

혐기성 해양환경에서 철 환원세균에 의한 유기물 분해 및 생물정화

현 정 호

한국해양연구원, 해양바이오 신소재연구사업단

Significance of Dissimilatory Fe(III) Reduction in Organic Matter Oxidation and Bioremediation of Environmental Contaminants in Anoxic Marine Environments

JUNG-HO HYUN

Marine Bio-Technology Research Division, Korea Ocean Research and Development Institute,
Ansan P.O. Box 29, Seoul 425-600, Korea

산소가 고갈된 혐기성 환경의 유기물 분해 및 물질순환에서 철 환원반응의 생태/환경적 중요성에 대해 고찰하였다. 다양한 해양환경에서 유기물 분해 시 철 환원이 차지하는 중요성은 미약한 수준에서 거의 100%에 이르기까지 그 범위가 극단적으로 다양하게 나타났다. 일반적으로 철 환원은 Fe(III)의 농도가 높은 곳에서 황산염 환원보다 중요한 유기물 분해 경로로 나타나, 유기물 분해에서 철 환원의 중요성은 철 환원세균이 이용 가능한 Fe(III)의 공급 정도에 의해 결정되는 것으로 인식되었다. 산소공급이 미약한 연안혐기성 퇴적토 내에서 Fe(III)의 공급은: (1) 조석에 의한 퇴적물 내 공극수의 교환(tidal flushing); (2) 저서동물에 의한 생물교란; (3) 식생의 유무에 따른 퇴적물의 산화/환원 상태의 변화 등에 의해 주로 영향을 받는 것으로 나타났다. 철 환원세균에 의한 유기물 분해 및 다양한 금속원소의 전환기능을 이용한 특정 유기오염원과 금속오염원의 생물정화는 우리나라와 같이 부영양화된 연안생태 환경의 개선 및 독성 유/무기 오염원의 생물정화 등 연안역의 환경친화적 관리가 절실히 요구되는 환경에서 생태/환경공학 분야의 유용한 해결수단으로 간주된다.

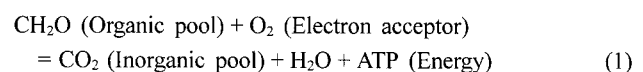
I reviewed an ecological and environmental significance of microbial carbon respiration coupled to dissimilatory reduction of Fe(III) to Fe(II) which is one of the major processes controlling mineralization of organic matter and behavior of metals and nutrients in various anaerobic environments. Relative significance of Fe(III) reduction in the mineralization of organic matter in diverse marine environments appeared to be extremely variable, ranging from negligible up to 100%. Generally, Fe(III) reduction dominated anaerobic carbon mineralization when concentrations of reactive Fe(III) were higher, indicating that availability of reactive Fe(III) was a major factor determining the relative significance of Fe(III) reduction in anaerobic carbon mineralization. In anaerobic coastal sediments where O₂ supply is limited, tidal flushing, bioturbation and vegetation were most likely responsible for regulating the availability of Fe(III) for Fe(III) reducing bacteria (FeRB). Capabilities of FeRB in mineralization of organic matter and conversion of metals implied that FeRB may function as a useful eco-technological tool for the bioremediation of anoxic coastal environments contaminated by toxic organic and metal pollutants.

Keywords: Microbial Respiration, Organic Carbon Mineralization, FeRB, Fe(III) Reduction, Bioremediation

서 론

미생물에 의한 호흡(microbial respiration)은 생화학적 관점에서 유기물 분해로부터 에너지를 생산하는 대사과정(metabolic process)으로 정의되는 반면, 생태/생지화학적인 관점에서는 환경

내에 존재하는 유기탄소가 무기탄소로 광물화(mineralization)되는 과정으로 정의될 수 있다(Equation 1)(Jahnke and Craven, 1995).



실제로 미생물은 약 37억 년 전 지구상에 처음 나타난 이래로 지구의 대기, 지표면 및 해수의 성분을 끊임없이 변화시켜왔으며,

*Corresponding author: jhhyun@kordi.re.kr

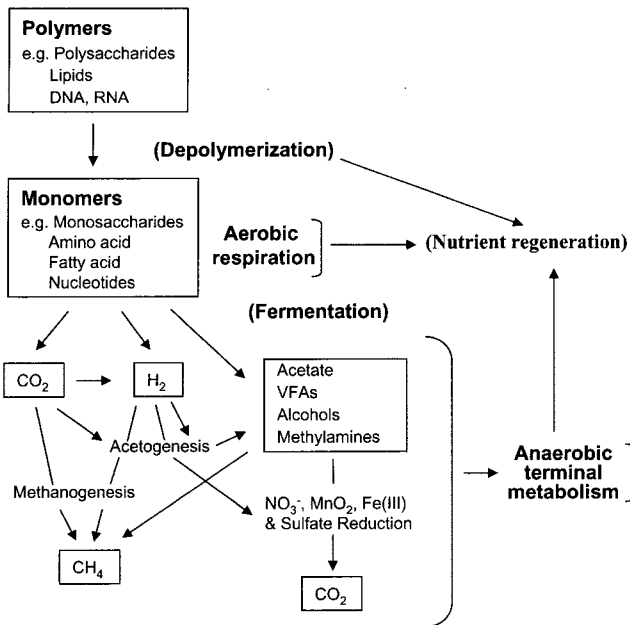


Fig. 1. Organic carbon oxidation process. Various anaerobic microorganisms using different electron acceptors (i.e., NO_3^- , MnO_2 , FeOOH and sulfate) are responsible for the complete oxidation of organic matter to CO_2 in O_2 depleted anoxic environments, and thus forms anaerobic food chain (modified from Capone and Kiene, 1988).

오늘날에도 미생물에 의한 유기물 호흡은 지구적 규모의 탄소순환에서 모든 생물에 의해 대기로 방출되는 CO_2 및 질소의 90% 이상을 차지하는 중요한 생지화학적 생물요인으로 간주된다 (King *et al.*, 2000). 따라서 유기물 분해의 정량화 및 분해경로를 파악하는 일은 특히 갯벌과 같이 유기물의 농도가 높은 연안퇴적토와 연안해양의 생태환경 및 생지화학적 물질순환을 이해하기 위한 중요한 사항이다 (Fenchel *et al.*, 1998).

해양환경에 유입된 유기물(단백질, 탄수화물, 지방 등)은 일차적으로 미생물들이 분비하는 세포외 효소들에 의해 가수분해되어 크기가 작은 아미노산, 당당류 및 지방산 등으로 분해되고, 곧이어 다양한 미생물에 의해 이용되어 일부는 생물체 내에 입자성 유기물(biomass)로 전환되거나, 에너지원으로 이용(호흡)되어 최종적으로 CO_2 로 완전분해되며(Capone and Kiene, 1988; Fig. 1), 일부는 유기물 형태로 퇴적물 속에 저장되는 경로를 거치게 된다(Canfield, 1994; Hedges and Keil, 1994). 유기물 함량이 높고 퇴적물의 입자크기가 작은 연안퇴적토의 경우 일반적으로 퇴적물 내로 산소가 확산되는(diffusion) 속도보다 표층에서의 미생물에 의한 산소소비가 더 빠르게 일어나므로, 표층 수 mm ~ 수 cm 이내에서 산소의 농도가 급격히 감소한다. 따라서, 이러한 환경에서 일반유기물 및 유기오염원 분해의 대부분은 혐기성 환경에서 이루어진다. 혐기성 환경에서는 일차적으로 발효(fermentation)에 의해 당당류들이 유기산(예; acetate, lactate 등) 및 수소가스로 전환되며, 이후 유기산들은 질산염, 산화망간, 산화철, 황산염 등을 전자수용체(electron acceptor)로 사용하는 다양한 미생물(탈질세균, 망간환원 및 철환원 세균, 황환원 세균 등)에 의해 최종적으로 CO_2 로 전환된다(Thamdrup and Canfield, 2000; Fig. 2). 따라서 부영양화된 연안해양의 저층이나 내륙습지에서의 유기물의 분해경로에는 다양한 미생물에 의한 혐기성 먹이사슬(anaerobic food chain)이 형성된다(Gottschalk, 1986). 이는 일반적으로 인식되는 다양한 생물의 크기에 따른 포식(grazing)에 의한 영양단계(pre-y-predator) 간의 먹이사슬이 아니고, 유기물이 최종적으로 CO_2 로 분해될 때까지 기능이 서로 다른 다양한 혐기성 미생물들에 의한 유기물들의 전환(분해) 경로를 의미한다.

일반적으로 해양환경에서는 황산염의 농도(~28 mM)가 가장 높은 관계로 해양퇴적토에서 일어나는 최종적인 유기물 분해는 SO_4^{2-} 를 전자수용체로 사용하는 황산염 환원세균(sulfate-reducing bacteria; SRB)에 의해 주도되는 것으로 여겨져 왔으며, 이로 인해 해양환경에서의 유기물 분해경로를 이해하기 위한 연구는 대부분 황산

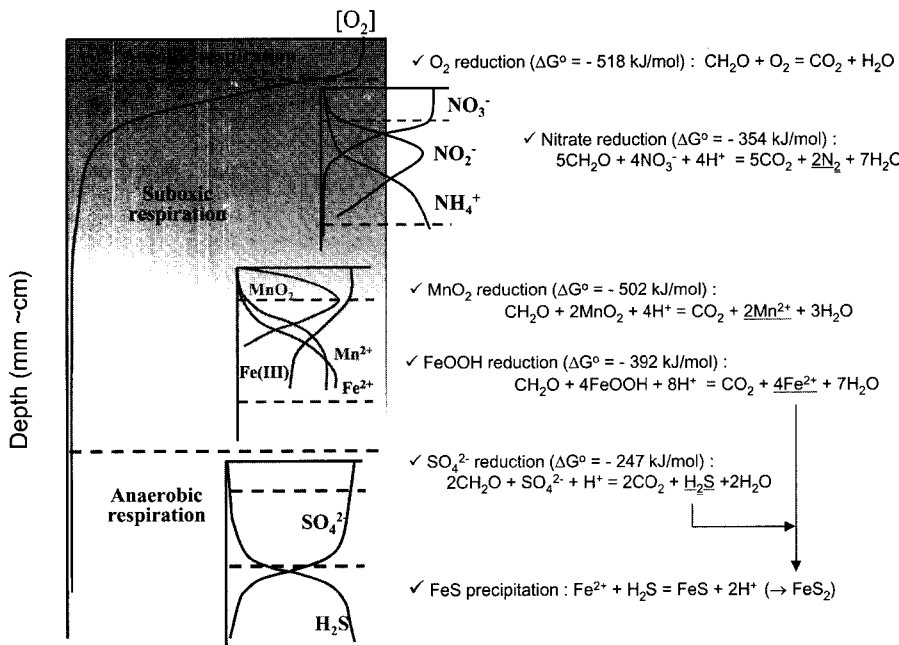


Fig. 2. Pathways of organic carbon oxidation using different electron acceptors (i.e., NO_3^- , MnO_2 , FeOOH and sulfate) and associated variations of elements in anoxic environments.

염 환원을 중심으로 진행되어 왔다(see Howarth 1993; Hyun *et al.*, 2003). 한편, 산화철의 Fe(III)을 전자수용체로 사용하는 철 환원의 경우 황산염보다 산화철이 상대적으로 풍부한 내륙습지에서 우세하게 나타나는 것으로 여겨져 왔다(Capone and Kiene, 1988). 그러나 분석방법의 발달과 함께 최근에는 해양의 혐기성 환경에서도 유기물 분해에서 망간 및 철 환원의 중요성에 대한 연구결과들과 함께 철 환원을 조절하는 환경요인 및 철 환원 세균의 생태/환경적 중요성에 관한 연구 결과들이 보고되었다(Lovley, 1991; Canfield *et al.*, 1993a, 1993b; Nealson and Saffarini, 1994; Kristensen *et al.*, 2000; Lowe *et al.*, 2000; Thamdrup, 2000, Kostka *et al.*, 2002a, 2002b; Gribsholt *et al.*, 2003). 본 논문에서는: (1) 해양환경에서 철 환원작용과 관련된 물질순환 기능의 생태/환경적 중요성과, (2) 최근 약 10년간의 동일한 배양방법으로 측정되어진 연구결과들을 근거로 철 환원세균에 의한 유기물 분해와 조절요인에 대해 고찰하고, (3) 철 환원세균을 이용한 유/무기 오염원 생물정화의 적용 및 장점 등에 대해 간단히 소개하였다. 본 논문에서 다루고자하는 주요 목적과는 부합되지 않지만 철 환원세균(dissimilatory Fe(III)-reducing bacteria; FeRB)에 관한 생리적 특성, 분리, 배양 및 금속물질들과의 반응 등과 관련된 연구결과들은 다른 문헌들에 보다 자세하게 소개되어 있다(Nealson and Saffarini, 1994; Lovley, 2000).

철 환원과 물질순환

해양환경에서 철의 생지화학적 분포를 조절하는 과정은 대략 다음의 7가지 정도로 요약된다(Nealson and Saffarini, 1994; Fig. 3). (1) 산소가 있는 수층으로부터 입자상태의 산화철(solid phase iron oxides; FeOOH, Fe(OH)₃, Fe₂O₃, 등)이 빈 산소(suboxic) 퇴적층으로 축적되며, (2) 이때 수층에 있던 인산염이 산화철에 흡착되

어 FePO₄(ferric phosphate)를 형성하여 수층에서 제거되며, 또한 각종 금속원소도 철과 복합체를 형성(complexation)하면서 수층에서 제거된다. (3) 한편, 유기물이 많이 공급되는 혐기성 퇴적물에서는 산화철을 전자수용체로 사용하는 이화적 철환원(dimilatory Fe(III) reduction)이 일어나며, 이때 유기물이 CO₂로 분해(전환)되고 비수용성의 Fe(III)가 용존상태의 Fe(II)로 환원된다. (4) 이화적 철환원 작용의 결과로 철에 흡착되어 있던 인산염 및 각종 금속원소는 용존상태로 해리되며, (5) 환원된 철 [Fe(II)]은 혐기성 환경에서 다른 원소들과 결합하여 금속침전물을 형성한다. (6) 한편, 혐기성 퇴적도에서 용존상태의 Fe(II)의 일부는 퇴적도 내로 공급되는 산소에 의해 반고형의 산화철(poorly crystalline iron oxides)로 재산화(re-oxidation)되거나 (7) 수층으로 확산되어 산소와 반응하여 재산화되어 다시 퇴적물로 재순환되는 과정을 거치게 된다.

Fig. 3에 나타난 바와 같이 이화적 Fe(III) 환원은 산화환경과 혐기성 환경의 전이지대(oxic-anoxic transition zone)에서 철의 거동뿐 아니라 인산염과 금속 및 유기물의 분해에 핵심적인 역할을 담당하는 과정이다. 이러한 철 환원으로 발생하는 물질순환은 생태, 환경, 산업 등 다양한 분야와 밀접한 관계를 맺고 있다. 환경적 관점에서, 철 환원으로 인해 고형의 FeOOH가 용존상태의 Fe(II)로 환원되면서 Fe(III)에 붙어있던 금속 이온 및 인산염이 분리되며(Bostrom *et al.*, 1982), 그에 따라 이들이 제한 영양염으로 작용하는 수층으로 확산되어 나올 경우 수층의 일차생산력을 증가시키며, 폐쇄된 환경에서의 과도한 용출은 부영양화 및 적조를 야기하게 된다. 또한 철 환원에 의한 유기물 분해는 유기물 분해 시 생성되는 에너지 효율($\Delta G^\circ = -392$ kJ/mol)이 황산염 환원($\Delta G^\circ = -247$ kJ/mol)이나 메탄생성 과정(methanogenesis)보다 높기 때문에(Fig. 2) 독성 황화수소를 생성하는 황산염 환원작용이나 온실가스를 배출하는 메탄생성과정을 억제하는 등 연안역의 물질순환 및 생물 생산력을 조절하는 중요한 과정이다(Hines *et al.*, 1991; Chapelle and Lovley, 1992; Lowe *et al.*, 2000; Lovley and Phillips, 1987). 실제로 황산염 환원이나 메탄생성이 우세한 지역에서 인위적으로 Fe(III)을 첨가할 경우, 황산염 환원이나 메탄생성이 억제되는 것으로 나타난다(Lovley and Phillips, 1986, 1987; King, 1990). 한편, 철 환원 시 발생하는 용존상태의 Fe(II)는 퇴적물 내에 체류하는 동안 철 환원과 함께 유리되는 용존 인산염이나 금속류 그리고 황산염 환원에 의해 축적되는 황화수소 등과 결합해서 능철석(Siderite; FeCO₃), 황철석(Pyrite; FeS₂), 남철석(Vivianite; [Fe₃(PO₄)₂]), 자철석(Magnetite; Fe₃O₄) 등 각종 철 광물들을 생성하며(Aller *et al.*, 1986; Lovley *et al.*, 1987; Coleman *et al.*, 1993; Mortimer *et al.*, 1997; Lovley, 1990), 이러한 과정을 통해 S, P, C 등의 생물 가용성(bioavailability)이 제한된다. 산업적 측면에서도 금속광상에서 철환원 작용을 통해 Fe(III)을 용존 상태의 Fe(II)로 추출이 가능하며, 이는 이후의 철 원소(elemental iron)로 환원시키는 효율을 높일 수 있다(Lovley, 1991). 또한 본 논문의 주제로서 다음장에 자세히 언급된 철 환원과 연관된 유기물 분해는 Fe(III)가 풍부한 연안퇴적도에서 유기물 분해의 주요경로로서 그리고 특수한 경우, 특정 유기오염원의 생물정화 측면에서 환경/산업적으로 대단히 중요한 기작이다.

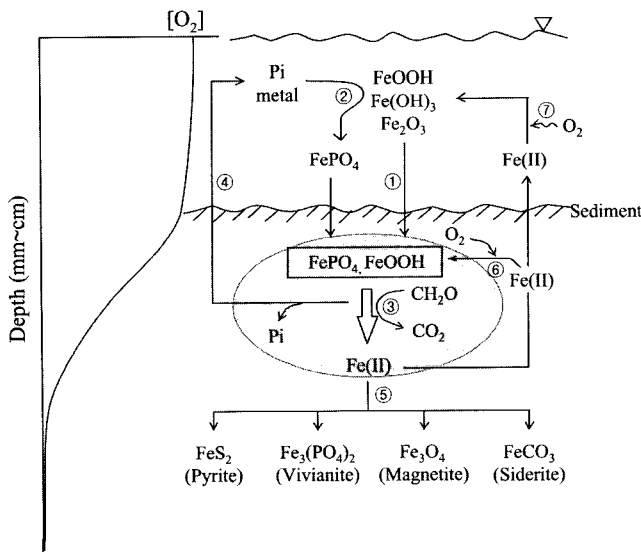
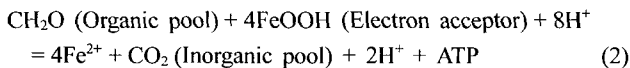


Fig. 3. Schematic presentation of Fe cycles in marine environments in relation to O₂ level. Highlighted area indicates organic carbon oxidation coupled to dissimilatory Fe(III) reduction.

철 환원에 의한 유기물 분해 및 조절요인

철 환원에 의한 유기물 분해

반응식 1에서 언급된 것과 같은 맥락에서, 철 환원은 기본적으로 산화된 형태의 철(예; FeOOH)을 최종전자수용체로 이용한 유기물 분해를 통해 에너지를 확보하는(equation 2) FeRB에 의해 일어나는 생화학적 과정이지만, 동시에 이 과정을 통해 유기탄소가 무기탄소로 전환되는 생지화학적으로 중요한 혐기성 호흡경로(Fig. 2)중의 하나이다.



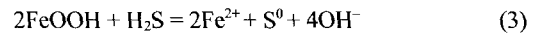
최근 10여 년간 다양한 해양환경에서 보고된 철 환원에 의한 유기물 분해의 상대적 중요성을 Table 1에 요약하였다. 그 이전부터 지화학적 분포로부터 다양한 환경 내의 Fe(III) 환원의 중요성에 대한 토의가 있었으며(Aller *et al.*, 1986; Lovely and Phillips, 1987), 본 논문에서는 퇴적물 배양실험을 통해 동일하게 획득된 결과만을 정리하였다. Table 1에 정리된 바와 같이 유기물 분해에서 차지하는 철 환원의 비율은 미약한 수준에서 거의 100%에 이르기까지 그 범위가 극단적으로 다양하게 나타나는 것을 알 수 있다. 일반적으로 해양퇴적도에서 황산염 환원이 상대적으로 우세한 유기물 분해경로이지만(Hyun *et al.*, 2003), 퇴적물 내에 Fe(III)의 농도가 높은 경우에는 유기물 분해에서 철 환원이 차지하는 비율이 황산염 환원에 비해 비슷하거나 높게 나타난다(Rysgaard *et al.*, 1998; Jensen *et al.*, 2003; Kostka *et al.*, 2002a, 2002b; Gribsholt *et al.*, 2003; Kristensen *et al.*, 2000). 즉, 퇴적물 내에 이용 가능한 Fe(III)의 농도가 FeRB에 의한 철 환원 반응을 결정하는 일차적인 요인이다. Thamdrup(2000)은 철 환원과 황산염 환원이 유기물 분해의 대부분을 차지하는 해양퇴적도에서 Fe(III)의 농도가 40~50 $\mu\text{mol cm}^{-3}$ 이상일 경우 유기물 분해의 대부분이 철 환원작용에 의해 일어나며 황산염 환원의 중요성이 감소한다고 보고하였다.

산소가 없는 상황에서 다음으로 이용이 용이한 NO_3^- 를 전자수용체로 사용하는 탈질화에 의한 유기물 분해가 중요할 수 있겠으나(Fig. 2) 유기물 유입이 많은 해양퇴적도에서는 질산염의 농도는 산소가 고갈되면서 빠르게 감소하므로 탈질산화에 의한 유기물 분해는 미약하게 나타난다(Nielsen *et al.*, 1995; Blackburn *et al.*, 1988; Christensen *et al.*, 2000). 따라서 혐기성 환경에서 철 환원을 억제할 수 있는 유기물 분해경로는 산화된 망간(MnO_2)을 전자수용체로 사용하는 미생물에 의한 Mn(IV) 환원이다(Lovley and Phillips, 1988). 실제로 덴마크 및 노르웨이 연안에서 Fe(III)의 농도가 40 $\mu\text{mol cm}^{-3}$ 이상되는 퇴적도에서는 Fe(III)에 의한 유기물 분해가 혐기성 유기물 분해의 32~75%를 차지하는 중요한 분해경로로 나타났으나(Canfield *et al.*, 1993b; Jensen *et al.*, 2003) 퇴적물 내의 Mn(IV) 농도가 135~175 $\mu\text{mol cm}^{-3}$ 로 유난히 높은 정점(S9)에서는 황산염 환원과 철 환원에 의한 유기물 분해가 거의 이루어지지 않고 대부분의 유기물 분해가 Mn(IV) 환원에 의해 일어났다(see Canfield *et al.*, 1993b in Table 1).

한편, 이용 가능한 유기물과 전자수용체의 존재 여부 외에도 황

산염 환원의 결과로 생성되는 황화수소(H_2S)는 Fe(III)와의 높은 반응성으로 인해 철 환원에 영향을 미칠 수 있다. 즉, 대부분의 Fe(III) 환원이 미생물에 의한 것으로 나타나지만 갯벌이나 염습지와 같은 연안퇴적도에서 황산염 환원이 우세하게 나타나는 시기에는 퇴적도 내에 황화수소 및 환원황의 농도가 증가하여 철 환원에 필요한 Fe(III)의 화학적 환원을 유발하게 되며(equation 3), 이는 FeRB가 필요로 하는 Fe(III)를 제거하여 FeRB의 활성을 저해하게 된다(Koretsky *et al.*, 2003; Jacobsen, 1994).

Abiotic Fe(III) reduction with sulfide:



이러한 S와 Fe(III) 간의 상호작용은 황산염 환원의 대사작용을 저해하는 molybdate(Mo)를 사용한 실험으로 증명이 가능하다. 배양실험 중인 퇴적물에 Mo를 첨가하면 황산염 환원작용이 억제되어 S의 생산이 감소되며, 이로 인해 황에 의한 철의 화학적 환원이 감소하여 FeRB가 이용가능한 Fe(III)의 농도가 증가하여 Mo를 첨가하지 않은 배양시료보다 Fe(II)의 농도가 증가하는 것으로 나타난다(Koretsky *et al.*, 2003).

철 환원 조절요인

앞에서 토의한 바와 같이 유기물의 양이 높은 연안퇴적도에서 FeRB의 활성을 조절하는 첫 번째 요인은 FeRB의 전자수용체로 사용가능한 Fe(III)의 농도이다(Thamdrup 2000; Jensen *et al.*, 2003). 산소가 풍부한 수층과 달리 대부분의 연안퇴적도는 산소의 투과도가 미약하여, FeRB가 필요로 하는 산화된 형태의 Fe(III)를 공급해 줄 수 있는 수단(Step 6 in Fig. 3)이 필수적으로 요구된다. 혐기성 연안퇴적도 내부에서 철 환원의 중요성을 결정하는 Fe(III)의 생성을 촉진하는 중요한 기작으로는: (1) 조석에 의한 퇴적물 내 공극수의 교환(tidal flushing), (2) 저서동물에 의한 생물교란(bioturbation), (3) 식생의 유무에 따른 퇴적물의 산화/환원 상태 변화 등을 들 수 있다. 조석에 의해 용존산소의 농도가 높은 해수가 퇴적물로 들어가 공극수 내의 환원물질들을 배출해내거나 산화시키는 과정에서 또는 생물교란에 의해 생긴 burrow를 통해 산소가 퇴적물로 공급되는 경우 환원된 형태의 Fe(II)가 Fe(III)로 산화되거나, 식물의 뿌리를 통해 산소가 공급되어 뿌리 주변부(rhizosphere)에 미세산화환경을 조성함으로써 FeRB가 이용가능한 Fe(III)가 지속적으로 공급된다(Fig. 4).

Fe(III)의 농도를 조절하는 이들 환경요인들의 중요성을 보다 구체적으로 파악하기 위해 최근에 집중적인 연구결과들(Kostka *et al.*, 2002a, 2002b, Gribsholt *et al.*, 2003, Hyun *et al.*, in preparation)이 축적된 미국 Georgia 주 염습지의 대표적인 서식지에서의 결과를 분석하였다(Table 1). 조석에 의한 해수 유통(tidal flushing)이 미흡하여 간조 시에도 표층 퇴적도가 물에 잠겨있어 독성이 강한 S의 축적으로 식물(*Spartina alterniflora*)의 생장이 제한(Koch *et al.*, 1990)되는 SS(또는 MM) 지역의 경우, 물질순환이 원활하지 않아 해수로부터 지속적인 Fe(III)의 공급이 부진하고, 공극수 내에 축적된 S로 인해(Valiela *et al.*, 1978; King *et al.*, 1982), 철 환원에 필요한 Fe(III)가 황과 결합하여 금속-황 화합물(예; FeS_2)을 형성하여 Fe(III) 환원에 필요한 Fe(III)를 제거함으로써 FeRB

Table 1. Partitioning of dissimilatory Fe(III) reduction in anaerobic carbon oxidation measured at various marine environments

Location & Station ID	Environmental description	Solid phase constituents		Fe(III) /TRS	Carbon oxidation (% C oxidation) by		Source
		TRS*	Fe(III)		Sulfate Reduction	Fe(III) Reduction	
(Salt marsh sediment):							
Sapelo Is., Ga (July & August)							
BUC	Bioturbated but unvegetated tidal creek	-	-	-	mmol m ⁻² d ⁻¹ (0-5 cm) ^(c)	119	Kostka <i>et al.</i> (2002a)
BVL	Bioturbated and vegetated levee by TS ^(a)	-	-	-	272	448	
MM	Mid marsh vegetated by SS ^(b)	-	-	-	310	nd	
Skidaway Is., Ga. (July)							
NUC	Nonbioturbated and unvegetated creek bank	148	nd	8.9	40 (82%)	nd	Kostka <i>et al.</i> (2002b)
BVL	Bioturbated and vegetated levee by TS	14	124	8.9	2.6 (6%)	86.2 (109%)	
Skidaway Is., Ga. (August)							
BUC	0-5 cm away from burrow wall ^(d)	130	42	0.32	219 (14%)	1305 (86%)	
	5-10 cm away from burrow wall	140	25	0.18	387 (21%)	1371 (79%)	Gribsholt <i>et al.</i> (2003)
	15-20 cm away from burrow wall	170	20	0.11	756 (46%)	683 (54%)	
BVL	Bulk levee sediment vegetated by TS	51	5	0.10	920 (72%)	126 (28%)	
	Rhizosphere of TS	4	113	30.5	60 (4%)	1524 (96%)	
Skidaway Is., Ga. (July)							
SS	0-3 cm depth at vegetated by SS	4029	165	0.04	35.4 (95%)	nd	
SS	3-6 cm depth at vegetated by SS	2723	173	0.06	15.8 (95%)	nd	Hyun <i>et al.</i> (unpublished data)
TS	0-3 cm depth at bioturbated and vegetated by TS	672	1043	1.55	46.4 (22%)	44.9 (21%)	
TS	3-6 cm depth at bioturbated and vegetated by TS	529	1165	2.20	46.0 (51%)	61.9 (69%)	
CB	0-3 cm depth at bioturbated but unvegetated creek bank	1839	2026	1.10	22.3 (64%)	25.1 (72%)	
CB	3-6 cm depth at bioturbated but unvegetated creek bank	2005	855	0.43	19.8 (69%)	16.6 (57%)	
(Mangrove sediment):							
Bangrong, Thailand							
MB	Mid intertidal part of mangrove sediment	μmol g ⁻¹ dw (0-8 cm) ^(e)			mmol m ⁻² d ⁻¹ (0-16 cm) ^(c)		Kristensen <i>et al.</i> (2000)
MC	Non vegetated mud flat	20-26	14-15		36.1 (73-84%)	16.6 (27-39%)	
MD	Non vegetated mud and sand flat	0.1-1.0			5.2 (15-17%)		
(Subtidal coastal sediment):							
Skagerak							
S4	Depth 200 m	[Mn(IV)], μmol cm ⁻³			mmol m ⁻² d ⁻¹ (0-10 cm) ^(c)		Canfield <i>et al.</i> (1993b)
S6	400 m	7-10	50-60		8.1 (51%)	5.1 (32%)	
S9	600 m	7-9	48-62		2.9 (28%)	5.2 (51%)	
		1.5-1.7	110-150		<0.1 (-)	0 (-)	
Baltic-North Sea							
BB2	Depth 25 m	μmol cm ⁻³ (0-2 cm) ^(e)			mmol m ⁻² d ⁻¹ (0-10 cm) ^(c)		Jensen <i>et al.</i> (2003)
K3	56 m	14-17	35-43		10.8 (95%)	0.65 (5%)	
					10.0 (25%)	29.7 (75%)	

*total reduced sulfur; (a) tall form of *Spartina alterniflora*; (b) short form of *S. alterniflora*; (c) depth integration range; (d) average for 0-6 cm depth interval; (e) depth range

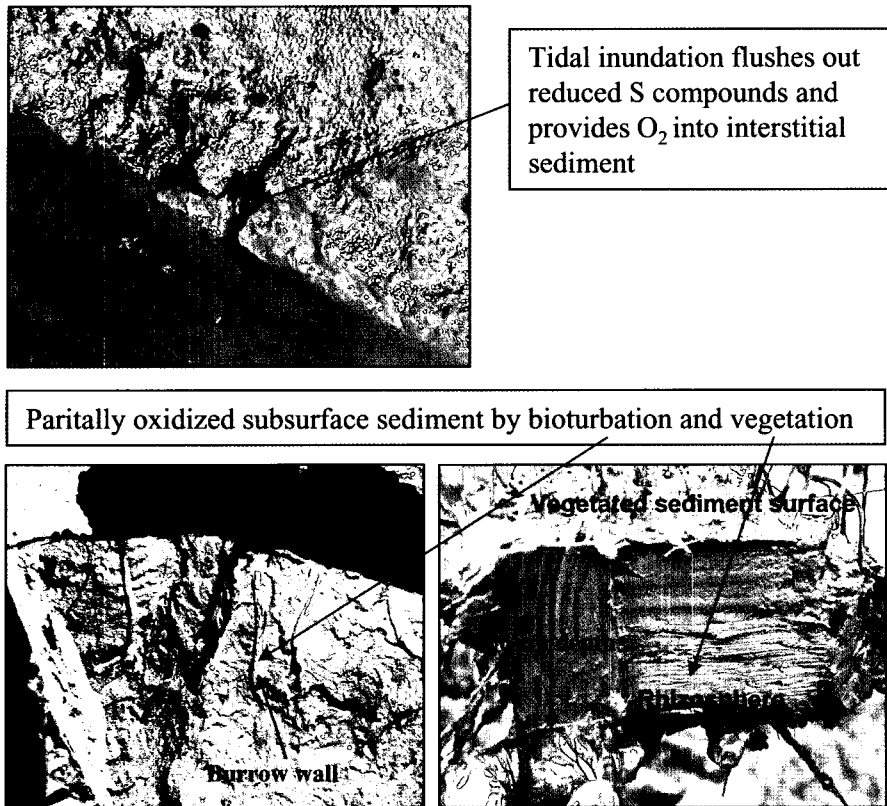


Fig. 4. Significance of tidal flushing, bioturbation and vegetation providing oxygen, thereby oxidizing Fe(II) to reactive Fe(III) by changing redox conditions of the sediment.

에 의한 유기물 분해가 억제되며, 따라서, 유기물 분해의 대부분이 황산염 환원에 의해 일어난다. 생물교란과 관련하여, Gribsholt *et al.* (2003)은 burrow wall의 수 mm 이내에서는 황산염 환원보다 철 환원이 상대적으로 높게 나타나며, burrow wall에서 멀어지면서 황산염 환원의 상대적 중요도가 높아지는 것으로 보고하였다. 마찬가지로 Kostka *et al.* (2002a)은 생물교란이 일어나지 않은 일반 퇴적토(NUC)에서는 황산염 환원이 중요한 반면, *Uca pugnax* (fiddler crab)에 의한 생물 교란이 활발한 퇴적물(BVL)에서 철환원에 의해 유기물 분해가 주도된다고 보고하였다(Table 1). 한편, 식생과 관련하여 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 및 대기 간 화학적 물질교환의 매개자 역할을 하기 때문에 (Morris and Whiting, 1985; Howes and Teal, 1994) 산화 금속(특히 FeOOH)의 공급이 원활히 이루어져 FeRB에 의한 혐기성 유기물 분해의 중요성이 황산염 환원에 비해 상대적으로 클 수 있다 (Gribsholt *et al.*, 2003). 철 환원에 의한 유기물 분해의 중요성은 Fe(III)와 총 황원황(total reduced sulfur, TRS)간의 상대적인 농도비로도 추론이 가능하다(Table 1) 즉, Fe(III)과 TRS의 비율이 증가 할수록 유기물 분해에서 철환원이 차지하는 비중이 절대적으로 높아지는데 특히 뿌리 주변부(Fe(III)/TRS=30.5)나 식생이 발달하고 생물교란 정도가 높은 지역(Fe(III)/TRS=8.9)에서는 철환원이 유기물 분해의 거의 대부분(>90%)을 차지함을 알 수 있다 (Kostka *et al.*, 2002b; Gribsholt *et al.*, 2003).

철 환원과 생물정화

자연환경으로 유입되는 특정 유/무기물들의 경우 독성으로 인해 분해 및 순환경로 상에서 주변생태환경 및 인간활동에 지대한 영향을 미치므로 그로 인한 피해를 제거 또는 완화하기 위한 별도의 연구가 필요하다. 오염원의 생물정화는 미생물을 이용하여 환경에 유해한 작용을 하는 특정 유/무기 오염원들을 분해하거나 변환시키는 과정을 의미한다(Dua *et al.*, 2002). 일반적으로 오염원에 대한 생물 정화는 분해효율 면에서 상대적으로 우수한 호기적 처리(aerobic treatment)에 주안점을 두어왔다(Cerniglia and Heitkamp, 1989). 그러나 호기적 생물정화는 필연적으로 야기되는 혐기성 환경을 억제하기 위해 충분한 산소(산화제)를 공급하기 위한 폭기 및 교반시설을 고려해야하는 등, 시설 및 유지비용 면에서 비싸며, 특히 대부분이 혐기성 환경인 연안퇴적토에서의 현장정화(*in situ* treatment)에 적용하기는 더욱 쉽지 않다. 반면, 혐기성 미생물을 이용할 경우 혐기성 연안 퇴적토 내 오염원에 대한 직접적인 현장 생물정화나 준설한 오염 퇴적토를 매립하기 전 단계에서 혐기성 미생물을 이용한 현장의 생물정화(*ex situ* treatment)가 비용 면에서 저렴한 이점이 있다(Coates *et al.*, 1997; Reinhard *et al.*, 1997; Anderson *et al.*, 1998).

일반적으로 해양환경에서는 황산염의 농도가 높게 나타나므로, 오염원의 혐기성 생물정화에 있어서도 황산염을 전자수용체로 사용하는 SRB에 의한 오염원 정화에 대한 연구가 상대적으로 광범위하게 진행되어왔다(Lovley and Phillips, 1992; Lovley *et al.*, 1993; Rabus *et al.*, 1993; Rueter *et al.*, 1994; LaRock *et al.*,

1996; Caldwell *et al.*, 1998; Harms *et al.*, 1999). 그러나 SRB는 대산산물로 독성이 강한 황화수소를 배출함으로써 환경 내에 2차 오염을 유발하는 단점이 있다. 반면, FeRB는 SRB의 활성을 억제하며, 동시에 철 환원 결과 생성되는 Fe²⁺는 독성이 강한 황화수소와 결합하여 금속-황화합물을 형성함으로써 S를 제거한다는 점에서 FeRB를 이용한 유/무기 오염원의 생물정화가 환경친화적인 관점에서 상당한 타당성을 내포한다. 특히 지표 하 퇴적도(subsurface sediment)와 같이 Fe(III)의 농도가 황산염보다 높은 환경이나 폐광상과 같이 산성침출수에 의한 오염이 심각한 환경에서는 산에 대한 내성이 강한 FeRB를 이용한 금속오염원의 생물정화가 황산염 환원보다 훨씬 효과적인 수단이 될 수 있다(Johnson, 1998; Küsel *et al.*, 1999).

FeRB에 의한 생물정화는 크게 유기 오염원에 대한 정화와 금속오염원에 대한 정화로 분류될 수 있다. 유기 오염원의 경우 FeRB가 다환방향족 탄화수소(PAHs; polycyclic aromatic hydrocarbons)와 같은 유기오염원을 직접적인 에너지원으로 사용하여 대상오염물질을 분해 또는 변환시켜 환경 내에서 제거하는 방식으로 이루어진다(Lovley *et al.*, 1989; Lovley *et al.*, 1994; Kazumi *et al.*, 1995; Anderson *et al.*, 1998). Fe(III)을 이용한 유기 오염원의 생물정화의 경우, 비수용성인 Fe(III)을 환원하는 효소의 활성이 제한요인으로 작용할 수 있다. 이와 관련하여, Lovley *et al.*(1994)은 NTA(nitritotriacetic acid)와 같은 유기물과 Fe(III)와의 착화합물을 형성하여 비수용성인 Fe(III)의 이용도를 높여줌으로써 FeRB를 이용한 생물정화 효율을 높일 수 있다고 보고했다.

금속 오염원에 대한 생물정화의 경우, FeRB를 이용하여 수용성이며 산화된 형태로서 독성을 띠는 크롬 [Cr(VI)], 코발트 [Co(III)], 셀레늄 [Se(VI), Se(IV)] 등의 금속오염원과 우라늄 [U(VI)]과 같은 방사성 금속동위원소들을 상대적으로 비수용성이며 독성이 완화(또는 제거)된 Cr(III), Co(II), Se(0), U(IV)의 환원된 형태로 변환시켜 환경에서 분리/제거하는 방법들이 보고되고 있다(Lovley *et al.*, 1991; Fredrickson and Gorby, 1996; Lovley and Coates, 1996; Oremland 1994; Petrie *et al.*, 2003). 이때, 금속류의 생물정화에 이용되는 세균들은 전자수용체로서 특정 금속 오염원(예; Se, U, As, Cr 등)만 사용하기 보다는 많은 경우 Fe(III)나 S⁰를 동시에 사용하기 때문에 금속환원세균(metal reducing bacteria)으로 일반적으로 분류되기도 한다(Lovley and Coates, 1997). FeRB의 유기물 분해 및 금속 환원작용을 최대한 활용할 경우 생물정화의 효과를 극대화시킬 수 있다. 예로서, Shen *et al.* (1996)은 Cr(VI)과 PAHs로 오염된 환경에서 Cr(VI) 환원세균이 PAHs를 탄소원으로 사용하여 두 가지 오염원을 동시에 분해할 수 있는 가능성에 대해 보고하였다. 또한 FeRB와 관련된 간접적인 생물정화 방법으로서 FeRB에 의해 환원된 Fe(II)가 환원제로 작용하여 TNT (2,4,6-trinitrotoluene)나 4-Cl-NB(4-chloronitrobenzene) 등을 변환시키는 과정(Heijman *et al.*, 1993; Hofstetter *et al.*, 1999) 등을 들 수 있다.

결론적으로 FeRB에 의한 혐기성 환경에서의 유기물 분해 기능, 금속류에 대한 전환기능 및 Fe(III) 환원과 연관된 물질순환기능에 대한 연구를 통해 유기물의 부하가 높은 연안퇴적도, 혐기성 대만의 수층 및 저층 생태계 등에서의 유기물 분해경로와 영양염 및 금속원소의 거동을 보다 정확히 이해 할 수 있다. 또한, 생태/

환경공학적 관점에서도 FeRB에 대한 생리/생태적 연구는 우리나라와 같이 부영양화된 연안환경과 인공 가두리 양식장의 개선, 독성오염원의 생물정화 등 연안역의 환경친화적 관리가 절실히 요구되는 상황에서 향후 심도있는 연구가 진행되어야 할 분야이다.

감사의 글

본 논문의 심사를 통해 귀중한 조언을 해주신 심사위원들께 감사의 마음을 전합니다. 본 논문은 혐기성 갯벌 내 유기물의 분해 경로 및 생지화학적 물질순환 과정을 파악하기 위한 연구(한국해양연구원; PE92300)와 극한/혐기성 환경에 서식하는 FeRB의 재현(극지연구소; PP05001) 및 유용 FeRB의 환경/생태공학적 이용을 위한 연구(산업자원부 지원 서해연안환경연구소; PN54700)의 지원을 받아 수행되었습니다.

참고문헌

Aller, R.C., J.E. Mackin, and R.T. Cox, Jr., 1986. Diagenesis of Fe and S in Amazon inner shelf muds: apparent dominance of Fe reduction and implication for the genesis of ironstones. *Cont. Shelf. Res.*, **6**: 263-289.

Anderson, R.T., J.N. Rooney-Varga, C.V. Gaw, and D.R. Lovley, 1998. Anaerobic benzene oxidation in the Fe(III) reduction zone of petroleum-contaminated aquifers. *Environ. Sci. Technol.*, **32**: 1222-1229.

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.

Bostrom, B., M. Jansson, and C. Forsberg, 1982. Phosphorus release from lake sediments. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **18**: 5-59.

Caldwell, M.E., R.M. Garrett, R.C. Prince, and J.M. Sufliata, 1998. Anaerobic biodegradation of long-chain n-alkanes under sulfate reducing conditions. *Environ. Sci. Technol.*, **32**: 2191-2195.

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.

Canfield, D.E., 1994. Factors influencing organic carbon preservation in marine sediments. *Chem. Geol.*, **114**: 315-329.

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.

Cerniglia, C.E., and M.A. Heitkamp, 1989. Microbial degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAH) in the aquatic environment. In: *Metabolism of polycyclic aromatic hydrocarbons in the aquatic environment*, edited by Varanasi, U., CRC Press, Boca Raton, FL., pp. 41-68.

Chapelle, F.H., and D.R. Lovley, 1992. Competitive exclusion of sulfate reduction by Fe(II)-reducing bacteria: a mechanism for pro-

- ducing discrete zones of high-iron ground water. *Groundwater*, **30**: 29-36.
- 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.
- Coates, J.D., J. Woodard, J. Allen, P. Philp, and D.R. Lovley, 1997. Anaerobic degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons and alkanes in petroleum-contaminated marine harbour sediments. *Appl. Environ. Microbiol.*, **63**: 3589-3593.
- Coleman, M.L., D.B. Hedrick, D.R. Lovley, D.C. White, and K. Pye. 1993. Reduction of Fe(III) in sediments by sulphate-reducing bacteria. *Nature*, **361**: 436-438.
- Dua, M., A. Singh, N. Sethunathan, and A.K. Johri, 2002. Biotechnology and bioremediation: successes and limitation. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, **59**: 143-152.
- Fenchel, T. G.M. King, and T.H. Blackburn, 1998. Bacterial biogeochemistry: the ecophysiology of mineral cycling. Academic Press, San Diego, p. 307.
- Fredrickson, J.K., and Y.A. Gorby, 1996. Environmental processes mediated by iron-reducing bacteria. *Curr. Opin. Biotech.*, **7**: 287-294.
- Gottschalk, G., 1986. Bacterial metabolism. Springer-Verlag, New York, p. 359.
- Gribsholt, B., J.E. Kostka, and E. Kristensen, 2003. Impact of fiddler crabs and plant roots on sediment biogeochemistry in a Georgia saltmarsh. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **259**: 237-251.
- Harms, G., K. Zengler, R. Rabus, F. Aeckersberg, D. Minz, R. Rosello-Mora, and F. Widdel. 1999. Anaerobic oxidation of *o*-xylene, *m*-xylene, and homologous alkylbenzenes by new types of sulfate-reducing bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.*, **65**: 999-1004.
- Hedges, J.I., and R.G. Keil, 1995. Sedimentary organic matter preservation: an assessment and speculative synthesis. *Mar. Chem.*, **49**: 81-115.
- Hines, M.E., D.A. Bazylinski, J.B. Tugel, and W.B. Lyons, 1991. Anaerobic microbial biogeochemistry from two basins in the Gulf of Maine: evidence for iron and manganese reduction. *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, **32**: 313-324.
- 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. Prog. 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, pp. 239-259.
- Hyun, J.-H., H.K. Lee, and K.K. Kwon, 2003. Sulfate reduction in marine environments: its controlling factors and relative significance in mineralization of organic matter. [*The Sea*] *J. Kor. Soc. Oceanogr.*, **8**: 210-224.
- Jacobsen, M.E., 1994. Chemical and biological mobilization of Fe(III) in marsh sediments. *Biogeochem.*, **25**: 41-60.
- Jahnke, R.A., and D.B., Craven, 1995. Quantifying the role of heterotrophic bacteria in the carbon cycle: A need for respiration rate measurements. *Limnol. Oceanogr.*, **40**: 436-441.
- Jensen, M.M., B. Thamdrup, S. Rysgaard, M. Holmer, and H. Fossing. 2003. Rates and regulation of microbial iron reduction in sediments of the Baltic-North Sea transition. *Biogeochem.*, **65**: 295-317.
- Johnson, D.B., 1998. Biodiversity and ecology of acidophilic microorganisms. *FEMS Microbiol. Ecol.*, **27**: 307-317.
- Kazumi, J., M.M. Haggblom, and L.Y. Young, 1995. Degradation of monochlorinated and nonchlorinated aromatic compounds under iron-reducing conditions. *Appl. Environ. Microbiol.*, **61**: 4069-4073.
- King, G.M., M.J. Klug, R.G. Wiegert, and A.G. Chalmers, 1982. Relation of soil water movement and sulfide concentration to *Spartina alterniflora* production in a Georgia Salt Marsh. *Science*, **218**: 61-63.
- 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.
- King, G.M., D. Kirchman, A.A. Salyer, W. Schlesinger, and J.M. Tiedje, 2000. Global environmental change. Am. Soc. Microbiol., Washington D.C., 12 pp.
- Koch, M.S., I.A. Mendelssohn, and K. L. McKee, 1990. Mechanism for the hydrogen sulfide-induced growth limitation in wetland macrophytes. *Limnol. Oceanogr.*, **35**: 399-408.
- Koretsky, C.M., C.M. Moore, K.L. Lowe, C. Meile, T.J. DiChristina, and P. Van Cappellen, 2003. Seasonal oscillation of microbial iron and sulfate reduction in saltmarsh sediments (Sapelo Island, GA, USA). *Biogeochem*, **64**: 179-203.
- 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. *Biogeochemistry*, **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., 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.
- Küsel, K., T. Dorsch, G. Acker, and E. Stackebrandt, 1999. Microbial reduction of Fe(III) in acidic sediments: isolation of *Acidiphillum cryptum* JF-5 capable of coupling the reduction of Fe(III) to the oxidation of glucose. *Appl. Environ. Microbiol.*, **65**: 3633-3640.
- LaRock, P.A., J.-H. Hyun, S. Boutelle, W.C. Burnett, and C.D. Hull, 1996. Bacterial mobilization of polonium. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **60**: 4321-4328.
- Lovley, D.R., and E.J.P. Phillips, 1986. Organic matter mineralization with reduction of ferric iron in anaerobic sediments. *Appl Environ Microbiol.*, **51**: 683-689.
- 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., J.F. Stolz, G.L. Nord, and E.J.P. Phillips. 1987. Anaerobic production of magnetite by a dissimilatory iron-reducing microorganism. *Nature*, **330**: 252-254.
- Lovley, D.R., and E.J.P. Phillips, 1988. Manganese inhibition of microbial iron reduction in anaerobic sediments. *Geomicrobiol.*

- J.*, **6**: 145-155.
- Lovley, D.R., M.J. Baedeker, D.J. Lonergan, I.M. Cozzarelli, E.J.P. Phillips, and D.I. Siegel, 1989. Oxidation of aromatic contaminants coupled to microbial iron reduction. *Nature*, **339**: 297-299.
- Lovley, D.R., 1990. Magnetite formation during microbial dissimilatory iron reduction. In: Iron biominerals, edited by Frankel, R.B., and R.P. Blakemore, Plenum Publishing Co., New York. pp. 151-166.
- Lovley, D.R., 1991. Dissimilatory Fe(III) and Mn(IV) reduction. *Microbiol. Rev.*, **55**: 259-287.
- Lovley, D.R., E.J.P. Phillips, Y.A. Gorby, and E.R. Landa, 1991. Microbial reduction of uranium. *Nature*, **350**: 413-416.
- Lovley, D.R., and E.J.P. Phillips, 1992. Reduction of uranium by *Desulfovibrio desulfuricans*. *Appl. Environ. Microbiol.*, **58**: 850-856.
- Lovley, D.R., E.E. Roden, E.J.P. Phillips, and J.C. Woodward, 1993. Enzymatic iron and uranium reduction by sulfate-reducing bacteria. *Mar. Geol.*, **113**: 41-53.
- Lovley, D.R., J.C. Woodward, and F.H. Chapelle, 1994. Stimulated anoxic biodegradation of aromatic hydrocarbon using Fe(III) ligands. *Nature*, **370**: 128-131.
- Lovley, D.R., and J.D. Coates, 1997. Bioremediation of metal contamination. *Curr. Opin. Biotech.*, **8**: 285-289.
- Lovley, D.R., 2000. Environmental microbe-metal interactions. ASM Press, Washington, D.C., 395 pp.
- Lowe, K.L., T.J. Dichristina, A.N. Roychoudhury, and P. Van Cappellen, 2000. Microbiological and geochemical characterization of microbial Fe(III) reduction in salt marsh sediments. *Geomicrobiol. J.*, **17**: 163-178.
- Mortimer, R.J.G., M.K. Coleman, and J.E. Rae, 1997. Effect of bacteria on the elemental composition of early diagenetic siderite: implications for paleoenvironmental interpretations. *Sedimentology*, **44**: 759-765.
- Nealson, K.H., and D. Saffarini, 1994. Iron and manganese in anaerobic respiration: environmental significance, physiology, and regulation. *Annu. Rev. Microbiol.*, **48**: 311-343.
- 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.
- Oremland, R.S., J.S. Blum, C.W. Culbertson, P.T. Visscher, L.G. Miller, P. Dowdle, and F.E. Strohmaier, 1994. Isolation, growth, and metabolism of an obligatory anaerobic, selenate-respiring bacterium, strain SES-3. *Appl. Environ. Microbiol.*, **60**: 3011-3019.
- Petrie, L., N.N. North, S.L. Dollhopf, D.L. Balkwill, and J.E. Kostka, 2003. Enumeration and characterization of iron(III)-reducing microbial communities from acidic subsurface sediments contaminated with uranium(VI). *Appl. Environ. Microbiol.*, **69**: 7467-7479.
- Rabus, R., R. Nordhaus, W. Ludwig, and F. Widdel, 1993. Complete oxidation of toluene under strictly anoxic conditions by a new sulfate-reducing bacterium. *Appl. Environ. Microbiol.*, **59**: 1444-1451.
- Reinhard, M., S. Shang, P.K. Kitanidis E. Orwin G.D. Hopkins, and C.A. Lebron, 1997. In situ BTEX biotransformation under enhanced nitrate- and sulfate reducing conditions. *Environ. Sci. Technol.*, **31**: 28-36.
- Rueter, P., R. Rabus, H. Wilkes, F. Aeckersberg, F. Rainey, H.W. Jannasch, and F. Widdel, 1994. Anaerobic oxidation of hydrocarbons in crude oil by new types of sulphate-reducing bacteria. *Nature*, **372**: 455-458.
- Rysgaard, S., B. Thamdrup, N. Risgaard-Petersen, H. Fossing, P. Berg, P.B. Christensen, and T. Dalsgaard, 1998. Seasonal carbon and nutrient mineralization in a high-Arctic coastal maine sediment, Young Sound, northeast Greenland. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **175**: 261-276.
- Shen, H., H. Prichard, and G.W. Sewell, 1996. Microbial reduction of Cr⁶⁺ during anaerobic degradation of benzonate. *Environ. Sci. Technol.*, **30**: 1667-1674.
- Thamdrup, B. 2000. Bacterial manganese and iron reduction in aquatic sediments. *Adv. Microb. Ecol.*, **16**: 41-84.
- 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.
- Valiela, I., J.M. Teal, and W.G. Deuser, 1978. The nature of growth forms in the salt marsh grass *Spartina alterniflora*. *Am. Naturalist*, **112**: 461-470.

2005년 4월 18일 원고접수

2005년 7월 14일 수정본 채택

담당편집위원: 김상진