

## 시화호에서 하계 섬모충류의 초식압에 미치는 중형동물플랑크톤의 영향

홍현표<sup>1,2</sup> · 최중기<sup>2,\*</sup>

<sup>1</sup>(주)한국연안환경생태연구소

<sup>2</sup>인하대학교 해양학과

### Influence of Mesozooplankton on the Grazing Pressure of Planktonic Ciliates in Sihwa Lake During Summer

HYUN PYO HONG<sup>1,2</sup> AND JOONG KI CHOI<sup>2,\*</sup>

<sup>1</sup>Korea Institute of Coastal Ecology, Inc. Bucheon 421-742, Korea

<sup>2</sup>Department of Oceanography Inha University, Incheon 402-751, Korea

시화호에서 식물플랑크톤 및 섬모충류의 포식자인 중형동물플랑크톤 개체수가 크게 증가하는 하계에 섬모충류의 초식압에 미치는 중형동물플랑크톤의 영향을 파악하기 위해 희석실험과 요각류 첨가 배양 실험을 병행하였다. 희석 실험에서 섬모충류는 식물플랑크톤 생산량의 104%를 하루에 소비하였으나, 요각류 *Acartia sinjiensis*를 첨가한 실험구에서 섬모충류의 초식압은 19%로 크게 감소하였다. 이는 미소형식물플랑크톤의 주요 초식자인 >20 μm 빈섬모충류에 대한 중형동물플랑크톤의 선택적 섭이에 기인하는 것으로, 중형동물플랑크톤에 의해 섬모충류의 개체수가 강하게 지배되는 시기에는 섬모충류의 실제 초식압은 과대평가될 수 있음을 의미한다. 따라서 시화호에서 요각류 개체수가 크게 증가하는 춘계와 하계에는 식물플랑크톤의 초식자로서 섬모충류의 역할은 크게 감소될 것으로 판단되며, 초식자로서 섬모충류의 역할을 더 정확하게 평가하기 위해서는 섬모충류에 대한 중형동물플랑크톤의 포식압을 반드시 고려해야 할 것으로 보인다.

We performed dilution experiments together with copepod added incubations to examine the influence of mesozooplankton on the grazing pressure of planktonic ciliates in Sihwa lake during summer when the abundances of phytoplankton and mesozooplankton increased considerably. Planktonic ciliates consumed 104% of primary production in a day on dilution experiments. However, the ciliates consumption on phytoplankton was reduced to 19% in copepod incubations with *Acartia sinjiensis* added. This was due to selective predation of *A. sinjiensis* on oligotrich ciliates (>20 μm) which were major grazers on nano-phytoplankton. Our experiments show that grazing pressure of planktonic ciliates based on dilution experiments may be overestimated when the abundance of planktonic ciliates is strongly controlled by copepods. We postulate that the role of planktonic ciliates as grazers could diminish in Sihwa lake in spring and summer when abundance of copepods increase considerably. We suggest that the predation of mesozooplankton should be considered to better appraise the role of planktonic ciliates as grazers.

**Key words:** Ciliates, Mesozooplankton, Grazing, Predation

### 서론

소형동물플랑크톤은 <200 μm의 포식성(phagotrophic) 원생생물(protists)과 후생동물(metazoans)을 의미하며(Calbet and Alcaraz, 2009), 섬모충류와 중속영양외편모류는 개체수와 생체량에서 가장 우점하는 원생생물분류군이다(Dolan and McKeon, 2004; Sherr and Sherr, 2007). 소형동물플랑크톤은 해양에서 일일 일차생산력의

59~74%를 소비하는 것으로 알려져 일차생산자에 대한 주 포식자로 인식되고 있으며(Calbet and Landry, 2004), 특히, 미소형식물플랑크톤의 주 포식자이다(Calbet, 2008). 반면 중형동물플랑크톤(특히, 요각류)은 >20 μm 크기의 식물플랑크톤을 주로 소비하며, 해역의 영양상태에 따라 차이는 있으나 먹이원으로 식물플랑크톤보다는 섬모충류를 더 선호하는 것으로 알려지고 있다(Verity and Paffenhöfer, 1996; Calbet and Saiz, 2005; Yang *et al.*, 2010).

소형동물플랑크톤의 초식압을 측정하는 대표적인 방법으로 희석법(Landry and Hassett, 1982)이 있으나, 이는 상위 포식자가 없는

Received May 19, 2014; Revised August 25, 2014; Accepted October 16, 2014  
\*Corresponding author: mail jkchoi@inha.ac.kr

상태에서 소형동물플랑크톤의 최대초식압을 측정하는 것이다. 자연상태에서 중형동물플랑크톤(특히, 요각류)은 소형동물플랑크톤의 주요 포식자 (Saiz and Calbet, 2011)로 희석실험을 통해 추정된 소형동물플랑크톤의 초식압은 포식자가 존재하는 자연상태에서 발휘되는 소형동물플랑크톤의 초식압에 비해 과대평가될 수 있다 (Schmoker *et al.*, 2013). Nejstgaard *et al.*(2001)은 소형동물플랑크톤 초식압 실험과 요각류 첨가 배양 실험을 병행하는 방법을 제안하였다. 이 방법은 기존 초식압 측정 방법에 비해 소형동물플랑크톤과 중형동물플랑크톤 간 상호작용(prey-predator interaction)을 고려하여 초식압을 측정하는 것으로 기존 방법에 비해 포식자가 존재하는 자연상태에 좀 더 근접한 초식압을 측정할 수 있다.

본 연구가 수행된 시화호는 부영양화된 수계로 최대농도는 DIN 76.68  $\mu\text{M}$ , DIP 8.57  $\mu\text{M}$  수준이며(백 등, 2010), 특히, 하계에 주변 하천으로부터 담수유입으로 인해 영양염 농도는 크게 증가한다(김 등, 2004). 엽록소 *a* 농도는 평균 30  $\mu\text{g L}^{-1}$  수준으로 춘계와 하계에 높고(백 등, 2010), 총 엽록소 *a*에서 <20  $\mu\text{m}$  엽록소 *a*가 차지하는 비율은 평균 70% 이상을 보인다(유, 2010). 섬모충류의 주요 포식자인 중형동물플랑크톤은 60~102,326 ind.  $\text{m}^{-3}$ 의 범위로 춘계와 하계에 개체수가 크게 증가하며, 요각류가 가장 우점하는 분류군으로 출현한다. 주요 우점종은 춘계에는 *Acartia hudsonica*와 *Acartia hongii*, 그리고 하계에는 요각류인 *Acartia sinjiensis*가 계절적 천이를 보인다(유, 2010).

본 연구는 시화호에서 식물플랑크톤 및 섬모충류의 주 포식자인 중형동물플랑크톤 개체수가 크게 증가하는 하계에 섬모충류의 초식압에 미치는 중형동물플랑크톤의 영향을 파악하기 위하여 희석실험과 요각류 첨가 배양실험을 병행하였으며, 하계 시화호에서 중요한 초식자 그룹과 섬모충류에 대한 요각류의 먹이 선호도를 함께 분석하였다.

## 재료 및 방법

### 시료 채집

식물플랑크톤에 대한 섬모충류의 초식압을 측정하기 위해 희석법(Landry and Hassett, 1982)을 이용하였으며, 중형동물플랑크톤이 섬모충류의 초식압에 미치는 영향을 파악하기 위하여 희석실험과 동시에 요각류 첨가 실험을 병행하였다. 희석실험에 사용한 섬모충류 시료는 2005년 8월 시화호 내 1개 정점에서(Fig. 1) 다

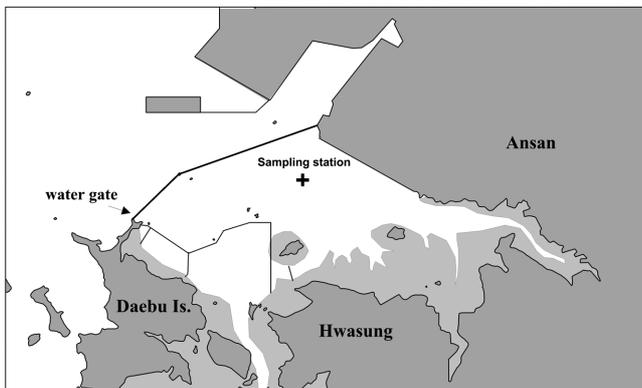


Fig. 1. Location of sampling station in Sihwa lake.

리아프램 펌프를 이용하여 표층 하 1 m 수심에서 60 L를 채수한 후 20 L 통에 나누어 실험실로 운반하였으며, 중형동물플랑크톤 첨가 실험을 위한 요각류 시료는 섬모충류 채집과 동일하게 다이아프램 펌프를 이용하여 수층 하 1 m 수심에서 채수한 해수 60 L를 망목 200  $\mu\text{m}$ 의 네트를 이용하여 네트 cod end에 포집한 후 1 L 폴리카보네이트(PC)병에 담아 현장해수가 담긴 아이스박스에 담아 실험실로 운반하였다. 중형동물플랑크톤 종조성 및 정량분석을 위해 유량계(General Oceanics, 2030R)가 달린 망구 45 cm, 망목 200  $\mu\text{m}$ 의 원추형 네트를 이용하여 표층채집한 후 중성포르말린으로 4~5% 되게 고정하였다. 채집된 시료는 요각류 첨가실험 시 첨가대상 요각류와 첨가량을 결정하는데 이용하였다.

### 초식압 실험

희석해수 제조 시에는 60 L 전량을 잘 혼합하여 사용하였다. 희석해수는 현장해수의 100%, 70%, 50%, 30%, 10% 해수의 5개 희석구간을 두었으며, 희석구간 별로 2개의 반복구를 두었다. 희석해수 제조를 위하여 혼합 해수를 200  $\mu\text{m}$  체에 걸러 섬모충류의 상위 포식자를 제거하였으며, 200  $\mu\text{m}$ 체로 여과된 현장해수는 GF/F filter(Whatman)로 여과한 여과해수와 혼합하여 희석구간별 해수를 제조하였다.

영양염류는 실험 전일  $\text{PO}_4$  1.7  $\mu\text{M}$ ,  $\text{NO}_3$  59  $\mu\text{M}$ ,  $\text{SiO}_2$  15.7  $\mu\text{M}$  농도로 식물플랑크톤 성장이 제한되지 않을 것으로 판단되어 희석실험 시 영양염류는 첨가하지 않았다.

현장에서 채집된 중형동물플랑크톤 출현개체수는 총 13,696 개체  $\text{m}^{-3}$  이었으며, 요각류가 전체 출현개체수의 92%(성체 및 미성숙 개체만 출현)로 가장 우점하는 분류군이었고, *Acartia sinjiensis* 성체가 전체 출현개체수의 79%로 가장 우점하였다.

중형동물플랑크톤에 의한 영향 파악을 위하여 100% 해수에 2개의 반복구를 두어 요각류를 첨가한 실험구를 추가하였다. 요각류 첨가 실험을 위해 현장에서 중형동물플랑크톤 시료를 채집 한 후 200  $\mu\text{m}$  체를 활용하여 우점종인 요각류 *A. sinjiensis* 중 활동력이 강한 개체를 선별하였다. 선별된 요각류는 실험 전 여과해수에서 약 20시간 적응시킨 후 현장에서의 요각류 출현량(12,851 개체  $\text{m}^{-3}$ )을 반영하여 실험구 당 13개체씩 첨가하였다.

희석실험에서 100% 해수는 중형동물플랑크톤 첨가 실험구의 대조구 및 실험 시작 전 시료로 활용하였다(Umani *et al.*, 2005).

제조된 각 희석해수 별 실험구와 요각류 첨가 실험구는 1 L 폴리카보네이트(PC) 병에 담은 후 포식 실험용 wheel에 매달아 항온실에 설치하였다. 현장수온과 광량은 salinometer (YSI)와 광량계(LI-1000)를 이용하여 현장(수심 1 m)에서 측정하였으며, 배양 실험은 현장수온과 광량 하에서 24시간 수행하였다. 8월의 일출과 일몰 시간을 고려하여 light:dark=14:10로 하였으며, wheel의 회전 속도는 10-15 rpm을 유지하였다.

### 시료 분석

식물플랑크톤의 길보기 성장률 측정을 위해 실험 시작 전( $T_0$ )과 종료 후( $T_{24}$ ) 각 희석해수 실험구(요각류 첨가구 포함)에서 엽록소 *a*(<200  $\mu\text{m}$ )를 측정하였다. 분석방법은 각 실험구에서 해수 시료를 GF/F(Whatman 사)에 여과한 후 여과지를 90% 아세톤에 담아 24시간 냉암 보관 후 상등액을 취하여 fluorometer(10AU, Turner

designs)로 측정하였다. 엽록소 *a*는 총 엽록소 *a*, <20 μm 엽록소 *a*, 그리고 <3 μm 엽록소 *a*의 3개 크기 구간으로 구분하여 측정하였으며, 분석 시에는 크기별로 200 ml의 해수를 여과하였다. 총 엽록소 *a*는 실험구의 해수를 그대로 사용하였고, <20 μm 엽록소 *a*는 이를 20 μm체에 거른 해수를 사용하였다. <3 μm 엽록소 *a*는 3 μm membrane filter를 이용하여 자유낙하 방식으로 여과한 해수를 사용하였다. 자료 처리 시에는 <3 μm 엽록소 *a*, 3~20 μm 엽록소 *a*, >20 μm 엽록소 *a*로 구분하였으며, 3~20 μm 엽록소 *a*는 <20 μm 엽록소 *a* 농도에서 <3 μm 엽록소 *a* 농도를 뺀 값을 이용하였고, >20 μm 엽록소 *a*는 총 엽록소 *a* 농도에서 <20 μm 엽록소 *a* 농도를 뺀 값을 이용하였다. 그러나 크기별 엽록소 *a* 농도는 요각류 첨가구에서의 자료만 활용되었으며, 희석실험에서는 총 엽록소 *a* 자료만이 이용되었다.

중형동물플랑크톤이 섬모충류 초식압에 미치는 영향을 파악하기 위하여 실험 시작 시와 종료 후에 대조구(희석실험에서 100% 해수 실험구)와 요각류 첨가 실험구에서 섬모충류의 탄소량 변화를 측정하였다.

**자료 분석**

식물플랑크톤 성장률(*k*) 및 섬모충류의 초식률(*g*)은 해수희석비율에 따른 식물플랑크톤의 길보기 성장률의 회귀식에서 산출하였고(Landry and Hassett, 1982), 섬모충류의 섭식률(*I*)은  $I=g \times C_m$ 을 이용하여 구하였다.  $C_m$ 은 실험 기간 중 식물플랑크톤 평균 엽록소 *a* 농도이며,  $C_m$ 은 아래와 같이 구하였다.

$$C_m = \frac{C_0 e^{(k-g)} - C_0}{k-g}$$

요각류 첨가 실험구에서 총 엽록소 *a*에 대한 요각류의 보정하지 않은 초식률( $g_{cop}$ , uncorrected grazing coefficient)은 Frost(1972) 식에 의하여 구하였다. 그러나 요각류가 존재하는 상태에서는 섬모충류에 대한 요각류의 포식압때문에 섬모충류의 생물량이 감소하고 따라서 섬모충류의 초식률도 감소한다. 따라서 요각류의 초식률을 보정하기 위하여 아래와 같이 Nejtgaard *et al.*(2001) 방법을 사용하였다.

$$g_{corr} = g_{cop} + k_{mic}$$

$g_{corr}$ 은 요각류의 보정된 초식률(corrected grazing coefficient)이며,  $k_{mic}$ 는 요각류 첨가 실험구에서 요각류의 섭식에 기인한 섬모충류 초식률 감소분에 대한 보정값으로 아래와 같이 구한다(Nejtgaard *et al.*, 2001).

$$k_{mic} = g_{mic} \left( \frac{M - M^*}{M} \right)$$

$$M = (M_t - M_0) \ln \left( \frac{M_t}{M_0} \right)^{-1}$$

$$M^* = (M_t^* - M_0) \ln \left( \frac{M_t^*}{M_0} \right)^{-1}$$

$g_{mic}$ 는 희석실험에서 구해진 섬모충류의 초식률이며,  $M_t$ 는 실험 기간 중 대조구에서 전체 섬모충류의 평균 탄소량,  $M^*$ 은 요각류 첨가 실험구에서 전체 섬모충류의 평균 탄소량이다.  $M_0$ 와  $M_t$ 는 각

각 대조구에서 실험 시작 전과 종료 후 전체 섬모충류의 탄소량이며,  $M_t^*$ 은 요각류 첨가 실험구에서 실험 종료 후 전체 섬모충류의 탄소량이다.

요각류 첨가 실험구에서 섬모충류의 초식률( $g_{mic, corr}$ )은  $k_{mic}$  계산과 마찬가지로  $g_{mic}$ 에 대한 대조구와 요각류 첨가 실험구에서 섬모충류 탄소량 비로 나타내었다 (Nejtgaard *et al.*, 2001).

$$g_{mic, corr} = g_{mic} \left( \frac{M}{M^*} \right)$$

섬모충류 또는 요각류가 실험 시작 전 엽록소 *a* 농도( $C_i$ )와 엽록소 *a* 생산력( $C_p$ )에 대해 하루에 제거할 수 있는 초식압(%)은 Verity *et al.*(1993)의 방법을 따라서 계산하였다.

$$C_i = (1 - e^{-g^*}) \times 100$$

$$C_p = (e^k - e^{(k-g^*)}) / (e^k - 1) \times 100$$

$g^*$ 은 섬모충류 또는 요각류의 엽록소 *a*에 대한 초식률( $d^{-1}$ )이며,  $k$ 는 희석실험에서 식물플랑크톤 성장률( $d^{-1}$ , 엽록소 *a* 기준)이다.

대조구(희석실험에서 100% 해수 실험구)에서 전체 섬모충류의 성장률( $k$ )과 요각류 첨가구에서 섬모충류에 대한 요각류의 포식률( $g^*$ )은 Frost (1972) 식에 의해 구하였다.

$$M_t = M_0 e^{k^t}$$

$$M_t^* = M_0 e^{(k^t - g^t)}$$

섬모충류에 대한 요각류의 섭식률( $I'$ )은  $I' = g^* \times M^*$ 을 이용하여 구하였다.

섬모충류에 대한 요각류(*Acartia sinjiensis*)의 먹이 선호도는 Nejtgaard *et al.*(1997)와 같이 측정하였다.

$$\alpha_i = \frac{\ln[(n_{i0} - r_i)/n_{i0}]}{\sum_{i=1}^m \ln[(n_{i0} - r_i)/n_{i0}]}, i = 1, \dots, m$$

$\alpha$ : 먹이 *i*에 대한 선호도

$r_i$ : 요각류 첨가 실험구에서 요각류에 섭식된 먹이 *i*의 량( $\mu g C \text{ ind.}^{-1} d^{-1}$ )

$n_{i0}$ : 실험 기간 중 대조구에서 먹이 *i*의 평균 탄소량

먹이 선호도는 0~1의 범위를 가지며, 먹이 선택성 여부는  $> \frac{1}{m}$  일 경우이며, 여기서  $m$ 은 3(<20 μm, 20~50 μm, 50~100 μm 빈섬모충류)이다.

**탄소량 측정**

섬모충류의 탄소량 측정은 기하학 공식을 적용하여 개체의 부피(*V*)를 구한 후 Menden-Deuer and Lessard (2000) 방법에 따라 Carbon( $pg C \text{ cell}^{-1}$ )=0.216*V*<sup>0.939</sup>을 적용하여 세포 당 탄소량을 측정하였다. 각 크기 그룹의 섬모충류(<20 μm, 20-50 μm, 50-100 μm)는 원형에 가까운 타원형의 형태이며, 각 크기 그룹에 대해 50 개체 이상의 세포로부터 장축과 단축의 크기를 잰 후  $4/3 \times \pi \times (\text{단축}/2)^2 \times (\text{장축}/2)$ 의 수식을 적용하여 부피를 계산하고, 이를 탄소량으로 전환하였으며, 각 크기 그룹에 대해 평균 탄소량을 적용하였다.

**통계분석**

희석실험에서 식물플랑크톤 성장률과 섬모충류의 초식물을 추정하기 위해 해수 희석비율과 식물플랑크톤 길보기 성장률 간 회귀분석을 수행하였으며, 회귀식 추정과 유의성 검정은 반복구 전체를 이용하였다.

요각류 첨가 실험에서 대조구와 요각류 첨가 실험구 간 섬모충류 및 요각류에 대한 측정치 비교를 위해서 비모수 검정을 실시하였으나, 반복구가 적어 측정치 간 평균값의 뚜렷한 차이에도 불구하고 모든 측정치 비교에서 통계적으로 유의한 차이를 보이지 않았으며, 이에 대해 결과 기술 시에는 별도로 언급하지 않았다.

결과에 기술된 수치는 반복구로부터 얻어진 평균값을 제시하였다.

**결과 및 고찰**

**섬모충류의 초식압**

희석법을 이용한 실험에서 실험 전(T<sub>0</sub>) 100% 현장해수(요각류 첨가 배양실험의 대조구)의 총 엽록소 *a* 농도는 39.2 µg L<sup>-1</sup>였다. 이 중 >20 µm의 엽록소 *a*가 50.8%, 3~20 µm의 엽록소 *a*가 48.8%, 그리고 <3 µm의 엽록소 *a*가 0.4%를 차지하였으며, 실험 종료 후(T<sub>24</sub>) 총 엽록소 *a* 농도는 38.0 µg L<sup>-1</sup> 수준이었다(Table 2). 해수 희석물에 대한 식물플랑크톤(총 엽록소 *a*)의 길보기 성장률의 회귀식은 의미 있는 것으로 나타났으며, 회귀식으로부터 구해진 식물플랑크톤(총 엽록소 *a* 기준)의 성장률은 1.33 (d<sup>-1</sup>) 이었고, 총 엽록소 *a*에 대한 섬모충류의 초식률은 1.44 (d<sup>-1</sup>)였다. 이는 실험 시작 전 엽록소 *a* 농도의 76.4%와 일차생산량의 103.8%를 하루에 소비하는 수준으로, 섭식률은 53.4 µgChl. L<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>로 추정되었다(Table 1).

중형동물플랑크톤은 <20 µm 식물플랑크톤을 직접 소비하기 어려운 반면(Verity and Paffenhöfer, 1996), 소형동물플랑크톤은 중

형동물플랑크톤이 선호하지 않는 <20 µm 식물플랑크톤의 주 포식자로 알려져 있다(Calbet, 2008). 본 연구에서 섬모충류의 높은 초식압은 실험 시작 전 섬모충류의 먹이원으로 적합한 크기(predator:prey=8:1 by Hansen *et al.*, 1994)인 <20 µm 엽록소 *a* 농도가 차지하는 비율이 총 엽록소 *a*의 약 50%로 충분히 높고, 농도 역시 20 µg L<sup>-1</sup>로 매우 높았기 때문인 것으로 보인다.

Schmoker *et al.*(2013)에 의하면 현재까지 희석실험을 통해 보고된 식물플랑크톤(엽록소 *a* 기준)에 대한 소형동물플랑크톤의 초식압은 실험초기 엽록소 *a* 농도가 0.19~12.30 µg L<sup>-1</sup>(중앙값의 25~75% 범위)일 때 일차생산력의 17.0~104.5%(중앙값의 25~75% 범위)를 하루에 제거할 수 있는 것으로 보고하였다. 따라서 본 연구의 희석실험에서 일차생산력의 103.8%의 제거율은 높은 수준이나 기존 연구에서 보고된 제거율 범위에 포함된다고 할 수 있다. 그러나 Schmoker *et al.*(2013)가 제시한 소형동물플랑크톤의 제거율은 본 연구지역인 시화호에서의 엽록소 *a* 농도(실험 시작 전 39.1 µg L<sup>-1</sup>)에 비해 매우 낮은 수준을 보이는 지역에서 얻은 결과이며, 엽록소 *a* 농도가 약 3배 높은 시화호에서는 일차생산력에 대한 소형동물플랑크톤의 절대적 제거량이 더 클 것으로 예상할 수 있다. Gallegos(1989)는 엽록소 *a* 농도가 32.5~138.4 µg L<sup>-1</sup>로 본 연구보다 높은 엽록소 *a* 농도를 보이는 지역에서 희석실험을 실시하였으며, 일차생산력에 대해 45.4~104.0%의 제거율을 보인다고 하였다. 이는 하루에 16.8~281.2 µgChl. L<sup>-1</sup>를 제거할 수 있는 수준이다. 따라서 본 연구의 희석실험에서 섬모충류의 섭식률(53.4 µgChl. L<sup>-1</sup>)은 식물플랑크톤 생물량이 높은 지역에서의 일차생산력 제거율 결과들에 더 잘 부합한다고 할 수 있다.

요각류 첨가 배양실험에서 섬모충류의 식물플랑크톤에 대한 초식압 변화를 추정하기 위하여 대조구와 요각류 첨가구에서 섬모충류의 탄소량 변화를 살펴보았다. 실험 기간 중 대조구와 요각류 첨가구 모두 빈섬모충류(oligotrichs)만 출현하였으며, 실험 시작

**Table 1.** Growth rate (*k*, d<sup>-1</sup>), grazing coefficient (*g*, d<sup>-1</sup>), % chl. *a* grazed day<sup>-1</sup>, % primary production grazed day<sup>-1</sup>, and ingestion rate (*I*, µgChl. L<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>) on phytoplankton in dilution experiments and copepod added incubations. mean±sd (n=2)

Experiments	Ciliates					Copepods				
	<i>k</i>	<i>g</i>	<i>p</i>	% chl. <i>a</i> grazed	% pp grazed	<i>I</i>	<i>g</i>	% chl. <i>a</i> grazed	% pp grazed	<i>I</i>
Dilution exp.	1.33±0.10	1.44±0.17	**	76.3	103.7	53.4±3.5	-	-	-	-
Copepod added	-	0.15±0.01	-	14.2±1.0	19.2±1.3	4.7±0.3	-	-	-	-
Uncorrected	-	-	-	-	-	-	0.58±0.05	43.7±2.8	59.4±3.8	17.7±1.4
Corrected	-	-	-	-	-	-	1.86±0.04	84.5±0.6	114.8±0.8	57.4±0.6

\*\* , p<0.01

**Table 2.** Biomass of chl. *a*, ciliates, and copepod in copepod added incubations. mean±sd (n=2)

		Control			Copepod added		
		T <sub>0</sub>	T <sub>24</sub>	mean	T <sub>0</sub>	T <sub>24</sub>	mean
Chl. <i>a</i> (µg L <sup>-1</sup> )	Whole	39.2±2.6	38.0±2.0	37.1±2.5	41.1±0.3	22.4±0.7	30.8±0.3
	>20 µm	19.9±0.6	-	-	20.9±1.0	4.5±0.5	10.6±0.8
	3~20 µm	19.1±1.4	-	-	20.0±0.7	17.8±1.1	18.9±0.9
	<3 µm	0.2±0.01	-	-	0.2±0.04	0.2±0.03	0.2±0.03
Ciliates (µgC L <sup>-1</sup> )	Total	10.8	98.5±4.9	38.2±1.5	-	1.2±0.1	4.0±0.1
	<20 µm	0.2	0.1±0.05	0.1±0.03	-	0.10±0.03	0.13±0.02
	20-50 µm	5.4	80.8±2.1	27.9±0.5	-	0.93±0.07	2.55±0.07
	50-100 µm	5.2	17.6±2.7	10.2±0.9	-	0.13±0.03	1.37±0.09
Copepod (µgC L <sup>-1</sup> )		-	-	-	18.7	-	-

**Table 3.** Growth rates of ciliates based on carbon biomass, and grazing coefficient, ingestion rates and prey preference of *Acartia sinjiensis* on ciliates in copepod added incubations. mean±sd (n=2)

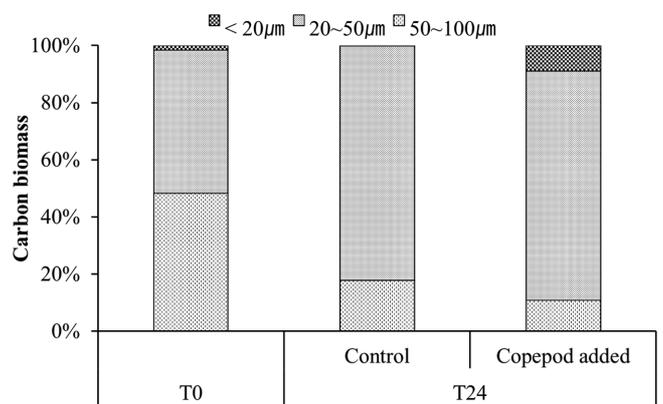
Experiments		Total ciliates	<20 μm oligotrichs	20~50 μm oligotrichs	50~100 μm oligotrichs
Growth rate (d <sup>-1</sup> )	Control	2.21±0.05	-0.48±0.45	2.70±0.03	1.21±0.15
	Copepod added	-2.23±0.07	-0.50±0.27	-1.76±0.06	-3.74±0.27
<i>p</i> value		ns	ns	ns	ns
Grazing coefficient (d <sup>-1</sup> )	Copepod added	4.44±0.12	0.02±0.18	4.46±0.10	4.95±0.42
				ns	
Ingestion rate (μgC ind. <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> )	Copepod added	1.39±0.013	0.35×10 <sup>-3</sup> ±0.002	0.87±0.004	0.52±0.010
				ns	
Prey preference	Copepod added	-	0.01±0.16	0.37±0.05	0.62±0.11

ns, not significant

전(T<sub>0</sub>) 전체 섬모충류 탄소량은 10.8 μgC L<sup>-1</sup>로 20~50 μm 크기 그룹이 50%를 차지하였고, 50~100 μm 크기 그룹은 48%, 그리고 <20 μm 크기 그룹은 2% 수준을 보였다. 실험 종료 후(T<sub>24</sub>) 대조구에서 전체 섬모충류 탄소량은 98.5 μgC L<sup>-1</sup>로 크게 증가하였으며, 가장 높은 탄소량 증가율을 보인 빈섬모충류는 20~50 μm 크기 그룹으로 전체 섬모충류 생체량의 73.0%를 차지하였고, 50~100 μm 크기 그룹도 실험시작 전에 비해 탄소량이 3배 증가하였으며 생체량에서 차지하는 비율은 26.6%였다. 반면, <20 μm 크기 그룹의 성장률은 -0.48(d<sup>-1</sup>)로 실험 시작 전에 비해 실험 종료 후에 생체량이 감소하였으며, 전체 섬모충류 생체량의 0.3% 수준이었다(Fig. 2, Table 3). 요각류 첨가구에서 전체 섬모충류 탄소량은 실험 종료 후 1.2 μgC L<sup>-1</sup>로 크게 감소하였으며, 대조구의 10.5% 수준이었다(Table 2). 섬모충류의 모든 크기 그룹에서 음의 성장을 보였으며, 50~100 μm 크기 그룹에서 -3.74(d<sup>-1</sup>)로 가장 높은 탄소량 감소율을 보였고, 다음으로 20~50 μm 크기 그룹이 -1.76(d<sup>-1</sup>), 그리고 <20 μm 크기 그룹이 -0.50(d<sup>-1</sup>) 순 이었다(Table 3). 그러나 <20 μm 크기 섬모충류는 대조구에서도 유사한 음의 성장을 보여, 요각류 첨가구에서 <20 μm 빈섬모충류의 성장률 감소는 요각류의 섭식에 따른 결과라기보다는 성장이 저조한 탓으로 보이며, 요각류의 포식에 기인한 성장률 감소는 그리 크지 않은 것으로 판단된다.

섬모충류의 탄소량은 대조구에 비해 요각류 첨가구에서 매우 낮았으며, 요각류 첨가구에서 섬모충류의 초식률은 0.15(d<sup>-1</sup>)로 희석 실험(1.44 d<sup>-1</sup>)에 비해 크게 감소하였다. 이는 실험 시작 전 엽록소 *a* 농도의 14.2%와 일차생산량의 19.2%를 하루에 소비할 수 있는 수준으로 섭식률은 4.7 μgChl. L<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>로 추정되었다(Table 1).

희석실험을 통해 얻어진 소형동물플랑크톤의 초식률은 엽록소 *a* 농도 및 수온과 상관관계가 높은 것으로 보고되었으나(Schmoker et al., 2013), 여러 연구들에서 식물플랑크톤 군집 조성(Edward et al., 1999), 소형동물플랑크톤 군집 조성(Calbet et al., 2008; Lawrence and Menden-Deuer, 2012), 요각류에 의한 top-down 효과(Stoecker et al., 2008; Sherr et al., 2009)등이 소형동물플랑크톤의 초식률에 영향을 미치는 것으로 알려져 있다. 특히, 요각류는 자연상태에서 소형동물플랑크톤(특히, 섬모충류와 와편모류)의 주요 포식자로(Calbet and Saiz, 2005; Saiz and Calbet, 2011), 소형동물플랑크톤의 풍도가 요각류에 의해 강하게 조절되는 해역에서 희석실험을 통해 얻어진 소형동물플랑크톤의 초식압은 과대평가될 수 있다(Schmoker et al., 2013). 본 연구에서도 섬모충류의 초식압은 대조구에 비해 요각류의 포식압이 작용하는 요각류 첨가



**Fig. 2.** Percent composition of ciliates carbon biomass by size groups at the commencement (T<sub>0</sub>) and the termination (T<sub>24</sub>) of copepod added incubations.

구에서 크게 감소하였다. 따라서 시화호에서 하계 희석실험을 통해 얻어진 섬모충류의 초식압은 요각류의 포식압이 존재하는 자연상태보다 과대평가된 것으로 판단된다.

### 요각류(*Acartia sinjiensis*)의 초식압

요각류 첨가 배양실험에서 총 엽록소 *a*는 대조구보다 요각류 첨가구에서 더 높은 감소율을 보였다. 모든 크기 그룹의 엽록소 *a*가 실험 시작 전에 비해 실험 종료 후에 농도감소를 보였으며, 가장 높은 성장 감소를 보인 >20 μm 엽록소 *a*는 실험 시작 전 총 엽록소 *a*의 50.8%를 차지하였으나, 실험 종료 후에는 총 엽록소 *a*의 19.9%로 크게 감소하였다. 반면, 3~20 μm 엽록소 *a*와 <3 μm 엽록소 *a*의 성장감소는 크지 않았다(Fig. 3, Table 2).

요각류 첨가구에서 섬모충류에 대한 요각류의 포식압을 고려하지 않은 요각류의 총 엽록소 *a*에 대한 보정 전 초식률(*g<sub>cop</sub>*)은 0.58 (d<sup>-1</sup>)이었다. 이는 실험 시작 전 엽록소 *a* 농도의 43.7%와 일차생산량의 59.4%를 하루에 소비하는 수준이며, 총 엽록소 *a*에 대한 섭식률은 17.7 μgChl. L<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>로, 희석실험에서 섬모충류 섭식률의 1/3 수준이었다(Table 1).

그러나 요각류 첨가구에서 섬모충류의 탄소량은 대조구의 10.5% 수준을 보였으며, 요각류의 섭식에 기인한 섬모충류의 섭식률 감소분은 1.29(d<sup>-1</sup>)였다. 이를 고려하여 보정한 요각류의 초식률(*g<sub>cor</sub>*)은 1.86(d<sup>-1</sup>)이었다. 이는 실험 시작 전 엽록소 *a* 농도의 84.5%와 일

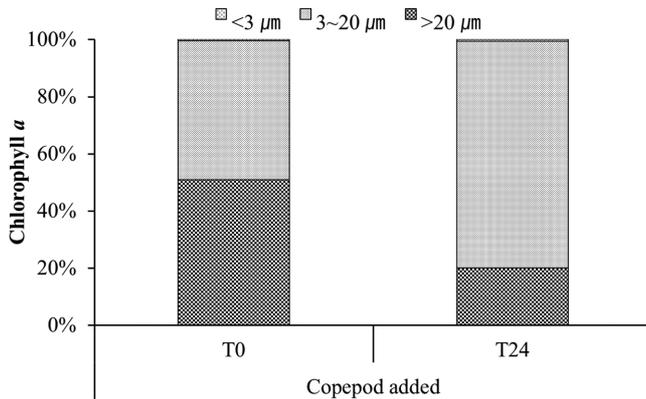


Fig. 3. Percent composition of chlorophyll *a* concentration by size groups at the commencement ( $T_0$ ) and the termination ( $T_{24}$ ) of copepod added incubations.

차생산량의 114.8%를 하루에 소비할 수 있는 수준이며, 섭식률은  $57.4 \mu\text{gChl. L}^{-1} \text{d}^{-1}$ 로 추정되었다. 이는 Umani *et al.*(2005)가 보고한 중형동물플랑크톤의 일차생산력에 대한 제거율(2.61~306.76%) 범위에 포함되는 수준이다.

섬모충류에 대한 요각류의 포식압은 식물플랑크톤에 대한 섬모충류의 초식압을 감소시켜 섬모충류의 주 먹이원이나 요각류는 먹이원으로 선호하지 않는 <20 μm 크기 식물플랑크톤의 증식을 유도할 수 있다(Graneli and Turner 2002). Graneli and Turner(2002)는 요각류가 첨가된 실험구에서 체인형 구조류인 *Skeletonema costatum*에 대한 포식압은 크게 증가하였고, 섬모충류 생체량의 급격한 감소와 함께 섬모충류의 먹이원인 식물성편모조류의 생체량은 증가한다고 하였다. 본 연구에서 실험 기간 중 초식에 의한 총 엽록소 *a* 감소율은 대조구에 비해 섬모충류의 포식자가 존재하는 요각류 첨가구에서 더 크게 발생하였으나, 요각류 첨가구에서 크기별 엽록소 *a*의 겉보기 성장률을 살펴보면, 요각류가 선호하는 먹이원의 크기인 >20 μm 엽록소 *a*가 다른 크기 엽록소 *a*에 비해 높은 감소 성장을 보인 반면, 섬모충류의 주 먹이원이나 요각류는 선호하지 않는 먹이원인 <20 μm 엽록소 *a*의 성장은 낮은 수준의 감소율을 보였다. 비록 <20 μm 엽록소 *a*가 양의 성장을 보이지는 않았으나, 이는 요각류 첨가구에서 섬모충류의 초식압에 기인한 결과로 판단되며, Graneli and Turner(2002)의 결과와 마찬가지로 본 연구에서도 요각류의 포식압에 기인한 섬모충류 생체량 감소가 섬모충류의 하위 영양단계에 영향을 미치는 것으로 판단되었다.

#### 섬모충류에 대한 요각류의 포식압 및 먹이 선호도

요각류 첨가구에서 섬모충류에 대한 요각류의 포식률(grazing coefficient)은 전체 섬모충류에 대해  $4.44(\text{d}^{-1})$ 로, 실험 시작 전 섬모충류 탄소량의 98.8%를 하루에 제거할 수 있는 수준이었다. 따라서, 실험 기간 중 섬모충류 대부분은 요각류에 의해 제거되는 것으로 나타났다. 이러한 요각류의 포식압은 50~100 μm 크기 그룹(하루에 99.3% 제거)과 20~50 μm 크기 그룹(하루에 98.8% 제거)에 대해 크게 작용하였고, <20 μm 크기 그룹에 대한 포식압(하루에 2.3% 제거)은 미약하였다(Table 3).

섬모충류에 대한 요각류(*A. sinjiensis*)의 섭식률은 전체 섬모충

류에 대해  $1.39 \mu\text{gC ind.}^{-1} \text{d}^{-1}$ 의 수준이었으며, 생체량 비율이 가장 높았던 20~50 μm 크기 그룹에 대해 가장 높은 섭식률( $0.87 \mu\text{gC ind.}^{-1} \text{d}^{-1}$ )을 보였으며, <20 μm 크기 섬모충류는 거의 섭식하지 않는 것으로 나타났다(Table 3).

섬모충류에 대한 요각류(*A. sinjiensis*)의 먹이 선호도는 20~50 μm 크기 빈섬모충류에 대해 0.37, 50~100 μm 크기 빈섬모충류에 대해서는 0.62로 먹이선택성의 기준인 0.33 이상의 값을 보여 >20 μm 빈섬모충류를 선택적으로 섭식하는 것으로 나타난 반면, <20 μm 크기 빈섬모충류는 먹이 선호도가 0.01로 나타나 선호하지 않는 먹이원으로 나타났다(Table 3).

본 연구에서 섬모충류에 대한 요각류 *A. sinjiensis*의 섭식률( $1.39 \mu\text{gC copepod}^{-1} \text{d}^{-1}$ )은 *A. sinjiensis*와 유사한 크기인 *Acartia hongii*의 빈섬모충류에 대한 섭식률( $0.71\sim 1.53 \mu\text{gC copepod}^{-1} \text{d}^{-1}$ )과 유사한 수준이었으며(양과 최, 2009), *A. sinjiensis*의 섬모충류 크기에 대한 먹이 선호도는 다른 요각류들의 소형동물플랑크톤 크기에 대한 선택적 섭식 경향(<20 μm 크기는 선호하지 않으며, >20 μm 크기를 더 선호)과 일치하는 결과를 보여주었다(Yang *et al.*, 2009; Yang *et al.*, 2010).

시화호는 춘계에 요각류 *Acartia hudsonica*와 *Acartia hongii*가 우점하며, 하계에는 *Acartia sinjiensis*가 우점종으로 출현한다(유, 2010). 이 시기에는 중형동물플랑크톤 출현개체수가 크게 증가하는 시기이며, 춘계 우점종인 *A. hongii*의 섬모충류에 대한 섭식률 및 크기에 대한 먹이선호도는 본 연구에서의 하계 우점종인 *A. sinjiensis*의 섬모충류에 대한 섭식률 및 크기에 대한 먹이선호도와 유사하다(양과 최, 2009, Yang *et al.*, 2010). 따라서 하계뿐 아니라 중형동물플랑크톤의 출현개체수가 크게 증가하는 춘계에도 섬모충류에 미치는 요각류의 포식압은 매우 클 것으로 예상할 수 있으며, 이 시기 희석실험을 통해 얻어진 섬모충류의 초식압 역시 과대평가될 것으로 판단된다.

## 결론

시화호에서 섬모충류의 초식압에 미치는 중형동물플랑크톤의 영향을 파악하기 위해 희석실험과 요각류 첨가 배양 실험을 병행하였다. 희석실험에서 섬모충류의 초식압은 식물플랑크톤 생산량의 104%를 하루에 소비할 수 있는 것으로 추정되었으나, 요각류가 첨가된 실험구에서는 19%로 크게 감소하였다. 이는 미소형식물플랑크톤의 주요 초식자인 >20 μm 빈섬모충류에 대한 요각류의 선택적 섭식에 기인한 결과이며, 요각류의 출현개체수가 크게 증가하는 시기에는 섬모충류의 실제 초식압이 과대평가될 수 있음을 보여주었다. 따라서 요각류의 출현개체수가 증가하는 시기에는 희석실험만으로는 초식자로서 섬모충류(소형동물플랑크톤)의 역할을 정확하게 평가하기 어려우며, 희석실험과 함께 요각류 섭식실험이 반드시 병행되어야 할 것으로 판단된다.

## 참고문헌(References)

- Baek, S.H., K. You, B.S. Park, and M.S. Han, 2010. The seasonal variation of microbial community in the eutrophic brackish water of Lake Shihwa. Korean J. Limnol., **43**: 55–68.

- Calbet, A. and E. Saiz, 2005. The ciliate-copepod link in marine ecosystems. *Aquat. Microb. Ecol.*, **38**: 157–167.
- Calbet, A. and M. Alcaraz, 2009. Microzooplankton, key organisms in the pelagic food web. In *Fisheries and aquaculture vol V. EOLSS* p.227–242.
- Calbet, A. and M. Landry, 2004. Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine systems. *Limnol. Oceanogr.*, **49**: 51–57.
- Calbet, A., 2008. The trophic roles of microzooplankton in marine systems. *ICES J. Mar. Sci.*, **65**: 325–331.
- Calbet, A., I. Trepát, and R. Almeda, 2008. Impact of micro- and nano grazers on phytoplankton assessed by standard and size-fractionated dilution grazing experiments. *Aquat. Microb. Ecol.*, **50**: 145–156.
- Dolan, J.R. and K. McKeon, 2004. The reliability of grazing rate estimates from dilution experiments: have we over-estimated rates of organic carbon consumption? *Ocean. Sci. Discussions*, **1**: 21–36.
- Edward, E.S., P.H. Burkill, and C.E. Stelfox, 1999. Zooplankton herbivory in the Arabian Sea during and after the SW monsoon, 1994. *Deep-Sea Res. II*, **46**: 843–863.
- Frost, B.W., 1972. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.*, **17**: 805–815.
- Gallegos, C.L., 1989. Microzooplankton grazing on phytoplankton in the Rhode river, Maryland: nonlinear feeding kinetics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **57**: 23–33.
- Granéli, E. and J.T. Turner, 2002. Top-down regulation in ctenophore - copepod - ciliate - diatom - phytoflagellate communities in coastal waters: a mesocosm study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **239**: 57–68.
- Hansen, B., P.K. Bjørnsen, and P.J. Hansen, 1994. The size ratio between planktonic predators and their prey. *Limnol. Oceanogr.*, **39**: 395–403.
- Kim, T.H., Y.C. Park, H.J. Lee, D.H. Kim, J.K. Park, S.J. Kim, and N.Y. Lee, 2004. The environmental impacts of seasonal variation on characteristics of geochemical parameters. *J. of the Environmental Sciences*, **13**: 1089–1102.
- Landry, M.R. and R.P. Hassett, 1982. Estimating the grazing impact of marine micro-zooplankton. *Mar. Biol.*, **67**: 283–288.
- Lawrence, C. and S. Menden-Deuer, 2012. Drivers of protistan grazing pressure: seasonal signals of plankton community composition and environmental conditions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **459**: 39–52.
- Menden-Deuer, S. and E.J. Lessard, 2000. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and protist plankton. *Limnol. Oceanogr.*, **45**: 569–579.
- Nejstgaard, J.C., I. Gismervik, and P.T. Solberg, 1997. Feeding and reproduction by *Calanus finmarchicus*, and microzooplankton grazing during mesocosm blooms of diatoms and the coccolithophore *Emiliania huxleyi*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **147**: 197–217.
- Nejstgaard, J.C., L.J. Naustvoll, and A. Sazhin, 2001. Correcting for underestimation of microzooplankton grazing in bottle incubation experiments with mesozooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **221**: 59–75.
- Saiz, E. and A. Calbet, 2011. Copepod feeding in the ocean: scaling patterns, composition of their diet and the bias of estimates due to microzooplankton grazing during incubations. *Hydrobio.*, **666**: 181–196.
- Schmoker, C., S. Hernández-León, and A. Calbet, 2013. Microzooplankton grazing in the oceans: impacts, data variability, knowledge gaps and future directions. *J. Plankton Res.*, **35**: 691–706.
- Sherr, E.B. and B.F. Sherr, 2007. Heterotrophic dinoflagellates: a significant component of microzooplankton biomass and major grazers of diatoms in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **352**: 187–197.
- Sherr, E.B., B.F. Sherr, and A.J. Hartz, 2009. Microzooplankton grazing impact in the Western Arctic Ocean. *Deep-Sea Res. II*, **56**: 1264–1273.
- Stoecker, D.K., A.E. Thessen, and D.E. Gustafson, 2008. “Windows of opportunity” for dinoflagellate blooms: Reduced microzooplankton net growth coupled to eutrophication. *Harmful Algae*, **8**: 158–166.
- Umani, S.F., V. Tirelli, A. Beran, and B. Guardiani, 2005. Relationships between microzooplankton and mesozooplankton: competition versus predation on natural assemblages of the Gulf of Trieste (northern Adriatic Sea). *J. Plankton Res.* **27**: 973–986.
- Verity, P.G. and G.A. Paffenhöfer, 1996. On assessment of prey ingestion by copepods. *J. Plankt. Res.* **18**: 1767–1779.
- Verity, P.G., D.K. Stoecker, M.E. Sieracki, and J.R. Nelson, 1993. Grazing, growth and mortality of microzooplankton during the 1989 North Atlantic spring bloom at 45°N, 18°W. *Deep-Sea Research*, **40**: 1793–1814.
- Yang, E.J. and J.K. Choi, 2009. Ingestion on planktonic ciliates by copepod *Acartia hongii* : A laboratory study. *Ocean and Polar Res.*, **31**: 265–276.
- Yang, E.J., H.K. Kang, S.J. Yoo, and J.H. Hyun, 2009. Contribution of auto- and heterotrophic protozoa to the diet of copepods in the Ulleung Basin, East Sea/Japan Sea. *J. Plankton Res.* **31**: 647–659.
- Yang, E.J., S.J. Ju, and J.K. Choi, 2010. Feeding activity of the copepod *Acartia hongii* on phytoplankton and micro-zooplankton in Gyeonggi Bay, Yellow Sea. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **88**: 292–301.
- Yoo, J.K., 2010. Spatio-temporal variation of mesozooplankton community in Lake Sihwa and coastal waters outside the Lake, Korea, and the physio-ecological characteristics of predominant copepods *Acartia hudsonica* and *A. sinjiensis*. Ph. D. Thesis, Inha University, Korea, 193pp.

2014년 5월 19일 원고접수

2014년 8월 25일 수정본 접수

2014년 10월 16일 수정본 채택

담당편집위원: 박철