

Article

섬모충류에 대한 요각류 *Acartia hongii*의 섭식: 실험실 연구

양은진<sup>1\*</sup> · 최중기<sup>2</sup>

<sup>1</sup>한국해양연구원 심해·해저자원연구부  
(425-600) 경기도 안산시 안산우체국 사서함 29

<sup>2</sup>인하대학교 자연과학대학 해양학과  
(402-751) 인천시 남구 용현동 253

Ingestion on Planktonic Ciliates by Copepod *Acartia hongii*:  
A Laboratory Study

Eun Jin Yang<sup>1\*</sup> and Joong Ki Choi<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Deep-Sea and Marine Georesources Research Department, KORDI  
Ansan P.O. Box 29, Seoul 425-600, Korea

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

**Abstract :** *Acartia hongii* is the most dominant and widespread planktonic copepod in Gyeonggi Bay, Yellow sea. Ingestion rates and selectivity of *A. hongii* on phytoplankton and planktonic ciliates were determined in the laboratory. Ingestion rates of *A. hongii* on planktonic ciliates and phytoplankton increased in proportion to prey concentration increase. When *A. hongii* was fed with various mixture combinations of planktonic ciliates and phytoplankton, their ingestion rate on ciliates tended to increase as the percentage of ciliates in prey biomass increased. Clearance rate of *A. hongii* on planktonic ciliates was higher than for phytoplankton in all experiments without regard to relative percent of ciliate biomass. This trend suggests that *A. hongii* was preferentially preying on planktonic ciliates. Under mixed prey availability, it is likely that selective feeding and higher clearance rate of planktonic ciliates by *A. hongii* is related to the higher nutritional value of ciliates compared to phytoplankton. Therefore, our results suggest that selective ciliate feeding by *A. hongii* will positively benefit its growth and abundance, and as a result negatively impact the population dynamics of planktonic ciliates in Gyeonggi Bay.

**Key words :** *Acartia hongii*, planktonic ciliates, phytoplankton, ingestion rate, selective feeding

1. 서 론

수서 생태계에서 미세생물 먹이망은 유기물을 생산하고 상위단계 소비자에게 이용되는 에너지 전달자로서 중요한 역할을 한다(Sherr et al. 1986; Stoecker and Capuzzo 1990). 특히 미세생물 먹이망에서 중속영양 원생생물은 극

미소 또는 소형 식물플랑크톤(예, 체인형 규조류)을 효과적으로 섭식할 수 없는 중형 동물플랑크톤과 난자치어의 중요한 먹이로서 제공된다(Stoecker and Sanders 1985; Stoecker and Egloff 1987; Vincent and Hartmann 2001; Castellani et al. 2008). 따라서 생태계에서 에너지 전달자로서 중속영양 원생생물의 역할은 일차 생산력과 요각류 생산력 사이에 에너지 흐름의 불균형을 설명하는데 크게 기여하고 있다(Saiz et al. 1999; Calbet et al. 2002;

\*Corresponding author. E-mail : ejyang@kordi.re.kr

Vargas et al. 2008).

표영생태계의 종속영양 원생생물 중에서 가장 중요한 그룹의 하나로, 나타나는 섬모충류는 요각류 섭식의 중요한 먹이원으로 알려져 왔고, 섬모충류와 요각류 사이의 섭식 및 영양 관계에 관한 연구는 지난 20년 동안 수행되어 왔다(Stoecker and Egloff 1987; Castellani et al. 2008; Yang et al. 2009). 초식성을 포함한 요각류들은 섬모충류를 활발하게 섭식하며, 섬모충류 군집에 크게 영향을 미치는 것으로 보고되었다(Dolan 1991; Fessenden and Cowles 1994; Froneman et al. 1996; Lonsdale et al. 1996; Pérez et al. 1997). 섬모충류는 식물플랑크톤 생물량이 중형 동물플랑크톤의 생물량을 유지시키는데 충분하지 않은 해역 및 시기에 중형 동물플랑크톤을 위한 중요한 먹이원으로 이용된다(Gifford and Dagg 1988; Dolan 1991; Calbet and Landry 1999; Yang et al. 2009). 특히 부유물질이 많은 연안역에서 식물플랑크톤 생물량이 적거나 미소 식물플랑크톤에 의해 우점하는 시기에 섬모충류는 정량, 정성적인 측면에서 중형동물플랑크톤에게 영양학적으로 중요하게 기여하는 것으로 보고되어 왔다(Berk et al. 1977; Rollwagen Bollens and Penry 2003). 그러나 최근에는 식물플랑크톤의 부영양화가 나타나는 시기에도 종속영양 원생생물은 요각류 섭식에 중요한 역할을 하는 것으로 보고되었다(Liu et al. 2005; Fileman et al. 2007). 요각류의 알생산력 및 섭식률은 먹이 농도, 먹이 크기 및 먹이 성분에 따라 크게 변화한다(Frost 1972; Durbin et al. 1983; Berggreen et al. 1988; Bonnet and Carlotti 2001). 또한 종속영양 원생생물은 식물플랑크톤과 유기체 설물(detritus)에 비해 단백질, 아미노산 및 불포화 지방산과 같은 영양학적으로 양질의 성분을 함유하고 있기 때문에 원생생물이 포함된 먹이를 섭식하는 요각류의 성장률 및 알 생산력은 높은 것으로 보고되었다(Heinle et al. 1977; Klein Breteler 1980). 최근에는 먹이의 영양 성분뿐 아니라 식물플랑크톤과 비교해서 섬모충류의 빠른 운동성은 요각류와 섬모충류가 만날 수 있는 기회를 증가시켜서(encounting rates) 요각류가 섬모충류를 선택적으로 섭식하는 중요한 원인 중에 하나로 보고하고 있다(Saiz and Kiørboe 1995; Kiørboe and Visser 1999).

중형동물플랑크톤인 *Acartia* 그룹은 전 세계 연안 해역에서 넓게 분포하는 잡식성 요각류로서 *Acartia*에 대한 많은 생리생태적인 연구들이 수행되고 있다(Gaudy et al. 1996; Rollwagen Bollens and Penry 2003; Li et al. 2008). 그 중 *Acartia hongii*는 경기만의 대표적인 요각류로서 동계와 춘계를 포함한 저수온기에 전체 요각류 개체수의 80% 이상을 점유하는 우점종으로, *A. hongii*의 계절별 출현 개체수의 변동은 있으나 경기만에서 연중 출현하는 종이기 때문에 경기만 동물플랑크톤 군집에 상당히 중

요한 부분을 차지한다(Youn and Choi 2003). 경기만 수역에서 *A. hongii*에 대한 많은 생태학적 연구가 수행되어 왔으며, 최근들어 *A. hongii*의 알 생산력과 체내 형광법을 이용한 엽록소-a에 대한 섭식률 연구가 수행되었다(Youn and Choi 2007; Seo and Choi 2008). 그러나 현재까지 섬모충류에 대한 *A. hongii*의 섭식압에 관한 연구는 보고되어 있지 않으며, 특히 경기만과 같이 식물플랑크톤 생물량이 규조류에 의해 높게 나타나는 해역에서 *A. hongii*의 먹이 선호도에 대한 연구는 거의 없다. 본 연구는 실험실 연구를 통해서 섬모충류에 대한 *A. hongii*의 섭식 반응을 조사하기 위한 1차 연구로서 다음과 같은 두 가지 목적에 의하여 수행되었다. 첫째, 각기 다른 크기의 식물플랑크톤(규조류와 외편모류)과 섬모충류의 농도 변화에 따른 *A. hongii*의 섭식률을 측정하였고, 둘째, 식물플랑크톤과 섬모충류에 대한 *A. hongii*의 먹이 선호도를 조사하기 위하여 식물플랑크톤과 섬모충류의 혼합된 먹이를 제공하여 *A. hongii*의 선택적 섭식에 대한 연구를 수행하였다.

## 2. 재료 및 방법

섬모충류와 식물플랑크톤에 대한 *A. hongii*의 섭식률을 측정하기 위하여 빈섬모충류(oligotrichs) 2종(*Rimostrombidium orientale*, *Strombidium siculus*), 유충섬모충류(tintinnid) 2종(*Tintinnopsis angustior*, *Favella ehrenbergii*), 규조류(diatom) 2종(*Skeletonema costatum*, *Thalassiosira* sp.), 독립영양 외편모류(autotrophic dinoflagellate) 1종(*Heterocapsa triquetra*)을 대상으로 섭식률 및 여과율을 측정하였다(Table 1). Exp. 1-7은 먹이 농도에 따른 각기 다른 섬모충류와 식물플랑크톤에 대한 *A. hongii*의 섭식률에 대한 실험이며, Exp. 8-11은 식물플랑크톤과 섬모충류의 혼합된 먹이에 대한 *A. hongii*의 먹이 선호도를 조사하기 위한 실험으로 섬모충류의 농도는 같은 농도로 유지시키고 식물플랑크톤의 농도를 낮은 농도에서 높은 농도까지 변화시켜서 수행하였다.

실험에 사용된 섬모충류는 황해에 위치해 있는 경기만 수역에서 채집하여 분리 배양하였다. 해수로부터 분리된 섬모충류는 여과된 해수에 먹이로서 *Isochrysis galbana*와 *Cryptomonas* sp.를 사용하여  $17 \pm 1^\circ\text{C}$ 에서 배양하였으며, 먹이농도는  $3-6 \times 10^3 \text{ ml}^{-1}$ 를 유지하였다. 먹이로 사용된 prymnesiophyte, *Isochrysis galbana*와 cryptophyte, *Cryptomonas* sp.는 F/2 배지(Guillard 1972)를 사용하여 12:12 h L:D cycle에서 배양하였다. *Isochrysis galbana*의 ESD(equivalent sphere diameter)는  $4.5-5 \mu\text{m}$ 였고, *Cryptomonas* sp.의 ESD는  $5-7 \mu\text{m}$ 였다. 또한 규조류 2종과 외편모류 1종은 경기만 해수에서 분리 접종하여 F/2 배지에서 배양하였다. *A. hongii*의 먹이로서 사용된 각각의

Table 1. Experimental conditions for *Acartia hongii* grazing in the laboratory

Exp. No	Prey type	Approximate size ( $\mu\text{m}$ )	Prey concentration ( $\text{ng ml}^{-1}$ )
1	Oligotrichs ( <i>Rimostrombidium orientale</i> )	20 × 25	3.1-77.5
2	Oligotrichs ( <i>Strombidium siculum</i> )	35 × 70	9.9-69.5
3	Tintinnid ( <i>Tintinnopsis angustior</i> )	25 × 50	13.6-206.4
4	Tintinnid ( <i>Favella ehrenbergii</i> )	80 × 200	20-220
5	Dinoflagellate ( <i>Heterocapsa triquetra</i> )	13 × 18	21.1-1054.0
6	Diatom ( <i>Thalassiosira</i> sp.)	50	31.2-312.0
7	Diatom ( <i>Skeletonema costatum</i> )	14 (alone)	39-1820
8	<i>Thalassiosira</i> sp. & <i>T. angustior</i>	-	<i>Thalassiosira</i> : 69-567 <i>T. angustior</i> : 105
9	<i>S. costatum</i> & <i>T. angustior</i>	-	<i>S. costatum</i> : 96-456 <i>T. angustior</i> : 105, 206
10	<i>S. costatum</i> & <i>R. orientale</i>	-	<i>S. costatum</i> : 43-550 <i>R. orientale</i> : 8.5
11	<i>H. triquetra</i> & <i>R. orientale</i>	-	<i>H. triquetra</i> : 6.5-509 <i>R. orientale</i> : 2.6

플랑크톤은 실험 직전에 최적의 성장률이 유지될 때 실험을 위해 사용하였다. 요각류 *A. hongii*는 경기만에서 100  $\mu\text{m}$  net을 사용하여 채집한 후 실험실까지 조심스럽게 운반하였다. 현미경하에서 암컷 성체를 파이펫으로 골라서 여과 해수에 모아 놓은 후 약 24시간 동안 실험 온도에서 적응하였다. 실험 직전에 오토파이펫을 사용하여 각각의 실험용기에 실험하고자 하는 먹이를 정확한 농도로 주입하였다. 준비되어진 250 ml PC 용기에 포식자 3-4마리를 넣어서 먹이만 있는 대조구 3개와 *A. hongii*가 들어간 실험구 3개를 사용하여 실험하였다. *A. hongii*를 위한 섭식률 실험은 17 ± 1°C에서 12:12 h L:D cycle을 유지하는 배양실에서 수행하였으며 실험기간 동안 먹이 입자들이 균일하게 분포하도록 하고, 운동성이 없는 플랑크톤이 가라앉는 것을 방지하기 위하여 회전 기구에 각각의 실험 용기를 부착하여 실험 기간 동안 0.8 rpm을 유지하였다. 섭식률 실험은 18-24시간 동안 수행하였으며, 실험시작과 끝에서 섭식률 계산을 위한 시료를 채집하였다. 또한 *A. hongii*는 실험의 시작과 끝에서 실험 용기에 동일한 개체수가 유지되고 있음을 확인하였다. 섬모충류는 고정액으로 인해 세포가 터지는 것을 방지하기 위하여 광학 현미경에서 살아있는 상태에서 한 개체씩 골라내면서 계수 하였으며, 규조류와 외편모류는 루골용액(최종농도 4%)으로 고정하여 광학 현미경에서 S-R chamber를 이용하여 계수하였다. 섬모충류, 규조류와 외편모류의 탄소량은 현미경하에서 각종마다 30개체 이상의 세포 크기를 측정하여 평균값을 산출한 후 세포 용적을 Edler(1979)의 방법에 따라 구하였다. 유충 섬모충류(Tintinnid)는  $\text{carbon}(\text{pg}) = 44.5 + 0.053 \text{lorica volum}(\mu\text{m}^3)$  (Verity and Langdon 1984)의 식에 따

라 구하였으며, 피각이 없는 빈섬모충류(Oligotrichs)는 0.19  $\text{pgC } \mu\text{m}^{-3}$  (Putt and Stoecker 1989)의 전환 값을 사용하여 환산하였다. 규조류와 외편모류는 Menden-Deuer and Lessard (2000)의 실험식인  $\text{Carbon}(\text{pg}) = 0.216 [\text{volume}, \text{m}^3]^{0.939}$ 을 이용하여 각 세포의 탄소량을 구하였다. 실험 동안 *A. hongii*에 의한 섭식률과 여과율은 Frost(1972)의 식을 이용하여 각각의 실험용기에서 얻어진 평균 값을 사용하여 계산하였으며, 결과에 사용된 모든 평균 값들은 통계학적으로 유의성이 ( $P < 0.05$ ) 있음을 확인하였다. 먹이 농도에 따른 섭식률은 포화 섭식률 (Saturated ingestion rate) 이 관찰된 경우에 사용되는 Michaelis-Menten 식을 사용하여 도식화하였다.  $\text{IR} = I_{\text{max}}(x)/(K_{\text{IR}} + (x))$ 로서  $I_{\text{max}}(\text{ngC predator}^{-1} \text{d}^{-1})$ 는 최대 섭식률을 나타내며,  $x$ 는 먹이농도,  $K_{\text{IR}}$ 은 최대 섭식률의 1/2이 되는 지점에서 먹이농도 ( $1/2 I_{\text{max}}$ )를 의미한다. 포화 섭식률이 관찰되지 않아서 Michaelis-Menten식을 사용하기에 적합하지 않은 경우에는 선형회귀 (linear regression) 방정식 및 로그 방정식을 이용하여 도식화 하였다. 각 플랑크톤에 대한 *A. hongii*의 선택적 섭식지수는 다음과 같은 Ivlev's Electivity Index에 의해 계산하였다 (Ivlev 1961).  $E_i = (r_i - p_i)/(r_i + p_i)$ .  $E_i$ 는 선택적 섭식지수,  $r_i$ 는 섭식자가 먹은 먹이 중에 주어진 먹이 (i)의 비율이고,  $p_i$ 는 주위 환경에서 이용 가능한 같은 먹이 (i)의 비율이다.  $E_i$  값이 0에서 +1.0까지는 섭식자가 먹이를 적극적으로 섭식하고 있음을 의미하며, 반대로 0에서 -1.0까지는 섭식자가 먹이를 피하거나 거부하고 있음을 의미한다. 만약에 섭식자가 모든 먹이에 대하여 선택성이 없다면  $E_i = 0$ 이 된다. *A. hongii* 암컷 성체의 탄소량은 평균 1.56  $\mu\text{gC copepod}^{-1}$ 로 추정된 값을 이용하였다 (Youn

2004). 본 연구에서 모든 통계 처리는 SPSS(version 15.0)를 사용하였다.

### 3. 결 과

섬모충류와 식물플랑크톤에 대한 섭식률 및 탄소 요구량  
 각 플랑크톤에 대한 *A. hongii*의 섭식률은 Fig. 1에서 보  
 여주고 있다. 빈섬모충류 *R. orientale*에 대한 *A. hongii*의  
 섭식률은 5.8-67.4 ngC copepod<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>(평균 29.5 ± 8.7  
 ngC copepod<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>)로, 포화 섭식률은 관찰되지 않았으며  
 먹이 농도와 섭식률 사이에 선형 관계를 보여주고 있다  
 (Fig. 1A). *S. siculum*에 대한 *A. hongii*의 섭식률은 26.2-

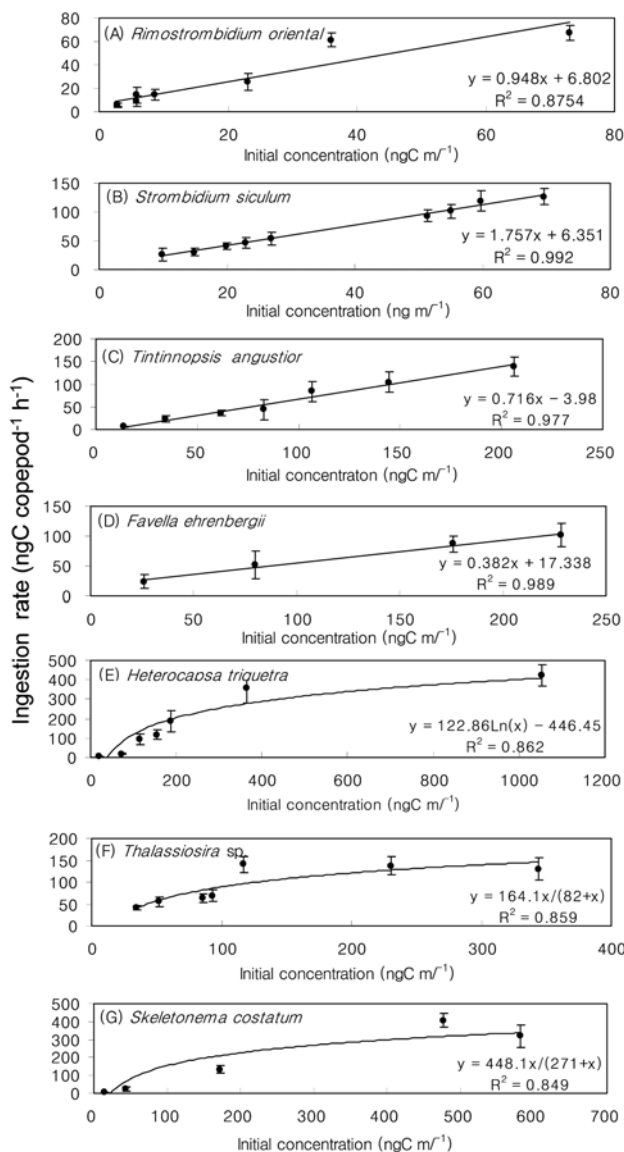


Fig. 1. Ingestion rate (ngC copepod<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) of *Acartia hongii* as a functions of prey type and prey concentration. Average ± standard error.

126.3 ngC copepod<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> (평균 63.8 ± 15.3 ngC copepod<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>)로 먹이 농도가 증가할수록 점차 증가하는 양상을 보  
 였다. 유중섬모충류 *T. angustior*와 *F. ehrenbergii*에 대한  
*A. hongii*의 섭식률은 각각 6.2-139.7 ngC copepod<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>  
 (평균 62.5 ± 18.1 ngC copepod<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>)와 23.8-101.7 ngC  
 copepod<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> (평균 66.0 ± 12.4 ngC copepod<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>)로 나  
 타났으며, 두 종 모두 먹이농도가 200 ngC ml<sup>-1</sup> 이상에서  
 도 점차적으로 증가하는 양상을 보였다. 따라서 각 섬모충  
 류에 대한 *A. hongii*의 섭식률은 먹이농도가 증가함에 따  
 라 증가하였으나 최대 섭식률은 관찰되지 않았다. 외편모  
 류인 *H. triquetra*에 대한 *A. hongii*의 섭식률은 6.5-425.0  
 ngC copepod<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>(평균 171.7 ± 61.4 ngC copepod<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>)  
 로 나타났으며, 200 ngC ml<sup>-1</sup> 이상에서도 점차적으로 증  
 가하는 양상을 보였다(Fig. 1F). 규조류인 *Thalassiosira*  
 sp.에 대한 *A. hongii*의 섭식률은 41.6-140.3 ngC copepod<sup>-1</sup>  
 h<sup>-1</sup> (평균 91.1.7 ± 15.5 ngC copepod<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>)로 나타났으며,  
 최대 섭식률은 먹이농도가 116.9 ngC ml<sup>-1</sup>에서 나타났  
 다. *S. costatum*에 대한 *A. hongii*의 섭식률은 6.0-406.8  
 ngC copepod<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>(평균 177.6 ± 59.6 ngC copepod<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>)  
 로 나타났으며, 초기농도가 200 ngC ml<sup>-1</sup> 이상에서도 증  
 가하는 양상을 보였으며 먹이농도가 477.2 ngC ml<sup>-1</sup>에서  
 최대 섭식률을 보였다(Fig. 1G). *A. hongii* 한 개체가 하루  
 에 필요로 하는 탄소량은 섬모충류의 농도에 따라 9.2-

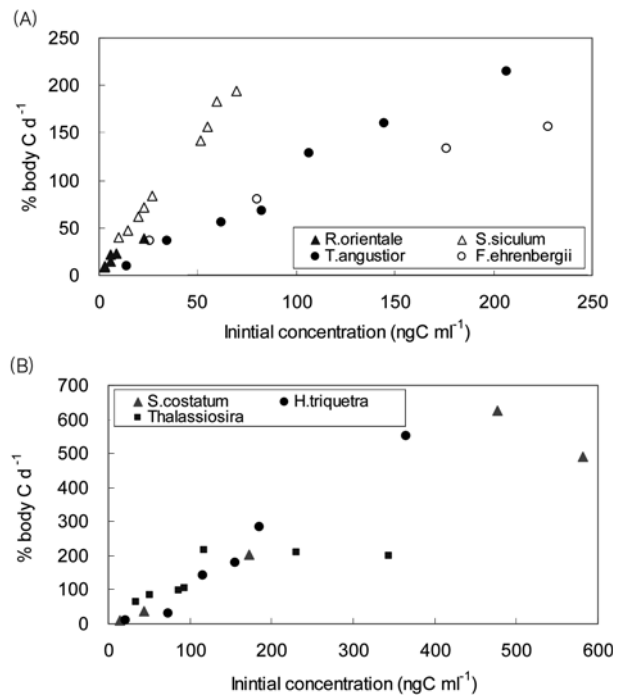


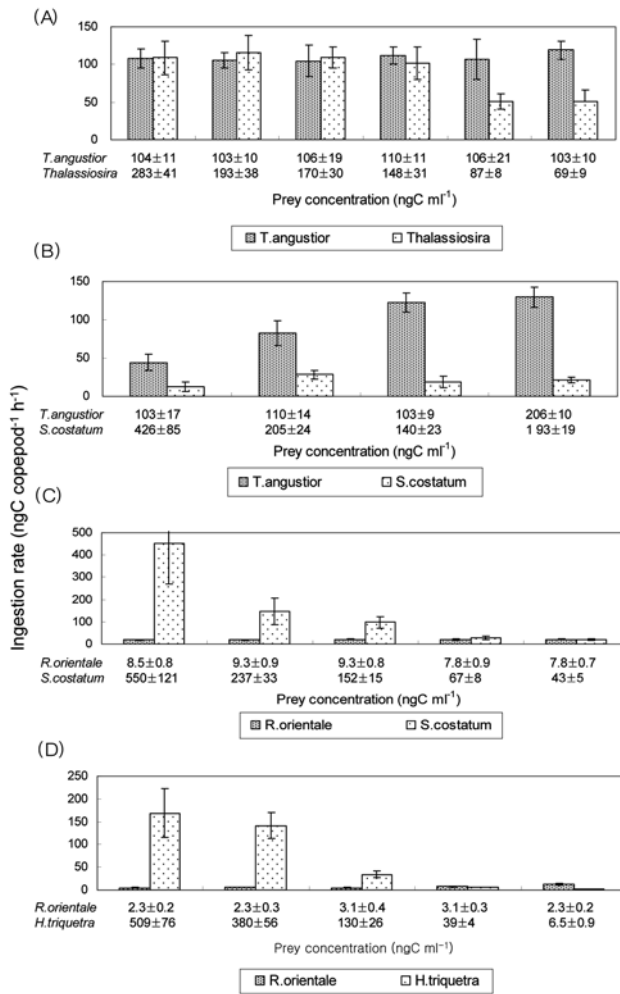
Fig. 2. Daily rations (percentage body carbon ingested daily) for the *Acartia hongii* as a function of prey concentration.

가할수록 탄소 소비량은 높게 나타났다(Fig. 2A). 또한 *A. hongii* 한 개체가 하루에 식물플랑크톤부터 얻은 탄소량은 식물플랑크톤 농도 변화에 따라 큰 차이를 보였으며, 9.3-653% body C d<sup>-1</sup>의 범위를 보였다(Fig. 2B).

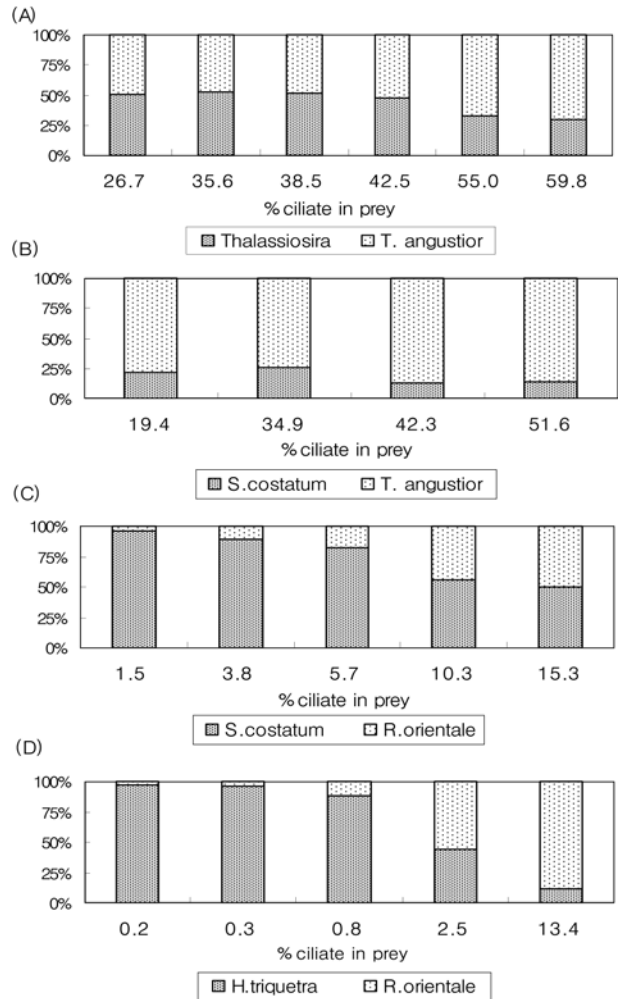
**혼합 먹이에 대한 섭식률 및 선택적 섭식**

*A. hongii*에 의한 선택적 섭식률을 조사하기 위하여 섬모충류와 식물플랑크톤이 혼합된 먹이를 사용하여 섭식률 실험을 수행하였다(Exp. 8-11). Fig. 3에서 보는 것과 같이 유사한 크기의 규조류 *Thalassiosira*와 유충 섬모충류 *T. angustior*가 혼합되어 있는 먹이를 제공했을 때(Exp. 8), *A. hongii*의 섭식률은 각각 104.5-110.7 ngC copepod<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>(유충섬모충류), 80.0-108.8 ngC copepod<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>(규조류)의 범위를 보였다(Fig. 3A). *T. angustior*에 대한 *A. hongii*의 섭식률은 유사하게 관찰되었으나 *Thalassiosira*는 먹이 농도가 100 ngC ml<sup>-1</sup> 이상에서는 섭식률이 비슷하였으며,

100 ngC ml<sup>-1</sup> 이하에서 섭식률은 감소하였다. 즉 총 먹이 농도에 *Thalassiosira* 보다 *T. angustior*의 농도가 많아질수록 *A. hongii*가 전체 섭식률에서 *T. angustior*을 섭식하는 비율은 47.7-89.7%로 높아지는 경향을 보였다(Fig. 4A). 경기만 해역에서 우점종으로 분포하는 미소형 규조류 *S. costatum*과 *T. angustior*를 혼합하여 먹이로 제공했을 때(Exp. 9), *A. hongii*의 섭식률은 각각 44.1-129.8 ngC copepod<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>(유충섬모충류), 12.8-28.0 ngC copepod<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>(규조류)의 범위로 나타났다(Fig. 3B). Exp. 9에서 *A. hongii*에 의한 *S. costatum*에 대한 섭식은 전반적으로 낮았으며, *S. costatum*의 농도와 무관하게 *S. costatum*에 비하여 *T. angustior*을 더 높은 비율로 섭식하였다. Exp. 10과 Exp. 11은 *A. hongii*가 이용할 수 있는 총 먹이농도에 식물플랑크톤이 85% 이상 차지했을 때 *A. hongii*의 섭식반응을 알아보기 위하여 수행된 실험이다. 미소형 규조류 *S. costatum*과 미소형 빈섬모충류 *R. orientale*을 혼합하여 먹



**Fig. 3.** Ingestion rate (ngC copepod<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) of *Acartia hongii* on mixed prey concentrations of ciliates and phytoplankton. Average ± standard error.



**Fig. 4.** Ratio of phytoplankton carbon to ciliate carbon as a function of relative ciliate percentage in prey mixture.

이로 제공했을 때(Fig. 3C), *A. hongii*의 섭식률은 각각 13.1-22.4 ngC copepod<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>(빈섬모충류), 20.8-452.1 ngC copepod<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>(규조류)의 범위로 나타났다. 먹이로 제공된 *R. orientale*의 농도가 낮았기 때문에 *A. hongii*의 *R. orientale*에 대한 섭식률은 낮았으며 규조류에 대한 섭식률은 큰 차이를 보였다. *R. orientale*의 생물량이 전체 먹이농도에 1.5%를 차지했을 때 섬모충류에 대한 *A. hongii*의 섭식률은 전체 섭식률에 단지 4.5%를 기여하는 것으로 낮게 나타났다. 그러나 먹이 농도에서 *R. orientale*의 상대적인 비율이 증가할수록 *A. hongii*가 빈섬모충류를 섭식하는 비율은 증가하였으며, *R. orientale*의 농도가 규조류 농도의 15%를 차지했을 때 *A. hongii*는 전체 섭식률에서 빈섬모충류를 약 50% 정도 섭식하는 것으로 나타났다(Fig. 4C). 또한 미소형 외편모류 *H. triquetra*와 빈섬모충류 *R. orientale*를 혼합하여 먹이로 제공했을 때, *A. hongii*의 섭식률은 각각 4.6-12.4 ngC copepod<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>(빈섬모충류), 1.7-169.1 ngC copepod<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>(외편모류)의 범위를 보였다(Fig. 3D). Exp. 11의 섭식형태는 Exp. 10과 유사하였다. *A. hongii*가 이용할 수 있는 총 먹이 농도에 섬모충류가 1% 미만으로 존재할 때는 *A. hongii*에 의한 섬모충류의 섭식률은 전체 섭식률에 10% 미만을 차지하였다. 그러나 먹이농도에서 섬모충류의 상대적인 비율이 증가할수록 *A. hongii*가 빈섬모충류를 섭식하는 비율은 증가하였으며, 빈섬모충류 농도가 전체 먹이 농도의 13%를 차지했을 때 *A. hongii*가 섭식할 수 있는 총 먹이농도에서 빈섬모충류를 87% 섭식하였다(Fig. 4D). 결과적으로 혼합된 먹이를 제

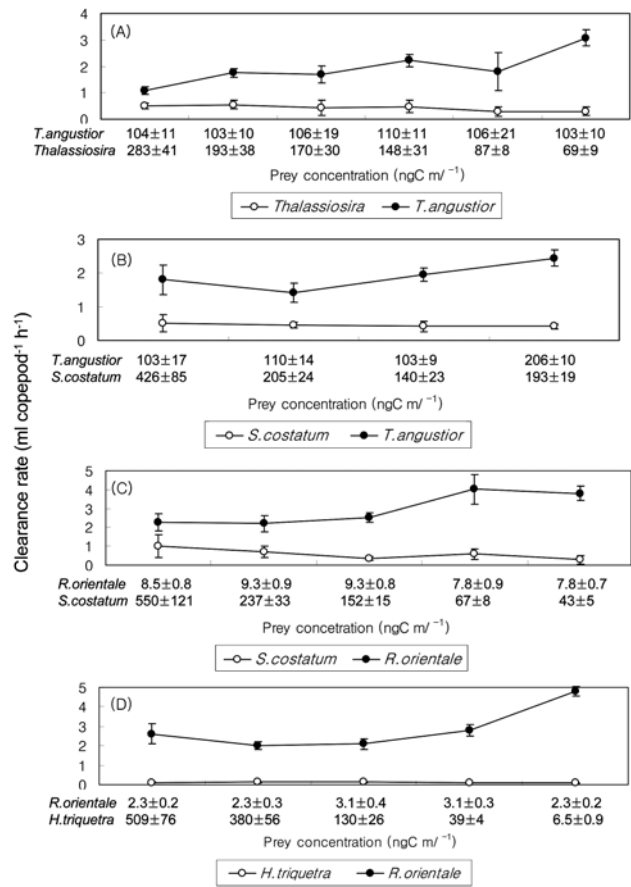


Fig. 6. Clearance rate (ml copepod<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) of *Acartia hongii* on mixed prey concentration of ciliates and phytoplankton. Average  $\pm$  standard error.

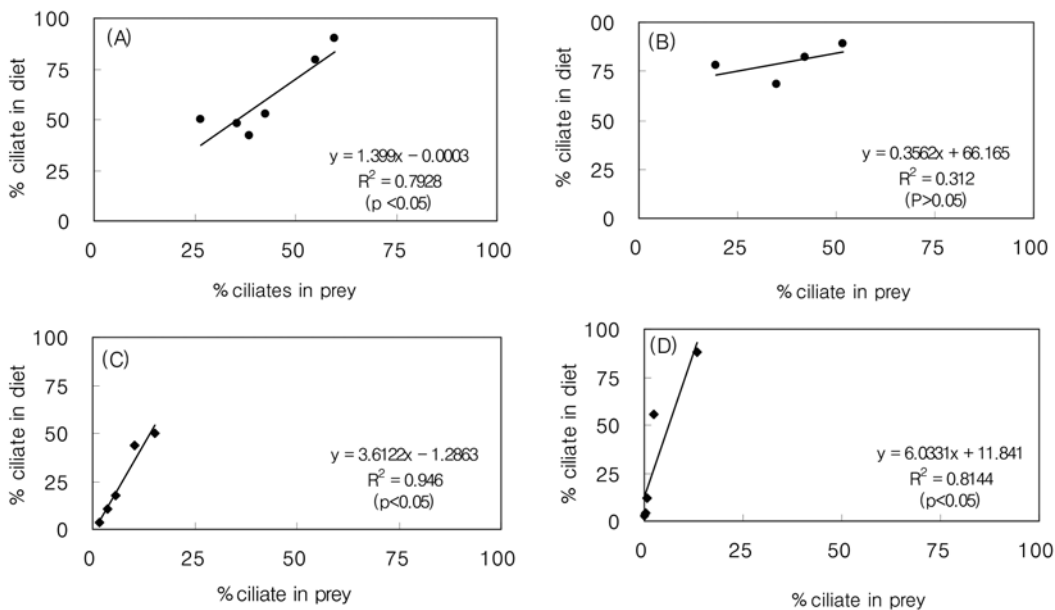


Fig. 5. Correlation between relative ciliate percentage in prey concentration and relative ciliate percentage in diet content of *Acartia hongii*. (A) *T. angustior* and *Thalassiosira*, (B) *T. angustior* and *S. costatum*, (C) *R. orientale* and *S. costatum*, (D) *R. orientale* and *H. triquetra*.

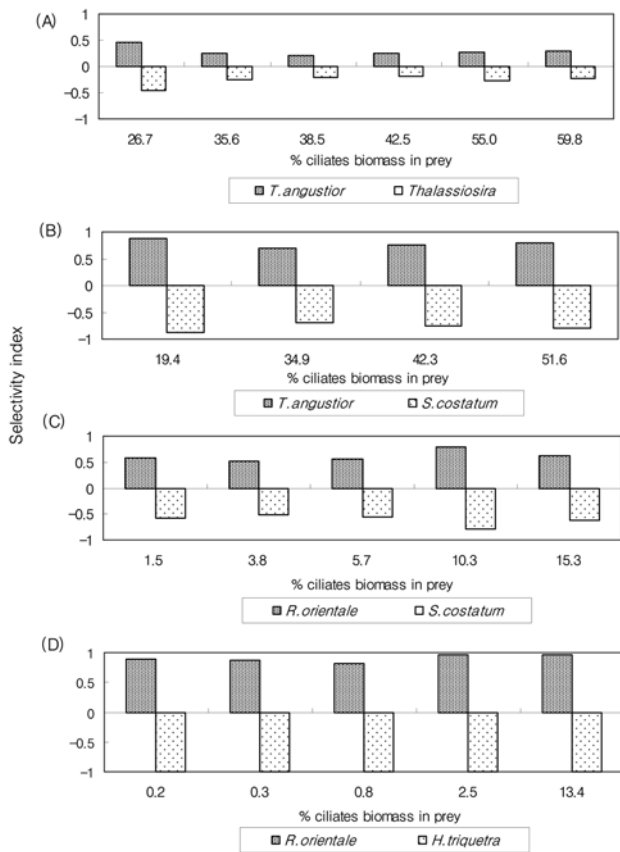


Fig. 7. Selectivity index for *Acartia hongii* grazing on mixed prey concentration of ciliates and phytoplankton.

공했을 때 *A. hongii*는 전체 먹이농도에서 섬모충류의 상대적인 비율이 증가할수록 섬모충류에 대한 섭식률도 상대적으로 증가하였으며, Exp. 10을 제외하고는 두 변수 사이에 통계학적으로 유의한 관계가 있는 것으로 나타났다(Fig. 5). 섬모충류와 식물플랑크톤의 혼합된 먹이를 제공했을 때 *A. hongii*의 여과율은 Fig. 6에서 보는 것과 같다. 총 먹이농도에서 섬모충류의 상대적인 비율이 증가할수록 규조류에 대한 *A. hongii*의 여과율은  $1 \text{ ml copepod}^{-1} \text{ h}^{-1}$  이하로 일정한 양상을 보였고, 섬모충류의 여과율은 점차 증가하는 경향을 보였다.

섬모충류와 식물플랑크톤의 혼합된 먹이를 제공했을 때, 모든 실험에서 *A. hongii* 섭식에 대한 선택적 섭식 계수는 섬모충류에 대하여는 양의 값을 보였고, 식물플랑크톤에 대하여는 음의 값을 보였다. 따라서 *A. hongii*는 분명하게 섬모충류에 대한 선택적 섭식을 하는 것으로 나타났다(Fig. 7). 총 먹이 농도에서 식물플랑크톤이 차지하는 비율이 99% 이상으로 높았을 때도 *A. hongii*는 섬모충류에 대하여 높은 선택적 섭식 계수를 보였다(Fig. 7D).

#### 4. 고찰

먹이 크기와 먹이 농도는 요각류의 먹이 섭식률에 영향을 미치는 중요한 요인이다(Durbin et al. 1983; Huntley 1981; Berggreen et al. 1988). 먹이 농도와 요각류 섭식률 사이에는 밀접한 관계가 있으며 먹이 농도가 증가함에 따라 섭식률도 증가하지만 일정 농도를 초과하게 되면 섭식률은 일정한 수준을 유지하게 된다(Frost 1972). 섬모충류와 외편모류, 규조류를 대상으로 한 *A. hongii*의 섭식률 실험에서 *A. hongii*는 각각의 먹이원인 플랑크톤에 대해 먹이 농도가 높아질수록 높은 섭식률을 보였다(Fig. 1). 비록 우리의 실험에 사용되어진 먹이 농도가 최대 섭식률을 얻기에 충분하지 않았기 때문에 먹이 농도에 따른 *A. hongii*의 섭식 반응을 정확하게 예측할 수는 없었지만 섬모충류 4종과 *H. triquetra*는 농도가 증가함에 따라 섭식률이 증가하는 것으로 나타났으며 주어진 먹이농도에서 최대 섭식률을 관찰할 수 없었다. 그러나 포화섭식률이 나타났을 때 사용되어지는 Michaelis-Menten 식을 이용하여 측정된 *Thalassiosira*와 *S. costatum*의 최대 섭식률은 각각  $164.1 \text{ ngC copepod}^{-1} \text{ h}^{-1}$ 과  $448.1 \text{ ngC copepod}^{-1} \text{ h}^{-1}$ 으로 나타났다. 각 종에 따라 실험에 사용된 먹이 농도의 범위가 다르기 때문에 7종의 먹이에 대한 섭식률을 같은 먹이농도 ( $70 \text{ ngC ml}^{-1}$ )에서 비교해본 결과 *R. orientale*은  $73.1 \text{ ngC copepod}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , *S. siculum*은  $129.3 \text{ ngC copepod}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , *T. angustior*는  $53.2 \text{ ngC copepod}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , *F. ehrenbergii*는  $43.7 \text{ ngC copepod}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , *H. triquetra*는  $33.0 \text{ ngC copepod}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , *S. costatum*은  $91.9 \text{ ngC copepod}^{-1} \text{ h}^{-1}$ 으로 나타났다. 따라서 같은 먹이농도에서 *A. hongii*는 먹이의 크기와 상관없이 빈섬모충류인 *S. siculum*를 더 잘 섭식할 수 있을 것으로 생각된다. *A. hongii*와 몸체 크기가 유사한 *A. bifilosa*는 크기가 작은 식물플랑크톤 보다는 크기가 큰 식물플랑크톤을 선호하며, 특히 규조류는 *A. bifilosa*를 위해 좋은 먹이원이 아닌 것으로 보고되었다(Li et al. 2008). *A. hongii*는 비교적 크기가 작은 요각류로 이와 유사한 탄소량을 갖고 있는 *Acartia*종의 섬모충류의 농도 변화에 따른 섭식압에 대한 연구는 보고되어 있지 않기 때문에 우리의 결과를 다른 연구와 비교하기는 어렵지만 *Acartia* sp.는 작은 섬모충류의 먹이농도가  $1000 \text{ ngC ml}^{-1}$ 에서도 지속적으로 섭식을 하는 것으로 보고하였다(Ismar et al. 2008). 본 조사에서 관찰된 섬모충류에 대한 *A. hongii*의 섭식률과 여과율은 기존에 보고된 다른 *Acartia* 종에 비하여 다소 높거나 유사한 것으로 나타났다(Table 2). *A. hongii* 한 개체가 하루에 소비하는 탄소량은 먹이의 농도 변화에 따라  $9.2\text{-}653\% \text{ bodyC d}^{-1}$ 의 큰 범위로 나타났다(Fig. 2). *A.*

Table 2. Ingestion rates and clearance rates of *Acartia* on ciliates. Average  $\pm$  standard error

Copepods	Prey type	Ingestion rate (ngC copepod <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	Clearance rate (ml copepod <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	Reference
<i>Acartia hongii</i>	<i>Rimostrombidium orientalis</i>	29.5 $\pm$ 8.7	2.27 $\pm$ 0.27	This study
	<i>Strombidium siculum</i>	63.8 $\pm$ 15.3	8.56 $\pm$ 0.68	
	<i>Tintinnopsis angustior</i>	62.5 $\pm$ 18.1	2.34 $\pm$ 0.28	
	<i>Favella ehrenbergii</i>	66.0 $\pm$ 12.4	1.18 $\pm$ 0.3	
<i>Acartia clausi</i>	<i>Favella tarakaensis</i>	-	0.3-1	Ayukai (1987)
	<i>Helicostomella</i>	-	2.3	Ayukai (1987)
<i>Acartia hudsonica</i>	<i>Eutintinnus pectinis</i>	-	0.3	Turner and Anderson (1983)
<i>Acartia tonsa</i>	<i>Favella</i> sp.	0-215	2.2-8	Stoecker and Sanders (1985)
	<i>Favella</i> sp.	14-122	0.3-2.3	Stoecker and Egloff (1987)
	<i>Tintinnopsis</i> sp.	7.9-15.6	1.2-2.8	Stoecker and Egloff (1987)
	<i>Strombidium</i> sp.	17.1	3.2	Stoecker and Egloff (1987)
	<i>Strombidium</i> sp.	7.8-9.6	10.4-11.5	Stoecker and Egloff (1987)
	<i>Balanion</i> sp.	7.6-7.9	19.8-21.0	Stoecker and Egloff (1987)
	<i>Favella panamensis</i>	40-352.9	4.4	Robertson (1983)
	<i>Tintinnopsis tubulosa</i>	21.4-57.4	4.1-12.1	Robertson (1983)

*hongii*가 하루에 섬모충류와 식물플랑크톤으로 얻는 탄소량은 *S. siculum*을 제외하고 먹이농도가 100 ngC ml<sup>-1</sup> 이하일 때 100%를 만족하는 것으로 나타났으며, *S. siculum*은 약 50 ngC ml<sup>-1</sup>일 때 100%를 만족하는 것으로 나타났다. 기존의 연구에 의하면 *A. hudsonica*가 *S. costatum*(먹이농도 500 ngC ml<sup>-1</sup>)을 섭식했을 때 한 개체가 600% 이상의 탄소를 소비하는 것으로 보고하여 우리의 결과와 유사하였다(Deason 1980). 이상의 결과처럼 본 조사에서 먹이로 사용된 각각의 플랑크톤은 크기와 농도가 달라도 단독의 먹이 형태로 제공되었을 때 *A. hongii*가 섭식하기에 적당한 먹이로서 생각된다. 그러나 혼합된 먹이를 제공했을 때, *A. hongii*의 섭식 반응은 다르게 나타났다. 크기가 유사한 *T. angustior*와 *Thalassiosira*의 혼합된 먹이가 제공되었을 때 *A. hongii*는 *Thalassiosira*의 농도와 무관하게 *T. angustior*을 유사한 농도로 섭식하였다. 그러나 *T. angustior*와 *S. costatum*의 혼합된 먹이에서 *A. hongii*는 *S. costatum*의 농도가 높았음에도 불구하고 *S. costatum*에 대한 섭식률은 모든 실험구에서 낮았다. 이것은 같은 종의 먹이라도 혼합되어지는 먹이 형태에 따라 *A. hongii*가 섭식하는 먹이 섭식 반응의 차이에 원인이 있다고 생각된다. *T. angustior*와 *Thalassiosira*의 혼합 먹이를 제공했을 경우에 이용할 수 있는 총 먹이농도에서 섬모충류가 차지하는 비율이 42% 이상일 때 *A. hongii*가 섭식하는 총 섭식률의 50% 이상은 섬모충류로부터 얻었지만 *T. angustior*와 *S. costatum*가 혼합되었을 때는 이용할 수 있는 총 먹이농도에서 섬모충류가 차지하는 비율이 19%

이상일 때 *A. hongii*가 섭식하는 총 먹이의 60% 이상은 섬모충류로부터 얻는다. 따라서 유사한 크기의 *T. angustior*와 *Thalassiosira*의 혼합 먹이를 제공했을 때(Exp. 8) *A. hongii*의 섭식 행동은 먹이 크기 보다는 먹이의 농도에 더 크게 영향을 받았을 것으로 생각되며, *T. angustior*와 *S. costatum*의 혼합먹이에서 *A. hongii*가 *S. costatum* 보다 *T. angustior*를 먹이로서 더 선호하는 것은 먹이 농도와 섭식 행동에 영향을 주는 다른 어떤 요인들이 작용했을 것으로 생각된다. 특히 긴 체인형의 *S. costatum*은 *A. hongii*가 섭식하기에 용이하지 않았을 것으로 생각된다. 식물플랑크톤 농도가 극도로 높게 제공된 Exp. 10과 11에서는 Exp. 8과 9와 다른 섭식 형태를 보였다. *R. orientale*과 *S. costatum*의 혼합 먹이를 제공했을 때 *A. hongii*는 규조류 농도와 무관하게 섬모충류를 일정한 양으로 섭식하였으며, *S. costatum*에 대한 섭식률 및 농도 변화에 따른 섭식 반응은 *S. costatum*를 단독형태로 섭식했을 때와 유사하게 큰 차이를 보였다(Fig. 1G). 이 실험에서는 초기에 평균 8.5 ngC ml<sup>-1</sup>의 낮은 농도의 섬모충류가 먹이로서 제공되었기에 섬모충류에 대한 섭식률은 낮게 관찰되었다. 규조류의 농도가 총 먹이농도에서 95% 이상일 때 규조류에 대한 높은 섭식률은 섬모충류에 대한 섭식도 지속적으로 이루어지지만 섬모충류로부터 얻는 0.4-0.5 ugC copepod<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> 만으로는 *A. hongii*가 필요로 하는 탄소량(1.56 ugC copepod<sup>-1</sup>)을 충족할 수 없어서 그 외에 *A. hongii*가 만날 수 있는 가장 풍부한 입자인 규조류를 풍부하게 섭식하는 것으로 생각된다. 이와 같은 섭식반응은



Exp. 11에서도 유사하였다. 따라서 식물플랑크톤이 먹이의 95% 이상을 차지하여 식물플랑크톤의 먹이 농도가 극도로 높게 나타나는 시기에 *A. hongii*는 섬모충류에 대한 섭식은 꾸준히 진행되지만 낮은 농도의 섬모충류만으로 필요로 하는 탄소량을 얻을 수 없기 때문에 먹이 농도가 풍부한 식물플랑크톤에 대하여 높은 섭식률을 보이는 것으로 생각된다. 그러나 모든 실험에서 각각의 먹이 농도와 무관하게 총 섭식률에서 섬모충류에 대한 *A. hongii*의 섭식률은 총 먹이농도에서 섬모충류의 상대적인 비율이 높아질수록 증가하는 것으로 관찰되어 먹이농도에서 섬모충류의 상대적 비율은 *A. hongii*의 섭식 반응에 영향을 미치는 요인으로 생각된다(Fig. 5). 우리의 연구 결과는 종속 영양 원생생물의 농도가 비교적 높거나 식물플랑크톤 생물량이 낮고 작은 크기의 식물플랑크톤에 의해 우점하는 시기에 요각류 섭식에서 종속 영양 원생생물의 역할은 중요하다라는 기존의 연구들을 뒷받침하고 있다(Halvorsen et al. 2001; Calbet and Saiz 2005; Fileman et al. 2007). 또한 본 연구의 모든 실험에서 *A. hongii*의 여과율은 섬모충류에 대해서는 평균  $1.5 \text{ ml copepod}^{-1} \text{ h}^{-1}$  이상, 식물플랑크톤에 대해서는 평균  $1 \text{ ml copepod}^{-1} \text{ h}^{-1}$  이하로 나타났다. 즉 섬모충류에 대한 *A. hongii*의 여과율은 모든 실험 결과에서 먹이농도의 비율과 상관없이 높았다. 이와 같은 결과는 이전 연구자들에 의해 보고된 다음과 같은 결과와 잘 일치한다. 섬모충류와 식물플랑크톤의 혼합된 먹이를 제공했을 때, *A. tonsa*는 외편모류 보다 *Favella*를 섭식했을 때 더 높은 여과율을 보였으며(Stoecker and Sanders 1985), *A. tonsa*의 여과율은 미소형 편모류보다 *Favella panamensis*를 섭식했을 때 더 높게 나타났다(Robertson 1983). 우리의 연구 결과처럼 식물플랑크톤에 비하여 섬모충류에 대한 요각류의 높은 여과율은 먹이의 농도와 관련 없이 *A. hongii*는 먹이원으로서 식물플랑크톤 보다 섬모충류를 더 선호하며, 이것은 섬모충류에 대한 *A. hongii*의 선택적 섭식으로 생각된다.

해양 생태계에서 요각류의 선택적 먹이 섭식은 먹이의 초기 농도, 먹이 크기, 먹이의 영양성분 및 요각류의 성장 단계와 같은 요인 등에 의하여 영향을 받는 것으로 알려져 있다(Calbet and Saiz 2005; Castellani et al. 2008). 혼합된 먹이를 사용한 모든 실험에서 *A. hongii*는 먹이 농도가 높은 식물플랑크톤 보다 섬모충류에 대하여 선택적 섭식을 하는 것으로 나타났다. 이와 같은 결과에서처럼 섬모충류에 대한 *A. hongii*의 선택적 섭식은 먹이 농도에 의해 전적으로 영향을 받는 것으로 설명될 수는 없다. 샌프란시스코 만에서 *Acartia* spp.는  $25 \mu\text{m}$  이상의 먹이 크기에 대하여 선택적 섭식을 하며(Rollwagen Bollens and Penry 2003), *Acartia tonsa*는 프랑스의 기수역에서 먹이의 모양과 상관없이 중간 및 큰 크기의 먹이 입자에 대하

여 선택적 섭식을 하는 것으로 보고되었다(Gaudy et al. 1996). 특히 연안역과 같이 입자성 물질이 풍부한 해역에서 여과섭식을 하는 요각류는 큰 크기의 입자가 작은 크기에 비하여 쉽게 인식되어 포획하기에 용이하기 때문에 큰 크기의 먹이에 대하여 선택적 섭식을 하는 것으로 생각된다(Jonsson and Tiselius 1990). 그러나 본 조사에서 수행한 유사한 크기인 *T. angustior*와 *Thalassiosira* sp.의 혼합된 먹이를 제공했을 때도 유종 섬모충류에 대한 높은 여과율 및 선택적 섭식은 단지 먹이의 크기에 의한 영향이 아니라 양질의 먹이 또는 운동성 있는 먹이를 선호하는 요각류의 선택적 섭식 기작의 하나로 설명될 수 있다. 따라서 입자의 크기만으로 요각류의 선택적 섭식을 설명할 수는 없을 것으로 판단된다. 최근들어 요각류에 대한 섬모충류의 먹이 선택성에 영향을 미치는 가장 중요한 요인은 먹이의 운동성과 먹이의 영양성분으로 보고하고 있다(Broglio et al. 2004; Calbet and Saiz 2005). 요각류는 운동성이 없는 구조류 같은 먹이에 비하여 운동성이 활발한 외편모류와 섬모충류를 더욱 선호한다(Atkinson 1995; Saiz and Kiørboe 1995). 즉, 빠르게 움직이는 섬모충류는 운동성이 없는 구조류에 비해 요각류와 만날 수 있는 기회(encountering rate)가 많으며, 요각류의 첫번째 안테나의 기계수용기(mechanoreceptor)에서 섬모충류를 쉽게 인식하게 만드는 강한 유체역학적인(hydrodynamic) 신호를 형성하여 다른 먹이에 비하여 움직임이 빠른 섬모충류를 쉽게 인식하고 섭식하게 하기 때문에 섬모충류에 대한 요각류의 여과율은 항상 높은 것으로 보고하였다(Kiørboe et al. 1996; Kiørboe and Visser 1999). 따라서 섬모충류의 빠른 운동성이 *A. hongii*의 먹이 선택성에 영향을 주는 요인으로 작용하여 구조류에 비하여 섬모충류에 대한 *A. hongii*의 여과율이 높았을 것으로 판단된다. 이러한 이론을 뒷받침하기 위하여 본 연구에서는 운동성 있는 섬모충류(*R. orientalis*)와 외편모류(*H. triquetra*)의 혼합된 먹이를 *A. hongii*에게 제공하였다. 그러나 *A. hongii*는 총 먹이원에 외편모류의 생물량이 최대 98%까지 기여해도 섬모충류에 대해 선택적 섭식을 하는 것으로 나타났다. 이것은 먹이의 운동성이 *A. hongii*의 먹이 선택성에 전적으로 영향을 미치는 것이 아님을 보여주는 결과로서 먹이의 운동성뿐 아니라 다른 요인(예, 먹이의 영양성분)이 *A. hongii*의 먹이 선택성에 영향을 주었을 것으로 판단된다.

해양 생태계에서 종속 영양 원생생물의 C:N 비율(3-5:1)은 식물플랑크톤의 C:N 비율(6-15:1)과 혼합 영양 원생생물의 C:N 비율(3-18:1)에 비해 낮으며, 이러한 화학성분 때문에 단백질과 아미노산이 풍부한 종속 영양 원생생물은 영양학적으로 중형 동물플랑크톤에게 효과적인 먹이원으로 기여한다(Verity and Langdon 1984; Goldman and Caron 1985; Stoecker and Sanders 1985; Putt and

Stoecker 1989; Stoecker and Capuzzo 1990). 이전의 연구에서 요각류 알생산력과 생존률은 요각류의 먹이원에 종속영양 원생생물이 포함되었을 때 더욱 증가됨을 보고 하였다(Stoecker and Egloff 1987; Bonnet and Carlotti 2001; Kleppel et al. 1991; White and Roman 1992; Jones and Flynn 2005; Li et al. 2008). 비록 우리의 실험에서 먹이의 영양성분들이 조사되지 않았기 때문에 섬모충류에 대한 *A. hongii*의 먹이 선택성을 먹이의 영양성분으로 설명할 수는 없지만 단백질과 아미노산이 풍부한 섬모충류는 *A. hongii*가 식물플랑크톤에 비하여 섬모충류를 선호하는 요인 중에 하나로 작용했을 것이다.

이상과 같이 요각류가 식물플랑크톤 보다 섬모충류에 대한 높은 먹이 선택성은 어떤 한가지 요인이 아닌 여러 요인들이 복합적으로 작용했을 것으로 판단된다. 결과적으로 식물플랑크톤에 비하여 섬모충류에 대한 *A. hongii*의 선택적 섭식은 경기만 수역에서 *A. hongii*의 생산력을 증가시키는데 크게 기여할 수 있을 것으로 판단된다. 실제로 경기만에서 *A. hongii*의 알생산력은 섬모충류의 생물량이 높게 나타나는 하계에 증가하는 것으로 보고되었다(Youn and Choi 2007). 경기만에서 *A. hongii*는 엽록소-a의 0.01-15.8%를 제거하여 식물플랑크톤에 대한 섭식압은 낮게 나타난다(Seo and Choi 2008). 또한 양(2001)은 경기만 수역에서 *A. hongii*는 식물플랑크톤에 비하여 종속영양 원생생물을 우선적으로 섭식하는 것으로 보고하였다. 경기만 수역에서 지난 3년 동안 수행된 조사에서 섬모충류를 포함한 종속영양 원생생물과 식물플랑크톤의 탄소량은 각각  $3.9-144.1 \text{ ngC ml}^{-1}$ 와  $41-1,010 \text{ ngC ml}^{-1}$ (C:Chl-a ratio를 40으로 가정함)의 범위로, 총 플랑크톤 중에서 종속영양 원생생물이 차지하는 비율은 0.1-57.6%의 범위를 보였다(양 2001; Yang et al. 2008). 따라서 우리 실험에서 수행되어진 먹이 농도들은 현장에서 측정된 플랑크톤 농도 범위에 포함된다. 비록 실험실에서 측정되어진 요각류의 섭식실험을 자연상태에 적용하기는 어렵지만 실험실 연구와 기존의 연구에 근거한다면, 경기만 해역에서 *A. hongii*의 개체수가 높게 나타나는 시기에 종속영양 원생생물은 식물플랑크톤(특히 구조류)과 요각류를 연결하는 중요한 에너지 통로로서의 역할을 수행할 수 있으며, 또한 종속영양 원생생물의 생물량은 요각류에 의해 조절될 수 있음을 시사한다.

## 사 사

본 논문을 세밀하게 심사해주신 두 분의 심사위원께 진심으로 감사 드립니다. 또한 *Acartia hongii*의 시료채집에 많은 도움을 주신 윤석현 박사님께 진심으로 감사드립니다. 이 연구는 한국해양연구원의 일반사업(PP00720) 및

국토해양부 R&D 사업(PM54680)의 지원을 받아 수행되었습니다.

## 참고문헌

- 양은진 (2001) 인천연안 미소형 및 소형 동물플랑크톤의 생태학적 연구. 이학박사 학위논문, 인하대학교, 286 p
- Atkinson A (1995) Omnivory and feeding selectivity in five copepod species during spring in the Bellingshausen Sea, Antarctica. ICES J Mar Sci **52**:385-396
- Ayukai T (1987) Predation by *Acartia clausi* (Copepoda, Calanoida) on two species of tintinnids. Mar Microb Food Webs **2**:45-52
- Berk SG, Brownlee DC, Heinle DR, Kling HJ, Colwell RR (1977) Ciliates as a food source for marine planktonic copepods. Microb Ecol **4**:27-40
- Berggreen U, Hansen B, Kjørboe T (1988) Food size spectra, ingestion and growth of the copepod *Acartia tonsa* during development: implication for determination of copepod production. Mar Biol **99**:341-352
- Bonnet D, Carlotti F (2001) Development and egg production in *Centropages typicus* (Copepoda: Calanoida) fed different food types: a laboratory study. Mar Ecol Prog Ser **224**:133-148
- Broglio E, Saiz E, Calbet A, Trepal I, Alcaraz M (2004) Trophic impact and prey selection by crustacean zooplankton on the microbial communities of an oligotrophic coastal area(NW Mediterranean). Aquat Microb Ecol **35**:65-78
- Calbet A, Saiz E (2005) The ciliate-copepod link in marine ecosystem. Aquat Microb Ecol **38**:157-167
- Calbet A, Landry MR (1999) Mesozooplankton influences on the microbial food web: direct and indirect trophic interactions in the oligotrophic open ocean. Limnol Oceanogr **44**:1370-1380
- Calbet A, Broglio E, Saiz E, Alcaraz M (2002) Low grazing impact of mesozooplankton on the microbial communities of the Alboran Sea: a possible case of inhibitory effects by the toxic dinoflagellates *Gymnodinium catenatum*. Aquat Microb Ecol **26**:235-246
- Castellani C, Irigoien X, Mayor DJ, Harris RP, Wilson D (2008) Feeding of *Calanus finmarchicus* and *Oithona similis* on the microplankton assemblage in the Irminger Sea, North Atlantic. J Plank Res **30**:1095-1116
- Deason EE (1980) Grazing on *Acartia hudsonica*(A.clausii) on *Skeletonema costatum* in Narragansett Bay (USA): Influence of food concentration and temperature. Mar Biol **60**:101-113
- Dolan JR (1991) Microphagous ciliates in mesohaline

- Chesapeake Bay waters: estimates of growth rates and consumption by copepods. *Mar Biol* **111**:303-309
- Durbin E, Smayda TJ, Verity TG (1983) Food limitation of production by adult *Acartia tonsa* in Narragansett Bay, Rhode Island. *Limnol Oceanogr* **28**:1199-1213
- Edler L (1979) Phytoplankton and chlorophyll recommendations for biological studies in the Baltic Sea. In: Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea: phytoplankton and chlorophyll. *Baltic Marine Biologists*, no 5, pp 13-25
- Fessenden L, Cowles TJ (1994) Copepod predation on phagotrophic ciliate in Oregon coastal waters. *Mar Ecol Prog Ser* **107**:103-111
- Fileman E, Smith T, Harris R (2007) Grazing by *Calanus helgolandicus* and *Para-Pseudocalanus* spp. on phytoplankton and protozooplankton during spring bloom in the Celtic Sea. *J Exp Mar Biol Ecol* **348**:70-84
- Froneman PW, Pakhomov EA, Perissinotto R, McQuaid CD (1996) Role of microplankton in the diet and daily ration of Antarctic zooplankton species during austral summer. *Mar Ecol Prog Ser* **143**:15-23
- Frost BW (1972) Effects of size and concentration of food particles on feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnol Oceanogr* **17**:805-815
- Gaudy R, Pagon M, Cervetto G, SaintJean L, Berropoulos G, Beker B (1996) Short term variations in feeding and metabolism of *Acartia tonsa* (Pelagic copepod) in the Berre lagoon (France). *Oceanol Acta* **19**:635-644
- Gifford DJ, Dagg MJ (1988) Feeding of the estuarine copepod *Acartia tonsa* Dana: carnivory vs. herbivory in natural microplankton assemblages. *Bull Mar Sci* **43**:458-468
- Goldman JC, Caron DA (1985) Experimental studies on an omnivorous microflagellate: implications for grazing and nutrient regeneration in the marine microbial food chain. *Deep-Sea Res* **32**:899-915
- Guillard RRL (1972) Culture of phytoplankton for feeding marine invertebrates. In: Smith WL, Chanley MH (eds) *Culture of marine invertebrate animals*. Plenum Press, New York, pp 29-60
- Halvorsen E, Hirst AG, Batten SD, Tande KS, Lampitt RS (2001) Diet and community grazing by copepods in an upwelled filament off the NW coast of Spain. *Prog Oceanogr* **51**:399-421
- Heinle DR, Harris RP, Ustach JF, Flemer DA (1977) Detritus as food for estuarine copepods. *Mar Biol* **40**:341-353
- Huntley M (1981) Nonselective, nonsaturated feeding by three copepod species in the Labrador Sea. *Limnol Oceanogr* **26**:831-842
- Ismar SMH, Hanse T, Sommer U (2008) Effect of food concentration and type of diet on *Acartia* survival and naupliar development. *Mar Biol* **154**:335-343
- Ivlev VS (1961) *Experimental ecology of the feeding of fishes*. Yale University Press, New Haven, 302 p
- Jones RH, Flynn KJ (2005) Nutritional status and diet composition affect the value of diatoms as copepod prey. *Science* **307**:1457-1459
- Jonsson PR, Tiselius P (1990) Feeding behavior, prey detection and capture efficiency of the copepod *Acartia tonsa* feeding on planktonic ciliates. *Mar Ecol Prog Ser* **60**:35-44
- Klein Breteler WCM (1980) Continuous breeding of marine pelagic copepods in the presence of heterotrophic dinoflagellates. *Mar Ecol Prog Ser* **2**:229-233
- Kleppel GS, Holliday DV, Pieper RE (1991) Trophic interactions between copepods and microplankton: a question about the role of diatoms. *Limnol Oceanogr* **36**:172-178
- Kjørboe T, Visser AW (1999) Predator and prey perception in copepods due to hydromechanical signals. *Mar Ecol Prog Ser* **179**:81-95
- Kjørboe T, Saiz E, Viitasalo M (1996) Prey switching behaviour in the planktonic copepod *Acartia tonsa*. *Mar Ecol Prog Ser* **143**:65-75
- Li J, Sun S, Li C, Zhang Z, Pu X (2008) Effects of different diets on the reproduction and naupliar development of the copepod *Acartia biflosa*. *J Exp Mar Biol Ecol* **355**:95-102.
- Liu H, Dagg MJ, Strom S (2005) Grazing by the calanoid copepod *Neocalanus cristatus* on the microbial food web in the coastal Gulf of Alaska. *J Plank Res* **27**:647-662
- Lonsdale DJ, Coper EM, Kim WS, Doall M, Divadeenam A, Jonasdottir SH (1996) Food web interactions in the plankton of Long Island bays, with preliminary observations on brown tide effects. *Mar Ecol Prog Ser* **134**:247-263
- Menden-Deuer S, Lessard EJ (2000). Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms and other protist plankton. *Limnol Oceanogr* **45**:569-579.
- Pérez MT, Dolan JR, Fukai E (1997) Planktonic oligotrich ciliates in the NW Mediterranean: growth rates and consumption by copepods. *Mar Ecol Prog Ser* **155**:89-101
- Putt M, Stoecker DK (1989) An experimentally determined carbon: volume ratio for marine "oligotrichous" ciliates from estuarine and coastal waters. *Limnol Oceanogr*

- 34:1097-1103
- Robertson JR (1983) Predation by estuarine zooplankton on tintinnid ciliates. *Estuar Coast Shelf Sci* **16**:27-36
- Rollwagen Bollens GC, Penry DL (2003) Feeding dynamics of *Acartia* spp. copepods in a large, temperate estuary (San Francisco Bay, CA). *Mar Ecol Prog Ser* **257**:139-158
- Saiz E, Calbet A, Irigoien X, Alcaraz M (1999) Copepod egg production in the western Mediterranean: response to food availability in oligotrophic environments. *Mar Ecol Prog Ser* **187**:179-189
- Saiz E, Kiørboe T (1995) Predatory and suspension feeding of the copepod *Acartia tonsa* in turbulent environments. *Mar Ecol Prog Ser* **122**:147-158
- Seo JH, Choi JK (2008) In situ grazing pressure of *Acartia hongii* female (Copepoda: Calanoida) on phytoplankton in Gyeonggi Bay, Korea. *J Inter Soc Yellow Sea Res* **9**:32-39
- Sherr EB, Sherr BF, Paffenhöfer GA (1986) Phagotrophic protozoa as food for metazoans: a 'missing' trophic link in marine pelagic food webs? *Marine Microb Food Webs* **1**:61-80
- Stoecker DK, Egloff DE (1987) Predation by *Acartia tonsa* Dana on planktonic ciliates and rotifers. *J Exp Mar Biol Ecol* **110**:53-68
- Stoecker DK, Capuzzo JM (1990) Predation on protozoa: its importance to zooplankton. *J Plank Res* **12**:891-908
- Stoecker DK, Sanders NK (1985) Differential grazing by *Acartia tonsa* on a dinoflagellate and a tintinnid. *J Plank Res* **7**:85-100
- Vargas CA, Martínez RA, González HF, Silva N (2008) Contrasting trophic interactions of microbial and copepod communities in a fjord ecosystem, Chilean Patagonia. *Aquat Microb Ecol* **53**:227-242
- Verity PG, Langdon C (1984) Relationships between lorica volume, carbon, nitrogen and ATP content of tintinnids in Narragansett Bay. *J Plank Res* **6**:859-868
- Vincent D, Hartmann HJ (2001) Contribution of ciliated microprotozoans and dinoflagellates to the diet of three copepod species in the Bay of Biscay. *Hydrobiologia* **443**:193-204
- White JR, Roman MR (1992) Egg production by the calanoid copepod *Acartia tonsa* in the mesohaline Chesapeake Bay; the importance of food resources and temperature. *Mar Ecol Prog Ser* **86**:239-249
- Yang EJ, Choi JK, Hyun JH (2008) Seasonal variation in the community and size structure of nano-and microzooplankton in Gyeonggi Bay, Yellow Sea. *Estuar Coast Shelf Sci* **77**:320-330
- Yang EJ, Kang HG, Yoo S, Hyun JH (2009) Contribution of auto- and heterotrophic protozoa to the diet of copepods in the Ulleung Basin, East Sea/Japan Sea. *J Plank Res* **31**:647-659
- Youn SH, Choi JK (2003) Seasonal change in zooplankton community in the coastal waters off Incheon. *J Kor Soci Oceanogr* **38**:111-121
- Youn SH (2004) Spatial and temporal distribution of zooplankton community and production of copepod *Acartia hongii* in Kyeonggi Bay, Korea. Ph.D. Thesis, Inha University, 308 p
- Youn SH, Choi JK (2007) Egg production of the copepod *Acartia hongii* in Kyeonggi Bay, Korea. *J Mar Sys* **67**:217-224

---

Received Jun. 4, 2009

Revised Jul. 1, 2009

Accepted Sep. 18, 2009