

기생성 와편모류 *Amoebophrya*의 생리 생태적 특성과 적조

박명길*

군산대학교 적조연구센터

Physiological Ecology of Parasitic Dinoflagellate *Amoebophrya* and Harmful Algal Blooms

MYUNG GIL PARK*

Red Tide Research Center, Kunsan National University, Kunsan 573-701, Korea

기생은 공생하는 두 생물사이에 한쪽(기생생물)은 이득을 얻는 반면에 다른 한쪽(숙주)은 해를 입는 관계를 말한다. 이러한 기생관계가 생물학적으로 적조를 제어하기 위한 하나의 방법으로서 응용될 수 있으며, 특히 적조생물을 숙주로 하는 기생성 와편모류인 *Amoebophrya* spp.는 그 잠재력이 큰 것으로 오랫동안 주목받아 왔다. *Amoebophrya* spp.는 유독성 및 유해성 적조를 일으키는 종을 포함하여 24속 40여종 이상의 와편모류들을 감염시킬 수 있는 것으로 알려져 있다. 기생성 와편모류 *Amoebophrya*는 포자(dinospore)의 분산 및 감염 단계, 감염 후 숙주 세포내에서 성장단계(trophont), 그리고 숙주 세포 밖의 생식단계(vermiform)등의 간단한 생활사를 가지고 있다. 최근의 연구결과에 의하면, 분산 및 감염을 담당하는 dinospore는 각 숙주-기생생물 관계에 따라 감염능력, 생존능력 및 감염 성공률 등 서로 다른 생물학적 차별성을 보인다. 각 숙주-기생생물 관계 기원 dinospores의 서로 다른 생물학적 특성, 교차 감염실험 및 분자생물학적 연구결과 등으로 보아 *Amoebophrya ceratii*가 숙주 특이성이 없는 단일종이라는 이전의 주장보다는 아마도 숙주 특이성을 갖고 있는 여러 분류군으로 구성된 종 복합체(species complex)라는 가설이 타당하다. 숙주 와편모류들은 기생성 와편모류 *Amoebophrya*에 의해 일단 감염되고 나면 더 이상 성장하지 못하고 생식능력을 잃고 모두 사망하게 되는데, 이 감염 과정동안 해당 플랑크톤 생태계에 대한 영향은 다양하게 나타난다. 독립영양성 와편모류들이 감염될 경우 그들의 광합성 능력이 크게 영향을 받으며, 감염위치(해 또는 세포질)에 따라서 영향받는 속도가 다르다. 이 기생성 와편모류에 의한 감염은 광주성 및 유영속도 등에 영향을 미쳐서 숙주 와편모류의 일주 수직이동 양상과 같은 동태에도 커다란 영향을 끼칠 수 있다. 기생성 와편모류의 감염으로 인한 숙주의 사망은 자연 사망할 때보다 시간적으로 더 빨리 숙주로부터 다량의 유기물이 방출되게 할 수 있을 뿐만 아니라, 기생생물에 의한 감염은 감염기간 동안에도 숙주로부터 상당한 양의 용존 유기물이 인위적으로 방출되게 할 가능성이 있다. 기생생물에 감염시에는 상대적으로 크기가 큰 숙주 와편모류의 생체량이 사망과 동시에 크기가 작은 수많은 포자들로 생물학적 전환이 일어나고, 이어서 이들 포자들은 섬모류 등의 포식자들에게 먹이로서 이용/소화될 수 있으므로, 숙주 와편모류가 지녔던 물질과 에너지가 미소생물고리내에서 보다 오랜기간 동안 머무를 수 있는 가능성이 더욱 커질 것으로 생각된다. 다양한 숙주-기생생물 관계에 대하여 다양한 물리, 화학적 환경요인과 여타의 생물학적 요인들이 어떠한 영향을 미치는지에 대한 보다 심도있는 연구는 플랑크톤 생태학과 적조역학에서 기생성 와편모류의 역할을 보다 잘 이해하도록 하는데 기여할 것으로 기대된다.

Parasitism is a one-sided relationship between two organisms in which one benefits at the expense of the other. Parasitic dinoflagellates, particularly species of *Amoebophrya*, have long been thought to be a potential biological agent for controlling harmful algal bloom(HAB). *Amoebophrya* infections have been reported for over 40 species representing more than 24 dinoflagellate genera including a few toxic species. Parasitic dinoflagellates *Amoebophrya* spp. have a relatively simple life cycle consisting of an infective dispersal stage (dinospore), an intracellular growth stage(trophont), and an extracellular reproductive stage(vermiform). Biology of dinospores such as infectivity, survival, and ability to successfully infect host cells differs among dinoflagellate host-parasite systems. There are growing reports that *Amoebophrya* spp.(previously, collectively known as *Amoebophrya ceratii*) exhibit the strong host specificity and would be a species complex composed of several host-specific taxa, based on the marked differences in host-parasite biology, cross infection, and molecular genetic data. Dinoflagellates become reproductively incompetent and are eventually killed by the par-

*Corresponding author: myungpark@kunsan.ac.kr

asite once infected. During the infection cycle of the parasite, the infected host exhibits ecophysiological different patterns from those of uninfected host in various ways. Photosynthetic performance in autotrophic dinoflagellates can be significantly altered following infection by parasitic dinoflagellate *Amoebophrya*, with the magnitude of the effects over the infection cycle of the parasite depending on the site of infection. Parasitism by the parasitic dinoflagellate *Amoebophrya* could have significant impacts on host behavior such as diel vertical migration. Parasitic dinoflagellates may not only stimulate rapid cycling of dissolved organic materials and/or trace metals but also would repackaging the relatively large sized host biomass into a number of smaller dinospores, thereby leading to better retention of host's material and energy within the microbial loop. To better understand the roles of parasites in plankton ecology and harmful algal dynamics, further research on a variety of dinoflagellate host-parasite systems is needed.

Key words: Parasitism, Parasitic dinoflagellate, *Amoebophrya*, Harmful algal bloom, Plankton

서론

전세계적으로 많은 연안해역에서 해마다 적조가 빈번하게 발생하고 있을 뿐만 아니라 그 범위 또한 날로 증가하는 추세에 있고, 적조로 인한 피해는 심각한 수준에 이르렀다(Hallegraeff, 1993; ECOHAB, 1995). 이러한 적조문제를 해결하기 위해 지금까지 많은 방법들이 제시되어 왔으며, 그 중 생물학적인 방법은 많은 관심의 대상이다(Anderson, 1997). 적조의 생물학적 제어를 위해 이용할 수 있는 것으로 알려진 생물들로는 조류 바이러스(Bratbak et al., 1993, 1995; Milligan and Cosper, 1994; Nagasaki et al., 1994a, 1994b, 1999; Nagasaki and Yamaguchi, 1997; Brussaard et al., 1999; Tarutani et al., 2000), 조류를 살상시키는 박테리아(Fukami et al., 1991, 1992; Imai et al., 1993; Doucette, 1995; Lovejoy et al., 1998; Doucette et al., 1999), 원생동물(Nakamura et al., 1995; Kamiyama, 1997; Jeong et al., 1999a, 1999b, 2001; Matsuyama et al., 1999), 그리고 균류 및 편모류를 포함한 기생생물(Taylor, 1968; Bruning et al., 1992; Coats, 1999; Norén et al., 1999) 등이 있으며, 이들 모두 적조를 제어할 수 있는 잠재력이 있는 것으로 보고되었다.

기생(parasitism)은 서로 다른 종의 생물들이 물리적인 접촉을 통해 함께 살고 있는 관계를 지칭하는 공생(symbiosis)의 하나로써, 두 공생자(symbionts) 중 한 쪽(기생생물; parasite)은 이득을 얻지만 다른 쪽(숙주; host)은 해를 입는 관계이다(Caron, 2000). 바이러스, 박테리아, 균류 및 원생동물 등 원핵성 및 진핵성 기생생물들은 숙주로서 와편모류를 포함하여 다양한 식물플랑크톤을 이용한다(Elbrächter and Schnepf, 1998; Norén et al., 1999; Tarutani et al., 2001). 용해성 바이러스(lytic viruses)에 대한 연구들은 와편모류보다는 대개 남조류(cyanobacteria), 담록조류(Prasinophyceae), 황갈조류(Chrysophyceae) 및 착편모조류(Prymnesiophyceae) 등에 집중되어 왔으나(Elbrächter and Schnepf, 1998), 최근에 Tarutani et al.(2001)에 의해 와편모류 *Heterocapsa circularisquama*를 감염시키는 바이러스가 보고되었다. 수많은 와편모류들(예를 들면, *Gonyaulax spinifera*, *G. tamarensis*, *Scrippsiella trochoidea*, *Cochlodinium heterolobatum*, *Gyrodinium instriatum*, *Gymnodinium splendens*, *Glenodinium foliaceum*, *Prorocentrum minimum*, *P. scutellum* 등)의 핵이나 세포질에서 사는 박테리아는 대개 숙주와 편리공생(commensalism) 또는 상리공생(mutualism)을 하는 것으로 생각되

어 왔으나(Silva, 1978, 1990; Doucette et al., 1998), 어떤 와편모류(예를 들면, *Noctiluca scintillans*)에 공생하는 박테리아는 기생성일 가능성이 있는 것으로 보고되었다(Kirchner et al., 1999). 균류는 담수에서 규조류와 와편모류의 기생생물로서 오랫동안 보고되어 왔으나, 해양 식물플랑크톤에 대한 기생성 균류의 연구는 거의 전무한 상태이다(Elbrächter and Schnepf, 1998).

진핵성 기생생물중 와편모류를 포함한 적조원인 생물의 퇴치에 가장 중요한 것으로는 내부기생성 와편모류(endoparasitic dinoflagellate)인 *Amoebophrya ceratii*(Cachon and Cachon, 1987), 편모류인 Perkinsozoa *Parvilucifera infectans*(Norén et al., 1999) 그리고 아직 미기록 종인 'Alexandrium parasite 97'(Erard-Le Denn et al., 2000)가 있다. 기생성 편모류인 *Parvilucifera infectans*는 특히 유독성 적조를 일으키는 두 와편모류 속(genus)(*Dinophysis*와 *Alexandrium*)에 대해 치사효과가 탁월한 것으로 최근에 보고되었으나, 아직 이 기생성 편모류의 생활사, 감염시킬 수 있는 숙주 와편모류의 범위, 지리적 분포 등에 대한 정보가 부족한 상태이다(Norén et al., 1999). 최근에 적조원인 종인 한국 남해안산 *Cochlodinium polykrikoides*에서도 *P. infectans*가 관찰되어 주목을 받았다(Yih et al., 2001). 현재 미기록 종인 'Alexandrium parasite 97'은 Apicomplexa 문(phylum)의 일부 종들과 연관성이 있고 *Perkinsus* 속과도 유사성을 갖는 기생생물로서, 일차 숙주인 유독성 와편모류 *Alexandrium minutum*를 감염, 치사시킬 뿐만 아니라 *A. tamarensis*, *A. fundyense*, *Scrippsiella trochoidea*, *Gymnodinium mikimotoi* 등의 다른 와편모류들을 감염, 치사시킬 수 있다(Erard-Le Denn et al., 2000). 기생성 와편모류 *A. ceratii*는 유독성 종을 포함한 수많은 와편모류들에서 그의 출현이 보고되어 왔을 뿐만 아니라(더 자세한 논의는 아래 참조), 적조를 제어하기 위한 생물학적 대항자로서 그의 잠재적 가능성 또한 큰 것으로 오랫동안 인식되어 왔다(Taylor, 1968; Elbrächter and Schnepf, 1998; Coats, 1999).

기생성 와편모류에 대한 연구는 Pouchet(1885)의 연구까지 거슬러 올라가는 100여년 이상의 매우 긴 역사를 가지고 있으나, *Amoebophrya*에 대한 연구는 대개 Cachon(1964)과 Cachon and Cachon(1969, 1970)으로 부터 출발하였으며, 이후 Cachon and Cachon(1987)에 의해 당시까지 이용가능한 자료들이 집대성되었다. 그들의 연구는 대부분 이 기생성 와편모류의 세포학(cytology), 미세구조(ultrastructure) 및 생활사 등에 중점을 두었다. 이후 Drebes(1984)는 *Amoebophrya*을 포함한 세 기생성 와편모류의 생

활사와 숙주 특이성(host specificity)을 정리하였다. 최근에 Elbrächter and Schnepf(1998)는 규조류, 와편모류, 착편모조류, raphidophytes 및 남조류 등 유/무해성 조류를 포함한 식물플랑크톤에서 출현하는 원핵성 및 진핵성 기생생물들(*Amoebophrya* 포함) 정리하였다. Coats(1999)는 *Amoebophrya*을 포함한 모든 기생성 와편모류들을 그들의 서식위치(외부 또는 내부 기생생물)와 생활사 중 광합성을 하는 단계가 있는지 없는지에 따라서, 그리고 숙주(규조류, 와편모류, 섬모류, 갑각류, 어류)에 따라서 구분, 총 망라하였다.

적조원인 생물을 포함한 식물플랑크톤 생태학에서 기생생물의 역할과 표영생태계에서 그들의 생태학적 중요성은 종종 과소평가 되어 왔으나(Elbrächter and Schnepf, 1998), 최근 몇년 사이에 기생성 와편모류(특히, *A. ceratii*)에 대해 더욱 명확한 사실을 이해하게 되었다. 한편, *A. ceratii*가 단일종이 아닌 여러 종으로 구성된 복합체(species complex)(Coats et al., 1996)임을 지지하는 증거들이 점차적으로 축적되고 있으므로, 본 논문에서는 특별한 언급이 없는 한 *Amoebophrya* sp.로 지칭하였다. 본 논문에서는 기생성 와편모류 *Amoebophrya* sp.의 생활사, 숙주 특이성 및 출현, 숙주 와편모류의 생리 및 동태에 미치는 영향, 생지화학적 물질순환(biogeochemical material cycle) 및 먹이망(food web)내에서의 잠재적 역할, 적조를 제어하는데 있어서 그의 응용과 제한점 등을 살펴보고, 앞으로의 연구방향을 간략하게 제시하였다.

지금까지의 연구

*Amoebophrya*의 생활사

기생성 와편모류 *Amoebophrya*는 무성생식의 경우 dinospore의 분산, 감염 단계(Fig. 1a), 감염 후 숙주 세포내 성장단계(trophont)(Fig. 1b-e), 그리고 숙주 세포 밖의 생식단계(vermiform)(Fig. 1f-i)의 간단한 생활사를 가지고 있으며(Cachon, 1964; Cachon and Cachon, 1987), 유성생식은 아직까지 보고된 바 없다. Dinospore는 크기가 8~10 μm이고, 서로 크기가 다른 두개의 편모를 지닌 biflagellate로서 분산하여 새로운 숙주를 감염시킨다. 한 마리의 숙주를 12 마리 이상의 많은 dinospores가 공격하더라도 숙주 세포내에서 한 마리 이상은 거의 성장하지 못한다(Cachon, 1964). 일단 숙주 세포 표면에 부착한 dinospore는 숙주 세포막을 통해 세포내로 침투한 후에 영양체(trophont) 단계로 발달하게 되는데, 감염되는 와편모류 중에 따라서 세포질이나 핵에서 이러한 발달이 일어난다(Cachon, 1964; Coats and Bockstahler, 1994; Park et al., 2002). 세포질을 감염시키든 또는 핵을 감염시키든 어느 경우에도, 영양체는 곧바로 크기가 증가하고 세포질 분열과정이 없이 단지 편모 복제(flagellar replication)만을 반복하면서 일련의 핵분열을 시작한다. 그러므로 감염 말기상태에서는 숙주 세포의 대부분을 차지하는 매우 큰 다핵성(multinucleate), 다편모(multiflagellate) 상태의 영양체가 되는데, 외관상 벌집모양과 흡사하다해서 'beehive'라 부른다. 영양체가 성숙되었을 때, 그 beehive는 숙주의 세포막을 뚫고 나와 활발한 운동성을 지닌 기다란(예를 들면, *Akashiwo sanguinea*의 경우에는 길이가 200~300 μm; Coats and Bockstahler, 1994) 벌레모양의 vermiform으로 형태가 변하게 되며, 이 vermiform 단계는 매우 짧은 시간 동안(예를 들면, *Akashiwo sanguinea*의 경우에는 23°C에서 약 20 min, Coats and Bockstahler, 1994) 지속

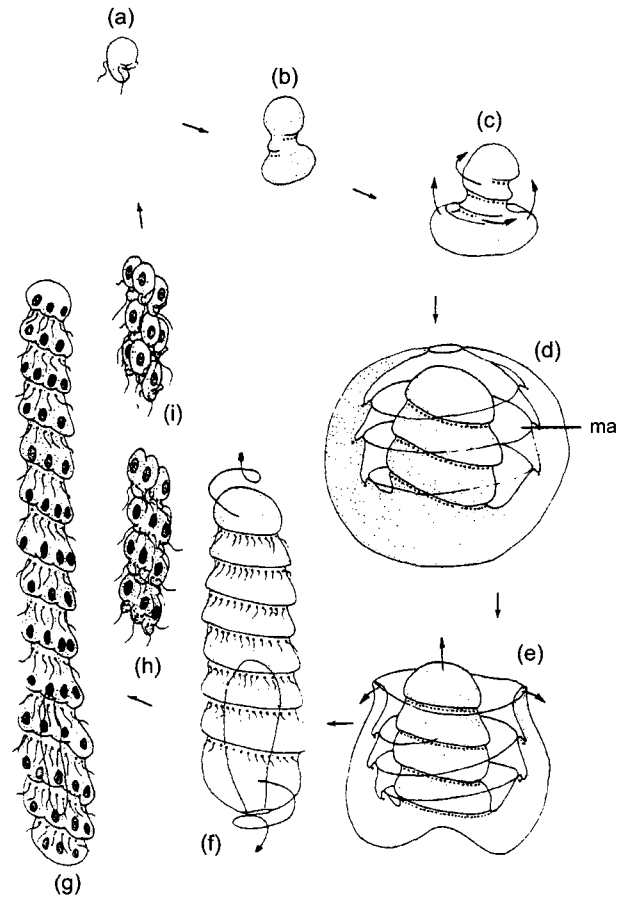


Fig. 1. Diagram of the life cycle of *Amoebophrya*. (b-e) Parasitic stages inside host, (f-a) free-living stages in water. (From Cachon and Cachon, 1987).

되고, 이 단계동안 세포질 분열(cytokinesis)이 끝나면서 수많은 새로운 dinospores를 형성하게 된다.

그러나 이와 같은 생활사와는 달리, 와편모류 *Karlodinium micrum*(=*Gyrodinium galatheanum*)을 감염시키는 *Amoebophrya* sp.의 경우엔 기다란 벌레모양의 vermiform을 형성하지 않고, 곧바로 beehive 단계에서 마치 폭탄이 폭발하는 듯한 모습으로 수많은 dinospore를 형성한다(저자의 관찰 경험). 이러한 관측은 *K. micrum*을 감염시키는 *Amoebophrya* sp.의 경우에는 생활사 중 (1) vermiform 단계를 생략하거나, (2) 대개 vermiform 단계에서 이루어지는 세포질 분열이 beehive 단계동안 일어날 가능성이 있음을 시사한다. *K. micrum*을 감염시키는 *Amoebophrya* sp.와 유사하게, *Prorocentrum minimum*을 감염시키는 *Amoebophrya* sp. 또한 기다란 vermiform을 형성하지 않고 수많은 dinospores를 갑작스럽게 방출한다(Maranda, 2001). Cachon(1964)은 *A. ceratii*내에서도 다양한 형태(polymorphism)가 나타나며, 이것은 감염되는 숙주의 크기, 형태 및 생리에 기인한다고 생각하였다. *K. micrum*이나 *P. minimum*에서는 기생성 와편모류의 발달이 숙주의 작은 크기로 인해 상당한 제약을 받을 수 있고, 형태적으로도 숙주의 작은 크기에 조정되도록 유도되었을 가능성이 있다(Maranda, 2001).

Amoebophrya spp.의 생활사 중 각 단계에 대한 이해의 폭이 넓어짐

에도 불구하고, 숙주 세포내에서 발달시간(intracellular development time)과 총 세대시간(total generation time; 숙주 세포를 감염시킨 후 세포내 발달, vermiform 형성 및 성숙 등 새로운 dinospore가 생성되기 전까지 걸리는 시간)에 대한 정보는 매우 제한적이어서, 현재는 3개의 외편모류 숙주 종(*A. sanguinea*, *K. micrum*, *Gymnodinium instriatum*)에 대해서만 보고되어 있다(Coats and Bockstahler, 1994; Coats and Park, 2002). 숙주 세포내 발달시간과 총 세대시간은 다양한 무생물학적 환경요인과 생물학적 요인들에 의해 영향을 받을 수 있는데, 감염되는 숙주 외편모류가 어느 종인가에 따라서 그리고 한마리 숙주 종을 공격하는 dinospore의 수에 따라서(Coats and Park, 2002), 숙주 외편모류의 성장환경의 영양염 농도(Yih and Coats, 2000), 온도, 염분 및 빛의 세기 등과 같은 무생물학적 요인 등에 따라서 많은 차이가 날 수 있다. 예를 들면, Coats and Park(2002)은 20°C에서 3종의 외편모류 *A. sanguinea*, *G. instriatum* 그리고 *K. micrum*을 각각 감염시키는 *Amoebophrya* spp.을 가지고 연구한 결과, 숙주에 대한 dinospore의 비를 1:1로 했을 때 각 숙주 종에서 세포내 발달시간은 각각 46 h, 57 h 그리고 34 h이었던 반면, 높은 비율(20~115:1)로 감염시킬 경우에는 각각 58 h, 46 h, 그리고 >34 h이었다. 한편, 총 세대시간은 숙주에 대한 dinospore의 비를 1:1로 했을 때 숙주 외편모류 *A. sanguinea*, *G. instriatum* 그리고 *K. micrum*에서 각각 67 h, 71 h, 그리고 59 h 이었다. 115:1의 높은 dinospore:숙주 비로 감염시킬 경우 숙주 외편모류 *G. instriatum*에서 총 세대시간은 1:1로 감염시켰을 경우와 비교해 훨씬 짧은 55 h이었다. 위의 3 숙주 외편모류를 감염시키는 *Amoebophrya* spp.의 세포내 발달시간은 총 세대시간의 60-80%를 차지한다. 최근에 Yih and Coats(2000)는 서로 다른 영양염 조건 하에서 성장하는 *A. sanguinea*를 *Amoebophrya* sp.로 감염시켰을 때, 이 기생생물의 세포내 발달시간에는 숙주의 영양염 환경이 큰 영향을 미치지 못하였으나, 여러 세대시간(3세대 이상)을 끝마치는데 있어서는 영양염이 낮은 조건보다는 높은 조건에서 더 짧다는 점을 보고한 바 있다. *Amoebophrya*의 세포내 발달시간 및 총 세대시간과 이들에 영향을 미치는 요인들의 효과를 이해하는 것은 이 기생성 외편모류를 이용하여 적조 원인종을 제어하는 응용적인 측면에서 매우 중요한 의미가 있다. 이 기생성 외편모류의 세포내 발달시간이 숙주의 세대시간보다 길다면 숙주 개체군의 제거에 효과가 적지만, 반대로 세포내 발달시간이 숙주 세대시간보다 짧다면 그 효과는 매우 클 수 있다(Coats and Bockstahler, 1994). 그래서 인위적으로 세포내 발달시간을 숙주 세대시간보다 짧게 하기 위해서는 적절한 밀도의 dinospores를 첨가하는 것 또한 하나의 방법이 될 수 있을 것으로 판단된다. 예를 들면 외편모류 *G. instriatum*에서는 수많은 dinospores가 한마리의 숙주를 공격할 때 *Amoebophrya* sp.의 세포내 발달시간 및 총 세대시간이 훨씬 짧아졌고, *A. sanguinea*에서는 오히려 더 길어졌다는 점(Coats and Park, 2002)은 하나의 좋은 예이다.

한편, 감염된 각 외편모류로부터 새로이 생성되는 총 dinospore 갯수는 감염되는 숙주의 크기(생체부피)와 숙주가 성장하는 환경의 영양염 상태 등에 의해 결정된다. Yih and Coats(2000)는 영양염이 낮은 상태에서 성장한 것보다 충분한 상태에서 성장한 숙주 외편모류 *A. sanguinea*를 감염시킨 *Amoebophrya* sp.가 3-4배 더 많은 dinospores를 생성한다고 보고하였다(Fig. 2). 상대적으로 크

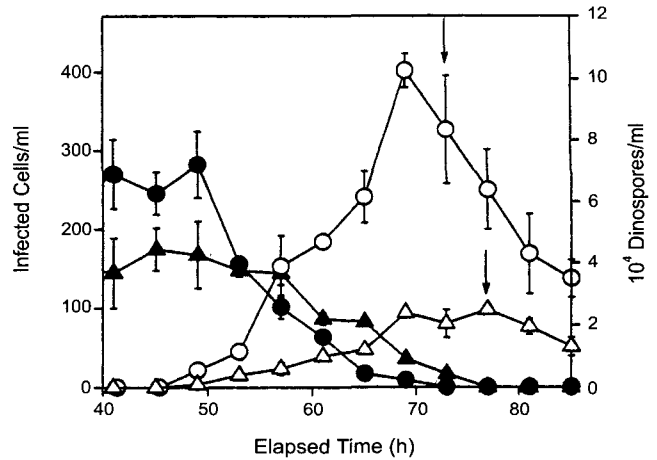


Fig. 2. Production of dinospores by *Amoebophrya* sp. when infecting *Akashiwo sanguinea*. Abundance of infected hosts (closed symbols) and dinospores (open symbols) for infected *A. sanguinea* cultures maintained in nutrient-rich(circles) and -poor media (triangles). (From Yih and Coats, 2000).

기가 큰 편에 속하는 외편모류들인 *A. sanguinea*와 *G. instriatum*을 감염시키는 *Amoebophrya* spp.의 경우 약 500~600 마리의 dinospores를 생성하는 반면에, 크기가 작은 *K. micrum*을 감염시키는 *Amoebophrya* sp.는 약 40 마리의 dinospores를 형성한다(Coats and Park, 2002).

Dinospore의 생물학적 특성

기생성 외편모류 *Amoebophrya*의 생활사 중 가장 연구가 미비한 부분은 감염 및 분산을 담당하는 dinospore의 생태학적, 생물학적 특성에 관한 것이다(Drebes, 1984). 즉, *Amoebophrya*의 dinospore가 자기 숙주 외편모류 종을 감염시키는 능력, 숙주를 발견하기 전까지의 최장 생존시간 등에 대해서는 알려진 바 없다.

최근에 Coats and Park(2002)는 3종의 외편모류 *A. sanguinea*, *K. micrum*, *G. instriatum*을 각각 감염시키는 기생성 외편모류 *Amoebophrya* spp.의 dinospores들을 가지고 다양한 dinospore:숙주 비(ratio)에 따라서 숙주가 얼마나 감염되는지를 측정하였다(Fig. 3). 그들에 의하면, 3종의 *Amoebophrya* spp.중에서 *A. sanguinea*를 감염시키는 *Amoebophrya* sp.의 dinospores가 가장 공격적으로 자기 숙주를 감염시키는 것으로 나타났고, 10:1 이상의 dinospore:숙주 비에서 자기 숙주를 100% 감염시켰다. 반면, *G. instriatum*을 감염시키는 *Amoebophrya* sp.의 dinospores는 가장 덜 공격적이었으며, 120:1의 비에 이르러서야 자기 숙주를 100% 감염시킬 수 있었다. *K. micrum*을 감염시키는 *Amoebophrya* sp.의 dinospores는 감염 능력이 위에서 언급한 2종의 중간단계에 속하며, 20:1 이상의 dinospore:숙주 비에서 약 90% 수준으로 자기 숙주를 감염시켰고 심지어 100:1의 높은 비에서도 100% 감염률은 도달되지 않은(여전히 약 90% 감염 수준) 특성을 보였다.

Dinospores의 생존능력과 감염 능력은 각 *Amoebophrya* spp.에 따라 다를 뿐만 아니라 나이에 따라서도 큰 차이를 나타낸다(Coats and Park, 2002). 숙주가 없을 경우에 *G. instriatum*과 *A. sanguinea*를 감염시키는 *Amoebophrya* spp.의 dinospores는 각각 3일과 5일

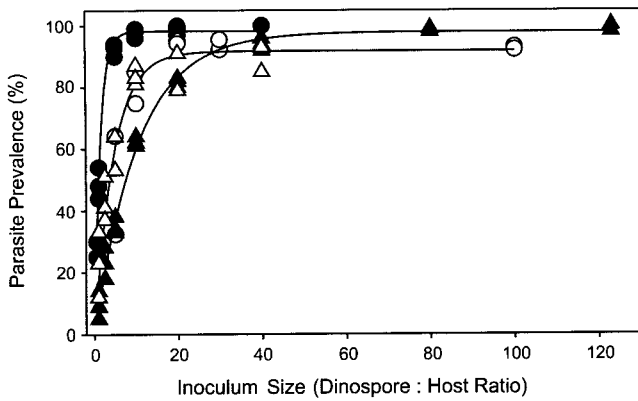


Fig. 3. Parasite prevalence as a function of inoculum size for strains of *Amoebophrya* infecting *Akashiwo sanguinea* (●), *Karlodinium micrum* (○, △), and *Gymnodinium instriatum* (▲). (From Coats and Park, 2002).

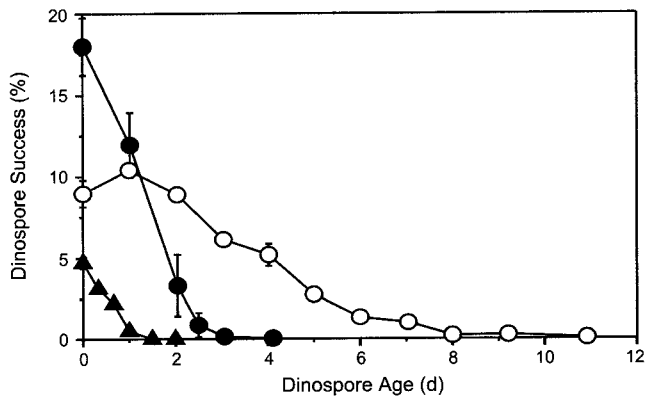


Fig. 4. Ability of dinospores of different age to infect *Akashiwo sanguinea* (●), *Karlodinium micrum* (○), and *Gymnodinium instriatum* (▲). (From Coats and Park, 2002).

만에 모두 사망한 반면에, *K. micrum*을 감염시키는 *Amoebophrya* sp.의 dinospores는 13일까지 생존할 수 있다. 한편, 자기의 새로운 숙주를 감염시킬 수 있는 dinospores의 감염 성공율은 나이에 따라서 큰 차이를 보이는데(Fig. 4), *A. sanguinea*를 감염시키는 *Amoebophrya* sp.의 dinospores는 생성된지 6시간 이내에는 18%의 감염 성공률을 보이나 5일이 경과하면(설명 생존해 있다 할지라도) 거의 감염 능력이 사라진다. *G. instriatum*을 감염시키는 *Amoebophrya* sp.의 dinospores는 생성된지 6시간 이내에서도 매우 낮은(4.7%) 감염 성공률을 보일 뿐만 아니라 2일 이내에 그의 감염 능력을 잃어버린다. 반면에 *K. micrum*을 감염시키는 *Amoebophrya* sp.의 dinospores는 6시간이내에서는 감염 성공률이 위에서 언급한 2종의 중간정도에 해당하며(9%), 11일이 경과된 후에도 미약하지만 일부는 새로운 숙주를 감염시킬 수 있는 능력을 여전히 보유한다. *Amoebophrya* spp.의 영양섭취 방식이 완전히 기생성(strictly parasitic)이라고 생각되어 온 점을 고려할때, *K. micrum*을 감염시키는 *Amoebophrya* sp.의 dinospores가 오랫동안 생존할 수 있고 심지어 일부는 오랜시간 후에도 여전히 감염 능력을 보유하고 있다는 점은 특히 주목할 만하다. Coats and Park(2002)은 *K. micrum*

을 감염시키는 *Amoebophrya* sp.의 dinospores가 아마도 영양 섭취 원으로서 박테리아나 용존유기물을 이용하거나 또는 일정기간 휴면상태 후 다시 활동성이 있는 포자를 형성할 가능성이 있을 것으로 추측하였다. Drebes(1984) 또한 숙주 밀도가 낮거나 이용 가능한 숙주가 없을 때 기생성 외편모류가 휴면포자를 형성하는 것이 하나의 유리한 생존전략일 가능성이 있다고 추측하였으나, 현재 *Amoebophrya* spp.가 휴면포자를 생성한다는 보고는 없다.

위에서 언급한 세 숙주-기생생물 관계에서 각 *Amoebophrya* spp.의 dinospore에 대한 생물학적 특성들, 즉 dinospores에 대한 숙주의 감염 민감도, dinospore의 생존 및 감염 성공률은 생태학적, 진화적 관점에서뿐만 아니라 응용 측면에서도 여러 중요한 점들을 시사한다. 각 *Amoebophrya* spp.의 dinospore간에 생물학적 특성들이 다른 점은 위의 세 숙주-기생생물 관계가 다양한 생존전략을 발전시켜왔음을 시사한다(Coats and Park, 2002). 즉, 숙주 *A. sanguinea*와 *G. instriatum*은 감염에 민감한 대신 이들 기생성 외편모류의 dinospores는 생존기간이 짧고 새로운 숙주를 감염시키는 능력을 빨리 잃어버리게 되어, 자연상태에서 자기 숙주가 대번식을 일으키는 상황에서는 빠르게 이용할 수 있으나 숙주의 밀도가 낮은 상황에서는 짧은 생존기간과 자기 숙주를 만나는데 있어서 시간제한 등 때문에 높은 감염률을 유지하기 어려울 것이다. 반면에, *K. micrum*을 감염시키는 *Amoebophrya* sp.의 dinospores는 장기간 생존할 수 있는 잇점 때문에 심지어 자기 숙주 밀도가 낮을지라도 그들을 찾아다니는 기회가 증가될 수 있다고 생각된다. 한편, 각 기생성 외편모류의 dinospore의 생물학적 특성들과 앞 절에서 언급하였던 각 감염된 숙주로부터 새로이 생성되는 dinospore 수 등에 대한 깊은 이해는 적조 제어를 위한 현장 응용에 있어서도 효율성을 높이는데 기여할 것으로 판단된다. 즉, 단위 부피당 특정 수준의 밀도를 유지하고 있는 자기 숙주를 완전히 감염시킨 후 치사시키기 위해서는 자기 숙주가 dinospores에 얼마나 민감하게 감염되는지 그리고 어느 정도의 dinospores가 필요한지 등을 사전에 예측할 수 있게 도움을 줄 것으로 생각된다.

숙주 특이성 및 출현

현존하는 약 2,000여종의 외편모류 중에서 대략 7%에 해당하는 149종이 기생성인 것으로 추정되며, Gymnodinales, Phytodinales, Blastodinales 및 Syndiniales의 4개 목(order)에 속하는 35개 속(genus)이 기생성 종을 포함하는 것으로 알려져 있다(Drebes, 1984; Coats, 1999). 35개 속의 약 80여 기생성 종 중에서(Elbrächter and Schnepf, 1998) 같은 그룹인 외편모류를 감염시킬 수 있는 것으로는 *Amoebophrya*, *Coccidinium* 및 *Duboscquella*의 3 속이 있다(Coats, 1999). 이 중 *Coccidinium*에는 4종이 있으며, 유독성 종인 *Coolia monotis* 등의 외편모류를 감염시키는 것으로 알려져 있다(Chatton and Biecheler, 1934, 1936). *Duboscquella*에는 8종이 있으며, 그 중에서 *D. melo*만이 외편모류 *Noctiluca scintillans*를 감염시킨다(Cachon, 1964). *Amoebophrya*는 지금까지 7종이 알려져 있는데, 이 중에서 3종만이(*A. grassei*, *A. leptodisci*, *A. ceratii*) 다른 외편모류를 감염시킨다(Cachon and Cachon, 1987). 이 3종 중에서 *A. grassei*와 *A. leptodisci*는 숙주 특이성이 있으며, 전자는 어류를 감염시키는 기생성 외편모류 *Oodinium*을 감염시키는 초기 기생성 외편모류(hyperparasite)이고, 후자는 종속영양성 외편모류

Table 1. Occurrence of the parasitic dinoflagellate *Amoebophrya* in dinoflagellate hosts. The site of infection and prevalence(=percent hosts infected in field studies) are given together. *Mean prevalence values in parentheses. P: photosynthetic, H: heterotrophic, N: nucleus, C: cytoplasm. (Modified from Coats, 1999).

Athecate/ thecate	Nutri- tion	Host species	Infection site	Prevalence (%)	Location	References
Athecate	P	<i>Akashiwo sanguinea</i>	N	-	Puget Sound, USA	Nishitani <i>et al.</i> (1985)
				40(4)*	Chesapeake Bay, USA	Coats and Bockstahler(1994)
				14(1)	Rhode River, USA	Coats <i>et al.</i> (1996)
	P	<i>Cochlodinium</i> sp.	C	-	Algiers Bay, Africa	Cachon(1964)
	P	<i>Gymnodinium instriatum</i>	C	-	Chesapeake Bay, USA	Park <i>et al.</i> (2002), Coats and Park(2002)
	P	<i>Gyrodinium aureolum</i>	-	<10	Perch Pond, USA	Jacobson(1987)
	P	<i>Gyrodinium uncatenum</i>	C	81(2)	Rhode River, USA	Coats <i>et al.</i> (1996)
	P(?)	<i>Gyrodinium</i> sp.	C	-	Algiers Bay, Africa	Cachon(1964)
				-	Plymouth, England	Lebour(1917)
				-	Southern California	Kofoid and Swezy(1921)
				-	North Sea	Lebour(1925)
	P	<i>Karlodinium micrum</i>	N, C	-	Chesapeake Bay, USA	Coats and Park(2002)
	P	<i>Phaeopolykrikos</i> sp.	-	-	Puget Sound, USA	Nishitani <i>et al.</i> (1985)
	H	<i>Oxyrrhis marina</i>	-	-	Sete, France	Chatton and Biecheler(1935)
	H	<i>Polykrikos kofoidi</i>	-	-	-	Drebes(1984)
Thecate	P	<i>Alexandrium catenella</i>	N	30-40	Sequim Bay, USA	Taylor(1968),
				2-47	Puget Sound, USA	Nishitani and Chew(1984), Nishitani <i>et al.</i> (1984, 1985)
	P	<i>Alexandrium tamarensis</i>	-	<10	Perch Pond, USA	Jacobson(1987)
	P	<i>Ceratium furca</i>	C	-	Kiel Bay, Germany	Elbrächter(1971, 1973)
	P	<i>Ceratium fusus</i>	N	-	Kiel Bay, Germany	Bütschli(1887), Elbrächter(1971, 1973)
				0.8	French Mediterranean	Koeppen(1894, 1903)
					Puget Sound, USA	Nishitani <i>et al.</i> (1985)
	P	<i>Ceratium longipes</i>	N	-	Kiel Bay, Germany	Elbrächter(1971, 1973)
				-	-	Elbrächter and Schnepf(1998)
	P	<i>Ceratium tripos</i>	N	-	Kiel Bay, Germany	Borgert(1898), Bütschli(1887), Elbrächter(1971, 1973)
				-	French Mediterranean	Koeppen(1894, 1903)
	P	<i>Ceratium</i> sp.	N	-	Algiers Bay, Africa	Cachon(1964)
	P	<i>Dinophysis norvegica</i>	N(?)	2	Mahone Bay, Canada	Fritz and Nass(1992)
	P	<i>Dinophysis</i> sp.	-	-	North Sea	Lebour(1925)
				-	Puget Sound, USA	Nishitani <i>et al.</i> (1985)
	P	<i>Goniodoma</i> sp.	N	-	Algiers Bay, Africa	Cachon(1964)
	P	<i>Gonyaulax</i> sp.	N	-	Algiers Bay, Africa	Cachon(1964)
	P	<i>Heterocapsa triquetra</i>	-	10	Perch Pond, USA	Jacobson(1987)
	P	<i>Oxytoxum</i> sp.	-	-	Puget Sound, USA	Nishitani <i>et al.</i> (1985)
	P	<i>Prorocentrum gracile</i>	-	<10	Perch Pond, USA	Jacobson(1987)
	P	<i>Prorocentrum minimum</i>	N	40	Greenwich Cove, USA	Maranda(2001)
	P	<i>Prorocentrum micans</i>	C	-	Algiers Bay, Africa	Cachon(1964)
				-	Kiel Bay, Germany	Elbrächter(1971)
	P	<i>Prorocentrum</i> sp.	N	-	Algiers Bay, Africa	Cachon(1964)
	P	<i>Scrippsiella trochoidea</i>	-	-	Sequim Bay, USA	Taylor(1968)
				-	Puget Sound, USA	Nishitani <i>et al.</i> (1985)
				-	Kiel Bay, Germany	Elbrächter(1971)
				33(6)	Rhode River, USA	Coats <i>et al.</i> (1996)
	P	<i>Scrippsiella</i> sp.	C	50	Mahone Bay, Canada	Fritz and Nass(1992)
	P	<i>Scrippsiella</i> spp.	-	<10	Perch Pond, USA	Jacobson(1987)
	H	<i>Diplopsalis lenticula</i>	-	-	North Sea	Lebour(1925)
	H(?)	<i>Kryptoperidinium foliaceum</i>	-	-	Sete, France	Chatton and Biecheler(1935)
				<10	Perch Pond, USA	Jacobson(1987)
	H	<i>Oblea rotunda</i>	-	<10	Perch Pond, USA	Jacobson(1987)
	H	<i>Peridinium</i> sp.	-	-	North Sea	Lebour(1925)
	H(?)	<i>Plectodinium nucleovolvatum</i>	-	-	Sete, France	Chatton and Biecheler(1935)
	H(?)	<i>Plectodinium</i> sp.	N	-	Algiers Bay, Africa	Cachon(1964)
H	<i>Protoperidinium depressum</i>	-	-	Puget Sound, USA	Nishitani <i>et al.</i> (1985)	
H	<i>Protoperidinium minutum</i>	-	10	Perch Pond, USA	Jacobson(1987)	
H	<i>Protoperidinium pellucidum</i>	-	<10	Perch Pond, USA	Jacobson(1987)	
H	<i>Protoperidinium</i> sp.	-	-	Puget Sound, USA	Nishitani <i>et al.</i> (1985)	
H	<i>Zygabikodinium lenticulatum</i>	-	<10	Perch Pond, USA	Jacobson(1987)	

Leptodiscus medusoides(=*Pratjetella medusoides*)를 감염시킨다. 세번째의 *A. ceratii*만이 숙주 특이성이 없고, 24속 40여종 이상의 자유유영 생활을 하는 와편모류(*free-living dinoflagellates*) 숙주를 감염시키는 것으로 알려져 왔다(Cachon, 1964; Taylor, 1968; Elbrächter, 1973; Nishitani *et al.*, 1985; Fritz and Nass, 1992; Coats and Bockstahler, 1994; Coats *et al.*, 1996; Maranda, 2001; Table 1). 지금까지 *A. ceratii*에 의해 감염되는 것으로 보고된 유독성 및 유해성 적조를 일으키는 종을 포함한 와편모류 종들과 감염위치(핵 또는 세포질), 자연 상태에서 그들의 감염수준(*prevalence*)을 Table 1에 요약하였다. Cachon(1964)은 수많은 와편모류 종들에서 *A. ceratii*의 감염을 연구하면서, 무각성 와편모류들은 세포질이 감염되는 반면에 *Prorocentrum micans*를 제외한 유각성 와편모류들은 핵이 감염된다는 점을 보고하였다. 그러나 이후의 많은 연구 결과들에 의하면(Table 1), 무각성 와편모류 또한 핵이 감염될 수 있으며(예를 들면, *A. sanguinea*와 *K. micrum*), 유각성 와편모류에서도 세포질이 감염 될 수 있다(예를 들면, *Ceratium furca*, *C. longipes*, *Scrippsiella* sp.). 한편, 자연 상태에서 *Amoebophrya* spp.에 의한 감염은 미미한 수준에서부터 80%이상의 높은 감염수준까지 매우 큰 변화를 보인다(Table 1).

*Amoebophrya*중 숙주 특이성을 갖는 *A. grassei*와 *A. leptodisci*를 제외하면, 자유 유영생활을 하는 와편모류를 감염시키는 기생성 와편모류는 지금까지 모두 숙주 특이성이 없는 *A. ceratii*에 의한 것으로 간주되어 왔다. 그러나, 최근의 연구들은 *A. ceratii*가 아마도 숙주 특이성을 갖고 있는 여러 분류군(*taxa*)으로 구성된 종 복합체(*species complex*)임을 제시한다(Coats *et al.*, 1996; Elbrächter and Schnepf, 1998; Coats, 1999; Gunderson *et al.*, 2000; Coats and Park, 2002). 예를 들면, Coats *et al.*(1996)은 *A. sanguinea*를 감염시키는 *A. ceratii*는 *Gyrodinium uncatenum*, *Scrippsiella trochoidea* 및 *Ceratium furca* 등의 다른 와편모류들을 감염시키는데 실패했음을 보고하였다. Elbrächter and Schnepf(1998)는 감염된 *Ceratium tripos*를 감염이 안된 *C. tripos*에 접종시에는 감염이 일어났으나, *Prorocentrum micans*에 접종시에는 이 종을 감염시키지 못한다는 것을 보고한 바 있다. Gunderson *et al.*(2000)은 미국 체사피크만에서 와편모류들을 감염시키는 *Amoebophrya* strains간에 rRNA 서열의 뚜렷한 차이를 밝혀 이들이 유전학적으로 다양함을 보여주었다. Janson *et al.*(2000)은 *Dinophysis norvegica*를 감염시키는

Amoebophrya sp.의 18S rRNA 유전자 서열을 분석하여 이전에 Gunderson *et al.*(1999)에 의해 발표된 *A. sanguinea*로 부터의 *Amoebophrya* sp.의 서열과 비교함으로써, 그들이 동일종이 아닌 여러 종의 복합체라는 주장을 지지하였다. 최근에 Coats and Park (2002)는 3종의 *A. sanguinea*, *G. instriatum* 및 *K. micrum*를 각각 감염시키는 *Amoebophrya* spp.의 *dinospores*를 가지고 교차감염(*cross infection*) 실험한 결과 자기의 일차 숙주 와편모류가 아닌 다른 와편모류를 감염시키지 못하거나 설령 감염시켰다 하더라도 성숙에 이르지 못한다는 결과를 보고하였고, 이전에 언급하였던 것처럼 각 *dinospores*들의 서로 다른 생물학적 특성들과 더불어 *A. ceratii*가 여러 종으로 이루어진 복합체라는 주장(Coats *et al.*, 1996)을 더욱 지지하였다. 이러한 맥락에서 본 논문에서는 특별한 언급이 없을 경우를 제외하고는 각 기생성 와편모류 종을 *Amoebophrya* sp.라고 표현하였다.

숙주 와편모류의 생리 및 동태에 미치는 영향

기생성 와편모류 *Amoebophrya*가 숙주 와편모류를 감염시킨 후 vermiform을 생성하기까지의 기간 즉, 영양체의 세포내 발달기간 동안 숙주 와편모류의 생리 및 동태에 미치는 영향에 대한 연구는 현재까지 매우 제한적이며, 연구된 숙주 종도 소수의 독립영양성 와편모류에 국한되어 있다(Park *et al.*, 2002). 숙주 와편모류들은 *Amoebophrya* sp.에 의해 일단 감염되고 나면 더이상 성장하지 못하며 생식능력을 잃어버린다(Elbrächter, 1973; Coats and Park, 2002; Park *et al.*, 2002). 광합성을 하는 독립영양성 와편모류들의 경우에는 *Amoebophrya* sp.에 의해 감염된 후 그들의 광합성 능력이 크게 영향을 받으며, 감염되는 위치에 따라서 영향받는 속도가 다르다(Park *et al.*, 2002). 예를 들면, *Amoebophrya* sp.에 의해 항상 핵이 감염되는 와편모류 *A. sanguinea*는 감염된 후 16시간 이내에 빠른 속도로 그들의 광합성 능력이 감소한 반면에, 항상 세포질이 감염되는 *G. instriatum*은 감염 말기까지 높은(감염이 안된 것과 비교시 약 80% 수준) 광합성률을 유지한다(Fig. 5). 대부분의 독립영양성 와편모류들은 뚜렷한 광합성의 일주기를 나타내는데(Prézelin, 1992), *Amoebophrya* sp.에 의한 감염은 이러한 일주기 양상을 변화시킬 수도 있다. 감염된 *A. sanguinea*는 감염 후 곧바로 광합성의 일주기 양상을 잃어버리는 반면, *G. instriatum*은 감염 후 말기상태에 이르기까지 계속해서 일주기 양상을 나타낸

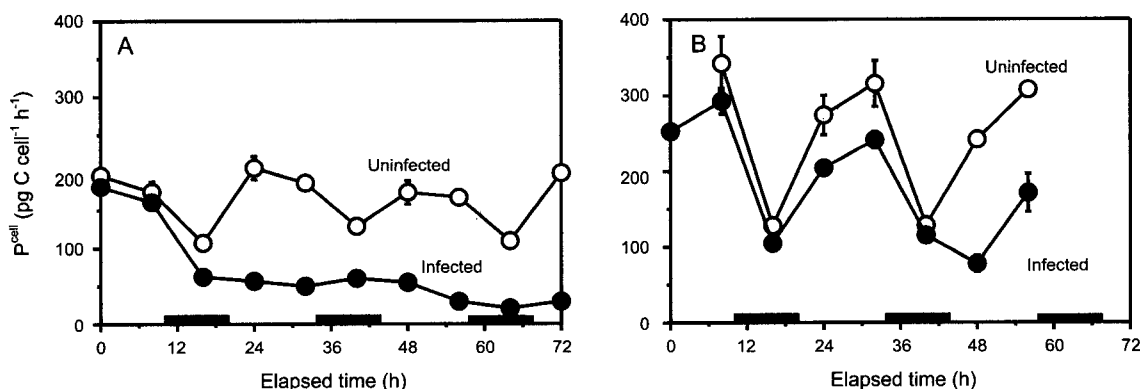


Fig. 5. Diel variations in cell-specific rates of photosynthesis in infected and uninfected cultures of (A) *Akashiwo sanguinea* and (B) *Gyrodinium instriatum*. (From Park *et al.*, 2002).

다. 감염 후에 두 외편모류 숙주간에 이러한 광합성 일주기 양상의 차이는 감염위치(핵 또는 세포질)와 관련이 있는 것으로 판단된다(Park *et al.*, 2002). *Amoebophrya* sp.는 독립영양성 외편모류의 빛 흡수 능력에도 영향을 미칠 수 있는데, 예를 들면 감염된 *A. sanguinea*와 *G. instriatum*은 감염 후 시간이 경과함에 따라 적색 파장대에서는 빛 흡수가 감소하고 청색 파장대에서는 증가하여, 그들의 빛 흡수계수는 감염이 안된 숙주들과 비교시 최고 약 60% 만큼 증가될 수 있다. 감염된 독립영양성 외편모류들이 감염이 안된 것에 비해 더 많은 빛을 흡수함에도 불구하고 광합성률이 더 낮은 것은 감염된 숙주내에서 *Amoebophrya* sp.가 마치 빛을 흡수하지만 여기 에너지를 광합성 반응센터로 전달하지 않는 특성을 갖고 있는 비광합성 색소 또는 광보호 색소처럼 행동하기 때문일 수 있다(Park *et al.*, 2002).

한편, 기생성 외편모류 *Amoebophrya* spp.는 숙주 외편모류의 동태에도 크게 영향을 미칠 수 있다. Coats and Bockstahler(1994)는 미국 체사피크만에서 숙주 *A. sanguinea*의 밀도는 표층에서 높은 반면에 *Amoebophrya* sp.에 의한 감염수준은 이보다 수 m 아래의 밀도경사층에서 최대를 보인 흥미로운 수직분포를 발견하였으며(Fig. 6), 게다가 표층보다는 이 밀도경사층 근처에 감염 말기 상태의 숙주가 초기 감염상태의 숙주보다 3배 더 많이 분포한다는 점을 보고하였다. 현장에서 숙주 밀도와 감염수준간에 수직적으로 뚜렷하게 분리된 공간분포에 대해서, 그들은 감염된 숙주 외편모류는 침강속도가 증가하여 표층으로부터 빨리 가라앉거나 광주성(phototaxis)을 잃어버려 낮에 표층으로 다시 올라오지 못해 공간적으로 분리됐을 것으로 해석하였다. 최근에 Park *et al.*(in press)은 실험실내에서 *A. sanguinea*를 가지고 모의 일주 수직이동 실험을 통해 Coats and Bockstahler(1994)의 가설을 시험하였다. 그들의 실험실내 모의 일주 수직이동 실험 결과에 의하면, 감염된 *A. sanguinea*는 감염 주기의 대부분에 걸쳐서 감염이 안된 것과 유사하게 낮에는 표층 바로 아래에 강하게 모였다가 밤에는

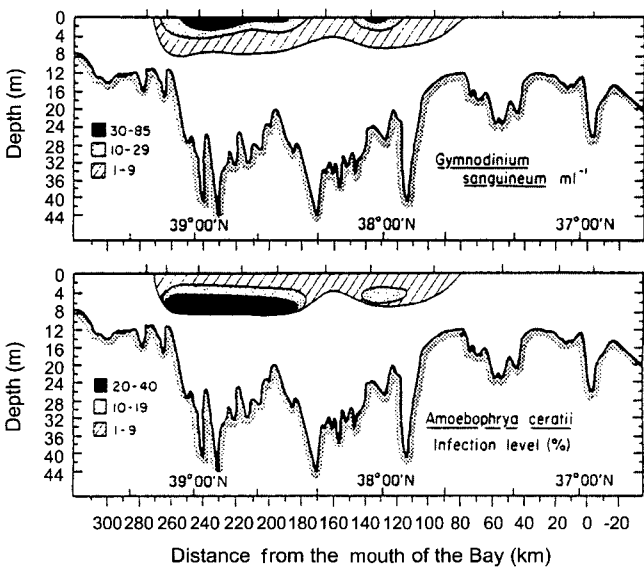


Fig. 6. Vertical distribution of host abundance (upper panel) and parasite prevalence (lower panel). (From Coats and Bockstahler, 1994).

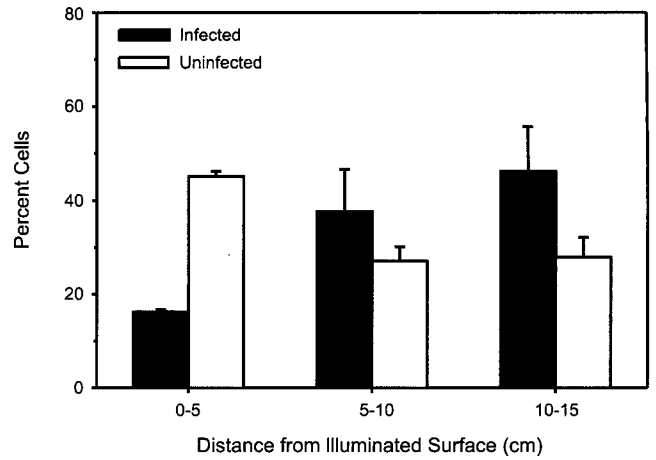


Fig. 7. Plot of phototaxis precision strength in infected (dark bars) and uninfected (white bars) *Akashiwo sanguinea* in the late stage of the infection cycle. (From Park *et al.*, in press).

고르게 퍼지는 형태의 강한 일주 수직이동 양상을 나타냈으나, 감염 말기 상태에 이르러서는 갑자기 이 양상이 사라진다. 감염된 *A. sanguinea*가 말기 상태에서 일주 수직이동 능력을 잃어버리는 것은 광주성 및 유영속도의 변화들과 관련이 있다(Park *et al.*, in press). 즉, 감염이 안된 *A. sanguinea*는 강한 양의 광주성을 보인 반면에 감염된 것은 음의 광주성을 나타냈고(Fig. 7), 유영속도는 감염된지 1일 이후부터는 감염이 안된 것과 뚜렷한 차이를 나타내기 시작하여 말기상태에 이르러서는 약 37%까지 감소한다(Fig. 8). 감염된 *A. sanguinea*가 광주성을 상실하는 이유에 대해서는 현재 명확하게 밝혀진 바는 없으나, 추정되는 한가지 가능성으로는 아마도 *Amoebophrya* sp.가 자기 숙주의 광수용체(또는 안점) 등을 가림(blinding)으로써 빛을 감지해서 방향을 전환하는 능력을 제거하였을 수 있다는 점이다. 그러나 이 외편모류의 기생생물은 항상 핵을 감염시킨 다음 핵 내부에서 성장하기 때문에(Coats and Bockstahler, 1994), 이러한 제거현상은 숙주 세포내 구조 물질들에 대한 섭취나 소화와 같은 직접적인 물리적 상호작용을 통해서

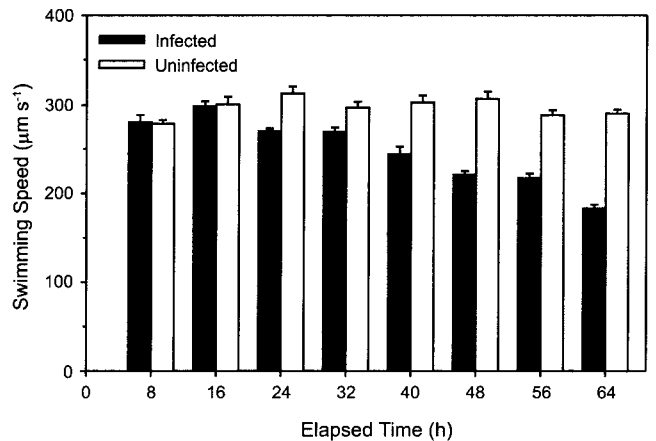


Fig. 8. Swimming speed of infected and uninfected *Akashiwo sanguinea* over the infection cycle of the parasite. (From Park *et al.*, in press).

일어날 가능성은 없을 것으로 판단된다. 이것보다는 핵 기능의 마비로 인해서 광수용체로부터 편모에 이르기까지의 신호전달사슬에 참여하는 여러 효소나 이온 등이 더이상 생성되지 않기 때문에 신호전달사슬의 생리적, 생화학적 상태가 변화되는 간접적인 경로로 유발될 가능성이 많다. 광주성을 상실하게 할 수 있는 다른 대안으로는 숙주내부에서 기생생물의 성장이 숙주의 광수용체를 그늘지게(shading) 함으로써 광주성을 변화시킬 수 있다는 점이다. 많은 외편모류들에서 광수용체는 대개 복부 측(ventral surface)의 중구 바로 아래 또는 횡구와 중구가 만나는 근처의 종편모 기저부 아래에 위치하는데(Levandowsky and Kaneta, 1987; Kreimer, 1994), *Amoebophrya* sp.의 성장으로 인해 늘어나는 숙주의 상각(episome)은 광수용체에 도달하는 빛을 부분적으로 차단하는 효과를 가질 수 있다.

생지화학적 물질순환 및 먹이망에서 기생생물의 역할

플랑크톤 생태학과 표영생태계에서 기생의 생태학적 중요성이 그 동안 간과되어온 경향이 있다(Elbrächter and Schnepf, 1998). 해양생태계의 물질과 에너지 흐름에서 기생성 외편모류 *Amoebophrya* sp.를 포함한 기생생물들이 얼마나 중요한 역할을 담당하고 있고, 먹이망내에서 그들의 역할 등에 대해 아직 정량적으로 평가되지 않았다. 그럼에도 불구하고 최근에 보고된 몇몇의 연구들은 해양의 생지화학적 물질순환과 먹이망내에서 기생성 외편모류가 중요한 역할을 담당할 가능성을 시사한다. Coats and Bockstahler(1994)는 감염된 외편모류 *A. sanguinea*에서 *Amoebophrya*의 영양체가 완전히 성숙한 다음 vermiform이 숙주 세포밖으로 나올 때, 영양체에 의해 이용되지 않은 숙주의 물질들이 이 때 버려진다는 점을 주목하였다. 최근에 Yih and Coats(2000)는 숙주 외편모류 *A. sanguinea*의 생체량 중 31~48%가 새로이 형성되는 *Amoebophrya*의 dinospores의 생체량으로 전환된다고 추정하였다. 위의 두 연구 결과들은 숙주 외편모류가 기생성 외편모류에 의해 감염되어 죽을 때 숙주 물질의 상당한 부분(최고 69%까지)이 입자성 및 용존성 유기물로 방출된다는 것을 시사한다. 그러므로 기생성 외편모류의 감염으로 인한 숙주의 사망은 자연 사망할 때보다 시간적으로 더 빨리 숙주로부터 다량의 유기물이 방출되게 할 수 있다. 게다가, 기생생물에 의한 감염은 숙주를 감염시킨 후 숙주가 사망하기까지의 감염기간 동안(즉, 영양체의 성장기간)에도 숙주로부터 상당한 양의 용존 유기물이 인위적으로 방출되게 할 가능성이 있다. Park et al.(2002)은 *Amoebophrya* sp.에 의해 세포질이 감염된 *G. instriatum*이 감염 말기상태까지 활발하게 광합성을 함에도 불구하고 성장을 하지 못한다고 보고하였는데, 성장을 하지 못하는 원인중의 하나로서 감염기간동안 새로이 생성된 광합성 유기물이 숙주 세포 밖으로 계속적으로 누출되기 때문인 것으로 해석하였다. 실험실내 배양실험동안 *Amoebophrya* spp.에 의해 각각 핵과 세포질이 감염되는 *A. sanguinea*와 *G. instriatum*의 프로타골(Protargol)로 염색된 시료들에서 전자의 경우는 숙주가 죽게되는 시점에서만 박테리아의 밀도가 급격하게 증가하였으나, 후자에서는 전체 감염주기에 걸쳐 점차적으로 증가하는 경향을 보였다(저자의 관찰 경험). 이러한 결과 및 관찰들은 이전 연구들에 의해 중요하게 인식되어 왔던 유기물 생성 기작들, 예를 들면 식물플랑크톤에 의한 배출(예를 들면, Lancelot, 1979; Fogg, 1983; Williams,

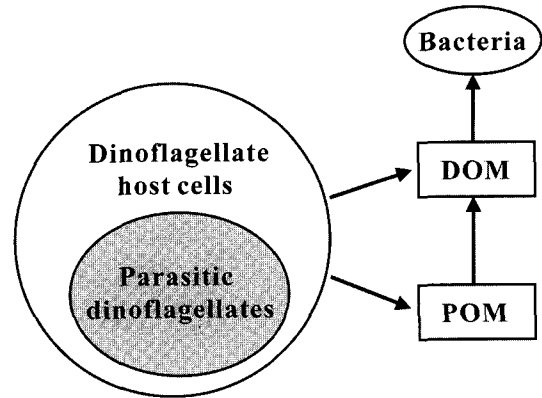


Fig. 9. Diagram of material flows within a food web system consisting of dinoflagellate host cells, parasitic dinoflagellates, and bacteria.

1990), 원생동물 및 동물플랑크톤에 의한 생성(예를 들면, Lampert, 1978; Nagata and Kirchman, 1992; Chase and Price, 1997; Strom et al., 1997; Ferrier-Pagès et al., 1998; Pelegrí et al., 1998; Nagata, 2000), 바이러스 감염에 의한 생성(예를 들면, Bratbak et al., 1990; Fuhrman, 1992; Weinbauer and Peduzzi, 1995; Gobler et al., 1997; Shibata et al., 1997) 등과 더불어, 기생성 외편모류에 의한 감염은 숙주 사망시에 또는 전체 감염주기 동안 숙주로부터 상당한 유기물의 방출을 유발하는 중요한 기작임을 시사한다(Fig. 9).

감염 위치의 차이(핵 또는 세포질에 따라 기생성 외편모류 *Amoebophrya* sp.가 일차생산(독립영양성 외편모류의 경우) 및 플랑크톤 군집의 영양역학(trophodynamics)에 미치는 영향도 변이가 있을 것으로 생각된다(Park et al., 2002). 즉, 항상 핵이 감염되는(endonuclear) 숙주 종들의(예를 들면, *A. sanguinea*) 대번식시에 기생성 외편모류에 의한 감염수준이 높다면 숙주가 사망하기 이전에 이미 감염초기 부터 상당하게 일차생산이 감소되어 상위 영양단계로의 물질흐름이 크게 감소될 것이다. 반면, 항상 세포질이 감염되는(intracytoplasmic) 숙주 종(예를 들면, *G. instriatum*)이 대번식 할 경우에 기생성 외편모류에 의한 감염이 높다면 숙주 치사전에는 일차생산에 큰 영향을 주지는 못하지만 감염과정동안 숙주 세포로부터 용존 유기물의 배출이 증가될 수 있고, 이것은 결국 박테리아 생산력의 증가와 미소생물고리(microbial loop)의 활성화를 초래할 것으로 생각된다. 앞으로의 연구들에서는 감염 위치가 서로 다른 숙주가 감염되었을 때 플랑크톤 군집의 영양역학과 미소생물고리에 미치는 영향에 대해서 정량적인 평가가 요망된다.

기생성 외편모류는 비록 일시적일지라도 미소생물고리내에서 여러 영양단계간에 새로운 연결고리를 생성할 수 있어서(Maranda, 2001), 이전에 생각되어 왔던 것보다(Azam et al., 1983) 훨씬 더 복잡한 미소생물 먹이망 형성에 기여할 수 있다. 즉, 감염이 안된 외편모류들은 섭식작용 등에 의해서 대개 상위 영양단계로 물질과 에너지가 곧바로 전달된다. 그러나 기생생물에 감염시에는 상대적으로 크기가 큰 숙주 외편모류의 생체량이 사망과 동시에 크기가 작은 수많은 dinospores로 재포장(repackaging)되는 생물학적 전환(biological transformation)이 일어나고, 이어서 이들 dinospores는 섬모류 등의 포식자들에게 먹이로서 이용/소화될 수

있으므로(Maranda, 2001; Johansson and Coats, 2002) 숙주 외편모류가 지녔던 물질과 에너지가 미소생물고리내에서 보다 오랜기간 동안 머무를 수 있는 가능성이 더욱 커질 것으로 생각된다.

적조제어를 위한 응용과 한계

기생성 외편모류 *Amoebophrya* sp.에 의해 감염된 숙주 외편모류는 항상 사망한다는 사실과 자연상태에서 어떤 외편모류들에서는 이 기생성 외편모류에 의한 감염수준이 높게 나타난다는 점 때문에 이 기생생물이 적조제어에 이용될 수 있다고 인식하였다(Taylor, 1968; Taylor and Pollinger, 1987). 그러나 적조를 제어하기 위한 생물학적 방법으로서의 가능성은 Taylor(1968)에 의해 처음 제안된 이후 Nishitani *et al.*(1985)에 의해 다시 기각되었다. 그 이유는 적조를 제어하기 위해서는 특정 적조 원인종에 대해 요구되는 *Amoebophrya ceratii*의 숙주 특이성을 확인하지 못한 때문이었다. 그러나, Coats *et al.*(1996)의 연구를 기점으로 한 최근까지의 많은 연구결과 점차적으로 *A. ceratii*가 숙주 특이성을 갖는 여러 종으로 구성된 복합체라는 주장이 더욱 설득력을 얻게되어, 이 기생성 외편모류를 이용한 적조제어의 가능성이 다시 주목받고 있는 상태이다.

그러나 자연상태에서 적조를 제어하기 위한 목적으로 *Amoebophrya*를 이용하기 위해서는 먼저 이 기생성 외편모류의 감염 성공률에 미치는 여러 환경학적, 생물학적 요인들의 영향을 파악하는 일이 선행되어야 한다. 예를 들면, 빛의 세기, 수온, 염분, 영양염(Nishitani *et al.*, 1985; Yih and Coats, 2000), 해역의 수심 및 안정도(Coats *et al.*, 1996), 숙주 외편모류의 밀도(Cachon, 1964; Taylor, 1968, Nishitani *et al.*, 1984) 및 dinospore와 숙주세포간의 접촉률(encounter rate), 포식(Maranda, 2001; Johansson and Coats, 2002) 등의 다양한 요인들이 감염 성공률에 어떻게 영향을 미치는지 정확하게 이해할 필요가 있으나 아직 이들에 대한 정보가 부족한 실정이다. 이러한 이유는 자연상태에서는 다양한 요인이 복합적으로 영향을 미칠 수 있기 때문에 하나의 요인에 의한 영향 정도를 정밀하게 측정할 수 없으며, 한편으로는 실험실 조건하의 잘 조절된 상태에서 시험할 수 있는 각 기생생물-숙주관계의 배양이 부족하였기 때문일 수 있다. 일반적으로 숙주의 높은 밀도가 기생생물의 높은 감염수준과 양의 상관관계를 갖는다고 생각되어 왔지만(Cachon, 1964; Taylor, 1968), Nishitani *et al.*(1985)은 미국 워싱턴 Sequim Bay에서 *A. ceratii*에 의한 *Alexandrium*(=*Gonyaulax catenella*)의 높은 감염수준이 숙주의 높은 밀도와 관련이 있기보다는 영양염 농도(특히, 낮은 인산염 농도)와 연관이 있다고 제안하였다. 그러나 그들 자료를 면밀하게 검토해 볼 때 기생성 외편모류의 높은 감염율이 낮은 인산염 농도와 관련이 있다는 그들의 주장은 다소 무리가 있는 것처럼 보인다. 최근에 Yih and Coats(2000)는 *A. sanguinea*를 감염시키는 *Amoebophrya* sp.를 가지고 실험실내 실험을 통해서, *Amoebophrya* sp.의 dinospores의 감염 성공률은 숙주가 성장하는 영양염 환경과 숙주 밀도에 의존함을 보여주었다(Fig. 10). 즉, 영양염이 풍부한 배지에서 성장한 숙주로부터 생성된 *Amoebophrya* sp.의 dinospores가 영양염이 부족한 배지에서 성장한 숙주로부터 생성된 것보다 더 성공적으로 새로운 숙주를 감염시킬 수 있으며, 각각의 서로 다른 영양염 환경하에서 감염 성공률은 숙주의 밀도가 증가할수록 증가하는 경향을 보였다. 기

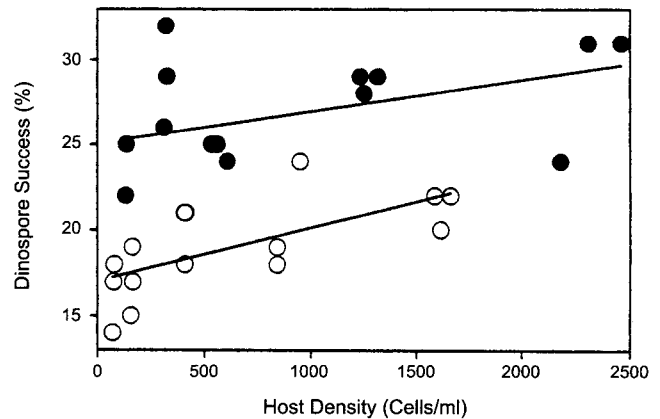


Fig. 10. Percent dinospores of *Amoebophrya* sp. that successfully infected *Akashiwo sanguinea* cultures grown in nutrient-rich (●) and -poor (○) media. (From Yih and Coats, 2000).

생성 외편모류의 감염 성공률에 영향을 주는 생물학적 요인 중의 중요한 것으로는 포식작용이 있다. Maranda(2001)는 종피성 섬모류인 *Helicostomella subulata*와 일부 rotifers가 *Prorocentrum minimum*을 감염시키는 *Amoebophrya* sp.의 dinospores를 활발하게 포식할 수 있음을 관측하였다. Johansson and Coats(2002)는 실험실내 실험과 체사피크만에서의 현장 실험을 통해서 섬모류 *Strobilidium* sp.가 *A. sanguinea*를 감염시키는 *Amoebophrya* sp.의 dinospores를 포식함으로써 이 기생성 외편모류의 감염 성공률이 감소함을 보고하였다. 섬모류에 의한 포식작용 이외에도 종속 영양성 외편모류와 후생동물플랑크톤 등에 의한 포식작용 또한 *Amoebophrya* sp.의 감염 성공률에 크게 영향을 미칠 수 있을 것으로 생각되지만, 현재 이에 대한 보고가 없는 상태이다. 한편, 연안해역에 유입되는 다양한 화학 오염물질, 서식처의 교란 및 부영양화 등의 환경 stressors들이 기생생물의 감염율을 상당히 감소시킬 수 있는 것으로 제안되어 왔으나(Lafferty and Kuris, 1999), 이 요인들이 기생성 외편모류 *Amoebophrya* sp.의 감염 성공률에 미치는 영향 정도는 아직 평가되어야 할 숙제로 남아있다. 위에서 살펴본 바와 같이, 기생생물의 감염 성공률에 영향을 미치는 다양한 요인들에 대한 보다 심도있는 이해는 적조제어에 응용시 효율을 높이는데 많은 도움을 줄 것으로 기대된다.

앞으로의 연구

현재까지 기생성 외편모류 *Amoebophrya* sp.에 대해서 우리가 알고 있는 대부분의 지식은 매우 제한된 소수의 숙주-기생생물 관계(예를 들면, *A. sanguinea*와 *Amoebophrya* sp.)로 부터 얻어졌다고 해도 과언이 아니다. 비록 최근에 숙주로서 다른 외편모류를 이용하는 *Amoebophrya* sp.의 생태, 생리적 특성들이 단편적으로 보고되었으나 아직 해결해야 할 과제들이 많이 남아있다. 숙주의 생물학에 미치는 기생생물의 영향을 더 잘 이해하기 위해서는 우선 기생생물에 감염된 각 적조 원인종으로부터 기생생물을 분리, 순수 배양하는 것이 시급한 과제라 할 수 있다. 다음으로는 순수 배양된 각 기생생물 자체의 생물학적 특성을 파악하는 일이 선행되어야 할 것으로 판단된다. 숙주의 생리에 미치는 영향을 파악하

기 위한 이전 연구는 주로 독립 영양성 와편모류 숙주에 국한되어 왔으나, 유독성 및 종속 영양성 와편모류의 생리에는 어떤 영향을 미치는지를 연구하는 것은 흥미로운 과제가 될 것이다. 예를 들면, 독소 생성 적조 원인종이 기생성 와편모류에 감염된 후 독소 생성능 변화에 대한 연구는 수산양식과 공중위생의 측면에서도 중요한 의미가 있다. 기생생물에 감염된 종속 영양성 와편모류의 포식 능력의 변화연구는 해양 생태계의 구조 및 생물학적 과정들과 직접적으로 관련되므로 그 의미가 중대하다. 생지화학적 물질순환의 관점에서 볼 때, 입자성 및 용존성 유기물의 형성뿐만 아니라 금속 원소들의 순환에 기생생물이 기여하는 정도를 정량적으로 파악하는 연구가 필요하다. 한편, 지금까지 적조를 제어하기 위한 생물학적 방법들이 대개 실험실 배양 연구를 통해 그 가능성이 제시되어온 경향이 있으나, 실제로 적조가 일어난 해역에 응용한 연구가 미흡한 실정이다. 그러므로 장기적으로는 실험실내에서 짧은 시간내에 수많은 dinospore를 생성시킨 다음, 이를 현장에 직접 적용하여 제어하는 연구가 요망된다. 앞으로의 연구들에서 위에서 언급하였던 문제들에 대한 해결은 플랑크톤 생태학과 적조역학에서 기생생물의 역할을 보다 잘 이해할 수 있게 기여할 것으로 기대된다.

감사의 글

저자에게 기생성 와편모류에 관한 분야를 소개해 주고 관심을 갖게 해주신 미국 스미소니언 환경연구소의 D. Wayne Coats 박사님과 군산대학교 이원호 교수님께 진심으로 감사를 드립니다. I wish to express my gratitude to Dr. D. Wayne Coats (Smithsonian Environmental Research Center) and Prof. W. Yih (Kunsan National University), who introduced me to the field of parasitic dinoflagellates. 본 논문의 초고를 면밀하게 검토해 주시고 여러가지 좋은 의견을 주신 두 분의 심사위원 최중기 교수님(인하대)과 이원호 교수님(군산대)께 감사드립니다. 본 연구의 일부는 1999년 RRC 재정지원에 의해 수행됨.

참고문헌

- Anderson, D.M., 1997. Turning back the harmful red tide. *Nature* **388**: 513–514.
- Azam, F., T. Fenchel, J.G. Field, J.S. Gray, L.A. Meyer-Reil and F. Thingstad, 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **10**: 257–263.
- Borgert, A., 1898. Beiträge zur Kenntnis in *Sticholonche zanclea* und *Acanthometridenarten* vorkommenden Parasiten (Spiralkörper Fol, *Amoebophrya* Köppen). *Z. Wiss. Zool.*, **63**: 141–186.
- Bratbak, G., J.K. Egge and M. Heldal, 1993. Viral mortality of the marine alga *Emiliania huxleyi* (Haptophyceae) and termination of algal blooms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **93**: 39–48.
- Bratbak, G., M. Heldal, S. Norland and T.F. Thingstad, 1990. Viruses as partners in spring bloom microbial trophodynamics. *Appl. Environ. Microbiol.*, **56**: 1400–1405.
- Bratbak, G., M. Levasseur, S. Michaud, G. Cantin, E. Fernández, B.R. Heimdal and M. Heldal, 1995. Virus activity in relation to *Emiliania huxleyi* blooms: a possible mechanism of DMSP release? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **128**: 133–142.
- Bruning, K., R. Lingeman and J. Ringelberg, 1992. Estimating the impact of fungal parasites on phytoplankton populations. *Limnol. Oceanogr.*, **37**: 252–260.
- Brussaard, C.P.D., R. Thyrhaug, D. Marie and G. Bratbak, 1999. Flow cytometric analyses of viral infection in two marine phytoplankton species, *Micromonas pusilla* (Prasinophyceae) and *Phaeocystis pouchetii* (Prymnesiophyceae). *J. Phycol.*, **35**: 941–948.
- Bütschli, O., 1887. Protozoa. Abtheilung II. Mastigophora. In: Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, edited by Bronn, H.G., C.F. Winter, Leipzig, **1**: 617–1097.
- Cachon, J. and M. Cachon, 1969. Ultrastructure des *Amoebophryidae* (Péridiniens *Duboscquodina*). I. Manifestations des rapports entre l'hôte et le parasite. *Protistologica*, **5**: 535–547.
- Cachon, J. and M. Cachon, 1970. Ultrastructure des *Amoebophryidae* (Péridiniens *Duboscquodina*). II. Systèmes attractophoriens et microtubulaires; leur intervention dans la mitose. *Protistologica*, **6**: 57–70.
- Cachon, J. and M. Cachon, 1987. Parasitic dinoflagellates. In: The Biology of Dinoflagellates, edited by Taylor, F.J.R., Blackwell Sci. Pub., Oxford, pp. 571–610.
- Cachon, J., 1964. Contribution à l'étude des péridiniens parasites. Cytologie, cycles évolutifs. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, **6**: 1–158.
- Canter, H.M. and S.I. Heaney, 1984. Observations on zoospore fungi of *Ceratium* spp. in lakes of the English Lake District; importance for phytoplankton population dynamics. *New Phytol.*, **97**: 601–612.
- Caron, D.A., 2000. Symbiosis and mixotrophy among pelagic microorganisms. In: Microbial Ecology of the Oceans, edited by Kirchman, D.L., Wiley-Liss, Inc., New York, pp. 495–523.
- Chase, Z. and N.M. Price, 1997. Metabolic consequences of iron deficiency in heterotrophic marine protozoa. *Limnol. Oceanogr.*, **42**: 1673–1684.
- Chatton, É. and B. Biecheler, 1934. Les Coccidinidae, Dinoflagellés coccidiomorphes parasites de Dinoflagellés, et le phylum des Phytodinozoa. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **199**: 252–255.
- Chatton, É. and B. Biecheler, 1935. Les *Amoebophrya* et les *Hyalosaccus*: leur cycle évolutif. L'ordre nouveau des Coelomastigines dans les Flagellés. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **200**: 505–507.
- Chatton, É. and B. Biecheler, 1936. Documents nouveaux relatifs aux Coccidinides (Dinoflagellés parasites). La sexualité du *Coccidinium mesnili* n. sp. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **203**: 573–576.
- Coats, D.W. and J.F. Heinbokel, 1982. A study of reproduction and other life cycle phenomena in planktonic protists using an acridine orange fluorescence technique. *Mar. Biol.*, **67**: 71–79.
- Coats, D.W. and K.R. Bockstahler, 1994. Occurrence of the parasitic dinoflagellate *Amoebophrya ceratii* in Chesapeake Bay populations of *Gymnodinium sanguineum*. *J. Eukaryot. Microbiol.*, **41**: 586–593.
- Coats, D.W. and M.G. Park, 2002. Parasitism of photosynthetic dinoflagellates by three strains of *Amoebophrya* (Dinophyta): Parasite survival, infectivity, generation time, and host specificity. *J. Phycol.*, **38**: 520–528.
- Coats, D.W., 1999. Parasitic life styles of marine dinoflagellates. *J.*

- Eukaryot. Microbiol.*, **46**: 402–409.
- Coats, D.W., E.J. Adam, C.L. Gallegos and S. Hedrick, 1996. Parasitism of photosynthetic dinoflagellates in a shallow subestuary of Chesapeake Bay, USA. *Aquat. Microb. Ecol.*, **11**: 1–9.
- Daugbjerg, D., G. Hansen, J. Larsen and Ø. Moestrup, 2000. Phylogeny of some of the major genera of dinoflagellates based on ultrastructure and partial LSU rDNA sequence data, including the erection of three new genera of unarmoured dinoflagellates. *Phycologia*, **39**: 302–317.
- Doucette, G.J., 1995. Interaction between bacteria and harmful algae: a review. *Natural Toxins*, **3**: 65–74.
- Doucette, G.J., E.R. McGovern and J.A. Babinchak, 1999. Algicidal bacteria active against *Gymnodinium breve*(Dinophyceae). I. Bacterial isolation and characterization of killing activity. *J. Phycol.*, **35**: 1447–1454.
- Doucette, G.J., M. Kodama, S. Franca and S. Gallacher, 1998. Bacterial interactions with harmful algal bloom species: bloom ecology, toxigenesis, and cytology. In: *Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms*, edited by Anderson, D.M., A.D. Cembella and G.M. Hallegraeff, NATO ASI Series G: Ecological Sciences, Vol. 41, Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 619–647.
- Drebes, G., 1984. Life cycle and host specificity of marine parasitic dinophytes. *Helgoländer Meeresunters*, **37**: 603–622.
- ECOHAB, 1995. A National Research Agenda. Woods Hole Oceanographic Institution. Woods Hole, Massachusetts, 61 pp.
- Elbrächter, M. and E. Schnepf, 1998. Parasites of harmful algae. In: *Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms*, edited by Anderson, D.M., A.D. Cembella and G.M. Hallegraeff, NATO ASI Series G: Ecological Sciences, Vol. 41, Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 351–363.
- Elbrächter, M., 1971. Untersuchungen über die Populationsdynamik und Ernährungsbiologie von Dinoflagellaten im Freiland und im Labor. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel aus den Institut für Meereskunde.
- Elbrächter, M., 1973. Population dynamics of *Ceratium* in coastal waters of the Kiel Bay. *Oikos(suppl)*, **15**: 43–48.
- Erard-Le Denn, E., J.M. Chrétiennot-Dinet and I. Probert, 2000. First report of parasitism on the toxic dinoflagellates *Alexandrium minutum* Halim. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **50**: 109–113.
- Ferrier-Pagés, C., M. Karner and F. Rassoulzadegan, 1998. Release of dissolved amino acids by flagellates and ciliates grazing on bacteria. *Oceanol. Acta*, **21**: 485–494.
- Fogg, G.E., 1983. The ecological significance of extracellular products of phytoplankton photosynthesis. *Bot. Mar.*, **26**: 3–14.
- Freudenthal, H.D. and J.J. Lee, 1963. *Glenodinium halli* n. sp. and *Gyrodinium instriatum* n. sp., dinoflagellates from New York waters. *J. Protozool.*, **10**: 182–189.
- Fritz, L. and M. Nass, 1992. Development of the parasitic dinoflagellate *Amoebophrya ceratii* within host dinoflagellate species. *J. Phycol.*, **28**: 312–320.
- Fuhrman, J., 1992. Bacterioplankton roles in cycling of organic matter: the microbial food web. In: *Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea*, edited by Falkowski, P.G. and D. Woodhead, Plenum Press, New York, pp. 361–383.
- Fukami, K., A. Yuzawa, T. Nishijima and Y. Hata, 1992. Isolation and properties of a bacterium inhibiting the growth of *Gymnodinium nagasakiense*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **58**: 1073–1077.
- Fukami, K., T. Nishijima, H. Murata, S. Doi and Y. Hata, 1991. Distribution of bacteria influential on the development and the decay of *Gymnodinium nagasakiense* red tide and their effects on algal growth. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **57**: 2321–2326.
- Gobler, C.J., D.A. Hutchins, N.S. Fisher, E.M. Cosper and S.A. Sanudo-Wilhelmy, 1997. Release and bioavailability of C,N,P, Se, and Fe following viral lysis of a marine chrysophyte. *Limnol. Oceanogr.*, **42**: 1492–1504.
- Gunderson, J.H., S.H. Goss and D.W. Coats, 1999. The phylogenetic position of *Amoebophrya* sp. from *Gymnodinium sanguineum*. *J. Eukaryot. Microbiol.*, **46**: 194–197.
- Gunderson, J.H., S.H. Goss and D.W. Coats, 2000. rRNA sequence differences among *Amoebophrya* strains infecting dinoflagellates in Chesapeake Bay. *J. Eukaryot. Microbiol.*, **47**: 4A.
- Hallegraeff, G.M., 1993. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia*, **32**: 79–99.
- Hill, R.W., B.A. White, M.T. Cottrell and J.W.H. Dacey, 1998. Virus-mediated total release of dimethylsulfoniopropionate from marine phytoplankton: a potential climate process. *Aquat. Microb. Ecol.*, **14**: 1–6.
- Imai, I., Y. Ishida and Y. Hata, 1993. Killing of marine phytoplankton by gliding bacterium *Cytophaga* sp., isolated from the coastal sea of Japan. *Mar. Biol.*, **116**: 527–532.
- Jacobson, D.M., 1987. The Ecology and Feeding Biology of Thecate Heterotrophic Dinoflagellates. Ph.D. Thesis, WHOI-MIT Joint Program in Oceanography and Oceanographic Engineering, 210 pp.
- Janson, S., L. Gisselson, P.S. Salomon and E. Granéli, 2000. Evidence for multiple species within the endoparasitic dinoflagellate *Amoebophrya ceratii* as based on 18S rRNA gene-sequence analysis. *Parasitol. Res.*, **86**: 929–933.
- 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 dinoflagellates. *J. Eukaryot. 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.
- Jeong, H.J., S.K. Kim, J.S. Kim, S.T. Kim, Y.D. Yoo and J.Y. Yoon, 2001. Growth and grazing rates of the heterotrophic dinoflagellate *Polykrikos kofoidii* on red-tide and toxic dinoflagellates. *J. Eukaryot. Microbiol.*, **48**: 298–308.
- Johansson, M. and D.W. Coats, 2002. Ciliate grazing on the parasite *Amoebophrya* sp. decreases infection of the red-tide dinoflagellate *Akashiwo sanguinea*. *Aquat. Microb. Ecol.*, **28**: 69–78.
- Kamiyama, T., 1997. Growth and grazing responses of tintinnid ciliates feeding on the toxic dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama*. *Mar. Biol.*, **128**: 509–515.
- Kirchner, M., G. Sahling, C. Schütt, H. Döpke and G. Uhlig, 1999. Intracellular bacteria in the red tide-forming heterotrophic dinoflagellate *Noctiluca scintillans*. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.*, **54**: 297–310.

- Koeppen, N., 1894. *Amoebophrya stycholonchae* nov. gen. et sp. "corps spiral" de Fol. Zool. Anz., **17**: 417–424.
- Koeppen, N., 1903. *Hyalosaccus ceratii* nov. gen., nov. sp., parasit Dinoflagellat'. Zapiski Kiev. obshch., **16**: 89–135.
- Kofoid, C.A. and O. Swezy, 1921. Life cycles: effects of parasitism on life cycle, binary and multiple fission, encystment, sex. In: The Free-Living Unarmored Dinoflagellata. Univ. California Press, Berkeley, pp. 62–76.
- Kreimer, G., 1994. Cell biology of phototaxis in flagellate algae. Int. Rev. Cytol., **148**: 229–310.
- Lafferty, K.D. and A.M. Kuris, 1999. How environmental stress affects the impacts of parasites. Limnol. Oceanogr., **44**: 925–931.
- Lampert, W., 1978. Release of dissolved organic carbon by grazing zooplankton. Limnol. Oceanogr., **23**: 831–834.
- Lancelot, C., 1979. Gross excretion rates on natural marine phytoplankton and heterotrophic uptake of excreted products in the southern North Sea, as determined by short-term kinetics. Mar. Ecol. Prog. Ser., **1**: 179–186.
- Lebour, M.V., 1917. The Peridiniales of Plymouth Sound from the region beyond the breakwater. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., **11**: 183–200.
- Lebour, M.V., 1925. The dinoflagellates of northern seas. Mar. Biol. Assoc., Plymouth, 250 pp.
- Levandowsky, M. and P. Kaneta, 1987. Behavior in dinoflagellates. In: The Biology of Dinoflagellates, edited by Taylor, F.J.R., Blackwell Scientific, Oxford, pp. 360–397.
- Lovejoy, C., J.P. Bowman and G.M. Hallegraeff, 1998. Algacidal effects of a novel marine *Pseudoalteromonas* isolate (Class Proteobacteria, Gamma Subdivision) on harmful algal bloom species of the genera *Chattonella*, *Gymnodinium*, and *Heterosigma*. Appl. Environ. Microbiol., **64**: 2806–2813.
- Maranda, L., 2001. Infection of *Prorocentrum minimum* (Dinophyceae) by the parasite *Amoebophrya* sp. (Dinoflagellata). J. Phycol., **37**: 245–248.
- Matsuyama, Y., M. Miyamoto and Y. Kotani, 1999. Grazing impacts of the heterotrophic dinoflagellate *Polykrikos kofoidii* on a bloom of *Gymnodinium catenatum*. Aquat. Microb. Ecol., **17**: 91–98.
- Milligan, K.L.D. and E.M. Cosper, 1994. Isolation of virus capable of lysing the brown tide microalga, *Aureococcus anophagefferens*. Science, **266**: 805–807.
- Nagasaki, K. and M. Yamaguchi, 1997. Isolation of a virus infectious to the harmful bloom causing microalga *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae). Aquat. Microb. Ecol., **13**: 135–140.
- Nagasaki, K., K. Tarutani and M. Yamaguchi, 1999. Growth characteristics of *Heterosigma akashiwo* virus and its possible use as a microbiological agent for red tide control. Appl. Environ. Microbiol., **65**: 898–902.
- Nagasaki, K., M. Ando, I. Imai and Y. Ishida, 1994a. Viral mortality in the final stage of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) red tide. J. Plankton Res., **16**: 1595–1599.
- Nagasaki, K., M. Ando, S. Itakura, I. Imai and Y. Ishida, 1994b. Virus-like particles in *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae): a possible red tide disintegration mechanism. Mar. Biol., **119**: 307–312.
- Nagata, T. and D.L. Kirchman, 1992. Release of dissolved organic matter by heterotrophic protozoa: Implications for microbial food webs. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol., **35**: 99–109.
- Nagata, T., 2000. Production mechanisms of dissolved organic matter. In: Microbial Ecology of the Oceans, edited by Kirchman, D.L., Wiley-Liss, Inc., New York, pp. 121–152.
- Nakamura, Y., S. Suzuki and J. Hiromi, 1995. Population dynamics of heterotrophic dinoflagellates during a *Gymnodinium mikimotoi* red tide in the Seto Inland Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser., **125**: 269–277.
- Nishitani, L. and K.K. Chew, 1984. Recent developments in paralytic shellfish poisoning research. Aquaculture, **39**: 317–329.
- Nishitani, L., G. Erickson and K.K. Chew, 1985. Role of the parasitic dinoflagellate *Amoebophrya ceratii* in control of *Gonyaulax catenella* populations. In: Toxic Dinoflagellates, edited by Anderson, D.M., A.W. White and D.G. Baden, Elsevier Sci. Pub. Co., Inc., New York, pp. 225–230.
- Nishitani, L., R. Hood, J. Wakeman and K.K. Chew, 1984. Potential importance of an endoparasite of *Gonyaulax* in paralytic shellfish poisoning outbreaks. In: Seafood Toxins, edited by Ragelis, E.P., ACS Symposium Ser., **262**: 139–149.
- Norén, F., Ø. Moestrup and A.S. Rehnstam-Holm, 1999. *Parvilicifera infectans* Norén et Moestrup gen. et sp. nov. (Perkinsozoa phylum nov.): a parasitic flagellate capable of killing toxic microalgae. Europ. J. Protistol., **35**: 233–254.
- Park, M.G., S.K. Cooney, J.S. Kim and D.W. Coats, in press. Effects of parasitism on diel vertical migration, phototaxis/geotaxis, and swimming speed of the bloom-forming dinoflagellate *Akashiwo sanguinea*. Aquat. Microb. Ecol.
- Park, M.G., S.K. Cooney, W.H. Yih and D.W. Coats, 2002. Effects of two strains of the parasitic dinoflagellate *Amoebophrya* on growth, photosynthesis, light absorption, and quantum yield of bloom-forming dinoflagellates. Mar. Ecol. Prog. Ser., **227**: 281–292.
- Pelegri, S.P., U. Christaki, J. Dolan and F. Rassoulzadegan, 1998. Particulate and dissolved organic carbon production by the heterotrophic nanoflagellate *Pteridomonas danica*, Patterson and Fenchel 1985, fed *Escherichia coli*. Microb. Ecol., **37**: 276–284.
- Pouchet, G., 1885. Nouvelle contribution à l'histoire des Péridiniens marins. J. Anat. Physiol., Paris, **21**: 28–88.
- Prézelin, B.B., 1992. Diel periodicity in phytoplankton productivity. Hydrobiologia, **238**: 1–35.
- Shibata, A., K. Kogure, I. Koike and K. Ohwada, 1997. Formation of submicron colloidal particles from marine bacteria by viral infection. Mar. Ecol. Prog. Ser., **155**: 303–307.
- Silva, E.S. and S. Franca, 1985. The association dinoflagellate-bacteria: their ultrastructural relationship in two species of dinoflagellates. Protistologica, **21**: 429–446.
- Silva, E.S., 1978. Endonuclear bacteria in two species of dinoflagellates. Protistologica, **14**: 113–119.
- Silva, E.S., 1990. Intracellular bacteria: the origin of dinoflagellate toxicity. JEPTO, **10**: 124–128.
- Strom, S.L., R. Benner, S. Ziegler and M.J. Dagg MJ, 1997. Planktonic grazers are a potentially important source of marine dissolved organic carbon. Limnol. Oceanogr., **42**: 1364–1374.
- Suttle, C.A. and A.M. Chan, 1993. Marine cyanophages infecting oceanic and coastal strains of *Synechococcus*: abundance, morphology, cross-infectivity and growth characteristics. Mar. Ecol. Prog. Ser., **92**: 99–109.
- Suttle, C.A., 1992. Inhibition of photosynthesis in phytoplankton by

- the submicron size fraction concentrated from seawater. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **87**: 105–112.
- Suttle, C.A., A.M. Chan and M.T. Cottrell, 1990. Infection of phytoplankton by viruses and reduction of primary productivity. *Nature*, **347**: 467–469.
- Tarutani, K., K. Nagasaki and M. Yamaguchi, 2000. Viral impacts on total abundance and clonal composition of the harmful bloom-forming phytoplankton *Heterosigma akashiwo*. *Appl. Environ. Microbiol.*, **66**: 4916–4920.
- Tarutani, K., K. Nagasaki, S. Itakura and M. Yamaguchi, 2001. Isolation of a virus infecting the novel shellfish-killing dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama*. *Aquat. Microb. Ecol.*, **23**: 103–111.
- Taylor, F.J.R. and U. Pollinger, 1987. Ecology of dinoflagellates. In: *The Biology of Dinoflagellates*, edited by Taylor, F.J.R., Blackwell Sci. Pub., Oxford, pp. 398–502.
- Taylor, F.J.R., 1968. Parasitism of the toxin-producing dinoflagellate *Gonyaulax catenella* by the endoparasitic dinoflagellate *Amoebophrya ceratii*. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **25**: 2241–2245.
- Weinbauer, M.G. and P. Peduzzi, 1995. Effect of virus-rich high molecular weight concentrates of seawater on the dynamics of dissolved amino acids and carbohydrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **127**: 245–253.
- Williams, P.J.leB, 1990. The importance of losses during microbial growth: Commentary on the physiology, measurement and ecology of the release of dissolved organic material. *Mar. Microb. Food Webs*, **4**: 175–206.
- Yih, W. and D.W. Coats, 2000. Infection of *Gymnodinium sanguineum* by the dinoflagellate *Amoebophrya* sp.: effect of nutrient environment on parasite generation time, reproduction, and infectivity. *J. Eukaryot. Microbiol.*, **47**: 504–510.
- Yih, W., J.G. Park, W.M. Heo, M.G. Park and D.W. Coats, 2001. Discovery of intracellular parasitic dinoflagellates of red tide dinoflagellate species in Korean coastal waters. The 2nd Inter-state Symposium on Harmful Algal Blooms and Control. pp. 27–33.

2002년 5월 7일 원고접수

2002년 7월 5일 수정본 채택

담당편집위원: 정익교