

# 적조생물 *Karenia mikimotoi* 가 북방전복 *Haliotis discus hannai* 에 미치는 영향 평가

이상준, 조규태, 한지도, 전미애, 김봉석, 박영태<sup>1</sup>, 손문호<sup>1</sup>

국립수산과학원 남해수산연구소 양식산업과, <sup>1</sup>국립수산과학원 남해수산연구소 자원환경과

## Damage potential of *Karenia mikimotoi* to abalones *Haliotis discus hannai*

Sang-Jun Lee, Qtae Jo, Jido Han, Mi-Ae Jeon, Bong-Seok Kim, Young-Tae Park<sup>1</sup> and Moon-Ho Son<sup>1</sup>

Aquaculture Industry Research Division, South Sea Fisheries Research Institute, NIFS, Jeonnam 59780, Korea

<sup>1</sup>Fisheries Resources and Environment Research Division, South Sea Fisheries Research Institute, NIFS, Jeonnam 59780, Korea

### ABSTRACT

The alleged *Karenia mikimotoi* involvement in *Haliotis discus hannai* mass mortality has been controversial as the low toxicities might not be consistent with the mortalities. Laboratory test might be a likely approach to explain the inconsistency. Tested were a series of exposures of *K. mikimotoi* (KM02 KSS) concentrations (0, 5, 10, or 20 x 10<sup>3</sup> cells ml<sup>-1</sup>) to adult *H. discus hannai* at 5 temperatures: 3 for 23, 26, and 28 °C during increasing period (23A, 26A, 28A) and 2 for 28 and 26 °C during decreasing period (28B and 26B). *K. mikimotoi* damage was highly temperature-dependent. Of 5 temperatures, 28A was the single damage inducer. The abalone mortality at 28A appeared to be due to loss of physiological strength caused by temperature itself, which was evidenced by increased mortality of abalones growing at the same condition in the commercial farm from which abalones were sampled for each exposure. Control mortality (15%) at 28A also endorsed the estimation. *Cochlodinium polykrikoides* (NIFS CP001) damage was viewed at lower temperature or when the abalones were still strong enough, suggesting the algal damage potential might be bigger than *K. mikimotoi*. Findings from *K. mikimotoi* together with those from *C. polykrikoides* suggest that *K. mikimotoi* damage potential to the abalones might be minor or inconsistent with the alleged mass mortality of the abalone.

**Key Words:** Harmful alga, *Karenia mikimotoi*, Damage potential, Temperature, *Haliotis discus hannai*

### 서 론

카레니아 (Genus *Karenia*) 속에 속하는 종은 전 세계에 걸쳐 적조 (harmful algal blooms, HABs) 를 유발하고 있다 (Brand *et al.*, 2012). 카레니아 적조는 광범위하고 지속성이

있어 해양생태계 전반에 영향을 미치고 (Brand *et al.*, 2012), 종에 따라 특정 해양생물의 폐사를 유발하기도 하며, 또한 인간에 유해한 물질을 함유하기도 하여 유해종으로 취급되고 있다 (Brand *et al.*, 2012). 따라서 카레니아 적조 연구의 초점은 해양생태계 영향과 적조 발생지역에 서식하는 수산물의 식품 안전성에 맞추어져 왔다 (Landsberg *et al.*, 2009; Morabito *et al.*, 2018).

카레니아 속에 속하는 종 중 *Karenia mikimotoi*는 일본에서 최초 기록되었고, 특이하게 북방전복을 포함한 전복류에 특히 유해한 것으로 추측하고 있다 (Sawada and Wada, 1983; Horstman *et al.*, 1991; Matsuyama *et al.*, 1998). 이러한 추측의 배경에는 일본에서 발생한 *K. mikimotoi* 적조 발생지역에서 전복 피해가 목격되었기 때문이다. 이후 몇몇 실내 노

Received: June 11, 2019; Revised: June 23, 2019; Accepted: June 29, 2019

Corresponding author: Qtae Jo

Tel: +82 (61) 690-8977, e-mail: qtjo@korea.kr  
1225-3480/24728

This is an Open Access Article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License with permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproducibility in any medium, provided the original work is properly cited.

출실험 결과 전복류는 타 연체동물에 비해 *K. mikimotoi*에 감수성이 있다는 보고 (Botes *et al.*, 2003; Shi *et al.*, 2012) 가 있었으나, 이 종이 특히 전복에 유해하다는 주장에 대해서는 논란의 여지가 남아있다.

카레니아 속에 속하는 종 중 가장 유해한 종은 polyether 계통의 유해물질인 brevetoxin을 함유하여 인간의 소듐채널 (voltage-gated sodium channel) 에 이상 (permanent activation) 을 초래하여 심각한 피해를 주는 *K. brevis*이다 (Baden, 1989; Van Wagoner *et al.*, 2010). *K. mikimotoi* 역시 brevetoxin 계통의 polyether인 gymnocin을 합성하는데 (Satake *et al.* 2002, 2005), 이 물질은 brevetoxin에 비해 기능이 제한적이어서 유해성 여부에 대한 의문이 제기되고 있다. *K. mikimotoi*는 gymnocin 외에 몇 종의 유해물질과 allelopathic chemicals를 함유하고 있는데 (Neely and Campbell, 2006; Li *et al.*, 2018), 이들 물질 역시 유해성이 떨어져 *K. mikimotoi*의 유해성을 언급하기에는 한계가 있다. 따라서 지금까지의 연구결과를 종합하면 *K. mikimotoi*가 함유하는 유해물질은 전복의 대량폐사를 유발할 정도가 아닌 것으로 평가하고 있다.

Botes *et al.* (2003) 은 노출실험 결과 *K. mikimotoi*는 전복류에 유해하다는 보고를 하였다. 그러나 배양체 확보의 한계로 인해 소규모 조건 (multi-well culture) 에서 전복의 유생과 초기 치패를 대상으로 실험하였다. 일반적으로 패류의 환경에 대한 반응 (vulnerability) 은 생활사에 따라 차이가 있고, 또한 피해양상이 농도 의존적이지 않아 *K. mikimotoi*의 유해성을 일반화하는데 한계가 있었다. *K. mikimotoi* 배양체를 대량확보하여 성체 노출실험이 요구되고 있다.

*K. mikimotoi*는 광온성이지만 하계 고수온기에 특히 우세하기 때문에, 전복에 대한 유해성을 검정하는데 있어 온도는 중요하게 취급되어야 할 항목이다. 고수온은 일반적으로 온대해역에서 패류의 활력 (viability) 을 저하시키는 요인이 된다 (Pigliucci, 1996; Helmuth, 1999). 따라서 수온별 노출실험은 *K. mikimotoi*의 독력 (toxic potential) 을 평가하는 데 있어 중요한 사항이 된다. 수온별 노출실험은 실험생물의 실내 수온순치 (temperature acclimation) 가 필요한데, 수온순치는 순치온도에 따라 실험생물이 받는 스트레스가 달라진다 (Matthews and McMahon, 1999; Buckley *et al.*, 2001; Thompson *et al.*, 2012). 즉, 고수온에 순치된 실험생물은 저수온에 순치된 생물보다 더 많은 스트레스를 받고, 그 결과 외부요인에 대해 더 민감한 반응을 하게 된다. 따라서 실험생물의 스트레스를 동일시하기 위해서는 자연상태의 수온이 각 해당 수온에 도달했을 때 실험하는 것이 합리적인 방법이 될 수 있다.

이 연구에서는 하계의 전복 양식장의 수온변화에 따라 최고

수온과 그 전후의 수온조건에서 성장하는 전복 성패를 대상으로 각각의 온도에서 *K. mikimotoi*에 노출시켜 그 영향을 조사하였다. *K. mikimotoi*의 전복에 대한 유해 정도는 유해성이 알려진 *Cochlodinium polykrikoides*를 비교군으로 사용하여 동일한 노출실험을 통해 비교하였다. 이러한 시도는 실내 수온순치에서 오는 스트레스 요인을 배제한 수온영향 실험으로서 의미가 있다. 또한, 대량의 적조 배양체를 확보한 후 성체를 대상으로 한 노출실험이라는 점에서 의미가 있다.

## 재료 및 방법

### 1. 실험설계

이 연구는 적조생물이 수온별로 양식전복에 미치는 영향을 실내 노출실험을 통해 평가하고 있다. 수온순치를 통한 수온구별 실험에서 고수온에 순치된 생물과 저수온에 순치된 생물은 생리적 차이가 있고, 따라서 동일 자극 (적조생물 농도) 에 대한 반응 또한 달라질 수 있다. 이 연구에서는 이러한 문제를 해결하기 위해 실내 수온순치 없이 현장수온이 각 실험온도에 도달하였을 때 그 온도 조건에서 노출실험을 수행하였다. 이를 위해 실험실 인근 상업용 전복 육상양식장에서 수조 (raceway) 를 지정하여 지속적으로 수온을 모니터링하면서 각 실험온도에 도달했을 때 시료를 채취하여 실험실로 옮긴 후 그 온도에서 노출실험을 하였다. 또한 실험전복의 상태를 파악하기 위해 성장과 폐사율을 병행 조사하였다. 실험기간은 현장수온 기준 23°C에서 최고수온을 거친 후 하강기를 따라 23°C에 이르는 시점까지로 하였다.

### 2. 실험생물

적조생물은 국립수산물과학원 보유 *Karenia mikimotoi* (KM02 KSS) 와 *Cochlodinium polykrikoides* (NIFS CP001) 를 사용하였고, 전복양식장 현장에서 표준양식지침에 의해 상업적으로 양성되고 있는 북방전복 *Haliotis discus hannai* 성패 (각장 기준 6-7 cm) 를 사용하였다.

### 3. 실험온도

실험수온은 수온상승기의 23, 26, 28°C (이후 23A, 26A, 28A로 표시) 와 수온하강기의 28, 26, 23°C (이후 28B, 26B, 23B로 표시) 의 구간으로 설정하였다. 각 수온별 노출은 *K. mikimotoi*와 *C. polykrikoides*의 자연발생 수온을 고려하여 *K. mikimotoi*는 23A, 26A, 28A, 28B, 26B로, *C. polykrikoides*는 23A, 26A, 26B, 23B로 하였다.

### 4. 적조생물 농도

*K. mikimotoi*와 *C. polykrikoides*를 각각 4개 농도, 즉,

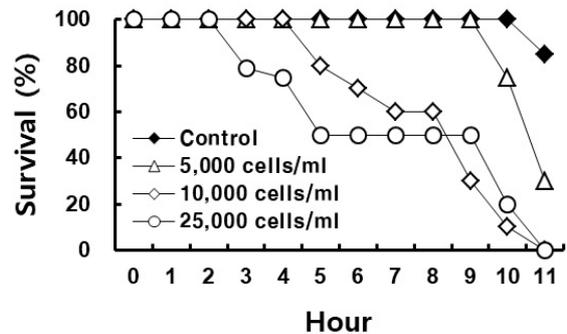
*K. mikimotoi* 4개 농도 (0, 5, 10, 25 × 10<sup>3</sup> cells ml<sup>-1</sup>) 와 *C. polykrikoides* 4개 농도 (0, 1, 3, 5 × 10<sup>3</sup> cells ml<sup>-1</sup>) 로 설정하였다. 해수 대조구 (0 cells ml<sup>-1</sup>) 에는 동일량의 f/2 배지를 추가하였다. 각 종의 최고 농도 설정은 해당 배양체의 성장특성과 기존 노출농도 등을 고려하였고, 두 종은 Lee *et al.* (2018) 의 방법에 의해 유기탄소 (TOC, total organic carbon) 기준으로 유사한 생체량이 되게 하였다. TOC 측정은 TOC Analyzer (TOC-L, SHIMADZU, Japan) 를 사용하여 환경부 (2012) 생체량 측정기준에 따라 측정하였다.

**5. 노출실험**

병행 관리중인 전복 육상양식장의 수온이 해당 온도조건에 도달하기 약 2-3일전 절식한 후 건강한 개체를 선정하여 그 온도에 맞추어진 실험실로 옮겼다. 이후 각 농도의 적조 배양체가 수용된 수조 (수용량, 30 L) 에 노출시켰다. 수조는 기본적으로 적조 배양체의 침강을 최소화 시키기 위해 전순환이 가능하도록 설계되었고, 적조 배양체의 파괴를 최소화할 수 있을 정도의 완전한 산소공급을 통해 기포로 인한 내부 순환이 가능하게 하였다. 수조에는 기본적으로 30 L의 적조를 수용하였고, 실험수온을 조정한 후 전복을 수용하였다. 실험전복은 용기당 15마리를 수용하였다. 노출은 기본적으로 24시간 단위로 하였으나, 폐사율 측정은 24시간 이내 배양체가 살아있을 때까지만 하였다. LD cycle은 자연조건을 따랐다.

**결과 및 고찰**

*Karenia mikimotoi* 노출실험은 전복양식장의 수온이 23A, 26A, 28A, 28B, 26B에서 도달했을 때 각각의 온도 조건에서 실시하였고, 그 결과는 Table 2에 나타내었다. 실험결



**Fig. 1.** *Karenia mikimotoi* effects on the survival of adult *Haliotis discus hannai* at 28A.

과 *K. mikimotoi*가 북방전복에 미치는 영향 (damaging capacity 또는 toxicity) 은 수온에 따라 확연히 달랐다. 전체 5개의 온도조건 중 오직 28A 조건에서만 폐사가 있었고, 이때 폐사는 *K. mikimotoi*의 농도에 의존적인 경향을 보였다 (Fig. 1). 즉, 노출농도 25 × 10<sup>3</sup> cells ml<sup>-1</sup>에서는 3시간 만에 20%, 5시간에 50%, 이후 11시간에 전량 폐사하였다. 노출농도 10 × 10<sup>3</sup> cells ml<sup>-1</sup>에서는 노출 후 5시간 만에 최초 폐사 (20%) 가 있었고, 이후 11시간 만에 전량 폐사하였다. 반면, 농도 5 × 10<sup>3</sup> cells ml<sup>-1</sup>에서는 9시간 만에 최초 폐사 (25%) 가 있었고, 11시간에 약 70%가 폐사하였다. 이 실험에서는 해수 대조구에서도 일부 폐사가 있었는데, 실험후 11시간 만에 약 15%가 폐사하였다.

28A에서 *K. mikimotoi*의 영향은 농도 의존적이었으나, 대조구에서도 약 15%의 폐사가 있었다는 점과 오직 28A에서만 폐사가 있었다는 점은 28A의 전복은 다른 수온 조건에 비해 민감한 상태에 있었다는 것을 의미할 수 있다. 즉, 북방전복이

**Table 1.** Process flow for algal exposure to abalones along the farm temperatures and the test abalone status at each exposure

Test organism	Temperature at test (°C)					
	23A <sup>1</sup>	26A	28A	28B <sup>2</sup>	26B	23B
Alga						
<i>K. mikimotoi</i>	o	o	o	o	o	x
<i>C. polykrikoides</i>	o	o	x	x	o	o
Abalone						
Shell length (mm)	77.7	68.4	67.1	74.1	72.7	78.6
Mortality (%)	1.5	2.0	2.5	5.5	0.4	0.3

<sup>1,2</sup>Temperature during temperature increasing period (A) and during temperature stagnant or decreasing period (B) in the land-based abalone farm from which test abalones were sampled for temperature-dependent test.

*K. mikimotoi*에 노출되기 전에 다른 원인에 의해 민감한 상태에 있을 때 만 비로소 영향을 줄 수 있었다는 것을 의미하거나 또는 *K. mikimotoi*의 영향력은 정상적인 상태에 있는 전복에게는 영향을 줄 수 없을 정도로 작다는 것을 의미하기도 한다.

이러한 추측은 다음과 같은 논점을 제시한다. 이 실험의 온도조건 중 28A와 28B에서 북방전복의 반응이 어떻게 다를 수 있을까 혹은 왜 달라지는가 하는 부분이다. 수온은 전복을 포함한 패류에 영향을 미친다. 패류는 수온에 적응력이 있지만 (Pigliucci, 1996; Helmuth, 1999), 적응과정에서 어느 정도 스트레스 요인을 받게 된다 (Matthews and McMahon, 1999; Buckley *et al.*, 2001; Thompson *et al.*, 2012). 따라서 이 실험의 모든 온도조건에 있었던 북방전복은 생리적 반응 특성이 달랐다고 볼 수 있고, 28A와 28B를 비교할 때 전자가 최소한이나마 차이가 있었고, 그 차이는 *K. mikimotoi* 노출에 대한 영향 유무를 결정할 것으로 보인다.

Table 1은 이러한 추측의 근거를 보여주고 있는데, 즉, 각 실험 온도조건에서 성장하는 실험전복의 양식장내에서의 자연 폐사율 (조사기간 누적 폐사율) 을 보여주고 있다. 양식장의 수온이 점차 올라감에 따라 (A 조건) 폐사율은 점차 증가하였고, 최고온도 이후 수온이 감소함에 따라 (B 조건) 폐사율이 다시 감소하는 양상을 보였다. 26A에서 28A 간 누적 폐사율은 2.5%로 비교적 높은 폐사율을 보였다. 28A에서 28B 구간의 누적 폐사율은 특히 높아 5.5%를 보였는데, 이 구간의 폐사는 28A에서 최고 수온을 전후로 집중되었고, 이후 수온이 하강하면서 28B 시점에 이르렀을 때 1%정도로 낮았다 (Data, not shown). 28B 이후의 구간 누적 폐사율은 0.4% 그리고 0.3%로 매우 낮게 나타났다.

*K. mikimotoi*가 북방전복에 미치는 영향 비교를 위해 *C. polykrikoides*를 유사농도 (유기탄소 기준) 에서 수온별로 노출실험을 하였다. Fig. 2는 그 결과를 보여주고 있다. *C. polykrikoides*가 북방전복에 미치는 수온별 영향은 *K. mikimotoi*의 영향과 상당히 유사한 결과를 보였다. 단, *C.*

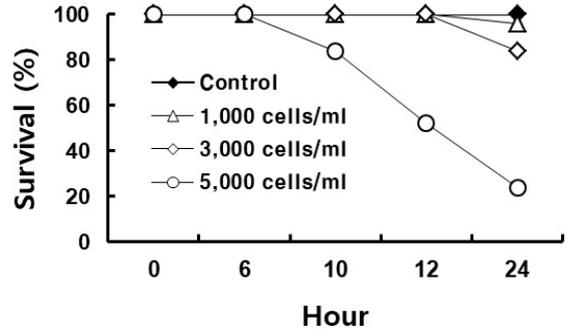


Fig. 2. *Cochlodinium polykrikoides* effects on the survival of adult *Haliotis discus hannai* at 26A.

*polykrikoides*의 영향은 보다 낮은 온도인 26°C에서 확인되었고, 이 중 역시 26A에서는 영향이 있었으나, 26B에서는 전혀 영향이 없었다. *K. mikimotoi*와 *C. polykrikoides*의 온도별 반응특성은 유해성에서는 차이가 있지만 두 종 모두 전복이 수온 스트레스 상태에 있을 때 비로소 전복을 폐사에 이르게 한다는 것을 알 수 있었다. 굴 (*Crassostrea virginica*)의 경우, 고수온에 의해 야기되는 미토콘드리아의 aconitase와 LON protease의 활력저하는 적은 량의 외부 스트레스 요인에도 민감한 것으로 알려져있으며 (Cherkasov *et al.*, 2007; Sanni *et al.*, 2008) 이는, 이번 실험의 결과에 대한 추측에 과학적 근거가 될 수 있다. 단, *C. polykrikoides*에 의한 폐사가 26A에서 확인된 점과 대조구에서는 폐사가 없었다는 점은 수온에 의한 스트레스를 감안할 때, *C. polykrikoides*의 유해성은 *K. mikimotoi* 보다 클 가능성이 있음을 의미한다.

일반적으로 *Karenia*에 속하는 종은 통칭 allelopathic chemicals라고 불리는 유해물질을 합성한다. Allelopathic chemicals의 합성능력은 환경에 따라 다른데, 타 생물과의 영양과 공간경쟁 관계에 있을 때 (Gentien and Arzul, 1990), 과도한 포식자에 노출될 때 (Li *et al.*, 2018), 또는 기타 성장에 불리한 환경에 노출될 때 증가한다. 그러나 *K.*

Table 2. Temperature-dependent damage potential of two HAB species *Karenia mikimotoi* and *Cochlodinium polykrikoides* to the abalone *Haliotis discus hannai* for 24 hours

HAB species	Farm temperature at test (°C)					
	23A	26A	28A <sup>1</sup>	28B <sup>2</sup>	26B	23B
<i>K. mikimotoi</i> <sup>3</sup>	NM	NM	Fig. 1	NM	NM	-
<i>C. polykrikoides</i> <sup>4</sup>	NM	Fig. 2	-	-	NM	NM

<sup>1,2</sup>As in Table 1.

<sup>3,4</sup>Exposure concentrations, up to 20x10<sup>3</sup> ml<sup>-1</sup> for *K. mikimotoi* and up to 5x10<sup>3</sup> ml<sup>-1</sup> for *C. polykrikoides*. NM stands for no mortality.

*mikimotoi*가 합성하는 allelopathic chemicals가 동일 속의 타 종에 비해 영향력에서 토론의 여지가 있다. 실험 *K. mikimotoi*의 allelopathic chemicals이 영향력이 있다 할지라도, 그 영향력은 이 실험의 최고 수온인 28°C까지는 모든 온도 조건에서 차이가 없을 것으로 보인다. 왜냐하면, *K. mikimotoi*는 광온성 적조생물로서 수온 28°C까지 정상적 생리적 프로세스를 거치기 때문이다. 따라서 최소한 이 실험에서 사용된 배양체를 기준으로 할 때 *K. mikimotoi*가 가지는 유해물질이 북방전복에 미치는 영향력은 매우 적고, 따라서 그 유해물질 자체에 의한 북방전복 대량폐사의 가능성은 매우 낮거나 없을 것으로 보인다.

## 요 약

이 연구는 적조생물이 수온별로 양식전복에 미치는 영향을 실내 노출실험을 통해 평가하고 있다. 수온별 실험은 수온순차에서 오는 문제를 최소화하기 위해 자연수온이 각 실험온도에 도달하였을 때 전복을 채취하여 그 온도 조건에서 노출실험을 수행하였다. 채취당시 실험전복의 상태를 파악하기 위해 성장과 폐사율을 병행 조사하였다. 실험기간은 자연수온 기준 23°C에서 최고온도 28°C를 거친 후 하강기를 따라 23°C에 이르는 시점까지로 하였다. 실험결과 *Karenia mikimotoi*가 북방전복에 미치는 영향은 수온에 따라 확연히 달랐고, 수온상승기의 28°C에 해당하는 28A 조건에서만 *K. mikimotoi*가 전복에 영향을 미쳤으며, 그 영향력은 *K. mikimotoi* 농도 의존적이었다. 이 때 대조구에서도 약 15%의 폐사가 있었고, 양식장 현장에서의 28A 조건은 다른 조건 보다는 폐사율이 높았다. 이러한 점은 28A는 실험전복의 생리적 저항성을 가장 떨어뜨리는 조건이 되며, 따라서 이때의 실험전복의 폐사 요인에는 전복 자체의 생리적 저하가 기인한 것으로 판단되었다. *Cochlodinium polykrikoides*가 북방전복에 미치는 수온별 영향은 *K. mikimotoi*의 영향과 상당히 유사한 결과를 보였다. 그러나 *C. polykrikoides*의 영향은 보다 낮은 온도 조건인 26A에서 확인되었고, 대조구에서는 폐사가 없었다. 따라서 두 종을 비교하면, *K. mikimotoi*는 *C. polykrikoides*에 비해 상대적으로 유해성이 낮음을 추측할 수 있었다. 종합적으로, 최소한 이 실험에서 사용된 배양체를 기준으로 할 때 *K. mikimotoi*는 양식전복의 대량폐사를 유발할 정도로 유해하다고 보기는 어려운 것으로 판단되었다.

## 사 사

이 연구는 국립수산물과학원의 연구비 (R2019039)의 일부에 의해 수행되었습니다. 이 연구는 장기간에 걸친 노출실험과 적

조생물 대량배양을 통해 가능하였고, 이 과정에 참여해 주신 많은 연구원들께 깊은 감사를 드립니다.

## REFERENCES

- Anderson, P.A.V. and Greenberg, R.M. (2001) Phylogeny of ion channels: Clues to structure and function. *Comparative Biochemistry and physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, **129**: 17-28.
- Anderson, D.M., Burkholder, J.M., Cochlan, W.P., Glibert, P.M., Gobler, C.J., Heil, C.A., Kudela, R., Parsons, M.L., Rensel, J.E., Townsend D.W., Trainer V.L. and Vargo, G.A. (2008) Harmful algal blooms and eutrophication: Examining linkages from selected coastal regions of the United States. *Harmful Algae*, **8**: 39-53.
- Baden, D.G. (1989) Brevetoxins: unique polyether dinoflagellate toxins. *The FASEB Journal*, **3**: 1807-1817.
- Botes, L., Smit, A.J. and Cook, P.A. (2003) The potential threat of algal blooms to abalone (*Haliotis midae*) mariculture industry situated around the South African coast. *Harmful Algae*, **2**: 247-256.
- Brand, L.E., Campbell, L. and Bresnan, E. (2012) *Karenia*: The biology and ecology of toxic genus. *Harmful Algae*, **14**: 156-178.
- Cherkasov, A.A., Overton, R.A., Sokolov, E.P. and Sokolov, I.M. (2007) Temperature-dependent effects of cadmium and purine nucleotides on mitochondrial aconitase from a marine ectotherm, *Crassostea virginica*: a role of temperature in oxidative stress and allosteric enzyme regulation. *Journal of Experimental Biology*, **210**: 46-55.
- Furey, A., Garcia, J. and O'Callaghan, K., Lehane, M., Amandi, M.J. and James, K.J. (2007) Brevetoxins: structure, toxicology and origin. *In: Phycotoxins: Chemistry and Biochemistry*. (ed. by Botana, L.M). pp. 19-46. Blackwell Publishing, New Jersey.
- Gentien, P. and Arzul, G. (1990) Exotoxin production by *Gyrodinium cf. aureolum* (Dinophyceae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **70**: 571-581.
- Hégaret, H., Wikfors, G.H. and Shumway, S.E. (2007) Diverse feeding response of five species of bivalve mollusc when exposed to three species of harmful algae. *Journal of Shellfish Research*, **26**: 549-559.
- Horstman, D.A., McGibbon, S., Pitcher, G.C., Calder, D., Hutchings, L. and Williams, P. (1991) Red tides in False Bay, 1959-1989, with particular reference to recent blooms of *Gymnodinium* sp. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, **47**: 611-628.
- Helmuth, B. (1999). Thermal biology of rocky intertidal mussels: quantifying body temperatures using climatological data. *Ecology*, **80**: 15-34.
- Kim, C.S., Lee, S.G., Kim, H.K. and Lee, J.S. (2001) Screening for toxic compounds in the red tide dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides*: is it toxic

- plankton?. *Algae*, **16**: 457-462.
- Landsberg, J.H., (2002) The effects of harmful algal blooms on aquatic organisms. *Reviews in Fisheries Science*, **10**: 113-390.
- Landsberg, J.H. and Flewelling, L.J. and Naar, J. (2009) *Karenia brevis* red tides, brevetoxins in the food web, and impacts on natural resources: decadal advancements. *Harmful Algae*, **8**: 598-607.
- Lee, S.J., Jo, Q., Ok, H.N., Choi, H.S., Park, Y.T. and Son, M.H. (2018) Damage potential of *Karenia mikimotoi* to the farmed abalone saps *Haliotis discus hannai*. *The Korean Journal of Malacology*, **34**: 89-94.
- Li, X., Yan T., Lin, J., Yu, R. and Zhou, M. (2017) Detrimental impacts of the dinoflagellate *Karenia mikimotoi* in Fujian coastal waters on typical marine organisms. *Harmful Algae*, **61**: 1-12.
- Li, Y., Yu, J., Sun, T., Liu, C., Sun, Y. and Wang, Y. (2018) Using the marine rotifer *Brachionus plicatilis* as an endpoint to evaluate whether ROS-dependent hemolytic toxicity is involved in the allelopathy induced by *Karenia mikimotoi*. *Toxins*, **10**: 439.
- Martin, D.F. and Chatterjee, A.B. (1969) Isolation and characterization of toxin from the Florida red tide organism. *Nature*, **221**(5175): 59.
- Matsuyama, Y., Koisumi, Y. and Uchida, T. (1998) Effect of harmful phytoplankton on the survival of the abalones, *Haliotis discus* and *Sulculus diversicolor*. *Bulletin of the Nansei National Fisheries Research Institute*, **31**: 19-24.
- Matthews, M.A. and McMAHON, R.F. (1999) Effects of temperature and temperature acclimation on survival of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and Asian clams (*Corbicula fluminea*) under extreme hypoxia. *Journal of Molluscan Studies*, **65**: 317-325.
- Morabito, S., Silvestro, S. and Faggio, C. (2018) How the marine biotoxins affect human health. *Natural product research*, **32**: 621-631.
- Neely, T. and Campbell, L. (2006) A modified assay to determine hemolytic toxin variability among *Karenia clones* isolated from the Gulf of Mexico. *Harmful Algae*, **5**: 592-598.
- O'Boyle, S., McDermott, G., Silke, J. and Cusack, C. (2016) Potential impact of an exceptional bloom of *Karenia mikimotoi* on dissolved oxygen levels in waters off western Ireland. *Harmful algae*, **53**: 77-85.
- Piglucci, M. (1996) How organisms respond to environmental changes: from phenotypes to molecules (and vice versa). *Trends in Ecology & Evolution*, **11**: 168-173.
- Satake, M., Shoji, M., Oshima, Y., Naoki, H., Fujita, T. and Yasumoto, T. (2002) Gymnocin-A, a cytotoxic polyether from the notorious red tide dinoflagellate, *Gymnodinium mikimotoi*. *Tetrahedron Letters*, **43**: 5829-5832.
- Satake, M., Yoshihisa, T., Ishikura, Y., Naoki, H. and Yasumoto, T. (2005) Gymnocin-B with the largest contiguous polyether rings from the red tide dinoflagellate, *Karenia* (formerly *Gymnodinium*) *mikimotoi*. *Tetrahedron Letters*, **46**: 3537-3540.
- Sawada, S. and Wada, Y. (1983) Several examination of a *Gymnodinium* sp. Type 65 red tide occurred in Uwa Sea on resistibility of fish and shellfish. *Reports on the Assessments of Red Tide Prediction*, pp. 131-140. Fishery Agency of Japan, Japan.
- Shi, F., McNabb, P., Rhodes, L., Holland, P., Webb, S., Adamson, J., Immers, A., Gooneratne, R. and Holland, J. (2012) The toxic effects of three dinoflagellate species from the genus *Karenia* on invertebrate larvae and finfish. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **46**: 149-165.
- Thompson, E.L., Taylor, D.A., Nair, S.V., Birch, G., Coleman, R. and Raftos, D.A. (2012) Optimal acclimation periods for oysters in laboratory-based experiments. *Journal of Molluscan Studies*, **78**: 304-307.
- Vollenweider, R.A., Marchetti, R. and Viviani, R. (1992) Marine coastal eutrophication. *In*: Eutrophication, marine biotoxins, human health. (ed. by Viviani, R.). pp. 631-662. Elsevier, Bologna.
- Van, Wagoner R.M., Satake, M., Bourdelais, A.J., Baden, D.G. and Wright, J.L. (2010) Absolute configuration of brevisamide and brevisin: confirmation of a universal biosynthetic process for *Karenia brevis* polyethers. *Journal of Natural Products*, **73**: 1177-9.
- Yamasaki, Y., Kim, D. and Matsuyama, Y. (2004) Production of superoxide anion and hydrogen peroxide by the red tide dinoflagellate *Karenia mikimotoi*. *Journal of Bioscience and Bioengineering*, **97**: 212-215.