

얕은 부영양 저수지의 동·식물플랑크톤 군집변화 특성

김 호 섭 · 공 동 수 · 황 순 진^{1,*}

(국립환경연구원 수질총량과, ¹건국대학교 환경과학과)

Characteristic Community Dynamics of Phyto- and Zooplankton in a Shallow Eutrophic Reservoir. Kim, Ho-Sub, Dong-Soo Kong and Soon-Jin Hwang^{1,*} (Watershed Management Research Division, National Institute of Environmental Research, Incheon 404-170, Korea; ¹Department of Environmental Science, Konkuk University, Seoul 143-701, Korea)

This study was conducted to understand seasonal dynamics of phyto- and zooplankton communities in a shallow eutrophic reservoir (Shingu reservoir) from November 2002 to February 2004. Cyanophyceae dominated throughout the year, except for spring (March~May) when Bacillariophyceae (*Melosira varians*) and Chlorophyceae (*Dictyosphaerium puchellum*) were dominant. The change of dominant species in Cyanophytes occurred in June and December 2003, and the increase of phytoplankton cell density in July and November was observed when the P loading through two inflows was high. In May, *Oscillatoria* spp. and *Aphanizomenon* sp. were dominant, but replaced by *Microcystis* spp. in the end of May. Dominant *Microcystis* spp. sustained until December and shifted to *Oscillatoria* spp. and *Aphanizomenon* sp. TN/TP ratio ranged from 13 to 46 (Avg. 27±6) from June to December when cyanobacteria (*Microcystis* spp.) dominated. Rotifers such as *Keratella cochlearis*, *Keratella valga*, *Polyarthra* spp., *Conochilus unicornis*, *Pompholyx complanata* dominated in average 67.8% of the zooplankton community. Abundance of zooplankton was the highest in June 2003, when *Pompholyx complanata* (12,388 ind L⁻¹) was dominant. In May, the significant increase of *Conochilus unicornis* biomass (1,048±28 µg C L⁻¹) was observed with distinct improvement of transparency ($Z_{eu}/Z_m = 1.1$). These results suggest that the seasonal variation of phytoplankton communities in this reservoir are to be understood as results of multi-interactive factors such as temperature, light condition and nutrients, and small-sized rotifers as important predator.

Key words : Cyanobacteria, P loading, shallow eutrophic reservoir, small-sized rotifers, TN/TP ratio

서 론

온대호수에서 동·식물플랑크톤의 천이는 수생태계 내의 생물적 요인과 무생물적 요인간의 상호작용의 결과로

연속성을 가지기 때문에 예측이 가능한 것으로 이해되고 있다(Reynold, 1980; Sommer *et al.*, 1986). 식물플랑크톤의 천이를 야기하는 가장 기본적인 요소는 수온과 빛이며, 제한영양염 농도와 동물플랑크톤의 섭식압 그리고 수층의 혼합 등은 생산력과 증가시기를 결정하는 중요한

* Corresponding author: Tel: 02) 450-3748, Fax: 02) 456-5062, E-mail: sjhwang@konkuk.ac.kr

요인으로 알려져 있다 (Hutchinson, 1957; Reynolds *et al.*, 1987; Lathrop and Carpenter, 1990; Carpenter and Kitchell, 1993; Sterner and Grover, 1998). Reynolds (1984)는 온대호수에서 식물플랑크톤의 종이나 생물량의 변화를 야기하는 요인들이 봄 성장기에는 수온, 유광층과 혼합층의 깊이 등과 같은 물리적인 요인들이 중요하게 작용하며, 여름에는 영양물질의 농도나 비율과 같은 화학적 요인이, 그리고 늦여름에는 포식과 기생등과 같은 생물학적 요인이 중요하게 나타남을 제시한바 있다.

PEG (Plankton Ecology Group) 모델에서 제시된 바와 같이 성층이 형성되는 온대호수에서 봄과 가을에 규조류가 우점하고 동물플랑크톤의 개체수 증가에 따른 섭식압이 증가하며, 여름에는 남조류가 우점하는 것이 일반적인 동·식물플랑크톤의 천이 양상이다 (Sommer *et al.*, 1986). 반면에, 수심이 얇은 부영양호수에서는 동·식물플랑크톤의 계절적인 천이 뿐만 아니라 생물간의 상호작용과 무생물학적 요인과의 상호관계의 결과가 PEG 모델에서 제시된 일반적인 현상과 다르게 나타날 수 있다 (Sommer *et al.*, 1986; 김 등, 2003). 수심이 얇은 부영양호수는 구조적으로 바람에 의한 불규칙한 교란, 인 공급원으로서의 퇴적층의 역할 증가 그리고 집중 강우시에 높은 희석율 등의 특징을 가지고 있기 때문이다.

수층의 불규칙한 교란은 조류 성장에 있어 침전을 억제하고 퇴적물로부터의 용출된 인을 수층으로 공급하여 조류 성장을 조장할 수 있으나 (Jeppesen *et al.*, 1991; Williams and Barko, 1991; Cooke *et al.*, 1993; Van der Molen and Boers, 1994; Kalff, 2002), 입자의 재부유가 지배적인 환경에서는 조류 성장이 빛 제한에 의해 억제되거나 종 변화가 야기될 수 있다 (Hoyer and Jones, 1983;

Phlips *et al.*, 1997). 또한, 집중 강우 시에는 유입수내 입자와의 침전이나 호수 외로 배제됨으로써 생물량이 감소될 수 있는 반면, 유역으로부터 공급된 인에 의해 조류 성장이 증가될 수도 있다. 따라서 계절에 따른 동·식물플랑크톤 종 구성과 생물량 변화는 생리·생태학적 측면 뿐만 아니라 수체가 가지는 구조적·지형적 특징과 유역 환경 특성 등이 복잡하게 연계되어 나타난 결과이다.

본 연구에서는 국내 전형적인 얇은 부영양저수지에서 동·식물플랑크톤 천이양상을 이해하기 위해 동·식물플랑크톤의 종 구성과 생물량의 계절에 따른 변화와 이에 영향을 주는 인자, 그리고 영향인자에 따른 반응결과를 분석하였다.

재료 및 방법

1. 조사지 개요

본 연구는 충남에 위치하고 있는 신구 저수지를 대상으로 하였다. 신구저수지의 수표면적은 0.1 km²이고 유효저수량은 38.8만 톤으로, 김과 황 (2004b)에 의해 제시된 농업용저수지 분류기준에 따르면 얇고 부영양 II형에 해당한다. 신구저수지는 여름철 심층에 무산소층이 형성되며 겨울철에는 저수지 수표면 전체가 결빙되는 얇고 부영양한 농업용저수지이다. 조사기간 동안 5월 중순부터 약 2주일 동안 관개용수의 이용으로 6월 중순경 수위가 5.0 m까지 감소하였고, 7월 중순경에 집중강우에 따른 유입수량 증가로 관개용수 이전 (7.1 m)과 유사한 7.1 m까지 수위가 상승하였다 (김과 황, 2004a).

2. 조사 기간 및 지점

2002년 11월부터 2004년 2월까지 월 2회 조사하였다. 조사지점은 방조제 부근으로 수심이 가장 깊은 곳을 선정하였다 (Fig. 1). 2002년 12월 말부터 2003년 2월 중순까지, 그리고 2004년 1월 중순부터 2월 초까지 약 2주간 결빙되었고 앞선 결빙기간 동안의 조사는 이루어지지 않았다. 엽록소 *a* 농도, TN/TP비, DIN/DTP 비 그리고 유광층 깊이/혼합층 깊이 (Z_{eu}/Z_m) 등의 수질자료는 김과 황 (2004a)이 제시한 자료를 이용하였다.

3. 식물플랑크톤

식물플랑크톤 종 구성 및 현존량을 분석하기 위해 수심별 (0, 3, 5 m)로 채수된 일정량의 시료를 Whirl-Pak bags에 담아 Lugol 용액으로 고정된 후 실험실로 운반하였다.

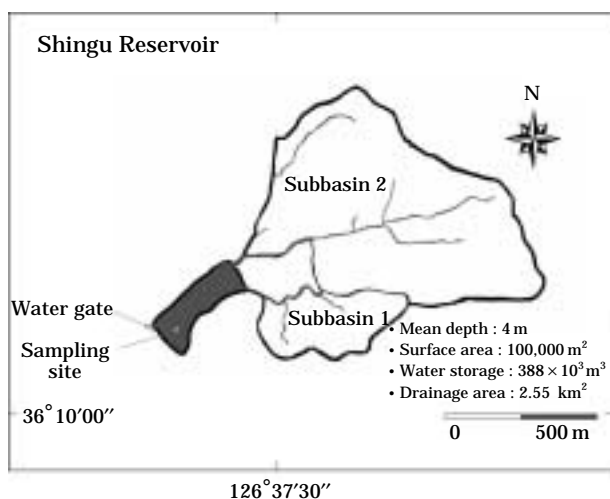


Fig. 1. Map showing the study area.

식물플랑크톤의 정량분석은 Sedgwick-Rafter 계수판을 이용하여 광학현미경하 ($\times 200$)에서 규조류 (Bacillariophyceae), 남조류 (Cyanophyceae), 녹조류 (Chlorophyceae)로 구분하여 동정하고 계수하였으며 와편모조류 (Dinophyceae)와 은편모조류 (Cryptophyceae)는 출현종과 밀도가 작아 두 분류군 모두를 편모조류 (flagellate algae)로 취급하였다. 식물플랑크톤의 생물량은 동정 시 출현종의 가로, 세로 길이를 측정하여 Kellar *et al.* (1980)이 제시한 공식으로 체적 ($V: \mu\text{m}^3$)을 계산하였고, 규조류는 $10^{(-0.427+0.784(\log V \mu\text{m}^3))} \mu\text{gC}$, 녹조류와 남조류는 $10^{(-0.460+0.866(\log V \mu\text{m}^3))} \mu\text{gC}$ (Mullin *et al.*, 1966) 그리고 편모조류는 $200 \text{ fg C } \mu\text{m}^{-3}$ (Starthmann, 1967) 부피당 탄소 환산계수를 이용하여 계산하였다.

4. 동물플랑크톤

동물플랑크톤은 망목의 크기가 $63 \mu\text{m}$ 인 네트를 이용하여 수심 2 m에서 수직예인하여 채집하였다. 채집된 동

물플랑크톤 시료는 Whirl-pack에 담아 sucrose-formaline을 최종 농도가 5%가 되도록 첨가한 후 실험실로 운반하여 관찰 전까지 실온 보관하였다. 동물플랑크톤의 정량·정성 분석은 Sedgwick-Rafter 계수판에 넣어 광학현미경 하에서 윤충류, 지각류, 요각류로 분류하여 실시되었다 (Stemberger, 1979; Balcer *et al.*, 1984; 조, 1993). 관찰 시 출현 종에 대한 가로, 세로 길이를 모두 측정하였으며, 평균값을 생물량 계산에 이용하였다. 윤충류 체적은 Downing and Rigler (1984)가 제시한 식에 따라 계산하였고, 동물플랑크톤의 비중을 1.025로 가정하여 습중량을 구하고, 습중량의 10%를 건중량으로 계산하였다 (Hall *et al.*, 1976; Pace and Orcutt, 1981). 예외적으로 윤충류 *Asplanchna*와 *Synchaeta*는 몸체가 매우 약해서 약간의 충격에도 쉽게 파괴되고 다른 종에 비해 수분함량이 많기 때문에 건중량은 습중량의 4%로 하였다 (Dumont *et al.*, 1975). 지각류와 요각류의 건중량은 Length-Dry weight 관계식을 이용하여 계산하였고 (Culver *et al.*,

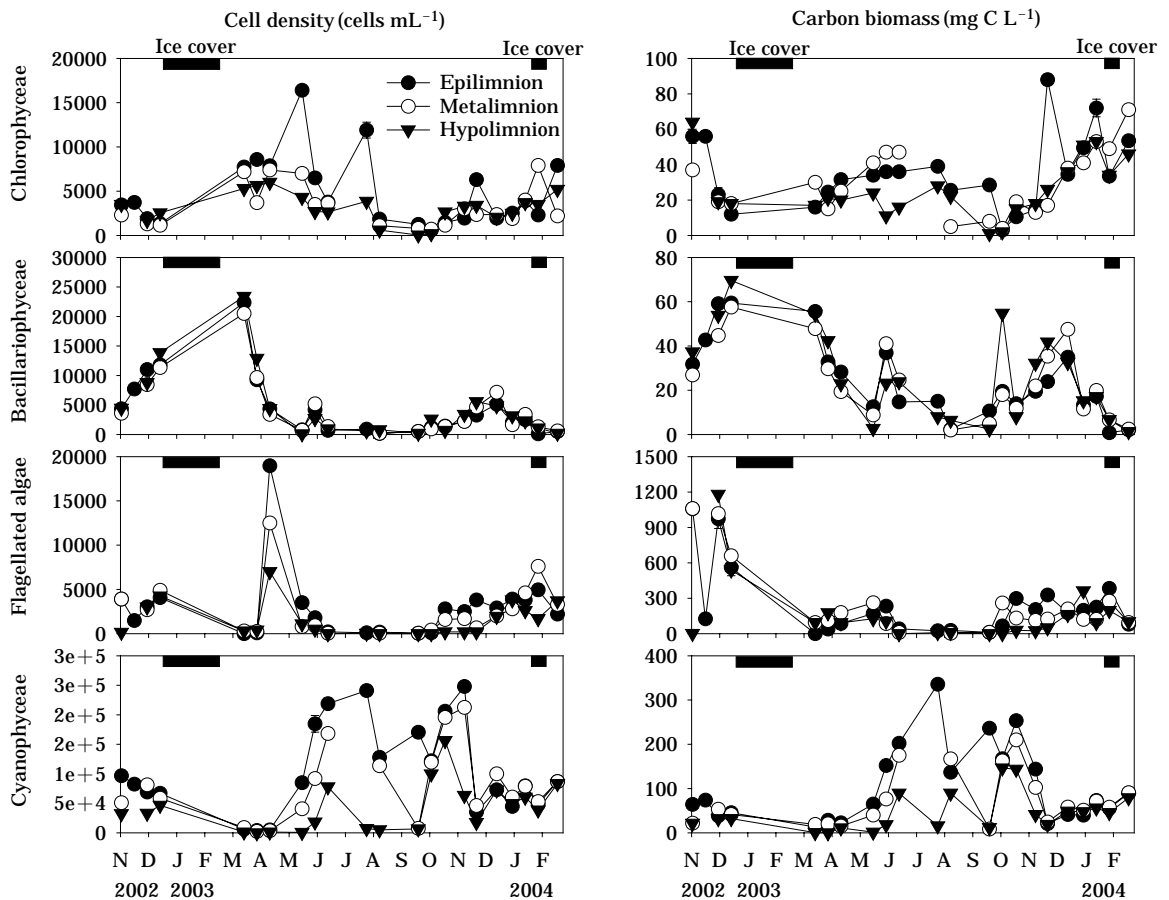


Fig. 2. Temporal change of density and biomass of major phytoplankton community in Shingu Reservoir from November 2002 to February 2004.

1985), 동물플랑크톤의 생물량($\mu\text{gC L}^{-1}$)은 건중량의 48%를 탄소량으로 고려하여 (Andersen and Hessen, 1991) 산출하였다.

5. 통계분석

상관성 분석은 Pearson's correlation analysis를 통해 분석하였고(SPSS 10.0), 통계적 유의 수준은 $P < 0.05$ 를 기준으로 하였다.

결 과

1. 식물플랑크톤 군집 변화

계절에 따른 식물플랑크톤의 종 조성 및 현존량 변화가 관찰되었고, 봄철 규조류와 편모조류 그리고 녹조류의 일시적인 증가를 제외하고는 연중 남조류가 우점하였다(Figs. 2, 3). 3월에 *Melosira varians*, *Aulacoseria ambigua*와 같은 규조류가 먼저 증가한 이후에 *Rhydomonas* sp.

와 같은 편모조류가 4월에 일시적으로 증가하였다(Table 1). 이후 *Dictyosphaerium puchellum*, *Monoraphidium contortum*, *Scenedesmus* spp.와 같은 녹조류가 증가하였고 5월부터는 *Oscillatoria* spp., *Aphanizomenon* sp. 그리고 *Microcystis* spp.와 같은 남조류로의 우점종의 변화가 관찰되었다. 남조류 군집의 우점종 변화는 5월에 *Oscillatoria* spp.에서 수위감소 이후 6월에 *Aphanizomenon* sp. 이 그리고 7월부터 12월 초까지는 *Microcystis aeruginosa*가 우점하였다. 12월 말부터 봄철 녹조류와 규조류의 현존량 증가 전까지는 다시 *Oscillatoria* spp., *Aphanizomenon* sp.의 개체수가 증가하였다. 조사기간 중 가장 많은 식물플랑크톤 개체수는 *Microcystis aeruginosa* 우점 시기인 7월($2.5 \pm 0.06 \times 10^5$ cells mL^{-1})과 11월($2.5 \pm 0.02 \times 10^5$ cells mL^{-1}) 표층에서 관찰되었다.

생물량(carbon biomass)에 의한 식물플랑크톤 군집변화는 군집별로 현존량에서 나타난 변화와 시기적인 차이가 있었다(Fig. 2). 녹조류의 현존량은 3월부터 7월에 증가하였으나 생물량은 *Scenedesmus* spp.와 *Chlamydomonas* sp.가 우점한 11월에 증가하였다. 편모조류의 생물량은 크기가 큰 *Cryptomonas* spp.의 개체수가 증가한 12월에 가장 높았다. 반면에, 규조류의 생물량은 11월부터 증가하여 12월에 가장 높았고 현존량이 가장 높았던 3월 이후에 감소하는 경향을 보였으나 계절에 따른 현존량과 생물량의 변화는 유사하였다($r = 0.82$, $P < 0.001$, $n = 22$) (Fig. 2). 남조류의 현존량과 생물량의 계절에 따른 변화는 유사하였다($r = 0.88$, $P < 0.001$, $n = 22$).

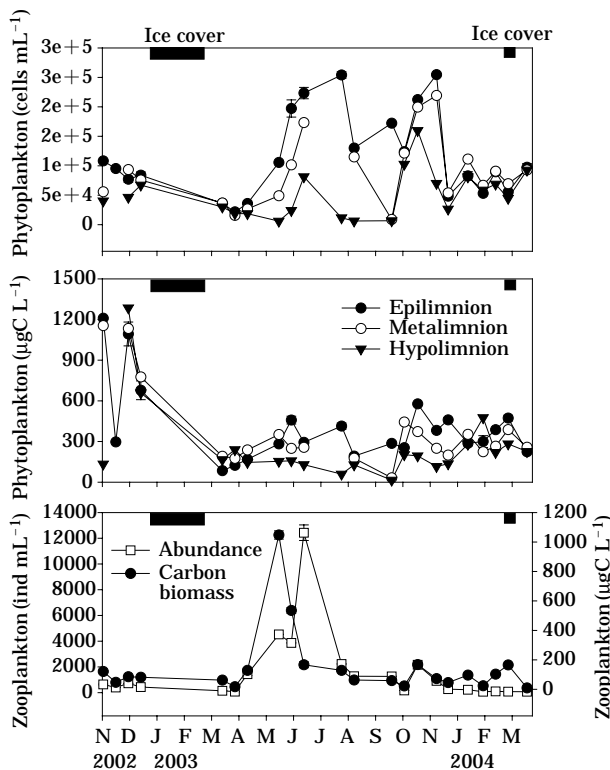


Fig. 3. Temporal changes of total density and biomass of plankton community in Shingu Reservoir from November 2002 to February 2004.

2. 동물플랑크톤 군집변화

동물플랑크톤 군집 중 윤충류밀도 점유율이 평균 67.8%로 가장 높았으며, 동물플랑크톤 군집의 계절에 따른 현존량($r = 0.998$, $P < 0.001$, $n = 22$)과 생물량($r = 0.95$, $P < 0.001$, $n = 22$)의 변화 또한 윤충류의 변화와 유사하였다(Figs. 3, 4). 11월부터 4월까지의 *Keratella cochlearis*, *Polyarthra* spp.와 같은 소형 윤충류가 우점하였고 5월 16일에는 본 연구에서 관찰된 윤충류 중 비교적 크기가 큰 *Conochilus unicornis*가 일시적으로 증가하였으며 동물플랑크톤 군집의 생물량($1,048 \pm 28 \mu\text{gC L}^{-1}$)도 가장 높았다(Table 2). 이후 5월 말에 *Brachionus diversicornis*, 수위가 감소한 6월에는 *Pompholyx complanata*로의 우점종 변화와 더불어 가장 높은 현존량(12,388 ind L^{-1})을 보였으며, 이들은 강우에 의해 수위가 재 상승한 7월과 8월에 *Keratella cochlearis*와 *Keratella valga*가 우점한 시기를 제외하고는 10월까지 우점하였다. 요각류

Table 1. List of dominant phytoplankton taxa in Shingu Reservoir from November 2002 to February 2004. Dominant taxa listed up are those greater than 20% in total cell density (cells mL⁻¹) and carbon biomass (µgC L⁻¹). Taxa listed in the parentheses are those greater than 10%, but less than 20% in total cell density and carbon biomass, respectively.

Date (Mo/Day/Yr)	Cell density	Biomass
11/01/02	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Oscillatoria</i> sp.	<i>Cryptomonas</i> sp., (<i>Microcystis aeruginosa</i>)
11/15/02	<i>Microcystis aeruginosa</i> (<i>Oscillatoria</i> sp.)	<i>Cryptomonas</i> sp.,
11/29/02	<i>Microcystis</i> spp., <i>Oscillatoria</i> sp.	<i>Cryptomonas</i> sp.,
12/13/02	<i>Microcystis aeruginosa</i> (<i>Oscillatoria</i> sp.)	<i>Cryptomonas</i> sp.,
03/14/03	<i>Melosira varians</i> (<i>Monoraphidium contortum</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i>)	<i>Melosira varians</i> (<i>Aulacoseria ambigua</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i>)
03/28/03	<i>Melosira varians</i>	<i>Cryptomonas</i> sp., <i>Oscillatoria</i> sp. (<i>Melosira varians</i>)
04/11/03	<i>Rhodomonas</i> sp. (<i>Monoraphidium contortum</i>)	<i>Cryptomonas</i> sp., <i>Oscillatoria</i> sp. (<i>Rhodomonas</i> sp.)
05/16/03	<i>Oscillatoria</i> sp. (<i>Aphanocapsa</i> sp.)	<i>Cryptomonas</i> sp., <i>Oscillatoria</i> sp.
05/30/03	<i>Oscillatoria</i> sp. (<i>Aphanizomenon</i> sp.)	<i>Cryptomonas</i> sp., <i>Oscillatoria</i> sp.
06/13/03	<i>Aphanizomenon</i> sp. (<i>Aphanocapsa</i> sp.)	<i>Aphanizomenon</i> sp. (<i>Cryptomonas</i> sp.)
07/25/03	<i>Microcystis aeruginosa</i>	<i>Microcystis aeruginosa</i>
08/08/03	<i>Microcystis aeruginosa</i>	<i>Microcystis aeruginosa</i> (<i>Cryptomonas</i> sp.)
09/19/03	<i>Microcystis aeruginosa</i> (<i>Oscillatoria</i> sp.)	<i>Microcystis aeruginosa</i>
10/03/03	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Oscillatoria</i> sp.	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Cryptomonas</i> sp. (<i>Oscillatoria</i> sp.)
10/18/03	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Oscillatoria</i> sp. (<i>Microcystis incerta</i>)	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Cryptomonas</i> sp.
11/08/03	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Microcystis flos-aquae</i>	<i>Cryptomonas</i> sp., (<i>Microcystis flos-aquae</i>)
11/21/03	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Oscillatoria</i> sp.	<i>Cryptomonas</i> sp.
12/17/03	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Oscillatoria</i> sp.	<i>Cryptomonas</i> sp. (<i>Oscillatoria</i> sp.)
12/30/03	<i>Oscillatoria</i> sp., <i>Microcystis aeruginosa</i> (<i>Aphanizomenon</i> sp.)	<i>Cryptomonas</i> sp. <i>Rhodomonas</i> sp. (<i>Chlamydomonas</i> sp.)
01/13/04	<i>Oscillatoria</i> sp.	<i>Cryptomonas</i> sp. (<i>Oscillatoria</i> sp., <i>Rhodomonas</i> sp., <i>Chlamydomonas</i> sp.)
01/27/04	<i>Aphanizomenon</i> sp., <i>Oscillatoria</i> sp.	<i>Cryptomonas</i> sp. (<i>Rhodomonas</i> sp.)
02/17/04	<i>Aphanizomenon</i> sp., <i>Oscillatoria</i> sp.	<i>Oscillatoria</i> sp., <i>Cryptomonas</i> sp. (<i>Aphanizomenon</i> sp., <i>Rhodomonas</i> sp., <i>Chlamydomonas</i> sp.)

와 지각류의 최대 현존량은 수위감소 직전인 5월말에 관찰되었고 요각류의 유생 (Nauplius)과 지각류인 *Bosmina longirostris*의 개체수가 증가하였으며, 이 시기에 지각류는 최대 생물량을 보였다. 반면, 요각류의 최대 생물량은 크기가 큰(평균 1,328 µm) *Thermocyclops thomasi*가 출현한 1월 결빙되었던 시기에 관찰되었다.

동물플랑크톤 생물량은 투명도 ($r = 0.45$, $P = 0.034$, $n = 22$) 및 Z_{eu}/Z_m 비 ($r = 0.83$, $P < 0.001$, $n = 21$)와 양의 상관성을 나타냈으며 특히 5월에 동물플랑크톤 군집 중 윤층류인 *Conochilus unicornis*의 생물량이 최대를 나타낸 시

기에 Z_{eu}/Z_m 비가 1.1로 가장 높았다 (Fig. 5).

고 찰

신구저수지에서 식물플랑크톤의 계절적인 천이는 3월부터 5월까지 규조류와 편모조류 그리고 녹조류의 현존량 증가를 제외하고는 남조류가 우점하였고, 남조류 우점 기간 동안 종 조성의 변화가 관찰되었다. PEG모델에서 조사된 24개의 서로 다른 호수, 저수지 그리고 연못에서

Table 2. List of dominant zooplankton taxa in Shingu Reservoir from November 2002 to February 2004. Dominant taxa listed up are those greater than 20% in total cell density and carbon biomass. Taxa listed in the parentheses are those greater than 10%, but less than 20% in total cell density and carbon biomass, respectively.

Date	Abundance	Biomass
11/01/02	<i>Kelatella cochlearis</i> (<i>Asplanchna herricki</i> , Nauplius, <i>Bosmina longirostris</i>)	<i>Diacyclops thomasi</i> , <i>Bosmina longirostris</i> (<i>Asplanchna herricki</i>)
11/15/02	<i>Kelatella cochlearis</i> (<i>Asplanchna herricki</i> , Nauplius, <i>Bosmina longirostris</i>)	<i>Diacyclops thomasi</i> , <i>Bosmina longirostris</i> , (Copepodid, Nauplius)
11/29/02	<i>Kelatella cochlearis</i> (<i>Asplanchna herricki</i> , Nauplius, <i>Bosmina longirostris</i>)	<i>Diacyclops thomasi</i> , <i>Bosmina longirostris</i> (Copepodid, Nauplius)
12/13/02	<i>Kelatella cochlearis</i> (<i>Diacyclops thomasi</i> , <i>Bosmina longirostris</i>)	<i>Diacyclops thomasi</i> , <i>Bosmina longirostris</i> (Copepodid, Nauplius)
03/14/03	Nauplius (<i>Thermocyclops thomasi</i> , Copepodid)	<i>Thermocyclops thomasi</i> , (Copepodid, Nauplius)
03/28/03	Nauplius, <i>Polyarthra euryptera</i>	<i>Thermocyclops thomasi</i> , (Copepodid, Nauplius)
04/11/03	<i>Polyarthra euryptera</i> , <i>Polyarthra trigla</i>	<i>Thermocyclops thomasi</i> , (<i>Diacyclops thomasi</i>)
05/16/03	<i>Conochilus unicornis</i>	<i>Conochilus unicornis</i>
05/30/03	<i>Brachionus diversicornis</i> (<i>Asplanchna herricki</i> , <i>Pompholyx complanata</i>)	<i>Brachionus diversicornis</i> , (<i>Asplanchna herricki</i> , <i>Diacyclops thomasi</i> , <i>Bosmina longirostris</i>)
06/13/03	<i>Pompholyx complanata</i>	<i>Pompholyx complanata</i> , <i>Bosmina longirostris</i>
07/25/03	<i>Kelatella cochlearis</i> (<i>Kelatella valga</i> , <i>Pompholyx complanata</i>)	<i>Thermocyclops thomasi</i> , <i>Asplanchna herricki</i> , <i>Diaphanosoma birgei</i>
08/08/03	<i>Kelatella valga</i> (<i>Kelatella cochlearis</i> , Nauplius, <i>Trichocerca longiseta</i>)	<i>Thermocyclops thomasi</i> , <i>Diaphanosoma birgei</i> , Nauplius, (Copepodid)
09/19/03	(<i>Brachionus angularis</i> , Nauplius, <i>Pompholyx complanata</i>)	(<i>Bosmina longirostris</i> , Nauplius, <i>Thermocyclops thomasi</i> , <i>Diacyclops thomasi</i> , Copepodid)
10/03/03	Nauplius (<i>Kelatella cochlearis</i> , <i>Asplanchna herricki</i> , <i>Trichocerca longiseta</i>)	<i>Diacyclops thomasi</i> , (<i>Bosmina longirostris</i> , Nauplius, <i>Thermocyclops thomasi</i> , Copepodid, <i>Asplanchna herricki</i>)
10/18/03	<i>Pompholyx complanata</i> (Nauplius)	<i>Bosmina longirostris</i> (<i>Diacyclops thomasi</i> , <i>Asplanchna herricki</i> , <i>Thermocyclops thomasi</i> , Copepodid)
11/08/03	<i>Pompholyx complanata</i>	<i>Bosmina longirostris</i> (<i>Diacyclops thomasi</i> , <i>Thermocyclops thomasi</i>)
11/21/03	<i>Kelatella cochlearis</i> , <i>Pompholyx complanata</i> (Nauplius)	<i>Thermocyclops thomasi</i>
12/17/03	<i>Kelatella cochlearis</i> , Nauplius	<i>Thermocyclops thomasi</i> , <i>Diacyclops thomasi</i>
12/30/03	Nauplius, <i>Polyarthra trigla</i> (<i>Polyarthra euryptera</i>)	<i>Thermocyclops thomasi</i> (Nauplius, Copepodid)
01/13/04	Nauplius, <i>Diacyclops thomasi</i> (<i>Polyarthra euryptera</i> , <i>Polyarthra trigla</i>)	<i>Diacyclops thomasi</i>
01/27/04	Nauplius, <i>Thermocyclops thomasi</i> , <i>Polyarthra trigla</i> (<i>Diacyclops thomasi</i>)	<i>Diacyclops thomasi</i>
02/17/04	<i>Polyarthra euryptera</i> , Nauplius	<i>Thermocyclops thomasi</i> , Nauplius, <i>Polyarthra euryptera</i>

나타나는 식물플랑크톤과 동물플랑크톤의 계절적인 천이
는 불규칙적인 물리적 사건들에 의해 교란될 수 있다하
더라도, 예측이 가능하고 방향성이 있는 것으로 이해되고

있다 (Sommer *et al.*, 1986). 온대 담수호에서 여름에 비해
상대적으로 일조시간이 짧고 수온이 낮은 봄과 가을에는
규조류가 우점하고, 여름으로 갈수록 남조류의 생물량이

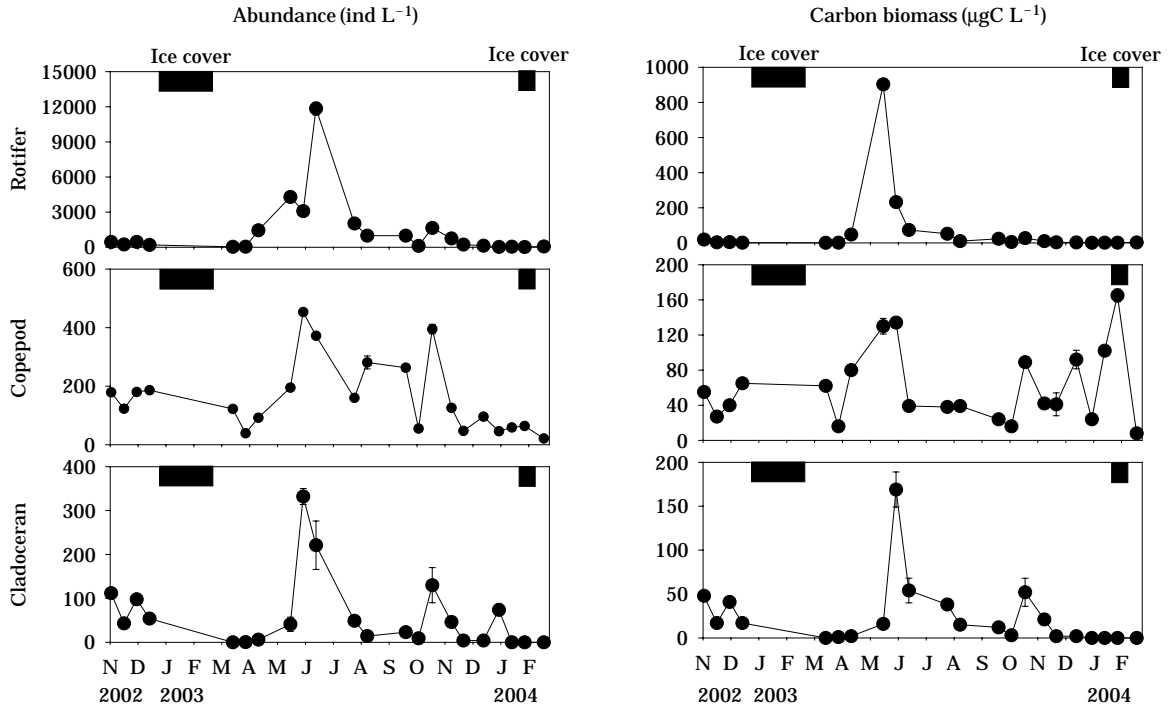


Fig. 4. Temporal changes of abundance and biomass of zooplankton community in Shingu Reservoir from November 2002 to February 2004.

증가하는 것이 일반적인 현상이다 (Sommer *et al.*, 1986). 본 연구에서 나타난 식물플랑크톤의 종 천이는 봄에 규조류가 우점하고 여름부터 남조류가 우점한 것은 PEG 모델과 일치하였으나 가을철에 규조류 현존량의 증가 없이 결빙기간을 포함하여 봄철 규조류가 증가하기 전까지 남조류가 우점한 결과는 차이가 있었다. 김 등 (2003) 또한 수심이 얇은(최대 수심 1.5 m) 부영양저수지에서 녹조류가 우점한 봄철을 제외하고는 남조류가 우점함을 보고한 바 있으나, 본 연구와 달리 규조류가 식물플랑크톤 중 우점종으로 관찰되지 않았다. 이러한 차이를 나타낸 요인 중의 하나는 두 저수지간의 수심차이로, PEG 모델에서는 얇은 호수나 빈영양호수에서 봄철에 규조류의 성장이 제한될 수 있음을 제시한 바 있다 (Sommer *et al.*, 1986).

본 연구에서 남조류 우점기간이 PEG 모델에서 제시된 것과 비교해 긴 시간 유지되는 것은 본 연구대상 저수지의 영양상태가 매우 높은 수준임을 제시한다. 영양상태가 증가할수록 남조류의 출현시기가 빨라지고 우점기간이 길어지는 것으로 보고된 바 있다 (Reynolds, 1984). Romo and Miracle (1994)는 Albufera 호에서 계절에 따른 식물플랑크톤 군집변화에 대한 장기간에 걸친 연구 (1970~1980년)에서 여름과 가을에 우점한 사상성남조류인

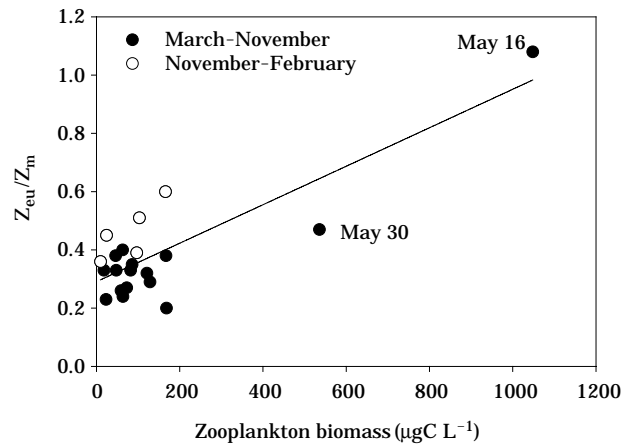


Fig. 5. Relationships between zooplankton biomass and Z_{eu}/Z_m ratio in Shingu Reservoir from November 2002 to February 2004. Z_{eu} and Z_m denotes euphotic depth and mixing depth, respectively.

*Oscillatoria*의 수온에 대한 민감도가 영양염이 높은 시기에는 상대적으로 감소하여 남조류의 우점기간이 길어짐을 제시한 바 있다. 겨울철 결빙을 경험하는 본 연구대상 저수지에서 겨울철 *Oscillatoria*와 *Aphanizomenon*과

같은 남조류가 우점한 것은 유입수나 수체 내 순환과정을 통해 낮은 수온의 환경에 적응하기에 충분한 인이 공급되어 나타난 결과로 유추할 수 있다.

식물플랑크톤의 최대 현존량의 발생시기와 정도는 유역으로부터 유입되는 인 부하량과 희석율에 의해 영향을 받는 것으로 나타났다. 본 연구에서는 유역으로부터 유입된 인의 86.8%가 용존형태이고 이중 용존무기인이 77.7%로 대부분이 식물플랑크톤에 의해 직접 이용될 수 있는 형태였다(김과 황, 2004a). 현장에서 높은 엽록소 *a* 농도는 7월과 11월에 연간 총 부하량의 40.5%와 17.1%가 유입된 이후에 나타났으며(Fig. 6; 김과 황, 2004a) 유입수량이 7월에 비해 적었던 11월에 가장 높은 밀도를 보였다. 이는 7월에 유입수량이 많아 엽록소 *a* 농도가 높은 ($132.0 \mu\text{g L}^{-1}$) 유출수가 발생했던 것과 달리 11월에는 유출수가 없었기 때문인 것으로 사료된다(김과 황, 2004a). 제한영양염류의 농도는 생물량을 결정하는 주 원인이며(Hutchinson, 1957; Reynolds *et al.*, 1987; Carpenter and Kitchell, 1993; 김 등, 1999) 식물플랑크톤 대 발생은 외부로부터 많은 영양염류가 유입된 이후나(Lathrop and Carpenter, 1990; 김, 1998), PEG모델에서 제시된 바와 같이 퇴적물로부터 재 용출된 영양염류가 수층내로 확산되는 혼합시기에 야기된다(Sommer *et al.*, 1986).

수온과 빛 그리고 영양염의 농도는 식물플랑크톤의 생물량 뿐만 아니라 계절적인 천이를 유발하는 주 원인인 것으로 알려져 있으며(Hutchinson, 1957; Reynolds *et al.*, 1987; Carpenter and Kitchell, 1993) 본 연구에서도 남조류 군집내 우점종의 변화와 관련된 중요한 요인이었다(Figs. 6 and 7). 신구저수지에서도 남조류가 우점한 기간

중에 수온과 광도가 상대적으로 낮고 TN/TP비가 높았던 5월과 12월부터 규조류 밀도 증가 전까지 *Oscillatoria*가 우점하였다. 6월 중순이후에는 인 유입부하의 증가에 따른 TP 농도 증가와 TN농도의 감소로 TN/TP비가 감소하였고, 이시기에 *Microcystis* spp.가 우점하였다(Figs. 6 and 7). *Oscillatoria*는 영양염 농도와 TN/TP비가 높고 낮은 수온과 광조건에서 우점하는 반면(Zevenboom *et al.*, 1982; Wasmund, 1989; Cichra *et al.*, 1995) *Microcystis* spp.는 TP농도가 높고 낮은 TN/TP비의 조건에서 우점하는 것으로 알려져 있다(Reynolds, 1993). 몇몇 연구에서 남조류 종간의 우점종의 변화는 영양염 조성비, 광도 그리고 수온에 따른 남조류 종간의 부력조절기능의 상실과 관련되어 설명되고 있다(Klemer, 1973; Walsby and Klemer, 1974; Klemer, 1976; Konopka *et al.*, 1993). Konopka *et al.* (1993)은 광도와 영양염이 *Oscillatoria*

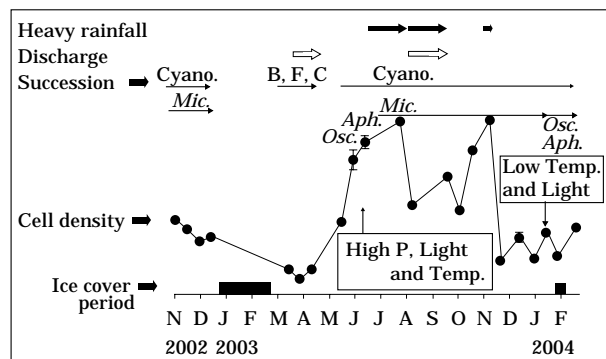


Fig. 6. Scheme of phytoplankton dynamics in Shingu Reservoir from November 2002 to February 2004. B., F., C., Cyano., Osc., Aph. and Mic. denotes Bacillariophyceae, flagellated algae, Chlorophyceae, Cyanophyceae, *Oscillatoria* spp., *Aphanizomenon* sp. and *Microcystis* spp., respectively.

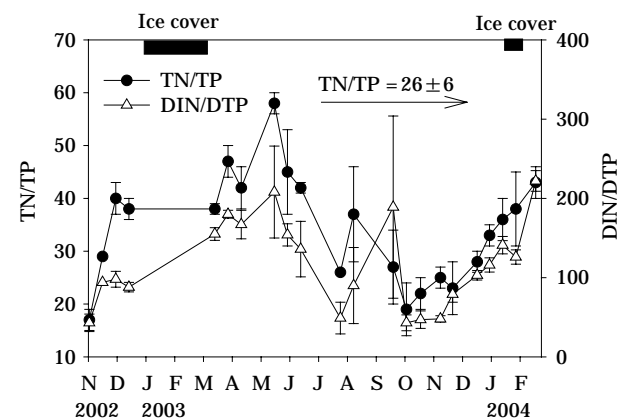


Fig. 7. Temporal and vertical variation of N/P ratio (by weight) in Shingu Reservoir from November 2002 to February 2004.

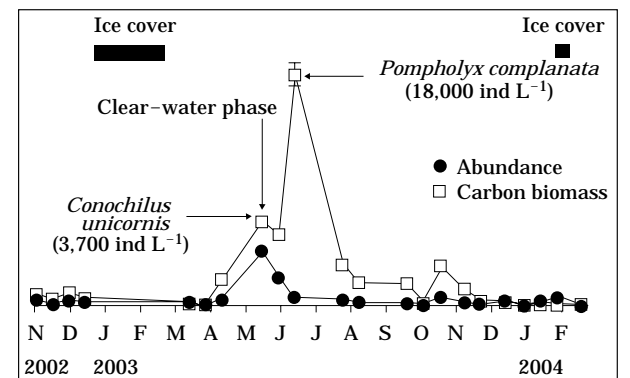


Fig. 8. Scheme of zooplankton dynamics in Shingu Reservoir from November 2002 to February 2004.

*agardhii*의 부력 조절 능력에 미치는 영향에 대한 연구를 위해 인 (0.5 mgP L^{-1})과 질소 (5 mgN L^{-1}) 그리고 탄소 (24 mgC L^{-1})가 첨가된 container를 1 m (표층광도의 30%), 2 m (표층광도의 13%), 그리고 4.2 m (표층광도의 1%) 수심에 설치하였고 광도가 높을수록 그리고 영양염이 첨가된 곳에서의 뚜렷한 부력상실을 보고한 바 있다. 동절기에 남조류의 생물량 감소와 더불어 *Microcystis* spp.에서 다시 *Oscillatoria*로의 우점종의 변화는 낮은 수온에서 *Microcystis* spp.의 성장률 감소와 부력기작 상실과 관련되어 설명될 수 있다. 온대호수에서 수온변화에 따른 *Microcystis*의 성장률은 15°C 이하의 수온에서 점차적으로 감소하고 (Krüger and Eloff, 1978; Nicklisch and Kohl, 1983; Kappers, 1984; Reynolds, 1984; Robarts and Zohary, 1987), 약 10°C 에서는 부력기작을 상실하여 퇴적층으로 침전하는 것으로 제시된 바 있다 (Reynolds, 1987).

본 연구에서의 동물플랑크톤군집 변화는 PEG모델과 차이가 있었다. 대부분의 온대 호수에서 봄에 동물플랑크톤 천이 양상은 세대교번이 짧은 소형운충류가 수 일 내에 기하급수적인 증가고 이후 먹이원 증가에 따라 크기가 크고 성장율이 느린 지각류와 요각류 종이 증가한다 (Sommer et al., 1986). 본 연구에서도 동물플랑크톤 군집의 생물량 변화가 PEG모델과 유사하게 운충류가 증가한 이후에 요각류와 지각류가 증가하였으나, 현존량 변화는 지각류와 요각류의 현존량이 5월에 증가한 이후에 식물플랑크톤의 밀도 증가와 더불어 운충류인 *Pompholyx complanata* 현존량이 증가하였다. 식물플랑크톤 천이는 동물플랑크톤의 군집 변화를 야기하는 중요한 원인중의 하나로 여름철 부영양 호수에서 대량 발생하는 남조류는 동물플랑크톤이 쉽게 섭식할 수 없는 크기와 형태, 그리고 독소를 생성하는 특성 때문에 동물플랑크톤의 군집변화에 큰 영향을 미칠 수 있다 (Lampert, 1987; Benndorf and Henning, 1989; Reynolds, 1989). 또한 크기가 큰 요각류나 지각류는 운충류를 먹이원으로 이용하거나 서로 경쟁함으로써 운충류의 성장을 억제할 수 있다 (Gilbert and Stemberger, 1985). 그러나 지각류와 요각류는 운충류에 비해 상대적으로 먹이원으로서 남조류에 대한 이용도가 낮고, 남조류가 생성하는 독소에 대해 민감하게 반응하기 때문에 (Gilbert, 1990), 남조류 bloom은 요각류나 지각류와 같은 포식자의 성장을 억제하고 그로 인해 운충류의 동물플랑크톤 군집 내 풍부도가 증가될 수 있다. 이러한 선행연구결과들은 본 연구에서 운충류의 현존량 증가가 요각류와 지각류의 현존량이 증가한 이후에 나타난 이유로 설명될 수 있다.

운충류의 생물량이 증가한 시기에 우점종은 동물플랑크톤 군집 생물량 (carbon biomass)의 83.5% ($875.5 \pm 22.7 \mu\text{g L}^{-1}$)를 차지한 운충류인 *Conochilus unicornis*였고 (Fig. 8) 식물플랑크톤에 대한 Top-down 효과가 관찰되었다. 청수기 현상을 야기하는 대형동물플랑크톤의 대량발생은 섭식에 용이한 식물플랑크톤이 증가하고 성층이 형성되는 호수에서 주로 봄철에 관찰되며 먹이생물의 고갈이나 섭식에 용이하지 않은 식물플랑크톤으로 천이가 일어나는 경우 멈추게 된다 (Lampert et al., 1986; Sommer et al., 1986; Vanni and Temte, 1990; 김 등, 1999). 얕은 부영양 호수에서 청수기 현상은 수심이 깊은 호수에서와 달리 여름이나 가을에 나타날 수도 있으며 (Scheffer et al., 1997), 식물플랑크톤의 종 구성과 생물량이 중요한 원인중의 하나로 고려될 수 있다 (Lampert, 1987; Benndorf and Henning, 1989; Reynolds, 1989). 김 등 (2003)은 부영양저수지에서 지각류와 요각류의 현존량과 생물량 증가가 규조류와 편모조류가 증가한 8월에 나타남을 보고한 바 있다. 본 연구에서는 청수기 현상이 봄철 규조류가 우점한 시기에 소형 운충류에 의해 야기되었고, 이는 운충류의 빠른 성장률 (Sommer et al., 1986)이 먹이원이 적은 환경에서 지각류나 요각류와의 먹이원에 대한 경쟁에 있어 유리하게 작용했기 때문인 것으로 생각된다.

적 요

본 연구는 수심이 얕은 부영양 저수지에서 동·식물플랑크톤 천이양상을 이해하기 위해 2002년 11월부터 2004년 2월까지 수행하였다. 봄철 규조류와 녹조류가 우점한 시기를 제외하고는 연중 남조류가 우점하였다. 남조류 군집 내 종 구성의 변화는 6월과 12월에 나타났으며, 식물플랑크톤 밀도 증가는 유입부하량이 많았던 7월과 11월에 관찰되었다. 남조류는 5월에 *Oscillatoria* spp.와 *Aphanizomenon* sp.의 우점 이후 *Microcystis* spp.가 우점하였으며, 12월 이후에는 *Oscillatoria* spp.와 *Aphanizomenon* sp.의 밀도가 증가하였다. 남조류 군집 중 *Microcystis* spp.가 우점한 6월부터 12월까지 수체 내 TN/TP비는 13~46의 범위 (평균 27 ± 5)였다. 동물플랑크톤 군집 중 *Keratella cochlearis*, *Keratella valga*, *Polyarthra* spp., *Conochilus unicornis*, *Pompholyx complanata*와 같은 운충류의 점유율이 평균 67.8%로 높았다. 동물플랑크톤의 최대 밀도는 *Pompholyx complanata* ($12,388 \text{ ind L}^{-1}$)가 우점한 6월에 관찰되었다. 최대 생물량은 *Conochilus unicornis* ($1,048 \pm 28 \mu\text{gC L}^{-1}$)가 우점한 5월

에 관찰되었고 투명도가 현저히 증가하였다 ($Z_{eu}/Z_m = 1.1$). 본 연구 결과는 수심이 얇은 부영양 저수지에서 식물플랑크톤 군집 변화가 수온, 광도 그리고 영양염 농도의 복합적인 영향으로 이해될 필요가 있고, 율충류가 식물플랑크톤의 생물학적 조절자로서 중요한 역할을 수행할 수 있음을 제시한다.

사 사

본 연구는 농림부 기획연구과제 (과제 302006-03-2-SB010)인 '농업용저수지의 녹조 제어기법개발 연구'의 일환으로 수행되었음.

인 용 문 헌

- 김범철, 김재욱, 전만식, 황순진. 1999. 소양호 동·식물플랑크톤의 계절변동. 한국육수학회지 **32**: 127-134.
- 김윤희. 1998. 홍수시 소양호에서 중층탁류의 이동 및 영향에 관한 연구. 강원대학교 환경학과 석사학위논문.
- 김호섭, 황순진, 박제철. 2003. 수심이 얇은 부영양 인공호(일감호)의 동·식물플랑크톤 동태학. 한국육수학회지 **36**: 286-294.
- 김호섭, 황순진. 2004a. 얇은 부영양 저수지의 육수학적 특성: 계절에 따른 수질변화. 한국육수학회지 **37**: 180-192.
- 김호섭, 황순진. 2004b. 육수학적 특성에 따른 국내 저수지의 부영양화 유형분석: 엽록소 *a*와 수심을 중심으로. 한국육수학회지 **37**: 213-226.
- 조규송. 1993. 한국담수동물플랑크톤 도감. 아카데미서적.
- Andersen, A. and D.O. Hessen. 1991. Carbon, nitrogen, and phosphorus contents of freshwater zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* **36**: 807-814.
- Balcer, M.D., N.L. Korda and S.I. Dodson. 1984. Zooplankton of the great lakes. A guide to the identification and ecology of the common crustacean species. The university of Wisconsin Press.
- Benndorf, J. and M. Henning. 1989. *Daphnia* and toxic blooms of *Microcystis aeruginosa* in Bautzen Reservoir (GDR). *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* **74**: 233-248.
- Carpenter, S.R. and J.R. Kitchell. 1993. Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bioscience* **35**: 634-639.
- Cichra, M.F., S. Badylak, N. Henderson, B.H. Rueter and E.J. Philips. 1995. Phytoplankton community structure in the open water zone of a shallow subtropical lake (Lake Okeechobee, Florida, U.S.A.). *Archiv fur Hydrobiologie, Advances in Limnology* **45**: 157-175.
- Cooke, G.D., E.G. Welch, S.P. Peterson and P.R. Newroth. 1993. Restoration and management of lakes and reservoirs (2nd ed.). Lewis. Boca Raton. p.548.
- Culver, D.A., M.M. Boucherle, D.J. Bean and J.W. Flethcer. 1985. Biomass of freshwater crustacean zooplankton from Length-Weight regressions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **42**: 1380-1390.
- Downing, J.A. and F.H.R. Rigler. 1984. A manual on methods for the assessment of secondary productivity in freshwaters. Blackwell Scientific Publications. pp 247-249.
- Dumont, H.J., L.V. De Velde and S. Dumont. 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of cladocera, copepoda, and rotifera from the plankton, periphyton, and benthos of continental waters. *Oecologia* **91**: 75-97.
- Gilbert, J.J. 1990. Differential effects of *Anabaena affinis* on cladocerans and rotifers: mechanisms and implications. *Ecol.* **7**: 1727-1740.
- Gilbert, J.J. and R.S. Stemberger. 1985. Control of *Keratella* populations by interference competition from *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.* **30**: 180-188.
- Hall, D.T., S.T. Threlkeld, C.W. Burns and P.H. Crowley. 1976. The size-efficiency hypothesis and the size structure of zooplankton communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* **7**: 177-208.
- Hoyer, M.V. and J.R. Jones. 1983. Factors affecting the relation between phosphorus and chlorophyll *a* in USA midwestern reservoirs. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **40**: 192-199.
- Hutchinson, C.E. 1957. A treaties on limnology. I, Geography Physics and Chemistry. New York, Jone Wiley and Sons Inc. p.1015.
- Jeppesen, E., P. Kristensen, J.P. Jensen, M. Sndergaard, E. Mortensen and T.L. Lauridsen. 1991. Recovery resilience following a reduction in external phosphorus loading of shallow eutrophic danish lakes: duration, regulating factors and methods for overcoming resilience. *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia* **48**: 127-148.
- Kalff, J. 2002. Limnology, Inland Water Ecosystem. Prentice-Hall, Inc.
- Kappers, F.I. 1984. On population dynamics of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. Ph.D. thesis, University of Amsterdam.
- Kellar, P.E., S.A. Paulson and L.J. Paulson. 1980. Methods for biological, chemical and physical analyses in reservoirs. Technical Report, Lake Mead Limnological Re-

- search Center, University of Nevada, Las Vegas, p.234.
- Klemer, A.R. 1973. Factors affecting the vertical distribution of a blue-green alga. PhD thesis, University of Minnesota.
- Klemer, A.R. 1976. The vertical distribution of *Oscillatoria agardhii* var. *isothrix*. *Arch. Hydrobiol.* **78**: 343-362.
- Konopka, A.E., A.R. Klemer, A.E. Walsby and B.W. Ibelings. 1993. Effects of macronutrients upon buoyancy regulation by metalimnetic *Oscillatoria agardhii* in Deming Lake, Minnesota. *J. Plankton Res.* **15**: 1019-1034.
- Krüger, G.H. and J.N. Eloff. 1978. The effect of temperature on specific growth rate and activation energy of *Microcystis* and *Synechococcus* isolates relevant to the onset of natural blooms. *J. Limnol. Soc. sth. Afr.* **4**: 9-20.
- Lampert, W. 1987. Laboratory studies on zooplankton-cyanobacteria interactions, N. Z. *J. Mar. Freshwat. Res.* **21**: 483-490.
- Lampert, W., W. Flecker, H. Rai and E. Taylor. 1986. Phytoplankton control by grazing zooplankton: A study on the spring clear-water phase. *Limnol. Oceanogr.* **31**: 478-490.
- Lathrop, R.C. and S.R. Carpenter. 1990. Zooplankton and their relationship to phytoplankton, p.127-150. In: Food Web management (J. F. Kitchell, ed.). Springer-Verlag, New York.
- 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.
- Nicklisch, A. and J.G. Kohl. 1983. Growth kinetics of *Microcystis aeruginosa* (Kutz) Kutz as a basis for modelling its population dynamics. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* **68**: 317-326.
- Pace, M.L. and J.D. Orcutt. 1981. The relative importance of protozoans, rotifers, and crustaceans in a freshwater zooplankton community. *Limnol. Oceanogr.* **26**: 822-830.
- Phlips, E.J., M. Cichra, K.E. Havens, C. Hanlon, S. Badylak, B. Rueter, M. Randall and P. Hansen. 1997. Relationships between phytoplankton dynamics and the availability of light and nutrients in a shallow subtropical lake. *J. Plankton Res.* **19**: 319-342.
- Reynolds, C.S. 1980. Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying lake system. *Holarctic Ecology* **3**: 141-159.
- Reynolds, C.S. 1984. Phytoplankton periodicity: the interactions of form, function and environmental variability. *Freshwater Biol.* **14**: 111-142.
- Reynolds, C.S. 1987. Cyanobacterial water-blooms. In J. Callow (ed), *Advances in Botanical Research*, Academic Press, London **13**: 437-481.
- Reynolds, C.S. 1989. Relationships among the biological properties, distribution and regulation of production by planktonic cyanobacteria. *Toxicity Assessment* **4**: 229-255.
- Reynolds, C.S. 1993. The Ecology of freshwater Phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge, U.K. p 384.
- Reynolds, C.S. 1989. Relationships among the biological properties, distribution and regulation of production by planktonic cyanobacteria. *Toxicity Assessment* **4**: 229-255.
- Robarts, R.D. and T. Zohary. 1987. *Microcystis aeruginosa* and underwater light attenuation in a hypertrophic lake (Hartbeespoort Dam, South Africa). *J. Ecol.* **72**: 1001-1017.
- Romo, R. and R. Miracle. 1994. Long-term phytoplankton changes in a shallow hypertrophic lake, Albufera of Valencia (Spain). *Hydrobiologia* **275/276**: 153-164.
- Sommer, U., Z.M. Gliwicz, W. Lampert and A. Duncan. 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol.* **106**: 433-471.
- Stemberger, R.S. 1979. A guide to rotifers of the Laurentian Great Lakes. EPA-600/4-79-021.
- Sterner, R.W. and J.P. Grover. 1998. Algal growth in warm temperate reservoirs: Kinetic examination of nitrogen, temperature, light, and other nutrients. *Wat. Res.* **32**: 3539-3548.
- Strathmann, R.R. 1967. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Oceanogr.* **12**: 411-418.
- Van der Molen, D.T. and P.C. M. Boers. 1994. Influence of internal loading on phosphorus concentration in shallow lakes before and after reduction of the external loading. *Hydrobiologia* **275/276**: 379-389.
- Vanni, M.J. and J. Temte. 1990. Seasonal patterns of grazing and nutrient limitation of phytoplankton in a eutrophic lake. *Limnol. Oceanogr.* **12**: 411-418.
- Walsby, A.E. and A.R. Klemer. 1974. The role of gas vacuoles in the microstratification of a population of *Oscillatoria agardhii* var. *isothrix* in Deming Lake, Minnesota. *Arch. Hydrobiol.* **74**: 375-392.
- Wasmund, N. 1989. Live algae in deep sediment layers. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* **74**: 589-597.
- Williams, W.F. and J.W. Barko. 1991. Estimation of phosphorus exchange between littoral and pelagic zones

during nighttime convective circulation. *Limnol. Oceanogr.* **36**: 179–187.

Zevenboom, W., A.B. de Vaate and L.R. Mur. 1982. Assessment of factors limiting growth rate of *Oscillatoria aqardhii* in hypereutrophic Lake Wolderwijd, 1978, by

use of physiological indicators. *Limnol. Oceanogr.* **27**: 39–52.

(Manuscript received 3 January 2005,
Revision accepted 28 February 2005)