

여수 연안해역에서 침편모조류 *Chattonella*속 출현환경 및 영양염에 대한 성장특성

노일현·오석진¹·신현호²·강인석·윤양호*

전남대학교 해양기술학부,

¹부경대학교 해양과학공동연구소, ²한국해양연구원

The Effect of Environmental Factors on the Advent of *Chattonella* (Raphidophyceae) in Yeosu Coastal Waters, Korea, and the Effect of Nutrients on the Growth of *Chattonella*

Il Hyeon Noh, Seok Jin Oh¹, Hyeon Ho Shin², In Seok Kang
and Yang Ho Yoon *

Faculty of Marine Technology, Chonnam National University, Yeosu 550-749, Korea

¹Korea Inter-University Institute of Ocean Science, Pukyong University, Busan 608-737, Korea

²Korea Ocean Research Development and Institute, Geoje 656-830, Korea

In order to understand what leads to the appearance of harmful *Chattonella* algae in the Yeosu coastal waters of Korea, we measured environmental parameters every week at one station from May to November, 2006, and April to October, 2007. Four species of *Chattonella* appeared during the monitoring period: *C. antiqua*, *C. globosa*, *C. marina* and *C. ovata*. The range of water temperature and salinity were 15.0-27.9°C and 17.6~33.0 psu, respectively, when *Chattonella* appeared, and their maximum cell density (4,840 cells/L) was at 27.1°C and 33.0 psu. During the monitoring periods, the range of dissolved inorganic nitrogen (DIN), phosphate (DIP) and chlorophyll *a* (Chl-*a*) concentrations in surface waters were 1.20-52.23 µM (8.59±8.97 µM), 0.03-1.56 µM (0.47±0.31 µM) and 0.45-31.12 µg/L (3.58±4.77 µg/L), respectively. *Chattonella* occurred at low cell density when the Chl-*a* concentration increased because of supplied nutrients, whereas their cell density increased during the periods of rapid decrease in Chl-*a*. The results of growth experiments based on batch culture showed that the half saturation constant (K_s) of *C. antiqua* on ammonium (NH₄⁺), nitrate (NO₃⁻) and phosphate (PO₄²⁻) were 3.89 µM, 5.01 µM and 0.63 µM, respectively. These K_s values are higher than those reported for diatoms and other flagellates at the DIP concentration (average 0.47 µM) of Yeosu coastal waters. Although the maximum specific growth rate (μ_{max}) of *C. antiqua* was lower than diatoms, it was higher than those of other flagellates. Therefore, our results indicate that the DIP level in the study area was too low to support *Chattonella* blooms, although *Chattonella* species have physiological characteristics that enable them to grow more rapidly than other flagellates when nutrient levels are higher than their K_s .

Key words : *Chattonella*, Nutrient, Half saturation constant, Maximum specific growth rate, Yeosu coastal water

서 론

우리나라 연안해역은 과거 부영양화 해역을 중심으로 무해성 규조류 대발생이 주류를 이루었으나, 1990년대 이후부터 광역적 해역을 대상으로 막대한 수산피해를 동반한 유해성 편모조류에 의한 대발생으로 그 추이가 변동하고 있다. 특히, 최근에는 UNESCO 산하의 IOC (정부간 해양과학위원회)에서 국제적인 협력관리 및 주시대상 중에 해당하는 유해생물로 분류하고 있는 *Chattonella* 종들이 남해와 서해를 중심으로 그 세력을 확산하면서 빈번한 대발생 양상을 보이고 있다 (NFRDI, 2005, 2007, 2008; Kim et al., 2005). 1983년 남해

동부에 위치한 진동만에서 *Chattonella* cf. *antiqua*의 대발생이 처음으로 보고 (Park et al., 1988)된 이래 지금까지 우리나라에서 이들에 의한 수산피해는 보고되지 않고 있지만, 일본의 경우 연안해역에 성행하는 어류양식에 가장 유해한 생물종 하나로 *C. marina*와 함께 *C. antiqua*가 지목 (Imai et al., 2006)되고 있으며, 이 종들은 *C. globosa*, *C. ovata* 및 *C. subsalsa* 등과 함께 중국, 인도, 호주, 이집트, 앙골라, 네덜란드, 미국 및 멕시코 등 범지구적인 출현과 대발생을 보이면서 때에 따라 수산피해 등의 다양한 사회문제를 야기하고 있다 (Subrahmanyam, 1954; Vrieling et al., 1995; Hallegraeff et al., 1998; Lu and Hodgkiss, 2001; Mikhail, 2001; Barraza-Guardado et al., 2004; Menezes-Rangel et al., 2004; Cortés-Altamirano

*Corresponding author: yoonyh@chonnam.ac.kr

et al., 2006; Zhang et al., 2006).

한편, 해양에서 식물플랑크톤의 분포와 성장은 수온, 염분, 광조건 및 물질 확산 등의 물리적 요인 (Epply, 1972; Goldman and Catpenter, 1974; Okubo, 1982; Snchez-Saavedra and Voltina, 1994; Yamamoto and Okai, 2000)과 휴먼포자 형성과 발아, 피식과 포식 및 상호작용 등의 생물학적 요인 (Imai et al., 1998; Jeong et al., 2001, 2008; Park et al., 2009) 그리고 식물플랑크톤 성장에 꼭 필요하며 경쟁·공존 등의 종 천이에 영향을 미치는 영양염 등의 화학적 요인 (Tilman, 1982; Donaghay and Osborn, 1997; Anderson et al., 2002)이 복잡하게 관여한다. 즉, 우리나라에 출현하는 유해조류의 대발생 잠재력을 파악하고 이해하기 위해서는 이들을 수용하는 다양한 환경적 요인과 함께 현장 출현과 성장에 대한 연계성을 이해하는 것이 선행되어야 하며, 또한 해역의 생산력을 조절하는 중요한 인자인 영양염에 대한 생리특성을 파악하여 동일 수주 내에서 다른 종과의 공존과 경쟁관계를 이해하는 것은 무엇보다 중요하다고 할 수 있다.

다양한 양식활동이 성행하는 우리나라는 최근 증가추세를 보이는 *Chattonella* 대발생에 따른 수산피해 우려가 실로 크지만, 지금까지 국내에서 이 종들에 대한 출현특성을 이해하고자 하는 연구는 전무하며, 한국산 분리주를 이용한 이들의 생리특성에 대한 연구 (Noh et al., 2006, 2009; Seo and Lee, 2007) 역시 극히 제한되어 있는 실정이다. 따라서 본 연구는 첫째, 고수온기를 중심으로 *Chattonella* 종들이 수시로 출현하는 남해 중양부 돌산도 남단해역에서 현장관측을 통하여 이·화학적 및 생물학적 요인과 변화에 따른 이들의 출현동태를 파악하고 둘째, 조사해역에서 분리한 *C. antiqua*를 대상으로 실내 배양실험을 통해 영양염에 대한 성장 생리특성을 파악하여, 최종적으로 다양한 환경적 요인의 변화에 따른 *Chattonella* 종들의 현장 출현과 성장에 대한 연계성을 이해하고 여수 연안해역에서 이들의 대발생 잠재력을 평가하는데 그 목적이 있다.

재료 및 방법

현장조사와 분석항목 및 방법

본 연구의 현장조사 해역인 여수 돌산도 남단해역은 남동쪽으로 완전히 개방되어 남해와 연결되는 지형학적 특성을 나타내며, 상부로는 섬진강 수괴의 영향을 크게 받는 광양만과 남쪽 외해수의 혼합수괴에 의해 생물생산이 지배되는 여수해만 (Yoon and Kim, 1996)이 자리하는 해역이다. 또한 과영양 (hypertrophic) 및 부영양 (eutrophic) 해역으로 지목된 마산·행암만 및 부산 주변해역과는 달리 돌산도 연안을 포함한 여수 주변해역은 목표와 제주 주변해역과 함께 중영양 (mesotrophic) 상태로 구분되고 있다 (Lee et al., 2004). 그러나 가막만 남단을 포함한 돌산도 주변해역은 국내 수산피해의 주요 원인종인 *Cochlodinium polykrikoides*의 상습적인 대발생 (Kim et al., 2001; Lim et al., 2002) 등 다양한 유해조류에 의한 적조발생 잠재력이 높은 해역으로 평가되고 있으며

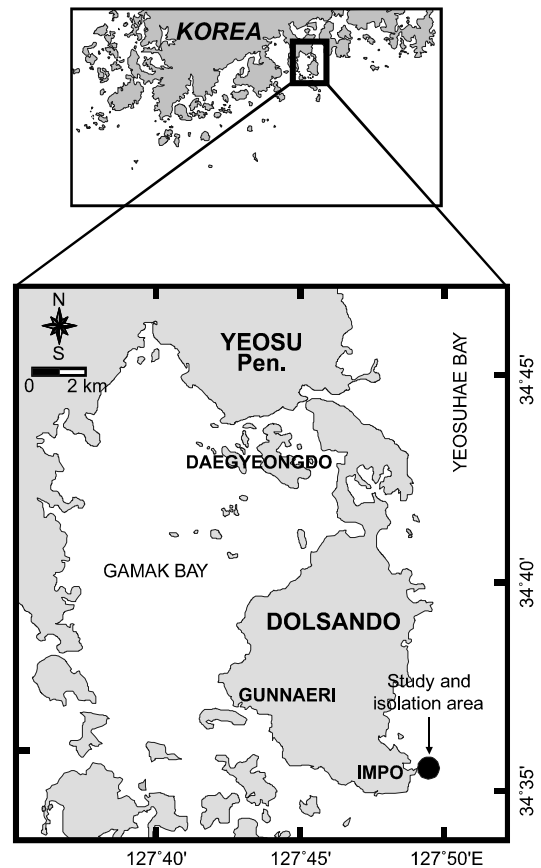


Fig. 1. Map showing the sampling and isolation station of the vegetative cells of *Chattonella antiqua* in the southeastern of Dolsando, South Sea of Korea.

(Kim, 1999), 돌산도 동부연안을 중심으로 규모적조 발생빈도가 높은 해역으로 지적되고 있다 (Lee, 2002).

따라서 다양한 환경요인의 변화에 따른 *Chattonella*의 출현과 성장특성을 파악하기 위한 현장조사는 돌산도 남단에 위치한 임포 연안의 한 정점을 선택하여 (수심 약 10-12 m) 2006년 5월부터 11월까지, 그리고 2007년 4월부터 10월까지 일주일 간격을 원칙으로 총 54회를 실시하였다 (Fig. 1).

수온과 염분은 표층, 2 m, 그리고 저층 (bottom-1 m)을 대상으로 반동채수기를 이용해 현장에서 채수한 즉시 T-S meter (YSI Co., model-85)를 이용해 측정하였다. Chl-*a*와 영양염 분석을 위한 시료는 표층해수를 대상으로 확보하였으며, 채수 즉시 1 L의 샘플 병에 담아 ice box에 보관하여 실험실로 운반하였다. 시료는 도착 즉시 500 mL를 취하여 공경 0.45 μ m (직경 47 mm)의 membrane filter로 흡인 여과한 후, 포집된 여과지를 Chl-*a* 분석을 위한 시료로 제공하였다. 또한 여과된 여액은 영양염 분석을 위한 시료로 제공하였으며, 분석 전까지 -20°C의 초저온 냉동고에 보관하였다. Chl-*a*는 90% 아세톤 추출법에 의해 염록소를 추출하여 분광광도계 (Optizen Co., 2120UV)를 이용해 파장 630, 645, 663, 750 nm에서 흡광도를 측정 후 SCOR-Unesco (1966) 기준에 의거하여 정량화 하였

다. 영양염류 항목중 암모니아염은 indophenol 법으로 630 nm에서, 아질산염과 질산염은 각각 sulfanilamide-N.E.D법과 copper-cadmium 환원법으로 530 nm에서 흡광도를 측정하는 해양환경공정시험방법 (MOMAF, 2005)에 의거하여 비색정량하였으며, 용존무기질소 (DIN)는 이들의 합으로 나타내었다. 그리고 인산염은 molybdenum 청법으로 885 nm에서 흡광도를 측정하여 비색정량하였다 (Strickland and Parsons, 1972).

연구해역에 출현하는 *Chattonella*의 확인을 위해 표층과 2 m층에서 해수 3 L를 채수한 후, 고정하지 않고 실험실로 운반하여 생시료를 대상으로 3시간 이내에 전도현미경 (Nikon, TE300) 및 광학현미경 (Nikon, Optiphot-2)을 이용하여 이들의 동정과 계수를 실시하였다. 계수는 기본적으로 Sedgwick-Rafter 계수관을 이용하여 500 mL를 5 mL로 농축한 시료 1 mL를 3회 이상 실시하였으며, 이 과정에서 *Chattonella*가 확인되지 않을 경우, 250~1,000배로 농축하여 재차 검경을 3회 이상 실시하였다. 또한 *Chattonella*의 출현과 성장에 관여하는 물리·화학적 요인의 검토를 위해 조사기간 동안의 표준화 처리된 데이터를 이용하여 *Chattonella*의 세포밀도 (표층과 2 m층의 평균)를 목적변수로, 물리·화학적 환경요인 (표층)을 설명변수로 하여 SPSS 10.0 program을 이용해 중회귀분석 (multiple regression analysis; MRA)을 실시하였다. 중회귀식은 단계적방법 (step-wise regression)에 의해 설명변수의 진입 기준을 $F=1.0$ 으로 하여 계산하였다.

*Chattonella antiqua*의 분리와 유지배양

조사해역에 출현한 *Chattonella*속 종의 영양염에 대한 성장 특성을 파악하기 위해 2006년 본 연구해역의 표층수로부터 pasteur pipette (ca. \varnothing 50-100 μ M)을 이용해 *C. antiqua*를 분리하였다. 분리된 세포는 여과해수 (membrane filter, pore size 0.2 μ M, 32.5 psu)를 이용해 3~5회 반복 세척한 후 배양튜브 (Costal Co., NY-14831)에 이식하였다. 세포는 항생물질 혼합액 AM 9을 이용해 무균화 작업을 수행하였으며 (Provasoli et al. 1959), DAPI (4', 6-diamidino-2-phenylindole)를 통해 검증하였다. 유지배양에 사용된 배지는 남해 외양수를 바탕으로 한 32.5 psu의 modified SWM-3 배지 (Itoh and Imai, 1987)로 pH는 6 N-HCl과 1 N-NaOH를 이용해 8.1~8.2로 조정하였다. 유지배양시 온도와 광 조건은 25°C, 130 μ mol photons/m²/s (12L:12D; cool-white fluorescent lamp)에서 실시하였다.

in vivo chlorophyll 형광값과 세포수의 관계

*C. antiqua*의 영양염 농도별 성장속도는 현미경을 이용한 직접 검경이 아닌 *in vivo* chlorophyll 형광값과 세포수의 관계로 평가하였다. *C. antiqua*를 수온 25°C, 염분 30 psu, 그리고 광량 130~150 μ mol photons/m²/s (12L:12D; cool-white fluorescent lamp)의 조건에서 세포밀도를 약 2.0×10^4 cells/mL까지 증식시킨 후, 희석을 통해 여러 단계의 세포밀도를 조제하고, 이를 형광광도계 (model 10-AU, Turner Designs, USA)를 이용해 *in vivo* chlorophyll 형광값을 측정하였다. 또한 현미경 검경을 통해 각 단계의 형광값에 대한 세포밀도를 파악하였다. 그 결과 각 종들의 *in vivo* chlorophyll 형광값과 세포밀도

사이엔 Fig. 2의 관계식이 성립하여 *in vivo* chlorophyll 형광값을 세포수로 환산하였다.

영양염에 대한 성장실험

영양염 농도에 따른 성장속도를 파악하기 위해 쓰시마난류수 (80%)와 남해 외해수 (20%)를 바탕 (30 psu, pH 8.1~8.2, DIN과 DIP가 각각 1.0 μ M과 0.1 μ M 이하)으로 한 modified SWM-3 배지를 여과멸균 (pore size 0.2 μ M, Millex Millipore Co., USA)하여 사용하였다. 배양액내 영양염의 최종 농도는 암모니아 (NH₄Cl)가 1, 2, 4, 8, 10, 20, 30, 50 및 100 μ M의 9단계, 질산염 (NaNO₃)이 1, 5, 10, 20, 50, 100 및 200 μ M의 7단계, 그리고 인산염 (NaH₂PO₄)은 0.5, 1, 2, 4, 6, 12, 15 및 20 μ M의 8단계로 작성하였다. 기아처리를 위해 질소와 인을 첨가하지 않은 배지에 *C. antiqua*의 대수성장기 세포를 접종하여 매일 현미경을 통해 이들의 성장여부를 관찰하였으며, 대수성장기 후기 (DIN과 DIP가 각각 <0.2 μ M, <0.02 μ M)의 세포를 50 mL 용적의 배양 tube에 각각의 농도로 조제된 배지를 25 mL를 첨가하고, 세포밀도가 약 100~120 cells/mL가 되도록 접종하였다. 배양시 온도와 광 조건은 이들의 유지배양과 동일한 조건에서 실시하였으며, 접종직후부터 실험 종료시까지 매일 같은 시간 (13:00)에 형광광도계를 이용하여 *in vivo* chlorophyll 형광값을 측정하고 Fig. 2에 나타난 관계식을 통해 세포수로 환산하였다. 모든 실험은 duplicate로 수행하였다. 성장속도는 대수성장을 보이는 기간 동안의 세포수로 환산된 값을 이용하여 아래의 식 (1)에 의해 계산되었다.

$$\mu = \frac{1}{\Delta t} \ln \frac{N_t}{N_0} \quad (1)$$

N_0, N_t : 대수성장기의 초기와 t시간 (day) 후의 세포밀도 (cells/mL)

Δt : 대수성장기 배양시간(day)

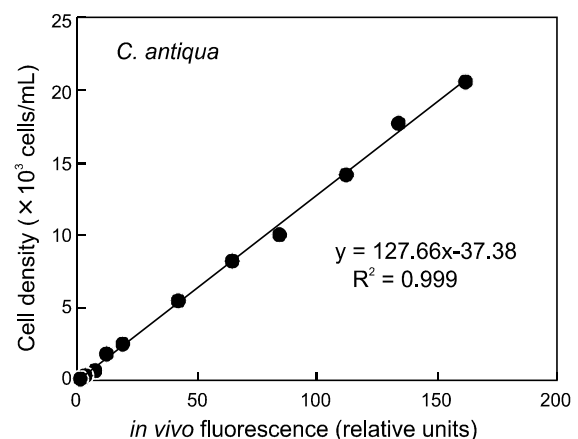


Fig. 2. Relationship between cell density and *in vivo* chlorophyll-a fluorescence of *Chattonella antiqua*.

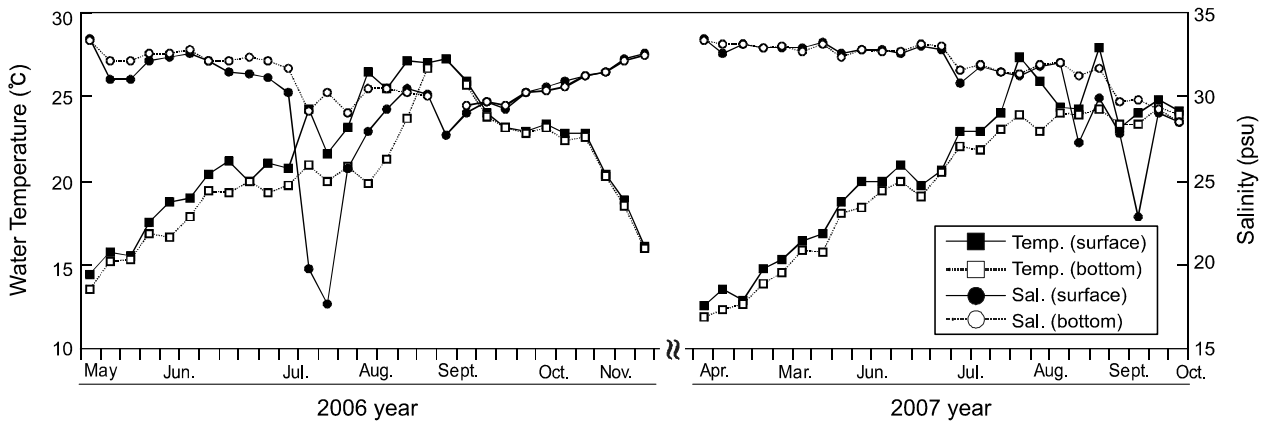


Fig. 3. Weekly variations of water temperature and salinity in the southeastern of Dolsando from 2006 to 2007.

성장속도와 영양염의 관계는 Monod 식 (2)에 대입하여 농도의 의존성을 정량적으로 파악하였으며 (Dugdale, 1967), 변수값은 비선형최소자승법으로 계산하였다.

$$\mu = \mu_{max} \cdot \frac{S}{K_s + S} \quad (2)$$

- μ : 성장속도 (specific growth rate/day)
- μ_{max} : 최대 성장속도 (maximum specific growth rate/day)
- K_s : 반포화상수 (half-saturartion constant; μM)
- S : 영양염 농도 (nutrient concentration; μM)

결 과

환경요인에 따른 *Chattonella* 출현

조사기간 동안 수온은 표층에서 12.5~27.9°C (21.2±4.1°C, 평균±표준편차, 이하동일), 저층에서 11.9~26.7°C (20.0±3.7°C)로 전반적으로 표층에서 높고, 7월과 8월에 표·저층의 수온차가 크게 나타났다 (Fig. 3). 염분은 표층에서 17.6~33.5 psu (30.5±3.2 psu), 저층에서 28.5~33.3 psu (31.5±1.3 psu)로 저층에서 다소 높고, 하계 표층에서 급격한 저염화가 확인되

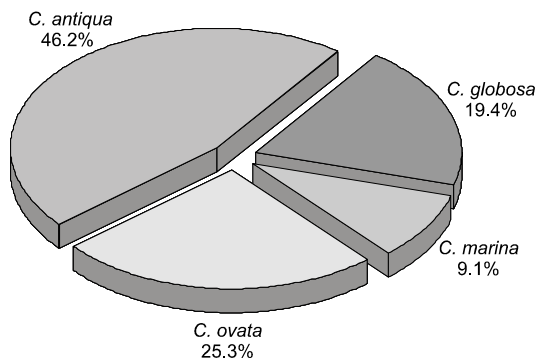


Fig. 4. Species composition of *Chattonella* group in the southeastern of Dolsando from 2006 to 2007. The species composition represents the mean value for surface and 2 m layer.

었다 (Fig. 3). 본 연구해역의 표층과 2 m층에서 출현한 *Chattonella*는 총 4종 (*C. antiqua*, *C. globosa*, *C. marina* 및 *C. ovata*)으로, 이들은 *Chattonella* 전체 세포밀도에 대해 *C. antiqua*가 46.2%, *C. globosa*가 19.4%, *C. marina*가 9.1%, 그리고 *C. ovata*가 25.3%의 비율로 출현하였다 (Fig. 4). *Chattonella* 출현시 수온과 염분은 각각 15.0~27.9°C, 17.6~33.0 psu로, 27.1°C와 33.0 psu에서 최대 세포밀도 (4,840 cells/L)를 나타내었으며, 세포밀도가 1,000 cells/L 이상일 때 수온과 염분은 각각 20.8~27.1°C, 29.2~32.9 psu로, 주로 22°C 이상의 수온에서 출현빈도와 세포밀도가 높았다 (Fig. 5).

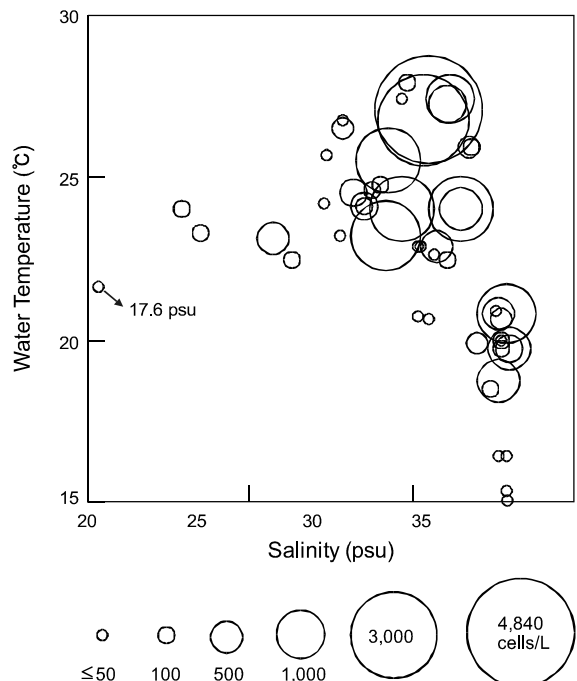


Fig. 5. The ranges of water temperature and salinity when species of *Chattonella* appeared from 2006 to 2007. The cell density represents the each values for surface and 2 m layer.

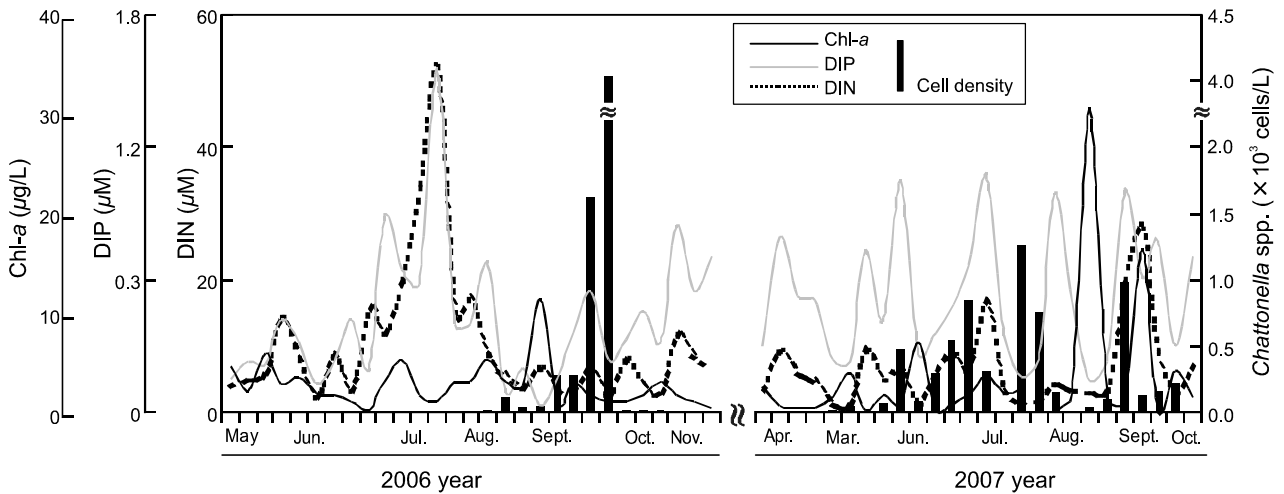


Fig. 6. Weekly variations of concentrations (surface water only) of DIN, DIP and Chl-a with cell density of *Chattonella* (mean value for surface and 2 m layer) in the southeastern of Dolsando from 2006 to 2007.

표층해수만을 대상으로 분석을 실시한 DIN과 DIP 및 Chl-a는 조사기간 동안 각각 1.20~52.23 µM (8.59±8.97 µM), 0.03~1.56 µM (0.47±0.31 µM), 그리고 0.45~31.12 µg/L (3.58±4.77 µg/L)의 범위를 보였으며, *Chattonella* 출현시 DIN은 평균 9.27±10.58 µM, DIP는 평균 0.51±0.37 µM, 그리고 Chl-a는 평균 4.30±6.11 µg/L로 나타났다 (Fig. 6). 생물·화학적 요인과 함께 표층과 2 m층에서 출현한 *Chattonella* 평균 세포밀도의 경시적인 변동양상을 살펴본 결과, 영양염은 고수온기에 급격히 또는 반복적으로 공급되는 양상을 보였으며, 식물플랑크톤 생물량은 약간의 시간차를 두고 영양염과 유사한 변동 양상을 보인 반면, *Chattonella*는 식물플랑크톤 생물량이 급격히 증가하는 시기에 낮은 세포밀도를, 식물플랑크톤 생물량이 크게 감소하거나 낮은 농도로 유지되는 시기에 높은 세포밀도를 보이는 경향을 나타내었다 (Fig. 6). 즉, *Chattonella*의 성장은 수주내 영양염 농도 외에도 경쟁관계에 있는 다른 식물플랑크톤의 생리활성 증가와 매우 밀접한 관련을 갖는 것으로 추정되었다.

영양염에 대한 성장특성

*C. antiqua*의 암모니아 농도에 따른 최대 세포밀도는 1 µM에서 293±3 cells/mL이며 50 µM에서 5,222±343 cells/mL로 농도가 증가할수록 최대 세포밀도가 증가하였으나, 100 µM은 1,495±72 cells/mL로 8 µM과 유사한 수준으로 최대 세포밀도가 크게 감소하였다 (Fig. 7, A). 농도에 따른 최대 성장속도는 1 µM에서 0.14±0.00/day이고, 농도가 증가할수록 성장속도가 증가하여 50 µM에서 0.58±0.01/day로 가장 높았으나, 20 µM (0.54±0.04/day) 이상의 농도에서 성장속도는 유사하였다. 그리고 100 µM은 0.30±0.01/day로, 4 µM (0.30±0.00/day)과 유사한 성장속도를 보이는 성장저해 현상을 보였다. 따라서 100 µM을 제외한 암모니아 농도에 의해 유도된 monod 성장식으로부터 μ_{max} 와 K_s 는 각각 0.60/day, 3.89 µM로 나타났다 (Fig. 7, B).

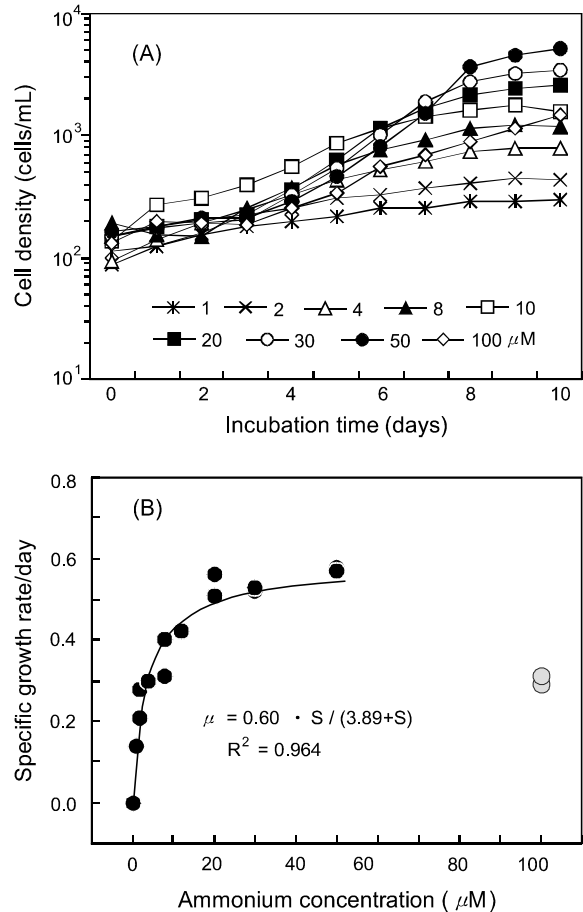


Fig. 7. Growth curve (A) and specific growth rate (B) of *Chattonella antiqua* as a function ammonium concentration. The values (A) are represented with means of duplicates. The curve (B) was fitted to the observed values (●) using a non-linear least square method.

질산염 농도에 따른 최대 세포밀도는 1 μM 에서 798 ± 115 cells/mL이며 200 μM 에서 $11,044 \pm 1,833$ cells/mL로 농도가 증가할수록 최대 세포밀도가 증가하였다 (Fig. 8, A). 농도에 따른 최대 성장속도는 1 μM 에서 $0.20 \pm 0.00/\text{day}$ 이고, 농도가 증가할수록 성장속도가 증가하여 200 μM 에서 $0.62 \pm 0.01/\text{day}$ 로 가장 높은 성장속도를 보였으나, 50 μM ($0.56 \pm 0.03/\text{day}$) 이상의 농도에서 성장속도는 유사하였다. 질산염 농도에 의해 유도된 monod 성장식으로부터 μ_{max} 와 K_s 는 각각 0.61/day, 5.01 μM 로 나타났다 (Fig. 8, B).

인산염 농도에 따른 최대 세포밀도는 0.5 μM 에서 111 ± 14 cells/mL이며 20 μM 에서 $43,559 \pm 993$ cells/mL로 농도가 증가할수록 최대 세포밀도가 증가하였다 (Fig. 9, A). 농도에 따른 최대 성장속도는 0.5 μM 에서 $0.18 \pm 0.03/\text{day}$ 이고, 2 μM 에서 $0.54 \pm 0.00/\text{day}$ 로 크게 증가하여 가장 높은 성장속도를 보인 20 μM ($0.60 \pm 0.01/\text{day}$)과 유사하였다. 인산염 농도에 의해 유도된 monod 성장식으로부터 μ_{max} 와 K_s 는 각각 0.62/day, 0.63 μM 을 나타내었다 (Fig. 9, B).

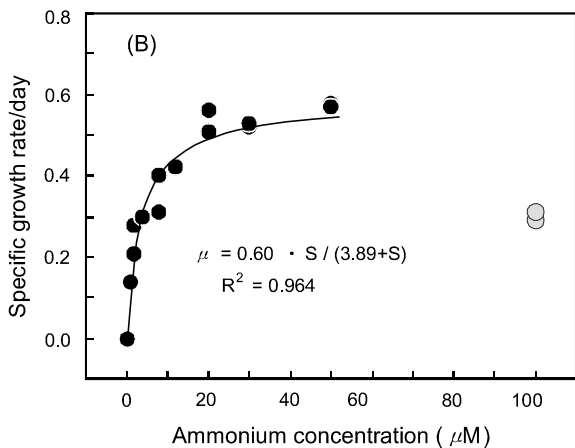
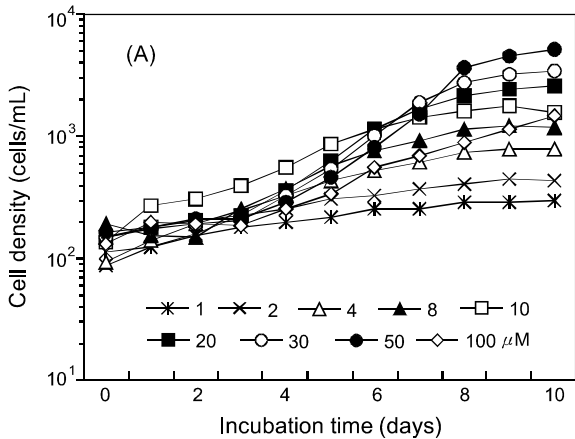


Fig. 8. Growth curve (A) and specific growth rate (B) of *Chattonella antiqua* as a function nitrate concentration. The values (A) are represented with means of duplicates. The curve (B) was fitted to the observed values (●) using a non-linear least square method.

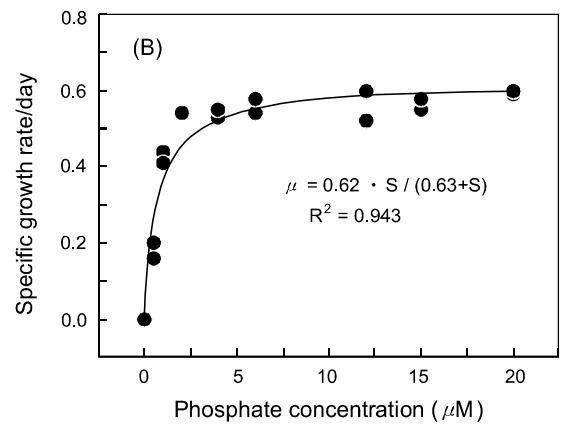
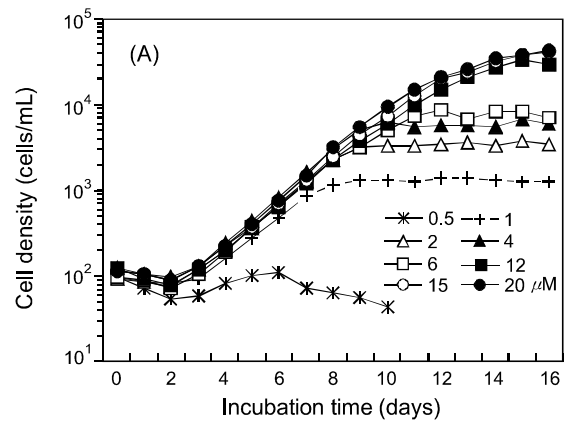


Fig. 9. Growth curve (A) and specific growth rate (B) of *Chattonella antiqua* as a function phosphate concentration. The values (A) are represented with means of duplicates. The curve (B) was fitted to the observed values (●) using a non-linear least square method.

고 찰

*Chattonella*는 최저 5~7.5 psu에서도 생존과 성장이 가능한 광염성 종으로 이들의 성장과 대발생은 주로 수온의 영향을 크게 받는 것으로 알려져 있다 (Yamaguchi et al., 1991; Kahn et al., 1998; Noh et al., 2006; Zhang et al., 2006). 일본 Tokyo 만의 Metropolitan 연안에서 *C. globosa*는 약 8~20°C의 수온에서 (Hosaka et al., 1991), Seto 내해의 Harima-Nada에서 *C. antiqua*와 *C. marina*는 각각 19.2~28.8°C와 18.8~28.0°C의 수온에서 출현하였다 (Yoshimatsu and Ono, 1986). 그리고 멕시코 Sonora (Gulf of California)에 위치한 Kun Kaak 만에서 *C. marina*와 *C. ovata*는 25.9~26.9°C의 수온에서 (Barraza-Guardado et al., 2004), 이집트 Alexandria 동부 항에서 *C. antiqua*는 21~26°C의 수온에서 출현하였다 (Mikhail, 2001). 또한 이들의 대발생은 일반적으로 20°C 이상의 수온에서 나타났으며, 우리나라 남서해의 장흥, 완도 및 고흥 연안과 서해 중부 안면도 일원에서는 23.1~30.5°C의 수온에서 대발생 하였다 (최대 850~3,000 cells/mL; NFRDI, 2005, 2007, 2008). 본

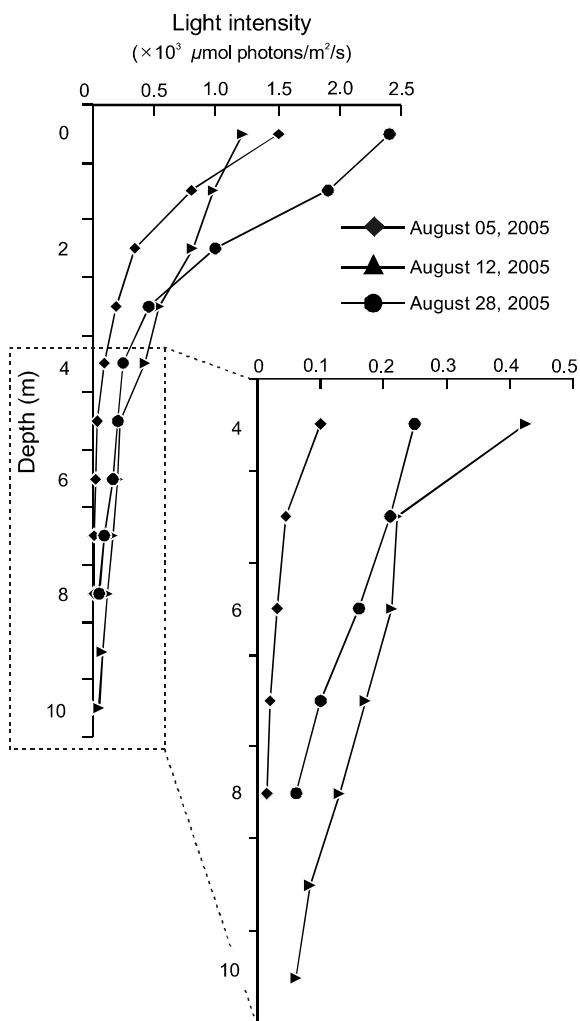


Fig. 10. Vertical profiles of light intensity in the southeastern of Dolsando in August 2005.

연구에서는 이들 종의 대발생은 나타나지 않았지만, 조사기간 동안 *Chattonella*는 15.0~27.9°C의 수온 범위에서 출현하였으며, 주로 22°C 이상의 수온을 갖는 하계에 출현빈도와 세포밀도가 증가하였다. *C. globosa*의 생리적인 연구가 국내외적으로 전무한 가운데 실내 배양실험을 통한 *C. antiqua*, *C. marina* 및 *C. ovata*의 성장에 대한 최적수온은 25~30°C (Yamaguchi et al., 1991, 2006; Kahn et al., 1998; Marshall and Hallegraeff, 1999; Noh et al., 2006)로, 이들의 cyst 발아에 대한 최적수온 (Imai, 1990; Yamaguchi et al., 2008)과 일치하고 있다. 이와 같은 결과는 저층 퇴적물의 cyst로부터 발아한 *Chattonella*의 세포가 빠른 시일 안에 대발생 할 수 있음을 암시한다.

본 연구해역에서 2006년과 2007년 7월에서 9월까지 표층수온은 20.7~27.9°C, 저층수온은 19.7~26.7°C로, 기존에 보고된 *Chattonella*의 cyst 발아와 성장에 대한 최적 수온이거나 근접하였다. 본 연구에 대한 선행조사가 이루어진 2005년 8월 표층해수 (수면하 0.3 m 이내)에 입사하는 광량이 1,210~2,400 μmol photons/m²/s, 저층까지 도달하는 광량은 12.5~60.0 μmol

photons/m²/s로 관측되었다 (Fig. 10). *C. antiqua* (일본 Suo-Nada 분리주)와 *C. marina* (한국 가막만 분리주)의 반포화 광량 (Half-saturation light intensity; K_s)과 보상광량 (Compensation photon flux density; I_0)은 각각 42.4~56.9 μmol photons/m²/s, 10.3~11.4 μmol photons/m²/s (Yamaguchi et al., 1991; Noh et al., 2006)이기 때문에 본 해역의 전 수층에서 광은 *Chattonella*의 성장제한 요인으로 작용하지 않았을 것이다. 가령 중·저층에서 광 제한이 있더라도 *Chattonella*는 빛과 영양염의 효율적인 이용을 위해 주야수직이동 (0.8 m/hr)을 하기에 (Watanabe et al., 1991, 1995), 최대 수심이 10 m 내외로 유지되는 본 연구해역에서 광합성을 위해 쉽게 표층에 도달할 수 있다. 이와 같은 호조건에도 불구하고 *Chattonella*는 연구기간 동안 낮은 세포밀도 (최대 4,840 cells/L)로 거동하였다.

한편, *Chattonella*는 경시적으로 영양염 농도가 높게 형성된 이후에 세포밀도가 증가하는 경향을 보이면서, 수주내 Chl-*a* 농도가 증가할 때 세포밀도가 낮고, Chl-*a*가 감소할 때 세포밀도가 증가하는 양상을 나타내었다. 이와 같은 *Chattonella* 출현과 관련한 환경요인의 세밀한 검토를 위해 중회귀분석을 실시한 결과, 도출된 분산분석에서 선택된 설명변수는 총 제곱합 (total sum of squares)에 대해 16.1%를 나타내어 유의수준은 그다지 높지 않았지만 ($p=0.068$, $R=0.401$), 고수온기 담수유입으로 표현되는 염분과 함께 DIN이 음 (-)의 기여율로 가장 크게 나타났다 (Table 1). 1970년대 이후 유해조류의 대발생 빈도가 높은 일본의 Seto 내해에서 *Chattonella*의 대발생은 해역으로 유입되는 영양염 농도의 증가 (Imai et al., 2006) 외에도 규조류와 같은 경쟁종의 소멸 등의 생물학적 요인이 중요하게 작용하는 것으로 보고되었다 (Nakamura et al., 1989; Imai, 1995). 그리고 이와 같은 규조류의 쇠퇴는 주로 이들의 번무 후 표층수 중의 영양염 고갈에 의한 생리활성 감소와, 특히 질소제한 조건하에서 휴면포자 (resting spore) 형성을 통한 저층으로의 침강과 밀접한 관련을 보인다 (Davis et al., 1980; Smetacek, 1985; Itakura and Imai, 1994). 즉, 돌산도 주변 해역이 연중 규조류에 의한 점유율이 높고 하계에 규조류 대발생 빈도가 높은 점 (Lee, 2002; Park et al., 2009)을 고려하면, 하계 본 연구해역으로 공급된 영양염이 주로 규조류에 의해 소비·제거되고 있으며, 특히 DIN 농도의 급격한 감소에 따라 규조류의 소멸이 두드러지는 시기에 *Chattonella*의 세포밀도가 증가하고 있다는 것을 시사하고 있다. 또한 *Chattonella*는

Table 1. The best multiple regression equation and analysis of variances of *Chattonella* on physico-chemical and biological environmental factors by multiple regression analysis (MRA)

Multiple regression equation	Analysis of variance				
	Source of variation	d.f.	Sum of square	Mean square	F P
-0.997DIN+0.618N/P+0.483Phosphate-0.300Salinity	Multiple regression	4	8.505	2.126	2.341 0.068
	Error	49	44.495	0.908	
	Total	53	53		

Used parameters : Temperature, Salinity, DIN, Phosphate, N/P ratio

N/P ratio, 인산염과 양(+)의 상관성을 나타내어 이들의 출현과 성장에 인산염이 중요하게 작용하고 있음을 알 수 있었다 (Table 1). 멕시코의 Kun Kaak 만에서 *C. marina*와 *C. ovata*의 대발생 직후 이 해역의 인산염 농도가 큰 폭으로 급감하였던 점 (Barraza-Guardado et al., 2004), 그리고 우리나라 서해 태안 반도와 천수만 일원에서 *C. antiqua*를 포함한 *Chattonella* spp.의 대발생이 보고된 2006년과 2007년, 이 해역의 DIN은 때에 따라 여수 돌산도 동부해역보다 낮지만 DIP는 최대 2~6배 정도 높은 농도를 유지하고 있었다는 점 (국립수산과학원 홈페이지 국가해양환경측정망자료 <http://portal.nfrdi.re.kr/envirodata>)은 *Chattonella*의 성장과 대발생에 인산염의 중요성에 대해 시사하는 바가 크다고 할 수 있다.

식물플랑크톤의 영양염에 대한 K_s 는 제한 영양염에 대한 친화성을 지시하기에 저농도의 영양염 환경에서는 이 값이 상대적으로 작은 종일수록 성장에 더욱 유리할 수 있다 (Dugdale, 1967; Eppley and Coatsworth, 1968). 본 연구의 실내 배양실험을 통해 파악된 *C. antiqua*의 성장에 대한 영양염의 K_s 는 암모니아, 질산염 및 인산염에 대해 각각 3.89 μM , 5.01 μM 및 0.63 μM 로 나타났다. 또 다른 한국산 *C. antiqua*의 질산염과 인산염에 대한 K_s 는 각각 4.94 μM , 0.79 μM (Seo and Lee, 2007), 가막만산 *C. marina*는 각각 5.39 μM (Noh et al., 2009), 0.75 μM , 장흥연안산 *C. ovata*는 각각 4.01 μM , 0.61 μM (Noh et al., 2009), 그리고 미국 Delaware 내만산 *C. subsalsa*는 각각 8.98 μM , 0.84 μM 로 보고되었다 (Zhang et al., 2006). 따라서 이들의 K_s 는 본 연구해역의 DIN (평균 8.59±8.97 μM)과 유사하거나 낮지만, DIP (평균 0.47±0.31 μM)보다는 높기에 이들의 성장은 수주내 낮은 인산염 농도에 의해 제한될 수 있다.

특히, 우리나라 연안해역에서 계절에 상관없이 주요 우점종으로 출현하는 규조류인 *Skeletonema costatum* (Moon and Choi, 2003; Park et al., 2009)의 질산염과 인산염에 대한 K_s 는 각각 1.81 μM , 0.56 μM (Kang, 2009), 국내 주요 수산피해 원인종으로 하계 남해의 여러 해역에서 대발생 빈도가 높은 와편모조류 *Cochlodinium polykrikoides*는 각각 2.10 μM , 0.57 μM (Kim et al., 2001), 그리고 침편모조류 *Heterosigma akashiwo*는 각각 0.28 μM , 0.19 μM (Zhang et al., 2006)로 보고되었다. 따라서 *Chattonella*는 경쟁관계에 있는 여러 식물플랑크톤보다 K_s 가 높아 영양염 농도가 낮은 환경에서는 상대적으로 성장이 제한될 수 있는 생리적 단점을 가진 종이라 할 수 있으며, *Chattonella*의 이와 같은 생리특성은 수주로 공급된 영양염이 다른 식물플랑크톤의 성장에 의해 급격히 소비·제거되는 구조를 지닌 본 연구해역에서 이들의 성장이 제한된 주요인이 되었던 것으로 추정되었다.

본 연구에서 파악된 *C. antiqua*의 μ_{max} 는 0.60~0.62/day로, 이는 영양염이 충분히 공급된 최적 성장조건 (25°C, 25 psu)에서 최대 성장속도인 0.67/day (원문에는 0.97 division/day, Yamaguchi et al., 1991), 한국 가막만에서 분리한 *C. marina*의 최대 성장속도인 0.64/day와 유사하였다 (Noh et al., 2006). 그리고 미국 Delaware 내만산 *C. subsalsa*의 최대 성장속도는

0.78/day이었다 (Zhang et al., 2006). 이와 같은 *Chattonella*의 최대 성장속도는 규조류인 *S. costatum*의 1.17/day (Oh et al., 2008), *Eucampia zodiacus*의 1.90/day (원문에는 2.6 division/day, Nishikawa and Hori, 2004a) 및 *Coscinodiscus wailesii*의 0.76~0.90/day (원문에는 1.1~1.3 division/day, Nishikawa and Hori, 2004b)보다 낮지만, 와편모조류인 *C. polykrikoides*의 0.41/day (Kim et al., 2004), *Alexandrium tamarense*의 0.23/day (Yamamoto et al., 1995), *Gymnodinium catenatum*의 0.50/day (Oh and Yoon, 2004)보다 높다. 따라서 *Chattonella*는 수주내 영양염이 충분하더라도 규조류의 빠른 성장에 의해 종 경쟁에서 밀려 성장이 제한될 수 있지만, 다른 편모조류들보다 빠른 성장속도는 규조류 쇠퇴와 함께 고농도의 영양염 공급이 이루어지는 환경에서 이들의 대발생을 가능케 할 중요한 요인으로 작용할 수 있다.

이상의 결과로부터 본 연구해역은 *Chattonella*의 성장에 물리·광학적으로 호조건을 갖추었지만, 이들이 출현하는 시기에 경쟁 종들의 활발한 영양염 소비·제거에 기인한 낮은 영양염 조건은 이들의 대발생을 야기하기에는 부적합한 것으로 판단되었다. 그러나 *Chattonella*는 다른 편모조류 보다 최대 성장속도가 높아 영양염이 충분히 공급된 해역에서 대발생 잠재력이 크다고 할 수 있기에 해역으로 유입되는 영양염 농도에 대한 각별한 주의가 요구되는 것으로 판단되었다.

사 사

이 논문은 2008년도 전남대학교 연구년 교수연구비 지원에 의하여 연구되었음

참고문헌

- Anderson DM, Glibert PM and Burkholder JM. 2002. Harmful Algal blooms and eutrophication: Nutrient sources, composition, and consequences. *Estuaries* 25, 704-726.
- Barraza-Guardado R, Cortés-Altamirano R and Sierra-Beltrán A. 2004. Marine die-offs from *Chattonella marina* and *Ch. cf. ovata* in Kun Kaak Bay, Sonora in the Gulf of California. *Harmful Algae News* 25, 7-8.
- Cortés-Altamirano R, Alonso-Rodríguez R and Sierra-Beltrán A. 2006. Fish mortality associated with *Chattonella marina* and *C. cf. ovata* (Raphidophyceae) blooms in Sinaloa (Mexico). *Harmful Algae News* 31, 7-8.
- Davis CO, Hollibaugh JT, Seibert DLR, Thomas WH and Harrison PJ. 1980. Formation of resting spores by *Leptocylindrus danicus* (Bacillariophyceae) in a controlled experimental ecosystems. *J Phycol* 16, 296-302.
- Donaghay PL and Osborn TR. 1997. Toward a theory

- of biological-physical control of harmful algal bloom dynamics and impacts. *Limnol Oceanogr* 42, 1283-1296.
- Dugdale RC. 1967. Nutrient limitation in the sea: dynamic, identification, and significance. *Limnol Oceanogr* 12, 685-695.
- Epply RW. 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fish Bull Nat Ocean Atmos Adm* 70, 1063-1085.
- Epply RW and Coatsworth JL. 1968. Uptake of nitrate and nitrite by *Ditylum brightwellii* - Kinetics and mechanisms. *J Phycol* 4, 151-156.
- Goldman JC and Carpenter EJ. 1974. A kinetic approach to the effect of temperature on algal growth. *Limnol Oceanogr* 19, 756-766.
- Hallegraeff GM, Munday BL, Baden DG and Whitney PL. 1998. *Chattonella marina* Raphidophyte bloom associated with mortality of cultured bluefin tuna (*Thunnus maccoyii*) in South Australia. In: Harmful Algae. Reguera B, Blanco J, Fernandez ML and Wyatt T, eds. Xunta de Galicia and IOC of UNESCO, Vigo, Spain, 93-96.
- Hosaka M, Takayama N, Hirai S, Gonda M and Hara Y. 1991. The occurrence of Raphidophycean alga *Chattonella* sp. (Globular type) in Tokyo Bay, Japan. *Bull Plankton Soc Japan* 38, 1-8.
- Imai I. 1990. Physiology, morphology, and ecology of cysts of *Chattonella* (Raphidophyceae), causative flagellates of noxious red tides in the Inland Sea of Japan. *Bull Nansen Nat'l Fish Res Inst* 23, 63-166.
- Imai I. 1995. Ecological control of *Chattonella* red tides by diatoms. *Kaiyo Monthly* 27, 603-612.
- Imai I, Yamaguchi M and Watanabe M. 1998. Ecophysiology, life cycle, and bloom dynamics of *Chattonella* in the Seto Inland Sea, Japan. In: Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms. Anderson DM, Cembella AD and Hallegraeff GM, eds. Springer-Verlag, Berlin, Germany, 95-112.
- Imai I, Yamaguchi M and Hori Y. 2006. Eutrophication and occurrences of harmful algae blooms in the Seto Inland Sea, Japan. *Plankton Benthos Res* 1, 71-84.
- Itakura S and Imai I. 1994. Distribution of *Chaetoceros* (Bacillariophyceae) resting spores observed in the surface water of Harima-Nada, in the summer of 1991, with reference to the oceanographic conditions. *Bull Jpn Soc Fish Oceanogr* 58, 29-42.
- Itoh K and Imai I. 1987. Rapido So (Raphidophyceae). In: A guide for studies of red tide organisms. The Japan Fisheries Resources Conservation Association, ed. Shuwa, Tokyo, Japan, 122-130.
- Jeong HJ, Kim JH, Yoo YD, Kim ST, Song JY, Kim T, Seong KA, Kang NS, Kim MS, Kim JH, Kim S, Ryu J, Lee HM and Yih WH. 2008. Control of the harmful alga *Cochlodinium polykrikoides* by the naked ciliate *Strombidinopsis jeokjo* in mesocosm enclosures. *Harmful Algae* 7, 368-377.
- Jeong HJ, Kim SK, Kim JS, Kim ST, Yoo YE and Yoon JY. 2001. Growth and grazing rates of the heterotrophic dinoflagellates *Polykrikos kofoidii* on red-tide and toxic dinoflagellates. *J Eukaryot Microbial* 48, 298-308.
- Kahn S, Arakawa O and Onoue Y. 1998. Physiological investigation of a neurotoxin-producing phytoflagellate, *Chattonella marina* (Raphidophyceae). *Aquacult Res* 29, 9-17.
- Kang IS. 2009. Optical characteristic and growth kinetics for nitrate and phosphate by the planktonic diatom *Skeletonema costatum* and benthic diatom *Nitzschia* sp.. MSc. Thesis, University of Chonnam, Yeosu, Korea. 84pp.
- Kim D-I. 1999. Marine environment and dynamics of red tide organisms in Kamak bay, southern Korea. MSc. Thesis, University of Yosue, Yeosu, Korea. 112pp
- Kim D-I, Matsuyama Y, Nagasoe S, Yamaguchi M, Yoon YH, Oshima Y, Imada N and Honjo T. 2004. Effects of temperature, salinity and irradiance on the growth of the harmful red tide dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides* Margalef (Dinophyceae). *J Plankton Res* 26, 61-66.
- Kim D-I, Noh IH and Yoon YH. 2005. *Chattonella* spp. (Raphidophyceae), a novel species responsible for the potentially harmful algal blooms in Korean coastal waters. In: Proceeding of the Korean Society for Marine Environmental Engineering Fall Annual Meeting, Seoul, Korea, 127-131.
- Kim HC, Lee CK, Lee SG, Kim HG and Park CK. 2001. Physico-chemical factors on the growth of *Cochlodinium polykrikoides* and nutrient utilization. *J Korean Fish Soc* 34, 445-456.
- Kim HG, Jung CS, Lim WA, Lee CK, Kim SY, Yoon SH, Cho YC and Lee SG. 2001. The spatio-temporal progress of *Cochlodinium polykrikoides* blooms in the coastal waters of Korea. *J Korean Fish Soc* 34, 691-696.
- Lee JS, Kim KH, Kim SS, Jung RH, Kim KY, Park JS, Lee PY, Lee YS, Choi WJ, Park YC, Kim PJ, Lee WC, Kwon JN, Uhm KH, Choi JI, Jeon KA and Han JH. 2004. The assessment of trophic state and

- the importance of benthic boundary layer in the southern coast of Korea. *J Korean Soc Oceanogr* 9, 179-195.
- Lee YS. 2002. An influence of inflowing freshwater on the diatom blooms in the Eastern Coast of Dolsan, Yosu, Korea. *J KSEE* 24, 477-488.
- Lim WA, Jung CS, Lee CK, Cho YC, Lee SG, Kim HG and Chung IK. 2002. The outbreak, maintenance, and decline of the red tide dominated by *Cochlodinium polykrikoides* in the coastal waters off southern Korea from August to October, 2000. *J Korean Soc Oceanogr* 7, 68-77.
- Lu S and Hodgkiss IJ. 2001. More raphidophyte blooms in South China waters. *Harmful Algae News* 22, 1-2.
- Marshall JM and Hallegraeff GM. 1999. Comparative ecophysiology of the harmful alga *Chattonella marina* (Raphidophyceae) from South Australian and Japanese waters. *J Plankton Res* 21, 1809-1822.
- Menezes-Rangel I, Muai J and Silva S. 2004. Mortality caused by dinoflagellates bloom in Luanda. *Harmful Algae News* 26, 8-9.
- Mikhail SK. 2001. Toxic red tide species are on rise in Alexandria waters (Egypt). *Harmful Algae News* 22, 5.
- MOMAF (Ministry of Maritime Affairs & Fisheries). 2005. Standard Methods of Marine Environment, Jung-In I and D, Seoul, Korea, 400.
- Moon SG and Choi CM. 2003. A list of important species and distribution of marine phytoplankton in Korea. *J Environmental Sciences* 12, 725-733.
- Nakamura Y, Umemori T and Watanabe M. 1989. Chemical environment for red tides due to *Chattonella antiqua* Part 2. Daily monitoring of the marine environment throughout the outbreak period. *J Oceanogr Soc Japan* 45, 116-128.
- NFRDI (National Fisheries Research & Development Institute). 2005. Harmful algal blooms in Korean coastal waters in 2005. Yemoonsa, Busan, Korea, 1-149.
- NFRDI (National Fisheries Research & Development Institute). 2007. Harmful algal blooms in Korean coastal waters in 2006. Yemoonsa, Busan, Korea, 1-97.
- NFRDI (National Fisheries Research & Development Institute). 2008. Harmful algal blooms in Korean coastal waters in 2007. Yemoonsa, Busan, Korea, 1-127.
- Nishikawa T and Hori Y. 2004a. Effect of nitrogen, phosphorus and silicon on the growth of the diatom *Eucampia zodiacus* caused bleaching of seaweed *Porphyra* isolated from Harima-Nada, Seto Inland Sea, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi* 70, 31-3.
- Nishikawa T and Hori Y. 2004b. Effect of nitrogen, phosphorus and silicon on a growth of a diatom *Coscinodiscus wailesii* causing *Porphyra* bleaching isolated from Harima-Nada, Seto Inland Sea, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi* 70, 872-878.
- Noh IH, Oh SJ, Park JS, Shin HH and Yoon YH. 2009. Growth kinetics on the nutrient of the harmful algae *Chattonella marina* and *C. ovata* (Raphidophyceae) isolated from the South Sea of Korea. *Kor J Fish Aquat Sci* 42, 674-682.
- Noh IH, Yoon YH, Kim D-I and Oh SJ. 2006. Effects of water temperature, salinity and irradiance on the growth of the harmful algae *Chattonella marina* (Subrahmanyn) Hara et Chihara (Raphidophyceae) isolated from Gamak Bay, Korea. *J Kor Fish Soc* 39, 487-494.
- Oh SJ, Kang IS, Yoon YH and Yang HS. 2008. Optical characteristic on the growth of centric diatom, *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve isolated from Jinhae Bay in Korea. *Korean J Environ Biol* 26, 57-65.
- Oh SJ and Yoon YH. 2004. Effect 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.
- Okubo A. 1982. Horizontal dispersion and critical scales for phytoplankton patches. In: *Spatial pattern in Plankton Communities*. Steele JH, ed. Ser. IV, 3, Plenum Press, New York and London, 21-42.
- Park JS, Kim HG and Lee SK. 1988. Red Tide occurrence and succession of its causative organisms in Jinhae Bay. *Bull Fish Res Dev Agency* 41, 1-26.
- Park JS, Yoon YH and Oh SJ. 2009. Variational characteristics of phytoplankton community in the mouth parts of Gamak Bay, Southern Korea. *Korean J Environ Biol* 27, 205-215.
- Provasoil L, Shiraishi K and Lance JR. 1959. Nutritional idiosyncrasies of *Artemia* and *Tigriopus* in monoxenic culture. *Ann NY Sci* 77, 250-261.
- SCOR-Unesco. 1966. Determination of photosynthetic pigment. In: *Determination of photosynthetic pigments in sea water*. Unesco, ed. Paris, France, 10-18.
- Seo KS and Lee CK. 2007. Nutrient uptake and growth kinetics of *Chattonella antiqua* (Hada) Ono

- (Raphidophyceae) isolated from Korea. *Algae* 22, 235-240.
- Smetacek VS. 1985. Role of sinking in diatom life-history cycle: ecological, evolutionary and geological significance. *Mar Biol* 84, 239-251.
- Sánchez-saavedra MP and Voltolina D. 1994. The chemical composition of *Chaetoceros* sp. (Bacillariophyceae) under different light conditions. *Comp Biochem Physiol* 107, 39-44.
- Strickland JDH and Parsons TR. 1972. A practical handbook of seawater analysis. 2nd (ed.) *Bull Fish Res Bd Canada* 167, 1-310.
- Subrahmanyam R. 1954. On the life-history and ecology of *Hornellia marina* gen. et sp. nov., (Chloromonadineae), causing green discoloration of the sea and mortality among marine organisms off the Malabar Coast. *Indian J Fish* 1, 182-203.
- Tilman D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press Princeton, U.S.A., 1-269.
- Vrieling EG, Koeman RPT, Nagasaki K, Ishida Y, Peperzak L, Gieskes WWC and Veenhuis M. 1995. *Chattonella* and *Fibrocapsa* (Raphidophyceae): First observation of, potentially harmful, red tide organisms in Dutch coastal waters. *Netherlands J Sea Res* 33, 183-191.
- Watanabe M, Kohata K and Kimura T. 1991. Diel vertical migration and nocturnal up-take of nutrients by *Chattonella antiqua* under stable stratification. *Limnol Oceanogr* 36, 593-602.
- Watanabe M, Kohata K, Kimura T, Takamatsu T, Yamaguchi S and Ioriya T. 1995. Generation of a *Chattonella antiqua* bloom by imposing a shallow nutricline in a mesocosm. *Limnol Oceanogr* 40, 1447-1460.
- Yamaguchi M, Imai I and Honjo T. 1991. Effect of temperature, salinity and irradiance on the growth of the noxious red tide flagellate *Chattonella antiqua* and *C. marina* (Raphidophyceae). *Nippon Suisan Gakkaishi* 57, 1227-1284.
- Yamaguchi M, Yamaguchi H, Nishitani G, Sakamoto S and Itakura S. 2008. Morphology and germination characteristics of the cysts of *Chattonella ovata* (Raphidophyceae), a novel red tide flagellate in the Seto Inland Sea, Japan. *Harmful Algae* 7, 459-463.
- Yamaguchi M, H Yamaguchi, S Sakamoto, Y Takano, S Itakura, K Oyama and S Yoshimatsu. 2006. Ecophysiology of the novel red tide flagellate *Chattonella ovata* (Raphidophyceae). In: Proceedings of the Third international workshop on targeted HAB species in the East China Sea. Matsuoka K and Iwataki M, eds. Nagasaki Univ. Nagasaki, Japan, 44-45.
- Yamamoto T and Okai M. 2000. Effects of diffusion and upwelling on the formation of red tides. *J Plankton Res* 22, 363-380.
- Yamamoto T, Yoshizu Y and Tarutani K. 1995. Effect of temperature, salinity and irradiance on the growth of toxic Dinoflagellate *Alexandrium tamarense* isolated from Mikawa Bay, Japan. *Japan J Phycol (Sörue)* 43, 91-98.
- Yoon YH and Kim SA. 1996. Seasonal variations of phytoplankton population and primary productivity in the southern coastal waters of Korea. 1. A Characteristics of the distribution of chlorophyll *a* and water quality in the dry season in the Yosuhae Bay and adjoining sea. *J Korean Environ Sci Soc* 5, 347-359.
- Yoshimatsu S and Ono C. 1986. The seasonal appearance of red tide organisms and flagellates in the southern Harima-Nada, Inland Sea of Seto. *Bull Akashiwo Res Inst Kagawa Pref* 2, 1-42.
- Zhang Y, Fu FX, Whereat E, Coyne KJ and Hutchins DA. 2006. Bottom-up controls on a mixed-species HAB assemblage: A comparison of sympatric *Chattonella subsalsa* and *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) isolates from the Delaware Inland Bays, USA. *Harmful Algae* 5, 310-320.

2010년 4월 14일 접수
 2010년 7월 14일 수정
 2010년 8월 13일 수리