

하계 강화도 갯벌의 혐기성 유기물 분해능 및 황산염 환원력

Anaerobic Mineralization of Organic Matter and Sulfate Reduction in Summer at Ganghwa Intertidal Flat, Korea

현 정 호* / 목 진 숙** / 조 혜 연*** / 조 병 철**** / 최 중 기*****

Jung-Ho Hyun / Jin Sook Mok / Hye Youn Cho / Byung Cheol Cho / Joong Ki Choi

:: Abstract ::

Despite its significance in understanding ecological structure and biogeochemical element cycles, there have been few studies on the microbial mineralization of organic matter and mineralization pathway in the intertidal flat of Korea. We measured anaerobic mineralization of organic matter and sulfate reduction rate, and evaluated the significance of sulfate reduction in total anaerobic carbon respiration at the southern part of Ganghwa Island. Depth-integrated carbon mineralization rate down to 6 cm depth ranged from 41.9 to 89.4 mmol m⁻² d⁻¹, which accounted for approximately 216 tons of organic matter mineralization in entire intertidal flat area of Ganghwa(300 km²). The results indicated that capacity for the organic matter mineralization in the Ganghwa tidal flat is comparable to highly productive salt marsh environments. Mineralization rates in the sediment amended with acetate were 2~5 times higher than in unamended sediment. The results implied that microbial mineralization was limited by the availability of organic substrates, and the organic matter mineralization capacity seems to be higher than estimated at ambient organic substrate level. Depth-integrated sulfate reduction rates within 6 cm depth of the sediment ranged from 20.7 to 45.1 mmol SO₄²⁻ m⁻² d⁻¹, and sulfate reduction was mostly responsible for organic matter remineralization. It should be noticed that the increase of H₂S in the sulfate reduction dominated tidal flat may result in the decrease of biological diversity.

Keywords : Ganghwa intertidal flat, Anaerobic respiration, Organic matter mineralization, Sulfate reduction

:: 요 지 ::

갯벌이나 연안습지의 생태구조 및 생지화학적 물질 순환을 이해하기 위해서는 유기물 분해기능 평가 및 분해경로에 대한 연구가 필수적으로 진행되어야 함에도 불구하고 국내에는 이에 대한 연구가 거의 없다. 본 논문에서는 하계 강화도 남단의 갯벌에서 미생물에 의한 혐기성 유기물 분해정도를 파악하고, 황산염 환원을 통한 유기물 분해경

* 한국해양연구원 해양생물자원연구본부, E-mail : jhhyun@kordi.re.kr - 발표자

** 한국해양연구원 해양생물자원연구본부, E-mail : bokbok@hanmail.net

*** 한국해양연구원 해양생물자원연구본부/인하대학교 해양학과, E-mail : youn798@hotmail.com

**** 서울대학교 지구환경과학부, E-mail : bccho@plaza.snu.ac.kr

***** 인하대학교 해양학과, E-mail : jkchoi@inha.ac.kr

로의 정량적 중요성을 평가하고자 하였다. 유기물 분해율은 깊이 6 cm 이내에서 41.9~89.4 mmol m⁻² d⁻¹의 범위로 나타났으며, 이를 강화도 갯벌의 전체 면적(약 300 km²)으로 환산할 경우, 하루에 216 ton의 유기물이 혐기적 과정을 통해 분해되는 것으로 계산되었다. 이러한 결과는 하구갯벌인 강화도 갯벌의 유기물 분해능이 생산력이 높은 염습지의 유기물 분해능에 비해 결코 뒤지지 않음을 보여주는 결과이다. 한편, 인위적으로 유기물(acetate)을 공급하였을 경우 유기물 분해율이 약 2배~5배의 증가율을 나타냈다. 이러한 결과는 미생물의 유기물 분해가 이용 가능한 유기물의 공급 부족에 의해 제한되고 있음을 의미한다. 한편 깊이 6 cm 이내에서 적분한 황산염 환원율은 20.7~45.1 mmol SO₄²⁻ m⁻² d⁻¹의 범위로 나타났으며, 전체 혐기성 유기물 분해의 대부분을 차지하였다. 이러한 연구결과는 황산염 환원력의 과도한 증대가 향후 갯벌 주변 생태계의 생물 다양성 감소로 이어질 수 있음을 시사하는 것이다.

핵심용어 : 강화도 갯벌, 혐기적 호흡, 유기물분해, 황산염환원

1. 서론

미생물에 의한 호흡(microbial respiration)은 일차 생산에 의해 합성된 유기물을 무기탄소와 무기 영양염으로 무기질화(mineralization)시키는 생지화학적으로 중요한 과정이다(Capone and Kiene, 1988; Jahnke and Craven, 1995). 특히 연안환경에서 퇴적물 내 미생물에 의한 유기물 분해와 그에 따른 영양염의 재생산(regeneration)은 수층의 일차생산력을 지원함으로써 저층-수층고리(benthic-pelagic coupling)의 중요한 역할을 담당하며(Bulleid, 1984; Kemp and Boynton, 1984; Giblin et al., 1997) 심한 경우 유독성 적조생물의 대증식을 유발하는 직접적인 원인으로 작용할 수도 있다. 또한 저층과 수층간의 긴밀한 연결고리에 의한 연안역의 높은 생산력은 상대적으로 생산력이 낮은 외양의 생물생산력을 지지하는 중요한 기능(outwelling function)을 담당하기도 한다(Valiela et al., 1997). 생지화학적인 측면에서 퇴적물에서의 유기물 분해는 표층 퇴적토에서 급격한 산소소비를 야기하며 이는 퇴적물 내 질소, 인, 금속류 및 황의 생지화학적 거동에 심대한 영향을 미치게 된다(Jensen et al., 1995; Fenchel et al., 1998). 따라서 퇴적물내의 유기물 분해의 정량화 및 분해경로를 파악하는 일은 갯벌 및 연안환경의 생지화학적 물질순환을 이해하기 위한 중요한 사항이다.

유기물의 함량이 높고 퇴적물의 입도가 낮아 산소의 투과도가 낮은 조건대 펄 갯벌의 경우 유기물의 분해에 따라 표층에서의 산소소모가 활발히 일어나기 때문에 갯벌 내 수 mm~cm 깊이 이내에서 산소의 농도가 급격히 떨어져 혐기성 환경이 야기되며(Jørgensen and Revsbech, 1985; Howarth, 1993) 그 결과 유기물 분해의 대부분은 혐기적 상태에서 일어난다(King, 1998; Alongi, 1998). 갯벌에서의 혐기성 유기물 분해는 질산염, 산화망간, 산화철 및 황산염 등을 전자수용체로 사용하는 다양한 미생물들(탈질산화 박테리아, 망간환원 및 철환원 박테리아, 황산염 환원 박테리아 등)에 의해 주도된다(Fig. 1)(Thamdrup and Canfield, 2000). 이때 각 미생물 그룹들의 활성을 조절하는 요인으로는 유기영양원의 공급과 함께 전자수용체의 공급이 중요한데, 해양환경에서는 높은 황산염 농도(약 28 mM) 때문에 황산염 환원 박테리아(Sulfate reducing bacteria: SRB)에 의한 황산염 환원이 퇴적물 내 유기물 분해의 주요부분을 차지하는 것으로 보고되고 있다(Capone and Kiene, 1998; 현 등, 2003). 일반적으로 연안 퇴적토에서 황산염 환원은 총유기물 분해의 약 50% 및 혐기성 유기물 분해의 80~90%를 담당하고 있는 것으로 알려져 있는데(Jørgensen, 1982; Howes et al., 1984), 경우에 따라서 생산력이 높고 생물교란도가 낮은 연안 퇴적토에서는 총 저층 호흡의 100%까지도 기여하는 것으로 보고되고 있다(Mackin and Swider,

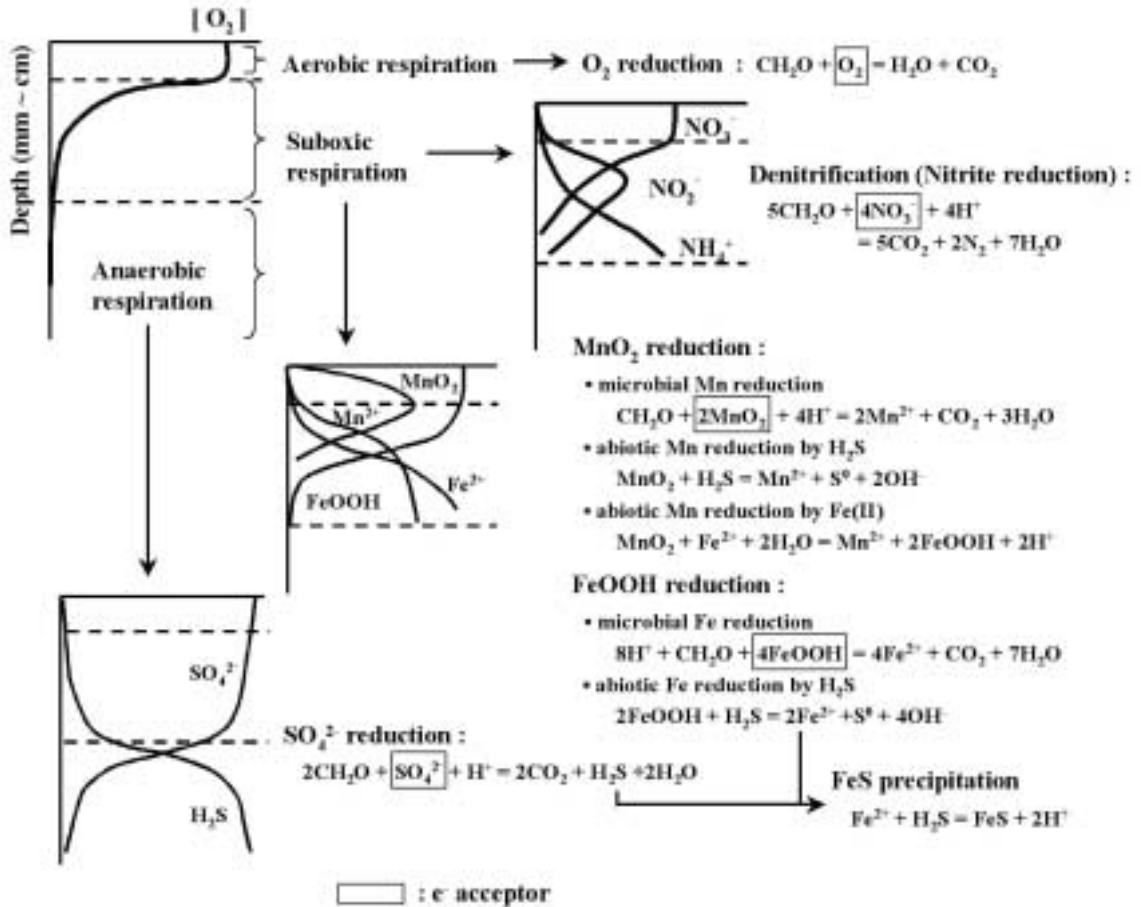


Fig. 1. Diverse biogeochemical reactions mostly mediated by bacteria in the sediment.

1989). SRB에 의한 황산염 환원작용은 퇴적물 내로 공급된 유기물 분해에서 차지하는 절대적인 비중 외에도 생태/환경 및 생지화학적 측면에서도 대단히 중요하다. 즉, SRB의 최종 대사산물인 황화수소는 생물들에 대한 독성으로 인해 생물 다양성 감소를 유발하며, 산소 및 금속이온들과의 반응성이 대단히 높아 금속 황화합물을 형성하여 퇴적물 내에 저장(burial)하는 역할을 함으로써 혐기성 퇴적물 내의 생지화학적인 물질순환을 결정적으로 조절한다. 따라서 해양 환경에서 SRB에 의한 황산염 환원율(Sulfate reduction rate; SRR) 측정과 조절요인을 밝히는 일은 환경 내 유기물 분해경로 및 생물활동에 직접적인 영향을 미치는 물질들의 생지화학적 순환을 이해하고, 나아가 생태환경 변화에 따른 대책마련 및 효과적인 연안환경의 관리를 위해서 필수적으로 연구되어야 할 중요한 분야이다(현 등, 2003).

외국의 경우 갯벌이나 연안습지의 유기물 분해기능 평가 및 연안 퇴적환경의 생지화학적 물질 순환의 이해를 위한 연구에서 황산염 환원의 역할 및 조절요인에 대한 연구가 필수적으로 진행되고 있으나(현 등, 2003), 우리나라의 경우 연안환경의 부영양화로 인해 연안해양이나 퇴적물 내에 수시로 생성되는 저산소(hypoxia)환경으로 인해 연안 생태계 구조의 심각한 변화(예: 다양성 감소 등) 및 피해 발생의 소지가 높음에도 불구하고 황산염 환원 작용을 중심으로 한 혐기성 환경 내 미생물에 의한 생지화학적 물질순환 연구나 주변해역과의 상호작용 및 생태계 구조 변화 등에 대한 연구가 극히 미약한 실정이다. 특히, 우리나라의 서해안은 미국동부, 캐나다 동부, 북해연안 및 아마존 하구와 더불어 세계 5대 갯벌의 하나로 여겨지는 갯벌을 보유하고 있음에도 불구하고(해양수산부, 1998), 현재까지 갯벌 내 물질순

환에서 중요한 기능을 담당하는 미생물의 유기물 분해와 황 환원에 대한 현장연구는 보고 된 바 없다.

본 논문에서는 인천 신공항 건설에 따른 갯벌의 환경 변화가 심하게 일어나는 강화도 남단(우와 제, 2002)의 갯벌에서: (1) 미생물의 혐기성 호흡에 의한 유기물 분해 정도를 파악하고, (2) 황산염 환원력의 측정을 통해 갯벌의 유기물 분해 경로 상에서 황산염 환원 작용의 정량적 중요성을 평가하였으며, 또한 (3) 갯벌의 생태적 정화기능 평가를 위한 수단으로서 다양한 생물들에 의한 대사 활동을 포괄적으로 설명할 수 있는 유기물 분해능 측정을 제안하고자 하였다.

2. 재료 및 방법

2.1. 연구지역

경기도 해안에는 우리나라 갯벌 면적의 1/3에 해당하는 약 1,000 km²의 갯벌이 형성되어 있다. 이 중 연구

대상 지역인 강화 갯벌은 약 300 km²로 한강, 임진강, 예성강 하구에 위치하여 토사의 유입이 많고 평균대조차가 약 8 m에 달하며 부근의 많은 섬들로 인해 특히 넓은 갯벌이 형성된 곳이다(고, 2001). 이 지역은 풍부한 영양염을 보유하는 하구갯벌로 분류되어(해양수산부, 1998) 다양한 해양생물의 서식처로서 중요한 기능을 담당하는 지역이다. 강화도 갯벌은 경기만의 다른 지역과 달리 비교적 오염이 덜 진행된 천연 갯벌을 유지하고 있는 곳이기는 하나 최근 인천공항 건설에 따라 영종도부근의 갯벌이 매립됨에 따라 심한 퇴적상의 변화가 보고되는데, 특히 동막리와 동검리 갯벌의 경우 영종도 갯벌 매립이전에 비해 퇴적물의 집적(accumulation)이 급격히 진행되는 곳이기도 하다(우와 제, 2002).

연구를 위한 시료는 2003년 6월에 강화도 서남단의 장화리(정점 JH), 남단 중앙역의 동막리(정점 DM) 및 강화도 동남단의 동검리(정점 DG) 갯벌에서 채취하였다(Fig. 2). 정점 JH는 석모수로의 남쪽 끝자락에 위치하며, 해양탐구학교가 부근에 위치하여 방문객들에 의



Fig. 2. Location map of the sampling site in Ganghwa intertidal flat.

한 퇴적물의 교란이 지속적으로 심하게 일어나는 지역이다. 정점 DM은 동막해수욕장 좌측의 분오리 둔대 남단 약 200 m 지점에 위치하며, 정점 DG는 염하수로를 통해 유입되는 담수의 영향을 상대적으로 많이 받는 동검도 남단의 갯벌이다.

연구지역의 퇴적상은 정점 JH에서 모래 펄(sandy mud)로 나타나는데 반해 정점 DM과 DG에서는 전형적인 펄 갯벌의 양상을 보이는 것으로 보고되며, 하계에 정점 JH에서는 1.57~4.23 cm/yr의 침식이 일어나는 반면, 정점 DM에서는 0.67~0.77 cm/yr, 정점 DG에서는 1.03~4.83 cm/yr의 퇴적이 일어나는 것으로 보고 된 바 있다(우와 제, 2002).

2.2. 시료채취 및 분석

2.2.1. 환경요인 분석

퇴적물내의 온도는 깊이 10 cm 이내에서 막대 수온 온도계를 사용하여 측정하였다. 함수율과 공극률을 측정하기 위해 끝을 자른 주사기로 퇴적물 2 ml을 취하여 무게를 측정한 뒤 70°C에서 2~3일간 건조시킨 후 다시 무게를 측정하였다. 건조 전, 후의 무게로부터 퇴적물의 함수율, 밀도 및 공극률을 계산하였다. 저서동물에 의해 형성된 burrow density는 25×25 cm 격자를 사용하여 10회 이상 측정할 수를 평균하여 단위면적(m²)당 burrow 수로 환산하였다. 공극수내의 화학적 성분 분석을 위해 내경 5 cm, 길이 25 cm의 아크릴 코어를 이용하여 퇴적물을 채집한 후 냉장 보관하여 실험실로 운반하였다. 퇴적물을 질소가스로 충전된 혐기성 박스 안에서 2 cm 간격으로 자른 후 원심분리관에 담고 원심분리(3500 rpm, 10분)시킨 후 혐기성 박스 안에서 공극수를 취하였다. syringe filter(MFS-25, CA, 0.2 μm)를 사용하여 공극수로부터 부유물을 제거시킨 다음 CO₂와 NH₄⁺ 농도는 일정량을 2 ml 유리병에 옮긴 후 FIA(Flow Injection Analysis) 방법(Hall and Aller, 1992)을 이용하여 분석하였다. 황산염(SO₄²⁻)의 농도 분석을 위해 퇴적물에서 뽑아낸 공극수 중 1 ml을 취하여 멸균된 2 ml 플라스틱 vial에 담고 20 μl의 진한 염산을 넣은 후

분석 전까지 냉동 보관하였으며, 이온 크로마토그래피(761 Compact IC, Metrohm)를 이용하여 농도를 측정하였다. 엽록소-a(chlorophyll-a)의 분석을 위해 50 ml 주사기 코어를 이용하여 퇴적물을 채집한 후 냉장 상태로 운반하였다. 0~1 cm 까지의 퇴적물을 취한 후 90% 아세톤에 넣고 잘 흔들어 준 다음 24 시간 경과 후 UV-VIS Spectrophotometer(Shimadzu, UV-2401 PC)를 이용하여 분석하였다(Parsons et al., 1984).

2.2.2. 혐기성 유기물 분해능 측정

깊이 6 cm 까지의 퇴적물을 플라스틱 모종삽으로 퍼서 지퍼 백에 담고 공기를 제거시킨 후 냉장상태로 실험실로 운반하였다. 질소가스로 충전된 혐기성 박스 안에서 퇴적물을 고르게 섞어 준 후, 50 ml 플라스틱 원심분리 튜브에 일정량씩 옮겨 담고 현장 온도조건에서 배양하였다. 일정시간 간격으로 튜브를 꺼내어, 위에 설명한 방법에 따라 공극수 내 CO₂를 분석하여 시간에 따른 CO₂ 증가율을 계산하였다. 또한, 혐기성 호흡에 있어 유기물에 의한 제한 정도를 파악하기 위해 별도의 퇴적물 세트를 준비한 후 혐기성 호흡 시 직접적인 유기영양원의 하나로 이용되는 acetate(5 mM)를 첨가한 후 시간에 따른 CO₂ 증가율을 측정하였다.

2.2.3. 황산염 환원율 측정

황산염 환원력은 core injection technique(Jørgensen, 1978)을 이용하여 측정하였다. 내경 1.6cm, 길이 25cm의 아크릴 코어를 이용하여 퇴적물을 채집한 후 냉장 보관하여 실험실로 운반하였다. 5 μl carrier-free ³⁵SO₄²⁻(약 2.5 μCi)를 미리 실리콘으로 막아놓은 주입구(1 cm 간격)를 통해 주입한 후 현장온도 조건 하에서 2~3 시간 동안 배양하였다. 배양기간 동안 생성된 환원황을 고정하기 위해, 2 cm 간격으로 자른 퇴적물을 20% Zn-Aetate 용액(10 ml)이 담긴 50 ml 원심분리관에 넣고 잘 흔들어 분석 전까지 냉동 보관하였다. ZnAc 용액에 보관된 퇴적물로부터 ³⁵S를 추출하기 위해 single-step chromium reduction 방법(Fossing and Jørgensen, 1989)을 이용하였다.

3. 결과

3.1. 환경요인

갯벌 10 cm 이내의 온도는 약 24°C 정도를 나타냈으며, 공극율은 각 정점의 깊이별로 대체로 균일하게 나타났으나, 정점간에는 차이를 보여 정점 JH(평균 0.45)

에서 가장 낮은 공극율을 보였고, 정점 DM(평균 0.57)과 정점 DG (평균 0.68)에서 높아지는 양상을 나타냈다(Table 1). 함수율은 깊이별로 차이가 적었으나(Fig. 3), 정점별로는 정점 DG(약 40%)에서 가장 높게 나타났다. 정점 JH에서는 퇴적물의 입도가 모래-펄로 이루어져 분급도가 다른 정점들에 비해 상대적으로 불량하여 낮은 공극율을 나타낸 것으로 사료된다. 정점 DG에

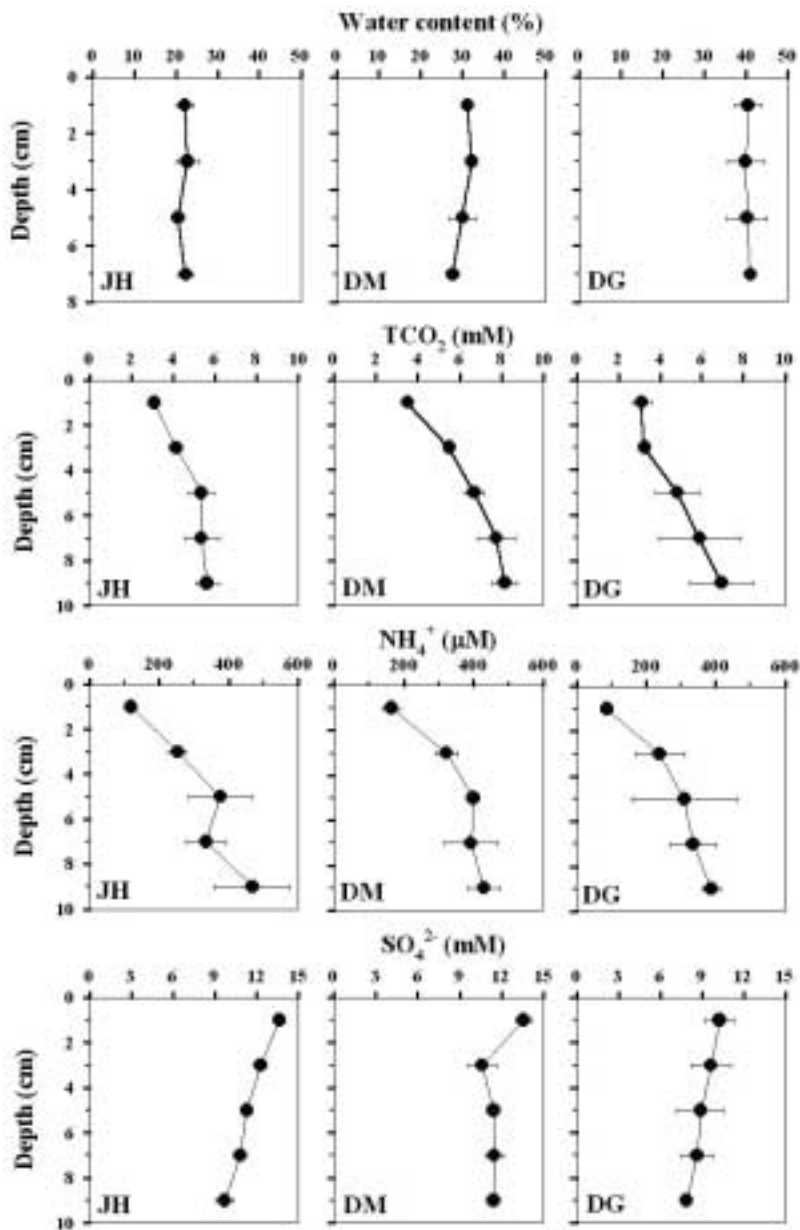


Fig. 3. Vertical profiles of water content and pore water constituents in the sediment. Error bars indicate the mean \pm 1SD from duplicate cores.

Table 1. Summary of the environmental parameters for each site

| St. | Depth Range(cm) | Temp. (°C) | Density (g/cm ³) | Porosity | Burrow Density(no./m ²) | | Chlorophyll-a (mg/m ²) |
|-----|-----------------|------------|------------------------------|----------|-------------------------------------|-------------|------------------------------------|
| | | | | | < 2 cm i.d. | ≥ 2 cm i.d. | |
| JH | 0~2 | 23.5 | 1.9 | 0.43 | 80 | 16 | 35.0 |
| | 2~4 | | 1.9 | 0.43 | | | |
| | 4~6 | | 2.4 | 0.49 | | | |
| | 6~8 | | 2.0 | 0.45 | | | |
| DM | 0~2 | 24 | 1.9 | 0.58 | 80 | 48 | 12.3 |
| | 2~4 | | 1.9 | 0.60 | | | |
| | 4~6 | | 1.9 | 0.56 | | | |
| | 6~8 | | 1.9 | 0.54 | | | |
| DG | 0~2 | 24 | 1.7 | 0.69 | 32 | 32 | 21.1 |
| | 2~4 | | 1.8 | 0.70 | | | |
| | 4~6 | | 1.7 | 0.66 | | | |
| | 6~8 | | 1.6 | 0.66 | | | |

서는 퇴적물의 빠른 집적으로 인하여 10 cm 이내의 표층 퇴적물내 해수의 유통이 상대적으로 원활한 것으로 여겨진다.

표층 퇴적물 10 cm 이내의 공극수 분석결과 유기물 분해산물인 CO₂ 및 NH₄⁺의 농도는 각각 3.10~6.96 mM 및 86.9~468 μm의 범위로 나타났으며, 깊이에 따라 해수에 의한 농도 희석효과(flushing effect)가 감소하면서 농도가 증가하는 양상을 나타냈다(Fig. 3). 특히, CO₂의 경우 표층 퇴적도에서 식물플랑크톤의 광합성에 의한 감소요인과 해수의 물리적 유통에 의한 희석 외에는 다른 감소요인이 없으므로 깊이에 따른 증가율로 해수유통과 관련한 갯벌의 물리적 안정도를 추정할 수 있다. 따라서 CO₂의 증가율이 가장 큰 정점 DM의 갯벌이 타 정점들에 비해 물리적으로 보다 안정된 정점이라 할 수 있으며, 이로 인해 갯벌 내 생물교란 정도(burrow number)로 표현된 대형 저서동물들의 활동도 높은 것으로 사료된다(Table 1). 정점 DG에서 burrow 밀도가 가장 낮게 나타난 것은 유기물 함량이 높은 퇴적물의 빠른 집적으로 상대적으로 불안정한 서식지 조건이 형성되고 갯벌의 혐기화가 빠르게 진행된 결과로 여겨진다(Fig. 4, Fig. 5). 황산염은 7.9~13.9 mM의 범위로 변했으며, 깊이에 따라 감소하는 경향을 나타냈다(Fig. 2). 정점간에는 한강물이 직접 유입되는 곳에 위치한 동검리 갯벌(정점 DG)에서 공극수 내의 농도가 낮게 나타났다. 엽록소-a의

양은 주요 수로가 위치한 정점 JH(35.0 mg m⁻²)와 정점 DG(21.1 mg m⁻²)에서 높았으며, 강화도 남단의 중앙부에 위치한 정점 DM(12.3 mg m⁻²)에서 낮게 나타났다(Table 1).

3.2. 유기물 분해능

표층 6 cm 이내에서 미생물에 의한 유기물 분해율은 0.05~0.09 mM h⁻¹의 범위를 나타냈다(Fig. 4). 정점 DM(0.05 mM h⁻¹)은 정점 DG (0.09 mM h⁻¹)에 비해 2배 가량 낮은 유기물 분해율을 나타냈다. 정점 DG의 경우 유기물 농도가 높은 펄이 빠르게 집적되면서(우와제, 2002) 퇴적물내의 혐기화가 빠르게 진행되어 혐기성 유기물 분해가 촉진된 결과로 사료된다. 반면 정점 DM의 경우 낮은 엽록소-a의 양으로부터 알 수 있듯이 유기물의 양이 상대적으로 낮고, 해수와의 유통을 통한 갯벌내부로의 유기물 공급이 쉽지 않아 혐기성 유기물 분해가 제한 받고 있는 것으로 나타났다.

정점 DM의 미생물 호흡이 유기물 공급에 의해 제한 받고 있다는 사실을 확인하기 위해 퇴적물에 acetate를 첨가한 후 측정된 유기물 분해능 실험결과, acetate를 첨가한 시료에서 첨가하지 않은 시료보다 미생물 호흡율이 각각 약 2배(정점 JH), 5배(정점 DM) 및 3배(정점 DG) 증가하였다(Fig. 4). 이러한 결과로부터 정점 DM에서의 미생물의 유기물 분해가 정점 DG나 정점 JH에

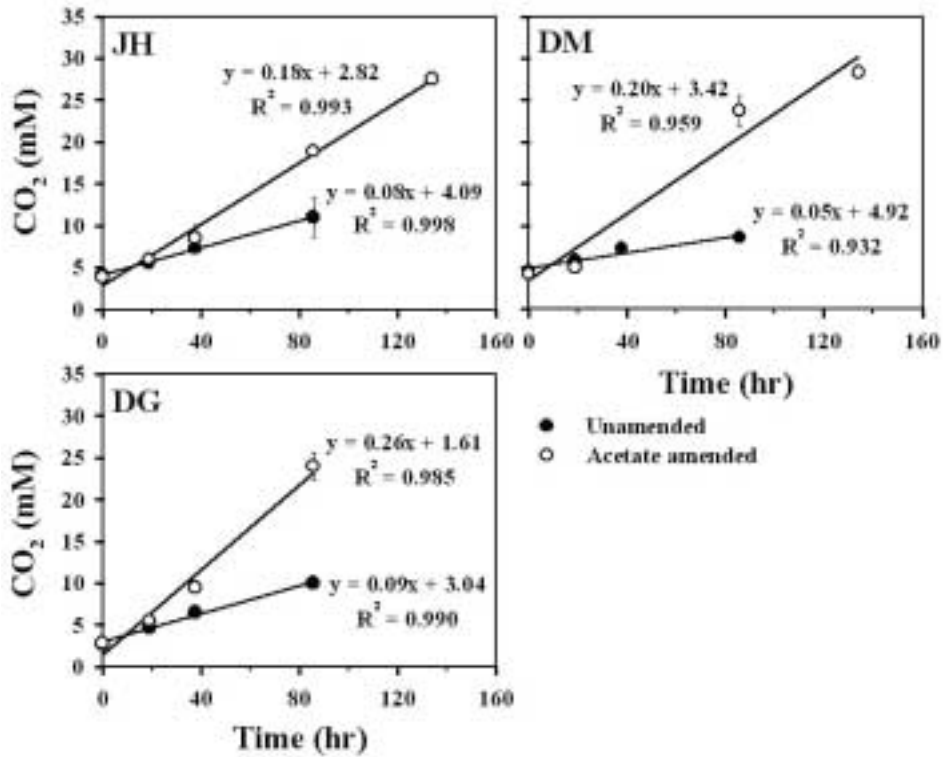


Fig. 4. Mineralization rate of organic matter measured as accumulation of total CO₂ over time in unamended and acetate amended sediment samples.

비해 상대적으로 이용 가능한 유기물의 공급부족에 의해 보다 많이 제한되고 있음을 알 수 있다. 한편, 모든 정점에서 acetate를 넣었을 때 유기물 분해율이 증가한 것은 강화도 남단 갯벌이 보다 많은 유기물을 분해할 수 있는 환경임을 의미한다.

3.3. 황산염 환원율

황산염 환원율은 22~1,270 nmol SO₄²⁻ cm⁻³ d⁻¹의 범위로 나타났다(Fig. 5). 퇴적물의 교란이 심한 정점 JH에서 수직적으로 균일한 분포양상을 나타냈으며, 염록소-a 농도가 가장 낮은 정점 DM에서는 전체적으로

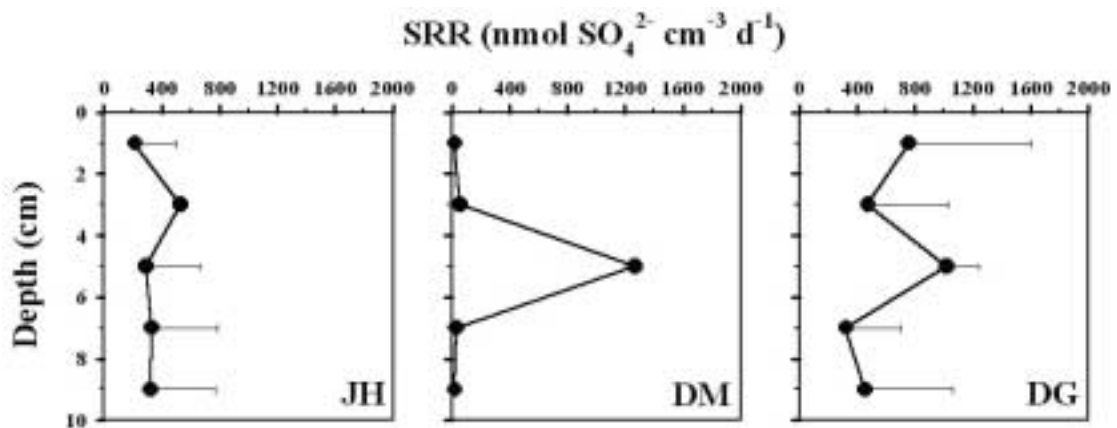


Fig. 5. Depth profiles of sulfate reduction rates measured in intact cores. Error bars represent the mean \pm 1SD from duplicate cores.

Table 2. Comparison of carbon mineralization rates, sulfate reduction rates (SRR), and relative significance of sulfate reduction (% SR) in anaerobic carbon mineralization in various intertidal mud flat and salt marsh environments.

| Location | Station ID | Environmental description | Temp. (°C) | Integrated mineralization rate (mmol C m ⁻² d ⁻¹) | Integrated SRR (mmol SO ₄ ²⁻ m ⁻² d ⁻¹) | % SR in ^(b) Carbon Oxidation | Source |
|--|------------|--|------------------|--|--|---|------------|
| (Intertidal mud flat): Ganghwa, Korea | JH | highly bioturbated by human activity | 24 | 51.8 (~ 6 cm) | 20.7 (~ 6 cm) | 80 | This study |
| | DM | moderated bioturbated | 24 | 41.8 (~ 6 cm) | 27.1 (~ 6 cm) | 128 | |
| | DG | high accumulation of sediment | 24 | 89.4 (~ 6 cm) | 45.1 (~ 6 cm) | 101 | |
| Sapelo Is., Ga., USA | BUC | creek bank in salt marsh (bioturbated but unvegetated) | 30 | 294 (~ 5 cm) | 136 (~ 5 cm) | 93 | (1) |
| Skidaway Is., Ga., USA | NUC | creek bank in salt marsh (non-bioturbated and unvegetated) | 30 | 48.9 (~ 6 cm) | 20~33.4 (~ 6 cm) | 82~137 | (2) |
| Indus delta, Pakistan | St. 1 | dried creek bank* (bioturbated) | *** | 23.4 (~ 20 cm) | 11.7 (~ 20 cm) | 50 | (3) |
| | St. 2 | wet creek bank** (bioturbated) | *** | 32.2 (~ 20 cm) | 16.1 (~ 20 cm) | 64 | |
| Bangrong, Thailand | MD | unvegetated low intertidal (muddy-sand) | dry season (Jan) | 11.9 (~ 16 cm) | 4.9 (~ 16 cm) | 82 | (4) |
| | | | wet season (Aug) | 14.3 (~ 16 cm) | 2.7 (~ 16 cm) | 38 | |
| (Salt marsh): Sapelo Is., Ga., USA | BVL | bioturbated & vegetated by TS* | 30 | 424 (~ 5 cm) | 224 (~ 5 cm) | 106 | (1) |
| | MM | mid marsh, vegetated by SS* | 30 | - | 156 (~ 5 cm) | - | |
| Skidaway Is., Ga., USA | BVL | bioturbated* & vegetated by TS** | 30 | 79.7 (~ 6 cm) | - | - | (2) |

^(a) parentheses indicate integrated depth; ^(b) indicates quantitative significance of sulfate reduction in anaerobic carbon mineralization

(1) Kostka et al., (2002a, * TS = tall form of *Spartina alterniflora*, SS = short form of *S. alterniflora*);

(2) Kostka et al., (2002b, * fiddler crab (*Uca pugnax*) burrows, ** vegetation by *Spartina alterniflora*);

(3) Kristensen et al., (1992, * highly aerated site with crack by infrequent inundation, ** non-vegetated intertidal creek with frequent inundation, *** samples were collected in Sept. and Oct.);

(4) Kristensen et al., (2000, *annual average temperature)

낮은 값을 나타냈으나, 4~6 cm 깊이에서는 최대 값을 나타냈다. 유기물 분해율(Fig. 4)에서 나타났듯이 유기물 유입이 높을 것으로 여겨지는 정점 DG에서는 타 정점들에 비해 전 층에 걸쳐 고르게 높은 황산염 환원율을 나타냈다. 깊이 6 cm 까지 적분한 황산염 환원율은 20.7~45.1 mmol SO₄⁻² m⁻² d⁻¹의 범위로 나타났는데(Table 2), 퇴적물 교란에 의한 산소투과도가 높을 것으로 예상되는 정점 JH(20.7 mmol SO₄⁻² m⁻² d⁻¹)와 유기물 농도가 낮은 정점 DM(27.1 mmol SO₄⁻² m⁻² d⁻¹)에서 낮은 황산염 환원율을 나타냈으며, 유기물 분해가 활발하고(Fig. 4) 퇴적물의 높은 집적율로 혐기화가 빨리 진행되는 정점 DG(45.1 mmol SO₄⁻² m⁻² d⁻¹)에서 높은 황산염 환원율을 나타냈다.

4. 토의

일반적으로 온대 및 열대지방의 조간대 퇴적물에서 미생물의 호흡(67~107 gC m⁻² d⁻¹)과 생산(56~206 gC m⁻² d⁻¹)을 합친 총탄소 요구량은 총 일차생산력(28~206 gC m⁻² d⁻¹)보다 높은 것으로 보고 되고 있는데(Alongi, 1988), 이는 갯벌이 유기물 분해에 기초한 종속영양시스템임을 나타내는 것이라 할 수 있다(Fenchel et al., 1998). 또한 일차생산자를 기반으로 한 먹이망을 통한 에너지 흐름이 강조되는 수층에 비해 갯벌에서는 원생동물이나 저서동물에 의한 포식압이 박테리아의 높은 생체량을 조절하기에는 부족한 것으로 인식된다(Alongi, 1998; Epstein and Shiaris, 1992). 이러한 결과들은 대부분이 혐기성 환경인 갯벌에서 미생물에 의한 물질순환 기능이 중요하다는 사실을 의미하는 것이다. 따라서, 미생물에 의한 유기물 분해 및 분해경로에 대한 연구는 갯벌 생태환경연구의 필수 기초 사항이다. 본 논문은 우리나라 갯벌에서 연구된 혐기성 유기물 분해와 유기물 분해에 있어 황산염 환원의 중요성에 대한 최초의 연구결과로서, 갯벌 내 다양한 미생물에 의한 유기물 분해와 그에 따른 생지화학적 원소순환 경로를 제대로 이해하기 위한 과정의 일환이다. 이러한 연구들을 통해 갯벌의 생태환경만을 이

해하는데 그치지 않고, 수층 및 외양역의 생산력과 연관된 연안해양 환경 전체의 효율적 관리를 위한 단초를 제공하는 중요한 정보들을 획득할 수 있다.

4.1. 갯벌의 정화기능 평가: 오염정화능 vs 유기물 분해능

갯벌은 수산생물 서식지 및 산란지 기능, 생물다양성의 보고, 홍수 및 재해조절기능, 오염정화 기능, 심미적 기능 등 생태/환경 및 산업적으로 중요한 기능들을 보유하고 있다(해양수산부, 1998). 이중 생태/환경적 관점에서 주목받고 논란을 일으키는 기능으로 오염정화의 기능을 들 수 있다. 이(1998)는 미국의 연구사례를 기준으로 갯벌의 BOD 제거능력이 ha당 384만원의 가치를 나타내는 것으로 보고하였으나, 식생이 발달한 아열대성 염습지에서 획득된 결과가 식생이 발달하지 않은 국내의 갯벌에 그대로 적용될 수 있는지에 대한 의문(유와 김, 1998)도 동시에 제기되고 있다. 갯벌의 오염 정화능과 관련한 국내의 연구사례들을 보면, 주로 실험실에서 퇴적토에 일정량의 오염물을 첨가한 후 시간에 따른 중금속, 영양염류 및 COD의 증감을 측정하거나(유와 김, 1998; 최 등, 2000), 조석차(i.e., 만조-간조시)에 따른 갯벌 상층수의 COD, 부유물 및 질소농도의 변화로부터 갯벌의 정화능을 평가하거나(Kim and Yang, 2000; 유 등, 2002), 특정 유기물을 분해하는 효소의 활성도로부터 특정 유기물의 분해에 대한 잠재 분해능에 대한 정보를 획득하는 방향으로 진행되었다(유와 제, 2002; 권 등, 1998; 백 등, 2000). 한편, 현장의 상태를 보다 현실적으로 재현하기 위한 노력으로 저서상자형 배양장치(benthic chamber)를 이용하여 저서생물의 기능에 의한 갯벌의 유기현탁물 제거에 대한 연구(해양수산부, 2000)가 보고되었다.

일반적으로 쓰이는 용어로서의 정화능은 오·폐수처리 공장 등과 같이 특정오염원(예, BOD, COD, 질소계 영양원, 독성유기 화합물 등)을 대상으로 한 변환 또는 제거를 시도하기 위한 목적으로 쓰일 때 그 의미가 보다 구체적이고 명확하다. 하지만 갯벌에서와 같이 모든

물질들이 상호작용하며 끊임없이 순환되는 환경에서는 특정 관심 오염물질에 한정된 정화능 연구는 동시에 일어나는 다른 과정(다른 잠재적 오염물질의 증가)을 충분히 설명하기 어렵다. 예로서, 농지와 갯벌의 상층수의 시간에 따른 영양염류 및 금속류의 거동에 관한 연구(최 등, 2000)에서는 일정시간 경과 후 질산염 및 Cu 등은 제거되는 반면 인산염이나 Cr 등은 용출되는 결과가 관찰되었다. 결국, 오염정화기능의 평가를 위한 단편적인 항목의 측정은 갯벌의 다양한 기능을 오히려 단순화시키는 결과를 초래하게 된다. 따라서, 갯벌의 정화기능을 보다 총체적이고 객관적으로 평가하기 위해서는 갯벌 내 생지화학적 원소순환과 이에 관여하는 다양한 생물들의 대사활동 및 그로부터 야기되는 호기성/혐기성 환경을 최대한 반영한 생태적 개념을 포함한 용어의 활용이 필요하다.

갯벌은 일차생산에 기초한 생태계(autotrophic system)를 이루는 수층과 달리, 풍부한 유기물의 분해로부터 기인되는 여러 과정들에 의해 생태계가 유지되는 종속영양시스템(heterotrophic system)이다(Fenchel et al., 1998). 따라서 갯벌의 생태/환경적 기능과 물질순환연구를 위해서는 갯벌내의 유기물 분해 및 분해경로를 이해하는 것이 필수적인 사항이다. 갯벌의 유기물 분해 및 원소순환은 갯벌 내에 서식하는 다양한 생리/생태적 기능을 가진 미생물 그룹들에 의해 주도되는데(Fig. 1), 이때 조석에 의한 갯벌의 노출 빈도, 퇴적물의 입도, 화학성분, 식생의 유무 및 저서동물의 활동도와 같은 물리/화학/생물학적 요인들이 복합적으로 작용하여 일어난다(Gribsholt et al., 2003; Kristiansen et al., 2002). 한편, 유기물의 분해 시 발생하는 산화/환원 환경의 변화는 갯벌 내 생물 활동을 조절하는 원소들(질소, 인, 황 및 금속류)의 거동을 조절하는 요인으로 작용하며, 이는 곧 갯벌 내 다양한 미생물들의 활성을 조절하는 요인으로 작용한다. 따라서, 갯벌에서 유기물 분해능을 판정하기 위해서는 다양한 유기물들이 실제로 분해되는 양을 측정하거나 갯벌 내에 서식하는 다양한 생물들이 유기물을 분해한 결과 공통적으로 생성되는 물질을 측정해야 한다. 갯벌에 유입되는 다양한 유기물의 생물 분해

는 현실적으로 측정이 불가능하나, Fig. 1에 나타난 바와 같이 다양한 생물 작용의 결과 형성되는 CO₂의 총량을 측정함으로써 유기물 분해능의 판정이 가능하다(Jørgensen, 1982)(Fig. 1의 반응식 참조).

CO₂ 측정을 통한 유기물 분해능 연구의 또 다른 장점은 유기물 분해 시 수반되는 유기물 분해경로상의 화학반응 및 생물 반응의 상대적 중요성을 평가할 수 있다는 것이다. 예로서, 본 연구에서는 유기물 분해에 있어 황산염 환원의 역할(중요성)에 대한 비교가 가능하다. 즉, 황산염 환원율에 의한 유기물 분해능의 상대적 중요성 평가를 위해서는 Fig. 1의 식에 나타난 바와 같이 SO₄²⁻ 1 mol 당 유기탄소 2 mol의 분해가 일어나는 것으로부터 전체 유기물 분해(CO₂ 생성)에서 SRB가 차지하는 중요성을 평가할 수 있다(Table 2). 이와 같은 방법으로 유기물 분해율과 함께 갯벌 내에 서식하는 각각의 다양한 생물(탈질산화, 철환원 등)들에 의한 유기물 분해능이 독립적으로 측정되면, 각각 생물그룹 및 화학반응들의 상대적인 중요성에 대한 평가가 가능하다.

결론적으로 다양한 물질순환 기작이 동시에 일어나는 갯벌에서의 단편적인 오염정화능 평가는 적절치 못하며, 다양한 생물의 생태적 기능을 종합적으로 반영하는 CO₂의 측정으로부터 유기물 분해능을 평가하는 것으로의 개념 수정이 필요하다. 총 유기탄소 분해능의 측정과 함께 독립된 방법으로 측정된 각 생물 그룹들의 활성을 유기물 분해능으로 환산함으로써 유기물 분해경로에서 각 생물 그룹들의 역할에 대한 평가가 가능해지며, 이를 바탕으로 갯벌의 생태/환경 기능 및 생물활성의 상태(생물다양성의 건전성)를 평가할 수는 있을 것으로 여겨진다.

4.2. 강화도 갯벌의 유기물 분해능

일반적으로 퇴적물 내에서의 유기물 분해는 산소를 전자수용체로 쓰는 호기성 분해에 의해 주도되며, 표층 하 퇴적물에서의 혐기성 분해는 상대적으로 미약한 것으로 인식(Hansen and Blackburn, 1991)되나 최근의 연구결과들은 유기물 부하가 높은 연안퇴적물에서

혐기성 호흡이 호기성 호흡과 견줄만하거나 오히려 능가하는 것으로 보고되고 있다(Mackin and Swider, 1989; Dauwe et al., 2001). Dauwe 등은 유기물 분해율이 낮은 환경(예로서 사질의 조하대 등)에서는 호기성 호흡이 혐기성 호흡보다 중요하지만 유기물의 공급이 높은 대부분의 연안퇴적물(특히 조간대)에서는 호기성 분해와 혐기성 분해가 비슷하게 일어나거나 혐기성 분해가 우세한 것으로 보고하였다.

강화도 남단갯벌의 6 cm 깊이까지 적분한 단위면적당의 혐기성 유기물 분해능 ($41.9\sim 89.4 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$)은 염습지나 식생이 발달하지 않은 펄에서 같은 방법으로 측정된 유기물 분해능에 비해(Table 2) 결코 뒤지지 않는 대단히 높은 값이다(Kostka et al., 2002a; Kostka et al., 2002b; Kristensen et al., 1992; Kristensen et al., 2000). 이러한 연구결과는 국내의 갯벌이 외국의 갯벌이나 습지에 비해 식생이 발달하지 않아 오염 정화능이 생각보다는 낮을 것이라는 논리와는 달리 하구에 위치한 강화도 갯벌의 생산력이 높고 그에 따른 미생물에 의한 유기물 분해가 상상외로 높다는 사실을 입증하는 것이다. 하계 강화도 표층 갯벌의 혐기성 미생물의 호흡에 의한 평균 유기물 분해능(약 $60 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$)을 강화도의 갯벌 면적(약 300 km^2)으로 환산하면 하루 동안 약 216 ton의 유기물이 분해되는 것이라 할 수 있으며, 나아가 유기물(acetate)을 주입한 실험에서 볼 수 있듯이(Fig. 4), 갯벌의 잠재적 유기물 분해능은 나타난 유기물 분해 능력보다 2~5배 정도까지도 높은 것이라 할 수 있다 또한, 현재까지 본 연구지역에선 보고 된 바 없지만, 퇴적물의 호기성 호흡과 혐기성 호흡의 비를 1:1 정도로 가정(Jørgensen, 1982)하고, 유기물 분해가 일어나는 실질적인 깊이를 모두 고려한다면 강화도 갯벌의 유기물 분해능은 훨씬 높다고 할 수 있다.

4.3. 유기물 분해 시 황산염 환원의 중요성

해양 혐기성 퇴적물 내의 유기물 분해 시 퇴적물 내에 서식하면서 서로 다른 전자수용체(electron

acceptor)를 사용하는 다양한 미생물 군(nitrate reduction, reduction of oxidized iron and manganese, sulfate reduction)(Fig. 1)의 상대적 중요성에 대한 연구가 지속적으로 이루어져 왔다(Hansen and Blasckburn, 1991; Kostka et al., 2002a; Kostka et al., 2002b; Kristensen et al., 1995; Glud et al., 2000). 전술한 바와 같이 유기물 분해에 있어 각 미생물 반응들의 상대적 중요성은 여러 미생물들의 다양한 대사활동을 나타내는 화학양론적 반응식으로부터 유추될 수 있다(Fig. 1). 일반적으로 탈질산화 및 금속 환원(망간환원, 철환원)에 의한 혐기성 유기물 분해는 최종 전자 수용체로 쓰이는 질산염 및 산화금속의 농도가 낮은 해양퇴적물에서 황산염 환원에 의한 유기물 분해에 비해 그 상대적인 중요도가 떨어진 다(Capone and Kiene, 1988). 예로서, 대표적인 혐기성 호흡의 하나며 질소오염원의 제거기작(sink)으로 중요하게 인식되는 탈질산화에 의한 질소의 제거율은 부영양화가 상당히 진행된 연안역에서 2% 이내로 미약하다(Nielsen et al., 1995). 또한 양식장과 같이 유기물 부하가 극단적으로 높은 환경에서는 공급된 질소의 0.1% 정도만이 탈질산화에 의해 제거되는 것으로 보고되고 있다(Blackburn et al., 1988; Christensen et al., 2000).

강화도 갯벌의 깊이 6 cm 까지 적분한 황산염 환원율($20.7\sim 45.1 \text{ mmol SO}_4^{2-} \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$)을 탄소 분해율로 환산한 결과 상당한 퇴적물의 집적이 이루어지는 정점 DM과 DG에서 황산염 환원율은 혐기성 유기물 분해의 거의 모두를 담당하는 것으로 나타났다(Table 2). 이러한 연구결과는 조간대 펄이나 염습지에서 같은 방법으로 유기물 분해에서 SRB의 중요성을 측정한 다른 연구 결과들(Table 2)과 비슷한 것으로(Kostka et al., 2002a; Kostka et al., 2002b; Kristensen et al., 1992; Kristensen et al., 2000), 유기물 집적이 높을 것으로 여겨지는 하구갯벌인 강화도 갯벌에서 황산염 환원작용이 유기물 분해에서 절대적으로 중요한 기작임을 보여준다. 정점 JH 에서는 황산염 환원율이 총 유기물 분해의 약 80% 정도로 타 정점들에 비해 낮게 나

타났다. 이는 정점 JH에서 퇴적물의 입도가 비교적 크고(sandy mud), 사람들에 의한 교란으로 갯벌 내로의 산소투과도가 상대적으로 높은 환경이 조성되었기 때문인 것으로 여겨지며, 따라서 황산염 환원 외의 다른 준 혐기성 반응들이 상대적으로 활성화되었을 것으로 사료된다.

환경적 측면에서는 유기물 분해에 있어서 SRB에 의한 중요성이 높아지면 환경이 심하게 혐기화 되어 생물 다양성에 좋지 못한 영향을 미침을 의미한다. 예를 들어, SRB에 의한 H₂S의 발생은 질산화 및 탈질산화 박테리아의 활성을 저해하여(Joey and Hollibaugh, 1995; Dollhopf et al., 2004), 질산화-탈질산화의 순환고리(coupled nitrification-denitrification)를 통한 갯벌 내 질소제거 기작을 차단함으로써 연안역의 질소순환에 직접적인 영향을 미친다. 또한 SRB의 활성으로 인한 과도한 황화수소의 생성은 FeOOH의 무생물적 환원(abiotic reduction)(Fig. 1)을 유발하여, 철환원 박테리아의 전자수용체로 이용되는 기회를 차단함으로써 철환원 작용을 억제하게 되며(Koretsky et al., 2003) 이는 결론적으로 황산염 환원 반응을 더욱 촉진시키는 악순환을 유도하게 된다. 따라서, 갯벌의 생태적 건전성을 증대시키기 위해서는 식생의 유도 및 저서생물의 다양성 증대를 통해 갯벌 내부와 수층 간의 가스교환을 원활히 함으로써 황산염 환원 박테리아의 활성을 억제 할 필요성이 있다.

감사의 글

현장시료의 채집과 전 처리를 도와 주신 한국해양연구원 정홍배, 강지현, 배승섭, 박재현 연구원께 감사를 드립니다. 또한 세심한 지적을 통해 논문의 틀을 보강시켜 주신 김상진 박사님과 권개경 연구원께 감사를 드립니다. 본 연구는 한국해양연구원 기본 연구사업(PE 87200)과 과학기술부가 지원하는 인하대학교 서해환경연구센터의 연구지원(PN 52900) 및 해양수산부의 수산특정연구 개발사업(20010021)의 지원을 받아 이루어졌습니다.

참고 문헌

1. 고철환, 한국의 갯벌, 서울대학교 출판부, pp.1073, 2001.
2. 권개경, 조한운, 이홍금, 대부도 갯벌에서의 중속영양세균, 황산염환원세균 및 세포외 효소활성의 수직 분포, 해양연구, 제20권, pp. 73-80, 1998.
3. 백근식, 최지혁, 성치남, 순천만 갯벌 토양의 혐기성 분해능 및 체외효소 활성, 미생물학회지, 제36권, pp. 130-135, 2000.
4. 우한준, 제종길, 강화 남부 갯벌의 퇴적환경 변화, Ocean and Polar Research, 제24권, pp.331-343, 2002.
5. 유선재, 김종구, 갯벌의 오염물질 정화능력 평가, 한국수산학회지, 제32권 pp. 409-415, 1999.
6. 유재원, 홍재상, 양성렬, 박경, Box model을 이용한 서해 곰소만 하천 갯벌의 질소 수지, 한국해양학회지-바다, 제7권 pp. 257-266, 2002.
7. 이홍동, 갯벌 보전과 농업생산의 가치에 대한 비교 연구, 해양연구, 제20권 pp. 145-152, 1998.
8. 최강원, 조영길, 최만식, 이복자, 현정호, 강정원, 정희수, 자연 정화작용 연구: I. 갯벌과 농지 상층수중 유·무기 원소의 거동에 관한 예비 연구, 한국해양학회지-바다, 제5권 pp. 195-207, 2000.
9. 해양수산부, 우리나라의 갯벌, pp. 28, 1998.
10. 해양수산부, 갯벌 생태계조사 및 지속 가능한 이용 방안 연구, pp. 1203, 2000.
11. 현정호, 이홍금, 권개경, 해양환경의 황산염 환원율 조절요인 및 유기물 분해에 있어 황산염 환원의 중요성, 한국해양학회지-바다, 제8권 pp. 210-224, 2003.
12. Alongi, D.M., Coastal Ecosystem Processes, CRC Press, Boca Raton, pp. 419, 1998.
13. Blackburn, T.H., B.A. Lund, and M. Krom, C- and N-mineralization in the sediments of earthen marine fishponds, Mar. Ecol. Prog. Ser., Vol. 44, pp. 221-227, 1988.

14. Bulleid, N.C., Deoxygenation and remineralization above the sediment-water interface: an in situ experimental study, *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, Vol. 19, pp. 15-25, 1984
15. Capone, D.G. and R. Kiene, Comparison of microbial dynamics in marine and freshwater sediments: Contrasts in anaerobic carbon catabolism, *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 33, pp. 725-749, 1988.
16. Christensen, P.B., S. Rysgaard, N.P. Sloth, T. Dalsgaard, and S. Schwarter, Sediment mineralization, nutrient fluxes, denitrification and dissimilatory nitrate reduction to ammonium in an estuarine fjord with sea cage trout farms, *Aquat. Microb. Ecol.*, Vol. 21, pp. 73-84, 2000.
17. Dauwe, B., J.J. Middelburg, and P.M.J. Herman, Effect of oxygen on the degradability of organic matter in subtidal and intertidal sediments of the North Sea area, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Vol. 215, pp. 13-22, 2001.
18. Dollhopf S. L., J.H. Hyun, A. Smith, H.J. Adams, S. O'Brien and J.E. Kostka, New linkages between the nitrogen, iron, and sulfur cycles in salt marsh sediments, submitted to *Limnol. Oceanogr.*, 2004.
19. Epstein, S.S. and M.P. Shiaris, Rates of microbenthic and meiobenthic bacterivory in a temperate muddy flat community. *Appl. Environ. Microbiol.*, Vol. 58, pp. 2426-2431, 1992.
20. Fenchel, T., G.M. King and T.H. Blackburn, *Bacterial Biogeochemistry: The Ecophysiology of Mineral cycling*, Academic press, pp. 43-61, 1998.
21. Fossing, H. and B.B. J rgensen, Measurement of bacterial sulfate reduction in sediments: evaluation of a single-step chromium reduction method. *Biogeochem.*, Vol 8, pp. 205-222, 1989.
22. Giblin, A.E., C.S. Hopkinson and J. Tucker, Benthic metabolism and nutrient cycling in Boston Harbor, Massachusetts, *Estuaries*, Vol. 20, pp. 346-364, 1997.
23. Glud, R.N., N. Risgaard-Petersen, B. Thamdrup, H. Fossing, and S. Rysgaard, Benthic carbon mineralization in a high-Arctic sound (Young Sound, NE Greenland), *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Vol. 206, pp. 59-71, 2000.
24. Gribsholt, B., J.E. Kostka, and E. Kristensen, Impact of fiddler crabs and plant roots on sediment biogeochemistry in a Georgia saltmarsh, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Vol. 259, pp. 237-251, 2003.
25. Hall, P. O., and R. C. Aller. Rapid small-volume, flow injection analysis for CO₂ and NH₄⁺ in marine and freshwaters, *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 37, pp. 113-119, 1992.
26. Hansen, L.S. and T.H. Blackburn, Aerobic and anaerobic mineralization of organic material in marine sediment microcosms, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Vol. 75, pp. 283-291, 1991.
27. Howarth, R.W., Microbial processes in salt-marsh sediments. In: *Aquatic microbiology: An ecological approach*, edited by Ford, T.E., Blackwell, Cambridge, pp. 239-259, 1993.
28. Howes, B.L., J.W.H. Dacey and G.M. King, Carbon flow through oxygen and sulfate reduction pathways in salt marsh sediments, *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 29, pp. 1037-1051, 1984.
29. Jahnke, R.A. and D.B. Craven, Quantifying the role of heterotrophic bacteria in the carbon cycle: A need for respiration rate

- measurements, *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 40, pp. 436–441, 1995.
30. Jensen, H.S., P.B. Mortensen, F.Ø. Andersen, E. Rasmussen and A. Jensen, Phosphorus cycling in a coastal marine sediment, Aarhus Bay, Denmark, *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 40, 908–917, 1995.
31. Joey S.B. and J.T. Hollibaugh, Influence of sulfide inhibition of nitrification on nitrogen regeneration in sediments, *Science*, Vol. 270, pp. 623–625, 1995.
32. Jørgensen, B.B. and N.P. Revsbech, Diffusive boundary layers and the oxygen uptake of sediments and detritus, *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 30, pp. 111–122, 1985.
33. Jørgensen, B.B., A comparison of methods for the quantification of bacterial sulfate reduction in coastal marine sediments, 1. Measurement with radiotracer techniques, *Geomicrobiol. J.*, Vol. 1, pp. 11–28, 1978.
34. Jørgensen, B.B., Mineralization of organic matter in the sea bed – the role of sulphate reduction. *Nature*, Vol. 96, pp. 643–645, 1982.
35. Kemp, W.M. and W.R. Boynton, Spatial and temporal coupling of nutrient inputs to estuarine primary production: The role of particulate transport and decomposition, *Bulletin of Marine Science*, Vol. 35, pp. 522–535, 1984.
36. Kim, D.H., and J.-S. Yang, Estimation of the self purification in tidal flats of Komso Bay in western sea of Korea, *Proceedings of the KOSMEE Autumn Annual Meeting*. pp. 194–199, 2000.
37. King, G.M., Patterns of sulfate reduction and the sulfur cycle in a South Carolina salt marsh, *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 33, pp. 376–390, 1988.
38. Koretsky, C.M., C.M. Moore, K.L. Lowe, C. Meile, T.J. Dichristina and P. van Cappellen, Seasonal oscillation of microbial iron and sulfate reduction in saltmarsh sediments (Sapelo Island, GA, USA), *Biogeochem.*, Vol. 64, pp. 179–203, 2003.
39. Kostka, J.E., A. Roychoudhury, and P. Van Cappellen, Rates and controls of anaerobic microbial respiration across spatial and temporal gradients in saltmarsh sediment., *Biogeochem.*, Vol. 60, pp. 49–76, 2002a.
40. Kostka, J.E., B. Gribsholt, E. Petrie, D. Dalton, H. Skelton, and E. Kristensen, The rates and pathways of carbon oxidation in bioturbated saltmarsh sediments, *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 47, pp. 230–240, 2002b.
41. Kristensen, E., A.H. Devol, S.I. Ahmed, and S. Monawwar, Preliminary study of benthic metabolism and sulfate reduction in a mangrove swamp of the Indus Delta, Pakistan, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Vol. 90, pp. 287–297, 1992.
42. Kristensen, E., A.I. Ahmed, and A. Devol, Aerobic and anaerobic decomposition of organic matter in marine sediment: Which is fast? *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 40, pp. 1430–1437, 1995.
43. Kristensen, E., F.Ø. Andersen, N. Holmboe, M. Holmer, and N. Thongtham, Carbon and nitrogen mineralization in sediments of the Bangrong mangrove area, Phuket, Thailand, *Aquat. Microb. Ecol.*, Vol. 22, 199–213, 2000.
44. Kristiansen, K.D., E. Kristensen, and M.H. Jensen, The influence of water column hypoxia on the behaviour of manganese and

- iron in sandy coastal marine sedimen.,
Estuarine, Coastal and Shelf Science, Vol. 55,
645-654, 2002.
45. Mackin, J.E. and K.T. Swider, Organic
matter decomposition pathways and oxygen
consumption in coastal marine sediments, J.
Mar. Res., Vol. 47, pp. 681-716, 1989.
46. Nielsen, K., L.P. Nielsen, and P. Rasmussen,
Estuarine nitrogen retention independently
estimated by the denitrification rate and mass
balance methods: a study of Norsminde Fjord,
Denmark, Mar. Ecol. Prog. Ser., Vol. 119, pp.
275-283, 1995.
47. Parsons, T. R., Y. Maita, and C. M. Lalli,
Determination of chlorophylls and total
carotenoids: Spectrophotometric method. In:
A manual of chemical and biological
methods for seawater analysis, Pergamon
press, pp. 101-104, 1984.
48. Thamdrup, B. and D.E. Canfield, Benthic
respiration in aquatic sediments, In: Methods
in ecosystem science, edited by Jackson, R.B.,
O.E. Sala, H.A. Mooney, and R.W. Howarth,
Springer, New York, pp. 86-103, 2000.
49. Valiela, I., M.L. Cole, J. McClelland, J.
Hauxwell, J. Cebrian, and S.B. Joye, Role of
salt marshes as part of coastal landscapes,
In: Concepts and controversies in tidal marsh
ecology, edited by M.P. Weinstein and D.A.
Kreeger, Kluwer Academic Publishers,
Dordrecht, The Netherlands, pp. 23-28,
2001.