

Article

열대 홍수림 주변 해역 환경 전이대의 식물플랑크톤 및 박테리아의 분포

최동한¹ · 노재훈^{2*} · 안성민² · 이미진³ · 김동선⁴ · 김경태⁵ · 권문상³ · 박흥식⁶

¹한국해양과학기술원 해양바이오연구부
²한국해양과학기술원 해양생태계연구부
³한국해양과학기술원 해양정책연구소
⁴한국해양과학기술원 해양순환·기후연구부
⁵한국해양과학기술원 해양환경·보전연구부
⁶한국해양과학기술원 태평양해양연구센터
(426-744) 경기도 안산시 상록구 해안로 787

Distribution of Phytoplankton and Bacteria in the Environmental Transitional Zone of Tropical Mangrove Area

Dong Han Choi¹, Jae Hoon Noh^{2*}, Sung Min Ahn², Charity M. Lee³, Dongseon Kim⁴,
Kyung-Tae Kim⁵, Moon-Sang Kwon³, and Heung-Sik Park⁶

¹Marine Biotechnology Research Division, KIOST
²Marine Ecosystem Research Division, KIOST
³Ocean Policy Institute, KIOST
⁴Ocean Circulation and Climate Research Division, KIOST
⁵Marine Environments & Conservation Research Division, KIOST
⁶Pacific Ocean Research Center, KIOST
Ansan 426-744, Korea

Abstract : In order to understand phytoplankton and bacterial distribution in tropical coral reef ecosystems in relation to the mangrove community, their biomass and activities were measured in the sea waters of the Chuuk and the Kosrae lagoons located in Micronesia. Chlorophyll *a* and bacterial abundance showed maximal values in the seawater near the mangrove forests, and then steeply decreased as the distance increased from the mangrove forests, indicating that environmental conditions for these microorganisms changed greatly in lagoon waters. Together with chlorophyll *a*, abundance of *Synechococcus* and phototrophic picoeukaryotes and a variety of indicator pigments for dinoflagellates, diatoms, green algae and cryptophytes also showed similar spatial distribution patterns, suggesting that phytoplankton assemblages respond to the environmental gradient by changing community compositions. In addition, primary production and bacterial production were also highest in the bay surrounded by mangrove forest and lowest outside of the lagoon. These results suggest that mangrove waters play an important role in energy production and nutrient cycling in tropical coasts, undoubtedly receiving large inputs of organic matter from shore vegetation such as mangroves. However, the steep decrease of biomass and production of phytoplankton and heterotrophic bacteria within a short distance from the bay to the level of oligotrophic waters indicates that the effect of mangrove waters does not extend far away.

Key words : bacteria, Chuuk, Kosrae, lagoon, mangrove, phytoplankton

*Corresponding author. E-mail : jhnoh@kiost.ac

1. 서 론

산호초 해역은 빈영양 해역으로 둘러 싸여 있음에도 불구하고, 빠르고 효율적인 유기물 및 무기영양염의 순환으로 높은 생산성이 유지되는 특성을 갖는다(Crossland and Barnes 1983; Lewis 1977). 이러한 높은 탄소 및 질소 순환에는 20 μm 이하의 작은 식물플랑크톤과 종속영양성 박테리아의 역할이 중요하며, 라군수에서 박테리아 생산력과 작은 크기의 식물플랑크톤의 생물량과 생산력이 외양수에 비해 높은 것으로 알려졌다(Moriarty et al. 1985; Ducklow 1990; Furnas et al. 1990; Ferrier-Pagès and Gattuso 1998). 이들 산호 해역에서의 높은 생산성을 유지하기 위한 유기물의 공급원으로는 식물플랑크톤 이외에도 홍수림 낙엽, 저층 퇴적물 및 산호로부터 공급된 용존성 및 입자성 유기물들이며, 박테리아에 의한 이용과 미생물 먹이망을 통해 상위 영양 단계로 전달되는 것으로 알려져 있다(Alongi et al. 1989, 1996; Ferrier-Pagès et al. 2000).

홍수림은 열대 및 아열대 연안의 60~75%에 분포하며(Holguin et al. 2001), 열대 산호초 해역에서 잘피 서식처와 함께 주변 해역으로의 유기물 공급에 중요한 역할을 한다(Benner and Hodson 1985; Ziegler and Benner

1999). 홍수림 해역의 퇴적물은 유기물 농도가 높아, 미생물 군집의 성장을 위한 유기물을 제공하고, 영양염의 재생산 과정에서 중요한 역할을 한다(Benner and Hodson 1985; Alongi et al. 1996). 또한 망그로브 뿌리 부근에는 많은 착생 미생물 군집이 발달하여 수층 영양염을 재순환하는 기능을 수행하며, 고등 생물의 서식처를 제공함으로써 씨 배설 등의 과정을 통해 영양염을 공급하는 역할을 한다(Holguin et al. 2001). 따라서, 홍수림 해역은 높은 유기물 생산성과 유기물의 재광물화 과정을 통해 인접한 라군 해역에 영양염을 공급함으로써(Koch and Madden 2001) 라군의 생산성을 증가시키는 중요한 기능을 수행하는 것으로 보인다. 이러한 점에서 볼 때, 홍수림과 인접한 라군 생태계에서 박테리아와 식물플랑크톤의 생물량 및 생산력의 변동 특성의 규명은 라군 환경에서 미생물의 생태와 기능을 이해하는데 중요할 것이다.

본 연구에서는 마이크로네시아의 चु크(Chuuk) 및 코스레(Kosrae)의 열대 환초 해역에 위치한 잘 발달된 홍수림을 갖는 내만에서 외해역으로 3~4 km에 이르는 환경 전이대에서 식물플랑크톤의 생물량 및 색소, 일차생산력, 박테리아 개체수 및 생산력의 공간 변동을 조사함으로써, 홍수림과 인접 환경 전이대에서 식물플랑크톤 및 박테리아의 생태적 분포 특성을 이해하고자 하였다.

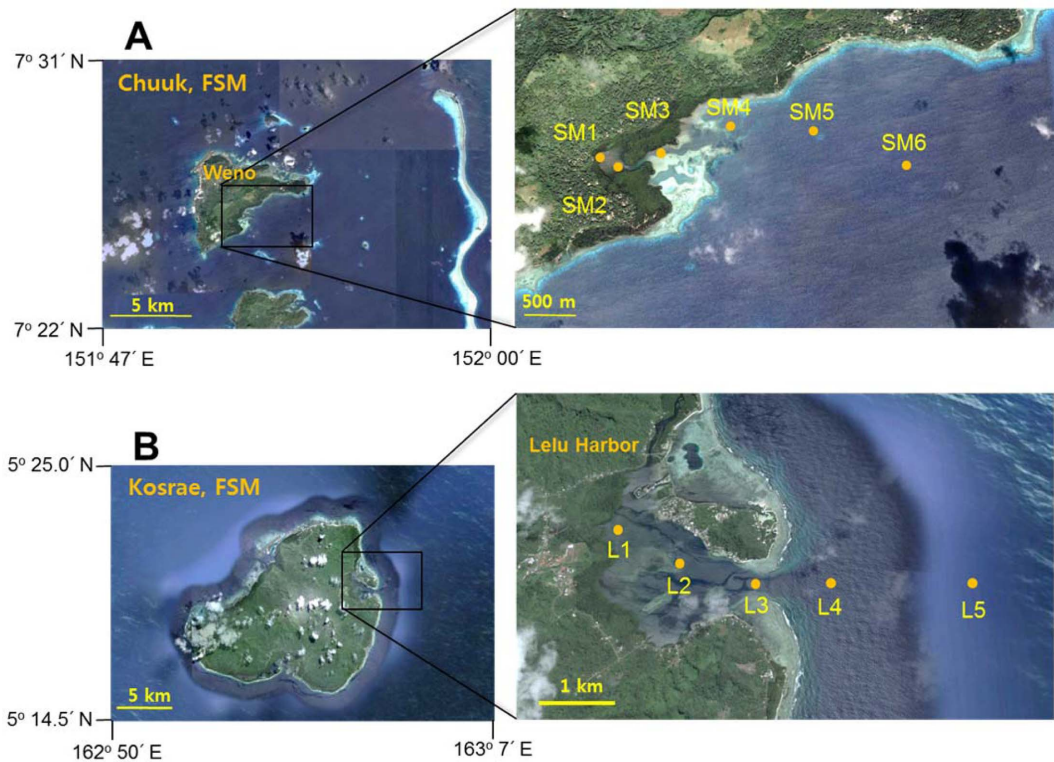


Fig. 1. Map showing sampling stations in (A) the Chuuk lagoon and (B) the Kosrae lagoon. The satellite pictures were obtained from the Google Earth

2. 재료 및 방법

연구 시기, 해역 및 조사 정점

축 라군은 직경 50-60 km의 거대한 환초(atoll)로 둘러싸여 있으며, 라군 내의 수심은 대부분 수역에서 100 m 이하를 나타낸다. 환초 사이에는 9개의 수로가 있어 이곳을 통해 외양수와 라군 안쪽의 해수가 교환되며, 환초 밖은 수심이 급격히 깊어져 태평양 심해저와 연결된다. 따라서 축 라군 생태계는 빈영양 환경의 열대 대양 한 가운데 위치하여 있으나, 산호초, 맹그로브, 잘피 등 높은 생산성을 갖는 다양한 서식지가 형성되어 있다. 반면, 코스레는 축 라군과는 다르게 산호초가 육지에 매우 인접한 곳에 제한적으로 나타나며 축에 비해 매우 좁은 라군을 형성하여, 라군 해역의 대부분이 수심이 얕고, 연안수와 대양수의 혼합으로 비교적 가파른 환경 구배를 갖는다.

본 연구는 마이크로네시아 축주 Weno 섬의 남동쪽에 위치한 반폐쇄성 홍수림 밀집 해역을 포함한 환초 내측의 6개 정점과 코스레주 Lelu 항 인접 해역의 5개 정점에서 수행되었다(Fig. 1). 2010년 6월에 조사된 축 라군의 정점 SM1과 SM2는 홍수림 내만에 위치하였으며, 정점 SM3은 홍수림 만의 입구에 위치하였다(Fig. 1A). 정점 SM4는 만 외측의 연안에 인접하고 정점 SM5와 SM6은 홍수림에서 떨어져 있어 다른 정점들에 비해 연안수의 영향이 적고, 환초 내로 유입된 대양수의 영향을 상대적으로 많이 받는 곳에 위치하였다(Fig. 1A). 2012년 9월에 수행된 코스레 라군에서의 연구는 Lelu 항 인접 해역의 5개 정점에서 수행되었는데(Fig. 1B), 정점 L1과 L2는 라군 내측, 정점 L3은 라군과 대양의 경계, 정점 L4와 L5는 라군 외해역에 위치하였다. 시료는 각 정점의 표층에서 2 L의 폴리프로필렌 버킷을 이용하여 채수되었다.

수온, 염분, 영양염 및 엽록소 *a*

수온 및 염분은 축 및 코스레 조사에서 각각 SBE 25 CTD(Sea-Bird Electronics, CA)와 CastAway CTD(YSI, OH)를 이용하여 측정하였다. 영양염(질산염 + 아질산염, 규산염 및 인산염)은 GF/F 여과수를 냉동 보관한 후, 발색 과정을 거쳐 영양염 자동분석기(QuikChem AE, Lachat Instruments, CO 또는 QuAAtro, Seal Analytical GmbH, WI)로 측정하였다. 엽록소 *a*는 해수 시료를 GF/F로 여과한 후 90% 아세톤으로 추출하여, 형광광도계(10 AU, Turner Designs, CA)로 측정하였다(Parsons et al. 1984). 3.0 μ m 이하의 크기 구배에서 엽록소 *a*는 3.0 μ m 폴리카보네이트 여과지를 이용하여 중력 여과한 시료로부터 측정되었다.

식물플랑크톤 색소 분석

식물플랑크톤 색소들은 특정 그룹의 식물플랑크톤에서

나타나며, 와편모조류(peridinin), 규조류(fucoanthin), 녹조류(chlorophyll *b*), 은편모조류(alloxanthin), 착편모조류(19'hexanoyloxyfucoxanthin), 남세균(zeaxanthin), *Prochlorococcus*(divinyl chl *a*)의 생체량을 파악할 수 있는 지시 색소들이 잘 알려져 있다(Zapata et al. 2000). 또한 이들 색소 농도를 정량함으로써 각각의 분류군별 생체량의 파악이 가능하다(Wright et al. 1991; Jeffrey and Vesk 1997). 식물플랑크톤 색소분석은 Zapata et al. (2000)의 방법에 따라 HPLC를 이용하여 수행하였다. 색소 분석을 위해 시료 2 L를 GF/F 여과지로 여과한 후, 여과지를 냉동 보관하였다. 색소는 3 mL의 95% methanol을 넣고, 초음파분쇄기로 추출하였으며, 색소의 분석은 C8 column (150 \times 4.6 mm, 3.5 μ m particle size, 100 \AA pore size)을 이용하여 HPLC system(Shimadzu LC-10A system, Japan)으로 수행하였다. 이때, chromatogram의 peak의 동정은 표준색소(DHI water & Environment, Denmark)와 비교하여 결정하였으며, 농도는 표준색소의 peak 면적을 이용하여 구하였다.

초미소 식물플랑크톤의 개체수

축과 코스레 시료에서 초미소 식물플랑크톤의 개체수는 각각 Beckman-Coulter Altra flow cytometer(CA)와 BD Acury flow cytometer(CA)를 이용하여 측정하였다. 이때, 내부 표준물질로 0.5 μ m와 1.0 μ m의 형광 구슬을 이용하였으며, *Synechococcus*, *Prochlorococcus* 및 광합성 초미소진핵생물(phototrophic picoeukaryotes)은 forward light scattering(FLS), 엽록소의 적색 형광 및 phycoerythrin의 오렌지 형광의 세기의 차이에 의해 구분하였다(Olson et al. 1990).

일차생산력

식물플랑크톤의 일차생산력은 ^{14}C -bicarbonate를 이용하여 측정하였다. 광세기에 따른 광합성율의 측정을 위해 표층 해수 50 mL를 플라스크(3014, Falcon, CA)에 넣은 후 ^{14}C -bicarbonate(Moravek, CA)를 첨가하여 2시간 바다에 띄워 배양하였다. 배양시 니켈 스크린을 이용하여 표층광의 100%, 70%, 50%, 30%, 15%, 2%, 1%가 되게 광구배를 주어 암배양 플라스크와 함께 배양하였다. 배양이 끝나면 즉시 0.4 μ m 여과지(cellulose acetate)로 여과한 뒤 냉동 보관하였다. 방사능량의 측정은 여과지를 염산을 이용하여 고정되지 않은 CO_2 를 제거한 후, scintillation cocktail을 10 mL 첨가하여 액체섬광측정기로 측정하였다.

박테리아 개체수 및 생산력

박테리아 생산력은 ^3H -thymidine 고정법으로 측정하였

다(Ducklow et al. 1992). 현장에서 채수된 시료 5 mL을 멸균된 배양 용기에 넣은 후 ^3H -thymidine(Specific activity 78 Ci mmol^{-1})을 최종농도 20 nM 이 되도록 넣어 현장온도에서 1-2시간 정도 배양하였다. 배양이 끝난 시료는 최종농도 2%의 중성포르말린을 넣어 배양을 중지한 후, 냉장고에서 15분간 고정하였다. 냉장된 시료를 $0.2 \mu\text{m}$ 막여과지(cellulose nitrate, Whatman)에 여과하였으며, 여과지는 5 mL의 5% ice-cold trichloroacetic acid로 3번, 80% ice-cold ethanol로 2번 헹군 후 20 mL 액체섬광병에 보관하였다. 그 후 ethylacetate 1 mL과 scintillation cocktail을 10 mL을 넣어 액체섬광계수기로 방사능량을 측정하였다. 박테리아에 의한 thymidine 고정율로부터 생산된 박테리아 세포수의 계산은 $1.1 \times 10^{18} \text{ cells}(\text{mol TdR})^{-1}$ 의 전환상수를 이용하였으며(Riemann et al. 1987), 탄소량으로의 계산은 $20 \text{ fg C cell}^{-1}$ (Lee and Fuhrman 1987)의 전환상수를 이용하였다.

3. 결 과

수온, 염분 및 영양염

두 조사 해역에서 수온은 $29\sim 31.3^\circ\text{C}$ 범위의 값을 나타내 정점 및 해역 간에 큰 차이는 보이지 않았다(Table 1). 그러나, 염분은 내만으로 오면서 점차 감소하는 경향을 나타내었으며, 특히 코스레의 정점 L1에서는 30.9 psu 로 정점 L2의 33.1 psu 에 비해서도 1 psu 이상 낮아(Table 1), 육지로부터의 담수 유입을 시사하였다. 질소, 인산 및 규산질 영양염도 정점 및 해역 간에 비교적 큰 차이를 보였다. 정점 간에는 대체로 육지쪽 내만에서 높고, 육지에서 멀어질수록 감소하는 경향을 나타내었다(Table 1). 그러나, 축 해역의 정점 SM4에서의 N, P와 Si 농도는 외해수의 영향을 상대적으로 많이 받는 정점 SM6에서의 값과

유사하여, 홍수림 해역의 높은 영양염의 영향이 육지에 인접한 연안 해역으로 제한됨을 시사하였다. 코스레 해역에서도 육지로 둘러싸인 정점 L1~L3의 정점에서 높은 반면 외해수인 정점 L5에서는 낮은 값을 보여 축에서와 유사한 공간 변화 양상을 나타냈다. 한편, 질소, 인 및 규산질 영양염은 모두 축 해역보다는 코스레 해역에서 다소 높은 범위의 값을 나타내었다(Table 1).

엽록소 *a*

축 라군의 표층 엽록소 *a* 농도는 내만에서 높고 홍수림에서 멀어지며 낮아지는 분포를 보였다(Fig. 2A). 홍수림으로 둘러싸인 정점 SM1과 SM2의 엽록소 *a* 농도는 $2.4 \mu\text{g L}^{-1}$ 와 $2.3 \mu\text{g L}^{-1}$ 로 높았으나, 홍수림에서 멀어지며 점차 낮아져 SM6에서는 $0.2 \mu\text{g L}^{-1}$ 를 나타냈다. 코스레의 조사 해역에서는 내만과 만 입구에 위치한 정점 L1~L4의 표층수의 엽록소 *a* 농도는 $1.0\sim 1.5 \mu\text{g L}^{-1}$ 범위로 높았으나 외해역의 정점 L5에서 $0.06 \mu\text{g L}^{-1}$ 로 낮았다(Fig. 2B). 두 조사 해역의 엽록소 *a* 농도 분포는 홍수림 영향을 받는 내만에서 식물플랑크톤 생체량이 높은 수준이 유지됨을 나타냈다.

전체 엽록소 *a* 농도 중 세포 직경이 $3 \mu\text{m}$ 이하인 초미소 식물플랑크톤의 기여율은 내만에서 낮고 멀어지며 높아지는 분포를 나타냈다(Fig. 2). 축라군의 홍수림에 위치한 정점 SM1~SM3의 초미소 식물플랑크톤의 엽록소 기여율은 $30\sim 37\%$ 이었으며 홍수림에서 멀어지며 점차 증가하여 SM6에서는 97% 를 나타냈다. 코스레 조사 정점 중 홍수림에 가장 근접한 정점 L1에서 초미소 식물플랑크톤의 엽록소 기여율도 34% 로 가장 낮았으며, 나머지 내만 정점과 만 입구에 위치한 정점 L2~L4에선 $47\sim 50\%$ 의 유사한 수준을 나타냈다. 만에서 가장 멀리 위치한 라군 외측의 정점 L5에서는 89% 로 초미소 식물플랑크톤의 엽록

Table 1. Temperature, salinity and nutrient concentrations obtained from surface seawater of each station

| Area | Date | Stations | Temperature (°C) | Salinity (psu) | Nutrients (mM) | | |
|--------|-----------|----------|------------------|----------------|-----------------------------|--------------------------|---------------|
| | | | | | $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$ | $\text{Si}(\text{OH})_4$ | PO_4 |
| Chuuk | Jun, 2010 | SM1 | 30.2 | 33.0 | 0.14 | 18.9 | 0.12 |
| | | SM2 | 29.6 | 32.9 | 0.36 | 13.4 | 0.10 |
| | | SM3 | 29.3 | 33.6 | 0.29 | 7.4 | 0.17 |
| | | SM4 | 29.1 | 34.1 | 0.10 | 3.3 | 0.15 |
| | | SM5 | 29.1 | 34.1 | 0.12 | 2.5 | 0.14 |
| | | SM6 | 29.0 | 34.2 | 0.13 | 2.4 | 0.13 |
| Kosrae | Sep, 2012 | L1 | 31.3 | 30.9 | 1.04 | 31.8 | 0.44 |
| | | L2 | 30.7 | 33.1 | 0.66 | 19.7 | 0.36 |
| | | L3 | 30.2 | 33.0 | 0.63 | 20.3 | 0.36 |
| | | L4 | 30.0 | 33.9 | 0.46 | 10.4 | 0.26 |
| | | L5 | 29.9 | 34.3 | 0.32 | 1.2 | 0.14 |

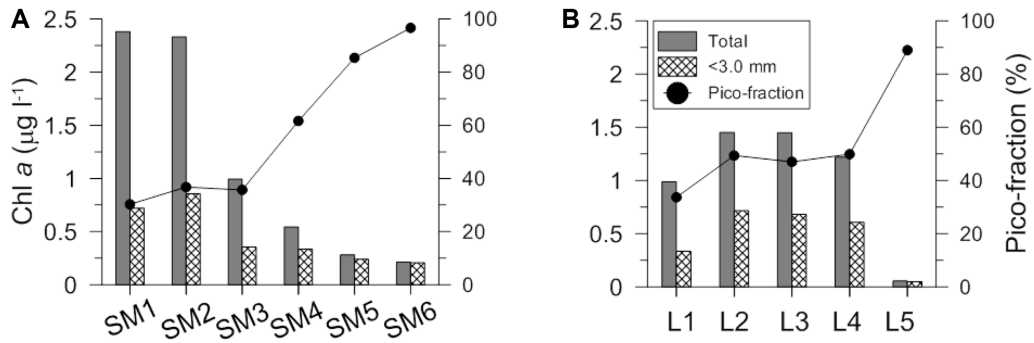


Fig. 2. Total and size-fractionated (<3.0 μm) chlorophyll *a* concentrations in (A) the Chuuk lagoon and (B) the Kosrae lagoon. The contribution of picophytoplankton to total chlorophyll *a* (pico-fraction) was shown in closed circle

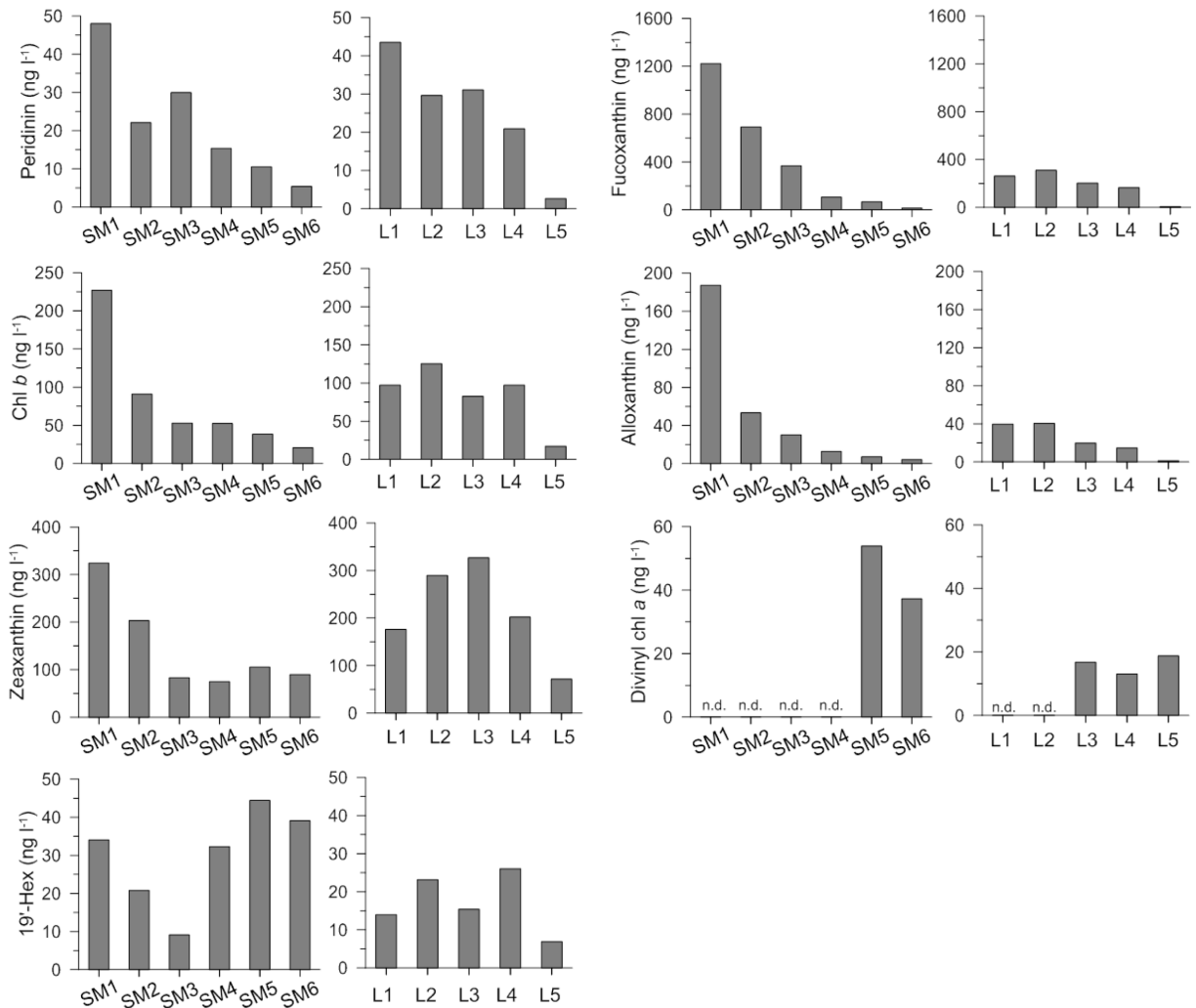


Fig. 3. Concentration of indicating pigments measured in each station. n.d., not detected; 19'-Hex, 19'-hexanoyloxyfucoxanthin

소 기여율이 크게 증가하였다. 이와 같은 결과들은 홍수립 수역에서 엽록소 *a* 농도의 증가에 초미소 식물플랑크톤보다는 세포 크기가 큰 미소 또는 소형 식물플랑크톤의 기여도가 높음을 나타낸다.

식물플랑크톤 색소

HPLC를 이용하여 분석된 식물플랑크톤 주요 색소들의 분포를 Fig. 3에 나타냈다. 축 라군에서는 와편모류, 규조류, 녹조류, 은편모류 및 남세균의 지시색소인 peridinin,

fucoxanthin, chlorophyll *b*, alloxanthin과 zeaxanthin이 홍수림 해역에서 높고 멀어지며 감소하는 유사한 공간 분포를 나타냈다(Fig. 3). 규조류의 지시색소인 fucoxanthin은 SM1에서 1,224 ng L⁻¹인 반면 SM6에서 16.0 ng L⁻¹로 두 정점 간에 매우 큰 농도차이를 보였다. Peridinin, alloxanthin, zeaxanthin 및 chlorophyll *b* 색소도 홍수림 수역에서 높은 농도를 보였으며 SM6과 약 4~45배의 농도 차이를 나타냈다. 반면 착편모조류의 지시색소인 19'hexanoyloxyfucoxanthin은 홍수림과 외측 라군수에서 뚜렷한 농도 차이를 나타내지 않았다. *Prochlorococcus*의 지시색소인 divinyl chl *a*는 SM5와 SM6에선 검출되었으나 홍수림에 근접한 정점들에서는 검출되지 않아, 대부분의 색소들과 반대양상의 분포를 보였다.

코스레 시료에서 분석된 색소 농도도 축 라군과 유사한 공간 분포를 나타냈다(Fig. 3). 규조류의 지시색소인 fucoxanthin은 홍수림에 인접한 내만수에서 최고 311.0 ng L⁻¹의 농도를 보인 반면 L5 정점에서 5.7 ng L⁻¹의 낮은 농도를 나타냈다. Peridinin, alloxanthin, zeaxanthin, chlorophyll *b* 색소도 홍수림 수역에서 높은 농도를 보였으며 정점 L5와 약 4~30배의 농도 차이를 나타냈다. 착편모조류의 지시색소인 19'hexanoyloxyfucoxanthin은 홍수림에 근접한 정점과 빈영양 환경의 외측 정점 간의 농도 차이가 뚜렷하지 않았다. *Prochlorococcus*의 지시색소인 divinyl chl *a*는 L3~L5 정점에서는 검출되었으나 홍수림

에 인접한 정점들에서는 검출되지 않았다.

초미소 식물플랑크톤 및 박테리아 개체수

본 연구에서 축과 코스레의 라군에서 *Synechococcus*는 0.7~5.7 × 10⁵ cells mL⁻¹ 범위로 가장 우점하는 초미소 플랑크톤으로 나타났으며, 초미소진핵생물이 0.01~1.10 × 10⁵ cells mL⁻¹ 범위로 그 뒤를 이었다(Fig. 4A). 그러나, 전형적인 빈영양 열대 해역에서 가장 우점하는 것으로 알려진 *Prochlorococcus*(Partensky et al. 1999)는 미검출~0.8 × 10⁵ cells mL⁻¹ 범위로 가장 적은 개체수를 나타내어(Fig. 4A), 산호초 생태계가 빈영양 열대 해역과 크게 구별되는 생태계임을 시사하였다. 그러나, 이들 각각의 초미소 식물플랑크톤들의 공간적 분포는 비교적 짧은 정점간 거리에도 불구하고 현저한 변이를 보여 홍수림이 잘 발달된 연안으로부터 거리에 따라 생태 환경이 매우 급격하게 변화하는 양상을 보였다. 코스레 연구 해역에서도 비록 개체수는 축에 비해 낮았으나, 라군 외측의 정점 L5에 비해 라군 내측의 정점들에서 각각 약 10배와 5배 높은 *Synechococcus*와 초미소진핵생물의 개체수가 나타나 두 해역에서 비슷한 공간 분포 양상을 나타내었다(Fig. 4A). 반면, *Prochlorococcus*는 홍수림 인접 정점들에서는 검출되지 않은 반면, 외측 정점들에서 증가하는 양상을 보여 *Synechococcus* 및 초미소진핵생물의 분포와는 대조적인 양상을 나타내었다(Fig. 4A).

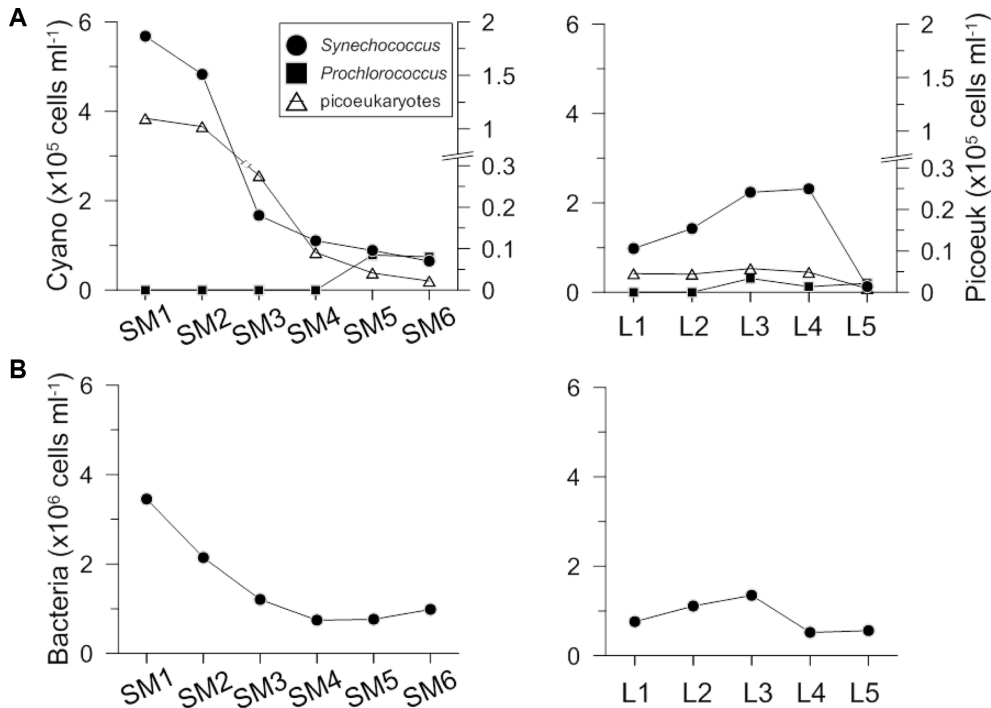


Fig. 4. Abundances of (A) picocyanobacteria (Cyano) and phototrophic picoeukaryotes (Picoeuk), and (B) bacteria measured in each station

박테리아 개체수도 연안에 인접한 정점들에서 3.5×10^6 cells mL⁻¹까지의 높은 값을 나타낸 반면, 외측 정점들에는 1.0×10^6 cells mL⁻¹ 이하의 낮은 값을 보여, 연안에서 멀어지면서 감소하는 경향을 나타냈다(Fig. 4B).

일차생산력 및 박테리아 생산력

축 라군과 코스레 해역의 표층에서 일차생산력은 각각 4.6~50.0 mg C m⁻³ h⁻¹와 1.1~26.4 mg C m⁻³ h⁻¹ 범위의 값을 나타내었으며, 정점에 따른 변이가 매우 크게 나타났다(Fig. 5A). 축라군의 홍수림 내만과 코스레의 라군 내측 정점에서 일차생산력은 18.8 mg C m⁻³ h⁻¹ 이상의 높은 생산력을 나타낸 반면, 축라군의 정점 SM4~SM6과 코스레 라군 외측의 정점 L5에서는 각각 4.6~7.7 mg C m⁻³ h⁻¹

범위와 1.1 mg C m⁻³ h⁻¹의 값으로 낮은 일차생산력을 보였다. 최대동화율(P_{max})는 축 라군 정점들에서 약 20 mg C mg⁻¹ chl a h⁻¹ 내외로 비교적 유사하였으며, 코스레 라군 내측에 위치한 정점 L1~L3에서도 축 라군 정점들과 유사한 범위의 값을 나타냈다. 반면, 코스레의 라군 외측의 정점 L5에서는 2.2 mg C mg⁻¹ chl a h⁻¹로 약 10배 낮았다(Fig. 5B).

일차생산력과 마찬가지로 축 라군의 표층 해수에서 측정된 박테리아 생산력도 0.1~5.0 mg C m⁻³ h⁻¹ 범위로 정점에 따라 큰 변이를 나타내었으며, 홍수림에서 거리에 따라 크게 감소하는 경향을 나타내었다(Fig. 5C). 박테리아 생산력과 일차생산력의 비율은 축라군에서 정점에 따라 0.01~0.12 범위로 큰 변이를 나타내었다(Fig. 5D). 정점

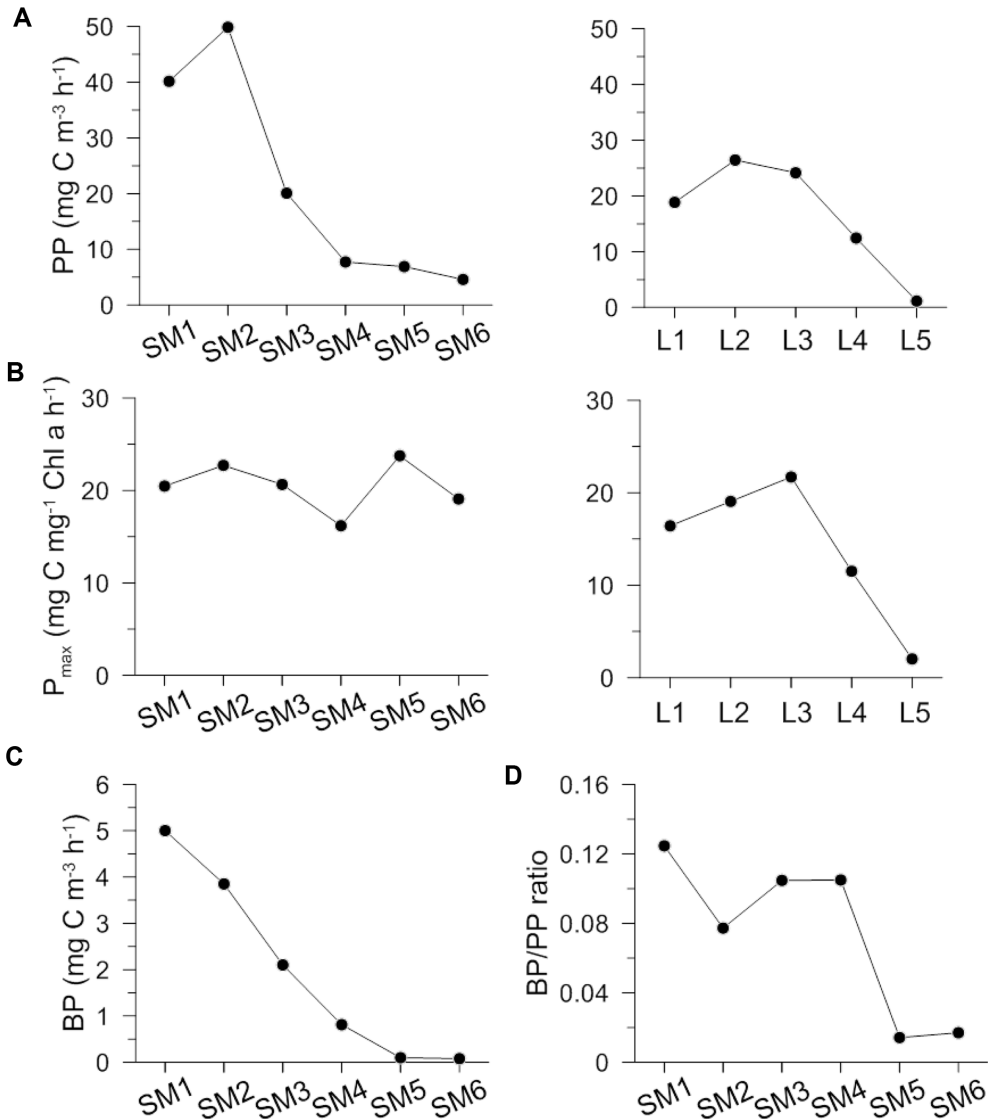


Fig. 5. Plots of (A) primary production (PP), (B) maximum photosynthetic rate (P_{max}), (C) bacterial production (BP) and (D) the ratios of BP to PP measured in each station

SM5와 SM6에서 0.01~0.02 범위의 낮은 박테리아 생산력과 일차생산력의 비율을 나타낸 반면, 홍수림에 인접한 그 밖의 정점들에서는 0.10~0.12로 비교적 높은 값을 나타내, 홍수림 인접에서 유기물 이용성이 멀리 떨어진 라군 해역과 차이가 있음을 시사하였다.

4. 토 의

열대 및 아열대 해역에 분포하는 산호초 생태계는 대부분 육지와 해양의 경계에 잘 발달된 홍수림이 있으며, 홍수림은 연안의 영양염 순환과 먹이망 특성에 중요한 환경을 제공한다(Holguin et al. 2001). 또한, 홍수림과 인접 연안 해역 사이에는 유·무기 물질의 교환이 활발히 일어나며, 여기에는 홍수림의 면적, 조위차 및 강수량 등이 밀접히 연관된 것으로 알려져 있다(Twilley 1985; Alongi et al. 1993). 따라서, 산호초 환경에서 부영양성 특성을 나타내는 홍수림, 인접한 연안 환경 및 빈영양성 외해역 사이에는 생물량, 생물 다양성, 생산력 및 생지화학적 특성 등에 있어서 구별되는 전이대가 형성되며, 이를 통해 홍수림으로부터 영양염, 유기물 입자 및 미소생물 등이 주변수로 이동되는 outwelling이 나타난다(Twilley 1988; Lee 1995). 따라서 홍수림은 다양한 생물들의 서식처와 산란장의 역할을 할 뿐만 아니라, outwelling을 통해 주변수의 생물 다양성과 생산력에 변화를 주는 역할도 한다(Burford et al. 2008).

본 연구에서 코스레 홍수림 수역의 수층 환경과 생태계는 전이지대의 특성을 잘 나타냈다. 코스레의 홍수림이 발달한 만에 위치한 정점들은 엽록소 *a* 농도가 높았으나 라군 외측의 외해역에 위치한 정점의 엽록소 *a* 농도는 $0.06 \mu\text{g L}^{-1}$ 로 열대 빈영양 환경과 유사한 수준의 농도를 나타냈다. 그러나 환초 내에 위치한 측의 조사 정점들은 최소 엽록소 *a* 농도가 $0.21 \mu\text{g L}^{-1}$ 로 비교적 높게 나타나, 라군 해역에서 라군 외측의 빈영양 해역에 비해 높은 생물량은 나타내어, 영양염 공급이 활발할 가능성을 시사하였다. 식물플랑크톤 색소의 농도 분포는 홍수림 주변 수역이 해양의 축소관입을 잘 나타낸다. 홍수림의 해수는 일반적인 연안 환경과 같이 규조류와 외편모조류의 지시색소가 높았으며, 홍수림에서 멀리 위치한 정점은 빈영양 해역과 같은 수준의 낮은 농도가 나타났다. 이와 같은 경향은 alloxanthin, chlorophyll *b*와 zeaxanthin에서도 유사하게 나타나, 짧은 거리에도 불구하고 은편모조류, 녹조류, *Synechococcus*의 공간 분포가 대양 규모(basin scale)에서의 분포 특성과 유사하게 나타났다(Gibb et al. 2000). 반면 착편모조류는 연안 환경이나 외양환경 중 특별히 선호하지 않는 색소 특성을 보였으며 이는 착편모조류의 일반적인 분포 특성과 유사하였다(Gibb et al. 2000).

*Prochlorococcus*는 열대 빈영양 환경의 대양에서 미세조류중 개체수와 생체량의 점유율이 가장 높은 일차생산자로서 연안의 부영양환경에서 출현하지 않는 특성을 나타낸다(Partensky et al. 1999). 홍수림 수역 조사에서도 외측의 빈영양 정점에서는 출현하였으나 홍수림에 근접한 정점에서는 출현이 제한되었다. 이러한 색소 분포의 공간적 특성은 홍수림 해역과 빈영양 환경의 외해수 정점 사이에서 식물플랑크톤 분류군별 생체량의 변화를 나타내는 동시에, 각 분류군의 환경변화에 대한 적응 능력이 반영된 결과로 사료되며, 홍수림 주변 해역이 대양 규모의 분포 변화가 재현되는 매우 흥미롭고 독특한 해역임을 보여준다.

본 연구에서 홍수림 및 연안이 인접한 해역에서 식물플랑크톤의 생물량은 외해역에 비해 10배 이상 높은 값을 나타내어(Fig. 2) 홍수림 및 연안으로부터의 영양염 공급이 활발할 가능성을 시사하였다. 그러나, 이러한 높은 생물량에도 불구하고, 질산염과 인산염의 농도는 외해역에 비해 약 3배 정도 밖에 높지 않았다(Table 1). 홍수림 해역은 망그로브 낙엽의 분해와 육지로부터의 담수 유입 등에 의해 많은 양의 유기물이 유입되며, 이를 이용하는 종속영양성 박테리아의 성장을 촉진할 것이다(Alongi et al. 1989). 실제로 박테리아의 개체수는 홍수림 인접 해역에서 5배 정도 높게 나타났으며(Fig. 4B) 박테리아 생산력도 약 60배까지 높아(Fig. 5C), 홍수림 해역에서 박테리아에 의한 유기물 분해가 외해에 비해 매우 활발하였다. 특히, 홍수림 주변 해역에서 박테리아 생산력과 일차생산력의 비율은 약 0.1 정도로 홍수림에서 멀리 떨어진 정점 SM5와 SM6에서의 0.01~0.02 보다 현저히 높았는데, 이러한 차이는 홍수림 해역에서 일차생산자 이외의 유기물 공급과 이용이 활발함을 시사하였다. 따라서, 크게 높지 않은 영양염 농도에도 불구하고 상대적으로 높은 식물플랑크톤 생물량이 나타난 것은 홍수림 해역에서 식물플랑크톤이 빠르게 무기 영양염을 이용한 결과로 보인다. 실제로 열대 산호초 생태계에서 빈영양 상태 하에서 높은 생산성이 유지되는 것은 미생물에 의한 빠른 영양염의 재순환과 밀접히 연관되어 있었다(Lewis 1977). 한편, 10% 미만의 낮은 박테리아 생산력과 일차생산력의 비율은 라군 생태계에서 미생물 먹이망을 통한 에너지 흐름 보다는 동물플랑크톤을 통한 섭식먹이망이 우세할 가능성을 나타냈다.

홍수림 해역에서의 식물플랑크톤의 생체량 변화는 식물플랑크톤 군집의 변화와 동반되어 나타났다. 홍수림 내만과 코스레의 라군 내만 정점들에서는 미소식물플랑크톤과 소형식물플랑크톤이 전체 생물량의 50~70%를 차지하여 가장 우점하는 것으로 나타난 반면, 외해역에서는 초미소식물플랑크톤이 85% 이상을 차지하여 비교적 짧은 거리에도 불구하고 급격한 군집 변화 양상이 나타났다(Fig. 2).

초미소플랑크톤은 빈영양 열대해역에서 가장 우점하는 식물플랑크톤으로 알려져 있으며, 그 중 *Prochlorococcus*가 가장 많은 개체수를 차지한다(Li 1994; Partensky et al. 1999; Jardillier et al. 2010). 본 연구에서 두 산호초 해역의 외해역에서 이들 초미소식물플랑크톤은 열대 빈영양 해역과 유사하게 큰 크기의 식물플랑크톤 보다 현저히 높은 생물량을 차지하였다. 그러나, 홍수림이 잘 발달된 축의 조사 해역에서 *Synechococcus*와 초미소진핵생물의 개체수는 연안으로부터의 거리에 따라 지수적으로 감소하는 양상을 보여(Fig. 4), 홍수림 해역에서 이들의 성장이 외해역에 비해 매우 빠름을 시사하였다. 한편, 축라군의 정점 SM5와 SM6에서 *Prochlorococcus* 개체수는 축 라군에 인접한 외측 표층에서 측정된 $0.8\sim 1.2 \times 10^5$ cells mL⁻¹ 범위와 대체로 유사한 반면, *Synechococcus* 개체수는 외해역에서 측정된 $0.01\sim 0.1 \times 10^5$ cells mL⁻¹ 범위의 값보다 현저히 높았다(Choi et al. 2011). 외해에 비해 높은 *Synechococcus* 개체수는 앞에서 언급한 바와 같이 라군 해역의 높은 유기물 생산과 재광물화에 의한 영양염의 빠른 공급(Lewis 1977; Alongi et al. 1996)에 기인할 것으로 사료된다.

한편, 코스레 라군에 인접한 정점 L4, 축 환초 내측의 정점 SM5와 SM6에서 질소 영양염 및 인산염 농도는 라군 외측의 정점 L5에 비해 유사하거나 다소 낮아 빈영양 특성을 나타냈음에도 불구하고 최대동화율에서 높은 값을 나타내었다. 이러한 높은 동화율은 라군 외측의 빈영양 해역과는 다르게 라군 내측에서 일차생산력에 대한 제한이 상대적으로 크지 않았기 때문으로 보인다. 즉, 산호초 해

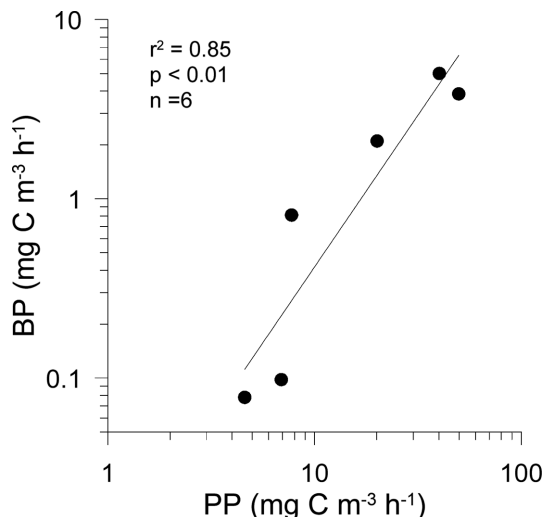


Fig. 6. A plot showing the relationship between primary production (PP) and bacterial production (BP) obtained from the Chuuk lagoon. The solid line represents regression line. Regression analysis was conducted using PASW statistics program

역의 높은 일차생산성은 홍수림 및 잘피 해역의 높은 생산력(Moncreiff et al. 1992; Rivera-Monroy et al. 1998), 높은 투광도에 의한 표층 퇴적물에서 저서성 조류의 일차생산력(Clavier and Garrigue 1999), 산호로부터의 분비물(exudates; Ferrier-Pagès et al. 2000) 등에 의해 유기물 생산성이 높고, ‘유기물 생산-박테리아의 재무기질화-일차생산자에 의한 영양염 이용’이 라군 해역에서 매우 밀접히 연계(coupling)되어 빠르게 영양염이 순환되어 공급되어 유지된 것으로 여겨진다(Hemminga et al. 1994; Alongi et al. 1996; Holmer et al. 2004). 축 라군에서 측정된 박테리아 생산력과 일차생산력 사이에 나타난 높은 양의 상관관계(Fig. 6)는 이러한 유기물 생산과 박테리아에 의한 이용이 밀접히 연계되어 있음을 시사한다.

사 사

본 연구는 한국해양과학기술원의 연구비 지원(PE98962, PE99161)으로 수행되었습니다.

참고문헌

- Alongi DM, Boto KG, Tirendi F (1989) Effect of exported mangrove litter on bacterial productivity and dissolved organic carbon fluxed in adjacent tropical nearshore sediments. *Mar Ecol Prog Ser* **56**:133-144
- Alongi DM, Christoffersen P, Tirendi F (1993) The influence of forest type on microbial-nutrient relationships in tropical mangrove sediments. *J Exp Mar Biol Ecol* **171**:201-223
- Alongi DM, Tirendi F, Goldrick A (1996) Organic matter oxidation and sediment chemistry in mixed terrigenous-carbonate sands of Ningaloo Reef, Western Australia. *Mar Chem* **54**:203-219
- Benner R, Hodson RE (1985) Microbial degradation of the leachable and lignocellulose components of leaves and wood from *Rhizophora* mangrove in a tropical mangrove swamp. *Mar Ecol Prog Ser* **3**:221-230
- Burford MA, Alongi DM, Mckinnon AD, Trott LA (2008) Primary production and nutrients in a tropical macrotidal estuary, Darwin Harbour, Australia. *Estuar Coast Shelf S* **79**:440-448
- Choi DH, Noh JH, Hahn M-S, Lee CM (2011) Latitudinal distribution of picocyanobacteria in surface water of the northwestern Pacific Ocean. *Ocean Sci J* **46**:265-271
- Clavier J, Garrigue C (1999) Annual sediment primary production and respiration in a large coral reef lagoon (SW New Caledonia). *Mar Ecol Prog Ser* **191**:79-89
- Crossland CJ, Barnes DJ (1983) Dissolved nutrients and organic particulates in water flowing over coral reefs at

- Lizard Island. *Aust J Mar Freshw Res* **34**:835-844
- Ducklow HW (1990) The biomass, production and fate of bacteria in coral reefs. In: Dubinsky Z (ed) *Coral reefs, ecosystems of the world*, Vol 25. Elsevier, Amsterdam, pp 265-289
- Ducklow HW, Kirchman DL, Quinby HL (1992) Bacterioplankton cell growth and macromolecular synthesis in seawater cultures during the North Atlantic spring phytoplankton bloom, May, 1989. *Microb Ecol* **24**:125-144
- Ferrier-Pagès C, Gattuso JP (1998) Biomass, production and grazing rates of pico- and nanoplankton in coral reef waters (Miyako Island, Japan). *Microb Ecol* **35**:46-57
- Ferrier-Pagès C, Leclercq N, Jaubert J, Pelegri SP (2000) Enhancement of pico- and nanoplankton growth by coral exudates. *Aquat Microb Ecol* **21**:203-209
- Furnas MJ, Mitchell AW, Gilmartin M, Revelante N (1990) Phytoplankton biomass and primary production in semienclosed reef lagoons of the Central Great Barrier Reef, Australia. *Coral Reefs* **9**:1-10
- Gibb SW, Barlow RG, Cummings DG, Rees NW, Trees CC, Holigan P, Suggett D (2000) Surface phytoplankton pigment distributions in the Atlantic Ocean: an assessment of basin scale variability between 50°N and 50°S. *Prog Oceanogr* **45**:339-368
- Hemminga MA, Slim FJ, Kazungu J, Ganssen GM, Nieuwenhuize J, Kruijff NM (1994) Carbon outwelling from a mangrove forest with adjacent seagrass beds and coral reefs (Gazi Bay, Kenya). *Mar Ecol Prog Ser* **106**:291-301
- Holguin G, Vazquez P, Bashan Y (2001) The role of sediment microorganisms in the productivity, conservation, and rehabilitation of mangrove ecosystems: an overview. *Biol Fert Soils* **33**:265-278
- Holmer M, Duarte CM, Boschker HTS, Barrón C (2004) Carbon cycling and bacterial carbon sources in pristine and impacted Mediterranean seagrass sediments. *Aquat Microb Ecol* **36**:227-237
- Jardillier L, Zubkov MV, Pearman J, Scanlan DJ (2010) Significant CO₂ fixation by small prymnesiophytes in the subtropical and tropical northeast Atlantic Ocean. *ISME J* **4**:1180-1192
- Jeffrey SW, Vesk M (1997) Introduction to marine phytoplankton and their pigment signatures. In: Jeffrey SW, Mantoura RFC, Wright SW (eds) *Phytoplankton Pigments in Oceanography: Guidelines to Modern Methods*. UNESCO, Paris, pp 37-84
- Koch MS, Madden CJ (2001) Patterns of primary production and nutrient availability in a Bahamas lagoon with fringing mangroves. *Mar Ecol Prog Ser* **219**:109-119
- Lee S, Fuhrman JA (1987) Relationships between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton. *Appl Environ Microb* **53**:1298-1303
- Lee SY (1995) Mangrove outwelling—a review. *Hydrobiologia* **295**:203-212
- Lewis JB (1977) Processes of organic production on coral reefs. *Biol Rev* **52**:305-347
- Li WKW (1994) Primary production of prochlorophytes, cyanobacteria, and eukaryotic ultraphytoplankton: Measurements from flow cytometric sorting. *Limnol Oceanogr* **39**:169-175
- Moncreiff CA, Sullivan MJ, Daehnick AE (1992) Primary production dynamics in seagrass beds of Mississippi Sound: the contributions of seagrass, epiphytic algae, sand microflora, and phytoplankton. *Mar Ecol Prog Ser* **87**:161-171
- Moriarty DJW, Boon PI, Hansen JA, Hunt WG, Poiner IR, Pollard PC, Skyring GW, White DC (1985) Microbial biomass and productivity in seagrass beds. *Geomicrobiol J* **4**(1): 21-51
- Olson RJ, Chisholm SW, Zettler ER, Amburst EV (1990) Pigment, size, and distribution of *Synechococcus* in the North Atlantic and Pacific Ocean. *Limnol Oceanogr* **35**:45-58
- Parsons TR, Maita Y, Lalli CM (1984) *A manual of chemical and biological methods for seawater analysis*. Pergamon Press, New York, 173 p
- Partensky F, Hess WR, Vault D (1999) *Prochlorococcus*, a marine photosynthetic prokaryote of global significance. *Microbiol Mol Biol Rev* **63**:106-127
- Riemann B, Bjornsen PK, Newell S, Fallon R (1987) Calculation of cell production of coastal marine bacteria based on measured incorporation of [³H]thymidine. *Limnol Oceanogr* **32**:471-476
- Rivera-Monroy VH, Madden CJ, Day JW, Twilley RR, Vera-Herrera F, Alvarez-Guillén H (1998) Seasonal coupling of a tropical mangrove forest and an estuarine water column: enhancement of aquatic primary productivity. *Hydrobiologia* **379**:41-53
- Twilley RR (1985) The exchange of organic carbon in basin mangrove forests in a southwest Florida estuary. *Estuar Coast Shelf Sci* **20**:543-557
- Twilley RR (1988) Coupling of mangroves to the productivity of estuarine and coastal waters. In: Jansson BO (ed) *Coastal-Offshore Ecosystem Interactions*. Springer-Verlag, Germany, pp 155-180
- Wright SW, Jeffrey SW, Mantoura RFC, Llewellyn CA, Bjørnland T, Repeta D, Welschmeyer N (1991) Improved

HPLC method for the analysis of chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton. *Mar Ecol Prog Ser* **77**:183-196

Zapata M, Rodriguez F, Garrido JL (2000) Separation of chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton: a new HPLC method using a reversed phase C8 column and pyridine containing mobile phases. *Mar Ecol Prog Ser* **195**:29-45

Ziegler S, Benner R (1999) Dissolved organic carbon cycling in a subtropical seagrass-dominated lagoon. *Mar Ecol Prog Ser* **180**:149-160

Received Sep. 26, 2013

Revised Oct. 31, 2013

Accepted Nov. 22, 2013