

만경·동진강 염하구에서 종속영양성 및 혼합영양성 미소편모류의 수도(數度)와 박테리아 섭식*

심재형·윤성화·윤상선·최동한·조병철
서울대학교 자연과학대학 해양학과

Abundances and Bacterivory of Heterotrophic and Mixotrophic Nanoflagellates in an Estuarine System of the Mankyung and Dongjin Rivers, Korea

JAE HYUNG SHIM, SUNG HWA YOON, SANG SEON YOON,
DONG HAN CHOI AND BYUNG CHEOL CHO
Department of Oceanography, Seoul National University, Shin-Lim Dong San 56-1,
Kwan-Ak Gu, Seoul, Korea 151-742

만경·동진강 염하구에서 종속영양성 및 혼합영양성 미소편모류(nanoflagellates)의 분포와 이들에 의한 박테리아 섭식의 생태적 중요성을 추정하기 위해 1993년 10월 부터 1995년 3월 까지 총 4차에 걸쳐 종속영양성 및 자가영양성 미소편모류의 수도와 FLB(fluorescently labeled bacteria)를 이용하여 박테리아 섭식률을 측정하였다. 연구기간 동안 종속영양성 미소편모류와 자가영양성 미소편모류의 수도는 각각 438-4,159 개체 ml^{-1} (평균 2,145 개체 ml^{-1} , $n=20$), 971-4,935 개체 ml^{-1} (평균 2,226 개체 ml^{-1} , $n=20$)의 변화폭을 보였으며, 이들 편모류는 전반적으로 서로 유사한 수도를 나타냈다. 박테리아의 주요 섭식자로 알려진 종속영양성 미소편모류와 엽록체가 있는 자가영양성 미소편모류의 수도는 박테리아의 수도와 모두 유의성 있는 양의 상관관계(각각 $r^2=0.51$ 과 $r^2=0.47$, $p<0.05$)를 보였다. 혼합영양성 미소편모류 군집의 크기는 적어도 자가영양성 미소편모류 군집의 4-23%에 달하는 것으로 추정되었다. 개체별 박테리아 섭식률(individual predation rate)은 종속영양성 미소편모류가 2.2-14.2 박테리아 미소편모류 $^{-1} h^{-1}$ (평균 4.9 박테리아 미소편모류 $^{-1} h^{-1}$, $n=16$), 혼합영양성 미소편모류가 1.6-9.7 박테리아 미소편모류 $^{-1} h^{-1}$ (평균 3.7 박테리아 미소편모류 $^{-1} h^{-1}$, $n=16$)의 변화폭을 나타냈다. 혼합영양성 미소편모류의 섭식은 총 미소편모류에 의한 박테리아 섭식에서 30-69%를 차지하여, 박테리아 섭식자로서의 역할이 중요함을 알 수 있었다. 박테리아 이차생산력에 대한 총 미소편모류의 박테리아 섭식률의 비는 0.06-1.23으로 넓은 범위를 보였으나, 미소편모류의 수도가 매우 낮은 1994년 6월의 경우($8\pm 1\%$, $n=4$)를 제외하면 총 미소편모류의 섭식률은 박테리아 이차생산량의 상당 부분(66 \pm 37%, $n=9$)에 해당하였다. 따라서, 만경·동진강 염하구에서 종속영양성 및 혼합영양성 미소편모류는 박테리아의 주요 섭식자로서 박테리아 이차생산량을 상위 영양단계의 동물플랑크톤에 전달하는 연결자 역할을 할 것으로 보여진다.

Abundances and bacterivory of heterotrophic and mixotrophic nanoflagellates were investigated four times between October 1993 and March 1995 in an estuarine system of the Mankyung and Dongjin rivers to understand distributions of nanoflagellates and ecological significance of bacterivory of nanoflagellates. Bacterivory of nanoflagellates were measured with fluorescently labeled bacteria (FLB). Heterotrophic and autotrophic flagellates showed a range of 438-4,159 cells ml^{-1} (mean of 2,145 cells ml^{-1} , $n=20$) and 971-4,935 cells ml^{-1} (mean of 2,226 cells ml^{-1} , $n=20$), respectively. These two groups of nanoflagellates generally showed similar distributions of abundance. Abundances of heterotrophic nanoflagellates, known as

*본 연구는 교육부 학술연구조성비의 지원(제목: 황해 연안·연근해 해역의 기초해양학적 연구, 과제번호: BSRI-94-5409)에 의해 수행되었음.

major grazers of bacteria, and those of autotrophic nanoflagellates with chloroplasts showed statistically significant correlations with bacterial abundance (respectively, $r^2=0.51$ and $r^2=0.47$, $p<0.05$). Mixotrophic nanoflagellates seemed to comprise at least 4-23% of autotrophic nanoflagellate populations. Individual predation rates of heterotrophic nanoflagellates ranged from 2.2 to 14.2 bacteria flagellate⁻¹ h⁻¹ (mean of 4.9 bacteria flagellate⁻¹ h⁻¹, $n=16$), and those of mixotrophic nanoflagellates from 1.6 to 9.7 bacteria flagellate⁻¹ h⁻¹ (mean of 3.7 bacteria flagellate⁻¹ h⁻¹, $n=16$). Bacterivory by mixotrophic nanoflagellates comprised from 30 to 69% of total nanoflagellates grazing on bacteria, indicating the significant role of mixotrophic nanoflagellates as grazers on bacteria in the study area. The ratios of grazing rates on bacteria to bacterial secondary production ranged widely from 0.06 to 1.23. In June, when abundances of total nanoflagellates were low, removal of bacteria by bacterivory of nanoflagellates was also a small fraction (0.08 ± 0.01 , $n=4$) of bacterial production. In other seasons, nanoflagellates usually grazed on bacteria in significant fraction (0.66 ± 0.37 , $n=9$) of bacterial production. Both heterotrophic and mixotrophic nanoflagellates appear to be major grazers on bacteria, and might transfer bacterial secondary production to higher trophic level in an estuarine system of the Mankyung and Dongjin rivers.

서론

수생 생태계 내에서 식물플랑크톤의 생산량은 10-50%가 용존 유기물로 전환되어 박테리아가 이용하며(Hagström *et al.*, 1979; Cole *et al.*, 1988), 박테리아는 바이러스에 의해 분해(Bratbak *et al.*, 1990)되거나 또는 원생동물에 의한 섭식을 통해 주로 제거되어지는 것으로 알려져 있다(Fuhrman and McManus, 1984; Wikner *et al.*, 1990). 따라서, 수생 생태계 내에서 박테리아 이차생산의 운명을 규명하는 것은 수생 생태계내의 하부구조에서 에너지 흐름을 파악하는 데 매우 중요하다. 박테리아의 섭식에는 종속영양성 편모류, 섬모충류와 같은 원생동물의 역할이 크며(Fenchel, 1980), 특히 2-20 μm 크기의 종속영양성 미소편모류가 박테리아의 섭식에 크게 기여하는 것으로 알려져 있다(Fenchel, 1982; Sander *et al.*, 1989). 자가영양성 미소편모류의 경우 오랫동안 중요 일차 생산자로서 주목을 받아왔으나, 최근 들어 자가영양성 미소편모류도 해양과 담수 생태계에서 섭식영양(phagotrophy)을 보이고 있다는 증거가 늘어나고 있다(Bird and Kalff, 1986; Salonen and Jokinen, 1988; Sanders and Porter, 1988, Nygaard and Tobiesen, 1993). Sanders *et al.* (1989)과 Hall *et al.*(1993)은 각각 담수와 해양 환경에서 혼합영양성 미소편모류의 박테리아 섭식률과 종속영양성 미소편모류의 박테리아 섭식률이 비슷하다는 연구 결과를 보고한 바 있다. 이에 반해 연안역에서 혼합영양성 미소편모류의 박테리아 섭식은 무시할 정도로 매우 낮음을 보고한 연구들도 있다(McManus and Fuhrman, 1986; Sherr *et al.* 1987). 종속영양성

및 혼합영양성 미소편모류에 대한 최근의 증가된 생태적 중요성의 이해에도 불구하고, 국내의 해양 생태계에서 이에 관한 연구는 미진한 상태이다.

본 연구는 한국 중서부 해안(126° 30'E-126° 45'E, 35° 45'N-35° 55' N)에 위치하고 있으며, 큰 조차와 강물의 유입 등으로 환경 변화가 심한 만경·동진강 염하구에서 종속영양성 미소편모류와 혼합영양성 미소편모류들의 분포 특성과 박테리아에 대한 섭식률을 측정함으로써 종속영양성 미소편모류와 혼합영양성 미소편모류의 박테리아 섭식에 있어서의 상대적 중요성을 평가하고자 하였다. 또한 이들 두 미소편모류에 의한 박테리아 섭식률과 박테리아 이차생산력을 비교하여, 박테리아 개체군 조절에 있어서의 미소편모류의 중요성을 규명하고자 하였다.

재료 및 방법

본 연구는 1993년 10월 부터 1995년 3월 까지 4회에(Table 1) 걸쳐 만경·동진강 염하구에서(Fig. 1) 이루어졌으며, 연구 시기는 대부분 소조기 2-3일 전에 이루어졌다. 조사 수심은 수층의 깊이에 따라 2-3개를 선택하였다.

1. 물리 화학적 환경요인

수온과 염분은 T-S bridge를 이용하여 측정하였고, 투명도는 직경이 30 cm인 Secchi disk로 측정하였다(심 등, 1994).

2. 미소편모류의 수도

현장에서 채수한 물을 망목이 20 μm 인 여과막으

로 걸러 50 ml 폴리에틸렌 용기에 담은 후 포르말린으로 고정하였다(최종농도 1%). 이를 냉장 보관하여 실험실로 운반한 후 primulin으로 염색하여(Caron, 1983) epifluorescence microscope(Olympus model BH2) 하에서 계수하였다. 즉, UV filter set(Olympus filter set UG-1 exciter filter, DM-40 dichroic mirror, L-420 barrier filter)하에서 미소편모류를 먼저 인식하였으며, 자가영양성 미소 편모류와 종속영양성 미소편

모류의 구분은 blue light filter set(Olympus filter set BP-495 exciter filter, DM-505 dichroic mirror, O-515IF barrier filter)하에서 붉은 빛을 발하는 엽록소 autofluorescence의 유무 관찰로부터 결정하였다.

3. 박테리아의 수도

박테리아의 수도 측정을 위해, 현장에서 채수한 시료에 중성 포르말린을 넣어서 최종 농도가 1-2%가 되도록 고정하였으며, 4°C의 어두운 곳에 보관하여 실험실로 운반한 후 DAPI(최종 농도 0.01%)로 염색하여 epifluorescence microscope 하에서 계수하였다 (Porter and Feig, 1980).

4. 박테리아의 이차생산력

Fuhrman and Azam(1982)에 의해서 도입되고 Wicks and Roberts(1987)에 의해 변형된 ³H-methyl thymidine 고정법을 사용하였다. 고정된 thymidine의 몰 수로부터 세포 생산량을 계산하기 위해서 전환 계수(conversion factor)를 사용하였으며, 여기서는 DNA로 고정된 thymidine 1몰 당 생산된 박테리아 개체수로서 경험적으로 구한 6.0×10^{18} cells(최, 미발표 자료)를 이용하였다.

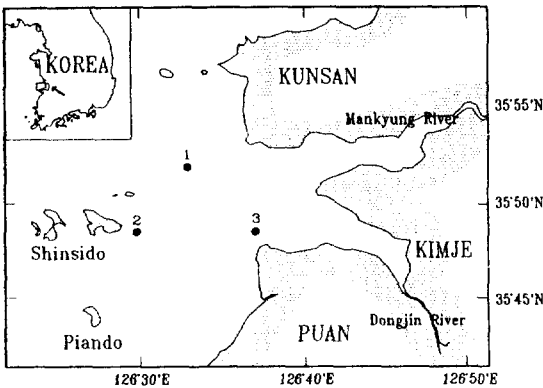


Fig. 1. Study area and sampling stations in the estuarine system of the Mankyung and Dongjin rivers, Korea

Table 1. Nanoflagellate predation rates on bacteria (IPR: individual predation rates; CR: clearance rates; PPR: population predation rates; MF: mixotrophic nanoflagellates; HF: heterotrophic nanoflagellates; HF*: predicted heterotrophic nanoflagellate individual predation rates on bacteria from Peters'(1994) multiple regression model; TF: total nanoflagellates). Values in parenthesis are the possible maximum rates calculated on the assumption that nanoflagellates ingesting FLB or FM are the only mixotrophic ones.

Date	STN	Depth (m)	IPR (bacteria fl. ⁻¹ h ⁻¹)			CR (nl fl. ⁻¹ h ⁻¹)		PPR (10 ⁷ bacteria l ⁻¹ h ⁻¹)		
			MF	HF	HF*	MF	HF	MF	HF	TF
1993.10	2	0	2.7(31.0)	5.3	9.7	1.0(11.1)	1.9	0.9	2.1	2.9
		5	4.9(52.9)	6.0	7.2	2.0(21.1)	2.4	2.0	2.3	4.3
	3	0	2.3(25.4)	4.9	9.2	0.8(9.0)	1.8	1.0	1.9	2.9
1994.02	2	3	3.6(45.6)	4.6	10.9	1.3(16.6)	1.7	1.8	1.0	2.8
		0	1.7(35.5)	2.6	2.3	1.4(29.1)	2.2	0.5	0.8	1.3
	3	5	2.0(35.9)	2.7	1.8	1.9(40.8)	2.6	0.5	0.7	.12
1994.06	2	0	2.1(50.0)	2.9	2.2	1.8(43.4)	2.5	0.6	0.8	1.4
		3	1.6(37.4)	2.2	2.0	1.6(37.4)	2.2	0.3	0.5	0.8
		10	1.7(10.9)	2.2	6.6	2.1(13.4)	2.7	0.3	0.2	0.4
	3	5	2.8(13.3)	3.1	7.0	2.4(11.2)	2.6	0.3	0.1	0.5
		0	2.5(12.6)	4.0	5.8	2.0(9.9)	3.2	0.3	0.2	0.6
		3	2.5(11.9)	3.1	7.4	2.6(12.3)	3.3	0.3	0.2	0.5
1995.03	2	0	4.9(21.6)	9.6	7.4	4.4(19.2)	8.5	0.7	0.6	1.3
		5	2.9(20.5)	4.8	3.0	2.9(20.1)	4.7	0.4	0.6	1.0
	3	0	5.3(33.7)	6.4	4.3	3.3(21.1)	4.0	0.5	0.8	1.3
		0	9.7(56.2)	14.2	6.1	2.8(16.0)	4.0	1.3	3.0	4.3

5. 박테리아의 체적

형광 현미경으로 1,250배 배율에서 찍은 박테리아의 슬라이드 사진과 직경이 0.5 μm , 1.0 μm 인 FM (fluorescent microspheres; Polysciences, Inc.)의 슬라이드 사진을 동시에 준비하였다. 먼저, 스크린에 박테리아를 찍은 슬라이드를 투영시켜 그 크기를 측정하고, FM을 찍은 슬라이드를 같은 조건에서 투영시켜 동시에 크기를 측정함으로써 박테리아를 실제 크기로 환산하였다.

6. FLB(Fluorescently labeled bacteria) 제작

FLB의 준비 과정은 Sherr *et al.*(1987)과 Barcina *et al.*(1992)의 방법을 따랐다. 서울대학교 구내의 연못 물 4 l를 채수하여 0.8 μm Nuclepore 여과지로 여과한 후, 이를 다시 0.2 μm Nuclepore 여과지로 최종 부피 30 ml가 되도록 농축하였다. 여과지와 농축한 30 ml의 물을 멸균한 용기에 담은 후, 초음파 분쇄기(Sonicator)를 이용하여 여과지 위의 박테리아를 물속으로 분리해 내었다. 여과지를 빼낸 후 이를 원심 분리(12,000 rpm, 20분)시켜 상등액을 따라내고, 0.2 μm 여과지로 여과한 phosphate buffered solution 10 ml를 넣어 혼합하였다. 여기에 2 mg의 5-(4,6-dichlorotriazin-2-yl) aminofluorescein(DTAF; Sigma Chemical Co., St. Louis, Mo.)을 넣고 60°C의 수조에서 2시간 동안 배양하였다. 원심분리를 통해 phosphate-buffered solution으로 세번 행구어낸 후, 0.02 M tetrasodium pyrophosphate 10 ml를 넣어 혼합하였으며, 마지막으로 영겨 붙은 박테리아를 서로 분리시키기 위해 초음파 분쇄를 하였다. 이를 한번 사용할 분량으로 용기에 나누어 담은 후 -20°C에서 냉동 보관하였고, 사용할 때에는 이를 해동시켜 초음파 분쇄를 하였다.

7. 미소편모류의 박테리아 섭식률

현장에서의 섭식률 측정 방법은 다음과 같다. 망목이 20 μm 인 여과막으로 여과한 해수를 1 l의 용기에 담은 후, 준비한 FLB를 현장 박테리아 농도의 약 10%가 되는 양만큼 넣고 혼합한 후 현장 온도에서 암배양하였다. 그리고 0분, 10분, 20분, 30분 간격으로 3개의 시료를 채취하여 3개의 용기에 담아 formalin(최종 농도 1%)으로 고정하였다. 이를 냉장 보관한 상태로 실험실로 운반하여 primulin으로 염색한 후(Caron, 1983), epifluorescence microscope의 UV

filter set(Olympus filter set UG-1 exciter filter, DM-40 dichroic mirror, L-420 barrier filter)하에서 미소편모류를 인식하고, blue light filter set(Olympus filter set BP-495 exciter filter, DM-505 dichroic mirror, O-515IF barrier filter)하에서 자가영양성 미소편모류와 종속영양성 미소편모류를 구분함과 동시에, 관찰된 각각의 미소편모류 개체내에 섭식된 FLB의 수를 세었다. 종속영양성 미소편모류의 개체별 섭식률 계산은 다음과 같다. 즉, 관찰된 미소편모류 당 평균 FLB의 수와 배양 시간의 그래프로 부터 초기 기울기를 구해서 개체별 FLB 섭식률을 산출하였으며(FLB flagellate⁻¹ h⁻¹), FLB의 농도와 박테리아 수도의 비로부터 개체별 박테리아 섭식률(individual predation rate: bacteria flagellate⁻¹ h⁻¹)을 계산하였다. 여과율(clearance rate: nl flagellate⁻¹ h⁻¹)은 개체별 박테리아 섭식률에 박테리아 수도를 나누어 구했으며, 개체군 섭식률(population predation rate: bacteria l⁻¹ h⁻¹)은 개체별 섭식률에 미소편모류의 수도를 곱하여 산출하였다. 종속영양성 미소편모류에 의한 개체별 섭식률 계산의 경우, 관찰된 모든 미소편모류가 모두 섭식을 한다는 합리적인 가정에 의거하였으며 타당성이 있는 계산 방법으로 보여진다. 반면에 혼합영양성 미소편모류에 의한 섭식률 계산의 경우 본 연구에서는 그 군집 크기에 대한 정확한 추정을 시행하지 않았으므로, 모든 자가영양성 미소편모류가 혼합영양성으로 가정하여 최소치인 개체별 섭식률과 여과율을 계산하였고, 동시에 FLB를 섭식한 자가영양성 미소편모류만을 혼합영양성으로 간주하여 최대값의 개체별 섭식률과 여과율을 계산하였다(Table 1). 그러나 혼합영양성 미소편모류 개체군에 의한 개체군 섭식률은 이러한 문제에 의해 영향을 받지 않는다(결과 및 토의 참조).

예상되는 종속영양성 미소편모류의 박테리아 섭식률은 Peters(1994)가 제안한 multiple regression model 식에 수온, 박테리아의 수도, 종속영양성 미소편모류의 수도와 체적(고정액으로 인한 수축 효과를 보정 후) 자료를 이용하여 기대치를 산출하였고, 본 연구의 결과와의 비교에 사용하였다. 이 경우 고정액으로 인한 수축율은 49.8%로 가정하였다(Børnsheim and Bratbak, 1987). FLB를 이용한 박테리아의 섭식률 측정은 1994년 2월 부터 1995년 3월 까지 시행되었다. 한편 1993년 10월에는 FM(fluorescent microsphere, 직경 0.5 μm)을 이용하여 Pace and Bailiff

(1987)의 방법에 따라 박테리아 섭식을 측정하였다. 그리고 1994년 10월에 FLB와 FM을 이용한 박테리아 섭식의 비교 실험을 하였다. 이 실험의 결과 종속영양성 미소편모류의 경우 FLB/FM의 섭식 비는 평균 6.2, 그리고 혼합영양성 미소편모류의 경우 FLB/FM의 섭식 비는 2.5로 나타났다(윤, 1995). 이를 이용하여 1993년 10월에 시행한 실험 결과를 보정하였다.

결과 및 토의

1. 수리 환경

연구기간 동안 만경 · 동진강 염하구에서 수온은 1994년 2월에 최저 3.0°C에서 1994년 6월에 최고 24.2°C의 범위를 보였으며, 각 시기별 평균 수온은 1994년 2월에 3.5°C, 1995년 3월에 8.7°C, 1994년 6월에 21.8°C, 1993년 10월에 20.1°C로 나타났다. 그러나 각 조사 시기의 정점별, 수심별 수온 변화는 작았다(윤, 1995). 염분은 최저 23.1‰에서 최고 30.9‰로 나타났으며, 정점별로는 담수 유입의 영향을 크게 받는 하구 안쪽이 하구 바깥쪽보다 다소 낮은 염분을 보였다. 그러나 활발한 혼합효과로 수층내의 염분의 차이가 크지 않았다. 투명도는 매우 낮았으며, 조사기간 동안 0.6 m에서 2.0 m의 범위를 보였다. 이것은 활발한 수층 혼합으로 퇴적물이 재부유한 결과로 보여진다. 정점별로는 전반적으로 수심이 얕고, 담수 유입의 영향을 많이 받는 하구 안쪽이 하구 바깥쪽에 비해 낮은 투명도를 보였다. 이러한 수온, 염분 및 투명도의 계절별 변이와 그 변화 폭은 이전의 연구결과와 유사하였으며(심 등, 1994), 만경 · 동진강 염하구가 시 · 공간상 규모에서 역동적으로 변화하는 환경임을 시사하였다.

2. 미소편모류의 수도

미소편모류의 총 수도는 1,540-8,050 개체 ml⁻¹의 범위로 분포하였으며, 종속영양성 미소편모류의 경우와 자가영양성 미소편모류의 경우는 각각 438-4,159 개체 ml⁻¹, 971-4,935 개체 ml⁻¹의 범위를 나타냈다(Fig. 2). 이(1993)는 경기만에서 종속영양성 편모류의 수도가 986-16,936 개체 ml⁻¹의 범위로 변화하고, 자가영양성 편모류의 경우는 765-10,620 개체 ml⁻¹의 범위로 출현함을 보고 하였다. 본 연구의 결과가 이(1993)의 결과와 차이를 보인 것은 지역적 특성의 차이에 일부 기인하거나 또는 방법상의 차이에

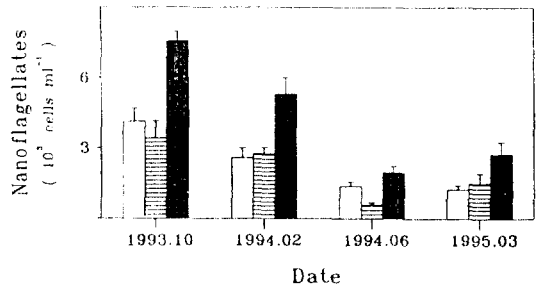


Fig. 2. Temporal variations of nanoflagellates abundances. Mean values are presented for each sampling dates. All the stations and water depths sampled are used to calculate mean values. Bars above histograms represent one standard deviation. Empty histograms represent autotrophic nanoflagellates, histograms hatched horizontally heterotrophic nanoflagellates, and dark ones total nanoflagellates.

일부 기인하는 것으로 보인다. 즉, 본 연구는 미소편모류(<20 μm)를 대상으로 계수했는데, 이(1993)는 크기의 제한 없이 계수함에 일부 기인한 것으로 보여진다. 최근 최 등(1995)은 인천 연안에서 종속영양성 미소편모류가 1,680-2,200 개체 ml⁻¹, 자가영양성 미소편모류가 1,090-2,180 개체 ml⁻¹의 범위를 보고하였으며, 본 연구의 범위내에 분포하였다.

미소편모류의 수도는 수온 및 염분과 유의성있는 상관 관계를 나타내지 않았으며, 각각의 조사시에 전반적으로 정점별, 그리고 수심별로 적은 수도의 변화를 나타냈다. 연구기간 동안 종속영양성 미소편모류 수도 및 자가영양성 미소편모류 수도의 변화 양상은 서로 유사하였으며(not shown), 자가영양성 미소편모류가 총 미소편모류의 수도에서 차지하는 비율은 평균 53.2±13.4%(범위 28.9-72.0%)로 나타났다. Hall et al.(1993)은 겨울철 뉴질랜드의 South Island 연안역에서 자가영양성 미소편모류가 총 미소편모류의 57-70%를 차지한다고 보고하였으며, Estep et al.(1986)도 Canary Islands로부터 South Florida에 이르는 대서양 외양에서 염록체가 없는 미소편모류가 평균 6.6×10² 개체 ml⁻¹, 염록체가 있는 미소편모류가 평균 7.7×10² 개체 ml⁻¹으로 보고하였다. 한편 Pace and Bailiff(1987)은 Kaneohe 만에서 종속영양성 미소편모류에 비해 자가영양성 미소편모류(3.8-13.0×10³ 개체 ml⁻¹)가 약 2배 정도 많음을 보고하였다. 본 연구의 결과는 대체로 다른 지역에서의 결과들과 비교시 유사하다고 하겠다. 시기별로는 1993년 10월

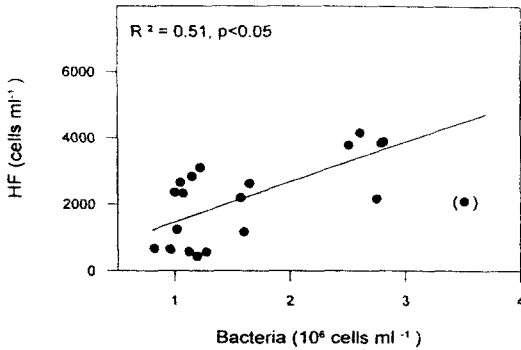


Fig. 3. Relationship between heterotrophic nano-flagellates abundance and bacterial abundance. A datum within parenthesis is not included in regression analysis. HF: heterotrophic nano-flagellates.

에 수도가 가장 높았으며, 최소값은 종속영양성 미소편모류의 경우 1994년 6월에, 그리고 자가영양성 미소편모류의 경우는 1994년 6월과 1995년 3월에 나타났다(Fig. 2). 3월에 자가영양성 미소편모류가 적게 출현한 원인은 현재로서는 명백하지 않으나, 6월에 자가영양성 및 종속영양성 미소편모류의 수도가 낮은 것은 미소편모류에 대한 증가된 섭식과 관련이 있는 듯하다. 같은 수역에서 행해진 박(1995)의 결과에 따르면, 1994년 2월, 1995년 3월, 1993년 10월에 섬모충류의 생물량이 미소편모류 생물량의 82.4%, 25.0%, 17.7%를 각각 차지한데 비해, 6월에는 섬모충류가 미소편모류 생물량의 142.4%를 차지한 것으로 나타났다. Chesapeake 만에서도 여름에 미소편모류의 수도가 적게 출현한다는 보고가 (McManus and Fuhrman, 1990) 있었고, 미소편모류에 대한 섬모충류의 포식압의 결과로 추측되었다.

종속영양성 미소편모류의 수도는 박테리아 수도와 양의 상관관계를 나타냈으며($r^2=0.51$, $p < 0.05$; Fig. 3), 자가영양성 미소편모류의 수도도 박테리아 수도와 유의성 있는 상관관계를 나타냈다($r^2=0.47$, $p < 0.05$; not shown). 이는 종속영양성 미소편모류와 자가영양성 미소편모류가 박테리아와의 상호작용이 있음을 시사한다.

3. 미소편모류의 박테리아 섭식률

본 연구에서는 미소편모류의 박테리아 섭식률 측정을 위해 FLB를 추적자로 주로 이용하였다. 이는 12-24시간 동안 배양하면서 박테리아 수도 변화를

측정하는 방법(Fuhrman and McManus, 1984; Landry *et al.*, 1984; Sanders and Porter, 1986; Sherr *et al.*, 1986)과 [^3H] thymidine 방사능 추적자를 이용하는 방법(Lessard and Swift, 1985)에 비해 실험 과정이 간편하면서 배양시간이 짧은 잇점이 있다. 또한 미소편모류가 생물과 무생물을 구분하는 감지 능력이 있으므로, 무생물인 FM을 사용한 방법(Børshheim, 1984; McManus and Fuhrman, 1986)에 비해서도 훨씬 나은 방법이라 할 수 있다. 그러나, FLB를 이용한 방법도 몇 가지 오차를 유발시킬 수 있는 요인들이 있다. 그 하나로는 미소편모류의 경우, 먹이의 크기에 대해 선택적이므로(McManus and Fuhrman, 1986), 추적자로 이용한 FLB와 현장 박테리아의 크기가 다를 경우 섭식률 측정에 있어 오차를 유발시킬 요인이 될 수 있다. 그러나, 현장 박테리아의 체적이 연구기간 동안 $0.09\text{-}0.10\ \mu\text{m}^3$ 의 변화를 보였으며, 사용한 FLB의 체적은 $0.09\ \mu\text{m}^3$ 이므로, 본 연구에서는 이러한 크기 차이로 인한 오차는 적다고 할 수 있다. 다른 요인으로는 원생동물은 죽은 상태인 FLB보다는 살아있는 박테리아를 더 선호한다는 것이다(Sherr *et al.*, 1989; Landry *et al.*, 1991; McManus and Okubo, 1991). González *et al.*(1993a)은 죽은 상태인 FLB와 운동성 있는 살아있는 박테리아를 이용하여 섭식률을 비교해 본 결과, 미소편모류가 FLB보다 운동성 있는 살아있는 박테리아를 더 선호함을 보고하였으며, 총 박테리아 군집에서 운동성 있는 박테리아가 차지하는 비중이 높을 수록 FLB로 측정된 섭식률과 실제값과의 차이가 크다 하였다. 현재 해수에서 운동성 있는 박테리아가 전체 박테리아의 얼마에 해당하는지는 알려져 있지 않으므로, 이에 대한 보정은 어려운 실정이다. 마지막으로, 고정액으로 인한 오차를 들 수 있으며, 본 연구에서는 고정액의 효과로 인해 섭식률이 실제보다 낮게 측정되었을 것으로 판단된다. Choi and Stoecker(1989)는 고정액으로 인해 미소편모류의 세포가 수축됨으로써 섭식한 박테리아가 배출된다 하였으며, Sieracki *et al.*(1987)은 고정액의 화학적 스트레스로 인한 생리적 반응으로서 미소편모류가 섭식한 박테리아를 배출한다 하였다. 이러한 점들을 고려하면, 본 연구에서 측정된 미소편모류의 박테리아 섭식률은 현장의 실제 박테리아에 대한 섭식률보다 낮게 측정되었을 가능성도 있다.

연구 기간 동안에 측정된 미소편모류의 박테리아

섭식률을 개체별 박테리아 섭식률(individual predation rate), 개체별 여과율(individual clearance rate), 개체군 박테리아 섭식률(population predation rate)로 나타내었다(Table 1). 혼합영양성 미소편모류의 개체별 박테리아 섭식률 및 개체별 여과율의 경우 최소치와 최대치를 함께 나타내었다. 본 연구에서는 혼합영양성 미소편모류 개체군 크기에 대한 정확한 측정이 시행되지 않았기 때문이다. 종속영양성 미소편모류에 의한 개체별 섭식률 계산에서는 모든 종속영양성 미소편모류가 박테리아를 섭식한다는 합리적인 가정하에 개체별 박테리아 섭식률과 개체별 여과율을 계산하였으나(재료 및 방법 참조), 혼합영양성 미소편모류의 개체별 박테리아 섭식률과 개체별 여과율의 계산의 경우 최소치를 구하기 위해서 종속영양성 미소편모류의 경우와 동일한 계산 방식을 이용하였다. 그러나 모든 자가영양성 미소편모류가 혼합영양(mixotrophy)을 하지 않을 가능성이 있기 때문에, 정확한 혼합영양성 미소편모류의 개체별 섭식률과 여과율을 계산하기 위해선, 혼합영양성 미소편모류 군집의 크기를 알아야 한다. 본 실험의 조건에서 FLB(또는 FM)를 현장 박테리아 수도의 약 10% 정도로 첨가하여 30-40 분간 배양- FLB를 섭식한 자가영양성 미소편모류를 유일한 혼합영양성 미소편모류로 간주하여 얻은 자료를(Table 2) 이용할 경우,

FLB가 추적자로서 사용되었기 때문에 혼합영양성 미소편모류 군집의 크기에 대한 추정이 과소평가 된다. 그 결과 개체별 섭식률과 여과율 추정은 최대치가 얻어지게 된다. FLB 또는 FM을 섭식한 종속영양성 미소편모류와 자가영양성 미소편모류의 각각의 군집내에서의 분포 결과는(Table 2), 대개의 경우 혼합영양성 미소편모류의 백분율이 종속영양성 미소편모류의 경우에 비해 그 비율이 유사하거나 또는 약간 더 높은 것으로 나타났다. 그러나 1994년 2월에는 FLB를 섭식한 종속영양성 미소편모류의 백분율이 혼합영양성 미소편모류에 비해 3-4배 가량 높았다. 이러한 경우 모든 자가영양성 미소편모류가 혼합영양성이 아닐 가능성이 더 높은 것으로 보여진다(Table 2). 자가영양성 미소편모류 군집내의 혼합영양성 미소편모류의 백분율이 혼합영양성 미소편모류의 개체별 섭식률과 개체별 여과율 추정에 어떤 영향을 줄 것인가를 한 예를 들어보면 다음과 같다: 1994년 6월 정점 2의 수심 10 m 시료는 자가영양성 미소편모류 중에서 20%가 혼합영양성임을 나타내고 있다. 이 값이 혼합영양성 미소편모류의 실제 값으로 보고 계산을 하면, 혼합영양성 미소편모류의 개체별 섭식률과 여과율은 5배가 증가하게 된다($12.6 \text{ bacteria flagellate}^{-1} \text{ h}^{-1}$, $9.9 \text{ nl flagellate}^{-1} \text{ h}^{-1}$, Table 1). 혼합영양성 미소편모류의 개체별 섭식률과 여과율의 실제 값들은 이러한 최대와 최소치 사이의 값으로 생각되지만, 본 연구의 결과로선 이에 대한 정확한 추정이 어렵다. 여기서 한 가지 강조하고 싶은 점은, 이러한 혼합영양성 미소편모류의 개체별 섭식률과 여과율의 정확한 추정의 어려움에도 불구하고, 혼합영양성 미소편모류 군집에 의한 개체군 섭식률의 추정은 변하지 않는다는 것이다. 왜냐하면, 앞의 예에서 본 바와 같이, 개체별 섭식률 추정에서 혼합영양성 미소편모류의 개체수가 줄어들어서 파생되는 개체별 섭식률의 증가는 그만큼 개체군의 감소를 수반하기 때문이다(또는 그 반대의 경우도 마찬가지 결과를 줌). 아래에서는 편의상 혼합영양성 미소편모류의 개체별 섭식률과 여과율의 최소치들에 대해서 먼저 토의하였다.

연구기간 동안의 미소편모류의 개체별 박테리아 섭식률은 종속영양성 미소편모류와 혼합영양성 미소편모류의 경우 각각 $2.2-14.2 \text{ 박테리아(미소편모류)}^{-1} \text{ h}^{-1}$, $1.6-9.7 \text{ 박테리아(미소편모류)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ 의 범위를 보였으며, 종속영양성 미소편모류가 혼합영양성 미

Table 2. Percentages of mixotrophic and heterotrophic nanoflagellates that ingested FLB (or beads) in their respective communities (AF: autotrophic nanoflagellates, HF: heterotrophic nanoflagellates)

Date	Station	Depth (m)	Tracer	AF (%)	HF(%)
1993.10	2	0	bcad	8.5±2.1	3.7±0.5
		5		9.3±0.2	7.6±1.0
	3	0		9.2±0.8	4.9±1.9
		3		7.9±1.2	3.8±0.7
1994. 2	2	0	FLB	4.7±1.8	13.0±2.8
		5		4.6±0.3	15.8±3.5
	3	0		4.2±1.3	17.0±3.9
		3		4.2±1.4	11.9±2.1
1994. 6	2	0	FLB	15.6±1.8	16.7±3.3
		5		21.5±1.1	23.0±4.2
		10		20.0±3.1	20.0±1.8
1995. 3	3	0	FLB	20.7±1.1	18.5±1.1
		3		23.0±4.6	20.0±1.8
	2	0		14.3±2.3	21.0±3.6
		5		15.7±1.4	20.0±2.9
	3	0	17.2±2.3	27.6±1.4	

소편모류보다 약간 높은 값을 나타냈다(Table 1). 이러한 결과는 최 등(1995)이 인천 연안의 시료에 대해 FLB를 이용하여 종속영양성 미소편모류의 개체별 섭식률을 측정된 결과인 6 박테리아(미소편모류)·h⁻¹와 유사하였다. 그리고 Nygaard and Tobiesen(1993)이 노르웨이 연안에서 인이 제한인 경우에 해양성인 절대적 광영양 생물인 *Prymnesium parvum*가 5.8 bacteria flagellate⁻¹ h⁻¹(FLB로 측정시)의 섭식률을, 해양성 혼합영양생물인 *Chrysochromulina ericina*가 18 bacteria flagellate⁻¹ h⁻¹(FLB로 측정시)의 섭식률을 보고함과 유사하였다. Peters(1994)는 수온, 박테리아의 농도, 종속영양성 편모류의 수도와 체적을 변수로 하는 종속영양성 편모류의 박테리아 섭식률 예측 모델을 제시하였으며, 본 연구에서의 실측 섭식률은 Peters(1994)의 모델식을 이용한 섭식률과 비교시 대개 두 배내의 범위에 포함되었다(Table 1). 따라서, 종속영양성 미소편모류의 경우 실측 박테리아 섭식률이 주어진 환경 조건에서 나타날 수 있는 기대값에서 크게 벗어나지 않음을 알 수 있었다. 한가지 언급할 만한 결과는 박테리아 섭식률의 여러 parameters 중 오직 혼합영양성 미소편모류의 개체군 박테리아 섭식률만이 염분과 유의성있는 양의 상관 관계를 나타낸 것이다($r^2=0.30$, $p=0.03$, $n=16$; not shown). 이는 염하구에서 혼합영양성 미소편모류 군집의 박테리아에 대한 섭식에 염분이 일부 영향이 있는 것을 시사하는 것으로 보여진다.

개체별 박테리아 섭식율이 종속영양성 미소편모류에게 각각 어느 정도의 탄소를 공급하며, 미소편모류의 성장에 어느 정도의 기여를 하는지 알기 위해 박테리아와 미소편모류의 생물량을 계산하여 추정하였다(Table 3). 여기서 박테리아의 생물량은 박테리아 당 20 fg C(Lee and Fuhrman, 1987)을 이용하였다. 이는 연구기간 동안의 박테리아 생부피(0.09-0.10 μm^3)를 고려하여, 생부피에 적절한 전환상수(Simon and Azam, 1989)를 이용하여 구한 생물량 값에 비해 평균 약 10% 정도 낮은 값일 수 있다. 미소편모류의 생물량은 고정 효과를 보정한 후, 100 fgC μm^{-3} (Børshheim and Bratbak, 1987)를 이용하여 계산하였다. 종속영양성 미소편모류는 성장 시간이 10-80 h의 범위를 나타내어(Table 3), 박테리아 동화율이 34% 정도일 때(문헌에서 가용한 값 중 중간 값을 이용함; Børshheim and Bratbak(1987), Fenchel(1982), Sherr *et al.*(1983)), 성장 속도가 약 2-10일의 범위로 추정된다. 이는 인천 연안에서 종속영양성 미소편모류의 평균 성장속도인 0.033 h⁻¹에 비해(최 등, 1995), 그리고 Chesapeake 만에서 여름에 관측된 미소편모류의 성장속도 1 d⁻¹에 비해 낮은 값으로 보여지며(Mcmanus and Fuhrman, 1990), 이에 대한 원인 규명이 요구된다.

개체별 여과율은 개체별 섭식률과 박테리아 농도의 함수로서 단위 시간 동안 편모류 개체가 여과하는 물의 양으로 산출한 값이다. 종속영양성 미소편모류와 혼합영양성 미소편모류는 각각 1.7-8.5 nl fla-

Table 3. Mean biovolumes and biomass carbon (C) of heterotrophic nanoflagellates, C inputs via grazing on bacteria, and doubling times of heterotrophic nanoflagellates when all the bacterial C goes to growth of nanoflagellates.

Date	Station	Depth (m)	Mean Biovolume (μm^3)	Biomass (fg C)	C input (fg C cell ⁻¹ h ⁻¹)	Doubling time (h)
1993.10	2	0	29.2	2,920	106	27
		5	18.1	1,810	120	15
	3	0	29.8	2,980	99	30
		3	34.4	3,430	91	38
1994. 2	2	0	41.7	4,170	53	79
		5	30.1	3,010	54	55
	3	0	41.7	4,170	58	72
		3	35.7	3,570	44	80
		5	21.5	2,150	45	48
1994. 6	2	5	18.4	1,840	62	30
		10	13.4	1,340	81	17
		0	24.7	2,470	62	40
	3	0	19.5	1,950	191	10
		3	38.9	3,890	96	40
		5	49.5	4,950	128	39
1995. 3	3	0	31.6	3,160	284	11

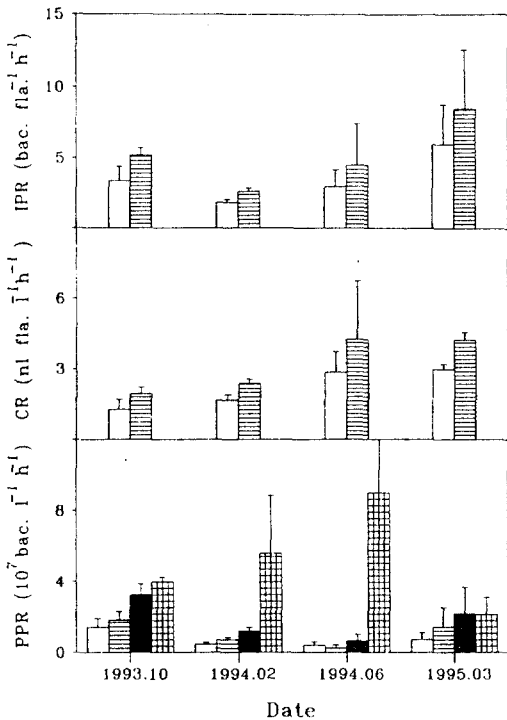


Fig. 4. Temporal variations of (A) individual predation rates, (B) clearance rates, (C) population predation rates on bacteria (bac.) by nanoflagellates (fla.). Mean values are presented for each sampling dates. All the stations and water depths sampled are used to calculate mean values. Bars above histograms represent one standard deviation. IPR: individual predation rates, CR: clearance rate, PPR: population predation rates, empty histograms: mixotrophic nanoflagellates, dark histograms: total nanoflagellates, histograms hatched crossly: bacterial secondary production.

gellate¹ h⁻¹, 0.8-4.4 nl flagellate⁻¹ h⁻¹의 여과율을 보였다(Table 1). 종속영양성 미소편모류의 여과율이 혼합영양성 미소편모류에 비해 1.1-2.1배(평균 1.5배) 높았으며, 시기별 변화 양상은 1994년 2월과 1993년 10월에는 낮은 여과율을 보였고, 1995년 3월과 1994년 6월에는 높은 여과율을 보였다(Fig. 4B). 1993년 10월의 낮은 여과율은 개체별 섭식률과 박테리아 농도가 함께 높은 조건에서 나타났고, 1994년 2월에는 개체별 섭식률이 낮고 박테리아 농도가 비교적 낮은 조건에서 나타났다. 1994년 2월의 경우 낮은 수온이 영향을 준 듯하다. 1995년 3월과 1994년 6월의 높은 여과율은 개체별 섭식률이 높으나 박테

리아의 농도가 상대적으로 낮음과 관련이 있는 것으로 판단된다. 종속영양성 미소편모류의 평균 여과율을 다른 수역의 값들과 비교하면, Sherr *et al.*(1987)가 FLB를 이용하여 조석 습지의 조석만에서 관찰한 평균 3.2 nl flagellate⁻¹h⁻¹와 인천 연안에서 최 등(1995)이 보고한 3.6 nl flagellate⁻¹h⁻¹와 유사하였다. 그러나 Gonzalez *et al.*(1990)는 FLB를 이용한 실험에서 염하구의 시료에서 평균 1.1 nl flagellate⁻¹h⁻¹를 관찰하여 본 연구의 값에 비해 낮았다. Hall *et al.*(1993)은 뉴질랜드의 South Island에서 FM으로 측정된 결과 종속영양성 미소편모류와 혼합영양성 미소편모류의 여과율이 각각 1.8 nl flagellate⁻¹ h⁻¹, 1.1 nl flagellate⁻¹ h⁻¹임을 보고하였다. 이를 본 연구 결과와 비교해 볼 때, 절대값에서는 차이가 있지만, 종속영양성 미소편모류의 여과율이 혼합영양성 미소편모류의 여과율에 비해 약간 높다는 점에서는 일치하고 있다.

한편 앞에서 논의된 바와 같이 FLB 또는 FM을 포함한 미소편모류만을 유일한 혼합영양성으로 간주하여 개체별 섭식률과 여과율을 추정하게 되면 최대의 값이 구해진다(Table 1). 따라서 혼합영양성 미소편모류의 개체별 섭식률과 여과율이 종속영양성 미소편모류의 값들에 비해 더 큰 값을 갖게 된다. 그러나, 이러한 값들도 작은 크기의 미소편모류에 대해 기존에 보고된 개체별 섭식률(1-57 bacteria flagellate⁻¹ h⁻¹; Nygaard and Tobiesen, 1993)과 유사한 범위 내에 있고, 최 등(1995)이 여러 자료들을 비교 및 보고한 범위 안에(< 336 nl flagellate⁻¹h⁻¹) 있다. 따라서 극단적으로 위와 같은 추정이 불가피하다고 할 경우에도 그 값들은 생리적으로 가능한 값들의 범위에 있으며, 그 경우에도 개체군에 의한 섭식율의 추정치는 타당성이 있는 것으로 보여진다. 한편 동일 시료에서 혼합영양성 미소편모류의 개체별 섭식률과 여과율이 종속영양성 미소편모류의 값에 비해 매우 큰 것은 선형적으로 인정하기 어려우므로, Table 2에 나타난 백분율보다는 어느 정도 높은 값이 실제치일 것으로 예상된다.

4. 미소편모류의 섭식률과 박테리아 생산력 비교

원생 동물에 의한 박테리아 섭식률은 수생 생태계에서 박테리아의 이차 생산력과 균형을 이루고 있기 때문에 박테리아가 다소 균일한 농도로 유지되는 것으로 알려져 있다(Wright and Coffin, 1984; Wikner

et al., 1990). 동시에 박테리아의 이차생산력과 미소편모류의 섭식률을 비교함으로써 박테리아의 이차생산량이 더 높은 영양단계의 생물로 전달되는데 있어서 미소편모류의 중요성을 또한 추정할 수 있다. 이러한 목적으로 박테리아 개체군에 대한 총 미소편모류의 개체군 섭식률을 산출하였으며, 연구기간 동안 $0.4\text{--}4.3 \times 10^7$ 박테리아 l⁻¹h⁻¹의 범위를 나타냈다. 종속영양성 미소편모류와 혼합영양성 미소편모류는 각각 $0.1\text{--}3.0 \times 10^7$ 박테리아 l⁻¹h⁻¹, $0.3\text{--}2.0 \times 10^7$ 박테리아 l⁻¹h⁻¹의 범위를 나타내었다(Table 1). 시기별 변화양상은 개체별 섭식률과 다소 차이를 보여, 1993년 10월에 가장 높았으며, 1994년 6월에 가장 낮았다(Fig. 4C). 1994년 6월을 제외한 나머지 시기에는 종속영양성 미소편모류의 섭식률이 혼합영양성 미소편모류의 섭식률에 비해 다소 높았다. 종속영양성 미소편모류의 경우 다른 수역에서의 값들과 비교해보면, Barcina(1992)가 Salvaje Beach에서 FLB 방법으로 구한 개체군섭식률 $0.07\text{--}1.6 \times 10^7$ 박테리아 l⁻¹h⁻¹ (평균 0.7×10^7 박테리아 l⁻¹h⁻¹)와 유사하였다. 그리고 Gonzalez등이(1993b) Coos 만에서 관찰한 $0.3\text{--}0.8 \times 10^7$ 박테리아 l⁻¹h⁻¹와 유사하였다.

본 연구에서 얻어진 혼합영양성 미소편모류의 개체군 섭식률은 빛이 없는 상태에서 측정된 값으로, 박테리아 군집에 대한 영향을 추정하기 위해서는 빛이 있는 상태에서 혼합영양성 미소편모류에 대한 개체군 섭식률의 측정이 필요하다. 윤(1995)은 만경·동진강 하구에서 표층수를 이용하여 빛의 효과를 추정한 3번의 실험에서 혼합영양성 미소편모류의 개체군 섭식률은 빛이 없는 조건에서 약 10% 정도 높은 값을 모두 나타냈고, 빛이 없는 상태에 40분 적응한 경우(1번 실험의 결과임) 혼합영양성 미소편모류의 개체군 섭식률은 빛이 있는 상태보다 약 28% 높은 값이 나타남을 보고하였다. 이는 혼합영양성 미소편모류가 빛이 존재할 경우에도 박테리아를 섭식하고 있음을 의미한다. 혼합영양성 미소편모류의 빛의 영향에 대한 연구 결과는 담수성으로, 절대적 광영양생물인 *Dinobryon cylindricum*의 경우 연속적으로 빛이 차단될 때 거의 박테리아를 섭식하지 않은 것으로 나타났다(Caron *et al.* 1993). 그러나 2시간의 광조건 및 22시간의 암조건에서는 연속광 상태와 유사한 섭식률을 나타내어(6.3 박테리아flagellate⁻¹h⁻¹) 빛의 존재하에서 섭식이 저하되지 않음을 나타냈다. 그리고 혼합영양 생물인 *Poteroiochromonas malhamensis*

(Chrysophyceae)는 박테리아가 존재하는 성장조건에서는 빛의 유무에 무관하게 박테리아를 섭식했으며, 섭식영양(phagotrophy)이 주요한 영양 방식이었다(Caron *et al.*, 1990). 이 두 연구는 비록 담수성 혼합영양성 미소편모류의 결과이지만, 연구 지역과 같은 광 주기 조건하에서는 혼합영양성 미소편모류에 의한 박테리아의 섭식에 있어서 빛은 중요한 요인이 아님을 시사한다. 해양성인 혼합영양성 미소편모류의 빛에 대한 반응에 대해 연구가 있어야 하겠으나, 해양에서도 빛에 대해 위와 같이 극단적인 반응을 하는 혼합영양성 미소편모류가 존재할 것으로 보인다. 빛의 영향에 대한 윤(1995)의 연구와 담수의 혼합영양성 미소편모류에 대한 연구 결과로 보아서, 빛이 없는 상태에서 얻어진 혼합영양성 미소편모류의 개체군 섭식의 추정 값을 빛이 있는 경우로 외삽하여 해석하여도 큰 문제가 없을 듯하다.

총 미소편모류의 박테리아 섭식률과 박테리아 이차생산력을 비교해보면, 총 미소편모류의 섭식률은 박테리아 이차생산량의 5.5-122.8%를 섭식하는 것으로 나타났으며, 시기에 따라 박테리아 이차 생산력에 대한 섭식률의 비가 크게 변화하는 것으로 나타났다(Fig. 4C). 1995년 3월과 1993년 10월에는 총 미소편모류의 섭식률이 박테리아 이차생산력의 91.2%, 102.0%를 각각 차지하여 생산력과 섭식률이 거의 균형을 이루고 있었다(Fig. 4C). 따라서, 이 시기에는 미소편모류가 주요 박테리아 개체군 조절자임을 알 수 있다. 1994년 2월에는 미소편모류가 박테리아 생산량의 평균 21.4%를 섭식하는 것으로 나타나 박테리아 섭식에 있어서의 미소편모류의 중요성이 많이 떨어졌다. 이는 2월에 낮은 수온으로 인해 미소편모류의 개체별 섭식률이 가장 낮았으며(Fig. 4A), 따라서 비교적 높은 수도에도 불구하고 낮은 개체군 섭식률을 보인 것으로 판단된다. 그러나, 이 시기에는 수온과 박테리아 생물량이 낮은데도 불구하고 박테리아 이차 생산력은 높았다(Fig. 4C). 이러한 현상으로 인해 미소편모류의 박테리아 섭식률과 박테리아 이차 생산력간의 불균형이 야기된 것으로 보인다. 이 시기에 이러한 불균형의 정도는 장소에 따라 큰 차이를 보여 박테리아 이차 생산력이 가장 높은 정점 3의 수심 3 m에서는 미소편모류에 의한 박테리아 섭식률이 박테리아 이차생산량의 7.6%를 차지했으며, 나머지 정점과 수심에서는 23.4%-66.8%의 비율을 차지하고 있었다. 1994년 6월에도 미소편모류에 의

한 박테리아 섭식량이 박테리아 이차 생산량의 평균 7.9%를 차지하였는데, 주된 원인은 미소편모류의 개체수가 낮았기 때문인 것으로 보여진다. 이 시기에는 미소 편모류 생물량에 대한 섬모충류와 후생동물플랑크톤의 생물량이 상대적으로 연구기간 중 가장 높았다(박, 1995). 따라서, 이들이 미소편모류의 포식압으로 작용하였을 것으로 보인다. McManus and Fuhrman(1988)은 Chesapeake 만에서 박테리아 이차 생산력에 대한 미소편모류의 박테리아 섭식률은 그비가 시기에 따라 0.23-1.0의 범위로 변함을 보고하였다. 만경 · 동진강 연하구에서 미소 편모류의 섭식률이 박테리아 생산력에 크게 미치지 못하는 경우에 박테리아는 바이러스에 의해 분해되거나(Bratbak *et al.*, 1990), 미소 편모류보다 큰 편모류나 섬모충류들에 의해 섭식될 가능성이 있다. 본 연구 지역에서 동시적으로 시행된 섬모충류에 의한 박테리아의 섭식 결과는, 섬모충류에 의한 박테리아 섭식률이 대부분의 경우 박테리아 생산력의 2% 미만이었음을 보고하고 있다(박, 1995). 예외적인 한 경우에(1993년 10월 정점 3) 수층내의 섬모충류가 박테리아 생산력의 12%에 해당하는 섭식 활동을 하는 것으로 나타났다. 이 경우 섬모충류와 편모충류가 함께 박테리아에 가하는 압력은 박테리아 생산력의 128% 이었다. 또한 경우에(1995년 3월 정점 3, 0 m 시료) 섬모충류와 편모충류가 함께 박테리아에 가하는 압력은 박테리아 생산력의 124% 이었다. 이러한 경우에도 3가지 측정 방법상의 오차 요인을 고려하면, 거의 균형을 이루고 있다고 봐도 무방할 것으로 보여진다. 그러나 이러한 차이가 실제로 유의한 경우는 박테리아의 성장과 섭식의 과정이 시공간상으로 일치하지 않음에 기인한 것으로 생각된다.

끝으로 주목할 만한 점은 혼합영양성 미소편모류 개체군의 박테리아 섭식은 총 미소편모류 섭식물의 30-69%에 이르고 있다는 사실이다(Table 1). 이는 혼합영양성 미소편모류의 개체군 섭식이 만경 · 동진강 연하구의 박테리아 군집 크기 조절에 있어서 중요함을 시사한다. 이러한 발견은 흥미로운 사실이나, 전혀 놀라운 것은 아니다. Hall *et al.*(1993)은 뉴질랜드의 South Island 연안역에서 총 미소편모류에 의한 박테리아 섭식의 40%가 혼합영양성 미소편모류에 의했던 것으로 보고하였다. 그리고 Nygaard and Tobiasen(1993)은 노르웨이 연안에서 식물플랑크톤의 대변식시에 우점종인 *Prymnesium parvum*와 *Chryso-*

*chromulina ericina*이 박테리아를 섭식하며, 총 미소편모류에 의한 박테리아 섭식에서 60% 까지 차지함을 보고하였다. 그들은 이 경우에 인의 제한이 식물플랑크톤의 박테리아 섭식을 증가시킨 것으로 보았다. 본 연구에서는 혼합영양성 미소편모류 개체군의 박테리아 섭식에 대한 원인 기작은 규명되지 않았으나, 앞으로 이에 대한 연구가 필요하다고 본다.

결론적으로, 중속영양성 및 혼합영양성 미소편모류는 만경 · 동진강 연하구에서 박테리아 개체군 조절과 박테리아에 존재하는 물질을 상위의 먹이망 수준으로 전달함에 있어서 중요한 역할을 하는 것으로 보여진다. 그리고 이러한 미소편모류의 박테리아 개체군 조절은 수온과 섬모충류에 의해 영향을 받는 것으로 보여진다.

감사의 글

본 논문에 건설적인 비판을 주신 인하대학교 해양학과 최 중기 교수와 익명의 심사자께 감사드립니다.

참고문헌

- 박수영, 1995. 연하구 표영생태계에서 섬모충류의 분포와 탄소순환에서의 역할. 서울대학교 석사학위 논문. 97 pp.
- 심재형, 조병철, 박명길, 1994. 만경 · 동진강 하구계에서 요소와 요소 분해속도의 분포. 한국해양학회지 29: 402-413.
- 윤성화, 1995. 연하구 동·식물성 미소편모류의 분포 및 박테리아 섭식에 관한 연구. 서울대학교 석사학위 논문. 90 pp.
- 이원재, 1993. 경기만 표영생태계에서 부유원생동물의 역할에 관한 연구. 인하대학교 석사학위 논문, 81pp
- 최중기, 김시균, 노재명, 박경철, 1995. 인천 연안 미세 생물 먹이망 내에서 부유 원생동물의 포식율에 관한 연구. 해양학회지(인쇄중).
- Barcina, I., B. Ayo, M. Unanue, L. Egea, and J. Iriberrri, 1992. Comparison of rates of flagellate bacterivory and bacterial production in a marine coastal system. *Appl. Environ. Microbiol.* **58**: 3850-3856.
- Bird, D. F., and J. Kalf, 1986. Bacterial grazing by planktonic algae. *Science*. **231**: 493-495.
- Bratbak, G., M. Heldal, S. Nodand, and T. F. Thingstad, 1990. Viruses as partners in spring bloom microbial trophodynamics. *Appl. Environ. Microbiol.* **56**: 1400-1405.
- Børshheim, K. Y., and G. Bratbak, 1987. Cell volume to cell carbon conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp. enriched from seawaters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **36**: 171-175.

- Børnsheim, K. Y., 1984. Clearance rates of bacteria-sized particles by freshwater ciliates, measured with mono-disperse fluorescent latex beads. *Oecologia(Berl.)* **63**: 286-288.
- Caron, D., K. Porter, and R. W. Sanders, 1990. Carbon, nitrogen and phosphorus budgets for the mixotrophic phytoflagellate *Poteroochromonus malhamensis* (Chrysothryxaceae) during bacteria ingestion. *Limnol. Oceanogr.* **35**: 433-443
- Caron, D., R. W. Sanders, E. L. Lim, C. Marrase, L. A. Amaral, S. Whitney, R. B. Aoki, and K. Porter, 1993. Light-dependent phagotrophy in the freshwater mixotrophic chrysothryx *Dinobryon cylindricum*. *Microb. Ecol.* **25**: 93-111.
- Caron, D. A., 1983. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures. *Appl. Environ. Microbiol.* **46**: 491-498.
- Choi, J. W., and D. K. Stoecker, 1989. Effects of fixation on cell volume of marine plankton protozoa. *Appl. Environ. Microbiol.* **55**: 1761-1765.
- Cocle, 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.
- Estep, K. W., P. G. Davis, M. D. Kellar, and J. McN. Sieburth, 1986. How important are oceanic algal nanoflagellates in bacterivory? *Limnol. Oceanogr.* **31**: 646-650.
- Fenchel, T., 1980. Suspension feeding in ciliated protozoa: functional response and particle size selection. *Microb. Ecol.* **6**: 1-11.
- Fenchel, T., 1982. Ecology of heterotrophic microflagellates. II. Bioenergetics and growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **8**: 225-231.
- 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.
- Fuhrman, J. A., and G. B. McManus, 1984. Do bacteria-sized marine eukaryotes consume significant bacterial production? *Science*. **224**: 1257-1260.
- González, J. M., E. B. Sherr, B. F. Sherr, 1990. Size-selective grazing on bacteria by natural assemblages of estuarine flagellates and ciliates. *Appl. Environ. Microbiol.* **56**: 583-589.
- González, J. M., E. B. Sherr, B. F. Sherr, 1993a. Differential feeding by marine flagellates on growing versus starving, and on motile versus nonmotile, bacterial prey. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **102**: 257-267.
- González, J. M., B. F. Sherr, E. B. Sherr, 1993b. Digestive enzyme activity as a quantitative measure of protistan grazing: the acid lysozyme assay for bacterivory. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **100**: 197-206.
- Hagström, Å., U. Larsson, P. Horstedt, S. Normark, 1979. Frequency of dividing cells, a new approach to the determination of bacterial growth rates in aquatic environments. *Appl. Environ. Microbiol.* **37**: 805-812.
- Hall, J. A., D. P. Barrett, and M. R. James, 1993. The importance of phytoflagellate, heterotrophic flagellate and ciliate grazing on bacteria and picophytoplankton sized prey in a coastal marine environment. *J. Plankton Res.* **15**: 1075-1086.
- Landry, M. R., L. W. Haas, and V. L. Fagerness, 1984. Dynamics of microbial plankton communities: Experiments in Kaneohe Bay, Hawaii. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **16**: 127-133.
- Landry, M. R., J. M. Lehnerfournier, J. A. Sundstrom, V. L. Fagerness, K. E. Selph, 1991. Discrimination between living and heat-killed prey by a marine zooflagellate, *Paraphysomonas vestita* (Stokes). *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **146**: 139-152.
- Lee, S. H., and Fuhrman, J. A. 1987. Relationship between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton. *Appl. Environ. Microbiol.* **53**: 1298-1303.
- Lessard, E. J., and E. Swift, 1985. Species-specific grazing rates of heterotrophic dinoflagellates in oceanic waters, measured with a dual-label radioisotope technique. *Mar. Biol.* **87**: 289-296.
- McManus, G. B., and J. A. Fuhrman, 1986. Bacterivory in seawater studies with the use of inert fluorescent particles. *Limnol. Oceanogr.* **31**: 420-426.
- McManus, G. B., and J. A. Fuhrman, 1988. Clearance of bacteria-sized particles by natural populations of nanoplankton in the Chesapeake Bay outflow plume. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **42**: 199-206.
- McManus, G. B., and J. A. Fuhrman, 1990. Mesoscale and seasonal variability of heterotrophic nanoflagellate abundance in an estuarine outflow plume. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **61**: 207-213.
- McManus, G. B., A. Okubo, 1991. On the use of surrogate food particles to measure protistan ingestion. *Limnol. Oceanogr.* **36**: 613-617.
- Nygaard, K., and A. Tobiesen, 1993. Bacterivory in algae: a survival strategy during nutrient limitation. *Limnol. Oceanogr.* **38**: 273-279.
- Pace, M. L., and M. D. Bailiff, 1987. Evaluation of a fluorescent microsphere technique for measuring grazing rates of phagotrophic microorganisms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **40**: 185-193.
- Peters, F., 1994. Prediction of planktonic protistan grazing rates. *Limnol. Oceanogr.* **39**: 195-206.
- Porter, K. G., and Y. S. Feig, 1980. The use of DAPI for identification and enumeration of bacteria and blue green algae. *Limnol. Oceanogr.* **25**: 943-948.
- Salonen, W., and S. Jokinen, 1988. Flagellate grazing on bacteria in a small dystrophic lake. *Hydrobiologia*. **161**: 303-309.
- Sanders, R. W., and K. G. Porter, 1986. Use of metabolic inhibitors to estimate protozooplankton grazing and bacterial production in a monomictic eutrophic lake with an anaerobic hypolimnion. *Appl. Environ. Microbiol.* **52**: 101-107.
- Sanders, R. W., and K. G. Porter, 1988. Phagotrophic phytoflagellates. *Adv. Microb. Ecol.* **10**: 167-192.
- Sanders, R. W., K. G. Porter, S. J. Bennett, and A. E. De-

- Biase, 1989. Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers, and cladocerans in a freshwater planktonic community. *Limnol. Oceanogr.* **34**: 673-687.
- Sherr, B. F., E. B. Sherr, and T. Berman, 1983. Grazing, growth, and ammonium excretion rates of a heterotrophic microflagellate fed with four species of bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* **45**: 1196-1201.
- Sherr, B. F., E. B. Sherr, T. A. Andrew, R. D. Fallon, and S. Y. Newell, 1986. Trophic interactions between heterotrophic protozoa and bacterioplankton in estuarine water analysed with selective metabolic inhibitors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **32**: 169-180.
- Sherr, B. F., E. B. Sherr, and R. D. Fallon, 1987. Use of monodispersed, fluorescently labeled bacteria to estimate in situ protozoan bacterivory. *Appl. Environ. Microbiol.* **53**: 958-965.
- Sherr, B. F., E. B. Sherr, C. Pedros-Alio, 1989. Simultaneous measurement of bacterioplankton production and protozoan bacterivory in estuarine water. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **54**: 209-219.
- Sieracki, M. E., L. W. Haas, D. A. Caron, and E. J. Lesard, 1987. Effect of fixation on particle retention by microflagellates: underestimation of grazing rates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **38**: 251-258.
- Simon, M., and F. Azam, 1989. Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **51**: 201-213.
- Wicks, R. J., and R. D. Roberts, 1987. The extraction and purification of DNA labelled with [methyl-³H] thymidine in aquatic bacterial production studies. *J. Plankton Res.* **9**: 1159-1167.
- Wikner, J., F. Rassoulzadegan, and Å. Hagström, 1990. Periodic bacterivore activity balances bacterial growth in the marine environment. *Limnol. Oceanogr.* **35**: 313-324.
- Wright, R. T., and R. B. Coffin, 1984. Measuring microzooplankton grazing on planktonic marine bacteria by its impact on bacterial production. *Microb. Ecol.* **10**: 137-149.

Accepted November 24, 1995