

## 한국 남해에서 분리한 유해 침편모조류 *Chattonella ovata* Y. Hara et Chihara의 수온, 염분 및 광량에 대한 성장특성

노일현 · 윤양호\* · 김대일<sup>1</sup> · 오석진<sup>2</sup> · 김종덕

전남대학교 해양미래자원개발사업단

<sup>1</sup>서해지방해양경찰청

<sup>2</sup>부경대학교 해양과학공동연구소

### Growth Characteristics on the Water Temperature, Salinity and Irradiance of the Harmful Algae *Chattonella ovata* Y. Hara et Chihara (Raphidophyceae) Isolated from South Sea, Korea

IL HYEON NOH, YANG HO YOON\*, DAE-IL KIM<sup>1</sup>, SEOK JIN OH<sup>2</sup> AND JONG DEOK KIM

Marine Future Resources Development Agency, Chonnam National University, Yeosu 550-749, Korea

<sup>1</sup>West Regional Headquarters, Korea Coast Guard, Mokpo 530-420, Korea

<sup>2</sup>Korea Inter-University Institute of Ocean Science, Pukyong University, Busan 608-737, Korea

한국 남해에서 분리한 유해조류 *Chattonella ovata*의 성장에 미치는 수온과 염분 및 광량의 영향을 조사하였다. *C. ovata*는 10~30 °C의 수온과 7.5~40 psu의 염분조합 중 10 °C의 모든 염분조합과 15 °C의 7.5 psu와 10 psu, 그리고 20 °C와 30 °C의 7.5 psu를 제외한 모든 조합에서 성장하였다. 최대 성장속도는 30 °C, 30 psu 조합에서 0.62 day<sup>-1</sup>로 관찰되었다. 이월배치 분산분석(two-way ANOVA) 결과로부터 그들의 성장속도는 수온에 크게 의존할 뿐 염분과 교호작용의 영향은 미약하였다. 이와 같은 결과는 *C. ovata*가 고수온을 선호하는 광염성종임을 시사하였다. *C. ovata*는 30  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  이하의 광량에서는 성장이 이루어지지 않았고, 본 연구에서 제공한 최대 광량인 800  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 서 광 저해현상은 보이지 않았다. 광 조건에 의해 유도된 성장식  $\mu = 0.74(I-16.0)/(I+43.9)$ 으로부터 성장에 대한 반포화광량( $K_s$ )은 75.9  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 절대광량( $I_c$ )은 16.0  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 로 나타났으며, 특히  $K_s$ 는 규조류인 *Skeletonema costatum*을 비롯한 다른 여러 편모조류보다 낮았다. 이상의 결과로부터 *C. ovata*는 하계 한국 내만과 연안해역에서 중간경쟁에 유리한 생리특성을 가진 종으로 판단되었다.

We investigated the effects of water temperature, salinity and irradiance on the growth of the harmful algae *Chattonella ovata* isolated from South Sea, Korea. *C. ovata* grew under all combinations of water temperatures and salinity, except for all the salinity conditions at the water temperature of 10 °C, with the salinity of 7.5 psu and 10 psu at 15 °C, and 7.5 psu at 20 °C and 30 °C. The maximum specific growth rate was 0.62 day<sup>-1</sup> at the combination of 30 °C and 30 psu. The results of two-way ANOVA indicated that growth rate depended greatly on the water temperatures while not being affected by interactions with the salinity. This indicates that *C. ovata* is a stenothermal and euryhaline organism, preferring high water temperatures. *C. ovata* did not grow at irradiance  $\leq 30 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Photoinhibition did not occur at 800  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , which was the maximum irradiance used in this study. The irradiance-growth curve was described as  $\mu = 0.74(I-16.0)/(I+43.9)$  at 30 °C and 30 psu. The half-saturation light intensity ( $K_s$ ) was 75.9  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  and compensation photon flux density ( $I_c$ ) was 16.0  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , especially this value was comparatively lower than those of *Skeletonema costatum* and other flagellates previously reported. Therefore, our results indicate that *C. ovata* has advantageous physiological characteristics for interspecific competition at the embayment and coastal areas of Korea in summer.

**Keywords:** Harmful algae, *Chattonella ovata*, Temperature, Salinity, Irradiance, Maximum specific growth rate

\*Corresponding author: yoonyh@chonnam.ac.kr

## 서 론

최근 유해유독조류의 대발생(harmful algae blooms, HABs)은 범지구적인 현상으로, 이중 *Fibrocapsa*, *Heterosigma*속과 함께 침편모조류에 속하는 *Chattonella* 종들은 열대, 아열대 및 온대해역에 출현하여 대발생시 수산자원생물의 집단 폐사 등으로 막대한 경제적 손실을 야기하여 사회문제를 일으키는 대표적인 유해적조생물이다(Subrahmanyam, 1954; Imai et al., 1998; Vrieling et al., 1995; Lu and Hodgkiss, 2001; Barraza-Guardado et al., 2004; Hiroishi et al., 2005; Zhang et al., 2006). 세계적으로 *Chattonella* 속은 총 7종으로 보고(Hara et al., 1994)되었으나, 최근 DNA 분석을 통한 유전학적인 특성에 기초해 *C. antiqua*와 *C. ovata*를 *C. marina*의 변종으로 인식하는 내용이 보고(Demura et al., 2009)되고 있는 가운데, 한국 연안해역은 *C. ovata*를 비롯한 *C. antiqua*, *C. globosa* 및 *C. marina* 등이 출현하며(노 등, 2010) 최근 서해와 남서해를 중심으로 빈번한 대발생 양상을 보이고 있다(국립수산과학원, 2005, 2007, 2008).

이와 같은 HABs의 대표종인 *Chattonella*속 중 *C. ovata*의 최초 대발생 기록은 2001년 아열대성 기후를 갖는 중국 남부의 Dapeng Bay에서 나타나며(Lu and Hodgkiss, 2001), 2003년 멕시코의 Kun Kaak Bay에서 자연 어패류의 대량 폐사 원인으로 이 해역에서 대발생한 *C. marina*와 *C. ovata*의 관련성이 제기 되었다(Barraza-Guardado et al., 2004). 그리고 2004년 일본 Seto Inland Sea의 Kagawa현 인근의 Suo-Nada에서 *C. ovata*의 대발생으로 약 20,000여 마리의 양식어류가 폐사되면서 이 종에 의한 어류치사가 확인되었다(Hiroishi et al., 2005).

한편, 해양에서 이들의 대발생, 즉 식물플랑크톤 성장을 조절하는 요인으로는 수온, 염분, 광 조건 및 해수유동 등의 물리-광학적 요인과 다른 생물에 의한 포식, cyst 형성과 발아 등의 생물학적 요인, 그리고 영양염 농도 등의 화학적 요인이 복잡하게 관여한다. 이 중 수온은 식물플랑크톤의 효소활성에 관여하여 일반적으로 수온이 상승하면 세포활성도 증가에 따라 성장률이 증가하며(Epply, 1972; Goldman and Carpenter, 1974), 종에 따라 세포의 형태변형과 cyst 형성-발아에 크게 영향을 미친다(Imai et al., 1989; Imai and Itoh, 1987; Khan et al., 1998). 염분은 세포의 삼투압 조절 능력과 내성 정도에 기인한 식물플랑크톤의 공간적인 분포(patch 형성)에 크게 관여하며(Okubo, 1982), 특히 이들의 염분내성과 성장률 등의 생리적 기질 차이는 담수유입에 의해 이류(advection) 확산(diffusion)이 탁월한 해역에서 개체군 확대 및 우점과도 밀접한 관련을 갖는다(Yamamoto and Okai, 2000). 또한 빛의 시-공간적 변화는 식물플랑크톤의 광합성을 결정하는 중요한 요인으로(Law and Bannister, 1980), 식물플랑크톤은 광에 대한 생리특성과 수주 내 투과되는 광 조건에 의해 수직수평분포 등의 서식장소에 차이를 나타낸다(Wallen and Geen, 1971; Kirk, 1994). 이와 같은 이유로 대상 종이 가지는 수온과 염분 및 광의 최적조건은 그 종의 성장에 대단히 중요한 조건이 된다.

지금까지 국내외에서 보여지는 *C. ovata*에 대한 연구는 일정한 수조 내에서 이들의 세포 밀도에 따른 어류의 치사율에 대한 연구(Hiroishi et al., 2005)와 이 종의 cyst 발아특성(Yamaguchi et al., 2008) 및 영양염에 대한 성장동력학적 연구(노 등, 2009;

Yamaguchi et al., 2008) 등으로 상당히 제한되어 있으며, 그 결과로부터 *C. ovata*는 동 속인 *C. antiqua*, *C. marina*와 마찬가지로 cyst 형성시 규산질 피각을 부착기질로 가짐과 동시에 형태적으로 매우 흡사하여 현미경하에서의 구별이 불가능하지만, 이들 중보다 높은 수온인 27.5~30 °C에서 cyst 발아에 대한 최적조건을 가진 것으로 알려져 있다. 또한 *C. antiqua*와 *C. marina*보다도 생존과 성장에 필요한 영양염 요구조건이 낮아 영양염 농도가 낮은 환경 조건에서 대발생 잠재력이 더욱 크다는 점 등을 제외하면 *C. ovata*의 성장에 대한 생리생태학적 정보는 극히 빈약한 실정이다.

본 연구는 최근 우리나라 연안에서 출현과 대발생 빈도가 높은 *C. ovata*의 최적 성장에 영향을 주는 수온, 염분 및 광량의 조건을 파악하였다.

## 재료 및 방법

### *Chattonella ovata*의 분리와 배양

2005년 8월 남해 장흥연안의 표층해수로부터 pasteur pipette (ca. Ø 50-100 µm)을 이용하여 *C. ovata*를 분리하였다. 분리된 세포는 여과해수(Membrane filter, pore size 0.45 µm; 32.5 psu)를 이용해 4~5회 반복 세척한 후 JH-0508 분리주를 확립하여 배양튜브(Costal Co., NY-14831)에 이식하였다. 사용된 배지는 남해 외양수를 바탕으로 한 32.5 psu의 modified SWM-3 배지(Itoh and Imai, 1987)로 pH는 6N-HCl 또는 1N-HCl과 1N-NaOH를 이용하여 8.1~8.2로 조정하여 사용하였다. 전 배양시 온도와 광 조건은 25 °C, 130 µmol photons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>(12L:12D; cool-white fluorescent lamp)에서 실시하였다. *C. ovata*에 대해 피펫 세척법 외의 별다른 무균 처리는 실시하지 않았지만, 2차 생물학적 오염을 막기 위해 모든 실험기구는 고압멸균(202 kpa, 20 min) 및 건조멸균(120, 3 hr)하여 사용하였으며, 모든 실험은 clean bench(Jisco Co., CBW2)에서 수행하였다.

### 수온과 염분 단계별 성장속도 변화

수온과 염분에 따른 성장실험 장치는 수온 10, 15, 20, 25 그리고 30 °C의 5단계, 염분은 7.5, 10, 15, 20, 25, 30, 32.5, 35 그리고 40 psu의 9단계를 조합한 총 45 단계의 조건에서 성장속도를 관찰하였다. 배양실험에 사용한 배양기는 설정온도에서 ±1 °C의 편차를 가진 온도구배항온기(Vision Co., VS-3DM)를 이용하였다. 염분농도 조절을 위해 10~30 psu는 초순수이온수를 첨가하였고, 35~40 psu는 60 °C로 설정한 교반기를 이용해 증발시켰다.

수온과 염분의 급격한 변화에 의한 접종 생물의 충격을 줄이기 위해서 수온 25 °C, 염분 32.5 psu, 광 조건 130 µmol photons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> 하에서 전 배양을 실시하여 얻은 대수성장기 세포를 1~2개월에 걸쳐 희망 수온과 염분 조건에 순차적으로 옮겨서 미리 순응시켰다. 그러나 *C. ovata*는 10 °C의 모든 염분조건에서 세포성장기 이루어지지 않아 성장률을 0 day<sup>-1</sup>로 간주하였다.

각각의 수온과 염분 단계에서 적용된 세포는 25 cm<sup>3</sup> 용적의 배양 플라스크(Sarstedt Inc. Co., NC-28658)에 modified SWM-3 배지 25 mL를 주입한 후, 세포밀도가 약 100 cells mL<sup>-1</sup>가 되도록 접종하였고, 광학현미경(Nikon, Optiphot-2)하에서 Sedwick-Rafter counting chamber를 이용하여 2일 간격으로 직접검경에 의해 세

포의 증식속도를 관찰하였다. 또한 배양실험시 광 조건은 배양기 위치에 따라 광량이 조금씩 변하기에 1일 2회 배양용기의 위치를 달리함과 동시에 세포의 점액질 생산에 의한 세포 응집을 방지하기 위해 부드럽게 흔들어주었다. 각 수온과 염분 조합의 실험은 triplicate로 수행하였으며, 성장속도는 평균값으로 나타내었다. 다만, triplicate 중 명확히 오류로 판단된 값은 평균시 제외하였다.

세포의 비성장속도( $\mu$ )는 대수성장기(exponential growth phase) 동안의 세포수에 대해 다음의 식 (1)을 이용해 계산하였다.

$$\mu = \frac{1}{\Delta t} \ln \frac{N_t}{N_0} \quad (1)$$

$N_0, N_t$ : 대수성장기의 초기와  $t$ 시간(day) 후의 세포밀도(cells mL<sup>-1</sup>)  
 $\Delta t$ : 대수성장기 배양시간(day)

한편, *C. ovata*의 증식에 영향을 미치는 수온과 염분의 관계를 파악하기 위해 다음과 같은 다항식 (2)을 표현하여 이들의 출현 모델을 예측하여 계산하였으며, 제 3차 항까지 변수중감법에 따른 중회귀분석을 실시하였다.

$$\mu = \beta_{00} + \beta_{10} \cdot T + \beta_{20} \cdot T^2 + \beta_{30} \cdot T^3 + \beta_{01} \cdot S + \beta_{02} \cdot S^2 + \beta_{03} \cdot S^3 + \beta_{11} \cdot T \cdot S + \beta_{12} \cdot T \cdot S^2 + \beta_{21} \cdot T^2 \cdot S + \dots + \beta_{nm} \cdot T^m \cdot S^n + \varepsilon \quad (2)$$

$\mu$ : 성장속도(specific growth rate; day<sup>-1</sup>)  
 $T$ : 수온(water temperature; °C)  
 $S$ : 염분(salinity; psu)  
 $\beta_m$ : 회귀계수(regression coefficient)  
 $\varepsilon$ : 오차항(error term)

**광 세기에 따른 성장속도 변화**

광 세기에 따른 성장속도 역시 광학현미경을 이용한 직접 검정으로 평가하였다. 수온과 염분 단계별 성장실험과 동일한 조건에서 전 배양을 실시하여 얻은 대수성장기 세포를 25 cm<sup>3</sup> 용적의 배양 플라스크에 modified SWM-3 배지 25 mL를 주입한 후, 세포밀도가 약 100 cells mL<sup>-1</sup>가 되게 접종하였다. 광 조건은 이들의 성장에 대한 최적조건인 30 °C, 30 psu하에서 10, 30, 50, 70, 90, 110, 130, 150, 200, 그리고 800  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 의 10단계로 하였다. 이때 광량의 조절은 배양기 내 형광등 개수의 조절 및 가시광선 차단필름을 이용하였다. 배양 기간 중 매일 2회씩 배양용기의 위치를 달리하여 배양기 내 광량의 편차를 최소화 하였다. 이 실험 또한 triplicate로 수행하였다. 성장속도와 광량과의 관계는 Lederman and Tett(1981)의 모델을 개량한 다음의 식 (3)을 이용하여 계산하였다.

$$\mu = \mu_m \frac{I - I_c}{(K_s - I_c) + (I - I_c)} \quad (3)$$

$\mu$ : 성장속도(specific growth rate; day<sup>-1</sup>)  
 $I$ : 광량(irradiance;  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )  
 $I_c$ : 보상광량(compensation photon flux density;  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )  
 $\mu_m$ : 최대 성장속도(maximum specific growth rate; day<sup>-1</sup>)  
 $K_s$ : 반포화광량(half-saturation light intensity;  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )

**결 과**

**수온과 염분단계별 성장속도**

Fig. 1에 각 수온조건에서 염분단계에 따른 *C. ovata*의 성장곡선을 나타내었다. *C. ovata*는 수온 10 °C에서는 어떤 염분조건에서도 성장하지 않았고, 수온 15 °C에서는 염분 7.5 psu와 10 psu, 20 °C와 30 °C에서는 염분 7.5 psu에서 성장하지 않았다. 성장이 이루어진 조합 중 수온 조건에 따른 염분 단계별 성장속도의 범위를 살펴보면, 수온 15 °C에서는 0.03~0.07 day<sup>-1</sup>(0.04±0.02 day<sup>-1</sup>; 평균±표준편차, 이하 동일), 20 °C에서는 0.23~0.52 day<sup>-1</sup>(0.35±0.16 day<sup>-1</sup>), 25 °C에서는 0.11~0.56 day<sup>-1</sup>(0.43±0.15 day<sup>-1</sup>), 그리고 30 °C에서는 0.29~0.62 day<sup>-1</sup>(0.44±0.19 day<sup>-1</sup>)로 나타났다. 또한 수온과 염분에 대한 성장속도를 contour plotting으로 표현한 결과, 수온이 높을수록 성장속도가 증가하여 수온 25~30 °C에서 높은 성장률을 보였고, 최대 성장속도는 30 °C, 30 psu의 조합에서 0.62 day<sup>-1</sup>로 나타났다(Fig. 2).

*C. ovata*의 배양실험으로 얻어진 성장속도에 따른 수온과 염분의 조건을 이용한 이원 배치 분산분석(two-way ANOVA) 결과, 0.001% 유의수준 내에서 성장속도에 대한 수온과 염분의 유의한 영향을 나타내었다. 수온과 염분의 제곱 합(sum of squares)은 총 제곱 합(total sum of squares)에서 각각 70.0%와 17.5%를 설명하고 있기에 이들의 성장속도는 수온에 크게 의존할 뿐 염분과 이들의 교호작용의 영향은 비교적 작은 것으로 나타났다(Table 1). 또한 중회귀분석에 의해 예측모델식을 계산한 결과 다음의 식 (4)를 얻을 수 있었다.

$$\mu = -0.294 - 0.00000946T^2S - 0.00000386S^2 + 0.002287S - 0.00003017S^2 \quad (4)$$

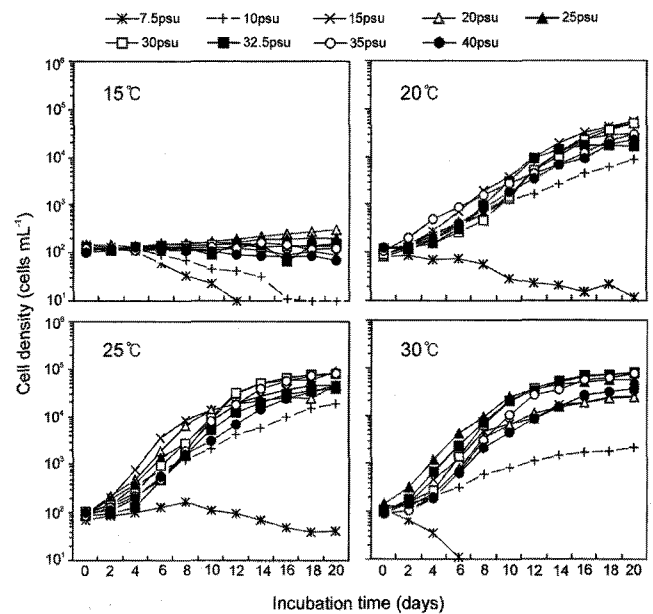


Fig. 1. Growth curves of *Chattonella ovata* grown at various water temperature and salinity combinations. Each symbol represents the average of triplicate data. pH 8.2, 130  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 12L:12D (cool-white fluorescent lamp).

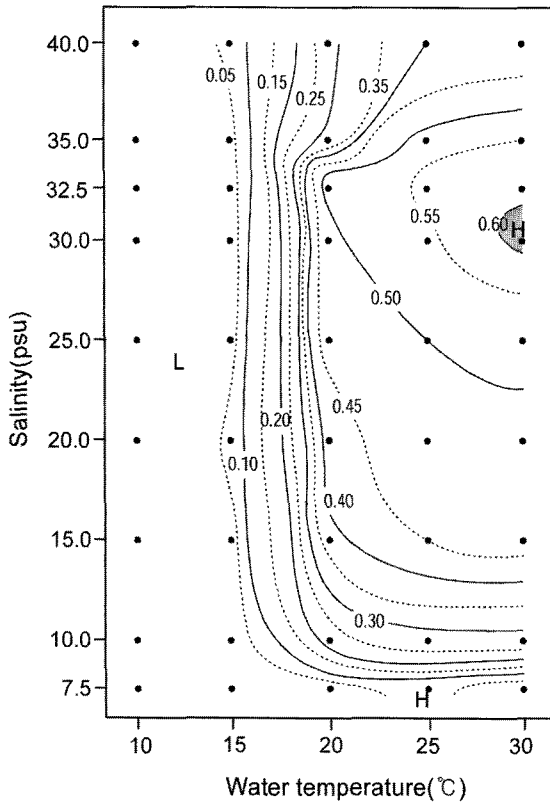


Fig. 2. Contour plots of specific growth rate ( $\text{day}^{-1}$ ) of *Chattonella ovata* as a function of temperature and salinity.

Table 1. Summary of two-way analysis of variance (ANOVA) of the population growth rate of *Chattonella ovata* as a function of temperature, salinity and their interaction

Source of variation	d.f.	Sum of squares	Mean square	F
Temperature	4	4.941	1.235	1471.253***
Salinity	8	1.232	0.154	183.438***
Interaction	32	0.811	0.025	30.184***
Error	90	0.076	0.001	
Total	134	7.059		

\*\*\* $p < 0.001$

구해진 모델식의 보정된  $R^2$  값은 0.850으로, 배양실험 결과의 실측값과 예측값 사이에 높은 상관계수( $r=0.922$ )를 나타내기에(Fig. 3), 광 조건과 영양염 제한요인 등의 환경변수들을 배제할 경우 현장의 수온과 염분 농도를 이용해 *C. ovata*의 성장속도를 추정할 수 있다.

### 광 세기에 따른 성장속도

*C. ovata*는  $10 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 와  $30 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  광 조건에서는 성장하지 않았고,  $50 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 부터 성장이 이루어졌으나 최대 세포밀도는  $1,210 \text{ cells mL}^{-1}$ 로 낮았다. 하지만  $70 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서는 최대 세포밀도가  $1.8 \times 10^4 \text{ cells mL}^{-1}$ 로 증가했으며,  $90\text{--}800 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서는  $5.1\text{--}8.7 \times 10^4 \text{ cells mL}^{-1}$ 까지 세포밀도가 크게 증가하였다(Fig. 4, A). 또한 성장이 이루어진 광 조건에서 성장속도는  $50 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서  $0.16 \pm 0.03 \text{ day}^{-1}$ ,  $70 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서  $0.32 \pm 0.01$

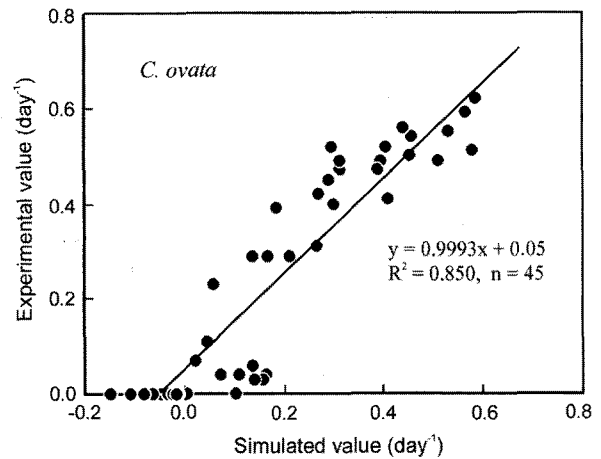


Fig. 3. Relationship between experimental value and simulated value of growth rate ( $\text{day}^{-1}$ ) in *Chattonella ovata*.

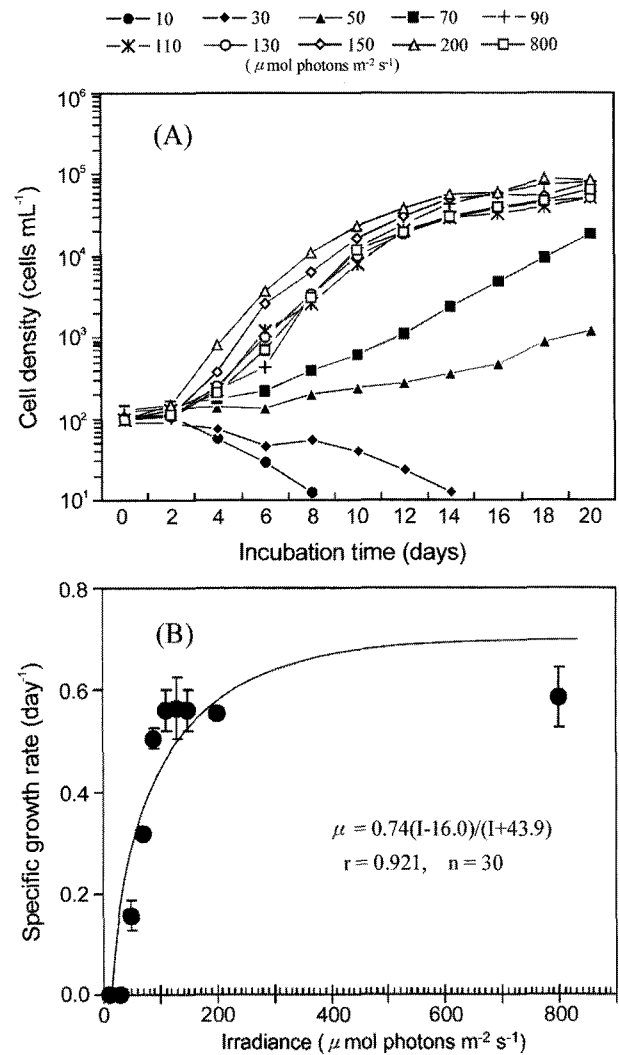


Fig. 4. Growth curves (A) and specific growth rate (B) of *Chattonella ovata* as function of light intensities at constant temperature ( $30^\circ\text{C}$ ) and salinity (30 psu). The values (A) are represented with means of triplicate. The curve (B) was fitted to the observed values ( $\bullet$ ) using a non-linear least square method.

day<sup>-1</sup>, 90 μmol photons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>에서 0.51±0.02 day<sup>-1</sup>, 110 μmol photons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>에서 0.56±0.04 day<sup>-1</sup>, 130 μmol photons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>에서 0.56±0.06 day<sup>-1</sup>, 150 μmol photons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>에서 0.56±0.04 day<sup>-1</sup>, 200 μmol photons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>에서 0.55±0.00 day<sup>-1</sup>, 그리고 800 μmol photons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>에서 0.59±0.06 day<sup>-1</sup>를 나타내어 성장 포화상태를 보인 90 μmol photons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> 이상의 광량에서 성장속도는 거의 유사하였다. 광 조건에 의해 유도된 *C. ovata*의 성장식으로부터 μ<sub>m</sub>은 0.74 day<sup>-1</sup>, I<sub>c</sub>는 16.0 μmol photons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, 그리고 K<sub>s</sub>는 75.9 μmol photons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>로 나타났다(Fig. 4, B).

## 고찰

본 연구에서 *C. ovata*는 수온 15~30 °C, 염분 7.5~40 psu 범위에서 성장이 가능하였으며, 최대 성장속도는 30 °C, 30 psu의 조건에서 0.62 day<sup>-1</sup>로 나타났다. Table 2에 국내외의 다양한 환경에서 분리된 *Chattonella*속과 다양한 편모조류들의 성장에 대한 수온과 염분의 조건을 비교하였다. 이로부터 *C. ovata*의 성장이 가능한 수온과 염분범위는 동 속인 *C. marina*(한국 가막만과 일본 Suo-Nada 분리주)와 *C. antiqua*(일본 Suo-Nada 분리주)와 유사하였으나, *C. subsalsa*(미국 Delaware Inland Bay 분리주)보다 더욱 높은 수온과 염분을 필요로 하고, *C. verruculosa*(일본 Hiroshima Bay 분리주)보다는 더욱 넓은 수온과 염분조건에서 성장이 가능한 것으로 나타났다. 하지만 *C. ovata*는 성장에 대한 최적조건에 있어 수온은 *C. subsalsa*와 동일하지만, 그 외 *Chattonella* 종들보다는 더욱 높은 수온과 염분조건을 갖는 것으로 나타났다. 특히, *C. ovata*의 최대 성장속도와 최적조건을 여러 편모조류와 비교하면, 본 종은 *Alexandrium tamarense*와 *Fibrocapsa japonica* 및 *Gyrodinium aureolum*보다 높은 수온에서 최대 성장속도를 보이고, *Cochlodinium polykrikoides*와 *F. japonica* 및 *Heterocapsa circularisquama*보다는 낮은 염분 조건에서 최대 성장속도를 보였

다. 그리고 *H. circularisquama*, *Karenia mikimotoi* 및 *Heterosigma akashiwo*를 제외한 여러 편모조류들에 비해서 최대 성장속도가 빠른 것으로 나타났다(Table 2).

*Chattonella*속 종의 출현과 대발생은 주로 수온의 영향을 크게 받는 것으로 알려져 있다(Nakamura and Watanabe, 1983; Khan et al., 1998). 우리나라 남해안에서 *Chattonella*속은 최근 3년간(2005~2007년) 14.5~28.4 °C의 비교적 광범위한 수온에서 출현하였으며, 이중 *C. ovata*는 18.7~28.4 °C 범위에서 출현하여 *C. antiqua*, *C. globosa* 및 *C. marina*의 출현시 최저 수온(각각 18.3, 14.5, 16.9 °C)보다 높았다(노, 2009). 따라서 다른 *Chattonella* 종들보다 더욱 높은 수온조건에서 출현하는 *C. ovata*의 현장 출현특성은 본 연구에서 제시된 본 종의 성장에 대한 최적수온과 매우 밀접한 관련을 보이는 내용으로 판단된다. 또한 같은 시기에 *Chattonella*속은 남해의 장흥, 완도 및 고흥 연안과 서해 태안군 안면도 일원에서 약 23.1~30.5 °C의 범위에서 대발생(최대 3,000 cells mL<sup>-1</sup>) 하였다(국립수산과학원, 2005, 2007, 2008). 이와 같은 수온 범위는 본 연구에서 보여진 최대 성장속도의 약 70% 이상의 성장속도를 나타내는 수온 범위에 해당하는 것으로 배양실험 결과와 잘 일치한다. 특히 *C. ovata*의 성장에 대한 최적수온은 이들의 cyst 발아에 대한 최적수온인 27.5~30 °C(Yamaguchi et al., 2008)와 동일하기에, 발아된 유영세포가 빠른 시일 안에 대발생 할 수 있음을 암시한다.

한편, *C. ovata*는 성장에 주요인으로서 작용한 수온보다 염분에 대해 광범위한 내성을 보여, 우리나라 연안에서 주요 유해조류인 *C. polykrikoides*보다는 넓은 염분범위에서 성장이 가능한 것으로 나타났다(Table 2). 또한 현장 출현에 있어서 동 속인 *C. subsalsa* 역시 11~28 psu의 넓은 범위에서 bloom이 확인되었으며(Zhang et al., 2006), 또 다른 침편모조류인 *H. akashiwo* 역시 1~50 psu의 광범위한 범위에서 출현 및 성장하였다(Smayda, 1997; Zhang et al., 2006). 반면, *F. japonica*는 이와 반대로 낮은 온도에 대한

**Table 2.** The comparison of temperature and salinity ranges for growth of the *Chattonella* species and other flagellates from various environments

Strains (Environments)	MSGR (day <sup>-1</sup> )	Temperature (°C)	Salinity (psu)	Reference
<i>Chattonella</i> species				
<i>C. antiqua</i> (Suo-Nada, Seto Inland Sea, Japan)	0.67(0.97*)	25 <sup>a</sup> ; 15-30 <sup>b</sup>	25 <sup>a</sup> ; 10-35 <sup>b</sup>	Yamaguchi et al., 1991
<i>C. marina</i> (Gamak Bay, South Sea, Korea)	0.64	25 <sup>a</sup> ; 15-30 <sup>b</sup>	25 <sup>a</sup> ; 10-35 <sup>b</sup>	Noh et al., 2006(in Korean)
<i>C. marina</i> (Suo-Nada, Seto Inland Sea, Japan)	0.56(0.81*)	25 <sup>a</sup> ; 15-30 <sup>b</sup>	20 <sup>a</sup> ; 10-35 <sup>b</sup>	Yamaguchi et al., 1991
<i>C. ovata</i> (Jangheung Coast, South Sea, Korea)	0.62	30 <sup>a</sup> ; 15-30 <sup>b</sup>	30 <sup>a</sup> ; 7.5-40 <sup>b</sup>	This study
<i>C. verruculosa</i> (Hiroshima Bay, Japan)	1.21(1.74*)	15 <sup>a</sup> ; 15-25 <sup>b</sup>	25 <sup>a</sup> ; 15-35 <sup>b</sup>	Yamaguchi et al., 1997
<i>C. subsalsa</i> (Delaware Inland Bay, USA)	ca. 0.70	30 <sup>a</sup> ; 10-30 <sup>b</sup>	25 <sup>a</sup> ; 5-30 <sup>b</sup>	Zang et al., 2006
Other flagellates				
<i>Akashiwo sanguinea</i> (Hakata Bay, Japan)	0.78(1.13*)	25 <sup>a</sup> ; 10-30 <sup>b</sup>	20 <sup>a</sup> ; 10-40 <sup>b</sup>	Matsubara et al., 2007
<i>Alexandrium tamarense</i> (Mikawa Bay, Japan)	0.23	15 <sup>a</sup> ; 5-20 <sup>b</sup>	32 <sup>a</sup> ; 10-35 <sup>b</sup>	Yamamoto et al., 1995
<i>Cochlodinium polykrikoides</i> (Furue Bay, Japan)	0.41	25 <sup>a</sup> ; 15-30 <sup>b</sup>	34 <sup>a</sup> ; 20-36 <sup>b</sup>	Kim et al., 2004
<i>Fibrocapsa japonica</i> (Adriatic Sea, Italy)	0.49(0.70*)	20 <sup>a</sup> ; 16-26 <sup>b</sup>	35 <sup>a</sup> ; 25-42 <sup>b</sup>	Cucchiari et al., 2008
<i>Gymnodinium catenatum</i> (Yeosuhae Bay, Korea)	0.50	25 <sup>a</sup> ; 15-30 <sup>b</sup>	30 <sup>a</sup> ; 15-35 <sup>b</sup>	Oh and Yoon, 2004(in Korean)
<i>Gyrodinium aureolum</i> (Oslofjord Sea, Norway)	0.42(0.61*)	20 <sup>a</sup> ; 12.5-22.5 <sup>b</sup>	22.3 <sup>a</sup> ; 17.8-34 <sup>b</sup>	Nielsen and Tønseth, 1991
<i>Heterocapsa circularisquama</i> (Ago Bay, Japan)	0.90(1.30*)	30 <sup>a</sup> ; 15-30 <sup>b</sup>	35 <sup>a</sup> ; 10-35 <sup>b</sup>	Yamaguchi et al., 1997
<i>Heterosigma akashiwo</i> (Delaware Inland Bay, USA)	ca. 0.78	24 <sup>a</sup> ; 4-30 <sup>b</sup>	20 <sup>a</sup> ; 5-30 <sup>b</sup>	Zhang et al., 2006
<i>Karenia mikimotoi</i> (Suo-Nada, Japan)	0.70(1.0*)	25 <sup>a</sup> ; 10-30 <sup>b</sup>	25 <sup>a</sup> ; 15-30 <sup>b</sup>	Yamaguchi and Honjo, 1989

MSGR (day<sup>-1</sup>): maximum specific growth rate, \*Original paper (division day<sup>-1</sup>), <sup>a</sup>Maximum growth rate condition, <sup>b</sup>Total growth range

**Table 3.** The comparison of  $K_s$  and  $I_c$  of irradiance for growth of the *Chattonella* species and other phytoplanktons from various environments

Strains (Environments)	$K_s$	$I_c$	Culture condition	Reference
	( $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )			
<i>Chattonella</i> species				
<i>C. antiqua</i> (Suo-Nada, Seto Inland Sea, Japan)	42.4	10.3	12L:12D, 25 °C, 31.3 psu	Yamaguchi <i>et al.</i> , 1991
<i>C. marina</i> (Gamak Bay, South Sea, Korea)	56.9	11.4	12L:12D, 25 °C, 25 psu	Noh <i>et al.</i> , 2006(in Korean)
<i>C. marina</i> (Suo-Nada, Seto Inland Sea, Japan)	63.4	10.5	12L:12D, 25 °C, 31.3 psu	Yamaguchi <i>et al.</i> , 1991
<i>C. ovata</i> (Jangheung Coast, South Sea, Korea)	75.9	16.0	12L:12D, 30 °C, 30 psu	This study
<i>C. subsalsa</i> (Delaware Inland Bay, USA)	68.5	ND	12L:12D, 22 °C	Zang <i>et al.</i> , 2006
Other phytoplanktons				
<i>Akashiwo sanguinea</i> (Hakata Bay, Japan)	92.5	14.4	12L:12D, 25 °C, 30 psu	Matsubara <i>et al.</i> , 2007
<i>Alexandrium tamarense</i> (Mikawa Bay, Japan)	62.0	45.0	12L:12D, 15 °C, 34 psu	Yamamoto <i>et al.</i> , 1995
<i>Cochlodinium polykrikoides</i> (Furue Bay, Japan)	45.1	10.4	12L:12D, 25 °C, 34 psu	Kim <i>et al.</i> , 2004
<i>Gymnodinium catenatum</i> (Yeosuhae Bay, Korea)	42.6	10.4	12L:12D, 18 °C, 30 psu	Oh and Yoon, 2004(in Korean)
<i>Heterosigma akashiwo</i> (Hakata Bay, Japan)	152.8	33.8	12L:12D, 22.5 °C	Shikata <i>et al.</i> , 2008
<i>Karenia mikimotoi</i> (Suo-Nada, Japan)*	53.6	0.7	14L:10D, 20 °C, 31 psu	Yamaguchi and Honjo, 1989
<i>Skeletonema costatum</i> (Jinhae Bay, Korea)	92.4	5.3	12L:12D, 20 °C, 30 psu	Oh <i>et al.</i> , 2008(in Korean)

\*Original paper (*Gymnodinium nagasakiense*), ND: no data

강한 내성(4~5 °C에서 생존가능)이 있으며, 염분에 대한 내성은 *C. ovata*보다 적어 25 psu 또는 15 psu 아래의 염분에서 성장하지 않은 것으로 알려져 있다(Khan *et al.*, 1996; de Boer *et al.*, 2005; Cucchiari *et al.*, 2008). 즉 *C. ovata*의 비교적 광범위한 염분내성은 하계 담수 및 외부해수 등에 의해 염분의 변화가 큰 우리나라 내만해역에서 다른 유해조류와의 중간 경쟁에 유리하게 작용할 것으로 판단된다.

*C. ovata*는 본 연구에서 제공할 수 있었던 최대 광 조건인 800  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 광 저해현상을 보이지 않았다. 하지만 호주 Boston Bay에서 분리한 *C. marina*는 일본산 분리주와는 달리 1,000  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이상의 광량에서 강력한 광 저해현상을 보여 분리주에 따라 이들의 광학적인 생리특성에 상당한 차이가 있는 것으로 알려져 있다(Marshall and Hallegraeff, 1999). 더욱이 우리나라 남해안의 표층해수에 입사하는 최대 광량은 본 연구에 제공한 최대 광 조건보다 최대 3배 가량 높은 1,200~2,400  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이다(노 등, 2010). 따라서 *C. ovata*의 광 조건에 따른 더욱 세밀한 생리특성을 알기 위해서는 더 높은 광 조건하에서의 연구가 필수적이라 하겠다.

Table 3에 국내외의 다양한 환경에서 분리된 *Chattonella*속과 여러 식물플랑크톤의 광에 대한 동력학 항목( $I_c$ 와  $K_s$ )을 비교하였다. *C. ovata*의  $I_c$ 는 16.0  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 로 *K. mikimotoi*(0.7  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )와 *Skeletonema costatum*(1.0  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )보다 높지만, *A. tamarense*(45.0  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )와 *H. akashiwo*(33.8  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )보다 낮고, *C. polykrikoides*와 *Gymnodinium catenatum*을 포함한 여러 편모조류와 유사한 보상광량을 나타내었다. 또한  $K_s$ 는 75.9  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 로 *C. polykrikoides*(45.1  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )와 *G. catenatum*(42.6  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )보다 높지만, *Akashiwo sanguinea*(92.5  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )와 *H. akashiwo*(152.8  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) 및 *S. costatum*(92.4  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )보다는 낮았다. 우리나라에서 수심이 낮은 남해 연안역의 경우 하계에 높은 일사량으로 때에 따라 저층까지(약 12 m)

도달하는 광도가 60  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 로 상당히 높다는 점(노 등, 2010)을 고려하면, 이와 같은 *C. ovata*의 광학적인 생리특성은 수심이 낮은 남해의 여러 해역에서 이들 개체군 성장을 지원하는 중요한 요인으로 작용할 수 있다. 게다가 *C. ovata*는 우리나라 연안해역에서 주요 우점종으로 광범위하게 출현하는 규조류인 *S. costatum*(문과 최, 2003; 여와 박, 1997; 박 등, 2009)을 비롯한 여러 편모조류보다 대발생을 위한 광 요구량이 낮기에 성장에 대한 광 이용에 비교적 유리한 생리특성을 가진 것으로 판단되었다.

노(2009)는 우리나라 남해안에서 *C. antiqua*와 *C. marina*가 주로 표층(0~2 m)에서 높은 세포밀도로 거동하는데 반해, *C. ovata*는 주로 표층보다는 5 m 이심의 중층과 저층에서 더욱 높은 세포밀도로 거동하고, 이 같은 *Chattonella* 종들의 수층별 분포 특성은 이들의 출현시기와 관련한 수괴분포 및 세포형태와 유영능력 외에도 무엇보다 광학적 생리특성과 밀접한 관련이 있을 것으로 추정하였다. 하지만 본 연구에서 *C. ovata*의  $I_c$ 와  $K_s$ 는 다른 *Chattonella* 종들에 비해 다소 높았다(Table 3). 따라서 본 연구에서 제시한 광 세기에 대한 본 종의 생리특성만으로는 이들의 출현동태를 이해하는데 한계를 보였다. 해역의 광 조건은 수층의 플랑크톤과 현탁 물질 그리고 용존유기물 및 해수자체의 흡수에 의해 투과되는 깊이는 물론 그 세기와 파장 특성이 변한다(Wellen and Geen, 1971; Faust *et al.*, 1982). 특히 해수 중에 투과된 빛의 파장은 식물플랑크톤의 세포외의 배출, 효소활성에도 영향을 주어 이들의 성장에 크게 영향을 미치고 어떤 파장의 빛이 수중에 도달하는지에 따라 서식장소가 달라진다(Wallen and Geen, 1971; Kirk, 1994; Sánchez-Saavedra and Voltina, 1994). 즉, 우리나라 연안해역은 각기 다른 독특한 환경구조로부터 이와 같은 광학적 요인에 많은 차이를 보일 수 있기에 *C. ovata*의 출현과 대발생 특성을 이해하기 위해서는 향후 해수 중에 투과되는 광의 세기뿐만 아니라 광의 파장 역시 충분히 고려하여 중요하게 다루어져야 할 것으로 사료된다.

이와 같은 내용으로부터 비록 수온, 염분 및 광 세기만을 고려하더라도 *C. ovata*는 고온을 선호하는 광염성 종으로 다른 유해

편모조류에 비해 성장속도가 훨씬 빠르며, 비교적 낮은 광 조건에서도 성장이 가능하기에 높은 수온이 유지되는 하계에 염분의 변동이 큰 특성을 지닌 우리나라 연안해역에서 대발생 잠재력이 높은 것으로 판단되었다. 더욱이 *C. ovata*는 우리나라에서 같은 시기에 함께 출현하는 *C. antiqua*와 *C. marina*보다 성장에 대한 영양염 요구조건이 낮아 대발생에 대한 잠재력이 더욱 크기에(노 등, 2010; Yamaguchi *et al.*, 2008), 다양한 양식활동이 이루어지는 우리나라 연안해역에서 지속적인 감시와 관리가 요구되는 종이라 할 수 있다.

## 사 사

본 연구는 전남대학교 특성화사업으로 수행된 연구 결과의 일부로서 이에 감사드립니다.

## 참고문헌

- 국립수산과학원, 2005. 2005년도 한국연안의 적조발생 상황. 149 pp.
- 국립수산과학원, 2007. 2006년도 한국연안의 적조발생 상황. 97 pp.
- 국립수산과학원, 2008. 2007년도 한국연안의 적조발생 상황. 127 pp.
- 노일현, 2009. 한국 연안해역에 출현하는 침편모조류 *Chattonella* 속의 생리생태학적 연구. 전남대학교 대학원 박사학위 논문, 269 pp.
- 노일현, 오석진, 박종식, 신현호, 윤양호, 2009. 한국 남해산 유해조류 *Chattonella marina*와 *C. ovata* (Raphidophyceae)의 영양염에 대한 성장동력학. 한국수산과학회지, **42**: 674-682.
- 노일현, 오석진, 신현호, 강인석, 윤양호, 2010. 여수 연안해역에서 침편모조류 *Chattonella*속 출현환경 및 영양염에 대한 성장특성. 한국수산과학회지, **43**: 362-372.
- 노일현, 윤양호, 김대일, 오석진, 2006. 가막만에서 분리한 유해성 침편모조류 *Chattonella marina* (Subrahmanyn) Hara et Chihara (Raphidophyceae)의 성장에 영향을 미치는 수온, 염분 및 빛의 영향. 한국수산학회지, **39**: 487-494.
- 문성기, 최철만, 2003. 국내 해양식물플랑크톤의 주요종과 분포에 대한 조사. 한국환경과학회지, **12**: 725-733.
- 박종식, 윤양호, 오석진, 2009. 한국 남해 가막만 입구해역의 식물플랑크톤 군집 변동 특성. 환경생물, **27**: 205-215.
- 여환구, 박미옥, 1997. 진해만 동부 해역내 식물플랑크톤 군집과 수질환경의 계절 변동. 한국환경과학회지, **6**: 231-238.
- 오석진, 강인석, 윤양호, 양한섭, 2008. 진해만에서 분리한 중심목 구조류 *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve의 성장에 미치는 광학적 특성. 환경생물, **26**: 57-65.
- 오석진, 윤양호, 2004. 여수해만에서 분리한 유독 외편모조류, *Gymnodinium catenatum* (Graham)의 성장에 미치는 수온, 염분과 광 조건. Algae, **19**: 293-301.
- Barraza-Guardado, R., R. Cortés-Altamirano and A. Sierra-Beltrán, 2004. Marine die-offs from *Chattonella marina* and *Ch. cf. ovata* in Kun Kaak Bay, Sonora in the Gulf of California. Harmful Algae News, **25**: 7-8.
- Cucchiari, E., F. Guerrini, A. Penna, C. Totti and R. Pistocchi, 2008. Effect of salinity, temperature, organic and inorganic nutrients on the growth of cultured *Fibrocapsa japonica* (Raphidophyceae) from the northern Adriatic Sea. Harmful Algae, **7**: 405-414.
- de Boer, M.K., M.R. Tyl, E.G. Vrieling and M. van Rijssel, 2004. Effects of salinity and nutrient conditions on growth and haemolytic activity of *Fibrocapsa japonica* (Raphidophyceae). Aquat. Microb. Ecol., **37**: 171-181.
- Demura, M., M.-H. Noël, F. Kasai, M.M. Watanabe and M. Kawachi, 2009. Taxonomic revision of *Chattonella antiqua*, *C. marina* and *C. ovata* (Raphidophyceae) based on their morphological characteristics and genetic diversity. Phycologia, **48**: 518-535.
- Epply, R.W., 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. Fish. Bull. Nat. Ocean. Atmos. Adm., **70**: 1063-1085.
- Faust M.A., J.C. Sager and B.W. Meeson, 1982. Response of *Proocentrum mariae-lebouriae* (Dinophyceae) to light of different spectral qualities and irradiances: growth and pigmentation. J. Phycol., **18**: 349-356.
- Goldman, J.C. and E.J. Carpenter, 1974. A kinetic approach to the effect of temperature on algal growth. Limnol. Oceanogr., **19**: 756-766.
- Hara, Y., K. Doi and M. Chihara, 1994. Four new species of *Chattonella* (Raphidophyceae, Chromophyta) from Japan. Japan J. Phycol., **42**: 407-420.
- Hiroishi, S., H. Okada, I. Imai and T. Yoshida, 2005. High toxicity of the novel bloom forming species *Chattonella ovata* (Raphidophyceae) to cultured fish. Harmful Algae, **4**: 783-787.
- Imai, I., M. Yamaguchi and M. Watanabe, 1998. Ecophysiology, life cycle, and bloom dynamics of *Chattonella* in the Seto Inland Sea, Japan. In: Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms, edited by Anderson, D.M., A.D. Cembella and G.M. Hallegraeff, Springer-Verlag, Berlin, pp. 95-112.
- Imai, I. and K. Itoh, 1987. Annual life cycle of *Chattonella* spp., causative flagellates of noxious red tides in the Inland Sea of Japan. Mar. Biol., **94**: 287-292.
- Imai, I., K. Itoh and M. Anraku, 1989. Dormancy and maturation in the cysts of *Chattonella* spp. (Raphidophyceae), red tide flagellates in the Inland Sea of Japan. In: Red tides: Biology, environmental science, and toxicology, edited by Okaichi, T., D.M. Anderson and T. Nemoto, Elsevier, New York, pp. 289-292.
- Itoh, K. and I. Imai, 1987. Rapido So (Raphidophyceae). In: A guide for studies of red tide organisms, edited by The Japan Fisheries Resources Conservation Association, Shuwa, Tokyo, pp. 122-130.
- Khan, S., O. Arakawa and Y. Onoue, 1996. Growth characteristics of a neurotoxin producing chloromonad, *Fibrocapsa japonica* (Raphidophyceae). J. World Aquacult. Soc., **27**: 247-253.
- Khan, S., O. Arakawa and Y. Onoue, 1998. Physiological investigation of a neurotoxin-producing phytoflagellate, *Chattonella marina* (Raphidophyceae). Aquacult. Res., **29**: 9-17.
- Kirk, J.T.O., 1994. Light and photosynthesis in Aquatic Ecosystems, 2nd Ed., Cambridge Univ. Press., Cambridge, U. K., pp. 509.
- Law, E.J. and T.T. Bannister, 1980. Nutrient and light limited growth *Thalassiosira fluviatilis* in continous culture, with implications for phytoplankton growth in the Ocean. Limnol. Oceanogr., **25**: 457-473.
- Lederman, T.C. and P. Tett, 1981. Problems in modeling the photosynthesis-light relationship for phytoplankton. Bot. Mar., **24**: 125-134.
- Lu, S. and I.J. Hodgkiss, 2001. More raphidophyte blooms in South

- China waters. Harmful Algae News, **22**: 1–2.
- Marshall, J.M. and G.M. Hallegraeff, 1999. Comparative ecophysiology of the harmful alga *Chattonella marina* (Raphidophyceae) from South Australian and Japanese waters. J. Plankton Res., **21**: 1809–1822.
- Matsubara, T., S. Nagasoe, Y. Yamasaki, T. Shikata, Y. Shimasaki, Y. Oshima and T. Honjo, 2007. Effects of temperature, salinity, and irradiance on the growth of the dinoflagellate *Akashiwo sanguinea*. J. Exper. Mar. Biol. Ecol. **342**: 226–230.
- Nakamura, Y. and M.M. Watanabe, 1983. Growth characteristics of *Chattonella antiqua* (Raphidophyceae) Part 1. Effects of temperature, salinity, light intensity and pH on growth. J. Oceanogr. Soc. Japan, **39**: 110–114.
- Nielsen, M.V. and C.P. Tønseth, 1991. Temperature and salinity effect on growth and chemical composition of *Gyrodinium aureolum* Hulbert in culture. J. Plankton Res., **13**: 389–398.
- Okubo, A., 1982. Horizontal dispersion and critical scales for phytoplankton patches. In: Spatial pattern in Plankton Communities, Ser. IV, 3, Plenum Press, edited by Steele, J.H., New York and London, pp. 21–42.
- Sánchez-saavedra, M.P. and D. Voltolina, 1994. The chemical composition of *Chaetoceros* sp. (Bacillariophyceae) under different light conditions Comp. Biochem. Physiol., **107B**: 39–44.
- Smayda, T.J., 1997. Harmful algal blooms: Their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea. Limnol. Oceanogr., **42**: 1137–1153.
- Shikata, T., S. Nagasoe, T. Matsubara, S. Yoshikawa, Y. Yamasaki, Y. Shimasaki, Y. Oshima, I.R. Jenkinson and T. Honjo, 2008. Factors influencing the initiation of blooms of the raphidophyte *Heterosigma akashiwo* and the diatom *Skeletonema costatum* in a port in Japan. Limnol. Oceanogr., **53**: 2503–2518.
- Subrahmanyam, R., 1954. On the life-history and ecology of *Hornellia marina* gen. et sp. nov., (Chloromonadineae), causing green discoloration of the sea and mortality among marine organisms off the Malabar Coast. Indian J. Fish., **1**: 182–203.
- Vrieling, E.G., R.P.T. Koeman, K. Nagasaki, Y. Ishida, L. Peperzak, W.W.C. Gieskes and M. Veenhuis, 1995. *Chattonella* and *Fibrocapsa* (Raphidophyceae): First observation of, potentially harmful, red tide organisms in Dutch coastal waters. Netherlands J. Sea Res., **33**: 183–191.
- Wallen D.G. and G.H. Geen, 1971. Light quality in relation to growth, photosynthetic rates and carbon metabolism in two species of marine plankton algae. Mar. Biol., **10**: 34–43.
- Yamaguchi, H., S. Sakamoto and M. Yamaguchi, 2008. Nutrition and growth kinetics in nitrogen- and phosphorus-limited cultures of the novel red tide flagellate *Chattonella ovata* (Raphidophyceae). Harmful Algae, **7**: 26–32.
- Yamaguchi, M., H. Yamaguchi, G. Nishitani, S. Sakamoto and S. Itakura, 2008. Morphology and germination characteristics of the cysts of *Chattonella ovata* (Raphidophyceae), a novel red tide flagellate in the Seto Inland Sea, Japan. Harmful Algae, **7**: 459–463.
- Yamaguchi, M., I. Imai and T. Honjo, 1991. Effect of temperature, salinity and irradiance on the growth of the noxious red tide flagellate *Chattonella antiqua* and *C. marina* (Raphidophyceae). Nippon Suisan Gakkaishi, **57**: 1227–1284.
- Yamaguchi, M., S. Itakura, K. Nagasaki, Y. Matsutama, T. Uchida and I. Imai, 1997. Effects of temperature, salinity and irradiance on the growth of the red tide flagellate *Heterocapsa circularisquama* (Dinophyceae) and *Chattonella verruculosa* (Raphidophyceae). J. Plankton Res. **19**: 1167–1174.
- Yamaguchi, M. and T. Honjo, 1989. Effect of temperature, salinity and irradiance on the growth of the noxious red tide flagellate *Gymnodinium nagasakiense* (Dinophyceae). Nippon Suisan Gakkaishi, **55**: 2029–2036.
- 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., Y. Yoshizu and K. Tarutani, 1995. Effect of temperature, salinity and irradiance on the growth of toxic Dinoflagellate *Alexandrium tamarense* isolated from Mikawa Bay, Japan. Japan J. Phycol. (Sorue), **43**: 91–98.
- Zhang, Y., F.X. Fu, E. Whereat, K.J. Coyne and D.A. Hutchins, 2006. Bottom-up controls on a mixed-species HAB assemblage: A comparison of sympatric *Chattonella subsalsa* and *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) isolates from the Delaware Inland Bays, USA. Harmful Algae, **5**: 310–320.

2010년 5월 3일 원고접수

2010년 7월 29일 수정본 채택

담당편집위원: 이준백