

남조류 *Anabaena* 휴면포자의 연구 동향 및 방향

강필구 · 이송지¹ · 변명섭* · 윤성애¹ · 김현년¹ · 이재관¹ · 황순진²

국립환경과학원, ¹한강물환경연구소, ²건국대학교 환경과학과

Current Status and Perspectives in the Akinete Study of the Blue-green Algal Genus *Anabaena*. Kang, Phil-Goo, Song-Ji Lee¹, Myeong-Seop Byeon*, Sung-Ae Yoon¹, Hun-Nyun Kim¹, Jae-Kwan Lee¹ and Soon-Jin Hwang² (National Institute of Environmental Research, Incheon 404-708, Korea; ¹Han River Environment Research Center, Gyeonggi 476-823, Korea; ²Department of Environmental Science, Konkuk University, Seoul 143-701, Korea)

Abstract Some blue-green algal species such as those in the genus *Anabaena* causing severe algal blooms can produce akinetes, resting spores, in aquatic ecosystems. Germinated akinetes staying in the sediment as “seed banks” grow into vegetative cells under favorable conditions of light intensity, nutrient, and temperature. Therefore, akinete plays an important role in forming the nuisance bloom. However, little information is available in the ecological study of akinetes compared to that of vegetative cells in Korea. This review reports ecological and physiological characteristics of akinetes, especially of the blue-green algal genus *Anabaena*. We also suggest the feasible area of akinetes in the freshwater ecosystems. We expect that the suggested studies associated with akinetes will contribute to further understanding the life cycle and ecology of *Anabaena* and other algae.

Key words: akinete, *Anabaena*, blue-green algae, bloom

서 론

사계절이 뚜렷한 온대기후에서 서식하는 식물플랑크톤은 크게 수온과 광도 등 계절적 변화에 따라 천이하며, 주로 규조류, 녹조류, 남조류(blue-green algae) 등이 주요 천이 군집으로 알려져 있다(예, PEG 모델; Sommer *et al.*, 1986). 이 중 남조류는 부영양수역에서 여름과 가을에 걸쳐 우점하여, 겨울에는 거의 관찰되지 않고, 이듬해 봄 이후에 서서히 자라는 계절적 순환을 보인다. 일

련의 계절적, 공간적 환경조건은 조류 군집이나 특정 종이 생활하는데 우월한 조건을 줄 수도 있으며, 반면에 다른 군집이나 종에게는 악영향을 미친다(Suikkanen *et al.*, 2010). 악영향을 미치는 시기를 잘 버티고 다음의 성장을 준비하는 것을 일종의 생존전략이라 볼 수 있는데, 이러한 생존전략에는 수온이 낮은 겨울철에 성장을 멈추는 휴지기(resting stage)를 이용하여 장기간 생존을 유지하는 것을 예로 들 수 있다(Fryxell, 1983).

2011년 11월 팔당댐을 포함한 북한강수계에서 남조류인 *Anabaena crassa*가 대량 증식하였다(팔당댐앞 최대 11,000 cells mL⁻¹, 한강물환경연구소 자료). 이로 인한 이취미물질(예, Geosmin과 2-Methylisoborneol) 발생은 상수원 이용에 많은 불편을 야기하였다(i.e., Li *et al.*, 2013). 이러한 동계 남조류 대량증식은 두가지 측면

Manuscript received 12 December 2013, revised 28 March 2014,
revision accepted 31 March 2014
* Corresponding author: Tel: +82-31-770-7270, Fax: +82-31-773-2268,
E-mail: zacco@korea.kr

에서 통상적 이해에 대한 중요한 전환점을 제공하였는데, 첫째는 한강수계 남조류 성장은 초겨울에도 대량발생이 가능하며, 다른 하나는 남조류 특히, *Anabaena* spp.의 생존전략에 대한 연구의 필요성을 제기하였다는 점이다. 일반적으로 *Anabaena* spp.는 휴지기동안 휴면포자 형태로 겨울을 지내는 것이 주요 생존전략인 것으로 알려져 있다(Adams and Duggan, 1999).

생존전략의 이해를 위해서는 조류의 시간적 변화(발생, 성장과 사멸), 서식처 등 공간환경, 성장 필수조건(영양염류, 광도, 수온 등)이 종합적으로 결합된 생활사(life cycle) 연구가 선행되어야 한다. *Anabaena*의 생활사는 크게 부유성 영양(vegetative)세포와 저서성 휴면포자(akinete) 단계로 나뉜다(Suikkanen *et al.*, 2010). 현재까지 국내에서의 남조류 연구는 부유성 영양세포에 초점이 맞추어졌는데, 주로 생태학적 발생변동(bloom dynamics)과 환경인자와의 관계(Oh *et al.*, 1995; Lee *et al.*, 2003; Hur *et al.*, 2012), 영양세포의 성장 및 대사과 관련된 생리생태학적 연구(Kim *et al.*, 1999; Jheong *et al.*, 2007; Kim *et al.*, 2010; Park *et al.*, 2011; Hur *et al.*, 2012) 등이 대부분이었다. 이에 반해, 남조류 휴면포자의 연간변화 및 생리생태적 연구는 거의 없는 실정이다.

일반적으로 *Anabaena* 속을 포함한 남조류 휴면포자의 발아는 광도(Rother and Fay, 1977; Pandey and Kashyap, 1987), 수온(Pandey, 1989; Li *et al.*, 1997), 제한 영양염류(Rao *et al.*, 1987; van Dok and Hart, 1996; Hori *et al.*, 2002) 등에 영향을 받는다. 국내의 경우 Kim *et al.* (2005)에 의하면 서울 석촌호수에서 *Anabaena flos-aquae*의 휴면포자는 퇴적물 1g당 233에서 10,000 cells 범위를 보였으며, 발아는 저수온(5, 10°C)에서 높았다. 이외에 *Anabaena* 휴면포자와 관련된 국내 연구는 거의 없으며, 최근에 한강수계 환경기초조사사업으로 한강수계 휴면포자 분포 및 특성이 연구되고 있다(Han River Watershed Management Committee, 2012).

남조류 특정종의 생활사 연구를 위해서는 그 종의 생리·생태학적 이해가 종합적으로 접근되어야 한다. 또한 다른 군집에 속하는 조류종들과의 천이 및 공생관계를 위해서도 필수적이다. 따라서 본 연구에서는 1) *Anabaena* 속을 중심으로 휴면포자의 생리·생태적 특징을 소개하고, 2) 휴면포자의 분포 및 발아특성에 관한 연구내용을 정리하여 전반적인 연구 경향을 제시하고, 3) 앞으로의 휴면포자와 관련된 국내 실정에 맞는 연구방안을 제안하고자 한다.

본 연구의 서술에 앞서 분류학상 *Anabaena* 속 중 기체소포(gas vesicle)를 이용하여 부유하는 종들의 속명

은 Wacklin *et al.* (2009)의 연구 이후 *Dolichospermum* 속으로 변경되었음을 밝힌다. 따라서 본 연구에서도 변경된 속명을 사용하는 것이 분류학적인 측면에서 타당하나, 이전 국내 연구와의 연속성(예, Li *et al.*, 2013) 및 환경정책적인 이용측면(예, 환경부 조류경보제 운영상의 유해남조류 분류시 *Anabaena*로 사용됨)을 고려하여 아직까지 국내에서 통용되는 *Anabaena*라는 속명을 사용하였음을 밝힌다.

남조류와 휴면포자

1. 질소고정과 이형세포

남조류는 광합성 원핵생물의 한 그룹으로 산소생성 광합성을 시작한 최초의 유기생물이며, 화석연구에 의하면 지구상에 35억년 전부터 존재하였다(Schopf, 1994; 1996). 전 지구 일차생산량(광합성)의 20~30%를 차지한다(Peschek *et al.*, 2011). 프리캄브리안(Precambrian) 시대의 남조류 증가는 지구 대기를 혐기상태에서 호기상태로 바꾸어 놓아(Adams and Duggan, 1999), 산소를 이용하는 진핵생물의 출현을 가능케 한 것으로 보고되고 있다(Graham *et al.*, 2010).

남조류가 이러한 성장을 하게 된 배경에는 이들의 성장에 필요한 질소원을 대기에서 얻는 “질소고정” 능력에 있다(Adams and Duggan, 1999). 질소고정은 대기 질소가스(N_2)를 조류가 이용가능한 형태인 암모니아(NH_4^+)로 전환하는 효소인 nitrogenase에 의해서 이루어진다(Adams and Duggan, 1999). 그러나 이 효소가 산소와 민감하게 반응을 하기 때문에, 남조류에 의해서 생성된 대기 중 산소농도의 증가가 역으로 질소를 고정하는 남조류의 성장에 문제를 일으키게 된다(Adams and Duggan, 1999).

독성 부산물(산소)로부터 nitrogenase를 보호하기 위한 생존전략이 크게 두 가지가 있는데, 하나는 광합성과 질소고정을 하루 중에 나누어서 수행하는 것이다(Adams and Duggan, 1999). 예를 들면, 광합성을 낮에 하고 질소고정을 밤에 하는 것이다. 예를 들면 *Gloeothecae*, *Synechococcus* (Cyanothecae), *Oscillatoria* 속의 일부 분류군들의 경우 광합성을 낮에 하고 질소고정을 밤에 하는 것으로 알려져 있다(Fay, 1992; Gallon, 1992; Bergman *et al.*, 1997). 두 번째 전략은 이형세포(heterocyte, 과거에는 heterocyst로 불림; Graham *et al.*, 2010)를 생성하는 것이다(Adams and Duggan, 1999). 이는 주로 사상성 남조류(Nostocales 목과 Stigonematales 목)에서 관

Table 1. Akinete densities of the cyanobacterial genus *Anabaena* in the sediment surveyed from other studies.

Species	Sediment depth (cm)	Akinete density*		Location	Year	References
		Maximum	Average			
<i>A. circinalis</i>	0~2	$11 \times 10^3 \text{ g}^{-1}$	—	Murray River (Australia)	1999	Baker (1999)
	0~2	$70 \times 10^3 \text{ g}^{-1}$	—	Murray River (Australia)	1999	Baker (1999)
	2	$6 \times 10^3 \text{ g}^{-1}$	—	Seokchon Reservoir (Korea)	2001 to 2002	Kim <i>et al.</i> (2005)
<i>A. flos-aquae</i>	0~2	$61 \times 10^3 \text{ cm}^{-2}$	—	Littoral zone, Bugach Reservoir (Russia)	2002	Kravchuk <i>et al.</i> (2011)
	0~2	$600 \times 10^3 \text{ cm}^{-2}$	—	Pelagic zone, Bugach Reservoir (Russia)		
	5	$100 \times 10^3 \text{ cm}^{-2}$	—	Bugach Reservoir (Russia)		
<i>A. planktonica</i>	1	$100 \times 10^3 \text{ cm}^{-3}$	—	Cauldshiels Loch (UK)	1998	Head <i>et al.</i> (1998)
<i>A. ucrainica</i>	0~2	$7.2 \times 10^3 \text{ cm}^{-3}$	$7.2 \times 10^3 \text{ cm}^{-3}$	Daimon-Ike (Japan)	2006	Tsujimura and Okubo (2003)
	0~2	—	$1.0 \times 10^3 \text{ g}^{-1}$	Daimon-Ike (Japan)	1998 to 1999	Tsujimura (2004)

*Note that density units are different depending on research results.

찰되는데 기존에 광합성을 하던 영양세포가 이형세포로 변환된다(Adams and Duggan, 1999).

이형세포는 두꺼운 세포벽으로 인해 세포 내로의 산소기체의 확산을 차단하여, nitrogenase 생성을 위한 적합한 환경(혐기조건)을 조성한다. 이후 분자상태의 질소기체(N_2)를 고정하여 암모니아 형태로 변환한 다음, 아미노산(글루타민) 형태로 전환하여 인접(이근) 영양세포에게 공급한다(Sze, 1997). 또한 사상성 남조류 영양세포들은 내부 또는 바깥부분(terminal)에서 일정한 간격으로 주로 한 개 또는 두 개의 단일 세포형태로 존재한다(Adams and Duggan, 1999). 이는 이형세포로의 탄소공급은 인근에 부착된 영양세포들로부터 이루어지기 때문인데(Wolk *et al.*, 1994), 이러한 이유는 단일세포들로 존재하는 남조류(예, *Microcystis* 등)가 왜 이형세포를 생성 못하는지를 뒷받침한다(Adams and Duggan, 1999). 이형세포에 대한 상세한 대사, 기능 및 구조 등은 Adams and Duggan (1999)와 Graham *et al.* (2010)을 참고할 수 있다.

2. 휴면포자

진화적인 측면에서 이형세포 생성은 대략 30억년 전으로 추정된다(Adams and Duggan, 1999). 그러나 그보다 더 이전에 나타났던 생존전략이 바로 휴면포자이다(Giovannoni *et al.*, 1988; Wolk *et al.*, 1994; Adams, 1997). 그리스어원으로 a (없는)와 kinetos (운동성)라는 두 단어가 결합되어 “운동성이 없는(akinetos=motionless)”이라는 뜻을 지닌다. 휴면포자는 “두꺼운 세포벽(thick-

walled)을 가진 휴지기 단계의 세포(resting cell)”로 정의되며(Adams and Duggan, 1999), 두꺼운 세포벽과 세포 밖에 있는 여러 층의 외피(envelope)로 인해 일반 영양세포보다 크기가 크다(Nichols and Adams, 1982; Herdman, 1987, 1988). 휴면포자는 종에 따라 구형(sphere)이거나, 끝이 둥근 직사각형(rod) 모양이다. *Anabaena* 휴면포자의 종별 크기와 형태는 Li *et al.* (2000)를 참고할 수 있다. 이형세포를 생산하는 Nostocales 목(order)과 Stigonematales 목이 휴면포자를 생성한다(Adams and Duggan, 1999).

휴면포자가 갖는 중요한 의미는 바로 남조류 발생이 시작된다는 것인데, 일반적으로 휴면포자가 퇴적물에 서식하고 있다가 적합한 환경이 되면 포자가 발아(germination)하여 새로운 사상성 영양세포로 성장한다(Nichols and Adams, 1982; Herdman, 1987, 1988; Adams, 1992; Park *et al.*, 2013). 계절적인 환경변화를 고려해보았을 때, 휴면포자는 남조류가 겨울을 보내거나 건조시기를 견디기 위한 수단으로, 이듬해 성장을 위한 종자(seed)이며, 퇴적물은 종자은행(seed bank) 역할을 한다. 휴면포자 연구를 위해서는 분포량을 파악하는 것이 필요하다. 국내의 연구에서의 퇴적물 내 *Anabaena* 속의 휴면포자 분포결과를 Table 1에 제시하였다.

1) 생존특성

휴면포자를 만드는 남조류에는 *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Cylindrospermopsis*, *Gloeotrichia*, *Nodularia*, *Nostoc* 속 등이 있다(Agrawal, 2009; Graham *et al.*, 2010). 조류성장 단계별로는 주로 안정기(stationary

phase)에 도달했을 때 생성되는데, 일반적으로 열에 약하나, 추위와 건조한 환경에서는 잘 견딘다(Adams and Duggan, 1999). 생리적인 측면에서 영양세포와 비교하였을 때 휴면포자는 악조건(추위, 건조 등)에 적응하는 능력이 더 높다(Adams and Duggan, 1999).

예를 들면, *Anabaena cylindrica*의 휴면포자는 건조상태 및 암조건에서 5년 동안 생존하였으나, 영양세포는 비슷한 조건에서 2주도 생존하지 못하였다(Yamamoto, 1975). Livingstone and Jaworski (1980)은 64년 동안 퇴적물에서 서식했던 *Anabaena* spp. 휴면포자가 영양세포로 성장하였음을 보고했다[배양조건: 광도 $40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 18°C , 20~30일]. 그러나 Fay (1988)의 연구에서는 *Anabaena circinalis* 휴면포자가 영양세포보다 건조조건에 대한 생존우월성을 보이지 않았다.

다른 휴면포자의 경우, *Nostoc* PCC (pasteur culture collection) 7524의 휴면포자는 4°C 암조건에서 15개월 생존하였으나, 영양세포는 7일만에 사멸하였다(Sutherland *et al.*, 1979). *Cyanospira* spp.의 휴면포자는 7년 동안의 건조상태에서도 높은 발아율을 보였다(Sili *et al.*, 1994). 요약하면, 휴면포자는 영양세포보다 악조건에서 더 오랜기간을 생존하여 발아 잠재력을 내포하고 있다. 또한 종 특이적인 특성을 보이며, 현장조건에 따라 발아는 다른 경향을 보인다.

2) 물질함량 및 대사능력

휴면포자내 질소저장의 기능은 주로 cyanophycin(아미노산 중 아스파라긴과 아르기닌의 중합체, Graham *et al.*, 2010)이 담당하며, *Nostoc* PCC 7524 휴면포자의 질소함량은 영양세포의 함량보다 8배 높았다(Sutherland *et al.*, 1979). 영양세포보다 더 높은 질소함량을 지니는 것은 휴면포자의 크기증가(예, *Anabaena cylindria* 경우, 영양세포보다 10배 이상의 부피; Fay, 1969)가 원인일 수 있다. 또한 *Anabaena cylindria* 휴면포자는 영양세포보다 두배의 DNA, 10배 이상의 단백질을 지녔으나, RNA는 같은 수준이었다(Simon, 1977). *Nostoc* PCC 7524는 RNA, DNA, 단백질의 함량이 영양세포와 휴면포자가 서로 같았다(Sutherland *et al.*, 1979).

반면에, 휴면포자의 CO_2 및 질소고정 능력은 매우 낮거나 거의 없는 것으로 알려져 있다(Rai *et al.*, 1985; Rao *et al.*, 1987; Sarma and Ghai, 1998). 호흡능력은 세포의 성숙도에 따라 증가하나, 노쇠한 휴면포자는 호흡능력이 소실된다(Chauvat *et al.*, 1982; Herdman, 1987). *Nostoc spongiaeforme*의 휴면포자를 분리하여 실험한 결과, 단백질과 지질 합성능력, 암조건에서 호흡 및 명

조건에서 산소발생 등 대사능력은 어느 정도 유지하는 것으로 보고되었다(Thiel and Wolk, 1983).

3) 이형세포와의 관계

휴면포자는 이형세포를 만드는 남조류에 의해서만 발생하지만, 이형세포 발생이 어려운 환경에서도(예, 질소가 충분한 환경) strain으로부터 생성될 수 있다(Adams and Duggan, 1999). 예를 들면 오랜시간동안 질소가 공급된 배양(Sodium nitrate 첨가)에서 *Anabaena* sp. strain CA의 모든 세포가 휴면포자로 전환되었다(Adams and Duggan, 1999).

또한 이형세포의 존재 유무는 영양세포가 휴면포자로 전환되는 위치에 매우 중요한 역할을 한다. 예를 들면, *Anabaena* sp. strain CA의 경우 이형세포가 없을 때는 휴면포자의 위치가 임의적이었지만, 이형세포 존재 하에서는 이형세포들간 중간에서 발생하였다(Adams and Duggan, 1999). *Anabaena cylindrica*의 경우는 이형세포의 옆에서 휴면포자가 발생하였으며, *Anabaena circinalis*는 이형세포와 조금 떨어진 위치에서 발생하였다(Fay *et al.*, 1984; Li *et al.*, 1997). 이형세포와의 위치적 연관성에 관해서 정확한 해석은 아직 없으나, 이형세포가 cyanophycin 형태로 질소성분을 다량 축적하고 있다는 점으로 보아, 영양분을 휴면포자에 공급하는 역할을 하고 있음을 추정할 수 있다(Adams and Duggan, 1999).

4) 휴면포자 생성에 영향을 주는 인자

휴면포자 생성에 여러 가지 요인(예: 광도, 수온, 영양염류 등)들이 복합적으로 작용을 하지만, 주요 요인으로 빛 제한을 들 수 있다. 이것은 실험실 배양실험을 통해서 뚜렷한 결과를 보인 바 있는데, 영양염류가 풍부한 조건에서 조류의 지수성장 말기에 self-shading에 의해 휴면포자가 생성된 것이 여러차례 보고되었다(Fay, 1969; Nichols and Adams, 1982; Fay *et al.*, 1984; Wyman and Fay, 1986; Herdman, 1987, 1988). Nichols *et al.* (1980)의 연구에서 *Anabaena cylindrica* 포자생성은 광도와 양의 관계를 보였다. 또한 *Nostoc* PCC 7524에 광을 제한하였을 때, 탄소원(sucrose)를 첨가하여도 휴면포자 생성이 지연되었다(Sutherland *et al.*, 1979).

영양염류(주로 인산염) 부족 또한 휴면포자 생성의 제한요인이 된다. *Anabaena circinalis*의 경우, 인산염 제한이 휴면포자 발생의 주된 요인이었으며, 질소, 무기탄소, 철, 미량원소 등 다른 제한요인에 관한 영향은 없었다(van Dok and Hart, 1996). *Anabaena* spp.로 실험한 경우 수온이 제한요인인 경우도 있으며(Li *et al.*, 1997), *Anabaena doliolum* (Rao *et al.*, 1987)과 *Anabaena toru-*

Table 2. Germination rates (%) in various conditions (temperature, light intensity, and culture time) of the cyanobacterial genus *Anabaena* surveyed from other studies.

Species	Germination rate (%)	Conditions			References
		Temperature (°C)	Light intensity ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ or klux*)	Culture duration	
<i>Anabaena circinalis</i>	0	14			Fay (1988)
	10	16			
	9	17			
	17	18			
	42	20			
	48	22			
	11	30			
<i>A. circinalis</i>	22		15	1 day	van Dok and Hart (1997)
	17		30		
	18		50		
	25		15	2 days	
	28		30		
	23		50		
	23		15	3 days	
	25		30		
	25		50		
<i>A. circinalis</i>	0	10		1 day	Baker and Bellifemine (2000)
	8	15			
	12	20			
	15	25			
	13	30			
	9	35			
	0	38			
	1	10		2 days	
	12	15			
	19	20			
	2	25			
0	30		3 days		
2	35				
1	38				
3	10				
<i>A. circinalis</i>	12	15		3 days	Baker and Bellifemine, 2000
	0	20			
	1	25			
	0	30			
	0	35			
	0	38			
	0	38			
<i>A. circinalis</i>	15.4	25		1 day	Baker and Bellifemine (2000)
	8.5	35			
	1	38			
	1.4	10		2 days	
	11.9	15			
	19.4	20			
12	15		3 days		
<i>A. flos-aquae</i>	49	5		14 days	Kim <i>et al.</i> (2005)
	51	10			
	24	15			
	2	20			

Table 2. Continued.

Species	Germination rate (%)	Conditions			References	
		Temperature (°C)	Light intensity ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ or klux*)	Culture duration		
<i>A. flos-aquae</i>	2	30			Kim <i>et al.</i> (2005)	
	53		5	14 days		
	53		15			
	48		30			
<i>A. iyengarii</i>	0	29	0*		13 days	Agrawal and Singh (2000)
	0	29	0.1*			
	38	29	0.3*			
	26	31	0.5*			
	20	35	2*			
	0	41	3*			
	0	29	0*	23 days		
	0	29	0.1*			
	48	29	0.3*			
	50	31	0.5*			
<i>A. ucrainica</i>	41	35	2*	20 days	Tsuji-mura and Okubo (2003)	
	0	41	3*			
	0	5				
	3	8				
	30	11				
	70	14				
	42	17				
	70	20				
<i>A. ucrainica</i>	70	23		3 days	Tsuji-mura (2004)	
	30	26				
<i>A. ucrainica</i>	44	29				
	44	32				
<i>A. ucrainica</i>	20	5		3 days	Tsuji-mura (2004)	
	0	25				
<i>A. vaginicola</i>	94	25			Rai and Pandey (1981)	
	5	35				

losa (Sarma and Khattar, 1993)의 경우 C:N비가 휴면포자 발생에 중요한 역할을 하였다. 이는 전반적으로 종별로 휴면포자를 제한하는 요인은 다양하나, 주로 광도, 영양염류, 수온 등으로 제한할 수 있다. 또한 생태적 환경변화로 인한 생리적 자극(예, 영양염류 제한으로 인한 세포밀도 감소)이 휴면포자 발생에 영향을 주는 것으로 해석된다. 기존의 연구를 종합해보면 뚜렷한 요인을 파악하기는 어려우나, 무엇보다 중요한 것은 개개의 요인들에 대한 영향을 이해하고, 상호간의 복합적인 영향으로 발전시키며, 다양한 현장 조건들과의 연계시키는 것이 중요하다.

5) 포자발아

포자의 발아는 영양세포로 성장하는 데 있어서 매우

중요한 역할을 한다. 여러 변수가 작용을 하지만, 광도는 recruitment (포자의 상층부터 발아까지 일련의 과정)의 방아쇠 역할(triggering factor)을 하며, 수온상승은 휴면포자의 대사활성을 증가시켜 triggering부터 발아까지의 반응시간에 영향을 준다(Roelofs and Oglesby, 1970). 국내외 발아율에 관한 연구결과를 Table 2에 정리하였다.

광도는 전반적으로 발아와 양의 관계를 보인다. 이는 실험실내 휴면포자 배양시료에 성장배지만을 더 첨가하여 휴면포자가 이용가능한 광도를 증가시켰을 때, 휴면포자의 발아가 증가되는 것으로도 쉽게 관찰된다(Herdman, 1987, 1988). 발아는 광합성 과정 중 광계(photo-system) I과 II가 원활히 수행될 때 잘 일어난다(Herdman, 1987, 1988). 광계 II를 억제하는 3-(3,4-dichlorophenyl)-1,1-dimethylurea를 첨가 하였을 때, 발아가 제

한되는데 이때는 순환적 광인산화와 호흡과정이 발아를 위해서 필요하다(Herdman, 1987, 1988).

암조건에서는 발아가 거의 진행되지 않는다(Adams and Duggan, 1999). 광도에 의한 종별 발아반응도 다양하다. 예를 들면 *Nodularia spumigena* 휴면포자는 낮은 광도($< 9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 또는 적색광에서 발아가 가능하며(Huber, 1985), *Anabaena doliolum* 휴면포자 경우 광합성색소가 없기 때문에(Rai *et al.*, 1985) 발아를 위한 에너지공급은 휴면포자로 분리되기 전 영양세포에서 받는다. 이를 충족시키기 위해서는 발아개시 후 24시간동안 산소생성 광합성이 진행되어 탄소 저장물질의 호기성 산화를 필요로 한다(Rai *et al.*, 1985). *Anabaena circinalis* (van Dok and Hart, 1997)와 *Nodularia spumigena* (Huber, 1985)는 광과 인산염이 발아의 필수조건이었다.

수온도 발아에 영향을 주지만 같은 수온 내에서도 포자 발아수는 다르다(Karlsson-Elfgren, 2003). 이는 퇴적물 내에서 포자들의 상태, 예를 들면, 성숙도(maturation)와 나이(age) 등이 서로 다르기 때문이다. 요약하면 발아의 여부 및 발아율에 영향을 주는 요인은 여러 환경요인들이 복합적으로 작용을 하는 것으로 보인다. 또한 수체 내의 물리화학적 환경조건, 예를 들면, 체류시간, 휴면포자 서식수심, 산소조건 등도 영향을 미치는 것으로 알려져 있으므로 실험실 조건보다는 더 다양한 요인들이 관여한다.

발아 이후에는 안이 비어있고 한쪽 끝이 열린 포자껍질(예, "O" 형태의 포자가 발아후 "C" 모양이 됨)이 발견되며, 종종 포자 전체 껍질이 용해되면서 포자가 발아된다(Adams and Duggan, 1999). 질소가 부족한 상태에서 발아된 포자는 보통 동시에 이형세포를 만든다. 예를 들면, *Nostoc* PCC 7524 (Sutherland *et al.*, 1985), *Anabaena* PCC 7937, *Nostoc* PCC 6720 (Skill and Smith, 1987), *Cyanospira capsulate* (Sili *et al.*, 1994)는 영양세포 3개 길이의 발아가 진행되었을 때 세포말단(terminal)에서 맨 처음 이형세포가 생성되기도 한다.

6) 발아시 생화학적 변화

발아과정 중에 발생하는 생화학적 변화에 관한 연구는 수행하기가 상당히 어렵다. 왜냐하면 휴면포자 근접전체가 일정 조건에서 동시에 발아되어야 하기 때문이다(Rai *et al.*, 1988; Sili *et al.*, 1994). 그럼에도 불구하고 *Nostoc* PCC 7524 (Sutherland *et al.*, 1985a, b) 휴면포자에 관한 발아연구는 좋은 연구사례가 된다. 발아하기 시작한 휴면포자를 바로 질소결핍 배지에 옮겼을 때, 휴면포자의 단백질 합성은 11시간동안 지속되었으며, RNA

는 발아기간 내내 합성되었다. 그러나 DNA는 발아시작 80분 이후에서야 합성이 시작되었다(Herdman, 1987). 요약하면, DNA 합성 측면에서 휴면포자와 이형세포의 생화학적 반응은 다를 수 있다. 왜냐하면 DNA 합성을 억제하는 $\text{C}_8\text{H}_{10}\text{O}$ (phenethyl alcohol)를 첨가하였을 때, 발아는 계속 진행되었으나, 질산염 존재시 이형세포 생성은 억제되었기 때문이다.

발아시 단백질합성에 사용되는 질소는 기존 질소 저장소인 cyanophycin과 보조색소인 phycocyanin에서 공급되지 않았는데, cyanophycin은 발아 후 6시간동안 분해되지 않았으며, 또한 phycocyanin 합성에도 소비가 되지 않았다. 또한 질소고정을 통한 기작도 발아에 필요한 질소가 공급되지 않았다(Adams and Duggan, 1999). Sutherland *et al.* (1985a, b)에 의하면, 발아시 질소는 두꺼운 포자껍질(펩티도글리칸 층)에서 공급된다. 이와 비슷한 사례가 Sili *et al.* (1994)의 연구에서도 보고된 바 있는데, cyanophycin을 함유하지 않는 *Cyanospira* spp.에 의해서도 비슷한 결과가 관찰되었다.

7) 유전자연구

휴면포자 연구 분야 중 가장 빈약한 연구부분이 바로 유전자(gene)다. 기존의 유전자 연구는 이형세포 생성과 대부분 연관되었다(Adams and Duggan, 1999). 그러나 이형세포의 선조격이 바로 휴면포자이고 대부분의 연구를 종합하여 보면 이형세포와 휴면포자와의 연관된 유전자는 거의 같은 것으로 보인다. 예를 들면 *Nostoc ellipsosporum*의 hetR 유전자(Wolk *et al.*, 1994)와 *Anabaena variabilis* ATCC 29413의 hepA 유전자의 연구에서도 종별로 같은 유전자가 휴면포자와 이형세포의 기작에 관여하였다. 이형세포의 유전자에 대한 개략적인 정리는 Adams and Duggan (1999)를 참고할 수 있다.

8) 휴면포자의 생활사 (Life cycle)

그간의 연구를 종합하여 *Anabaena* 속의 생활사를 Fig. 1에 정리하였다. 가을철 대량발생 이후 *Anabaena*는 성장환경 조건이 불리해 지면 휴면포자가 생성된다. 이때 기체세포의 수가 감소하고 세포벽은 두꺼워져서 세포가 커진다. 이후 세포밀도의 증가로 퇴적물로 침강하게 되며, 겨울을 보내게 된다(Wildman *et al.*, 1975; Moore *et al.*, 2004; Graham *et al.*, 2010). 다시 봄이 되어 수온이 상승하는 등 환경조건이 유리해 지면, 휴면포자가 발아를 하게 된다. 이때 광이 중요한 역할을 하게 되는데, 주로 낮은 수심에 서식하는 휴면포자가 빛의 이용이 용이하며 수온이 상대적으로 높아 혼합층 형성이 잘되어 깊은 수심의 휴면포자보다는 성장에 유리하다(Head *et al.*,

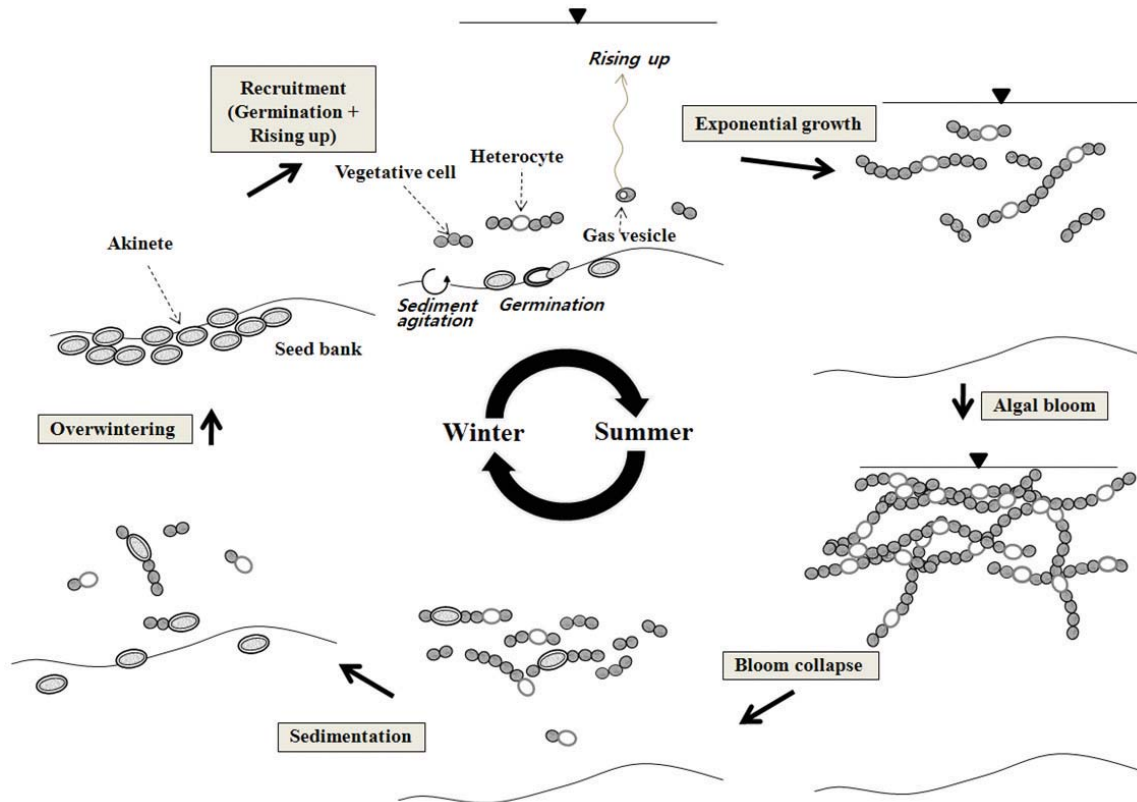


Fig. 1. A conceptual scheme of the life cycle in the cyanobacterial genus *Anabaena*. Modified from Yamamoto and Nakahara (2009) and Suikkanen *et al.* (2010).

1999; Karlsson-Elfgren and Brunberg, 2004; Rengefors *et al.*, 2004). 이후 대사가 활성화되고, 세포분열로 사상체가 형성하게 된다(Wildman *et al.*, 1975; Moore *et al.*, 2004; Graham *et al.*, 2010). 퇴적물 근처의 광도는 낮기 때문에 보통 원활한 광합성을 하기에는 불리하므로, 보통 이러한 조건에서는 기체세포가 다시 생성되어(Graham *et al.*, 2010) 수표면근처로 사상체가 상승하게 된다. 이러한 일련의 과정을 거치면서 성장과 사멸의 순환을 보이며 다른 종들과의 경쟁을 통해 천이를 하게 된다.

연구 방향

조류대발생을 일으키는 남조류 속 단위의 발생 및 변화 연구는 조류성장을 예측하고, 추후 수질관리를 하는데 있어서 매우 중요하다. 특히 남조류가 크게 우점하는 지역에서는 필수적이며, 이러한 연구를 위해 휴면포자의 생리·생태학적 특성에 대한 이해가 선행되어야 한다. Table 3에 국내 실정에 적합한 연구방향을 제시하였다.

휴면포자가 수체 내에서 어느 지점에 얼마나 분포하는지를 조사하는 것은 기본적인 내용이다. 또한 현재는 현미경을 이용하여 분포량을 조사하고 있으나(예, panning 방법), 장기적인 측면에서는 유전자 연구와 함께 분자탐침기법에 의한 연구가 필요하다. 남조류 속단위의 생리생태학적 이해를 위해서는 서식 환경과 기상 및 수리수문조건도 염두해 두어야 하는데, 예를 들면 퇴적물의 성장에 대한 영향을 들 수 있다. 강우시 탁수의 유입으로 인해 입자가 큰 모래와 같은 물질들이 퇴적층을 형성한다. 휴면포자의 입장에서는 포자가 퇴적되는 과정에서 모래입자들 사이로 빠져 들어가게 되는 점과 이동성이 좋은 모래로 인하여 퇴적물 표층에 서식하기 어려운 환경이 된다(Tchernousova *et al.*, 1968). 또한 생활사에서 언급한 것처럼 깊은 수심보다는 얇은 수심이 휴면포자가 서식하기에 유리한 조건이 되므로, 수체 연안대 퇴적물이 휴면포자 서식의 좋은 환경이 될 수 있다(Kravchuk *et al.*, 2002, 2006).

휴면포자의 생성, 상승, 침강 등을 이해하기 위한 도구로써 탄소와 질소의 안정동위원소 연구($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$)를

Table 3. Suggested research of cyanobacteria akinetes.

1. Research of the distribution of akinetes in lakes and rivers	
-	Long-term monitoring of akinete density in sediments in large lakes and rivers
-	Relationship between sediment characteristics and akinete distribution
-	Variation of akinetes with depth and the effect of storm runoff on the variation
-	Improvement of akinete counting methods such as fluorescence <i>in situ</i> hybridization and quantitative real-time polymerase chain reaction (PCR)
2. Research of the germination of akinetes	
-	Variation of germination rates on various conditions such as temperature, light intensity, nutrient and bioturbation
-	Effect of the change of photoperiod (i.e., L:D=1:1 or 2:1, etc.) on the germination
-	Effect of the maturation time of akinete on the germination
3. Research of the relationship between akinete and vegetative cell	
-	Time and duration of the growth from akinete into vegetative cell
-	Effect of water depth on akinete recruitment and algal growth
-	Contribution of recruitment to the pelagic production of vegetative cells
-	Effect of turbid water on the recruitment of akinetes
4. Research of the life-cycle of cyanobacterial genus Anabaena	
-	Study of the rate of migration up and deposition of akinetes
-	Comparison of the life-cycle in lotic versus lentic aquatic ecosystems
-	Establishment of ecological model to predict cyanobacterial growth

제안할 수 있다. 휴면포자 자체의 안정동위원소 값은 국내외에서 연구된 적이 거의 없다. 포자만을 분리하여 채집하는 어려움이 대표적인 원인일 수 있다. 그러나 휴면포자와 영양세포와의 영양학적 관계, 포자가 서식하는 퇴적물의 현장 유기물 조건 등의 중요성을 고려했을 때 장기적인 측면에서 휴면포자, 조류, 퇴적물간의 안정동위원소 연구는 반드시 필요하다.

그렇다면 퇴적물 내에서 서식하는 모든 휴면포자가 발아하여 영양세포 생산에 기여를 하는 것일까? 앞서 제시한 것처럼 발아율에 대한 연구는 많은 가능성을 내포하고 있다. 환경조건별, 종별로 다양한 발아율을 보이고 있으며 이는 수체의 환경조건에 따라 다시 변할 수 있다. 또한 발아에 많은 영향을 미치는 광도에 대한 변화도 다각적으로 접근할 수 있다(예, 광흡수기간 조절 등). Karlsson-Elfgren (2003)은 남조류 *Gloeotrichia echinulata* 휴면포자의 발아는 포자가 생성된 가을에는 거의 일어나지 않음을 관찰하였다. 이는 포자의 성숙도(maturation; 포자로 발생되고 난 이후 경과된 시간)가

포자발아에 영향을 미친다고 해석할 수 있다.

휴면포자 연구의 필요성과 연관된 궁극적인 질문 중 하나는 “휴면포자의 recruitment가 수체 개방수역(pelagic zone)의 남조류 생산에 얼마나 많은 기여를 하는가?”이다. 기존 연구결과를 정리하면, 휴면포자는 남조류 발생의 시작점이나, 휴면포자가 전체 남조류 발생을 대표할 수는 없을 것으로 예상된다(Head *et al.*, 1999). 그러나 영양세포의 성장가능성이 높은 수준으로 휴면포자가 항상 존재한다면 휴면포자가 미치는 영향을 무시할 수 없다. 더욱이 우리는 2011년 11월 한강수계에서 *Anabaena* 대량발생을 경험한 바 있다.

위에서 제시한 연구분야를 종합해보면 이는 생활사에 대한 이해로 정리될 수 있다. 구체적인 생활사에 대한 이해를 위해서는 recruitment의 상승량(migration up)과 휴면포자의 침강량(deposition)이 필요하다. 또한 국내 강우조건을 고려했을 때, 하류 수계로 이동되는 부분도 고려될만하다. 이를 위해서는 수질 또는 생태모델링이 뒷받침되어야 한다. 실제 수생태계에서는 수십종 이상의 식물플랑크톤이 같이 공존하며 동물플랑크톤, 어류, 수초 등이 같이 존재하므로, 생활사에 대한 연구는 어느 특정 종에 대한 연구결과로만 해석되어서는 안된다. 또한 우리가 휴면포자를 연구하는 궁극적인 목적은 이를 통해 조류대발생에 의한 피해를 줄이기 위한 것이므로 이와 연관된 이취미 물질 및 독소와의 관계도 반드시 고려하여야 한다. 아울러 본 연구에서 제시한 연구항목은 장차 휴면포자의 연구를 위한 기초적인 배경 연구를 제안한다.

적 요

남조류는 겨울철에 휴면포자의 형태로 퇴적층에서 존재하다가 적합한 환경조건이 되었을 때 다시 영양세포로 전환된다. 이렇게 전환된 영양세포는 성장에 적합한 환경이 되었을 때 대량증식 하게 되어 수체 내에서 우점한다. 이전까지의 국내 대부분의 연구는 수체 내 영양세포의 변동과 환경인자와의 관계 또는 영양세포에 대한 생리생태적 연구부분에 국한되었다. 하지만, 휴면포자에서 영양세포로 진행되는 부분에 대한 연구가 조류 대량증식의 궁극적인 기작이 되므로 휴면포자에 대한 연구는 조류의 생활사를 이해하는 데에도 매우 중요하다. 또한 다른 조류들간의 변동 및 천이의 연구를 위해서도 필수적이다.

사 사

본 연구는 한강수계관리위원회 2013년 한강수계환경기초조사사업 “유해조류에 의한 이취미물질 발생원인 조사 및 관리방안 연구”사업의 연구비 지원에 의하여 수행되었습니다. 자료정리를 도와주신 박지연, 김진용 님과 수정에 도움을 준 김용진 박사께도 감사의 마음을 전합니다. 또한 귀중한 의견을 주신 3명의 검토위원들께도 감사의 말을 전합니다.

REFERENCES

- Adams, D.G. 1992. Multicellularity in cyanobacteria, p. 341-384. *In: Prokaryotic structure and function* (Mohan, S., C. Dow. and J.A. Cole, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Adams, D.G. 1997. Cyanobacteria, p. 109-148. *In: Bacteria as multicellular organisms* (Shapiro, J. and M. Dworkin, eds.). Oxford University Press, Oxford, UK.
- Adams, D.G. and P.S. Duggan. 1999. Heterocyst and akinete differentiation in cyanobacteria. *New Phytologist* **144**: 3-33.
- Agrawal, S.C. 2009. Factors affecting spore germination in algae. *Folia Microbiologica* **54**: 273-302.
- Agrawal, S.C. and V. Singh. 2000. Vegetative survival, akinete formation and germination in three blue-green algae and one green alga in relation to light intensity, temperature, heat shock and UV exposure. *Folia Microbiologica* **45**: 439-446.
- Baker, P.D. 1999. The role of akinetes in the development of cyanobacterial populations in the lower Murray River, Australia. *Marine & Freshwater Research* **50**(3): 265-279.
- Baker, P.D. and D. Bellifemine. 2000. Environmental influences on akinete germination of *Anabaena circinalis* and implications for management of cyanobacterial blooms. *Hydrobiologia* **427**: 65-73.
- Bergman, B., J.R. Gallon, A.N. Rai and L.J. Stal. 1997. N₂ fixation by non-heterocystous cyanobacteria. *FEMS Microbiology Reviews* **19**: 139-185.
- Chauvat, F., B. Corre, M. Herdman and F. Joset-Espardellier. 1982. Energetic and metabolic requirements for the germination of akinetes of the cyanobacterium *Nostoc* PCC 7524. *Archives of Microbiology* **133**: 44-49.
- Fay, P. 1969. Cell differentiation and pigment composition in *Anabaena cylindrica*. *Archives für Mikrobiologie* **67**: 62-70.
- Fay, P. 1988. Viability of akinetes of the planktonic cyanobacterium *Anabaena circinalis*. *Proceeding of the Royal Society of London, Series B* **234**: 283-301.
- Fay, P. 1992. Oxygen relations of nitrogen fixation in cyanobacteria. *Microbiological Reviews* **56**: 340-373.
- Fay, P., J.A. Lynn and S.C. Majer. 1984. Akinete development in the planktonic blue-green alga *Anabaena circinalis*. *British Phycological Journal* **19**: 163-173.
- Fryxell, G.A. 1983. Survival strategies of the algae. Cambridge University Press, New York.
- Gallon, J.R. 1992. Reconciling the incompatible: N₂ fixation and O₂. *New Phytologist* **122**: 571-609.
- Giovannoni, S.J., S. Turner, G.J. Olsen, S. Barns, D.J. Lane and N.R. Pace. 1988. Evolutionary relationships among cyanobacteria and green chloroplasts. *Journal of Bacteriology* **170**: 3584-3592.
- Graham, L.E., J.M. Graham and L.W. Wilcox. 2010. Algae. Pearson Education, Inc.
- Han River Watershed Management Committee. 2012. The distribution and eco-physiological characteristics of harmful algae in the Han-river watershed.
- Head, R.M., R.I. Jones and A.E. Bailey-Watts. 1998. The role of benthic stages in the life history of planktonic cyanobacteria. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* **26**: 1711-1715.
- Head, R.M., R.I. Jones and A.E. Bailey-Watts. 1999. An assessment of the influence of recruitment from the sediment on the development of planktonic populations of cyanobacteria in a temperate mesotrophic lake. *Freshwater Biology* **41**: 759-769.
- Herdman, M. 1987. Akinetes: structure and function, p. 227-250. *In: The cyanobacteria* (Fay, P. and B.C. Van, eds.). Elsevier, Amsterdam, Netherlands.
- Herdman, M. 1988. Cellular differentiation: Akinetes, p. 222-232. *In: Methods in enzymology* (Packer, L. and A.N. Glazer, eds.). Academic Press, London, UK.
- Hori, K., S. Ishii, G. Ikeda, J. Okamoto, Y. Tanji, C. Weeraphong and H. Unno. 2002. Behavior of filamentous cyanobacterium *Anabaena* spp. in water column and its cellular characteristics. *Biochemical Engineering Journal* **10**: 217-225.
- Huber, A.L. 1985. Factors affecting the germination of akinetes of *Nodularia spumigena* (Cyanobacteriaceae). *Applied and Environmental Microbiology* **49**: 73-78.
- Hur, M.S., I.J. Lee, H.J. Lee, K.L. Lee, B.M. Tak, J.Y. Bae, J.J. Yu and S.U. Cheon. 2012. A study on the prediction of microcystin-producing cyanobacteria in Nakdong river main stream. National Institute of Environmental Research.
- Jheong, W.H., K.L. Lee, J.M. Kim and H.J. Choi. 2007. A study on the production and behavior of cyanobacterial toxin. National Institute of Environmental Research.
- Karlsson-Elfgren, I. 2003. Studies on the life cycles of akinete forming cyanobacteria. PhD Thesis, Uppsala University, Sweden.
- Karlsson-Elfgren, I. and A.K. Brunberg. 2004. The importance of shallow sediments in the recruitment of *Anabaena* and

- Aphanizomenon* (Cyanophyceae). *Journal of Phycology* **40**: 831-836.
- Kim, B.C., H.S. Kim, H.D. Park, K.S. Choi and J.G. Park. 1999. Microcystin content of cyanobacterial cells in Korean reservoirs and their toxicity. *Korean Journal of Limnological Society* **32**: 288-294.
- Kim, B.H., W.S. Lee, Y.O. Kim, H.O. Lee and M.S. Han. 2005. Relationship between akinete germination and vegetative population of *Anabaena flos-aquae* (Nostocales, Cyanobacteria) in Seokchon reservoir (Seoul, Korea). *Archiv für Hydrobiologie* **163**: 49-64.
- Kim, H.B., H.K. Park, K.D. Shin and J.S. Moon. 2010. The characteristics of toxin production in the Korean toxic cyanobacteria. *Journal of Korean Society on Water Quality* **5**: 834-840.
- Kravchuk, E.S., E.A. Ivanova and M.I. Gladyshev. 2002. Seasonal dynamics of the numbers of *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Breb. akinetes in the surface layer of bottom sediments and bulk water. *Doklady Biological Sciences* **384**: 233-234.
- Kravchuk, E.S., E.A. Ivanova and M.I. Gladyshev. 2006. Seasonal dynamics of akinetes of *Anabaena flos-aquae* in bottom sediments and water column of small Siberian reservoir. *Aquatic Ecology* **40**: 325-336.
- Kravchuk, E.S., E.A. Ivanova and M.I. Gladyshev. 2011. Spatial distribution of resting stages (akinetes) of the cyanobacteria *Anabaena flos-aquae* in sediments and its influence on pelagic populations. *Marine & Freshwater Research* **62**: 450-461.
- Lee, J.J., J.H. Lee and J.G. Park. 2003. Relationships between the development of cyanobacterial bloom and the changes of environmental factors in Lake Daechung. *Korean Journal of Limnological Society* **36**: 269-276.
- Li, R., M. Watanabe and M.M. Watanabe. 1997. Akinete formation in planktonic *Anabaena* spp. (Cyanobacteria). *Journal of Phycology* **33**: 576-584.
- Li, R., M. Watanabe and M.M. Watanabe. 2000. Taxonomic studies of planktonic species of *Anabaena* based on morphological characteristics in cultured strains. *Hydrobiologia* **438**: 117-138.
- Li, Z., M.S. Han, S.O. Hwang, M.S. Byeon, S.J. Hwang and B.H. Kim. 2013. Molecular identification of the bloom-forming cyanobacterium *Anabaena* from North Han River system in summer 2012. *Korean Journal of Ecology and Environment* **46**: 301-309.
- Livingstone, D. and G.H.M. Jaworski. 1980. The viability of akinetes of blue-green algae recovered from the sediments of Rostherne Mere. *British Phycological Journal* **15**: 357-364.
- Moore, D., G.B. McGregor and G. Shaw. 2004. Morphological changes during akinete germination in *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanobacteria). *Journal of Phycology* **40**: 1098-1105.
- Nichols, J.M. and D.G. Adams. 1982. Akinetes, p. 387-412. In: The biology of cyanobacteria (Carr, N.G. and B.A. Whittton, eds.). Blackwell Scientific, Oxford, UK.
- Nichols, J.M., D.G. Adams and N.G. Carr. 1980. Effect of canavanine and other amino acid analogues on akinete formation in the cyanobacterium *Anabaena cylindrica*. *Archives of Microbiology* **127**: 67-75.
- Oh, H.M. and D.H. Kim. 1995. Short-term prediction of the blue-green algal bloom in Daechung Reservoir. *Korean Journal of Limnological Society* **28**: 127-135.
- Pandey, R.K. 1989. Induction of akinete formation in *Nodularia spumigena* by temperature. *Journal of Basic Microbiology* **29**: 477-480.
- Pandey, R.K. and A.K. Kashyap. 1987. Factors affecting formation of spores (akinetes) in cyanobacterium *Anabaena doliolum* (AdS strain). *Journal of Plant Physiology* **127**: 123-134.
- Park, C.H., M.S. Byeon, P.G. Kang, H.J. Park, K.R. Lee, M.H. Park and S.J. Hwang. 2013. Germinability of akinete of a harmful cyanobacterium *Anabaena circinalis* with different environmental factors. Proceeding of the 12th Conference of International Society of Paddy and Water Environment Engineering. p. 101.
- Park, H.K., H.B. Kim, J.J. Lee, J.A. Lee, H.J. Lee, J.H. Park, J.K. Seo, S.J. Youn and J.S. Moon. 2011. Investigation of criterion on harmful algae alert system using correlation between cell numbers and cellular microcystins content of Korean toxic cyanobacteria. *Korean Journal of Limnological Society* **27**: 491-498.
- Peschek, G.A., C. Obinger and G. Renger. 2011. Bioenergetic processes of cyanobacteria. Springer, Berlin, Germany.
- Rai, A.K. and G.P. Pandey. 1981. Influence of environmental stress on the germination of *Anabaena vaginicola* akinetes. *Annals of Botany* **48**: 361-370.
- Rai, A.N., V.V. Rao and H.N. Singh. 1985. The biology of the cyanobacterial (blue-green-algal) akinetes (spores). *Journal of Plant Science Research* **1**: 1-20.
- Rai, A.N., V.V. Rao and H.N. Singh. 1988. Metabolic changes associated with akinete germination in the cyanobacterium *Anabaena doliolum*. *New Phytologist* **109**: 133-138.
- Rao, V.V., R. Ghosh and H.N. Singh. 1987. Diazotrophic regulation of akinete development in the cyanobacterium *Anabaena doliolum*. *New Phytologist* **106**: 161-168.
- Rengefors, K., S. Gustafsson and A. Stahl-Delbanco. 2004. Factors regulating the recruitment of cyanobacterial and eukaryotic phytoplankton from littoral and profundal sediments. *Aquatic Microbial Ecology* **36**: 213-226.
- Roelofs, T.D. and R.T. Oglesby. 1970. Ecological observations on the planktonic cyanophyte *Gloeotrichia echinulata*. *Association for the sciences of Limnology and Oceanography* **15**: 224-229.
- Rother, J.A. and P. Fay. 1977. Sporulation and the development of planktonic blue-green algae in two Salopian meres. *Pro-*

- ceedings of the Royal Society London B* **196**: 317-332.
- Sarma, T.A. and J.I.S. Khattar. 1993. Akinete differentiation in phototrophic, photoheterotrophic and chemoheterotrophic conditions in *Anabaena torulosa*. *Folia Microbiologicaogica* **38**: 335-340.
- Sarma, T.A. and R. Ghai. 1998. Pattern of akinete differentiation in the cyanobacterium *Scytonema fritschii*. *Folia Microbiologicaogica* **43**: 649-656.
- Schopf, J.W. 1994. Disparate rates, differing fates: tempo and mode of evolution changed from the Precambrian to the Phanerozoic. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **91**: 6735-6742.
- Schopf, J.W. 1996. Are the oldest fossils cyanobacteria, p. 23-61. *In: Evolution of Microbial Life* (Roberts, D.M., P. Sharp, G. Alderson and M. Collins, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Sili, C., A. Ena, R. Materassi and M. Vincenzini. 1994. Germination of desiccated aged akinetes of alkaliphilic cyanobacteria. *Archives of Microbiology* **162**: 20-25.
- Simon, R.D. 1977. Macromolecular composition of spores from the filamentous cyanobacterium *Anabaena cylindrica*. *Journal of Bacteriology* **129**: 1154-1155.
- Skill, S.C. and R.J. Smith. 1987. Synchronous akinete germination and heterocyst differentiation in *Anabaena* PCC 7937 and *Nostoc* PCC 6720. *Jornal of General Microbiology* **133**: 299-303.
- Sommer, U., Z.M. Gliwicz, W. Lampert and A. Duncan. 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in freshwaters. *Archiv für Hydrobiologie* **106**: 433-471.
- Suikkanen, S., H. Kaartokallio, S. Hällfors, M. Huttunen and M. Laamanen. 2010. Life cycle strategies of bloom-forming, filamentous cyanobacteria in the Baltic Sea. *Deep-Sea Research II* **57**: 199-209.
- Sutherland, J.M., M. Herdman and W.D.P. Stewart. 1979. Akinetes of the cyanobacterium *Nostoc* PCC 7524: macromolecular composition, structure and control of differentiation. *Journal of General Microbiology* **115**: 273-287.
- Sutherland, J.M., W.D.P. Stewart and M. Herdman. 1985a. Akinetes of the cyanobacterium *Nostoc* PCC 7524: morphological changes during synchronous germination. *Archives of Microbiology* **142**: 269-274.
- Sutherland, J.M., J. Reaston, W.D.P. Stewart and M. Herdman. 1985b. Akinetes of the cyanobacterium *Nostoc* PCC 7524: macromolecular and biochemical changes during synchronous germination. *Journal of General Microbiology* **131**: 2855-2863.
- Sze, P. 1997. *A biology of the Algae* (3rd ed.). McGraw-Hill, Boston.
- Tchernousova, V.M., L.A. Sirenko and V.V. Arendarchuk. 1968. Localization and physiological state of mass species of blue-greens algae in late autumn and spring periods. p. 81-91. *In: Water Bloom* (Topachevsky, A.V. ed.). Naukova Dumka Press, Kiev, Russia.
- Thiel, T. and C.P. Wolk. 1983. Metabolic activities of isolated akinetes of the cyanobacterium *Nostoc spongiaeforme*. *Journal of Bacteriology* **156**: 369-374.
- Tsujimura, S. 2004. Reduction of germination frequency in *Anabaena* akinetes by sediment drying: a possible method by which to inhibit bloom formation. *Water Research* **38**: 4361-4366.
- Tsujimura, S. and T. Okubo. 2003. Development of *Anabaena* blooms in a small reservoir with dense sediment akinete population with special reference to temperature and irradiance. *Journal of Plankton Research* **25**: 1059-1067.
- van Dok, W. and B.T. Hart. 1996. Akinete differentiation in *Anabaena circinalis* (Cyanophyta). *Journal of Phycology* **32**: 557-565.
- van Dok, W. and B.T. Hart. 1997. Akinete germination in *Anabaena circinalis* (Cyanophyta). *Journal of Phycology* **33**: 12-17.
- Wacklin, P., L. Hoffmann and J. Komárek. 2009. Nomenclatural validation of the genetically revised cyanobacterial genus *Dolichospermum* (Ralfs ex Bornet et Flahault) comb. nova. *Fottea* **9**: 59-64.
- Wildman, R.B., J.H. Loescher and C.L. Winger. 1975. Development and germination of akinetes of *Aphanizomenon flos-aquae*. *Journal of Phycology* **11**: 96-104.
- Wolk, C.P., A. Ernst and J. Elhai. 1994. Heterocyst metabolism and development, p. 769-823. *In: The molecular biology of cyanobacteria* (Bryant, D.E. ed.). Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands.
- Wyman, M. and P. Fay. 1986. Interaction between light quality and nitrogen availability in the differentiation of akinetes in the planktonic cyanobacterium *Gloeotrichia echinulata*. *British Phycological Journal* **21**: 147-153.
- Yamamoto, Y. 1975. Effect of desiccation on the germination of akinetes of *Anabaena cylindrica*. *Plant and Cell Physiology* **16**: 749-752.
- Yamamoto, Y. and H. Nakahara. 2009. Life cycle of cyanobacterium *Aphanizomenon flos-aquae*. *Taiwania* **54**(2): 113-117.