

해수의 CO₂와 영양염 농도 및 조도가 구멍갈파래(*Ulva australis*) 배아, 유엽과 성체의 생장에 미치는 영향

전다빈 · 나연주 · 유옥환¹ · 최한길*

원광대학교 생명과학부/기초자연과학연구소, ¹한국해양과학기술원 해양생태계연구부

Effects of varying CO₂, Nutrient and Light Irradiance Levels on the Growth of *Ulva australis* at Germling, Juvenile, and Adult Stages

Da Vine Jeon, Yeon Ju Na, Ok Hwan Yu¹ and Han Gil Choi*

Faculty of Biological Science and Institute for Basic Science, Wonkwang University, Iksan 570-749, Korea

¹Marine Ecosystem Research Division, Korea Institute Ocean Science Technology, Ansan 426-744, Korea

The effects of CO₂ concentration, nutrient levels, and irradiance on the growth of germlings and juveniles, and on the photosynthesis of adults were examined in a green tide alga, *Ulva australis*. We used a factorial experimental design with two CO₂ concentrations (380 and 750 ppm), two nutrient levels (control and PES medium), and two irradiance levels (50 and 100 μmol photons m⁻²s⁻¹). Germlings grew best (664.15±61.45 μm in length) under conditions of 750 ppm, PES, and 100 μmol photons m⁻²s⁻¹ after 10 days in culture. Relative growth rates (RGR) of the juveniles were greatest (4.41% day⁻¹) under conditions of 750 ppm, PES, and 50 μmol photons m⁻²s⁻¹ after 5 days in culture. Photosynthetic efficiency (F_v/F_m) of the adult discs was 0.73 ± 0.05 before the experiment and reached a maximum (0.83±0.01) under conditions of 750 ppm, control, and 50 μmol photons m⁻²s⁻¹ after 5 days in culture. Growth (germlings and juveniles) and photosynthesis (adult discs) of *Ulva australis* increased when CO₂ levels were 750 ppm. Additionally, the optimal irradiance for growth and photosynthesis differed among stages, wherein germlings grew best at 100 μmol photons m⁻²s⁻¹, juveniles grew best at 50 μmol photons m⁻²s⁻¹, and adults photosynthesized most at 50 μmol photons m⁻²s⁻¹. The performance of *Ulva australis* at all examined life stages was enhanced under the PES nutrient treatment. In conclusion, the physiological responses of *U. australis* to varying CO₂, nutrient, and irradiance levels differed slightly among life stages. However, growth and photosynthesis always increased with elevated CO₂ and nutrient concentrations. These results indicate that *U. australis* green tide blooms might occur more frequently in coastal areas if CO₂ and nutrient concentrations increase.

Key words: CO₂, Growth, Irradiance, Nutrient, Photosynthesis, *Ulva australis*

서 론

해조류는 연안생태계에서 광합성을 하는 일차생산자로서 지구온난화로 인한 수온 상승과 해양산성화(해수의 CO₂ 농도 증가), 그리고 인간활동에 따른 부영양화 등에 대한 생리적 반응이 다르므로 환경요인의 변화에 따라 종다양성과 군집구조가 변화된다(Connell and Russell, 2010; Nikinmaa, 2013). 인간의 화석연료 사용량의 증가에 따라 대기 중에 CO₂는 지속적으

로 증가되고 있으며, 해양은 그 중 약 30%, 즉 시간당 백 만톤 (1 million tons) 이상의 CO₂를 흡수하는 것으로 알려져 있으며 (Feely et al., 2004; Gao and Zheng, 2010; Connell and Russell, 2010; Xu and Gao, 2012), 해양의 CO₂ 농도는 현재의 380 ppm에서 2050년에는 970 ppm까지 증가될 것으로 예견하고 있다(Lee et al., 2006). 대부분의 해조류는 해수의 CO₂ 농도가 증가할 때 성장과 생산량이 증가하지만, 조직에 CaCO₃을 함유한 유절 및 무절 산호조류는 가입, 성장 및 CaCO₃ 축적에 부정

<http://dx.doi.org/10.5657/KFAS.2015.0096>



This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0/>) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Kor J Fish Aquat Sci 48(1) 096-103, February 2015

Received 27 January 2015; Revised 6 February 2015; Accepted 10 February 2015

*Corresponding author: Tel: +82. 63. 850. 6579 Fax: +82. 63. 857. 8837

E-mail address: hgchoi@wku.ac.kr

적인 반응을 보였다(Kuffner et al., 2007; Hall-Spencer et al., 2008; Martin and Gattuso, 2009; Connell and Russell, 2010; Ragazzola et al., 2012).

또한, 최근에 우리나라를 포함한 전 세계 연안에서 빈번하게 일어나는 구멍갈파래류, 염주말류, 그리고 대마디말류와 같은 녹조류 대발생(green tide)은 인간활동으로 인한 부영양 해역이나 교란된 해역에서 주로 관찰된다(Nelson et al., 2003; Hiraoka et al., 2004; Pinedo et al., 2007; Liu et al., 2009; Yabe et al., 2009; Kim et al., 2011; Deng et al., 2012). 녹조 대발생은 해조류 군집구조를 단순화 시키고 종다양성을 위협하고 연안 생태계의 변화를 교란시키는 나쁜 영향을 준다(Carlton, 2000; Taylor et al., 2001; Occhipinti-Ambrogi and Savini, 2003). 녹조류 구멍갈파래(*Ulva australis*)는 영양염이 풍부한 연안에서 빠른 성장을 보이는 기회종이며, 이들의 대발생은 관광산업 피해와 대기과 해양 사이에 생물적인 장벽을 만들어 광 투과 및 산소 공급이 억제되어 다른 해양생물의 성장과 생식에 영향을 준다(Taylor et al., 2001; Robic et al., 2009; Nelson et al., 2010; Renjun et al., 2013; Park, 2014).

우리나라 연안에서 구멍갈파래는 암반에 서식하는 대표적인 종으로서 연안생태계의 생산자이며 다양한 해양생물의 먹이장과 생육장으로서 중요한 역할을 하는 것으로 알려져 있지만(Han et al., 2003), 이들의 대발생은 연안생태계 및 관광산업에 나쁜 영향을 주고 있다(Park, 2014). 구멍갈파래류의 대발생의 원인은 인간활동에 의한 연안역의 부영양화로 생각하고 있으나, 해양의 CO₂ 증가와 부영양화의 상호 작용이 구멍갈파래의 대발생과 관련이 있는지에 대한 연구는 수행되지 않았다. 구멍갈파래는 유주자(zooospore), 배아(germling), 유엽(juvenile)과 성체(adult) 단계의 생활사를 가진다. 중금속과 자외선(UV)에 노출된 구멍갈파래의 생리적 반응에 대한 연구(Han and Choi, 2005; Han et al., 2008)와 다양한 환경 요인(온도, 광도와 영양염 등)에 대한 연구가 수행되었다(Floreto et al. 1994). 구멍갈파래에 대한 선행연구는 대부분 성체단계에서 수행되었으며, 배아와 유엽 단계에 관한 연구는 미흡한 상태이다(Coelho et al., 2000). 하지만, 해조류의 배아와 유엽은 성체에 비해 환경변화에 훨씬 민감하게 반응하므로(Coelho et al., 2000), CO₂ 농도 증가와 영양염 등의 환경요인에 대한 생활사별 성장 반응을 확인하는 것은 녹조대발생을 이해 및 관리하는데 매우 중요한 정보라고 할 수 있다(Choi et al., 2010; Coelho et al., 2000; Deng et al., 2011; Olischläger et al., 2012). 따라서, 본 연구는 생태학적으로 중요한 역할을 하지만, 녹조대발생의 원인종의 하나인 구멍갈파래의 배아, 유엽과 성체 단계에서의 CO₂ 증가와 영양염에 대한 반응을 확인하기 위하여 수행되었다.

재료 및 방법

본 연구를 위한 구멍갈파래는 전남 완도군 정도리(34° 18'N, 126° 41'E)에서 2013년 11월 2일에 채집하였으며, 현장 해수와

함께 플라스틱 샘플병에 담아서 실험실로 운반하였다. 운반된 염체에 착생한 동·식물과 미세조류를 제거하고 멸균해수와 유희용 붓을 사용하여 수회 세척한 후 실험에 사용하였다.

배아와 유엽 성장

배아 및 유엽의 성장실험을 위하여, 세척한 성숙한 염체를 멸균해수가 담긴 플라스틱 바트에 넣어 20°C의 연속광으로 설정된 배양기에서 유주자를 방출 받았다. 유주자액(4 mL)은 슬라이드글라스 조각(2.5×2.5 cm)과 멸균해수가 들어있는 Petri dish (Ø 12 cm)에 주사기로 고르게 집중한 후 유주자가 착생하도록 24시간 실온에 보관하였다(Fig. 1A). 다음 날 배아가 부착된 슬라이드 조각 3개를 배양액 50 mL이 담긴 밀폐된 배양용기에 넣고 다양한 CO₂ 농도(380, 750 ppm), 영양염(Control, PES)과 조도(50, 100 μmol photons m⁻²s⁻¹)가 조합된 조건에서 10일간 배양하였고 배양액은 2일 간격으로 전량 교체하였다. 해수의 CO₂ 농도는 Gas Concentration Controller (CO₂ 조절장치)로 조절하였고, 대조구(control)는 멸균해수(Autoclaved seawater)이고 PES는 Provasoli's 배양액(Provasoli, 1968)이다. 배양기의 광원은 형광등을 사용하였고 조도는 100 μmol photons m⁻²s⁻¹이었으며, 50 μmol photons m⁻²s⁻¹는 배양용기에 검은색 망을 씌워 확보하였으며 디지털조도계(DX-200, TAKEMURA)로 확인하였다. 이때 배양기의 온도(20°C)와 광주기는 12:12 h L:D (Light: Dark)로 일정하게 유지하였다. 배양 10일 후 배아는 광학현미경(BX53F, OLYMPUS, JAPAN)에 부착된 디지털카메라로 촬영하였고 Image J 프로그램으로 길이를 측정하였다.

구멍갈파래 배아는 실내배양에서 유엽으로 성장하였으며, 실험에 사용된 유엽 길이는 4.05 ± 0.20 mm였고 면적은 0.28 ± 0.02 cm² (mean ± SE, n=180)였다(Fig. 1B). 구멍갈파래 유엽의 실내 배양은 배아와 동일한 CO₂ 농도, 영양염 농도와 조도에서 수행되었다. 마개가 달린 각 배양용기(10 mL)에 유엽 5개와 배양액을 넣고 밀폐시켜 인큐베이터에서 5일 동안 배양하였고 배양액은 2일 간격으로 전량 교체하였다. 배양 개시 5일 후에 유엽을 디지털카메라로 촬영하여 Image J 프로그램에서 길이를 측정한 후, 상대성장률(RGR, relative growth rate)을 아래의 식으로 계산하였다(Ichiki et al., 2000).

$$RGR (\% \text{ day}^{-1}) = 100 (\ln L_2 - \ln L_1) / (T_2 - T_1)$$

L₁, 실험 개시 때의 유엽길이; L₂는 측정시 유엽길이, T₁, T₂는 배양 일수

성체 광합성효율

해수의 CO₂와 영양염 농도, 그리고 조도가 구멍갈파래 성체의 광합성에 미치는 영향을 파악하기 위하여, 채집한 건강한 염체를 멸균해수로 수회 세척한 후, cork borer로 원형 디스크(Ø 1 cm)를 만들어 24시간 정치 배양한 후, 탈색되지 않은 디스크

를 실험에 사용하였다(Fig. 1C, 1D). 배양기의 광주기(12:12 h LD)와 온도(20℃)는 동일하게 세팅하였고 밀폐된 배양용기에 CO₂ 농도(380, 750 ppm)와 영양염 농도(Control, PES)가 다른 배양액 50 mL과 원형 디스크 5개씩을 넣은 후, 50과 100 μmol photons m⁻²s⁻¹의 조도에서 5일 동안 배양하였고 배양액은 2일 간격으로 전량 교체하였다.

성체 디스크의 광합성효율(F_v/F_m)은 배양 개시 전(before)과 배양 5일 후(after)에 15분간 암적응시킨 후에 Phyto-PAM (Walz, Effeltrich, Germany)을 사용하여 측정하였다. Phyto-PAM의 세팅 조도는 8, 16, 32, 64, 90, 120, 210, 295, 350, 435 μmol photons m⁻²s⁻¹로 설정하여 20초 간격으로 측정하였다. 광합성효율 측정은 아래의 식으로 계산하였다.

$$F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$$

F_m = 최대형광효율, F_o = 최소형광효율

형광변수(F_v)는 암적응 후 최대형광과 최소형광의 차이를 나타내며(Jesus et al., 2006), 광양자수율(quantum yield, F_v/F_m)은 광합성 명반응의 반응중심 중 하나인 광계 2 (photosystem II, PSII)의 광화학 반응에 대한 양자수율 또는 양자효율을 의미한다. 측정된 빠른 광반응 곡선은 광양자수율을 바탕으로 전자전달률(electron transport rate, ETR)을 계산하고, 이를 이용해 광합성-조도 곡선을 추정하여 상대적인 광합성 변수(α)를 구할 수 있다(Schreiber et al., 1994).

$$E_k = ETR_{max}/\alpha$$

E_k = 광포화계수, ETR_{max} = 최대전자전달률

결 과

배아생장

구멍갈파래 유주자가 접종되어 착생시킨 후에 배아의 길이는 24.63 ± 0.57 μm (mean ± SE, n=90)였으며, 해수의 CO₂농도가 750 ppm인 PES 배양액, 그리고 100 μmol photons m⁻²s⁻¹에서 635.53 ± 61.45 μm로 최대 생장을 보였으며, 750 ppm의 멸균해수와 50 μmol photons m⁻²s⁻¹에서 가장 느린 생장을 보였으며, 이때 길이는 79.33 ± 0.07 μm였다(Fig. 2). 낮은 실험 조도인 50 μmol photons m⁻²s⁻¹에서, CO₂농도가 380과 750 ppm 범위에서는 영양염 농도가 증가할수록 생장이 촉진되었다. 또한, 배아는 고조도인 100 μmol photons m⁻²s⁻¹에서도 750 ppm까지 적당한 영양염 증가(PES) 조건에서 빠른 생장을 보여 조도, 영양염과 CO₂농도가 증가할 때 배아는 최대생장을 보였다(Fig. 2).

유엽 성장률

구멍갈파래 유엽의 길이는 배양 개시 전에 4.05 ± 0.09 mm (mean ± SE, n=180)였고, 상대성장률은 750 ppm의 PES 배양액, 그리고 50 μmol photons m⁻²s⁻¹에서 4.41 % day⁻¹로 최대였고, 380 ppm의 멸균해수와 50 μmol photons m⁻²s⁻¹에서 최소(0.33 % day⁻¹)로 나타났다(Table 1). 유엽의 생장은 380 ppm에 비해 750 ppm에서 50과 100 μmol photons m⁻²s⁻¹에서 모두 빠른 생장을 보였으며, 최대 생장은 영양염이 풍부한 PES와 750 ppm에서 4.41% day⁻¹로 나타났으며, 멸균해수의 경우에도 CO₂농도가 증가한 750 ppm에서 대조구에 비해 높은 생장을 보였다(Table 1).



Fig. 1. Growth stage of *Ulva australis*: A, zygotes; B, germlings; C, juvenile; D, E, adult.

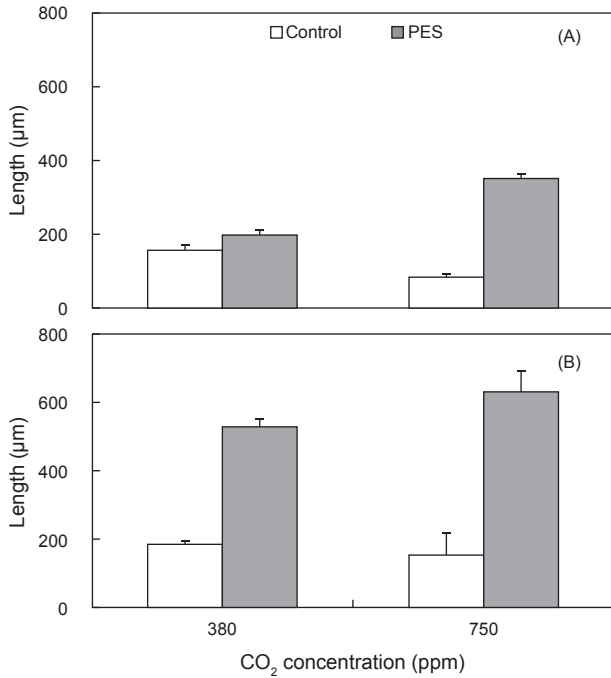


Fig. 2. Effects of CO₂ concentration and nutrient levels on the growth of *Ulva australis* germlings. Germlings were cultured for 10 days under 50 (A) and 100 μmol photons m⁻²s⁻¹ (B). Vertical bars indicate standard errors (n = 3 replicates).

성체 광합성

구멍갈파래 성체의 광합성효율(F_m/F_v)은 배양 개시 전에 0.73 ± 0.05였으며, 배양 5일 후에 750 ppm의 평균해수와 50

Table 1. Average relative growth rate (% day⁻¹) of *Ulva australis* juveniles grown under two CO₂, nutrient and irradiance levels. Juveniles grew for 5 days at 20 °C and a photoperiod of 12:12 h LD. Values are means ± SE (n=5 replicates)

Irradiance (μmol photons m ⁻² s ⁻¹)	Nutrient	CO ₂ concentration (ppm)	
		380	750
50	Control	0.33±0.22	3.28±0.46
	PES	0.91±0.76	4.41±1.57
	Mean	0.62±0.29	3.85±0.56
100	Control	0.63±0.58	1.38±0.41
	PES	2.09±0.25	3.42±0.35
	Mean	1.36±0.73	2.40±1.02

PES, Provasoli's medium.

μmol photons m⁻²s⁻¹에서 0.83 ± 0.01로 최대였고 750 ppm의 평균해수와 100 μmol photons m⁻²s⁻¹에서 0.63 ± 0.03으로 최소였으며 초기값에 비해 낮았다(Fig. 3). 성체의 광합성 효율은 고조도(100 μmol photons m⁻²s⁻¹)의 380 ppm에서 평균 0.68, 그리고 750 ppm에서 0.65로서 배양 개시 전(0.73)에 비해 감소하였다. 저조도인 50 μmol photons m⁻²s⁻¹에서는 배양 개시 전에 비해 모든 실험구에서 높게 나타났고 광합성 효율은 750 ppm에서 380 ppm에 비해 높았다(Fig. 3) 저조도에서 광합성효율은 영양염 농도와 관계없이 해수의 CO₂ 농도가 380에서 750 ppm으로 증가할 때 정비례로 높아졌다(Fig. 3).

최대전자전달률(ETR_{max})은 실험 개시 전에 122.45 ± 3.71였으며, 배양 5일 후 모든 CO₂ 농도에서 저조도인 50에서 고조도인 100 μmol photons m⁻²s⁻¹에 비해 모두 높았으며, 380과 750

Table 2. Effects of CO₂ concentration and nutrient levels on the photosynthesis parameters of *Ulva australis* adult discs, which were cultured for 5 days under 50 and 100 μmol photons m⁻²s⁻¹, 20 °C, and 12:12 h LD. Values are mean ± SE (n=5 replicates)

Parameter	Irradiance (μmol photons m ⁻² s ⁻¹)	CO ₂ concentration (ppm)	Nutrient concentration	
			Control	PES
ETR _{max}	50	380	119.91±11.99	178.56±37.90
		750	118.72±18.75	160.88±13.83
	100	380	86.61±8.72	125.31±34.19
		750	56.24±6.69	59.26±10.65
E _k	50	380	159.39±11.31	242.10±72.65
		750	182.70±24.83	240.35±24.25
	100	380	170.75±5.32	204.47±41.51
		750	109.54±4.49	131.72±4.38
α	50	380	0.75±0.03	0.77±0.07
		750	0.64±0.03	0.68±0.02
	100	380	0.50±0.03	0.60±0.06
		750	0.52±0.05	0.44±0.08

PES, Provasoli's medium; ETR, electron transport rate.

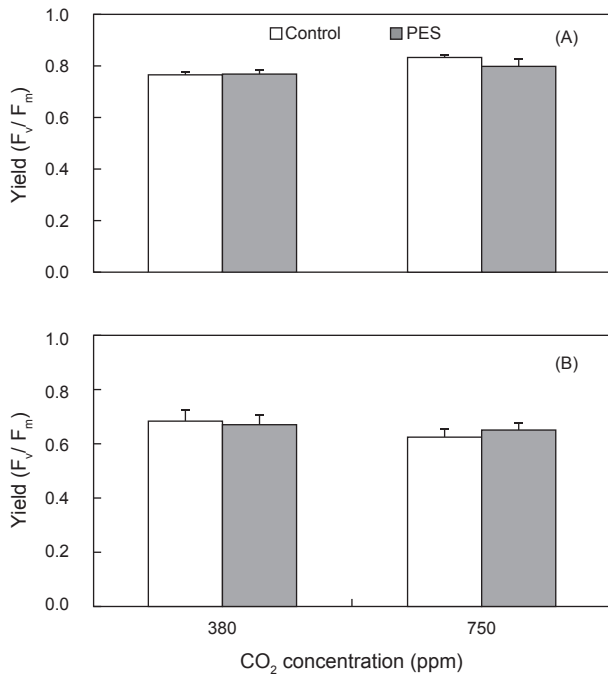


Fig. 3. Average yield (F_v/F_m) of *Ulva australis* frond discs cultured for 5 days under three CO₂ concentration and nutrient levels, and at 50 (A) and 100 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (B). Vertical bars indicate standard errors (n = 3 replicates).

ppm에서는 PES 배양액에서 최대였다(Table 2). 최소 ETR_{max} 값은 평균해수에 CO₂ 농도가 750 ppm 그리고 고조도인 100 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 에서 나타났다.

광포화계수(E_k)는 실험 개시 전에 185.95 ± 5.63 (n = 5 replicates) 이었으며, 배양 5일 후 750 ppm의 PES 배양액과 50 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 에서 240.35 ± 24.25 (380 ppm의 PES 배양액과 50 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 에서 242.10 ± 72.65)로서 최대였다(Table 2). E_k 값은 일반적으로 50 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 에서 높았으며, 영양염 농도가 낮은 평균해수와 CO₂ 농도가 높은 750 ppm에서 낮은 값을 보였다(Table 2).

구멍갈파래 성체의 배양 전 기율기(α) 값은 0.66 ± 0.00 (n=5 replicate)였으며, 5일 후에는 380 ppm의 PES 배양액과 50 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 에서 0.77 ± 0.07 로서 최대였고 750 ppm의 PES와 100 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 에서 최소였다(Table 2). 기율기 값은 저조도인 50 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 에서 CO₂ 농도는 380과 750 ppm에서 높은 값을 보였다.

고 찰

구멍갈파래 배아의 길이는 배양 10일 후에 50과 100 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 에서 각각 $276.21 \pm 17.11 \mu\text{m}$ 와 $329.83 \pm 29.00 \mu\text{m}$ 로 고조도에서 빠른 성장을 보였고, 해수의 CO₂ 농도가 750

ppm, 그리고 고영양염 상태에서도 생장은 촉진되었다. 켈프종인 *Macrocystis pyrifera*의 배우체는 해수의 CO₂ 농도가 산업혁명 이전인 280 ppm에 비해 820 ppm에서 약 32% 빠르게 성장한 것으로 확인되었다(Roleda et al., 2012). 하지만, 경제종인 *Saccharina japonica*의 암배우체는 배양 10일 후에 현재 해수의 CO₂ 농도인 380 ppm에서 750과 1,000 ppm에 비해 2-3배 빠른 성장을 보이는 것으로 확인되었다(Oh, 2014). 따라서, 지구 온난화에 의한 해수의 CO₂ 농도 증가는 현미경적 단계인 배아의 생장에 영향을 주는 것으로 확인되었으며, 종에 따른 차이를 보이는 것으로 확인되었다. 해수의 CO₂ 농도의 증가는 아직 먼 미래라고 생각할지 모르지만, 켈프 숲에서 CO₂ 농도는 하루에 80-530 ppm의 변화를 보이고 있고(Delille et al., 2000), 구멍갈파래 성체에서 방출된 유주자는 조건대 암반에 착생 및 성장하므로 온난화에 의한 CO₂ 농도와 인간활동에 의한 영양염 증가는 구멍갈파래 배아의 성장을 촉진하는 것으로 나타남으로써 녹조대발생의 빈도는 증가될 것으로 사료된다.

본 연구에서 구멍갈파래 유엽의 성장과 성체의 광합성은 50과 100 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 에서 증가된 CO₂ 농도와 영양염(PES)에서 촉진되었다. 녹조류인 가시파래(*Ulva prolifera*)는 현재의 해수 CO₂ 농도인 390 ppm에 비해 1,000 ppm에서 빠른 성장을 보여 본 연구결과와 유사하게 CO₂ 농도와 생장은 정비례 관계를 보였다(Xu and Gao, 2012). 해수중의 CO₂ 농도가 증가하면 생장이 촉진되는 종은 홍조류의 *Pyropia yezoensis*, *Gracilaria* spp.와 *Lomentaria articulata* (Gao et al., 1991, 1993; Kubler et al., 1999)와 갈조류의 *Sargassum fusiforme* (Zou, 2005)가 있으나, 반면에 *Gracilaria tenuistipitata*, *Pyropia leucostica*와 *Porphyra linearis* 종은 CO₂ 농도가 증가하면 생장이 감소되었다(Garcia-Sanchez et al., 1994; Israel et al., 1999; Mercado et al., 1999). 갈파래류인 *Ulva lactuca*는 CO₂ 농도가 432와 635 ppm에서 생장이 촉진되었으나 884 ppm에서 감소를 보였고, *Ulva intestinalis*는 용존무기탄소(DIC, dissolved inorganic carbon)가 증가할 때 생장이 감소되었고(Andria et al., 2001), *Ulva clathrata*는 884 ppm에서 감소되었으나(Kerrison et al., 2012), *Ulva prolifera*는 1,000 ppm에서 증가하는 패턴을 보임으로써(Xu and Gao, 2012) 동일한 속(genus)에서도 CO₂ 농도 증가에 따른 생리적 반응은 다르게 나타났다. 해수의 CO₂ 농도가 높고 pH가 낮은 자연 생태계(예, 화산활동이 활발한 해역)에서는 홍조류의 산호말류, 녹조류의 *Halimeda* spp.와 갈조류의 *Padina* spp.와 같이 CaCO₃이 필요한 해조류는 풍도가 감소되고 높은 CO₂ 농도에서 잘 자라는 해초(seagrass)와 해조류(옥딩굴, 대마디말, 모자반류)가 번무한다고 하였다(Hall-Spencer et al., 2008). 따라서, 지구온난화에 의한 수온 상승과 CO₂ 농도 증가에 따른 해양산성화, 그리고 인간활동에 의한 영양염의 증가가 연안생태계의 일차생산자인 해조류의 군집구조의 변화와 종 다양성에 영향을 미칠 것으로 사료된다.

구멍갈파래 성체의 광합성은 조도와 영양염과 CO₂ 농도에

따라 다르게 나타났으며, 50에서 100 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 에 비해 높았고, PES 배양액과 750 ppm에서 최대였다. 녹조류 *Cladophora* sp.의 광합성(F_v/F_m)은 360과 1,000 ppm에서 각기 22.25와 40.08% 증가하였고(Ping et al., 2014), *Ulva rigida*는 해수의 CO₂ 농도가 증가(93%) 할 때 광합성효율이 감소하여 본 연구의 구멍갈파래(*Ulva australis*)와 생리적 반응이 유사하였다(Gordillo et al., 2003). 한편, 해조류 중에서 CaCO₃를 세포벽에 가지는 유절·무절 산호조류인 홍조류 *Amphiroa* sp.의 광합성은 1,000 ppm에서는 40% 감소였고, *Lithophyllum* sp.는 550 ppm에서도 감소하였으며, 최근에 Gao and Zheng (2010)은 높은 CO₂ 농도에서 *Corallina sessilis*의 생장이 억제된다고 하였다. 따라서, 해수의 CO₂ 농도의 증가는 탄산칼슘을 가지는 종의 광합성에 나쁜 영향을 미치며, 갈파래류와 대마디말류는 종에 따라 차이를 보이지만 750에서 1,000 ppm까지 광합성이 증가하고 나아가 본 연구 결과에서 보여준 것처럼 CO₂ 농도와 영양염 농도가 동시에 증가한 연안에서 향후 대발생에 적신호가 나타나고 있어 대책 마련이 시급한 실정이다.

해조류의 생활사에서 현미경적인 단계(예, 유주자, 배아, 접합자, 포자 등)는 무생물적 환경(수온, 건조, 영양염 등)과 생물학적 환경(경쟁, 초식 등)에 매우 민감하게 반응하므로 개체군 증감은 생활사의 초기에 결정되며(Coelho et al., 2000), 환경에 대한 생리적 반응도 생활사 단계에 따라 다른 것으로 알려져 있다(Kim et al., 2011). 예를 들면, 녹조류 *Ulva linza*의 광합성은 적절한 온도와 조도 범위에서는 생활사 초기 단계(early stage)에 있는 개체가 후기 단계(late stage)에 있는 엽체에 비해 높았으며, 열악한 조건에서는 반대로 후기단계에서 광합성이 높게 나타났다(Kim et al., 2011). 해수의 CO₂ 농도 증가는 갈조류 *Laminaria hyperborea*의 생활사에서 암배우체의 난(oogonium)과 아포체(juvenile sporophyte) 형성 및 성장을 촉진시켰으나, 포자체의 광합성에서는 큰 차이를 보이지 않았다(Olischläger et al., 2012). 최근, *Saccharina japonica*의 암배우체는 CO₂ 농도가 380 ppm인 실험구에서 750과 1,000 ppm 실험구에 비해 2-3배의 빠른 길이 성장을 보였으나, 성체의 광합성은 750 ppm에서 높게 나타났으며 수온과 상호작용이 있음을 확인하였다(Oh, 2014). 본 연구에서 구멍갈파래의 배아와 유엽의 생장은 380 ppm에 비해 750 ppm의 CO₂ 농도에서 확연하게 증가하였으나, 성체의 광합성은 380과 750 ppm에서 유의차가 없었다. 하지만, *Ulva prolifera*는 배아 성장과 성체 광합성이 1,000 ppm에서 390 ppm에 비교하여 확연하게 좋았음이 확인되었다(Xu and Gao, 2012). 따라서, 본 연구에서는 생활사의 성장 단계에 따라 CO₂ 농도, 영양염 농도, 그리고 이들의 상호작용이 다름이 확인되었으며, 이 결과는 배아가 환경변화(특히 해양산성화, 수온상승, 영양염 등)에 민감하므로 배아의 생리적 반응을 밝히는 것이 향후 기후변화에 대응하는 중요한 정보임을 시사한다고 볼 수 있다.

사 사

이 논문은 2011년도 정부(교육과학기술부)의 재원으로 한국연구재단의 기초연구사업 지원을 받아 수행된 연구(과제번호 NRF-2011-0012519)로서 이에 감사 드립니다. 또한, 이 논문은 해양수산부의 재원으로 해양생명공학기술개발사업 연구개발비 지원에 의해 수행되었습니다.

References

- Andria JR, Brun FG, Perez-Llorens JL and Vergara JJ. 2001. Acclimation responses of *Gracilaria* sp. (Rhodophyta) and *Enteromorpha intestinalis* (Chlorophyta) to changes in the external inorganic carbon concentration. *Bot Mar* 44, 361-370. <http://dx.doi.org/10.1515/BOT.2001.046>.
- Carlton JT. 2000. Global change and biological invasions in the oceans. In: *Invasive Species in a Changing World*. Mooney HA and Hobbs RJ, eds. Island Press, Washington DC, USA, 31-53.
- Choi TS, Kang EJ, Kim J and Kim KY. 2010. Effect of salinity on growth and nutrient uptake of *Ulva pertusa* (Chlorophyta) from an eelgrass bed. *Algae* 25, 17-26. <http://dx.doi.org/10.4490/algae.2010.25.1.017>.
- Coelho SM, Rijstenbil, JW and Brown MT. 2000. Impacts of anthropogenic stresses on the early development stages of seaweeds. *J Aquar Ecosyst Stress Recovery* 7, 317-333. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1009916129009>.
- Connell SD and Russell BD. 2010. The direct effects of increasing CO₂ and temperature on non-calcifying organisms: increasing the potential for phase shifts in kelp forests. *Proc R Soc B* 277, 149-1415. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2009.2069>.
- Delille B, Delille D, Fiala M, Prevost C and Frankignoulle M. 2000. Seasonal changes of pCO₂ over a subantarctic *Macrocystis* kelp bed. *Polar Biol* 23, 706-716. <http://dx.doi.org/10.1007/s0030000000142>.
- Deng Y, Tang X, Huang B and Ding L. 2011. Life history of *Chaetomorpha valida* (Cladophoraceae, Chlorophyta) in culture. *Bot Mar* 54, 551-556. <http://10.1515/BOT.2011.066>.
- Deng Y, Tang X, Huang B and Ding L. 2012. Effect of temperature and irradiance on the growth and reproduction of the green macroalga, *Chaetomorpha valida* (Cladophoraceae, Chlorophyta). *J Appl Phycol* 24, 927-933. <http://dx.doi.org/10.1007/s10811-011-9713-0>.
- Feely RA, Sabine CL, Lee K, Berelson W, Kelypas JA, Fabry VJ and Millero FJ. 2004. Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans. *Science* 305, 362-366. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1097329>.
- Floreto EAT, Hirata H, Yamasaki S and Castro SC. 1994. Effect of salinity on the growth and fatty acid composition of *Ulva pertusa* Kjellman (Chlorophyta). *Bot Mar* 37, 151-155.

- <http://dx.doi.org/10.1515/botm.1994.37.2.151>.
- Gao K, Aruga Y, Asada K and Kiyohara M. 1991. Enhanced growth of the red alga *Porphyra yezoensis* Ueda in high CO₂ concentrations. *J Appl Phycol* 3, 355-362. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00026098>.
- Gao K, Aruga Y, Asada K and Kiyohara M. 1993. Influence of enhanced CO₂ on growth and photosynthesis of the red algae *Gracilaria* sp. and *G. chilensis*. *J Appl Phycol* 5, 563-571. <http://dx.doi.org/10.1007/BF02184635>.
- Gao K and Zheng Y. 2010. Combined effects of ocean acidification and solar UV radiation on photosynthesis, growth, pigmentation and calcification of the coralline alga *Corallina sessilis* (Rhodophyta). *Glob Change Biol* 16, 2388-2398. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02113.x>.
- Garcia-Sanchez MJ, Fernandez JA and Niell X. 1994. Effect of inorganic carbon supply on the photosynthetic physiology of *Gracilaria tenuistipitata*. *Planta* 194, 55-61. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00201034>.
- Gordillo FJL, Figuero FL and Niell FX. 2003. Photon- and carbon- use efficiency in *Ulva rigida* at different CO₂ and N levels. *Planta* 218, 315-322. <http://dx.doi.org/10.1007/s00425-003-1087-3>.
- Hall-Spencer JM, Rodolfo-Metalpa R, Martin S, Ransome E, Fine M, Turner SM, Rowley SJ, Tedesco D and Buia MC. 2008. Volcanic carbon dioxide vents show ecosystem effects of ocean acidification. *Nature* 454, 96-99. <http://dx.doi.org/10.1038/nature07051>.
- Han T, Han YS, Kain JM and Hader DP. 2003. Thallus differentiation of photosynthesis, growth, reproduction, and UV-B sensitivity in the green alga *Ulva pertusa* (Chlorophyta). *J Phycol* 39, 712-721. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1529-8817.2003.02155.x>.
- Han T and Choi GW. 2005. A novel marine algal toxicity bioassay based on sporulation inhibition in the green macroalga *Ulva pertusa* (Chlorophyta). *Aquat Toxicol* 75, 202-210. <http://dx.doi.org/10.1016/j.aquatox.2005.08.003>.
- Han T, Kang SH, Park JS, Lee HK and Brown MT. 2008. Physiological responses of *Ulva pertusa* and *U. armoricana* to copper exposure. *Aquat Toxicol* 31, 176-184. <http://dx.doi.org/10.1016/j.aquatox.2007.10.016>.
- Hiraoka M, Ohno M, Kawaguchi S and Yoshida G. 2004. Crossing test among floating *Ulva* thalli forming 'green tide' in Japan. *Hydrobiologia* 512, 239-245. <http://dx.doi.org/10.1023/B:HYDR.0000020332.12641.a2>.
- Ichiki S, Mizuta H and Yamamoto H. 2000. Effect of irradiance, water temperature and nutrients on the growth of sporelings of the crustose coralline alga *Lithophyllum yessoense* Foslíe (Corallinales, Rhodophyceae). *Phycol Res* 48, 115-120. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1440-1835.2000.00193.x>.
- Israel A, Katz S, Dubinsky Z, Merrill JE and Friedlander M. 1999. Photosynthetic inorganic carbon utilization and growth of *Porphyra linearis* (Rhodophyta). *J Appl Phycol* 11, 447-453. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1008122306268>.
- Jesus B, Mendes CR, Brotas V and Paterson DM. 2006. Effect of sediment type on microphytobenthos vertical distribution: Modelling the productive biomass and improving ground truth measurements. *J Exp Mar Biol Ecol* 332, 60-74. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2005.11.005>.
- Kerrison P, Suggett DJ, Hepburn LJ and Steinke M. 2012. Effect of elevated pCO₂ on the production of dimethylsulphoniopropionate (DMSP) and dimethylsulfide (DMS) in two species of *Ulva* (Chlorophyceae). *Biogeochemistry* 110, 5-16. <http://dx.doi.org/10.1007/s10533-012-9707-2>.
- Kim JH, Kang EJ, Park MG, Lee BG and Kim KY. 2011. Effects of temperature and irradiance on photosynthesis and growth of a green-tide-forming species (*Ulva linza*) in the Yellow Sea. *J Appl Phycol* 23, 421-432. <http://dx.doi.org/10.1007/s10811-010-9590-y>.
- Kubler JE, Johnston AM and JA Raven. 1999. The effects of reduced and elevated CO₂ and O₂ on the seaweed *Lomentaria articulata*. *Plant Cell Environ* 22, 1303-1310. <http://dx.doi.org/10.1038/ngeo100>.
- Kuffner IB, Andersson AJ, Jokiel PL, Rodgers KS and Machenzie FT. 2007. Decreased abundance of crustose coralline algae due to ocean acidification. *Nature* 1, 114-117. <http://dx.doi.org/10.1038/ngeo100>.
- Lee JS, Lee KT, Kim CK, Park GH, Lee JH, Park YG and Gang SG. 2006. Influence of the increase of dissolved CO₂ concentration on the marine organisms and ecosystems. *J Korean Soc Mar Environ Energy* 9, 243-252.
- Liu D, Keesing JK, Xing Q and Shi P. 2009. World's largest macroalgal bloom caused by expansion of seaweed aquaculture in China. *Mar Pollut Bull* 58, 888-895. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2009.01.013>.
- Martin S and Gattuso JP. 2009. Response of Mediterranean coralline algae to ocean acidification and elevated temperature. *Glob Change Biol* 15, 2089-2100. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01874.x>.
- Mercado JM, Javier F, Gordillo L, Niell FX and Figueroa FL. 1999. Effects of different levels of CO₂ on photosynthesis and cell components of the red alga *Porphyra leucosticta*. *J Appl Phycol* 11, 455-461. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1008194223558>.
- Nelson TA, Nelson AV and Tjoelker M. 2003. Seasonal and spatial patterns of "Green tides" (Ulvoid Algal Blooms) and related water quality parameters in the coastal waters of Washington state, USA. *Bot Mar* 46, 263-275. <http://dx.doi.org/10.1515/BOT.2003.024>.
- Nelson TA, Olson J, Imhoff L and Nelson AV. 2010. Aerial exposure desiccation tolerances are correlated to species composition in "green tide" of the Salish Sea (northeastern Pacific). *Bot Mar* 53, 103-111. <http://dx.doi.org/10.1515/BOT.2010.020>.
- Nikinmaa M. 2013. Climate change and ocean acidification-

- interactions with aquatic toxicology. *Aquatic Toxicol* 126, 365-372. <http://dx.doi.org/10.1016/j.aquatox.2012.09.006>.
- Occhipinti-Ambrogi A and Savini D. 2003. Biological invasion as a component of global change in stressed marine ecosystems. *Mar Poll Bull* 46, 542-551. [http://dx.doi.org/10.1016/S0025-326X\(02\)00363-6](http://dx.doi.org/10.1016/S0025-326X(02)00363-6).
- Oh JC. 2014. Effects of ocean acidification on the growth of *Saccharina japonica* in the sporophyte and gametophyte stages. Korea. M.S. Thesis, Wonkwang University, Iksan, Korea.
- Olischläger M, Bartsch I, Gutow L and Wiencke C. 2012. Effects of ocean acidification on different life-cycle stages of the kelp *Laminaria hyperborea* (Phaeophyceae). *Bot Mar* 55, 511-525. <http://dx.doi.org/10.1515/bot-2012-0163>.
- Park SR. 2014. Seasonal patterns and recruitment dynamics of green tide-forming *Ulva* species along the intertidal rocky shores of the southern coast of Korea. *Ocean Science Journal* 49, 383-390. <http://dx.doi.org/10.1007/s12601-014-0035-4>.
- Pinedo S, Garcia M, Satta MP, de Torres M and Ballesteros E. 2007. Rocky shore communities as indicators of water quality: A case study in the North-western Mediterranean. *Mar Poll Bull* 55, 126-135. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpollbul.2006.08.044>.
- Ping LI, Hai-Hong SU and Wan-Chun G. 2014. The effect of high CO₂ concentrations and UVR on growth and photochemical efficiency in *Amphiroa* sp. (Rhodophyta) and *Cladophora* sp. (Chlorophyta). *Acta Hydrob* 38, 636-641.
- Provasoli L. 1968. Media and prospects for the cultivation of marine algae. In: *Cultures and Collections of Algae*. Watanabe A and Hattori A, eds. Proceeding of the US-Japan Conference, Japanese Society for Plant Physiology, Tokyo, Japan, 63-75.
- Ragazzola F, Foster LC, Form A, Anderson PSL, Hansteen TH and Fietzke J. 2012. Ocean acidification weakens the structural integrity of coralline algae. *Glob Change Biol* 18, 2804-2812. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02756.x>.
- Renjun W, You W, Jing Z, Junhua S and Xuexi T. 2013. Algicidal activity of *Ulva pertusa* and *Ulva prolifera* on *Prorocentrum donghaiense* under laboratory conditions. *Afr J Microbiol Res* 7, 4389-4396. <http://dx.doi.org/10.5897/AJMR2012.2458>.
- Robic A, Sassi JF, Dion P, Lerat Y and Lahaye M. 2009. Seasonal variability of physicochemical and rheological properties of ulvan in two *Ulva* species (Chlorophyta) from the Brittany coast. *J Phycol* 45, 962-973. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1529-8817.2009.00699.x>.
- Roleda MY, Morris JN, McGraw CM and Hurd CL. 2012. Ocean acidification and seaweed reproduction: increased CO₂ ameliorates the negative effect of lowered pH on meiospore germination in the giant kelp *Macrocystis pyrifera* (Laminariales, Phaeophyceae). *Glob Change Biol* 18, 854-864. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02594.x>.
- Schreiber U, Bilger W and Neubauer C. 1994. Chlorophyll fluorescence as a non-intrusive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis. In: *Ecophysiology of Photosynthesis*. Schulze HD and MM Caldwell, eds. *Ecological studies* 100, Springer-Berlag, Berlin, 49-70.
- Taylor R, Fletcher RL and Raven JA. 2001. Preliminary studies on the growth of selected 'Green Tide' algae in laboratory culture: Effects of irradiance, temperature, salinity and nutrients on growth rate. *Bot Mar* 44, 327-336. <http://dx.doi.org/10.1515/BOT.2001.042>.
- Xu J and Gao K. 2012. Future CO₂ induced ocean acidification mediates the physiological performance of a green tide alga. *Plant Physiology* 160, 1762-1769. <http://dx.doi.org/10.1104/pp.112.206961>.
- Yabe T, Ishii Y, Amano Y, Koga T, Hayashi S, Nohara S and Tatsumoto H. 2009. Green tide formed by free-floating *Ulva* spp. at Yatsu tidal flat, Japan. *Limnology* 10, 239-245. <http://dx.doi.org/10.1007/s10201-009-0278-4>.
- 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. <http://dx.doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.05.014>.