

Original article

HPLC 및 Diving-PAM을 이용한 낙동강 하구 저서미세조류의 광합성 특성

김정배 · 정미희¹ · 박정임^{2,*}

국립수산과학원 중앙대수면연구소, ¹해양미세조류연구소, ²수중생태기술연구소

Photosynthetic Characteristics of Benthic Microalgae Measured by HPLC and Diving Pulse Amplitude Modulated (PAM) Fluorometry on the Nakdong River Estuary of the Korean Peninsula. Jeong Bae Kim (0000-0003-4475-8094), Mi Hee Chung¹ (0009-0004-4150-4042) and Jung-Im Park^{2,*} (0000-0002-2149-1940) (Inland Fisheries Research Institute, NIFS, Geumsan 32762, Republic of Korea; ¹Marine Micro Algae Research Institute, Busan 48076, Republic of Korea; ²Underwater Ecology Institute, Yeosu 59769, Republic of Korea)

Abstract Daemedeung, located in the estuary of the Nakdong River, is formed by sand dunes and possesses well-developed intertidal flats. This study aimed to investigate the habitat of benthic microalgae, photosynthetic pigments, and photosynthetic efficiency in the intertidal flats of Daemedeung from January to December 2011. The inorganic nitrogen content in the sediment pore water was primarily composed of ammonium, while nitrate + nitrite was dominant in the upper layer water. The concentration of chlorophyll *a* and fucoxanthin in the sediment surface was significantly higher than the mean of all the sediment layer. The average Fv/Fm of benthic microalgae during the entire survey period was 0.52 ± 0.03 , with the highest value (0.61 ± 0.08) observed in February. The rETR_{max} showed a seasonal trend, being high from spring to early autumn (April to October) and low from winter to early spring (January to March, November, December), with the highest value ($153.05 \pm 2.30 \mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) in July and the lowest ($38.49 \pm 5.17 \mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) in January. The average Fv/Fm of diurnal microalgae was 0.48 ± 0.03 , with the highest value (0.61 ± 0.08) observed at noon. The rETR_{max} showed a highest peak at noon ($54.24 \pm 11.35 \mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and reached its lowest point at 16:00 ($26.17 \pm 4.75 \mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{s}^{-1}$). These findings suggest that the productivity of benthic microalgae varies significantly depending on the survey time and sediment depth. Therefore, to quantify the productivity of benthic microalgae using Diving-PAM, surveys should be conducted based on tidal conditions, and simultaneous pigment analysis of sediment layers should also be performed.

Key words: Nakdong River estuary, benthic microalgae, maximum quantum yield, maximum electron transfer rate

서 론

생산성이 높은 우리나라의 갯벌은 2,482 km²로서 전 세계

갯벌 면적(127,921 km²)의 2%인 넓은 면적을 차지하고 있으며, 갯벌에 서식하고 있는 저서미세조류(benthic microalgae: BMA)는 연안역의 탄소순환에 있어서 가장 중요한 역할을 담당하고 있다(Murray *et al.*, 2019; MOF, 2024). 또한, 저서미세조류의 생산량과 군집구조의 시공간적 변화는 먹이망을 통해 하구역에 서식하는 생물들의 성장에 영향을 미치게 된다(Choy *et al.*, 2008; Lee *et al.*, 2009). 낙동강 하

Manuscript received 6 March 2024, revised 10 April 2024,
revision accepted 17 April 2024

* Corresponding author: Tel: +82-61-644-7605, Fax: +82-61-644-7609
E-mail: jipark20@hanmail.net

© The Korean Society of Limnology. All rights reserved.

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, provide the original work is properly cited.

구역의 조간대 갯벌에 서식하고 있는 저서미세조류는 빛과 chlorophyll에 의한 광합성에 의하여 이산화탄소를 고정하고 산소를 발생시키는 일차생산자로서의 역할을 담당하고 있다(Taylor, 1964; Mcintire and Wulff, 1969; Guarini *et al.*, 1998; Underwood and Kromkamp, 1999). 또한, 저서미세조류는 전체 하구 일차생산력의 50%를 차지할 수 있으며(Underwood and Kromkamp, 1999; Frankenbach *et al.*, 2020; Haro *et al.*, 2022), 전 세계적으로 저서미세조류에 의한 일차생산력은 $27\sim 234 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ 이다(Heip *et al.*, 1995; Macintyre *et al.*, 1996; Underwood and Kromkamp, 1999; Kromkamp and Forester, 2006; Haro *et al.*, 2022).

저서미세조류에서 광합성은 물의 광분해에 의해 chlorophyll *a*에서 궤도를 이탈한 전자가 즉시 에너지를 방출하지 않고 여러 개의 전자 운반자로 구성되어 틸라코이드막에 정교하게 배열되어 있는 전자전달계에 포획되어 광계 II에서 광계 I로 이동하면서 화학적인 에너지(ATP와 NADPH)를 합성하는 과정이다(Kim, 1996; Hong, 2001). 광합성의 빛은 작지만 고도로 조직화되어 있는 엽록체(chloroplast)에 의하여 포획되고, 엽록체는 방사에너지를 광자(photon)를 전기에너지로 바꾼 후 화학에너지로 전환시킬 수 있는 능력이 있다. 광합성 과정은 전자전달계(electron transport system)를 통해 빛을 요구하여 계에 에너지를 충전시키는 반응인 명반응과 빛을 요구하지 않고 다시 계를 원래 상태로 되돌리는 반응인 암반응이 있다(Hong, 2001; Chung *et al.*, 2002).

Chlorophyll에서 방출되는 형광은 광합성 초기 광화학반응에 사용되지 못한 빛 에너지의 일부가 다시 빛으로 방출되는 것이다. 이와 같이 버려지는 에너지로서 형광은 광화학 반응이 감소하면 형광이 증가하며 광화학 반응이 증가하면 형광이 감소하는 반대적인 양상을 보이므로 PAM에 의한 형광의 측정 및 분석을 통하여 광합성 기구의 구조 및 기능의 변화를 민감하게 파악할 수 있다(Genty *et al.*, 1989; Chung *et al.*, 2002). 이러한 PAM은 비파괴적이고, 빠르고, 믿을 수 있는 방법으로 광합성 특성을 구하기 위하여 많은 연구자들이 chlorophyll 형광을 이용한 PAM을 이용하고 있으며, 특히 생태학적 연구, 생산성 및 병리학적 연구 등에서 다양하게 이용되고 있다(Chung *et al.*, 2002; Du and Chung, 2009; Frankenbach *et al.*, 2020). 본 연구에서도 이러한 PAM을 이용한 미세조류의 광합성 특성을 조사하고자 하였고 특히 조사 지역의 특성상 해수에 노출되어 있고, 저서미세조류의 보관 등의 문제점이 있어 현장에서 직접 Diving-PAM을 이용하였다.

국내에서의 저서미세조류 연구는 색소분석을 통한 퇴적물 내 저서미세조류 현존량, 군집구조의 시공간적 변화(Lee *et al.*, 2009, 2012; Kim *et al.*, 2019), 형광을 이용한 저서미

세조류 광합성의 추정(Yun *et al.*, 2009), 저서미세조류의 계절적 분포 및 일차생산력(Yoo and Choi, 2005), 조석에 의한 부유퇴적물과 저서미세조류의 재부유(Ha *et al.*, 2020) 등이 있으나, Diving-PAM에 의한 광합성 특성 연구 중 대부분은 실험실 배양조건하에서 이루어졌고(Du and Chung, 2009), 현장에서 월별 측정된 자료는 거의 찾아볼 수가 없었다.

본 연구에서는 낙동강 하구 일차생산자인 저서미세조류의 환경(광량, 강우, 영양염류, 조석 등), HPLC에 의한 색소분석과 Diving-PAM을 이용한 최대양자수율 및 최대전자전달률 등을 측정하여 갯벌에 서식하고 있는 저서미세조류의 생산성을 정량화하고자 하였다.

재료 및 방법

1. 갯벌의 저서미세조류 서식환경 조사

낙동강 하구 대마등은 명지동 남쪽 약 1 km 거리에 있는 모래톱으로 길이 1.8 km, 너비는 최대 130 m이며 면적은 0.24 km^2 이다(<http://busan.grandculture.net>). 조사지역인 대마등 갯벌($35^{\circ}04'39''\text{N}$, $128^{\circ}54'53''\text{E}$)은 하루에 두 번 침수되며, 간조와 만조의 조수 진폭은 각각 0.4 m와 1.5 m이다(Choy *et al.*, 2008). 조사는 낙동강 하구 대마등 갯벌에서 생물들의 먹이원으로 공급되는 저서미세조류의 서식환경을 연구하기 위하여 2011년 1월부터 12월까지 일간 강우량 및 월간 광량, 퇴적물 입도(2월 1회)를 채취하였고, 해수 및 퇴적물 공극수의 영양염류 측정을 위하여 해수는 주병 수로에서 500 mL 채수병을 사용하였고 퇴적물은 PVC core (지름 2 mm, 길이 60 mm)로 채집하여 드라이아이스에 보관하였다(Fig. 1). 광량은 조사지역에서 광도계인 LI-1400 data logger와 구형 센서인 LI-193SA (LI-COR, Lincoln, NE, USA)로 15분 간격으로 측정된 값을 평균하여 사용하였다. 강우량은 기상청의 날씨누리 일변화 자료(<https://www.weather.go.kr/w/obs-climate/land/past-obs/obs-by-day.do>)를 활용하였고, 입도분석은 퇴적물을 동결 건조하여 분쇄한 후 사질과 니질의 경계크기인 $63 \mu\text{m}$ 메쉬로 건식 체질하여 사질과 니질로 구분하였다. 퇴적물 공극수의 영양염류 분석을 위한 시료는 퇴적물을 5,000 rpm에서 20분간 원심 분리하여 추출한 다음 $0.45 \mu\text{m}$ 막 여과지로 여과하여 분석할 때까지 -20°C 에서 냉동보관하였다. 해수 및 퇴적물 공극수의 영양염류 분석은 암모늄염($\text{NH}_4^+\text{-N}$), 질산염+아질산염($\text{NO}_3^-\text{-N} + \text{NO}_2^-\text{-N}$), 인산염($\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$)을 영양염 자동분석기(Bran + Luebbe, Quattro, Germany)를 이용하여 측정하였다(Parsons *et al.*, 1984).



Fig. 1. A map showing study area. Benthic microalgae were observed in dotted area of upper Daemadung, located in the estuary of the Nakdong River.

2. 저서미세조류의 색소분석

저서미세조류의 시간에 따른 이동을 알아보기 위하여 PVC core (지름 28 mm, 길이 60 mm)를 제작하여 퇴적층 시료를 채취하였고, 낙동강 하구 대마등 갯벌에서 2월 18일 11시부터 17시까지 매시(7회) 퇴적물을 채취한 후 드라이 아이스에 보관하여 실험실로 운반하였다. 실험실에서 퇴적물을 0~20 mm까지는 2 mm 간격, 20~40 mm까지는 5 mm 간격으로 14단계로 절단한 후 동결 건조하여 광합성 색소를 분석하였다. 저서미세조류의 광합성 색소 분석을 위하여 HPLC 시스템 (Waters 2690, Waters Co, Massachusetts, USA)으로 chlorophyll (Chl) *a*, *b*, *c*, phaeophytin *a*, chlorophyllide *a*, 보조색소인 carotenoid 12종 (peridinin, 19-but-fucoxanthin, fucoxanthin, 19-hex-fucoxanthin, prasinoxanthin, violaxanthin, diadinoxanthin, diatoxanthin, alloxanthin, lutein, zeaxanthin, β -carotene)을 측정하였다. HPLC를 이용한 색소 분석 방법은 다음과 같다. 시료 중 0.01 g의 건 시료를 10 mL culture tube에 넣고 100% acetone 5 mL를 넣어 내부표준물질 canthaxanthin을 50 μ L 첨가한 뒤 초음파 분쇄를 5분 정도 실시하고, -20°C의 냉암소에서 24시간 추출하였다(Wright *et al.*, 1991; Jeffrey, 1997). 추출 후 2,000 rpm에서 10분 동안 원심 분리하여 상등액을 0.45 μ m PTFE filter로 여과하였다. 이 중 시료 1 mL와 300 μ L의 HPLC grade water를 vial에 넣어 잘 혼합한 후 HPLC 100 μ L loop에 주입하여 분석하였고, 색소분석을 위한 용매 system은 Lee *et al.* (2009)의 조건과 동일하였다. 색소농도는 HPLC 시스템

에 의하여 색소를 분석한 후 무게당 농도로 계산하였다(Lee *et al.*, 2009, 2012; Kim *et al.*, 2012).

Pheophytin *a*는 chlorophyll *a*의 분해산물로 저서생물에 의한 grazing 정도를 파악하는 척도로 활용되고 있으며, fucoxanthin은 규조류의 marker 색소이고, chlorophyllide *a*는 chlorophyll *a*의 분해산물로 저서미세조류의 노화를 파악하는 척도로 활용되고 있다. 강한 빛에 의해 엽록체 내 수소 이온(H⁺)이 증가하면, pH가 낮아지고 xanthophyll cycle이 활성화되면 광적응과 광보호를 한다(Olaizola and Yamamoto, 1994; Kim *et al.*, 2019). 빛이 증가함에 따라 디에폭시화 단계(de-epoxidation step)에 의해 DD(diadinoxanthin)는 DT(diatoxanthin)로 전환된다. DT는 빛 에너지를 광합성 중심 반응체(Photosynthetic reaction center)로 전달하는 효율이 낮고, de-epoxidation 반응을 통해 엽록체 내 활성산소를 제거한다. 광도가 감소하면 다시 DT에서 DD로 전환되어 광량을 효율적으로 이용한다. 이러한 DD와 DT 간의 색소 전환은 수 초에서 한 시간 내로 이뤄진다. 단순히 DT의 양이 일시적으로 증가하는 것인데, 그보다 더 긴 시간 동안 엽록체에 강한 빛이 주어지면, 수 시간에서 수 일 내에 DT뿐만 아니라 DD의 전체적인 색소량이 늘어나게 되는 것이 xanthophyll acclimation이며 전체 과정을 xanthophyll cycle이라 한다(Meyer *et al.*, 2000; Kim *et al.*, 2019). 따라서 DD+DT에 대한 DT의 상대비(DT/(DD+DT)) 값의 변화를 살펴보면, 미세조류의 광적응 정도를 알 수 있다(Demers *et al.*, 1991; Kim *et al.*, 2019; Lee *et al.*, 2009).

3. Diving-PAM에 의한 광합성 특성

현장에서 Diving-PAM (Heinz Walz, Germany)을 이용하여 광량에 대한 최대양자수율(Fv/Fm: maximum quantum yield), 상대전자전달률(rETR: relative electron transport rate), 최대전자전달률(rETR_{max}: maximum relative electron transport rate), 기울기(α : light utilization coefficient) 및 포화광량(E_k: light saturation parameter)을 다음과 같이 산출하였다.

낙동강 하구 대마등 갯벌에 서식하고 있는 저서미세조류의 광합성 효율은 직접 제작한 dark cap slide (Fig. 2)를 이용하여 퇴적물에 서식하는 저서미세조류를 암적응시켜 상대적인 양자수율을 구하는 것으로 다음의 식으로 표현된다.

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

이때, Y는 최대양자수율, F_o는 암적응 상태의 초기 형광, F_m은 암적응된 상태에서 포화 광에 의한 최대 형광을 나타내며, 두 값을 이용해서 암적응 상태에서 광합성 명반응 중 광계 II



Fig. 2. Measurement photosynthesis of benthic microalgae by Diving-PAM and dark cap slide in the estuary of the Nakdong River.

의 광화학 반응에 대한 최대양자수율을 도출하였다(Genty *et al.*, 1989; Chung *et al.*, 2002; Choi and Kim, 2005). Fv는 Fm에서 Fo를 뺀 값으로 변화된 형광물질의 양을 말한다.

광합성은 물의 광분해에 의하여 Chl *a*에서 궤도를 이탈한 전자가 전자전달계에 포획되어 광계 II에서 광계 I로 이동하면서 화학적인 에너지를 합성하는 과정이므로 광합성률은 ETR (electron transport rate, 전자전달률)로 표현된다(Kim, 1996; Hong, 2001). 일반적으로 저서미세조류의 ETR은 다음과 같은 식으로 이루어져 있다(Ralph *et al.*, 1998; Schreiber, 2004).

$$\text{ETR} = \text{quantum yield} \left(\frac{F'm - F}{F'm} \right) \times \text{PAR} \times 0.5 \\ \times \text{ETR-factor}$$

이때, F'm은 광적응된 최대형광값(light-adapted maximum fluorescence)이며, F는 주어진 광에서의 형광(fluorescence yield), PAR는 광량, ETR-factor는 엽록체의 평균 흡수된 빛을 의미한다. 0.5는 광계 II에서 흡수된 빛을 나타내며 이는 보통 chlorophyll에 흡수된 빛은 광계 I과 광계 II에 똑같은 비율로 나누어진다고 가정하기 때문이다. 저서미세조류의 엽록체에서 흡수된 빛을 상대적으로 이용하였으므로 이하에서는 ETR 대신 상대전자전달률(rETR)로 표현되며, 상대전자전달률은 단위 chlorophyll당 전자전달률로 잠재적인 광합성능력을 의미한다(Genty *et al.*, 1989; Choi and Kim, 2005; Kim *et al.*, 2016).

전자전달을 위한 포화광량(E_k)의 산출식은 $E_k = r\text{ETR}_{\max}/\alpha$ 이고, 이때 $r\text{ETR}_{\max}$ 은 전자전달속도의 최대비율, α 는 광합성의 최대양자수율과 관련된 매개변수로서 세포가 입사광을 모을 수 있는 능력을 나타내는 값이며, 포화광 이하에서 광합성-광도 모델의 초기 기울기 값이다. 광합성 반응은 Diving-

PAM의 빛 보정 기능 프로그램에 의해 내부 할로겐 광원으로 부터 사전에 인식된 광량(PAR, 0, 20, 78, 220, 420, 667, 950, 1200, 1450 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 범위였고, 낙동강 하구 대마등 갯벌에서 각 시기별 3회씩 측정하여 평균값을 사용하였다. 또한, 저서미세조류의 광합성 반응식에 의하면 이론적으로 4개의 전자는 1개의 산소($4 \mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{s}^{-1} = 1 \mu\text{mol O}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$; $\text{O}_2/\text{ETR} = 1/4$)가 발생되며, 산소 발생량을 Redfield ratio 117/170(C/O₂ 비)를 통하여 탄소로 전환하여 일차생산력을 계산하였다(Anderson and Sarmiento, 1994). 또한, 광량 및 조사시간에 따른 저서미세조류의 Diving-PAM에 의한 광합성률의 영향을 분석하기 위하여 2월 18일 11시부터 17시까지 1시간 간격으로 표층 저서미세조류의 광합성을 측정하여 일차생산력과의 관계를 분석하였다.

4. 통계분석

저서미세조류의 서식지의 환경인 해수 및 퇴적물 공극수의 영양염류와 광합성과 연관된 인자인 색소, 최대양자수율, 상대전자전달률, 최대전자전달률, 기울기, 포화광량에 대하여 통계분석을 하였다. 통계적으로 유의한 차이는 normality로 검정한 후 one-way ANOVA로 homogeneity of variance와 유의성을 검정하였다($p < 0.05$). 통계분석은 SPSS 10.1을 이용하였으며, 측정치는 평균(mean)과 표준오차(SE)로 나타내었다.

결 과

1. 광량, 강우량, 해수 및 퇴적물의 영양염류

낙동강 하구 대마등 갯벌은 갈대가 갯벌 상부 해안선에 1.1 km²의 좁은 띠를 형성하였고, 입도조성은 니질:사질이 19.8:80.2로서 사질 함량이 우세하였다. 광량은 201~3,428 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (평균 1,463 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$)로 5월 말에 가장 높았고 7월초에 가장 낮았다. 강우량은 3.6~418.1 mm Month⁻¹ (평균 123.5 mm Month⁻¹) 범위로 7월 말 집중강우로 하루 동안 245 mm day⁻¹인 경우도 있었다(Fig. 3).

해수의 영양염류 중 암모늄염 농도는 4월에 $29.60 \pm 3.46 \mu\text{M}$ 로 조사기간 동안 가장 높았고($p < 0.001$), 질산염+아질산염 농도는 4월에 $113.26 \pm 19.89 \mu\text{M}$ 에서 8월 말까지 농도 유지 이후 9월에 2.5배 감소하였으며($p < 0.001$), 인산염은 7월에서 8월 말까지 $2.02 \pm 0.25 \sim 2.29 \pm 0.25 \mu\text{M}$ 범위로 5월에 비하여 2배 높은 농도 값이었다($p < 0.001$; Fig. 4). 퇴적물

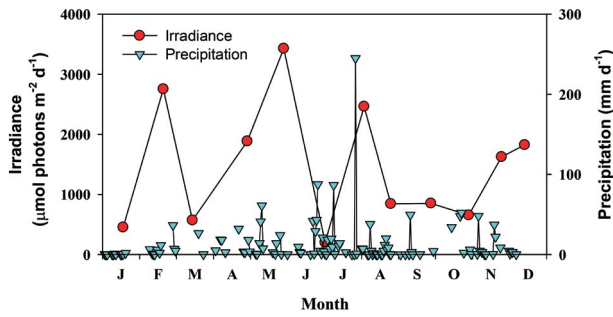


Fig. 3. Seasonal variations of irradiance and precipitation at the study site from January to December 2011.

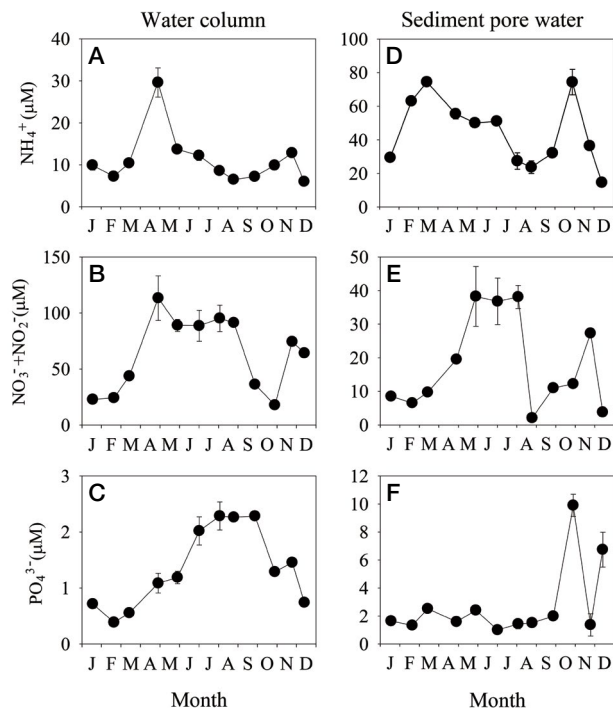


Fig. 4. Seasonal changes in water column (A~C) and sediment pore water (D~F) nutrient concentrations at the study site from January to December 2011. Values represent means \pm SE (n = 4~6).

공극수의 영양염류 중 암모늄염 농도는 3월에 $74.44 \pm 1.35 \mu\text{M}$ 로 가장 높았으나 ($p < 0.001$) 8월 말에는 2.7배 낮았고, 질산염 + 아질산염 농도가 5월에 $38.26 \pm 8.90 \mu\text{M}$ 에서 8월 초순까지 높은 농도 값이었으며 ($p < 0.001$), 인산염은 10월에 $9.90 \pm 0.79 \mu\text{M}$ 로 가장 높은 농도로 7월보다 8.3배 높은 농도 값이었다 ($p < 0.001$; Fig. 4).

무기질소는 공간에 따라서 서로 다른 형태로 존재하였다. 퇴적물의 공극수에서는 암모늄 형태로 존재하였고, 해수에는 질산염 + 아질산염 형태로 주로 존재하였으며, 퇴적

물 공극수의 무기질소 농도는 겨울(1월, 11월 및 12월)과 여름(8월과 9월)이 다른 기간에 비해 낮았다. N:P 비율은 7월(87.6:1)에 가장 높았으며 10월(8.7:1) 및 12월(2.7:1)에는 Redfield ratio (16:1)보다 낮았고 8월 말(17.1:1)에는 Redfield ratio보다 높았다. 해수의 무기질소 농도는 4월에서 8월 말까지 높은 농도였으며, N:P 비율은 4월(131.6:1)에 가장 높았으며, 모두 Redfield ratio보다 높았다.

2. 조사시간에 따른 BMA의 색소 조성도와 농도

HPLC를 이용하여 측정된 퇴적물의 저서미세조류 색소는 chlorophylls 3종과 carotenoids 12종이 검출되었으며, chlorophyll *a*의 분해산물인 pheophytin *a*와 chlorophyllide *a*가 검출되었다. Chlorophylls로는 chlorophyll *a*, *b*, *c*가 검출되었고 carotenoids로는 fucoxanthin, alloxanthin, zeaxanthin, diadinoxanthin, diatoxanthin, β -carotene 등 12종이 검출되었다.

Chlorophyll *a* 농도는 표층에서 $2,848 \pm 305 \sim 5,787 \pm 553 \text{ ng g}^{-1}$ (평균 $4,603 \pm 680 \text{ ng g}^{-1}$) 범위로 ($p = 0.205$) 농도가 가장 높고 퇴적물 깊이에 따라 지수함수적으로 감소하는 경향이었으며, 전층 합계 농도는 $682 \pm 77 \sim 1,209 \pm 385 \text{ ng g}^{-1}$ (평균 $977 \pm 198 \text{ ng g}^{-1}$) 범위로 색소 중에서 높은 농도 값이었다 ($p = 0.130$; Fig. 5). Chlorophyll *a* 농도의 시간대별 평균 분포 양상은 표층에서 4 cm까지 적산한 총 농도의 약 31~42% 정도가 표층에서 0.2 cm 사이, 55~64% 정도가 표층에서 0.6 cm 사이에 존재하였다. 11시 조사 시의 표층 chlorophyll *a* 농도는 조사시간 전체 표층 chlorophyll *a* 농도의 2/3 수준이었다.

대마등 갯벌에서 측정된 보조색소 중 저서생물에 의한 섭식 (grazing) 정도를 파악할 수 있는 pheophytin *a*의 농도는 표층에서 $331 \pm 2 \sim 626 \pm 147 \text{ ng g}^{-1}$ (평균 $470 \pm 321 \text{ ng g}^{-1}$) 범위였고 ($p = 0.147$), 전층 합계 농도는 $225 \pm 14 \sim 388 \pm 128 \text{ ng g}^{-1}$ (평균 $321 \pm 71 \text{ ng g}^{-1}$) 범위로 높은 값이었다 ($p = 0.350$; Fig. 5). Fucoxanthin의 농도는 표층에서 $776 \pm 56 \sim 1,679 \pm 482 \text{ ng g}^{-1}$ (평균 $1,199 \pm 202 \text{ ng g}^{-1}$) 범위였고 ($p = 0.122$), 전층 합계 농도는 $157 \pm 39 \sim 274 \pm 94 \text{ ng g}^{-1}$ (평균 $207 \pm 44 \text{ ng g}^{-1}$) 범위로 전체 보조색소 중에서 높은 값이었다 ($p = 0.151$; Fig. 6). 갯벌 퇴적물 내 chlorophyll *a*와 fucoxanthin은 양의 상관관계 ($R^2 = 0.846$)를 보여주고 있으며, chlorophyll *a*에 대한 fucoxanthin의 상대적인 비는 0.19~0.33 (평균 0.26) 범위였다.

Chlorophyllide *a*는 chlorophyll *a*의 노화에 의한 자연적 분해산물로서 표층에서 $25 \pm 1 \sim 107 \pm 24 \text{ ng g}^{-1}$ (평균 $69 \pm 12 \text{ ng g}^{-1}$) 범위였고 ($p < 0.05$), 전층 합계 농도는 $10 \pm 1 \sim 22 \pm 6$

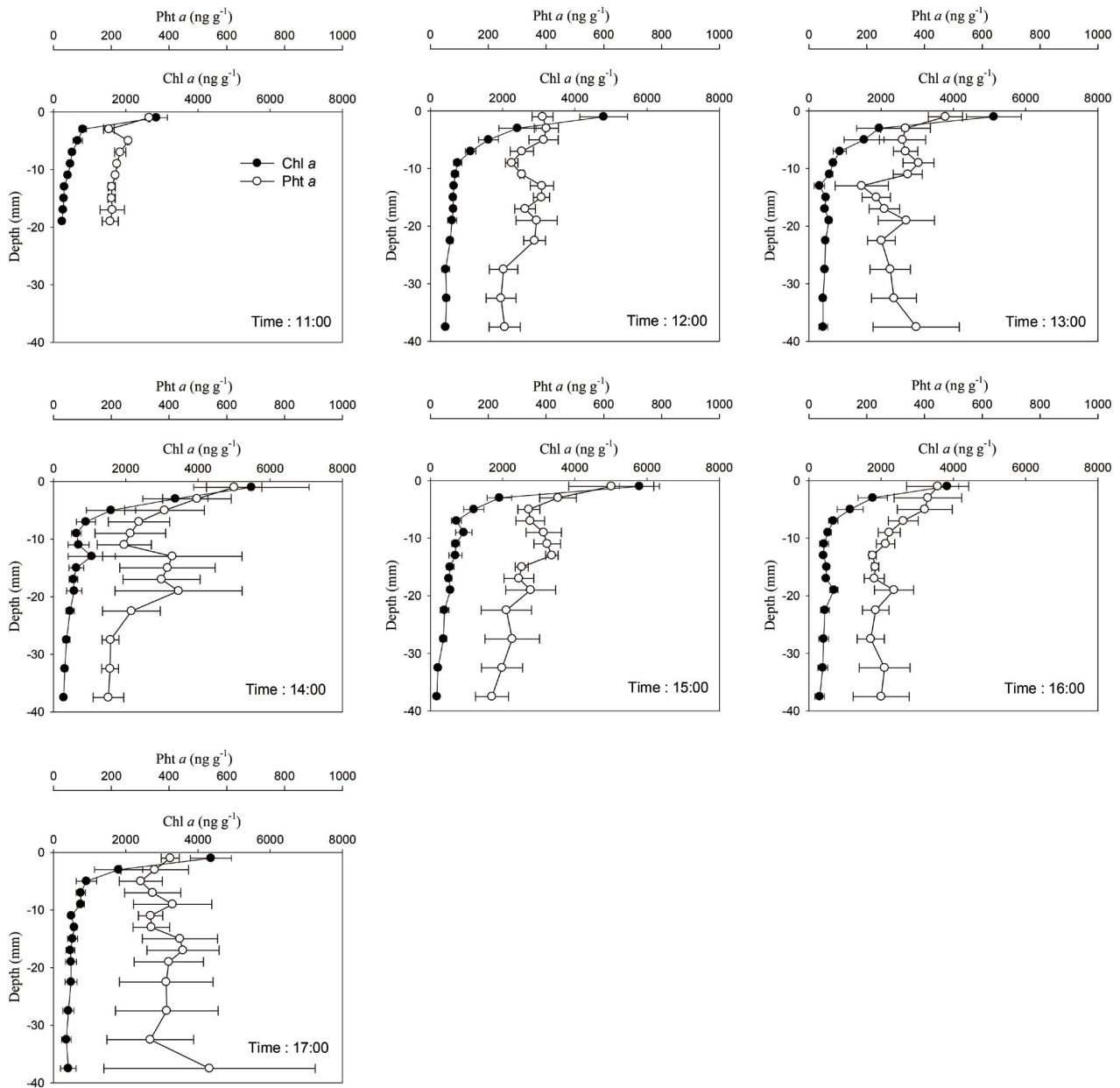


Fig. 5. Profile of chlorophyll *a* (Chl *a*) and pheophytin *a* (Pht *a*) concentrations during sampling period from 11:00 to 17:00 on 18th February, 2011. Values represent means \pm SE ($n = 3$).

ng g^{-1} (평균 $18 \pm 4 \text{ ng g}^{-1}$) 범위였다 ($p = 0.293$). 표층 및 퇴적층에서 12시 조사 시가 다른 시간대 조사보다 낮았고, 층별 안정적인 값이었다 (Fig. 6). 저서미세조류의 광적응의 지표로 사용되는 diadinoxanthin (DD)과 diatoxanthin (DT)으로 얻은 상대적인 비(DT/(DD+DT))의 표층 평균은 0.17 (0.11~0.23)로서 최고값은 15시 0.23이었고, 12시에는 0.14였다. 저서미세조류의 xanthophyll cycle의 활성은 시간이 갈수록 높아지다가 15시를 기점으로 감소하였다.

3. 조사시기 및 시간에 따른 Diving-PAM에 의한 광합성 특성

낙동강 하구 대마등 갯벌에서 Diving-PAM을 이용하여 BMA의 광합성 분석 결과 광합성 특성 중에서 잠재적인 광합성 능력을 의미하는 rETR 중 최고값은 7월의 $153.70 \pm 2.82 \mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 이었으며 최저값은 1월의 $36.23 \pm 5.21 \mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 이었다. Diving-PAM으로 측정된

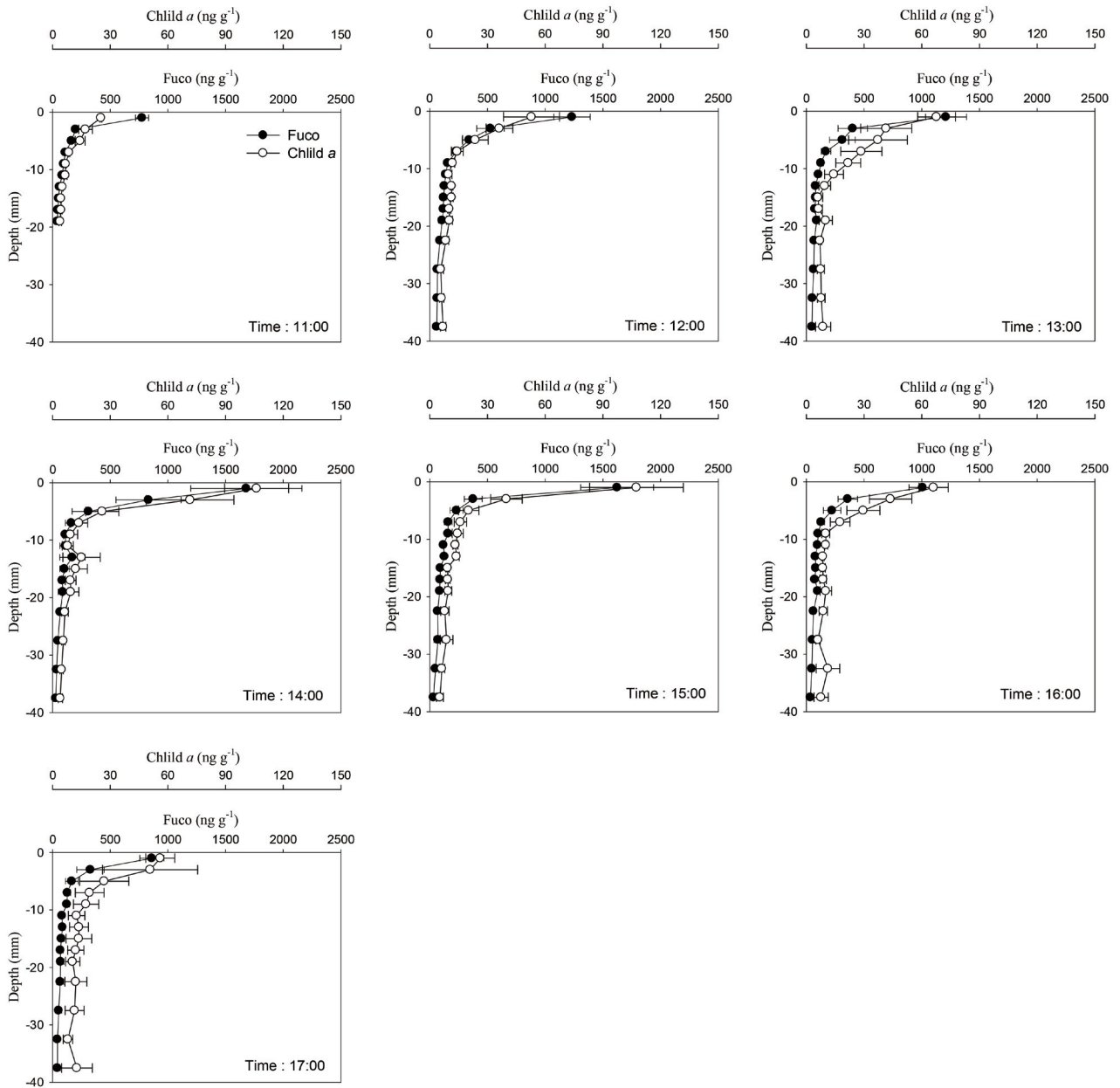


Fig. 6. Profile of fucoxanthin (Fuco) and chlorophyllide *a* (Chlild *a*) concentrations during sampling period from 11:00 to 17:00 on 18th February, 2011. Values represent means \pm SE ($n = 3$).

rETR은 대부분의 월에서는 $950 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 광도에서 최고를 보인 반면 1월에는 $667 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 2월에는 $1,200 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 광도에서 최고의 rETR이었다(Fig. 7). 또한, rETR의 대부분의 월별 조사에서 최고의 광도값 $950 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 광도를 기준으로 3개 집단으로 나눌 수 있는데 각각 낮은 기간(1월, 2월, 11월 및 12월), 중간 기간(3월 및 4월) 및 높은 기간(5월, 7월, 이른 8월, 늦은 8월, 9월 및 10월)으로 구분되었다. 높은 기간의 rETR에서도

5월, 이른 8월 및 9월을 중심으로 잠재적인 광합성 능력은 7월이 높고, 늦은 8월이 낮았다(Fig. 7).

광합성 명반응 중 광계 II의 광화학 반응에 대한 Fv/Fm은 $0.38 \pm 0.03 \sim 0.61 \pm 0.08$ (평균 0.52 ± 0.03) 범위로 월별 차이가 있었는데 최고값은 2월이었고, 최저값은 3월이었다($p = 0.087$; Fig. 8a). 저서미세조류가 흡수한 빛에너지를 광합성으로 이용하는 양자수율이 높을수록 광합성이 활발한데 2월이 가장 높았다.

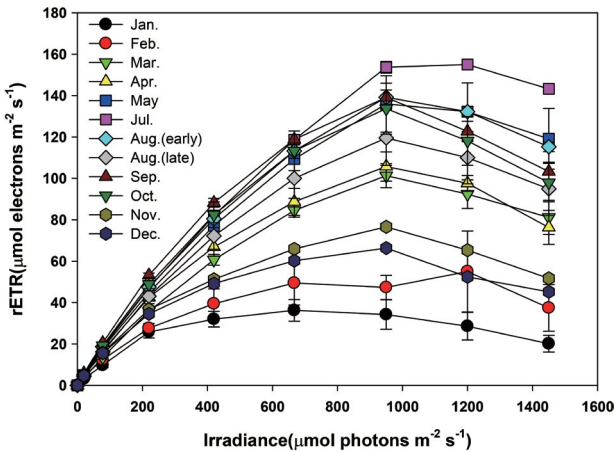


Fig. 7. Variations of rETR (relative electron transport rate) of benthic microalgae sampled at the study site from January to December 2011. Values represent means \pm SE ($n=3$).

저서미세조류가 입사광을 모을 수 있는 능력을 나타내는 α 는 대체적으로 1, 2월의 겨울철에는 0.12 정도로 낮았으며, 최고값인 10월의 0.30 ± 0.06 을 제외하고 그의 시기에는 0.2 전후로 비슷하였다 ($p < 0.05$; Fig. 8b).

전자전달 속도의 최대비율인 $rETR_{max}$ 중 최고값은 7월의 $153.05 \pm 2.30 \mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 최저값은 1월의 $38.49 \pm 5.17 \mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이었고, 전체 평균값은 $98.28 \pm 6.05 \mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이었다. 상대전자전달률의 최대비율인 $rETR_{max}$ 는 봄부터 초가을(4월에서 10월까지)까지는 높고 겨울에서 초봄(1월에서 3월 및 11월, 12월)까지는 낮은 계절적인 경향이 뚜렷하였다 ($p < 0.001$; Fig. 8c, Table 1).

식물의 광합성 반응식에 의거하여 이론적인 산소 발생량으로부터 Redfield ratio 117/170 (C/O_2 비)를 통하여 일차생산력을 계산하였다. 산소 발생량과 일차생산력의 최고값은 7월에 각각 $137.75 \pm 2.07 \text{ mg DW O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ 및 $94.80 \pm 1.42 \text{ mg DW C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ 이었고, 최저값은 1월에 각각 $36.50 \pm 3.87 \text{ mg DW O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ 및 $25.12 \pm 2.66 \text{ mg DW C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ 이었으며, 전체 평균 값은 각각 $88.45 \pm 5.44 \text{ mg DW O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ 및 $60.88 \pm 3.75 \text{ mg DW C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ 이었다 (Fig. 8c, Table 1).

조사시간에 따른 광합성 특성은 2011년 2월 18일 11시부터 17시까지 1시간 간격으로 7회 조사된 자료는 다음과 같다. 저서미세조류의 최대양자수율(Fv/Fm)은 $0.43 \pm 0.04 \sim 0.61 \pm 0.08$ (평균 0.48 ± 0.03) 범위로 시간대별로 차이가 있었는데 최고값은 12시였고, 최저값은 14시였다 ($p < 0.05$; Table 2). 저서미세조류가 흡수한 빛에너지를 바탕으로 광합성이 이루어지는 효율로 표현되는 최대양자수율이 높을수록

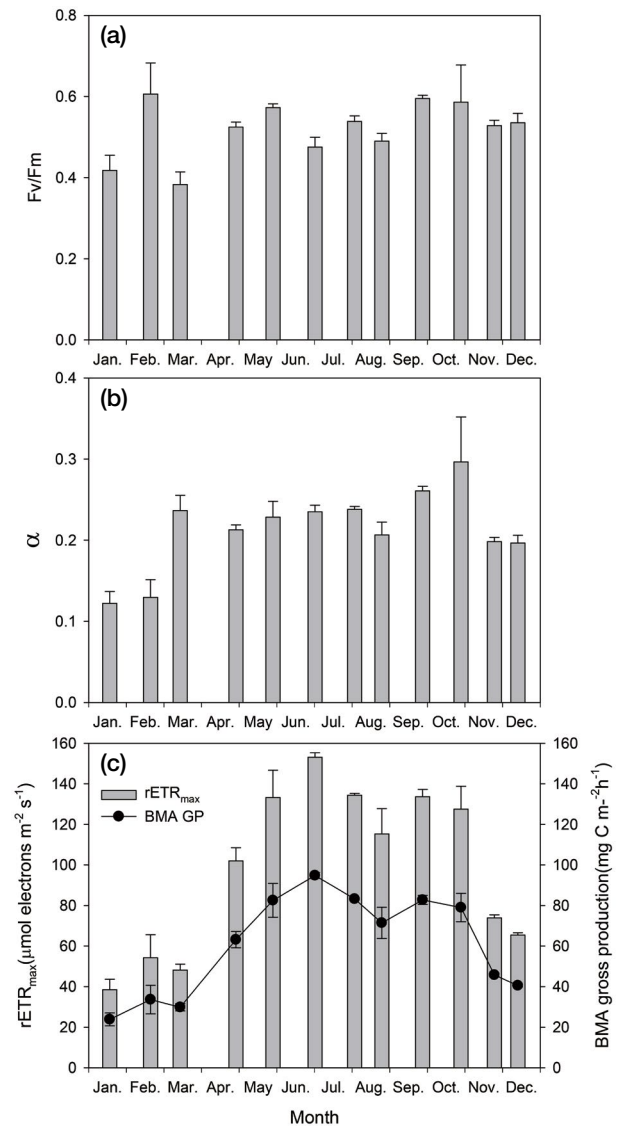


Fig. 8. Maximum quantum yield (Fv/Fm), photosynthetic efficiency (α), maximum relative electron transport rate ($rETR_{max}$) and benthic microalgae gross production (BMA GP) of benthic microalgae using Diving-PAM. Values represent means \pm SE ($n=3$).

광합성이 활발한데 12시가 가장 높았다.

상대전자전달률($rETR$)의 최고값은 14시에 $53.80 \pm 9.27 \mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이었으며 최저값은 16시에 $33.09 \pm 5.90 \mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이었다 ($p=0.288$). 상대전자전달률의 대부분의 시간대에서는 $950 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 광도에서 최고를 보인 반면 11시 조사 시에는 $667 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 광도에서 최고의 상대전자전달률이었다 (Table 2). 최대전자전달률($rETR_{max}$)의 최고값은 12시에 $54.24 \pm 11.35 \mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이었으며 최저값은 16시의 $26.17 \pm$

Table 1. Maximum relative electron transport rate (rETR_{max}), O₂ evolution and production (P) of benthic microalgae.

Parameters	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	Jul.
rETR _{max} ($\mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	38.49 ± 5.17	54.24 ± 11.35	48.16 ± 2.93	101.97 ± 6.53	133.23 ± 13.48	153.05 ± 2.30
O ₂ evolution ($\text{mg O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$)	34.64 ± 4.65	48.82 ± 10.21	43.34 ± 2.64	91.78 ± 5.88	119.91 ± 12.14	137.75 ± 2.07
Production ($\text{mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$)	23.84 ± 3.20	33.60 ± 7.03	29.83 ± 1.82	63.16 ± 4.04	82.52 ± 8.35	94.80 ± 1.42
Parameters	Aug. (early)	Aug. (late)	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.
rETR _{max} ($\mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	134.40 ± 0.90	115.32 ± 12.43	133.64 ± 3.64	127.54 ± 11.31	73.93 ± 1.45	65.43 ± 1.09
O ₂ evolution ($\text{mg O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$)	120.96 ± 0.81	103.79 ± 11.18	120.27 ± 3.28	114.78 ± 10.18	66.53 ± 1.31	58.89 ± 0.98
Production ($\text{mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$)	83.25 ± 0.56	71.43 ± 7.70	82.78 ± 2.26	79.00 ± 7.00	45.79 ± 0.90	40.53 ± 0.67

Values represent means ± SE. Benthic microalgae were collected at the study site from January to December 2011 (n = 3).

Table 2. Maximum quantum yield (Fv/Fm), maximum relative electron transport rate (rETR_{max} of benthic microalgae), photosynthetic efficiency (α) and minimum saturating irradiance (E_k).

Time	Fv/Fm	rETR _{max} ($\mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	α	E _k ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
11	0.47 ± 0.01	44.70 ± 8.67	0.13 ± 0.02	343 ± 65
12	0.61 ± 0.08	54.24 ± 11.35	0.13 ± 0.02	476 ± 193
13	0.50 ± 0.02	52.31 ± 4.54	0.16 ± 0.01	322 ± 18
14	0.43 ± 0.04	52.14 ± 9.25	0.14 ± 0.02	380 ± 9
15	0.45 ± 0.02	45.96 ± 4.85	0.15 ± 0.01	307 ± 14
16	0.43 ± 0.03	26.17 ± 4.75	0.10 ± 0.02	250 ± 13
17	0.47 ± 0.02	29.71 ± 2.28	0.09 ± 0.01	351 ± 44

Values represent means ± SE. Benthic microalgae were collected at the study site on 18th February, 2011 (n = 3).

4.75 $\mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 이었고, 전체 평균 값은 43.60 ± 6.53 $\mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 이었다(Table 2). 최대전자전달률 중에서 15시까지의 44.70 ± 8.67 $\mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 이상이었으며, 4시간 동안 최대전자전달률은 평균 51.16 $\mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 으로 큰 변화 없이 유지되었다($p < 0.01$; Table 2).

기율기(α)는 11시부터 15시까지 높은 값이었으며, 최고 값은 13시(0.16), 최저값은 17시(0.09)였고, 전체 평균값은 0.13이었다($p = 0.113$; Table 2). 전자전달을 위한 포화광(E_k)은 시간에 따라서 일부 차이는 있었으나 최고값은 12시에 476 ± 193 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 이었으며 최저값은 16시에 250 ± 13 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 이었고, 전체 평균 값은 347 ± 51 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 이었다($p = 0.344$; Table 2). 광량 및

시간에 따른 저서미세조류의 최대전자전달률(rETR_{max})은 양의 상관관계($p < 0.01$, $R^2 = 0.832$)를 보여주고 있었다.

식물의 광합성 반응식에 의거하여 시간에 따른 산소 발생량과 일차생산력의 최고값은 12시에 각각 48.82 ± 10.21 mg DW O₂ m⁻² h⁻¹, 33.60 ± 7.03 mg DW C m⁻² h⁻¹이었고, 최저값은 16시에 각각 23.55 ± 4.28 mg DW O₂ m⁻² h⁻¹, 16.21 ± 2.95 mg DW C m⁻² h⁻¹이었으며, 전체 평균 값은 각각 39.24 ± 5.88 mg DW O₂ m⁻² h⁻¹, 27.01 ± 4.04 mg DW C m⁻² h⁻¹이었다(Table 3). 또한, chlorophyll a 및 일차생산력으로부터 저서미세조류의 활성의 지표가 되는 동화수(assimilation number: Pm)를 추정하였다. 최고값은 11시에 4.86 mg C h⁻¹ mg⁻¹ Chl a였고, 최저값은 17시에 2.11 mg C h⁻¹ mg⁻¹ Chl a였으며, 전체 평균 값은 3.02 mg C h⁻¹ mg⁻¹ Chl a였다(Table 3).

Table 3. Chlorophyll *a* (Chl *a*), O₂ evolution, production (P), assimilation number (Pm; P/Chl *a* of benthic microalgae).

Time	Chl <i>a</i> (mg Chl <i>a</i> m ⁻² DW)	O ₂ evolution (mg O ₂ m ⁻² h ⁻¹)	Production (mg C m ⁻² h ⁻¹)	Pm (mg C mg Chl <i>a</i> ⁻¹ h ⁻¹)
11	5.70 ± 0.61	40.23 ± 7.81	27.69 ± 5.37	4.86
12	9.60 ± 1.32	48.82 ± 10.21	33.60 ± 7.03	3.50
13	10.24 ± 1.52	47.08 ± 4.08	32.40 ± 2.81	3.16
14	10.96 ± 3.20	46.93 ± 8.33	32.30 ± 5.73	2.95
15	11.57 ± 1.11	41.36 ± 4.37	28.47 ± 3.00	2.46
16	7.65 ± 0.64	23.55 ± 4.28	16.21 ± 2.95	2.12
17	8.72 ± 1.13	26.74 ± 2.05	18.40 ± 1.41	2.11

Values represent means ± SE. Benthic microalgae were collected at the study site on 18th February, 2011 (n = 3).

고찰

갯벌 퇴적물에 서식하는 저서미세조류의 생산력은 온도와 퇴적물 안정도 등에 크게 영향을 받는 것으로 알려져 있다 (Macintyre *et al.*, 1996). 온대해역의 연안환경인 낙동강 하구 갯벌의 저서미세조류는 광량에 의한 영향을 받는 지역이다 (Montani *et al.*, 2003).

저서미세조류에서 검출된 주요색소의 종류와 농도 분포를 보았을 때 chlorophyll *a*, *c*와 fucoxanthin, diadinoxanthin, β -carotene이 주요색소로 확인되었고, 이들 주요색소를 가진 규조류가 전체 저서미세조류의 대부분을 차지하는 것을 잘 나타내 주었다 (Stauber and Jeffrey, 1988). 낙동강 하구 갯벌 저서미세조류의 색소조사는 2월에 한정된 조사이기는 하나 chlorophyll *a*에 대한 fucoxanthin의 상대적인 비값(0.19~0.33)이 만경강 갯벌(0.18~0.37), 광양만 갯벌(0.19~0.69), 프랑스 Bourgneuf만 갯벌(0.30~0.45), 장화리 갯벌(0.27~2.60), 거전갯벌(0.70~0.84)들과 유사한 부분이 있지만 평균 0.26으로 낮은 값이 대부분 나타나 2월에 한정되기보다는 추가적인 연구가 이루어져야 할 것으로 판단된다 (Oh *et al.*, 2004; Méléder *et al.*, 2005; Yoo and Choi, 2005; Lee *et al.*, 2009).

Chlorophyll *a* 농도에서 평균 분포 양상은 근소만에 0~0.2 cm에서 49% (2월)가 집중되었고, 광양만에 0~0.5 cm에서 43~49% (연평균)로서 대부분의 갯벌에서 저서미세조류는 표층부근에 집중적으로 나타났다 (Kang *et al.*, 2006; Lee *et al.*, 2009; Kim *et al.*, 2019). 일반적으로 니질 퇴적물의 상단 0.2 cm에서는 chlorophyll이 기하급수적으로 증가하지만, 모래 퇴적물에서는 chlorophyll이 고르게 분포되어 있으며 몇 센티미터까지 내려간다 (Jesus *et al.*, 2006). 이러한 차이는 광합성에 필요한 광량이 니질 퇴적물에서는 표층에서 0.2 cm로 제한되고 모래 퇴적물에서는 수 cm 깊이로 전

달될 수 있기 때문에 퇴적물의 존재 형태도 광합성에 영향을 미칠 수 있는 것으로 판단된다 (Jesus *et al.*, 2009). 또한, 시간대별 chlorophyll *a* 농도 변화는 오전에서 오후로 갈수록 퇴적물 상층부의 chlorophyll *a* 농도가 증가함에 따라 저서미세조류에 대한 광합성률의 증가가 있었던 것으로 추정되며, 저서미세조류가 상층으로 연직 이동했을 가능성이 있다 (Longphuir *et al.*, 2009). 갯벌에서 저서미세조류의 수직분포는 저서미세조류의 활발한 수직회유 (migration)와 hydrodynamic forces 그리고 생물교란 (bioturbation) 등에 의한 영향을 받는다 (Cadée and Hegeman, 1974; Montani *et al.*, 2003; Méléder *et al.*, 2005). 따라서 본 연구해역에서 저서미세조류의 수직 분포는 생물교란 (bioturbation) 및 수리학적 요인 (wave action)에 의한 영향을 받는 것으로 판단되며, 문헌들에 의하면 많은 저서미세조류가 조석주기에 따른 환경요인 (조석, 바람 및 빛 조건)의 빠르고 복잡한 변화로 인해 저서미세조류의 바이오매스 및 생산의 시간적 변화가 더 짧은 시간 간격 (시간별 또는 일별)에서 증가 및 이동할 수 있음이 관찰되었다 (Kromkamp *et al.*, 1998; Consalvey *et al.*, 2004; Ha *et al.*, 2020). Chlorophyll *a*의 분해산물이고 저서생물에 의한 섭이 (grazing) 정도를 파악하는 척도로 활용하는 pheophytin *a*는 전층 합계 평균 321 ± 71 ng g⁻¹으로 높은 값이 확인되어 저서생물에 의한 섭이가 일어나고 있는 것으로 보여지며 그중에서 12시의 색소가 저서생물에 의한 섭이가 적게 일어난 것으로 판단된다.

카로티노이드계의 zeaxanthin, diadinoxanthin, diatoxanthin, violaxanthin, β -carotene, antheraxanthin 색소는 저서미세조류의 chlorophyll *a*로 전달되기도 하지만 chlorophyll *a*가 광산화되는 것을 보호하기 위하여 (Dring, 1983; Young and Frank, 1996; Taiz and Zeiger, 1998) xanthophyll cycle 이라는 과정을 통해 광적응 (photoacclimation)과 광보호 (photoprotection)를 한다 (Olaizola and Yamamoto, 1994; Lee

et al., 2009; Kim et al., 2019). 광보호 색소 상대비를 통해 알 수 있는 저서미세조류의 광적응 시간대별 특성에서 DT/(DD+DT)의 표층 평균은 0.17로서 근소만 조건대에서 가장 낮게 나타난 2월의 값보다 낮았으나 15시에 조사된 광보호 색소 상대비 0.23과는 비슷하였고, 광양만의 하부 조건대 월평균 값인 0.19와 비슷하였다(Lee et al., 2009; Kim et al., 2019). 조사 결과에서 높은 광이 오랫동안 노출된 15시까지 매우 dynamic한 갯벌환경에서 강한 빛으로 저서미세조류를 보호하는 등 전략적으로 잘 적응하여 높은 생산력을 나타내는 것을 반영하고 있었다. 저서미세조류의 군집조성에 따라서 환경변화에 따른 적응 기작이 서로 다르므로, 저서미세조류의 군집조성과 광생리적 상태는 그 지역에 서식하는 저서미세조류의 광합성 활성과 더 나아가 생산성에 영향을 미치게 된다(Kromkamp et al., 1998). 저서미세조류의 활성의 지표가 되는 동화수는 11시의 경우 저서미세조류의 활성의 지표인 동화수는 높았으나, 표층 chlorophyll *a* 농도가 조사시간 전체 표층 chlorophyll *a* 농도의 2/3 수준으로 저서미세조류의 활동이 안정화되지 않은 상태인 것으로 추측된다.

광계 II 반응에 대하여 최대양자수율은 2월에 가장 활발하였으며, 하루 중에서 12시에 가장 높았다. Du and Chung (2009)에 의하면 낙동강 하구에 서식하는 저서미세조류를 분리하여 실험실에서 측정된 최대양자수율은 0.62~0.63이었으며, 본 논문에서 가장 높은 12시 0.61과 유사한 값으로 나타났다. 또한, 광합성이 가장 활발한 시간인 12시는 가덕도 물때 기준 85 cm로서 조사지역에는 표층의 물이 거의 빠지는 시기로 판단된다. Longphuirt et al. (2009)에서는 2007년 8월 17일~18일 동안 본 조사 정점에서 2시간 간격으로 퇴적물 층별 chlorophyll *a* 농도 자료를 분석하였다. 대부분 표층에서 높은 농도를 보였으며, 특히 chlorophyll *a* 농도가 300 mg m⁻² 이상으로서 저서미세조류가 가장 많은 것으로 확인되는 시간대는 15시~17시였다. 저서미세조류가 수직이동을 한다고 가정할 때 15~17시의 시간대는 가덕도 물때 기준 65~78 cm인 시기이며, 저서미세조류의 광합성 측정을 위해서는 조사시간도 중요한 요인으로 판단된다. Diving-PAM으로 광합성을 조사 시 11시의 경우는 저서미세조류가 퇴적물의 표층 및 퇴적층 사이에 정상상태인 12시에서 15시까지 표층의 Chl *a* 농도가 일정하게 유지할 수 있도록 되는 시간이 필요하며, 저서미세조류의 최대광합성량을 측정하고자 할 때에는 가덕도 물때를 기준으로 최강 간조(8물로서 최대저조인 수심 -11 cm)의 2시간 40분 전인 12시(가덕도 2월 18일의 물때 기준 85 cm 수심대 시간)에 실시하는 것이 바람직하였다.

상대전자전달률의 최대비율인 rETR_{max}는 동일 날짜의 시간대는 크게 민감하지 않았으나, 월별 조사에서 봄부터 초가을(4월에서 10월까지)까지는 증가하였고 겨울에서 초봄(1월

에서 3월 및 11월, 12월)까지는 감소하였다. 광량과 저서미세조류의 rETR_{max}는 양의 상관관계이며, Diving-PAM 측정은 퇴적물 표층에 제한되므로 표층 광량의 감소 및 개체수 사멸 등은 저서미세조류의 수직이동에 영향을 주고 있다(Vieira et al., 2013).

식물의 광합성 반응식에 의거하여 이론적으로 4 μmol electrons m⁻² s⁻¹는 1 μmol O₂ m⁻² s⁻¹가 발생하고(O₂/ETR = 0.25), 광합성의 양자수율은 Diving-PAM 장치에 흡수된 전자의 광합성에 의하여 발생된 산소 또는 흡수된 이산화탄소의 몰수로 정의할 수 있다(Emerson, 1958). 저서미세조류의 일차생산력은 표층 저서미세조류의 수직이동, 퇴적물의 광학적 특성 또는 전자수용체와 관련이 있을 수 있다. 본 조사기간 동안 낙동강 하구 대마등 갯벌에서 조사된 일차생산력의 값은 25~95 mg C m⁻² h⁻¹의 범위로 평균 61 mg C m⁻² h⁻¹이었는데, 낙동강 하구 조건대인 사구 갯벌 및 조하대에서의 일차생산력은 74~222 mg C m⁻² h⁻¹으로 높게 나타났고, 강화도 장화리 갯벌은 4.2~113.0 mg C m⁻² h⁻¹ (평균 33.9 mg C m⁻² h⁻¹)으로 낮게 나타나 시기 및 조사지역 간에 일차생산력은 많은 차이를 보이고 있었다(Barranguet and Kromkamp, 2000; Yoo and Choi, 2005; Du and Chung, 2009). 일본 세토내해 하구 모래 갯벌에서 저서미세조류의 일차생산력은 겨울과 가을보다 봄과 여름에 상당히 높은 계절적 경향을 나타내었으며 저서미세조류의 광합성은 온도와 광량에 변동하였다(Montani et al., 2003). 이상의 결과에서 Diving-PAM을 사용하여 현장에서 직접 저서미세조류의 생산성을 정량화하기 위해서는 조석에 따른 물때를 기준으로 조사가 이루어져야 하며, 동시에 퇴적물 층별 색소분석도 수행되어야 할 것으로 판단되었다.

적 요

낙동강 하구에 위치한 대마등은 모래톱으로 형성되어 있으며, 잘 발달된 조건대 갯벌을 갖고 있다. 본 연구에서는 2011년 1월부터 12월까지 대마등 갯벌에서 저서미세조류의 서식환경, 광합성 색소와 광합성률을 알아보았다. 퇴적물 공극수의 무기질소는 주로 암모늄염이고, 상부 수의 무기질소는 주로 질산염 + 아질산염으로 나타났다. Chlorophyll *a* 및 Fucoxanthin 농도는 퇴적물 표층이, 전체 퇴적층 평균값보다 현저히 높았다. 전체 조사기간 중 저서미세조류의 최대양자수율의 평균값은 0.52 ± 0.03이었으며, 최고값은 2월(0.61 ± 0.08)에 관측되었다. 최대전자전달률은 봄부터 초가을(4월에서 10월까지)까지는 높고 겨울에서 초봄(1월에서 3월 및 11월, 12월)까지는 낮은 계절적인 경향을 보였고, 최고값은 7

월, 최저값은 1월에 나타났다. 시간별 저서미세조류의 최대 양자수율의 평균값은 0.48 ± 0.03 이었으며, 최고값 (0.61 ± 0.08)은 정오에 관측되었다. 최대전자전달률은 정오에 최고 값과 16시에 최저값을 보였다. 이로써 저서미세조류의 생산성은 조사시간 및 퇴적물 깊이에 따라 현저한 차이가 나타나므로 Diving-PAM을 사용하여 저서미세조류의 생산성을 정량화하기 위해서는 물때를 기준으로 조사가 이루어져야 하며, 동시에 퇴적물 층별 색소분석도 수행되어야 할 것으로 판단된다.

저자정보 김정배 (중앙내수면연구소 해양수산연구원), 정미희 (해양미세조류연구소 소장), 박정임 (수중생태기술연구소 생태팀 책임연구원)

저자기여도 실험디자인: 김정배, 정미희, 박정임, 현장조사: 김정배, 정미희, 자료분석: 김정배, 박정임, 초안작성: 김정배, 박정임, 원고교정: 김정배, 정미희, 박정임

이해관계 본 논문의 모든 저자는 이해관계에 충돌의 여지가 없습니다.

연구비 본 연구는 국립수산과학원 수산과학연구사업 (R2024011)의 연구비 지원으로 수행되었습니다.

REFERENCES

- Anderson, L.A. and J.L. Sarmiento. 1994. Redfield ratios of remineralization determined by nutrient data-analysis. *Global Biogeochemical Cycles* **8**: 65-80.
- Barranguet, C. and J. Kromkamp. 2000. Estimating primary production rates from photosynthetic electron transport in estuarine microphytobenthos. *Marine Ecology Progress Series* **204**: 39-52.
- Cadée, G.C. and J. Hegeman. 1974. Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* **8**: 260-291.
- Choi, T.S. and K.Y. Kim. 2005. The effect of substrate on ecophysiological characteristics of green macroalga *Ulva pertusa* Kjellman (Chlorophyta). *Algae* **20**: 369-378.
- Choy, E.J., S. An and C.K. Kang. 2008. Pathways of organic matter through food webs of diverse habitats in the regulated Nakdong River estuary (Korea). *Estuarine Coastal and Shelf Science* **78**: 215-226.
- Chung, B.-C., H.J. Hwang, J.-H. Kim and C.-H. Lee. 2002. Using chlorophyll fluorescence to study photosynthesis, p. 33-46. *In: Recent trends in natural sciences: Photosynthesis and the environmental stress* (Lee, C.-H., ed.). Pusan National University Press, Busan, Korea.
- Consalvey, M., D.M. Paterson and G.J.C Underwood. 2004. The ups and downs of life in a benthic biofilm: Migration of benthic diatoms. *Diatom Research* **19**: 181-202.
- Dring, M.J. 1983. *The Biology of Marine Plants*. Edward Arnold, Baltimore, Maryland. 208pp.
- Du, G.Y. and I.K. Chung. 2009. Estimating areal production of intertidal microphytobenthos based on spatio-temporal community dynamics and laboratory measurements. *Ocean Science Journal* **44**: 189-197.
- Emerson, R. 1958. The quantum yield of photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* **9**: 1-24.
- Frankenbach, S., J. Ezequiel, S. Plecha, J.W. Goessling, L. Vaz, M. Kühl, J.M. Dias, N. Vaz and J. Seródio. 2020. Synoptic spatio-temporal variability of the photosynthetic productivity of microphytobenthos and phytoplankton in a tidal estuary. *Frontiers in Marine Science* **7**: 170.
- Genty, B., J.M. Briantais and N.R. Baker. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects* **990**: 87-92.
- Guarini, J.-M., G.F. Blanchard, C. Bacher, P. Gros, P. Riera, P. Richard, D. Gouleau, R. Galois, J. Prou and P.-G. Sauriau. 1998. Dynamics of spatial patterns of microphytobenthic biomass: inferences from a geostatistical analysis of two comprehensive surveys in Marennes-Oléron Bay (France). *Marine Ecology Progress Series* **166**: 131-141.
- Ha, H.J., H. Kim, B.-O. Kwon, J.S. Khim and H.K. Ha. 2020. Influence of tidal forcings on microphytobenthic resuspension dynamics and sediment fluxes in a disturbed coastal environment. *Environment International* **139**: 105743.
- Haro, S., B. Jesus, S. Oiry, S. Pappaspyrou, M. Lara, C.J. González and A. Corzo. 2022. Microphytobenthos spatio-temporal dynamics across an intertidal gradient using Random Forest classification and Sentinel-2 imagery. *Science of The Total Environment* **804**: 149983.
- Heip, C.H.R., N.K. Goosen, P.M.J. Herman, J. Kromkamp, J.J. Middelburg and K. Soetaert. 1995. Production and consumption of biological particles in temperature tidal estuaries. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* **33**: 1-149.
- Hong, Y.N. 2001. Photosynthesis, p. 155-172. *In: Biology: The science of life* (Lee, K.W., H.Y. Gu, U. Kim, J.S. Yang, K.S. Youn, C.L. Choi and Y.N. Hong, eds.). Eulyoo publishing company, Ltd, Seoul, Korea.
- Jeffrey, S.W. 1997. Application of pigment methods to oceanography, p. 127-166. *In: Phytoplankton pigments in oceanography: guidelines to modern methods* (Jeffrey, S.W., R.F.C. Mantoura and S.W. Wright, eds.). UNESCO publishing, Paris.
- Jesus, B., C.R. Mendes, V. Brotas and D.M. Paterson. 2006. Effect of sediment type on microphytobenthos vertical distribution: Modelling the productive biomass and improving ground truth measurements. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **332**: 60-74.

- Jesus, B., V. Brotas, L. Ribeiro, C.R. Mendes, P. Cartaxana and D.M. Paterson. 2009. Adaptations of microphytobenthos assemblages to sediment type and tidal position. *Continental Shelf Research* **29**: 1624-1634.
- Kang, C.-K., Y.-W. Lee, E.J. Choy, J.-K. Shin, I.-S. Seo and J.-S. Hong. 2006. Microphytobenthos seasonality determines growth and reproduction in intertidal bivalves. *Marine Ecology Progress Series* **315**: 113-127.
- Kim, E.Y., S.M. An, D.H. Choi, H. Lee and J.H. Noh. 2019. Monthly HPLC measurements of pigments from an intertidal sediment of Geunso Bay highlighting variations of biomass, community composition and photo-physiology of microphytobenthos. *Journal of the Korean Society of Oceanography* 『*The Sea*』 **24**: 1-17.
- Kim, J.B., W.-C. Lee, S. Hong, J. Shim, J. Park, J. Park and E.G. Lee. 2012. Relationship between environmental characteristics and pigment composition and concentrations of *Porphyra yezoensis* Ueda in the Southwestern coast of the Korean Peninsula. *Korean Journal of Environmental Biology* **30**: 200-209.
- Kim, J.B., W.-C. Lee, H.C. Kim and S. Hong. 2016. An assessment of primary productivity determined by stable isotopes and Diving-PAM in the Pyropia Sea Farms of the Manho (Jindo-Haenam) region on the Southwestern coast of the Korean Peninsula. *Korean Journal of Environmental Biology* **34**: 18-29.
- Kim, Y.H. 1996. The biology of marine plants. Houngsal Press, Seoul, Korea. pp. 17-127.
- Kromkamp, J.C. and R.M. Forster. 2006. Developments in microphytobenthos primary productivity studies, p. 9-30. In: Functioning of Microphytobenthos in Estuaries: Proceedings of the Colloquium (Kromkamp, J.C., J.F.C. De Brouwer, G.F. Blanchard, R.M. Forster and V. Créach eds.). Amsterdam, Royal Netherlands Academy of Arts and Sciences. 21-23 August 2003.
- Kromkamp, J.C., C. Barranguet and J. Peene. 1998. Determination of microphytobenthos PSII quantum efficiency and photosynthetic activity by means of variable chlorophyll fluorescence. *Marine Ecology Progress Series* **162**: 45-55.
- Lee, Y.-W., E.-J. Choy, Y.-S. Kim and C.-K. Kang. 2009. Seasonal variations of microphytobenthos in sediments of the estuarine muddy sandflat of Gwangyang bay: HPLC pigment analysis. *Journal of the Korean Society of Oceanography* 『*The Sea*』 **14**: 48- 55.
- Lee, Y.-W., M.O. Park, J.-H. Yoon and S.-B. Hur. 2012. Temporal and spatial variation of microalgal biomass and community structure in seawater and surface sediment of the Gomso bay as determined by chemotaxonomic analysis. *Journal of the Korean Society of Oceanography* 『*The Sea*』 **17**: 87-94.
- Longphuir, S.N., J.H. Lim, A. Leynaert, P. Claquin, E.J. Choy, C.K. Kang and S. An. 2009. Dissolved inorganic nitrogen uptake by intertidal microphytobenthos: nutrient concentrations, light availability and migration. *Marine Ecology Progress Series* **379**: 33-44.
- Macintyre, H.L., R.J. Geider and D.C. Miller. 1996. Microphytobenthos: the ecological role of the “secret garden” of unvegetated shallow-water marine habitats. I. Distribution, abundance and primary production. *Estuaries* **19**: 186-201.
- Mcintire, C.D. and B.L. Wulff. 1969. A laboratory method for the study of marine benthic diatoms. *Limnology Oceanography* **14**: 667-678.
- Méléder, V., L. Barillé, Y. Rincé, M. Morançais, P. Rosa and P. Gaudin. 2005. Spatio-temporal changes in microphytobenthos structure analysed by pigment composition in a macrotidal flat (Bourgneuf Bay, France). *Marine Ecology Progress Series* **297**: 83-99.
- Meyer, A.A., M. Tackx and N. Daro. 2000. Xanthophyll cycling in *Phaeocystis globosa* and *Thalassiosira* sp.: a possible mechanism for species succession. *Journal of Sea Research* **43**: 273-384.
- MOF. 2024. <https://www.mof.go.kr/statPortal/main/portalMain.do>
- Montani, S., P. Magni and N. Abe. 2003. Seasonal and interannual patterns of intertidal microphytobenthos in combination with laboratory and areal production estimates. *Marine Ecology Progress Series* **249**: 79-91.
- Murray, N.J., S.R. Phinn, M. DeWitt, R. Ferrari, R. Johnston, M.B. Lyons, N. Clinton, D. Thau and R.A. Fuller. 2019. The global distribution and trajectory of tidal flats. *Nature* **565**: 222-225.
- Oh, S.J., C.H. Moon and M.O. Park. 2004. HPLC analysis of biomass and community composition of microphytobenthos in the Saemankeum tidal flat, west coast of Korea. *Journal of the Korean Fisheries Society* **37**: 215-225.
- Olaizola, M. and H.Y. Yamamoto. 1994. Short-term response of the diadinoxanthin cycle and fluorescence yield to high irradiance in *Chaetoceros-muelleri* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology* **20**: 606-612.
- Parsons, T.R., Y. Maita and C.M. Lalli. 1984. A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Pergamon Press, New York. 173 pp.
- Ralph, P.J., R. Gademann and W.C. Dennison. 1998. In situ seagrass photosynthesis measured using a submersible pulse amplitude modulated fluorometer. *Marine Biology* **132**: 367-373.
- Schreiber, U. 2004. Pulse-amplitude-modulation (PAM) fluorometry and saturation pulse method: an overview, p. 279-319. In: Chlorophyll fluorescence: a signature of photosynthesis (Papageorgiou, G.C. and Govindjee. eds.). Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Stauber, J.L. and S.W. Jeffrey. 1988. Photosynthetic pigments in fifty-one species of marine diatoms. *Journal of Phycology* **24**: 158-172.
- Taiz, L. and E. Zeiger. 1998. Plant Physiology. 2nd ed. Sunderland: Sinauer Associates, Inc. Publishers.
- Taylor, W.R. 1964. Light and photosynthesis in intertidal benthic

- diatoms. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* **10**: 29-37.
- Underwood, G.J.C. and J. Kromkamp. 1999. Primary production by phytoplankton and microphytobenthos in estuaries. *Advances in Ecological Research* **29**: 93-153.
- Vieira, S., L. Ribeiro, B. Jesus, P. Cartaxana and J.M. Silva. 2013. Photosynthesis assessment in microphytobenthos using conventional and imaging pulse amplitude modulation fluorometry. *Photochemistry and Photobiology* **89**: 97-102.
- Wright, S.W., S.W. Jeffrey, R.F.C. Mantoura, C.A. Llewellyn, T. Bjørnland, D. Repeta and N. Welschmeyer. 1991. Improved HPLC method for the analysis of chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series* **77**: 183-196.
- Yoo, M.H. and J.K. Choi. 2005. Seasonal distribution and primary production of microphytobenthos on an intertidal mud flat of the Janghwa in Ganghwa Island, Korea. *Journal of the Korean Society of Oceanography* 「The Sea」 **10**: 8-18.
- Young, A.J. and H.A. Frank. 1996. Energy transfer reactions involving carotenoids: quenching of chlorophyll fluorescence. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* **36**: 3-15.
- Yun, M.-S., C.-H. Lee and I.-K. Chung. 2009. Influence of temperature on the photosynthetic responses of benthic diatoms: fluorescence based estimates. *Journal of the Korean Society of Oceanography* 「The Sea」 **14**: 118-126.