

Article

무기영양염 농도와 수온 상승이 산호 갈색공생조류의 밀도에 미치는 영향

김태훈 · 박흥식*

한국해양과학기술원 태평양해양연구센터
(426-744) 경기도 안산시 상록구 해안로 787

Effect of Inorganic Nutrient Enrichment and Water Temperature Increment on the Zooxanthellae Density in the Scleractinian Coral Tissues

Taihun Kim and Heung-Sik Park*

Korea · South Pacific Ocean Research Center, KIOST
Ansan 426-744, Korea

Abstract : The coral symbiotic algae zooxanthellae is often expelled from the host as the host coral is under physiological stress, causing the coral to turn completely white. Such coral bleaching events are occurring more frequently with the increase in the global warming, ocean acidification and increased level of anthropogenic impacts such as eutrophication. In the present study, we investigated the effects of inorganic nutrients including ammonium, nitrate, phosphate and elevated water temperature on the symbiotic zooxanthellae density in the fragment of branching coral *Acropora nobilis*. Zooxanthellae density in the host coral decreased 8 hrs after the experiment at a given elevated water temperature (32°C, $p < 0.05$). In contrast, no clear coral bleaching or decrease in the symbiotic algae density was observed from the branching coral exposed to a normal water temperature of 30°C and high levels of nutrients such as 20 μM of NH₄Cl, 20 μM of NaNO₃ and, 10 μM KH₂PO₄. Accordingly, the data indicated high water temperature is one of the stressful factors to cause bleaching in *A. nobilis*, whereas the high levels of nutrients is not a factor. It is believed that the results obtained in the present study are useful as baseline information in the management of the coral reefs.

Key words : coral bleaching, scleractinian coral, zooxanthellae density, inorganic nutrient, water temperature

1. 서 론

산호초 탈색현상(coral bleaching)은 돌산호(Scleractinian Coral)의 탄산칼슘 외골격이 하얗게 탈색되어 발생한다. 그 원인은 산호 조직 내 공생하면서 산호에게 영양 공급원 역할을 하는 갈색공생조류(zooxanthellae)가 이탈하기 때문에 나타나고, 대량 폐사로 이어질 가능성이 크기 때문에 해양 생물 서식지를 제공하는 산호초 생태계에 치명적

이다(Hoegh-Guldberg 1999). 이 현상은 전세계적으로 발생하여 산호초 생태계에 의존하는 어업, 관광업 등 인류에게도 커다란 경제적 손실을 가져 오고 있다(Costanza et al. 1997; Heck et al. 2003).

산호 탈색현상은 광범위한 지역에서 발생하는 대규모 탈색현상과 특정 지역에서 국지적으로 발생하는 소규모 탈색현상으로 나눌 수 있다. 대규모 탈색현상은 기후 변화와 엘니뇨에 의한 수온 상승으로 발생하며(Gates et al. 1992; Brown et al. 1995; Hoegh-Guldberg 1999; Stone et al. 1999; Walther et al. 2002), 소규모 탈색현상은 폭우나

*Corresponding author. E-mail : hspark@kiost.ac

가뭄에 의한 급격한 염분의 증감, 연안 침식에 따른 무기 영양염과 침전물 유입 증가 등이 주요 원인으로 작용한다 (Hoegh-Guldberg 2006; Yuen et al. 2008; Chavanich et al. 2009). 소규모로 발생하는 탈색현상은 지역에 따라 다르고, 발생 빈도에서도 차이를 보이고 있다.

연구해역인 마이크로네시아 연방 축주 웨노섬 연안에는 산호초가 광범위하게 발달되어 있다. 현재까지 산호초 탈색현상이 관찰되지 않았지만, 수온 상승 가능성(NOAA 2008)이 존재하고, 섬 연안에서는 국지적으로 맹그로브 군락이 소실되었으며, 인접 마을로부터 생활 하수 유입이 증가하는 등 산호초 탈색을 발생시킬 수 있는 요인이 곳곳에 잠재되어 있다. 뿐만 아니라 최근에는 도로공사와 도시 건설을 위한 매립으로 인해 폭우 때 다량의 토사와 함께 침전물 유입이 증가할 것으로 보고되고 있다(Fletcher and Richmond 2010).

이 지역에서 일차적으로 산호초 탈색현상을 유발시킬 수 있는 환경 변화가 산호 조직 내 갈색공생조류 밀도에 미치는 영향을 조사하는 것은 산호초 모니터링에 중요한 자료를 제공할 수 있을 것이다. 이 연구에서는 축주 웨노섬 연안에서 우점하는 사슴뿔산호(Staghorn Coral) 종류인 *Acropora nobilis*를 대상으로 실험을 통해 수온 상승과 무기영양염 증가에 따른 갈색공생조류의 밀도 변화를 통해 탈색 발생 정도를 비교하였다.

2. 재료 및 방법

시료채집

연구해역은 마이크로네시아 연방 축 환초에 위치한 웨

노 섬 북부 연안으로(Fig. 1), 대상시료인 *A. nobilis*는 태평양에서 마이크로네시아, 폴리네시아, 호주 북부와 동부 연안에 분포하고, 인도양에서는 동남아시아와 아프리카 대륙 동부 연안까지 광범위하게 분포대를 형성한다(Veron 2000). 연구해역에서 *A. nobilis*는 초 언덕(reef crest)과 경사면(reef slope) 수심 5 m 이내에서 집중적으로 분포하고 있으며, 산호초 군락을 형성하는데 중요한 역할을 하고 있다(Kim 2012). 채집은 2010년 10월에 실시하였고, 동일한 산호 성장과 건강 상태의 시료를 확보하기 위해 직경 5 m 이내 군락을 대상으로 하였다. 또한 군체(colony)에 물리적인 충격을 최소화하기 위해 절단시 전지가위를 이용하여 가지 끝 5-6 cm 정도만 절단하는 방법으로 산호절편 30개를 확보하였다. 채집한 후에 해수가 담긴 플라스틱 상자에 담아 실험실로 운반하였고, 채집 장소의 조건과 동일하게 야외수조에서 24시간 동안 순치 배양하였다.

배양 조건

실험에 사용된 *A. nobilis* 절편은 하부 지름이 1.3 ± 0.2 cm, 높이가 5.6 ± 0.9 cm으로 실험 조건간 유의한 차이는 없었다($p < 0.05$), 측정된 지름과 높이 값을 이용하여 각 절편을 Simple geometry 방법(Naumann et al. 2009, Fig. 2)으로 표면적(23.8 ± 6.1 cm²)을 계산하였다(Table 1). 산호절편은 1 L 폐쇄식 수조 바닥에 PVC 받침을 부착하여 각각 3개씩 고정시켰고, 0.45 μ m 필터에 여과된 해수를 이용하여 2회 반복 실험하였다.

사전에 동일조건 유지를 위해 먹이를 공급하지 않고 순치·배양된 *A. nobilis* 절편은 실험 시작 후 24시간 동안 각 조건에서 배양하였고, 8시간 주기로 3회에 걸쳐 조직

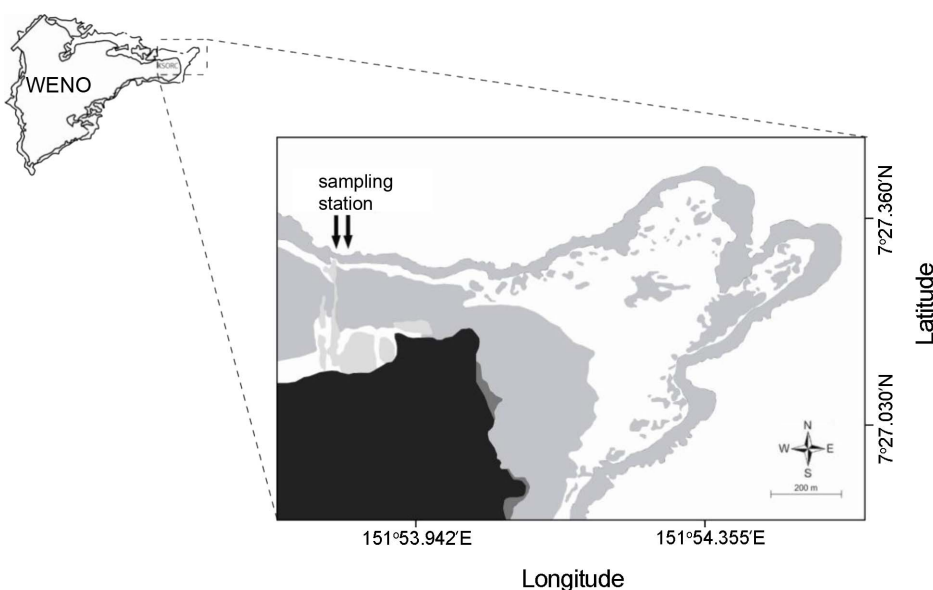


Fig. 1. Location of the study site at Weno Island, Chuuk State, the Federated State of Micronesia



Fig. 2. Photography of the *A. nobilis* fragment used in the experiment. Area of coral fragment was estimated as $Area = 2\pi \times radius \times height$

에서 이탈하는 갈색공생조류의 밀도를 측정하였다. 해수의 순환과 가스 교환을 위해 소형 공기펌프(에어하이테크, AD-60)를 설치하였고, 광주기는 16 L : 8 D로 설정하였다.

대조구(30°C, 정상 무기영양염 농도)

대조구 실험 수조는 실험실 실온을 30°C로 설정하여 채집 지역 조건과 동일하게 유지하였고, 해수는 채집 지역 주변에서 펌프를 통해 들여온 해수를 0.45 μm 필터에 여과하여 사용하였다.

고 수온 조건(32°C, 정상 무기영양염 농도)

32°C 수온에서 갈색공생조류 밀도 변화를 관찰하기 위하여 수온조절장치(Chosion Electric Factory, Amazon)를 이용하여 수온을 조절하였다. 수온조절장치 열판에서 전달되는 직접적인 열의 영향을 방지하기 위하여 대형 수조(10 L)에 실험 수조를 넣어 중탕하였다.

고 무기영양염 조건(30°C, 고 인산염 및 질산염)

무기영양염 농도에 따른 갈색공생조류 밀도 변화를 관찰하기 위하여 인산염 공급원으로 인산칼륨(KH₂PO₄) 10 μM, 질산염 공급원으로 질산나트륨(NaNO₃) 20 μM과

Table 1. Summary of the coral bleaching experimental conditions used in this study

Treatment	Sample no.	Axial length (cm)	Height (cm)	Area (cm ²)
Control (1)	1	1.8	6.8	38.4
	2	1.4	4.8	21.1
	3	1.5	6.2	29.2
Control (2)	1	1.6	6.1	30.6
	2	1.6	5.9	29.6
	3	1.3	5.0	20.4
32°C (1)	1	1.2	5.0	18.8
	2	1.5	5.5	25.9
	3	1.4	6.0	26.3
32°C (2)	1	1.6	7.0	35.1
	2	1.0	4.2	13.1
	3	1.8	5.5	31.0
KH ₂ PO ₄ (1)	1	1.1	6.2	21.4
	2	1.3	6.6	26.9
	3	1.3	4.5	18.3
KH ₂ PO ₄ (2)	1	1.1	6.1	21.0
	2	1.2	4.2	15.8
	3	1.2	7.3	27.5
NaNO ₃ (1)	1	1.5	6.1	28.7
	2	1.3	5.0	20.4
	3	1.1	4.4	15.1
NaNO ₃ (2)	1	1.2	7.0	26.3
	2	1.2	4.6	17.3
	3	1.2	5.1	19.2
NH ₄ Cl (1)	1	1.3	5.5	22.4
	2	1.2	6.7	25.2
	3	1.2	4.8	18.0
NH ₄ Cl (2)	1	1.4	5.6	24.6
	2	1.5	5.8	27.3
	3	1.2	4.8	18.0
Mean ± S.D	-	1.3 ± 0.2	5.6 ± 0.9	23.8 ± 6.1

Symbols in the labels are (1) experiment 1; (2) experiment 2.

염화암모늄(NH₄Cl) 20 μM을 각각 사용하였다. 수온은 채집 장소 수온과 동일한 30°C 조건을 유지하였다.

갈색공생조류 밀도 측정

초기 갈색공생조류 밀도는 Sutton and Hoegh-Guldberg (1990)의 방법에 따라 먼저 산호절편을 막자사발에서 분쇄하고, 현탁액을 여과지(20 μm)에 여과한다. 여과된 갈색공생조류는 광학 현미경(OLYMPUS, BX51)으로 hemocytometer에서 계수한 값을 표면적으로 나누어 단위 면적당 개수로 환산하였다. 시간이 지남에 따라 산호 조직으로부터 이탈되어 나오는 갈색공생조류 밀도 측정을 위해 수조를 1차적으로 교반한 후, 실험 조건별로 각각 10 ml를 채취하여 균질화 시켜 단위 부피(ml⁻¹)에 존재하는 갈색공생조류의 수로 계산하였다.

자료처리를 위해 SPSS Ver. 12(SPSS, Michigan Avenue, Chicago, IL, USA) program을 사용하였다. 시간에 따른 이탈된 갈색공생조류 밀도는 일원분산분석(One-way ANOVA-test)을 실시한 후 평균간 유의성($p < 0.05$)을 검정하였다.

3. 결과 및 토의

초기 갈색공생조류 밀도

실험을 시작하기 이전 *A. nobilis* 조직 속에 분포하는 갈색공생조류 밀도는 1.1×10^6 cells·cm⁻²로 나타났다. 건강한 조초성 산호 조직 속에는 평균적으로 1.0 - 2.5×10^6 cells·cm⁻² 밀도로 분포하는 것으로 알려져 있다(Drew 1972; Dustan 1979; Stimson 1997; Fagoonee et al. 1999). 갈색공생조류 밀도는 외부 환경에 민감하게 반응하기 때문에 산호의 건강성, 성장률, 생산력 등을 파악하기 위한 수리적인 기준이 되기도 한다(Stimson 1997). 이번 실험에 사용된 *A. nobilis* 조직 내 갈색공생조류 밀도는 채집시 외부적인 충격과 실험실로 이동하는 과정에도 불구하고 건강한 산호 조직과 유사한 수준을 보였다.

수온에 따른 갈색공생조류 밀도 변화

8시간 간격으로 시간 구간별 이탈된 갈색공생조류 밀도를 측정하는 실험에서 수온 32°C 조건에서 가장 많은 갈색공생조류가 이탈한 것으로 나타났다(Fig. 3). 시간 구간별로 확인하면 실험 시작 후 8시간 구간에서 갈색공생조류가 조직에서 0.05×10^6 cells·cm⁻²가 이탈하는 것이 관

찰되었다(Fig. 3). 이는 대조구와 유사한 수준으로 폐쇄된 실험 환경에서 발생한 스트레스에 의한 자연적인 이탈 현상인 것으로 보여진다.

8시간에서 16시간 구간에서 이탈한 갈색공생조류 밀도는 0.47×10^6 cells·cm⁻²로 나타났다(Fig. 3). 실험 시작 후에 이탈된 밀도는 0.52×10^6 cells·cm⁻²로 초기 밀도인 1.1×10^6 cells·cm⁻²와 비교해 47% 가량 이탈한 것으로 나타났다($p < 0.05$, Fig. 3, Fig. 4). 이는 수온 2°C 상승 변화가 실험 시작 8시간 이후부터 갈색공생조류 이탈을 촉진시킨 것으로 보인다. Hoegh-Guldberg (1989)는 실험 수조에서 수온 30°C를 초과하여 2°C 상승하였을 때, 2시간만 경과하여도 탈색이 진행되고 갈색공생조류 밀도가 감소하는 것을 확인하였다. Warner et al. (1999)에 의하면 수온이 상승하고, 일사량이 증가하면 갈색공생조류의 광계II 시스템에 관여하는 D1 단백질이 손상되어 갈색공생조류가 이탈한다. 이번 연구에서도 32°C 실험구에서 명조건 16시간 지속은 갈색공생조류를 이탈시켰던 주요 원인인 것으로 판단된다.

16시간에서 24시간 구간은 암조건에서 배양으로 추가적인 갈색공생조류 이탈은 나타나지 않았다($p < 0.05$, Fig. 4). Hoegh-Guldberg and Smith (1989) 연구에 의하면 암조건에서 10일간 지속한 결과 산호 조직 속에 갈색공생조류 밀도가 감소하였다. 이번 실험에서는 24시간 실험 구간 중 8시간만 암조건에 노출되어 뚜렷한 연관성을 확인할 수 없었지만 16시간 동안 광조건에서 50% 이상 갈색공생조류가 이탈하여 조직 내에 남아있는 갈색공생조류 밀도가 낮아졌기 때문인 것으로 해석된다.

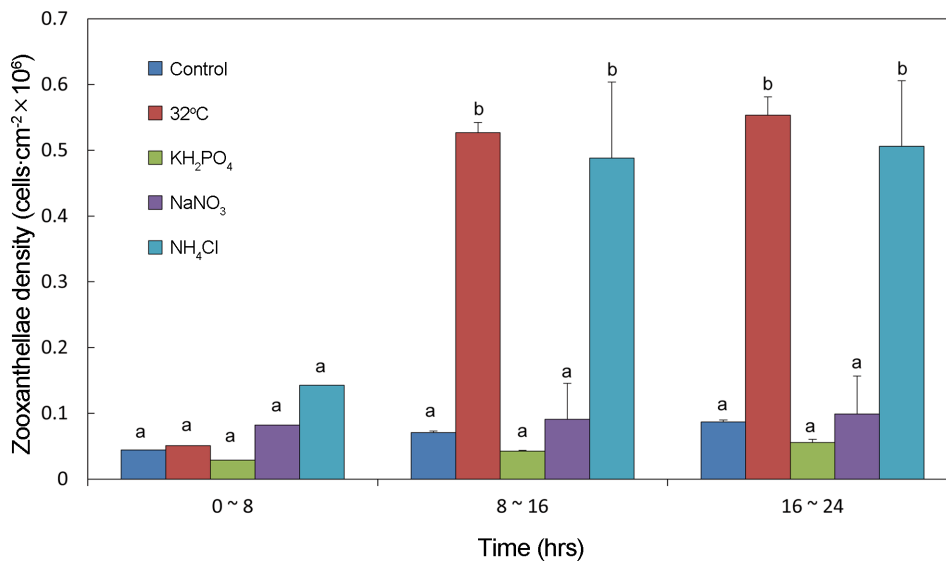


Fig. 3. Accumulated mean density and standard error (SE) of zooxanthellae expelled from the coral fragments. Letters assigned to each treatment indicate statistically similar density of zooxanthellae based on Scheffe's post-hoc probabilities ($p < 0.05$)

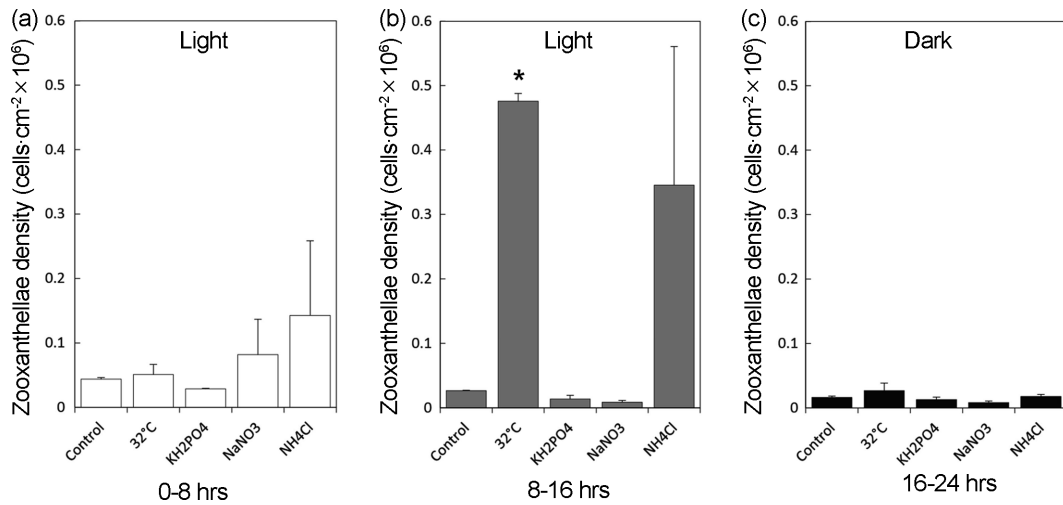


Fig. 4. Mean density and standard error (\pm SE) of zooxanthellae expelled from the coral fragments, after 8 hours (a), 16 hours (b) and 24 hours (c)

무기영양염에 의한 갈색공생조류 밀도 변화

산호초가 서식하는데 인산칼륨 0.3 μ M, 질산나트륨 0.1-0.5 μ M, 염화암모늄 0.2-0.5 μ M 이하가 최적 농도로 알려져 있다(Furnas 1991). 이번 실험에서는 일정 범위 이상에서 산호 성장을 저해할 수 있는 농도(인산칼륨 10 μ M, 질산나트륨 20 μ M, 염화암모늄 20 μ M)로 고려하였다.

실험 시작 후 8시간 구간에서 무기영양염에 의한 갈색공생조류 밀도 변화는 크지 않은 것으로 나타났다. 인산칼륨 10 μ M, 질산나트륨 20 μ M 조건에서 이탈한 갈색공생조류 밀도는 각각 0.08×10^6 cells·cm⁻², 0.02×10^6 cells·cm⁻²로 거의 변화가 없었고, 유의한 차이를 나타내지 않았다($p > 0.05$, Fig. 3). 염화암모늄 20 μ M 조건에서 이탈한 갈색공생조류 밀도는 0.14×10^6 cells·cm⁻²로 인산칼륨과 질산나트륨 조건과 비교해 상대적으로 높았다. 이는 대조구보다 3.5배, 다른 무기영양염 조건보다 1.5-7배 높은 수준이지만 일원분산분석 결과에서 유의한 차이를 나타내지 않았다($p > 0.05$, Fig. 3).

실험 8시간에서 16시간 구간, 인산칼륨 10 μ M과 질산나트륨 20 μ M 조건에서는 이탈된 갈색공생조류 밀도는 0.01×10^6 cells·cm⁻²로 차이가 거의 없었고, 대조구와 유사한 수준인 것으로 나타났다(Fig. 3). 그러나 동일 실험 구간 염화암모늄 20 μ M에서 급격한 갈색공생조류 이탈이 발생하였고, 이탈된 최종 누적밀도는 0.48×10^6 cells·cm⁻²로 나타났는데, 조직 내 밀도(1.1×10^6 cells·cm⁻²)에서 56% 감소한 것으로, 이 구간에서 탈색현상이 발생한 것을 확인할 수 있었다($p < 0.05$, Fig. 3).

실험 16시간에서 24시간 구간은 암조건에서 배양으로 무기영양염 모든 조건에서 이탈한 갈색공생조류 밀도가 0.01×10^6 cells·cm⁻²로 차이가 없었고, 유의한 차이도 나

타나지 않았다($p > 0.05$, Fig. 4).

실험에서 인산칼륨 10 μ M로 처리하였을 때 갈색공생조류 이탈이나 탈색현상이 관찰되지 않았다. 이는 Muscatine et al. (1989)이 보고한 인산염과 산호 조직 내 갈색공생조류 밀도와 관련이 없다는 연구와 일치하였다. 그러나 인산칼륨 농도와 산호 성장률에 대한 연구에 따르면 농도가 높을수록 산호 성장률은 감소하고(Kinsey and Davies 1979; Walker and Ormond 1982; Tomascik and Sander, 1985), 2 μ M 조건에서 9주간 노출되었을 때, 특정 종(*Stylophora pistillata*) 성장률은 60% 감소하는 것으로 보고되어(Ferrier-Pagés et al. 2000) 장기간 인산칼륨 고농도 조건은 갈색공생조류 밀도와 성장률 변화에 영향을 줄 것으로 판단된다.

질산나트륨 20 μ M에서 갈색공생조류 밀도 변화가 크지 않아서 뚜렷한 탈색현상이 관찰되지 않았다. 이런 결과는 질산나트륨 농도와 산호초 생태계에는 상관관계가 없다는 Dollar (1994)의 연구와 일치하는 결과이다. 그러나 해수에 용해된 질산나트륨 농도가 증가하면 산호 성장률이 함께 증가하고, 계절 변화에 따라 평균 농도 범위(5 μ M 이하)에서 갈색공생조류 밀도 증감이 발생할 수 있다(Atkinson et al. 1995; Stimson 1997). 따라서 질산나트륨에 장시간 노출되었을 경우 성장률에 영향을 주는 것으로 판단된다.

해수에 용해된 염화암모늄 농도가 2-3배 증가하면 산호 조직 내 갈색공생조류 밀도가 함께 증가한다(Hoegh-Guldberg and Smith 1989; Muscatine et al. 1989; Dubinsky et al. 1990; Stambler et al. 1991; Stimson and Kinzie 1991). 그러나 무기영양염 중에 암모늄이 산호에 가장 큰 피해를 주고, 특히, 농도가 20 μ M 이상 비정상적으로 증

가하는 환경에서 염화암모늄은 독성으로 작용하여 산호의 성장을 저해한다고 하였다(Kline et al. 2006; Hoegh-Guldberg 2006). 이번 연구에서도 고농도의 염화암모늄이 질산나트륨과 인산칼륨 보다 *A. nobilis* 조직 내 갈색공생조류 이탈을 가장 많이 유발시키는 사실을 확인하였다.

이번 연구에서 인산칼륨(KH_2PO_4) 10 μM 과 질산나트륨(NaNO_3) 20 μM 농도 범위에서 갈색공생조류 밀도 변화가 나타나지 않은 것은 실험 지속 시간과 처리 농도가 영향을 줄 수 있는 한계에 이르지 못한 것으로 보인다. 또는 Szmant (2002)에 의하면 산호는 종에 따라 영양염에 생리적인 특성을 가지거나 동일한 종이라도 국지적으로 다른 특성을 가지는 것으로 보고되어 실험에 사용된 *A. nobilis*가 인산칼륨과 질산나트륨에 내성을 가지거나 지역적으로 다른 특성을 가지고 있을 가능성도 존재한다.

Renegar and Riegl (2005)에 의하면 인산칼륨(5 μM)과 질산나트륨(10 μM) 복합적인 영향이 산호 성장률을 가장 크게 감소시키고, Ferrier-Pagés et al. (2000)은 두 가지 영양염이 동시에 작용하였을 때, 5일 경과 후 20% 이상 산호 성장률이 감소한다고 하였다. 이번 연구에서는 24시간 이내 갈색공생조류 이탈 현상을 관찰하였지만, 장기적으로 산호 성장률에 미치는 영향을 규명하기 위해서는 실험 시간을 연장하여 성장률을 확인하고, 처리 농도 범위를 조절하거나 무기영양염의 복합적인 관계에 대한 실험이 이루어져야 할 것이다.

4. 결 론

이 연구에서는 실험실 규모에서 24시간 동안 수온 조건과 무기영양염 농도 조건에 따라 산호 조직으로부터 이탈되는 갈색공생조류 밀도 변화를 확인하였다. 수온 32°C 조건과 염화암모늄(NH_4Cl) 20 μM 농도 조건에서 실험 시작 8시간 이후부터 갈색공생조류가 이탈하여 탈색현상 징후가 나타나는 것을 관찰하였고, 실험 종료 후에는 두 가지 조건에서 모두 탈색현상이 뚜렷하게 발생하였다. 상대적으로 염화암모늄 조건보다 수온 32°C 조건에서 이탈된 갈색공생조류 밀도가 가장 높은 것을 확인할 수 있었다. 반면에 질산나트륨(NaNO_3) 20 μM 와 인산칼륨(KH_2PO_4) 10 μM 처리 조건에서는 갈색공생조류 밀도 변화가 거의 없는 것으로 나타났다.

사 사

이 연구는 한국해양과학기술원 기관고유사업(PE99161, PE98962)에 의해 수행되었습니다.

참고문헌

- Atkinson MJ, Carlson B, Crow GL (1995) Coral growth in high-nutrient, low pH seawater: a case study of corals cultured in the Waikiki Aquarium, Honolulu, HI. *Coral Reefs* **14**:215-223
- Bell PRF, Tomascik T (1993) The demise of the fringing corals reefs of Barbados and of regions in the Great Barrier Reef (GBR) lagoon—impacts of eutrophication. In: Ginsburg RN (ed) *Proceedings of the colloquium on global aspects of coral reefs: health, hazards and history*. Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, University of Miami, FL, pp 319-325
- Brown BE, Tissier MDA, Bythell JC (1995) Mechanisms of bleaching deduced from histological studies of reef corals sampled during a natural bleaching event. *Mar Biol* **122**:655-663
- Chavanich S, Viyakarn V, Loyjiw T, Pattaratamrong P, Chankong A (2009) Mass bleaching of soft coral, Sarcophyton spp. in Thailand and the role of temperature and salinity stress. *ICES J Mar Sci* **66**:1515-1519
- Cortés J, Fonseca AC, Nivia-Ruiz J, Nielsen-Muñoz, V, Samper-Villarreal J, Salas E, Martínez S, Zamora-Trejos P (2010) Monitoring coral reefs, seagrasses and mangroves in Costa Rica. *Rev Biol Trop* **58**:1-22
- Costanza R, d'Arge R, de Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neill RV, Paruelo J, Raskin RG, Sutton P, van der Belt M (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* **387**:253-260
- Dollar SJ (1994) Sewage discharge on coral reefs: not always pollution. *Coral Reefs* **13**:224
- Drew EA (1972) The biology and physiology of alga-invertebrate symbiosis. II. The density of symbiotic algal cells in a number of hermatypic hard corals and alcyonarians from various depths. *J Exp Mar Biol Ecol* **29**:71-75
- Dubinsky Z, Stambler N, Ben-Zion M, McCloskey L, Muscatine L, Falkowski PG (1990) The effect of external nutrient resources on the optical properties and photosynthetic efficiency of *Stylophora pistillata*. *Proc R Sot Land B* **239**:231-246
- Dustan P (1979) Distribution of zooxanthellae and photosynthetic chloroplast pigments of the reef-building coral *Montastrea annularis* Ellis and Solander in relation to depth on a West Indian coral reef. *B Mar Sci* **29**(1):79-95
- Fagoonee I, Wilson HB, Hassell MP, Turner JR (1999) The

- dynamics of zooxanthellae population: a long term study in the field. *Science* **283**:843-845
- Ferrier-Pagés C, Gattuso JP, Dallot S, Jaubert J (2000) Effect of nutrient enrichment on growth and photosynthesis of the zooxanthellate coral *Stylophora pistillata*. *Coral Reefs* **19**:103-113
- Fletcher CH, Richmond BM (2010) Climate change in the Federated States of Micronesia. University of Hawaii, Honolulu, 28 p
- Furnas MJ (1991) Nutrient status and trends in waters of the Great Barrier Reef Marine Park. In: Yellow D (ed) Land uses, patterns and nutrient loadings of the Great Barrier Reef Region. James Cook University, Townsville, pp 162-179
- Gates RD, Baghdasarian G, Muscatine L (1992) Temperature stress causes host cell detachment in symbiotic cnidarians: implications for coral bleaching. *Biol Bull* **182**:324-332
- Heck JL, Hays G, Orth RJ (2003) Critical evaluation of the nursery role hypothesis for seagrass meadow. *Mar Ecol Prog Ser* **253**:123-136
- Hoegh-Guldberg O (1999) Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Mar Freshw Res* **50**:839-866
- Hoegh-Guldberg O (2006) The population dynamics of symbiotic zooxanthellae in the coral *Pocillopora damicornis* exposed to elevated ammonium (NH₄Cl) concentrations. *Pac Sci* **48**:263-272
- Hoegh-Guldberg O, Smith J (1989) Influence of the population density of zooxanthellae and supply of ammonium on the biomass and metabolic characteristics of the reef corals *Seriatopora hystrix* and *Stylophora pistillata*. *Mar Ecol Prog Ser* **57**:173- 186
- Kim T (2012) Comparison between *in situ* Survey and High-Spatial Resolution Satellite Imagery in Reef Habitat Distribution Patterns in Chuuk Atoll, Federated States of Micronesia. Master's Thesis, University of Science and Technology, 82 p
- Kinsey DW, Davies PJ (1979) Effect of elevated nitrogen and phosphorus on coral reef growth. *Limnol Oceanogr* **24**:935-940
- Kline DI, Kuntz NM, Breitbart M, Knowlton N, Rohwer F (2006) Role of elevated organic carbon levels and microbial activity in coral mortality. *Mar Ecol Prog Ser* **314**:119-125
- Marubini F, Davies PS (1996) Nitrate increases zooxanthellate density and reduces skeletogenesis in corals. *Mar Biol* **127**:319-328
- Muscatine L, Falkowski PG, Dubinsky Z, Cook PA, McCloskey L (1989) The effect of external nutrient resources on the population dynamics of zooxanthellae in a reef coral. *Proc Biol Sci* **236**:311-324
- Naumann MS, Niggel W, Laforsch C, Glaser C, Wild C (2009) Coral surface area quantification-evaluation of established techniques by comparison with computer tomography. *Coral Reefs* **28**:109-117
- NOAA (2008) The State of Coral Reef Ecosystems of the United States and Pacific. NOAA, 574 p
- Freely Associated States: 2008. NOAA Technical Memorandum NOS NCCOS 73. NOAA/NCCOS Center for Coastal Monitoring and Assessment's Biogeography Team, Silver Spring, MD, 569 p
- Renegar DA, Riegl BM (2005) Effect of nutrient enrichment and elevated CO₂ partial pressure on growth rate of Atlantic scleractinian coral *Acropora cervicornis*. *Mar Ecol Prog Ser* **293**:69-76
- Stambler N, Popper N, Dubinsky Z, Stimson J (1991) Effects of nutrient enrichment and water motion on the coral *Pocillopora damicornis*. *Pac Sci* **45**:299-307
- Steven ADL, Broadbent AD (1997) Growth and metabolic responses of *Acropora prolifera* to long-term nutrient enrichment. *Proc 8th International Coral Reef Symposium* **1**:867-872
- Stimson J (1997) The annual cycle of density of zooxanthellae in the tissues of field and laboratory-held *Pocillopora damicornis* (Linnaeus). *J Exp Mar Biol Ecol* **214**:35-38
- Stimson J, Kinzie III RA (1991) Temporal pattern and release rate of zooxanthellae from the reef coral *Pocillopora damicornis* (Linnaeus) under nitrogen-enrichment and control conditions. *J Exp Mar Biol Ecol* **153**:63-74
- Stone L, Huppert A, Rajagopalan B, Bhasin H, Loya Y (1999) Mass coral reef bleaching: a recent outcome of increased El Nino activity? *Ecol Lett* **2**:325-330
- Sutton DC, Hoegh-Guldberg O (1990) Host-zooxanthella interactions in four temperate marine invertebrate symbioses: assessment of effect of host extracts on symbionts. *Biol Bull* **178**:175-186
- Szmant AM (2002) Nutrient Enrichment on coral reefs: is it a major cause of coral reef decline? *Estuaries* **25**:743-766
- Tomascik T, Sander F (1985) Effects of eutrophication on reef building corals. I. Effects of eutrophication on the reef building coral *Montastraea annularis*. *Mar Biol* **87**(2):143-155
- Veron J (2000) CORALS of the world (Vol 1). Australian Institute of Marine Science, Townsville, 222 p
- Walker DI, Ormond RFG (1982) Coral death and phosphate pollution in aquaba, Red Sea. *Mar Pollut Bull* **13**:21-25
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C,

- Beebee TJC, Fromentin JM, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**:389-395
- Warner ME, Fitt WK, Schmidt GW (1999) Damage to photosystemII in symbiotic dinoflagellates: a determinant of coral bleaching. *P Natl Acad Sci Usa* **96**:8007-8012
- Yuen YS, Nakamura T, Yamaziki SS, Yamasaki H (2008) Long-term effect of inorganic nitrogen enrichment on the reef-building corals *Stylophora pistillata* and *Acropora* spp. In: Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium, Ft. Lauderdale, Florida, 7-11 July 2008. pp 940-944
-

Received May 7, 2013

Revised Jun. 11, 2013

Accepted Jun. 15, 2013