

## 경상북도 동해안 해변모래에 서식하는 미생물 군집 비교

강용호

영남대학교 생명공학부

### Comparison of Bacterial Communities in Beach Sands along the East Coast of North Gyeongsang Province

Yongho Khang

School of Biotechnology, Yeungnam University, Gyeongsan 712-749, Republic of Korea

(Received September 30, 2014 / Accepted December 16, 2014)

Marine beach sands with bacterial pathogens may cause increased outcomes of illness among beachgoers in summer. In this study, pyrosequencing of 16S ribosomal DNAs extracted from 12 beach sands was performed to understand how the environmental factors of wastewaters or human wastes affected the distribution of bacterial communities at the beach of North Gyeongsang province (Yeongdeok and Pohang counties) in the middle of October. It was found that Acidobacteria were dominantly distributed in the sands near the clean seawaters, Proteobacteria in the sands near the river waters, Cyanobacteria in the sands near the wastewaters, and Bacteroidetes in the sands near the beach park. Other phyla groups such as Actinobacteria, Chlorobi, Deferribacteres, Deinococcus-thermus, Firmicutes, Gemmatimonadetes, Nitrospirae, and/or Verrucomicrobia were distributed at low relative abundance (1-5%).

**Keywords:** beach sand, cyanobacteria, microbial community, pyrosequencing, wastewater

해안의 오염은 주민들에 의해 발생하는 생활하수, 관광객들에 의해 버려지는 음식물 쓰레기, 강이나 하천수의 유입, 바다의 해조류나 어류의 부패, 갈매기를 포함한 조류의 분변, 태풍에 의한 외부물질 유입 등이 원인이 되고 있다(Russell *et al.*, 2013). 사람들이 많이 찾는 해수욕장 주변 해안의 환경오염은 환경미생물의 이상 증식을 유발할 수 있다. 특히 여름철에는 해수욕장 주변의 모래에 분포하는 병원성 미생물 때문에 세계적으로 매년 1억 2천만명 이상이 소화기계 질병에 걸리거나 5천만명 이상이 호흡기계 질병에 걸리고 있다(Dwight *et al.*, 2005; Halliday and Gast, 2011). 해안에서 검출되는 병원성 미생물로는 식중독을 유발하는 세균(*Campylobacter jejuni*, *Aeromonas hydrophila*, *Salmonella* spp., *Clostridium perfringens*)이나 상처 난 피부를 통하여 인체에 유입될 수 있는 세균(*Staphylococcus aureus*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Vibrio parahaemolyticus*, *Vibrio harveyi*)과 각종 바이러스(adenovirus, norovirus, astrovirus, enterovirus) 등이 있으며(Ghinsberg *et al.*, 1999; Goodwin *et al.*, 2012; Mohammed *et al.*, 2012; Sabino *et al.*, 2014), 이외에도 효모(*Rhodotorula* spp., *Candida* spp.), 원생동물(*Cryptosporidium* spp., *Giardia* spp.), 또는 기생충(nematode larvae) 등이 있다

(Shah *et al.*, 2011).

해안환경 모니터링을 위하여 특정지역의 미생물 오염도를 분석할 때는 병원성 미생물 보다는 쉽게 배양이 가능한 *Enterococcus*나 *Escherichia coli*와 같은 분변지표미생물(Fecal Bacteria)을 조사하고 있다(Boehm and Weisberg, 2005; Santoro and Boehm, 2007). 그람양성 세균인 *Enterococcus*는 그람음성 세균인 *E. coli*에 비하여 염분에 내성이 강하고 건조한 모래에서도 잘 서식하는 등 환경적응력이 높아서 해안환경 모니터링을 위한 지표미생물로 활용되고 있다(Mika *et al.*, 2009). 해수욕장 관리를 위한 지표미생물로는 *Enterococcus* 외에도 인체의 피부에서 떨어져 나와서 귀, 호흡기계통에 질병을 유발하는 *Staphylococcus aureus*, 또는 식중독을 일으키는 *Clostridium perfringens* 등이 대상이 되기도 한다(Curiel-Ayala *et al.*, 2012; Goodwin *et al.*, 2012).

지표미생물로 사용하는 장내 세균이나 피부에 있는 세균이 바다의 해수에 유입되면 삼투압, 온도, pH, 부족한 영양원 등의 원인 때문에 생존율이 급격히 감소하나, 모래에서는 생물막(biofilm)을 만들기 때문에 햇빛에 의한 유해자외선으로부터 보호를 받고, 온도변화에도 덜 민감하게 되어서 해수에 존재할 때보다 세균의 생존율이 더 높아진다(Davies *et al.*, 1995; Halliday and Gast, 2011). 또한 모래의 생물막에서 서식하는 세균들은 빗물이나 파도에 의하여 쉽게 제거되지도 않기 때문에, 해수욕장

\*For correspondence. E-mail: yhkhang@ynu.ac.kr; Tel.: +82-53-810-3051; Fax: +82-53-810-4663

의 모래에 서식하는 미생물 수를 감소시키기 위해서는 모래를 새로 보충하거나 교체해 주는 것이 필요하다(Hernandez *et al.*, 2014; Phillips *et al.*, 2014). 분변지표미생물이 많은 해수욕장에서 수영을 하는 사람들은 그렇지 않은 곳에서 수영을 하는 사람들보다도 질병에 걸릴 확률이 높아진다. 해변모래에 있는 세균의 밀도가 증가하면 그 모래를 만진 사람의 피부에 있는 세균의 수도 함께 증가하였으며(Heaney *et al.*, 2009; Whitman *et al.*, 2009), 항구나 하수처리장이 있는 부근의 해수욕장에서 검출된 *Enterococcus* 분포는 그곳에서 수영하는 사람들의 설사, 귀, 눈 등의 질병과 밀접한 관계가 있었다(Bonilla *et al.*, 2007; Colford *et al.*, 2012).

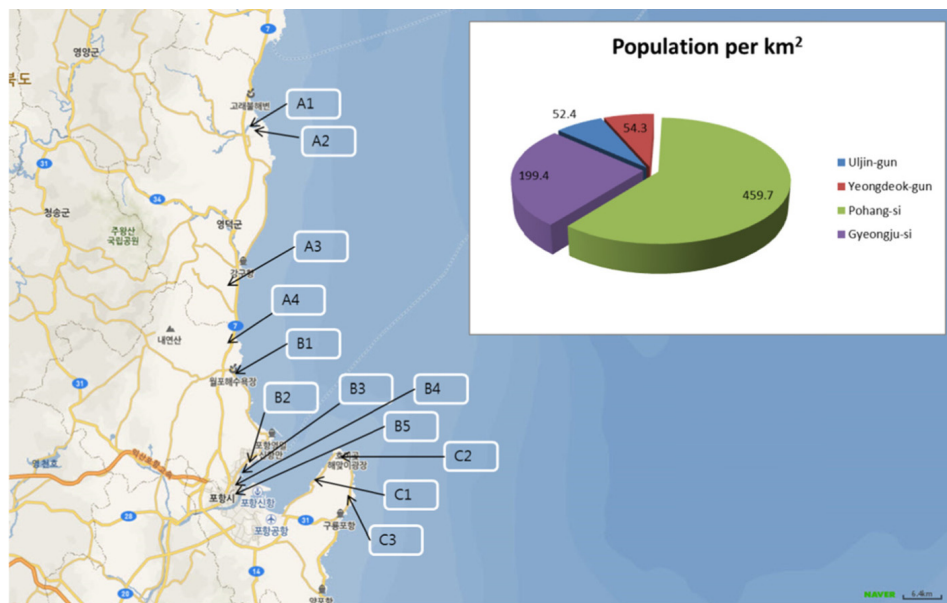
해변의 모래에 서식하는 분변지표미생물은 기존에는 배양이나 Polymerase Chain Reaction (PCR) 방법으로 조사되어 왔으나 (Smith and Osborn, 2009), 해당 방법으로는 정확한 검출이 쉽지 않아서 최근에는 Next Generation Sequencing (NGS) 기법을 적용하여 조사하고 있다(Halliday *et al.*, 2014). NGS 기법은 생활하수

나 사람의 분변에 많이 분포하는 Actinobacteria (Bifidobacteria, Coriobacteria), Bacteroidetes (Bacteroidia), Firmicutes (Clostridia) 와 같은 미생물 그룹이 환경에 낮은 밀도로 분포하고 있더라도 DNA 분석으로 간단하게 확인할 수 있는 장점이 있다(McLellan *et al.*, 2010; Gobet *et al.*, 2012).

경상북도 동해안에는 해수욕장으로 개발된 곳이 25개 이상 있어서 여름철에 많은 피서객들이 방문하고 있으나, 공중보건을 위하여 이 지역의 해변모래에 서식하는 미생물 분포에 대한 자료는 밝혀진 바가 없다. 본 연구는 인구밀도가 높은 포항시와 영덕군에 위치한 해수욕장의 해변모래에서 분변지표미생물을 포함한 환경미생물의 분포를 16S rRNA 유전자 pyrosequencing을 통한 분석방법으로 조사하였다.

해변의 모래는 2011년 10월 8일과 15일 이틀 동안에 경상북도 영덕군과 포항시에 소재한 해수욕장에서 12곳의 해변모래를 채취하였다(Fig. 1).

모래시료는 해수와 담수에 의한 미생물 분포의 변화를 조사



Site	Address	Latitude	Longitude
A1	Daejin-ri, Yeonghae-myeon, Yeongdeok-gun	36° 33' 59.7132" N	129° 25' 32.5524" E
A2	Daejin-ri, Yeonghae-myeon, Yeongdeok-gun	36° 33' 54.1116" N	129° 25' 30.4356" E
A3	Hajeo-ri, Ganggu-myeon, Yeongdeok-gun	36° 23' 20.2740" N	129° 24' 27.2952" E
A4	Jangsa-ri, Namjeong-myeon, Yeongdeok-gun	36° 17' 0.6720" N	129° 22' 31.1376" E
B1	Wolpo-ri, Cheongha-myeon, Buk-gu, Pohang-si	36° 12' 6.8832" N	129° 22' 17.2128" E
B2	Jukcheon-ri, Heunghae-eup, Buk-gu, Pohang-si	36° 5' 6.6012" N	129° 25' 2.5176" E
B3	Yeonam-dong, Buk-gu, Pohang-si	36° 5' 15.9828" N	129° 25' 6.7476" E
B4	Duho-dong, Buk-gu, Pohang-si	36° 3' 22.9392" N	129° 22' 43.2084" E
B5	Songdo-dong, Nam-gu, Pohang-si	36° 2' 15.6372" N	129° 22' 44.7708" E
C1	Heunghwan-ri, Donghae-myeon, Nam-gu, Pohang-si	36° 1' 37.2972" N	129° 30' 12.0060" E
C2	Homigot-myeon, Nam-gu, Pohang-si	36° 4' 41.5164" N	129° 34' 9.8652" E
C3	Guryongpo-ri, Guryongpo-eup, Nam-gu, Pohang-si	35° 59' 52.2240" N	129° 34' 1.3764" E

Fig. 1. Map and address of sample sites.

하기 위하여 영덕군 대진해수욕장에서 강과 바다가 합류하는 곳의 모래(A1)와, 해안에서 멀리 떨어진 강 옆의 모래(A2)를 채취하였다. 야생 조류들의 활동에 의한 영향을 조사하기 위하여 영덕군 하저해수욕장 부근의 하천에서 갈매기 무리가 서식하고 있는 지역의 해변모래(A3)를 채취하였다. 또한 해안에서 바다로 배출하는 생활하수가 해변모래에 서식하는 미생물 생태계에 미치는 영향을 조사하기 위하여 영덕군 장사해수욕장의 해변모래(A4), 포항시 월포해수욕장의 해변모래(B1), 포항시 영일신항만 부근의 죽천리 해변모래(B2)를 채취하였다. 이에 대한 대조군으로 생활하수에 대한 점원 또는 비점원 오염원이 없는 포항시 여남동 해수욕장의 해변모래(B3)를 채취하였다. 사람들의 많은 활동이 미생물 생태계에 미치는 영향을 조사하기 위하여 대도시나 산업지역 인근에 위치하여 해변공원 역할을 하는 포항시 영일대 해수욕장의 모래(B4)와, 포항제철소 항만에 인접한 해안의 모래(B5)를 채취하였다. 포항시 동해면 흥환리의 작은 항구 주변에는 페그몰이나 비닐포장지, 플라스틱 용기가 해변에 방치되어 있었는데, 해안의 생활쓰레기에 의한 미생물 생태계의 영향을 조사하기 위하여 이 지역의 해변모래(C1)를 채취하였다. 포항시 남구 호미곶 주변에서 관광객들에 의한 미생물 생태계의 영향을 조사하기 위하여 이곳의 모래(C2)를 채취하였고, 호미곶에서 남쪽으로 멀리 떨어져 있으며 주민들의 생활하수가 바다로 방출되고 있는 구룡포해수욕장의 해변모래(C3)를 채취하였다.

채취한 해변의 모래(약 10 g)는 멸균한 튜브에 넣어서 실험실로 운반한 즉시 냉장고(2°C)에 보관하였다. 각각의 모래시료 5 g을 멸균한 완충액 50 ml (100 mM phosphate buffer, pH 7.0)를 넣고 5분간 강하게 vortex하여, Genomic DNA kit (Qiagen, USA)를 사용하여 미생물들의 DNA를 추출하였다. 추출한 미생물의 genomic DNA는 16S rRNA 유전자 V1-V3 영역의 27F (5'-ATCGTACGACGAGTTTGATCMTGGCTCAG-3')와 518R (5'-ATCGTACGACWTTACCGCGGCTGCTGG-3') universal primers를 사용하여 Polymerase Chain Reaction (PCR)으로 16S rRNA 유전자를 증폭한 다음(Khang, 2013), 454 pyrosequencing으로 염기서열을 분석하였다. PCR 산물의 pyrosequencing과 염기서열 분석(taxonomic assignments, operational taxonomic unit, Shannon index, Simpson index)은 MacroGen(주)에서 제공하였다. 측정된 종의 수(Operational Taxonomic Unit, OTU), 다양도지수(Shannon index), 우점도지수(Simpson index)는 각 염기서열의 97% 이상의 유사성(sequence similarity)을 기반으로 조사하였다.

동해안의 해변모래는 여름철의 높은 기온과 피서객들로 인하여 해양 환경미생물의 이상 증식이 발생할 수 있는 여름철을 피하여 10월 중순에 채취하였다. 해변의 모래시료에서 추출한 DNA로 분석한 세균의 16S rRNA 유전자 염기서열은 시료당 3,790 ± 370 reads (95% 신뢰구간)를 얻었다. 해변 12곳의 모래시료에서 나타난 미생물 군집은 15 Phyla 그룹이었고, Unknown phyla의 분포는 1% 이하이었다.

생활하수가 바다의 해수와 만나는 지역에서 채취한 포항시 월포해수욕장의 해변모래(B1)와 영일 신항만 부근의 죽천리 해변모래(B2)에서는 다양도지수(Shannon index)가 높게 나타났

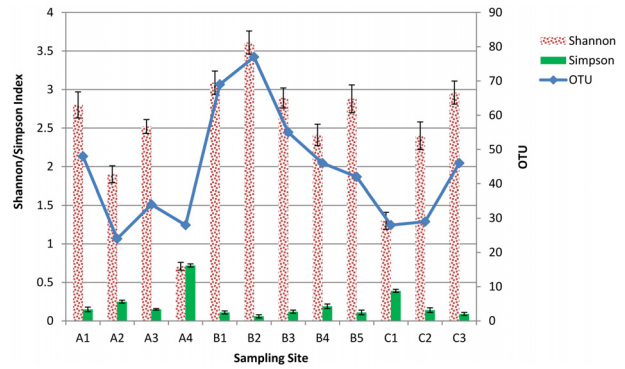


Fig. 2. Operational Taxonomic Unit (OTU) analysis of bacterial communities in beach sands (Error bars indicate 95% confidence levels).

고, 영덕군 장사해수욕장에 있는 흑색의 해변모래(A4)와 생활쓰레기가 퍼져있는 포항시 흥환리의 해변모래(C1)에서는 우점도지수(Simpson index)가 높게 나타났다(Fig. 2).

영덕군 대진해수욕장에서 강물이 바다와 합쳐지는 지점에 있는 해수에 젖은 모래(A1)와, 해안에서 멀리 떨어져 있으며 강 부근에 있는 건조한 모래(A2)에 서식하는 미생물그룹을 비교하였다. 파도에 의하여 해수에 젖은 A1 모래에서는 Acidobacteria (38%), Bacteroidetes (23%), Cyanobacteria (20%) 분포가 높고 Proteobacteria (9%) 분포는 낮았다. 강둑에 있는 건조한 A2 모래에서는 Bacteroidetes (21%) 분포는 비슷하였으나, Cyanobacteria는 검출이 되지 않았으며, Acidobacteria (5%) 분포는 낮았고, Proteobacteria 분포는 72%로 매우 높았다(Fig. 3). 해수에 젖은 모래와 건조한 모래를 비교하면 Proteobacteria 분포비율은 높아지고, Bacteroidetes 분포비율은 낮아지는 경향이 있다(Halliday et al., 2014).

A1모래에서 높게 나타난 Acidobacteria 분포는 바다와 가까이 있는 청결한 해변에서 채취한 B3 모래에서도 43%로 높게 나타났다. 바다의 쓰나미에 의하여 해수에 오염된 농지는 정상적인 농지보다 Acidobacteria의 분포가 30% 높아졌다는 자료

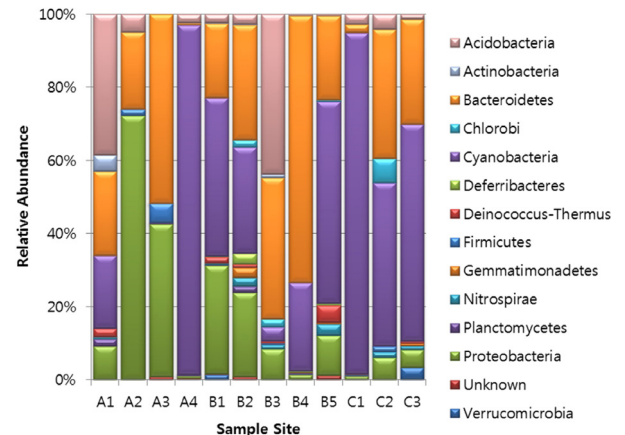


Fig. 3. Relative abundance of phyla containing >1% of total sequence tags in beach sand samples.

(Asano *et al.*, 2013)를 참고하면, A1 모래와 B3 모래에서 Acidobacteria 분포가 높게 나타난 것도 해수의 영향을 받은 것으로 보인다.

A2 모래에서 Proteobacteria 분포가 크게 높아진 것은 강물에 있는 미생물 분포에 영향을 받은 것으로 보인다. 강물이나 호수와 같은 담수에는 Proteobacteria 그룹은 높게 분포하고, Actinobacteria, Bacteroidetes, Firmicutes 그룹은 낮게 분포하고 있다(McLellan *et al.*, 2010). Proteobacteria는 하저해수욕장의 모래(A3), 월포해수욕장의 모래(B1), 영일신항만 주변의 모래(B2)에서도 20% 이상 분포하였다. 각 해변마다 서식하고 있는 Proteobacteria 종류에는 차이가 있었는데, A2 모래에서는  $\alpha$ -Proteobacteria (3% Rhodospirillales)가 우점하였고, A3 모래에서는  $\gamma$ -Proteobacteria (20% Pseudomonadales, 9% Alteromonadales)가 우점하였다. 생활하수와 바다의 해수가 교차하는 지역에는  $\delta$ -Proteobacteria가 분포하였는데, B2 모래에서는  $\delta$ -Proteobacteria (2% Desulfobacterales)와  $\alpha$ -Proteobacteria (10% Rhodospirillales)가 분포하였고, B1 모래에서는  $\delta$ -Proteobacteria (2% Desulfobacterales),  $\alpha$ -Proteobacteria (5% Rhodospirillales) 외에  $\gamma$ -Proteobacteria (18% Oceanospirillales)가 분포하였다(자료 미제시).

Bacteroidetes 분포는 다양도 지수(Shannon index)가 낮게 나타난 A4 모래와 C1 모래를 제외하고 모든 해변의 모래에서 20% 이상 분포하였다. 특히 영덕군 하저해수욕장의 A3 모래와 포항시 영일대해수욕장의 B4 모래에서 Bacteroidetes 그룹이 높게 나타났는데, A3 모래에서는 Flavobacteria (45%)와 Sphingobacteria (7%) 비율로 분포하였고, B4 모래에서는 Flavobacteria (70%)와 Sphingobacteria (3%) 비율로 분포하였다. 생활하수나 사람의 분변에는 Bacteroidetes 그룹에 속한 Bacteroidia, Flavobacteria, Sphingobacteria가 많이 분포하고 있다(McLellan *et al.*, 2010).

Cyanobacteria 그룹은 하수처리장에서 주로 분포하며, Cyanobacteria가 분비하는 이차대사산물은 세균의 생장을 저해하는 것으로 알려져 있다(Martins *et al.*, 2011). Cyanobacteria의 이차대사산물 때문인지 Cyanobacteria가 93% 이상 우점하고 있는 영덕군 장사해수욕장의 A4 모래와 포항시 흥환리의 C1 모래는 다른 지역의 모래와 비교할 때 미생물의 다양도지수(Shannon index)가 감소하였다(Fig. 2). 생활하수나 생활쓰레기와 같은 오염원이 유입되는 곳에서는 Cyanobacteria 분포가 증가하였는데, 대진해수욕장의 A1 모래에는 20%, 월포해수욕장의 B1 모래에는 43%, 영일신항만 부근의 B2 모래에는 29%, 영일대해수욕장의 B4 모래에는 24%, 포항제철소 항만의 B5 모래에는 55%, 호미곶의 C2 모래에는 45%, 구룡포해수욕장의 C3 모래에는 59%로 높게 나타났다. 그러나 해안에서 오염원이 없는 곳에서 채취한 대진해수욕장의 A2 모래, 하저해수욕장의 A3 모래, 여남동해수욕장의 B3 모래에서는 Cyanobacteria 분포가 4% 이하로 매우 낮았다. 이런 결과는 생활하수 등으로 인한 해변모래의 환경오염과 Cyanobacteria 분포 비율 사이에는 양의 상관관계가 존재함을 시사한다.

본 연구에서 밝혀진 동해안의 해변모래에 높은 비율로 분포하고 있는 일부의 미생물그룹(Acidobacteria, Bacteroidetes, Proteobacteria)은 비슷한 위도상에 있는 미국 Catalina Island (California)의 해변모래에서도 높게 분포하였다(Halliday *et al.*, 2014). 그러나 Catalina

Island에서는 Cyanobacteria가 2% 정도로 낮게 분포하였으나 동해안 해변에서는 20%-90% 정도로 높게 분포하였다. 동해안 해변에서 Cyanobacteria 분포가 높은 이유는 생활하수나 생활쓰레기 등으로 환경이 오염된 지역의 해변모래를 채취했기 때문인 것으로 보인다.

Firmicutes 그룹에 속한 Bacilli는 생활하수에서 많이 서식하고, Clostridia는 사람의 분변에서 많이 서식하고 있다(McLellan *et al.*, 2010). 동해안 해변에서 Bacilli는 A3 모래(5.4%), A2 모래(1.7%), C2 모래(1.5%)에서 검출되었으나, Clostridia는 검출되지 않았다. 동해안의 해변모래에서 Firmicutes와 같이 낮은 밀도로 분포하는 미생물 그룹은 주택의 생활하수가 해수와 혼합되는 지점에서 채취한 B2 모래에서 가장 다양하게 검출되었다. B2 모래에서는 황 성분이 있는 환경에서 서식하는 Chlorobi (2.1%), Deferribacteres (3.0%), Nitrospirae (2.4%)와 인 성분이 있는 환경에서 서식하는 Gemmatimonadetes (2.7%)를 포함하여, Acidobacteria (2.7%), Actinobacteria (0.3%), Deinococcus-Thermus (0.9%), Planctomycetes (1.8%)가 분포하였다(Zhang *et al.*, 2003; Takaki *et al.*, 2010; Anda *et al.*, 2014). Deferribacteres와 Gemmatimonadetes는 B2 모래에서만 검출이 되었으나, Actinobacteria는 A4 (4.4%) 모래에서, Chlorobi는 C2 (6.7%) 모래에서, Planctomycetes는 A1 (2.1%) 모래에서도 검출되었고, Deinococcus-Thermus (4.8%)와 Nitrospirae (3.0%)는 B5 모래에서도 검출되었다.

본 연구는 생활하수나 생활쓰레기 등으로 환경이 오염되었다고 판단되는 동해안의 해변모래를 중심으로 다양한 환경의 가을철 미생물 분포를 조사하였다. 동해안의 해변모래의 미생물 군집은 해수욕장 주변 환경에 따라 매우 다른 양상을 보였다. 동해안 해변에서 환경미생물 생태계의 변화를 종합적으로 파악하기 위해서는 계절별로 미생물 분포를 조사하는 연구가 더 필요할 것으로 보인다.

## 적 요

경상북도 영덕군과 포항시에 위치한 해수욕장 주변에서 생활하수나 생활쓰레기 등의 환경조건이 해변모래에 서식하는 미생물 분포에 어떤 영향을 미치는지를 조사하기 위하여, 10월 중순에 12곳의 해변모래를 채취하여 16S rRNA 유전자를 pyrosequencing 방법으로 분석하였다.

해수 부근의 청결한 모래에는 Acidobacteria, 담수 부근의 모래에는 Proteobacteria, 생활하수 부근의 모래에는 Cyanobacteria, 해변공원 부근의 모래에는 Bacteroidetes 그룹이 20-90% 정도로 높게 분포하였고, 생활하수가 해수와 합해지는 해변모래에서는 Actinobacteria, Chlorobi, Deferribacteres, Deinococcus-thermus, Firmicutes, Gemmatimonadetes, Nitrospirae, Verrucomicrobia 그룹이 1-5% 정도로 낮게 분포하였다.

## 감사의 말

본 연구는 국토해양부소관(경북쓰기랜드사업단) 연구개발사업의 연구비지원에 의해 수행되었습니다.

## References

- Anda, D., Büki, G., Krett, G., Makk, J., Márialigeti, K., Eröss, A., Mádl-Szónyi, J., and Borsodi, A.K. 2014. Diversity and morphological structure of bacterial communities inhabiting the Diana-Hygieia Thermal Spring (Budapest, Hungary). *Acta Microbiol. Immunol. Hung.* **61**, 329–346.
- Asano, R., Nakai, Y., Kawada, W., Shimura, Y., Inamoto, T., and Fukushima, J. 2013. Seawater inundation from the 2011 Tohoku tsunami continues to strongly affect soil bacterial communities 1 year later. *Microb. Ecol.* **66**, 639–646.
- Boehm, A.B. and Weisberg, S.B. 2005. Tidal forcing of enterococci at marine recreational beaches at fortnightly and semidiurnal frequencies. *Environ. Sci. Technol.* **39**, 5575–5583.
- Bonilla, T.D., Nowosielski, K., Cuvelier, M., Hartz, A., Green, M., Esiobu, N., McCorquodale, D.S., Fleisher, J.M., and Rogerson, A. 2007. Prevalence and distribution of fecal indicator organisms in South Florida beach sand and preliminary assessment of health effects associated with beach sand exposure. *Mar. Pollut. Bull.* **54**, 1472–1482.
- Colford, J.M. Jr., Schiff, K.C., Griffith, J.F., Yau, V., Arnold, B.F., Wright, C.C., Gruber, J.S., Wade, T.J., Burns, S., Hayes, J., and *et al.* 2012. Using rapid indicators for *Enterococcus* to assess the risk of illness after exposure to urban runoff contaminated marine water. *Water Res.* **46**, 2176–2186.
- Curiel-Ayala, F., Quiñones-Ramírez, E.I., Pless, R.C., and González-Jasso, E. 2012. Comparative studies on *Enterococcus*, *Clostridium perfringens* and *Staphylococcus aureus* as quality indicators in tropical seawater at a Pacific Mexican beach resort. *Mar. Pollut. Bull.* **64**, 2193–2198.
- Davies, C.M., Long, J.A., Donald, M., and Ashbolt, N.J. 1995. Survival of fecal microorganisms in marine and freshwater sediments. *Appl. Environ. Microbiol.* **61**, 1888–1896.
- Dwight, R.H., Fernandez, L.M., Baker, D.B., Semenza, J.C., and Olson, B.H. 2005. Estimating the economic burden from illnesses associated with recreational coastal water pollution—a case study in Orange County, California. *J. Environ. Manage.* **76**, 95–103.
- Ghinsberg, R.C., Dror, R., and Nitzan, Y. 1999. Isolation of *Vibrio vulnificus* from sea water and sand along the Dan region coast of the Mediterranean. *Microbios* **97**, 7–17.
- Gobet, A., Böer, S.I., Huse, S.M., van Beusekom, J.E., Quince, C., Sogin, M.L., Boetius, A., and Ramette, A. 2012. Diversity and dynamics of rare and of resident bacterial populations in coastal sands. *ISME J.* **6**, 542–553.
- Goodwin, K.D., McNay, M., Cao, Y., Ebentier, D., Madison, M., and Griffith, J.F. 2012. A multi-beach study of *Staphylococcus aureus*, MRSA, and *Enterococci* in seawater and beach sand. *Water Res.* **46**, 4195–4207.
- Halliday, E. and Gast, R.J. 2011. Bacteria in beach sands: an emerging challenge in protecting coastal water quality and bather health. *Environ. Sci. Technol.* **45**, 370–379.
- Halliday, E., McLellan, S.L., Amaral-Zettler, L.A., Sogin, M.L., and Gast, R.J. 2014. Comparison of bacterial communities in sands and water at beaches with bacterial water quality violations. *PLoS One* **9**, e90815.
- Heaney, C.D., Sams, E., Wing, S., Marshall, S., Brenner, K., Dufour, A.P., and Wade, T.J. 2009. Contact with beach sand among beachgoers and risk of illness. *Am. J. Epidemiol.* **170**, 164–172.
- Hernandez, R.J., Hernandez, Y., Jimenez, N.H., Piggot, A.M., Klaus, J.S., Feng, Z., Reniers, A., and Solo-Gabriele, H.M. 2014. Effects of full-scale beach renovation on fecal indicator levels in shoreline sand and water. *Water Res.* **48**, 579–591.
- Khang, Y. 2013. Comparison of bacterial diversity in the water columns of Goseong deep seawaters. *Kor. J. Microbiol.* **49**, 282–285.
- Martins, J., Peixe, L., and Vasconcelos, V.M. 2011. Unraveling cyanobacteria ecology in wastewater treatment plants (WWTP). *Microb. Ecol.* **62**, 241–256.
- McLellan, S.L., Huse, S.M., Mueller-Spitz, S.R., Andreishcheva, E.N., and Sogin, M.L. 2010. Diversity and population structure of sewage-derived microorganisms in wastewater treatment plant influent. *Environ. Microbiol.* **12**, 378–392.
- Mika, K.B., Imamura, G., Chang, C., Conway, V., Fernandez, G., Griffith, J.F., Kampalath, R.A., Lee, C.M., Lin, C.C., Moreno, R., and *et al.* 2009. Pilot- and bench-scale testing of faecal indicator bacteria survival in marine beach sand near point sources. *J. Appl. Microbiol.* **107**, 72–84.
- Mohammed, R.L., Echeverry, A., Stinson, C.M., Green, M., Bonilla, T.D., Hartz, A., McCorquodale, D.S., Rogerson, A., and Esiobu, N. 2012. Survival trends of *Staphylococcus aureus*, *Pseudomonas aeruginosa*, and *Clostridium perfringens* in a sandy South Florida beach. *Mar. Pollut. Bull.* **64**, 1201–1209.
- Phillips, M.C., Feng, Z., Vogel, L.J., Reniers, A.J., Haus, B.K., Enns, A.A., Zhang, Y., Hernandez, D.B., and Solo-Gabriele, H.M. 2014. Microbial release from seeded beach sediments during wave conditions. *Mar. Pollut. Bull.* **79**, 114–122.
- Russell, T.L., Sassoubre, L.M., Wang, D., Masuda, S., Chen, H., Soetjpto, C., Hassaballah, A., and Boehm, A.B. 2013. A coupled modeling and molecular biology approach to microbial source tracking at Cowell Beach, Santa Cruz, CA, United States. *Environ. Sci. Technol.* **47**, 10231–10239.
- Sabino, R., Rodrigues, R., Costa, I., Carneiro, C., Cunha, M., Duarte, A., Faria, N., Ferreira, F.C., Gargaté, M.J., Jílio, C., and *et al.* 2014. Routine screening of harmful microorganisms in beach sands: implications to public health. *Sci. Total Environ.* **472**, 1062–1069.
- Santoro, A.E. and Boehm, A.B. 2007. Frequent occurrence of the human-specific *Bacteroides* fecal marker at an open coast marine beach: relationship to waves, tides, and traditional indicators. *Environ. Microbiol.* **9**, 2038–2049.
- Shah, A.H., Abdelzaker, A.M., Phillips, M., Hernandez, R., Solo-Gabriele, H.M., Kish, J., Scorzetti, G., Fell, J.W., Diaz, M.R., Scott, T.M., and *et al.* 2011. Indicator microbes correlate with pathogenic bacteria, yeasts and helminths in sand at a subtropical recreational beach site. *J. Appl. Microbiol.* **110**, 1571–1583.
- Smith, C.J. and Osborn, A.M. 2009. Advantages and limitations of quantitative PCR (Q-PCR)-based approaches in microbial ecology. *FEMS Microbiol. Ecol.* **67**, 6–20.
- Takaki, Y., Shimamura, S., Nakagawa, S., Fukuhara, Y., Horikawa, H., Ankai, A., Harada, T., Hosoyama, A., Oguchi, A., Fukui, S., and *et al.* 2010. Bacterial lifestyle in a deep-sea hydrothermal vent chimney revealed by the genome sequence of the thermophilic bacterium *Deferribacter desulfuricans* SSM1. *DNA Res.* **17**, 123–137.
- Whitman, R.L., Przybyla-Kelly, K., Shively, D.A., Nevers, M.B., and Byappanahalli, M.N. 2009. Hand-mouth transfer and potential for exposure to *E. coli* and F+ coliphage in beach sand, Chicago, Illinois. *J. Water Health.* **7**, 623–629.
- Zhang, H., Sekiguchi, Y., Hanada, S., Hugenholz, P., Kim, H., Kamagata, Y., and Nakamura, K. 2003. *Gemmatimonas aurantiaca* gen. nov., sp. nov., a Gram-negative, aerobic, polyphosphate-accumulating micro-organism, the first cultured representative of the new bacterial phylum *Gemmatimonadetes* phyl. nov. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* **53**, 1155–1163.