

한국 동남해안에서 다시마(*Laminaria japonica*) 포자체의 광합성의 계절 변화

강래선 · 고철환¹

한국해양연구소 해양생물자원연구개발센터
서울대학교 해양학과 및 해양연구소¹

Seasonal Photosynthetic Performance of *Laminaria japonica* sporophytes on the Southeastern Coast of Korea

RAE-SEON KANG AND CHUL-HWAN KOH¹

Marine Living Resources Research and Development Center, KORDI, Ansan P.O. Box 29, Seoul 425-600, Korea
¹Department of Oceanography and Research Institute of Oceanography, Seoul National
University, Seoul 151-742, Korea

다시마 포자체에서 일어나는 광합성의 계절변화를 이해하기 위해, 1996년 2월부터 7월까지 동남해안에 양성한
엽체들의 광합성과 호흡률을 현장과 일정한 수온 및 영양염 조건으로 실험실에서 매월 측정하였다. 현장에서 측
정한 P-I 매개변수는 계절적으로 변화하였다. 광합성력(P_{max})은 3월에 $6.64 \text{ mg O}_2 \cdot \text{gdw}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 로 최대였고, 이후
지속적으로 감소하였다. 광합성 효율(α)은 0.026~0.106의 범위였고, 광합성력과 유사한 시간변화를 보였다. 호흡
률의 시간변화는 광합성력의 변화와 유의한 상관을 가지지 않았다. 호흡률은 $0.25 \sim 0.83 \text{ mg O}_2 \cdot \text{gdw}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 의 범
위였다. 현장에서 측정한 광합성력은 중량의 상대성장률과 높은 상관을 지니고 있어, 광합성력이 증가함에 따라
체내에서 축적되는 물질의 양 또한 증가함을 알수 있었다. 현장과 실험실에서 측정한 광합성력을 비교한 결과, 2
월에 현장에서의 광합성력이 낮았던 것은 이 기간 중 낮은 수온에 의한 영향 때문이었고, 3월 이후에 광합성력이
점진적으로 감소하는 것은 엽체의 연령증가에 따라 엽체의 두께가 증가하였기 때문이었다. 4월에 측정한 엽체의
크기별 광합성률은 엽체의 두께와 광합성률간에는 음의 상관이 있다는 것을 나타내었다.

Rates of photosynthesis and respiration of *Laminaria japonica* sporophytes cultivated on the southeastern
coast of Korea were monthly measured *in situ* and under constant temperature and nitrogen concentration in
laboratory from February to July 1996 in order to understand the seasonal photosynthetic performance of this
alga. P-I (the relationship between photosynthesis and irradiance) parameters measured *in situ* varied seasonally.
Photosynthetic capacity (P_{max}) reached its maximum in March ($6.64 \text{ mg O}_2 \cdot \text{gdw}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) and gradually decreased
thereafter. Photosynthetic efficiency (α), which ranged from 0.026 to 0.106, generally showed a similar pat-
tern with the P_{max} curve. Correlation between respiration and P_{max} was not significant (Spearman's rank cor-
relation, $p > 0.05$); respiration rate, which varied between 0.25 and $0.83 \text{ mg O}_2 \cdot \text{gdw}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, showed no gradual
decline from March. P_{max} *in situ* significantly correlated with the relative growth rate of frond weight (Spear-
man's rank correlation, $p < 0.01$) and this result means that the amount of accumulated materials in body
increased with the increment of P_{max} . Compared P_{max} *in situ* with that in the laboratory, The lower P_{max} in Feb-
ruary was probably caused by the effect of lower seawater temperature at this time. The decrease in P_{max} after
March, however, was primarily attributable to the thickness of blade as the plants got old. Comparison of
P-I parameters measured for different size groups in April, explained the negative relationship between P_{max}
and frond thickness.

서 론

대형 해조류의 대부분은 일년중 뚜렷한 성장기를 지니며, 성
장기 동안 광합성률은 비교적 높다. 그 예로, *Undaria pinna-*
*tifida*에서 엽중의 상대성장률과 광합성력(P_{max})은 높은 상관으로
변동하며(Oh and Koh, 1996), *Ecklonia cava*에서도 성장에

의한 체구조의 변화에 따라 광합성률이 변동한다(Haroun *et al.*,
1992). 다시마목이 아닌 다른 갈조류에서도 이러한 관계를 볼
수 있다. *Ascophyllum nodosum*과 *Fucus vesiculosus*에서 광
합성률이 증가할 때 생물량이 더불어 증가하며(Brinkhuis,
1977a, 1977b), *Saragssum pteropleuron*에서는 광합성률이 성
장유형과 동일하게 변화한다(Prince, 1980). 이처럼 해조류의 여

러 중에서 성장과 광합성은 서로 연관되어 있다고 보고되었지만, 다시마(*Laminaria japonica*)에 대해서는 이러한 연구가 전혀 없다.

해조류에서 광합성의 계절변화는 여러 가지 요인의 복합적인 작용에 의한 것이나, 어떤 요인이 더 중요한가는 연구마다 약간의 차이가 있다. Brinkhuis(1977a, 1977b)는 광량을 가장 중요한 요인으로 들고 있으며, Smith *et al.*(1983)은 수온과 해수중의 무기 질소량이 더 중요하다고 보고하였다. 반면 Haroun *et al.*(1992)은 광합성의 계절변화가 주로 연령에 따른 형태 발달에 의해 일어난다고 하였고, Sakanishi *et al.*(1990)은 연령보다는 엽체의 생리적 상태를 강조하였다. 이러한 차이는 아마도 자연상태에서는 개체를 둘러싼 환경요인(수온과 영양염 등)과 성장에 따른 엽체의 생리적 상태가 동시에 변화하기 때문에 현장 실험만을 통해서 광합성의 계절 변화를 일으키는 주된 요인을 쉽게 분리할 수 없었기 때문이다. 반면 현장실험과 병행하여 실험실에서 환경조건을 일정하게 유지하는 가운데 단지 엽체의 성장상태에 따른 광합성력의 차이를 조사할 경우, 그 결과로써 현장에서 일어나는 광합성력의 계절변화를 손쉽게 이해할 수 있다(Gerard, 1982).

본 연구에서는 우리 나라 동남해안에 양성한 다시마를 대상으로 광합성의 계절변화를 조사하였다. 현장실험을 통해서 광합성의 특성이 성장에 맞추어 계절적으로 변화하는지를 조사하였고, 실험실에서는 일정한 수온과 영양염 농도로 실험하여 광합성의 계절변화를 일으키는 주요 요인이 무엇인지를 분석하고자 하였다. 또한, 광합성의 계절변화를 분석하는 보완자료를 얻기 위해 동일한 연령인 개체들을 대상으로 크기별로 광합성의 차이를 비교하였다.

재료 및 방법

광합성 시료

부산광역시 기장군 일광면 이천리 연안 수심 3 m에 양성한 다시마를 대상으로 1996년 2월부터 7월까지 매월 산소명암방법으로 광합성을 측정하였다. 시료는 양성한 포자체 중에서 평균 크기를 가진 개체들이다. 2월까지의 엽체의 평균크기가 50 cm 이하였기 때문에 엽상부 전체를 시료로 이용할 수 있었고, 3월 이후에는 엽체의 크기가 85 cm 이상으로 컸기 때문에 엽상부의 중간부분(600 cm²)을 잘라 실험하였다. 6월까지의 엽면에 부착생물이 전혀 없었다. 그러나 7월에는 엽면에 많은 부착생물이 있었기 때문에 부착생물이 적은 개체를 골라 깨끗이 세척한 후 시료로 이용하였다.

현장에서의 광합성

준비한 시료를 6개의 투명한 비닐봉투(최대용량: 20 l, 두께: 0.1 mm)에 각각 넣은 후, 12~15 l의 표층해수를 담고 밀봉하여, 수심 0.3, 3, 6, 9, 12, 15 m에 투입하였다. 호흡량을 측정하기 위한 시료는 검정비닐에 넣고, 수심 5 m에 투입하였다. 검정비닐을 수중에서 배양한 이유는 투명한 비닐과 마찬가지로 자연적인 해수유동에 의한 비닐내부의 교반효과를 얻기 위함이었다. 배양 중에는 광량계(model: LI-COR 1000)로 해수면에

도달하는 총광량과 수심별 소광량을 측정하여 각 배양수심으로 도달하는 총광량을 추정하였다. 약 1시간 배양 후에는 비닐봉투를 들어내어 시료를 제거하고, 300 ml의 BOD 병으로 채수하여 산소량을 적량하였다. 시료는 그 즉시 냉장하여 실험실로 운반하였다. 실험 중 비닐내부에서 다시마 이외의 생물에 의한 산소량의 변화와 비닐을 통해 외부로 확산되는 산소량은 대단히 적었기 때문에 무시하였다(Gerard, 1986).

실험실에서의 광합성

실험실로 운반한 시료를 멸균해수로 깨끗이 씻은 후, 엽체 중앙부에서 12 cm² 크기의 조각을 잘라내었다. 실험 전에는 상처 부위로부터 흘러나오는 속층의 체액을 제거하기 위해 시료를 해수에 담고, 100 μE · m⁻² · s⁻¹의 광량과 15~20°C 수온에서 1시간 동안 보관하였다. 1시간 뒤에는 다시 실험조건에 대한 순치를 위해 본배양과 동일한 조건하에서 10분간 전배양하였다. 짧은 시간동안의 전배양은 상처에 의한 광합성률의 저하를 최대한 방지하기 위함이었다(Smith *et al.*, 1983). 전배양을 거친 시료는 300 ml 크기의 BOD 병에 각각 1개씩 투입하고, 배양액(Provasoli's enriched seawater)을 첨가한 멸균해수를 채운 후, 각 실험조건에서 1시간 배양하였다. 배양이후에는 시료를 제거하고 산소량을 측정하였다. 배양수온은 15°C로 매일 동일하게 유지하였다. 그 이유는 0~30°C 사이의 어떤 수온에 적용된 다시마라 할지라도 광합성력은 15°C에서 가장 높기 때문이다(Davison, 1987). 광량은 10단계(0, 15, 30, 50, 75, 100, 150, 200, 300, 500 μE · m⁻² · s⁻¹)로 실험기간 중 일정하게 유지하였고, 광원으로는 250 Watt · s⁻¹의 HQI lamp를 이용하였다. 본 배양에 사용한 해수는 실험시작 3개월 전에 조사해역에서 다량 채수한 것이다. 실험실로 운반한 해수는 그 즉시 milipore(0.45 μm)로 여과하였고, 다시 고압 멸균하여 해수에 존재하는 모든 생물을 제거하였다. 실험은 2회 반복하여 실시하였다.

크기별 광합성

엽체가 충분히 성장하여 다양한 크기의 엽체가 존재하는 4월에 실험하였다. 4월 이후에는 상부에서의 유실량이 많았기 때문에 개체간의 크기차이가 뚜렷하지 않았다. 실험시에는 서로 다른 크기를 지닌 엽체를 채집하여 실험실에서 4단계의 크기(50 ± 25, 100 ± 25, 150 ± 25, <200 cm)로 구분하고, 엽체 중앙부를 중심으로 12 cm² 조각을 잘라내었다. 전배양에 속하는 일련의 과정 및 본배양의 배양조건은 위 실내실험의 경우와 동일하였다.

산소량의 적량

모든 실험에서는 Winkler법에 따라 산소량을 적량하였고, 이용한 시료는 70~80°C에서 48시간 건조시킨 후, 건조량을 측정하였다. 광합성률과 호흡률은 다음의 식을 이용하여 구하였고, mg O₂ · gdw⁻¹ · h⁻¹로 나타내었다(Gerard, 1986).

$$P_n \text{ or } R = \frac{\text{water volume} \times (\text{final } [O_2] - \text{initial } [O_2])}{\text{incubation period} \times \text{blade weight}} \quad (1)$$

여러 실험의 결과에서는 광저해 현상이 없었기 때문에 자료

를 Webb *et al.*(1974)의 광합성 모델에 적합시켜 P-I 매개변수를 구하였고, 비선형회귀의 유의성은 분산분석(ANOVA)으로 검정하였다.

$$P_g = P_{gmax} \cdot (1 - \exp[-I/I_k]) \quad (2)$$

여기서 P_g 는 총광합성량, P_{gmax} 는 포화광도에서의 최대총광합성량, I 는 광량($\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), 그리고 I_k 는 포화광량을 나타낸다.

색소량 분석

실험된 엽체에 존재하는 chlorophyll *a*, *c*의 양은 spectrophotometric analysis로 추정하였다(Sternman, 1988). 즉 실험된 부위에서 1.0 cm² 크기인 몇 개의 조각을 잘라내고, 이를 다시 여러 조각으로 나누어 소량의 MgCO₃와 1 ml의 아세톤이 든 유리 vial에 넣은 후, 알루미늄 호일로 감싸 빛을 차단하였다. vial을 Rotary shaker로 5분간 교반한 후, 9 ml의 아세톤을 첨가하여 색소의 추출정도에 따라 20분 이상 충분히 교반하였다. chlorophyll *a*, *c*의 양은 다음의 식을 이용하여 구하였다.

$$\text{Chlorophyll } a = 11.47 A_{664} - 0.46 A_{630} \quad (3)$$

$$\text{Chlorophyll } c_1 + c_2 = 24.36 A_{630} - 3.73 A_{664} \quad (4)$$

$$\text{Total Chlorophyll} = \text{Chl. } a + \text{Chl. } c_1 + c_2 \quad (5)$$

엽체의 성장률

광합성력과 비교하기 위한 성장률은 천공법(hole-punch technique)으로 조사하였다. 즉 1995년 2월초부터 매 조사시에 평균크기를 가지는 25개체를 선택하여 성장점으로부터 약 10 cm 지점에 직경 3 mm의 구멍을 뚫었고, 다음 조사시에는 구멍이 위로 이동한 거리를 측정하여 이 기간동안 자란 길이를 조사하였다. 그리고 이 길이를 매 시기에 기부에서 측정된 단위길이 당 습중량과 곱하여 중량으로 환산한 뒤, 아래의 식을 이용하여 중량의 절대성장률(absolute growth rate, AGR)과 상대성장률(relative growth rate, RGR)을 구하였다(Gendron, 1989; Mann and Kirkman, 1981).

$$AGR = G / (t_2 - t_1) \quad (6)$$

$$RGR = (\ln [W_1 + G] - \ln W_1) / (t_2 - t_1) \quad (7)$$

여기서 W_1 은 시간 t_1 에서 엽체의 실제 중량이며, G 는 t_1 - t_2 동안 성장점에서 자라난 조직의 중량이다.

자료처리

자료는 mean \pm 1 SD로 나타내었다. 광합성력과 성장률 등을 포함한 두 변수간의 상관분석에는 Spearman's rank correlation을 이용하였다.

결 과

현장에서의 광합성

현장에서 측정된 배양수심별 광량과 광합성률을 토대로 구한 P-I 곡선은 Fig. 1과 같다. 조사기간동안 높은 빛에서 일어나는 광저해 현상은 전혀 없었다. 광합성률은 조사시기에 따라 많은 차이를 보였다. 특히 10 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 이하의 낮은 광량에서의

광합성률은 4월까지의 양의 값을 보였으나, 5월 이후에는 그 값이 점차 작아졌고, 7월말에는 20 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 에서도 음의 값을 나타내었다.

현장에서 측정된 값을 광합성 모델에 적합시켜 구한 P-I 매개변수는 Table 1과 같다. 주어진 환경조건에서 최대 광합성력을 의미하는 P_{max} 는 3월에 6.64 mg O₂ · gdw⁻¹ · h⁻¹로 가장 높았다. 이후 이 값은 시간 경과에 따라 지속적으로 감소하였고, 7월말에는 0.69 mg O₂ · gdw⁻¹ · h⁻¹로 가장 낮아졌다. 조사기간 동안 호흡률(R)은 0.25~0.83 mg O₂ · gdw⁻¹ · h⁻¹의 범위였으며, 호흡률은 광합성력(P_{max})과 무관하게 변화하였다($r=0.66$, $p>0.05$). 포화광량(I_k)은 40.7~112.8 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 였다. 포화광량은 4월초에 가장 높았고, 7월말에 가장 낮았다. 광합성 효율을 의미하는 기울기(α)는 0.026~0.106으로 2월초에 가장 높았고, 7월말에 가장 낮았다. 특히 4월 이후의 기울기는 0.026~0.055로 3월이전(0.079~0.106)에 비해 현저히 낮았다. 이것은 엽체가 성장함에 따라 광합성 효율이 뚜렷이 낮아진다는 것을 나타낸다.

광합성률과 성장률

광합성과 성장간의 관계를 알기 위해 광합성력, 절대성장률, 상대성장률을 하나의 시간 축에 나타내었다(Fig. 2). 그 결과, 광합성력은 절대성장률보다는 상대성장률과 더욱 유사한 형태로 변화하였다. 이러한 현상은 비교된 각각의 값들이 지니는 의미의 유사성에서 비롯된다고 판단된다. 즉 광합성력은 단위시간동안 단위무게당 물질의 생산력을 나타내는 것이며, 상대성장률 또한 단위시간동안 단위무게당 물질의 축적량을 나타낸다. 그러나 절대성장률은 단위시간동안 개체에서 축적되는 물질의 총량을 나타낸다. 그러므로 광합성력과 엽체의 성장간의 관계를 파악함에 있어서는 상대성장률이 더욱 유용하다고 볼 수 있다. 다시마의 경우, 광합성력과 상대성장률은 높은 상관($r=1.00$, $p<0.001$)으로 변화하며, 이것은 광합성력이 높아질 때 엽체 내에서 단위시간동안 단위무게당 축적되는 물질의 양이 가장 많아진다는 것을 의미한다.

실험실에서의 광합성

수온과 영양염 농도를 일정하게 유지하는 가운데 엽체의 성장만을 고려하여 매월 광합성을 측정하여 구한 P-I 곡선은 Fig. 3과 같다. 이 값을 토대로 광합성 모델에 적합시켜 구한 광합성력과 호흡률은 각각 1.13~4.74와 0.27~0.55 mg O₂ · gdw⁻¹ · h⁻¹의 범위였다. 호흡률은 현장조사에서와 같이 광합성력과 무관하게 변화하였다($r=0.10$, $p>0.05$). 포화광량과 기울기는 각각 79.5~92.3 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 와 0.017~0.064의 범위였다(Table 2).

광합성의 계절변화와 그 원인

현장에서 나타난 광합성의 계절변화의 원인을 분석하기 위해 현장에서 총질소농도와 수온의 변화를 조사하였고, 또한 현장과 실험실에서 측정된 광합성력과 기울기를 비교하였다(Fig. 4). 그 결과, 현장에서의 질소량은 2월부터 5월까지의 거의 유사하나, 6월 이후로 급속히 감소하였다. 반면 수온은 2월부터 7월까지 12~17°C 범위에서 점진적으로 증가하였다. 만약 질소량이 광합

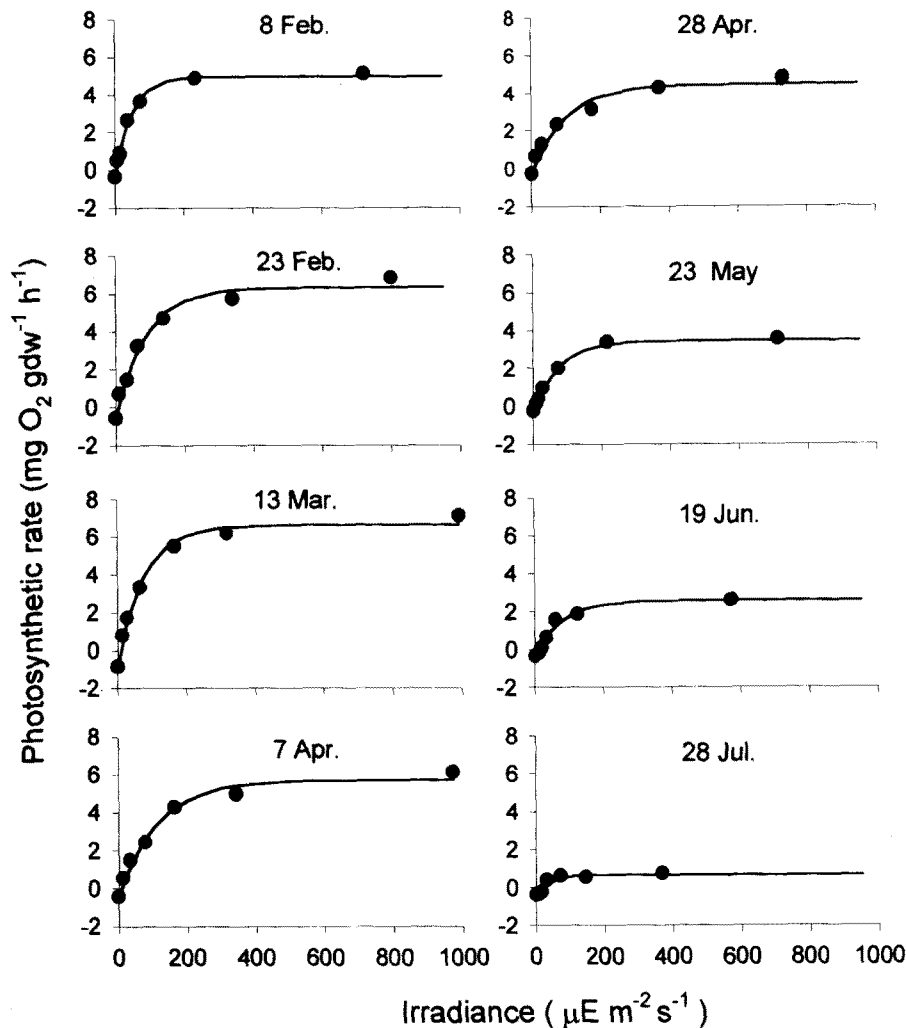


Fig. 1. *Laminaria japonica*. Photosynthetic rates measured *in situ* for the sporophytes cultivated at 3 m depth on the southeastern coast of Korea from February to July, 1996. Photosynthetic rates were measured with whole blades or blade discs (300 cm²) in the middle part of fronds. Scatter plots were actually obtained, continuous lines were based on calculated P-I parameters (see Table 1).

Table 1. *Laminaria japonica*. Seasonal changes in P-I parameters measured *in situ* for the sporophytes cultivated at 3 m depth on the southeastern coast of Korea from February to July, 1996

Date	equation ¹	P _{max}	R ²	I _k	α
		(mg O ₂ · gdw ⁻¹ · h ⁻¹)		(μE · m ⁻² · s ⁻¹)	
8 Feb.	P _g =5.34(1-exp[-I/ 50.3]) (r ² =0.99, p<0.01)	4.99	0.35	50.3	0.106
23 Feb.	P _g =6.93(1-exp[-I/ 88.0]) (r ² =0.98, p<0.01)	6.35	0.57	88.0	0.079
13 Mar.	P _g =7.47(1-exp[-I/ 76.8]) (r ² =0.99, p<0.01)	6.64	0.83	76.8	0.097
7 Apr.	P _g =6.17(1-exp[-I/112.8]) (r ² =0.98, p<0.01)	5.73	0.44	112.8	0.055
28 Apr.	P _g =4.75(1-exp[-I/100.1]) (r ² =0.97, p<0.01)	4.48	0.27	100.1	0.047
23 May	P _g =3.71(1-exp[-I/ 75.8]) (r ² =0.99, p<0.01)	3.46	0.25	75.8	0.049
19 Jun.	P _g =2.93(1-exp[-I/ 76.1]) (r ² =0.97, p<0.01)	2.58	0.35	76.1	0.039
28 Jul.	P _g =1.06(1-exp[-I/ 40.7]) (r ² =0.87, p<0.01)	0.69	0.37	40.7	0.026

¹P_g=P_{gmax}(1-exp[-I/I_k]), where P_g is gross photosynthesis, P_{gmax} is gross photosynthetic maximum, I is light intensity, and I_k is saturating irradiance level.

²R: respiration

성을 지배하는 가장 중요한 요인이려면, 2월부터 5월까지 질소량이 거의 유사하였기 때문에 광합성력이 큰 차이를 보이지 않아야 함에도 실제 광합성력은 크게 감소하는 경향을 보였다. 따라서 적어도 이 시기 동안에는 질소량이 광합성의 계절변화를 일으키는 중요한 요인이 될 수 없다. 또한, 만약 수온이 광합성의 일차적인 요인이려면, 2월부터 수온이 지속적으로 상승함에

도 3월을 중심으로 광합성력은 크게 변동하였다. 그러므로 수온 또한 광합성의 계절변화를 일으키는 중요한 요인이 될 수 없다. 광합성의 계절변화를 일으키는 가장 중요한 요인은 다시마가 성장함에 따른 엽체의 구조적인 변화라고 볼 수 있다. 즉 현장과 실험실에서 측정된 광합성력은 절대값에 있어서는 다소 차이가 있었으나, 공통적으로 3월에 가장 높았고, 이후 시간경과에 따

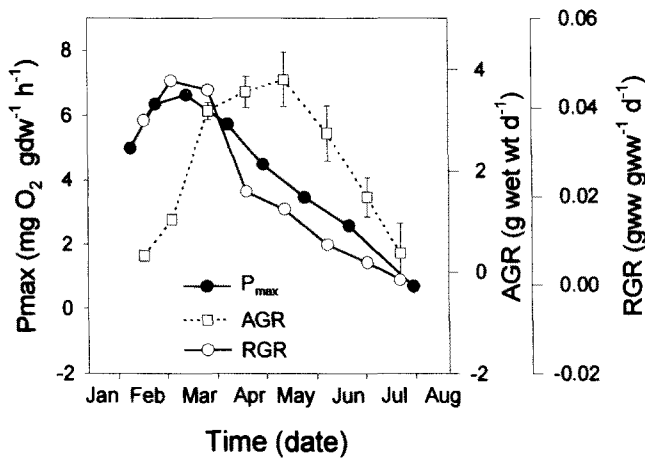


Fig. 2. *Laminaria japonica*. Relationships among photosynthetic capacity (P_{max}) measured *in situ*, absolute growth rate (AGR), and relative growth rate (RGR). AGR and RGR were calculated using the equations, $AGR=G/(t_2-t_1)$ and $RGR=(\ln [W_1+G]-\ln W_1)/(t_2-t_1)$, where G is the meristematic growth in weight between time t_1 and t_2 and W_1 is actual blade weight at time t_1 .

라 지속적으로 감소하였다. 기율기 또한 4월 이후의 값이 3월 이전에 비해 낮았고, 3월 이후에는 지속적으로 감소하였다. 특

히 실험실에서는 환경조건을 일정하게 유지하는 가운데 단지 엽체의 성장상태에 따른 광합성력의 차이를 조사하였기 때문에 두 자료가 동일한 시간변화를 보인다는 것은 다시마의 광합성이 엽체가 성장함에 따른 구조적인 변화에 의한 것임을 나타낸다.

현장에서 나타난 광합성력의 시간변화가 성장에 따른 엽체의 구조적인 변화에 따른다는 것은 단위면적 당 습중량 및 엽록소 총량의 시간변화와 동일한 연령의 개체를 대상으로 크기별로 광합성의 차이를 비교한 결과에서도 볼 수 있다. 단위면적 당 습중량은 2월초에 $0.038 \text{ g wet wt} \cdot \text{cm}^{-2}$ 에 지나지 않았으나, 시간경과에 따라 지속적으로 증가하여 7월말에는 $0.192 \text{ g wet wt} \cdot \text{cm}^{-2}$ 에 이르렀다. 단위면적 당 습중량의 증가는 주로 엽두계의 증가 때문이며, 엽두계의 증가는 피층 또는 속과 같은 구조조직의 증가에 의한 것이다. 따라서 형성표피에 주로 분포하는 엽록소의 양은 상대적으로 줄어들고, 단위무게당 색소량은 감소한다. 즉 2월초에 측정된 엽록소 총량은 $4.08 \pm 0.44 \text{ mg} \cdot \text{gdw}^{-1}$ 로 가장 높았으나, 이후 지속적으로 감소하여 7월말에는 $1.89 \pm 0.27 \text{ mg} \cdot \text{gdw}^{-1}$ 에 불과하였다(Fig. 5). 또한 엽체의 크기별 광합성력은 $1.23 \sim 4.23 \text{ mg O}_2 \cdot \text{gdw}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 로 엽장이 증가할수록 감소하였다. 기율기 또한 $0.065 \sim 0.050$ 으로 엽장이 증가할수록 감소하였다. 이 결과 또한 엽체의 크기가 증가함에 따라 두께도 증

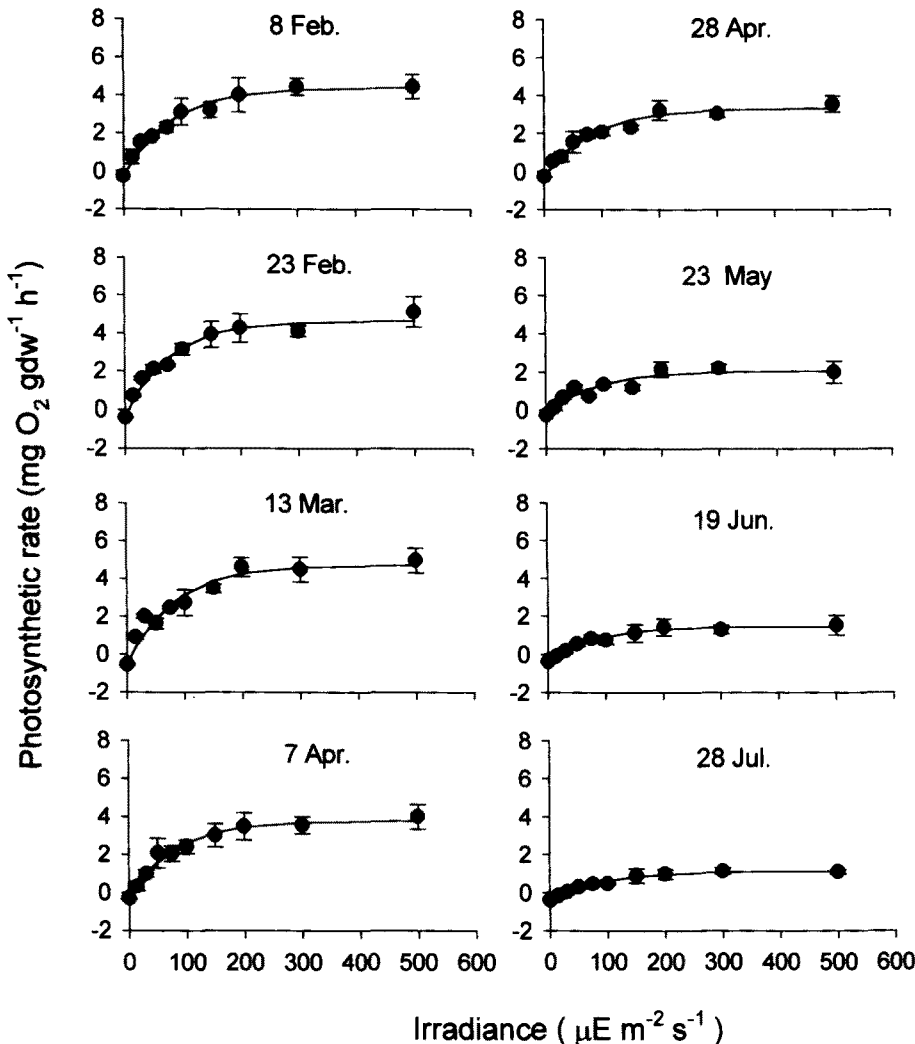


Fig. 3. *Laminaria japonica*. Photosynthetic rates measured in laboratory for the sporophytes cultivated at 3 m depth on the southeastern coast of Korea from February to July, 1996. Photosynthetic rates were measured with blade discs (12 cm^2) in the middle part of fronds. Scatter plots were actually obtained, continuous lines were based on calculated P-I parameters (see Table 2). Vertical bar indicates $\pm 1 \text{ SD}$; $n=2$ for each data point.

Table 2. *Laminaria japonica*. Seasonal changes in P-I parameters measured in laboratory for the sporophytes cultivated at 3 m depth on the southeastern coast of Korea from February to July, 1996

Date	equation ¹	P _{max}	R ²	I _k	α
		(mg O ₂ · gdw ⁻¹ · h ⁻¹)		(μE · m ⁻² · s ⁻¹)	
8 Feb.	P _g =4.69(1-exp[-I/84.0]) (r ² =0.98, p<0.01)	4.41	0.27	84.0	0.056
23 Feb.	P _g =5.07(1-exp[-I/79.8]) (r ² =0.97, p<0.01)	4.68	0.39	79.0	0.064
13 Mar.	P _g =5.29(1-exp[-I/83.4]) (r ² =0.95, p<0.01)	4.74	0.55	83.4	0.063
7 Apr.	P _g =4.11(1-exp[-I/79.5]) (r ² =0.98, p<0.01)	3.78	0.33	79.5	0.052
28 Apr.	P _g =3.63(1-exp[-I/85.2]) (r ² =0.97, p<0.01)	3.35	0.28	85.2	0.043
23 May	P _g =2.33(1-exp[-I/84.2]) (r ² =0.89, p<0.01)	2.06	0.27	84.2	0.028
19 Jun.	P _g =1.86(1-exp[-I/83.1]) (r ² =0.98, p<0.01)	1.48	0.39	83.1	0.022
28 Jul.	P _g =1.57(1-exp[-I/92.3]) (r ² =0.99, p<0.01)	1.13	0.43	92.3	0.017

¹P_g=P_{gmax}(1-exp[-I/I_k]), where P_g is gross photosynthesis, P_{gmax} is gross photosynthetic maximum, I is light intensity, and I_k is saturating irradiance level.

²R: respiration

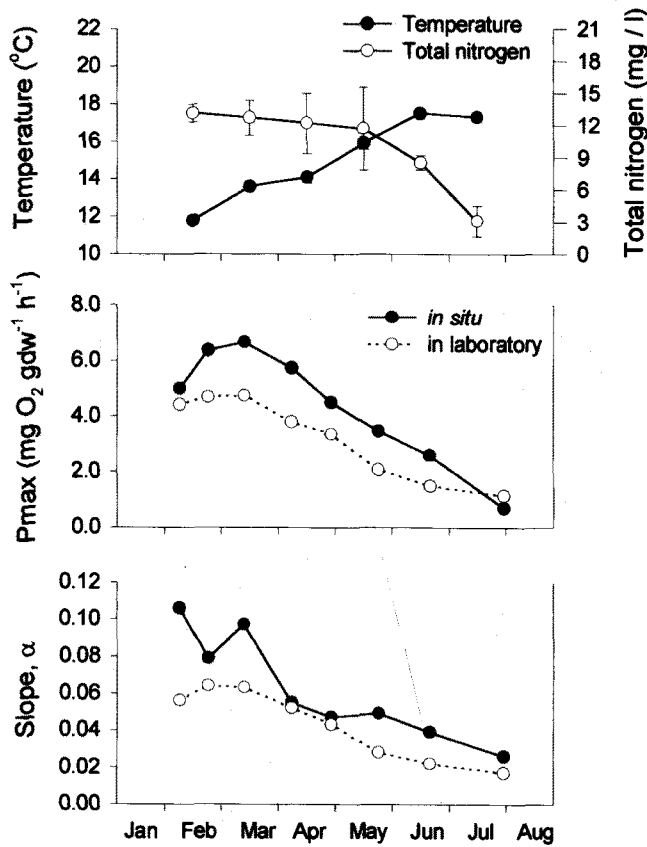


Fig. 4. *Laminaria japonica*. Seasonal changes in water temperature, total nitrogen concentration, photosynthetic capacity (P_{max}), and photosynthetic efficiency (slope, α) on the southeastern coast of Korea from February to July, 1996.

가하며, 두께의 증가는 피층 또는 속과 같은 구조조직의 증가에 의한 것이다(Fig. 6, Table 3).

그러나 2월 개체들이 3월 개체에 비해 엽록소 총량이 높아 잠재적으로 높은 광합성력을 가지며, 해수중의 질소량 또한 유사하였음에도 광합성력이 낮았던 것은 이 시기의 낮은 수온에 의해 많은 영향을 받았기 때문이다. 특히 이 점은 이 시기 동안 수온을 일정하게 유지한 실험실에서는 광합성력이 거의 유사하나, 현장에서는 많은 차이가 있다는 것으로 뒷받침 될 수 있다.

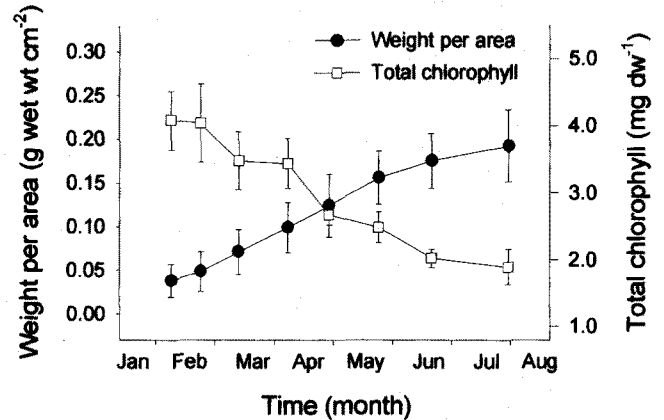


Fig. 5. *Laminaria japonica*. Seasonal changes in weight per area and pigment contents of sporophytes from February to July, 1996.

토 의

본 연구에서 다시마의 광합성력은 중량의 상대성장률과 높은 상관관계를 지니며 변화하였고, 이는 광합성력이 가장 높아질 때 단위시간당 단위무게당 체내에 축적되는 물질의 양이 더불어 증가한다는 것을 의미한다. 지금까지 엽체의 광합성력이 개체의 성장양상과 연관되어 변화한다는 점은 몇몇 연구에서 보고된 바 있다. *Delesseria sanguinea*는 봄철에 새로운 잎을 형성하며, 이 시기에는 주축 및 중륜과 같은 지지조직의 무게비가 적어 광합성력은 다른 계절에 비해 2배 이상으로 높아진다(King and Schramm, 1976b). *Ascophyllum nodosum*에서도 광합성력이 가장 낮은 봄철에 생물량이 가장 적고, 가을에 광합성이 증가할 때 생물량도 더불어 증가한다(Brinkhuis, 1977a). 또한 Prince (1980)는 *Sargassum pteropleuron*의 성장률은 여름에 높아지고 겨울에 낮아진다고 하였고, 광합성력은 고수온기 동안(여름~가을)에는 거의 변동하지 않으나, 저수온기에는 주축이 노성해짐에 따라 광합성력도 크게 감소한다고 하였다. 그러나 이들 연구에서는 단순히 엽체의 광합성력이 성장과 연관되어 있다는 것만 나타내고 있을뿐이다. 단지 Oh and Koh(1996)만이 *Undaria pinnatifida*에서 광합성력과 중량의 상대성장률은 높은 상관관을 보인다고 하였다.

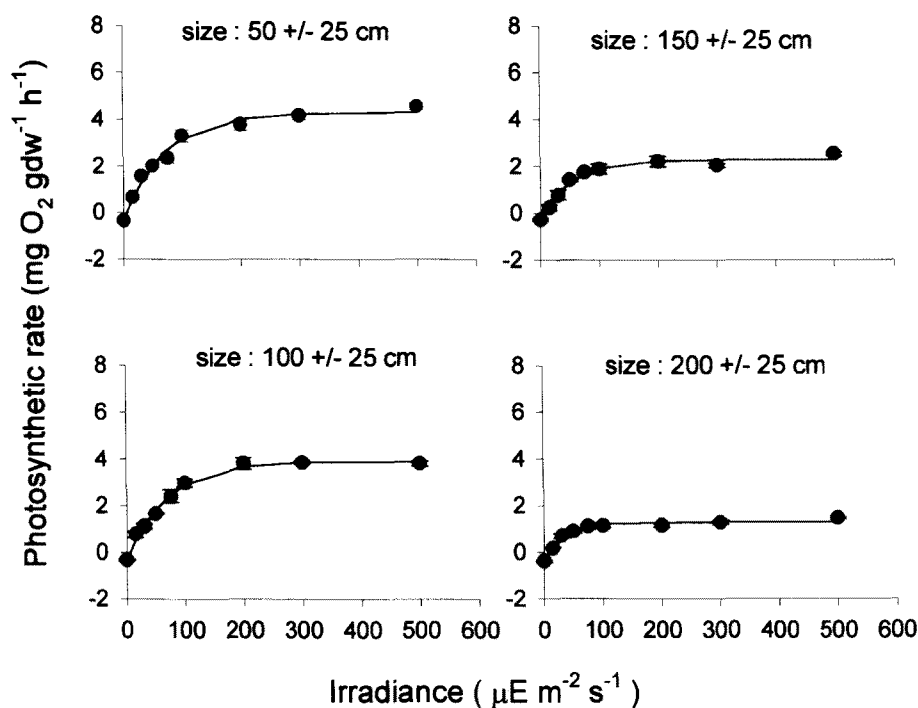


Fig. 6. *Laminaria japonica*. Photosynthetic rates measured in laboratory for sporophytes having different frond sizes in April. Photosynthetic rates were measured with blade discs (12 cm²) in the middle part of fronds. Scatter plots were actually obtained, continuous lines were based on calculated P-I parameters (see Table 3). Vertical bar indicates ±1 SD; n=2 for each data point.

Table 3. Comparison of P-I parameters measured in laboratory for the sporophytes having different frond sizes in April

Size (cm)	equation ¹	P _{max}	R ²	I _k	α
		(mg O ₂ · gdw ⁻¹ · h ⁻¹)		(μE · m ⁻² · s ⁻¹)	
50±25	P _g =4.65(1-exp[-I/71.5]) (r ² =0.98, p<0.01)	4.23	0.35	71.5	0.065
100±25	P _g =4.24(1-exp[-I/69.5]) (r ² =0.99, p<0.01)	3.90	0.35	69.5	0.061
150±25	P _g =2.59(1-exp[-I/52.9]) (r ² =0.98, p<0.01)	2.29	0.30	52.9	0.049
200±25	P _g =1.62(1-exp[-I/32.1]) (r ² =0.98, p<0.01)	1.23	0.39	32.1	0.050

¹P_g=P_{gmax}(1-exp[-I/I_k]), where P_g is gross photosynthesis, P_{gmax} is gross photosynthetic maximum, I is light intensity, and I_k is saturating irradiance level.

²R: respiration

광합성력이 엽체의 구조적인 차이에 의해 변화할 수 있다는 것은 새로운 사실이 아니다. Haroun *et al.*(1992)은 *Ecklonia cava*에서 광합성력은 성장초기에 특히 높고, 노성하여 엽체가 두터워지는 봄부터 가을까지 지속적으로 낮아진다고 하였다. *Macrocystis integrifolia*, *Macrocystis pyrifera*, *Laminaria solidungula*를 대상으로 서로 다른 연령을 지닌 엽체의 광합성력을 비교한 결과에서도 연령에 따른 두께의 증가에 의해 광합성력이 감소한다고 하였다(Smith *et al.*, 1983; Arnold and Manley, 1985; Dunton and Jodwalis, 1988). 또한 *Laminaria digitata*, *Laminaria hyperborea*, *Laminaria saccharina*, *M. pyrifera*에서도 엽두께가 두꺼운 하부에서 두께가 얇은 상부로 갈수록 광합성력이 증가한다고 알려져 있다(King and Schramm, 1976a; Küpper and Kremer, 1978; Arnold and Manley, 1985). 그러나 이들 연구에서는 현장 실험에 맞추어 일정한 환경조건으로 실내 실험을 병행하지 않았지만, 본 연구에서는 두 실험을 병행하였기 때문에 현장에서 일어나는 광합성력의 계절변화가 성장에 따른 엽체의 구조적인 변화에 의한다는 사실을 보다 구체적으로 입증하는 셈이다.

엽체의 구조적 차이에 의한 광합성력의 변화는 엽체의 구조

가 변화함에 따른 색소량의 차이로 설명할 수 있다. 다시마의 엽체는 형성표피, 피층, 속으로 구성되어 있다. 각 조직은 탄소의 동화와 엽상부의 지지 및 수송 등으로 그 기능이 분화되어 있고, 엽상부 내 각 조직의 구성비는 발달단계에 따라 달라진다(Kremer, 1980). 또한 *L. diditata*, *L. hyperborea*, *L. saccharina*에서 표피의 무게는 총건중량의 2.7%에 지나지 않지만 53~60%의 엽록소 a와 63~73%의 탄소고정효소(RuBP-C)가 표피에 분포한다고 알려져 있다(Kremer, 1980). 그리고 Parker(1971)도 피층과 속과 같은 구조조직에 대한 광합성 조직의 비는 엽체의 끝 부분에서 가장 높고, 하부에서 가장 적다고 하였다. 본 연구에서도 엽상부의 단위무게당 습중량은 2월초에 0.038 g wet wt · cm⁻²에 지나지 않았으나, 시간경과에 따라 지속적으로 증가하여 7월말에는 0.192 g wet wt · cm⁻²에 이르렀다. 반면, 2월초에 측정된 엽록소의 총량은 4.08±0.44 mg · gdw⁻¹였으나, 엽체가 성장함에 따라 7월말에는 1.89±0.27 mg · gdw⁻¹로 줄어들었다. 이 결과들은 성장함에 따라 엽체의 두께가 증가할 때, 광합성 효율이 낮은 피층 또는 속층의 구성비가 증가하여 광합성력이 낮아진다는 것을 나타내고 있다.

Table 4. A comparison of P-I parameters for Laminarian species

Species	Temperature (°C)	P _{max} ¹	I _k ²	sources
<i>Laminaria digitata</i>	5-15	1.5-4.0	30-150 ³	King and Schramm (1976b)
<i>Laminaria saccharina</i>	5-10	2.0	60-100	King and Schramm (1976b)
<i>Laminaria japonica</i>	5	17.0	140	Wu <i>et al.</i> (1984)
<i>Laminaria japonica</i>	12-17	0.69-6.64	41-113	Present study

¹P_{max}: mg O₂ · gdw⁻¹ · h⁻¹, ²I_k: μE · m⁻² · s⁻¹, ³ not consider winter data

광합성력이 변화하는 것은 엽체의 구조적인 변화에 의한 것은 물론, 또 다른 요인에 의해 일어날 수 있다. 그 가능성이 있는 요인은 수온이다. 특히 3월 개체에 비해 2월 개체들의 엽록소 총량이 높아 잠재적으로 높은 광합성력을 가지며, 해수중의 질소량 또한 유사하였음에도 3월에 대한 2월초의 광합성력의 비는 0.75에 불과하였다. 지금까지 몇몇 연구에서 다시마속 식물에 대해 수온 변화에 따른 광합성력의 변화를 보고하였다. 다시마와 *L. saccharina*의 광합성력은 공통적으로 15°C에서 가장 높으며, 수온이 낮을수록 감소한다고 보고되었다(Wu *et al.*, 1984; Davison, 1987). 또한 Davison(1987)에서 수온 10°C에 적용된 개체의 광합성력을 볼 때, 수온 10~15°C 범위에서 2°C의 수온 차이는 약 20%의 광합성력의 감소를 나타낸다. 이러한 감소율은 2월과 3월의 수온차이가 2°C이며, 광합성의 감소율은 25%에 이르는 본 조사의 결과와 매우 유사하다.

지금까지 광합성 효율은 빛의 세기에 대한 적응이라는 차원에서 다루어왔다. 광적응에 관한 모델에서는 높은 빛에 적응된 개체들은 광합성력이 높고, 광저해가 없으며, 기울기가 완만하고, 포화광도가 높다는 것이다(Gerard, 1986). *L. digitata*에서도 빛이 강해지는 봄과 여름에 기울기가 작아짐을 볼 수 있다(King and Schramm, 1976b). 그러나 다시마에서는 3월 이후의 광합성 효율을 나타내는 기울기는 광적응과 무관하게 엽체가 성장함에 따라 지속적으로 감소하였다. 이것은 엽체가 성장함에 따라 구조적인 변화에 의한 것으로 판단된다. 즉 어린 시기에는 엽두께가 얇아 엽체내로 많은 양의 빛이 투과할 수 있기 때문에 광합성 효율이 높고, 반면 성장함에 따라 엽두께가 증가하여 빛의 투과율이 낮아지기 때문에 광합성 효율이 낮아지는 것으로 생각된다. Haroun *et al.*(1992) 또한 *Ecklonia cava*에서 엽두께가 얇아지는 겨울에 빛 투과가 많아 포화광도가 높고, 반대로 엽두께가 두꺼워지는 여름에는 포화광도가 낮아진다고 하였다.

일광연안에서 측정된 다시마의 광합성력은 0.69~6.64 mg O₂ · gdw⁻¹ · h⁻¹이었다. 이 값은 기존에 보고된 *L. digitata*와 *L. saccharina*에 비해 높으나(King and Schramm, 1976b), Wu *et al.*(1984)이 조사한 결과에 비해 대단히 낮았다. 또한 본 연구에서 포화광도는 41~113 μE · m⁻² · s⁻¹로 나타났다. 이 값은 *L. digitata*와 *L. saccharina*와 큰 차이를 보이지 않으나(King and Schramm, 1976b), Wu *et al.*(1984)의 결과에 비해서는 역시 낮은 값이다(Table 4). 특히 Wu *et al.*(1984)은 본 연구와 마찬가지로 다시마를 대상으로 엽장 16~32 cm인 엽상부 전체를 시료로 이용하였다. 그러므로 두 연구의 결과가 유사하게 나타나야 함에도 많은 차이가 있는 것에 대해서는 현재 명확하게 설명할 수 없다.

참고문헌

- Arnold, K.E. and S.L. Manley, 1985. Carbon allocation in *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyta): intrinsic variability in photosynthesis and respiration. *J. Phycol.*, **21**: 154-167.
- Brinkhuis, B.H., 1977a. Seasonal variations in salt-marsh macroalgae photosynthesis. I. *Ascophyllum nodosum* ecad. *scorpioides*. *Mar. Biol.*, **44**: 165-175.
- Brinkhuis, B.H., 1977b. Seasonal variations in salt-marsh macroalgae photosynthesis. II. *Fucus vesiculosus* and *Ulva lactuca*. *Mar. Biol.*, **44**: 177-186.
- Davison, I.R., 1987. Adaptation of photosynthesis in *Laminaria saccharina* (Phaeophyta) to changes in growth temperature. *J. Phycol.*, **23**: 273-283.
- Dunton, K.H. and C.M. Jodwalis, 1988. Photosynthetic performance of *Laminaria solidungula* measured *in situ* in the Alaskan High Arctic. *Mar. Biol.*, **98**: 277-285.
- Gendron, L., 1989. Seasonal growth of the kelp *Laminaria longicruris* in Baie des Chaleurs, Quebec, in relation to nutrient and light availability. *Bot. Mar.*, **32**: 345-354.
- Gerard, V.A., 1982. *In situ* rates of nitrate uptake by the giant kelp, *Macrocystis pyrifera* (L.) C. Agardh: tissue differences, environmental effects, and predictions of nitrogen-limited growth. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **62**: 211-224.
- Gerard, V.A., 1986. Photosynthetic characteristics of giant kelp (*Macrocystis pyrifera*) determined *in situ*. *Mar. Biol.*, **90**: 473-482.
- Haroun, R., Y. Aruga and Y. Yokohama, 1992. Seasonal variation of photosynthetic properties of *Ecklonia cava* (Laminariales, Phaeophyta) in Nabeta Bay, central Japan. *La mer*, **30**: 339-348.
- King, R.J. and W. Schramm, 1976a. Determination of photosynthetic rates for the marine algae *Fucus vesiculosus* and *Laminaria saccharina*. *Mar. Biol.*, **37**: 209-213.
- King, R.J. and W. Schramm, 1976b. Photosynthetic rates of benthic marine algae in relation to light intensity and seasonal variations. *Mar. Biol.*, **37**: 215-222.
- Kremer, B.P., 1980. Transversal profiles of carbon assimilation in the fronds of three *Laminaria* species. *Mar. Biol.*, **59**: 95-103.
- Küppers, U. and B.P. Kremer, 1978. Longitudinal profiles of carbon dioxide fixation capacities in marine macroalgae. *Plant. Physiol.*, **62**: 49-53.
- Mann, E.H. and H. Kirkman, 1981. Biomass method for measuring productivity of *Ecklonia radiata*, with the potential for adaptation to other large brown algae. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, **32**: 297-304.
- Oh, S.H. and C.H. Koh, 1996. Growth and photosynthesis of

- Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaeophyta) on a cultivation ground in Korea. *Bot. Mar.*, **39**: 389–393.
- Parker, B.C., 1971. The internal structure of *Macrocystis*. In: The biology of giant kelp beds (*Macrocystis*) in California, edited by North, W.J., J. Cramer, Lehre, pp. 99–121.
- Prince, J.S., 1980. The ecology of *Sargassum pteropleuron* Grunow (Phaeophyceae, Fucales) in the waters off South Florida. II. Seasonal photosynthesis and respiration of *S. pteropleuron* and comparison of its phenology with that of *S. polyceratium* Montagne. *Phycologia*, **19**: 190–193.
- Sakanishi, Y., Y. Yokohama and Y. Aruga, 1990. Seasonal changes in photosynthetic capacity of *Laminaria longissima* Miyabe (Phaeophyta). *Jpn. J. Phycol.*, **38**: 147–153.
- Smith, R.G., W.N. Wheeler and L.M. Srivastava, 1983. Seasonal photosynthetic performance of *Macrocystis integrifolia* (Phaeophyceae). *J. Phycol.*, **19**: 352–359.
- Stemman, N.T., 1988. Spectrophotometric and fluorometric chlorophyll analysis. In: Experimental phycology, edited by Lobban, C.S., D.J. Chapman and B. Kremer, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 35–46.
- Webb, W.L., M. Newton and D. Starr, 1974. Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*: a mathematical model. *Oecologia*, **17**: 281–291.
- Wu, C.Y., Z. Wen, Z. Peng and J. Zhang, 1984. A preliminary comparative study of the productivity of three economic seaweeds. *Chin. J. Oceanol. Limnol.*, **2**: 97–101.

1999년 3월 18일 원고 접수

1999년 6월 25일 수정본 채택