

광적응된 은편모조류를 섭식한 해양 광합성 섬모류 *Mesodinium rubrum* MR-MAL01의 흡광스펙트럼

김형섭¹ · 명금옥² · 조수근³ · 이원호^{2*}

¹군산지방해양수산청, ²군산대학교 해양학과, ³해양생명과학부

Absorbance Spectrum for *Mesodinium rubrum* MR-MAL01, a marine photosynthetic ciliate, fed on Photo-adapted Cryptophyte

HYUNG SEOP KIM¹, GEUMOG MYUNG², SOO KUN JO³, WONHO YIH^{2*}

¹Kunsan Regional Maritime Affairs and Fisheries Office, Kunsan 573-030 Korea

²Department of Oceanography, Kunsan National University, Kunsan 573-701 Korea

³Faculty of Marine Living Resources, Kunsan National University, Kunsan 573-701 Korea

한국 서해의 곰소만에서 분리한 온대 해역 산 초유의 *M. rubrum* MR-MAL01 배양체가 확보되어, *M. rubrum*의 입자성 먹이 섭식 현상이 보고되었다. 100 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 의 고광도(HL) 및 10 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 의 저광도(LL)에서 광 적응된 미동정 은편모조류 종주 CR-MAL01를 섭식한 *M. rubrum*의 HL 및 LL 적응 배양체의 흡광스펙트럼을 분석하였다. LL에 적응된 은편모조류를 섭식하고 LL에 적응한 *M. rubrum*은 섭식 이전의 먹이 세포 흡광특성인 542 nm 부근의 황갈색 파장 범위에서 뚜렷한 흡광피크를 나타낸 반면, HL에 적응된 은편모조류를 섭식하고 HL에 적응한 *M. rubrum*은 이러한 흡광 피크를 보이지 않았다. 이는 *M. rubrum* 세포가 자연환경에서 먹이로서 은편모조류 세포를 섭식하기 이전 이들의 광 적응 상태가 섭식 이후 *M. rubrum*의 광이용 효율 및 광흡수 특성 등을 결정짓는 주요 요인이 될 가능성을 시사한다. 본 연구 결과에 따라 예상되는 해양 미소생물 생태계 내에서 이들 섭식자 및 먹이생물 종의 역할에 대하여 논의하였다.

Recent reports on the phagotrophic feeding of *M. rubrum* are based on cultivation experiments with novel isolates of this ciliate species from Gomsu Bay, Korea. Photo-adapted cryptophyte(CR-MAL01) cultures at high light of 100 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (HL) and low light of 10 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (LL) were fed to *M. rubrum* (MR-MAL01) cultures under HL and LL conditions, respectively. Absorbance spectrum by LL *M. rubrum* showed the same peak at wavelengths around 542nm as that by LL cryptophyte prey, which was not showed in HL *M. rubrum*. This result supports the implication that light utilization and absorption pattern of *M. rubrum* population must depend on the status of photo-adaptation of the co-existing population of prey cryptophyte. Consequences of the present research results were discussed in relation to the function of the prey cryptophyte and phagotrophic *M. rubrum* in marine microbial ecosystem.

Key words: Photosynthetic ciliate, Photoadaptation, Absorbance spectrum, Cryptophyte prey, Phycoerythrin, Functional plastid

서 론

Mesodinium rubrum Lohmann 1908(=*Myrionecta rubra* Jankowski 1976)은 광합성 능력이 크고(Smith and Barber, 1979; Stoecker *et al.*, 1991; Crawford *et al.*, 1997), 환경에 대한 내성범위가 매우 넓으며, 용승역, 연안역, 하구역, fjords와 연안석호는 물론 북극 및 남극 등의 부영양 수역에서 적조를 일으키는 섬모류이다(Lindholm, 1985). 이 종은 한국에서도 하구를 포함한 부영양 연안역에서 빈

번히 적조를 일으켰으며(유 등, 1998; 국립수산진흥원, 2000; 김, 2002), 제주도 주변 해역에서 계절적인 우점종으로 출현하였다(윤, 1991).

M. rubrum 세포 내의 광합성 엽록체에 대하여 Lohmann(1908)은 남조류 *Erythromonas haltericola*의 공생체라 하였다. 그 이후, *M. rubrum* 세포의 미세구조(Taylor *et al.*, 1969; 1971; Hibberd, 1977; Oakley and Taylor, 1978; Grain *et al.*, 1982; Lindholm *et al.*, 1988), 색소 특성(Parsons and Blackburn, 1968; Barber *et al.*, 1969; White *et al.*, 1977; Kyewalyanga *et al.*, 2002) 및 지방산 조성(Dikarev, 1985) 등에 관한 다수의 연구 결과, 이는 chlorophyll a와 c, α -carotene, alloxanthin, phycoerythrin 등의 색소를 가진 은

*Corresponding author: ywonho@kunsan.ac.kr

편모조류에 속하는 단일종 기원의 엽록체라고 알려져 왔다.

M. rubrum 엽록체의 기원으로 알려진 은편모조류는 초미세 식물플랑크톤에 속하는 크기로서, 다양한 수역에서 식물플랑크톤 군집을 구성하는 계절적인 우점 분류군이다(Gantt, 1980; Lee, 1999). 은편모조류는 진화적 계통 뿐만 아니라(Douglas *et al.*, 1991; Fraunholz *et al.*, 1997; Douglas and Penny, 1999; Mueller *et al.*, 2001) 생존전략이 매우 특이하며, 다양한 영양유형을 나타내는 종류들이 보고되었다(Antia *et al.*, 1973; Lee *et al.*, 1999; Roberts and Laybourn-Parry, 1999). 또한 그 자신이 여러 종류의 혼합영양 원생생물의 먹이가 되기도 하며(Stoecker *et al.*, 1997; Jakobsen *et al.*, 2000; Li *et al.*, 2000; Eriksen *et al.*, 2002), 빛에 대한 적응범위도 비교적 넓어 계절적인 광량의 변화 및 수층 내에서 분포하는 위치에 따라 엽록체 및 저장물질의 조성 및 함량이 변하기도 한다(Faust and Gantt, 1973; Vesik and Jeffrey, 1977; Thing, 1983; Sciandra *et al.*, 2000). Thing(1983)는 광도에 따른 은편모조류 *Cryptomonas* sp.의 생리 및 세포의 미세구조 변화를 연구하였는데, 10 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 의 저광도에서 성장한 *Cryptomonas* sp.의 세포당 chlorophyll과 phycoerythrin은 260 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 의 고광도에 비해 각각 2배와 6배씩 증가하였고, 세포당 phycoerythrin과 chlorophyll 함량의 비가 고광도보다 저광도에서 약 3배 높음을 보여주었다. 또한 광량 변화와 질소 제한의 두 가지 스트레스에 의한 은편모조류 색소조성 변화를 비교 연구한 결과, 광도의 영향과 질소 제한에 따라 색소조성에 대한 영향이 서로 구별되어 나타남을 보고하였다(Sciandra *et al.*, 2000).

*M. rubrum*의 입자성 먹이 섭식(phagotrophism) 가능성에 관하여 다년간의 논란이 있었다(Smith and Barber 1979; Lindholm, 1985; Crawford, 1989; Hargraves, 1991). 그러나 Gustafson *et al.* (2000)은 남극해역 산 *M. rubrum* 배양체를 이용한 실험 결과, *M. rubrum*이 은편모조류 먹이를 섭식함은 물론 은편모조류 기원의 엽록체가 *M. rubrum* 세포 내에 잔류하여 광합성 기능을 하는 것으로 추정된 바 있으며, 최근 한국 서해의 곰소만에서 분리한 미동정 은편모조류 종주를 먹이로 하는(Yih *et al.*, 2003) 온대해역 산 초유의 *M. rubrum* 배양체가 확보되어 은편모조류 섭식과정을 보고하였고(김, 2002), 이를 이용한 고속 성장형 *M. rubrum* 배양체에 대한 다양한 연구를 진행하고 있다.

본 연구에서는 고광도에 적응되어 phycoerythrin/chlorophyll 비율이 낮아진 은편모조류 세포를 *M. rubrum* 배양체에 공급할 경우, 새로 획득된 은편모조류 기원 엽록체의 조성이 섭식자인 *M. rubrum* 세포 속에서도 일정하게 유지되는지 알아보려고 하였다. 이를 위해, 대조적으로 저광도에서 적응된 은편모조류 세포를 먹이로 공급한 경우와 비교하였다. 섬모류 세포 내의 phycoerythrin/chlorophyll 비율에 대한 지시자로서 *M. rubrum* 세포체에 의한

542 nm 부근의 황갈색 파장에 대한 흡광피크의 형태를 분석하였다.

재료 및 방법

본 연구에 이용된 은편모조류 종주와 이 은편모조류를 섭식하는 섬모류 *M. rubrum*의 “이종 우점 배양체”(an isolate pre-dominated by two species)를 서해연안에서 채집한 해수 시료로부터 단세포 분리법으로(Guillard, 1973) 확립하였다. 은편모조류 종주와 *M. rubrum* “이종 우점 배양체”(Table 1)는 온도 15°C 광도 60 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 의 항온-항광 배양실에서 염분 30 psu의 천연해수에 f/2 배양액을 첨가하여 배양·유지하였다. 은편모조류 세포와 *M. rubrum* 세포의 평균직경(equivalent spherical diameter), 체적, 면적 등을 전자식 자동 측정기인 Coulter Multisizer II로(Coulter Corporation, Miami, Florida, USA)로 측정하였다(Table 1).

100 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 의 고광도(HL) 및 10 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 의 저광도(LL)의 두 가지 광조건에서 실험을 하였으며, 기타 수온, 염분 및 배양액은 “이종 우점 배양체”의 배양·유지와 같은 조건이었다. *M. rubrum*의 먹이 종주인 은편모조류 실험 배양체를 고광도 및 저광도에서 각각 16일 간 배양하였으며, *M. rubrum* 실험 배양체를 준비하기 위해 7일 동안 은편모조류 먹이를 주지 않은 채로 *M. rubrum* 배양체를 각각의 두 광도에서 각각 2주씩 배양하였다(이 경우에는 배양체 내에 존재하는 총 세포 수의 99.9% 이상이 *M. rubrum* 세포로서, 은편모조류 세포나 검색되지 않은 여타 종의 세포수는 극히 적은 상태임). 이와 같이 *M. rubrum* 실험 배양체 각각에 대하여, 해당 광도에서 광적응된 은편모조류 먹이 배양체를 3일 간격으로 10,000 cells ml⁻¹씩 공급하였으며, 먹이 공급을 시작한 뒤 8일 후에 *M. rubrum* 실험 배양체의 생체(in vivo) 흡광 스펙트럼을 분석하였다. 흡광도 측정 직전, *M. rubrum* 실험 배양체 각각에 대하여 광학현미경 관찰 결과, 은편모조류 및 검색되지 않은 다른 식물플랑크톤의 수가 0.1% 이하임이 확인된 배양체를 측정 대상으로 삼았다.

Genesys-5 모델의 UV/VIS 분광광도계(Spectronic Co., USA)를 이용하여 400-700 nm에서 1 nm 간격으로 배양체의 흡광도를 측정하였다. 광도 적응에 따른 은편모조류와 *M. rubrum*의 흡광특성을 비교하기 위해 Chlorophyll *a*의 특성 흡광 파장인 665 nm와 phycoerythrin의 최대 흡광 파장인 542 nm 부근의 흡광도 피크 양상을 분석하였다.

결 과

두 등급의 광도에서 각각 배양한 은편모조류 종주 배양체의 천연 색상은 저광도(LL)에서는 적갈색을, 고광도(HL)에서는 녹색을

Table 1. Mean and standard error of the cell dimensions for 2 MAL(Marine Algal Laboratory) strains

Species	Strain name	ESD* (μm)	Volume (μm^3)	C content** (pg/cell)	Sampling location & date
unid. cryptophyte	CR-MAL01	5.3±0.0047	76.1±0.22	16.7	Gomso Bay(08 Feb 2002)
<i>M. rubrum</i>	MR-MAL01	22.0±0.040	5596±30.0	1063	Gomso Bay(31 May 2001)

*Equivalent spherical diameter

**Conversion factor: 0.19 pg C/ μm^3 for *M. rubrum*(Putt and Stoecker, 1989) and 220 fg C/ μm^3 for cryptophyte cells(Boersheim and Bratbak, 1987)

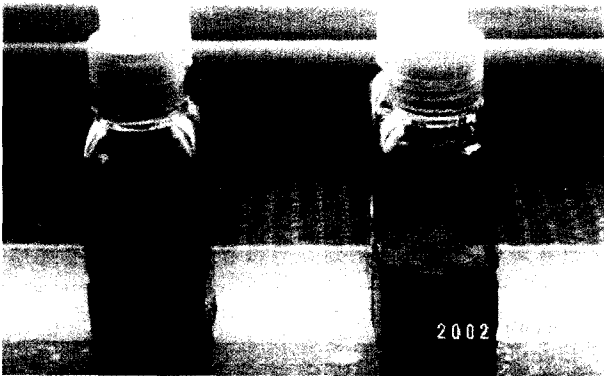


Fig. 1. Photo-adapted cultures of CR-MAL01 strain grown under low light ($10 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, left) and high light ($100 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, right) intensities for 16 days.

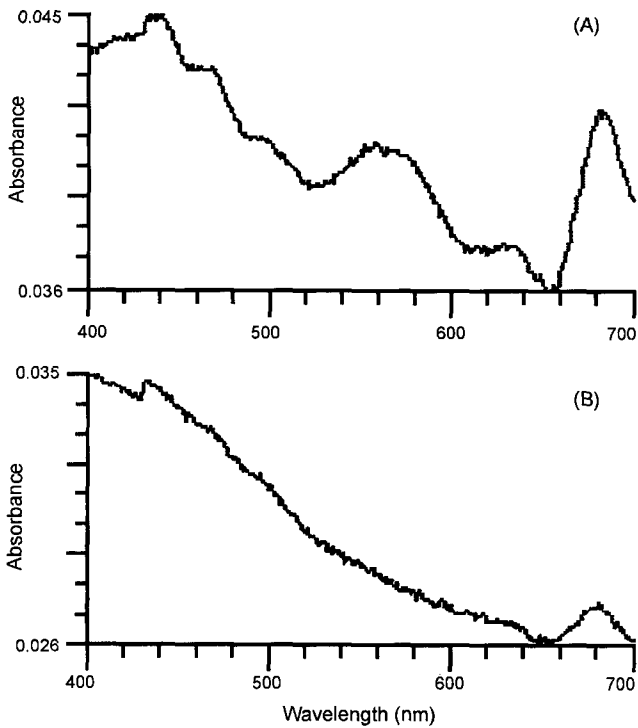


Fig. 2. Absorbance spectra for cryptophyte CR-MAL01 cultures: (A) low light ($10 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) culture with $570,000 \text{ cells ml}^{-1}$, (B) high light ($100 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) culture with $695,000 \text{ cells ml}^{-1}$.

피어 서로 확연히 구분되었다(Fig. 1). 이들 각각에 대한 흡광스펙트럼 역시 서로 큰 차이를 나타내었다(Fig. 2). 즉, LL 은편모조류는 542 nm를 중심으로하는 황갈색 파장과 665 nm를 중심으로하는 적색 파장에서 뚜렷한 흡광피크를 보였던 반면(Fig. 2A), HL 은편모조류는 황갈색 파장의 흡광피크가 없었으며 적색 파장의 흡광 피크 역시 LL 은편모조류에서 보다 완만하였다(Fig. 2B). 이러한 두 가지 측면에서 분명한 차이가 생긴 것은 이들이 각각의 광도에서 충분히 적응한 결과로 여겨진다.

광 적응된 은편모조류를 먹이로 공급하면서 각각의 광 조건에

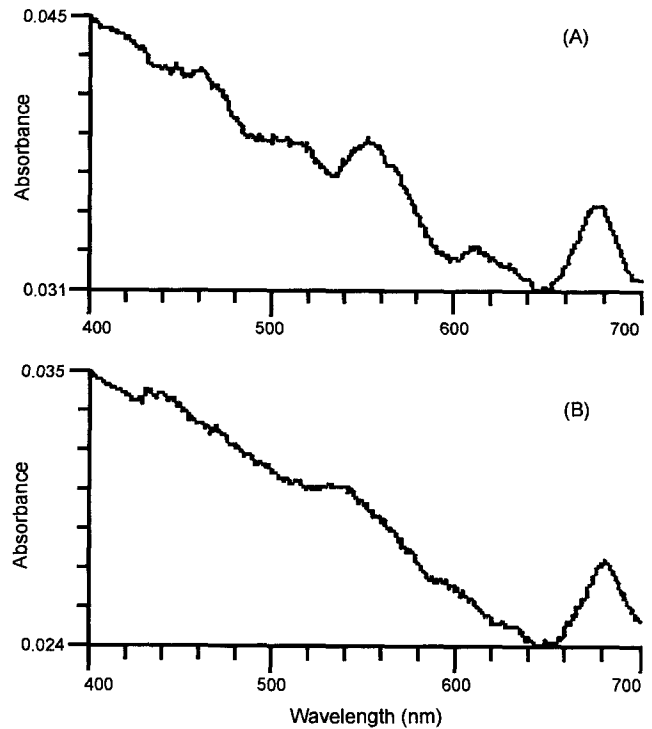


Fig. 3. Absorbance spectra for *M. rubrum* isolate MR-MAL01: (A) low light ($10 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) culture with $10,500 \text{ cells ml}^{-1}$, (B) high light ($100 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) culture with $23,300 \text{ cells ml}^{-1}$.

서 8일 동안 실험 배양한 *M. rubrum*의 흡광 스펙트럼을 Fig. 3에 제시하였다. LL 은편모조류 먹이를 공급하면서 저광도에서 배양한 *M. rubrum*의 흡광 스펙트럼은 542 nm를 중심으로하는 황갈색 파장에서 흡광 피크를 나타내어(Fig. 3A), LL 은편모조류의 흡광 특성(Fig. 2A)과 유사하였다. 그러나, HL 은편모조류 먹이를 공급하면서 고광도에서 배양한 *M. rubrum*의 흡광스펙트럼에서는 황갈색 파장대의 흡수피크가 나타나지 않아(Fig. 3B), 저광도에서 배양한 *M. rubrum*의 흡광스펙트럼과 뚜렷한 대조를 이루었다. 이는 각각의 광도에 적응된 먹이 세포의 염록체가 나타낸 흡광 특성이 섭취자인 *M. rubrum* 세포 속에서도 크게 변하지 않을 것이라는 가능성을 시사한다.

고 찰

미등정 은편모조류 종주 CR-MAL01의 광적응

은편모조류의 저광도($10 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 적응 배양체에서 나타난 542 nm를 중심으로 하는 황갈색 파장에서의 흡수피크가(Fig. 2A) 고광도($100 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 배양체에서는 나타나지 않아(Fig. 2B), 이들 배양체는 저광도 적응을 위해 phycoerythrin을 포함한 보조색소 조성이 강화된다는 사실을 확인할 수 있었다. 이러한 흡광 특성의 변화로 인해 HL 및 LL 두 가지 은편모조류 배양체의 천연 색상이 서로 크게 달라진 것이다(Fig. 1). 이와 같은 결과는 은편모조류가 광도에 매우 민감하여, 빛이 강할 경우 고유의 색소인 phycoerythrin이 chlorophyll로 전환될 수 있음을 의미한다(Tan *et al.*, 1995). 이러한 변화와 동시에 고광도 조건에서는

세포 내 저장물질(starch 등)의 함량도 증가하기 때문에(Thin, 1983), 결과적으로 은편모조류의 광 적응을 위한 중요한 인자로서 탄수화물의 가용성(Faust and Gantt, 1973) 뿐만 아니라 광도 조건을 들 수 있을 것이다.

획득된 엽록체에 의한 섭식자 세포의 흡광 특성에 대한 영향

먹이로 공급된 HL 및 LL 은편모조류 배양체에 대한 황갈색 파장의 흡광도가 서로 크게 달랐던 것과 같이(Fig. 2), HL 은편모조류 먹이를 공급하고 고광도 조건에서 배양한 *M. rubrum*의 황갈색 파장에서의 흡광도 피크(Fig. 3B)는 LL 은편모조류 먹이를 공급하고 저광도 조건에서 배양한 *M. rubrum*의 경우(Fig. 3A)에 비하여 매우 낮게 나타났다. 이는 은편모조류 먹이 세포의 광도 적응 상태를 섭식자인 *M. rubrum* 세포가 잘 반영하고 있음을 의미한다. 즉, 획득된 엽록체가 섭식자 세포 내에서 크게 변질되지 않으며, 그 결과로 섭식자의 흡광 특성에 대한 결정적인 영향을 미칠 가능성이 있음을 의미한다.

결론적으로, *M. rubrum* 세포체가 자연환경 내에서 은편모조류 세포를 섭식하기 직전까지의 먹이생물의 광도 적응 상태가 *M. rubrum*이 섭식을 통하여 외래 엽록체를 획득한 후의 광이용 효율 및 수중 광흡수 특성 등을 결정짓는 주요 요인이 될 가능성이 크다는 것이다. 일단 이렇게 고정된 색소 특성은 *M. rubrum*이 세포 분열을 하여 증식하는 과정에서도 변동되지 않을 것으로 판단되며(세포 분열 시에 엽록체는 분열하지 않으므로, 기존의 엽록체가 절반으로 나뉘어 각각 두 딸세포에 전달된다: Lindholm *et al.*, 1988), 다음 세대 세포분열 직전의 섭식을 통한 외래 엽록체 획득 시점까지 유지될 것으로 사료된다.

*M. rubrum*의 은편모조류 먹이 섭식과 미소생물 생태계

*M. rubrum*은 운동성이 크고 세포가 매우 연약하여 쉽게 파열되므로, 이 종의 순수 분리 및 실험실 배양이 쉽지 않아(Lindholm, 1992), 실험실 배양체를 활용한 생리·생태적 특성의 연구가 매우 제한적이었다(Crawford, 1993). 따라서 *M. rubrum*의 bacterioplankton 섭식 가능성(Sorokin, 1979; Tumantseva, 1985), 아미노산의 이용(Smith and Barber, 1979) 및 입자 먹이 섭식 가능성 등의 영양방식에 관하여 오랜 동안 많은 논란이 있었다. 그러나 최근에 저속 성장형의 남극 해역 산 *M. rubrum* 배양체를 이용한 실험(Gustafson, 2000)과 고속 성장형 온대 해역산 *M. rubrum* MR-MAL01 배양체를 이용한 섭식 실험(Yih *et al.*, 2002)에서 이들이 주기적으로 은편모조류 먹이를 섭식함을 확인하였다.

먹이인 은편모조류는 수서생태계 내에서 자가, 타가, 혼합영양 등 다양한 영양 유형을 나타내고(Antia *et al.*, 1973; Lee *et al.*, 1999; Roberts and Laybourn-Parry, 1999), 그 자신이 다양한 영양 유형 생물 종의 먹이가 되기도 한다(Eriksen *et al.*, 2002). 이러한 은편모조류를 광합성 능력을 가진 해양 섬모류인 *M. rubrum*이 섭식하는 경로가 추가되었으므로, 해양미소생물 생태계 내 먹이망 구조는 이제까지 알려졌던 것보다 더욱 복잡할 수 있음을 보여주는 것이다.

은편모조류의 보조색소인 phycoerythrin 색소는 phycobiliprotein 분자에 포함되어 있어, 세포 자체의 질소 함량 또는 단백질 함량이 높아지게 되며, 이를 섭식한 *M. rubrum*의 세포 내 질소 함량

이 다른 광합성 원생생물에서 보다 높게 나타난다(Holm-Hansen *et al.*, 1970; Peterson *et al.*, 1988). 이에 따라 본 연구에서 보여준 “은편모조류-*M. rubrum*”의 먹이 사슬을 통하여, 질소 성분으로 부영양화 된 해수중의 무기 질소를 활발하게 흡수하게 되어(Wilkerson and Grunseich, 1990), 결국에는 세포 단백질로 전환하는 새로운 경로가 밝혀지게 되는 것이다. 실제로, *M. rubrum*이 적조를 일으킨 해역에서 이들 섬모류를 포식한 어류(Jimenez and Intriago, 1987) 및 패류(Kat, 1984; Carver *et al.*, 1996) 등이 보고되었다. 더 나아가, 해양생물공학적으로는 phycoerythrin 색소가 강화된 은편모조류 배양체를 생산하여, *M. rubrum*을 배양하고 이를 다시 유용 해양생물의 고단백 먹이생물로 활용하는 방안(Yih and Shim, 1997)을 구상할 수도 있을 것이다.

감사의 글

본 연구는 에너지관리공단 2000청정에너지 학술진흥사업비 및 과학기술부/과학재단 지역협력센터(RRC, 군산대학교 새만금환경 연구센터) 연구비의 지원을 받아 수행하였으며, 연구 수행 중 현장과 실험실에서 여러모로 도와주신 군산대학교 해양원생생물 실험실 동료들께 감사드립니다. 또한 논문의 심사과정에서 결정적인 조언과 비평을 해주신 전남대학교 김광용 교수님과 익명의 다른 한 분의 심사자께 깊이 감사드립니다.

참고문헌

- 국립수산진흥원, 2000. 한국 연안의 적조. 부산, 280 pp.
- 김형섭, 2002. 서해연안 광영양 섬모류 *Mesodinium rubrum*의 개체군 동태 및 지속성장 조건. 박사학위논문, 군산대학교, 군산, 159 pp.
- 柳宗秀, 李晋煥, 福代康夫, 1998. 적조원인종 섬모충류 *Mesodinium rubrum*(Lohmann) Hamburger et Buddenbrock에 관하여. 한국조류학회지, **13**: 143-149.
- 윤양호, 1991. 제주도 연안해역에 출현하는 적조생물. 제주대 해양연보, **15**: 1-14.
- Antia, N.J., J.P. Kalley, J. McDonald and T. Bisalputra, 1973. Ultrastructure of the marine cryptomonad *Chroomonas salina* cultured under conditions of photoautotrophy and glycerol-heterotrophy. *J. Protozool.*, **20**: 377-385.
- Barber, R.T., A.W. White and H.W. Siegelman, 1969. Evidence for a cryptomonad symbiont in the ciliate *Cyclotrichium meunieri*. *J. Phycol.*, **5**: 86-88.
- Boersheim, K.Y. and G. Bratbak, 1987. Cell volume to cell carbon conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp. enriched from seawater. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **36**: 171-175.
- Carver, C.E., A.L. Mallet, R. Warnock, and D. Douglas, 1996. Red-coloured digestive glands in cultured mussels and scallops: the implication of *Mesodinium rubrum*. *J. Shellfish Res.*, **15**: 191-201.
- Crawford, D.W., 1989. *Mesodinium rubrum*: The phytoplankter that wasn't. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **58**: 161-174.
- Crawford, D.W., 1993. Some observations on morphological variation in the red-water ciliate *Mesodinium rubrum*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **73**: 975-978.

- Crawford, D.W., D.A. Purdie, A.P. Lockwood and P. Weissman, 1997. Recurrent red-tides in the Southampton water estuary caused by the phototrophic ciliate *Mesodinium rubrum*. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **45**: 799–812.
- Dikarev, V.P., 1985. Polar lipids and fatty acids of the infusorian *Mesodinium rubrum* from a “red tide” in Avacha Bay (Kamchatka). *Biologia Morya*, **1985**: 58–63.
- Douglas, S.E., C.A. Murphy, D.F. Spencer and M.W. Gray, 1991. Cryptomonad algae are evolutionary chimaeras of two phylogenetically distinct unicellular eukaryotes. *Nature*, **350**: 148–151.
- Douglas, S.E. and S.L. Penny, 1999. The plastid genome of the cryptophyte alga, *Guillardia theta*: complete sequence and conserved synteny groups confirm its common ancestry with red algae. *J. Mol. Evol.*, **48**: 236–244.
- Eriksen, N.T., K.C. Hayes and A.J. Lewitus, 2002. Growth responses of the mixotrophic dinoflagellates, *Cryptoperidiniopsis* sp. and *Pfiesteria piscicida*, to light under prey saturated conditions. *Harmful Algae*, **1**: 191–203.
- Faust M.A. and E. Gantt, 1973. Effect of light intensity and glycerol on the growth, pigment composition and ultrastructure of *Chroomonas* sp.. *J. Phycol.*, **9**: 489–495.
- Fraunholz, M. J., J. Wastl, S. Zauner, S.A. Rensing, M.M. Scherzinger and U.-G. Maier, 1997. The evolution of cryptophytes. *Plant Syst. Evol. [Suppl.]*, **11**: 163–174.
- Gantt, E., 1980. Photosynthetic cryptophytes. In: *Phytoflagellates*, edited by Cox E.R., Elsevier North Holland Inc., New York, pp. 381–405.
- Grain, J., P. Puytorac and C.A. Groliere, 1982. Quelques precisions sur l’ultrastructure et la position systematique du cilie *Mesodinium rubrum*, et sut la constitution de ses symbiontes chloroplastiques. *Protistologica*, **18**: 7–21.
- Guillard, R.R.L., 1973. Methods for microflagellates and nanoplankton. In: *Handbook of phycological methods*, edited by Stein J.R., Cambridge University Press, Cambridge, New York, pp. 69–85.
- Gustafson, D.E., D.K. Stoecker, M.D. Johnson, W.F. Van Heukelem and K. Sneider, 2000. Cryptophyte algae are robbed of their organelles by the marine ciliate *Mesodinium rubrum*. *Nature*, **405**: 1049–1052.
- Hargraves, P., 1991. Narrow River phytoplankton. *Maritimes*, **35**: 6–8.
- Hibberd, D.J., 1977. Ultrastructure of the cryptomonad endosymbiont of the red-water ciliate *Mesodinium rubrum*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **57**: 45–61.
- Holm-Hansen, O., F.J.R. Taylor and R.J. Barsdate, 1970. A ciliate red tide at Barrow, Alaska. *Mar. Biol.*, **7**: 7–46.
- Jakobsen, H.H., J. Larsen and P.J. Hansen, 2000. Growth and razing responses of two chloroplast retaining dinoflagellates: effect of irradiance and prey species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **201**: 121–128.
- Jankowski, A.W., 1976. Revision of a system of cyrtophorines. In: *Materials of the II All-Union Conference of Protozoologists, Part I, General Protozoology*, edited by Markevich, A.P., Yu.I. Poljansky *et al.*, Naukova Dumka, Kiev, pp. 1–176.
- Jimenez, R. and P. Intriago, 1987. Observation blooms of *Mesodinium rubrum* in the upwelling area off Ecuador. *Oceanologica Acta*, Supplementum 1987. Proceedings of International Symposium on Equatorial Vertical Motion, Paris, 6–10. May 1985, pp. 145–154.
- Kat, M., 1984. “Red” oysters (*Ostrea edulis* L.) caused by *Mesodinium rubrum* in Lake Grevelingen. *Aquaculture*, **38**: 375–377.
- Kywalyanga, M., S. Sathyendranath and T. Platt, 2002. Effect of *Mesodinium rubrum*(=*Myrionecta rubra*) on the action and absorption spectra of phytoplankton in a coastal marine inlet. *J. Plankton Res.*, **24**: 687–702.
- Lee, E.S., A.J. Lewitus and R.K. Zimmer, 1999. Chemoreception in a marine cryptophyte: behavioral plasticity in response to amino acids and nitrate. *Limnol. Oceanogr.*, **44**: 1571–1574.
- Lee, R.E., 1999. Cryptophyta. In: *Phycology* (3rd ed.), Cambridge University Press, Cambridge, U.K., pp. 365–377.
- Li, A., D.K. Stoecker, and D.W. Coats, 2000. Mixotrophy in *Gyrodinium galatheanum* (Dinophyceae): grazing responses to light intensity and inorganic nutrients. *J. Phycol.*, **36**: 33–45.
- Lindholm, T., 1985. *Mesodinium rubrum* - a unique photosynthetic ciliate. *Adv. Aquatic Microbiol.*, **3**: 1–48.
- Lindholm, T., 1992. *Mesodinium rubrum* - a photosynthetic ciliate. In: *Algae and symbioses: Plants, Animals, Fungi, Virus, Interactions Explored*, edited by Reisser W., Biopress Limited, Bristol, pp. 501–514.
- Lindholm, T., P. Lindroos and A.C. Mörk, 1988. Ultrastructure of the photosynthetic ciliate *Mesodinium rubrum*. *Biosystems*, **21**: 141–149.
- Lohmann, H., 1908. Untersuchung zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. *Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, **10**: 129–370.
- Mueller, K.M., M.C. Oliveira, R.G. Sheath and D. Bhattacharya, 2001. Ribosomal DNA phylogeny of the Bangiophycidae (Rhodophyta) and the origin of secondary plastids. *Am. J. Botany*, **88**: 1390–1400.
- Oakley, B.R. and F.J.R. Taylor, 1978. Evidence for a new type of endosymbiotic organization in a population of the ciliate *Mesodinium rubrum* from British Columbia. *BioSystems*, **10**: 361–369.
- Parsons, T.R. and D.J. Blackbourn, 1968. Pigments of the ciliate *Mesodinium rubrum* (Lohmann). *Neth. J. Sea Res.*, **4**: 27–31.
- Peterson, W.T., D.F. Acros, G.B. McManus, H. Dam, D. Bellantoni, T. Johnson, P. Tiselius, 1988. The nearshore zone during coastal upwelling: daily variability and coupling between primary and secondary production off Central Chile. *Prog. Oceanogr.*, **20**: 1–40.
- Putt, M. and Stoecker, D.K., 1989. An experimentally determined carbon: volume ratio for marine “oligotrichous” ciliates from estuaries and coastal waters. *Limnol. Oceanogr.*, **34**: 1097–1103.
- Roberts, E.C. and J. Laybourn-Parry, 1999. Mixotrophic cryptophytes and their predators in the Dry Valley lakes of Antarctica. *Freshwater Biol.*, **41**: 737–746.
- Sciandra, A., L. Lazzara, H. Claustre, and M. Babin, 2000. Responses of growth rate, pigment composition and optical properties of *Cryptomonas* sp. to light and nitrogen stresses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **201**: 107–120.
- Smith, W.O. Jr. and R.T. Barber, 1979. A carbon budget for the autotrophic ciliate *Mesodinium rubrum*. *J. Phycol.*, **15**: 27–33.
- Sorokin, Yu. I., 1979. The ‘red-tide’ in the region of the Peruvian upwelling. *Doklady Biol. Sci.* **249**: 253–256. English translation, *Dokl. Akad. Nauk. SSSR, Ser. Biol.*, **1989**: 1263–1266.
- Stoecker, D.K., A. Li, D.W. Coats, D.E. Gustafson and M.K. Nan-

- nen, 1997. Mixotrophy in the dinoflagellate *Prorocentrum minimum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **152**: 1–12.
- Stoecker, D.K., M. Putt, L.H. Dabis and A.E. Michaels, 1991. Photosynthesis in *Mesodinium rubrum*: species-specific measurements and comparison to community rates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **73**: 245–252.
- Tan, S., G.W. Wolfe, F.X. Cunningham and E. Gantt, 1995. Decrease of polypeptides in the PSI antenna complex with increasing growth irradiance in the red alga *Porphyridium cruentum*. *Photosynthesis Res.*, **45**: 1–10.
- Taylor, F.J.R., D.J. Blackbourn and J. Blackbourn, 1969. Ultrastructure of the chloroplasts and associated structures within the marine ciliate *Mesodinium rubrum* (Lohmann). *Nature*, **224**: 819–821.
- Taylor, F.J.R., D.J. Blackbourn and J. Blackbourn, 1971. The red-water ciliate *Mesodinium rubrum* and its “incomplete symbionts”: a review including new ultrastructural observations. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **28**: 391–407.
- Thinh, L., 1983. Effect of irradiance on the physiology and ultrastructure of the marine cryptomonad, *Cryptomonas* strain Lis (Cryptophyceae). *Phycologia*, **22**: 7–11.
- Tumantseva, N.I., 1985. Red tide in the Black Sea. *Oceanology Wash.*, **25**: 99–101.
- Vesk, M. and S.W. Jeffrey, 1977. Effect of blue-green light on photosynthetic pigments and chloroplast structure in unicellular marine algae from six classes. *J. Phycol.*, **13**: 280–288.
- White, A.W., R.G. Sheath and J.A. Hellebust, 1977. A red tide caused by the marine ciliate *Mesodinium rubrum* in Passamaquoddy Bay, including pigment and ultrastructure studies of the endosymbiont. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **34**: 413–416.
- Wilkerson, F.R. and G. Grunseich, 1990. Formation of bloom by the symbiotic ciliate *Mesodinium rubrum*: the significance of nitrogen uptake. *J. Plankton Res.*, **12**: 973–989.
- Yih, W., H.S. Kim, H.J. Jeong, G. Myung and Y.G. Kim, 2003. Ingestion of cryptophyte cells by the marine photosynthetic ciliate *Mesodinium rubrum* (in preparation).
- Yih, W. and J.H. Shim, 1997. The planktonic phototrophic ciliate, *Mesodinium rubrum*, as a useful organism for marine biotechnological applications. *J. Mar. Biotechnol.*, **5**: 82–85.

2002년 10월 22일 원고접수

2003년 1월 20일 수정본채택

담당편집위원: 서해립