

*Cochlodinium polykrikoides*의 성장에 미치는 물리·화학적 요인과 영양염 이용

김형철⁺ · 이창규 · 이삼근 · 김학균 · 박청길*
국립수산진흥원 어장환경부, *부경대학교 환경공학과

Physico-Chemical Factors on the Growth of *Cochlodinium polykrikoides* and Nutrient Utilization

Hyung Chul KIM⁺, Chang Kyu LEE, Sam Geun LEE, Hak Gyoon KIM and Chung Kil PARK*

Marine Environment, Oceanography and Harmful Algal Blooms Department, National Fisheries Research & Development Institute, Pusan 619-902, Korea
**Department of Environmental Engineering, Pukyong National University, Pusan 608-737, Korea*

In the 1990s, *Cochlodinium polykrikoides* red tide has been annually occurred in the southern coast of Korea and caused the mass damage to the fisheries with a huge amount of economic loss. The present study was done to establish the biological foundation for the elucidation of the mechanism of *C. polykrikoides* red tide. The growth response of *C. polykrikoides* to physico-chemical factors such as temperature, salinity, pH, and light intensity were examined using axenic cultures to evaluate the relative importance of these factors on the dynamics of natural populations. It was found that the highest growth conditions were 25°C, 40‰, pH 7.5, and 7,500 lux, respectively. The tolerable salinity range of growth was relatively wide at an optimum temperature and was reduced to a much narrower range at a sub-optimum temperature. These findings indicate that *C. polykrikoides* is an eurythermal and euryhaline organism. The organism demanded higher light intensity and oceanic pH narrow in its growth. *C. polykrikoides* utilize inorganic nutrients, such as nitrate and ammonium as N, and phosphate as P. The nutritional requirements of *C. polykrikoides* were 40 μM for nitrate, 50 μM for ammonium, and 5 μM for phosphate. The half saturation constant (Ks) for growth was 2.10 μM for nitrate, 1.03 μM for ammonium, and 0.57 μM for phosphate. These values were comparatively smaller than those of other dinoflagellates reported previously. We confirmed that the organism is characterized as an eutrophic species. However, ammonium Ks value is smaller than that of other eutrophic species. This result indicates that *C. polykrikoides* red tide may outbreak in the waters which eutrophication is in progress rather than eutrophicated waters. *C. polykrikoides* preferred ammonium better than nitrate as a nitrogen source when in a growth stage. Therefore, our results indicate that ammonium is more important nutrient on the growth of the organism in comparison with other inorganic nutrients and *C. polykrikoides* red tide is related with the increased ammonium concentration in the coastal waters.

Key words: *Cochlodinium polykrikoides*, Red tide, Physico-chemical factors, Inorganic nutrients, Nutritional requirements, Half saturation constants, Ammonium

서 론

최근 우리 나라 적조발생 원인중은 대부분 편모조류로서 1990년대 이후부터는 발생기간의 장기화, 발생해역의 광역화, 적조원인생물의 고밀도화 및 유독화 추세로 어장환경과 수산생물에 막대한 피해를 일으킴으로써 심각한 사회, 경제적인 문제를 야기시키고 있다 (Park et al., 1988; Kim et al., 1994; Park, 1995). 특히, 1995년에 대규모로 발생한 유해 적조생물인 *Cochlodinium polykrikoides* 종에 의한 적조는 남해안에서 동해안까지 광범위한 해역에서 고밀도로 장기간 발생하여 총 764억 원에 달하는 막대한 수산피해를 일으켰다 (NFRDI, 1999).

우리 나라 뿐만 아니라 세계 여러 나라에서도 *Cochlodinium* 속의 여러 종에 의한 수산피해가 보고되었고 (Reyes-Vasques et al., 1979; Zubkoff et al., 1979; Ferraz-Reyes et al., 1985; Taylor,

1985; Yuki and Yoshimatsu, 1989), 현재에도 전 세계적으로 널리 발생하고 있는 추세이다 (Onoue et al., 1985; Onoue and Nozawa, 1989; Sundstrom et al., 1990; Qi et al., 1993; Marshall, 1995; 小野, 1988; 折田, 1998).

외해역은 상대적으로 빈영양수이고, 낮은 식물플랑크톤 농도를 보이고 있으며, 유해 적조가 발생할 가능성이 희박하다 (Mallin et al., 2000). 그러나, 최근 빈영양수에서 편모조류에 의한 유해 적조가 발생하여 수개월간 지속하는 현상이 보고되고 있으며 (Vargo and Shanley, 1985; Vargo et al., 1987; Vargo and Howard-Shamblott, 1990), 영양염 농도가 낮거나 또는 영양염이 거의 없음에도 불구하고 식물플랑크톤은 그 종의 최대 성장률에 가깝게 성장하는 것이 일부 확인되는 등 (Goldman et al., 1979; Rivkin et al., 1984; Rivkin and Swift, 1985) 부영양화 해역에서 발생하는 적조와 다른 특성을 보이고 있다.

우리 나라에서 *C. polykrikoides* 적조는 육지로부터 10~15 km 떨어져 해수 중 영양염 농도가 남해안 다른 해역보다 낮은 전남

⁺Corresponding author: khch072@challion.net

외나로도 동·남단 해역에서 최초 발생하고 있다 (Kim et al., 1999, NFRDI, 1999; 2000). 그 이후 영양염 수준 (level)이 서로 다른 남해안 일대의 내만역 및 외해역으로 확산·이동하여 약 1~2개월 간 고밀도의 적조로 발전하는 양상을 보이고 있다.

이와 같이 빈영양수 또는 영양염 농도가 비교적 낮은 곳에서 적조를 일으키는 종은 성장과 유지에 있어서 영양염의 흡수, 영양요구량 및 반포화상수와 같은 영양염 요구성과 이용이 부영양 해역에서 발생하는 종과 차이가 있을 것이며, 우리 나라 남해안 외측수역에서 발생하는 *C. polykrikoides*는 어떤 생리적 특성을 가지는지 살펴볼 필요가 있다.

C. polykrikoides 중에 관해 물리적, 화학적, 생물학적 방법으로 국내에서 많은 연구가 진행되고 있지만 (Kim, 1995; Na et al., 1996; Choi et al., 1998; Park et al., 1998; Jeong et al., 1999a; 1999b; Kim et al., 1999; 이 등, 1996a; 1996b), 생리·생태학적 연구를 통한 적조발생기구 구명에 관한 연구는 부족한 실정이다.

영양염 농도와 성장속도의 정량적 관계를 밝히는 것은 적조발생기구를 연구하는데 있어 매우 중요한 일이라 할 수 있을 것이다. 따라서, 실험실 배양실험을 통하여 *C. polykrikoides*의 성장에 관한 물리·화학적 환경요인을 파악하고, 무기태질소와 인의 이용능력 및 영양염 제한하의 증식동력학을 조사하여 적조발생기구에 관련된 영양염의 영향을 확인하였다.

재료 및 방법

1. 시험 생물

실험에 사용한 *C. polykrikoides*는 국립수산진흥원 적조연구과에서 보유하고 있는 배양주 CP-1으로 1996년에 우리 나라 남해안에서 채집·분리한 것으로서 f/2-Si 배지 (Guillard and Ryther, 1962)에서 계대배양 (sub-culture)하였다.

2. 배양 및 계수

배지제조용 해수는 국립수산진흥원 연안해수를 membrane filter (공경, 0.45 μm)로 여과한 후 가압 멸균하고 실온에서 방냉시킨 후 미리 제조·멸균해 놓은 stock solutions을 첨가하여 배양배지로 사용하였다.

배양주의 초기 배양 조건은 온도 23°C, 염분 34‰, pH 7.8 그리고 조도 7,500 lux이었고, 초기 접종밀도는 200 cells/mL 이었으며, 명암주기는 14 hr light:10 hr dark로 일정하게 두고 각각의 환경요인별로 실험하였다. 세포의 성장조사는 2~3일에 한 번씩 배양용기를 잘 흔들어 배양액내 세포를 균일하게 섞은 뒤 0.1 mL씩 subsampling한 후, 루골용액으로 세포를 고정하여 광학현미경하에서 counting chamber를 사용하여 계수하였다. *C. polykrikoides*의 일간성장률 (specific growth rate, SGR)은 Stein (1973)식으로 계산하였다.

$$\text{SGR (divisions/day)} = \frac{\ln(N_1 - N_0)}{(t_1 - t_0)\ln 2}$$

N_1, N_0 : cell density at times t_1 and t_0 (cells/mL)

3. 물리·화학적 환경요인의 변화에 따른 조류성장 조사

*C. polykrikoides*를 f/2-Si 배지에 1주일 정도 전배양시켜 대수 증식기에 있는 세포를 시험관 (cap test tube, 25 mm×150 mm, pyrex)에 접종하였다. 그리고, 접종시 환경변화로 인하여 성장 유도가 길어지는 것을 최소화하기 위해 실험에 사용한 배양주들은 접종하기 전 그 환경에서 최소한 2세대 정도 적응시킨 후 사용하였다. 실험오차를 줄이기 위해 각 계열별로 2회 이상 반복 실험하였으며, 배양중인 배양용기를 매일 손으로 잘 흔들어 주었다.

온도의 변화에 따른 성장실험은 온도구배 배양기 (EYELA, MTF-201)에서 실시하였고, 16~31°C까지 3°C 구간으로 설정하였다 (조도 7,500 lux). 염분에 대한 성장실험은 증류수와 해수를 적당한 비율로 혼합하여 10~50‰까지 5‰ 구간으로 설정하였고 (23°C, 7,500 lux), 염분은 염분측정기 (T.S-Digital Lab., Model 3-G)로 측정하였다. pH에 대한 성장실험은 0.05 N NaOH와 0.1 N HCl을 사용하여 pH 5.5~9.5까지 pH 0.5 구간으로 설정하였고 (23°C, 7,500 lux), pH는 pH meter (Fisher Scientific, 825MP)로 측정하였다. 조도에 대한 성장실험은 배양기 내의 조도차를 이용하여 50~7,500 lux로 설정하였고 (23°C), 조도는 조도측정기 (Digital Lux Meter, DX-100)로 측정하였다.

4. 영양요구시험

물리·화학적 환경요인 (수온, 염분, pH, 조도)에 대한 *C. polykrikoides*의 최적 성장조건을 바탕으로 해서 기본적으로 사용하는 f/2-Si 배지의 농도를 변형하여 실험하였다. 기본적인 f/2-Si 배지에는 질소와 인이 고농도로 존재하기 때문에 f/20-Si 배지에서 최소한 2세대 이상 계대배양시킨 후, N 그리고 (또는) P가 결핍된 배지에 1주일 정도 기아처리한 후 실험을 실시하였다.

4.1. 영양염 농도에 따른 조류성장 실험

단일 질소원으로는 NaNO_3 , NH_4Cl 을 사용하였고, 단일 인원으로는 무기인인 K_2HPO_4 를 사용하였다. 질소 및 인에 대한 실험 구간은 각각 0~364.5 μM , 0~36.45 μM 이었고, 질소원에 대한 실험에는 K_2HPO_4 를, 또한 인원의 실험에는 NaNO_3 을 각각 f/2-Si 배지의 기본조성대로 첨가하였다 (N: 883 μM , P: 36.3 μM).

4.2. 영양요구량과 증식동력학 조사

*C. polykrikoides*의 영양요구량을 파악하기 위해 조류성장이 더 이상 증가하지 않고 포화되는 영양염 농도를 전후해서 보다 조밀한 구간에서 실험을 실시하였다. 질소원으로 NaNO_3 , NH_4Cl 을 사용하였고 인원으로 K_2HPO_4 를 사용하였다. 질소 및 인에 대한 실험 구간은 각각 0~70 μM , 0~7 μM 이었다.

배양실험에서 최대성장밀도 또는 최대성장속도를 나타내는 영양염의 초기농도로서 영양요구량 (nutritional requirements)을 구하였다 (Nishijima et al., 1990). 성장속도와 영양염 농도와의 관계를 아래의 Monod식을 이용하여 반포화상수 (K_s , μM)를 구하였으며 K_s 값은 직선식으로 변형하여 계산하였다 (Eppley et al., 1969b).

$$\mu = \mu_m \frac{S}{K_s + S}$$

$$S = \mu_m(S/\mu) - K_s$$

μ : The rate of growth (divisions/day).
 μ_m : The maximum rate of growth (divisions/day).
 K_s : Half saturation constant (μM).
 S : The ambient substrate concentration (μM).

4.3. NH_4^+-N 와 $NO_3^- -N$ 의 선택성 조사

질소원으로 $NaNO_3$, NH_4Cl 을 사용하였고, 첨가량은 양자 모두 0~70 μM 이었으며, 본 실험에는 K_2HPO_4 와 미량금속 및 비타민은 f/2-Si 배지의 기본조성대로 첨가하였다. 접종에 사용한 *C. polykrikoides*는 개량 f/2-Si 배지로 영양염 기아처리를 한 세포를 무균 배양용기 (Nunclon)에 접종하여 실험하였다. 5일마다 배양액 150 mL를 폴리에틸렌 용기에 분취하여 membrane filter (공경, 0.45 μm)로 여과하였고 그 여과액을 즉시 영양염 분석하였다. 즉시 실험하지 않은 경우는 냉동 보관하였다.

4.4. 반연속 배양을 통한 성장률 조사

질산질소와 암모니아질소, 인산인을 무균 배양용기에 배양중인 *C. polykrikoides*의 배양액에 각각 2, 10, 0.2 μM 씩 매일 같은 양으로 주입하여 시간의 경과에 따른 *C. polykrikoides*의 성장과 영양염 흡수를 살펴보았다.

결 과

1. 물리·화학적 환경요인과 조류성장

1.1. 온도에 따른 성장

*C. polykrikoides*의 배양온도에 따른 성장을 Fig. 1A에 나타내었으며, 각 온도구간별 일간성장률은 14일을 기준으로 계산하였다. *C. polykrikoides*는 실험 온도구간으로 설정한 16~31°C에서 성장이 가능하였고, 25°C에서 일간성장률이 0.435 divisions (div.)/day, 최대밀도 13,680 cells/mL로 가장 높았다. 그 이외의 온도 구간에서는 온도가 증가 혹은 저하함에 따라 일간성장률도 점차 감소하는 경향을 나타내었다.

1.2. 염분에 따른 성장

*C. polykrikoides*의 염분에 따른 성장을 Fig. 1B에 나타내었다. 10‰에서는 성장하지 않았고, 15‰부터 40‰까지는 염분이 높아질수록 성장률도 함께 증가하였다. 40‰에서 일간성장률이 0.381 div./day, 최대밀도 13,720 cells/mL로 가장 높았고, 그 이상의 염분에서는 일간성장률이 점차 감소하였다.

1.3. pH에 따른 성장

*C. polykrikoides*의 pH에 따른 성장을 Fig. 1C에 나타내었다.

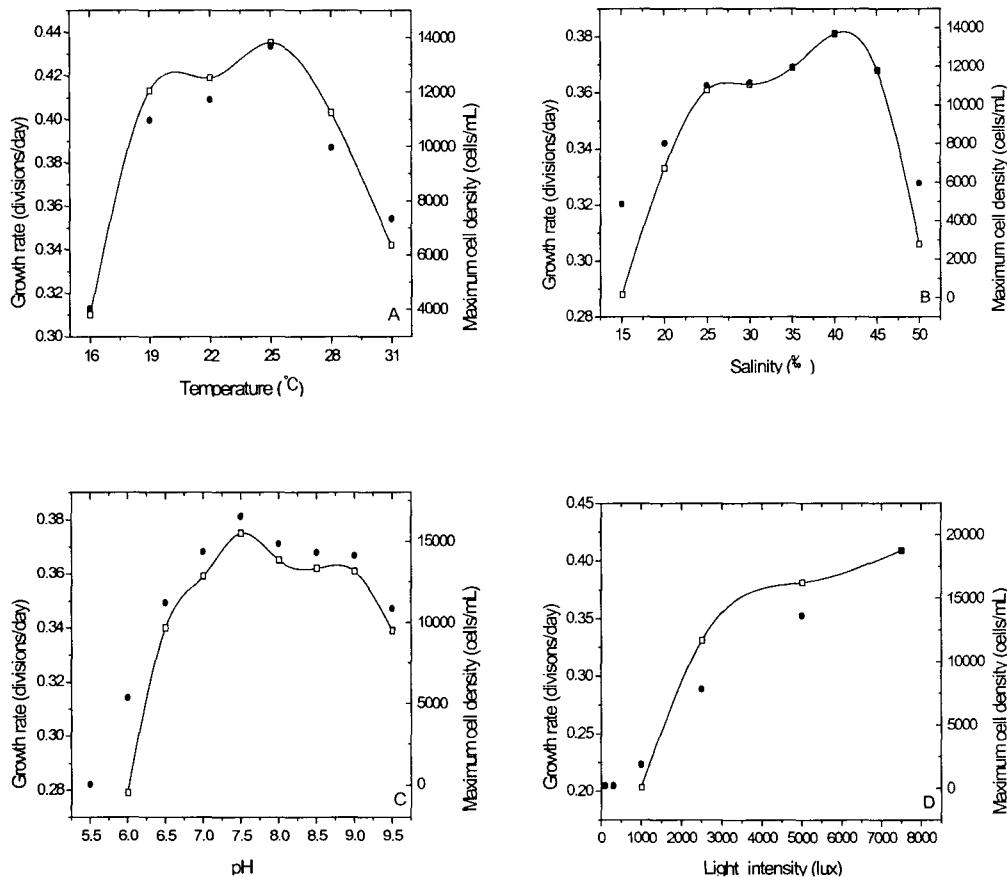


Fig. 1. Specific growth rate (□) and maximum cell density (●) of *C. polykrikoides* at different temperatures (A), salinities (B), pH (C), and light intensities (D).

pH 5.5에서는 성장하지 않았고, pH 6.0에서 7.5까지 pH가 높아질수록 일간성장률이 점차 증가하였다. pH 7.5에서 일간성장률과 최대밀도가 0.375 div./day, 16,540 cells/mL로 실험기간 중 가장 높은 값을 나타내었다. pH 8.0 이상에서는 pH가 높아질수록 일간성장률은 점차 감소하였다.

1.4. 조도에 따른 성장

*C. polykrikoides*의 조도에 따른 성장을 Fig. 1D에 나타내었다. 조도 50~500 lux에서는 성장하지 않았고, 1,000 lux부터 7,500 lux까지는 조도가 높아질수록 점차 높은 일간성장률과 최대밀도를 나타내었다.

2. 영양염과 조류성장

2.1. 영양염 농도에 따른 조류성장

질산질소, 암모니아질소, 인산인에 대해 각 농도별 *C. polykrikoides*의 성장을 조사한 결과는 다음과 같다. 질산질소의 농도구간별 *C. polykrikoides*의 최대밀도와 일간성장률을 조사한 결과를 Fig. 2A에 나타내었다. 0 μM 에서는 최대밀도와 일간성장률이 460 cells/mL, 0.072 div./day로 거의 성장하지 않았고, 0~40.5 μM 범위에서는 질산질소 농도가 증가할수록 일간성장률도 급격히 증가하였다. 40.5~364.5 μM 의 농도범위에서는 일간성장률이 0.334~0.351 div./day로 거의 수평적인 성장양상을 나타내었고, 최대밀도도 2,500~2,900 cells/mL로 거의 비슷한 수준을 보였다. 따라서, 40.5 μM 의 농도 이상에서 질산질소 농도가 높아지더라도 성장률은 더 이상 증가하지 않았다. 일정한 밀도에 도달하는데 걸리는 시간은 질산질소 농도의 증가에 비례하여 짧아졌고, 질산질소 농도가 높을수록 최대밀도에 도달하는데 걸리는 시간은 길어지는 현상을 보였다.

암모니아질소의 농도구간별 최대밀도와 일간성장률을 조사한 결과를 Fig. 2B에 나타내었다. 0~40.5 μM 의 농도범위에서는 일간성장률이 0.099~0.385 div./day로 농도의 증가에 따라 급격히 성장하였지만, 121.5~364.5 μM 의 범위에서는 암모니아질소 농도가 높아질수록 일간성장률은 각각 0.323, 0.148 div./day로 그 성장률이 뚜렷히 감소하였다. 따라서, 121.5 μM 농도 이상의 암모니아질소는 *C. polykrikoides*의 성장을 저해시키는 결과를 나타내었다.

인산인의 농도구간별 최대밀도와 일간성장률을 조사한 결과를 Fig. 2C에 나타내었다. 0~4.05 μM 의 범위에서는 농도가 높아질수록 일간성장률도 0.072~0.378 div./day로 점차 높아졌지만, 4.05~36.45 μM 범위에서는 농도가 높아져도 일간성장률이 0.376~0.378 div./day로 거의 같은 값을 나타내었다. 최대세포밀도도 3,520~3,575 cells/mL로 거의 비슷하였다. 따라서, *C. polykrikoides*는 인산인 농도가 4.05 μM 을 기준으로 해서 그 이상의 농도에서는 농도가 높아져도 성장률은 더 이상 증가하지 않는 것으로 나타났다. 그리고, 인산인 농도가 높아질수록 최대세포밀도에 이르는 데 걸리는 시간은 농도에 비례하여 길어지는 것으로 나타났다.

2.2. 영양요구량과 증식동력학

질소와 인의 영양염 농도에 대한 *C. polykrikoides*의 영양요구량을 조사한 결과는 다음과 같다.

질산질소 농도구간별 실험에서 *C. polykrikoides*는 10~40 μM

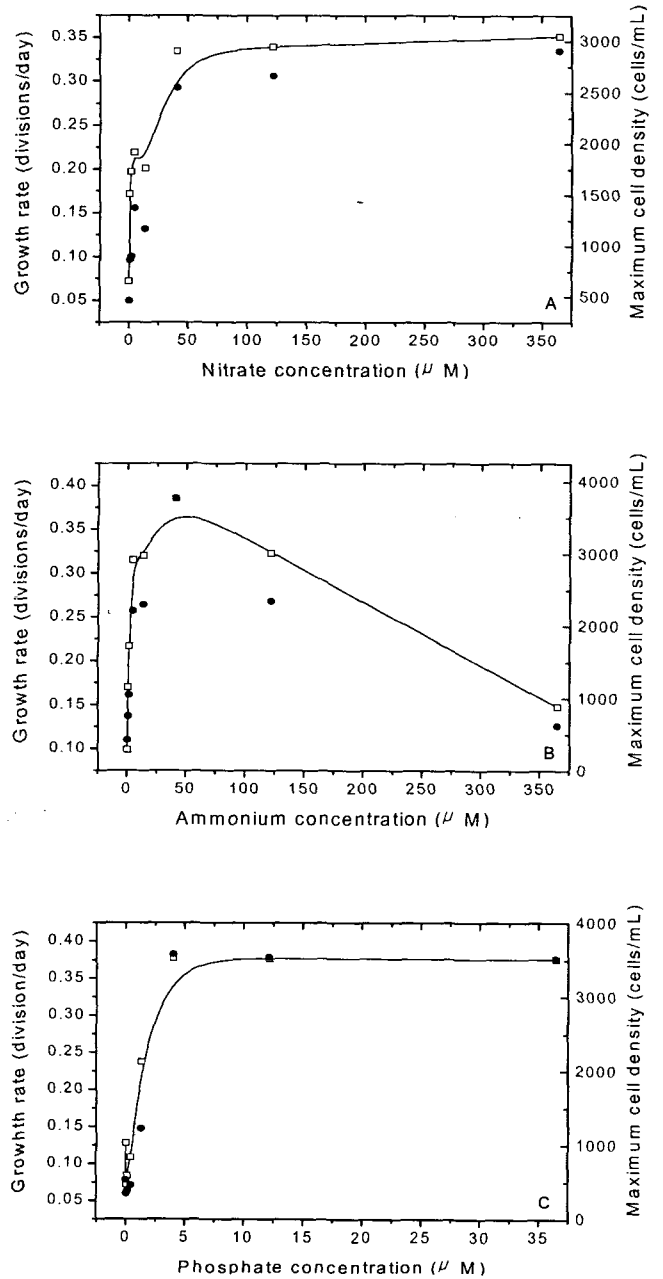


Fig. 2. Specific growth rate (—□—) and maximum cell density (●) of *C. polykrikoides* at different nitrate (A), ammonium (B), and phosphate (C) concentrations.

범위에서는 일간성장률이 0.145~0.278 div./day로 농도가 증가할수록 성장률도 높았지만, 40~70 μM 범위에서는 거의 수평적인 성장양상을 보였다 (Fig. 3A). 암모니아질소 농도구간별 실험에서 *C. polykrikoides*는 10~50 μM 범위에서 일간성장률이 0.198~0.393 div./day로 농도가 증가할수록 성장률도 높았지만, 50~70 μM 범위에서는 농도가 증가해도 성장률은 더 이상 증가하지 않았으며 최대밀도도 5,200~5,520 cells/mL로 비슷한 수준이었다 (Fig. 3B). 인산인 농도구간별 실험에서 *C. polykrikoides*는 1~5 μM 범위에

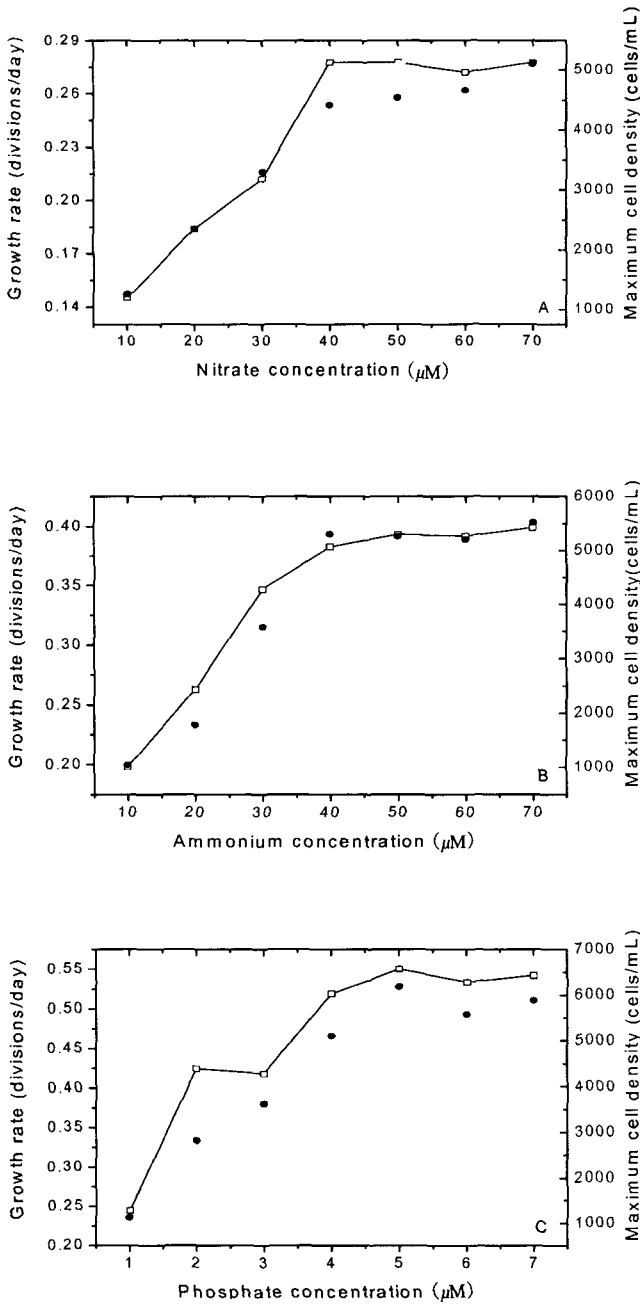


Fig. 3. Specific growth rate (—□—) and maximum cell density (●) of *C. polykrikoides* at critical nitrate (A), ammonium (B), and phosphate (C) concentrations.

서 일간성장률은 0.245~0.550 div./day로 농도증가에 따른 성장률도 높아졌지만, 5~7 μM 범위에서는 거의 수평적인 성장양상을 보였다 (Fig. 3C). 이상의 결과로부터 *C. polykrikoides*의 영양요구량은 질산질소, 암모니아질소, 인산인에 대해 각각 40, 50, 5 μM 이었다. 반포화상수는 질산질소, 암모니아질소, 인산인에 대해 각각 2.10, 1.03, 0.57 μM 로 계산되었다.

2.3. $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 와 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 의 선택성

*C. polykrikoides*는 무기태 질소원 중에서 성장시 어떤 물질을 유효한 물질로 선택하는지를 알아보기 위하여 각 농도구간별로 NaNO_3 와 NH_4Cl 을 같은 양으로 *C. polykrikoides*의 성장과 영양염 흡수를 살펴보았으며 그 결과는 다음과 같다.

질산질소와 암모니아질소가 각각 0~30 μM 범위에서는 *C. polykrikoides*의 일간성장률과 최대세포밀도가 0.090~0.334 div./day, 450~4,050 cells/mL로 농도가 증가할수록 높은 성장을 하였고, 그 이상의 농도에서는 일간성장률과 최대세포밀도가 0.324~0.337 div./day, 3,700~4,160 cells/mL로 거의 비슷한 수준을 나타내었다 (Fig. 4).

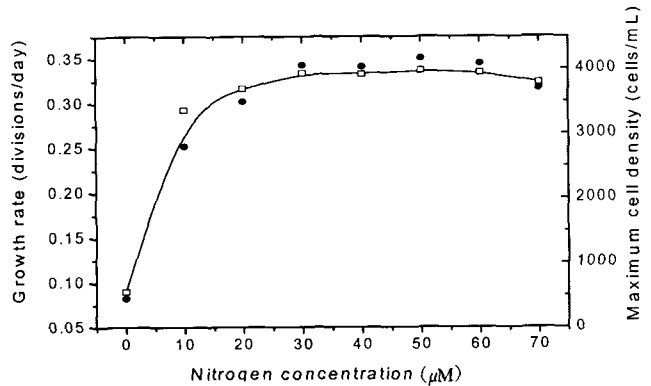


Fig. 4. Specific growth rate (—□—) and maximum cell density (●) of *C. polykrikoides* at same nitrate and ammonium concentrations.

이때 시간의 경과에 따른 *C. polykrikoides*의 영양염 흡수를 Fig. 5에 나타내었다. Fig. 5A는 0~70 μM 실험농도구간에 대한 *C. polykrikoides*를 접종한 직후의 배지내 암모니아질소와 질산질소의 영양염 초기값이다. Fig. 5B는 접종 후 5일이 경과한 후 영양염 농도를 나타낸 것으로, 0~20 μM 구간에서는 암모니아질소가 접종일보다 오히려 높은 값을 나타내었는데, 이것은 낮은 농도범위에서는 성장률보다 사멸률이 오히려 높았기 때문에 *C. polykrikoides*의 사체에 의한 암모니아질소의 증가로 판단된다. 그러나, 30~70 μM 구간에서는 시간의 경과에 따라 *C. polykrikoides*의 원활한 성장이 이루어졌고, 6.64~16.47 μM 의 암모니아질소의 흡수가 이루어졌다. 질산질소는 0~10 μM 구간에서 1.08~5.12 μM 의 흡수가 이루어졌지만, 20~70 μM 구간에서는 질산질소의 감소는 관찰되지 않았다. Fig. 5C는 접종 후 10일이 경과했을 때의 영양염 농도를 나타낸 것으로, 0~70 μM 의 모든 구간에서 암모니아질소의 흡수가 관찰되었으며 대부분의 암모니아질소가 성장에 소비되었다. 반면에 질산질소의 흡수량은 각 구간별로 0.12, 6.72, 15.28, 6.88, 2.16, 3.78, 0.41, 3.20 μM 로 나타났으며, 10~30 μM 의 구간에서 보다 높은 질산질소의 흡수가 이루어졌다. Fig. 5D는 *C. polykrikoides*의 성장이 지수성장기에 해당하는 접종 후 15일이 경과했을 때의 영양염 농도를 나타낸 것으로, 남아있는 질산질소의 소비로 다소 성장이 이루어졌고, *C. polykrikoides*의 사체에 의한 암모니아질소의 증가가 모든 구간에서 관찰되었다.

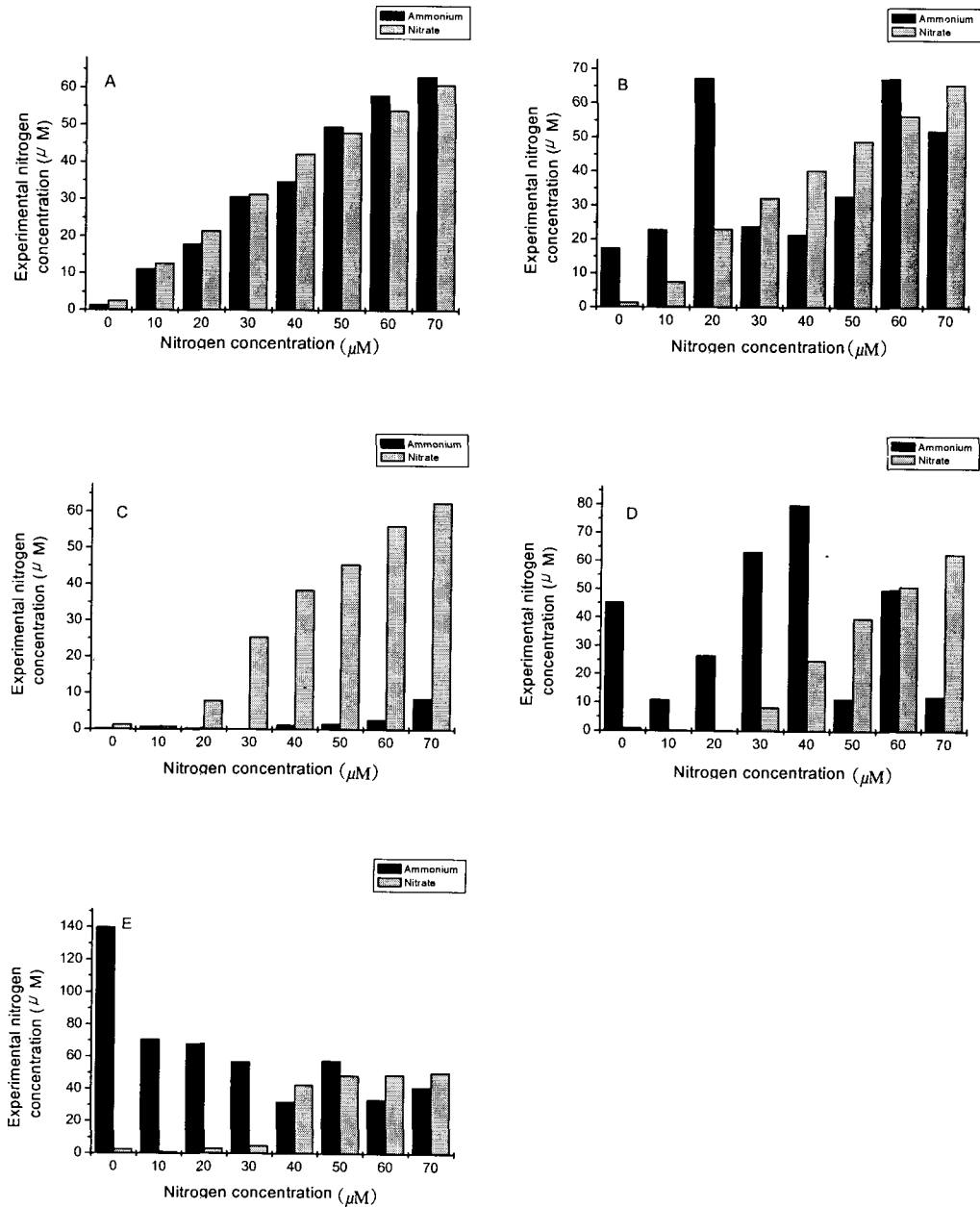


Fig. 5. Nitrogen concentrations in the media after uptake on the growth of *C. polykrikoides* in elapsed times. A: 0 days after, B: 5 days after, C: 10 days after, D: 15 days after, E: 20 days after.

이상의 결과로 *C. polykrikoides*는 질산질소보다 암모니아질소가 성장시 보다 유효한 영양염으로 선택되어 소비되었으며, 암모니아질소가 거의 대부분 흡수된 이후에는 남아있는 질산질소의 흡수로 성장이 이루어지는 것으로 나타났다.

2.4. 반연속배양을 통한 성장

실제 해양에서는 적은 양의 영양염이라도 연속적으로 공급되기 때문에 실험실에서의 batch culture에 대한 한계점을 보완하기 위하여 반연속배양을 통한 성장 실험을 실시하였으며 그 결과는 다음과 같다. *C. polykrikoides*는 성장시 유도기 (lag phase)가 거

의 없고 바로 대수성장기에 접어들어 접종 후 14일째에 최대세포 밀도인 2,700 cells/mL에 도달하였고, 그 이후는 점차 성장률이 떨어지는 결과를 나타내었다 (Fig. 6A). *C. polykrikoides*의 반연속 배양시 배지내 영양염 초기농도는 암모니아질소, 질산질소, 인산인이 각각 14.214, 11.696, 0.542 μM의 농도였고, 배지내 영양염 농도를 매일 10, 2, 0.2 μM씩 주입하였다. 그리고, 성장에 의해 흡수된 후 배지 내에 남아있는 영양염을 2일에 한 번씩 세포의 계수와 함께 측정하였으며 그 결과를 Fig. 6B에 나타내었다. 접종 후 2일째에 암모니아질소는 21.428 μM, 질산질소는 7.365 μM, 인산인은 0.579 μM이 흡수되었고, 18일간의 배양기간동안 질산질소보다 암

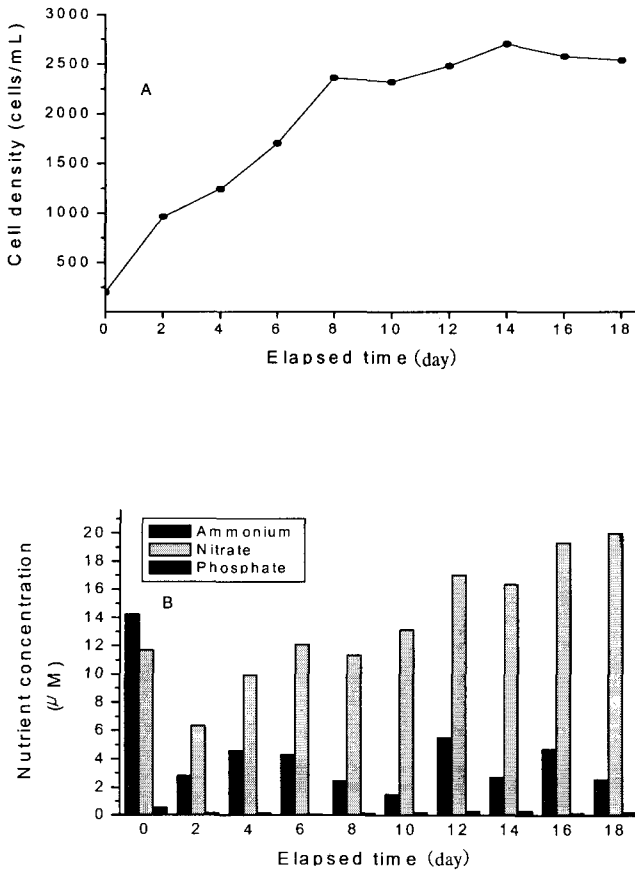


Fig. 6. Cell density of *C. polykrikoides* in elapsed times (A) and nutrient concentrations in the media after uptake on the growth of *C. polykrikoides* (B) under semi-continuous culture.

모니아질소의 흡수가 두드러지게 나타났으며, 인산인도 첨가한 양만큼 세포의 성장에 이용되었음을 나타내었다.

이상의 결과로 *C. polykrikoides*의 반연속배양시 질소원으로는 질산질소보다 암모니아질소가 배양기간동안 두드러지게 흡수되었고, 질산질소도 점증적용 초기 성장에 유효한 영양염으로 흡수가 이루어졌다. 인산인도 매일 주입한 양만큼 꾸준히 세포의 성장에 이용되었다.

고찰

C. polykrikoides 적조발생 기간과 밀도는 1990년대부터 발생기간이 장기화되고 그 밀도 또한 고밀도로 변화하고 있다는 것을 나타내고 있다 (Table 1).

온도 구간별 *C. polykrikoides*의 성장 실험에서 25°C보다 낮은 수온에서는 최대세포밀도에 이르는 시간이 늦어졌으며, 이보다 높은 수온에서는 최대밀도에 이르는 시간이 짧아진 것을 알 수 있었다. 이것은 생물자체의 특이한 생리특성으로 보여진다. 지난 17년간 국립수산진흥원의 현장관측 결과로부터 해양에서 수온과 *C. polykrikoides* 적조 발생 빈도와와의 관계를 Fig. 7에 나타내었으며,

Table 1. Cell densities and outbreak periods of *C. polykrikoides* from 1982 to 1998 (After NFRDI, 1997; 1999)

Year	Cell density (cells/mL)	Outbreak period
82	430 ~ 1,700	8th Sep. ~ 10th Sep.
84	900 ~ 1,100	14th Sep. ~ 14th Sep.
85	920 ~ 2,000	10th Sep. ~ 12th Sep.
88	1,200 ~ 8,700	8th July ~ 23th July
89	800 ~ 2,000	11th Aug. ~ 13th Aug.
90	250 ~ 5,140	5th Sep. ~ 13th Sep.
91	2,900 ~ 3,100	12th Sep. ~ 30th Sep.
92	120 ~ 25,000	4th Aug. ~ 7th Aug.
93	120 ~ 9,800	5th Oct. ~ 25th Oct.
94	320 ~ 15,000	3rd Aug. ~ 23th Aug.
95	30 ~ 30,000	29th Aug. ~ 16th Oct.
96	40 ~ 23,350	4th Sep. ~ 1st Oct.
97	30 ~ 20,000	25th Aug. ~ 18th Sep.
98	10 ~ 25,000	30th Aug. ~ 31th Sep.

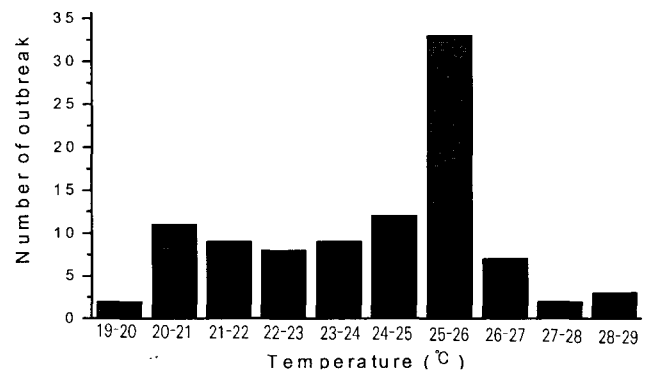


Fig. 7. Relationship between the outbreak frequency of *C. polykrikoides* red tide and seawater temperature.

실제 *C. polykrikoides* 적조는 25°C보다 낮거나 높은 수온에서도 빈번히 발생하였고, 25~26°C 수온범위에서 가장 높은 적조 발생 빈도를 보여주고 있다. 1998년의 경우, *C. polykrikoides*에 의한 유해 적조가 8월 30일 전남 고흥군 거금도 동안에서 전남 여천군 돌산도 남단까지의 해역에 500~1,900 cells/mL의 밀도로 최초 발생하였으며, 이때의 수온은 24.7~24.9°C이었다 (NFRDI, 1999). 이것은 본 연구에 의한 *C. polykrikoides*의 성장시 최적 수온인 25°C와 일치함을 보여주었다.

염분구간별 성장 실험 결과로부터 *C. polykrikoides*는 저염분보다는 고염분인 환경에서 성장이 활발하다는 것이 확인되었다. 실제 *C. polykrikoides* 적조는 육지와 근접한 내만쪽이 아니라 육지와 다소 떨어진 고염분인 외측수역에서 발생하여 내만쪽으로 확산되어 진행하며, 1998년도에의 경우 전남 나라도 외측수역에서 적조가 처음으로 발생하여 내만 및 경남 거제해역까지 확산되어 이동하는 현상을 나타내었다 (NFRDI, 1999).

적조를 유발하는 대부분의 편모조류는 광온성 (eurythermal) 및 광염성 (euryhaline) 종으로 알려져 있으며 (Iwasaki, 1979), *C. polykrikoides* 역시 본 연구결과로부터 같은 생리특성을 가진 종으로 확인되었다.

조도에 대한 성장실험으로부터 *C. polykrikoides*는 배양기내에

서 빛이 조사되는 쪽으로 군집을 이루는 주광성 종으로 확인되었고, 1,000 lux 이상에서 조도가 높으면 높을수록 더 높은 성장이 이루어졌다. 그러나, 배양기내 백색형광등의 최대 허용가능 조도가 8,000~10,000 lux이었기 때문에 그 이상의 조도에 대한 성장을 살펴볼 수 없었지만, 실제 *C. polykrikoides* 적조가 발생하였을 때 주간의 일사량 증가에 따라 개체군 밀도가 증가하는 것으로 보아 실험실에서 실험한 조도보다 훨씬 높은 40,000 lux 이상의 현장 조도에서는 성장시 더 높은 밀도를 나타낼 것으로 기대된다. 또한 조도가 높으면 높을수록 최대성장에 이르는 시간은 짧아질 것으로 판단된다.

Iwasaki et al. (1990)에 의하면, Gokasho만의 *Gymnodinium mikimotoi*는 300 µgN/L (=21 µM) 이상의 암모니아질소와 요소에서 성장이 저해되었다. 또한 *Chattonella antiqua*는 150 µM 이상에서, *Heterosigma akashiwo*는 50 µM의 암모니아질소 농도에서 성장이 저해되는 것으로 나타났다 (Takahashi and Fukazawa, 1982; Nakamura and Watanabe, 1983). 본 연구에서도 일정농도 이상의 암모니아질소는 *C. polykrikoides*의 성장을 저해한다는 사실을 확인하였고, 이것은 *H. akashiwo* 종에 대한 일정농도 이상의 암모니아질소는 그 성장을 저해한다는 Watanabe et al. (1982)의 보고와도 일치하였다. 그러나, Suo-nada의 *G. mikimotoi*는 250 µM의 암모니아질소 농도에서도 성장률이 높아 이 해역의 *G. mikimo-*

*to*는 높은 농도의 암모니아질소에서 내성을 가지는 것으로 보고되어 (Yamaguchi, 1994) 암모니아질소에 대한 각 식물플랑크톤의 성장 저해 또는 내성은 그 종의 고유한 생리특성이며, 같은 종이라도 국지적으로 다른 특성을 가지는 것으로 사료된다.

반포화상수 (Ks) 값의 생태학적 중요성에 관해서는 Dugdale (1967)과 Eppley and Coatsworth (1968)가 지적한 바와 같이 이 Ks 값은 영양염 농도에 대한 친화성지표가 되며, 일반적으로 반포화상수가 작은 경우 저농도의 영양염에서도 증식이 가능한 것으로 알려져 있다. Eppley et al. (1969b)은 반포화상수값에 나타나는 일반적 경향이 질산질소의 Ks 값이 높으면 암모니아질소의 Ks 값도 높으며, 세포의 크기가 큰 종은 높은 Ks 값을 보이고, 외양성 종의 Ks 값은 연안성 종보다 낮고, 성장률이 높은 종일수록 낮은 Ks 값이 낮은 경향을 보인다고 밝혔다. 그리고, Ks 값은 온도에 의존하여 영향을 받고 온도의 상승에 따라 증가한다 (Thomas and Dodson, 1974; Eppley, 1977). *C. polykrikoides*에서 계산된 결과와 비교하기 위하여, 와편모조류 종 각각에 대해 보고된 반포화상수값을 Table 2에 나타내었다. 이것에 의하면 *C. polykrikoides*의 반포화상수값은 일부 종을 제외하고는 대부분 종보다 낮은 값으로 표시되었다. 모든 와편모조류 값 (n=24) 중에서 Ks>1.0 µM은 20개 (83%), >2.0 µM은 14개 (58%), >5.0 µM은 7개 (29%)이고, 단지 17%만이 <1.0 µM이었다. 낮은 (<1.0 µM)

Table 2. Summary of reported half-saturation constant (Ks: µM) for nitrogen and phosphorus on various marine dinoflagellate species

Species	Nitrate	Ammonium	Phosphate	Reference
Dinoflagellates				
<i>Alexandrium tamarense</i>	1.5~2.8	2.0	—	MacIsaac et al. (1979)
<i>A. tamarense</i>	—	—	0.40	Cembella et al. (1984)
<i>A. tamarense</i>	—	—	1.85	Yamamoto & Tarutani (1996)
<i>Amphidinium carterae</i>	—	—	0.01	Deane & O'Brien (1981)
<i>A. carterae</i>	2.0	—	—	Hersey & Swift (1976)
<i>Cryptocodinium microadriaticum</i>	—	—	0.01	Deane & O'Brien (1981)
<i>Gonyaulax polyedra</i>	8.6~10.3	5.3~5.7	—	Eppley et al. (1969b)
<i>G. polyedra</i> (red tide population)	—	7.5~15.0	—	Harrison (1976)
<i>Gymnodinium bogoriense</i>	—	20.0	3.2	Lieberman et al. (1994)
<i>Gymnodinium breve</i>	—	—	0.18	Vargo & Howard-Shamblott (1990)
<i>Gymnodinium nagasakiense</i>	0.8	0.6	0.14	Yamaguchi (1994)
<i>Gymnodinium sanguineum</i> (=splendens)				
18°C	3.8	1.1	—	Eppley et al. (1969b)
18°C	1.02 ⁺	—	—	Thomas & Dodson (1974)
25°C	6.55 ⁺	—	—	Thomas & Dodson (1974)
<i>Heterocapsa triquetra</i>	—	—	3.1	Doremus (1982)
<i>Peridinium cinctum</i>	29.0	27.0	0.18~0.31	Sherr et al. (1982)
<i>Peridinium</i> sp.	—	3.6	—	van Rijn et al. (1987)
<i>Peridinium</i> sp.	—	—	6.3	Lehman (1976)
<i>Prorocentrum minimum</i>	—	—	1.96	Cembella et al. (1984)
<i>P. minimum</i>	2.66	—	1.53	Kim (1989)
<i>Pyrocystis noctiluca</i>	—	—	1.7~2.8	Rivkin & Swift (1982)
<i>P. noctiluca</i>	—	—	0.15	Rivkin & Swift (1985)
<i>Chochlodinium polykrikoides</i>	2.10	1.03	0.57	This study

⁺ For growth

Ks 값들 중 일부는 성장에 의한 것으로 영양염 흡수에 의한 Ks 값들보다 대부분 현저히 낮지만, *C. polykrikoides*는 성장에 의한 Ks 값이 다소 높은 결과치를 보였다.

본 실험에 의해 *C. polykrikoides*의 반포화상수값은 Eppley et al. (1969b)의 보고에 의한 외양성 종 (oceanic species)의 Ks 값보다는 높고, 연안성 편모조류 (neric flagellates)의 Ks 값보다는 대체적으로 낮은 값을 나타냈다. 그리고, MacIsaac and Dugdale (1969)에 의한 빈영양성 (oligotrophic) 종은 아니며, 부영양성 (eutrophic) 종에 해당하지만 암모니아질소 Ks 값은 부영양성 종보다 낮은 값을 가지는 것으로 나타났다. 이것은 *C. polykrikoides* 적조가 반 폐쇄성 내만의 부영양화된 해역보다는 외측연안인 내나로도, 사량도, 거제도 동안연안의 부영양상태가 높아지고 있는 해역에서 자주 발생하고 있는 것과 관련하여 생각되어질 수 있으며, 실제 *C. polykrikoides* 적조가 발생하기 직전에 높은 농도의 영양염이 존재하여 실제 적조로 발생하여 진행되는 데 무리가 없는 것으로 알려져 있다 (Kim et al., 1999).

와편모조류는 표층에서 영양염 농도가 높은 저층으로 연직이동하는 능력을 가지고 있다. 즉, 표층에 낮은 영양염이 존재하더라도 야간에 저층으로 이동하여 영양염의 이용이 이루어져 성장이 가능하다는 것이며, 낮에는 표층으로 부상하여 광합성을 하는 동안에 체내에 축적된 영양분을 이용한다고 보고되고 있다 (Eppley et al., 1968; Yamaguchi and Abe, 1984; Cullen et al., 1985; Figueiras and Fraga, 1989; Masataka et al., 1990; Kamykowski, 1995; Koizumi et al., 1996). Smayda (1997)에 의하면 이것은 와편모조류가 높은 Ks 값의 생태학적인 불리함을 해소하기 위한 중요한 몇 가지 적응 중 한가지 전략이라고 제시하고 있다. *G. mikimotoi*의 경우, 야간에 1.3~1.7 m/hr의 속도로 저층으로 연직이동한다고 보고되어 있고 (Iizuka and Irie, 1966), 최대 2.2 m/hr의 속도로 매일 표층 아래 20 m까지 연직이동한다고 알려져 있다 (Koizumi et al., 1996). *C. polykrikoides*의 경우, *G. mikimotoi*와 비교할 때 매우 빠른 속도로 유영하며 (해양수산부, 1999) 야간에 충분히 저층으로의 연직이동이 가능한 것으로 판단된다.

*C. polykrikoides*는 무기태 영양염 중에서 질산질소보다 암모니아질소를 성장시 보다 유효한 영양염으로 선택하여 성장에 소비하였으며, 암모니아질소를 거의 대부분 흡수한 이후에는 남아있는 질산질소의 흡수로 성장이 이루어졌다. 이것은 Paasche (1971)와 Harvey (1953)의 보고와 일치한 결과이다. 질소원 중 ammonium chloride는 식물플랑크톤에 의해 쉽게 이용되어지고 해양 식물플랑크톤의 질소원으로서 중요한 역할을 하고 있다 (Thomas, 1966; 1970). 특히 암모니아질소의 흡수는 에너지를 덜 필요로 하기 때문에 식물플랑크톤에 의해 선택적으로 흡수된다는 보고 (Wheeler and Kokkinakis, 1990)와도 일치한다. 또한 많은 식물플랑크톤 중에서 암모니아질소가 질산질소의 흡수를 억제시킨다고 알려져 있지만 (Eppley et al., 1969a; Bates, 1976; McCarthy, 1981; Zevenboom and Mur, 1981; Dortch and Conway, 1984), 반대로 일부 식물플랑크톤 중에서는 질산질소가 암모니아질소의 흡수를 억제시킨다고 보고되고 있다 (Dortch and Conway, 1984). 실제, *C. polykrikoides* 적조가 발생하였을 때 적조발생 전의 영양염 농도와

비교하여 연안의 암모니아질소 농도가 높게 나타나 (Kim et al., 1999; 김 등, 1997), 이러한 모든 사실들로부터 암모니아질소는 타 영양염보다 성장에 보다 중요한 요인으로 작용할 가능성이 매우 높은 것을 나타낸다.

해양에는 질산질소와 암모니아질소가 각기 다른 농도지만 함께 존재하여 식물플랑크톤의 증식에 필요한 질소원 영양염류로 존재하고 있다. *Proocentrum* spp.의 적조발생에는 강우 및 높은 농도의 질소가 필요하다 (Kim, 1989)고 하였고, Honjo (1974)는 Hakata만에서 강우로 인한 인산염과 암모니아 질소가 많을 때 *H. akashiwo* 적조가 발생하였음을 보고하였다. 그러나, 해양의 자연 조건 하에서는 암모니아질소와 질산질소가 연속적으로 공급되고 있기 때문에 실내배양실험을 통한 영양염 흡수를 살펴볼 때, Fig. 5C의 결과는 어느 한쪽의 영양염 고갈로 인한 배양후 10일째 이후의 경우로 이것은 실험실조건의 결과로만 해석될 수 있다. 따라서, 매일 일정량의 영양염을 배지에 연속적으로 공급하여 실험한 반연속배양 (semi-continuous culture)을 통한 *C. polykrikoides*의 성장과 영양염 흡수를 다시 살펴보았다. 그 결과, 접종 후 2일째에 암모니아질소, 질산질소, 인산염은 각각 21.428, 7.365, 0.579 μM 씩 흡수되어 초기성장에는 모든 영양염이 성장에 소비되었다. 그 이후에는 암모니아질소와 인산염은 공급한 양에 상당하는 흡수가 배양 18일까지 꾸준히 일어났지만, 질산질소는 거의 흡수되지 않았다. 이러한 사실로부터 무기태 영양염 중에서 암모니아질소와 인산염이 질산질소보다 *C. polykrikoides*의 성장시 보다 유효한 영양염으로 선택되어지는 것으로 확인되었다. Silva (1985)는 *Proocentrum minimum*의 초기 성장에 암모니아질소와 질산질소가 많이 필요하다고 보고하였다.

요 약

우리나라 남해안에서 매년 유해 편모조류인 *Cochlodinium polykrikoides* 적조가 발생하고 있으며 많은 수산피해를 일으키고 있다. 본 연구는 본 종에 대한 적조발생기구를 구명하는데 있어 생물학적인 기초를 확립하기 위해 실시되었다. 실험실 배양실험을 통해 물리·화학적 환경요인에 대한 *C. polykrikoides*의 성장을 조사하였고, 그 결과를 요약하면 다음과 같다.

해양에서 발생하는 *C. polykrikoides* 자연군집의 동역학중에서 물리·화학적 환경요인의 상대적 중요성을 평가하기 위해 수온, 염분, pH, 조도 조건별로 무균배양을 통한 본 종의 성장을 조사하였다. 그 결과는 25°C, 40‰, pH 7.5, 7,500 lux에서 가장 성장률이 높았다. 그리고, 19~28°C에서도 성장이 잘 이루어져 광온성 (eurhythmal) 종으로 확인되었으며, 발생해역의 염분 범위인 30~35‰의 환경조건을 만족하는, 즉 내만의 저염분보다는 외양의 고염분 환경에서 발생하여 성장하는 종으로 확인되었고, 광염성 (eurhaline) 종이다. 그리고, 높은 일사량을 요구하며 현장해역의 pH 범위에서 성장이 원활히 이루어졌다.

무기태 영양염인 질소원으로 질산질소와 암모니아질소를, 인원으로 인산염을 이용하여 *C. polykrikoides*의 영양염에 대한 성장 실험을 하였다. 그 결과, *C. polykrikoides*의 영양요구량은 질산질

소, 암모니아질소, 인산인에 대해 각각 40, 50, 5 μM 이었고, 성장에 의한 반포화상수 (K_s)값은 각각 2.10, 1.03, 0.57 μM 로 확인되었다. 이러한 결과로부터 *C. polykrikoides*는 타외편모조류에서 보고된 K_s 값보다 대체적으로 낮았고, 빈영양성 (oligotrophic) 종은 아니며, 부영양성 (eutrophic) 종에 해당하지만 암모니아질소 K_s 값은 부영양성 종보다 낮은 값을 가지는 것으로 나타났다. 이것은 *C. polykrikoides* 적조는 내만의 부영양화된 해역보다는 부영양상태가 높아지고 있는 해역에서 발생할 가능성이 매우 높은 것을 나타낸다. 또한, *C. polykrikoides*는 질산질소보다 암모니아질소를 성장시 보다 유효한 영양염으로 선택하여 소비하였다. 이것은 암모니아질소가 타 영양염보다 성장에 보다 중요한 요인으로 작용하며, *C. polykrikoides* 적조는 해양에서 증가한 암모니아질소 농도와 연관되는 것으로 나타났다.

감사의 글

본 연구는 국립수산진흥원 유해적조생물 연구사업과제의 일환으로 추진되었습니다. 논문의 심사를 맡아주시신 익명의 심사위원들에게 감사함을 표합니다.

참 고 문 헌

- Bates, S.S. 1976. Effects of light and ammonium on nitrate uptake by two species of estuarine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 21, 212~218.
- Cembella, A., N.J. Antia and P.J. Harrison. 1984. The utilization of inorganic and organic phosphorous compounds as nutrients by eukaryotic microalgae: A multidisciplinary perspective: Part 1. *Crit. Rev. Microbiol.*, 10, 317~391.
- Choi, H.G., P.J. Kim, W.C. Lee, S.J. Yun, H.G. Kim and H.J. Lee. 1998. Removal efficiency of *Cochlodinium polykrikoides* by yellow loess. *J. Korean Fish. Soc.*, 31, 109~113 (in Korean).
- Cullen, J.J., M. Zhu, R.F. Davis and D.C. Pierson. 1985. Vertical migration, carbohydrate synthesis and nocturnal nitrate uptake during growth of *Heterocapsa niei* in a laboratory water column. In *Toxic Dinoflagellate*, D.M. Anderson, A.W. White and D.G. Baden, eds. Elsevier, Amsterdam, pp. 189~194.
- Deane, E.M. and R.W. O'Brien. 1981. Uptake of phosphate by symbiotic and free-living dinoflagellate. *Arch. Microbiol.*, 128, 307~310.
- Doremus, C. 1982. Geochemical control of dinitrogen fixation in the open ocean. *Biol. Oceanogr.*, 1, 429~436.
- Dortch, Q. and H.L. Conway. 1984. Interactions between nitrate and ammonium uptake: Variation with growth rate, nitrogen source and species. *Mar. Biol.*, 79, 151~164.
- Dugdale, R.C. 1967. Nutrient limitation in the sea: Dynamics, identification and significance. *Limnol. Oceanogr.*, 12, 685~695.
- Eppley, R.W. 1977. The growth and culture of diatoms. In *The Biology of Diatoms*, D. Werner, ed. Blackwell, Oxford, pp. 24~64.
- Eppley, R.W. and J.L. Coatsworth. 1968. Uptake of nitrate and nitrite by *Ditylum brightwellii* - Kinetics and mechanisms. *J. Phycol.*, 4, 151~156.
- Eppley, R.W., J.L. Coatsworth and L. Solórzano. 1969a. Studies of nitrate reductase in marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 14, 194~205.
- Eppley, R.W., J.N. Rogers and J.J. McCarthy. 1969b. Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 14, 912~920.
- Eppley, R.W., O. Holm-Hansen and J.D.H. Strickland. 1968. Some observations on the vertical migration of dinoflagellates. *J. Phycol.*, 4, 333~340.
- Ferraz-Reyes, E., G. Reyes-Vasquez and A.L. De Oliveros. 1985. Dinoflagellates of the genera *Gonyaulax* and *Protogonyaulax* in the Gulf of Carico, Venezuela. In *Toxic Dinoflagellates*, D.M. Anderson, A.W. White and D.G. Baden, eds. Elsevier, Amsterdam, pp. 69~72.
- Figueiras, F.G. and F. Fraga. 1989. Vertical nutrient transport during proliferation of *Gymnodinium catenatum* Graham in Ria de Vigo, Northwest Spain. In *Toxic Marine Phytoplankton*, E. Graneli, B. Sundstrom, L. Edler and D.M. Anderson, eds. Elsevier, Amsterdam, pp. 144~148.
- Goldman, J.C., J.J. McCarthy and D.G. Peavey. 1979. Growth rate influence on the chemical composition of phytoplankton in oceanic waters. *Nature*, 279, 210~215.
- Guillard, R.R.L. and J.H. Ryther. 1962. Studies of marine planktonic diatoms. 1. *Cyclotella naan* HUSTEDT and *Detonula confervacea* (CLEVE) GRAN. *Can. J. Microbiol.*, 8, 229~239.
- Harrison, W.G. 1976. Nitrate metabolism of the red tide dinoflagellate *Gonyaulax polyedra* Stein. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 21, 199~209.
- Harvey, H.W. 1953. Synthesis of organic nitrogen and chlorophyll by *Nitzschia closterium*. *J. Mar. Biol. Res. Assoc. U.K.*, 31, 477~487.
- Hersey, R.L. and E. Swift. 1976. Nitrate reductase activity of *Amphidinium carterae* and *Cachonina niei* (Dinophyceae) in batch culture: Diel periodicity and effects of light intensity and ammonia. *J. Phycol.*, 12, 36~44.
- Honjo, T. 1974. Studies on the mechanisms of red tide occurrence in Hakata Bay. IV. Environmental conditions during the blooming season and essential factors of red tide occurrence. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, 79, 77~119 (in Japanese).
- Iizuka, S. and H. Irie. 1966. The hydrographic conditions and the fisheries damages by the red water occurred in Omura Bay in summer 1965-II. *Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ.*, 21, 67~101.
- Iwasaki, H. 1979. Physiological ecology of red tide flagellates. In *Biochemistry and Physiology of Protozoa*, Vol. 1, M. Levandowsky and S.H. Hunter, eds. Academic Press, New York, pp. 357~393.
- Iwasaki, H., C.H. Kim and M. Tsuchiya. 1990. Growth characteristics of a dinoflagellate *Gymnodinium nagasakiense* Takayama et Adachi. *Jpn. J. Phycol.*, 38, 155~161.
- Jeong, H.J., J.H. Shim, C.W. Lee, J.S. Kim and S.M. Koh. 1999a. Growth and grazing rates of the marine planktonic ciliate *Strombidinopsis* sp. on red tide and toxic dinoflagellate. *J. Euk. Microbiol.*, 46, 69~76.
- Jeong, H.J., J.H. Shim, J.S. Kim, J.Y. Park, C.W. Lee and Y. Lee. 1999b. Feeding by the mixotrophic thecate dinoflagellate *Fragilidium* cf. *mexicanum* on red-tide and toxic dinoflagellates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 176, 263~277.
- Kamykowski, D. 1995. Trajectories of autotrophic marine dinofla-

- gelltes. J. Phycol., 31, 200~208.
- Kim, S.J. 1995. Flocculation of red tide organism by using acidified oyster shell powder and yellow loess. Abstract of RCOID., 94, 93 p (in Korean).
- Kim, H.G. 1989. Characteristics of flagellate red tide and environmental conditions in Masan Bay. Ph. D. thesis, National Fisheries University of Pusan. 85pp (in Korean).
- Kim, H.G., J.S. Park, B.A. Kim, S.S. Lee, S.G. Lee, K.H. An, J.M. Shim, P.Y. Lee, C.M. Kang, H.G. Choi, J.S. Park, G.Y. Kim, C.G. Kang, Y.C. Park and J.Y. Seo. 1994. A study on red tide mechanism and harmful algal blooms in Korean coastal waters. Tech. Rep. Nat. Fish. Res. Dev. Agency, 117, 130pp (in Korean).
- Kim, H.G., W.J. Choi, Y.G. Jung, C.S. Jung, J.S. Park, K.H. An and C.I. Baek. 1999. Initiation of *Cochlodinium polykrikoides* blooms and its environmental characteristics around the Narodo Island in the western part of South Sea of Korea. Bull. Nat'l. Fish. Res. Dev. Inst. Korea, 57, 119~129 (in Korean).
- Koizumi, Y., T. Uchida and T. Honjo. 1996. Diurnal vertical migration of *Gymnodinium mikimotoi* during a red tide in Hoketsu Bay, Japan. J. Plankt. Res., 18, 289~294.
- Lehman, J.T. 1976. Ecological and nutritional studies on *Dinobryon Ehrenb*: Seasonal periodicity and the phosphate toxicity problem. Limnol. Oceanogr., 21, 646~658.
- Lieberman, O.S., M. Shilo and J. van Rijn. 1994. The physiological ecology of a freshwater dinoflagellate bloom population: Vertical migration, nitrogen limitation and nutrient uptake kinetics. J. Phycol., 30, 964~971.
- MacIsaac, J.J. and R.C. Dugdale. 1969. The kinetics of nitrate and ammonia uptake by natural populations of marine phytoplankton. Deep-Sea Res., 16, 415~422.
- MacIsaac, J.J., G.S. Grunseich, H.E. Glover and C.M. Yentsch. 1979. Light and nutrient limiting in *Gonyaulax excavata*: Nitrogen and carbon trace results. In *Toxic Dinoflagellates Blooms*, Proc. 2nd Int. Conf. Elsevier, pp. 107~110.
- Mallin, M.A., J.M. Burkholder, L.B. Cahoon and M.H. Posey. 2000. North and South Carolina coasts. Mar. Poll. Bull., 41, 56~75.
- Marshall, H.G. 1995. Succession of dinoflagellate blooms in the Chesapeake Bay, U.S.A. In *Harmful Marine Algal Blooms*, P. Lassus, G. Arzul, E. Erard, P. Gentien and C. Marcaillou, eds. Lavoisier, Intercept Limited, Paris, New York, pp. 615~620.
- Masataka, W., K. Kohata and M. Kunugi. 1990. Nitrogen and phosphate accumulation by *Chattonella antiqua* during diel vertical migration in a stratified microcosm. In *Toxic Marine Phytoplankton*, E. Graneli, B. Sundstrom, L. Edler and D.M. Anderson, eds. Elsevier, Amsterdam, pp. 244~248.
- McCarthy, J.J. 1981. The kinetics of nutrient utilization. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci., 210, 211~233.
- Na, G.H. W.J. Choi and Y.Y. Chun. 1996. A study on red tide control with loess suspension. J. Aquaculture. Kor., 9, 239~245 (in Korean).
- Nakamura, Y. and M.M. Watanabe. 1983. Growth characteristics of *Chattonella antiqua* (Raphidophyceae) Part 2. Effects of nutrients on growth. J. Oceanogr. Soc. Japan, 39, 151~155.
- NFRDI. 1997. Recent red tides in Korean coastal waters. National Fisheries Research and Development Institute, Korea, 280pp (in Korean).
- NFRDI. 1999. Harmful algal blooms in Korean coastal waters from 1997 to 1998. National Fisheries Research and Development Institute, Korea, 215pp (in Korean).
- NFRDI. 2000. Harmful algal blooms in Korean coastal waters in 1999. National Fisheries Research and Development Institute, Korea, 206pp (in Korean).
- Nishijima, T., T. Yamatogi and Y. Hata. 1990. Studies on the nutritional requirements of *Skeletonema costatum* and its preparation of inoculum for AGP assay. Jpn. J. Wat. Poll. Res., 13, 173~179 (in Japanese).
- Onoue, Y. and K. Nozawa. 1989. Separation of toxins from harmful red tides occurring along the coast of Kagoshima prefecture. In *Red Tides: Biology, Environmental Science and Technology*, T. Okaichi, D.M. Anderson and T. Nemoto, eds. Elsevier, New York, pp. 371~374.
- Onoue, Y., K. Nozawa, K. Kumanda, K. Takeda and T. Aramaki. 1985. Toxicity of *Cochlodinium* type '78 Yatsushiro occurring Yatsushiro Sea. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 51, 147p (in Japanese).
- Paasche, E. 1971. Effect of ammonia and nitrate on growth, photosynthesis and ribulosediphosphate carboxylase content of *Dunaliella tertiolecta*. Physiol. Plant, 25, 294~299.
- Park, J.S. 1995. Succession and control of red tide. Fish. Res. Kor., 12, 6~19 (in Korean).
- Park, J.S., H.G. Kim and S.K. Lee. 1988. Red tide occurrence and succession of its causative organism in Jinhae Bay. Bull. Nat. Fish. Res. Dev. Agency, 41, 1~26 (in Korean).
- Park, Y.T., J.B. Park, S.Y. Chung, B.C. Song, W.A. Lim, C.H. Kim and W.J. Lee. 1998. Isolation of marine bacteria killing red tide microalgae I. Isolation and algicidal properties of *Micrococcus* sp. LG-1 possessing killing activity for harmful dinoflagellate, *Cochlodinium polykrikoides*. J. Korean Fish. Soc., 31, 767~773.
- Qi, D., Y. Huang and X. Wang. 1993. Toxic dinoflagellate red tide by a *Cochlodinium* sp. along the coast of Fujian, China. In *Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea*, T.J. Smyda and Y. Shimizu, eds. Elsevier, New York, pp. 235~238.
- Reyes-Vasquez, G., E. Ferrax-Reyes and E. Vasquez. 1979. Toxic dinoflagellates blooms in northeastern Venezuela during 1977. In *Toxic Dinoflagellates Blooms*, D.L. Taylor and H.H. Seliger, eds. Elsevier, North Holland, New York, pp. 191~194.
- Rivkin, R.B. and E. Swift. 1982. Phosphate uptake by the oceanic dinoflagellate *Pyrocystis noctiluca*. J. Phycol., 18, 113~120.
- Rivkin, R.B. and E. Swift. 1985. Phosphorus metabolism of oceanic dinoflagellates: Phosphate uptake, chemical composition and growth of *Pyrocystis noctiluca*. Mar. Biol., 88, 189~198.
- Rivkin, R.B., E. Swift, W.H. Biggley and M.A. Voytek. 1984. Growth and carbon uptake by natural populations of the oceanic dinoflagellates *Pyrocystis noctiluca* and *Pyrocystis fusiformis*. Deep-Sea Res., 31, 353~367.
- Sherr, E.B., B.I. Sherr, T. Berman and J.M. McCarthy. 1982. Differences in nitrate and ammonia uptake among components of a phytoplankton population. J. Plankt. Res., 4, 961~965.
- Silva, E.S. 1985. Ecological factors related to Prorocentrum minimum blooms in Obidos lagoon (Portugal). In *Toxic Dinoflagellates*, Proc. 3rd. Int. Conf., Elsevier, pp. 251~256.
- Smayda, T.J. 1997. Harmful algal blooms: Their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea. Limnol. Oceanogr., 42, 1137~1153.

- Stein, J.R. 1973. Handbook of Phycological Methods-19: Division rates. Cambridge University Press, pp. 289~311.
- Sundstrom, B., L. Edler and E. Graneli. 1990. The global distribution of harmful effects of phytoplankton. In *Toxic Marine Phytoplankton*, E. Graneli, B. Sundstrom, L. Edler and D.M. Anderson, eds. Elsevier, Amsterdam, pp. 537~541.
- Takahashi, M. and N. Fukazawa. 1982. A mechanism of "red tide" formation. II. Effect of selective nutrient stimulation on the growth of different phytoplankton species in natural water. *Mar. Biol.*, 70, 267~273.
- Taylor, F.J.R. 1985. The taxonomy and relationships of red tide flagellate. In *Toxic Dinoflagellates*, D.M. Anderson, A.W. White and D.G. Baden, eds. Elsevier, North Holland, New York, pp. 11~26.
- Thomas, W.H. 1966. Surface nitrogenous nutrients and phytoplankton in the northeastern tropical Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 11, 393~400.
- Thomas, W.H. 1970. Effect of ammonium and nitrate concentration on chlorophyll increase in natural tropical Pacific phytoplankton populations. *Limnol. Oceanogr.*, 15, 386~394.
- Thomas, W.H. and A.N. Dodson. 1974. Effect of interactions between temperature and nitrate supply on the cell-division rates of two marine phytoflagellates. *Mar. Biol.*, 24, 213~217.
- van Rijn, J., S. Diab and M. Shilo. 1987. Phytoplankton succession in relation to the nitrogen regime in shallow, brackishwater fishponds. *Arch. Hydrobiol.*, 111, 183~196.
- Vargo, G.A. and D. Howard-Shamblott. 1990. Phosphorus dynamics in *Ptychodiscus brevis*: Cell phosphorus, uptake and growth requirements. In *Toxic Marine Phytoplankton*. Proc. 4th Int. Conf., Elsevier, pp. 324~329.
- Vargo, G.A. and E. Shanley. 1985. Alkaline phosphatase activity in the red-tide dinoflagellate, *Ptychodiscus brevis*. *Mar. Ecol. P.S.Z. N.I.*, 6, 251~264.
- Vargo, G.A., K.L. Carder, W. Gregg, E. Shanley and C. Heil. 1987. The potential contribution of primary production by red tides to the west Florida shelf ecosystem. *Limnol. Oceanogr.*, 32, 762~767.
- Watanabe, M.M., Y. Nakamura and S. Mori. 1982. Effects of physico-chemical factors and nutrients on the growth of *Heterosigma akashiwo* HADA from Osaka Bay, Japan. *Jap. J. Phycol.*, 30, 279~288.
- Wheeler, P.A. and S.A. Kokkinakis. 1990. Ammonium recycling limits nitrate use in the oceanic subarctic Pacific. *Limnol. Oceanogr.*, 35, 1267~1278.
- Yamaguchi, M. 1994. Physiological ecology of the red tide flagellate *Gymnodinium nagasakiense* (Dinophyceae) - Mechanism of the red tide occurrence and its prediction. *Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst.*, 27, 251~394 (in Japanese).
- Yamaguchi, S. and T. Abe. 1984. Mechanisms to initiate a *Heterosigma akashiwo* red tide in Osaka Bay. *Mar. Biol.*, 83, 255~261.
- Yamamoto, T. and K. Tarutani. 1996. Growth and phosphate uptake kinetics of *Alexandrium tamarensis* from Mikawa Bay. In *Harmful and Toxic Algal Blooms*, Proc. 7th Int. Conf. on Toxic Phytoplankton. Intergov. Oceanogr. Comm., UNESCO, pp. 293~296.
- Yuki, K. and S. Yoshimatsu. 1989. Two fish killing species of *Cochlodinium* from Harima-Nada, Seto Inland Sea, Japan. In *Red Tides: Biology, Environmental Science and Toxicology*, T. Okaichi, D.M. Anderson and T. Nemoto, eds. Elsevier, New York, pp. 451~454.
- Zevenboom, W. and L.R. Mur. 1981. Simultaneous short-term uptake of nitrate and ammonium by *Oscillatoria agardhii* in nitrate-or light-limited continuous culture. *J. Gen. Microbiol.*, 126, 355~363.
- Zubkoff, P., J. Munday, R. Rhodes and J. Warinner. 1979. Mesoscale features of summer (1975~1977) dinoflagellate blooms in the York River, Virginia (Chesapeake Bay estuary). In *Toxic Dinoflagellates Blooms*, D.L. Taylor and H.H. Seliger, eds. Elsevier, North Holland, New York, pp. 279~286.
- 김복기, 손무익, 김귀영, 심정민, 이용화, 성기탁. 1997. '95년 동해안 적조 발생과 추이. 동해수산연구소 해양자원조사보고 제 5호, 국립수산진흥원. 85pp.
- 小野知足. 1988. 播磨灘における赤潮生物の細胞週期と群成長速度. 香川県赤潮研究所研究報告, 3, 1~67.
- 이삼근, 김학균, 안경호, 이영식. 1996a. 유류 및 유처리제가 적조생물 (*Cochlodinium*)에 미치는 영향 (I). 제 2회 연구발표 및 귀국보고, 국립수산진흥원. 37p.
- 이삼근, 김학균, 조은섭, 이창규, 윤성화, 이영식. 1996b. 적조생물 (*Cochlodinium*)에 대한 어·패류 독성 반응. 제 2회 연구발표 및 귀국보고, 국립수산진흥원, 38p.
- 折田和三. 1998. 鹿兒島縣における赤潮發生狀況. 日本プランクトン學會報. 45, 32~35.
- 해양수산부. 1999. 적조피해대책연구. 국립수산진흥원, 해양수산부. 527 pp.

2001년 4월 16일 접수

2001년 9월 4일 수리