

*Cochlodinium polykrikoides*와 *Gyrodinium impudicum* 형태특성과 24S rRNA 유전자 염기서열 비교

박종규 · 박영식¹

인제대학교 환경연구소 · ¹인제대학교 생명공학부

Comparison of the Morphological Characteristics and the 24S rRNA Sequences of *Cochlodinium polykrikoides* and *Gyrodinium impudicum*

JONG GYU PARK, YOUNG SHIK PARK¹

Institute of Environmental Research, Inje University, Kimhae 621-749, Korea

¹School of Biotechnology and Biomedical Science, Inje University, Kimhae 621-749, Korea

1997년 8월 27일 전남 고흥군 외나로도 연안에 그 해 최초로 *Cochlodinium polykrikoides*에 의한 적조경보 발령시, 동 해역에는 형태상으로 유사하지만 크기가 다른 연쇄상의 무각 와편모조류가 공존하고 있었다. 이들의 24S rRNA 유전자 염기서열을 분석한 결과, 염기서열의 상동성은 74.9%에 불과하여 두 종은 상이한 종인 것으로 드러났다. 또한 각 종을 분리, 배양하여 형태상의 특성을 비교 관찰한 결과, 20~35 μm 내외의 큰 종은 국내에 잘 알려진 *Cochlodinium polykrikoides*이었으며, 12~25 μm 내외의 작은 종은 아직까지 국내에 보고된 적이 없었던 *Gyrodinium impudicum*인 것으로 밝혀졌다. 각 종의 24S rRNA 유전자 염기서열은 아직 밝혀진 적이 없었던 Genbank에 보고하였다. 조사 당시 적조는 최고 개체수 30,000 cells ml⁻¹의 *G. impudicum* 적조였다. 본 연구에서는 광학현미경과 해부현미경으로 관찰할 수 있는 두 종의 형태상의 특성과 행동양식을 기술하였으며, Lugol용액으로 고정하여 원형이 변형된 후의 특징도 비교하여 고정시료를 통해서도 종을 구별할 수 있도록 하였다.

When the first red tide alert by *Cochlodinium polykrikoides* was alarmed around the Oenarodo coast on Aug. 27, 1997, there co-occurred two chain-forming naked dinoflagellates which were different sized but looked fairly similar. The analyses of 24S rRNA sequences of these species showed that their gene sequences had only 74.9% identity. This low value implies that they are quite different species. After isolation and cultivation of each species, the morphological characteristics were observed. This revealed that the larger species ranging from 20 to 35 μm was the well known, *Cochlodinium polykrikoides* and the smaller one ranging from 12 to 25 μm was *Gyrodinium impudicum* which had not been reported in Korea. As their 24S rRNA sequences had not been analysed yet, we deposited the sequences in Genbank. At that time of the investigation, the red tide was caused by *G. impudicum* of which maximum cell counts reached up to 30,000 cells ml⁻¹. In this study we describe the morphological characteristics and the behavioral patterns of each species which can be easily observed with light microscope or stereomicroscope. In addition, their morphology transformed by the fixation with Lugol's solution are also characterized, which can help to discriminate each one in the fixed sample.

서 론

1995년 늦여름 전남 고흥군 내나로도 지선에서 처음 발생하여 2개월 가량 남해안 전역과 동해 남부연안에 대규모 적조를 일으켰던 연쇄상 무각 와편모조류 *Cochlodinium polykrikoides*는 그 해 연안 양식산업에 약 800 억원에 이르는 막대한 피해를 일으켰으며, 그 후로도 매년 8월말이면 남해안에 발생하여 많은 영향을 끼치고 있다(김 등, 1997). *C. polykrikoides* 적조로 인한 피

해는 비단 이런 직접적인 피해에 국한되지 않는다. 이를 예측하고 구제하기 위하여 해마다 되풀이되는 각종 인력과 노동력 및 물적 자원의 투입도 또 다른 측면의 피해이다. *C. polykrikoides* 적조에 대한 최근의 연구는 대부분 이를 신속하게 탐지하여 이동 및 확산 경로를 예보하거나 이들의 구제기술을 개발하는 데 집중되고 있다(김 등, 1997). 하지만 이런 연구의 기본 작업이라 할 수 있는 신속, 정확한 동정에는 아직 부족한 점이 많다. 실제로 1997년 8월 27일 고흥군 내나로도 해역에 *C. polykrikoides*

에 의한 적조경보 발령시, 동 해역에는 *C. polykrikoides*와 유사하지만 세포크기가 작은 다른 종이 공존하고 있었다. 두 종은 모두 연쇄상 무각 와편모조류이고 유형모습도 비슷하여 저배율 광학현미경으로는 구별하기 매우 어려웠다.

최근 와편모조류의 분류에는 전자현미경을 이용하여 종의 미세구조를 살피거나(Horiguchi and Pienaar, 1994; Horiguchi, 1995; Fraga et al., 1995), rRNA 유전자 염기서열을 분석하여(Lenaers et al., 1988, 1989; Rowan and Powers, 1992; 이 등, 1998) 종을 식별하는 방법을 이용하고 있다. 하지만 이러한 방법들은 정확한 종 동정에는 도움을 주지만, 복잡한 과정을 거쳐야 하고 시간도 많이 소요되기 때문에 신속한 동정에는 큰 도움을 주지 못한다. 조류 동정의 가장 일반적인 방법은 현장에서 고정한 시료를 실험실에서 광학현미경으로 관찰하는 것이다. 무각 와편모조류를 Lugol용액이나 포르말린으로 고정하면 세포의 형태가 심하게 변형되거나 완전히 파손되는 경우가 많기 때문에 시료의 전체적인 형태나 미세구조를 식별하여 종을 구별, 동정하는 데에 어려움이 있다. 그럼에도 불구하고, 특정 고정액으로 처리하였을 때 완전히 파손되는 경우를 제외하고는 각 종에 따라 색깔과 변형된 형태에 특징적인 모습을 가지는 경우가 많다. 물론, 이런 문제를 해결하기 위한 가장 근본적인 방법은 살아있는 시료를 관찰하는 것이다. 하지만, 생시료는 오랜 시간 보관하기 힘들고 개체수를 정량할 수 없는 단점이 있다. 그러므로 비록 불완전한 방법이지만, 고정처리 후 변형된 세포의 특징적인 모습을 관찰하는 것도 와편모조류의 고유한 형태를 관찰하는 것과 더불어 종의 동정에 실제적인 도움을 줄 수 있을 것으로 판단된다.

본 연구는 1997년 여름 남해안 연안에서 적조를 일으켰던, 형

태상으로 매우 유사한 연쇄상 무각 와편모조류 두 종에 대하여 24S rRNA 유전자 염기서열을 분석하여 두 종의 상동성을 살펴보고 동일종 여부를 판별하였다. 또한 두 종을 남해안 연안에서 분리, 배양하여 형태와 행동양식을 관찰하였으며, Lugol용액으로 고정 후 변형된 시료의 특징적인 형태도 비교하였다.

재료 및 방법

1997년 8월 25일 *Cochlodinium polykrikoides* 적조경보 발령 직후인 8월 27일, 고흥군 외나로도 현장에서 시료를 채취하였다. 정량분석을 위하여 해수 500 ml를 Lugol 용액으로 고정하였으며, 유전자 염기서열 분석과 배양을 위한 시료는 201 시료병에 채집하였다. 시료의 배양을 위하여 실험실에서 해부현미경(Olympus BO71)으로 세포 크기에 차이가 있는 종을 먼저 분리하였으며, 분리된 세포를 배양액(F/2 배지)이 담겨져 있는 6 hole multi-chamber(Nunclon™)에 넣어 1차 세척하고, 이를 다시 2회 이상 세척하여 다른 종의 오염을 방지한 다음, 24 hole multi-chamber(Nunclon™)에 최종적으로 배양하였다. 분리배양에 성공한 시료는 250 ml PC병에 보관하였으며, 광주기 없이 24시간 광을 주었으며 25°C를 유지해 주었다.

배양한 두 종의 24S rRNA 염기서열은 이 등(1998)의 방법으로 분석하였으며 읽혀진 염기서열로 두 종의 상동성을 분석하였다. 각 유전자의 염기서열은 Clustal W computer program을 사용하여 배열하였고, Jukes-Cantor의 모델(1969)을 이용하여 이 등(1998)에 의하여 밝혀진 한국 연안의 적조형성 와편모조류와 Genbank database에서 입수한 다른 종과의 계통도를 그렸다.

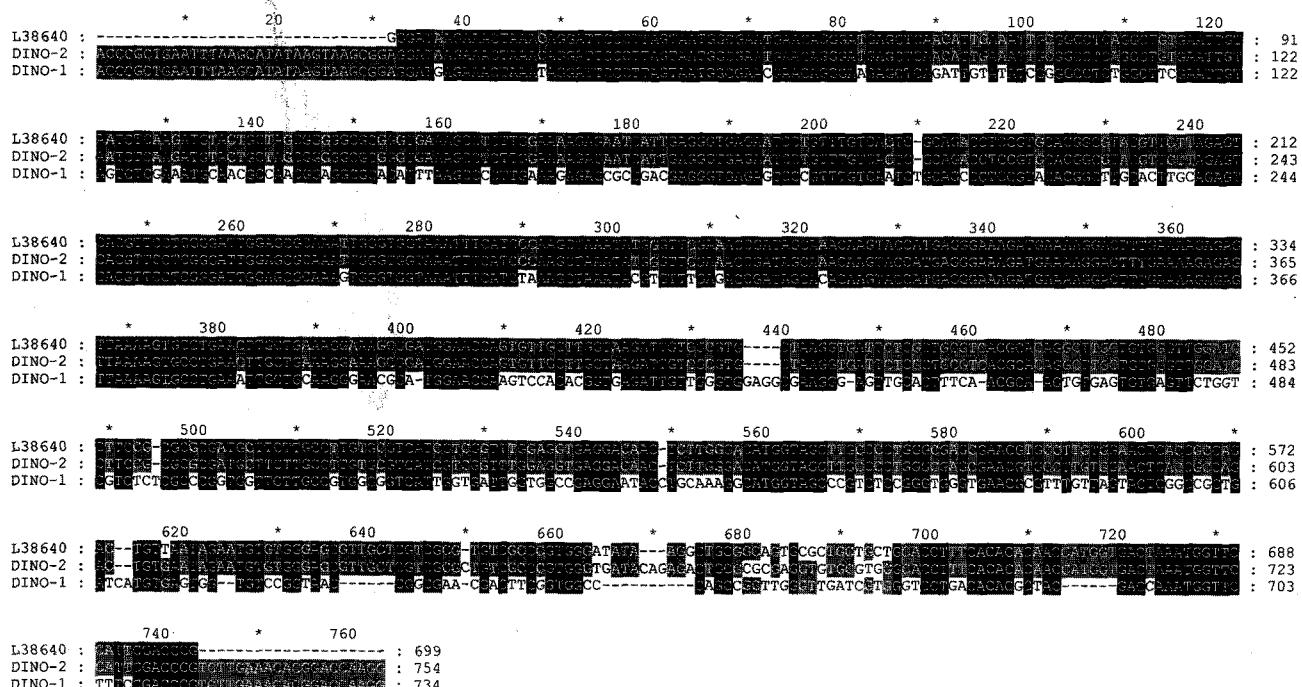


Fig. 1. Partial large subunit ribosomal RNA sequences of Dino-1 (*Cochlodinium polykrikoides*) and Dino-2 (*Gyrodinium impudicum*) aligned with the corresponding region of 24S rRNA gene of *Gymnodinium* sp. The sequences were obtained by PCR amplification of variable domains D1 and D2 in 24S rRNA genes. Alignment position 1 corresponds to *Prorocentrum micans* 24S rRNA position 24 (Lenaers et al., 1989). The nucleotide sequences were aligned with ClustalW. The homologous sequences are shaded in 4 levels.

두 종의 형태특성과 행동양식은 광학현미경(Olympus AX70)으로 관찰하였다.

결과 및 토의

24S rRNA 유전자 염기서열 분석

24S rRNA 유전자 염기서열을 분석한 결과, 두 종의 염기서열에는 뚜렷한 차이가 있었다. 분석된 총 763개의 염기 서열 중 두 종 모두에서 분석된 염기서열은 725개였고, 그 중 182개가 서로 다른 염기서열을 보여 상동성은 74.9%에 불과하였다(Fig. 1). 따라서 두 종은 완전히 다른 종임을 알 수 있었는데, 두 종의 형태연구를 통하여 얻어진 결과에 의하면 세포 크기가 작은 종은 국내에 처음으로 보고되는 *Gyrodinium impudicum*이고, 크기가 큰 종은 *Cochlodinium polykrikoides*인 것으로 밝혀졌다. 조사 당시, *G. impudicum*은 최고 개체수 30,000 cells ml⁻¹에 이르는 매우 높은 농도를 보였으며, *C. polykrikoides*에 비하면 32.3배나 높은 출현량을 보였다. 따라서 당시의 적조는 수산진흥원에서 발표한 것과는 달리 *Cochlodinium polykrikoides*에 의한 적조가 아니라 *G. impudicum*에 의한 적조였다. *G. impudicum*은 무독성으로 알려져 있는데(Fraga et al., 1995), 당시 적조원 인종에 대한 정확한 정보가 있었다면 방제시스템을 늦게 가동하여 경비지출을 줄일 수 있었을 것이다. 이는 적조원인종에 대한 정확한 동정이 적조연구와 방제체계에 선행되어야 할 조건이라는 것을 시사한다.

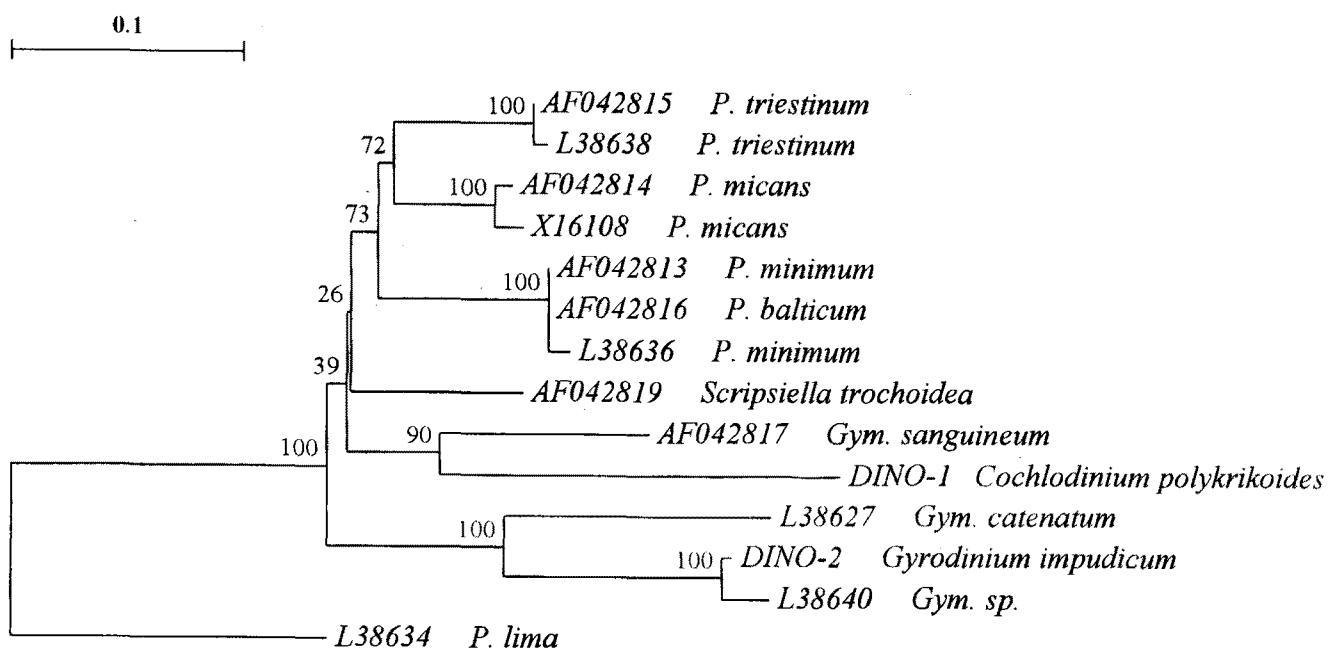
Fig. 2는 24S rRNA 유전자 염기서열이 밝혀진 국내의 적조원인 와편모조류(이 등, 1998)와 Genbank에서 얻은 와편모조류의 상동성을 통하여 상호간의 계통도를 그린 것이다. *C. polykrikoides*는 다른 와편모조류와 분리되어 거의 독립적인 가지

를 형성하였고, *G. impudicum*과의 연관관계도 높지 않았다. 한편, *G. impudicum*은 *Gymnodinium* sp.(L38640)와 97.7%에 이르는 매우 높은 상동성을 보였다. 이는 *Gyrodinium* 속과 *Gymnodinium* 속간의 높은 연관성을 시사한다. 반면 무각 조류인 *Gymnodinium* 속은 유각 조류인 *Prorocentrum* 속과 달리 중간 유연관계가 매우 낮은 것으로 드러나 이질적인 종들이 다양하게 포함된 것으로 나타났다. 이러한 결과는 단순히 형태적인 차이나 횡구발단간의 거리차를 통하여 속을 구분하는 현 분류체계에 많은 문제가 있음을 의미한다.

형태특성

Gyrodinium impudicum Fraga and Bravo: 세포는 길이가 12~25 μm이고 폭은 15~22 μm이며, 전반적으로 배복으로 다소 편평한 형태를 하고 있다. 횡구는 세포의 왼쪽에서 시작하며 위에서 보았을 때 반시계방향으로 세포 돌레를 1회전하여 세포 전체 길이의 1/3~1/4 정도 어긋나게 오른쪽 아래편에서 끝난다. 종구는 그 폭이 횡구폭의 1/3에 불과하고, 세포의 하추말단에서 횡구의 시작부를 지나 상추정단까지 가늘고 길게 확장되어 있다. 세포의 정단부에서는 위에서 볼 때 반시계방향으로 회전하여 acrobase를 형성한다(Fig. 3).

전형적인 연쇄군은 4개 세포로 이루어지지만, 그 이하나 이상인 경우도 적지 않다. 연쇄군을 형성한 세포들은 앞뒤의 형태가 전체적으로 비대칭인 경우가 많다. 많은 경우, 앞쪽 세포로 갈수록 세포의 크기가 커지지만 때론 반대인 경우도 있다. 각 세포의 형태는 연쇄상이나 단독으로 존재할 때 서로 다르게 나타나며, 세포의 위치나 존재 방식에 따라 4가지 유형을 보인다. 연쇄상에서는 세포의 위치에 따라 3가지 형태가 나타나는데, 가장 앞쪽 세포의 경우 상추가 뾰족하고 하추가 편평하지만, 반대로 가



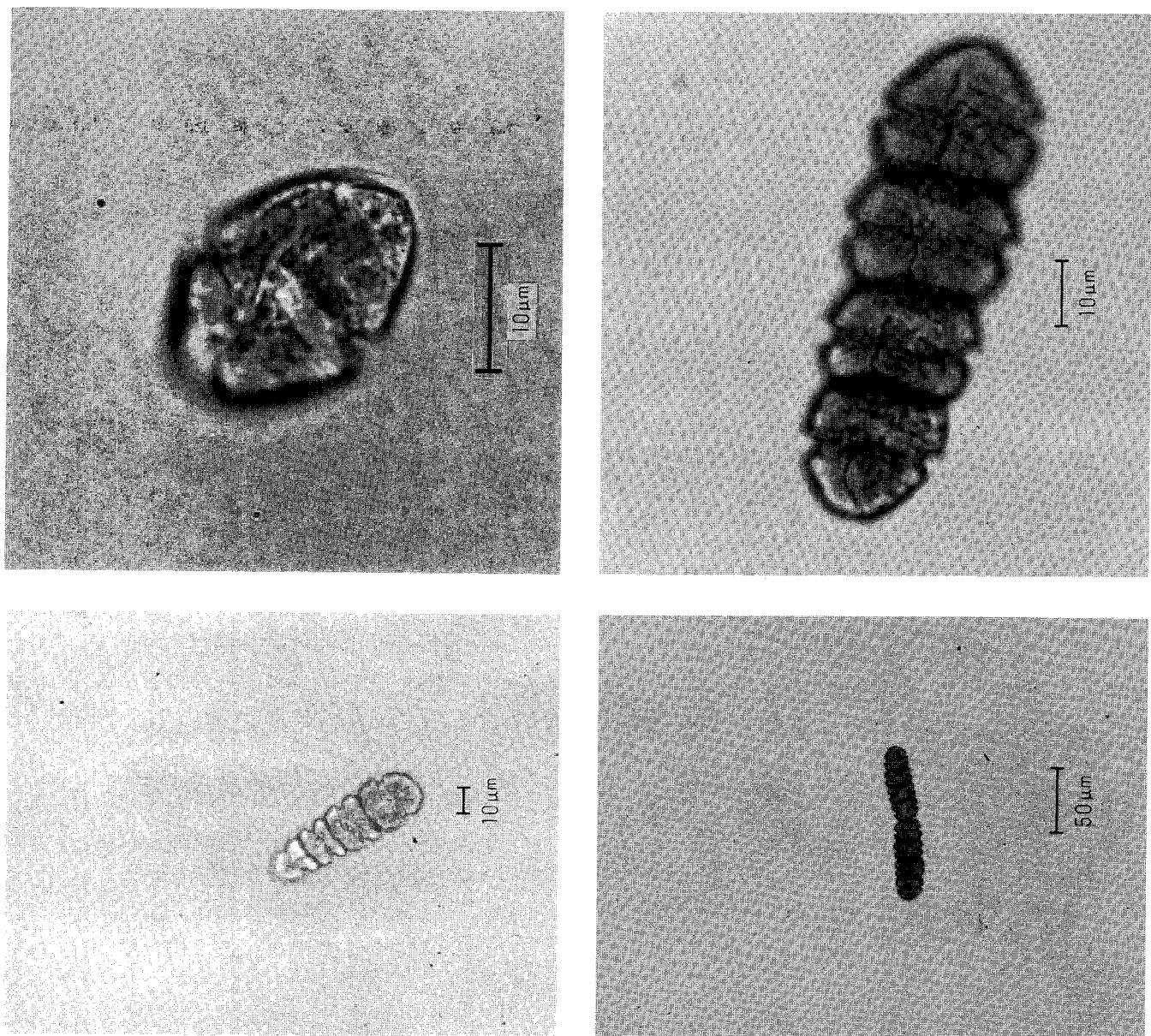


Fig. 3. Phase-contrast light micrographs of live cells of *Gyrodinium impudicum*: upper left, a single cell showing pointed epicone and hypcone; upper right, a chain of 4 cells showing cingular displacement and increase in cell size towards the anterior end of chain; lower left, a chain of 4 cells in which the size of the cells increases towards the posterior end of chain; lower right, a chain of 8 cells dividing into two chains of 4 cells.

장 뒤쪽 세포에서는 상추가 편평하고 하추가 뾰족하다. 중간에 위치한 세포는 상하추가 모두 편평한 형태를 하며 길이보다 폭이 더 넓은 경향을 보인다. 반면, 단독세포는 상추와 하추가 모두 뾰족한 럭비공 모양을 한다. 따라서 전체적으로 보면 전후좌우로 대칭 구조를 하고 있어 이동 방향이나 종편모의 위치, 횡구의 회전 방향 등을 관찰하지 않으면 상하 구별이 매우 어렵다(Fig. 3).

Cochlodinium polykrikoides Margalef: 세포의 길이는 20~35 μm 이고 폭은 15~20 μm 이다. 횡구는 세포의 정단부에서 세포 전체 길이의 1/4 정도 떨어진 부위에서 시작하여 위에서 볼 때 반시계 방향으로 1.8~1.9바퀴 회전하여 세포 하단부에서 1/5 정도 떨어진 부위까지 연결된다. 종구는 횡구폭의 1/5 내외로 광학현미경에서 관찰이 어려울 정도로 가늘고 좁게 형성되어 있

으며 횡구의 시작부에서 출발하여 0.8~0.9 바퀴 회전한 다음 하주의 말단까지 연결된다(Fig. 4).

연쇄군은 보통 8개 이하의 세포로 이루어지는데, 자연상태에서는 때로 30개 이상의 긴 연쇄군을 형성하기도 한다. 단독세포는 타원체의 형태를 하지만, 연쇄군을 형성할 경우에는 각 세포의 길이가 조금씩 짙어지는 형태 변이를 보인다. 가장 앞쪽 세포의 경우, 상추는 원형을 그대로 유지하지만, 하추는 이어지는 연결 세포 때문에 전체의 1/3 가량이 불완전한 형태를 한다. 반면, 가장 뒤쪽 세포는 상추가 불완전하며 중간세포들은 상하추 모두 불완전한 모습을 보인다. 연쇄군의 상하부는 말단세포를 통하여 쉽게 판단할 수 있는데, 말단 세포의 하추 말단에는 횡구와 종구가 만나면서 형성된 깊은 골이 뚜렷하게 나타난다. 세포는 연쇄군을

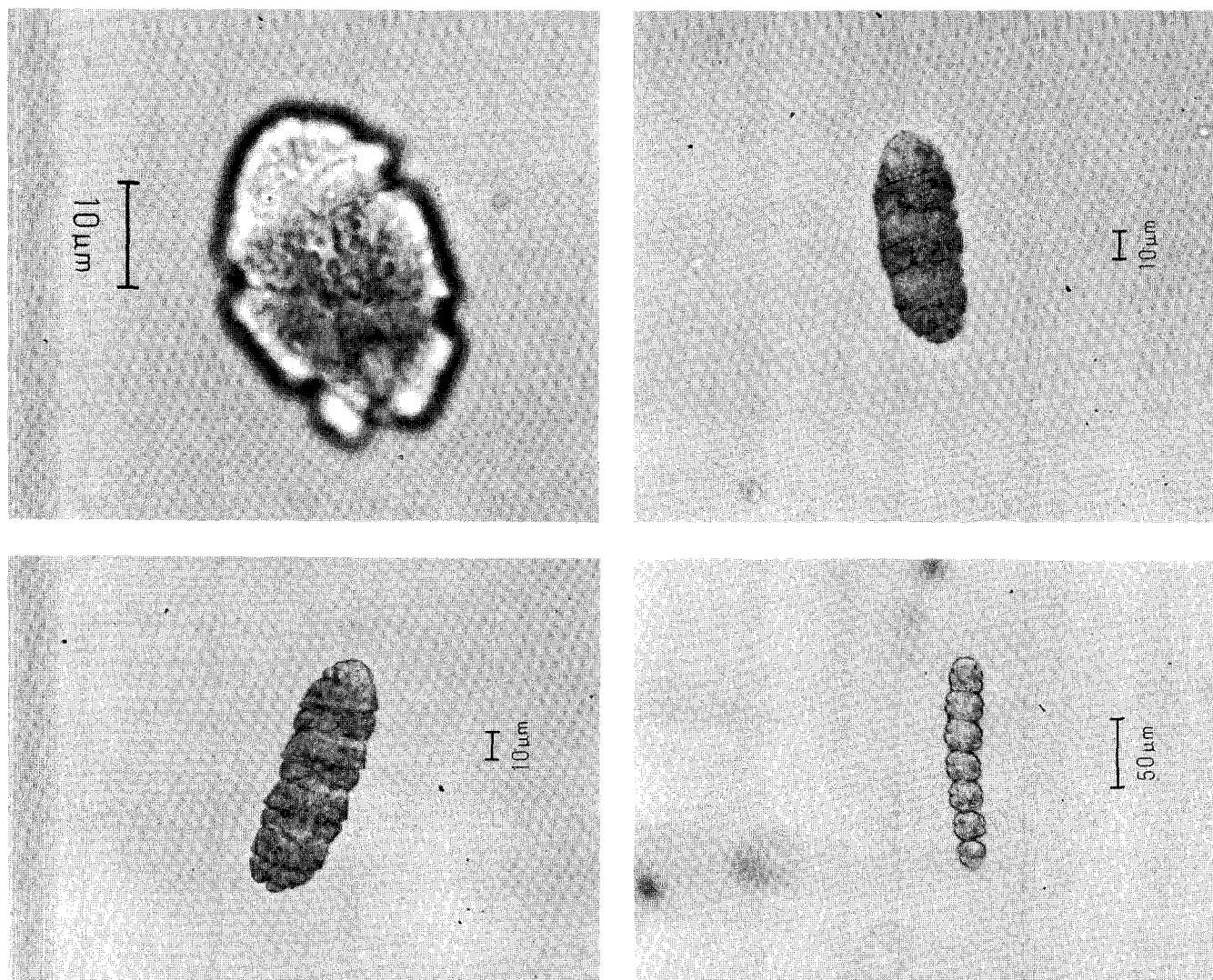


Fig. 4. Phase-contrast light micrographs of live cells of *Cochlodinium polykrikoides*: upper left, ventral view of a single cell showing cingular displacement; upper right, dorsal view of a chain of 3 cells (note that image is inverted); lower left, lateral view of a chain of 4 cells in which running of cingulum can be seen in detail (image is inverted); lower right, a chain of 7 cells.

형성하기 위하여 앞쪽 세포의 하추 후면 하단부와 뒤쪽 세포의 상추 전면 정단부가 서로 연결되기 때문에 긴 연쇄군을 형성하였을 때 전체적으로 급하지 않은 완만한 곡선을 만든다(Fig. 4).

Lugol 용액 고정 후 형태 변화

연쇄군을 형성한 시료의 경우, Lugol 용액으로 고정하기 전에는 연결 세포의 상추와 하추가 세포 폭 전체에 걸쳐 긴밀하게 서로 연결되지만, 고정한 후에는 세포간의 거리가 멀어지면서 실에 빠인 구슬 모양으로 변화하였다. 자연시료의 경우, Lugol 용액으로 고정한 후 두 종은 크기와 색깔, 전반적인 형태에서 서로 뚜렷하게 구별되었다. *G. impudicum*은 고정 후에도 세포간의 연결 부위가 견고하였고 세포도 단단해 보였지만, *C. polykrikoides*는 쉽게 파손될 것처럼 연약하게 변형되었으며 연결부위도 느슨해 보였다(Fig. 5). *G. impudicum*은 각 세포의 간격이 조금 멀어지고 횡구와 종구의 뚜렷한 굴곡이 사라지면서 전반적으로 동근 모양으로 변화하였지만 각 세포의 전체적인 형태에는 큰 변화가 없

었다. 처음과 마지막 세포의 상, 하추가 각각 뾰족한 모습을 그대로 유지하였고 중간 부위의 세포도 약간 각진 육면체의 형태를 유지하였다. 반면, *C. polykrikoides*는 처음과 마지막 세포가 타원체나 구체로 변화하였고 중간부위의 세포들은 거의 구체에 가깝게 변형되었다. 특징적인 것은 2개 세포가 연쇄군을 이룬 경우, 각 세포가 약 140° 각도로 서로 어긋난 형태로 고정되었다는 점이다(Fig. 6). 이는 *C. polykrikoides*가 연쇄군 형성시 연결 세포가 세포 폭 전체에 걸쳐 연결되지 않고 앞쪽 세포의 하추 후면부와 뒤쪽 세포의 상추 전면부가 연결되어 전체적으로 완만한 경사를 이루기 때문이다. 건강한 배양시료의 경우에는 고정 후에도 하추의 깊은 골을 그대로 유지한 채 거의 원형에 가까운 형태를 보존하는 경우도 있었다(Fig. 6).

Lugol용액으로 고정한 후 두 종간에 뚜렷하게 구별되는 특징은 시료의 색깔 변화이다. 동일한 농도의 Lugol용액으로 고정한 후 두 시료의 색깔을 비교해 보면 *G. impudicum*은 암갈색 또는 흑갈색을 띠었고 시간이 지나도 큰 변화가 없었으나, *C.*

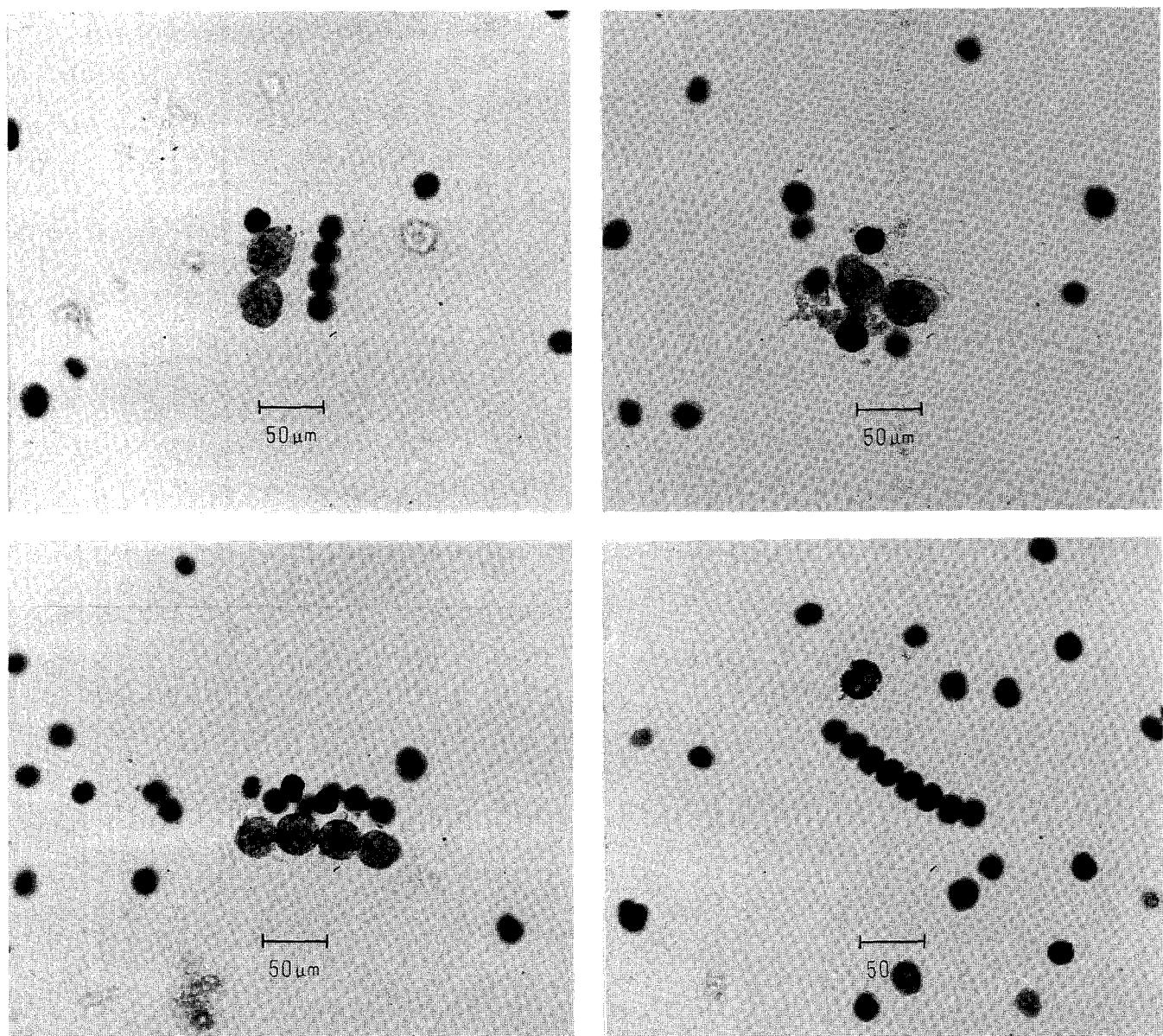


Fig. 5. Phase-contrast light micrographs of natural samples of *G. impudicum* and *C. polykrikoides* complexes fixed with Lugol's solution. Larger and brighter cells are *C. polykrikoides* and smaller and darker ones are *G. impudicum*.

*polykrikoides*는 처음에는 암갈색을 띠다가 시간이 지나면서 적갈색 또는 황갈색으로 점점 색깔이 열어졌다. 또한 *C. polykrikoides*의 경우, 고정 후 수 개월 이상 소요된 시료에서는 과립상으로 염색된 세포 내용물들이 세포 표면에 방사상으로 섬유처럼 연결되어 나타났고, 나머지 부분들은 모두 투명하게 보였다. Lugol용액으로 고정한 후 *C. polykrikoides*가 쉽게 파손될 것처럼 연약하게 보이는 것은 이런 투명한 부위 때문이다. Lugol용액으로 고정한 *C. polykrikoides*에서는 세포 주변의 접액질 부위에 가끔 열은 적갈색의 염색물질이 섬유소 모양으로 나타나기도 하였다 (Fig. 6).

행동양식

두 종은 행동양식에 뚜렷한 차이가 있었다. *G. impudicum*의 행동양식 중에서 자연시료와 건강한 배양시료에서 확인할 수 있

는 가장 독특한 특징은 대부분 시간을 바닥에 정지한 채 전혀 움직이지 않는다는 점이다. 정지한 상태에서 미세하게 편모만 움직이기 때문에 200배 정도의 저배율에서는 생명활동을 유지하고 있다는 사실조차 확인하기 어려웠다. 하지만, 외부에서 충격을 주면 다시 빠른 속도로 이동을 재개하기 때문에 살아 있다는 것은 쉽게 확인할 수 있었다. *G. impudicum*도 다른 외幡孢子류와 마찬가지로 이동시에 회전하였는데 회전 반경이 작고 속도가 빨라서 100배 이하의 저배율에서는 회전하지 않고 직선으로 빠르게 이동하는 것처럼 보였다. 다만, *G. impudicum*이 배복으로 다소 편평한 형태를 하고 있기 때문에 회전할 때 나타나는 넓은 면과 좁은 면의 교차하는 모습을 통하여 회전하고 있다는 것을 알 수 있었다. 이와 달리 *C. polykrikoides*는 정지상태의 세포를 거의 관찰할 수 없었다. *C. polykrikoides*도 *G. impudicum*처럼 회전하면서 이동하였는데, 회전반경이 크고 연쇄군이 완만한 곡선을

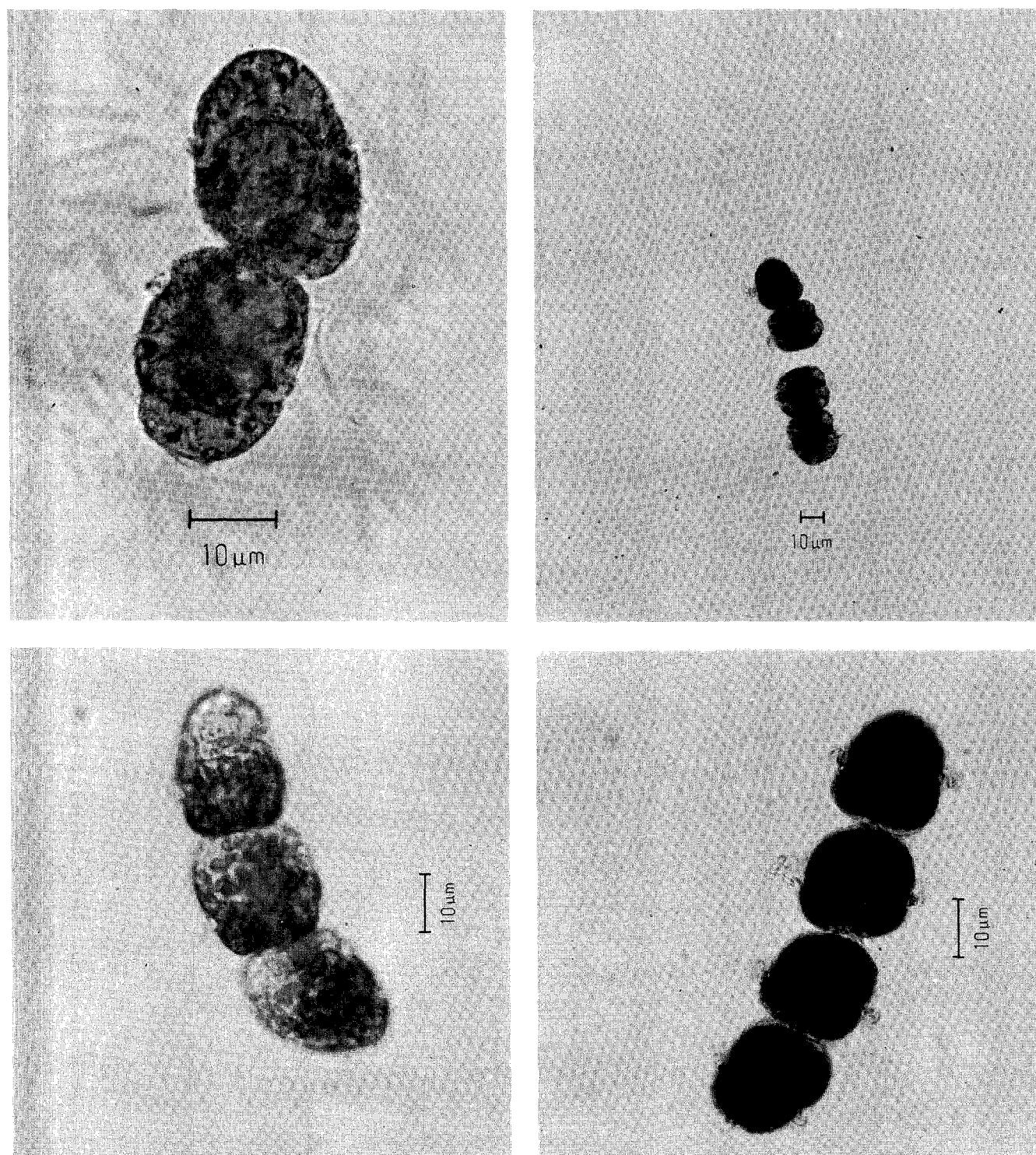


Fig. 6. Phase-contrast light micrographs of cultured samples of *G. impudicum* (right) and *C. polykrikoides* (left) fixed with Lugol's solution. In upper left figure, reddish filamentous materials can be seen around *C. polykrikoides*, which are leaked from the cells immediately after Lugol fixation.

이루기 때문에 저배율의 현미경으로도 나선형의 회전이동을 뚜렷이 관찰할 수 있었다.

한편, 오래된 배양시료의 경우에는 두 종 모두 지속적으로 이동하지 못하고 *Prorocentrum* 속에서 볼 수 있듯이 단속적으로 멈칫거리며 이동하는 특징을 보였으며 이동 중 방향을 전환할

때에는 한번 정지한 후 이동하였다. 하지만 이러한 행동양식은 건강한 시료에서는 관찰할 수 없었다. 건강한 시료는 멈칫거리지 않고 지속적으로 이동하였으며, 방향 전환시에도 각도가 클 경우를 제외하고는 정지하지 않고 자연스럽게 방향을 전환하였다.

결 론

1997년 8월 전남 고흥군 외나로도 연안에 *Cochlodinium polykrikoides* 적조경보 발령시, 형태상으로 유사하지만 크기가 다른 연쇄상의 무각 와편모조류가 공존하고 있어, 이들을 분리, 배양하여 24S rRNA 유전자 염기서열과 형태 특성을 비교 관찰하였다. 세포 크기가 다른 두 와편모조류는 유전자 염기서열의 상동성이 74.9%에 불과한 *Gyrodinium impudicum*과 *Cochlodinium polykrikoides*였으며, 당시의 적조는 최고 개체수가 30,000 cells ml⁻¹에 이르는 *G. impudicum* 적조였다.

*G. impudicum*은 길이 12~25 μm, 폭 15~25 μm로 배복으로 편평하고, 횡구는 세포를 1회전하여 세포 전체 길이의 약 1/3~1/4 정도 어긋나게 연결되지만, *C. polykrikoides*는 길이 20~35 μm, 폭 15~20 μm로 배복으로 원형이고 횡구는 세포를 1.8~1.9 회 전하여 전체 길이의 1/2 이상 어긋나게 연결되었다. Lugol용액으로 고정한 시료는 세포 폭 전체에 걸쳐 긴밀하게 결합되었던 연결세포의 간격이 멀어지고 횡구와 종구의 뚜렷한 굴곡이 사라지면서 실에 훠인 구슬 모양으로 변화하였다. Lugol용액으로 고정한 후, *G. impudicum*은 암갈색 또는 흑갈색을 띠고 시간이 지나도 큰 변화가 없었지만, *C. polykrikoides*는 암갈색을 떠다가 시간이 지나면서 적갈색 또는 황갈색으로 변화하였으며, 수 개월 이상 경과한 시료에서는 과립상으로 열게 염색된 세포 내용물만 세포 표면에 방사상으로 나타났고, 나머지 부분은 모두 투명해졌다. *G. impudicum*은 대부분의 시간을 바닥에 정지한 채 미세하게 편모만 움직이는 독특한 행동양식을 보였다. 정지 세포는 외부에서 충격을 받으면 빠른 속도로 이동을 재개하였으며, 이동시에는 반경이 작은 회전 운동을 하였다. 반면 *C. polykrikoides*는 정지 세포가 없고, 방향 전환도 자연스러웠으며, 저배율의 현미경으로도 관찰할 수 있는 반경이 큰 나선상의 회전운동을 하였다.

사 사

이 논문은 1997년 교육부 학술연구조성비에 의하여 연구되었

습니다. 연구비 지원에 감사드립니다.

참고문헌

- 이수웅, 이희우, 박종규, 이진애, 박영식, 1998. 국내 남해안에 발생한 적조원인생물들의 24S rRNA 유전자 염기서열분석. 한국 해양학회지 「바다」, 3: 90~93.
- 김학균, 이삼근, 안경호, 윤성화, 이필용, 이창규, 조은섭, 김정배, 최희구, 김평중, 1997. 한국연안의 적조. 국립수산진흥원, 280 pp.
- Fraga, S., I. Bravo, M. Delgado, J.M. Franco and M. Zapata, 1995. *Gyrodinium impudicum* sp. nov. (Dinophyceae), a non-toxic, chain-forming, red tide dinoflagellate. *Phycologia*, 34: 514~521
- Horiguchi, T., 1995. *Amphidiniella sedentaria* gen. et sp. nov. (Dinophyceae), a new sand-dwelling dinoflagellate from Japan. *Phycol. Res.*, 43: 93~99
- Horiguchi, T. and R.N. Pienaar, 1994. Ultrastructure of a new marine sand-dwelling dinoflagellate, *Gymnodinium quadrilobatum* sp. nov. (Dinophyceae) with special reference to its endosymbiotic alga. *Env. J. Phycol.* 29: 237~245
- Jukes, T.H. and C.R. Cantor, 1969. Evolution of protein molecules. In: Mammalian Protein Metabolism, edited by Munro, H.N., Academic, New York, pp. 21~132.
- Lenaers, G., H. Nielson, J. Engberg and M. Herzog, 1988. The secondary structure of large-subunit rRNA divergent domains, a marker for protist evolution. *Biosystems*, 21: 215~222.
- Lenaers, G., L. Maroteaux, B. Michot and M. Herzog, 1989. Dinoflagellates in evolution. A molecular phylogenetic analysis of large subunit ribosomal RNA. *J. Mol. Evol.*, 29: 40~51.
- Rowan, R. and D.A. Powers, 1992. Ribosomal RNA sequences and the diversity of symbiotic dinoflagellates (zooxanthellae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 89: 3639~3643.

1999년 4월 23일 원고 접수

1999년 9월 15일 수정본 채택