

잘피밭에서 생육하는 구멍갈파래(*Ulva pertusa* Kjellman)의 생장과 영양염 흡수의 시간적 변화

최태섭 · 김광웅 *

(전남대학교 해양학과)

Time-dependent Variation of Growth and Nutrient Uptake of *Ulva pertusa* Kjellman (Chlorophyta) from Intertidal Eelgrass Beds

Tae Seob Choi and Kwang Young Kim*

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

The growth of green macroalgal mats is becoming increasingly common in many marine intertidal habitats. While the ecological consequences of such growth have been experimentally investigated on various tidal flats, such experiments have rarely been performed on intertidal seagrass beds. This study investigated the ecophysiological characteristics of *Ulva pertusa* Kjellman (hereafter *Ulva*) originating from an oligo-mesotrophic eelgrass beds, Haenam, southwestern coast of Korea. The nutrient uptake capacity and growth rate of *Ulva* were examined over time interval of 2, 4, 7 d. At end of experiment, chlorophyll a and tissue nutrient contents of *Ulva* were estimated to relate with increasing of nutrient in the culture medium. Growth rate of *Ulva* showed 0.028-0.063 d⁻¹ according to variation of nitrate and phosphate concentrations. Change of growth rate as a function of time course was not significantly different and similar to change of nutrient uptake. Chlorophyll a concentration was positively related to increasing nitrate concentrations ($r^2 = 0.999$, $p < 0.001$). It was also related to the tissue nitrogen content of *Ulva*. In conclusion, we found that growth rate and nutrient uptake of *Ulva* did not susceptibly change for short term in laboratory experiment. Especially, *Ulva* should have a very reduced storage capacity of nitrogen so far as relationship between chlorophyll a with substrate concentration of nitrate and tissue nitrogen content. These results suggest that *Ulva* from eelgrass beds is well adapted to oligotrophic water as adjusting its growth and nutrient uptake.

Key Words: carbon, chlorophyll, growth rate, nitrogen, nutrient uptake, phosphorus, *Ulva*

서 론

갈파래속(Genus *Ulva*) 해조류는 높은 표면적 대 부피 비를 갖는 단순한 막질(membranous)의 엽체 구조를 갖고 있다(Rosenberg and Ramus 1984). 이러한 해부형태적 이유 때문에 갈파래는 광합성능력과 영양염 흡수율이 크고(Littler *et al.* 1983; Duke *et al.* 1987) 빠른 성장률을 보인다(Ramus and Venable 1987). 구멍갈파래(*Ulva pertusa*)는 우리나라 전 해안의 중·하부 조간대에서 흔히 단종 군락

(monospecific stand)을 형성하는 대표적인 해조류로서 높은 생산력과 광범위한 지리적 분포를 나타낸다(Kim *et al.* 1998). 구멍갈파래와 같은 녹조류의 대발생은 해수 내의 과다한 무기영양염을 빠른 속도로 흡수하거나 제거함으로써 식물플랑크톤의 대발생을 차단할 수 있는 긍정적인 점도 있지만(Merrill and Fletcher 1991; Merrill 1994), 많은 경우 부정적인 영향을 미치는 것으로 알려져 있다. 특히, 연안해역의 부영양화로 인하여 갈파래류(*Ulva* spp.)나 파래류(*Enteromorpha* spp.)와 같은 기회성 해조류의 대발생이 심각한 환경 문제로 부각되고 있다. 늦겨울에서 봄까지 짧은 기간에 급속한 증가율을 나타내는 구멍갈파래는 이 시기에 가입하는 다수 해조류의 생육공간을 선점하고(Dayton 1975; Rivers and Peckol 1995), 두터운 매트를 형성할 경우

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

본 연구는 2002년도 한국학술진흥재단 지원에 의하여 연구되었음(KRF-2002-070-C00088)

그 밑에 생육하는 소형 해조류의 광합성을 저해하거나 하층을 가하여 피해를 준다(Rasmussen 1990). 갈파래 매트(*Ulva mats*)는 그 자체가 먹이생물의 분포에 영향을 주어 궁극적으로 중·대형 저서동물 군집구조에 변화를 야기시킬 수도 있다(Bolam *et al.* 2000).

한편 갈파래는 어패류의 서식처 및 산란처가 되는 해양현화식물(seagrass)의 표면에 착생·번성하여 이들의 성장을 저해한다고 보고된 바 있다(Den Hertog 1994). 해조류 대발생에 따른 용존 유기물의 증가는 산소의 소비량을 증가시키고 부영양화 수역에서 흔히 볼 수 있는 저산소 또는 무산소 환경을 조성하게 되는데, 여기에 누적된 해조류가 분해되면 무산소 환경은 더 빨리 나타날 것이고 또 장기화 될 수 있다(Sfriso *et al.* 1992). 이러한 무산소 환경은 일차생산자 구성의 변화는 물론이고 저서동물의 종조성과 생물량에 큰 변화를 일으킨다(Norkko and Bonsdorff 1996).

해조류 분류군에 따라 영양염에 대한 요구 또는 흡수 전략이 다르긴 하지만, 질소와 인에 대한 이용능력은 대부분의 온대 연안 생태계에서 해조류의 성장을 제한하는 기본적인 요인이다. 계절에 따라서 인(Lapointe 1987) 또는 질소와 인이 동시에(Short *et al.* 1990; Wheeler and Björnsater 1992) 해조류의 성장을 제한하기도 한다. 특히, 해조류의 세포 내부 영양염 수준이 낮을 경우 성장률은 수피의 영양염 농도에 비례하지만 세포 내의 영양염 수준이 높을 경우 성장률은 포화에 도달하게 되어 수피의 영양염 농도와 무관해 진다(Fujita *et al.* 1989; Thybo-Christensen *et al.* 1993; Peckol *et al.* 1994). 이처럼 해조류의 성장과 생산을 제한하는 영양염의 종류는 계절과 퇴적물 성분 그리고 세포 내의 영양염 수준에 따라 다르고 그 기작이 매우 복잡함을 알 수 있다.

기회적인 해조류들은 외부 영양염 환경이 일시적으로 호전되었을 때, 많은 양의 영양염을 이용할 수 있다(Campbell 2001). 이들의 생장은 온도와 빛은 물론 영양염 이용능력에 따라 결정된다. 자연에서 이들의 생장은 영양염 농도에 대한 함수로 쉽게 표현되지는 않지만(Rosenberg and Ramus 1981), 해조류 조직 내의 화학 조성과 성장률의 상관관계가 알려져 있지 않은 경우 성장률과 외부 영양염 농도의 관계식은 유용하게 사용될 수 있다(Fong *et al.* 1994). 무기영양염류 이용에 있어 갈파래는 질산염과 인산염 흡수율이 매우 높은 것으로 알려져 있고(Fong *et al.* 1996), 때로는 고농도의 무기인산이 엽체의 액포 속에 축적되어 있는 것을 흔히 관찰할 수 있다. 이는 무기인산이 결핍된 환경 하에서 갈파래가 체내 축적된 인산염을 이용함으로써 다른 종에 비하여 경쟁적 우위를 차지할 수 있게 한다.

갈파래의 과도한 성장으로 인한 녹조 매트 형성은 전세계 연안에서 흔히 나타나고 있다(Fletcher 1996; Bolam *et al.* 2000). 따라서 관련 녹조류에 대한 생리·생태학적 연구는

암반조간대, 라군, 하구 등지에서 꾸준히 수행되어 왔다(Rivers and Peckol 1995; Kim *et al.* 1998; De Casabianca and Posada 1998). 그러나 해양현화식물인 잘피밭(eelgrass beds)에 나타나는 녹조 대발생 원인종에 대한 연구는 거의 이루어지지 않았다. 안정적인 구조와 효율적인 무기영양염의 재순환이 특징인 잘피밭은 일차생산량이 높은 지역이다. 특히 잘피밭의 일차생산에 기여하는 구성원들 간에 생산 기여도는 해조류와 잘피 간의 수피 내 질소원 이용능력에 의해서 결정된다(Coffaro and Bocci 1997). 따라서 본 연구를 통하여 잘피밭에 생육하는 구멍갈파래를 대상으로 성장과 영양염 흡수가 짧은 시간동안 어떻게 변화하는가? 그리고 구멍갈파래의 성장률과 조직 내의 화학 조성 간에 특별한 상관이 존재하는지를 파악하고자 한다. 이와 같은 연구 결과는 녹조 대발생의 원인을 파악하고 생육지 훼손으로 갈수록 그 생육 범위가 줄어드는 잘피밭 보전에 필요한 부분적인 정보를 제공하는 것이다.

재료 및 방법

시료의 채집과 준비

시료는 2001년 9월에 전라남도 해남군 통호리(34°18' N, 126°33' E) 갯벌 조간대의 잘피밭에서 채집된 건강한 구멍갈파래(이후 갈파래) 엽상체를 이용하였다. 주변의 간섭없이 잘 보존되어 있는 이곳의 잘피밭에는 3-10% 피도로 곳곳에 갈파래가 패치를 이루고 있었다. 2001년 5월부터 9월까지 갈파래가 생육하는 잘피밭의 주요 환경요인을 조사하였는데, 이 기간에 해수중의 암모니움 + 질산염의 농도는 3.5-4.0 μM , 인산염의 농도는 < 0.02-3.2 μM 로 다소 빈영양 해역이었고(Table 1), 사니질(sandy-mud bottom)의 퇴적층 위에서 갈파래는 잘피와 혼생 또는 분리되어 출현하였다. 영양염 흡수와 성장에 대한 실험실 실험을 수행하기 4-5일 전에 실험 시료를 채집하였고, 채집된 시료는 직사광선을 피하여 아이스박스에 담은 후 실험실로 이동하였다. 엽상체는 여과된 해수를 이용하여 부드럽게 세척하였으며, 엽상체 부착생물들을 제거하였다. 그리고 계획된 실험을 시작하기 전까지 15°C 항온실에 보관하였다.

갈파래의 무기영양염 흡수와 성장률을 측정하기 위해 엽상체로부터 직경 22 mm의 코르크 보러를 이용하여 엽체 디스크를 얻었다. 이때 상처로 인한 호흡의 증가를 피하기 위해 회복될때까지 2일 정도 암상태로 방치하였다. 막질인 갈파래는 모든 방향으로 성장하는 패턴을 갖기 때문에 실험에 필요한 엽체 디스크는 엽상체 전체에서 무작위로 얻었다. 무기영양염 흡수와 성장률을 측정하기 전에 디스크 시료들은 현장 조건에서 실험실 조건으로 순응시키기 위하여 2-3일 전배양하였다. 실험에 이용될 엽체 디스크의 초기 건강

Table 1. Physico-chemical parameters recorded for five months (May to September 2001) before sample collecting date in eelgrass beds, Haenam, southwestern coast of Korea (Choi and Kim 2002)

Environmental parameter	Range (mean \pm SD)
Temperature ($^{\circ}$ C)	
Seawater	19.1 - 26.1 (22.1 \pm 3.2)
Air	15.2 - 29.9 (22.7 \pm 3.5)
Salinity (psu)	28.8 - 31.2 (30.1 \pm 0.9)
Nitrate + Ammonium (μ M)	3.45 - 4.01 (3.70 \pm 0.32)
Phosphate (μ M)	0.02 - 3.22 (1.89 \pm 1.16)

상태를 확인하기 Diving-PAM(Waltz, Effeltrich, Germany)을 이용하여 광합성을 측정하였는데, 그 결과 갈파래의 평균 양자수율(quantum yield)은 0.72-0.81로 매우 건강함을 확인하였다. 조직 내의 엽록소 *a* 농도, 탄소(C), 질소(N), 그리고 인(P) 함량의 초기 값을 측정한 결과, 엽록소 *a*는 $2.6 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ 이었으며, 탄소, 질소 인의 경우 각각 평균 25.8%, 1.7%, 0.3%(건중량 기준)이었다.

무기영양염 흡수 실험

질산염과 인산염의 흡수 패턴이 구해지도록 계획되었으며, 질산염과 인산염은 각각 NaNO_3 와 NaH_2PO_4 의 고농도 용액을 희석하여 실험 배양액의 농도를 조절하였다. 각 실험의 농도구배는 $0.2 \mu\text{M}$ 여과지로 여과한 해수 300 ml(34 psu)에 질산염의 경우 < 1.5, 7, 30, 191 μM , 인산염의 경우 < 0.03, 0.8, 4.1, 21.7 μM 로 구성하였다. 각 실험 농도에는 10개의 갈파래 디스크를 넣었고 이를 세 번 반복하여 실험하였다. 배양액이 들어있는 모든 비이커는 공기펌프를 이용, 부드럽게 포기(aeration)하여 해수의 유동과 가스교환의 균형을 이루게 하였다. 모든 실험은 15°C 항온실에서 이루어졌으며, 영양염 흡수 실험을 하는 동안 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 의 광을 조사하였다. 빛은 백색광의 형광등(FL40D, 40W, Kumho)과 금속등(metal halide lamps, HQI 150W, Osram)을 이용하였다. 조사된 광량은 LI-190SA flat quantum sensor(LI-Cor, Lincoln, NE)를 이용하여 균일하게 관리하였으며, 명암주기는 16h : 8h로 조절하였다.

다양한 무기영양염 농도조건 하에서 생장률은 매 2-3일 마다 0.01 mm까지 눈금이 새겨진 자(ruler)를 이용하여 직경을 측정 후 면적으로 계산하였다. 생장률을 측정 후는 새로운 배양액으로 교체하였으며 총 7일간의 배양이 이루어졌고, 배양액을 교체하기 전에 질산염과 인산염의 농도 변화를 측정하기 위해 적당량의 배양 해수를 채수하였다. 생장률(μ)은 다음과 같은 식을 이용하여 계산하였다: $\mu = \ln(L_t / L_0) / (t_2 - t_1)$, t 는 날짜(day)를, L_0 는 초기 면적을, 그리고 L_t 는 날짜(day) t 에서의 엽체 디스크 면적을 나타낸다.

영양염 흡수율(V)은 배양액의 농도 변화를 이용하여 결정하였으며, 갈파래에 대한 영양염 흡수를 아래의 Michaelis-Menten 식을 이용하여 계산하였다.

$$V = V_{\max} S / (K_m + S)$$

V_{\max} 는 최대흡수속도이며, S 는 영양염의 농도, 그리고 K_m 은 반포화상수로 $1/2 V_{\max}$ 에서 영양염 농도를 의미한다.

무기영양염과 엽록소 *a* 농도 측정

배양액의 영양염 농도변화를 측정하기 위해, 배양액 교체시에 채수된 10-20 ml 해수는 Grasshoff *et al.*(1983)의 방법으로 분석하였다. 질산염 분석을 위하여 해수를 column efficiency 95% 이상의 copper-coated cadmium column에 통과시켜 아질산염으로 환원시킨 후 sulfanamide와 N-(1-naphthyl)-ethylene-diamine-hydrochloride solution을 가해 발색시킨 후 파장 543 nm에서 흡광도를 구하였다. 측정된 흡광도는 copper-coated cadmium column의 환원율을 구하여 보정한 후 질산염 농도를 구하였다. 인산염 분석을 위하여 ammonia molybdate, H_2SO_4 , potassium antimonyl tartrate의 혼합시약을 배양액 해수에 가하고 ascorbic acid method로 환원하여 발색시킨 후 파장 885 nm에서 흡광도를 측정하였다.

조직 내 엽록소 *a* 함량은 갈파래 엽체 디스크를 알루미늄 호일로 싸 유리 vial에 넣고 DMF(N, N-dimethyl-formamide; $\text{C}_3\text{H}_7\text{NO}$) 4 ml을 첨가한 후, 냉암소에서 20시간 이상 색소를 추출하여 구하였다. 추출된 시료는 분광광도계로 흡광도(663, 645, 630, 725 nm)를 측정하여 Jeffrey and Humphrey(1975) 식으로 계산하였다.

조직 내 탄소(C), 질소(N), 인(P) 함량 분석

실험이 끝난 후, 갈파래 조직 내의 탄소와 질소의 함량 분석을 위해 시료는 60°C 에서 48시간 이상 건조시킨 후, 분쇄기(Wiley Mill, Fritsch, Germany)를 이용하여 곱게 분말화 하였다. 분말 시료는 자동 원소분석기(FISON EA1110CHNS, Italy)를 이용하여 탄소와 질소함량을 분석하였다. 조직 내의 인 함량 측정은 분말 시료의 일정량(약 500-700 μg)을 alkaline persulfate digestion(D'Elia *et al.* 1977) 방법으로 인을 추출한 후, 시료는 GF/F 여과지에 여과시켜 10 ml을 취하였다. 그 이후의 방법은 해수 중의 인산염을 측정하는 방법과 동일하며, Phillips and McRoy(1990)의 식을 이용하여 계산하였다.

통계분석

시간에 따른 생장률 변화에 대한 통계분석은 일원분산분

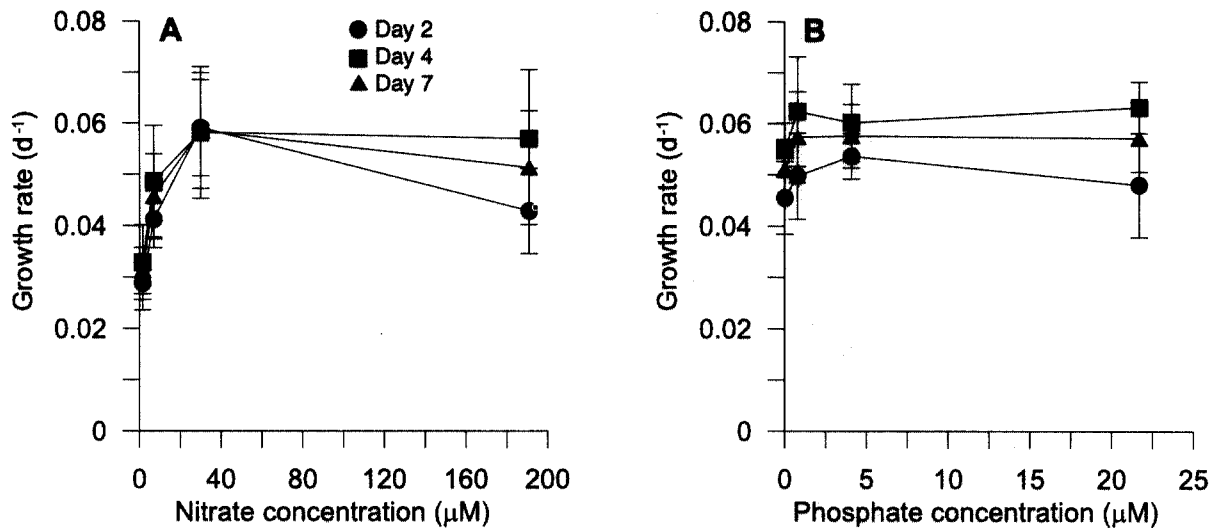


Fig. 1. Time-dependent variation of growth rates (d^{-1}) of *Ulva pertusa* from eelgrass beds according to variation of nitrate (A) and phosphate (B) concentrations. Error bars represent the mean (\pm SD) of four replicates.

석(one-way ANOVA)을 이용하였다. 갈파래의 성장률과 엽록소 a 농도 등과 같은 생물적 변수 간의 관계는 Pearson 상관분석을 적용하였다. 질산염과 인산염의 농도변화에 따른 엽록소 a 농도의 관계는 직선회귀로 도시하였다. 통계처리를 위한 프로그램은 SPSS(Verson 7.5, SPSS Inc., Illinois, USA)를 이용하였다.

결 과

성장률과 무기영양염 흡수율

실험기간(7일) 동안 갈파래의 성장률은 질산염과 인산염의 농도에 따라 최소 평균 0.028에서, 최대 평균 0.063 d^{-1} 의 범위를 보였다(Fig. 1). 질산염의 경우, $< 1.5 \mu M$ 에서 $30 \mu M$ 까지 갈파래의 성장률은 급격하게 증가하였으나 그 이상의 질산염 농도에서 성장률은 증가하지 않거나 감소하는 경향을 나타내었다. 인산염 농도에 따른 갈파래의 성장률은 $0.03 \mu M$ 에서 $0.8 \mu M$ 까지 농도 증가와 함께 증가하였으나, $4.1 \mu M$, $21.7 \mu M$ 의 인산염의 농도에서는 성장률 증가를 보이지 않았다. 질산염 농도와 갈파래 성장률의 관계는 시간이 경과함에 따라 뚜렷한 변화를 보이지 않았다(Fig. 1A). 질산염의 최고 농도($191 \mu M$) 조건에서 성장률은 Day 4에 가장 높고 Day 7에 감소하는 뚜렷한 경향을 보였지만 $30 \mu M$ 이하의 농도에서는 큰 차이를 보이지 않았다. 질산염 실험에서 시간에 따른 갈파래의 성장률 차이는 통계적으로 유의하지 않았다(ANOVA, $p = 0.767$). 그렇지만 인산염의 최대 농도($21.7 \mu M$)에서 성장률은 Day 2에 낮고 Day 4에 증가하며 Day 7에 다시 감소하는 경향(Fig. 1B)과 함께 인산염 실험 농도 범위에서 시간에 따른 성장률은 유의한 차이를 나타내

었다(ANOVA, $p = 0.005$). 인산염 실험농도에서 보여준 갈파래의 성장률은 질산염 실험농도 구간에서 보다 모든 측정시기에서 높았는데, 실험 기간동안 평균 성장률은 질산염 농도 범위에서 평균 $0.047 d^{-1}$, 인산염 농도 범위에서 평균 $0.055 d^{-1}$ 을 보였다.

갈파래에 의한 질산염과 인산염의 흡수율 역시 성장률의 시간적 변화와 비슷하게 나타났다. 질산염과 인산염 모두 배양을 시작한 후 Day 4에 가장 높은 흡수율을 보였고 Day 7에 다시 감소하는 경향을 보였다(Fig. 2A, B). 갈파래의 최대흡수율(V_{max})과 반포화상수(K_m) 값의 변화도 시간에 따른 성장률과 무기영양염 흡수 패턴과 유사한 경향을 나타내었다(Table 2). 질산염의 경우 최대 흡수율은 Day 4에 $15.09 \mu M \cdot g^{-1} FW h^{-1}$ 로 가장 높았고, Day 2에 $3.03 \mu M \cdot g^{-1} FW h^{-1}$ 로 가장 낮았다. 반포화상수(K_m)도 Day 4에 $153.87 \mu M$ 로 가장 높았으며, Day 2에 $19.81 \mu M$ 로 가장 낮았다. 갈파래의 무기영양염에 대한 친화도(affinity)는 대체로 질산염보다 인산염이 높았다. 그 중 Day 2에서 인산염에 대한 친화도는 0.64 로 가장 높았으며, 가장 낮은 경우는 Day 7에 질산염에 대해서 0.07 로 나타났다. 인산염의 경우 최대 흡수율은 Day 4에 $10.38 \mu M \cdot g^{-1} FW h^{-1}$ 로 가장 높았고, Day 2에 $1.36 \mu M \cdot g^{-1} FW h^{-1}$ 로 가장 낮았다. 반포화상수(K_m)도 Day 4에 $38.82 \mu M$ 로 가장 높았으며, Day 2에 $2.13 \mu M$ 로 가장 낮았다. 갈파래의 질산염과 인산염에 대한 흡수는 최대 흡수율을 기준으로 1.5-2배 정도의 빠른 속도로 질산염을 많이 흡수하는 것으로 나타났다.

엽록소 a, 조직 내 탄소, 질소, 인의 함량

갈파래 엽체의 엽록소 a 함량과 배양액의 질산염 농도와

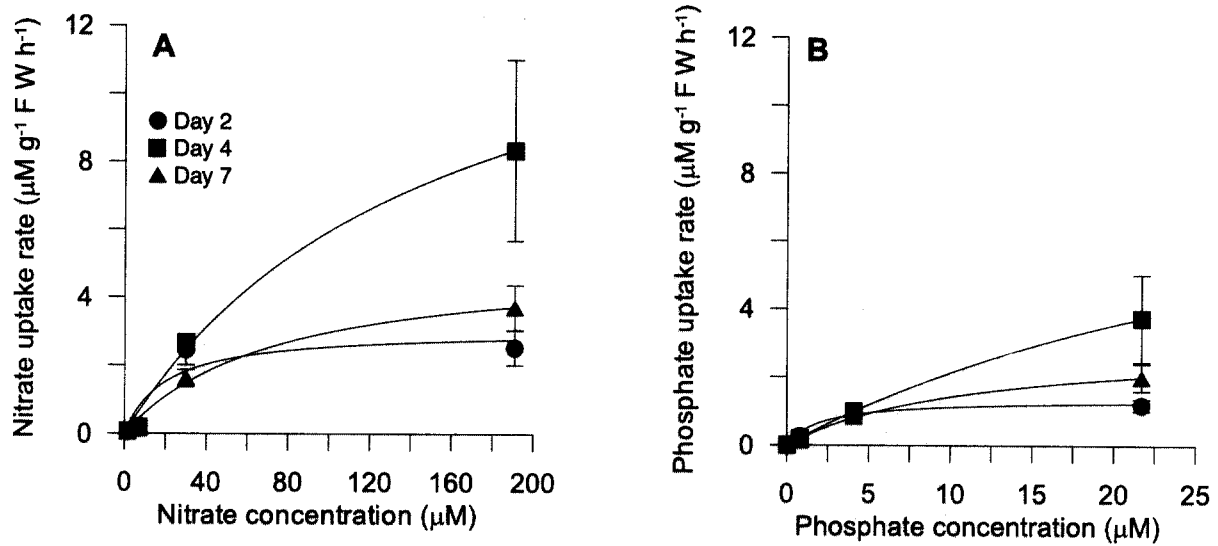


Fig. 2. Time-dependent variation of uptake rates ($\mu\text{M g}^{-1} \text{FW h}^{-1}$) for *Ulva pertusa* as a function of nitrate (A) and phosphate (B) concentrations of the culture medium. The curves represent the best fits of the Michaelis-Menten equation and error bars represent the mean (\pm SD) of four replicates.

Table 2. Parameters (V_{\max} and K_m) of the Michaelis-Menten model for nitrate and phosphate uptake on *Ulva pertusa* from eelgrass beds, Haenam, southwestern coast of Korea

Nutrient uptake	V_{\max} ($\mu\text{M g}^{-1} \text{FW h}^{-1}$)	K_m (μM)	Affinity (V_{\max}/K_m)	r^2
Nitrate				
Day 2	3.03	19.81	0.15	0.8459
Day 4	15.09	153.87	0.10	0.9946
Day 7	5.17	74.58	0.07	0.9867
Phosphate				
Day 2	1.36	2.13	0.64	0.9724
Day 4	10.38	38.82	0.27	0.9999
Day 7	3.05	11.39	0.27	0.9974

의 관계는 질산염 농도가 증가할수록 엽록소 a의 함량이 증가하는 일차선형 관계를 나타내었다($r^2 = 0.999$, $p < 0.001$) (Fig. 3A). 그러나 엽록소 a 함량과 인산염 농도의 관계는 무관하였다 (Fig. 3B). 질산염 농도의 증가에 따른 갈파래 조직 내 탄소 함량은 감소하였으며, 반면 질소 함량은 지속적으로 증가하였다. 그리고 인은 고농도의 질산염에서 포화되는 경향을 보였다 (Fig. 4A). 인산염의 경우 갈파래 조직 내 탄소와 질소 함량은 고농도의 질산염에서 포화되는 경향을 보였으며, 조직 내 인 함량의 경우 인산염의 증가와 함께 증가하는 경향을 보였다 (Fig. 4B). 갈파래의 성장률과 조직 내 탄소 함량과는 유의한 양의 상관관을 보였으나, 조직 내 인 함량과는 음의 상관관계를 갖는 것으로 나타났다. 또한 엽록소 a 함량과 조직 내 질소 함량과는 유의한 양의 상관관계를 갖는 것으로 나타났다 (Table 3).

고찰

성장률과 무기영양염 흡수율의 시간적 변화

해조류의 성장률에 대한 연구는 주로 현장에서 계절에 따른 변화를 측정하고 이의 결과를 영양염 농도, 광량(PAR), 수온 등과 같은 환경변화와의 상관관계를 설명하여 왔다 (Lüning and tom Dieck 1989). 그러나 실험실에서 배양을 통한 성장 실험의 경우, 가능한 환경조건을 부여했음에도 불구하고 자연조건(현장)에서 측정된 성장률보다 흔히 낮게 나타난다. 본 연구에서 얻어진 갈파래의 성장률은 0.028–0.063 d^{-1} 로 비록 다른 종이기도 하지만 다른 연구에서 얻어진 성장률(*U. lactuca*, 0.13 d^{-1} , Markham *et al.* 1980; *Ulva*, 0.54 week^{-1} , Rosenberg and Ramus 1981; *U. rigida*, 0.3 d^{-1} , Riccardi and Solidoro 1996)보다 낮거나, 비슷한 성장

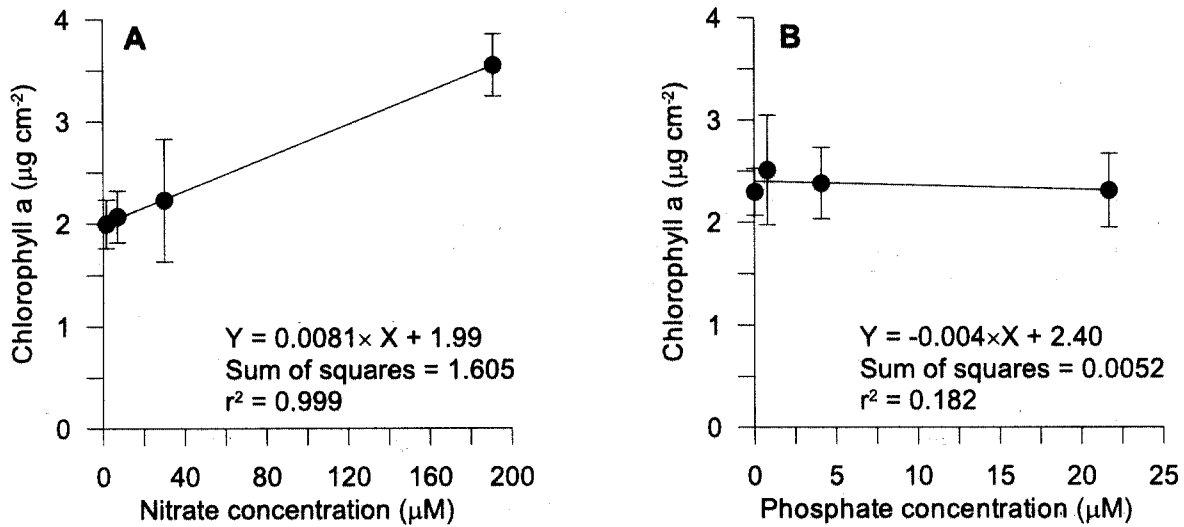


Fig. 3. The relationship between chlorophyll a concentration ($\mu\text{g cm}^{-2}$) of *Ulva pertusa* according to variation of nitrate (A) and phosphate (B) concentrations of the culture medium. Error bars represent the mean (\pm SD) of for replicates.

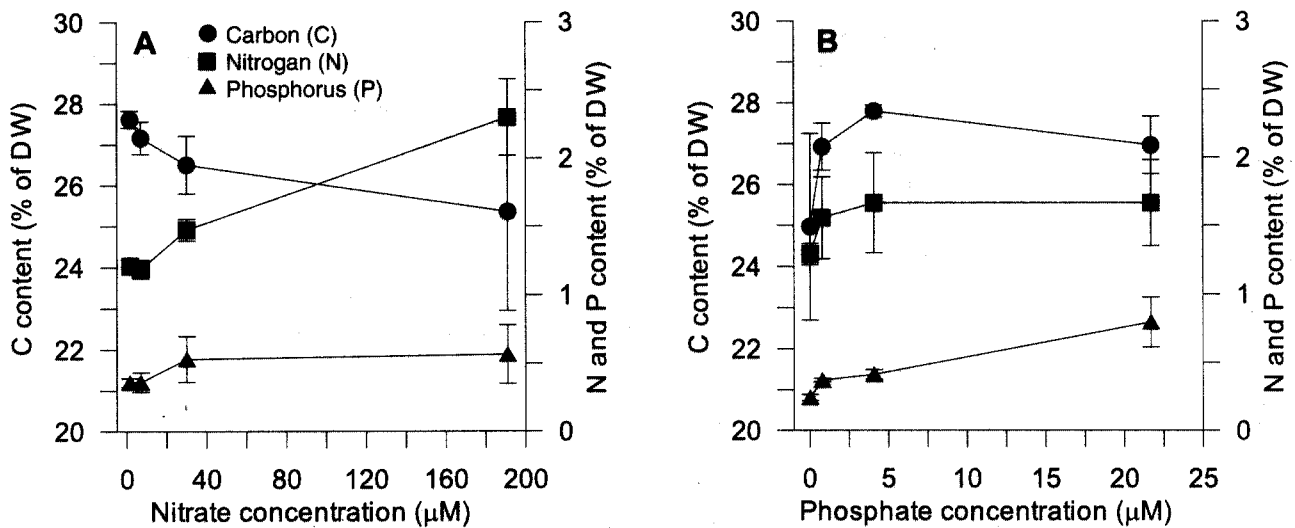


Fig. 4. Carbon, nitrogen and phosphorus content in the tissue of *Ulva pertusa* according to variation of nitrate (A) and phosphate (B) concentrations of the culture medium. Error bars represent the mean (\pm SD) of for replicates.

Table 3. Correlation matrix and Pearson correlation coefficient (r) among biotic variables measured after nutrient uptake experiment on *Ulva pertusa*.

Variables	Growth rate	Chlorophyll <i>a</i>	Tissue carbon	Tissue nitrogen
Chlorophyll <i>a</i>	0.279			
Tissue carbon	0.572**	-0.029		
Tissue nitrogen	0.284	0.787**	0.292	
Tissue phosphorus	-0.740**	-0.057	-0.756**	-0.117

**Significant correlation coefficient at $p < 0.01$ ($n=16$)

를(*U. rigida*, 0.017-0.080 d⁻¹, De Casabianca and Posada 1998; *U. olivascens*, 0.03-0.11 d⁻¹, Altamirano *et al.* 2000)을 나타내었다. 자연조건에서 주변 환경에 충분한 무기영양염이 존재함에도 불구하고 낮은 광도와 높은 온도 때문에 갈파래의 성장이 제한되는 경우가 있다(De Casabianca and Posada 1998). 본 실험 조건은 갈파래의 생장에 충분한 광조건(200-300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)이었으며, 인공조명으로 인한 온도 상승은 일어나지 않았다. 다만, 갈파래를 채집한 현장이 빈영양 조건이었고(Table 1), 채집한 시기의 갈파래 개체군들은 활발하게 성장하는 시기를 약간 지난 성숙한 개체들로 구성되었다. 따라서 광범위한 영양염 변화에 덜 민감하여 영양염 농도 변화에 따른 차이가 작았을 수도 있다. 빈영양 조건에서 생육했던 갈파래를 부영양 조건으로 옮겨왔을 때, 시간의 경과에 따른 갈파래의 성장률은 대단히 짧은 시간(Day 4)에 생장이 포화되고 있음을 보였다(Fig. 1). 이는 갈파래 조직 내 영양염 함량이 Day 4에 포화되어 더 이상 빠른 속도의 성장으로 연결되고 있지 않음을 보여준 것이다. 따라서 갈파래에 의한 무기영양염의 흡수도 Day 7에는 감소하는 것으로 사료된다. 매우 짧은 시간에 갈파래의 생장이 포화되는 이유가 실험 재료를 채집한 현장의 영양염 환경을 반영하는 것인지 아니면 갈파래의 특성인지에 대해서는 앞으로의 연구가 요구된다.

Ramus and Venable(1987)은 기회적인 종인 *Ulva olivascens*의 경우 질소 이용이 가능할 때 빠르게 질소를 흡수해서 새로운 생물량으로 전환하는 것으로 보고한 바 있다. 하지만 본 연구 결과에서 갈파래는 인산염보다 질산염을 빠르게 흡수하지만 이것이 성장으로 바로 나타나지는 않았다. 이는 짧은 실험 기간이기도 하지만 갈파래의 성장률과 조직 내 질소 함량의 상관관계가 유의하지 않는 결과로부터도 알 수 있다. 반면 인산염은 질산염에 비해 갈파래에 대한 친화도가 높은 것으로 나타났다(Table 2). 이것은 질산염의 농도변화에서 보다는 인산염의 농도변화에서 좀 더 성장하는 결과와 일치하고(Fig. 1), 실험에 이용된 갈파래를 채집한 곳이 상대적으로 질소보다는 인이 제한되었던 환경으로 추측된다. 질산염과 인산염 농도 변화에 대한 갈파래의 흡수율이 시간이 경과하면서 낮은 농도에서는 큰 변화가 없었던데 반해 고농도(191 $\mu\text{M-N}$, 21.7 $\mu\text{M-P}$)에서는 시간의 경과에 따른 흡수율의 차이가 나타났다. 이것이 결국 최대흡수율(V_{\max})과 반포화상수(K_m) 값에 영향을 미쳤으나 시간이 좀 더 경과하면서 갈파래에 의한 영양염 흡수율의 차이는 점점 줄어들 것으로 사료된다.

엽록소 a와 조직의 영양염

무기 질소와 인은 해양환경에서 식물플랑크톤과 해조류의 성장을 제한하는 가장 기본적인 영양염으로 알려져 있다

(Chapman and Craigie 1977, Birch *et al.* 1981). 그리고 식물조직 내의 영양염 수준은 시료를 채집하기 전 일정기간의 외부 무기영양염 환경을 반영한다(Gerard 1988). 특히, 갈파래 조직 내 질소 함량의 변화는 색소형성(pigmentation)과 밀접한 관련이 있다(Rivers and Peckol 1995). 또 색소함량의 변화는 엽록체 구조 또는 광합성물의 변화와 함께 건조에 대한 내성을 갖는 많은 해조류들의 특징으로 보고되고 있다(Lobban and Harrison 1994). 일반적으로, 갈파래의 광합성 효율은 조직 내 엽록소 a의 농도와 밀접하게 연관이 있으며, 영양염의 공급이 원활 할수록 조직 내 엽록소 a의 농도도 증가하는 것으로 알려져 있다(Lapointe and Tenore 1981). 본 연구에서는 조직 내 질소 함량과 엽록소 a 농도와 의 사이에는 유의한 양의 상관관계가 있는 것으로 나타났다(Table 3). 이것은 질소가 제한된 환경 하에서는 색소형성이 원활하게 이루어지지 못하고, 결국 광합성과 생장이 저해된다고 할 수 있다. 또한 엽록소 a 농도와 조직 내 질소 함량의 관계가 유의한 양의 상관관계를 갖는다는 것은 갈파래의 조직 내 질소 저장능력이 작다는 것을 시사한다(Duke *et al.* 1987; Henley *et al.* 1991).

조직 내의 질소 함량과 성장률과의 상관관계가 유의하지 않는 이유는 조직 내의 탄소함량과의 불균형 때문인 것으로 알려져 있다(Henley *et al.* 1991). 조하대(Surif and Raven 1989) 또는 조간대 조수웅덩이(Maberly 1990)에서 생육하는 해조류의 경우 드물게 탄소의 제한이 일어난다. 즉, 광합성을 통한 해조류 조직 내의 충분한 탄소 함량은 생육 환경으로부터 흡수한 영양염과 결합하여 성장으로 연결될 것이나, 조직 내 탄소와 질소 함량 사이의 불균형은 해조류의 성장을 제한한다(Fig. 4). 다른 예로, 갈조류 다시마에서 엽록소의 함량과 조직 내 질소 함량에는 상관관계가 없는 것으로 보고된 것도 있다(Henley and Dunton, 1995). 이것은 기회적인 해조류의 빠른 성장과 관련이 있는데 성장률이 낮은 해조류의 경우 조직 내 질소 저장이 많은 반면, 성장률 높은 갈파래의 경우 조직 내 질소함량이 낮다(Naldi and Viaroli 2002). 기회적인 해조류의 특성인 빠른 성장과 높은 광합성 능력은 다른 해조류에 비해 영양염에 대한 요구가 많다는 것을 의미하는 것으로 조직 내의 영양염의 불균형은 다양한 유형으로 나타난다. 갈파래의 성장률과 조직 내 인 함량과의 관계가 역 상관관계로 나타난 것은 성장률이 인산염의 농도 변화에 따라서 큰 차이를 보이지 않았고, 엽록소 a 함량의 경우 인산염의 농도가 증가함에 따라 감소하는 경향을 보이는 것은 갈파래의 생장에 따른 색소의 회색으로 판단되며, 이는 갈파래 조직 내에 질소보다는 인의 저장을 시사하는 것이다. 조직 내 탄소의 함량과 성장률의 관계는 일반적으로 양의 상관관계를 갖는 것으로 알려져 있다(Altamirano *et al.* 2000). 광합성을 통해 가장 기본적으로 흡수되는 탄소는

해조류의 생장과 직결되어 있으며, 본 연구의 결과에서도 이와 동일한 결과를 얻었다(Table 3).

결론적으로, 갈파래의 무기영양염 흡수는 시간이 경과함에 따라 증가하고, 매우 짧은 시간에 포화된 후, 다시 초기 상태로 감소하였다. 그리고 갈파래의 생장은 상대적으로 시간이 경과함에 따라 큰 변화를 보이지 않았다. 이는 갈파래가 적은 양의 영양염 흡수와 느린 생장으로 상대적으로 빈영양 환경인 갈피밭의 생육환경에 잘 적응되어 있다고 할 수 있다. 또한, 갈파래의 엽록소 *a* 함량과 기질의 질산염 농도나 조직 내 질소 함량과의 관계에서 갈파래의 질소 저장 능력이 작다는 것을 보여주고 있다. 그리고 질산염과 인산염의 농도변화에 따른 다양한 생물적 요인들 사이의 상관관계로 미루어 볼 때, 갈파래가 최적의 생장을 유지하기 위해서는 조직 내 영양염의 균형이 중요함을 보여주고 있다.

참고문헌

- Altamirano M., Flores-Moya A., Conde F. and Figueroa F.L. 2000. Growth seasonality, photosynthetic pigments, and carbon and nitrogen content in relation to environmental factors: a field study of *Ulva olivascens* (Ulvales, Chlorophyta). *Phycologia* **39**: 50-58.
- Birch P.B., Gordon D.M. and McComb A.J. 1981. Nitrogen and phosphorus nutrition of *Cladophora* in the Peel-Harvey estuarine system, western Australia. *Bot. Mar.* **24**: 381-387.
- 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.
- Chapman A.R.O. and Craigie J.S. 1977. Seasonal growth in *Laminaria longicruris*: relations with dissolved inorganic nutrients and internal reserves of nitrogen. *Mar. Biol.* **40**: 197-205.
- Choi T.S. and Kim K.Y. 2002. Nutrient uptake and growth of the green macroalga *Ulva pertusa* from Korean eelgrass beds. (Submitted)
- Coffaro G. and Bocci M. 1997. Resources competition between *Ulva Rigida* and *Zostera Marina*: a quantitative approach applied to the lagoon of Venice. *Ecol. Model.* **102**: 81-95.
- Dayton P.K. 1975. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. *Ecol. Monogr.* **45**: 137-149.
- De casabianca M.-L. and Posada F. 1998. Effect of environmental parameters on the growth of *Ulva rigida* (Thau Lagoon, France). *Bot. Mar.* **41**: 157-165.
- 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.
- Den Hartog C. 1994. Suffocation of a littoral *Zostera* bed by *Enteromorpha radiata*. *Aquat. Bot.* **47**: 21-28.
- Duke C.S., Litaker R.W. and Ramus J. 1987. Seasonal variation in RuBPCase activity and N allocation in the chlorophyte seaweeds *Ulva curvata* (Kütz.) de Toni and *Codium decorticans* (Wood.) Howe. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **112**: 145-164.
- Fletcher R. 1996. The occurrence of Green Tides - a review. In: *Ecological studies* Vol. 123 (Ed. by W. Schramm & P.H. Niehuis), pp. 7-43 Marine Benthic Vegetation. Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg.
- Fong P., Boyer K.E., Desmond J.S. and Zedler J.B. 1996. Salinity stress, nitrogen competition, and facilitation: what controls seasonal succession of two opportunistic green macroalgae? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **206**: 203-221.
- 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.
- Fujita R.M., Wheeler P.A. and Edwards R.L. 1989. Assessment of macroalgal limitation in a seasonal upwelling region. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **53**: 292-303.
- Gerard V.A. 1988. Ecotypic differentiation in light-related traits of the kelp *Laminaria saccharina*. *Mar. Biol.* **97**: 25-36.
- Grasshoff K., Ehrhardt M. and Kremling K. 1983. *Methods of seawater analysis*. Verlag Chemie, Weinheim.
- Henley W.J. and Dunton K.H. 1995. A seasonal comparison of carbon, nitrogen, and pigment content in *Laminaria solidungula* and *L. saccharina* (Phaeophyta) in the Alaskan Arctic. *J. Phycol.* **31**: 325-331.
- Henley W.J., Levavasseur G., Franklin L.A., Osmond C.B. and Ramus J. 1991. Photoacclimation and photoinhibition in *Ulva rotundata* as influenced by nitrogen availability. *Planta* **184**: 235-243.
- Jeffrey S.W. and Humphrey G.F. 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1, c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pflanzen.* **167**: 191-194.
- 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.
- 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.
- Lapointe B.E. 1987. Phosphorus- and nitrogen-limited photosynthesis and growth of *Gracilaria tikvahiae* (Rhodophyceae) in the Florida Key: an experimental field study. *Mar. Biol.* **93**: 561-568.
- Littler M.M., Littler D.S. and Taylor P.R. 1983. Evolutionary strategies in a tropical barrier reef system: functional form groups of marine macroalgae. *J. Phycol.* **19**: 229-237.
- Lobban C.S. and Harrison P.J. 1994. *Seaweed ecology and physiology*. Cambridge University Press, Cambridge. 366 pp.
- Lüning K. and tom Dieck I. 1989. Environmental triggers in algal seasonality. *Bot. Mar.* **34**: 389-397.
- Maberly S.C. 1990. Exogenous sources of inorganic carbon for

- photosynthesis by marine macroalgae. *J. Phycol.* **26**: 439-449.
- Markham J.W., Kremer B.P. and Sperling K.-R. 1980. Cadmium effects on growth and physiology of *Ulva lactuca*. *Helgol. Meeresunters.* **33**: 103-110.
- Merrill J.W. 1994. Mariculture techniques for use in reducing the effects of eutrophication. *Proc. Water Technol.* **13**: 287-294.
- Merrill J.W. and Fletcher R. 1991. Green tides cause major economic burden in Venice Lagoon, Italy. *Appl. Phycol. Forum.* **8**: 1-3.
- Naldi M. and Viaroli P. 2002. Nitrate uptake and storage in the seaweed *Ulva rigida* C. Agardh in relation to nitrate availability and thallus nitrate content in a eutrophic coastal lagoon (Sacca di Goro, Po River Delta, Italy). *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* **269**: 65-83.
- Norkko A. and Bonsdorff E. 1996. Rapid zoobenthic community responses to accumulations of drifting algae. *Mar. Eco. Prog. Ser.* **131**: 143-157.
- Peckol P., DeMeo-Anderson B., Rivers J., Valiela I., Maldonado M. and Yates J. 1994. Growth, nutrient uptake capacities and tissue constituents of the macroalgae, *Cladophora vagabunda* and *Gracilaria tikvahiae*, related to site-specific nitrogen loading rates. *Mar. Biol.* **121**: 179-185.
- Phillips R.C. and McRoy C.P. 1990. *Seagrass research methods*. Unesco Press, France. 210 pp.
- Ramus J. and Venable M. 1987. Temporal ammonium patchiness and growth rate in *Codium* and *Ulva* (Ulvoephyceae). *J. Phycol.* **23**: 518-523.
- Rasmussen B.M. 1990. Environmental consequences of filamentous algae mats in the archipelago of south Funen, Denmark. Proc. 25th Eur. Mar. Biol. Symp. Sep. 10-15. 1990. Ferrara, Italy.
- Riccardi N. and Solidoro C. 1996. The influence of environmental variables on *Ulva rigida* C. Ag. growth and production. *Bot. Mar.* **39**: 27-32.
- Rivers J.S. and Peckol P. 1995. Summer decline of *Ulva lactuca* (Chlorophyta) in a eutrophic embayment: interactive effects of temperature and nitrogen availability? *J. Phycol.* **31**: 223-228.
- Rosenberg G. and Ramus J. 1981. Ecological growth strategies in the seaweeds *Gracilaria foliifera* (Rhodophyceae) and *Ulva* sp. (Chlorophyceae): The rate and timing of growth. *Bot. Mar.* **26**: 583-589.
- Rosenberg G. and Ramus J. 1984. Uptake of inorganic nitrogen and seaweed surface area : volume ratio. *Aquat. Bot.* **19**: 65-72.
- Sfriso A., Pavoni B., Marcomini A. and Orio A.A. 1992. Macroalgae, nutrient cycles, and pollutants in the lagoon of Venice. *Estuaries* **15**: 517-528.
- Short F.T., Dennison W.C. and Capone D.G. 1990. Phosphorus-limited growth of the tropical seagrass *Syringodium filiforme* in carbonated sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **62**: 169-174.
- Surif M.B. and Raven J.A. 1989. Exogenous inorganic carbon sources for photosynthesis in seawater by members of the Fucales and the Laminariales (Phaeophyta): ecological and taxonomic implications. *Oecologia* **78**: 97-105.
- Thybo-Christensen M., Rasmussen M.B. and Blackburn T.H. 1993. Nutrient fluxes and growth of *Cladophora sericea* in a shallow Danish bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **100**: 273-281.
- 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.