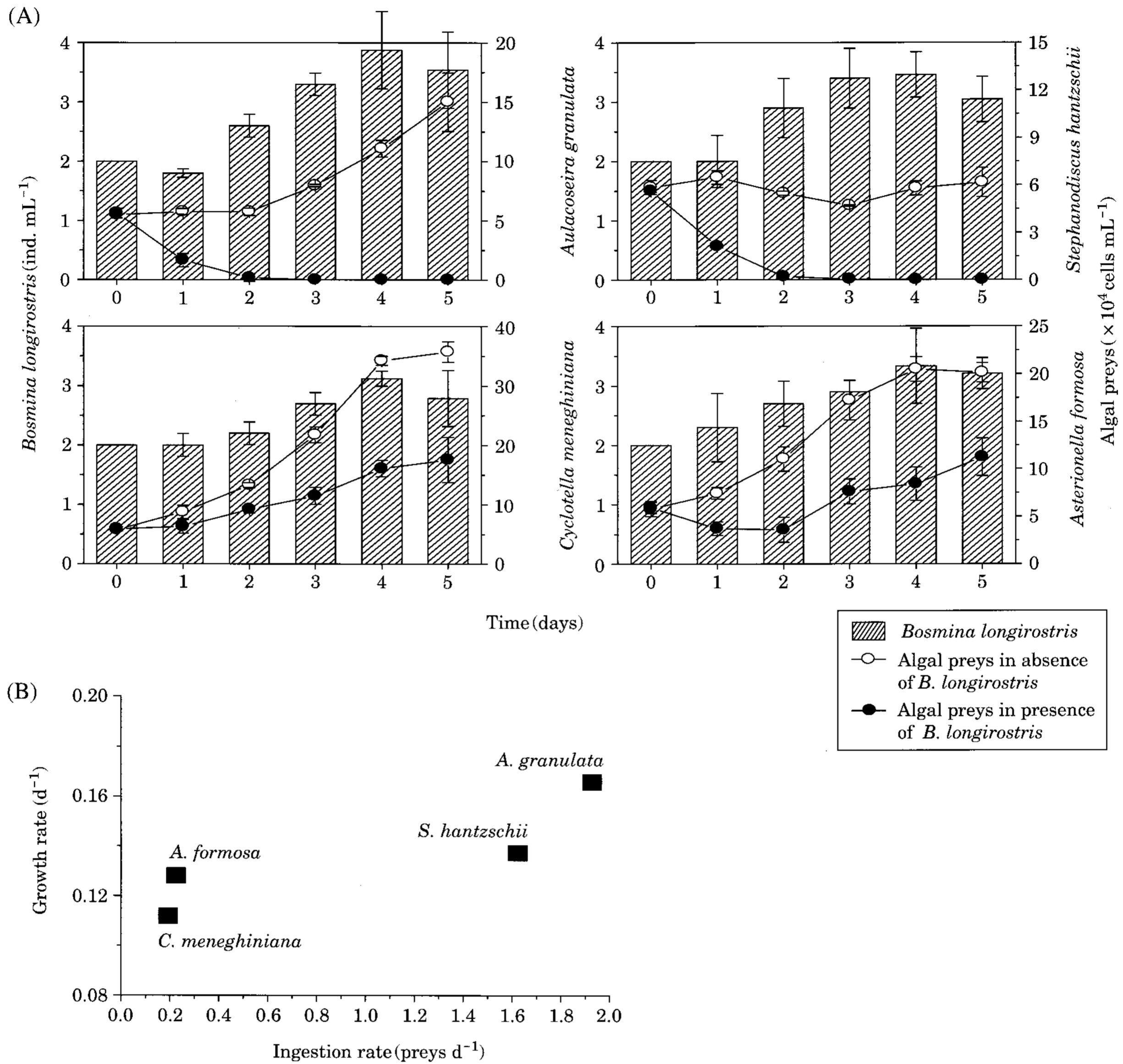


Fig. 7. A: Individual density of *Bosmina longirostris* and cell number of algal preys (*A. granulata*, *S. hantzschii*, *C. meneghiniana* and *A. formosa*) in the absence and presence of *B. longirostris*, and B: Growth rate and ingestion rate of *Bosmina longirostris* on several algal preys (*A. granulata*, *S. hantzschii*, *C. meneghiniana* and *A. formosa*).

랑크톤 탄소량은 8월, 10월 그리고 11월에 3개 정점에서 높은 생물량을 기록하였다(Fig. 6). 그 중 가을철인 10월과 11월에는 정점 K와 정점 P에서 *Bosmina longirostris*가 90% 이상으로 우점을 하였으며, 10월 정점 M에서도 우점종으로 선택되지는 않았으나 *B. longirostris*가 90% 이상으로 높은 출현을 보였다(Table 1).

3. *Bosmina longirostris*의 성장률

현장조사에서 가을철 10월과 11월에 높게 우점한 동

물플랑크톤 *Bosmina longirostris*를 대상으로 성장률과 섭식능을 분석하였다.

동물플랑크톤 *B. longirostris*의 먹이원을 식물플랑크톤 *Aulacoseira granulata*로 공급하였을 때 그들의 섭식율(1.93 preys d⁻¹)과 성장률(0.17 d⁻¹)이 가장 높게 나타났다(Fig. 7). 한편 *Stephanodiscus hantzschii*를 먹이로 공급하였을 때는 높은 섭식속도를 보였음에도 불구하고, 동물플랑크톤의 성장률은 0.14 d⁻¹로 *A. granulata*를 먹이로 공급하였을 때의 성장률(0.17 d⁻¹)보다 낮았다. 또한 *Cyclotella meneghiniana*와 *Asterionella formosa*를 먹이

로 공급하였을 때에는 *B. longirostris*의 섭식속도와 성장속도가 낮게 관찰되었다(Fig. 7).

고 찰

수계내의 용존유기물질(DOC)은 외부로부터 유입되는 것뿐만 아니라 호수 내 생물의 자가분해 및 박테리아에 의해 분해되어 생성된다(Lampert, 1978; Cole *et al.*, 1982; Baines and Pace, 1991). 수중의 영양상태가 증가할수록 DOC의 농도 또한 증가하며(Hama and Handa, 1980; Ochiai and Hanya, 1980), 특히 강우기에는 수계 외부로부터 유입되는 영양염류의 증가로 수계내의 DOC 농도가 현저히 증가한다고 보고되고 있다(Nemeth *et al.*, 1982). 봄철과 가을철에 식물플랑크톤의 물꽃(bloom)현상의 영향으로 DOC농도가 현저하게 증가하는 경향이 있고(Takeo and Handa, 1983; Takehiko *et al.*, 1996), 그것은 식물플랑크톤 대증식의 산물로 분해과정에서 생성되는 것으로 파악되어지고 있다(Hwang, 1995). 팔당호 및 경안천에서는 6월과 9월 사이에 집중강우가 빈번히 기록되고(한 등, 2002; 박과 정, 2003), 그 영향으로 과도한 영양염이 공급되면 남조류의 대발생을 일으켜 DOC 농도 또한 현저히 증가한다고 보고하고 있다(Thurman, 1985; 이와 한, 2004). 본 조사기간 동안 남조류의 우점현상은 보이지 않았으나, 봄철 3월, 4월 그리고 가을철 11월에 식물플랑크톤 *Stephanodiscus hantzschii* 및 *Aulacoseira granulata* 대발생의 영향으로 DOC농도가 일시적으로 증가하였다. 따라서 본 조사수계에서의 DOC의 공급은 하계에 빈번히 관찰되는 집중 강우에 의해 공급되는 영양염의 영향보다는 갈수기인 춘계와 추계의 안정된 수계에서 발생하는 식물플랑크톤의 대증식과 그들이 분해되는 과정에서 생성되는 영향이 큰 것으로 사료된다.

호소에서 박테리아의 시공간적 분포 변화는 용존유기탄소 및 영양염농도와 상위영양단계의 생물량에 따라 조절되고 결정된다(McManus and Fuhrman, 1988; Auer *et al.*, 2004). 또한 박테리아의 성장은 수온에 따라 크게 영향을 받으며, 수온이 높을 때 박테리아의 밀도 및 활성도가 증가한다고 알려져 있으나(Wetzel, 1983), 본 연구에서는 수온이 상승하는 6월과 9월 사이의 기간과 그 외의 기간과 비교해 보았을 때 수온 상승에 따른 효과가 두드러지게 관찰되지 않았다. 수온 상승기에 영양염 농도와 DOC농도가 비교적 높게 관찰되었음에도 불구하고 박테리아의 탄소량이 낮게 나타난 이유는 집중강우기 유량의

증가와 더불어 수계내의 짧은 체류시간 때문에 박테리아의 증식속도 보다 희석되는 생물량이 많아 일정기간 낮은 밀도를 나타낸 것으로 사료된다(이와 한, 2004; 손 등, 2006). 박테리아와 Chl-*a*와의 일정한 상관관계가 있고, Chl-*a*가 높은 시기에 박테리아의 생물량도 일정히 증가한다고 보고하고 있다(김과 이, 1993). 본 연구에서도 춘계 식물플랑크톤의 대증식에 의해 Chl-*a*가 높게 나타났고, 아울러 박테리아의 탄소량도 높게 관찰되었다. 종속영양성 편모조류(HNF)와 박테리아의 관계를 살펴보면, HNF의 계절변동은 8월을 제외하면 박테리아의 증감패턴과 유사한 경향을 보였으나(Fig. 4), 박테리아와 HNF간의 회귀분석에서는 높은 상관계수를 얻을 수 없었다($P < 0.05$, $r = 0.14$). 본 연구의 결과만으로는 박테리아 탄소량의 계절적 변화에 영향을 미친 요인을 정확하게 예측할 수 없었으나 팔당호 주변의 박테리아 탄소량을 제어하는 것은 단순히 생물학적 요인에 의한 현상보다는 집중강우 등 물리적 요인에 의한 박테리아의 희석효과가 박테리아 탄소량의 증감패턴에 영향을 주었을 것으로 사료된다.

본 조사기간 중 식물플랑크톤은 3개 정점에서 *Stephanodiscus hantzschii*와 *Cyclotella meneghiniana*가 춘계에 대증식하였으며, 추계에는 정점 P와 정점 M에서 *Aulacoseira granulata*가 전체 95% 이상으로 높게 우점했다. 신(1998)에 의하면 *S. hantzschii*는 3°C의 저수온에서도 성장이 가능했고, 최대 성장은 13°C 전후의 조건에서 나타났다. Ha *et al.* (2003) 또한 *S. hantzschii*의 대발생은 저수온에 대한 적응력 및 동물플랑크톤의 낮은 포식압과 일정한 관계가 있다고 보고하고 있다. 본 연구에서도 수온이 5~7°C의 3월에 동물플랑크톤의 탄소량과 출현종이 비교적 낮게 관찰된 것과 더불어 최적수온 조건에서 *S. hantzschii*의 대증식을 유발했다고 사료된다. 또한 부영양호의 지표종인 *A. granulata*는 국내에서 주로 늦봄과 가을철에 높은 밀도로 출현하고(유와 임, 1990; 이와 장, 1997), 특히 한강수계에서는 가을철에 대증식을 하는 것으로 보고 되어 있다(정 등, 2003). 본 조사에서도 *A. granulata*는 가을철에 팔당댐과 남·북한강 합류부에서 90% 이상의 절대적인 우점을 보여, 한강하류에서 조사한 정 등(2003)의 결과와 유사한 결과를 보였다. 이와 같이 주요 우점종은 식물플랑크톤 탄소량의 계절변동에 크게 기여했고, 그것은 상위영양단계의 탄소량의 에너지흐름을 이해하는데 중요하다고 하겠다.

섬모충플랑크톤의 계절적 변화 양상은 수계의 먹이생물의 분포, 또는 그들의 먹이 크기와 밀접한 관계가 있다(McManus and Fuhrman, 1988; Berninger *et al.*, 1991;

Auer *et al.*, 2004). 특히, 부영양호소에서는 하계에 박테리아를 섭식하는 특성이 강한 30 μm 이하의 섬모충플랑크톤이 우점하고, 동계와 춘계에는 식물플랑크톤을 포식하는 크기가 큰 섬모충플랑크톤 (> 50 μm)이 우점한다 (Beaver and Crisman, 1982; Pace, 1982). 본 연구에서도 비교적 박테리아의 탄소량이 높은 시기인 3월, 5월 그리고 8월에 섬모충플랑크톤의 탄소량도 증가했고, 이 시기에 문 등(2004)의 보고와 동일하게 *Tintinnopsis cratera*, *Vorticella sp.*, *Strombidium sp.*, *Didinium sp.* 등과 같은 박테리아를 섭식하는 섬모충류가 우점하였다. Kim *et al.*, (2003)의 선행연구에서도 박테리아의 생물량과 *Vorticella sp.*, 높은 상관관계가 나타났고, 섬모충플랑크톤의 생물체적 (biovolume)과 박테리아의 개체수와도 일정한 상관성을 보고하고 있다. 본 연구에서도 박테리아와 섬모충플랑크톤의 탄소량과 유의한 상관성이 관찰된 것으로 보아, 박테리아가 증식되고 박테리아를 선택적으로 섭식하는 섬모충류가 증가한 결과로 사료된다.

동물플랑크톤 중 사이즈가 비교적 큰 요각류나 지각류는 작은 윤충류에 비해 개체당 높은 섭식율을 가짐으로서 상대적으로 낮은 밀도에도 식물플랑크톤에 상당한 포식압을 줄 수 있으며 (Kim *et al.*, 2003), 몸집이 큰 지각류가 몸집이 작은 윤충류보다 더욱 효과적으로 식물플랑크톤의 생물량을 조절할 수 있다 (Dawidowicz, 1990). 본 조사에서도 가을철 10월과 11월에 정점 K와 정점 P에서 전체의 90% 이상으로 지각류가 높게 관찰되었으며, 이와 같은 경향은 엄과 황(2006)의 보고와 일치하였다. 특히, 이 시기의 우점종으로는 지각류 *Bosmina longirostris*로서 이를 대상으로 섭식능과 성장률을 조사한 결과, *B. longirostris*는 *Aulacoseira granulata*를 먹이로 공급하였을 때 가장 높은 성장률 (0.17 d^{-1})과 섭식능이 관찰되었고, 다음으로 *Stephanodiscus hantzschii*로 나타났다. 그러나 *Cyclotella meneghiniana*와 *Asterionella formosa*를 먹이로 공급하였을 때는 *B. longirostris*의 섭식과 성장이 현저히 낮게 관찰되었다. 이것은 *B. longirostris*는 *C. meneghiniana*와 *A. formosa* 보다는 *A. granulata*와 *S. hantzschii*를 선택적으로 섭식하는 먹이선택성 때문이라 사료되며, 이를 바탕으로 현장생태계에서 *A. granulata*의 우점이 *B. longirostris*의 번성을 유도하는 중요한 생산자로서 크게 기여하였다고 판단된다.

결론적으로, 한강수계의 팔당호 유역에서는 하계의 집중강우의 영향으로 영양염농도가 높게 관찰되었으나, 체류시간이 짧아 식물플랑크톤의 대발생을 유발할 수 없어 박테리아의 먹이원인 DOC가 비교적 낮게 관찰되었다. 따라서 집중강우기에는 DOC을 근간으로 하는 Microbial

food chain의 에너지흐름이 명확하지 않았으나, 강우가 적은 3월과 5월 사이의 춘계에는 DOC-박테리아-섬모충으로 이어지는 미세먹이망 (microbial loop)의 탄소 흐름이 주요경로가 될 수 있다는 것을 시사한다. 한편, 추계에는 식물플랑크톤과 동물플랑크톤 간의 grazing food chain이 특징적인 탄소의 흐름이 되고 있음을 시사하였다. 이와 같은 결과는 수계생태계 내에서의 먹이사슬에 의한 에너지의 흐름은 수계내의 생물학적 요인과 함께 강우와 같은 물리적인 요인을 포함한 영양염의 분포에 따라 계절적으로 다양하고 복잡한 양상을 나타낸다는 것으로 사료된다.

적 요

본 연구는 팔당호의 효과적인 호소관리를 위하여 미세먹이망의 구조와 기능을 이해하고자 경안천(정점 K), 팔당댐(정점 P) 그리고 남·북한강 합류부(정점 M)에서 2005년 3월부터 12월까지 매월 1회씩 환경 요인과 미소생물요인의 생물량을 조사하였다. 조사기간 동안 DOC는 3~5월 그리고 11월에 높은 값을 보였다. 영양염류는 다른 2개 정점보다 상대적으로 정점 K에서 높은 수치를 보였다. 인산염과 규산염은 여름철 집중강우기 이후에 3개 정점에서 점진적으로 증가하였으나, 9월 이후에는 감소하는 양상을 나타내었다. Chl-*a*의 변화는 3개 정점에서 4월과 11월에 매우 높은 값을 보였다. 박테리아와 HNF의 탄소량은 3월, 5월 그리고 8월에 높은 값을 보였으나, 섬모충플랑크톤의 월별탄소량의 변화는 큰 변화를 보이지 않았다. 그럼에도 불구하고 섬모충플랑크톤 ($P < 0.001$)과 HNF ($P < 0.05$)의 탄소량 변화는 박테리아 탄소량의 변화와 높은 상관관계를 보였다. 이 시기에는 *Tintinnopsis cratera*, *Didinium sp.*, *Vorticella sp.*, *Paramecium sp.* 그리고 *Strombidium sp.*가 우점종으로 밝혀졌다. 식물플랑크톤 우점종은 봄철, 여름철 그리고 가을철에 *Stephanodiscus hantzschii*와 *Cyclotella meneghiniana*가 3개 정점에서 모두 우점하였다. 그러나 가을철에는 정점 P와 정점 M에서 *Aulacoseira granulata*가 95% 이상으로 극히 높게 우점하였다. 동물플랑크톤의 탄소량은 6월에 정점 P와 정점 M에서 가장 높은 생물량을 기록하였으며, 8월, 10월 그리고 11월에도 3개 정점에서 상대적으로 높은 생물량이 관찰되었다. 동물플랑크톤은 6월에 정점 P와 정점 M에서 *Diaphanosoma brachyurum*이 제1우점종으로 밝혀졌으며, 가을철인 10월과 11월에는 3개 정점에서 *Bosmina longirostris*가 우점하였다. *Bosmina*

*longirostris*는 *Aulacoseira granulata*와 *Stephanodiscus hantzschii*를 먹이로 공급하였을 때 높은 성장률 (*A. granulata*: 0.17 d^{-1} , *S. hantzschii*: 0.14 d^{-1})과 섭식률 (*A. granulata*: 1.93 preys d^{-1} , *S. hantzschii*: 1.63 preys d^{-1})을 보였다.

이상의 결과로, 박테리아와 식물플랑크톤은 주요 먹이 원으로서, 봄철과 여름철은 bacteria를 먹이로 하는 microbial food chain이 주요기능으로, 가을철에는 식물플랑크톤을 먹이로 하는 grazing food chain이 중요한 기능을 갖는 것으로 시사한다.

사 사

본 연구는 2005년 “한강수계 환경기초조사사업”의 부분적 지원에 의해 위탁기관으로 수행되었습니다.

인 용 문 헌

김동원, 이원재. 1993. 해양미생물과 식물플랑크톤의 상호관계 1. 수영만의 해양세균과 식물플랑크톤 우점종 간의 상호관계. 한국수산학회지 **26**: 446-457.

김상훈, 박혜경, 변명섭, 전명진, 정동일. 2003. 팔당호 동물플랑크톤 시·공간적 분포. 한국물환경학회·대한상하수도학회 공동출판 학술발표 논문집, p. 289-292.

김영옥, 최현우, 장민철, 장풍국, 이원제, 신경순, 장 만. 2007. 부유생물을 이용한 해양생태계 건강성 평가. 한국해양연구원 발간학술지 **29**: 327-337.

문은영, 김영옥, 김백호, 공동수, 한명수. 2004. 팔당호 섬모충 플랑크톤의 분류 및 생태학적 연구. 한국육수학회지 **37**: 149-179.

박혜경, 정원화. 2003. 팔당호의 장기간 식물플랑크톤 발생 추이. 한국물환경학회지 **19**: 673-684.

손주연, 황순진, 공동수. 2006. 팔당호와 경안천에서 박테리아와 원생동물의 생물량과 세포크기의 시·공간적 분포. 한국육수학회지 **39**: 378-389.

신재기. 1998. 낙동강 부영양에 따른 담수조류의 생태학적 연구. 인제대학교 대학원 박사학위논문, 202 p.

양은진, 최종기, 유만호, 조병철, 최동한. 2005. 강화도 펄 갯벌에서 저서성 원생동물 분포의 시간적 변이와 박테리아 및 미세 조류에 대한 포식압. 한국해양학회지 **10**: 19-30.

엄성화, 황순진. 2006. 팔당호 생태계에서 동물플랑크톤과 식물플랑크톤의 섭식관계. 한국육수학회지 **39**: 390-401.

유광일, 임병진. 1990. 한강 하류역의 식물플랑크톤 군집과 수질오염지표에 대하여. 한국육수학회지 **23**: 267-277.

이진환, 장 만. 1997. 한강하류의 환경학적 연구 II. 식물플랑

크톤의 동태. 한국육수학회지 **30**: 193-202.

이옥세, 한명수. 2004. 체류시간이 서로 다른 부영양 수계에서 플랑크톤군집의 생태학적 특성. 한국육수학회지 **37**: 263-271.

정승원, 이진환, 유중수. 2003. 한강 하류의 환경학적 연구 V. 식물 플랑크톤 군집 대발생의 특징. *Algae* **18**: 255-262.

정승원, 이진환, 허회권. 2004. 한강 하류의 환경학적 연구 IV. 부영양 요인의 통계학적 해석. 한국육수학회지 **37**: 78-86.

한명수, 어윤열, 유재근, 유광일, 최영길. 1995. 팔당호의 생태학적 연구 2. 식물플랑크톤의 군집 구조의 변화. 한국육수학회지 **28**: 335-344.

한명수, 이동석, 유근재, 박용철, 유광일. 1999. 팔당호의 생태학적 연구 3. 식물플랑크톤의 일차생산력과 광합성 모델 parameters. 한국육수학회지 **32**: 8-15.

한명수, 홍성수, 어윤열. 2002. 팔당호의 생태학적 연구 4. 경안천 하류의 영양염 및 입자태 유기물 거동과 식물플랑크톤의 천이. 한국육수학회지 **35**: 1-9.

Anderson, A. and D.O. Hessen. 1991. Carbon, nitrogen, and phosphorus contents of freshwater zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* **36**: 807-814.

APHA, AWWA, WPCF. 1995. Standard methods for the examination of water and wastewater, 19th ed. APHA, Washington D. C. 1100p.

Auer, B., U. Elzer and H. Arndt. 2004. Comparison of pelagic food webs in lakes along a trophic gradient and with seasonal aspects: influence of resource and predation. *J. Plankton Res.* **26**: 697-709.

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.* **126**: 97-102.

Baines, S.B. and M.L. Pace. 1991. The production of dissolved organic matter by phytoplankton and its importance to bacteria: patterns across marine and freshwater system. *Limnol. Oceanogr.* **36**: 1078-1090.

Beakes, Canter and Jaworski. 1988. A century of Mycology. Cambridge University Press, 166 p.

Beaver, J.R. and T.L. Crisman. 1982. The trophic response of ciliated of protozoans in freshwater lakes. *Limnol. Oceanogr.* **27**: 246-253.

Berninger, U.G., B.J. Finlay and P. Kuuppo-Leinikki. 1991. Protozoan control of bacterial abundances in freshwater. *Limnol. Oceanogr.* **34**: 139-147.

Bloem, J. and G.M.B. Bar. 1989. Bacterial activity and protozoan grazing potential in a stratified lake. *Limnol. Oceanogr.* **34**: 291-309.

Caron, D.A. 1983. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescent microscopy, and comparison with other proce-

- dures. *Appl. Environ. Microbiol.* **46**: 491-498.
- Caron, D.A., H.G. Dam, P. Kremer, E.J. Lessard, L.P. Madin, T.C. Malone, Q.J.M. Napp, E.R. Peele, M.R. Roman and M.J. Youngbluth. 1995. The contribution of microorganisms to particulate carbon and nitrogen in surface waters of the Sargasso Sea near Bermuda. *Deep-Sea Res.* **42**: 943-972.
- Carrick, H.J., G.L. Fahnenstiel and W.D. Taylor. 1992. Growth and production of plankton protozoa in Lake Michigan: *in situ* versus *in vitro* comparison and importance to food web dynamics. *Limnol. Oceanogr.* **37**: 1221-1235.
- Cho, B.C., S.C. Na and D.H. Choi. 2000. Active ingestion of fluorescently labeled bacteria by mesopelagic heterotrophic nanoflagellates in the East sea, Korea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **206**: 23-32.
- Choi, D.H., J.S. Park, C.Y. Hwang, S.H. Huh and B.C. Cho. 2002. Effects of thermal effluents from a power station on bacteria and heterotrophic nanoflagellates in coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **229**: 1-10.
- Cole, J.J., G.E. Likens and D.L. Strayer. 1982. Photosynthetically produced dissolved organic carbon: an important carbon source for planktonic bacteria. *Limnol. Oceanogr.* **27**: 1080-1090.
- Culver, D.A., M.M. Boucherle, D.J. Bean and J.W. Flethcer. 1985. Biomass of freshwater crustacean zooplankton from Length-Weight regressions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **42**: 1380-1390.
- Dawidowicz, P. 1990. Effectiveness of phytoplankton control by large-bodied and small-bodied zooplankton. *Hydrobiologia.* **200/201**: 43-47.
- Downing, J.A. and F.H.R. Rigler. 1984. A manual on methods for the assessment of secondary productivity in freshwaters. Blackwell Scientific Publications, p. 247-249.
- Dumont, H.J., L.V.D. Velde and S. Dumont. 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of cladocera, copepoda, and rotifera from the plankton, periphyton, and benthos of continental waters. *Oecologia.* **91**: 75-97.
- Frost, B.W. 1972. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.* **17**: 805-815.
- Ha, K., M.H. Jang and G.J. Joo. 2003. Winter Stephanodiscus bloom development in the Nakdong River regulated by an estuary dam and tributaries. *Hydrobiologia.* **506-509**: 221-227.
- Hama, T. and N. Handa. 1980. Molecular weight distribution and characterization of dissolved organic matter from lake waters. *Arch. Hydrobiologia.* **90**: 106-120.
- Heinbokel, J.F. 1978. Studies on the functional role of tintinnids in the Southern California Bight. I. Grazing and growth rates in laboratory cultures. *Mar. Biol.* **47**: 177-189.
- Hong, S.S., S.W. Bang, Y.O. Kim and M.S. Han. 2002. Effects of rainfall on the hydrological conditions and phytoplankton community structure in the riverine zone of the Pal'tang Reservoir, Korea. *J. Fresh. Ecol.* **17**: 507-520.
- Hwang, S.J. 1995. Carbon dynamics of plankton communities in nearshore and offshore Lake Erie: The significance of the microbial loop for higher trophic levels. PhD dissertation, Kent State University, Kent, OH.
- Hwang, S.J. and R.T. Heath. 1997. The distribution of protozoa across a trophic gradient, factors controlling their abundance and importance in the plankton food web. *J. Plankton Res.* **19**: 491-518.
- Kim, B.H. and S.O. Hwang. 2004. The structure of the plankton community and the cyanobacterial bloom during the rainy season in mesoeutrophic lake (Lake Juam), Korea. *K. J. Sanitation.* **19**: 51-59.
- Kim, B.H., W.S. Lee, Y.O. Kim, H.O. Lee and M.S. Han. 2005. Relationship between akinete germination and vegetative population of *Anabaena flos-aquae* (Nostocales, Cyanobacteria) in Seokchon reservoir (Seoul, Korea). *Arch. Hydrobiologia.* **163**: 49-64.
- Kim, H.W., K.H. Chang, K.S. Jeong and G.J. Joo. 2003. The spring metazooplankton dynamics in the river-reservoir hybrid system (Nakdong River, Korea): Its role in controlling the phytoplankton biomass. *Kor. J. Limnol.* **36**: 420-426.
- Lampert, W. 1978. Release of dissolved organic carbon by grazing zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* **23**: 195-208.
- Laws, E.A., D.G. Redalje, L.W. Haas, P.K. Beinfang and R. W. Eppley. 1984. High phytoplankton growth and production rates in oligotrophic hawaiian coastal waters. *Limnol. Oceanogr.* **29**: 1161-1169.
- Lees, J.J. and J.A. Fuhrman. 1987. Relationships between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton. *Appl. Environ. Microbiol.* **53**: 1298-1303.
- McManus, G.B. and J.A. Fuhrmann. 1988. Control of marine bacterioplankton population: measurement and significance of grazing. *Hydrobiologia.* **159**: 51-62.
- Montagnes, D.J.S. and D.H. Lynn. 1987. A quantitative Protorgol Stain (QPS) for ciliates: method description and test of its quantitative nature. *Mar. Microb. Food*

- Webs.* **2**: 83-93.
- Nagata, T. 1988. The microflagellate-picoplankton food linkage in the water column of Lake Biwa. *Limnol. Oceanogr.* **33**: 504-517.
- Nemeth, A., J. Paolini and R. Herrera. 1982. Carbon transport in the Orinoco River: Preliminary results, p. 357-364. *In*: SCOPE/UNEP Transport of carbon and Minerals in Major World Rivers, 52 (Degens, E.T. ed.). University of Hamburg, Hamburg.
- Ochiai, M. and T. Hanya. 1980. Vertical distribution of monosaccharides in lake water. *Hydrobiologia.* **70**: 165-169.
- Pace, M.L. and J.D. Orcutt, Jr. 1981. The relative importance of protozoans, rotifers and crustaceans in a freshwater zooplankton community. *Limnol. Oceanogr.* **26**: 822-830.
- Pace, M.L. 1982. Planktonic ciliates: their distribution, abundance, and relationship to microbial resources in a monomictic lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **39**: 1106-1116.
- Pirjo, K., A. Riitta, H. Seija, K. Harri, K. Jorma and P. Riitta. 1994. Trophic interactions and carbon flow between picoplankton and protozoa in pelagic enclosures manipulated with nutrients and a top predator. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **107**: 89-102.
- Porter, K.G. and Y.S. Feig. 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.* **25**: 943-948.
- Sheldon, R.W., P. Nival and F. Rassoulzadegan. 1986. An experimental investigation of a flagellate-ciliate-copepod chain with some observation relevant to the linear biomass hypothesis. *Limnol. Oceanogr.* **31**: 184-188.
- Sherr, E. and B. Sherr. 1988. Role of microbes in pelagic food webs: a revised concept. *Limnol. Oceanogr.* **33**: 1225-1227.
- Simon, M. and F. Azam. 1989. Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **51**: 201-213.
- Skibbe, O. 1994. An improved quantitative protargol stain for ciliates and other planktonic protists. *Arch. Hydrobiologia.* **130**: 339-347.
- Søreide, J.E., H. Haakon, L.C. Michael, F.P. Stig and E.N. Hegseth. 2006. Seasonal food web structures and sympagic-pelagic coupling in the European Arctic revealed by stable isotopes and a two-source food web model. *Progress in Oceanogr.* **71**: 59-87.
- Takehiko, F., J.C. Park, A. Imai and K. Matsushige. 1996. Dissolved organic carbon in a eutrophic lake; dynamics, biodegradability and origin. *Aquatic Sciences.* **58**.
- Takeo, H. and N. Handa. 1983. The seasonal variation of organic constituents in a eutrophic lake, Lake Suwa, Japan. Part II. Dissolved organic matter. *Arch. Hydrobiologia.* **98**: 443-462.
- Thurman, E.M. 1985. Organic geochemistry of natural waters. Martinus Nijhoff/Dr W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Ventelä, A.M., K. Wiackowski, M. Moilanen, V. Saarikari, K. Vuorio and J. Sarvala. 2002. The effect of small zooplankton on the microbial loop and edible algae during a cyanobacterial bloom. *Freshwater Biol.* **47**: 1807-1819.
- Weisse, T., H. Müller, R.M. Pinto-Coelho, A. Schweizer, D. Springmann and G. Baldringer. 1990. Response of the microbial loop to the phytoplankton spring bloom in a large prealpine lake. *Limnol. Oceanogr.* **35**: 781-794.
- Weisse, T. 1991. The annual cycle of heterotrophic freshwater nanoflagellates: Role of bottom-up versus top-down control. *J. Plankton Res.* **13**: 167-185.
- Wetzel, R.G. 1983. Limnology. Saunders College Publishing, p. 487-518.
- Wetzel, R.G. and G.E. Likens. 1991. Limnological analyses. Springer-Verlag, New York.
- Wylie, J.L. and D.J. Currie. 1991. The relative importance of bacteria and algae as food sources for crustacean zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* **36**: 708-728.

(Manuscript received 25 March 2008,
Revision accepted 22 May 2008)