

해양 부유성 요각류인 *Calanus sinicus*와 *Acartia clausi*(*A. omorii*)의 포식 행동

신경순 · 최중기
인하대학교 해양학과

The feeding behavior of the marine planktonic copepod, *Calanus sinicus* and *Acartia clausi*(*A. omorii*)

KYOUNG-SOON SHIN AND JOONG-KI CHOI
Department of Oceanography, Inha University, 402-751, Incheon, Korea

요각류들인 *Calanus sinicus*와 *Acartia clausi*(*A. omorii*)의 먹이섭취 양상을 파악하기 위하여 식물 플랑크톤의 농도변화와 시간경과에 따른 먹이섭취율 및 여과율의 변화를 실험실에서 조사하였다. 두종의 요각류들의 여과율은 먹이농도의 증가에 따라서 감소했으며, 평균 여과율은 *C. sinicus*가 2.42 ml/copepod/hr. 이고, *A. clausi*가 3.37 ml/copepod/hr. 이었다. 먹이섭취율은 먹이농도의 증가에 따라서 어떤 임계농도까지 증가를 보인후, 임계농도 이상에서는 먹이농도의 증가에 따라 다소 변동은 있지만 수평적으로 일정하게 유지되는 경향을 보였다.

시간에 따른 요각류들의 여과율은 주기성을 보이지 않고 전반적으로 감소하는 경향을 보였으나 *A. clausi*는 어떤 시간의 경과 후 증가하는 경향을 보였다.

결과적으로 식물플랑크톤의 농도변화에 따른 요각류의 먹이섭취율과 여과율의 경향은 유사하게 나타났다지만, 측정된 값들은 다소 차이를 보였다. 그리고 시간경과에 따른 조사에서 두종의 요각류들은 불연속적인 포식활동을 전개하는 것으로 나타났다.

To study on feeding behavior of copepods, *Calanus sinicus* and *Acartia clausi*(*A. omorii*), variations of filtering rate and rate of food intake with the changes of phytoplankton concentrations and time progress were measured in laboratory. Filtering rates of the two species of copepod declined with increasing of the food concentration and the averaging filtering rates *C. sinicus* and *A. clausi* were 2.42 ml/copepod/hr., 3.37 ml/copepod/hr. respectively. And the rates of food intake increased with food concentration up to a critical concentration. At higher concentrations, the rates of food intake were somewhat variable but kept the constant levels.

Filtering rates of copepods with time progress didn't show diel feeding rhythms and generally decreased. But filtering rate of *A. clausi* increased by the increment of feeding in a few hours.

Consequently, two copepods showed similar tendency in the rate of food intake and filtering rate with phytoplankton concentrations. However, the measured values appeared differently. And the two species of copepod with time progress showed the non-continuous feeding behavior.

서론

자연환경에서 식물플랑크톤의 양적동태는 여러가지 요인에 의해서 지배된다. 식물플랑크톤의 양적 변화는 성장과 감소간의 균형에 의해 결정된다. 갑

소요인으로는 와류나 해류로 인한 수직적 혼합에 의한 분산이나 동물에 의한 포식(grazing)이 주 원인이 된다. 동물플랑크톤은 식물플랑크톤을 섭식함으로써 식물플랑크톤의 감소를 가져오며, 또한 크기구성이나 종 구성을 변하게 할수있다(Frost, 1980).

동물플랑크톤에 의한 식물플랑크톤의 포식은 식물플랑크톤의 동태뿐 아니라 에너지 흐름을 파악하는데 있어서도 중요한 과제이다. 해양에서 식물플랑크톤과 동물플랑크톤사이의 정량적 영양관계의 상호작용에 대한 이해는 우선적으로 초식성 요각류들의 포식율(feeding rate)측정에 큰 비중을 두고있다(Runge, 1980). 초식성 여과식자들의 영양분은 주로 식물플랑크톤(nanoplankton 포함)을 이용하여 얻는다(Marshall & Orr, 1955). 동물플랑크톤의 포식에 영향을 미치는 요소로는 먹이의 농도(Marshall & Orr, 1955; Rigler, 1961; Reeve, 1963a,b; Mullin, 1963; Frost, 1972; Corner et al., 1976), 먹이 입자들의 크기와 질(Mullin, 1963; McQueen, 1970; Nival & Nival, 1976; Frost, 1977), 온도(Burns & Rigler, 1967; Mullin & Brooks, 1970; Conover & Huntley, 1980; Kiørboe et al., 1982) 그리고 먹이의 화학적 성질(Mullin, 1963; Reeve, 1963) 등이 있다. 동물플랑크톤의 시간경과에 따른 포식율의 측정은 Marshall(1924)이 *Calanus*속을 사용하여 일일 포식의 주기적변동을 처음 제시하였으며, 이러한 연구는 현장과 실험실에서 많은 연구자들(Singh, 1972; Duval & Geen, 1976; Mackas & Bohrer, 1976; Barrs & Oosterhuis, 1984, 1985)에 의해서 조사되었다. 그러나 아직까지 동물플랑크톤의 포식 주기성변화에 대한 확실한 결론은 없었다. 또한 동물플랑크톤의 포식연구들은 초기에 동물플랑크톤의 위 내용물검사(Lebour, 1922)와 포식기작(Esterly, 1916; Cannon, 1928)과 같은 정성적인 연구들을 시도하였으며, 그후 포식자들의 포식활동에 의해서 없어진 먹이의 양을 현미경이나 혹은 입자 계수기를 이용하는 계수방법(Reeve, 1963a,b; Mullin, 1963; Frost, 1972)과 방사성 동위원소(^{14}C , ^{32}P)를 이용하여 추적하는 추적방법(tracer method: Rigler, 1961; Baars & Franz, 1984)과 같은 정량적인 연구들이 시도되었다. 최근에는 식물플랑크톤의 엽록소를 측정하는데 사용되었던 형광방법(fluorescence method)이 도입되어(Nemoto, 1968) 현장에서의 포식율을 측정하는데 사용하고 있지만(Mackas & Bohrer, 1976; Rodriguez et al., 1989), 이 방법도 포식자들의 위(gut)에서 먹이를 통과하는 시간을 측정하는 데 인위적인 요소들이 있으며, 이 시간이 먹이섭취율을 계산하는 데 중요한 관점이 되고 있다

(Peterson et al., 1990). 따라서 현장에서의 실험은 실험실 실험과 병행하거나 혹은 실험실에서 측정된 상수들을 이용하고 있다. 그러나 포식자들의 포식 습성이나 포식활동의 경향에 대한 조사는 아직도 계수방법이나 방사성 동위원소를 이용하여 추적하는 방법들을 많이 사용하고 있다. 방사성 동위원소를 이용하는 방법은 잘못된 결과를 유발시킬수 있는 요소들을 많이 포함하고 있으므로 실험방법의 고안이 중요한 영향을 미친다(Rigler, 1961). 본 조사는 경기만에서 항상 출현하는 요각류중 비교적 큰 *Calanus sinicus*와 작은 크기의 *Acartia clausi*(*A. omorii*)를 이용하여 식물플랑크톤의 농도변화에 따른 포식율과 시간경과에 따른 포식율의 변화를 조사하였다.

재료 및 방법

실험에 사용된 요각류들은 경기만의 연안부두에서 원추형 플랑크톤 채집기(망구 30 cm, 망목 0.3 mm)로 채집하여 3 liter의 시료병에 넣어 가장 빠른 시간(약 1시간)내에 실험실로 운반하였다. 실험실로 운반된 시료는 해부현미경 하에서 *Calanus*와 *Acartia*를 분리하여 여과해수로 채워진 유리병들로 옮긴후 포화기를 이용하여 산소를 계속적으로 공급하였다. 요각류는 약 3~4일간 여과해수만이 들어있는 유리병들에서 조절시킨 다음 실험에 사용하였다. 요각류들의 먹이로 사용된 식물플랑크톤은 대체로 크기가 작은 규조류인 *Cylindrotheca closterium*, *Asterionella kariana*, *Skeletonema costatum* 그리고 소형 녹조류인 *Chlorella vulgaris*이며, 이들은 일정한 광 조건하에서 1 liter 삼각플라스틱과 300 ml B.O.D 병에서 f/2배양액(Guillard & Ryther, 1962)을 이용하여 배양하였다. 실험에 사용된 용기는 550 ml인 유리병을 사용했으며, 실험동안 먹이로 이용된 식물플랑크톤은 그들의 부유상태를 유지하기 위하여 저속의 회전판(1~4rpm)을 사용하였다.

먹이농도의 변화에 따른 포식율은 포식자인 요각류와 먹이인 식물플랑크톤들이 함께들어 있는 실험용기와 포식자가 없이 식물플랑크톤만이 들어 있는 조절용기를 사용하여 24시간후에 측정하였으며, 이러한 포식율 측정은 광을 차단시킨 상태(dark condition)에서 조사하였고, 실험실내의 서로다른 온도

조건(9~20°C)에서 실시하였다. 또한 시간경과에 따른 포식율은 실험용기와 조절용기들 각각에 식물플랑크톤의 농도를 일정하게 유지시킨후, 6시간 간격으로 24시간동안 2회씩 측정하였다.

대부분의 입자들을 섭취하는 포식자(particle feeder)들은 그들의 주요한 포식기작의 하나로서 filtration을 사용하며, 동물플랑크톤에 의해서 요구되는 먹이의 양을 조사하기 위한 대다수 실험들은 거의 여과율(filtering rate)로 나타낸다. 또한 Mullin(1963)은 동물플랑크톤의 포식행동을 관찰할때에는 여과율과 먹이 섭취율(rate of food intake)을 고려해야 할것을 주장하였다. 여과율과 먹이 섭취율은 직접 계수방법을 사용하여 분석하였으며, 직접계수방법은 Mullin(1963)과 Frost(1972)등이 사용한 것으로 실험후 식물플랑크톤의 계수 변화를 계수하는 방법으로 계수방법에는 현미경을 이용하는 계수방법과 입자 계수기(Coulter counter)를 이용하는 방법이 있지만, 본 조사에서는 현미경을 이용하였다. 계수된 자료를 이용하여 여과율과 먹이 섭취율은 Omori & Ikeda(1984)가 제시한 공식을 사용하여 계산하였다. 또한, Richman과 Rogers(1969)의 실험방법에 따라 방사성 동위원소($Na_2H^{14}CO_3$)를 사용하여 미리 배양시킨 식물플랑크톤을 요각류들에게 먹이로 공급하여 그들의 여과율을 조사하였다. 실험후 식물플랑크톤의 손실량은 Liquid Scintillation Counter(Packard TriCarb C)로 측정하였으며, 결과들은 계수방법의 것들과 비교하였다.

결과 및 고찰

먹이의 농도와 여과율의 관계를 조사하기 위하여 중회귀분석(multi-linear regression)을 사용하였다. *Calanus sinicus*의 여과율은 먹이농도의 증가에 따라 감소하였으며(Fig. 1A), 1.04에서 4.40 ml/copepod/hr.의 범위(Table 1)를 보였다. *Acartia clausi*의

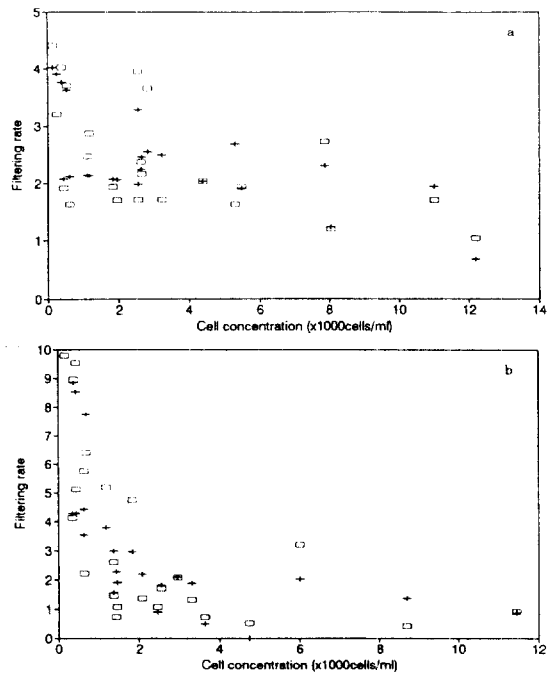


Fig. 1. Relation between filtering rates (ml/copepod/hr.) and food concentrations for *Calanus sinicus*(a) and *Acartia clausi*(b). The points(□) are measured by Counting method and other points(+) are obtained by regression equation. a: $Y = 5.17 - 1.08 \times X1 + 0.06 \times X2$. b: $Y = 10.55 - 4.67 \times X1 + 0.49 \times X2$.

여과율 역시 먹이농도의 증가에 따른 감소정도는 다르지만 *C. sinicus*와 비슷한 양상을 보였으며(Fig. 1B), 0.42에서 9.79 ml/copepod/hr.의 범위(Table 1)로 다양하게 나타났다. 두 종들의 여과율의 추정된 회귀식은 통계적으로 유의함($p > 0.025$)을 보였으며, *A. clausi*의 여과율이 *C. sinicus*의 것에 비해서 더 큰 범위로 변하는 것이 관찰되었다. 이들 두종의 일일 평균 여과율은 *C. sinicus*가 약 58 ml/copepod 이고 *A. clausi*가 약 81 ml/copepod로 더 높게 나타났다. 본 실험에서 조사된 *Calanus*의 여과율 범위는 Anraku(1964)와 Mullin(1963)이 보고했던 범

Table 1. Filtering rate and rate of food intake of *Calanus sinicus* and *Acartia clausi*.

	Range of filtering rate (ml/cop./hr.)	Mean filtering rate (ml/cop./hr.)	Mean filtering rate (cells eaten/cop./hr.)
<i>Calanus sinicus</i>	1.04-4.40	2.42	3.4×10^3
<i>Acartia clausi</i>	0.42-9.79	3.37	3.2×10^3

위와 비슷하지만, Paffenhöfer(1971)의 값들보다는 약 10배 정도 작은 범위를 보였다. 이것은 Paffenhöfer(1971)가 사용한 먹이들(*Lauderia*, *Gymnodinium*)과 본 실험에 사용된 먹이들의 크기차이 때문인 것으로 사료되었다. 그러나 *Acartia*의 여과율은 Anraku(1964)가 보고했던 값들보다 약 3~10배 정도 더 높게 나타났으며, Marshall과 Orr(1966)가 측정했던 최대값들 보다 약 7배 내지 10배정도 높았다. Martin(1970)의 보고에 따르면, *A. clausi*에게 비교적 큰 크기의 규조류인 *Rhizosolenia*와 작은 크기의 *Skeletonema*를 먹이로써 제공했을 때 이 종은 오히려 *Skeletonema*를 더 효율적으로 포식하였다. 또한, *A. clausi*가 가장 효율적으로 먹이입자들을 포획할수 있는 크기는 약 5~12 μ 사이의 입자들이었다(Nival & Nival, 1976). 따라서 다른 조사들과 비교했을 때 본 실험에서 *A. clausi*의 여과율이 상당히 높게 측정된것은 아마도 실험전의 전처리과정 중 요각류들을 여과해수에서 약 3~4일간 조절시킨 영향도 있지만, 본 실험에서 사용된 식물플랑크톤의 크기가 *Acartia*의 포식에 적당하므로 매우 높은 값들을 보인 것으로 사료되었다. 요각류들의 여과율이 먹이농도의 증가에 따라 감소하는 경향은 Marshall과 Orr(1955) 그리고 Mullin(1963)이 *Calanus*에 대해서 보고했으며, Conover(1956)는 *Acartia*에 대해서 이와같은 경향을 관찰하였다. 또한 방사성 동위원소($\text{Na}_2\text{H}^{14}\text{CO}_3$)로 미리 배양시킨 식물플랑크톤을 이용한 실험들과 비교했을때 요각류들의 여과율은 계수방법으로 측정한 결과들과 비슷하게 먹이농도의 증가에 따라 감소하는 경향을 보였다(Fig. 2). *C. sinicus*의 여과율은 약 0.38~3.58 ml/copepod/hr.이며, *A. clausi*는 약 0.23~2.72 ml/copepod/hr.의 범위로 이 값들은 계수방법으로 측정한 결과들의 약 2배 내지 3배 정도 낮게 측정되었다. Corner(1961)는 방사성 동위원소를 이용하여 측정한 값들이 계수방법으로 측정한 것의 단지 0.05%로 매우작은 양이 측정되었다(Rigler(1961)의 자료 인용). 이와같이 계수방법과 비교해서 낮은 값들을 보이는 것은 아마도 다음과 같은 요소들 때문일 것이다. 첫째, 포식자들의 포식활동 결과로 생기는 배설물들(Omori & Ikeda, 1980)에 방사능 물질을 포함할수 있기 때문에 실험기간은 먹이가 포식자의 위를 통과하는 데 걸리는 시간보다 짧아야 하는 데, 본 조사에서는 실

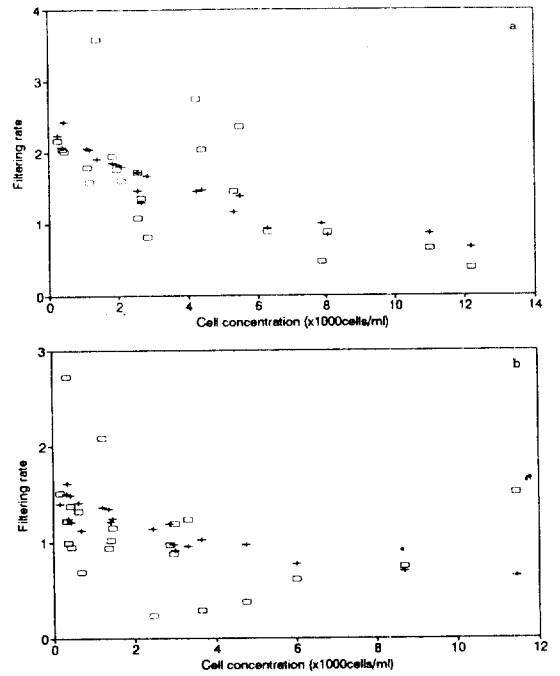


Fig. 2. Relation between filtering rates (ml/copepod/hr.) and food concentrations for *Calanus sinicus*(a) and *Acartia clausi*(b). The points (\square) are measured by Tracer method and other points (+) are obtained by regression equation. a: $Y = 5.31 - 0.95xX_1 - 0.04xX_2$, b: $Y = 3.13 - 0.46xX_1 - 0.03xX_2$.

험기간이 24시간 이었다. 둘째, 포식자들이 먹이를 섭취할때 식물플랑크톤 내용물의 중요한 손실이 발생 되고(Lampert, 1978 ; Copping & Lorenzen, 1980) 또한 방사능 물질을 미리 흡수했던 식물플랑크톤이 물로 방사능 물질을 방출할수 있다(Rigler, 1961). 본 조사는 포식자와 먹이에 의해서 손실되는 방사능 물질의 양이 매우 작을 것으로 가정하고 여과율의 계산에는 고려하지 않았다. 따라서 방사능 물질을 이용하는 실험들에서는 과소평가를 유발시킬수 있는 잠재적인 요소들을 찾아내고, 실험동안 손실되는 양을 정량화 시키는 작업이 선행되어야 할 것이다.

식물플랑크톤의 농도에 따른 요각류들의 먹이섭취율은 $\text{Log}(x+1)$ 로 변수변환 시킨후 2차 다항회귀분석(second-order polynominal regression model with independent variable)을 사용하였다. 추정된 회귀식들은 유의수준($p > 0.01$)하에서 유의함을 보였다. 요각류들의 먹이섭취율은 식물플랑크톤의 농도

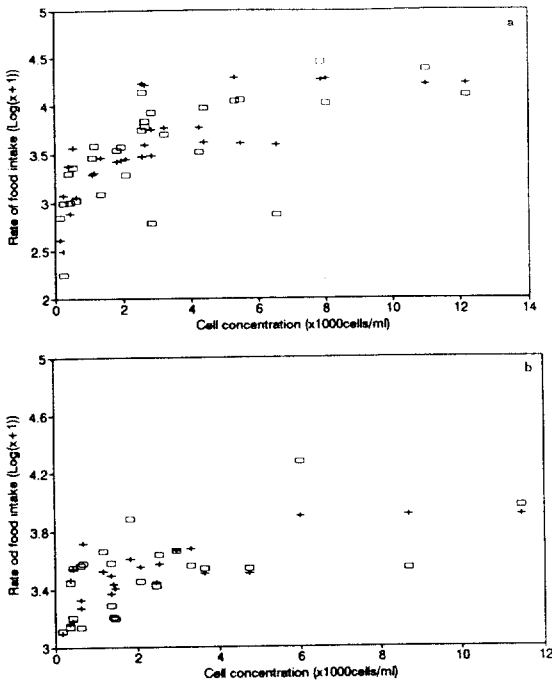


Fig. 3. Relation between rates of food intake(cells eaten/copepod/hr.) and food concentrations for *Calanus sinicus*(a) and *Acartia clausi*(b). The points (□) are observed values and other points(+) are obtained by regression equation. a: $Y = -7.27 + 4.56 \times X1 + 0.35 \times X2 - 0.66 \times X3 - 0.01 \times X4 + 0.02 \times X5$ b: $Y = 1.69 + 1.72 \times X1 - 0.25 \times X2 - 0.32 \times X3 - 0.005 \times X4 + 0.04 \times X5$.

에 따라 증가하다가 어떤 임계농도 이상에서 다소 변화는 있지만 수평적으로 안정되는 경향을 보였다 (Fig. 3). 식물플랑크톤의 농도에 따라 증가하는 먹이섭취율이 급격히 변하거나 혹은 포화상태에 도달하는 임계농도는 먹이의 종류와 크기 그리고 포식자들의 종들에 따라서 다양하게 나타나지만(Frost, 1972), 본 조사에 사용된 *C. sinicus*와 *A. clausi*의 임계농도는 약 5.5×10^3 과 6.0×10^3 cells/ml로 비슷하게 나타났으며, 또한 평균 먹이섭취율도 3.4×10^3 과 3.2×10^3 cells eaten/copepod/hr.로 매우 비슷하였다(Table 1). 만약 요각류들의 위 용량이 몸체의 크기에 비례한다고 가정하면, *Acartia*의 크기가 약 0.9~1.1 mm 이고 *Calanus*가 약 2.0~2.7 mm이므로 먹이를 섭취하는데 있어서 *Calanus*에 비해서 *Acartia*가 더 적극적이며 또한 먹이를 섭취하고 배설하는데 까지 걸리는 시간이 더 짧거나 혹은 제공된 먹이들의 크기가 *Acartia*의 포식에 적당한 것으로

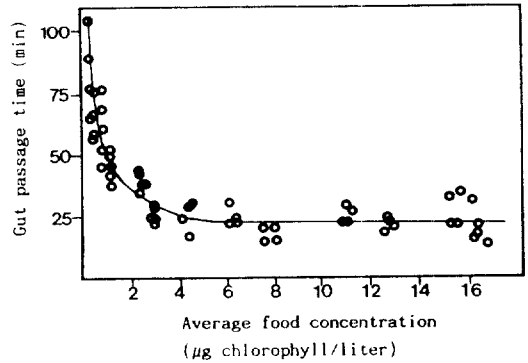


Fig. 4. Relationship between gut passage time and food concentration. At concentrations $< 4.0 \mu\text{g/liter}$, $\text{Passage time}(\text{min}) = 48.1(\text{Chl concn})^{-0.44}$ ($n = 30, r^2 = 0.81$). At concentrations $> 4.0 \mu\text{g/liter}$, passage time averaged 23.4 min($n = 33, \text{SD} = 5$).

사료되었다.

실험들에서 나타난 요각류들의 먹이섭취율과 먹이농도의 관계는 McAllister(1970), Corner et al. (1972), Frost(1972) 그리고 Dagg와 Walser(1987) 등의 보고와 일치함을 보였으며, 이러한 먹이섭취율의 경향은 부유성 포식자들의 전형적인 예(Mullin et al., 1975)로 제시되었다. McAllister(1970)는 동물플랑크톤들이 식역을 느끼는 농도이하에서 포식하지 않는것을 제시하였으며, Steel(1974)은 이러한 행동이 해양에서 식물플랑크톤과 동물플랑크톤사이의 안정성에 매우 중요한 요소로서 작용할 것이며 수적으로 완전히 고갈되지 않은 식물플랑크톤은 동물플랑크톤의 포식압력이 감소함으로써 재 발생될수 있음을 시사하였다. 그러나 대부분의 연구들(Ryther, 1954; Reeve, 1963a,b; Corner et al., 1972; Frost 1972; Dagg & Walser, 1987)과 본 조사에서 이와 같은 식역의 농도는 나타나지 않았으며, 먹이섭취율이 어떤 농도에서 포화상태를 유지하는데 Rigler (1961)는 이러한 현상을 세가지의 관점으로 설명하였다. 첫째, 포식자들의 포식 부속기관에 있는 포식강모들을 통한 물의 순환율이 감소되고 둘째, 포식자들이 먹이를 계속적으로 포식하는 것이 아니라 간헐적인 포식을 할것이며 셋째, 포획된 먹이들중 일부를 방출하는 기작이 있을 것으로 고찰하였다. 이와같이 포식자들은 어떤 임계농도 이상에서 먹이를 섭취하거나 배설하기 위한 능력이 제한되고, 포식자들의 위에 있는 먹이의 양을 배설된 양으로 나눈

먹이의 위 통과시간이 먹이농도에 따라서 증가하지만 어떤 임계농도이상에서 일정하게 유지되기 때문에(Fig. 4; Dagg & Walser(1987)의 Fig. 4인용) 먹이섭취율이 일정하게 유지되는 것으로 사료되었다. 또한 먹이섭취율이 임계농도이상에서 일정하게 유지되거나 혹은 증가율이 급격히 감소되지 않고 계속적으로 직선적인 증가를 보인다면 해양에 존재하는 식물플랑크톤의 현존량이 크게 위협을 받기 때문에 이러한 먹이섭취율의 포화상태는 해양에서 동물플랑크톤이 식물플랑크톤의 양을 조절하는 데 중요한 요소로 작용할 것이다.

시간에 따른 *Calanus sinicus*와 *Acartia clausi*의 여과율은 *Cylindrotheca closterium*, *Asterionella kariana*, *Skeletonema costatum*을 이용하여 6시간 간격으로 하루동안 조사하였다. *C. sinicus*와 *A. clausi*의 여과율은 전반적으로 시간경과에 따라서 감소하고 있으나(Fig. 5), *A. clausi*의 여과율은 18시간 후 부터는 다소 증가하는 경향을 보였다(Fig. 5b). 실험기간동안 용기내의 먹이농도는 일정하게 유지됐으므로 여과율의 변동은 먹이농도의 변화보다는 오히려 시간경과에 따른 영향으로 생각되며 두종의 포식자들이 다소 다른 경향성을 보이고 있다. 24시간이라는 짧은 주기로 실험을 했기 때문에 포식율의 주기성은 관찰하지 못했지만, *A. clausi*의 여과율이 18시간이 경과한 후에 다소 증가하는 것이 위에서 논의 했던것과 같이 *C. sinicus*와 비교해서 *A. clausi*가 먹이의 섭취와 소화시키는 능력 그리고 먹이를 배설하는 시간이 더 빠른 것으로 사료된다. 그리고 포식율의 변화들이 실험시작후 6시간 경과시 비정상적으로 높은 값들을 보이고 있는 것은 포식자들을 여과해수에서 3~4일간 적응시킬때 영향을 받은 것으로 생각되며(Mullin, 1963; Hargrave & Geen, 1970), Frost(1972)의 장기간(2~5일)의 실험에서도 이러한 비정상적인 행동이 거의 12시간 까지 나타났으므로 보고하였다. 여과율들이 시간경과에 따라서 감소하고 특정한 시간에서 증가하는 것은 실험동안 식물플랑크톤의 농도변화에 의한 영향이 아니라(Mullin, 1963), 요각류들의 포식활동이 연속 이라기 보다는 오히려 간헐적인 포식의 작용으로 사료되었다(Lowndes, 1935; Frost, 1972).

결론적으로 두종의 요각류들의 여과율은 먹이농도와 역 관계를 보였으며, 먹이섭취율은 어떤 먹이

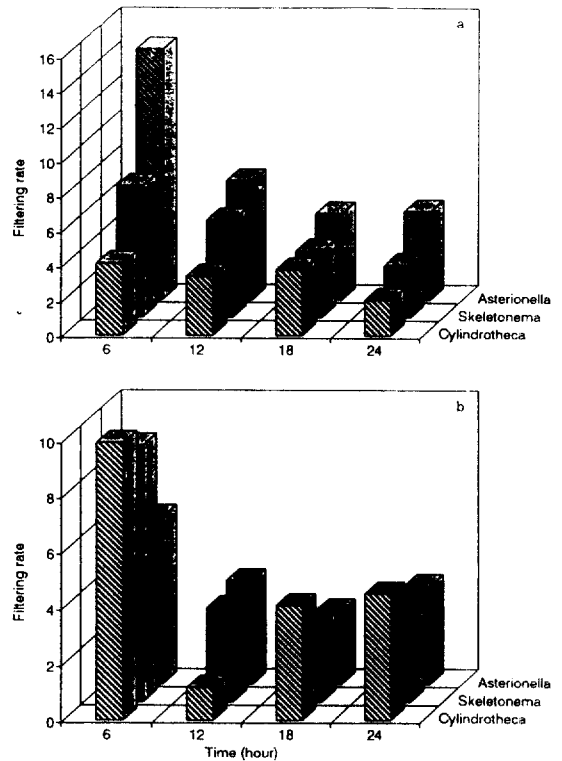


Fig. 5. Variation of filtering rates (ml/copepod/ml) with time progress and each phytoplankton for *Calanus sinicus*(a) and *Acartia clausi*(b). The data are mean value for several experiments.

농도까지 증가한후 그 농도이상에서 일정하게 유지되는 부유성 여과포식자들의 전형적인 포식활동을 나타냈다. 또한 시간경과에 따른 요각류들의 여과율은 전반적으로 감소하는 경향을 보였지만, 포식활동의 주기성은 짧은 실험주기 때문에 관찰하지 못하였는데 이러한 조사를 위해서 장기간의 연속적인 배양 실험들이 필요하다. 먹이농도의 변화와 시간경과에 따른 요각류의 포식활동에 대한 자료들에서 *Acartia*의 포식활동을 위한 대사작용이 *Calanus* 보다 더 활발할 것으로 사료되었다. 따라서 경기만에서 항상 출현하며, 자주 우점하는 *Acartia*는 경기만의 식물플랑크톤의 현존량을 조절하는 주요종으로 고려할 수 있을 것이다. 이와같은 조사들이 많이 수행됨으로써 해양의 영양상호작용과 에너지의 전달을 이해하는데 도움을 줄뿐만 아니라 초식성 동물플랑크톤의 생산량을 측정하는 데 하나의 정보로서 이용할 수 있다. 그러나 실험실에서 유도된 먹이섭취율을 해

양에 적용하기에는 아직까지 인위적인 문제들이 있으며, 실험실 실험에서 사용된 먹이농도에 비해서 현장의 먹이농도가 너무 낮기때문에 포식자들이 최대한으로 포식할수 없거나 심지어 그들의 대사작용을 위한 요구량을 충족시킬수 없는 사실들이 나타나므로(e.g. Mullin & Brooks, 1976) 보다 정확하고 인위적인 영향이 배제된 현장조사 방법들의 개발이 필요하다.

References

- Anraku, M. and M. Omori, 1963. Preliminary survey of the relationship between the feeding habit and the structure of the mouthparts of marine copepod. *Limnol. Oceanogr.*, **8**: 116-126.
- Barrs, M.A. and H.G. Franz, 1984. Grazing pressure of copepods on the phytoplankton stock of the Central North Sea. *Neth. J. Sea Res.*, **18**: 120-142.
- Barrs, M.A. and S.S. Oosterhuis, 1984. Diurnal feeding rhythms in North Sea copepods measured by gut fluorescence, digestive enzyme activity and grazing on labelled food. *Neth. J. Sea Res.*, **18**: 97-119.
- Barrs, M.A. and S.S. Oosterhuis, 1985. On the usefulness of digestive enzyme activity as index for feeding activity in copepods. *Hydrobiol. Bull.*, **19**: 89-100.
- Burns, C.W. and F.H. Rigler, 1967. Comparison of filtering rate of *Daphnia rosea* in lake water and in suspensions of yeast. *Limnol. Oceanogr.*, **12**: 492-502.
- Cannon, H.G., 1928. On the feeding mechanism of the copepods *Calanus finmarchicus* and *Diaptomus gracilis*. *Brit. J. Exp. Biol.*, **14**: 131-144.
- Conover, R.J., 1956. Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. *Bull. Bingham Oceanogr. Collect.*, **15**: 156-233.
- Conover, R.J., 1978. Transformation of organic matter. In: *Marine Ecology; A Comprehensive, Integrated Treatise on Life in Oceans and Coastal Waters*, edited by O. Kinne. John Wiley & Sons, New York, **4**: 221-449.
- Conover, R.J. and Huntley, 1980. General rules of grazing in pelagic ecosystems. In: *Primary Productivity in the Sea*, edited by P. Falkow, SKT. Plenum Press, New York, 461-485.
- Corner, E.D.S., R.N. Head and C.C. Kilvington, 1972. On the nutrition and metabolism of zooplankton. Grazing of *Biddulphia* cells by *Calanus helgolandicus*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **52**: 847-862.
- Corner, E.D.S., R.N. Head and C.C. Kilvington, 1976. On the nutrition and metabolism of zooplankton: Quantitative aspects of *Calanus helgolandicus* feeding as a carnivore. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **56**: 345-358.
- Copping, A.E. and C.J. Lorenzen, 1980. Carbon budget of marine phytoplankton-herbivore system with carbon-14 as a tracer. *Limnol. Oceanogr.*, **25**: 873-882.
- Dagg, M.J. and W.E. Jr. Walser, 1987. Ingestion, gut passage, and egestion by the copepod *Neocalanus plumchrus* in the laboratory and in the subarctic Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, **32**: 178-188.
- Duval, W.J. and G.H. Geen, 1976. Diel feeding and respiration rhythms in zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **21**: 823-829.
- Esterly, C.O., 1916. The feeding habits and food of pelagic copepods and the question of nutrition by organic substances in solution in the water. *Univ. California Publ. Zool.*, **16**: 171-184.
- 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.
- Frost, B.W., 1980. Grazing. In: *The physiological Ecology of Phytoplankton*, edited by I. Morris, Blackwell, Oxford, 465-491.
- Guillard, R.R.L. and J.H. Ryther, 1962. Studies of marine planktonic diatoms: *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervacea*(Cleve) Gran. *Can. J. Microbiol.*, **8**: 229-239.
- Hargrave, B.T. and G.H. Geen, 1970. Effects of copepod grazing on two natural phytoplankton populations. *J. Microbiol.*, **8**: 229-239.
- Kjørboe, T., F. Møhlenberg and H. Nicolajen, 1982. Ingestion rate and gut clearance in the planktonic copepod *Centropages hamatus*(Lilljeborg) in relation to food concentration and temperature. *Ophelia*, **21**: 181-194.
- Lampert, W., 1978. Release of dissolved organic carbon by grazing zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **23**: 831-834.
- Lebour, M.V., 1922. The food of plankton organisms. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **12**: 644-677.
- Lowndes, A.G., 1935. The swimming and feeding of certain calanoid copepods. *Proc. Zool. Soc. London*, **1935**: 687-715.
- McAllister, C.D., 1970. Zooplankton rations, phytoplankton mortality and the estimation of marine production. In: *Marine food chains*, edited by J.H. Steel, Oliver and Boyd, 419-457.
- MaMahon, J.W. and F.H. Rigler, 1965. Feeding rate of *Daphnia magna* Straus in different foods labelled with radioactive phosphorus. *Limnol. Oceanogr.*, **10**: 105-114.
- MaQueen, D.J., 1970. Grazing rates and food selection in *Diaptomus oregonensis*(Copepoda) from Marion Lake, British Columbia. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **27**: 13-20.
- Mackas, D. and R. Bohrer, 1976. Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and investigation of diel feeding patterns. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **25**: 77-85.
- Marshall, S.M., 1924. The food of *Calanus finmarchicus* during 1923. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **13**: 473-479.
- Marshall, S.M. and A.P. Orr, 1955. The biology of a marine copepod. Oliver & Boyd, Endinburgh, U.K. 188pp.
- Marshall, S.M. and A.P. Orr, 1966. Respiration and feeding in some small copepods. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*

- 46: 513-530.
- Martin J.H., 1970. Phytoplankton-zooplankton relationships in Narragansett Bay: The seasonal importance of grazing. *Limnol. Oceanogr.*, **15**: 413-418.
- Mullin, M.M., 1963. Some factors affecting the feeding of marine copepods of the genus *Calanus*. *Limnol. Oceanogr.*, **8**: 239-250.
- Mullin, M.M., R.F. Stewart and F.J. Fuglister, 1975. Ingestion by planktonic grazers as a function of food concentration. *Limnol. Oceanogr.*, **20**: 259-262.
- Mullin, M.M. and E.R. Brooks, 1976. Some consequences of distributional heterogeneity of phytoplankton and zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **21**: 784-796.
- Nemoto, T., 1968. Chlorophyll pigments in the stomach of euphausiids. *J. oceanogr. Soc. Japan*, **24**: 253-260.
- Nival, P. and S. Nival, 1976. Particle retention efficiencies of an herbivorous copepod, *Acartia clausi* (adult and copepodite stages) : Effects on grazing. *Limnol. Oceanogr.*, **21**: 24-38.
- Omori, M. and T. Ikeda, 1984. Methods in Marine Zooplankton Ecology. John Wiley & Sons., 311pp.
- Paffenhfer, G.-A., 1971. Grazing and ingestion rates of nauplii, copepodids and adults of the marine planktonic copepod *Calanus helgolandicus*. *Mar. Biol.*, **11**: 286-298.
- Peterson, W., S. Painting and R. Barlow, 1990. Feeding rates of *Calanoides carinatus* : a comparison of five methods including evaluation of the gut fluorescence method. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **63**: 85-92.
- Reeve, M.R., 1963a. The filter-feeding of *Artemia*: In pure cultures of plant cells. *J. Exp. Biol.*, **40**: 195-205.
- Reeve, M.R., 1963b. The filter-feeding of *Artemia*. In suspensions of various particles. *J. Exp. Biol.*, **40**: 207-214.
- Richman, S. and J.N. Rogers, 1969. The feeding of *Calanus helgolandicus* on synchronously growing populations of the marine diatom *Ditylum brightwellii*. *Limnol. Oceanogr.*, **14**: 701-709.
- Rigler, F.H., 1961. The relation between concentration of food and feeding rate of *Daphnia magna* Straus. *Can. J. Zool.*, **39**: 857-868.
- Runge, J.A., 1980. Effects of hunger and season on the feeding behavior of *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.*, **25**: 134-145.
- Ryther, J.H., 1954. Inhibitory effects of phytoplankton upon the feeding of *Daphnia magna* with reference to growth, reproduction and survival. *Ecology*, **35**: 522-533.
- Rodriguez, V., F. Echevarria and B. Bautista, 1991. In situ diel variation in gut pigment contents of *Ceriodaphnia* sp. in stratification and destratification periods. *J. Plankton Res.*, **13**: 187-196.
- Singh, P.T., 1972. Studies on the food and feeding of the freshwater calanoid *Rhinediaptomus indicus*: Diurnal variations in feeding propensities. *Hydrobiologia*, **39**: 209-215.
- Steele, J.H., 1974. Structure of Marine Ecosystems. Harvard University Press, Cambridge. 128pp.

Accepted February 27, 1992