

# *Cochlodinium polykrikoides* 자연체와 배양체의 북방전복과 말쥐치에 대한 유해성 비교

이상준, 한지도, 전미애, 임창용<sup>1</sup>, 손문호<sup>2</sup>, 조규태

국립수산과학원 남해수산연구소 양식산업과, <sup>1</sup>전라남도 해양수산과학원,  
<sup>2</sup>국립수산과학원 남해수산연구소 자원환경과

## Damage potential of cultured and wild strains of *Cochlodinium polykrikoides* to abalone *Haliotis discus hannai* and black scrapers *Thamnaconus modestus*.

Sang - Jun Lee, Jido Han, Mi - Ae Jeon, Chang - Yong Im<sup>1</sup>, Moon - Ho Son<sup>2</sup> and Qtae Jo

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

<sup>1</sup>Jeollanam-do Institute of Oceans and Fisheries Science. Jeonnam 59782, Korea

<sup>2</sup>Fisheries Resources and Environment Research Division, South Sea Fisheries Research Institute, NIFS. Jeonnam 59780, Korea

### ABSTRACT

Laboratory exposure tests are helpful for specific clues between harmful algae and marine animals, but have a subject to be answered. That is if the cultured strains are as potent as the wild ones in nature. We tested damage potentials of cultured and wild strains of *Cochlodinium polykrikoides* to two aquaculture species, abalones *Haliotis discus hannai* and black scrapers *Thamnaconus modestus* at 26°C for 24 hours in culture chamber (80 L) carrying each strain (50 L each) at around 2,000 cells mL<sup>-1</sup> and two references, alga-free seawater and *Tetraselmis suecica* at 10 × 10<sup>4</sup> cells mL<sup>-1</sup>. The toxicities were species-specific. They were harmless to the abalone as were two controls. But both were acute to the fish with bigger potential of cultured one. In cultured strain, the fish reached mortality 40% at hour 0.25 and then total mortality at hour 2. The wild one was also damageable but less than cultured one with first and total mortalities at hour 2. All the findings were significant at least at P < 0.05. In the theory of allelochemical dynamics, dinoflagellate toxicity becomes more potent in nutritionally unfavorable waters. In our study, a conspicuous difference between the two strains was length of majority chain, 2-4 cells for cultured one and 8-16 cells for wild one. The shorter chain of cultured strain was reminiscent of the algal growth in less favorable nutrition and of higher production of allelochemicals, and thus might make it more toxic. Our estimation might be worth interpretation in exposure test of harmful dinoflagellates to marine animals.

**Key word:** Damage comparison, cultured strain, wild strain, *Cochlodinium polykrikoides*

### 서 론

Received: December 10, 2019; Revised: December 26, 2019;  
Accepted: December 30, 2019

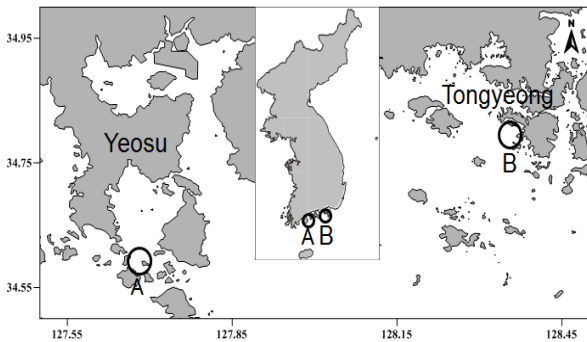
Corresponding author: Qtae Jo

Tel: +82 (61) 690-8977, e-mail: qtjo@korea.kr  
1225-3480/24747

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.

유해적조가 대량으로 발생한 해역은 빈산소와 유해물질로 인해 해양생물에 부정적 영향을 미치며, 피해정도는 적조종, 규모, 농도, 지속기간 등에 따라 치사, 반치사, 또는 스트레스를 유발한다 (Shumway and Gucci, 1987; Shumway, 1990; Landsberg, 2002; Griffith *et al.*, 2019) 는 점에는 전반적으로 공감한다. 그러나 피해 대상생물을 종 수준에서 볼 때, 빈산소를 제외한 유해물질에 의한 피해에 대해서는 이견이 있어왔다. 실내 노출실험은 불명확성을 해결하는데 필요한 수단일 수 있다.

일반적으로 유해 적조생물의 유해물질 합성은 성장환경에



**Fig. 1.** Maps showing locations from which wild *C. polykrikoides* were collected (A) and cultured *C. polykrikoides* were isolated (B).

따라 매우 가변적이다. 대표적 유해적조인 *Karenia brevis*가 합성하는 brevetoxin의 경우 환경에 따라 최고 약 60배의 차이가 있고 (Hardson *et al.*, 2013), 독성물질로 취급되는 세포표면 활성산소 (extracellular reactive oxygen species)의 경우 약 1,000배 까지 차이를 보인다 (Diaz and Plummer, 2018). 또한 동일 환경조건에서도 성장단계에 따라 차이가 있다 (Yan *et al.*, 2019). 즉, 배양체를 통한 노출실험 결과물은 현장 상황을 정확히 대변하는 데는 한계가 있을 수 있다. 따라서 현장에서 채취한 적조생물 (자연체) 과 실내 배양체와의 비교분석은 독성물질 합성 차이에서 오는 자료해석에 도움을 줄 수 있을 것으로 본다.

배양체와 자연체의 비교실험에서 가장 어려운 부분은 실험 시점에 두 조건에서 성장한 적조생물의 농도를 일치시키는데 있다. 언급한 바와 같이 적조생물의 유해물질 생산은 환경에 따라 매우 가변적이다. 따라서 배양체와 자연체를 농축이나 희석을 통해 농도를 일치시키면 유해물질 합성이 실험조건의 수치와 달라질 가능성이 있기 때문이다.

2019년 8월 국립수산과학원 남해수산연구소는 적조 예측시스템을 따라 여러 농도의 *Cochlodinium polykrikoides*을 배양하면서 연구소 인근 해역의 *C. polykrikoides* 출현을 모니터링하고 있었다. 2019년 8월 26일 연구소 인근 해역 (Fig. 1 A) 에서 배양체와 동일한 농도 (약 2,000 cells mL<sup>-1</sup>) 와 양 (200 L) 의 *C. polykrikoides*을 확보하는데 성공하고, 북방전복과 말쥐치를 대상으로 비교 노출실험을 할 수 있었다. 이 연구는 그 결과를 보여주고 있다.

## 재료 및 방법

### 1. 실험생물

실험대상 유해 적조생물 배양체는 국립수산과학원 보유 strain *C. polykrikoides* (NIFS CP001) 으로 경남 통영 연

안에서 분리한 것을 사용하였고 (Fig. 1의 B), 자연체는 2019년 8월 26일 전남 여주시 화정면 개도리 (Fig. 1의 A) 에서 출현한 *C. polykrikoides*를 200 L를 채집하여 사용하였다. 대조구는 자연해수와 전라남도해양수산과학원 여수지원에서 패류 종묘생산용으로 사용되는 *Tetraselmis suecica*를 분양받아 사용하였다. 피실험생물인 북방전복 *Haliotis discus hannai*은 육상 양식장에서 표준양식지침에 의해 상업적으로 양성되고 있는 성패 (각장 7.1-8.3 cm, 평균 7.7 ± 0.2 cm; 전중 4.2-5.9 g, 평균 4.9 ± 0.6 g) 를 사용하였고, 어류는 상업적으로 양식되고 있는 말쥐치 *Thamnaconus modestus* 성어 (전장 19.4-23.5 cm, 평균 20.9 ± 1.1 cm; 전중 100.0-205.0 g, 평균 132.1 ± 26.9 g) 를 구입하여 사용하였다.

### 2. 실험시점 및 실험온도

실험은 2019년 8월 26일 전남 여주시 화정면 개도리에서 출현한 *C. polykrikoides* 자연체를 채집 실험실로 이송한 직후 실시하였다. 채집 당시의 수온은 26.3°C로 피실험생물 (전복, 말쥐치) 사육수의 수온 (25.9°C) 과 유사하였다. *C. polykrikoides* 배양체는 25°C, 무해종인 *T. suecica*는 24.5°C에서 배양된 것을 사용하였다. 실험온도는 26°C로 실험실 온도를 조절하여 설정하였다.

### 3. 적조생물 및 대조생물 농도

적조생물은 자연체와 배양체 모두 농도 조절 없이 각각 2.3 × 10<sup>3</sup>과 2.1 × 10<sup>3</sup> cells mL<sup>-1</sup> 조건에서 설정하였고, 대조구인 *T. suecica* 농도는 10 × 10<sup>4</sup> cells mL<sup>-1</sup> 로 조정하여 사용하였다. 해수 대조구 (0 cells mL<sup>-1</sup>) 에는 여과해수에 동일량의 1/2 배지를 추가하였다. 대조구 생체량은 Lee *et al.* (2018)의 방법에 의해 유기탄소 (TOC, total organic carbon) 기준으로 산정하였다.

### 4. 노출실험

피실험생물인 북방전복은 별도로 관리중인 육상양식장에서 절식 기간을 달리하여 순치관리하였고, 노출실험일에서 약 2-3일전 절식시킨 건강한 개체를 선별하여 실험실로 옮겼다. 이후 적조생물이 수용 된 수조 (수용량, 50 L) 에 노출시켰다. 말쥐치는 연구소 내 어류사육수조에서 순치하여 노출실험일 약 2-3일전 절식한 개체를 적조생물이 수용 된 수조 (수용량, 50 L) 에 노출시켰다. 노출 후 적조생물의 파괴를 최소화 할 수 있을 정도의 완만한 산소공급을 통해 전 순환이 가능하게 하였다. 노출기간은 총 24시간으로 하였고, 폐사가 없을 시 연장하여 48시간으로 하였다. 실험전복은 용기당 15마리, 말쥐치는 용기당 5마리를 수용하였다. 노출기간 LD cycle은 자연조건을 따랐다. 모든 실험은 Duplication으로 진행하였다.

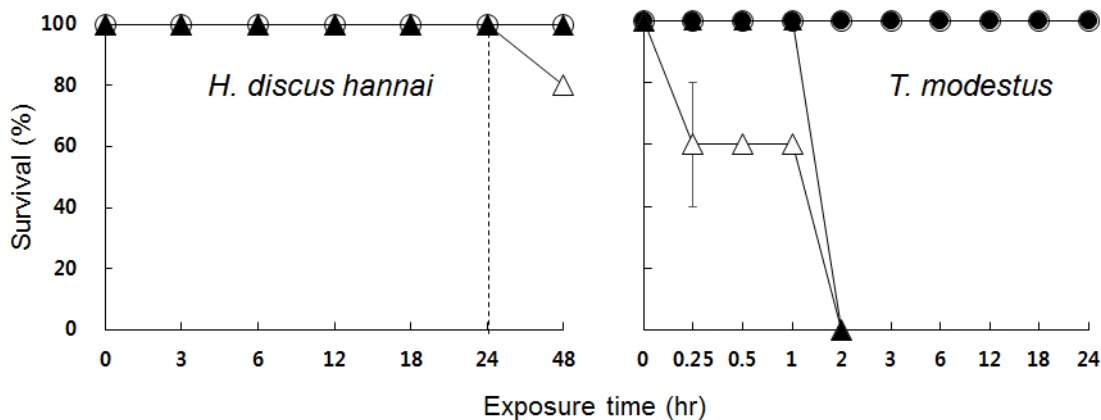


Fig. 2. Survival of abalone *Haliotis discus hannai* and fish *Thamnaconus modestus* exposed to cultured and wild 2,000 cells mL<sup>-1</sup> *Cochlodinium polykrikoides* in 80 L chamber (carrying solution, 50 L) at 26°C for 24 hours. Symbols: vacant circle, algae-free seawater reference; solid circle, *Tetracelmis suecica* control at 10 × 10<sup>4</sup> cells mL<sup>-1</sup>; vacant triangle, cultured *Cochlodinium polykrikoides*; and solid triangle, wild *Cochlodinium polykrikoides*. Dotted vertical line (left) indicates exposure timeline, after which the exposure test continued without renewal of the algal solution. Error bars are mean ± SD.

5. 통계

통계 패키지 (SPSS ver. 18) 에 의한 분산분석 (ANOVA-test) 을 통해 통계적 유의성을 검증하였다.

결과 및 고찰

적조생물 배양체와 자연체의 유해성 비교실험은 실험시점에 두 가지 요소를 일치시켜야 하는 어려움이 있다. 실험시점 기준, 자연체와 동일한 농도의 배양체를 확보해야하는 요소와 수집한 자연체를 신속히 실험장소를 이동해야하는 두 가지 요소가 일치할 때 현실성 있는 정보를 도출할 수 있다. 저자들은 2017년 이후 장기간에 걸쳐 언급한 두 가지 요소를 일치시키기 위한 노력을 해왔고, 시행착오를 거쳐 2019년 국립수산물학원 적조 예찰팀과 연계하여 동년 8월 26일 전남 여수인근 (Fig. 1) 에 발생한 *C. polykrikoides*의 자연체 농도와 배양체 농도를 일치 할 수 있었다. 확보된 자연체 200 L (약 2,000 cells mL<sup>-1</sup>) 는 물리적 충격을 최소화하면서 실험실로 이동한 후 유사 온도조건에서 동일 농도의 배양체와 더불어 북방전복과 말쥐치에 각각 노출하였고, 그 결과는 Fig. 2와 같다.

결과, *C. polykrikoides* 배양체와 자연체 노출에 대한 생물 반응은 종적 특이성이 있었다. 북방전복의 경우 배양체와 자연체 모두에 대해 24시간 동안 100% 생존하였다. 북방전복에 대한 *C. polykrikoides*의 무해성을 부가적으로 평가하기 위해 24시간 노출 후 적조 교체 없이 24시간 더 노출하였다. 그 결과 배양체에 노출된 북방전복만 약 20% 폐사하였다 (Fig. 2). 이러한 결과치는 배양체 *C. polykrikoides* 자체의 영향보다는 일종의 실험 스트레스가 부가된 것으로 해석함이 타당해 보였

다. 따라서 *C. polykrikoides*은 배양체와 자연체에 상관없이 농도 2,000 cells mL<sup>-1</sup>은 북방전복을 폐사시킬 수 있는 요인이 되지 않음을 알 수 있었다. 반면, 말쥐치는 *C. polykrikoides*에 매우 민감한 반응을 보였다. 배양체와 자연체에 노출된 말쥐치는 모두 노출 2시간 이내에 100% 폐사하였다. 배양체와 자연체 비교시, 배양체에 노출된 말쥐치가 0.25시간에 40% 폐사함으로써 배양체에 더 민감한 반응을 보였다.

일반적으로 *C. polykrikoides*이 해양생물에 미치는 영향은 종적 특이성이 있고, 전반적으로 패류에 비해 어류에 미치는 영향이 크다 (Rountos et al., 2014; Griffith et al., 2019). 이 실험결과에서 나타나는 *C. polykrikoides*에 대한 북방전복과 말쥐치의 반응 차이는 이러한 관점에서 해석이 가능한 것으로 보인다. *C. polykrikoides* 농도와 어류와의 관계를 볼 때, 2,000 cells mL<sup>-1</sup> 또는 그 전후는 많은 어류에 영향을 미치는 농도이다. Snapper *Lutjanus guttaus*는 약 3,000 cells mL<sup>-1</sup>에서 hepatosomatic index에 심각한 영향을 받고 (Dorantes-Aranda et al., 2009), 기타 많은 어류가 *C. polykrikoides* 농도 3,000 cells mL<sup>-1</sup> 정도에서 생리적 영향, DNA damage 또는 폐사에 이르게 된다 (Tang and Gobler, 2009; Shin et al., 2019). 이 연구에서 실험생물인 말쥐치는 낮은 농도 2,000 cells mL<sup>-1</sup>에서 급성 폐사를 보였는데, 이것은 말쥐치가 환경에 대해 비교적 민감한 종일 수 있음을 의미한다.

이 연구에서 나타나는 *C. polykrikoides* 배양체가 자연체보다 통계적으로 유의한 수준 (P < 0.05) 에서 더 유해한 이유는 선행연구 부재로 해석이 어려운 부분이다. 그러나 *C. polykrikoides*을 포함한 많은 유해 적조생물이 공통적으로 가

**Table 1.** Information on cultured and wild *C. polykrikoides* and a reference alga *T. suecica*

	<i>Cochlodinium polykrikoides</i>		<i>Tetraselmis suecica</i>
	Cultured	Wild	
Growth temperature (°C)	25	26	25
Chain length (No. cell)	2-4	8-16	-
Test Concentration (cells mL <sup>-1</sup> )	2.1 × 10 <sup>3</sup>	2.3 × 10 <sup>3</sup>	10 × 10 <sup>4</sup>

지고 있는 “allelopathy”의 관점에서 보면 해석이 가능한 것으로 보인다. 유해 적조생물은 생성 후 경쟁자 (주로 영양염 공유자인 phytoplankton) 와의 경쟁관계를 통해 개체군 형성, 성장, 유지, 소멸의 과정을 거친다. 소위 allelopathy로 언급되는 이러한 현상은 종의 진화생태학적 관점에서 해석되는 생존전략이며 (Lewis, 1986; Smayda, 1997), 연구가 진행될수록 *Karenia* spp. (Kubanek & Hicks, 2005; Ma *et al.*, 2017), *Cochlodinium* spp. (Tang and Gobler, 2010; Yan *et al.*, 2019), *Alexandrium* spp. (Blanco and Campos, 1988; Arzul *et al.*, 1999; Fistarol *et al.*, 2004) 등에서 공통현상으로 확인되고 있다. Allelopathy 개념에서 볼 때, 적조생물은 성장을 하면서 더 많은 영양염을 필요로 하고, 따라서 이 시기에 들어서면 영양염 경쟁관계에 있는 phytoplankton의 성장을 억제하기 위해 소위 적조 유해물질인 성장억제물질 (allelopathic compounds) 을 분비하면서 단일종으로 천이 (monospecific succession) 를 한다 (Keating, 1977; Yan *et al.*, 2019). 이 때 분비하는 유해물질은 영양염의 절대량과 균형 (nutritional balance) 과 관계가 있다 (Hardison *et al.*, 2013).

이 연구결과 배양체가 더 유해한 이유는 배양체가 더 많은 유해물질을 생산하고 분비한 결과로 볼 수 있다. 이러한 결과를 allelopathy 개념과 연계하여 해석하면, 배양체의 성장환경이 자연체의 성장환경 보다 영양염의 절대량이나 균형에서 불리했을 가능성을 유추할 수 있게 한다. 이 연구에서는 배양체와 자연체의 성장환경을 조사하지 않아 단정할 수는 없으나, 유추를 지원하는 단서는 있다. 체인 (chain) 을 형성하는 적조생물의 세포수는 성장상태, 또는 성장환경의 영양염 상태를 대변한다 (Brand *et al.*, 2012; Lei and Lu, 2011; Hardison *et al.*, 2013). 이 실험 당시 배양체와 자연체의 체인의 절대치는 배양체가 2-4 cells, 자연체가 8-16 cells 이었다 (Table 1). 즉, 배양체의 성장환경이 자연체 보다 불리한 상황이었고, 따라서 배양체는 생존전략으로 유해물질을 더 많이 생산했을 필요성이 있었던 것으로 추정된다.

이 연구는 *C. polykrikoides*을 대상으로 한 최초의 배양체와 자연체의 유해성 비교실험이다. 적조생물의 유해성을 평가

하는데 있어 배양체와 자연체의 실내 비교실험은 보다 현실적인 정보를 줄 수 있다. 그러나 적조생물의 유해물질 분비는 생활사 단계별로 큰 차이가 있고, 따라서 정보의 보편화를 위해서는 단계별 비교가 필요한 것으로 보인다. 향후 단계별 보강 실험은 유해 적조생물의 수산생물에 대한 피해 기작 이해, 나아가 유해적조에 대한 양식생물 관리에 유용한 정보를 제공할 것으로 보인다.

### 요 약

이 연구는 유해 적조생물인 *Cochlodinium polykrikoides* 배양체와 자연체에 북방전복 *Haliotis discus hannai*과 말쥐치 *Thamnaconus modestus*를 노출하여 그 유해성을 비교분석하고 있다. 실험결과, 배양체와 자연체는 모두 말쥐치를 폐사시켰고, 그 정도는 배양체가 더 큰 영향을 미쳤다 (P < 0.05). 배양체에 노출된 말쥐치는 노출 20분 후에 약 40%가 폐사하였고, 2시간 쯤 전량 폐사하였으나, 자연체에 노출된 말쥐치는 노출 1시간까지 100% 생존하였고, 2시간 쯤 100% 폐사하는 양상을 보였다. 반면, 배양체와 자연체에 노출된 전복은 24시간 동안 100% 생존하였다. 단, 동일 조건에서 48시간 연장하여 노출한 결과 배양체에서 48시간에 약 20%가 폐사하였다. 이 연구에서 실험에 사용된 배양체와 자연체의 뚜렷한 차이는 chain length인데, 즉 배양체는 주로 2-4 cells, 자연체는 주로 8-16 cells 이었다. 적조생물은 성장환경이 열악할 때 생존전략으로 유해물질 (allelopathic chemicals) 합성을 증가시킬 수 있다는 allelopathy 이론에 비추어 볼 때, 성장상태가 좋지 않은, 즉 chain length가 짧은, 배양체가 더 많은 유해물질을 함유 또는 분비하고 있었을 가능성을 하나의 이유로 추측할 수 있었다. 이유는 불분명하지만, 배양체가 자연체보다 더 유해해 질 수 있다는 점은 향후 배양체를 통한 노출실험의 결과해석에 의미하는 바가 있다.

### 사 사

이 연구는 국립수산물과학원 경상연구비 (R2019039) 로 수행

되었습니다. 이 연구를 수행함에 있어 자연체 확보와 신속한 배달에 협조해 주신 국립수산물연구원 시험연구선 탐구 17호 관계자들에게 감사드리며, 아울러 배양체를 적시에 확보해 주신 남해수산연구소 적조연구팀 연구원들께 깊은 감사를 드립니다.

## REFERENCES

- Arzul, G., Seguel, M., Guzman, L. and Erard-Le Denn, E. (1999) Comparison of allelopathic properties in three toxic *Alexandrium* species. *Journal of experimental marine biology and ecology*, **232**: 285-295.
- Blanco, J. and Campos, M.J. (1988) The effect of water conditioned by a PSP-producing dinoflagellate on the growth of four algal species used as food for the invertebrates. *Aquaculture*, **68**: 289-298.
- Brand, L.E., Campbell, L. and Bresnan, E. (2012) *Karenia*: the biology and ecology of a toxic genus. *Harmful Algae*, **14**: 156-178.
- Dorantes-Aranda, J.J., Garcia-de la Parra, L.M., Alonso-Rodriguez, R., Morquecho, L. and Voltolina, D. (2009) Toxic Effect of the Harmful Dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides* on the Spotted Rose Snapper *Lutjanus guttatus*. *Environmental Toxicology*, <http://dx.doi.org/10.1002/tox.20507>.
- Diaz, J.M. and Plummer, S. (2018) Production of extracellular reactive oxygen species by phytoplankton: past and future directions. *Journal of plankton research*, **40**(6): 655-666.
- Fistarol, G.O., Legrand, C., Selander, E., Hummert, C., Stolte, W. and Granéli, E. (2004) Allelopathy in *Alexandrium* spp.: effect on a natural plankton community and on algal monocultures. *Aquatic microbial ecology*, **35**: 45-56.
- Griffith, A.W., Shumway, S.E. and Gobler, C.J. (2019) Differential Mortality of North Atlantic Bivalve Molluscs During Harmful Algal Blooms Caused by the Dinoflagellate, *Cochlodinium* (a.k.a. *Margalefidinium*) *polykrikoides*. *Estuaries and Coasts*, **42**: 190-203.
- Ho, M.S. and Zubkoff, P.L. (1979) The effects of a *Cochlodinium heterolobatum* bloom on the survival and calcium uptake by larvae of the American oyster, *Crassostrea virginica*. *In*: Toxic Dinoflagellate Blooms (ed. by Taylor, F.J.R. and Seliger, H.H.), pp. 409-412. Elsevier, New York.
- Hardison, D.R., Sunda, W.G., Shea, D. and Litaker, R.W. (2013) Increased Toxicity of *Karenia brevis* during Phosphate Limited Growth: Ecological and Evolutionary Implications. *PLoS ONE*, **8**(3): e58545. doi:10.1371/journal.pone.0058545.
- Keating, K.I. (1977) Allelopathic influence on blue-green bloom sequence in a eutrophic lake. *Science*, **196**: 885-887.
- Kim, H.G. (1998) *Cochlodinium polykrikoides* blooms in Korean coastal waters and their mitigation. *In*: *Harmful Algae*. (ed. by Reguera, B., Blanco, J., Fernandez, T. and Wyatt), pp. 227-228. Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, Spain.
- Kim, C.S., Lee, S.G., Lee, C.Y. and Kim, H.G. (1999) Reactive oxygen species as causative agents in the ichthyo-toxicity of the red tide dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides*. *Journal of plankton research*, **21**: 2105-2115.
- Kubanek, J. and Hicks, M.K. (2005) Does the red tide dinoflagellate *Karenia brevis* use allelopathy to outcompete other phytoplankton? *Limnology and Oceanography*, **50**(3): 883-895.
- Lewis, W.M. (1986) Evolutionary Interpretations of Allelochemical Interactions in Phytoplankton Algae. *The american naturalist*, **127**(2): 184-194.
- Landsberg, J.H. (2002) The effects of harmful algal blooms on aquatic organisms. *Reviews in Fisheries Science*, **10**: 113-390.
- Lei, Q.Y. and Lu, S.H. (2011) Molecular ecological responses of the dinoflagellate *Karenia mikimotoi* to phosphate stress. *Harmful algae*, **12**: 39-45.
- 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*, doi:10.3390/toxins10110439.
- Ma, Z., Wu, M., Lin, L., Thring, R.W., Yu, H., Zhang, X. and Zhao, M. (2017) Allelopathic interactions between the macroalga *Hizikia fusiformis* (Harvey) and the harmful blooms-forming dinoflagellate *Karenia mikimotoi*. *Harmful algae*, **65**: 19-26.
- Rountos, K.J., Tang, Y.Z., Cerrato, R.M., Gobler, C.J. and Pickett, E.K. (2014) Toxicity of the harmful dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides* to early life stages of three estuarine forage fish. *Marine ecology progress series*, **505**: 81-94.
- Smayda, T.J. (1997) Harmful algal blooms: Their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea. *Limnology and Oceanography*, **42**: 1137-1153.
- Shen, P.P., Li, Y.N., Qi, Y.Z., Zhang, L.P., Tan, Y.H. and Huang, L.M. (2012) Morphology and bloom dynamics of *Cochlodinium geminatum* (Schütt) Schütt in the pearl river estuary, south china sea. *Harmful Algae*, **13**: 10-19.
- Shin, Y.K., Nam, S.E., Kim, W.J., Seo, D.Y., Kim, Y.J. and Rhee, J.S. (2019) Red tide dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides* induces significant oxidative stress and DNA damage in the gill tissue of the red seabream *Pagrus major*. *Harmful Algae*, **86**: 37-45.
- Shumway, S.E. and Gucci, T.L. (1987) The effects of the toxic dinoflagellate *Protogonyaulax tamarensis* on the feeding and behaviour of bivalve molluscs. *Aquatic Toxicology*, **10**: 9-27.
- Shumway, S.E. (1990) A Review of the Effects of Algal Blooms on Shellfish and Aquaculture. *Journal of the*

*world aquaculture society*, **21**: 65-104

Tang, Y.Z. and Gobler, C.J. (2009) Characterization of the toxicity of *Cochlodinium polykrikoides* isolates from Northeast US estuaries to finfish and shellfish. *Harmful Algae*, **8**: 454-462.

Tang, Y.Z. and Gobler, C.J. (2010) Allelopathic effects of *Cochlodinium polykrikoides* isolates and blooms from the estuaries of Long Island, New York, on co-occurring phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*, **406**: 19-31.

Yuki, K. and Yoshimatsu, S. (1989) Two fish-killing

species of *Cochlodinium* from Harima Nada, Seto Inland Sea, Japan. **In**: Red Tides: Biology Environmental Science and Toxicology.(ed. by Okaichi, A. and Nemoto), pp. 11-16. Elsevier, New York.

Yan, J., Liu, J., Cai, Y., Duan, S., Tang, Y. and Xu, N. (2019) Allelopathic effects and mechanisms of *Cochlodinium geminatum* isolated from the Pearl River Estuary. *Journal of Applied Phycology*, **31**(5): 2957-2967.