구멍갈파래(*Ulva pertusa* Kjellman)의 생태생리에 대한 생육기질의 효과

최태섭* · 김광용

(전남대학교 해양학과)

The Effect of Substrate on Ecophysiological Characteristics of Green Macroalga *Ulva pertusa* Kjellman (Chlorophyta)

Tae Seob Choi* and Kwang Young Kim

Department of Oceanography, Chonnam National University, Gwangju 500-757, Korea

Seashore joining with land and sea, which is typical habitat for marine macroalgae, is classified two types of shore as soft- and hard-bottom shore according to topographical (geological) and ecological features. We compared two of *Ulva pertusa* Kjellman from two contrasting habitats, sandy (soft-bottom, Haenam) and rocky shore (hard-bottom, Hadong) in terms of chlorophyll-a fluorescence and its parameters, and various photosynthetic pigment and nutrient content in the tissue of those. Both of habitats were different in the light environment such as light attenuation coefficient and even in nutrient concentration of ambient seawater. Electron transport rate (ETR) of *Ulva* from sandy shore was higher than from rocky shore. The range of photosynthetic pigment content in the tissue of *U. pertusa* was significantly much more in from sandy shore, and also nitrogen and phosphorus content were significantly higher except for carbon content. However, there were no significant differences in the ratio of among photosynthetic pigments, and N:P ratio was similar between each other, even though significantly different. Our result implied on the reason of why most of green tides in the worldwide concentrated and frequently occurred at sites with sandy, muddy and silty bottoms, being classified as soft-bottom shore.

Key Words: chlorophyll-a fluorescence, sandy shore, rocky shore, *Ulva pertusa*, green tides

서론

연안은 지질 특성과 생태적 관점에서 연성기질의 해안 (soft-bottom shore)과 경성기질의 해안(hard-bottom shore)으로 구분할 수 있다. 두 가지 연안 유형의 대표적인 예로서 연성해안의 경우는 사질해안(sandy shore)을, 경성해안의 경우는 암반해안(rocky shore)을 들 수 있으며, 특히 연성해안의 경우는 입자의 크기에 따라 니질(muddy), 실트질(silty)로 세분화할 수 있다(Little 2000). 기질의 종류에 관계없이 거의 모든 곳이 해조류의 생육지가 될 수 있으나, 생육지의 기질 안정성은 형태, 생태, 생리, 생화학적 변이의 원인이 된다(Lobban and Harisson 1997).

퇴적형 사질해안은 침식형 암반해안에 비해 해수의 탁도

(turbidity)가 상대적으로 높다(Dunton 1994). 또 해수 수괴 내에서 광의 감소는 탁도 이외에 영양염 유입이나 식물플랑크톤의 수도(abundance) 등과의 상호작용에 의해 영향을 받으며(Abal and Dennison 1996; Koch 2001), 일반적으로 해수의 소광계수(light attenuation coefficient)는 사질해안에서 더 높다(Cloern 1996). 해조류 광합성에 필요한 빛 조건은 해안에서 생육 위치 및 생육지 기질의 종류에 따라 달라진다. 또한 해조류 조직 내에서 광합성 및 비광합성 조직의 분배는 광합성을 위해 흡수되는 총 광량 및 빛 스펙트럼에 대한 적응 결과이다(Hemminga and Duarte 2000). 해조류에 도달되는 빛의 파장은 해수 내 존재하는 용존 화합물과 입자에 의한 흡수와 분산 특성에 영향을 받는데, 이는 지역적 특성에 따라 다르게 나타난다(Kenworthy and Fonseca 1996).

암반해안에서 온도 및 염분 변화는 사질해안에 비해 변화 범위가 더 크고, 해조류에 대한 건조 스트레스도 암반해안이 사질해안에 비하여 더 크다(Davison and Pearson 1996). 이는

*Corresponding author (ulvapertusa@hanmail.net)

저조(low-tide)시 사질해안의 퇴적물에 존재하는 수분이 완충작용을 함으로서 암반해안에 비하여 극단적인 환경변화를 보이지 않기 때문이다(Little 2000). 또 사질해안에서 영양염의 농도는 퇴적물에 의한 생지화학적 순환이나 공극수로부터 지속적인 영양염의 공급 등으로 인하여 암반해안에 비해 상대적으로 해수의 영양염 농도가 높게 유지된다. 하지만 결정적으로 기질의 불안정성 때문에 대형해조류를 포함한 대부분의 고착생물들은 사질보다는 암반해안에서 흔하게 나타난다. 또한 사질은 해조류 표면을 연마(scouring)하거나 질식(smothering)시키는 등 물리적 손상을 통해 해조군집을 교란시킨다(Kim *et al.* 1998).

사니질해안(sand-muddy shore)에 형성된 담치발(mussel beds)은 불안정한 연성기질에서 고착생물을 위한 2차 경성기질(secondary hard substrate)의 역할을 하는데, 여기에 해조류 생육 또한 가능하다. 담치발에서 출현하는 갈조 *Fucus vesiculosus* forma *mytili* (Nienburg) Nienhuis는 암반해안에서 출현하는 같은 종에 비해 모자반류(Fucoid)의 특징적 형태 특성인 기낭과 기부가 없으며 유성생식을 하지 않는 것으로 알려져 있다(Albrecht 1998). 이것은 사질해안과 암반해안 모두에서 생육하는 동일 종의 해조류가 생육기질의 차이로 인하여 서로 다른 형태 및 생태 특성을 보여주는 예이다.

연안의 부영양화로 인한 갈파래류(*Ulva* spp.)나 파래류(*Enteromorpha* spp.), 대마디말류(*Cladophora* spp.) 같은 기회성 해조류의 대발생은 전 세계적인 환경문제로 인식되고 있다(Lavery *et al.* 1991; Schramm and Nienhuis 1996; Choi *et al.* 2001; Choi 2003). 또한 녹조류 대발생의 발달은 암반해안에서 보다는 사질, 니질 또는 실트질과 같은 연성기질의 해안에서 더 일반화된 현상이다. 갈파래류에 의한 녹조류 대발생이 연성기질의 해안에서 더 자주 발생하는 원인은 기질에 부착하지 않고서도 생육이 가능한 자체 특성과 함께 유속 등의 물리적 환경 요인이 복합적으로 작용하기 때문이다(Schramm and Nienhuis 1996; Hiraoka *et al.* 2004). 이러한 대발생으로 인해 연성기질에 형성된 대형해조류의 매트(mats)는 퇴적물과 수괴 사이의 경계면에서 부패로 인한 무산소 환경을 만들어(Wharfe 1977; Bolam *et al.* 2000), 결국 동물군집의 종조성 및 다양성에 악영향 미치기도 한다(Norkko and Bonsdorff 1996). 유럽이나 북미 지역에서 발생하는 녹조류 대발생은 주로 하구나 사질해안과 같은 연성기질의 해안에서 발생하는 반면, 우리나라의 경우 사질해안에서 뿐만 아니라 암반해안에서도 발생하고 있다(Kim *et al.* 2004).

본 연구는 서로 다른 기질 특성을 갖는 사질해안과 암반해안에서 생육하는 녹조 구멍갈파래(*Ulva pertusa* Kjellman)의 광합성 특성과 조직 내 광합성 색소 및 영양염 함량을 비교하였다. 이 때 조사 지역 간의 지역적인 격리는 있으나 해황 특성이 유사하다고 판단되는 조건대 내만지역을 조사대상으

로 하였다. 생육 기질에 따른 생태생리 특성의 비교는 다양한 기질 유형에서 출현하는 본 종의 분포특성 및 특정 시기에 반복해서 나타나는 대발생 기작을 이해하는 데 기여할 것이다.

재료 및 방법

갈파래 생육환경 비교 및 환경요인 측정

구멍갈파래(*Ulva pertusa*, 이후 갈파래)를 채집한 전라남도 해남군 송지면 통호리(34° 19' N, 126° 33' E)와 하동군 금남면 노량리(34° 53' N, 127° 50' E)는 각각 사질해안과 암반해안으로 해조류 생육에 있어서 뚜렷한 기질의 차이를 가지고 있다. 사질해안인 해남군 통호리에 생육하는 갈파래는 조건대에 설치된 노후한 양식시설이나 방치된 어구 또는 굵은 자갈 등과 같은 2차 경성기질에 부착하여 생육하고 있었다. 이에 반해 하동군 노량리 암반해안의 갈파래는 전형적으로 발달한 암반 조건대에서 다양한 대형해조류들과 혼생하여 생육하고 있었다.

시료의 채집은 년중 갈파래가 가장 번무하는 시기를 선택하여(Choi *et al.* 2001; Choi 2003; Kim *et al.* 2004), 두 곳의 해안에서 건강한 갈파래 엽상체를 대상으로 2002년 2월 27일과 28일에 각각 1회 채집하였다. 채집된 엽상체는 직사광선을 피하여 아이스박스에 담은 후, 바로 실험실로 옮겨 왔으며, 여과된 해수를 이용하여 부드럽게 엽상체 표면으로부터 퇴적물 및 부착생물들을 제거하였다. 그리고 바로 해조류의 기초적 형태 특성인 엽상체의 크기(cm)를 측정하였다. 이후 실험실 조건에 순응되는 것을 방지하기 위하여 계획된 실험들을 연속해서 진행하였다. 특히, 엽록소 형광을 이용한 광합성 측정 실험은 현장 온도와 비슷한 온도를 유지시킨 10 항온실에서 수행하였다.

시료 채집과 동시에 수온-염분 측정기(Model 3250, JENCO, China)를 이용하여 수온 및 염분을 측정하였으며, 당시 수온은 사질해안(해남)과 암반해안(하동)에서 각각 7.8과 10.3°C로 암반해안에서 약간 높았으며, 염분은 각각 31.0과 31.2 psu로 유사하였다. 또한 시료 채집 장소 인근에서 해수를 채수하여 실험실로 옮겨와 Strickland and Parsons (1972)의 방법에 따라 영양염 농도(μM)를 측정하였다. 암모늄염(NH_4^+-N)과 아질산염(NO_2^--N), 질산염(NO_3^--N)을 합한 질소 계열 영양염은 사질해안과 암반해안에서 각각 9.85와 1.51 μM 이었으며, 인산염($\text{PO}_4^{3-}-\text{P}$)은 각각 2.4와 0.5 μM 로 사질해안에서 뚜렷이 높았다.

해조류 생육 및 분포에 중요한 환경요인 중 하나인 광 환경(light environment)을 알아보기 위해 해수 수괴 내의 광소멸정도를 측정하였다. 해수의 소광계수는 수중광센서(LI-192 Underwater Quantum Sensor, LI-COR, Inc. USA)를 이용

하여 표층에서부터 수십별 광량을 측정하고, Beer's law ($I_z = I_0 \times e^{-kz}$, I_0 : 입사광량, I_z : 임의 수심에서 광량, k : 소광계수, z : 수심)를 이용하여 소광계수(light extinction coefficient, k , m^{-1})를 계산하였다(Lobban and Harrison 1997). 그 결과 사질해안과 암반해안에서의 소광계수는 각각 1.15와 0.79 m^{-1} 값을 보였다. 해남 통호리에서 해수의 탁도와 밀접한 연관성을 갖는 퇴적물의 입도분포는 사질(sand)과 실트질을 포함한 니질(silt+mud)로 구분하였을 때, 사질 함량이 약 40~80%였으며, 나머지는 니질로 구성되어있다(Kang 2002).

엽록소 형광을 이용한 갈파래의 광합성 측정 및 매개변수(photosynthetic parameters)의 계산

갈파래의 광합성은 엽록소 형광 측정이 가능한 Diving-PAM (Walz, Germany)를 이용하여 광화학 양자수율(photochemical quantum yield)을 측정하고, 전자전달율(electron transport rate, ETR)을 계산하여 빠른 광반응 곡선(rapid light curve, RLC)을 작성하는 것으로 측정되었다. 또한 다양한 광합성 매개변수(photosynthetic parameter)는 빠른 광반응 곡선을 광합성-광도 모델을 이용하여 비선형 피팅법으로 피팅하여 구하였다.

갈파래의 빠른 광반응 곡선은 0~1070 $\mu mol photons m^{-2} s^{-1}$ 까지 9단계 광 구배를 설정하고, 각 단계별로 10초간 주어진 광도(actinic light)에 노출한 후 포화광(saturation pulse)을 조사하여 유도된 형광 변화로부터 각 광도별 양자수율을 측정하고, 이 양자수율 값을 이용하여 광계2(PS II)에서의 전자전달율(ETR)을 계산하는 것으로 측정되었다(Ralph *et al.* 2002). 전자전달율 값을 광량에 대해 도시하고 Platt *et al.* (1980)의 함수를 이용하여 피팅하였다.

$$ETR = ETR_s [1 - \exp(-\alpha E_d / ETR_s)] \exp(-\beta E_d / ETR_s)$$

여기서, E_d 는 조사된 광량(PAR)이고, ETR_s 는 광저해현상이 없을 때 최대 전자전달율(ETR_{max})로 정의되는 scaling 매개변수이며, $\alpha(ETR [\mu mol photons m^{-2} s^{-1}]^{-1})$ 는 광에 대한 전자전달율 곡선(ETR vs I curve)에서 광포화가 시작되기 전까지 곡선의 초기 경사이며, 광 이용에 대한 효율을 의미한다. β 는 광저해현상이 시작된 후의 빠른 광반응 곡선의 경사를 의미한다. 광포화가 일어났을 때의 최대 전자전달율은 잠재적인 광합성 능력(photosynthetic capacity)을 의미하며, 광저해현상이 없다면 피팅함수로부터 바로 구할 수 있지만, 광저해현상이 발생하면 다음 식에 의해 계산한다.

$$ETR_{max} = ETR_s [\alpha / (\alpha + \beta) / \beta / (\alpha + \beta) \beta / \alpha]$$

광합성 매개변수 중 하나인 광적응 매개변수(E_k , μmol

$photons m^{-2} s^{-1}$)는 Talling의 정의(Cullen 1991)에 의하여 아래의 식으로 구하였다.

$$E_k = ETR_{max} / \alpha$$

조직 내 광합성 색소(photosynthetic pigments) 함량 분석

갈파래 조직 내의 다양한 광합성 색소 함량 분석을 위한 시료는 광합성 측정이 끝난 시료로부터 직경 17 mm 코르크 보어를 이용하여 엽체 디스크를 얻었다. 이 시료를 DMF (N,N-dimethyl-formamide; C_3H_7NO) 4 ml이 들어있는 알루미늄 호일로 씌운 유리 vial에 넣고, 냉암소에서 20시간 이상 방치하여 모든 광합성 색소를 추출하였다. 색소가 추출된 시료로부터 상등액을 취하여 10 mm 큐벳에 넣고 분광광도계를 이용하여 각 파장별(664, 647, 480, 725 nm) 흡광도를 측정하고, Wellburn(1994) 식을 이용하여 엽록소 a, 엽록소 b, 카로티노이드의 함량($mg g^{-1} FW$)을 계산하였다.

조직 내 영양염 함량 분석

갈파래 조직 내의 탄소(C), 질소(N), 인(P) 함량 분석을 위한 시료는 광합성 및 색소 함량 측정이 끝난 시료 나머지를 60°C에서 48시간 이상 건조시키고, 잘 건조된 시료를 분쇄기(Mixer Mill, MM 301, Retsch GmbH & Co. KG, Germany)에 넣어 곱게 분말화하여 얻었다. 탄소와 질소함량은 자동 원소분석기(EA1110CHNS, Fisons Instrument, Italy)를 이용하여 분석하였고, 인 함량은 분말 시료의 일정량(약 500~700 μg)을 alkaline persulfate digestion 방법(D'Elia *et al.* 1977)으로 인을 추출한 후, GF/F 여과지를 이용하여 부유물질을 제거하고 10ml를 취하였다. 그 이후의 방법은 해수 중의 인산염을 측정하는 방법과 동일하며(Strickland and Parsons 1972), 최종적인 인 함량은 Phillips and McRoy(1990)의 식을 이용하여 계산하였다.

통계처리

사질해안과 암반해안에 생육하는 갈파래의 광합성 매개변수 및 생태 생리 특성들은 paired Student T-test를 이용하여 기질에 따른 유의한 차이를 검증하였다. 통계분석을 위한 프로그램은 SPSS(Version 10.0, SPSS Inc., Illinois, USA)를 이용하였으며, 광합성-광도 모델의 피팅을 위해서는 Grapher(Version 3.01, Golden Software Inc, Colorado, USA)를 이용하였다.

결과

사질해안(해남)과 암반해안(하동)에서 생육하는 갈파래의 다양한 생태생리 특성들을 비교한 결과 생육기질에 따라 분명한 차이를 보였다. 해조류의 기초적 형태 특성인 갈파래

Fig. 1. Comparison of thallus lengths (cm) of *Ulva pertusa* between sandy (Haenam) and rocky shore (Hadong) at February 2002. Error bars represent the standard error ($n = 11$ for Haenam and $n = 10$ for Hadong). Probability value show the result of paired Student T-test; significant difference indicated by asterisk, where $p < 0.05$.

엽상체 크기는 사질해안과 암반해안에서 각각 18.4 ± 1.96 과 11.0 ± 1.11 cm로 약 1.7배 차이를 보였다(Fig. 1, $p < 0.05$).

광합성

갈파래의 광합성 또한 엽상체 크기 차이만큼이나 생육기 질에 따라 뚜렷한 차이를 보였다. 사질해안에서 자란 갈파래의 광합성이 암반해안의 것에 비해 월등하게 높았다(Fig. 2). 전자전달율-광 곡선(rETR vs I curve)의 초기 기울기 값(α)은 사질해안이 0.44 ± 0.04 , 암반해안이 0.13 ± 0.02 rETR($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) $^{-1}$ 로 사질해안에서 생육한 갈파래의 광 이용에 대한 효율이 유의하게 높았다(Fig 3A, $p < 0.01$). 광저해 현상이 나타난 전자전달율-광 곡선에서 추정된 최대 전자전달율 값(rETR_{max}) 또한 사질해안과 암반해안에서 각각 27.2 ± 1.5 와 9.1 ± 1.2 로 사질해안에서 유의하게 높았다(Fig. 3C, $p < 0.01$). 광합성 매개변수 중 하나인 광적응 매개변수(E_k)는 사질해안과 암반해안에서 각각 63.3 ± 5.1 과 76.2 ± 18.6 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이었으며(Fig 3D), 광저해 후 전자전달율-광 곡선의 기울기(β)는 각각 0.010 ± 0.003 과 0.035 ± 0.024 로 사질해안에서 낮게 나타났다(Fig. 3B)

Fig. 2. Series of rapid light curves (RLCs) of *Ulva pertusa* from sandy (Haenam, ●) and rocky shore (Hadong, ■) at February 2002. Best-fits to the model of Platt *et al.* (1980). Units of rETR are arbitrary. Error bars represent standard error ($n = 5$).

Fig. 3. Comparison of photosynthetic parameters obtained from each rapid light curve (RLC) of *Ulva pertusa* from sandy (Haenam) and rocky shore (Hadong) at February 2002. Data indicate mean $\pm$ SE of $n = 5$. Probability values show the result of paired Student T-test; significant difference indicated by asterisk, where $p < 0.01$.

광합성 색소 함량

갈파래 조직 내의 주요 광합성 색소 함량은 엽록소 a의 경우 사질해안과 암반해안에서 각각 5.51 ± 0.38 과 3.66 ± 0.29 mg g^{-1} FW, 엽록소 b는 각각 3.26 ± 0.19 와 2.37 ± 0.24 mg g^{-1} FW, 마지막으로 카로티노이드는 각각 1.54 ± 0.11 과 1.02 ± 0.07 mg g^{-1} FW이었으며(Fig 4A, 4B and 4C), 주요 광합성 색소 모두는 사질해안에서 생육한 갈파래가 유의하게 더 많

Fig. 4. Comparison of photosynthetic pigments content in the tissue of *Ulva pertusa* from sandy (Haenam) and rocky shore (Hadong) at February 2002. A) chlorophyll-a (mg g^{-1} FW), B) chlorophyll-b (mg g^{-1} FW), C) carotenoids (mg g^{-1} FW), D) total chlorophyll (mg g^{-1} FW), E) the ratio of carotenoids to total chlorophyll content, and F) the ratio of chlorophyll-b to chlorophyll-a. Mean $\pm$ SE ($n = 10$). Probability values show the result of paired Student T-test; significant difference indicated by asterisk, where $p < 0.05$ and $p < 0.01$.

은 함량을 갖고 있었다($p < 0.01$, 0.05 and 0.01). 총 엽록소 함량 또한 사질해안과 암반해안에서 각각 8.77 ± 0.54 , $6.03 \pm 0.53 \text{ mg g}^{-1}$ FW으로 사질해안에서 유의하게 높았다(Fig. 4D, $p < 0.05$). 카로티노이드 함량에 대한 총 엽록소 함량 비는 암반해안과 사질해안에서 각각 5.79 ± 0.25 와 6.02 ± 0.47 이었고, 엽록소 *b*에 대한 *a*의 비는 각각 1.70 ± 0.07 과 1.58 ± 0.05 로 유의한 차이를 보이지 않았다(Fig. 4E and 4F).

영양염 함량

갈파래 조직 내의 영양염 함량은 탄소(C)의 경우 사질해안과 암반해안에서 각각 36.5 ± 0.45 와 $36.4 \pm 0.48 \%$ C로 거

Fig. 5. Comparison of nutrient contents in the tissue of *Ulva pertusa* from sandy (Haenam) and rocky shore (Hadong) at February 2002. A) tissue carbon (% dry wt), B) tissue nitrogen (% dry wt), C) tissue phosphorus (% dry wt), and D) the ratio of tissue N:P. Error bars represent the standard error ($n = 3$). Probability values show the result of paired Student T-test; significant difference indicated by asterisk, where $p < 0.05$, $p < 0.01$ and $p < 0.001$.

의 같은 값을 보였다(Fig 5A). 하지만 질소(N)와 인(P) 함량은 사질해안과 암반해안에서 각각 4.2 ± 0.05 와 $2.6 \pm 0.04 \%$ N, 그리고 각각 0.16 ± 0.001 과 $0.09 \pm 0.002 \%$ P로 사질해안에서 생육하는 갈파래가 더 많은 영양염을 함유하고 있었으며, 통계적으로도 유의한 차이를 보였다(Fig 5B and 5C, $p < 0.001$ and 0.01). 하지만 N:P ratio는 사질해안과 암반해안에서 각각 62.3 ± 1.1 과 71.5 ± 2.2 로 암반해안에서 약 1.2배 높았다(Fig 5D, $p < 0.05$).

토 의

갈파래를 채집한 사질해안(해남)과 암반해안(하동)의 환경 차이는 수온과 염분의 경우 유사한 수준을 보였으나, 영양염은 암반해안에서 보다 사질해안에서 더 높았다. 소광계수 또한 사질해안이 암반해안보다 높은 값을 보였다. 이는 사질해안에서 생육하는 갈파래가 암반해안에 비해 풍부한 영양염과 낮은 광 조건 하에서 생육하고 있음을 보여주는 것이다. 또 이러한 환경의 차이는 해조류의 외부 형태 특징 중 하나인 엽상체의 크기에서 뿐만 아니라(Fig. 1), 광합성 및 생애 생리 특성에 있어서도 유의한 차이를 보이는 결과로 나타났다.

광합성 비교

고착성 해조류는 부유성 식물플랑크톤과는 달리 생육지의 주어진 광 환경에 적응해야 하기 때문에 이들의 생태 특성은 광(light)을 흡수하는 능력과 흡수된 광을 효율적으로 이용하는 능력과 관련이 깊다. 또한 해조류의 광 조건에 대한 적응(photoacclimation)과 이와 관련된 반응, 즉 광합성의 광저해 정도는 해조류의 분포와도 밀접하게 연관되어 있다(Duarte 1991; Dennison *et al.* 1993; Hanelt 1998; Dring *et al.* 1996; Bach *et al.* 1998). 이는 유사한 형태 기능적 특성을 갖는 같은 속(genus)에 속해 있는 종들이라도 서로 다른 광생물학적 반응을 보여줄 수 있음을 의미한다. 그 예로, 스페인 남부, 대서양과 지중해가 인접한 연안의 조건대에서 생육하는 형태적으로 유사한 홍조 우뚝가사리(*Gelidium*) 2종에 대한 형광 kinetics 연구는 다양한 구배의 자연광에 노출된 후, 광저해 정도와 저해 후 회복 능력이 완전히 다르게 나타난다는 것을 밝혔다(Gómez and Figueroa 1998). 이것은 이들 우뚝가사리(*Gelidium*) 2종의 미세한 분포패턴(micro-distribution)이 다르다는 것을 확인한 것이며, 한 종은 shade-adapted 종으로서 암반의 틈새에 생육하거나 수관(canopy)을 형성하며, 이에 반해 다른 한 종은 sun-adapted 타입으로 광에 직접적으로 노출된 위치에 생육하고 있었다. Figueroa *et al.* (2003)은 같은 해안의 서로 다른 위치에서 자라는 김(Phorphyra)에서도 같은 종류임에도 불구하고 광적응에 따라 형태가 다른 sun-morphs와 shade-morphs가 있음을 보고 하였다. 이러 결과들을 바탕으로 Littler and Littler(1980)은 형태적으로 유사한 해조류는 생태적으로도 유사한 광적응전략을 갖는다는 가설을 제안하기도 하였다. 이와 같이 해조류는 서로 다른 종에서 뿐만 아니라, 같은 종에서도 서로 다른 개체들 간에 환경 구배에 따른 광적응에 따라 형태 또는 생리, 생화학 특성들이 뚜렷한 차이를 보이는 경우를 종종 관찰할 수 있다.

해산식물의 광합성 양상은 광적응 유형에 따라 몇 가지로 구분할 수 있다. Jørgensen(1977)은 광적응 유형에 따라 해산식물의 광합성 양상을 "*Chlorella-type*"과 "*Cyclotella-type*" 두 가지로 구분하였다. 여기에 Miller(2004)는 Bearnall and Morris(1976)의 결과를 바탕으로 "*Phaeodactylum-type*"을 추가하여 세 가지로 구분하였다. 또한 광적응을 통해 다양한 환경 구배에 적응하는 해조류의 능력을 이해하는데 있어서 광합성 효율(photosynthetic efficiency, α)이나 최대 광합성율($P_{\max}$ 또는 $ETR_{\max}$), 광적응 매개변수(E_k)와 같은 다양한 광합성 매개변수들의 이용은 매우 유용하다(Pérez-Lloréns *et al.* 1996). 이를 바탕으로, 사질해안과 암반해안에서 생육하는 갈파래가 보여준 전자전달율-광 곡선은 서로 다른 광도에 적응하는 세가지 광적응 유형 중 *Phaeodactylum-type*으로 분류할 수 있다(Fig. 2, Miller 2004). *Phaeodactylum-type*의 특징은 shade-adapted된 종의 광합성 효율(α)과 최대 광합성율

($P_{\max}$)이 sun-adapted된 종보다 높으며, 하지만 광적응 매개변수(E_k)는 sun-adapted된 종에서 높은 유형을 의미한다. 본 연구 결과에서 사질해안에서 생육하는 갈파래의 광합성과 매개변수 값들 중 광합성 효율(α)과 최대 광합성율($ETR_{\max}$)이 암반해안에서 생육하는 것에 비해 높다는 것은 사질해안의 갈파래가 낮은 광도에 적응(shade-adapted)한 결과로 볼 수 있다(Fig. 2 and 3). 해조류가 높거나 낮은 광도에 적응하는 양상(sun- 또는 shade-adaptation)은 종 또는 분류군의 특징이 될 수 있다(Littler and Littler 1980). 하지만 이것은 제한된 시간 동안 낮은 광도 대한 적응의 정도나 광에 대한 노출 경험에 따라 달라질 수 있다(Miller 2004).

일반적으로, 낮은 광도 조건에서 해조류의 광합성 색소 함량은 증가하며 (즉, *Chlorella-type*과 *Phaeodactylum-type*에서 엽록소 a와 P700 반응중심 함량의 증가), 이것은 광합성-광 곡선(P vs I curve)의 초기 기울기 증가로 연결된다. 하지만 광합성 과정의 두 가지 중요한 반응 중 암반응의 활성도는 높은 광도 조건에서 증가하며 (즉, ATP나 NADPH와 같은 광에너지 반응물질의 활성 증가를 유도), 이것은 *Cyclotella-type*에서 최대 광합성율($P_{\max}$)의 증가를 유발한다. 직관적으로, 낮은 광도의 빛은 좀 더 많은 광계 구조(photosystem structure, 광계 1 또는 광계 2)를 생산하고, 암반응 효소들의 양을 감소시킬 것으로 추측되며, 반면에 높은 광도의 빛은 광계 구조를 줄이는 대신 좀 더 가치 있는 암반응에 집중할 것으로 생각된다. 이것은 sun-adapted된 것에 대해 측정된 광합성-광 곡선이 shade-adapted 것에 대해 측정된 것보다 높은 최대 광합성율($P_{\max}$)을 보여주는데 반해 낮은 광합성 효율(α)을 보여준다는 것이다. 그러나 이러한 직관적인 모델에 맞는 광적응 유형은 없기 때문에 일반적으로 이것은 일어나지 않는다. 하지만 광합성 효율(α)의 증가는 분명히 *Phaeodactylum-type*과 *Chlorella-type*에서 광합성 색소 함량의 증가에 기인한다(Miller 2004).

광합성 색소 함량 비교

사질해안에 생육하는 갈파래 조직 내의 색소 함량이 암반해안에 생육하는 것에서 보다 종류에 관계없이 유의하게 높았다(Fig. 4A, 4B and 4C). 갈파래의 광합성은 조직 내 색소 함량과 밀접한 연관이 있으며, 일반적으로 주변 해수의 영양염이 풍부할수록 조직 내 광합성 색소 함량도 증가하는 것으로 설명할 수 있다(Lapointe and Tenore 1981). 하지만 광합성 색소 종류 간의 함량 비(ratio)는 뚜렷한 차이를 보이지 않았다(Fig. 4E and 4F). 이것은 해조류가 생육하는 곳의 기질 특성에 따라, 계절 또는 하루 중에도 광환경은 끊임없이 변화하고 있으며, 이러한 변화는 해조류에 도달되는 광자(photons)의 양이나 파장 스펙트럼 분포, 특히 고착성 대형 해조류의 경우에는 광이 조사되는 각도(direction of the

radiation) 등의 차이 때문이다(Kirk 1994; Mobley 1994). 생육 기질의 차이에 따른 갈파래 조직 내의 색소 함량 차이와는 다르게 조직 내 일정한 색소 함량 비는 다양한 광 환경에 적응하여 광합성을 위한 모든 파장의 광을 흡수할 수 있도록 적응된 결과로 볼 수 있다(Kenworthy and Fonseca 1996; Falkowski and Raven 1997).

영양염 함량 비교

갈파래 조직 내 주요 영양염 중 질소(N)와 인(P)의 함량은 생육 기질에 따라 유의한 차이를 보였다(Fig 5B, 5C). 하지만 탄소(C) 함량은 사질해안과 암반해안의 갈파래 모두에서 유사한 값을 보였다(Fig. 5A). 조직 내 질소나 인의 함량은 다양한 환경요인 및 해수 내 영양염 농도에 따라 민감하게 반응한다(Campbell 2001). 반면, 탄소는 해조류의 생육 환경에서 고갈되거나 부족해지기 쉽지 않은 영양염으로 생육 환경의 차이를 잘 반영하지 않는 것으로 추측된다(Ramus and Venable 1987). Wheeler and Björnsäter(1992)는 생육 환경이 뚜렷이 구분되는 두 곳에서 갈파래를 포함한 5종의 해조류를 채집하여 조직 내 영양염 함량의 계절변화 및 생육 환경의 차이를 비교하였다. 그 결과 파래(*Enteromorpha*)나 갈파래(*Ulva*), 김(*Porphyra*)과 같은 엽상체(leafy) 해조류는 생육 환경에 따라 조직 내 영양염 함량 변화가 심한 반면, 청각(*Codium*)이나 *Pelvetiopsis*와 같이 엽육이 있거나 두꺼운 분지형(branched) 해조류의 경우 계절변동은 있지만 생육 환경의 차이는 잘 반영하지 않는 것으로 나타났다. 이는 해조류의 외부 형태적인 차이가 조직 내 영양염 함량의 차이를 유발할 수 있음을 보여주는 것이다(Fong et al. 2001). 해조류 조직 내의 영양염 함량은 주변 해수로부터 해조류의 영양염 흡수에 대한 직접적인 지표로, 질소와 인의 비율(N:P ratio)은 영양염의 이용 능력에 대한 지시자로 활용된다(Fong et al. 1994; Horrocks et al. 1995; Fong et al. 1998; McCook 1999). 갈파래 조직 내의 N:P ratio 또한 사질해안과 암반해안에서 유의한 차이를 보임으로서 기회적인 해조류의 영양염 이용능력이 생육 환경에 따라 달라지고 있음을 보여주고 있다(Fig. 5D).

주변 육지 및 하천 유역으로부터 과도한 영양염 유입으로 인하여 해수 수괴 내 영양염 농도의 증가가 녹조류 대발생을 유발하는 가장 주요한 원인으로 인식하고 있다(Rosenberg et al. 1990; Schramm and Nienhuis 1996). 그리고 사질해안과 암반해안에 생육하는 갈파래의 광합성 및 생태 생리 특성을 비교한 본 연구의 결과는 이러한 과도한 영양염의 유입이 어떤 종류의 연안에 집중되는가에 따라 녹조류 대발생의 발달은 달라질 수 있음을 보여주고 있다. Schramm and Nienhuis (1996)의 연구는 현재 전 세계적으로 발생하는 대부분의 녹조류 대발생이 암반해안에서 보다는 사질이나 니질의 해안

에서 더 자주 발생하고 집중되고 있음을 지적하고 있다. 이는 연성기질의 해안에서 생육하는 녹조류가 암반해안에 비하여 더 낮은 광도에 적응되어 있고, 퇴적물로부터 지속적인 영양염 공급과 결부되어 녹조류 대발생을 촉발하기 때문인 것으로 사료된다.

사 사

이 논문은 한국과학재단의 해외 Post-doc. 연수지원에 의하여 연구되었음.

참고문헌

- Abal E.G. and Dennison W.C. 1996. Seagrass depth range and water quality in southern Moreton Bay, Queensland, Australia. *Mar. Freshwater Res.* **47**: 763-771.
- Albrecht A.S. 1998. Soft bottom versus hard rock: community ecology of macroalgae on intertidal mussel beds in the Wadden Sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **229**: 85-109.
- Bach S.S., Borum J., Fortes M.D. and Duarte C.M. 1998. Species composition and plant performance of mixed seagrass beds along a siltation gradient at Cape Bolinao, The Philippines. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **174**: 247-256.
- Bearnall J. and Morris I. 1976. The concept of light intensity adaptation in marine phytoplankton: some experiments with *Phaeodactylum tricornutum*. *Mar. Biol.* **37**: 377-387.
- Bolam S.G., Fernandes T.F., Read P. and Raffaelli D. 2000. Effects of macroalgal mats on intertidal sandflats: an experimental study. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **249**: 123-137.
- Campbell S. 2001. Ammonium requirements of fast-growing ephemeral macroalgae in a nutrient-enriched marine embayment (Port Phillip Bay, Australia). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **209**: 99-107.
- Choi T.S. 2003. *Ecophysiological characteristics of green macroalga Ulva pertusa L. from eelgrass habitats*. Ph.D Thesis, Chonnam National University, Kwangju, Korea.
- Choi T.S., Choi J.K., Park S.M., Kim J.H. and Kim K.Y. 2001. Winter biomass of *Ulva* mats in a rocky intertidal zone of the southern coast of Korea. *Korean J. Environ. Biol.* **19**: 37-42. (in Korean)
- Cloern J.E. 1996. Phytoplankton bloom dynamics in coastal ecosystems: a review with some general lessons from sustained investigation of San Francisco Bay, California. *Reviews of Geophysics* **34**: 127-168.
- Cullen J.J. 1991. Hypotheses to explain high-nutrient conditions in the open sea. *Limnol. Oceanogr.* **36**: 1578-1599.
- D'Elia C.F., Steudler P.A. and Corwin L. 1977. Determination of total nitrogen in aqueous samples using persulphate digestion. *Limnol. Oceanogr.* **22**: 760-764.
- Davison I.R. and Pearson G.A. 1996. Stress tolerance in intertidal seaweeds. *J. Phycol.* **32**: 197-211.
- Dennison W.C., Orth R.J., Moore K.A., Stevenson J.C., Carter V., Kollar S., Bergstrom P.W. and Batiuk R.A. 1993. Assessing

- water quality with submersed aquatic vegetation: habitat requirements as barometers of Chesapeake Bay health. *BioScience* **43**: 86-94.
- Dring M.J., Wagner A., Boeskov J. and L ning K. 1996. Sensitivity of intertidal and subtidal red algae to UVA and UVB radiation as monitored by chlorophyll, fluorescence: influence of collection depth and season, and length of irradiation, *Eur. J. Phycol.* **31**: 293-302.
- Duarte C.M. 1991. Seagrass depth limits. *Aquat. Bot.* **40**: 363-377.
- Dunton K.H. 1994. Seasonal growth and biomass of the subtropical seagrass *Halodule wrightii* in relation to continuous measurements of underwater irradiance. *Mar. Biol.* **120**: 479-489.
- Falkowski P.G. and Raven J.A. 1997. *Aquatic photosynthesis*. Blackwell Science.
- Figueroa F.L., Nygård C., Ekelund N. and Gómez I. 2003. Photobiological characteristics and photosynthetic UV responses in two *Ulva* species (Chlorophyta) from southern Spain. *J. Photochem. Photobiol. B-Biol.* **72**: 35-44.
- Fong P., Boyer K.E. and Zedler J.B. 1998. Developing and in situ bioassay of nutrient enrichment in coastal estuaries and lagoons using tissue nitrogen content of the opportunistic alga, *Enteromorpha intestinalis*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **231**: 63-79.
- Fong P., Donohoe R.M. and Zedler J.B. 1994. Nutrient concentration in tissue of the macroalga *Enteromorpha* spp. as an indicator of nutrient history: an experimental evaluation using field microcosms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **106**: 273-281.
- Fong P., Kamer K., Boyer K. and Boyle K.A. 2001. Nutrient content of macroalgae with differing morphologies may indicate sources of nutrients for tropical marine systems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **220**: 137-152.
- Gómez I. and Figueroa F.L. 1998 Effects of solar UV stress on chlorophyll fluorescence kinetics of intertidal macroalgae from southern Spain: a case study in *Gelidium* species. *J. Appl. Phycol.* **10**: 285-294.
- Hanelt D. 1998. Capability of dynamic photoinhibition in Arctic macroalgae is related to their depth distribution. *Mar. Biol.* **131**: 361-369.
- Hemminga M.A. and Duarte C.M. 2000. *Seagrass ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hiraoka M., Ohno M., Kawaguchi S. and Yoshida G. 2004. Crossing test among floating *Ulva* thalli forming 'green tide' in Japan. *Hydrobiologia* **512**: 239-245.
- Horrocks J.L., Stewart G.R. and Dennison W.C. 1995. Tissue nutrient content of *Gracilaria* spp (Rhodophyta) and water quality along an estuarine gradient. *Mar. Freshwater Res.* **46**: 975-983.
- Jørgensen E.G. 1977. *Photosynthesis*. In: Werner D. (ed.), *The Biology of Diatoms*. Vol. 15 of Botanical Monographs. University of California Press, Berkeley, pp. 150-168.
- Kang S.Y. 2002. *Structure and ecophysiology of Zostera marina population in southwest coast of Korea during summer*. MS Thesis, Chonnam National University, Kwangju, Korea. (in Korean)
- Kenworthy W.J. and Fonseca M.S. 1996. Light requirements of seagrasses *Halodule wrightii* and *Syringodium filiforme* derived from the relationship between diffuse light attenuation and maximum depth distribution. *Estuaries* **19**: 740-750.
- Kim K.Y., Choi T.S., Huh S.H. and Garbary D.J. 1998. Seasonality and community structure of subtidal benthic algae from Daedo Island, southern Korea. *Bot. Mar.* **41**: 357-365.
- Kim K.Y., Choi T.S., Kim J.H., Han T., Shin H.W. and Garbary D.J. 2004. Physiological ecology and seasonality of *Ulva pertusa* on a temperate rocky shore. *Phycologia* **43**: 483-492.
- Kirk J.T.O. 1994. *Light and photosynthesis in aquatic ecosystem*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Koch E.W. 2001. Beyond light: physical, geological and geochemical parameters as possible submersed aquatic vegetation habitat requirements. *Estuaries* **24**: 1-17.
- Lapointe B.E. and Tenore K.R. 1981. Experimental outdoor studies with *Ulva fasciata* Delile. I. Interactions of light and nitrogen on nutrient uptake, growth and biochemical composition. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **53**: 135-152.
- Lavery P.S., Lukatelich R.J. and McComb A.J. 1991. Changes in the biomass and species composition of macroalgae in an eutrophic estuary. *Estuar. Coast Shelf Sci.* **33**: 1-22.
- Little C. 2000. *The biology of soft shores and estuaries*. Oxford University Press Inc., New York.
- Littler M.M. and Littler, D.S. 1980. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model. *Am. Nat.* **116**: 25- 44.
- Lobban C.S. and Harrison P.J. 1997. *Seaweed ecology and physiology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- McCook L.J. 1999. Macroalgae, nutrients and phase shifts on coral reefs: scientific issues and management consequences for the Great Barrier Reef. *Coral Reefs* **18**: 357-367.
- Miller C.B. 2004. *Biological oceanography*. Blackwell Science.
- Mobley C.D. 1994. *Light and water: radiative transfer in natural waters*. Academic Press.
- Norkko A. and Bonsdorff E. 1996. Rapid zoobenthic community responses to accumulations of drifting algae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **131**: 143-157.
- Pérez-Lloréns J.L., Vergara J.J., Pino R.R., Hernández I., Peralta G. and Niell F.X. 1996. The effect of photoacclimation on the photosynthetic physiology of *Ulva curvata* and *Ulva rotundata*. *Euro. J. Phycol.* **31**: 349-359.
- Phillips R.C. and McRoy C.P. 1990. *Seagrass research methods*. Unesco Press, France.
- Platt T., Gallegos C.L. and Harrison W.G. 1980. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *J. Mar. Res.* **38**: 687-701.
- Ralph P.J., Grademann R., Larkum A.W.D. and Kuhl M. 2002. Spatial heterogeneity in active chlorophyll fluorescence and PSII activity of coral tissues. *Mar. Biol.* **141**: 639-646.
- Ramus J. and Venable M. 1987. Temporal ammonium patchiness and growth rate in *Codium* and *Ulva* (Ulvophyceae). *J. Phycol.* **23**: 518-523.

- Rosenberg R., Elmgren R., Fleischer S., Jonsson P., Persson G. and Dahlin H. 1990. Marine eutrophication case studies in Sweden. *Ambio* **19**: 102-108.
 - Schramm W. and Nienhuis P.H. 1996. *Marine benthic vegetation: recent changes and the effects of eutrophication*. Vol. 123 of Ecological Studies, Springer-Verlag, Berlin.
 - Strickland J.D. and Parsons T.R. 1972. A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Board Can.* **167**: 1-311.
 - Wellburn A.R. 1994. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *J. Plant Physiol.* **144**: 307-313.
 - Wharfe J.R. 1977. An ecological survey of the benthic invertebrate macrofauna of the lower Medway Estuary, Kent. *J. Anim. Ecol.* **46**: 93-113.
 - Wheeler P.A. and Björnsäter B.R. 1992. Seasonal fluctuations in tissue nitrogen, phosphorus, and N:P for five macroalgal species common to the Pacific northwest coast. *J. Phycol.* **28**: 1-6.
-
- Received 20 September 2005
Accepted 10 November 2005