

팔당호와 경안천에서 박테리아와 원생생물의 생물량과 세포크기의 시·공간적 분포

손 주 연 · 황 순 진* · 공 동 수¹

(건국대학교 환경과학과, ¹한강물환경연구소)

Temporal and Spatial Distribution of Biomass and Cell Size of Bacteria and Protozoa in Lake Paldang and Kyungan Stream. *Son, Ju-Youn, Soon-Jin Hwang*, Dong-Soo Kong¹* (Department of Environmental Science, Konkuk University, Seoul 143-701, Korea; ¹Han River Environment Research Laboratory, National Institute of Environmental Research, Gyeonggi 476-823, Korea)

Seasonal changes of biomass and cell size of bacteria and protozoa, and factors affecting their distribution in Lake Paldang and Kyungan Stream were analyzed from April to December, 2005. Bacterial abundance at Paldang Dam and Kyungan Stream was similar, but it did not much increase during hot summer period. Protozoan carbon biomass was much greater at Kyungan Stream compared to Paldang Dam. HNAN generally accounted for the majority of total protozoan biomass, but ciliates made up the highest proportion in April and November at Paldang Dam and June at both sites. PNAN showed low biomass at both sites, but it was high during spring and fall season. Small-sized HNAN (3~7 μm) numerically predominated the protozoan community at both sites. Average cell size of HNAN was bigger at Kyungan Stream where nutrients concentration was much higher than Paldang Dam. Average cell size of ciliates varied seasonally; it was relatively small during the summer. HNAN biomass significantly correlated with Chl-*a* concentration and ciliates biomass at Paldang Dam, indicating that HNAN increase might link to the ciliates increase. At Kyungan Stream, HNAN biomass showed a significant relationship with PNAN biomass, and Chl-*a* concentration was closely related with both of HNAN and PNAN biomass. Ciliate biomass showed significant relationship with nutrient (TN, TP) and particulate matter (SS) only at Kyungan Stream. At both sites, protozoan biomass was significantly correlated with bacterial biomass, and ciliates were additionally related flagellates. High biomass of microbial components and the close relationships among them suggest that the energy transfer through the microbial loop may important in the plankton food web of Lake Paldang ecosystem.

Key words : bacteria, cell size, Kyungan Stream, Paldang Dam, microbial loop, protozoa

서 론

수중생태계에서 박테리아와 원생생물을 포함하는 미생

물은 유기물 분해과정을 통해 물질순환에 기여하며, 용존성 유기물질을 동화하여 상위 영양단계에 전달하여 이른바 'microbial loop' 내의 중요한 위치를 차지하고 있다

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

(Azam *et al.*, 1983). 이들은 수중의 유기물과 영양염 농도 변화에 민감하게 반응하므로 수환경 변화를 간접적으로 나타내는 지표가 되며 (Rheinheimer, 1985), 영양염의 순환, 유기물의 전환 및 분해, 에너지 흐름에 영향을 준다는 점에서 매우 중요하다 (Chrost, 1990).

낮은 농도의 유기물을 효과적으로 흡수·이용하는 박테리아는 호수와 하천에서 원생생물이나 동물플랑크톤의 주요한 먹이원이다 (Fukami *et al.*, 1991). 수생태계에서 물리적인 영향이 크지 않다면, 박테리아의 생산과 성장률은 용존성 유기물 (DOM)과 영양염에 의해 직접적인 영향을 받으며, 동시에 이들의 현존량은 섭식자에 의해 조절된다 (Kennedy and Walker, 1990). 많은 선행연구에서 박테리아 현존량이 종속영양 편모충류의 직접적인 영향을 받는 것으로 보고되고 있다 (Fenchel, 1982; Sherr *et al.*, 1983; Andersen and Fenchel, 1985). 한편, 원생생물은 주로 박테리아를 포식하며, 작은 크기와 빠른 대사활동으로 인해 생태계의 물질순환과 에너지 흐름을 촉진시키며 미생물 먹이망과 중형 동물플랑크톤을 연결함으로써 플랑크톤 탄소동태학에서 중요한 역할을 하는 것으로 알려져 있다 (Sieburth *et al.*, 1978; Azam *et al.*, 1983; Sheldon *et al.*, 1986; Rassoulzadegan *et al.*, 1988; Carrick and Fahnenstiel, 1989; Sherr and Sherr, 1994).

호수와 정체성 하천에서 박테리아와 원생생물의 분포와 시간적 변화는 유기물과 영양염의 이용성과 생물 상호간의 섭식관계에 의해 결정된다. 즉, 원생생물의 밀도와 생물량은 호수의 영양상태가 높아질수록 증가하며 (Gasol and Vaque, 1993), 그들의 먹이생물인 박테리아와 독립영양성 미세플랑크톤 (Autotrophic picoplankton)의 밀도가 높을수록 증가한다 (McManus and Fuhrman, 1988). 또한 종속영양성 편모충류 (HNAN: Heterotrophic nanoflaellates)는 그들의 포식자인 섬모충류나 동물플랑크톤에 의해 조절되고 (Azam *et al.*, 1983; Ducklow, 1983), 섬모충류 생물량은 요각류나 지각류 등의 동물플랑크톤의 분포에 따라 결정된다 (Berk *et al.*, 1977; Potter *et al.*, 1979). 계절적 변화에 있어 수온이 높은 여름철에 박테리아는 최대 밀도를 보이고, HNAN은 봄철에 (Zhao *et al.*, 2003), 섬모충류는 봄, 가을철에 최대값을 (문 등, 2004) 나타내는 경우가 보고되고 있으나, 이 역시 환경요인과 생물적 요인들간의 복합적인 결과로 나타난다고 볼 수 있다.

팔당호는 한강수계 중간부에 위치하며, 하천과 댐이 연결되는 Hybrid 형태의 인공댐 시스템으로서 유입수량은 적으나 유기물과 영양물질의 농도가 높은 경안천에 의한 영향이 시기에 따라 상당히 크다. 팔당호 생태계에서 년

중 영양염의 동태와 1차 생산, 식물 및 동물플랑크톤에 관한 연구는 상당히 많이 이루어져 왔지만 (김과 김, 1990; 공, 1992; 김, 1998; 김, 등, 2002; 박 등, 2002; 국립환경연구원, 2003; 박과 정, 2003; 김 등, 2004), 박테리아나 편모류, 섬모충류를 포함하는 원생생물에 대한 연구는 극히 제한적이다 (신 등, 2001; 문 등, 2004).

본 연구는 팔당호 생태계에서 미생물 먹이망의 구조적 중요성을 파악하고자, 이를 구성하는 주요인인 박테리아와 원생생물 군집의 계절적 변화와 이에 미치는 영향을 분석하였다.

재료 및 방법

1. 조사지 개요 및 조사시기

팔당호는 2개의 큰 하천 (남한강, 북한강)과 비교적 높은 오염도를 갖는 1개 지류 (경안천)의 합류지점에 댐을 축조하여 형성된 인공호수로서 총 유로 연장이 481.7 km, 유역 면적이 26,018 km²이다. 팔당호의 과거 10년간 년 평균 강수량은 1,562 mm로서 년 강수량의 80% 이상이 하계 (6~9월)에 집중적으로 발생하며, 이들의 60% 이상이 저장되지 못한 채 방류된다 (박 등, 2002). 팔당호는 수심별로 비교적 잘 혼합된 수괴의 특성을 보이고, 용존 산소 포화도는 연중 90% 이상으로 높으며 (김 등, 2002) 조사기간 동안 년 평균 체류시간은 11.4일이었다. 경안천은 길이 26.8 km, 유역면적이 208.37 km²인 한강의 지류로서 북한강 및 남한강과 더불어 팔당호의 주요 유입천으로 팔당호의 수질에 직·간접적으로 영향을 미친다.

본 연구는 팔당댐앞 (37°31'N, 127°16'E)과 경안천 (37°28'N, 127°17'E; 광동교 아래)을 대상으로 하였으며 (Fig. 1), 2005년 4, 5, 6, 8, 10, 11, 12월에 실시하였다 (총 7회).

2. 현장 측정 및 수질 분석

현장에서 측정한 수질항목은 수온과 전기전도도이며 수온은 수온온도계, 전기전도도는 Conductivity meter (Horiba U-10)로 측정하였다. 영양염 및 Chlorophyll-*a* (Chl-*a*) 분석에 필요한 시료는 각 지점의 표층 (수심 0.5 m)에서 채수하여 산 세척한 7 L 폴리에틸렌 용기에 담아 냉장보관 후 실험실로 운반하였다. 부유물질 (suspended solid: SS)은 수질오염공정시험법 (환경부, 1996)에 따라 측정하였다. 용존무기인 (SRP)은 ascorbic acid법으로 측정하였고 총인 (TP)은 persulfate 분해 후에 ascorbic acid법으로 측정하였다. 암모니아성 질소 (NH₃-N)와 아질산성

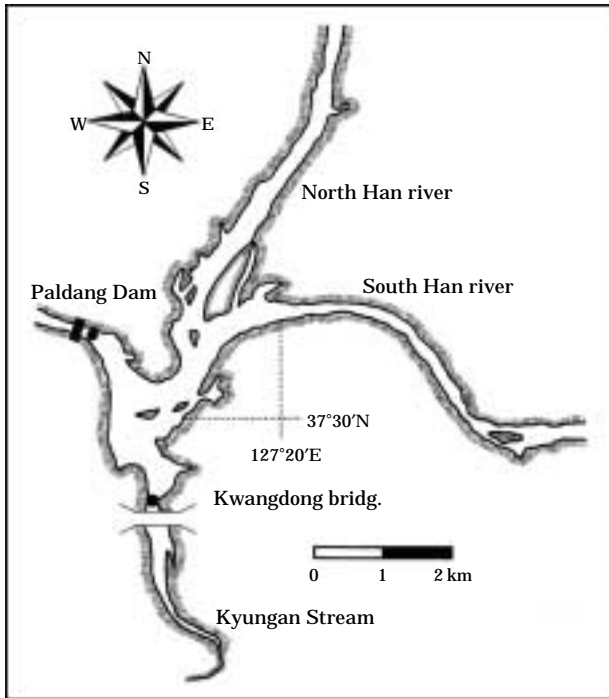


Fig. 1. Map of sampling sites in Lake Paldang and Kyungan Stream.

질소 ($\text{NO}_2\text{-N}$)는 각각 Phenate, Colorimetric을 이용하여 측정하였고, 총질소 (TN)은 과황산칼륨으로 분해한 후 cadmium reduction법으로 측정하였다 (APHA, 1995). Chl-*a*양은 시료를 GF/F 여과지로 여과하여 24시간 냉암소에서 메탄올로 추출한 후 흡광도를 측정하여 계산하였다 (Marker, 1972; Marker *et al.*, 1980).

3. 박테리아와 원생생물의 종조성, 밀도, 생물량 분석

1) 박테리아

5 L Van Dorn 채수기로 표층수를 채수한 후, 멸균된 250 mL 폴리에틸렌 채집병에 시료를 넣고, Glutaraldehyde 용액으로(최종농도 0.5%) 고정하여 실험실로 운반하였다. 시료를 100배 희석하여 잘 흔든 후 일정량 (1~2 mL)을 취해 0.2 μm Black Nuclepore filter로 여과하여 1.75 M의 DAPI (4', 6-diamidino-2-phenylindole)로 5분간 염색한 후 형광현미경 ($\times 1,000$) 하에서 관찰하였다 (Porter and Feig, 1980). 각 샘플은 임의의 field에서 총 세포수 300 개 이상을 계수하여 그에 해당하는 field 수가 전체 field 수에 해당하는 부분으로 환산하여 총 세균수를 계산하였다.

박테리아의 탄소량은 여과된 물의 용량에 포함된 박테리아 밀도와 탄소량 전환계수를 이용하여 계산했다. 박테

리아의 세포대비 탄소량 전환계수는 13.2 fgC cell^{-1} 로 하였다 (Lee and Fuhrman, 1987; Nagata, 1988; Simon and Azam, 1989; Wylie and Currie, 1991의 평균치).

2) 독립영양성 편모류 (PNAN: Phototrophic nanoflagellates), 종속영양성 편모류 (HNAN: Heterotrophic nanoflagellates), 섬모충류 (Ciliates)

PNAN과 HNAN 및 섬모충의 계수를 위하여 박테리아와 동일하게 5 L Van Dorn 채수기로 현장의 표층수를 채수한 후, 멸균된 250 mL 폴리에틸렌 채집병에 시료를 넣고, Glutaraldehyde 용액으로(최종농도 0.5%) 고정하여 실험실로 운반하였다. 시료의 일정량 (5~10 mL)을 취해 1.0 μm Black Nuclepore filter를 이용하여 Primulin 염색 방법 (Caron, 1983)을 통해, 형광현미경 ($\times 1,000$) 하에서 계수하였다.

탄소량 환산을 위해 각 세포의 크기를 측정하여 평균 체적을 구한 후 (Wetzel and Likens, 2000), 체적대비 탄소량 전환계수를 이용하여 계산하였다. 각각의 탄소량 전환계수로는 PNAN는 200 $\text{fgC } \mu\text{m}^{-3}$ (Strathmann, 1967), HNAN은 163 $\text{fgC } \mu\text{m}^{-3}$ (Fenchel, 1982; Laws *et al.*, 1984; Borsheim and Bratbak, 1987의 평균치), 섬모충은 110 $\text{fgC } \mu\text{m}^{-3}$ (Weisse, 1991)를 이용하였다.

4. 통계 분석

각 조사 항목간의 상관관계는 Pearson's correlation analysis를 이용하여 분석하였으며, 유의수준은 $P < 0.05$ 를 기준으로 하였다. 항목별, 월별, 지점간 유의성은 one way ANOVA와 Duncan test를 이용하였고, 생물과 환경 인자들 간의 유사성을 비교하기 위해 요인분석 (Principal component analysis)을 수행하였다 (SPSS 12.0).

결과 및 고찰

1. 이화학적 환경요인의 변화

팔당댐앞과 경안천에서 조사기간 동안 측정된 거의 모든 수질 항목들을 비교할 때 경안천이 팔당댐앞에 비해 매우 높은 값을 나타냈다 ($P=0.014$, $n=14$, ANOVA) (Table 1). SS의 농도는 경안천이 팔당댐앞에 비해 2배 이상 높았으며, 조사기간 동안 팔당댐앞 3.2~9.2 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$, 경안천 5.8~132.5 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 범위를 나타냈다. 가장 높은 농도를 나타낸 6월은 강우에 의한 탁류 유입으로 인하여

Table 1. Distribution of values of environmental factors in Lake Paldang and Kyungan Stream (2005).

Site	Month	Temp. (°C)	EC. ($\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$)	SS ($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$)	Chl- <i>a</i> ($\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$)	NH ₃ -N ($\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$)	NO ₂ -N ($\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$)	TN ($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$)	SRP ($\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$)	TP ($\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$)
Paldang Dam	Apr	15.0	120.0	8.6±0.6	54.9±4.7	19.8±0.0	38.0±0.4	4.2±0.1	3.3±0.0	61.7±12.1
	May	18.5	136.0	4.0±0.0	14.2±0.8	88.7±5.0	27.7±0.2	2.2±0.0	2.1±0.8	34.8±2.9
	Jun	24.0	169.0	6.2±0.2	19.1±0.4	128.9±2.6	27.3±0.2	2.4±0.0	9.0±0.0	53.9±0.8
	Aug	26.3	112.0	3.2±0.0	14.8±0.4	27.4±0.0	18.2±0.0	3.5±0.1	23.4±0.0	63.0±0.8
	Oct	18.8	125.0	9.2±0.8	13.7±2.2	73.3±0.4	13.3±0.0	3.4±0.1	5.1±1.5	40.5±0.0
	Nov	14.7	132.0	8.6±0.6	23.9±1.0	0.1±0.0	11.4±0.2	2.9±0.1	1.9±0.8	23.8±2.5
	Dec	3.0	141.0	8.6±0.6	5.5±0.3	37.9±0.0	19.5±0.2	3.1±0.0	5.8±1.6	25.4±0.8
Kyungan Stream	Apr	15.0	220.0	18.8±0.4	121.2±9.2	376.8±15.6	52.3±1.0	5.8±0.0	9.5±0.0	162.8±6.1
	May	19.8	292.0	14.8±0.0	64.4±0.7	721.2±1.9	167.0±1.7	4.2±0.1	80.0±3.9	210.5±7.4
	Jun	23.2	144.0	132.5±1.5	47.6±2.0	947.3±26.0	88.4±0.4	4.5±0.1	71.8±3.8	320.7±7.9
	Aug	26.5	167.0	5.8±0.6	8.3±0.5	199.4±9.5	62.2±0.7	4.8±0.0	78.9±0.8	126.3±2.5
	Oct	18.9	192.0	11.6±0.4	3.6±0.0	396.9±5.7	71.7±1.1	5.4±0.0	67.5±0.0	135.5±1.7
	Nov	12.9	227.0	13.6±0.0	8.5±0.3	378.2±13.3	136.5±1.1	5.4±0.2	114.9±1.6	208.2±3.3
	Dec	2.4	271.0	13.6±0.0	15.8±1.7	494.6±2.1	45.8±0.3	6.4±0.1	96.2±4.7	155.7±1.6

다른 시기에 비해 10배 이상 높게 나타났다. Chl-*a*는 팔당댐앞에서 5.5~54.9 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$, 평균 20.9 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 였고, 경안천에서는 3.6~121.2 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$, 평균 38.5 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 로 경안천이 2배 정도 높게 나타났다. 경안천에서 4월의 Chl-*a* 농도는 식물플랑크톤 bloom으로 인하여 가장 높은 농도를 나타냈고, 그 후 점차 감소하는 경향을 나타냈다.

총질소(TN)의 농도는 팔당댐앞이 2.2~4.2 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$, 경안천에서 4.2~6.4 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 를 나타냈다. 평균 농도는 경안천이 5.2 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 로 팔당댐앞 3.1 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 보다 높았으며 두 지점 사이의 농도 변화는 큰 차이를 나타냈다 (ANOVA, $p < 0.05$). SRP는 팔당댐앞에서 1.9~23.4 $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$, 평균 7.2 $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ 이었고, 경안천에서 9.5~114.9 $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$, 평균 74.1 $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ 로 경안천이 팔당댐앞에 비해 7배 정도 높았다. 연중 용존무기인(SRP) 농도는 경안천이 팔당댐앞에 비해 높은 농도를 보이나, 봄철(4월) 경안천의 SRP 농도는 팔당댐앞과 비슷한 농도(9.5 $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$)를 나타낸 것은 Chl-*a* 농도의 증가와 더불어 조류에 의한 SRP의 소모에 의한 것으로 판단되었다. 총인(TP)의 농도는 팔당댐앞에서 23.8~63.0 $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$, 평균 43.3 $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ 이었고, 경안천은 126.3~320.7 $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$, 평균 188.5 $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ 로 경안천이 5배 이상 높게 나타났다. 총인의 농도가 가장 높게 나타난 경안천의 6월 총인 농도는 탁류 유입으로 인한 것으로 판단되며, 총인의 농도는 부유물질의 농도가 높았던 경안천에서 SS와 유의한 상관관계를 나타냈다($r=0.892$, $P < 0.01$).

2. 박테리아 밀도와 생물량

조사기간 동안 박테리아 밀도는 팔당댐앞에서는 2.8~

$64.6 \times 10^6 \text{ cell} \cdot \text{mL}^{-1}$, 경안천에서는 6.1~ $43.3 \times 10^6 \text{ cell} \cdot \text{mL}^{-1}$ 로 월 변화는 두 지점에서 비슷한 양상을 보였지만 ($P=0.886$, ANOVA) 6월에는 경안천에서, 11월에는 팔당댐앞에서 높게 나타났다 (Table 2).

자연수계에서 박테리아의 생장은 수온과 밀접한 관련성을 보이고 있어 수온이 높을 때 그 밀도는 크게 증가하고 활성도도 향상된다 (Wetzel, 1983). 본 연구에서는 수온에 의한 뚜렷한 변화는 관찰되지 않았지만, 수온이 높은 8~9월에 총 박테리아수가 감소하였는데, 이는 강우에 의해 유량이 증가되어 하천과 호수의 총 박테리아 분포와 변동에 희석효과가 크게 작용하였기 때문이라고 판단된다.

또한 팔당호의 박테리아 밀도는 4월과 5월을 제외하고는 매우 높게 평가되었는데 이는 팔당호에서의 선행연구(신 등, 2001)와 비교할 때 팔당댐앞은 5~8배, 경안천은 5~38배나 높은 값이었고, 과영양호인 일본의 Furuike Pond와 비슷한 범위였다 (Nakano and Kawabata, 2000). 이는 팔당호로 유입되는 유기물의 증가에 의해 전체적으로 높은 박테리아 밀도를 보인 것으로 판단된다. 신 등 (2001)의 연구에서는 팔당호와 경안천의 박테리아 밀도가 10년 전 결과에 비해 2.1배 증가된 값을 보여 하수처리장 배출수 등의 점오염원이 팔당호에 미치는 영향을 언급한 바 있다.

호수의 영양단계에 따른 개략적인 박테리아의 분포를 보면, 빈영양호에서는 $0.5 \times 10^5 \sim 3.4 \times 10^5 \text{ cells} \cdot \text{mL}^{-1}$ 이며 중영양호에서 $4.5 \times 10^5 \sim 14.0 \times 10^5 \text{ cells} \cdot \text{mL}^{-1}$, 부영양호에서는 $2.2 \times 10^6 \sim 1.2 \times 10^7 \text{ cells} \cdot \text{mL}^{-1}$ 이다 (Rheinheimer, 1985). 이러한 기준으로 볼 때 팔당호와

Table 2. Abundance (cell · mL⁻¹) and biomass (µgC · L⁻¹) of bacteria and protozoa in Lake Paldang and Kyngan Stream (2005).

Month	Abundance					Biomass				
	Bac. (×10 ⁶)	PNAN	HNAN	Ciliate	Total	Bac. (×10 ⁶)	PNAN	HNAN	Ciliate	Total
Paldang Dam										
Apr.	2.8±0.7	0±0	6,330±688	156±9	6,486±697	37.3±0.1	0±0.0	55±6.6	18±3.3	73±9.9
May	6.5±0.3	0±0	502±120	6±0	509±120	86.1±13.8	0±0.0	12±4.1	1±0.0	12±4.1
Jun.	17.2±0.2	0±0	1,168±13	35±4	1,203±8	227.1±11.6	0±0.0	26±0.8	4±0.1	30±0.9
Aug.	24.8±1.0	102±8	535±212	40±6	677±227	326.7±12.7	2±0.4	9±3.1	3±1.4	14±4.9
Oct.	26.2±3.0	58±81	1,681±590	104±33	1,843±705	345.9±39.8	3±3.7	30±15.8	13±1.8	46±21.3
Nov.	64.6±7.5	277±346	2,121±1,027	89±62	2,487±1,436	853.3±99.0	8±8.7	23±7.4	13±4.9	44±21.1
Dec.	22.9±0.3	0±0	2,008±10	46±3	2,053±14	302.2±4.0	0±0.0	28±0.2	6±0.8	35±0.9
Kyngan Stream										
Apr.	6.1±0.4	1,778±381	4,186±219	33±14	5,997±175	81.0±0.8	23±5.0	14±12.2	3±1.2	169±6.0
May	7.9±0.8	0±0	505±125	64±8	569±133	104.7±19.4	0±0.0	21±1.2	6±0.4	27±0.8
Jun.	43.3±2.5	0±0	2,335±135	320±90	2,655±45	570.9±56.1	0±0.0	64±14.6	43±1.8	107±12.9
Aug.	16.0±2.9	67±32	1,356±108	59±10	1,482±130	211.4±38.7	1±0.4	22±4.9	2±0.6	26±4.7
Oct.	38.3±1.6	30±18	1,522±180	72±78	1,624±277	506.0±20.9	1±0.8	33±20.7	8±8.6	41±30.0
Nov.	32.4±0.5	101±7	2,995±496	70±18	3,167±507	427.9±6.0	3±0.0	52±13.7	15±2.8	70±16.5
Dec.	28.2±0.5	0±0	1,983±18	57±4	2,040±22	372.2±6.0	0±0.0	52±1.3	7±0.5	59±1.8

경안천은 부영양화 상태의 수계로 판단되며, 실제로는 팔당호의 부영양정도에 경안천의 영향이 크게 작용했을 것으로 추정된다(신 등, 2001).

3. 원생생물 밀도와 생물량

조사기간 동안 원생생물의 밀도는 팔당댐앞에서 509~6,486 cells · mL⁻¹로 분포하였고, 경안천에서는 569~5,997 cells · mL⁻¹로 분포하였으며, 각각 평균 2,180 cells · mL⁻¹, 2,505 cells · mL⁻¹로 경안천에서 높은 밀도를 보였다. 원생생물의 총 생물량은 팔당댐앞에서 12~73 µgC · L⁻¹로 분포하였고, 경안천에서는 26~169 µgC · L⁻¹로 분포하였으며, 각각 평균 36 µgC · L⁻¹, 71 µgC · L⁻¹로 경안천에서 높은 생물량을 보였다(Table 2, Fig. 2). 또한 두 지점 모두 5월에 동물플랑크톤의 증가로 인한 청수기의 영향으로 원생생물이 급격히 감소함으로써 4월과 5월에 년 중 최대, 최소값을 보여 짧은 시간동안 급격한 변화를 보였다. 8월 이후 점차 증가하여 월별 차이를 나타냈으며 ($P < 0.001$, $n=14$, ANOVA), 경안천에서 생물량이 높게 나타나는 지점별 차이를 나타냈다 ($P=0.045$, $n=14$, ANOVA). 이는 HNAN의 결과와 같은 경향으로써 전체 원생생물 군집 중 HNAN이 50% 이상을 차지하기 때문인 것으로 판단된다. 반면, 박테리아와 PNAN 및 Ciliate의 밀도와 생물량은 지점별, 월별로 큰

차이를 보이지 않았다(Table 2).

원생생물의 총 생물량 중 HNAN이 팔당댐앞에서 53~95%, 경안천에서 59~87%로 큰 비중을 차지했다(Fig. 2). 그러나 섬모충류의 분포가 높았던 팔당댐앞에서 4월, 10~11월과 경안천에서 6월에는 10 µm 이상의 섬모충류가 전체의 25~41%를 차지하였다. 수생태계에서 HNAN은 원생생물 생물량의 50% 이상을 차지하나 때때로 섬모충류가 HNAN의 생물량에 비해 높은 것으로 보고되기도 한다(Auer, 2004). 섬모충류는 PNAN이나 HNAN에 비해 양적으로 적게 나타나지만 세포의 크기가 크기 때문에 생물량은 유사하거나 더 많게 나타나기도 한다. 따라서 섬모충류의 높은 생물량은 먹이망내 에너지 흐름에 중요한 역할을 할 수 있음을 시사하였다(Auer, 2004).

전체 원생생물 군집중에서 우점그룹은 두 지점 모두 주로 10 µm 이하의 개체(HNAN)들로 구성되었으며, 총 원생생물 탄소량의 평균 60% 이상을 차지하였다. 각 개체당 평균 크기는 팔당댐앞에서 4.5~6.3 µm, 경안천에서 5.4~7.7 µm로 경안천에서 개체의 평균 크기가 약간 큰 것으로 분석되었다(Fig. 3). 팔당호에 비해 영양상태가 높은 경안천에서 원생생물의 생물량이 높고, 세포 크기가 크게 나타난 것은 호수의 영양상태가 원생생물의 개체수 뿐 아니라 각 개체의 크기 증식에도 영향을 미치는 것으로 판단된다(Kuuppo, 1994).

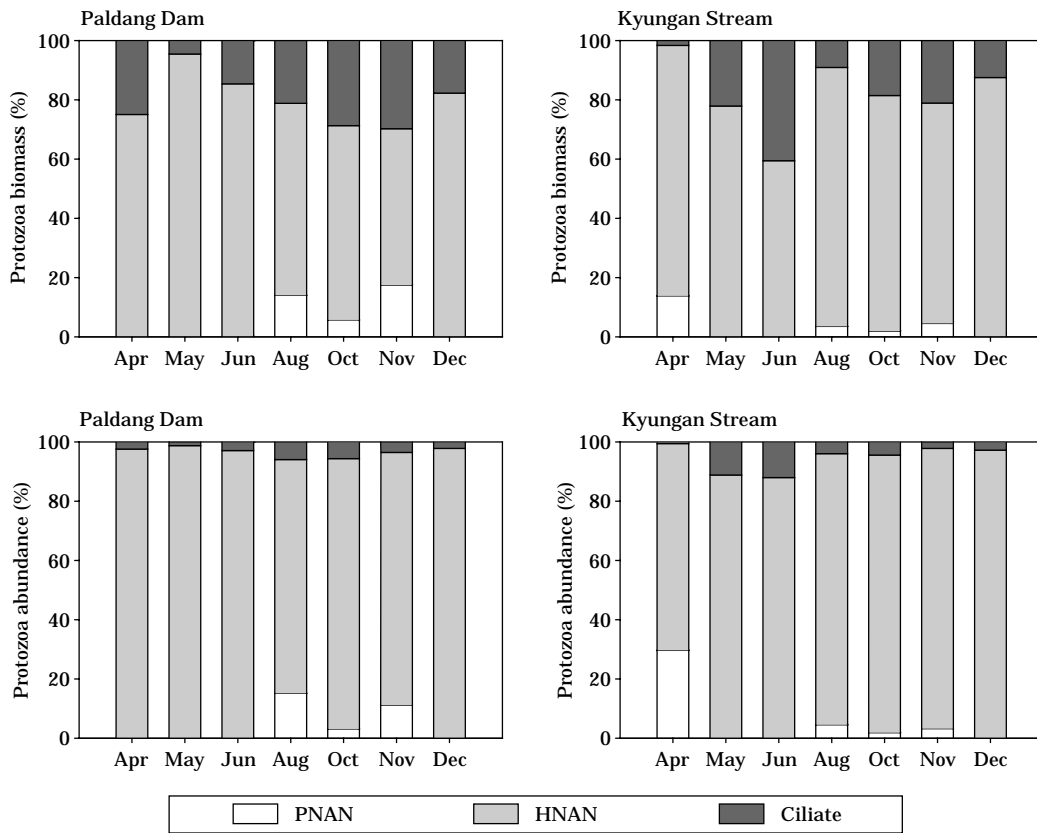


Fig. 2. Temporal change of abundance and biomass of protozoa in Lake Paldang and Kyungan Stream.

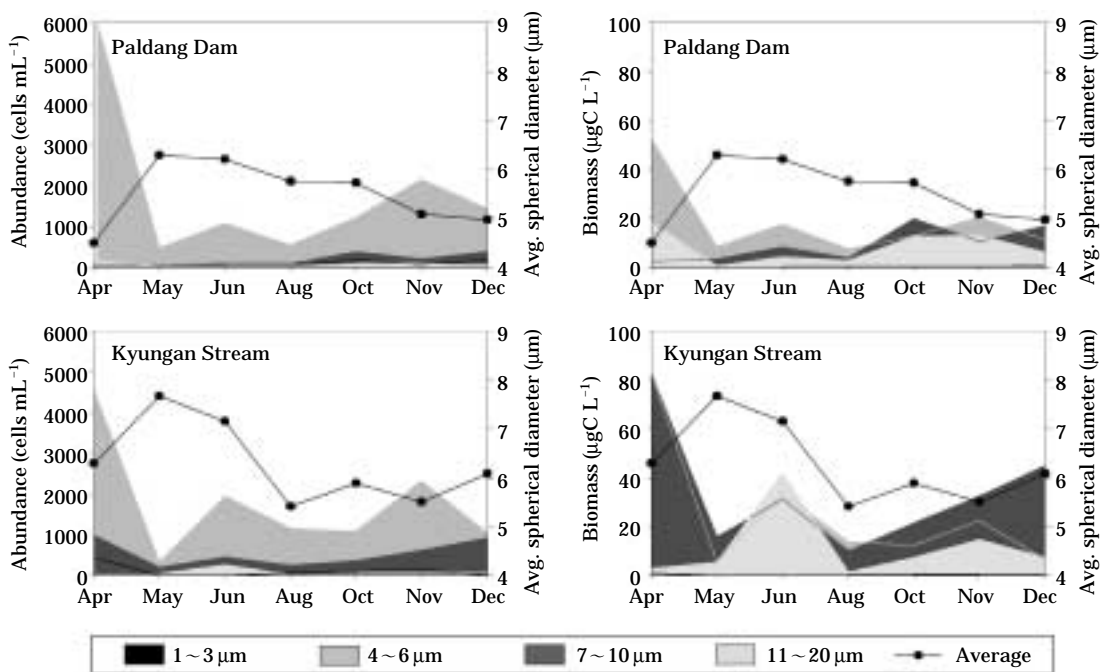


Fig. 3. Temporal distribution of the spherical diameter of protozoa in Lake Paldang and Kyungan Stream.

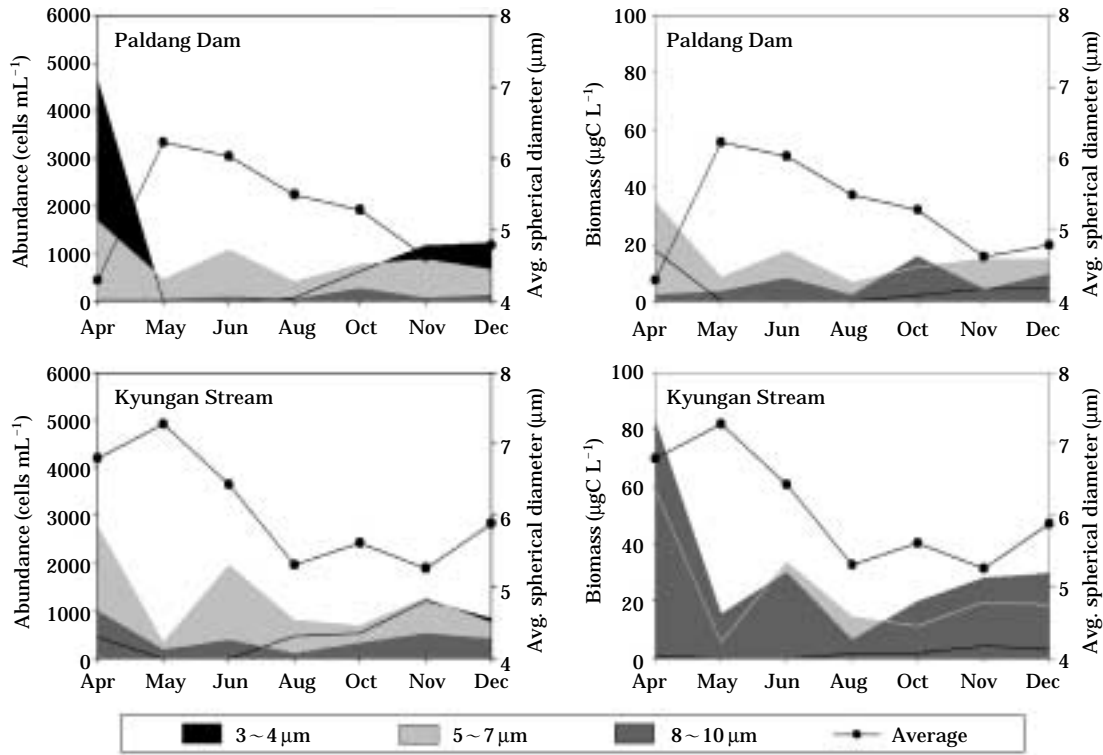


Fig. 4. Temporal distribution of the spherical diameter of HNAN in Lake Paldang and Kyungan Stream.

1) PNAN

독립영양성 편모류 (PNAN)의 현존량과 생물량은 각각 팔당댐앞에서는 0~277 cells · mL⁻¹, 0~8 μgC · L⁻¹, 경안천에서는 0~1,778 cells · mL⁻¹, 0~23 μgC · L⁻¹로 조사되었다. 팔당댐앞은 James Bay (3~246 cells · mL⁻¹; Tadonleke *et al.*, 2005)에서의 결과와 비슷한 범위를 보였고, 경안천은 Sandusky Bay (20~1,330 cells · mL⁻¹; Hwang and Heath, 1997)에서의 결과와 비슷한 범위를 보였다. 계절별 PNAN의 분포는 봄과 가을에 높은 밀도와 생물량을 나타냈고, 특히 팔당댐앞에서는 11월, 경안천에서는 4월에 높은 현존량을 나타냈다 (Table 2).

2) HNAN

중속영양 편모류 (HNAN)의 현존량과 생물량은 각각 팔당댐앞에서 502~6,330 cells · mL⁻¹와 9~55 μgC · L⁻¹, 경안천에서는 505~4,186 cells · mL⁻¹와 21~143 μgC · L⁻¹로 나타났다 (Table 2). 선행연구 조사에 의하면 표영생태계에서 HNAN는 1~115,000 cells · mL⁻¹로 수체에 따라 다양한 밀도로 분포한다 (Laybourn-Parry *et al.*, 1994; Christaki *et al.*, 2001; Callieri *et al.*, 2002; Zhao *et al.*, 2003). 팔당댐앞과 경안천에서 HNAN의 현존량은 다

른 지역에서 조사된 범위 안에 포함되어 있고, 특히 Chrzanowski and Simek (1993)의 연구나 (Lake Arlington; 300~5,500 cells · mL⁻¹) Nakano *et al.* (1998)의 연구 (Lake Biwa; 400~7,370 cells · mL⁻¹)에서의 중부영양호 또는 중영양호에서와 비슷한 값을 보였다. HNAN은 대체로 봄철 (3~4월)에 최대 밀도를 보이고 (Nakano *et al.*, 1998; Zhao *et al.*, 2003), 부영양 저수지에서 여름에 식물플랑크톤이 최대일 때 급성장 한다 (Simek *et al.*, 1997b). 본 연구에서 월별 HNAN의 분포는 4월에 가장 높은 밀도와 생물량을 나타냈고, 5월과 8월에 비교적 낮은 분포를 보였다. 조사지점간 HNAN의 밀도의 차이는 크지 않았으나 (P=0.864, ANOVA) 경안천에서 보다 높은 생물량을 나타냈다 (P<0.05, ANOVA).

본 연구에서 조사된 HNAN의 대부분은 (>65%) Rasoulzadegan and Sheldon (1986), Carrick and Fahnenstiel (1989), Sherr and Sherr (1991) 그리고 Weisse (1991)의 연구결과에서처럼 크기가 매우 작았고 (3~7 μm), 전체 HNAN의 생물량 중 8 μm 이상의 편모류는 팔당댐앞에서 4~53%, 경안천에서는 28~73%를 차지하였다 (Fig. 4).

각 개체당 평균 크기는 팔당댐앞에서 4.3~6.2 μm, 경

안천에서 5.3~7.3 μm로 경안천의 세포의 크기가 대체로 큰 것으로 분석되었다 (Fig. 4). 이는 중영양호에서의 2.6~4.6 μm보다 (Nagata, 1988) 크고, 과영양호인 일본의 Furuike pond에서의 2.5~6.3 μm (Nakano and Kawabata, 2000), 부영양호에서의 3.3~6.9 μm (Simek *et al.*, 1997a) 와 비슷하거나 높은 범위를 보였다.

HNAN의 개체당 평균 크기는 팔당호에서는 NH₃-N과 높은 상관성을 보였다 ($r=0.817$, $P<0.05$), 섬모충류의 밀도 ($r=-0.804$, $P<0.05$), 생물량 ($r=-0.823$, $P<0.05$)과는 음의 상관성을 나타냈다. 경안천에서는 Chl-*a*와 유의한 관계를 나타냈다 ($r=0.811$, $P<0.05$). 또한 봄철 (4~5월)에는 박테리아와 높은 상관성을 나타냈고 ($r=0.965$, $P<0.05$), 그 이후에는 NH₃-N ($r=0.747$, $P<0.05$), TP ($r=0.666$, $P<0.05$) 그리고 PNAN의 밀도 ($r=-0.640$, $P<0.05$)와 생물량 ($r=-0.643$, $P<0.05$)과 유의한 관계를 나타내어 계절별 차이를 보였다. Weisse (1991)은 Constance호에서 HNAN의 사이즈 분포가 봄철 이후에는 top-down control로써 조절되고, 봄 이전 또는 봄 동안에는 먹이 이용도로써 조절된다고 하였다. 본 연구에서 봄철에 HNAN의 개체당 평균 크기가 박테리아의 밀도 및 생물량과 유의한 상관성을 보임으로써 그들의 먹이 생물인 박테리아의 영향이 있음을 시사한다 (Weisse, 1991).

3) Ciliate

섬모충류의 현존량과 생물량은 각각 팔당댐앞에서 6~156 cells · mL⁻¹와 1~18 μgC · L⁻¹, 경안천에서 33~320 cells · mL⁻¹와 2~43 μgC · L⁻¹로 나타났으며 (Table 2), 이는 Hwang and Heath (1997)의 연구 (Sandusky Bay, 11~10² cells · mL⁻¹)나 Biyu (2000)의 연구 (Lake Houhu, 35 cells · mL⁻¹) 등 중영양호에서의 결과와 비슷한 범위를 보였으나 Logy Bay (Putland, 2000)의 연구결과보다는 매우 높은 값이었다. 특히 경안천에서 이루어진 문 등 (2004)의 결과보다는 약 30~60 배 정도 높은 값을 보였다. 이는 분석방법의 차이에 의한 것으로 추정되며, 본 연구에서 염색법에 의한 약간의 과대평가의 가능성도 배제하기는 어렵다. 일반적으로 섬모충은 늦봄에서 가을에 걸쳐 높게 나타나는 반면, 겨울에서 늦봄까지 낮은 밀도를 나타내며 (Muller *et al.* 1991), 대부분의 온대역 호소에서는 늦은 봄과 이른 여름에 밀도의 큰 증가를 일으킨다 (Laybourn-Parry, 1990). 본 연구에서 섬모충류는 팔당댐앞에서는 4월, 경안천에서는 6월에 높은 분포를 보였고, 이는 팔당호에서 이루어진 문 등 (2004)의 연구와도 같은 결과였다. 선행연구에 의하면

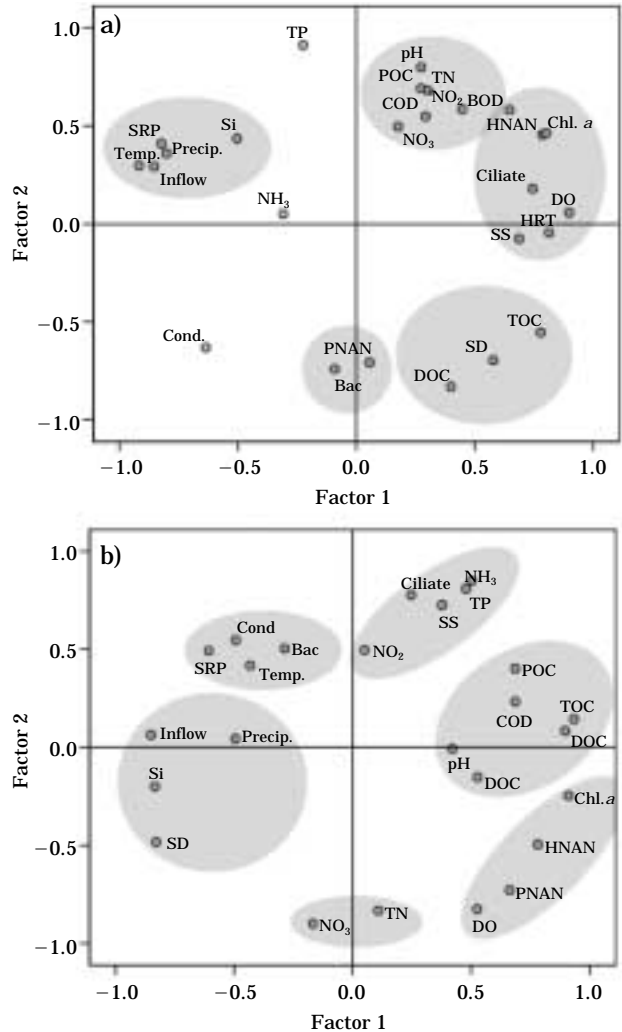


Fig. 5. PCA (principal component analysis) of bacteria, protozoa and environmental factor in (a) Lake Paldang and (b) Kyungan Stream.

봄철과 겨울철에는 세포 크기가 크고 하계에는 세포 크기가 작은 섬모충이 우점한다 (문 등, 2004; Beaver and Crisman, 1982; Pace, 1982). 본 연구에서도 섬모충류의 개체당 평균 크기는 팔당댐앞에서 10.1~13.1 μm, 경안천에서 8.3~15.0 μm의 범위로 나타났으며 두 지점 모두 여름철 (8월)에 작은 값을 나타냈다.

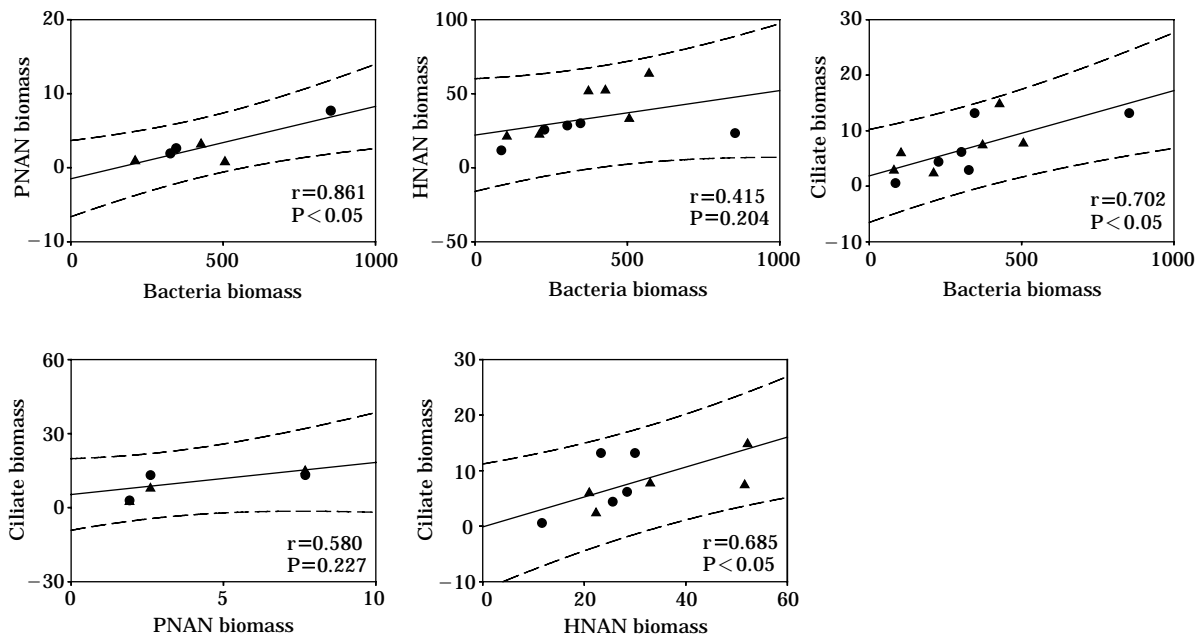
4. 박테리아와 원생생물의 분포에 영향을 미치는 요인들

상관분석의 결과에 의하면 팔당댐앞에서 박테리아 생물량은 NO₂-N의 농도가 높아질수록 증가하였고 ($r=0.813$, $P<0.05$), 이는 PNAN의 생물량의 증가 ($r=0.943$,

Table 3. Correlation coefficient between environmental factors and plankton biomass in Paldang Dam and Kyungan Stream (n=7).

Site	Biomass	Temp.	EC	SS	Chl- <i>a</i>	NH ₃ -N	NO ₂ -N	TN	SRP	TP	Bac.	PNAN	HNAN	Ciliate
Paldang Dam	Bac.	-0.106	0.363	0.297	-0.243	-0.464	0.813*	-0.118	-0.053	-0.540				
	PNAN	0.020	0.145	0.281	-0.026	-0.536	-0.716	-0.010	-0.121	-0.427	0.943**			
	HNAN	-0.382	-0.720	0.732	0.765*	-0.213	0.508	0.642	-0.459	0.208	-0.259	-0.174		
	Ciliate	-0.274	-0.672	0.806*	0.706	-0.505	0.070	0.700	-0.425	0.049	0.200	0.351	0.836*	
Kyungan Stream	Bac.	-0.049	0.204	0.534	-0.610	0.320	-0.105	0.064	0.455	0.409				
	PNAN	-0.119	-0.834*	-0.151	0.802*	-0.283	-0.317	0.363	-0.817*	-0.185	-0.531			
	HNAN	-0.257	-0.826*	0.150	0.774*	-0.033	-0.402	0.444	-0.741	0.082	-0.256	0.921**		
	Ciliate	0.222	-0.044	0.958**	-0.045	0.775*	0.129	-0.359	0.169	0.915**	0.694	-0.295	0.024	

*P<0.05, **P<0.01

**Fig. 6.** Relationship between bacteria, PNAN, HNAN and Ciliates in Paldang Dam (●) and Kyungan Stream (▲).

P<0.01)와도 상관성이 높았다. HNAN의 생물량은 Chl-*a*와 상관성이 있었고($r=0.765$, $P<0.05$), HNAN의 증가는 SS농도($r=0.806$, $P<0.05$)와 함께 섬모충류의 높은 생물량($r=0.836$, $P<0.05$)으로 이어졌다 (Table 3, Figs. 5, 6).

경안천에서 박테리아의 생물량은 수질항목들이나 다른 생물들과 상관성이 나타나지 않았다. 대체로 PNAN은 Chl-*a*가 증가함에 따라 높은 밀도를 보인다 (Kuuppo, 1994). 본 연구에서도 PNAN와 Chl-*a*과의 관계가 경안천에서 높은 상관성을 보였다($r=0.825$, $P<0.05$). HNAN의 생물량 또한 Chl-*a*와 상관성이 있었고($r=0.774$, $P<0.05$), PNAN의 생물량이 증가할수록 HNAN의 생물

량도 증가하였다($r=0.921$, $P<0.01$). 섬모충류의 생물량은 다른 생물들과의 상관성은 나타나지 않았지만 SS($r=0.958$, $P<0.01$), NH₃-N($r=0.775$, $P<0.05$), TP($r=0.915$, $P<0.01$) 등의 영양염 및 입자성 물질들과 높은 상관성을 나타냈다 (Table 3, Figs. 5, 6).

두 지점 모두에서 원생생물의 분포는 박테리아가 증가함에 따라 증가하는 경향을 나타내어 (Fig. 6) 기존의 연구결과와 유사하게 나타났다 (McManus and Fuhrman, 1988; Sanders *et al.*, 1992; Auer, 2004). 또한 섬모충류는 박테리아 뿐 아니라 PNAN이나 HNAN의 생물량과도 높은 관계가 있는 것으로 나타나, microbial loop 내에서 이들의 활발한 기능(섭식관계)을 시사하였다 (Sherr and

Sherr, 1994; Hwang and Heath, 1997).

적 요

본 연구는 2005년 4월부터 12월까지 팔당댐과 경안천에서 박테리아와 원생생물 생물량과 개체크기의 계절적 변화와 이에 영향을 미치는 요인들에 대하여 분석하였다. 조사기간 동안 박테리아의 밀도는 팔당댐과 경안천에서 각각 $2.8 \sim 64.6 \times 10^6$, $6.1 \sim 43.3 \times 10^6$ cells \cdot mL⁻¹로서 두 지점에서 비슷한 분포를 보였고, 수온이 높은 여름 동안에도 증가하지 않았다. 원생생물의 총생물량은 팔당호 ($12 \sim 73 \mu\text{gC} \cdot \text{L}^{-1}$)에 비해 경안천 ($26 \sim 169 \mu\text{gC} \cdot \text{L}^{-1}$)에서 훨씬 높았으며, 평균 세포크기도 경안천에서 크게 나타났다. 원생생물의 총생물량 중에서 HNAN이 전반적으로 가장 큰 비중을 차지하였으나, 팔당댐에서 4, 10, 11월에 경안천에서 6월에는 섬모충류의 비중이 가장 컸다. PNAN은 상대적으로 매우 낮은 생물량을 보였으나 봄과 가을 동안에는 높게 나타났다. HNAN은 두 지점에서 모두 3~7 μm 크기의 작은 개체들이 우점하였다. HNAN 평균 세포의 크기는 영양염의 농도가 훨씬 높았던 경안천에서 더 크게 나타났다. 섬모충의 세포당 평균 크기는 여름 동안에 작았다. 팔당댐에서 HNAN 생물량은 Chl-*a* 농도와 상관성이 있었으며, 또한 섬모충류의 생물량과 관련이 높게 나타나 HNAN의 증가가 섬모충류의 높은 생물량으로 연결된 것으로 판단되었다. 경안천에서 PNAN과 HNAN은 Chl-*a* 농도와 높은 상관성을 보였고, PNAN의 생물량이 증가할수록 HNAN의 생물량도 증가하였다. 섬모충류의 생물량은 다른 생물보다는 영양염 (TN, TP)과 입자성 물질 (SS)과 높은 상관성을 보였다. 또한 두 지점 모두에서 원생생물의 생물량은 박테리아 생물량과 밀접한 관계를 보였고, 섬모충류는 박테리아 뿐만 아니라 편모류의 생물량과도 밀접한 관계가 있는 것으로 나타났다. 팔당호 생태계에서 본 연구의 결과가 보여준 microbial loop 구성요인들의 높은 생물량과 이들 간의 밀접한 상관관계는 팔당호 생태계 플랑크톤 먹이망 내에서 microbial loop를 통한 먹이망 기능이 중요함을 시사한다.

사 사

본 연구는 2005년 “한강수계 환경기초조사사업”을 통해 지원된 연구비에 의해 수행되었음.

인 용 문 헌

- 공동수. 1992. 팔당호의 육수생태학적 연구. 고려대학교 박사 학위 논문.
- 국립환경연구원. 2003. 팔당호의 조류발생 메카니즘 규명연구 (II). NIER No. 2003-87-700.
- 김동섭, 김범철. 1990. 팔당호의 일차생산. 육수지 **23**(3): 177-179.
- 김백호, 최지영, 황순진, 한명수. 2004. 몇가지 영양염 결핍이 팔당댐의 식물플랑크톤군집에 미치는 영향. 육수지 **37**(1): 47-56.
- 김용재. 1998. 팔당댐호의 식물플랑크톤 군집의 생태적 특성. 육수지 **31**(3): 225-234.
- 김종민, 박준대, 노혜란, 한명수. 2002. 소양호와 팔당호 수질의 수직 및 계절적 변화. 육수지 **35**(1): 10-20.
- 문은영, 김영옥, 김백호, 공동수, 한명수. 2004. 팔당호 섬모충 플랑크톤의 분류 및 생태학적 연구. 육수지 **37**(2): 149-179.
- 박혜경, 정원화, 서정미, 김상훈, 이인선. 2002. 수질관리 (3) : 팔당호의 조류발생 특성. 2002년도 공동연구 학술발표회 논문집 p. 173-178.
- 박혜경, 정원화. 2003. 팔당호의 장기간 식물플랑크톤 발생 추이. 한국물환경학회지 **19**(6): 673-684.
- 신재기, 박경미, 황순진, 조경제. 2001. 경안천과 팔당호에서 총세균수의 분포 및 동태. 육수지 **34**(2): 119-125.
- 신재기, 조주래, 황순진, 조경제. 2000. 경안천~팔당호의 부영양화와 수질오염 특성. 육수지 **33**(4): 387-394.
- 최승익, 변명섭, 안태석. 1997. 소양호에서 총세균수의 분포. 육수지 **30**: 377-383.
- 환경부. 1996. 수질오염공정시험방법.
- Andersen, P. and H.M. Sorensen. 1986. Population dynamics and trophic coupling in pelagic microorganisms in eutrophic coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **33**: 99-109.
- Andersen, P. and T. Fenchel. 1985. Bacterivory by microheterotrophic flagellates in seawater samples. *Limnol. Oceanogr.* **30**: 198-202.
- APHA-AWWA-WEF. 1995. Standard methods for the examination of water and wastewater. 19th ed., APHA-AWWA-WEF. Washington D.C. USA.
- Auer, B., U. Elzer and H. Arndt. 2004. Comparison of pelagic food webs in lakes along a trophic gradient and with seasonal aspects: influence of resource and predation. *J. Plankton Res.* **26**(6): 697-709.
- Azam, F., T. Fenchel, J.G. Field, L.A. Meyer-riell and F. Thingstad. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ecol.* **10**: 257-263.
- Beaver, J.R. and T.L. Crisman. 1982. The trophic response

- of ciliated protozoans in freshwater lakes. *Limnol. Oceanogr.* **27**: 246-253.
- Berk, S.G., D.C. Brownlee, D.R. Heinle, H.J. Kling and R.R. Colwell. 1977. Ciliates as a food source for marine planktonic copepods. *Microb. Ecol.* **4**: 27-40.
- Biyu, S. 2000. A comparative study on planktonic ciliates in two shallow mesotrophic lakes (China): species composition, distribution and quantitative importance. *Hydrobiol.* **427**: 143-153.
- Borsheim, K.Y. and G. Bratbak. 1987. Cell volume to carbon conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp. enriched from seawater. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **36**: 171-175.
- Callieri, C., S.M. Karjalainen and S. Passoni. 2002. Grazing by ciliates and heterotrophic nanoflagellates on picocyanobacteria in Lago Maggiore, Italy. *J. Plankton Res.* **24**(8): 785-796.
- Caron, D.A. 1983. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescent microscopy, and comparison with other procedures. *Appl. Environ. Microbiol.* **46**: 491-498.
- Carrick, H.J. and Fahnenstiel, G.I. 1989. Biomass, size structure and composition of phototrophic and heterotrophic nanoflagellate communities in Lakes Huron and Michigan. *Can J. Fish. Aquat. Sci.* **46**: 1922-1928.
- Christaki, U., A. Giannakourou, F. Van Wambeke and G. Gregori. 2001. Nanoflagellate predation on auto- and heterotrophic picoplankton in the oligotrophic Mediterranean Sea. *J. Plankton Res.* **23**: 1297-1310.
- Chrost, R.J. 1990. Microbial extracellular enzymes in aquatic environments. p. 47-78. *In: R.J. Chrost (ed.). Aquatic Microbial Ecology.* Springer Verlag, New York.
- Chrzanowski, T.H. and K. Simek. 1993. Bacterial growth and losses due to bacterivory in a mesotrophic lake. *J. Plankton Res.* **15**: 771-785.
- Ducklow, H. 1983. Production and fate of bacteria in the oceans. *Bioscience* **33**: 494-501.
- Fenchel, T. 1982. Ecology of heterotrophic microflagellates. IV. Quantitative occurrence and importance as bacterial consumers. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **9**: 35-42.
- Fukami K., B. Meier and J. Overbeck. 1991. Vertical and temporal changes in bacterial production and its consumption by heterotrophic nanoflagellates in a north German eutrophic lake. *Arch Hydrobiol.* **122**: 129-145.
- Gasol, J.M. and D. Vaquer. 1993. Lack of coupling between heterotrophic nanoflagellates and bacteria: a general phenomenon across aquatic systems. *Limnol. Oceanogr.* **38**: 657-665.
- Hwang, S.J. and R.T. Heath. 1997. Bacterial productivity and protistan bacterivory in coastal and offshore communities of Lake Erie. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **54**: 788-799.
- Kennedy, R.H. and W.W. Walker. 1990. Reservoir nutrient dynamics. *In: Thornton, K.W., B.L. Kimmel and F.E. Payne, (eds.) Reservoir limnology: ecological perspectives.* John Wiley & Sons, Inc. New York, NY. pp. 109-131.
- Kuoppo, P. 1994. Annual in the abundance and size of heterotrophic nanoflagellates on the SW coast of Finland, the Baltic Sea. *J. Plankton Res.* **16**(11): 1525-1542.
- Laws, E.A., D.G. Redalje, L.W. Haas, P.K. Beinfang and R.W. Eppley. 1984. High phytoplankton growth and production rates in oligotrophic Hawaiian coastal waters. *Limnol. Oceanogr.* **29**: 1161-1169.
- Laybourn-Parry, J., J. Olver, A. Rogerson and P.L. Duverge. 1990. The temporal and spatial patterns of protozooplankton abundance in a eutrophic temperate lake. *Hydrobiol.* **203**: 99-110.
- Laybourn-Parry, J.L., M. Walton, J. Young, R.I. Jones and A. Shine. 1994. Proto-zooplankton in a large oligotrophic lake-Loch Ness, Scotland. *J. Plankton Res.* **16**: 1655-1670.
- Lee, J.J. and J.A. Fuhrman. 1987. Relationships between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton. *Appl. Environ. Microbiol.* **53**: 1298-1303.
- Maker, A.F.H., E.A. Nusch, I. Rai and B. Riemann. 1980. The measurement of photosynthetic pigments in freshwaters and standardization of methods: Conclusions and recommendations. *Arch. Hydrobiol. Beih.* **14**: 91-106.
- Marker, A.F.H. 1972. The use of acetone and methanol in the estimation of chlorophyll in the presence of phaeophytin. *Freshwat. Biol.* **2**: 361-385.
- McManus, G.B. and J.A. Fuhrmann. 1988. Control of marine bacterioplankton populations: measurement and significance of grazing. *Hydrobiol.* **159**: 51-62.
- Muller, H., A. Schone, R.M. Pinto-Coelho, A. Schweizer and T. Weisse. 1991. Seasonal succession of ciliates in Lake Constance. *Microb. Ecol.* **21**: 119-138.
- Nagata, T. 1988. The microflagellate-picoplankton food linkage in the water column of Lake Biwa. *Limnol. Oceanogr.* **33**: 504-517.
- Nakano, S.I. and Zen' ichiro Kawabata. 2000. Changes in cell volume of bacteria and heterotrophic nanoflagellates in a hypereutrophic pond. *Hydrobiol.* **428**: 197-203.

- Nakano, S.I., N. Manage, P.M. and Kawabata, Z. 1998. Trophic roles of heterotrophic nanoflagellates and ciliates among planktonic organisms in a hypereutrophic pond. *Aquat. Microb. Ecol.* **16**: 153-161.
- Pace, M.L. 1982. Planktonic ciliates: their distribution, abundance and relationship to microbial resources in a monomictic lake. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* **39**: 1106-1116.
- Porter, K.G., M.C. Pace and J.F. Battey. 1979. Ciliate protozoans as links in freshwater planktonic food chains. *J. Protozool.* **27**: 114-125.
- Poter, K.G. and Y.S. Feig. 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.* **25**: 943-948.
- Putland, J.N. 2000. Microzooplankton herbivory and bacterivory in Newfoundland coastal waters during spring, summer and winter. 2000. *J. Plankton Res.* **22**(2): 253-277.
- Rassoulzadegan, F., M. Laval-Peuto and R.W. Sheldon. 1988. Partitioning of the food ratio of marine ciliates between picoplankton and nanoplankton. *Hydrobiol.* **159**: 75-88.
- Rheinheimer, G. 1985. Aquatic microbiology. 3rd ed., p. 69-93. John Wiley and Sons. Chichester.
- Riemann, B. and M. Søndergaard. 1986. Carbon dynamics in eutrophic temperate lakes (eds), Elsevier Science Publishers B.V., Netherland.
- Sanders, R.W., D.A. Caron and U.G. Berninger. 1992. Relationships between bacteria and heterotrophic nanoplankton in marine and fresh waters; an inter-ecosystem comparison. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **86**: 1-14.
- Sheldon, R.W., P. Nival and F. Rassoulzadegan. 1986. An experimental investigation of a flagellate-ciliate-copepod food chain with some observation relevant to the linear biomass hypothesis. *Limnol. Oceanogr.* **31**: 184-188.
- Sherr, B.F. and Sherr, E.B. 1991. Proportional distribution of total numbers, biovolume and bacterivory among size classes of 2-20 μm nonpigmented marine flagellates. *Mar. Microb. Food Webs* **5**: 227-237.
- Sherr, B.F., E.B. Sherr and T. Berman. 1983. Grazing growth and ammonium excretion rates of a heterotrophic microflagellate fed with four species of bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* **45**: 1196-1201.
- Sherr, E.B. and B.F. Sherr. 1994. Bacterivory and herbivory: key roles of phagotrophic protists in pelagic food webs. *Microb. Ecol.* **28**: 223-235.
- 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.
- Simek, K., P. Hartman, J. Nedoma, J. Pernthaler, D. Springmann, J. Vrba and R. Psenner. 1997a. Community structure, picoplankton grazing and zooplankton control of heterotrophic nanoflagellates in a eutrophic reservoir during the summer phytoplankton maximum. *Aquat. Microb. Ecol.* **12**: 49-63.
- Simek, K., J. Vrba, J. Pernthaler, T. Posch, P. Hartman, J. Nedoma and R. Psenner. 1997b. Morphological and compositional shifts in an experimental bacterial community influenced by protists with contrasting feeding modes. *Appl. Environ. Microbiol.* **63**: 587-595.
- Simon, M. and F. Azam. 1989. Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **51**: 201-213.
- Sorokin, Y.I. 1977. The heterotrophic phase of plankton succession on the Japan Sea. *Mar. Biol.* **41**: 107-117.
- Strathmann, R.R. 1967. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Oceanogr.* **12**: 411-418.
- Tadonleke, R.D., D. Planas and M. Lucotte. 2005. Microbial Food Webs in Boreal Humic Lakes and Reservoirs: Ciliates as a major Factor Related to the Dynamics of the Most Active Bacteria. *Microbial Ecology* **49**: 325-341.
- Tobiesen, A. 1991. The succession of microheterotrophs and phytoplankton within the microbial loop in Oslofjorden, May-October 1984. *J. Plankton Res.* **13**: 197-216.
- Weisse, T. 1991. The annual cycle of heterotrophic freshwater nanoflagellates: Role of bottom-up versus top-down control. *J. Plankton Res.* **13**: 167-185.
- Weisse, T. 1990. Trophic interactions among heterotrophic microplankton, nanoplankton and bacteria in Lake Constance. *Hydrobiol.* **191**: 111-122.
- Wetzel, R.G. and G.E. Likens. 2000. Limnological Analysis. 3rd ed. p. 429. Springer. New York.
- Wetzel, R.G. 1983. Limnology. Saunders College Publishing. pp. 487-518.
- Wylie, J.L. and D.J. Currie. 1991. The relative importance of bacteria and algae as food sources for crustacean zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* **36**: 708-728.
- Zhao, Y., Y. Yuhe, F. Weisong and S. Yunfen. 2003. Growth and production of free-living heterotrophic nanoflagellates in a eutrophic lake-Lake Donghu, Wuhan, China. *Hydrobiol.* **498**: 85-95.