

# 수치모형을 이용한 와편모조류 *Alexandrium tamarense*, *Gymnodinium catenatum* 및 규조류 *Skeletonema costatum*의 종간 경쟁에 미치는 용존태 유기인의 영향

오석진 · 양한섭\* · 山本民次<sup>1</sup>부경대학교 해양과학공동연구소, <sup>1</sup>히로시마대학교 생물권과학연구소

## Use of a Mathematical Model to Assess the Effects of Dissolved Organic Phosphorus on Species Competition Among the Dinoflagellates *Alexandrium tamarense* and *Gymnodinium catenatum* and the Diatom *Skeletonema costatum*

Seok Jin OH, Han-Soeb YANG\* and Tamiji YAMAMOTO<sup>1</sup>Korea Inter-University Institute of Ocean Science, Pukyong National University,  
Daeyeon-dong, Nam-gu, Busan 608-737, Korea<sup>1</sup>Graduate School of Applied Biological Sciences, Hiroshima University,  
Higashi-Hiroshima 739-8528, Japan

Species competition among the toxic dinoflagellates *Alexandrium tamarense* and *Gymnodinium catenatum* and the diatom *Skeletonema costatum* was simulated using a mathematical model. Prior to the model simulation, competition experiments using the three species were conducted to obtain data for validation by the simulation model. *S. costatum* dominated at a density of  $\sim 10^4$  cells/mL compared to the other species in the medium with dissolved inorganic phosphorus (DIP). The growth of *S. costatum* was also stimulated by the addition of dissolved organic phosphorus (DOP), such as uridine-5-monophosphate (UMP) or glycerophosphate (Glycero-P), although this species is unable to take up DOP. This implies that the growth of *S. costatum* may be supported by DIP, which is hydrolyzed by alkaline phosphatase produced from *A. tamarense* and *G. catenatum*. The species competition model was run assuming the environmental conditions of northern Hiroshima Bay, Japan, during spring and summer. *G. catenatum* increased in cell density and neared the level of *S. costatum* at the end of the calculation. In the sensitivity analyses by means of doubling and halving parameters, depleted DIP had little effect on the cell density of *G. catenatum*. However, the growth of *A. tamarense* and *S. costatum* was significantly affected by changes in the parameter values. These results indicate that if DIP depletion is ongoing, species that have a large phosphate pool in their cells, such as *G. catenatum*, will predominate in the community.

Key words: *Alexandrium tamarense*, *Gymnodinium catenatum*, *Skeletonema costatum*, Mathematical model, Dissolved inorganic phosphorus (DIP), Dissolved organic phosphorus (DOP)

### 서 론

춘·하계 일본 Hiroshima만의 용존태 무기인 (Dissolved inorganic phosphorus; DIP)은 종종 비색법의 검출 한계 이하 값을 보인다. 이는 1979년부터 발효된 Seto 내해 환경 보전 특별 조치법 (Law Concerning Special Measures for Conservation of the Environment of the Seto Inland Sea) 발효로 인 정화기준 강화 및 인이 함유된 세제 제조 금지로 인한 바다로의 인 유입이 감소되어 해수 중 DIP가 현저히 감소하였기 때문이다 (Yamamoto et al., 2002a). 그 결과 표층 해수 중의 용존태 무기질소 (dissolved inorganic nitrogen; DIN)와 DIP의 비 (DIN:DIP ratio)가 크게 높아졌다 (Oh et al., 2005a).

해수중의 DIN:DIP 비의 변화는 식물플랑크톤의 종 천이를 발생시킨다 (Smayda, 1990). 실례로 일본 Hiroshima만의 적조 발생 원인종을 보면 1970년도에는 규조류가 우점되었지만 80년대 후반부터 유해성 와편모조류가 우점하고 있다. 더욱이, 지금까지 출현 기록이 없었던 새로운 유해종의 출현으로 과거보다 인간 건강에 더욱 위협을 주고 있다 (Oh et al., 2005a). 이중, *Alexandrium tamarense*는 Hiroshima만에서 1992년에 처음 적조를 발생시킨 이래 매년 Hiroshima만의 굴 양식장에 폐독을 발생시켜 많은 피해를 주고 있다 (Asakawa et al., 1993; 1995). *Gymnodinium catenatum*도 이때때를 독화시키는 유독 와편모조류로 1980년대까지는 서 일본 일부해역에서만 발견되었으나 (Hada, 1967; Ikeda et al., 1989; Nishioka et al., 1993; Baba et al., 2001), 최근에는 20°C 이상의 수온을

\*Corresponding author: hsyang@pknu.ac.kr

보이는 중앙과 북부 일본에까지 출현하고 있어 (Matsuoka and Fukuyo, 1994), 이 중에 따른 이매패류의 독화를 경계하고 있다.

한편, 용존태 유기인 (dissolved organic phosphorous; DOP) 은 분자량에 따라 저분자량 DOP (MW <10 kda)와 고분자량 DOP (MW >10 kda)로 구분한다. 저분자량의 DOP는 외양환경의 식물플랑크톤에 쉽게 이용되지만, 연안환경에서는 육상기원이 많아 난분해성 물질이 많다 (Suzumura et al., 1998). 고분자량의 DOP는 ester 결합수에 따라 phosphomonoester와 phosphodiester와 같은 분해성 DOP와 phosphonate와 같이 가수분해 효소에 의해 분해되지 않는 난분해성 DOP로 구분한다. 일본 Tokyo만은 난분해성 DOP가 67% 이상으로 높았고, 나머지의 DOP는 phosphomonoester와 phosphodiester로 존재하는 것으로 보고되었다 (Suzumura et al., 1998). 최근 실내 실험에서 유해적조 원인종들이 phosphomonoester와 phosphodiester를 잘 이용하는 것이 밝혀져 (Yamaguchi, 1999; Yamaguchi and Itakura, 1999; Oh et al., 2002; Kim et al., in press), 해역에서 DIP가 제한되더라도 수중의 DOP를 이용함으로써 유해적조 생물의 증식에 큰 영향을 미친다는 보고가 있다 (Yamaguchi and Itakura, 1999; Oh et al., 2005a).

따라서 본 연구에서는 여러 가지 용존태 인을 첨가한 배지에 춘·하계 북부 Hiroshima만에서 우점하는 유독와편모조류 *A. tamarense*와 최근 종 확산을 나타내는 *G. catenatum*, 그리고 우점 규조류인 *Skeletonema costatum*을 접종하여 혼합배양을 실시하고, 그 결과를 이용하여 종경쟁모델을 구축하였다. 또한 구축된 모델을 이용하여 DIP가 식물플랑크톤 성장에 제한 인자로 작용하는 Hiroshima만의 향후 식물플랑크톤 중 천이를 검토하여 보았다.

## 재료 및 방법

### 종의 분리와 배양

*A. tamarense*, *G. catenatum* 및 *S. costatum*은 1997년 3월, 12월 및 4월의 Hiroshima만 해수에서 pasteur pipette (약 0.50-100  $\mu$ M)를 이용하여 세포를 분리하였다 (Guillard, 1995). 분리된 세포는 여과해수 (0.22  $\mu$ M pore size, Millipore GSWP, USA)에 4-5회 세척 후 배양튜브 (TB-2800, Japan)에 이식하였다. 사용된 배지는 *A. tamarense*와 *G. catenatum*은 Hiroshima만 해수를 바탕으로 한 f/2배지 (Guillard and Ryther, 1962)에 selenium( $H_2SeO_3$ )을 최종농도가 0.001  $\mu$ M되게 첨가하였다. 그리고 *S. costatum*은 최종농도가 107  $\mu$ M이 되게 규산염 (DSi)을 첨가한 f/2+selenium 배지에서 배양하였다. 대상종은 최대 성장속도를 보이는 온도 조건에서 배양하였으며 (*A. tamarense*는 15 $^{\circ}$ C, *G. catenatum*과 *S. costatum*은 25 $^{\circ}$ C; Yamaguchi, 1994; Yamamoto and Tarutani, 1997; Yamamoto et al., 2002b; Oh and Yoon, 2004), 염분과 조도는 각각 30 psu와 300  $\mu$ mol/m<sup>2</sup>/s (12L:12D; cool-white fluorescent lamp)로 조절하였다. 대상종의 무균 처리는 AM9 (Provasoli et al., 1959)와 피켓 세척법으로

처리하였으며, 멸균 상태는 Marine Agar 2216 (DIFCO)와 fluoro-chrome 4', 6-diamidino-2-phenylindole(DAPI)로 확인하였다.

### *A. tamarense*, *G. catenatum* 그리고 *S. costatum*의 혼합배양

*A. tamarense*, *G. catenatum* 그리고 *S. costatum*의 종간 경쟁을 보기 위해 여러 가지 종류의 용존태 인을 첨가하여 혼합배양을 실시하였다. 배양은 AK 인공해수를 바탕으로 한 L1 배지 (Keller et al., 1987; Guillard and Hargraves, 1993)를 이용하여 정치 (batch)배양을 실시하였다. 먼저 대상종의 세포내 인을 고갈시키기 위해 AK-L1에 인산염을 첨가하지 않고 배양을 실시한 후 정상기 (stationary phase)에 들어간 세포들을 혼합배양에 사용하였다. 이 때 배양액 중 인산염 농도는 0.02  $\mu$ M 이하였으며, 배양기간은 *A. tamarense*와 *G. catenatum*은 7일, 그리고 *S. costatum*은 3일이 소요되었다. *A. tamarense*, *G. catenatum* 그리고 *S. costatum*의 인고갈 세포 (30 cells/mL)를 각각 인산염 (orthophosphate; ortho-P), DOP인 uridine-5-monophosphate (UMP)와 glycerophosphate (Glycero-P)가 최종 5  $\mu$ M로 첨가된 AK-L1 배지에 접종하였다. 배양상태는 온도 20 $^{\circ}$ C, 염분은 30 psu 그리고 조도는 300  $\mu$ mol/m<sup>2</sup>/s (12L:12D; cool-white fluorescent lamp)로 조절하였다. *S. costatum*의 침전을 막기 위해 모든 혼합배양액은 하루에 2번씩 가볍게 흔들어 주었다. 이틀에 한 번씩 각각의 혼합배양액에서 100 mL를 추출하여 세포밀도, ortho-P, DSi 그리고 DOP 농도를 측정하였다. 세포밀도는 도립현미경 (TS 100, Nikon, Japan)으로 계수하였으며, ortho-P와 DSi 농도는 membrane filter (HA, Millipore Corp., USA)로 여과한 후 비색법에 의해 정량하였다 (Strickland and Parsons, 1972). DOP 농도는 Koroleff (1983)에 따라 총용존태 인 (total dissolved phosphorus; TDP)을 측정 한 후, DIP의 농도를 뺀 값으로 하였다. 모든 실험은 반복실험 (duplicate)을 하였다.

### 모델 구성

모델의 기본구성은 Truncation 모델로, 식물플랑크톤에 따른 영양염의 흡수는 환경수 중의 영양염 농도에 반응하지 않고 세포내의 생리상태 (세포내 영양염 함유량)에 의존하며, 시간에 따라 변화한다고 가정하였다 (Dugdale et al., 1981). Fig. 1은 사용한 모델의 개념도로, 내부에는 internal pool (P<sub>i</sub>)이 존재하며, internal pool을 통하여 고분자량의 인 화합물 (polyphosphate 등; POP)이 생성되는 것으로 구성하였다. Ortho-P가 제한되거나 고갈되면 internal pool의 인을 전부 사용한 후에 식물플랑크톤의 성장은 멈추게 된다. 그리고 고농도의 인이 첨가되면 internal pool로 흡수된다. 한편, internal pool이 충족되면 세포는 흡수를 하지 못하며, 흡수속도는 세포 구성 물질과 세포내 축적물질 등의 대사속도 ( $\rho$ )에 따라 제한된다. 더욱 흡수가 진행되면 해수 중의 인의 농도가 낮아지기 때문에 대사속도보다 세포외부로부터 흡수가 낮아지게 되고,

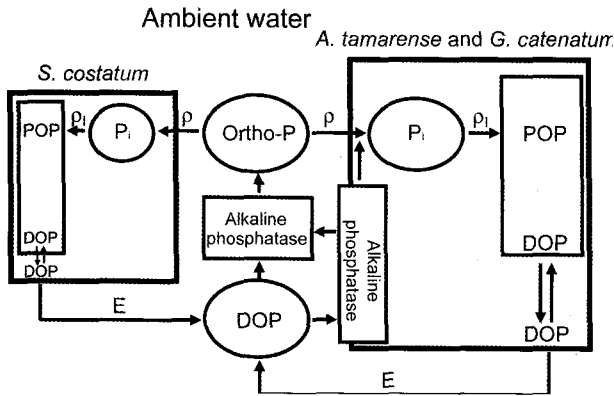


Fig. 1. The conceptual diagram of uptake, assimilation and excretion processes in phytoplankton cell.  $\rho$ , uptake;  $\rho_1$ , assimilation;  $P_i$ , internal phosphorus pool; POP, structural and other storage P component; Ortho-P, orthophosphate and E, excretion.

다시 배지 중의 인의 농도에 의존하여 흡수가 진행된다. *A. tamarense*와 *G. catenatum*은 DOP를 이용 가능하기 때문에 (Oh et al., 2002), 모델에서는 DOP의 변수를 추가하였다. 보통 DOP는 ortho-P보다 고분자화합물이기 때문에 직접 흡수를 하지 못하고 alkaline phosphatase (APase)에 의해 가수분해 후,  $P_i$ 에 흡수된다 (Oh et al., 2005a; b). 그래서 본 모델에서는 배지 중에 ortho-P가 고갈되더라도 DOP를 이용하여 성장할 수 있도록 구성하였다. 하지만, *S. costatum*은 APase가 없기에 (Oh et al., 2005a), DOP의 흡수 항을 제외하였다. 그리고 *S. costatum*은 DSi를 흡수할 수 있도록 하였다.

이 모델에서  $\rho$ 는 Michaelis-Menten 방정식에 따라 효소활성 반응에 따라 흡수되는 것으로 가정하였다 (Dugdale, 1967).

$$\rho^P = \rho_{\max}^P \cdot S^P / (K_s^P + S^P) \quad \text{.....(1)}$$

여기에서  $K_s^P$ : 인에 대한 반포화상수

(half-saturation constant for phosphorus;  $\mu\text{M}$ )

$S^P$ : 배양액 중 인의 농도

(external phosphorus concentration;  $\mu\text{M}$ )

$\rho_{\max}^P$ : 최대 인 흡수속도

(maximum phosphorus uptake rate; pmol/cell/hr)

*S. costatum*의 DSi의 흡수는 농도 의존성에 따른 통상의 Michaelis-Menten식이 아닌 Paasche (1973)에 따라 제한된 다음 식을 사용하였다.

$$\rho^{Si} = \rho_{\max}^{Si} \cdot (S^{Si} - S_0^{Si}) / \{K_s^{Si} + (S^{Si} - S_0^{Si})\} \quad \text{.....(2)}$$

$K_s^{Si}$ : DSi에 대한 반포화상수 (half-saturation constant for phosphorus;  $\mu\text{M}$ )

$S_0^{Si}$ : 배양액 중 초기의 DSi 농도 (threshold external phosphorus concentration;  $\mu\text{M}$ )

$S^{Si}$ : 배양액 중 DSi 농도 (external phosphorus concentration;  $\mu\text{M}$ )

$\rho_{\max}^{Si}$ : 최대 DSi 흡수속도 (maximum phosphorus uptake rate; pmol/cell/hr)

*A. tamarense*와 *G. catenatum*의 성장은 세포내 인 함유량에 따라 성장하는 것으로 하였다 (Droop, 1973).

$$\mu = \mu_{\max}^P (1 - Q_{\min}^P / Q^P) \quad \text{.....(3)}$$

$\mu$ : 상대성장속도 (specific growth rate; /day)

$\mu_{\max}^P$ : Q가 무한대일 때 최대상대성장속도 (maximum specific growth rate when Q is infinity; /day)

$Q_{\min}^P$ : 최소 인 함유량 (minimum phosphorus cell quota; pmol/cell)

$Q^P$ : 세포내 인 함유량 (cell quota of phosphorus; pmol/cell)

여기서 Q는 internal pool ( $P_i$ )과 POP를 합한 것이다.  $S^P$ ,  $Q^P$ ,  $P_i$ 의 시간 변화에 따른 변화는 다음과 같다.

$$dS^P/dt = -\rho N \quad \text{.....(4)}$$

$$dQ^P/dt = \rho - \mu Q^P \quad \text{.....(5)}$$

$$dP_i/dt = \rho - \rho_1 \quad \text{.....(6)}$$

세포수 (N)의 변화는

$$dN/dt = \mu N \quad \text{.....(7)}$$

로 계산이 가능하지만, 정치배양과 같이 제한된 공간에서는 영양염이 풍부하더라도 세포의 성장에 따라 배출되어진 화합물 질과 공간의 제약에 따라 식(8)은 실제 정상기를 재현할 수 없다. 따라서 Verhulst-Pearl 상수를 포함한 성장속도로 재구성하였다.

$$dN/dt = N(r - hN) \quad \text{.....(8)}$$

여기서,  $r$ : 내적자연증가율

(intrinsic rate of natural increase; /day)

$h$ : Verhulst-Pearl coefficient

따라서, 시간에 따른 세포수의 변화는 다음과 같이 계산된다.

$$dN/dt = N\{(\mu_{\max} (1 - Q_{\min} / Q)) - hN\} \quad \text{.....(9)}$$

*S. costatum*의 성장속도는 복수 영양염 중에 제한된 영양염에 따라 성장이 억제되는 Blackman의 최소율 법칙 (Blackman's rate-limiting concept)을 이용하였다 (Cullen et al., 1992).

$$\mu = \text{MIN} \{ \mu_{\max}^P (1 - Q_{\min}^P / Q^P), \mu_{\max}^{Si} (1 - Q_{\min}^{Si} / Q^{Si}) \} \quad \text{.....(10)}$$

$Q_{\min}^{Si}$ : 최소 DSi 함유량 (minimum silicate cell quota; pmol/cell)

$Q^{Si}$ : 세포내 DSi 함유량 (cell quota of silicate; pmol/cell)

*A. tamarense*와 *G. catenatum*의 배출은 Oh et al. (2006)의 실내실험에서 ortho-P의 농도가 0.6  $\mu\text{M}$ 과 3.3  $\mu\text{M}$  일 때 DOP의 형태로 배출이 일어난다는 것을 보고하였다. 본 모델에서 또

한 배양액의 농도가 이들 농도 이하가 될 때 POP로부터 DOP 배출이 일어나도록 설정하였으며, 이 DOP는 배양액 중의 DOP로 이행되도록 설정하였다. 하지만, *S. costatum*의 배출은 실측값이 없어 본 모델에서는 제외하였다.

$$dPOP/dt = \rho_1 \cdot E \quad \dots\dots\dots(11)$$

E: 배출(Excretion;  $\mu M$ )

DOP의 배출은 조도, 염분 및 영양염의 농도와 같은 외부 환경에 민감하게 반응하여 배출속도가 조절된다 (Kuenzler, 1970). 하지만, 본 모델에서는 단순화를 위해 일정한 속도로 DOP가 배출되도록 가정하였다.

세포벽에 부착되어 있는 APase는 동물플랑크톤의 포식 또는 외부 충격에 이탈되어 ambient APase로 해수 중의 DOP를 DIP로 가수분해한다. 본 모델은 정상상태를 가정한 정치 배양계의 모델이기 때문에 이러한 변수를 고려하여야 한다. 하지만, 현재까지 플랑크톤으로부터 얼마나 ambient APase가 유출되는지, 그리고 이들 ambient APase의 가수분해율이 얼마인지 실험적인 방법으로 확인하기 어렵기 때문에, 가수분해율을 5%의 비율로 증·감시켜 혼합배양실험의 실측값에 접근해가는 점근법을 이용하여 가수분해율을 평가하였다. 그리고 모델에서는 다음과 같이 배지에서 DOP가 가수분해 되도록 설정하였다.

$$DIP = DOP \cdot H \quad \dots\dots\dots(12)$$

H: 가수분해율 (hydrolysis rate; %/hr)

이 수치모델은 시판용 수치모델 프로그램인 STELLA (version 5.0; High Performance System, Inc, USA)를 이용하였다. 그리고 이 모델에서 적용된 변수값들은 Table 1에 표시하였다.

춘·하계 Hiroshima만에서 *A. tamarense*, *G. catenatum* 및 *S. costatum*의 종간 경쟁

정치배양상태를 재현한 전술의 모델을 이용하여 1996년부터 2000년까지 춘·하계 북부Hiroshima만 관측 데이터 (Oh et al., 2005b; Oh et al., 2006)로부터 *A. tamarense*, *G. catenatum* 및 *S. costatum*의 종 경쟁관계를 살펴보았다 (Fig. 2). 초기 ortho-P, DSi 그리고 DOP의 농도는 각각 관측일의 평균농도인  $0.15 \mu M$ ,  $10 \mu M$  및  $0.5 \mu M$ 로 설정하였다. DOP는 측정기술의 한계로 많은 부분의 DOP가 명확하지 않아 구성성분별 농도는 알 수 없다. 따라서 DOP는 고분자 화합물 중심으로 phosphomonoester, phosphodiester, phosphotriester 3개 pool로 설정하였으며 (Fig. 2), 이들 각각의 초기 농도는  $0.0 \mu M$ ,  $0.3 \mu M$  그리고  $0.1 \mu M$ 로 설정하였다. 이와 같은 설정 이유는 phosphodiester만을 가수분해할 수 있는 *A. tamarense*와, phosphomonoester 및 phosphodiester를 가수분해 할 수 있는 *G. catenatum*에서 추출한 효소를 봄철 Hiroshima만의 해수에 첨가 했을 때, 두 효소 모두 DIP 농도를 증가시켰다 (Oh et al., 2002; Oh et al.,

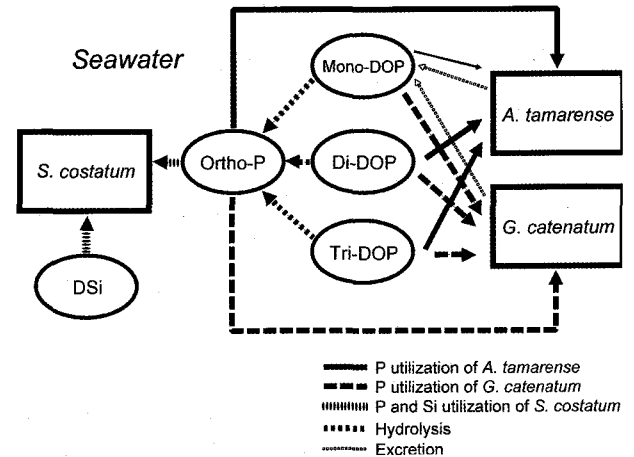


Fig. 2. The conceptual diagram of species competition assuming the environmental conditions of northern Hiroshima Bay in spring and summer. Three species were introduced and three kinds of nutrients were considered. Ortho-P, Mono-DOP, Di-DOP and Tri-DOP indicated the ortho-phosphate, phosphomonoester, phosphodiester and phosphotriester, respectively.

2005b). 이는 해수중의 DOP는 phosphomonoester가 낮고, phosphodiester가 높다는 것을 나타낸다 (Oh et al., 2005b). 또한 phosphotriester가 해수 중에 수십 nM로 용존해 있다는 것 (Hodson et al., 1981), Tokyo만에서 DOP 중 phosphomonoester와 phosphodiester의 비율이 약 1:3의 비율로 존재한다는 (Suzumura et al., 1998) 보고들을 참고하여 설정하였다. 식물플랑크톤의 배출 또한 많은 연구가 수행되지는 않았지만, cyclic-AMP가 주요성분으로 지적하고 있어 (Kuenzler, 1970); *A. tamarense*, *G. catenatum* 그리고 *S. costatum*로부터 배출되는 DOP를 phosphomonoester로 설정하였다. 이 수치모델 또한 STELLA를 이용하였다. 더욱이 완성된 중간 경쟁 모델을 이용하여 각각의 변수들을 증·감시켜 *A. tamarense*, *G. catenatum* 및 *S. costatum*의 세포밀도에 대한 감도분석을 실시하였다.

결 과

*A. tamarense*, *G. catenatum* 및 *S. costatum*의 혼합 배양

인 공급원으로 ortho-P를 첨가하였을 경우, ortho-P 농도는 배양 후 6일째  $0.82 \mu M$ 까지 급격하게 감소하였다. DSi는  $14.5 \mu M$ 까지 감소하였지만, 그 이후에는 농도 변화가 없었다 (Fig. 3). *A. tamarense*, *G. catenatum* 그리고 *S. costatum*의 세포밀도는 6일째부터 정상기에 달하였으며, 이들 성장을 제한하는 영양염은 ortho-P였다. *S. costatum*의 최대 세포밀도는  $10^4$  cells/mL로, *A. tamarense*과 *G. catenatum*보다 2 order 높았다. DOP는 정상기 초기부터 미량 검출되었으며, 농도는  $0.05 \mu M$ 이었다.

UMP와 Glycero-P를 첨가한 혼합 배양에서 *A. tamarense*, *G. catenatum* 그리고 *S. costatum*의 세포밀도의 변화는 ortho-P

Table 1. Growth and nutrient uptake parameters for *Alexandrium tamarense*, *Gymnodinium catenatum* and *Skeletonema costatum* used in the present model

Species	Nutrient source	Parameters	Units	Values	References
<i>A. tamarense</i>	Ortho-P	Maximum uptake rate	pmol/cell/hr	1.64	Yamamoto and Tarutani (1996)
		Half saturation constant	μM	2.64	Yamamoto and Tarutani (1996)
		Minimum cell quota	pmol/cell	0.56	Yamamoto and Tarutani (1996)
		Maximum cell quota	pmol/cell	0.97	This study*
		Maximum cell pool	pmol/cell	0.01	Tarutani (1997)
		Assimilation rate	pmol/cell	0.50	Tarutani (1997)
		Maximum specific growth rate	/hr	0.02	Yamamoto and Tarutani (1999)
	ATP	Half saturation constant	μM	5.63	Oh et al. (2006)
		Maximum uptake rate	pmol/cell/hr	5.04	Oh et al. (2006)
	DOP UMP	Half saturation constant	μM	20.0	Oh (unpublished)
Maximum uptake rate		pmol/cell/hr	1.00	Oh (unpublished)	
Glycero-P	Half saturation constant	μM	30.0	Oh (unpublished)	
	Maximum uptake rate	pmol/cell/hr	0.50	Oh (unpublished)	
Excretion	Excretion rate	pmol/cell/hr	0.012	Oh et al. (2006)	
<i>G. catenatum</i>	Ortho-P	Maximum uptake rate	pmol/cell/hr	1.42	Yamamoto et al.(2004)
		Half saturation constant	μM	3.40	Yamamoto et al.(2004)
		Minimum cell quota	pmol/cell	1.83	Yamamoto et al.(2004)
		Maximum cell quota	pmol/cell	11.3	This study*
		Maximum cell pool	pmol/cell	9.46	Yamamoto et al.(2004)
		Assimilation rate	pmol/cell	0.29	Yamamoto et al.(2004)
		Maximum specific growth rate	/hr	0.02	Yamamoto et al.(2004)
	ATP	Half saturation constant	μM	7.61	Oh et al. (2006)
		Maximum uptake rate	pmol/cell/hr	13.38	Oh et al. (2006)
	DOP UMP	Half saturation constant	μM	7.61	Oh (unpublished)
Maximum uptake rate		pmol/cell/hr	13.38	Oh (unpublished)	
Glycero-P	Half saturation constant	μM	7.61	Oh (unpublished)	
	Maximum uptake rate	pmol/cell/hr	13.38	Oh (unpublished)	
Excretion	Excretion rate	pmol/cell/hr	0.084	Oh et al. (2006)	
<i>S. costatum</i>	Ortho-P	Maximum uptake rate	pmol/cell/hr	0.0384	Tarutani and Yamamoto (1994)
		Half saturation constant	μM	0.68	Tarutani and Yamamoto (1994)
		Minimum cell quota	pmol/cell	0.0028	Tarutani and Yamamoto (1994)
		Maximum cell quota	pmol/cell	0.01	Tarutani and Yamamoto (1994)
		Maximum cell pool	pmol/cell	0.0091	Tarutani and Yamamoto (1994)
		Assimilation rate	pmol/cell	0.015	Tarutani and Yamamoto (1994)
		Maximum specific growth rate	/hr	0.052	Tarutani and Yamamoto (1994)
	ATP	Half saturation constant	μM	-	-
		Maximum uptake rate	pmol/cell/hr	-	-
	DOP UMP	Half saturation constant	μM	-	-
Maximum uptake rate		pmol/cell/hr	-	-	
Glycero-P	Half saturation constant	μM	-	-	
	Maximum uptake rate	pmol/cell/hr	-	-	
DSi	Maximum uptake rate	pmol/cell/hr	0.095	Tarutani (1997)	
	Half saturation constant	μM	0.042	Tarutani (1997)	
	Minimum cell quota	pmol/cell	0.043	Tarutani (1997)	
	Maximum cell quota	pmol/cell	0.19	Tarutani (1997)	

\*Calculated as  $Q_{max} = Q_{min} \mu'_{max} / (\mu'_{max} - \mu_{min})$  from Morel (1987).

를 첨가한 혼합 배양구와 유사하였으며 (Fig. 4, 5). 성장곡선의 패턴 또한 유사하였다. ortho-P의 농도는 UMP와 Glycero-P의

가수분해로 생성되어 초기 배양단계에서 (2일째) 최대 농도를 보였으나, 세포밀도의 증가와 함께 급속히 낮아졌다. DSi는

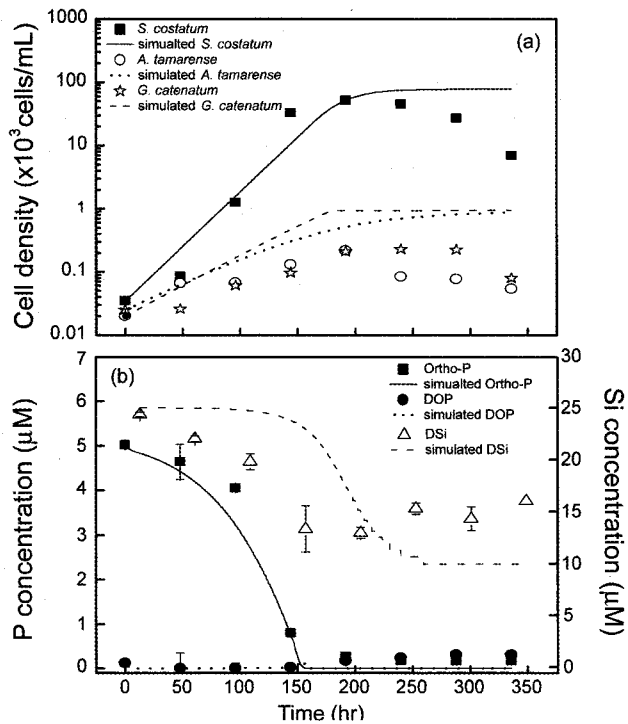


Fig. 3. Fits of the species competition model to the experiment under batch culture with 5 μM orthophosphate (ortho-P) and 25 μM dissolved silicate (DSi). (a) cell densities of *Alexandrium tamarense*, *Gymnodinium catenatum* and *Skeletonema costatum*. (b) nutrient concentrations (ortho-P and DSi) of the ambient water. The curves and symbols are the simulated data and the experimental data, respectively.

ortho-P를 첨가한 혼합배양과 유사한 감소 경향이였다.

혼합배양을 재현한 수치모델

Oh et al. (2006)이 수행한 정치배양으로부터 Verhulst-Pearl coefficient(*h*)을 구하였다. *h*는 실제 배양에 따른 세포밀도의 증가에 근사해가는 접근법에 따라 구하였다(Fig. 6). 그 결과 *h*는 *A. tamarense*에서 4.29×10<sup>-9</sup> 그리고 *G. catenatum*에서 2.21×10<sup>-8</sup>로 나타났다.

Ortho-P를 첨가한 혼합배양에서 DOP의 가수분해율은 10%/hr에서 Fig. 3의 실험값을 잘 재현하였다. 하지만, *A. tamarense*와 *G. catenatum*의 대수증식기 후기와 정상기의 세포밀도 그리고 DSi의 감소 경향은 모델과 실험값 사이에 차이를 나타내었다. 이와 같은 차이는 다음과 같은 3 가지 이유에서 오는 것으로 판단된다. 첫째, *S. costatum*와 같은 규조류는 세포성장 단계에 따라 세포크기가 다르고, 그에 따라 영양염 흡수속도가 차이를 나타낸다는 점 (Hein et al., 1995), 둘째, 모델 값에 적용한 변수 값들은 성장 최적 온도에서 구하였기에 혼합배양에서 온도 (20℃)가 종에 따라 생리적 특성을 다르게 한다는 점, 셋째, 모델의 단순화를 위해 플랑크톤의 사망률을 계산에서 제외하였다는 점이다.

UMP 또는 Glycero-P를 첨가한 혼합배양에서 가수분해율은

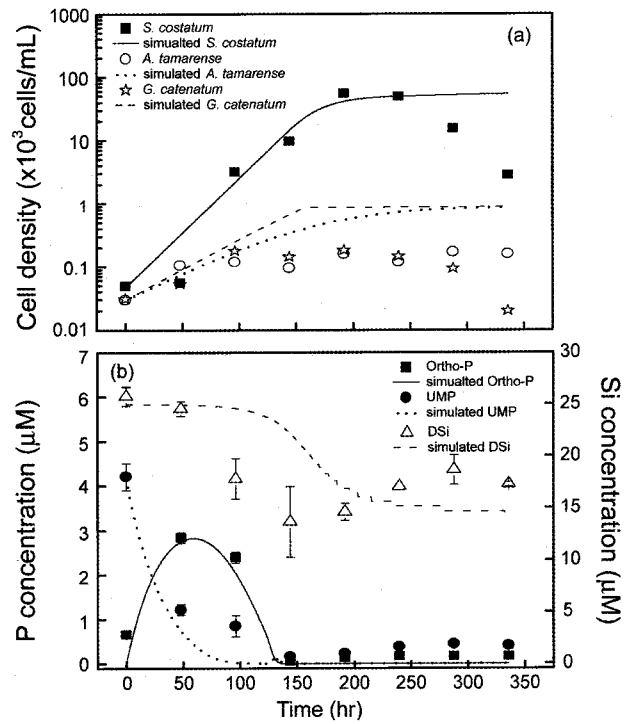


Fig. 4. Fits of the species competition model to the experiment under batch culture with 5 μM uridine-5-monophosphate (UMP) and 25 μM dissolved silicate (DSi). (a) cell densities of *Alexandrium tamarense*, *Gymnodinium catenatum* and *Skeletonema costatum*. (b) nutrient concentrations (UMP and DSi) of the ambient water. The curves and symbols are the simulated data and the experimental data, respectively.

각각 30%/hr 그리고 15%/hr로 나타났다(Figs. 4, 5). 특히 이들 가수분해율은 Glycero-P에서 약간의 차이는 있지만, 배양시작 후 2일과 4일 사이에 나타난 ortho-p와 DOP의 농도변화를 잘 재현하였다(Figs. 4, 5). 세포밀도는 ortho-p를 첨가한 혼합배양에서 수행한 모델과 같이 *A. tamarense*와 *G. catenatum*에서 세포밀도가 과소평가되나, 이는 위에서 설명한 3가지 원인에 의한 것으로 보인다.

따라서 본 모델은 3가지 서로 다른 용존태 인을 첨가한 혼합배양 실험을 유의하게 재현되었기에, 모델을 기본으로 Hiroshima만의 중간 경쟁 모델을 실시하였다.

중·하계 Hiroshima만에서 *A. tamarense*, *G. catenatum* 및 *S. costatum*의 중간 경쟁

중·하계 북부 Hiroshima만에서 *A. tamarense*와 *G. catenatum* 및 *S. costatum*의 중간 경쟁은 *S. costatum*의 세포밀도가 가장 높았다. *G. catenatum*의 세포밀도는 *A. tamarense*보다 높았으며, 시간이 경과할수록 *S. costatum*의 세포밀도에 가까워졌다(Fig. 7a). 모델에서 *A. tamarense*의 최대세포밀도(약 200 cells/mL)는 춘계 Hiroshima만에서 보이는 세포수보다 낮은 농도였다(10<sup>3</sup> cells/mL; Hiroshima prefecture, 1995). Ortho-P, phosphodiester와 phosphotriester는 이들 플랑크톤의 성장에

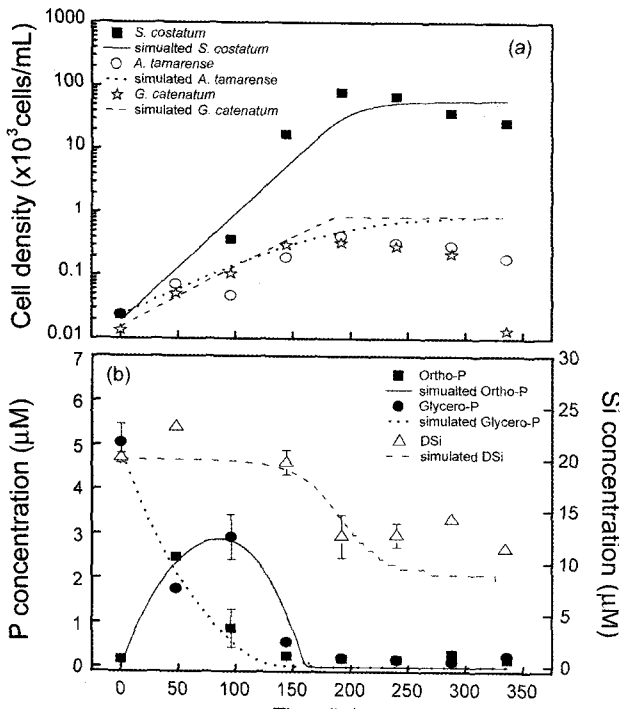


Fig. 5. Fits of the species competition model to the experiment under batch culture with 5 μM Glycero-P and 25 μM dissolved silicate (DSi). (a) cell densities of *Alexandrium tamarense*, *Gymnodinium catenatum* and *Skeletonema costatum*. (b) nutrient concentrations (Glycero-P and DSi) of the ambient water. The curves and symbols are the simulated data and the experimental data, respectively.

따라 감소하였으나, phosphomonoester는 약 48 hr에서 최대로 증가한 후, 감소하였다 (Fig. 7b). DSi농도는 *S. costatum*의 세포 밀도의 증가와 함께 9.7 μM까지 감소하였으며, 그 후 일정한 값을 유지하였다 (Fig. 7b).

모든 변수들을 증·감시키는 감도 분석 결과 (Fig. 8), *G. catenatum*의 세포밀도는 초기 세포의 증감 이외에 다른 외부 변수 (ortho-P, Mono-DOP, Di-DOP, Tri-DOP, *A. tamarense*, *S. costatum*와 Hydrolysis rate)에 따른 영향은 없었다. 또한, *G. catenatum*의 세포밀도 감소는 *A. tamarense*와 *S. costatum*의 세포밀도 증가를 야기시켰다. *A. tamarense*는 초기세포밀도의 증·감에 크게 영향을 받았으며, 그 다음으로 *G. catenatum*의 세포밀도에 영향을 받았다. *S. costatum*은 가수분해율의 증가 (10%/hr)에 따라 세포밀도의 85%가 증가하였지만 Mono-DOP와 Tri-DOP의 증·감 때 낮게 변화하였다. 그러나 *S. costatum*은 *A. tamarense*와 *G. catenatum*보다 외부변수에 민감하게 반응하였다.

### 고 찰

*S. costatum*은 APase가 없어 DOP를 직접 이용하지 못한다 (Oh et al., 2005a). 하지만, UMP 또는 Glycero-P을 첨가한 혼합 배양에서도 *S. costatum*은 ortho-P를 첨가한 혼합배양구와 같

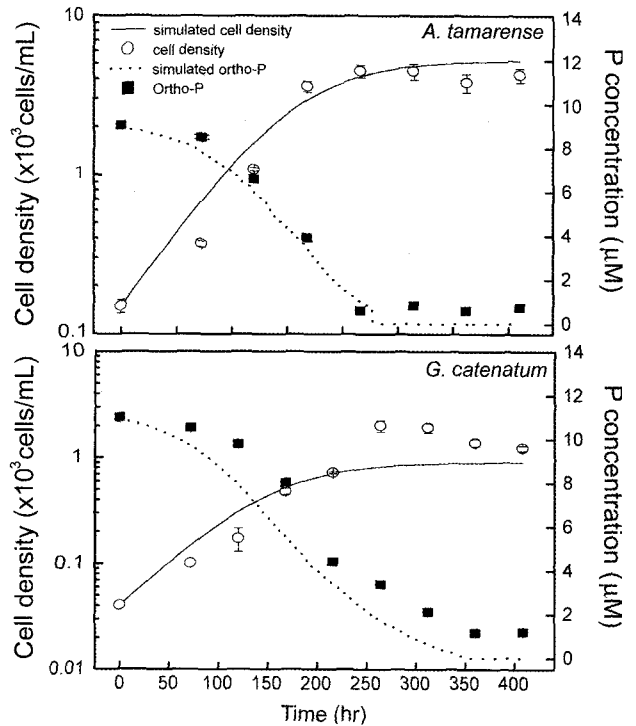


Fig. 6. Tuned outputs for *Alexandrium tamarense* and *Gymnodinium catenatum* by considering the intrinsic rate of natural increase. The curves and symbols are the model output and the experimental data. The experimental data was cited from Oh et al. (2006).

이 성장을 하였으며 (0.9/day), 모델에서도 이러한 현상이 재현되었다. *A. tamarense*와 *G. catenatum*은 DIP가 제한된 환경일 때 세포벽에 APase를 형성한다 (Oh et al., 2002). 혼합배양을 하기 위해 *A. tamarense*, *G. catenatum* 그리고 *S. costatum*의 세포내의 인을 고갈시켰기 때문에, 혼합배지에 접종시 *A. tamarense*와 *G. catenatum*은 최대 APase의 활성을 보이고, 세포 접촉과 함께 APase는 배양수 중으로 분리된다. 따라서 배양액 중 DOP (UMP 또는 Glycero-P)는 ortho-P로 가수분해되고 무기태 영양염에 친화성이 높은 *S. costatum*이 *A. tamarense*와 *G. catenatum* 보다 빨리 성장하게 되었을 것으로 판단할 수 있다.

Li et al. (1998)에 따르면 식물플랑크톤의 APase (particulate APase)와 ambient APase는 중요한 상관관계를 나타낸다. 따라서 DIP가 제한된 상태에서 APase를 갖지 않는 식물플랑크톤이 DOP를 이용하여 대증식을 하게 되면 APase를 갖지 않는 식물플랑크톤도 가수분해 산물인 DIP를 흡수하여 혼합적조를 일으킬 수 있다. 이와 같은 혼합적조는 연안환경에서 종종 일어났지만, 서로 다른 생리적인 특성을 가지는 종이 어떻게 성장하는 지 잘 알려져 있지 않다. 이 결과는 이러한 중간 경쟁을 이해하는데 도움이 될 것으로 판단된다.

모델에서 *A. tamarense*의 세포밀도는 실제 해역에서의 세포 밀도보다 과소평가되었다. *A. tamarense*는 성장이 적합하지 않은 환경에서 휴면포자를 형성하며, 성장이 적합한 상태가

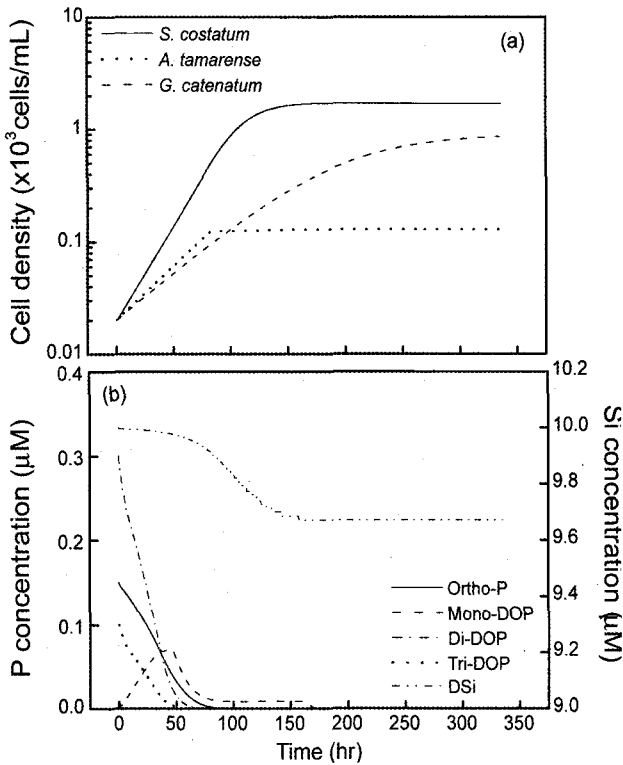


Fig. 7. Simulation of species competition under spring and summer condition of northern Hiroshima Bay from 1996 and 2000. Nutrient data is cited from published data (Oh et al., 2005b; Oh et al., 2006). (a) cell density of *Alexandrium tamarensis*, *Gymnodinium catenatum* and *Skeletonema costatum* (b) concentration of orthophosphate (ortho-P), mono-DOP (phosphomonoester), Di-DOP (phosphodiester), Tri-DOP (phosphotriester) and dissolved silicate (DSi).

되면 발아하게 된다. 따라서 춘·하계 Hiroshima만과 같은 초기 유영세포밀도가 낮더라도, 저층에서 휴면포자들로부터 발아 되는 세포들과 함께 적조를 일으키게 되어, 휴면포자의 발아는 *A. tamarensis*의 생존전략에 큰 영향을 미친다 (Anderson and Wall, 1978; Anderson et al., 1983; Anderson, 1984; Yamamoto et al., 2002a). 실제 북부 Hiroshima만의 휴면포자는 9,000 cysts/cm<sup>3</sup>로 관찰되며, 총휴면포자의 약 1%가 발아한다 (Takasugi et al., 1998; personal communication of Dr. S. Itakura, National Research of Fisheries and Environment of Inland Sea, Japan). 모델에서는 모델의 단순화로 휴면 포자의 발아를 제외하였기에 실제 현장 세포밀도보다 과소평가되었다. *G. catenatum* 또한 *A. tamarensis*와 같이 휴면포자를 형성하는 종이지만, 휴면포자의 수가 *A. tamarensis*보다 매우 낮기 때문에 (3-6 cysts/cm<sup>3</sup>; unpublished data), 이를 고려하지 않아도 큰 영향을 미치지 않는다.

한편, *G. catenatum*은 ortho-P가 고갈된 상황에서도 세포수가 증가하였다 (Fig. 8). 아직 Hiroshima만에서 *G. catenatum*에 의한 적조와 패독 현상은 보고되지 않았지만, 모델에서는 DIP가 고갈되는 춘·하계의 Hiroshima만에서도 일본 Senzaki만이

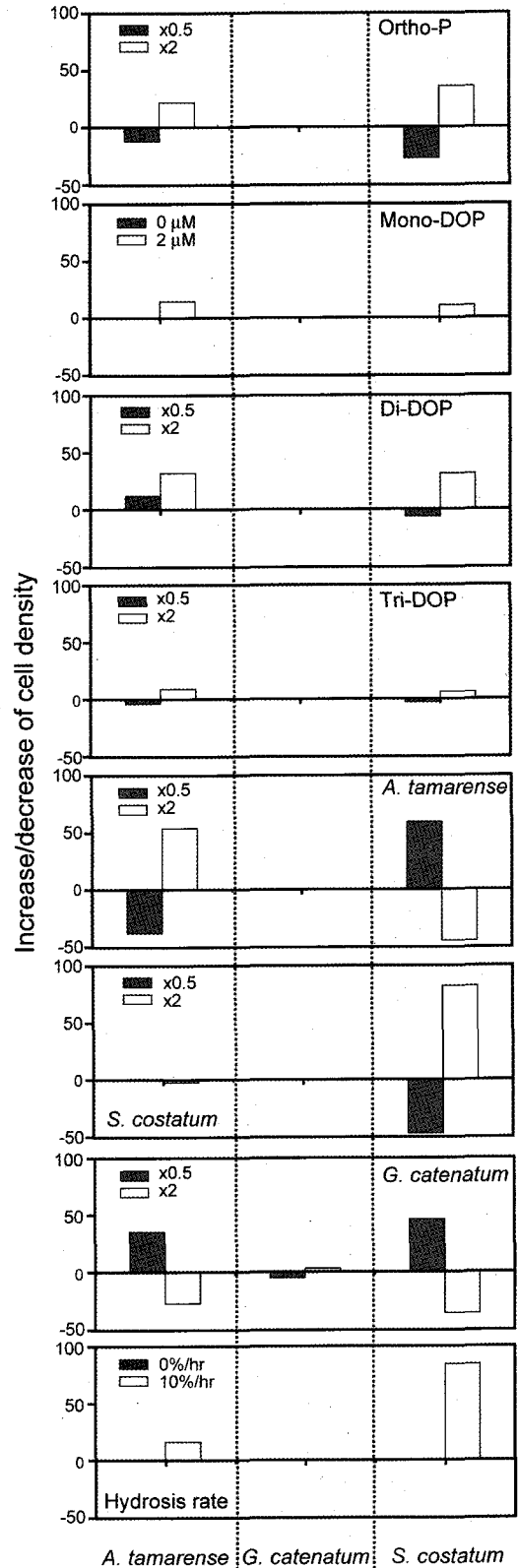


Fig. 8. Sensitivity analyses for species competition assuming the environmental conditions of northern Hiroshima Bay in spring and summer. The analyses was performed by means of doubling and halving of parameters.



나 호주 Tasmania만과 같이  $10^3$  cells/mL 이상의 적조를 발생시킬 가능성을 나타낸다. 더욱이 감도분석에서는 *G. catenatum*의 세포밀도는 어떤 환경변수에도 크게 영향을 받지 않는 것으로 나타났다. 이것은 세포의 최대세포 인 함유량 (Maximum phosphorus cell quota)이 11.3 pmol/cell로 *A. tamarensis*의 0.96 pmol/cell과 *S. costatum*의 0.01 pmol/cell보다 크며, 다른 대표적인 유해성 외편모조류 (예를 들면, *Karenia mikimotoi*, *Alexandrium catenella*; Yamamoto et al., 2004)보다 커 급격한 환경변화에도 영향을 받지 않고 성장할 수 있음을 나타낸다.

*G. catenatum*의 다른 생존전략으로는 보상광도 (compensation photon flux density)가  $10 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 로 다른 외편모조류, 예를 들면 *A. tamarensis*보다 낮아 ( $35\text{-}76 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ ; Langdon, 1987; Yamamoto and Tarutani, 1997; Yamamoto et al., 2002b) Hiroshima만의 수온약층 이심의 광량에서도 충분히 성장할 수 있다. 그리고 Fraga et al. (1989)은 체인을 형성하는 종이 단일세포 종보다 빠른 유영속도를 나타내며, *G. catenatum*은 수온  $23^\circ\text{C}$ 에서 약  $247 \mu\text{m}/\text{sec}$ 의 유영속도를 보인다. 또한 이같이 빠른 유영속도는 종을 침강수역에서 보다 오랫동안 유평층에 머물 수 있게 하고 (Fraga et al., 1989; Fraga and Bakun, 1993), 일주연직운동을 하게 한다. Baba et al. (2001)은 일본 Senzaki만에서 *G. catenatum*가 약 1.2 m/hr의 속도로 일주연직운동 하는 것을 보고하였다. 즉, 야간에는 저층으로 하강하여 풍부한 영양염을 흡수하고, 주간에는 표층으로 상승하여 광합성을 영위할 수 있기에, DIP가 고갈된 춘·하계의 Hiroshima만에서 그들의 성장속도를 초과하는 해수 교환이 없다면 중간 경쟁에 유리한 위치를 차지하게 될 것이다.

본 연구 결과는 Hiroshima만과 같이 수온상승기에 내만 및 연안해역에서 DIP가 고갈될 경우, DOP를 잠재적으로 이용할 수 있는 외편모조류로 종 천이가 발생하여 연안생태계에 변화를 초래할 수 있음을 제시하였다. 실제 *Alexandrium* 속과 같은 경우, 마비성 폐독량이 DIP 제한에 따라 수 배 이상으로 증가하는 것이 알려져 있으며 (Boyer et al., 1987; Lippemeier et al., 2003), 유해성 외편모조류 *Heterocapsa circularisquama*에서도 DIP 제한 하에서 이매패류에 대한 독성이 증가한다 (Matsuyama, 2003). 하지만 질소 제한일 때 이들 독성이 감소된다 (Matsuyama, 2003; Boyer et al., 1987). 더욱이 이러한 DIP 고갈 상태가 지속되면, 생리적으로 규명되지 않은 미지의 유해·유독 식물플랑크톤으로 종 천이가 발생할 가능성이 있어, 연안환경의 보전을 위한 오염 규제는 단순한 특정 영양염의 규제가 아닌 물질 평형을 고려한 규제로의 사고전환이 시급하다고 할 수 있다.

## 사 사

본 연구를 수행하기 위해 여러 가지 조언을 주신 일본 National Research of Fisheries and Environment of Inland Sea의 Matsuyama Y. 박사에게 감사를 표한다.

## 참 고 문 헌

- Anderson, D.M. and D. Wall. 1978. The potential importance of benthic cysts of *Gonyaulax tamarensis* and *Gonyaulax excavata* in initiating toxic dinoflagellate blooms. *J. Phycol.*, 14, 224-234.
- Andersön, D.M., S.W. Chisholm and C.J. Watras. 1983. Importance of life cycle events in the population dynamics of *Gonyaulax tamarensis*. *Mar. Biol.*, 76, 179-189.
- Anderson, D.M., D.M. Kulis and B.J. Binder. 1984. Sexuality and cyst formation in the dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis*: Cyst yield in bath cultures. *J. Phycol.*, 20, 418-425.
- Asakawa, M., K. Miyazawa and T. Noguchi. 1993. Studies on paralytic shellfish poison (PSP) toxification of bivalves, in association with appearance of *Alexandrium tamarensis*, in Hiroshima Bay, Hiroshima prefecture. *J. Food. Hyg. Soc. Jpn.*, 34, 50-54.
- Asakawa, M., K. Miyazawa, H. Takayama and T. Noguchi. 1995. Dinoflagellate *Alexandrium tamarensis* as the source of paralytic shellfish poison (PSP) contained in bivalves from Hiroshima Bay, Hiroshima Prefecture, Japan. *Toxicon*, 33, 691-697.
- Baba, T., S. Hiyama and T. Tainaka. 2001. Vertical migration of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* and toxicity of cultures oyster in Senzaki Bay, Yamaguchi Prefecture. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 48, 95-99.
- Boyer, G.L., J.J. Sullivan, R.J. Andersen, P.J. Harrison and F.J.R. Taylor. 1987. Effects of nutrient limitation on toxin production and composition in the marine dinoflagellate *Protogonyaulax tamarensis*. *Mar. Biol.*, 96, 123-128.
- Cullen, J.J., X. Yang and H.L. MacIntyre. 1992. Nutrient limitation of marine photosynthesis. In: Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea. Falkowski, P.G. and A. Woodhead, eds. Plenum Press, New York, 69-88.
- Droop, M.R. 1973. Some thoughts on nutrient limitation in algae. *J. Phycol.*, 9, 264-272.
- Dugdale, R.C. 1967. Nutrient limitation in the sea: Dynamics, identification, and significance. *Limnol. Oceanogr.*, 12, 685-695.
- Dugdale, R.C., B.H. Jones Jr., J.J. MacIsaac and J.J. Goering. 1981. Adaptation of nutrient assimilation. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, 210, 234-250.
- Fraga, S., S.M. Gallager and D.M. Anderson. 1989. Chain-forming dinoflagellates: An adaption to red tides. In: Red Tides. Okaichi, T., D.M. Anderson

- and T. Nemoto, eds. Elsevier, New York, 281-284.
- Fraga, S. and A. Bakun. 1993. Global climate change and harmful algal blooms: the example of *Gymnodinium catenatum* on the Galicia coast. In: Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea. Smayda, T.J. and Y. Shimizu, eds. Elsevier, New York, 59-64.
- Guillard, R.R.L. and J.H. Ryther. 1962. Studies of marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervacea* (Cleve) Gran. Can. J. Microbiol., 8, 229-239.
- Guillard, R.R.L. and P.E. Hargraves. 1993. *Strichochrysis immobilis* is a diatom, not a chrysophyte. Phycologia, 32, 234-236.
- Guillard, R.R.L. 1995. Culture methods. In: Manual on Harmful Marine Microalgae. Hallegraeff, G.M., D.M. Anderson and A.D. Cembella, eds. UNESCO, Paris, 45-62.
- Hada, Y. 1967. Protozoan plankton of the Inland Sea, Setonaikai. I. The mastigophora. Bull. Suzugamine Women's Coll., Nat. Sci., 13, 1-26.
- Hein, M., M.F. Pedersen and K. Sand-Jensen. 1995. Size-dependent nitrogen uptake in micro- and macroalgae. Mar. Ecol. Prog. Ser., 118, 247-253.
- Hiroshima Prefecture. 1995. Report to observation of shellfish poisoning, 1994. Hiroshima Prefecture, 1-5.
- Hodson, R.E., A.E. Maccubbin and L.R. Pomeroy. 1981. Dissolved adenosine triphosphate utilization by free-living and attached bacterioplankton. Mar. Biol., 64, 43-51.
- Ikeda, T., S. Matsuno, S. Sato, T. Ogata, M. Kodama, Y. Fukuyo and H. Takayama. 1989. First report on paralytic shellfish poisoning caused by *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae) in Japan. In: Red Tides. Okaichi, T., D.M. Anderson and T. Nemoto, eds. Elsevier, New York, 411-414.
- Keller, M.D., R.C. Selvin, W. Claus and R.R.L. Guillard. 1987. Media for the culture of oceanic ultraphytoplankton. J. Phycol., 23, 633-638.
- Kim, D.I., T. Matsubara, S.J. Oh, Y. Shimasaki, Y. Oshima and T. Honjo. Effects of nitrogen and phosphorus sources on utilization and growth kinetics of the harmful dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides* isolated from Yatsushiro Sea, Japan. Nippon Suisan Gakkaishi.
- Koroleff, F. 1983. Determination of phosphorus. In: Methods of sea water analysis. Grasshoff, K., M. Ehrhardt and K. Kremling, eds. Verlag Chemie, Weinheim, 162-173.
- Kuenzler, E.J. 1970. Dissolved organic phosphorus excretion by marine phytoplankton. J. Phycol., 6, 7-13.
- Langdon, C. 1987. On the causes of interspecific differences in the growth-irradiance relationship for phytoplankton. Part I. A comparative study of the growth-irradiance relationship of three marine phytoplankton species: *Skeletonema costatum*, *Olisthodiscus luteus* and *Gonyaulax tamarensis*. J. Plankton Res., 9, 459-482.
- Li, H., M.J. Veldhuis and A.F. Post. 1998. Alkaline phosphatase activities among planktonic communities in the northern Red Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser., 173, 107-115.
- Lippemeier, S., D.M.F. Frampton, S.I. Blackburn, S.C. Geier and A.P. Negri. 2003. Influence of phosphorus limitation on toxicity and photosynthesis of *Alexandrium minutum* (Dinophyceae) monitored by in-line detection of variable chlorophyll fluorescence. J. Phycol., 38, 320-331.
- Matsuoka, K. and Y. Fukuyo. 1994. Geographical distribution of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* Graham in Japanese coastal waters. Bot. Mar., 37, 495-503.
- Matsuyama, Y. 2003. Physiological and ecological studies on harmful dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* - II Clarification on toxicity of *H. circularisquama* and its mechanisms causing shellfish kills. Bull. Fish. Res. Agen., 9, 13-117.
- Morel, F.M.M. 1987. Kinetics of nutrient uptake and growth in phytoplankton. J. Phycol., 23, 137-150.
- Nishioka, J., Y. Wada and Y. Imanishi. 1993. On the occurrences of *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae) in Kumihama Bay. Bull. Kyoto. Inst. Ocean. Fish., 16, 43-49.
- Oh, S.J., T. Yamamoto, Y. Kataoka, O. Matsuda, Y. Matsuyama and Y. Kotani. 2002. Utilization of dissolved organic phosphorus by the two toxic dinoflagellate: *Alexandrium tamarense* and *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae). Fish. Sci., 68, 416-424.
- Oh, S.J. and Y.H. Yoon. 2004. Effects of water temperature, salinity and irradiance on the growth of the toxic dinoflagellate, *Gymnodinium catenatum* (Graham) isolated from Yeosuhae Bay, Korea. Algae, 19, 293-301.
- Oh, S.J., Y. Matsuyama, T. Yamamoto, M. Nakajima, H. Takatsuzi and K. Hujisawa. 2005a. Recent developments and causes of harmful dinoflagellate blooms in the Seto Inland Sea - Ecological importance

- of dissolved organic phosphorus (DOP). *Bull. Coast. Oceanogr.*, 43, 85-95.
- Oh, S.J., Y.H. Yoon, T. Yamamoto and Y. Matsuyama. 2005b. Alkaline phosphatase activity and phosphatase hydrolyzable phosphorus for phytoplankton in Hiroshima Bay, Japan. *Ocean Sci. J.*, 40, 183-190.
- Oh, S.J., T. Yamamoto and Y.H. Yoon. 2006. Uptake and excretion of dissolved organic phosphorus by two toxic dinoflagellates, *Alexandrium tamarense* Lebour (Balech) and *Gymnodinium catenatum* Graham. *J. Fish. Sci. Technol.*, 9, 30-37.
- Paasche, E. 1973. Silicon and the ecology of marine plankton diatoms. II. Silicate-uptake kinetics in five diatom species. *Mar. Biol.*, 19, 262-269.
- Provasoli, L., K. Shiraishi and J.R. Lance. 1959. Nutritional idiosyncrasies of *Artemia* and *Tigriopus* in monoxenic culture. *Ann. N.Y. Sci.*, 77, 250-261.
- Smayda, T.J. 1990. Novel and nuisance phytoplankton blooms in the sea: Evidence for a global epidemic. In: *Toxic Marine Phytoplankton*, Granéli, E., B. Sundström, L. Edler and D.M. Anderson, eds. Elsevier, New York, 29-40.
- Strickland, J.D.H. and T.R. Parsons. 1972. A Practical Handbook of Seawater Analysis, 2nd ed. Bulletin of Fisheries Research Board of Canada, 167, 1-310.
- Suzumura, M., K. Ishikawa and H. Ogawa. 1998. Characterization of dissolved organic phosphorus in coastal seawater using ultrafiltration and phospho-hydrolytic enzymes. *Limnol. Oceanogr.*, 43, 1553-1564.
- Takasugi, A., H. Noguchi and S. Yasuda. 1998. Wind induced vertical circulation and distribution of resting cysts of the toxic plankton in sediments in Hiroshima Bay. *Bull. Jap. Soc. Fish. Oceanogr.*, 62, 187-198.
- Tarutani, K. and T. Yamamoto. 1994. Phosphate uptake and growth kinetics of *Skeletonema costatum* isolated from Hiroshima Bay. *J. Fac. Appl. Biol. Sci.*, 33, 59-64.
- Tarutani, K. 1997. Ecophysiological studies on the population dynamics of toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense*. Ph.D. Thesis, University of Hiroshima, Higashi-Hiroshima, Japan, 1-119.
- Yamaguchi, M. 1994. Growth characteristics of the harmful dinoflagellates, *Chattonella antiqua* and *C. marina* and several diatoms. Reports on the Development of the Ecological Regulations of HABs. Nansei Regional Fisheries Laboratory, Hiroshima, 55-70.
- Yamaguchi, M. 1999. Growth physiology of *Heterocapsa circularisquama*. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 46, 171-172.
- Yamaguchi, M. and S. Itakura. 1999. Nutrition and growth kinetics in nitrogen- or phosphorus-limited cultures of the noxious red tide dinoflagellate *Gymnodinium mikimotoi*. *Fish. Sci.*, 65, 367-373.
- Yamamoto, T. and K. Tarutani. 1996. Growth and phosphate uptake kinetics of *Alexandrium tamarense* from Mikawa Bay, Japan. In: *Harmful and Toxic Algal Blooms*. Yasumoto, T., Y. Oshima and Y. Fukuyo, eds. UNESCO, Paris, 293-296.
- Yamamoto, T. and K. Tarutani. 1997. Effects of temperature, salinity and irradiance on the growth of toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense* isolated from Hiroshima Bay, Japan. *Jpn. J. Phycol. (Sorui)*, 45, 95-101.
- Yamamoto, T. and K. Tarutani. 1999. Growth and phosphate uptake kinetics of the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense* from Hiroshima Bay in the Seto Inland Sea, Japan. *Phycol. Res.*, 47, 27-32.
- Yamamoto, T., T. Hashimoto, K. Tarutani and Y. Kotani. 2002a. Effects of winds, tides and river water runoff on the formation and disappearance of the *Alexandrium tamarense* bloom in Hiroshima Bay, Japan. *Harmful Algae*, 1, 301-312.
- Yamamoto, T., S.J. Oh and Y. Kataoka. 2002b. Effect of temperature, salinity and irradiance on the growth of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae) isolated from Hiroshima Bay, Japan. *Fish. Sci.*, 68, 356-363.
- Yamamoto, T., S.J. Oh and Y. Kataoka. 2004. Growth and uptake kinetics for nitrate, ammonium and phosphate by the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* isolated from Hiroshima Bay. *Fish. Sci.*, 70, 108-115.

---

2006년 11월 1일 접수  
2007년 2월 27일 수리