

경기만 해역에서 분리된 *Skeletonema marinoi-dohrnii* complex의 성장률에 대한 수온과 광도의 영향

송태윤 · 유만호 · 이영주 · 최중기*

인하대학교 해양학과

Effects of Temperature and Irradiance on Growth Rate of *Skeletonema marinoi-dohrnii* Complex Isolated from Gyeonggi Bay, Korea

Tae Yoon Song, Man Ho Yoo, Youngju Lee and Joong Ki Choi*

Department of Oceanography, Inha University, Incheon 402-751, Korea

Abstract - The growth rate of *Skeletonema marinoi-dohrnii* complex isolated from Gyeonggi Bay was studied in on axenic batch cultures, under non-nutrient limited condition to determine the growth rate over a wide range of light intensities ($5 \sim 500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) and temperature ($2 \sim 35^\circ\text{C}$). This species exhibited its maximum specific growth rate of 2.48 d^{-1} at a combination of 26.1°C and light intensity of $197 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ as associated to optimal conditions of light and temperature. The results supported that *S. marinoi-dohrnii* complex are more likely to occur in late winter-spring blooms in the western and southern Korea as well as Gyeonggi Bay due to relatively high growth rates ($0.79 \sim 1.61 \text{ d}^{-1}$), considering the effect of temperature on nutrient competition among *Skeletonema* species. This study might be helpful to improve the precision and reality of a coastal ecosystem model.

Key words : *Skeletonema marinoi-dohrnii* complex, growth rate, temperature and irradiance, Gyeonggi Bay

서 론

식물플랑크톤은 해양 생태계 먹이망과 생지화학적 순환과정에서 중심적 역할을 하기 때문에 생태계 모델에서 이들의 분포와 생물량 변동에 대한 모의는 핵심적인 연구주제가 되어왔다 (Bissinger *et al.* 2008). 최근 들어 국내에서도 연안 환경 및 생태계 관리 측면에서 생태계

모델의 필요성이 대두되면서 식물플랑크톤 증식 및 부영양화를 모의하는 생태계 모델이 시도되어 왔다 (Kim and Kim 2002; Kim *et al.* 2002; Song *et al.* 2007; Lee *et al.* 2008). 일반적으로 생태계 모형에 포함된 생물학적 매개변수는 이 · 화학적 매개변수보다 환경인자들에 더 민감하고 복합적으로 영향을 받기 때문에 해역마다 상당히 다를 수 있다 (Jørgensen 2011). 하지만 상당수의 국내 모델이 식물플랑크톤 성장 관련 매개변수에 대한 실측자료 부족으로 실제 현장특성과 상이한 외국 자료에 의존하는 실정이다 (Song *et al.* 2011). 따라서 대상해역에서

* Corresponding author: Joong Ki Choi, Tel. 032-860-7704, Fax. 032-860-5236, E-mail. jkchoi@inha.ac.kr

우점하는 식물플랑크톤의 생리·생태적 메커니즘에 대한 상세한 지식확보는 성공적인 모델의 전제로써 매우 중요한 문제가 된다.

규조류 *Skeletonema costatum* sensu lato (Greville) Cleve는 우리나라를 비롯한 전 세계적인 보편종으로 (Choi and Shim 1986; Lee *et al.* 1997; Yeo *et al.* 1997; Yoon 1999; Yoon and Kim 2003; Park *et al.* 2009; Cho 2010b; Baek *et al.* 2011; Jahan 2013), 연안 환경에서 식물플랑크톤 대증식에 기여하는 것으로 알려져 왔다 (Karentz and Smayda 1984; Cloern *et al.* 1985). 하지만 이 종은 최근 형태학적, 분자계통학적 재평가 연구를 통해 좁게 정의된 *Skeletonema costatum* sensu stricto (Greville) Cleve emend. Zingone et Sarno를 비롯해 최소 8종으로 구성되었다고 보고되었다 (Zingone *et al.* 2005; Sarno *et al.* 2005, 2007). 이 중 *Skeletonema marinoi*와 *S. dohrnii*는 높은 출현빈도로 온대해역에서 분포하며 온대 저위도 지역에서는 겨울철에, 온대 고위도 지역에서는 봄 또는 초여름에 분포한다 (Kooistra *et al.* 2008). 또한 이 종들은 우리나라에서도 경기만을 비롯한 서남해안 전역에서 사계절에 걸쳐 우점하는 것으로 보고되었다 (Jung *et al.* 2009) 이와 같이 이 종들이 우리나라를 비롯한 온대해역에서 차지하는 생태적 중요성에도 불구하고 생리·생태학적 정보는 매우 부족한 실정이다 (Saggiomo *et al.* 2006; Suksomjit *et al.* 2009).

식물플랑크톤의 성장조절 인자들 가운데 광과 온도는 가장 중요한 인자이며 (Yoder 1979), 식물플랑크톤의 생장은 대사활동과 포화 광 사이의 상호작용에 영향을 받기 때문에 두 인자를 따로 분리해서 볼 수 없다 (Mortain-Bertrand *et al.* 1988). 또한 상대적으로 영양염이 풍부한 연안 환경에서 두 인자는 식물플랑크톤의 시공간적 분포를 조절하는 주요 요인이 될 수 있다. 그러므로 생태계 모델에서 중, 고위도 식물플랑크톤의 일차생산과 천이를 모의하는데 있어서 광과 온도는 중요한 물리적 환경요인이다.

본 연구의 목적은 경기만에서 우점하는 *S. marinoi-dohrnii* complex를 분리, 배양하여 넓은 범위의 온도와 광 조건에서 반응하는 성장률을 제시하고, 그 성장특성으로부터 종의 분포특성을 이해하는데 있다. 이를 위해 광, 온도를 조합한 63가지 조건에서 성장률 실험을 수행하였고, 그 결과를 잘 알려진 세 가지 성장 모형식에 적용하여 최적항 방정식을 구하였다. 본 연구는 *S. marinoi-dohrnii* complex가 우점하는 경기만을 비롯한 서남해안 해역에 대한 생태계 모델을 구축하는데 기초자료로 활용될 수 있다.

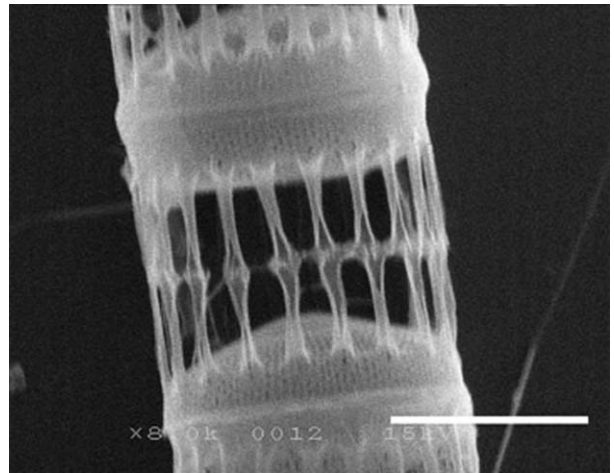


Fig. 1. Girdle view of *Skeletonema marinoi-dohrnii* complex. SEM, scale bar=5 μ m.

재료 및 방법

1. 대상 식물플랑크톤 종의 분리, 동정 및 사전 배양

인천 관선부두 (N 37° 26'59", E 126° 35'43")에서 2013년 3월 (수온 7.2°C, 염분 28.7 psu)에 키타하라 네트(망목 $\phi 45 \mu$ m)를 이용하여 채집한 시료에서 종을 분리하였다. 종 동정을 위하여 배양시료 중 일부를 루골 용액으로 고정하였고, 산 처리를 통해 유기물을 제거한 후 시료를 건조시키고 메탈 코팅하여 주사전자현미경 (S-2460N, Hitachi Inc., Japan)으로 검경하였다 (Simonsen 1974; Sarno *et al.* 2005; Jung *et al.* 2009). 이 종주는 전자현미경을 통해 형태학적으로 *Skeletonema marinoi*로 분류되었으나, *S. marinoi*와 *S. dohrnii*의 정확한 동정을 위해서는 형태분류학적 분류뿐만 아니라 분자계통학적 정보가 필요하기 때문에 (Kooistra *et al.* 2008) 본 연구에서는 *S. marinoi-dohrnii* complex로 기재하였다 (Kaeriyama *et al.* 2011; Fig. 1). 사전 배양을 위해 분리된 종주는 현장 해수를 이용하여 만든 f/2 배지에 접종한 후 수온 15°C, 광도 150 μ mol photons $m^{-2}s^{-1}$, 명암주기 14:10 h (L:D) 조건 하에서 미세공기 주입과 일일 1~2회 교반하면서 회분배양 (batch culture)하였고, 실험 전까지 지수성장 (exponential growth) 단계를 유지하였다. 광원은 LED 투광등 (Power LED 30W, cool white 6800K, Ruby-Lighting Co., Korea)을 이용하였는데, 광합성 램프로 LED 사용은 높은 신뢰도, 재현성, 휴대성 때문에 광합성 관련 전자전달, 탄소 대사활동, 미량가스배출 등의 연구에 유용한 것으로 알려져 있다 (Ten-

nessen *et al.* 1994).

2. 성장률 실험

실험세트는 6개의 수조 각각에 광도구배가 9가지로 구성된 삼각플라스크(250 mL) 한 조씩 들어가도록 구성하였다(Fig. 2). 수조의 온도는 각각 2, 5, 10, 20, 30, 35°C를 유지하도록 항온순환기를 이용하였고, 2°C로 설정된 항온순환기에는 결빙을 방지하도록 부동액을 첨가하였다. 9개의 삼각플라스크 각각에는 차광율이 다른 차광필름(LLumar® film)으로 감싸서 플라스크 안으로 투과되는 광량이 각각 5, 10, 20, 30, 50, 70, 100, 200, 500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (각 설정 광도의 $\pm 10\%$ 의 오차허용)가 되도록 하였고 광량 측정은 광도계(Biospherical Instruments Inc. QSL-2100)를 이용하였다. 광원은 항온수조 바닥을 통해 삼각플라스크 밑면을 비추도록 하였고 인접한 플라스크로부터 나오는 빛에 영향을 받지 않도록 삼각플라스크 사이마다 검은색 칸막이를 두었다. 실험에서 배양밀도는 자가그늘지움(self-shading)이 되지 않도록 종주 배양액을 희석하여 플라스크에 동일한 양을 분주하였다. 분주된 종주가 광에 의한 사전적응을 피하고 동조배양(Synchronization)이 되도록 실험 전 24시간 동안 암 상태에 보관하였다. 이 때 종주가 수조온도에 순응할 수 있도록 수조의 설정온도를 서서히 단계적으로 맞추었다. 성장률 실험은 3~4일에 걸쳐 이루어졌으며 매일 오전 중에 각각의 삼각플라스크로부터 시료를 채취하여 루골 용액으로 최종농도 0.5%로 고정하였다. 시료는 Sedgwick-Rafter chamber에 1 mL을 넣고 광학현미경(Olympus, BX50) 하에서 계수하였다. 이 때 통계적 오차를 줄이기 위하여 세 포수를 적어도 200개 이상 3회씩 반복하여 계수하여 평균값을 사용하였다. 실험결과 확인 후 성장 상한온도를 찾기 위해 32°C 구간에 대한 실험을 추가 수행하였다.

3. 성장률과 성장모형

특수성장률(specific growth rate, d^{-1} ; 이하 성장률)은 하루 간격($t=1$ day)으로 계수된 세포수를 이용하여 식(1)에 따라 계산하였다.

$$\mu = t^{-1} \cdot \ln(N_t/N_0) \quad \text{unit}(\text{day}^{-1}) \quad (1)$$

여기서 N_0 은 실험 초기에 존재하는 세포수이고 N_t 은 일정 배양시간 후의 세포수이다. 광도와 성장률 관계에 대한 생리적 매개변수를 계산하기 위하여, 실험값을 세 가지 모형(Steele 1965; Platt and Jassby 1976; Peeters and Eilers 1978)으로 곡선근사(curve fitting)하여, 가장 적합

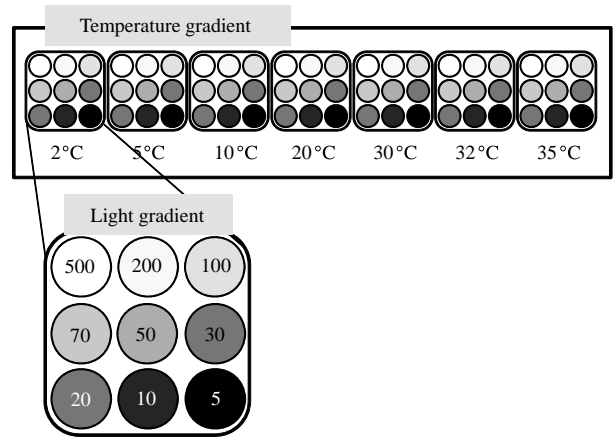


Fig. 2. Experimental design for growth rate of *Skeletonema marinoi-dohrnii* complex at various temperatures (2~35°C) and irradiances (5~500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$).

한 모형을 제시하고자 하였다. Steele (1965) 모형은 식(2)와 같다.

$$\mu = \mu_{\max_T} \frac{I}{I_{\text{opt}_T}} \exp(I - I_{\text{opt}_T}) \quad (2)$$

여기서 μ 는 광도 I 에서 측정된 성장률이고, μ_{\max_T} 와 I_{opt_T} 는 온도 T 에서의 최대성장률과 최적광도이다. Platt and Jassby (1976)의 쌍곡선 탄젠트 함수는 식(3)과 같다.

$$\mu = \mu_{\max_T} \text{Tanh}[\alpha(I - I_c)/\mu_{\max_T}] \quad (3)$$

여기서 μ 는 광도 I 에서 측정된 성장률이고, μ_{\max_T} 는 온도 T 에서의 최대성장률, α 는 초기기율기(또는 성장효율), I_c 는 x 축 절편(또는 보상광도), Tanh 는 쌍곡선 탄젠트 함수이다. Peeters and Eilers (1978)의 광저해 모형은 식(4)와 같다.

$$\mu = 2\mu_{\max_T}(1 + \beta) \frac{I'}{(I'^2 + 2I'\beta + 1)} \quad (4)$$

$$I' = I/I_{\text{opt}_T}$$

여기서 μ , μ_{\max_T} , β 는 각각 광도 I 에서 측정된 성장률, 온도 T 에서의 최대성장률, 감쇠계수(attenuation coefficient)이며 I_{opt_T} 는 온도 T 에서의 최적광도이다. 온도에 따른 최대성장률(μ_{\max}) 및 최적광도(I_{opt}) 반응식을 구하기 위하여 위 모형으로부터 구한 온도(T)별 μ_{\max_T} 과 I_{opt_T} 값을 Logan *et al.* (1976)의 함수를 변형한 식(5), (6)에 곡선근사하였다(Cloern 1978).

$$\mu_{\max}(T) = \alpha \cdot \left[\exp(b \cdot T) - \exp\left(c - \frac{(d-T)}{e}\right) \right] \quad (5)$$

Table 1. Specific growth rates from cell counting data after the experiment (Irradiance: $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, n.g.: no growth)

Irradiance	Temperature						
	2°C	5°C	10°C	20°C	30°C	32°C	35°C
5	0.20	0.26	0.55	0.32	0.62	0.07	n.g
10	0.21	0.27	0.46	0.50	0.53	0.13	n.g
20	0.29	0.51	0.62	0.86	0.44	0.13	n.g
30	0.34	0.62	0.68	1.10	0.44	0.17	n.g
50	0.36	0.44	1.30	1.53	0.90	0.43	n.g
70	0.45	0.82	1.36	1.56	1.56	1.37	n.g
100	0.31	0.79	1.44	2.03	1.68	1.60	n.g
200	0.44	0.61	1.41	2.09	1.94	1.08	n.g
500	0.20	0.52	1.21	1.46	1.36	0.05	n.g

Table 2. Values of parameters $\mu_{\max T}$, $I_{opt T}$ and β derived from Peeters & Eilers's (1978) equation for *Skeletonema marinoi-dohrnii* complex in relation to temperatures

Parameter	Definition	Temperature (°C)					
		2	5	10	20	30	32
$\mu_{\max T}$	μ_{\max} at temperature	0.39	0.71	1.48	2.05	1.97	1.85
$I_{opt T}$	I_{opt} temperature	78	106	163	158	186	118
β	attenuation parameter	3.13	2.67	1.96	1.02	0.17	-0.83

$$I_{opt}(T) = \alpha' \cdot \left[\exp(b' \cdot T) - \exp\left(c' - \frac{(d' - T)}{e}\right) \right] \quad (6)$$

수온계수 Q_{10} 은 지수성장하는 수온구간의 생장률을 식 (7)에 최소자승법으로 근사하여 구하였다.

$$\ln Q_{10} = \frac{10}{(T_2 - T_1)} \ln \frac{\mu_2}{\mu_1} \quad (7)$$

여기서 μ_1, μ_2 는 각각 절대온도 T_1, T_2 에서의 생장률이다.

결 과

온도구간별로 광도에 따른 *Skeletonema marinoi-dohrnii* complex의 생장률 실험결과, 35°C를 제외한 모든 온도구간(2~32°C)에서 생장하였으며, μ 는 0.20~2.09 d⁻¹의 범위를 보였다(Table 1). 이 실험값을 세 가지 생장 모형식을 이용한 결과는 Fig. 3과 같다. 모든 온도구간에서 이 종의 생장반응은 광도의 증가와 함께 μ 가 급격히 증가하였으나, μ 가 최대에 도달한 광도 그 이상에서는 μ 가 감소하는 광저해(photoinhibition)현상을 보였다. 특히 저온구간(2, 5, 10, 20°C)에서는 대체로 온도가 높아질수록 μ 의 최대값과 $I_{opt T}$ 도 함께 증가하는 경향을 나타냈으나, 고온구간(30, 32°C)에서는 μ 의 최대값과 $I_{opt T}$ 가 감소하는 경향과 동시에 현저한 광저해를 보였다. Steele (1965)

의 경험식 또는 Platt and Jassby (1976)의 쌍곡선 탄젠트 함수는 넓은 광도 범위에서 *S. marinoi-dohrnii* complex의 생장반응을 충분히 설명하지 못하였다. 구체적으로 Platt and Jassby (1976)의 모형은 높은 광도에서 광저해 현상이 재현되지 않았다. 또한 Steele (1965)의 모형은 $I_{opt T}$ 부근에서 μ 를 과대 추정할 반면, $I_{opt T}$ 보다 높은 광도에서는 과소 추정함으로써 결과적으로 광저해 현상을 지나치게 강조하였다. 하지만 Peeters and Eilers (1978)의 모형식은 실험값과 가장 잘 일치하였는데, 낮은 광도부터 $I_{opt T}$ 까지 생장률의 지수적 증가를 잘 예측하였고 높은 광도에서도 광저해 효과를 잘 보여주었다. 결과적으로 이 모형의 타당성은 이 종에 대한 실험값과 예측값 간의 높은 상관성으로 확인되었다($r=0.96$, $n=54$; Fig. 4). Peeters and Eilers 생장률 모형으로부터 구한 각 온도구간별 매개변수는 Table 2와 같다. $\mu_{\max T}$ 은 0.39~2.05 d⁻¹의 범위로, 2°C와 20°C에서 각각 최소값과 최대값을 보였으며 이때 $I_{opt T}$ 는 각각 78과 158 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 이었다. 또한 감쇠계수(β)는 고온으로 갈수록 작아져 광저해 효과가 커지는 것을 반영하였다.

온도에 따른 *S. marinoi-dohrnii* complex의 최대생장률(μ_{\max})과 최적광도(I_{opt}) 반응곡선과 그 함수식은 Figs. 5, 6 그리고 식(8), (9)와 같다. 이 결과로부터 이 종의 최대 μ_{\max} 는 2.48 d⁻¹이었고, 이 때 최적수온과 최적광도는 각각 26.1°C, 최적광도(I_{opt})는 197 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 로 계산되었

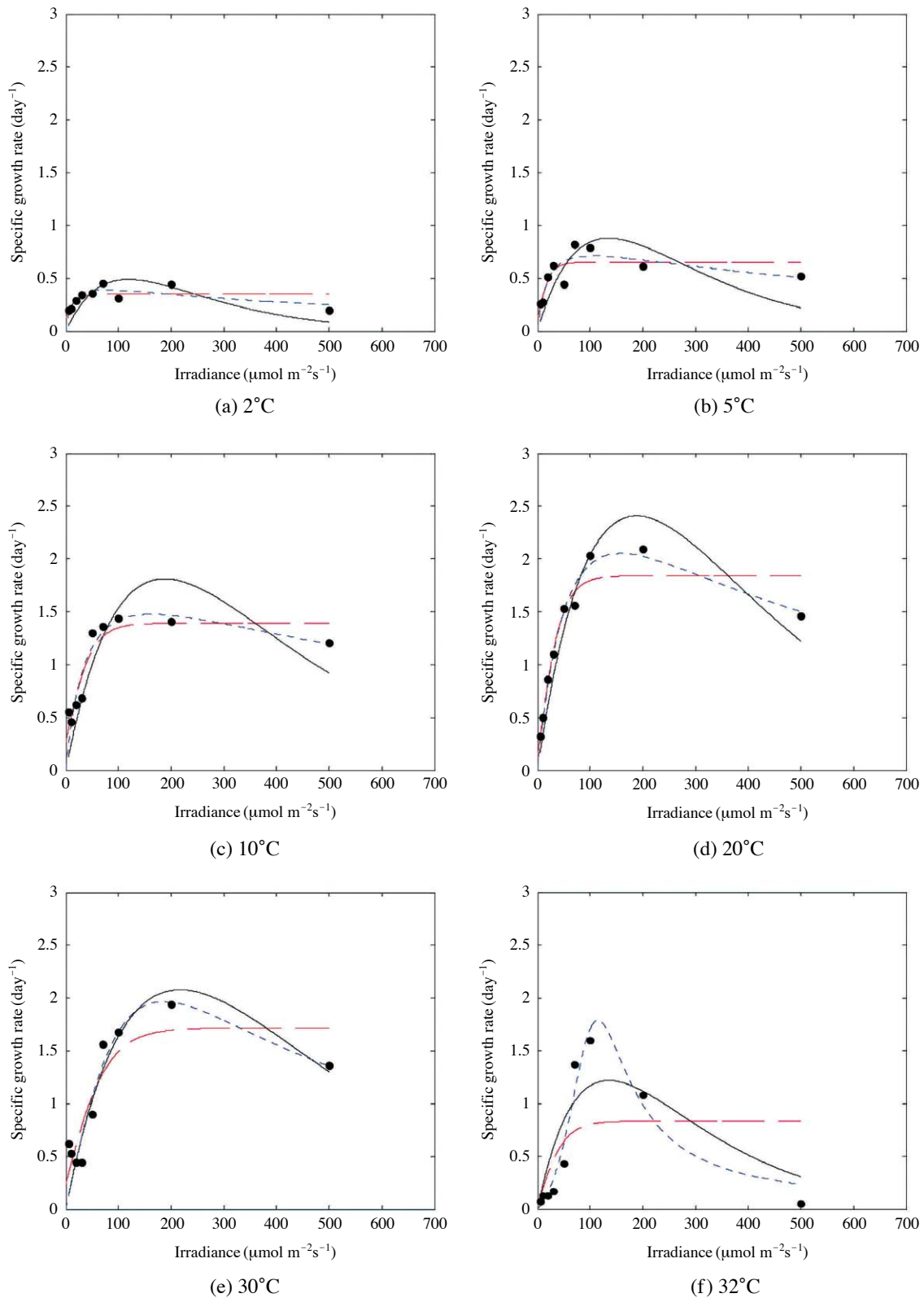


Fig. 3. Effect of temperature and irradiance on the growth rate of *Skeletonema marinoi-dohrnii* complex. Each line indicates fitted plot in three different models of Steel (solid line), Platt & Jassby (dash line), and Peeters & Eilers (dotted line). Result on 35°C was omitted due to no growth.

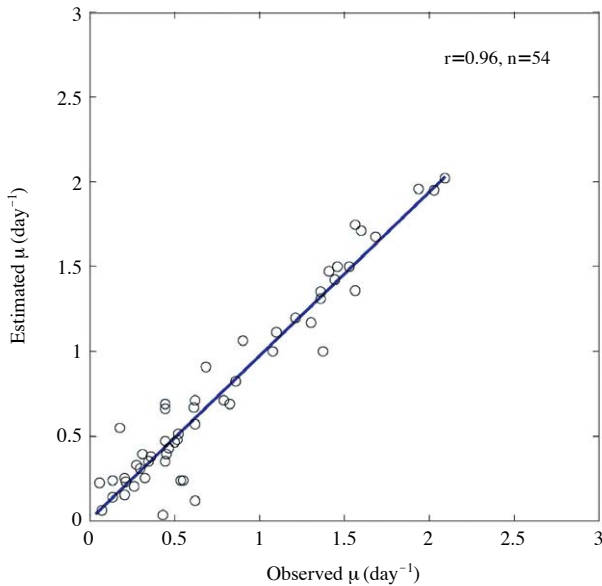


Fig. 4. Relation between the growth rates (observed μ) and fitted growth rate (estimated μ) by Peeters & Eilers's model (1978) for *Skeletonema marinoi-dohrnii* complex.

Table 3. Values of the main parameters related to growth of *Skeletonema marinoi-dohrnii* complex

	μ_{\max}	$T_{\text{opt}} (^{\circ}\text{C})$	I_{opt}	$Q_{10} (2 \sim 26^{\circ}\text{C})$
Parameter	2.48	26.1	197	1.78

다 (Table 3). 온도에 대한 이 종의 성장반응은 최적온도 (26.1°C)를 중심으로 이보다 온도가 낮아질수록 μ_{\max} 는 완만하게 감소한 반면에, 최적온도를 넘는 수온조건에서는 급격하게 감소하는 경향을 보였다. 또한 반응곡선의 추세로 볼 때 이 종은 2°C 이하에서도 성장할 수 있는 것으로 나타났다. 약 130 여종의 식물플랑크톤 성장률에 기초하여 이론적 최대 성장률에 대한 온도 함수를 구한 Eppley (1972) 곡선과 비교하면, *S. marinoi-dohrnii* complex의 성장반응은 저온에서부터 20°C까지 Eppley 곡선과 거의 유사하였으나 그 이상의 온도부터는 증가 경향이 다소 완만해지면서 Eppley 곡선과의 차이가 뚜렷하게 벌어졌다. 이러한 반응곡선으로부터 얻어진 Q_{10} 은 1.78 (2~26°C)으로 Eppley 곡선의 1.88보다 다소 낮았다.

$$\mu_{\max}(T) = 1.124 \cdot \left[\exp(0.103 \cdot T) - \exp\left(5.393 - \frac{(49.89 - T)}{8.271}\right) \right] \quad (8)$$

$$I_{\text{opt}}(T) = 93.02 \cdot \left[\exp(0.029 \cdot T) - \exp\left(12.42 - \frac{(51.57 - T)}{1.61}\right) \right] \quad (9)$$

고 찰

1. *Skeletonema marinoi-dohrnii* complex의 성장 매개변수

일반적으로 생태계 모델에 필요한 식물플랑크톤과 관련된 매개변수는 모델의 목적에 따라 차이가 있지만 기본적으로 식물플랑크톤 최대 μ_{\max} 와 이 때의 T_{opt} , I_{opt} 이다. 이러한 매개변수를 얻기 위해서는 넓은 범위의 온도와 광도가 조합된 실험조건에서 수행되어야 한다.

실험결과로부터 도출된 *S. marinoi-dohrnii* complex의 성장반응식은 최대 μ_{\max} , T_{opt} , I_{opt} 에 대하여 각각 2.48 d⁻¹, 26.1°C, 197 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 을 나타내었다. 이들 매개변수를 기존 연구결과와 비교해 보면 최대 μ_{\max} 는 상당한 차이를 보였다. 구체적으로 Table 4를 보면, 기존 연구결과에서 *S. costatum* s.l.의 최대 μ_{\max} 는 1.5~3.47 d⁻¹의 범위로 연구마다 큰 차이를 보였고, 같은 종인 *S. marinoi-dohrnii* complex의 경우에도 1.6 d⁻¹ (Kaeriyama *et al.* 2011)으로 본 결과에 비해 크게 낮았다. *S. costatum* s.l.에서 보이는 큰 변동은 상당부분 *Skeletonema* 속의 중간 혹은 중대 차이에서 비롯될 수 있다. 예를 들어 Gallagher (1982)와 Kaeriyama *et al.* (2011)는 *Skeletonema* 속의 종들 간에 상당한 성장률 차이가 있음을 보고하였다 (cf. Table 4). 한편 본 연구와 Kaeriyama *et al.* (2011)에서 같은 중간 성장률 차이는 성장률 측정법 (세포수 계수법과 클로로필 농도)이 다른데서 비롯된 세포수 성장률과 생체량 성장률간의 차이로 해석되었다 (Pruder and Bolton 1980; Langdon 1987, 1988). 이러한 차이는 주로 규조류에서 나타나는데, 그 이유는 규조류의 독특한 세포분열과정에 의해 모세포에서 나온 딸세포들의 크기가 여러 세대에 걸쳐 작아지기 때문이다. 따라서 생체량 성장률은 세포수 성장률에 비해 낮고, 이러한 경향은 온도가 증가할수록 세포분열 속도는 빨라지기 때문에 그 차이는 고온에서 더 뚜렷하게 나타난다. 이러한 현상은 Langdon (1988)의 Table VII에서 5~25°C에서 측정된 개체수 성장률과 탄소생체량 성장률의 결과를 온도의 함수로 보면 각각의 성장률은 선형관계를 보이지만 두 성장률의 기울기가 달라 고온으로 갈수록 두 성장률의 차이가 커짐을 알 수 있다. 이 자료로 구한 개체수 대 탄소생체량 성장률 비 (평균 1.38)를 이용하여 본 결과의 세포수 성장률 2.48 d⁻¹을 생체량 성장률로 환산한 결과는 1.80 d⁻¹으로 Kaeriyama *et al.* (2011)의 1.6 d⁻¹보다 다소 높았다.

Table 4. Ranges of specific growth rate and culture temperature in relation with *Skeletonema* species (Unit of irradiance: $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, combination: The combination of a wide light & temperature range)

Species	Temperature range (°C)	Specific Growth rate	Method	Reference
	(T_{opt})	μ (d^{-1})	Light : Dark period (h) (Irradiance) Growth measurement	
<i>Skeletonema costatum</i> s.l.	2~20 (20)	0.54~1.92*	12 L : 12 D (130) cell count	Hitchcock 1980
	20	0.07~3.47* [†]	14 L : 10 D (180) cell count	Gallagher 1982
	5~25 (25)	0.7~2.79*	daylengths (9~16 h) (5~450) cell count	Langdon 1988
	5~30 (25)	0.2~1.5	14 L : 10 D (combination) <i>in vitro</i> Chl- <i>a</i>	Suzuki and Takahashi 1995
<i>Skeletonema ardens</i>	20~35 (35)	1.4~2.3		
<i>Skeletonema costatum</i> s.s.	15~30 (25)	0.8~1.3		
<i>Skeletonema marinoi-dohrnii</i> complex	10~30 (25)	1.0~1.6		
<i>Skeletonema japonicum</i>	10~25 (25)	1.0~1.6	14 L : 10 D (150) <i>in vivo</i> chl- <i>a</i>	Kaeriyama <i>et al.</i> 2011
<i>Skeletonema menzeli</i>	15~35 (25)	1.2~2.0		
<i>Skeletonema pseudocostatum</i>	15~30 (30)	1.2~1.9		
<i>Skeletonema tropicum</i>	15~30 (25)	0.8~1.4		
<i>Skeletonema marinoi-dohrnii</i> complex	2~32	0.39~2.05	14 L : 10 D (combination) cell count	This study

* : Specific growth rates converted from division rates; [†] : variation among clones of *Skeletonema costatum* s.l.

2. *S. marinoi-dohrnii* complex의 성장특성과 분포

식물플랑크톤 종마다 각기 다른 성장온도 범위, 최적 온도, Q_{10} 을 갖는 것은 생태계에서 중간 경쟁, 다양한 생태지위 (niche)를 구성하는데 중요하다 (Goldman and Carpenter 1974). 본 결과에서 제시한 *S. marinoi-dohrnii* complex의 최대생장률 반응곡선이 갖는 특징은 넓은 성장온도 범위 (2~32°C)와 Eppley (1972)의 곡선에 근접하는 우월한 성장률이다 (Fig. 5). 또한 반응곡선은 온도가 증가하면서 성장률도 증가하지만 최적온도를 넘어서면 성장률이 급격히 감소함으로써, 결국 최적온도 (26.1°C)가 성장 상한온도 (32°C) 부근에서 나타나는 전형적인 패턴을 따랐다 (Suzuki and Takahashi 1995). 이러한 패턴은 이 종이 자연환경에 서식하는데 있어서 26.1°C 이상보다는 그 이하의 온도에서 더 잘 적응한다는 것을 의미한다 (Eppley 1972). 그러므로 이러한 특징은 실제 *S. marinoi-dohrnii* complex가 온대해역에서 겨울부터 여름까지 우점종으로 빈번하게 출현하는 특성을 잘 설명한다 (Kooistra *et al.* 2008).

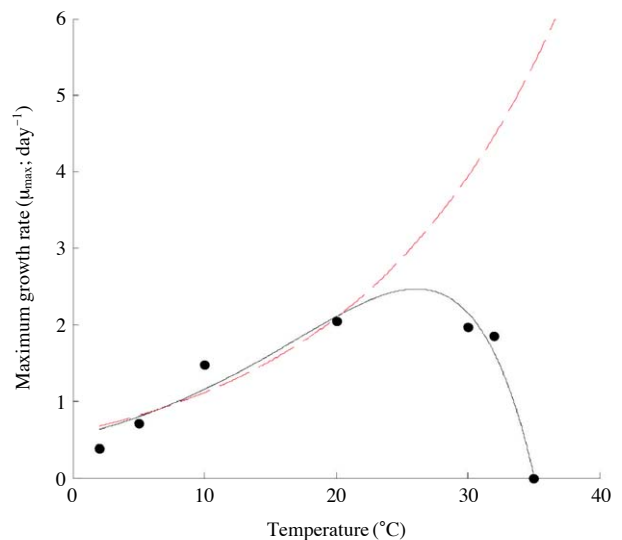
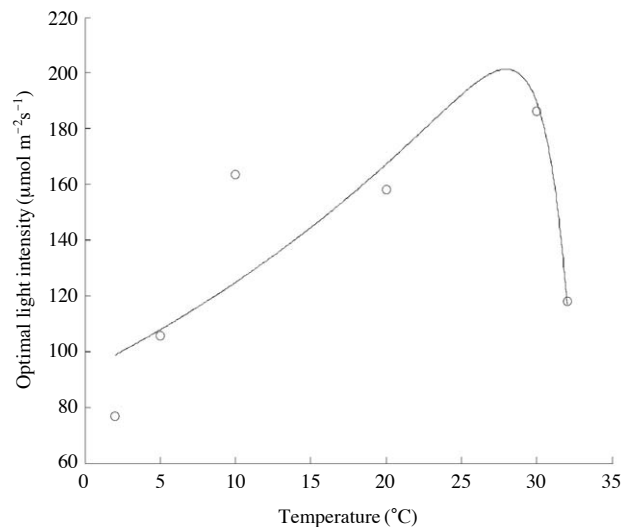


Fig. 5. Temperature-dependent functions for the maximum phytoplankton growth rate in the Eppley (1972) curve (dashed line) and the specific growth rate of *Skeletonema marinoi-dohrnii* complex (solid line).

Table 5. The bloom pattern and seasonal dominance of *Skeletonema costatum* s.l. in Korean coastal waters

Study area	Timing of blooms	Temperature (°C)	Salinity (psu)	Survey	Reference
Gyeonggi Bay	April, July	1.4, 27.6	32, 26.3	Monthly	Choi and Shim (1986)
	March, August			Monthly	Lee <i>et al.</i> (1997)
	August	26	20.4	Seasonally	Yeo and Kang (1998)
	February	1.6~2.5	28.8~30.7	Seasonally	Yi <i>et al.</i> (2005)
Mokpo coastal Waters	July			Seasonally	Kwon <i>et al.</i> (2009)
	March, April, July, August			Mar. to Nov. during six years	Cho (2010b)
Jinhae Bay	July	-		Seasonally	Yeo and Park (1997)
	September				Lee <i>et al.</i> (1981)
Deungnyang Bay	December			Monthly	Lee and Huh (1983)
	January			Monthly	Youn (1999)
	January			January, July, and October	Youn and Kim (2003)
Gamak Bay	Spring, Summer, Winter	7.3~25.5	31.8~34.6	Monthly	Park <i>et al.</i> (2009)
	December	4.4~30	31.4~34.5	Monthly	Oh <i>et al.</i> (2009)
Gwangyang Bay	February	5~8	29.6~32	February	Baek <i>et al.</i> (2011)
Yeosu and Wando coastal Waters	July	20			Cho <i>et al.</i> (2010a)
Eastern area of the South Sea	December, January	10	34	Monthly	Jang <i>et al.</i> (2013)
Jangmok Bay	August, September			June to September	Jang <i>et al.</i> (2010)
Gori	August				Yoo and Lee (1982)

앞서 언급한 바와 같이 *Skeletonema* 속의 대부분 종들은 최적온도가 25°C 이상이다. 그럼에도 불구하고 *S. costatum* s.l.은 우리나라 연안에서는 1.4~30°C의 범위에 걸쳐 우점종으로 출현하며, 경기만에서도 여름뿐만 아니라 저온기(12~4월)에도 대증식을 일으킨다(Lee *et al.* 1997; Yi *et al.* 2005; Table 5). 이와 같은 식물플랑크톤의 최적온도와 실제 서식온도 간의 불일치 문제는 이미 여러 연구에서 제기된 바 있다(Smayda 1969; Eppley 1972; Durbin 1974; Suzuki and Takahashi 1995). *Skeletonema*가 나타내는 불일치의 원인으로 온도조건이 영양염류의 가용성에 미치는 영향을 고려해 볼 수 있다. 예를 들어 Kacriyama *et al.* (2011)에 따르면 최적온도가 포함된 15~30°C 범위에서는 *Skeletonema* 7종이 대부분 개체군을 유지할 수 있지만 10°C에서는 *S. marinoi-dohrnii* complex와 *S. japonicum* 만이 개체군을 유지할 수 있다고 하였다. 따라서 15~30°C 범위는 많은 종들이 공존하기 때문에 영양염 경쟁에서 불리하다. 반면에 10°C에서 서식할 수 있는 종에게는 이와 반대의 조건이 되는데, 만약 10°C에서도 비교적 높은 성장률을 갖는다면 대증식을 일으킬 가능성이 있다. 본 결과에서 *S. marinoi-dohrnii* complex는 5°C까지도 최대 0.82 d⁻¹로 비교적 높은 성장률을 유지

**Fig. 6.** Variation of optimal light intensity (I_{opt}) versus temperature for *Skeletonema marinoi-dohrnii* complex.

하였다. 더구나 이 종의 Q_{10} (2~26°C: 1.78)은 5~15°C에서 2.03로 15~25°C의 1.53보다 높기 때문에 자연에서 여름보다는 늦겨울부터 봄 사이의 온도 증가가 경쟁종에 비해 생장에 유리할 것으로 보인다. 실제로 경기만 같은

연안에서는 일반적으로 여름철에 영양염 공급이 제한될 수 있으며, 여기에 동물플랑크톤에 의한 포식압도 높다. 하지만 봄에는 영양염 조건이 좋고 동물플랑크톤에 의한 포식이 낮기 때문에 *S. marinoi-dohrnii* complex가 대증식을 일으킬 가능성이 높다.

Ryneron and Armbrust (2000)은 구조류가 지리적으로 광범위한 분포를 갖는 이유를 넓은 유전적, 생리적 다양성 때문이라는 가설을 제시하였다. *Skeletonema* 종들 중 *Skeletonema marinoi*와 *S. dohrnii*는 이러한 특성이 가장 뚜렷하여 클론마다 생리적 반응이 다르다 (Ellegaard *et al.* 2008; Kooistra *et al.* 2008; Jung *et al.* 2009; Saravanan and Godhe 2010). 따라서 해양생태계를 모의하는데 있어서 일차생산과 관련한 입력변수를 외국 자료에 의존할 때에는 상당한 주의가 필요한데, 본 결과는 입력변수의 자료로써 뿐만 아니라 기존 매개변수 값의 입력범위를 결정하는데 활용될 수 있다. 하지만 본 결과 역시 경기만의 특정 시기에 분리된 종의 결과이기 때문에 이 종에 대한 생태학적 결론은 시공간적으로 다양한 클론이 연구된 후로 유보되어야 한다. 또한 하구를 포함하는 연안 해역을 대상으로 생태계를 모의할 경우 대상해역의 염분 변화가 크기 때문에 염분 스트레스에 의한 *S. marinoi-dohrnii* complex의 생장률 변동이 고려되어야 할 것이다.

결론적으로, 본 연구는 우리나라 연안에서 중요한 식물플랑크톤인 *Skeletonema marinoi-dohrnii* complex의 생장률 실험을 통해 생태계 모델의 일차생산 매개변수인 최대생장률, 최적광도, 최적온도와 함께 넓은 범위의 온도와 광조건에 대한 생장특성 정보를 제시하였다. 또한 이러한 생장특성은 이 종이 늦겨울부터 봄철에 대증식을 일으킬 수 있음을 보여주었다. 따라서 본 결과는 경기만 등 해양 생태계 모델을 고도화하는데 필요한 매개변수의 기초자료로써 뿐만 아니라 기존 매개변수 값의 입력범위를 가늠하는데 참고자료로 활용될 수 있다.

적 요

경기만에서 분리된 *Skeletonema marinoi-dohrnii* complex의 생장률을 구하기 위하여 영양염이 제한되지 않는 조건 하에서 무균 회분배양으로 넓은 범위의 광조건 ($5 \sim 500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)과 수온 ($2 \sim 35^\circ\text{C}$)에 걸쳐 실험하였다. 실험 결과로부터 온도와 광이 각각 26.1°C , $197 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 인 최적조건에서 이 종의 최대 μ_{max} 는 2.48 d^{-1} 을 보였다. 또한 실제 해역에서 *Skeletonema* 종들의 온도에 따른 자원경쟁을 고려할 때 $5 \sim 15^\circ\text{C}$ 에서 *S. marinoi-dohrnii*

complex의 상대적으로 높은 생장률 ($0.79 \sim 1.61 \text{ d}^{-1}$)은 늦겨울에서 봄철에 대증식을 일으킬 수 있음을 시사한다. 이 결과는 해양생태계 모델의 정확성과 실재성을 개선하는데 기초자료로 활용될 수 있다.

사 사

이 논문은 2013년 국토해양부의 재원으로 한국해양과학기술진흥원의 지원을 받아 수행된 연구입니다(과제명: 해수순환 및 생태계변화 예측기술개발). 실험에 도움을 주신 서지호, 노승목, 강현욱께 감사의 마음을 전합니다.

REFERENCES

- Baek SH, DS Kim, BG Hyun, HW Choi and YO Kim. 2011. Characteristics of horizontal community distribution and nutrient limitation on growth rate of phytoplankton during a winter in Gwangyang Bay, Korea. *Ocean Polar Res.* 33: 99-111.
- Bissinger JE, DJ Montagnes, J Sharples and D Atkinson. 2008. Predicting marine phytoplankton maximum growth rates from temperature: Improving on the Eppley curve using quantile regression. *Limnol. Oceanogr.* 53:487-493.
- Cho ES. 2010a. A comparative study on outbreak and non-outbreak of *Cochlodinium polykrikoides* Margalef in South Sea of Korea in 2007-2009. *J. Korean Soc. Mar. Environ. Saf.* 16:31-41.
- Cho ES. 2010b. Variations in marine environments and phytoplankton community around Mokpo Harbour. *J. Environ. Sci.* 19:1323-1336.
- Choi JK and JH Shim. 1986. The ecological study of phytoplankton in Kyeonggi Bay, Yellow Sea. III. phytoplankton composition, standing crops, tychopelagic plankton. *J. Korean Oceanogr. Soc.* 21:156-170.
- Cloern J. 1978. Empirical model of *Skeletonema costatum* photosynthetic rate, with applications in the San Francisco Bay Estuary. *Adv. Water Resour.* 1:267-274.
- Cloern JE, BE Cole, RLJ Wong and AE Alpine. 1985. Temporal dynamics of estuarine phytoplankton: A case study of San Francisco Bay. *Hydrobiologia* 129:153-176.
- Durbin EG. 1974. Studies on the autecology of the marine diatom *Thalassiosira nordenskiöldii* Cleve.1. The influence of day length, light intensity, and temperature on growth. *J. Phycol.* 10:220-225.
- Ellegaard M, A Godhe, K Häernström and M McQuoid. 2008.

- The species concept in a marine diatom: LSU rDNA-based phylogenetic differentiation in *Skeletonema marinoi/dohrnii* (Bacillariophyceae) is not reflected in morphology. *Phycologia* 47:156-167.
- Eppley RW. 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fish. Bull.* 70:1063-1085.
- Gallagher JC. 1982. Physiological variation and electrophoretic banding patterns of genetically different seasonal populations of *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae). *J. Phycol.* 18:148-162.
- Goldman JC and EJ Carpenter. 1974. A kinetic approach to the effect of temperature on algal growth. *Limnol. Oceanogr.* 19:756-766.
- Hitchcock GL. 1980. Influence of temperature on the growth rate of *Skeletonema costatum* in response to variations in daily light intensity. *Mar. Biol.* 57:261-269.
- Jahan R and JK Choi. 2013. Climate regime shift and phytoplankton phenology in a macrotidal estuary: Long-term surveys in Gyeonggi Bay, Korea. *Estuar. Coast.* doi:10.1007/s12237-013-9760-7.
- Jang PG, B Hyun, HG Cha and HS Chung. 2013. Seasonal variation of phytoplankton assemblages related to surface water in the Eastern Part of the South Sea in Korea. *Ocean Polar Res.* 35:157-170.
- Jang PG, MC Jang, WJ Lee and K Shin. 2010. Effects of nutrient property changes on summer phytoplankton community structure of Jangmok Bay. *Ocean Polar Res.* 32:97-111.
- Jørgensen SE and BD Fath. 2011. *Fundamentals of ecological modelling: Applications in environmental management and research.* Elsevier, Amsterdam.
- Jung SW, SM Yun, SD Lee, YO Kim and JH Lee. 2009. Morphological characteristics of four Species in the genus *Skeletonema* in coastal waters of South Korea. *Algae* 24:195-203.
- Kaeriyama H, E Katsuki, M Otsubo, M Yamada, K Ichimi, K Tada and PJ Harrison. 2011. Effects of temperature and irradiance on growth of strains belonging to seven *Skeletonema* species isolated from Dokai Bay, southern Japan. *Eur. J. Phycol.* 46:113-124.
- Karentz D and TJ Smayda. 1984. Temperature and seasonal occurrence patterns of 30 dominant phytoplankton species in Narragansett Bay over a 22-year period (1959~1980). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 18:277-293.
- Kim JG and YS Kim. 2002. Application of ecosystem model for eutrophication control in coastal sea of Saemankeum Area, I. Characteristics of water quality and nutrients released from sediments. *J. Korean Fish. Soc.* 35:348-355.
- Kim JG, JW Kim and EI Cho. 2002. The variation of water quality due to sulice gate operation in Shihwa Lake. *J. Environ. Sci.* 11:1205-1215.
- Kooistra WHCF, D Sarno, S Balzano, H Gu, RA Andersen and A Zingone. 2008. Global diversity and biogeography of *Skeletonema* species (Bacillariophyta). *Protist* 159:177-193.
- Kwon KY, SH Youn and JS Lee. 2009. The spatial and temporal variation of phytoplankton in Youngsan River Estuary. *Proceedings J. Korean Soc. Mar. Environ. Saf.* 6:149-150.
- Langdon C. 1987. On the causes of interspecific differences in the growth-irradiance relationship for phytoplankton. I. A comparative study of the growth-irradiance relationship for three marine phytoplankton species: *Skeletonema costatum*, *Olisthodiscus luteus* and *Gonyaulax tamarensis*. *J. Plankton Res.* 9:459-482.
- Langdon C. 1988. On the causes of interspecific differences in the growth-irradiance relationship for phytoplankton. II. A general review. *J. Plankton Res.* 10:1291-1312.
- Lee IC, SJ Yoon and HJ Kim. 2008. A numerical prediction for water quality at the developing region of deep sea water in the East Sea using ecological model. *J. Ocean Eng. Tech.* 22:34-41.
- Lee JH and HT Huh. 1983. A study on the phytoplankton and red-tide in Deukryang Bay. *Bull. KORDI.* 5:21-26.
- Lee JH, HS Song and EH Lee. 1997. Red-tide on phytoplankton diatom in Incheon Dock of Korea. *Korean J. Environ. Biol.* 15:119-129.
- Lee JH, MS Han and HT Huh. 1981. Studies on the causative organisms of red tide in the Jinhae Bay. *Bull. KORDI.* 3: 97-105.
- Logan JA, DJ Wollkind, SC Hoyt and LK Taniosh. 1976. An analysis model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. *Environ. Entomol.* 5:1133-1140.
- Mortain-Bertrand A, C Descolas-Gros and H Jupin. 1988. Growth, photosynthesis and carbon metabolism in the temperate marine diatom *Skeletonema costatum* adapted to low temperature and low photon-flux density. *Mar. Biol.* 100: 135-141.
- Oh SJ, JS Park, YH Yoon and HS Yang. 2009. Variation analysis of phytoplankton communities in northern Gamak Bay, Korea. *J. Korean Soc. Mar. Environ. Saf.* 15:329-338.
- Park JS, YH Yoon and SJ Oh. 2009. Variational characteristics of phytoplankton community in the mouth parts of Gamak Bay, southern Korea. *Korean J. Environ. Biol.* 27:205-215.
- Peeters JC and P Eilers. 1978. The relationship between light intensity and photosynthesis: a simple mathematical model. *Hydrobiol. Bull.* 12:134-136.
- Platt T and AD Jassby. 1976. The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton. *J. Phycol.* 12:421-430.
- Pruder GD and ET Bolton. 1980. Differences between cell divi-

- sion and carbon fixation rates associated with light intensity and oxygen concentration: Implications in the cultivation of an estuarine diatom. *Mar. Biol.* 59:1-6.
- Rynearson TA and EV Armburst. 2000. DNA fingerprinting reveals extensive genetic diversity in a field population of the centric diatom *Ditylum brightwelli*. *Limnol. Oceanogr.* 45:1329-1340.
- Saggiomo M, WHCF Kooistra, D Sarno, M Montresor, CB Lopez, J Cloern, P Hargraves and A Zingone. 2006. Differences in *Skeletonema* distribution among three distant temperate coastal sites. *J. Phycol.* 42:31-32.
- Saravanan V and A Godhe. 2010. Genetic heterogeneity and physiological variation among seasonally separated clones of *Skeletonema marinoi* (Bacillariophyceae) in the Gullmar Fjord, Sweden. *Eur. J. Phycol.* 45:177-190.
- Sarno D, WHCF Kooistra, LK Medlin, I Percopo and A Zingone. 2005. Diversity in the genus *Skeletonema* (Bacillariophyceae): II. An assessment of the taxonomy of *S. costatum*-like species, with the description of four new species. *J. Phycol.* 41:151-176.
- Sarno D, WHCF Kooistra, S Balzano, PE Hargraves and A Zingone. 2007. Diversity in the genus *Skeletonema* (Bacillariophyceae): III. Phylogenetic position and morphological variability of *Skeletonema costatum* and *Skeletonema grevillei*, with the description of *Skeletonema ardens* sp. nov. *J. Phycol.* 43:156-170.
- Simonsen R. 1974. The diatom plankton of the Indian Ocean Expedition of R/V Meteor 1964-5. Meteor Forschungsergebnisse. Reihe D: Biologie 19:1-107.
- Smayda TJ. 1969. Experimental observations on the influence of temperature, light and salinity on cell division of the marine diatom *Detonula confervacea* (Cleve) Gran. *J. Phycol.* 5:150-157.
- Song KM, SR Lee, S Lee and YH Ahn. 2007. Ecological model experiments of the spring bloom at a dumping site in the Yellow Sea. *Ocean Polar Res.* 29:217-231.
- Song YS, HS Choi, SC Yoo, HP Hong, JH Seo, HJ Lee, TI Kim, SB Woo and JK Choi. 2011. Modeling the effect of nutrient enrichment on the plankton population: Validation using mesocosm experiment data. *J. Korean Soc. Coast. Ocean Engin.* 23:358-368.
- Steele JH. 1965. Notes on some theoretical problems in production ecology. pp.383-398. In Primary Production in Aquatic Environments (CR Goldman ed.). Univ. of Calif. Press. Calif.
- Suksomjit M, K Ichimi, K Hamada, M Yamada, K Tada and PJ Harrison. 2009. Ammonium accelerates the growth rate of *Skeletonema* spp. in the phytoplankton assemblage in a heavily eutrophic embayment, Dokai Bay, Japan. *La mer* 47: 89-101.
- Suzuki Y and M Takahashi. 1995. Growth responses of several diatom species isolated from various environments to temperature. *J. Phycol.* 31:880-888.
- Tennessen DJ, EL Singsaas and TD Sharkey. 1994. Light-emitting diodes as a light source for photosynthesis research. *Photosynth. Res.* 39:85-92.
- Yeo HG and H Kang. 1998. Water quality and phytoplankton community in the coastal waters of Incheon. *J. Korean Environ. Sci. Soc.* 7:321-326.
- Yeo HG and MO Park. 1997. Seasonal variations of phytoplankton community and water quality in the East Area of Chinhae Bay. *J. Korean Environ. Sci. Soc.* 6:231-238.
- Yi S, Y Sin, S Yang and C Park. 2005. Seasonal characteristics of phytoplankton distribution in Asan Bay. *Ocean Polar Res.* 27:149-159.
- Yoder JA. 1979. Effect of temperature on light-limited growth and chemical composition of *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae). *J. Phycol.* 15:362-370.
- Yoo KI and JH Lee. 1982. Studies on the planktonic diatoms in the vicinity of Kori Nuclear Power Plant. *Bull. KORDI.* 4: 53-62.
- Yoon YH and DG Kim. 2003. On the spatio-temporal distribution of phytoplankton community in the southwestern parts of Deukryang Bay, South Korea. *Korean J. Environ. Biol.* 21:8-17.
- Yoon YH. 1999. Spatio-temporal distribution of phytoplankton community in Deukryang Bay, South Korea. *Korean J. Environ. Biol.* 17:481-492.
- Zingone A, I Percopo, PA Sims and D Sarno. 2005. Diversity in the genus *Skeletonema* (Bacillariophyceae). I. a Reexamination of the type material of *S. costatum* with the description of *S. grevillei* sp. nov. *J. Phycol.* 41:140-150.

Received: 14 February 2014

Revised: 26 May 2014

Revision accepted: 2 June 2014