

## 겨울철 암반 조간대에서 갈파래(*Ulva* species) 매트의 생물량

최태섭 · 최종관 · 박승민 · 김정하<sup>1</sup> · 김광용\*

전남대학교 해양학과, <sup>1</sup>성균관대학교 생명과학과

## Winter Biomass of *Ulva* Mats in a Rocky Intertidal Zone of the Southern Coast of Korea

Tae Seob Choi, Jong Kwan Choi, Seung Min Park,  
Jeong Ha Kim<sup>1</sup> and Kwang Young Kim\*

*Department of Oceanography, Chonnam National University,*

*<sup>1</sup>Department of Biological Science, Sungkyunkwan University*

**Abstract** – The biomass of *Ulva* mats was surveyed in a lower rocky shore of the southern coast of Korea during the 1998~1999 winter. The population selected for the present study was located on the tidal zone ranging from 118 cm to 136 cm below mean sea level (MSL), where abundance of *Ulva* species was highest. The biomass of *Ulva* species increased gradually from December 1998 until February 1999, reaching the maximum of 374 g dry wt · m<sup>-2</sup> in February. The biomass varied little among the sampling quadrats for each sampling time. Over the course of the study a total of 16 taxa were sampled from *Ulva* mats, of which 5 were macrophytes and 11 were macroinvertebrates. Rodophyta comprised 3 taxa, followed by Phaeophyta of 2 taxa, but there was no Chlorophyta except for *Ulva* species. The macrofaunal assemblage was consisted of 8 taxa of Mollusca, 2 Arthropoda and 1 Annelida. There was a dramatic increase in *Mytilus* sp. in February. Moreover, the trend of biomass were similar between some macroinvertebrates and *Ulva* species. The results suggested that macroinvertebrates may play an important role in nutrient dynamics as well as food web. Further experimental evidence may be necessary to explain the correlation between *Ulva* mats and abundance of coexisting macroinvertebrates.

**Key words :** *Ulva* mats, rocky shore, biomass, macroinvertebrates

### 서 론

조류 대발생 (algal bloom)은 적조 (red tide) 원인종인 단세포 미세조류 (microalgae)뿐만 아니라 해조류 (macroalgae)에서도 나타나는데, 부영양 라군 (lagoon)이나 염 하구를 비롯한 연안해역 조간대에서 엽상체 녹조류인

갈파래 (*Ulva* species)의 대발생이 세계 여러 곳에서 보고되었다 (Tewari and Joshi 1988; Greertz-Hansen et al. 1993; Anderson et al. 1996; Norkko and Bonsdorff 1996).

흔히 오염수 (nuisance) 해조류로 간주되는 이들은 부피에 대한 표면적의 비가 커서 영양염 흡수율과 성장률이 빠르고 영양염 유입에 따른 생물량 변동이 매우 민감하게 나타난다 (Duke et al. 1987; Hernández et al. 1997).

또한 이와 같은 형태해부학적 특징을 갖는 종들은 생식 세포 사망률이 크고 엽체의 짧은 지속기간에 기인한 공

\*Corresponding author: Kwang Young Kim, Tel. 062-530-3465,  
Fax. 062-530-0065, E-mail. kykim@chonnam.ac.kr

간 경쟁력이 약하며, 피식의 용이성과 높은 전조율에 따른 생물량 손실을 감수해야만 한다(Littler and Littler 1980). 흔히 기회적인 초기 정착종으로 규정되는 이들 해조류는 교란된 해안에서 매우 빠른 속도로 생육지를 점유하는데 이들의 우점은 다음단계의 천이 종들에 의해 대치되기 전까지 지속된다(Littler and Murray 1975; Murray and Littler 1978; Littler 1980). 이와 같은 생리 생태적 특징은 갈파래류가 지구 전 해역에 걸쳐 광범위한 지리적 분포를 나타내고 영양염 농도가 높은 곳이면 시기에 관계없이 높은 생물량을 나타내어 흔히 단일 우점종을 형성하는 원인이 된다.

특정 해조류의 대발생은 생물의 다양성을 감소시키고 군집의 구조와 생물지화학적 순환을 변형시켜 결국에는 생태계 균형을 위태롭게 할 수 있다(Short *et al.* 1995; D'Avanzo *et al.* 1996; Norkko and Bonsdorff 1996). 해조류는 총생산의 40% 정도를 용존유기물로 방출한다(Alber and Valiela 1994). 방출된 용존유기물은 미생물에 의해 이용되고 결국 미생물 먹이망(microbial food web)으로 들어간다. 즉 용존유기물의 증가는 생화학적 산소요구량(BOD)을 증가시키고 부영양 수역에서 볼 수 있는 저산소 또는 무산소 환경을 만들 수 있는 것이다. 다량으로 축적된 해조류 쇄설물이 분해되면서 무산소 환경은 더 빨리 나타나고 장기화될 수 있다. 이러한 무산소 환경은 해조류와 같은 일차생산자 구성의 변화는 물론이고 저서동물의 종조성과 생물량에도 큰 변화를 초래한다(Norkko and Bonsdorff 1996).

해조류 대발생 주요 원인으로 보고되고 있는 녹조 갈파래목(Ulvales) 식물은 독성물질을 함유하지 않는 것으로 알려져 있지만(Hay and Fenical 1988), 한국 연안의 조간대 전역에서 출현하고 흔히 중·하부조간대에서 우점한다(Kim *et al.* 1998). 갈파래 대발생은 생물다양성과 생태계 건강을 직·간접적으로 광범위하고 지속적으로 저하시킬 수 있다. 해조류 대발생을 이용하여 해양으로 유입되는 오염물질의 부하량을 일시적으로 줄이는 효과를 검토해볼 필요도 있겠지만, 전 해역에 걸쳐 수산 양식업이 활발히 진행되고 있는 우리의 실정을 감안할 때 갈파래 대발생으로 인해 예상되는 악 영향에 대처할 필요가 시급한 것이다. 이를 위해 대발생 형성, 진행, 소멸의 과정을 이해하고 조절기작을 밝혀야 할 것이다. 따라서 본 연구의 목표는 암반 조간대에서 겨울철 갈파래 매트의 생물량을 조사하여 제한적이지만 대발생 규모를 파악하는 것이다. 또한 갈파래 엽체에 부착하거나 매트 내부에서 서식하는 해조류와 대형저서동물의 종류 및 생물량을 분석하여 갈파래 매트 형성과의 관계를 논의하고자 한다.

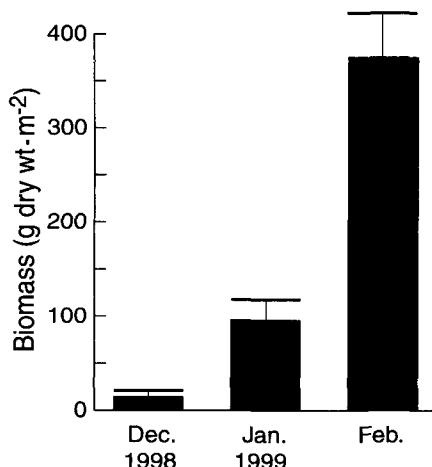
## 재료 및 방법

현장조사는 여수해안과 광양만 남쪽 입구 사이에 위치한 경상남도 남해군 예계리 암반조간대( $34^{\circ}48'01''N$ ,  $127^{\circ}49'52''E$ )에서 1998년 12월부터 1999년 2월까지 매월 수행되었다. 조사지점 인근해역은 섬진강을 비롯한 주변 하천으로부터 담수가 유입되고 광양항에 출입하는 선박 운항 그리고 지형적인 강한 조류 영향으로 높은 탁도를 유지하고 있다. 조사지점에서 약 10 km 떨어진 여수항 조석표에 의하면 조사기간 조차가 최대 389 cm, 최소 36 cm이었다. 또한 본 연구지점과 인접한 광양만 입구 해수에서 1998부터 1999년까지 측정된 온도, 염분, 부유물질량의 범위는 각각  $6.7\sim25.1^{\circ}C$ ,  $31.6\sim33.6\text{‰}$ ,  $2.0\sim32.2 \text{ mg/L}$ 이었다(부경대학교 2001).

조사정점은 평균조위(mean sea level) 아래 118 cm에서 136 cm 사이(2000년 1월 21일 여수항 기준 조위)에 걸친 암반 조간대에서 해수면과 직각방향 1 m 간격으로 6개 정점을 선정하여 영구표지하였다. 하부조간대에 위치한 조사정점은 매회 조사시 육안으로 보아 거의 100%에 이르는 갈파래의 피도를 나타내었고 조간대에서 가장 풍부한 분포대에 해당하였다. 갈파래 생물량은 각 정점 근처에서 방형구( $0.15 \text{ m}^2$ )를 이용 무작위 표본 추출하여 구하였다. 방형구 내에서 굵어모은 해조류와 대형동물을 실험실로 운반하여 분리하고 동정한 후 각 종류별로  $60^{\circ}C$ 에서 48시간 전조한 무게를 구하였다. 정점간의 조위차가 크지 않아 매회 6개 정점 근처에서 추출한 표본을 반복으로 간주하였고, 이들의 전조량을 평균하여 갈파래 매트의 생물량( $\text{g dry wt} \cdot \text{m}^{-2}$ )으로 나타내었다.

## 결 과

3개월에 걸친 조사기간에서 갈파래의 생물량은 급격한 변화를 나타내었다(Fig. 1). 1998년 12월에 평균  $14.2 \text{ g dry wt} \cdot \text{m}^{-2}$ 에서 1999년 1월 평균에  $95.5 \text{ g dry wt} \cdot \text{m}^{-2}$ 로 증가하였고 이 추세가 2월까지 이어져 평균  $374.5 \text{ g dry wt} \cdot \text{m}^{-2}$ 의 생물량을 보였다. 조사시기마다 6개의 방형구에서 구한 갈파래 생물량은 큰 차이가 없었는데, 이는 방형구 간의 조위차가 거의 없고 갈파래 성장이 가장 활발한 지점을 중심으로 계획적인 표본 추출법을 적용하였기 때문이다. 조사 방형구 표면에서 본 피도는 12월에 이미 90% 이상 차지하였기 때문에 이후 급격한 생물량 증가를 표현할 수 없었다. 12월에서 3월 까지 급격한 생물량 증가는 갈파래 매트 내부에서 끊임



**Fig. 1.** Mean biomass ( $\text{g dry wt} \cdot \text{m}^{-2}$ ) of *Ulva* species through the winter (December–March) at Yegye rocky shore. Data are means of six replicates and error bars represent  $\pm \text{s.d.}$

**Table 1.** Mean biomass ( $\text{g dry wt} \cdot \text{m}^{-2}$ ) of macrophytes and macroinvertebrates in the *Ulva* mats at Yegye intertidal from December 1998 to March 1999. Data are pooled over all samples

Taxon	Dec	Jan	Feb
<b>Macrophyte</b>			
<i>Giffordia mitchellae</i>	<0.01	0.27	0.73
<i>Sargassum thunbergii</i>		19.73	56.60
<i>Porphyra</i> sp.			0.07
<i>Gelidium divaricatum</i>	40.87	18.07	0.10
<i>Chondria crassicaulis</i>		<0.01	0.07
<b>Macroinvertebrate</b>			
<i>Serpula</i> sp.	0.40	1.33	1.33
<i>Bullacta exarata</i>			2.80
<i>Cerithideopsis djadjariensis</i>	3.80	3.52	7.07
<i>Chizacmea pygmea</i>	4.40	3.93	0.27
<i>Crassostrea gigas</i>	136.73	24.47	5.34
<i>Liophura japonica</i>		1.33	1.33
<i>Littorina brevicula</i>	11.33	35.60	12.62
<i>Mytilus</i> sp.	338.33	294.51	1128.53
<i>Ruditapes philippinarum</i>			3.73
<i>Chthamalus challengeri</i>	406.13	364.07	374.80
<i>Helice</i> sp.		0.67	0.80

없이 새로운 엽체가 추가되고 성장하여 두꺼운 매트를 형성한 결과이다.

겨울철 예계리 조간대 갈파래 매트에서 5종의 해조류와 11종의 대형무척추동물이 출현하였다(Table 1). 해조류는 2종의 갈조류와 3종의 홍조류로 구성되었고 갈파래 이외의 녹조류가 출현하지 않았다. 갈파래 매트에서 출현한 저서무척추동물은 환형동물 1종, 연체동물 8종, 절지동물 2종이었다.

중상부 암반조간대에서 터프를 형성하여 흔히 출현하는 홍조 *Gelidium divaricatum*을 제외한 출현 해조류는 2월까지 생물량이 증가하거나 이 시기에 새롭게 출현하였다. 한편 *Mytilus* sp.와 *Chthamalus challengeri*는 겨울철 갈파래 매트에서 높은 생물량을 보이는 저서동물이었는데, 특히 *Mytilus* sp.는 갈파래 생물량이 최대인 2월에  $1,129 \text{ g dry wt} \cdot \text{m}^{-2}$ 에 이르는 높은 생물량을 나타내었다. 연체동물 *Chizacmea pygmea*와 *Crassostrea gigas*를 제외한 다수의 저서동물들 역시 12월부터 2월 까지 생물량 증가를 나타내었고 시간이 지날 수록 새로운 종들이 추가되었다. 예전에 조간대의 갈파래 매트에서 해조류와 대형저서동물의 출현종수는 12월부터 2월 까지 10종류에서 15종류로 점차 증가하였다.

## 고 칠

갈파래를 비롯한 해산 녹조류 대발생에 대한 연구는 유럽 해안을 중심으로 활발히 진행되어 왔다(e.g. Fillit 1995; Israel et al. 1995; Schramm and Nienhuis 1996; Altamirano et al. 2000). 이를 흔히 녹조(green tides) 현상으로 기술하면서 다량의 영양염 공급이 주요 원인으로 주장하고 있지만 녹조발생을 유도하는 기작과 파급 효과를 이해하는데 아직까지 크게 부족하다. Valiela et al. (1997)은 미동부 매사추세츠 연하구에서 빈번히 발생하는 해조류 대발생 원인을 영양염 공급, 수괴의 체류시간, 가장자리에 형성된 습지 규모, 초식활동 등에 의한 통합적인 과정에 두고 대발생 기작을 이해하였다. 그러나 본 연구지역과 같이 반일주조이고 조식진폭이 큰 암반조간대 경우 수괴의 체류시간은 극히 짧아 해조류 대발생과 관련된 요인으로 고려되지 않는다. 다만 조사지점의 주변 해역은 연중 높은 영양염 농도를 나타내고 특정 영양염이 제한되는 경우가 없었다(부경대학교 2001). 또한 조간대 주변은 영양염 유입을 조절할만한 습지가 형성되어 있지 않고 주변의 농경지나 생활하수에 직접 노출되어 있는 점을 감안하면 갈파래와 같은 특정 해조류의 대량번식 여건이 충분하다고 사료된다.

예전에 암반조간대에 서식하는 다양한 저서동물과 갈파래 매트와의 상호관계(mutual relationship)는 확인하지 않았으나 해조류 군집에서 초식과 영양염 재생산에 대한 저서동물의 역할과 갈파래 매트를 이용한 저서동물의 포식으로부터의 회피 등을 고려해 볼 필요가 있다. 남부캘리포니아 연안에서 고등류 *Cerithidea californica*는 갈파래류 *Ulva expansa*와 흔히 동시에 우점하여 출현하는데, 이는 고등류가 갈파래의 초식자라기보다는 갈파래 성장에 대한 중요한 죽매자 즉 저질의 무기질소를

수괴로 전달하여 갈파래의 성장을 촉진시키는 역할을 보여주는 것이다(Fong *et al.* 1997). 또한 저서 초식동물의 해조류 선택은 포식으로부터의 회피, 서식처로서의 역할 등이 우선 고려사항이 되며, 그 후에 먹이로서의 잠재적인 이용가능성이 중요한 요인이 될 수 있다(Wakefield and Murray 1998). 남극에서 먹이망을 이루는 해조류와 성게(sea urchins), 말미잘(sea anemones) 사이의 상호관계는 해조류의 수관이 성게가 말미잘의 포식을 피하는 데 중요한 역할을 담당하고 있는 것으로 이해하고 있으며, 해조류 생물량 증가와 함께 성게의 생물량도 증가하고 있음을 보여주고 있다(Amsler *et al.* 1999). 본 연구결과에서 나타난 겨울철 갈파래 생물량 증가와 함께 흥합류 등 일부 대형저서동물의 생물량 증가는 대형저서동물에 의한 갈파래의 성장 촉진 가능성을 보여주는 것이다. 이는 갈파래 매트에서 먹이망 구성 뿐만 아니라 영양염 순환 및 저서동물과의 상호관계를 규명하기 위한 연구의 필요성을 제시하는 것이다.

갈파래 매트에서 20종류 저서동식물이 출현하였는데, 여기에는 11종류의 저서동물과 6종류의 해조류로 구성되었다. 이들은 현장에서 육안으로 동정 가능한 대형 저서동식물에 국한된 것이다. 대형저서동식물을 물론이고 미소해조류와 미소저서동물의 대사활동은 해조류의 생물계절을 조절하는 중요한 요인으로 인식하고 있다(Orth and van Montfrans 1984). 본 연구진은 미소해조류나 미소저서동물을 분석할 수 있는 기술과 경험이 없어 시도되지 않았지만, 갈파래 대발생 과정에서 미소동식물의 역할이 규명되어야 할 중요한 과제임이 분명하다.

예제리 암반조간대에서 겨울에 나타난 갈파래의 최대 생물량( $374 \text{ g dry wt} \cdot \text{m}^{-2}$ )은 이탈리아 Venice 라군에서 최대 생물량(약  $2 \text{ kg dry wt} \cdot \text{m}^{-2}$ )(Sfriso and Pavoni 1994) 보다 낮지만 스페인 Palmones River 염하구에서 보고된 최대 생물량( $370 \text{ g dry wt} \cdot \text{m}^{-2}$ )(Hernández *et al.* 1997)과 비슷하고 여타 지역에서 보고된 생물량(Israel *et al.* 1995; River and Peckol 1995) 보다 크게 높은 값이다. 흔히 라군이나 염하구는 개펄저질에 보유된 다양한 영양염이 끊임없이 공급되는 환경이고 이곳의 갈파래는 주로 부유한 상태로 매트를 형성하기 때문에 영양염 흡수가 용이하고 낮은 초식압에 놓이게 된다. 이와 비교했을 때 본 연구지역과 같은 암반조간대는 여러 면에서 갈파래 성장에 불리한 환경임에 틀림없다. 그럼에도 불구하고 라군이나 염하구에서 보여준 생물량에 견줄만하고 예상되는 갈파래의 최적 성장기가 봄철임을 고려할 때, 겨울철 예제리 조간대에서 나타난 생물량은 매우 높은 값으로 평가된다.

갈파래의 생물량은 생육지의 지형구조, 유체역학적 조

건, 초식압, 해조류 종간의 경쟁 그리고 내재적인 요인으로서 생식세포 방출 리듬에 의한 엽체의 틸락 등에 의해 결정된다(Ramus and Venable 1987; River and Peckol 1995; Hernández *et al.* 1997). 또한 미세한 환경 조건에 의한 갈파래 생물량 변화를 예상할 수 있다. 즉 여러 층으로 형성된 갈파래 매트에서 위층은 겨울철 대기에 노출시간 동안 아래층에 적당한 습도를 유지시키고 온도변화를 완화하여 전조와 저온스트레스로부터 엽체를 보호할 수 있다. 이는 혹한의 겨울에도 갈파래 매트 내부에서는 지속적인 성장이 일어날 수 있어 높은 생물량을 보유하는 원인으로 사료된다.

갈파래류 *Ulva curvata*와 *Ulva rotundata* 경우 성장에 대한 보상광량이  $2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  정도이다(Pérez-Llorens *et al.* 1996). 또한 이들의 엽록소량과 엽체면적을 이용하여 갈파래 매트 2~3층에서 엽록소량을 계산하면 최소  $300 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2}$  이상이 된다(Hernández *et al.* 1997). 이 정도의 엽록소량은 모든 입사광을 흡수하여 성장에 이용할 수 있는 농도이기 때문에 갈파래의 아래층 엽체 역시 광제한에 놓일 가능성성이 없는 것이다. 또한 갈파래류 광합성률은 비교적 높고 포화광량 역시  $120 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  이상이다(Vergara *et al.* 1997). 조사기간 동안 갈파래 매트에 도달하는 광량은 정오 때  $600 \sim 1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  범위이고 해수 중에 잠긴 동안 광소멸을 고려하더라도 비교적 짧은 시간동안 광제한에 놓이게 된다. 따라서 겨울철 조사지점에서 갈파래가 꾸준히 성장하는데 큰 제한이 없음을 확인할 수 있는 것이다.

지리적인 차이가 있지만 온대 해역에서 갈파래류의 생물량은 대체로 높은 겨울에서 여름 사이에 최대를 여름에 최소를 보인다(River and Peckol 1995). 이러한 생물량 변화는 같은 군집 내에서 생육하는 다른 종들 예를 들면, 미동부 매사추세츠 Waquoit Bay 경우 녹조 *Cladophora vagabunda*, 홍조 *Gracilaria tikvahiae*의 생물계절과는 반대로 나타나기도 한다(Valiela *et al.* 1997). 이와 같이 계절에 따른 갈파래 매트 생물량 변화와 이에 따른 주변 생물·무생물 환경변화 원인을 파악하는 연구가 이어질 것이다.

## 적  요

1998~1999년 겨울 남해군 예제리 암반조간대에서 갈파래 매트의 생물량 조사가 수행되었다. 평균해수면 아래  $118 \sim 136 \text{ cm}$  조위에 위치한 조사정점은 갈파래가 가장 번성한 생육대이다. 갈파래의 생물량은 12월부터 2월까지 꾸준히 증가하여 2월에  $374 \text{ g dry wt} \cdot \text{m}^{-2}$ 에 달

하였다. 각 조사시기에 추출된 6개 방형구간의 생물량 차이는 거의 없었다. 조사기간에 갈파래 매트에서 총 16 종류의 대형저서동·식물이 출현하였고 이는 해조류 5 종과 대형무척추동물 11종으로 구성되었다. 출현 해조류는 홍조류 3종과 갈조류 2종이었고 갈파래 이외의 녹조류는 출현하지 않았다. 대형무척추동물의 경우 연체동물이 8종으로 가장 많았고 다음으로 절지동물 2종과 환형동물이 1종이 출현하였다. 예제리 암반 조간대의 갈파래 매트에서 *Mytilus* sp. 현종량은 2월에 급격한 증가를 보였다. 또한 조사기간 일부 대형무척추동물과 갈파래의 생물량 변동은 유사한 경향을 나타내었다. 이와 같은 결과는 갈파래 매트에서 대형무척추동물이 먹이연쇄뿐만 아니라 영양염 순환에 중요한 역할을 하는 것으로 사료된다. 갈파래 매트와 대형무척추동물 생물량간의 관계를 이해하기 위해서는 더 많은 실험적 증거들이 확보되어야 할 것이다.

## 사    사

본 연구는 1998년도 학술진흥재단 과학기술기초 중점 연구과제 (1998-022-H00002) 연구비에 의하여 수행되었음.

## 인 용 문 헌

- 부경대학교. 2001. 화동화력발전소 가동 및 건설공사로 인한 해양영향 조사(최종보고서). 부경대학교 해양과학공동연구소(인쇄중).
- Alber M and I Valiela. 1994. Production of microbial organic aggregates from macrophyte-derived dissolved organic material. Limnol. Oceanogr. 39:37-50.
- Altamirano M, A Flores-Moya, F Conde and FL 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.
- Amsler CD, JB McClintock and BJ Baker. 1999. An antarctic feeding triangle: defensive interactions between macroalgae, sea urchins, and sea anemones. Mar. Ecol. Prog. Ser. 183:105-114.
- Anderson RJ, PMS Monteiro and GJ Levitt. 1996. The effect of localized eutrophication on competition between *Ulva lata* (Ulvales, Chlorophyta) and a commercial resource of *Gracilaria verrucosa* (Gracilariaeae, Rhodophyta). Hydrobiologia 325/326:291-296.
- D'Avanzo C, JN Kremer and SC Wainright. 1996. Ecosystem production and respiration in response to eutrophication in shallow temperate estuaries. Mar. Ecol. Prog. Ser. 141:263-274.
- Duke CS, RW Litaker and J Ramus. 1987. Seasonal variation in RuBPCase activity and N allocation in the chlorophyte seaweeds *Ulva curvata* (Kütz.) de Toni and *Codium decorticatum* (Wood.) Howe. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 112:145-164.
- Fillit M. 1995. Seasonal changes in the photosynthetic capacities and pigment content of *Ulva rigida* in a Mediterranean coastal lagoon. Bot. Mar. 38:271-280.
- Fong P, JS Desmond and JB Zedler. 1997. The effect of a horn snail on *Ulva expansa* (Chlorophyta): consumer or facilitator of growth? J. Phycol. 33:353-359.
- Greertz-Hansen O, K Sand-Jensen, FD Hansen and A Christiansen. 1993. Growth and grazing control of abundance of marine macroalga *Ulva lactuca* L. in a eutrophic Danish estuary. Aquat. Bot. 46:101-109.
- Hay ME and W Fenical. 1988. Marine plant-herbivore interactions: The ecology of chemical defense. Annu. Rev. Ecol. Syst. 19:111-145.
- Hernández I, G Peralta, JL Pérez-Lloréns and JJ Vergara. 1997. Biomass and dynamics of growth of *Ulva* species in Palmones River estuary. J. Phycol. 33:764-772.
- Israel AA, M Friedlander and A Neori. 1995. Biomass yield, photosynthesis and morphological expression of *Ulva lactuca*. Bot. Mar. 38:297-302.
- Kim KY, TS Choi, SH Huh and DJ Garbary. 1998. Seasonality and community structure of subtidal benthic algae from Daedo Island, southern Korea. Bot. Mar. 41:357-365.
- Littler MM. 1980. Morphological form and photosynthetic performances of marine macroalgae: tests of a functional/form hypothesis. Bot. Mar. 22:161-165.
- Littler MM and DS Littler. 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.
- Littler MM and SN Murray. 1975. Impact of sewage on the distribution, abundance and community structure of rocky intertidal macro-organisms. Mar. Biol. 30:277-291.
- Murray SN and MM Littler. 1978. Patterns of algal succession in a perturbated marine intertidal community. J. Phycol. 14:506-512.
- Norkko A and E Bonsdorff. 1996. Rapid zoobenthic community responses to accumulations of drifting algae. Mar. Ecol. Prog. Ser. 131:143-157.
- Orth RJ and J van Montfrans. 1984. Epiphyte-seagrass relationships with an emphasis on the role of micrograzing: a review. Aquat. Bot. 18:43-69.

- Pérez-Llorens JL, JJ Vergara, RR Pino, I Hernández, G Peralta and FX Niell. 1996. The effects of photoacclimation on the photosynthetic physiology of *Ulva curvata* and *Ulva rotundata*. *Eur. J. Phycol.* 31:349–359.
- Ramus J and M Venable. 1987. Temporal ammonium patchiness and growth rate in *Codium* and *Ulva* (Ulvo-phyceae). *J. Phycol.* 23:518–523.
- Rivers JS and P Peckol. 1995. Summer decline of *Ulva lactuca* (Chlorophyta) in a eutrophic embayment: interactive effects of temperature and nitrogen availability? *J. Phycol.* 31:223–228.
- Schramm W and PH Nienhuis. 1996. Marine Benthic Vegetation. Recent Changes and the Effect of Eutrophication. Ecological studies vol. 123. Springer, Berlin.
- Sfriso A and B Pavoni. 1994. Macroalgae and phytoplankton competition in the central Venice Lagoon. *Environ. Technol.* 15:1–14.
- Short FT, DM Burdick and JE Kaldy. 1995. Mesocosm experiments quantity the effects of eutrophication on eelgrass, *Zostera marina*. *Limnol. Oceanogr.* 40:740–749.
- Tewari A and HV Joshi. 1988. Effect of domestic sewage and industrial effluents on biomass and species diversity of seaweeds. *Bot. Mar.* 31:389–397.
- Valiela I, J McClelland, J Hauxwell PJ Behr, D Hersh and K Foreman. 1997. Macroalgal blooms in shallow estuaries: Controls and ecophysiological and ecosystem consequences. *Limnol. Oceanogr.* 42:1105–1118.
- Vergara JJ, JL Pérez-Lloréns, G Peralta and I Hernández. 1997. Seasonal variation of photosynthetic performance and light attenuation in *Ulva* canopies from Palmones River estuary. *J. Phycol.* 33:773–779.
- Wakefield RL and SN Murray. 1998. Factors influencing food choice by the seaweed-eating marine snail *Norrisia norrisi* (Trochidae). *Mar. Biol.* 130:631–642.

(Received 10 January 2001, accepted 8 March 2001)