

Article

북극해 하계 중앙 바렌츠해에서 종속영양 원생동물의
군집구조와 공간적 분포양은진^{1*} · 최중기¹ · 김선영¹ · 정경호² · 신형철² · 김예동²¹인하대학교 이과대학 해양학과
(402-751) 인천시 남구 용현동 253²한국해양연구원 부설 극지연구소
(425-600) 경기도 안산시 안산우체국 사서함 29호Spatial Distribution and Community Structure of Heterotrophic Protists
in the Central Barents Sea of Arctic Ocean During SummerEun Jin Yang^{1*}, Joong Ki Choi¹, Sun Young Kim¹, Kyung Ho Chung²,
Hyoung-Chul Shin², and Yeadong Kim²¹Department of Oceanography, College of Natural Science
Inha University, Incheon 402-751, Korea²Korea Polar Research Institute, KORDI
Ansan P.O. Box 29, Seoul 425-600, Korea

Abstracts : To investigate the spatial distribution and community structure of heterotrophic protists, we collected water samples at 23 stations of central Barents Sea in August, 2003. This study area was divided into three area with physico-chemical and chl-*a* distribution characteristics: Area I of warm Atlantic water mass, Area III of cold Arctic water mass and Area II of mixed water mass. Chl-*a* concentration ranged from 0.18 to 1.04 $\mu\text{g l}^{-1}$ and was highest in Area I. The nano-sized chl-*a* accounted for more than 80% of the total chl-*a* biomass in this study area. The contribution of nano-sized chl-*a* to total chl-*a* was higher in Area I than in Area II. Communities of heterotrophic protists were classified into three groups such as heterotrophic nanoflagellates (HNF), ciliates and heterotrophic dinoflagellates (HDF). During the study periods, carbon biomass of heterotrophic protists range from 11.3 to 38.7 $\mu\text{gC l}^{-1}$ (average 21.0 $\mu\text{gC l}^{-1}$), and were highest in Area I and were lowest in Area III. The biomass of ciliates ranged from 4.2 to 19.3 $\mu\text{gC l}^{-1}$ and contributed 31.5-66.9% (average 48.1%) to the biomass of heterotrophic protists. Ciliates to heterotrophic protists biomass accounted for more than 50% in Area I. Heterotrophic dinoflagellates biomass ranged from 5.7 to 18.4 $\mu\text{gC l}^{-1}$ and contributed 27.1 to 56.3% (average 42.8%) of heterotrophic protists. Heterotrophic dinoflagellates to heterotrophic protists biomass accounted for about 50% in Area III. Heterotrophic nanoflagellate biomass ranged from 0.5 to 3.4 $\mu\text{gC l}^{-1}$ and contributed 3.2 to 19.6% (average 9.2%) of heterotrophic protists. Heterotrophic nanoflagellates to heterotrophic protists biomass accounted for more than 10% in Area III. These results indicate that the relative importance and structure of heterotrophic protists may vary according to water mass. Heterotrophic protists and phytoplankton biomass showed strong positive correlation in the study area. The results suggest that heterotrophic protists are important consumers of phytoplankton, and protists might play a pivotal role in organic carbon cycling in the pelagic ecosystem of this study area during the study period.

Key words : 북극해(Arctic Ocean), 바렌츠해(Barents Sea), 부유 원생동물(heterotrophic protists), 섬모충류(ciliates), 종속영양 와편모류(heterotrophic dinoflagellates), 종속영양 미소편모류(heterotrophic nanoflagellates)

*Corresponding author. E-mail : Ciliate@hanmail.net

1. 서 론

원생동물 플랑크톤은 그들의 작은 크기와 상대적으로 빠른 신진대사 활동으로 인해 해양에서 유기탄소와 미량 원소의 흐름을 촉진하므로 해양 생태계의 에너지 흐름에 중요한 영향을 미친다(Sheldon *et al.* 1986). 또한 박테리아부터 미소 플랑크톤까지 다양한 크기의 먹이를 효과적으로 섭식하고, 중형 동물플랑크톤과 난치어의 좋은 먹이원이 되기 때문에 해양 생태계의 기저부에 미세생물 먹이망과 중형 동물플랑크톤 먹이망을 연결하는 에너지의 전달과 유기물질의 순환에 중요한 역할을 한다(Sieburth 1978; Azam *et al.* 1983; Sherr *et al.* 1986; Pierce and Turner 1992).

바렌츠 중앙수역은 북극해의 해양 생태계중에서 생산력이 비교적 높으며, 다양한 수괴의 이동과 비교적 얇은 대륙붕으로 형성되어 있다(Loeng 1991; Loeng *et al.* 1997). 이 수역은 바렌츠의 서쪽 해역(75~76°N)에서 형성되는 극전선에 의해 바렌츠의 북쪽 수역과 남쪽 수역으로 나누어지며, 바렌츠해의 남서쪽 수역은 수온이 높고 얼음이 없는 대서양 수괴에 의해, 북동쪽 수역은 유빙에 의해 영향을 받는 수온이 낮은 북극 수괴에 의해 특징지어 진다(Loeng *et al.* 1997). 해빙의 계절적 분포는 바렌츠해의 서쪽과 중앙수역에서 년중 유사하며, 3월~5월에 최대로 나타나고, 8월~9월에 최소를 보인다. 이러한 수평적인 수괴의 분포는 년중 이 수역의 환경변화를 이끌고, 바렌츠해 표영생태계의 생산력과 생물량에 뚜렷한 변화를 유발시킨다(Sakshaug 1997). 바렌츠 수역에서 일차생산과 동물플랑크톤의 공간적 분포는 고위도 생태계에서 처럼 얼음의 두께, 해빙의 분포, 해빙주변 표층수에서 형성되는 용빙수의 형성, 수괴 혼합을 유발하는 바람, 대서양 수괴와 북극수괴의 상대적인 분포와 같은 물리적 기작에 의해 크게 영향을 받는다(Reigstad *et al.* 2002; Sakshaug *et al.* 1995; Arashkevich *et al.* 2002). 특히 바렌츠해로 유입되는 따뜻한 대서양 수괴의 유입량은 바렌츠해의 기후 변화와 얼음의 두께에 영향을 미치며, 이들은 어류 개체의 변화와도 크게 관련되어 있기 때문에 북극해에서 대서양 수괴의 흐름을 이해하는 것은 중요하다(Loeng 1989). 이러한 환경에 따라 다양한 변화를 나타내는 바렌츠해는 북극수역을 이해하는데 중요한 정보를 제공하며, 또한 바렌츠해는 어장으로서의 가치도 높이 평가되고 있기 때문에 바렌츠해의 환경을 이해하는 것은 북극해의 해양 생태계를 평가하는데 매우 중요한 정보를 제공한다.

지난 20여년 이상 다양한 해양 환경에서 원생동물 플랑크톤에 관한 연구가 수행되어 왔으며, 또한 북극해에서 몇 편의 미세생물 먹이망에 관한 연구를 통해 원생동물 플랑크톤은 남극해역뿐 아니라 북극해의 표영 생태계에서

도 중요한 역할을 하는 것으로 보고 되었다(Bursa 1961; Paranjape 1987, 1988; Andersen 1988; Nielsen and Hansen 1995; Sherr *et al.* 1997; Levinsen *et al.* 1999). 초기의 극지방 연구는 대형 동물플랑크톤과 크릴의 먹이로서 대형 규조류에 초점을 둔 전통적인 해양 먹이망에 중점을 두어 연구 하였으나, 극지방에서 미세생물 군집에 대한 새로운 접근으로 인하여 소형, 미소형, 극미소 플랑크톤은 극수역에서 이전에 생각했던 것 보다 더욱 중요하며, 북극해의 미세생물 군집은 온대수역이나 남극해에서처럼 다양한 것으로 보고 되었다(Verity and Vernet 1992; Hansen *et al.* 1996; Levinsen *et al.* 1999; Verity *et al.* 1999). 그러나 이들의 연구는 주로 북극의 연안수역과 부영양화 시기에 초점을 둔 해빙주변 수역(Marginal Ice Zone)을 대상으로 연구되었으며, 북극 해역의 해양 생태계와 탄소 순환을 이해하기 위한 일차생산자와 포식자사이에 대한 연구와 북극해의 중앙 수역에서 원생동물 플랑크톤에 대한 연구는 아직까지도 부족한 편이다(Sherr *et al.* 1997; Jensen and Hansen 2000; Verity *et al.* 2002; Rat'kova and Wassmann 2002).

따라서 본 연구는 북극해 해양 생물 자원 조사의 일환으로 북극해의 중앙 바렌츠해의 표층에서 수괴와 연관된 종속영양 원생동물의 생물량 분포와 군집구조를 조사하였다. 또한 식물플랑크톤과 종속영양 원생동물의 관계를 통해 북극해의 표영 생태계에서 종속영양 원생동물의 생태적 위치에 대해 재 고찰하여, 향후 북극 바렌츠해에서 탄소의 단기순환과 에너지 흐름을 이해하는데 기초 자료로서 활용하고자 한다.

2. 재료 및 방법

연구해역 특성

바렌츠 해역은 평균 수심 230 m의 비교적 얇은 대륙붕 수역으로, 이 수역의 물리적 환경은 연안수괴(Coastal water), 대서양 수괴(Atlantic water), 북극 수괴(Arctic water)의 3개의 중요 수괴로 구성되어 있다. 대서양 수괴와 북극 수괴가 만나서 섞이는 수역에서 극전선이 형성되며, 이들의 수괴분포는 해류 시스템과 연결되어 있다. Norwegian Atlantic Current(NAC)는 북위 72°30'에서 중심을 이루며, Bjørnøyrenna 수로를 따라 바렌츠해의 북동쪽을 향해 흘러들어간다. NAC에 의해 바렌츠해의 남서쪽에 나타나는 대서양 수괴는 얼음이 떠다니지 않고 수온과 염분이 높은 따뜻한 수괴로 특징지어진다. 북극수괴는 Frans Josef Land와 Novaya Zemlya 사이를 통해 남서쪽으로 흘러들어오며, Spitsbergen의 동쪽 연안을 따라 남쪽으로 흘러간다. 바렌츠해의 북서쪽에서 형성되는 북극수괴는 해빙이 녹은 용빙수의 영향으로 수온이 낮고(<0°C),

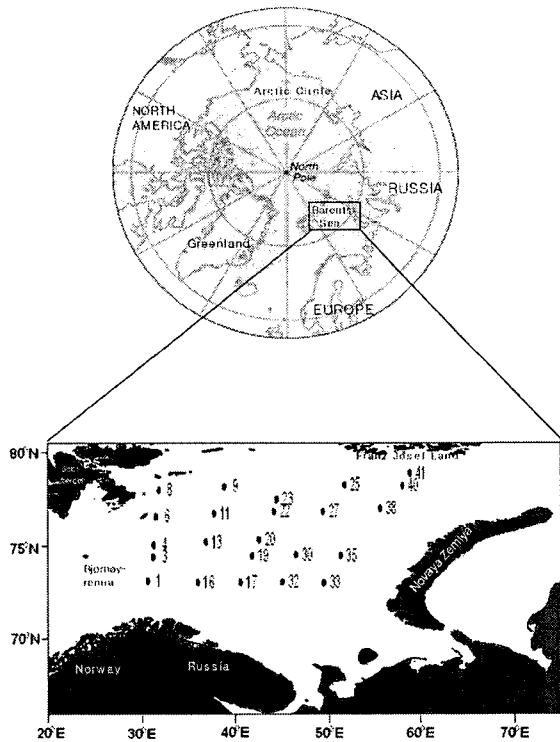


Fig. 1. Map of study area showing location of sampling sites.

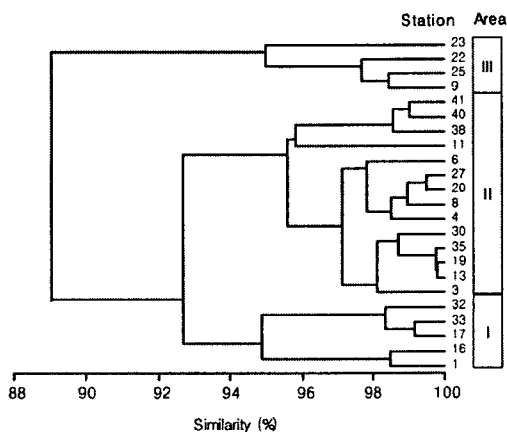


Fig. 2. Dendrogram based on the distribution of temperature, salinity, chl-a and nitrates concentration in the study area.

염분이 낮은 수괴로 특성화 된다. 본 조사는 복잡한 수괴 특성을 갖는 바렌츠 해역의 중앙수역의 23개 정점에서 2003년 8월에 수행되었다(Fig. 1).

본 조사 기간 동안 바렌츠 수역은 이러한 수괴특성에 기본을 두고, 물리적-화학적, 생물학적 환경 요인에 따라 대서양 수괴가 분포하는 수역 I, 북극 수괴가 분포하는 수역 III, 정확한 극전선 수괴의 특성을 갖지는 않지만 두 수괴가 섞여서 분포하는 수역 II의 3개의 수역으로 구분하였다(Fig. 2; Table 1).

환경요인 분석

본 연구는 2003년 8월에 러시아 기상청 소속 쇄빙 연구선인 R/V 'Ivan Petrov'을 이용하여 중앙 바렌츠 수역의 23개 정점의 표층수에서 시료를 채집하였다. 조사수역의 물리적 요인인 표층 수온과 염분은 현장에서 YSI model 30을 이용하여 측정하였으며, 무기 영양염 측정은 현장에서 GF/F glass fiber filter로 여과한 후 여과해수를 냉동(-70°C) 보관하였으며, 실험실에서 Parsons *et al.*(1984)의 방법에 의해 영양염 자동 분석기(Lachat QuickChem AE)를 이용하여 분석하였다. 엽록소-a 농도는 Field fluorometer Turner Deginc를 이용하여 측정하였으며, 크기별 엽록소-a는 20 μm 이상의 micro 크기와 20 μm 이하의 nano 크기로 구분하였다. 엽록소-a 농도를 측정하기 위하여 해수 1~1.5 l를 Whatman GF/F로 여과하여 여과지를 90% 아세트론에 하루정도 추출한 후 절대값을 측정하였다.

종속영양 원생동물의 현존량 및 탄소량 전환값

종속영양 원생동물의 생물량을 측정하기 위하여 각 정점에서 해수를 500 ml 채수하여 Lugol's 액으로 최종농도 1% 되게 고정하였다. 고정된 시료는 실험실로 운반하여 원생동물의 관찰을 위해 루골액으로 고정된 시료는 50 ml 까지 가라앉게 한 후 sedimentation chamber를 사용하여 전도 현미경(Olympus IX 70)으로 관찰하였다. 종속영양 미소 편모류와 미소형 종속영양 와편모류(<20 μm)의 생물량을 파악하기 위하여 표층에서 100 ml의 해수를 채수하여 글루타르알데하이드로 최종농도 1%가 되게 고정한 후 냉장보관 하였다. 시료 80~100 ml을 0.45 μm nucleopore polycarbonate black filter로 여과하여 DAPI(최종농도 5

Table 1. Water mass groups, physico-chemical parameters and chlorophyll-a concentration in the study area.

Water mass groups	Station no.	Temperature (°C)	Salinity (psu)	Nitrate (μM)	Chl-a con. (μg l ⁻¹)	Nano/Total chl-a (%)
I	1, 16, 17, 32, 33	6.3-10.4 (8.12)	34.5-35.8 (35.1)	0.06-0.12 (0.09)	0.30-1.04 (0.58)	91.6
II	3, 4, 6, 8, 11, 13, 19, 20, 30, 35, 38, 40, 41	1.6-5.9 (4.3)	32.3-34.5 (33.4)	0.05-0.14 (0.07)	0.20-0.74 (0.34)	85.2
III	9, 22, 23, 25	-0.7-1.0 (0.6)	29.9-31.7 (31.0)	0.05-0.94 (0.30)	0.18-0.53 (0.33)	79.4

$\mu\text{g m}^{-1}$)로 염색한 후 형광현미경(Nikon type 104)으로 측정하였다. 종속영양 미소 편모류는 1000배에서 50 field 이상 계수하였으며, 미소형 종속영양 외편모류를 위해 300배에서 100 field 이상 계수하여 측정하였다.

원생동물의 탄소량을 측정하기 위하여 종속영양 미소 편모류의 탄소량은 현미경하에서 각 세포의 크기를 측정 한 후 체적을 구하여 Børsheim and Bratbak(1987)의 전환 값인 $220 \text{ fgC } \mu\text{m}^{-3}$ 을 이용하였다. 그의 원생동물은 현미 경하에서 각 세포 크기를 측정 한 후 세포 용적을 Edler (1979)의 방법에 따라 구하였다. 유종 섬모충류(loricate ciliates)는 $\text{carbon}(\text{pg}) = 44.5 + 0.053 \text{ lorica volume}(\mu\text{m}^3)$ (Verity and Langdon 1984)의 식에 따라 구하였으며, 피각이 없는 무각 섬모충류(naked ciliates)는 $0.19 \text{ pgC } \mu\text{m}^{-3}$ (Putt and Stoecker 1989)의 전환값을 사용하여 환산하였다. 외편모류의 탄소량은 Edler(1979)의 방법에 따라 용적 을 구한 후 Menden-Deuer and Lessard(2000)의 실험식인 $\text{Carbon}(\text{pg}) = 0.216[\text{volume, m}^3]^{0.939}$ 을 이용하여 각 세포 의 탄소량을 구하였다.

시료 분석 및 통계처리

조사수역에서 부유성 섬모충류는 크게 피각이 없는 빈 모 섬모충류(oligotrichs)와 피각을 갖고 있는 유종 섬모 충류(tintinnids or loricated ciliates), 그리고 haptorids, holotrichs, prostomatids를 포함하는 전모 섬모충류 그룹 으로 구분하여 분석하였다. 분석결과에 의해 피각이 없는

빈모 섬모충류와 전모류를 포함한 그룹을 합하여 무각 섬 모충류(naked ciliates)로 정의하였다. 종속영양 외편모류 는 크게 유각(thecate) 외편모류와 무각(athecate) 외편모류 로 구분하였다. 또한 정점간 물리, 화학, 엽록소-*a*의 변수 에 의한 집괴분석(Percent similarity with UPGMA)를 통 해 정점들을 그룹화 하였다. 각 그룹들의 다변량 상관관계 분석을 위한 통계처리는 SAS package(ver. 8.1)를 이용하 여 분석하였다.

3. 결 과

환경 요인

조사수역의 표층 수온은 $-0.7 \sim 10.4^\circ\text{C}$ 로 분포하였으며, 고온의 대서양 수괴의 영향을 받는 수역 I에서 평균 8.12°C 로 가장 높게 나타났으며, 저온의 북극수괴의 영향을 받는 수역 III에서 평균 0.6°C 로 낮게 분포하였다. 특히 정점 23에서는 0°C 이하로 나타났다(Fig. 3). 표층 염분은 $29.9 \sim 35.8 \text{ psu}$ 로 분포하였으며, 수역 I에서 평균 35.1 psu 로 가장 높았으며, 수역 III에서 평균 31.2 psu 로 낮은 염 분 분포를 보였다. 수역 I은 고온 고염의 대서양 수괴에 의해, 수역 III은 저온 저염의 수괴에 의해 특성화 되는 것 으로 나타났다. 생물학적 환경요인인 엽록소-*a*의 분포는 $0.18 \sim 1.04 \mu\text{g l}^{-1}$ 로 나타났으며, 고온 고염의 영향을 받는 수역 I에서 가장 높게 분포하였다. 반면에 저온 저염 수괴 의 영향을 받음에도 불구하고 수역 III에 포함되어 있는

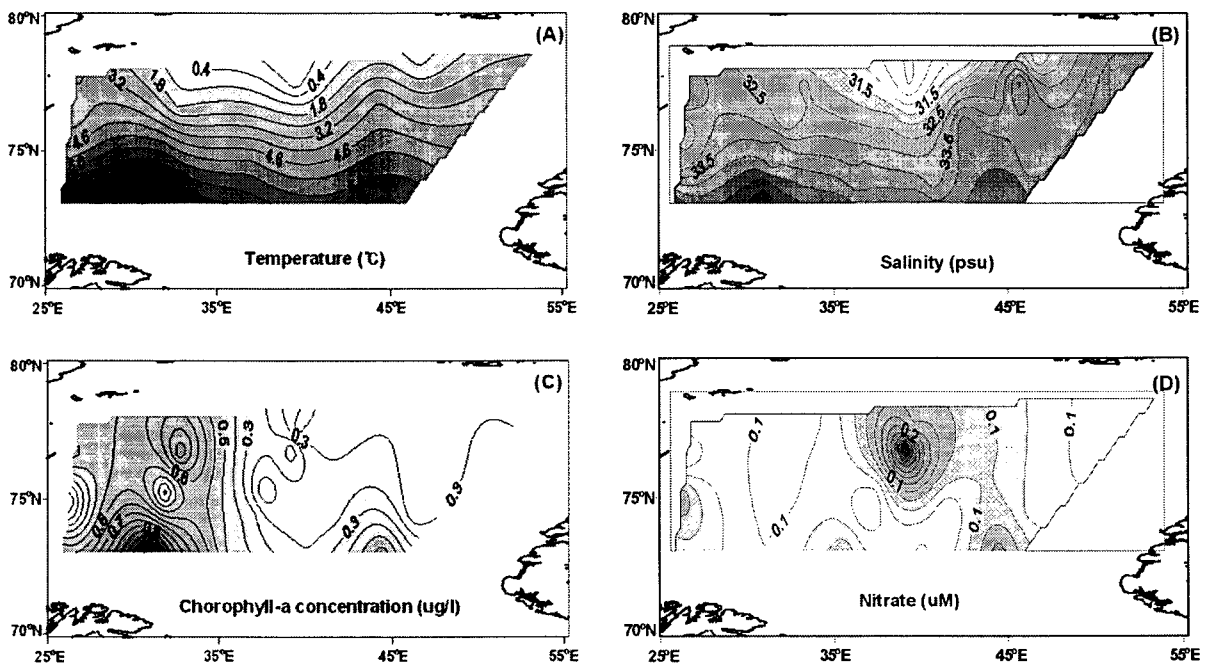


Fig. 3. Spatial distribution of temperature, salinity, chl-*a* and nitrates concentration in the study area.

정점 9에서는 $0.5 \mu\text{g l}^{-1}$ 의 비교적 높은 엽록소-a 농도를 보였다. $20 \mu\text{m}$ 이하의 미소형 엽록소-a는 전체 엽록소-a의 85% 이상을 차지하는 것으로 나타났으며, 미소형 엽록소-a의 기여율은 수역 I에서 가장 높았고, 수역 III에서 가장 낮았다(Table 1). 질산염의 농도는 $0.03\sim 0.94 \mu\text{M}$ 로 분포하였으며, 북극수괴의 영향을 받는 정점 22에서 가장 높게 나타났다.

종속영양 원생동물의 현존량 분포

종속영양 원생동물 그룹중 종속영양 미소편모류는 대부분이 $2\sim 5 \mu\text{m}$ 로 나타났으며, 깃편모충류도 일부 출현하였다. 종속영양 미소편모류의 현존량은 $340\sim 1,220 \text{ cells ml}^{-1}$ 로 분포하였으며, 평균 $660 \text{ cells ml}^{-1}$ 를 보였다(Fig. 4). 정점별로는 정점 6과 정점 11에서 비교적 높은 분포를 보였으며, 정점 22와 정점 23에서 낮은 분포를 보였다. 부유 섬모충류의 현존량 분포는 $1.6\sim 19 \text{ cells ml}^{-1}$ 로 분포하였으며, 평균 6 cells ml^{-1} 로 나타났다(Fig. 4).

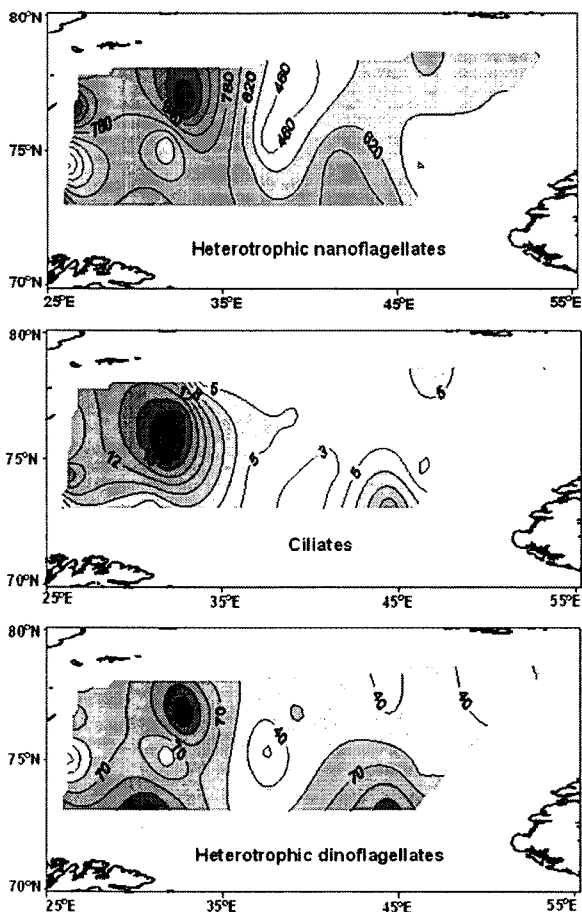


Fig. 4. Spatial distribution of heterotrophic nanoflagellates, ciliates and heterotrophic dinoflagellates abundance in the study area.

부유 섬모충류 그룹중 가장 우점하여 나타난 그룹은 빈모 섬모충류 그룹으로 현존량은 $1.5\sim 18 \text{ cells ml}^{-1}$ 로 분포하였으며, 정점 3, 정점 11, 정점 13에서 높게 나타났다. 빈모 섬모충류의 대부분은 *Strombidium* spp., *Strobilidium* spp., *Tontonia* spp., *Laboea* spp., *Lohmaniella* sp. 등으로 구성되었다. 또한 피각을 갖는 유종섬모충류 그룹은 $0.01\sim 2.5 \text{ cells ml}^{-1}$ 의 현존량 분포를 보였으며, 정점 1과 정점 16에서 *Parafavella faceta*의 높은 분포로 인하여 가장 높게 나타났다. 유종 섬모충류의 종조성은 저수온에서 일반적으로 분포하고 있는 *Parafavella* spp., *Ptychocylis* spp., *Acanthotomella* spp, *Tintinnopsis* sp. 등으로 구성되었다. 그 외 전모류 그룹의 대부분은 *Didinium*과 *Balanion* 종들로 구성되어 있으며, 정점 13에서 *Balanion* sp.에 의해 4 cells ml^{-1} 의 분포로 나타난 것을 제외한다면 전모류 그룹은 $0.1 \text{ cells ml}^{-1}$ 이하로 분포하였다. 또한 $20 \mu\text{m}$ 이하의 미소형 섬모충류는 대부분 빈모 섬모충류 그룹으로 나타났으며, 미소형 섬모충류의 대부분은 *Strombidium* spp.로 구성 되었다. 이들의 현존량 분포는 $0.1\sim 7.3 \text{ cells ml}^{-1}$ (평균 $1.7 \text{ cells ml}^{-1}$)로 전체 섬모충류 그룹중에서 7~66%를 차지하였다. 종속영양 외편모류의 현존량은 $14\sim 215 \text{ cells ml}^{-1}$ 로 분포하였으며, 평균 $100 \text{ cells ml}^{-1}$ 를 보였다(Fig. 4). 종속영양 외편모류는 정점 11과 정점 16에서 가장 높은 분포를 보였으며, 그 외 정점 1과 정점 33에서 비교적 높았다. 정점 11에서는 *Gymnodinium* spp.에 의하여 높게 분포한 반면 정점 16에서는 *Protoperidinium* spp.에 의해 높은 분포를 보였다. 본 조사수역에 출현한 종속영양 외편모류는 대부분이 *Gyrodinium* spp., *Gymnodinium* spp., *Protoperidinium* spp.로 나타났으며, 유각 외편모류에 비해 무각 외편모류의 현존량이 높게 분포하였다. 특히 무각 외편모류 중에서도 $20 \mu\text{m}$ 이하의 미소형 종속영양 외편모류에 의해 높은 현존량 분포를 보였다.

종속영양 원생동물의 군집구조

총 종속영양 원생동물의 탄소량은 $11.3\sim 38.7 \mu\text{gC l}^{-1}$ 로, 평균 $21.0 \mu\text{gC l}^{-1}$ 로 나타났다(Fig. 6). 종속영양 원생동물의 탄소량은 부유 섬모충류에 의해 높은 분포를 보인 정점 16과 종속영양 외편모류에 의해 높은 분포를 보인 정점 11에서 비교적 높은 분포를 보였으며, 수역 III에서 비교적 낮게 나타났다. 종속영양 미소편모류의 탄소량은 $0.53\sim 3.36 \mu\text{gC l}^{-1}$ 로 나타났으며, 수역 I에서 평균 $2.4 \mu\text{gC l}^{-1}$ 로 비교적 높게 분포하였으며, 수역 II에서 낮은 분포를 보였다. 종속영양 원생동물중에서 종속영양 미소편모류는 평균 3.2~19.6%를 차지 하였으며, 수역 III에서 평균 13.4%를 차지하여 가장 높게 기여하는 것으로 나타났다(Figs. 5~7). 부유성 섬모충류의 탄소량은 4.2~19.3

$\mu\text{gC l}^{-1}$ 로 분포하였으며, 수역 I에서 평균 $13.7 \mu\text{gC l}^{-1}$ 로 가장 높게 나타났으며, 수역 III에서 낮은 분포를 보였다. 종속영양 원생동물중에서 섬모충류는 31.5~66.9%를 차지하였으며, 수역 I에서 평균 50% 이상을 차지하는 것으로 나타났다. 정점 1과 정점 16에서 유종 섬모충류의 높은 탄소량을 제외한다면, 부유 섬모충류중 빈모 섬모충류의 탄소량은 유종 섬모충류에 비해 3배 이상 높게 분포하였다 (Figs. 5~7). 종속영양 원생동물중 종속영양 외편모류의 탄소량은 $5.7\sim 18.4 \mu\text{gC l}^{-1}$ 로 분포하였으며, 정점 16에서 높게 나타났다. 종속영양 외편모류는 총 종속영양 원생동물에 27.1~56.3%를 차지하며, 수역 III에서 평균 50%를 차지하는 것으로 나타났다. 수역 I를 구성하는 정점 1과 정

점 16에서 *Protoperidinium* spp.의 높은 분포가 나타난 것을 제외한다면, 종속영양 외편모류중 무각 외편모류는 유각 외편모류에 비해 10배 정도 높은 탄소량 분포를 보였다(Figs. 5~7).

종속영양 원생동물과 식물플랑크톤의 관계

종속영양 원생동물의 생물량과 엽록소-a 농도 사이에 상관관계 분석은 Table 2와 같다. 종속영양 미소편모류, 섬모충류, 종속영양 외편모류의 각 그룹과 전체 엽록소-a 농도와 미소형 엽록소-a 농도($<20 \mu\text{m}$) 사이에 높은 상관관계를 보였으며, 이들 그룹들 사이에는 밀접한 관계가 있음을 제시하였다. 그러나 소형 엽록소-a 농도($>20 \mu\text{m}$)는

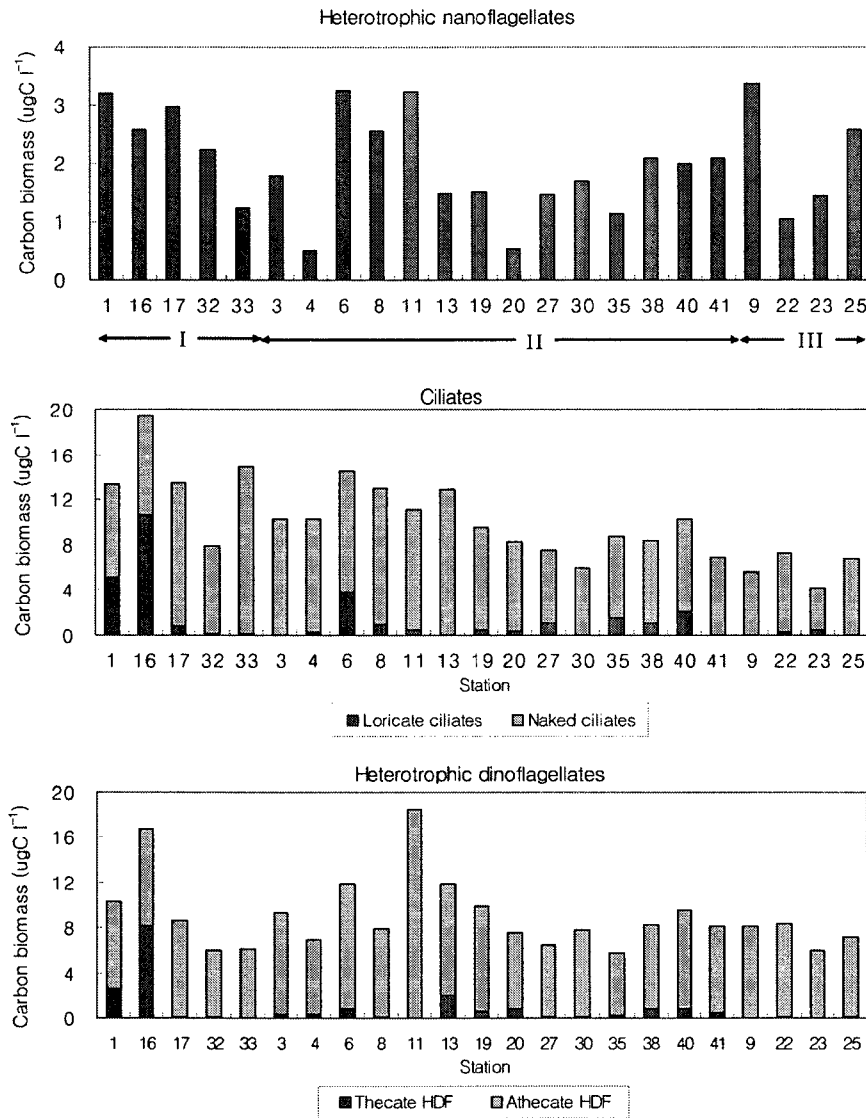


Fig. 5. Spatial variation of heterotrophic nanoflagellates, ciliates and heterotrophic dinoflagellates carbon biomass in the study area.

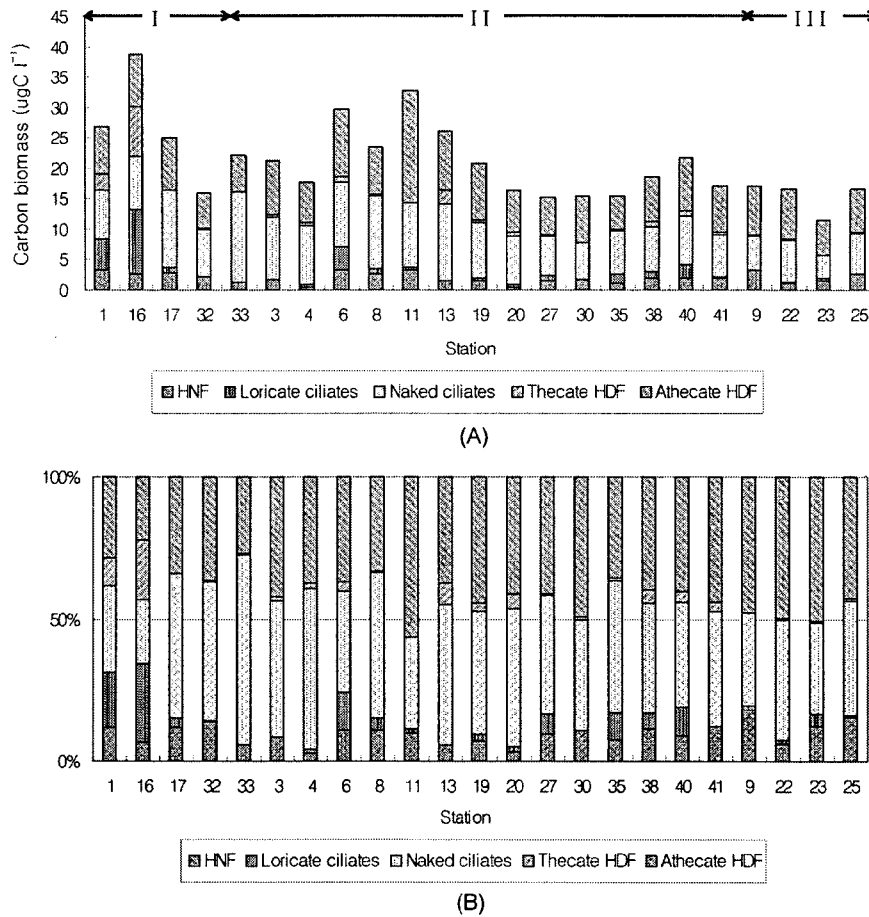


Fig. 6. Spatial variation of heterotrophic protists carbon biomass in the study area. (A) is cumulative carbon biomass and (B) is relative percent of heterotrophic protists. HNF: Heterotrophic nanoflagellates, HDF: Heterotrophic dinoflagellates.

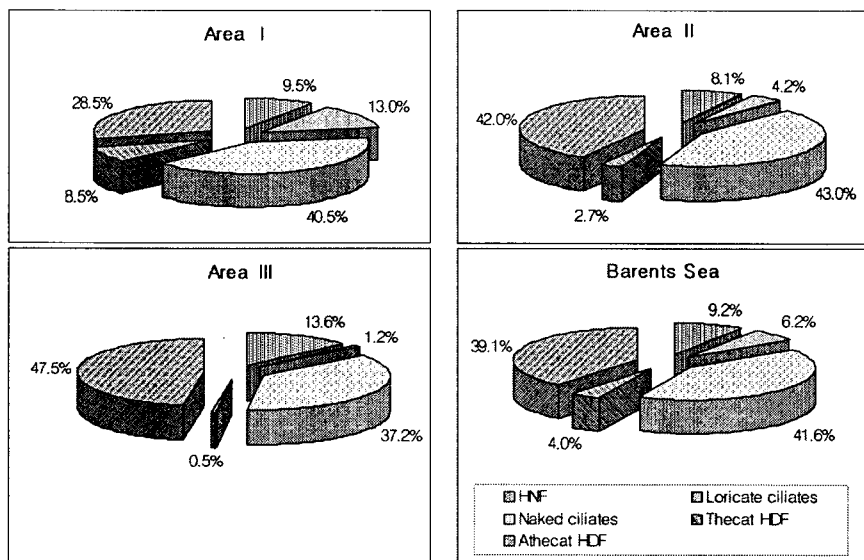


Fig. 7. Relative percentage of heterotrophic protists to the biomass of total community in the study area.

Table 2. Pearson's correlation coefficients between chlorophyll-*a* and heterotrophic protists biomass.

	Chl- <i>a</i>	NaC	NeC	HNF	Ciliates	HDF
NaC	0.985***					
NeC	0.453*	0.298				
HNF	0.687***	0.711***	0.133			
Ciliates	0.768***	0.760***	0.318	0.519*		
HDF	0.717***	0.673***	0.502*	0.463*	0.707***	
Protists	0.829***	0.812***	0.398	0.578**	0.947***	0.874***

Note: Significant correlation were defined as *** $P < 0.0005$, ** $P < 0.005$, * $P < 0.05$.

(NeC, Net Chl-*a* ($>20 \mu\text{m}$); NaC, Nano Chl-*a* ($<20 \mu\text{m}$); HNF, Heterotrophic nanoflagellates; HDF, Heterotrophic dinoflagellates; $n = 23$).

종속영양 원생동물 그룹중 유일하게 종속영양 외편모류와 높은 상관관계를 보였다.

4. 토 의

바렌츠 중앙수역의 환경특성

바렌츠해에서 대서양 수괴와 북극수괴의 이동과 상대적 분포, 계절적으로 변화하는 극전선 수역의 위치와 구조, 해빙의 분포, 바람의 영향 등은 물리적으로 다양한 환경을 형성하며, 이러한 물리적 기작은 식물플랑크톤의 생산력과 플랑크톤 군집에 중요한 영향을 미친다(Sakshaug *et al.* 1995; Reigstad *et al.* 2002). 바렌츠 중앙수역에서 극전선의 북쪽에 위치한 북극 수괴는 일반적으로 대서양 수괴에 비해 생산력이 낮지만, 바렌츠해의 북쪽수역에 계절적으로 형성되는 해빙 근처에서 플랑크톤의 생산력은 높게 나타난다(Sakshaug 1997). 북쪽 바렌츠해에서 해빙 주변에 형성되는 식물플랑크톤의 대량 증식은 해빙이 녹기 시작하는 3월부터 시작되며, 해빙이 점차 녹으면서 수온이 상승되고 염분이 감소하면, 표층에서 영양염 고갈로 인하여 엽록소-*a* 농도는 $1 \mu\text{g l}^{-1}$ 이하로 낮아지는 현상이 5월부터 10월까지 일정기간 지속된다(Engelsen *et al.* 2002). 본 조사기간 동안 북쪽 바렌츠해에서는 유빙이 떠다니는 현상을 관찰할 수 있었으며, 일부 북쪽 수역에서 간헐적으로 다소 높은 엽록소-*a* 농도가 관찰되었다(정점 11). 그러나 본 조사는 부영양화가 끝난 후에 수행되었기 때문에 북극수괴의 영향을 받는 해빙근처인 수역 III에서 식물플랑크톤 생물량은 낮았으며, 고온 고염의 특성을 갖는 대서양 수괴의 영향을 받는 수역 I에서 식물플랑크톤 생물량은 비교적 높게 나타났다(Table 1). 비록 자료는 제시하지 않았으나 수역 I과 수역 II에서 식물플랑크톤은 미소형 식물플랑크톤인 독립 편모류에 의해 우점하였으며, 수역 III에서는 규조류에 의해 높은 현존량 분포를 보였다. 또한 전체 엽록소-*a* 중에서 미소형 엽록소-*a*가 차지하는 비율은 수역 III에 비해 수역 I과 II에서 비교적 높게 나타났다. 이와 같은 결과는 해빙이 녹고, 하계로 갈수록

나타나는 북극 식물플랑크톤 군집의 전통적인 천이 현상으로 생각된다(Rey *et al.* 1987).

종속영양 원생동물의 생물량 및 군집구조

섬모충류와 종속영양 외편모류는 북극해 표영 생태계에서 유기물질의 탄소순환에 중요한 역할을 하는 것으로 보고 되어 중요한 그룹으로 연구되어 왔다(Levinsen *et al.* 1999). 조사기간 동안 섬모충류의 현존량은 북극해의 다른 수역에서 이전에 조사된 값과 유사한 현존량 범위에 포함되며, 다른 북극해 연구에서와 유사하게 전모류와 빈모 섬모충류를 포함하는 무각 섬모충류와 유중 섬모충류로 구성되었다(Table 3). 무각 섬모충류 그룹은 정점 13에서 *Balanion* sp.에 의해 높게 나타난 것을 제외한다면, *Strombidium* spp.와 *Strobilidium* spp. 속에 의해 대부분 높게 나타났고, 유중 섬모충류는 저수온에서 주로 분포하는 *Parafavella* 속에 의해 우점하여 나타났다. 이와 같은 부유성 섬모충류의 분포 양상은 바렌츠해에서 이전에 조사된 결과와 유사하였다(Hansen *et al.* 1996; Jensen and Hansen 2000). 또한 종속영양 외편모류의 현존량은 이전에 북극해에서 조사된 값에 비하여 상대적으로 높았으나, 북극해의 그린랜드에서 조사된 $0.5\sim 400 \text{ cell ml}^{-1}$ 와 유사한 분포 양상을 보였다(Nielsen and Hansen 1995). 조사기간 동안 종속영양 미소 편모류의 현존량 분포는 북극 연안수역과 북극해의 중앙 수역에서 보고된 결과와 유사한 분포 범위에 포함되어 있으나 종속영양 원생동물중에서 중요하지 않은 그룹으로 나타났다(Table 3). 특히 종속영양 미소 편모류중에서 깃편모충류(choanoflagellates)는 극수역에서 가장 넓게 연구되어진 그룹이며, 종속영양 미소편모류에 비해 종종 높은 현존량($1,000 \text{ cells}$)이 관찰되어진다(Marchant 1985). 그러나 본 조사에서 깃편모충류는 종속영양 미소편모류의 적은 부분을 차지하는 것으로 나타났으며, 이와 같은 결과는 Sherr *et al.*(1997)의 북극해 연구 결과와 유사하였다. 조사수역에서 종속영양 미소 편모류는 대부분이 $1.5\sim 5 \mu\text{m}$ 로 구성되어 있었으며 북극 수괴의 영향을 받는 정점 9와 정점 11에서 높게 나타났다.

Table 3. Comparison of abundance and carbon biomass of heterotrophic protists reported in the epipelagic for Arctic Ocean regions.

Regions and protists	Month of year	Abundance (cells mL ⁻¹)	Biomass (μgC l ⁻¹)	Reference
Arctic, Greenland west coast				
<20 μm flagellates	June-July	100-1,100	1.6-4.8	Nielsen and Hansen (1995)
<20 μm dinoflagellates		100-400	6.3-9.5	
>20 μm dinoflagellates		0.5-11.0	1.3-6.9	
Ciliates		1-22.5	7.1-20.7	
Arctic, Greenland west coast				
<20 μm flagellates	July-September	-	0.16-1.03	Levinsen <i>et al.</i> (1999)
<20 μm dinoflagellates		2.3-8.22	0.01-1.16	
>20 μm dinoflagellates		0.45-11.8	1.53-32.0	
Ciliates		2.1-10.3	4.74-24.1	
Arctic, Central Arctic Ocean				
average <20 μm cells	July-September	160-1,900	1.8-11.8	Sherr <i>et al.</i> (1997)
average >20 μm cells		2-45	0.6-14.2	
>20 μm dinoflagellates		0.1-39	-	
>20 μm ciliates		0.1-17	-	
Arctic, Northern Bering-Chukchi Sea				
<20 μm flagellates	June-August	100-2,600	8-14	Andersen (1988)
Ciliates		0.3-15	-	
Arctic, Southeastern Barents coast				
<20 μm flagellates	July	650-1,800	0.9-4.2	MOMAF (2003)
<20 μm dinoflagellates		2-75	0.2-7.1	
>20 μm dinoflagellates		0.2-5	0.6-19.2	
Ciliates		1.9-47	1.4-29.1	
Arctic, Central Barents Sea				
<20 μm flagellates	August	340-1,210	0.5-3.4	Present study
<20 μm dinoflagellates		11-215	1.1-13.6	
>20 μm dinoflagellates		1.2-3.6	2.2-10.0	
Ciliates		1.6-19.7	5.4-15.4	

다른 수역에 비해 수온이 낮으며 유빙이 떠다니는 수역에서 종속영양 미소편모류의 높은 현존량은 이전에 북극수역에서 조사된 것과 유사한 결과이다(Hansen *et al.* 1996).

조사 기간 동안 섬모충류의 생물량은 전체 원생동물의 48%, 종속영양 와편모류는 42%를 차지하여 본 조사수역의 원생동물은 섬모충류와 종속영양 와편모류로 구성되어 있으나, 수괴에 따라 서로 다른 특성을 보여 주었다. 고온 고염의 수괴가 분포하는 수역 I에서 섬모충류는 전체 원생동물의 50% 이상 우점하였으나 수역 III에서는 종속영양 와편모류에 의해 50% 우점하였다. 그 외 종속영양 미소 편모류는 수역 III에서 10% 이상 우점하였다. 이전의 북극해에서 종속영양 원생동물의 군집구조 결과에 의하면, 그린란드 수역에서 하계기간 동안 원생동물 군집은 종

속영양 미소 편모류에 의해 2.4%, 섬모충류에 의해 39.4%, 종속영양 와편모류에 의해 58.5%를 차지하여 종속영양 와편모류에 의해 50% 이상의 우점율을 보였으나(Levinsen *et al.* 1999), 동일한 수역에서 식물플랑크톤의 부영양화가 끝난 후 원생동물 군집은 종속영양 미소 편모류에 의해 16.5%, 섬모충류에 의해 55.9%, 종속영양 와편모류에 의해 27.5%를 차지하여 섬모충류에 의해 50% 이상 우점하는 것으로 나타났다(Nielsen and Hansen 1995). 또한 1993년 5월에 바렌츠해의 중앙 수역에서 조사된 결과에 의하면, 식물플랑크톤의 부영양화가 발생되고 소형 엽록소-a 농도가 높게 분포하는 유빙인근 수역에서는 종속영양 와편모류에 의해 우점하였으나, 엽록소-a 농도가 낮고 미소형 엽록소-a에 의해 우점하는 외해역에서는 섬모충류

와 종속영양 외편모류에 의해 우점하였다(Hansen *et al.* 1996). 중앙 바렌츠해에서 1998~1999년에 조사된 원생동물 군집의 계절적 분포 특성에 의하면, 3월과 5월에 섬모충류의 현존량은 낮으며, 이시기에는 주로 종속영양 미소편모류와 종속영양 외편모류에 의해 높게 분포하였으며, 6월과 7월에는 섬모충류의 현존량이 증가하는 것으로 나타났다(Raf'kova and Wassmann 2002). 본 조사기간 동안 종속영양 원생동물의 군집구조 특성은 이전에 북극해에서 조사된 결과와 유사한 경향을 보였다. 엽록소-*a* 농도는 낮지만 전체 엽록소-*a*에 소형 엽록소-*a*의 기여율이 다른 수역에 비해 높고, 규조류에 의해 비교적 높은 분포를 나타낸 수역 III에서 종속영양 외편모류의 높은 생물량은 다음과 같이 설명될 수 있다. 즉, 수역 III은 다른 수역에 비해 영양염이 완전히 고갈되지 않고 높은 농도로 잔존하고 있으며, 비록 부영양화는 소멸되었으나 완전히 소멸되지 않고 남아있는 규조류등이 종속영양 외편모류의 분포에 영향을 주었을 것으로 사료된다. 또한 미소형 엽록소-*a* 농도에 의해 90% 이상 우점한 수역 I과 수역 II에서 섬모충류의 높은 생물량은 바렌츠해에서 하계에 나타나는 일반적인 현상으로 부영양화가 끝난 후 미소형 식물플랑크톤에 의한 높은 우점율과 관련이 있는 것으로 사료된다. 특히 종속영양 외편모류는 열대의 외해역뿐 아니라 극지방의 부영양화 시기 또는 식물플랑크톤 생물량이 높은 시기에 종속영양 원생동물중에서 중요한 역할을 하기 때문에 종속영양 외편모류에 대한 연구는 극수역 생태계에서 플랑크톤 군집 변동과 미세생물 먹이망의 구조를 이해하는데 중요한 지표가 될 수 있을 것으로 사료된다(Burkill *et al.* 1995; Archer *et al.* 1996; Sherr *et al.* 1997; Garrison *et al.* 1998). 이상과 같이 바렌츠 중앙수역에서 종속영양 원생동물 군집은 극수역을 포함한 다른 수역에서 보고된 것처럼 복잡한 것으로 나타났다. 이와 같은 사실은 일반적으로 원생동물의 그룹과 종조성은 지역적 특성에 따라 변화하지 않는다는 증거를 이끈다. 따라서 원생동물 플랑크톤 군집의 분포, 다양성, 천이 등의 변화는 지역적인 분포 특성보다는 주어진 수괴의 영양 상태에 따라 크게 달라지는 것으로 사료된다.

북극해에서 종속영양 원생동물의 생태학적 재고찰

북극해에서 종속영양 원생동물의 먹이원은 식물플랑크톤과 박테리아를 포함하기 때문에 수괴내에서 원생동물의 분포는 박테리아와 식물플랑크톤의 분포와 연관되어 있다. 그러나 북극해 중앙 수역에서 원생동물의 연구를 통해 종속영양 원생동물은 식물플랑크톤을 활발하게 섭식하며, 종속영양 미소편모류 조차도 그들의 식포내에서 극미소형 식물플랑크톤을 포함하고 있는 것을 관찰하였다(Sherr *et al.* 1997). 본 조사에서도 *Gymnodinoid* 식포내에 규조류

를 섭식하고 있는 것을 관찰할 수 있었다. 또한 북극해에서 조사된 원생동물의 섭식률은 다른 온대수역에서 관찰된 섭식률과 유사한 범위에 포함되었으며, 수온이 낮은 북극해에서 원생동물의 섭식률은 정량적으로 더욱 중요한 역할을 하기 때문에 하계에 북극해 원생동물 군집은 박테리아 보다 식물플랑크톤을 더욱 효과적으로 제거하는 것으로 보고 되었다(Sherr *et al.* 1997). 본 조사에서도 종속영양 원생동물의 생물량은 엽록소-*a* 농도의 분포와 밀접한 관련이 있는 것으로 나타났으며, 이 결과는 이전의 북극해의 연구와 유사하다(Jensen and Hansen 2000; Verity *et al.* 2002). 특히 종속영양 원생동물중 유일하게 종속영양 외편모류가 소형 엽록소-*a* 농도와 높은 상관관계를 보여 기존에 보고된 것과 같이 종속영양 외편모류가 규조류의 중요한 섭식자임을 암시하였다. 이와 같은 종속영양 원생동물과 식물플랑크톤 사이의 잠재적 피식-포식자의 관계는 종속영양 원생동물이 북극해 해양 생태계의 미세생물 먹이망에서 중요한 조절 요인이 될 수 있음을 시사한다.

북극 바렌츠해의 탄소 순환에서 원생동물 플랑크톤의 연구를 통해 원생동물 플랑크톤은 중형 동물플랑크톤에 비해 일차생산의 소멸과 이용에 더욱 중요한 역할을 하며, 바렌츠해의 탄소 순환에서 소형 동물플랑크톤에 의한 식물플랑크톤의 섭식률은 요각류에 비해 중요한 것으로 보고 되었다(Sakshaug *et al.* 1994; Hansen *et al.* 1996; Verity *et al.* 2002). 또한 바렌츠해에서 소형 동물플랑크톤은 식물플랑크톤의 부영양화 기간을 제외하고 중형 동물플랑크톤의 중요한 피식자로서, 특히 바렌츠해의 하계에 미세생물 고리는 식물플랑크톤의 소비에 중요한 역할을 하는 것으로 나타났다(Wassmann *et al.* 1996; Wassmann 2001; Verity *et al.* 2002).

지금까지 북극해의 표영생태계의 원생동물에 관한 연구에 의하면, 베링해와 척척해에서 미소형 식물플랑크톤이 우점하는 시기에는 일차생산의 64%가 미세 생물 먹이망을 통해 상위 단계의 최종 포식자에게 전달되며, 규조류에 의해 우점하는 시기에는 일차 생산의 단지 5% 만이 소형 동물플랑크톤에 의해 소비되는 것으로 나타났다(Andersen 1988). 캐나다 동부의 Disko만의 춘계 부영양화시기에 식물플랑크톤에 대한 원생동물의 섭식률은 요각류의 섭식률에 비해 3배 이상 높은 것으로 나타났으며(Nielsen and Hansen 1995), 이와 동일한 수역에서 규조류의 부영양화 이후 종속영양 원생동물은 일차생산의 200% 이상을 제거하였다(Levinsen *et al.* 1999). 또한 바렌츠해에서 1999년 6월~7월에 조사된 식물플랑크톤에 대한 소형 동물플랑크톤의 섭식율은 일일 일차생산력의 64~97%로 보고되어 북극해 수역에서 소형 동물플랑크톤의 중요성이 제시되었다(Verity *et al.* 2002). 이제까지 온대수역에서 하계동안 측정된 대부분의 소형 동물플랑크톤의 섭식률이 일일 일차

생산의 40~100%를 제거한다는 결과에 비추어 볼 때 (Pierce and Turner 1992; Nielsen *et al.* 1993; Nielsen and Kiørboe 1994), 북극해 표영 생태계의 미세생물 먹이망에서 원생동물의 중요성은 저위도 수역의 생태계와 차이가 없음을 보여주었다.

이와 같이 지난 10년간의 북극해의 연구등을 통해 북극해 표영 생태계에서 원생동물을 포함한 소형 동물플랑크톤 군집은 온대 연안 수역과 열대 수역뿐 아니라 극수역에서도 해양 생태계의 탄소 순환에 중요하게 기여하는 것으로 보고 되었으며, 본 조사에서도 종속영양 원생동물의 생물량이 높아 식물플랑크톤과의 잠재적 피식-포식 관계에 있어서 종속영양 원생동물이 중요하게 기여할 수 있음을 시사하였다. 이와 같이 원생동물을 포함한 미세생물의 종속영양 군집들이 해양 생태계에서 에너지와 탄소의 전달에 중요한 경로로서 인식되고 있음에도 불구하고 북극해에서 원생동물을 포함한 미세생물 군집에 관한 연구는 남극해에 비해 아직까지 부족한 편이다. 특히 바렌츠 중앙 수역에서 원생동물 군집에 관한 연구는 극히 제한적이기 때문에 북극해의 탄소순환 이해를 위해 원생동물의 분포와 섭식을 등에 관한 지속적이고 세밀한 연구가 요구된다.

5. 요 약

2003년 8월동안 중앙 바렌츠해의 23개 정점에서 표층 생태계를 대상으로 하여 원생동물 플랑크톤의 공간적 분포와 군집구조에 대하여 조사하였다. 조사수역은 물리-화학, 엽록소-*a* 농도의 분포특성에 의해 고온 고염의 대서양 수괴의 영향을 받는 수역(수역 I), 저온 저염의 북극수괴의 영향을 받는 수역(수역 III), 두 수괴가 혼합되어 분포하는 수역(수역 II)으로 구분하였다. 조사수역의 엽록소-*a* 농도는 수역 I에서 비교적 높게 나타났으며, 수역 III에서 낮은 분포를 보였다. 조사기간 동안 원생동물 플랑크톤은 10 μm 이하의 종속영양 미소 편모류, 무각 섬모충류와 유충 섬모충류를 포함하는 섬모충류, 무각 외편모류와 유각 외편모류로 구성되어 있는 종속영양 외편모류로 구분하였다. 원생동물 생물량은 11.3~38.7 $\mu\text{gC l}^{-1}$ 로 평균 21.0 $\mu\text{gC l}^{-1}$ 로 나타났으며, 원생동물의 군집은 수역에 따라 다른 특성을 보였다. 고온 고염의 수역 I에서는 섬모충류에 의해 50% 이상의 높은 우점율을 보였으며, 저온 저염의 수역 III에서는 종속영양 외편모류에 의해 평균 50%의 우점율을 보였다. 종속영양 미소 편모류는 원생동물 군집에서 적은 그룹으로 나타났으나, 수역 III에서는 10% 이상의 기여율을 보여 다른 수역에 비해 비교적 높은 기여율을 보였다. 섬모충류의 생물량중 무각 섬모충류는 유충 섬모충류에 비해 3배 이상 높은 생물량을 보였으며, 주로 *Strombidium* spp.와 *Strobilidium* spp.에 의해 높은 생물량

이 유지되었다. 종속영양 외편모류중 무각 외편모류는 유각 외편모류에 비해 10배 정도의 높은 생물량이 나타났다. 따라서 조사기간 동안 섬모충류와 종속영양 외편모류는 원생동물의 중요한 부분을 차지하는 것으로 나타났다. 또한 종속영양 원생동물의 생물량과 엽록소-*a* 농도 사이에 상관관계 분석 결과 이 두 그룹의 생물량 사이에는 높은 상관관계를 보였다($R=0.82$, $p<0.0005$). 이것은 종속영양 원생동물과 식물플랑크톤 사이에 잠재적 피식-포식자의 관계가 있음을 암시하며, 특히 종속영양 외편모류와 소형 식물플랑크톤 사이의 밀접한 관계는 북극해 해양 생태계의 미세생물 먹이망에서 종속영양 원생동물이 일차생산의 중요한 조절 요인이 될 수 있음을 시사하였다.

사 사

본 논문을 세밀하게 심사해주신 두분의 심사위원께 진심으로 감사드립니다. 또한 본 연구에 도움을 주신 러시아 연구선 R/V Ivan Petrov의 선장님과 승무원 여러분께도 감사드립니다. 이 연구는 해양수산부의 해양개발 사업인 “북극해 해양조사연구(PM21700)”의 일환으로 수행되었습니다.

참고문헌

- Andersen, P. 1988. The quantitative importance of the “Microbial loop” in the marine pelagic: a case study from the North Bering/Chukchi seas. *Archiv für Hydrobiologie Beihefte*, 31, 243-251.
- Arashkevich, E., P. Wassmann, A. Pasternak, and C. Wexels Riser. 2002. Seasonal and spatial variation in biomass, structure and development progress of the zooplankton community in the Barents Sea. *J. Mar. Sys.*, 38, 125-145.
- Archer, S.D., P.G. Verity, and J. Stefels. 2000. Impact of microzooplankton on the progression and fate of the spring bloom in fjords of northern Norway. *Aquat. Microb. Ecol.*, 22, 27-41.
- Azam, F., T. Fenchel, J.G. Field, F.S. Gray, and L.A. Meyer-Reil. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10, 257-263.
- Burkill, P.H., E.S. Dewrds, and M.A. Sleight. 1995. Microzooplankton and their role in controlling phytoplankton growth in the marginal ice zone of the Bellingshausen Sea. *Deep-Sea Res. II*, 42, 1277-1290.
- Bursa, A.S. 1961. The annual oceanographic cycle at Igloodik in the Canadian Arctic II. The phytoplankton. *J. Fish. Res. Board Canada*, 18, 563-615.
- Børsheim, K.Y. and G. Bratbak. 1987. Cell volume to cell carbon conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp.

- enriched from sea waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 36, 171-175.
- Edler, L. 1979. Phytoplankton and chlorophyll recommendations for biological studies in the Baltic Sea. p. 13-25. In: *Baltic Marine Biologists*. ed. by L. Edler.
- Engelsen, O., E. Nøst Hegseth, H. Hop, E. Hansen, and S. Falk-Petersen. 2002. Spatial variability of chlorophyll-*a* in the marginal ice zone of the Barents Sea, with relations to sea ice and oceanographic conditions. *J. Mar. Sys.*, 38, 79-97.
- Garrison, D.L., M.M. Gowing, and M.P. Hughes. 1998. Nano-and microzooplankton in the northern Arabian sea during the southwest Monsoon, august-september 1995 A US-JGOFS study. *Deep-Sea Res.* I, 45, 2269-2299.
- Hansen, B., S. Christiansen, and G. Pedersen. 1996. Planktonic dynamics in the marginal ice zone of the central Barents Sea during spring : carbon flow and structures of the grazer food chain. *Pol. Biol.*, 16, 115-128.
- Jensen, F. and B.W. Hansen. 2000. Ciliates and heterotrophic dinoflagellates in the marginal ice zone of the central Barents Sea during spring. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 80, 45-54.
- Levinsen, H., T.G. Nielsen, and B.W. Hansen. 1999. Plankton community structure and carbon cycling on the western coast of Greenland during the stratified summer situation. II. Heterotrophic dinoflagellates and ciliates. *Aquat. Microb. Ecol.*, 16, 217-232.
- Loeng, H. 1989. The influence of temperature on some fish population parameters in the Barents Sea. *J. Northwest Atlantic Fish Sci.*, 9, 103-113.
- Loeng, H. 1991. Features of the physical oceanographic conditions of the Barents Sea. *Pol. Res.*, 10, 5-18.
- Loeng, H., V. Ozhigin, and B. Ådlandsvik. 1997. Water fluxes through the Barents sea. *ICES J. Mar. Sci.*, 54, 310-317.
- Marchant, H.J. 1985. Choanoflagellates in the Antarctic marine food chain. p. 271-276. In: *Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs*. eds. by W.R. Siefried, P.R. Cody, and R.M. Laws. Springer, Berlin.
- Menden-Deuer, S. and E.J. Lessard. 2000. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms and other protist plankton. *Limnol. Oceanogr.*, 45, 569-579.
- MOMAF. 2003. '02 Oceanographic research on the Arctic sea, pp 300.
- Nielsen, T.G. and B. Hansen. 1995. Plankton community structure and carbon cycling on the western coast of Greenland during and after the sedimentation of a diatom bloom. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 125, 239-257.
- Nielsen, T.G. and T. Kiørboe. 1994. Regulation of zooplankton biomass and production in a temperate, coastal ecosystem. 2. ciliates. *Limnol. Oceanogr.*, 39, 508-519.
- Nielsen, T.G., B. Lokkegaard, K. Richardson, F.B. Pedersen, and L. Hansen. 1993. Structure of plankton communities in the Dogger Bank area (North Sea) during a stratified situation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 95, 115-131.
- Paranjape, M.A. 1987. Grazing by microzooplankton in the eastern Canadian Arctic in summer 1983. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 40, 239-246.
- Parsons, T.R., Y. Maita, and C.M. Lalli. 1984. A Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater Analysis. Pergamon Press, Oxford, 177 p.
- Pierce, R.W. and J.F. Turner. 1992. Ecology of planktonic ciliates in marine food webs. *Rev. Aquat. Sci.*, 6, 139-181.
- Putt, M. and D.K. Stoecker. 1989. An experimentally determined carbon: volume ratio for marine "oligotrichous" ciliates from estuarine and coastal waters. *Limnol. Oceanogr.*, 34, 1097-1103.
- Rat'kova T.N. and P. Wassmann. 2002. Seasonal variation and spatial distribution of phyto-and protozooplankton in the central Barents Sea. *J. Mar. Sys.*, 38, 47-75.
- Reigstad, M., P. Wassmann, C. Wexels Riser, S. Øygarden, and F. Rey. 2002. Variations in hydrography, nutrients and chlorophyll *a* in the marginal ice-zone and the central Barents Sea. *J. Mar. Sys.*, 38, 9-29.
- Rey, F., H.R. Skjolda, and D. Slagstad. 1987. Primary production in relation to climatic changes in the Barents Sea. p. 29-46. In: *The effect of oceanographic conditions on distribution and population dynamics of commercial fish stocks in the Barents Sea*. ed. by H. Loeng. Bergen.
- Sakshaug, E. 1997. Biomass and productivity distributions and their variability in the Barents Sea. *ICES J. Mar. Sci.*, 54, 341-350.
- Sakshaug, E., A. Bjørge, B. Guliksen, H. Loeng, and F. Mehlum. 1994. Structure, biomass distribution and energetics of the pelagic ecosystem in the Barents Sea: a synopsis. *Pol. Biol.*, 14, 405-411.
- Sakshaug, E., F. Rey, and D. Slagstad. 1995. Wind forcing of marine primary production in the northern atmospheric low-pressure belt. p. 15-25. In: *Ecology of Fjords and Coastal waters*. ed. by H.R. Skjoldal. Elsevier, Amsterdam.
- Sheldon, R.W., P. Nival, and F. Rassoulzadegan. 1986. An experimental investigation of a flagellate-ciliate-copepod food chain with some observations relevant to the linear biomass hypothesis. *Limnol. Oceanogr.*, 31, 184-189.
- Sherr, E.B., B.F. Sherr, and G.A. Paffenhofer. 1986. Phagotrophic protozoa as food for metazoans: a "missing" trophic link in marine pelagic food webs? *Mar. Microb. Food Webs*, 1, 61-80.

- Sherr, E.B., B.F. Sherr, and L. Fessenden. 1997. Heterotrophic protists in the Central Arctic Ocean. *Deep Sea Res.* II, 44, 1665-1682.
- Sieburth, J. McN., V. Smetacek, and J. Lenz. 1978. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic components of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnol. Oceanogr.*, 23, 1256-1263.
- Smetacek, V. 1981. The annual cycle of protozooplankton in the Kiel Bight. *Mar. Biol.*, 63, 1-11.
- Verity, P.G. and C. Langdon. 1984. Relationships between lorica volume, carbon, nitrogen and ATP content of tintinnids in Narragansett Bay. *J. Plank. Res.*, 6, 859-868.
- Verity, P.G. and M. Vernet. 1992. Microzooplankton grazing, pigments and composition of plankton communities during the late spring in two Norwegian fjords. *Sarsia*, 77, 263-274.
- Verity, P.G., P. Wassmann, M.E. Frischer, M.H. Howard-Jones, and A.E. Allen. 2002. Grazing of phytoplankton by microzooplankton in the Barents Sea during early summer. *J. Mar. Sys.*, 38, 109-123.
- Verity, P.G., P. Wassmann, T.N. Ratkova, I.J. Andreassen, and E. Nordby. 1999. Seasonal patterns in composition and biomass of autotrophic and heterotrophic nano-and microplankton communities on the North Norwegian shelf. *Sarsia*, 84, 265-277.
- Wassmann, P. 2001. Vernal export and retention of biogenic matter in the northeastern North Atlantic and adjacent Arctic Ocean: the role of the Norwegian Atlantic Current and topography. *Mem. Nat. Inst. Pol. Res.*, Spec. Issue, 54, 377-392.
- Wassmann, P., T. Ratkova, I. Andreassen, M. Vernet, G. Pedersen, and F. Rey. 1996. Spring bloom development in the marginal ice zone and the central Barents Sea. P.S.Z.I.: *Mar. Ecol.*, 20, 321-346.

Received Jul. 23, 2004

Revised Oct. 26, 2004

Accepted Dec. 1, 2004