

다시마(*Saccharina japonica*)의 생장에 따른 영양염 및 CO₂ 흡수율과 광합성 특성 변화

황재란 · 심정희* · 김정배 · 김숙양 · 이용화
국립수산과학원 어장환경과

Variations in Nutrients & CO₂ Uptake Rates and Photosynthetic Characteristics of *Saccharina japonica* from the South Coast of Korea

JAE RAN HWANG, JEONGHEE SHIM*, JEONG BAE KIM, SOOK YANG KIM AND YONG HWA LEE
Marine Environment Research Division, National Fisheries Research & Development Institute(NFRDI), Busan 619-705, Korea

국내 해조류 양식종인 다시마(*Saccharina japonica* (*Laminaria japonica* Areschoug))의 영양염 및 무기탄소 흡수율과 광합성 특성을 살펴보기 위해, 부산시 기장군 일광해역 양식장에서 2011년 1월부터 5월동안 시료를 채집하여 실내 배양하였다. 배양 시료의 엽장과 엽폭 범위는 각각 46~288 cm, 4.8~22.0 cm였으며, 이들의 용존산소 평균 생산율은 $6.9 \pm 5.8 \mu\text{mol g}^{-1}$ fresh weight(FW) h^{-1} , 질산염과 인산염 흡수율은 각각 $175.6 \pm 161.1 \text{ nmol g}^{-1}$ FW h^{-1} , $12.7 \pm 10.1 \text{ nmol g}^{-1}$ FW h^{-1} 그리고 용존무기탄소 흡수율은 $8.9 \pm 7.9 \mu\text{mol g}^{-1}$ FW h^{-1} 이었다. 다시마 엽장에 따른 이들 성분의 생산/흡수율은 로그함수 관계를 보여, 엽장 100~150 cm 이상부터는 다시마의 광합성 및 생장율이 다소 둔화되는 것으로 나타났다. 용존 산소 생산율과 질산염, 인산염, TCO₂ 흡수율은 각각 음의 선형관계를 보였으며, 특히 용존산소 생산율과 TCO₂ 흡수율은 높은 상관관계($r^2=0.94$)를 나타내어 서로에 대한 간접 지표가 될 수 있음을 의미한다. 다시마의 최대양자수율(F_v/F_m)과 용존산소 및 무기탄소 생산/흡수율 사이에 선형관계가 나타났으며, 양자수율이 높을수록 활발한 광합성작용으로 용존산소 생산이 활발함을 증명하였다. 광합성 형광특성 중 최대상대전자전달률은 비교적 엽체가 생장할수록 증가하였으며, 엽체의 부착부에 비해 상부 말단으로 갈수록 증가하였다. 이는 다시마가 생장할수록 광합성활성 조직 비(단위 면적당 습중량)가 증가하여 나타난 결과로 사료된다. 기장해역에서 다시마에 의한 연간 무기탄소 흡수량은 $1.0 \sim 1.7 \times 10^3$ C ton으로 추정되며, 이는 부산시 이산화탄소 배출량의 0.02~0.03%에 해당한다. 따라서 해조류에 의한 연안의 탄소 및 물질순환과 지구시스템에서의 역할을 파악하기 위해 추가적인 연구가 필요할 것으로 생각된다.

To investigate the contribution of macroalgae to biogeochemical nutrients and carbon cycles, we measured the uptake rates of nutrients and CO₂ and characteristics of fluorescence of *Saccharina japonica* (*Laminaria japonica* Areschoug) using an incubation method in an acrylic chamber. From January to May 2011, *S. japonica* was sampled at Ilkwang, one of well-known macroalgae culture sites around Korea and ranged 46~288 cm long and 4.8~22.0 cm wide of whole thallus. The production rate of dissolved oxygen by *S. japonica* ($n=25$) was about $6.9 \pm 5.8 \mu\text{mol g}^{-1}$ fresh weight(FW) h^{-1} . The uptake rate of total dissolved inorganic carbon (TCO₂), calculated by total alkalinity and pH, was $8.9 \pm 7.9 \mu\text{mol g}^{-1}$ FW h^{-1} . Mean nutrients uptake were $175.6 \pm 161.1 \text{ nmol N g}^{-1}$ FW h^{-1} and $12.7 \pm 10.1 \text{ nmol P g}^{-1}$ FW h^{-1} . There were logarithmic relationships between thallus length and uptake rates of nutrients and CO₂, which suggested that younger specimens (<100-150 cm) were much more efficient at nutrients and CO₂ uptake than old specimens >150 cm. There was a positive linear correlation ($r^2=9.4$) existed between the dissolved oxygen production rate and the TCO₂ uptake rate, suggesting that these two factors may serve as good indicators of *S. japonica* photosynthesis. There was also positive linear relationship between maximal quantum yield (F_v/F_m) and production/uptake rates of dissolved oxygen, TCO₂ and phosphate, suggested that F_v/F_m could be used as a good indicator of photosynthetic ability and TCO₂ consumption of macroalgae. Maximum relative electron transport rate ($r\text{ETR}_{\text{max}}$) of *S. japonica* increased as thallus grew and was high in distal part of thallus which may be resulted from the increase of photosynthetic cell density per area. The annual TCO₂ uptake by *S. japonica* in Gijang area was estimated about $1.0 \sim 1.7 \times 10^3$ C ton, which was about 0.02-0.03% of carbon dioxide emission in Busan City. Thus, more research should be focused on macroalgae-based biogeochemical cycles to evaluate the roles and contributions of macroalgae to the global carbon cycle.

Keywords: *Saccharina japonica*(*Laminaria japonica*), nutrients, carbon dioxide (CO₂), uptake rates, dissolved oxygen, pulse-amplitude modulated(PAM) fluorometer, Gijang(Busan)

*Corresponding author: jshim@nfrdi.go.kr

서 론

갈조식물문 다시마과에 속하는 다시마(*Saccharina japonica* (*Laminaria japonica* Areschoug))는 우리나라와 일본연안의 조하대 이심 암반에 서식하는 다년생 대형 해조류다. 연안 생태계에서 다시마는 일차생산자로서 다양한 해양생물의 먹이로 이용되며, 어류와 무척추동물 등의 산란처 및 서식지 역할을 한다. 또한 다시마는 식량원으로 이용되며, 콜로이드, 알긴산 등의 유용활성물질 생산 원료로 이용된다. 최근 다시마를 포함하는 해조류는 석탄·석유와 같은 화석연료를 대체할 바이오연료(biofuel)의 원료로 주목받고 있으며(농림수산식품부, 2010), 갯녹음으로 황폐화된 연안 환경에 해중립 조성 품종으로도 활용되고 있다(김 등, 2007). 이와 같은 다양한 방면에서의 다시마 수요 증가는 생산량의 증가로 이어져, 2000년대 초반 생산량은 연간 약 2만 톤이었으나 최근 들어(2008~2010년) 약 25~30만 톤 생산되어 10년 사이에 10배 이상 증가하였다(어업생산통계시스템, 2011, <http://fs.fips.go.kr>). 이는 해조류 총생산량의 약 30%를 차지하는 것으로 미역에 이어 두 번째로 많이 생산되고 있다. 다시마는 이처럼 다양한 활용성과 경제적인 가치로 우리나라 남해안과 동해안 일대에서 양식되는 주요 유용 해조류이다.

일차 생산자인 해조류는 생장하기 위하여 광합성 작용을 하며 이를 수행하기 위하여 빛과 이산화탄소, 무기 영양염류 등을 필요로 한다. 해조류에 의해 흡수된 무기영양염류는 성장 및 생존에 필요한 에너지로 사용하거나 구조를 형성하는데 이용되므로(Hanisak, 1983; Lobban and Harrison, 1994), 이들이 고갈된 환경에서는 해조류를 비롯한 일차생산자들의 생장이 저해된다(Neori et al., 1996; Davison et al., 2007; Teichberg et al., 2007). 그러나 미역, 다시마와 같은 대형 해조류가 서식하는 연안환경에서는 육상으로부터 공급되는 과량의 유·무기물질, 활발한 수층 혼합 등으로 영양염이 비교적 풍부하게 유지되므로, 낮은 영양염으로 인해 발생하는 생장저해 경우는 많지 않다. 오히려 도시화 및 산업화로 과부하된 유기물질의 공급으로 과잉된 영양염을 흡수/제거하는 생물 여과자로서의 해조류 역할에 대한 연구가 활발하다. 친환경 양식법의 일종인 Integrated Multi-Trophic Aquaculture(IMTA)

system은 해조류를 어패류와 복합으로 양식하여 어패류로 부터 분비되는 잉여 영양성분을 제거하는 데 해조류를 활용하는 순환방식의 양식기법으로(Neori et al., 2000, 2003; Abreu et al., 2011), 친환경적인 과잉 영양염 감소와 부가적인 해조류 생산을 통한 소득증대 등으로 연구가 많이 진행되고 있다(Zertuche-González et al., 2009; 전라남도해양수산과학원, 2011). 따라서 해조류에 의해 흡수되는 영양염을 정밀 추정하여, 연안 영양염 순환에 기여도 및 생물여과자로 활용도를 위한 기초자료를 제시할 필요가 있다.

해양에 풍부하게 존재하는 무기탄소류는 일반적인 환경에서 해조류의 생장 제한요소로 작용하지는 않는다. 대기 중 온실기체(이산화탄소, 메탄 등) 증가로 해수 중 무기 탄소는 증가하는 추세이며 이로 말미암은 해양산성화 현상이 최근 학계에서는 논점이 되고 있다(Caldeira and Wickett, 2003; Doney et al., 2009). 따라서 대기의 이산화탄소를 흡수하여 제거하는 해조류의 생물펌프로서의 역할과 더불어 바이오연료의 원료, 해중립 조성을 위한 대상종, 생물 여과자 등과 같은 활용 측면에서 해조류의 영양염 및 무기탄소(이산화탄소)흡수 능력이 재조명되고 있다(Zou, 2005; 심 등, 2010). 그러나 해조류에 의한 무기탄소 흡수 연구 결과는 많지 않았으며, 더욱이 영양염과 무기탄소 흡수율을 동시에 측정한 연구는 거의 없다. 따라서 해조류에 의한 탄소 및 영양염 흡수에 대한 정확한 평가를 위한 연구 결과가 절실히 필요하다.

이 논문에서는 국내 해조류 양식의 대표 종인 다시마(*S. japonica*)를 대상으로 생장에 따른 영양염과 이산화탄소 흡수율 그리고 광합성 특성을 실내 배양실험을 통해 알아보고자 하였다. 이를 통해, 다시마가 연안 영양염 및 탄소순환에 기여하는 바를 정량적으로 파악하고 다시마를 활용한 여러 환경 분야에 이의 효용성을 평가할 수 있는 기초자료를 제공하고자 하였다.

재료 및 방법

시료 채집

부산시 기장해역은 미역과 다시마 산지로 유명하며, “기장미역”, “기장다시마”라는 상표를 달고 기장군 우수특산물로 관리되고 있다(<http://gijang.go.kr>). 기장해역의 해조류 양식은 주로 미역과 다

Table 1. Information for environmental conditions of incubation experiments and morphological characteristics of incubated species, *Saccharina japonica*.

	Parameter	Range
	Media	filtered seawater
	Duration	~6 h
Environmental conditions and chemical properties of experiments	Irradiance ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	90~120 (average) / 160~180 (top)
	Salinity (psu)	33.8~34.1
	Temperature ($^{\circ}\text{C}$)	14.0~21.5
	Nitrate ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	20~25
	Phosphate ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	1.5~2.3
		Sampling site
Sampling and morphological characteristics of incubated <i>S. japonica</i>	Sampling date	19th Jan., 18th Feb., 12th Apr., 24th May
	Days after transplanted (days)	36~99
	Total Length (cm)	46~288
	Total Width (cm)	4.8~22.0
	Weight/surface area (g FW cm^{-2})	0.03~0.27

시마를 같이 시설하여 생육하는 복합양식형태로 이루어지며, 2009년 미역과 다시마의 생산량은 각각 1.7만톤과 1.5만톤으로 전국 생산량의 약 5%를 차지하였다(부산시 기상군 해양수산과 통계). 다시마에 의한 영양염과 이산화탄소 흡수율 및 광합성 특성을 측정하기 위해, 2011년 1월부터 5월동안 4차례(1월 19일, 2월 18일, 4월 12일, 5월 24일)에 걸쳐 부산시 기상군 일광해역에서 1년생 양식 다시마(*S. japonica*)를 채집하였다(Table 1). 양식현장에서 채집한 해조류는 실험실로 옮겨, 이물질과 부착생물을 제거하고 해조류의 기초적 형태 특성인 엽장(cm)을 측정하였다. 2011년 1월과 2월에 채집된 다시마는 비교적 어린 엽체로 배양 시 엽체 전체를 사용하였으나, 4월과 5월에 채집된 다시마는 엽장 평균이 190 cm 이상으로 전체 배양이 힘들어 엽체의 일부를 절단하여 사용하였다. 엽체 부위에 따라 부착기에서 가장 먼 말단부(distal part), 중간 부분인 중간부, 부착기에서 가장 가까운 기저부(basal part)로 구분하였으며, 절단된 엽체의 표면적은 200~700 cm², 길이는 20~50 cm범위였다.

배양 환경

다시마의 광합성 능력과 생물 여과 능력을 알아보기 위해 실내 배양용기를 사용하였다. 배양용기는 아크릴소재의 둥근 관이 두 층(two-layer)으로 구성되어, 해조류를 배양하는 내부 공간(높이 30 cm × 직경 15 cm, 5.3 L)과 온도 조절용 순환수가 흐르는 외부 공간이 있다(심 등, 2010). 배양용기 내부에는 해조류의 부착기 등을 거칠 수 있게 바닥에서 약 4 cm 위에 거치대를 장착하였으며, 뚜껑에는 각종 센서를 장착할 수 있는 센서 연결부가 설치되어 있다. 다시마 배양은 90~120 μmol photons m⁻² s⁻¹ 광조건에서 6시간 진행하였으며, 한 번에 2개의 배양용기를 사용하여 반복효과를 주었다. 배양매질은 실험실로 공급되는 해수를 GF/F로 여과한 후 멸균(120 °C, 1시간)하였으며, 질산염과 인산염은 배양 조건(Table 1)에 비해 부족할 경우 인위적으로 첨가하여 두 성분이 제한요인으로 작용하지 않게 하였으며, 나머지 성분(규산염 등)은 실험실로 공급되는 해수의 농도를 그대로 유지하였다(평균 농도; Nitrate 24.3±2.8 μM, Nitrite 0.1±0.0 μM, Ammonium 0.8±0.2 μM, Phosphate 2.0±0.5 μM, Silicate 11.7±2.4 μM).

측정 및 분석

배양 해수의 염분과 수온은 CTD(Ocean Seven 304 CTD, IDRONUT S.r.l., Italy)를 사용하여 실시간 연속 측정하였다. 용존산소의 실시간 변화량을 살펴보기 위하여 정밀 마이크로센서를 장착하여 상대포화도를 측정하였다(OX25, Unisense, Denmark). pH는 유리전극(Dual star with Ross Ultra Electrode 8102 BNUWP, Orion, USA)을 사용하여 실시간 연속 측정하였다. 배양용기 내 광량은 배양 실험 시작과 종료 시 배양용기 위와 아래에서 광도계(Photo/Radiometer, Delta OHM HD2102.2, Italy)로 측정하였다.

배양 실험 전과 후 배양해수를 채수하여 용존산소, 영양염, 총알칼리도를 측정하여 그 차이를 구하였다. 용존산소는 정밀적정기(Dosimat 876 system, Metrohm, Switzerland)를 사용하여 Winkler 법으로 분석하였으며(Parsons *et al.*, 1984), 영양염은 자동분석기(QuAatro system with 4 channel, BranLuebbe, Germany)로 분

석하고 OSIL(Ocean Scientific International Ltd.)사의 표준물질로 검정하였다. 총알칼리도는 개방형 용기법을 적용하여(한국해양연구원, 2010) 정밀 적정기로 측정하였으며, 미국 스크립스연구소의 A. Dickson 박사 실험실에서 제작한 표준물질 CRM Batch #87과 #99로 검정하였다. 총이산화탄소(Total carbon dioxide, TCO₂)는 총알칼리도와 pH로부터 계산하였다(<http://cdiac.ornl.gov/ftp/co2sys>, Lewis and Wallace, 1998). 다시마의 광합성 특성은 2011년 4차례(1월 21일, 2월 21일, 4월 12일, 5월 25일)에 채집한 다시마의 엽록소 형광 측정으로 알아보았다(n=7). 시료는 현장에서 채집 후 실험실에서 순응시킨 1~2일 이내 건강한 엽체를 10분 동안 암적응시킨 후 Diving-plused amplitude modulation fluorometer(Diving-PAM, Walz, Germany)을 이용하여 최대양자수율(maximal quantum yield(F_v/F_m))과 상대전자전달률(relative electron transport rate, rETR)을 측정하였다. 광화학 양자수율은 광합성 명반응 중 광계 2의 광화학 반응에 대한 양자수율을 의미하며, 상대전자전달률은 단위 엽록소 당 전자전달률로 잠재적인 광합성 능력을 의미한다(최와 김, 2005). 상대전자전달률은 다음 식으로 계산하였으며, 최대 상대전자전달률(rETR_{max})은 0~1,450 μmol m⁻² s⁻¹ 범위의 8단계의 광도 변화에 따른 광반응곡선에서 추정하였다.

$$rETR = \text{quantum yield}([F'_m - F]/F'_m) \times PAR \times 0.84 \times 0.5$$

이때, F'm는 광적응된 최대 형광값(light-adapted maximal fluorescence)이며, F는 주어진 광에서의 형광(fluorescence yield) 그리고 0.84는 엽체의 평균 광흡수 계수이며, 0.5는 두 광계에 대한 보정계수(corrects for two quanta of light required per electron)이다.

결과 및 고찰

다시마의 생태 특성

다시마의 형태적인 특징인 엽장과 엽폭은 채집시기에 따라 변화가 나타났다(Fig. 1). 2011년 1월 다시마의 엽장 평균은 45.8±21.0 cm였으나 2월에는 이보다 약 2배 성장한 104.5±36.9 cm의 범위를 나타내었으며, 4월과 5월의 엽장 평균은 각각 174.1±83.29 cm와 200.4±57.1 cm로 2~5월 사이에도 약 2배 성장하였다(n=126). 다시마 엽폭의 경우, 1월과 2월 채집한 다시마의 평균이 각각 5.9±0.9 cm와 5.7±1.0 cm로 유사하였으며 4월과 5월은 각각 15.65±5.5 cm, 16.0±4.4 cm로 유사한 범위를 보였다. 2011년 1~2월에 채집한 다시마에 비해 4~5월에 채집한 다시마는 엽장과 엽폭 모두 약 3~4배 증가한 것을 알 수 있었다. 전라남도의 4개 해역(완도, 노화, 보길, 금일해역)에서 관측한 다시마의 1월 엽장 평균이 74.3±22.3 cm였으나 4월에는 337.4±19.9 cm로 약 4배 이상 성장하였다(전라남도해양수산과학원, 2011). 밀도에 따른 다시마의 성장 특성을 연구한 강과 고(1999)의 결과도 서식밀도에 상관없이 다시마 엽장 생장은 1월말까지 천천히 성장한 후(4.9±9.5 cm), 2월말부터 빠르게 성장하여 5월에는 최대 엽장(199.8±85.2 cm)에 도달한다고 하였다. 따라서 우리나라 연안 양식 다시마는 일반적으로 1월과 4월 사이에 엽장과 엽폭 생장이 집중되는 것으로 생각된다. 한편, 강과 고(1999)는 엽장은 엽폭에 대해 높은 상관관계를 가지며(r=0.92), 엽장과 중량에 대한 상관계수도 높다고 보고

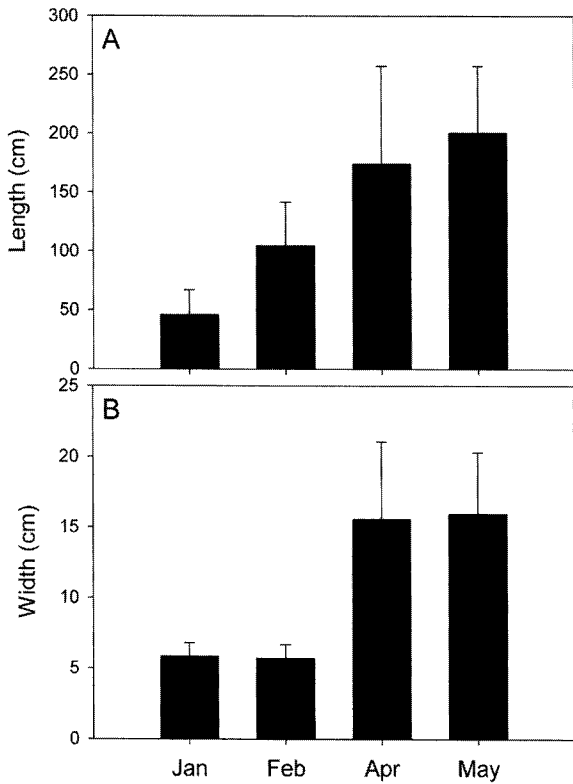


Fig. 1. Variations of thallus length (A) and width (B) against sampling months of *Saccharina japonica* at Gijang, Busan, Korea.

하였다($r=0.97$). 이런 결과로 미루어 보아 다시마의 엽장은 이의 생장을 대표하는 유용한 지표라 할 수 있다.

용존산소, 영양염 그리고 무기탄소 생산/흡수율 변화 특성

다시마를 배양하는 동안 수온과 염분, 산소포화도, pH 변화는 실시간 연속측정으로 모니터링하였다(Fig. 2). 배양용기 안의 수온과 염분은 배양하는 동안 비교적 일정하게 유지하였다. 배양해수의 평균 염분은 34.0 ± 0.1 psu이였으며, 이 값은 기장연안의 2월과 5월의 염분 범위(33.8~34.2)에 속하며 중간값과 유사한 값이다(국토해양부, 2011). 배양수의 온도는 시기에 따라 4~5°C 차이가 나는데, 이는 기장 연안의 2월과 5월 표층 수온변화 범위와 유사하다. 한편, 배양하는 동안 챔버 바깥층 수온으로 배양해수의 온도를 일정하게 유지하도록 하였지만, 배양이 끝날 때는 초기 수온에 비해 약 0.5~1.0°C 증가하였다. 수온 증가로 인해, 다시마의 호흡율이 다소 변할 수도 있지만, 자연적인 해양환경에서도 밤낮의 일 변화가 있다는 것을 고려한다면 오히려 현장과 더욱 유사한 결과라 할 수 있다. 배양해수의 산소 포화도와 pH는 배양이 진행될수록 증가하는 경향을 보였다(Fig. 2(C) and 2(D)). 배양수의 산소 포화도는 실험 시작 시 평균 $90.4 \pm 11.8\%$ 에서 실험 종료 시 평균 $182.3 \pm 22.0\%$ 까지 증가하여, 배양하는 동안 약 2배 증가하였다. 실시간 측정된 배양해수의 pH도 시간에 따라 점차 증가하였으며 실험 시작 시 평균 8.1 ± 0.0 에서 실험 종료 시에는 약 0.44 ± 0.1 증가하여 8.5 ± 0.1 범위의 값을 나타내었다(Fig. 2(D)).

한편 다시마 배양 전 후의 해수에서 적정법으로 측정된 해수의 용존산소는 실시간 모니터링 결과와 마찬가지로 실험 후 증가하였으며, 실험 전 후의 농도 차이는 평균 6.1 ± 1.3 mg O₂ L⁻¹를 나타내었다. 해수 중 질산염과 인산염은 배양하는 동안 감소하여, 실험 전 후의 농도 차이가 각각 평균 9.0 ± 5.9 , 0.7 ± 0.4 μmol L⁻¹였으며, 총용존무기탄소(TCO₂)도 배양 후 평균 252.0 ± 68.0 μmol kg⁻¹ 가량 감소하는 것으로 나타났다. 이와 같이 해수의 용존산소와 pH

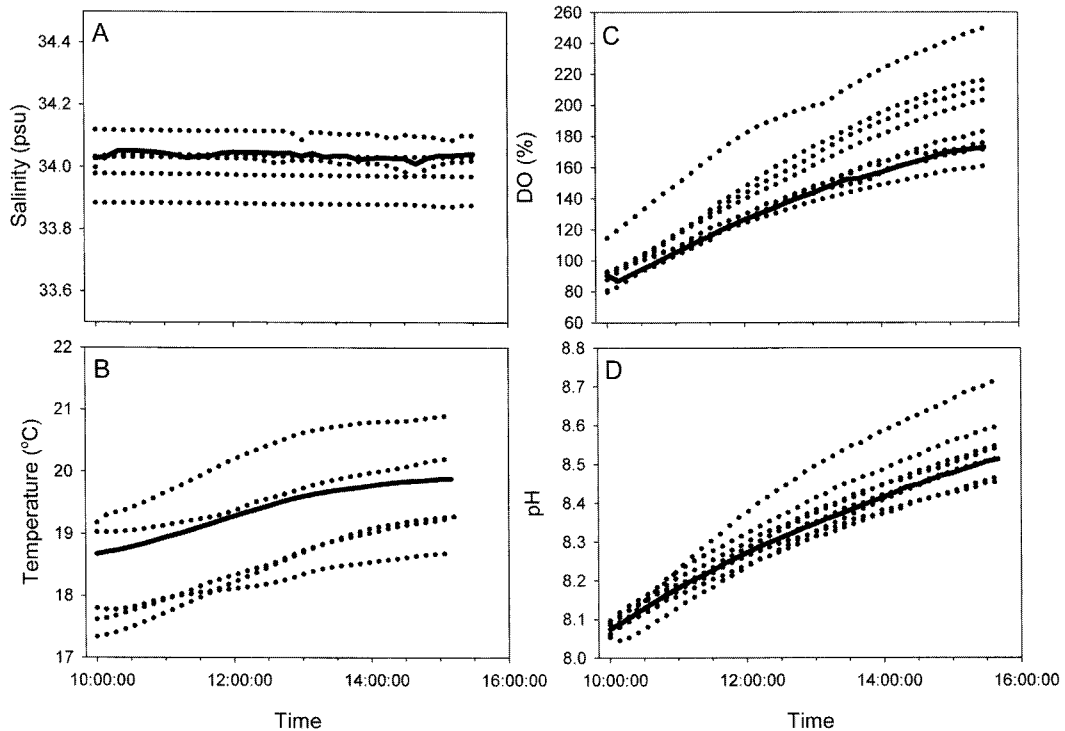


Fig. 2. Results of real-time monitoring on salinity (A), temperature (B), relative saturation of dissolved oxygen (C) and pH (D) during incubation experiment of *Saccharina japonica*. Solid line is an average of total experiments and dotted lines are results of each experiment.

Table 2. Uptake/production rates of nitrate + nitrite, phosphate, total dissolved inorganic carbon and dissolved oxygen by *Saccharina japonica* from Ilkwang area, Busan, Korea

	Average	Min. value	Max. value
DO ($\mu\text{mol g}^{-1} \text{FW h}^{-1}$)	6.9 \pm 5.8	1.1	22.4
Nitrate+Nitrite ($\text{nmol g}^{-1} \text{FW h}^{-1}$)	235.6 \pm 210.3	23.5	849.4
Phosphate ($\text{nmol g}^{-1} \text{FW h}^{-1}$)	18.4 \pm 1.9	6.9	58.8
TDIC ($\mu\text{mol g}^{-1} \text{FW h}^{-1}$)	8.9 \pm 7.9	2.0	31.6

는 증가하고, 영양염류 및 무기탄소가 감소하는 것은 다시마의 광합성 결과 나타난 변화임을 알 수 있다.

다시마를 배양하는 동안 변화한 이들 성분들에 대해 단위 시간당 습중량당 생산/흡수율을 계산하였다. 부산시 기장해역에서 1~5월에 생산되는 다시마의 용존산소, 무기탄소, 질산염과 인산염의 평균 생산/흡수율은 각각 6.9 \pm 5.8 $\mu\text{mol g}^{-1}$ fresh weight(FW) h^{-1} , 8.9 \pm 7.9 $\mu\text{mol g}^{-1}$ FW h^{-1} , 235.6 \pm 210.3 nmol g^{-1} FW h^{-1} , 18.4 \pm 1.9 nmol g^{-1} FW h^{-1} 로 나타났다(Table 2). 다시마의 개체에 따라 용존산소 생산율과 무기탄소 소모율은 16~20배 차이를 보였으며, 질산염은 가장 큰 차이(36배)를 보였으며, 인산염은 가장 낮은 변이(~8배)를 보였다.

식물이 광합성을 할 때 필요한 탄소와 영양염은 일반적으로 Redfield 비와 유사한 비율로 흡수된다고 알려졌지만(DeBoer 1981), 질산염과 인산염은 해양환경에서 부족한 경우가 많아 식물생장의 제한요인으로 작용하는 경우도 많다. 다시마 배양을 통해 얻어진 탄소와 영양염 흡수비율은 약 C:N:P:O=106:2.8:0.2:82.3로 나타났다. 이는 Redfield 비(C:N:P=106:16:1)에 비해 탄소는 높은 비율로 흡수된 반면 질소와 인은 5~6배 낮게 흡수된 것을 알 수 있다. 실제 해양에서도 해조류에 의한 영양염 흡수는 생체가 필요로 하는 농도와 해수 중 영양염 농도 등에 의해 수배에서 수십배 이상 차이가 난다. 특히 외양이나 연안에서도 계절에 따라 낮은 영양염 환경에 해조류가 노출되어도 비교적 양호한 상태를 유지하는데, 이는 높은 농도로부터 비교적 빠르게 흡수하여 체내에 축적할 수 있는 능력 때문이다(Harrison *et al.*, 1986; 김, 1996; Pedersen and Borum, 1996; Young *et al.*, 2009). 특히 대형 갈조류의 경우 체내에 질산염 저장 능력이 뛰어난 것으로 알려져 있다(Rees, 2003; Dean and Hurd, 2007, Young *et al.*, 2009). 다시마가 채집된 기장해역의 2~5월 무기질소와 무기인 농도는 각각 6~9 $\mu\text{mol L}^{-1}$, 0.3~0.6 $\mu\text{mol L}^{-1}$ 로 풍부하지 않지만 생장에 제한요인으로 작용할 정도로 낮은 범위는 아니었다. 따라서 탄소에 비해 질산염과 인산염 흡수율이 비교적 낮게 나타난 것은 실험에 사용된 다시마 체내에 비교적 영양염이 풍부하게 저장되어 나타난 결과인 것으로 생각되며, 이에 대해 추후 영양염이 결핍된 다시마를 대상으로 실험을 통해 검증할 필요가 있다.

다시마에 의한 영양염 흡수율은 Redfield비에 비해 상대적으로 낮았지만, 용존산소 생산율과의 상관관계는 높게 나타났다(Fig. 3). 다시마의 용존산소 생산율과 질산염, 인산염, TCO_2 흡수율은 각각 음의 선형관계를 나타내었다. 다시마의 성장 및 생장에 필수요소인 질산염, 인산염, TCO_2 가 더 많이 소모될수록 결과물질인 용존산소가 더 많이 발생한다는 것을 알 수 있었다. 특히 용존산소 생산율과 TCO_2 흡수율은 높은 상관관계($r^2=0.94$)에 있었으며

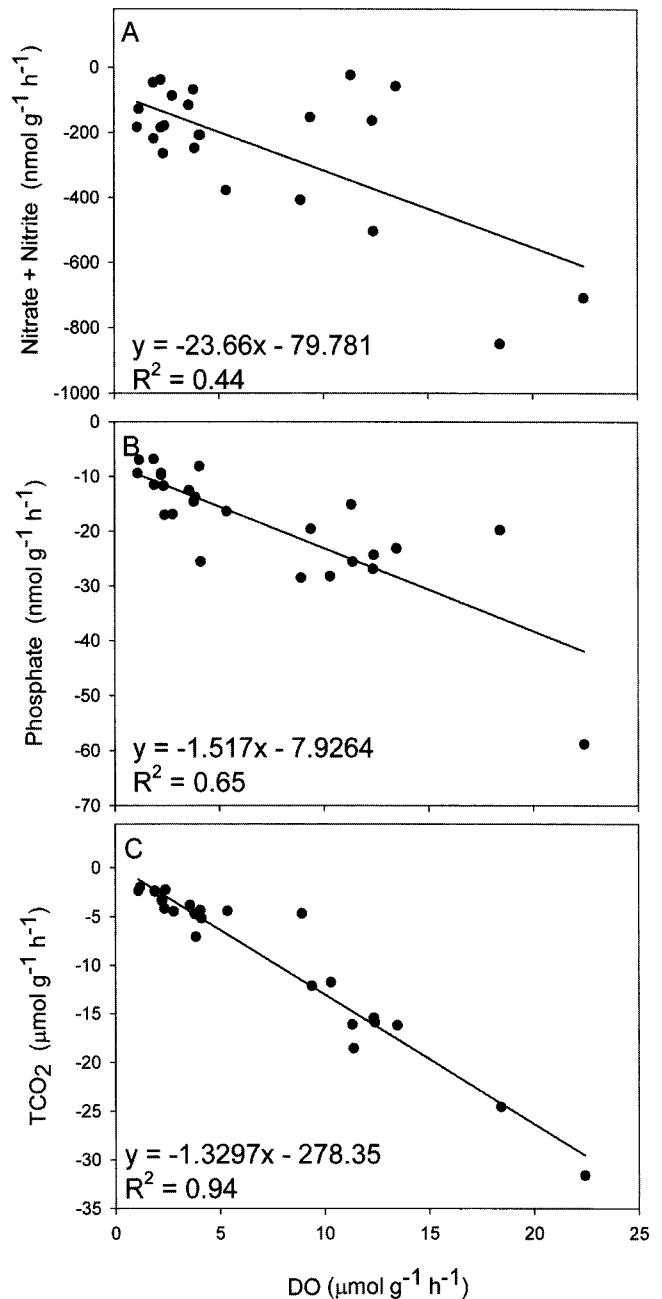


Fig. 3. Correlations between production rates of dissolved oxygen and uptake rates of nitrate+nitrite (A), phosphate (B) and total dissolved inorganic carbon (C) by *Saccharina japonica*.

이는 두 성분이 상대성분에 대해 간접적인 지표가 될 수 있음을 보여준다. 실제로 기존의 연구는 용존산소 생성율만 측정하거나 (Cabello-Pasini and Figueroa, 2005) TCO_2 흡수율만 각각 측정하여 나머지 항목을 추정하였으나(Choo *et al.*, 2002; Klenell *et al.*, 2004), 이번 연구에서는 두 항목을 모두 측정함으로써 이의 상관성을 명확하게 검증할 수 있었다. 또한 질산염과 인산염 흡수율도 용존산소 생산율과 높은 상관관계($r^2=0.44\sim0.65$)를 나타내어 다시마의 광합성 및 성장과 밀접한 관련이 있음을 파악할 수 있었다.

Table 3. Nitrate, phosphate and carbon uptake rates of *Saccharina japonica* compared with data from other macroalgae.

Species	Nitrate+rite	Phosphate	Carbon	Reference
	(μmole g ⁻¹ FW h ⁻¹)			
<i>Ulva pertusa</i>	0.64			Jun and Chung (1996)
<i>Laminaria digitata</i>			9-20	Tyler & McGlathery (2006)
<i>Undaria pinnatifida</i>	0.14	0.02	7.90	Shim <i>et al.</i> (2010)
<i>Saccharina japonica</i>	0.23	0.02	8.90	This study
	(nmol cm ⁻² h ⁻¹)			
<i>Saccharina japonica</i>	40-90	2.5-9.0		Ozaki <i>et al.</i> (2001)
<i>Kjellmaniella crassifolia</i>	14-110	0.8-9.0		Ozaki <i>et al.</i> (2001)
<i>Undaria pinnatifida</i>	~8.3	~0.9	~363	Shim <i>et al.</i> (2010)
<i>Saccharina japonica</i>	19.4	1.5	600	This study

갈조류인 다시마의 질산염 흡수율은 녹조류인 *Ulva pertusa*에 비해 낮았지만, 갈조류에 속하는 미역(*Undaria pinnatifida*) 등과는 비슷한 범위를 보였다(Table 3). 심 등(2010)에 의한 *U. pinnatifida* 와의 결과를 비교해보면, 단위중량당에서 각 요소의 흡수율은 거의 유사하였으나 단위면적당 흡수율은 다시마가 약 2배 높게 나타났(Table 3). 이는 다시마와 미역의 단위면적당 습중량 차이로 보여진다. 배양에 사용된 다시마 엽체의 단위면적당 습중량은 104.5 mg cm⁻²였으며, 미역은 이보다 1/2배 낮았다(51.8 mg cm⁻²). 이는 다시마가 미역에 비해 엽체의 두께가 두텁거나 엽체의 조직밀도가 상대적으로 높거나 또는 둘 다 해당하는 원인으로 단위면적당 생산/흡수율이 높게 나타난 것이다. 따라서 해조류의 단위면적당 생산 및 흡수 특성을 비교할 때에는 이 같은 두께/조직밀도 특성을 먼저 고려해야 할 것으로 생각된다.

한편 같은 종을 배양한 Ozaki(2001)의 연구에서는 다시마의 질산염과 인산염 흡수율이 이 연구의 흡수율보다 2배 이상 높게 나타났다. 이러한 흡수율의 차이는 다시마 배양 실험의 순응 환경의 차이로 인한 것으로 추측된다. Ozaki(2001)의 연구에서는 배양 실험 전에 10 °C의 낮은 온도, 35 μE m⁻² s⁻¹의 낮은 광도에서 다시마를 순응시켜 영양염 결핍 상태에서 질산염과 인산염 흡수율을 측정하였다. 따라서 자연조건과 비슷한 해수에 순응시킨 후 실험한 이번 연구에 비해 Ozaki(2001)의 흡수율이 높게 나타난 것으로 생각된다. 그러나 비교적 현장 상황과 가까운 조건에서 측정된 이번 연구 결과가 다시마의 실제 흡수율에 가까울 것으로 사료된다.

다시마 생장에 따른 용존산소의 생산 및 무기탄소와 영양염의 흡수율 변화를 파악하기 위해, 다시마 생장의 지표라 할 수 있는 엽장과의 관계를 살펴보았다(Fig. 4). 다시마 엽장이 증가할수록 용존 산소 생산율, 질산염과 인산염, TCO₂ 흡수율은 각각 로그 함수적으로 증가하였다. 다시마 엽장이 100~150 cm 이하에서는 용존산소 생산율이 급격히 증가하다가 150 cm 이상에서는 생산율 증가가 둔화하는 경향을 보였다. 이러한 경향은 무기탄소와 질산염, 인산염 소모율에서도 동일하게 관찰할 수 있었다. 이는 다시마가 생장함에 따라 엽체의 두께가 증가할 때 광합성 효율이 낮은 피층 또는 속층의 구성비가 증가하여 광합성력이 상대적으로 낮아지기 때문으로 보여진다(강과 고, 1999). 또한 국내 해조류 양식산업의 대표종인 미역의 경우에도 무게 성장에 따라 영양염, 탄소 흡수율이 로그 함수적으로 증가하는 것으로 보고하였다(심 등, 2010). 따라서 미역, 다시마와 같은 대형 갈조류의 경우, 성장함에 따라 광합성 능력이 선형적으로 증가하는 것이 아니라, 일정한 길

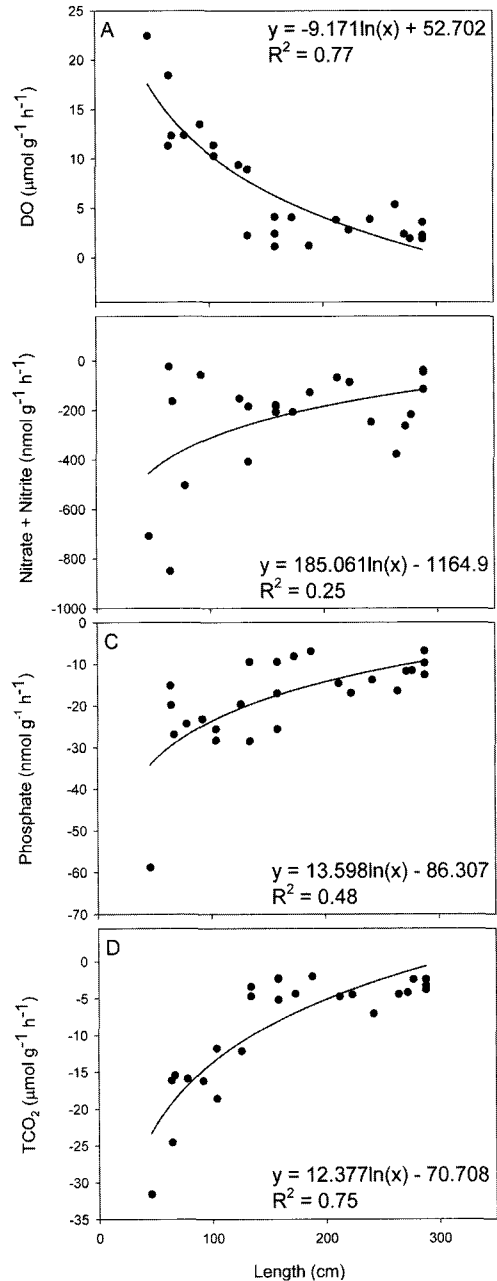


Fig. 4. Relationships between total length of *Saccharina japonica* and production/uptake rates of dissolved oxygen (A), nitrate+nitrite (B), phosphate (C), total dissolved inorganic carbon (D).

이나 증량에 도달하면 그 증가율이 둔화하는 것을 알 수 있었으며, 어린 엽체의 생산/흡수율이 성체에 비해 효율적임을 알 수 있었다. Gómez *et al.*(1996)는 갈조류 중 *Ascoseira mirabilis*의 경우, 2년생에 비해 3년생의 광합성능력이 오히려 감소하였으며, 이는 엽체를 구성하는 조직 중 비광합성 조직(non-photosynthetic tissues)비율이 증가하거나 장기간 외부 환경 노출로 인해 퇴화된 조직이 증가한 결과라고 설명하였다.

광합성 효율 변화

다시마의 광합성 형광 요소인 최대양자수율(F_v/F_m)과 상대전자 전달률(rETR) 특성을 살펴보았다. F_v/F_m 은 식물이 흡수한 빛 에너지를 광합성으로 이용하는 효율이며, rETR은 단위 엽록소 당 전자전달률로 식물의 전반적인 광합성 능력을 추정할 수 있다. 측정된 다시마의 F_v/F_m 은 0.70~0.74의 범위로 전반적으로 값 차이가 크지 않았으며 평균 0.72 ± 0.02 로 나타났다. F_v/F_m 과 용존산소 생산율, TCO_2 흡수율, 인산염 흡수율간에 각각 선형 상관관계를 나타내었다(Fig. 5). 광합성 능력을 간접적으로 나타내는 F_v/F_m 이 높을수록 광합성이 활발하여 그 결과 다시마의 무기탄소 흡수율이 증가하고 용존산소생산율도 증가하는 것을 의미한다.

다시마의 광도에 따른 rETR은 채집 시기에 따라 특징적인 분포 형태를 보였다(Fig. 6). 2011년 1월과 2월에 채집한 다시마의 rETR은 각각 $0\sim 37.8 \mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $0\sim 22.5 \mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 의 범위를 나타내었으며, 4월에는 rETR이 $59.8 \mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 로 높았고, 5월은 채집기간 중 가장 높은 rETR($\sim 160 \mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{s}^{-1}$)을 나타내었다. 또한 1~2월과 4월에 측정된 다시마의 rETR의 경우 초기값이 로그함수적으로 증가하였으며 $667 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 광도에서 최대값을 보인 반면, 5월에 측정된 다시마는 초기 증가율이 선형적으로 증가하였으며

$950 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 광도에서 최대 rETR을 나타내었다. 이는 1월에서 5월로 갈수록 다시마가 성장하면서 단위면적당 광합성 능력이 증가한다는 것을 의미한다. 더욱이 4월과 5월에 채집된 다시마의 경우, 엽장은 비슷하였으나 rETR값은 5월 다시마가 2배 이상 높았다. 이는 4월과 5월 사이에 다시마는 길이 성장보다는 엽체의 조직밀도 또는 두께가 증가하여, 이의 광합성 능력이 더 높아진 것으로 생각된다. 실제로 4월 다시마는 단위 면적당 습중량이 $31\sim 160 \text{ mg cm}^{-2}$ 으로 평균 약 100 mg cm^{-2} 을 나타낸 반면, 5월 다시마는 $57\sim 270 \text{ mg cm}^{-2}$ 으로 평균 약 140 mg cm^{-2} 이었다. 그러나 앞서서도 언급하였지만, 엽체의 밀도 및 두께 증가로 인한 광합성력 증가는 효율이 낮은 피층 또는 속층의 구성비 증가에 의한 것으로 실제적인 광합성율 증가율과 선형 비례관계는 아닌 것으로 생각된다. Tayer *et al.*(1998)는 엽체의 표면적:부피 비율이 낮을수록, 즉 두께가 증가할수록 영양염흡수율이 오히려 낮은 것으로 보고하였다. 본 연구에서도, 5월에 채집된 다시마는 4월 다시마에 비해 단위 면적당 광합성능력은 증가한 것으로 보였으나, 실제 광합성 생산력을 나타내는 용존산소 생산율 및 영양염 흡수율은 이에 비례하여 증가하지 않았다. 한편 다시마의 엽체를 기저 중간-말단부로 나누어 rETR을 측정한 결과, 4월과 5월 모두 기저 부에서 가장 낮은 값을 보였으며 말단부로 갈수록 뚜렷하게 높아지는 경향을 나타내었다(Fig. 6(C) & 6(D)). 이 결과로 다시마 엽체 말단 부위가 부착기 부위보다 광합성 능력이 높은 것을 알 수 있었으며, 이는 광합성활성 조직비가 엽체 말단부에서 가장 높고 기저부에서 낮기 때문인 것으로 생각된다(Parker, 1971). 갈조류 *Ascoseira mirabilis*도 광합성효율과 탄소 고정율이 엽체의 말단으로 갈수록 증가하였으며(Gómez *et al.*, 1995), 특히 *Ascophyllum nodosum*는 말단으로 갈수록 엽록소 a비율이 높게 나타났다(Stengel and Dring, 1998). Han *et al.*(2003)은 녹조류 *U. pertusa*에서도

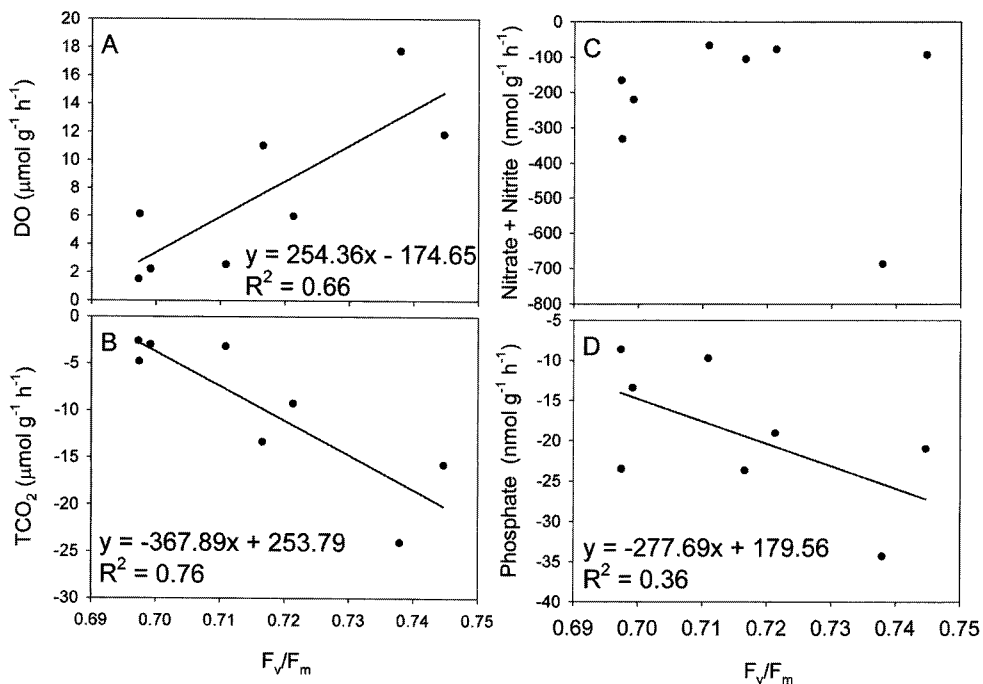


Fig. 5. Variations of production/uptake rates of dissolved oxygen (A), total dissolved inorganic carbon (B), nitrate+nitrite (C) and phosphate (D) at maximal quantum yield (F_v/F_m) of *Saccharina japonica*.

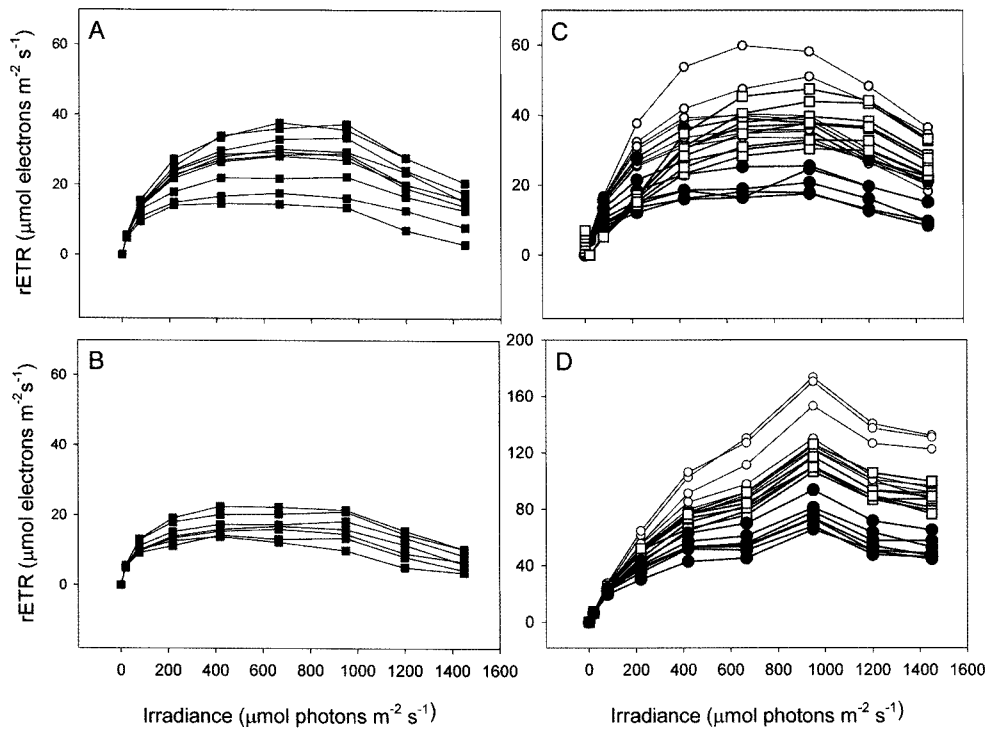


Fig. 6. Variations of rETR (relative electron transport rate) of *Saccharina japonica* sampled on January (A), February (B), April (C) and May (D) against irradiance intensity. Close square is measured at whole part of thallus, open circle is distal, open square is middle, close circles is basal part of thallus.

엽체 기저부에서 가장자리로 갈수록 광합성 효율이 2-7배 증가한다고 보고하였다.

기장연안에서 채집한 다시마의 F_v/F_m 과 $rETR_{max}$ 을 다른 해조류와 비교해 보았다(Table 4). 해조류의 형광특성을 측정한 연구가 많지 않았지만, 홍·녹·갈조류에서 측정한 광화학 양자수율은 0.54-0.78의 범위를 보였으며, 홍조류가 가장 낮았고 갈조류가 비교적 높았다. 한편 녹조류의 *C. fragile*가 최고 F_v/F_m 을 보였다. 해조류의 $rETR_{max}$ 은 10.4~78.3의 범위를 나타내었으며, 분류군(문)에 따른 차이가 크게 나타났다. F_v/F_m 과 마찬가지로 홍조류의 $rETR_{max}$ 이 가장 낮았으며, 갈조류가 높은 값을 보였다. 해조류 19종에 대해 $rETR_{max}$ 값을 비교한 Gómez *et al.*(2004)에 의하면, 녹조류

($n=4$), 홍조류($n=12$), 갈조류($n=3$)의 평균은 각각 51.9 ± 30.8 , 28.8 ± 17.9 , $41.8\pm 28.1 \mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이었다. 해조류 광합성 형광 특성에 의하면, 갈조류와 녹조류의 광합성 능률이 홍조류에 비해 비교적 높은 것을 알 수 있었다.

다시마에 의한 탄소/영양염 흡수량 추정 및 의미

부산시 기장해역에서 생산되는 다시마에 의해 흡수되는 총탄소와 질산염, 인산염량을 추정하기 위해 몇 가지 가정을 하였다; 1) 기장해역의 다시마 연간 생산량은 약 1.5만 톤 임(이때, 재배면적은 약 350 ha이나, 미역과 복합양식형태임), 2) 다시마의 무기탄소 및 영양염 순흡수는 하루 중 12시간만 고려함, 3) 다시마의 평균

Table 4. Maximal quantum yield (F_v/F_m) and maximum relative electron transport rate ($rETR_{max}$) of *Saccharina japonica* compared with data from other macroalgae.

Species	F_v/F_m	$rETR_{max}$ ($\mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Reference
Rhodophyta			
<i>Gracilaria cornea</i>	0.65		Figuroa <i>et al.</i> (2006)
<i>Porphyra yezoensis</i>	0.54-0.65	10.4 ± 0.4 - 15.1 ± 1.1	Kang <i>et al.</i> (2009)
Chlorophyta			
<i>Ulva lactuca</i>	0.6 ± 0.07		Cahill <i>et al.</i> (2010)
<i>Ulva pertusa</i>		27.2 ± 1.5	Choi and Kim (2005)
<i>Codium fragile</i>	0.78		Kang <i>et al.</i> (2008)
Phaeophyta			
<i>Macrocystis pyrifera</i>		72.3 ± 8.1	Gómez <i>et al.</i> (2004)
<i>Undaria pinnatifida</i>	0.72 ± 0.02		Cahill <i>et al.</i> (2010)
<i>Saccharina japonica</i>	0.72 ± 0.02	78.3 ± 58.2	This study

생장 기간을 180일이라 하고, 그 기간 평균 현존량은 최종 생산량의 약 30~50%로 계산함. 기장해역에서 생산되는 다시마에 의해 제거되는 탄소량은 연간 $1.0\sim 1.7\times 10^3$ C ton이었으며, 질소와 인은 각각 $32\sim 53$ ton yr⁻¹, $5.5\sim 9.2$ ton yr⁻¹였다. 이는 2007년 기준 부산시의 이산화탄소배출량(19백만 ton CO₂, 부산광역시, 2010)의 0.02~0.03%에 해당하는 양으로 기장해역에서 생산되는 다시마 단일 품종에 의한 기여로서는 상당한 수치라 할 수 있다. 한편 질소와 인 제거량은 울산연안으로 유입되는 11개 주요하천에서 11월 한달 유입되는 질산염 및 인산염 부하량(질산염:39.4 ton, 인산염:2.3 ton, 국토해양부, 2009)과 비교하였을 때, 질산염은 거의 동일한 양이며 인산염은 2-4배 오히려 높았다. 부산시 기장에서 생산되는 다시마 생산량이 우리나라 해조류 생산량의 5%인 것을 고려한다면, 우리나라 전체 해조류 생산으로 제거되는 탄소 및 영양염량은 상당할 것으로 생각된다. 해조류에 의한 생물학적 펌프 기능은 육상식물에 비해 1-2년의 짧은 수명과 수층에서 재분해되는 등의 문제가 있지만, 다학제적인 연구를 통해 지속적인 자료를 확보하여 정확한 평가가 이루어져야 할 것으로 생각된다. 우리나라 연안에서 양식되는 다시마는 영양염/탄소 흡수와 광합성력 측면에서 다른 해조 종에 비교할 만한 수준으로 높으므로, 해중립 조성, 생물여과, 바이오매스 대량 생산 등에 효율적인 후보자가 될 수 있을 것으로 생각된다.

사 사

이 연구는 국립수산물과학원(RP-2011-ME-055)의 지원으로 수행되었습니다. 다시마채집에 도움을 주신 부산시 기장군 일광면 문동리 칠성농수산 김치현사장님께 감사드립니다. 이 논문을 검토하시고 조언을 해주신 심사위원분들께 감사드립니다.

참고문헌

- 강래선, 고철환, 1999. 한국 동남해안에서 다시마 (*Laminaria japonica* Areschoug)의 성장, 성숙, 사망률 및 생산. 한국해양학회지, 4: 237-245.
- 국토해양부, 2009. 2008 육상기인오염원 관리대책수립연구. pp. 334.
- 국토해양부, 2011. 한국해양환경조사연보 2010. pp. 318.
- 김영대, 홍정표, 송홍인, 전창영, 김수경, 손용수, 한형균, 김동삼, 김진희, 김명래, 공용근, 김대권, 2007. 갯녹음 해역에 해중립 조성을 한 다시마의 성장과 성숙. 한국수산학회지, 40: 323-331.
- 김영환, 1996. 해산식물학. 한울출판사, 서울, pp. 93-127.
- 농림수산식품부, 2010. 2009년 바다숲 조성 사업 최종보고서. 부산광역시, 2010. 부산광역시 기후변화대응 종합계획. pp. 77.
- 심정희, 황재란, 이계성, 김중현, 김성수, 2010. 미역 (*Undaria pinnatifida*)의 성장에 따른 영양염과 CO₂ 흡수율 변화. 한국수산학회지, 43: 679-686.
- 어업생산통계시스템, 2011. <http://fs.fips.go.kr>
- 전라남도해양수산과학원, 2011. 해조류 환경생태조사. pp. 62.
- 전방욱, 정익교, 1996. 구멍갈파래 (*Ulva pertusa*)의 노출 초기에 Nitrate Reductase의 *in vivo* 활성 증가. 한국조류학회지, 11: 243-246.
- 최태섭, 김광용, 2005. 구멍갈파래 (*Ulva pertusa* Kjellman)의 생태생리에 대한 생육기질의 효과. 한국조류학회지, 20: 369-377.
- 한국해양연구원, 2010. 해양 이산화탄소 분석 지침서. 범인사, 안산, pp.73-90.
- Abreu, M.H., R. Pereira, C. Yarish, A.H. Buschmann, and I. Sousa-Pinto, 2011. IMTA with *Gracilaria vermiculophylla*: Productivity and nutrient removal performance of the seaweed in a land-based pilot scale system. Aquaculture, 312: 77-87.
- Cabello-Pasini, A. and F.L. Figueroa, 2005. Effect of nitrate concentration on the relationship between photosynthetic oxygen evolution and electron transport rate in *Ulva rigida* (Chlorophyta). J. Phycol., 41: 1169-1177.
- Cahill, P.L., C.L. Hurd and M. Lokman, 2010. Keeping the water clean-seaweed biofiltration outperforms traditional bacterial biofilms in recirculating aquaculture. Aquaculture, 306: 153-159.
- Caldeira, K. and M.E. Wickett, 2005. Ocean model predictions of chemistry changes from carbon dioxide emissions to the atmosphere and ocean. J. Geophys. Res., 110: 1-12.
- Choo, K.S., P. Snoeijs and M. Pedersen, 2002. Uptake of inorganic carbon by *Cladophora glomerata* (Chlorophyta) from the Baltic Sea. J. Phycol., 38: 493-502.
- Davison, I.R., T.L. Jordan, J.C. Fegley and C.W. Grobe, 2007. Response of *Laminaria saccharina* (Phaeophyta) growth and photosynthesis to simultaneous ultraviolet radiation and nitrogen limitation. J. Phycol., 43: 636-646.
- Dean, P.R. and C.L. Hurd, 2007. Seasonal growth, erosion rates, and nitrogen and photosynthetic ecophysiology of *Undaria pinnatifida* (Heterokontophyta) in southern New Zealand. J. Phycol., 43: 1138-1148.
- DeBoer, J.A., 1981. Nutrients, In: The Biology of seaweeds, edited by Lobban, C.S. and M.J. Wynne, Blackwell, Oxford, England, pp. 356-391.
- Doney, S.C., W.M. Balch, V.J. Fabry and R.A. Feely, 2009. Ocean Acidification: A critical emerging problem for the ocean sciences. Oceanography, 22: 16-25.
- Figueroa, F.L., R. Santos, C.A. Rafael, L. Mata, J.L.G. Pinchetti, J. Matos, P. Huovinen, A. Schuenhoff and J. Silva, 2006. The use of chlorophyll fluorescence for monitoring photosynthetic condition of two tank-cultivated red macroalgae using fishpond effluents. Bot. Mar., 49: 275-282.
- Gómez, I., C. Wiencke and D.N. Thomas, 1996. Variations in photosynthetic characteristics of the Antarctic marine brown alga *Ascoseira mirabilis* in relation to thallus age and size. Eur. J. Phycol., 31: 167-172.
- Gómez, I., D.N. Thomas and C. Wiencke, 1995. Longitudinal profiles of growth, photosynthesis and light independent carbon fixation in the Antarctic brown alga *Ascoseira mirabilis*. Botanica Marina, 38: 157-164.
- Gómez, I., F. López-Figueroa, N. Ulloa, V. Morales, C. Lovengreen, P. Huovinen and S. Hess, 2004. Patterns of photosynthesis in 18 species of intertidal macroalgae from southern Chile. Mar. Eco. Prog. Ser., 270: 103-116.
- Han, T., Y.-S. Han, J.M. Kain and D.-P. Hader, 2003. Thallus dif-

- ferentiation of photosynthesis, growth, reproduction, and UV-B sensitivity in the green alga *Ulva pertusa* (Chlorophyceae). *J. Phycol.*, **39**: 712–721.
- Hanisak, M.D., 1983. The nitrogen relationships of marine macroalgae. In: Nitrogen in the marine environment, edited by Carpenter, E.J. and D.G. Capone, Academic Press, New York, pp. 699–730.
- Harrison, P.J., L.D. Druehl, K.E. Lloyd and P.A. Thompson, 1986. Nitrogen uptake kinetics in three year-classes of *Laminaria groenlandica* (Laminariales, Phaeophyta). *Mar. Biol.*, **93**: 29–35.
- Kang, Y.H., J.A. Shin, M.S. Kim and I.K. Chung, 2008. A preliminary study of the bioremediation potential of *Codium fragile* applied to seaweed integrated multi-trophic aquaculture (IMTA) during the summer. *J. Appl. Phycol.*, **20**: 183–190.
- Kang, Y.H., S.R. Park, J.H. Oak, T.H. Seo, J.A. Shin and I.K. Chung, 2009. Physiological responses of *Porphyra yezoensis* Ueda (Bangiales, Rhodophyta) exposed to high ammonium effluent in a seaweed-based integrated aquaculture system. *J. Fish. Sci. Technol.*, **12**: 70–77.
- Klenell, M., P. Snoeijs and M. Pedersen, 2004. Active carbon uptake in *Laminaria digitata* and *L. saccharina* (Phaeophyta) is driven by a proton pump in the plasma membrane. *Hydrobiologia*, **514**: 41–53.
- Lewis, E. and D.W.R. Wallance, 1998. Program developed for CO₂ system calculations, ORNL/CDIAC-105. Carbon dioxide information analysis center, Oak Ridge National Laboratory, US Department of Energy, Oak Ridge, TN, <http://cdiac.esd.ornl.gov/oceans/co2rprt.html>.
- Lobban, C.S. and P.J. Harrison, 1994. Seaweed ecology and physiology. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 163–208.
- Neori, A., F.E. Msuya, L. Shauli, A. Schuenhoff, F. Kopel and M. Shpigel, 2003. A novel three-stage seaweed (*Ulva lactuca*) biofilter design for intergrated mariculture. *J. Appl. Phycol.*, **15**: 543–553.
- Neori, A., M.D. Krom, S.P. Ellner, C.E. Boyd, D. Popper, R. Rabino-vitch, P.J. Davison, O. Dvir, D. Zuber, M. Ucko, D. Angel and H. Gordin, 1996. Seaweed biofilters as regulators of water quality in integrated fish-seaweed culture units. *Aquaculture*, **141**: 183–199.
- Neori, A., M. Shpigel and D. Ben-Ezra, 2000. A sustainable integrated system for culture of fish, seaweed and abalone. *Aquaculture*, **186**: 279–291.
- Ozaki, A., H. Mizuta and H. Yamamoto, 2001. Physiological differences between the nutrient uptakes of *Kjellmaniella crassifolia* and *Laminaria japonica* (Phaeophyceae). *Fisheries Science*, **67**: 415–419.
- Parker, B.C., 1971. The internal structure of *Macrocystis*. In: The biology of giant kelp beds (*Macrocystis*) in California. edited by North, W.J., J. Cramer, Lehre, pp. 99–121.
- Parsons, T.R., Y. Maita and C.M. Lalli, 1984. A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Pergamon Press, Oxford, England, 173 pp.
- Pedersen, M.F. and J. Borum, 1996. Nutrient control of algal growth in estuarine waters. Nutrient limitation and the importance of nitrogen requirements and nitrogen storage among phytoplankton and species of macroalgae. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **142**: 261–272.
- Rees, T.A.V., 2003. Safety factors and nutrient uptake by seaweeds. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **263**: 29–42.
- Stengel, D.B. and M.J. Dring, 1998. Seasonal variation in the pigment content and photosynthesis of different thallus regions of *Ascophyllum nodosum* (Fucales, Phaeophyta) in relation to position in the canopy. *Phycologia*, **37**: 259–268.
- Taylor, R.B., J.T.A. Peek and T.A.V. Rees, 1998. Scaling of ammonium uptake by seaweeds to surface area: volume ratio:geographical variation and the role of uptake by passive diffusion. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **169**: 143–148.
- Teichberg, M., L.R. Heffner, S. Fox and I. Valiela, 2007. Nitrate reductase and glutamine synthetase activity, internal N pools, and growth of *Ulva lactuca*: Responses to long and short-term N supply. *Mar. Biol.*, **151**: 1249–1259.
- Tyler, A.C. and K.J. McGlathery, 2006. Uptake and release of nitrogen by the macoralgae *Gracilaria vermiculophylla* (Rhodophyta). *J. Phycol.*, **42**: 515–525.
- Young, E.B., J.A. Berges and M.J. Dring, 2009. Physiological responses of intertidal marine brown algae to nitrogen deprivation and resupply of nitrate and ammonium. *Physiologia Plantarum*, **135**: 400–411.
- Zertuche-González, J.A., V.F. Camacho-Ibar, I. Pacheco-Ruiz, A. Cabello-Pasini, L.A. Galindo-Bect, J.M. Guzmán-Calderón, V. Maxias-Carranza and J. Espinoza-Avalos, 2009. The role of *Ulva* spp. as a temporary nutrient sink in a coastal lagoon with oyster cultivation and upwelling influence. *J. Appl. Phycol.*, **21**: 729–736.
- Zou, D., 2005. Effects of elevated atmospheric CO₂ on growth, photosynthesis and nitrogen metabolism in the economic brown seaweed, *Hizikia fusiforme* (Sargassaceae, Phaeophyta). *Aquaculture*, **250**: 726–735.

2011년 10월 7일 원고접수

2011년 11월 10일 수정본 채택

담당편집위원: 강동진