

춘계와 하계의 영양염 농도와 그 구성비가 식물플랑크톤의 군집구조에 미치는 영향평가

백승호^{1,3*} · 시모데 신지² · 한명수³ · 키쿠치 토모히코¹

(¹요코하마 국립대 환경정보학부, ²동경대학교 해양연구소, ³한양대학교 생명과학과)

The Influence of Nutrients Concentration and the Ratio on Phytoplankton Community Structure during Late Spring and Early Summer in Sagami Bay, Japan

Seung Ho Baek^{1,3*}, Shinji Shimode², Myung-Soo Han³ and Tomohiko Kikuchi¹

¹Graduate School of Environmental and Information Sciences, Yokohama National University, 79-2 Tokiwadai,
Hodogaya, Yokohama 240-8501, Japan

²Ocean Research Institute, University of Tokyo, 1-15-1 Minamidai, Nakano, Tokyo 164-8639, Japan

³Department of Life Science, Hanyang University, 17 Haengdang, Seongdong, Seoul 133-791, Korea

The relationship between nutrients and phytoplankton dynamics was investigated daily from 12 April to 22 July 2003 in Sagami Bay, Japan. According to multidimensional scaling (MDS) and cluster analysis, phytoplankton community was divided into four distinct groups. The first group was consisted of centric diatom species, such as *Guinardia* spp., *Detonula* spp., *Letocylindrus danicus*, *Skeletonema costatum*, *Eucampia zodiacus* and *Chaetoceros* spp.. The second and third clusters comprised mainly diatoms and dinoflagellates, respectively. The other cluster was restricted to the samples collected during the last sampling period when the rainfall and river discharge was frequently recorded. Canonical correspondence analysis (CCA) was applied to analyze four groups respectively, which focused on the effects of nutrients concentration and ratio on phytoplankton variations. Based on CCA analysis, most species of centric diatom were negatively correlated with DSi concentrations and Si/N ratio. Nutrients were strongly limited phytoplankton growth during the summer when the rainfall was not observed, whereas river discharge by rainfall and counterclockwise coastal currents (although the surface circulation pattern is often altered by Kuroshio Current, the counterclockwise coastal currents are generally dominant) has brought phytoplankton population accumulation and triggered the microalgae growth in western part of the bay. Phosphorous (P) was strongly limited after significantly increases in the phytoplankton abundances. However, silicate (Si) was not a major limiting factor for phytoplankton production, since Si/DIN and Si/P ratio did not create any potential stoichiometric limitation. This indicates that high Si availability contributes favorably to the maintenance of diatom ecosystems in Sagami Bay.

Key Words: canonical correspondence analysis (CCA), cluster analysis, MDS (multidimensional scaling), nutrient ratio, phytoplankton

서 론

일반적으로 온난해역의 식물플랑크톤의 대증식은 춘계와 추계에 현저하게 나타난다. 하계에는 계절적 온도 역층으로

인하여 저층수의 풍부한 영양염이 유광층에 충분히 공급되지 않아 식물플랑크톤의 현존량이 낮게 유지되고, 이와 같은 환경하에서는 비교적 낮은 영양염에도 증식이 가능한 Pico 사이즈의 생물(Joint *et al.* 1986; Sondergaard *et al.* 1991) 과 연직운동성이 있는 와편모조류가 우점하게 된다 (Rasmussen and Richardson 1989; Smayda 1997). 그러나, 하계에 빈번히 관찰되는 집중호우는 육지기원의 풍부한 영

*Corresponding author (baeksh@hanyang.ac.kr)

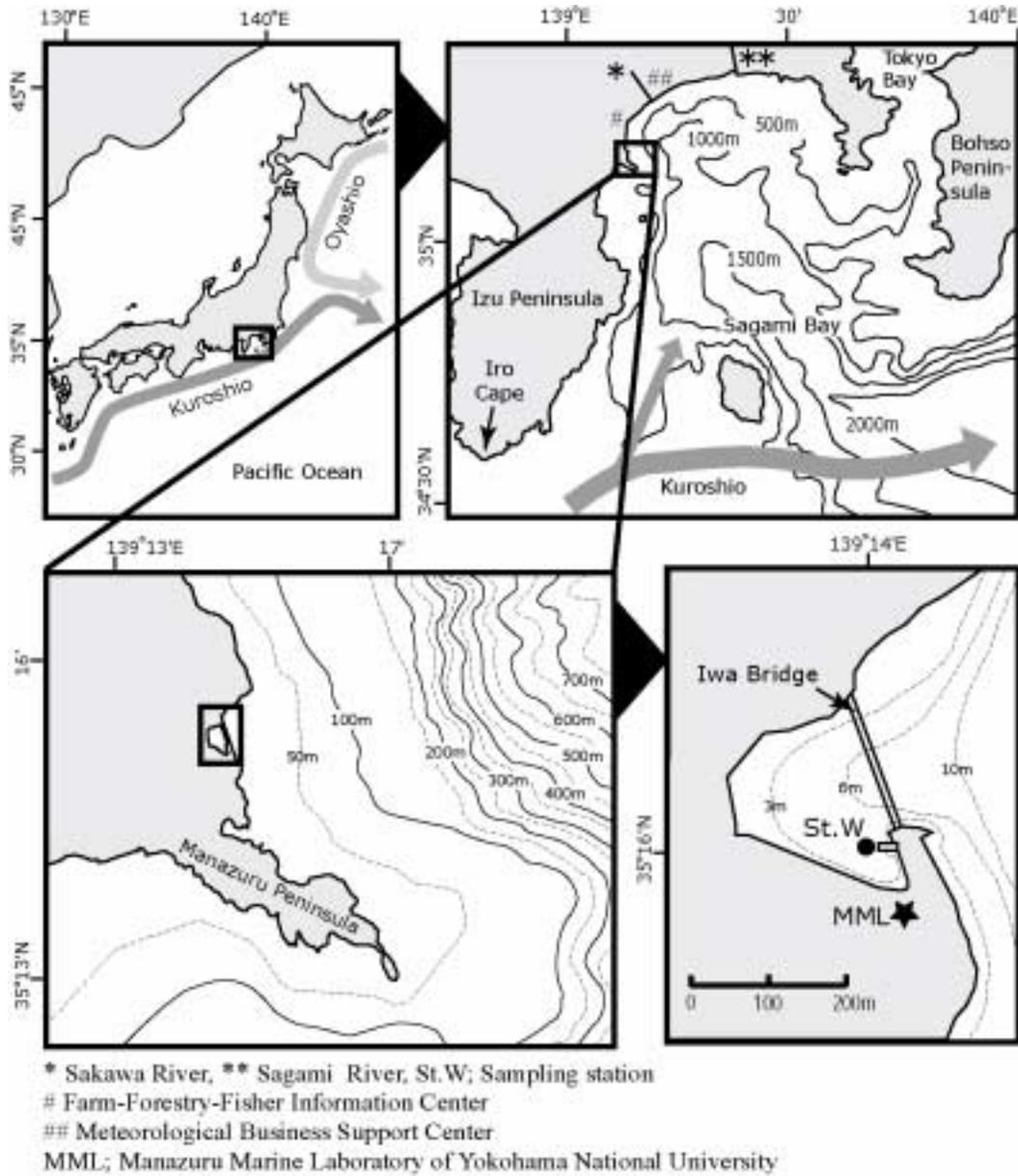


Fig. 1. Location of study site, Sagami Bay, Japan.

양염류를 연안해역으로 공급시켜 식물플랑크톤의 종의 천이와 더불어 국지적으로 식물플랑크톤의 대증식(bloom)을 유발시키는 중요한 인자이다(ECOHAB 1995; Donaghy and Osborn 1997; Satoh *et al.* 2000). 특히 수계내에서의 필수 영양염 농도(N, P, Si)와 그 구성 성분비는 식물플랑크톤의 증식과 종조성에 큰 영향을 미치게 됨으로 어떤 종이 어떠한 영양제한을 받는지를 명확하게 파악하는것은 식물플랑크톤의 동태와 대증식 메커니즘을 규명하는데 매우 중요하다(Redfield *et al.* 1963; Ryther and Dunstan 1971; Fisher *et al.* 1992; Justic *et al.* 1995).

Sagami(사가미)만은 일본열도의 중부 태평양 연안에 위치하고, 서쪽으로는 Izu 반도(伊豆半島), 동쪽으로는 Miura

반도(三浦半島)와 Bohso 반도(房総半島)로 둘러 쌓여 남쪽으로 열려 있는 개방형 만이다(Fig. 1). 사가미만에는 Sakawa 강과 Sagami 강을 비롯한 크고 작은 20여 개 개의 강으로부터 담수가 유입 되고 있고, 영양염이 풍부한 저염분수의 동경만의 수괴도 영향을 미치고 있다. 동경만의 저염분수괴(고염양염수)는 남방의 외양에서 유입되는 저염양염수인 Kuroshio(黒潮)의 표층수가 혼합되어 확산되고, 또한 사가미만 중심의 심층수에는 북방의 Oyashio(親潮)의 유입이 확인 되고 있다(Iwata 1985). 이와 같은 복잡한 수괴구조가 Kuroshio계의 온수성종과 Oyashio계의 냉수성종이 관찰되는 다수다종의 생물상 형성을 가능하게 한 요인으로 분석된다(Hogetsu and Taga 1977; Iwata 1985). 사가미만과 동경

만의 주변에는 일본에서도 유수의 인구밀집지역이고, 이들의 해역에 유입되는 질소와 인의 부하는 현저하다고 하겠다 (Iwata 1985; Iwata and Matsuyama 1989).

사가미만은 5월에서 8월 사이 집중호우가 빈번히 관찰되고, 같은 시기에 연안해역으로 유입되는 대량의 담수는 식물플랑크톤의 현저한 증식을 유발한다(Satoh et al. 2000). 특히, Fujiki et al.(2004)는 담수로 유입된 대부분의 영양염은 N과 Si기원이고, P영양염의 제한은 하계의 식물플랑크톤의 증식을 제어하는 중요한 인자로 주목했다. 본 연구팀은 이와 같은 선행연구를 바탕으로 하계의 강우가 본 조사지의 식물플랑크톤 생물량에 어떤 영향을 미치는지를 구체적으로 알아보기 위해서 보다 조밀한 현장조사를 바탕으로 시계열 분석을 행하였다(Baek et al. in press). 그 결과, 집중강우가 관찰된 당일 표층수의 염분이 현저히 낮게 유지되었고, 그 2-3일 후에는 표층수 뿐만 아니라 저층수의 염분 또한 급격히 하강하는 경향을 확인할 수 있었다. 또한, 강우로 인한 N의 영양염의 공급은 강우 2일 후에 본조사 해역에 현저하게 나타났고, 그후 5일 뒤에는 식물플랑크톤의 생물량이 급격히 증가했다. 그러나, 강우로 인하여 공급된 영양염 구성비가 식물플랑크톤 군집변화에 어떤 영향을 미치는가는 구체적으로 언급하지 않았다.

여기서, 본 연구는 매일조사에서 얻은 데이터를 바탕으로 식물플랑크톤의 군집구조를 상세히 언급하고, 그들의 증식에 영양염 조성비와 환경인자가 어떤 영향을 미치는지를 알아보려고 한다.

조사 및 방법

조사지는 사가미만 서북부에 위치하는 마나즈루(Manazuru) 반도 주변의 작은 개방형 항구로, 반경 5-8 km 내에는 중 대형 하천이 없어 하천수의 직접적인 영향을 받지 않는다(Fig. 1). 조사지(St. W)의 수심은 만조시 4.5 m이고, 간조에는 3 m로 비교적 얕지만, 저질은 대부분 모래로 구성되어 퇴적물이 재부여 될 가능성이 희박하다. 조사는 2003년 4월 12일에서 7월 22일까지 매일 아침 9시에 일괄적으로 수행하였다. 시료는 표층수는 버킷으로, 저층수는 채수로 인한 저층교란방지를 최소화 하기 위해서 키타하라식(Kitahara type) 채수기로 채수하였다. 조사기간중 비생물학적인 환경요인으로는 강우량, 수온, 염분, 영양염 등을 분석했다. 강우량에 관한 데이터는 조사지의 정점에서 2 km 떨어진 Kanagawa현 Nebukawa 농림수산정보센터로부터 얻었다. 각층의 수온은 온도계로 측정했고, 염분도는 4월 12에서 5월 2일까지는 염분굴절계 SIBUYA S-10을 이용해서 측정하였으며, 그 이후는 CTD(Ocean Seven 316형 S/N 1202287)를 이용하여 전기전도도의 값으로 계산했다. 그리고, 영양염류 측

정용 시료는 채수 즉시 실험실로 운반해 Millipore Millex HV (pore size 0.45 μm)로 여과해 냉동보관하였다가 분석 전 해동하여 Parsons et al.(1984)의 분석법에 따라서 Auto Analyzer(Bran Luebbe, AACS-II)를 이용해 질산염+아질산염, 인산염의 농도를 분석했다. 본 연구에서는 암모늄의 농도를 측정하지 않았다. Hattori(1977)의 보고에 의하면, 사가미만 유광층(50 m) 내의 계절적 암모늄의 농도는 0.1에서 3 μM 로 변동했고, 평균이 0.5 μM 였다. 또한, 본 연구팀의 또 다른 정점의 여름철 암모늄농도는 0.5 μM 이하로 비교적 낮게 관찰되었다. 결과적으로 DIN에 미치는 암모늄농도의 영향은 극히 낮을 것으로 사료됨으로 조사지 주변의 평균값 0.5 μM 를 적용시켜 평가했다.

생물학적인 환경요인으로는 Chlorophyll a(Chl. a)량과 식물플랑크톤의 현존량을 구했다. Chl. a양을 측정하기 위해 일부시료(100-250 mL)를 25 mm Whatman GF/F glass fiber filters로 여과한 후 N,N-Dimethylformamide (DMF) 10 mL의 압병에 넣어 냉암소의 조건에서 24 h 추출했다(Suzuki and Ishimaru 1990). 그 후, 형광법(Holm-Hansen et al. 1965)에 따라 Turner 형광광도계 (Turner Design Fluorometer Model 10-AU)을 이용해 형광값으로 측정했다. 식물플랑크톤의 현존량은 해수(500-1000 mL)를 Membranes filters(TTTP type Millipore; ϕ 45 mm, pore size; 2 μm)로 자연여과하여 농축했다(Itakura et al. 1990). 여과농축한 필터는 2.5%의 glutaraldehyde 해수용액에 고정된 후 전체 식물플랑크톤의 종조성과 계수를 행하였다(Nishitani et al. 2005). 특히, 광학현미경하에서 동정이 극히 어려운 종은 속 레벨로 동정했다.

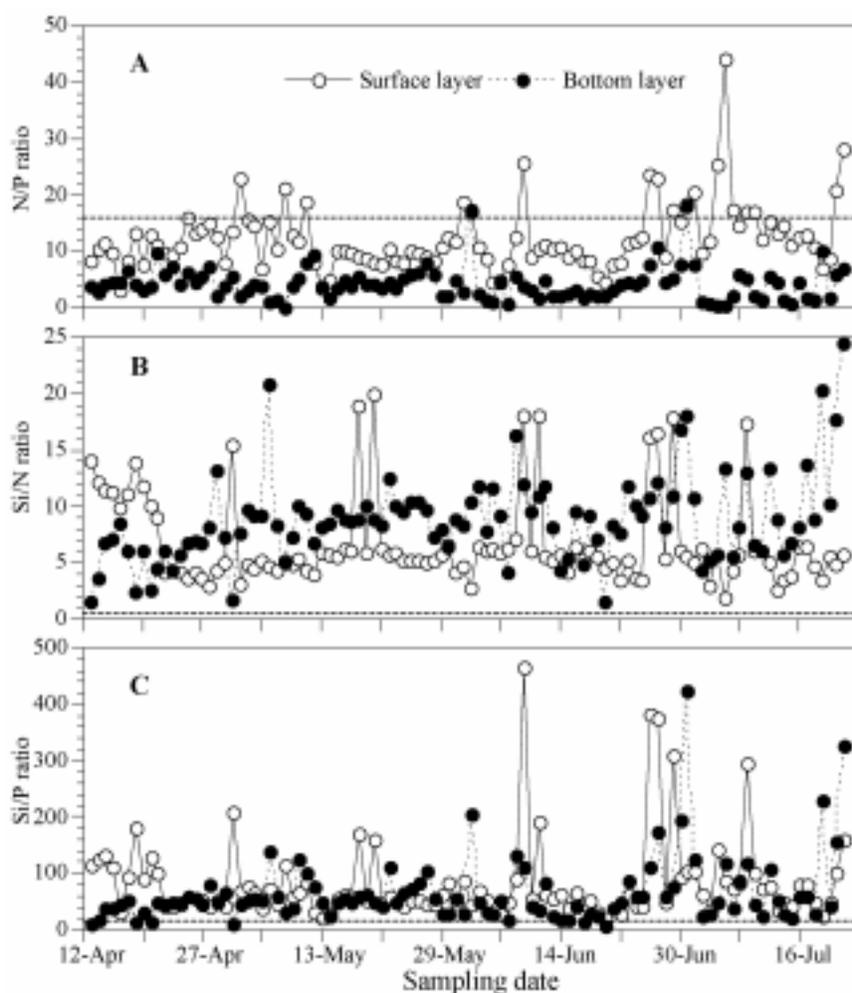
식물플랑크톤의 군집구조를 자세히 알아보기 위해서 Bray-Curtis 유이도를 산출했고, PRIMER version 5(Clarke and Warwick 2001)을 이용해 Cluster 분석과 MDS (multidimensional scaling) 분석을 했다. 또한 그 결과를 바탕으로 식물플랑크톤 군집조성과 영양염농도와 그 구성비가 어떠한 관계가 있는지 CANOCO 4.5 software을 이용해 CCA(Canonical Correspondence Analysis) 분석을 행하였다.

결 과

조사기간 동안 환경인자의 변동은 본 연구팀의 선행연구에서 언급이 되었다(Baek et al. in press). 간단하게 요약하면 (Table 1), 강우는 5월 31일 109 mm를 기록했고, 조사기간 후반에 빈번한 강우가 관찰되었다. 수온은 조사기간 초기에 최저치 14.5°C에서 6월 30일에 23.8°C로 최고치를 나타내었다. 그 이후 7월 중순까지 빈번한 강우의 영향으로 수온 상승은 관찰되지 않았고, 23°C 전후로 유지되었다. 염분은 집

Table 1. The maximum, minimum and average (\pm SD) values of environmental factors during the study period in Sagami Bay. Open and close symbol indicates surface and bottom layers, respectively

	Max.	Min.	Ave.	SD
Rainfall (mm)	109	0	5.7	13.8
Wind speed ($m s^{-1}$)	2.5	0.2	0.81	0.51
Irradiance ($mol m^{-2} d^{-1}$)	28.3	1.2	13.6	7.8
Temperature ($^{\circ}C$)	23.8(23.2)	14.5(15.0)	19.7(19.9)	2.4(2.6)
Salinity (PSU)	35.0(23.7)	35.0(32.8)	31.7(2.2)	34.0(0.7)
Silicate (μM)	192.2(91.1)	6.4(1.5)	46.1(14.6)	44.8(11.3)
Nitrate + Nitrite (μM)	12.01(4.19)	1.33(0.02)	5.77(1.10)	2.38(0.84)
Phosphate (μM)	2.24(0.67)	0.14(0.02)	0.56(0.26)	0.26(0.13)
Chl. <i>a</i> ($\mu g L^{-1}$)	10.42(8.69)	0.21(0.40)	1.27(1.77)	1.45(1.71)

**Fig. 2.** Temporal variation of nutrient ratio (A: N/P, B: Si/N, C: Si/P) from 12 April to 22 July 2003. Dotted lines indicate a Redfield ratio.

중강우가 관찰된 2일 후 급격히 하강(23.7 psu 전후)하였고, 표층과 저층의 염분차이는 온도에 비해서 크게 나타났다. 풍속의 평균은 $0.81 m s^{-1}$ 였고, 0.2에서 $2.5 m s^{-1}$ 사이로 변동했다. 영양염은 규산염(Silicate-Si)이 매우 큰 폭으로 변동했고(최저 $1.33 \mu M$, 최고 $192.29 \mu M$) 표층과 저층의 조사기간

의 평균의 차이는 $31.1 \mu M$ 로 표층이 높았다. 이것은 조사지의 수심 약 3 m를 고려했을때 엄청난 농도차로 변화하였다는 것을 알 수 있다. 질산염과 아질산염(Nitrate + Nitrite-N)은 $0.02 \mu M$ 에서 $12.01 \mu M$ 로 변동했고, 표층의 평균은 $5.79 \mu M$ 로 저층의 평균 $1.12 \mu M$ 보다 5배 정도 높게 관찰되었다.

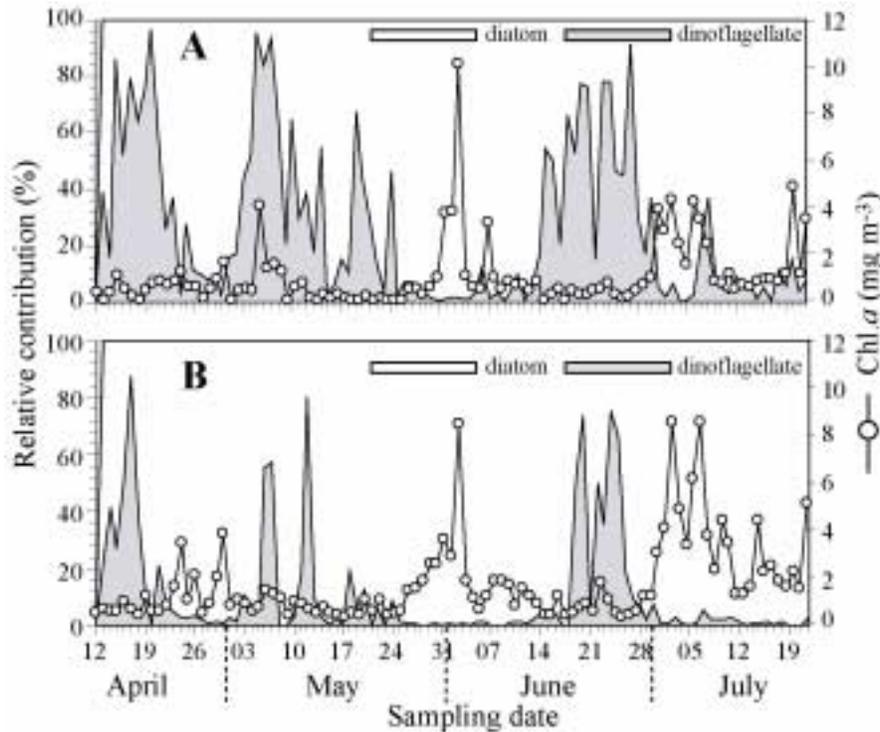


Fig. 3. Temporal variation of Chl. *a* concentrations and the ratio of diatoms and dinoflagellate at surface (A) and bottom (B) during study period.

표층과 저층의 인산염(Phosphate-P)의 평균은 각각 0.56 과 $0.26 \mu\text{M}$ 으로 관찰되었고, 그 범위는 $0.02 \mu\text{M}$ 에서 $2.24 \mu\text{M}$ 로 나타났다. 일일간 N, P 두 영양염의 변동폭은 현저했으나, 주로 표층에서 높게 저층에서 비교적 낮게 관찰되었다. 또한, 5월 1일 관측된 최고치의 질산염 + 아질산염-N은 조사시간의 경과에 따라 조금씩 일정하게 감소하는 경향을 보였다. 여기서 흥미롭게도 최고치의 질산염 + 아질산염-N은 야광충(*Noctiluca scintillans*)의 대증식 이후에 표층에서 관찰되었고, 그 후 6일 동안 일정한 폭으로 감소했다(5월 1일 $12.02 \mu\text{M}$ 에서 5월 6일 $4.1 \mu\text{M}$). 조사기간 중 영양염 구성비 중 N/P 비의 변동은 표층(평균: 12.3)이 저층(평균: 4.3)보다 높았으나, 여전히 Redfield비 16보다는 낮았다(Fig. 2A). Si/N의 구성비는 일부 극히 높은 값을 제외하면, 표층에서는 4 전후, 저층에서는 8 전후로 유지되었고, N/P비와는 반대의 양상을 보였다(표층평균: 6.8, 저층평균: 8.9)(Fig. 2B). 또한, Si/N 비는 조사기간동안 단 한 차례도 Redfield비 1보다 낮은 값이 관찰되지 않았다는 것은 N 농도보다 Si가 압도적으로 높은 해역이라는 것을 간접적으로 시사한다. 표층과 저층의 Si/P비의 평균은 각각 84.3과 66.5으로 나타났다, 그 구성비는 Redfield비 16보다 압도적으로 높았다(Fig. 2C).

조사기간 중 Chl. *a*량의 변동과 규조류와 와편모조류의 비율을 Fig. 3에 나타내었다. 조사기간 동안 Chl. *a* 농도는 최저

$0.21 \mu\text{g L}^{-1}$ (5월 9일)에서 최고 $10.42 \mu\text{g L}^{-1}$ (6월2일)로 변동했고, 표층($1.27 \mu\text{g L}^{-1}$)과 저층($1.77 \mu\text{g L}^{-1}$)의 평균값은 큰 차이가 없었다. 표층에서는 조사기간 초반(4/12-5/5)과 Chl. *a* 농도가 비교적 낮게 유지된 기간(6/10-6/28)에는 와편모조류의 비율이 높게 관찰되었으나, 그 이외의 기간은 규조류가 우점했다. 또한 저층에서도 대부분의 기간에 걸쳐 규조류가 압도적으로 우점했다. 영양염 구성비와 식물플랑크톤의 현존량과 Chl. *a*량의 관계를 Fig. 4에 나타내었다. N/P비가 16보다 낮게 유지되었을 때와 반대로 Si/N 비가 1보다 높고, Si/P비가 16보다 높았을 때 식물플랑크톤의 출현 빈도가 압도적이었다.

조사기간 중 출현한 식물플랑크톤의 군집구조를 알아보기 위해서 Cluster 분석과 MDS(multidimensional scaling) 분석한 결과를 Fig. 5에 나타내었다. 제1그룹에는 *Guinardia* spp., *Detonula* spp., *Leptocylindrus danicus*, *Skeletonema costatum*, *Eucampia zodiacus*, *Scrippsiella trochoidea*, *Chaetoceros* spp.와 같은 중심목 규조류가 관찰되었고, 제2그룹에는 *Pseudo-nitzschia* spp.(type 2), *Licmophora* spp., *Bacteriastrium* spp., *Rhizosolenia delicatula*, *Hemiaulus* spp., *Navicula* spp., *Asterionella* spp., *Thalassionema* spp.가 각각 관찰되었다. 제3그룹에는 와편모조류만 관찰되었고, 그들의 구성은 *Ceratium furca*, *Ceratium fusus*, *Peridinium* spp., *Prorocentrum* spp., *Dinophysis caudata*, *Gymnodinium* spp.로

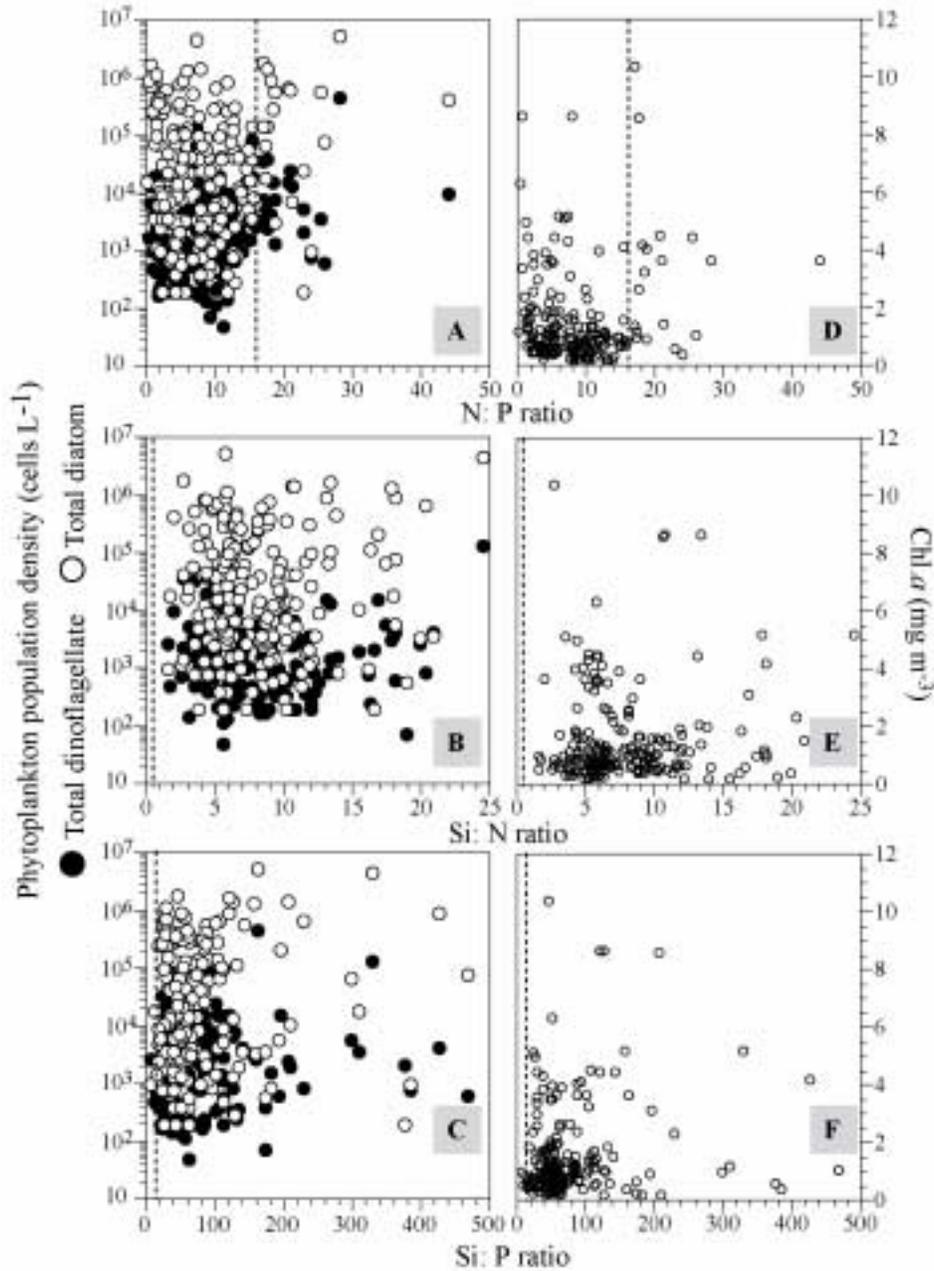


Fig. 4. Relationship between phytoplankton population density (mainly diatoms and dinoflagellate) and (A) N: P ratio, (B) Si: N ratio and (C) Si: P ratio (n = 198). Relationship between Chl. a concentration and (D) N: P ratio, (E) Si: N ratio and (F) Si: P ratio (n = 204). Dotted lines indicate a Redfield ratio.

나타났다. 제4그룹은 *Melosira* spp., *Pseudo-nitzschia* spp.(type 1), *Neodeliphris* spp., *Rhizosolenia* spp., *Thalassiosira* spp.(type 1), *Cerataulira* spp., *Lauderia* spp.로 조사기간 후반에 강우가 빈번히 관찰되었을때 출현한 종으로 구성되었다.

고 찰

본 연구기간 사가미만에 출현한 식물플랑크톤은 조사기간

초기(4월 12일에서 20일 사이)에 와편모조류가 비교적 높게 나타났고, 그들의 우점종은 주로 *Ceratium* spp., *Peridinium* spp., *Scrippsiella* spp.로 관찰되었다. 그 이후 4/20-30일까지는 규조류가 전체 계체군의 60-70%를 차지하였고, 우점종으로는 *Chaetoceros* spp., *Lauderia* spp. 등 비교적 대형 규조류였다. 조사기간 5월 초(5월 1일에서 9일 사이)에는 *Ceratium* spp.가 전체의 개체군의 50% 이상, 5월 4일에서 7일 사이에는 80-90%를 나타내었다. 그후 이들 개체군은 점차적으로 감소 하였으나, 조사기간 동안 일정한 저밀도를 유

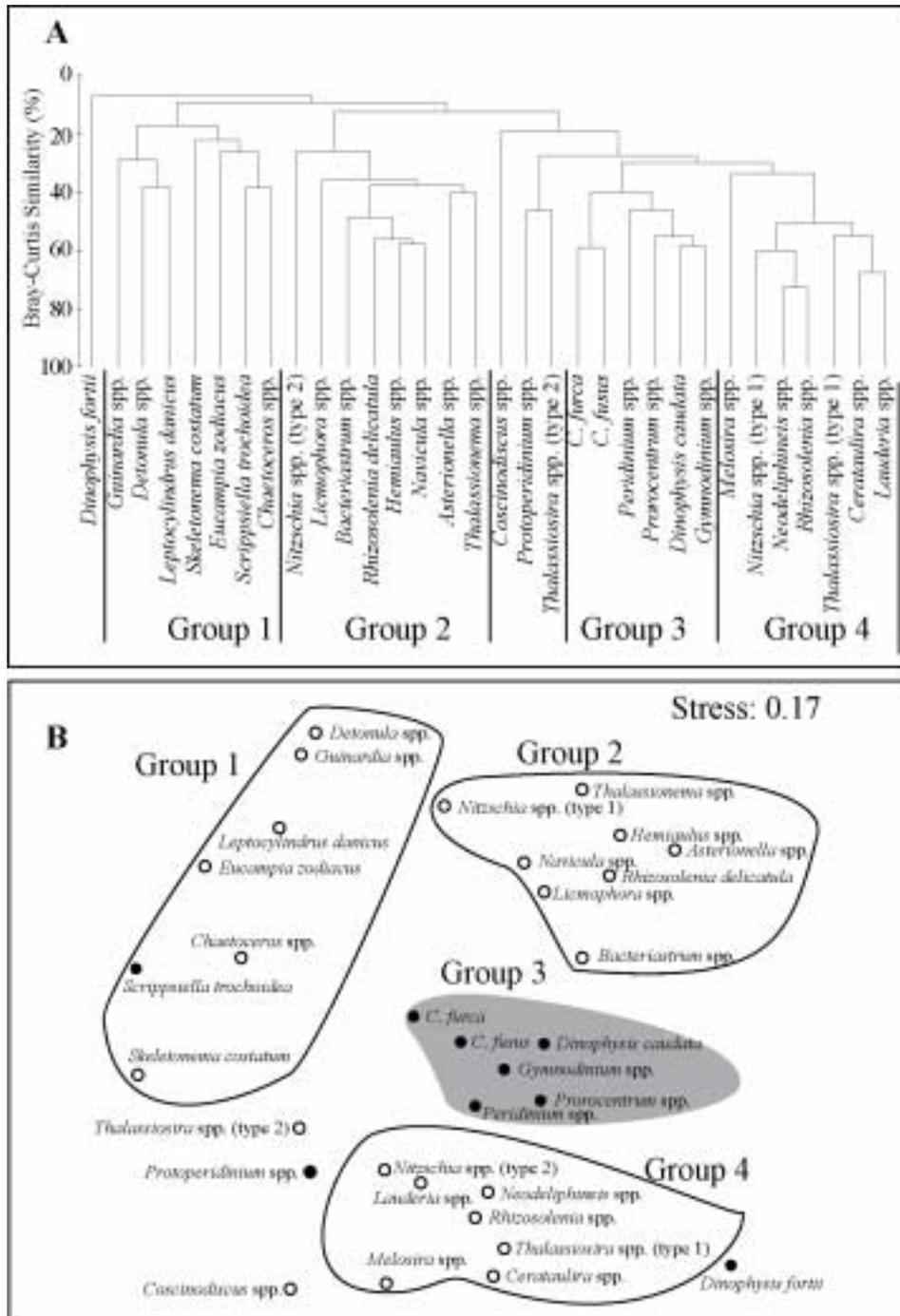


Fig. 5. Joint plots of species association analyses obtained by cluster (A) non-metric multidimensional scaling (MDS) ordination (B) analyses, using a data set of the surface species abundances during the study period (4/13-7/21) at St. W.

지했다. 특히 저서성 규조류 *Navicula* spp.는 저밀도로 빈번하게 출현하였다. 여기서 흥미로운 것은 종의 천이는 주로 10-14일 간격으로 빈번히 관찰되었고, 그것을 결정한 주된 생물학적 요인으로 종속와편모조류 야광충 *Noctiluca scintillans*의 개체군의 변동이었다고 판단되었다(Baek et al. in press; 야광충 개체군 변동 참조). Miyaguchi et al. (2006)에 의하면, 사가미 만에서의 *N. scintillans*의 적조는 풍속과

풍향에 따라 규모의 차이는 있었으나 매년 3월에서 7월 사이에 비교적 빈번히 발생했다. 본 연구기간에서도 풍향과 조류에 따라서 단시간에도 *N. scintillans* 적조의 띠가 연안일대에 형성과 소멸을 반복하였고(4/15-30), 본 조사정점에서도 이와 같은 경향이 빈번히 관찰되었다(미공개 자료). 조사기간 초기의 *N. scintillans*의 개체군이 현저하게 출현하는 동안 규조류 개체가 그다지 출현하지 않았다. 야광충 *N. scintillans*는

통상 잡식성의 종속와편모조류로써 그들 세포의 식포내에서는 미소의 조류와 동물플랑크톤의 란(알) 등이 많이 함유되어 있으며, 와편모조류이면서 일차 생산자를 포식하는 일차 소비자의 역할이 크다(Enomoto 1956; Sekiguchi and Kato 1976; Nakamura 1998). 따라서, 조사기간 초반에 관찰된 *N. scintillans*의 높은 개체수는 규조류와 같은 운동성이 없고 사이즈가 작은 조류의 증식을 제어하는 중요한 생물학적 인자로 주목되었다.

본 연구의 선행연구로 늦봄과 이른 여름에 현저히 증식하는 *Ceratium furca*와 *Ceratium fusus* 2종의 개체군 동태와 환경인자에 관해서 구체적으로 언급하였다(Baek et al. 2008a). 여기서 선행연구에서 언급이 부족한 부분을 보충하고자 한다. *C. furca*와 *C. fusus* 2종의 대증식은 5월 첫째주에 발생했다(Baek et al. 2008a 참조). 그들의 증식에 중요한 환경인자로는 5월 1일의 관찰된 높은 질산염과 아질산염 농도로 사료되었으나, 이것이 어디에서 공급되었는지 2가지로 추측할 수 있다. 그 첫번째로, 4월 26일에서 30일 사이에 관찰된 강한 풍속의 영향으로 수주내의 연직혼합의 가능성이다. 두 번째로는 강풍의 영향으로 야광충 *N. scintillans* 개체군이 외양에서 연안내역에 집적되었고(Baek et al. in press), 이들로부터 배출되는 영양염(N, P)과 그들 세포의 사멸로 인한 N 기원의 영양염이 재생될 가능성이다. 전자의 연직혼합의 가능성을 설명하려면, 저층의 영양염이 표층으로 점차적으로 공급되어야 할 뿐만 아니라, N영양염 보다는 해저에 비교적 풍부한 P영양염이 고농도로 유지되어야 한다. 그러나 본 조사에서는 표층에서는 N가 풍부하였으나 저층에서는 일정한 낮은 농도로 유지되었고, 표층과 저층의 P영양염 농도 또한 현저히 높은 차이를 보이지 않았다. 따라서 이와 같은 점을 충족하지 않은 점으로 미루어 보아 연직혼합의 가능성은 희박하다고 할 수 있다. 후자의 *N. scintillans*에 의해 재생된 영양염은 주로 표층을 중심으로한 N 과다의 영양염 공급에 주목할 수 있다. *N. scintillans*은 세포 내에 다량의 암모니아를 함유하고 있으며, 대증식 이후 수주 내에 고농도의 N 기원의 영양염이 다량으로 환원된다(Okaichi and Nishio 1976; Montani et al. 1998; Tada et al. 2000). 이 기간 표층부에서 빈번히 NP비가 비교적 높게 나타나는 것도 *N. scintillans*에 의한 N과다의 영양염이 재생된 결과라고 설명할 수 있다. 결과적으로, 5월 1일에 공급된 질산염과 아질산염의 최고치는 후자의 가능성이 높다. 결과에서 언급했듯이, 5월 1일에서 6일 까지 조금씩 안정적으로 감소한 N 기원의 영양염은 이들 *Ceratium* 2종의 N영양염 uptake로 인하여 소비된 것으로 사료된다. 또한, 실험실에서의 *Ceratium* 2종은 NP비가 Redfield ratio(16)보다 일정히 높은 영양염 조건에서 빠른 증식을 보였다(Baek et al. 2008b). 그 결과를 본 연구의 현장 환경에 적용하면 *N. scintillans*로 인한 N과다의 영양염은 결

과적으로 NP비를 높게하고, 이와 같은 환경이 지속적으로 유지되면 하계의 비교적 저영양염 환경하에서도 N영양염을 효율적으로 이용하는 *C. furca*와 *C. fusus*과 같은 종의 Bloom이 빈번하게 발생할 것으로 사료된다.

조사기간 동안 Chl. a 농도는 최저 $0.21 \mu\text{g L}^{-1}$ 에서 최고 $10.42 \mu\text{g L}^{-1}$ 로 변동하였고, 표층($1.27 \mu\text{g L}^{-1}$)과 저층($1.77 \mu\text{g L}^{-1}$)의 평균값은 큰 차이가 없었다. 이것은 하계에 집중호우로 인한 단발적인 식물플랑크톤(주로 규조류)의 대증식을 제외하면, 사가미만의 평균의 농도와 유사하다(Kanda et al. 2003; Baek et al. 2007). 사가미만은 전형적인 온대해역으로써, 동계의 연직혼합에 의한 풍부한 영양염은 유광층의 수주(water column)에 춘계(2월-4월)까지 지속적으로 유지된다(Baek et al. 2007). 그 후, 춘계의 광량과 영양염의 증대로 규조류의 춘계 대증식이 유발되며, 그 대증식은 유광층 영양염류의 점차적인 고갈로 인하여 그들 계체군의 침강률이 증식률이 보다 높게 되면서 수주내에서 그들의 모습을 감추게 된다(Johnson and Smith 1986; Culver and Smith 1989). 또한, 본 조사는 문순기후의 영향으로 늦봄과 이른 여름에 강우가 집중되며, 이는 식물플랑크톤의 현저한 증식을 유발하는 영양염의 공급을 불러온다(Satoh et al. 2000; Fujiki et al. 2004). 실제로 본 조사기간에도 이와 유사한 경향이 두드러지게 관찰되었지만, 강우가 관찰되지 않은 일부기간에는 Chl. a 농도가 극히 낮았다. 또한, 영양염 구성비와 식물플랑크톤의 현존량과 Chl. a량과의 관계는 N/P 비와 Si/P 비가 16보다 낮고, 반대로 Si/N 비가 1보다 극히 높게 유지되었을 때 식물플랑크톤의 출현 빈도와 Chl. a 농도가 높게 유지되었다. Dortch and Whitlege(1992)의 보고에 의하면, 식물플랑크톤의 증식에 대한 영양염 제한은 DIN(nitrate, nitrite, ammonium)은 $1.0 \mu\text{M}$, 인산염(phosphate)이 $0.2 \mu\text{M}$, 규산염(silicate)은 $2.0 \mu\text{M}$ 이하 일때 현저하다고 한다. 본 조사기간 중에서도 이들 영양염의 하한치 농도는 저층에서 두드러졌고, 그 중 P 영양염은 식물플랑크톤 증식에 잠재적인 제한 인자로 사료되었다(Table 2). 특히, Si영양염은 그 성분 구성비에서도 N과 P영양염에 비해서 압도적으로 높게 나타났고, 하한치 제한도 받지 않았다. Kamatani et al. (2000), Kanda et al. (2003), Fujiki et al. (2004)의 보고에 의하면, 사가미만은 식물플랑크톤중 규조류가 차지하는 비중이 아주 높고, 그들의 분해로 인한 Si 영양염의 재순환과 하천수의 공급은 규조류가 우점하기 좋은 환경이라 제안했다. 본 연구에서도, 영양염이 극히 낮은 기간을 제외하면, 규조류가 압도적으로 우점하였고, 이것은 이전 연구와 잘 일치하였다.

식물플랑크톤의 군집구조를 자세히 알아보기 위해서 Cluster 분석과 MDS(multidimensional scaling) 분석한 결과, 크게 4그룹으로 나누어졌다. 또 추가적으로 각 그룹에 종속된 식물플랑크톤의 종조성과 영양염 구성비와 영양염의

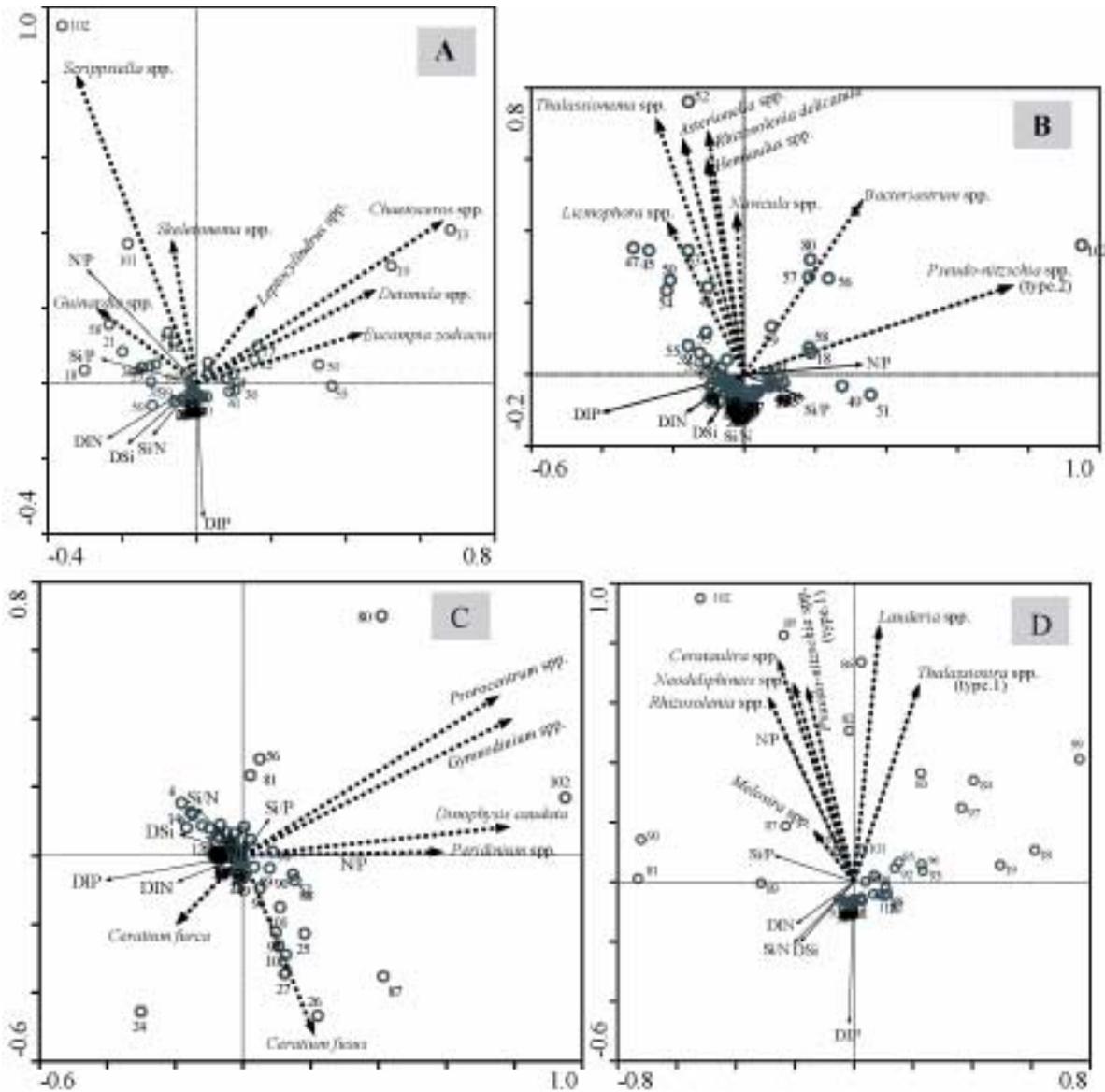


Fig. 6. Relationship between nutrient (concentration and ratio) and phytoplankton community composition by canonical correspondence analysis (CCA). Effect of population development on each group species (A: Group 1 species, B: Group 2 species, C: Group 3 species, and D: Group 4 species.) was assessed based on the cluster group of Fig. 5.

Table 2. Percentage of samples with nutrient limitation by sub-threshold concentrations in the surface and bottom layers during the study period (n = 204)

	Layer	DSi ^a	DIN ^b	DIP ^c
Nutrient limitation	Surface	0	0	0.98
	Bottom	1.96	24.5	33.9

^aSi limitation: DSi < 2 μM; ^bN limitation: DIN < 1 μM; ^cP limitation: DIP < 0.2 μM.

DSi: dissolved inorganic silicate, DIN: dissolved inorganic nitrogen (nitrate, nitrite, ammonium), DIP: dissolved inorganic phosphate

농도에 따른 평가를 하기 위해서 CCA 분석을 했다(Fig. 6). 또한, 비생물학적 환경인자와 생물학적 환경인자(Chl. a)와의 관계를 이해하기 위해서 Pearson correlation coefficient (r)를 구해 CCA 분석결과와 비교해 보았다(Table 3; Fig. 6). 먼저, 제1그룹에는 *Guinardia spp.*, *Scrippsiella trochoidea*, *Skeletonema costatum*은 N/P비와 상관성이 나타났으나, *Leptocylindrus danicus*, *Chaetoceros spp.*, *Detonula spp.*, *Eucampia zodiacus*는 영양염 농도와 구성비와 정반대(-)의 관계가 형성되었다. 제2그룹에는 *Licmophora spp.*, *Thalassionema spp.*, *Asterionella spp.*, *Rhizosolenia delicatula*, *Hemiaulus spp.*, *Navicula spp.*는 Si/N 성분비와는 낮은 상관성을 보였고, *Bacteriastrium spp.*와 *Pseudo-nitzschia spp.*

Table 3. Pearson correlation coefficients (*r*) indicating the relationships between abiotic and biotic (Chl. *a*) factors during 12 April to 22 July, 2003 in Sagami Bay

	Temp.	Sal.	Irrad.	DSi	DIN	DIP
Salinity	-0.182					
Irradiance	0.012	0.192				
DSi	-0.196	-0.065	-0.104			
DIN	-0.183	-0.473	0.247 ^a	0.787		
DIP	-0.406 ^a	-0.048	-0.067	0.343 ^a	0.443 ^a	
Chl- <i>a</i>	0.304 ^a	-0.262 ^a	0.108	-0.230	-0.056	-0.436

^aSignificant correlations ($p < 0.01$)

(type 2)는 각각 DSi와 DIP에 대한 음의 상관관계가 낮게 관찰되었다. 흥미롭게도, 제3그룹에는 외편모조류만 관찰되었고, *Ceratium furca*는 비교적 DIN 농도와 양의 상관성을 보였으나, *Prorocentrum spp.*, *Gymnodinium spp.*는 반대(-)의 양상을 보였다. 특히 *Dinophysis caudata*, *Peridinium spp.*는 DIP 영양염과 음의 상관관계를 나타냈다. 외편모조류중에서도 조사기간 동안 압도적으로 우점한 *Ceratium fusus*는 영양염과 상관관계를 갖지 못했다. 제4그룹에 속한 종은 주로 7월 중순에 강우가 빈번히 관찰된 기간에 높은 밀도로 출현했다. CCA 분석에서도 알 수 있듯이, 이 그룹에 속한 대부분의 종은 같은 방향으로 쏠리는 현상이 관찰되었다. 특히 제4그룹에 속한 종은 영양염 농도와 그 성분 구성비와는 뚜렷한 관계가 나타나지 않았지만, 그들 종은 강우와 사가미만 특유의 반시계방향의 조류(counter-clockwise coastal currents)로 인하여 사가미만 서부해역이 집적된후 현저하게 증식하였다고 생각된다.

Pearson correlation 결과에서는 Chl. *a*는 수온과 양의 관계, 염분과는 음의 관계를 보였으나, 영양염과는 유의한 상관관계가 없었다. 영양염의 농도와 그 구성비는 식물플랑크톤의 종조성과 천이에 중요한 영향을 미치는것으로 알려져 있다(Redfield *et al.* 1963; Ryther and Dunstan 1971; Fisher *et al.* 1992; Bizsel and Uslu 2000; Wu and Chou 2003). 특히, Turner *et al.*(1998)에 의하면, 규조류 성장은 Si/N비가 1:1일 때 Si의 제한을 받고, 그들의 구성비가 1 이하의 환경이 지속되면, 규조류가 성장 할 수 없어 종의 천이를 유발한다고 한다(Justic *et al.* 1995).본 연구에서는 Si/N와 Si/P비가 각각 1과 16보다 항상 높게 관찰되었다. 이것은 본 조사해역과 같이 규산염이 풍부한 조건에서 규조류를 중심으로 한 종구성이 되기 쉽고, 특히 규조류군집 내에서도 영양염구성비의 변동 차이로 그들의 증식과 소멸이 반복되어 종의 천이를 유발할 것으로 생각된다(Brzezinski 1985). 실제로, MDS 분석결과 규조류 군집이 3개의 그룹으로 나누어진것도 이와 같은 영양염과 그 성분비의 차이로 인해 종조성이 뚜렷하게 나누어진 결과라고 판단된다. CCA 분석결과에서도,

대부분의 규조류는 Si 농도와 음(-)의 상관관계가 나타났고, 이것은 규조류의 현저한 증식으로 규산염이 소비된 결과로 사료된다. 운동성이 있는 외편모조류는 최적의 환경조건으로 유영할 수 있기 때문에 규조류 보다 영양염의 농도에 대한 의존성이 낮다(Smayda 1997, 2002). 또한 이들 외편모조류의 대부분은 혼합성영양생물로 무기영양염 이외에 박테리아나 다른 생물들을 포식하면서 영양을 조달할 수 있어 규조류 보다 영양염 농도가 낮은 환경에서도 증식이 가능하다(Jeong 1999; Jeong *et al.* 2005). 특히 본 조사기간 동안 외편모조류는 규조류와 같은 기간에 동시에 출현하는 빈도도 많았지만 (7월 15일에서 22일 사이), Chl. *a* 농도가 낮았을 때 (6월 10일에서 29일 사이), 제3그룹의 종이 많이 출현하였다. 결과적으로 외편모조류는 영양염 농도가 낮은 시기에 그들의 유영능과 포식능의 우월성을 이용해 규조류 보다 상대적으로 높게 우점했을 것으로 사료된다.

요약하면 본 조사의 늦은 봄과 이른 여름의 식물플랑크톤 군집구조를 결정하는 중요한 요인으로 조사기간 초반에 관찰된 야광충 *N. scintillans*의 폭발적인 증식과, 후반에 관찰된 집중강우의 영향이라고 사료되었다. 강우가 관찰되지 않은 기간은 영양염류의 제한의 하한치에 가까운 농도가 유지되어 식물플랑크톤의 대증식을 유발 할 수 없었으나, 강우로 인한 담수유입은 조사지 주변의 영양염의 공급과 더불어 식물플랑크톤 집적과 증식을 유도했다. 특히, 규산염은 조사지 주변해역에 풍부하게 존재했으나, N과 P를 중심으로 한 영양염의 제한은 식물플랑크톤의 지속적인 증식을 저해하는 인자로 파악되었다. 결론적으로 규산염은 Si/DIN와 Si/P 영양염구성비에서도 하한치농도에서도 제한을 받지 않게 되었고, 이것은 사가미만에 규조류의 종조성을 다양하게 유지가능하게 하였을 뿐만 아니라 그들의 대증식을 유발하는 최적의 환경조건이라 생각된다.

사 사

본 연구수행에 있어서 영양염 측정기기의 사용을 허락하신 Soka University의 Taguchi satoru, Toda tastuki 두 교수님께 진심으로 감사드립니다. 기상데이터를 제공한 Kanagawa현 Nebukawa 농림수산정보센터에 감사의 말씀을 드립니다. 본 연구는 학술진흥재단 학문후속세대양성사업(KRF-2007-355-000060)의 부분적인 지원을 받아 수행되었습니다.

참고문헌

Baek S.H., Shimode S. and Kikuchi T. 2007. Reproductive ecology of the dominant dinoflagellate, *Ceratium fusus* in

- coastal area of Sagami Bay, Japan. *J. Oceanogr.* **63**: 35-45.
- Baek S.H., Shimode S., Han M.S. and Kikuchi T. 2008a. Population development of the dinoflagellates *Ceratium furca* and *Ceratium fusus* in Iwa Harbor, Sagami Bay, Japan. *Ocean Science Journal* **43**: 49-59.
- Baek S.H., Shimode S., Han M.S. and Kikuchi T. 2008b. Growth of dinoflagellate, *Ceratium furca* and *Ceratium fusus* in Sagami Bay, Japan: The role of nutrients. *Harmful Algae* **7**: 729-739.
- Baek S.H., Shimode S., Kim H.C., Han M.S. and Kikuchi T. 2009. Strong bottom-up effects on phytoplankton community caused by a rainfall during spring and summer in Sagami Bay, Japan. *J. Mar. Syst.* (in press)
- Bizsel N. and Uslu O. 2000. Phosphate, nitrogen and iron enrichment in the polluted Izmir Bay, Aegean Sea. *Mar. Environ. Res.* **49**: 101-122.
- Brzezinski M.A. 1985. The Si: C: N ratio of marine diatoms: interspecific variability and the effect of some environmental variables. *J. Phycol.* **21**: 347-357.
- Clarke K.R. and Warwick R.M. 2001. *Change in Marine Communities: An approach to statistical analysis and interpretation (2nd edition)*. PRIMER-E, Plymouth, 179 pp.
- Culver M.E. and Smith W.O. 1989. The effects of environmental variation on the sinking rates of marine phytoplankton. *J. Phycol.* **25**: 262-270.
- Donaghay P.L. and Osborn T.R. 1997. Toward a theory of biological-physical control of harmful algal bloom dynamics and impacts. *Limnol. Oceanogr.* **42**: 1283-1296.
- Dortch Q. and Whittedge T. E. 1992. Does nitrogen or silicon limit phytoplankton production in the Mississippi River plume and nearby regions? *Cont. Shelf Res.* **12**: 1293-1309.
- ECO HAB. 1995. *The Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms: A national research agenda*. Woods Hole Oceanographic Institute, Woods Hole, 66 pp.
- Enomoto Y. 1956. On the occurrence and food of *Noctiluca scintillans* in the waters adjacent to the west coast of Kyushu, with special reference to the possibility of the damage caused to the fish eggs by that plankton. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* **22**: 82-88.
- Fisher T.R., Peele E.R., Ammerman J.W. and Harding L.W. Jr. 1992. Nutrient limitation of phytoplankton in Chesapeake Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **82**: 51-63.
- Fujiki T., Toda T., Kikuchi T., Aono H. and Taguchi S. 2004. Phosphorus limitation of primary productivity during the spring-summer blooms in Sagami Bay, Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **283**: 29-38.
- Hattori A. 1977. Detailed distribution and cycling of nitrogen in Sagami and Suruga Bays. In: Hogetsu K., Hatanaka M., Hanaoka T. and Kawamura T. (eds), *Productivity of biocenoses in coastal regions of Japan*, JIBP synthesis 14. University of Tokyo press, Tokyo. pp. 42-48.
- Hogetsu K. and Taga N. 1977. Suruga Bay and Sagami Bay. In: Hogetsu K., Hatanaka M., Hanaoka T. and Kawamura T. (eds), *Hydrographic condition. JIBP Synthesis 14*. University of Tokyo Press, Tokyo. pp. 31-172.
- Holm-Hansen O., Lorenzen C.J., Holmes R.N. and Strickland J.D.H. 1965. Fluorometric determination of chlorophyll. *Journal du Conseil Permanent International Pour l'Exploration de la Mer* **30**: 3-15.
- Itakura S., Imai I. and Itoh K. 1990. Seasonal occurrence of the noxious red tide dinoflagellate *Gymnodinium nagasakiense* in Hiroshima Bay, Seto Inland Sea. *Bull. Nansai Natl. Fish. Res. Inst.* **23**: 27-33. (In Japanese, with English abstract).
- Iwata S. 1985. Sagami Bay: physics. In: Oceanographical Society of Japan (eds), *Coastal Oceanography of Japanese Inlands*. Tokai University Press, Tokyo. pp 401-409.
- Iwata S. and Matsuyama M. 1989. Surface circulation in Sagami Bay: the response to variation of the Kuroshio Axis. *J. Oceanogr. Soc. Japan* **45**: 310-320.
- Jeong H.J. 1999. The ecological roles of heterotrophic dinoflagellates in marine planktonic community. *J. Eukaryot. Microbiol.* **46**: 390-396.
- Jeong H.J., Yoo Y.D., Park J.Y., Song J.Y., Kim S.T., Lee S.H., Kim K.Y. and Yih W.H. 2005. Feeding by phototrophic red-tide dinoflagellates: five species newly revealed and six species previously known to be mixotrophic. *Aquat. Microb. Ecol.* **40**: 133-150.
- Johnson T.J. and Smith Jr. W.O. 1986. Sinking rates of phytoplankton assemblages in the Weddell Sea marginal ice zone. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **33**: 131-137.
- Joint I.R., Owens N.J.P. and Pomroy A.J. 1986. Seasonal production of photosynthetic picoplankton and nanoplankton in the Celtic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **28**: 251-258.
- Justic D., Rabalais N.N., Turner R.E. and Dortch Q. 1995. Changes in nutrient structure of river-dominated coastal waters: stoichiometric nutrient balance and its consequences. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **40**: 339-356.
- Kamatani A., Oku O., Tsuji H., Maeda M. and Yamada Y. 2000. The distribution and fate of nutrients in Sagami Bay. *Nippon Suisan Gakkaishi* **66**: 70-79 (In Japanese).
- Kanda J., Fujiwara S., Kitazato H. and Okada Y. 2003. Seasonal and annual variation in the primary production regime in the central part of Sagami Bay. *Progress in Oceanogr.* **57**: 17-29.
- Miyaguchi H., Fujiki T., Kikuchi T., Kuwahara V. S. and Toda T. 2006. Relationship between the bloom of *Noctiluca scintillans* and environmental factors in the coastal waters of Sagami Bay, Japan. *J. Plankton Res.* **28**: 313-324.
- Montani S., Pithakpol S. and Tada K. 1998. Nutrient regeneration in coastal sea by *Noctiluca scintillans*, a red tide causing dinoflagellate. *J. Mar. Biotechnol.* **6**: 224-228.
- Nakamura Y. 1998. Biomass, feeding and production of *Noctiluca scintillans* in the Seto Inland Sea, Japan. *J. Plankton Res.* **20**: 2213-2222.
- Nishitani G., Yamaguchi M., Ishikawa A., Yanagiya S., Mitsuya T. and Imai I. 2005. Relationships between occurrences of toxic *Dinophysis* species (Dinophyceae) and small phytoplankton in Japanese coastal waters. *Harmful Algae* **4**: 755-762.
- Okaichi T. and Nishio S. 1976. Identification of ammonia as the toxic principle of red tide of *Noctiluca scintillans*. *Bull.*

- Plankton Soc. Japan* **23**: 75-80.
- Parsons T.R., Maita Y. and Lalli C.M. 1984. *A manual of chemical and biological methods for seawater analysis*. Pergamon Press, Oxford, 173 pp.
- Rasmussen J. and Richardson K. 1989. Response of *Gonyaulax tamarensis* to the presence of a pycnocline in an artificial water column. *J. Plankton Res.* **11**: 747-762.
- Redfield A.C., Ketchum B.H. and Richards F.A. 1963. The influence of organisms on the composition of seawater. In: Hill M.N. (ed.), *The Sea*. John Wiley, New York. pp. 26-77.
- Ryther J.H. and Dunstan W.M. 1971. Nitrogen, phosphorus and, eutrophication in the coastal marine environment. *Science* **171**: 1008-1013.
- Satoh F., Hamasaki K., Toda T. and Taguchi T. 2000. Summer phytoplankton bloom in Manazuru Harbor, Sagami Bay, central Japan. *Plankton Biol. Ecol.* **47**: 73-79.
- Sekiguchi H. and Kato T. 1976. Influence of *Noctiluca*'s predation on the *Acartia* population in Ise Bay, Central Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan* **32**: 195-198.
- Smayda T. J. 1997. Harmful algal blooms: Their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea. *Limnol. Oceanogr.* **42**: 1137-1153.
- Smayda T.J. 2002. Turbulence, watermass stratification and harmful algal bloom: an alternative view and frontal zones as "pelagic and banks." *Harmful Algae* **1**: 95-112.
- Sondergaard M., Jensen L.M. and Ertebjerg G. 1991. Picoalgae in Danish coastal waters during summer stratification. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **79**: 139-149.
- Suzuki R. and Ishimaru T. 1990. An improved method for the determination of phytoplankton chlorophyll using N,N-dimethylformamide. *J. Oceanogr. Soc. Japan* **46**: 190-194.
- Tada K., Pithakpol S., Yano R. and Montani S. 2000. Carbon and nitrogen content of *Noctiluca scintillans* in the Seto Inland Sea, Japan. *J. Plankton Res.* **22**: 1203-1211.
- Turner R.E., Qureshi N., Rabalais N.N., Dortch Q., Justic, D., Shaw R.F. and Cope J. 1998. Fluctuating silicate: nitrate ratios and coastal food webs. *Proceeding of the National Academy of Sciences (USA)* **95**: 13048-13051.
- Wu J.T. and Chou T.L. 2003. Silicate as the limiting nutrient for phytoplankton in a subtropical eutrophic estuary of Taiwan. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **58**: 155-162.

Received 10 October 2008

Accepted 18 November 2008