

만경·동진강 하구에서의 박테리아 및 식물플랑크톤의 역할과 상호관계

심재형¹ · 신윤근² · 조병철³

¹서울대학교 자연과학대학 해양학과

²상지대학교 자연과학대학 환경학과

³한국의국어대학교 자연과학대학 환경학과

The Roles and the Interrelationship Between Bacteria and Phytoplankton in the Estuarine System of Mankyung and Dongjin Rivers, Korea

JAE HYUNG SHIM¹, YOON KEUN SHIN² AND BYUNG CHEOL CHO³

¹Dept. of Oceanography, Seoul National University, Seoul, Korea

²Dept. of Environmental Sciences, Sang-Ji University, Kang-Won Do, Korea

³Dept. of Environmental Sciences, Hankuk University of Foreign
Studies, Young-in Gun, Kyung-gi Do, Korea

하구 혼합이 활발한 만경·동진강하구에서 박테리아와 일차생산자와의 상호 관계의 특징에 대해, 그리고 이러한 관계의 특징이 일차생산자의 군집구조와 어떠한 관련이 있는가에 대해 1990년 7월에서 1991년 10월 동안 4회에 걸친 측정자료를 분석하였다. 연구기간 동안 엽록소와 생산량만이 의미있는 관계($r^2 > 0.36$, $p < 0.02$)를 나타내어, 본 연구해역에서 일차생산자의 생물량에 관련된 과정이 박테리아의 생산량과 관련이 있었음을 시사하였다. 그러나 유광대내의 박테리아 생산량은 일차생산량의 매우 적은 부분(평균 2.6%)을 차지하여, 두 변수 사이에 uncoupling이 존재함을 시사하였다. 이러한 uncoupling은 동물플랑크톤의 먹이인 식물플랑크톤이 주로 개체 크기가 크고 사슬을 형성하는 규조류로 구성되어 있는 먹이사슬 구조에 기인하는 것으로 추측된다.

Interrelationship between bacterial and phytoplankton variables and associations of this relationship with phytoplankton community structure were studied from July, 1990 to October, 1991 in the estuarine system of Mankyung and Dongjin Rivers where estuarine mixing is very active. During the study period only bacterial production and chlorophyll were always significantly correlated ($r^2 > 0.36$, $p < 0.02$), suggesting that phytoplankton-biomass related process seemed to be related to bacterial production in the estuarine waters. However, bacterial production comprised only a small fraction (on average $< 2.6\%$) of primary production throughout the study period, suggesting that those parameters were uncoupled. This might be partly due that phytoplankton, food particles for zooplankton, were mostly composed of large and/or chain-forming diatoms.

서 론

해양환경에서 박테리아의 개체수와 생산량의 생지화학적 중요성은 최근 잘 인식되어(Azam *et al.*, 1983; Fuhrman, 1992) 있다. 박테리아 개체수 및 생물량은 엽록소와 높은 상관관계(Bird and Kalff, 1984; Cho and Azam, 1990; Simon *et al.*, 1992)를 나타내며, 박테리아의 생산량은 식물플랑크톤 생산량과 높은 상관관계를 보여 먼적을 기준으로 비교해 볼 때, 박테리아 생산량은 일차생산의 약 30%를 차지함이 알려졌다(Cole *et al.*, 1988). 이러한 결론은 물론 넓은 시공간상의 범위에서 얻어진 시료에 대한 종합적인 분석에 기초한 것으로, autochthonous production이 대부분의 생산량을 차지하는 해양환경에서 내려진 것이었다. 제한된 시공간상에서 얻어진 시료에서는 종종 이러한 관계식들이 얻어지지 않았으며, 이 경우 그 환경에서 작용하는 중요한 환경의 조절 인자의 규명이 가능하게 되었다(Ducklow, 1984). 하구생태계에서도 이러한 관계식이 성립하지 않음이 흔히 보고되고 있는데(Kirchman *et al.*, 1989; Griffith *et al.*, 1990), 이러한 현상의 원인은 강으로부터 하구역으로 유입되는 많은 유기물에 기인하고 있는 것으로 이해되고 있다.

만경강과 동진강하구에서 박테리아에 대해 시행된 연구의 결과(Cho and Shim, 1992)는 박테리아 개체수와 생산량의 분포에 있어서 하구 혼합의 역할이 중요함이 제시 되었다. 즉, 하구내 한 정점에서 박테리아의 개체수와 생산량이 그 정점의 수피의 물리적 성격이 다른 두 개의 수피의 혼합의 결과로 설명될 수 있을 때, 두 수피의 박테리아의 개체수와 생산량의 혼합으로 인하여 설명할 수 있는 경우도 있었으나, 상당한 경우에 하구 혼합의 결과 박테리아의 개체수는 혼합으로 예상되는 것보다 증가하고 생산량은 감소하는 것으로 분석되었다. 이는 퇴적물의 재부유 현상과 관련되어 나타난 결과로 추정된다. 본 연구에서는 하구 혼합이 활발한 만경·동진강 하구에서 박테리아와 일차생산자와의 상호 관계가 어떤 특성을 나타내는지, 그리고 이러한 특성들이 식물플랑크톤의 주요 군집구조와 어떤 관련성이 있는가를 밝히고자 하였다.

재료 및 방법

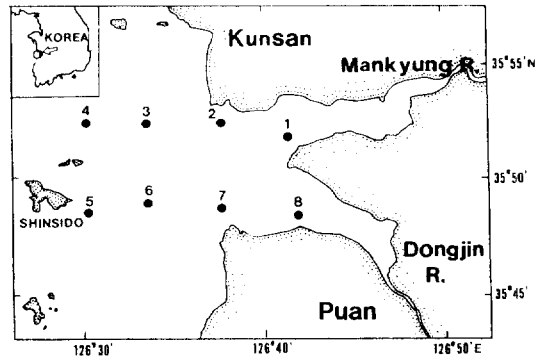


Fig. 1. A map showing sampling stations during the study period of July, 1990-August, 1991.

만경·동진강하구(Fig. 1)에서 시행된 박테리아의 개체수와 생산량의 측정 방법의 기술은 Cho and Shim(1992)에, 일차생산량과 엽록소의 측정방법의 기술은 신 등(1990)에, 그리고 식물플랑크톤의 분류 체계에 대한 기술은 Shim *et al.*(1991)에 상세하게 기술되어 있다. 일차생산량의 측정은 정점 2, 3, 5 및 8에서 수행되었다. 상관관계의 통계처리는 Macintosh computer의 'Systat' 프로그램을 이용하였다.

결 과

1. 박테리아와 식물플랑크톤의 상호관계의 계절별 변화

가을에는 (1990년 10월) 엽록소a와 박테리아 개체수 및 생산량이 모두 높은 양의 상관관계를 나타냈으며($r^2 > 0.7$, $p < 0.01$; Table 1), 봄에는 (1991년 4월) 엽록소a와 박테리아 생산량만이 비교적 높은 양(+)의 상관관계를 나타냈다($r^2 = 0.67$, $p < 0.001$). 한편 여름에는 (1991년 8월) 엽록소a와 박테리아 개체수 및 생산량이 모두 낮은 양의 상관관계를 나타냈다($r^2 < 0.4$, $p < 0.05$). 따라서 조사기간 동안 항상 엽록소와 유의성 있는 상관관계를 나타낸 변수는 유일하게 박테리아 생산량뿐이었다. 3계절의 박테리아 생산량과 엽록소의 자료를 도시한 결과는 (Fig. 2) 조사시기마다 두 변수의 관계가 각각 다른 특징이 있음을 나타냈다.

박테리아 개체수와 엽록소a는 가을과 여름(8월)에 양(+)의 상관관계를 보이나 봄과 여름(7월)에는 상관관계를 보이지 않았다. 위의 3계절의 박테리아

Table 1. List of significant correlations between bacterial and phytoplankton variables in the estuarine system of Mankyung River and Dongjin River from July, 1990 to August, 1991. Tested variables were chlorophyll *a* (chl *a*), bacterial abundance (AODC), bacterial production (BSP), salinity, and temperature for the data from October, April and August. For July 1990 when only chl *a* and AODC were available, no significant relationship was found.

Date	tested variables	r ²	p
1990. 10	chl <i>a</i> vs AODC	0.88	0.001
	chl <i>a</i> vs BSP	0.75	0.005
	AODC vs BSP	0.62	0.020
1991. 4	chl <i>a</i> vs BSP	0.67	0.000
	chl <i>a</i> vs Temp	0.54	0.001
	BSP vs Temp	0.52	0.002
	BSP vs AODC	0.26	0.046
	BSP vs Salinity	0.27	0.040
1991. 8	chl <i>a</i> vs AODC	0.37	0.013
	chl <i>a</i> vs BSP	0.36	0.014

개체수와 엽록소a 자료를 모두 함께 처리한 결과 매우 약한 양의 상관관계($r^2 < 0.11$, $p < 0.01$) 나타내어 따로 그림으로 나타내지 않았다. 박테리아 개체수 및 박테리아 생산량은 가을과 봄에 비교적 유의성이 있는 양의 상관관계를 나타내었고, 여름에는 상관관계가 나타나지 않았다(Table 1). 흥미롭게도 봄에 엽록소a와 박테리아 생산량은 모두 온도와 비교적 높은 양의 상관관계(각각 $r^2 = 0.54$, $r^2 = 0.52$, $p < 0.01$)를 나타내었다. 여름은 봄에 박테리아 생산량과 낮은 음(-)의 상관관계($r^2 = 0.27$)를 나타내었다.

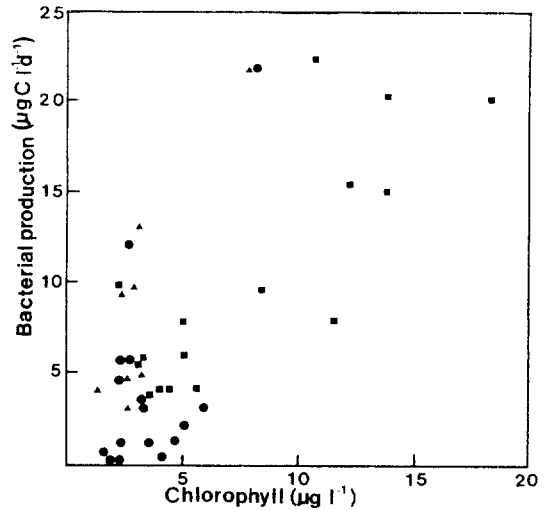


Fig. 2. Plot of chlorophyll *a* and bacterial production data from the estuarine system of Mankyung and Dongjin rivers during the study period of October, 1990 to August, 1991. Closed squares represent data of April, closed triangles October, and closed circles August.

2. 박테리아 생산량과 식물플랑크톤의 생산량의 비교

박테리아 생산량을 단위 면적당 전체 유광대내에 걸쳐 적분하여 얻은 값을 동일한 방법으로 적분한 식물플랑크톤의 생산량의 값과 비교한 결과(Table 2, Fig. 3) 연구기간동안 그 비율이 8%를 넘지 않았다. 하구 혼합이 활발한 본 해역에서는 전체 수층이 거의 혼합되므로 일차생산량의 얼마만한 부분이 수층내의 박테리아에 의해 이용되었는가를 추정하기

Table 2. Primary production, bacterial production, and ratios of the bacterial carbon production to primary production. Primary production was integrated for the euphotic zone and bacterial production was integrated for the euphotic zone and the whole water column in the estuarine system of Mankyung and Dongjin rivers from October, 1990 to August, 1991.

Date	Stn	Primary production (mg C m ⁻² d ⁻¹)	Bacterial production (mg C m ⁻² d ⁻¹)		Ratio	
			euphotic zone	water column	euphotic zone	water column
1990. 10	3	268	19.7	26.0	0.074	0.097
	5	571	19.8	37.6	0.035	0.066
	8	625	3.8	5.2	0.006	0.008
1991. 4	2	661	11.1	51.7	0.017	0.078
	5	866	15.8	52.0	0.018	0.060
	8	365	16.5	16.5	0.045	0.045
1991. 8	5	3456	33.6	60.5	0.010	0.018
	8	3241	6.8	6.8	0.002	0.002

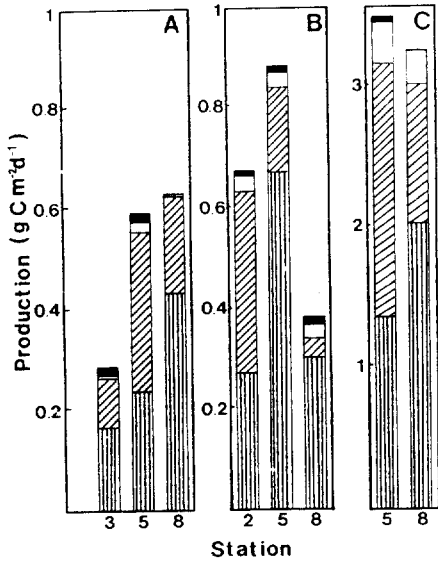


Fig. 3. Distribution of primary production and bacterial production integrated for the euphotic zone in the estuarine system of Mankyung and Dongjin rivers during a study period of October, 1990 to August, 1991. Panel A represent data of October, panel B April, and panel C August. Compartments hatched vertically represent primary production netplankton, those hatched obliquely nanoplankton, and blank ones picoplankton. Blackened compartments represent bacterial production.

위해, 전체 수중에 걸쳐 적분한 박테리아의 생산량을 유광대내의 적분된 일차생산량과 비교한 결과 10%를 넘지 않았다(Table 2). 유광대내와 수층내의 적분된 박테리아의 생산량은 전 기간 평균하여 각각 2.6%와 4.7% (n=8)의 일차생산량에 해당되었으며, 유광층과 수층의 단위면적당 박테리아 생산량은 일차생산량과 의미있는 상관관계를 보이지 않았다($r^2 < 0.1$, $p > 0.4$). Fig. 3은 박테리아 생산량과 일차생산량의 합을 나타낸 것으로, 박테리아 생산량은 전체의 생산량의 극히 작은 부분을 차지하고 있는 반면, 일차생산량의 대부분이 주로 nanoplankton과 netplankton에 의한 것임을 보여준다. 식물플랑크톤의 군집은 개체의 크기가 nanoplankton 이상의 사슬을 형성하는 (chain-forming) 규조류가 주종을 이루었으며(Table 3), dinoflagellates는 거의 발견되지 않았다.

고 찰

이 연구의 주요결과는 1) 박테리아 생산량이 평균적으로 일차생산량의 5% 이하의 값을 나타낸다는 것과, 2) 박테리아 생산량과 엽록소만이 유일하게

Table 3. Species of dominant phytoplankton, their abundances and total phytoplankton abundances in the estuarine system of Mankyung and Dongjin rivers from October, 1990 to August, 1991.

Date	Stn	Depth (m)	Dominant phytoplankton species	Abundance		
				Dominant species (cells l ⁻¹)	Total	
1990. 10	3	0	<i>Thalassiosira</i> sp. (nano)	22,000	83,000	
			<i>Odontella aurita</i>	9,000		
	5	0	<i>Thalassiosira</i> sp. (nano)	25,000		51,000
			<i>Rhizosolenia imbricata</i>	7,000		
1991. 4	5	20	<i>Thalassiothrix frauenfeldii</i>	7,000	74,000	
			<i>R. imbricata</i>	5,000		
	8	0	<i>T. frauenfeldii</i>	5,000		157,000
			<i>Thalassiosira</i> sp. (nano)	12,300		
1991. 8	5	0	<i>O. aurita</i>	81,000	1,168,000	
			<i>Thalassiosira</i> sp. (nano)	31,000		
	8	0	<i>Eucampia zodiacus</i>	1,250,000		2,118,000
			<i>Plagiogramma vauheureckii</i>	695,000		
1991. 8	5	0	<i>Eucampia zodiacus</i>	189,000	220,000	
			<i>Eucampia zodiacus</i>	838,000		
	8	0	<i>P. vauheureckii</i>	46,000	1,146,000	
			<i>Chaetoceros curvisetus</i>	239,000		
1991. 8	8	0	<i>C. socialis</i>	203,000	1,168,000	
			<i>Skeletonema costatum</i>	176,000		
			<i>C. socialis</i>	2,082,000		
			<i>S. costatum</i>	138,000	2,879,000	

연구기간 동안 계속하여 유의성있는 상관관계가 나타나는 변수이었다는 것이다.

담수로부터의 유기물의 유입으로 인하여 하구에 서는 흔히 종속영양 생태계(heterotrophic ecosystems)의 출현이 발견되는데(Findlay *et al.*, 1991), 본 연구 해역에서도 종속영양 생태계가 즉, 일차생산량보다 많은 박테리아 생산량의 측정이 기대되었다. 그러나 박테리아 생산량이 평균적으로 일차생산량의 5% 이하의 값을 나타내어, 박테리아 생산량과 일차생산량 사이에는 밀접한 관련이 없음(Fig. 3)을 즉, uncoupling 되었음을 시사하였다. 본 연구의 결과는 위의 두 변수 사이에서 약한 coupling이 발견된 종속영양생태계인 허드슨강 하구(Findlay *et al.*, 1991)와는 다른 경우라고 하겠다. 따라서 본 연구해역에서 나타난 uncoupling의 원인 또한 다르다고 사료된다.

최근 여러 해양환경에서 uncoupling의 예가 다양한 원인에 의해 야기됨이 보고 되었다. 예컨대, Newfoundland 해역에서 Pomeroy and Deibel (1986)은 uncoupling의 주요 원인이 저온(-1.0°C)에 기인하였음을 증명하였다. 본 연구에서 나타난 uncoupling의 원인으로 온도($8.1-28^{\circ}\text{C}$)는 해당 원인이 되지 않은 것으로 보인다. 알려진 다른 원인으로서는 저온에서 기질의 농도의 중요성(Pomeroy *et al.*, 1991), 먹이 그물망 구조의 영향(Andersen, 1988), 외부원으로부터의 유기물의 공급(McManus and Peterson, 1988; Ducklow and Kirchman, 1993) 등을 들 수 있으며, 또한 수심이 깊은 연안 해역에서 강한 조석 혼합의 영향을 받아 박테리아와 일차생산자의 생산량이 uncoupling될 수도 있다(Cho *et al.*, in preparation).

본 연구 해역에서 관찰된 박테리아 생산량이 일차생산량의 5% 이하의 값을 나타내는 사실은 Cole *et al.*(1988)에 의해 보고된 현상 즉, 박테리아의 생산량과 일차생산량 사이에 밀접한 연관이 있으며, 단위 면적당 비교시 박테리아 생산량이 일차생산량의 30%를 차지한다는 발견과는 상이한 것이다. 이 연구해역의 일차생산량은 $171-3,456 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 로, 중영양에서 부영양해역에 해당하였으며, 특기할 만한 사실로는 이러한 생산량이 유평대의 깊이가 오직 1-5 m 정도의 얇은 수심에서 나타나고 있다는 것이다. 이는 단위 부피당 일차생산량이 일반적인

외양조건에(유평대의 깊이가 10-50 m) 비해 10배 정도 높음을 시사하며, 본 연구해역의 박테리아 생산량이 전형적인 연안 해역의 값과 유사했다(Cho and Shim, 1992)는 사실은(다시 말하면, 본 해역에서 박테리아의 생산량이 실제 관측치보다 10배 정도 더 높게 관측되지 않았다는 것은), 이에 관련된 원인들이 이 해역에서 관찰된 uncoupling을 설명할 수 있는 근거를 제시한다고 하겠다. 예측 가능한 10배 정도 더 높은 박테리아의 생산량이 발견되지 않았음은 이 해역에서 박테리아가 이용할 수 있는 용존 유기물이 그만큼 더 많이 생성되지 않았음을 시사한다. 용존 유기물의 생성기작의 하나로서(Azam and Cho, 1987) 일차생산자에 의한 extracellular release를 들 수 있겠는데, 본 연구해역에서 측정된 extracellular release의 양은 일차생산량의 극히 적은 부분($<1\%$, not shown)이어서 이 과정을 통한 용존 유기물의 생성은 중요하지 않았음을 제시한다. 따라서 유력한 용존 유기물의 생성기작은 동물플랑크톤에 의한 포식의 활동(Fuhrman and Azam, 1982) 또는 그 중요성이 정량화되지는 않았지만 바이러스에 의한 식물플랑크톤의 용해(Fuhrman, 1992)에 기인한 것으로 추론된다. 즉, 박테리아의 생산량은 일차생산자의 생물량과 관련된 과정들, 즉 동물플랑크톤의 sloppy feeding 또는 바이러스의 식물플랑크톤 감염활동에 의해 주로 연관되어 일어난 것으로 생각된다. 흥미롭게도 이 해역의 일차생산량을 서 등(1991)이 보고한 동물플랑크톤의 총현존량과 비교할 때 여름에 증가된 일차생산량에 상당한 동물플랑크톤(따라서 grazing activity)의 현존량 증가가 이 해역에서 없었음이 제시되어 여름에 상대적으로 유기물 생산의 저하를 시사하였는데, 이는 여름에 관찰된 매우 낮은 비율의 박테리아 생산량 대 일차생산량의 값과(Table 2) 일치하여 동물플랑크톤이 유기물 생산의 주요한 역할자임을 시사하였다. 이러한 추론은 이 해역에서 엽록소와 박테리아의 생산량만이 유일하게 꾸준히 비교적 높은 상관관계를 갖는다는 사실과도 일치하여 동물플랑크톤의 sloppy feeding에 의한 유기물 생성 기작의 중요성과 일치하는 것으로 보인다.

그러나 박테리아 생산량이 일차생산량의 5% 이하의 값을 나타내는 현상은 일차생산자의 생물량과 관련된 과정이 박테리아 생산량에 영향을 주고 있

으나, 이러한 유기물 생성기작들의 작용이 활발하지 않았음을 시사한다. 이러한 원인으로는 식물플랑크톤이 대개 개체의 크기가 크고 또는 사슬을 형성하는 규조류로 주로 구성되어 있는(Table 3) 특성에 기인하는 듯하다(Andersen, 1988; Legendre and Fevre, 1989). 따라서 본 연구해역에서 많은 부분의 일차생산량은 박테리아와 동물플랑크톤에 의해 이용되지 않을(특히 여름에) 가능성이 높아, 저서 동물군집에 의한 유기물의 이용이나 또는 하구밖으로의 유출가능성이 있다고 보겠다.

한편 엽록소와 박테리아 개체수의 상관관계는 일반적으로 엽록소가 박테리아 개체수의 변이를 주도하는 주요 기능임(Bird and Kalf, 1984; Cho and Azam, 1990; Simon *et al.*, 1992)에도 불구하고, 본 해역에서는 계절적으로 항상 상관관계를 나타내지 않았다. 이는 두 생물군의 현존량 분포 관계에 작용하는 환경 요인들의 강한 조절적 역할이 존재함을 제시하는 것으로 보여진다(Ducklow, 1984). 또한 주목할 만한 것은 기존의 연구들이 박테리아 생체량과 엽록소가 높은 상관 관계를 갖고 있음을 보고함에 비해, 3계절을 모두 종합한 자료의 상관관계 분석은 매우 낮은($r^2=0.11$) 관계를 나타내어, 본 해역에서 박테리아 생체량의 변이를 주도하는 요인은 엽록소가 아님이 제시되었다. 이러한 결과는 하구역에서 일차생산자와 박테리아가 약하게 상관관계를 나타낸다는 다른 연구와(Kirchman *et al.*, 1989; Griffith *et al.*, 1990) 일치하며, 만경 및 동진강 하구에서 하구 혼합에 의해 퇴적물이 재부유함으로써 수층으로 박테리아의 공급이 있게 된다는 연구 보고(Cho and Shim, 1992)와 일치하는 것으로, 박테리아 개체수와 엽록소의 분포에 작용하는 물리적 인자의 교란효과가 매우 큰 것으로 보여진다. 박테리아와 유의성있는 상관관계를 나타내는 물리적 환경요인은 온도로서 박테리아의 생산량이 봄에 온도와 양의 상관관계를 나타내어 온도가 낮은 환경에서는 (6-13°C) 온도가 성장을 촉진시키는 중요한 인자임을 나타내었다. 한편 가을과 여름엔 관측된 온도의 범위가 너무 작아(<3°C) 이러한 상관관계가 나타나지 않은 것으로 보인다. 박테리아의 생산력과 염분이 봄에만 낮은 상관관계를 나타내어 본 해역에서 염분은 박테리아의 생산량에 중요한 환경요인으로 생각되지 않았다.

결론적으로 본 연구해역에서는 일차생산자의 생물량에 관련된 과정들이 박테리아의 생산량에 중요하였고, 박테리아의 생산량은 일차생산량의 매우 적은 부분을 차지하였다. 이러한 uncoupling 현상의 규명은 본 하구의 생태계의 이해에 절대 필수적인 여건이라 하겠다.

감사의 글

본 논문의 초고작성시 제반 통계분석과 관련하여 조언을 주신 한국외국어대학 통계학과의 박태성 교수님께 감사를 드리며, 연구의 진행동안 현장에서 도움을 준 박명길군과 그림의 작성에 도움을 준 황학진군에게도 고마움의 뜻을 표한다.

REFERENCE

- 서해립, 서호영, 차성식, 1991. 만경·동진강 하구계의 동물플랑크톤의 분포와 엽분. 한국해양학회지, **26**: 181-192.
- 신윤근, 심재형, 조준성, 박용철, 1990. 천수만 미세플랑크톤의 상대적 중요성: 종조성, 개체수, 클로로필 및 일차생산력. 한국해양학회지, **25**: 217-228.
- Andersen, P., 1988. The quantitative importance of the "microbial loop" in the marine pelagic: A case study from the North Bering/Chukchi seas. *Ergebn Limnol.* **31**: 243-251.
- Azam, F., T. Fenchel, J.G. Field, J.S. Gray, L.A. Meyer-Reil, and F. Thingstad, 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **10**: 257-263.
- Azam, F. and B.C. Cho, 1987. Bacterial utilization of organic matter in the sea. In: Ecology of Microbial Communities, (Fletcher, M. *et al.* eds), pp. 261-281, Cambridge Univ. Press, New York.
- Bird, D.F. and J. Kalf, 1984. Empirical relationships between bacterial abundance and chlorophyll concentration in fresh and marine waters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **41**: 1015-1023.
- Cho, B.C. and F. Azam, 1990. Biogeochemical significance of bacterial biomass in the ocean's euphotic zone. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **63**: 253-259.
- Cho, B.C. and J.H. Shim, 1992. Significance of estuarine mixing in distribution of bacterial abundance and production in the estuarine system of the Mankyung river and Dongjin river, Korea. *J. Oceanogr. Soc. Kor.* **27**: 154-163.
- Cole, J.J., S. Findlay, and M.L. Pace, 1988. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **43**: 1-10.
- Ducklow, H.W., 1984. Geographical ecology of marine bacteria: physical and biological variability at the

- mesoscale. In: *Current Perspectives in Microbial Ecology*, edited by M.J. King, and C.A. Reddy, 22-31.
- Ducklow, H.W. and D.L. Kirchman, 1993. Bacterial dynamics and distribution during a spring bloom in the Hudson River plume, USA. *J. Plankton Res.*, **5**: 333-355.
- Findlay, S., M.L. Pace, D. Lints, J.J. Cole, N.F. Caraco, and B. Peierls, 1991. Weak coupling of bacterial and algal production in a heterotrophic ecosystem: The Hudson River estuary. *Limnol. Oceanogr.*, **36**: 268-278.
- Fuhrman, J.A., 1992. Bacterioplankton roles in cycling of organic matter: the microbial foodweb. In: *Primary productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea*. (Eds. P.G. Falkowski and A.D. Woodhead), Plenum Press, New York and London, pp. 361-383.
- Fuhrman, J.A. and F. Azam, 1982. Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters: evaluation and field results. *Mar. Biol.*, **66**: 109-120.
- Griffith, P.C., D.J. Douglas, S.C. Wainright, 1990. Metabolic activity of size-fractionated microbial plankton in estuarine, nearshore, and continental shelf waters of Georgia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **59**: 263-270.
- Hobbie, J.E., Daley, R.J., and S. Jasper, 1977. A method for counting bacteria on Nuclepore filters. *Appl. Environ. Microbiol.*, **33**: 1225-1228.
- Kirchman, D.L., Y. Soto, F.V. Wambeck, and M. Bianki, 1989. Bacterial production in the Rhone river plume: effect of mixing on relationships among microbial assemblages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **53**: 267-275.
- Legender, L. and J. Le Fevre, 1989. Hydrodynamical singularities as control of recycled versus export production in oceans. In: *Productivity of the Ocean: Present and Past*. (Eds. Berger, W.H., Smetacek, V. S., and G. Wefer). The Bath Press, pp. 49-64.
- McManus, G.B. and W.T. Peterson, 1988. Bacterioplankton production in the nearshore zone during upwelling off central Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **43**: 11-17.
- Pomeroy, L.R., and D. Deibel, 1986. Temperature regulation of bacterial activity during the spring bloom in Newfoundland coastal waters. *Science* **233**: 359-361.
- Pomeroy, L.R., W.J. Wiebe, D. Deibel, R.J. Thompson, G.T. Rowe, and J.D. Pakulski, 1991. Bacterial responses to temperature and substrate concentration during the Newfoundland spring bloom. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **75**: 143-159.
- Shim, J.H., Y-K. Shin, and H-G. Yeo, 1991. Abiotic environment and primary producer of estuarine pelagic ecosystem in the lower waters of the Mankyung river and the Dongjin river. I. Environmental characteristics and phytoplankton community structure. *J. Oceanol. Soc. Kor.*, **26**: 155-168.
- Simon, M., B.C. Cho, and F. Azam, 1992. Significance of bacterial biomass in lakes and the ocean: comparison to phytoplankton biomass and biogeochemical implications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **86**: 103-110.

Accepted April 28, 1993