한국해양환경·에너지학회지
Journal of the Korean Society
for Marine Environment and Energy
Vol. 16, No. 1. pp. 25-35, February 2013

http://dx.doi.org/10.7846/JKOSMEE.2013.16.1.25

용존태 무기질소 제한 하에서 유독와편모조류 *Alexandrium tamarense*와 *Alexandium catenella*의 생존과 우점화 전략

권형규 · 박지아 · 양한섭 · 오석진†
부경대학교 해양학과

Dominance and Survival Strategy of Toxic Dinoflagellate *Alexandrium tamarense* and *Alexandium catenella* Under Dissolved Inorganic Nitrogen-limited Conditions

Hyeong Kyu Kwon, Ji A Park, Han-Soeb Yang and Seok Jin Oh†
Department of Oceanography, Pukyong National University, 45 Yongso-ro, Nam-Gu, Busan, 608-737 Korea

요 약

실내실험과 현장관측을 통해서 용존태무기질소(dissolved inorganic nitrogen; DIN) 제한 하에서 유독와편모조류 *Alexandrium tamarense*와 *A. catenella*의 생존과 우점화 전략을 살펴보았다. 현장관측결과 마산만에서 *Alexandrium* 속이 출현하는 기간동안 DIN이 식물플랑크톤의 성장 제한영양염으로 나타났다. 성장동력학 실험으로부터 도출된 질산염의 Ks값은 현장에서 우점하는 규조류보다 *A. tamarense*와 *A. catenella*가 높아, 영양염 경쟁에 있어 불리한 위치에 있는 것으로 나타났다. 하지만 *A. tamarense*와 *A. catenella*는 DIN 제한하에서 요소나 아미노산과 같은 용존유기질소(dissolved organic nitrogen; DON) 화합물을 성장에 이용하였다. 따라서 마산만과 같이 *Alexandrium* 속이 출현하는 봄~여름까지 DIN이 제한영양염으로 작용하는 환경에서 DON의 흡수능력은 이들 종이 성장을 유지하는데 큰 역할을 할 뿐만 아니라 종의 우점과정 및 종간 경쟁에서도 중요한 영향을 줄 것으로 보인다.

Abstract – Dominance and survival strategy of toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense* and *A. catenella* under the dissolved inorganic nitrogen (DIN) limited conditions were examined in the laboratory and field observations. In Masan Bay, DIN was limiting factor for growth of phytoplankton during spring to early summer when *Alexandrium* spp. have been observed. They have a disadvantageous position compared with diatoms because Ks of nitrate calculated from growth kinetics experiment of *A. tamarense* and *A. catenella* was higher than diatoms. However, *A. tamarense* and *A. catenella* were able to grow using dissolved organic nitrogen (DON) compounds such as urea and amino acids as well as DIN. Therefore, DON utilization of *A. tamarense*, *A. catenella* might contribute to not only their population growth but also dominance and interspecific competition in the DIN-limited conditions in Masan Bay.

Keywords: *Alexandrium tamarense*, *Alexandrium catenella*, dissolved inorganic nitrogen (DIN; 용존무기질소), dissolved organic nitrogen (DON; 용존유기질소)

1. 서 론

식물생체량의 구성원소 중 질소(nitrogen)는 탄소(carbon), 수소(hydrogen) 그리고 산소(oxygen) 다음으로 많은 양을 차지하고 있어, 생체 구성원소 및 성장에 있어서 중요한 원소이다(Ryther and Dunstan[1971]). 이러한 질소는 용존기체, 일차생산자가 이용가능한 용존태 무기질소(dissolved inorganic nitrogen; DIN) 그리고 용존태 유기질소(dissolved organic nitrogen; DON)로 해수 중에 다양한 형태로 존재하고 있다. DIN 중 질산염(nitrate; NO_3-N)과 아질산염(nitrite; NO_2-N)은 일차생산자의 체내에 흡수되어 최종산물인 암모니아염(ammonium; NH_4-N)으로 단백질 합성에 이용된다. 질소원 중에서 질산염과 암모니아염이 동시에 존재할 때 암모니아

†Corresponding author: sjoh1972@pknu.ac.kr

염은 쉽게 이용되기 때문에 질소원으로서 중요한 역할을 한다(Thomas[1966]; Wheeler and Kirchman[1986]). 이처럼 식물플랑크톤은 주로 DIN을 이용하지만, 해수 중에서 DIN이 부족한 경우에 다양한 형태의 DON을 가수분해를 통해 무기태로 성장에 이용하기도 한다(Baden and Mende[1979]; Fisher and Cowdell[1982]; John and Flynn[1999]; Leong and Taguchi[2004]). 국립수산과학원 자료를 바탕으로 1992년부터 2006년까지 마산만 내에서 관측된 표층수 중 질산염과 인산염(dissolved inorganic phosphorus; DIP)의 농도를 살펴보면(Lim *et al*.[2007]), DIP는 2002년까지 증가하다 점차 감소하는 경향을 보였으나, 질산염의 경우 준설사업 등으로 1990년대에 비해 2000년도에 감소한 경향을 나타내었다. DIN:DIP 비는 공간적으로 변화가 있으나, 대체적으로 하계와 추계에 Redfield ratio(16:1)보다 낮아, 질소제한을 나타내며, 인근 진해만뿐만 아니라 가막만과 광양만 등의 남해안의 주요만에서도 질소제한이 보고되고 있다(Cho *et al*.[2004]; Jang *et al*.[2005]; Kim *et al*.[2011]).

한편, 유독 와편모조류 *Alexandrium tamarense*와 *Alexandrium catenella*는 우리나라에서 마비성패류독소(paralytic shellfish poisoning; PSP)를 발생시키는 대표적인 원인종이며, 형태학적 유사성 때문에 일반적인 광학현미경 하에서 구별이 쉽지 않다. 두 종은 thecal plate의 염색을 통한 ventral pore(V.P.)의 유무와 마비성 패독 중 gonyautoxin 5+6의 조성의 차이로 구별이 가능하며, 최근에는 분자생물학적 기법도 동원되고 있다(Taylor *et al*.[1995]; Kim and Kim[2002]). Oh *et al*.[2012]은 마산만 및 진해만에서 분리한 두 종에 대하여 최적 성장을 위한 수온과 염분을 통하여 기본적인 생리적 현황을 관찰하였는데, *A. catenella*(25 ℃)가 *A. tamarense*(15 ℃)보다 높은 수온에서 최적성장을 보여, 우리나라 3~4월의 경우 *A. tamarense*가 5월은 두 종의 혼합 그리고 6월부터는 *A. catenella*가 우점할 수 있을 것으로 제안하였다.

우리나라에서 1986년 4월에 부산 감천만에서 처음 *Alexandrium* spp.에 의한 PSP가 발생하여 15명이 중독되고 2명이 사망하는 사건이 발생함에 따라 PSP 문제가 대두되었다. 진해만에서는 1989년에 처음 발생한 이후, 1993년 그 인근지역의 양식장까지 확대되어 보건복지부에 의해 패류금지조치가 내려져 막대한 경제적 손실을 초래하였다(Yoo and Fukuyo[2000]). 이들 종은 현장에서 적조에 준하는 밀도로 성장하는 예는 드물며 낮은 밀도에서도 패류를 독화 시킬 수 있다고 보고되었으며, 식중독 예방을 위하여 허용기준치를 80 μg/100g으로 설정하여 관리하고 독소의 농도를 주기적으로 모니터링하고 있다(Chang *et al*.[1989]; Park *et al*.[2000]; Shon *et al*.[2009]). 특히, 연례행사처럼 매년 봄철 진해만 일대에서 서식하는 진주담치와 굴에서 허용기준치를 초과하는 PSP가 검출되고 있으며, 발생범위 또한 점차 광역화되고 있는 양상이다(Han *et al*.[1992]; Lee and Lim[2006]).

이러한 광역화는 수온 및 미량금속 등의 환경요인의 변화에 따른 결과일 것으로 생각되나, 기본적으로 식물플랑크톤의 성장을 제한하는 필수영양염의 구성비의 변화도 큰 영향을 미쳤을 것으로 판단된다. 따라서, 본 연구에서는 DIN 제한환경에서 PSP의 문제를 발생시키는 유독와편모조류 *A. tamarense*와 *A. catenella*의 생존과 종 경쟁 우위성을 뒷받침하는 요소로서, 이들의 DON 이용능력을 바탕으로 그 중요성을 평가하고자 하였다.

2. 재료 및 방법

2.1 현장관측

마산만의 용존태 무기영양염의 제한정도를 파악하기 위해서 2011년 3월부터 12월까지 매월 1회 현장조사를 실시하였다(St. 2; Fig. 1). 채수수심은 표층, 중층(총 수심의 1/2 지점) 그리고 저층(퇴적물로부터 상부 1 m 수층)으로 반돈채수기를 이용하여 채수하였다. 분석항목으로는 NO_2-N, NO_3-N, NH_4-N, PO_4-P, SiO_2-Si 그리고 용존태 총질소(dissolved total nitrogen; DTN)이며, 모든 분석은 해양환경공정시험기준(MLTM[2010])에 의거하여 분석하였다. DIN은 NO_2-N, NO_3-N, NH_4-N의 합으로 나타내었으며, DIP는 PO_4-P 그리고 용존 무기규소(dissolved silicate; DSi)는 SiO_2-Si로 하였다. 또한 DON은 DTN을 분석한 후, 분석된 DIN을 공제하여 도출하였다.

2.2 *A. tamarense*와 *A. catenella*의 분리 및 배양

*A. tamarense*는 2011년 4월 진해만(St. 2), *A. catenella*는 동년 6월에 마산만의 표층해수(St. 1)에서 pasteur pipette(Ø 50~100 μm)을 이용하여 분리하였다(Fig. 1; Guillard[1995]). 분리한 세포는 여과해수를 이용하여 3~4회 반복 세척하여 분리주를 확보하였다. 사용된 배지는 동해 외양수(N 36°24"938', E 130°42"055')를 바탕으로 한 개량형 f/2배지(Guillard and Ryther[1962])였으며, 분리주는 최종적으로 10 ml f/2 배지에 이식하였다. 정확한 종명을 파악하기 위해서 대수성장기 후기세포에 대하여 Calcofluor white M2R로 갑판배열을 확인하였다. 분리한 갑판 배열의 사진은 Oh *et al*.[2012]

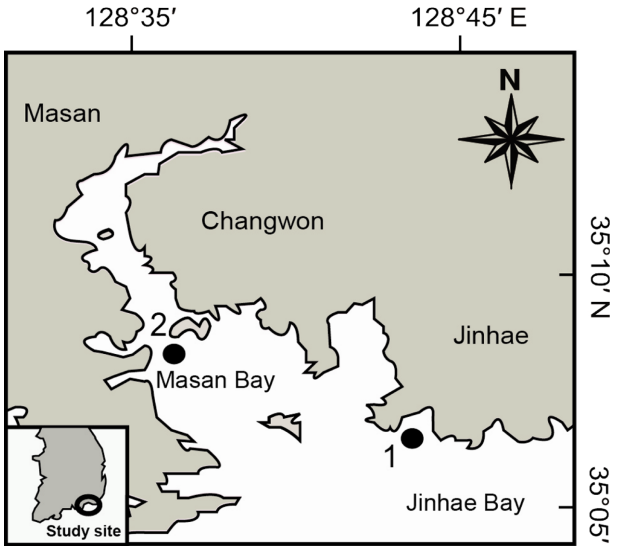

Fig. 1. Map showing the stations for sampling and isolation of *Alexandrium* spp. in Jinhae and Masan Bay, Korea.

에 제시한 바 있으며, 정확한 종의 확인 후 배양실험을 실시하였다. 또한 분리한 세포에 대하여 AM9 항생제들을 이용하여 무균화 작업을 수행하였으며(Provasoli *et al*.[1959]), 4',6-diamidino-2-phenylindole (DAPI) 검사를 통하여 세포에 대한 무균화를 검증하였다(Porter and Feig[1980]). 계대배양의 온도와 염분은 각각 20 ℃와 30 psu 였으며, 광 조건은 300 μmol/m^2/s(12L:12D, cool-white fluorescent lamp)였다. 더욱이 2차 생물학적 오염을 막기 위해서 모든 실험기구는 고압(202 kpa, 20 min) 및 건조멸균(120 ℃, 3 hr) 후 사용였으며, 모든 작업은 무균대에서 수행하였다.

2.3 *A. tamarense*와 *A. catenella*의 질소원(nitrogen source) 이용성 실험

질소원에 따른 *Alexandrium* 속의 세포밀도의 증감은 현미경을 이용한 직접 검경이 아닌 *in vivo* chlorophyll 형광값을 활용하였으며, 세포밀도는 *in vivo* chlorophyll 형광값과 세포밀도의 높은 상관관계로부터 도출되었다. 이러한 방법은 형광광도계에서 직접 측정이 가능한 배양튜브를 이용하기에 세포밀도의 확인을 위한 배양

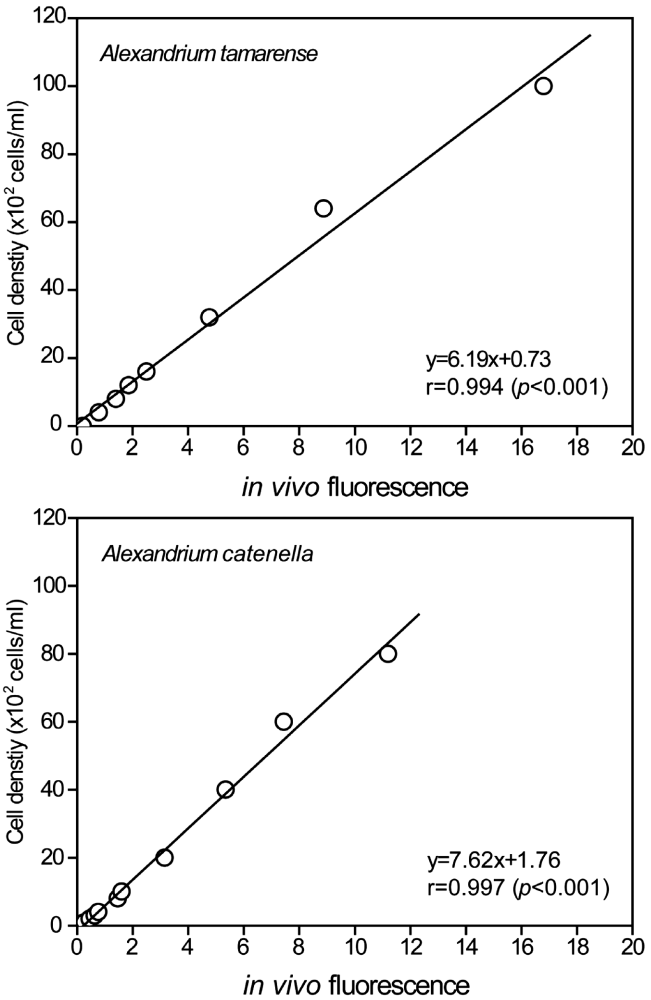

Fig. 2. Relationships between cell density and *in vivo* chlorophyll fluorescence of *Alexandrium tamarense* and *Alexandrium catenella*.

튜브의 개폐가 없어 초기 배양상태를 계속 유지 할 수 있으며, 대량의 표본을 신속히 처리 할 수 있다(Brand *et al*.[1981]). 측정된 *in vivo* chlorophyll 형광값과 세포수 사이의 관계를 파악하기 위해, 각각의 세포를 현장수온과 염분에 상응하는 조건(20 ℃, 30 psu)하에서 광량은 약 300 μmol/m^2/s에서 대수성장기가 될 때까지 배양하였다. 농축과 희석을 통해 여러 단계의 세포밀도를 조제하고, 형광광도계(Model 10-AU-005, Turner Designs, USA)로 *in vivo* chlorophyll 형광값을 측정하였다. 측정은 안정한 형광값을 얻기 위해서 약 5분 동안 암조건에서 방치하여, 광계 II와 I의 전자 흥분상태를 약화시키고 측정하였다(Brand *et al*.[1981]). 그 결과 세포밀도와 형광값 사이에는 Fig. 2와 같이 통계적으로 매우 높은 유의성이 확인되었다.

*A. tamarense*와 *A. catenella*의 질소원에 대한 이용능력을 알아보기 위해 Table 1과 같이 18 종의 질소원을 이용하였다. 무기질소원은 2종, 유기질소원은 요소 1종, 그 외의 나머지 15종은 dissolved free amino acids(DFAA)였다. 실험에 사용된 배지는 AK 인공해수를 바탕으로 한 L1배지(30 psu, pH 8.16)이며(Keller *et al*.[1987]; Guillard and Hargraves[1993]), 각각의 18 종 질소 화합물 최종농도가 250 μM이 되도록 조제하였다. 한편, 계대 배양에 이용된 f/2 배지와 본 실험에 이용된 L1배지의 일부 성분에 대한 조성의 차이에 따라 성장속도의 촉진 및 저해와 같은 예상치 못한 상황이 발생할 가능성이 있다. 하지만 Oh *et al*.[2012]의 f/2배지에서 두 종의 최대성장속도(0.31~0.36 /day)와 본 연구 결과에서의 최대성장속도(0.30~0.38 /day)가 서로 유사하여 실험종인 *A. tamarense*와 *A. catenella*는 f/2와 L1배지에 따른 성장속도 차이는 없는 것으로 나타나, 실험을 위한 적합한 배지로 판단되었다. 세포내 질소 고갈을 위해 질소제한 AK 인공해수를 바탕으로 한 L1배지에 세포를 접종하였으며, 성장이 정지되는 시기가(약 9~12일 소요, 최종 DIN 농도 1 μM 이하) 세포내 질소가 고갈되었다고 판단하였다. 이들 세포를 각각의 질소화합물이 첨가된 L1배지 5 ml에 약 100 cells/ml가 되도록 접종하였다. 이틀간격으로 같은 시간(오전 10시)에 *in vivo* chlorophyll 형광값을 측정하였다. 세포의 성장속도(specific growth rate; μ)는 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(cells/ml)
Δt: 대수성장기의 기간(/day)

모든 실험은 triplicate로 수행하였으며, 성장속도는 평균값으로 나타냈다. 단, 명백히 오류로 판단된 값은 성장속도 평균시 제외하였다.

2.4 *A. tamarense*와 *A. catenella*의 정치배양을 통한 성장동력학 실험

NO_3-N과 NH_4-N 농도에 따른 *Alexandrium* 속의 성장속도를 파악하기 위해, AK 인공해수를 바탕으로 한 L1배지에 NO_3-N과 NH_4-

Table 1. Nitrogen compounds used in the this study

	Nitrogen source	Chemical formula	Abbreviation
Inorganic nitrogen	Nitrate	$NaNO_3$	NO_3-N
	Ammonium	NH_4Cl	NH_4-N
Organic nitrogen	Urea	$(NH_2)_2CO$	Urea
	Alanine	$CH_3CH(NH_2)COOH$	Ala
	Arginine	$C_6H_{14}N_4O_2$	Arg
	Aspartic acid	$HOOCCH_2CH(NH_2)COOH$	Asp
	Glutamic acid	$HOOC(CH_2)_2CH(NH_2)COOH$	Glu
	Glycine	NH_2CH_2COOH	Gly
	Cystine	$C_6H_{12}N_2O_4S_2$	Cys
	Histidine	$C_6H9N_3O_2$	His
	Isoleucine	$CH_3CH_2CH(CH_3)CH(NH_2)COOH$	Iso
	Leucine	$(CH_3)_2CHCH_2CH(NH_2)CO_2H$	Leu
	Lysine	$NH_2(CH_2)_4CH(NH_2)COOH$	Ly
	Methionine	$CH_3S(CH_2)_2CH(NH_2)COOH$	Met
	Phenylalaine	$C_6H_55CH_2CH(NH_2)COOH$	Pal
	Proline	$NHCH(COOH)CH_2CH_2CH_2$	Pro
	Serine	$HOCH_2CH(NH_2)COOH$	Ser
	Threonine	$CH_3CH(OH)CH(NH_2)COOH$	Thr
	Valine	$(CH_3)_2CHCH(NH_2)COOH$	Val

N의 최종농도가 0.5, 1, 2, 5, 10, 20, 50, 100 μM의 총 8단계 농도가 되도록 조제하였으며, 질소 고갈 세포를 100 cells/ml가 되도록 접종하였다. 접종 직후를 포함해 매일 같은 시간(오전 10시)에 형광광도계를 이용하여 *in vivo* chlorophyll 형광값을 측정하였고, 성장속도는 식 (1)에 의해 계산하였다. 이때의 배양온도, 염분 및 광조건은 두 종의 최적성장속도를 보였던 조건에서 수행하였다 즉, *A. tamarense*는 15 ℃, 30 psu, 300 μmol/m^2/s 그리고 *A. catenella*는 25 ℃, 30 psu, 300 μmol/m^2/s였다(unpublished data).

두 종의 성장속도와 영양염의 관계는 Monod 식에 대입하여 농도의 의존성을 정량적으로 파악하였다(Dugdale[1967]). 그리고 변수값(Ks)은 구해진 실험값을 아래의 식에 대입하여 비선형최소자승법으로 계산하였다(Abe[1985]).

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

μ_{max}: 최대성장속도(/day)
Ks: 반포화상수(μM)
S: 영양염 농도(μM)

3. 결과 및 고찰

3.1 마산만의 용존태 영양염의 월별 분포 특성

NO_3-N의 농도는 0.88~15.80 μM(4.97±3.33 μM)의 범위를 보였으며, 춘계에서 하계로 갈수록 점차 증가 하였다가 이후 감소하는 경향을 보였다(Fig. 3). NO_2-N의 농도는 0.08~1.86 μM(0.68±0.47 μM)의 범위를 보였으며, NO_3-N와 유사한 변동 경향을 보였다(Fig. 3). NH_4-N의 농도는 0.13~12.36 μM(3.81±3.02 μM)의 범위를 보였으며, 춘계에서 추계로 갈수록 점차 증가하였다가 이후 감소하는

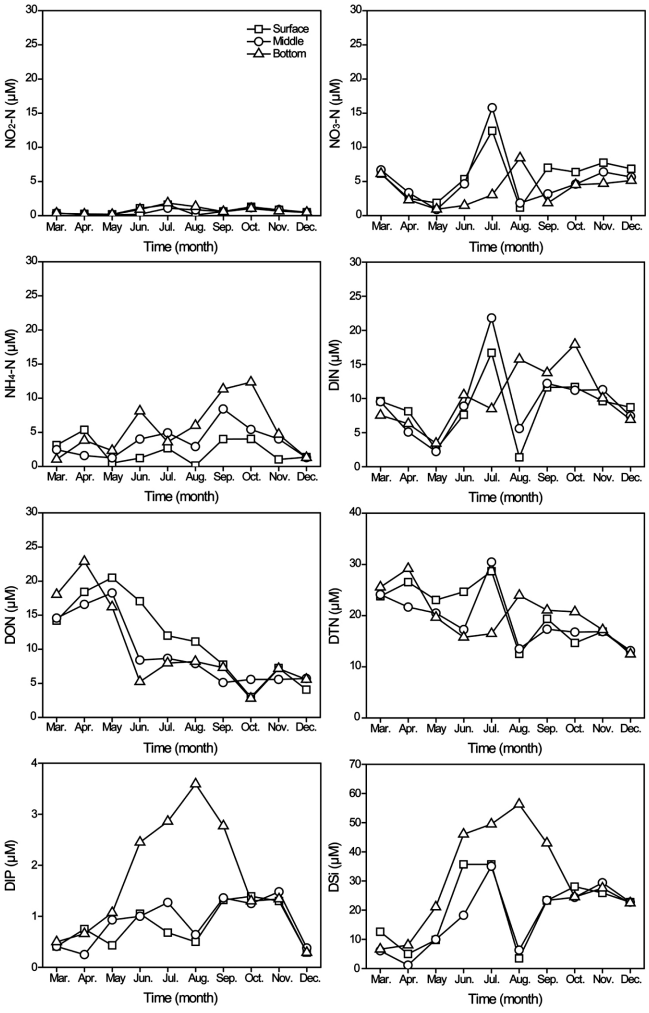

Fig. 3. Monthly variations of NO_2-N, NO_3-N, NH_4-N, DIN, DON, DTN, DIP and DSi concentration in Masan Bay, Korea.

경향을 보였다(Fig. 3). NO_2-N, NO_3-N 그리고 NH_4-N의 합인 DIN의 농도는 1.38~21.82 μM(9.45±4.65 μM)의 범위로, 8월 표·중층을 제외한다면, 하계로 갈수록 농도가 점차 증가하며, 동계로 갈수록 감소하는 경향을 나타내었다(Fig. 3). DIN은 9월 저층에서 NH_4-N가 약 80%를 차지하는 것을 제외하면 대부분 NO_3-N이 약 70%이상을 차지하고 있었다. 본 연구에서 *Alexandrium* 속이 출현하는 4월부터 7월까지(Oh *et al*.[2012]) DIN농도는 2.23~9.60 μM의 범위로, 비교적 다른 시기보다 낮은 농도를 보였다. 그리고 DON의 농도는 2.79~22.89 μM(10.44±5.74 μM)의 범위로, 춘계에 최대값을 보인이후 점차 감소하는 경향을 보였다. DTN의 농도는 12.48~30.48 μM (19.89±5.23 μM)의 범위로, 7월에 비교적 높은 농도를 보인 것을 제외하면 3월부터 점차 감소하는 경향을 보였다(Fig. 3). 또한 DON은 DTN의 약 60%를 차지하고 있었다. Sharp[1983]와 Antia *et al*.[1991]에 의하면 연안해역에서 DON의 농도는 3~10 μM의 범위를 보이며, DTN 중 약 15%를 차지하는 것으로 보고하였다. 또한 미국의 Chesapeake Bay와 Casco Bay에서는 DTN 중 약 50%를 차지하는 것으로 보고되었다(Bronk and Glibert[1993]; Rebecca *et al*.[2005]). 마산만의 DON 농도는 기존에 보고된 해역보다 비교적 높게 분포하고 있었다.

DIP의 농도는 0.25~3.59 μM(1.13±0.83 μM)의 범위를 나타냈다 (Fig. 3). 성층이 형성되는 여름철을 포함하여 6월부터 9월까지 표·중층과 저층 사이에 뚜렷한 농도 차이를 보였으며, 저층의 DIP 농도는 표층의 약 4~5배 정도로 나타났다. 이러한 결과는 저층 퇴적물로부터의 용출에 의한 이차적인 공급에서 기인한 것으로, 성층형성으로 인해 표층으로의 공급이 제한되면서 더 큰 차이를 보인 것이라 생각된다. 실제 Lim *et al*.[2007]에 의해서도, 마산만의 모든 계절에 저층에서 높은 DIP농도가 나타나는 것은 퇴적물 기원으로 제시하였다.

DSi의 농도는 1.15~56.30 μM(22.80±14.42 μM)의 범위로, 8월 저층에서 최대 농도를 나타냈고, 4월 중층에서 최소값을 보였다 (Fig. 3). 성층이 형성되는 시기를 포함하여 4월~9월까지 저층 DSi의 농도는 표층과 약 10배 이상의 농도 차이를 보였다. 이러한 결과는 퇴적물로부터 용출에 의한 것으로 DIP 농도 분포와 유사하게 나타났다. Gle *et al*.[2008]은 퇴적물과 해수의 경계면에서 생물기원 규소(biogenic silica)의 용해에 의한 재생산(regeneration)이 해수에 유입되는 이차적 공급원으로, 특히 높은 수온과 높은 박테리아 밀도를 보이는 여름철에 가장 크게 나타난다고 보고하였다. 또한 Lim *et al*.[2007]의 마산만 현장관측 결과에서도 퇴적층으로부터의 DSi의 재공급 현상이 뚜렷하게 관찰된바 있다.

연안해역에서 영양염 구성성분 비의 변화는 일차생산자의 성장과 종간 경쟁을 유도해 종 천이를 유발하는 요인이 된다(Goldman *et al*.[1979]). 일반적으로 Redfield 비는 DSi:DIN:DIP=16:16:1로 알려져 있다(Redfield *et al*.[1963]). 하지만 Justic *et al*.[1995]은 상호복합적으로 연관되는 화학량론적 제한(stoichiometric limitation)을 제시하였으며, DIP 제한은 DSi:DIP>22 또는 DIN:DIP>22이며, DIN 제한은 DIN:DIP<10 또는 DSi:DIN>1, DSi 제한은 DSi:DIP<10 또는 DSi:DIN<1으로 평가하였다. 이를 마산만에 적용시켜보면 연중 DSi의 제한은 없는 것으로 보이며, 12월의 DIP 제한을 제외하

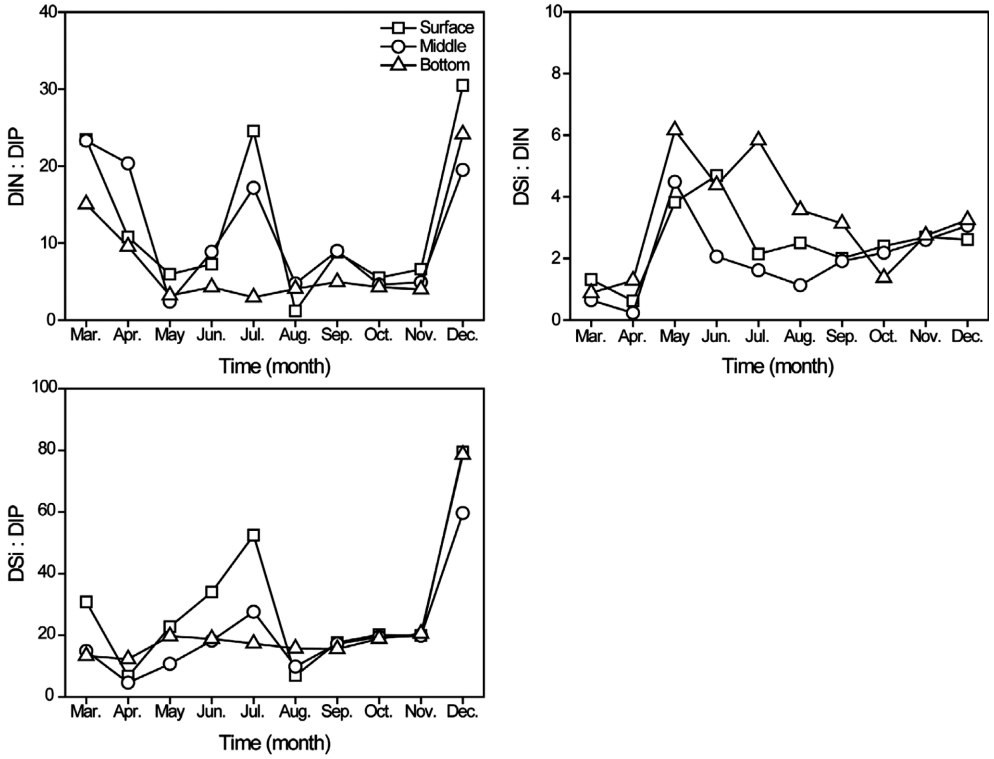

Fig. 4. Monthly variations of DIN:DIP, DSi:DIN and DSi:DIP in Masan Bay, Korea.

고는 DIN이 제한영양염으로 작용하는 특성을 보였다(Fig. 4). 하지만, DIN이 제한인자로 작용하는 마산만에서 4월~7월까지 *Alexandrium* 속이 비교적 높은 밀도로 출현하는 것으로 보고되어 있어(Oh *et al*.[2012]), 영양염학적 측면에서 고려한다면, DIN 제한 하에서 성장 및 패독합성을 위해서는 다른 질소원의 공급이 필요함을 예측할 수 있다.

3.2 *A. tamarense*와 *A. catenella*의 용존태 유기질소 이용성 실험

해수 중 DON의 화학적 조성은 아직 명확히 알려져 있지 않지만 일반적으로 고분자 DON(M.W.>1 kDa)과 저분자 DON으로 구분할 수 있다(Antia *et al*.[1991]). 고분자 DON은 protein, nucleic acids(DNA, RNA), humic substance 등이 포함되고, 저분자 DON의 경우는 urea, peptides, DFAA, amino sugars, purines, pyrimidines, pteridines, amides, methyl amides 등이 포함된다(Antia *et al*. [1991]). 특히, 저분자 DON은 일차생산자의 중요한 질소공급원으로 알려져 있다(Bronk[2002]). *A. tamarense*와 *A. catenella*는 질소공급원으로서 DIN(NO_3-N, NH_4-N) 이외에 다양한 DON 화합물을 이용하여 성장을 유지하였다(Fig. 5). *A. tamarense*의 경우 요소에서 0.26 /day, DFAA에서 0.16~0.24 /day를 보여, DIN(0.29 /day)과 비교하여 요소는 약 90%, DFAA는 약 67%의 성장속도에 해당하였다. *A. catenella*는 요소에서 0.30 /day, DFAA에서 0.11~0.29 /day를 보여, DIN(0.31 /day)과 비교하여 요소는 약 99%, DFAA는 약 67%의 성장속도에 해당하였다.

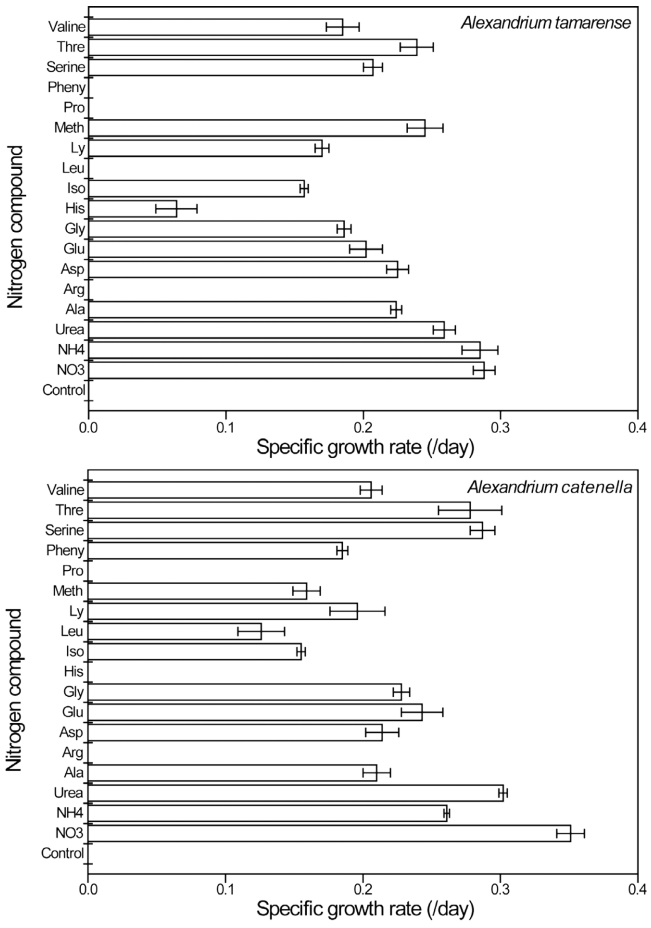

Fig. 5. Specific growth rates of *Alexandrium tamarense* and *Alexandrium catenella* incubated with various nitrogen compounds.

일반적으로 DON은 DIN보다 고분자화합물이기 때문에 식물플랑크톤은 이들은 직접 흡수하지 못하고 특정 효소에 의한 가수분해산물인 NH_4-N의 형태로 흡수된다. Urease는 요소, amino oxidase는 아미노산의 가수분해시 이용되는 효소로 알려져 있다(Berns *et al*.[1966]; Syrett and Leftley[1976]; Mulholland *et al*. [1998]). 본 연구 결과 *A. tamarense*와 *A. catenella*는 요소의 경우 DIN의 성장속도와 비교하였을 때 비교적 높은 이용능력을 보였다. 본 연구와 유사하게 *A. fundyense*(Maine 만 분리주; Dyhrman and Anderson[2003]), *A. tamarense*(Kure 만 분리주; Leong and Taguchi[2004]), *A. tamarense*와 *A. catenella*(Hong Kong 연안역 분리주; Xu *et al*. [2012]), *A. tamarense*(동중국해 분리주; Li *et al*.[2011]) 등 *Alexandrium* 속의 서로 다른 종주에서 요소에 대한 높은 이용능력이 보고된 바 있다. 또한 와편모조류 *Gymnodinium breve*(Steidinger *et al*.[1998]), 규조류 *Pseudo-nitzschia* sp.(Auro and Cochlan[2012])에서도 유사한 결과를 보고하였다. 하지만 앞선 결과들과 상반되게 침편모조류 *Chattonella antiqua*, *C. marina*, *C. ovata*의 경우 DIN 대비 낮은 이용능력(40% 내외)을 보이며(Noh [2009]), *Gyrodinium instriatum*(Nagasoe *et al*.[2010])과 *Gambierdiscus toxicus*(Lartigue *et al*.[2009])경우 요소를 전혀 이용하지 않는다고 보고된 바 있다. 식물플랑크톤은 DIN 제한하에서 성장을 유지하기 위해 요소를 이용하는 종과 그렇지 않은 종이 있었다. 특히, 요소를 이용하는 종 중에서도 그 이용능력은 차이를 보였다. 하지만, 이러한 차이가 종 특이성(species-specific)인지, 또 다른 생리활성과 관련이 있는지 설명하기 힘들지만 요소의 가수분해 효소인 urease 활성이 주변수의 DIN농도 이외에도 미량금속인 니켈(nickel)의 농도에도 민감하게 반응한다고 알려져 있기에(Oliveira and Antia [1984]; Milligan and Harrison[2000]), urease 활성 및 urea 이용이 DIN농도 외적인 요인에 의해 변화할 가능성이 있을 것으로 생각된다.

해수 중 DFAA는 일차생산자의 질소뿐만 아니라 탄소 공급원으로서 중요한 역할을 한다(Williams *et al*.[1976]; Wheeler and Kirchman [1986]). 본 연구 결과 *A. tamarense*와 *A. catenella*는 성분별 차이는 보였지만, 다양한 DFAA를 이용하여 성장을 유지할 수 있었다. *A. tamarense*와 *A. catenella*는 DFAA 중 공통적으로 이용되는 성분은 산성 아미노산(aspartic acid, glutamic acid)과 수산기 또는 황함유 아미노산(serine, threonine, methlonine) 계열이었으며, 성장에 이용되지 않는 성분은 염기성 아미노산(arginine, histidine) 계열과 2차 아미노기를 가지는 이미노산(proline) 계열로 실험에 사용된 질소화합물 중 가장 높은 분자량이었다. 일반적으로 분자량이 높을수록 화합물의 분해에 더 많은 생화학적 에너지가 소비되기에, 이들 종은 유기물 분해에 소비되는 에너지를 줄이기 위해서 DFAA 중 비교적 분자량이 낮은 성분을 선호하는 것으로 생각된다. 기존에 보고된 식물플랑크톤의 DFAA에 대한 이용성을 살펴보면 본 연

구와 유사하게 침편모조류 *C. antiqua*, *C. marina*, *C. ovata*(Noh [2009]), 규조류 *Skeletonema costatum*(Fisher and Cowdell [1982]), *Chaetoceros debile*(Poulet and Martin-Jezequel[1983]), 와편모조류 *G. breve*(Baden and Mende[1979]), *A. fundyense*(John and Flynn[1999])에서 DFAA를 이용하여 성장이 가능한 것으로 보고하였다. 또한 요소를 이용하지 않았던 *G. toxicus*(Lartigue *et al*.[2009])는 DFAA를 성장에 이용하는 것으로 보고되었다. 반면에 *G. instriatum*(Nagasoe *et al*.[2010])는 요소와 마찬가지로 DFAA도 성장에 이용되지 않았다. 이상의 결과에서 *A. tamarense*와 *A. catenella*처럼 요소 및 다양한 성분의 DFAA 이용 능력은 DIN 제한 환경에서도 생존할 수 있는 중요한 생존전략으로 판단된다.

3.3 *A. tamarense*와 *A. catenella*의 정치배양을 통한 성장 동력학 실험

*A. tamarense*와 *A. catenella*는 NO_3-N 농도가 각각 50, 20 μM까지 증가할수록 성장속도 역시 증가 하였으며, 그 이상에서는 성장속도가 일정하였다(Fig. 6). 유도된 성장식으로 부터 두 종의 μ_{max}는 0.30, 0.38 /day, Ks는 2.37, 5.04 μM로 나타났다. NH_4-N의 경우는 두 종 모두 20 μM 까지는 농도에 따라 성장속도가 증가하였으며, 그 이상의 농도에서는 성장저해현상 나타났다(Fig. 6). 유도된 성장식으로 부터 두 종의 μ_{max}는 0.26, 0.30 /day, Ks는 0.94, 0.65 μM로 나타났다. 고농도의 NH_4-N에 대한 성장저해현상은 *C. antiqua*, *C. marina*(>250 μM), *C. ovata*(>30 μM), *Heterosigma akashiwo* (>50 μM), *Karenia mikimotoi*(>21 μM) 등에서도 보고된바 있다 (Nakamura and Watanabe[1983]; Iwasaki *et al*.[1990]; Noh[2009]). 각 식물플랑크톤의 NH_4-N에 대한 성장저해 및 내성은 종에 따른 생리적 차이로 이들을 수용하는 환경요인에 따라 각각 다른 생리적 특성을 나타낸다고 할 수 있다.

일반적으로 Ks는 제한 영양염에 대한 친화성(affinity)을 나타내는 기준으로(Dugdale[1967]), 이 값이 높을수록 영양염에 대한 친화성이 낮으며, 세포크기가 큰 종이 대략 높은 Ks 값을 보인다(Eppley *et al*.[1969]). *A. tamarense*와 *A. catenella*의 NO_3-N과 NH_4-N에 대한 Ks 값을 살펴보면 두 종 모두 NH_4-N의 Ks 값이 NO_3-N보다 낮아서 NH_4-N에 대한 친화성이 높은 것을 알 수 있다(Table 2). 이는 실제로 식물플랑크톤이 질소계열의 영양염 중에서 NH_4-N를 선택적으로 선호한다는 내용이 잘 반영된 결과이다(Strickland *et al*.[1969]; McCarthy[1980]).

*A. tamarense*와 *A. catenella*의 NO_3-N과 NH_4-N에 대한 Ks 값을 비교하여 보면, NH_4-N의 Ks 값은 큰 차이가 없는 것으로 나타났으며, NO_3-N의 Ks 값은 *A. catenella*가 2배 이상 높은 것으로 나타났다 (Fig. 6). 이는 *A. catenella*가 *A. tamarense* 보다 NO_3-N에 대한 친화성이 낮은 것을 의미한다. Oh *et al*.[2012]에 의하면 *A. tamarense*

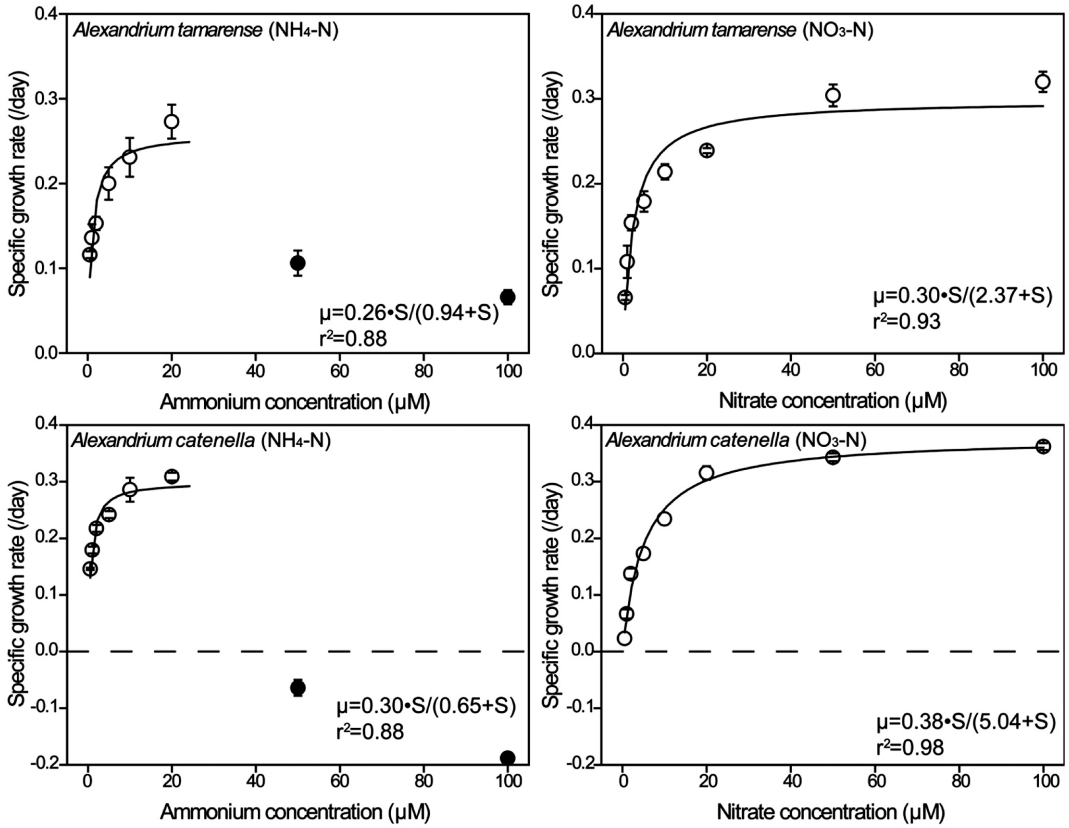

Fig. 6. Specific growth rates of *Alexandrium tamarense* and *Alexandrium catenella* as a function of ammonium (NH_4-N) and nitrate (NO_3-N) concentration.

Table 2. Specific growth rate (μ_{max}) and half-saturation constant (Ks) for ammonium (NH_4-N) and nitrate (NO_3-N) of *Alexandrium* spp. and other phytoplankton species.

Species	μ_{max}(/day) / Ks(μM)		References
	NH_4-N	NO_3-N	
Flagellate			
Alexandrium tamarense	0.26 / 0.94	0.30 / 2.37	This study
Alexandrium catenella	0.30 / 0.65	0.38 / 5.04	This study
Cochlodinium polykrikoides	0.44 / 2.69	0.43 / 2.06	Gobler *et al*.[2012]
Chattonella marina	0.68 / 2.51	0.68 / 5.36	Noh *et al*.[2009]
Gymnodinium catenatum	- / 33.6	- / 7.59	Yamamoto *et al*.[2004]
Diatom			
Skeletonema costatum	-	1.81 / 0.67	Kang[2009]
Chaetoceros gracilis	1.58 / 1.58	1.53 / 0.98	Sunlu *et al*.[2010]
Ditylum brightwellii	-	0.98 / 0.60	Eppley *et al*.[1969]
Pseudo-nitzschia sp.	0.88 / 1.38	0.89 / 1.26	Auro and Cochlan[2012]

와 *A. catenella*는 최적성장을 위한 수온의 조건이 다르며 비교적 고수온기에 *A. catenella*가 출현 가능한 것으로 보고하였다. 이와 더불어 본 연구의 영양염학적 측면을 동시에 고려하여도 수온뿐만 아니라 하계에 NO_3-N의 농도가 높게 나타났기에(Fig. 3) 춘계에서 하계로 갈수록 *Alexandrium* 속의 출현이 *A. tamarense*에서 *A. catenella*로 천이가 일어날 가능성이 있는 것으로 보인다.

Alexandrium 속의 Ks 값을 타종과 비교하여 보면, NH_4-N에 대한 Ks 값은 와편모조류 중에서는 비교적 낮은 값을 보였으며, NO_3-N의 경우는 *Cochlodinium polykrikoides*와는 유사한 반면 다른 종에 비해서는 낮아서 이들 와편모조류 군집 내의 종간 경쟁에서는 유리한 위치에 있을 것으로 생각된다(Table 2). 하지만 마산만을 비롯하여 우리나라 연안해역에서 연중 우점하여 출현하는 규조류들과 비교하면 NH_4-N에 대한 Ks값은 비슷한 반면 NO_3-N에 대한 Ks 값은 높은 것으로 나타났다(Table 2). 이는 질소계열의 영양염 중에서 NO_3-N이 대부분을 차지하고 있는 마산만에서 종간 경쟁에서는 불리한 위치에 있는 것을 의미한다. 따라서 질산염에 대한 경쟁에서 불리한 위치에 있는 *Alexandrium* 속이 고밀도로 출현하여 PSP를 발생시키기 위해서는 DON의 이용능력은 생존과 우점화 전략에 중요한 변수로 고려될 수 있을 것이다.

한편, 식물플랑크톤 군집이 고밀도로 출현할 수 있는지는 해당 종의 성장속도와 해수교환율에 좌우되기에(Margalef[1978]; Yamamoto and Okai[2000]), 성장속도가 낮은 *Alexandrium* 속이 고밀도로 출현하기 위해서는 해수교환율이 성장속도보다 낮아야 한다. 실제 마산만의 내측에서 해수체류시간이 100일 이상으로 매우 느린 해수교환율을 보이고 있다(Park *et al*.[2011]). 더욱이 *A. tamarense*는 약 3.9 m/hr의 활발한 유영속도로(Lewis *et al*.[2006]), *C. polykrikoides*의 3.6 m/hr(Kim *et al*.[2004]), *G catenatum*의 1.2 m/hr(Baba *et al*.[2001]), *Gymnodinium mikimotoi*의 2.2 m/hr(Koizumi *et al*.[1996]) 그리고 *C. antique*의 0.8 m/hr(Watanabe *et al*.[1995]) 보다도 빠른 유영속도이다. 이와 같은 유영능력은 해수교환에도 불구하고 오랫동안 수주에 머물게 할 수 있는 능력을 제공하며, 주·야간 수직이동을 통해서 주간에는 표층에서 활발한 광합성으로 유기물을 생산하여 에너지를 축적하고, 야간에는 저층으로 내려가 영양염을 흡수하여 대사에 필요한 영양분을 공급받을 수 있다(Eppley *et al*.[1968]; Watanabe *et al*.[1988]). 따라서 유영능력이 없고 NO_3-N에 대한 친화성이 높은 규조류와의 종간 경쟁에서 이들의 유영능력은 NO_3-N에 대한 경쟁에서 불리한 위치를 극복할 수 있는 방안으로 작용할 수 있을 것이다. 실제 현장관측에서도 질산염의 농도가 표층보다 저층에 높아 이 종의 유영능력에 따라 충분히 저층에서 필요한 NO_3-N을 흡수하여 성장할 수 있다. 더욱이 *Alexandrium* 속은 유영속도가 빠르기 때문에 많은 에너지원이 필요할 것이며, DON의 이용은 성장을 위한 부족한 질소 보충뿐만 아니라 유영에 필요한 탄소 에너지원으로도 이용될 것이다.

4. 결 론

본 연구는 DIN 제한환경에서 PSP의 문제를 발생시키는 유독와편모조류 *A. tamarense*와 *A. catenella*의 생존과 종간 경쟁 전략을 DON 이용능력을 바탕으로 찾고자 하였다. 마산만에서의 현장관측 결과 *Alexandrium* 속은 4월~7월까지 고밀도로 출현하였으며, 이 기간 동안 일차생산자의 성장에 DIN이 제한영양염으로 작용하였다. 실내실험에서 *Alexandrium* 속은 DIN이 부족한 환경에서 요소와 DFAA 등의 다양한 DON 화합물은 이용하여 성장하였다. 따라서 마산만과 같이 *Alexandrium* 속이 출현하는 봄~여름까지 DIN이 생물제한요인으로 작용하는 환경에서 DON은 이들 종의 성장을 유지하는데 큰 역할을 할 뿐만 아니라 종의 우점과정 및 종 경쟁에서도 중요한 영향을 줄 것으로 보인다. 앞으로 *Alexandrium* 속의 출현 따른 피해를 보다 더 정확하게 예측하기 위해서는 DON의 가수분해 효소인 urease와 amino oxidase의 활성능력을 비롯하여 DIN 및 DON에 대한 흡수 동력학 실험 등의 생리적인 데이터의 축적이 필요할 것으로 보이며, 이렇게 축적된 자료는 마산만에서 이들 종의 동태를 예측하는데 중요한 정보를 제공할 것으로 보인다.

참고문헌

[1] Abe, H, 1985, “Ouyo Sugaku Nyumon”, Baifu Kan, Tokyo, 215.

[2] Antia, N.J., Harrison, P.J. and Oliveira, L., 1991, “Phycological reviews: the role of dissolved organic nitrogen in phytoplankton nutrition, cell biology, and ecology”, Phycologia, Vol.30, 1-89.

[3] Auro, M.E. and Cochlan, W.P., 2012, “Nitrogen utilization and toxin production by two diatoms of the *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissim*a complex: *P. cuspidata* and *P. fryxelliana*”, Phycol. Soc. America, in press.

[4] Baba, T., Hiyama, S. and Tainaka, T., 2001, “Vertical migration of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* and toxicity of cultures oyster in Senzaki Bay, Yamaguchi Prefecture”, Bull. Plankton Soc. Jpn., Vol.48, 95-99.

[5] Baden, D.G., and Mende, T.J., 1979, “Amino acid utilization by *Gymnodinium breve*”, Phytochemistry, Vol.18, 247-251.

[6] Berns, D.S., Holohan, P. and Scott, E., 1966, “Urease activity in blue-green algae”, Science, Vol.152, 1077-1078.

[7] Brand, L.E., Guillard, R.R.L., and Murphy, L.S., 1981, “A method for the rapid and precies determination of acclimated phytoplankton reproduction rates”, J. Plankton Res., Vol.3, 193-201.

[8] Bronk, D.A. and Gilbert, P.M., 1993, “Application of a 15N tracer method to the study of dissolved organic nitrogen uptake during spring and summer in Chesapeake Bay”, Mar. Biol., Vol.115, 501-508.

[9] Bronk, D.A., 2002, “Dynamics of organic nitrogen”, In: Hansell, D.A. and Carlson, C.A. (eds.), Biogeochemistry of marine dissolved organic matter, Academic Press, San Diego, 153-247.

[10] Chang, D.S., Shin, I.S., Kim. J.H., Pyun, J.H. and Choe, W.K., 1989, “Detoxification of PSP and relationship between PSP toxicity and *Protogonyaulax* sp.”, Bull. Kor. Fish. Soc., Vol.22, 177-188.

[11] Cho, H.S., Lee, D.I, Yoon, Y.H., Lee, M.O. and Kim, D.M., 2004, “Temporal variation of water quality of the western Chinhae Bay in summer”, J. Kor. Soc. Mar. Environ. Eng., Vol.7, 13-21.

[12] Dugdale, R.C., 1967, “Nutrient limitation in the sea: dynamic, identification, and significance”, Limnol. Oceanogr., Vol.12, 685-695.

[13] Dyhrman, S. T. and Anderson D. M., 2003, “Urease activity in cultures and field populations of the toxic dinoflagellate *Alexandrium*”, Limnol. Oceanogr., Vol.48, 647-655.

[14] Eppley, R.W., Holm-Hansen, O. and Strickland, J.D.H., 1968, “Some observation on the vertical migration of dinoflagellates”, J. Phycol., Vol.4, 333-340.

[15] Eppley, R.W., Rogers, J.N. and McCarthy, J.J., 1969, “Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton”, Limnol. Oceanogr., Vol.14, 912-920.

[16] Fisher, N.S. and Cowdell, R.A., 1982, “Growth of marine planktonic diatoms on inorganic and organic nitrogen”, Mar. Biol., Vol.72, 147-155.

[17] Gle, C., Amo, Y.D., Sautour, B., Laborde, P. and Chardy, P., 2008, “Variability of nutrients and phytoplankton primary production in a shallow macrotidal coastal ecosystem (Arcachon Bay, France)”, Estuar. Coast. Shelf Sci., Vol.76, 642-656.

[18] Gobler, C.J., Burson, A., Koch, F., Tang, Y. and Mulholland, M.R., 2012, “The role of nitrogenous nutrients in the occurrence of harmful algal blooms caused by *Cochlodinium polykrikoides* in New York estuaries (USA)”, Harmful Algae, Vol.17, 64-74.

[19] Goldman, J.C., McCarthy, J.J. and Peavey, D.G., 1979, “Growth rate influence on the chemical composition of phytoplankton in oceanic waters”, Nature, Vol.279, 210-215.

[20] Guillard, R.R.L. and Ryther, J.H., 1962, “Studies of marine planktonic diatoms *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervaces* (Cleve) Gran”, Can. J. Mircobiol., Vol.8, 223-239.

[21] Guillard, R.R.L. and Hargraves, P.E., 1993, “*Strichochrysis immobillse* is a diatom, not a chrysophyte”, Phycologia, Vol.32, 234-236.

[22] Guillard, R.R.L., 1995, “Culture methods”, In: Hallegraeff, G.M., Anderson, D.M. and Cembella, A.D. (eds.), Manual on Harmful Marine Microalgae, UNESCO, New York, 45-62.

[23] Han, M.S., Jeon, J.K. and Kim, Y.O., 1992, “Occurrence of dinoflagellate *Alexandrium tamarense*, a causative organism of paralytic shellfish poisoning in Chinhae Bay”, J. Plankton Res., Vol.14, 1581-1592.

[24] Iwasaki, H., Kim, C.H. and Tsuchiya, M., 1990, “Growth characteristics of a *Gymnodinium nagasakiense* Takatama et Adachi”, Jpn. J. Phycol., Vol.38, 155-161.

[25] Jang, P.G., Lee. W.J., Jang, M.C., Lee, J.D., Lee, W.J., Chang, M., Hwong, K.C. and Shin, K.S., 2005, “Spatial and temporal distribution of inorganic nutrients and factors controlling their distributions in Gwangyang Bay”, Ocean and Polar Research, Vol.27, 359-379.

[26] John, E.H. and Flynn, K.J., 1999, “Amino acid uptake by the toxic dinoflagellate *Alexandrium fundyense*”, Mar. Biol. Vol.133, 11-19.

[27] Justic, D., Rabalais, N.N., Turner, R.E. and Dortch, Q., 1995, “Changes in nutrient structure of river-dominated coastal water: stoichimetric nutrient balance and its consequences”, Esturar. Coast. Shelf. Sci., Vol.40, 339-356.

[28] Kang, I.S., 2009, “Optical characteristic and growth kinetics for nitrate and phosphate by the planktonic diatom *Skeletonema costatum* and benthic diatom *Nitzschia* sp.”, Master Thesis, Chonnam National University, Yeosu, pp. 84.

[29] Keller, M.D., Selvin, R.C., Claus, W. and Guillard, R.R.L., 1987, “Media for the culture of oceanic ultraphytoplankton”, J. Phycol., Vol.23, 633-638.

[30] Kim, B.M., Kim, P.J., Park, S.Y., Kim. S.S., Jeon. S.B., Ju., J.S. and Jung, R.Y., 2011, “Characteristics of water quality in Gamak Bay”, Proceedings of the KOSOMES Autumn Meeting 2011,

147-149.

[31] Kim, D.I., Nagasoe, S., Oshima, Y., Yoon, Y.H., Imada, N. and Honjo, T., 2004, “A massive bloom of *Cochlodinium polykrikoides* in the Yatsushiro Sea, Japan in 2000”, In: Steidinger, K.A., Landsberg, J.P., Tomas, C.R. and Vargo, G.A. (eds.), Harmful algae 2002, UNESCO, Florida, 83-85.

[32] Kim, K.Y. and Kim, C.H., 2002, “A molecular phylogenetic study on Korean *Alexandrium catenella* and *A. tamarense* isolates (Dinophyceae) based on the partial LSU rDNA sequence data”, J. Kor. Soc. Oceanogr., Vol.39. 163-171.

[33] Koizumi, Y., Uchida, T. and Honjo, T., 1996, “Diurnal vertical migration of *Gymnodinium mikimotoi* during a red tide in Hoketsu Bay, Japan”, J. Plankton Res., Vol.18, 289-294.

[34] Lartigue, J., Jester, E.L.E., Dickey, R.W. and Villareal, T.A., 2009, “Nitrogen source effects on the growth and toxicity of two strains of the ciguatera-causing dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus*”, Harmful Algae, Vol.8, 781-791.

[35] Lee, C.K. and Lim. W.A., 2006, “Variation of Harmful Algal Blooms in Masan-Chinhae Bay”, Science Asia, Vol.32, 51-56.

[36] Leong, S.C.Y. and Taguchi, S., 2004, “Response of the dinoflagellate *Alexandrium tamarense* to a range of nitrogen sources and concentrations: growth rate, chemical carbon and nitrogen, and pigments”, Hydrobiologia, Vol.515, 215-224.

[37] Lewis, N.I., Xu, W., Jericho, S.K., Kreuzer, H.J., Jericho, M.H. and Cembella, A.D., 2006, “Swimming speed of three species of *Alexandrium* (Dinophyceae) as determined by digital in-line holography”, Phycologia, Vol.45, 61-70.

[38] Li, T.S., Yu, R.C. and Zhou, M.J., 2011, “Short-term effects of different nitogen substrates on growth and toxin production of dinoflagellate *Alexandrium catenella* Balech (strain ACDH)”, Harmful Algae, Vol.12, 46-54.

[39] Lim, D.I., Kim, Y.O., Kang, M.R., Jang, P.K., Shin, K.S. and Jang. M., 2007, “Variability of water quality and limiting factor for primary production in semi-enclosed Masan Bay, South sea of Korea”, Ocean and Polar Research, Vol.29, 349-366.

[40] Margalef, R., 1978, “Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment”, Oceanol. Acta., Vol.1, 493-509.

[41] McCarthy, J.J., 1980, “Nitrogen”, In: Morris, I. (ed.), The Physiological Ecology of Phytoplankton, Oxford, Blackwell Scientific Publications, 191-233.

[42] Milligan, A.S. and Harrison, P.J., 2000, “Effects of non-steady state iron limitation on nitrogen assimilatory enzymes in the marine diatom *Thalassiosira weissflogii* (Bacillariophycea)”, J. Plankton Res., Vol.36, 78-86.

[43] MLTM(Ministry of Land, Transportation and Marine Affairs), 2010, “Standard methods for marine environmental analysis”, Seoul, pp. 495.

[44] Mulholland, M.R., Glibert, P.M., Berg, G.M., Van Heukelem, L., Pantoja, S. and Lee, C., 1998, “Extracellular amino acid oxidation by microplankton: a cross-system comparison”, Aquat. Microb. Ecol., Vol.15, 141-152.

[45] Nagasoe, S., Shikata, T., Yamasaki, Y., Matsubara, T., Shimasaki, Y., Ohima, Y. and Honjo, T., 2010, “Effects of nutrients on growth of the red-tide dinoflagellate *Gyrodinium instriatum* Freudenthal et Lee and a possible link to blooms of this species”, Hydorbiologia, Vol.651, 225-238.

[46] Nakamura, Y. and Watanabe, M.M., 1983, “Growth characteristics of *Chattonella antiqua* Part 2. Effects of nutrients on growth”, J. Oceanogr. Soc. Jpn., Vol.39, 151-155.

[47] Noh, I. H., 2009, “Physiological and ecological studies on the harmful algae *Chattonella* spp. (Rhaphidophyceae) in the coastal waters of Korea”, Ph. D. Thesis, Chonnam National University, Yeosu, pp. 269.

[48] Oh, S.J., Park, J.A., Kwon, H.K., Yang, H.S. and Lim. W.A., 2012, “Ecophysiological studies on the population dynamics of two toxic dinoflagellates *Alexandrium tamarense* and *Alexandrium catenella* isolated from the Southern coast of Kore I. Effect of temperature and salinity on the growth”, J. Kor. Soc. Mar. Environ. Eng., Vol.15, 133-141.

[49] Oliveira, L. and Antia, N.J., 1984, “Evidence of nickel ion requirement for autotrophic growth of a marine diatom with urea serving as nitrogen source”, British Phycol. J., Vol.19, 125-134.

[50] Park, M.J., Lee, H.J., Lee, T.S., Son, K.T., Byun, H.S., Park, J.H. and Jang, D.S., 2000, “Comparison of paralytic shellifish poison contents and components in the different bibalve species”, J. Fdhyg. Safety Vol. 15, 293-296.

[51] Park, S.E., Lee, W.C., Hong, S.J., Kim, H.C. and Kim, J.H., 2011, “Variation in residence time and water exchange rate by release time of pollutants over a tidal cycle in Masan Bay”, J. Kor. Soc. Mar. Environ. Eng., Vol. 14, 249-256.

[52] Poulet, S.A. and Martin-Jezequel, V., 1983, “Relationships between dissolved free amino acids, chemical composition and growth of the marine diatom *Chaetoceros debile*”, Mar. Biol., Vol.77, 93-100.

[53] Porter, K.G. and Feig, Y.S., 1980, “The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora”, Limnol. Oceanogr., Vol.25, 943-948.

[54] Provasoli, L., Shiraishi, K. and Lance, J.R., 1959, “Nutritional idiosyncrasies of *Artemia* and *Tigriopus* in monoxenic culture”, Ann. N. Y. Sci., Vol.77, 250-261.

[55] Rebecca, C.L., Theodore, C.L. and Bruce, A.K., 2005, “Nutrient conditions during *Alexandrium fundyense* blooms in the western Gulf of Maine USA”, Deep-Sea Res., Vol.52, 2450-2466.

[56] Redfield, A.C., Ketchum, B.H. and Rechards, F.A., 1963, “The influence of organisms on the composition of seawater”, In: Hill, M.N. (ed), The Sea II, John Wiley, New York, 26-77.

[57] Ryther, J.H. and Dunstan, W.M., 1971, “Nitrogen, phosphorus and eutrophication in the coastal marine environment”, Science, Vol.171, 1008-1013.

[58] Sharp, J.H., 1983, “The distributions of inorganic nitrogen and dissolved and particulate organic nitrogen in the sea”, In: Carpenter, E.G. and Capone, D.G. (eds.), Nitrogen in the Marine Environ-

ment. Academic Press, New York, 1-35.

[59] Shon, M.B., Kim, Y.S. and Kim. C.H., 2009, “Paralytic shellfish poisoning of Mediterranean mussels from Jinhae Bay in Korea”, Kor. J. Fish Aquat. Sci. Vol.42, 366-372.

[60] Steidinger, K.A., Vargo, G.A., Tester, P.A. and Tomas, C.R., 1998, “Bloom dynamics and physiology of *Gymnodinium breve* with emphasis on Gulf of Mexico”, In: Anderson, D.M., Cembella, A.D. and Hallegraeff, G.M. (eds.), Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms, Springer, New York, 135-153.

[61] Strickland, J.D.H., Holm-Hansen, O., Eppley, R.W. and Linn, R.J., 1969, “The use of a deep tank in plankton ecology..Studies of the growth and composition of phytoplankton at low nutrient levels”, Limnol. Oceanogr., Vol.14, 23-34.

[62] Sunlu, F.S., Kutlu, B. and Buyukisik, H.B., 2010, “Comparison of growth kinetics of *Chaetoceros gracilis* isolated from two different areas in the Aegean Sea (The Bay of Izmir and the Homa Lagoon)”, J. Anim. Vet. Adv., Vol.9, 1796-1803.

[63] Syrett, P.J. and Leftley, J.W., 1976, “Nitrate and urea assimilation by algae”, In: Sunderland, N. (ed.), Perspectives in Experimental Biology. Vol. 2. Botany, Pergamon, Oxford, 221-234.

[64] Taylor, F.J.R., Fukuyo, Y. and Larsen, J., 1995, “Taxonomy of harmful dinoflagellates”, In: Hallegraeff, G.M., Anderson, A.D. and Cembella, A.D. (eds.), Manual on harmful marine microalgae, UNESCO, Paris, 283-317.

[65] Thomas, W.H., 1966, “Surface nitrogenous nutrients and phytoplankton in the northeastern tropical Pacific Ocean”, Limnol. Oceanogr., Vol.11, 393-400.

[66] Watanabe, M., Kohata, K. and Kunigi, M., 1988, “Phosphate accumulation and metabolism by *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) during diel vertical migration in a stratified microcosm”, J. Phycol., Vol.24, 22-28.

[67] 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., Vol.40, 1447-1460.

[68] Wheeler, P.A. and Kirchman, D.L., 1986, “Utilization of inorganic and organic nitrogen by bacteria in marine systems”, Limnol. Oceanogr. Vol.31, 998-1009.

[69] Williams, P.J.L., Berman, T., and Holm-Hansen, O., 1796, “Amino acid uptake and respiration by marine heterotrophs”, Mar. Biol., Vol.35, 41-47.

[70] Xu, J., Ho, A.Y.T., He, L., Yin, K., Hung, C., Choi, N., Lam, P.K.S., Wu, R.S.S., Anderson, D.M. and Harrison, P.J., 2012, “Effects of inorganic and organic nitrogen and phosphorus on the growth and toxicity of two *Alexandrium* species from Hong Kong”, Harmful Algae, Vol.16, 89-97.

[71] Yamamoto, T. and Okai, M., 2000, “Effects of diffusion and upwelling on the formation of red tides”, J. Plankton Res., Vol.22, 363-380.

[72] Yamamoto, T., Oh, S.J. and Kataoka, Y., 2004, “Growth and uptake kinetics for nitrate, ammonium and phosphate by the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* isolated from Hiroshima Bay, Japan”, Fish. Sci., Vol.70, 108-115.

[73] Yoo, J.S. and Fukuyo, Y., 2000, “Toxic algal bloom caused by dinoflagellate *Alexandrium tamarense* in Chindong Bay, Korea”, Proceedings of the KOSME Autumn Meeting 2000, 61-68.

2013년 1월 4일 원고접수
2013년 2월 18일 심사수정일자
2013년 2월 19일 게재확정일자