

녹조 납작파래 (*Enteromorpha compressa*)의 질산염 흡수, 배아 성장 및 지방산 조성에 대한 광 및 온도의 영향

이동훈 · 이순정 · 류진아 · 박은정 · 남기완*
부경대학교 자원생물학과

Effects of Light and Temperature on Nitrate Uptake, Germling Growth and Fatty Acid Composition of *Enteromorpha compressa* (Chlorophyta)

Dong Hoon LEE, Soon Jeong LEE, Jina RYU, Eunjeong PARK and Ki Wan NAM*
Department of Marine Biology, Pukyong National University, Busan 608-737, Korea

Effects of light and temperature on the nitrate uptake and germling growth of *Enteromorpha compressa* (L.) Greville (Chlorophyta) were studied based on samples from Cheongsapo near Busan, Korea. In addition, their effects on fatty acids composition in thallus were examined. Nitrate uptake showed saturation kinetics. V_{max} (maximal uptake rate) and its K_s (half-saturation constant) at 20°C, 80 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, white light were 1.571 $\mu\text{mol}\cdot\text{g fr wt}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ and 3.56 μM , respectively. In nitrate uptake with irradiance, wavelength and temperature, its rate represented respectively the highest value as 1.405±0.020, 0.623±0.040, 1.422±0.022 $\mu\text{mol}\cdot\text{g fr wt}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ at 100 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, red light, 20°C and exhibited significant difference among the examined conditions ($p<0.001$). Germling growth of *E. compressa* also showed saturation kinetics, and V_{max} and its K_s value at 20°C, 100 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 12:12 h were 56.18% day⁻¹ and 0.33 μM , respectively. SGR (specific growth rate) recorded a maximal value as 49.33-54.80, 39.07-50.72, 47.20-54.53% day⁻¹ at 120 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, blue light and 18°C respectively, and showed significant difference ($p<0.001$). Red light made the effective nitrate uptake, but germling growth was largely limited by the light. In fatty acids analysis, PUFAs (polyunsaturated fatty acids) were high at blue light, 18°C, 100 $\mu\text{M NO}_3^-$. However, irradiance did not affect the production of PUFAs. In conclusion, nitrate uptake and germling growth of *E. compressa* showed saturation kinetics to external nitrate concentration, and were significantly affected by irradiance, wave length and temperature. Fatty acid composition was also influenced by the factors except for irradiance. Their maximal values, together with the highest production of PUFAs, were found at blue light band, 20°C, 100 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ and 100 $\mu\text{M NO}_3^-$.

Key Words: *Enteromorpha compressa*, Nitrate uptake, Germling growth, Fatty acid composition, Temperature

서론

해조류의 생장은 다양한 외부환경 조건인 온도, 염분, 광 (Lobban and Harrison, 1994)과 영양염 농도 (Floreto et al., 1993) 등에 의해 영향을 받는데, 해중의 많은 영양염 중 특히 질소 (N)는 온대 해역에서 해조류의 성장을 제한하는 가장 중요한 영양염 중의 하나이다 (Ryther and Dunstan, 1971). 질소는 해중에서 여러 형태 (amino acids, L-leucin, nitrite, nitrate, ammonium)로 해조류에 이용되는데, 이중에서도 질산염은 연안에 비교적 우세하게 존재하며 (Wheeler and North, 1980), 해조류 조직내 전체 질소 중 7-15% 정도를 차지하고 있다 (McGlathery et al., 1996). 암모늄 역시 중요한 질소원이지만 50 μM 이상의 높은 농도에서는 종종 해조류에 독성을 미치거나 성장을 저해하기도 한다 (Fujita et al., 1989). 또한 암모늄은 해조류가 질소 결핍 상태일 때를 제외하곤 보통 동화에 필요한 양만을 흡수하는 반면, 질산염은 이와 관계없이 체내에

저장이 되기 때문에 영양염 기근 시에 생장에 필요한 중요한 질소 공급원으로 이용된다 (McGlathery et al., 1996).

이러한 이유로 해조류의 질산염 흡수와 체내 대사과정에 따른 성장률의 변화에 대하여 많은 연구들이 수행되어져 왔다 (Chapman et al., 1978; Morgan and Simpson, 1981; Lobban et al., 1985). 특히, 부영양화 지역에 번무하며, 기회성 해조류로 알려진 녹조류의 갈파래류 (*Ulva*) 및 파래류 (*Enteromorpha*)는 이들 연구의 주요 대상이 되어왔다 (Lapointe and Tenore, 1981). 이러한 연구를 통하여 갈파래류는 오염 수역에서 효율적인 생물여과자 (biofilter)로서 질소성분의 무기 복합물을 제거하는 탁월한 능력이 있다고 알려져 있다 (Del Río et al., 1996). 또한 흡수, 동화된 질소원은 해조류의 지방산 조성에도 변화를 가져오는데, 특히 PUFAs (Polyunsaturated fatty acid)에 대한 총 FAs (Fatty acids)의 비는 해조류의 생리적 상태에 대한 중요한 지표로써 (Floreto et al., 1993), 성장률이 높고 조체내 C:N 비가 낮을 때 PUFAs 값은 높게 나타난다

*Corresponding author: kwnam@pknu.ac.kr

(Ahlgren et al., 1992). 따라서 해조류의 지방산 조성에 대한 연구 역시 수행된 바 있다 (Tenore, 1976; Gómez Pinchetti et al., 1998). 그러나, 한국에서는 이와 관련된 연구로 파래류에 대한 몇 가지 제한 요인 (광, 온도, 염분)에 대한 배아의 발아 및 성장, 그리고 야외관찰 연구가 있을 뿐 (Kim et al., 1991; Kim and Lee, 1993), 영양염 흡수 및 성장, 그리고 이와 관련된 지방산 조성에 대한 연구는 수행된 바 없다.

따라서, 본 연구에서는 갈파래와 더불어 주로 부영양화된 지역에서 우점하는 한국산 납작파래 (*Enteromorpha compressa*)에 있어서 빛과 온도 조건에 따른 질산염 흡수와 성장 반응을 조사하여 오염 수역에서 생물여과자로서의 잠재적 이용가능성을 파악함과 동시에 생리적 지표로서의 염체의 지방산 조성에 어떠한 영향을 미치는지 알아보려고 하였다.

재료 및 방법

질산염 흡수

납작파래는 2001년 3월 부산의 청사포의 조간대에서 채집되었다. 실험실로 운반하여 부착 생물 및 이물질을 제거하고, 20°C, 60 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 12:12 h L:D (Light:Dark)의 조건하에서 3일간 순응시켰다. 질산염 흡수실험은 multiple flask method에 의해 수행하였으며 (De Boer, 1981; Harlin and Wheeler, 1985), 질산염 흡수를 측정은 Cu-Cd 환원법으로 수행하였다 (APHA AWWA WPCF, 1985). 순 흡수율은 다음의 식으로 산출하였다.

$$\text{흡수율 } (\mu\text{mol} \cdot \text{g fr wt}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}) = \frac{[\mu\text{mol nitrate}]_{\text{initial}} - [\mu\text{mol nitrate}]_{\text{final}}}{\text{length of incubation (h)} \cdot \text{g fr wt}}$$

질산염 흡수에 대한 온도의 영향은 조도 100 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 질산염 30 μM 에서 온도 (5, 10, 15, 20, 25°C) 조건을 설정하여 조사하였으며, 실험 개시 2시간 후 각 온도별 시수 25 mL와 $\text{NH}_4\text{Cl-EDTA}$ 75 mL의 혼합용액 (100 mL)을 사용하여 순 흡수율을 구하였다. 조도 및 광질에 따른 질산염 흡수 반응은 온도 20°C, 질산염 30 μM 에서, 조도 (0, 20, 60, 100 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 및 파장 (백색광, 황색광, 녹색광, 청색광, 적색광)을 달리하여 수행하였으며, 온도실험과 동일한 방법으로 순 흡수율을 구하였다.

실내 배양

납작파래의 성숙개체는 2001년 4월 부산 청사포에서 채집하였으며, 유주자의 방출을 유도하기 위하여 20°C, 60 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 24:0 h L:D에서 48시간 동안 방치하였다 (Altamirano et al., 2000). 광학 현미경 (Olympus BX 50)으로 유주자 방출을 확인한 후, 유주자 현탁액 5 mL를 멸균해수와 슬라이드 글라스 조각이 담긴 페트리디쉬에 접종하였다. 약 2시간 후, 유주자의 부착 상태를 확인하고 (Callow and Callow, 1997), 질산염이 제거된 PES 배지가 들어있는 비이커에 옮겼다 (Provasoli, 1968). 질소공급원으로 KNO_3 를 이용하였으며, 각각의 비이커

에 1, 2, 5, 10, 20, 40 μM 농도의 질산염을 첨가하였다. 질산염 농도에 따른 납작파래의 성장을 살펴보기 위하여 20°C, 100 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 12:12 h L:D에서 12시간마다 배지교환을 하였고, 이들에 한번 광학 현미경을 이용하여 길이를 측정하였다.

배아의 성장에 미치는 온도의 영향은 100 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 12:12 h L:D, 질산염 30 μM 의 조건에서 5, 11, 14, 18, 23°C의 온도구간을 설정하여 수행하였으며, 이들에 한번 광학 현미경을 이용하여 길이를 측정하였다. 조도와 광질에 의한 영향은 20°C, 질산염 30 μM , 12:12 h L:D에서 다양한 조도 조건 (20, 40, 80, 100 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 및 광질 조건 (백색광, 황색광, 녹색광, 청색광, 적색광)을 두어 상기의 방법으로 측정하였다. 배양기간 (8일) 동안 배지는 48시간마다 교환하였으며, 성장률은 아래의 specific growth rate (SGR) 방정식으로 나타내었다 (De Boer et al., 1978).

$$\text{SGR} = 100 \cdot [\text{Ln } (L_2/L_1)] \cdot T^{-1}$$

(L_1 : 부착 후의 길이, L_2 : 배양기간 동안의 길이, T: 배양기간)

지방산 분석

2002년 3월 부산 청사포에서 채집된 납작파래의 부착 생물 및 이물질을 제거한 다음, 20°C, 60 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 12:12 h L:D의 멸균해수에서 4일간 순응시켰다. 질산염농도에 따른 지방산 조성을 분석하기 위하여 질산염 농도가 1 및 100 μM 인 250 mL 배지에 염체 1 g을 넣고, 온도 및 조도조건을 20°C, 60 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 로 유지하였다. 온도, 조도 및 파장에 따른 지방산 조성의 분석은 온도의 영향인 경우 60 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 질산염 30 μM 의 조건에서 10 및 20°C의 온도조건을 설정하였으며, 조도의 경우는 20°C, 30 μM 에서 20 및 100 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 의 조도조건을 정하였고, 광질에 의한 영향은 20°C, 60 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 30 μM , 적색광 및 청색광 하에서 실시하였다. 모든 실험조건의 광주기는 12:12 h L:D로 고정하였으며, 조체의 지방산 조성은 배양 6일 후 분석하였다. 지방산 분석은 진공 건조한 샘플을 막자사발에서 분말상태로 만든 후, Bligh and Dyer (1959)의 방법에 준하여 이루어졌다.

자료분석

질산염 흡수율 및 배아의 성장률에 대한 여러 환경요인 (조도, 파장, 온도)의 영향은 Cochran's test 및 one-way ANOVA (SPSS Version 8.0)으로 분석하였다. 배아 성장에 대한 유의차 발견 시에는 Tukey HSD (Honest Significant Difference)로 사후 검정하였다 (Sokal and Rohlf, 1994; Zar, 1999).

결 과

납작파래 염체의 질산염 흡수에 대한 질산염 농도, 광 및 온도의 영향

납작파래는 외부의 질산염 농도가 높아질수록 흡수율 또한 증가하는 포화곡선을 나타냈으며 (Fig. 1), 이 결과를 Michaelis-Menten 방정식에 적용하여 산출된 질산염 흡수 반포화상수 (K_s) 및 최대흡수율 (V_{max})은 각각 3.56 μM 및

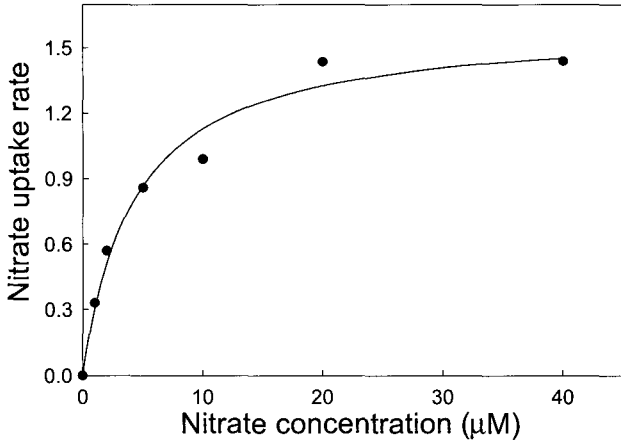


Fig. 1. Saturation kinetics of nitrate uptake ($\mu\text{mol}\cdot\text{g fr wt}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) of *Enteromorpha compressa* at 20°C, $80\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

1.517 $\mu\text{mol}\cdot\text{g fr wt}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ 으로 나타났다.

온도에 따른 질산염 흡수율 또한 고수온일수록 높은 흡수율을 보였으나, 최적 온도 (20°C)에 도달한 후에는 흡수율이 감소하였다 (Fig. 2). 전체 온도 조건별 질산염 흡수율은 차이를 나타냈으나 ($p < 0.001$), 10°C와 25°C에서는 유의한 차이가 인정되지 않았다 (Tukey HSD tests, $p > 0.05$).

조도별 질산염 흡수율의 측정에서, 납작파래 엽체는 조도가 증가할수록 흡수율 역시 증가하는 것으로 나타났으며, 온도조건에서와 같은 흡수율 감소는 관찰되지 않았다 (Fig. 3A). 연속 암조건에서 $0.327 \pm 0.029\ \mu\text{mol}\cdot\text{g fr wt}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ 의 흡수율을 기록한 다음, 조도가 증가할수록 조체의 흡수율도 완만한 곡선을 그리며 증가하여 $100\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 에서는 $1.405 \pm 0.020\ \mu\text{mol}\cdot\text{g fr wt}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ 이 산출되었다. 파장에 따른 흡수율은 대조구 (백색광, $1.378 \pm 0.038\ \mu\text{mol}\cdot\text{g fr wt}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$), 적색광 (백색광의 45%), 청색광 (39%), 녹색광 (32%) 및 황색광 (31%)의 순으로 높게 나타났다 (Fig. 3B). 조도 및 파장 모두 전체 흡수율간에는

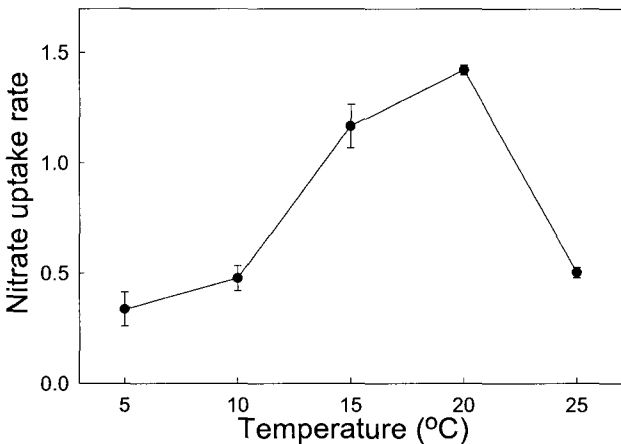


Fig. 2. Effect of temperature on the nitrate uptake rates ($\mu\text{mol}\cdot\text{g fr wt}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) of *Enteromorpha compressa* at $100\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, $30\ \mu\text{M}$. Bars represent standard deviation ($n=20$).

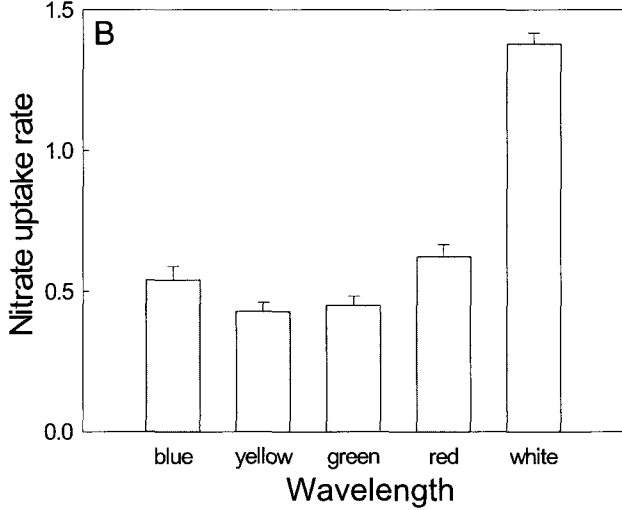
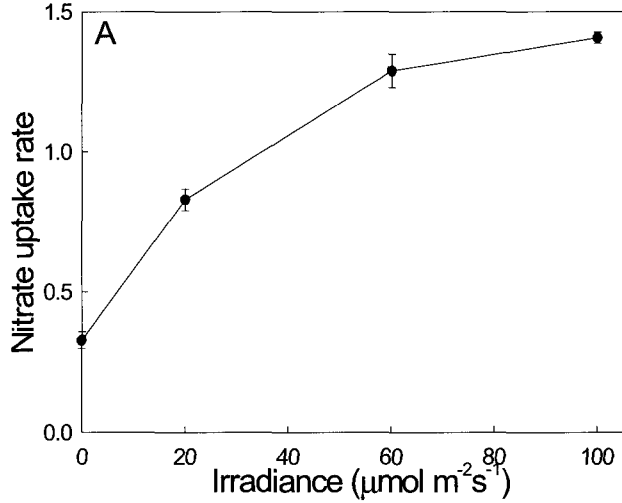


Fig. 3. Effect of irradiance (A) and wave length (B) on the nitrate uptake rates ($\mu\text{mol}\cdot\text{g fr wt}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) of *Enteromorpha compressa* at 20°C, $30\ \mu\text{M}$. Bars represent standard deviation (A, $n=16$; B, $n=20$).

차이가 나타났으나 (Tukey HSD tests, $p < 0.001$), 황색광 및 녹색광간의 유의한 차이는 인정되지 않았다 (Tukey HSD tests, $p > 0.05$).

배아의 성장에 대한 질산염 농도, 광 및 온도의 영향

납작파래 배아의 성장에 대한 외부 질산염 농도의 영향은 질산염 농도 증가에 따른 급격한 포화곡선을 나타냈으며 (Fig. 4), 이를 Michaelis-Menten 방정식의 Lineweaver-Burk plot에 적용시켜 산출된 20°C, $80\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 백색광 하의 납작파래 배아 성장률의 반포화상수는 $0.33\ \mu\text{M}$, 최고 성장률은 $56.18\ \text{day}^{-1}$ 를 나타냈다. 실험기간 동안의 질산염 농도에 따른 최고 성장률은 $40\ \mu\text{M}$ 에서 관찰되었으나, 5, 10, $20\ \mu\text{M}$ 에서도 52.74 ± 8.06 , 53.12 ± 7.17 , $53.03 \pm 7.73\ \text{day}^{-1}$ 로 $40\ \mu\text{M}$ 과 유사하게 나타났다.

온도에 따른 배아의 성장은 온도의 증가에 따라 높은 성장률

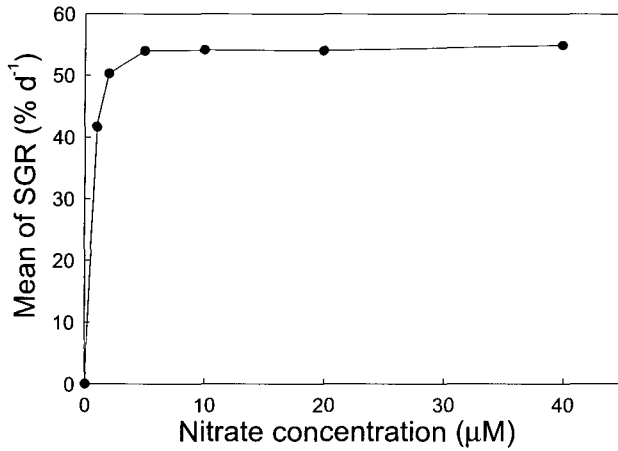


Fig. 4. Growth kinetics of *Enteromorpha compressa* germlings at 20°C, 80 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

을 나타내었으나, 엽체에서와 유사하게 18°C에서 최고치 (49.33-54.80% day^{-1})를 기록하였고, 23°C에서는 그보다 낮은 값을 나타냈다 (Fig. 5). 8°C 이상의 온도 조건에서는 실험 개시 2일 뒤에 최소 13% day^{-1} 이상의 성장률을 나타낸 반면, 5°C에서는 8일간의 기간 내내 미미한 성장률을 보였다 (Fig. 5). 전 온도구간의 성장률은 매우 유의한 차를 보였으나 (one way-ANOVA, $p < 0.001$), 8일 경과 후 14 및 18°C, 11 및 23°C의 구간 사이에서는 차이가 나타나지 않았다 (Tukey HSD tests, $p > 0.05$).

조도에 따른 배아의 생장은 조도의 증가에 따라 지속적으로 증가하는 경향이 나타나, 120 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 에서 가장 높은 성장률 (48.37-55.30% day^{-1})을 보였다 (Fig. 6). 조도조건에 따른 성장률간에는 매우 유의한 차가 나타났으나 (one way-ANOVA, $p < 0.001$), 100 및 120 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 의 두 실험구에서는 차이를 나타내지 않았다 (Tukey HSD tests, $p > 0.05$). 배아의 성장에 대한 파장의 영향은 각 실험구의 성장률간에 매우

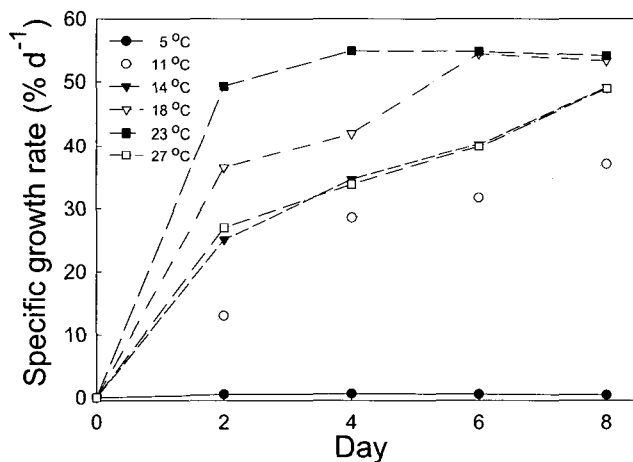


Fig. 5. Effect of temperature on the SGR (% day^{-1}) of *Enteromorpha compressa* germlings at 100 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 30 μM .

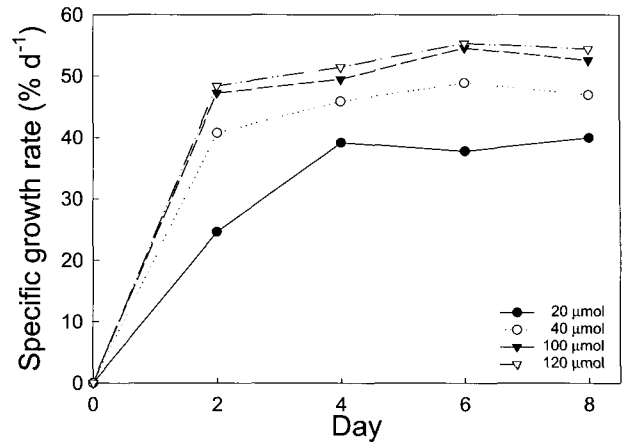


Fig. 6. Effect of irradiance on the SGR (% day^{-1}) of *Enteromorpha compressa* germlings at 18°C, 30 μM .

유의한 차가 관찰되었으며 (one way-ANOVA, $p < 0.001$), 백색광, 청색광, 황색광, 녹색광 및 적색광의 순으로 나타났다 (Fig. 7). 이는 청색광 및 적색광 조건에서 유효한 성장반응을 보인 엽체의 결과와는 상이한 것으로, 적색광의 경우 실험기간 내내 0.05-0.08% day^{-1} 의 매우 낮은 성장률을 보였다 (Fig. 8).

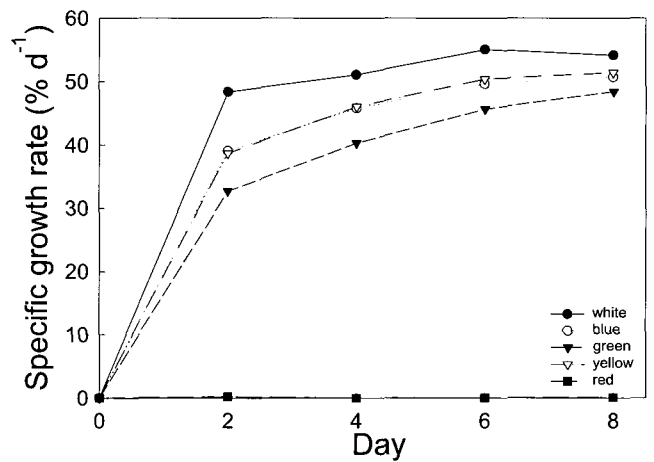


Fig. 7. Effect of wavelengths on the SGR (% day^{-1}) of *Enteromorpha compressa* germlings at 18°C, 30 μM .

지방산 조성에 대한 질산염 농도, 광 및 온도의 영향

모든 실험에서 공통적으로 나타난 주요 지방산은 16:0, 18:1n-9, 18:2n-6, 20:2n-6, 18:3n-3, 18:4n-3, 20:5n-3, 22:5n-3의 7 종류였으며, 그 변화량에 따라 전체 포화지방산 및 단일불포화지방산 (total saturated fatty acid and mono-unsaturated fatty acid)과 Total PUFA의 양도 변화함을 알 수 있었다 (Table 1). 전체 지방산 중 가장 높은 비율을 차지하는 것은 palmitic acid (16:0)로 전체 지방산의 33.8-57.1%를 나타냈으며, 불포화지방산 중에서는 linolenic acid (18:3n-3)와 parinaric acid (18:4n-3)가 주요하게 관찰되었다. PUFAs의 증가에 유리한

Table 1. Effect of nitrate concentrations on the fatty acid composition (% total fatty acids) of *Enteromorpha compressa* at various conditions

Fatty acids	Wild	nitrogen (μM)		irradiance ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)		light quality		temperature ($^{\circ}\text{C}$)	
		1	100	20	100	Red	Blue	10 $^{\circ}\text{C}$	20 $^{\circ}\text{C}$
Saturated									
C14:0	2.5	1.9	2.0	2.1	2.3	1.8	2.1	2.4	2.2
C16:0	46.9	55.2	33.8	38.7	35.4	57.1	51.2	47.5	36.4
C18:0	1.5	0.8	0.5	0.6	0.5	0.6	0.8	1.3	0.6
C20:0	0.3	0.2	-	-	-	0.4	0.4	0.2	-
Mono-unsaturated									
C16:1	0.7	2.4	1.7	1.8	1.5	2.6	1.5	0.9	1.6
C18:1n-9	6.7	8.8	6.4	6.0	6.3	9.3	7.6	7.8	6.1
C20:1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
C22:1n-9	-	-	0.1	-	0.1	0.1	0.1	-	0.1
C24:1n-9	-	-	-	-	-	0.1	-	-	-
Di-unsaturated									
C18:2n-6	4.0	3.6	5.9	5.4	5.7	3.1	3.6	4.8	6.1
C20:2n-6	3.6	3.4	3.6	3.8	3.7	3.2	3.4	2.9	3.4
Tri-unsaturated									
C18:3n-6	0.4	-	2.0	1.4	1.8	0.1	0.2	0.5	1.6
C18:3n-3	9.7	6.8	16.1	16.7	15.7	7.2	8.8	9.4	15.2
C20:3n-6	0.1	-	0.9	0.6	0.7	-	0.1	0.2	0.6
C20:3n-3	0.6	-	0.5	0.5	0.4	-	0.3	0.6	0.4
Tetra-unsaturated									
C18:4n-3	16.4	11.8	19.4	15.8	18.7	9.2	13.4	14.6	18.5
C20:4n-6	0.4	-	0.5	0.4	0.5	0.3	0.3	0.3	0.6
Penta-unsaturated									
C20:5n-3	3.7	3.1	3.9	3.8	4.0	4.1	3.9	3.9	4.2
C22:5n-3	2.2	1.9	2.4	2.2	2.4	0.7	2.1	2.4	2.3
Hexa-unsaturated									
C22:6n-3	0.2	-	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
Total S&M	58.7	69.4	44.7	49.3	46.2	72.1	63.8	60.2	47.1
Total PUFA	41.3	30.6	55.3	50.7	53.8	28.0	36.2	39.7	53.0

Wild: fatty acids composition obtained from *E. compressa* of wild collection.

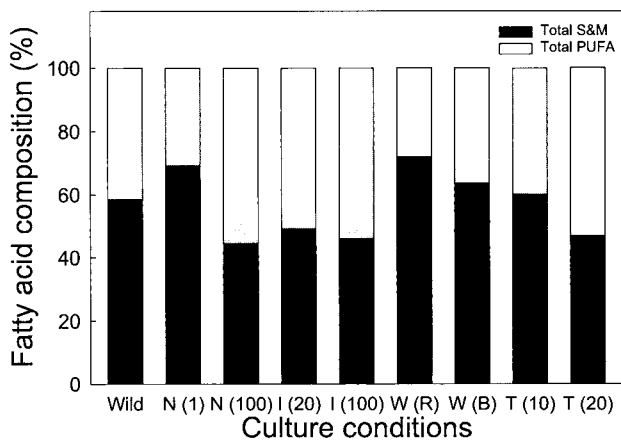


Fig. 8. Effect of various culture conditions on the fatty acid compositions of *Enteromorpha compressa*. (N, nitrate concentration; I, irradiance; W, wavelength; T, temperature)

외부 환경 조건으로는 $100 \mu\text{M NO}_3^-$, 청색광 및 20°C 로 나타났으나 (Fig. 8), 이들 조건의 조합에 대한 연구는 수행되지 않았다.

고 찰

해조류는 해양생태계에 있어 주요한 일차 생산자로 이들의 생장은 광, 수온, 영양염 등 여러 환경요인에 영향을 받는다 (Round, 1981; Lobban et al., 1985). 이런 요인들에 대한 해조류의 생리적 적응 능력은 개체의 성장, 나아가서는 개체군 유지 및 그들의 서식범위와 밀접하게 관련되어 있다 (Lobban and Harrison, 1994).

해양에서 영양염은 계절 및 일일에 따라서도 큰 변동을 보이는데, 특히 질산염은 해수 중의 중요한 제한 영양염의 하나로 해조류의 종류에 따라서 흡수능력은 차이가 나고 (Thomas and Harrison, 1987), 이러한 차이는 해조류의 성장 양식과 밀접하게 관련되어 있다 (Lobban et al., 1985). 일반적으로 질산염의 농도가 낮을 때, 흡수율과 성장률의 반포화상수 (K_s) 값이 낮은 종들은 질산염 흡수에 상대적으로 유리하다 (Chapman et al., 1978).

본 실험에서 조사된 납작파래의 흡수율의 K_s 값은 $3.56 \mu\text{M}$ 로 이는 대형갈조인 *Fucus spiralis* ($6.6 \mu\text{M}$), *Laminaria longicruris* ($4.1 \mu\text{M}$), *Macrocystis pyrifera* ($13.1 \mu\text{M}$)와 홍조류

의 *Hypnea musciformis* ($4.9 \mu\text{M}$)보다는 낮은 값을 보이는 것이지만, 같은 홍조류 *Gracilaria foliifera* ($2.5 \mu\text{M}$) 및 녹조류인 *Ulva pertusa* ($2.28 \mu\text{M}$)보다는 높은 값을 나타냈다 (De Boer, 1981; Choi et al., 1994). 또한, 납작파래 배아 성장률의 K_s 값은 $0.33 \mu\text{M}$ 로, 홍조류인 *Agardhiella subulata* 및 *Gracilaria foliifera* ($0.2-0.4 \mu\text{M}$)와 유사한 값을 보였고 (De Boer et al., 1978), 일년생 갈조류인 *Chordaria flagelliformis* ($0.2-0.5 \mu\text{M}$)와도 비슷했으나 (Probyn and Chapman, 1982), 다년생 갈조류인 *Laminaria saccharina* ($1.47 \mu\text{M}$)보다는 낮았다 (Chapman et al., 1978).

일반적으로 흡수 및 성장에 대한 반포화상수는 해조류의 영양염 이용에 대한 주요 지표로써, 반포화상수가 낮다는 것은 빈영양 하에서도 반포화상수가 높은 종에 비하여 성장에 영향을 적게 받음을 의미한다 (Lobban et al., 1985; Chapman et al., 1978). 그러므로, 점심대 및 조간대 중·하부에 서식하는 종, 특히 대형 갈조류나 홍조류는 노출이 없거나 그 시간이 짧아 해수 중의 영양염을 이용할 수 있는 시간이 긴 반면, 납작파래와 같이 조간대 상부에 서식하는 기회성 조류는 비교적 대기에 오랜 시간 노출됨으로 물에 침수되는 짧은 기간동안 많은 영양염을 흡수해야 하므로 반포화상수를 낮추는 방향으로 진화 적응된 것으로 생각된다. 이러한 맥락에서 파래류의 단위 체적당 표면적의 비도 질산염의 빠른 흡수에 유리하도록 증가하여 (Hein et al., 1995), 직접적으로 높은 성장률을 유도하는 것으로 생각된다 (Dayton, 1971).

광은 광합성을 통하여 해조류의 질산염 흡수와 관련되어 있다 (Syrett, 1981; Wheeler, 1982). 조도는 질산염 환원효소의 작용을 직접적으로 조절하며 (Syrett, 1981), 효소의 활성은 조류의 성장과 정의 상관관계를 나타낸다 (Gao et al., 2000). 본 실험에서 납작파래 엽체의 질산염 흡수는 실험기간 내에서 조도가 증가할수록 완만하게 증가하는 포화곡선을 나타냈으며, 암조건에서는 명조건의 25%의 수준을 기록하여 납작파래의 질산염 흡수는 고조도에 적응되어 있음을 알 수 있었다. 또한 배아 역시 조도가 높을수록 성장률도 증가하여 $125 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 에서 최대치가 기록되었으며, 이는 동일종을 대상으로 한 이전의 연구에서도 보고된 바 있다 (Kim and Lee, 1993). 그러나, 일반적으로 조간대 해조류의 배아는 $40-60 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 에서 최적의 생장이 이루어진다고 알려져 있다 (Ohno, 1969; Jones and Dent, 1970; Kim and Lee, 1993). 납작파래의 경우 훨씬 고조도 (흡수: $100 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 성장: $100-120 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)에서 최대 질산염 흡수 및 최적성장반응이 나타난 것은 납작파래의 질산염 환원효소 활성이 비교적 고조도에서 유지되는 것을 시사하는 것으로, 기회성 조류로서의 조간대 상부에서 납작파래 군집의 우점 현상과 연관되어 있는 것으로 생각된다.

조도 뿐만 아니라 광질도 해조류의 성장에 밀접한 관련이 있는데 (Lobban and Harrison, 1994), 청색광이 해조류의 성장에 유효한 파장으로 단백질, RNA 및 DNA의 합성을 촉진하

는 반면, 적색광은 성장을 억제하며 탄수화물의 합성만을 촉진시킨다 (Dring, 1986; Raven, 1974, Senger, 1980). 이와 관련하여 질산염의 흡수 및 질소대사 역시 적색광 (연속광)보다는 청색광이 효과적이며 (Azua and Aparicio, 1983), 질산염 환원 효소의 활성도 많은 생물의 경우 청색광 수용기에 의하여 조절된다 (López-Figueroa and Rüdiger, 1991). 그러나 Sasakawa and Yamamoto (1979)는 단시간의 청색광 자극은 적색광에 비하여 질산염 흡수에 오히려 비효율적임을 보고하였다. 본 실험의 납작파래는 조사된 모든 파장에서 질산염 흡수가 일어났으나, 청색광 (445 nm) 및 적색광 (660 nm)이 황색광 (582 nm) 및 녹색광 (530 nm)에 비하여 보다 효율적이었다 (Fig. 3B). 이것은 *Ulva rigida*에서 적색광 수용기로써 피토크롬 (Phytochrome)의 중요성이 지적된 것처럼 (López-Figueroa and Rüdiger, 1991), 납작파래의 경우에도 청색광 수용기에 부가하여 피토크롬 같은 적색광 수용기도 질산염의 흡수와 관련되어 있을 수 있음을 시사한다고 볼 수 있다. 배아의 생장은 적색광에서 억제되었다.

Kim and Lee (1993)는 납작파래 배아의 최대 생장은 15°C 에서 일어남을 보고하였다. 본 실험에서도 유사한 성장반응을 보였으나, 5°C 에서는 성장 저해현상이 나타났다. 이는 시료 채취 지역인 부산 연안의 수온 (1-2월의 겨울철에도 10°C 이하로 내려가지 않음)을 고려할 때 지역에 따른 서로 다른 온도 적응성을 나타내는 것으로 생각되며, 이러한 온도적응성은 늦은 봄 (4-5월 상순)의 번무 현상에서도 그 유추가 가능하다.

이상과 같이 광, 온도, 질산염 농도와 같은 외부의 환경 조건에 따라 납작파래의 성장 생리적 반응은 달리 나타나는데, 질산염 흡수율과 성장률의 최적구간은 일치하는 경향을 보였다. 대체로 조도는 고조도 ($100-120 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)에서, 광질은 청색광 구간에서, 온도는 $18-20^\circ\text{C}$ 에서 최대 질산염의 흡수 및 배아의 생장이 관찰되었고, 외부의 질산염 농도에 대해서는 흡수율 및 성장률 모두 전형적인 saturation kinetics를 나타냈다. 이러한 환경 요인은 엽체내 지방산 조성에도 변화를 유발시키는데 (Tenore, 1976), Gómez-Pinchetti et al. (1998)은 *Ulva rigida*의 경우 내부의 C:N의 비율이 낮아짐에 따라 PUFA는 증가하는 경향을 보여 엽체내의 질소량에 의해 PUFA의 양이 조절되고 있음을 지적하였으며, Floreto et al. (1993)은 *Ulva*가 전형적으로 높은 수준의 C16, C18의 PUFA를 가진다고 보고하였다. 납작파래의 경우 상기한 조건, 즉 $100 \mu\text{M}$, $100 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 청색광, 20°C 에서 PUFAs의 구성비는 높게 나타났다. 그러나, 조도의 경우 $20 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 과 $100 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 에서 PUFAs의 구성은 미미한 차이를 보여, 조도의 PUFAs에 대한 정성적 영향은 그리 크지 않음을 나타냈다. 또한 *Ulva rigida* (Gómez-Pinchetti et al., 1998)에서 나타난 n-3 PUFA의 C16, C18중 C16 계열은 나타나지 않아 종간의 차이를 보였으나, 전체 비율에는 큰 변화가 관찰되지 않았다. 위에서 언급한 적색광에서의 납작파래 배아의 성장저해 현상도 이러한 지방산 분석결과 [적색광 하에서의 SFAs의 증가

및 PUFAs의 감소경향, 이는 내부의 C:N의 비율의 증가에 대한 간접적인 증거 (Fernández-Reiriz et al., 1989)로, 내부의 질소원의 감소가 일어났음을 시사함]를 고려할 때 적색광이 질소화합물의 합성 경로에 영향을 끼쳐 유발된 것으로 생각된다.

결론적으로 납작과래의 질산염 흡수와 배아생장은 외부의 질산염의 농도에 대하여 saturation kinetics를 나타냈고, 광과 온도에 의해서 중요하게 영향을 받았으며, 18-20°C, 100-120 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 청색광의 조건에서 최대 흡수율 및 최대 배아생장이 각각 관찰되었다. 조체내 지방산 조성 역시 상기 제한요인에 영향을 받았는데, 질산염의 흡수가 좋고, 배아의 생장률이 높은 조건에서는 조체내 PUFAs도 증가하는 경향을 보여, 질소대사와 탄소대사 사이의 밀접한 상호 연관성이 관찰되었다.

사 사

이 논문은 2000년도 부경대학교발전기금 (동원학술연구재단 학술연구비지원)의 지원에 의하여 연구되었다.

참 고 문 헌

- Ahlgren, G., I.B. Gustafsson and M. Boberg. 1992. Fatty acid content and chemical composition of freshwater microalgae. *J. Phycol.*, 28, 37-50.
- Altamirano, M., C. Francisco and F.L. Figueroa. 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.
- APHA AWWA WPCF. 1985. Standard Methods for Examination of Water and Wastewater. American Public Health Association, Washington, DC, pp. 396.
- Azuara, M.P. and P.J. Aparicio. 1983. *In vivo* blue-light activation of *Chlamydomonas reinhardtii* nitrate reductase. *Plant Physiol.*, 71, 286-290.
- Bligh, E.G. and W.J. Dyer. 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can. J. Biochem. Physiol.*, 37, 911-917.
- Callow, J.A. and M.E. Callow. 1997. Primary adhesion of *Enteromorpha* (Chlorophyta, Ulvales) propagules: quantitative settlement studies and video microscopy. *J. Phycol.*, 33, 938-947.
- Chapman, A.R.O., J.W. Markham and K. Lüning. 1978. Effects of nitrate concentration on the growth and physiology of *Laminaria saccharina* (Phaeophyta) in culture. *J. Phycol.*, 14, 195-198.
- Choi, C.G., H.G. Kim and B.O. Jun. 1994. On the nitrate uptake in *Ulva pertusa* Kjellman. *Kor. J. Phycol.*, 9, 247-253.
- Dayton, P.K. 1971. Competition, disturbance and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.*, 41, 351-389.
- De Boer, J.A., H.J. Guigli and C.F. D'Elia. 1978. Nutritional studies of two algae. I. Growth rate as a function of nitrogen source and concentration. *J. Phycol.*, 14, 261-266.
- De Boer, J.A. 1981. Nutrients. In: *The Biology of Seaweeds*, Lobban, C.S. and M.J. Wynne, ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 356-391.
- Del Río, M.J., Z. Ramazanov and G. Garcia-Reina. 1996. *Ulva rigida* (Ulvales: Chlorophyta) tank culture as biofilters for dissolved inorganic nitrogen from fishpond effluents. *Hydrobiologia*, 326, 61-66.
- Dring, M.J. 1986. Pigment composition and photosynthetic action spectra of sporophytes of *Laminaria* (Phaeophyta) growth in different light quality and irradiances. *Br. Phycol. J.*, 21, 199-207.
- Fernández-Reiriz, M.J., A. Perez-Camacho, M.J. Ferreiro, J. Blanco, M. Planas, M.J. Campos and U. Labarta. 1989. Biomass production and variation in the biochemical profile (Total protein, carbohydrates, RNA, lipids and fatty acids) of seven species of marine microalgae. *Aquaculture*, 83, 17-37.
- Floreto, E.A.T., H. Hirata., S. Ando and S. Yamasaki. 1993. Effects of temperature, light intensity, salinity and source of nitrogen on the growth, total lipid and fatty acid composition of *Ulva pertusa* Kjellman (Chlorophyta). *Bot. Mar.*, 36, 149-158.
- Fujita, R.M., P.A. Wheeler and R.L. Edwards. 1989. Assessment of macroalgal nitrogen limitation in a seasonal upwelling region. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 53, 293-303.
- Gao, Y., G.J. Smith and R.S. Alberte. 2000. Temperature dependence of nitrate reductase activity in marine phytoplankton: biochemical analysis and ecological implications. *J. Phycol.*, 36, 304-313.
- Gómez Pinchetti, J.L., E. del Campo Fernández., P. Moreno Díez and G.G. Reina. 1998. Nitrogen availability influences the biochemical composition and photosynthesis of tank-cultivated *Ulva rigida* (Chlorophyta). *J. Appl. Phycol.*, 10, 383-389.
- Harlin, M.M. and P.A. Wheeler. 1985. Nitrate uptake. In: *Handbook of Phycological Methods. Ecological Field Methods: Macroalgae*, Littler, M.M. and D.S. Littler, ed. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 493-508.
- Hein, M., M.F. Pedersen and K. Sand-Jensen. 1995.

- Size-dependent nitrogen uptake in micro-and macroalgae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 118, 247-253.
- Jones, W.E. and E.S. Dent. 1970. The effect of light on the growth of algal spores. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, 20, 70-78.
- Kim, K.Y., Y.S. Ahn and I.K. Lee. 1991. Growth and morphology of *Enteromorpha linza* (L.) J. Ag. and *E. prolifera* (Müller) J. Ag. (Ulvales, Chlorophyceae). *Kor. J. Phycol.*, 6, 31-35.
- Kim, K.Y. and I.K. Lee. 1993. Combined effects of irradiance-salinity and temperature-salinity on the growth of *Enteromorpha compressa* (Chlorophyta) in laboratory culture. *Kor. J. Bot.*, 36, 219-224.
- Lapointe, B.E. and K.R. Tenore. 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.
- Lobban, C.S., P.J. Harrison and M.J. Duncan. 1985. *The Physiological Ecology of Seaweeds*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 31-242.
- Lobban, C.S. and P.J. Harrison. 1994. *Seaweed Ecology and Physiology*. Cambridge University Press, New York, pp. 336.
- López-Figueroa, F. and W. Rüdiger. 1991. Stimulation of nitrate net uptake and reduction by red and blue light and reversion by far-red light in the green alga *Ulva rigida*. *J. Phycol.*, 27, 389-394.
- McGlathery, K.J., M.F. Pedersen and J. Borum. 1996. Changes in intracellular nitrogen pools and feedback controls on nitrogen uptake in *Chaetomorpha linum* (Chlorophyta). *J. Phycol.*, 32, 393-401.
- Morgan, K.C. and F.J. Simpson. 1981. Cultivation of *Palmaria palmata* (Rhodymeniales): effect of high concentrations of nitrate and ammonium on growth and nitrogen uptake. *Aquat. Bot.*, 11, 167-171.
- Ohno, M. 1969. A physiological ecology of the early stage of some marine algae. *Rep. USA Mar. Biol. Stn.*, 16, 1-46.
- Probyn, T.A. and A.R.O. Chapman. 1982. Nitrogen uptake characteristics of *Chordaria flagelliformis* (Phaeophyta) in batch mode and continuous mode experiments. *Mar. Biol.*, 71, 129-133.
- Provasoli, L. 1968. Media and prospects for the cultivation of marine algae. In: *Culture and Collections of Algae*, Watanabe, A. and A. Hattori, eds. *Jap. Soc. Plant Physiol.*, Japan, pp. 63-75.
- Raven, J.A. 1974. Carbon dioxide fixation. In: *Algal Physiology and Biochemistry*, Stewart, W.D.P. ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 434-455.
- Round, F.E. 1981. *The Ecology of Algae*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 653.
- Ryther, J.H. and W.M. Dunstan. 1971. Nitrogen, phosphorus and eutrophication in the coastal marine environment. *Science*, 171, 1008-1013.
- Sasakawa, H. and Y. Yamamoto. 1979. Effects of red, far-red and blue light on enhancement of nitrate reductase activity and on uptake in etiolated rice seedlings. *Plant Physiol.*, 63, 1098-1101.
- Senger, H. 1980. *The Blue Light Syndrome*. Springer-Verlag, New York, pp. 665.
- Sokal, R.R. and F.J. Rohlf. 1994. Nested analysis of variance. In: *Biometry*, 3rd ed., Freeman, W.H. and Company, San Francisco, pp. 272-342.
- Syrett, P.J. 1981. Nitrogen metabolism of microalgae. In: *Physiological Base of Phytoplankton Ecology*, Vol. 210, T. Platt, ed. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, pp. 182-210.
- Tenore, K.R. 1976. Food chain dynamics of abalone polyculture system. *Aquaculture*, 8, 23-27.
- Thomas, T.E. and P.J. Harrison. 1987. Rapid ammonium uptake and nitrogen interactions in five intertidal seaweeds grown under field conditions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 107, 1-8.
- Wheeler, W.N. 1982. Nitrogen nutrition of *Macrocystis*. In: *Synthetic and Degradative Processes in Marine Macrophytes*, Srivastava, L.M. ed. Walter De Gruyter, Berlin, pp. 317.
- Wheeler, P.A. and W.J. North. 1980. Effect of nitrogen supply on nitrogen content and growth rate of juvenile *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyta) sporophytes. *J. Phycol.*, 16, 577-582.
- Zar, J.H. 1999. Multi-way factorial analysis of variance. In: *Biostatistical Analysis*, 4th ed., Prentice-Hall International, Inc., London, pp. 282-302.

2003년 12월 8일 접수
2004년 2월 23일 수리