

해양환경의 황산염 환원을 조절요인 및 유기물 분해에 있어 황산염 환원의 중요성

현정호* · 이홍금 · 권개경
한국해양연구원 미생물 연구실

Sulfate Reduction in the Marine Environments: Its Controlling Factors and Relative Significance in Mineralization of Organic Matter

JUNG-HO HYUN, HONG KUM LEE AND KAE KYOUNG KWON
Marine Microbiology Laboratory, Korea Ocean Research and Development Institute,
Ansan P.O. Box 29, Seoul 425-600, Korea

황산염 환원은 혐기성 해양환경에서 황산염 환원 박테리아가 진행시키는 미생물 반응이다. 황산염 환원 반응은 저층으로 공급되는 유기물 분해의 상당 부분을 담당하며, 이때 발생하는 황화가스의 독성 및 주변 금속과의 높은 반응성, 그리고 유기물 분해시 유리되는 무기 영양염들의 수층 용출 등으로 인해 연안생태계 내의 생물 다양성 및 생지화학적 물질의 순환경로에서 중요한 역할을 한다. 여러 해양환경의 퇴적토에서 보고된 황산염 환원율과 이에 영향을 미치는 주요한 환경요인들에 대해 정리한 결과, 공급되는 유기물과 여러 전자수용체들(산소, 질산염, 산화 철, 망간 등)의 분포가 황산염 환원율 및 유기물 분해시 황산염 환원의 상대적 중요성에 직접 영향을 미치는 것으로 나타났다. 아울러 전자수용체의 분포와 유기물의 양과 질을 조절하는 요인으로서 온도, 식생의 유무, 생물교란의 영향에 대해 토의하였다. 끝으로, 우리나라와 같이 갯벌이 발달되고, 유기물 부하가 높은 인공양식장의 가동, 부영양화 등으로 인해 혐기성 환경과 적조의 발생빈도가 점증하는 상황에서 유기(오염)물 분해과정과 영양염 순환 경로를 보다 잘 이해하기 위해서 황산염 환원을 중심으로 한 다양한 혐기성 미생물 생태연구가 중요함을 제안한다.

Sulfate reduction is a microbiological process which occurs ubiquitously in anaerobic marine environment. Sulfate reducing bacteria play a significant role in anaerobic decomposition of organic matter and regeneration of inorganic nutrients which supports the primary production in the water column (i.e., benthic-pelagic coupling) and, in special case, could be responsible for the harmful algal bloom in the coastal marine environment. Summary of the sulfate reduction rates reported in various marine sedimentary environments revealed that supply of organic substrates and presence of various electron acceptors (i.e., O_2 , NO_3^- , Fe(III) and Mn(IV), etc.) for other aerobic and anaerobic respiration directly affect the sulfate reduction rate and relative significance of sulfate reduction in organic matter mineralization. Significance of temperature, macrophytes and bioturbation is discussed as factors controlling supply of organic substrates and distribution of electron acceptors. Finally, we suggest studies on the anaerobic microbiological processes associated with biogeochemical element cycles in the coastal environments of Korea where massive operation of organic enriched fish cage farm, frequent occurrence of toxic algal bloom and hypoxia and conservation of tidal flat are of major environmental issues.

Key words: Sulfate Reduction, Anaerobic Decomposition, Electron Acceptor, Biogeochemical Element Cycles

서 론

SRB(sulfate reducing bacteria; 황산염 환원 박테리아)는 호흡시 산소를 전자수용체로 사용하는 호기성 박테리아와는 달리 황산염을 최종전자 수용체로 이용하는 독특한 생리적 특성을 가진 혐기성 박테리아다. 초기엔 SRB의 황산염 환원능력에만 초점이 맞추

어져 SRB가 포자를 만들지 않는 *Desulfovibrio*와 포자를 만드는 *Desulfotomaculum*의 두 속만이 존재하는 분류학적으로 단순한 혐기성 박테리아로 인식되어 왔다. 그러나 최근 16S ribosomal RNA 염기서열에 근거한 분자계통분류학적 분석결과 SRB는 서로 다른 형태와 대사능력을 갖는 12~14 속의 다양한 박테리아 그룹으로 분류되고 있다(Devereux and Stahl, 1993; Singleton, Jr., 1993). 특히 SRB는 에너지 획득에 필요한 전자공여체로 수소, 알콜, 지방산, 아미노산, 당류 등 100종이 넘는 대사물질을 이용할 수 있어

*Corresponding author: jhhyun@kordi.re.kr

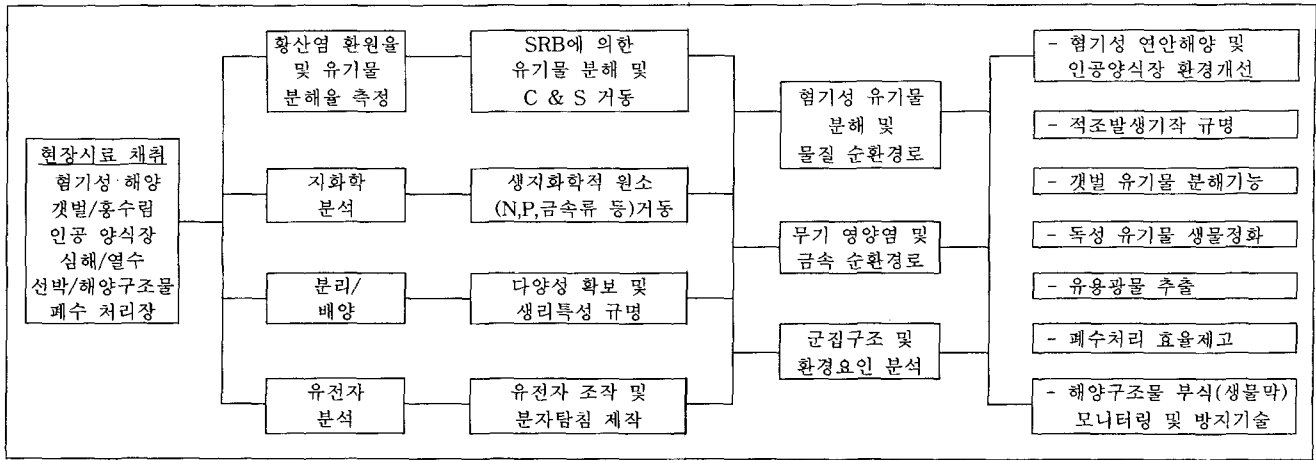


Fig. 1. A diagram showing specific research fields associated with sulfate reducing bacteria in aquatic environments.

혐기성 해양환경의 주요 유기물 분해자로서의 역할을 담당하는 한편 방향족 탄화수소와 같은 독성 유기화합물이나 생체이물질(xenobiotic substance)들에 대한 분해능을 보유하고 있어 각종 오염원의 혐기성 분해에서 핵심적인 역할을 담당하는 미생물 그룹이며(Widdel and Bak 1992; Hansen 1993; Ensley and Suflita, 1995), 수은의 메틸화와 같은(Choi *et al.*, 1994; King *et al.*, 2000) 각종 중금속들의 전환과도 직접 연관되어 있다. 또한 SRB는 생물막을 형성하는 주요 미생물 구성원으로서 SRB의 최종대사 물질인 황화수소는 철이나 합금을 부식(biocorrosion) 시키는 등(King and Miller, 1971; Hamilton and Lee, 1995; Bass *et al.*, 1998) 해양의 선박이나 구조물의 유지/보수에 막대한 지장을 초래하며, 호기성 폐수처리 시설에서는 형성되는 생물막 내의 SRB가 발생시킨 황화가스가 산소와 반응하여 재산화됨으로써 호기성 폐수처리에 필요한 산소의 반 이상을 소모하여 폐수처리 공정의 효율을 크게 저하시키는 등(Okabe *et al.*, 1999) 산업적으로도 중요한 연구 대상으로 인식되어 온 미생물 그룹이다(Fig. 1).

지난 수 십 년간 지속된 연안역의 부영양화는 수층의 생산력 증가와 함께 유기물의 축적을 가져왔다(Nixon, 1995). 이렇게 축적된 유기물은 빠른 속도로 무기화(mineralization)되거나(Henrichs, 1992; Canuel and Martens, 1996) 퇴적물 속에 저장(preservation)된다(Canfield, 1994; Hedges and Keil, 1995). 이때 퇴적물 속에서 유기물이 분해되면서 유리되는 무기 영양염은 수층으로 전달되어 일차생산에 상당부분을 기여(benthic-pelagic coupling)하게 되는데(Bulleid, 1984; Boynton and Kemp, 1985; Billen and Lancelot, 1988) 심한 경우 유독성 적조생물의 대증식을 유발하는 직접적인 원인으로 작용하기도 한다.

부영양화된 해양의 저층은 물론 일반적으로 연안의 퇴적물(갯벌)이나 대륙주변부(shelf and slope)와 같이 유기물의 공급이 많고 산소투과도가 낮은 점토광물들로 이루어진 퇴적환경에서는 퇴적물 내로 산소가 공급되는(diffusion) 속도보다 표층에서의 산소 소비가 더 빠르게 일어나므로 표층 수 mm~수 cm 이내에서 산소의 농도가 급격히 감소된다. 따라서 이러한 환경에서 유기물 분해의 상당부분은 혐기조건에서 이루어진다. 해양 퇴적물 내에서의

혐기성 분해는 퇴적물 내에 서식하면서 서로 다른 전자수용체(electron acceptor)를 사용하는 다양한 미생물 군(Denitrifying bacteria, Iron- and Manganese reducing bacteria, Sulfate reducing bacteria)이 담당한다(Fig. 2). 이들 모든 혐기성 전자 수용체 중 해양환경에서는 황산염의 농도(~28 mM)가 가장 높으므로 해양퇴적층에서 일어나는 최종적인 유기물 분해는 SO_4^{2-} 를 전자수용체로 사용하는 SRB가 주도한다(Capone and Kiene, 1988; Howarth, 1993; Moeslund *et al.*, 1994). 따라서 해양 환경에서 SRB에 의한 황산염 환원율(SRR, Sulfate Reduction Rate) 측정과 그 조절요인 및 유기물 분해에 있어 황산염 환원의 정량적 역할을 밝히는 일은 환경 내 유기물 분해 및 생물활동에 직접적인 영향을 미치는 물질들의 생지화학적 순환을 이해하고, 나아가 생태환경 변화에 따른 대책마련과 효과적인 연안환경의 관리를 위해서 필수적으로 연구되어야 할 중요한 분야다.

본 논문에서는 지난 10여년간 생태/환경/산업 분야에서 각별한 관심을 받아온 SRB와 연관된 다양한 기초 및 응용 연구 분야 중(Fig. 1) (1) 여러 해양퇴적환경에서 보고된 SRR 결과를 토대로 군집생태적 관점에서 SRR의 활성화에 직접적으로 관여하는 환경요인들의 영향을 정리하고, (2) 혐기성 유기물 분해에 있어서 SRB의 상대적인 중요성에 대해 토의하였으며, (3) 우리나라 연안해양의 오염 및 생태/환경과 관련한 현안들의 일부를 보다 효율적으로 해결하기 위해 혐기성 환경에서의 미생물 생지화학 연구의 필요성을 제기하였다.

퇴적환경별 SRR

지구상의 여러 해양 퇴적토의 특성에 따른 SRR을 정리하였다(Table 1, 2, 3). 객관적인 비교를 위해 SRR 측정 방법이 표준화된 80년대 중반 이후(Canfield *et al.*, 1986; Fossing and Jørgensen, 1989) 약 15년간 발표된 결과들 중 비교적 다양한 정보들을 포함하는 논문들을 중심으로 요약하였다. 각각의 퇴적환경은 연안의 경우 조간대 펄(intertidal mudflat), 염습지(salt marsh), 홍수림(mangrove forest), 해초지(seagrass bed) 및 조하대 연성저질(subtidal

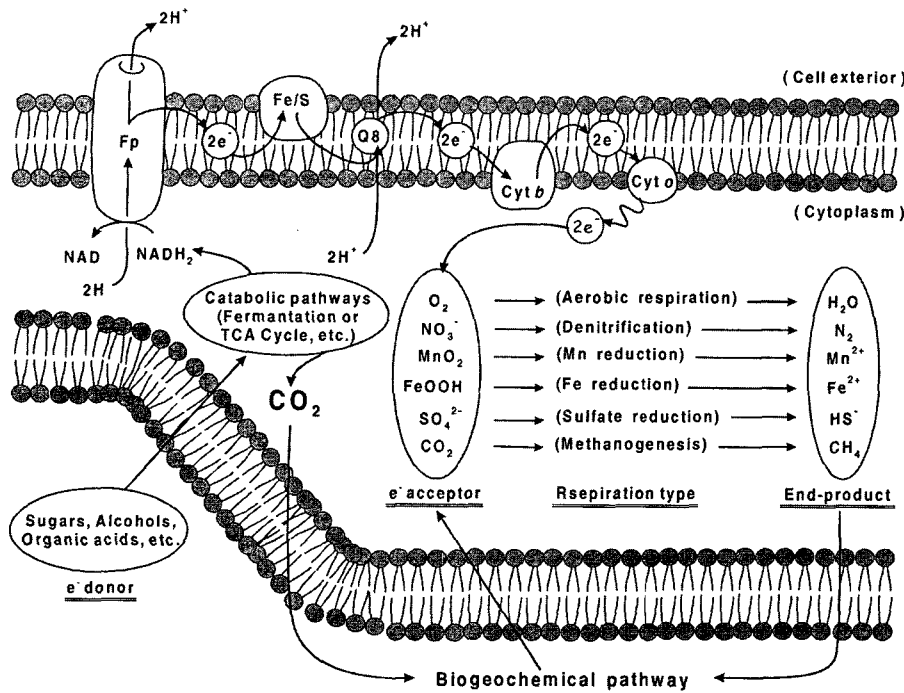


Fig. 2. Schematic representation explaining concept of aerobic and anaerobic respiration using different electron acceptor. Respiration type is determined by the type of final electron acceptor in the electron transport system (ETS). The abbreviations in the ETS denote flavoprotein (Fp), iron-sulfide protein (Fe/S), ubiquinone (Q8), cytochrome b (Cyt b), and cytochrome o (Cyt o), respectively. Note that enzymes in the ETS shown in the picture are based on aerobic respiration, and specific enzymes are used according to each respiration type (see Gottschalk, 1986; Stanier *et al.*, 1986).

soft-bottom)로 분류하였고, 추가로 유기물 부하가 극단적으로 높은 인공 양식장(fish farm)에서의 SRR을 소개하였다(Table 1). 또한 대륙주변부 해양(marginal sea: shelf & slope) (Table 2)과 일반 심해환경 및 열수지역에서 보고 된 SRR(Table 3)을 요약하였다.

전체 서식환경에서 나타난 SRR의 분포는 전반적으로 연안환경에서 높게 나타나는데 반해 원양환경에서는 상대적으로 낮은 것으로 요약된다. 이는 연안역의 경우 생물 생산력이 높을 뿐만 아니라 육지로부터 공급되는 유기물이 축적됨으로 인해 광범위한 지역이 혐기화 됨으로써 황산염 환원 반응이 활발히 진행되는 반면, 원양의 경우 수층의 생산력이 낮고 저층에 이르는 동안 유기물이 대부분 산화되므로 저층으로 공급되는 유기물의 양이 일차생산의 약 1% 정도에 불과하고(Berger *et al.*, 1989) 이 또한 대부분 산소가 존재하는 표층 퇴적물에서 분해 되어 표층 하 퇴적물 내로 전달되는 유기물의 양이 상대적으로 적기 때문에 SRR이 낮게 나타나는 것으로 이해된다. 유기물 공급과 관련된 이러한 SRR의 변화양상은 조건대에서 일반 심해에 이르는 수심과 SRR간의 상관관계(Fig. 3A; $R^2=0.4857$; $P<0.0001$)로부터도 유추 할 수 있다.

연안환경 중에서도 SRR이 가장 높게 나타나는 지역으로 염습지를 들 수 있다. 염습지는 *Spartina*와 같은 대형식물에 의해 주도되는 일차생산력이 연간 $1,000 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ 에 이르는, 지구상의 생태계에서 가장 생산력이 높은 환경으로 분류된다(Pomeroy and Wiegert 1981; Schubauer and Hopkinson, 1984; Alongi, 1998). 높은 생산력을 보유하고 있는 또 다른 연안환경인 홍수림과 해초지의 경우 염습지에 비해서는 SRR이 상당히 낮은 것으로 나타난다(Table 1). 이는 홍수림의 경우 detritus의 C/N 비가 높고, 주로 난분해성 유기물로 이루어져 있기 때문이다(Kristensen *et al.*, 1994; Alongi *et al.*, 1998; Holmer *et al.*, 1999). 한편 분해 가능한 유기물 공급이 홍수림(C/N=6.12~14.6)에 비해 상대적으로 많은 해초지(C/N=2.12~2.31)의 SRR이 홍수림보다는 높지만(Holmer *et al.*,

1999) 염습지에 비해 낮은 것은 대부분의 해초지가 하부 조건대의 사질환경에 위치함으로써 분해 가능한 유기물의 양이 많지 않기 때문으로 사료된다.

깊이에 따른 SRR 감소의 예외적인 경우로서 열수환경은 심해 입에도 불구하고 높은 SRR을 나타낸다. Jørgensen *et al.*(1990)은 Guaymas basin의 열수에서 채취한 퇴적물을 50°C 에서 배양한 실험에서 최대 SRR이 $30\sim140 \text{ nmol S cm}^{-3} \text{ d}^{-1}$ 로 일반적인 심해환경보다 100배 이상 높은 값을 나타내며, 부영양화된 연안퇴적토와 견줄만한 높은 값을 보인다고 보고하였다. 일반적으로 열수환경에서는 SRR 뿐 아니라 미생물의 생체량 및 활성이 극단적으로 높은 것으로 보고 되고 있다(Karl *et al.*, 1980). 높은 박테리아 성장율을 보여주는 비슷한 환경으로 냉용수 지역을 들 수 있는데 (LaRock *et al.*, 1994), 열수나 냉용수지역의 생태계는 해수의 표층에서 공급되는 일차생산물 보다는 해저면에서 공급되는 지열(geothermal)에너지에 의해 주변 생태계가 유지되기 때문이다(Jannasch *et al.*, 1979; Hyun *et al.*, 1997). Guaymas basin의 경우에도 황산염 환원의 직접적인 유기탄소원인 acetate, propionate 등의 저분자 유기산들이 열수공 부근에서 높게 나타나는데(Martens, 1990) 이들 저분자 유기산들이 퇴적물 하부 $200\sim300^\circ\text{C}$ 이상의 고온에서 열역학적으로 생성되어 수온이 100°C 부근으로 떨어지는 열수공 부근에서 서식하는 SRB에 의해 소모됨으로써 높은 SRR이 유지되는 것으로 사료된다.

SRR 조절요인

Table 1, 2, 3에서 보는 바와 같이 SRB는 연안에서 심해, 열수에서 한대에 걸친 대부분의 해양환경에 적응하여 서식하지만 (Gibson, 1990; Fauque, 1995) 다른 생물들과 마찬가지로 각 서식지의 독특한 환경특성에 영향을 받는다. 본 논문에서는 주로 실험

Table 1. Sulfate reduction rates measured at various marine environments (estuarine/coastal ocean sediment)

| Location | Station ID | Environmental description | Water depth(m) | Temp. (°C) | Depth of SRR max.(cm) | Max. SRR (nmol S m ⁻³ d ⁻¹) | Integrated ^(a) SRR (mmol m ⁻² d ⁻¹) | % in ^(b) Carbon Oxidation | Source |
|------------------------------|-------------------------------------|---|----------------|------------|-----------------------|--|---|--------------------------------------|----------|
| (Intertidal mudflat): | | | | | | | | | |
| Indus delta, Pakistan | St. 1 | dried creek bank* (bioturbated) | | | 1 | 150 | 11.7 (~20 cm) | 50 | (1) |
| | St. 2 | wet creekbank** (bioturbated) | | | 20 / 7 | 170 / 140 | 16.1 (~20 cm) | 64 | |
| | St. 3 | submerged middle creek | | | 140 | 25 | 2.5 (~20 cm) | | |
| Lowes Cove, Maine | | bioturbated | - | 14~18 | 1.5 | 350 | | | (2) |
| Bangrong, Thailand | | unvegetated low intertidal (muddy-sand) | | | | | | | (3a, 3b) |
| | MD | dry season | - | 28** | 3 | 40 | 6 (~16 cm) | 18 | |
| | | wet season | - | 28** | 2 | 55 | 6 (~16 cm) | 30 | |
| (Saltmarsh): | | | | | | | | | |
| Sapelo Is, Ga (July & Aug.): | | | | | | | | | |
| | BUC | Bioturbated but unvegetated | - | 30 | 0-2 | 1,200~1,700 | 136 (~5 cm) | 93 | (4) |
| | BVL | Bioturbated & vegetated by TS* | - | 30 | 0-2 | 3,000~6,000 | 224 (~5 cm) | 100 | |
| | MM | Mid marsh, vegetated by SS* | - | 30 | 0-2 | 800~1,200 | 156 (~5 cm) | - | |
| Sapelo Is, Ga (Nov. & Jan.): | | | | | | | | | |
| | BUC | Bioturbated but unvegetated | - | 11 | 5 | 600~700 | | | (4) |
| | BVL | Bioturbated & vegetated by TS* | - | 11 | 5 | 700~1,600 | | | |
| | MM | Mid marsh, vegetated by SS* | - | 11 | 5 | 700~1,200 | | | |
| Great Bay, NH | SA | TS growing season (June-July) | - | 22~24 | - | 1,000* | | | (5) |
| | SA | TS flowering season (Aug) | - | 22~24 | - | 300* | | | |
| | SA | TS height maximum (July) | - | 25 | 2 | 1,700~3,500 | | | (6) |
| (Seagrass bed): | | | | | | | | | |
| Limfjorden, Denmark | <i>Zostera marina</i> bed | | | | | | | | |
| | | April : dark condition | - | 7 | 1.5 | 290 | | | (7) |
| | | light condition | - | 19 | 1.5 | 480 | | | |
| | | Aug. : dark condition | - | 20 | 1.5 | 100 | | | |
| | | light condition | - | 22 | 0.5 | 1700 | | | |
| Bangrong, Thailand | <i>Enhalus acoroides</i> bed | | | | | | | | (3a, 3b) |
| | low intertidal sandy sediment | | | | | | | | |
| | | <u>C/N</u> <u>Season</u> | | | | | | | |
| | SA | 2.12 dry | -1.4 MWL* | 28** | 7 | 60 | 6 (~16 cm) | 25 | |
| | | wet | | 28** | 2~3 | 200 | 22 (~16 cm) | 41 | |
| | SB | 2.31 dry | -1.3 MWL* | 28** | 1~2 | 60 | 6 (~16 cm) | 32 | |
| | | wet | | 28** | 3~4 | 165 | 19 (~16 cm) | 30 | |
| Phuket, Thailand | root & rhizome | | | | | | | | (8) |
| | | <u>RP</u> <u>RPP</u> <u>biomass</u> | | | | | | | |
| | <i>Cymodocea rotundata</i> bed | 323 22.7 660 | -0.05 LWL | | 4~8 | 95 | 6.6 | | |
| | <i>Thalassia hemprichii</i> bed | 183 9.9 415 | -0.05 LWL | | 0~4 | < 25 | ~2 | | |
| | bare control sandflat | - - - | ~MWL | | 0~4 | < 25 | ~2 | | |
| (Mangrove forest): | | | | | | | | | |
| Matang, Malaysia | <u>Tree age (yr)</u> <u>[OC, %]</u> | | | | | | | | (9) |
| | M2 | 2 5 | | 28-31 | 35 | 30 | 3.0 (~40 cm) | 42 | |
| | M15 | 15 12 | | 28-31 | 30 | 140 | 8.9 (~40 cm) | 125 | |
| | MVR | 60 12-18 | | 28-31 | 0-2 | 78 | 7.2 (~40 cm) | 75 | |

Table 1. Continued

| Location | Station ID | Environmental description | | | Water depth(m) | Temp. (°C) | Depth of SRR max.(cm) | Max. SRR (nmol S m ⁻³ d ⁻¹) | Integrated ^(a) SRR (mmol m ⁻² d ⁻¹) | % in ^(b) Carbon Oxidation | Source |
|--------------------------------|---|---------------------------|--------------------------------------|---------------|----------------|------------|-----------------------|--|---|--------------------------------------|--------|
| Bangrong, Thailand | <i>Rhizophora apiculata</i> , <i>R. mucronata</i> (3a; 3b) | | | | | | | | | | |
| | | <u>Location</u> | <u>C/N</u> | <u>Season</u> | | | | | | | |
| | MA | landward edge | 6.1 | dry | +0.9 MWL* | 28** | all depth | < 5 | < 2 (~16 cm) | 2 | |
| | | | | wet | | 28** | all depth | < 15 | 2.5 (~16 cm) | 5 | |
| | MB | mean intertidal | 14.6 | dry | +0.6 MWL* | 28** | within 10 | < 10 | 4 (~16 cm) | 20 | |
| | | | | wet | | 28** | 7 | 80 | 8 (~16 cm) | 19 | |
| (Subtidal soft-bottom): | | | | | | | | | | | |
| German Baltic Sea | | | | | 28 | 9~10 | 1-2 | 110 | - | | (10) |
| N. Adriatic Sea | | <u>Month</u> | <u>(O₂ saturation, %)</u> | | | | | | | | (11) |
| | F, MA | Mar. | 88~91 | | 20~25 | 7.8~8.4 | 3 | 40 | - | | |
| | F, MA | Sept | 47~82 | | 20~25 | 22.3 | 1*, 7** | 300*, 400* | - | | |
| | F, MA | Oct. | 89~96 | | 20~25 | 18.2~19 | 1 | 150 | - | | |
| Aarhus bay, Denmark | Suboxic formation down to 2 cm depth after bloom (2 peaks occurred) | | | | 16 | 7 | 0.2~0.4 6~7 | 64 72 | 0.6 (~1.5 cm) 7.4 (~11 cm) | | (12) |
| (Fish cage farm): | | | | | | | | | | | |
| Kolding Fjord | St. 1 | Fish farm without fauna | | | 5 | | | | | | (13) |
| | | <u>Month</u> | <u>fish biomass (kg/cage)</u> | | | | | | | | |
| | | Oct. | 3500 | | | 14 | 0~1 | 2400* | 90 (~10 cm) | 74.9 | |
| | | March | 1800 | | | 6 | 2~4 | 195* | 10 (~10 cm) | 54.8 | |
| | St. 2 | Control (non-fish farm) | | | 5 | | | | | | |
| | | <u>Month</u> | | | | | | | | | |
| | | Oct. | | | | 14 | 0~1 | 680* | 17 (~10 cm) | 60.8 | |
| | | March | | | | 6 | 2~3 | 75* | 5 (~10 cm) | 30.6 | |
| Kolding Fjord | | <u>Month</u> | <u>[acetate]</u> | | | | | | | | (14) |
| | St. 1 (Fish farm) | June | 3 mM | | 5 | 17 | 0~1 | 4000 | 90 (~10 cm) | | |
| | St. 2 (Control site) | June | 20~50 μM | | 5 | 17 | 0~1 | 600 | 10 (~10 cm) | | |

^(a)Parentheses indicate integrated depth; ^(b)Indicates quantitative significance of sulfate reduction in anaerobic carbon mineralization (1) Kristensen *et al.*(1992. *highly aerated site with crack by infrequent inundation, **non-vegetated intertidal creek with frequent inundation); (2) Hansen *et al.*(1996); (3a) Holmer *et al.*(1999. *+/- MWL: above/below mean water level, **annual average); (3b) Kristensen *et al.*(2000); (4) Kostka *et al.*, 2002a. *TS = tall form of *Spartina alterniflora*, SS = short form of *S. alterniflora*); (5) Hines *et al.*(1989. *average value over upper 0~20 cm of sediment); (6) Hines *et al.*(1999); (7) Blaabjerg *et al.*(1998); (8) Holmer *et al.*(2001. *RP = rate of photosynthesis, μmol C g⁻¹ DW plant⁻¹; RPP = release of photosynthetic products, μmol C g⁻¹ DW root⁻¹) (9) Alongi *et al.*(1998); (10) Lillebæk(1995); (11) Hines *et al.*(1997. *surface maximum SRR at 1 cm; **subsurface maximum SRR at 7 cm); (12) Moeslund *et al.*(1994); (13) Holmer and Kristensen(1992. *average of the 0~3 cm depth of the sediment); (14) Holmer and Kristensen(1996).

실에서 특정 요인의 변화에 따른 각각의 SRB의 반응을 관찰하는 개체생태(autecology)적인 측면보다는 군집생태(synecology)적 관점에서 계절변화, 유기영양원, 생물교란, 전자수용체 등 현장조건의 황산염환원 활성에 직접적으로 영향을 미치는 환경 요인들의 영향에 대해 토의하였다.

온도

Fig. 3A에 나타난 깊이에 따른 SRR의 감소는 깊이에 따른 수온 감소에 의한 생리활성 저하에 기인한 것으로도 해석할 수 있다. 실제로 SRR과 수온간의 전반적인 상관관계는 유의성이 있는 것으로 나타난다(Fig. 3B; $R^2=0.3165$, $P<0.0001$). 그러나 대부분의 황산염 환원 기작이 수온 5°C 미만인 해양환경에서 일어나는 점으로 미루어 현장 환경에 적응한 종에게 온도의 영향은 상대적

으로 적을 수 있다. 별도로 상관관계도를 제시하지는 않았지만 조하대~심해환경 내에서의 일반적인 유의성에서 수온과 SRR간의 상관관계($R^2=0.2755$, $P=0.002$)가 깊이(유기물 양)와 SRR간의 상관관계($R^2=0.4476$, $P<0.0001$)보다 낮게 나타났다. 특히 중위도의 조간대 환경에서는 일정한 온도 조건에서도 극단적인 SRR의 변동이 관찰되었으며(Fig. 3A), 반대로 연안 및 기수역의 다양한 온도 조건에서도 비슷한 SRR 측정값이 나타나면서(Fig. 3B) 온도와 SRR간의 유의성이 없는 것으로 드러났다($R^2=0.025$, $P=0.516$). 이러한 사실들을 뒷받침하는 구체적인 예로서 극지방의 대륙붕에서 보고되는 SRR이 경우에 따라서는 열대 홍수림이나 해초지와 비슷한 값을 나타내는데(Table 1, 2), Sagemann *et al.*(1998)은 북극 지방의 SRB들이 현장온도(-1.7~2.6°C)보다 높은 온도(25~30°C)에서 SRR 최대값을 보이는 중온성 박테리아임에도 불구하고 저온의

Table 2. Sulfate reduction rates measured at various marine environments (marginal ocean and slope sediment)

| Location | Station ID | Environmental description | Water depth (m) | Temp. (°C) | Depth of SRR max. (cm) | Max. SRR (nmol S m ⁻³ d ⁻¹) | Integrated SRR (mmol m ⁻² d ⁻¹) | % in Carbon Oxidation | Source | |
|--|------------|---------------------------|-----------------|------------|------------------------|--|--|-----------------------|--------|-----|
| <u>[Mn(IV), μmol/cm³]*</u> | | | | | | | | | | |
| Skagerrak, Denmark | S4 | 1~3 | 190 | 6~7 | 3 | 155 | 8.1 | 51.1 | (1) | |
| | S6 | 1~3.5 | 380 | 6~7 | 7 | 50 | 2.9 | 27.9 | | |
| | S9 | 120~170 | 695 | 6~7 | - | nd | < 0.1 | < 0.1 | (2) | |
| <u>Location Condition [O₂, μM]*</u> | | | | | | | | | | |
| Cape basin, Namibia | 3,717 | slope upwelling | 150~200 | 855 | | 2-3 | 13.4 | 0.97 (~20 cm) | | |
| | 3,718 | slope upwelling | 150~200 | 1,317 | | 4-5 | 19.9 | 1.39 (~20 cm) | | |
| | 3,719 | slope | 150~200 | 1,955 | | 2-3 | 4.9 | 0.40 (~20 cm) | | |
| <u>Location Condition</u> | | | | | | | | | | |
| Central Chile | C6, C7 | bay mouth upwelling | 34~37 | 11.5 | 0~0.5 | 1,500 | 43~56 (~10cm) | 89~104 | (3) | |
| | C18, C26 | shelf upwelling | 87~122 | 11.5 | 0~0.5 | 750~1,500 | 30~33 (~10cm) | 117~118 | | |
| | C40 | slope upwelling | 1,015 | 6.0 | 4 | 100 | 4.8 (~8 cm) | 79 | | |
| | C41 | slope upwelling | 2,000 | 3.9 | 4 | 30 | 2.7 (~10 cm) | 56 | | |
| <u>[O₂, μM]</u> | | | | | | | | | | |
| Black Sea Shelf | I, II | | 212 | 62, 77 | 6.6~7.2 | 1~2 | 60 ~ 80 | 1.9~2.9 (~10cm) | (4) | |
| | III | | 75 | 100 | 7.6 | 1~2 | 20 | 0.55 (~10 cm) | | |
| | IV | | 0 | 130 | 8 | 0~1 | 15 | 0.40 (~10 cm) | | |
| <u>(O₂ pene. dep.) [OC, %]</u> | | | | | | | | | | |
| Arctic Sea | Ao | 7 cm | 0.6 | 20 | -0.9 | 6~7 | 20 | 1.7 | 37 | (5) |
| | C | 10 cm | 1.1 | 85 | -1.3 | 7~9 | 12 | 0.9 | 57 | |
| | D | 15 cm | 1.2 | 163 | -1.3 | 11 | 7 | 0.4 | | |
| <u>(O₂ pene dep) [OC, %]</u> | | | | | | | | | | |
| Arctic Sea | sv3 | 1.0 cm | 1.8 | 115 | 0.2 | 3.5 | 60 | 2.6 | 57.8 | (6) |
| | sv2 | 0.6 cm | 1.5 | 155 | 2.6 | 2 | 350 | 12.0 | 92.2 | |
| | sv5 | 1.1 cm | 2.4 | 175 | - 1.7 | 3.5 | 65 | 4.4 | 73.4 | |
| | sv1 | 1.0 cm | 0.6 | 329 | 7.0 | 3.5 | 90 | 5.0 | 70.6 | |

(1) Canfield *et al.*(1993a, 1993b *within 0~2 cm depth of the sediment); (2) Fedelman *et al.*(1999. * O₂ conc. at the sediment and water interface); (3)Thamdrup and Canfield(1996); (4) Thamdrup *et al.*(2000); (5) Glud *et al.*(2000); (6) Kostka *et al.*(1999)

Table 3. Sulfate reduction rates measured at various marine environments (deep-sea basin and hydrothermal vent)

| Location | Station ID | Environmental description | Water depth (m) | Temp. (°C) | Depth of SRR max.(cm) | Max. SRR (nmol S m ⁻³ d ⁻¹) | Integrated SRR (mmol m ⁻² d ⁻¹) | % in Carbon Oxidation | Source |
|---|------------|---|-----------------|------------|-----------------------|--|--|-----------------------|--------|
| Black Sea basin | 213 | Organic rich flocculant at surface sediment | 2100 | 8.9 | -1~0 | 22 | 1.45 (~20 cm) | | (1) |
| <u>[O₂, μM]</u> | | | | | | | | | |
| Cape basin, Namibia | 3721 | rise | 150-200 | | 3,013 | 2~3 | 3.3 | 0.14 (~20 cm) | (2) |
| | 3724 | basin | 150-200 | | 4,766 | 8~10 | 1.1 | 0.023 (~20 cm) | |
| <u>Temp (°C) with sed. depth (cm)</u> | | | | | | | | | |
| Depth 0 5 10 20 30 | | | | | | | | | |
| Guaymas basin, Gulf of California (Hydrothermal vent) | Core I | Temp. | 3 10 10 25 40 | 2,010 | 20/50* | 1/5** | 70/140*** | | (3) |
| | Core II | | 3 30 50 55 70 | 2,010 | 20/50* | 1/5** | 48/80*** | | |
| | Core III | | 3 20 25 45 75 | 2,010 | 20/50* | 1/10** | 15/30*** | | |

(1) Albert *et al.*(1995); (2) Fedelman *et al.*(1999); (3) Jørgensen *et al.*(1990. *Incubation temperature of each core; **SRR maximum depth at each incubation temperature, ***SRR maximum at each SRR maximum depth under controlled incubation temperature)

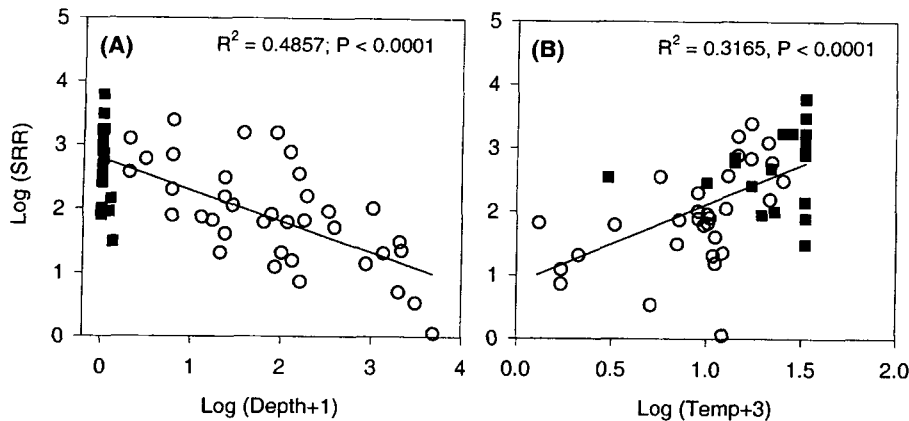


Fig. 3. Relationship between sulfate reduction rate (SRR, $\text{nmol cm}^{-3} \text{d}^{-1}$) and water depth (m) and SRR and temperature ($^{\circ}\text{C}$). Closed squares indicate estuarine/coastal environments. Correlation analysis is based on the pooled data (See text for the individual correlation of the coastal and subtidal~deep sea environment, respectively).

환경에서도 온대해역의 SRR과 비슷한 값($0.9\text{--}4.1 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$)을 나타내는 것은 이들 중온성 SRB들이 북극해의 낮은 수온에도 잘 적응된 결과이거나 낮은 수온에서 높은 생리활성을 나타내는 냉수성(Psychrophilic) SRB에 의해 대사작용이 이루어지기 때문으로 해석하였다. Knoblouch *et al.*(1999)은 극지방의 저온성 SRB와 온대지방의 SRB를 각 환경의 낮은 온도조건에서 배양했을 때 극지방 SRB의 세포당 SRR이 최대 3.7 배까지 높게 나타난다고 보고하였다. 극지방의 냉수종이 낮은 온도에서 높은 생리활성을 나타낼 수 있는 이유로는 저온에서 높은 활성을 나타내는 효소를 보다 많이 생산해 내는 생리적 특성 외에도 구조적으로 세포막 내의 지방산 조성이 불포화 지방산이나 고리가 짧은 지방산으로 이루어져(Bhakoo and Herbert, 1979) 낮은 수온에서도 용질의 교환이 쉽게 일어날 수 있기 때문이다. Jørgensen(1977)은 덴마크 연안퇴적물에서 2년간의 연구 결과 수온 변화에 따른 SRR의 변동 폭이 다르게($Q_{10}=2.7$ & 4.7) 나타남을 확인함으로써 온도 외의 다른 요인(예; 혐기성 유기물 분해의 정도)이 추가로 영향을 미칠 가능성을 제시하였다. 실제로 유기영양원의 공급이 특정 온도조건에서의 SRR을 조절하는 것으로 인식되는데 Holmer and Kristensen(1996)은 인공양식장의 저층과 대조실험지역의 저층에서 수온 변화와 유기물(acetate) 축적과 관련하여 SRR의 변화를 조사한 결과 연간 SRR의 변화가 수온변동과 비슷한 양상을 나타내지만 양식장 저층에서는 7월에 수온(17°C)과 유기물 농도(acetate, 3 mM)가 모두 높아서 SRR($90 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$)이 높은 반면 대조실험지역에서는 같은 수온에도 불구하고 낮은 유기물 농도(acetate, $20\text{--}50 \mu\text{M}$)로 인해 SRR이 낮게($10 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) 나타난다고 보고하였다(Table 1). 한편, 온도에 따른 SRR 변화양상이 가장 뚜렷한 환경으로 열수지역을 들 수 있다. Table 3에 요약된 바와 같이 퇴적물 $0\text{--}40 \text{ cm}$ 사이에서 깊이에 따른 온도가 $3\text{--}75^{\circ}\text{C}$ 로 급격히 변화하는 Guaymas basin의 열수환경에서 Jørgensen *et al.*(1990)은 각 코어를 $20\text{--}50^{\circ}\text{C}$ 로 배양한 결과 SRR이 최대로 일어나는 깊이가 20°C 배양시 1 cm 에서 나타났으나 50°C 에서 배양시 5 cm 깊이에서 나타난다는 사실(Table 3)로부터 좁은 범위의 온도에 적응한 중온성 SRB와 고온성 SRB가 별도로 존재한다고 보고하였다. 결론적으로 온도가 열수나 중위도 연안역에서 보이는 SRR의 계절변화에 직접 영향을 미치는 요인임에는 이론의 여지가 없으나 일단 현장의 온도조건에 적응된 미생물 군집들에게는 온도가 직접 영향을 미치기 보다는 식물생장이나 생물교란 등 SRB에 직접

적인 영향을 미치는 주변생물 요인들을 조절함으로써 SRR 변화에 보다 큰 영향을 미치는 것으로 간주된다.

유기 영양원

Fig. 3에 제시된 바와 같이 황산염 환원 반응을 비롯한 대부분의 혐기성 반응들의 주된 조절요인은 혐기성 퇴적물 내로 공급되는 유기물의 양과 질에 의해 결정되는 것으로 보인다(Westrich and Berner, 1984). 이때 각 서식지 별로 공급되는 유기물의 종류 및 경로는 시·공간적으로 다르게 나타난다. 일반적으로 SRR과 유기물과의 상관관계는 조간대의 경우 저서성 조류나 대형식물과 같은 식생의 발달 여부가 중요하게 작용하며 조하대 연성저질~심해의 경우는 식물플랑크톤에 의한 일차생산물의 수층 유입이 중요하다고 인식된다. Hines *et al.*(1994)은 염생식물인 *Spartina*의 생장기에 뿌리 주변부가 위치한 깊이에서 SRB의 주요한 유기탄소 원이며 발효산물인 acetate의 농도가 최대로 나타난다고 보고했는데 이는 염생식물의 뿌리 주변부에서 높은 SRR을 유지할 수 있는 유기물의 축적이 이루어짐을 의미한다. 염습지와 비슷한 경우로 식생이 발달한 홍수림(Alongi *et al.*, 2001)이나 해초지(Holmer *et al.*, 2001)의 경우에도 깊이에 따른 SRR의 변화가 퇴적물 내의 유기탄소 함량보다는 뿌리의 표층 하 생체량(below ground biomass)과 양의 상관관계가 있는 것으로 보고되고 있다. 비슷한 예로서 Blaabjerg *et al.*(1998)은 해초지에서 SRR이 밤에 비해 낮에 높게 나타나는 것은 광합성이 활발한 낮에 뿌리를 통해 퇴적물로 분비되는 유기물의 양이 많기 때문이라고 보고하였다(Table 1). 대형식생이 발달되지 않은 조간대 펄의 경우도 SRR이 저서성 조류의 생체량 및 생산력 변동에 의해 크게 영향을 받는 것으로 인식되는데 Moeslund *et al.*(1994)은 춘계 대증식 후의 유기물 축적 결과로 SRR이 높게 나타나는 것으로 보고하였다. 수층의 경우 대륙 주변부 환경에서도 알 수 있듯이 용승이 일어나는 지역이 비슷한 깊이의 환경에 비해 전반적으로 높은 SRR을 나타내 수층의 생산력 규모에 따른 유기물 공급 정도가 SRR에 직접적인 영향을 미치는 것을 알 수 있다(Table 2).

한편, 발달된 식생으로부터의 유기물 공급과는 별도로 주목하여야 할 환경으로서 인공양식장을 들 수가 있다. 인공양식장 아래의 퇴적물은 일반적으로 쉽게 분해되는 유기성 노폐물의 부하량이 대단히 높기 때문에 각종 호기성 박테리아의 활성이 극대화되면서 산소, 질산염 및 철(III)과 같은 전자수용체의 소모가 빨리 일

어나 나머지 유기물의 분해가 황산염 환원 박테리아에 의해 주도 되기 때문에 SRR 값이 높게 나타나는 것으로 보고된다(Hall *et al.*, 1990; Holmer and Kristensen, 1992, 1996). Holmer and Kristensen (1992)는 양식장 내 어류의 생체량이 최대인 시기의 SRR($2,400 \text{ nmol cm}^{-3} \text{ d}^{-1}$)이 어류의 생체량이 낮은 초기 성장기의 SRR($195 \text{ nmol cm}^{-3} \text{ d}^{-1}$)에 비해 12배 이상 높은 값을 나타내며, 이 시기에 특히 생물교란이 저조하여 SRR 최대 값이 표층 0~1 cm 이내의 퇴적층에서 나타난다고 보고하였다(Table 1). 또한 양식장내의 퇴적물은 사료나 배설물과 같은 입자성 유기물의 퇴적으로 인해 일반 퇴적환경에 비해 공극율이 높는데 이로 인해 야기되는 혐기성 환경 및 황화가스 등의 배출로 인해 저서동물상은 극히 빈약하며 (Brown *et al.*, 1987; Ye *et al.*, 1991) 수층과 퇴적층의 경계면에는 Beggiatoa와 같은 황 산화 박테리아의 mat로 덮이는 경우가 관찰된다(Hall *et al.*, 1990).

생물교란

해수층의 박테리아 생산력이 일차생산력의 20~30% 정도(Cole *et al.*, 1988; Ducklow and Carlson, 1992)인데 반해 열대 및 온대 해역 조건대 퇴적물 내 박테리아 호흡($67\sim 107 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$)과 생산력 ($56\sim 206 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$)을 합친 미생물의 총탄소요구량은 총 (gross) 일차생산력($28\sim 100 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$) 보다 높게 나타난다(Table 2-4 in Alongi, 1998). 또한 퇴적물 내에도 수층과 같이 박테리아, 저서조류, 편모류, 섬모충류 및 중·대형 저서동물들이 복잡하게 얽힌 먹이망이 조성되어 있으나 원생동물이나 저서동물에 의한 포식압은 박테리아 생체량이 큰 것과 비교해 볼 때 상대적으로 낮은 것으로 인식된다. 예로서 Epstein and Shiaris(1992)는 박테리아 세포수($7.5 \times 10^8 \text{ bacteria cm}^{-3}$)에 대한 미세편모류(microflagellate), 섬모충류(ciliate) 및 중형저서동물(nematodes)의 섭식율은 박테리아 생체량의 각각 0.2%, 0.1%, 0.03% 정도로 낮은 것으로 보고하였으며, Alongi(1988)는 열대지방의 조건대 퇴적물 내에서 연간 박테리아와 저서조류의 성장 및 생체량이 원생동물 및 중형저서동물의 밀도와는 상관관계가 없는 것으로 보고하였다. 대형저서동물의 경우에도 Kuipers *et al.*(1981)은 연간 Wadden Sea의 펠로 공급되는 유기물($350 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$)의 75% 정도가 미생물 먹이망(박테리아-원생동물-중형저서동물)에서 순환되며 나머지 일부만이 대형저서동물로 전달된다고 보고하였으며, 이로부터 혐기성 환경인 표층 하 퇴적층 내의 혐기성 미생물들이 대형저서동물 같은 상위영양단계로 이동되지 못 함을 시사하였다. 이러한 사실들은 미생물 생체량의 상당부분이 포식자에 의해 모두 소모되지 않는다는 것을 의미하며 나아가 퇴적물 내 박테리아의 역할이 섭식경로를 통한 유기물의 중간전달자(trophic link)보다는 유기물의 분해자(sink)로서 더욱 중요한 기능을 담당함을 의미한다.

한편 대부분의 퇴적환경은 급격한 산화/환원 환경의 변화로 인해 생물/화학적 성분의 분포 차가 급격히 일어나며 이때 저서동물들이 선호하는 환경(예; 먹이, O_2 존재, H_2S 부재 등)으로 이동하면서 일으키는 생물교란은 퇴적물의 재 이동(reworking)과 burrow 속으로 해수의 용수(irrigation)을 야기시키며 이는 퇴적물 내 화학성분들의 지하화와 미생물 활성에 심대한 영향을 미친다(Andersen and Kristensen, 1992; Glud and Fenchel, 1999; Rysgaard *et al.*, 2000; Kristensen and Holmer, 2001). 따라서 생지화학적 측면에

서 볼 때 퇴적물 내 중·대형 저서동물은 저서생태 먹이망 내에서 미생물의 포식자로서의 역할보다는 생물교란을 통해 퇴적 환경의 대부분을 차지하는 혐기성 환경으로 미생물 성장에 필요한 성장조절물질을 공급하는 유기물 분해 촉진요인으로서 보다 중요한 역할을 담당한다고 볼 수 있다. 생물교란에 따른 퇴적물 내의 미생물 생태 및 생지화학적 측면에서 일어나는 일반적인 환경변화는 (1) 퇴적물의 교란으로 인해 상대적으로 신선한(biologically labile) 유기물들의 표층 하 퇴적물 내로의 운반, (2) 표층에는 새로운 미생물 군집의 형성을 위한 기반 조성, (3) burrow를 통한 환기로 퇴적물과 수층 사이의 활발한 물질교환으로 인한 호기성 및 혐기성 미생물 활동의 촉진 등을 들 수 있다(Reichardt, 1988; Hansen *et al.*, 1996).

SRR에 영향을 미치는 생물교란의 직접적인 효과는 혐기성 퇴적물 내로 산소를 주입시킴으로써 일차적으로 혐기성 미생물의 활성을 저해시키는 동시에 교란으로 인해 생긴 공간으로 표층 퇴적물의 신선한 유기물이 공급되어 궁극적으로 SRB의 활성을 촉진시킨다는 점을 들 수 있다. 실제로 infaunal burrow 내에서 전반적으로 유기물의 함량이 높게 나타나는데(Aller *et al.*, 1983; Aller, 1988) Hines and Jones(1985)는 저서생물의 활동이 높은 지역이 생물교란이 없는 지역에 비해 SRR이 높게 나타나며, 이는 지속적인 생물교란에 의해 영양가치가 높은 유기물들이 표층퇴적물로부터 공급된 결과로 간주하였다.

한편, 생물교란에 의한 공기순환으로 산화상태로 변한 burrow 나 조건대 퇴적물처럼 조석에 의한 용수와 배수로 인해 산소가 공급 되는 곳에서도 SRR이 높게 나타나는 것은 모순 된 양상인 것으로 해석되기 쉽다. 실제로 Holmer *et al.*(1999)은 홍수림의 상부조건대 지역은 노출시간이 길고 생물교란이 활발하기 때문에 유기물 분해에 있어 SRB의 중요성이 떨어진다고 보고하였다. 그러나 난분해성 유기물로 구성된 홍수림이나 유기물 공급이 적은 환경과는 달리 유기물 함량이 높은 혐기성 퇴적물 내에서는 산소가 투과성이 낮은 퇴적물 내에서 광범위하게 확산되지 않으며, 일단 주입된 산소도 혐기성 환경에서 혐기성 호흡의 결과로 용출된 환원 무기물들(NH_4^+ , H_2S , Fe^{2+} , Mn^{2+} 등)이 생물/화학적으로 재산화(re-oxidation)되는데 급격히 소모된다. Revsbech *et al.*(1986)은 microelectrode를 사용하여 조사한 결과 광합성이 일어나는 하부층에서의 호기성 유기물 분해와 호기성/혐기성 환경의 경계면에서 이산화황의 화학적 산화에 의해 급격한 산소소비가 일어난다고 보고하였다. 결론적으로 환기로 인한 SRB의 일반적인 활성 저해에도 불구하고 저서동물 burrow의 내벽에서 황산염 환원율이 높게 나타나는 것은 분해 가능한 영양원의 증가에 기인한 것으로 간주된다. 또한, 최근에는 황산염 환원 박테리아들이 산화된 퇴적물 내에서도 산소의 존재에 견디내며 황산염 환원 활성을 유지한다는 결과들이 보고되고 있다(Canfield and Des Marais, 1991; Frund and Cohen, 1992; Cypionka, 2000). Canfield and Des Marais(1991)는 Mexico의 Baja California의 미생물 mat에서 산소의 농도가 높고 일차생산력이 높은 표층 2 mm 이내에서 어느 환경보다 높은 SRR (최대 약 $1.6 \mu\text{M min}^{-1}$)을 보고하였다. 비슷한 경우로 Frund and Cohen(1992)은 남조세균의 mat에서 하루 동안 행한 실험을 통해 오후 2시에 산소농도가 상당히 높은($50\sim 200 \mu\text{M}$) 깊이에서 높은 SRR을 관찰하였다. 이러한 사실은 황산염 환원이 생물교란이 일어나는 지역의 퇴적물에서도 중요하다는 사실을 직접적으로 시사한다.

전자 수용체

용존 유기영양원과 함께 혐기성 환경의 미생물 활성을 결정하는 주된 요인의 하나는 전자 수용체의 공급 여부다. 에너지생성 측면에서 산소를 전자수용체로 사용하는 호기성 생물의 활성이 가장 중요하지만 연안역과 같이 부영양화가 진행된 수층이나 퇴적물에서는 산소의 공급이 표층 퇴적물에서 급격히 저하되어 대부분의 유기물 분해 및 미생물 생체량이 혐기성 과정에 의해 유지된다(Revsbech *et al.*, 1986; Thamdrup and Canfield, 2000). (준) 혐기성 상태에서는 질산염, 산화망간, 산화철, 황산염 등이 각각 혐기성 유기물 분해에 관여하는 탈질산화, 망간 환원, 철 환원 및 황산염 환원 박테리아의 최종 전자수용체로 사용된다(Fig. 2). 이때 망간 및 철 환원 반응은 열역학적 측면에서 황산염 환원 보다 높은 에너지를 산출하면서 황산염 환원을 부분적으로 억제하게 되며, 마찬가지로 망간 환원도 철 환원을 부분적으로 억제하는 것으로 간주된다(Sørensen and Jørgensen, 1987; Lovely and Phillips, 1987, 1988a, 1988b; Meyers and Nealson, 1988; King 1990; Hines *et al.*, 1991; Canfield *et al.*, 1993a; Thamdrup *et al.*, 1994). 따라서 SRR의 최대층이 주로 표층 하 퇴적물에서 나타나는 것은 주어진 조건에서 다른 호흡 반응들(산소, 질산염, 망간 및 철 환원)과의 경쟁 결과라 할 수 있으며 해양퇴적물 내의 혐기성 환경에서는 산소호흡 및 질산염 환원이 일어나는 아래층에서부터 망간 환원, 철 환원 및 황산염 환원이 수직적인 순서대로 일어날 것으로 간주된다(Froelich *et al.*, 1979). 실제로 이러한 변화가 체계적으로 일어나지는 않지만 각각의 반응은 유기물 공급이 충분할 경우 산소호흡과 마찬가지로 전자수용체의 공급 여부에 의해 좌우된다. 담수 환경과 달리 해양환경에서는 황산염이 풍부하므로 열역학적으로 보다 많은 에너지를 생성하는 산소 및 준혐기성 전자수용체가 과도하게 분포하지 않는 한 황산염 고갈로 인해 SRR이 제약을 받는 예는 거의 없다(Capone and Kiene, 1988).

유기물 분해 시 황산염 환원의 중요성

유기물 분해과정에서 각 미생물 반응들의 중요성은 여러 미생물들의 다양한 대사활동에 의해 분해되는 유기물 양의 화학량론적 반응식으로부터 유추할 수 있다(Table 4). 즉 황산염 환원 반응의 경우는 생물학적으로만 일어나는 반응으로 황산염 1 mol이 H₂S

1 mol로 환원 될 때 탄소 2 mol이 분해되는 것으로 간주된다. 마찬가지로 탈질산화나 산화금속의 환원에 의한 유기물 분해 양을 계산 할 수 있다. 이때 환경 내에서 시간에 따른 금속이온 농도의 변화로부터 미생물에 의한 금속의 환원율을 알기 위해서는 대상 산화금속(MnO₂, FeOOH 등)이 H₂S나 Fe(II)와의 화학적 반응에 의해 환원되는 양(abiotic reduction)을 고려해야 한다(Table 4).

해양 혐기성 퇴적물 내의 유기물 분해는 퇴적물 내에 서식하면서 서로 다른 전자수용체를 사용하는 다양한 미생물 군(nitrate reduction, reduction of oxidized iron and manganese, sulfate reduction)에 의해 일어난다(Fig. 2; Jørgensen, 2000). 따라서 유기물 분해시 호기성 분해와 혐기성 분해의 상대적 중요성 또는 혐기성 분해시 각 기작들의 상대적 중요성에 대한 연구가 지속적으로 이루어져 왔다(Kristensen *et al.*, 1995; Harvey *et al.*, 1995; Hansen and Blackburn, 1991). Glud *et al.*(2000)은 북극해에서 SRR이 표층퇴적물에서 억제되며 산소의 투과 깊이와 연관되어 퇴적물 내 6, 7, 11 cm에서 나타난다고 보고하였으며, 염습지에서 Kostka *et al.*(2002b)은 *Spartina*를 통해 뿌리 주변부로 공급되는 산소에 의해 형성된 준혐기성 환경에서는 철 환원이 중요함을 강조하였다. 이러한 결과들은 유기물 분해에 있어 다른 준혐기성 기작의 중요성을 제시하는 것이다. 본 논문에서는 혐기성 유기물 분해에 있어서 각 기작들이 상대적으로 중요하게 인식되는 환경들에 대한 간단한 토의와 함께 유기물분해에 있어 황산염 환원의 상대적 중요성에 대해 요약하였다.

일반적으로 퇴적물 내에서의 유기물 분해는 산소를 전자수용체로 쓰는 호기성 분해에 의해 주도되며 표층 하 퇴적물에서의 혐기성 분해는 상대적으로 미약한 것으로 인식되어왔으나(Hansen and Blackburn, 1991) 최근의 연구결과들에서는 유기물 부하가 높은 연안퇴적물에서 혐기성 호흡이 호기성 호흡과 견줄만하거나 오히려 능가하는 것으로 보고하고 있다(Mackin and Swider, 1989; Dauwe *et al.*, 2001). Dauwe *et al.*(2001)은 사질의 조하대와 같이 유기물 분해율이 낮은 환경에서는 호기성 호흡이 혐기성 호흡보다 중요하게 일어나지만 조간대와 같이 유기물의 공급이 높은 대부분의 연안퇴적물에서는 호기성 분해와 혐기성 분해가 비슷하게 일어나거나 혐기성 분해가 우세한 것으로 보고하였다. 이에 앞서 Mackin and Swider(1989)는 연안 퇴적물에서 유기물 분해 경로를 측정할 결과 산소에 의한 분해가 총 유기물 분해의 3~14%에 불

Table 4. Stoichiometry of aerobic and anaerobic mineralization of organic carbon oxidation by microorganisms using various electron acceptors.

| | |
|--|--|
| O ₂ reduction (aerobic respiration) | CH ₂ O + O ₂ = H ₂ O + CO ₂ |
| NO ₃ ⁻ reduction (Denitrification) | 5CH ₂ O + 4NO ₃ ⁻ + 4H ⁺ = 5CO ₂ + 2N ₂ + 7H ₂ O |
| MnO ₂ reduction | (microbial Mn reduction): CH ₂ O + 2MnO ₂ + 4H ⁺ = 2Mn ²⁺ + CO ₂ + 3H ₂ O (abiotic Mn reduction by H ₂ S): MnO ₂ + H ₂ S = Mn ²⁺ + S ⁰ + 2OH ⁻ |
| FeOOH reduction | (abiotic Mn reduction by Fe(II)): MnO ₂ + 2Fe ²⁺ + 2H ₂ O = Mn ²⁺ + 2FeOOH + 2H ⁺ (microbial Fe reduction): 8H ⁺ + CH ₂ O + 4FeOOH = 4Fe ²⁺ + CO ₂ + 7H ₂ O (abiotic Fe reduction by H ₂ S): 2FeOOH + H ₂ S = 2Fe ²⁺ + S ⁰ + 4OH ⁻ |
| SO ₄ ²⁻ reduction | 2CH ₂ O + SO ₄ ²⁻ + H ⁺ = 2CO ₂ + H ₂ S + 2H ₂ O |

과한 반면 SRB에 의한 유기물 분해가 총 유기물 분해의 65~85% 까지 차지한다고 보고하였다. 이 연구에서는 유기물 축적이 적고 깊이에 따른 유기물의 공급이 급격히 감소하거나 또는 생물 교란이 높은 환경에서 호기성 분해의 상대적 중요성이 증가(>20%)하는 것으로 결론지었다. 호기성과 혐기성 호흡의 상대적 중요성을 결정하는 요인과 관련하여 일반적으로 퇴적물 내 유기물의 질적인 상태(lability)가 호기성 분해의 중요성을 조절하는 것으로 인식된다(Westrich and Berner, 1984; Kristensen *et al.*, 1995).

한편, 대표적인 혐기성 호흡의 하나인 질소오염원의 제거기작(sink)으로 중요하게 인식되는 탈질산화 반응은 육지로부터의 질소계 오염부하가 적은 연안역에서는 유입되는 질소의 대부분을 제거하는 것으로 보고되었다. 예로서, Jensen *et al.*(1988)은 춘계 대증식 후 식물플랑크톤이 집중적으로 퇴적되는 시기에 탈질산화가 증가하는 것을 발견하였는데 이는 표층퇴적물에서의 호기성 유기물 분해와 용출된 암모늄이 질산화 되면서 산소가 고갈되고 질산염이 증가하는 것에 기인한 것으로 인식된다(Jørgensen and Sørgensen, 1985). 그러나 부영양화가 상당히 진행된 연안역에서 탈질산화에 의한 질소의 제거율은 2% 이내로 미약하다(Nielsen *et al.*, 1995). 또한 양식장과 같이 유기물 부하가 극단적으로 높은 환경에서는 공급된 질소의 0.1% 정도만이 탈질산화에 의해 제거되는 것으로 나타났다(Blackburn *et al.*, 1988; Christensen *et al.*, 2000).

지화학적 분석 기법의 발달과 함께 최근에는 철 환원 박테리아(FeRB, Iron reducing bacteria)나 망간 환원 박테리아(MnRB, Manganese reducing bacteria)와 같은 다른 준혐기성 미생물에 의한 유기물 분해의 중요성도 보고 되고 있다(Lovley, 1991; Thamdrup 2000). 특히 식생이 발달된 연안 퇴적물에서 철 환원 등과 같은 준혐기성 호흡(suboxic respiration)의 상대적 중요성이 강조된다. Holmer *et al.*(2002)은 염생식물(*Spartina anglica*) 뿌리 주변부의 약 30~60%가 미세산화 환경이라고 보고하였는데 이런 환경에서는 식생의 줄기, 뿌리 및 뿌리 주변부가 퇴적물과 해수, 대기 간 화학적 물질교환의 매개자 역할을 하기 때문에(Morris and Whiting, 1985; Howes and Teal, 1994) 산화 금속의, 특히 FeOOH, 공급이 원활히 이루어지며 상대적으로 철 환원 박테리아에 의한 혐기성 분해가 황산염 환원에 비해 중요할 수 있다. 한편 Canfield *et al.*(1993a, 1993b)은 덴마크와 노르웨이의 중간해역인 Skagerek의 수심 700 m에서 산소와 질산염이 표층 2 cm 이내에서만 존재하며 그 이하의 깊이에서는 유기물 분해와 함께 환원된 Mn(II)이 축적되는 것을 발견하였다. 이 지역에서는 특히 표층퇴적물 내 Mn(IV)의 농도가 100 $\mu\text{mol cm}^{-3}$ 이상으로 현저히 높게 나타나며, 유기물 분해경로 분석결과 미생물에 의한 망간환원이 전체 유기물 분해의 91%를 담당하는 것으로 보고하였다. 이러한 결과는 유기물분해의 상대적 기여도를 결정하는데 있어 전자수용체의 중요성을 단적으로 보여주는 예라 할 수 있다.

황산염 환원에 의한 유기물 분해와 관련하여(Table 1, 2) 여러 해양환경에서 SRB에 의한 유기물 분해가 염습지(93~100%), 조간대 펄(50~64%), 홍수림(육상정점을 제외할 경우 20~125%), 해초지를 포함한 상대적으로 사질인 환경(18~41%), 대륙주변부 용승지역(56~118%), 북극해 및 일반 대륙 주변부 해양(28~92%), 그리고 인공양식장(55~75%) 등 전 환경에 걸쳐서 평균 50% 정도를 나타내 해양의 혐기성 환경 내 유기물 분해에서 절대적으로 중

요한 기작임을 알 수 있다. 특히 유기물 부하가 높은 대부분의 연안역의 세립질 저서환경에서는 퇴적물 내 혐기성 호흡(유기물 분해)의 대부분을 차지하는 것으로 나타난다. 이는 해양환경에서 황산염의 농도가 높으므로 유기물 공급 여부에 따른 혐기성 조건의 형성시 다른 모든 유기물 분해기작보다 황산염 환원 활성화에 유리한 조건이 형성되기 때문이라 할 수 있다. 일반적으로 황산염 환원은 유기물의 유입이 많은 연안 퇴적물에서 총 유기물 분해(호기성+혐기성)의 약 50%정도를 차지하는 것으로 인식된다(Jørgensen, 1982; Canfield, 1993). 유기물 분해에 있어서 SRB의 상대적 중요성은 열역학적으로 보다 유리한 다른 혐기성 분해기작의 정도를 결정하는 각 전자수용체의 분포뿐 아니라 이에 영향을 미치는 퇴적물의 교란 정도, 퇴적물 내의 유기물 함량, 그리고 조간대의 경우 대기에 노출되는 정도 등과 같은 환경변화에 따라서도 다르게 나타난다(Table 1, 2). 예로서 Alongi *et al.*(1998)은 홍수림 퇴적 환경에서 수령이 각각 15년 및 60년 된 홍수림의 경우 평균 SRR이 8.9 및 7.2 $\text{mmol S m}^{-2} \text{d}^{-1}$ 로 총 유기물 분해의 대부분(75~125%)을 차지하는 것으로 나타났는데 반해 수령이 2년 된 홍수림에서는 총 유기물 분해의 약 42% 정도만을 차지한다는 것을 발견하였으며, 아울러 수층과 퇴적층간의 물질수지와 용존 질산염 및 용존 망간의 수직적 분포 양상으로부터 탈질산화 및 망간 환원이 나머지 유기물 분해에 연관되어 있음을 보였다. 이런 다양한 준혐기성 호흡들은 홍수림의 재 조성을 위해 오래된 나무들을 제거하는 과정에서 생긴 인위적인 교란으로 인해 준혐기성 환경이 조성된 결과로 이해된다(Alongi *et al.*, 1998). 황산염 환원과 함께 최종 유기물 분해작용인 메탄생성기작은 메탄생성박테리아(MPB; methane producing bacteria)가 수소나 acetate 등과 같은 전자공여체의 획득 가능성에서 SRB나 FeRB와의 경쟁에서 열세에 있기 때문에 담수환경이나 황산염이 결핍된 몇몇 해양환경을 제외하면 일반적으로 해양환경에서 유기물 분해에서 차지하는 비중은 5~10% 미만으로 미약하다(Martens and Berner, 1974; Oremland and Polcin, 1982; Capone and Kiene, 1988).

이상에서 살펴본 바와 같이 해양 퇴적물 내 유기물 분해과정에서 중요한 역할을 담당하는 SRB는 이용 가능한 유기물의 질과 양, 생물교란 및 각각의 전자수용체의 분포양상에 의해 크게 영향을 받는다. 질산염이나 FeOOH(reactive iron) 또는 MnO_2 의 공급이 원활한 환경에서는 이들을 전자수용체로 사용하는 혐기성 유기물 분해과정(탈질산화, 철 환원, 망간 환원 등)이 총 유기물 분해의 중요한 부분을 차지한다. 그러나 위에 서술된 몇몇 특수한 환경을 제외하면 일반적으로 탈질산화 및 망간 환원에 의한 혐기성 유기물 분해는 최종 전자 수용체로 쓰이는 질산염 및 산화망간의 농도가 낮은 해양퇴적물에서 황산염 환원에 의한 유기물 분해에 비해 그 상대적 중요도가 떨어진다.

결 론(국내연구의 필요성)

여러 해양환경에서 나타난 SRR의 분포를 분석한 결과 유기물 공급과 이에 영향을 미치는 식생의 발달, 생물교란의 정도 및 다양한 전자수용체의 분포 등이 SRR의 분포를 결정하는 중요한 요인으로 요약되었다. 해양의 생태/환경적 관점에서 SRB의 중요성은 퇴적물 내로 공급된 유기물 분해에서 차지하는 절대적인 비중

과 황산염 환원의 결과로 생성되는 황화가스에 의한 독성 및 생지화학적 원소순환에 미치는 영향으로 요약할 수 있다. 황산염 환원 작용은 황산염이 풍부한 해양의 모든 환경에서 광범위하게 일어나는 현상이며, 이로 인해 일반적으로 유기물 부하가 높은 해양 환경에서 SRB에 의한 황산염 환원 반응은 유기물 분해의 50% 정도를 담당하는 동시에 주요한 무기영양염의 수층 재순환 경로로 인식된다. SRB의 최종대사산물인 황화가스는 모든 금속들(예; Fe, Hg 등)과의 반응성이 대단히 높아 혐기성 퇴적물 내의 생지화학적 물질순환에서 중요한 기능을 담당하며 또한 생물들에 대한 독성으로 인해 생물 다양성 감소에 결정적인 영향을 미친다. 이러한 중요성에 의해 해양의 혐기성 환경에서 SRR과 그 조절요인, 그리고 SRB에 의한 유기물 분해 연구는 방법론적인 안정기를 거쳐 80년대 중반 이후부터 현재까지 다양한 해양환경에서 활발히 진행되어 왔다(Table 1, 2, 3).

한편 우리나라의 경우 연안환경의 부영양화로 인해 연안해양이나 퇴적물 내에 수시로 혐기성(hypoxia)환경이 생성되고 이로 인해 생물 다양성 감소와 같은 연안 생태계 구조의 심각한 변화와 이에 따른 피해 발생의 소지가 높음에도 불구하고 황산염 환원 작용을 중심으로 한 혐기성 환경 내 미생물에 의한 생지화학적 물질순환 연구나 주변해역과의 상호작용, 생태계 구조 변화 등에 대한 연구는 극히 미약한 실정이다. 황산염 환원 연구의 중요성을 직접적으로 보여주는 당면한 몇 가지 예로서, 남해안에서 거의 해마다 8~9월에 발생하는 유독성 적조의 발생기작들의 하나로 저층으로부터의 영양염 공급이 제안된 바 있는데(Lim *et al.*, 2002 and references therein) 이때 저층으로부터의 영양염 공급은 춘계 이후 하계동안 퇴적물 내에 축적된 유기물이 미생물에 의해 분해된 결과라 할 수 있다. 이는 혐기성 유기물 분해에 있어 SRB의 중요성을 감안할 때(Table 1, 2) 진해만이나 마산만 등의 혐기성 해양환경이나 부영양화된 연안 퇴적물 내에서 황산염 환원에 의한 유기물 분해과정에서 용출되는 무기 영양염들이 연안해역의 플랑크톤 대증식은 물론 심각한 경우 유독성 적조발생의 원인이 될 수도 있음을 시사한다. 또한 정체된 내만에 위치한 가두리 양식장은 현재 본격적인 가두리가 20여년 이상 경과한 시점으로 저층의 부영양화 및 혐기화에 따른 저서생물 다양성 감소 등 각별한 환경오염이 지적되기 시작하였다(Jung *et al.*, 2002). 한편, 최근에 국민적 관심을 모으는 갯벌의 개벌 및 보전과 관련하여서도 갯벌환경의 대부분을 차지하는 혐기성 퇴적물 내에서의 황산염 환원과 유기물 분해 경로, 그리고 이에 영향을 미치는 생물교란의 영향 등은 갯벌의 생태 및 생지화학적 기능과 가치를 평가하는데 있어 기존에 진행 중인 연구들과 더불어 필수적인 정보를 제공할 것이다. 본 논문은 우리나라와 같이 부영양화로 인해 연안역에서 혐기성 환경 생성과 적조 발생 빈도가 점증하는 상황에서 유기물 분해 경로와 무기영양염들의 순환과정을 이해하고, 오염된 연안환경의 개선 및 보전을 위해서 SRB를 중심으로 한 각종 혐기성 미생물의 생태 및 그 조절요인에 대한 연구가 필수적으로 이루어져야 할 필요성을 제시한다.

감사의 글

본 연구는 과학기술부 국가지정연구실 사업(이홍금)과 한국과학재단 지정 인하대학교 서해환경연구센터의 2003년도 지원(현정

호)을 받아 이루어졌습니다. 본 논문의 심사를 위해 시간을 내주신 심사위원과 편집위원께 감사드립니다.

참고문헌

- Albert, D.B., C. Taylor, and C.S. Martens, 1995. Sulfate reduction rates and low molecular weight fatty acid concentrations in the water column and surficial sediments of the Black Sea. *Deep-Sea Res.*, **42**: 1239-1260.
- Aller, R.C., J.Y. Yingst, and W.J. Ullman, 1983. Comparative biogeochemistry of water in intertidal *Onuphis* (Polychaeta) and *Upogebia* (Crustacea) burrows: temporal patterns and causes. *J. Mar. Res.*, **41**: 571-604.
- Aller, R.C., 1988. Benthic fauna and biogeochemical processes in marine sediments: the role of burrow structures. In: Nitrogen cycling in coastal marine environments, edited by Blackburn, T.H. and J. Sørensen, Johns Wiley & Sons, Chichester, pp. 301-338.
- Alongi, D.M., 1988. Microbial-meiofaunal interrelationships in some tropical intertidal sediments. *J. Mar. Res.*, **46**: 349-365.
- Alongi, D.M., 1998. Coastal Ecosystem Processes. CRC Press, Boca Raton, 419 pp.
- Alongi, D.M., A. Sasekumar, F. Tirendi, and P. Dixon, 1998. The influence of stand age on benthic decomposition and recycling of organic matter in managed mangrove forests of Malaysia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **225**: 197-218.
- Alongi, D.M., G. Wattayakorn, J. Pfitzner, F. Tirendi, I. Zagorskis, G.J. Brunskill, A. Davidson, and B.F. Clough, 2001. Organic carbon accumulation and metabolic pathways in sediments of mangrove forests in southern Thailand. *Mar. Geol.*, **179**: 85-103.
- Andersen, F.Ø. and E. Kristensen, 1992. The importance of benthic macrofauna in decomposition of microalgae in a coastal marine sediment. *Limnol. Oceanogr.*, **37**: 1392-1403.
- Bass, C., P. Sanders, and H. Lappin-Scott, 1998. Study of biofilms of sulfidogens from North Sea oil production facilities using continuous-flow apparatus. *Geomicrobiol. J.*, **15**: 101-120.
- Berger, W.H., V.S. Smetacet, and G. Wefer, 1989. Ocean productivity and paleoproductivity-an overview. In: Productivity of the ocean: present and past, edited by Berger, W.H., V.S. Smetacet, and G. Wefer, Johns Wiley & Sons, New York, pp. 1-13.
- Bhakoo, M. and R.A. Herbert, 1979. The effects of temperature on the fatty acid and phospholipid composition of four obligately psychrophilic *Vibrio* spp., *Arch. Microbiol.*, **121**: 121-127.
- Billen, G. and C. Lancelot, 1988. Modelling benthic nitrogen cycling in temperate coastal ecosystems. In: Nitrogen cycling in coastal marine environments, edited by Blackburn, T.H. and J. Sørensen, Johns Wiley & Sons, Chichester, pp. 341-378.
- Blaabjerg, V., K.N. Mouritsen, and K. Finster, 1998. Diel cycles of sulphate reduction rates in sediments of a *Zostera marina* bed (Denmark). *Aquat. Microb. Ecol.*, **15**: 97-102.
- Blackburn, T.H., B.A. Lund, and M. Krom, 1988. C- and N-mineralization in the sediments of earthen marine fishponds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **44**: 221-227.
- Boynton, W.R. and W.M. Kemp, 1985. Nutrient regeneration and oxygen consumption by sediments along an estuarine salinity gradient. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **23**: 45-55.

- Brown, J.R., R.J. Gowen, and D.S. McLusky, 1987. The effect of salmon farming on the benthos of a Scottish sea loch. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **109**: 39–51.
- Bulleid, N.C., 1984. Deoxygenation and remineralization above the sediment-water interface; an *in situ* experimental study. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **19**: 15–25.
- Canfield, D.E. and D.J. Des Marais, 1991. Aerobic sulfate reduction in microbial mats. *Science*, **251**: 1471–1473.
- Canfield, D.E., 1993. Organic matter oxidation in marine sediments. In: Interactions of C, N, P and S biogeochemical cycles and global change, edited by Wollast, R., F.T. Mackenzie, and L. Chou, Springer-Verlag, Berlin, pp. 333–363.
- Canfield, D.E., 1994. Factors influencing organic carbon preservation in marine sediments. *Chem. Geol.*, **114**: 315–329.
- Canfield, D.E., R. Raiswell, J.T. Westrich, C.M. Reaves, and R.A. Berner, 1986. The use of chromium reduction in the analysis of reduced inorganic sulfur in sediments and shales. *Chem. Geol.*, **54**: 149–155.
- Canfield, D.E., B. Thamdrup, and J.W. Hansen, 1993a. The anaerobic degradation of organic matter in Danish coastal sediments: Iron reduction, manganese reduction, and sulfate reduction. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **57**: 3867–3883.
- Canfield, D.E., B.B. Jørgensen, H. Fossing, R. Glud, J. Gundersen, N.B. Ramsing, B. Thamdrup, J.W. Hansen, L.P. Nielsen, and P.O.J. Hall, 1993b. Pathways of organic carbon oxidation in three continental margin sediments. *Mar. Geol.*, **113**: 27–40.
- Canuel, E.A. and C.S. Martens, 1996. Reactivity of recently deposited organic matter: degradation of lipid compounds near the sediment-water interface. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **60**: 1793–1806.
- Capone, D.G. and R. Kiene, 1988. Comparison of microbial dynamics in marine and freshwater sediments: Contrasts in anaerobic carbon catabolism. *Limnol. Oceanogr.*, **33**: 725–749.
- Choi, S.C., T. Chase, Jr., and R. Bartha, 1994. Enzymatic catalysis of mercury methylation by *Desulfovibrio desulfuricans* LS. *Appl. Environ. Microbiol.*, **60**: 1342–1346.
- Christensen, P.B., S. Rysgaard, N.P. Sloth, T. Dalsgaard, and S. Schwarter, 2000. Sediment mineralization, nutrient fluxes, denitrification and dissimilatory nitrate reduction to ammonium in an estuarine fjord with sea cage trout farms. *Aquat. Microb. Ecol.*, **21**: 73–84.
- Cole, J.J., M.L. Pace, and S. Findlay, 1988. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **43**: 1–10.
- Cypionka, H., 2000. Oxygen respiration by *Desulfovibrio* species. *Ann. Rev. Microbiol.*, **54**: 827–848.
- Dauwe, B., J.J. Middelburg, and P.M.J. Herman, 2001. Effect of oxygen on the degradability of organic matter in subtidal and intertidal sediments of the North Sea area. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **215**: 13–22.
- Devereux, R. and D.A. Stahl, 1993. Phylogeny of sulfate-reducing bacteria and a perspective for analyzing their natural communities. In: The Sulfate-reducing bacteria: contemporary Perspectives, edited by Odom, J.M. and R. Singleton, Jr., Springer-Verlag, New York, pp. 131–160.
- Ducklow, H.W. and C.A. Carlson, 1992. Oceanic bacterial production. *Adv. Microb. Ecol.*, **12**: 113–181.
- Ensley, B.D. and J.M. Suflita, 1995. Metabolism of environmental contaminations by mixed and pure cultures of sulfate-reducing bacteria. In: Sulfate-Reducing Bacteria, edited by Barton, L.L., Plenum Press, New York, pp. 293–332.
- Epstein, S.S. and M.P. Shiaris, 1992. Rates of microbenthic and meiobenthic bacterivory in a temperate muddy flat community. *Appl. Environ. Microbiol.*, **58**: 2426–2431.
- Fauque, G.D., 1995. Ecology of sulfate-reducing bacteria. In: Sulfate-Reducing Bacteria, edited by Barton, L.L., Plenum Press, New York, pp. 217–241.
- Ferdelman, F.G., H. Fossing, K. Neumann, and H.D. Schulz, 1999. Sulfate reduction in surface sediments of the southeast Atlantic continental margin between 15°38'S and 27°57'S (Angola and Namibia). *Limnol. Oceanogr.*, **44**: 650–661.
- Fossing, H. and B.B. Jørgensen, 1989. Measurement of bacterial sulfate reduction in sediments: evaluation of a single-step chromium reduction method. *Biogeochem.*, **8**: 205–222.
- Froelich, P.N., G.P. Klinkhammer, M.L. Bender, N.A. Luedtke, G.R. Heath, D. Cullen, P. Dauphin, D. Hammond, B. Hartman, and V. Maryland, 1979. Early oxidation of organic matter in pelagic sediments of eastern equatorial Atlantic: suboxic diagenesis. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **43**: 1075–1091.
- Fründ, C. and Y. Cohen, 1992. Diurnal cycles of sulfate reduction under oxic conditions in cyanobacterial mats. *Appl. Environ. Microbiol.*, **58**: 70–77.
- Gibson, G.R., 1990. Physiology and ecology of the sulphate-reducing bacteria. *J. Appl. Bacteriol.*, **69**: 769–797.
- Glud, R.N. and T. Fenchel, 1999. The importance of ciliates for interstitial transport in marine sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **186**: 87–93.
- Glud, R.N., N. Risgaard-Petersen, B. Thamdrup, H. Fossing, and S. Rysgaard, 2000. Benthic carbon mineralization in a high-Arctic sound (Young Sound, NE Greenland). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **206**: 59–71.
- Gottschalk, G., 1986. Bacterial metabolism. Springer-Verlag, New York, 359 pp.
- Hall, P.O.J., L.G. Anderson, O. Holby, S. Kollberg and M.-O. Samuelsson, 1990. Chemical fluxes and mass balances in a marine fish cage farm. I. Carbon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **61**: 61–73.
- Hamilton, W.A. and W. Lee, 1995. Biocorrosion. In: Sulfate-Reducing Bacteria, edited by Barton, L.L., Plenum Press, New York, pp. 243–264.
- Hansen, K., G.M. King, and E. Kristensen, 1996. Impact of the soft-shell clam *Mya arenaria* on sulfate reduction in an intertidal sediment. *Aquat. Microb. Ecol.*, **10**: 181–194.
- Hansen, L.S. and T.H. Blackburn, 1991. Aerobic and anaerobic mineralization of organic material in marine sediment microcosms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **75**: 283–291.
- Hansen, T.A., 1993. Carbon metabolism of sulfate-reducing bacteria. In: The Sulfate-reducing bacteria: contemporary Perspectives, edited by Odom, J.M. and R. Singleton, Jr., Springer-Verlag, New York, pp. 21–40.
- Harvey, H.R., J.H. Tuttle, and J.T. Bell, 1995. Kinetics of phytoplankton decay during simulated sedimentation: Changes in

- biochemical composition and microbial activity under oxic and anoxic conditions. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **59**: 3367–3377.
- Hedges, J.I. and R.G. Keil, 1995. Sedimentary organic matter preservation: an assessment and speculative synthesis. *Mar. Chem.*, **49**: 81–115.
- Henrichs, S.M., 1992. Early diagenesis of organic matter in marine sediment. *Mar. Chem.*, **39**: 119–149.
- Hines, M.E. and G.E. Jones, 1985. Microbial biogeochemistry and bioturbation in the sediments of Great Bay, New Hampshire. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **20**: 729–742.
- Hines, M.E., S.L. Knollmeyer, and J.B. Tugel, 1989. Sulfate reduction and other sedimentary biogeochemistry in a northern New England salt marsh. *Limnol. Oceanogr.*, **34**: 578–590.
- Hines, M.E., D.A. Bazylinski, J.B. Tugel, and W.B. Lyons, 1991. Anaerobic microbial biogeochemistry in sediments from two basins in the Gulf of Maine: evidence for iron and manganese reduction. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **32**: 313–324.
- Hines, M.E., G.T. Banta, A.E. Giblin, J.E. Hobbie, and J.B. Tugel, 1994. Acetate concentrations and oxidation in salt marsh sediments. *Limnol. Oceanogr.*, **39**: 140–148.
- Hines, M.E., J. Faganeli, and R. Planinc, 1997. Sedimentary anaerobic microbial biogeochemistry in the Gulf of Trieste, northern Adriatic Sea: Influences of bottom water oxygen depletion. *Biogeochem.*, **39**: 65–86.
- Hines, M.E., R.S. Evans, B.R.S. Genthner, S.G. Willis, S. Friedman, J.N. Rooney-Varga, and R. Devereux, 1999. Molecular phylogenetic and biogeochemical studies of sulfate-reducing bacteria in the rhizosphere of *Spartina alterniflora*. *App. Environm. Microbiol.*, **65**: 2209–2216.
- Holmer, M. and E. Kristensen, 1992. Impact of marine fish cage farming on metabolism and sulfate reduction of underlying sediments. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **80**: 191–201.
- Holmer, M. and E. Kristensen, 1996. Seasonality of sulfate reduction and pore water solutes in a marine fish farm sediment: the importance of temperature and sedimentary organic matter. *Biogeochem.*, **32**: 15–39.
- Holmer, M., F.Ø. Andersen, N. Holmboe, E. Kristensen, and N. Thongtham, 1999. Transformation and exchange processes in the Bangrong mangrove forest-seagrass bed system, Thailand. Seasonal and spatial variations in benthic metabolism and sulfur biogeochemistry. *Aquat. Microb. Ecol.*, **20**: 203–212.
- Holmer, M., F.Ø. Andersen, S.L. Nielsen, and T.S. Boschker, 2001. The importance of mineralization based on sulfate reduction for nutrient regeneration in tropical seagrass sediments. *Aquat. Botany*, **71**: 1–17.
- Holmer, M., B. Gribsholt, and E. Kristensen, 2002. Effects of sea level rise on growth of *Spartina anglica* and oxygen dynamics in rhizosphere and salt marsh sediments. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **225**: 197–204.
- Howarth, R.W., 1993. Microbial processes in salt-marsh sediments. In: *Aquatic microbiology: An ecological approach*, edited by Ford, T.E., Blackwell, Cambridge, pp. 239–259.
- Howes, B.L. and J.M. Teal, 1994. Oxygen loss from *Spartina alterniflora* and its relationship to salt marsh oxygen balance. *Oecologia*, **97**: 431–438.
- Hyun, J.-H., B.M. Bennison, and P.A. LaRock, 1997. The formation of large bacterial aggregates at depth within the Louisiana hydrocarbon seep zone. *Microb. Ecol.*, **33**: 216–222.
- Jannasch, H.W. and C.O. Wirsen, 1979. Chemosynthetic primary production at East Pacific sea floor spreading centers. *Bio-Science*, **29**: 592–598.
- Jensen, M.H., T.K. Andersen, and J. Sørensen, 1988. Denitrification in coastal bay sediment: regional and seasonal variation in Aarhus Bight, Denmark. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **48**: 155–162.
- Jørgensen, B.B., 1977. The sulfur cycle of a coastal marine sediment (Limfjorden, Denmark). *Limnol. Oceanogr.*, **22**: 814–832.
- Jørgensen, B.B., 1982. Mineralization of organic matter in the sea bed - the role of sulphate reduction. *Nature*, **296**: 643–645.
- Jørgensen, B.B., 2000. Bacteria and marine biogeochemistry. In: *Marine geochemistry*, edited by Schulz, H.D. and M. Zabel, Springer, Berlin, pp. 173–207.
- Jørgensen, B.B. and J. Sørensen, 1985. Seasonal cycles of O₂, NO₃⁻ and SO₄²⁻ reduction in estuarine sediments: the significance of an NO₃⁻ reduction maximum in spring. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **24**: 65–74.
- Jørgensen, B.B., L.X. Zawacki, and H.W. Jannasch, 1990. Thermophilic bacterial sulfate reduction in deep-sea sediments at the Guaymas basin hydrothermal vent site (Gulf of California). *Deep-Sea Res.*, **37**: 695–710.
- Jung, R.-H., H.-S. Lim, S.-S. Kim, J.-S. Park, K.-A. Jeon, Y.-S. Lee, J.-S. Lee, K.-Y. Kim, and W.-J. Go, 2002. A study of the macrozoobenthos at the intensive fish farming grounds in the southern coast of Korea, [The Sea], *J. Kor. Soc. Oceanogr.*, **7**: 235–246.
- Karl, D.M., C.O. Wirsen, and H.W. Jannasch, 1980. Deep-sea primary production at the Galapagos hydrothermal vents. *Science*, **207**: 1345–1347.
- King, J.K., J.E. Kostka, M.E. Frischer, and F.M. Saunders, 2000. Sulfate-reducing bacteria methylate mercury at variable rates in pure culture and in marine sediments. *Appl. Environ. Microbiol.*, **66**: 2430–2437.
- King, R.A. and J.D.A. Miller, 1971. Corrosion by sulfate-reducing bacteria. *Nature*, **233**: 491–492.
- King, G.M., 1990. Effects of added manganic and ferric oxides on sulfate reduction and sulfide oxidation in intertidal sediments. *FEMS Microbiol. Ecol.*, **73**: 131–138.
- Knoblauch, C., B.B. Jørgensen, and J. Harder, 1999. Community size and metabolic rates of psychrophilic sulfate-reducing bacteria in Arctic marine sediments. *Appl. Environ. Microbiol.*, **65**: 4230–4233.
- Kostka, J.E., B. Thamdrup, R.N. Glud, and D.E. Canfield, 1999. Rates and pathways of carbon oxidation in permanently cold Arctic sediments. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **180**: 7–21.
- Kostka, J.E., A. Roychoudhury, and P. Van Cappellen, 2002a. Rates and controls of anaerobic microbial respiration across spatial and temporal gradients in saltmarsh sediments. *Biogeochem.*, **60**: 49–76.
- Kostka, J.E., B. Gribsholt, E. Petrie, D. Dalton, H. Skelton, and E. Kristensen, 2002b. The rates and pathways of carbon oxidation in bioturbated saltmarsh sediments. *Limnol. Oceanogr.*, **47**: 230–240.
- Kristensen, E., A.H. Devol, S.I. Ahmed, and S. Monawwar, 1992. Preliminary study of benthic metabolism and sulfate reduction in a mangrove swamp of the Indus Delta, Pakistan. *Mar. Ecol. Progr.*

- Ser.*, **90**: 287–297.
- Kristensen, E., G.M. King, G.T. Banta, M. Holmer, M.H. Jensen, K. Hansen, and N. Bussarawit, 1994. Acetate turnover, sulfate reduction and carbon metabolism in sediments of the Ao Nam Bor mangrove, Phuket, Thailand. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **109**: 245–255.
- Kristensen, E., A.I. Ahmed, and A. Devol, 1995. Aerobic and anaerobic decomposition of organic matter in marine sediment: Which is fast? *Limnol. Oceanogr.*, **40**: 1430–1437.
- Kristensen, E., F.Ø. Andersen, N. Holmboe, M. Holmer, and N. Thongtham, 2000. Carbon and nitrogen mineralization in sediments of the Bangrong mangrove area, Phuket, Thailand. *Aquat. Microb. Ecol.*, **22**: 199–213.
- Kristensen, E. and M. Holmer, 2001. Decomposition of plant materials in marine sediment exposed to different electron acceptors (O_2 , NO_3^- , and SO_4^{2-}), with emphasis on substrate origin, degradation kinetics, and the role of bioturbation. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **65**: 419–433.
- Kuipers, B.R., P.A.W.J. de Wilde, and F. Creutzberg, 1981. Energy flow in a tidal flat ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **5**: 215–221.
- LaRock, P.A., J.-H. Hyun, and B.W. Bennison, 1994. Bacterioplankton growth and production at the Louisiana hydrocarbon seeps. *Geo. Mar. Lett.*, **14**: 104–109.
- Lillebæk, R., 1995. Application of antisera raised against sulfate-reducing bacteria for indirect immunofluorescent detection of immunoreactive bacteria in sediment from the German Baltic Sea. *Appl. Environ. Microbiol.*, **61**: 3436–3442.
- Lim, W.-A., C.-S. Jung, C.-K. Lee, Y.-C. Cho, S.-G. Lee, H.-G. Kim, and I.-K. Chung, 2002. The outbreak, maintenance, and decline of the red tide dominated by *Cochlodinium polykrikoides* in the coastal waters off southern Korea from August to October, 2000. [*The Sea*], *J. Kor. Soc. Oceanogr.*, **7**: 68–77.
- Lovley, D.R., 1991. Dissimilatory Fe(III) and Mn(IV) reduction. *Microbiol. Rev.*, **55**: 259–287.
- Lovley, D.R. and E.J.P. Phillips, 1987. Competitive mechanisms for inhibition of sulfate reduction and methane production in the zone of ferric iron reduction in sediments. *Appl. Environ. Microbiol.*, **53**: 2636–2641.
- Lovley, D.R. and E.J.P. Phillips, 1988a. Manganese inhibition of microbial iron reduction in anaerobic sediments. *Geomicrobiol. J.* **6**: 145–155.
- Lovley, D. R. and E.J.P. Phillips, 1988b. Novel mode of microbial energy metabolism: organic carbon oxidation coupled to dissimilatory reduction of iron and manganese. *Appl. Environ. Microbiol.*, **54**: 1472–1480.
- Mackin, J.E. and K.T. Swider, 1989. Organic matter decomposition pathways and oxygen consumption in coastal marine sediments. *J. Mar. Res.*, **47**: 681–716.
- Martens, C.S., 1990. Generation of short chain organic acid anion in hydrothermally altered sediments of the Guaymas basin, Gulf of California. *Appl. Geochem.*, **5**: 71–76.
- Martens, C.S. and R.A. Berner, 1974. Methane production in the interstitial waters of sulfate depleted marine sediments. *Science*, **185**: 1167–1169.
- Moeslund, L., B. Thamdrup, and B.B. Jørgensen, 1994. Sulfur and iron cycling in a coastal sediment: radiotracer studies and seasonal dynamics. *Biogeochem.*, **27**: 129–152.
- Morris, J.T. and G.J. Whiting, 1985. Gas advection in sediments of a South Carolina salt marsh. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **27**: 187–194.
- Meyers, C. and K.H. Nealson, 1988. Microbial reduction of manganese oxides: interactions with iron and sulfur. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **52**: 2727–2732.
- Nielsen, K., L.P. Nielsen, and P. Rasmussen, 1995. Estuarine nitrogen retention independently estimated by the denitrification rate and mass balance methods: a study of Norsminde Fjord, Denmark. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **119**: 275–283.
- Nixon, S.W., 1995. Coastal marine eutrophication: a definition, social causes, and future concerns. *Ophelia*, **41**: 199–219.
- Okabe, S., T. Itoh, H. Satoh, and Y. Watanabe, 1999. Analyses of spatial distributions of sulfate-reducing bacteria and their activity in aerobic wastewater biofilms. *Appl. Environ. Microbiol.*, **65**: 5107–5116.
- Oremland, R.S. and S. Polcin, 1982. Methanogenesis and sulphate reduction: competitive and non-competitive substrates in estuarine sediments. *Appl. Environ. Microbiol.*, **44**: 1270–1276.
- Pomeroy, L.R. and R.G. Wiegert, 1981. The ecology of saltmarsh. Springer-Verlag, New York, 271 pp.
- Reichardt, W., 1988. Impact of bioturbation by *Arenicola marina* on microbiological parameters in intertidal sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **44**: 149–158.
- Revsbech, N.P., B. Madsen, and B.B. Jørgensen, 1986. Oxygen production and consumption in sediments determined at high spatial resolution by computer simulation of oxygen microelectrode data. *Limnol. Oceanogr.*, **31**: 293–304.
- Rysgaard, S., P.B. Christensen, M.V. Sørensen, P. Funch, and P. Berg, 2000. Marine meiofauna, carbon and nitrogen mineralization in sandy and soft sediments of Disko Bay, west Greenland. *Aquat. Microb. Ecol.*, **21**: 59–71.
- Sagemann, J., B.B. Jørgensen, and O. Greeff, 1998. Temperature dependence and sulfate reduction in cold sediments of Svalbard, Arctic Ocean. *Geomicrobiol. J.*, **15**: 85–100.
- Schubauer, J.P. and C.S. Hopkinson, 1984. Above- and belowground emergent macrophyte production and turnover in a coastal marsh ecosystem, Georgia. *Limnol. Oceanogr.*, **29**: 1052–1065.
- Singleton, Jr. R., 1993. The sulfate-reducing bacteria: an overview. In: The sulfate-reducing bacteria: contemporary perspectives, edited by Odum, J.M. and R. Singleton, Jr., Springer, New York, pp. 1–20.
- Sørensen, J. and B.B. Jørgensen, 1987. Early diagenesis in sediments from Danish coastal waters: microbial activity and Mn-Fe-S geochemistry. *Geochim. Cosmochim. Acta.*, **51**: 1583–1590.
- Stainer, R.Y., E.A. Adelberg, and J. Ingraham, 1986. The microbial world. 5th ed., Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 871 pp.
- Thamdrup, B., 2000. Bacterial manganese and iron reduction in aquatic sediments. *Adv. Microb. Ecol.*, **16**: 41–84.
- Thamdrup, B. and D.E. Canfield, 1996. Pathways of carbon oxidation in continental margin sediments off central Chile. *Limnol. Oceanogr.*, **41**: 1629–1650.
- Thamdrup, B. and D.E. Canfield, 2000. Benthic respiration in aquatic sediments. In: Methods in ecosystem science, edited by

- Jackson, R.B., O.E. Sala, H.A. Mooney, and R.W. Howarth, Springer, New York, pp. 86–103.
- Thamdrup, B., H. Fossing, and B.B. Jorgensen, 1994. Manganese, iron, and sulfur cycling in a coastal marine sediment, Aarhus Bay, Denmark. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **58**: 5115–5129.
- Thamdrup, B., R. Rossello-Mora, and R. Amann, 2000. Microbial manganese and sulfate reduction in Black Sea shelf sediments. *Appl. Environ. Microbiol.*, **66**: 2888–2897.
- Westrich, J.T. and R.A. Berner, 1984. The role of sedimentary organic matter in bacterial sulfate reduction: the G model tested. *Limnol. Oceanogr.*, **29**: 236–249.
- Widdel, F. and F. Bak, 1992. Gram-negative mesophilic sulfate-reducing bacteria. In: *The prokaryotes*, edited by Balows, H.G.T.A., M. Dworkin, W. Harder, and K.-H. Schleifer, 2nd. ed., Springer-Verlag, New York, **4**: 3352–3378.
- Ye, L.-X., D.A. Ritz, G.E. Fenton, and M.E. Lewis, 1991. Tracing the influence on sediments of organic waste from a salmonid farm using stable isotope analysis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **145**: 161–174.

2003년 4월 17일 원고접수

2003년 5월 19일 수정본채택

담당편집위원: 이동섭