

진해만에 출현하는 기생성 외편모류 *Amoebophrya* spp.와 숙주 외편모류

박종규^{1*} · 허현정² · D. Wayne Coats³ · 이원호¹ · 하 나¹
군산대학교 해양학과, ²김해시청 경제환경국, ³미국 스미스소니언 환경연구센터

Endoparasitic Dinoflagellates, *Amoebophrya* spp. and their Host Dinoflagellates in Jinhae Bay, Korea

JONG-GYU PARK^{1*}, HYUN-JUNG HUR², D. WAYNE COATS³, WONHO YIH¹ AND NA HA¹

¹Department of oceanography, Kunsan National University, Kunsan 573-701, Korea

²Welfare and Environment Bureau, Gimhae City Hall, Geoje 650-800, Korea

³Smithsonian Environmental Research Center, 647 Contees Wharf Road, Edgewater, Maryland 21037-0028, USA

*Amoebophrya*는 숙주생물에 기생하여 이들을 단기간에 사멸시키는 내부기생성 진핵외편모류로서 숙주 특이성과 숙주 생물의 개체군 동태에 미치는 막대한 영향으로 인해 오래 전부터 유해적조생물에 대한 생물학적 제어 가능성이 제기되었다. 그 동안 숙주 - 기생생물 시스템 배양이 어려워 수십 년간 연구가 답보상태에 빠졌으나, 최근 소수 종의 숙주 - 기생생물 시스템 배양에 성공하여 새로운 전기를 맞았다. 본 연구는 *Amoebophrya*가 숙주생물의 개체군 동태에 미치는 영향을 탐색하기 위한 예비연구로서 진해만에서 2년 동안 숙주 외편모류에 기생하는 *Amoebophrya* spp.의 출현 시기를 관찰하고 *Heterocapsa triquetra*의 숙주 - 기생생물 시스템 배양을 통하여 이들의 숙주특이성을 평가하였다. 연구기간 동안 9종의 외편모류, *Akashiwo sanguinea*, *Ceratium fusus*, *Dinophysis acuminata*, *Heterocapsa triquetra*, *Oblea* sp., *Prorocentrum minimum*, *P. triestinum*, *Scrippsiella spinifera*, *S. trochoidea*에서 내부기생 *Amoebophrya*에 의한 감염을 관찰하였으며, 이 중 무각 외편모류 *A. sanguinea*와 유각 외편모류 *H. triquetra* 2종에 대한 숙주 - 기생생물 시스템의 실내 배양체 확립에 성공하였다. 연구해역이나 이전에 *Amoebophrya*가 관찰 또는 보고된 6종의 숙주생물에 *H. triquetra*에 기생하는 *Amoebophrya*를 교차 접종하여 이들이 다른 외편모류보다 자기 숙주에 매우 큰 선호도를 가짐을 확인하였다. 앞으로 우리나라 주변 해역에 출현하는 기생성 외편모류 *Amoebophrya*를 탐색하여 다양한 숙주 - 기생생물 시스템 배양체를 지속적으로 확보할 필요가 있다. 이러한 기생성 외편모류 *Amoebophrya*에 대한 생리 생태 특성 연구를 통하여 해양 생태계 내에서 그들의 역할을 이해하고 생물학적으로 적조를 제어하는 데에 크게 도움을 얻을 수 있다.

Amoebophrya is an obligate endoparasitic eukaryotic dinoflagellate infecting host species and eventually killing them within a short period. Because of its host specificity and significant impacts on population dynamics of host species, it has long been proposed to be a potential biological agent for controlling harmful algal bloom (HAB). For several decades, the difficulties of culturing host - parasite systems have been a great obstacle to further research on the biology of *Amoebophrya* but recent success of several culture systems reactivates this research field. In this study, as a preliminary work for understanding the impacts of *Amoebophrya* on the population dynamics of host species, semimonthly occurrence of infected host dinoflagellates by *Amoebophrya* spp. had been observed in Jinhae Bay for two years and with a host - parasite system cultivated, host specificity of *Amoebophrya* spp. on several dinoflagellates was tested. *Amoebophrya* spp. were observed in the cellular organelle and cytoplasm of several species including *Akashiwo sanguinea*, *Ceratium fusus*, *Dinophysis acuminata*, *Heterocapsa triquetra*, *Oblea* sp., *Prorocentrum minimum*, *P. triestinum*, *Scrippsiella spinifera*, and *S. trochoidea*. Among them two host - parasite systems for an athecate dinoflagellate, *A. sanguinea*, and for a thecate dinoflagellate, *H. triquetra*, had been able to be successfully established as laboratory cultures. Cross-infection tests for 6 species of dinoflagellates in which *Amoebophrya* was observed or had been reported to exist confirmed high preference for host species of the parasite. Through the continuous research on *Amoebophrya* occurring in Korean coastal waters, we need to maintain various host - parasite culture systems, which will be very helpful for understanding its ecological role in marine food webs and for applying the species to biologically control harmful algal blooms.

Keywords: Harmful Algal Bloom, Parasitic Dinoflagellate, *Amoebophrya*, Dinospore, Jinhae Bay, *Heterocapsa triquetra*

*Corresponding author: rtjgpark@kunsan.ac.kr

서 론

우리나라는 연안에 크고 작은 만들이 산재하여 해수 이동이 원활하지 않은 곳이 많다. 이런 환경은 안정된 수괴를 좋아하는 외편모류에게 좋은 서식환경을 제공한다. 실제로 남, 서해안의 많은 해역들은 여름철에 외편모류에 의한 적조가 자주 발생하고 있으며 부영양화에 의한 빈산소수괴 발생도 심각한 실정이다(김, 1999, 2000). 이러한 적조의 제어대책으로 미생물을 이용한 방법, 천적을 이용한 방법, 준설, 석회살포, 경운(耕耘), 폭기, 화학약품 살포법, 고분자 응집제법, 점토 흡착법, 철분 흡착법, 오존법 등의 다양한 방법들이 시도되고 있으나 뚜렷한 성과를 얻지 못하고 있는 상태이며(국립환경연구원, 1996), 현재 많이 이용하고 있는 황토 살포법도 그 실효성과 경제성에 대한 문제와 2차 오염의 문제 등이 새롭게 제기되고 있다. 한편 Anderson(1997)은 그 중 생물학적인 적조제어방법에 새로운 관심을 제기하였다. Erard-Le Denn *et al.*(2000)은 유독(해)성 외편모류 *Alexandrium minutum*를 비롯하여 *A. tamarense*, *A. fundyense*, *Gymnodinium mikimotoi*를 감염, 치사시킬 수 있는 기생생물 *Parvilucifera infectans*(Norén, 2002)를 보고하였으며, Yih *et al.*(2001)과 Park *et al.*(2004)도 국내산 적조생물 *Cochlodinium polykrikoides*에 기생하는 *P. infectans*를 보고한 바 있다. 이외에도 조류 바이러스(Nagasaki *et al.*, 1999; Tarutani *et al.*, 2000), 조류 살상 박테리아(Lovejoy *et al.*, 1998; Dousette *et al.*, 1999), 그리고 원생동물(Kamiyama, 1997; Jeong *et al.*, 2001) 등이 적조 제어에 잠재력이 있는 생물로 보고되었으며, Park *et al.*(2004)은 적조생물을 숙주로 하는 내부 기생성 외편모류 *Amoebophrya* spp.의 역할을 특히 강조하였다.

일찍이 내부 기생성 외편모류 *Amoebophrya ceratii*는 외편모류 세포 내에 기생하여 단기간에 숙주 생물을 괴멸시키는 독특한 생태특성으로 인해 이미 오래 전부터 특정 유해 적조생물에 대한 생물학적 제어 가능성이 제기되었던 종이다(Taylor, 1968). *Amoebophrya ceratii*는 숙주 종의 세포질이나 핵에 침투하여 숙주생물의 성장축, 세포분열을 방해하고, 숙주생물 체내에서 2-3일 이내에 한 세대를 마치면 숙주세포의 세포벽을 뚫고 체외로 빠져나와 수 백 개체의 외편모포자(dinospore)를 분산시킨다(Coats and Park, 2002). 이 때 기존 숙주생물은 죽고 각각의 외편모포자는 다시 새로운 숙주생물을 감염시키기 때문에 숙주생물의 개체군 동태에 미치는 영향이 매우 크다(Cachon and Cachon, 1987; Coats and Bockstahler, 1994; Coats *et al.*, 1996). 박(2002)과 Park *et al.*(2004)은 이들이 유독성 및 유해성 적조를 일으키는 종을 포함하여, 24속 40여종 이상의 외편모류를 감염시킬 수 있는 것으로 보고하였다. *Amoebophrya*는 지금까지 다른 외편모류를 감염시키는 *A. grassei*, *A. leptodisci*, *A. ceratii* 3종을 포함하여 모두 7종이 알려져 있었으나(Cachon and Cachon, 1987), 최근 10 여년의 연구에 따르면 *A. ceratii*로 알려진 종이 여러 종의 복합체인 것으로 드러나(Coats, 1996; Gunderson *et al.* 1999, 2000, 2002; Janson *et al.*, 2000; Salomon *et al.*, 2002) 자연계에는 생각보다 훨씬 다양한 종들이 존재하는 것으로 밝혀지고 있다.

*Amoebophrya*를 이용한 생물학적 적조제어와 관련하여 특히 많은 관심을 끄는 부분은 이들의 높은 치사효과와 숙주 특이성이다. 간혹 나타나는 높은 감염율로 인해 이미 오래 전부터 외편모류의

대발생 쇠퇴에 크게 기여한 것으로 인식하고 있었으나(Nishitani *et al.*, 1984), 숙주 특이성에 대한 논란은 최근야야 정리되고 있다(Coats *et al.* 1996; Coats and Park 2002; Kim, 2006). *Amoebophrya*가 숙주 특이성을 가질 수 있다는 주장이 제기된 것은 최근 10여년 이내의 일이다. Coats *et al.*(1996)과 Coats and Park(2002)은 무각 외편모류 3종에서 나온 *Amoebophrya* 종주가 서로의 숙주에 대하여 강한 숙주 특이성을 가짐을 제시하였다. 그러나 최근 Sengco *et al.*(2003)과 Kim(2006)은 일부 *Amoebophrya* 종주가 매우 넓은 숙주 범위를 가지고 있음을 보고하였고, Kim(2006)은 이들이 실제로 매우 강한 숙주 특이성에서 약한 숙주 특이성까지 다양한 스펙트럼을 가지는 여러 종들로 구성되었다고 정리하였다.

앞서 기술한 다양한 생태적 중요성에 불구하고 지금까지 해양 생태계 내에서 *Amoebophrya*의 역할에 대한 연구가 크게 미진하였던 이유는 숙주 - 기생생물 시스템 배양의 어려움으로 실내 실험에 의한 결과가 미약하였기 때문이다. 최근 일부 *Amoebophrya* sp.를 실험실내에서 유지할 수 있는 숙주 - 기생생물 시스템 배양이 가능해지면서 이들의 생활사, 생태생리 및 생태적 역할 등에 관한 정량적인 해석이 시도되고 있지만(Coats *et al.*, 1996; Yih and Coats, 2000; Coats and Park, 2002; Kim *et al.*, 2004), 에너지흐름과 물질순환에 대한 이들의 역할을 규명하기에는 여전히 배양체가 크게 부족한 실정이다.

본 연구는 *Amoebophrya*가 숙주생물의 개체군 동태에 미치는 영향과 적조제어에 대한 적용 가능성을 탐색하기 위한 예비연구로서, 진해만에서 2년 동안 숙주 외편모류에 기생하는 *Amoebophrya* 속의 출현 양상과 숙주생물의 서식환경을 관찰하였으며, 아울러 배양에 성공한 *Heterocapsa triquetra*의 숙주 - 기생생물 시스템을 이용하여 이들의 숙주 특이성을 평가하고자 하였다.

재료 및 방법

조사 기간 및 지점

2000년 10월부터 2002년 8월까지 진해만 장천항에서 매월 2회씩 모두 47회에 걸쳐 현장조사를 수행하였다(Fig. 1).

이화학적 환경요인

정규정점의 수온, 염분을 측정하기 위하여 CTD(Sea-Bird Electronics, Inc., SBE 25)를 사용하였다. 무기 영양염을 측정하기 위하여 표층수를 채수하여 2L PE 시료병을 사용하여 실험실로 운반하였다. 운반된 시료는 직경 47 mm, 공극 0.45 μ m의 cellulose ester 막여과지(Advantec MSF Inc.)로 여과하여 분석할 때까지 냉동보관하였다.

무기 영양염(NH₄-N, NO₃-N, NO₂-N, PO₄-P, SiO₂-Si) 분석은 Standard Methods(APHA, 1992)를 따랐다. 암모니아성 질소는 암모니아이온이 hypochlorite(차아염소산)의 공존 하에서 phenol과 반응하여 환원된 후 생성되는 indophenol의 양을 분광광도계(KONTRON, model UVICON 930)를 이용하여 640 nm에서 흡광도를 측정하여 비색정량하였다. 질산성 질소는 copper-cadmium column에 시료를 통과시켜 질산을 아질산으로 환원시킨 후 비색정량하였다. 아질산성 질소는 sulfanilamide와 N-(1-naphthyl)-ethylenediamine dihydrochloride로 발색시킨 후 543 nm에서 흡광

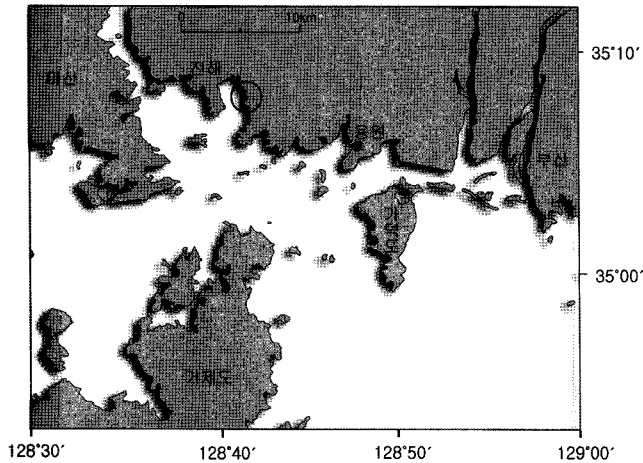


Fig. 1. Map of the sampling station.

도를 측정하여 비색정량하였다. 인산염 인은 인산 이온을 ammonium molybdate 및 potassium antimonytartrate를 처리하여 Sb-phosphomolybdate 복합체로 환원시키고 ascorbic acid로 885 nm에서 비색정량하였다. 규산염 규소는 sodium molybdate를 이용한 silicomolybdate complex를 생성시켜 ascorbic acid와 oxalic acid를 가한 후 발색시켜 810 nm에서 비색정량하였다.

식물플랑크톤 종조성

식물플랑크톤의 종조성과 개체수를 파악하기 위하여 시료는 현장의 표층에서 500 mL PE 시료병에 직접 채수하였다. 시료병에 옮긴 시료는 현장에서 즉시 Lugol's solution으로 최종농도 0.2%로 고정하였으며, 시료의 광산화를 막기 위하여 알루미늄 호일로 차광하여 실험실로 운반하였다. 실험실에서는 시료를 24시간 이상 안정된 장소에 보관하여 해수내 식물플랑크톤을 침전시킨 다음, 상등액을 뽑아 내어 약 100 mL 정도로 농축하였다. 출현량은 농축시료에서 1 mL subsampling하여 Sedgwick-Rafter Counting Chamber에 끌고루 분산시킨 뒤 광학현미경(Olympus AX70, $\times 200$)하에서 검정하면서 세포수를 계수하였으며, 이를 mL 당 식물플랑크톤 개체수(cells mL⁻¹)로 환산하였다(Thronsdon, 1978). 종의 동정시에는 광학현미경(Olympus AX70)으로 최고 2000배까지 확대 검경, 동정하였다. 규조류 동정에는 Cupp(1943), Yamaji(1979) 등을 참고하였으며, 외편모류는 Shin(1999), Dodge(1982), Tomas(1996) 등의 문헌을 참조하였다.

Chlorophyll a

Chlorophyll a 농도를 측정하기 위해서 현장에서 채취한 표층 해수를 3시간 가량 암소에 적응시킨 다음, 500-1000 mL를 채취하여 직경 47 mm, 공극 0.45 μm 의 cellulose ester 막여과지(Advantec MSF Inc.)로 여과하였다. 여과된 엽록소는 아세톤 추출법으로 추출하였으며, 분광광도계로 750, 664, 647, 630 nm의 파장에서 흡광량을 측정하여 엽록소량으로 변환하였다(Parsons *et al.*, 1984).

기생생물 분리 및 배양

기생생물을 배양하기 전에 먼저 1 여년간 사전 연구를 통하여

*Amoebophrya*가 기생하는 숙주를 탐색하고 이들을 배양하였다. 기생생물 분리를 위해 진해만에서 해수를 채수하여 10 μm 플랑크톤 망으로 시료를 걸렀다. 여과한 시료는 실험실로 운반하여 형광현미경(Olympus BH2, BP-490 exciter filter, L-435 barrier filter, $\times 100$, $\times 200$)하에서 청색 파장으로 여기하여 *Amoebophrya* sp.에 감염되어 녹색형광을 띠는 숙주 세포를 찾은 다음 이를 Pasteur-pipette으로 분리하였다(Coats and Bockstahler, 1994). 분리한 세포는 여과해수로 3-4번 세척하여 숙주가 들어있는 5 mL vial에서 1차 배양하였고, 1차 배양을 성공하였을 경우에는 이를 큰 유리용기에 2차, 3차 배양하였다. 배양에 완전히 성공하였을 경우에는 멸균한 125 mL Narrow-Mouth Square Bottle(PC)에 숙주를 75 mL 씩 채운 후 *Amoebophrya* sp.에 감염된 숙주를 약 25 mL 접종하여 유지하였다. 이런 과정을 약 2-3일 간격으로 되풀이하여 숙주-기생생물 배양체를 유지하였다. 실험 배양주는 20 $^{\circ}\text{C}$, 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 유지하였으며 광주기는 14L:10D로 하였다. 조류 배양시 Si가 첨가되지 않은 f/2 배지(Gullard and Ryther, 1962)를 사용하였고, 배양 용기는 125 mL Narrow-Mouth Square Bottle(PC)를 이용하였으며, 실험에 필요한 모든 실험 기구는 Autoclave로 멸균(121 $^{\circ}\text{C}$, 15 lb, 20분)하였다.

기생성 외편모류의 교차 감염

배양에 성공한 *Heterocapsa triquetra*의 숙주-기생생물 배양체가 자기숙주에 특이성이 있는지 알아보기 위해, 먼저 연구기간 동안 연구해역에서 *Amoebophrya* sp.에 감염이 확인된 4종의 외편모류 *Akashiwo sanguinea*, *Prorocentrum minimum*, *P. triestinum*, *Scrippsiella trochoidea*와 2002년 8월 경남 통영시 산양읍 연안에서 감염이 확인된 무각 외편모류 *Gyrodinium aureolum* 그리고 문헌상 감염기록이 있는 독성종 *Alexandrium catenella*를 진해만과 통영연안에서 분리하여 실험실 배양하였다. 이렇게 배양한 6종의 외편모류와 *H. triquetra* 배양체에 실험실에서 배양하고 있던 다양한 감염단계의 *H. triquetra* - *Amoebophrya* sp. 시스템 배양체를 접종하여 2차 감염여부를 관찰하였다. 숙주-기생생물 시스템 배양체는 초기 밀도 1,000 cells mL⁻¹의 각 종에 접종하였다. 배양체를 접종한 다음 48시간 후 시료를 4% 포르말린으로 고정하였으며, 고정 즉시 Sedgwick-Rafter Counting Chamber에 옮겨 형광현미경(Olympus BH2, excitation filter BP-490, barrier filter L-435, $\times 200$)하에서 각 종마다 100 개체를 계수하여 감염 여부를 확인하였다. 감염이 확인되지 않았을 경우에는 새로운 *H. triquetra* - *Amoebophrya* sp. 시스템 배양체를 첨가하였으며, 새로운 배양체 첨가 후 다시 48시간 뒤에 각 종마다 감염 여부를 확인하였다. 배양체는 모두 3회까지 추가로 첨가하였으며, 배양체를 처음 접종한 후 10일째 되는 날에 마지막으로 감염여부를 검경하였다.

결 과

이화학적 환경요인

2000년 10월부터 2002년 8월까지 연구해역의 표층 수온 분포를 보면 7월 - 8월에는 2001년 25.5-27.4 $^{\circ}\text{C}$ (평균 26.6 $^{\circ}\text{C}$) 범위이고, 2002년에는 23.2-27.2 $^{\circ}\text{C}$ (평균 25.3 $^{\circ}\text{C}$)이었다(Fig. 2). 반면 12월 - 1월에는 2000년 6.2-10.1 $^{\circ}\text{C}$ (평균 7.8 $^{\circ}\text{C}$) 범위이고, 2001년

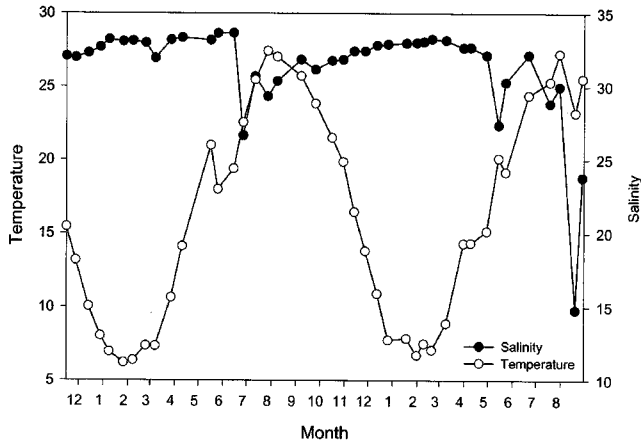


Fig. 2. Temporal variations of temperature (°C) and salinity (psu) of surface water in Jinhae Bay.

6.7-10.9 °C(평균 8.3 °C) 범위로서 연중 수온의 차는 각각 18.8 °C 및 17.0 °C이었다.

연구해역의 염분은 2001년 26.6-33.6 psu(평균 32.1 psu), 2002년 1월에서 8월까지의 범위를 나타내었다. 강수량이 적은 겨울에는 염분이 비교적 높았으며 강수량이 많아 육수 유입이 많은 여름에는 크게 낮게 나타났다(Fig. 2). 2002년 8월에 유난히 염분이 낮은 것은 2001년 8월의 평균 강수량 108.3 mm이었던 것에 비하여 2002년 7월에 347.2 mm, 8월에 714.3 mm로 강수량이 크게 증가하였기 때문이다(Fig. 3).

조사기간 진해만 표층의 화학적 환경요인으로서 암모니아(NH₄-N), 질산염(NO₃-N) 및 아질산염(NO₂-N), 인산염(PO₄-P), 규산염(SiO₂-Si) 등의 무기 영양염 농도를 측정하였다. 암모니아(NH₄-N)의 연평균 농도는 2001년 498 µg L⁻¹, 2002년 1월에서 8월까지의 166 µg L⁻¹의 농도 범위를 보였으며, 7월 장마를 전후하여 크게 증가하는 것이 관찰되었다(Fig. 4a). 질산염(NO₃-N)의 연평균 농도는 2001년 260 µg L⁻¹, 2002년 1월에서 8월까지의 345 µg L⁻¹의 농도 범위를 보였으며(Fig. 4b), 2001년 7월 1,624 µg L⁻¹, 2002

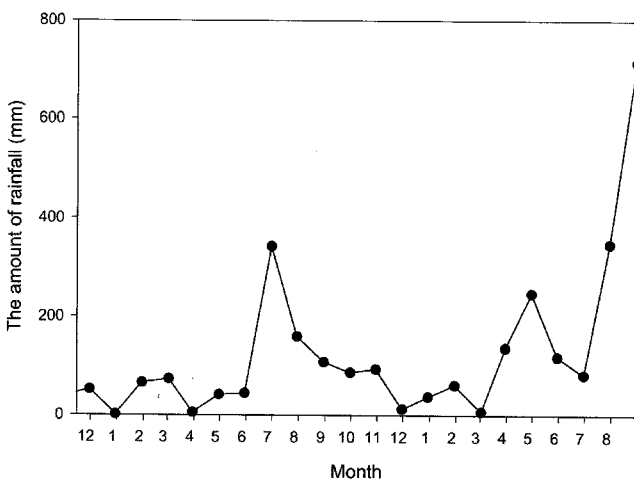


Fig. 3. The amount of precipitation at Masan. Data were collected from Korea Meteorological Administration.

년 5월 811 µg L⁻¹, 8월 평균 780 µg L⁻¹로 갑자기 증가하였다. 아질산염(NO₂-N)의 연평균 농도는 2001년 21 µg L⁻¹, 2002년 1월에서 8월까지 13 µg L⁻¹를 보였으며(Fig. 4c), 그 변동양상은 NO₃-N과 비슷한 경향을 보였다. 인산염 인(PO₄-P)의 연평균 농도는 2001년 755 µg L⁻¹, 2002년 1월에서 8월까지의 471 µg L⁻¹를 보였으며(Fig. 4d). 규산염 규소(SiO₂-Si)의 연평균 농도는 2001년 257 µg L⁻¹, 2002년 1월에서 8월까지의 269 µg L⁻¹를 보였으며(Fig. 4e).

식물플랑크톤의 chlorophyll a 농도

조사 정점의 연평균 chlorophyll a 농도는 2001년 19.5 µg L⁻¹, 2002년 1월에서 8월까지의 73.6 µg L⁻¹로 나타났다(Fig. 5). 한편, chlorophyll a 농도가 유난히 높게 나타난 2001년 5월, 2002년 5월, 6월, 8월에는 2종의 외편모류 *Prorocentrum minimum*, *P. triestinum*과 침편모류 *Heterosigma akashiwo*가 대량으로 증식하였으며, 2001년 10월은 외편모류 *Akashiwo sanguinea*가 대량 증식하였다(Table 1).

식물플랑크톤의 종조성

2000년 10월부터 2002년 8월까지 23개월간에 걸친 현장조사 기간 중 본 연구해역에 출현한 식물플랑크톤은 총 53속 141종이었다(자료 미제시). 이 중 규조류가 23속 72종으로 가장 많이 출현하였으며, 외편모류가 23속 61종으로 국내 다른 어떤 연안 해역보다 많이 출현하였다. 그 외 규조편모조류 1속 2종, 녹조류 2속 2종, 은편모조류 1속 1종, 침편모류 1속 1종, 유글레나류 1속 1종이 출현하였다. 출현종수의 구성비율은 규조류와 외편모류가 각각 전체 종수의 51.1%와 43.3%로 전체의 94.4%를 차지하였으며, 규조편모조류가 1.4%, 녹조류가 2.1%, 은편모조류와 유글레나류가 각각 0.7%씩 차지하였다.

외편모류 출현 양상

연구기간 동안 연구해역에 출현한 외편모류는 Table 1에 정리하였다. 짙은 검은색으로 표시한 부분은 외편모류 중 각 시료에서 정량적으로 3번째 이내의 출현량을 보인 종을 나타낸 것이다. 본 연구에서는 고정시료에서 확인한 *Gymnodinium*, *Gyrodinium* 속의 무각 외편모류들은 종 수준까지 정확한 동정을 하지 않았고, 따라서 전반적으로 유각 외편모류가 무각 외편모류보다 훨씬 우세한 것으로 나타났다.

연구기간 동안 숙주-기생생물 시스템 배양체 확립에 성공한 *Akashiwo sanguinea*는 8월에 나타나기 시작하여 9월, 10월에는 국지적으로 적조현상을 일으켰다. 또 다른 배양 시스템 성공 중인 *Heterocapsa triquetra*는 1월부터 출현하기 시작하여 3, 4월에 대량 발생하였으며 7월까지 출현하였다. 독성종들도 많이 출현하였다. 마비성 패독(PSP)을 유발하는 *Alexandrium* spp.는 1월부터 10월까지 꾸준히 출현하였다. 특히 매년 진해만에서 PSP 독성으로 홍합 채취를 금지하는 3, 4월에는 *A. tamarense*가 우점으로 출현하였으며, 8, 9월에는 *A. catenella*가 출현하였다. 설사성 패독을 일으키는 *Dinophysis acuminata*는 4월부터 10월까지 지속적으로 출현하였으며 특히 4월에 집중적으로 나타났다. *Ceratium fusus*는 4월과 5월을 제외한 대부분 시기에 연중 지속적으로 출현하였으며 주로 수온이 낮은 11월부터 1월에 집중적으로 나타났다. 또한 진

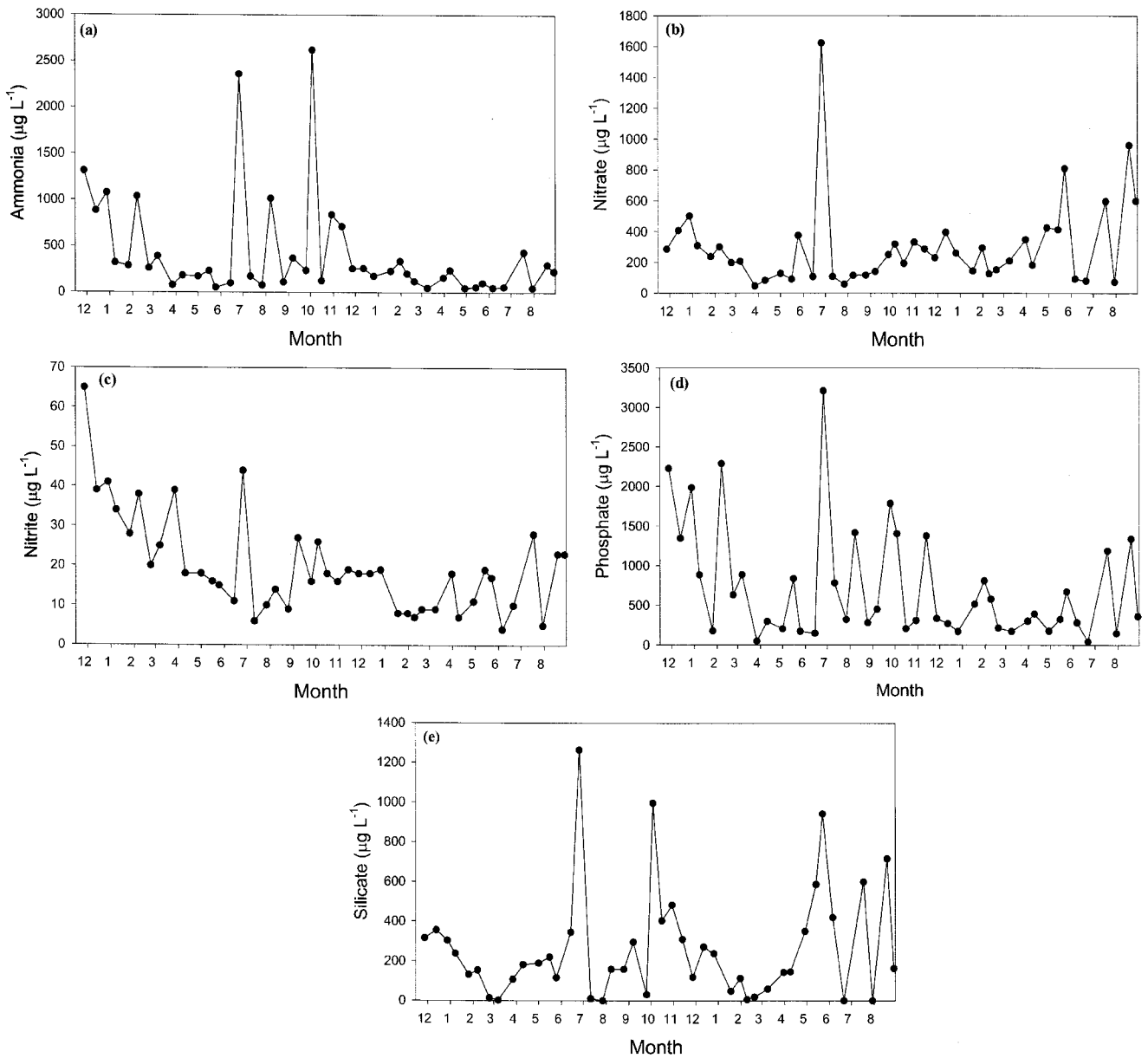


Fig. 4. Temporal variations of surface-water nutrient concentrations in Jinhae Bay; (a) Ammonia, (b) Nitrate, (c) Nitrite, (d) Phosphate, (e) Silicate.

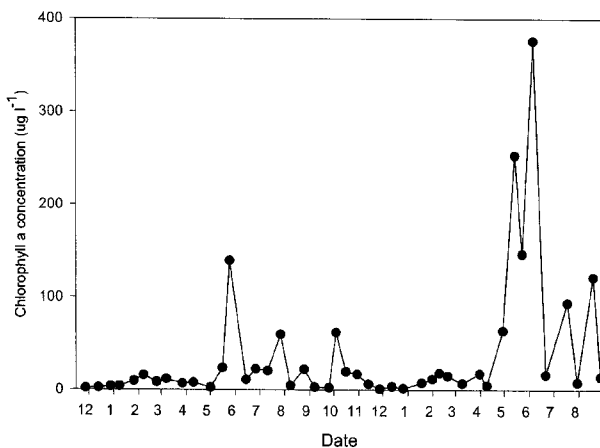




Fig. 5. Temporal variation of surface-water chlorophyll *a* concentrations in Jinhae Bay.

해만의 대표적인 적조종인 *Prorocentrum minimum*은 *P. triestinum*, *P. dentatum*과 함께 거의 연중 출현하였으며, 5월부터 10월까지 크게 우점하였으며 5월, 7월, 8월에 적조를 일으켰다. 중속영양특성을 보이는 *Protoperdinium* 속은 총 21종이 출현하여 외편모류 중에서 가장 많은 종이 출현한 속이었다. 이 중에서 출현 빈도가 가장 높은 종은 *P. parvum*이었으며 2, 3월과 7, 8에 비교적 높은 출현량을 보였다.

감염 숙주종

연구기간 동안에 진해만에서는 모두 7속 9종의 외편모류에서 *Amoebophrya* spp.를 관찰할 수 있었다. 그 중 *Akashiwo sanguinea*는 10월, *Ceratium fusus*는 12월, *Dinophysis acuminata*는 8월, *Heterocapsa triquetra*는 1-2, 5월, *Oblea* sp.는 4월, *Prorocentrum*

Table 1. The frequency and period of appearance of Dinophyta in Jinhae Bay; : observed species, : dominant species (the first 3 species at each sample).

Dinophyta Species	Period of appearance (month)											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Akashiwo sanguinea</i>												
<i>Alexandrium catenella</i>												
<i>Alexandrium tamarense</i>												
<i>Alexandrium</i> sp.												
<i>Ceratium furca</i>												
<i>Ceratium fusus</i>												
<i>Ceratium kofoidii</i>												
<i>Cochlodinium polykrikoides</i>												
<i>Dinophysis acuminata</i>												
<i>Diploneis splendida</i>												
<i>Diploneis</i> sp.												
<i>Diplopsalopsis globula</i>												
<i>Gonyaulax spinifera</i>												
<i>Gotius abei</i>												
<i>Gotius</i> sp.												
<i>Gymnodinium</i> sp. A												
<i>Gymnodinium</i> sp.												
<i>Gyrodinium breve</i>												
<i>Gyrodinium spirale</i>												
<i>Gyrodinium</i> sp. A												
<i>Gyrodinium</i> sp. B												
<i>Gyrodinium</i> sp.												
<i>Heterocapsa triquetra</i>												
<i>Karenia mikimotoi</i>												
<i>Katodinium glaucum</i>												
<i>Noctiluca scintillans</i>												
<i>Oblea</i> sp.												
<i>Oxyphysis oxytoxoides</i>												
<i>Phalacroma rotundatum</i>												
<i>Polykrikos schwartzii</i>												
<i>Prorocentrum dentatum</i>												
<i>Prorocentrum micans</i>												
<i>Prorocentrum minimum</i>												
<i>Prorocentrum triestinum</i>												
<i>Protoperidinium bipes</i>												
<i>Protoperidinium conicoides</i>												
<i>Protoperidinium conicum</i>												
<i>Protoperidinium excentricum</i>												
<i>Protoperidinium nipponicum</i>												
<i>Protoperidinium leonis</i>												
<i>Protoperidinium oblongum</i>												
<i>Protoperidinium ovum</i>												
<i>Protoperidinium pallidum</i>												
<i>Protoperidinium parvum</i>												
<i>Protoperidinium pellucidum</i>												
<i>Protoperidinium pentagonum</i>												
<i>Protoperidinium perplex</i>												
<i>Protoperidinium pyriforme</i>												
<i>Protoperidinium subinerve</i>												
<i>Protoperidinium</i> sp. A												
<i>Protoperidinium</i> sp. C												
<i>Protoperidinium</i> sp. (10 μm)												
<i>Protoperidinium</i> sp. (20 μm)												
<i>Protoperidinium</i> sp. (30 μm)												
<i>Protoperidinium</i> sp.												
<i>Scrippsiella spinifera</i>												
<i>Scrippsiella trochoidea</i>												
<i>Scrippsiella</i> sp.												
<i>Torodinium teredo</i>												

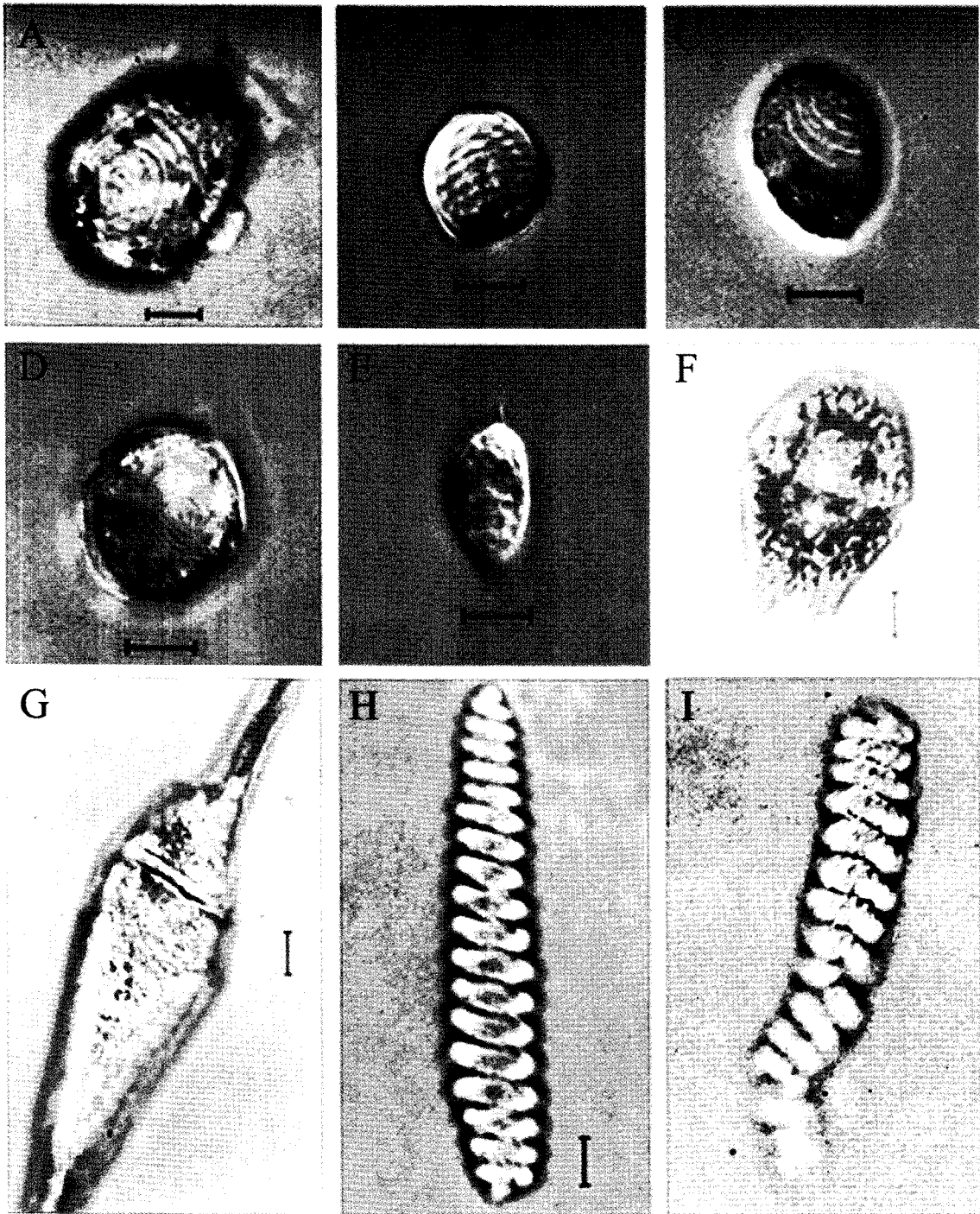


Fig. 6. *Amoebophrya* infections of several dinoflagellate species observed in Jinhae Bay; A) *Dinophysis acuminata*, B) *Prorocentrum minimum*, C) *Heterocapsa triquetra*, D) *Scrippsiella trochoidea*, E) *Prorocentrum triestinum*, F) *Akashiwo sanguinea*, G) *Ceratium fusus*, H, I) *Amoebophrya* sp. from *Akashiwo sanguinea* at vermiform stage. Scale bars, 10 μ m.

*minimum*는 6-7월, *P. triestinum*는 5월, *Scrippsiella spinifera*는 7월, *S. trochoidea*는 8월에 세포 내부에 기생하는 *Amoebophrya* spp.를 발견하였다(Table 2; Fig. 6). 특히 *A. sanguinea*, *C. fusus*, *H. triquetra*, *P. minimum*, *P. triestinum*, *S. spinifera*는 *Amoebophrya* sp.가 관찰되었던 시기에 우점종으로 출현하였다(Table 1; Table 2).

숙주 - 기생생물 시스템의 배양체 확립

본 연구에서는 *Amoebophrya* sp.가 관찰되었던 외편모류 9종 중 *A. sanguinea*와 *H. triquetra*, 2종의 숙주 외편모류에 대하여 실험실 내에서 유지할 수 있는 숙주 - 기생생물 시스템 배양체 확립에 성공하였다. *A. sanguinea*에 기생하는 *Amoebophrya* sp.는 2001년 10월 16일 수온 21.5 °C, 염분 31.8 psu의 현장시료에서 분리하였

Table 2. Dinoflagellates infected by *Amoebophrya* sp. in Jinhae Bay

Host Species	Period of appearance(month)											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Akashiwo sanguinea</i>										■		
<i>Ceratium fusus</i>												■
<i>Dinophysis acuminata</i>								■				
<i>Heterocapsa triquetra</i>	■											
<i>Oblea</i> sp.				■								
<i>Prorocentrum minimum</i>						■						
<i>Prorocentrum triestinum</i>					■							
<i>Scrippsiella spinifera</i>							■					
<i>Scrippsiella trochoidea</i>								■				

Table 3. Cross infection of several dinoflagellates exposed to *Amoebophrya* sp. infecting *Heterocapsa triquetra*.

Dynophyta Species	Infection
<i>Heterocapsa triquetra</i>	Yes
<i>Akashiwo sanguinea</i>	No
<i>Prorocentrum minimum</i>	No
<i>Prorocentrum triestinum</i>	No
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	No
<i>Karenia mikimotoi</i> (= <i>Gyrodinium aureolum</i>)	No
<i>Alexandrium catenella</i>	No

고, *H. triquetra*에 기생하는 *Amoebophrya* sp.는 2002년 1월 18일 수온 7.9 °C, 염분 33.0 psu의 현장시료에서 분리하였다.

기생성 외편모류의 교차 감염

연구기간 동안 진해만과 다른 해역에서 *Amoebophrya* sp. 감염이 확인된 7종의 외편모류, *Akashiwo sanguinea*, *Alexandrium catenella*, *Gyrodinium aureolum*, *Heterocapsa triquetra*, *Prorocentrum minimum*, *P. triestinum*, *Scrippsiella trochoidea*에 대하여 *H. triquetra*의 숙주 - 기생생물 시스템 배양체를 교차 감염시켜 본 결과, 자기숙주인 *H. triquetra*를 제외한 6종 모두 감염시키지 못하는 것으로 나타났다(Table 3).

고찰

연구해역에서 2년간 출현한 외편모류는 모두 61종으로 동 시기에 출현한 규조류 72종과 비슷한 규모이다. 외편모류 중에서 *Amphidinium*, *Gymnodinium*, *Gyrodinium*속과 같은 무각 외편모류들은 세포를 보호하는 외각이 없어서 시료보존을 위하여 Lugol's solution으로 고정할 때 세포 형태의 일부가 변형 또는 망실되거나 완전히 파손되는 경우가 있다(박, 1999). 이런 종들은 일반 광학 현미경으로 종수준까지 정확하게 동정하는 것이 어렵다. 본 연구에서도 고정 시료에서 관찰한 무각 외편모류를 종 수준까지 동정하지 않았는데, 이런 점을 감안하면 진해만에는 더욱 많은 외편모류가 존재할 것으로 판단된다. 이러한 외편모류의 출현 종수와 규조류 대비 상대적인 출현 비율은 서해안이나 남해안 다른 해역보다 훨씬 높다. 일찍이 Margalef(1978)는 고전적인 "Margalef's

Mandala"를 통하여 영양염 농도와 난류의 세기가 식물플랑크톤의 형태와 생리를 결정하는 핵심요인이라고 지적한 바 있으며, *Prorocentrum minimum*과 같이 세포크기가 작은 외편모류와 일부 크기가 큰 *peridinioids*는 영양염 농도가 높고 수괴의 수직적인 혼합이 작은 곳에서 크게 우점하는 경향을 보인다(Buckholder, 2006). 이런 관점에서 보면, 진해만에서 나타난 외편모류의 높은 출현비율은 연구해역의 높은 영양염 수준과 안정된 수리환경 조건을 반영한 것이라 하겠다.

연구해역 외편모류의 특징적인 출현양상 중에 하나는 유독(해) 외편모류가 많이 출현한다는 점이다. PSP 독성을 일으키는 *Alexandrium catenella*, *A. tamarense*, *A. sp.* 3종을 비롯하여, 매년 남해안에서 양식어류에 큰 피해를 일으키는 *Cochlodinium polykrikoides*, DSP 독성을 일으키는 *Dinophysis acuminata*, 용혈성 어류독을 생산하는 *Karenia mikimotoi*(=*Gyrodinium aureolum*) 등 많은 유해종들이 시기를 달리하며 지속 출현하였다(Table 1). *Alexandrium* 3종은 11, 12월을 제외하고 연중 출현하였으며, 특히 봄철에 크게 번성하였다. *C. polykrikoides*와 *K. mikimotoi*는 주로 여름철인 7 - 9월에 출현하고, *D. acuminata*는 봄부터 가을까지 지속적으로 출현하여 연구해역이 유해조류의 잠재적인 피해에 항상 노출되어 있음을 확인할 수 있었다.

*Amoebophrya*는 지금까지 약 50 여종의 외편모류에서 보고되었다(Coats, 1999; 박, 2002; Senco et al., 2003; Park et al., 2004; Kim et al., 2004; Kim, 2006). 연구해역에서는 모두 61종의 외편모류가 출현하였다. 그 중에서 문헌상 *Amoebophrya* 감염이 보고되었던 종은 모두 13종(*Akashiwo sanguinea*, *Alexandrium catenella*, *A. tamarense*, *Ceratium furca*, *C. fusus*, *Cochlodinium polykrikoides*, *Gonyaulax spinifera*, *Heterocapsa triquetra*, *Karenia mikimotoi* (= *Gyrodinium aureolum*), *Prorocentrum minimum*, *P. micans*, *Protoperdinium pellucidum*, *Scrippsiella trochoidea*)으로 진해만에 출현한 전체 외편모류 중에서 약 21%가 *Amoebophrya*에 감염될 수 있음을 보여준다. 연구기간 동안에는 9종에서 *Amoebophrya* 감염을 실제로 확인할 수 있었는데, 이 중에서 *Dinophysis acuminata*, *Oblea* sp., *Prorocentrum triestinum*, *Scrippsiella spinifera* 4종은 이번 연구에서 새롭게 발견된 숙주 외편모류이고 *A. sanguinea*, *C. fusus*, *H. triquetra*, *P. minimum*, *S. trochoidea* 5종은 기존 문헌에서 *Amoebophrya* 감염이 보고되었던 종이다. 진해만에서 실제로 *Amoebophrya* 감염이 확인된 숙주 외편모류는 본 연구의 9

중외에도, Kim *et al.*(2004)이 2002년 10월에 관찰하고 배양에 성공한 *Alexandrium affine*가 있다. 따라서 진해만에서는 모두 10종의 숙주 외편모류에서 *Amoebophrya* 감염을 실제로 확인하였다. 또한 진해만에 출현하는 외편모류 중에서 지금까지 문헌상으로 *Amoebophrya* 감염이 보고되었던 외편모류는 이번에 새로 발견한 4종과 *A. affine*까지 포함하여 모두 18종으로, 전체 출현 외편모류 62종(61+1종)의 29% 정도가 *Amoebophrya*의 영향을 받을 수 있음을 알 수 있다.

본 연구에서 *Amoebophrya* 기생을 관찰한 9종의 숙주 외편모류 중 *A. sanguinea*, *C. fusus*, *H. triquetra*, *P. minimum*, *P. triestinum*, *S. spinifera* 6종은 그들이 우점종으로 출현할 때 *Amoebophrya* sp.도 세포 내부에 기생하고 있었다(Table 2; Table 3). *Amoebophrya*가 숙주생물의 개체군 동태에 미치는 막대한 영향에 대해서는 이미 많은 연구자들이 강조한 바 있다(Coats and Bockstahler, 1994; Coats *et al.*, 1996). 이런 점을 고려할 때 숙주종의 우점시기에 출현한 *Amoebophrya* spp.의 기생효과는 진해만에 출현하는 숙주 외편모류의 개체군 동태와 우점기간에 영향을 미쳤을 수 있다. 연구해역에는 유기물 오염이 심한 해역에 자주 출현하여 우점하는 *P. minimum*이 4-10월의 오랜 기간 동안 최우점종으로 존재하였다. *Amoebophrya* sp.도 이들의 내부에서 6, 7월에 관찰할 수 있었는데, *Amoebophrya*의 출현을 관찰할 수 없었던 2002년 5월 14일과 23일에는 *P. minimum*이 각각 6,950, 2,500 cells ml⁻¹의 높은 현존량을 보였으나 이들을 관찰한 6, 7월에는 4-205 cells ml⁻¹로 낮은 현존량을 보였다. 또한, 이들이 관찰되지 않았던 8월 19일에는 다시 1,491 cells ml⁻¹로 현존량이 급격히 증가하였다. 물론, *P. minimum*의 기생생물 감염률을 측정하지 않았기 때문에 기생생물 출현만으로 이 같은 *P. minimum* 개체군 변동의 원인이 기생생물 때문이라고 단정하기 어렵다. 하지만, Maranda(2001)도 Narragansett Bay의 조그만 만에서 비슷한 시기(6월 11-13일)에 40%에 이르는 *P. minimum*의 높은 감염률을 보고한 바 있어, 진해만 *P. minimum* 개체군 변동에 *Amoebophrya* sp.의 기생 효과를 완전히 배제하기 어렵다. Maranda(2001)는 이러한 *Amoebophrya* 기생의 효과에 대하여 외편모류 숙주생물의 생체량을 수 백 개의 dinospore로 형태 변환하여 섬모류 먹이로 공급함으로써 일시적으로 새로운 영양단계 연결 고리를 형성하여 더욱 복잡하고 풍부한 미세생물 먹이망을 형성하게 하는 것으로 보았다. 하지만 이런 물질과 에너지 순환에 대하여 정량적으로 보다 명확하게 평가하기 위해서는 다양한 숙주-기생생물 시스템을 배양하여 이들의 생리, 생태 특성을 더 많이 이해하여야 한다.

*Amoebophrya*의 숙주 특이성은 생물학적 적조제어와 관련하여 오랫동안 관심을 받았던 주제이나(Nishitani *et al.*, 1985; Coats *et al.*, 1996). 최근에는 그 특징이 구체적으로 드러나고 있다(Coats and Park, 2002; Kim, 2006). Coats and Park(2002)은 3종의 무각 외편모류 *Akashiwo sanguinea*, *Gymnodinium instriatum*, *Karlodinium veneficum*(=*K. micrum*)에서 *Amoebophrya* sp.를 각각 수확하여 상대방 숙주에 교차 감염을 시도하였다. 하지만 이들은 자신의 숙주 외에는 다른 어떤 숙주도 성공적으로 감염시키지 못하였다. 반면, 유각 외편모류 *Alexandrium affine*, *A. tamarense*, *Gonyaulax polygramma*를 숙주로 하는 *Amoebophrya*는 다양한 범위의 외편모류를 감염시킬 수 있는 것으로 나타났다(Kim, 2006; Sengco *et al.*, 2003).

Kim(2006)은 이러한 기생생물 숙주 특이성을 극단특이성(extremely specific), 중간특이성(moderately specific), 비특이성(nonspecific)의 3가지 유형으로 구분하였으며, 무각 숙주종에서 특이성이 더 강하고 유각 숙주종에서 특이성이 약한 경향이 있는 것으로 분석하였다. 본 연구에서는 *H. triquetra*가 유각 외편모류임에도 불구하고 이 종에 기생하는 *Amoebophrya* sp.는 7종의 외편모류 중에서 자신이 감염시킨 *H. triquetra* 외에는 다른 어떤 외편모류도 감염시키지 못하는 특성을 보여 극단특이성의 범주에 속하는 것으로 나타났다.

본 실험에서 나타난 *Amoebophrya ex Heterocapsa triquetra*의 극단적인 숙주 특이성을 그대로 받아들이려면 실험과 관련하여 몇 가지 고려해야 할 점들이 있다. 첫째, 실험에서 숙주 특이성을 확인하기 위하여 대상 외편모류에 *Amoebophrya*의 dinospore만 접종하지 않고 다양한 감염단계의 *Amoebophrya* sp. - *H. triquetra* 배양체를 접종하였다는 점이다. 다양한 감염단계의 숙주-기생생물 시스템 배양체를 직접 접종하는 것은 2차 숙주 감염에 소요되는 시간이나 발달단계 등을 정량적으로 측정하는 데 문제가 있는 반면, 배양체 접종 후 지속적으로 2차 숙주 감염을 시도할 수 있고, 또한 *Amoebophrya* sp.가 감염 1차 숙주에서 나오자마자 강한 상태에서 바로 2차 숙주를 찾을 수 있도록 하는 장점이 있다. 본 실험에서는 정량적인 평가보다 단순히 감염여부를 확인하는 것이 목적이므로 숙주-기생생물 배양체를 직접 접종하는 방법을 택했다. dinospore만을 2차 숙주에 접종하면 1, 2일 정도 지나면 감염 능력이 급격히 떨어져서(Coats and Park, 2002), 선호도가 떨어지는 숙주 세포는 감염자체가 어려울 수 있다. 문제는 배양체 접종 후 2차 숙주와 dinospore의 비율인데, *Amoebophrya* sp. ex *H. triquetra*는 숙주세포를 최대 87%까지 감염시킬 수 있으며, 약 50시간의 총 세대기간 후에 *Amoebophrya* sp. 1 개체에서 대략 100-150개 내외의 dinospore를 생산할 수 있는 것으로 평가되므로(자료 미제출), 아주 낮은 농도의 배양체를 접종하여도 크게 문제되지 않을 것으로 판단된다. 두 번째는 기생-숙주생물 배양체를 2일 간격으로 계속 공급해 줌으로써, *H. triquetra* 숙주에서 생활사를 마치고 몸 밖으로 빠져나온 dinospore가 실제로 2차 숙주를 감염시킬 수 있음에도 불구하고 2차 숙주를 공격하지 않고 지속적으로 공급되는 감염/비감염의 1차 숙주생물을 계속 감염시켰을 가능성이 있다. 그러나 이런 가능성에도 불구하고 10 여일 간의 교차감염 실험 동안 지속적으로 공격하는 기생생물에 2차 숙주가 감염되지 않았다는 것은 이들이 대상 생물을 감염시킬 능력이 없거나 매우 떨어진다는 것을 의미하며, 설령, 감염 능력이 있다고 할지라도 *H. triquetra*보다 비교할 수 없을 정도로 낮은 선호도를 가진다는 것을 뜻한다. 마지막으로 *Amoebophrya*에 감염된 숙주생물을 형광현미경으로 관찰할 때 *Amoebophrya*가 존재하고 있음을 의미하는 녹색형광이 잘 드러나지 않거나 생활사 단계의 후반기에만 나타나는 중추가 있다는 점이다(Kim *et al.*, 2004; Park *et al.*, 2004). Kim(2006)이 지적하였듯이 녹색형광이 드러나지 않을 가능성도 있다. 사실, 형광을 이용하여 감염여부를 판단하는 것은 초기 감염상태를 판단하기에는 좋은 방법이 아니며 다소 문제가 있다. 특히, 1차 숙주가 아닌 2차 숙주를 감염시킨 경우에는 세포 내 발달단계가 매우 느려서 48시간의 배양시간에도 아주 초기 상태에 머무를 수 있다. 따라서 10 여일 간의 오랜 배양에도 불구하고

고 1차 숙주에 대한 기생생물의 높은 선호도와 2차 숙주 내에서 발달과정 지연 등을 고려하면, 기생생물이 실제로 2차 숙주를 감염시켰음에도 불구하고 형광현미경으로 이를 관찰하지 못할 수도 있다. 본 연구는 이미 기존에 *Amoebophrya* 감염이 보고된 종들을 대상으로 하였기 때문에 이런 오류 가능성이 많이 줄어들 것으로 판단하지만, 기생생물의 형광특성도 숙주생물에 따라 다르게 발현될 수 있으므로 감염된 2차 숙주가 없다고 단정하기는 어려울 것 같다. 이런 점을 모두 종합할 때, *Amoebophrya* sp. ex *H. triquetra*는 극단적인 숙주 특이성을 가진 종주로 단정하기는 어렵고 단지, 자기 숙주에 선호도가 매우 높은 기생생물로 정리할 수 있을 듯하다.

실제 해역에는 예상치 못한 수많은 환경과 변수가 존재한다. 실험실에서 수행하는 간단한 작업도 주의를 기울이지 않으면 같은 실험임에서도 불구하고 상이한 결과가 나타나기 쉽다. 숙주-기생생물 시스템을 생물학적 적조제어를 위해 실제 해역에 직접 적용하려면 더욱 세밀한 연구와 많은 주의가 필요하다. 무엇보다 숙주에 매우 강한 특이성을 보이는 내부기생성 외편모류를 배양하여야 하며, 이 배양체를 이용하여 감염 성공률에 영향을 미치는 여러 환경, 생물학적 요인들을 파악하여야 한다. 특히, 국내 연안에서 크게 문제가 되는 *Cochlodinium*이나 *Alexandrium*과 같은 유해적조원인종에 관한 내부기생성 외편모류의 배양과 그 특성에 관한 연구는 매우 절실하다.

사 사

한국과학재단 지역대학우수과학자 지원사업(과제번호: R05-2003-000-11755-0)의 지원하에 본 연구를 수행하였습니다. 연구비 지원에 감사드립니다. 또한 바쁘신 가운데 본 논문의 초고를 면밀하게 검토해 주시고 여러 가지 좋은 의견을 주신 두 분의 심사위원, 박명길 교수님과 김선주 박사님께 진심으로 감사드립니다.

참고문헌

- 국립환경연구원, 1996. 海洋汚染과 汚泥. 국립환경연구원, pp. 141-165.
- 김학균, 2000. 한국 연근해 해양 환경의 현재와 미래. 국제심포지움 일정 및 발표논문집 - 21세기 해양환경과 해양생물 자원의 전망 I. pp. 59-72.
- 김학균, 1999. 국내외의 적조연구 현황. 인제대학교 개교20주년 기념 적조연구단 특별 심포지움 발표논문집-국내 적조연구의 최근 동향과 제어기법. pp. 1-12.
- 박명길, 2002. 기생성 외편모류 *Amoebophrya*의 생리 생태적 특성과 적조. 한국해양학회지 바다, 7(3): 181-194.
- 박종규, 1999. 부산신항 건설사업에 따른 어업피해조사(제 1편 피해범위). 부경대학교 해양과학공동연구소, 331 pp.
- Anderson, D.M., 1997. Turning back the harmful red tide. *Nature*, 388: 513-514.
- APHA, AWWA, WPCF, 1992. Standard methods for the examination of water and wastewater. 18th ed.
- Buckholder, J.M., 2006. The ecology of dinoflagellates. In: Ecology of Harmful Algae, edited by Granéli, E. and T. Turner, Springer, pp. 54-66.
- Cachon, J. and M. Cachon, 1987. Parasitic dinoflagellates. In: The biology of dinoflagellates. edited by Taylor, F.J.R., Blackwell Sci. Publ., Oxford, pp. 571-610.
- Coats, D.W. and K.R. Bockstahler, 1994. Occurrence of the parasitic dinoflagellate *Amoebophrya ceratii* in Chesapeake Bay populations of *Gymnodinium sanguineum*. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 41: 586-593.
- Coats, D.W., E.J. Adam, C.L. Gallegos and S. Hedrick, 1996. Parasitism of photosynthetic dinoflagellates in a shallow subestuary of Chesapeake Bay, USA. *Aquat. Microb. Ecol.*, 11: 1-9.
- Coats, D.W., 1999. Parasitic life styles of marine dinoflagellates. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 46: 402-409.
- Coats, D.W. and M.G. Park, 2002. Parasitism of Photosynthetic Dinoflagellates by Three Strains of *Amoebophrya* (DINOPHYTA): Parasite Survival, Infectivity, Generation Time, and Host Specificity. *J. phycol.*, 38: 520-528.
- Cupp, E.F., 1943. Marine plankton diatoms of the west coast of North America. Bull. Scripps inst. Oceanogr., 237 pp.
- Dodge, J.P., 1982. Marine dinoflagellates of the British Isles. Crown Copyright, 303 pp.
- Dousette, G.J., E.R. McGovern and J.A. Babinchak, 1999. Algicidal bacteria active against *Gymnodinium breve* (Dinophyceae). I. Bacterial isolation and characterization of killing activity. *J. phycol.*, 35: 1447-1454.
- Elbrächter, M and E. Schnepf, 1998. Parasites of harmful algae. In: Physiological Ecology of Harmful Algal Bloom, edited by Anderson, D.M., A.D. Cembella and G.M. Hallegraeff, NATO ASI Series G: Ecological Science, Vol. 41, Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 351-363.
- Erard-Le Denn, E., M.-J. Chrétiennot-Dinet and I. Probert, 2000. First Report of Parasitism on the Toxic Dinoflagellate *Alexandrium minutum* Halim. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 50: 109-113.
- Gullard, R.R.L. and J.H. Ryther, 1962. Studies on marine planktonic diatoms. 1. *Cyclotella nana* (Hustedt) and *Detonula Confervaceae* (Cleve). *Can. J. Microbiol.*, 8: 229-239.
- Gunderson, J.H., S.H. Goss and D.W. Coats, 1999. The phylogenetic position of *Amoebophrya* sp. infecting *Gymnodinium sanguineum*. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 46: 194-197.
- Gunderson, J.H., S.H. Goss and D.W. Coats, 2000. rRNA sequence differences among *Amoebophrya* stains infecting dinoflagellates in Chesapeake Bay. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 47: 4A.
- Gunderson, J.H., S.A. John, W.C. Boman and D.W. Coats, 2002. Multiple strains of the parasitic dinoflagellate *Amoebophrya* exist in Chesapeake Bay. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 49: 469-474.
- Janson, S., L.-Å. Gisselson, P.S. Salomon and E. Granéli, 2000. Evidence for multiple species within the endoparasitic dinoflagellate *Amoebophrya ceratii* as based on 18S rRNA gene-sequence analysis. *Parasitol. Res.*, 86(11): 929-933.
- Jeong, H.J., S.K. Kim, J.S. Kim, S.T. Kim, Y.D. Yoo and J.Y. Yoon, 2001. Growth and grazing rates of the heterotrophic dinoflagellate *Polykrikos kofodii* on red-tide and toxic dinoflagellate. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 48: 298-308.
- Kamiyama, T., 1997. Growth and grazing responses of tintinnid ciliates feeding on the toxic dinoflagellate *Heterocapsa circularis-quama*. *Mar. Biol.*, 128: 509-515.

- Kim, S., 2006. Patterns in host range for two strains of *Amoebophrya* (Dinophyta) infecting thecate dinoflagellates: *Amoebophrya* sp. ex *Alexandrium* affine and ex *Gonyaulax polygramma*. *J. phycol.*, **42**(6): 1170–1173.
- Kim, S., M.G. Park, W. Yih and D.W. Coats. 2004. Infection of the bloom-forming thecate dinoflagellates *Alexandrium affine* and *Gonyaulax spinifera* by two strains of *Amoebophrya* (Dinophyta). *J. phycol.*, **40**(5): 815–822.
- Lovejoy, C., J.P. Bowman and G.M. Hallegraeff, 1998. Algacidal effects of a novel marine *Pseudoalteromonas* isolate (Class Proteobacteria, Gamma Subdivision) on harmful algal bloom species of the genera *Chattonella*, *Gymnodinium*, and *Heterosigma*. *Appl. Environ. Microbiol.*, **64**: 2806–2813.
- Maranda, L., 2001. Infection of *Prorocentrum minimum* (Dinophyceae) by the parasite *Amoebophrya* sp. (Dinoflagellata). *J. Phycol.*, **37**: 245–248.
- Nagasaki, K., K. Tarutani, and M. Yamaguchi, 1999. Growth characteristics of *Heterosigma akashiwo* virus and its possible use as a microbiological agent for red tide control. *Appl. Environ. Microbiol.*, **65**: 898–902.
- Nishitani, L., G. Erickson and K.K. Chew, 1985. Role of the parasitic dinoflagellate *Amoebophrya cetatii* in control of *Gonyaulax catenella* populations. In: Toxic Dinoflagellates, edited by Anderson, D.M., A.W. White and D.G. Baden, Elsevier Sci. Pub. Co. Inc., New York, pp. 225–230.
- Norén, F., 2002. Factors regulating planktonic dinoflagellate populations, with special emphasis on the parasitic flagellate *Parvilicifera infectans*. Ph. D thesis, Göteborg University, Göteborg.
- Park, M.G., W.H. Yih and D.W. Coats, 2004. Parasites and Phytoplankton, with Special Emphasis on Dinoflagellate Infections. *J. Eukaryot. Microbiol.*, **51**(2): 145–155.
- Parsons, T.R., Y. Maita and C.M. Lalli, 1984. A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Pergamon Press., p. 177.
- Salomon, P.S., S. Janson and E. Granéli, 2003. Multiple species of the dinophagous dinoflagellate genus *Amoebophrya* infect the same host species. *Environ. Microbiol.* **51**: 1046–1052.
- Sengco, M.R., D.W. Coats, K.J. Popendorf, D.L. Erdner, K.E. Gribble and D.M. Anderson, 2003. Biological and phylogenetic characterization of *Amoebophrya* sp. ex *Alexandrium tamarensis*. Abstract. Second Symposium on Harmful Marine Algae in the U.S., p. 57.
- Shin, E.-Y., 1999. A Taxonomical Study on the Thecate Dinoflagellates of Korean Coastal Waters. Ph. D. Thesis, Seoul National University, Seoul, 240 pp.
- Tarutani, K., K. Nagasaki and M. Yamaguchi, 2000. Viral impacts on total abundance and clonal composition of the harmful bloom forming phytoplankton *Heterosigma akashiwo*. *Appl. Environ. Microbiol.*, **66**: 4916–4920.
- Taylor, F.J.R., 1968. Parasitism of the Toxin-Producing Dinoflagellate *Gonyaulax catenella* by the Endoparasitic Dinoflagellate *Amoebophrya ceratii*. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **25**(10): 2241–2245.
- Thronsen, J., 1978. Preservation and storage. In: Phytoplankton manual, edited by Sournia, A., UNESCO, pp. 69–74.
- Tomas, C.R., 1996. Identifying Marine Diatoms and Dinoflagellates. Academic Press. Inc., London, 598 pp.
- Yamaji, I., 1979. Illustration of the marine plankton of Japan. Hoikusha Publ. Co. Ltd., pp. 1–193.
- Yih, W. and D.W. Coats, 2000. Infection of *Gymnodinium sanguineum* by the dinoflagellate *Amoebophrya* sp.: Effect of nutrient environment on parasite generation time, reproduction and infectivity. *J. Eukaryot. Microbiol.*, **47**: 504–510.
- Yih, W., J.G. Park, W.M. Heo, M.G. Park and D.W. Coats, 2001. Discovery of intracellular parasitic dinoflagellates of red tide dinoflagellate species in Korean coastal waters. The 2nd Interstate Symposium on Harmful Algal Blooms and Control, pp. 27–33.

2007년 11월 7일 원고접수

2007년 11월 20일 수정본 채택

담당편집위원: 강성호