

마산만에서 외편모류 *Dinophysis acuminata* 및 *Oxyphysis oxytoxoides*와 먹이생물 섬모류인 *Mesodinium rubrum*의 단주기적 개체군 변동

김선주¹ · 윤지혜² · 김미란² · 박명길^{2,*}

¹전남대학교 기초과학연구소

²전남대학교 해양학과

Semi-daily Variations in Populations of the Dinoflagellates *Dinophysis acuminata* and *Oxyphysis oxytoxoides* and a Mixotrophic Ciliate Prey *Mesodinium* *rubrum* in Masan Bay

SUNJU KIM¹, JIHAЕ YOON², MIRAN KIM² AND MYUNG GIL PARK^{2,*}

¹Research Institute for Basic Science, Chonnam National University, Gwangju 500-757, Korea

²LOHABE, Department of Oceanography, Chonnam National University, Gwangju 500-757, Korea

실내 배양체를 이용한 최근의 연구들은 혼합영양성 외편모류 *Dinophysis*와 종속영양성 외편모류 *Oxyphysis oxytoxoides*가 둘 다 혼합영양성 섬모류인 *Mesodinium rubrum*을 먹이생물로 이용하여 잘 성장한다는 점을 보고한 바 있다. 본 연구는 자연 생태계에서 포식자인 *D. acuminata* 및 *O. oxytoxoides*와 그들의 먹이인 *M. rubrum*사이의 상호작용을 연구할 목적으로 2011년 7월말부터 8월말까지 한 달간에 걸쳐 마산만의 한 고정 정점에서 하루 2회씩 개체군 변동을 모니터링 하였다. 본 연구동안 염분은 강수량이 높게 나타난 시기에 최소 5까지 급격하게 낮아지다가 강수량이 감소하는 8월말로 갈수록 약 28까지 점차적으로 증가하는 경향을 나타냈고, 수온은 8월 20일까지는 평균적으로 26.5 °C를 유지하였으나, 이후에는 평균 21 °C를 유지하였다. *M. rubrum*은 연구기간 동안 지속적으로 출현하였으나 그 변동 폭(13-492 cells mL⁻¹)이 매우 컸다. *D. acuminata*와 *O. oxytoxoides*의 개체수는 각각 n.d.-19,833 cells L⁻¹와 n.d.-100,333 cells L⁻¹의 범위를 나타냈다. 전반적으로 *D. acuminata*와 먹이생물인 *M. rubrum*의 개체수 출현 양상은 시간차를 두고 서로 밀접한 관계를 보이기도 하였으나, *M. rubrum*이 높은 밀도로 출현함에도 불구하고 *D. acuminata*의 대번식이 일어나지 않는 경우가 존재하였는데, 이러한 이유는 극심한 염분의 변화 및 포식 등의 결과로 판단된다. 한편, *O. oxytoxoides*는 *M. rubrum*이 지속적으로 출현함에도 불구하고 19-24 °C의 수온 범위에서만 출현한 결과로 볼 때, 먹이생물의 부족보다는 수온 등의 환경요인이 *O. oxytoxoides*의 밀도 변화에 큰 영향을 미쳤을 것으로 판단된다.

Recent laboratory studies have documented that mixotrophic dinoflagellates *Dinophysis* spp. and heterotrophic dinoflagellate *Oxyphysis oxytoxoides* share a common prey, i.e. the mixotrophic ciliate *Mesodinium rubrum*. Nonetheless, very little is known about the population dynamics and species interactions among these protists in natural environments. To investigate the interactions between the dinoflagellate predators and their ciliate prey in the field, we took the samples twice a day from 26 July to 28 August, 2011 at a fixed station in Masan Bay and analyzed their abundances. During this study, salinity was highly variable, ranging from 5 to 28, due to the periodic input of rainfalls to the sampling station. Water temperature was on average 26.5 °C until 20 August and thereafter was about 21 °C by the end of the sampling period. The ciliate *M. rubrum* occurred persistently throughout the sampling period, ranging from 13 to 492 cells mL⁻¹. Cell densities of *D. acuminata* and *O. oxytoxoides* ranged from undetectable level to 19,833 cells L⁻¹ and from undetectable level to 100,333 cells L⁻¹, respectively. The high abundance of *D. acuminata* mostly followed the blooming of the ciliate *M. rubrum*, but it

often did not peak even during heavy blooms of the prey, probably due to sensitivity to large salinity fluctuation and also presumably overlapped grazing by other mixotrophic dinoflagellates. The abundance of *O. oxytoxoides* was detected only when water temperature was lower than 24 °C, indicating that water temperature is an important environmental factor to control the population dynamics of the dinoflagellate species.

Key words: mixotrophy, food chain, biological interaction, feeding

서론

설사성 패류독(diarrhetic shellfish poisoning)을 생산하는 해양 와편모류 *Dinophysis*의 종들에 대한 대부분의 연구는 대개 실내 배양체를 이용하여 심도있는 연구를 수행한 다른 와편모류들과는 달리 최근까지도 전적으로 자연 상태에 분포하는 천연 군집에 의존하여 수행되어 왔다. 이러한 배경에는 다른 많은 식물플랑크톤을 배양하는데 전통적으로 사용되는 배지(예를 들면, f2 media)를 이용하여 다양한 빛 조건 등에서 배양을 시도하였으나 *Dinophysis* 속의 종들이 생존하지 못하는 등 *Dinophysis* 종들을 성공적으로 실내 배양체로 확립하지 못한 결과였다(Sampayo, 1993; Maestrini et al., 1995). 그러나 천연시료를 대상으로 한 기존의 연구결과들에 의하면(Jacobson and Anderson, 1994; Koike et al., 2000) *D. acuminata*, *D. norvegica*, *D. fortii* 등 여러 *Dinophysis* 종들이 혼합영양(mixotrophy)을 할 가능성을 시사하였으며, *Dinophysis* 종들의 실내 배양체 확립에는 이러한 혼합영양 특성이 밀접하게 관련되어 있음을 짐작할 수 있게 되었다. 한편, 투과전자현미경을 이용한 초미세구조 연구 및 색소체 관련 유전자 염기서열 분석 등은 *Dinophysis*의 색소체가 은편모류 기원임을 시사하였다(Schnepf and Elbrächter, 1988; Lucas and Vesk, 1990; Takishita et al., 2002; Hackett et al., 2003; Janson and Graneli, 2003). 이후 대부분의 연구자들은 은편모류가 혼합영양성 *Dinophysis*의 먹이 생물일 것으로 생각하여 직접적으로 먹이로 공급하면서 실내배양을 시도하였으나 모두 실패하였다(e.g. Nishitani et al., 2003). 그러나 Park et al. (2006)은 *Dinophysis*가 색소체의 중간 매개체인 혼합영양성 섬모류인 *Mesodinium rubrum*을 통해서 은편모류 색소체를 획득한다는 점을 규명하였으며, 이들 세 종류의 생물(은편모류-섬모류 *M. rubrum*-와편모류 *Dinophysis*)간의 생물학적 섭식 상호작용에 기초하여 세계 최초로 *Dinophysis acuminata* 실내 배양체를 확립하는데 성공하였다. 특이적인 이러한 포식자-먹이 상호작용에 기초하여 이후 여러 *Dinophysis* 종(예를 들면, *D. acuta*, *D. caudata*, *D. fortii*, *D. infundibulus*, *D. tripos* 등)들이 잇달아서 전 세계의 여러 연구자들에 의해 실내 배양체로 확립되기에 이르렀고(Park et al. 2008, Nishitani et al. 2008, Nagai et al. 2008; Reguera et al., 2012), 실내 배양체를 이용하여 설사성 패류독소에 대한 연구(e.g., Kamiyama and Suzuki, 2009; Reguera et al., 2014), 성장 및 섭식 특성을 포함한 생태생리학적 연구(e.g., Kim et al., 2008; Riisgaard and Hansen, 2009) 및 고유한 자신의 색소체 존재 유무(e.g., Park et al., 2008, 2010; Garcia-Cuetos et al., 2010; Kim et al., 2012) 등의 분야에서 연구가 활발히 진행되어 왔다.

한편, *Oxyphysis oxytoxoides*는 Oxyphysiaceae 과(family)에 현재 단일종으로 속해있는 종으로서, 측면으로 납작하고 상각이 길게 늘려져있는 형태적 특징을 띄고 있는 종속영양성 와편모류이다

(Kofoid, 1926; Fensome et al., 1993). 이 종의 생태생리, 생활사 및 분자계통에 대한 연구는 현재 매우 제한적인 상태이다. *O. oxytoxoides*는 feeding tube (=peduncle)을 이용하여 *Tintinnopsis*, *Helicostomella* 및 *Strombidium* 등의 섬모류를 섭식한다는 점이 보고된 바 있다(Inoue et al., 1993). 최근에 Park et al. (2011)은 혼합영양성 섬모류인 *Mesodinium rubrum*을 먹이로 공급하여 *O. oxytoxoides*를 처음으로 실내 배양체로 확립하였을 뿐만 아니라, 우리나라 연안에서 현장 조사를 통해 혼합영양성 와편모류인 *Dinophysis acuminata*와 혼재해서 출현한다는 점을 보고하였다.

최근에 수행된 이러한 일련의 연구결과들은 혼합영양성 와편모류 *Dinophysis*와 종속영양성 와편모류 *Oxyphysis oxytoxoides*가 모두 peduncle을 이용하여 먹이를 섭식하며, 혼합영양성 섬모류인 *Mesodinium rubrum*를 먹이생물로 이용하여 잘 성장한다는 점을 보고하였으나(Park et al., 2006, 2011), 실험실 내에서 이 생물들간 포식자-먹이 관계의 뚜렷한 경향에도 불구하고, 자연 생태계에서 포식자인 *Dinophysis* spp. 및 *O. oxytoxoides*와 그들의 먹이인 *M. rubrum*사이의 상호작용을 동시에 연구한 결과는 없는 상태이다. 본 연구에서는 마산만의 한 정점에서 위 세 생물간 자연 상태에서의 상호작용을 연구할 목적으로 2011년 7월말부터 8월말까지 한 달간에 걸쳐 모니터링을 수행하였으며, 이 결과를 바탕으로 포식과 밀접한 관계를 갖는 세 종 사이의 생태학적 의미를 토의하였다.

재료 및 방법

연구지역 및 시료채취

마산만의 한 고정 정점(35°20'N, 128°57'E; Fig. 1)에서 2011년 7월 26일부터 8월 28일까지 34일 동안 오전 9시와 오후 3시에 매일 2회씩 표층 채수기를 이용하여 표층수를 채수하였다. 연구 정점이 위치한 마산만 해역은 반폐쇄성 해역으로서, 주변 해역과 해수순환이 제한되어 있을 뿐만 아니라 연간 36회 이상의 적조가 일어난 정도로 부영양화되어 있는 해역이다(Jeong et al., 2013). 마산만에서 적조의 지속기간이 짧게는 1일, 길게는 40일까지 매우 역동적으로 변화할 뿐만 아니라 적조생물의 세대기간은 0.5-3일에 불과하다는 점을 고려 할 때(Jeong et al., 2013), 생물간 상호작용의 연구를 위해서는 짧은 간격의 채집 주기가 요구된다. 본 연구 동안 각 채수시에 표층 해수의 수온 및 염분은 Yellow Spring Instrument (YSI) (Ohio, USA)를 이용하여 측정하였다. 채수한 시료는 500 mL 폴리에틸렌 병에 담은 다음 즉시 최종 농도 2%가 되도록 루콜용액으로 고정하였다. 고정한 시료는 실험실로 운반한 후에 원 시료를 6배 농축한 다음 농축된 시료 1 mL를 Sedgewick-Rafter chamber에 담아서 두 번씩 광학현미경(Zeiss Axiostar plus microscope)을 이용하여 와편모류 *D. acuminata* 및 *O. oxytoxoides*와 섬모류 *M. rubrum*를 계수하였다. 시료 채취 기간 동안의 일사량

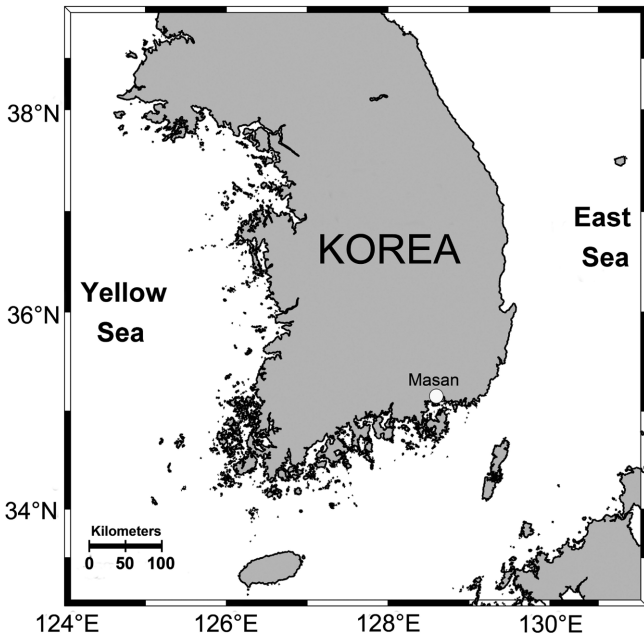


Fig. 1. Map showing the sampling site during this study.

및 강수량의 자료는 연구지역과 가장 근접한 지역의 기상청 자료를 이용하였으며, 일사량 자료는 진주와 부산의 평균값을, 강수량은 창원과 북창원의 평균값을 각각 이용하였다.

통계분석

본 연구의 대상 생물들인 외편모류 *D. acuminata* 및 *O. oxytoxoides*와 섬모류 *M. rubrum*의 개체군 변동과 환경요인 등과의 연관성을 분석하기 위해 SPSS Statistics (IBM, version 20)를 이용하여 다중회귀분석을 실시하였다.

결 과

환경요인

본 연구가 수행된 2011년 7월말에서 8월말 사이에 연구지역에

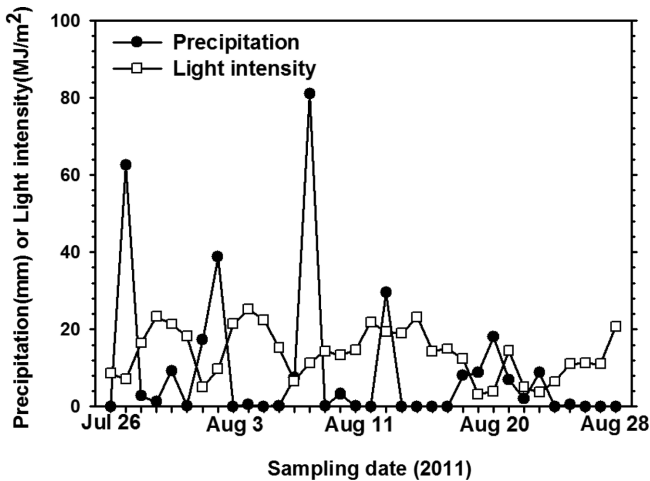


Fig. 2. Precipitation and light intensity during the sampling period.

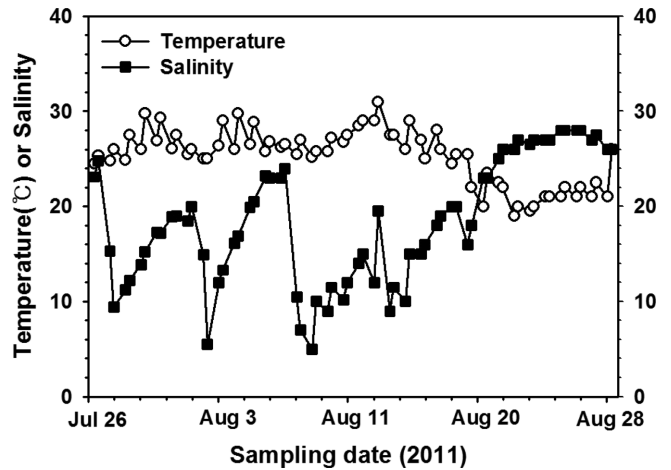


Fig. 3. Daily variations of water temperature and salinity during the sampling period.

서는 주기적으로 비가 내림으로써 인접한 하천을 따라서 유입된 담수의 유량 변동에 따라 채집 정점의 염분이 크게 변화하였다. 본 연구동안 큰 강수량을 기록한 날씨는 7월27일, 8월 2일, 8일, 13일, 20일 등으로서, 이때 각각 63, 39, 81, 30, 18 mm의 강수량을 나타냈다(Fig. 2). 염분은 강수량이 높게 나타난 시기에 최소 5까지 급격하게 낮아지다가 강수량이 감소하는 8월말로 갈수록 약 28까지 점차적으로 증가하는 경향을 보였다(Fig. 3). 본 연구기간 동안 일사량 또한 3-25 MJ m²의 범위로 크게 변화하였다(Fig. 2). 수온은 8월 20일까지는 평균적으로 26.5 °C를 유지하였으나, 이후에는 평균 21 °C를 유지하였다(Fig. 3).

외편모류(*Dinophysis acuminata*, *Oxyphysis oxytoxoides*)와 먹이 생물인 섬모류 *Mesodinium rubrum* 개체수 일일 변동

혼합영양성 섬모류인 *M. rubrum*은 연구기간 동안 지속적으로 출현하였으나 그 변동 폭이 매우 컸다. 즉, 연구시작 초기인 7월 28일에는 최대 492 cells mL⁻¹까지 증가하였으나, 8월 20일과 21일에는 최소 13 cells mL⁻¹까지 감소하였다(Fig. 4). *D. acuminata*는 연구기간 동안 undetectable level에서 최대 19,833 cells L⁻¹의 범위로

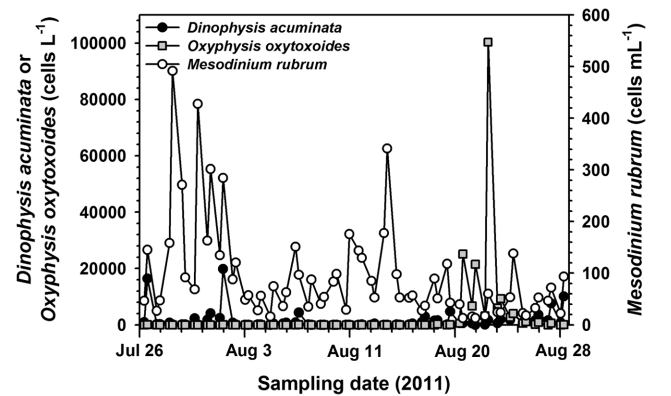


Fig. 4. Daily variations in abundances of *Dinophysis acuminata*, *Oxyphysis oxytoxoides*, and *Mesodinium rubrum* during the sampling period.

나타났으며, 먹이인 *M. rubrum*의 blooming이후에 *D. acuminata*가 최대 19,833 cells L⁻¹까지 증가하였다가 감소하였다(Fig. 4). 8월 2일부터 15일까지는 평균적으로 308 cells L⁻¹로 낮게 출현하다가 다시 연구기간 후반에는 10,083 cells L⁻¹까지 증가하였다. *O. oxytoxoides*는 연구초기에는 출현하지 않았으나 8월 20부터 출현하기 시작하여 8월 22일에 최대 100,333 cells L⁻¹까지 증가하였다(Fig. 4).

포식자, 먹이 및 환경요인간의 상관관계

본 연구기간 동안 *D. acuminata*는 수온이 대체로 20~28 °C인 환경에서 출현하였으나, 비록 변동 폭이 클지라도 특히 수온이 26 °C인 환경에서 가장 높은 개체수를 기록하였다(Fig. 5A; Fig. 6A). *D. acuminata*는 염분이 약 17 이상인 환경에서만 나타났다(Fig.

5B; Fig. 6A). 먹이 생물인 *M. rubrum*의 개체수가 대개 50-300 cells mL⁻¹의 범위에서 포식자인 *D. acuminata*의 대번식이 일어났으나, *M. rubrum*의 개체수가 300 cells mL⁻¹의 높은 밀도를 보임에도 불구하고 *D. acuminata*가 대번식이 일어나지 않는 경우도 존재하였다(Fig. 5C; Fig. 6A, C).

*O. oxytoxoides*는 수온이 24 °C 이하인 환경에서만 나타났으며, 염분과 관련해서는 22 이상인 시기에만 출현하였다(Fig. 5D, E; Fig. 6B). *O. oxytoxoides* 또한 *M. rubrum*의 개체수와 뚜렷한 연관성이 관찰되지 않았다(Fig. 5F; Fig. 6B, C). 먹이 생물인 섬모류 *M. rubrum*의 개체수는 수온 및 염분과 뚜렷한 연관성을 보이지는 않았으나 넓은 범위의 수온 및 염분에 걸쳐 출현하였다(Fig. 5G, H; Fig. 6C).

외편모류 *D. acuminata* 및 *O. oxytoxoides*의 개체수 변동과 관

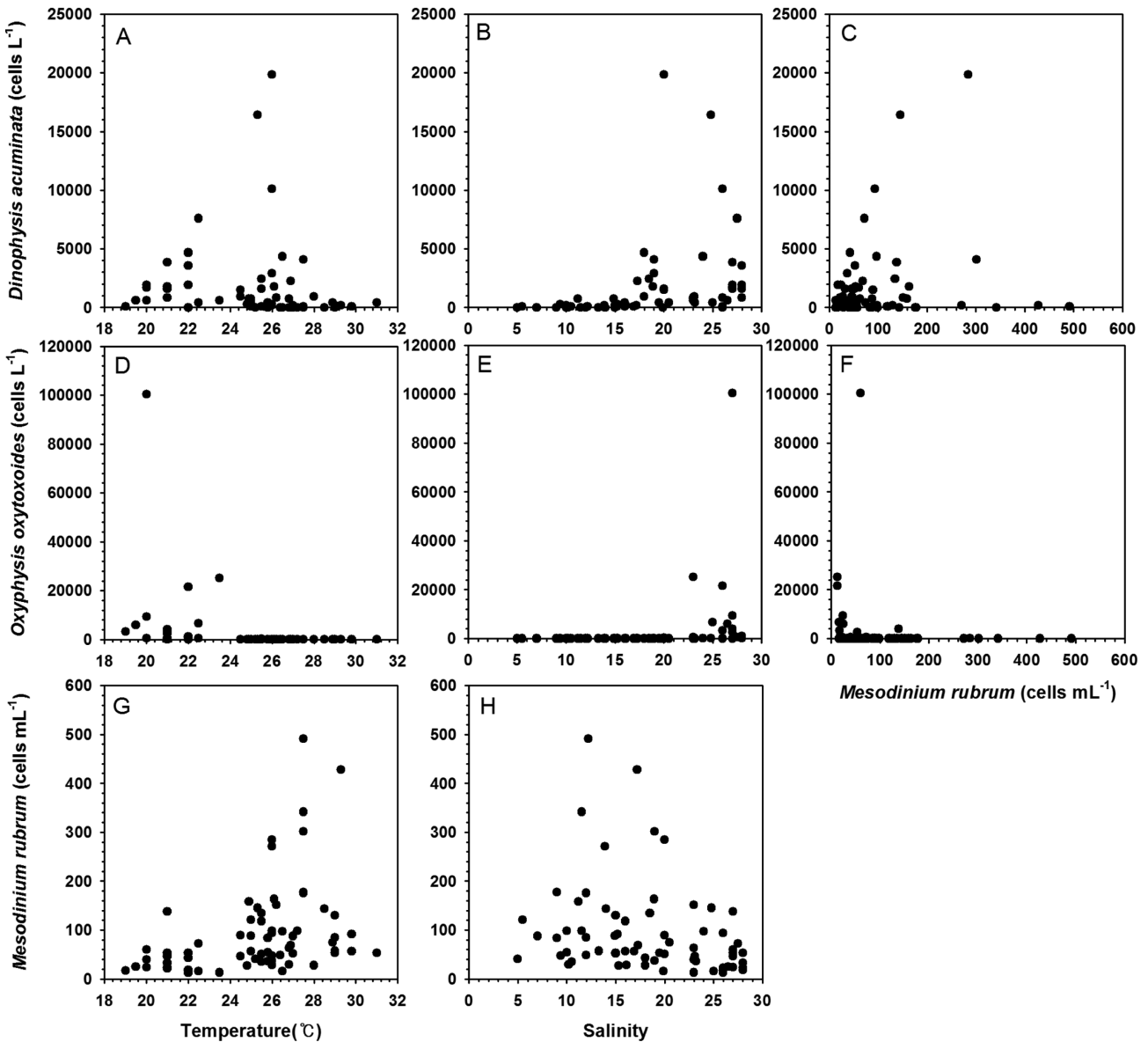


Fig. 5. Dinoflagellate predators *Dinophysis acuminata*/*Oxyphysis oxytoxoides* abundances plotted against environmental variables (temperature and salinity) and a ciliate prey *M. rubrum* (A-F) and *M. rubrum* abundance plotted against water temperature and salinity (G and H).

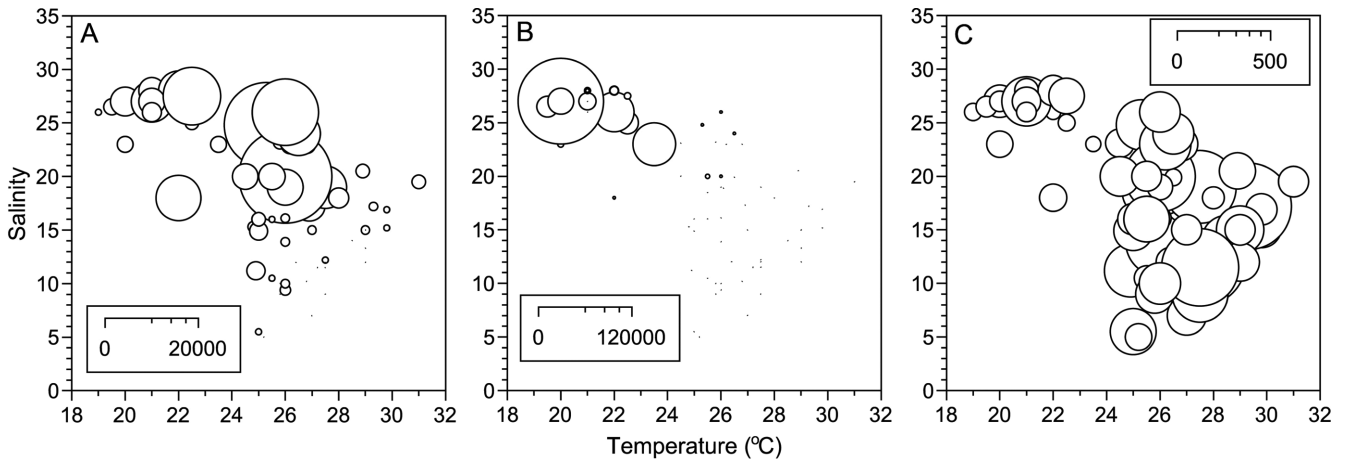


Fig. 6. Bubble charts of (A) *Dinophysis acuminata* abundance (cells L⁻¹), (B) *Oxyphysis oxytoxoides* abundance (cells L⁻¹), and (C) *Mesodinium rubrum* abundance (cells mL⁻¹) as a function of water temperature and salinity.

Table 1. Multiple regression statistics between abundances of *Dinophysis acuminata* and/or *Oxyphysis oxytoxoides* and *Mesodinium rubrum*, temperature (T), and salinity (S). Std Coeff refers to the standard regression coefficient or beta coefficient. The adjusted coefficients of determination (R²) are presented

Y, X ₁ , X ₂	Partial Coeff. X ₁ (±SE)	Std Coeff. X ₁	Partial Coeff. X ₂ (±SE)	Std Coeff. X ₂	Y-intercept (±SE)	R ²	P (F-test)
<i>D. acuminata</i> , <i>M. rubrum</i> , S	0.065 (±0.025)	0.299	218.449 (±60.500)	0.417	-3408.464 (±1326.529)	0.196	0.012
<i>O. oxytoxoides</i> , <i>M. rubrum</i> , T	0.007 (±0.101)	0.009	-1463.894 (±556.333)	-0.332	39582.764 (±13636.467)	0.108	0.005

런하여 먹이생물 *M. rubrum*, 수온, 염분의 영향을 파악하기 위하여 다중회귀분석을 실시한 결과(Table 1), *D. acuminata*의 경우에는 *M. rubrum*과 염분이, *O. oxytoxoides*의 경우에는 *M. rubrum*과 수온만이 통계적으로 유의하였다(P-value <0.05). 즉, *D. acuminata*의 개체수 변동은 *M. rubrum*과 염분에 의해 약 20% 설명될 수 있으며, 이 중 먹이인 *M. rubrum*보다는(0.299의 Std Coeff.) 염분이(0.417의 Std Coeff.) *D. acuminata*의 개체수 변동에 더 큰 영향을 미치는 것으로 나타났다. *O. oxytoxoides*의 개체수 변동은 *M. rubrum*과 수온에 의해 약 10% 설명될 수 있으며, 수온의 Std Coeff는 음의 값(-0.332)을 나타내어 수온이 낮아짐에 따라 더 큰 영향을 받는 것으로 나타났다.

토 의

혼합영양성 외편모류 *Dinophysis acuminata*와 종속영양성 외편모류 *Oxyphysis oxytoxoides*는 먹이로서 공통적으로 혼합영양성 섬모류인 *Mesodinium rubrum*을 이용하는 것으로 알려져 있다(Park et al., 2006, 2011). 이 생물들 간에 포식자와 먹이 상호작용에 대한 이해는 실험실내 실험을 통해 밝혀져 있으나, 실제 자연 생태계에서 이 상호작용을 바탕으로 한 개체군 변동에 대한 연구는 제한되어 있다. 자연 생태계에서 이 생물들의 개체군 변동은 많은 물리화학적 요인 및 생물학적 요인들에 의해 복잡하게 영향을 받을 것으로 판단된다. 실제로 두 외편모류의 개체군 변동과 관련하여 실시한 다중회귀 분석 결과는 먹이생물 *M. rubrum*, 수온 및 염분의 요인들이 최대 20%만을 설명하였으며, 이러한 결과는 자연환경에서는 이들 요인이외에도 다양한 요인들이 복잡적

로 영향을 미칠 수 있다는 점을 시사한다.

본 연구기간동안 전반적으로 *D. acuminata*와 먹이생물인 *M. rubrum*의 개체수 출현양상이 시간차를 두고 밀접한 관계를 보였으나, 먹이생물인 *M. rubrum*이 높은 밀도로 출현함에도 불구하고 *D. acuminata*의 대번식이 일어나지 않는 경우가 빈번하게 존재하였다. 이러한 현상은 본 연구와 같은 해역에서 2004년부터 1년 동안 Yih et al. (2013)에 의해 수행된 모니터링의 결과에서도 관찰된 적이 있다. 먹이생물이 높은 밀도로 존재함에도 불구하고 *Dinophysis*의 대번식이 일어나지 않았던 이유로는 첫째, 이 시기에 주기적인 강우로 인해 염분이 급격히 낮아짐으로써 *D. acuminata*가 생존하기에 불리한 환경이 형성되었기 때문인 것으로 판단된다. 실제로 본 연구에서 한 달간의 모니터링 기간 동안 염분이 17-28의 범위에서만 *D. acuminata*의 대번식이 관찰되었으며, 17 이하의 염분 환경에서는 거의 출현하지 않았다. 그러나 포식자인 *D. acuminata*와는 달리 먹이생물인 *M. rubrum*은 본 연구에서 염분이 5-28의 넓은 범위에 걸쳐 출현하였다. 본 연구에서 관찰된 *M. rubrum*의 넓은 염분분포 범위는 기존에 Kim et al.(2004)과 Yih et al.(2005)에 의해 국내에서 금강하구와 곰소만에서 관찰된 염분 범위(4-26)와 매우 유사하였다. 이러한 결과들을 종합해 보면, 먹이생물인 *M. rubrum*은 염분이 급변하는 환경에서도 잘 적응해서 살아가는 반면에(Lindholm, 1985), 포식자인 *Dinophysis*는 염분이 낮은 환경(본 연구에서는 17이하의 염분)에서는 잘 적응하지 못해서 먹이 생물이 존재함에도 불구하고 크게 성장하지 못하는 것으로 판단된다. 두 번째 가능성은 혼합영양성 외편모류인 *Fragilidium duplocampanaforme*에 의한 선택적 섭식이다(Park and Kim, 2010; Park et al., 2015). 이 혼합영양성 외편모류는 *Dinophysis* 중을 선택적으로 섭식하면

서 잘 성장하는 능력을 가지고 있으며, 실제로 마산만 해역에서 채취한 시료를 형광현미경하의 blue light에서 관찰시 *Dinophysis* 를 섭식하여 세포내에 오렌지 색깔의 내용물을 가지고 있는 세포가 종종 관찰된 바 있다(Park and Kim, 2010; Park et al., 2015). 세 번째 가능성은 기생성 와편모류인 *Amoebophrya* spp.에 의해 *D. acuminata*가 감염되어(Park et al., 2013) 개체군 조절이 일어날 가능성을 배제할 수 없다. 그러나 본 연구해역에서 아직까지 *D. acuminata*에 대한 *Amoebophrya*의 감염 수준 등이 체계적으로 연구된 바가 없으므로, 현재 단계에서는 기생생물에 의한 감염의 영향을 정량적으로 파악하기는 어려운 상태이다. 이러한 요인들 이외에도 국지적인 바람 방향의 변화(Whyte et al., 2014), 수괴의 성층화(Sjöqvist and Lindholm, 2011), 이류(advection) (Swanson et al., 2010) 등이 또한 *Dinophysis*의 분포에 영향을 줄 가능성이 있으나, 본 연구에서는 이들의 영향을 정량적으로 파악하지는 못하였다.

한편, *O. oxytoxoides*는 연구 정점에서 먹이생물인 *M. rubrum*이 꾸준히 출현함에도 불구하고 수온은 19-24 °C, 염분은 22-28의 범위에서만 출현하였다. 연구기간 동안 *M. rubrum*은 13-492 cells mL⁻¹의 범위로 지속적으로 출현하였으므로, 먹이생물의 부족이 *O. oxytoxoides*의 분포 및 개체수 변동에 영향을 미쳤을 것으로 생각되지 않는다. 게다가 *O. oxytoxoides*는 먹이로써 *M. rubrum*(Park et al., 2011) 뿐만 아니라 다른 섬모류들도 다양하게 섭식(Inoue et al., 1993) 할 수 있다는 점을 감안하면, 본 연구기간 동안 *O. oxytoxoides*의 개체수 변동에 먹이 제한의 가능성은 없었을 것으로 판단된다. 현재 *O. oxytoxoides*의 생태생리에 대한 정보가 많이 부족한 상태이므로, 향후 이 분야에 대한 추가적인 연구가 필요하다고 판단된다.

요약하면, 마산만의 한 고정점에서 한 달간의 모니터링 결과는 자연 생태계에서는 와편모류인 *D. acuminata*, *O. oxytoxoides*와 그들의 먹이인 섬모류 *M. rubrum*과의 상호작용은 단순한 포식자-먹이관계 이외에도 수온 및 염분 등 다양한 환경요인들이 포식자의 개체군 변동에 크게 영향을 준다는 점을 시사한다.

사 사

본 연구는 부분적으로 한국연구재단 중견연구지원사업(NRF-2014R1A2A2A01004586과 NRF-2014R1A2A1A11053911) 및 해양수산부 해양교란유해생물연구사업단(Management of marine organisms causing ecological disturbance and harmful effects)의 지원을 받았다.

참고문헌(References)

- Fensome, R.A., F.J.R. Taylor, G. Norris, W.A.S. Sarjeant, D.I. Wharton and G.L. Williams, 1993. A Classification of Living and Fossil Dinoflagellates. Micropaleontology Special Pub 7, Sheridan Press, Hanover, Pennsylvania, USA
- Garcia-Cuetos, L., Ø. Moestrup, P. J. Hansen and N. Daugbjerg, 2010. The toxic dinoflagellate *Dinophysis acuminata* harbors permanent chloroplasts of cryptomonad origin, not kleptochloroplasts. Harmful Algae, 9: 25–38.
- Hackett, J. D., L. Maranda, H.S. Yoon and D. Bhattacharya, 2003. Phylogenetic evidence for the cryptophyte origin of the plastid of *Dinophysis* (Dinophysiales, Dinophyceae). J. Phycol., 39: 440–448.
- Inoue, H., Y. Fukuyo and Y. Nimura, 1993. Feeding behavior of dinoflagellate, *Oxyphysis oxytoxoides*, on ciliates. Bull. Plankton Soc. Japan, 40: 9–17.
- Jacobson, D.M. and R.A. Andersen, 1994. The discovery of mixotrophy in photosynthetic species of *Dinophysis* (Dinophyceae): light and electron microscopical observations of food vacuoles in *Dinophysis acuminata*, *D. norvegica* and two heterotrophic dinophysoid dinoflagellates. Phycologia, 33: 97–110.
- Janson, S and E. Granéli, 2003. Genetic analysis of the *psbA* gene from single cells indicates a cryptomonad origin of the plastid in *Dinophysis* (Dinophyceae). Phycologia, 42: 473–477.
- Jeong, H.J., Y.D. Yoo, K.H. Lee, T.H. Kim, K.A. Seong, N.S. kang, S.Y. Lee, J.S. Kim, S. Kim and W.H. Yih, 2013. Red tides in Masan Bay, Korea in 2004-2005: I. daily variations in the abundance of red-tide organisms and environmental factors. Harmful Algae, 30S: S75–S88.
- Kamiyama, T. and T. Suzuki, 2009. Production of dinophysistoxin-1 and pectenotoxin-2 by a culture of *Dinophysis acuminata* (Dinophyceae). Harmful Algae, 8: 312–317.
- Kim, H.S., Y.G. Kim, J.S. Yang and W. Yih, 2004. Comparative population dynamics of photosynthetic ciliate *Mesodinium rubrum* (= *Myrionecta rubra*) in Gomsu Bay and the Geum River estuary, Korea. J. Kor. Soc. Ocean., The Sea, 9: 164–172.
- Kim, M., S.W. Nam, W. Shin, D.W. Coats and M.G. Park, 2012. *Dinophysis caudata* (Dinophyceae) sequesters and retains plastids from the mixotrophic ciliate prey *Mesodinium rubrum*. J. Phycol., 48: 569–579.
- Kim, S., Y.G. Kang, H.S. Kim, W. Yih, D.W. Coats and M.G. Park, 2008. Growth and grazing responses of the mixotrophic dinoflagellate *Dinophysis acuminata* as functions of light intensity and prey concentration. Aquat. Microb. Ecol., 51: 301–310.
- Kofoid, C.A., 1926. On *Oxyphysis oxytoxoides* gen. nov., sp. nov. A dinophysoid dinoflagellate convergent toward the peridinioid type. Univ. Calif. Publ. Zool., 28(10): 203–216.
- Koike, K., K. Koike, M. Takagi, T. Ogata and T. Ishimaru, 2000. Evidence of phagotrophy in *Dinophysis fortii* (Dinophysiolaeae, Dinophyceae), a dinoflagellate that causes diarrhetic shellfish poisoning (DSP). Phycol. Res., 48: 121–124.
- Lindholm, T., 1985. *Mesodinium rubrum*-a unique photosynthetic ciliate. Adv. Aquat. Microbiol., 3: 1–48.
- Lucas, I.A.N. and M. Vesik, 1990. The fine structure of two photosynthetic species of *Dinophysis* (Dinophysiales, Dinophyceae). J. Phycol., 26: 345–357.
- Maestrini, S.Y., B.R. Berland, D. Grzebyk and A.M. Spano, 1995. *Dinophysis* spp. cells concentrated from nature for experimental purposes, using size fractionation and reverse migration. Aquat. Microb. Ecol., 9: 177–182.
- Nagai, S., G. Nishitani, Y. Tomaru, S. Sakiyama and T. Kamiyama, 2008. Predation by the toxic dinoflagellate *Dinophysis fortii* on the ciliate *Myrionecta rubra* and observation of sequestration of ciliate chloroplasts. J. Phycol., 44: 909–922.

- Nishitani, G, S. Nagai, S. Sakiyama and T. Kamiyama, 2008. Successful cultivation of the toxic dinoflagellate *Dinophysis caudata* (Dinophyceae). *Plankton Benthos Res.*, **3**: 78–85.
- Nishitani, G., K. Miyamura and I. Imai, 2003. Trying to cultivation of *Dinophysis caudata* (Dinophyceae) and the appearance of small cells. *Plankton Biol. Ecol.*, **50**: 31–36.
- Park, M.G., H. Lee and S. Kim, 2011. Feeding behavior, spatial distribution and phylogenetic affinities of the heterotrophic dinoflagellate *Oxyphysis oxytoxoides*. *Aquat. Microb. Ecol.*, **62**: 279–287.
- Park, M.G., J.S. Park, M. Kim and W. Yih, 2008. Plastid dynamics during survival of *Dinophysis caudata* without its ciliate prey. *J. Phycol.*, **44**: 1154–1163.
- Park, M.G., M. Kim, S. Kim and W. Yih, 2010. Does *Dinophysis caudata* (Dinophyceae) have permanent plastids? *J. Phycol.*, **46**: 236–242.
- Park, M.G., S. Kim, E.-Y. Shin, W. Yih and D.W. Coats, 2013. Parasitism of harmful dinoflagellates in Korean coastal waters. *Harmful Algae*, **30S**: S62–S74.
- Park, M.G., S. Kim, H.S. Kim, G. Myung, Y.G. Kang and W. Yih, 2006. First successful culture of the marine dinoflagellate *Dinophysis acuminata*. *Aquat. Microb. Ecol.*, **45**: 101–106.
- Reguera, B., L. Velo-Suárez, R. Raine, R. and M.G. Park, 2012. Harmful *Dinophysis* species: A review. *Harmful Algae*, **14**: 87–106.
- Reguera, B., P. Riobo, F. Rodriguez, P.A. Diaz, G. Pizarro, B. Paz, J.M. Franco and J. Blanco, 2014. *Dinophysis* toxins: causative organisms, distribution and fate in shellfish. *Mar. Drugs*, **12**: 394–461.
- Riisgaard, K. and P.J. Hansen, 2009. Role of food uptake for photosynthesis, growth and survival of the mixotrophic dinoflagellate *Dinophysis acuminata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **381**: 51–62.
- Sampayo, M.A. de M., 1993. Trying to cultivate *Dinophysis* spp. In: Smayda TJ, Shimizu Y (eds) *Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea*. Elsevier, Amsterdam, p807–810
- Schnepf, E. and M. Elbrächter, 1988. Cryptophycean-like double membrane-bound chloroplast in the dinoflagellate, *Dinophysis* Ehrenb.: evolutionary, phylogenetic and toxicological implications. *Bot. Acta.*, **101**: 196–203.
- Sjöqvist, C.O. and T.J. Lindholm, 2011. Natural co-occurrence of *Dinophysis acuminata* (Dinoflagellata) and *Mesodinium rubrum* (Ciliophora) in thin layers in a coastal inlet. *J. Eukaryot. Microbiol.*, **58**(4): 365–372.
- Swanson, K.M., L.J. Flewelling, M. Byrd, A. Nunez and T.A. Villareal, 2010. The 2008 Texas *Dinophysis* ovum bloom: distribution and toxicity. *Harmful Algae*, **9**: 190–199.
- Takishita, K., K. Koike, T. Maruyama and T. Ogata, 2002. Molecular evidence for plastid robbery (kleptoplastidy) in *Dinophysis*, a dinoflagellate causing diarrhetic shellfish poisoning. *Protist*, **153**: 293–302.
- Whyte, C., S. Swan and K. Davidson, 2014. Changing wind pattern linked to unusually high *Dinophysis* blooms around the Shetland Islands, Scotland. *Harmful Algae*, **39**: 365–373.
- Yih, W., G. Myung, H.S. Kim and H.J. Jeong, 2005. Semiweekly variation of spring population of a mixotrophic ciliate *Myrionecta rubra* (= *Mesodinium rubrum*) in Keum River estuary, Korea. *Algae*, **20**: 207–216.
- Yih, W., H.S. Kim, G. Myung, J.W. Park, Y.D. Yoo and H.J. Jeong, 2013. The red-tide ciliate *Mesodinium rubrum* in Korean coastal waters. *Harmful Algae*, **30S**: S53–S61.

2015년 7월 27일 원고접수

2015년 8월 8일 수정본 접수

2015년 8월 10일 수정본 채택

담당편집위원: 최동한