

여수해만산 유독 와편모조류 *Gymnodinium catenatum* (Graham)의 용존태 무기인에 대한 성장 및 흡수

오석진 · 윤양호^{1*} · 양한섭부경대학교 해양과학공동연구소, ¹전남대학교 해양기술학부

Growth and Phosphate Uptake of the Toxic Dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* Isolated from Yeosuhae Bay, South Korea

Seok Jin OH, Yang Ho YOON^{1*} and Han-Soeb YANG

Korea Inter-University Institute of Ocean Science, Pukyong National University, Daeyeon-dong, Nam-gu, Busan 608-737, Korea

¹Faculty of Marine Technology, Chonnam National University, Yeosu 550-749, Korea

We investigated the growth and phosphate uptake of a toxic dinoflagellate, *Gymnodinium catenatum*, isolated from Yeosuhae Bay, South Korea. A short-term phosphate uptake experiment revealed that its maximum uptake and the half-saturation constant were 1.39 pmol/cell/hr and 2.65 μ M, respectively. In a semicontinuous culture, the maximum specific growth rate and minimum phosphorus cell quota of *G. catenatum* were 0.39/day and 1.27 pmol/cell, respectively. Thus, *G. catenatum* is a poor competitor in terms of inorganic nutrient use and is unlikely to form blooms in Yeosuhae Bay.

Key words: Growth, *Gymnodinium catenatum*, Phosphate, Uptake, Yeosuhae Bay

서 론

와편모조류 *Gymnodinium catenatum* (Graham)은 마비성 패독 (Paralytic shellfish poisoning, PSP)의 원인종으로 50 μ m 전후의 세포크기에 체인을 형성하고 (Yuki and Yoshimatsu, 1987; Morey-Gaines, 1982), 캘리포니아만에서 처음으로 기록되었다 (Graham, 1943). 1976년에 스페인에서 이 종에 의한 마비성 패독이 발생하였으며 (Estrade et al., 1984), 1979년 캘리포니아만에서 처음으로 이 종에 의한 패독 사례가 보고되었다 (Morey-Gaines, 1982). 그리고 호주 (Hallegraeff and Sumner, 1986, Blackburn et al., 1989), 포르투갈 (Franca and Almeida, 1989), 지중해 (Carrada et al., 1991) 등 온대해역을 중심으로 출현이 확인되었다. 그리고 최근 산업화에 따른 연안해역의 부영양화, 조사기술 발달, 선박 ballast water의 확산 및 지구 온난화에 따른 해양 환경변화 등으로 개체군이 확대하는 경향을 보인다 (Hallegraeff and Bolch, 1992; Fraga and Bakun, 1993; Hallegraeff, 1993). 일본에서는 *G. catenatum*의 유영세포가 1980년대까지는 서 일본 일부해역에서만 보고되었으나 (Hada, 1967; Ikeda et al., 1989; Nishioka et al., 1993; Baba et al., 2001), 최근에는 최대 수온이 20°C인 일본의 중부와 북부 연안해역까지 출현하여 (Matsuoka and Fukuyo, 1994), 이매패류의 독화 확산에 경계를 하고 있다. 우리나라에서는 1991년 진해만에서 처음 *G. catenatum* 출현이 보고되었으나 (Kim et al., 1996), 최근에는 남해 연안해역에 광범위하게 분포하는 것으로 알려져 있다 (Jeon and Han, 1998; Kim, 1998;

Lee et al., 1999; Lee et al., 2001; Oh and Yoon, 2004).

지금까지 *Gymnodinium catenatum*의 영양염 흡수와 성장 등의 생리학적 연구는 Hiroshima만의 분리주를 이용하여 영양염 동력학 실험을 한 Yamamoto et al. (2004), 용존태 유기물의 이용성을 밝힌 Doblin et al. (1999) 그리고 Oh et al. (2002)를 제외하고는 극히 제한되어져 있다.

일반적으로 현장에서 식물플랑크톤의 성장은 수온, 염분, 광량, 해수유동 등의 물리적인 요인, 다른 생물에 의한 포식, 휴면포자형성과 발아 등의 생물학적 요인 그리고 영양염 농도 등의 화학적 요인이 복잡하게 관여한다. 그 중 영양염은 식물플랑크톤의 성장에 필요하며 경쟁·공존 등의 종 천이까지 영향을 미친다 (Tilman, 1982). 지금까지 여수해만에서 이 종에 따른 패독 발생 또는 어업피해 보고는 없으나, 생물 및 환경조건의 변화에 따른 이 종의 대량증식의 가능성을 배제할 수 없다. 따라서 본 연구는 여수해만산 *G. catenatum*의 인산염 흡수와 인 제한조건의 성장실험을 통하여 그들의 흡수 능력과 성장 동력학적 특성을 알아보고, 종간 경쟁 (interspecific competition)에 대한 생존전략을 살펴보았다.

재료 및 방법

*Gymnodinium catenatum*의 분리와 보존배양

2003년 9월 Hiroshima 대학 실습선 (Toyoshio-Maru, 320 ton)을 이용하여 한국 남해 중앙부에 위치하는 여수해만의 표층해수를 채수하였다. *G. catenatum*의 세포는 pasteur pipette (ca. ϕ 50-100 μ m)를 이용하여 분리 하였다 (Guillard, 1995). 분리된

*Corresponding author: yoonyh@chonnam.ac.kr

세포는 여과해수 (0.22 μm pore size, Millipore GSWP)에 4-5회 세척한 후 배양튜브 (TB-2800, Japan)에 이식하였다. 이들 세포들은 항생물질 혼합액 AM 9를 이용하여 무균화 작업을 수행하였으며 (Provasoli et al., 1959), DAPI (4', 6-diamidino-2-phenylindole) 검사를 통하여 검증하였다. 보존배양을 위한 배지는 Hiroshima만 해수를 바탕으로 한 f/2 (Guillard and Ryther, 1962)로 selenium (H₂SeO₃)을 최종농도가 0.001 μM되게 첨가하였다. 그리고 최근 연구에서 *G. catenatum*은 용존태 유기영양염에 친화성 (affinity)이 높은 것으로 알려져 있기에 (Doblin et al., 1999; Oh et al., 2002), Hiroshima만의 해저퇴적물을 이용하여 만든 토양추출액을 미량 첨가하였다. 배양온도와 염분의 조건은 현장수온과 염분에 상응하는 조건 (25°C; 30 psu)으로, 조도는 약 100 μmol/m²/s (12L:12D; cool-white fluorescent lamp)에서 실시하였다. 2차 생물학적 오염을 막기 위해 모든 실험기구는 autoclave (202 kpa, 20 min) 또는 건조멸균 (185°C, 1 hr)하여 사용하였으며, 모든 실험은 clean bench내에서 작업을 수행하였다.

정치배양

식물플랑크톤에 따른 영양염의 흡수속도는 기본적으로 환경수 중의 영양염 농도에 의존하지만, 세포내에 영양염 pool을 가지는 경우 그 pool의 크기에 따라 달라진다 (Epply et al., 1969). 따라서 흡수속도의 농도 의존성을 평가할 때는 영양염 첨가 후 그 흡수속도가 일정한 시간, 즉, 정속흡수 (surge uptake)를 보이며 세포내의 영양염의 변화가 없는 시간 내에 실험을 할 필요가 있다 (Harrison et al., 1989; Yamamoto and Tarutani, 1999). 그래서 영양염 흡수 실험을 수행하기 전에 영양염 흡수의 경시간적 변화를 살펴보았다.

세포내의 인을 고갈시키기 위해 *G. catenatum*을 인 (phosphate) 원이 포함되어 있지 않은 인공해수 (AK)를 바탕으로 한 L1배지에서 전배양 (pre-culture)을 하였다 (Keller et al., 1987, Guillard and Hargraves, 1993). 세포성장이 정지할 때까지 배양을 수행하고 (<0.02 μM), 인산염 (PO₄-P)이 3 μM로 들어 있는 500 mL 배지에 인 고갈 *G. catenatum*을 접종하였다. 배양개시 10, 20, 30, 45, 60, 90, 120, 180분에 각각 배양액을 채수하여, 인산염을 측정하였다. 여기에서 흡수속도가 일정한 시간을 다음의 영양염 흡수실험의 측정시간으로 정하였다.

인산염의 흡수속도는 250 mL 배양용기 (Nalgen Nunc International Co., USA)에 각각 1, 2, 5, 10, 12, 15, 20 μM을 조제한 L1 배지 90 mL를 분주하였다. 인 고갈 *G. catenatum*이 포함된 배양액 10 mL (약 1,000 cells/mL)을 첨가하여 일정시간 배양 후, 배양액의 인산염의 농도를 몰리브덴 청법 (molybdenum blue method)에 따라 측정하였다 (Strickland and Parsons, 1972). 배양시간은 상기에 서술한 실험의 결과를 이용하여 30분으로 하였다 (결과 및 고찰 참고). 또한 *G. catenatum* 세포를 포함한 영양염 고갈세포를 첨가할 시 인산염 농도가 낮아지기 때문에 전배양의 배양액 및 각 농도로 조제한 배지의 농도를 측정하여 실제 농도를 계산하였다. 이 실험 모두

오전 10시에 수행하였다. 흡수속도는 실험 전후의 영양염의 농도 차로부터 구하였으며, 이들 농도를 Michaelis-Menten 식에 대입하여 농도 의존성을 정량적으로 파악하였다 (Dugdale, 1967).

$$\rho = \rho_{\max} \cdot \frac{S}{K_s + S} \dots\dots\dots (1)$$

여기에서

- ρ_{max}: 영양염 최대 흡수속도 (pmol/cell/hr)
- K_s: 반포화상수 (μM)
- S: 영양염 농도 (μM)

변수값 (ρ_{max}, K_s)는 실험값을 식 (1)에 대입하여 비선형 최소자승법으로 계산하였다 (Abe, 1985).

반연속배양

식물플랑크톤의 분열은 세포내의 영양염 함유량에 의존한다 (Droop, 1973). 그러므로 성장속도를 제한하는 영양염의 세포내 함유량과 성장속도의 관계를 정량적으로 파악하는 하기 위해서 제한 영양염의 세포내 함유량을 일정하게 유지하는 연속배양법이 필요하다. 그러나, *G. catenatum*은 외부자극에 매우 민감하기 때문에 배양액의 교반에 따라 성장속도가 억제될 수 있고, 심할 경우 세포가 파괴 될 수도 있다 (Flynn et al., 1996). 그래서 1일 1회 초기배지를 추가하고, 손으로 가볍게 용기를 흔들어 교반하는 반연속배양법 (semi-continuous growth experiment)을 사용하였다.

인산염은 성장제한인자로 정치 배양에서 대수성장기 중의 세포를 포함하는 배양액 (약 1,200 cells/mL)을 각각 12개의 250 mL 배양용기에 150 mL씩 분주하였다. 다음날부터 매일 오전 10:00시에 희석율 (0.1, 0.15, 0.2, 0.25, 0.3, 0.35/day)에 따라 배양액을 채취 후 동량의 L1배지를 첨가하였다. 채취한 배양액 중의 세포밀도를 매일 관찰하였으며, 세포밀도의 변화가 ±5%의 상대오차 이하일 때 실험계가 정상상태에 도달하는 것으로 가정하고, 인산염의 농도를 측정하였다. 인산염의 농도 변화에 따른 세포내 인 함유량 (Q)은 다음 식에 따라 구하였다.

$$Q = \frac{(S_0 - S)}{N} \dots\dots\dots (2)$$

여기에서

- S₀: 첨가배지 중의 영양염 농도 (μM)
- S: 배양액 중의 영양염 농도 (μM)
- N: 세포밀도 (cells/mL)

또한, 배양액의 희석에 따라 감소한 세포밀도는 지수적으로 성장을 하기 때문에 다음날 희석까지는 회복하는 것으로 가정하고 상대성장속도 (μ)는 다음 식에 따라 계산 하였다 (Tilman and Kilham, 1976; Nakamura, 1985).

$$\mu = -\ln(1-D) \dots\dots\dots (3)$$

- μ: 상대성장속도 (/day)
- D: 희석율 (/day)

상대성장속도는 세포내 인함유량(Q)의 함수로 Droop 식 (Droop, 1973)으로 표시하고, 세포내 함유량의 의존성을 정량적으로 평가하였다.

$$\mu = \mu'_{max} \cdot \left(1 - \frac{Q_0}{Q}\right) \dots\dots\dots (4)$$

μ'_{max} : Q가 무한대 일때의 성장속도 (/day)
 Q_0 : 최소세포내 영양염 함유량 (pmol/cell)
 Q: 세포내 영양염 함유량 (pmol/cell)

변수값 (μ'_{max} 과 Q_0)은 실험값을 식 (4)에 대입하여 비선형 최소자승법에 따라 구하였다.

결과 및 고찰

G. catenatum에 따른 인산염 흡수는 배양초기부터 30분까지 거의 비슷한 흡수속도를 보였지만 (0.85-1.00 pmol/cell/hr), 45분에서 180분은 앞의 시간대보다 흡수속도가 현저히 낮아졌다 (0.12-0.38 pmol/cell/hr; t-test, p<0.05; Fig. 1). 따라서 G. catenatum의 흡수속도 실험을 위한 시간설정을 30분으로 하였다. G. catenatum의 흡수실험은 10 μM까지는 농도가 증가함에 흡수속도가 증가하였으며, 그 이상의 농도에서는 유사하였다 (Fig. 2). 이를 Michaelis-Menten 식 (1)에 대입하여 본 결과 요인간의 상관계수 (r)는 0.99로 높은 인과관계를 보였다. 이때 ρ_{max} 는 1.39 pmol/cell/hr, Ks는 2.65 μM이었다 (Fig. 2). 인산염을 제한 영양염으로 한 반연속배양에서 얻어진 정상상태의 최대 세포밀도는 0.1의 희석단계에서 약 2×10³ cells/mL이었다. 또한 정상상태의 세포밀도는 희석률이 높을수록 낮아지는 경향이였다 (Fig. 3). 정상상태에서 얻어진 성장속도와 세포내 인 함유량의 관계는 세포내 인 함유량에 의존하여 Droop 식 (2)으로 잘 재현되었다 (r=0.91; Fig 4). 이 Droop식으로부터 인 제한에서 μ'_{max} 과 최소 세포내 인 함유량 (Q_p)은 각각 0.39/day와 1.27 pmol/cell이 계산되었다.

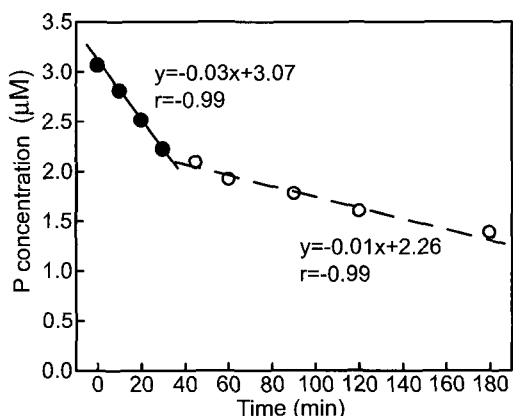


Fig. 1. Changes in phosphate concentration after perturbing phosphate-starved culture of *Gymnodinium catenatum* with 3 μM phosphate. Experimental conditions: 25°C, 30 psu and 100 μmol/m²/s (cool-white fluorescent lamps, 12:12 h LD cycle).

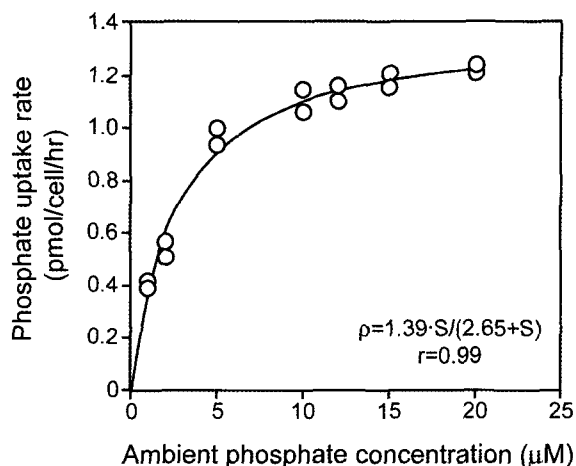


Fig. 2. Phosphate uptake of *Gymnodinium catenatum* Yeasuhae Bay strain as a function of ambient phosphate concentration (See Figure 1 for incubation conditions).

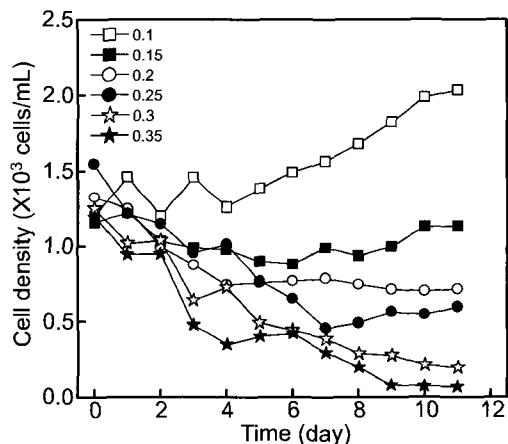


Fig. 3. Variation in cell density of *Gymnodinium catenatum* Yeasuhae Bay strain at various dilution rates (/day) during the phosphorus-limited semi-continuous culture conditions (See Fig. 1 for incubation conditions).

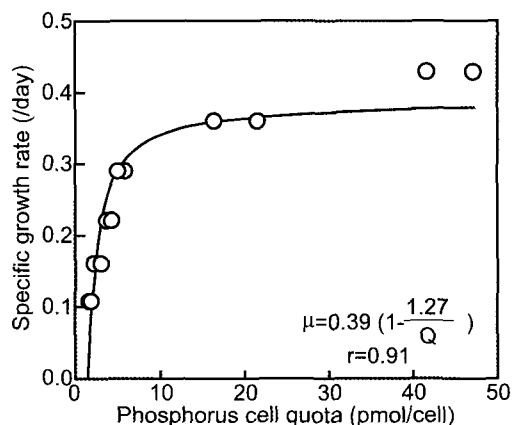


Fig. 4. Specific growth rate (μ) of *Gymnodinium catenatum* under phosphorus-limited conditions as a function of the phosphorus cell quota (See Fig. 1 for incubation conditions).

Table 1. Comparison of uptake kinetic parameters for phosphate between *Gymnodinium catenatum* and other marine phytoplanktons

Species	Constants					References
	K_s (μM)	ρ_{max} (pmol/cell/hr)	Q_0 (pmol/cell)	V_{max} (/day)	V_{max}/K_s	
<i>Alexandrium catenella</i>	0.72	-	0.32	-	-	Matsuda et al. (1999)
<i>Alexandrium tamarense</i>	2.60	1.40	0.56	60.0	23.1	MacIsaac et al. (1979)
<i>Gymnodinium catenatum</i> *	3.40	1.42	1.83	18.6	5.48	Yamamoto et al. (2004)
<i>Gymnodinium catenatum</i>	2.65	1.39	1.27	26.2	9.87	The present study
<i>Gymnodinium mikimotoi</i>	-	-	0.25	-	-	Yamaguchi and Itakura (1999)
<i>Chattonella antiqua</i>	1.90	0.14	0.60	5.60	2.95	Nakamura (1985)
<i>Heterosigma akashiwo</i>	-	-	0.095	-	-	Watanabe et al. (1982)
<i>Skeletonema costatum</i>	0.68	0.0384	0.0033	279	411	Eppley et al. (1969)

*Hiroshima Bay strain.

Table 2. Comparison of growth kinetic parameters between *Gymnodinium catenatum* and other marine phytoplanktons under P-limited conditions

Species	Cell volume ($\times 10^3 \text{ mm}^3$)	μ' (1/day)	Q_0 (pmol/cell)	$Q_{P0}/C.V.$ (fmol/ mm^3)	References
<i>Alexandrium tamarense</i>	22	0.56	0.56	0.03	Yamamoto and Tarutani (1999)
<i>Gymnodinium catenatum</i> *	74	0.37	1.83	0.03	Yamamoto et al. (2004)
<i>Gymnodinium catenatum</i>	74	0.39	1.27	0.02	The present study
<i>Gymnodinium mikimotoi</i>	5.4	1.11	0.25	0.05	Yamaguchi and Itakura (1999)
<i>Heterocapsa triquetra</i>	3.7	0.72	0.21	0.06	Tarutani (1997)
<i>Chattonella antiqua</i>	37.7	0.86	0.6	0.02	Nakamura (1985)
<i>Heterosigma akashiwo</i>	1.2	-	0.095	0.08	Watanabe et al. (1982)
<i>Skeletonema costatum</i>	2.9	1.25	0.0028	0.001	Tarutani and Yamamoto (1994)

*Hiroshima Bay strain.

일반적으로 반포화상수 (K_s)는 제한 영양염에 대한 친화성 (affinity)을 나타내는 기준으로 (Dugdale, 1967), 이 값이 높을수록 영양염에 대한 친화성이 낮으며, 세포크기가 큰 종이 대략 높은 K_s 값을 보인다 (Epply et al., 1969). 본 연구에서 얻어진 *G. catenatum*의 K_s 값 (2.65 μM)은 Hiroshima만에서 분리한 *G. catenatum*의 3.4 μM (Yamamoto et al., 2004)보다는 낮은 값이었으나, 다른 종의 식물플랑크톤 K_s 값보다 높았다 (Table 1). 이와 같은 결과는 본 종이 무기영양염류에 대한 친화성이 낮다는 것을 의미하며, 해수 중의 무기영양염이 낮아지면 중간 경쟁에 불리하다는 것을 나타낸다.

영양염에 대한 친화성이 낮더라도 최대흡수속도 (ρ_{max})가 크면 영양염이 높은 농도로 존재할 경우 공급되어지는 영양염을 흡수하여 세포내에 축적할 수 있다. 최대 흡수속도 V_{max} (ρ_{max}/Q_0)를 계산하여 보면 본 종은 26.2/day로 다른 식물플랑크톤에서 보고되어진 V_{max} 값에 비교하면 낮았다. 또한, 본 종의 V_{max}/K_s 비는 9.87로서 다른 종에 비해 낮았다 (Table 1). 이와 같은 결과로부터 이 종은 환경수 중 무기태 영양염이 충분히 존재하더라도 이것을 효율적으로 흡수할 수 없다는 것을 시사하며, 무기태 영양염에 대해서는 중간 경쟁에서 불리한 생리적 조건을 가지고 있다.

식물플랑크톤은 세포벽을 통하여 해수의 접촉으로 영양염을 흡수한다. 규조류는 세포가 침강할 때 효율적으로 영양염을 흡수하기 위해서 군체를 형성하거나 부속돌기가 있다 (Smayda, 1970; Tilman and Kilham, 1976). 유영능력이 있는 와편모조류는 세포크기에 비례하여 유영에 따른 영양염의

흡수 효율이 높아진다 (Munk and Riley, 1952). 이 종은 chain을 형성하기 때문에 단세포 (single cell)보다 빠른 유영능력을 가지며, 와편모조류 중에서도 세포크기가 큰 편이다 (Fraga et al., 1989). 그러나 영양염 흡수실험 결과는 유영에 따른 흡수량의 증가를 고려하더라도 성장에 충분한 영양염을 흡수할 수 없다는 것을 시사하고 있다.

영양염 제한 환경에서 식물플랑크톤의 성장은 환경수 중의 영양염 농도에 의존하지 않고 세포내의 영양염 축적, 즉 세포내 영양염 함유량에 의존한다 (Droop, 1973). 이 종의 최소세포내 인 함유량은 $Q_0/C.V.=0.02 \text{ fmol}/\mu\text{m}^3$ 으로 다른 종의 와편모조류에 비해 아주 높은 수치는 아니지만, 규조류인 *Skeletonema costatum*에 비하면 크다. 따라서 본종에 필요한 인의 요구량은 규조류보다 높다고 할 수 있다 (Table 2). 그러나, 인산염에 대한 흡수속도가 높지 않을 것으로 보아 불충분한 인의 공급원을 인산염 이외의 다른 인 화합물질로부터 이용한다고 볼 수 있다.

한편, μ'_{max} 는 와편모조류, 침편모조류를 포함한 다른 종보다는 낮다 (Table 2). Sommer (1989)는 식물플랑크톤의 영양염 흡수전략을 (1) 저농도의 영양염을 효율적으로 흡수하는 전략 (affinity strategy), (2) 흡수한 영양염을 빨리 이용하는 성장전략 (growth strategy), (3) 흡수한 영양염을 세포내에 축적하는 전략 (storage strategy)의 3개 생존유형으로 구별하였다. *G. catenatum*은 μ'_{max} 에 비교하여 ρ_{max} 가 크고, Morel (1987)이 제시한 $Q_{\text{max}}=Q_{\text{min}} \cdot \mu'_{\text{max}}/(\mu'_{\text{max}}-\mu_{\text{max}})$ 로 세포내 최대 영양염 함유량을 계산하면 6.19 pmol/cell로 크기 때문에 storage

strategy를 가지는 것으로 판단된다. 따라서 본 종은 영양염의 공급이 제한적인 경우에는 공급될 때에 필요량 이상의 영양염을 흡수하여 영양염의 공급이 없을 경우 세포내에 축적된 영양염을 이용하여 성장할 수 있을 것으로 판단할 수 있다.

식물플랑크톤 군집이 고밀도로 존재할 수 있는 지 없는지는 성장속도와 해수교환율에 따른다 (Margalef, 1978; Yamamoto and Okai, 2000). 따라서 G. catenatum과 같이 성장속도가 느린 플랑크톤이 자연계에서 대증식을 하기 위해서는 해수교환율이 낮아야만 한다. 이 종의 경우 유영속도가 단일세포 (single cell)보다는 상대적으로 빠르기 때문에 표층의 이류나 확산을 피하여 저층으로 이동이 가능하다. 또한 용승류는 저층의 영양염을 표층으로 공급하므로 식물플랑크톤의 종다양성과 해수 밀도에 영향을 미치게 된다 (Figueiras and Pazos, 1991). Fermin et al. (1996)와 Figueiras et al. (1994)는 스페인 북서부의 Ria de Vigo에서 바람의 방향에 따라 용승 (upwelling)과 침강류 (downwelling)의 해수 움직임이 형성되어 이 종의 성장에 유리한 영향을 미치는 것으로 보고하였다. 즉, 해수 저층의 높은 영양염류를 표층으로 수송하는 용승이나, 표층해수를 저층으로 이동시키는 침강류가 발생하면, 그에 따라 우점 하던 S. costatum은 유영능력이 없기 때문에 자연히 저층으로 운반되어 소멸하게 된다. 하지만, 유영력을 가지는 G. catenatum은 침강류를 거슬러 표층으로 이동할 수 있다. Doblin et al. (2006)은 실내실험을 통하여 표층에 영양염이 고갈될 경우, 전체 세포의 약 50%가 일주운동으로 저층으로 이동하며 나머지 50%는 밀도약층에 잔류하는 것을 밝혔다. 따라서 유영능력은 인산염의 친화성이 낮은 생리학적 단점을 극복할 수 있는 방안으로 작용할 수 있다. 실제 여수해만에서 인산염의 농도를 보면 저층의 농도가 표층의 농도보다 높아 (Yoon and Kim, 1996), 이 종의 유영능력에 따라 충분히 저층에서 필요한 인산염을 흡수하여 성장할 수 있다. 또한 G. catenatum은 인산염이 제한된 해역에서는 용존태 유기인 (dissolved organic phosphorus, DOP)를 흡수하여 성장할 수 있다는 보고 (Doblin et al., 1999; Oh et al. 2002)가 있어 세포내에 부족한 인을 보충할 수 있다. 더욱이 이 종은 유영속도가 빠르기 때문에 많은 에너지원이 필요하며 잉여의 DOP는 그들의 유영에 필요한 탄소 에너지원으로도 이용될 것이다 (Oh et al., 2002).

G. catenatum에 따른 적조발생의 피해를 미연에 방지하기 위해서는 용존태 유기물의 이용 특성 등의 생리적인 데이터 축적과 피식-포식 관계 등의 고찰이 필요하며, 이와 같은 결과들을 종합적으로 이용하여 여수해만에서 G. catenatum과 다른 종 사이의 중간 경쟁 등을 고려한 공존기작 모델을 구축하여 자연계에서 이 종의 동태를 해명하는 것이 중요하다고 할 수 있을 것이다.

사 사

이 논문은 2006년도 정부 (교육인적자원부)의 재원으로 학술진흥재단의 지원을 받아 수행된 연구임(KRF-2006-353-C00060).

참 고 문 헌

- Abe, H. 1985. Ouyo Sugaku Nyumon. Baifu Kan, Tokyo, 1-215.
- Baba, T., S. Hiyama and T. Tainaka. 2001. Vertical migration of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* and toxicity of cultured oyster in Senzaki Bay, Yamaguchi Prefecture. Bull. Plankton Soc. Jap., 48, 95-99.
- Blackburn, S.I., G.M. Hallegraeff and C.J. Bolch. 1989. Vegetative reproduction and sexual life cycle of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* from Tasmania. Austral. J. Phycol., 25, 577-590.
- Carrada, G.C., R. Casotti, M. Modigh and V. Saggiomo. 1991. Presence of *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae) in a coastal Mediterranean lagoon. J. Plankton Res., 13, 229-238.
- Doblin, M.A., S.I. Blackburn and G.M. Hallegraeff. 1999. Growth and biomass stimulation of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* (Graham) by dissolved organic substances. J. Exp. Biol. Ecol., 236, 33-47.
- Doblin, M.A., P.A. Thompson, A.T. Revill, E.C.V. Butler, S.I. Blackburn and G.M. Hallegraeff. 2006. Vertical migration of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* under different concentration of nutrients and humic substances in culture. Harm. Algae, 5, 665-677.
- Droop, M.R. 1973. Some thoughts on nutrient limitation in algae. J. Phycol., 9, 264-272.
- Dugdale, R.C. 1967. Nutrient limitation in the sea: dynamic, identification, and significance. Limnol. Oceanogr., 12, 685-695.
- Eppley, R.W., J.N. Rogers and J.J. McCarthy. 1969. Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. Limnol. Oceanogr., 14, 912-920.
- Estrada, M., F.J. Sanchez and S. Fraga. 1984. *Gymnodinium catenatum* (Graham) en las rias gallegas (No de Espana). Inv. Pesq., 48, 31-40.
- Fermin, E.G., F.G. Figueiras, B. Arbones and M.L. Villarino. 1996. Short-time scale development of *Gymnodinium catenatum* population in the Ria de Vigo (NW Spain). J. Phycol., 32, 212-221.
- Figueiras, F.G. and Y. Pazos. 1991. Hydrography and phytoplankton of the Ria de Vigo before and during a red tide of *Gymnodinium catenatum* Graham. J. Plankton Res., 13, 589-608.
- Figueiras, F.G., K.J. Jones, A.M. Mosquera, X.A. Alvarez-Salgado, A. Edwards and M. MacDougall.

1994. Red tide assemblage formation in an estuaries upwelling ecosystem: Riá de Vigo. *J. Plankton Res.*, 16, 857-878.
- Flynn, K.J., K. Flynn, E.H. John, B. Reguera, M.I. Reyero and J.M. Franco. 1996. Changes in toxins, intracellular and dissolved free amino acids of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* in response to changes in inorganic nutrients and salinity. *J. Plankton Res.*, 18, 2093-2111.
- Fraga, S., S.M. Gallagher and D.M. Anderson. 1989. Chain-forming dinoflagellates: An adaptation to red tides. In: *Red Tide: Biology, Environmental Science, and Toxicology*. Okaichi, T., D.M. Anderson and T. Nemoto, eds. Elsevier, New York, 281-284.
- Fraga, S. and A. Bakun, 1993. Global climate change and harmful algal blooms: the example of *Gymnodinium catenatum* on the Galician coast. In: *Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea*. Smayda, T.J. and Y. Shimizu, eds. Elsevier, Amsterdam, 59-65.
- Franca, S. and J.F. Almeida. 1989. Paralytic shellfish poisons in bivalve molluscs on the Portuguese coast caused by a bloom of the dinoflagellate *Gymnodinium catenatum*. In: *Red Tides: Biology, Environmental Science, and Toxicology*. Okaichi, T., D.M. Anderson and T. Nemoto, eds. Elsevier, New York, 93-96.
- Graham, H.W. 1943. *Gymnodinium catenatum*, a new dinoflagellate from the Gulf of California. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 62, 259-261.
- Guillard, R.R.L. and D. Ryther. 1962. Studies of marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervacea* (Cleve) Gran. *Can. J. Microbiol.*, 8, 229-239.
- Guillard, R.R.L. and P.E. Hargraves. 1993. *Strichochrysis immobilis* is a diatom, not a chrysophyte. *Phycologia*, 32, 234-236.
- Guillard, R.R.L. 1995. Culture methods. In: *Manual on Harmful Marine Microalgae*. Hallegraeff G.M., D.M. Anderson and A.D. Cembella, eds. UNESCO, Paris, 45-62.
- Hada, Y. 1967. Protozoan plankton of the Inland Sea, Setonaikai. I. The mastigophora. *Bull. Suzugamine Woman's Coll., Nat. Sci.*, 13, 1-26.
- Hallegraeff, G.M. and C.E. Sumner. 1986. Toxic plankton blooms affect shellfish farms. *Austral. Fish.*, 45, 15-18.
- Hallegraeff, G.M. and C.J. Bolch. 1992. Transport of diatom and dinoflagellate resting spores in ships' ballast water: implications for plankton biogeography and aquaculture. *J. Plankton Res.*, 14, 1067-1084.
- Hallegraeff, G.M. 1993. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia*, 32, 79-99.
- Harrison, P.J., J.S. Parslow and H.L. Conway. 1989. Determination of nutrient uptake kinetic parameters: a comparison of methods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 52, 301-312.
- Ikedo, T., S. Matsuno, S. Sato, T. Ogata, M. Kodama, Y. Fukuyo and H. Takayama. 1989. First report on paralytic shellfish poisoning caused by *Gymnodinium catenatum* Graham (Dinophyceae) in Japan. In: *Red Tides: Biology, Environmental Science and Toxicology*. Okaichi, T., D.M. Anderson and T. Nemoto, eds. Elsevier, New York, 411-414.
- Jeon, J.K. and M.S. Han. 1998. Monitoring of intoxication and toxin composition on wild mussels (*Mytilus corsucus*) from coastal waters near Koje Island, Korea in 1996 and 1997. *J. Kor. Fish. Soc.*, 31, 817-822.
- Keller, M.D., R.C. Selvin, W. Claus and R.R.L. Guillard. 1987. Media for the culture of oceanic ultraphytoplankton. *J. Phycol.*, 23, 633-638.
- Kim, H.G., K. Matsuoka, S.G. Lee and K.H. An. 1996. The occurrence of a dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* from Chinhae Bay, Korea. *J. Kor. Fish. Soc.*, 29, 837-842.
- Kim, C.H. 1998. Development of PSP toxigenic dinoflagellates and toxin production in Korean coastal waters. In: *Harmful algal blooms in Korea and China*. Kim, H.G., S.G. Lee and C.K. Lee, eds. National Fisheries Research and Development Institute, Pusan, 1-20.
- Lee, C.K., S.G. Lee and H.G. Kim. 1999. Occurrence and abundance of three morphologically similar dinoflagellates, *Cochlodinium polykrikoides*, *Gyrodinium impudicum* and *Gymnodinium catenatum* in the southern coast of Korea. *Bull. Natl. Fish. Res. Dev. Int. Korea*, 57, 131-139.
- Lee, C.K., H.C. Kim, S.G. Lee, C.S. Jung, H.G. Kim and W.A. Lim. 2001. Abundance of harmful algae, *Cochlodinium polykrikoides*, *Gyrodinium impudicum* and *Gymnodinium catenatum* in the coastal area of South Sea of Korea and their effects of temperature, salinity and irradiance and nutrient on the growth in culture. *J. Kor. Fish. Soc.*, 34, 536-544.
- MacIsaac, J.J., G.S. Grunseich, H.E. Glover and C.M. Yentsch. 1979. Light and nutrient limitation in *Gonyaulax excavata*: nitrogen and carbon trace results. In: *Toxic Dinoflagellate Blooms*. Taylor, D.L. and H.H. Seliger, eds. Elsevier, New York, 107-110.

- Matsuda, A., T. Nishijima and K. Fukami. 1999. Effects of nitrogenous and phosphorus nutrients on the growth of toxic dinoflagellate *Alexandrium catenella*. Nippon Suisan Gakkaishi, 65, 847-855.
- Matsuoka, K. and Y. Fukuyo. 1994. Geographical distribution of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* Graham in Japanese coastal waters. Bot. Mar., 37, 495-503.
- Margalef, R. 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. Oceanol. Acta, 1, 493-509.
- Morel, F.M.M. 1987. Kinetics of nutrient uptake and growth in phytoplankton. J. Phycol., 23, 137-150.
- Morey-Gaines, G. 1982. *Gymnodinium catenatum* Graham (Dinophyceae): morphology and affinities with armoured forms. Phycologia, 21, 154-163.
- Munk, W.H. and G.A. Riley, 1952. Absorption of nutrients by aquatic plants. J. Mar. Res., 11, 215-240.
- Nakamura, Y. 1985. Ammonium uptake kinetics and interactions between nitrate and ammonium uptake in *Chattonella antiqua*. J. Oceanogr. Soc. Jap., 41, 33-38.
- Nishioka, J., Y. Wada and Y. Imanishi. 1993. On the occurrences of *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae) in Kumihama Bay. Bull. Kyoto. Inst. Ocean. Fish., 16, 43-49.
- Oh, S.J., T. Yamamoto, Y. Kataoka, O. Matsuda, Y. Matsuyama and Y. Kotani. 2002. Utilization of dissolved organic phosphorus by the two toxic dinoflagellates, *Alexandrium tamarense* and *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae). Fish. Sci., 68, 416-424.
- Oh, S.J. and Y.H. Yoon. 2004. Effects of water temperature, salinity and irradiance on the growth of the toxic dinoflagellate, *Gymnodinium catenatum* (Graham) isolated from Yeosuhae Bay, Korea. Algae, 19, 293-301.
- Park, T.G., C.H. Kim and Y. Oshima. 2004. Paralytic shellfish toxin profiles of different geographic population of *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae) in Korean coastal waters. Phycol. Res., 52, 300-305.
- Provasoli, L., K. Shiraishi and J.R. Lance. 1959. Nutritional idiosyncrasies of *Artemia* and *Tigriopus* in monoxenic culture. Ann. N.Y. Sci., 77, 250-261.
- Smayda, T.J. 1970. The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 8, 353-414.
- Sommer, U. 1989. The role of competition for resources in phytoplankton succession. In: Plankton Ecology. Sommer, U., ed. Springer-Verlag, Berlin, 57-106.
- Strickland, J.D.H. and T.R. Parsons. 1972. A Practical Handbook of Seawater Analysis, 2nd ed. Bull. Fish. Res. Bd. Canada, 1-310.
- Tarutani, K. and T. Yamamoto. 1994. Phosphate uptake and growth kinetics of *Skeletonema costatum* isolated from Hiroshima Bay. J. Fac. Appl. Biol. Sci. Hiroshima Univ., 33, 59-64.
- Tarutani, K. 1997. Ecophysiological studies on the population dynamics of toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense*. Ph.D. Thesis, Hiroshima University, Hiroshima, Japan, 1-119.
- Tilman, D. and S.S. Kilham. 1976. Phosphate and silicate growth and uptake kinetics of the diatoms *Asterionella formosa* and *Cyclotella meneghiniana* in batch and semicontinuous culture. J. Phycol., 12, 375-383.
- Tilman, D. 1982. Resource Competition and Community Structure, Princeton University Press, Princeton, 1-269.
- Watanabe, M.M., Y. Nakamura, S. Mori and S. Yamochi. 1982. Effect of physico-chemical factors and nutrients on the growth of *Heterosigma akashiwo* Hada from Osaka Bay, Japan. Jap. J. Phycol., 30, 279-288.
- Yamaguchi, M. and S. Itakura. 1999. Nutrition and growth kinetics in nitrogen- or phosphorus-limited cultures of the noxious red tide dinoflagellate *Gymnodinium mikimotoi*. Fish. Sci., 65, 367-373.
- Yamamoto, T. and K. Tarutani. 1999. Growth and phosphate uptake kinetics of the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense* from Hiroshima Bay in the Seto Inland Sea, Jap. Phycol. Res., 47, 27-32.
- Yamamoto, T. and M. Okai. 2000. Effects of diffusion and upwelling on the formation of red tides. J. Plankton Res., 22, 363-380.
- Yamamoto, T., S.J. Oh and Y. Kataoka. 2004. Growth and uptake kinetics for nitrate, ammonium and phosphate by the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* isolated from Hiroshima Bay, Japan. Fish. Sci., 70, 108-115.
- Yoon, Y.H. and S.A. Kim. 1996. Seasonal variations of phytoplankton population and primary productivity in the southern coastal waters of Korea. J. Kor. Environ. Sci., 5, 347-359.
- Yuki, K. and S. Yoshimatsu. 1987. Morphology of the athecate dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* in culture. Bull. Plankton Soc. Jap., 34, 109-117.