

적조생물 *Prorocentrum minimum*의 숙주-기생자 배양체: (1) 기생성 외편모류 *Amoebophrya* sp.의 생활사 단계

김영길¹ · 박명길^{2,*} · 이원호¹

¹군산대학교 대학원 해양학과

²군산대학교 적조연구센터

Host-Parasite System in a Red Tide Dinoflagellate *Prorocentrum minimum*: (1) Life Cycle Stages of the Parasitic Dinoflagellate *Amoebophrya* sp.

YOUNG GEEL KIM¹, MYUNG GIL PARK^{2,*} AND WONHO YIH¹

¹Department of Oceanography, Graduate School, Kunsan National University, Kunsan 573-701, Korea

²Red Tide Research Center, Kunsan National University, Kunsan 573-701, Korea

한국 서해안의 곰소만에서 숙주-기생자 배양체 *Prorocentrum minimum*-*Amoebophrya* sp.를 분리하여 실험, 배양 하는데 성공하였다. 본 연구는 이 숙주-기생체를 실험배양 하면서 광학 및 형광현미경 관찰을 토대로 규명된 적조 생물 *P. minimum*을 숙주로 하는 기생성 외편모류 *Amoebophrya* sp.의 생활사 단계를 보고한다. 이 기생성 외편모 류에 의한 감염은 숙주 *P. minimum*의 핵 내부에서 일어나고, 성장하여 결국은 세포질을 포함한 숙주 세포 공간의 대부분을 차지한다. 이 영양체의 세포 내의 성장이 완결되면 숙주의 각을 열고 세포 밖으로 나온다. 숙주 세포 밖의 자유유영 생활사 단계인 vermiform stage를 거쳐, 순간적으로 발산하여 수많은 dinospore를 형성하는 단계에 이른다. 우리나라 연안해역에서 춘·하계에 대규모 적조를 일으키는 원인 생물인 *P. minimum*과 이에 기생하는 본 *Amoebophrya* sp.의 숙주-기생배양체는 생물학적 적조제어기술 개발을 위한 중요한 생물재료의 하나이다.

The first laboratory culture of host-parasite system of *Prorocentrum minimum*-*Amoebophrya* sp. was established by single cell isolation method. Here, we report the life cycle stages of the parasitic dinoflagellate *Amoebophrya* sp. of the red tide dinoflagellate *P. minimum* as observed by light and epifluorescence microscopy. Infections developed inside the nucleus of *P. minimum*. The trophont developed to occupy almost all the intracellular space of the host at its late stage. The fully developed trophont finally ruptured through the host cell. "Vermiform stage", the free-swimming extracellular life cycle stage is followed by another stage for the sudden release of many individual dinospores. Our laboratory strain of the host-parasite system for *P. minimum*, a causative species for the huge red tides in spring and summer in Korean coastal waters, could be a useful living material for the *in situ* biological control of harmful algal blooms.

Key words: *Prorocentrum minimum*, Parasitic dinoflagellate, *Amoebophrya*, Harmful algal bloom, Host-parasite system, Life cycle

서 론

외편모류 *Prorocentrum minimum*은 온대 및 아열대 해역에서 흔하게 적조를 일으키는 종으로서(Tyler and Seliger, 1978), 우리나라에서는 마산만 및 진해만 등에서 여름철에 적조를 일으키고 있다(국립수산진흥원, 1997; Pae, 1994). 마산만 및 진해만에서 *Prorocentrum* 속(genus)에 속하는 종들에 의한 적조는 날로 발생 빈도가 증가하고 강도가 심화되고 있으며, 특히 *P. minimum*은 적

조 발생 빈도와 세포수 밀도의 측면에서 볼 때 가장 지속적으로 증가하고 있는 종이다(최 등, 2000). *P. minimum*은 겨울철에도 상당한 밀도(최대 23 cells ml⁻¹까지)로 출현하는 것으로 보고되고 있으며(최 등, 2000), 특히 5~8월 사이의 대번식 시기에는 최대 50,000 cells ml⁻¹까지 출현한다(국립수산진흥원, 1997).

지금까지 우리나라에서 *P. minimum*에 대한 연구는 대개 분포(최 등, 2000; Pae, 1994), 분류(문 등, 1995; Yoo and Lee, 1986) 및 생리 생태 특성(김, 1986; 장 등, 1998; 조 등, 1998) 등에 대해 이루어져 왔다. 지금까지 수행된 현장 연구의 대부분은 이 종의 분포와 개체군 변동을 수온, 염분 및 영양염 등 물리·화학적

*Corresponding author: myungpark@kunsan.ac.kr

환경요인들에만 연관지어 해석하는 경향이 지배적이었던 반면에(최 등, 2000; Pae, 1994), 생물학적 상호작용을 통한 개체군 변동을 이해하려는 연구는 매우 드물다. 일반적으로 외편모류의 개체군 변동 요인으로서 비생물학적 요인(물리·화학적 환경 요인) 뿐만 아니라, 바이러스(Tarutani *et al.*, 2001), 박테리아(Fukami *et al.*, 1991, 1992; Lovejoy *et al.*, 1998; Doucette *et al.*, 1999; Kirchner *et al.*, 1999) 및 원생생물(Nakamura *et al.*, 1995; Kamiyama, 1997; Jeong *et al.*, 1999a, 1999b, 2001, 2002; Matsuyama *et al.*, 1999) 등에 속하는 생물 종들과 외편모류 간의 중간 상호작용(interspecific interaction) 역시 중요하다는 사실이 점차 규명되고 있다. 이 가운데 외편모류와 원생생물 종들간의 상호작용에 관한 연구 사례로는 (1) 피식자인 외편모류를 먹는 섭식자인 원생생물 종들과의 관계(Jeong *et al.*, 1999a, 1999b, 2001, 2002), (2) 숙주인 외편모류 세포 내에 기생하여 성장하는 외편모류 기생자 *Amoebophrya* spp.와의 관계에 관한 것들이 있다(Coats and Bockstahler, 1994; Coats and Park, 2002). 이들 기생성 외편모류 *Amoebophrya* spp.는, 유독성 및 유해성 적조를 일으키는 종을 포함하여, 24속 40여종 이상의 외편모류들을 감염시킬 수 있는 것으로 알려져 있다(박, 2002; Coats, 1999). 현재까지 많은 외편모류 종들에서 기생성 외편모류 *Amoebophrya* spp.에 의한 감염 사실이 보고되어 왔음에도 불구하고, 각각의 숙주-기생자 배양체를 이용하여 규명한 기생성 외편모류 종의 생활사에 대한 연구 사례는 극히 미미한 편이다. 즉, Coats and Bockstahler(1994)가 미국 체사피크만에서 분리한 한 종류의 숙주-기생자 배양체(*Akashiwo sanguinea* - *Amoebophrya* sp. strain)로부터 해당 기생성 외편모류의 형태와 생활사에 따른 발달 단계를 기술한 것이 전부이다.

본 연구자들은 2002년 6월에 한국 서해안의 곰소만에서 채취한 현장 해수 시료로부터 *P. minimum*의 외편모류-기생체를 성공적으로 분리 배양하여 실험실 strain으로 확립하였다. 이러한 2종(bi-species) strain인 *P. minimum*-*Amoebophrya* sp. 시스템의 실험 배양을 통하여, 본 연구에서는 *P. minimum*의 기생성 외편모류인 *Amoebophrya* sp.의 생활사 단계 전체를 보고함과 동시에, 그 숙주 종의 생태학적 역할에 대한 *Amoebophrya* sp.의 영향에 대하여 논의하였다.

재료 및 방법

현장 시료 중 감염된 숙주 세포의 확인 및 분리

*P. minimum*에 기생하는 기생성 외편모류 *Amoebophrya* sp.를 탐색하고 분리하기 위한 연구의 일환으로서 2002년 4월부터 매월 1회씩 서해안의 곰소만에 위치한 한 고정정점(126°37'E, 35°36'N)에서 표층시료 1L를 채취하였다. 시료를 채취한 후 냉장 보관상태하에서 실험실로 운반하였다. 기생성 외편모류 *Amoebophrya* sp.에 의한 감염여부를 확인하기 위해서, 시료를 Sedgwick-Rafter counting chamber에 담고 형광현미경(Olympus model BX50; 450-490 nm excitation filter, 520 nm barrier filter)을 이용하여 blue excitation하에서 *Amoebophrya* sp.의 녹색 천연형광을 현미경 검정하였다. 감염된 세포는 밝은 녹색 형광을 띄므로(Coats and Bockstahler, 1994) 감염이 안된 것과 쉽게 구별 가능하다. 멸균된 파스퇴르 피펫을 이용하여 대개 감염 말기 상태의 *P. minimum*을

4-5 cells을 분리한 다음, 지수적 성장단계의 감염이 안된 건강한 *P. minimum*(strain KNU PM002)의 1 ml(~5,000 cells ml⁻¹)를 포함하고 있는 24-well plate chamber에 집중시켜서 숙주-기생자 배양체를 확보하였다.

*P. minimum*에 기생하는 *Amoebophrya* sp.의 생활사 단계 관찰

125 ml 용기의 polycarbonate bottle에 지수적 성장단계에 있는 건강한 상태의 숙주 외편모류 *P. minimum*의 60 ml(~10,000 cells ml⁻¹)와 *Amoebophrya* sp.의 dinospore와 감염말기 단계(beehive stage)가 대부분인 감염된 *P. minimum*의 20 ml을 혼합한 다음(숙주에 대한 dinospores의 비가 약 20:1이었음), 15°C 및 56 μE m⁻² s⁻¹의 연속 광 상태에서 72 h동안 배양하면서 8~10 h 간격으로 매번 3 ml씩 시료를 채취하였다. 채취한 시료는 곧바로 Bouin's fixative로 고정(최종농도 5%)한 후, 숙주 세포 내에서 기생성 외편모류 *Amoebophrya* sp.를 발달 단계별로 관찰하기 위해 프로타골 염색(protargol staining; Montagnes and Lynn, 1993)을 실시하였다. 프로타골 염색 슬라이드 및 천연 시료로부터 differential interference contrast(DIC)가 장착된 현미경(Olympus model BX50)으로 각 발달 단계를 사진 촬영하였다.

결과 및 토의

프로타골 염색 슬라이드내의 시료를 대상으로 관찰된 감염 직전의 *Amoebophrya* sp.의 자유유영 단계(free-swimming stage)인 dinospore는 모양이 구형에 가까우며, 그 직경이 3~6 μm 정도이다. Cachon(1964)은 *Amoebophrya* sp.의 dinospore가 자유유영 상태일 때는 길이가 약 8 μm로서 약간 홀쭉한 형태이나, 새로운 숙주를 감염시킬 때는 모양이 구형으로 되고 크기는 약 5 μm 정도가 됨을 보고한 바 있다.

숙주 외편모류 *P. minimum*에 기생하는 *Amoebophrya*의 분산 및 감염단계인 dinospores의 초기 부착(attachment)과 침투(penetration) 과정은 깊이 연구되지 못한 상태이다(Maranda, 2001). 본 연구에서는 한국 서해 곰소만에서 분리한 숙주 외편모류 *P. minimum*과 이에 기생하는 *Amoebophrya* sp.가 공존하는 숙주-기생체를 실험 배양하면서, 초기 부착과 침투 과정을 정밀하게 관찰하고자 하였다. 그 결과, dinospores의 초기 부착(attachment)은 편모가 있는 앞쪽(ventral side) 부위뿐만 아니라 숙주 세포 표면의 어느 부위에서도 일어남을 관찰하였으나(Fig. 1), 숙주 세포의 표면 중 선호하여 부착하는 특정 부위의 존재 유무는 확인하지 못하였다. 숙주 세포의 표면에 부착한 다음 dinospores가 편모가 달린 앞쪽으로 빠르게 이동하여 침투하는지 혹은 모포공(theocal pores)을 통해서도 침투하는가 하는 문제는 앞으로 해결해야 할 과제로 남아있다.

숙주 세포속으로 침투한 이후 dinospore에 의한 초기 감염은 숙주인 *P. minimum*의 핵 내부에서 일어나는 것으로 보인다(Fig. 2). Cachon(1964)은 *Prorocentrum micans*를 제외한 유각 외편모류의 경우 핵 내부에서 *Amoebophrya*의 영양체가 성장한다고 보고한 바 있다. 한편, Maranda(2001)는 *Amoebophrya*의 영양체가 완전히 성숙한 감염말기 상태인 *P. minimum*의 전자현미경 사진에 기초하여 숙주의 어떠한 핵 구조나 핵의 잔여물질이 남아 있지 않음을 관찰하였고, 이것을 토대로 이 기생성 외편모류는 아마도 숙

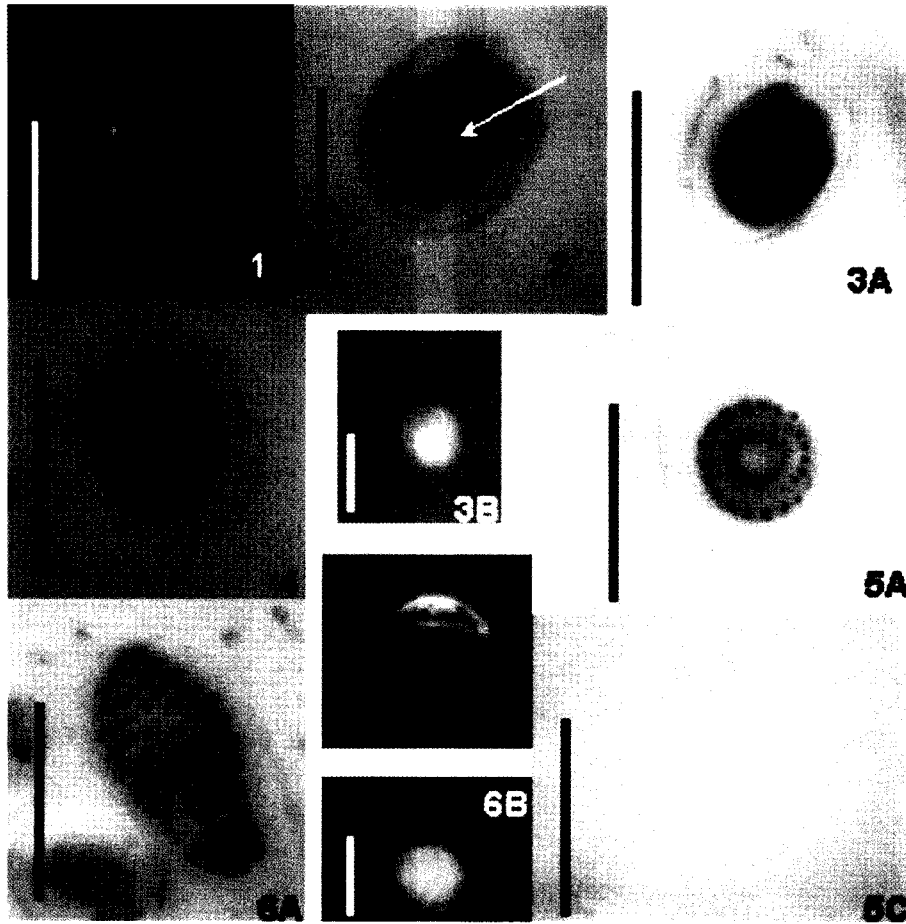


Fig. 1-6. Life history stages of *Amoebophrya* sp. in *Prorocentrum minimum*; protargol impregnations and epifluorescence of cells from infected cultures; scales=20 μ m. **1.** Attachment of dinospores (green autofluorescence) of *Amoebophrya* sp. to the surface of *P. minimum* (red fluorescence) viewed with epifluorescence microscopy. **2.** Young trophont of *Amoebophrya* sp. (arrow) visible as a lightly staining circle inside the nucleoplasm of *P. minimum*. **3A.** Early infection showing irregularly arranged parasite nuclei. **3B.** Early infection where the green autofluorescing parasite is surrounded by red fluorescing chloroplasts of *P. minimum*. **4.** Mid- to late stage of *Amoebophrya* sp. after parasite nuclei have started to form a spiral. **5.** A mature trophont (beehive stage) that occupies most of the host cell. Protargol stained specimen viewed with differential interference contrast (DIC) microscopy (**5A**); living specimen viewed with DIC microscopy (**5B**) and epifluorescence microscopy (**5C**). **6.** Vermiform stage; protargol stained specimen viewed with DIC microscopy (**6A**); vermiform viewed with epifluorescence microscopy (**6B**).

주의 핵을 공격할 것이라고 제안하였다. 그러나 본 연구에서는 초기 감염 상태의 시료를 프로타골 염색법으로 처리하여 관찰한 결과, 숙주 세포의 핵 내부에서 초기 감염이 이루어짐을 관찰하였으며, 이 시기에는 투명한 세포질 물질로 둘러싸여 있는 *Amoebophrya*의 어린 영양체의 핵과 숙주의 핵이 서로 명확히 구분되었다(Fig. 2). 그러므로, 주로 ‘감염말기 단계의 현장 고정시료’에 의존한 Maranda(2001)의 연구에서 직접적으로 감염부위를 제시할 수 없었던 반면에, 본 연구에서는 확립된 배양체의 실험실내 배양을 통해서 분명하게 초기 감염단계를 제시함으로써 그녀의 주장을 확인하였다. 기생자의 영양체는 숙주 세포 핵 내에서 성장하기 시작하고, 일련의 핵분열로 형성된 *Amoebophrya*의 핵들이 불규칙하게 분포하였다(Fig. 3). 계속되는 핵분열을 통해 원형 및 나선형 모양으로 핵들이 배열되는 구조를 형성하게 된다(Fig. 4). 영양체가 완전히 성숙하게 되면 *Akashiwo sanguinea*(=*Gymnodinium*

sanguineum)를 감염시키는 기생성 와편모류 *Amoebophrya* sp.(Coats and Bockstahler, 1994)에서처럼 숙주 세포의 대부분을 차지하는 벌집모양의 구조체인 “beehive”를 형성하게 된다(Fig. 5). 천연 현장 시료에서는 감염된 *P. minimum*은 매 숙주세포 내에 *Amoebophrya* sp.의 영양체(trophont)를 하나 이상 포함하지 않는 것으로 보이나, 실험실 배양에서는 여러 마리의 dinospores가 공격할 경우 영양체가 성장하여 한 개의 숙주세포 내에 두개의 beehive를 형성하는 경우도 있다(저자들의 관찰경험). 최근에 Coats and Park(2002)은 *Gymnodinium instriatum*과 *Karlodinium micrum*(=*Gyrodinium galatheanum*)의 경우에는 여러 마리의 dinospores들이 공격하여 감염시킬 경우 하나 이상의 beehive를 형성할 수 있는 반면에, *Akashiwo sanguinea*의 경우엔 단지 하나만의 beehive를 형성한다고 보고한 바 있다. 한편, 여러 마리의 포자에 감염되었을 경우 이 기생생물의 세대기간의 길이에 미치는 영향에 대해서는 향후 해

결해야 할 연구과제로 남아있다.

영양체가 최종적으로 성숙되었을 때에는, 그 beehive는 숙주의 각(thecate)을 두 조각 내면서 숙주의 편모가 달린 앞쪽 방향으로 (ventral side) 빠져 나와 기다란 '발자국'(25~30 µm) 형태의 벌레 모양인 "vermiform"으로 형태가 변하게 된다(Fig. 6). 이 vermiform 단계 후에는 다핵체가 순간적으로 발산하여 수많은 새로운 dinospores를 형성하게 된다. *P. minimum*에 기생하는 *Amoebophrya*의 vermiform의 길이는 다른 외편모류 숙주 *A. sanguinea*의 그것(200~300 µm; Coats and Bockstahler, 1994)과 비교할 때 1/10에 불과한데, 이는 아마도 숙주의 biovolume의 차이에 기인하는 것으로 판단된다. 한편, Taylor(1968), Cachon and Cachon(1987) 및 Coats and Bockstahler(1994) 등의 연구들에 의하면 *Amoebophrya* sp.는 나선형 형태의 긴 사슬모양의 vermiform을 형성하는 것으로 알려져 왔다. Maranda(2001)는 성숙한 영양체가 각을 열고 빠져 나오는 과정(evagination)이나 유영상태의 전형적인 vermiform을 (Fig. 6) 관찰하지 못한 대신에, 새로운 수많은 dinospores들이 갑작스럽게 방출되기 직전의 상태로 판단되는 원추형의 세포 덩어리를 관찰하였다. 그러나 본 연구에서는 *P. minimum-Amoebophrya* sp.의 숙주-기생체를 실험 배양을 통해 기존의 연구들에서 보고된 전형적인 형태의 vermiform을 관찰할 수 있었다 (Fig. 6). 본 연구에서는 확립된 배양체의 실험 배양을 통한 연속관찰이 가능하였던 반면에, Maranda(2001)는 고정된 현장 시료에 주로 의존하였기 때문에 vermiform의 형태에 대한 두 연구간에 차이가 파생하였으리라 사료된다.

Amoebophrya spp.는 유독성 및 유해성 적조를 일으키는 종을 포함하여 24속 40여종 이상의 외편모류들을 감염시킬 수 있는 것으로 알려져 있다(박, 2002). 이와 같이 여러 외편모류들에서 기생성 외편모류 *Amoebophrya* sp.의 출현이 보고되어 왔음에도 불구하고 현재까지 생활사가 완전히 밝혀진 예는 극소수의 특정 숙주-기생생물 관계(*A. sanguinea*와 *Amoebophrya* sp.; Coats and Bockstahler, 1994)에 제한되어 있다. *A. sanguinea* 숙주에 기생하는 *Amoebophrya* sp.는 dinospore의 분산, 감염단계, 감염후 숙주 세포내 성장단계(trophont), 그리고 숙주 세포밖의 생식단계(vermiform)의 생활사 단계를 보이는데(Cachon, 1964; Cachon and Cachon, 1987), 본 연구의 대상 시스템인 *P. minimum*에 기생하는 *Amoebophrya* sp.에서도 이와 유사한 생활사 단계를 확인하여, 이러한 현상이 *Amoebophrya* sp. 생활사중에 일반적으로 적용될 수 있을 것으로 판단된다.

해양 생태계의 먹이망 내에서 *P. minimum*은 우선 광합성을 하는 일차생산자로서 주요한 기능을 담당하며, 계절적으로 분명한 대번식 현상을 나타내어 적조 원인 종으로 널리 알려져 있다(국립수산진흥원, 1997). 이는 온도-염분-광도 등의 약조건에 대한 *P. minimum*의 생리·생태적 적응력(Tyler and Seliger 1978, 1981; Coats and Harding, 1988)과 은편모류(cryptophyte)에 대한 섭식능력(Stoecker et al., 1997) 등의 경쟁력에 기인한다. 그러나 이 종의 대번식의 소멸과정에는 광도, 영양염, 수층의 수직적 안정도를 포함한 물리·화학적 환경요인의 악화와 같은 비생물적 요인뿐만 아니라, 다양한 공존 생물 종들에 의한 중간 상호작용에 의한 억제 요인도 작용할 수 있다. Maranda(2001)의 연구와 본 연구를 통해 규명된 기생성 외편모류 *Amoebophrya* sp.의 숙주 개체군 감염

을 통한 억제력 역시 이러한 생물 종간의 상호작용의 일종이다. *P. minimum*의 경우와 같이, 하나의 생물이 해양 생태계의 먹이망 내에서 일차생산자, 숙주, 섭식자 등 다양한 역할을 수행하는 경우(Stoecker et al., 1997), 특정 해역의 플랑크톤 군집내 종조성과 양적 분포, 천이 등을 이해하려면, 이들 각각에 영향을 미치는 물리·화학적 요인 이외에도 생물학적 요인을 반드시 파악할 필요가 있다.

사 사

본 연구는 2000년 한국과학재단 국제공동연구(과제번호 20006-135-01-2)와 2000년 해양수산부 Sea Grant 사업비의 지원에 의해 수행되었다. 국제공동연구 수행시 D. Wayne Coats 박사의 조언과 격려에 감사드리며, 기술적인 도움을 준 인제대 허현정, 군산대 명금옥 두분께 감사드립니다. 본 논문의 초고를 세밀하게 검토해 주시고 많은 귀중한 의견을 주신 두분의 심사위원 최중기교수(인하대)와 박종규교수(인제대)께 감사드립니다.

참고문헌

- 국립수산진흥원, 1997. 한국 연안의 적조. 280 pp.
 김학균, 1986. 적조외편모조류의 생태학적 연구 2. *Prorocentrum minimum*(Pav.) Schiller의 군중식. 한국조류학회지, 1: 103-106.
 문성기, 이삼근, 홍채규, 1995. *Prorocentrum*속에 관한 연구. 한국환경과학회지, 4: 105-116.
 박명길, 2002. 기생성 외편모류 *Amoebophrya*의 생리 생태적 특성과 적조. 한국해양학회지-바다, 7: 181-194.
 장만, 조진하, 신경순, 이우성, 이택건, 1998. 적조원인종인 *Prorocentrum minimum*의 온도에 따른 생화학적 조성 변화. 한국환경생물학회지, 16: 397-401.
 조진하, 이택건, 신경순, 이우성, 장만, 1998. 적조원인종인 *Prorocentrum minimum*의 광도에 따른 생화학적 조성 변화. 한국환경생물학회지, 16: 391-396.
 최만영, 광승국, 조경제, 2000. 마산-진해만에서 *Prorocentrum* 개체군의 발생양상과 분포. 한국환경생물학회지, 18: 447-456.
 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 pédinien parasites. Cytologie, cycles éolutifs. Ann. Sci. Nat. Zool., 6: 1-158.
 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 L.W. Jr. Harding, 1988. Effect of light history on the ultrastructure and physiology of *Prorocentrum mariae-lebouriae* (Dinophyceae). J. Phycol., 24: 67-77.
 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.
 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.
- 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.
- 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., J.Y. Yoon, J.S. Kim, Y.D. Yoo and K.A. Seong, 2002. Growth and grazing rates of the prostomatid ciliate *Tiarina fusus* on red-tide and toxic algae. *Aquat. Microb. Ecol.*, **28**: 289–297.
- 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.
- 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.
- 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.
- Montagnes, D.J.S. and D.H. Lynn, 1993. A quantitative protargol stain(QPS) for ciliates and other protists. In: Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology, edited by Kemp, P.F., B.F. Sherr, E.B. Sherr and J.J. Cole, Lewis Publication, Boca Raton, pp. 229–240.
- 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.
- Pae, S.J., 1994. Phytoplankton dynamics on a short time scale in Masan Bay. Ph.D. Thesis, Seoul National University, Seoul, 84 pp.
- Stoecker, D.K., A. Li, D.W. Coats, D.E. Gustafson and M.K. Nannen, 1997. Mixotrophy in the dinoflagellate *Prorocentrum minimum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **152**: 1–12.
- 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., 1968. Parasitism of the toxin-producing dinoflagellate *Gonyaulax catenella* by the endoparasitic dinoflagellate *Amoebophrya ceratii*. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **25**: 2241–2245.
- Tyler, M.A. and H.H. Seliger, 1978. Annual subsurface transport of a red tide dinoflagellate to its bloom area: water circulation patterns and organism distributions in the Chesapeake Bay. *Limnol. Oceanogr.*, **23**: 227–246.
- Tyler, M.A. and H.H. Seliger, 1981. Selection for a red tide organism: physiological responses to the physical environment. *Limnol. Oceanogr.*, **26**: 310–324.
- Yoo, K.I. and J.B. Lee, 1986. Taxonomical studies on dinoflagellates in Masan Bay. I. Genus *Prorocentrum* Ehrenberg. *J. Oceanol. Soc. Korea*, **21**: 46–55.

2002년 9월 30일 원고접수

2002년 11월 22일 수정본 채택

담당편집위원: 정익교