

總 說

고농도 CO₂ 환경이 해양생물에 미치는 영향

이경선*

*목포해양대학교 해양시스템공학부

Effects of Elevated CO₂ Concentrations on Marine Lives in Seawater

Kyoung-Seon Lee*

*Faculty of Ocean System Engineering, Mokpo National Maritime University, Mokpo 530-729, Korea

요 약 : 현재 대기중 CO₂ 농도를 감소시키기 위하여 CO₂를 해양에 격리·처리하고자 하는 방안이 모색되고 있으나 이러한 방안은 해양생물 및 생태계에 미치는 영향 정도에 따라 그 실현가능성이 결정될 것이다. 본 연구에서는 CO₂ 해양격리·처리와 관련하여 수행되어온 연구들을 정리하고, CO₂ 농도가 높아진 해양환경에서의 해양생물 특히 어류를 대상으로 수행된 최근의 연구결과를 정리하였다. CO₂ 농도의 증가는 어류에 있어 산염기조절, 호흡순환기적 조절 등과 같은 생리적 기능에 영향을 끼치고 결국 어류의 폐사를 초래할 것이다. CO₂가 해양생물에게 어떠한 영향을 미치는가에 대한 연구는 주로 친해어종을 대상으로 하여 진행되어 왔으나 향후의 연구는 친해어종에 대한 연구결과를 바탕으로 CO₂가 실제로 격리·처리되는 심해에서 CO₂에 대한 생물들의 응답에 관하여 조사할 필요가 있다.

핵심용어 : CO₂, 해양격리·처리, 어류, 생리학적 영향, 산염기조절, 호흡순환기적 조절

ABSTRACT : The scenario of CO₂ disposal in the deep-sea are thought to be possible method to reduce atmospheric CO₂ concentrations. However, it is necessary to clarify the effects of elevated CO₂ concentrations on both marine organisms and marine ecosystems. In this paper, the literatures on the biological impact of elevated CO₂ concentrations in seawater and recent studies on the effects of elevated CO₂ concentrations on marine animals are reviewed. Elevated CO₂ concentrations may affect the physiological functions of marine animals such as acid-base regulation, blood oxygen transport and respiratory system, and ultimately lead to the death of marine animals. Although the fish used in the early studies on CO₂ effects are temperate, shallow-water species, deep-sea species should be experimented for the future study on CO₂ sequestration in the deep ocean.

KEY WORDS : CO₂, sequestration, fish, physiological impacts, acid-base regulation, blood oxygen transport and respiratory system

1. 서 론

대기중 CO₂ 및 온실가스의 농도 증가에 의하여 발생한 온난화현상은 자연생태계는 물론 인간의 건강과 사회 경제적 활동 등 인간의 모든 부분에 지대한 영향을 미칠 것으로 예측하고 있다 (Houghton et al., 1995; McCarthy et al., 2001). 화석연료의 연소에 의해 발생되는 CO₂의 대기 중 농도는 1800년대 후반 산업화가 시작되면서 불과 100년 정도 사이에 280ppm에서 380ppm정도로 급격히 증가했으며, 최근 수십년동안 그 상승속도가 급격히 빨라지고 있다. 2001년에 발표된 IPCC의 보고서에서는 CO₂ 저감 노력을 행하지 않을 경우 100년후에는 대기중의 CO₂ 농도가 970ppm까지, 향후 300년 후에는 1900ppm으로까지 상승 할 것으로 예측하고 있다 (IPCC, 2001). 이러한 CO₂ 농도 증가는 지구 온난화를 가속화시킬 뿐만 아니라 해수면의 이

산화탄소 분압 (PCO_2)을 증가시키고 pH를 감소시킴으로써 수중생물들에게도 영향을 미칠 것으로 보인다 (Caldeira and Wickett, 2003).

이러한 배경으로부터, 현재 대기중으로의 CO₂ 배출에 의한 기후변화에 대한 위협을 수백년에서 수천년간 회피하기 위한 하나의 수단으로 화석연료 소비에 의해 발생되는 이산화탄소를 회수하여, 해양에 격리·처리하는 방안의 실현가능성을 모색하는 예비조사가 행해지고 있다 (Handa and Ohsumi, 1995; Ormerod and Angel 1996). 해양격리·처리방법은 해양의 거대한 CO₂ 수용능력 (Table 1)을 이용하여 심해에 처리하는 방법으로 고정식 회석용해법 (Droplet-plume type), 해중 분사법 (Towed-pipe type), 심해저유격리·처리법 (CO₂-lake type) 등이 논의되고 있다. 이중에서 수심 1,000 ~ 2,500 m의 해양중층역에 CO₂를 용해·회석시키는 해중분사법이 가장 경제적이고 짧은 시간에도 실현가능이 높은 방법으로 나타났다. 만약 이러한 방안이 실현된다면 해양에 용해된 CO₂는 확산되어 피져나가게 되며 대부분의 CO₂는

* 종신회원, kslee@mmu.ac.kr, 061)240-7245

해양에 잔류하게 되어, 해양생태계 및 해양생물들에 대한 영향이 우려된다 (Adams et al., 1997). 따라서 이산화탄소 해양격리·처리를 실시하기 전에 해양생물들에 대한 영향평가가 충분히 검토되어야 할 것이다.

Table 1. The worldwide capacity of potential CO₂ storage reservoirs. Ocean and land-based sites together contain an enormous capacity for storage of CO₂
(1 GtC = 1 billion metric tons of carbon equivalent)

Sequestration option	Capacity (GtC)
Ocean	1400 ~ 2×10^7
Deep Saline formations	87 ~ 2700
Depleted gas reservoirs	140 ~ 310
Depleted oil reservoirs	40 ~ 190
Coal seams	10 ~ 100
Terrestrial	10

식량자원으로서 해양생물에 크게 의존하고 있는 우리나라에 있어서 CO₂ 해양격리·처리가 해양생물에 미치는 영향은 중요한 관심사이기도 하며, 대책 마련을 위해서라도 이에 대한 많은 연구가 필요할 것이다. 따라서 여기에서는 CO₂ 해양격리·처리에 따른 해양생물영향에 관한 연구를 소개하고 특히 해산어류의 생리적 반응에 대해서 정리하고자 한다.

2. 연구현황

장래에 예상되는 대기중의 CO₂ 농도증가에 따른 영향을 예측하고 또한 CO₂의 해양격리·처리에 대한 생물학적 영향을 파악하기 위해서는 고농도 CO₂ 환경에 대한 해양생물들의 반응에 대해 조사하고 심해생물들에 대한 영향 조사가 필요하다. 그러나 심해생물을 대상으로 하는 연구는 현시점에서는 심해생물종의 채집이나 심해환경을 상정하여 설비를 구축하는데 여러 가지 제약이 따르므로 근시일내에 실시되기란 어려울 것으로 보인다. 또한 현재에는 해양생물들을 대상으로 하는 연구도 극히 미비한 상태이다. 특히 초기에 실시된 CO₂ 해양격리·처리에 대한 생물영향평가는 CO₂ 용해에 의하여 나타나는 pH변화를 HCl과 같은 산성용액으로 유도하여 환경수의 pH저하에 대한 해양생물들의 반응 결과로부터 CO₂ 방류점 부근에 있어서의 해양생물의 급성치사영향을 예측하였다 (Calabrese and Davis, 1966; Grice et al., 1973; Brownell, 1980; Bamber, 1987; Bamber, 1990). 그러나 최근의 연구에 의해 pH 내성에 관한 결과를 CO₂의 영향예측에 적용시키는 것은 생물의 폐사율을 과소평가할 가능성이 지적되고 있어 (Kikkawa et al., 2004) 해양생물들을 대상으로 하여 CO₂의 직접적인 영향에 대한 조사가 시급하다. 현재 해양생물을 대상으로 고농도 CO₂환경의 영향을 논한 논문들은 천해어종을 대상으로 하여 생리적 반응을 조

사한 것이 대부분이다. CO₂가 해양생물에 미치는 영향에 관한 기초자료의 확보가 시급한 현 상태에서는 먼저 천해에 생식하는 종을 사용하여 연구할 수밖에 없다. 그러나 인위적 CO₂를 감축하려고 노력하지 않을 경우 해양의 CO₂ 농도는 상승될 것이며, 이 경우 CO₂의 영향은 심해뿐만 아니라 해양 전체에 미칠 것이다. 따라서 천해종을 대상으로 하는 연구로부터 얻은 CO₂ 생물영향에 관한 정보는 중요할 것으로 생각되며, 천해종으로부터 나온 결과들을 심해종에 대입시킬 수 있는 방법이 확립된다면 천해종의 실험을 바탕으로 하여 CO₂ 격리·처리에 따른 심해생물의 영향을 예측하는 것도 가능할 것으로 판단되며 이와 관련하여 형태학적 방향에서의 비교연구가 진행 중이다 (Hayashi et al., 2004). Table 2에 CO₂ 농도 증가에 따른 해양생물의 영향 평가와 관련하여 지금까지 발표된 논문들을 요약하였다.

3. 해산어류에 미치는 CO₂의 영향

어류는 해양생물에 있어서 중요한 구성원이며, 중요한 단백질원의 하나로서 많은 국가에서 이용되고 있다. 따라서, 고농도 CO₂ 환경이 어류에 미치는 영향에 대한 연구는 다른 해양생물에 대한 영향과 함께 해양격리·처리가 실시되기 전에 신중하게 검토되어야 할 것이다. 고농도 CO₂ 환경은 어류의 산염기조절에 영향을 미칠 뿐만 아니라, 호흡, 산소운반기능, 대사, 성장 등에도 영향을 미치는 것으로 알려져 있다 (Pörtner and Reipschläger, 1996). 그러나 지금까지 CO₂가 어류에 미치는 영향에 대해서는 대부분 담수어를 대상으로 하는 연구가 많으며 해산어류에 대한 연구는 매우 적다 (Ishimatsu and Kita, 1999). 여기에서는 지금까지 해산어류를 대상으로 하여 보고된 연구결과들을 중심으로 하여 CO₂가 어류에게 미치는 영향에 대해서 살펴보자 한다.

3.1 산염기조절기능의 변화

고농도 CO₂ 환경이 어류의 산염기평형조절에 미치는 영향에 대해서는 많은 연구가 수행되고 있다 (Heisler, 1986, Lin and Randall, 1995; Goss et al., 1995). 환경수중의 CO₂ 분압 (PCO_2)이 상승할 경우, 환경수 ($PCO_2 = 0.03\text{kPa}$)와 수생동물의 체액 (어류의 동맥혈액 $PCO_2 = 0.7\text{kPa}$ 이하) 사이에 PCO_2 구배가 작아지기 때문에, 환경수중에서 체내로 쉽게 확산된다. 동물의 체내에는 대사활동에 의한 CO₂가 생성되기 때문에 체내의 CO₂ 생성과 환경수로의 CO₂ 배출에 있어 새로운 평형에 이르기까지 혈장 PCO_2 는 상승하게 된다. 이때 어류 혈액의 pH는 감소되며 HCO_3^- 의 원충작용에 의하여 일어나는 HCO_3^- 의 농도 상승과 함께 회복된다 (Heisler, 1986). 아가미를 통한 환경수로부터의 HCO_3^- 의 섭취 및 환경수로의 H^+ 의 배출은 담수어 (Heisler, 1986;

고농도 CO₂ 환경이 해양생물에 미치는 영향

Claiborne et al., 2002)뿐만 아니라, 해산경골어류 (Toews et al., 1983) 및 판새류 (Claiborne and Evans, 1992)에 있어서도 고농도 CO₂ 환경에서 pH의 회복에 중요한 역할을 한다.

HCO₃⁻ 혹은 H⁺의 유동은 체액의 전기적 중성을 유지하기 위해 짹이온과의 능동수송에 의하지만, 해산어류에 있어서 정확한 수송기작이나 이것을 담당하고 있는 세포의 형태, 수송과정 등에 대해서는 아직 명확하게 밝혀진 것이 없다.

Table 2. References related to biological impacts of elevated CO₂ concentration on marine species

References	species	Remarks
Bacteria		
Pörtner and Reipschläger, 1996	<i>Sipunculus nudus, Illex illecebrosus</i>	tolerance, acid-base
Takeuchi et al., 1997	bacteria, nematodes	tolerance, high-pressure
Huesemann et al., 2002	bacteria, phytoplankton	nitrification
Plankton		
Adams et al., 1997	zooplankton, benthos	mortality, modeling
Auerbach et al., 1997	zooplankton, benthos	tolerance, modeling
Caulfield et al., 1997a	zooplankton, benthos	tolerance, modeling
Caulfield et al., 1997b	zooplankton, benthos	tolerance, modeling
Yamada and Ikeda, 1999	zooplankton	lowered pH, tolerance
Fish		
Langenbuch and Pörtner, 2002	<i>Sipunculus nudus</i>	acid-base
Kikkawa et al., 2003	<i>Pagrus major, Sillago japonica</i>	tolerance, early developmental stages
Kikkawa et al. 2004	<i>Paralichthys olivaceus, Euthynnus affinis</i>	tolerance, CC ₂ and HCl acidification
Lee et al., 2003	<i>Pagrus major</i>	cardiorespiratory
Hayashi et al., 2004	<i>Seriola quinqueradiata</i> <i>Paralichthys olivaceus, Seriola quinqueradiata, Mustelus manazo</i>	acid-base
Field study		
Tamburri et al., 2000	deep-sea animals	behavior
Yamaguchi et al., 2002a	pelagic copepods	community, trophic structure
Yamaguchi et al., 2002b	bacteria, phytoplankton, zooplankton	structure, size distribution
Review papers		
Shirayama, 1995	benthos	deep-sea biology
Shirayama, 1997	deep-sea organisms	biodiversity
Stenevik and Giske, 1997		Norwegian waters, ecological impact
Omori et al., 1998	deep-sea plankton and micronekton	ecological impact
Seibel and Walsh, 2001	deep-sea biota	metabolism, physiological performance
Seibel and Walsh, 2003	deep-sea biota	physiological performance
Thiel, 2003	phytoplankton	deep-sea biology, anthropogenic impacts
Riebesell, 2004		ecosystem responses
Kita and Ohsumi, 2004		biological impacts
Kuriha et al., 2004	copepods and sea urchins	early developmental stages, egg production
Ishimatsu et al., 2004	marine fish	physiological effects
Ishimatsu et al., 2005	marine fish	physiological effects
Pörtner et al., 2004		biological impact, physiological effects

현재 해산어류의 산염기조절모델에 있어서 Na^+/H^+ 교환수송 및 $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$ 교환수송 모델이 제시되고 있다 (Claiborne et al., 2002). Hayashi 등(2004)은 3% 이상의 고농도 CO_2 환경에서 혈장 Na^+ 이온이 유의하게 상승한 결과로부터 Na^+ 의 증가 메카니즘이 고농도 CO_2 환경에 있어서의 혈액 pH회복에 관여할 가능성을 제시했다.

3.2 호흡순환기능의 변화

무지개송어의 심박수 (heart rate; 단위시간당 심장의 박동수) 및 동맥혈압 (blood pressure)은 2%의 CO_2 환경에서 변화가 없는 것으로 보고된 바 있다 (Ishimatsu et al., 1992). Lee 등 (2003)에 의하면 어류의 폐사가 일어나는 5%의 CO_2 환경수에서 방어의 심박출량 (cardiac output; 단위시간당 심장으로부터 박출되어 나온 혈액 양)이 유의하게 감소된다. 이것은 심박수가 유의한 변화 없이 유지되고 박동량 (stroke volume; 한번의 박동에 의해 심장으로부터 박출 되어 나오는 혈액 양)이 감소한 결과로부터 심박출량의 감소는 박동량의 감소에 의한 것으로 추측하고 있다. 또한 심박출량은 동맥혈압이 증가하기 전에 급격하게 감소하는 것으로 나타났다.

동맥혈액의 산소분압 (arterial PO_2)은 CO_2 환경수에 노출된 방어에 있어서 심박출량의 감소가 일어 난 후 완만한 속도로 감소하기 시작한다. 또한 동맥혈액의 산소농도 (arterial O_2 content)가 높게 유지된 것으로 보아 고농도 CO_2 환경에서 각 조직에 운반되는 산소의 양의 감소는 산소 농도 보다는 심박출량에 의한 것으로 보인다 (Lee et al., 2003). 일반적으로 동맥혈액 산소분압은 고농도 CO_2 환경에서 큰 변화가 없는 것으로 알려져 있다 (Perry et al., 1989; Graham et al., 1990; Thomas et al., 1982). 그러나 PCO_2 상승에 의하여 헤모글로빈의 산소친화성은 감소한다. 이러한 효과는 연골어류를 제외한 척추동물의 혈액에서 나타나는 것으로 보아효과 (Bohr effect)라 한다. 또한 진골어류에서 PCO_2 의 증가는 산소용량을 저하 시킨다 (Root effect). 고농도 CO_2 환경에서는 이러한 효과가 작용하기 때문에 헤모글로빈과 산소와의 결합이 억제된다. 진골어류는 고농도 CO_2 환경에 노출되면 혈액 PCO_2 의 상승에 의해 pH가 저하되고 동맥혈액의 산소포화도가 낮아지게 된다.

3.3 어류 독성

Hayashi 등 (2004)에 의하면 3% CO_2 환경수에 노출된 방어는 72시간까지 폐사율이 0% 였지만, 5%에서는 8시간 이내에 모든 개체가 폐사하였다. 넙치 (*Paralichthys olivaceus*)의 경우에는 생존시간은 방어보다 길었지만 48시간 이내에 100% 폐사하였다. 또한 연골어류인 별상어 (*Mustelus manazo*)는 7% CO_2 환경수에서 72시간 내에 20% 폐사하는 것으로 나타나 경골어류에 비해 CO_2 에 대한 내성이 강한 것으로 나타났다. 유럽산 농어

(*Dicentrarchus labrax*)를 대상으로 하여 CO_2 급성독성에 대해서 알아본 결과, 72시간에 LC_{50} 은 6.88 kPa, 96시간에 LC_{50} 은 6.72 kPa, 120시간에 6.28 kPa인 것으로 나타났다 (수온; 15±1°C, Grottum and Sigholt, 1996). 참돔 (*Pagrus major*)은 22시간 동안 CO_2 를 포함한 환경수에 노출후의 폐사율은 PCO_2 4.1 ~ 4.7 kPa에서 0%였지만, 5.6 ~ 6.0 kPa에서 60%, 6.4 kPa 이상의 농도에서는 100%를 나타냈다 (수온; 23 ~ 24°C; Takeda and Itazawa, 1983).

고농도 CO_2 환경에 있어서 어류의 폐사기구에 대해서는 아직 명확하게 밝혀진 것이 없다. 넙치의 경우 5% CO_2 환경수에서 노출되었을 때 동맥혈액의 pH가 회복되었음에도 불구하고 폐사한 결과로부터 혈액 pH저하는 어류 폐사의 직접적인 원인이 아닌 것으로 밝혀졌다 (Table 3; Hayashi et al., 2004). 한편 Lee 등 (2003)은 고농도 CO_2 환경에서의 어류의 폐사는 삼기능의 부전이 크게 관여하고 있다는 것을 지적하고 있다. 동물에 있어서, 호흡성 산혈증에 의해 심근의 수축력이 약해진다는 보고도 있다 (Gesser and Poupa, 1983; Vandenberg et al., 1994). 결국 고농도 CO_2 환경에서 어류의 삼기능이 약화되어 각 조직으로의 산소공급이 감소됨으로써 어류의 폐사가 일어나는 것으로 생각할 수 있으며, 앞으로 고농도 CO_2 환경에서의 폐사원인을 해명함과 동시에, 장기간에 걸쳐 성숙, 내분비 등에 관한 광범위한 생리적 기능에 미치는 CO_2 의 영향에 관한 조사가 필요할 것이다.

4. 결 론

여기에서는 고농도 CO_2 환경이 어류의 생리학적 기능에 어떠한 영향을 미치는가에 의견을 정리하고, 해산어의 급성치사 CO_2 농도에 대해서 살펴보았다. Siebel and Walsh (2003)은 심해의 환경이 안정되어 있어 그 곳에 생식하는 생물들은 천해종들과 비교하여 환경의 변화에 대해서 감수성이 높을 것으로 추측하였다. 심해동물은 pH의 완충능력이 낮고, 이온수송단백질의 농도가 낮으며, 산소수송단백질이 pH의 변화에 상당히 민감하기 때문에 고농도 CO_2 환경에 대한 감수성이 높을 가능성이 있다. 그러나 심해생물은 살아 있는 상태에서 포획하기 어려우며, 또한 심해의 환경조건 (고수압, 저수온)을 설정하여 실내에서 실험하기에 어렵기 때문에 심해생물에 대한 CO_2 감수성에 관한 실험적인 자료들은 현재 거의 없는 상태이다. 앞으로 CO_2 해양격리·처리에 대한 생물영향을 평가하기 위해서는 심해생물에 대한 연구가 필요할 것이다.

Table 3. Depression ($\Delta p\text{Ha}$) and recovery time (RT) of pHa during CO₂ exposure. Recovery time is defined as the time it took before pHa became insignificantly different from the control, pre-exposure value. $\Delta p\text{Ha}$ at the same CO₂ levels with same letters are not significantly different from each other ($P<0.05$, Tukey test). SW; Seawater species, FW; Freshwater species (Adapted from Hayashi et al., 2004).

Fish	Aquatic origin	T(°C)	%CO ₂	$\Delta p\text{Ha}$	RT (h)	References
Yellowtail (<i>Seriola quinqueradiata</i>)	SW	20	1	-0.10±0.03 a	1	Hayashi et al., 2004
			3	-0.27±0.03 d	8	
			5	-0.45±0.10 d	no recovery	
Japanese flounder (<i>Paralichthys olivaceus</i>)	SW	20	1	-0.16±0.06 a	3	Hayashi et al., 2004
			3	-0.68±0.05 b	8	
			5	-0.80±0.08 c	24	
Starspotted dogfish (<i>Mustelus manazo</i>)	SW	17	1	-0.33±0.03 d	72	Hayashi et al., 2004
			3	-0.68±0.05 b	72	
			5	-0.82±0.04 c	72	
			7	-0.96±0.10 d	no recovery	
Conger conger (<i>Conger conger</i>)	SW	17	1	-0.4	10	Toews et al., 1983
Cod (<i>Gadus morhua</i>)	SW	12	1	-0.2	24	Larsen et al., 1997
Carp (<i>Cyprinus carpio</i>)	FW	1	1	-0.22	>456	Claiborne and Heisler, 1986

참고문헌

- [1] Adams, E.E., J.A. Caulfield, H.J. Herzog, D.I. Auerbach (1997), Impacts of reduced pH from ocean CO₂ disposal: sensitivity of zooplankton mortality to model parameters. Waste Management, Vol. 17, pp. 375-380.
- [2] Auerbach, D.I., J.A. Caulfield, E.E. Adams and H.J. Herzog (1997), Impacts of ocean CO₂ disposal on marine life: I. A toxicological assessment integrating constant-concentration laboratory assay data with variable-concentration field exposure. Environmental Modeling & Assessment, Vol. 2, pp. 333-343.
- [3] Bamber, R.N. (1987), The effects of acidic sea water on young carpet-shell clams *Venerupis decussata* (L.) (Mollusca: Veneracea). Journal of Experimental Biology and Ecology, Vol. 108, pp. 241-260.
- [4] Bamber, R.N. (1990), The effects of acidic seawater on three species of lamellibranch mollusc. Journal of Experimental Biology and Ecology, Vol. 143, pp. 181-191.
- [5] Brownell, C.L. (1980), Water quality requirements for first-feeding in marine fish larvae. II. pH, oxygen, and carbon dioxide. Journal of Experimental Biology and Ecology, Vol. 44, pp. 285-298.
- [6] Calabrese, A. and H.C. Davis (1966), The pH tolerance of embryos and larvae of *Mercenaria mercenaria* and *Crassostrea virginica*. Biological Bulletin, Vol. 131, pp. 427-436.
- [7] Caldeira, K. and M.E. Wickett (2003), Anthropogenic carbon and ocean pH. Nature, Vol. 425, pp. 365.
- [8] Caulfield, J.A., D.I. Auerbach, E.E. Adams and H.J. Herzog (1997a), Near field impacts of reduced pH from ocean CO₂ disposal. Energy Conversion And Management, Vol. 38, pp. S343-S348.
- [9] Caulfield, J.A., D.I. Auerbach, E.E. Adams and H.J. Herzog (1997b), Impacts of ocean CO₂ disposal on marine life: II. Probabilistic plume exposure model used with a time-varying dose-response analysis. Environmental Modeling & Assessment, Vol. 2, pp. 345-353.
- [10] Claiborne, J.B. and N. Heisler (1986), Acid-base regulation and ion transfers in the carp (*Cyprinus carpio*): pH compensation during graded long- and short-term environmental hypercapnia, and the effect of bicarbonate infusion. Journal of Experimental Biology, Vol. 126, pp.

- 41-61.
- [11] Claiborne, J.B. and D.H. Evans (1992), Acid-base balance and ion transfers in the spiny dogfish (*Squalus acanthias*) during hypercapnia: A role for ammonia excretion. *Journal of Experimental Zoology*, Vol. 261, pp. 9-17.
 - [12] Claiborne, J.B., S.L. Edwards and A.I. Morrison-Shetlar (2002), Acid-base regulation in fishes: cellular and molecular mechanisms. *Journal of Experimental Zoology*, Vol. 293, pp. 302-319.
 - [13] Gesser, H. and O. Poupa (1983), Acidosis and cardiac muscle contractility: Comparative aspects. *Comparative Biochemistry & Physiology*, Vol. 76A, pp. 559-566.
 - [14] Goss, G.G., S.F. Perry and P. Laurent (1995), Ultrastructural and morphometric studies on ion and acid-base transport processes in freshwater fish. pp. 257-284. in C.M. Wood and T.J. Shuttleworth, eds. *Fish Physiology Vol. 14: Cellular and Molecular Approaches to Fish Ionic Regulation*. Academic Press, San Diego.
 - [15] Graham, M.S. J.D. Turner and C.M. Wood (1990), Control of ventilation in the hypercapnic skate *Raja ocellata*: I. Blood and extradural fluid. *Respiration Physiology*, Vol. 80, Vol. 259-277.
 - [16] Grice, G.D., P.H. Weibe and E. Hoagland (1973), Acid-ion waste as a factor affecting the distribution and abundance of zooplankton in the New York Bright. I. laboratory studies on the effects of acid waste on copepods. *Estuarine Coast. Marine Science*, Vol. 1, pp. 45-50.
 - [17] Gröttum, J.A. and T. Sigholt (1996), Acute toxicity of carbon dioxide on European seabass (*Dicentrarchus labrax*): Mortality and effects on plasma ions. *Comparative Biochemistry & Physiology*, Vol. 115, pp. 323-327.
 - [18] Handa, N. and T. Ohsumi (1995), Direct ocean disposal of carbon dioxide. Terra Scientific Publishing Company, Tokyo.viii, pp. 274.
 - [19] Hayashi, M. J. Kita and A. Ishimatsu (2004), Acid-base responses to lethal aquatic hypercapnia in three marine fish. *Marine Biology*, Vol. 144, pp. 153-160.
 - [20] Heisler, N. (1986), Acid-base regulation in fishes. pp. 309-356. in N. heisler, ed. *Acid-Base Regulation in Animals*. Elsevier, Amsterdam.
 - [21] Houghton, J.T., L.G.M. Filho, J. Bruce, H. Lee, B.A. Callander, E. Hailes, N. Harris and K. Maskell (1995), Climate change 1994: Radiative forcing of climate change and an evaluation of the IPCC IS92 emission scenarios. Cambridge University Press, UK, pp. 339.
 - [22] Huesemann, M.H., A.D. Skillman and E.A. Crecelius (2002), The inhibition of marine nitrification by ocean disposal of carbon dioxide. *Marine Pollution Bulletin*, Vol. 44, pp. 142-148.
 - [23] IPCC (2001), 2001 Climate Change, Synthesis Report. A Contribution of Working Groups I, II and III to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge university Press, Cambridge.
 - [24] Ishimatsu, A., G.K. Iwama, B. Bentley and N. Heisler (1992), Contribution of the secondary circulatory system to acid-base regulation during hypercapnia in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Journal of Experimental Biology*, Vol. 170, pp. 43-56.
 - [25] Ishimatsu, A. and J. Kita (1999), Effects of environmental hypercapnia on fish. *Japanese Journal of Ichthyology*, Vol. 46, pp. 1-13.
 - [26] Ishimatsu, A., T. Kikkawa, M. Hayashi, K.-S. Lee and J. Kita (2004), Effects of CO₂ on marine fish: larvae and adults. *Journal of Oceanography*, Vol. 60, pp. 731-741.
 - [27] Ishimatsu, A., M. Hayashi, K.-S. Lee, T. Kikkawa, J. Kita (2005), Physiological effects on fishes in a high-CO₂ world. *Journal of Geophysical Research*, Vol. 110, pp. 1-8.
 - [28] Kikkawa, T., A. Ishimatsu and J. Kita (2003), Acute CO₂ tolerance during the early developmental stages of four marine teleosts. *Environmental Toxicology*, Vol. 18, pp. 375-382.
 - [29] Kikkawa, T., J. Kita and A. Ishimatsu (2004), Comparison of the lethal effect of CO₂ and acidification on red sea bream (*Pagrus major*) during the early developmental stages. *Marine Pollution Bulletin*, Vol. 48, pp. 108-110.
 - [30] Kita, J. and T. Ohsumi (2004), Perspectives on biological research for CO₂ ocean sequestration. *Journal of Oceanography*, Vol. 60, pp. 695-703.
 - [31] Kurihara, H., S. Shomode and Y. Shirayama (2004), Sub-lethal effects of elevated concentration of CO₂ on planktonic copepods and sea urchins. *Journal of Oceanography*, Vol. 60, pp. 743-750.
 - [32] Langenbuch, M. and H.O. Pörtner (2002), Changes in metabolic rate and N excretion in the marine invertebrate *Sipunculus nudus* under conditions of environmental hypercapnia: identifying effective acid-base variables. *Journal of Experimental Biology*, Vol. 205, pp. 1153-1160.
 - [33] Larsen, B.K. and F.B. Jensen (1997), Influences of ionic composition on acid-base regulation in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) exposed to environmental hypercapnia. *Fish Physiological Chemistry*, Vol. 16, pp. 157-170.
 - [34] Lee K.S. J. Kita and A. Ishimatsu (2003), Effects of lethal levels of environmental hypercapnia on cardiovascular and blood-gas status in yellowtail, *Seriola quinqueradiata*. *Zoological Science*, Vol. 20, pp. 417-422.
 - [35] Lin, H. and D.J. Randall (1995), Proton pumps in fish gills. pp. 229-255. in C.M. Wood and T.J. Shuttleworth,

- eds. Fish Physiology Vol. 14: Cellular and Molecular Approaches to Fish Ionic Regulation. Academic Press, San Diego.
- [36] McCarthy, J.J., O.F. Canziani, N.A. Leary, D.J. Dokken and K.S. White (2001), Climate Change 2001: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Cambridge University Press, UK, pp. 1032.
- [37] Omori, M., C.P. Norman and T. Ikeda (1998), Oceanic disposal of CO₂: Potential effects on deep-sea plankton and microneuston-A review. Plankton Biology And Ecology, Vol. 45, pp. 87-99.
- [38] Ormerod, B. and M. Angel (1996), Ocean storage of carbon dioxide. Workshop 2-Environmental Impact. IEA Greenhouse and Gas R&D Programme, Cheltenham, UK, pp. 131.
- [39] Perry, S.F., R. Kinkead, P. Gallaugher and D.J. Randall (1989), Evidence that hypoxemia promotes catecholamine release during hypercapnia acidosis in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Respiration Physiology, Vol. 77, pp. 351-364.
- [40] Pörtner, H.O. and A. Reipschlager (1996), Ocean disposal of anthropogenic CO₂: physiological effects on tolerant and intolerant animals. In: Ocean Storage of CO₂. Environmental Impact. Boston/Cheltenham, UK. Massachusetts Institute of Technology and International Energy Agency, Greenhouse Gas R&D Programme, pp. 57-81.
- [41] Pörtner, H.O., M. Langenbuch and A. Reipschlager (2004), Biological impact of elevated ocean CO₂ concentrations: lessons from animal physiology and earth history. Journal of Oceanography, Vol. 60, pp. 705-718.
- [42] Riebesell, U. (2004), Effects of CO₂ environment on marine phytoplankton. Journal of Oceanography, Vol. 60, pp. 719-729.
- [43] Seibel, B.A. and P.J. Walsh (2001), Potential impacts of CO₂ injection on deep-sea biota. Science, Vol. 294, pp. 319-320.
- [44] Seibel, B.A. and P.J. Walsh (2003), Biological impacts of deep-sea carbon dioxide injection inferred from indices of physiological performance. Journal of Experimental Biology, Vol. 206, pp. 641-650.
- [45] Shirayama, Y. (1995), Current status of deep-sea biology in relation to the CO₂ disposal. pp. 253-264. In Direct Ocean Disposal of Carbon Dioxide, ed. by N. Handa and T. Ohsumi, TERRAPUB, Tokyo.
- [46] Shirayama, Y. (1997), Biodiversity and biological impact of ocean disposal of carbon dioxide. Waste Management, Vol. 17, pp. 381-384.
- [47] Stenevik, E.K. and J. Giske (1997), Biological Impact of CO₂-disposal in Norwegian Waters: Preliminary Review. Institute for Fiskei- og Marinbiologi Report 2, Dept. of Fisheries and Marine Biology, University of Bergen, pp. 29.
- [48] Takeda, T. and Y. Itazawa (1983), Possibility of applying anesthesia by carbon dioxide in the transportation of live fish. Nippon Suisan Gakkaishi, Vol. 49, pp. 725-731.
- [49] Takeuchi, K., Y. Fujioka, Y. Kawasaki and Y. Shirayama (1997), Impacts of high concentration of CO₂ on marine organisms; a modification of CO₂ ocean sequestration. Energy Conversion and Management, Vol. 38, pp. S337-S341.
- [50] Tamburri, M.N., E.T. Feltzer, G.E. Friederich, I. Aya, K. Yamane and P.G. Brewer (2000), A field study of the effects of CO₂ ocean disposal on mobile deep-sea animals. Marine Chemistry, Vol. 72, pp. 95-101.
- [51] Thiel, H. (2003), Anthropogenic impacts on the deep sea. p427-470. In Ecosystems of the World 28, Ecosystems of the Deep oceans, ed. by P.A. Tyler, Elsevier, Amsterdam.
- [52] Thomas, S. and H. Le Ruz (1982), A continuous study of rapid changes in blood acid-base status of trout during variations of water PCO₂. Journal of Comparative Physiology, Vol. 148B, pp. 123-130.
- [53] Toews, D.P., G.F. Holton and N. Heisler (1983), Regulation of the acid-base status during environmental hypercapnia in the marine teleost fish *Conger conger*. Journal of Experimental Biology, Vol. 107, pp. 9-20.
- [54] Vandenberg, J.I., C. Metcalfe and A.A. Grace (1994), Intracellular pH recovery during respiratory acidosis in perfused hearts. American Journal of Physiology, Vol. 266, pp. C489-C497.
- [55] Yamada, Y. and T. Ikeda (1999), Acute toxicity of lowered pH to some oceanic zooplankton. Plankton Biology And Ecology, Vol. 46, pp. 62-67.
- [56] Yamaguchi, A., Y. Watanabe, H. Ishida, T. Harimoto, K. Furusawa, S. Suzuki, T. Ishizaka, T. Ikeda and M.M. Takahashi (2002a), Community and trophic structures of pelagic copepods down to greater depths in the western subarctic Pacific (WEST-COSMIC). Deep-Sea Research, Vol. 49, pp. 1007-1025.
- [57] Yamaguchi, A., Y. Watanabe, H. Ishida, T. Harimoto, K. Furusawa, S. Suzuki, T. Ishizaka, T. Ikeda and M.M. Takahashi (2002b), Structure and size distribution of plankton communities down to the greater depths in the western North Pacific Ocean. Deep-Sea Research, Vol. 49, pp. 5513-5529.

원고접수일 : 2006년 4월 03일

원고채택일 : 2006년 5월 16일