

중파자외선에 대한 남극산 해조류의 광합성 및 자외선 흡수물질 형성 반응

한태준* · 박병직 · 한영석 · 강성호¹ · 이상훈¹

인천대학교 생물학과, ¹한국 해양연구원 극지연구소

Photosynthesis and Formation of UV-absorbing Substances in Antarctic Macroalgae Under Different Levels of UV-B Radiation

Taejun Han*, Byeong-Jik Park, Young-Seok Han, Sung-Ho Kang¹ and Sang Hoon Lee¹

Division of Biology and Chemistry, University of Incheon, Incheon 402-749, Korea

*¹Polar Research Center, Korea Ocean Research and Development Institute, 425-600 Ansan,
P.O. Box 29, Seoul, Korea*

Abstract - Effects of artificial and solar UV-B radiation on five rhodophytes (*Curdia racovitzae*, *Gigartina skottsbergii*, *Mazzaella obovata*, *Myriogramme manginii*, *Palmaria decipiens*) from Antarctica have been investigated using PAM fluorescence in laboratory and in the field. Laboratory studies showed that there were significant differences in the UV sensitivity between different species, and that the differences appeared to be correlated with the depth of collection of the specimens. It was apparent from the observations that the samples such as *M. manginii* and *P. decipiens* collected from 20~30 m depths were more sensitive to UV-B radiation compared with those collected from shallower depths. The present study confirmed that an acclimation to the surrounding light regime could be an important factor to determine the UV-sensitivity of a species or individuals and that PAM measurements are rapid and non-destructive methods to evaluate UV influences. From field studies on *M. manginii* and *P. decipiens* it was observed that both plants exhibited changes in the effective quantum yield, with the minimum values at noon followed by a recovery in the evening. Photoinhibition occurred in these species could therefore be accounted for by so-called dynamic photoinhibition. It seems likely that this protective mechanism may contribute to survival of the species in shallow water where they may encounter intense solar radiation. The presence or absence of the UV-B component under solar radiation differently affected the photosynthetic recovery process, and the rate of recovery was much slower in UV-present than in UV-absent conditions. Functional role of UV-B appears to delay the recovery of photosynthesis in the studied macroalgae. Differential sensitivity to UV-B recognised between *M. manginii* and *P. decipiens* seemed to correspond well with the amount of UV-absorbing substances (UVAS) contained in the respective species. Higher tolerance to solar radiation by the latter species may be due to the higher amount of UVAS. There were variations of

* Corresponding author: Taejun Han, Tel. 032-770-8245,
Fax. 032-770-8240, E-mail. taejunhan@yahoo.co.kr

UVAS concentrations in algal thalli depending on the season and depth of collection.

Key words : UV-B, Antarctica, PAM, Photoinhibition, UVAS

서 론

남극의 해조류들은 다른 지역과는 뚜렷하게 구별된 물리화학적 환경 속에 생육하고 있다고 할 수 있다. 겨울 동안, 해조류들은 해수 표면의 얼음 층 형성으로 인하여 매우 낮은 광량 또는 심지어 암흑 상태에 놓이게 된다. 이후, 10~11월에 얼음 층이 녹으면서 12월말까지는 고광량의 태양광선에 노출되고, 여름과 가을이 도래함에 따라 유빙수의 유입과 플랑크톤의 번무로 해수가 탁해져서 다시 저광량 환경을 경험하게 된다. 해조류의 계절적 발달에 영향을 주는 요인 중 하나인 낮 길이(day length)도 남 켈트란드 군도의 경우 겨울에 5시간에서 여름에 20시간으로 매우 크게 변화된다(Wiencke 1990). 광선 조건의 뚜렷한 계절적 변화 양태와는 달리 온도 요인은 겨울에 영하 1.8°C에서 여름에 영상 2.0°C로 변화가 거의 없다고 할 수 있다(Wiencke and tom Dieck 1989, 1990; Drew and Hastings 1992). 또한, 주요 영양염류도 연중 충분히 높은 농도로 유지되어 해조류의 생장에 거의 영향을 끼치지 않는 것으로 알려져 있다(Drew and Hastings 1992).

대기오염 물질의 무분별한 방출과 그에 따른 지속적인 오존층 파괴로 인하여 지표상의 여러 지역에서 태양 중파자외선의 증가현상이 보고되고 있다. 염화불화탄소(CFC) 등과 같은 오존 파괴물질은 주로 북반구에서 활발하게 이루어지고 있는 산업활동의 결과로 대기 중에 나타나는 부산물임에도 불구하고 그 영향은 남극지역에서 두드러지게 나타나는데, 그 이유는 남극 지역에 고유한 극저온과 성층순환(polar vortex: 극맹돌이)의 상호작용으로 염화불화탄소와 오존간의 반응이 손쉽게 이루어지기 때문이다(Anderson *et al.* 1991). 매년 봄철 남극 상공에 출현하는 소위 '오존홀'은 성층권내의 오존농도가 평상시의 60% 이하로 감소되는 현상(Frederick and Snell 1988; Karentz 1994)으로서 이에 따른 자외선의 지표 침투량도 비례적으로 증가하게 된다. 한편, 해조류가 자외선에 노출되는 정도는 매우 다양한데, 겨울엔 얼음과 낮은 태양각에 의하여 자외선이 차단된 환경에 적응되어 있다가(Kirst and Wiencke 1995) 여름이 되면 얼음이 녹고 낮 길이가 길어져 겨울과는 대조적으로 고광량의 태양자외선에 오랜 시간 노출된다. 그러므로 남극에 생육하는 해조류는 이러한 자외선 양의 계절변이에

대처하는 생리적 탄력성 정도가 생육의 성공 여부를 결정하는 중요한 한 요인이 될 것으로 사료된다. 실제로, 태양광선에 대한 반응성 정도가 대형해조류의 한계 수심 분포에 결정적인 역할을 한다는 연구 결과가 최근 보고된 바 있다(Hanelt 1996; Hanelt *et al.* 1997).

최근, 남극에 생육하는 조류의 광합성을 저해하는 요소로 자외선의 영향에 대한 연구가 활발하게 이루어지고 있는데, 그 이유는 현재와 같은 오존 분포 하에서조차 자외선의 수심 투과율이 매우 크기 때문이다. 열대지방에서는 생물에 생리·생태적으로 영향을 미칠 수 있는 광량의 자외선이 수심 25~30m까지 침투하는 것으로 보고되었고(Smith and Baker 1979), 비교적 혼탁하다고 할 수 있는 온대지역의 연안수에서도 최소 5~10m의 수심까지 자외선이 도달되는 것으로 관찰된 바 있으며(Wood 1989), 해수의 투명도가 매우 높은 남극에서는 자외선의 해수 내 침투 깊이가 10~30m인 것으로 보고된 바 있다(Karentz 1989; Karentz and Lutze 1990). 미세 조류는 자외선의 영향을 평가하는 대상으로 많이 사용되어 온 반면, 대형 해조류는 비교적 간과되어 왔다고 할 수 있는데 이는 대형 해조류의 일차 생산자로서의 생산력, 여러 가지 동물의 서식처로서의 기능 그리고 어업 및 양식업 등의 산업적인 가치성이라는 측면에서 판단해 볼 때 매우 아쉬운 일면이라고 할 수 있다.

자외선은 분자수준에서 군집수준까지 해조류의 다양한 면에 영향을 끼치는 것으로 보고된 바 있는데, DNA, RNA 그리고 protein과 같은 중요 생물분자의 구조를 변화시키는 것에서부터 세포분열, 세포크기, 생존율, 광합성, 생장방향성, 운동성 등의 생리적인 면 그리고 나아가 군집구조와 해양생산성에 까지 막대한 피해를 주는 것으로 나타났다(Häder 1993; Franklin and Forster 1997). 광합성 생물이 고광량의 광선에 노출되면 광합성 능력이 감소되는데 이를 '광저해 현상(photoinhibition)'이라고 부른다. 이러한 광저해 현상은 여러 가지 요인에 기인할 수 있는데 대표적인 예로 엽록체 구조의 붕괴, 광합성 반응 중심(reaction centre)간의 여기에너지 전이 효율의 변화 그리고 광합성 색소의 파괴 등을 들 수 있다. 최근, 광합성 제2광계(photosystem II)가 자외선에 의한 광합성을 저하의 주된 기관으로 주목되면서 이러한 현상이 32kDa의 분자량을 나타내는 D1 막 단백질의 파괴와 깊은 관련이 있는 것으로 보고된 바 있다. 그러나, 이러한 단백질 붕괴현상이 광선에 의한 치명적인 피

해 현상인지 아니면 과잉 에너지 흡수에 대처하는 일종의 방어 기작 인지에 대한 명확한 결론이 아직 나지 않은 상태이다. 후자의 경우, '동적인 광저해 현상 (dynamic photoinhibition)'이라고 하여 과잉 흡수된 에너지가 카로테노이드계 색소의 작용으로 식물에 해를 끼치지 않고 방출되는 현상을 지칭한다 (Osmond 1994).

저서성 해조류는 강한 태양광선에 대하여 두 가지 방어 전략적 특성을 보이는 것으로 알려져 있다. 먼저 수심 깊은 곳에 서식하는 종은 해조류 군집의 하층식생 (understory)으로 생육하거나 수심 깊은 곳에 서식함으로써 고광량 스트레스의 영향권에서 벗어날 수 있다. 반면, 수심 얇은 곳에 서식하는 해조류가 보이는 중요한 전략적 기작으로서 세포내에서 생성되고 축적되는 자외선 흡수물질의 기능이 지적된 바 있다. 자외선 차단물질 가운데 가장 잘 알려진 것은 마이코스포린 유사 아미노산 (Mycosporine-like Amino Acids; MAAs)으로서 310~360 nm 파장영역에서 강한 흡수를 보이는 특성을 지니고, cyclohexenone이나 cyclohexenimine 발색단이 아미노산의 치환기와 결합하고 있는 구조를 지닌 것으로 밝혀졌다 (Dunlap *et al.* 1995). 마이코스포린 유사아미노산은 고등식물, 조류, 박테리아, 균류 등의 경우 체내에서 shikimic acid 합성 경로를 통하여 생합성되는 반면, 동물의 경우 조류와의 공생관계 혹은 섭식에 의하여 외부로부터 공급되는 것으로 알려져 있다 (Favre-Bonvin *et al.* 1987; Banaszak and Trench 1995; Carefoot *et al.* 1998). 해조류에서 강한 태양광선에 직접 노출되는 장소에 서식하는 조간대 종들과 자외선이 차단된 환경인 조하대에 서식하는 종들을 대상으로 자외선 흡수물질의 존재여부를 파악하는 것은 자외선에 많이 노출되는 환경에 서식하는 생물들에게 있어 자외선 흡수물질이 유해한 자외선으로부터의 보호기능을 제공할 수 있는지의 여부를 판정해줄 수 있는 매우 흥미로운 작업이 아닐 수 없다.

본 연구에서는 남극 킹조지섬 맥스웰만 주변에 생육하는 해조류를 대상으로 실내실험과 야외실험을 병행하여 계절과 생육 수심에 따른 종간 혹은 종내 자외선 민감도와 자외선 흡수물질의 상대적인 정량분포를 비교 조사하였다.

연구 및 방법

1. 재료 식물 및 전처리 과정

2000년 11월~2001년 7월까지 세종기지 주변 맥스웰만에 서식하는 홍조 5종 (*Curdia racovitzae* Hariot,

Gigartina skottsbergii Setchell et Gardner, *Mazzaella obovata* Kützting, *Myriogramme manginii* (Gain) Skottberg, *Palmaria decipiens* (Reinsch) Ricker)을 채집하여 연구를 수행하였다. 채집된 재료는 기지 내로 운반하여 해수순환과 함께 수온이 1~2°C로 유지되는 인공수조에 보관배양하였고, 채집 후 1~3일 내로 사용하였다. 자외선 흡수 물질의 존재 여부 분석을 위한 해조류들은 염체를 증류수로 씻어 염분을 제거한 뒤 건조기 (50°C)에서 24~36시간 동안 건조시킨 후 분석하였다.

2. 인공 중파자외선이 해조류에 미치는 영향

홍조류 5종의 건강한 염체에서 직경 14 mm의 원형 절편을 뽑아내어 인공 중파자외선에 대하여 나타내는 민감성을 비교하였다. 염체의 원형절편은 자연해수 40 ml가 채워진 플라스틱 Petri-dish (100 × 10 mm)에 담아 인공 자외선램프 (UV-B, TL 20W/12, Philips) 하에서 2.0 W m⁻²의 광량으로 각각 30분, 1, 3시간 동안 조사하였다. 자외선 조사가 끝난 후, 해수를 교환하고 백색광 10~20 μmol m⁻² s⁻¹의 광량 하에서 24시간 동안 배양을 하면서 일정 시간 별로 샘플을 수거하여 광합성 효율을 측정하였다. 이 때, 배양기내의 광주기는 연속광으로 조정되었으며 온도는 1±1°C로 유지하였다.

3. 태양광선이 해조류에 미치는 영향

태양광선이 해조류에 미치는 영향을 파악하기 위해서 *M. manginii*와 *P. decipiens*의 건강한 염체로부터 원형 절편을 잘라내어 아크릴판으로 만든 수조 (깊이 10 cm)

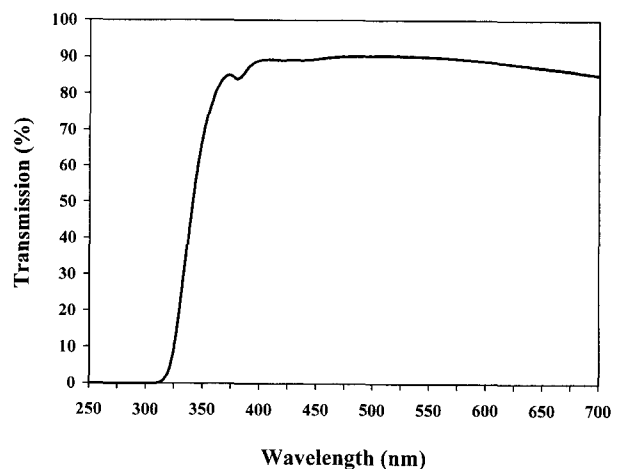


Fig. 1. Transmittance of the UV-B filter employed for the present study.

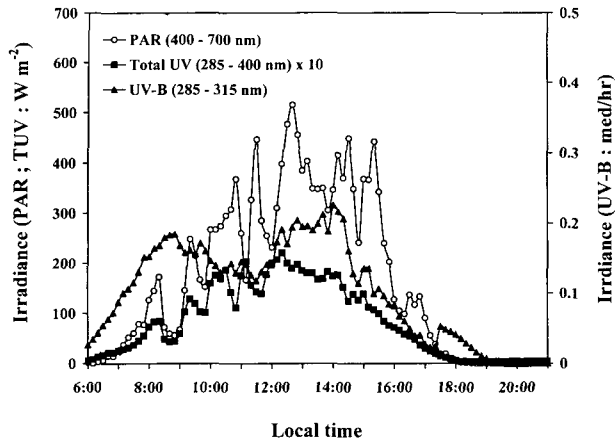


Fig. 2. Daytime variations in PAR (400~700 nm), Total UV (285~400 nm) and UV-B (285~315 nm) irradiances measured on 21 March 2001 at ground levels, King Sejong Marine Research Center.

에 담고 거즈로 수조내의 광량을 조절한 후, 해수를 순환시키면서 24시간 동안 배양실험을 실시하였다. 이 때, 광량은 지표면 태양광선량의 100, 50, 15 그리고 4%가 되도록 하였다. 한편, 중파자외선 효과를 독립적으로 구별해내기 위하여 태양복사광선으로부터 중파자외선의 파장 영역을 차단해주는 특수 필터를 부착한 수조를 사용하여 동일 종의 개체들을 비교 배양하였다(Fig. 1).

배양 실험 중 오전 10시부터 오후 2시까지의 지표면 평균 태양 복사광선(PAR; 400~700 nm), 총자외선(UV; 285~400 nm), 중파자외선(UV-B; 285~315 nm)의 광량은 각각 350, 17.5, 1.8 $W m^{-2}$ 였다(Fig. 2). 광량 측정치는 세종 기지내에 설치된 Eppley Pyranometer, Eppley UV photometer, UV-Biometer로 측정된 수치를 $W m^{-2}$ 의 단위로 전환시켰다.

4. 광합성 효율 측정

광합성 효율은 PAM-2000 fluorometer (Walz, Germany)을 사용하여 측정된 Yield 값으로 비교하였다. Yield 값은 광합성의 효율성을 나타내주는 척도로서 $(F_m - F_0)/F_m$ 으로 계산된다(Häder *et al.* 1996). 이때, F_m 은 암흑에 적응된 샘플의 최대 형광값이고 F_0 는 암흑에 적응된 샘플의 초기 형광값을 지칭한다.

5. 자외선 흡수 색소의 상대적 정량

엽체 원형 질편을 5 ml의 methanol (99.9%)이 든 용기에 담아 뚜껑을 닫고 알루미늄 foil에 싸서 냉장고에 보관하였다. 24시간 경과 후, 용기 속의 액체내용물을 원심

분리기에 넣어 5분 동안 10,000 rpm으로 원심분리 하였고 이때 채취된 상층액의 양을 쟀 다음, 색소의 흡광도(absorbance)를 측정하였다. 자외선 흡수물질의 상대적인 양은 UV-Visible Spectrophotometer (Shimadzu, UV-2401PC)에서 250~400 nm 사이에 나타나는 흡광도의 정점을 찾은 후 엽록소 *a*의 정점에 대한 비율로 표시하였다. 자외선 흡수물질의 계절별, 수심별 변화를 알아보기 위하여 여름과 겨울 그리고 수심별로 샘플을 채집하여 자외선 흡수물질의 양을 측정하였다.

결 과

1. 인공 중파자외선이 남극산 해조류에 미치는 영향

Fig. 3은 인공 중파자외선($2.0 W m^{-2}$)에 30분 그리고 1, 3시간 동안 노출된 후 광량 $10 \sim 20 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ 의 백색광에서 배양된 해조류 5종의 시간별 광합성 효율 변화 양상을 나타내고 있다. 종에 따라 반응성에 차이를 보이지만 전체적으로 볼 때 자외선 조사 직후의 Yield 값이 중파자외선의 노출 시간에 비례하여 감소된 것을 알 수 있다. 홍조 *C. racovitzae*는 자외선에 30분~1시간 노출되었을 때, 대조군과 비교하여 의미있는 Yield 값 차이를 보이지 않았으나 3시간 노출 직후, 약 15%의 Yield 감소율을 보였고 자외선 조사 중단 후, 1시간 경과했을 때 Yield가 약 10% 정도의 향상되었으나 24시간 후까지 뚜렷한 회복의 기미를 보이지 않았다(Fig. 3). *G. skottsbergii*의 경우, 자외선 조사 직후에는 광합성 효율에 변화가 없었으나, 1시간 동안 백색광에 두었을 때 자외선에 3시간 동안 노출되었던 실험군에서 약 30%의 광합성 감소 현상을 관찰할 수 있었다. 24시간 경과 후, 자외선 조사량에 따라 실험군 사이에 현격한 대조를 나타내어 30분 자외선 조사군은 최초의 Yield 값을 유지한 반면, 1~3시간 자외선 노출군은 30~45%의 Yield 감소율을 기록했다(Fig. 3). *M. obovata*는 3시간 자외선에 노출된 실험군에서 16%의 광합성 감소를 보였고 자외선 조사가 종료된 후 1시간이 지나면서 1, 3시간 자외선 조사군에서 각각 16%와 33%에 이르는 부가적인 Yield의 감소를 보였다(Fig. 3). *M. manginii*는 실험에 사용된 5종 중에서 중파자외선에 가장 민감한 반응을 보여서 자외선 노출량에 비례하여 광합성 효율이 자외선 노출 직전 값의 30%(30분 노출), 50%(1시간 노출) 그리고 60%(3시간 노출)까지 크게 감소되었고 자외선 조사 종료 후 24시간이 경과하는 동안 회복의 기미없이 감소된 추세를 유지하였다(Fig. 3). *P. decipiens*에서 자외선 조사시 나타난 광합성 반응은 *M. manginii*와 유사한 형태를 보

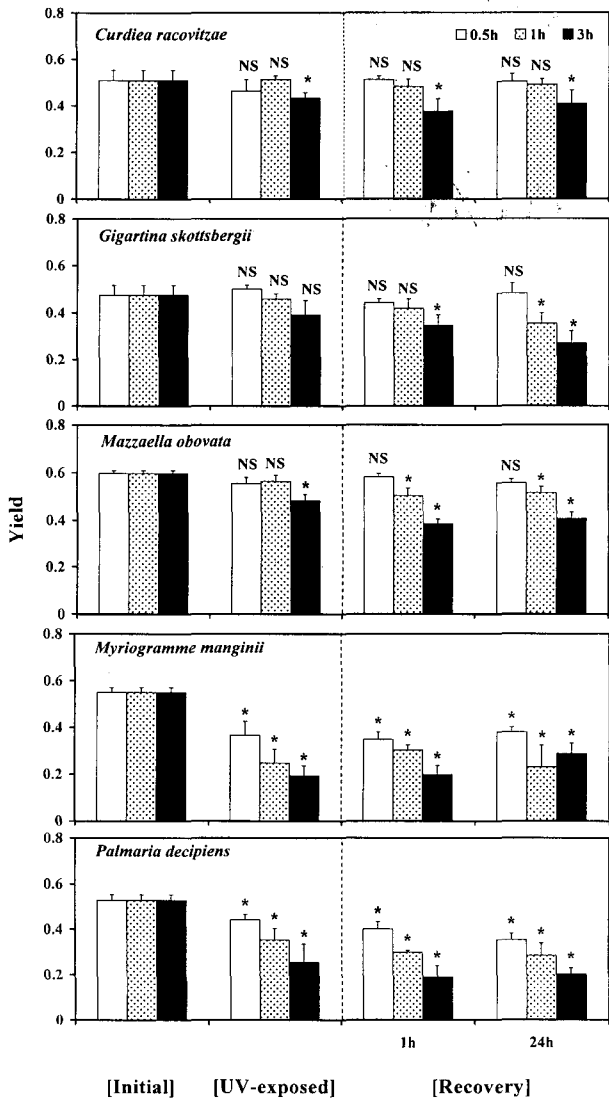


Fig. 3. Changes in the effective quantum yield of Antarctic rhodophytes after exposures to different durations of UV-B at 2.0 W m^{-2} . Values are means and 95% confidence intervals ($n = 5$). Bars with asterisks denote values significantly different (at $p = 0.05$) from those of the initial yield. NS: not significant.

였으나 감소폭은 상대적으로 작았다(Fig. 3).

2. 태양광선이 남극산 해조류에 미치는 영향

Fig. 4와 5는 홍조 *M. manginii*와 *P. decipiens*를 4가지의 광량 처리(100%, 15%, 50%, 4%의 지표면 광량) × 2가지 광질 처리(UV-B 유무) 조건하에서 배양했을 때 나타나는 광합성 효율의 변화 양상을 나타낸 것이다. 결과를 보면 우선 *M. manginii*의 경우, 4% 광량을 제외한

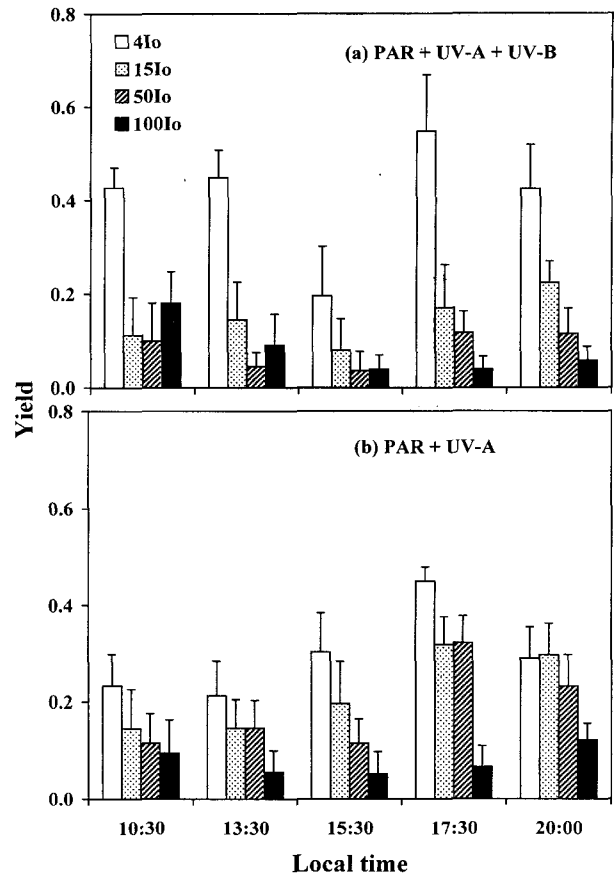


Fig. 4. Changes in the quantum yield of *Myriogramme manginii* under different levels of solar irradiances with or without the UV-B component. Values are means and 95% confidence intervals ($n = 5$).

모든 광량 조건에서 중파자외선이 제거되었을 때 Yield 값이 높은 것으로 나타났다. 또한, 4~50% 광량에서는 중파자외선을 제거해 준 조건에서 저녁 시간(17:30)에 뚜렷한 광합성 회복 경향성을 나타낸 반면 100% 광량 조건에서 중파자외선의 유무에 상관없이 매우 낮은 광합성 효율을 보였다(Fig. 4). *P. decipiens*는 고광량 조건에서 *M. manginii*에 비하여 높은 Yield 값을 보였는데 특히, 오전 9~10시경에 15~50% 광량 조건에서의 광합성 효율이 4% 광량에서의 효율과 차이를 보이지 않은 것이 *M. manginii*의 반응과 구분되는 점이다(Fig. 5). *P. decipiens*에서는 오전 9시에 100% 태양광선 조건에서 중파자외선을 제거했을 경우 오히려 Yield 값이 감소된 것을 관찰할 수 있었다. 광량이 높은 정오부터 오후 2시 사이에는 중파자외선을 제거한 조건과 중파자외선에 노출된 조건을 비교할 때 상대적으로 전자에서 높은 광합성을 유지하였고 오후에는 뚜렷한 회복 현상을 보였는

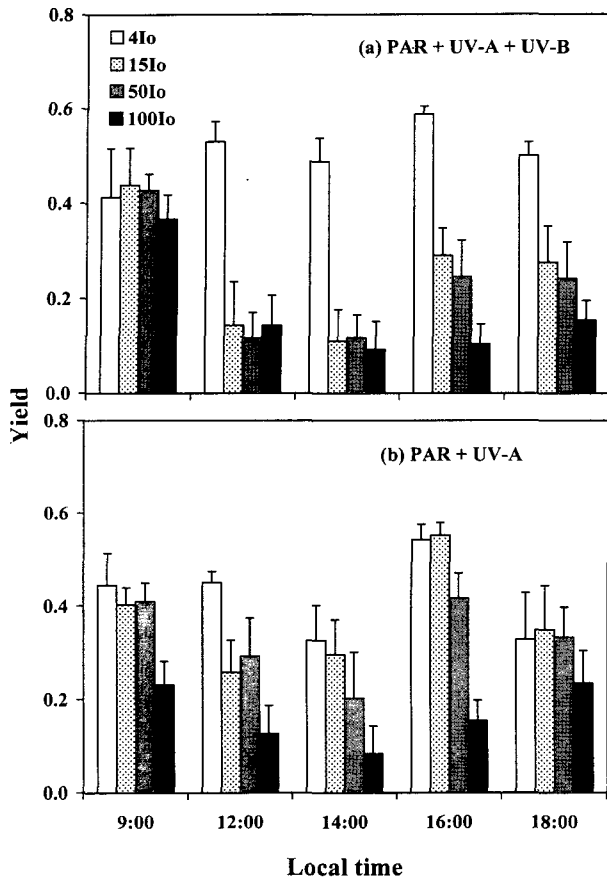


Fig. 5. Changes in the quantum yield of *Palmaria decipiens* under different levels of solar irradiances with or without the UV-B component. Values are means and 95% confidence intervals (n = 5).

데 특히 4~15% 광량에서는 오전 첫 시간에 나타난 광합성값보다 높은 값을 기록했다.

3. 자외선 흡수색소량의 계절별, 수심별 변이

홍조 4종의 계절별 자외선 흡수물질의 양적 변화를 살펴본 결과, 세 종 (*G. skottsbergii*, *M. obovata*, *P. decipiens*)의 자외선 흡수색소는 여름철에 현저한 양적 증가를 보인 반면, *M. manginii*는 여름보다 겨울철에 더 많은 자외선 흡수물질을 함유한 것으로 나타났다(Fig. 6). 각 종의 자외선 흡수 정점 파장을 비교해 보았을 때, 종별로 서로 다른 종류의 자외선 흡수 물질을 함유한 것으로 추측할 수 있다. *P. decipiens*의 경우, 수심에 따라서 자외선 흡수물질의 함유량에 차이가 있는 것으로 나타났다. 조간대 상부 조수웅덩이(tide pool)와 조하대 하부 수심 20m에 생육하는 개체를 비교한 결과 조수웅덩이에 생육하는 개체가 조하대 개체에 비하여 훨씬 많

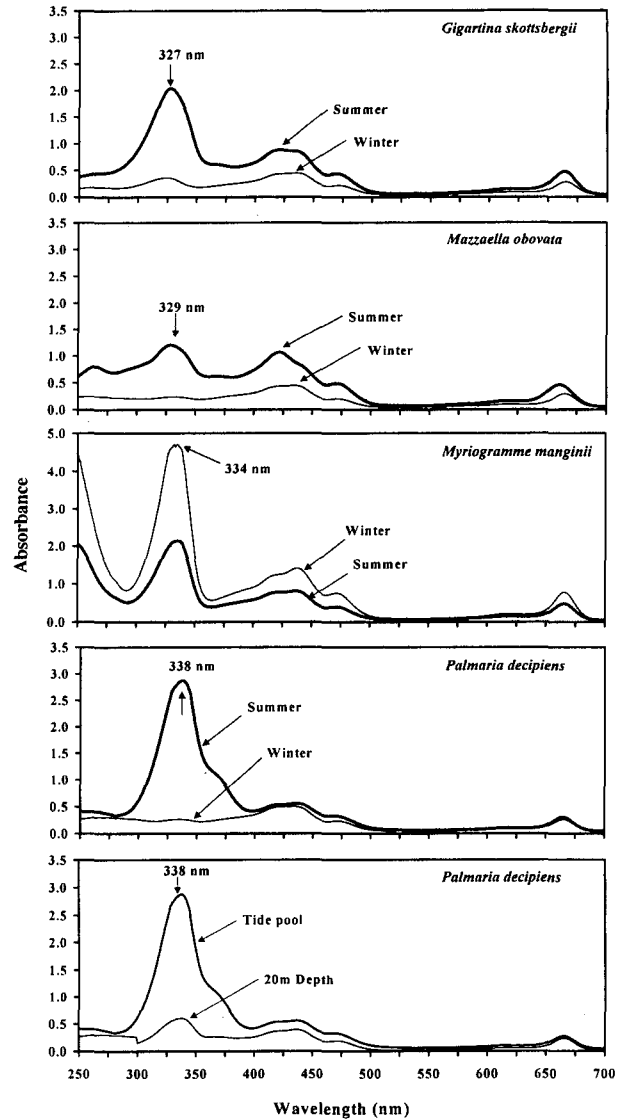


Fig. 6. Spectrophotometric scans of methanol extracts in Antarctic rhodophytes collected in different seasons or depths.

은 양의 자외선 흡수물질을 함유한 것으로 나타났다. 아울러, 조수웅덩이에 생육하는 개체는 338과 360 nm에서 각각 정점(peak)과 어깨점(shoulder)를 보인 반면, 수심 20 m에 생육하는 개체는 338 nm에서만 정점을 기록했다.

고 찰

Chung et al. (1994)은 킹조오지섬 주변의 맥스웰만에 서식하는 해조류의 수직 분포를 연구하여 생육 수심을

세 가지로 구분하고 각각의 수심에 우점하는 종을 구분해 놓았다. 이 연구에 따르면, 본 연구에서 사용된 재료들 중에서 *M. manginii*와 *P. decipiens*는 수심 얇은 곳에 서식하는 부류이고, 반면 *C. racovitzae*, *G. skottsbergii* 그리고 *M. obovata*는 수심 5~15m에서 발견되는 부류라고 할 수 있다. 본 연구에서는 일반적으로 수심 얇은 곳에 서식하는 것으로 알려진 종 즉, *M. manginii*와 *P. decipiens*의 자외선 내성이 다른 종들에 비하여 작게 나왔다. 종간의 자외선 내성을 좀더 명확하게 비교하기 위해 광합성 효율과 자외선 총에너지 사이의 상호 관계를 회귀 분석한 결과 광합성 효율이 50% 감소하는데 요구

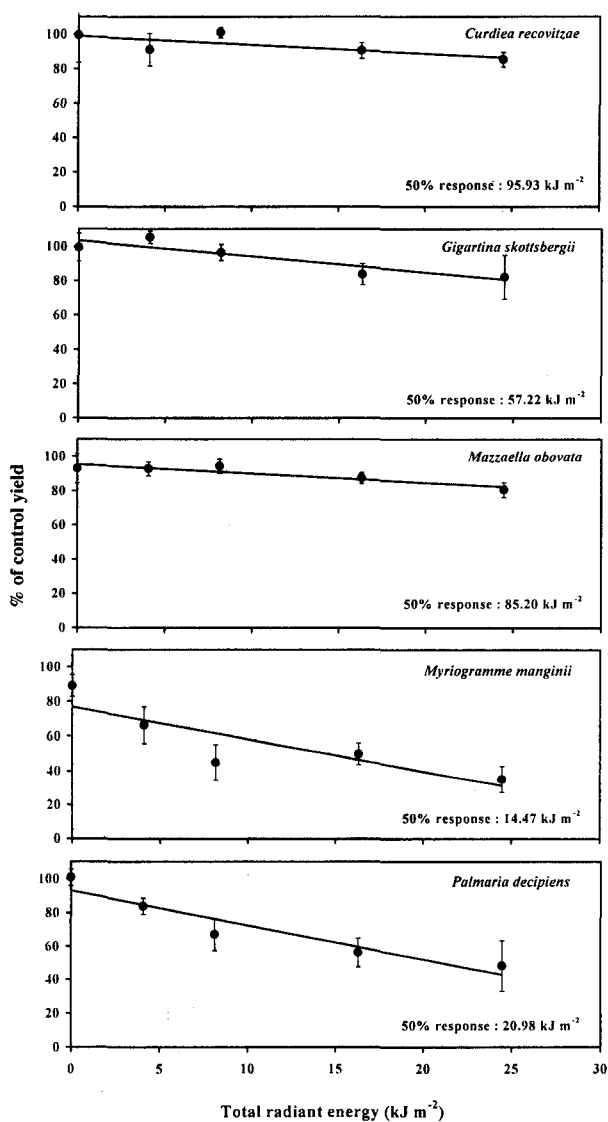


Fig. 7. Relationship of photosynthetic quantum yield with total UV-B energy. The regression equation was fitted to all values and a 50% response was calculated.

되는 에너지양이 $C. racovitzae > M. obovata > G. skottsbergii > P. decipiens > M. manginii$ 의 순으로 나타났고 이는 곧 자외선 내성의 크기 순으로 이해될 수 있다 (Fig. 7). 해조류가 태양광선에 서로 다른 내성을 보이는 이유는 유전적 특성이 가장 큰 원인으로 알려진 바 있으나 (Biebl 1952), 서식지 광조건에의 적응성 또한 중요한 원인으로 지적된 바 있다 (Hanelt 1997; Bischof *et al.* 1998). 본 연구에 사용된 *M. manginii*와 *P. decipiens*는 20~30m의 수심에서, 나머지 종들은 수심 5~15m에서 채집된 개체임을 감안할 때 본 연구 결과는 서식지 주변의 광환경이 해조류의 자외선 내성을 결정해 주는 한 요인이라는 최근의 가설을 입증해주는 것이라고 할 수 있다. 아울러, 엽록소 형광 분석에 기초한 광합성의 효율 변화와 자외선 조사량 사이에 나타난 밀접한 상관관계는 형광 변화를 이용한 광합성 측정법이 자외선 반응을 조사하는데 있어서 매우 신속하고 비파괴적인 방법으로 이용될 수 있음을 시사해 준다고 할 수 있다 (Kraus and Weis 1991).

조건대에서 채집된 두 종의 홍조류 (*M. manginii*와 *P. decipiens*)를 대상으로 태양광선하에서의 광합성 효율을 추적한 결과, 정오와 오후사이에 최저 광합성을 보이고 오후와 저녁에는 회복되는 현상을 보였는데 이와 같은 경우 낮시간에 보인 광합성 억제 양상은 동적인 광저해 현상 (dynamic photoinhibition)으로 판단된다. 물론, 해조류의 광합성 기작은 이러한 가역적 변화 외에 조수 및 수체의 탁도 등에 의하여 크게 영향을 받을 수 있어서 1m 이상되는 수체에 덮이거나 서식 주변 수체의 탁도가 높을 경우 특별한 방어기작 없이도 고광량의 폐해로부터 보호될 수 있다. 그러나, 동적인 광저해 능력은 본 연구에 사용된 두 종이 비교적 강한 태양광선에 노출된 지역에 서식하는데 다른 어떤 요인보다 크게 기여할 것으로 사료된다. 실제로 수심 얇은 곳에 서식하는 종일수록 광저해로부터의 회복이 빠르다는 보고가 이루어진 바 있다 (Bischof *et al.* 1998; Hanelt 1998). 동적인 광저해 현상은 지나친 잉여 에너지를 열에너지로 방출시킴으로써 광합성 기구를 보호해주는 기능적 역할을 하는 것으로 알려져 있다. 야외에서 배양된 남극산 두 종에서 하루동안 나타나는 광저해 현상은 회복이 일반적으로 수 일 이상 요구되는 광합성 색소의 파괴에 의한 결과로는 보이지 않는데 이는 처리군 사이에 광합성 색소량 차이가 없는 것으로부터 판단할 수 있다 (자료 제시 생략).

본 연구 결과에서 발견된 또 다른 흥미로운 점은 중파자외선의 유무에 따라 광합성의 억제와 회복 속도에 차이가 난다는 점이다. 중파자외선이 포함된 태양 광선

하에서는 광합성의 억제와 회복 현상이 느린 반면 중파 자외선이 제거된 조건에서는 광합성이 비교적 빨리 억제되고 빨리 회복되는 것으로 나타났는데, 이는 중파 자외선이 광합성 회복 기작을 지연시키는 작용을 할 지도 모른다는 가설을 가능하게 해준다. 식물의 광합성 기구에 피해를 끼치는 고광량의 스트레스는 파장에 따라 그 효과가 다를 수 있다. 고광량의 가시광선은 주로 단백질과 색소에 산화 스트레스를 주는 것으로 알려진 반면 (Andersson *et al.* 1992), 자외선은 Rubisco와 D1 단백질의 기능에 영향을 주는 것으로 보고된 바 있다 (Nogues and Baker 1995).

본 연구에서 태양광선에 직접 노출된 두 종의 홍조류 (*M. manginii*와 *P. decipiens*)가 나타내는 광합성 효율의 심각한 감소 현상은 주로 낮은 광에 적응된 해조가 고광량에 노출되었을 때 나타내는 생리적인 반응과 유사하다. 호주산 갈조 *Ecklonia radiata*는 태양광선에 직접적인 노출되었을 때 치명적인 결과를 초래하였다 (Novaczec 1984). 한 여름에 수심 깊은 곳에서 얇은 곳으로 옮겨진 홍조 *Plocamium cartilaginum*는 극심한 성장 감소 현상을 나타내었다 (Kain 1987). Wood (1987)는 수심 얇은 곳에 번성하는 갈조류의 모체를 제거했을 때 그 아래 어두운 환경에서 자라던 어린 개체들이 광합성 색소를 잃고 생장이 저하되는 등의 피해 현상을 보인다고 보고한 바 있다. 생장이 감소되는 것과 생존율이 저하되는 등의 변화는 광합성 능력의 상실과 밀접한 관계가 있으므로 고광량 환경은 낮은 광 환경에 적응된 개체 혹은 종의 광합성에 지대한 영향을 끼친다고 말할 수 있다.

본 연구에서는 태양광선내 중파자외선의 유무가 광합성 효율에 변화가 있는지에 대하여 관심을 두었는데 그 이유는 중파자외선은 오존층의 파괴와 관련되어 양적인 변화를 보이기 때문이다. 본 연구에 사용된 지표 광량의 100, 50, 15 그리고 4%의 광선 중에 포함된 자외선 광량은 해양환경에서 표층수, 수심 1, 5 그리고 10m의 수심에 도달되는 광량에 해당된다. 두 종의 홍조류 (*M. manginii*와 *P. decipiens*)의 경우, 자외선을 제거했을 때 광합성 효율이 높은 것으로 나타났는데 이러한 결과는 오존층 파괴에 의한 자외선 증가현상이 적어도 이 두 종에 있어서 생리적인 면에 심각한 영향을 끼칠 수 있음을 시사해 준다고 할 수 있다. 이러한 자외선의 효과는 개체와 집단 수준을 넘어서 다른 동물과의 먹이사슬이나 서식처 관계 등 군집 구조 자체에 연쇄적인 파급 효과를 가져올 수도 있다는 점에서 주목하지 않을 수 없다.

중간의 자외선 민감성을 비교한 결과, *P. decipiens*가 *M. manginii*에 비하여 내성이 큰 것으로 나타났는데 두

종 공히 조건대로부터 조하대 상부에 서식하는 종임에도 불구하고 이러한 내성차이를 보였다는 점은 흥미로운 일이라고 할 수 있다. 자외선 내성 차이의 근원은 종간의 유전적 특성 차이 (Hanelt 1997), 서로 다른 광조건에의 적응 (Hanelt 1998) 등 여러 가지 원인이 있겠지만 여기서는 자외선 흡수물질의 정량적인 차이가 주된 원인인 것으로 사료된다. Shick *et al.* (1995)은 남조류인 *Gloeocapsa* sp.에서 마이코스포린 유사아미노산의 존재가 엽록소 및 DNA를 자외선 상해로부터 보호해 줄 수 있음을 증명하였다. 착편모조류인 *Phaeocystis pouchetii*의 경우도 자외선 흡수물질을 많이 함유한 개체가 그렇지 않은 개체에 비하여 태양광선에 대한 저항성이 큰 것으로 나타났다 (Marchant *et al.* 1991). 최근 세종기 주변 마리안 소만에 서식하는 또 다른 홍조류 4종을 대상으로 자외선에 대한 내성을 조사했을 때, 해조류의 수직분포는 자외선에 대한 내성과 관련이 있으며 이는 자외선 흡수색소의 소유여부에 의하여 결정된다는 것을 암시해주는 결과를 얻었다 (Han *et al.* 2001). 또한 우리나라 동해안에 서식하는 다시마목 식물을 재료로 하여 인공자외선에 대한 내성과 체내 자외선 흡수색소의 상대적인 양을 비교해 본 결과, 수심별 서식처와 자외선 내성 그리고 자외선흡수물질의 양 사이에 매우 높은 상관관계를 나타내었다 (Han 미발표자료). 본 연구에서 재료로 이용한 *M. manginii*와 *P. decipiens*에서 발견된 자외선 흡수물질의 양은 약 1:2 정도의 비율을 보였는데 이러한 정량적 차이가 자외선 민감성에 기여한 것으로 사료된다.

본 연구에서는 또한 계절별 그리고 채집 수심별로 자외선 흡수물질의 정량적 차이를 발견할 수 있었는데 이는 서식지에 도달되는 태양 광선량과 비례하는 경향성을 보여서 태양광선이 풍부한 여름철에 그리고 고광량이 도달되는 수심 얇은 곳에 서식하는 개체가 더욱 많은 양의 자외선 흡수물질을 함유한 것으로 나타났다 (Fig. 5). Jokiell and York (1982)는 산호 *Pocillopora damicornis*를 태양 자외선이 차단된 상태에 두었을 때 조직내 자외선 흡수물질의 양이 감소하는 것을 관찰함으로써, 자외선 흡수물질의 생성이 자외선에 대한 반응결과라는 것을 제안한 바 있다. Dunlap *et al.* (1986)은 역시 산호 체내에 존재하는 자외선 흡수물질의 농도가 수심이 깊어짐에 따라 지수 함수적으로 감소한다고 보고한 바 있다. 해조류에서도 유사한 사례가 있는데, Karsten *et al.* (1998)은 극지방의 홍조류인 *Polysiphonia arctica*의 경우 수심이 깊어짐에 따라 마이코스포린 유사아미노산의 함량이 감소되어 수심 얇은 곳에 서식하는 종은 깊은 바다에서 채집된 개체보다 5배나 더 많은 양의 자외

선 흡수물질을 함유하고 있다고 보고하였다. 이런 현상은 수심이 깊어짐에 따라 어떤 다른 환경요인보다 자외선 도달량이 크게 감소하는 것과 깊은 관련성이 있는 것으로 보인다. 수심이 비슷할 경우 자외선 조사량이 많은 지역에서 서식하는 해조의 엽체 내에 더 많은 마이코스포린 유사아미노산이 함유되어 있고 (Karsten *et al.* 1998), 서식지역 해수의 투명도 차이에 따라서도 그 함량이 변화되며 (Silvalingam *et al.* 1976), 겨울보다는 자외선 조사량이 많은 여름철에 함량이 증가하는 것이 관찰된 바 있다 (Wood 1987; Post and Larkum 1993).

남극산 해조류내의 자외선 흡수물질은 여러 학자에 의해 분석된 바 있는데 현재까지 알려진 물질 중에 본 연구에 사용된 종에서 나타나는 물질은 mycosporine-glycine, palythine, asterina-330, palythanol, shinorine, palythene, porphyra-334 등이 있다 (Karentz *et al.* 1991). *G. skottsbergii*와 *M. manginii*는 메탄올 추출액에서 뚜렷한 정점을 보임에도 불구하고 아직까지 자세한 구조 분석이 이루어진 바 없고 아울러, *M. manginii*의 경우 다른 종들과 달리 겨울에 뚜렷한 자외선 흡수물질의 증가 현상을 나타낸다는 점에서 앞으로 보다 정교한 물질 분석 연구가 요구된다.

적 요

남극에 생육하는 5종의 홍조류 (*Curdia racovitzae*, *Gigartina skottsbergii*, *Mazzaella obovata*, *Myriogramme manginii*, *Palmaria decipiens*)를 대상으로 인공 중파 자외선과 태양광선에 대한 종별 생리적 반응을 광합성이라는 파라미터를 사용하여 조사 연구하였다. 실험실 연구 결과, 종간에 중파 자외선에 대한 내성 차이가 확인되었으며 이러한 차이는 각 종들이 채집되기 전에 서식하고 있었던 수심과 매우 밀접한 관계가 있어서 20~30 m의 수심에서 채집된 *M. manginii*와 *P. decipiens*의 자외선 내성이 다른 종들에 비하여 작게 나왔다. 본 연구 결과는 서식지 주변의 광환경이 해조류의 자외선 내성을 결정해 주는 한 요인이라는 가설을 입증해 주었을 뿐 아니라 형광 변화를 이용한 광합성 측정법은 자외선 내성을 타진하는데 있어서 매우 신속하고 비파괴적인 방법으로 이용될 수 있음을 입증하였다.

두 종의 홍조류 (*M. manginii*, *P. decipiens*)를 대상으로 태양광선 하에서의 광합성 효율을 관찰한 결과, 정오에 최저 광합성을 보인 반면 저녁에는 광합성 능력이 회복되는 현상을 나타내었다. 이같은 동적인 광저해 현상 (dynamic photoinhibition)은 일종의 광적응 능력으로

서 식물이 비교적 강한 태양광선에 노출된 지역에 성공적으로 서식하는데 크게 기여하는 것으로 사료된다. 본 연구에서는 또한 태양광선내 중파자외선 포함 유무에 따라 광합성 회복 속도에 차이가 나는 것을 볼 수 있었는데 중파자외선이 포함된 태양 광선 하에서는 광합성의 회복이 느린 반면, 중파 자외선이 제거된 조건에서는 광합성이 비교적 빨리 회복되는 것을 관찰할 수 있었으며 이는 중파 자외선이 광합성 회복 기작을 지연시키는 작용을 한 것으로 해석될 수 있다. 야외에서 자외선 민감성을 비교한 결과, *P. decipiens*가 *M. manginii*에 비하여 자외선 내성이 큰 것으로 나타났는데, 두 종 공히 조건대로부터 조하대 상부까지 서식하는 종임에도 불구하고 이러한 내성차이를 보인 이유는 자외선 흡수물질의 정량적인 차이에 기인한다고 할 수 있다. *M. manginii*와 *P. decipiens*에서 발견된 자외선 흡수물질의 양은 약 1:2 정도의 비율을 보였는데 이러한 정량적 차이가 자외선 민감성에 기여한 것으로 사료된다. 본 연구에서는 또한 계절별 그리고 채집 수심별로 자외선 흡수물질의 정량적 차이를 발견할 수 있었는데 태양광선이 풍부한 여름철에 그리고 고광량이 도달되는 수심 얕은 곳에 서식하는 개체가 더욱 많은 양의 자외선 흡수물질을 함유한 것으로 나타났다.

참 고 문 헌

- Anderson JG, DW Toohey and WH Brune. 1991. Free radicals within the Antarctic vortex: the role of CFCs in Antarctic ozone loss. *Science* 251:39-46.
- Andersson B, AH Salter, I Virgin, I Vass and S Styring. 1992. Photodamage to photosystem II-primary and secondary events. *J. Photochem. Photobiol. B. Biol.* 15: 15-21.
- Banaszak AT and RK Trench. 1995. Effects of ultraviolet (UV) radiation on microalgae-invertebrate symbiosis. I. Response of the algal symbionts in culture and in hospite. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 194:233-250.
- Biebl R. 1952. Ecological and non-environmental constitutional resistance of the protoplasm of marine algae. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 31:307-315.
- Bischof K, D Hanelt and C Wiencke. 1998. UV-radiation can affect depth-zonation of Antarctic macroalgae. *Mar. Biol.* 131:597-605.
- Büchel C and C Wihelm. 1993. *In vivo* analysis of slow chlorophyll fluorescence induction kinetics in algae: progress, problems and perspectives. *Photochem. Photobiol.* 58:137-148.

- Carefoot TH, M Harris, BE Taylor, D Donovan and D Karentz. 1998. Mycosporine-like amino acids: possible protection in eggs of the sea hare *Aplysia dactylomela*. *Mar. Biol.* 130:389-396.
- Chung H, YS Oh, IK Lee and DS Kim. 1994. Macroalgal vegetation of Maxwell Bay in King George Island, Antarctica. *Kor. J. Phycol.* 9:47-58.
- Drew EA and RM Hastings. 1992. A year-round ecophysiological study of *Himantothallus grandifolius* (Desmarestiales, Phaeophyta) at Signy Island, Antarctica. *Phycologia* 31:262-277.
- Dunlap WC, BE Chalker and JK Oliver. 1986. Bathymetric adaptations of the reef-building corals at Davies Reef, Great Barrier Reef, Australia. III. UV-B absorbing compounds. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 104:239-248.
- Dunlap WC, GA Rae, EW Helbling, VE Villafane and O Holm-Hansen. 1995. UV-absorbing compounds in natural assemblages of Antarctic phytoplankton. *Antact. J. U.S.* 30:323-326.
- Favre-Bonvin J, J Bernillon, N Salin and N Arpin. 1987. Biosynthesis of mycosporine: mycosporine glutaminol in *Trichothecium roseum*. *Phytochemistry* 26:2509-2514.
- Franklin LA and R Forster. 1997. The changing irradiance environment: consequences for marine macrophyte physiology, productivity and ecology. *Eur. J. Phycol.* 32: 207-232.
- Frederick JE and HE Snell. 1988. Ultraviolet radiation levels during the Antarctic spring. *Science* 241:438-440.
- Häder DP. 1993. Risks of enhanced solar ultraviolet radiation for aquatic ecosystems. pp.1-45. In *Progress in Phycological Research*. (Round FE and DJ Chapman eds.). Vol. 9. Biopress. Bristol.
- Häder DP, H Hermann, J Schäfer and R Santas. 1996. Photosynthetic fluorescence induction and oxygen production in coralline algae measured on site. *Bot. Acta.* 109:285-291.
- Han T, S-J Park, M Lee, Y-S Han, S-H Kang and S Lee. 2001. Effects of artificial UV-B and solar radiation on four species of Antarctic rhodophytes. *Ocean Polar Res.* 23:389-394.
- Hanelt D. 1996. Photoinhibition of photosynthesis in marine macroalgae. *Scientia Mar.* 60:243-248.
- Hanelt D. 1998. Capability of dynamic photoinhibition in Arctic macroalgae is related to their depth distribution. *Mar. Biol.* 131:361-369.
- Hanelt D, K Hupperts and W Nultsch. 1992. Photoinhibition of photosynthesis and its recovery in red algae. *Bot. Acta.* 105:278-284.
- Hanelt D, B Melchersmann, C Wiencke and W Nultsch. 1997. Effects of high light stress on photosynthesis of polar macroalgae in relation to depth distribution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 149:255-266.
- Jokiel PL and RH York. 1982. Solar ultraviolet photobiology of the reef coral *Pocillopora damiticornis* and symbiotic zooxanthellae. *Bull. Mar. Sci.* 32:301-315.
- Kain JM. 1987. Seasonal growth and photoinhibition in *Plocamium cartigineum* (Rhodophyta) off the Isle of Man. *Phycologia* 26:88-99.
- Karentz D. 1989. Report on studies related to the ecological implications of ozone depletion on the Antarctic environment. *Antarctic J. U.S.* 24:175-176.
- Karentz D. 1994. Ultraviolet tolerance mechanisms in Antarctic marine organisms. In *Ultraviolet radiation in Antarctica: measurements and biological effects*. pp. 93-110. (Weiler CS and PA Penhale eds.). Antarctic Research Series, Vol. 62. American Geophysical Union, Washington, D.C.
- Karentz D and LH Lutze. 1990. Evaluation of biologically harmful ultraviolet radiation in Antarctica with a biological dosimeter designed for aquatic environments. *Limnol. Oceanogr.* 35:549-561.
- Karentz D, FS McEuen, MC Land and WC Dunlap. 1991. Survey of mycosporine-like amino acid compounds in Antarctic marine organisms: potential protection from ultraviolet exposure. *Mar. Biol.* 108:157-166.
- Karsten U, T Sawall, D Hanelt, K Bischof, FL Figueroa, A Flores-Moya and C Wiencke. 1998. An inventory of UV-absorbing mycosporine-like amino acids in macroalgae from polar to warm-temperate regions. *Bot. Mar.* 41:443-453.
- Krause GH and E Weis. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Ann. Rev. Pl. Physiol. Pl. Mol. Biol.* 42:313-349.
- Larkum AWD and WF Wood. 1993. The effect of UV-B radiation on photosynthesis and respiration of phytoplankton, benthic macroalgae and seagrasses. *Photosynthesis Res.* 36:17-23.
- Marchant HJ, AT Davidson and GJ Kelly. 1991. UV-B protecting compounds in the marine alga *Phaeocystis pouchetii* from Antarctica. *Mar. Biol.* 109:391-395.
- Nogues S and NR Baker. 1995. Evaluation of the role of damage to photosystem II in the inhibition of CO₂ assimilation in pea leaves on exposure to UV-B radiation. *Plant Cell Environ.* 18:781-787.
- Novacek I. 1984. Responses of *Ecklonia radiata* (Laminariales) to light at 15°C with reference to the field light budget at Goat Island Bay, New Zealand. *Mar. Biol.* 80:263-272.

- Osmond CB. 1994. What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. pp. 1–24. In *Photoinhibition of photosynthesis, from the molecular mechanisms to the field* (Baker NR and NR Bowyer eds.). BIOS Scientific Publ. Oxford.
- Post A and AWD Larkum. 1993. UV-absorbing pigment, photosynthesis and UV exposure in Antarctica: comparison of terrestrial and marine algae. *Aqua. Bot.* 45: 231–243.
- Shick JM, MP Lesser, WC Dunlap, WR Stochaj, BE Chalker and Wu Won J. 1995. Depth dependent responses to solar ultraviolet radiation and oxidative stress in the zooxanthellate coral *Acropora microphthalmia*. *Mar. Biol.* 122:41–51.
- Sivalingam PM, T Ikawa, Y Yokohama and K Nisizawa. 1974. Distribution of a 334 UV-absorbing-substance in algae, with special regard of its possible physiological roles. *Bot. Mar.* 17:23–29.
- Smith R and K Baker. 1979. Penetration of UVB and biologically effective dose-rates in natural waters. *Photochem. Photobiol.* 29:311–313.
- Wiencke C. 1990. Seasonality of brown algae from Antarctica—along-term culture study under fluctuating Antarctic daylengths. *Polar Biol.* 10:589–600.
- Wiencke C and I tom Dieck. 1989. Temperature requirements for growth and temperature tolerance of macroalgae endemic to the Antarctic region. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 54:189–197.
- Wiencke C and I tom Dieck. 1990. Temperature requirements for growth and survival of macroalgae from Antarctica and Southern Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 59: 157–170.
- Wood WF. 1987. Effect of solar ultra-violet radiation on the kelp *Ecklonia radiata*. *Mar. Biol.* 96:143–150.
- Wood WF. 1989. Photoadaptive responses of the tropical red alga *Echeuma striatum* Schmitz (Gigartinales) to ultra-violet radiation. *Aquat. Bot.* 33:41–51.

(Received 20 September 2001, accepted 15 July 2002)