

수온 상승에 따른 게바다말의 광합성 및 호흡률 변화

김혜광[†], 김종협^{1,†}, 김승현, Suonan Zhaxi, 이근섭*

부산대학교 생명과학과, ¹(주)비티알에스

Photosynthetic and respiratory responses of the surfgrass, *Phyllospadix japonicus*, to the rising water temperature

Hyegwang Kim[†], Jong-Hyeob Kim^{1,†}, Seung Hyeon Kim, Zhaxi Suonan and Kun-Seop Lee*

Department of Biological Sciences, Pusan National University, Busan 46241, Republic of Korea

¹Institute of Biodiversity-assessment Technology and Restoration Systems

*Corresponding author

Kun-Seop Lee

Tel. 051-510-2255

E-mail. klee@pusan.ac.kr

[†]This authors contributed equally to this work.

Received: 12 August 2022

Revised: 19 September 2022

Revision accepted: 22 September 2022

Abstract: Photosynthesis and respiration of seagrasses are mainly controlled by water temperature. In this study, the photosynthetic physiology and respiratory changes of the Asian surfgrass *Phyllospadix japonicus*, which is mainly distributed on the eastern and southern coasts of Korea, were investigated in response to changing water temperature (5, 10, 15, 20, 25, and 30°C) by conducting mesocosm experiments. Photosynthetic parameters (maximum photosynthetic rate, P_{max} ; compensation irradiance, I_c ; and saturation irradiance, I_k) and respiration rate of surfgrass increased with rising water temperature, whereas photosynthetic efficiency (α) was fairly constant among the water temperature conditions. The P_{max} and I_k dramatically decreased under the highest water temperature condition (30°C), whereas the I_c and respiration rate increased continuously with the increasing water temperature. Ratios of maximum photosynthetic rates to respiration rates ($P_{max} : R$) were highest at 5°C and declined markedly at higher temperatures with the lowest ratio at 30°C. The minimum requirement of H_{sat} (the daily period of irradiance-saturated photosynthesis) of *P. japonicus* was 2.5 hours at 5°C and 10.6 hours at 30°C for the positive carbon balance. Because longer H_{sat} was required for the positive carbon balance of *P. japonicus* under the increased water temperature, the rising water temperature should have negatively affected the growth, distribution, and survival of *P. japonicus* on the coast of Korea. Since the temperature in the temperate coastal waters is rising gradually due to global warming, the results of this study could provide insights into surfgrass responses to future severe sea warming and light attenuation.

Keywords: carbon balance, light requirement, photosynthesis, *Phyllospadix japonicus*, rising water temperature

서 론

잘피 (seagrass)는 해수에 적응되어 살아가는 유일한 고

등현화식물 (angiosperm)로서, 연안 및 하구 생태계에서 다양한 해양생물들의 직·간접적인 먹이원이자, 경제적 가치가 높은 많은 어족자원들에게 산란장, 보육장, 피난

처 등 서식환경을 제공한다(Hemminga and Duarte 2000; Hosack *et al.* 2006; Bertelli and Unsworth 2014; Nordlund *et al.* 2017; Whitfield 2017; Valentine and Heck 2021). 잘피 생육지는 해수의 유속 및 파랑에너지를 감소시켜, 저질을 안정화시키고 퇴적물의 재부유를 방지한다(van Keulen and Borowitzka 2003; Christianen *et al.* 2013; Walter *et al.* 2020). 또한 연안으로 과도하게 유입되는 무기영양염류나 오염물질을 흡수하여 제거하고 광합성을 통해 산소를 생산하여 수질을 향상시키는 기능을 가진다(de los Santos *et al.* 2020). 잘피생태계는 블루카본 생태계(blue carbon ecosystem)로서, 이산화탄소를 흡수·저장하는 능력이 뛰어나 기후변화를 완화시킬 수 있는 중요한 해양생태계로 여겨진다(Mcleod *et al.* 2011).

수중광도와 수온은 잘피의 광합성에 가장 크게 영향을 미치는 환경요인들이며, 잘피의 성장, 생존 및 분포 등을 결정한다(Lee *et al.* 2007b). 잘피는 성장하기 위한 탄소 요구량을 충족시키기 위해 일정 세기 이상의 광도를 필요로 한다(Ralph *et al.* 2007). 생존을 위한 최소한의 광도 이하의 빛에서는 잘피가 성장할 수 없으며, 잘피의 분포 중심이 제한되고 잘피 생육지가 감소할 수 있다(Dennison *et al.* 1993; Ralph *et al.* 2007). 또 다른 요인인 수온은 해양 생물들의 생리·생태학적 특성을 조절하는 주요 요인으로(Choi *et al.* 2020), 잘피의 광합성률과 호흡률을 변화시켜 잘피의 성장을 조절하며, 광합성률과 호흡률의 균형에 의해 최고의 성장률을 보이는 최적수온이 결정된다(Marsh *et al.* 1986). 최적수온에 도달할 때까지는 수온 상승에 의해 광합성률이 증가하여 잘피의 생산성 또한 증가하지만, 그 이상의 고수온에서는 광합성능이 감소하고 호흡률은 증가하여 잘피의 생산성이 감소하게 된다(Marsh *et al.* 1986; Collier *et al.* 2017; Hammer *et al.* 2018). 표층수온이 평균 수온의 90퍼센타일 이상의 고수온으로 5일 이상 지속되는 현상을 해양열파(Marine heat wave; MHW)라고 하며, 극심한 고수온뿐 아니라 해양열파와 같은 이상 고수온 현상의 빈도, 강도 및 지속일수의 증가는 잘피의 생산성을 감소시켜 성장의 저해와 생육밀도의 감소로 이어진다(Collier and Waycott 2014; Smale *et al.* 2019). 게다가 고수온과 수중광도의 감소가 동시에 발생하게 되면 잘피에게 미치는 부정적인 영향이 더욱 심각해지며, 이로 인해 잘피 개체 밀도가 급격히 감소하여 잘피 분포 면적이 크게 감소할 수 있다(Kendrick *et al.* 2019). 우리 연안에 분포하

는 계바다말의 경우 약 14°C에서 최적의 성장을 보였으며 수온이 이보다 상승할 경우 급격한 성장의 감소를 보여주었다(Park and Lee 2009). 따라서 우리 연안의 수온 상승은 계바다말의 분포와 생존에 크게 영향을 미칠 것으로 추정된다.

말잘피(surfgrass), 즉 새우말속(Genus *Phyllospadix*) 잘피종들은 조류 및 파랑에너지가 강한 암반에 지하경과 뿌리를 부착하여 생육하며(Park and Lee 2009), 전 세계적으로 5종의 말잘피류들이 북태평양 연안에 분포하고 있다. Asian surfgrass라 불리는 계바다말(*P. japonicus*)과 새우말(*P. iwatensis*)은 북동아시아 연안에 분포하며, American surfgrass라 불리는 *P. torreyi*, *P. scouleri*, *P. serrulatus*는 캐나다, 미국, 멕시코 등의 북미 연안에 분포한다(Green and Short 2003; Short *et al.* 2007). 우리나라 연안의 새우말과 계바다말은 모든 연안에서 발견되며, 계바다말은 주로 동해 남부와 남해 연안의 암반생태계에 주로 분포하고 있다(Kim *et al.* 2018; Park *et al.* 2019). 우리나라에서는 계바다말과 새우말 모두 보호대상해양생물로 지정하여 보호하고 있다(해양생태계의 보전 및 관리에 관한 법률 제2조 11항). 또한 국제자연보호연맹이 선정한 적색목록(IUCN Red List; 멸종위기에 처한 동·식물 보고서)에서 계바다말은 멸종위기종(Endangered; EN)으로 등재되어 있다.

우리 연안에서 말잘피에 대한 연구는 어려운 연구 환경 및 조건으로 인해 상대적으로 적은 연구들이 이뤄졌으며(Park *et al.* 2012), 성장 특성에 대한 연구들이 주로 수행되었다(Park and Lee 2009; Kim *et al.* 2018; Park *et al.* 2019). 전 세계의 해수면 수온은 점진적으로 상승하고 있으며, 특히 서해, 동중국해, 동해를 포함하는 동아시아 해역(East-Asian Marginal Seas; EAMS)의 표층수온 증가율은 전 세계의 평균 증가율보다 높다(Hyun *et al.* 2020). 우리나라 남해 진동만의 표층수온은 0.068°C year⁻¹ (2002~2018년)의 증가율을 보였다고 보고되었다(Qin *et al.* 2020a). 수온의 상승은 수온 변화에 민감한 계바다말을 포함한 여러 잘피 종들에게 큰 위협이 될 수 있다. 본 연구는 향후 기후변동 등으로 인한 해수면의 수온 상승이 계바다말의 탄소수지(carbon balance)에 어떤 영향을 미칠지를 고찰하기 위하여 수온 변화에 따른 광합성 및 호흡률의 변화를 측정하였으며, 미래의 수온 상승이 우리 연안 계바다말의 분포와 생존에 미칠 영향을 예측하였다.

재료 및 방법

1. 게바다말 시료 채취 및 보관

본 연구는 2013년 10~11월에 부산광역시 기장군 인근 해역 (35°11'41"N, 129°13'36"E)에 분포하는 게바다말을 채취하여 수행되었다 (Fig. 1). 시료 채취 장소는 외해에 노출되어 있어 파도의 영향을 많이 받았으며, 수심 약 1~5 m의 암반에 게바다말 단일종이 넓게 분포하고 있다. 게바다말 시료는 지하경과 뿌리를 포함한 개체 전체를 조심스럽게 채취한 후, 해수를 채운 아이스박스에 담아 기포기로 지속적으로 공기를 주입하며 실험실로 운반하였다. 운반된 게바다말 개체들은 여과된 해수로 부작물 및 이물질을 깨끗하게 제거하였다. 광합성 및 호흡률 측정 실험 전까지 게바다말 시료는 배양실에서 포화광도 이상의 빛 (400 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$)을 조사하여 (14L:10D) 보관되었으며, 하루에 한 단계씩 낮은 수온부터 총 6단계의 수온 (5, 10, 15, 20, 25, 30°C)에 적응시켰다. 실험에 사용한 해수는 게바다말 채취 장소에서 채수되어 유리섬유필터 (glass microfiber filter, 47 mm GF/C, Whatman)로 여과한 후 고압멸균되었다.

2. 광합성 특성 및 호흡률 측정

광합성률을 측정하기 위해 해수로 채워진 격리된 수조에 게바다말 개체를 넣고 용존 산소의 변화율을 측정하였다. 수조는 밀폐된 원기둥의 형태로 공기와의 접촉을 차단하였으며, 빛이 투과할 수 있도록 투명 아크릴 (직경: 6.5 cm, 높이: 40 cm)로 제작되었다. 수조 바닥에는 교반 막대를 넣고 수조 내부 해수를 교반하여 균질한 용존 산소 농도를 측정할 수 있도록 하였으며, 교반 막대에 실험 개체가 닿지 않도록 바닥으로부터 5 cm 위에 수직 방향으로 세워 고정하였다. 수조에는 각 수온에 적응된 게바다말 개체를 한 개체씩 격리·배치하였다. 용존 산소 농도는 기포가 발생되지 않도록 수조를 밀폐한 후 2-mm O₂ probe가 연결된 4채널 광섬유 산소 측정기 (OXY-4 mini; PreSens, Germany)를 이용하여 측정하였으며, O₂ probe는 수조 상단에 삽입하여 수조 내의 용존 산소 농도를 측정하였다. 각 수온처리 (5, 10, 15, 20, 25, 30°C)마다 총 8단계의 광도 (0, 18, 34, 90, 200, 400, 600, 850 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$)의 빛을 조사하였으며, 낮은 광도부터 약 1시간씩 광도 단계별

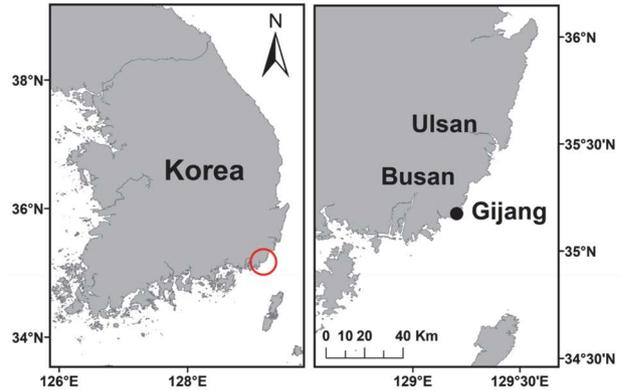


Fig. 1. Sampling site (circle on the left map) of *Phyllospadix japonicus* for the measurements of the photosynthetic and respiration rates in Gijang on the southern coast of Korea.

용존 산소 변화율을 측정한 후, 2시간 이상 암상태에 적응하도록 하여 호흡률을 측정하였다. 실험 종료 후, 게바다말 개체는 지상부 (잎)와 지하부 (지하경, 뿌리)로 분리하여 60°C에서 일정한 무게가 될 때까지 건조한 후 각각의 건조량 (g DW)을 측정하였다. 각 수온처리마다 8개의 수조를 사용하여 실험하였으며 (n=8), 총 48 개체가 실험에 사용되었다.

8단계의 광도별 용존 산소 변화율과 잎의 건조량을 토대로 순광합성률 (net photosynthetic rate; $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ DW h}^{-1}$)과 호흡률 (respiration rate; $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ DW h}^{-1}$)을 추정하였으며, 순광합성률과 호흡률을 더하여 총광합성률 (gross photosynthetic rate)을 계산하였다. 각 광도별 총광합성률은 광도에 대해 도시한 후 다음의 함수를 이용하여 적합한 그래프를 도출하였다 (Jassby and Platt 1976).

$$P = P_{\max} * \tanh\left(\frac{aI}{P_{\max}}\right) \quad (\text{Eq. 1})$$

도출한 P-I curve (Photosynthesis-Irradiance curve)를 이용하여 상대적인 광합성 효율 (a), 보상광도 (I_c), 포화광도 (I_k), 최대광합성률 (P_{max})을 계산하였으며, 각 매개변수 간의 관계식은 다음과 같다.

$$I_k = \frac{P_{\max}}{a} \quad (\text{Eq. 2})$$

$$I_c = \left(\frac{R}{P_{\max}}\right) \coth\left(\frac{a}{P_{\max}}\right) \quad (\text{Eq. 3})$$

하루 중 보상광도 이상의 빛을 받는 시간은 H_{comp}, 포화

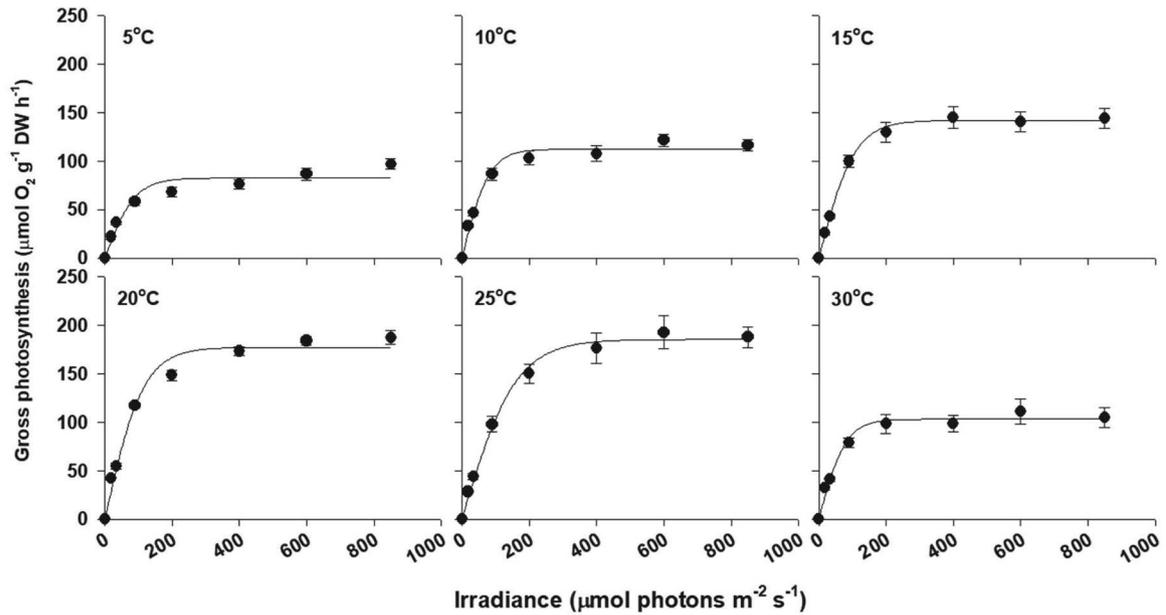


Fig. 2. Gross photosynthesis vs irradiance (P-I) relationships for *Phyllospadix japonicus* at the different water temperature conditions (5°C, 10°C, 15°C, 20°C, 25°C, and 30°C). Lines indicate the best-fitted P-I curves of *P. japonicus*. Values are means \pm SE ($n=8$).

광도 이상의 빛을 받는 시간은 H_{sat} 이라 한다. 수온별 계바다말이 양의 탄소수지 (positive carbon balance)를 유지하기 위해 필요로 하는 최소한의 H_{sat} 추정값은 일일 총 광합성량을 $P_{max} \times H_{sat}$ 으로 산정한 후 (Zimmerman *et al.* 1994) 아래의 식에 따라 계산하였다.

$$R_t \cdot 24 = P_{max} \cdot t \cdot H_{sat} \cdot t \quad (\text{Eq. 4})$$

t 는 수온, R_t 는 수온별 호흡률, $P_{max} \cdot t$ 는 각 수온별 최대총 광합성률, $H_{sat} \cdot t$ 는 수온별 양의 탄소수지 유지를 위해 요구되는 H_{sat} 을 의미한다.

3. 통계분석

모든 측정치는 평균 (mean)과 표준오차 (SE)로 나타내었다. 통계분석은 SPSS 프로그램 (version 27.0, SPSS, INC., Chicago, IL, USA)을 이용하였으며, 분석 전 정규성 (normality)과 등분산성 (homogeneity of variance)을 검정하였다. 위의 조건이 만족되지 못할 경우 자료들을 제곱근 (square root)으로 변환하였다. 모든 자료는 one-way ANOVA를 이용하여 분석하였으며 ($\alpha < 0.05$), 분석값이 유의한 경우, Tukey 검정으로 사후검정을 수행하였다.

Table 1. Results of one-way ANOVAs identifying effects of water temperature on maximum gross photosynthetic rate (P_{max}), photosynthetic efficiency (a), compensation irradiance (I_c), saturation irradiance (k), respiration, and ratios of maximum photosynthetic rates to respiration rates ($P_{max} : R$) for *Phyllospadix japonicus*

Parameters	df	M.S.	F	p-value
P_{max}	5	26.390	21.391	$p < 0.001$
a	5	0.395	5.643	$p < 0.001$
I_c	5	714.607	59.196	$p < 0.001$
k	5	7807952	14.094	$p < 0.001$
Respiration	5	15.330	78.262	$p < 0.001$
$P_{max} : R$ ratio	5	50.587	34.101	$p < 0.001$

결 과

1. 수온에 따른 광합성 특성 및 호흡률 변화

8단계의 광도 및 각 광도에서의 계바다말 총광합성률로 나타낸 P-I curve는 온도에 따라 다르게 나타났다 (Fig. 2). 모든 수온의 P-I curves에서 낮은 광도에서는 빛의 증가에 따라 총광합성률이 빠르게 증가하다가 최대총광합성률에 도달한 이후의 광도에서는 총광합성률이 일정하게 유지되었다 (Fig. 2). 모든 수온처리에서 뚜렷한 광저해 현상은 나타나지 않았다.

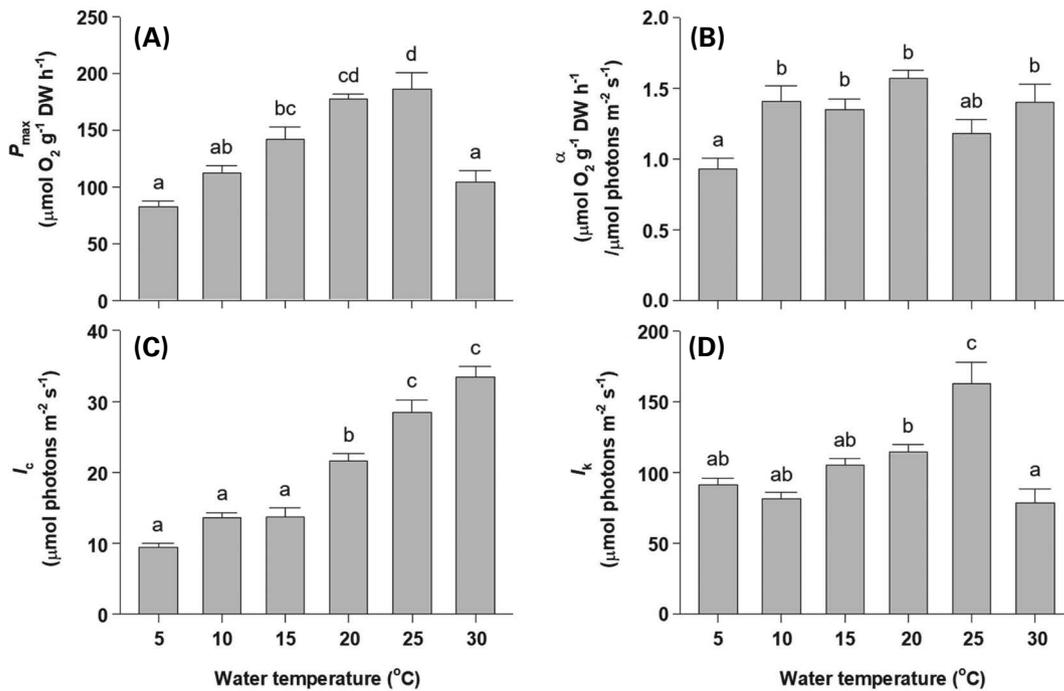


Fig. 3. Maximum gross photosynthetic rate (P_{max} ; A), photosynthetic efficiency (α ; B), compensation irradiance (I_c ; C), and saturation irradiance (I_k ; D) of *Phyllospadix japonicus* at different water temperature conditions. Different letters on the bars indicate significant differences ($p < 0.05$) for different water temperature conditions. Values are means \pm SE ($n = 8$).

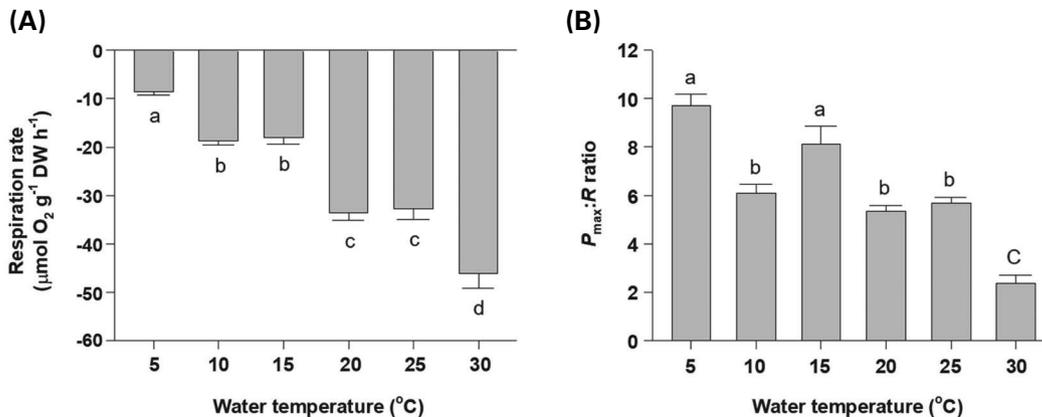


Fig. 4. Respiration rate (A) and $P_{max} : R$ ratio (B) of *Phyllospadix japonicus* for the different water temperature conditions. Different letters on the bars indicate significant differences for the different water temperature conditions ($p < 0.05$). Values are means \pm SE ($n = 8$).

수온 변화에 따라 최대총광합성률(P_{max}), 광합성 효율 (α), 보상광도 (I_c), 및 포화광도 (I_k)는 모두 유의한 차이가 나타났다 ($p < 0.001$; Table 1). 게바다말의 최대총광합성률은 수온이 상승함에 따라 증가하여 25°C에서 최댓값 ($186.61 \pm 13.93 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ DW h}^{-1}$)을 보인 후, 30°C에서 급격히 감소하였다 ($104.10 \pm 10.39 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ DW}$

h^{-1} ; Fig. 3A). 광합성 효율은 수온의 증가에 따른 뚜렷한 경향을 보이지 않았으며, 5°C에서 가장 낮은 값 ($0.93 \pm 0.08 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ DW h}^{-1} / \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)을, 20°C에서 가장 높은 값 ($1.57 \pm 0.06 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ DW h}^{-1} / \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)을 보였다 (Fig. 3B). 수온이 증가할수록 게바다말의 보상광도는 지속적으로 높아져, 최저수온(5°C)에서의

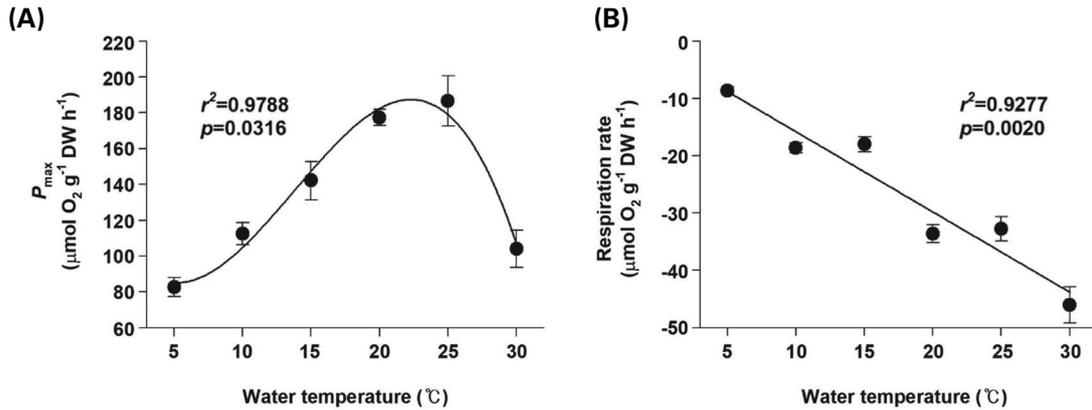


Fig. 5. Best-fit regressions between the gross photosynthetic (P_{max} ; A) and respiration (B) rate of *Phyllospadix japonicus* and water temperature. Values are means \pm SE ($n=8$).

9.45 \pm 0.51 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 부터 최고수온(30°C)에서의 33.43 \pm 1.51 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 까지 나타났다(Fig. 3C). 포화광도는 25°C 이하의 수온에서는 수온 증가에 따라 값이 증가하는 경향을 보였으며, 30°C에서 급격히 감소하였다. 포화광도는 최저 78.42 \pm 10.09 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (30°C)에서 최고 162.86 \pm 14.93 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (25°C)까지의 값을 보였다(Fig. 3D).

수온 변화에 따라 계바다말의 호흡률은 유의한 차이를 보였다($p < 0.001$; Table 1). 수온이 증가할수록 호흡률이 증가하는 경향을 보였으며, 호흡으로 인해 소모되는 산소의 양은 5°C에서 가장 적었고(-8.62 \pm 0.63 $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ DW h}^{-1}$) 30°C에서 가장 많았다(-46.04 \pm 3.15 $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ DW h}^{-1}$; Fig. 4A). $P_{max}:R$ 비율은 온도에 따라 유의한 차이($p < 0.001$; Table 1)를 보였으며, 수온이 증가할수록 점점 감소하는 경향을 보였다(Fig. 4B). $P_{max}:R$ 비율은 5°C에서 최고값(9.70 \pm 0.48)을, 30°C에서 최저값(2.37 \pm 0.32)을 나타내었다(Fig. 4B).

수온과 계바다말의 최대총광합성률 및 호흡률의 상관성을 알아보기 위하여 회귀분석을 실시한 결과, 최대총광합성률($r^2=0.9788$; $p < 0.05$) 및 호흡률($r^2=0.9277$; $p < 0.01$) 모두 수온과 유의한 상관관계를 보였다(Fig. 5). 최대총광합성률은 수온이 증가함에 따라 높아졌다가 약 22°C 이상의 고수온에서는 급격히 감소하는 경향이 나타났다(Fig. 5A), 호흡으로 인해 소모되는 산소의 양인 호흡률은 수온 상승에 따라 지속적으로 증가하였다(Fig. 5B).

Table 2. The minimum requirement for daily saturation light period (H_{sat}) of a positive carbon balance of *Phyllospadix japonicus* at the different water temperature conditions

Temperature (°C)	Min. requirement of H_{sat} (hours)
5	2.50
10	3.98
15	3.04
20	4.55
25	4.22
30	10.61

2. 광량과 탄소수지(carbon balance)

양의 탄소수지(positive carbon balance) 유지에 필요한 최소한의 일일 포화광도 시간(H_{sat})은 수온에 따라 다르게 나타났다(Table 2). 수온 5°C에서 양의 탄소수지 유지에 요구되는 H_{sat} 이 2.5 h로 가장 짧았으며, 수온 10~25°C에서는 3.0~4.6 h의 H_{sat} 이 요구되었다(Table 2). 수온 30°C에서는 양의 탄소수지 유지에 요구되는 H_{sat} 이 10.6 h로 급격하게 증가하였다.

고찰

해양현화식물인 잘피종들의 대부분은 조하대에서 해수에 잠겨 살아가기 때문에, 해수의 온도와 수중으로 들어오는 빛의 양은 잘피의 성장, 분포 및 생존에 크게 영향을 미치는 환경 요인이다(Lee et al. 2007b). 잘피가 생존하기 위해 필요로 하는 광도는 해수면 광량의 2~37%로 종에 따

라 필요로 하는 광량은 유의한 차이를 보인다(Lee *et al.* 2007b). 기상조건의 악화나 조류 번성, 준설과 같은 원인에 의한 수중광도의 감소는 잘피의 형태학적 특성을 변화시키고, 생산성 및 생육밀도 등을 제한할 수 있다(Grice *et al.* 1996; Erfteimeijer and Lewis 2006; Lee *et al.* 2007a).

광도와 광합성 간의 관계를 나타내는 P-I curve은 잘피의 생존에 필요한 광도에 대한 유용한 정보를 제공할 수 있으며, 광도가 증가하면서 나타나는 광합성량의 변화는 광도가 증가함에 따라 광합성량이 증가하는 구간, 빛을 받을 수 있는 광계들이 포화되어 광도가 증가해도 일정한 광합성량이 지속되는 구간, 그리고 광도가 증가하면 광합성량이 감소하는 광저해 구간으로 나뉜다(Lee *et al.* 2007b). 본 실험 결과에 의하면, 게바다말의 경우 광합성이 약 200 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 포화되나, 800 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이상의 광도에서도 광저해가 나타나지 않았다(Fig. 2). 따라서 게바다말은 비교적 높은 광량 조건에 적응된 잘피 종으로 판단되었다. 실제로 우리 연안에 분포하는 게바다말 생육지들은 비교적 수중광이 풍부한 환경에서 주로 발견되어진다.

본 실험에서 P-I curve의 매개변수 중 광합성효율은 수온 변화에 따라 뚜렷한 경향성을 나타내지 않았으나, 최대총광합성률, 보상광도, 포화광도와 호흡률은 25°C까지는 수온이 상승함에 따라 증가하는 경향을 보였다. 거머리말(*Zostera marina*) 성체와 유식물에서도 수온이 상승하면 보상광도와 포화광도가 증가하는 경향성이 보고되었다(Marsh *et al.* 1986; Abe *et al.* 2008). 수온이 높아지면서 대사활동 속도가 빨라짐에 따라 최대총광합성률과 호흡률이 증가하게 된다(Collier *et al.* 2017). 그리고 호흡률의 증가는 포화광량과 보상광량의 증가로 이어지는 것으로 여겨진다(Lee *et al.* 2007b). 이러한 경향성은 수온이 상승할수록 게바다말이 생존하고 성장하기 위해 더 많은 빛이 필요함을 의미한다. $P_{\text{max}}:R$ ratio는 일반적으로 낮은 수온에서 높은 값을 보이는데(Marsh *et al.* 1986; Rasmusson *et al.* 2020), 본 연구결과에서도 $P_{\text{max}}:R$ ratio는 수온이 상승함에 따라 감소하였다. 가장 낮은 수온인 5°C에서 $P_{\text{max}}:R$ ratio가 가장 높았으며(9.70), 가장 높은 수온인 30°C에서 $P_{\text{max}}:R$ ratio가 가장 낮았다(2.37; Fig. 4B). 이는 수온이 상승함에 따라 호흡률이 광합성률에 비해 더 빠르게 증가한다는 것을 의미한다. 수온 30°C에서는 고수온 스트레스로 인해 최대총광합성률은 감소하였으나, 호흡률은 계속하여 증가

하였다(Fig. 5). 따라서 30°C의 고수온에서는 호흡을 위한 탄소의 요구량이 증가하나 광합성에 의한 탄소고정량은 오히려 감소하였다는 것을 알 수 있다.

온대 해역에 분포하는 잘피 종의 생산성은 수온의 계절적 변동에 따라 계절성을 가지며, 이에 따라 잘피의 개체 크기, 잎 너비, 잎 두께 등의 형태적 특성과 생체량 등이 계절성을 나타낸다(Lee *et al.* 2007b). 우리나라에 생육하는 게바다말은 수온이 상승하는 봄에 생산성이 증가하였다가 여름철 고수온에 생장이 급격히 감소하고 겨울에 회복하는 양상을 보인다(Park *et al.* 2019). 특히, 우리나라 남해안은 이상 고수온 현상 중 하나인 해양열파(Marine heat wave, MHW)가 빈번히 발생하며(Qin *et al.* 2020b), 이러한 고수온이 장기간 지속되면 잘피의 생산성이 감소하여 생존하기 어려워질 수 있다(Beca-Carretero *et al.* 2021). 2010~2011년에 관측된 호주 서해안에서의 해양열파는 평균 수온보다 2~5°C 높았으며, 이로 인해 잘피생육지의 면적이 약 13,000 km²가 감소하였다(Strydom *et al.* 2020). 호주 서부 외에도 호주 동부와 미국 동부, 지중해에서도 해양열파로 인해 잘피생육지가 훼손되었다고 보고되었다(Smith *et al.* 2021).

본 실험에서 5°C에서 10°C, 10°C에서 20°C로 수온이 2배 증가할 때마다 호흡률은 각각 약 2.17배, 약 1.80배 증가하였으나, P_{max} 는 각각 약 1.36배, 약 1.57배 증가하여 호흡률이 최대광합성률보다 더 빠르게 증가하였다. 또한 최적수온 이상의 수온에서 수온이 상승함에 따라 최대광합성률은 감소하고 호흡률이 증가하는 다른 양상의 회귀분석 결과를 보여주었다(Fig. 5). 본 실험의 회귀분석 결과로 유추한 게바다말의 광합성에 최적인 수온은 약 20~25°C로 나타났다. 잘피가 최대 성장을 보이는 수온은 잘피 종과 위도마다 다양하나, 온대 해역의 잘피 종들의 경우, 11.5~26°C에서 최적의 성장을 보인다(Lee *et al.* 2007b). 우리나라 우점종인 거머리말의 생장은 15~20°C에서 가장 높게 나타났으며(Lee *et al.* 2005), 우리 연안에 분포하는 게바다말의 생산성은 13~14°C에 최대인 것으로 보고되었다(Park and Lee 2009; Park *et al.* 2019). 따라서 본 실험 결과로 유추한 광합성 최적수온(20~25°C)은 게바다말의 최적 성장수온보다 높게 나타난다. 성장 최적수온과 광합성 최적수온은 보통 일치하지 않으며, 잘피의 생장은 광합성뿐 아니라, 호흡률, 영양염 가용성, 잎의 노화 등 여러 요인에 의해 결정되므로(Bulthuis 1987; Marsh *et al.* 1987;

Lee and Dunton 1999; Lee *et al.* 2007b), 일반적으로 생장 최적수온은 광합성 최적수온에 비해 비교적 낮게 나타난다(Lee *et al.* 2007b).

잘피는 생장하고 생존하기 위해 포화광도 이상의 빛의 흡수를 일정 시간 이상 필요로 한다(Lee *et al.* 2007b). 본 실험 결과에 의하면 계바다말이 양의 탄소수지를 유지하기 위해 필요로 하는 최소한의 H_{sat} 이 가장 낮은 수온인 5°C에서 2.50 h 이상, 수온 25°C까지는 3~5 h 이상을 필요로 하는 것으로 추정되었으나, 가장 높은 수온인 30°C에서는 요구되는 포화광도 이상의 빛은 급격히 증가하여 10.61 h 이상으로 추정되었다(Table 2). 이는 계바다말이 30°C의 고수온에서 포화광도 ($78.42 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 이상의 빛을 최소 10.61 h 이상 받지 못한다면, 광합성량보다 호흡량이 더 높은 음의 탄소수지를 가지게 되어 생장이 제한된다는 것을 의미한다. 우리 연안의 잘피 생육지에서는 H_{comp} (보상광도 이상의 광도를 받는 시간)이 4.8~12.5 h(수심 2 m)와 1.8~11.0 h(수심 5.5 m), H_{sat} (포화광도 이상의 광도를 받는 시간)이 1.6~9.8 h(수심 2 m)와 0~7.8 h(수심 5.5 m)으로 보고된 바 있다(Kim *et al.* 2014). 또한, 미국 플로리다만 잘피 생육지의 얕은 수심(2 m)에서는 H_{comp} 가 13.2 h, H_{sat} 이 8.8 h이었으며, 깊은 수심(5 m)에서는 H_{comp} 가 8.8 h, H_{sat} 이 0 h로 보고되었다(Fourqurean and Zieman 1991). 우리나라는 1년 중 수온이 최고점에 이르는 여름철에 강수 발생 빈도가 가장 높다(Cha *et al.* 2007). 여름철 고수온 시기에 장마나 태풍과 같은 기상변동이 발생할 경우 수증광량이 감소되어 H_{sat} (10 h) 조건이 충족되지 않아 계바다말이 양의 탄소수지를 유지하는 것이 어려워질 수 있다. 따라서, 기후변화로 인해 여름철 고수온의 강도나 기간이 증가하고, 고수온 시기에 수증광량의 감소를 유발하는 기상변동이 빈번하게 발생할 경우 계바다말의 생장이 저하되고 분포에도 영향을 미칠 것으로 예측된다.

수온 상승에 의해 계바다말의 광합성률과 호흡률이 증가하고, 30°C의 고수온에서는 호흡률은 지속적으로 증가하는 반면, 광합성률은 급격히 감소하는 계바다말의 생리적 특성이 확인되었다. IPCC 6차 보고서에 따르면 지구 전체 평균 온도는 산업화 이후(2011~2020년) 1.09°C 상승하였으며, 해수면 온도는 0.88°C 상승하였다(IPCC 2021). 최근에 수행된 계바다말 생육에 관한 연구에 의하면, 연구가 수행된 계바다말 생육지 내의 수온이 26°C를 초과하지 않아 고수온으로 인한 스트레스가 발생하지 않았으며, 따

라서 수온 상승에 의한 계바다말의 생산성의 감소는 관측되지 않았다(Park *et al.* 2019). 그러나 기후변동에 의해 해수면 온도가 계속적으로 상승하고 있으며, 최근 빈번하게 발생하는 해양열파 등과 같은 이상고수온 현상이 우리 연안에서 장기간 지속되고 있어, 향후 우리 연안에 분포하고 있는 계바다말의 분포 및 생존이 고수온에 심각하게 위협받을 수 있을 것으로 추정된다.

적 요

우리나라 동해와 남해 연안에 주로 분포하는 계바다말의 수온 상승에 따른 탄소수지 변화를 예측하기 위하여 5°C에서 30°C까지의 수온에서 5°C 간격으로 광합성과 호흡률을 측정하였다. 광합성 매개변수 중 광합성 효율(a)을 제외한 최대광합성률(P_{max})과 보상광도(I_c), 포화광도(I_k)가 수온이 상승함에 따라 증가하였으며, 호흡률(R) 또한 수온 상승에 따라 증가하였다. 가장 높은 수온(30°C)에서 P_{max} 와 I_k 는 급격히 감소하였으나, 반면에 I_c 와 호흡률은 지속적으로 증가하였다. $P_{max} : R$ ratio는 가장 높은 수온(30°C)에서 최소값을, 가장 낮은 수온(5°C)에서 최대값을 보였다. 이러한 결과를 토대로 계바다말이 양의 탄소수지를 유지하기 위해 필요한 일일 포화광도 시간(H_{sat})을 계산한 결과, 5°C에서는 2.50시간 이상, 30°C에서는 10.61시간 이상이 요구되어, 수온이 상승할수록 더 많은 시간의 포화광도(H_{sat})가 요구되는 것으로 나타났다. 따라서 수온이 꾸준히 상승되어 여름철 고수온이 장기간 지속되면 우리 연안 계바다말 생육지의 분포에 부정적인 영향을 미칠 것으로 판단되었다.

CRedit authorship contribution statement

HG Kim: Software, Formal analysis, Data curation, Writing - review & editing, Visualization. JH Kim: Conceptualization, Methodology, Software, Data curation, Investigation, Resources, Validation, Formal analysis, Writing - original draft, Visualization. SH Kim: Investigation, Methodology, Formal analysis, Writing - review & editing, Visualization. Z Suonan: Software, Visualization, Formal analysis, Writing - review & editing. KS Lee: Conceptualization, Methodology, Software, Validation, Data curation, Writing - review & editing, Visualization, Supervision, Project administration, Funding acquisition.

사 사

본 연구는 부산대학교 기본연구지원사업(2년)에 의해 수행되었습니다.

REFERENCES

- Abe M, A Kurashima and M Maegawa. 2008. High water-temperature tolerance in photosynthetic activity of *Zostera marina* seedlings from Ise Bay, Mie Prefecture, central Japan. Fish. Sci. 74:1017–1023. <https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2008.01619.x>
- Beca-Carretero P,T Azcárate-García, M Julia-Miralles, CS Stanschewski, F Guihéneuf and DB Stengel. 2021. Seasonal acclimation modulates the impacts of simulated warming and light reduction on temperate seagrass productivity and biochemical composition. Front. Mar. Sci. 8:731152. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.731152>
- Bertelli CM and RKF Unsworth. 2014. Protecting the hand that feeds us: Seagrass (*Zostera marina*) serves as commercial juvenile fish habitat. Mar. Pollut. Bull. 83:425–429. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.08.011>
- Bulthuis DA. 1987. Effects of temperature on photosynthesis and growth of seagrasses. Aquat. Bot. 27:27–40. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(87\)90084-2](https://doi.org/10.1016/0304-3770(87)90084-2)
- Cha EJ, M Kimoto, EJ Lee and JG Jhun. 2007. The recent increase in the heavy rainfall events in August over the Korean Peninsula. J. Korean. Earth Sci. Soc. 28:585–597. <https://doi.org/10.5467/JKESS.2007.28.5.585>
- Choi SK, YH Kang and SR Park. 2020. Growth responses of kelp species *Ecklonia cava* to different temperatures and nitrogen sources. Korean J. Environ. Biol. 38:404–415. <https://doi.org/10.11626/KJEB.2020.38.3.404>
- Christianen MJA, J van Belzen, PMJ Herman, MM van Katwijk, LPM Lamers, PJM van Leent and TJ Bouma. 2013. Low-canopy seagrass beds still provide important coastal protection services. PLoS One 8:e62413. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062413>
- Collier CJ and M Waycott. 2014. Temperature extremes reduce seagrass growth and induce mortality. Mar. Pollut. Bull. 83:483–490. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.03.050>
- Collier CJ, YX Ow, L Langlois, S Uthicke, CL Johansson, KR O'Brien, V Hrebien and MP Adams. 2017. Optimum temperatures for net primary productivity of three tropical seagrass species. Front. Plant Sci. 8:1446. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01446>
- De los Santos CB, I Olivé, M Moreira, A Silva, C Freitas, R Araújo Luna, H Quental-Ferreira, M Martins, MM Costa, J Silva, ME Cunha, F Soares, P Pousão-Ferreira and R Santos. 2020. Seagrass meadows improve inflowing water quality in aquaculture ponds. Aquaculture 528:735502. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.735502>
- Dennison WC, RJ Orth, KA Moore, JC Stevenson, V Carter, S Kollar, PW Bergstrom and RA Batiuk. 1993. Assessing water quality with submersed aquatic vegetation. Bioscience 43:86–94. <https://doi.org/10.2307/1311969>
- Erfteemeijer PLA and RRR Lewis. 2006. Environmental impacts of dredging on seagrasses: A review. Mar. Pollut. Bull. 52:1553–1572. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2006.09.006>
- Fourqurean JW and JC Zieman. 1991. Photosynthesis, respiration and whole plant carbon budget of the seagrass *Thalassia testudinum*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 69:161–170.
- Green EP and FT Short. 2003. World Atlas of Seagrasses. University of California Press. Berkeley, CA.
- Grice AM, NR Loneragan and WC Dennison. 1996. Light intensity and the interactions between physiology, morphology and stable isotope ratios in five species of seagrass. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 195:91–110. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(95\)00096-8](https://doi.org/10.1016/0022-0981(95)00096-8)
- Hammer KJ, J Borum, H Hasler-Sheetal, EC Shields, K Sand-Jensen and KA Moore. 2018. High temperatures cause reduced growth, plant death and metabolic changes in eelgrass *Zostera marina*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 604:121–132. <https://doi.org/10.3354/meps12740>
- Hemminga MA and CM Duarte. 2000. Seagrass Ecology. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Hosack GR, BR Dumbauld, JL Ruesink and DA Armstrong. 2006. Habitat associations of estuarine species: Comparisons of intertidal mudflat, seagrass (*Zostera marina*), and oyster (*Crassostrea gigas*) habitats. Estuaries Coasts 29:1150–1160. <https://doi.org/10.1007/BF02781816>
- Hyun JH, KS Choi, KS Lee, SH Lee, YK Kim and CK Kang. 2020. Climate change and anthropogenic impact around the Korean coastal ecosystems: Korean Long-term Marine Ecological Research (K-LTMER). Estuaries Coasts 43:441–448. <https://doi.org/10.1007/s12237-020-00711-6>
- IPCC. 2021. Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (Masson-Delmotte V et al., eds.). Cambridge University Press. Cambridge and New York.
- Jassby AD and T Platt. 1976. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. Limnol. Oceanogr. 21:540–547. <https://doi.org/10.4319/lo.1976.21.4.0540>

- Kendrick GA, RJ Nowicki, YS Olsen, S Strydom, MW Fraser, EA Sinclair, J Statton, RK Hovey, JA Thomson, DA Burkholder, KM McMahon, K Kilminster, Y Hetzel, JW Fourqurean, MR Heithaus and RJ Orth. 2019. A systematic review of how multiple stressors from an extreme event drove ecosystem-wide loss of resilience in an iconic seagrass community. *Front. Mar. Sci.* 6:455. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00455>
- Kim JH, JH Kim, GY Kim and JI Park. 2018. Growth dynamics of the surfgrass, *Phyllospadix iwatensis* on the eastern coast of Korea. *The Sea* 23:192–203. <https://doi.org/10.7850/jkso.2018.23.4.192>
- Kim SH, JH Kim, SR Park and KS Lee. 2014. Annual and perennial life history strategies of *Zostera marina* populations under different light regimes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 509:1–13. <https://doi.org/10.3354/meps10899>
- Lee KS and KH Dunton. 1999. Inorganic nitrogen acquisition in the seagrass *Thalassia testudinum*: Development of a whole-plant nitrogen budget. *Limnol. Oceanogr.* 44:1204–1215. <https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.5.1204>
- Lee KS, JI Park, YK Kim, SR Park and JH Kim. 2007a. Recolonization of *Zostera marina* following destruction caused by a red tide algal bloom: The role of new shoot recruitment from seed banks. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 342:105–115. <https://doi.org/10.3354/meps342105>
- Lee KS, SR Park and JB Kim. 2005. Production dynamics of the eelgrass, *Zostera marina* in two bay systems on the south coast of the Korean peninsula. *Mar. Biol.* 147:1091–1108. <https://doi.org/10.1007/s00227-005-0011-8>
- Lee KS, SR Park and YK Kim. 2007b. Effects of irradiance, temperature, and nutrients on growth dynamics of seagrasses: A review. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 350:144–175. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.016>
- Marsh JA, WC Dennison and RS Alberte. 1986. Effects of temperature on photosynthesis and respiration in eelgrass (*Zostera marina* L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 101:257–267. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(86\)90267-4](https://doi.org/10.1016/0022-0981(86)90267-4)
- McLeod E, GL Chmura, S Bouillon, R Salm, M Björk, CM Duarte, CE Lovelock, WH Schlesinger and BR Silliman. 2011. A blueprint for blue carbon: toward an improved understanding of the role of vegetated coastal habitats in sequestering CO₂. *Front. Ecol. Environ.* 9:552–560. <https://doi.org/10.1890/110004>
- Nordlund LM, EW Koch, EB Barbier and JC Creed. 2017. Correction: Seagrass ecosystem services and their variability across genera and geographical regions. *PLoS One* 12:e0169942. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0169942>
- Park JI and KS Lee. 2009. Peculiar growth dynamics of the surfgrass *Phyllospadix japonicus* on the southeastern coast of Korea. *Mar. Biol.* 156:2221–2233. <https://doi.org/10.1007/s00227-009-1250-x>
- Park JI, JH Kim, JH Kim and MS Kim. 2019. Growth dynamics of the surfgrass, *Phyllospadix Japonicus* on the southeastern coast of Korea. *The Sea* 24:548–561. <https://doi.org/10.7850/jkso.2019.24.4.548>
- Park JI, KS Lee and MH Son. 2012. Germination rate of *Zostera marina* and *Phyllospadix japonicus* related to environmental factors. *Korean J. Environ. Biol.* 30:280–285.
- Qin LZ, SH Kim, HJ Song, HG Kim, Z Suonan, O Kwon, YK Kim, SR Park, JI Park and KS Lee. 2020a. Long-term variability in the flowering phenology and intensity of the temperate seagrass *Zostera marina* in response to regional sea warming. *Ecol. Indic.* 119:106821. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106821>
- Qin LZ, SH Kim, HJ Song, Z Suonan, H Kim, O Kwon and KS Lee. 2020b. Influence of regional water temperature variability on the flowering phenology and sexual reproduction of the seagrass *Zostera marina* in Korean coastal waters. *Estuaries Coasts* 43:449–462. <https://doi.org/10.1007/s12237-019-00569-3>
- Ralph PJ, MJ Durako, S Enríquez, CJ Collier and MA Doblin. 2007. Impact of light limitation on seagrasses. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 350:176–193. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.017>
- Rasmusson LM, P Buapet, R George, M Gullström, PCB Gunnarsson and M Björk. 2020. Effects of temperature and hypoxia on respiration, photorespiration, and photosynthesis of seagrass leaves from contrasting temperature regimes. *ICES J. Mar. Sci.* 77:2056–2065. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa093>
- Short F, T Carruthers, W Dennison and M Waycott. 2007. Global seagrass distribution and diversity: A bioregional model. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 350:3–20. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.012>
- Smale DA, T Wernberg, ECJ Oliver, M Thomsen, BP Harvey, SC Straub, MT Burrows, LV Alexander, JA Benthuisen, MG Donat, M Feng, AJ Hobday, NJ Holbrook, SE Perkins-Kirkpatrick, HA Scannell, AS Gupta, BL Payne and PJ Moore. 2019. Marine heatwaves threaten global biodiversity and the provision of ecosystem services. *Nat. Clim. Chang.* 9:306–312. <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0412-1>
- Smith KE, MT Burrows, AJ Hobday, A Sen Gupta, PJ Moore, M Thomsen, T Wernberg and DA Smale. 2021. Socioeconomic impacts of marine heatwaves: Global issues and opportunities. *Science* 374:eabj3593. <https://doi.org/10.1126/science.abj3593>
- Strydom S, K Murray, S Wilson, B Huntley, M Rule, M Heithaus, C Bessey, GA Kendrick, D Burkholder, MW Fraser and K Zduinc. 2020. Too hot to handle: Unprecedented seagrass death driven by marine heatwave in a World Heritage Area. *Glob. Change Biol.* 26:3525–3538. <https://doi.org/10.1111/>

gcb.15065

Valentine JF and KL Heck. 2021. Herbivory in seagrass meadows: an evolving paradigm. *Estuaries Coasts* 44:491–505. <https://doi.org/10.1007/s12237-020-00849-3>

Van Keulen M and MA Borowitzka. 2003. Seasonal variability in sediment distribution along an exposure gradient in a seagrass meadow in Shoalwater Bay, Western Australia. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 57:587–592. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00394-3](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00394-3)

Walter RK, JK O’Leary, S Vitousek, M Taherkhani, C Geraghty and A Kitajima. 2020. Large-scale erosion driven by intertidal eel-

grass loss in an estuarine environment. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 243:106910. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106910>

Whitfield AK. 2017. The role of seagrass meadows, mangrove forests, salt marshes and reed beds as nursery areas and food sources for fishes in estuaries. *Rev. Fish Biol. Fish.* 27:75–110. <https://doi.org/10.1007/s11160-016-9454-x>

Zimmerman RC, A Cabello-Pasini and RS Alberte. 1994. Modeling daily production of aquatic macrophytes from irradiance measurements: A comparative analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 114:185–196.