

Article

갈조류 감태(*Ecklonia cava*)의 포자체와 배우체 생장에 영향을 주는 수온과 pCO<sub>2</sub> 농도의 상호작용

오지철<sup>1</sup> · 유옥환<sup>2</sup> · 최한길<sup>3\*</sup>

<sup>1</sup>국립공원관리공단 국립공원연구원 해양연구센터  
(590-833) 여주시 돌산읍 강남로 31

<sup>2</sup>한국해양과학기술원 생물·생태계연구본부  
(426-744) 경기도 안산시 상록구 해안로 787

<sup>3</sup>원광대학교 자연과학대학 생명과학부  
(570-749) 익산시 익산대로 460

Interactive Effects of Increased Temperature and pCO<sub>2</sub> Concentration on the Growth of a Brown Algae *Ecklonia cava* in the Sporophyte and Gametophyte Stages

Ji Chul Oh<sup>1</sup>, Ok Hwan Yu<sup>2</sup>, and Han Gil Choi<sup>3\*</sup>

<sup>1</sup>Marine Reserch Center, National Park Research Institute, Korea National Park Service  
Yeosu 590-833, Korea

<sup>2</sup>Marine Life and Ecosystem Division, KIOST  
Ansan 426-744, Korea

<sup>3</sup>Division of Biological Science, College of Natural Sciences, Wonkwang University  
Iksan 570-749, Korea

**Abstract :** To examine the effects of increased CO<sub>2</sub> concentration and seawater temperature on the photosynthesis and growth of forest forming *Ecklonia cava* (Laminariales, Phaeophyta), sporophytic discs and gametophytes were cultured under three pCO<sub>2</sub> concentrations (380, 750, 1000 ppm), four temperatures (5, 10, 15, 20°C for sporophytes; 10, 15, 20, 25°C for gametophytes), and two irradiance levels (40, 80 μmol photons m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>) for 5 days. Photosynthetic parameter values (ETR<sub>max</sub>, E<sub>k</sub>, and α) were generally higher as sporophytic discs were grown under low temperature and increased CO<sub>2</sub> concentration at 750 ppm. However, photosynthesis of *Ecklonia* sporophytes was severely inhibited under a combination of high temperature (20°C) and 1000 ppm CO<sub>2</sub> concentration at the two photon irradiance levels. The growth of gametophytes was maximal at the combination of 380 ppm (present seawater CO<sub>2</sub> concentration) and 25°C. Minimal growth of gametophytes occurred at enriched pCO<sub>2</sub> concentration levels (750, 1000 ppm) and high temperature of 25°C. The present results imply that climate change which is increasing seawater temperature and pCO<sub>2</sub> concentration might diminish *Ecklonia cava* kelp beds because of a reduction in recruitments caused by the growth inhibition of gametophytes at high pCO<sub>2</sub> concentration. In addition, the effects of increased temperature and pCO<sub>2</sub> concentration were different between generations - revealing an enhancement in the photosynthesis of sporophytes and a reduction in the growth of gametophytes.

**Key words :** CO<sub>2</sub>, *Ecklonia cava*, photosynthesis, sporophytes, gametophytes

\*Corresponding author. E-mail : hgchoi@wku.ac.kr

## 1. 서 론

지구 대기의 CO<sub>2</sub> 농도는 산업혁명이 일어난 1800년대 170 ppm에서 현재 380 ppm, 그리고 2100년대에는 1,000 ppm까지 증가할 것으로 예측되며, 해양은 이중 약 30%를 흡수하여 지구온난화를 지연시키는 완충작용을 한다(Feely et al. 2004; Pandolfi et al. 2011). 해수에 용존된 pCO<sub>2</sub> 증가는 수소이온농도(pH)를 현재의 pH 8.1에서 점진적으로 감소하여 2100년에는 pH 7.6~7.8에 도달할 것으로 예견되는데 이러한 현상을 해양산성화(ocean acidification)라고 한다(Stumm and Morgan 1970; Takahashi et al. 1997; Caldeira and Wickett 2003, 2005; Orr et al. 2005). 해양산성화는 산호의 석회화율(calcification rate) 감소 및 사망률 증가를 초래하고, 무척추동물인 성게의 경우 성장 및 석회화율은 성체에 비해 유생 단계에서 현저한 감소를 보였다. 또한 성게 유생의 수정 및 분화(development)도 pCO<sub>2</sub> 농도가 높은 조건에서 억제되는 것으로 확인되어 해양산성화는 생활사의 초기단계에 커다란 영향을 미치는 것으로 나타났다(Dupont et al. 2008). 담치와 굴의 성체 실험에서 사망율은 pH 7.3인 해수에서 50%였고, pH 7.0에서 100%로 확인되었으며 pH 7.9에서 석회화율과 성장률이 감소하였고, 유생의 착생과 생장이 감소하는 등 성게와 유사한 반응을 보였다(Michaelidis et al. 2005). 해조류의 경우 세포벽에 탄산칼슘(CaCO<sub>3</sub>)을 가지는 유·무절석회조류(Calcareous Algae)는 탄산칼슘이 없는 일반 해조류에 비해 산성화된 해수에서 성장, 석회화율 및 광합성이 감소되지만 비석회성 일반 해조류의 성장과 광합성은 오히려 증가하는 것으로 알려져 있다(Mercado et al. 1999; Rievesell et al. 2000; Martin and Gattuso 2009; Diaz-Pulido et al. 2011; Zou et al. 2011; Hofmann et al. 2012).

해조류는 연안생태계에서 다양한 해양생물의 요람으로써 산란장, 생육장, 섭이장 및 은신처 제공 등 생태적 서비스를 제공하므로 해양생물의 종다양성과 생산성 증대에 기여하는 매우 중요한 일차생산자이다(Eriksson et al. 2006; Lindstrom 2009). 그러나 해수에 용존된 CO<sub>2</sub>는 석회조류(예, *Corallina officinalis*, *Emiliania huxleyi*, *Gephyrocapsa oceanica*) 포자체의 석회화율을 감소시키고 세포 괴사를 유발하여 사망률을 증가시켰고(Rievesell et al. 2000; Hofmann et al. 2012), *Lithophyllum cabiochae*의 배우체의 석회화율은 pCO<sub>2</sub> 농도가 700 ppm 이상인 해수에서 낮게 나타났다(Martin and Gattuso 2009). 한편 비석회성 *Lobophora papenfussii*의 포자체 생장은 380~560 ppm의 pCO<sub>2</sub> 농도 범위에서 차이가 없었지만, 고농도인 1,140 ppm에서는 감소되었다(Diaz-Pulido et al. 2011). 켈프종인 *Ecklonia radiata* 포자체의 광합성은 380 ppm에

비해 550 ppm에서 증가하였으며(Connell and Russell 2010), 툿(*Sargassum fusiforme*)도 380 ppm에 비해 700 ppm에서 생장이 촉진되었다(Zou et al. 2011). 켈프종 배우체의 발아와 생장은 해중립을 구성하는 포자체의 가입과 생장에 매우 중요한 역할을 하는데, *Macrocystis pyrifera*의 배우체 발아율은 산성화된 해수(1,200 ppm)에서 감소하였고 배우체 생장은 820 ppm 농도까지 촉진되었으나, 1,200 ppm에서는 오히려 억제되었다(Roleda et al. 2012). Delille et al. (2009)은 켈프숲에서 pCO<sub>2</sub> 농도는 매일 80~530 ppm 범위에서 변화한다고 기록하였으며, *Macrocystis* sp.의 포자엽에서 방출된 배우체는 낮은 혹은 높은 pCO<sub>2</sub> 농도를 경험하게 된다(Johnston et al. 1992).

우리나라에서 감태(*Ecklonia cava*)는 연안 생태계에서 해중립을 구성하는 대형 갈조류로서 생태학적으로 중요한 기능을 담당하고 있으며(Kang and Yoo 1993; Brown and Lamare 1994), 해중립 조성용, 식용 또는 기능성 화학물질의 원료(Athukorala et al. 2006; Hong et al. 2006)로서 그 수요가 지속적으로 증대되고 있다. 과거에 감태는 다른 해조류와 달리 직접 식용되지 않아서 소라, 전복 등 양식 산업의 먹이자원으로 이용되어 왔으며, 수질정화, 자원조성 및 CO<sub>2</sub> 저감에도 이용되고 있다(Kang 2013). 또한 감태는 항암, 항응집소 및 항트롬빈 다당류로 알려진 후코이단(Heo et al. 2003)과 노화방지나 만성 성인병 예방 효과가 있는 폴리페놀의 함량이 다른 갈조류에 비하여 높은 것으로 알려져(Ahn et al. 2007), 기능성 건강식품과 의약품 산업에서도 관심이 높아지고 있다(Hwang et al. 2010; Kang 2013). 하지만, 감태 군락은 점차 감소되고 있으며(Hwang et al. 2009), 한번 훼손된 지역이 안정된 군락으로 회복되기 위해서는 약 3~4년의 긴 시간이 소요되는 것으로 알려져 있다(Wi et al. 2008). 따라서 본 연구는 연안 생태계에서 다양한 생태적 서비스를 제공하고 CO<sub>2</sub> 저감 능력이 탁월한 감태의 포자체와 현미경적 크기의 배우체가 pCO<sub>2</sub> 농도, 수온 및 조도 변화에 따른 광합성율과 성장도를 연구하여 대기 중의 CO<sub>2</sub> 분압상승 및 해양산성화에 대한 생태적 변화의 자료를 제공하기 위하여 수행하였다.

## 2. 재료 및 방법

### 포자체 광합성

감태 포자체는 전남 진도군 지산면 세포리(34°25'N, 126°5'E)에 시설된 양식장에서 2013년 4월 23일에 채집하여 실험실로 운반한 후 착생 동·식물을 핀셋으로 제거하고 멸균해수와 유희용 붓을 사용하여 수회 세척하였다. 이후 Cork Borer로 엽체에서 디스크(Ø 1 cm)를 절단하여 멸균해수가 담긴 비커에 넣고 실온(15°C)에서 24시간 보관한 후 건강한 디스크를 실험에 사용하였다.

감태 디스크는 4개 온도(5, 10, 15, 20°C) × 2개 조도(40, 80 μmol photons m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>) × 3개 pCO<sub>2</sub> 농도(380, 750, 1000 ppm)가 조합된 환경조건과 12:12h L:D(Light:Dark)의 광주기로 세팅된 인큐베이터에서 5일 동안 배양하였다. 이때 배양기 광원은 형광등이었으며, 배양용기에 검은 망을 덮어 저조도인 40 μmol photons m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>을 만들었으며, 조도는 디지털 조도계(DX-200, TAKEMURA)로 측정하였다. CO<sub>2</sub> 조절장치(gas concentration controller)를 이용하여 PESI 배양액의 pCO<sub>2</sub> 농도를 380, 750, 1000 ppm으로 조절하고 밀봉된 배양용기(20 mL)에 감태 디스크 5개를 넣어 배양하였고 배양액은 2일 간격으로 전량 교체하였으며, 실험구별로 반복구 3개를 두었다.

실험 개시 전에 감태의 광합성 효율(F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>)은 포자체 디스크 60개를 PHYTO-PAM(Walz, Effeltrich, Germany)으로 측정하여 초기값으로 사용하였고 5일 동안 배양한 후에 재측정하여 초기값과 비교하였다. 배양용기에 있는 디스크는 Petri dish로 옮겨 15분간 암적응 시킨 후 광합성을 측정하였다.

$$F_v / F_m = (F_m - F_0) / F_m$$

F<sub>m</sub> = 최대형광효율, F<sub>0</sub> = 최소형광효율

또한 감태 포자체 디스크의 전자전달율(Electron Transport Rate, ETR), E<sub>k</sub>, ETR<sub>max</sub>, initial slope (α) 값은 PHYTO-PAM으로 측정하였다(Eilers and Peeters 1988). 전자전달율은 광합성효율과 동일한 실험조건으로 설정하였고, 감태 디스크를 Petri dish에 옮겨 15분간 암적응 시킨 후 측정하였고, 배양 5일 후 전자전달율(ETR)을 측정하였다. 이때 조도는 4, 8, 16, 32, 90, 210, 295, 405, 505, 610 μmol photons m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>였고 조도별 측정 간격은 20초로 세팅하였다. 형광변수(F<sub>v</sub>)는 암적응 후 최대형광과 최소형광의 차이를 나타내며(Jesus et al. 2006), 광양자수율(quantum yield, F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>)은 광합성 명반응에서 반응중심의 하나인 광계 II(Photosystem II, PS II)의 광화학 반응에 대한 양자수율 또는 양자효율을 의미한다. 측정된 빠른 광반응 곡선은 광양자수율을 바탕으로 전자전달율을 계산하고, 이를 이용해 광합성-조도 곡선을 추정하여 상대적인 광합성 변수(α)를 구하였다(Schreiber et al. 1994).

E<sub>k</sub> (광포화 계수) =

$$ETR_{max} (\text{최대 전자전달율}) / \alpha (\text{초기 기울기})$$

### 배우체 성장

성숙한 감태 포자체를 전남 진도군 지산면 세포리에서 2013년 10월 27일에 채집하여 멸균해수와 유희용 빛으로 자낭반을 수회 세척하여 착생된 동·식물을 제거하고 페이

퍼 타올로 수분을 제거한 후 30분 동안 음건하였다. 멸균해수가 담긴 비커에 음건된 자낭반을 넣어 유주자를 방출시켜 현탁액을 준비하였고, 슬라이드 조각(2.5 × 2.5 cm)과 멸균해수(30 mL)가 담긴 Petri dish (Ø 12 cm)에 유주자 현탁액을 스포이드로 고르게 접종한 후, 24시간 동안 유주자가 착생하도록 실온에 두었다. 유주자가 부착된 슬라이드 3개를 pCO<sub>2</sub> 농도별(380, 750, 1000 ppm)로 만들어진 PESI 배양액 50 mL이 담긴 배양용기에 넣고, 온도(10, 15, 20, 25°C)와 광주기(12:12h L:D)가 세팅된 인큐베이터에서 조도(20, 40 μmol photons m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>)를 다르게 하여 5일 동안 배양하였다. 배양 5일 후 현미경에서 사진 촬영을 한 후 감태 분지수가 적은 암배우체의 길이를 Image J 프로그램으로 측정하였다.

### 통계분석

해수의 pCO<sub>2</sub> 농도, 온도 및 조도가 감태의 포자체 광합성효율과 배우체 성장에 미치는 영향을 파악하기 위하여, three-way ANOVA test로 유의차를 검정하였고, 평균에 대한 유의차가 발견되면 Tukey's HSD test 방법으로 사후검정을 실시하였으며(Sokal and Rohlf 1994), 데이터 분석을 위해 사용된 통계 프로그램은 STATISTICA version 5.0 이었다.

## 3. 결 과

### 포자체 광합성

배양 개시 전 감태 포자체 디스크의 광합성효율(F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>) 값은 0.64 ± 0.03 (n = 60 discs)이었으며, 배양 5일 후 5~20°C의 온도 범위에서 F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> 값은 0.45~0.67으로 5°C에서 최대였고 20°C에서 최소였다(Fig. 1). F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> 값은 배양 전에 비해 5°C를 제외한 모든 온도(10, 15, 20°C)에서 감소되어 광합성은 온도별 유의차를 보였다(F<sub>3,48</sub> = 128.52, P < 0.001). 배양액의 pCO<sub>2</sub> 농도에 따른 F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> 값은 380 ppm에서 0.58 ± 0.05였으며, 750 ppm에서 0.60 ± 0.05였고, 1000 ppm에서는 0.55 ± 0.05로서 1000 ppm 이상으로 pCO<sub>2</sub> 농도가 증가함에 따라 광합성효율은 감소하였다(F<sub>2,48</sub> = 13.56, P < 0.001). 배양 조도에 따른 F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> 값은 40 μmol photons m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>에서 0.59 ± 0.05였고 80 μmol photons m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>에서 0.56 ± 0.05로서 유의차를 보였다(F<sub>1,48</sub> = 14.43, P < 0.001). 감태의 광합성효율은 저온(5, 10°C), 저조도(40 μmol photons m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>)와 750 ppm에서 높았고, 고온(20°C), 고조도(80 μmol photons m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>)와 1000 ppm에서 낮았다(Fig. 1).

해수의 pCO<sub>2</sub> 농도와 조도 실험구를 통합한 온도별 ETR<sub>max</sub>의 평균값은 5°C에서 137.05 ± 11.73, 10°C에서 92.08 ± 11.28, 15°C에서 94.23 ± 9.90, 20°C에서 68.30 ±

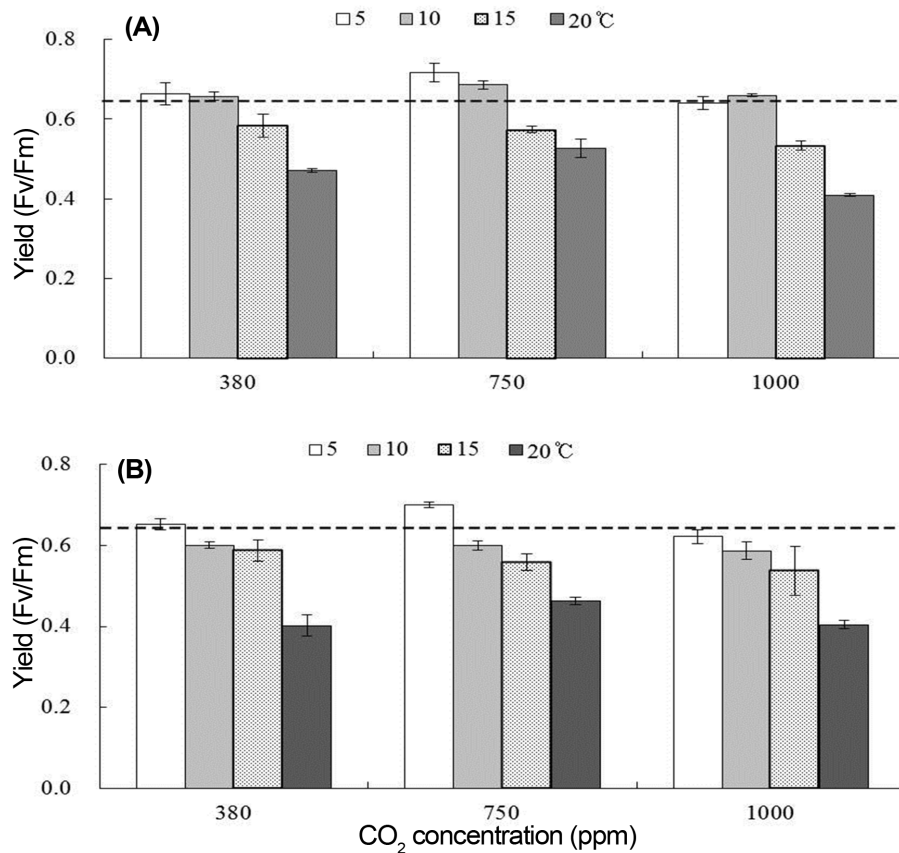


Fig. 1. Average yield (mean  $\pm$  SE,  $n = 3$ ) of *Ecklonia cava* discs cultured for 5 days under four different temperature, three pCO<sub>2</sub> concentration, and two irradiance levels (A, 40  $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ; B, 80  $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ). Dashed lines indicate initial yield values

Table 1. Average photosynthetic parameters (mean  $\pm$  SE,  $n = 3$ ) estimated from ETR curves of *Ecklonia cava* that cultured for 5 days under three pCO<sub>2</sub> concentration, four temperature levels, and 40  $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$

Parameter	pCO <sub>2</sub> (ppm)	Temperature (°C)				Mean
		5	10	15	20	
ETR <sub>max</sub> <sup>a</sup>	380	115.13 $\pm$ 6.08	98.58 $\pm$ 1.29	88.26 $\pm$ 7.07	61.16 $\pm$ 12.80	90.78 $\pm$ 6.81
	750	137.37 $\pm$ 16.30	128.77 $\pm$ 5.71	123.37 $\pm$ 9.27	112.99 $\pm$ 9.61	125.63 $\pm$ 10.22
	1000	114.64 $\pm$ 16.14	55.07 $\pm$ 3.80	54.29 $\pm$ 2.65	ND <sup>b</sup>	74.67 $\pm$ 7.53
	Mean	122.38 $\pm$ 12.84	94.14 $\pm$ 3.60	88.64 $\pm$ 6.33	87.08 $\pm$ 11.21	97.02 $\pm$ 8.19
E <sub>k</sub> <sup>c</sup>	380	578.97 $\pm$ 103.09	163.58 $\pm$ 3.34	200.82 $\pm$ 29.14	399.57 $\pm$ 73.05	335.74 $\pm$ 52.16
	750	220.35 $\pm$ 14.81	246.34 $\pm$ 16.50	297.16 $\pm$ 33.95	217.42 $\pm$ 38.37	245.32 $\pm$ 25.91
	1000	449.21 $\pm$ 61.41	420.07 $\pm$ 18.52	171.01 $\pm$ 2.45	ND	346.76 $\pm$ 27.46
	Mean	416.18 $\pm$ 59.77	276.66 $\pm$ 12.79	223.00 $\pm$ 21.85	308.50 $\pm$ 55.71	309.27 $\pm$ 35.17
$\alpha$	380	0.21 $\pm$ 0.02	0.60 $\pm$ 0.01	0.45 $\pm$ 0.04	0.16 $\pm$ 0.04	0.36 $\pm$ 0.03
	750	0.62 $\pm$ 0.03	0.53 $\pm$ 0.03	0.42 $\pm$ 0.04	0.55 $\pm$ 0.09	0.53 $\pm$ 0.05
	1000	0.26 $\pm$ 0.01	0.13 $\pm$ 0.01	0.32 $\pm$ 0.02	ND	0.24 $\pm$ 0.01
	Mean	0.36 $\pm$ 0.02	0.42 $\pm$ 0.02	0.40 $\pm$ 0.03	0.36 $\pm$ 0.07	0.37 $\pm$ 0.03

a: ETR<sub>max</sub> = maximum relative electron transport rate;  $\alpha$  = initial slope at limiting irradiance levels, b: no data (ND), c: E<sub>k</sub> = ETR<sub>max</sub> /  $\alpha$  = light saturation parameter

23.30로 5°C에서 최대였고 20°C에서 최저값을 나타냄으로써 온도에 따른 변화를 나타냈다( $F_{3,48}=9.32$ ,  $P < 0.001$ , Table 1). 해수의 pCO<sub>2</sub> 농도와 온도 실험구를 포함하는 조도별 ETR<sub>max</sub>의 평균값은 40 μmol photons m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>에서 90.80 ± 11.72로서 80 μmol photons m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>(105.02 ± 13.08)에 비해 낮게 나타났다( $F_{1,48}=4.22$ ,  $P=0.05$ ). 온도와 조도 실험구를 통합한 pCO<sub>2</sub>의 농도별 ETR<sub>max</sub>의 평균값은 1000 ppm (63.68 ± 16.81), 380 ppm (99.90 ± 7.82), 750 ppm (130.16 ± 9.40)의 순서로 pCO<sub>2</sub> 농도에 따른 유의차를 보였다( $F_{2,48}=7.10$ ,  $P < 0.002$ ).

감태 포자체의 E<sub>k</sub>의 평균값은 5°C에서 362.18 ± 55.12 (pCO<sub>2</sub> 농도와 조도 실험구 포함)로 최대였고, 20°C에서 237.57 ± 80.73로 가장 낮은 값을 보였다( $F_{3,48}=9.32$ ,  $P < 0.001$ ). pCO<sub>2</sub> 농도와 온도에 따른 조도별 E<sub>k</sub> 값은 40 μmol photons m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>에서 280.38 ± 45.30, 80 μmol photons m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>에서 315.38 ± 35.60로 나타났다( $F_{1,48}=4.22$ ,  $P < 0.05$ ). 온도와 조도에 따른 pCO<sub>2</sub>의 농도별 평균 E<sub>k</sub> 값은 380 ppm (331.00 ± 46.35)에서 최대였고, 1000 ppm에서 254.41 ± 64.68로 가장 낮았다( $F_{2,48}=7.10$ ,  $P < 0.01$ ). ETR곡선의 기울기( $\alpha$ ) 값은 실험 온도에서 0.22~0.44로서 5°C에서 최대였고 20°C에서 최소였다( $F_{3,48}=45.95$ ,  $P < 0.001$ ). pCO<sub>2</sub>의 농도별  $\alpha$  값은 380 ppm에서 0.35, 750 ppm에서 0.47, 1000 ppm에서 0.20으로써 pCO<sub>2</sub> 농도에 따른 차이를 보였다( $F_{2,48}=128.59$ ,  $P < 0.001$ ). 조도에 따른 기울기는 40 μmol photons m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>에서 0.35였고 80 μmol photons m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>에서 0.33으로 유의차가 없었다 ( $F_{1,48}=3.73$ ,  $P > 0.05$ , Table 1, 2).

#### 배우체 성장

감태의 배우체 생장은 조도, 해수의 pCO<sub>2</sub> 농도와 온도에 따라 다르게 나타났으며(Fig. 2), 배양 개시 5일 후 암 배우체의 길이는 20 μmol photons m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>에서 23.14 μm로서 40 μmol photons m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>(24.59 μm)에 비해 느린 성장을 보였다(Table 3). 해수 pCO<sub>2</sub> 농도가 현재의 380 ppm 일 때 29.46 μm (20 μmol photons m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>)와 29.07 μm (40 μmol photons m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>)로서 750과 1000 ppm 실험구에 비해 빠른 성장을 보였고 1000 ppm에서 생장이 억제되었다. 해수의 pCO<sub>2</sub> 농도가 증가되면 감태의 배우체 생장은 지연되는 것으로 확인되었고(Table 3), 380 ppm에서는 20과 25°C에서 빠른 성장을 보였고 750과 1000 ppm에서는 15와 20°C에서 빠른 성장을 보여 상호작용이 있는 것으로 나타났다(Fig. 2, Table 3). 감태 배우체 생장의 최적 환경 조건은 380 ppm, 25°C와 20 μmol photons m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>의 조합으로 46.08 μm였으며, 최소 생장은 1000 ppm, 25°C와 20 μmol photons m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>의 조합에서 일어났으며, 이 때 배우체 길이는 11.97 μm로 pCO<sub>2</sub> 농도 변화에 따라 약 4배의 성장 차이를 보였다(Fig. 2). three-way ANOVA 분석 결과 모든 환경 조건의 상호작용이 있는 것으로 확인되었으며, Tukey HSD 분석 결과는 배우체 생장은 조도, pCO<sub>2</sub> 농도와 온도에 따라 통계적인 유의차가 있음을 보였다(Table 3).

#### 4. 고찰

본 연구에서 해수의 pCO<sub>2</sub> 농도가 380 ppm에서 750 ppm

Table 2. Average photosynthetic parameters (mean ± SE, n = 3) estimated from ETR curves of *Ecklonia cava* that cultured for 5 days under three pCO<sub>2</sub> concentration, four temperature levels, and 80 μmol photons m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>

Parameter	pCO <sub>2</sub> (ppm)	Temperature (°C)				Mean
		5	10	15	20	
ETR <sub>max</sub> <sup>a</sup>	380	134.24 ± 8.00	92.37 ± 3.21	93.16 ± 5.20	116.32 ± 5.52	109.02 ± 5.48
	750	192.4 ± 6.36	111.58 ± 11.88	115.45 ± 6.40	119.34 ± 9.22	134.69 ± 8.47
	1000	128.52 ± 0.96	66.08 ± 6.33	90.83 ± 2.09	ND <sup>b</sup>	95.14 ± 3.13
	Mean	151.72 ± 5.11	90.01 ± 7.14	99.81 ± 4.56	117.83 ± 7.37	112.95 ± 5.69
E <sub>k</sub> <sup>c</sup>	380	262.85 ± 22.44	348.57 ± 26.64	303.94 ± 29.68	389.68 ± 42.23	326.26 ± 30.25
	750	282.7 ± 9.35	292.51 ± 22.98	490.48 ± 74.79	418.76 ± 79.71	371.11 ± 46.71
	1000	378.98 ± 4.47	382.80 ± 18.07	233.24 ± 31.15	ND	331.67 ± 17.90
	Mean	308.18 ± 12.09	341.29 ± 22.59	342.55 ± 0.00	404.22 ± 0.00	343.02 ± 31.62
$\alpha$	380	0.51 ± 0.03	0.27 ± 0.03	0.31 ± 0.01	0.31 ± 0.04	0.35 ± 0.03
	750	0.68 ± 0.00	0.38 ± 0.02	0.24 ± 0.03	0.30 ± 0.04	0.40 ± 0.02
	1000	0.34 ± 0.00	0.17 ± 0.01	0.40 ± 0.05	ND	0.30 ± 0.03
	Mean	0.51 ± 0.01	0.27 ± 0.03	0.32 ± 0.03	0.31 ± 0.04	0.35 ± 0.03

a: ETR<sub>max</sub> = maximum relative electron transport rate;  $\alpha$  = initial slope at limiting irradiance levels, b: no data (ND), c: E<sub>k</sub> = ETR<sub>max</sub> /  $\alpha$  = light saturation parameter

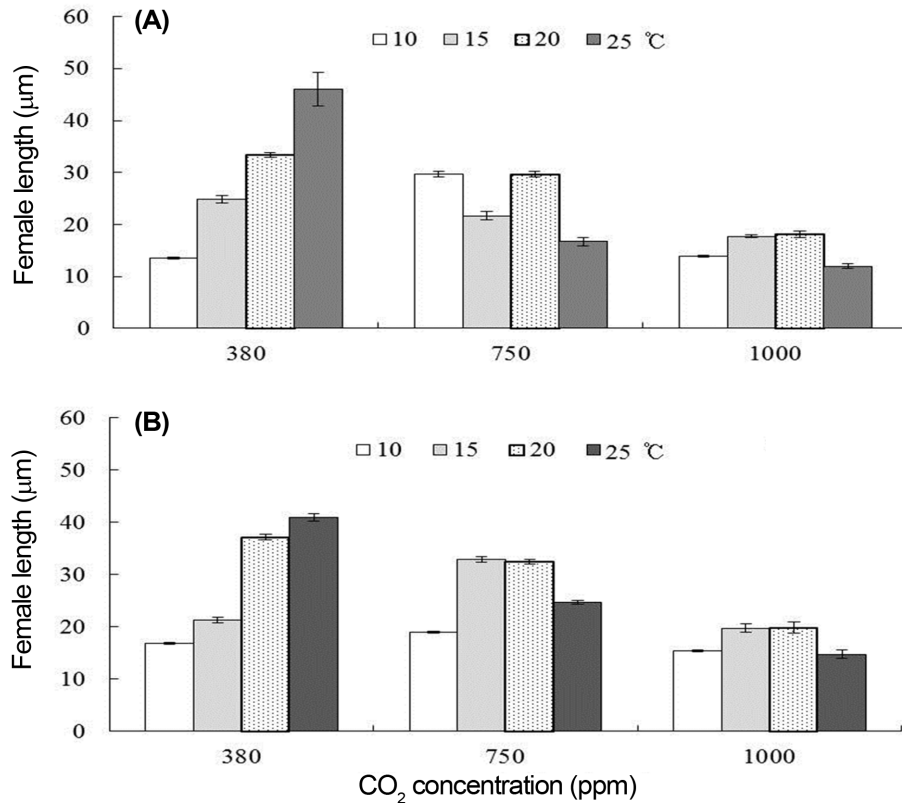


Fig. 2. Average female lengths (mean  $\pm$  SE,  $n = 3$ ) of *Ecklonia cava* gametophytes were cultured for 5 days under four different temperature, three pCO<sub>2</sub> concentration, and two irradiance levels (A, 20  $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ; B, 40  $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )

Table 3. Three-way ANOVA and Tukey HSD test results for the effects of irradiance, pCO<sub>2</sub> concentration, and temperature on the growth of *Ecklonia cava* gametophytes

Source of variation	df	SS	MS	F	P
Irradiance (I)	1	38.00	38.00	16.86	< 0.001
pCO <sub>2</sub> concentration (C)	2	2110.43	1055.22	468.24	< 0.001
Temperature (T)	3	1066.89	355.63	157.81	< 0.001
I $\times$ C	2	32.30	16.15	7.17	< 0.01
I $\times$ T	3	76.07	25.36	11.25	< 0.001
C $\times$ T	6	2278.25	379.71	168.49	< 0.001
I $\times$ C $\times$ T	6	439.62	73.27	32.51	< 0.001
Tukey HSD test					
Irradiance	20 < 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$				
pCO <sub>2</sub> concentration	380 > 750 > 1000 ppm				
Temperature	20 > 25 > 15 > 10°C				

으로 증가하면, 감태 포자체 성엽의 광합성( $F_v/F_m$ )은 0.58에서 0.60로 증가하였으나, 1,000 ppm에서는 오히려 0.55로 감소되었다. 또한, 감태류(*Ecklonia* spp.)의 한 종인 *Ecklonia radiata*의 광합성도 550 ppm에서 0.68로서 현재 정상해수의 pCO<sub>2</sub> 농도인 380 ppm의 0.65에 비해 높게

나타남으로써 Connell and Russell (2010)의 결과와 유사한 패턴을 보였다. 홍조류 *Hypnea spinella*의  $F_v/F_m$  값은 360과 750 ppm에서 0.56이었으나 1,600 ppm에서 0.53으로 감소하였다(Suárez-Álvarez et al. 2012). 또한, 갈조류 *Lobophora papenfussii*의 포자엽 성장(확장률)은 300,

400, 560 ppm까지 농도에 따라 증가하였으나 1,140 ppm에서는 오히려 감소되었고(Diaz-Pulido et al. 2011), 툫(*Sagassum fusiforme*)의 성체(엽장 3~5 cm)는 정상해수(375 ppm)에 비해 700 ppm에서 최대 50% 이상 빠른 생장을 보였다(Zou et al. 2011). 해수의 pCO<sub>2</sub> 농도가 높은 실험구에서 광합성과 성장 억제는 높은 pCO<sub>2</sub> 농도(pH 7.5, pCO<sub>2</sub> 1,700 ppm)에서 홍조류 *Gracilaria tenuisipitata*의 phycobiliprotein과 chlorophyll *a*의 농도가 정상해수에 비해 약 50% 감소된다는 연구결과와 관련이 있을 것으로 판단된다(García-Sánchez et al. 1994). 종합해 보면, pCO<sub>2</sub> 농도와 해조류의 광합성은 실험 대상종에 따라 다르게 나타났지만, 감태 포자체 성엽은 pCO<sub>2</sub> 농도가 750 ppm에 이를 때까지 광합성이 증가하므로 향후 야외 개체군 생장은 증가할 수 있을 것으로 예상된다.

감태 성엽의 ETR<sub>max</sub> (μmol photons e<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>)는 380 ppm에서 99.90이었으며, 750 ppm에서 130.16으로 증가하였다가 1,000 ppm에서는 63.68로 감소되었다. 녹조류 가시파래(*Ulva prolifera*)의 ETR<sub>max</sub> (μmol photons e<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>) 값은 380 ppm에서 166.50였고 990 ppm에서 147.00로서 높은 pCO<sub>2</sub> 농도에서 감소하는 것이 확인되었다(Xu and Gao, 2012). 주름진두발(*Chondrus crispus*)의 ETR<sub>max</sub> (mmol O<sub>2</sub> mg chl a<sup>-1</sup>s<sup>-1</sup>) 값은 단기간(38일) 배양하면 385 ppm의 11.3에 비해 1,485 ppm에서 14.0으로 높게 나타났으나, 장기간(88일) 배양하면 반대로 385 ppm (6.9)이 1,485 ppm (4.6)에 비하여 높았다(Hofmann et al. 2012). 갈조류인 *Laminaria hypervorea* 유엽의 ETR<sub>max</sub> (μmol photons e<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>) 값은 301 ppm (9.30)에 비해 621 ppm (11.30)에서 증가하였으나, 포자체 성엽은 오히려 270 ppm에서 8.32로 690 ppm의 7.41에 비해 높게 나타남으로써 성장단계에 따라 다른 반응을 보였다(Olischläger et al. 2012). 툫의 ETR<sub>max</sub> (μmol photons e<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>) 값은 정상해수(360 ppm)에서 114.80였고 700 ppm 해수에서 108.40으로 나타남으로써 pCO<sub>2</sub> 농도가 증가함에 따라 ETR<sub>max</sub> 값은 감소되었다(Zou 2005). 본 연구에서 해수의 온도별 ETR<sub>max</sub> 값은 5°C에서 137.05 ± 11.73로 최대였고, 20°C에서 68.30 ± 23.30로서 가장 낮은 값을 보였다. 툫의 ETR<sub>max</sub> (μmol photons e<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>) 값은 15°C의 72.0와 25°C의 71.7과 차이가 발견되지 않았으나(*p* > 0.05), 35°C에서는 53.0으로 감소됨을 확인하였다(Zou et al. 2011). 또한 Beer and Axelsson (2004)는 녹조류 *Ulva lactuca*, 갈조류인 *Fucus serratus*와 *Laminaria saccharina*, 그리고 홍조류인 *Palmaria palmata*와 *Porphyra umbilicalis*도 20°C 이상에서는 ETR<sub>max</sub> (μmol photons e<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>) 값이 감소된다고 보고하였다. 종합적으로 해수의 pCO<sub>2</sub> 농도가 1000 ppm 이상으로 증가되고 수온이 20°C 이상으로 상승하면 감태를 포함한 해조류 대부분의 최대전자전달률(ETR<sub>max</sub>)은 감소되어 야외 개체

군에서 성장 변화가 일어날 수 있다고 판단된다.

본 연구결과 감태의 현미경적 크기인 배우체의 평균 길이는 380 ppm에서 29.26 μm로서 750 ppm의 25.87 μm과 1000 ppm의 16.46 μm에 비해 빠른 생장을 보임으로써 해수의 pCO<sub>2</sub> 농도 증가는 배우체 생장을 지연시킨다는 것이 확인되었다. 해수의 pCO<sub>2</sub> 농도가 380 ppm에서 690 ppm으로 증가할 때, *Laminaria hypervorea*의 유주자 발아율은 74.5%에서 64.5%로서 약 10% 감소되었다(Olischläger et al. 2012). *Macrocystis pyrifera* 배우체는 산성화된 해수(1,200 ppm)에서 발아율이 감소하였고 생장은 820 ppm까지 증가하였으나 1,200 ppm에서는 오히려 억제되었다(Roleda et al. 2012). Roleda et al. (2012)은 해수의 H<sup>+</sup> 또는 용존무기탄소가 증가하면 해조류 배우체의 발아율과 생장은 감소한다고 하였다.

대기 CO<sub>2</sub> 증가는 해수의 pCO<sub>2</sub> 농도 증가와 수온상승을 동반하는 것으로 알려져 있으며, 해조류의 생장은 수온에 따라 변화하는 것으로 잘 알려져 있다. 또한 켈프종의 현미경적 단계에서 수배우체의 비율은 수온 변화와 종에 따라 다른 것으로 확인되었다(Funano 1983; Lee and Brinkhuis 1988). 최근 Gaitán-Espitia et al. (2014)은 수온(13, 18°C)과 pCO<sub>2</sub> 농도(370, 1800 ppm)의 조합된 실험에서 수온이 상승하면 발아율은 약 30% 감소하였고 수온과 pCO<sub>2</sub> 농도가 증가하면 유주자 발아율은 감소하고 사망률이 증가하는 것으로 나타났다. 본 연구에서 감태 암배우체의 생장은 380 ppm(pCO<sub>2</sub> 농도)과 25°C에서 46.08 μm로 최대였으나, 생활사별 성장단계에 따라 pCO<sub>2</sub> 농도, 온도와 조도의 상호작용은 다르게 나타나는 것으로 확인되었다. 이러한 결과를 바탕으로 감태는 배우체 단계에서 해양산성화, 수온 상승 등에 민감하게 반응한다는 것을 확인하였고 향후 기후변화와 관련된 폭넓은 연구가 필요하다는 것을 시사한다.

## 사 사

본 논문은 2013년 원광대학교 교비지원에 의해서 수행되었으며, 연구를 위해 현장채집과 실험을 도와준 원광대학교 해양생물학 실험실 구성원에게 감사드립니다.

## 참고문헌

- Ahn GN, Kim KN, Cha SH, Song CB, Lee JH, Heo MS, Yeo IK, Lee NH, Jee YH, Kim JS, Heu MS, Jeon YJ (2007) Antioxidant activities of phlorotannins purified from *Ecklonia cava* on free radical scavenging using ESR and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>-mediated DNA damage. *Eur Food Res Technol* 226:71-79

- Athukorala Y, Kim KN, Jeon YJ (2006) Antiproliferative and antioxidant properties of an enzymatic hydrolysate from brown alga, *Ecklonia cava*. *Food Chem Toxicol* **44**:1065–1074
- Beer S, Axelsson L (2004) Limitations in the use of PAM fluorometry for measuring photosynthetic rates of macroalgae at high irradiances. *Eur J Phycol* **39**:1–7
- Brown MT, Lamare MD (1994) The distribution of *Undaria pinnatifida* (Harvey) suringar within Timaru Harbour, New Zealand. *Jpn J Phycol* **42**:63–70
- Caldeira K, Wickett ME (2003) Anthropogenic carbon and ocean pH. *Nature* **425**:365. doi:10.1038/425365a
- Caldeira K, Wickett ME (2005) Ocean model predictions of chemistry changes from carbon dioxide emissions to the atmosphere and ocean. *J Geophys Res* **110**:C09S04
- Cornell S, Russell BD (2010) The direct effects of increasing CO<sub>2</sub> and temperature on non-calcifying organisms: increasing the potential for phase shifts in kelp forests. *Proc R Soc London B* **277**:1409–1415
- Delille B, Borges AV, Delille D (2009) Influence of giant kelp beds (*Macrocystis pyrifera*) on diel cycles of pCO<sub>2</sub> and DIC in the sub-Antarctic coastal area. *Estuar Coast Shelf S* **81**:114–122
- Diaz-Pulido G, Gouezo M, Tilbrook B, Dove S, Anthony KRN (2011) High CO<sub>2</sub> enhances the competitive strength of seaweeds over corals. *Ecol Lett* **14**:156–162
- Dupont S, Havenhand J, William T, Peck L, Thorndyke M (2008) Near-future level of CO<sub>2</sub>-driven ocean acidification radically affects larval survival and development in the brittlestar *Ophiothrix fragilis*. *Mar Ecol-Prog Ser* **373**:385–294
- Eilers PHC, Peeters JCH (1988) A model for the relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in phytoplankton. *Ecol Model* **42**:199–215
- Eriksson BK, Rubach A, Hillebrand H (2006) Biotic habitat complexity controls species diversity and nutrient effects on net biomass production. *Ecology* **87**:246–254
- Feely RA, Sabine CL, Lee K, Berelson W, Kleypas JA, Fabry VJ, Millero FJ (2004) Impact of anthropogenic CO<sub>2</sub> on the CaCO<sub>3</sub> system in the oceans. *Science* **305**:362–366
- Funano T (1983) The ecology of *Laminaria religiosa* Miyabe. I. The life history and alternation of nuclear phases of *Laminaria religiosa*, and physiological ecology of the gametophytes and the embryonal sporophytes. *Hokusui-Shiho* **25**:61–109
- Gaitán-Espitia JD, Hancock JR, Padilla-Gamiño JL, Rivest EB, Blanchette CA, Reed DC, Hofmann GE (2014) Interactive effects of elevated temperature and pCO<sub>2</sub> on early-life-history stages of the giant kelp *Macrocystis pyrifera*. *J Exp Mar Biol Ecol* **457**:51–58
- García-Sánchez MJ, Fernandez JA, Niell X (1994) Effect of inorganic carbon supply on the photosynthetic physiology of *Gracilaria tenuistipitata*. *Planta* **194**:55–61
- Heo SJ, Jeon YJ, Lee J, Kim HT, Lee KW (2003) Antioxidant effect of enzymatic hydrolyzate from a kelp, *Ecklonia cava*. *Algae* **18**:341–348
- Hofmann LC, Yildiz G, Hanelt D, Bischof K (2012) Physiological responses of the calcifying rhodophyte, *Corallina officinalis* (L.) to future CO<sub>2</sub> levels. *Mar Biol* **159**:788–792
- Hong JH, Son BS, Kim BK, Chee HY, Song KS, Lee BH, Shin HC, Lee HC (2006) Antihypertensive effect of *Ecklonia cava* extract. *Korean J Pharmacol* **37**:200–205 (in Korean)
- Hwang EK, Beak JM, Park CS (2009) The mass cultivation of *Ecklonia stolonifera* Okamura as a summer feed for the abalone industry in Korea. *J Appl Phycol* **21**:585–590
- Hwang EK, Gong YG, Ha DS, Park CS (2010) Nursery and main culture conditions for mass cultivation of the brown alga, *Ecklonia cava* Kjellman. *Korean J Fish Aquat Sci* **43**:687–692 (in Korean)
- Jesus B, Mendes CR, Brotas V, Paterson DM (2006) Effect of sediment type on microphytoenthos vertical distribution: modelling the productive biomass and improving ground truth measurements. *J Exp Mar Biol Ecol* **332**:60–74
- Johnston AM, Maberly SC, Raven JA (1992) The acquisition of inorganic carbon by four red macroalgae. *Oecologia* **92**:317–326
- Kang LS, Yoo SJ (1993) The acute toxicity of three oils to the early life of *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar. *Korean J Phycol* **8**:77–82 (in Korean)
- Kang SK (2013) Economic analysis of *Ecklonia cava* aquaculture business. *J Fish Bus Adm* **44**:69–81 (in Korean)
- Lee JA, Brinkhuis BH (1988) Seasonal light and temperature interaction effects on development of *Laminaria saccharina* (Phaeophyta) gametophytes and juvenile sporophytes. *J Phycol* **24**:181–191
- Lindstrom SC (2009) The biogeography of seaweeds in southeast Alaska. *J Biogeogr* **36**:401–409
- Martin S, Gattuso JP (2009) Response of mediterranean coralline algae to ocean acidification and elevated temperature. *Glob Change Biol* **15**:2089–2100
- Mercado JM, Javier F, Gordillo L, Niell FX, Figueroa FL (1999) Effects of different levels of CO<sub>2</sub> on photosynthesis and cell components of the red alga *Porphyra leucosticta*. *J Appl Phycol* **11**:455–461



- Michaelidis B, Ouzounis C, Paleras A, Pörtner HO (2005) Effects of long-term moderate hypercapnia on acid-base balance and growth rate in marine mussels *Mytilus galloprovincialis*. *Mar Ecol-Prog Ser* **293**:109–118
- Olischläger M, Bartsch I, Gutow L, Wiencke C (2012) Effects of ocean acidification on different life-cycle stages of the kelp *Laminaria hyperborea* (Phaeophyceae). *Bot Mar* **55**:511–525
- Orr JC, Fabry VJ, Aumont O, Bopp L, Doney SC, Feely RA, Gnanadesikan A, Gruber N, Ishida A, Joos F, Key RM, Lindsay K, Maier-Reimer E, Matear R, Monfray P, Mouchet A, Najjar RG, Plattner GK, Rodgers KB, Sabine CL, Sarmiento JL, Schlitzer R, Slater RD, Totterdell IJ, Sarmiento JL, Weirig, Yamanaka Y, Yool A (2005) Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature* **437**:681–686
- Pandolfi JM, Connolly SR, Marshall DJ, Cohen AL (2011) Projecting coral reef futures under global warming and ocean acidification. *Science* **333**:418–422
- Roleda MY, Morris JN, McGraw CM, Hurd CL (2012) Ocean acidification and seaweed reproduction: increased CO<sub>2</sub> ameliorates the negative effect of lowered pH on meiospore germination in the giant kelp *Macrocystis pyrifera* (Laminariales, Phaeophyceae). *Glob Change Biol* **18**:854–864
- Rievesell U, Zondervan I, Rost B, Tortell PD, Zeebe RE, Morel FMM (2000) Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric CO<sub>2</sub>. *Nature* **407**:364–367
- Schreiber U, Bilger W, Neubauer C (1994) Chlorophyll fluorescence as a non-intrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: Schulze HD, Caldwell MM (eds) *Ecophysiology of photosynthesis*. Springer-Berlag, Berlin, pp 49–70
- Sokal RR, Rohlf FJ (1994) *Biometry: the principles and practices of statistics in biological research*. Freeman, New York, 880 p
- Stumm W, Morgan JJ (1970) *An introduction emphasizing chemical equilibria in natural waters*. Wiley Interscience, New York, 117 p
- Suárez-Álvarez S, Gómez-Pinchetti JL, García-Reina G (2012) Effects of increased CO<sub>2</sub> levels on growth, photosynthesis, ammonium uptake and cell composition in the macroalga *Hypnea spinella* (Gigartinales, Rhodophyta). *J Appl Phycol* **24**:815–823
- Takahashi T, Feely RA, Weiss RF, Wanninkhof RH, Chipman DW, Sutherland SC, Timothy TT (1997) Global air-sea flux of CO<sub>2</sub> difference. *P Natl Acad Sci USA* **94**: 8292–8299
- Xu J, Gao K (2012) Future CO<sub>2</sub> induced ocean acidification mediates the physiological performance of a green tide alga. *Plant Physiol* **160**:1762–1769
- Wi MY, Hwang EH, Kim SC, Hwang MS, Baek JM, Park CS (2008) Regeneration and maturation induction for the free-living gametophytes of *Ecklonia cava* Kjellman (Laminariales, Phaeophyta). *J Korean Fish Soc* **41**:381–388 (in Korean)
- Zou D, Gao K, Luo H (2011) Short and long term effects of elevated CO<sub>2</sub> on photosynthesis and respiration in the marine macroalga *Hizikia fusiformis* (Sargassaceae, Phaeophyta) grown at low and high N supplies. *J Phycol* **47**:87–97

---

Received Aug. 13, 2015

Revised Aug. 31, 2015

Accepted Sep. 3, 2015