

## 식물플랑크톤 일차생산력의 새로운 시간 적분 알고리즘

박종규\* · 김응권  
군산대학교 해양학과

### Time Integration Algorithm for the Estimation of Daily Primary Production

JONG-GYU PARK\* AND EUNG-KWON KIM

Department of Oceanography, Kunsan National University, Gunsan 573-701, Korea

해양 식물플랑크톤 일차생산력의 전 지구적 중요성에도 불구하고 자료 처리상의 어려움 때문에 국내에서는 신뢰할만한 자료가 많지 않다. 식물플랑크톤 일차생산력은 시간-수심 적분 과정을 거쳐 최종적으로 단위 면적당 하루 일차생산력을 구하지만, 시간 적분에 대한 연구결과는 많지 않은 편이다. 본 연구에서는 단위 시간당 일차생산력을 시간 적분하여 하루 일차생산력을 계산하는 수학적 모델을 제시하고 새만금호를 대상으로 모델의 실효성을 검증해 보았다. 검증 결과, 시간 적분 모델이 일사량 실측치를 대입하여 합산한 결과와 잘 일치하였다. 일차생산력 계산을 위한 기초 광량 자료는 변화가 심한 일 자료보다 한 달 또는 한 주간 평균 자료를 대입하는 것이 더 신뢰성 있는 결과에 도움이 되는 것으로 판단되었다. 일차생산력 수직적분은 수직적으로 불균일한 식물플랑크톤 분포 때문에 어려움이 있으나, 엽록소 분포를 몇 가지 유형으로 분류하여 수식화한 다음, 각 수식을 시간 적분한 일차생산력 모델과 합성하여 적분하면 해결할 수 있을 것으로 판단된다.

**Abstract** – In spite of the global importance of primary production of phytoplankton, some primary production data in Korean coastal waters still need to be better processed. The daily rates of water column primary production is generally estimated by integrating the primary production per unit volume over time and depth, but efforts for time integration algorithm have been conducted insufficiently. In this study a mathematical equation evaluating daily primary production integrated over time of a day is proposed and the effectiveness of the model is tested on Saemangeum Lake. The daily primary productions computed with the proposed equation were nearly the same with the results numerically integrated by substituting solar irradiance data. It was suggested that better estimation of primary production would be obtained by using monthly or weekly means of solar irradiance rather than more variable daily data. Because of the vertically heterogenous distribution of phytoplankton, it's hard to integrate the equation over depth to give the daily rates of primary production per unit area of water surface. However, the problem would be solved if, after the vertical distribution of phytoplankton was classified into several patterns and reduced to mathematical formula, every composite function of time integrated equation and chlorophyll distribution equation was integrated successfully.

**Keywords:** daily primary production, time integration algorithm, Saemangeum Lake, Phytoplankton

### 서 론

최근 지구온난화와 관련하여 많은 연구자들이 전 지구적 규모의 이산화탄소 순환을 이해하기 위해 다양한 노력을 기울이고 있다. 해양은 해양식물의 일차생산 활동을 통하여 대기 중 이산화탄소를 흡수하므로 전체 이산화탄소 순환에 매우 중요한 역할을 수행한다. 일반적으로 지구 전체에서 생산하는 연간 일차생산의 약 45%는 해양에서 일어나며(Field *et al.*, 1998), 이러한 일차생산의 대부분을 해양 식물 생물량의 90% 이상을 차지하는 식물플랑크톤이 담

당한다. 해양 식물플랑크톤의 일차생산 활동은 일명 ‘생물학적 펌프’라고도 불리는 생물 과정으로 대기 중 이산화탄소를 해양으로 흡수, 제거하는 기능을 수행한다. 또한 식물플랑크톤의 일차생산력은 대상 해역의 전체 생물량과 물질순환 및 에너지 흐름을 결정하는 기초자료로서 생태 모델링과 해양생태계 기능 연구에도 필수불가결한 생물요인이다. 이런 중요성에도 불구하고 아직 국내 연안 해역에서는 일차생산력을 측정할 때 발생하는 현실적인 여러 제약과 자료 처리상의 어려움 때문에 신뢰할만한 자료가 충분하지 않다.

일차생산력을 가장 정확하게 측정하는 방법은 현장에서 매일 직접 측정하여 이를 평균하거나 합산하는 것이다. 하지만 이는 현실적으로 불가능하기 때문에 대개는 CO<sub>2</sub>(Steemann Nielsen, 1952)

\*Corresponding author: rtjgpark@kunsan.ac.kr

나 O<sub>2</sub>(Bender *et al.*, 1987)를 추적자로 이용하여 실험이나 관측을 통해 식물플랑크톤의 광생물학적 특성을 수학적으로 모식(Bio-Optical Model)한 다음, 여기에 시간과 수심에 따라 다양하게 변화하는 실제 광 환경조건을 대입하여 일차생산력을 산출한다(Bidigare *et al.*, 1992; Morel, 1991; Platt *et al.*, 1990). 최근에는 phytoPAM이나 FRRF(Fast Repetition Rate Fluorometry)와 같은 고가의 광학장비를 이용하여 세포 파괴 없이 현장에서 즉각적으로 식물플랑크톤의 광학특성을 관측하고 이를 이용하여 일차생산력을 계산하는 비교적 수월한 방법을 이용하기도 한다(Seródio, 2003; Raateoja, 2004; Hancke *et al.*, 2008). 하지만 이러한 방법 또한 매일 변화하는 일기의 한계를 극복할 수 없으므로 일평균, 월평균, 연평균 일차생산력을 구하기 위해서는 반드시 수학적 광합성-광도 모식화(P-E 곡선) 과정을 거쳐야 한다.

P-E 곡선은 광에 따른 광합성 능력을 나타내는 관계식이므로 이 곡선을 이용하면 현장에서 실시간으로 일차생산력을 측정해야 하는 번거로움을 피할 수 있다. 광조건만 알면 수학적 모식에 따라 그 광량에 맞는 일차생산력을 계산할 수 있으므로, 광학기기로 광조건만 측정하면 현장에서 일차생산력 실험을 계속 수행하지 않더라도 대상해역의 일차생산력을 계산할 수 있다. P-E 곡선상의 식물플랑크톤 일차생산력은 보통 단위 엽록소가 단위 시간(한 시간, 하루, 일 년)에 단위 면적(m<sup>2</sup>) 또는 체적(m<sup>3</sup>)에서 고정된 탄소량이나 배출한 산소량으로 나타낸다. CO<sub>2</sub>를 추적자로 이용한 고전적인 일차생산력 측정법에서는 실험상의 한계로 인하여 수 시간 이상 배양할 수 없기 때문에(Marra, 2002) 실험 후 최종적으로 산출하는 일차생산력은 한 시간 동안 단위 체적(1 m<sup>3</sup>)에서 고정된 탄소량으로 나타낸다. 따라서 일차생산력을 하루 동안 고정된 탄소량으로 나타내기 위해서는 하루 동안 변화한 광량을 P-E 곡선에 대입하여 광합성량을 구한 다음 이를 다시 모두 적분하여야 한다. 단위 체적당 일차생산력을 단위 면적당 일차생산력으로 나타내기 위해서는 전술한 방식과 동일하게 P-E 곡선에 각 수심의 광량을 대입하여 수심 적분을 하여야 한다.

대상해역 식물플랑크톤이 하루 동안 단위 면적에서 고정된 탄소량을 산출하는 방법은 2가지로 나누어 생각할 수 있다. 첫 번째 방법은 먼저 각 수층에서 단위 시간당 일차생산력을 구하여 해 뜬 시각부터 해 진 시각까지 시간 적분한 다음, 이를 표층에서 전광대 하단까지 수심 적분하는 방법이다. 다른 하나는 이와 반대로 먼저 각 시간별로 수심 적분하여 단위 면적당 일차생산력을 구한 다음, 이를 시간 적분하여 구하는 방식이다. 여기에서 수심 적분은 수학적 모식만으로 해결할 수 없는 생물학적 변수가 있는데, 이것이 바로 식물플랑크톤 생물량이다. 일반적으로 식물플랑크톤은 수직적으로 균일한 분포를 하지 않는다. 대부분의 경우 표층보다는 표층하에서 최대값을 보이고 그 이하의 수심부터는 점차 감소한다(Cullen, 1982; Holligan *et al.*, 1984). 이런 점을 감안하면 일차생산력을 측정하는 2가지 방법 중 먼저 수층별 하루 일차생산력을 구한 다음 이를 수심 적분하는 전자의 방식이 더 현실적이다.

본 연구에서는 시간 적분에 대한 새로운 모델을 제시하였다. 이를 위하여 먼저 단위 시간 당 일차생산력을 시간, 수심 적분하는 방식의 이론적인 배경을 살펴보고, 광합성-광도(P-E) 모델과 하루 일사량 변화 모델을 합성한 새 모델을 제시하였다. 새로운 모델을 이용하여 비교적 간단하게 하루 일차생산력을 계산하는 방법을 살펴보고, 더불어 서해 새만금호를 대상으로 그 실용성을 검증해 보았다.

## 이론적 배경

### 광합성-광도 모델과 매개변수 결정

일반적으로 광합성 관련 매개변수는 배양시료를 이용한 실험 결과를 광합성-광도 모델에 적용하여 구한다. 광합성-광도 모델은 광저해가 없는 경우와 광저해가 있는 경우로 구분하며 각 경우에 따라 수식에 다소 차이가 있다.

먼저 광저해가 없을 경우, 광합성-광도(P-E) 모델은 여분의 광량을 식물플랑크톤이 이용하지 않는 것으로 가정할 때, 식물플랑크톤의 광합성 단위(photosynthetic unit)에 의한 광량자 흡수를 단순 Poisson 분포에 적용한(Peterson *et al.*, 1987) 아래 모델을 따른다(Webb *et al.*, 1974; Cullen, 1990).

$$P = CP_m^c \left( 1 - e^{-\frac{\alpha I}{P_m^c}} \right)$$

여기에서 C는 엽록소량(mg Chl a m<sup>-3</sup>), 위첨자 C는 엽록소량으로 표준화한 매개변수를 의미한다. 즉 P<sup>c</sup>는 단위 엽록소당 광합성량(mgC mgChl a<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>)이고, P<sub>m</sub><sup>c</sup>는 포화광에서 단위 엽록소당 최대 광합성량으로 동화율(assimilation number)을 뜻한다. α는 광합성의 최대 광량자 수율(maximum quantum yield, φ<sub>m</sub>)과 관련된 매개변수로서 포화광 이하에서 광합성-광도(P-E) 모델의 초기 기울기를 나타낸다.

광저해가 있을 경우에는 3개의 매개변수를 가지는 아래 P-E 모델을 따른다(Platt *et al.*, 1980).

$$P = CP_m^c \left( 1 - e^{-\frac{\alpha I}{P_m^c}} \right) e^{-\frac{\beta I}{P_m^c}} \quad (1-1)$$

여기에서 β는 광저해 정도를 나타내는 매개변수이며, P<sub>m</sub><sup>c</sup>는 광저해가 없을 때의 최대 잠재 광합성량으로, β=0일 경우 P<sub>m</sub><sup>c</sup>는 P<sub>m</sub><sup>c</sup>와 동일하다. 광저해가 있을 경우의 P<sub>m</sub><sup>c</sup>는 광합성 모델 P를 미분하여 변곡점인 I<sub>opt</sub>를 찾은 다음, 이를 다시 P 모델에 대입하여 산출한다.

이때 I<sub>opt</sub>와 최대 광합성량 P<sub>m</sub><sup>c</sup>은 다음과 같다.

$$I_{opt} = \frac{P_m^c}{\alpha} \ln \frac{\beta}{\alpha + \beta}$$

$$P_m^c = P_m^c \left( \frac{\alpha}{\alpha + \beta} \right) \left( \frac{\beta}{\alpha + \beta} \right)^\beta$$

광적용 매개변수 I<sub>k</sub>는 정의에 따라 P-E 모델의 초기기울기 α와 최대 광합성량 P<sub>m</sub><sup>c</sup>가 만나는 지점의 광량으로 다음 수식으로 계산한다(Talling, 1957).

$$I_k = \frac{P_m^c}{\alpha}$$

위 수식의 편미분은 선형이 아니기 때문에, 최소제곱합을 가지는 각각의 매개변수는 Gauss-Newton 법으로 최적 값을 찾는다.

### 일광량 변화

일차생산력은 광도 변화에 민감하게 반응하므로, 하루 일차생산력을 측정하기 위해서는 하루의 광량 변화(I(t))를 정확히 알아야 한다. 일반적으로 I(t)는 아래의 cosine 모델을 따르는 것으로 알려

져 있다(Golterman, 1975).

$$I(t) = \frac{I_{max}}{2} \left[ 1 + \cos\left(2\pi \frac{t}{D}\right) \right]$$

여기에서  $D$ 는 하루 총 일사 시간이고  $t$ 는 특정 시각을 나타내며  $I_{max}$ 는 정오의 최대 광량을 의미한다. 이 모델은 정오에  $t=0$ 이 되도록 수평이동을 하여야 하므로, 해 뜨는 시각은  $-0.5D$ 이고, 해 지는 시각은  $0.5D$ 이다. 하지만 이는 실제 시각에 따른 광량자료를 이 모델에 적용할 때, 하루 총 일사시간을 이미 알고 있어야 할 뿐만 아니라 이를 이용하여 실제의 시각을 변형하여 대입해야 하는 불편함이 있다. 그러므로 실제 시각을 그대로 대입하여 하루의 총 일사 시간, 해 뜨는 시각과 해 지는 시각 등과 같은 매개변수를 찾고, 배양시간 동안의 광량이나 하루의 총일광량 등을 구할 수 있도록 이 모델을 아래와 같이 변형하였다.

$$I(t) = \frac{I_{max}}{2} \left[ 1 - \cos\left(2\pi \frac{t-t_1-\delta}{t_2-t_1}\right) \right] \tag{1-2}$$

여기에서  $t_1$ ,  $t_2$ 는 각각 해 뜨는 시각과 해 지는 시각이고( $t_2-t_1=D$ ),  $\delta$ 는 시태양시와 표준태양시의 차이, 연구해역과 표준시간대(time zone; 우리나라의 경우, E 135°)의 경도차 등의 효과를 보정해주는 매개변수이다.

**광합성 모델과 일사량 모델의 합성**

앞서 제시한 광합성 모델 1-1에 시간에 따른 하루 광량 변화 모델 1-2를 합성하면 특정 시각의 식물플랑크톤에 의한 일차생산력( $P$ ,  $\text{mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ )을 구할 수 있다.

$$P = CP_s^c \left( 1 - e^{-\frac{\alpha I}{P_s}} \right) e^{-\frac{\beta I}{P_s}} \tag{1-1}$$

$$I(t) = \frac{I_{max}}{2} \left[ 1 - \cos\left(2\pi \frac{t-t_1-\delta}{t_2-t_1}\right) \right] \tag{1-2}$$

이를 위하여 먼저 광량을 변수로 하는 광합성 모델 1-1을 배분하여 항을 분리하였다.

$$P(I) = CP_s^c e^{-\frac{\beta I}{P_s}} - CP_s^c e^{-\frac{(\alpha+\beta)I}{P_s}} \tag{1-3}$$

하루 광량변화 모델 1-2의 수식을 간단히 하기 위해 그래프의 X축 수평이동과 관련된 매개변수는 제거하였다. 또한 식물플랑크톤이 실제로 광합성에 이용할 수 있는 광(PAR, Photosynthetically Active Radiation)을 광합성 모델에 적용하기 위하여  $I(t)$ 를  $PAR(t)$ 로 변환하였으며, PAR는 총 일사량의 약 50%를 차지하는 것으로 가정하였다(Jitts *et al.*, 1976; Baker and Frouin, 1987). 이를 종합하여 정리하면 수식 1-2는 아래와 같이 변환된다.

$$PAR(t) = \frac{I_{max}}{4} \left[ 1 - \cos\left(2\pi \frac{t'}{D}\right) \right] \tag{1-4}$$

여기에서  $D$ 는 하루 동안 총 일사시간이고,  $t'$ 는 해 뜬 후 경과 시간이다.

위의 두 수식 1-3과 1-4를 합성하면 특정 시각의 식물플랑크톤에 의한 일차생산력( $\text{mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ )을 구할 수 있다.

$$P(t') = CP_s^c e^{-\frac{\beta}{4P_s} \left\{ 1 - \cos\left(2\pi \frac{t'}{D}\right) \right\}} - CP_s^c e^{-\frac{(\alpha+\beta)I_{max}}{4P_s} \left\{ 1 - \cos\left(2\pi \frac{t'}{D}\right) \right\}}$$

수식을 간단히 하기 위해  $\frac{\alpha I_{max}}{4P_s}$ 와  $\frac{\beta I_{max}}{4P_s}$ 를 각각 A, B로 치환하여 정리하면 다음과 같다.

$$P(t') = CP_s^c e^{-B \left\{ 1 - \cos\left(2\pi \frac{t'}{D}\right) \right\}} - CP_s^c e^{-(A+B) \left\{ 1 - \cos\left(2\pi \frac{t'}{D}\right) \right\}} \tag{1-5}$$

**일차생산력 시간 적분의 새 모델**

특정시각의 일차생산력에 관한 수식 1-5를 총 일사 시간에 대하여 적분하면, 하루 동안 식물플랑크톤에 의한 총 일차생산력( $P_d$ ,  $\text{mgC m}^{-3} \text{ day}^{-1}$ )을 구할 수 있다.

$$P_d = \frac{CP_s^c}{e^B} \int_0^D e^{B \cos\left(2\pi \frac{t'}{D}\right)} dt' - \frac{CP_s^c}{e^{A+B}} \int_0^D e^{(A+B) \cos\left(2\pi \frac{t'}{D}\right)} dt'$$

여기에서  $2\pi \frac{t'}{D}$ 를  $x$ 로 치환하여 정리하면 아래와 같다.

$$P_d = \frac{CP_s^c D}{e^B} \int_0^{2\pi} e^{B \cos x} dx - \frac{CP_s^c D}{e^{A+B} 2\pi} \int_0^{2\pi} e^{(A+B) \cos x} dx \tag{1-6}$$

위 수식 1-6에서  $\frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} e^{B \cos x} dx$ 는 Bessel 함수의 성질에 의하여  $J_0(-iB)$ 와 같다(Abramowitz and Stegun, 1972).

Bessel 함수는 다음과 같이 정의되는 함수이고,  $i = \sqrt{-1}$ 이다.

$$J_0(x) = 1 - \left(\frac{1}{2}x\right)^2 + \frac{\left(\frac{1}{2}x\right)^4}{2^2} - \frac{\left(\frac{1}{2}x\right)^6}{2^2 3^2} + \dots$$

따라서 식물플랑크톤에 의한 하루 동안의 총 일차생산력( $P_d$ ,  $\text{mgC m}^{-3} \text{ day}^{-1}$ )은 다음과 같이 정리할 수 있다.

$$P_d = CD P_s^c \left( \frac{J_0(-iB)}{e^B} - \frac{J_0(-i(A+B))}{e^{A+B}} \right) \tag{1-7}$$

광저해가 없을 때에는  $\beta=0$  이므로 총 일차생산력은 아래와 같다.

$$P_d = CD P_s^c \left( 1 - \frac{J_0(-iA)}{e^A} \right)$$

단위 시간 동안 단위 엽록소가 수행한 평균 일차생산력( $\bar{P}_h$ ,  $\text{mgC mgChla}^{-1} \text{ h}^{-1}$ )은 하루 동안의 총 일차생산력( $P_d$ ,  $\text{mgC m}^{-3} \text{ day}^{-1}$ )을 엽록소량( $C$ ,  $\text{mg Chl a m}^{-3}$ )과 총 일사 시간( $D$ , h)으로 나누어주면 된다.

$$\bar{P}_h = P_s^c \left( \frac{J_0(-iB)}{e^B} - \frac{J_0(-i(A+B))}{e^{A+B}} \right)$$

여기에서 A와 B는 각각  $\frac{\alpha I_{max}}{4P_s}$ 와  $\frac{\beta I_{max}}{4P_s}$ 이다.

**일차생산력의 수심 적분**

식물플랑크톤이 하루 동안 단위 물기둥에서 생산한 일차생산력을 구하려면 각 수층의 하루 일차생산력을 진광대까지 적분하면 된다. 이 때 표층 아래 광량 변화는 Beer의 수식을 따라 지수함수적으로 감소한다.

$$I_z = I_0 e^{-K_d z} \quad (1-8)$$

여기에서  $I_z$ 는 수심  $Z$ 에서 광량이고  $I_0$ 는 표층 광량이다.  $K_d$ 는 수직소광계수(vertical attenuation coefficient)로서 Secchi 수심( $Z_{sd}$ )을 이용하여 아래 관계식으로 계산할 수 있다(Poole and Atkins, 1929; Idso and Gilbert, 1974).

$$K_d = \frac{1.7}{Z_{sd}}$$

수심  $Z$ 에서 하루 일차생산력( $P_{zd}$ ,  $\text{mgC m}^{-3} \text{ day}^{-1}$ )은 시간 적분 함수 1-7에 수심에 따른 광 변화 함수 1-8을 합성하여 계산한다. 수식 1-7에서 광량과 관련된 항은  $I_0(A+B)$ 와  $I_0(B)$  이므로 여기에 수심  $Z$ 에서 최대광량  $I_{zmax}$ 을 대입하면  $P_{zd}$ 를 구할 수 있다. 이를 정리하면 다음과 같다.

$$P_{zd} = CDP_s^c \left( \frac{J_0(-iB_z)}{e^{B_z}} - \frac{J_0(-i(A_z+B_z))}{e^{A_z+B_z}} \right)$$

$$A_z = \alpha \frac{I_{zmax}}{4P_s^{\beta}}, \quad B_z = \beta \frac{I_{zmax}}{4P_s^{\beta}}$$

$$I_{zmax} = I_{omax} e^{-K_d z}$$

광저해가 없을 때  $P_{zd}$ 는 다음과 같다.

$$P_{zd} = CDP_s^c \left( 1 - \frac{J_0(-iA_z)}{e^{A_z}} \right) \quad (1-9)$$

수식 1-8에서 주의할 점은 엽록소량  $C$ 가 수심에 따라 변화한다는 점이다. 따라서 식물플랑크톤이 하루 동안 단위 물기둥내에서 생산한 일차생산력( $P_{day}$ ,  $\text{mgC m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ )을 구하기 위해서는 단위 엽록소당 하루 일차생산력( $\text{mgC mg Chl}^{-1} \text{ day}^{-1}$ )에 각 수심별 엽록소량을 곱하여  $P_{zd}$ 를 구하고, 이를 다시 진광대 하단까지 적분하여야 한다. 하지만 매 수심마다 변화하는 엽록소량을 일차생산력 산출에 반영하는 것은 쉬운 일이 아니다. 이를 간단히 하기 위해 표층에서 진광대 하단까지 단위 엽록소당 일차생산력을 부분 적분한 다음, 여기에 진광대 평균 엽록소량( $\bar{C}$ ,  $\text{mgChl} \text{ m}^{-3}$ )을 곱하여 단위 물기둥의 하루 일차생산력( $P_{day}$ ,  $\text{mgC m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ )을 구한다. 이를 수식으로 나타내면 다음과 같다.

$$P_{day} = \bar{C} \int_{Z_0}^{Z_{eu}} \frac{P_{zd}}{C_z} dz$$

여기에서  $C_z$ 는 수심  $Z$ 의 엽록소량이고,  $\bar{C}$ 는 표층  $Z_0$ 에서 보상수심  $Z_{eu}$ 까지 평균 엽록소량이다.

## 적 용

### 연구 해역 및 실험 방법

식물플랑크톤의 일차생산력을 측정하기 위해 2008년 10월 19일 새만금 해역내 만경강 수역(MK1, MK7)과 동진강 수역(DJ2, DJ7)에서 각각 2개 정점을 선정하여 시료를 채집하였다(Fig. 1). 각 정점에서 채집한 현장시료는 실험실에서 엽록소  $a$  농도 측정에 일부 사용하고 나머지는  $^{14}\text{C}$  방법(Parsons *et al.*, 1984a)으로 광도에 따른 식물플랑크톤 일차생산력 측정에 이용하였다.

일차생산력 측정을 위해 1 L 갈색시약병에 각 정점에서 채집한

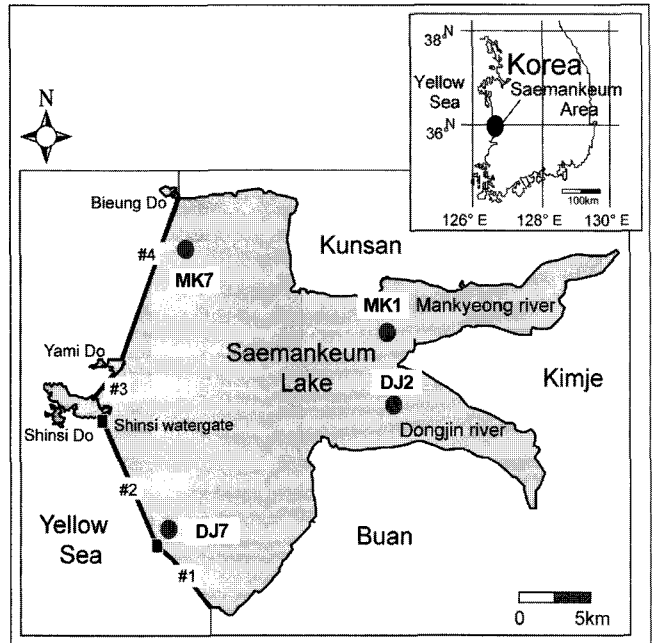


Fig. 1. A map showing sampling stations in an artificial lake, Saemankeum; MK1 and DJ2 at river mouth of Mankyeong and Dongjin River, DJ7 in front of Garyeok Sluice Gate through which seawater flows into the lake and mixed with lake water, and MK7, a site vertical and horizontal mixing is restricted.

표층 해수를 750 mL 씩 넣고, stock 농도 1 mCi/4 mL(54 mCi/mmol, pH 9.3-9.7)의  $^{14}\text{C}$ (Moravek Biochemicals,  $\text{NaHCO}_3$ )을 25  $\mu\text{Ci}$  씩 주입하였다.  $^{14}\text{C}$  stock을 넣은 시료는 분주기로 50 mL 씩 11개 culture tube에 나누어 넣은 다음, 일련의 광구배(대략 100, 50, 40, 30, 20, 10, 7, 5, 4, 2, 1%) 조절이 가능한 상자(radial photosynthetron)에 넣고 2시간 가량 배양하였다. 광원은 인공광(OSLAM 램프, 400W)을 사용하였으며, 광구배는 스텝라 피복사도 측정기(Biospherical Instruments Inc, Model QSL-100)를 사용하여 최대 광원이 약 1600-1700  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  이 되도록 조절하였다. 배양이 끝난 해수는 구멍 크기 0.45  $\mu\text{m}$  막여과지(Micro Filter Systems, 지름 25 mm, 재질 cellulose nitrate)로 여과한 다음 3N 염산용액 1 mL를 넣고 12시간 이상 산처리하여 무기탄소를 제거하였다. 섬광액(scintillation cocktail)은 Insta-Gal<sup>®</sup>을 사용하였으며, 20 mL 섬광계수병(scintillation vial)에 섬광액 10 mL와 여과지를 넣고 냉암소에서 2-3일 이상 보관한 다음, 실험실에서 액체 섬광 계수기(liquid scintillation counter; Packard Tri-Cab, Model 2550)로 분당붕괴수(dpm)를 측정하였다. 분당붕괴수는 식물플랑크톤이 고정한 탄소량으로 환산하여 일차생산력 계산에 이용하였다. 일차생산력은 P-E 곡선을 얻기 위해 엽록소  $a$  농도로 표준화하였으며 이를 Platt 모델(Platt, 1980)에 적용하여 각 정점의 광합성 매개변수를 구하였다. 모델에서 산출한 광합성 매개변수는 해역의 하루 일차생산력 계산에 이용하였으며 이 때 일사량 변화 모델을 Platt 모델과 합성하여 특정 수심의 일차생산력 변화를 구하였고 이를 시간과 수심에 따라 적분하여 하루 일차생산력을 계산하였다. 광 자료는 기상청(KMA, Korea Meteorological Administration) 전주 지소 자료를 이용하였으며, 일사량 변화 모델에 적용한 시간별 광 자료는 한 달 측정치의 평균을 이용하였다. 일차생산력의 수심 적분

에 필요한 수심별 광도 변화는 Secchi 수심을 측정하여 계산하였다. 식물플랑크톤 일차생산력 표준화를 위하여 엽록소 *a* 농도를 측정하였다. 새만금호 내 4개 정점에서 표층 해수를 채수하여, 현장에서 GF/C(Wheatman) 여과지로 적당량(250~500 mL)의 시료를 여과하였다. 여과 후 부유물질을 거른 여과지를 20 mL vial에 넣어 얼음 속에 냉장 보관한 상태로 실험실에 운반하였다. 실험실에서는 엽록소 *a*를 추출하기 위해 GF/C 여과지를 아세톤 추출법에 따라 90% 아세톤 10 mL에 넣고 24시간 동안 냉장 보관하였다. 엽록소 *a* 추출 시료에서 부유입자를 제거하기 위하여 25 mm GF/C 여과지로 한 번 더 걸러 주었으며, 이를 Turner Fluorometer(Turner Designs Model 10 & TD-700)로 형광을 측정한다 다음 fluorometric 방법(Parsons *et al.*, 1984a)으로 엽록소 *a* 농도( $\mu\text{g/L}$ )를 정량하였다.

**결과 및 토의**

새만금 수역의 4정점에서 측정된 일차생산력 자료를 이용하여 Platt 모델의 매개변수를 결정하였다(Fig. 2, Table 1). P-E 곡선의 초기기울기  $\alpha$ 는 빛이 제한 요인으로 작용하는 포화광 이하의 광도에서 일차생산 활동을 하는 식물플랑크톤의 광 이용효율에 대한 정보를 제공해 주는 매개변수이다. 이는 광합성의 광화학적 과정의 함수로서, 세포가 일사광을 모을 수 있는 능력에 의존한다(Cote and Platt, 1983). 연구 해역에서  $\alpha$ 는 0.016 - 0.021 mg C mg Chl  $a^{-1} h^{-1} (\mu\text{mol photons m}^{-2} s^{-1})^{-1}$ 의 범위를 보였으며, 그 평균은 0.017 mgC mg Chl  $a^{-1} h^{-1} (\mu\text{mol photons m}^{-2} s^{-1})^{-1}$ 이었다. 이러한 값은 Parsons *et al.*(1984b)이 실험실과 자연환경의 다양한 종에 대한 연구를 통해 제시한 0.006~0.041 mg C mg Chl  $a^{-1} h^{-1} (\mu\text{mol photons m}^{-2} s^{-1})^{-1}$  범위의 중간 정도에 해당하는 값이다.

영양염이나 수온 등 주변 환경요인에 영향을 많이 받는 암반응 매개변수 은 3.97~4.70 mg C mg Chl  $a^{-1} h^{-1}$ 의 범위를 보였으며 그 평균은 4.41 mg C mg Chl  $a^{-1} h^{-1}$ 이었다. Eppley(1972)는 다양한 해양 환경에서 측정된  $P_m^c$  값을 정리하여 그 값이 대략 0.4~10 mg C mg Chl  $a^{-1} h^{-1}$  정도의 분포를 보이는 것으로 보고한 바 있

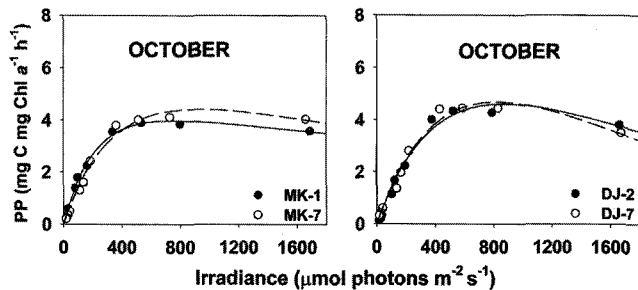


Fig. 2. Photosynthetic rates of phytoplankton as a function of PAR at 4 stations of the Saemangeum Lake in October 2008.

Table 1. Biomass specific photosynthesis-irradiance (P-E) parameters derived from 4 stations of Saemangeum Lake in October 2008.

Station	$\alpha$	$\beta$	$P_s^c$	$P_m^c$	$I_k$	PP	Chl <i>a</i>
MK1	0.021	0.0007	4.60	3.97	189.0	225.9	6.92
MK7	0.016	0.0014	5.93	4.40	268.0	391.6	6.82
DJ2	0.016	0.0045	9.04	4.58	290.0	520.8	17.84
DJ7	0.016	0.0125	15.93	4.70	293.6	375.4	3.82

(Units:  $\alpha, \beta = \text{mg C mg chl } a^{-1} h^{-1} (\mu\text{mol photons m}^{-2} s^{-1})^{-1}$ ;  $P_s^c, P_m^c, \text{mg C mg chl } a^{-1} h^{-1}$ ;  $I_k, \mu\text{mol photons m}^{-2} s^{-1}$ ; PP, mg C m<sup>2</sup> d<sup>-1</sup>; Chl *a*, mg m<sup>-3</sup>)

다. 본 연구는 Eppley가 제시한 범위의 중간 정도에 해당하였다. 예전 자료이지만 Curl and Small(1965)은  $P_m^c$ 가 0~3 mg C mg Chl  $a^{-1} h^{-1}$ 의 분포를 보이던 영양염 고갈, 3~5 mg C mg Chl  $a^{-1} h^{-1}$ 이던 영양염이 풍부한 해수인 것으로 주장한 바 있다. 이러한 구분에 따르면 새만금호는 육상으로부터 비교적 영양염이 풍부하게 공급 되는 수역으로 볼 수 있다.

광 환경에 대한 생리적 적응 상태 매개변수인  $I_k$ 는 189.0~293.6  $\mu\text{mol photons m}^{-2} s^{-1}$ 의 범위를 보였으며 그 평균은 260.2  $\mu\text{mol photons m}^{-2} s^{-1}$ 이었다. 이는 Cote and Platt(1983)가 제시한 sun type 과 shade type의 구분 경계인 115.4~180.1  $\mu\text{mol photons m}^{-2} s^{-1}$  보다 높은 값으로, 10월 새만금 해역에 서식하는 식물플랑크톤 군집이 비교적 높은 광에 적응한 상태였음을 시사한다. Kirk(1994)는 담수를 포함한 다양한 수역의  $I_k$ 값을 정리하여 극지방을 제외한 대부분 해역에서  $I_k$ 값이 대략 42~500  $\mu\text{mol photons m}^{-2} s^{-1}$  정도의 범위를 보이는 것으로 보고한 바 있다.

10월 새만금 수역의 수표면에 도달한 PAR의 월 평균은 Fig. 3 과 같이 cosine 곡선을 그렸다. 일사량 모델에서 추출한 일사 시간은 13.0 시간이었고,  $I_{max}$ 는 1207.2  $\mu\text{mol photons m}^{-2} s^{-1}$ 이었다. 일사량 모델(1-2)은 실측치와 거의 일치하여 3개 매개변수의 p 값이 모두 0.0001 이하였다. 일사량은 구름이나 비와 같은 기상 조건의 영향을 많이 받으므로 짧은 시간에도 급격하게 변할 수 있다. 2009년 4월과 10월 일사량 자료에서도 이런 점들이 잘 나타나 있으며, 한 달의 약 1/2 이상이 일반적인 cosine 곡선에 벗어나는 일사량 변화를 보이고 있음을 알 수 있다(Fig. 4). 이와 같은 급격한 일사량 변화는 정형화된 cosine 곡선에 실측 일사량을 적용(fitting)하기

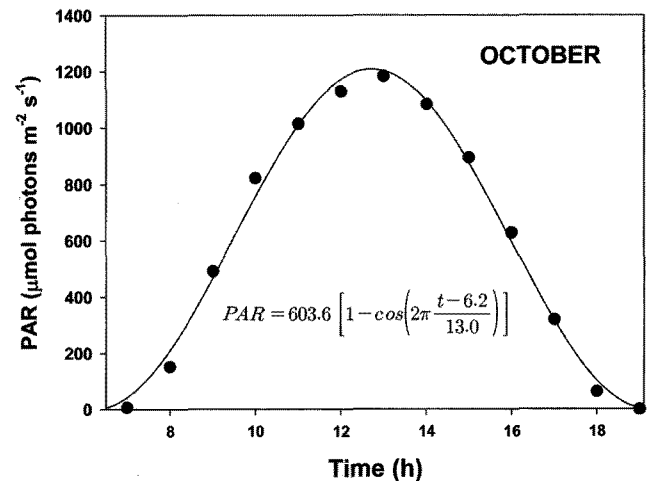


Fig. 3. Monthly means of hourly incident PAR on sea surface around the Saemangeum Lake in October 2008. Monthly mean PARs were calculated using the data collected from Jeonju Weather Station of Korea Meteorological Administration (KMA).

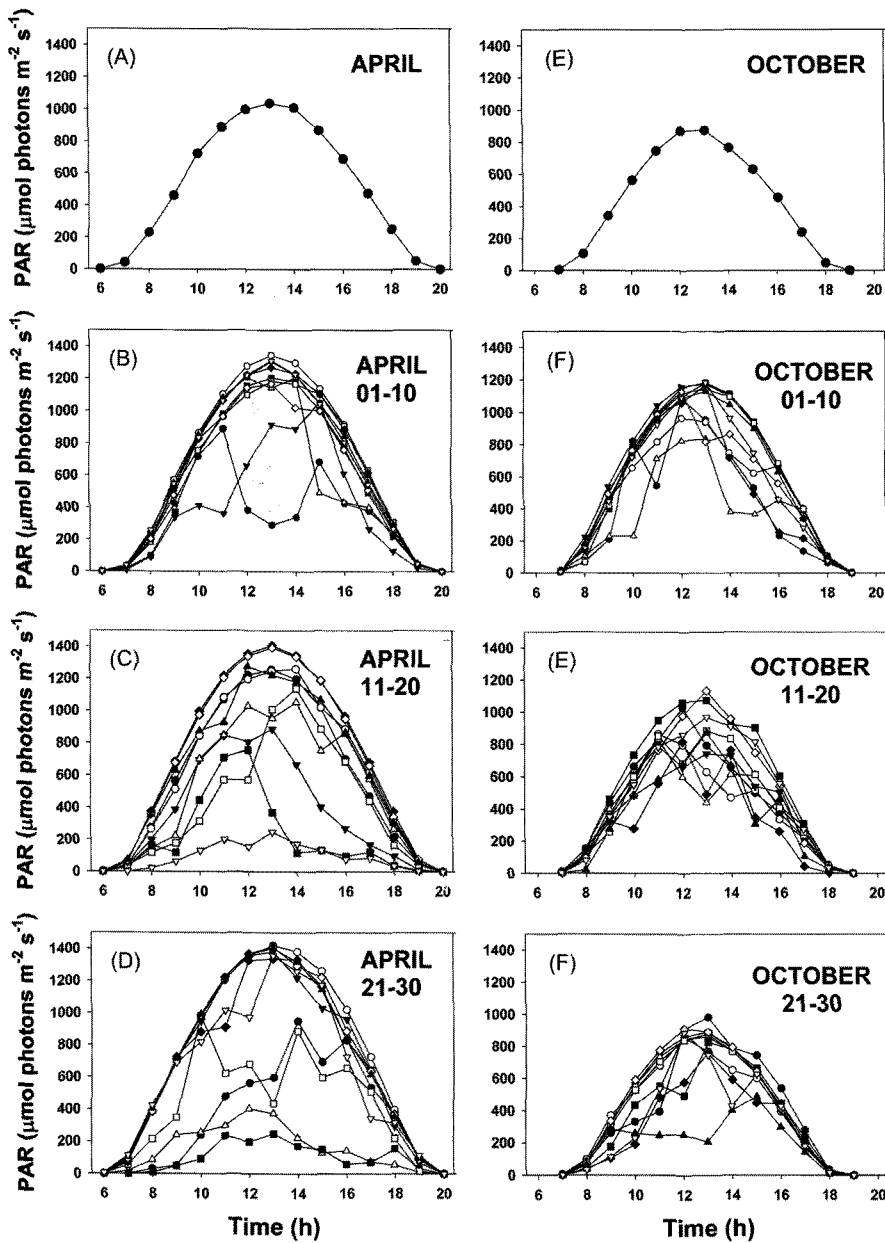


Fig. 4. Incident PAR on sea surface around the Saemangeum Lake in April and October 2009; (A, E) monthly means, (B, F) the first ten days, (C, G) the middle ten days, and (D, H) the last ten days. All data were collected from Jeonju Weather Station of KMA.

어렵게 하며 일차생산력 측정의 최종 결과도 왜곡할 수 있다. 일사량의 단기적 변동으로 인한 최종 결과 왜곡은 월 평균 값을 사용함으로써 감소시킬 수 있다. 국내에서는 아직 한 해역에 대하여 일차생산력 자료를 지속적으로 보고하는 경우가 많지 않다. 특정 해역에 대한 일차생산력 자료가 축적되어 있지 않으면 기존에 발표된 일부 자료로부터 그 해역을 대표하는 값을 얻을 수밖에 없다. 즉 소수의 측정 결과를 대상 해역의 월별, 계절별 또는 연별 대표치로 인식할 수밖에 없다. 이런 측면에서 보면 조사 당일의 기상 상황에 크게 좌우되는 단기간 현장 실측 광량 자료는 월별 또는 계절별 일차생산력 측정을 위한 기초 자료로 적절하지 않을 수 있으며, 오히려 기상청 등 기관에서 제공하는 일별 자료로부터 월 또는 주간 평균을 추출하여 사용하는 것이 더 신뢰성 높은 결과를 얻을 수 있다. 기상의 광범위한 특성을 감안하면 직접적인 대상 해역이 아닌 근접 지역에서 제공하는 기관의 자료를 사용하는 것도 실제

기상 상황을 크게 왜곡하지 않는 상태에서 자료를 얻는 좋은 방법이 될 것이다.

P-E 곡선으로부터 매개변수를 추출하여 두 가지 방식으로 각 수층별 시간 적분 일차생산력을 계산하였다. 첫 번째 방식에서는 Platt의 광합성 모델(수식 1-1)과 하루 일사량 변화에 대한 cosine 모델(수식 1-4)을 합성하고 시간 적분하여 도출한 새로운 수학적 모델(수식 1-7)에 엽록소량(C), 하루 총 일사시간(D), 최대 잠재 광합성량( $P_s^0$ ), P-E 곡선의 초기기울기( $\alpha$ )와 광저해 기울기( $\beta$ ), 하루 최대광량( $I_{max}$ )과 같은 매개변수를 대입하여 계산하였다. 다른 방식에서는 광합성 함수(수식 1-1)에 여러 매개변수(C,  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $P_s^0$ )를 대입한 후 매 시간별로 월 평균 일사량을 하나씩 입력하여 그 결과를 모두 합산하여 계산하였다. Fig. 5에서 알 수 있듯이 두 결과는 거의 일치하였다( $r^2=0.99995$ ). 이러한 결과는 실측 일사량 자료와 일사량 모델(수식 1-4) 결과가 거의 동일하였기 때문이다. 당연히

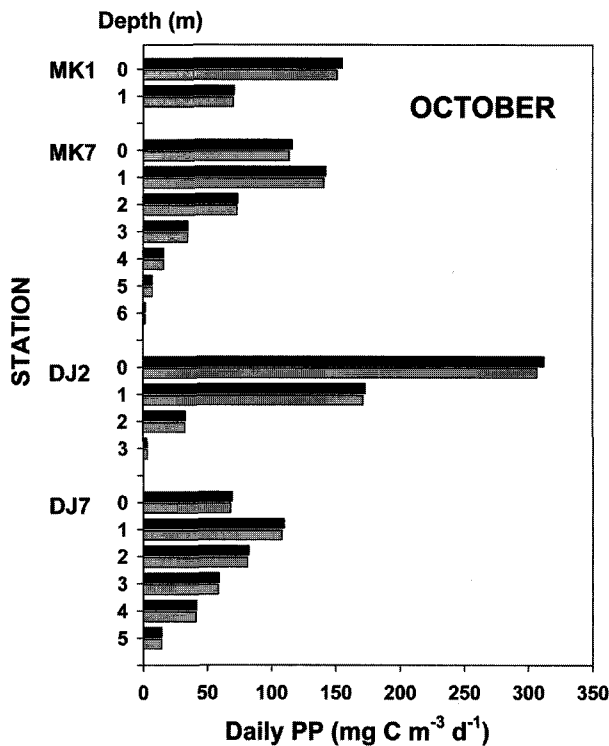


Fig. 5. Comparison of time integrated daily primary production computed by a composite function (black bars) and evaluated numerically (gray bars) at 4 stations of the Saemangeum Lake in October 2008. The composite function is a combination of P-E curve and hourly incident irradiance curve.

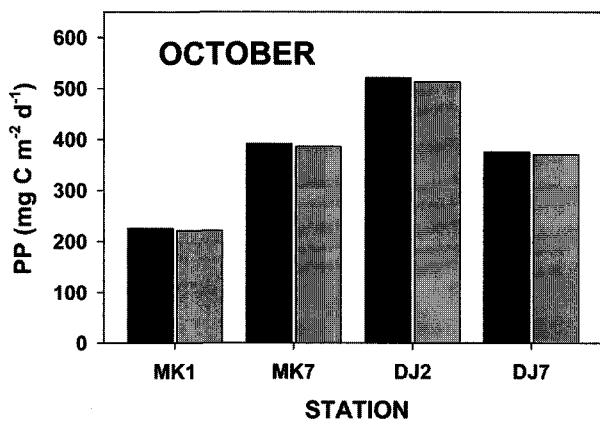


Fig. 6. Distribution of primary production at 4 stations of the Saemangeum Lake in October 2008: black bars represent the daily primary productions integrated numerically over depth after being integrated over time with a composite function; gray bars, those integrated only numerically over time and depth.

수심 적분한 결과도 서로 동일하였다(Fig. 6). 각 수층별 하루 일차 생산력을 바탕으로 두 자료 모두 같은 수심 적분 방식으로 계산한 것이므로 당연한 결과이다. 결국 이는 실측 일사량 자료와 일사량 모델 결과의 일치여부에 따라 전체 일차생산력이 서로 달라질 수 있음을 의미한다.

수층별 하루 일차생산량은 광이 풍부한 표층 부근에서 전반적으로 높게 나타났다. 특히 동진장 하구에 위치한 정점 DJ2에서 높았

는데, 수심이 얇았음에도 불구하고 수심 적분한 일차생산량도 다른 정점보다 높았다(Fig. 5). 이는 엽록소 농도가 17.8  $\mu\text{g L}^{-1}$ 에 이를 정도로 매우 높았기 때문이다. MK1과 DJ2에서는 표층에서 가장 높았고 수심 1 m 이하에서는 급격하게 낮아졌다. 이는 극도로 낮은 광투과도로 인해 광조건이 좋지 않았기 때문인 것으로 사료된다. 새만금 방조제 근방에 위치한 MK7과 DJ7에서는 표층에서 일차생산력이 크게 높지 않았지만, 수심이 깊고 광투과도가 높아 수심 적분한 하루 일차생산력은 MK1보다 높았다. 새만금호 4개 정점의 하루 일차생산력은 평균 378.4  $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ 이었다. 이전 연구에 따르면 황해 광역수역의 하루 일차생산력은 147~2,694  $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ , 평균 740  $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ 에 이르러 본 연구보다 훨씬 높은 값을 보였다(Choi *et al.*, 1995). 한편 Guo(1994)는 발해 해역에서 연구해역과 비슷한 평균 308  $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ 의 하루 일차생산력을 보고한 바 있다. 새만금호는 하구역을 통해 들어오는 영양염이 많아서 황해 다른 해역보다 영양염 농도가 높은 편이다. 이런 점을 고려할 때 평균 378.4  $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ 의 하루 일차생산력은 크게 높은 생산력은 아닌 것으로 판단된다.

수학적 방식으로 시간 적분하여 획득한 하루 일차생산력은 실측한 광량 자료를 일일이 대입하여 합산한 결과와 거의 일치하였다. 결과적으로 하루 일차생산력은 단위 시간 당 일차생산력을 수학적 모델을 이용하여 시간 적분함으로써 획득할 수 있음을 확인할 수 있었다. 이에 반하여 수층별 일차생산력을 수학적 모델로 수심 적분하여 단위 면적 당 총 일차생산력을 도출하는 데에는 아직 해결하지 못한 문제가 남아 있다. 가장 난해한 문제 중의 하나가 엽록소 농도이다. 엽록소 농도는 수직적으로 균일하지 않은 분포를 하기 때문에, 수심 적분에서 매개변수로 작용하기 보다는 오히려 수심에 따른 함수로 작용한다. 게다가 그 수직 분포에 일정한 패턴이 없고 시, 공간을 달리함에 따라 그 분포 양상도 매우 다양하게 변화한다. 그럼에도 불구하고 지금까지 연구에 의하면 엽록소 농도는 수직적으로 정형화된 몇 가지 분포 패턴을 가지는 것으로 알려져 있다. 황해 연안 해역처럼 조석에 의하여 수직적으로 혼합이 강한 해역에서는 표, 저층 간 농도 차이가 심하지 않다. 영양염 유입이 많은 하구역에서는 표층에서 높은 엽록소 농도를 보이고, 그 아래 수심으로 내려갈수록 점차 감소하는 변화 양상을 보인다. 반면 동해 외양이나 동중국해 해역에서는 표층보다 표층하에서 가장 높다. 표층에서 크게 높지 않다가 수심이 깊어질수록 점차 증가하고 특정 수심에서 최고 농도를 보이고 난 이후 다시 급격히 감소한다. 이처럼 엽록소 농도는 몇 가지로 그룹화 할 수 있는 수직 분포양상을 보인다. 따라서 수층별 하루 일차생산력을 수직 적분하려면 먼저 엽록소의 수직 분포 유형을 몇 가지로 구분하여 각각에 대하여 수학적 모델을 만들어야 할 것이다. 모델이 완성된 후, 각 모델과 하루 일차생산력 모델(예를 들면 수식 1-7)을 합성하고 적분하면 단위 면적 당 총 일차생산력에 대한 새로운 수학적 모델을 도출할 수 있을 것이다.

### 결론

여러 가지 현실적 제약과 자료처리의 어려움 때문에 식물플랑크톤의 일차생산력에 대한 국내 자료가 많지 않은 상황에서, 광합성 모델과 일사량 모델을 합성하여 하루 일차생산력을 계산하는 시간 적분 모델을 제시하고 새만금호를 대상으로 모델의 실효성을 검증

해 보았다. 2008년 10월 새만금호 식물플랑크톤은 비교적 높은 광에 적응한 상태였으며, 이들의 여러 광합성 매개변수들( $\alpha$ ,  $P_m$ ,  $I_k$ )은 일반적으로 알려진 변화 범위 내에 있었다. 하루 평균 일차생산력은  $378.4 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 으로 하구역을 통해 새만금호로 들어오는 영양염 농도를 고려하면 높지 않은 생산력이었다. 모델 검증 결과에서는 새롭게 제시한 시간 적분 모델이 일사량 실측치에 근거한 합산 결과와 잘 일치하는 것으로 나타났고, 결과적으로 수학적 모델을 이용하여 일차생산력의 시간 적분값을 계산할 수 있음을 확인하였다. 반면 단위 면적당 일차생산력 계산을 위한 수심 적분은 수직적으로 균일하지 않은 염록소 농도 분포로 인해 수학적 모델을 결정할 수 없었다. 이러한 결과는 단위 면적당 일차생산력 계산을 위해 수심 적분보다 시간 적분을 먼저 수행하는 것이 현실적으로 더 타당한 방법임을 시사한다. 일차생산력 계산을 위한 기초 광량 자료는 연구 수행한 날의 일 자료를 대입하는 것보다 한 달 또는 한 주간 평균 자료를 대입하는 것이 더 신뢰성 있는 결과를 얻는데 도움이 되는 것으로 추정되었다. 불균질한 염록소 분포 문제는 염록소를 몇 가지 분포 유형으로 분류하여 수식화한 다음, 각 수식을 시간 적분 일차생산력 모델과 합성함으로써 해결할 수 있을 것으로 판단된다.

## 사 사

본 연구는 군산대학교 해양개발연구소의 연구 지원을 받아 수행하였습니다. 연구비 지원에 감사드립니다.

## 참고문헌

- Abramowitz, M. and Stegun, I.A. 1972. Handbook of Mathematical Functions with Formulas, Graphs, and Mathematical Tables, 9th printing. New York: Dover, pp. 358-364.
- Baker, K.S. and R. Frouin, 1987. Relation between photosynthetically available radiation and total insolation at the ocean surface under clear skies. *Limnol. Oceanogr.*, **32**: 1370-1377.
- Bender, M.L., K. Grande, K. Johnson, J. Marra, P.J.L. Williams, J. Sieburth, M. Pilson, C. Langdon, G. Hitchcock, J. Orchardo, C. Hunt, P. Donaghay, and K. Heinemann, 1987. A comparison of four methods for determining planktonic community production. *Limnol. Oceanogr.* **32**: 1085-1098.
- Bidigare, R.R., B.B. Prezelin, and R.C. Smith, 1992. Bio-optical models and the problems of scaling. In: Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea, edited by Falkowski, P.G., New York, Plenum., pp. 175-212.
- Choi, J.K., J.H. Noh, K.S. Shin, and K.H. Hong, 1995. The early autumn distribution of chlorophyll-a and primary production in the Yellow Sea, 1992. *The Yellow Sea*. **1**: 68-80.
- Cote B. and T. Platt, 1983. Day-to-day variation in the spring-summer photosynthetic parameters of coastal marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **28**: 320-344.
- Cullen, J.J., 1982. The deep chlorophyll maximum: comparing vertical profiles of chlorophyll *a*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **39**: 791-803.
- Cullen, J.J., 1990. On models of growth and photosynthesis in phytoplankton. *Deep-sea Res.*, **37**: 667-683.
- Curl, H. and L. F. Small, 1965. Variations in photosynthetic assimilation ratios in natural marine phytoplankton communities. *Limnol. Oceanogr.*, **10**: 67-73.
- Eppley, R. W., 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fishery Bulletin*. **70**: 1063-1085.
- Field, C., M. Bejrenfeld, J. Randerson, and P. Falkowski, 1998. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, **281**: 237-240.
- Golterman, H.L., 1975. *Physiological Limnology*. Elsevier Scientific Publishing Company. 504 pp.
- Guo, Y.J., 1994. Primary productivity and phytoplankton in China Seas. In: *Oceanography of China Seas*, edited by Zhou Di *et al.*, Kluw. Acad. Publ. Neth. vol 1, pp. 227-242.
- Hancke K., T.B. Hancke, L.M. Olsen and G. Johnsen. 2008. Temperature effects on microalgal photosynthesis-light responses measured by O<sub>2</sub> production, pulse-amplitude-modulated fluorescence, and <sup>14</sup>C assimilation. *J. Phycol.*, **44**: 501-514.
- Holligan, P.M., W.M. Balch, and C.M. Yentsch, 1984. The significance of subsurface chlorophyll, nitrite and ammonium maxima in relation to nitrogen for phytoplankton growth in stratified waters of Gulf of Maine. *J. Mar. Res.*, **42**: 1051-1073.
- Idso, S.B. and R.G. Gilbert, 1974. On the universality and guide to the marine bluegreen algae. John Wiley & Sons, Inc., 194 pp.
- Jitts, H.R., A. Morel and Y. Saijo, 1976. The relation of oceanic primary production to available photosynthetic irradiance. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* **27**: 441-454.
- Kirk, J. T. O., 1994. *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. Cambridge University Press.
- Marra, J. 2002. Approaches to the measurement of plankton production. In: *Phytoplankton Productivity: Carbon Assimilation in Marine and Freshwater Ecosystems*. edited by Williams P.J.B., D.D. Thomas, and C.S. Reynolds, Oxford, UK. Blackwell Science, pp. 78-108.
- Morel, A. 1991. Light and marine photosynthesis: a special model with geochemical and climatological implications. *Prog. Oceanogr.*, **26**: 263-306.
- Parsons TR, Maita Y, Lalli CM. 1984a. A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Pergamon Press, New York, 173p.
- Parsons, T.R., M. Takahashi and B. Hargrave, 1984b. *Biological oceanographic processes*. 3rd ed. Pergamon Press. 330p.
- Peterson, D.H., M.J. Perry, K.E. Bencala and M.C. Talbot, 1987. Phytoplankton productivity in relation to light intensity: a simple equation. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **24**: 813-832.
- Platt, T., C. Gallegos, and W.G. Harrison, 1980. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *J. Mar. Res.*, **38**: 687-701.
- Platt, T., S. Sathyendranath, and P. Ravidran, 1990. Primary production by phytoplankton: analytic solution for daily rates per unit area of water surface. *Proc. R. Soc. London. Ser. B*, **241**: 101-111.
- Poole, H.H. and W.R.G. Atkins, 1929. Photo-electric measurement of submarine illumination throughout the year. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **16**: 297-324.
- Raateoja, M.P. 2004. Fast repetition rate fluorometry (FRRF) measuring phytoplankton productivity: A case study at the entrance



- to the Gulf of Finland, Baltic Sea. *Boeral Environ. Res.*, **9**: 263–279.
- Serôdio, J. 2003. A chlorophyll fluorescence index to estimate short-term rates of photosynthesis by intertidal microphytobenthos. *J. Phycol.*, **39**: 33–46.
- Steemann Nielson, E., 1952. The use of radio-active carbon ( $^{14}\text{C}$ ) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, **18**: 117–140.
- Talling, J.F., 1957. Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation. *New Phytol.*, **56**: 133–149.
- Webb, W.L., M. Newton and D. Starr, 1974. Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*: a mathematical model. *Oecologia*, **17**: 281–291.
- 
- 2010년 3월 25일 원고접수  
2010년 8월 3일 수정본 채택  
담당편집위원: 박명길