

과영양성 시화호에서 박테리아의 분포 및 성장

최동한 · 강석원 · 송기돈 · 허성희¹ · 조병철
서울대학교 해양학과 및 해양연구소, ¹부경대학교 해양학과

Distribution and Growth of Bacteria in the Hypertrophic Lake Shiwha

DONG HAN CHOI, SUK WON KANG, KI DON SONG, SUNG HOI HUH¹
AND BYUNG CHEOL CHO

Dept. of Oceanography and Research Institute of Oceanography, Seoul National Univ., Seoul 151-742, Korea
¹Dept. of Oceanography, Pukyong National Univ., Pusan 608-737, Korea

방조제 건설에 의해 1994년 형성된 시화호에서 1995년 10월부터 1996년 8월까지 박테리아 개체수 및 생산력의 분포에 대한 연구가 수행되었다. 시화호는 6~20‰의 염분을 갖는 기수성 상층과 17~27‰의 염분 분포를 보이며 저산소/무산소 상태를 갖는 고염성 저층으로 나누어졌다. 시화호의 유광대에서 측정된 엽록소 *a* 농도는 1996년 3월 (평균 13 $\mu\text{g l}^{-1}$)을 제외하면 조사 기간동안 27.6~249.5 $\mu\text{g l}^{-1}$ 로 높은 값을 보여, 대부분의 기간동안 과영양화된 특성을 나타내었다. 본 연구에서 ³H-thymidine 고정법에 의해 측정된 박테리아 생산력은 ¹⁴C-leucine 고정법에 의해 얻어진 박테리아 생산력과 유사한 값을 보였다. 과영양화된 시화호 상층에서 박테리아 개체수와 생산력은 각각 1.4~19.5 $\times 10^9$ cells l^{-1} 와 1.6~126.5 $\times 10^7$ cells $\text{l}^{-1} \text{h}^{-1}$ 범위의 값으로 부영양화된 시화 방조제 외측의 연안 환경에 비해 각각 2~4배와 2~30배 정도 높은 박테리아 개체수와 생산력을 보였다. 그리고 시화호 상층에서 박테리아 군집의 회전시간은 0.2~8.9일로 짧아, 박테리아가 과영양화에 적응하여 빠르게 성장하고 있음을 제시하였다. 한편 시화호 저층의 저산소 환경에서 박테리아 개체수와 생산력은 상층에 비해 각각 3배와 20배까지 낮은 값을 보여, 저산소 환경에서 박테리아가 느리게 성장함을 나타내었다. 시화호 상층에서 박테리아 개체수, 생산력과 군집회전시간은 수온과 유의한 상관관계를 나타내어, 수온이 박테리아의 분포 및 성장을 조절하는 중요한 요인임을 시사하였다. 그러나 여름에는 수온보다 기질의 공급에 의해 박테리아 생산력이 조절되는 듯한 양상을 보였다.

Distribution of bacterial abundance and production was investigated during October, 1995-August, 1996 in Lake Shiwha constructed artificially in 1994. Its water column was distinguished by two layers: the brackish surface layer with salinity ranged from 6 to 20‰ and the saline hypoxic/anoxic bottom layer with salinity of 17 to 27‰. Except for samples collected in March, 1996 (on average 13 $\mu\text{g l}^{-1}$), chlorophyll *a* concentration ranged from 27.6 to 249.5 $\mu\text{g l}^{-1}$ in the euphotic zone, indicating the hypertrophic condition of Lake Shiwha during most of the studied period. In this study, bacterial productions measured by ³H-thymidine incorporation method were similar to those by ¹⁴C-leucine incorporation method. In hypertrophic, surface waters of Lake Shiwha, bacterial abundance and production ranged from 1.4 to 19.5 $\times 10^9$ cells l^{-1} and from 1.6 to 126.5 $\times 10^7$ cells $\text{l}^{-1} \text{h}^{-1}$, respectively; 2 to 4 fold and 2 to 30 fold higher than those in eutrophic coastal waters outside of Lake Shiwha, respectively. Turnover times of bacterial community in the surface layer of Lake Shiwha ranged from 0.2 to 8.9 day, indicating that bacteria in the lake seemed to adapt to the hypertrophic condition. In the hypoxic bottom layer, bacterial abundance and production was up to 3 fold and 20 fold lower than those in the surface layer, and showed slow bacterial growth. Significant correlations between the bacterial abundance, production, and community turnover time with water temperature indicate water temperature was the important factor controlling distribution and growth of bacteria. However, during summer season, bacterial production seemed to be regulated by supply of substrates.

서 론

지금까지 빈영양으로부터 부영양에 이르는 다양한 영양 상태의 해역에서 박테리아 분포와 성장에 관한 많은 연구들이 행하

여졌으나(Cho and Azam, 1988, 1990; Ducklow and Carlson, 1992; Shiah and Ducklow, 1994a), 과영양 해역에서의 박테리아 개체수 및 생산력에 관한 연구는 극히 적다.

박테리아의 개체수와 생산력은 기질의 공급, 수온, 섭식자, 그

리고 바이러스에 의한 사망에 의해 주로 조절된다고 알려져 있다(Kirchman, 1990; Shiah and Ducklow, 1994a, b; Fuhrman and McManus, 1984; Proctor and Fuhrman, 1990; Bratbak *et al.*, 1990). 특히 빈영양 환경으로부터 부영양 환경에 이르는 다양한 해역에서 행하여진 많은 연구 결과들은 위의 여러 요인들 중 수온과 기질의 공급에 의해 박테리아 분포와 성장이 주로 조절됨을 보였다(Cole *et al.*, 1988; White *et al.*, 1991; Kirchman *et al.*, 1993; Shiah and Ducklow, 1994a, b). 또한 수층 내에 저산소 및 무산소 환경의 형성이 박테리아 개체수 분포와 생산력에도 영향을 미침이 보고되었다(McDonough *et al.*, 1986; Cole and Pace, 1995; Ochs *et al.*, 1995).

본 연구는 연중 과영양화된 시화호에서 일정한 염분 수직 분포를 보이는 상층, 높은 염분과 낮은 용존산소를 함유하고 있는 저층, 그리고 방조제 외측 해수에서 박테리아 개체수와 박테리아 생산력 측정을 통해 과영양성 환경에서 박테리아의 분포 및 박테리아 성장의 특징을 규명하고자 하였다.

재료 및 방법

연구 해역

시화호는 1994년 1월 방조제의 끝막이 공사로 생성된 면적 61 km², 유효저수량 1억 8천만 톤의 인공호수로서 인근 하천으로부터 유입되는 담수에 의해 담수화가 진행 중인 호수이다(허와 오, 1997). 연구 기간동안 시화호의 수심은 하천으로부터 담수가 유입되는 정점 2(Fig. 1)에서 3~6 m, 방조제에 인접한 정점 8에서 9~12 m, 그리고 배수 갑문 근처에서 대략 5 m 정도로 나타났다. 연구 기간동안 투명도는 1996년 8월 정점 11에서 1.5 m의 값을 보인 경우를 제외하면 0.3~1 m 범위의 값으로 연중 상당히 혼탁하였다. 시화호의 두드러진 물리적 특징은 배수 갑

문 심도 이하인 6 m 아래에 강한 염분 경사를 갖는 것으로, 염분 경사의 상층에는 6개의 주요 하천으로부터 유입된 담수의 영향에 의해 5~20‰의 염분을 갖는 기수층이 존재하나, 6 m 이하의 저층에는 잔류 해수에 의해 20‰ 이상의 염분을 갖는 고염성 수층이 존재하였다. 또한 시화호는 인근 하천이나 공단 등에서 유입된 유기물에 의해 평균 7~11 ppm의 화학적산소요구량(COD)을 나타내고, 6 m 이하의 저층은 밀도성층에 의한 혼합의 제한으로 저산소(혹은 무산소) 환경이 되었으며, 높은 농도의 유기물이 축적되어 있었다(박 등, 1997). 또한 시화호는 연평균 엽록소 *a*와 일차 생산력이 각각 168 µg l⁻¹와 3,972 mgC m⁻² d⁻¹로 상당히 과영양화된 특성을 나타내었다(최 등, 1997).

조사 정점 및 기간

본 연구는 1995년 10월, 11월, 1996년 2월, 3월, 5월과 8월에 방조제 안쪽의 5~8개 정점과 외측의 1~2개 정점에서(Fig. 1) 수행되었다. 방조제 내측의 각 정점에서 채수는 Niskin 채수기를 이용하여 2~6개 수심에서 행하여졌다. 1995년 10월에는 모든 정점에 대하여 조사가 시행되었으며, 그 밖의 조사에서는 정점 2, 4, 7, 8과 11에 대해서만 행하여졌다. 방조제 외측의 채수는 방조제에 인접한 정점(정점 C와 D)에서 polyethylene 채수기를 이용하여 표층에서만 행하여졌다. 단, 1995년 10월에는 정점 A와 B의 표층과 수심 8 m에서 각각 채수가 행하여졌다.

수온, 염분 및 엽록소 *a*

1995년 10월과 11월 조사에서 수온 및 염분은 T-S bridge (Kent)를 이용하여 측정하였다. 그 밖의 조사에서 수온과 염분은 각각 수온 온도계와 refractometer(Fisher)를 이용하여 측정하였다. 엽록소 *a*는 spectrophotometric method를 이용하여 측정하였다(Parsons *et al.*, 1984).

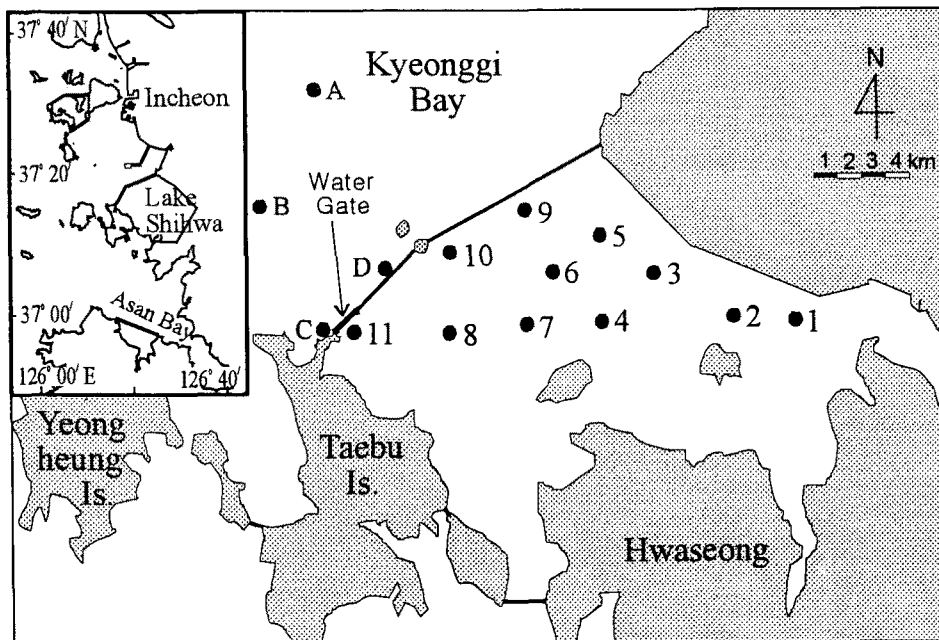


Fig. 1. A map showing the sampling stations during a study period from October, 1995 to August, 1996.

박테리아 개체수 및 생산력

박테리아 개체수는 Porter and Feig(1980)의 방법에 따라 계수되었다. 시료를 현장에서 0.2 μm Nucleopore 여과지로 미리 여과한 중성 포르말린으로 최종 농도가 2%가 되도록 고정된 후 냉장 보관하고, 보관된 시료는 일주일 내에 계수하였다. 박테리아의 생체부피(biovolume)는 Ammerman *et al.*(1984)의 방법에 따라 측정되었다. 박테리아의 생산력 측정은 Fuhrman and Azam (1982)의 방법을 변형한 Wicks and Robarts(1987)의 [³H-methyl] thymidine(TdR) 고정법을 이용하였다. 이 방법에 따라 10 ml의 시료에 [³H-methyl] TdR(Amersham, specific activity; 80~92 Ci mmol⁻¹)을 최종 농도 10 nM로 넣은 후, 현장 온도에서 1시간 정도 암배양 하였다. 시료의 여과에는 0.45 μm MF 여과지(Costar Scientific)를 이용하였다. 세포생산속도는 고정된 TdR의 몰 수와, 중영양에서 과영양에 걸친 여러 수생 환경에서 측정된 전환상수인 5.3 × 10¹⁸ cells (mol TdR)⁻¹(최, 1997)을 이용하여 추정되었다. 박테리아 군집의 회전 시간(turnover time)은 박테리아 개체수를 박테리아 생산력(세포생산속도)으로 나누어 계산하였다. TdR 고정법에서 탄소생산속도는 세포생산속도와 세포당 탄소량의 곱에 의해 계산되었다. 이때 세포의 탄소량은 Simon and Azam(1989)이 제시한 식(세포당 탄소량(fgC cell⁻¹) = 88.6 × 생체부피(μm³)^{0.59} × 0.86) 의해 계산되었다.

측정된 박테리아 생산력을 비교하기 위해 [³H-methyl] TdR 고정법에 의해 얻어진 박테리아 생산력과 ¹⁴C-leucine(Leu) 고정법에 의해 얻어진 박테리아 생산력의 비교 실험을 1996년 2월, 3월 그리고 8월에 시행하였다. ¹⁴C-Leu 고정법에 의한 박테리아 생산력은 Ducklow *et al.*(1992)의 방법에 따라 측정되었다. 시료에 ¹⁴C-Leu(Amersham, specific activity; 299 mCi mmol⁻¹)을 최종 농도 10 nM이 되게 첨가한 후, 약 1시간 정도 암배양하였다. 세포생산속도는 Leu의 고정율과 0.18 × 10¹⁸ cells (mol Leu)⁻¹의 전환상수(Ducklow *et al.* 1992)를 이용하여 추정되었으며, 탄소생산속도는 Simon and Azam(1989)의 식에(탄소생산속도(gC l⁻¹ h⁻¹) = Leu 고정율(mol l⁻¹ h⁻¹) × 1797 × ID × 0.86) 의해 추정되었다. 이때 ID는 ¹⁴C-Leu의 동위원소 희석 계수로 본 연구에서는 2로 가정하여 계산하였다.

한편, 두 가지 방법에 의해 측정된 박테리아 생산력이 서로 유사한 값을 보이는가의 통계적 검증은 t-test(paired)를 이용하였다. 통계적 분석은 통계프로그램인 MiniTab(ver. 7.0)을 이용하였다.

저산소층에서 얻어진 시료의 박테리아 생산력 측정(즉 TdR 및 Leu 고정법)은 시료 처리 동안 교란에 의한 용존산소 농도의 변화를 최소화하기 위해 조심스럽게 시료를 배양 용기에 가득 채운 후 마개를 막아 산소와의 접촉을 최소화하여 행하여졌다. 그러나 1995년 10월과 11월의 실험에서는 15 ml의 배양 용기에 10 ml의 시료를 넣고 배양하여, 용존산소 농도가 변화되었을 가능성이 있었다.

결과 및 토의

수온 및 염분

조사 기간동안 방조제 외측 연안 해역에서 수온은 1.3~24°C 그리고 염분은 30~33‰의 범위를 보였다(Fig. 2A와 B). 시화호

상층에서 수온은 겨울에 평균 1.2°C였고 여름에 평균 28.3°C였다. 방조제에 인접한 연안 해역과 비교할 때, 시화호 상층의 수온은 1996년 3월과 8월에 4°C정도 높았고 1995년 10월과 1996년 5월에는 3°C 정도 낮았다. 1996년 2월에는 두 해역에서 서로 유사한 수온을 보였다(Fig. 2A). 시화호 저층에서 시기별 평균 수온은 1996년 2월에 1.2°C로 가장 낮았고 1995년 10월에 18.8°C로 가장 높았으며, 여름철인 1996년 8월에는 13.2°C를 나타내어 상층보다 다소 좁은 온도 변화를 나타내었다(Fig. 2A). 저층에서 여름에 가을보다 낮은 수온을 나타낸 것은 밀도 증가에 의한 수직 혼합의 제한에 의해 저층으로 열의 전달이 느려진 결과로 여겨진다. 시화호내의 염분은 상층에서 6~20‰의 범위로 비교적 낮았으며, 저층에서는 1996년 2월에 측정된 17‰의 낮은 값을 제외하면 21~27‰의 범위로 상층보다 높은 값을 보였다(Fig. 2B). 그러나 전 조사 기간동안 외측 연안 해역의 염분보다는 낮은 값을 보여 시화호가 담수의 영향을 받고 있음을 시사하였다. 수직적인 염분 분포는 저층에서 상층보다 6~16% 정도 높았으나, 각 층 내에서는 대체로 일정한 값을 나타내어 시화호의 수괴를 상층의 저염의 기수성 수괴와 저층의 고염의 기수성 수괴로 나눌 수 있었다. 상층과 저층의 염분 차이는 1995년 10월과 11월 조사에서 14~16‰로 가장 컸으며, 1996년

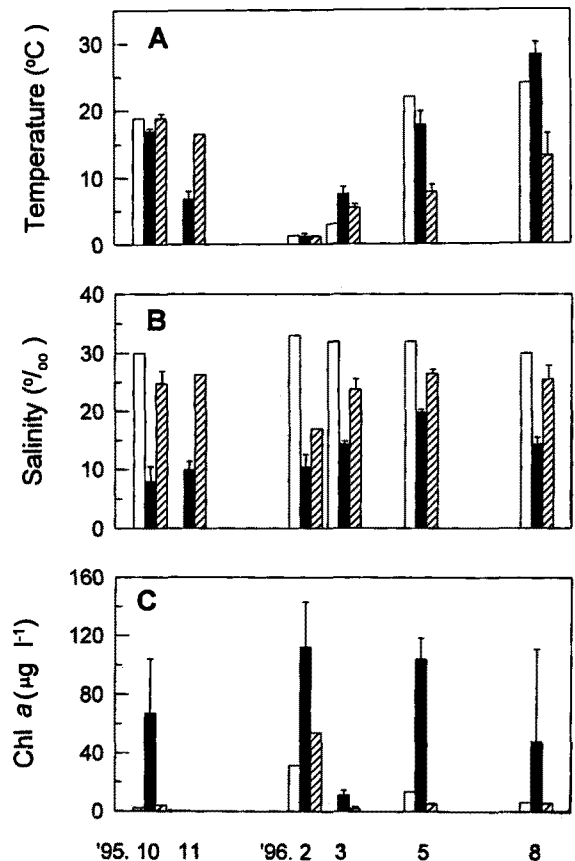


Fig. 2. Temporal variations of (A) temperature, (B) salinity, and (C) concentration of chlorophyll a (Chl a) in adjacent coastal waters outside of Lake Shiwha (□), in the brackish surface layer of the lake (■), and in the saline bottom layer of the lake (▨). Error bars represent 1 SD.

2월과 5월 조사에서 6‰로 가장 적었다. 1996년 2월에 나타난 수직적 염분 차이의 감소는 기온 저하로 인한 수직 혼합으로 저층의 염분이 감소되어 야기되었고, 1996년 5월에는 방조제 수문 개방에 의한 해수 유입으로 상층의 염분이 증가하여 야기된 것으로 보인다. 한편 고염성 저층에서 본 연구와 유사한 시기 및 정점에서 측정된 용존산소 농도는 1995년 10월에 정점 8의 저층에서 0.3 mg l⁻¹로 낮은 값을 보였고, 그 이외의 조사에서는 1.3~5.1 mg l⁻¹의 값을 보여(박 등, 1997), 시화호의 고염성 저층이 대부분의 경우 저산소 상태에 있음을 보여주었다.

엽록소 a

방조제 외측에서 엽록소 a 농도는 1996년 2월에 31.4 µg l⁻¹로 가장 높은 값을 보였으며, 그 밖의 조사에서는 2.3~13.4 µg l⁻¹ 범위의 값을 보여(Fig. 2C) 다른 중영양 혹은 부영양 해역에서 측정된 값과(Cho and Azam, 1990; 심 등, 1993; Shiah and Ducklow, 1994a) 유사한 범위의 값을 나타내었다.

조사 기간동안 시화호 상층의 유광대에서 엽록소 a 농도는 인접 연안에서 측정된 값보다 4~30배 정도 높은 값을 보였다(Fig. 2C). 시화호 상층의 유광대에서 엽록소 a 농도는 1996년 3월에 3.3~24 µg l⁻¹ 범위의 값으로 가장 낮았고, 그 밖의 조사에서는 27.6~249.5 µg l⁻¹ 범위의 높은 값을 나타내었다(Fig. 2C). 이러한 범위의 엽록소 a 농도는 다른 부영양 해역에서 측정된 1~51 µg l⁻¹ 범위의 값(심 등, 1993; Shiah and Ducklow, 1994a) 보다 높은 값으로 시화호가 과영양화된 환경임을 보여 주었다. 정점에 따른 엽록소 a의 분포는 하천수가 유입되는 정점 2에서 높고, 방조제 쪽으로 오면서 점점 감소하는 양상을 보여(최 등, 1997), 시화호의 과영양화를 야기하는 영양염의 공급원이 주로 호수의 상류에 존재함을 시사하였다. 수심별 분포 양상은 대체로 상층의 유광대에서 높은 값을 보였으나, 1996년 5월 조사에서는 대부분 상층의 무광대에서 최대값을 나타내었다(최 등, 1997).

시화호의 저산소층에서는 대부분의 조사에서 평균 2~6 µg l⁻¹의 엽록소 a 농도를 나타내어, 상층에 비해 5~20배 정도 낮은 값을 보였다. 그러나 1996년 2월의 조사에서는 정점 8의 저층 8m에서 54 µg l⁻¹의 엽록소 a 농도를 나타내어 상층 엽록소 a 농도의 반 정도에 해당하는 높은 값을 보였다. 1996년 2월에 저층에서 보인 높은 엽록소 a 농도는 상층과의 염분 차이가 6‰로 다른 시기에 비해 적고, 염분도 17‰로 다른 시기에 비해 낮은 점을 고려할 때, 상층과의 부분적인 혼합에 의해 상층으로부터 엽록소 a가 유입된 결과로 여겨진다.

박테리아 개체수 및 생산력

³H-TdR과 ¹⁴C-Leu 방법의 비교

시화호 상층에서 얻어진 동일한 시료에 대해 ³H-TdR 고정법으로 측정된 박테리아 생산력과 ¹⁴C-Leu 고정법으로 측정된 박테리아 생산력을 세포생산속도로 계산했을 때 1:1의 관계를 보였다($r^2=0.88, p < 0.001, n=15, \text{Fig. 3A}$), 통계적으로 같은 값으로 나타났나(t-test, $p > 0.05$). ³H-TdR 고정법으로 박테리아 생산력을 추정할 때, 경험적인 전환상수가 이용되는데, 본 연구에서는 중영양으로부터 과영양에 이르는 여러 수생 환경에서 경험적

로 구해진 전환상수를 사용했다. 이들 전환상수는 엽록소 a, 수온, 그리고 박테리아의 성장 속도와 무관한 관계를 보였고, 첨가된 TdR의 농도에는 지수적으로 감소하는 경향을 나타내었다(최, 1997). 그 결과 동일시료에 대해 5 nM에서 500 nM의 TdR을 첨가하여 얻어진 TdR 고정율과 각 농도에서 얻어진 전환상수를 이용하여 계산된 박테리아 생산력은 서로 유사한 결과를 보였다(최, 1997). 이러한 결과는 조사 해역의 영양 상태에 상관 없이 박테리아 생산력의 측정에 이용된 TdR의 농도와 동일한 TdR 농도로부터 얻어진 전환상수를 이용하여 추정된 박테리아 생산력은 신뢰할 수 있음을 보여주며, 이에 따라 본 연구에서 TdR 고정법에 의해 추정된 박테리아 생산력이 신뢰할 수 있는 값을 시사한다. Leu 고정율로부터 박테리아 생산력을 추정하기 위해서는 세포내 혹은 세포외 동위원소 회석율을 알아야 한다. Looij and Riemann(1993)은 부영양 환경에서 동위원소 회석을 감소시키고 Leu 고정율을 최대화하기 위해서는 200 nM 이

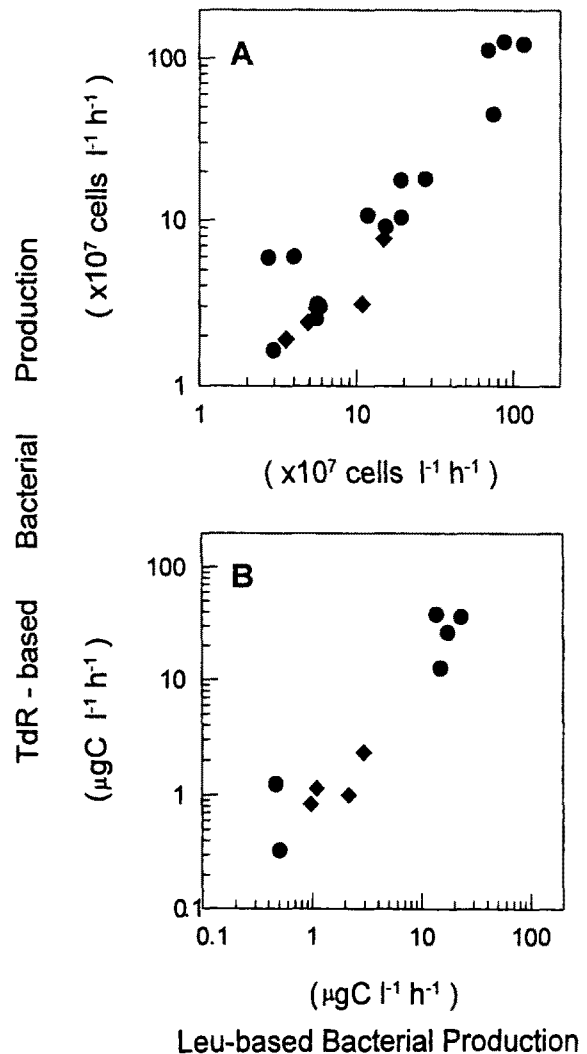


Fig. 3. Comparison of bacterial production (A: cell production, B: carbon production) estimated from ³H-thymidine(TdR) and ¹⁴C-leucine(Leu) incorporation rates measured in the surface brackish layer (●) and in the saline bottom layer (◆) of Lake Shiwaha in February, March and August, 1996.

상의 Leu이 첨가되어야 한다고 보고하였다. 이러한 결과는 10 nM의 ^{14}C -Leu을 첨가한 본 연구에서 Leu 고정율에 의해 추정된 박테리아 생산력이 과소평가되었을 가능성이 있음을 제기한다. 본 연구에서 박테리아 생산력이 탄소생산속도로 계산될 경우에도, ^3H -TdR과 ^{14}C -Leu으로 추정된 생산력은 1:1 관계를 나타내었으며($r^2=0.91$, $p < 0.005$, $n=6$, Fig. 3B), 통계적으로 서로 같은 값이었다(t -test, $p > 0.05$). 이러한 결과들은 시화호가 과영양화 되었음에도 불구하고 ^{14}C -Leu의 동위원소 회석이 크지 않았으며, 본 연구에서 추정된 Leu 고정법에 의한 박테리아 생산력이 믿을만한 값을 시사하였다.

시화호의 저산소층에서 박테리아 생산력이 세포생산속도로 계산될 때, ^3H -TdR 고정율로부터 추정된 박테리아 생산력과 ^{14}C -Leu 고정율로부터 추정된 박테리아 생산력의 비는 0.5 ± 0.1 로 ^{14}C -Leu 고정율로부터 추정된 박테리아 생산력이 2배 정도 높은 값을 나타내었다(Fig. 3A). 이러한 차이는 박테리아 세포생산속도 추정에 TdR 또는 Leu의 전환상수가 각각 작거나 또는 큰 값이 사용되었거나, 미소 규모로 일어나는 무산소 환경(유기물 입자의 주변)에서 활발하게 성장은 하지만 TdR을 섭취하지 못하는 절대 혐기성 박테리아의 존재로(Gilmour *et al.*, 1990; Winding, 1992; García-Cantizano *et al.*, 1994) 인하여 ^3H -TdR 고정법에 의해 측정된 박테리아 생산력이 과소평가 되어야 할 가능성이 있다. 그러나 탄소 생산속도로 계산될 경우, 두 방법에 의해 추정된 박테리아 생산력의 비는 0.8 ± 0.2 의 값을 보였고(Fig. 3B), 두 방법에 의해 추정된 박테리아 생산력은 통계적으로 같은 값이었다(t -test, $p > 0.05$). 이러한 결과는 시화호 표층에서 Leu 고정율로부터 추정된 박테리아 생산력이 믿을만하다는 점에 비추어 볼 때, 시화호 저층의 저산소 환경에서 TdR을 섭취하지 못하는 절대적 혐기성 박테리아의 존재 및 저산소 농도에 서식하는 조건적 호기성 박테리아의 TdR 섭취 양상의 불명확성에도 불구하고, 저산소층에서 TdR 고정법에 의해 측정된 박테리아 생산력이 탄소 단위로 추정될 경우 신뢰할 만한 값을 보여준다.

방조제 외측

박테리아 개체수는 1996년 5월에 4.2×10^9 cells l^{-1} 로 최대값을 나타내었으며, 그 밖의 조사에서는 $1.3\text{--}2.5 \times 10^9$ cells l^{-1} 로 좁은 범위의 값을 보였다(Fig. 4A). 박테리아 생산력은 1995년 10월 조사에서 0.6×10^7 cells $\text{l}^{-1} \text{h}^{-1}$ 로 가장 낮은 값을 나타내었으며, 1996년 5월 조사에서 3.4×10^7 cells $\text{l}^{-1} \text{h}^{-1}$ 로 가장 높은 값을 나타내었다(Fig. 4B). 이러한 박테리아 개체수와 생산력은 다른 중영양 또는 부영양 해역에서 측정된 박테리아 개체수 및 생산력과 유사한 범위의 값이었다(Table 1).

시화호의 상층

상층에서 박테리아 개체수는 $1.4\text{--}19.5 \times 10^9$ cells l^{-1} 의 넓은 범위의 값을 보였다. 각 조사 시기별 박테리아 개체수의 평균값은 1995년 10월에 3.1×10^9 cells l^{-1} 로 가장 낮았고 1996년 5월에 8.9×10^9 cells l^{-1} 로 가장 높아, 그 변이는 3배 미만으로 크지 않았다(Fig. 4A). 수심에 따른 박테리아 개체수의 분포를 볼 때, 1996년 3월 조사에서는 상층 유광대에서 $4.6 \pm 0.7 \times 10^9$ cells

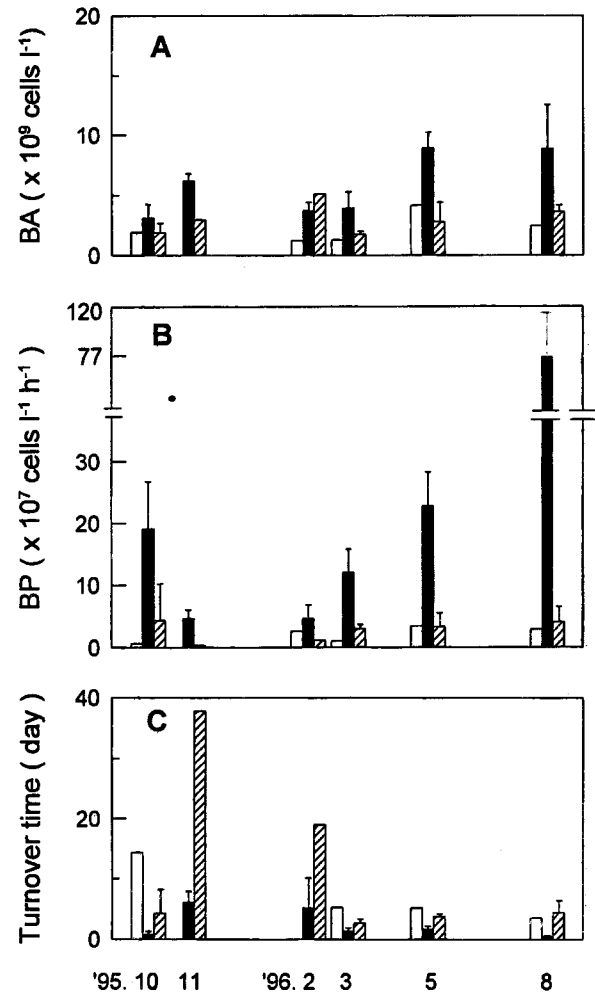


Fig. 4. Temporal variations of (A) bacterial abundance (BA), (B) bacterial production (BP), and (C) turnover time in 3 distinct water masses. Symbols are the same as in Fig. 2.

l^{-1} 로 무광대에 비해 약 2배 정도 높은 값을 보였으나, 그 밖의 조사에서는 대체로 유광대와 무광대에서 뚜렷한 박테리아 개체수의 차이를 보이지 않았다(미제시). 정점에 따른 개체수 분포는 1996년 8월 조사의 정점 2에서 $15.2\text{--}19.5 \times 10^9$ cells l^{-1} 로 다른 정점에 비해 2~3배 정도 높은 개체수가 나타난 것을 제외하면 대부분의 조사에서 수평적인 차이는 크게 나타나지 않았다(미제시).

박테리아 생산력은 1996년 3월에 정점 3의 표층에서 1.6×10^7 cells $\text{l}^{-1} \text{h}^{-1}$ 로 최소값을 보였으며, 1996년 8월 정점 2의 표층에서 126.5×10^7 cells $\text{l}^{-1} \text{h}^{-1}$ 로 최대값을 보여 조사 시기에 따라 큰 차이를 나타내었다(Fig. 4B). 1995년 11월과 1996년 2월에 박테리아 생산력은 $1.6\text{--}7.3 \times 10^7$ cells $\text{l}^{-1} \text{h}^{-1}$ 범위의 값을 보였고, 1996년 8월에는 $28.9\text{--}126.5 \times 10^7$ cells $\text{l}^{-1} \text{h}^{-1}$ 범위의 값을 보여 겨울철에 낮고 여름철에 높은 경향을 보였다(Fig. 4B).

시화호 상층에서 측정된 박테리아 개체수($1.4\text{--}19.5 \times 10^9$ cells l^{-1})는 인접한 시화호 외측 연안에서 측정된 박테리아 개체수에 비해 2~4배 정도 높은 값이었으며, 다른 중영양 혹은 부영양 해역에서 측정된 박테리아 개체수와는 유사하거나 다소 높

Table 1. Bacterial abundances and thymidine-based bacterial productions reported in meso- to hypertrophic environments.

Site	Bacterial abundance ($\times 10^9$ cells l^{-1})	Bacterial production (μgC l^{-1} h^{-1})	Source
Meso- to Eutrophic			
York River Estuary (Virginia, USA)	1-8	0.29-3.13	Ducklow (1982)
Mediterranean (Barcelona, Spain)	4.2-8.3	1.42-6.10	Vives-Rego <i>et al.</i> (1988)
Georgia Bight (Georgia, USA)	0.8-7.6	0.07-3.5	Griffith <i>et al.</i> (1990)
Mankyung and Dongjin River Estuary (Korea)	0.4-5.8	0.004-0.93	Cho and Shim (1992)
Chesapeake Bay (USA)	1-22	0.4-9.2	Shiah and Ducklow (1994a)
Kyeonggi Bay (Korea)	1.9-4.2	0.63-3.37	This study
Phytoplankton Bloom			
Hudson River (New York, USA)	1.2-1.4	1.1-2.2	Ducklow and Kirchman (1983)
North Sea (southern bight)	-	0.09-2.44	Lancelot and Billen (1984)
Oosterschelde Basin (Netherlands)	0.4-1.0	0.02-0.29	Laanbroek <i>et al.</i> (1985)
North Sea (Belgian Bight)	1.3-3.5	0.03-0.7	Billen and Fontigny (1987)
West European Basin	0.2-2.5	0.05-0.64	Ducklow <i>et al.</i> (1993)
Scripps pier (California, USA)	3.7-17.4	0.23-17.7	Cho (unpublished data)
Hypertrophic			
brackish Lake Shiwha	1.4-19.5	1.2-38.1	This study

은 범위의 값이었다(Table 1). 시화호 상층에서 측정된 박테리아 생산력($1.64\sim 126.5 \times 10^7$ cells $l^{-1} h^{-1}$)은 인접한 연안에서의 측정 값 보다 2~30배 정도 높은 값이었으며, 다른 중영양 혹은 부영양 해역에서 측정된 박테리아 생산력에 비해서도 상당히 높은 값이었다(Table 1). 또한 시화호에서의 박테리아 개체수와 생산력은 일시적으로 부영양 혹은 과영양 상태를 보일 것으로 여겨지는 식물플랑크톤의 대증식(bloom) 때에 측정된 박테리아 개체수 및 생산력에 비해서도 역시 높은 값을 나타내었다(Table 1). 한편 Table 1의 식물플랑크톤 대증식 자료의 경우 수온이 대체로 3~19°C 범위의 값을 보인 점을 고려하여, 본 연구의 자료 중 5~19°C의 수온을 보인 자료에서의 결과와 비교하였다. 이 경우 본 연구에서 측정된 박테리아 개체수와 생산력은 각각 $1.2\sim 10.4 \times 10^9$ cells l^{-1} 와 $0.6\sim 12.1 \mu g C l^{-1} h^{-1}$ 의 값을 보여, 미국 남가주의 Scripps pier에서 식물플랑크톤 대증식이 발생되었을 때 나타난 값들과는 유사하거나 다소 낮았고, 다른 경우의 값들 보다는 상당히 높았다(Table 1). Scripps pier를 제외한 다른 해역에서 본 연구의 결과 보다 낮은 박테리아 개체수와 생산력을 보인 것은 식물플랑크톤의 대증식에도 불구하고 본 연구에서 얻어진 엽록소 *a* 농도보다 낮은 값을 보여 그 경우 유기물 공급이 박테리아의 성장을 제한한 듯하다. 이러한 결과는 과영양 해역에서 박테리아의 성장이 부영양 해역보다 빠르며, 식물플랑크톤 대증식이 발생한 해역에 비해서는 빠르거나 유사함을 시사한다. 한편, 방조제 외측의 부영양 해역과 과영양 시화호에서 박테리아 생산력의 차이가 상당히 큼에도 불구하고 박테리아 개체수의 차이는 상대적으로 크지 않아, 과영양 해역에서 박테리아를 제거하는 기작(예를 들면 섭식 및 바이러스에 의한 사망 등) 또한 빠르게 일어나고 있음을 시사하였다.

유광대에서 박테리아 개체수는 수온과 약하지만 유의한 상관관계($r^2=0.27$, $p < 0.001$, $n=49$)를 나타내었으나(Fig. 5A), 엽록소 *a*와는 유의한 상관관계를 나타내지 않았다(Fig. 5C). 수온과 박테리아 개체수의 유의한 상관관계는 중영양 및 부영양 해역에

서 행해진 다른 연구에서와 일치하는 결과였다(Cole *et al.*, 1988; White *et al.*, 1991). 한편 유광대에서 박테리아 생산력은 수온 및 박테리아 개체수와 유의한 상관관계를 보였으며(각각 $r^2=0.67$, $p < 0.001$, $n=48$ 과 $r^2=0.51$, $p < 0.001$, $n=48$, Fig. 5B와 5E) 엽록소 *a*와는 유의한 상관관계를 보이지 않았다(Fig. 5D). 그러나 1996년 8월에 측정된 박테리아 생산력은 $28\sim 250 \mu g l^{-1}$ 의 엽록소 *a* 범위에서 엽록소 *a*와 유의한 상관관계($r^2=0.80$, $p < 0.01$, $n=7$)를 나타내어, 수온이 25°C 이상이었던 8월에 기질의 공급에 의해 박테리아 생산력이 조절되고 있음을 시사하였다. Shiah and Ducklow(1994a, b)는 부영양화된 Chesapeake Bay에서 행해진 연구에서 박테리아 성장이 20°C 이하의 수온에서는 수온과 상관관계를 보여 수온에 대한 의존성을 보였으나 20°C 이상의 수온에서는 기질의 공급에 의해 영향을 받음을 보고하여 본 연구와 유사한 결과를 얻었다. 한편 식물플랑크톤의 대증식에 의한 높은 유기물의 공급에도 불구하고 1996년 2월의 낮은 박테리아 생산력은 낮은 수온(평균 1.2°C)에 의해 제한을 받았기 때문으로 여겨진다.

박테리아 군집의 회전시간은 여름에 0.5 ± 0.2 일로 빠르고, 겨울인 1996년 11월과 1996년 2월에 각각 6.1 ± 1.8 일과 4.2 ± 3.2 일로 느렸다(Fig. 4C). 그리고 박테리아 군집회전시간은 수온과 유의한 음의 상관관계($r^2=0.33$, $p < 0.001$, $n=92$)를 나타내어, 수온이 박테리아 군집의 회전시간을 조절하는 한 요인임을 보여주었다(Fig. 5F).

시화호의 저산소층

시화호의 저산소층에서 박테리아 개체수는 대부분의 조사에서 $0.7\sim 4.3 \times 10^9$ cells l^{-1} 범위의 값으로 상층에서 측정된 값에 비해 2~3배 정도 낮은 값을 보였다(Fig. 4A). 그러나 1996년의 2월 조사(정점 8)에서는 5.1×10^9 cells l^{-1} 의 값으로 동일 정점의 상층에서 측정된 박테리아 개체수인 $2.5\sim 4.9 \times 10^9$ cells l^{-1} 범위의 값보다도 높아 다른 시기의 조사와는 다른 양상을 보였다(미제

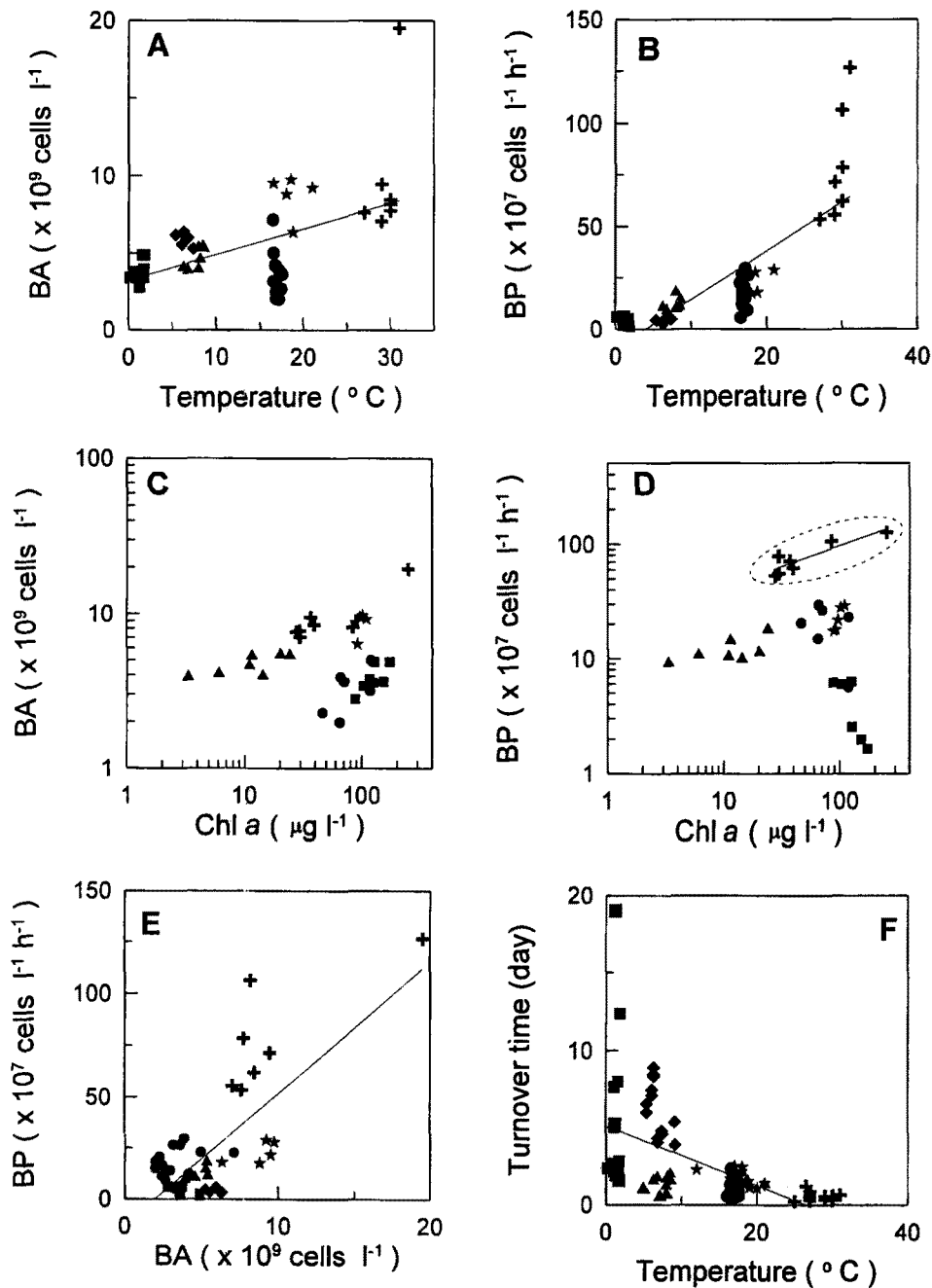


Fig. 5. Plots of (A) temperature vs bacterial abundance (BA), (B) temperature vs bacterial production (BP), (C) chlorophyll *a* (Chl *a*) vs BA, (D) Chl *a* vs BP, (E) BA vs BP, and (F) temperature vs turnover time in brackish surface layer (October 1995, ●; November 1995, ▲; February 1996, ■; March 1996, ◆; May 1996, ★; and August 1996, +). Solid lines represent statistically significant ($p < 0.05$) linear regression lines. Data inside of the dotted circle (D) were used for the analysis of the linear regression.

시). 이같은 양상은 동일 시료에서 나타난 높은 엽록소 *a* 농도와 마찬가지로 상층과의 약한 혼합이나 입자의 침강에 의해 야기된 것으로 여겨진다. 실제로 저층의 염분은 17‰로 다른 조사의 저산소층의 값보다 5% 이상 낮은 값을 보여 상층수와의 혼합이 있었음을 시사하였다. 그리고 저층에서 엽록소 *a* 농도가 상층에서 측정된 값의 반 정도로 높은 값을 보였고, 부착성 박테리아 비율도 43%로 다른 조사의 저층에서 측정된 부착성 박테리아의 비율인 미검출~17%의 값보다 높아, 상층에서 부착성 박테리아가 입자와 함께 침강하였을 가능성을 시사하였다. 이러한 경우, 상층

에서 유입된 박테리아는 저산소에 민감하여 비활동성 박테리아가 되었을 것으로 여겨져, 박테리아 개체수에 비해 낮은 박테리아 생산력이 기대되어진다. 실제로 측정된 박테리아 생산력은 상층보다 높은 박테리아 개체수에도 불구하고 상층보다 5~6배 정도 낮은 값을 보여(미제시) 이러한 가정을 뒷받침하였다.

방조제 내측의 저산소층에서 측정된 박테리아 생산력은 $0.3 \sim 16.3 \times 10^7 \text{ cells l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ 의 값을 보여 상층에 비해 4~20배 가량 낮은 값을 보였다. 겨울에 박테리아 생산력은 $0.3 \sim 1.1 \times 10^7 \text{ cells l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ 로 낮은 값을 보였으며, 여름에는 $2.4 \sim 7.7 \times 10^7 \text{ cells l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ 로

겨울 보다 약 7배 정도 높은 값을 나타내었으나, 상층에서 보다 좁은 범위의 계절적 변이를 보였다(Fig. 4B). *Torréon et al.* (1989)은 부영양화된 Biétri Bay의 저산소층에서 박테리아 개체수와 TdR 고정법으로 측정된 박테리아 생산력이 각각 상층에서 측정된 값의 28%와 16%로 낮은 값을 보임을 관찰하여 본 연구와 유사한 결과를 보고하였다. *Cole and Pace* (1995)는 무산소 환경에서 Leu 고정법으로 측정된 박테리아 생산력이 무산소 환경의 생성 초기에 높았으나 시간의 추이에 따라 감소함을 관찰하고, 이러한 양상이 가용한 기질의 고갈이나 전자수용체의 고갈에 의해 야기될 수 있으리라 제안하였다. 본 연구의 저산소층에서 나타난 낮은 생산력은 이러한 요인들과 관련이 되어 있을 가능성이 있으나 정확한 결론을 위해서는 저산소 환경에서의 박테리아 생태에 관한 집중적인 연구가 요구된다.

저층에서 박테리아 개체수는 엽록소 *a*와 유의한 상관관계($r^2=0.60$, $p<0.005$, $n=13$)를 나타내었으나 박테리아 생산력은 엽록소 *a*와 유의한 상관관계를 보이지 않았다($p>0.05$). 또한 배양 중에 용존산소 농도의 증가로(재료 및 방법 참조) 생산력이 과소 평가 되었을 가능성이 있는 1995년 10월과 11월의 자료를 제외한 경우, 박테리아 생산력은 수온 및 박테리아 개체수에 대해 유의한 상관관계를 나타내었다(각각 $r^2=0.43$, $p=0.03$, $n=11$ 과 $r^2=0.37$, $p=0.047$, $n=11$). 그러나 박테리아 개체수는 수온과 유의한 상관관계를 보이지 않았다($p>0.05$). 이상의 결과는 대체로 상층과의 염분 차이가 6~10‰을 보이는 시화호의 저산소층에서 박테리아 개체수는 상층으로부터의 sinking flux에 영향을 받으며, 박테리아의 성장이 상층에서와 유사하게 수온에 의해 제한될 수 있음을 시사하였다.

저층 저산소층에서의 박테리아 군집의 회전시간은 1996년 3월에 2.7 ± 0.7 일로 가장 빠른 값을 보였으며 1995년 11월과 2월에 각각 38일과 19일로 느린 군집회전시간을 보였다. 이러한 값은 상층에서 측정된 군집회전시간에 비해 약 2~9배 정도 느린 값이었다. 저층에서의 이러한 느린 성장 속도는 저층의 저산소 환경에서 서식하는 박테리아가 실제로 느린 성장을 보였거나, 감소된 용존산소의 농도 및 증가된 H_2S 의 농도에 민감한 비활동성 박테리아의 존재 등에 의해 느린 성장속도가 얻어진 결과로 생각된다(*Zehr et al.*, 1987).

결론적으로 과영양화된 해역인 시화호 상층은 연안 환경에 비해 각각 2~4배와 2~30배 정도 높은 박테리아 개체수와 생산력을 보였고 0.2~8.9일로 짧은 군집회전시간을 나타내어 박테리아가 과영양화에 빠르게 적응하여 성장하고 있음을 제시하였다. 시화호 저층의 저산소 환경에서 박테리아 개체수와 생산력은 상층에 비해 각각 2~3배와 4~20배 낮은 값을 보여, 저산소 환경에서 박테리아가 느리게 성장함을 나타내었다. 시화호 상층에서 박테리아 개체수, 생산력과 군집회전시간은 수온과 유의한 상관관계를 보여 과영양화된 해역에서 수온이 박테리아의 분포와 성장을 조절하는 중요한 요인임을 시사하였다.

사 사

염분 측정에 도움을 준 해양연구소 강동진 연구원에게 감사드립니다.

참고문헌

- 박용철, 박준건, 한명우, 손승규, 김문구, 허성희, 1997. 시화호 산화-환원 환경하의 용존 유, 무기 화합물 및 미량금속 분포에 관한 연구. 한국해양학회지, 「바다」, 2(2): 53-68.
- 심세형, 신윤근, 조병철, 1993. 만경·동진강 하구에서의 박테리아 및 식물플랑크톤의 역할과 상호관계. 한국해양학회지, 28: 107-113.
- 최동한, 1997. 박테리아 생산력 측정을 위한 [3H]thymidine 고정법: 전환상수의 고찰. 석사학위논문. 서울대학교. 20pp.
- 최중기, 이은희, 노재훈, 허성희, 1997. 시화호와 시화호 주변 해역 식물플랑크톤의 대증식과 일차생산력에 관한 연구. 한국해양학회지 「바다」, 2(2): 78-86.
- 허성희, 오임상, 1997. 인공호수 시화호와 주변해역의 생태계 연구: 서문. 한국해양학회지 「바다」, 2(2): 49-52.
- Ammerman, J.W., J.A. Fuhrman, A. Hägstrom, and F. Azam, 1984. Bacterioplankton growth in seawater: I. Growth kinetics and cellular characteristics in seawater cultures. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 18: 31-39.
- Billen, G. and A. Fontigny, 1987. Dynamics of a Phaeocystis-dominated spring bloom in Belgian coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 37: 249-257.
- Bratbak, G., M. Heldal, S. Norland, and T.F. Thingstad, 1990. Viruses as partners in spring bloom microbial trophodynamics. *Appl. Environ. Microbiol.*, 56: 1400-1405.
- Cho, B.C. and F. Azam, 1988. Major role of bacteria in biogeochemical fluxes in the ocean's interior. *Nature*, 332: 441-443.
- Cho, B.C. and F. Azam, 1990. Biogeochemical significance of bacterial biomass in the ocean's euphotic zone. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 63: 253-259.
- Cho, B.C. and J.H. Shim, 1992. Significance of estuarine mixing in distribution of bacterial abundance and production in the estuarine system of the Mankyung River and Dongjin River, Korea. *J. Oceanol. Soc. Kor.*, 27: 154-163.
- Cole, J.J. and M.L. Pace, 1995. Bacterial secondary production in oxic and anoxic freshwaters. *Limnol. Oceanogr.*, 40: 1019-1027.
- Cole, J.J., S. Findlay, and M.L. Pace, 1988. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: A cross-system overview. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 43: 1-10.
- Ducklow, H.W., 1982. Chesapeake bay nutrient and plankton dynamics. 1. Bacterial biomass and production during spring tidal destratification in York River, Virginia estuary. *Limnol. Oceanogr.*, 27: 651-659.
- Ducklow, H.W. and C.A. Carlson, 1992. Oceanic Bacterial Production. *Adv. Microb. Ecol.*, 12: 113-181.
- Ducklow, H.W. and D.L. Kirchman, 1983. Bacterial dynamics and distribution during a spring diatom bloom in the Hudson River plume, USA. *J. Plankton Res.*, 5: 333-355.
- Ducklow, H.W., D.L. Kirchman, and H.L. Quinby, 1992. Bacterioplankton cell growth and macromolecular synthesis in seawater cultures during the North Atlantic spring phytoplankton bloom,

- May, 1989. *Microb. Ecol.*, **24**: 125-144.
- Ducklow, H.W., D.L. Kirchman, H.L. Quinby, C.A. Carlson, and H.G. Dam, 1993. Stocks and dynamics of bacterioplankton carbon during the spring bloom in the eastern North Atlantic Ocean. *Deep Sea Res. II*, **40**: 245-263.
- Fuhrman, J.A. and F. Azam, 1982. Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters: evaluation and field results. *Mar. Biol.*, **66**: 109-120.
- Fuhrman, J.A. and G.B. McManus, 1984. Do bacteria-sized marine eukaryotes consume bacterial production. *Science*, **224**: 1257-1260.
- García-Cantizano, J., J.I. Calderón-Paz, and C. Pedrós-Alió, 1994. Thymidine incorporation in Lake Cisó: Problems in estimating bacterial secondary production across oxic-anoxic interfaces. *FEMS Microbiol. Ecol.*, **14**: 53-64.
- Gilmour, C.C., M.E. Leavitt, and M.P. Shiaris, 1990. Evidence against incorporation of exogenous thymidine by sulfate-reducing bacteria. *Limnol. Oceanogr.*, **35**: 1401-1409.
- Griffith, P.C., D.J. Douglas, and S.C. Wainright, 1990. Metabolic activity of size-fractionated microbial plankton in estuarine, nearshore, and continental shelf waters of Georgia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **59**: 263-270.
- Kirchman, D.L., 1990. Limitation of bacterial growth by dissolved organic matter in the subarctic Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **62**: 47-54.
- Kirchman, D.L., R.G. Keil, M. Simon, and N.A. Welschmeyer, 1993. Biomass and production of heterotrophic bacterioplankton in the oceanic subarctic Pacific. *Deep Sea Res.*, **40**: 967-988.
- Laanbroek, H.J., J.C. Verplanke, P.R.M. de Visscher, and R. de Vuyst, 1985. Distribution of phyto- and bacterioplankton growth and biomass parameters, dissolved inorganic nutrients and free amino acids during a spring bloom in the Oosterschelde basin, The Netherlands. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **25**: 1-11.
- Lancelot, C. and G. Billen, 1984. Activity of heterotrophic bacteria and its coupling to primary production during the spring phytoplankton bloom in the southern bight of the North Sea. *Limnol. Oceanogr.*, **29**: 721-730.
- Looij, L. and B. Riemann, 1993. Measurements of bacterial production in coastal marine environments using leucine: application of a kinetics approach to correct for isotope dilution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **102**: 97-104.
- McDonough, R.J., R.W. Sanders, K.G. Porter, and D.L. Kirchman, 1986. Depth distribution in a stratified lake with an anoxic hypolimnion. *Appl. Environ. Microbiol.*, **52**: 992-1000.
- Ochs, C.A., J.J. Cole, and G.E. Likens, 1995. Spatial and temporal patterns of bacterioplankton biomass and production in an oligotrophic lake. *J. Plankton Res.*, **17**: 365-391.
- Parsons, T.R., Y. Maita, and C.M. Lalli, 1984. A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Pergamon Press, 173pp.
- Porter, K.G. and Y.S. Feig, 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.*, **25**: 943-948.
- Proctor, L.M. and J.A. Fuhrman, 1990. Viral mortality of marine bacteria and cyanobacteria. *Nature*, **343**: 60-62.
- Shiah, F.-K. and H.W. Ducklow, 1994a. Temperature regulation of heterotrophic bacterioplankton abundance, production, and specific growth rate in Chesapeake Bay. *Limnol. Oceanogr.*, **39**: 1243-1258.
- Shiah, F.-K. and H.W. Ducklow, 1994b. Temperature and substrate regulation of bacterial abundance, production and specific growth rate in Chesapeake Bay, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **103**: 297-308.
- Simon, M. and F. Azam, 1989. Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **51**: 201-213.
- Torréton, J.-P., D. Guiral, and R. Arfi, 1989. Bacterioplankton biomass and production during destratification in a monomictic eutrophic bay of a tropical lagoon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **57**: 53-67.
- Vives-Rego, J., J. Martinez, and J. García-Lara, 1988. Assessment of bacterial production and mortality in Mediterranean coastal water. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **26**: 331-336.
- White, P.A., J. Kalf, J.B. Rasmussen, and J.M. Gasol, 1991. The effect of temperature and algal biomass on bacterial production and specific growth rate in freshwater and marine habitats. *Microb. Ecol.*, **21**: 99-118.
- Wicks, R.J. and R.D. Robarts, 1987. The extraction and purification of DNA labelled with [methyl-³H]thymidine in aquatic bacterial production studies. *J. Plankton Res.*, **9**: 1151-1160.
- Winding, A., 1992. ³H-thymidine incorporation to estimate growth rates of anaerobic bacterial strains. *Appl. Environ. Microbiol.*, **48**: 1076-1084.
- Zehr, J.P., R.W. Harvey, R.S. Oremland, R.S. Cloern, and L.H. George, 1987. Big Soda Lake (Nevada). 1. Pelagic bacterial heterotrophy and biomass. *Limnol. Oceanogr.*, **32**: 781-793.