



저작자표시-비영리-변경금지 2.0 대한민국

이용자는 아래의 조건을 따르는 경우에 한하여 자유롭게

- 이 저작물을 복제, 배포, 전송, 전시, 공연 및 방송할 수 있습니다.

다음과 같은 조건을 따라야 합니다:



저작자표시. 귀하는 원저작자를 표시하여야 합니다.



비영리. 귀하는 이 저작물을 영리 목적으로 이용할 수 없습니다.



변경금지. 귀하는 이 저작물을 개작, 변형 또는 가공할 수 없습니다.

- 귀하는, 이 저작물의 재이용이나 배포의 경우, 이 저작물에 적용된 이용허락조건을 명확하게 나타내어야 합니다.
- 저작권자로부터 별도의 허가를 받으면 이러한 조건들은 적용되지 않습니다.

저작권법에 따른 이용자의 권리는 위의 내용에 의하여 영향을 받지 않습니다.

이것은 [이용허락규약\(Legal Code\)](#)을 이해하기 쉽게 요약한 것입니다.

[Disclaimer](#)

석사학위논문

한국 해안의 모래에 서식하는 저서성  
외편모조류 4종의 형태 및  
계통분류학적 연구

제주대학교 대학원

지구해양과학과

강 수 민

2018 년 2 월

한국 해안의 모래에 서식하는 저서성  
와편모조류 4종의 형태 및  
계통분류학적 연구

지도교수 이 준 백

강 수 민

이 논문을 이학 석사학위 논문으로 제출함

2017년 12월

강수민의 이학 석사학위 논문을 인준함

심사위원장 윤 석 훈 (인)

위 원 김 태 훈 (인)

위 원 이 준 백 (인)

제주대학교 대학원

2017년 12월

**Morphology and phylogenic systematics of four  
sand-dwelling benthic dinoflagellates in Korean  
coastal area**

Su-Min Kang

(Supervised by professor Joon-Baek Lee)

A thesis submitted in partial fulfillment of the requirement for the  
degree of Master of Sciences

2018. 2.

Department of Earth and Marine Sciences

GRADUATE SCHOOL

JEJU NATIONAL UNIVERSITY

# 목 차

목 차	i
List of Figures and Tables	iii
Summary	vi
요 약	vii
I. 서 론	1
II. 재료 및 방법	3
2.1. 채집 정점	3
2.2. 채집 및 배양 방법	3
2.3. 현미경 관찰	6
2.4. DNA 추출 및 PCR 증폭	7
2.5. DNA sequencing 및 계통분류 분석	7
III. 결 과	11
3.1. 분류체계	11

3.2. 종의 기재	13
3.2.1. <i>Amphidinium thermaeum</i> Dolapsakis et Economou 2009	13
3.2.2. <i>Thecadinium kofoidii</i> (Herdman) Schiller 1933	19
3.2.3. <i>Togula jolla</i> Flø Jørgensen, Murray et Daugbjerg 2004	25
3.2.4. <i>Heterocapsa</i> sp. nov.	29
IV. 토 의	33
4.1. 종의 형태 및 계통분류	33
4.2. 종의 계통 유연관계	35
V. 결 론	37
VI. 참고문헌	39

## List of Figures and Tables

- Fig. 1. Locations of sampling stations in Korean coastal area. .... 4
- Fig. 2. Light micrographs of *Amphidinium thermaeum*. (a, b) ventral view showing epicone, (c) dorsal view, an arrowhead indicates nucleus, (d–f) dorsal view. (a–f) scale bar=10  $\mu$ m. .... 15
- Fig. 3. Scanning electron micrographs of *Amphidinium thermaeum*. (a) lateral view, (b) ventral view, (c) lateral view, an arrowhead indicates longitudinal flagellum, (d) apical view, an arrowhead indicates transverse flagellum, (e) ventral view showing sulcus. (a–d) scale bar=10  $\mu$ m, (e) scale bar=1  $\mu$ m. .... 16
- Fig. 4. 500bp aligned positions of *Amphidinium thermaeum* large subunit rDNA using the GTR+I model. The branch lengths are proportional to the amount of character changes. The numbers above the branches indicate maximum likelihood bootstrap value. .... 18
- Fig. 5. Light micrographs of *Thecadinium kofoidii*. (a–b) lateral view, arrowheads indicate transverse flagellum, (c–e) lateral view. (a–e) scale bar=10  $\mu$ m. .... 21
- Fig. 6. Scanning electron micrographs of *Thecadinium kofoidii*. (a) lateral

view, an arrowhead indicates sulcus area, (b) lateral view, (c) lateral view, an arrowhead indicates transverse flagellum, (d) lateral view, arrowheads indicate plate's pore, (e) lateral view showing cingulum. (a–c) scale bar=10  $\mu$  m, (d, e) scale bar=1  $\mu$  m. ....22

Fig. 7. 543bp aligned positions of *Thecadinium kofoidii* large subunit rDNA using the GTR+I model. The branch lengths are proportional to the amount of character changes. The numbers above the branches indicate maximum likelihood bootstrap value. ....24

Fig. 8. Light micrographs and scanning electron micrographs of *Togula jolla*. (a–c) LM, (d–g) SEM. (a) dorsal view, (b) ventral view, (c) ventral view, cell appears morphological variation, (d) ventral view, (e) lateral view, (f) ventral view, arrowhead indicates flagellum, (g) an arrowhead indicates sulcus. (a–f) scale bar=10  $\mu$  m, (g) scale bar=1  $\mu$  m. ....26

Fig. 9. 566bp aligned positions of *Togula jolla* large subunit rDNA using the GTR+I model. The branch lengths are proportional to the amount of character changes. The numbers above the branches indicate maximum likelihood bootstrap value. ....28

Fig. 10. Light micrographs and scanning electron micrographs of *Heterocapsa* sp. nov. (a–e) LM, (f–h) SEM. (a) ventral view, (b, c) lateral view, an arrowhead indicates nucleus, (d, e) ventral view, cell appears morphological

variation, (f) dorsal view, an arrowhead indicates cingulum, (g) ventral view showing cingulum, (h) an arrowhead indicates plate's pore. (a-f) scale bar=10  $\mu$  m, (g, h) scale bar=1  $\mu$  m. .... 30

Fig. 11. 638bp aligned positions of *Heterocapsa* sp. nov. large subunit rDNA using the GTR+I model. The branch lengths are proportional to the amount of character changes. The numbers above the branches indicate maximum likelihood bootstrap value. .... 32

Table 1. Sampling stations and strains in this study. .... 5

Table 2. Collection area, strain numbers and GenBank accession numbers of searched species in NCBI. .... 8

## Summary

A study of sand-dwelling benthic dinoflagellates in Korean coastal area was conducted in terms of morphology and phylogenic systematics. Sand samples were collected from intertidal zone at five stations of Jeju and the south coast (Haenam Songpyeng Beach, Wando Donggo-ri Beach, Geomundo Yulim Beach, Jeju Gwakji Beach, Pyoseon Beach) from January to April 2017. Nine strains from the samples were isolated and then incubated. The dinoflagellates were identified using light microscopes (LM) and scanning electron microscopes (SEM). In addition, DNA was extracted from each strains, and then PCR process was conducted. DNA sequences were determined, and then phylogenic relations were analysed using GTR+I model using MEGA v. 6.0 program.

Four species were identified *Amphidinium thermaeum*, *Thecadinium kofoidii*, *Togula jolla*, *Heterocapsa* sp. nov. of benthic dinoflagellates. Three species of these were closely matched with the morphological shape and features compared to the previously reported literatures. As a result of molecular phylogenic analysis of 28S LSU rDNA of each species, the strain SP02 of *T. jolla* was a cryptic species by systematic analysis, and *Heterocapsa* so. nov. was considered a new species by morphology and systematic analysis.

## 요 약

한국 해안의 모래에서 서식하는 저서성 외편모조류의 형태 및 계통분류에 관한 연구를 수행하였다. 모래시료는 제주, 남해안 일대 조간대의 5곳(해남 송평 해변, 완도 동고리 해변, 거문도 유림 해변, 제주 괄지 해변과 포선 해변)에서 2017년 1월부터 4월까지 채집하였다. 각 시료에서 단일 종으로 분리하여 9개의 strain을 획득하였다. 종 동정은 광학현미경(Light microscope; LM)과 주사전자현미경(Scanning electron microscope; SEM)을 이용하여 이루어졌다. 또한, 각 배양주의 DNA 추출, polymerase chain reaction (PCR)을 진행하여 염기서열을 분석하였고 MEGA v.6.0 프로그램을 사용하여 GTR+I model로 계통분석을 진행하였다.

형태적 특징을 분석하여 저서 외편모조류 4종 *Amphidinium therrmaeum*, *Thecadinium kofoidii*, *Togula jolla*, *Heterocapsa* sp. nov.를 동정하였다. 이 중 3종은 기존에 보고된 문헌과 비교한 결과, 형태적인 모양과 특징이 일치하였다. 각 종의 28S LSU rDNA의 분자계통분석 결과, *T. jolla*는 strain SP02가 계통분석을 통해 잠재종임을 알 수 있었으며, *Heterocapsa* sp. nov.는 형태 및 계통분석을 통하여 신종후보종으로 보고한다.

## 1. 서론

식물플랑크톤은 해양생태계의 1차생산자이며, 생태계 피라미드의 기반을 구성하는 중요한 위치를 차지하였는데, 각 해역의 해양학적 특성에 따라 시간적, 공간적 군집 분포 및 동태가 다르게 나타난다(Lee et al., 1990). 그 중 외편모조류는 환경에 대하여 민감하기 때문에 지구온난화에 따른 변화를 볼 수 있다. 예를 들어, 제주도 근해에서는 열대해역 지표종에 속하는 외편모조류 *Ornithocercus* 속을 포함한 여러 아열대성 외편모조류가 출현하여 보고되었다(Kim et al., 2008). 또한, 국내에서 아열대성 저서 외편모조류 *Gambierdiscus*, *Osteropsis*, *Prorocentrum*속 등이 출현하여 보고되었다(Baek, 2012; Shah et al., 2013).

부유성 외편모조류의 경우, 아열대 및 열대 종이 출현하는 것을 확인하고 월별 동태를 모니터링 하여 해역별, 계절별 동태를 파악하는 등 선행연구가 많이 진행되었다(Lee, 1989; Jeong et al., 2002; Moon and Choi, 2003; Jung et al., 2008). 그러나, 저서성 외편모조류는 2014년에 비로소 영문 도감이 출판될 정도로 전세계적으로 연구가 많이 되지 않았던 분류군이다(Hoppenrath et al., 2014). 특히, 니질에 서식하는 저서성 규조류는 많은 연구가 진행된 반면, 니질에는 거의 서식하지 않고 모래에 주로 서식하는 저서성 외편모조류에 대한 연구는 국내에서 전혀 이루어지지 않았다.

외편모조류는 성장환경이나 생활사에 따라 형태적 변이가 심하고, 근연종 간에 유사한 형태를 보이기 때문에 종의 분류가 매우 까다롭다. 그러므로 최근에는 유전정보를 활용한 방법을 이용하여 종을 동정하고 있으며, 특히 ribosomal RNA

유전자(rDNA)를 이용하여 외편모조류의 분자계통학적 연구가 진행되고 있다 (Ki et al., 2005; Cho et al., 2008; Kang et al., 2011; Jeong et al., 2012). 또한, rDNA는 SSU, ITS, LSU 등으로 구성되며 각각 다른 염기서열을 가지고 있어 각 종간이나 다른 종간의 비교에 유용하다(Adachi et al., 1996). 또한, 형태적 특징을 보았을 때는 같은 종으로 분류되나 분자계통분석을 하면 다른 종으로 분류될 수 있는 잠재종(cryptic species)이 많이 발견되기도 한다(Montresor et al., 2003; Amato et al., 2007). 그러나 아직까지 저서성 외편모조류의 분자계통학적 연구는 매우 부족한 실정이다.

이 연구는 한국 해안의 모래에서 서식하는 저서성 외편모조류 4종의 형태적 특징을 관찰하여 설명하고, 28S LSU rDNA 유전자를 분석하여 계통분류학적 유연관계를 파악하려 한다.

## 2. 재료 및 방법

### 2.1. 채집 정점

채집은 2017년 1월부터 4월까지 한반도 남해안과 제주도 연안 조간대의 5개 정점에서 수행되었다. 채집 정점으로 모래로 형성된 해남 송평 해변(St. 1), 완도 동고리 해변(St. 2), 거문도 유림 해변(St. 3), 제주 곶지 해변(St. 4)과 표선 해변(St. 5)을 선정하였다(Fig. 1, Table 1).

### 2.2. 채집 및 배양 방법

각 채집 지역의 모래를 모종삽을 사용하여 주변해수와 함께 250ml 플라스틱 병에 담은 후 파라필름으로 밀봉하여 생시료(live sample) 상태로 실험실로 운반하였다. 모래 시료의 일부를 IMK 배양액(Daigo IMK, Nihon Pharmaceutical Co., Ltd., Tokyo, Japan)이 반 정도 들어있는 플라스틱 컵에 넣고 규조류의 번식을 막기 위해  $\text{GeO}_2$  1ml를 추가한 후 배양하였고, 이들에 한 번씩 상태를 확인하였다. 그 후, 24 well plate에서 단일배양 하였으며, 배양 조건은 수온  $16^\circ\text{C}$ , 주야 주기 12:12hr, 광조건  $40 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 으로 설정하였다. 단일 배양한 세포들이 증식하면 IMK 배양액이 들어있는 12 well plate, 50ml culture bottle 순으로 순차적으로 큰 용기로 옮겨 배양하였다. 50ml culture bottle까지 배양된 배양주에는 strain number를 부여하며 각 채집지의 이름과 동정된 속을 기준으로 명명하고 배양된 순서에 따라 번호를 붙였으며, 종이 미 동정 될 경우 채집지로만 strain을 명명하였다(Table 1).

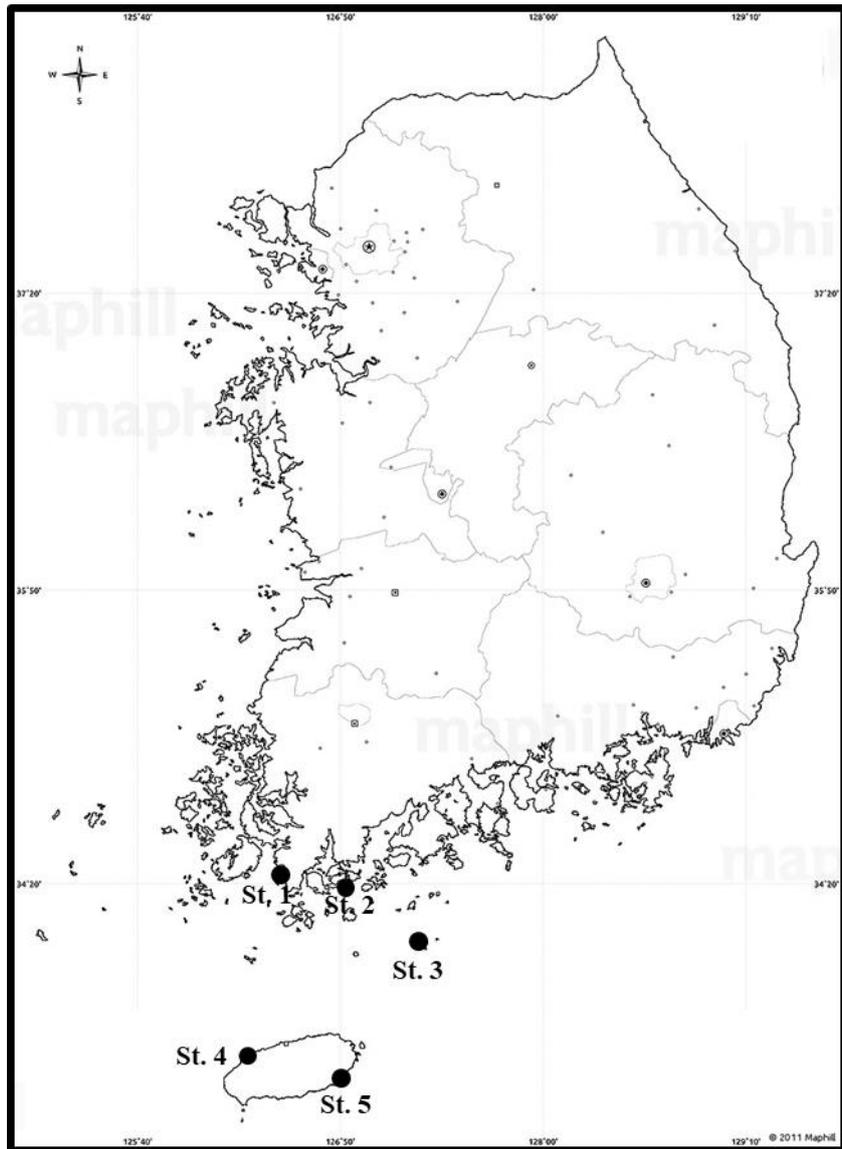


Fig. 1. Locations of sampling stations in Korean coastal area.

Table 1. Sampling stations and strains in this study.

Station No.	Sampling station	Sampling Date	Latitude	Longitude	Strain No.	Remark
St. 1	Songpyeng Beach	2017.04.28	34° 26' 6.64"	126° 28' 16.14"	SP01, SP02	Haenam
St. 2	Dongo-ri Beach	2017.04.24	34° 19' 46.55"	126° 52' 48.78"	WDDG01, WDDG02	Wando
St. 3	Yulim Beach	2017.04.25	34° 1' 10.10"	127° 18' 16.74"	YRAM01, YRAM02, YRAM03	Geomundo
St. 4	Gwakji Beach	2017.02.16	33° 27' 2.64"	126° 18' 17.40"	JJGJ02	Jeju
St. 5	Pyoseon Beach	2017.02.16	33° 19' 34.33"	126° 50' 26.38"	JJPS01	

### 2.3. 현미경 관찰

종의 동정을 위하여 주로 광학현미경 (Axioplan, Carl Zeiss, Oberkochen, Germany)을 사용하였고, 보다 미세한 형태적 특징을 관찰하기 위하여 장방출 주사전자현미경 (JSM-6700F, JEOL, Tokyo, Japan)을 사용하였다. 관찰시료는 glutaraldehyde(최종 농도 약 1%) 또는 formaldehyde(최종 농도 약 1%)으로 고정하여 사용하였다. 광학현미경 관찰은 400-600배율에서 이루어졌고 디지털 카메라(Axiocam ERc5s, Carl Zeiss, Oberkochen, Germany)로 사진 촬영하였다.

장방출 주사전자현미경 관찰을 위한 시료는 glutaraldehyde(최종 농도 약 1%)로 3시간 고정 한 뒤, OsO<sub>4</sub>(최종 농도 약 1%)로 30분정도 후고정하고, 50% 필터해수를 사용하여 2회 세척하였다. 그 뒤 증류수로 3회 세척 후, 완전탈수를 위하여 에탄올 시리즈(30, 50, 70, 90, 100%)를 거쳤다. 전처리가 끝나면 critical point dryer (CPD; EMS 3000, Electron Microscopy Sciences, Hatfield, USA)를 사용하여 건조시킨 뒤 sputter coater (Q150R, Quorum, Laughton, U.K.)를 사용하여 20mA에서 2분간 백금으로 코팅하여 시편을 제작하여 전자현미경에 넣고 15kv전압에서 ~ 10000 배율에서 관찰 및 촬영하였다.

각 종의 동정은 Tomas(1997), Hoppenarth et al.(2014)의 문헌을 참조하여 세포의 크기, 형태, 황구와 종구의 위치 등에 따라 분류하였다. 분류체계 및 학명은 학술적으로 공인된 AlgaeBase site (<http://www.algaebase.org>)를 기준으로 정리하였다.

#### 2.4. DNA 추출 및 PCR 증폭

DNA를 추출하기 위해 각 종의 단일 배양주 일부를 취해 pellet을 만든 후, DNeasy Plant mini Kit(Qiagen, CA, USA)를 사용하여 DNA를 추출하였다. 28S LSU rDNA의 증폭을 위하여 forward primer LSU 500F(5' -GCA AAC AAG TAC CAT GAG GG-3' )와 reverse primer LSU B(5' - ACG AAC GAT TTG CAC GTC AG-3' )를 사용하였다(Liaker et al., 2003). PCR반응을 위하여 1 x Reaction buffer with 1.5mM MgCl<sub>2</sub> 5  $\mu$ l, 2.5mM dNTPs 4  $\mu$ l, 20pmol의 forward, reverse Primer 각 1  $\mu$ l, 1U/ $\mu$ L Top DNA Polymerase(Bioneer, Daejeon, Korea) 2  $\mu$ l으로 총 50  $\mu$ l의 혼합물을 만들어 사용하였다. PCR반응 조건은 처음 94° C 에서 3분간 변성(denaturation) 후, 94° C에서 1분, 55° C에서 1분, 72° C에서 1분의 조건으로 35cycle을 반복하고 마지막으로 72° C에서 3분간 결합(extension)한 뒤 종결하였다.

#### 2.5. DNA sequencing 및 계통분석

DNA sequence는 PCR반응물을 먼저 purification한 후, 주형으로 LSU 500F와 LSU B를 sequencing primer로 이용하여 진행하였다. 계통분석을 위하여 NCBI(National Center for Biotechnology Information)의 GenBank에 등록된 분류군의 염기서열을 MEGA v.6.0의 Clustal W를 사용하여 정렬하였다(Table 2). 계통분석은 배열한 28S LSU rDNA를 MEGA v6.0에서 최대공산분석(Maximum likelihood; ML)을 GTR+I model을 사용하여 시행하였다. 계통수의 분지에 대한 신뢰도를 측정하기 위하여 bootstrap값을 1000회 반복하였다.

Table 2. Collection area, strain numbers and GenBank accession numbers of searched species in NCBI.

Species	Collection area	Strain number	GenBank accession
<i>Amphidinium carterae</i>	Bahia Cofresi, Dominican Republic	Amca1412-1	KY070349
<i>A. carterae</i>	Bahia Cofresi, Dominican Republic	Amca1412-2	KY697938
<i>A. carterae</i>	Puerto Penasco, Mexico	CCMP124	AY460584
<i>A. carterae</i>	Bay of Naples, Italy	CS-212	JQ394805
<i>A. carterae</i>	Bicheno, Australia	CS-383	JQ394806
<i>A. carterae</i>	Port Botany, Australia	CS-740	AY460578
<i>A. massartii</i>	Palmyra Atoll, Pacific Ocean	Amma1208-1	KY070356
<i>A. massartii</i>	Shirahama Beach, Japan	TM 16	AB818952
<i>A. thermaeum</i>	Bahia Cofresi, Dominican Republic	Amth1412-1	KY070363
<i>A. thermaeum</i>	Bahia Cofresi, Dominican Republic	Amth1412-2	KY070364
<i>A. thermaeum</i>	Florida, USA	Amth0304-1	KY070365
<i>A. thermaeum</i>	Coral Sea, Australia	CS-109	JQ394809
<i>A. thermaeum</i>	Thermaikos Gulf, Greece	UoABM-Atherm1	GQ200834
<i>Thecadinium kofoidii</i>	Dongho, Korea	TkDH1	KT371445
<i>T. kofoidii</i>	Unknown	Th.k-1	KY575425

---

<i>T. kofoidii</i>	Unknown	Th.k-2	KY575429
<i>T. kofoidii</i>	Unknown	Th.k-4	KY575433
<i>T. kofoidii</i>	Helgoland, Germany	SCCAP K-1504	GU295207
<i>T. cf. kofoidii</i>	Unknown	Th.cf.k-2	KY575445
<i>T. cf. kofoidii</i>	Unknown	Th.cf.k-6	KY575441
<i>Togula jolla</i>	La Jolla beach, USA	LB1562	AY455680
<i>T. jolla</i>	Port botany Bay, Australia	CS-742	AY568559
<i>T. jolla</i>	Unknown, Canada	NEPCC725	AY568560
<i>T. jolla</i>	Napier, New Zealand	CAWD 58	AY568561
<i>T. jolla</i>	Dongho, Korea	TjDH1	KY371444
<i>T. compacta</i>	Frederikshavn, Denmark	K-0659	AY568562
<i>T. compacta</i>	Hirsholmene, Denmark	K-0660	AY568563
<i>Heterocapsa arctica</i>	Unknown	CCMP445	AY571372
<i>H. circularisquama</i>	Inland Sea, Japan	-	AB049709
<i>H. minima</i>	Unknown	JK2	KF031312
<i>H. niei</i>	Unknown, France	IFR10-193	JQ247713
<i>H. niei</i>	Unknown	CS89	AY916548
<i>H. orientalis</i>	Unknown	CTCC20	AY464690

---

<i>H. pseudotriquetra</i>	Unknown	GeoB 222	MF423367
<i>H. pygmaea</i>	Unknown	CCMP1322	FJ939577
<i>H. rotundata</i>	Unknown	K-0479	AF260400
<i>H. rotundata</i>	Unknown	SCCAP K-0483	KF240778
<i>H. triquetra</i>	Unknown, Korea	GSW0206-2	EF613355
<i>H. triquetra</i>	Baltic Sea, Germany	UTKG7 clone 14	MF423362
<i>H. triquetra</i>	Baltic Sea, Germany	UTKG7 clone 20	MF423363
<i>H. sp.</i>	Oman sea, Iran	HZS-2011	JN020164
<i>H. sp.</i>	Unknown	QUCCM87	KX853177
<i>H. sp.</i>	Unknown	QUCCM88	KX853178
<i>Cachonina hallii</i>	Unknown	-	AF033867
<i>Karenia umbella</i>	Saint-Pierre-and-Miquelon, France	IFR13-377	KJ508372
<i>Gymnodinium aureolum</i>	Unknown	-	KX035106

### 3. 결 과

#### 3.1. 분류체계

분석 결과, 저서성 와편모조류 Dinophyceae강 Gonyaulacales목 Thecadiniaceae과 *Thecadinium*속 *Thecadinium kofoidii* 1종, Gymnodiniales 목 Gymnodiniaceae과 *Amphidinium*속 *Amphidinium thermaeum* 1종, *Togula* 속 *Togula jolla* 1종, Peridinales목 Heterocapsaceae과 *Heterocapsa*속 *Heterocapsa* sp. nov. 신종후보가 동정되었다.

이들 종류의 분류체계는 다음과 같다.

Class Dinophyceae West et Fritsch

Order Gonyaulacales Taylor

Family Thecadiniaceae Balech

Genus *Thecadinium* Kofoid et Skogsberg

*Thecadinium kofoidii* (Herdman) schiller

Order Gymnodiniales Apstein

Family Gymnodiniaceae Lankester

Genus *Amphidinium* Claperéde et Lachmann

*Amphidinium thermaeum* Dolapsakis et Economou

Genus *Togula* Jørgensen, Murray et Daugbjerg

*Togula jolla* Jørgensen, Murray et Daugbjerg

Order Peridinales Haeckel

Family Heterocapsaceae Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams

Genus *Heterocapsa* Stein

*Heterocapsa* sp. nov.

## 3.2. 종의 기재

### 3.2.1. *Amphidinium thermaeum* Dolapsakis et Economou 2009

**Synonym:** No synonym.

**Reference:** Dolapsakis and Economou 2009, p. 156–161, Fig. 1–47.

**Strain examined:** YRAM01, YRAM02, YRAM03.

**Sampling:** Apr. 2017. Yulim Beach in Geomundo (34° 1' 10.10" N, 127° 18' 16.74" E).

**Morphological description:** The cells are oval and dorsoventrally flattened. The epicone is similar to the shape of tongue and extends dorsally from the ventral side of the hypocone apex (Fig. 2 a, b; Fig. 3 a–d). The hypocone is asymmetric with a round side and convex side (Fig. 2 a, b). At the ventral view, the cingulum is located at a distance 0.1–0.2 and 0.3–0.4 of cell length, respectively (Fig 2 a, b). The sulcus begins in the center (Fig. 3 b, c). It is initially tilted to the right, tilted slightly to the left, becoming shallow, wide and fading posteriorly and generally faded into the antapex (Fig. 3 c, e). The nucleus is spherical or oval and is located at the bottom of the hypocone (Fig. 2 c, f).

**Size:** 15–25  $\mu\text{m}$  long, 10–15  $\mu\text{m}$  wide in the ventral view.

**Habitat:** Marine and benthic species. Sand–dwelling species.

**Distribution:** Aegean Sea (Lee and Kim, 2017), Australia (Lee and Kim, 2017), Greece (Dolapsakis and Economou, 2009), USA (Karafas et al., 2017).

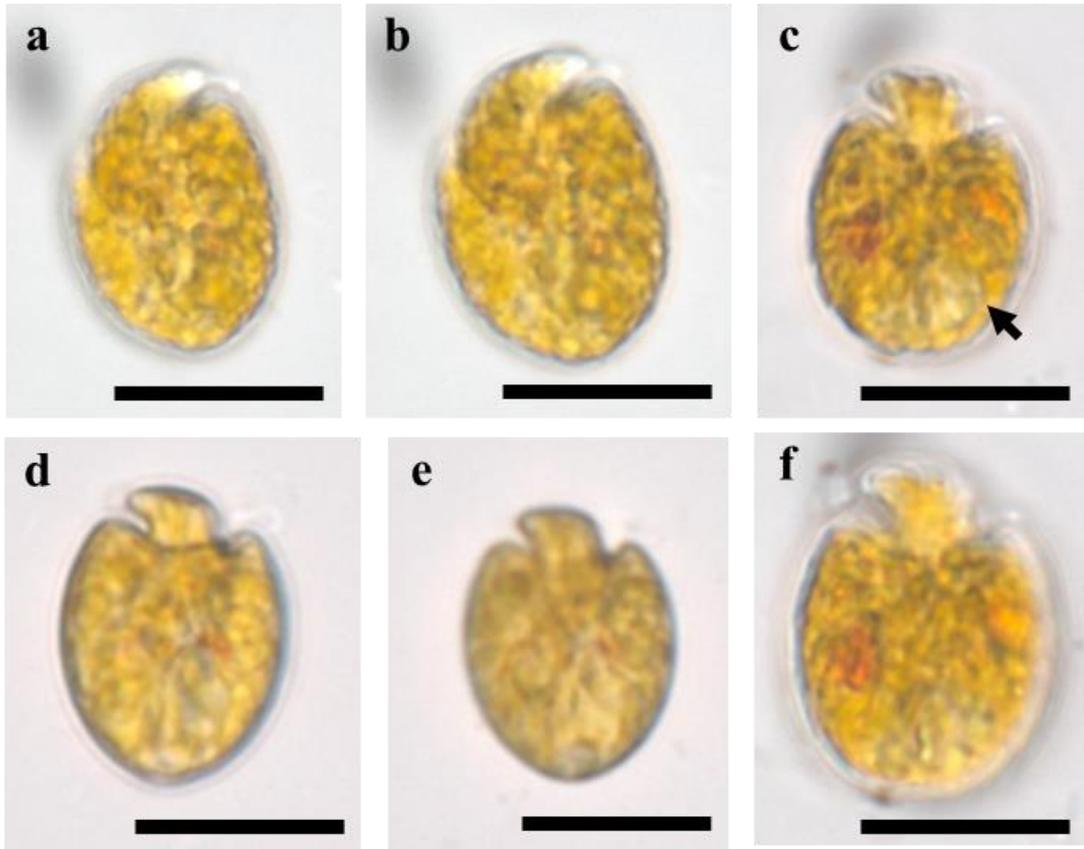


Fig. 2. Light micrographs of *Amphidinium thermaeum*. (a, b) ventral view showing epicone, (c) dorsal view, an arrowhead indicates nucleus, (d-f) dorsal view. (a-f) scale bar=10  $\mu$  m.

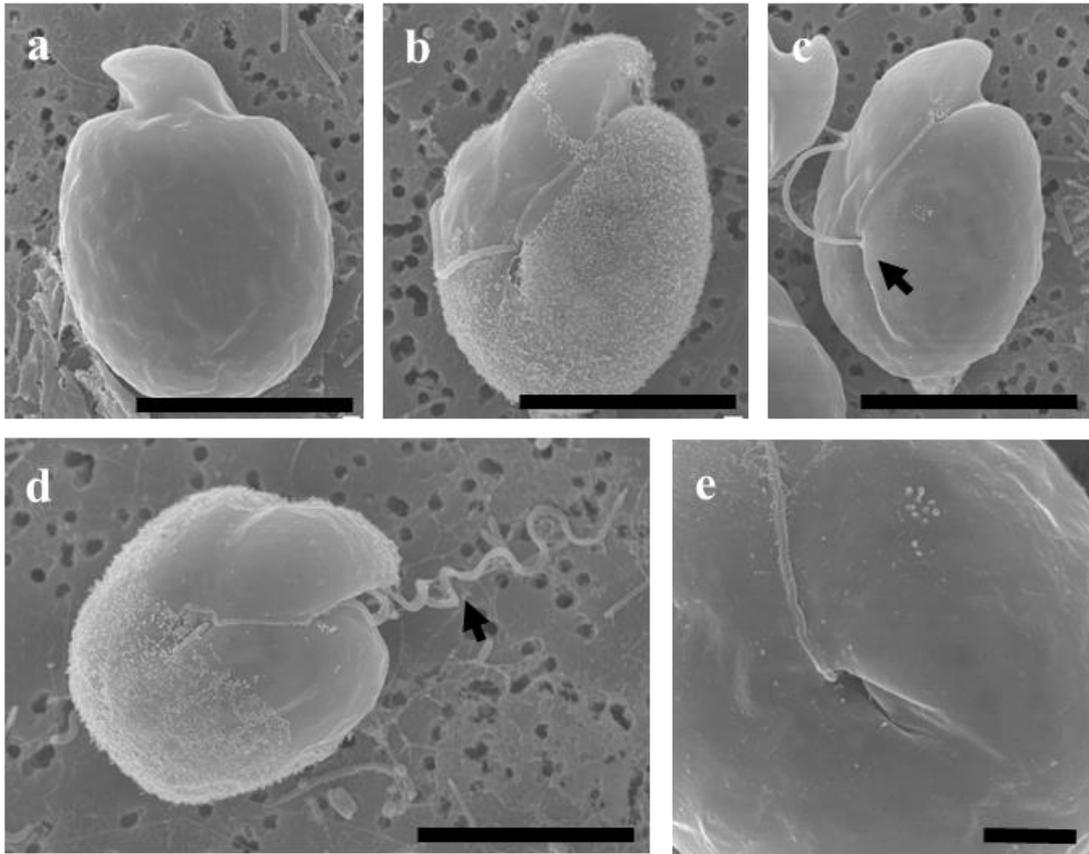


Fig. 3. Scanning electron micrographs of *Amphidinium therraeum*. (a) lateral view, (b) ventral view, (c) lateral view, an arrowhead indicates longitudinal flagellum, (d) apical view, an arrowhead indicates transverse flagellum, (e) ventral view showing sulcus. (a–d) scale bar=10  $\mu$ m, (e) scale bar=1  $\mu$ m.

**Phylogenetic analysis:** 거문도 유림해빈에서 분리된 배양주 YRAM01, YRAM02, YRAM03 로부터 DNA 유전자를 추출하여 28S LSU rDNA 부위를 PCR 분석을 통해 약 500bp 를 얻었다. 기존에 NCBI 에 등록되어 있는 *Amphidinium* 속의 일부 종을 Blast search 한 후 정렬한 데이터에 대한 계통분석을 실행하여 ML 방법으로 도식화하였다 (Fig. 4). 이 때, *Gymnodinium aureolum* 을 outgroup 으로 나타내었다.

본 연구에서 분리된 3 개의 배양주를 NCBI GenBank 에 등록된 *Amphidinium* 속의 13 개 염기서열과 함께 분석한 결과, 기존에 보고된 *A. thermaeum* 염기서열과 일치하였으며 호주, 그리스와 같은 clade 를 형성하였다. 또한, *A. thermaeum* 은 두 개의 clade 를 형성하는데 두 clade 간의 거리는 1% 내의 종내 변이율을 보인다. *A. thermaeum* 은 *A. massartii* 와 *A. carterae* 와는 20% 이상의 종간 변이율을 보이며 확연히 다른 clade 로 구분된다 (Fig. 4).

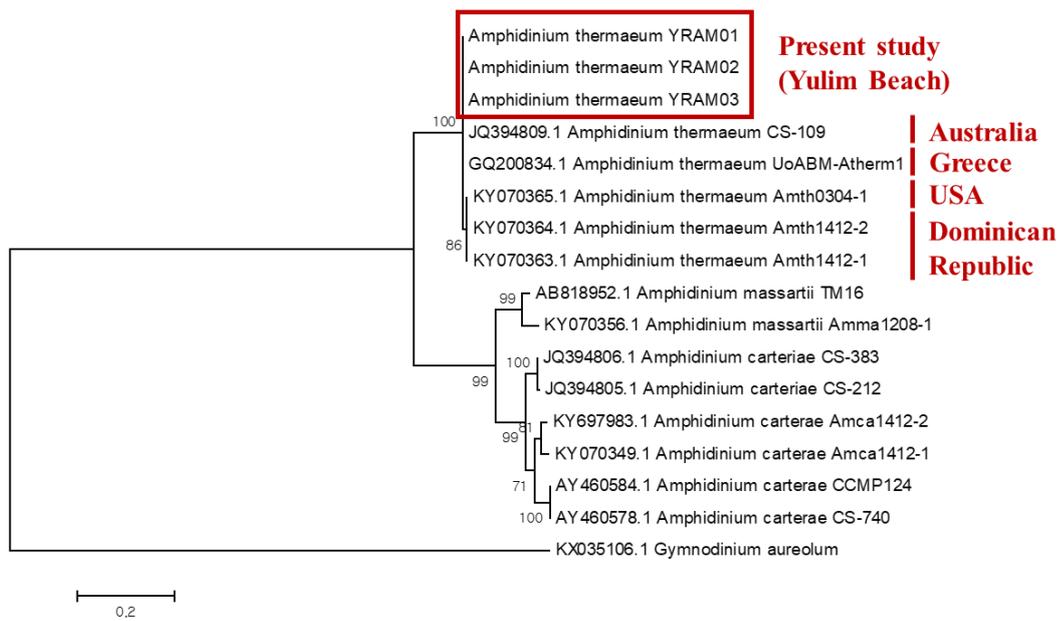


Fig. 4. 500bp aligned positions of *Amphidinium thermaeum* large subunit rDNA using the GTR+I model. The branch lengths are proportional to the amount of character changes. The numbers above the branches indicate maximum likelihood bootstrap value.

### 3.2.2. *Thecadinium kofoidii* (Herdman) Schiller 1933

**Synonyms:** *Phalacroma kofoidii* Herdman 1924, *Amphidinium sulcatum* Herdman, *Amphidinium kofoidii* var. *petasatum* Herdman 1922, *Thecadinium petasatum* Kofoid and Skogsberg 1928, *Thecadinium petasatum* Dodge 1982.

**Reference:** Tomas 1997, p.548, pl. 55A–B; Hoppenarth 2014, p.181, 184, fig. 84 A–D.

**Strain examined:** WDDG01, WDDG02

**Sampling:** Apr. 2017. Wando Dongo-ri Beach (34° 19' 46.55" N, 126° 52' 48.78" E).

**Morphological description:** It is armored dinoflagellates. The cells are oval and flattened laterally. The epitheca is smaller than the hypotheca and it is round (Fig. 5 a, c, d). The hypotheca is wide and large and rounded at the antapex in lateral view (Fig. 5 a, d). There are scattered pores in the plate (Fig. 6 d). The cingulum is located 1–2 times cell length (Fig 5; Fig. 6 a–c). The sulcus is short and only exists in the hypotheca (Fig. 5 b; Fig. 6 a). The nucleus is located at the bottom of the hypotheca and is oval.

**Size:** 20–35  $\mu$ m long, 18–32  $\mu$ m wide in the lateral view.

**Habitat:** Marine and benthic species. Sand-dwelling species.

**Distribution:** Britain (Park and Dixon, 1976; Dodge, 1982), France (Gómez

and Artigas, 2014), New Zealand (Chang et al., 2012).

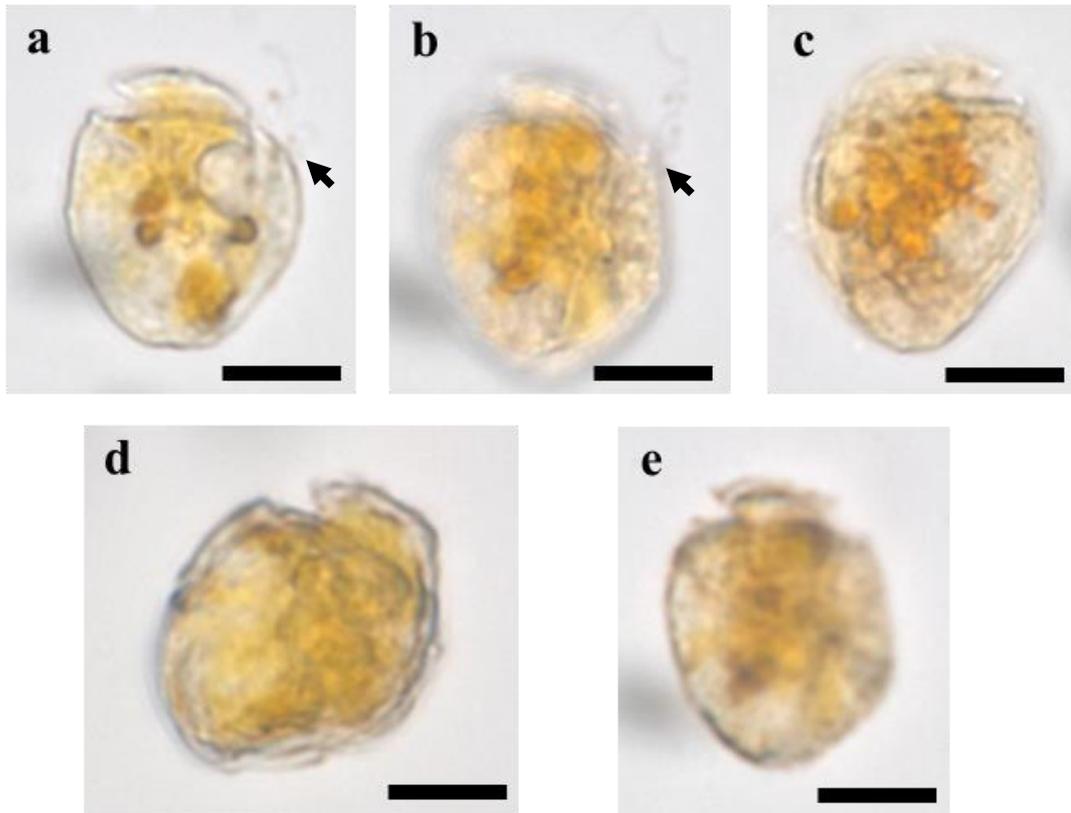


Fig. 5. Light micrographs of *Thecadinium kofoidii*. (a–b) lateral view, arrowheads indicate transverse flagellum, (c–e) lateral view. (a–e) scale bar=10  $\mu$  m.

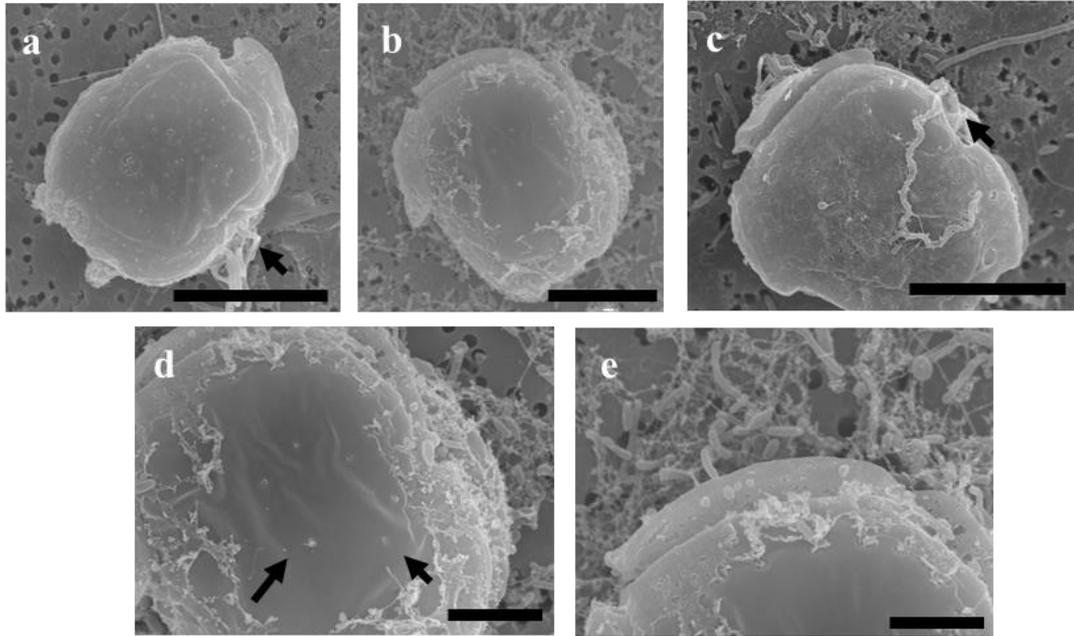


Fig. 6. Scanning electron micrographs of *Thecadinium kofoidii*. (a) lateral view, an arrowhead indicates sulcus area, (b) lateral view, (c) lateral view, an arrowhead indicates transverse flagellum, (d) lateral view, arrowheads indicate plate's pore. (e) lateral view showing cingulum. (a-c) scale bar=10  $\mu$  m, (d, e) scale bar=1  $\mu$  m.

**Phylogenetic analysis:** 완도 동고리 해변에서 분리된 배양주 WDDG01, WDDG02로부터 DNA 유전자를 추출하여 28S LSU rDNA 부위를 PCR 분석을 통해 약 540bp 를 얻었다. 기존에 NCBI 에 등록되어 있는 *Thecadinium* 속의 일부 종을 Blast search 한 후 정렬한 데이터에 대한 계통분석을 실행하여 ML 방법으로 도식화하였다 (Fig. 7). 이 때, *Gymnodinium aureolum* 을 outgroup 으로 나타내었다.

본 연구에서 분리된 2 개의 배양주를 NCBI GenBank 에 등록된 *Thecadinium* 속의 7 개 염기서열과 함께 분석한 결과, 기존에 등록된 *T. kofoidii* 염기서열과 일치하였으며, 국내에 등록된 염기서열과 같은 clade 를 형성하였다. 또한, *T. kofoidii* 는 세 개의 clade 를 형성하는데 유전적 거리를 보면 세 clade 간의 거리가 1%내의 종내 변이율을 보인다 (Fig. 7).

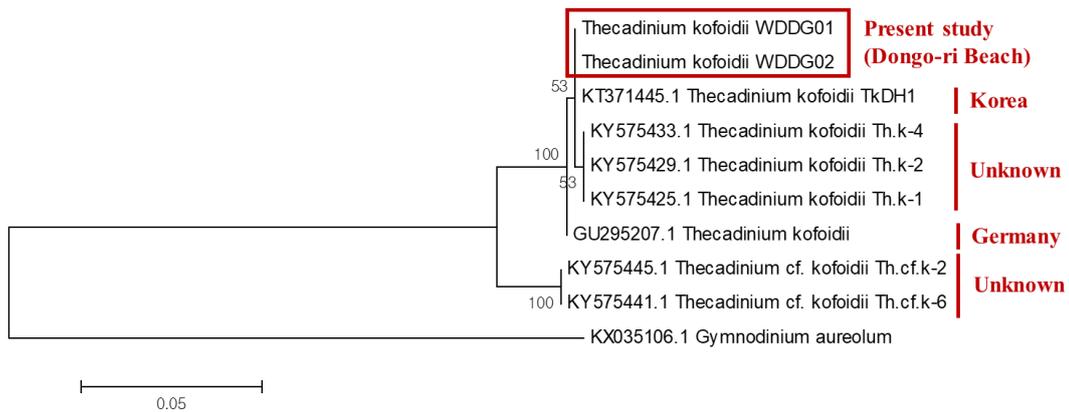


Fig. 7. 543bp aligned positions of *Thecadinium kofoidii* large subunit rDNA using the GTR+I model. The branch lengths are proportional to the amount of character changes. The numbers above the branches indicate maximum likelihood bootstrap value.

### 3.2.3. *Togula jolla* Flø Jørgensen, Murray et Daugbjerg 2004

**Synonym:** No synonym.

**Reference:** Jørgensen et al. 2004, p. 295, fig. 22–35; Hoppenarth 2014, p.189, 190, fig. 87 D–G.

**Strain examined:** JJPS01, SP01, SP02.

**Sampling:** Feb. 2017. Pyoseon Beach in Jeju Island (33° 19' 34.33"N, 126° 50' 26.38"E); Apr. 2017. Songpyeng Beach in Haenam (34° 26' 6.64' ' N, 126° 28' 16.14"E).

**Morphological description:** It is unarmored dinoflagellates. The cells is elongated oval and dorsoventrally flattened (Fig. 8 a–c). The epicone and hypocone are asymmetric (Fig. 8). The cingulum is very asymmetric. At the ventral view, cingulum originated slightly right and below center of the cells. Cingulum is located 5–5.5 times cell length (Fig. 8 b, c). The sulcus bends slightly to the right, but it is inconspicuous (Fig. 8 f, g). The nucleus exists in the center of cells. Morphological variation appears (Fig. 8 c–e).

**Size:** 25–43  $\mu$ m long, 20–33  $\mu$ m wide in the ventral view.

**Habitat:** Marine and benthic species. Sand–dwelling species.

**Distribution:** California (Jørgensen et al., 2004), Canada (Jørgensen et al., 2004), Australia (Hoppenarth et al., 2014), New Zealand (Jørgensen et al., 2004; Chang et al., 2012).

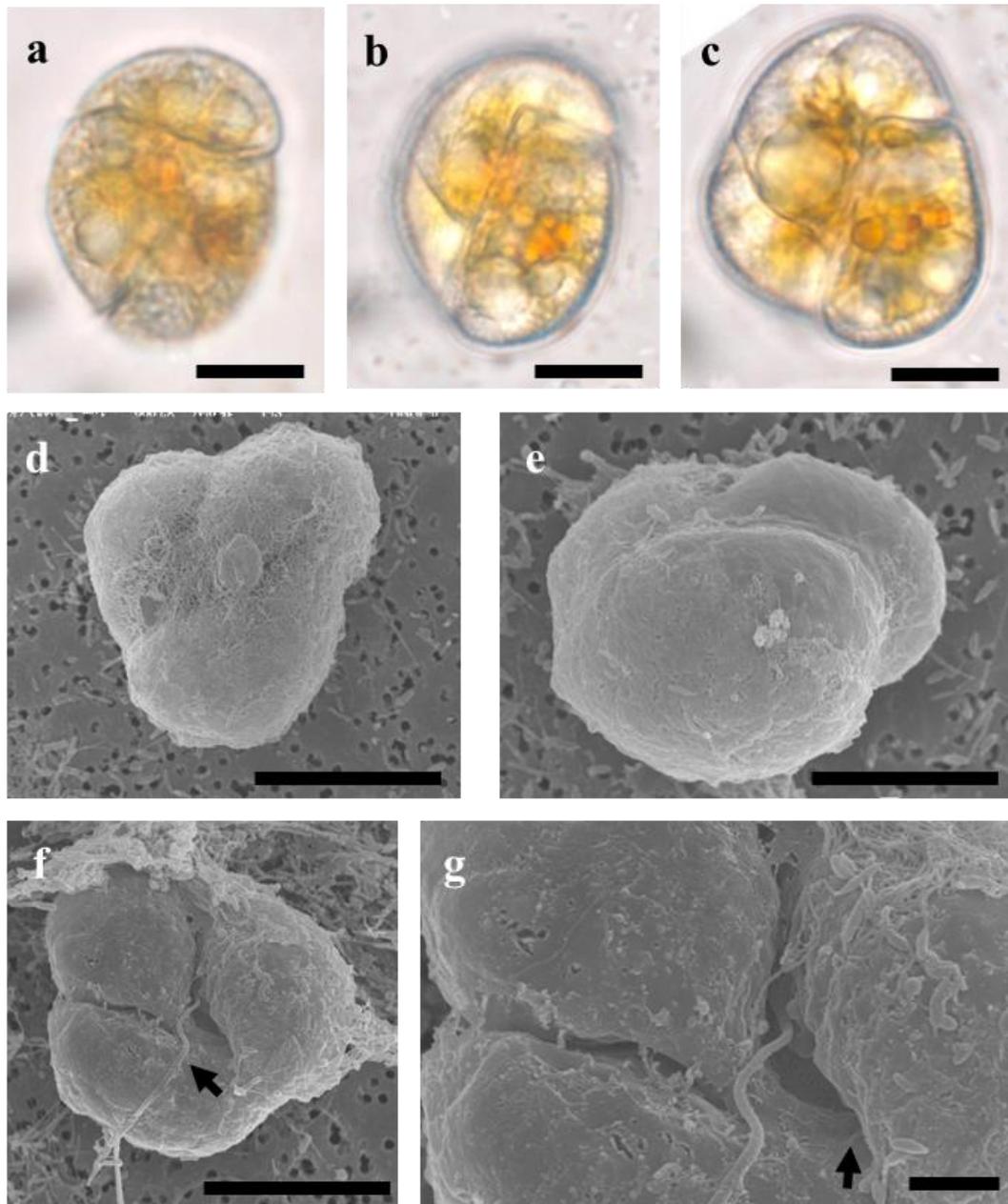


Fig. 8. Light micrographs and scanning electron micrographs of *Togula jolla*. (a–c) LM, (d–g) SEM. (a) dorsal view, (b) ventral view, (c) ventral view, cell appears morphological variation, (d) ventral view, (e) lateral view, (f) ventral view, an arrowhead indicates flagellum, (g) an arrowhead indicates sulcus. (a–f) scale bar=10  $\mu$ m, (g) scale bar=1  $\mu$ m.

**Phylogenetic analysis:** 제주 표선 해변에서 분리한 배양주 JJPS01 과 해남 송평 해변에서 분리한 배양주 SP01, SP02 의 DNA 유전자를 추출하여 28S LSU rDNA 부위를 PCR 분석을 통해 약 570bp 를 얻었다. 기존에 NCBI 에 등록되어 있는 *Togula* 속의 일부 종을 Blast search 한 후 정렬한 데이터에 대한 계통분석을 실행하여 ML 방법으로 도식화하였다 (Fig. 9). 이 때, *Gymnodinium aureolum* 을 outgroup 으로 나타내었다.

본 연구에서 결정된 3 개의 배양주를 NCBI GenBank 에 등록된 *Togula* 속의 7 개 염기서열과 함께 분석한 결과, strain JJPS01, SP01 은 기존에 등록된 *Togula jolla* 염기서열과 거의 일치하였으며, 국내에 등록된 염기서열뿐만 아니라 뉴질랜드, 호주, 미국, 캐나다와 같은 clade 를 형성하였다. 그러나 strain SP02 의 경우, *T. jolla* 에 비해 *T. compacta* 와 유연관계가 더 가깝게 나타나며 JJPS01 과 SP01 과는 다른 clade 를 형성하였다. 하지만 SP02 와 *T. compacta* 의 유전적 거리를 보면 두 clade 간의 거리가 약 5%정도로 중간 변이율을 보이며 *T. compacta* 와는 다른 종으로 구분되었다 (Fig. 9).

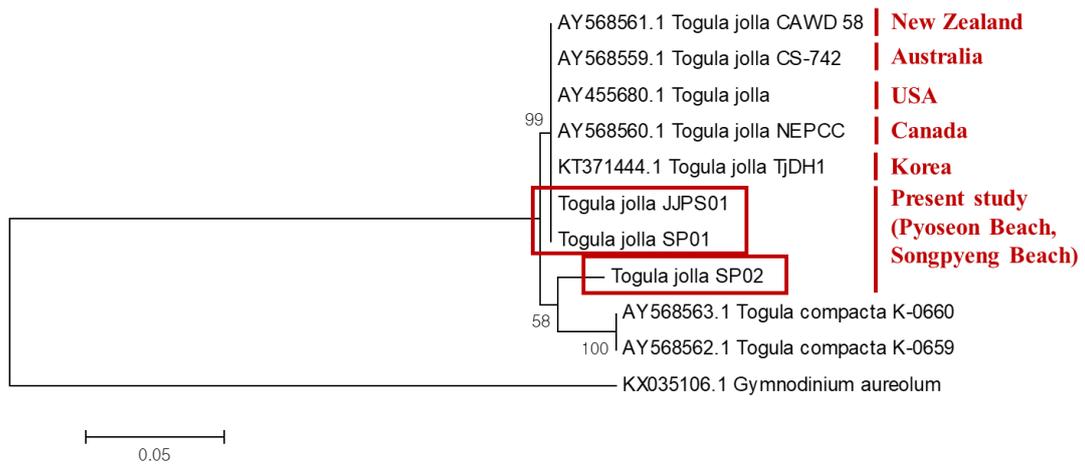


Fig. 9. 566bp aligned positions of *Togula jolla* large subunit rDNA using the GTR+I model. The branch lengths are proportional to the amount of character changes. The numbers above the branches indicate maximum likelihood bootstrap value.

3.2.4. *Heterocapsa* sp. nov.

**Synonym:** No synonym.

**Reference:** No reference.

**Strain examined:** JJGJ02.

**Sampling:** Feb. 2017. Gwakji Beach in Jeju Island (33° 27' 2.64"N, 126° 18' 17.40"E).

**Morphological description:** It is armored dinoflagellate. The cells are oval. The epitheca is larger than the hypotheca and has conical shape, and in some cases it is observed that both are similar (Fig. 10 a–e). The plate has pores (Fig. 10 h). The cingulum is located below the center of cells (Fig. 10 f). The sulcus leads to the bottom of the hypotheca (Fig. 10 d, e). The nucleus is located at the bottom of the hypotheca (Fig. 10 b, c).

**Size:** 10–16  $\mu$ m long, 10–12  $\mu$ m wide in the ventral view.

**Habitat:** Marine and benthic species. Sand–dwelling species.

**Distribution:** Jeju.

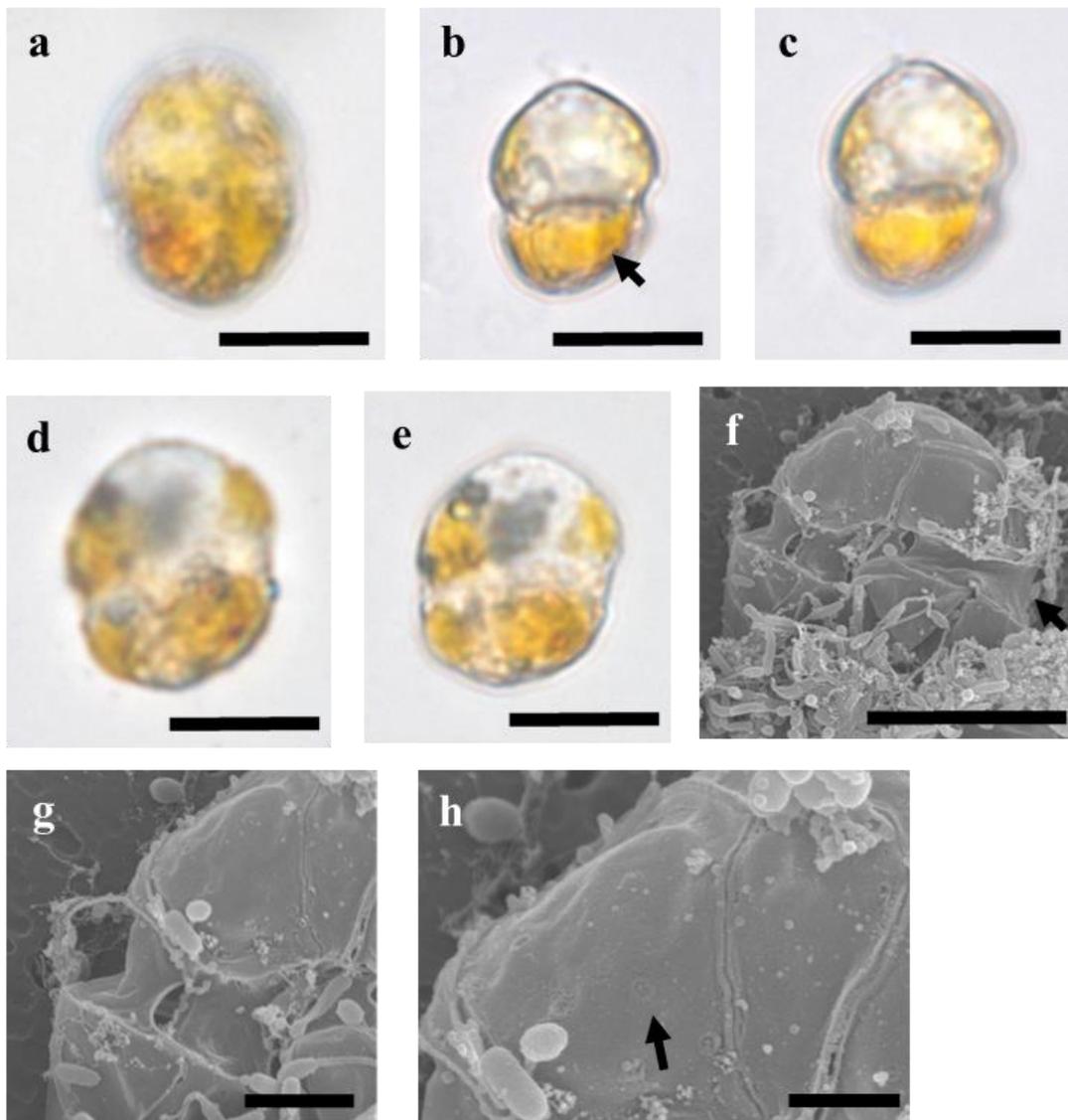


Fig. 10. Light micrographs and scanning electron micrographs of *Heterocapsa* sp. nov. (a–e) LM, (f–h) SEM. (a) ventral view, (b, c) lateral view, an arrowhead indicates nucleus, (d, e) ventral view, cell appears morphological variation, (f) dorsal view, an arrowhead indicates cingulum, (g) ventral view showing cingulum, (h) an arrowhead indicates plate's pore. (a–f) scale bar=10  $\mu$  m, (g, h) scale bar=1  $\mu$  m.

**Phylogenetic analysis:** 제주 괘지 해변에서 분리한 배양주 JJGJ02 의 DNA 유전자를 추출하여 28S LSU rDNA 로부터 PCR 분석을 통해 약 640bp 를 얻었다. 기존에 NCBI 에 등록되어 있는 *Heterocapsa* 속의 일부 종을 Blast search 한 후 정렬한 데이터에 대한 계통분석을 실행하여 ML 방법으로 도식화하였다 (Fig. 11). 이 때, *Karenia umbrella* 를 outgroup 으로 나타내었다.

본 연구에서 결정된 1 개의 배양주를 NCBI GenBank 에 등록된 *Heterocapsa* 속의 16 개 염기서열과 함께 분석한 결과, 기존에 등록된 *Heterocapsa* 속과는 다른 clade 를 형성하며 유전적 거리를 비교할 때 역시 5% 이상의 중간 변이율을 보였으며, 유연관계가 가장 가까운 *H. niei* 와도 다른 종으로 분류된다. 또한, 이 종은 형태를 관찰하였을 때도 기존 문헌과 유사한 종을 찾을 수 없었기 때문에 신종 후보종으로 동정하였다 (Fig. 11).

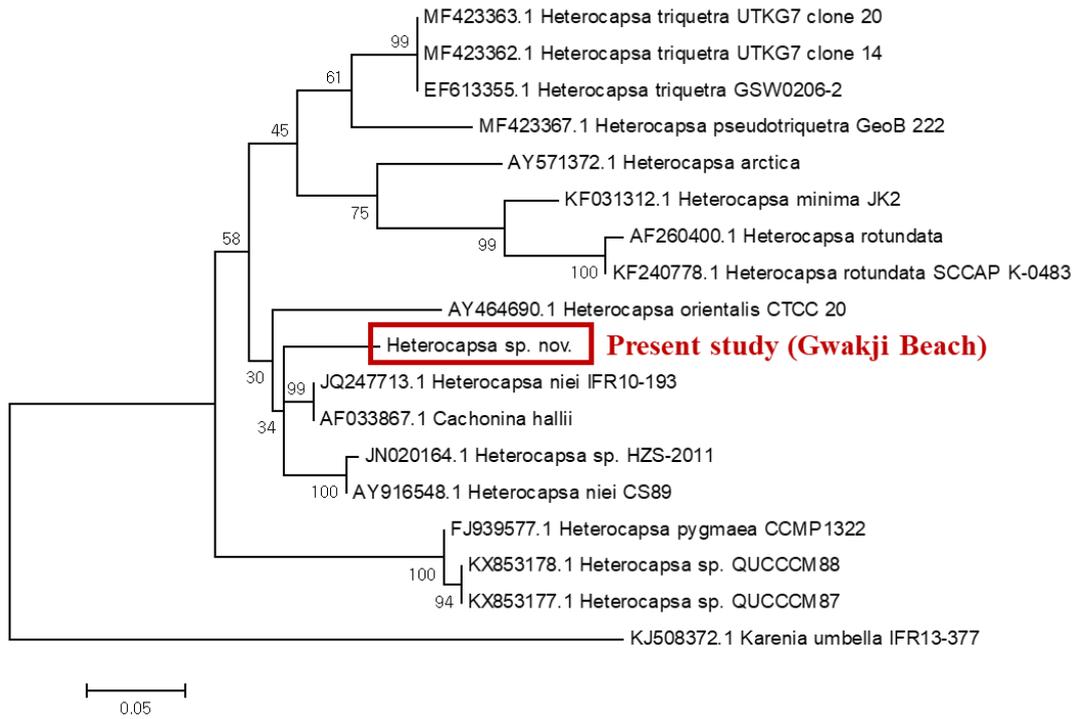


Fig. 11. 638bp aligned positions of *Heterocapsa sp. nov.* large subunit rDNA using the GTR+I model. The branch lengths are proportional to the amount of character changes. The numbers above the branches indicate maximum likelihood bootstrap value.

## 4. 토 의

### 4.1. 종의 형태 및 계통분류

본 연구에서 총 4 종의 한국 해안의 모래에서 서식하는 대한 형태적 특징을 확인할 수 있었으며, 신종 후보종 1 종을 발견할 수 있었다.

*Amphidinium thermaeum* 은 기존에 보고된 문헌(Dolapsakis and Economou, 2009)과 비교해보면, epicone 의 모양이 tongue-shape 로 일치하였고, 배면에서 시작하여 등쪽으로 휘어지는 형태 역시 일치하였다. 횡구(cingulum)의 위치가 세포의 길이 중 0.2-0.4 사이에 위치하는 점도 유사하였고, 종구(sulcus)의 위치와 모양 역시 기존 문헌과 유사하였다. 또한, 종구가 antapex 로 내려올수록 점점 희미해져 도달하지 않는 점도 문헌과 일치하였다. 핵의 위치와 모양도 유사하였다. 기존에 보고된 문헌의 *A. thermaeum* 은 한 종에서도 원형에 가까운 타원형에서부터 긴 타원형까지 형태가 다양하였는데, 이는 본 연구에서의 *A. thermaeum* 에서도 관찰되었다. 그러나, 본 연구에서는 긴 타원형에서 antapex 가 약간 뾰족한 타원형이고 문헌에서는 둥근 타원형인 약간의 형태적 차이를 보였는데, 이는 또 다른 형태적 변이로 보인다. *A. thermaeum* 은 2017 년에 처음 국내 문헌에 발표된 종이며 (Lee and Kim, 2017), 이번 연구에선 새로운 채집 지역에서 발견 되었으며, 형태적으로 *A. massartii* 와 유사하나 계통학적 분석을 통하여 보다 정확한 동정을 할 수 있었다.

*Thecadinium kofoidii* 는 기존에 보고된 문헌(Shah et al., 2013; Hoppenarth et al., 2014)과 비교해보면, 세포의 전체적인 형태가 타원형이고 epitheca 가

매우 작고 둥글며, 하각의 종구가 존재하고, 횡구가 세포의 길이 중 0.1-0.2 사이에 위치하는 것이 일치하였다. *T. kofoidii*는 유각 외편모조류이기 때문에 본 연구에서의 배양주에서 형태 변이가 거의 나타나지 않았으며, 다른 문헌과의 형태와도 유사하였다. 물론 횡구의 위치와 크기에 따른 *epitheca*의 크기는 달라졌으나 횡구의 위치가 0.1-0.2 사이에 존재하므로 하나의 종으로 동정할 수 있다. 또한, SEM으로 관찰하였을 때 관찰된 피각의 pore는 산발적으로 존재하는 것을 확인하였는데, 이 역시 문헌의 설명과 일치하였다. *T. kofoidii*는 2013년에 처음 국내 문헌에서 발표된 종이며 (Shah et al., 2013), 이번 연구에선 새로운 채집 지역에서 발견 되었으며, 계통분류를 통하여 보다 정확한 종을 동정 할 수 있었다.

*Togula jolla*는 기존에 보고된 문헌과 비교해보면 (Jørgensen et al., 2004), 세포가 전체적으로 길게 늘어진 타원형이고 편평하였으며, 세포의 길이와 폭의 범위가 일치하였고, *epicone*과 *hypocone*이 비대칭한 것이 유사하였다. 또한, 횡구가 세포 중앙보다 아래쪽에 위치하고 배면에서 봤을 때, 약간 오른쪽에 위치하며 비대칭한 것 역시 유사하였다. 종구는 *hypocone*에 위치하며 희미하게 나타나고 약간 오른쪽에 위치하였다. 기존에 보고된 문헌에서 *T. jolla*는 형태적인 변형이 나타났으며, 이는 본 연구에서도 나타났으나 문헌과 같은 모양의 변이는 아니었다. 이는 또 다른 형태 변이로 보인다. *Togula*속의 경우, 지금까지 발표된 3개의 종의 형태가 광학현미경으로 관찰하였을 때는 거의 유사하며, 형태적 변이가 크기 때문에 특히 계통분석을 통한 분류가 중요하다고 생각한다. *T. jolla*는 2013년에 국내 문헌에 처음 발표되었으며 (Shah et al.,

2013), 이번 연구에서 새로운 채집지역에서 발견 되었으며, 계통분류를 통하여 보다 정확한 종으로 동정 할 수 있었다.

*Heterocapsa* sp. nov.는 이번 연구에서 처음 기록하는 신종 후보종이다. 기존에 보고된 *Heterocapsa* 속의 종과 형태적으로 일치하지 않았다. 1 개의 strain 은 현재 NCBI GenBank 에 있는 *Heterocapsa* 속 일부와 계통분석을 실시하였고, 독립적인 clade 를 형성하였다. 가장 유연관계가 가까운 *H. niei* 와의 유전적 거리를 보았을 때 7% 정도의 변이율을 보이므로 이는 종 간의 변이가 나타난 것으로 생각되며, 이는 strain JJGJ02 이 하나의 독립된 종으로 분류할 수 있기 때문에 신종 후보종으로 동정하였다.

#### 4.2. 종의 계통유연관계

염기서열 분석 결과, *A. thermaeum* 은 온대역인 그리스와 미국과 아열대역인 호주와 도미니카 공화국에서 분포하였다. 또한, 계통분석 결과, 두 개의 clade 를 형성하였다. 유림 해빈의 3 개의 strain 이 속한 clade 는 호주와 그리스에서 채집한 strain 과 같은 clade 를 형성하며 유전적으로 유사하고, 미국, 도미니카 공화국에서 채집한 strain 은 또 다른 clade 를 형성하였다. 각 clade 간의 유전적 거리가 0.5% 이내의 변이율을 보이므로 두 clade 는 종 내에서 발생한 유전자 변이가 나타나는 것으로 보이며, 이는 지역에 따른 변이로 보인다.

염기서열 분석 결과, *T. kofoidii*는 계통분석을 실시하였고, 온대역인 독일에서 분포하였다. 또한, 계통분석 결과, 3 개의 clade 를 형성하였다. 동고리 해빈의 2 개의 strain 은 또 다른 국내 strain 과 같은 clade 를 형성하였고, unknown

strain 3 개가 하나의 clade, 독일 strain 이 하나의 clade 를 형성하였다. 각 clade 간의 유전적 거리가 0.5% 이내의 변이율을 보이므로 세 clade 는 종 내에서 방생한 유전자 변이를 나타내는 것으로 보이며, 한국 strain 과 독일 strain 이 다른 clade 를 형성하는 것으로 보아 지역적 환경에 따른 염기서열 변이라고 생각한다.

염기서열 분석 결과, *T. jolla* 는 온대역인 호주, 캐나다, 뉴질랜드에서 분포하였다. 이 종의 계통분석 결과, strain JJPS01, SP01 은 다른 *T. jolla* strain 과 같은 clade 를 형성하였다. 그러나, strain SP02 의 경우, *T. compacta* 와 가깝지만 독립적인 clade 를 형성하였다. 각 clade 간의 유전적 거리를 보면 strain SP02 는 *T. compacta* 와 약 5% 정도의 변이율을 보이는 것으로 보아 중간 변이가 나타난 것으로 판단된다. 그러므로 strain SP02 는 형태적 분석을 하였을 때는 *T. jolla* 로 동정되었으나, 계통분류학적 분석을 통해서도 새로운 종으로 분류될 가능성이 있는 잠재종(Cryptic species)로 생각된다. Strain JJPS01, SP01 은 뉴질랜드, 호주, 미국, 캐나다에서 채집된 strain 과 하나의 clade 를 형성하는 것으로 보아 지역에 따른 유전적 변이가 거의 나타나지 않는 것으로 생각되며, 이종은 전 지역에 넓게 분포함을 알 수 있었다.

## 5. 결 론

한반도 남해안과 제주도 해안의 조간대에서 분리하여 단일배양된 저서 와편모조류 3 종의 형태 분석 결과 기존의 보고된 종과 형태적으로 일치하였다. 그러나 배양하는 기간이 길어질수록 세포들이 분열함에 따라 약간의 형태적 변형도 관찰되었다. *Amphidinium thermaeum* 은 국내 미기록종으로, 제주 신양 해변에서 처음 보고되었으나(Lee and Kim, 2017) 이번 연구를 통해 해남 송평 해변에서도 출현이 확인되었으며, 계통분석을 통해 호주, 그리스와 가까운 유연관계를 보였다. *Thecadinium kofoidii* 는 세포의 모양에서 약간의 변이를 보였으나, 다른 주요 특징들이 기존 문헌과 거의 일치 하였으며, 계통분석에서도 형태 분류와 같은 결과를 확인할 수 있었다. *Togula jolla* 의 배양주들은 형태적으로는 같은 종으로 분류되었으나 분자계통분석을 시행하니 strain SP02 가 Strain JJPS01, SP01 과 다른 clade 를 형성하였다. 이는 잠재종(cryptic species)의 존재를 확인 할 수 있는 결과라 할 수 있다. *Heterocapsa* sp. nov.의 경우 형태분석에서 기존에 보고된 *Heterocapsa* 와 일치하는 종을 찾지 못하여 신종일 가능성이 있으며, 분자계통분석의 결과, *H. niei* 와 유사한 clade 를 형성하지만 유전적 거리를 보면 확연히 다른 종으로 확인 되어 신종 후보종으로 보고한다. 28S LSU rDNA 염기서열을 NCBI 에서 Blast search 한 결과, 각 strain 과 동일한 종들의 서식지역을 알 수 있었고, 그에 따라 각 종의 분포 특성을 확인하였다. 그러나, 저서 와편모조류는 부유성 와편모조류에 비해 염기서열 데이터가 현저히 적으며, LSU rDNA 염기서열이 전혀 존재하지 않는 종도 존재한다. 따라서, 저서 와편모조류의 계통분류학적

연구를 진행하는데 있어서 한계가 있으며 이를 보완하기 위하여 SSU, ITS 등의 추가분석이 필요하다고 생각한다.

## 6. 참고문헌

- Adachi, M., Y. Sake and Y. Ishida, 1996. Analysis of *Alexandrium* (Dinophyceae) species using sequences of the 5.8S ribosomal DNA and internal transcribed spacer regions. J. Phycol., 32: 424–432.
- Amato, A., W.H.C.F. Kooistra, J.H.L. Ghiron, D.G. Mann, T. Pröschold and M. Montresor, 2007. Reproductive isolation among sympatric cryptic species in Marine Diatoms. Protist, 158: 193–207.
- Baek, S.H., 2012. First report for appearance and distribution patterns of the epiphytic dinoflagellates in the Korean Peninsula. Korean J. Environ. Biol., 30(4): 355–361 (in Korean).
- Chang, F.H., W.A.G. Charleston, P.B. McKenna, C.D. Clowes, G.J. Wilson and P.A. Boady, 2012. Phylum Myzozoa: dinoflagellates, perkinsids, ellobiopsids, sporozoans. In: New Zealand inventory of biodiversity. Vol 3. Kingdoms Bacteria, Protozoa, Chromista, Plantae, Fungi, edited by Gordon, D.P, Canterbury University Press, Christchurch, pp. 175–216.
- Cho, S.Y., J.S. Ki and M.S. Han, 2008. Morphological characteristics and molecular phylogeny of five unarmored dinoflagellates in Korean Coastal Waters. Algae, 23(1): 15–29 (in Korean).
- Dodge, J.D., 1982. Marine Dinoflagellates of the British Isles. Her Majesty's Stationary Office, London, 303 pp.

- Dolapsakis, N. and A. Economou, 2009. A new marine species of *Amphidinium* (Dinophyceae) from Thermaikos Gulf, Greece. *Acta Protozool.*, 48: 153–170.
- Guiry, M.D. and G.M. Guiry, 2017. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 05 December 2017.
- Gómez, F. and L.F. Artigas, 2014. High diversity of dinoflagellates in the intertidal sandy sediments of Wimereux (NE English Channel, France). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 94: 449–457.
- Hoppenrath, M., A.M. Shauna, N. Chomérat and T. Horiguchi, 2014. Marine Benthic Dinoflagellates—Unveiling Their Worldwide Biodiversity. Vol. 54. Kleine Senckenberg Reihe, Germany.
- Jørgensen, M.F., S. Murray and N. Daugbjerg, 2004. A new genus of athecate interstitial dinoflagellates, *Togula* gen. nov., previously encompassed within *Amphidinium* sensu lato: Inferred from light and electron microscopy and phylogenetic analyses of partial large subunit ribosomal DNA sequences. *Phycological Res.*, 52: 284–299.
- Jeong, H.J., W.H. Kim, N.S. Kang, S.Y. Lee, E.Y. Yoon, Y.D. Yoo, H.S. Kim and J.H. Kim, 2012. First report of the epiphytic benthic dinoflagellates *Coolia canariensis* and *Coolia malayensis* in the waters off Jeju Island,

- Korea: Morphology and rDNA sequences. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 59(2): 114–133.
- Jeong, H.J., Y.D. Yoo and J.S. Kim, 2002. Outbreak of red tides in the coastal waters off the southern Saemankeum areas, Jeonbuk, Korea 2. Temporal variations in the heterotrophic dinoflagellates and ciliates in the summer–fall of 1999. *J. Korean Soc. Oceanogr.*, 7(3): 140–147 (in Korean).
- Jung, S.W., O.Y. Kwon and J.H. Lee, 2008. Variation and relationship between standing crops and biomass of phytoplankton dominant species in the marine ranching ground of Tongyeong coastal waters from 2000 to 2007. *Algae*, 23(1): 53–61 (in Korean).
- Kang, N.S., H.J. Jeong, Ø. Moestrup and T.G. Park, 2011. *Gyrodiniellum shiwhaense* n. gen., n. sp., a new planktonic heterotrophic dinoflagellate from the coastal waters of Western Korea: Morphology and ribosomal DNA gene sequence. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 58(4): 284–309.
- Karafas, S., S.T. Teng, C.P. Leaw and C. Alves–de–Souza, 2017. An evaluation of the genus *Amphidinium* (Dinophyceae) combining evidence from morphology, phylogenetics, and toxin production, with the introduction of six novel species. *Harmful Algae*, 68: 128–151.

- Ki, J.S., S.Y. Cho and M.S. Han, 2005. Analysis of small-subunit rDNA sequences obtained from Korean *Peridinium bipes* f. *occulatum* (Dinophyceae). *Algae*, 20(1): 25–30 (in Korean).
- Kim, H.S., M.M. Jung and J.B. Lee, 2008. The Korean Peninsula Warming Based on Appearance Trend of Tropical Dinoflagellates, Genus *Ornithocercus*. *J. Korean Soc. Oceanogr.*, 13(4): 303–307 (in Korean).
- Lee, J.B., 1989. Species composition and dynamics of phytoplankton community at Tap-Dong coastal area in the northern part of Cheju Island. *Bull. Mar. Res. Inst. Cheju Nat. Univ.*, 13: 35–45 (in Korean).
- Lee, J.B. and G.B. Kim, 2017. New records of five unarmored genera of the family Gymnodiniaceae (Dinophyceae) in Korean Waters. *Korean J. Environ. Biol.*, 35(3): 273–288.
- Lee, J.B., Y.B. Go and J.H. Choa, 1990. The structure and dynamics of phytoplankton communities around the coastline of Cheju Island, Korea. *The Korean Journal of Phycology*, 5(2): 159–171 (in Korean).
- Litaker, R.W., M.W. Vandersea, S.R. Kibler, K.S. Reece, N.A. Stokes, K.A. Steidinger, D.F. Millie, B.J. Bendis, R.J. Pigg and P.A. Tester, 2003. Identification of *Pfiesteria piscicida* (Dinophyceae) and *Pfiesteria*-like organisms using internal transcribed spacer-specific PCR assays. *J. Phycol.*, 39: 754–761.

- Montresor, M., S. Sgroso, G. Procaccini and W.H.C.F. Kooistra, 2003. Intraspecific diversity in *Scrippsiella trochoidea* (Dinophyceae): evidence for cryptic species. *Phycologia*, 42(1): 56–70.
- Moon, S.G. and C.M. Choi, 2003. A list of important species and distribution of marine phytoplankton in Korea. *Journal of Environmental sciences*, 12(7): 725–733 (in Korean).
- Parke, M. and P.S. Dixon, 1976. Check–list of British marine algae – third revision. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 56: 527–594.
- Shah, M.M.R., S.J. An and J.B. Lee, 2013. Presence of benthic dinoflagellates around coastal waters of Jeju Island including newly recorded species. *J. Ecol. Environ.*, 36(4): 347–370.
- Tomas, C.R., 1997. *Identifying Marine Phytoplankton*. Academic Press, USA.