

국내 호소에서 autotrophic picoplankton의 밀도 및 식물플랑크톤 생물량에 대한 기여도

최연규* · 김범철 · 전만식 · 허우명¹ · 김호섭²

(강원대학교 환경과학과, ¹삼척대학교 환경공학과, ²건국대학교 지역생태시스템공학과)

Abundance of Autotrophic Picoplankton and Their Contribution to Phytoplankton Biomass in Korean Lakes. Choi, Yonkyu*, Bomchul Kim, Man-Sig Jun, Woo-Myung Heo¹ and Ho-Sub Kim² (Department of Environmental Science, Kangwon National University, Chuncheon, 200-701, Korea, ¹Department of Environmental Engineering, Samchok National University, Samchok, 245-080, Korea, and ²Department of Biological Systems Engineering, Konkuk University, Seoul, 143-701, Korea)

Abundance of autotrophic picoplankton (APP) and their contribution to phytoplankton biomass were assessed in seven brackish lagoons and five freshwater reservoirs in the summer season. Phycocyanin-rich picocyanobacteria dominated APP in lagoons, while phycoerythrin-rich picocyanobacteria dominated APP in freshwater reservoirs. The cell density of APP ranged from 3.6×10^3 to 5.0×10^6 cells/ml (median 2.5×10^5) in brackish lagoons and from 3.8×10^4 to 3.6×10^5 cells/ml (median 1.3×10^5) in reservoirs. Carbon biomass ranged from 1.0 to 1,385.0 $\mu\text{gC/L}$ in lagoons and from 15.3 to 128.2 $\mu\text{gC/L}$ in reservoirs. APP cell density in Lake Kyungpo was over 10^6 cells/ml in all three surveys, which is one of the highest values recorded in all over the world. During the thermal stratification in Lake Soyang, the maximum abundance of APP and their maximum contribution to phytoplankton biomass were observed near the thermocline. This study showed that APP sometimes can contribute significantly to phytoplankton biomass both in lagoons and reservoirs with the range from 0.1 to 85.0%. APP which have been overlooked in the past studies appears to be important primary producers in Korean lake ecosystem.

Key words : Autotrophic picoplankton, Brackish lagoon, Freshwater lakes, Korean lake ecosystem

서 론

플랑크톤은 세포의 크기에 따라 일반적으로 2 μm 이하의 picoplankton, 2~20 μm 의 nanoplankton 그리고 20 μm 이상인 netplankton으로 구분된다 (Sieburth *et al.*, 1978). 군집을 형성하는 cyanobacteria인 *Microcystis*속의 종 가운데에도 개개의 세포크기가 2 μm 이하인 것이

존재하기도 하나 일반적으로 picoplankton은 군집을 형성하지 않고 단일세포로 존재하는 플랑크톤을 지칭한다. Picoplankton은 에너지 획득 방법에 따라 타가영양 세균 (heterotrophic bacteria)과 자가영양 피코플랑크톤 (autotrophic picoplankton: APP)로 구분된다.

APP는 일반적으로 원핵생물인 cyanobacteria가 우점하며 진행 식물플랑크톤은 매우 적은 부분을 차지한다 (Waterbury *et al.*, 1979; Fahnenstiel and Carrick, 1992;

* Corresponding author: Tel: 033) 252-4443, Fax: 033) 251-3991, E-mail: pavian@hanmail.net

Nagata *et al.*, 1994). Picoplankton은 크기가 작고 모양이 단순하여 기존의 방법으로는 관찰이 어려워 과거에는 연구가 미비하였고 대부분이 타가영양 세균으로 간주되어 왔다. 그러나 1970년대 말 형광현미경의 발달과 함께 담수와 해양에서 APP의 높은 세포밀도가 보고된 이후 (Waterbury *et al.*, 1979) 해양과 담수호를 대상으로 APP에 관한 활발한 연구가 진행되어 왔다 (Stockner and Antia, 1986; Stockner 1988).

APP는 박테리아와 함께 원생동물인 타가영양 편모충류 (heterotrophic nanoflagellate)나 섬모충류 (ciliates)같은 미소섭식자들 (micrograzer)의 중요한 먹이원이며 (Weisse, 1988), 높은 성장률과 대사율을 가지고 있어 수생태계 미생물먹이망의 중요한 구성요소로서 호수 플랑크톤 군집의 물질대사와 에너지 흐름에서 중요한 역할을 담당하고 있다 (Bird and Kalff, 1987; Stockner, 1988; Sommaruga and Robarts, 1997). 또한, APP는 총 식물플랑크톤 생물량과 일차생산에 대한 상당한 기여도를 가지는 것으로 알려져 있는데 특히, 대형 식물플랑크톤의 현존량이 낮은 해양과 빈영양호에서 주요 일차생산자로 알려져 있다 (Stockner and Antia, 1986; Stockner, 1988).

그러나 국내에서는 아직까지 APP에 대한 연구가 거의 진행된 바 없으며 식물플랑크톤 군집에서 APP의 중요성은 크게 인식되지 못하였다. 외국에서 진행된 연구들도 주로 빈영양의 자연호를 대상으로 이루어져 왔기 때문에 (Costella *et al.*, 1979; Fahnenstiel *et al.*, 1986; Fahnenstiel and Carrick, 1992; Nagata *et al.*, 1994) 대부분이 중, 부영양 상태인 국내 호수에 그대로 적용하기는 어렵다. 이에 본 연구에서는 1999년 여름 동안 중, 부영양호인 국내 주요 인공호와 동해안에 위치하고 있는 자연호를 대상으로 APP의 풍부도와 총 식물플랑크톤 생물량에 대한 APP의 기여도를 평가하였다.

재료 및 방법

1. 조사지 개요

동해안의 해안선을 따라 위치하는 화진포, 송지호, 영랑호, 청초호, 매호, 향호, 경포호는 해류의 작용으로 사주나 사취가 만의 입구를 막아 생성된 자연호인 석호 (lagoon)이다. 이 가운데 청초호는 항만으로 사용하기 위하여 준설을 하고 해수유통이 증가하여 염분이 25% 이상으로 해수화되었다. 청초호를 제외한 이들 석호는 담수와 해수가 섞여있는 기수호로서 독특한 생물상을 나타내는 경우가 흔히 있다. 대개 석호의 표층으로는 담수

Table 1. Hydrological characteristics of study lakes.

Lake	Maximum depth (m)	Maximum water capacity (10 ⁶ m ³)	Mean hydraulic residence time (years)
Chungju	70	2,750	0.24
Daechong	60	1,490	0.25
Imha	40	595	-
Andong	50	1,248	0.44
Soyang	118	2,900	0.75

가 유입하고, 심층으로는 모래층을 통하여 해수가 침투하고 있어 염분도 차이에 의한 강한 chemocline이 형성되고 있다. 그러므로 낮은 수심에도 불구하고 수층간의 수직순환이 극히 제한되어 있으며 표층과 심층 DO 농도의 뚜렷한 차이를 보인다 (Heo *et al.*, 1999). 이들 석호들의 부영양화도지수 (Trophic State Index, TSI)는 56~79의 범위로 부영양, 또는 과영양상태를 나타낸다 (Heo *et al.*, 1999).

대청호, 충주호, 소양호, 안동호, 임하호는 내륙에 위치하고 있으며 강의 중상류에 댐을 건설하여 생긴 대형 인공저수지로서 상수원으로 이용되고 있다 (Table 1). 인공밀도가 낮은 하천의 중상류 산간지방에 위치하고 있어 생활하수의 영향을 적게 받으며 하류의 해안지방 호수에 비하여 부영양화도가 낮다 (Kim *et al.*, 1997).

2. 조사지점 및 기간

본 연구에서는 동해안의 해안선을 따라 위치하는 화진포, 송지호, 영랑호, 청초호, 매호, 향호, 경포호, 등의 7개의 석호를 조사하였다. 1999년 6월 5일, 7월 14일, 8월 25일에 각 호수 중앙부의 표층 시료를 채취하였다. 단, 청초호, 매호, 향호는 6월 5일에는 조사하지 않았다. 각각 두 부분과 세 부분으로 나뉘어져 있는 화진포와 송지호의 경우에는 남측 호분 (湖盆)의 중앙부에서 채수하였다.

인공호의 조사는 소양호, 충주호, 안동호, 대청호, 임하호를 대상으로 하였다. 안동호는 1999년 5월 15일, 7월 17일, 8월 28일, 9월 19일의 4회, 충주, 대청, 임하호는 7월 17일과 9월 16일의 2회, 소양호는 6월 25일, 7월 30, 8월 27일, 9월 28일 4회에 걸쳐 조사하였다. 소양호와 안동호의 경우 댐 앞 지점의 호수 중앙부에서 PVC Van Dorn 채수기를 이용하여 수심별로 채수하였으며, 표층에서는 0, 2, 5, 10, 15, 20 m에서, 20 m 이하에서는 10 m 간격으로 채수하였다. 단, 표층수만 채취한 대청, 충주호에서는 접근이 용이한 선착장에서, 임하호에서는 취수탑 부근에서 채수하였다.

3. APP의 생물량 및 색소종류

채취한 시료는 25% glutaraldehyde 용액을 최종부피의 1% 비율로 첨가하여 고정된 후 냉장 보관하였다. 고정된 시료를 2.0 μm Nuclepore polycarbonate membrane filter로 여과하여 2 μm 이상의 부유물을 제거하였다. 여과액은 다시 0.2 μm black Nuclepore membrane filter에 여과한 후 이 filter를 슬라이드글라스 위에 놓고 immersion oil과 함께 cover glass로 덮어 전처리 한 후 관찰하기 전까지 -20°C 이하의 냉동고에 보관하였다. 시료보관동안 형광능력의 소실현상을 막기 위하여 고정된 시료는 24시간 이내에 전처리하였고 한달 안에 형광현미경의 녹색광원에서 (Olympus BX60; BP 546, FT580, LP590) 붉은 색을 띄는 세포를 계수 하였다.

Picocyanobacteria는 함유하고 있는 색소에 따라 phycocyanine (청색)과 phycoerythrin (적색) 두 가지 색소를 함유하는 phycoerythrin-rich와 phycocyanine만을 함유하고 있는 phycocyanin-rich의 두 종류로 나눌 수 있다. 전자는 청색광원에서 orange, 녹색광원에서는 yellow red의 형광을 띠지만 phycoerythrin이 없는 후자는 청색광원에서는 보이지 않고 (Maeda *et al.*, 1992) 녹색광원에서만 dark red 형광을 낸다 (Stockner, 1988). 따라서 현미경하에서 청색광과 녹색광의 광원을 바꾸어 보면서 형광색을 관찰함으로써 이 두 종류를 구분할 수 있었으며 각 시료에서 대체로 어느 종류가 우점하는지 관찰하였다. 그러나 형광의 색과 밝기가 구분하기에 모호한 것들이 있으며 진핵조류와 cyanobacteria의 형광색 구분도 명확하지 않으므로 본 연구에서는 이들 종류를 정량 계수하지는 않았다.

각 시료는 2개의 슬라이드로 준비되었고 1,000배 배율에서 20번씩 계수한 후 평균값을 사용하였다. 100개 이상의 세포 사진을 찍어 Image analysis system (ZEISS Inc, Image pro)을 이용하여 세포의 장축과 단축의 길이를 측정하였고 세포의 모양을 고려하여 Kella 등 (1980)이 제시한 공식 $\left(\frac{\pi}{6} \times AB^2\right)$ 을 이용하여 세포체적 (cell bio-volume)을 구하였다.

탄소함량은 세포체적에 탄소환산계수를 곱하여 계산하였으며, 탄소환산계수는 기존에 알려진 여러 호수에서의 값인, 220, 400, 121, 200 $\text{fgC}/\mu\text{m}^3$ (Brabak, 1985; Takahashi *et al.*, 1985; Nagata and Watanabe, 1990; Weisse and Kenter, 1991)의 평균값인 235 $\text{fgC}/\mu\text{m}^3$ 을 사용하였다.

4. 식물플랑크톤의 생물량

세포크기가 2 μm 이상인 식물플랑크톤 생물량을 조사하기 위해 현장에서 채취한 시료 일부를 500 ml 폴리에틸렌 시료병에 담아 Lugol's solution을 최종부피의 2%가 되도록 첨가하여 고정하였다 (Wetzel and Likens, 1991). 실험실로 운반하여 일주일 이상 침전시킨 후 siphon을 이용하여 상등액을 제거하는 방법으로 약 5배 농축하였다. 농축된 시료는 광학현미경 하에서 Sedwick-Rafter chamber를 이용하여 100~200배로 관찰하였고 Mizuno (1964)와 Jung (1993)의 동정법에 따라 식물플랑크톤을 분류하였다. 각 세포의 모양을 고려하여 Kella 등 (1980)이 제시한 공식을 적용하여 세포 체적을 계산하였고 남색세균, 녹조류, 규조류, 편모조류에 대하여 알려진 탄소환산식 (Mullin *et al.*, 1966; Strathman, 1967)을 적용하여 탄소함량으로 나타냈다. 식물플랑크톤의 총 생물량은 2 μm 이상의 식물플랑크톤 생물량과 APP 생물량의 합으로 구하였다.

결 과

1. APP의 종류

석호와 담수 인공호 모두에서 구형 또는 ellipsoid 형의 picocyanobacteria가 우점하였다. APP의 형광으로부터 석호와 인공호의 시료는 뚜렷하게 서로 다른 색소조성을 가지고 있음이 관찰되었다. 본 연구에서는 정량계수를 하지는 않았으나 송지호를 제외한 동해안 석호에서는 주로 phycocyanine-rich APP가 우점하는 것으로 관찰되었고, 반면에 인공호에서는 phycoerythrin-rich APP가 우점하였다. 그러나 다른 석호와는 달리 송지호에서는 phycoerythrin-rich APP가 우점하였고, 화진포와 향호에서는 두 가지 형태가 모두 출현하였다.

2. APP의 밀도와 식물플랑크톤 생물량에 대한 기여도

석호에서 APP의 세포밀도는 $3.6 \times 10^3 \sim 5.0 \times 10^6$ cells/ml, 생물량은 1.0~1,385.0 $\mu\text{gC}/\text{L}$ 범위를 나타냈다. 화진포, 청초호에서 비교적 낮은 세포밀도를 보인 반면, 송지호, 매호, 향호에서는 10^5 cells/ml 이상의 높은 세포밀도를 나타냈으며, 특히 경포호에서는 조사기간 내내 10^6 cells/ml 이상의 높은 세포밀도와 532~1,385 $\mu\text{gC}/\text{L}$ 의 높은 생물량을 나타냈다 (Table 2).

인공호에서도 여름동안 표수층에서 APP 세포밀도와 생

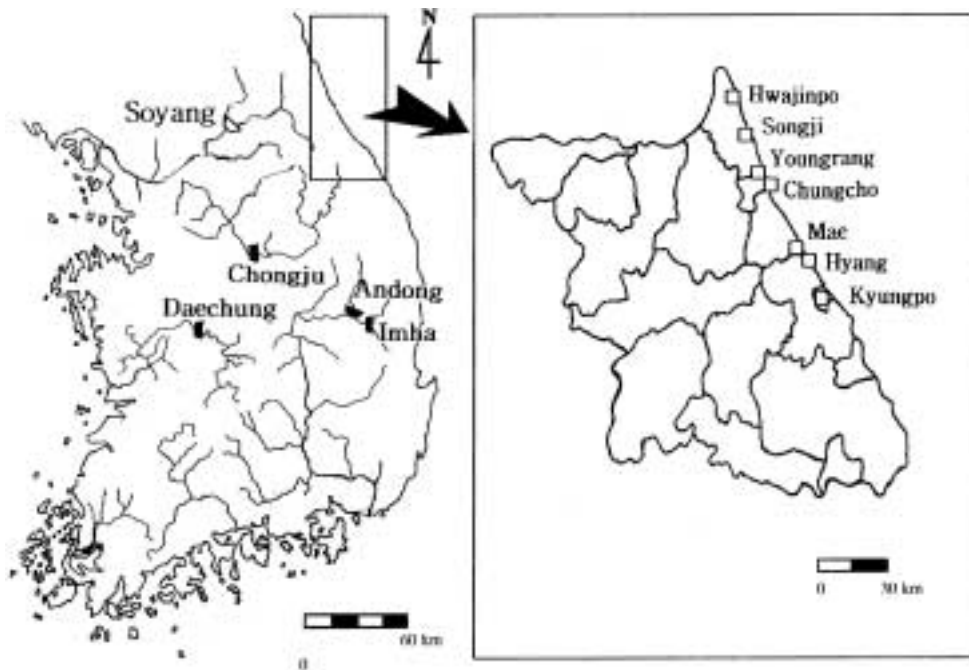


Fig. 1. The map showing the sampling stations.

Table 2. The cell density and biomass of autotrophic picoplankton (APP) in surface water of seven lagoons during the summer period, 1999.

Lake	Date	Cell density (10^4 cells/ml)	Biomass ($\mu\text{gC/L}$)
Hwajinpo	5 Jun.	7.1	13.3
	14 Jul.	0.4	1.0
	25 Aug.	46.4	134.6
Songji	5 Jun.	69.9	111.3
	14 Jul.	22.4	53.7
	25 Aug.	15.7	30.8
Youngrang	5 Jun.	26.9	47.7
	14 Jul.	7.6	14.2
	25 Aug.	80.7	151.3
Chungcho	13 Jul.	8.0	15.2
	26 Aug.	1.7	4.6
Mae	13 Jul.	90.0	258.4
	26 Aug.	72.1	170.0
Hyang	13 Jul.	19.5	62.4
	26 Aug.	11.7	37.4
Kyungpo	5 Jun.	320.3	1,385.0
	13 Jul.	497.5	944.4
	26 Aug.	278.7	531.9
Median		25.0	58.1

물량은 각각 $3.8 \times 10^4 \sim 3.6 \times 10^5$ cells/ml와 $15.3 \sim 128.2$ $\mu\text{gC/L}$ 의 범위를 보였다. 표층 세포밀도를 비교해 볼 때

Table 3. The cell density and biomass of autotrophic picoplankton (APP) in surface water of five freshwater reservoirs during the summer period, 1999.

Lake	Date	Cell density (10^4 cells/ml)	Biomass ($\mu\text{gC/L}$)
Chungju	17 Jul.	35.8	128.2
	16 Sep.	8.1	25.8
Daechong	17 Jul.	21.7	59.1
	16 Sep.	16.6	52.6
Imha	17 Jul.	13.2	50.7
	16 Sep.	27.7	106.5
Andong	15 May	13.4	48.6
	17 Jul.	23.7	83.8
	28 Aug.	6.5	22.7
Soyang	19 Sep.	8.6	24.8
	25 Jun.	3.8	15.3
	30 Jul.	4.8	17.1
Soyang	27 Aug.	14.3	23.4
	28 Sep.	9.8	40.9
Median		13.0	44.8

안동호의 경우 봄과 초여름에, 소양호에서는 늦여름에 높은 세포밀도를 나타냈다 (Table 3). 세포밀도의 수직분포를 보면 소양호의 경우 6월 25일에 수심 15 m에서 2.1×10^5 cells/ml로 최고값을 나타내었고 여름동안 수온

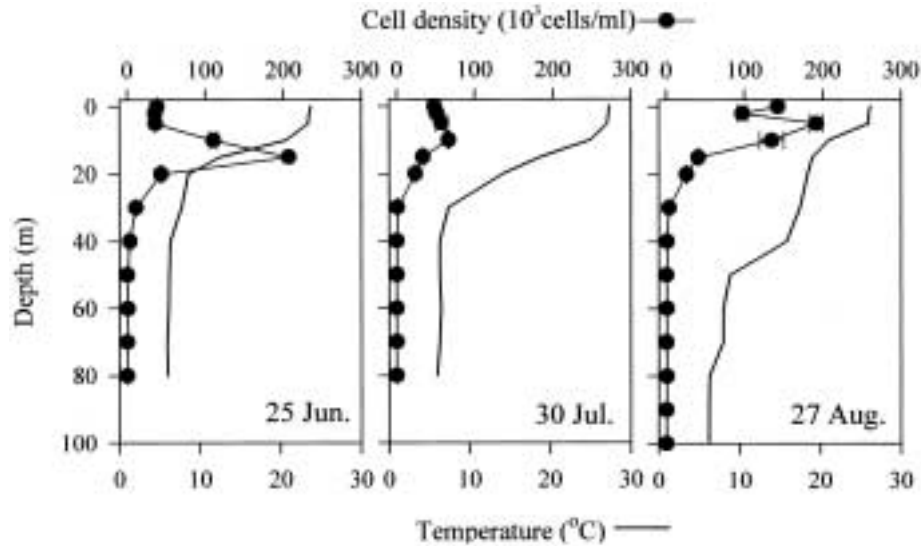


Fig. 2. The vertical profiles of cell density of autotrophic picoplankton in Lake Soyang during the summer period, 1999.

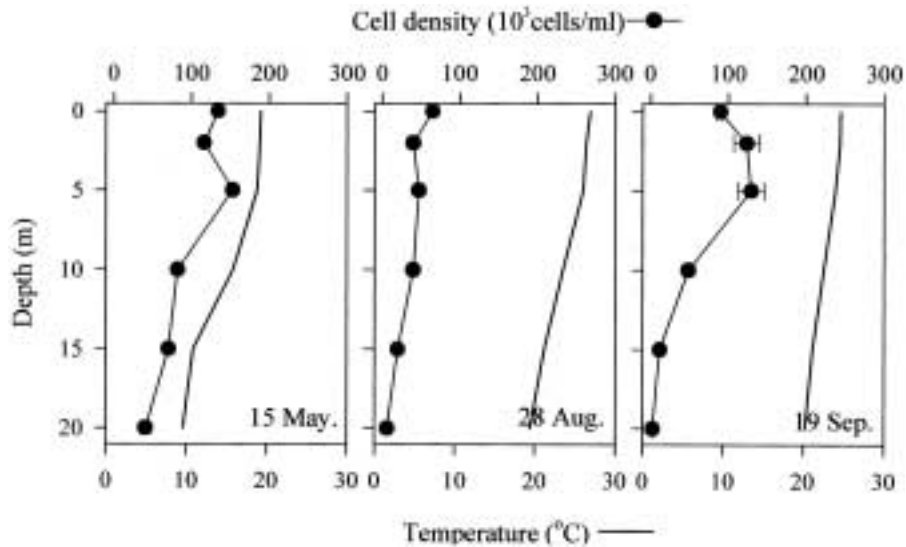


Fig. 3. The vertical profiles of cell density of autotrophic picoplankton in Lake Andong during the summer period, 1999.

약층이 형성되어 있는 수심에서 표수층보다 1.8~8.7배의 높은 세포밀도가 나타났다(Fig. 2). 반면, 강한 성층이 형성되지 않았던 안동호에서는 수직적으로 APP의 뚜렷한 변이를 나타내지 않았다(Fig. 3).

표수층에서 전체 식물플랑크톤 탄소 생물량에 대한 APP의 기여도를 조사하였다. 담수 인공호에서는 여름 동안 15.2~70.6%의 기여도를 나타냈고 동해안 석호에서는 0.1~85.0%의 범위로 광범위한 기여도를 나타냈다(Table 4). 한편, 소양호에서는 수심 30m까지 식물플랑

크톤 생물량과 APP의 생물량을 수심에 대해 적분하여 기여도를 조사하였다. 6월 25일, 7월 30일, 8월 27일에 적분한 생물량을 비교한 기여도는 각각 25.6, 23.3, 34.5%로 표수층에서의 기여도인 15.2, 48.4, 36.5%와 비교했을 때 6, 7월의 경우 상당한 차이를 보였다. 6월의 경우 APP의 생물량은 15m에서 최대를 보인 반면 식물플랑크톤의 생물량은 광도의 감소와 함께 급격히 감소하였기 때문에 APP의 기여도도 수심에 따라 증가하여 수온약층 부근에서 최대값을 나타냈다(Fig. 4).

Table 4. The contribution of autotrophic picoplankton (APP) to total phytoplankton biomass in surface water of seven lagoons and five reservoirs during the summer period, 1999.

Lake	Date	Biomass ($\mu\text{gC/L}$)		Contribution of APP (%)	
		Total phytoplankton	APP		
Lagoons	Hwajinpo	5 Jun.	14,153.1	13.3	0.1
		25 Aug.	170.5	134.6	78.9
	Kyungpo	5 Jun.	1,629.9	1,385.0	85.0
		26 Aug.	1,111.4	531.9	47.9
	Mae	26 Aug.	758.7	170.0	22.4
	Songji	5 Jun.	138.0	111.3	80.7
26 Aug.		172.5	30.8	17.9	
Youngrang	5 Jun.	303.6	47.7	15.7	
	25 Aug.	221.9	151.3	68.2	
Reservoirs	Andong	17 Jul.	138.2	83.8	60.6
	Chungju	17 Jul.	181.6	128.2	70.6
		16 Sep.	71.2	25.8	36.2
	Daechong	17 Jul.	102.8	59.1	57.5
		16 Sep.	142.9	52.6	36.8
	Imha	17 Jul.	168.1	50.7	30.2
		16 Sep.	304.7	106.5	35.0
	Soyang	25 Jun.	100.9	15.3	15.2
		30 Jul.	35.3	17.1	48.4
		27 Aug.	64.1	23.4	36.5
28 Sep.		95.2	40.9	43.0	

3. 호수 영양상태와 APP 풍부도와와의 관계

각 호수의 영양상태를 파악하기 위하여 총인, 총질소, 용존무기인, 질산성질소 농도를 측정하였고 이로부터 TN/TP 비 (무게)를 구하였다 (Table 5). 인공호의 경우 질산성질소 농도는 1.0~1.8 mgN/L의 범위로 식물플랑크톤 성장을 위해 충분한 반면 용존무기인 농도는 2.0~7.0 $\mu\text{gP/L}$ 로 낮았으며 TN/TP비 (무게)는 77.2~204.5의 범위를 나타내어 식물플랑크톤 성장이 인에 의해 제한되는 것으로 나타났다. 반면, 7개의 석호에서는 용존무기인 농도가 4.8~51.1 $\mu\text{gP/L}$ 의 범위였고, 질산성질소 농도는 0~0.7 mgN/L 범위로 담수 인공호에 비해 상대적으로 낮았고 높은 세포밀도를 나타냈던 경포호, 매호, 송지호, 화진포의 경우는 0.2 mgN/L 이하로 매우 낮았다. TN/TP 비 (무게)도 5.6~28.3의 범위로 담수 인공호에 비교하면 매우 낮은 값을 나타냈다.

호수 영양상태와 APP 풍부도와와의 관계를 조사하기 위하여 log (세포밀도)와 TN/TP 비, 총인, 총질소, 용존무기인 그리고 질산성질소 농도와의 상관관계를 조사하였다 (Fig. 5). APP 세포밀도는 TN/TP 비 ($r = 0.53$, $n = 30$, $p < 0.01$)와 유의적인 수준의 음의 상관을 나타냈고 총인 ($r = 0.50$, $n = 30$, $p < 0.01$)과 용존무기인 농도 ($r = 0.74$, $n = 30$, $p < 0.0001$)와는 양의 상관관계를 나타내어 부영양화와 함께 APP의 풍부도도 증가하는 경향을 나타냈다. 총질소 농도 ($r = 0.04$, $R^2 = 0.002$, $n = 30$, $p = 0.82$)와는 유의적인 상관 관계를 나타내지 않았으나 질산성질소

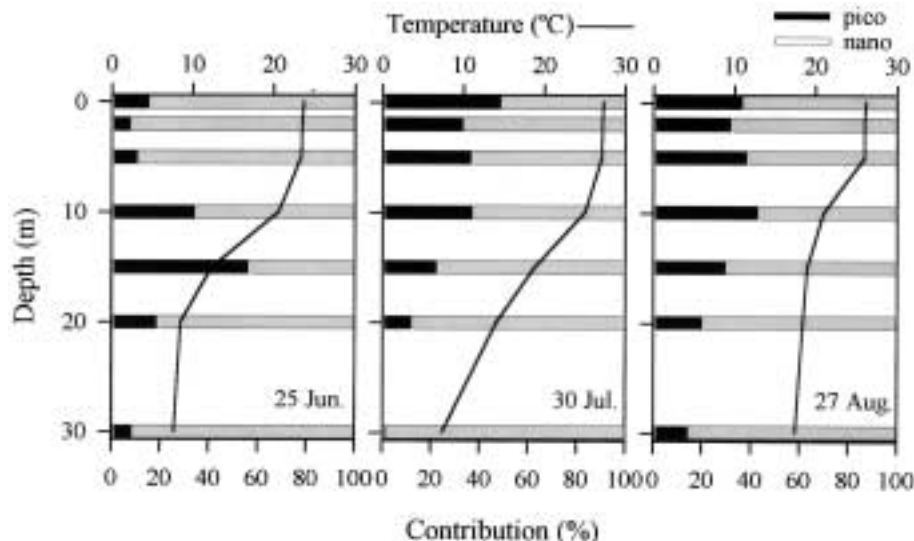


Fig. 4. The vertical profiles of relative contribution of APP to total phytoplankton biomass from the surface to 30 m of Lake Soyang during the summer period, 1999.

Table 5. Salinity, nutrients concentration, TN/TP ratio, and TSI in surface water of study lakes during the summer period, 1999. TN/TP ratio is based on element weight and TSI (Carlson, 1977) was calculated from summer average of TP concentration.

Lake	Date	Salinity (%)	DIP ($\mu\text{gP/L}$)	Nitrate (mgN/L)	TP ($\mu\text{gP/L}$)	TN (mgN/L)	TN/TP	TSI
Hwajinpo	5 Jun.	12.6	5.9	0.1	203.7	1.8	11.6	74
	14 Jul.	10.6	51.1	0.1	193.0	2.2		
	25 Aug.	2.4	21.1	0.0	75.9	0.9		
Songji	5 Jun.	6.5	4.8	0.2	43.1	0.9	26.7	54
	14 Jul.	5.5	6.9	0.2	26.2	0.8		
	25 Aug.	2.5	5.7	0.2	30.9	1.0		
Youngrang	5 Jun.	5.5	6.5	0.5	54.0	1.6	28.3	59
	14 Jul.	4.2	6.7	0.1	43.4	0.8		
	25 Aug.	1.4	6.7	0.7	47.0	1.5		
Chungcho	13 Jul.	25.9	9.1	0.0	176.9	2.3	13.1	73
	26 Aug.	27.2	8.4	0.1	91.8	1.0		
Mae	13 Jul.	3.5	9.7	0.0	111.8	0.9	5.6	81
	26 Aug.	2.7	10.5	0.1	101.6	1.1		
Hyang	13 Jul.	4.3	19.2	0.1	69.7	1.0	10.3	70
	26 Aug.	0.9	19.2	0.0	159.3	1.2		
Kyungpo	5 Jun.	9.8	40.3	0.0	287.0	2.6	10.8	78
	13 Jul.	11.5	37.2	0.0	168.2	2.0		
	26 Aug.	3.4	30.9	0.1	126.5	0.9		
Andong	15 May	—	2.0	1.4	18.7	1.7	99.8	43
	17 Jul.	—	3.2	1.2	21.8	1.7		
	28 Aug.	—	5.2	1.4	15.0	1.5		
	16 Sep.	—	4.2	1.0	8.3	1.3		
Chungju	17 Jul.	—	2.3	1.8	23.7	2.2	98.6	48
	16 Sep.	—	3.6	1.7	18.9	2.0		
Daechong	17 Jul.	—	3.8	1.5	19.8	1.9	85.9	47
	16 Sep.	—	2.9	1.2	19.8	1.5		
Imha	17 Jul.	—	—	—	25.5	2.3	77.2	51
	16 Sep.	—	7.0	1.2	26.3	1.7		
Soyang	25 Jun.	—	2.9	1.5	9.0	2.2	204.5	34
	30 Jul.	—	3.1	1.4	7.0	1.4		
	27 Aug.	—	2.5	1.4	5.0	1.4		
	28 Sep.	—	2.0	1.3	9.8	1.3		

농도 ($r = 0.47$, $n = 30$, $p < 0.01$)와는 음의 상관관계를 나타내었다. 한편 석호와 인공호의 주요한 차이점인 염분도 ($r = 0.16$, $R^2 = 0.03$, $n = 30$, $p = 0.55$)와 APP 세포밀도는 유의적인 상관관계를 나타내지 않았다.

고 찰

석호에서는 부영양화가 심한 호수에서 주로 나타나는 것으로 보고된 phycocyanin-rich APP (Voros *et al.*, 1998; Takamura and Nojiri, 1994)가 우점한 반면, 인공

호에서는 주로 phycoerythrin-rich APP가 우점하였다. 과영양상태의 호수에서 phycocyanin-rich APP가 우점하는 것은 수중에 투과되는 빛의 파장과 관련하여 설명되고 있다 (Sommaruga and Robarts, 1997). 식물플랑크톤에 기인한 chlorophyll 뿐 아니라 detritus, 용존유기물, 등의 흡광물질이 많은 과영양호에서는 청색광은 부유물에 의해 더 많이 흡수되므로 수심이 증가함에 따라 빠르게 감소하는 반면, 적색광은 부유물에 의한 흡수가 적기 때문에 상대적으로 더 깊이 투과될 수 있는데 (Malthus, 1990), phycocyanin-rich APP는 적색 빛을 효율적으로 이용하여 높은 성장률을 나타낸다는 사실이 알려져 있

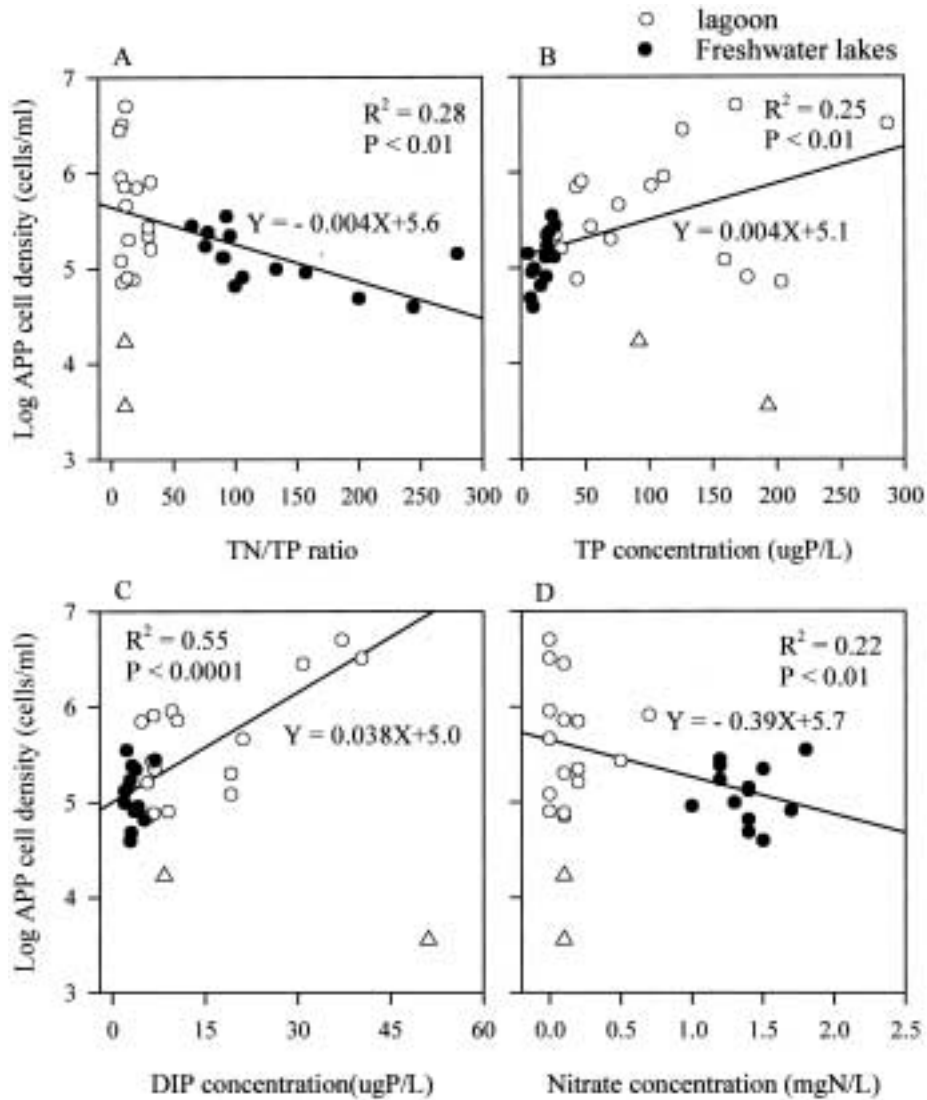


Fig. 5. The relationship between APP cell density and TN/TP ratio, TP, DIP and Nitrate concentration in several Korean lakes during the summer period, 1999. In regression of all figures, the data shown as triangle are excluded.

으므로 (Callieri *et al.*, 1996) 혼탁한 부영양호에서는 phycocyanin-rich APP가 상대적으로 유리할 것으로 생각된다.

석호의 TSI 값은 54~81의 범위로 (Table 5), 53~60일 때를 부영양, 70 이상일 때를 과영양상태로 판단하는 Kratzer and Brezonik (1981)의 기준에 의하면 송지호와 영랑호를 제외하고는 모두 과영양호에 해당한다. 이들 석호는 수심이 매우 얇아 바람이 강할 때 퇴적층이 쉽게 교란되어 저니의 부상에 의해 부유물질의 농도가 높아지기 때문에 수중광도가 낮고 청록색 빛의 흡수가 컸을 것으로 사료된다. 반면, 송지호는 주변의 다른 석호들

에 비해 수질이 깨끗하고 높은 투명도를 유지하였기 때문에 청록색 빛을 잘 이용하는 phycoerythrin-rich APP가 우점할 수 있었을 것으로 사료된다.

수심에 따라 투과되는 빛의 파장 변화는 APP의 우점종 뿐 아니라 APP의 수직 분포에도 영향을 미친다. 여름에 소양호에서 APP 세포밀도는 표층에서보다 수온약층이 형성되어 있는 수심 5~15m에서 최고값을 나타냈는데, 이러한 APP의 증층최대 현상은 Lake Constance, Lakes Huron and Michigan, Lake Bikal에서도 관찰된 바 있다 (Weiss, 1988; Fahnenstiel and Carrick, 1992; Nagata *et al.*, 1994). 투명도가 식물플랑크톤에 의해 좌

우되는 비교적 맑은 호수에서는 식물플랑크톤이 청색광과 적색광을 빠르게 흡수하는 반면 녹색광은 반사하기 때문에 녹색광이 깊은 수심까지 투과될 수 있다 (Horne and Goldman, 1994). APP는 낮은 광에 적응되어 있으며 낮은 광도의 빛을 효율적으로 이용하여 성장할 수 있는데 (Platt *et al.*, 1983; Schweizer and Heusel, 1992; Frenette *et al.*, 1996; Rhew and Ochs, 2000) 특히 소양호와 안동호에서 우점했던 phycoerythrin-rich APP는 낮은 광도의 녹색광을 더 효율적으로 이용하는 것으로 알려져 있다 (Gover *et al.*, 1986). 실제로 소양호에서 여름철 성층이 안정된 6월과 7월의 경우 최고 세포밀도를 나타낸 수심에서의 광도는 표층광도의 1.0%와 6.7%로 낮은 값을 나타냈다. 더욱이 수온약층 부근에서는 심층의 높은 농도의 영양염류가 공급될 수 있어 APP의 성장을 위해 더욱 유리한 환경이 조성될 수 있다 (Glover, 1986). 수온약층에서는 수온이 낮아져 물의 밀도와 점성이 증가하므로 부유물과 식물플랑크톤이 침강하다가 수온약층에서 침강속도가 느려짐으로써 이 곳에 밀집하는 현상이 많이 보고되고 있다. 그러나 APP는 세포크기가 매우 작아서 침강속도가 매우 느린 것으로 알려져 있기 때문에 (Takahashi and Bienfang, 1983) 성층부근에서의 최대 밀도는 APP의 침강 축척에 의한 결과라기보다는 중층의 높은 농도의 영양염이 공급되고 성장 가능한 빛이 도달함으로써 이 수심에서 APP가 빠르게 성장한 결과라고 사료된다. 한편, picocyanobacteria가 중층에서 최대 밀도를 보이는 것으로 보아 picocyanobacteria는 *Microcystis*나 *Anabaena*와 달리 기포에 의한 부유성을 가지지는 않는 것으로 생각된다. 이와 같이 깊은 호수에서는 수심간에 온도차가 큰 여름에 표층수에서보다 수온약층이 형성되어 있는 수심 부근에서 더 높은 APP의 생물량이 나타나기 때문에 표층수에서의 결과만으로는 최대 생물량을 평가하기는 어렵다. 본 조사에서도 표층수만을 조사한 충주, 대청, 임하호의 경우 중층에서 더 높은 세포밀도가 관찰되었을 가능성을 배제할 수 없다.

동해안 석호에서 APP의 세포밀도와 생물량은 호수마다 큰 차이를 보였지만 전반적으로 인공호에 비해 높은 풍부도를 나타냈다. 담수호와 석호의 가장 큰 차이점이라고 할 수 있는 염분도와는 유의적인 상관관계를 나타내지 않았다 (Fig. 5). 그러나 염분이 25‰ 이상으로 해양 생태계에 가까운 청초호에서 가장 낮은 APP의 밀도가 관찰되었으며 두 번째로 염분이 높은 화진포호에서 두 번째로 낮은 APP 밀도를 보였으며, 화진포호의 3회 조사에서 염분이 가장 낮은 8월에 APP의 밀도가 가장 높아진 점 등을 볼 때 염분과도 약간의 관계가 있을 가능

성이 있다.

APP의 풍부도를 결정하는 요인에 대해서는 아직까지 확실하게 알려져 있지 않지만 석호에서 높은 APP의 풍부도가 나타날 수 있었던 가능성 있는 원인 가운데 하나로 낮은 질소농도를 생각할 수 있다. TN/TP 비를 통해 동해안 석호에서 식물플랑크톤이 질소제한 상태였는지 확실히 알 수는 없으나 조류가 이용가능한 형태인 용존무기인 농도는 4.8 µgP/L 이상을 유지한 반면, 질산성질소 농도는 영양호를 제외하고는 0.2 mgN/L 이하로 매우 낮은 농도를 나타내었다. 따라서 질소가 부족한 석호에서는 질소를 효율적으로 공급하고 이용할 수 있는 생물이 생존에 유리한 위치를 차지할 수 있었을 것으로 사료된다.

Picocyanobacteria는 다양한 유기질소를 이용할 수 있으며 (Neilson and Larsson, 1980) 보조색소를 이용하여 질소를 저장할 수 있고 (Antia and Cheng, 1977) 일부 담수와 기수호의 picocyanobacteria는 질소고정능력이 있는 것으로 알려져 있다 (Wyatt and Silvey, 1969; Rippka *et al.*, 1979). 또한, 세포의 크기가 작을수록 표면적/부피비가 커지기 때문에 APP는 대형 식물플랑크톤보다 영양염류 흡수에 대한 더 큰 경쟁력을 가질 수 있다 (Suttle and Harrison, 1986). 따라서, 낮은 농도의 질소를 효율적으로 흡수하고 다양한 질소형태를 이용하며 체내에 저장할 수 있는 APP는 질소가 부족한 석호에서 생존과 성장을 위한 유리한 위치를 차지할 수 있었을 것으로 사료된다.

전체 식물플랑크톤 생물량에 대한 APP의 기여도는 석호와 담수 인공호의 표층수를 대상으로 조사한 결과 각각 0.1~85.0%, 15.2~70.6%의 범위로 큰 차이를 보였으나 전체적으로 유의적인 기여도를 나타냈다. 한편, 충주호, 대청호, 임하호에서는 단일세포 크기가 picoplankton에 분류될 정도로 작은 *Microcystis ichthyob-labe*가 군체를 형성하여 많이 존재하였고 동해안 석호에서도 *Oscillatoria* spp.와 같은 형태의 2 µm 이하의 작은 세포로 연결된 사상형의 남색세균이 많이 존재하였다. 본 연구에서는 APP를 2 µm 이하의 단일세포로 존재하는 식물플랑크톤으로 정의하였으므로 picoplankton을 분리하기 위한 전처리 여과시 압력에 의해 *M. ichthyob-labe* 군체로부터 일부 세포가 분리되어 단일세포로 존재함으로써 APP의 생물량에 기여했을 가능성이 있다. 따라서 세포크기가 작으며 군체를 형성하는 cyanobacteria가 bloom을 일으키는 경우에는 군체에서 이탈된 세포가 APP의 범주에 포함될 것이다. 그러나 APP가 매우 우점하였던 경포호에서는 APP의 bloom이 발생할 때에

군체를 형성하는 남색세균의 bloom이 형성되지 않았으므로 군체를 형성하지 않는 종만으로도 picocyanobacterial bloom이 형성될 수 있는 것으로 보인다. 우리나라의 광범위한 지역의 인공호와 다양한 영양상태의 호수들을 대상으로 한 본 연구결과는 그 동안 광학현미경을 이용한 식물플랑크톤의 군집조사에 있어 무시되어져 왔던 APP가 인공호와 자연호에서 식물플랑크톤 군집의 중요한 부분을 차지하고 있음을 제시하고 있다.

과거의 많은 연구결과들에 따르면 APP의 생물량은 부영양화도의 증가에 따라 감소한다고 알려져 왔다 (Stockner and Antia, 1986; Burns and Stockner, 1991; Schweizer and Heusel, 1992). 그러나 본 연구에서는 APP 세포밀도가 TN/TP 비와 음의 상관관계를, TP, DIP 농도와는 양의 상관관계를 나타내어 호수의 부영양화도가 증가함에 따라 APP의 풍부도도 증가하는 경향을 나타냈다. 이러한 경향은 일본에서도 보고되었는데, 여러 호수에서의 picocyanobacteria의 최대값은 TP 농도와 양의 상관관계 ($r = 0.40$, $n = 32$, $p = 0.021$)를, TN/TP 비와는 음의 상관관계 ($r = -0.51$, $n = 32$, $p = 0.003$)를 나타냈다 (Takamura *et al.*, 1996). 호수의 영양상태와 APP 풍부도의 관계에 대해서는 다양한 결과들이 보고되고 있어 여전히 논쟁의 여지가 남아있는 부분이다. 하지만 최근에는 절대적인 생물량과 상대적인 기여도를 나누어 생각했을 때 호수의 영양상태가 증가함에 따라 APP의 절대적인 풍부도 역시 증가하나 APP의 상대적인 기여도는 감소한다는 연구결과가 많이 보고되고 있다 (Hwang and Heath, 1997; Rhew and Ochs, 2000). 많은 과영양호에서 높은 세포밀도에도 불구하고 전체 식물플랑크톤 생물량에 대한 기여도는 10% 수준으로 낮은 반면 (Voros *et al.*, 1991; Takamura and Nojiri, 1994; Voros *et al.*, 1998) 빈영양호인 Lake Huron and Michigan에서 여름동안 전체 식물플랑크톤 탄소량에 대한 APP의 기여도는 각각 1.3~31.5%, 2.8~30.0%의 범위로 (Fahnenstiel and Carrick, 1992) 과영양호에 비해 높은 기여도를 나타냈다. 심지어 10^6 cells/ml 이상의 높은 세포밀도를 나타냈던 빈영양호 Lake Bikal에서는 APP가 전체 식물플랑크톤 생물량과 일차생산에 대한 90% 이상의 기여도를 나타내기도 했다 (Nagata *et al.*, 1994). Hwang and Heath (1997)는 영양상태구배 (중영양 → 과영양)를 가지는 Erie 호 호수 중앙부로부터 만입부 (Sandusky Bay) 방향으로 전체 식물플랑크톤 탄소 생물량에 대한 APP의 상대적 기여도가 15.6%, 10.0%, 2.3%, 1.1%로 감소하였음을 보고하였다.

빈영양호에서는 영양염류의 부족으로 인해 대형 식물

플랑크톤의 성장이 제한되는 반면 상대적으로 표면적비가 큰 작은 세포는 영양염류의 흡수에 유리하기 때문에 (Suttle and Harrison, 1986) APP가 우점적으로 성장할 수 있다. 하지만 영양염류가 증가함에 따라 대형 식물플랑크톤의 성장이 촉진되고 생물량이 증가함으로써 APP의 기여도는 감소하게 된다. Lean and White (1983)는 인농도가 $2 \mu\text{g/L}$ 이상일 때는 오히려 대형 식물플랑크톤이 영양염류를 더 빨리 흡수한다고 보고한 바 있으며 Takamura *et al.* (1996)은 영양염류의 증가시 APP보다 대형 식물플랑크톤의 생물량이 더 빠르게 증가함을 보고하였다.

적 요

1999년 여름동안 동해안의 7개 석호와, 내륙의 5개 인공호를 대상으로 autotrophic picoplankton (APP)의 풍부도와 총 식물플랑크톤 생물량에 대한 기여도를 평가하였다. 석호에서는 부영양화가 심한 호수에서 주로 나타나는 phycocyanin-rich APP가 우점한 반면 인공호에서는 주로 phycoerythrin-rich APP가 우점하였다. 동해안 석호에서 APP의 세포밀도와 생물량은 각각 $3.6 \times 10^3 \sim 5.0 \times 10^6$ cells/ml와 $1.0 \sim 1,385.0 \mu\text{gC/L}$ 의 범위를 나타냈고 인공호에서는 각각 $3.8 \times 10^4 \sim 3.6 \times 10^5$ cells/ml와 $15.3 \sim 128.2 \mu\text{gC/L}$ 의 범위로 동해안석호에서 더 높은 APP의 풍부도를 나타냈다. 특히 경포호에서는 3회 조사 모두 10^6 cells/ml 이상의 높은 세포밀도를 보였는데 이는 세계적으로 보고된 가장 높은 밀도 수준이다.

소영양호에서 APP의 수직분포를 조사한 결과 수온약층에서 최대 세포밀도를 나타냈는데 이는 APP가 낮은 광도에서도 성장이 가능하며 심층의 높은 영양염류를 이용할 수 있었기 때문으로 사료된다. APP 세포밀도는 TN/TP 비와 음의 상관관계, TP와는 양의 상관관계를 나타내어 APP의 풍부도가 호수의 부영양화와 함께 증가하는 경향을 나타내었다. 총 식물플랑크톤 생물량에 대한 APP의 기여도는 0.1~85.0%로 호수간의 큰 차이를 보였다. 본 연구결과는 지금까지 식물플랑크톤 연구에서 소외되어져 왔던 APP가 호수 생태계의 일차생산자로서 중요한 부분을 차지하고 있음을 보여주고 있다.

인 용 문 헌

Antia, N.J. and J.Y. Cheng. 1977. Reexamination of the carotenoid pigments of the unicellular blue-green alga *Agmenellum quadruplicatum*. *J. Fish. Res. Bd. Can.*

- 34**: 659–668.
- Bird, D.F. and J. Kalf. 1987. Algal phagotrophy: Regulating factors and importance relative to photosynthesis in *Dinobryon* (Chrysothryxaceae). *Limnol. Oceanogr.* **32**: 277–284.
- Brabak, G. 1985. Bacterial biovolume and biomass estimation. *Appl. Environ. Microbiol.* **55**: 1761–1765.
- Burns, C.W. and J.G. Stockner. 1991. Picoplankton in Six New Zealand Lakes: Abundance in Relation to Season and Trophic State. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **76**: 523–536.
- Carlson, R.E. 1977. A Trophic State Index for Lakes. *Limnol. Oceanogr.* **22**: 363–369.
- Carrick, H.J. and C.L. Schelske. 1997. Have we overlooked the importance of small phytoplankton in productive waters? *Limnol. Oceanogr.* **42**(7): 1613–1621.
- Costella, A.C., K.S. Shortreed, and J.G. Stockner. 1979. Phytofractionation studies in Great Central Lake, British Columbia: a nutrient enriched sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) nursery lake. *Fish Mar. Serv. Tech. Rep.* **880**: 27.
- Fahnenstiel, G.L. and H.J. Carrick. 1992. Phototrophic picoplankton in Lake Huron and Michigan: abundance, distribution, composition to biomass and production. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **49**: 379–388.
- Frenette, J.J., S. Demers, L. Legendre, and M. Boule. 1996. Size-related photosynthetic characteristic of phytoplankton during periods of seasonal mixing and stratification in an oligotrophic multibasin lake system. *J. Plankton Res.* **18**: 45–61.
- Glover, H.E., M.D. Keller, and R.R.L. Guillard. 1986. Light quality and oceanic ultraphytoplankton. *Nature* **319**: 142–143.
- Heo, W.M., B. Kim, and M.S. Jun. 1999. Evaluation of eutrophication of lagoons in the eastern coast of Korea. *Kor J. Limnol.* **32**: 141–151.
- Horne, A.J. and C.R. Goldman. 1994. *Limnology*. 2nd Ed. McGraw-Hill, Inc.: 38–42.
- 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.
- Jung, J. 1993. Illustration of the freshwater algae of Korea.
- Kella, P.E., S.A. Paulson, and L.J. Paulson. 1980. Methods for biological, chemical and physical analyses in reservoirs. *Tech. Rep. Lake Mead Limnological Res. Center, Univ. Nevada, Las Vegas*. p. 234.
- Kim, B., J.H. Park, G. Hwang, and K. Choi. 1997. Eutrophication of large freshwater ecosystem in Korea. *Kor. J. Limnol.* **30**: 512–517.
- Kratzer, C.R. and Brezonik, P.L. 1981. A carlson-type trophic state index for nitrogen in Florida lakes. *Water Resources Bulletin* **17**: 713–717.
- Lean, D.R.S. and E. Whitte. 1983. Chemical and radiotracer measurements of phosphorus uptake by lake plankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **40**: 147–155.
- Maeda, H., K. Akira, and M.M. Tilzer. 1992. The water bloom of Cyanobacterial picoplankton in Lake Biwa, Japan. *Hydrobiologia.* **248**: 93–103.
- Malthus, T.J. 1990. Spectral light attenuation in a hypertrophic lake system (Loosdrecht lakes, the Netherlands). *Verh. Int. Verein. Limnol.* **24**: 711–714.
- Mizuno, T., 1964. Illustrations of the freshwater plankton of Japan. revised edition.
- Mullin, M.M., P.R. Sloan, and R.W. Eppley. 1966. Relationship between carbon content, cell volume and area in phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* **11**: 307–311.
- Nagata, T. and Y. Watanabe. 1990. Carbon and nitrogen to volume ratios of bacterioplankton growth under difference nutritional conditions. *Appl. Environ. Microbiol.* **56**: 1303–1309.
- Nagata, T.K. Takai, K. Kawanobe, D.S. Kim, R. Nakazato, N. Guselnikova, N. Bondarenko, O. Mologawaya, T. Kostrnova, V. Drucker, Y. Satoh, and Y. Watanabe. 1994. Autotrophic picoplankton in southern Lake Baikal: abundance, growth and grazing mortality during summer. *J. Plankton Res.* **16**: 945–959.
- Nelson, A.H. and T. Larsson. 1980. The utilization of organic nitrogen for growth of algae: Physiological aspects. *Physiol. Plant.* **48**: 542–553.
- Platt, T., D.V. Subbarao, and B. Irwin. 1983. Photosynthesis of picoplankton in the oligotrophic ocean, *Nature (Lond)* **301**: 702–704.
- Rhew, K. and C.A. Ochs. 2000. Spatial patterns in autotrophic picoplankton abundance in a reservoir examined using microcosm experiments. *Internat. Rev. Hydrobiol.* **85**: 395–412.
- Rippka, R., J. Deruelles, J.B. Waterbury, M. Herdman, and R.Y. Stanier. 1979. Generic assignments, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria. *J. Gen. Microbiol.* **111**: 1–16.
- Schwizer, A. and R.E. Heusel. 1992. Picoplankton photosynthesis and diurnal variations in photosynthesis irradiance relationship in a eutrophic and meso-oligotrophic lake. *Hydrobiol.* **238**: 131–138.
- Sieburth, J.M., V. Smetacek, and J. Lenz. 1978. Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size

- factions. *Limnol. Oceanogr.* **23**: 1256–1263.
- Sommaruga, R. and R.D. Robarts. 1997. The significance of autotrophic and heterotrophic picoplankton in hypertrophic ecosystems. *FEMS Microbiol. Ecol.* **24**: 187–200.
- Stockner, J.G. 1988. Phototrophic picoplankton: An overview from marine and freshwater ecosystems. *Limnol. Oceanogr.* **33**: 765–775.
- Stockner, J.G. and N.J. Antia. 1986. Algal picoplankton from Marine and Freshwater Ecosystems: A Multidisciplinary Perspective. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **43**: 2472–2502.
- Strathmann, R.R. 1967. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Oceanogr.* **12**: 411–418.
- Suttle, C.A. and P.J. Harrison. 1986. Phosphorus uptake rates of phytoplankton assemblages grown at different dilution rates in semi-continuous culture. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **43**: 1474–1481.
- Takahashi, M. and P.K. Bienfang. 1983. Size structure of phytoplankton biomass and photosynthesis in subtropical Hawaiian waters. *Mar. Biol.* **76**: 203–211.
- Takahashi, M., K. Kikuchi, and Y. Hara. 1985. Importance of picocyanobacteria biomass (unicellular, blue-green algae) in the phytoplankton population of the coastal waters off Japan. *Mar. Biol.* **89**: 63–69.
- Takamura, N. and Y. Nojiri. 1994. picophytoplankton biomass in relation to lake trophic state and the TN:TP ratio of lake water in Japan. *J. Phycol.* **30**: 439–444.
- Takamura, N., Y. Ishikawa, H. Mikami, H. Mikami, Y. Fujita, S. Higuchi, H. Murase, S. Yamanaka, Y. Nanjyo, T. Igari, and T. Fukushima. 1996. Abundance of bacteria, picoplankton, nanoflagellates and ciliates in relation to chlorophyll a and nutrient concentrations in 34 Japanese waters. *Jpn. J. Limnol.* **57**: 245–259.
- Voros, L., P. Gulyas, and J. Nemeth 1991. Occurrence, dynamics and production of picoplankton in Hungarian shallow lakes, *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* **76**: 617–629.
- Voros, L., C. Callieri, K.V. Balogh, and R. Bertoni. 1998. Freshwater picocyanobacteria along trophic gradient and light quality range. *Hydrobiol.* **369/370**: 117–125.
- Waterbury, J.B., S.W. Watson, R.R.L. Guillard, and L.E. Brand. 1979. Widespread occurrence of a unicellular, marine, planktonic, cyanobacterium, *Nature* **277**: 293–294.
- Weiss, T. 1988. Dynamics of autotrophic picoplankton in Lake Constance. *Journal of Plankton Research.* **10**: 1179–1188.
- Weiss, T. and U. Kenter. 1991. Ecological characteristics of autotrophic picoplankton in prealpine lake. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* **76**: 493–504.
- Wetzel, R.G. and G.E. Likens. 1991. Limnological analyses. 2nd Ed. Springer-Verlag.: 140.
- Wyatt, J.T. and J.K.G. Silvey. 1969. Nitrogen fixation by *Gloeocapsa*. *Science* **165**: 908–909.

(Received 30 Jul. 2001, Manuscript accepted 27 Aug. 2001)