

ORIGINAL ARTICLE

## 유독와편모조류 *Alexandrium tamarensense*와 *Alexandrium catenella*의 성장에 미치는 조도의 영향

권형규 · 박지아 · 양한섭 · 오석진\*

부경대학교 해양학과

### Effects of Irradiance on the Growth of the Toxic Dinoflagellates *Alexandrium tamarensense* and *Alexandrium catenella*

Hyeong-Kyu Kwon, Ji-A Park, Han-Soeb Yang, Seok Jin Oh\*

Department of Oceanography, Pukyong National University, Busan 608-737, Korea

#### Abstract

The effects of irradiance on the growth of toxic dinoflagellates *Alexandrium tamarensense* (Masan Bay strain) and *Alexandrium catenella* (Jinhae Bay strain) were investigated in the laboratory. At 15°C and 30 psu for *A. tamarensense* and 25°C and 30 psu for *A. catenella*, the irradiance-growth curve showed the maximum growth rate ( $\mu_{\max}$ ) of 0.31 day<sup>-1</sup> with half-saturation photon flux density (PFD) ( $K_I$ ) of 44.53  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , and a compensation PFD ( $I_c$ ) was 20.67  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  for *A. tamarensense*, and  $\mu_{\max}$  of 0.38 day<sup>-1</sup> with  $K_I$  of 59.53  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , and  $I_c$  was 40.80  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  for *A. catenella*. The  $I_c$  equated to a depth of 8~9 m from March to June for *A. tamarensense* and 6~7 m from March to June for *A. catenella*. These responses suggested that irradiance at the depth near the middle layer in Masan Bay would provide favorable conditions for two species.

**Key words :** *Alexandrium tamarensense*, *Alexandrium catenella*, Irradiance, Growth, Masan Bay

#### 1. 서 론

하천으로부터 대량으로 유입되는 점토입자와 같은 육원성기원 물질은 연안해역에서 강한 조석현상으로 인해 오랫동안 재부유하며, 영양염과 식물플랑크톤 등을 흡착 침강시켜 일차생산자의 대량성장을 억제시키는 역할을 한다. 또한 연안해역에서 부유물질의 농도 증가는 빛의 공급을 제한시켜, 식물플랑크톤의 현존량 및 성장속도를 조절하는 주요요인으로 작용한다 (Cloern, 1987). 우리나라 연안해역에서도 대형 임해

단지조성 및 육상기원의 혼탁물 유입으로 인해 다량의 부유물질이 해양으로 유입되고 있어, 하천과 하구역 같은 곳은 소산계수가 20이상의 매우 높은 값을 나타내며, 영양염의 제한보다 부유물질에 따른 조도의 제한이 식물플랑크톤의 성장을 억제하기도 한다(Yoon, 2000; Oh 등, 2008). 반대로, 일본 Ariake 해는 부유물질 농도의 감소에 따른 투명도의 증가로 퇴적물에 있는 규조류의 휴면기 세포(resting spore)가 발아되어 규조류에 의한 적조 발생 빈도가 증가되었다는 보고도 있다(Kiyomoto 등, 2008).

Received 11 January, 2013; Revised 4 June, 2013;

Accepted 12 June, 2013

\*Corresponding author : Seok Jin Oh, Department of Oceanography, Pukyong National University, Busan 608-737, Korea  
Phone: +82-51-629-6576  
E-mail: sjoh1972@pknu.ac.kr

© The Korean Environmental Sciences Society. All rights reserved.  
© This is an Open-Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0>) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

한편, 조도의 변화는 광합성 과정에 따라 여러 생리학적 변화를 주기 때문에 질소원에 따라 생산되는 마비성 패독생산에까지 영향을 미친다(Cembella, 1998). 우리나라와 같이 마비성 패독이 사회적인 문제로 발생하는 해역은 부유물질 또는 기상조건에 따라 입사하는 조도가 장기간 낮아지면, 패류의 독화를 촉진시킬 가능성도 있다. 따라서 조도의 변화에 따른 패독의 증감을 이해하기 위해서는 조도에 따른 유독 와편모조류의 성장 특이성을 먼저 이해할 필요성이 있다. 또한 조도와 유독 와편모조류의 성장에 대한 정량화된 자료는 패독모니터링과 같은 위생학적 측면에서 중요한 자료가 될 것이다. 본 연구는 우리나라에서 마비성 패독을 발생시키는 주요원인 종인 *Alexandrium tamarense*와 *Alexandrium catenella*의 성장에 미치는 조도의 영향을 실내 배양실험을 통하여 이해하고자 수행되었다.

## 2. 재료 및 방법

### 2.1. *Alexandrium tamarense*와 *Alexandrium catenella*의 분리

*A. tamarense*는 2011년 4월에 진해만(N35°2'24", E128°42'33") 그리고 *A. catenella*는 2011년 6월 마산만(N35°7'18", E128°35'56") 표층해수로부터 pasteur pipette(Ø 50~100 μm)을 이용하여 분리하였다(Guillard, 1995). 분리된 세포는 여과해수(pore size; 0.22 μm)를 이용하여 3~4회 반복 세척하여 분리주를 확보하였다. 사용된 배지는 동해 외양에서 채수한 외양수(N36°24' 938", E130°42'055")를 바탕으로 한 개량형 f/2 배지(Guillard와 Ryther, 1962)로, 배양튜브(DU.23175215, SCHOTT/DURAN, Germany)에 10 mL 첨가 후, *A. tamarense*와 *A. catenella*를 이식하였다. 전 배양시 온도, 염분 그리고 광 조건은 채수한 당시의 현장조건과 유사하게 두 종 모두 20°C, 30 psu 그리고 300 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>(12L:12D; cool-white fluorescent lamp; FHF32SS, Kumho, Korea)로 하여 계대 배양하였다. 2차 생물학적 오염을 막기 위해서 모든 실험기구는 고압멸균(202 kpa, 20 min) 및 건조멸균(120°C, 3 hr)시켜 사용하였다. 분리한 *A. tamarense*와 *A. catenella*의 정확한 동정을 위해서 Calcofluor white M2R 염색시약을 이

용하여 갑판배열을 확인하여 두 종을 명확히 구분하였다(Oh 등, 2012).

### 2.2. *Alexandrium tamarense*와 *Alexandrium catenella*의 성장에 미치는 조도의 영향

조도에 따른 성장속도는 현미경을 이용한 직접 검정이 아닌 *in vivo* chlorophyll 형광값과 세포수의 관계로 평가하였다. 측정은 안정한 형광값을 얻기 위해서 약 5분 동안 암조건에서 방치한 후 측정하였으며 (Brand 등, 1981), 현미경을 통해서 계수한 세포밀도를 이용하여 세포밀도와 형광값의 상관관계를 알아보았다. 그 결과 세포밀도와 형광값 사이에는 Fig. 1과 같은 관계식이 성립되었다.

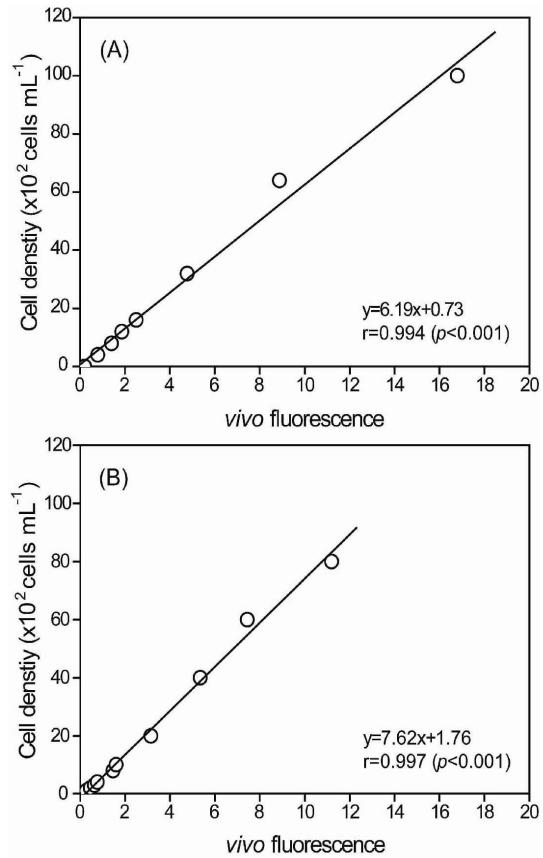


Fig. 1. Relationship between cell density and *in vivo* chlorophyll fluorescence of (A) *Alexandrium tamarense* and (B) *A. catenella*.

*A. tamarensense*와 *A. catenella*의 조도에 따른 성장속도를 알아보기 위해, 먼저 각각의 세포를 최적수온과 염분에 상응하는 조건(*A. tamarensense* 15°C, 30 psu, *A. catenella* 25°C, 30 psu; Oh 등, 2012)과 300  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (12L:12D; cool-white fluorescent lamp)의 조도에서 대수성장기(exponential growth)까지 성장시켰다. 이후 개량형 f/2배지를 배양튜브(DH. TT10100, DAIHAN, Korea)에 주입한 후, 최종 세포밀도가 약 100 cells  $\text{mL}^{-1}$ 가 되도록 접종하였다. 조도는 10, 20, 30, 50, 75, 100, 150, 200 그리고 300  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 의 총 9 단계로 하였고, 이를 간격으로 매일 같은 시간(오전 10시)에 *in vivo* chlorophyll 형광값을 측정하였다. 성장속도는 대수성장을 보이는 기간 동안의 형광값을 이용하여 다음 식 (1)에 의해 계산하였다.

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

$N_0$ ,  $N_t$ : 대수성장기에서 초기와 t시간 후의 세포수 ( $\text{cells mL}^{-1}$ )

$\Delta t$ : 대수 성장기의 기간(day)

모든 실험은 3회 반복으로 수행하였으며, 성장속도는 명백한 오류로 판명된 측정값은 제외하여 평균하였다. 성장속도와 조도의 관계는 광 저해현상(photoinhibition)의 유무에 따라 여러 관계식을 사용하나, 본 연구에서는 두 종 모두 광 저해현상이 없었기에, Lederman과 Tett (1981)의 모델을 개량한 식 (2)를 이용하여 계산하였다.

$$\mu = \mu_{\max} \frac{I - I_0}{(K_I + I_c) + (I - I_c)} \quad (2)$$

$\mu$ : 상대성장속도(specific growth rate; day $^{-1}$ )

$\mu_{\max}$ : 최대성장속도(maximum specific growth rate; day $^{-1}$ )

$I$ : 조도(irradiance;  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )

$I_0$ : 보상조도(compensation photon flux density (PFD);  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )

$K_I$ : 반포화조도(half-saturation light intensity;  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )

### 3. 결과 및 고찰

유독와편모조류 *A. tamarensense*와 *A. catenella*의 성장에 영향을 미치는 조도의 영향을 Fig. 2와 Fig. 3에 나타내었다. *A. tamarensense*는 10~20  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  그리고 *A. catenella*는 10~30  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서는 세포밀도 변화가 보이지 않았다. 하지만 각각 30  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  그리고 50  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 부터 조도의 증가에 따라 세포밀도가 증가하였으며, 300  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 각각 34,609 cells  $\text{mL}^{-1}$ 와 23,337 cells  $\text{mL}^{-1}$ 까지 증가하였다. *A. tamarensense*의 성장속도는 30  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 0.09 day $^{-1}$ 로 가장 낮은 성장속도를 보였고, 150  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  이상에서는 거의 유사한 성장속도를 보였다( $0.28 \pm 0.01$

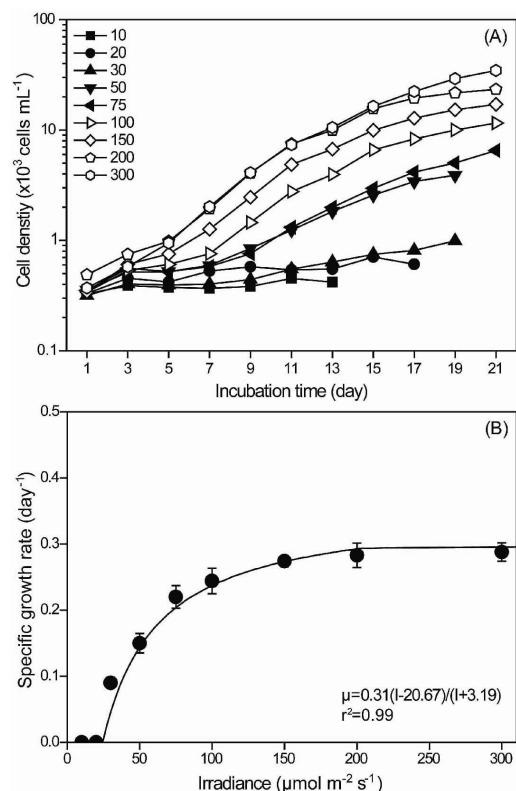
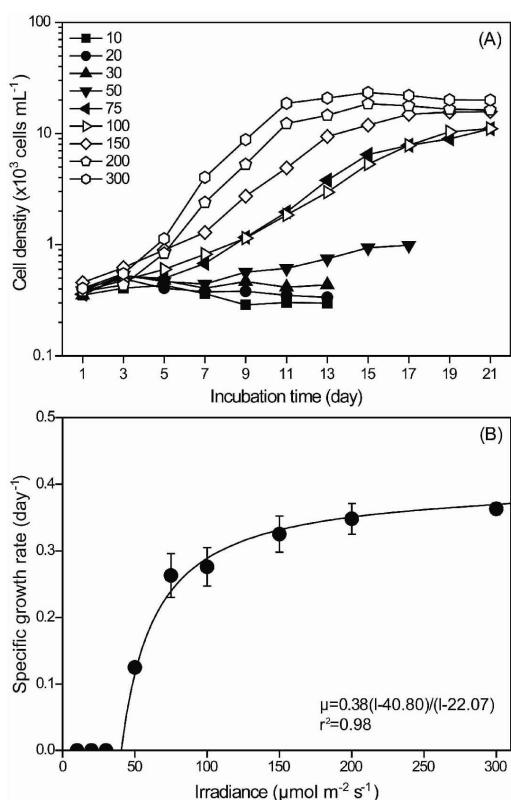


Fig. 2. Growth curve (A) and specific growth rate (B) of *Alexandrium tamarensense* as a function of light intensities. The values (A) are represented with means of triplicate. The curve (B) was fitted to the observed values using a non-linear least square method.



**Fig. 3.** Growth curve (A) and specific growth rate (B) of *Alexandrium catenella* as a function of light intensities. The values (A) are represented with means of triplicate. The curve (B) was fitted to the observed values using a non-linear least square method.

day<sup>-1</sup>). 반면, *A. catenella*는 50  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 0.13 day<sup>-1</sup>로 가장 낮은 성장속도를 보였으며, *A. tamarensense* 와 마찬가지로 150  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  이상에서는 유사한 성장속도를 나타냈다( $0.35 \pm 0.04 \text{ day}^{-1}$ ).

*A. tamarensense*와 *A. catenella*는 본 연구의 최대조도인 300  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 까지 광 저해현상은 보이지 않았다. 이는 Hiroshima 만에서 분리된 *A. tamarensense* 분리주와 *A. fundyense* 분리주에서 각각 최대 350  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Hamasaki 등, 2001)와 425  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Etheridge와 Roesler, 2005)의 조도에서 광 저해현상이 나타나지 않았다는 결과와 유사하였다. 본 연구에서는 배양기 내부의 최대 조도가 300  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 로 그 이상의 조

도에서는 실험을 수행하지 못하였지만, 실제 자연환경에서는 더 높은 광 조건을 나타내기에, 본 연구결과만으로 광 저해현상을 단정할 수는 없으며 더 높은 광 조건에서도 실험을 수행할 필요가 있다.

성장속도와 조도의 관계는 Lederman과 Tett(1981)의 모델을 개량한 식을 이용하여 계산하였다. 그 결과 유도된 성장식은 *A. tamarensense*의 경우,  $\mu = 0.31 (I - 20.67)/(I + 3.19)$ , ( $r^2 = 0.99$ )로,  $\mu_{\max}$ 는 0.31 day<sup>-1</sup>,  $I_c$ 는 20.67  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $K_I$ 는 44.53  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 로 나타났고, *A. catenella*는  $\mu = 0.38 (I - 40.80)/(I - 22.07)$ , ( $r^2 = 0.98$ )로,  $\mu_{\max}$ 는 0.38 day<sup>-1</sup>,  $I_c$ 는 40.80  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $K_I$ 는 59.53  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 로 나타났다. 이러한 결과를 다양한 환경에서 분리된 여러 식물플랑크톤의 광 특성과 비교해보면(Table 1), 광에 대한 친화성 지수(affinity index)인  $K_I$  값은 두 종 모두 유사하게 나타났으며, Mikawa 만의 *A. tamarensense* 분리주를 포함하여 다른 편모조류 및 규조류 *Skeletonema costatum*과도 유사하게 나타났다.

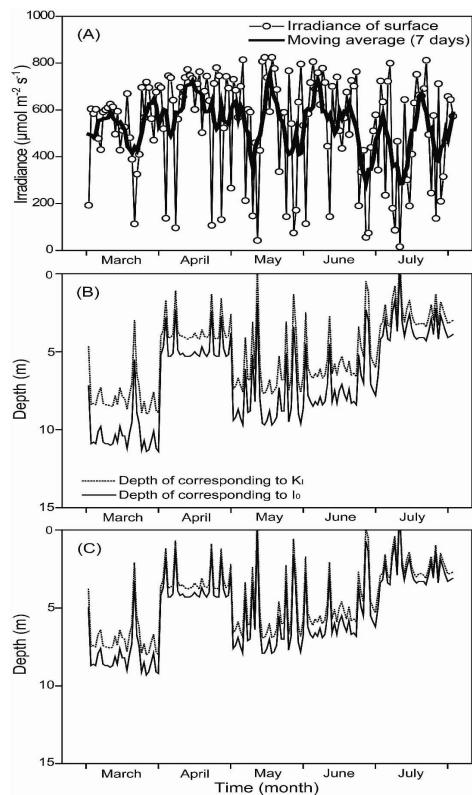
하지만  $I_c$  값의 경우, *A. tamarensense*가 *A. catenella*보다 2배 낮게 나타났으며, 일본의 Hiroshima 만과 Mikawa 만 분리주의  $I_c$ 값 보다도 낮았다. 반면 *A. catenella*의  $I_c$ 는 일본의 분리주와 유사한 값을 보였고, 우리나라의 진해만에서 분리된 규조류 *S. costatum*, 와 편모조류 *Cochlodinium polykrikoides*와 *Gymnodinium catenatum* 그리고 침편모조류 *Chattoenella* 속, *Heterosigma akashiwo* 보다도 높은  $I_c$ 값을 나타냈다(Table 1). 이러한 결과는 규조류와 다른 편모조류에 비해 성장을 위한 광 요구량이 높다는 것을 의미하며, 4계절 중 조도가 가장 강한 하계에 출현할 수 밖에 없는 생리적인 조건을 가지고 있는 것으로 평가된다. 또한 편모조류 중에서 *C. polykrikoides*, *G. catenatum*, *Chattonella* 속 그리고 *H. akashiwo* 등 각을 가지고 있지 않는 편모조류(unarmored flagellate)는 본 연구의 각을 가진 편모조류(armored flagellate)인 *A. tamarensense*와 *A. catenella* 보다 더 효율적으로 광을 이용하는 것으로 나타났다. 이는 각(plate)이 광 이용에 있어 방해물로 작용하는 것으로 보고된 바 있으며(Yamamoto 등, 2002), 이와 관련된 광 이용에 관한 생리학적 연구는 아직 불충분하기에 더 많은 연구가 진행되어야 할 것이다.

**Table 1.** The comparison of half-saturation light intensity ( $K_I$ ) and compensation photon flux density ( $I_c$ ) for *Alexandrium tamarensense*, *A. catenella* and other plankton

Species	$K_I$	$I_c$	References
	( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )		
Bacillariophyceae			
<i>Skeletonema costatum</i>	31.0	1.0	Oh et al. (2008)
Dinophyceae			
<i>Alexandrium catenella</i>	59.5	40.8	This study
<i>Alexandrium tamarensense</i>	44.5	20.7	This study
<i>Alexandrium tamarensense</i>	62.0	45.0	Yamamoto et al. (1995)
<i>Cochlodinium polykrikoides</i>	32.0	9.76	Oh et al. (2006)
<i>Cochlodinium polykrikoides</i>	53.2	15.3	Oh et al. (2010)
<i>Gymnodinium catenatum</i>	42.6	10.4	Oh and Yoon (2004)
Raphidophyceae			
<i>Chattonella marina</i>	56.9	11.4	Noh (2009)
<i>Chattonella ovata</i>	75.9	16.0	Noh (2009)
<i>Heterosigma akashiwo</i>	-	1.0	Takahashi and Hara (1989)

한편, *A. tamarensense*와 *A. catenella*의  $I_0$ 에 해당하는 수심을 Lambert-beer식( $I_z = I_0 e^{-kz}$ ;  $I_z$ 는 수심  $z$ 에서의 조도,  $I_0$ 는 해면에서 조도,  $z$ 는 수심,  $k$ 는 빛의 소산계수)에 대입하여 간접적으로 계산할 수 있다. 이때 소산계수는 2011년 3월부터 7월까지 매월 1회씩 측정한 투명도를 이용하였으며( $k=1.7/z$ ;  $k$ 는 소산계수,  $z$ 는 투명도 수심), 표층조도는 기상청에서 발표한 기상월보 중 마산만과 가장 가까운 진주 지상기상관측지점의 일별 수평면 일사량을 이용하였다(KMA, 2011). 수평면 일사량 단위는  $MJ \text{ m}^{-2}$ 이기에 본 연구에서 사용한 광량자 단위로 환산할 필요가 있다. 광합성에 이용하는 약 400~700 nm의 파장에서 일사량과 광량자 사이에  $1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1} = 0.2 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Nishikawa와 Yamaguchi, 2006)의 관계가 있어 환산이 가능하다. 또한 해수면에 입사광은 반사 등에 따라 15%가 손실하고 나머지 50%가 광합성 유효파장으로 해수면에 입사한다고 가정하였다(Nishikawa, 2002). *A. tamarensense*와 *A. catenella*가 출현하는 기간 동안의  $I_c$ 에 해당하는 수심은 *A. tamarensense*의 경우, 두 종이 출현하는 3월, 5월, 6월은 8~9 m, 반면에 4월과 7월은 3~5 m로 나타났다(Fig. 4). *A. catenella*의  $I_c$ 에 해당하는 수심은 3월, 5월, 6월은 6~7 m, 4월과 7월은 2~3 m로 *A. tamarensense*에 비해 다소 낮은 수심을 보였다(Fig. 4).

입사하는 조도는 수심이 깊어짐에 따라 크게 감소 할 뿐만 아니라 해역의 부유 물질 농도에 영향을 받는데,

**Fig. 4.** Changes of irradiance (A) and depth of corresponding to compensation photon flux density ( $I_c$ ) and half-saturation light intensity ( $K_I$ ) of (B) *Alexandrium tamarensense* and (C) *A. catenella* from March to July 2011.

특히 부영양화 되어 있는 해역은 부유물질의 농도가 증가함에 따라 광 투과율이 감소되어 식물플랑크톤의 성장에 영향을 미친다(Oh 등, 2008). 만약 이들 종이 출현하는 시기에 부유물질의 농도가 높게 나타난다면, 다른 종에 비해 광 요구량이 높은 *A. tamarensense*와 *A. catenella*는 수직이동에 제약을 받거나 서식수심이 얕아져 성장에 불리하게 작용할 것이다. 더욱이 낮은 광은 광수용 엽록소 단백질(light-harvesting chlorophyll protein)의 생산을 억제하여 질산환원효소(nitrate reductase) 활성을 촉진시키며, 광합성 전자 흐름(photosynthetic electron flow)의 저하는 아질산환원을 위한 폐레독신(ferredoxin)을 증가시키는 요인으로 작용하기 때문에, 마비성 패독생산이 촉진된다(Ogata 등, 1987; Hamasaki 등, 2001; Falkowski와 Raven, 2007). 따라서 부유물질 증가 및 구름의 양에 따른 조도제한은 비교적 높은  $I_c$ 를 가지는 두 종에게 마비성 패독의 생산을 증가시키는 중요한 요인으로 작용할지 모른다.

결과적으로 마산만의 평균 수심이 10~15 m인 점을 고려한다면, 두 종 모두 중층에 해당하는 수심까지 존재할 수 있을 것으로 생각된다. 또한 *A. tamarensense*와 *A. catenella*는 다른 종과 비교하여 광 요구량이 높은 생리 특성을 가졌으며, 특히 *A. catenella*가 *A. tamarensense* 보다 광 요구량이 높은 것으로 나타났다. 하지만 해양에 입사한 파장은 부유물질의 농도 및 수심에 따라 변화기 때문에, 실내실험의 광원인 형광등과 같이 균일한 파장이 아니다(Oh 등, 2006). 따라서, 금후 과제로 파장에 따른 *A. tamarensense*와 *A. catenella*의 성장 특성을 파악할 필요가 있으며, 파장변화에 따른 마비성 패독의 생산량의 변화도 검토할 필요가 있을 것이다.

#### 4. 결 론

유독와편모조류 *Alexandrium tamarensense* (마산만 분리주) 그리고 *Alexandrium catenella* (진해만 분리주)의 성장에 미치는 조도의 영향을 실내실험을 통하여 조사하였다. 성장속도와 조도의 관계로부터 *A. tamarensense*의 경우,  $\mu_{max}$ 는  $0.31 \text{ day}^{-1}$ ,  $I_c$ 는  $20.67 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  그리고  $K_I$ 는  $44.53 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 였으며, *A. catenella*는  $\mu_{max}$ 가  $0.38 \text{ day}^{-1}$ ,  $I_c$ 는  $40.80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  그리고  $K_I$ 는  $59.53 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 로 나타났다. 이 결과로부터 이

들 두 종은 규조류나 다른 편모조류에 비해서 비교적 높은 조도에 적응되어 있는 높은 광 요구량 종으로 나타났다. 마산만에서  $I_c$ 에 해당하는 수심은 두 종이 관찰된 3월에서 6월의 경우, *A. tamarensense*는 8~9 m 그리고 *A. catenella*는 6~7 m로 나타났다. 이는 마산만의 평균수심을 고려한다면, 두 종은 중층까지 서식이 가능한 것으로 나타났다. 따라서, 이들 결과는 패독 모니터링과 같은 위생학적 측면에서 중요한 자료가 될 것이며, 앞으로 영양염 등과 같은 추가적인 생리특성의 규명은 이들 종의 출현 메커니즘을 예측하는데 있어 중요한 정보로 활용될 수 있을 것이다.

#### 감사의 글

본 논문은 지식경제부 산업원천기술개발사업(해양 LED 융합기술지원 기반구축 및 상용화 기술 개발, 과제번호:1037416)으로 지원된 연구입니다.

#### 참 고 문 헌

- Brand, L. E., Guillard, R. R. L., Murphy, L. S., 1981, A method for the rapid and precise determination of acclimated phytoplankton reproduction rates, *J. Plankton Res.*, 3, 193-201.
- Cembella, A. D., 1998, Ecophysiology and metabolism of paralytic shellfish toxins in marine microalgae, *NATO ASI Ser. Ecol. Sci.*, 41, 381-403.
- Cloern, J. E., 1987, Turbidity as a control on phytoplankton biomass and productivity in estuaries, *Cont. Shelf Res.*, 7, 1367-1381.
- Etheridge, S. M., Roesler, C. S., 2005, Effects of temperature, irradiance, and salinity on photosynthesis, growth rates, total toxicity, and toxin composition for *Alexandrium fundyense* isolates from the Gulf of Maine and Bay of Fundy, *Deep-Sea Res.*, 52, 2491-2500.
- Falkowski, P. G., Raven, J. A., 2007, *Aquatic Photosynthesis*, 2nd ed., Princeton University Press, New Jersey, 375.
- Guillard, R. R. L., Ryther, J. H., 1962, Studies of marine planktonic diatoms *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula convolvaceae* (Cleve) Gran, *Can. J. Microbiol.*, 8, 223-239.

- Guillard, R. R. L., 1995, Culture methods, in: Hallegraef, G. M., Anderson, D. M. and Cembella, A. D. (eds.), Manual on Harmful Marine Microalgae, IOC Manuals and Guides no. 33, UNESCO, Paris, 45-62.
- Hamasaki, K., Horie, M., Tokimrrsu, S., Toda, T., Taguchi, S., 2001, Variability in toxicity the dinoflagellate *Alexandrium tamarensense* isolated from Hiroshima Bay, western Japan, as a reflection of changing environmental conditions, J. Plankton Res., 23, 271-278.
- KMA (Korea Meteorological Administration), 2011, <http://www.kma.go.kr>.
- Kiyomoto, Y., Yamada, K., Nakata, H., Ishizaka, J., Tanaka, K., Okamura, K., Kumagai, K., Umeda, T., Kino, S., 2008, Long-term Increasing trend of transparency and its relationships to red tide outbreaks in Ariake Bay, Oceanogrphy in Japan, 17, 337-356.
- Nishikawa, T., Yamaguchi, M., 2006, Effect of temperature on light-limited growth of the harmful diatom *Eucampia zodiacus* Ehrenberg, a causative organism in the discoloration of *Porphyra thalli*, Harmful Algae, 5, 141-147.
- Noh, I. H., 2009, Physiological and ecological studies on the harmful algae *Chattonella* spp. Rhaphidophyceae) in the coastal waters of Korea, Ph. D. Dissertation, Chonnam National University, Yeosu, Korea.
- Lederman, T. C., Tett, P., 1981, Problems in modelling the photosynthesis-light relationship for phytoplankton, Bot. Mar., 24, 125-134.
- Ogata, T., Ishimaru, T., Kodama, M., 1987, Effect of water temperature and light intensity on growth rate and toxicity change in *Protogonyaulax tamarensis*, Mar. Biol., 95, 217-220.
- Oh, S. J., Yoon, Y. H., 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, 1-10.
- Oh, S. J., Yoon, Y. H., Kim, D. I., Shimasaki, Y., Oshima, Y., Honjo, T., 2006, Effects of light quantity and quality on the growth of the harmful dinoflagellate, *Cochlodinium polykrikoides* Margalef (Dinophyceae), Algae, 21, 311-316.
- Oh, S. J., Kang, I. S., Yoon, Y. H., Yang, H. S., 2008, Optical characteristic on the growth of centric diatom *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve isolated from Jinhae Bay in Korea, Kor. J. Environ. Biol., 26, 57-65.
- Oh, S. J., Kim, C. H., Kwon, H. K., Yang, H. S., 2010, Effects of water temperature, salinity and irradiance on the growth of harmful dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides* Margelef isolated from South Sea of Korea in 2008, Kor. J. Fish Aquat. Sci., 43, 715-722.
- Oh, S. J., Park, J. A., Kwon, H. K., Yang, H. S., Lim, W. A., 2012, Ecophysiological studies on the population dynamics of two toxic dinoflagellates *Alexandrium tamarensense* and *Alexandrium catenatum* isolated from the Southern Coast of Korea I. Effects of temperature and salinity on the growth, J. Kor. Mar. Environ. Eng., 15, 133-141.
- Takahashi, M., Hara, Y., 1989, Control of diel vertical migration and cell division rhythm of *Heterosigma akashiwo* by day and night cycles, in: Okaichi, T., Anderson, D. M. and Nemoto, T. (eds), Red Tides: Biology, Environmental Science and Toxicology, Elsevier, New York, 265-268.
- Yamamoto, T., Yoshizu, Y., Tarutani, K., 1995, Effect of temperature, salinity and irradiance on the growth of toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarensense* isolated from Mikawa Bay, Japan. Jpn. J. Phycol., 43, 91-98.
- Yamamoto, T., Oh, S. J., Kataoka, Y., 2002, Effects 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.
- Yoon, Y. H., 2000, On the spatio-temporal distributions of nutrients and chlorophyll *a* Concentration, and the environmental factors on the variation of phytoplankton biomass in the Shiahae, Southwestern Part of Korean Peninsula, Kor. J. Environ. Biol., 18, 77-93.