

## 내부공생 켈프 배우체의 숙주 선택

김광용\* · 최태섭 · 이영호

(전남대학교 해양학과)

### Host Specificity of Endophytic Kelp Gametophytes

Kwang Young Kim\*, Tae Seob Choi and Young Ho Yi

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

Farmed kelp gametophytes were previously observed to be living endophytically in filamentous red algae. The interactions of two farmed kelp species and six red algae were examined in laboratory culture. *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar and *Laminaria religiosa* Miyabe demonstrated the differing abilities of zoospores to become endophytic in four host red algae and neither kelp became endophytic in two non-filamentous red algae. There was a strong seasonal component regarding infectiousness that is associated with the changes in frond erosion in *U. pinnatifida* from April to June. At the same time, *L. religiosa* showed no significant changes in frond erosion, and there were no apparent changes in infection levels in the two species they were able to infect. This study indicated clear differences between two kelp species with regard to their symbiotic relationship to red algae in terms of host specificity and preference of kelp gametophytes.

**Key Words:** endophytic gametophyte, kelp, *Laminaria religiosa*, symbiotic red algae, *Undaria pinnatifida*

#### 서 론

켈프(kelp)는 다시마목(Laminariales)에 속하는 갈조류를 지칭하며 남극을 제외한 아한대와 한대의 연안해역에서 흔히 바다 숲을 이룬다. 켈프는 대형인 복상의 포자체와 극히 작은 단상의 배우체가 이형세대교번을 한다(Sauvageau 1915). 켈프 속(genus)의 생활사는 많은 연구에서 좀 더 구체적으로 제시되고 있으나 기본 패턴은 Sauvageau(1915)의 결과와 크게 다르지 않다(e.g. Kain 1964; Cole 1968; Lüning and Neushul 1978; Lüning 1980). 배우체는 주로 암석이나 나무 표면 그리고 각상산호말류에 부착하여 자라는데, 단세포 내지 서너 개의 세포로 이루어진 현미경적 크기의 사상체로 나타난다(Kain 1979). 이와 같은 배우체의 발달과정은 자연에서 직접 관찰되기가 쉽지 않기 때문에, 실험실 배양을 통하거나 실험실에서 얻은 포자를 현장으로 또는 반대로 이식해서 발달과정을 유도한 것이다(e.g. Reed et al. 1988).

Garbary et al. (1999a, b)은 북동부태평양 연안 San Juan Islands에서 다수 홍조류의 세포벽에서 내생하는 켈프 배우체를 최초로 발견하였고 이들의 수정과정과 어린 포자체 형성과정이 홍조류 표면에서 이루어 짐을 보여주었다. 이는 북미연안에서 켈프 배우체 세대의 발달과정을 실험실 배양이 아닌 현장에서 최초로 관찰한 것으로, 배우체 세대가 다수 홍조류의 세포벽에서 내생한다는 새로운 사실을 보고한 것이다. 여기에서 관찰된 식물 내생 켈프 배우체는 50세포 이상으로 이루어진 배우체이었는데, 이는 기존의 켈프 배우체에 대한 지식, 즉 배우체의 크기는 하나 내지 소수의 세포로 되어 있다는 사실과 다른 정보를 제공한 것이다.

켈프 군락의 복잡성(complexity)은 서식생물의 수용 용량을 결정하는데, 특히 홍조류의 다양성과 관련을 가지고 있다. 예를 들면 홍조류 *Porphyra gardner* (Smith et Hollenberg) Hawkes는 절대적인 켈프 착생 해조류이고(Hawkes 1977), 많은 종들이 조건적인 켈프 착생해조류로 알려져 있다(e.g. Tokida 1960). 또한 전 세계 켈프 숲에서 수많은 홍조류가 생육하고 있다. 켈프와 홍조류 간의 화학적 상호작용에 관해서 잘 알려져 있지 않지만, 켈프에서 방출되는 특정 물질이 최

\*Corresponding author (kykim@chonnam.ac.kr)

소한 홍조류 형태를 변화시키는 것으로 보아, 이는 홍조류의 성장을 조절할 가능성이 있어 보인다(Fries 1972). Swanson and Druehl(2002)는, 켈프에서 방출되는 phlorotannin은 UV-B 광을 흡수하여 켈프 포자를 보호하거나 방어하는 물질로 이해하였다. 추측하건대 이와 같은 방어 또는 보호 기능은 켈프 숲 전체에 걸쳐 확대될 수 있을 것이다. 게다가 이미 보고된 홍조류 세포벽에서 내부 공생하는 배우체의 존재는 여러 가지 켈프-홍조 관계의 또 다른 예가 된다.

대형 갈조류의 공생에 관한 예가 몇 가지 있다. 강장동물 sea pen(*Phyllosarcus gurneyi*)에서 사상형의 내부 공생체가 관찰되었으며 배양실험을 통해 이는 *Desmarestia*속 해조류로 확인되었다(Dube and Bell 1971). 또한 엽상체 홍조 *Curdiea racovitzae*에서 내부 공생 식물체가 관찰되었고, 이는 나중에 신종 *Desmarestia antarctica*로 보고된 바 있다(Moe and Silva 1989). Kim and Garbary(1999)는 우리나라에서 출현하는 켈프(미역, 애기다시마)를 대상으로 이들의 배우체가 내부 공생하는지에 대한 연구를 수행하였다. 그 결과, 대표적 양식종인 미역(*Undaria pinnatifida*)의 배우체가 사상체 홍조(*Aglaothamnion oosumiense*)의 세포벽에서 내부 공생한다는 것을 밝혔으며 이에 대한 생태적 의의를 평가하였다.

현재까지 북동부 태평양, 북서부 대서양, 우리나라의 양식장에서 공생 켈프 배우체가 보고되었지만 이와 같은 관찰이 다시마목(Laminariales) 전체에 해당하는 일반적인 현상인지 아니면 특정 켈프 종만으로 제한되는 것인지 알 수 없다. 어떤 종이 공생 배우체를 갖는지에 대한 의문을 해소하기 위해 내부 공생하는 켈프 배우체의 분리와 종 동정이 요구되나 아직까지 이에 대한 실험 기술이 개발되어 있지 않다.

본 연구는 사상체 홍조류 세포벽에서 공생하는 미역 배우체의 생육이 확인된 바 있는 남해안 양식산 미역과 애기다시마의 포자가 숙주로 예상되는 6종의 홍조류의 세포벽에 침투하여 배우체로 발달하는지를 밝히고자 하였다. 또한 켈프 포자 방출시기에 따라 숙주 감염률의 차이가 있는지 실험실 배양을 통해 확인하였다. 이와 같은 연구 결과는 공생 켈프 배우체의 지구적인 분포와 다양성, 그리고 켈프 배우체의 숙주 종 특이성과 유대관계를 밝히는데 일조할 것이다.

## 재료와 방법

켈프 *Undaria pinnatifida*(Harvey) Suringar(미역)와 *Laminaria religiosa* Miyabe(애기다시마) 포자체는 전남 해남군 송지면 갈두리(34° 18' 22.5" N, 126° 32' 16.2" E) 해안에서 약 1 km 떨어진 다시마, 미역, 전북 복합 양식장에서 구하였다. 전북 먹이공급을 위해 두 종의 해조류를 연중 양식하고 있는 반폐쇄된 이곳은 수심이 간조시 7 m 이상 되고, 봄철 빠른 경우 0.2 m·sec<sup>-1</sup> 이상의 조류가 있어 해수 혼합이 활발

하다. 서남해에서 해조류 양식장 여건으로 육지로부터 가장 가까운 적합한 장소로 알려진 이곳은 조사기간 동안 빛의 소멸 계수(k)가 0.8 m<sup>-1</sup> 안팎이었다.

## 켈프 포자와 숙주 홍조류

2000년 5월 중순부터 6월 중순까지 5회에 걸쳐 포자낭군(sorus)을 갖는 건강한 미역과 애기다시마 5-10개체를 양식줄 여러 곳에서 수확한 후, 포자낭군을 포함한 엽체 부위를 절단하여 실험실로 옮겼다. 이 후 멸균해수로 축축이 적신 멸균종이에 각 엽체 절편을 싼 채로 1일 정도 냉장 보관하였다. 포자(유주자)가 방출되는 엽체 절편을 선택하여 포자낭군 부위만을 다시 절제한 후 멸균해수에 담아 수분 동안 방치하여 포자액을 얻었다.

포자낭군 수집과 동시에 현장에서 두 종의 엽체 길이(fronde length)를 측정하였다. 양식줄 5 m 간격을 선상으로 올린 후, 무작위로 1개체를 취하여 엽체의 최하부에서 최상단까지의 길이를 측정하였는데 최소 50 m 이상의 양식줄에서 10개체 이상의 자료를 얻었다. 조사기간 미역과 애기다시마의 포자낭군 면적이 다소 간의 차이는 있었으나 거의 모든 개체에서 포자낭군이 형성되어 완전한 포자체 생식시기임을 확인하였다.

Garbary et al.(1999b)의 연구 결과를 근거로, 내부공생 켈프 배우체의 숙주 가능성이 크다고 판단되는 사상(filamentous)형 홍조류 *Aglaothamnion oosumiense* Itono, *Griffithsia japonica* Okamura(왜비단잘록이), *Callithamnion callophyllidicola* Yamada(외깃풀), *Heterosiphonia pulchra*(Okamura) Falkenberg(털엇가지풀) 4종과 다관(polysiphonous)형 *Polysiphonia japonica* Harvey(떨기나무붉은실), 막상(membranous)형 *Acrosorium uncinatum*(Turner) Kylin(갈고리분홍잎)의 배양체를 준비하였다. 이들은 이전부터 단종 배양체로 유지되어 왔거나, 갈두리 양식장의 어미줄과 스티로폼에서 미역과 다시마의 포자낭군이 형성되기 이전인 2000년 1월에 채집하여 단종 배양한 것이다(Table 1).

## 실험과 자료

배양용기에 VS5 배지(Guiry and Cunningham 1984) 350 ml와 숙주 10개의 엽체 조각을 넣고, 방금 방출된 켈프 포자액 10 ml (대략 0.5×10<sup>5</sup> - 1×10<sup>5</sup> 포자)을 주입하였다. 숙주 엽체 조각은 주로 기부에서 대략 1.5-2.0 cm 길이를 절단한 것인데, 켈프 배우체가 숙주의 세포벽에서 성장하기 위해서는 세포벽이 두꺼운 하부에 켈프 포자의 침투가 용이하고 정착 기회가 높다는 연구결과에 근거하였다(Kim and Garbary 1999). 주입한 켈프 포자의 생리적 상태, 포자수 또는 미세한 배양 조건에 따른 오차를 줄이기 위해, 모든 숙주 종의 엽체 조각을 동일 배양용기에 넣은 채로 포자액을 주입하였다. 포

**Table 1.** Sources of red algal cultures

Species	Source
<i>Aglaothamnion oosumiense</i> Itono	Isolated 06/94 from Echongdo (CHG 001)
<i>Callithamnion callophyllidicola</i> Yamada	Isolated 01/00 from Haenam
<i>Griffithsia japonica</i> Okamura	Isolated 05/99 from Dolsando (CHG007)
<i>Heterosiphonia pulchra</i> (Okamura) Falkenberg	Isolated 01/00 from Haenam
<i>Polysiphonia japonica</i> Harvey	Isolated 04/00 from Haenam
<i>Acrosorium uncinatum</i> (Turner) Kylin	Isolated 04/00 from Haenam

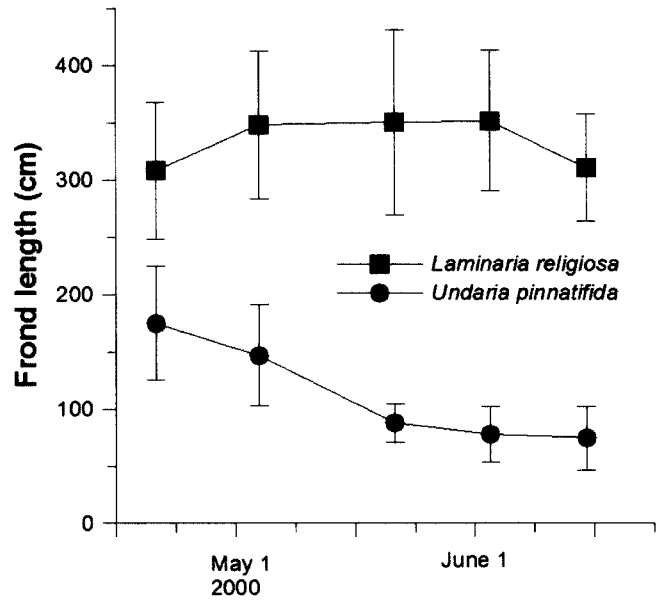
자의 감염 여부를 확인하기 위하여 모든 종을 동일 기간에 걸쳐 측정하였고, 3회 반복 실험을 하였다. 배양용기 내에 규조류 성장을 억제하기 위해 흔히 사용하는  $\text{GeO}_2$ 는 켈프의 성장을 억제하기 때문에 사용하지 않았고, 대신 실험 개시 2일 이후 매일 VS5 배지를 교환하였다. 배양은 60 W 백색 형광등 하에서  $10\text{--}15 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{sec}^{-1}$  수준의 광이 1일 16시간 조사되는  $18^\circ\text{C}$  항온실에서 이루어 졌다.

포자낭균에서 방출된 포자는 12시간 이내에 운동성을 잃고 정착한 후, 하루 정도 지나면 발아관(germ tube)을 형성한다. 따라서 실험 개시 2일 이내에 포자의 정착이 완료되는 것으로 간주하고 이 후 매일 배양액을 교환하면서 7일째부터 숙주 세포벽 내부에 포자가 침투하였는지, 그리고 포자가 배우체로 발아하는지를 판단하였다. 숙주 엽체 조각을 배양용기에서 꺼내어 현미경으로 관찰하며, 켈프 포자가 숙주의 표면 또는 세포벽 안으로 침투하여 정착한 후 긴 발아튜브를 내면서 사상 배우체로 발아하는 모습을 확인하였다(Kim and Garbary 1999). 본 실험의 감염률은 숙주 엽체 조각의 세포벽 내부에서 최소한 1개체 이상의 켈프 배우체가 자라고 있을 경우 감염된 숙주로 간주하고, 배양된 숙주 엽체 10개체에 대한 감염 개체의 비로 정의하였다. 이와 같이 측정된 감염률은 2주 이후부터 6주까지 거의 차이가 없었다. 이는 초기 일주일 내에 감염 여부가 결정된다는 것을 보여 주는 것이기 때문에 2주째 감염률을 실험 결과로 취하였다. 또한 켈프 포자와 숙주와의 관계에서 포자의 방출 시기에 따라 감염률에 차이가 있는지 알아보기 위해, 2000년 4월 20일, 5월 3일, 5월 20, 6월 2일, 6월 14일의 5회에 걸쳐 양식장의 미역과 애기다시마의 길이 측정과 함께 포자낭균을 채집하여 숙주 감염 실험을 수행하였다.

숙주의 감염률에 대한 1요인 분산분석(one-way ANOVA)이 수행되었고, 숙주 종간의 감염률 차이는 Fisher의 최소 유의적 차이(least significant difference; LSD)로 검정하였다.

## 결 과

2000년 4월 중순 해남 갈두리 양식장의 미역(*Undaria pinnatifida*)과 애기다시마(*Laminaria religiosa*)의 엽체 길이는



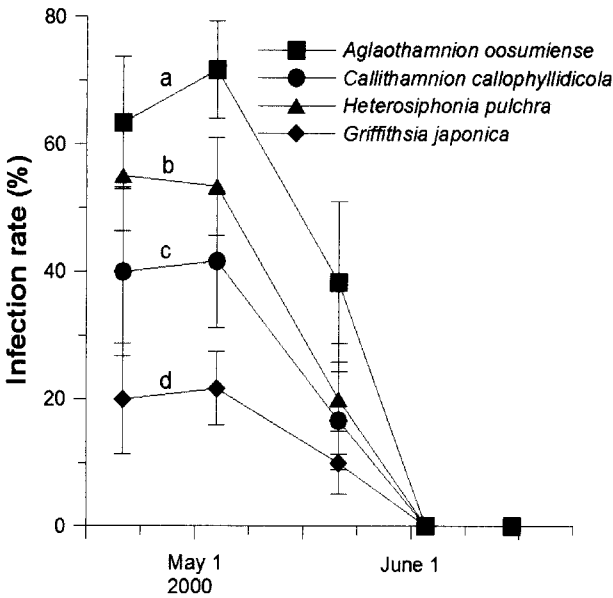
**Fig. 1.** Frond length of sporophytes of *Laminaria religiosa* (■) and *Undaria pinnatifida* (●) cultivated at the coast of Haenam, Korea from April 20 to June 14, 2000. Data indicate means  $\pm$  SDs.

각각 평균 175.1와 308.3 cm이었다. 미역 엽체의 길이는 6월 중순까지 꾸준히 감소하여 평균 74.5 cm까지 줄었다. 애기다시마의 엽체 길이는 4월 중순에서 5월 초에 약간 증가하였고, 이후 6월 초까지 평균 340 - 350 cm 범위의 길이를 유지하다가 마지막 조사 시점인 6월 중순에 크게 줄었다(Fig. 1). 4월 중순부터 6월 중순까지 양식장에서 엽체 길이 측정을 위해 선택된 두 종의 모든 개체는 포자낭균을 가지고 있었다. 또한 미역은 최초 조사 시기부터 모든 개체에서 끝녹음이 있었으며, 다시마는 6월 초부터 끝녹음이 관찰되었다. 이와 같이 동일 장소에서 양식된 미역과 애기다시마의 길이 성장과 생식 시기가 연중 크게 달랐다.

미역의 배우체는 실험 대상 숙주 홍조류 중에서 사상체인 *Aglaothamnion oosumiense*, *Callithamnion callophyllidicola*, *Griffithsia japonica*, *Heterosiphonia pulchra*의 세포벽에서 성장하였으나, 다관형인 *Polysiphonia japonica*와 막상 *Acrosorium uncinatum*에서는 미역 포자가 감염되지 않았다. 애기다시마의 포자는 *A. oosumiense*와 *H. pulchra*의 세포벽에 감염된 후

**Table 2.** Summary of occurrence of endophytic kelp (*Undaria pinnatifida* and *Laminaria religiosa*) gametophytes

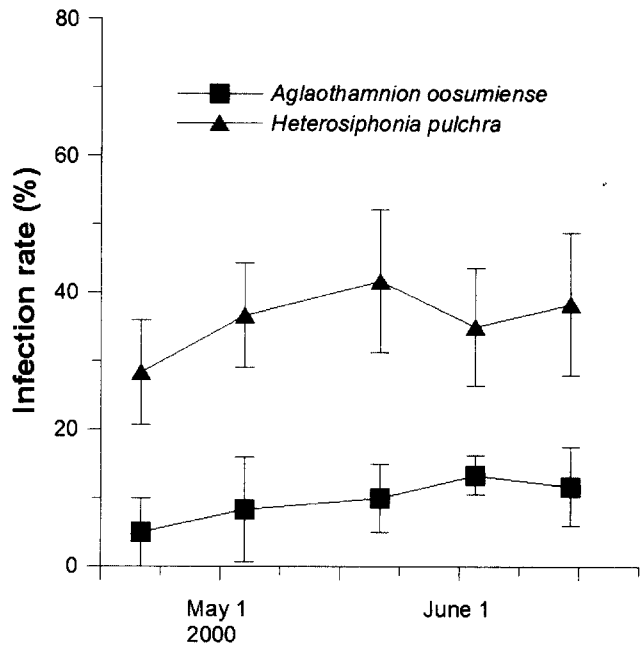
Host species	<i>Undaria pinnatifida</i>	<i>Laminaria religiosa</i>
<i>Aglaothamnion oosumiense</i> Itono	○	○
<i>Callithamnion callophyllidicola</i> Yamada	○	×
<i>Griffithsia japonica</i> Okamura	○	×
<i>Heterosiphonia pulchra</i> (Okamura) Falkenberg	○	○
<i>Polysiphonia japonica</i> Harvey	×	×
<i>Acrosorium uncinatum</i> (Turner) Kylin	×	×



**Fig. 2.** The infection rate(%) of zoospores of *Undaria pinnatifida* in red algae. *Aglaothamnion oosumiense* (■), *Callithamnion callophyllidicola* (●), *Heterosiphonia pulchra* (▲), *Griffithsia japonica* (◆). Data indicate means ± SDs. Letters above line show the results of *post hoc* test; different letters distinguish significantly different means at  $p < 0.05$ .

세포벽 내부에서 배우체로 성장하였으나, 잠재적인 숙주로 고려했던 사상체 *C. callophyllidicola*와 *G. japonica*, 미역의 포자가 감염되지 않았던 *P. japonica*와 *A. uncinatum*는 애기다시마 배우체의 숙주로 확인되지 않았다(Table 2). 미역과 애기다시마의 배우체는 사상체 이외의 홍조류를 숙주로 선택하지 않았다.

켈프 포자가 숙주 세포벽에 감염된 이후, 내부공생 배우체의 발달과정은 두 종간에 차이가 없었다. 하나 내지 수개의 세포로 분지하지 않은 사상형의 배우체는 숙주세포의 세포질 내부까지 침투하지 않았고, 공생체가 존재함으로써 예상되는 숙주세포의 피해나 plasmolysis는 전혀 관찰되지 않았다. 켈프 배우체의 엽록체는 조정기(antheridia)를 제외한 모든 세포에서 4개 또는 다수의 디스크모양이었으며, 피레노이드(pyrenoid)가 없었다. 내부 공생체의 이와 같은 특징은 Kim and Garbary(1999)의 내용과 일치하였으나, 배양용기



**Fig. 3.** The infection rate(%) of zoospores of *Laminaria religiosa* in red algae. *Aglaothamnion oosumiense* (■) and *Heterosiphonia pulchra* (▲). Data indicate means ± SDs.

오염으로 공생 배우체의 생식세포 형성과 수정 및 포자체 발달 과정은 관찰할 수 없었다.

켈프 포자의 숙주 선택성을 이해하기 위하여, 포자의 숙주 감염률 실험을 임의적으로 수행하였다. 두 종의 켈프 모두에서 숙주 종류와 포자의 채집 시기에 따라 큰 차이를 보였다. 실험대상 숙주에 대한 미역 포자의 감염률은 *A. oosumiense*, *H. pulchra*, *C. callophyllidicola*, *G. japonica* 순으로 나타났으며, 이러한 차이는 미역 포자가 숙주에 감염 가능한 동안 계속 유지되었다(Fig. 2). 숙주 *A. oosumiense*는 최대 72%의 실험 개체들이 미역의 포자에 감염되었고, *H. pulchra*는 최대 55%, *C. callophyllidicola*는 최대 42%, *G. japonica*는 최대 22%의 미역 포자 감염률을 나타내었다. 그러나 이와 같은 감염률은 5월 초 이후 급격히 감소하였고, 6월 이후 미역 포자는 숙주에 감염되지 않았다. 감염률이 높은 4월 20일과 5월 3일의 2회 실험 자료를 합하여 분산분석 한 결과, 숙주 종의 미역 포자에 대한 감염률은 유의한 차이를 보였다(ANOVA,  $F=31.70$

d.f.=3;  $p<0.00$ ). 연구 목표에 대한 통계적 검정력을 높이기 위해 끝녹음과 같은 이차적 요인에 의해 감염률이 급감하는 시기의 실험 자료가 제외되었다.

애기다시마 포자는 숙주 *H. pulchra*에 대해 28 - 42% 범위의 감염률을 보였고 미역 포자의 감염률이 가장 높았던 *A. oosumiense*에는 5 - 13% 범위의 감염률을 나타내었다(Fig. 3). 애기다시마 포자의 감염률은 조사 개시 이후 약간 증가한 상태에서 큰 변동 없이 지속되었다. 미역의 경우와는 달리, 모든 조사기간의 감염률을 대상으로 1요인 분산분석 한 결과는 감염률에 있어 숙주 간에 유의한 차이를 보인다(ANOVA,  $F=94.97$  d.f.=1;  $p<0.00$ ).

미역과 애기다시마에 감염되는 숙주는 *A. oosumiense*과 *H. pulchra*이고, 이들로부터 동일 숙주에 대한 켈프 포자의 선호도를 비교할 수 있었다. 실험 결과에서 보인 최대 감염률을 기준으로 했을 때, 숙주 *A. oosumiense*의 경우 미역의 포자 감염률(72%)이 애기다시마의 포자 감염률(13%) 보다 월등하게 높다. 이는 내부공생 미역 배우체의 잠재적인 숙주로서 *A. oosumiense*가 가장 적합한 종임을 보여 주는 것이다. 그러나 숙주 *H. pulchra*에 대한 미역과 애기다시마 포자의 감염률이 큰 차이를 보이지 않았기 때문에 두 켈프 간의 숙주 선호도를 판단하기 어렵다.

## 고 찰

미역과 애기다시마는 서남해의 대표적인 해조류 양식종으로 생활사와 양식방법이 잘 알려져 있다. 양식 미역은 대략 3월 중순 그리고 애기다시마는 대략 5월 초부터 포자를 방출하지만, 표층수온의 분포에 따라 해역 간 또는 연간에 생물계절의 차이가 있다(Oh and Koh 1996; Kim 2002). 양식 해조류의 성장 패턴도 해역의 환경 특성뿐만 아니라 부착밀도와 양식 방법에 따라 차이가 있다. 특히 포자낭군의 형성과 동시에 엽체 끝녹음이 시작되는데, 생식시기 이후의 엽체 길이 변동은 끝녹음의 진행 속도에 따라 결정된다(Kang and Koh 1999; Kim 2002). 포자낭군의 수확과 동시에 현장에서 측정된 미역의 엽체 길이는 조사 초기부터 줄곧 감소하였고, 애기다시마는 비슷한 크기를 유지하다가 6월 중순부터 감소하였는데(Fig. 1), 그 원인은 끝녹음이다.

두 종간의 포자 방출시기의 간격을 줄이기 위해, 미역의 경우 2월 이후부터 양식줄을 평소보다 1m 정도 더 깊게 유지하였다. 본 실험에서 미역의 포자체가 6월까지 유지될 수 있었던 것은 이 때문이었지만, 두 종간의 생식시기를 더 이상 좁힐 수는 없었다. 한편 미역과 애기다시마 엽체의 크기는 예상되는 범위 이내였으나, 미역의 양식 수심을 도중에 재배치하였고, 포자낭군을 가지고 있는 일부 기간에 얻어진 자료이기 때문에 해당 종의 생물계절을 논의하기에 적절하

지 않다.

## 내부공생 켈프의 숙주 종 특이성

전 지구의 여러 해안에서 켈프의 공생 배우체가 나타나고 있지만 몇 종의 켈프가 이와 관련되는 지는 아직도 의문이다. 우리나라 서남해 양식장 미역의 배우체는 사상체 홍조 *Aglaothamnion oosumiense*의 세포벽에서 내부 공생할 수 있음을 보였다(Kim and Garbary 1999). 동부태평양 워싱턴주 San Juan Island에 생육하는 켈프 *Nereocystis luetkeana* (Mertens) Postels et Ruprecht의 포자는 *Griffithsia pacifica* Kylin와 *Antithamnion defectum* Kylin의 세포벽에 침투하여 내부 공생 배우체로 발달하였고, 서부대서양 캐나다 Nova Scotia 연안의 *Alaria esculenta* (Linnaeus) Greville의 공생 배우체는 홍조류 *A. oosumiense*, *Antithamnion defectum*, *Callithamnion* sp., *Griffithsia japonica* Okamura, *G. pacifica*, *Pleonosporium abyssicola* Gardner를 숙주로 이용하였다(Hubbard et al. 2004). 본 연구에서는, 미역의 배우체는 *A. oosumiense* 이외에도 *Callithamnion callophyllidicola*, *G. japonica*, *Heterosiphonia pulchra*의 세포벽에서, 애기다시마의 배우체는 *A. oosumiense*과 *H. pulchra*의 세포벽에서 성장할 수 있음을 밝혔다. 그렇지만 다관형인 *Polysiphonia japonica*와 막상 *Acrosorium uncinatum* 세포벽에는 미역과 애기다시마의 포자가 침투하지 못하였다(Table 2). 이와 같은 연구들을 종합해 볼 때, 태평양 연안과 서부대서양 연안에서 켈프 배우체 공생은 다시마목(Laminariales) 전체에 해당하는 일반적인 현상이기보다는 특정 켈프 종만이 이와 관련될 가능성을 보여주는 것이다. 또한 이와 같은 결과들은 숙주 종 특이성을 분명히 보여주는 것이다.

## 켈프 포자의 숙주 감염률과 선호

켈프 군락에서 수중으로 방출되는 켈프 포자수가 수십억 개에 이르는 것으로 추산된다(Chapman 1984). 그럼에도 주변의 암반에서 배우체의 발달과정은 물론 배우체로 인정할 만한 미소조류를 쉽게 관찰할 수 없기 때문에 현장에서의 배우체의 실체는 아직 밝혀지지 않았다. 해안가의 부표나 뗏목에서(Sakai and Funano 1964; Kaneko 1973) 또는 산호말류 표면에서(Funano 1969) 배우체가 생육하고 있음을 보여 주고 있으나 이들은 형태 발생에 관한 기재에 불과하다. 물론 배우체의 크기가 너무 작기 때문에 자연 생육지에서 쉽게 관찰되지 않을 것이고, 또한 암반을 이들의 주요한 생육기질로 가정했을 때 배우체 관찰의 어려움을 쉽게 이해할 수 있다.

이와 같이 켈프 배우체 생태에 관한 정보가 극히 제한되어 있는 시점에서 본 연구의 몇 가지 결과는 주목할 만하다. 우선 두 종의 켈프 모두 숙주 종 특이성과 함께 감염률 차이에 의한 숙주 선호도를 갖는다는 것이다. Fig. 2와 Fig. 3에서 미역은 숙주 4종 간의 감염률에 큰 차이를 보였고, 애기다시마

역시 숙주 2종 간에 차이를 보였다. 또한 동일 숙주(예, *Aglaothamnion oosumiense*와 *Heterosiphonia pulchra*)에 대한 감염률이 두 종간에 큰 차이가 있어 이를 숙주 선호도 차이로 받아들일 수 있을 것이다. 또한 켈프의 포자 방출 시기 또는 끝녹음의 정도는 숙주 감염률을 달리할 수 있음을 보여주고 있다. 애기다시마의 경우 조사기간의 마지막 시점에서 끝녹음이 시작되기 때문에 이를 설명할 수 없지만, 미역의 경우 실험 초기부터 끝녹음이 진행되었고 이는 길이의 감소로 나타났다. 이와 같이 포자의 방출시기가 뒤로 오면서, 즉 끝녹음이 진행되면서 숙주 감염률이 떨어지는 것은 포자의 활성도가 떨어졌거나, 분해세균이 증가하고 분해물질에 의한 직접적인 포자 손상 때문으로 추측할 수 있다. 그럼에도 불구하고, 숙주 간 감염률 차이의 추이가 유지되고 있는 사실은 숙주 선호도의 존재를 강하게 뒷받침하고 있다.

#### 켈프 배우체 공생의 의의

켈프 배우체가 정착하여 우리가 흔히 볼 수 있는 거대한 포자체로 성장하기 위해서는 여러 가지 문제를 해소할 수 있는 전략을 소지해야 하는데, 특히 켈프 배우체가 사상체 홍조류 세포벽에 내생함으로써 얻을 수 있는 생태적 이익을 몇 가지 생각해 볼 수 있다. 해조류는 동물의 섭식으로부터 보호기작으로 이용되는 화학물질을 흔히 가지고 있다. 이와 같이 초식에 대해 화학적 방어수단을 소지한 숙주를 선택하여 내생하는 켈프 배우체는 자동적으로 초식압에서 벗어나는 혜택을 얻게 될 것이다. 본 실험에서 사용한 홍조 숙주들이 방어물질을 가지고 있는지는 파악되지 않았으나, 대체로 많은 홍조류들은 여러 가지 기능의 화학물질을 가지고 있는 것으로 알려져 있다(Lobban and Harrison 1994).

켈프의 중요한 생육자인 암반 저질은 수피로부터 미소화된 퇴적물들이 끊임없이 유입되고 씻겨 나가는 역동적인 환경이기 때문에 포자들이 초기에 정착하는데 불리한 장소임이 분명하다. 또한 여기에는 박테리아를 비롯한 수많은 미생물들이 암반표재 미생물층(epilithic microalgal layer)을 형성하고 있어 켈프 포자들이 쉽게 유실될 가능성이 있다. 그렇지만 숙주 해조류의 성장 축을 따라 내생하는 켈프 배우체는 저질로부터 어느 정도 위쪽으로 옮겨진 결과가 되기 때문에, 퇴적물에 덮여버리고 씻겨 나가거나 미생물에 의해 분해될 수 있는 문제를 부분적으로 피할 수 있을 것이다. 또한 어떤 내부 공생식물이 갖는 이익과 마찬가지로 내생하는 켈프 배우체 또한 수피로부터 숙주 몸으로 운반되는 영양분의 흡수 경로에 위치하기 때문에 좋은 영양 환경에 놓이게 된다.

내부공생 배우체는 공생하지 않는 보통의 배우체 보다 성장속도가 매우 느리기 때문에(Hubbard et al. 2004), 육상식물의 종자은행(seed bank)에 비유될 수 있을 것이다(Hoffman and Santelices 1991; Edwards 2000). 또한 켈프의

포자는 매우 약한 분산자(dispersal agents)로 알려져 있다(Reed et al. 1988; Santelices 1990). 배우체의 내부공생은 유성생식 후 어린 포자체를 숙주의 표면에 착생시키는데 유리한 일련의 과정이고, 숙주가 외부의 힘에 의해 저질로부터 잘려 나갔을 때 내부공생 배우체는 물론 숙주 표면에 착생한 포자체도 물의 흐름에 따라 다양한 거리로 운반되어 질 수 있다. 결국 내부공생은 종의 분산(dispersal)을 위한 유리한 적응방법의 하나라고 생각할 수 있을 것이다.

본 연구결과에서 내부공생 켈프 배우체의 지구적인 분포와 다양성에 관한 새로운 정보가 추가되었고, 숙주 특이성의 가능성을 배양 실험을 통해 보였다. 또한 일부 켈프의 경우 숙주 선호도와 함께 포자의 방출시기에 따라 숙주 감염률이 크게 달라짐을 확인하였다. 그렇지만 본 연구 역시 켈프 배우체 정보에 대한 부족함을 확인하는 수준에 머물고 있다. 공생 켈프의 지구적인 분포 및 숙주와의 관계가 일반화되기 위해서는 광범위한 현장조사와 함께 공생 켈프 배우체를 분리하여 동정할 수 있는 기술이 개발되어야 할 것이고, 내부공생의 생태적 의의에 대한 검토 연구들이 이어져야 할 것이다.

#### 사 사

선박 섭외와 현장조사에 도움을 주신 해남수산기술관리소 김광명 연구사, 시료채집과 숙주 배양을 수행한 송인지 양과 교환학생인 David Chison 군에 감사드립니다. 이 논문은 2001년도 한국학술진흥재단의 지원(KRF-2001-041-H00021)에 의하여 연구되었음.

#### 참고문헌

- Chapman A.R.O. 1984. Reproduction, recruitment and mortality in two species of *Laminaria* in southwest Nova Scotia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **78**: 99-109.
- Cole K. 1968. Gametophytic development and fertilization in *Macrocystis pyrifera*. *Can. J. Bot.* **46**: 777-782.
- Dube M.A. and Bell E. 1971. *Desmarestia* sp. associated with the sea pen *Ptilosarcus gurneyi* (Gray). *J. Phycol.* **7**: 218-220.
- Edwards M.S. 2000. The role of alternate life-history stages of a marine macroalga: a seed bank analogue? *Ecology* **81**: 2404-241.
- Fries L. 1972. The influence of phenolic compounds on *Goniotrichium elegans* (Chauv.) *Proc. International Seaweed Symposium 7*: 575-57.
- Funano T. 1969. Observation on the female gametophytes and the microscopic sporophytes of *Laminaria religiosa* Miyabe. *Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Sta.* **10**: 43-50.
- Garbary D.J., Kim K.Y., Klinger T. and Duggins D. 1999a. Preliminary observations on the development of kelp gametophytes endophytic in red algae. *Hydrobiologia*

- 398/399: 247-252.
- Garbary D.J., Kim K.Y., Klinger T. and Duggins D. 1999b. Red algae as hosts for endophytic kelp gametophytes. *Mar. Biol.* **135**: 35-40.
- Guiry M.D. and Cunningham E.M. 1984. Photooperiodic and temperature responses in the reproduction of north-eastern Atlantic *Gigartina acicularis* (Rhodophyta: Gigartinales). *Phycologia* **23**:357-36.
- Hawkes M.W. 1977. A field, culture and cytological study of *Porphyra gardneri* (Smith & Hollenberg) comb. nov., (= *Porphyrella gardneri* Smith & Hollenberg, Bangiales, Rhodophyta). *Phycologia* **16**: 457-469.
- Hoffman A.J. and Santelices B. 1991. Banks of algal microscopic forms: hypotheses on their functioning and comparisons with seed banks. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **79**: 185-194.
- Hubbard C.B., Garbary D.J., Kim K.Y. and Chiasson D.M. 2004. Host specificity and growth of kelp gametophytes symbiotic with filamentous red algae (Ceramiales, Rhodophyta). *Helgol. Mar. Res.* **58**: 18-25.
- Kain J.M. 1964. Aspects of the biology of *Laminaria hyperborea* III. Survival and growth of gametophytes. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **44**: 415-433.
- Kain J.M. 1979. A view of the genus *Laminaria*. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **17**: 101-16.
- Kaneko T. 1973. Morphology of the female gametophyte and the young sporophyte of *Laminaria japonica* var. *ochotensis* Okamura in nature. *Sci. Rep. Hokkaido Fish exp. Sta.* **15**: 1-8.
- Kang R.-S. and Koh C.-H. 1999. Growth, reproduction, mortality, and production of *Laminaria japonica* Areschoug on the southeastern coast of Korea. *The Sea* **4**: 226-236. (in Korean)
- Kim C.J. 2002. *Growth of Laminaria japonica Areschoug from the cultivation ground on the coast of Jindo, southwestern coast of Korea*. M. Eng. thesis, Chonnam National University. 33 pp. (in Korean)
- Kim K.Y. and Garbary D.J. 1999. Artificial reestablishment of the kelp and red algal symbiosis. *Kor. J. Biol. Sci.* **3**: 533-542.
- Lobban C.S. and Harrison P.J. 1994. *Seaweed ecology and physiology*. Cambridge University Press, Cambridge. 366 pp.
- Lüning K. 1980. Critical levels of light and temperature regulating the gametogenesis of three *Laminaria* species. *J. Phycol.* **16**: 1-15.
- Lüning K. and Neushul M. 1978. Light and temperature demands for growth and reproduction of laminarian gametophytes in southern and central California. *Mar. Biol.* **45**: 297-309.
- Moe R.L. and Silva P.C. 1989. *Desmarestia antarctica* (Desmarestiales, Phaeophyceae), a new ligulate Antarctic species with an endophytic gametophyte. *Pl. Syst. Evol.* **164**: 273-283.
- Oh S.-H. and Koh C.-H. 1996. Growth and photosynthesis of *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaophyta) on a cultivation ground in Korea. *Bot. Mar.* **39**: 389-393.
- Reed D.C., Laur D.R. and Ebeling A.W. 1988. Variation in algal dispersal and recruitment: the importance of episodic events. *Ecol. Monogr.* **58**: 321-335.
- Sakai Y. and Funano T. 1964. Observation on the female gametophytes and the microscopic sporophytes of *Laminaria religiosa* from Oshoro Bay, Hokkaido, Japan. *Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Sta.* **2**: 1-6.
- Santelices B. 1990. Patterns of reproduction, dispersal and recruitment in seaweeds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **28**: 177-276.
- Sauvageau C. 1915. Sur le développement et la biologie d'une Laminaria (*Saccorhiza bulbosa*). *C.R. Hebd. Sénc. Acad. Sci.* **160**: 445-448.
- Swanson A.K. and Druehl L.D. 2002. Induction, exudation and the UV protective role of kelp phlorotannins. *Aquat. Bot.* **73**: 241-253.
- Tokida J. 1960. Marine algae epiphytic on Laminariales plants. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* **11**: 73-105.

---

Received 4 February 2004

Accepted 18 March 2004