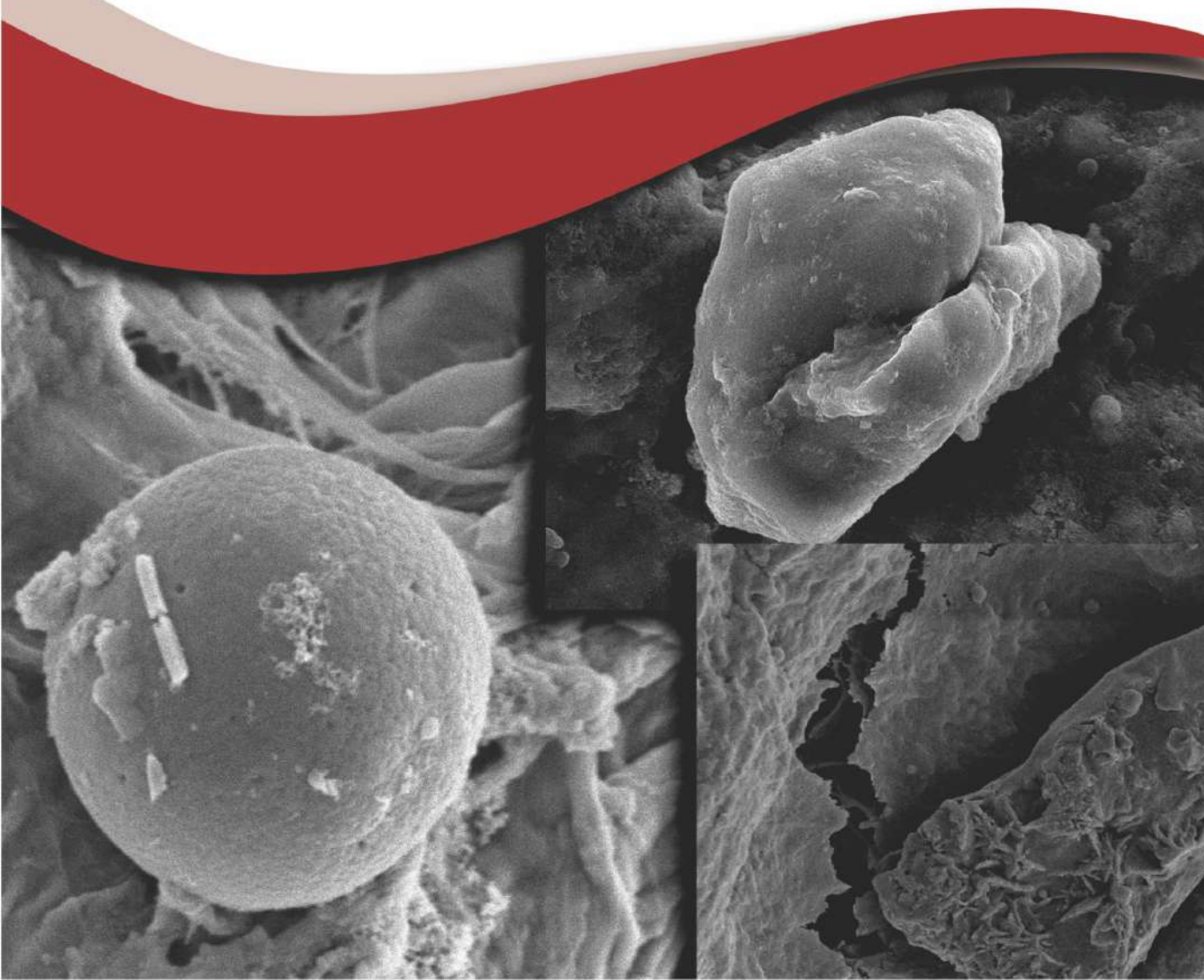




DINOFLAGELLATA:

BIOLOGI, KERAGAMAN, PERAN EKOLOGIS
DAN PERMASALAHANNYA

Nita Rukminasari, S.Pi., M.P., Ph.D.



DINOFLAGELLATA:
Biologi, Keragaman, Peran Ekologis
dan Permasalahannya

UU No 28 tahun 2014 tentang Hak Cipta

Fungsi dan sifat hak cipta Pasal 4

Hak Cipta sebagaimana dimaksud dalam Pasal 3 huruf a merupakan hak eksklusif yang terdiri atas hak moral dan hak ekonomi.

Pembatasan Pelindungan Pasal 26

Ketentuan sebagaimana dimaksud dalam Pasal 23, Pasal 24, dan Pasal 25 tidak berlaku terhadap:

- i. Penggunaan kutipan singkat Ciptaan dan/atau produk Hak Terkait untuk pelaporan peristiwa aktual yang ditujukan hanya untuk keperluan penyediaan informasi aktual;
- ii. Penggandaan Ciptaan dan/atau produk Hak Terkait hanya untuk kepentingan penelitian ilmu pengetahuan;
- iii. Penggandaan Ciptaan dan/atau produk Hak Terkait hanya untuk keperluan pengajaran, kecuali pertunjukan dan Fonogram yang telah dilakukan Pengumuman sebagai bahan ajar; dan
- iv. Penggunaan untuk kepentingan pendidikan dan pengembangan ilmu pengetahuan yang memungkinkan suatu Ciptaan dan/atau produk Hak Terkait dapat digunakan tanpa izin Pelaku Pertunjukan, Produser Fonogram, atau Lembaga Penyiaran.

Sanksi Pelanggaran Pasal 113

1. Setiap Orang yang dengan tanpa hak melakukan pelanggaran hak ekonomi sebagaimana dimaksud dalam Pasal 9 ayat (1) huruf i untuk Penggunaan Secara Komersial dipidana dengan pidana penjara paling lama 1 (satu) tahun dan/atau pidana denda paling banyak Rp100.000.000 (seratus juta rupiah).
2. Setiap Orang yang dengan tanpa hak dan/atau tanpa izin Pencipta atau pemegang Hak Cipta melakukan pelanggaran hak ekonomi Pencipta sebagaimana dimaksud dalam Pasal 9 ayat (1) huruf c, huruf d, huruf f, dan/atau huruf h untuk Penggunaan Secara Komersial dipidana dengan pidana penjara paling lama 3 (tiga) tahun dan/atau pidana denda paling banyak Rp500.000.000,00 (lima ratus juta rupiah).

DINOFLAGELLATA:
Biologi, Keragaman, Peran Ekologis
dan Permasalahannya

Nita Rukminasari, S.Pi., M.P., Ph.D.



**DINOFLAGELLATA:
BIOLOGI, KERAGAMAN, PERAN EKOLOGIS DAN PERMASALAHANNYA**

Nita Rukminasari

Desain Cover :
Syaiful Anwar

Sumber :
Nita Rukminasari

Tata Letak :
G.D. Ayu

Proofreader :
Mira Muarifah

Ukuran :
xviii, 258 hlm, Uk: 15.5x23 cm

ISBN :
978-623-02-5719-3

Cetakan Pertama :
Desember 2022

Hak Cipta 2022, Pada Penulis

Isi diluar tanggung jawab percetakan

Copyright © 2022 by Deepublish Publisher
All Right Reserved

Hak cipta dilindungi undang-undang
Dilarang keras menerjemahkan, memfotokopi, atau
memperbanyak sebagian atau seluruh isi buku ini
tanpa izin tertulis dari Penerbit.

PENERBIT DEEPUBLISH
(Grup Penerbitan CV BUDI UTAMA)
Anggota IKAPI (076/DIY/2012)

Jl.Rajawali, G. Elang 6, No 3, Drono, Sardonoharjo, Ngaglik, Sleman
Jl.Kaliurang Km.9,3 – Yogyakarta 55581
Telp/Faks: (0274) 4533427
Website: www.deepublish.co.id
www.penerbitdeepublish.com
E-mail: cs@deepublish.co.id

PRAKATA

Buku ini disusun untuk memperkaya bahan bacaan dalam bidang ilmu perairan khususnya fitoplankton. Buku-buku yang membahas mengenai perairan sudah banyak diterbitkan namun yang khususnya membahas dinoflagellata dan contoh-contoh spesies dinoflagellata di perairan Indonesia masih sangat terbatas. Dalam penyusunan buku ini penulis menerjemahkan, *me-review* dan menginterpretasi beberapa referensi berbahasa Inggris.

Kehadiran buku ini diharapkan para pembaca terutama yang bergerak di bidang sumber daya perairan dapat dengan mudah memahami dan mengenali dinoflagellata yang merupakan produser primer utama di perairan. Dalam buku ini akan dibahas secara terinci mengenai dinoflagellata khususnya aspek biologis, keanekaragaman, peranan ekologiannya serta permasalahan lingkungan yang ditimbulkannya. Selain itu, buku ini akan diperkaya dengan metode penanganan, identifikasi kista dinoflagellata dan dinoflagellata itu sendiri.

Penulis menyarankan agar pembaca memiliki pemahaman dasar mengenai fitoplankton. Pemahaman yang diperoleh dari hasil mengkaji buku ini diharapkan nantinya dapat digunakan untuk mengembangkan kegiatan perikanan khususnya kegiatan pengelolaan sumber daya perairan.

Akhirnya penulis berharap agar buku ini dapat digunakan dan bermanfaat bagi yang memerlukannya.

Makassar, November 2022

Penulis

DAFTAR ISI

PRAKATA	v
DAFTAR ISI	vi
DAFTAR TABEL	xii
DAFTAR GAMBAR.....	xiii
BAB 1 BIOLOGI DINOFLAGELLATA.....	1
A. Anatomi Dinoflagellata.....	1
B. Siklus Hidup.....	7
B.1. Siklus Hidup Taksa Motil	7
B.2. Siklus Hidup Taksa Non-motil.....	9
C. Klasifikasi	10
D. Ekologi Dinoflagellata	11
E. Rangkuman	14
Daftar Pustaka.....	15
BAB 2 TAKSONOMI DINOFLAGELLATA	22
A. Pelindung Sel Dinoflagellata.....	22
B. Morfologi dan Karakteristik Dinoflagellata	24
B.1. Morfologi secara Umum	25
B.2. Tabulasi	26
B.3. Hipotesis Berdasarkan Morfologi	28
C. Taksonomi Jumlah Kromosom dan Genetik Dinoflagellata.....	29
D. Pigmen dan Kloroplas	30
E. Rangkuman	31
Daftar Pustaka.....	32
BAB 3 KISTA DINOFLAGELLATA	37
A. Morfologi Kista.....	37

B.	Fungsi Kista pada Dinoflagellata.....	39
B.1.	Bertahan Hidup Selama Kondisi Tidak Menguntungkan	40
B.1.1.	Pembentukan Kista Istirahat sebagai Strategi untuk Menahan Kondisi Suhu dan Nutrisi yang Tidak Menguntungkan	41
B.1.2.	Pembentukan Kista Istirahat sebagai Strategi Perlindungan Selama Anoksia dan Kegelapan.....	41
B.1.3.	Pembentukan Kista Istirahat sebagai Strategi Menghindari Grazing.....	42
B.1.4.	Pembentukan Kista Istirahat sebagai Pertahanan terhadap Serangan Parasit	43
B.2.	Strategi Siklus Hidup dan Habitat.....	43
B.3.	Penyebaran.....	44
C.	Hubungan antara Kista dan Teka Dinoflagellata	45
D.	Faktor Lingkungan dan Pembentukan Kista Dinoflagellata	47
D.1.	Salinitas.....	48
D.2.	Suhu	49
E.	Rangkuman	51
	Daftar Pustaka	51
BAB 4	EVOLUSI DINOFLAGELLATA	61
A.	Data Palaeontologi	61
B.	Philogeni Dinoflagellata	63
C.	Karakter Evolusi Dinoflagellata	65
D.	Plastida Dinoflagellata.....	66
E.	Rangkuman	69
	Daftar Pustaka	70
BAB 5	KERAGAMAN DAN DISTRIBUSI DINOFLAGELLATA	80
A.	Keragaman dan Spesifikasi Habitat Dinoflagellata	80
B.	Distribusi Biogeografi Dinoflagellata.....	86

	C. Status Trofik Dinoflagellata.....	90
	D. Distribusi Dinoflagellata di Perairan Indonesia	92
	E. Rangkuman	94
	Daftar Pustaka.....	95
BAB 6	PROTEOMIK DINOFLAGELLATA	99
	A. Ekspresi Gen pada Dinoflagellata.....	99
	B. Proteomik Dinoflagellata	101
	C. Pengaturan Pertumbuhan Sel Dinoflagellata.....	105
	D. Stres Lingkungan	107
	E. Dinoflagellata Simbiosis	109
	F. Rangkuman	111
	Daftar Pustaka.....	111
BAB 7	KULTUR DINOFLAGELLATA	120
	A. Isolasi dan Teknik Kultur.....	120
	A.1. Proses Sampling Dinoflagellata	120
	A.2. Isolasi Sel Motil Tunggal	121
	A.2.1. Mikroskop dan Pencahayaan.....	122
	A.2.2. Mikropipet.....	123
	A.2.3. Fototaksis dan Pencemar Alga pada Kultur Dinoflagellata.....	123
	A.3. Peralatan Kultur Dinoflagellata.....	124
	A.4. Isolasi Kista (Spora) Dinoflagellata	126
	A.5. Prosedur Penggunaan Antibiotik.....	128
	A.6. Penggunaan Teknik Agar untuk Kultur Dinoflagellata	129
	B. Media Kultur Dinoflagellata	130
	B.1. Media untuk <i>Auto-</i> dan <i>Auxotroph</i> Dinoflagellata Air Tawar	130
	B.2. Media untuk Dinoflagellata Laut <i>Auto-</i> dan <i>Auxotroph</i>	132
	B.3. Media untuk Dinoflagellata Laut Heterotrof	135
	B.4. Media Air Laut Buatan untuk Simbion	137
	C. Rangkuman	139

Daftar Pustaka	139
BAB 8 BEBERAPA JENIS RACUN DAN ASPEK BIOLOGI DINOFLAGELLATA BERACUN.....	142
A. Racun yang Dihasilkan oleh Genus <i>Alexandrium</i>	144
A.1. Spesies Penghasil Racun.....	144
A.2. Fikotoksin yang Dihasilkan	144
A.3. Dampak Racun terhadap Manusia	146
A.4. Profil Racun	147
B. Racun yang Dihasilkan oleh Genus <i>Dinophysis</i> dan <i>Palacroma</i>	149
B.1. Spesies Penghasil Racun.....	149
B.2. Fikotoksin yang Dihasilkan	149
B.2.1. Kelompok Racun Asam Okadoic.....	149
B.2.2. PTX–Pektonotoksin	150
B.3. Dampak Racun terhadap Manusia	151
B.4. Profil Racun	152
C. Racun yang Dihasilkan oleh Genus <i>Gambierdiscus</i> dan <i>Fukuyoa</i>	153
C.1. Spesies Penghasil Racun.....	153
C.2. Fikotoksin yang Dihasilkan	154
C.2.1. Ciguatoksin	154
C.2.2. Maitotoksin, Gambiorol, Gambiorone dan Asam Gambierik	155
C.3. Dampak Racun terhadap Manusia	156
C.4. Profil Racun	158
D. Racun yang Dihasilkan oleh Genus <i>Karenia</i>	159
D.1. Spesies Penghasil Racun.....	159
D.2. Fikotoksin yang Dihasilkan	160
D.2.1. Racun Breve/Brevetoxin—BTX.....	160
D.2.2. Hemivrevetoksin, Brevisulcenals–KBTs dan Asam Brevilcatik–BSXs	161
D.2.3. Brevenal, Brevisamide, Bervisin dan Gymocins–Gym	162
D.3. Dampak Racun terhadap Manusia dan Aktivitas Biologi.....	163

D.4.	Profil Racun	165
E.	Racun yang Dihasilkan oleh Genus <i>Amphidoma</i>	166
E.1.	Spesies Penghasil Racun dan Fitotoksin yang Dihasilkan.....	166
E.2.	Aktivitas Biologi yang Terdampak Racun	166
F.	Racun yang Dihasilkan oleh Genus <i>Protoceratium</i>	167
F.1.	Spesies Penghasil Racun dan Fitotoksin yang Dihasilkan.....	167
F.2.	Aktivitas Biologi yang Terdampak Racun	168
G.	Rangkuman	168
	Daftar Pustaka.....	169

BAB 9	PENANGANAN SAMPEL DAN IDENTIFIKASI KISTA DINOFLAGELLATA	186
A.	Prosedur Pengayakan Sedimen untuk Analisis Kista Dinoflagellata	186
B.	Prosedur Teknik <i>Palynology</i> untuk Analisis Kista Dinoflagellata.....	188
C.	Gambar Spesies Kista Dinoflagellata untuk Identifikasi	191
	Daftar Pustaka.....	200

BAB 10	MARAK ALGA BERBAHAYA (HABs) DARI SPESIES DINOFLAGELLATA	203
A.	Gambaran Umum tentang Marak Alga Berbahaya	203
B.	Kejadian Marak Alga Berbahaya (HABs) di Dunia dan di Indonesia	206
C.	Proses Terbentuknya Marak Alga.....	211
D.	Faktor Lingkungan Pemicu Marak Alga Berbahaya.....	212
D.1.	Eutrofikasi	212
D.2.	Perubahan Iklim	214
D.3.	Pengasaman Laut.....	215
E.	Kerentanan Marak Alga Berbahaya	216
F.	Mitigasi Marak Alga Berbahaya	219

F.1.	Metode Flokulasi Menggunakan Tanah Liat.....	219
F.2.	Penanganan Marak Alga Berbahaya secara Biologi.....	221
F.2.1.	Penggunaan Virus	221
F.2.2.	Penggunaan Bakteri	222
F.2.3.	Penggunaan Parasit	223
F.2.4.	Alga Kompetitif	224
F.2.5.	<i>Grazing</i> oleh Zooplankton	225
F.3.	Penanganan Marak Alga Berbahaya secara Kimia.....	226
F.3.1.	Penggunaan Algasida.....	226
F.3.2.	Penggunaan Jerami <i>Barley</i>	228
G.	Rangkuman	228
	Daftar Pustaka	229
	GLOSARIUM	249
	PROFIL PENULIS.....	258

DAFTAR TABEL

Tabel 7.1.	Media kultur dinoflagellata air tawar (Sumber tabel: Guillard & Keller, 1984).....	131
Tabel 7.2.	Media air laut yang diperkaya untuk kultur dinoflagellata laut (Sumber tabel: Guillard & Keller, 1984)	132
Tabel 7.3.	Media air laut buatan (Sumber tabel: Guillard & Keller, 1984)	133
Tabel 7.4.	Media Air Laut Buatan untuk Dinoflagellata Heterotrofik (Sumber tabel: Guillard & Keller, 1984)	135
Tabel 7.5.	Media Air Laut Buatan untuk Simbion (Sumber tabel: Guillard & Keller, 1984)	137
Tabel 10.1.	Dampak marak alga dari spesies dinoflagellata yang pernah terjadi di Perairan Indonesia (Sumber: Asriyana dan Yuliana, 2015).....	210

DAFTAR GAMBAR

- Gambar 1.1. Anatomi sel motil dinoflagellata (sumber: Carty and Parrow 2015).....2
- Gambar 1.2. a) *Amphidinium* sp., b) *Katodinium* sp, c) *Opistoaulax* sp, d) *Gyrodinium* sp, dan e) *Gonyaulax* sp, f) *Cystodinium* sp, g) *Hypnodinium* sp, h) *Cystodinedria* sp, i) *Stylodinium* sp, j) *Tetradinium* sp, dan k) *Piscinoodinium* sp (sumber: (Carty & Parrow, 2015).....2
- Gambar 1.3. Variasi pigmen dinoflagellata. (A) *Gymnodinium fuscum*, warna cokelat keemasan yang umum pada dinoflagellata air tawar fototrofik. (B) *Esoptrodinium gemma, mixotrophic*, bintik mata di daerah *sulcal*, vakuola makanan berwarna merah, dan kloroplas kekuningan. (C) *Gymnodinium aeruginosum*, fototrofik dengan kloroplas berpigmen biru-hijau. Bilah skala untuk A-C = 10 μ m. (sumber foto dari M.W. Parrow, Carty and Parrow 2015).....4
- Gambar 1.4. Sel motil *thecate* (*Peridinium gatunense*). Pelat diberi nomor menurut sistem Kofoid (1909). (A) Tampak ventral. (B) Tampak punggung. (C) Pandangan apikal. (D) Pandangan antapikal. (E) Pelat sulkal, diagram umum untuk menunjukkan posisi relatif pelat. T, pelat transisi antara *cingular* dan *sulcal*; Sa, sulkus anterior; Sp, sulkus posterior; Ss, sulkus sinister (kiri); Sd,

	<i>sulcal dexter</i> (kanan); Sm, sulkus medial; Spa, lempeng sulkus di depan Sp. (sumber foto Carty and Parrow 2015).....	5
Gambar 1.5.	Siklus hidup umum dari dinoflagellata motil, fotosintesis, <i>thecate</i> (Sumber: (Carty & Parrow, 2015).....	7
Gambar 2.1.	Teka tanpa pelindung (<i>unarmored</i>) dari <i>Amphidinium hermanae</i> , menunjukkan teka vesikel yang mengandung granula. Pembesaran 65.000 kali (Sumber gambar: John D. Dodge 1984).....	23
Gambar 2.2.	Pelat <i>thecal</i> yang tipis dan tidak berornamen pada <i>Woloszynskya coronate</i> . Pembesaran 38.000 kali (Sumber gambar: John D. Dodge 1984).	23
Gambar 2.3.	Hasil <i>scanning</i> mikroskop elektron pada <i>Protoperidinium</i> untuk menggambarkan pengaturan/posisi dari pelat teka (Sumber gambar: Dodge 1984).....	24
Gambar 2.4.	Tinjauan morfologi eksternal dan terminologinya tentang sel-sel dinoflagellata dan jenis flagelasi (Sumber gambar: (Hoppenrath, 2016)	26
Gambar 2.5.	Jenis tabulasi dinoflagellata (Sumber gambar: Hoppenrath, 2016)	27
Gambar 2.6.	Sistem penamaan tabulasi Kofoid (penamaan plat) (Sumber gambar: Hoppenrath, 2016).	27
Gambar 2.7.	a) Kloroplas <i>Gymnodinium micrum</i> , dengan pirenoid internal dan susunan lamela yang agak tidak teratur. Spesies ini mengandung karotenoid fucoxanthin. Pembesaran: 49.000x, b) Kloroplas dari <i>Amphidinium herdmanae</i> , dengan lamela paralel dan tanpa pirenoid. Spesies ini kemungkinan mengandung peridinin.	

- Pembesaran: 51.000x. (Sumber gambar: (Dodge, 1984).....31
- Gambar 3.1. Perbedaan perkembangan dinding kista selama *encystment* pada *Lingulodinium polyedrum* (a) dan *Gymnodinium catenatum* (b,c). Bilah skala: 10 μm . (Sumber gambar: (Bravo & Figueroa, 2014).....48
- Gambar 5.1. *Akashiwo sanguinea*, *athecate*. (b) *Erythrospidinium* sp., menyatu dengan oseloid anterior. (c) *Dinophysis mil* var. *schroeteri*, *thecate* dengan tabulasi dinophysoid. (d) *Ornithocercus quadratus*, *thecate* dengan tabulasi dinophysoid, perhatikan phaeosomes (panah). (e) *Histioneis panda*, *thecate* dengan tabulasi dinophysoid, dengan phaeosomes. (f) *Prorocentrum micans*, *thecate* dengan tabulasi prorocentroid dan *desmokonit flagellation* (tidak terlihat). (g) *Oxyphysis oxytoxoides*, *thecate* dengan tabulasi dinophysoid. (h) *Alexandrium catenella*, perhatikan pembentukan rantai dan inti yang diwarnai. (i) *Ceratium breve* (tengah), *Gonyaulax polygramma* (kiri) dan *Podolampas palmipes* (kanan), *thecate* dengan tabulasi gonyaulacoid/peridinoid. (j) *Oxytoxum scolopax*. (k) *Amphisolenia bidentata*. (l) *Pyrocystis fusiformis* menunjukkan bioluminesensi. (m) *Ceratium vultur* dengan tanduk panjang. Bilah skala = 10 μm , kecuali (k, m) dengan bilah skala 50 μm dan (l) 100 μm (Sumber gambar: Taylor *et al.*, 2008).....83
- Gambar 5.2. Keanekaragaman dinoflagellata yang masih ada. Hanya sekitar seperempat dari genera hidup yang ditampilkan di pohon ini. (1) *Perkinsus*, (2) *Thalassomyces*, (3) *Amoebophrya*, (4) *Oxyrrhis*,

(5) *Kofoidinium*, (6) *Pomatodinium*, (7) *Cymbodinium*, (8) *Craspedotella*, (9) *Noctiluca*, (10) *Dinothrix*, *Dinoclonium*, (11) *Gyrodinium*, (12) *Karenia*, (13) *Brachydidinium*, (14) *Cochlodinium*, (15) *Plectodinium*, (16) *Actiniscus*, (17) *Polykrikos*, (18) *Proterothropsis*, *Warnowia*, (19) *Nematodinium*, (20) *Erythrodidinium*, (21) *Greuetodinium* (= *Leucopsis*), (22) *Gymnodinium*, (23) *Akashiwo*, (24) *Dissodinium*, (25) *Protoodinium*, (26) *Oodinium*, (27) *Chytriodinium*, (28) *Symbiodinium*, (29) *Woloszynskia*, *Polarella*, (30) *Triadinium* (= *Heteraulacus*), (31) *Gambierdiscus*, also *Coolia*, *Ostreopsis*, (32) *Pyrophacus*, (33) *Alexandrium*, *Fragilidium*, (34) *Pyrodinium*, (35) *Pyrocystis*, (36) *Ceratocorys*, (37) *Ceratium*, (38) *Gonyaulax*, (39) *Paleophalacroma*, (40) *Cladopyxis*, (41) *Hemidinium*, (42) *Gloeodinium*, (43) *Stylodinium*, (44) *Katodinium*, (45) *Prorocentrum*, *Mesoporus*, (46) *Sinophysis*, (47) *Dinophysis*, (48) *Ornithocercus*, (49) *Histioneis*, *Parahistioneis*, (50) *Triposolenia*, (51) *Amphisolenia*, (52) *Amphidinium*, (53) *Blastodinium*, (54) *Heterocapsa*, (55) *Haplozoon*, (56) *Peridinium*, (57) *Scrippsiella*, (58) *Thoracosphaera*, (59) *Glenodinium*, (60) *Podolampas*, *Blepharocysta*, (61) *Diplopsalis*-group (e.g. *Diplo-psalopsis*, *Diplopsalis*, *Oblea*, *Preperidinium*), (62) *Proto-peridinium* (Sumber gambar: Taylor *et al.*, 2008)..... 84

Gambar 5.3. Fagotrofi. (A) *Esoptrodinium gemma*, perhatikan singulum dan bintik mata yang tidak lengkap. (B) *Esoptrodinium gemma*, sel setelah makan, perhatikan vakuola makanan merah. (C) *Cystodinedria inermis*, sel oval menempel pada

filamen Spirogyra. (D) *Cystodinedria inermis*, setelah makan, perhatikan sel kosong yang berdekatan (bar skala untuk A-D = 10 μ m) (Sumber gambar: (Carty & Parrow, 2015).91

- Gambar 5.4. Persentase komposisi kelompok kista: Goniodomaceae, Gonyaulacaceae, Gymnodiniaceae, Peridiniaceae dan Protoperidiniaceae di tiga muara sungai Selat Makassar (Sumber: Rukminasari and Tahir, 2021).....93
- Gambar 8.1. Risiko akumulasi racun mikroalga di berbagai organisme laut di sepanjang rantai makanan. (Sumber gambar: (Caruana & Amzil, 2018).....143
- Gambar 8.2. Struktur kimia dari beberapa senyawa yang dihasilkan oleh *Alexandrium*, racun saxitoksin (STX) (Sumber gambar: (Caruana & Amzil, 2018).....145
- Gambar 8.3. Struktur kimia dari beberapa senyawa yang dihasilkan oleh *Alexandrium*, racun goniodomoin (Sumber gambar: (Caruana & Amzil, 2018).....146
- Gambar 8.4. Struktur YTX dan analog yang paling melimpah (Sumber gambar: (Caruana & Amzil, 2018).....167
- Gambar 9.1. Bagan tahapan penyaringan sampel sedimen untuk pengamatan kista dinoflagellata (Sumber gambar: Matsuoka, 2000)188
- Gambar 9.2. Bagan prosedur teknik *palynology* untuk analisis kista dinoflagellata (Sumber gambar: Matsuoka, 2000).....191
- Gambar 10.1. Diagram konseptual yang menggambarkan faktor eksternal dan internal yang mengendalikan pertumbuhan dan akumulasi (saat marak alga terjadi), dan dampaknya terhadap ekosistem air

tawar. Faktor-faktor dapat bertindak secara individu atau dalam kombinasi (sinergis atau antagonis) (Sumber gambar: Watson *et al.*, 2015). 204

Gambar 10.2. Distribusi yang terdokumentasi dari wabah toksin parolitik kerang (PSP) pada tahun 1970 dan 2009, dengan masing-masing titik mewakili kasus ketika tingkat terukur toksin PSP telah dicatat (Sumber gambar: (McGowan, 2016). 208

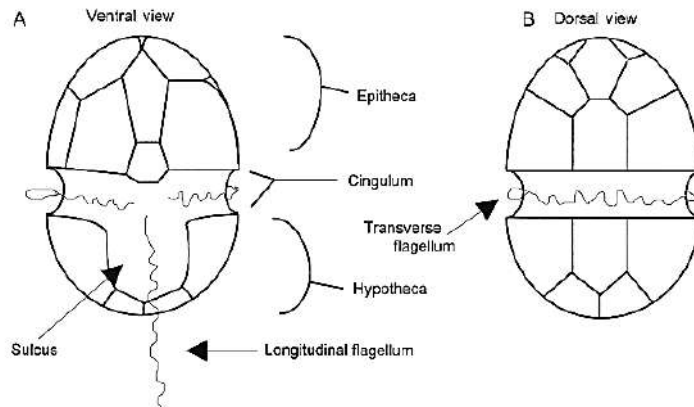


BAB 1

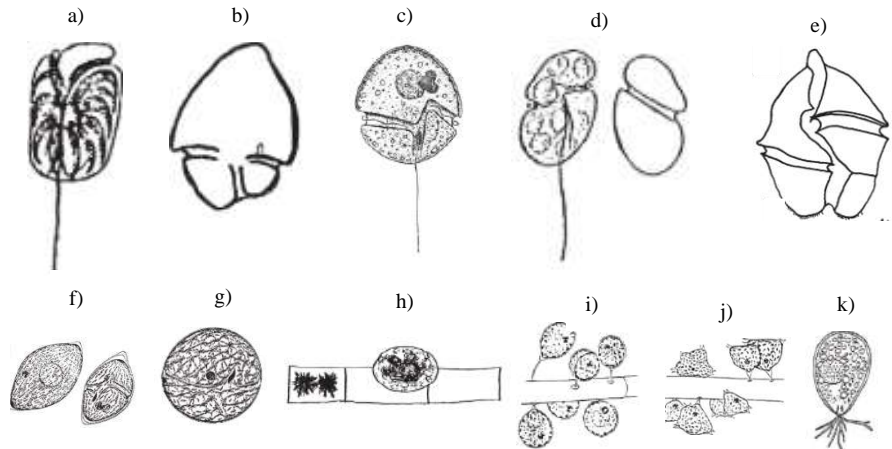
BIOLOGI DINOFLAGELLATA

A. Anatomi Dinoflagellata

Sel motil dinoflagellata memiliki bentuk yang khas dan unik. Anatomi dasar sel motil dinoflagellata terdiri dari sebuah alur melintang dan *cingulum* yang mengelilingi sel dan membaginya menjadi *epitheca* (bagian anterior) dan *hypotheca* (bagian posterior) atau *epicone* dan *hypocone* (Gambar 1.1). *Cingulum* memiliki flagel melintang seperti pita yang bertanggung jawab untuk gerakan heliks selama berenang (Gaines & Taylor, 1985)). *Cingulum* biasanya membagi sel menjadi dua bagian yang sama, tetapi untuk beberapa spesies *cingulum* ini membagi sel menjadi sepertiga *epitheca*, dua pertiga *hypotheca* (contoh pada *Amphidinium* Gambar 1.2a, *Prosoaulax*) atau membagi sel menjadi dua pertiga *epitheca*, sepertiga hipoteka (contoh pada *Katodinium* Gambar 1.2b, *Opistoaulax* Gambar 1.2c). Ujung *cingulum* saling berhadapan atau bergeser beberapa derajat dari bagian tengah (Carty & Parrow, 2015) (seperti pada beberapa spesies *Gyrodinium* (Gambar 1.2d) dan *Gonyaulax* (Gambar 1.2e) (Carty & Parrow, 2015)). Pergeseran ujung *cingulum* diukur dari lebar *girdle* dan biasanya ditentukan dari sisi kiri (menurun). Alur longitudinal dan sulkus menggambarkan bagian ventral sel yang memanjang beberapa jarak ke arah hipoteka, dapat meluas ke bagian *epitheca*, dan flagel longitudinal (*whiplash*), panjangnya 1-1,5 kali panjang sel.



Gambar 1.1. Anatomi sel motil dinoflagellata (sumber: Carty and Parrow 2015)



Gambar 1.2. a) *Amphidinium* sp., b) *Katodinium* sp., c) *Opistoaulax* sp., d) *Gyrodinium* sp, dan e) *Gonyaulax* sp, f) *Cystodinium* sp, g) *Hypnodinium* sp, h) *Cystodinedria* sp, i) *Stylocladus* sp, j) *Tetradinium* sp, dan k) *Piscinoodinium* sp (sumber: (Carty & Parrow, 2015).

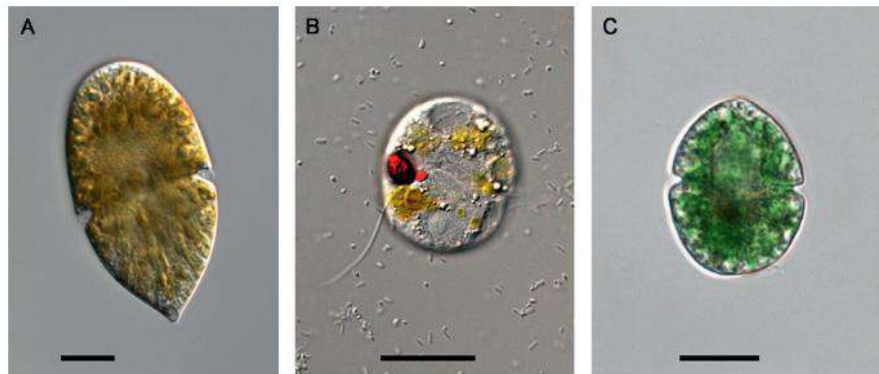
Kebanyakan dinoflagellata memiliki tahap motil dengan susunan *cingulum-sulcal* pada suatu waktu dalam siklus hidupnya. Tahap motil sering merupakan tahap asimilasi di mana nutrisi diserap atau proses pembentukan makan terjadi, tetapi dapat juga sebagai tahapan reproduktif

dan/atau dispersif. Sel nonmotil biasanya mengambang bebas di kolom air (*Cystodinium* (Gambar 2f), *Hypnodinium* (Gambar 1.2g) yang memiliki tangkai akan menempel pada substrat (*Tetradinium*, Gambar 1.2j), *Stylodinium* (Gambar 1.2i), dan yang menempel langsung (*Cystodinedria*, Gambar 1.2h), *Piscinoodinium* (Gambar 1.2k). Kista nonmotil dapat ditemukan sebagai plankton atau sedimen dan mungkin lebih khas daripada tahap motil.

Dinoflagellata adalah organisme eukariotik dengan organel terikat membran. Nukleus biasanya besar, bentuknya beragam (bulat, berbentuk C, melengkung), letaknya beragam (di tengah, di bagian atas atau bawah), dan dengan kromosom besar yang terkondensasi secara permanen. Mitokondria mengandung krista tubular. Beberapa spesies memiliki stigma/bintik mata merah di daerah sulkal. Bintik mata merupakan bagian dari kloroplas. Bintik mata diklasifikasikan menjadi enam jenis morfologi (Craveiro *et al.*, 2010). Organel unik termasuk trikokista dan pusula. Trichocysts adalah organel *ejectile* di mana komposisi kimianya agak mirip dengan trichocysts *spindle Paramecium*. Pusula adalah organel tubular atau vesikular yang dibentuk oleh invaginasi membran plasma dan ditutupi oleh membran tambahan (Klut *et al.*, 1987) yang terletak di sulkus dekat bagian dasar flagela. (Dodge, 1972) mengidentifikasi tujuh jenis pusula. Adapun fungsi pusula meliputi pengambilan makromolekul, sekresi, dan osmoregulasi (Klut *et al.*, 1987). Sebagian besar organel internal ini tidak dapat terlihat dengan menggunakan mikroskop cahaya.

Dinoflagellata dapat bersifat fototrofik, fagotrofik, atau keduanya (*mixotrophic*) (Fawcett & Parrow, 2014; Stoecker, 1998) (Gambar 1.3). Kebanyakan dinoflagellata fotosintesis memiliki kloroplas diskoid atau lobus yang terletak di bagian perifer. Kloroplas biasanya dikelilingi oleh tiga membran, tidak memiliki retikulum endoplasma (CER), memiliki membran tilakoid tiga lapis, dan memiliki beberapa jenis pirenoid (Dodge, 1975). Pigmen fotosintesis dinoflagellata adalah klorofil a dan C2, dengan peridinin dan karotenoid yang biasanya menyumbang warna emas (Gambar 1.4A), meskipun warna sel dapat berwarna kekuningan atau hampir coklat (seperti pada *Peridinium gatunense* Nygaard). Karotenoid lainnya termasuk diadinoxanthin, dinoxanthin, dan karoten (Jeffrey *et al.*, 1975). Sistem fotosintesis dinoflagellata unik karena memiliki sistem Chl

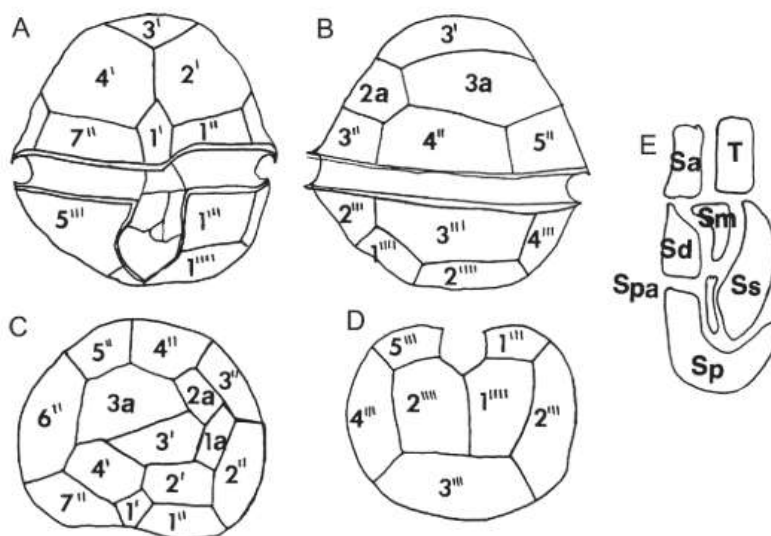
a-peridinin yang larut dalam air dan Chl a-Chl C2 yang terikat membran sistem peridinin (Carty and Parrow, 2015). Adapun pigmen fotosintesis lain yang dipunyai oleh dinoflagellata adalah klorofil (C51), karotenoid (fucoxanthin), phycoerythrin, dan alloxanthin (Meyer-harms & Pollehne, 1998). Kleptoplastidy, penggunaan sementara kloroplas, telah dibuktikan untuk beberapa dinoflagellata (Fields & Rhodes, 1991; Skovgaard, 1998; Yamaguchi *et al.*, 2011). Dinoflagellata fagotrofik memiliki jumlah kloroplas yang terbatas dan memiliki protoplasma berwarna merah muda (*Gyrodinium helveticum* (Penard) Takano dan Horiguchi, *Entzia acuta* (Apstein) Lebour), vakuola makanan, dan badan sel yang berwarna cerah (merah, oranye, kuning). Badan sel juga dapat ditemukan dalam sel fotosintesis. Bahan penyimpanan makanan di sebagian besar dinoflagellata adalah pati yang disimpan di luar kloroplas, meskipun tetesan minyak berwarna merah dapat terlihat di sitoplasma, terutama menjelang fase akhir pertumbuhan.



Gambar 1.3. Variasi pigmen dinoflagellata. (A) *Gymnodinium fuscum*, warna coklat keemasan yang umum pada dinoflagellata air tawar fototrofik. (B) *Esoptrodinium gemma, mixotrophic*, bintik mata di daerah *sulcal*, vakuola makanan berwarna merah, dan kloroplas kekuningan. (C) *Gymnodinium aeruginosum*, fototrofik dengan kloroplas berpigmen biru-hijau. Bilah skala untuk A-C = 10 μm . (sumber foto dari M.W. Parrow, Carty and Parrow 2015))

Dinoflagellata memiliki penutup sel berlapis-lapis yang disebut amphiesma, yang meliputi membran plasma, di bawahnya terdapat vesikel

yang mengandung bahan pelat (Dodge & Crawford, 1970). Beberapa dinoflagellata mungkin memiliki pelikel di bawah lapisan teka (Morrill & Loeblich, 1981). Dinoflagellata *Thecate* memiliki pelat selulosa di vesikel di bawah membran luar. Taksonomi bentuk *thecate* didasarkan pada jumlah dan susunan pelat. Pelat tersusun dalam bentuk cincin konsentris dan terhubung dengan singulum (Gambar 1.4). Susunan pelat terdiri atas pelat apikal (') diikuti oleh *precingular* ("), *postcingular* (""), dan *antapical* ("""). Pelat antara apikal dan *precingular* adalah interkalar anterior (a), dan pelat antara *postcingular* dan *antapical* yang tidak bersentuhan dengan sulkus disebut interkalar posterior (p). Lempeng *cingular* dan sulkus diberi kode sebagai berikut: C untuk *cingular*, T pelat transisi antara *cingulum* dan sulkus, dan S untuk sulkus: Sa, Sd, Ss, Sm, Sp, Spa) (Gambar 1.4E) (Carty and Parrow, 2015).



Gambar 1.4. Sel motil *thecate* (*Peridinium gatunense*). Pelat diberi nomor menurut sistem Kofoid (1909). (A) Tampak ventral. (B) Tampak punggung. (C) Pandangan apikal. (D) Pandangan antapikal. (E) Pelat sulkal, diagram umum untuk menunjukkan posisi relatif pelat. T, pelat transisi antara *cingular* dan *sulcal*; Sa, sulkus anterior; Sp, sulkus posterior; Ss, sulkus sinister (kiri); Sd, *sulcal dexter* (kanan); Sm, sulkus medial; Spa, lempeng sulkus di depan Sp. (sumber foto Carty and Parrow 2015)

Fitur apikal terjadi pada beberapa taksa. Pori-pori apikal terjadi pada beberapa spesies *thecate*. Pori dapat ditutupi oleh pelat penutup, dikelilingi oleh pelat pori (Po), dan memiliki saluran pelat (Dodge & Hermes, 1981; Toriumi & Dodge, 1993). Kehadiran pori apikal mengubah bentuk sel dari halus pada yang tidak berpori, menjadi sedikit berlekuk. Celah apikal dapat ditemukan pada *Lophodinium* dan beberapa spesies *Woloszynskia*. Celah ini tidak dapat terlihat dengan menggunakan mikroskop cahaya kecuali sel *ecdyses*. Genus *athecate* *Gymnodinium* dan *Gyrodinium* telah didefinisikan ulang sebagai spesies yang memiliki alur sirkum *apical* (Daugbherg *et al.*, 2000; Takano & Horiguchi, 2004).

Beberapa spesies dinoflagellata memiliki pelat selulosa yang tebal, beberapa memiliki pelat yang lebih tipis, dan beberapa spesies pelatnya terlalu tipis untuk dipecahkan tanpa teknik mikroskop khusus. Pelat memiliki pori-pori trikokista dan memiliki berbagai jenis ornamen. Sel yang lebih tua menunjukkan pita lurik di mana pelat mengembang selama pertumbuhan, membentuk pola tumpang tindih yang berbeda. Sel dengan pelat yang lebih tebal memiliki ekstensi pelat yang disebut duri (flensa mirip sayap) di sepanjang tepi pelat sulkus dan hipotekal atau pada bagian dalam pelat. Pelat terlibat dalam membentuk ekstensi sel yang disebut sel tanduk.

Bentuk sel bervariasi dari bulat hingga oval/bulat telur, dengan bentuk alternatif yang diapresiasi oleh ahli taksonomi (yaitu, *Ceratium*). Ada derajat kompresi dorsoventral dari tidak ada (*Peridinium gatunense*) hingga cekungan ekstrem (*Naiadinium*). Kompresi lateral jarang terjadi pada dinoflagellata air tawar (pengecualian pada *Amphidiniopsis*). Depresi apikal-antapikal jarang terjadi (contoh pada *Peridinium gatunense*).

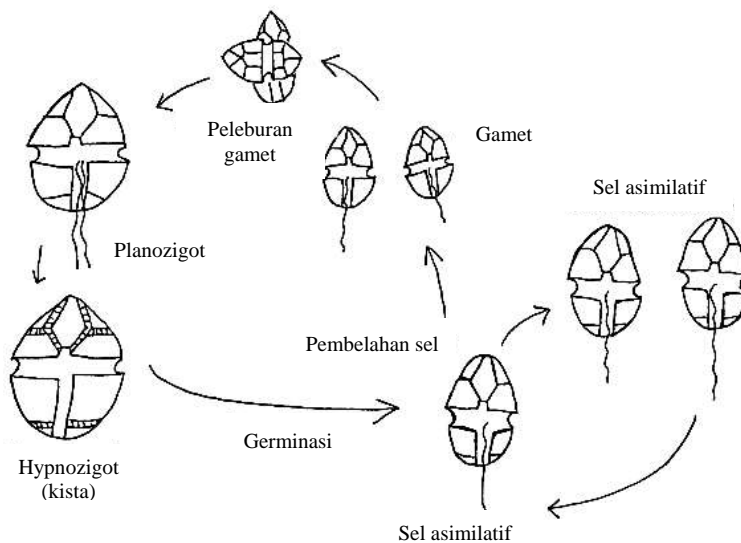
Sel-sel *athecate* pada kelompok gymnodinioid; genus gymnodinioid (*Gymnodinium*, *Katodinium*, *Opisthoaulax*, *Amphidinium*, *Prosoaulax*, *Gyrodinium*) bersifat motil dengan *cingulum* dan sulkus. Taksonomi dinoflagellata didasarkan pada bentuk sel, ukuran, lokasi, dan kelengkapan *cingulum*, penetrasi sulkus ke dalam epikon dan hipokon, keberadaan dan warna kloroplas, lokasi nukleus, warna sitoplasma, bintik mata, dan keberadaan badan akumulasi. Sel-sel *athecate* yang tidak motil mungkin masih memiliki pewarnaan khas dinoflagellata (*Cystodinium*, *Hypnodinium*, *Tetradinium*). Genera nonmotile mengambang bebas atau

melekat dengan pada sedimen/substrat (*Stylodinium*, *Tetradinium*, *Piscinodinium*, *Dinococcus*) (Carty & Parrow, 2015).

B. Siklus Hidup

B.1. Siklus Hidup Taksa Motil

Siklus hidup Dinoflagellata terdiri dari tahap asimilasi, pembelahan sel dan tahap istirahat (kista) (Gambar 1.5). Kebanyakan taksa memiliki tahap asimilatif yang motil dengan singulum yang berbeda dan bersifat planktonik. Karena ada dinoflagellata fotosintesis dan fagotrofik, maka digunakan istilah asimilatif daripada vegetatif untuk menggambarkan sel yang paling sering ditemui. Sel biasanya haploid dan membelah secara mitosis untuk menghasilkan sel atau gamet asimilatif lainnya. Sel yang mengalami mitosis dapat tetap bersifat motil atau membentuk sel nonmotil sementara. *Gymnodinium* mengalami pembelahan biner. Beberapa taksa *ecdyse* dari sel induk sebelum pembelahan, dan beberapa terbagi menjadi teka induk, yang kemudian melebur. *Ceratium* menyumbangkan sebagian dari teka induknya ke setiap sel anak (Gambar 5).



Gambar 1.5. Siklus hidup umum dari dinoflagellata motil, fotosintesis, *thecate* (Sumber: (Carty & Parrow, 2015)

Pada tahapan asimilasi, sel haploid mengalami mitosis untuk menghasilkan sel yang berfungsi sebagai gamet. Dalam kultur beberapa taksa dinoflagellata, produksi gamet telah diinduksi melalui defisiensi nitrogen (Chapman & Pfiester, 1995; Pfiester, 1975, 1976, 1977). Gamet memiliki ukuran dan bentuk yang sama dengan sel induk (hologamet) atau lebih kecil. Ukuran gamet mungkin sama (isogami) atau berbeda (anisogami), klon bersifat *monœcious/homothallic* dan mampu menghasilkan zigot, atau *diœcious/heterothallic* dan membutuhkan klon yang berbeda untuk mencapai tahapan zigot (Pfiester & Skvarla, 1979). Gamet biasanya menyatu di daerah *sulcal*, dan, untuk spesies *Peridinium cinctum* nuklei bertemu dalam tabung fertilisasi. Planozigot yang dihasilkan biasanya memiliki dua flagela dan tetap bergerak selama periode pertumbuhan/asimilasi. Selanjutnya, ia dapat membelah atau menjadi hipnozigot nonmotil dan mengendap di sedimen. *Encystment* terjadi di daerah beriklim sedang selama musim gugur ketika panjang hari dan suhu menurun dan memungkinkan terjadinya *overwintering*. Ada periode dormansi setelah pembentukan kista sebelum *excystment* terjadi. Periode dormansi memerlukan suhu dingin dan gelap (Sako *et al.*, 1985 untuk *P. cunningtonii* Lemmermann; Park & Hayashi, 1992 untuk *Peridinium bipes* Stein). Meskipun terjadi *overwintering*, kista dorman dinoflagellata umumnya dianggap zigot dan terbentuk pada siklus seksual. Siklus seksual ini terjadi pada planozigot, kista, atau sel motil yang muncul setelah dormansi, pembelahan pertama dari inti zigot dinoflagellata didahului oleh putaran kromosom yang disebut sebagai “siklosis nuklir” yang dianggap sebagai proses meiosis (Parrow & Burkholder, 2004). Meiosis Dinoflagellata tidak dipahami dengan baik dan tampak tidak biasa, tetapi analisis genom menunjukkan dinoflagellata mengandung gen yang diperlukan untuk rekombinasi meiosis kanonik (Chi *et al.*, 2014). Siklus hidup dinoflagellata umum dianggap haplontik dengan meiosis zigotik, meskipun pengecualian terjadi pada beberapa spesies (Tillmann & Hoppenrath, 2013).

B.2. Siklus Hidup Taksa Non-motil

Studi *excystment* termasuk pengamatan jangka panjang pada *Ceratium hirundinella*, kenaikan suhu dari 3°C sampai 5°C pada akhir suhu musim dingin berhubungan dengan peningkatan jumlah sel asimilatif dan kista kosong di sedimen (Heaney *et al.*, 1983). Di Jepang, kista yang dikumpulkan pada bulan April dari sedimen dasar pada 10-20°C menunjukkan *excystment* maksimum di laboratorium pada 20 dan 25 °C (Kawabata & Banba, 1993). Untuk taksa lain (*Peridiniopsis cunningtonii*) suhu optimum untuk *excystment* terjadi pada suhu 22°C (Sako *et al.*, 1985) dan 15-25 °C untuk *Peridinium bipes* (Park & Hayashi, 1992). *Excystment* berhenti di iklim sedang pertengahan musim semi mungkin karena anoksia sedimen (Heaney *et al.*, 1983).

Beberapa genera dinoflagellata memiliki sel-sel yang nonmotil dalam bentuk asimilatif dan sering termasuk tahap parasit atau amoeboid. Kelompok ini memiliki sejarah hidup heteromorfik yang kompleks termasuk tahap asimilasi parasit atau fotosintesis, gimnodinioid atau *amoeboid swarms* (gamet?), dan kista. Contoh siklus hidup yang kompleks adalah spesies *Stylodinium*, yang merupakan sel yang melekat di substrat, bentuk bulat-ke-oval pada tangkai yang menghasilkan amuba yang merupakan parasit pada *chlorophyte Oedogonium* berfilamen. Amœb kemudian membengkak menjadi bentuk *Stylodinium*, yang dapat melepaskan sel amœbæ atau gymnodinioid. Beberapa sel gymnodinioid, dengan kromatofor kuning-cokelat dan stigma, berperilaku seperti gamet (Pfiester & Popovsky, 1979). *Cystodinedria inermis* (Geitler) Pascher yang melekat pada *Oedogonium* diamati melepaskan amœb yang memakan filamen *Spirogyra* setelah itu mereka menjadi tidak bergerak, membulat, dan akhirnya tampak seperti *Cystodinedria* kecokelatan yang khas (Pfiester dan Popovsk, 1979). *Cystodinium bataviense* Klebs berkembang biak dengan zoospora gymnodinioid motil dan tahap amoeboid parasite (Pfiester & Lynch, 1980). Tahap kista ini berulang kali membelah, menghasilkan dinospora, rhizopodial ambae, atau lobose ambae. Dinospora motil mengandung kloroplas dan dinokaryon dan merupakan stadium infeksi. Amuba Rhizopodial adalah heterotrofik, memakan bakteri, dan akhirnya menghasilkan kista kuning. Lobose ambae, dengan

inti eukariotik, dapat menghasilkan ambae spheroid (Buckland-Nicks & Reimchen, 1995).

C. **Klasifikasi**

Klasifikasi filogenetik mencerminkan hubungan evolusioner dinoflagellata dengan eukariota lain dan di antara spesies dinoflagellata. Organisme yang saat ini diklasifikasikan sebagai dinoflagellata merupakan organisme monofiletik, yang memiliki karakteristik yang unik. Klasifikasi saat ini (Adl *et al.*, 2012) sangat dipengaruhi oleh data molekuler dan menggabungkan genera yang berbeda dalam kelompok yang sama (genera air tawar dan laut, genera *thecate* dan *athecate*). Data urutan taksa air tawar relatif sedikit, tetapi apa yang ada menunjukkan bahwa *clades* air tawar bersifat monofiletik, dan taksa air tawar menyimpang dari garis keturunan taksa laut, meskipun beberapa pengecualian diketahui (Calado *et al.*, 2009; Logares *et al.*, 2007, 2008 untuk *Tyrannodinium*). Dinoflagellata memiliki catatan fosil dan evaluasi taksa yang panjang.

Dinoflagellata saat ini diklasifikasikan sebagai monofiletik garis keturunan (Filum?) dalam Alveolates (Kingdom?) di “Supergroup” SAR (Stramenopiles, Alveolates, Rhizaria). Taksa Alveolate sebagai kelompok famili yang sama dengan Dinoflagellata adalah Apicomplexa (*Plasmodium*, *Cryptosporidium*) dan Ciliophora (*Paramecium*, *Vorticella*) (Adl *et al.*, 2012). Di dalam Dinophyceae terdapat Gymnodiniophycidae (*Gymnodinium*, *Amphidinium*, *Gyrodinium*) dan famili Borghiellaceae (*Borghiella*) dan Tovelliaceae (*Esoptrodinium*, *Jadwigia*, *Tovellia*); dan Peridiniphycidae dengan ordo Gonyaulacales (*Ceratium*, *Gonyaulax*), Peridinales (*Amphidiniopsis*, *Peridinium*, *Peridiniopsis*), dan Prorocentrales (*Prorocentrum*); dan famili Thoracosphaeraceae (*Tyrannodinium*). Dinoflagellata parasit sebagian besar dianggap *Incertae sedis*. Kelompok SAR lainnya, Stramenopiles, dicirikan oleh flagela heterokont dan termasuk kelompok alga Chrysophyceae, Xanthophyceae, Phaeophyceae, dan diatom. Meskipun flagela dinoflagellata adalah heterokont, analisis gen menggunakan *heat shock protein* (*hsp90*) dan aktin menunjukkan dinoflagellata dikelompokkan dengan *ciliates* dan *apicomplexans* (Leander & Keeling, 2004).

Klasifikasi filogenetik memiliki beberapa gagasan tentang leluhur dinoflagellata dan pola evolusi dari leluhur tersebut. Pleisiomorphies yang tersebar luas menunjukkan karakter leluhur. Dua kesulitan utama muncul ketika mempertimbangkan dinoflagellata. Apakah nenek moyang dinoflagellata fotosintesis atau heterotrofik? Fotosintesis, menggunakan peridinin sebagai pigmen aksesori dan menyimpan pati. Heterotrof mungkin telah kehilangan pigmentasi, tetapi mempertahankan sintesis pati. Apakah leluhur *thecate* atau *athecate*? Sel-sel gymnodinoid *athecate* tersebar luas di dinoflagellata, baik air tawar maupun laut, kadang-kadang berfungsi sebagai gamet reproduktif motil. Mungkinkah taksa *thecate* telah muncul sebagai kista taksa *athecate*? Atau mungkin taksa *athecate* telah muncul sebagai gamet/sel dispersif yang menjadi independen? Bukti molekuler menunjukkan nenek moyang *athecate* yang memunculkan garis keturunan *thecate* monofiletik (Orr *et al.*, 2012).

Peridiniopsis adalah genus dengan pola pelat yang berbeda, sebagian besar spesies yang tersisa adalah fotosintesis. *Glochidinium* dikelompokkan ke dalam *Peridiniopsis* terutama berdasarkan tiga lempeng *cingular* yang dimilikinya (Boltovskoy, 1999). *Tyrannodinium*, bersifat heterotrofik dan ditandai dengan perilaku makan yang agresif (Calado *et al.*, 2009).

Mendefinisikan dan membedakan suatu spesies selalu menjadi tugas yang sulit. Pertimbangan praktis perlu dilakukan jika takson tersebut secara morfologis cukup berbeda untuk dapat memisahkannya dari taksa serupa.

D. Ekologi Dinoflagellata

Dinoflagellata fototrof berlimpah di habitat pelagis dan bentik dari ekosistem laut dan air tawar. Biasanya, mereka mencapai kelimpahan tertinggi di muara dan perairan pesisir, bersamaan dengan pasokan nutrisi yang tinggi dari sumber darat dan/atau perairan yang mengalami *upwelling* (Not *et al.*, 2012). Menggunakan dua flagela tegak lurus, dinoflagellata menunjukkan gerakan terarah dalam menanggapi rangsangan kimia, variasi fisik, gravitasi dan cahaya. Karena motilitas ini, dinoflagellata mampu menemukan kondisi optimal untuk pertumbuhan dan kelangsungan hidup di bawah gangguan fisik yang tinggi (turbulensi), stres ringan yang

intens dan keterbatasan nutrisi. Karena dinoflagellata memiliki berbagai preferensi habitat, memiliki strategi bertahan hidup dan nutrisi sehingga mereka sangat kompetitif dengan kelompok protista lain untuk perolehan sumber daya. Baik mikro dan nano-dinoflagellata jarang dilaporkan mendominasi kelimpahan fraksi komunitas plankton fototrofik (Siokou-Frangou *et al.*, 2010). Hal ini disebabkan karena informasi kuantitatif untuk dinoflagellata sangat terfragmentasi karena metodologi identifikasi yang tidak memadai, terutama untuk spesies *athecate*.

Di perairan pantai, tahap permulaan marak alga (*bloom*) dapat terjadi karena perkecambahan sel vegetatif dari hipnozigo. Faktor biologis dan fisik yang memicu inisiasi marak alga kurang diketahui untuk sebagian besar dinoflagellata, termasuk spesies berbahaya (Not *et al.*, 2012). Selama perkembangan marak alga, banyak spesies dinoflagellata mampu tumbuh dengan cepat, mencapai kelimpahan hingga 10⁹ sel/L (hingga 400–500 mgChla/L) (Bravo & Figueroa, 2014). Dinoflagellata dapat tumbuh pada kecepatan hingga 3,5 pembelahan sel per hari, tetapi hanya 15% dari spesies berbahaya yang hidup bebas dan memiliki tingkat pertumbuhan lebih besar dari 1,0 pembelahan sel per hari (Smayda, 1997). Pertumbuhan Dinoflagellata fotosintesis terutama dibatasi oleh fosfor dan nitrogen, meskipun dalam hal menyimpan nutrisi sangat spesifik spesies yang dalam beberapa kasus memungkinkan satu spesies untuk mengalahkan spesies yang lain (Labry *et al.*, 2008). Adapun taksa fitoplankton lainnya, mikronutrien, termasuk bentuk selenium dan besi, telah terbukti mempengaruhi marak alga dari beberapa dinoflagellata fototrofik berbahaya (Doblin *et al.*, 2000). Terlepas dari keterbatasan nutrisi, penghentian marak alga dapat disebabkan oleh dispersi dan pengenceran air, *grazing* zooplankton dan siklus endogen biologis, serta parasit (Chambouvet *et al.*, 2008) dan infeksi virus (Nagasaki *et al.*, 2006).

Pengamatan lapangan menunjukkan bahwa spesies dinoflagellata pembentuk marak alga tidak memiliki preferensi habitat yang spesifik. Smayda & Reynolds (2001) mengenali sembilan habitat pelagis yang berbeda di mana marak alga dari kelompok dinoflagellata terjadi dan dipengaruhi oleh penurunan nutrisi, pencampuran masa air dan kedalaman lapisan fotik. Masing-masing dari sembilan jenis habitat dicirikan oleh bentuk kehidupan dinoflagellata tertentu, yang menunjukkan bahwa

dinoflagellata telah mengembangkan beberapa strategi adaptif, daripada strategi ekologi umum. Selanjutnya, ada lima aturan untuk komunitas dinoflagellata laut, yang menyatakan bahwa kondisi habitat tertentu sesuai dengan bentuk kehidupan tertentu yang terutama ditentukan berdasarkan faktor abiotik (turbulensi dan ketersediaan nutrisi). Dalam kumpulan spesies habitat tertentu, suksesi musiman bersifat stokastik dan ditandai dengan tingkat ketidakpastian yang tinggi (Smayda & Reynolds, 2003). Sebaliknya, untuk dinoflagellata pembentuk kista, keberadaan faktor endogen atau eksogen yang menentukan keberadaan dan suksesi spesies telah dihipotesiskan dan menunjukkan bahwa suksesi acak spesies dalam kumpulan spesies dapat dipahami dan diprediksi (Not *et al.*, 2012).

Peran ekologis dinoflagellata dalam fungsi ekosistem laut dan dalam jaring makanan laut bisa menjadi signifikan. Beberapa spesies heterotrofik dari genera *Ornithocercus*, *Histioneis* dan *Sitharistes* dapat menjadi inang endosimbion fotosintesis. Pada musim gugur di perairan subtropis oligotrofik Teluk Aqaba (Israel), kelimpahan spesies ini memuncak bertepatan dengan ketersediaan nitrogen yang terbatas dan kelimpahan cyanobacteria pengikat N. Telah ditemukan bahwa inang dinoflagellata heterotrofik dapat menjadi simbion *cyanobacterial* dengan lingkungan mikro anaerob yang diperlukan untuk fiksasi N yang efisien, yang pada gilirannya akan menentukan keberhasilan ekologi inang. Hubungan simbiosis serta kapasitas fiksasi N oleh simbion *cyanobacterial* telah dijelaskan oleh (Foster *et al.*, 2006). Beberapa dinoflagellata adalah simbion organisme bentik (*Symbiodinium*) (Freudenthal, 1962) (Freudenthal, 1962) atau protista pelagis (*Pelagodinium*) (Siano *et al.*, 2010). Tidak sebagian besar, dinoflagellata fotosintesis dianggap *mixotrophic* (Smalley & Coats, 2002). Namun, *mixotrophy* seringkali sulit untuk dinilai dengan jelas karena tingkat pemberian makan yang rendah, pemberian pakan intermiten tergantung pada kondisi yang tidak disimulasikan dengan baik dalam kultur dan spesifisitas mangsa (Not *et al.*, 2012).

E. Rangkuman

Dinoflagellata adalah organisme eukariotik dengan organel terikat membran. Nukleus biasanya besar, bentuknya beragam (bulat, berbentuk C, melengkung), letaknya beragam (di tengah, di bagian atas atau bawah), dan dengan kromosom besar yang terkondensasi secara permanen. Mitokondria mengandung krista tubular. Beberapa spesies memiliki stigma/bintik mata merah di daerah sulka.

Sel motil dinoflagellata memiliki bentuk yang khas dan unik. Anatomi dasar sel motil dinoflagellata terdiri dari sebuah alur melintang dan *cingulum* yang mengelilingi sel dan membaginya menjadi *epitheca* (bagian anterior) dan *hypotheca* (bagian posterior) atau *epicone* dan *hypocone*.

Dinoflagellata dapat bersifat fototrofik, fagotrofik, atau keduanya (*mixotrophic*). Kebanyakan dinoflagellata fotosintesis memiliki kloroplas diskoid atau lobus yang terletak di bagian perifer. Kloroplas biasanya dikelilingi oleh tiga membran, tidak memiliki retikulum endoplasma (CER), memiliki membran tilakoid tiga lapis, dan memiliki beberapa jenis pirenoid. Pigmen fotosintesis dinoflagellata adalah klorofil a dan C2, dengan peridinin dan karotenoid yang biasanya menyumbang warna emas, meskipun warna sel dapat berwarna kekuningan atau hampir coklat (seperti pada *Peridinium gatunense* Nygaard). Karotenoid lainnya termasuk diadinoxanthin, dinoxanthin, dan karoten.

Siklus hidup Dinoflagellata terdiri dari tahap asimilasi, pembelahan sel dan tahap istirahat (kista). Kebanyakan taksa memiliki tahap asimilatif yang motil dengan singulum yang berbeda dan bersifat planktonik.

Dinoflagellata merupakan organisme monofiletik, yang memiliki karakteristik yang unik. Klasifikasi saat ini sangat dipengaruhi oleh data molekuler dan menggabungkan genera yang berbeda dalam kelompok yang sama (genera air tawar dan laut, genera *thecate* dan *athecate*).

Dinoflagellata fototrof berlimpah di habitat pelagis dan bentik dari ekosistem laut dan air tawar. Biasanya, mereka mencapai kelimpahan tertinggi di muara dan perairan laut pesisir, bersamaan dengan pasokan nutrisi yang tinggi dari sumber darat dan/atau perairan yang mengalami *upwelling*.

Daftar Pustaka

- Adl, S. M., Simpson, A. G. B., Lane, C. E., Lukeš, J., Bass, D., Bowser, S. S., Brown, M. W., Burki, F., Dunthorn, M., Hampl, V., Heiss, A., Hoppenrath, M., Lara, E., Gall, L. Le, Lynn, D. H., McManus, H., Mitchell, E. A. D., Mozley-Stanridge, S. E., Parfrey, L. W., ... Spiegel, F. W. (2012). The revised classification of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 59(5), 429–514. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2012.00644.x>
- Bravo, I., & Figueroa, R. I. (2014). Towards an ecological understanding of dinoflagellata cyst functions. *Microorganisms*, 2(1), 11–32. <https://doi.org/10.3390/microorganisms2010011>
- Buckland-Nicks, J., & Reimchen, T. (1995). A Novel Association between an Endemic Stickleback and a Parasitic Dinoflagellate.3.Details of the Life Cycle. *Archiv Fur Protistenkunde*, 145(3–4), 165–175. [https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(11\)80313-1](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(11)80313-1)
- Calado, A. J., Craveiro, S. C., Daugbjerg, N., & Moestrup, Ø. (2009). Description of tyrannodinium gen. nov., a freshwater dinoflagellata closely related to the marine pfiesteria-like species. *Journal of Phycology*, 45(5), 1195–1205. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2009.00735.x>
- Carty, S., & Parrow, M. W. (2015). Dinoflagellates. In *Freshwater Algae of North America* (pp. 773–807). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53643-3.00283-1>
- Chambouvet, A., Morin, P., Marie, D., & Guillou, L. (2008). Control of toxic marine dinoflagellata blooms by serial parasitic killers. *Science*, 322(5905), 1254–1257. <https://doi.org/10.1126/science.1164387>
- Chapman, A. D., & Pfiester, L. A. (1995). The Effects of Temperature, Irradiance, and Nitrogen on the Encystment and Growth of the Freshwater Dinoflagellates. *Journal of Phycology*, 31(March 1994), 355–359.
- Chi, J., Parrow, M. W., & Dunthorn, M. (2014). Cryptic sex in Symbiodinium (alveolata, dinoflagellata) is supported by an inventory of meiotic genes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 61(3), 322–327. <https://doi.org/10.1111/jeu.12110>

- Craveiro, S. C., Moestrup, Ø., Daugbjerg, N., & Calado, A. J. (2010). Ultrastructure and large subunit rDNA-based phylogeny of *sphaerodinium cracoviense*, an unusual freshwater dinoflagellata with a novel type of eyespot. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 57(6), 568–585. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2010.00512.x>
- Daugbjerg, N., Hansen, G., Larsen, J., & Moestrup, O. (2000). Phylogeny of some of the major genera of dinoflagellata based on ultrastructure and partial LSU rDNA sequence data, including the erection of three new genera of unarmoured dinoflagellates. *Phycologia*, 39(4), 302–317.
- Doblin, M. A., Blackburn, S. I., & Hallegraeff, G. M. (2000). Intraspecific variation in the selenium requirement of different geographic strains of the toxic dinoflagellata *Gymnodinium catenatum*. *Journal of Plankton Research*, 22(3), 421–432. <https://doi.org/10.1093/plankt/22.3.421>
- Dodge, J. D. (1972). The ultrastructure of the dinoflagellata pusule: A unique osmo-regulatory organelle. *Protoplasma*, 75(3), 285–302. <https://doi.org/10.1007/BF01279820>
- Dodge, J. D. (1975). A survey of chloroplast ultrastructure in the Dinophyceae. *Phycologia*, 14(4), 253–263. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-14-4-253.1>
- DODGE, J. D., & CRAWFORD, R. M. (1970). A survey of thecal fine structure in the Dinophyceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 63(1), 53–67. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1970.tb02302.x>
- Dodge, J. D., & Hermes, H. B. (1981). A scanning electron microscopical study of the apical pores of marine dinoflagellates (Dinophyceae). *Phycologia*, 20(4), 424–430. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-20-4-424.1>
- Fawcett, R. C., & Parrow, M. W. (2014). Mixotrophy and loss of phototrophy among geographic isolates of freshwater *Esotrodinium/Bernardinium* sp. (Dinophyceae). *Journal of Phycology*, 50(1), 55–70. <https://doi.org/10.1111/jpy.12144>

- Fields, S. D., & Rhodes, R. G. (1991). Ingestion and retention of *Chroomnas* spp (Cryptophyceae) by *Gymndinium acidotum* (Dinophyceae). *Journal of Phycology*, 27, 525–529.
- Foster, R. A., Carpenter, E. J., & Bergman, B. (2006). Unicellular cyanobionts in open ocean dinoflagellates, radiolarians, and tintinnids: Ultrastructural characterization and immunolocalization of phycoerythrin and nitrogenase. *Journal of Phycology*, 42(2), 453–463. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00206.x>
- FREUDENTHAL, H. D. (1962). *Symbiodinium* gen. nov. and *Symbiodinium microadriaticum* sp. nov., a Zooxanthella: Taxonomy, Life Cycle, and Morphology. *The Journal of Protozoology*, 9(1), 45–52. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1962.tb02579.x>
- Gaines, G., & Taylor, F. J. R. (1985). Form and Function of the Dinoflagellata Transverse Flagellum. *The Journal of Protozoology*, 32(2), 290–296. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1985.tb03053.x>
- Heaney, S. I., Chapman, D. V., & Morison, H. R. (1983). The role of the cyst stage in the seasonal growth of the dinoflagellata *Ceratium hirundinella* within a small productive lake. *British Phycological Journal*, 18(1), 47–59. <https://doi.org/10.1080/00071618300650061>
- Jeffrey, S. W., Sielicki, M., & Haxo, F. T. (1975). Chloroplast Pigment Patterns in Dinoflagellates. In *Journal of Phycology* (Vol. 11, Issue 4, pp. 374–384). <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1975.tb02799.x>
- Kawabata, Z., & Banba, D. (1993). Effect of water temperature on the excystment of the dinoflagellata *Ceratium hirundinella* (O. F. Müller) Bergh. *Hydrobiologia*, 257(1), 17–20. <https://doi.org/10.1007/BF00013992>
- Klut, M. E., Bisalputra, T., & Antia, N. J. (1987). Some observations on the structure and function of the dinoflagellata *Pusule*. *Canadian Journal of Botany*, 65(4), 736–744. <https://doi.org/10.1139/b87-098>

- Labry, C., Erard-Le Denn, E., Chapelle, A., Fauchot, J., Youenou, A., Crassous, M. P., Le Grand, J., & Lorgeoux, B. (2008). Competition for phosphorus between two dinoflagellates: A toxic *Alexandrium minutum* and a non-toxic *Heterocapsa triquetra*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 358(2), 124–135. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.01.025>
- Leander, B. S., & Keeling, P. J. (2004). Early evolutionary history of dinoflagellates and apicomplexans (Alveolata) as inferred from hsp90 and actin phylogenies. *Journal of Phycology*, 40(2), 341–350. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2004.03129.x>
- Logares, R., Daugbjerg, N., Boltovskoy, A., Kremp, A., Laybourn-Parry, J., & Rengefors, K. (2008). Recent evolutionary diversification of a protist lineage. *Environmental Microbiology*, 10(5), 1231–1243. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2007.01538.x>
- Logares, R., Shalchian-Tabrizi, K., Boltovskoy, A., & Rengefors, K. (2007). Extensive dinoflagellata phylogenies indicate infrequent marine-freshwater transitions. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45(3), 887–903. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.08.005>
- Meyer-harms, B., & Pollehne, F. (1998). Alloxantin in *Dinophysis Norvegica* (Dinophysiales, Dinophyceae) from the Baltic Sea. *Journal of Phycology*, 34, 280–285.
- Morrill, L. C., & Loeblich, A. R. (1981). the Dinoflagellata Pellicular Wall Layer and Its Occurrence in the Division Pyrrhophyta 1. In *Journal of Phycology* (Vol. 17, Issue 4, pp. 315–323). <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1981.tb00857.x>
- Nagasaki, K., Tomaru, Y., Shirai, Y., Takao, Y., & Mizumoto, H. (2006). Dinoflagellate-infecting viruses. *Journal of Marine Biology*, 86, 469–474.
- Not, F., Siano, R., Kooistra, W. H. C. F., Simon, N., Vaultot, D., & Probert, I. (2012). Diversity and Ecology of Eukaryotic Marine Phytoplankton. In *Advances in Botanical Research* (Vol. 64, pp. 1–53). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-391499-6.00001-3>

- Orr, R. J. S., Murray, S. A., Stüken, A., Rhodes, L., & Jakobsen, K. S. (2012). When Naked Became Armored: An Eight-Gene Phylogeny Reveals Monophyletic Origin of Theca in Dinoflagellates. *PLoS ONE*, 7(11), 1–15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050004>
- Park, I.-D., & Hayashi, H. (1992). Life cycle of *Peridinium bipes* f. *occulatum* (Dinophyceae) isolated from Lake Kizaki. *Journal Faculty of Science, Shinshu University*, 27(2), 87–104.
- Parrow, M. W., & Burkholder, J. A. M. (2004). The sexual life cycles of *Pfiesteria piscicida* and cryptoperidiniopsoids (Dinophyceae). *Journal of Phycology*, 40(4), 664–673. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2004.03202.x>
- Pfiester, L. A. (1975). Sexual reproduction of *Peridinium cinctum* F. *ovoplanum* (Dinophyceae). *Journal of Phycology*, 11, 259–265.
- Pfiester, L. A. (1976). Sexual reproduction of *Perinidinium willei* (Dinophyceae). *Journal of Phycology*, 12, 234–238.
- Pfiester, L. A. (1977). Sexual Reproduction of *Peridinium Gatunense* (Dinophyceae). In *Journal of Phycology* (Vol. 13, Issue 1, pp. 92–95). <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1977.tb02893.x>
- Pfiester, L. A., & Lynch, R. A. (1980). Amoeboid stages and sexual reproduction of. *Phycologia*, 19(3), 178–183.
- Pfiester, L. A., & Popovsky, J. (1979). Parasitic, amoeboid dinoflagellates. *Nature*, 279(31 May), 424–424.
- Pfiester, L. A., & Skvarla, J. J. (1979). Heterothallism and thecal development in the sexual life history of *Peridinium volzii* (Dinophyceae). *Phycologia*, 18(1), 13–18. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-18-1-13.1>
- Sako, Y., Ishida, Y., Kadota, H., & Hata, Y. (1985). Excystment in the Freshwater Dinoflagellata *Peridinium cunningtonii*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 51(2), 267–272. <https://doi.org/10.2331/suisan.51.267>
- Siano, R., Montresor, M., Probert, I., Not, F., & de Vargas, C. (2010). *Pelagodinium* gen. nov. and *P. béii* comb. nov., a dinoflagellata symbiont of planktonic foraminifera. *Protist*, 161(3), 385–399. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2010.01.002>
- Siokou-Frangou, I., Christaki, U., Mazzocchi, M. G., Montresor, M., Ribera D'Alcala, M., Vaque, D., & Zingone, A. (2010). Plankton

- in the open mediterranean Sea: A review. *Biogeosciences*, 7(5), 1543–1586. <https://doi.org/10.5194/bg-7-1543-2010>
- Skovgaard, A. (1998). Role of chloroplast retention in a marine dinoflagellate. *Aquatic Microbial Ecology*, 15(3), 293–301. <https://doi.org/10.3354/ame015293>
- Smalley, G. W., & Coats, D. W. (2002). Ecology of the red-tide dinoflagellata *Ceratium furca*: Distribution, mixotrophy, and grazing impact on ciliate populations of Chesapeake Bay. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 49(1), 63–73. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2002.tb00343.x>
- Smayda, T. J. (1997). Harmful algal blooms: Their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea. *Limnology and Oceanography*, 42(5 II), 1137–1153. https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.5_part_2.1137
- Smayda, T. J., & Reynolds, C. S. (2001). Community assembly in marine phytoplankton: Application of recent models to harmful dinoflagellata blooms. *Journal of Plankton Research*, 23(5), 447–461. <https://doi.org/10.1093/plankt/23.5.447>
- Smayda, T. J., & Reynolds, C. S. (2003). Strategies of marine dinoflagellata survival and some rules of assembly. *Journal of Sea Research*, 49(2), 95–106. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(02\)00219-8](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(02)00219-8)
- Stoecker, D. K. (1998). Conceptual models of mixotrophy in planktonic protists and some ecological and evolutionary implications. *European Journal of Protistology*, 34(3), 281–290. [https://doi.org/10.1016/S0932-4739\(98\)80055-2](https://doi.org/10.1016/S0932-4739(98)80055-2)
- Takano, Y., & Horiguchi, T. (2004). Surface ultrastructure and molecular phylogenetics of four unarmored heterotrophic dinoflagellates, including the type species of the genus *Gyrodinium* (Dinophyceae). *Phycological Research*, 52(2), 107–116. <https://doi.org/10.1111/j.1440-1835.2004.tb00319.x>
- Tillmann, U., & Hoppenrath, M. (2013). Life Cycle of the Pseudocolonial Dinoflagellata *Polykrikos kofoidii* (Gymnodiniales, Dinoflagellata). *Journal of Phycology*, 49(2), 298–317. <https://doi.org/10.1111/jpy.12037>

- Toriumi, S., & Dodge, J. D. (1993). Thecal apex structure in the Peridiniaceae (Dinophyceae). *European Journal of Phycology*, 28(1), 39–45. <https://doi.org/10.1080/09670269300650061>
- Yamaguchi, H., Nakayama, T., Kai, A., & Inouye, I. (2011). Taxonomy and Phylogeny of a New Kleptoplastidal Dinoflagellate, *Gymnodinium myriopyrenoides* sp. nov. (Gymnodiniales, Dinophyceae), and its Cryptophyte Symbiont. *Protist*, 162(4), 650–667. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2011.01.002>

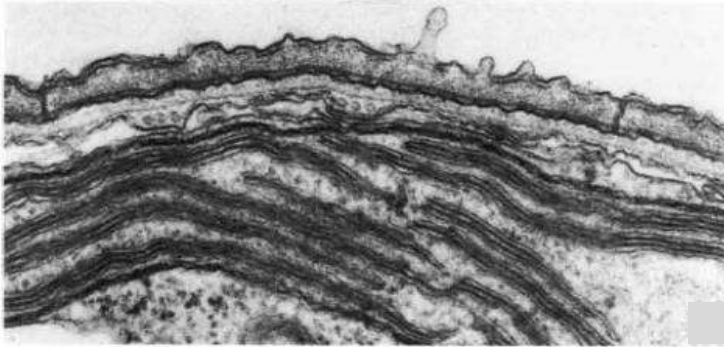


BAB 2

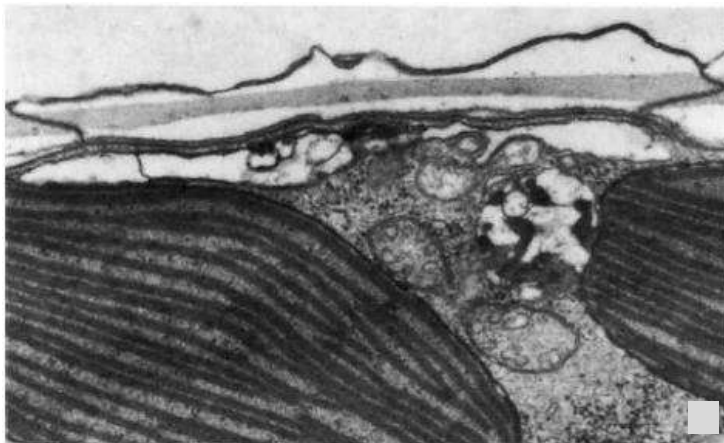
TAKSONOMI DINOFLAGELLATA

A. Pelindung Sel Dinoflagellata

Secara tradisional, salah satu dasar klasifikasi unisel motil dinoflagellata terbagi menjadi dua divisi yaitu dinoflagellata tanpa pelindung sel (*nonarmored*) dan dinoflagellata berpelindung sel/*thecate* (*armored*). Sebuah studi mikroskopis elektron (EM) terperinci dari sejumlah besar spesies (Dodge & Crawford, 1970) menunjukkan bahwa perbedaan itu tidak sejelas yang diperkirakan. Semua dinoflagellata memiliki penutup sel yang kompleks, disebut *theca* atau amphiesma oleh banyak taksonomis. Ini terdiri dari membran luar di mana terletak vesikel, di bawahnya ditemukan mikrotubulus dan membran lain serta lapisan pelikel. Studi EM menunjukkan bahwa pada genera tanpa pelindung contohnya pada *Amphidinium* (Gambar 2.1), *Gymnodinium*, dan *Gyrodinium*, vesikel teka kosong atau hanya berisi bahan granular. Genera lain, telah terbukti memiliki kisi heksagonal di atas permukaan dan memiliki vesikel teka biasa, masing-masing berisi lapisan tipis dan relatif polos pada pelat *theca* (Gambar 2.2). Saat ini tiga genera utama termasuk dalam kategori ini: *Woloszynskia*, *Katodinium*, dan *Aureodinium* dan dikelompokkan ke dalam ordo baru, Lophodinales, yang merupakan perantara antara Gymnodinales tanpa pelindung dan Peridinales berpelindung.



Gambar 2.1. Teka tanpa pelindung (*unarmored*) dari *Amphidinium hermanae*, menunjukkan teka vesikel yang mengandung granula. Pembesaran 65.000 kali (Sumber gambar: John D. Dodge 1984)

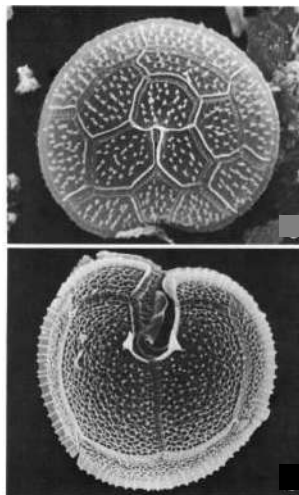


Gambar 2.2. Pelat *thecal* yang tipis dan tidak berornamen pada *Woloszynskya coronata*. Pembesaran 38.000 kali (Sumber gambar: John D. Dodge 1984).

Genera seperti *Heterocapsa* memiliki pelat teka yang agak tipis, yang tidak mudah dilihat dengan mikroskop cahaya. Mayoritas dinoflagellata motil lainnya memiliki jumlah pelat yang relatif kecil (<30), cukup tebal dan sering berpola rumit. Untuk genus dalam kategori berpelindung ini, pemisahan taksonomi didasarkan pada kombinasi bentuk sel dan jumlah serta susunan pelat teka utama. Dengan demikian genus *Prorocentrum* memiliki flagela anterior dan dua piring *thecal* besar utama.

Pada genus ini, bentuk lempeng menentukan spesies, tetapi studi mikroskopis dan SEM cahaya yang cermat memungkinkan lebih banyak karakter lain, seperti adanya duri kecil atau poroid dan jumlah dan lokasi pori trikokista (Dodge, 1965, 1975; Fukuyo, 1981).

Pada ordo Peridinales penyisipan flagela berada pada posisi ventral dan sel dibagi oleh *girdle* (atau cingulum), yang menampung flagel transversal. Posisi dan sudut *girdle* dapat bervariasi, seperti halnya proporsi bagian sel anterior (*epitheca*) atau posterior (*hypotheca*). Dodge (1984) menemukan bahwa dalam banyak genera ini terdapat cincin pelat teka di kedua sisi *girdle* (Gambar 2.3) dan biasanya cincin lain di bagian atas sel. Jadi dia merancang sebuah terminologi dengan kode sederhana untuk memungkinkan formula pelat diberikan untuk spesies apa pun. Dengan skema ini anggota dari genera yang berbeda dapat dengan mudah dibedakan.



Gambar 2.3. Hasil *scanning* mikroskop elektron pada *Protoperidinium* untuk menggambarkan pengaturan/posisi dari pelat teka (Sumber gambar: Dodge 1984).

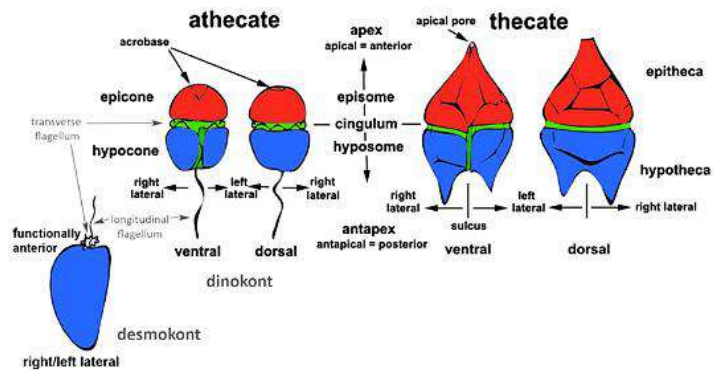
B. Morfologi dan Karakteristik Dinoflagellata

Dinoflagellata secara morfologis berbeda dari eukariota lain dalam struktur flagel dinokont mereka (yaitu, dua flagela berbeda: satu flagel

melintang seperti pita, dengan batang paraksial dan rambut sederhana di permukaan, dan satu lagi konvensional, silindris hingga pipih, flagel membujur yang terletak di belakang) dan nukleus dinokariotiknya = dinokaryon (yaitu, kromosom yang terkondensasi secara permanen tanpa histon eukariotik yang khas, tanpa nukleosom, dan dengan gelendong ekstranuklear yang melewati saluran sitoplasma—dinomitosis tertutup) (Hoppenrath, 2016).

B.1. Morfologi secara Umum

Vesikel alveolus (= vesikel amfismal pada dinoflagellata, yang dapat berisi pelat teka selulosa) yang terletak di bawah membran sel (= plasmama atau membran plasma) bersama-sama membentuk amfiema (= korteks atau dinding atau periplast). Biasanya mikrotubulus berada di bawah vesikel. Dalam beberapa taksa, lapisan fibrosa kontinu, pelikel dino, dapat ditemukan di bawah alveola. Flagela biasanya terletak di cingulum (= *girdle*) dan yang membujur sebagian di sulkus. Pada kebanyakan dinoflagellata, cingulum membagi sel menjadi bagian atas dan bagian bawah (Gambar 2.4). Sulkus didefinisikan sisi sel ventral (Gambar 2.4). Dalam beberapa taksa tidak ada cingulum yang tertekan (podolampids), dan pada proocentroids flagelnya adalah desmokont (yaitu, flagel dino yang khas tidak terkait dengan alur, Gambar 2.4). Organel khusus dinoflagellata adalah pusula, vakuola khusus yang fungsinya masih belum diketahui, berada di dasar flagela. Mitokondria memiliki krista berbentuk tabung. Dinoflagellata dapat berisi berbagai jenis ekstrusom (yaitu, organel yang mengeluarkan bahan ekskresi): trikokista, mukokista, taeniocysts, dan/atau nematocysts. Actiniscus memiliki docidosome, dan dinophysoids dapat memiliki rhabdosome. Sekitar 50% dari spesies yang diketahui mengandung kloroplas—bersifat fotosintesis. Kloroplas dinoflagellata yang khas adalah kloroplas yang mengandung peridinin dengan tiga membran luar, tilakoid dalam tumpukan tiga, tanpa lamela *girdle*, dan berbagai jenis pirenoid (Dodge & Crawford, 1971; Schnepf & Elbrächter, 1999) Tujuh jenis kloroplas tambahan telah



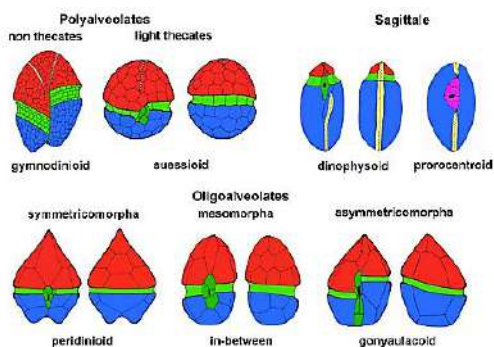
Gambar 2.4. Tinjauan morfologi eksternal dan terminologinya tentang sel-sel dinoflagellata dan jenis flagelasi (Sumber gambar: (Hoppenrath, 2016)

dikenali pada dinoflagellata hingga saat, sebuah situasi unik dalam protista. Penting untuk membedakan antara plastida sejati (yaitu, organel yang mencakup protein yang dikodekan dalam nukleus inangnya) dan endosimbiosis baru dan/atau sementara dari organisme lengkap, atau plastida organisme yang telah direkrut untuk melakukan fotosintesis. Kleptochloroplasts adalah plastida sementara yang diambil dari mangsa. Semua kloroplas ini memiliki morfologi tergantung pada asalnya. Tidak ada kelompok protista lain yang menunjukkan jenis bintik mata (= stigma) sebanyak dinoflagellata (Hoppenrath, 2016) membedakan lima jenis, semuanya terletak di daerah sulkus dekat dengan akar flagela. Sebuah bintik mata yang mirip dengan tipe A dideskripsikan untuk spesies *Amphidinium*, terletak di sisi punggung cingulum (Tamura *et al.*, 2009). Bintik mata dapat diamati pada *Cochlodinium polykrikoides* (Iwataki *et al.*, 2010). Jadi sepertinya ada delapan jenis berbeda yang dikenal hingga sekarang. Taksa heterotrofik menampilkan berbagai jenis strategi makan dan dengan demikian memiliki struktur makan khusus seperti gagang bunga, pallium, atau sitostome (Schnepf & ElbräChter, 1999).

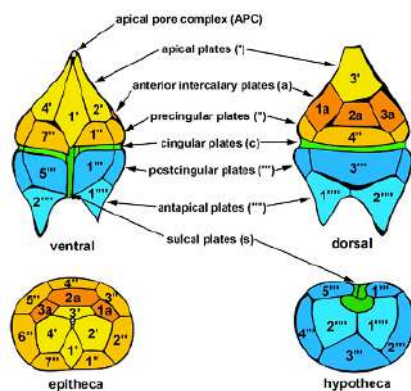
B.2. Tabulasi

Pola yang dibentuk oleh alveola (tanpa atau mengandung pelat teka), tabulasi, telah digunakan untuk menggambarkan dan membedakan taksa dinoflagellata untuk waktu yang lama. Dinoflagellata dapat berupa

athecate (= tanpa pelat teka—Bahan kosong atau amorf yang mengandung vesikel amphiesmal—juga disebut telanjang atau tidak berlapis), atau *thecate* (= dengan pelat selulosa dalam vesikel amphiesmal, juga disebut lapis baja) atau *pelliculate* (= memiliki dino-pelikel sebagai lapisan penguat utama amphiesma). Enam tipe dasar tabulasi telah dikenali (Gambar 2.5) dan digunakan untuk mengklasifikasikan taksa: gymnodinioid, suessioid, peridinioid, gonyaulacoid, dinophysoid, dan proro-centroid. Deskripsi rinci diberikan dalam (Hoppenrath, 2016). Penamaan pelat teka mengikuti konvensi sebelumnya, ‘Sistem Kofoid’ (Gambar 2.6).



Gambar 2.5. Jenis tabulasi dinoflagellata (Sumber gambar: Hoppenrath, 2016)



Gambar 2.6. Sistem penamaan tabulasi Kofoid (penamaan plat) (Sumber gambar: Hoppenrath, 2016).

B.3. Hipotesis Berdasarkan Morfologi

Hipotesis berbasis morfologi telah digunakan untuk mengidentifikasi beberapa kelompok monofiletik dinoflagellata, beberapa di antaranya telah dikuatkan dengan data filogenetik molekuler, seperti Suessiales, Gonyaulacales, Dinophysales, dan Prorocentrales (Daugbherg *et al.*, 2000; Edvardsen *et al.*, 2003; Handy *et al.*, 2009; Murray *et al.*, 2005, 2009; Orr *et al.*, 2012; Saldarriaga *et al.*, 2004). Morfologi Prorocentrales yang sangat khas menunjukkan bahwa kelompok tersebut monofiletik, tetapi data filogenetik molekuler (rDNA) tidak mendukung kesimpulan ini sampai analisis gen mitokondria dilakukan (Murray *et al.*, 2009; Zhang *et al.*, 2007). Meskipun pengambilan sampel takson masih jauh dari sempurna, filogeni molekuler menunjukkan bahwa ordo Peridiniales adalah parafiletik dan mungkin membentuk kelompok Gonyaulacales, Dinophysales dan Prorocentrales yang berevolusi (Saldarriaga *et al.*, 2004).

Analisis filogenetik molekuler dari urutan gen mitokondria (cob + cox1) digabungkan dengan SSU rDNA memulihkan posisi basal untuk *Amphidinium* (*athecate*) dan *Heterocapsa* (*thecate*) (Zhang *et al.* 2007). Meskipun morfologi umum *Amphidinium* dan *Heterocapsa* tidak serta-merta menunjukkan hubungan yang erat di antara keduanya, kedua genera tersebut mengandung spesies yang memiliki sisik tubuh, seperti disebutkan di atas. Filogeni delapan gen menegaskan *Amphidinium* sebagai genus paling basal (Orr *et al.*, 2012). Namun, sekarang karakteristik teka tampaknya memiliki asal tunggal, dan pelat teka tidak hilang dalam garis keturunan mana pun (Orr *et al.* 2012). Garis keturunan basal mewakili taksa *athecate paraphyletic* (Hoppenrath & Leander, 2010; Orr *et al.*, 2012). Seperti yang disarankan sebelumnya menggunakan morfologi komparatif, beberapa pengganti plastid independen dalam dinoflagellata telah dikonfirmasi oleh analisis urutan rDNA dan protein kejut panas 90 (Saldarriaga *et al.*, 2001; Shalchian-Tabrizi *et al.*, 2006).

Kesimpulan tentang evolusi karakter morfologi dinoflagellata bergantung pada kerangka filogenetik molekuler, terutama pada tingkat terdalam yang menghubungkan subkelompok/garis keturunan utama. Untuk mencapai ini dibutuhkan eksplorasi penanda molekuler yang berbeda dan analisis multigen (Bachvaroff *et al.*, 2014; Orr *et al.*, 2012).

C. Taksonomi Jumlah Kromosom dan Genetik Dinoflagellata

Kelompok utama yang berisi semua organisme yang sekarang biasa disebut Dinoflagellata disebut filum atau divisi Pyrrophyta (Pyrrhophyta) atau Dinophyta (Dinophycophyta) dalam sistem botani dan ordo Dinoflagellida atau Dinoflagellata dalam sistem zoologi. Kelompok ini secara umum dibagi menjadi dua kelas atau subdivisi, yang pada dasarnya didasarkan pada posisi penyisipan flagela. Pada tahun 1973 Dodge & Bibby (1973) menunjukkan bahwa tidak ada perbedaan ultrastruktural dasar antara kedua kelompok dan mengusulkan bahwa mereka harus digabungkan.

Kromosom nates dinoflagellat memiliki konstruksi yang unik dan sangat mudah rusak bila dilakukan upaya untuk menekan atau menyebarkannya. Hal ini, ditambah dengan fakta bahwa pada banyak spesies kromosom sangat banyak dan agak Panjang (Holt & Pfiester, 1982; Loeblich, 1976). Upaya awal untuk menghitung kromosom dinoflagellata cukup berhasil, dan pada Prorocentrum dan tiga spesies lainnya memiliki jumlah kromosom 66, 24, dan 32 (Dodge, 1963), tetapi disimpulkan bahwa penampilan umum nukleus, bentuk dan rata-rata ukuran kromosom, merupakan alat taksonomi yang lebih berguna. *Heterocapsa* memiliki kemiripan kromosom dengan 2 spesies lain yaitu *H. pygmaea* dan memiliki jumlah kromosom sekitar 63, sedangkan pada *H. niei* dikatakan sekitar dua kali lebih banyak kromosomnya (Loeblich *et al.*, 1981). Teknik yang lebih baik telah ditemukan untuk menghitung dilakukan jumlah kromosom dinoflagellata air tawar (Holt dan Pfiester, 1982); ini berkisar antara 41 hingga 210 dan, seperti yang telah dihitung kromosomnya untuk spesies lain (Loper & Steidinger, 1980; Shyam & Sarma, 1978), berdasarkan penghitungan jumlah kromosom, ini mengungkapkan bukti bahwa dinoflagellata adalah organisme poliploidi, terutama untuk galur yang disimpan dalam kultur selama bertahun-tahun.

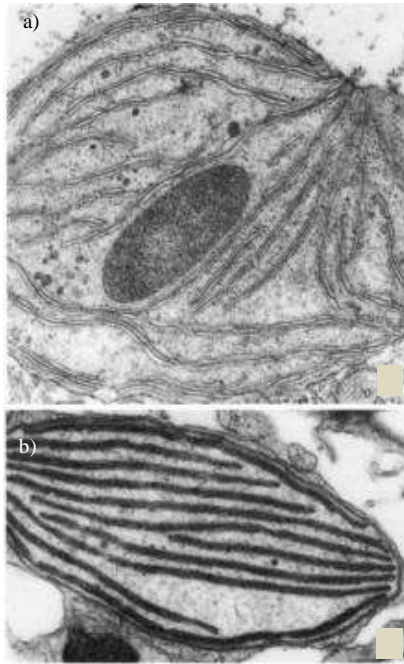
Karena berbagai kesulitan teknis, studi genetik pada dinoflagellata masih dalam tahap perkembangan yang sangat awal. Satu-satunya organisme dinoflagellata yang telah diteliti aspek genetiknya adalah *Grythecodinium cohnii*. Berdasarkan hasil studi menunjukkan bahwa spesies ini sangat kompleks dan telah terdiversifikasi menjadi sejumlah

kelompok pemuliaan yang serupa secara morfologis, dan terisolasi secara reproduktif (Beam dan Himes, 1977, 1982).

D. Pigmen dan Kloroplas

Kriteria utama untuk klasifikasi alga pada tingkat kelas dan filum umumnya menggunakan pigmen fotosintesis, dan yang terakhir telah ditambahkan ultrastruktur kloroplas sebagai kunci klasifikasi alga. Dinoflagellata biasanya dicirikan oleh adanya klorofil a, d, dan c, karoten, dan pigmen karotenoid kecokelatan yang disebut peridinin. Beberapa dinoflagellata mengandung pigmen kloroplas yang berbeda (Leadbeater & Dodge, 1966) terbukti menjadi kasus ketika fucoxanthin ditemukan untuk menggantikan peridinin di beberapa dinoflagellata gymnodinioid kecil (Riley & Wilson, 1967). Selanjutnya, sejumlah besar dinoflagellata telah diperiksa (Jeffrey *et al.*, 1975; Johansen *et al.*, 1974) dan cukup jelas bahwa sejumlah pola yang berbeda dari pigmen fotosintesis yang dapat ditemukan pada dinoflagellata. Awalnya, ditemukan dua jenis pigmen fotosintesis (peridinin atau fucoxanthin) yang merupakan karotenoid utama, tetapi baru-baru ini karotenoid baru telah ditemukan, seperti yang ditemukan pada spesies *Gyrodinium* yang sebelumnya tidak terdeskripsikan (Bjørnland & Tangen, 1979). Hal ini menunjukkan bahwa, data pigmen telah mulai memberikan informasi taksonomi yang berguna pada tingkat spesies.

Dinoflagellata memiliki variasi ultrastruktur kloroplas yang cukup besar, dan khususnya jenis pirenoid (Gambar 2.7a dan 2.7b) (Dodge, 1975; Dodge & Crawford, 1971). Informasi tentang hal ini dapat berguna secara taksonomi untuk deskripsi spesies, terutama bila ketersediaan kultur dari berbagai isolat memungkinkan untuk dianalisis dengan menggunakan mikroelektron, penyalinan dan ekstraksi pigmen. Saat ini tampaknya sangat sedikit korelasi antara data kloroplas dengan pengelompokan/klasifikasi Dinophyceae.



Gambar 2.7. a) Kloroplas *Gymnodinium micrum*, dengan pirenoid internal dan susunan lamela yang agak tidak teratur. Spesies ini mengandung karotenoid fucoxanthin. Pembesaran: 49.000x, b) Kloroplas dari *Amphidinium herdmanae*, dengan lamela paralel dan tanpa pirenoid. Spesies ini kemungkinan mengandung peridinin. Pembesaran: 51.000x. (Sumber gambar: (Dodge, 1984)

E. Rangkuman

Dinoflagellata merupakan organisme uniseluler, sebagian besar merupakan flagelata atau memiliki fase motil dalam siklus hidupnya. Mungkin setengah dari spesies yang diketahui memiliki kloroplas dan dianggap memiliki nutrisi autotrofik sedangkan sisanya, yang kekurangan kloroplas dan bersifat fagotrofik atau saprobik. Oleh karena itu, tidak mengherankan bahwa sejak awal, dinoflagellata telah diklasifikasikan sebagai hewan oleh beberapa taksonomis dan sebagai tumbuhan oleh yang lain. Mereka termasuk dalam skema klasifikasi untuk Protozoa dan untuk alga. Beberapa taksa telah dijelaskan di bawah aturan Kode Internasional Nomenklatur Zoologi, sementara yang lain telah dibatasi menurut aturan

yang berbeda dari Kode Internasional Nomenklatur Tumbuhan. Beberapa ahli takson berpikir bahwa dinoflagellata, seperti euglenid dan organisme sederhana lainnya, harus ditempatkan dalam kelompok mereka sendiri, yang disebut Protista atau Protoctista. Hal lain yang membuat taksonomi lebih kompleks adalah sejumlah dinoflagellata memiliki stadium kista resisten dengan morfologi yang khas. Banyak kista diketahui dalam catatan fosil dari zaman Trias akhir (sekitar 200 juta tahun yang lalu) sampai sekarang, dan ini terutama dipelajari oleh ahli geologi, yang di masa lalu telah memberi mereka spesifik dan nama generik atas dasar karakteristiknya.

Daftar Pustaka

- Bachvaroff, T. R., Gornik, S. G., Concepcion, G. T., Waller, R. F., Mendez, G. S., Lippmeier, J. C., & Delwiche, C. F. (2014). Dinoflagellata phylogeny revisited: Using ribosomal proteins to resolve deep branching dinoflagellata clades. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 70(1), 314–322. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.10.007>
- Bjørnland, T., & Tangen, K. (1979). Pigmentation and Morphology of a Marine Gyrodinium (Dinophyceae) With a Major Carotenoid Different From Peridinin and Fucoxanthin. In *Journal of Phycology* (Vol. 15, Issue 4, pp. 457–463). <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1979.tb00719.x>
- Daugbjerg, N., Hansen, G., Larsen, J., & Moestrup, O. (2000). Phylogeny of some of the major genera of dinoflagellata based on ultrastructure and partial LSU rDNA sequence data, including the erection of three new genera of unarmoured dinoflagellates. *Phycologia*, 39(4), 302–317.
- Dodge, J. D. (1963). Chromosome numbers in some marine Dinoflagellates. *Botanica Marina*, 5(4), 121–128. <https://doi.org/10.1515/botm.1963.5.4.121>
- Dodge, J. D. (1965). Thecal fine-structure in the dinoflagellata genera Prorocentrum and Exuviaella. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 45(3), 607–614. <https://doi.org/10.1017/S0025315400016465>

- Dodge, J. D. (1975). The Prorocentrales (Dinophyceae). II. Revision of the taxonomy within the genus *Prorocentrum*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 71(September), 103–125.
- Dodge, J. D. (1984). Dinoflagellata Taxonomy. In *Dinoflagellates* (Second Edi). ACADEMIC PRESS, INC. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-656520-1.50006-7>
- Dodge, J. D., & Bibby, B. T. (1973). The Prorocentrales (Dinophyceae): I. A comparative account of fine structure in the genera *Prorocentrum* and *Exuviaella*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 67(2), 175–187. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1973.tb01737.x>
- Dodge, J. D., & Crawford, R. M. (1970). A survey of thecal fine structure in the Dinophyceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 63(1), 53–67. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1970.tb02302.x>
- Dodge, J. D., & Crawford, R. M. (1971). A fine-structural survey of dinoflagellata pyrenoids and food-reserves. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 64(2), 105–115. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1971.tb02138.x>
- Edvardsen, B., Shalchian-Tabrizi, K., Jakobsen, K. S., Medlin, L. K., Dahl, E., Brubak, S., & Paasche, E. (2003). Genetic variability and molecular phylogeny of *Dinophysis* species (Dinophyceae) from Norwegian waters inferred from single cell analyses of rDNA. *Journal of Phycology*, 39(2), 395–408. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2003.01252.x>
- Fukuyo, Y. (1981). Taxonomical study on benthic Dinoflagellata collected in coral reefs. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 47(8), 967–978.
- Handy, S. M., Bachvaroff, T. R., Timme, R. E., Wayne Coats, D., Kim, S., & Delwiche, C. F. (2009). Phylogeny of four dinophysiacean genera (DINOPHYCEAE, DINOPHYSIALES) based on rdna sequences from single cells and environmental samples. *Journal of Phycology*, 45(5), 1163–1174. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2009.00738.x>
- Holt, J. R., & Pfister, L. A. (1982). a Technique for Counting Chromosomes of Armored Dinoflagellates, and Chromosome

- Numbers of Six Freshwater Dinoflagellata Species. *American Journal of Botany*, 69(7), 1165–1168. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1982.tb13360.x>
- Hoppenrath, M. (2016). Dinoflagellata taxonomy—a review and proposal of a revised classification. *Marine Biodiversity*, 47(2), 381–403. <https://doi.org/10.1007/s12526-016-0471-8>
- Hoppenrath, M., & Leander, B. S. (2010). Dinoflagellata phylogeny as inferred from heat shock protein 90 and ribosomal gene sequences. *PLoS ONE*, 5(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013220>
- Iwataki, M., Hansen, G., Moestrup, Ø., & Matsuoka, K. (2010). Ultrastructure of the harmful unarmored dinoflagellata *cochlostinium polykrikoides* (Dinophyceae) with reference to the apical groove and flagellar apparatus. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 57(4), 308–321. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2010.00491.x>
- Jeffrey, S. W., Sielicki, M., & Haxo, F. T. (1975). Chloroplast Pigment Patterns in Dinoflagellates. In *Journal of Phycology* (Vol. 11, Issue 4, pp. 374–384). <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1975.tb02799.x>
- Johansen, J. E., Svec, W. a, Liaenje.S, & Haxo, F. T. (1974). Carotenoids of Dinophyceae. *Phytochemistry*, 13(10), 2261–2271.
- Leadbeater, B., & Dodge, J. D. (1966). The fine structure of *Woloszynskia micra* Sp.Nov., a new marine dinoflagellate. *British Phycological Bulletin*, 3(1), 1–17. <https://doi.org/10.1080/00071616600650011>
- Loeblich, A. R. (1976). Dinoflagellata Evolution: Speculation and Evidence. *The Journal of Protozoology*, 23(1), 13–28. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1976.tb05241.x>
- Loeblich, A. R., Schmidt, R. J., & Sherley, J. L. (1981). Scanning electron microscopy of *Heterocapsa pygmaea* sp. nov., and evidence for polyploidy as a speciation mechanism in dinoflagellates. *Journal of Plankton Research*, 3(1), 67–79. <https://doi.org/10.1093/plankt/3.1.67>
- Loper, C. L., & Steidinger, K. A. (1980). A SIMPLE CHROMOSOME SPREAD TECHNIQUE FOR UNARMORED DINOFLAGELLATES.

*AGELLATES AND IMPLICATIONS OF POLYPL
OIDY IN ALGAL CULTURES*. 9(3).

- Murray, S., Flø Jørgensen, M., Ho, S. Y. W., Patterson, D. J., & Jermiin, L. S. (2005). Improving the analysis of dinoflagellata phylogeny based on rDNA. *Protist*, 156(3), 269–286. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2005.05.003>
- Murray, S., Ip, C. L. C., Moore, R., Nagahama, Y., & Fukuyo, Y. (2009). Are Prorocentroid Dinoflagellates Monophyletic? A Study of 25 Species Based on Nuclear and Mitochondrial Genes. *Protist*, 160(2), 245–264. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2008.12.004>
- Orr, R. J. S., Murray, S. A., Stüken, A., Rhodes, L., & Jakobsen, K. S. (2012). When Naked Became Armored: An Eight-Gene Phylogeny Reveals Monophyletic Origin of Theca in Dinoflagellates. *PLoS ONE*, 7(11), 1–15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050004>
- Riley, J. P., & Wilson, T. R. S. (1967). The pigments of some marine phytoplankton species. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 47(2), 351–362. <https://doi.org/10.1017/S0025315400056459>
- Saldarriaga, J. F., Taylor, F. J. R., Cavalier-Smith, T., Menden-Deuer, S., & Keeling, P. J. (2004). Molecular data and the evolutionary history of dinoflagellates. *European Journal of Protistology*, 40(1), 85–111. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2003.11.003>
- Saldarriaga, J. F., Taylor, F. J. R., Keeling, P. J., & Cavalier-Smith, T. (2001). Dinoflagellata nuclear SSU rRNA phylogeny suggests multiple plastid losses and replacements. *Journal of Molecular Evolution*, 53(3), 204–213. <https://doi.org/10.1007/s002390010210>
- Schnepf, E., & Elbrächter, M. (1999). Dinophyte chloroplasts and phylogeny—A review. *Grana*, 38(2–3), 81–97. <https://doi.org/10.1080/00173139908559217>
- Shalchian-Tabrizi, K., Minge, M. A., Cavalier-Smith, T., Nedreklepp, J. M., Klaveness, D., & Jakobsen, K. S. (2006). Combined heat shock protein 90 and ribosomal RNA sequence phylogeny supports multiple replacements of dinoflagellata plastids. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 53(3), 217–224. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2006.00098.x>

- Shyam, R., & Sarma, Y. S. R. K. (1978). Cytology of Indian freshwater Dinophyceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 76(2), 145–159. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1978.tb01503.x>
- Tamura, M., Takano, Y., & Horiguchi, T. (2009). Discovery of a novel type of body scale in the marine dinoflagellate, *Amphidinium cupulatisquama* sp. nov. (Dinophyceae). *Phycological Research*, 57(4), 304–312. <https://doi.org/10.1111/j.1440-1835.2009.00550.x>
- Zhang, H., Bhattacharya, D., & Lin, S. (2007). A three-gene dinoflagellata phylogeny suggests monophyly of Prorocentrales and a basal position for *Amphidinium* and *Heterocapsa*. *Journal of Molecular Evolution*, 65(4), 463–474. <https://doi.org/10.1007/s00239-007-9038-4>



BAB 3

KISTA DINOFLAGELLATA

A. Morfologi Kista

Umumnya, kista didefinisikan berdasarkan bentuk dan warnanya, struktur dan ornamen permukaan dinding, dan ciri-ciri arkeopil, paratabulasi, dan isi sel. Karakteristik ini sebagian besar khas dalam suatu spesies (Bogus *et al.*, 2014), paleontologi dan planktonologis (Bogus *et al.*, 2014; Matsuoka & Fukuyo, 2000). Namun, untuk kista beberapa spesies, perbedaan morfologi terkait dengan perbedaan kondisi lingkungan telah diamati, seperti yang dibahas untuk *Lingulodinium polyedrum* (Kokinos & Anderson, 1995; Mertens *et al.*, 2009).

Ahli paleontologi yang mempelajari fosil dinoflagellata adalah yang pertama mengenali fisik dan kimia serta dinding kista istirahat. Dinding kista dinoflagellata berlapis-lapis awalnya dianggap terdiri dari selulosa atau sporopollenin dan polimer organik yang kuat, ditemukan dalam spora dan butiran serbuk sari (Bibby & Dodge, 1972). Namun, studi kimia mempertanyakan keberadaan sporopollenin sebagai komponen utama dari dinding kista istirahat dinoflagellata (De Leeuw *et al.*, 2006; Kokinos *et al.*, 1998). Struktur kimia kista awalnya ditentukan dari spora fosil dan dinding serbuk sari sedangkan sekarang ditemukan terjadi perubahan struktural kimia pada sampel yang terkubur lama dan mengalami proses diagenesis (Versteegh *et al.*, 2004). Studi terbaru melaporkan bahwa dinding kista istirahat dinoflagellata yang masih ada berbeda dari alga lain karena yang pertama mengandung dinosporin, yang tahan terhadap degradasi kimia dan mengalami sedikit biodegradasi, sebagaimana dibuktikan oleh catatan fosil dari kista dinoflagellata. Struktur makromolekulnya yang kompleks awalnya dianggap terdiri dari

gugus alifatik dan aromatik (De Leeuw *et al.*, 2006), yang bertindak sebagai agen pelindung. Namun, analisis terbaru dari *L. polyedrum* menunjukkan bahwa dinosporin tidak aromatik dan kemungkinan besar berbasis karbohidrat. Dengan demikian, itu jauh lebih erat terkait dengan selulosa daripada sporollenin atau alginin, biopolimer resisten yang terdapat di alga hijau (Versteegh *et al.*, 2012). Namun, tidak jelas apakah variabilitas dalam siklus hidup dinoflagellata tercermin dalam perbedaan komposisi kimia dinding kista.

Tidak seperti *encystment*, yang telah diteliti pada banyak dinoflagellata, pembentukan dinding kista istirahat hampir tidak banyak diteliti. Kokinos dan Anderson (1995) memberikan deskripsi mikroskop optik rinci dari proses *encystment* *L. polyedrum*, di mana terdapat tiga fitur penting, yaitu: (1) perluasan membran luar, yang bersama dengan teka disosiasi menarik diri dari badan sel, mengelilinginya dan memberi sel *encysting* penampilan seperti balon yang menggebu; (2) globul permukaan sitoplasmik yang secara radial memanjang keluar di bawah teka disosiasi membentuk kista istirahat; dan (3) pecahnya membran luar yang meluas sebelum perkembangan kista selesai, yang menjelaskan ukuran dan variasi morfologis dalam proses pembentukan kista. Gambaran itu membuktikan bahwa peristiwa penting dalam perkembangan dinding sel pada kista istirahat terjadi di dalam celah yang meluas antara membran luar dan sitoplasma. Selain itu, variasi morfologi kista tergantung pada tingkat perkembangan sebelum pecahnya membran luar. Meskipun demikian, apakah pola perkembangan dinding kista ini umum pada dinoflagellata belum dikonfirmasi karena jumlah deskripsi yang sangat terbatas dalam literatur. Pembengkakan membran luar dan pembentukan celah di sekitar sitoplasma di mana dinding baru terbentuk juga dijelaskan pada *Gymnodinium pseudopalustre* (Von Stosch, 1973). Celah perifer ini dapat menunjukkan konsolidasi dan/atau modifikasi komponen sitoplasma dalam persiapan pembentukan kista. Meskipun mungkin tidak unik untuk planozigot, kehadirannya celah perifer di sekitar sitoplasma sel vegetatif adalah persiapan untuk pembentukan ekdisis (Kokinos & Anderson, 1995).

Dalam literatur tentang pembentukan kista istirahat, karakteristik yang paling sering dilaporkan adalah deposisi satu atau lebih lapisan dinding yang mengelilingi sitoplasma. Pada spesies *unarmored*, lapisan ini

biasanya terbentuk di bawah teka. Namun disosiasi teka yang mengelilingi sel selama pembentukan dinding kista terlihat pada *L. polyedrum* (Kokinos & Anderson, 1995) tidak terjadi pada semua dinoflagellata. Misalnya, pada planozigot *Scropsiella* sp. teka dilepaskan pada tahap sangat awal dari *encystment*, sebelum pembentukan dinding sel (Xiaoping *et al.*, 1989) meskipun selama tahap ini sudah terbentuk tiga membran, hal ini menunjukkan bahwa lapisan membran terbentuk bersamaan dengan persiapan seluler untuk ekdisis. Hal ini menunjukkan bahwa membran awal kista terbentuk ketika sel-sel bersiap untuk ekdisis, yang bertepatan dengan pembentukan kista pelikel (Hohfeld & Melkonian, 1992). Meskipun prosesnya bervariasi antar spesies, setidaknya pada beberapa dinoflagellata ekdisis tampaknya menjadi proses kunci dalam perkembangan dinding pelikel dan kista istirahat.

Studi ultrastruktur dari *encystment* sejumlah besar spesies telah mengungkapkan perbedaan dalam struktur dinding dari berbagai jenis kista dan antara hipnozgot yang baru terbentuk dan yang sudah matang (Bibby & Dodge, 1972; Chapman *et al.*, 1982; Fritz *et al.*, 1989). Dinding tiga lapis tampaknya umum dipunyai banyak jenis kista, meskipun struktur dan ketebalan dinding kista tampaknya bervariasi dan mungkin merupakan fungsi dari pematangan (Kennaway & Lewis, 2004). Beberapa penelitian melaporkan bahwa pada tahap awal kista, bahan yang kurang padat mendasari lapisan elektroda pelikel dan menjadi lebih tebal selama pematangan (Chapman *et al.*, 1982; Fritz *et al.*, 1989). Studi lain melaporkan deposisi selama *encystment* mukofibrilar atau bahan granular di beberapa lapisan membran triple pada *Scropsiella* sp. dan *Woloszynskia tylota* (dipindahkan ke genus *Tovellia* oleh (Bibby & Dodge, 1972; Lindberg *et al.*, 2005; Xiaoping *et al.*, 1989). Terlepas dari perbedaan struktural ini, *encystment* tampaknya mencakup proses pembentukan bertahap dari dinding kista di mana sel-sel (planozigot dalam kasus sel seksual) keluar dari teka, dengan lapisan pelikel membentuk lapisan luar dan lapisan lain yang kemudian terbentuk di bagian bawahnya. Proses ini menunjukkan bahwa perbedaan resistensi dapat dianggap karena perbedaan ketebalan dan komposisi dari lapisan dinding kista (Bravo & Figueroa, 2014).

B. Fungsi Kista pada Dinoflagellata

Di antara fungsi utama kista dinoflagellata adalah pengisian dan rekombinasi inti sel melalui meiosis (pada kista seksual), perlindungan, propagasi, dan dispersi. Fungsi-fungsi ini penting dalam dinamika marak alga, inisiasi, penghentian, dan adaptasi seluler serta kelangsungan hidup selama kondisi lingkungan yang buruk (Wall, 1971). Meskipun meiosis pertama kali dianggap berasal dari kista istirahat, sejak itu telah dikenali terjadinya meiosis pada planozigot dan kista pelikel seksual. Selanjutnya, pengamatan pada dua spesies dinoflagellata dari kista istirahat aseksual (Kremp & Parrow, 2006) menunjukkan bahwa kista istirahat bukanlah satu-satunya seksualitas dan tidak dapat secara tegas dikaitkan dengan resistensi terhadap kondisi yang tidak menguntungkan. Faktanya, laporan selama 10 tahun terakhir menunjukkan bahwa, secara umum, tidak ada penanda seksualitas kista, tidak berhubungan dengan morfologi maupun strategi kehidupan; sebaliknya, setiap spesies tampaknya mengikuti pola yang ditentukan sendiri. Yang jelas adalah bahwa pembentukan kista seksual hanya sebagian kecil dari total reproduksi seksual. Kondisi lingkungan mengatur transisi siklus hidup dan mengikat planozigot untuk membelah atau menjadi kista. Pengamatan mikroskopis telah menunjukkan siklosis inti sel, yaitu, rotasi cepat inti dalam sel [69,70], dianggap sebagai indikasi terjadinya meiosis (Von Stosch, 1973). Siklosis inti sel telah diamati pada planozigot, kista istirahat, dan setelah perkecambahan kista (Barlow & Triemer, 1988; Gribble *et al.*, 2009; Parrow & Burkholder, 2004; Von Stosch, 1973). Studi genetik mendukung gagasan bahwa rekombinasi genetik terjadi selama divisi planozigot (Figueroa *et al.*, 2007) atau planomeiocyte (diploid germling) (Figueroa, Bravo, *et al.*, 2006) tahap vegetatif *Paulsenella* sp (Kühn & Medlin, 2005).

B.1. Bertahan Hidup Selama Kondisi Tidak Menguntungkan

Perlindungan, propagasi, dan dispersi sangat terkait dengan waktu kelangsungan hidup kista yang terpapar kondisi lingkungan yang tidak menguntungkan. Atribut pelindung mendukung kelangsungan hidup lebih lama dan karena itu meningkatkan kemungkinan propagasi dan dispersi. Karena dindingnya yang kuat dan tebal serta perubahan metabolisme yang disebutkan di atas, kista istirahat secara tradisional dipandang sebagai tahap siklus hidup yang memungkinkan dinoflagellata untuk bertahan

dalam kondisi yang tidak menguntungkan dan dengan demikian terkait dengan kelangsungan hidup jangka panjang. Memang, kista dinoflagellata yang bertahan paling lama adalah dalam bentuk kista istirahat, dengan periode kelangsungan hidup berbagai tahap istirahat dinoflagellata laut mulai dari beberapa bulan hingga 100 tahun (Miyazono *et al.*, 2012). *Encystment* sebagai adaptasi yang menguntungkan terhadap kondisi yang tidak menguntungkan dan sebagai strategi bertahan hidup untuk spesies dinoflagellata penghasil kista.

B.1.1. Pembentukan Kista Istirahat sebagai Strategi untuk Menahan Kondisi Suhu dan Nutrisi yang Tidak Menguntungkan

Encystment Dinoflagellata umumnya dianggap sebagai respons terhadap stres yang ditimbulkan oleh kondisi pertumbuhan suboptimal (Blackburn *et al.*, 1989). Di antara semua faktor lingkungan, keterbatasan nutrisi dan perubahan suhu adalah pemicu paling umum untuk pembentukan kista istirahat (Anderson, Coats, *et al.*, 1985; Anderson & Lindquist, 1985; Figueroa, Rengefors, *et al.*, 2006; Rengefors & Anderson, 1998; Von Stosch, 1973). Sebaliknya, lebih sedikit penelitian yang mengaitkan batasan suhu dan nutrisi dengan pembentukan kista pelikel. Dalam studi mereka tentang *Prorocentrum minimum*, (Grzebyk & Berland, 1996) melaporkan persentase kista pelikel yang tinggi sebagai respons terhadap stres suhu. Demikian pula, pembentukan kista pelikel oleh *Alexandrium catenella* dalam menanggapi keterbatasan fosfor (Figueroa *et al.*, 2005).

B.1.2. Pembentukan Kista Istirahat sebagai Strategi Perlindungan Selama Anoksia dan Kegelapan

Kista istirahat sering terkubur di bawah permukaan sedimen, dan dengan demikian mengalami kegelapan dan kondisi oksigen rendah. Pengamatan ini telah memotivasi penelitian tentang efek anoksia dan kondisi cahaya pada kelangsungan hidup kista. (Anderson *et al.*, 1987) menunjukkan bahwa perkecambahan kista istirahat dapat dihambat oleh anoksia pada enam spesies dinoflagellata, meskipun terdapat perbedaan yang nyata respons enam spesies tersebut terhadap kegelapan atau tingkat cahaya yang berbeda. Secara umum, perkecambahan kista sebagai respons

terhadap kegelapan tampaknya bervariasi tergantung pada spesiesnya (Anderson *et al.*, 1987; Bravo & Anderson, 1994; Kremp & Anderson, 2000) sedangkan anoksia merupakan faktor terpenting yang mencegah perkecambahan karena menghasilkan penghambatan seperti yang terjadi saat kista kekurangan cahaya (Anderson *et al.*, 1987). Hasil ini menunjukkan bahwa *encystment* adalah mekanisme perlindungan yang memfasilitasi reinokulasi spesies ke dalam kolom air ketika peristiwa resuspensi mengembalikan kista yang terkubur ke permukaan. Pentingnya anoksia dalam mempertahankan tahap kista istirahat didukung oleh studi dormansi, di mana kondisi anoksia digunakan untuk mempertahankan kelangsungan hidup kista jangka Panjang (Figueroa *et al.*, 2007; Rengefors & Anderson, 1998). Untuk kista pelikel, penyelidikan serupa terhadap efek anoksia sebagian besar masih kurang. Pembentukan kista pelikel sebagai strategi untuk mengatasi kegelapan telah dilaporkan untuk spesies genus *Scripsiella* (Lundgren & Granéli, 2011), di mana tingkat pernapasan dalam gelap berkurang pada tingkat yang sangat rendah (Lundgren & Granéli, 2011; Rintala *et al.*, 2007).

B.1.3. Pembentukan Kista Istirahat sebagai Strategi Menghindari Grazing

Encystment dinoflagellata juga dapat merupakan adaptasi penghindaran predator. Untuk *Peridinium aciculiferum*, tingkat yang lebih rendah dari perkecambahan kista istirahat terjadi saat tingkat *grazing* meningkat (Rengefors & Anderson, 1998). Studi yang sama juga menunjukkan bahwa kista dinoflagellata mampu mendeteksi sinyal kimia yang dipancarkan oleh predator. Namun, dalam laporan lain, tidak ada pengaruh nyata dari copepoda *Acartia tonsa* pada pembentukan kista pelikel oleh *Scripsiella trochoidea* (Lundgren & Granéli, 2011). Pada spesies dinoflagellata ini, efek alelopati pada pembentukan kista pelikel dapat memberikan respons defensif terhadap isyarat kimia yang merusak. Kista pelikel diamati dengan mudah pada tahap motil setelah degradasi dan tergantung waktu atau inaktivasi alelokimia yang dihasilkan oleh *Alexandrium ostenfeldii* (Tillmann *et al.*, 2007). Kista istirahat dari *S. trochoidea* yang sedang bertahan hidup setelah tertelan oleh copepoda, meskipun keberhasilan perkecambahan selanjutnya tergantung pada

spesies zooplankton (Montresor *et al.*, 2003). Kelangsungan hidup kista pelikel setelah melewati saluran pencernaan *Crassostrea gigas* telah dilaporkan (Laabir *et al.*, 2007).

B.1.4. Pembentukan Kista Istirahat sebagai Pertahanan terhadap Serangan Parasit

Pembentukan kista pelikel dan istirahat memberikan perlindungan terhadap serangan parasit. Pada kultur *A. ostensfeldii*, pembentukan kista pelikel meningkat dengan adanya parasit *Parvilucifera* (Toth *et al.*, 2004), meskipun kista pelikel *A. minutum* akhirnya menjadi terinfeksi dan hanya kista istirahat yang akhirnya resisten terhadap parasit ini (Figueroa *et al.*, 2008). Dengan demikian, pembentukan kista pelikel dapat menjadi alternatif, solusi jangka pendek jika seksualitas tidak memungkinkan, baik karena tidak adanya pasangan atau karena sel tidak dapat kawin. Kista yang beristirahat dapat membawa stadium parasit laten yang menjadi aktif setelah perkecambahan. Misalnya parasit *Amoebophrya* sp. menyebabkan percepatan produksi kista istirahat *S. trochoidea*, sebagai satu-satunya stadium yang resisten terhadap infeksi.

B.2. Strategi Siklus Hidup dan Habitat

Seperti sifat-sifat lain di alam, strategi siklus hidup mencerminkan genotipe organisme masing-masing dan respons taktisnya terhadap lingkungan (Bravo & Figueroa, 2014). Dengan demikian, keberadaan satu atau beberapa jenis kista dan bahkan kurangnya pembentukan kista merupakan indikator kunci dari strategi ekologi spesies. Dengan demikian, wawasan tentang fungsi kista dapat diperoleh dengan menghubungkannya dengan habitat tempat mereka berkembang. Lebih banyak informasi diperlukan sebelum strategi sejarah kehidupan spesies dinoflagellata dapat dikaitkan dengan karakteristik habitat. Kista pelikel jangka pendek *A. taylori* dan *A. minutum*, dua spesies yang membentuk marak alga di lingkungan pantai (Basterretxea *et al.*, 2005; Bravo *et al.*, 2010), telah dikaitkan dengan penghindaran dispersi angin. Pertukaran yang cepat antara bentuk planktonik dan bentik meminimalkan kehilangan advectif sel, memfasilitasi perkembangan marak alga. Selain itu, semakin besar marak alga semakin besar bank kista di dasar laut, yang menjamin

kelangsungan hidup spesies. Strategi ini jelas merupakan adaptasi terhadap habitat pesisir, seperti kedua spesies tersebut di atas, di mana perairan dangkal memungkinkan akumulasi kista di dasar laut. Sebaliknya, di lingkungan lepas pantai, kista istirahat yang tidak aktif tenggelam ke dasar laut dalam, yang mungkin mengesampingkan strategi bertahan hidup berdasarkan penyemaian kompetitif, karena kista spesies ini akan membutuhkan peristiwa resuspensi yang sering dan kuat. Faktanya, beberapa spesies neritik, seperti dinoflagellata *upwelling* milik genera *Ceratium*, *Dinophysis*, *Karenia*, dan *Prorocentrum*, bersifat holoplanktonik; yaitu, mereka tidak membentuk kista istirahat (Smayda & Trainer, 2010).

Sangat sedikit informasi tentang fungsi kista pembelahan, seperti kista pelikel *A. taylori*. Kemungkinan pembelahan, bahkan oleh sel-sel yang telah tenggelam dan kemudian menetap di sedimen, “menunggu” kembalinya kondisi yang menguntungkan, adalah keuntungan adaptif yang jelas untuk pertumbuhan dinoflagellata dan merupakan keuntungan penting dalam dinamika marak alga spesies tersebut (Garcés *et al.*, 2002). Marak alga yang dibentuk oleh *Alexandrium hiraoui* (dikutip sebagai *Goniodoma pseudogoniaulax* oleh (Kita *et al.*, 1985) selama pasang tinggi di kolam batu di sepanjang Pantai Pasifik Jepang juga dianggap bergantung pada pembagian kista pelikel, yang memastikan kelangsungan hidup jangka pendek selama kondisi yang merugikan sementara. (kering saat air surut). Selanjutnya, kelangsungan hidup jangka panjang dari spesies tersebut dipastikan oleh kemampuannya untuk membentuk kista istirahat berdinding ganda, yang tidak aktif selama musim non-marak alga (Kita *et al.*, 1985).

B.3. Penyebaran

Kista dinoflagellata mendorong penyebaran spesies karena mereka diangkut dengan penyemaian di dalam lapisan sedimen. Transportabilitas pada gilirannya tergantung pada ukuran, kepadatan, dan kecepatan pengendapan kista (Anderson, Lively, *et al.*, 1985), yang menyiratkan perbedaan dalam sifat dispersi pelikel dan kista istirahat. Meskipun tidak ada informasi tentang kepadatan kista pelikel, untuk kista istirahat dari spesies yang diperiksa dalam satu studi perbedaan hingga $0,01 \text{ g cm}^{-3}$

dilaporkan, dengan kepadatan terendah ($1,14 \text{ g cm}^{-3}$) adalah kista istirahat *Gymnodinium uncatenum*. Namun, tingkat penurunan, struktur dinding, dan komposisi jenis kista yang berbeda terkait dengan sifat ekologis dari masing-masing dinoflagellata penghasil kista belum ditentukan. Ornamen kista berupa duri dan tonjolan merupakan aspek penting dari penyebaran dinoflagellata meskipun fungsinya masih dalam pembahasan. Struktur ini menurunkan tingkat tenggelam kista karena peningkatan drag, seperti yang dijelaskan untuk organisme planktonik. Namun, duri pada kista dinoflagellata juga dapat menyebabkan mudahnya tenggelam dari kista tersebut. Misalnya duri pendek *S. trochoidea* yang menonjol dan padat tidak mengubah resistensi sel (McNown & Malaika, 1950) tetapi meningkatkan kepadatan sel (Anderson, Lively, *et al.*, 1985). Selanjutnya, duri dan tonjolan dapat bertindak untuk mempromosikan agregasi, yang meningkatkan tingkat tenggelam (Anderson, Lively, *et al.*, 1985). Jadi, di lingkungan dengan kepadatan air yang tinggi, *L. polyedrum* dianggap meningkatkan tingkat tenggelamnya kista dengan mendukung pembentukan *cluster* (Mertens *et al.*, 2009). Di daerah pantai yang semi terbatas, agregasi kista, seperti yang diamati pada *A. catenella* atau *A. minutum* tetapi tidak pernah terjadi pada *G. catenatum*, hal ini merupakan adaptasi untuk mendorong akumulasi kista, yang pada gilirannya mendorong terjadinya marak alga. Dalam kasus kista yang tidak memiliki duri, agregasi kemungkinan dapat dicapai dengan metode lain, seperti pelapisan *mucilaginous*. Untuk spesies neritik dengan periode dormansi pendek, seperti *G. catenatum* di mana tahap dorman hanya 6 hari, peningkatan flotasi meningkatkan kemungkinan bahwa kista akan berkecambah sebelum mencapai dasar laut (Bravo *et al.*, 2010).

C. Hubungan antara Kista dan Teka Dinoflagellata

Hubungan kista-teka biasanya ditentukan dengan menginkubasi kista hidup yang diisolasi dari sedimen dan mengidentifikasi stadium teka yang muncul. Sebagian besar spesies yang dipelajari oleh Wall & Dale (1968b) dijelaskan dengan cara ini. Wall & Dale (1968b) menemukan bahwa *excystment*, inkubasi atau perkecambahan adalah istilah-istilah dasar untuk menjelaskan hubungan antara kista dan teka dinoflagellata, dan prosedur telah ditinjau oleh Matsuoka, Fukuyo & Anderson (1989).

Kista hidup biasanya dikumpulkan dari sedimen permukaan, diayak untuk menghilangkan materi asing, dibersihkan dengan ultrasonifikasi singkat, dan sampel kista dinoflagellata dapat disimpan pada suhu rendah sebelum dianalisis. Sel tunggal kista kemudian diinkubasi dengan cara diambil dengan pipet kapiler dan ditempatkan satu per satu dalam cawan kultur atau *slide* mikrokultur yang berisi air laut yang telah disaring dan disteril serta ditambahkan media nutrisi lainnya. Inkubasi biasanya berlangsung di lingkungan yang hangat (sekitar 15–30 °C, tergantung pada spesiesnya) dengan pencahayaan fluoresen dengan siklus pencahayaan terang-gelap. Beberapa hari setelah perkecambahan, bentuk motil dan kista kosong diperiksa. Inkubasi sering terjadi dalam waktu sekitar lima hari (Lewis *et al.* 1984) tetapi dapat memakan waktu beberapa minggu atau lebih lama tergantung pada spesies dan kondisi kista. Stadium motil yang tereksitasi dapat hidup selama beberapa hari atau lebih (Wall & Dale 1968b). Ilustrasi yang menunjukkan tahapan perkecambahan spesies berbasis kista *Spiniferites bentorii* dijelaskan oleh Wall (1965).

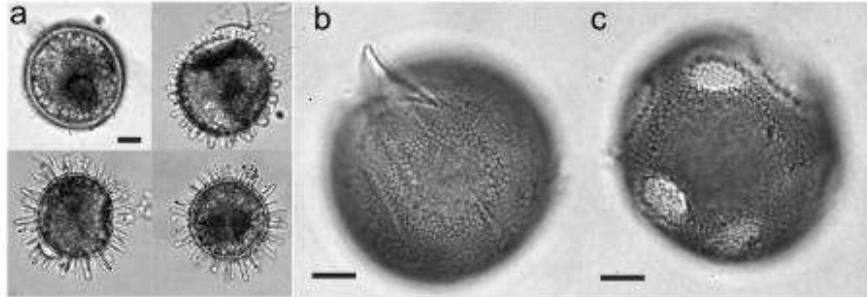
Hubungan kista-teka telah ditentukan dengan memeriksa kista yang dihasilkan dari kultur monoklonal dan monospesifik. Kultur monoklonal berasal dari spesimen tunggal, untuk menghilangkan kemungkinan lebih dari satu takson yang diperkenalkan. Seksualitas dalam kultur monoklonal hanya dapat diinduksi jika dinoflagellata berumah satu (yaitu mampu melakukan fusi seksual dalam satu klon (Pfiester & Anderson 1987). Eksperimen kultur monoclonal kista dinoflagellata memungkinkan pengaturan lingkungan, pertumbuhan dan komposisi genetik, dan sejumlah besar kista dapat diperoleh untuk berbagai jenis penelitian. Kista yang dihasilkan dari kultur monoklonal dapat menunjukkan variabilitas morfologi yang cukup besar (misalnya Montresor & Zingone 1988, Gambar 10), yang memiliki implikasi penting untuk taksonomi kista. Kerugian dari metode ini adalah bahwa populasi dipertahankan dan diproduksi dalam lingkungan buatan, dan hasilnya mungkin tidak sepenuhnya mencerminkan kondisi alami dari kista itu sendiri. Namun, Taylor & Gaines (1989) berpendapat bahwa kultur kista dinoflagellata akan menunjukkan berbagai kemungkinan morfotipe yang dipunyai kista, dan bahwa setiap sampel lapangan akan menunjukkan morfotipe itu.

Beberapa hubungan kista-teka telah ditentukan dengan mengamati kista hidup di dalam teka dari plankton. Kedua tahap demikian diidentifikasi bersama-sama. Teka diperiksa, kemudian spesimen diperlakukan dengan larutan natrium hipoklorit untuk melepaskan pelat teka dan memutihkan protoplas (Evitt & Davidson 1964), kedua efek tersebut memfasilitasi pemeriksaan kista. Asetolisis juga dapat digunakan untuk menghilangkan lempeng teka yang mengelilingi kista (misalnya Wall & Dale 1968b). Asetolisis menghilangkan semua selulosa, membuat dinding kista yang tersisa lebih mudah dipelajari, dan memberikan beberapa indikasi potensi kista untuk diawetkan.

D. Faktor Lingkungan dan Pembentukan Kista Dinoflagellata

Meskipun masih banyak yang harus dipelajari tentang proses *encystment*, sejauh yang diketahui sekarang kista istirahat dinoflagellata memiliki dinding yang lebih tahan daripada kista pelikel. Variasi salinitas dan kombinasi salinitas dan suhu diketahui mempengaruhi morfologi kista pada beberapa spesies dinoflagellata, terutama dengan mempengaruhi lamanya proses pembentukan kista. Untuk kista istirahat *L. polyedrum* dan *Protoceratium reticulatum*, hubungan antara kondisi lingkungan dan morfologi ini disarankan sebagai proksi yang sangat berguna dalam studi paleoklimat (Mertens *et al.*, 2009, 2012). Korelasi yang kuat antara panjangnya proses pembentukan kista dan salinitas juga telah dijelaskan untuk kista *Gonyaulax baltica* (Ellegaard *et al.*, 2002). Namun, kista dari kedua spesies ini serta dari *P. steinii* terbukti mengalami variasi morfologi dalam menanggapi perubahan suhu (Ellegaard *et al.*, 2002; Zonneveld & Susek, 2007). Perbedaan ukuran kista (Gambar 3.1a), terkait dengan waktu *encystment* yang berbeda dan perbedaan status nutrisi, diamati pada kultur *L. polyedrum* (Figuroa *et al.*, 2005). Pada spesies itu dan pada *Alexandrium taylori*, pembentukan kista pelikel seksual dan kista istirahat terbukti tergantung pada kandungan nutrisi (Figuroa *et al.*, 2005; Figuroa, Rengefors, *et al.*, 2006). Data dari studi tersebut menunjukkan bahwa kadar P dan N menentukan jenis kista yang dihasilkan selama reproduksi: kista pelikel dalam kondisi terbatas fosfat dan kista istirahat selama pembatasan nitrat. Dalam kultur *Gymnodinium catenatum*,

pembatasan N mengubah pembentukan cangkang kista (Gambar 3.1b,c) (Figueroa, Rengefors, *et al.*, 2006) [.



Gambar 3.1. Perbedaan perkembangan dinding kista selama *encystment* pada *Lingulodinium polyedrum* (a) dan *Gymnodinium catenatum* (b,c). Bilah skala: 10 μm . (Sumber gambar: (Bravo & Figueroa, 2014).

D.1. Salinitas

Kista dinoflagellata ditemukan dari lingkungan air tawar hingga hipersalin, dengan hanya beberapa spesies yang hidup dalam kisaran salinitas terbatas (De Vernal *et al.*, 1994; Dodge & Harland, 1991; Marret & Zonneveld, 2003; Wall *et al.*, 1977). Taksa oseanik, seperti *Impagidinium*, hanya ditemukan pada kondisi salinitas tinggi, sedangkan sebagian besar taksa bersifat *euryhaline*. Namun, lingkungan payau, seperti Laut Baltik, Laut Hitam dan laut Asia Tengah lainnya, ditemukan kista dinoflagellata yang dicirikan oleh variabilitas morfologi yang tinggi dan keragaman yang sangat rendah (kurang dari delapan taksa) (Marret *et al.*, 2004; Mudie, Aksu, *et al.*, 2001; Mudie, Harland, *et al.*, 2001). Bentuk *cruciform* dari tubuh kista yang khas di daerah ini, atau lamanya proses pembentukan kista, pada awalnya dikaitkan dengan salinitas rendah atau tekanan lingkungan oleh Wall dan Dale (1973). Mudie *et al.*, (2002) mencoba untuk mengasosiasikan morfotipe *Spiniferites cruciformis* dengan kisaran salinitas tertentu; meskipun hubungannya tidak jelas, mereka mengamati bahwa morfotipe ekstrem (yaitu, proses yang paling banyak dan paling tidak berkembang) tampaknya dominan pada ekstremitas kisaran salinitas. Vernal & Marret, 2007) mendokumentasikan bahwa *L. machaerophorum*, spesies *euryhaline*, dapat mengembangkan

proses pembentukan kista untuk periode lebih pendek pada kondisi salinitas rendah. Spesies lain, seperti *Operculodinium centrocarpum* (Nehring, 1997) atau kista *Gonyaulax baltica* (Ellegaard *et al.*, 2002), juga menghadirkan variasi yang cukup besar dalam proses pembentukan kista dengan periode lebih panjang yang dikaitkan dengan kondisi salinitas rendah. Namun, hubungan antara variasi proses dan salinitas tidak secara jelas ditunjukkan secara kuantitatif pada banyak spesies dinoflagellata, dan faktor lingkungan lainnya seperti turbulensi, suhu atau kepadatan dapat mempengaruhi perkembangan kista dan atribut morfologinya (Kokinos & Anderson, 1995).

Di daerah yang dicirikan oleh gradien amplitudo salinitas yang besar seperti muara dan tepi kontinen, hubungan dapat dibangun antara kelimpahan kista dinoflagellata dan salinitas permukaan laut. Hal ini dapat ditunjukkan secara kualitatif, di Muara dan Teluk St. Lawrence (de Vernal & Giroux, 1991). Ini telah diilustrasikan menggunakan analisis multivariat, di barat laut Atlantik Utara (De Vernal *et al.*, 1994). Namun, meskipun hubungan kuantitatif antara kelimpahan kista dinoflagellata dan salinitas jelas di beberapa lingkungan laut, mereka tidak dapat diekstrapolasi secara tegas pada skala hemisfer atau global.

D.2. Suhu

Kista dinoflagellata ditemukan di sedimen laut dari kutub ke lingkungan tropis. Secara umum, keanekaragaman spesies menurun dari daerah tropis ke kutub, meskipun konsentrasi kista dinoflagellata bisa sangat tinggi di laut Arktik dan laut subpolar (Radi & de Vernal, 2008; Vernal *et al.*, 2001). Lebih dari 60 taksa telah ditemukan di Belahan Bumi Utara, tetapi hanya 10 hingga 12 taksa yang umum di laut Arktik. Mereka termasuk taksa oportunistik, seperti *Operculodinium centrocarpum* dan *Brigantedinium* spp. Mereka juga termasuk beberapa taksa yang tampaknya beradaptasi dengan kondisi yang sangat dingin (terutama *Impagidinium pallidum*, kista morfotipe Arktik *Polykrikos* sp., *Islandinium* spp.). Di belahan bumi selatan juga, ada gradien penurunan keanekaragaman menuju daerah kutub di mana beberapa taksa tampaknya mencirikan kondisi dingin (khususnya *Selenopemphix antarctica*; (De Vernal *et al.*, 1997). Dari lintang tinggi ke rendah, peningkatan jumlah

spesies terkait dengan peningkatan suhu. Kelimpahan relatif banyak taksa juga bervariasi dalam kaitannya dengan suhu permukaan laut (SPL), baik tahunan maupun musiman (Marret & Zonneveld, 2003). Analisis multivariat lebih lanjut mendukung pengaruh SST pada taksa dan distribusinya, baik pada skala regional atau hemisfer ((De Vernal *et al.*, 1994, 1997; Marret, 1994; Marret & Zonneveld, 2003; Radi & de Vernal, 2008; Vernal *et al.*, 2001).

Hubungan antara SST dan kelimpahan kista dinoflagellata tidak perlu dipertanyakan lagi. Namun, hubungan ini kemungkinan besar bergantung pada musim. Di lintang tinggi, marak dinoflagellata, yang sering diikuti dengan pembentukan kista, paling sering terjadi selama musim panas setelah maraknya diatom (Matthiessen *et al.*, 2005). Oleh karena itu, dapat diasumsikan bahwa kelimpahan kista dinoflagellata terutama terkait dengan SST musim panas. Namun, dinoflagellata dan populasi kistanya juga tampak bergantung pada perubahan suhu selama siklus tahunan. Siklus hidup keseluruhan dinoflagellata dan produksi kista dapat berlangsung selama beberapa minggu hingga beberapa bulan, tergantung pada taksonnya. Di laut kutub di mana musim es sangat singkat, hanya spesies yang memiliki kemampuan untuk membentuk kista dalam waktu singkat yang dapat berkembang. Kendala musiman di lingkungan intertropis, tetapi mungkin memainkan peran penting dalam menentukan kelimpahan taksa di daerah beriklim sedang. Sebenarnya, distribusi kelimpahan kista dinoflagellata di Atlantik Utara dan laut subpolar dan kutub menunjukkan hubungan antara kelimpahan kista dinoflagellata dan musim, seperti yang diungkapkan oleh perbedaan antara bulan-bulan terdingin dan terpanas (De Vernal *et al.*, 1994; Vernal *et al.*, 2001). Misalnya, beberapa taksa, seperti *Bitectatodinium tepikiense*, tampaknya memerlukan suhu musim panas yang tinggi tetapi mentolerir kondisi musim dingin yang membekukan, sedangkan banyak taksa termofilik lainnya tidak mentolerir gradien suhu dengan amplitudo yang lebar dari musim dingin ke musim panas (misalnya untuk spesies *Impagidinium aculeatum* atau *Spiniferites mirabilis*). Musim juga mungkin merupakan parameter yang memainkan peran utama dalam distribusi dinoflagellata, ekologi dan produksi kista.

E. Rangkuman

Dinoflagellata menghasilkan kista pada berbagai tahap dalam siklus hidupnya. Kista sementara dapat berkembang dalam kondisi lingkungan yang buruk, dan merupakan cara bertahan hidup jangka pendek. Mereka ber dinding tipis, dan tidak mengalami dormansi. Kista istirahat merupakan tahap dorman di mana proses kehidupan normal sangat berkurang. Mereka memiliki cadangan makanan dan mungkin memiliki dinding luar yang tahan. Kista yang beristirahat sejauh ini telah terbukti sebagai hasil dari fusi seksual, di mana mereka disebut kista hipnozotik (yaitu kista istirahat dan zigotik). Seksualitas yang mengarah pada pembentukan zigospora telah diamati pada sembilan belas spesies dan dormansi telah dikonfirmasi secara fisiologis untuk spesies *Scripsiella trochoidea*.

Kista beristirahat mungkin secara geologis dapat diawetkan hingga derajat yang berbeda-beda tergantung pada taksonnya. Namun, hampir semua kista fosil dianggap sebagai kista istirahat, dan dengan kesimpulan terbentuk secara seksual. Untuk kista yang hubungannya dengan tahap kategori belum ditetapkan, afinitas biologis yang disimpulkan diberikan, biasanya ke tingkat genus. Kelimpahan dan pembentukan kista dinoflagellata di perairan dipengaruhi oleh salinitas, suhu dan kandungan nutrisi.

Daftar Pustaka

- Anderson, D. M., Coats, D. W., & Tyler, M. A. (1985). Encystment of the Dinoflagellata *Gyrodinium aureolum*: Temperature and Nutrient Effects. *Journal of Phycology*, 21(2), 200–206. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1985.00200.x>
- Anderson, D. M., & Lindquist, N. L. (1985). Time-course measurements of phosphorus depletion and cyst formation in the dinoflagellata *Gonyaulax tamarensis* Lebour. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 86(5524), 1–13.
- Anderson, D. M., Lively, J. J., Reardon, E. M., & Price, C. A. (1985). Sinking characteristics of dinoflagellata cysts. *Limnology and Oceanography*, 30(5), 1000–1009. <https://doi.org/10.4319/lo.1985.30.5.1000>

- Anderson, D. M., Taylor, C. D., & Armbrust, E. V. (1987). The effects of darkness and anaerobiosis on dinoflagellata cyst germination. *Limnology and Oceanography*, 32(2), 340–351. <https://doi.org/10.4319/lo.1987.32.2.0340>
- Barlow, S. B., & Triemer, R. E. (1988). Alternate life history stages in *Amphidinium klebsii* (Dinophyceae, Pyrrophyta). *Phycologia*, 27(3), 413–420. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-27-3-413.1>
- Basterretxea, G., Garcés, E., Jordi, A., Masó, M., & Tintoré, J. (2005). Breeze conditions as a favoring mechanism of *Alexandrium taylori* blooms at a Mediterranean beach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 62(1–2), 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2004.07.008>
- Bibby, B. T., & Dodge, J. D. (1972). The encystment of a freshwater dinoflagellate: A light and electron-microscopical study. *British Phycological Journal*, 7(1), 85–100. <https://doi.org/10.1080/00071617200650111>
- Blackburn, S. I., Hallegraeff, G. M., & Bolch, C. J. (1989). Vegetative Reproduction and Sexual Life Cycle of the Toxic Dinoflagellata *Gymnodinium Catenatum* From Tasmania, Australia. *Journal of Phycology*, 25(3), 577–590. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1989.tb00264.x>
- Bogus, K., Mertens, K. N., Lauwaert, J., Harding, I. C., Vrielinck, H., Zonneveld, K. A. F., & Versteegh, G. J. M. (2014). Differences in the chemical composition of organic-walled dinoflagellata resting cysts from phototrophic and heterotrophic dinoflagellates. *Journal of Phycology*, 50(2), 254–266. <https://doi.org/10.1111/jpy.12170>
- Bravo, I., & Anderson, D. M. (1994). The effects of temperature, growth medium and darkness on excystment and growth of the toxic dinoflagellata *Gymnodinium catenatum* from northwest Spain. *Journal of Plankton Research*, 16(5), 513–525.
- Bravo, I., & Figueroa, R. I. (2014). Towards an ecological understanding of dinoflagellata cyst functions. *Microorganisms*, 2(1), 11–32. <https://doi.org/10.3390/microorganisms2010011>
- Bravo, I., Fraga, S., Isabel Figueroa, R., Pazos, Y., Massanet, A., & Ramilo, I. (2010). Bloom dynamics and life cycle strategies of two toxic dinoflagellates in a coastal upwelling system (NW Iberian

- Peninsula). *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 57(3–4), 222–234. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2009.09.004>
- Chapman, D. V., Dodge, J. D., & Heaney, S. I. (1982). Cyst Formation in the Freshwater Dinoflagellata *Ceratium Hirundinella* (Dinophyceae). In *Journal of Phycology* (Vol. 18, Issue 1, pp. 121–129). <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1982.tb03165.x>
- De Leeuw, J. W., Versteegh, G. J. M., & Van Bergen, P. F. (2006). Biomacromolecules of algae and plants and their fossil analogues. *Plant Ecology*, 182, 209–233. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-9027-x>
- de Vernal, A., & Giroux, L. (1991). Distribution of organic walled microfossils in recent sediments from the Estuary and Gulf of St. Lawrence: Some aspects of the organic matter fluxes. *The Proceeding of a Workshop/Symposium, The Maurice Lamontagne Institute*, 189–199.
- De Vernal, A., Rochon, A., Turon, J. L., & Matthiessen, J. (1997). Organic-walled dinoflagellata cysts: Palynological tracers of sea-surface conditions in middle to high latitude marine environments. *Geobios*, 30(7), 905–920. [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(97\)80215-X](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(97)80215-X)
- De Vernal, A., Turon, J. L., & Guiot, J. (1994). Dinoflagellata cyst distribution in high-latitude marine environments and quantitative reconstruction of sea-surface salinity, temperature, and seasonality. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 31(1), 48–62. <https://doi.org/10.1139/e94-006>
- DODGE, J. D., & HARLAND, R. (1991). The distribution of planktonic dinoflagellates and their cysts in the eastern and northeastern Atlantic Ocean. *New Phytologist*, 118(4), 593–603. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1991.tb01000.x>
- Ellegaard, M., Lewis, J., & Harding, I. (2002). CYST–THECA RELATIONSHIP, LIFE CYCLE, AND EFFECTS OF TEMPERATURE AND SALINITY ON THE CYST MORPHOLOGY OF GONYAULAX BALTICA SP. NOV. (DINOPHYCEAE) FROM THE BALTIC SEA AREA 1 A new

- species of *Gonyaulax*, here named *Gonyaulax baltica* sp. nov., has been. *Journal of Phycology*, 38, 775–789.
- Figueroa, R. I., Bravo, I., & Garcés, E. (2005). Effects of nutritional factors and different parental crosses on the encystment and excystment of *Alexandrium catenella* (Dinophyceae) in culture. *Phycologia*, 44(6), 658–670. [https://doi.org/10.2216/0031-8884\(2005\)44\[658:EONFAD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2216/0031-8884(2005)44[658:EONFAD]2.0.CO;2)
- Figueroa, R. I., Bravo, I., Garcés, E., & Ramilo, I. (2006). Nuclear features and effect of nutrients on *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae) sexual stages. *Journal of Phycology*, 42(1), 67–77. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00181.x>
- Figueroa, R. I., Garcés, E., & Bravo, I. (2007). Comparative study of the life cycles of *Alexandrium tamutum* and *Alexandrium minutum* (Gonyaulacales, Dinophyceae) in culture. *Journal of Phycology*, 43(5), 1039–1053. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2007.00393.x>
- Figueroa, R. I., Garcés, E., Massana, R., & Camp, J. (2008). Description, Host-specificity, and Strain Selectivity of the Dinoflagellata Parasite *Parvilucifera sinerae* sp. nov. (Perkinsozoa). *Protist*, 159(4), 563–578. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2008.05.003>
- Figueroa, R. I., Rengefors, K., & Bravo, I. (2006). Effects of parental factors and meiosis on sexual offspring of *Gymnodinium nolleri* (Dinophyceae). *Journal of Phycology*, 42(2), 350–362. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00191.x>
- Fritz, L., Anderson, D. M., & Triemer, R. E. (1989). Ultrastructural Aspects of Sexual Reproduction in the Red Tide Dinoflagellata *Gonyaulax Tamarensis*. *Journal of Phycology*, 25(1), 95–107. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1989.00095.x>
- Garcés, E., Masó, M., & Camp, J. (2002). Role of temporary cysts in the population dynamics of *Alexandrium taylori* (Dinophyceae). *Journal of Plankton Research*, 24(7), 681–686. <https://doi.org/10.1093/plankt/24.7.681>
- Gribble, K. E., Anderson, D. M., & Wayne Coats, D. (2009). Sexual and asexual processes in *Protoperidinium steidingeriae* Balech (Dinophyceae), with observations on life-history stages of

- Protoperidinium depressum (Bailey) Balech (Dinophyceae). *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 56(1), 88–103. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2008.00378.x>
- Grzebyk, D., & Berland, B. (1996). Influences of temperature, salinity and irradiance on growth of *Prorocentrum minimum* (Dinophyceae) from the Mediterranean Sea. *Journal of Plankton Research*, 18(10), 1837–1849. <https://doi.org/10.1093/plankt/18.10.1837>
- Hohfeld, I., & Melkonian, M. (1992). Amphiesmal ultrastructure of dinoflagellates: A reevaluation of pellicle formation. *Journal of Phycology*, 28, 82–89.
- Kennaway, G. M., & Lewis, J. M. (2004). An ultrastructural study of hypnozygotes of *Alexandrium* species (Dinophyceae). *Phycologia*, 43(4), 353–363. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-43-4-355.1>
- Kita, T., Fukuyo, Y., Tokuda, H., & Hirano, R. (1985). Life history and ecology of *Goniodoma pseudogoniaulax* (Pyrrophyta) in a rockpool. *Bulletin of Marine Science*, 37(2), 643–651. <https://medium.com/@arifwicaksanaa/pengertian-use-case-a7e576e1b6bf>
- Kokinos, J. P., & Anderson, D. M. (1995). Morphological development of resting cysts in cultures of the marine dinoflagellata *Lingulodinium polyedrum* (= *L. Machaerophorum*). *Palynology*, 19(1), 143–166. <https://doi.org/10.1080/01916122.1995.9989457>
- Kokinos, J. P., Eglinton, T. I., Goñi, M. A., Boon, J. J., Martoglio, P. A., & Anderson, D. M. (1998). Characterization of a highly resistant biomacromolecular material in the cell wall of a marine dinoflagellata resting cyst. *Organic Geochemistry*, 28(5), 265–288. [https://doi.org/10.1016/S0146-6380\(97\)00134-4](https://doi.org/10.1016/S0146-6380(97)00134-4)
- Kremp, A., & Anderson, D. M. (2000). Factors regulating germination of resting cysts of the spring bloom dinoflagellate *Scrippsiella hangoei* from the northern Baltic Sea. *Journal of Plankton Research*, 22(7), 1311–1327. <https://doi.org/10.1093/plankt/22.7.1311>
- Kremp, A., & Parrow, M. W. (2006). Evidence for asexual resting cysts in the life cycle of the marine peridinioid dinoflagellate, *Scrippsiella*

- hangoei. *Journal of Phycology*, 42(2), 400–409. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00205.x>
- Kühn, S. F., & Medlin, L. K. (2005). The systematic position of the parasitoid marine dinoflagellata *Paulsenella vonstoschii* (Dinophyceae) inferred from nuclear-encoded small subunit ribosomal DNA. *Protist*, 156(4), 393–398. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2005.09.002>
- Laabir, M., Amzil, Z., Lassus, P., Masseret, E., Tapilatu, Y., De Vargas, R., & Grzebyk, D. (2007). Viability, growth and toxicity of *Alexandrium catenella* and *Alexandrium minutum* (Dinophyceae) following ingestion and gut passage in the oyster *Crassostrea gigas*. *Aquatic Living Resources*, 20(1), 51–57. <https://doi.org/10.1051/alr:2007015>
- Lindberg, K., Moestrup, Ø., & Daugbjerg, N. (2005). Studies on woloszynskioid dinoflagellates I: *Woloszynskia coronata* re-examined using light and electron microscopy and partial LSU rDNA sequences, with description of *Tovellia* gen. nov. and *Jadwigia* gen. nov. (Tovelliaceae fam. nov.). *Phycologia*, 44(4), 416–440. [https://doi.org/10.2216/0031-8884\(2005\)44\[416:SOWDIW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2216/0031-8884(2005)44[416:SOWDIW]2.0.CO;2)
- Lundgren, V., & Granéli, E. (2011). Influence of altered light conditions and grazers on *Scrippsiella trochoidea* (Dinophyceae) cyst formation. *Aquatic Microbial Ecology*, 63(3), 231–243. <https://doi.org/10.3354/ame01497>
- Marret, F. (1994). Distribution of dinoflagellata cysts in recent marine sediments from the east Equatorial Atlantic (Gulf of Guinea). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 84(1–2), 1–22. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(94\)90038-8](https://doi.org/10.1016/0034-6667(94)90038-8)
- Marret, F., Leroy, A., Chalie, F., & Gasse, F. (2004). Marret *et al.* *Review of Palaeobotany and Palynology*, 129(1–2), 1–20.
- Marret, F., & Zonneveld, K. A. F. (2003). Atlas of modern organic-walled dinoflagellata cyst distribution. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 125(1–2), 1–200. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(02\)00229-4](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(02)00229-4)

- Matsuoka, K., & Fukuyo, Y. (2000). *Technical guide for modern dinoflagellata cyst study*. WESTPAC-HAB/WESTPAC/IOC. http://www.researchgate.net/publication/228587234_Technical_guide_for_modern_dinoflagellate_cyst_study
- Matthiessen, J., Vernal, A., Head, M., Okolodkov, Y., Zonneveld, K., & Harland, R. (2005). Modern organic-walled dinoflagellata cysts in arctic marine environments and their (paleo-) environmental significance. *Paläontologische Zeitschrift*, 79(1), 3–51. <https://doi.org/10.1007/bf03021752>
- McNown, J. S., & Malaika, J. (1950). Effects of particle shape on settling velocity at low Reynolds numbers. *Transactions, American Geophysical Union*, 31(1), 74–82.
- Mertens, K., Ribeiro, S., Bouimetarhan, I., Caner, H., Combourieu-Nebout, N., Dale, B., De Vernal, A., Ellegaard, M., Filipova, M., Godhe, A., Goubert, E., Grosfjeld, K., Holzwarth, U., Kotthoff, U., Leroy, S. A. G., Londeix, L., Marret, F., Matsuoka, K., Mudie, P. J., ... Louwye, S. (2009). Process length variation in cysts of a dinoflagellate, *Lingulodinium machaerophorum*, in surface sediment: investigating its potential as salinity proxy. *Marine Micropaleontology*, 70, 54–69.
- Mertens, K. N., Rengefors, K., Moestrup, Ø., & Ellegaard, M. (2012). A review of recent freshwater dinoflagellata cysts: Taxonomy, phylogeny, ecology and palaeocology. *Phycologia*, 51(6), 612–619. <https://doi.org/10.2216/11-89.1>
- Miyazono, A., Nagai, S., Kudo, I., & Tanizawa, K. (2012). Viability of *Alexandrium tamarense* cysts in the sediment of Funka Bay, Hokkaido, Japan: Over a hundred year survival times for cysts. *Harmful Algae*, 16, 81–88. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2012.02.001>
- Montresor, M., Nuzzo, L., & Mazzocchi, M. G. (2003). Viability of dinoflagellata cysts after the passage through the copepod gut. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 287(2), 209–221. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(02\)00549-X](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(02)00549-X)
- Mudie, P. J., Aksu, A. E., & Yasar, D. (2001). Late Quaternary dinoflagellata cysts from the Black, Marmara and Aegean seas:

- Variations in assemblages, morphology and paleosalinity. *Marine Micropaleontology*, 43(1–2), 155–178. [https://doi.org/10.1016/S0377-8398\(01\)00006-8](https://doi.org/10.1016/S0377-8398(01)00006-8)
- Mudie, P. J., Harland, R., Matthiessen, J., & De Vernal, A. (2001). Marine dinoflagellata cysts and high latitude Quaternary paleoenvironmental reconstructions: An introduction. *Journal of Quaternary Science*, 16(7), 595–602. <https://doi.org/10.1002/jqs.660>
- Mudie, P. J., Rochon, A., Aksu, A. E., & Gillespie, H. (2002). Dinoflagellata cysts, freshwater algae and fungal spores as salinity indicators in Late Quaternary cores from Marmara and Black seas. *Marine Geology*, 190(1–2), 203–231. [https://doi.org/10.1016/S0025-3227\(02\)00348-1](https://doi.org/10.1016/S0025-3227(02)00348-1)
- Nehring, S. (1997). Dinoflagellata Resting Cysts from Recent German Coastal Sediments. *Botanica Marina*, 40(1–6), 307–324. <https://doi.org/10.1515/botm.1997.40.1-6.307>
- Parrow, M. W., & Burkholder, J. A. M. (2004). The sexual life cycles of *Pfiesteria piscicida* and cryptoperidiniopsoids (Dinophyceae). *Journal of Phycology*, 40(4), 664–673. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2004.03202.x>
- Radi, T., & de Vernal, A. (2008). *Dinocyst distribution insurface sediment from the northeastern Pacific Margin (40-60oN) in relation to hydrographic conditions, productivity and upwelling* (Vol. 128). University of Montreal, Quebec, Canada.
- Rengefors, K., & Anderson, D. M. (1998). Environmental and endogenous regulation of cyst germination in two freshwater dinoflagellates. *Journal of Phycology*, 34(4), 568–577. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1998.340568.x>
- Rintala, J. M., Spilling, K., & Blomster, J. (2007). Temporary cyst enables long-term dark survival of *Scrippsiella hangoei* (Dinophyceae). *Marine Biology*, 152(1), 57–62. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0652-x>
- Smayda, T. J., & Trainer, V. L. (2010). Dinoflagellata blooms in upwelling systems: Seeding, variability, and contrasts with diatom bloom

- behaviour. *Progress in Oceanography*, 85(1–2), 92–107. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2010.02.006>
- Tillmann, U., John, U., & Cembella, A. (2007). On the allelochemical potency of the marine dinoflagellata *Alexandrium ostenfeldii* against heterotrophic and autotrophic protists. *Journal of Plankton Research*, 29(6), 527–543. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbm034>
- Toth, G. B., Norén, F., Selander, E., & Pavia, H. (2004). Marine dinoflagellates show induced life-history shifts to escape parasite infection in response to water-borne signals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1540), 733–738. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2654>
- Vernal, A. de, Henry, M., Matthiessen, J., Mudie, P. J., Rochon, A., Boessenkool, K. P., Eynaud, F., Grøsfjeld, K., Guiot, J., Hamel, D., Harland, R., Head, M. J., Kunz-Pirrung, M., Levac, E., Loucheur, V., Peyron, O., Pospelova, V., Radi, T., Turon, J. L., & Voronina, E. (2001). Dinoflagellata cyst assemblages as tracers of sea-surface conditions in the Northern North Atlantic, Arctic and sub-Arctic seas: The new “n = 677” data base and its application for quantitative palaeoceanographic reconstruction. *Journal of Quaternary Science*, 16(7), 681–698. <https://doi.org/10.1002/jqs.659>
- Vernal, A. de, & Marret, F. (2007). Chapter Nine Organic-Walled Dinoflagellata Cysts: Tracers of Sea-Surface Conditions. *Developments in Marine Geology*, 1(07), 371–408. [https://doi.org/10.1016/S1572-5480\(07\)01014-7](https://doi.org/10.1016/S1572-5480(07)01014-7)
- Versteegh, G. J. M., Blokker, P., Bogus, K. A., Harding, I. C., Lewis, J., Oltmanns, S., Rochon, A., & Zonneveld, K. A. F. (2012). Infra red spectroscopy, flash pyrolysis, thermally assisted hydrolysis and methylation (THM) in the presence of tetramethylammonium hydroxide (TMAH) of cultured and sediment-derived *Lingulodinium polyedrum* (Dinoflagellata) cyst walls. *Organic Geochemistry*, 43, 92–102. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2011.10.007>
- Versteegh, G. J. M., Blokker, P., Wood, G. D., Collinson, M. E., Sinninghe Damsté, J. S., & De Leeuw, J. W. (2004). An example

- of oxidative polymerization of unsaturated fatty acids as a preservation pathway for dinoflagellata organic matter. *Organic Geochemistry*, 35(10), 1129–1139. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2004.06.012>
- Von Stosch, H. A. (1973). Observations on vegetative reproduction and sexual life cycles of two freshwater dinoflagellates, *Gymnodinium pseudopalustre* Schiller and *Woloszynskia apiculata* sp. Nov. *British Phycological Journal*, 8(2), 105–134. <https://doi.org/10.1080/00071617300650141>
- Wall, D. (1971). Biological problems concerning fossilizable dinoflagellates. *Geoscience and Man*, 3(1), 1–15. <https://doi.org/10.1080/00721395.1971.9989704>
- Wall, D., Dale, B., Lohmann, G., & Smith, W. K. (1977). The environmental and climatic distribution of dinoflagellata cysts in the North and South Atlantic and adjacent seas. *Marine Micropaleontology*, 30(3933), 319–343.
- Xiaoping, G., Dodge, J. D., & Lewis, J. (1989). An ultrastructural study of planozygotes and encystment of a marine dinoflagellate, *Scrippsiella* sp. *British Phycological Journal*, 24(2), 153–165. <https://doi.org/10.1080/00071618900650151>
- Zonneveld, K. A. F., & Susek, E. (2007). Effects of temperature, light and salinity on cyst production and morphology of *Tuberculodinium vancampoae* (the resting cyst of *Pyrophacus steinii*). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 145(1–2), 77–88. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2006.09.001>



BAB 4

EVOLUSI DINOFLAGELLATA

A. Data Palaeontologi

Tak terbantahkan, fosil struktural dinoflagellata paling awal adalah kista yang berasal dari periode Trias (spesies *Suessia swabiana*, 200 juta tahun yang lalu [Ma]), dengan beberapa kemungkinan masuk ke periode Permian (Fensome *et al.*, 1996). Beberapa spesimen Silur (-410Ma) telah dikaitkan dengan kelompok tersebut, tetapi hubungan kekerabatannya tidak pasti (Delwiche, 2007). Organisme Jurassic yang lebih rendah dengan morfologi modern berlimpah, dan ada diversifikasi dinoflagellata selama periode ini, dengan keragaman mencapai maksimum (secara substansial melebihi keragaman modern) di periode Cretaceous. Meskipun dinoflagellata tersebar luas dan penting bagi lingkungan di lingkungan modern, mereka tampaknya tidak memiliki keragaman maupun kelimpahan absolut yang dicapai pada periode Cretaceous. Jadi, meskipun spesimen struktural yang menyerupai dinoflagellata modern dapat meluas sejauh Silur, diversifikasi utama kelompok ini terjadi pada periode Jurassic dan Cretaceous (Delwiche, 2007; Falkowski *et al.*, 2004). Perlu dicatat bahwa banyak dinoflagellata modern yang terdokumentasi dengan baik dan diduga tidak mampu bertahan dengan baik, mengingat hanya sekitar 13% dinoflagellata modern yang diketahui membentuk kista (Fensome *et al.*, 1996). Ada kemungkinan bahwa keragaman dinoflagellata pada periode Cretaceous yang tampak berlimpah dan memiliki bentuk-bentuk yang bervariasi hanya mewakili sebagian kecil dari keragaman dinoflagellata dari periode Cretaceous yang sebenarnya.

Berdasarkan *biomarker* sedimen menunjukkan bahwa dinoflagellata mungkin jauh lebih tua dari struktur fosil mereka (Knoll *et*

al., 2007; Moldowan & Talyzina, 1998). *Dinosteroid triaromatik*, yang dianggap sebagai karakteristik dinoflagellata, telah terbukti melimpah secara lokal di sedimen Ordovisium (lebih dari 450Ma) dan dapat dideteksi dengan baik hingga periode Proterozoikum. Salah satu faktor yang memperumit studi fosil dinoflagellata adalah kemampuan dinding sel vegetatif kurang mampu untuk bertahan dari fosilisasi. Hampir semua spesies dinoflagellata membentuk kista resisten mengandung dinosporin, senyawa seperti sporopollenin yang mampu bertahan sangat tahan lama di dalam sedimen selama bertahun-tahun (Anderson *et al.*, 2002; McGillicuddy *et al.*, 2003) dan dianggap bertanggung jawab atas kemampuan dinoflagellata pembentuk kejadian marak alga beracun ketika kondisi lingkungan yang sesuai. Kista tersebut terbentuk secara internal di dalam sel dinoflagellata, dan hubungan antara struktur ini dan sel vegetatif seringkali sulit untuk dibedakan.

Acritarchs, menurut definisi, adalah mikrofosil tanpa diketahui kepemilikannya (Evitt, 1963). Ada keragaman *acritarch* yang cukup besar di sedimen periode Ordovisium, Silur, dan Devon, dan beberapa penulis telah mencoba menghubungkannya dengan dinoflagellata. Dari sedimen periode Jurassic dan Cretaceous ditemukan seperti kista *acritarch* (yaitu, histrikosfer) dan telah jelas terbukti merupakan kista dinoflagellata dan tidak dianggap lagi sebagai *acritarchs* (Colbath & Grenfell, 1995). Sebuah korelasi telah dicatat antara kehadiran dinosteroid triaromatik dan kelimpahan *acritarch* (Meng *et al.*, 2005; Moldowan *et al.*, 1996), menyiratkan bahwa *acritarchs* ini mungkin leluhur kista dinoflagellata. Namun, sejumlah pertanyaan penting tetap tidak terjawab, termasuk apakah *acritarchs* sendiri adalah sumber dinosteroid, dasar kimia untuk asosiasi ini (apakah dinosteroid triaromatik dimasukkan ke dalam dinosporin), dan rincian jalur metabolisme yang bertanggung jawab untuk produksi dinosteroid.

Berdasarkan pengamatan sedimen periode Jurassic menunjukkan kista yang terdapat di sedimen periode itu merupakan diversifikasi dinoflagellata modern. Kista dan lempeng teka terutama dibentuk oleh dinoflagellata fotosintesis. Oleh karena itu, ada bias kuat yang mendukung bentuk fotosintesis dalam catatan fosil. Satu hipotesis yang masuk akal

adalah bahwa radiasi Jurassic mencerminkan perolehan plastid tipe peridinin oleh dinoflagellata.

B. Filogeni Dinoflagellata

Alveolat (yaitu, taksa dengan berbatasan vesikel alveolar-alveoli-terletak di bawah membran plasma dan mikropori melalui permukaan sel) adalah monofiletik dan terdiri dari tiga subkelompok yang sangat beragam dan memiliki karakter morfologis yang khas: *ciliates*, dinoflagellata, dan *apicomplexans* (Cavalier-Smith, 1993; Leander & Keeling, 2003; Patterson, 1999). Dinoflagellata lebih dekat hubungannya dengan *apicomplexans* daripada ciliate, seperti yang telah ditunjukkan oleh filogeni molekuler dari beberapa penanda yang berbeda (Cavalier-Smith, 1993; Fast *et al.*, 2002; Leander & Keeling, 2003). Garis keturunan dinoflagellata terdiri dari perkinsid, sekelompok parasit intraseluler yang membentuk garis keturunan awal dari garis keturunan taksa parasit lainnya (dikenal sebagai *clades* alveolat laut) dan yang hidup bebas (yaitu, dinokariotik) dinoflagellata. Perkinsids secara filogenetik merupakan asal dari garis keturunan dinoflagellata dan berbagi karakteristik homolog dengan taksa dari garis keturunan apicomplexan (Garcés & Hoppenrath, 2010; Leander & Hoppenrath, 2008; Leander & Keeling, 2003).

Pemahaman yang lebih baik tentang garis keturunan ini sangat penting untuk menyimpulkan tahap awal evolusi alveolat (Cavalier-Smith & Chao, 2004; Kuvardina *et al.*, 2002; Leander & Keeling, 2003) dan khususnya evolusi dinoflagellata (Bachvaroff *et al.*, 2014; Hoppenrath & Leander, 2009). Keanekaragaman dalam kelompok alveolat laut (MAG I & II) pertama kali ditunjukkan dengan survei sekuensing lingkungan laut (Díez *et al.*, 2001; López-García *et al.*, 2001; Takishita *et al.*, 2007). Kemudian, takson parasit yang dikenal secara morfologis, *Eudubosquella* (sebagai *Dubosquella*), diidentifikasi sebagai anggota Grup I (COATS, 1988; Coats *et al.*, 2012; Harada *et al.*, 2007). Alveolat kelompok II telah diidentifikasi sebagai syndineans, sebuah takson yang terdiri dari beberapa genera parasite (Coats, 1999; Skovgaard *et al.*, 2007). Ada perbedaan pendapat tentang apakah akan memasukkan kedua kelompok ini ke dalam dinoflagellata atau menganggapnya sebagai garis keturunan yang terpisah dari dinoflagellata. Moreira & Lopez-Garcia (2002), menyarankan bahwa

mereka jelas berbeda dari dinoflagellata, dan karakteristik morfologi, struktural, dan siklus hidup mereka sama sekali berbeda dengan dinoflagellata. Ellobiopsid tampaknya merupakan klad/garis keturunan yang sangat berbeda dari garis keturunan dinoflagellata (GÓmez *et al.*, 2009). Kerabat terdekat dari dinoflagellata yang telah diklasifikasikan sebagai dinoflagellata di masa lalu adalah *Oxyrrhis*. Karena perbedaan yang signifikan dalam fitur penting seperti flagel (tidak ada flagel melintang khas dinoflagellata) dan organisasi inti sel (misalnya, gelendong mitosis intranuklear) dan posisinya dalam analisis filogenetik molekuler, *Oxyrrhis* diklasifikasikan sebagai pre-dinoflagellata atau protalveolat (Saldarriaga *et al.*, 2003). Filogeni multigen secara konsisten menemukan percabangan *Oxyrrhis* sebagai anggota awal garis keturunan dinoflagellata antara perkinsid dan dinoflagellata (Bachvaroff *et al.*, 2014; Slamovits *et al.*, 2007) menunjukkan percabangan *Oxyrrhis* kekerabatan yang sangat dekat antara perkinsid dan syndinia. Monophyly dinoflagellata telah diverifikasi dalam analisis filogenetik yang berbeda (Bachvaroff *et al.*, 2014; Cavalier-Smith, 1993; Leander & Keeling, 2003; Maroteaux *et al.*, 1985; Orr *et al.*, 2012; Saldarriaga *et al.*, 2003).

Analisis filogenetik molekuler dari sebagian besar organisme fotosintesis sangat bergantung pada data kloroplas, terutama peta genom plastid, serta analisis urutan gen dari gen plastid *rbcL* dan *atpB* (yang mengkode subunit besar bentuk I ribulosa-1, 5-bifosfat karboksilase/oksigenas, atau “rubisco”, dan subunit beta ATPase, masing-masing). Tak satu pun dari ini sesuai untuk analisis filogenetik dinoflagellata. Pertama, karena banyak dinoflagellata tidak berfotosintesis, dan beberapa spesies fotosintesis bergantung pada plastida yang diperoleh secara independen, filogeni plastid di dinoflagellata tidak melacak filogeni sel inang (Hoppenrath, 2016). Kedua, bahkan di antara dinoflagellata berpigmen peridinin, genom plastid sangat termodifikasi, dengan tingkat evolusi urutan yang sangat tinggi (H. Zhang *et al.*, 2007). Lebih lanjut, pada dinoflagellata berpigmen peridin, rubisco adalah rubisco bentuk II yang disandikan dengan inti sel yang unik di antara fototrof oksigenik (Hoppenrath, 2016). Akibatnya, beberapa alat untuk analisis filogenetik molekuler dinoflagellata tidak tersedia.

Lokus yang paling banyak digunakan untuk tujuan filogenetik adalah berbagai operon ribosom (rDNA), khususnya daerah yang mengkode subunit kecil (SSU) dan besar (LSU) ribosom, dan pada tingkat yang lebih rendah dan daerah *spacer* transkripsi internal (ITS). SSU rDNA adalah lokus dominan untuk filogeni “universal” dan telah diurutkan dari berbagai organisme, termasuk dinoflagellata. Filogeni berdasarkan molekul ini sering memiliki cabang internal yang sangat pendek, dengan keragaman cabang pendek dan panjang dalam dinoflagellata (Daughberg *et al.*, 2000; Saldarriaga *et al.*, 2001), dan sensitif terhadap metode analisis (Saldarriaga *et al.* 2001).

Jika evolusi molekuler seperti perputaran jam, maka orang akan mengharapkan semua taksa memiliki jarak yang sama ke akar pohon. Jelas bahwa urutan evolusi jarang seperti perputaran jam, tetapi data rDNA dinoflagellata sangat bervariasi. Filogeni rDNA Dinoflagellata biasanya menunjukkan kelompok taksa cabang panjang dan taksa cabang pendek. Di antara cabang-cabang pendek ini ada informasi filogenetik yang kompleks yang sulit dikenali (Saunders *et al.*, 1997). Namun, pertanyaan yang lebih mendasar adalah apakah mungkin untuk menempatkan taksa bercabang panjang dengan benar pada pohon filogenetik? Dinoflagellata bercabang panjang sering dikelompokkan bersama sampai tingkat tertentu, tetapi sulit untuk meyakini apakah ini mencerminkan filogeni, dan filogeni molekuler dinoflagellata dalam beberapa hal sulit untuk dibandingkan dengan filogeni tradisional (Taylor, 2004). Situasi ini semakin diperumit oleh dengan adanya variasi yang lebih kompleks dalam mode urutan evolusi seperti yang dicatat pada gen plastid dinoflagellata (Shalchian-Tabrizi *et al.*, 2006).

C. Karakter Evolusi Dinoflagellata

Untuk lebih memahami hubungan spesies dalam genus atau antara genera, karakter morfologi perlu dikombinasikan dengan analisis filogenetik molekuler. Pemetaan ciri-ciri morfologi pada pohon filogenetik dapat membantu untuk memahami karakter evolusi khusus dalam garis keturunan dan hubungan antar taksa.

Struktur permukaan apikal ditemukan pada dinoflagellata *athecate* telah menjadi ciri yang penting secara filogenetik. Selain itu, kloroplas

dapat menjadi ciri pada tingkat genera, seperti pada spesies *Karenia* dan *Lepidodinium*, dan tingkat spesies, seperti pada *Gymnodinium*, *Amphidinium*, dan *Polykrikos* (Hansen *et al.*, 2007; Hoppenrath & Leander, 2007; Jørgensen *et al.*, 2004; Salas *et al.*, 2004). Ciri khusus seperti pembentukan koloni semu (dalam *Polikrikoid*) dan kepemilikan organel kompleks (dalam Warnowiids) adalah inovasi evolusioner yang hanya ditemukan pada beberapa dinoflagellata *athecate* (Hoppenrath & Leander, 2007, 2009; Kang *et al.*, 2011). Karakter evolusi pada Dinoflagellata prorocentroid sulit dipahami khususnya pada genus (Grzebyk *et al.*, 1998; Hoppenrath *et al.*, 2013; Leander & Hoppenrath, 2008; Murray *et al.*, 2009). Hipotesis mengenai karakter evolusi taksa dinophysoid berdasarkan ciri morfologi (Hoppenrath, 2016). Kerangka hipotesis untuk memahami karakter evolusi dinoflagellata dinophysoid sebelumnya berdasarkan garis keturunan dinophysoid (Hoppenrath & Leander, 2007). Hubungan antara dinophysoid dan dinoflagellata prorocentroid di dalam pohon filogenetik dinoflagellata ditemukan oleh (Murray *et al.*, 2009). Genus bentik laut (Pseud) *Adenoides* (Hoppenrath *et al.*, 2013) bisa menjadi takson yang menarik untuk topik ini. Sejauh ini keragaman dinoflagellata yang tidak terdeskripsikan secara morfologis dari sekuens terkait *Adenoides* telah terdeteksi dalam sampel planktonik laut (Stern *et al.*, 2010) yang dapat membantu untuk meningkatkan studi filogenetik masa depan dari garis keturunan ini. Memahami karakter evolusi dan morfologi kista istirahat untuk *Proto-peridinium sensu* saat ini sedang diselidiki secara intensif untuk lebih memahami hubungan antara teka dan kista dinoflagellata (Gu *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2014; Matsuoka *et al.*, 2006; Mertens *et al.*, 2013).

D. Plastida Dinoflagellata

Sebagian besar dinoflagellata berfotosintesis menggabungkan plastid berpigmen “tipe peridinin” dengan karotenoid, bersama dengan klorofil a dan c. Pigmen terikat pada protein dan bersama-sama membentuk kompleks yang larut dalam air. Plastid tipe peridinin dikelilingi oleh tiga membran, yang kesemuanya terletak relatif rapat di sekitar plastid, tidak memiliki ribosom, dan kloroplas tidak membentuk retikulum endoplasma (RE) yang jelas seperti heterokont, haptofit, dan

cryptomonads. Plastida dinoflagellata (seperti semua alga selain alga merah, hijau, dan glaucocystophytes) dianggap bahan sekunder yang berasal dari eukariota lain (Delwiche, 2007). Kesamaan pigmentasi antara dinoflagellata, heterokont, haptophytes, dan cryptomonads (semuanya mengandung klorofil c) telah lama diketahui, dan telah lama diduga bahwa taksa ini harus diklasifikasikan bersama sebagai “chromophytes” (Delwiche, 2007). Namun, kesamaan di antara organisme ini terutama dari sifat plastid mereka. Akibatnya, konsep kromofit menjadi tidak sesuai ketika sifat endosimbiosis plastida memperjelas kemungkinan bahwa sifat-sifat ini mencerminkan endosimbion, bukan inang. Juga ada banyak kerabat dekat nonfotosintetik dari dinoflagellata dan heterokont. (Cavalier-Smith, 1999) menduga bahwa evolusi aparatus polipeptida yang ditemukan di kloroplas dan mitokondria (dan akibatnya asal usul organel endosimbiotik) merupakan peristiwa yang sangat langka dan atas dasar itu mereka mengusulkan keberadaan supergrup eukariotik, “kromal-veolat”. Jika hipotesis chromalveolate benar (Cavalier-Smith, 1999), maka dinoflagellata, bersama dengan kerabatnya Apicomplexa dan ciliate, memiliki nenek moyang yang sama dengan alga yang mengandung klorofil c lainnya (heterokont, haptophytes, dan cryptomonads). Implikasi dari hipotesis ini sangat luas, dan data yang memuatnya kontradiktif dan membingungkan (Bodyl, 2005; Keeling, 2004).

Sebuah elemen penting dari hipotesis chromalveolate bahwa tidak hanya garis keturunan sel inang dianggap monofiletik tetapi juga nenek moyang mereka dianggap memiliki plastid (Cavalier-Smith, 1999; Grzebyk *et al.*, 2003). Beberapa kelompok kromalveolat adalah nonfotosintetik dan tidak diduga sebelumnya telah berfotosintesis. Di antaranya adalah heterokonts nonfotosintetik, termasuk oomycetes, labyrinthulomycetes, bicosoecids, dan opalinids, dan alveolat (yang terakhir termasuk ciliate dan dinoflagellata nonphotosynthetic). Salah satu akibat dari hipotesis ini adalah bahwa harus ada sejumlah besar gen endosimbion yang tersisa dalam genom inti sel organisme ini. Hal ini diprediksi karena sejumlah besar gen endosimbion ditemukan dalam genom inti fototrof; ini tampaknya ditransfer pada awal evolusi plastida (Palmer & Delwiche, 1998), dan ini memainkan peran dalam fungsi seluler yang tidak berhubungan langsung dengan plastid itu sendiri. Jadi, ketika

fotosintesis hilang, seseorang tidak akan memprediksi hilangnya semua gen yang diturunkan dari endosimbion. Studi genom inti sel kromalveolat nonfotosintetik akan membantu mengevaluasi prediksi ini.

Plastid tipe peridinin menyerupai plastid dari heterokont, haptophytes, dan cryptomonads. Selain keberadaan klorofil c, yang tidak diketahui dimiliki alga merah, plastida ini memiliki tilakoid dalam tiga kelompok, dan penyimpanan polisakarida (pati dalam dinoflagellata) disimpan di luar plastida. Namun, tidak seperti kelompok-kelompok itu, lumen plastid dipisahkan dari sitosol oleh tiga membran, dan tidak ada ER kloroplas yang jelas (sistem membran yang dianggap sesuai dengan vakuola makanan sel inang).

Tidak seperti semua eukariota fotosintesis lainnya, fiksasi karbon dilakukan oleh rubisco bentuk II yang dikodekan dalam genom inti sel (Rowan *et al.*, 1996; Whitney *et al.*, 1995). Rubisco jenis ini unik untuk dinoflagellata yang mengandung peridinin dan rubisco di kelompok alga lain terkait dengan fotosintesis anoksigenik. Pada organisme yang kinetika enzimnya telah dikarakterisasi, rubisco bentuk II dapat memfiksasi karbon dengan sangat cepat tetapi sangat sensitif terhadap keberadaan oksigen. Dinoflagellata adalah satu-satunya organisme yang diketahui menggunakan enzim ini dalam fotosintesis oksigenik, dengan bantuan mekanisme pengikatan karbon (Kaplan & Reinhold, 1999). Rubisco bentuk II ini tampaknya merupakan contoh dari transfer gen horizontal yang telah (Delwiche & Palmer, 1996; Paoli *et al.*, 1998).

Keunikan lain dari tipe plastid peridinin adalah kurangnya genom plastid kanonik yang koheren. Banyak gen plastid tampaknya dikodekan oleh gen tunggal *minicircles* (Barbrook *et al.*, 2001; Z. Zhang *et al.*, 1999), dan tidak ada genom plastid khusus yang pernah terdeteksi. Meskipun *messenger RNA* telah dilokalisasi ke plastid, dan DNA telah terbukti ada, ada juga bukti bahwa *minicircles* dikodekan dalam genom inti sel setidaknya pada beberapa spesies (Laatsch *et al.*, 2004). Namun, relatif sedikit spesies yang telah diperiksa, dan tidak satu pun dari spesies ini telah dipelajari secara rinci seperti yang diharapkan dalam studi biologi molekuler tumbuhan dan hewan.

Tidak mengherankan bahwa beberapa dinoflagellata berpigmen dan memiliki plastida selain plastid tipe peridinin mampu melakukan

fagotrofi (Bhattacharya *et al.*, 2004; Keeling, 2004). Beberapa spesies (misalnya, *Pyrocystis lunula*) memiliki tahap vegetatif dengan dinding sel tebal yang mungkin menghalangi fagositosis, tetapi sebagian besar spesies fotosintesis juga dapat berfungsi sebagai predator. Plastida tipe nonperidinin diperoleh melalui endosimbiosis sekunder (atau tersier) dan termasuk plastida yang berasal dari ganggang hijau, haptophytes, dan kriptomonad, serta heterokont (Chesnick *et al.*, 1997; Jenks & Gibbs, 2000). Tidak jelas mengapa dinoflagellata, sendirian di antara alga *mixotrophic*, memperoleh beberapa jenis plastida yang berbeda. Satu hipotesis adalah bahwa sifat genom plastid yang sangat tereduksi digabungkan dengan jumlah yang besar dari gen yang disandikan inti sel, gen yang diekspresikan plastid telah membuat genom plastid hampir tidak diperlukan. Genom inti sel dinoflagellata memiliki kemampuan yang sangat fleksibel untuk mendukung plastida endosimbiotik, maka orang dapat memprediksi bahwa plastida tipe non-peridinin pada dinoflagellata akan mengimpor protein yang berasal dari garis keturunan. diturunkan dan dikodekan dalam genom plastid. Salah satu kelemahan yang jelas dari hipotesis ini adalah bahwa jenis plastid “minor” pada dinoflagellata ini mempertahankan karakter khas dari garis keturunan dari mana mereka berasal dan menunjukkan bahwa gen kunci yang menentukan biokimia, pigmentasi, dan ultrastruktur telah berjalan bersama plastid. Akibatnya keragaman jenis plastid yang tinggi pada dinoflagellata dibandingkan dengan taksa lain tetap tidak dapat dijelaskan.

E. Rangkuman

Keragaman dinoflagellata pada periode Cretaceous yang berlimpah dan memiliki bentuk-bentuk yang bervariasi hanya mewakili sebagian kecil dari keragaman dinoflagellata dari periode Cretaceous. Berdasarkan *biomarker* sedimen menunjukkan bahwa dinoflagellata mungkin jauh lebih tua dari struktur fosil mereka. Hampir semua spesies dinoflagellata membentuk kista resisten mengandung dinosporin, senyawa seperti sporopollenin yang mampu bertahan sangat tahan lama di dalam sedimen selama ratusan tahun. Berdasarkan pengamatan sedimen periode Jurassic menunjukkan kista yang terdapat di sedimen periode itu merupakan diversifikasi dinoflagellata modern.

Lokus yang paling banyak digunakan untuk tujuan filogenetik adalah berbagai operon ribosom (rDNA), khususnya daerah yang mengkode subunit kecil (SSU) dan besar (LSU) ribosom, dan pada tingkat yang lebih rendah dan daerah *spacer* transkripsi internal (ITS). SSU rDNA adalah lokus dominan untuk filogeni “universal” dan telah diurutkan dari berbagai organisme, termasuk dinoflagellata. Untuk lebih memahami hubungan spesies dalam genus atau antara genera, karakter morfologi perlu dikombinasikan dengan analisis filogenetik molekuler. Pemetaan ciri-ciri morfologi pada pohon filogenetik dapat membantu untuk memahami karakter evolusi khusus dalam garis keturunan dan hubungan antar taksa.

Daftar Pustaka

- Anderson, D., Glibert, P., & Burkholder, J. (2002). Miller-D-0476-Article-harmful-algal-blooms-and-eutrophication.pdf. In *Estuarine Research* (Vol. 25, Issue 4b, pp. 704–726).
- Bachvaroff, T. R., Gornik, S. G., Concepcion, G. T., Waller, R. F., Mendez, G. S., Lippmeier, J. C., & Delwiche, C. F. (2014). Dinoflagellata phylogeny revisited: Using ribosomal proteins to resolve deep branching dinoflagellata clades. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 70(1), 314–322. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.10.007>
- Barbrook, A. C., Symington, H., Nisbet, R. E. R., Larkum, A., & Howe, C. J. (2001). Organisation and expression of the plastid genome of the dinoflagellata *Amphidinium operculatum*. *Molecular Genetics and Genomics*, 266(4), 632–638. <https://doi.org/10.1007/s004380100582>
- Bhattacharya, D., Yoon, H. S., & Hackett, J. D. (2004). Photosynthetic eukaryotes unite: Endosymbiosis connects the dots. *BioEssays*, 26(1), 50–60. <https://doi.org/10.1002/bies.10376>
- Bodyl, A. (2005). Do plastid-related characters support the chromalveolate hypothesis? *Journal of Phycology*, 41(3), 712–719. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2005.00091.x>

- Cavalier-Smith, T. (1993). Kingdom protozoa and its 18 phyla. In *Microbiological Reviews* (Vol. 57, Issue 4). <https://doi.org/10.1128/mr.57.4.953-994.1993>
- Cavalier-Smith, T. (1999). Principles of protein and lipid targeting in secondary symbiogenesis: Euglenoid, dinoflagellate, and sporozoan plastid origins and the eukaryote family tree. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 46(4), 347–366. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1999.tb04614.x>
- Cavalier-Smith, T., & Chao, E. E. (2004). Protalveolate phylogeny and systematics and the origins of Sporozoa and dinoflagellates (phylum Myzozoa nom. nov.). *European Journal of Protistology*, 40(3), 185–212. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2004.01.002>
- Chesnick, J. M., Kooistra, W. H. C. F., Wellbrock, U., & Medlin, L. K. (1997). Ribosomal RNA analysis indicates a benthic pennate diatom ancestry for the endosymbionts of the dinoflagellates *Peridinium foliaceum* and *Peridinium balticum* (Pyrrhophyta). *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 44(4), 314–320. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1997.tb05672.x>
- Coats, D. W. (1999). Parasitic life styles of marine dinoflagellates. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 46(4), 402–409. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1999.tb04620.x>
- COATS, D. W. (1988). *Duboscquella cachoni* N. Sp., a Parasitic Dinoflagellata Lethal to Its Tintinnine Host *Eutintinnus pectinis*. *The Journal of Protozoology*, 35(4), 607–617. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1988.tb04159.x>
- Coats, D. W., Bachvaroff, T. R., & Delwiche, C. F. (2012). Revision of the family Duboscquellidae with description of *Euduboscquella crenulata* n. gen., n. sp. (Dinoflagellata, Syndinea), an intracellular parasite of the ciliate *Favella panamensis* Kofoid & Campbell. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 59(1), 1–11. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2011.00588.x>
- Colbath, G. K., & Grenfell, H. R. (1995). Review of biological affinities of Paleozoic acid-resistant, organic-walled eukaryotic algal microfossils (including “acritarchs”). *Review of Palaeobotany and*

- Palynology*, 86(3–4), 287–314. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(94\)00148-D](https://doi.org/10.1016/0034-6667(94)00148-D)
- Daughberg, N., Hansen, G., Larsen, J., & Moestrup, O. (2000). Phylogeny of some of the major genera of dinoflagellata based on ultrastructure and partial LSU rDNA sequence data, including the erection of three new genera of unarmoured dinoflagellates. *Phycologia*, 39(4), 302–317.
- Delwiche, C. F. (2007). The Origin and Evolution of Dinoflagellates. In *Evolution of Primary Producers in the Sea*. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-012370518-1/50011-4>
- Delwiche, C. F., & Palmer, J. D. (1996). Rampant horizontal transfer and duplication of rubisco genes in eubacteria and plastids. *Molecular Biology and Evolution*, 13(6), 873–882. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a025647>
- Díez, B., Pedrós-Alió, C., & Massana, R. (2001). Study of Genetic Diversity of Eukaryotic Picoplankton in Different Oceanic Regions by Small-Subunit rRNA Gene Cloning and Sequencing. *Applied and Environmental Microbiology*, 67(7), 2932–2941. <https://doi.org/10.1128/AEM.67.7.2932-2941.2001>
- Evitt, W. R. (1963). a Discussion and Proposals Concerning Fossil Dinoflagellates, Hystrichospheres, and Acritarchs, I. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 49(2), 158–164. <https://doi.org/10.1073/pnas.49.2.158>
- Falkowski, P. G., Katz, M. E., Knoll, A. H., Quigg, A., Raven, J. A., Schofield, O., & Taylor, F. J. R. (2004). The evolution of modern eukaryotic phytoplankton. *Science*, 305(5682), 354–360. <https://doi.org/10.1126/science.1095964>
- Fast, N. M., Xue, L., Bingham, S., & Keeling, P. J. (2002). Re-examining alveolate evolution using multiple protein molecular phylogenies. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 49(1), 30–37. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2002.tb00336.x>
- Fensome, R. A., MacRae, R. A., Moldowan, J. M., Taylor, F. J. R., & Williams, G. L. (1996). The early Mesozoic radiation of dinoflagellates. *Paleobiology*, 22(3), 329–338. <https://doi.org/10.1017/S0094837300016316>

- Garcés, E., & Hoppenrath, M. (2010). Ultrastructure of the intracellular parasite *Parvilucifera sinerae* (Alveolata, Myzozoa) infecting the marine toxic planktonic dinoflagellate *Alexandrium minutum* (Dinophyceae). *Harmful Algae*, *10*(1), 64–70. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2010.07.001>
- Gómez, F., López-García, P., & Moreira, D. (2009). Molecular phylogeny of the ocelloid-bearing dinoflagellates *Erythroprosidinium* and *Warnowia* (Warnowiaceae, Dinophyceae). *Journal of Eukaryotic Microbiology*, *56*(5), 440–445. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2009.00420.x>
- Grzebyk, D., Sako, Y., & Berland, B. (1998). Phylogenetic analysis of nine species of *Prorocentrum* (Dinophyceae) inferred from 18S ribosomal DNA sequences, morphological comparisons, and description of *Prorocentrum panamensis*, sp. nov. *Journal of Phycology*, *34*(6), 1055–1068. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1998.341055.x>
- Grzebyk, D., Schofield, O., Vetriani, C., & Falkowski, P. G. (2003). The mesozoic radiation of eukaryotic algae: The portable plastid hypothesis. *Journal of Phycology*, *39*(2), 259–267. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2003.02082.x>
- Gu, H., Liu, T., & Mertens, K. N. (2015). Cyst-theca relationship and phylogenetic positions of *Protoperidinium* (Peridinales, Dinophyceae) species of the sections *Conica* and *Tabulata*, with description of *Protoperidinium shanghaiense* sp. nov. *Phycologia*, *54*(1), 49–66. <https://doi.org/10.2216/14-047.1>
- Hansen, G., Botes, L., & De Salas, M. (2007). Ultrastructure and large subunit rDNA sequences of *Lepidodinium viride* reveal a close relationship to *Lepidodinium chlorophorum* comb. nov. (= *Gymnodinium chlorophorum*). *Phycological Research*, *55*(1), 25–41. <https://doi.org/10.1111/j.1440-1835.2006.00442.x>
- Harada, A., Ohtsuka, S., & Horiguchi, T. (2007). Species of the parasitic genus *Duboscquella* are members of the enigmatic marine alveolate group I. *Protist*, *158*(3), 227–347.

- Hoppenrath, M. (2016). Dinoflagellata taxonomy—a review and proposal of a revised classification. *Marine Biodiversity*, 47(2), 381–403. <https://doi.org/10.1007/s12526-016-0471-8>
- Hoppenrath, M., Chomérat, N., Horiguchi, T., Schweikert, M., Nagahama, Y., & Murray, S. (2013). Taxonomy and phylogeny of the benthic *Prorocentrum* species (Dinophyceae)—A proposal and review. *Harmful Algae*, 27, 1–28. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2013.03.006>
- Hoppenrath, M., & Leander, B. S. (2007). Morphology and Phylogeny of the Pseudocolonial Dinoflagellates *Polykrikos lebourae* and *Polykrikos herdmanae* n. sp. *Protist*, 158(2), 209–227. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2006.12.001>
- Hoppenrath, M., & Leander, B. S. (2009). Molecular Phylogeny of Parvilucifera prorocentri (Alveolata, Myzozoa): Insights into Perkinsid character evolution. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 56(3), 251–256. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2009.00395.x>
- Jenks, A., & Gibbs, S. P. (2000). Immunolocalization and distribution of form II Rubisco in the pyrenoid and chloroplast stroma of *Amphidinium carterae* and form I Rubisco in the symbiont-derived plastids of *Peridinium foliaceum* (Dinophyceae). *Journal of Phycology*, 36(1), 127–138. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2000.99114.x>
- Jørgensen, M. F., Murray, S., & Daugbjerg, N. (2004). *Amphidinium* revisited. I. Redefinition of *Amphidinium* (Dinophyceae) based on cladistic and molecular phylogenetic analyses. *Journal of Phycology*, 40(2), 351–365. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2004.03131.x>
- Kang, N. S., Jeong, H. J., Moestrup, Ø., & Park, T. G. (2011). *Gyrodiniellum shiwhaense* n. gen., n. sp., a new planktonic heterotrophic dinoflagellata from the coastal waters of western Korea: Morphology and ribosomal DNA gene sequence. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 58(4), 284–309. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2011.00544.x>

- Kaplan, A., & Reinhold, L. (1999). CO₂ Concentrating Mechanisms in Microorganisms. *Annual Plant Physiology Plant Molecular Biology*, 50, 539–370.
- Keeling, P. J. (2004). Diversity and evolutionary history of plastids and their hosts. *American Journal of Botany*, 91(10), 1481–1493. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.10.1481>
- Knoll, A. H., Summons, R. E., Waldbauer, J. R., & Zumberge, J. E. (2007). The Geological Succession of Primary Producers in the Oceans. *Evolution of Primary Producers in the Sea*, 133–163. <https://doi.org/10.1016/B978-012370518-1/50009-6>
- Kuvarina, O. N., Leander, B. S., Aleshin, V. V., Myl'nikov, A. P., Keeling, P. J., & Simdyanov, T. G. (2002). The phylogeny of Colpodellids (Alveolata) using small subunit rRNA gene sequences suggests they are the free-living sister group to apicomplexans. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 49(6), 498–504. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2002.tb00235.x>
- Laatsch, T., Zauner, S., Stoebe-Maier, B., Kowallik, K. V., & Maier, U. G. (2004). Plastid-derived single gene minicircles of the dinoflagellata *Ceratium horridum* are localized in the nucleus. *Molecular Biology and Evolution*, 21(7), 1318–1322. <https://doi.org/10.1093/molbev/msh127>
- Leander, B. S., & Hoppenrath, M. (2008). Ultrastructure of a novel tube-forming, intracellular parasite of dinoflagellates: *Parvilucifera prorocentri* sp. nov. (Alveolata, Myzozoa). *European Journal of Protistology*, 44(1), 55–70. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2007.08.004>
- Leander, B. S., & Keeling, P. J. (2003). Morphostasis in alveolate evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(8), 395–402. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00152-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00152-6)
- Liu, T., Gu, H., Mertens, K. N., & Lan, D. (2014). New dinoflagellata species *Protoperidinium haizhouense* sp. nov. (Peridiniales, Dinophyceae), its cyst-theca relationship and phylogenetic position within the Monovela group. *Phycological Research*, 62(2), 109–124. <https://doi.org/10.1111/pre.12041>

- López-García, P., Rodríguez-Valera, F., Pedrós-Alió, C., & Moreira, D. (2001). Unexpected diversity of small eukaryotes in deep-sea Antarctic plankton. *Nature*, *409*(6820), 603–607. <https://doi.org/10.1038/35054537>
- Maroteaux, L., Herzog, M., & Soyer-Gobillard, M. O. (1985). Molecular organization of dinoflagellata ribosomal DNA: evolutionary implications of the deduced 5.8 S rRNA secondary structure. *BioSystems*, *18*(3–4), 307–319. [https://doi.org/10.1016/0303-2647\(85\)90031-0](https://doi.org/10.1016/0303-2647(85)90031-0)
- Matsuoka, K., Kawami, H., Fujii, R., & Iwataki, M. (2006). Further examination of the cyst-theca relationship of *Protoperidinium thulesense* (Peridiniales, Dinophyceae) and the phylogenetic significance of round brown cysts. *Phycologia*, *45*(6), 632–641. <https://doi.org/10.2216/05-42.1>
- McGillicuddy, D. J., Signell, R. P., Stock, C. A., Keafer, B. A., Keller, M. D., Hetland, R. D., & Anderson, D. M. (2003). A mechanism for offshore initiation of harmful algal blooms in the coastal Gulf of Maine. *Journal of Plankton Research*, *25*(9), 1131–1138. <https://doi.org/10.1093/plankt/25.9.1131>
- Meng, F., Zhou, C., Yin, L., Chen, Z., & Yuan, X. (2005). The oldest known dinoflagellates: Morphological and molecular evidence from Mesoproterozoic rocks at Yongji, Shanxi Province. *Chinese Science Bulletin*, *50*(12), 1230–1234. <https://doi.org/10.1360/982004-543>
- Mertens, K. N., Yamaguchi, A., Takano, Y., Pospelova, V., Head, M. J., Radi, T., Pieńkowski, A. J., De Vernal, A., Kawami, H., & Matsuoka, K. (2013). A new heterotrophic dinoflagellata from the north-eastern pacific, *Protoperidinium fukuyoi*: Cyst-theca relationship, phylogeny, distribution and ecology. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, *60*(6), 545–563. <https://doi.org/10.1111/jeu.12058>
- Moldowan, J. M., Dahl, J., Jacobson, S. R., Huizinga, B. J., Fago, F. J., Shetty, R., Watt, D. S., & Peters, K. E. (1996). Chemostratigraphic reconstruction of biofacies: Molecular evidence linking cyst-forming dinoflagellates with pre-Triassic ancestors. *Geology*,

- 24(2), 159–162. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1996\)024<0159:CROBME>2.3.CO](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1996)024<0159:CROBME>2.3.CO)
- Moldowan, J. M., & Talyzina, N. M. (1998). Biogeochemical evidence for dinoflagellata ancestors in the Early Cambrian. *Science*, 281(5380), 1168–1170. <https://doi.org/10.1126/science.281.5380.1168>
- Moreira, D., & Lopez-Garcia, P. (2002). The molecular ecology of microbial eukaryotes unveils a hidden world. *Trends in Microbiology*, 10(1), 31–38. <http://dx.doi.org/10.1186/s13059-016-0960-x><http://dx.doi.org/10.1038/s41587-019-0191-2><https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.08.008><http://dx.doi.org/10.1016/j.protis.2010.01.003><http://dx.doi.org/10.1038/ismej.2012.36><http://dx.doi.org/10.1038/s>
- Murray, S., Ip, C. L. C., Moore, R., Nagahama, Y., & Fukuyo, Y. (2009). Are Procentroid Dinoflagellates Monophyletic? A Study of 25 Species Based on Nuclear and Mitochondrial Genes. *Protist*, 160(2), 245–264. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2008.12.004>
- Orr, R. J. S., Murray, S. A., Stüken, A., Rhodes, L., & Jakobsen, K. S. (2012). When Naked Became Armored: An Eight-Gene Phylogeny Reveals Monophyletic Origin of Theca in Dinoflagellates. *PLoS ONE*, 7(11), 1–15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050004>
- Palmer, J. D., & Delwiche, C. F. (1998). The Origin and Evolution of Plastids and Their Genomes. *Molecular Systematics of Plants II*, 375–409. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-5419-6_13
- Paoli, G. C., Soyer, F., Shively, J., & Tabita, F. R. (1998). Rhodobacter capsulatus genes encoding form I ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (cbbLS) and neighbouring genes were acquired by a horizontal gene transfer. *Microbiology*, 144, 219–227.
- Patterson, D. J. (1999). The diversity of eukaryotes. *American Naturalist*, 154(4 SUPPL.), 96–124. <https://doi.org/10.1086/303287>
- Rowan, R., Whitney, S. M., Fowler, A., & Yellowlees, D. (1996). Rubisco in marine symbiotic dinoflagellates: Form II enzymes in eukaryotic oxygenic phototrophs encoded by a nuclear multigene

- family. *Plant Cell*, 8(3), 539–553. <https://doi.org/10.1105/tpc.8.3.539>
- Salas, M. F., Bolch, C. J. S., & Hallegraeffl, G. M. (2004). *Karenia umbella* nov. (Gymnodiniales, Dinophyceae), a new potentially ichthyotoxic dinoflagellata species from Tasmania, Australia. *Phycologia*, 43(2), 166–175.
- Saldarriaga, J. F., McEwan, M. L., Fast, N. M., Taylor, F. J. R., & Keeling, P. J. (2003). Multiple protein phylogenies show that *Oxyrrhis marina* and *Perkinsus marinus* are early branches of the dinoflagellata lineage. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 53(1), 355–365. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.02328-0>
- Saldarriaga, J. F., Taylor, F. J. R., Keeling, P. J., & Cavalier-Smith, T. (2001). Dinoflagellata nuclear SSU rRNA phylogeny suggests multiple plastid losses and replacements. *Journal of Molecular Evolution*, 53(3), 204–213. <https://doi.org/10.1007/s002390010210>
- Saunders, G. W., Hill, D. R. A., Sexton, J. P., & Andersen, R. A. (1997). Small-subunit ribosomal RNA sequences from selected dinoflagellates: testing classical evolutionary hypotheses with molecular systematic methods. *Plant Systematics and Evolution*, 11, 237–259. https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6542-3_13
- Shalchian-Tabrizi, K., Minge, M. A., Cavalier-Smith, T., Nedreklepp, J. M., Klaveness, D., & Jakobsen, K. S. (2006). Combined heat shock protein 90 and ribosomal RNA sequence phylogeny supports multiple replacements of dinoflagellata plastids. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 53(3), 217–224. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2006.00098.x>
- Skovgaard, A., Massana, R., & Saiz, E. (2007). Parasitic species of the genus *Blastodinium* (Blastodiniphyceae) are peridinioid dinoflagellates. *Journal of Phycology*, 43(3), 553–560. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2007.00338.x>
- Slamovits, C. H., Saldarriaga, J. F., Larocque, A., & Keeling, P. J. (2007). The Highly Reduced and Fragmented Mitochondrial Genome of the Early-branching Dinoflagellata *Oxyrrhis marina* Shares Characteristics with both Apicomplexan and Dinoflagellata

- Mitochondrial Genomes. *Journal of Molecular Biology*, 372(2), 356–368. <https://doi.org/10.1016/j.jmb.2007.06.085>
- Stern, R. F., Horak, A., Andrew, R. L., Coffroth, M. A., Andersen, R. A., Küpper, F. C., Jameson, I., Hoppenrath, M., Véron, B., Kasai, F., Brand, J., James, E. R., & Keeling, P. J. (2010). Environmental barcoding reveals massive dinoflagellata diversity in marine environments. *PLoS ONE*, 5(11). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013991>
- Takishita, K., Tsuchiya, M., Kawato, M., Oguri, K., Kitazato, H., & Maruyama, T. (2007). Genetic Diversity of Microbial Eukaryotes in Anoxic Sediment of the Saline Meromictic Lake Namako-ike (Japan): On the Detection of Anaerobic or Anoxic-tolerant Lineages of Eukaryotes. *Protist*, 158(1), 51–64. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2006.07.003>
- Taylor, F. J. R. M. (2004). Illumination of confusion? Dinoflagellata molecular phylogenetic data viewed from a primarily morphologica standpoint. *Phycological Research*, 52(January), 308–324. [papers2://publication/uuid/7CFC9245-9A94-4448-91D2-AA275F47FEAE](https://doi.org/10.1007/s00239-007-9038-4)
- Whitney, S. M., Shaw, D. C., & Yellowlees, D. (1995). Evidence that some dinoflagellates contain a ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase related to that of the α -proteobacteria. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 259(1356), 271–275. <https://doi.org/10.1098/rspb.1995.0040>
- Zhang, H., Bhattacharya, D., & Lin, S. (2007). A three-gene dinoflagellata phylogeny suggests monophyly of Prorocentrales and a basal position for Amphidinium and Heterocapsa. *Journal of Molecular Evolution*, 65(4), 463–474. <https://doi.org/10.1007/s00239-007-9038-4>
- Zhang, Z., Green, B. R., & Cavalier-Smith, T. (1999). Single gene circles in dinoflagellata chloroplast genomes. *Nature*, 400(6740), 155–159. <https://doi.org/10.1038/22099>



BAB 5

KERAGAMAN DAN DISTRIBUSI DINOFLAGELLATA

A. Keragaman dan Spesifikasi Habitat Dinoflagellata

Dinoflagellata adalah kelompok flagellata yang sangat beragam, terdiri dari taksa fotosintetik dan non-fotosintetik dalam proporsi yang sama. Banyak dari anggota fotosintesis adalah mixotrof, dan heterotrof (Schneppf & Elbrachter, 1992). Sementara sebagian besar hidup bebas di lingkungan laut dan air tawar, yang lain, seperti “zooxanthellae” dari karang pembentuk terumbu, adalah endosimbion yang menguntungkan dan yang lain lagi merupakan parasit bagi banyak inang protista, invertebrata, dan vertebrata. Beberapa spesies dinoflagellata bercahaya dan beberapa spesies penghasil toksin. Keanekaragaman terbesar dinoflagellata adalah plankton laut di mana mereka dapat menghasilkan “pasang merah” dan marak alga monospesifik (Taylor *et al.*, 2008).

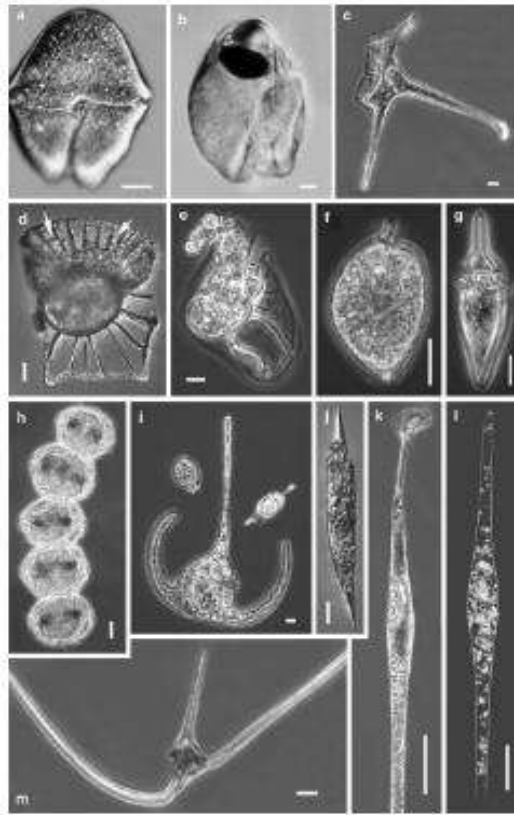
Jumlah spesies hidup dinoflagellata diperkirakan sekitar 2.000, dengan 2.500 spesies fosil bernama. Dalam revisi terbaru Gómez (2005) mengakui 1.555 spesies laut yang hidup bebas. Kami memperkirakan ada sekitar 160 spesies bentik laut (*psammophilic* dan *phycophilic*). Tidak banyak spesies planktonik air tawar yang telah dideskripsikan sejak 220 monografi oleh Borrelly (1970). Kemungkinan setidaknya ada 50 lebih dan hanya satu spesies bentik air tawar yang telah dideskripsikan. Satu famili baru, 12 genera baru, dan 27 spesies baru dinoflagellata hidup dideskripsikan dari tahun 2004 hingga akhir tahun 2006 (Taylor *et al.*, 2008).

Selama bertahun-tahun dinoflagellata hidup sebagai “zooxanthellae” (endosimbion autotrofik hewan dan protista lainnya) terbatas pada *Zooxanthella nutricula* dari radiolaria kolonial, disebut dengan nama yang lebih baru *Symbiodinium microadriaticum*, dianggap sebagai satu-satunya penghuni intraseluler dari semua karang pembentuk terumbu, dan beberapa spesies *Amphidinium* pada turbellaria (Taylor *et al.*, 2008). Sejak itu beberapa “zooxanthellae” di karang pembentuk terumbu dan cnidaria lainnya telah terbukti sebagai tahap genera peridinioid dan Symbiodinium telah terbukti sangat heterogen. Beberapa Dinoflagellata adalah parasit pada banyak protista, invertebrata dan beberapa inang vertebrata (*fish*). Cachon dan Cachon (1987) menemukan 66 spesies dinoflagellata sebagai parasit, sebagian besar blastodinean dan syndinia, ditambah beberapa taksa yang tidak disebutkan namanya.

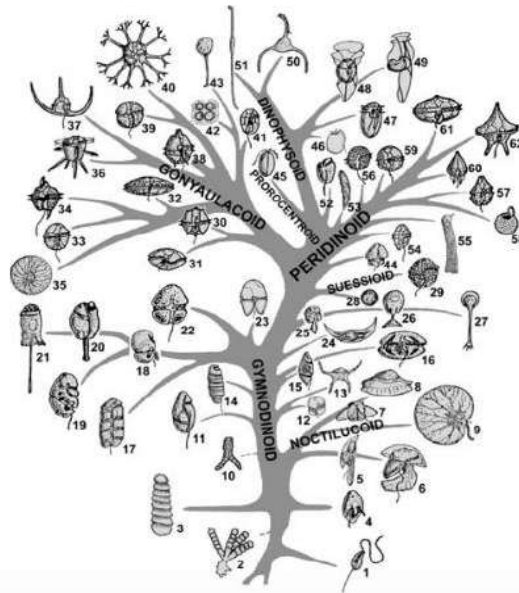
Nomor spesies di atas adalah “morfoespecies”, didefinisikan dalam pengertian klasik. Konsep yang diterapkan pada dinoflagellata atau spesies berbahaya lainnya telah dibahas panjang lebar dan yang terbaru, oleh (Taylor *et al.*, 2008). Morfoespecies Dinoflagellata dapat mengandung keragaman genetik yang cukup besar, dapat diukur dengan teknik molekuler, termasuk kriptospecies. Di sisi lain ada kasus di mana spesies yang disebutkan tampaknya merupakan varian dari kumpulan gen tunggal yang lebih besar, misalnya, kompleks spesies *Alexandrium tamarense*.

Morfologi Dinoflagellata sangat beragam (Gambar 5.1 dan 5.2). Biasanya mereka uniseluler, tetapi ada juga yang berkoloni dan umum bersegmen membentuk seperti rantai. Beberapa spesies dinoflagellata adalah pseudokoloni (sel coenocytic) atau bahkan multiseluler. Zat tanduk dibentuk oleh banyak dinoflagellata planktonik laut, mis. *Ceratium* (Gambar 5.1i dan 5.1m). Mereka dapat berupa *athecate* atau *thecate* (dengan beberapa pelat selulosa), atau *pelliculate*. Pola pelat disebut sebagai tabulasi. Enam tipe dasar tabulasi diakui oleh (Taylor *et al.*, 2008) dan Fensome *et al.* (1993): gymnodinoid, suessoid, peridinioid, gonyaulacoid, dinophysoid, dan prorocentroid (Gambar 5.2), yang menjadi dasar ordo utama. Studi filogenetik menunjukkan bahwa pelat teka telah hilang berulang kali selama evolusi dinoflagellata (Saldarriaga *et al.*, 2004).

Suessiales memiliki sembilan seri vesikel latitudinal, dengan vesikel berisi lempengan halus. Peridinales dan Gonyaulacales, yang mendominasi taksa *thecate*, keduanya memiliki enam deret latitudinal vesikel berisi lempeng yang dapat dikenali dengan jelas. Anggota Dinophysiales (Gambar 5.1c-e, g, k) bilateral, dibagi oleh jahitan sagital. Pada beberapa dinophysoids tropis, seperti *Ornithocercus* (Gambar 5.1d) atau *Histioneis* (Gambar 5.1e), daftar *cingular* dan sulkus kiri menonjol keluar dan diperkuat oleh tulang rusuk. Cyanobacteria kokoid (“phaeosomes”) bersimbiosis dengan dinophysoids non-fotosintetik (Gambar 5.1d). Spesies Prorocentralean tidak memiliki cingulum dan sulkus dan flagella disisipkan ke bagian anterior (Gambar 5.1f)



Gambar 5.1. *Akashiwo sanguinea*, *athecate*. (b) *Erythropsidinium* sp., menyatu dengan oseloid anterior. (c) *Dinophysis mil* var. *schroeteri*, *thecate* dengan tabulasi dinophysoid. (d) *Ornithocercus quadratus*, *thecate* dengan tabulasi dinophysoid, perhatikan phaeosomes (panah). (e) *Histioneis panda*, *thecate* dengan tabulasi dinophysoid, dengan phaeosomes. (f) *Prorocentrum micans*, *thecate* dengan tabulasi procentroid dan *desmokont flagellation* (tidak terlihat). (g) *Oxyphysis oxytoxoides*, *thecate* dengan tabulasi dinophysoid. (h) *Alexandrium catenella*, perhatikan pembentukan rantai dan inti yang diwarnai. (i) *Ceratium breve* (tengah), *Gonyaulax polygramma* (kiri) dan *Podolampas palmipes* (kanan), *thecate* dengan tabulasi gonyaulacoid/peridinoid. (j) *Oxytoxum scolopax*. (k) *Amphisolenia bidentata*. (l) *Pyrocystis fusiformis* menunjukkan bioluminesensi. (m) *Ceratium vultur* dengan tanduk panjang. Bilah skala = 10 μm , kecuali (k, m) dengan bilah skala 50 μm dan (l) 100 μm (Sumber gambar: Taylor *et al.*, 2008).



Gambar 5.2. Keaneekaragaman dinoflagellata yang masih ada. Hanya sekitar seperempat dari genera hidup yang ditampilkan di pohon ini. (1) *Perkinsus*, (2) *Thalassomyces*, (3) *Amoebophrya*, (4) *Oxyrrhis*, (5) *Kofoidinium*, (6) *Pomatodinium*, (7) *Cym-bodinium*, (8) *Craspedotella*, (9) *Noctiluca*, (10) *Dinotrix*, *Dinoclonium*, (11) *Gyrodinium*, (12) *Karenia*, (13) *Brachydidinium*, (14) *Cochlodinium*, (15) *Plectodinium*, (16) *Actiniscus*, (17) *Polykrikos*, (18) *Proterothropsis*, *Warnowia*, (19) *Nematodinium*, (20) *Erythrospidinium*, (21) *Greuetodinium* (= *Leucopsis*), (22) *Gymn-odinium*, (23) *Akashiwo*, (24) *Dissodinium*, (25) *Protoodinium*, (26) *Oodinium*, (27) *Chytriodinium*, (28) *Symbiodinium*, (29) *Woloszynskia*, *Polarella*, (30) *Triadinium* (= *Heteraulacus*), (31) *Gambierdiscus*, also *Coolia*, *Ostreopsis*, (32) *Pyrophacus*, (33) *Alexandrium*, *Fragilidium*, (34) *Pyrodinium*, (35) *Pyrocystis*, (36) *Ceratocorys*, (37) *Ceratium*, (38) *Gonyaulax*, (39) *Paleophalacroma*, (40) *Cladopyxis*, (41) *Hemidinium*, (42) *Gloeodinium*, (43) *Stylodinium*, (44) *Katodinium*, (45) *Prorocentrum*, *Mesoporus*, (46) *Sinophysis*, (47) *Dinophysis*, (48) *Ornithocercus*, (49) *Histioneis*, *Parahistioneis*, (50) *Triposolenia*, (51) *Amphisolenia*, (52) *Amphidinium*, (53) *Blastodinium*, (54) *Heterocapsa*, (55) *Haplozoon*, (56) *Peridinium*, (57) *Scrippsiella*, (58) *Thoracosphaera*, (59) *Glenodinium*, (60) *Podolampas*, *Blepharocysta*, (61) *Diplopsalis*-group (e.g. *Diplo-psalopsis*, *Diplopsalis*, *Oblea*, *Preperidinium*), (62) *Protoperidinium* (Sumber gambar: Taylor et al., 2008).

Noctilucales kelompok yang unik dari dinoflagellata, bukan hanya karena inti mereka, yang bergantian antara dinokaryon dan inti yang lebih konvensional, tetapi juga karena bentuknya yang aneh. Mereka mencapai ukuran yang sangat besar dengan memasukkan sel mereka dengan vakuola cair dan mengambil bentuk yang tidak biasa dan seringkali rumit. *Noctiluca* memiliki bentuk bola yang relatif sederhana meskipun juga memiliki tentakel yang digunakan dalam menangkap makanan. Lainnya memiliki bentuk seperti daun, seperti mentega, dan seperti medusa (Gambar 5.2) (Taylor *et al.*, 2008).

Dinoflagellates berfotosintesis menunjukkan keragaman jenis kloroplas yang diperoleh melalui simbiosis sekunder atau tersier (Cavalier-Smith, 1999; Schnepf & Elbrächter, 1999). Analisis filogenetik molekuler menunjukkan beberapa kehilangan dan penggantian plastida (Saldarriaga *et al.* 2001). Dinoflagellates heterotrofik memiliki berbagai mekanisme makan yang kompleks (Schnepf & Elbrächter, 1992), dari fagotrofi sederhana hingga pallium dan *peduncle-feeding*. Organel yang sangat kompleks seperti nematocyst, ocelloid (Gambar 2b), dan piston ditemukan di beberapa taksa. Fungsi dan asal-usul piston tidak sepenuhnya dipahami (Hoppenrath & Leander, 2007b, 2007a).

Filogeni berdasarkan data molekuler biasanya menempatkan beberapa kelompok organisme non-dinokariotik dengan karakteristik dinoflagellata flagellar (atau serupa) sebagai kelompok saudara dari dinokariota. Nukleus *Oxyrrhis* mengandung kromosom yang terkondensasi di interfase tetapi kromosomnya tidak fibrillar. Gelendong mitosis di *Oxyrrhis* bersifat internal, tidak seperti dinomitosis. *Syndinia* memiliki dua fase hidup yang berbeda: parasit, tahap multinukleat yang hidup intra atau ekstraseluler pada krustasea, tintinnida atau dinoflagellates lainnya, dan tahap motil flagellated yang mirip dengan dinoflagellata. Nukleus tidak memiliki kromosom terkondensasi dalam interfase. Pewarnaan alkali menunjukkan bahwa histon bisa hadir. Gen RNA subunit kecil menempatkan *Syndinia* sebagai kelompok saudara dari dinoflagellata dinokariotik. Urutan molekuler lingkungan mengungkapkan dua *clade* “baru” di dalam (López-García *et al.*, 2001; Massana *et al.*, 2002; Moon-Van Der Staay *et al.*, 2001). Salah satunya, alveolat kelompok II, terbukti mewakili *Sindinia* (Saldarriaga *et al.*, 2004; Skovgaard *et al.*, 2005),

sedangkan identitas yang lain, yang disebut alveolat kelompok I, masih belum jelas. Pada pohon filogenetik berbasis SSU, mereka cenderung bercabang di bagian paling bawah dinoflagellata.

Dinoflagellata paling sering ditemukan di habitat lentik. Beberapa spesies lebih umum ditemukan badan air besar, seperti waduk dan danau (*Ceratium hirundinella*, *Naiadinium biscutelliforme*), dan lainnya di kolam, rawa, parit, dan kolam kecil lainnya (Carty & Parrow, 2015). Beberapa spesies lebih sering ditemui di air lunak (asam hingga netral), seperti *Peridinium limbatum*, *Gymnodinium caudatum* Prescott, dan *Ceratium carolinianum* (Bailey) Jørgensen, sementara yang lain lebih umum di air sadah (basa), seperti *Ceratium hirundinella*. Beberapa spesies lebih umum ditemukan di sistem eutrofik (*Ceratium hirundinella*) dan lainnya di sistem payau (*Gonyaulax*, *Prorocentrum*). Habitat yang tidak biasa juga dapat menampung dinoflagellata. *Rufusiella* dilaporkan “di bawah permukaan batu pasir yang menetes langkan” (Richards, 1962), dan Dinamoeba melekat pada butiran pasir di aliran alpine (Carty & Parrow, 2015). Dinoflagellata penghuni pasir diketahui dari pasir laut (Carty & Parrow, 2015) dan telah dikumpulkan dari pantai berpasir air tawar (Nicholls, 1998). Beberapa taksa air tawar telah diusulkan sebagai “dinoflagellata tanah,” dalam arti yang sama bahwa beberapa ciliata, euglenoid, dll. dianggap “protista tanah,” meskipun mereka juga ditemukan di kolam (Fawcett & Parrow, 2012). Parasit ikan dinoflagellata air tawar sudah sangat dikenal, terutama oleh para penghobi akuarium (Buckland-Nicks *et al.*, 1997; Ling *et al.*, 1993).

B. Distribusi Biogeografi Dinoflagellata

Pola distribusi spasial dinoflagellata mirip dengan protista air lainnya (Dolan, 2005). Dinoflagellata ditemukan di lingkungan perairan, 90% laut dan 10% di air tawar. Paleobiogeografi Dinoflagellata telah ditinjau secara ekstensif oleh Goodman (1987) dan keterbatasannya baru-baru ini dibahas oleh (Pross & Brinkhuis, 2005). Jelas bahwa konsep spesies yang berbeda memiliki pengaruh yang kuat pada pertimbangan biogeografi. Distribusi yang dijelaskan di bawah ini terutama berkaitan dengan morfospesies.

Distribusi Dinoflagellata telah disebut “kosmopolitanisme latitudinal modified” (Taylor *et al.*, 2008), artinya morfospesies yang sama terjadi dalam zona iklim yang sama di belahan bumi utara dan selatan. Hal ini menunjukkan bahwa komunitas mikroplankton seluruh perairan laut beriklim utara dan selatan hampir identik (Taylor *et al.*, 2008) meskipun dipisahkan oleh komunitas sirkumtropis, setidaknya sejak Miosen (20Ma). Pada pola geografis ini adalah terdapat perbedaan yang jelas antara plankton neritik (pesisir) versus plankton oseanik. Banyak spesies dinoflagellata dan diatom neritik termasuk tahap istirahat bersifat bentik (kista istirahat atau spora istirahat) dalam siklus hidup mereka dan karena itu terbatas pada perairan dangkal. Neritisme pada beberapa spesies mungkin juga terkait dengan kebutuhan nutrisi yang berasal dari tanah atau produk lain, seperti asam humat.

Tampaknya semakin keras lingkungan, semakin kosmopolitan spesies protista. Dasar utama untuk zonasi biogeografis dinoflagellata adalah suhu, sistem saat ini memperluas batas suhu ke utara, misalnya, Arus Teluk, atau selatan, misalnya, Arus Agulhas. Sabuk tropis yang luas di Samudera Atlantik dan Indo-Pacific memiliki spesies yang sama dengan di Samudera Hindia, seperti yang dicatat dan diilustrasikan untuk oleh (Taylor *et al.*, 2008). Taylor mengidentifikasi 286 spesies dalam sampel jaring yang diawetkan dengan formalin di mana sebagian besar spesies *athecate*, selain *noctiluroids* dan *pyrocystis*, tidak diawetkan. Akibatnya jumlah spesies di perairan tersebut banyaknya setidaknya dua kali lipat. Genera seperti *Ornithocercus* yang memiliki bentuk morfologis kompleks (Gambar 5.1d) dan *Histioneis* (Gambar 5.1e) yang hidup di perairan tropis, yang terakhir menunjukkan preferensi untuk perairan yang lebih dalam. Beberapa teluk yang ditumbuhi bakau, seperti Bahia Fosforescente di Puerto Rico, menjadi tempat marak alga dari spesies *Pyrodinium bahamense* yang merupakan spesies bioluminesen. Anggota genus *luminescent* (Gambar 5.1l) umum ditemukan di perairan terbuka adalah *Pyrocystis*. Di daerah laut tropis dinoflagellata adalah kelompok protista yang dominan dan menunjukkan keragaman terbesar mereka, terutama anggota *Ceratium* bertanduk panjang (Gambar 5.1m). Wilayah Indo-Pacific lebih kaya spesies dinoflagellata daripada tropis-Atlantik. Misalnya, *mil Dinophysis* tidak diketahui dari Samudera Atlantik dan var.

schroeteri (Gambar 5.1c) lebih terbatas, hanya terjadi di perairan Asia Tenggara. var. *indica* tersebar lebih luas di Indo-Pacific dan kemunculannya yang langka di Mediterania timur mungkin merupakan indikasi transit melalui Terusan Suez (Taylor *et al.*, 2008).

Endemisme sejati (spesies yang secara eksklusif hanya ada di satu wilayah) pada dinoflagellata jarang terjadi. Namun *Ceratium dens* tampaknya endemik di Samudera Hindia bagian utara dan Perairan Asia Tenggara (Taylor *et al.*, 2008). Laporan tentang adanya spesies ini di California selatan tampaknya disebabkan oleh kesalahan identifikasi dengan *C. divaricatum*. Dilihat dari daftar spesies orang mungkin berpikir bahwa ada banyak endemik, tetapi hal ini harus ditinjau dan pertimbangan karena kemungkinan kesalahan deskripsi atau kesalahan identifikasi. Sebagai contoh, dalam studi terbaru biogeografi dinoflagellata. (Gómez, 2006) menemukan bahwa, 44 spesies tercatat hanya dari Mediterania dan dengan demikian merupakan endemik potensial, ketika spesies yang dicatat hanya sekali oleh pendeskripsinya dikeluarkan dan tidak ada yang eksklusif.

Endemisme lebih umum di perairan kutub, meskipun beberapa spesies beriklim sedang juga meluas ke perairan kutub. Dinoflagellata kutub heterotrofik memakan makar alga diatom musim panas. Khususnya untuk *Protoperidinium* dan *Gymnodinium* (McMinn dan Scott 2005 untuk spesies Antartika). Beberapa dinoflagellates berfotosintesis dapat membentuk marak alga di perairan kutub. Misalnya, *Peridiniella catenata* planktonik dapat membentuk marak alga di perairan Arktik Siberia dan juga di delta Sungai Mackenzie). Ada beberapa spesies bipolar seperti *Polarella glacialis* (Montresor *et al.*, 2003).

Beberapa spesies jauh lebih umum di satu lautan daripada yang lain. Misal seperti *Oksifisis oxytoxoides* (Gambar 5.1g) adalah spesies Pacific Utara yang khas dan umum, tetapi sangat jarang ditemukan di Atlantik Utara. Distribusi spesies yang bertanggung jawab atas “mekarnya alga yang berbahaya” (HAB seperti: membunuh ikan, keracunan), telah menerima studi paling rinci. Pembunuh ikan *Pfiesteria piscicida* yang relatif baru (Steidinger *et al.*, 1996) hanya diketahui dari perairan payau di pantai timur Amerika Serikat dari Delaware ke Carolina Utara hingga Texas tetapi mungkin jauh lebih tersebar luas.

Spesies *Alexandrium* ditemukan di perairan pantai di seluruh dunia dan spesies yang bertanggung jawab atas keracunan *shellfish* parolitik. Beberapa, seperti spesies beracun seperti *A. catenella* dan *A. tamarense*, tersebar luas di perairan beriklim di belahan bumi utara dan selatan, terutama di zona frontal dan yang terakhir di perairan muara sungai. Di daerah tropis *A. tamiyavanichi* merupakan spesies beracun. Kedua spesies sebelumnya adalah anggota dari apa yang disebut “kompleks spesies tamarense”, bersama dengan *A. acatenella*, *A. excavatum* dan *A. fundyense*. Meskipun ini adalah morfospesies yang dapat dikenali di alam liar (yang terakhir hanya diketahui dari Teluk Maine dan lebih jauh ke utara), dalam kondisi kultur di bawah kondisi yang sama mereka bisa dikenali tidak mungkin untuk dibedakan. Upaya awal untuk menggunakan karakter biokimia, elektroforesis isozim, dilakukan oleh Cembella dan Taylor (1985, 1986). Mereka menemukan beberapa isozim, dan variasi yang cukup besar antara *strain*, yang tidak berkorelasi dengan morfospesies. Demikian pula, spektrum toksin atau kurangnya produksi toksin tidak berkorelasi dengan morfologi (Cembella *et al.* 1987) atau biogeografi (Taylor 1984). Sekelompok spesies serupa membentuk “kompleks spesies minutum” (*A. minutum*, *A. lusitancum*, *A. angustitabulatum*) (Taylor *et al.*, 2008).

Baru-baru ini, sekuens gen DNA ribosom subunit kecil dan besar telah menunjukkan kurangnya korelasi yang serupa dengan beberapa spesies yang disebutkan ini. Namun, mereka biasanya menunjukkan pola biogeografis yang kuat: isolat dari wilayah geografis yang sama umumnya lebih mirip satu sama lain daripada yang berasal dari lokasi yang lebih terpencil, Scholin (1998) untuk kompleks tamarense. (John *et al.*, 2003) menggunakan barcoding rDNA dan jam molekuler, bersama dengan catatan fosil, untuk menyimpulkan evolusi pola distribusi dari *Alexandrium*.

Dinoflagellata pasir (*psammophilic*) telah menerima studi yang relatif lebih sedikit daripada spesies planktonik. Dinoflagellata dari kelompok ini tersebar sangat luas, spesies yang sama terdapat di pulau-pulau terpencil sekalipun. Contoh kelompok ini adalah *Prorocentrum lima* tersebar luas dan umumnya ditemukan di lingkungan bentik perairan tropis dan perairan beriklim sedang. Namun, komunitas bentik tropis

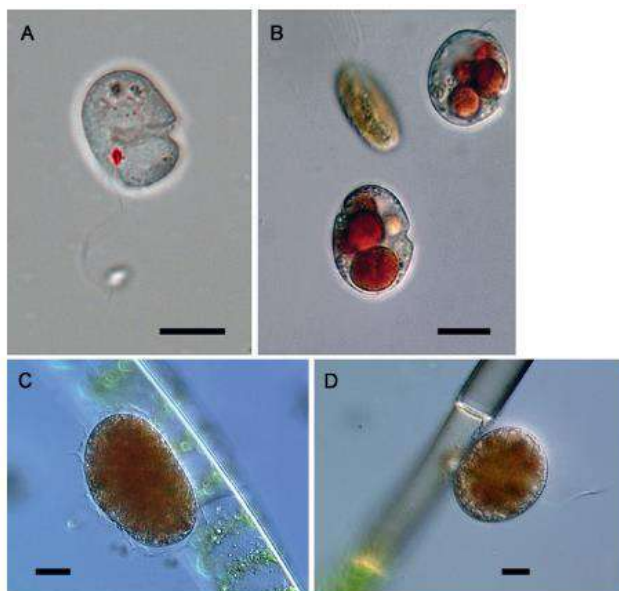
mengandung spesies *Gambierdiscus* dan *Ostreopsis* yang terkait dengan keracunan ikan ciguatera, yang tidak meluas ke perairan non-tropis. Yang pertama sangat terkait dengan rumput laut, hidup menempel pada permukaannya. (Taylor *et al.*, 2008) mengistilahkan asosiasi seperti itu *phycophilic*.

Spesies air tawar juga tampak tersebar luas secara geografis (Taylor *et al.*, 2008). Misalnya, *Peridinium gatunense*, ditemukan di danau tropis di Panama, di beberapa danau di British Columbia dan merupakan pembentuk marak alga utama di Danau Kinneret di Israel (pada awalnya keliru dengan nama *P. cinctum*). Berbeda dengan pantai beriklim sedang dan air tawar, marak alga di Danau Kinneret terjadi di akhir musim dingin hingga musim semi. Meskipun dideskripsikan dari Afrika, *Peridinium africanum* membentuk marak alga di Danau Biwa di Jepang. Perbedaan dalam kimia danau, seperti asam atau basa, atau status nutrisi, dapat sangat mempengaruhi spesies mana yang akan mengalami marak alga. Secara umum dinoflagellates bersifat alkalofil (Taylor *et al.*, 2008). Tampaknya ada endemik dinoflagella di beberapa danau besar, seperti Danau Baikal. Menariknya, danau ini juga memiliki spesies ciliate endemik (Taylor *et al.*, 2008). Dinoflagellata sangat beragam, tidak hanya dalam kekayaan spesies tetapi juga morfologi dan biokimia.

C. Status Trofik Dinoflagellata

Dinoflagellata sangat bervariasi dalam status trofik, termasuk auksotrof berpigmen (membutuhkan vitamin eksogen) (Holt dan Pfiester, 1981), mixotrof (menggabungkan fototrofi dengan fagotrofi), dan organotrof (heterotrof yang tidak memiliki kloroplas) (Gaines dan Elbrächter, 1987; Stoecker, 1998). Dinoflagellata menggunakan selubung makan (pallium) memulai urutan dengan pola renang pra-penangkapan di mana filamen penarik dengan cepat mangsa, mangsa ditarik lebih dekat, dan pseudopod diperpanjang dan menyebar yang menutupi mangsa. Setelah pencernaan isi sel mangsa, pallium ditarik ke dalam teka (Jacobson dan Anderson, 1986). Rincian perilaku makan *Tyrannodinium berolinense* menunjukkan daya tarik *chemosensory* pada mangsa yang terluka atau sekarat, penempelan melalui filamen penangkap, perpanjangan tabung makanan (bentuk gagang bunga), dan isapan isi mangsa ke dalam vakuola

makanan (Caldo dan Moestrup, 1997). Tingkat makan 0,6 sel/jam telah dihitung menggunakan mangsa cryptophyte pada percobaan di laboratorium (Weisse dan Kirchhoff, 1997). Organotrofi meliputi osmotrofi (penyerapan bahan organik terlarut), fagotrofi (penelanan partikel lengkap, dinoflagellata menelan cryptophytes, dinoflagellata lainnya, diatom, *ciliates*, lihat *Esoptrodinium* (Fawcett dan Parrow, 2012, 2014) (Gambar 5.3A dan 5.3B)), myzositosis (isi sel disedot keluar melalui tangkai bunga, terlihat pada fungiforme *Katodinium*, *Cystodinedria* (Gambar 5.3C dan 5.3D)), dan ektoparasitisme ikan (*Piscinoodinium* Jacobs, 1946, *Haidadinium* Buckland-Nicks dkk., 1997).



Gambar 5.3. Fagotrofi. (A) *Esoptrodinium gemma*, perhatikan singulum dan bintang mata yang tidak lengkap. (B) *Esoptrodinium gemma*, sel setelah makan, perhatikan vakuola makanan merah. (C) *Cystodinedria inermis*, sel oval menempel pada filamen *Spirogyra*. (D) *Cystodinedria inermis*, setelah makan, perhatikan sel kosong yang berdekatan (bar skala untuk A-D = 10 μ m) (Sumber gambar: (Carty & Parrow, 2015).

D. Distribusi Dinoflagellata di Perairan Indonesia

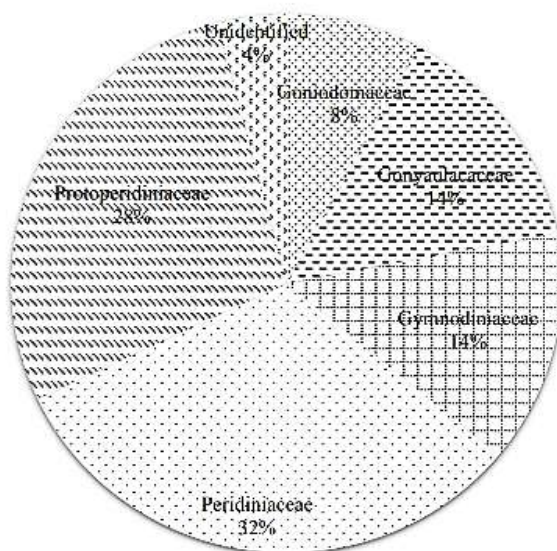
Beberapa penelitian telah dilakukan untuk menentukan distribusi dinoflagellata khususnya distribusi spesies dinoflagellata yang menghasilkan racun di beberapa perairan Indonesia. Widiarti *et al.*, (2016) menemukan jenis-jenis Dinoflagellata epifitik yang berpotensi menyebabkan *Ciguetera Fish Poisoning* (CFP) di perairan Kepulauan Seribu (Pulau Penjaliran Barat, Pulau Pramuka, Pulau Panggang, Pulau Semak Daun, Pulau Pari, dan Pulau Air) dan Perairan Belitung, yaitu *Amphidinium* sp., *Gambierdiscus toxicus*, *Ostreopsis ovata*, *Prorocentrum concavum*, *P. lima*, dan *P. rhathymum*. Mujib *et al.*, (2015) menemukan *Protoperdinium* spp. dan *Ceratium* spp. merupakan jenis dinoflagellata yang mendominasi Perairan Makassar.

Rukminasari & Tahir, (2021) menemukan 48 spesies kista dinoflagellata yang termasuk dalam 25 genera tercatat di sedimen tiga muara Selat Makassar (Muara Jeneberang, Muara Maros dan Muara Pangkep). Mereka juga mencatat kista dinoflagellata dari semua sampel sedimen termasuk ke dalam 5 famili, yaitu Goniodomaceae, Gonyaulacaceae, Gymnodiniaceae, Peridiniaceae dan Protoperidiniaceae. Goniodomaceae terdiri dari lima spesies: *Alexandrium tamarense*, *Alexandrium catenella*, *Alexandrium* sp. *minutum*, *Alexandrium* sp. *tamiyavanachi*, *Alexandrium pseudogonyaulax*. Famili ini menyumbang 8% dari total spesies yang ditemukan (Gambar 5.4). Persentase total spesies tertinggi dimiliki oleh famili Peridiniaceae, yang terdiri dari 16 spesies (Gambar 5.4), yaitu: *Bicarinellum bicarinelloides*, *Brigatodinium asymmetricum*, *Dubridinium* spp., *Dubridinium* spp., Potter, *Echidinium granulatum*, *Lejeunecysta oliva*, *Operculodinium centrocarpum*, *Scrippsiella* sp. *lachrymose*, *Scrippsiella* sp. *rotunda*, *Scrippsiella crystallina*, *Scrippsiella trifida*, *Scrippsiella trochoides*, *Selenopemprix nephroides*, *Sxystallin* sp, *Votadinium spinosum*, *Zygabikodinium lenticulatum*. Gonyaulacaceae dan Gymnodiniaceae menyumbang persentase yang sama dari total spesies kista dinoflagellata, yaitu sebesar 14% yang menyumbang 7 spesies kista dinoflagellata. Secara total, kista 20 spesies dinoflagellata ditemukan di sedimen pesisir Pangkajene, Sulawesi Selatan. Di antara spesies tersebut, *Protoperdinium* spp., *Scrippsiella* spp., dan *Pheopolykrikos hartmannii* (= *Polykrikos*

hartmannii) adalah tiga dinocyst yang paling melimpah di dalam sedimen (Rachman *et al.*, 2022).

Thoha *et al.*, (2020) menemukan tiga spesies dinoflagellata yang mendominasi di Pulau Pari, yaitu: *Gambierdiscus* spp., *Prorocentrum* spp., and *Ostreopsis* spp. Sementara Nasution *et al.*, (2021) mencatat 5 spesies dinoflagellata yang ditemukan di Teluk Jakarta, yaitu: *Ceratium*, *Dinophysis*, *Gonyaulax*, *Gymnodinium*, and *Noctiluca*.

Penelitian yang telah dilakukan di Pulau Pari, Kepulauan Seribu oleh Firdaus *et al.*, (2021) menemukan lima genus dinoflagellata beracun, yaitu *Ampidinium*, *Coolia*, *Gambierdiscus*, *Ostreopsis*, dan *Prorocentrum* ditemukan di lokasi penelitian. Genus *Coolia*, *Gambierdiscus*, dan *Prorocentrum* ditemukan di setiap stasiun penelitian, genus *Ampidinium* hanya ditemukan di area komunitas lamun. Sedangkan, genus *Ostreopsis* dapat ditemukan baik di area komunitas lamun maupun makroalga.



Gambar 5.4. Persentase komposisi kelompok kista: Goniidomaceae, Gonyaulacaceae, Gymnodiniaceae, Peridiniaceae dan Protoperidiniaceae di tiga muara sungai Selat Makassar (Sumber: Rukminasari and Tahir, 2021)

Adnan, (1984) hanya menemukan empat genera dinoflagellata di perairan Teluk Jakarta dan Teluk Beno, yaitu genera *Noctiluca*, *Ceratium*, *Dinophysis*, dan *Peridinium*. *Noctiluca* adalah genera yang dominan dari kedua teluk tersebut. Adapun Yudistia *et al.*, (2018) menemukan 13 spesies Dinoflagellata yang terdiri dari 1 kelas, 4 ordo dan 5 famili dari Perairan Pantai Jeranang, Lombok Barat. Adapun ketiga belas spesies itu adalah: *Dinophysis caudata*, *D. rotundata*, *Ornithocercus magnificus*, *Ceratium furca forma*, *C. fusus*, *C. lunula forma*, *C. macroceros*, *C. massiliense*, *C. teres*, *Podolampas palmipes*, *Protoperidinium steinii*, *Prorocentrum lima*, dan *P. mican*.

E. Rangkuman

Dinoflagellata adalah kelompok flagellata yang sangat beragam, terdiri dari taksa fotosintetik dan non-fotosintetik. Banyak dari anggota dinoflagellata fotosintesis adalah mixotrof, dan heterotroph. Sementara sebagian besar hidup bebas di lingkungan laut dan air tawar, yang lain, seperti “zooxanthellae” adalah endosimbion yang menguntungkan dan yang lain lagi merupakan parasit bagi banyak inang protista, invertebrata, dan vertebrata. Beberapa spesies dinoflagellata bercahaya dan beberapa spesies penghasil toksin. Keanekaragaman terbesar dinoflagellata adalah plankton laut.

Pola distribusi spasial dinoflagellata mirip dengan protista air lainnya. Dinoflagellata ditemukan di lingkungan perairan, 90% laut dan 10% di air tawar. Distribusi Dinoflagellata disebut “kosmopolitanisme latitudinal modified”, artinya morfospesies yang sama terjadi dalam zona iklim yang sama di belahan bumi utara dan selatan. Hal ini menunjukkan bahwa komunitas mikrop plankton seluruh perairan laut beriklim utara dan selatan hampir identik meskipun dipisahkan oleh komunitas sirkumtropis. Pada pola geografis ini terdapat perbedaan yang jelas antara plankton neritik (pesisir) versus plankton oseanik.

Perairan Indonesia memiliki keanekaragaman dinoflagellata yang cukup tinggi dan di beberapa Perairan Indonesia ditemukan spesies dinoflagellata beracun yang dapat menimbulkan marak alga berbahaya. Adapun spesies dinoflagellata beracun yang umumnya ditemukan di perairan Indonesia adalah: *Amphidinium* sp., *Gambierdiscus toxicus*, *Ostreopsis ovata*, *Prorocentrum concavum*, *P. lima*, dan *P. rhathymum*.

Daftar Pustaka

- Adnan, Q. (1984). Distribution of dinoflagellates at Jakarta Bay, Taman Jaya, Banten, and Benoa Bay, Bali: A report of an incident of fish poisoning at eastern Nusa Tenggara. In *Toxic Red Tides And Shellfish Toxicity In Southeast Asia. Proceedings Of A Consultative Meeting Held In Singapore* (pp. 25–27).
- Buckland-Nicks, J., Reimchen, T. E., & Garbary, D. J. (1997). *Haidadinium ichthyophilum* gen.nov. et sp.nov. (Phytodiniales, dinophyceae), a freshwater ectoparasite on stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) from the Queen Charlotte Islands, Canada. *Canadian Journal of Botany*, 75(11), 1936–1940. <https://doi.org/10.1139/b97-905>
- Carty, S., & Parrow, M. W. (2015). Dinoflagellates. In *Freshwater Algae of North America* (pp. 773–807). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53643-3.00283-1>
- Cavalier-Smith, T. (1999). Principles of protein and lipid targeting in secondary symbiogenesis: Euglenoid, dinoflagellate, and sporozoan plastid origins and the eukaryote family tree. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 46(4), 347–366. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1999.tb04614.x>
- Dolan, J. R. (2005). An introduction to the biogeography of aquatic microbes. *Aquatic Microbial Ecology*, 41(1), 39–48. <https://doi.org/10.3354/ame041039>
- Fawcett, R. C., & Parrow, M. W. (2012). Cytological and phylogenetic diversity freshwater esoptrodinium/bernardinium species (dinophyceae). *Journal of Phycology*, 48(3), 793–807. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2012.01174.x>
- Firdaus, M. R., Rachman, A., Sianturi, O. R., Wulandari, D. A., Meirinawati, H., Intan, M. D. B., & Endrotjahyo, E. (2021). Kelimpahan Dinoflagellata Bentik Berbahaya di Habitat Lamun dan Makroalga di Pulau Pari, Kepulauan Seribu, Indonesia. *OLDI (Oseanologi Dan Limnologi Di Indonesia)*, 6(3), 191. <https://doi.org/10.14203/oldi.2021.v6i3.382>
- Gómez, F. (2005). A list of free-living dinoflagellata species in the world's oceans. *Acta Botanica Croatica*, 64(1), 129–212.

- Gómez, F. (2006). Endemic and Indo-Pacific plankton in the Mediterranean Sea: A study based on dinoflagellata records. *Journal of Biogeography*, 33(2), 261–270. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01373.x>
- Hoppenrath, M., & Leander, B. S. (2007a). Character evolution in polykrikoid dinoflagellates. *Journal of Phycology*, 43(2), 366–377. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2007.00319.x>
- Hoppenrath, M., & Leander, B. S. (2007b). Morphology and Phylogeny of the Pseudocolonial Dinoflagellates *Polykrikos lebourae* and *Polykrikos herdmanae* n. sp. *Protist*, 158(2), 209–227. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2006.12.001>
- John, U., Fensome, R. A., & Medlin, L. K. (2003). The application of a molecular clock based on molecular sequences and the fossil record to explain biogeographic distributions within the *Alexandrium tamarense* “species complex” (dinophyceae). *Molecular Biology and Evolution*, 20(7), 1015–1027. <https://doi.org/10.1093/molbev/msg105>
- Ling, K. H., Sin, Y. M., & Lam, T. J. (1993). Protection of goldfish against some common ectoparasitic protozoans using *Ichthyophthirius multifiliis* and *Tetrahymena pyriformis* for vaccination. *Aquaculture*, 116(4), 303–314. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(93\)90415-U](https://doi.org/10.1016/0044-8486(93)90415-U)
- López-García, P., Rodríguez-Valera, F., Pedrós-Alió, C., & Moreira, D. (2001). Unexpected diversity of small eukaryotes in deep-sea Antarctic plankton. *Nature*, 409(6820), 603–607. <https://doi.org/10.1038/35054537>
- Massana, R., Guillou, L., Díez, B., & Pedrós-Alió, C. (2002). Unveiling the organisms behind novel eukaryotic ribosomal DNA sequences from the ocean. *Applied and Environmental Microbiology*, 68(9), 4554–4558. <https://doi.org/10.1128/AEM.68.9.4554-4558.2002>
- Montresor, M., Lovejoy, C., Orsini, L., Procaccini, G., & Roy, S. (2003). Bipolar distribution of the cyst-forming dinoflagellata *Polarella glacialis*. *Polar Biology*, 26(3), 186–194. <https://doi.org/10.1007/s00300-002-0473-9>

- Moon-Van Der Staay, S. Y., De Wachter, R., & Vulot, D. (2001). Oceanic 18S rDNA sequences from picoplankton reveal unsuspected eukaryotic diversity. *Nature*, *409*(6820), 607–610. <https://doi.org/10.1038/35054541>
- Mujib, A. S., Damar, A., & Wardiatno, Y. (2015). Distribusi spasial Dinoflagellata planktonik di Perairan Makassar, Sulawesi Selatan. *Jurnal Ilmu Dan Teknologi Kelautan Tropis*, *7*(2), 479–492.
- Nasution, A. K., Takarina, N. D., & Thoha, H. (2021). The presence and abundance of harmful dinoflagellata algae related to water quality in Jakarta bay, Indonesia. *Biodiversitas*, *22*(5), 2909–2917. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d220556>
- Nicholls, K. H. (1998). Amphidiniopsis siboldii sp. nov. (Thecadiniaceae, Dinophyceae), a new freshwater sand-dwelling dinoflagellate. *Phycologia*, *37*(5), 334–339.
- Pross, J., & Brinkhuis, H. (2005). Organic-walled dinoflagellata cysts as paleoenvironmental indicators in the Paleogene; a synopsis of concepts. *Paläontologische Zeitschrift*, *79*(1), 53–59. <https://doi.org/10.1007/bf03021753>
- Rachman, A., Thoha, H., Intan, M. D. B., Sianturi, O. R., Witasari, Y., Wibowo, S. P. A., & Iwataki, M. (2022). Dinoflagellata Cyst Distribution in Relation to the Sediment Composition and Grain Size in the Coastal Area of Pangkajene, South Sulawesi, Indonesia. *Ilmu Kelautan: Indonesian Journal of Marine Sciences*, *27*(2), 111–123. <https://doi.org/10.14710/ik.ijms.27.2.111-123>
- Rukminasari, N., & Tahir, A. (2021). Species assemblages and distribution of dinoflagellata cysts from three estuaries sediment's of makassar strait, eastern indonesia. *OnLine Journal of Biological Sciences*, *21*(2), 232–244. <https://doi.org/10.3844/ojbsci.2021.232.244>
- Saldarriaga, J. F., Taylor, F. J. R., Cavalier-Smith, T., Menden-Deuer, S., & Keeling, P. J. (2004). Molecular data and the evolutionary history of dinoflagellates. *European Journal of Protistology*, *40*(1), 85–111. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2003.11.003>
- Schenepf, E., & Elbrachter, M. (1992). Nutritional strategies in dinoflagellates. *European Journal of Protistology*, *28*, 3–24.

- Schnepf, E., & Elbrächter, M. (1999). Dinophyte chloroplasts and phylogeny—A review. *Grana*, 38(2–3), 81–97. <https://doi.org/10.1080/00173139908559217>
- Sediadi, A. (1999). Ekologi Dinoflagellata. *Oseana*, 24(4), 21–30. www.oseanografi.lipi.go.id
- Skovgaard, A., Massana, R., Balagué, V., & Saiz, E. (2005). Phylogenetic position of the copepod-infesting parasite *Syndinium turbo* (Dinoflagellata, Syndinea). *Protist*, 156(4), 413–423. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2005.08.002>
- Steidinger, K. A., Burkholder, J. M., Glasgow, H. B., Hobbs, C. W., Garrett, J. K., Truby, E. W., Noga, E. J., & Smith, S. A. (1996). *Pfiesteria piscicida* gen. et sp. nov. (Pfiesteriaceae fam. nov.), a new toxic dinoflagellata with a complex life cycle and behavior. *Journal of Phycology*, 32(1), 157–164. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1996.00157.x>
- Taylor, F. J. R., Hoppenrath, M., & Saldarriaga, J. F. (2008). Dinoflagellata diversity and distribution. *Biodiversity and Conservation*, 17(2), 407–418. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9258-3>
- Thoha, H., Rachman, A., Fitriya, N., Destila, M., Intan, B., & Usup, G. (2020). Study on The Potentially Harmful Benthic Dinoflagellates in Pari Island, Indonesia. *Majalah Ilmiah Biologi Biosfera*, 37(1), 27–35. <https://doi.org/10.20884/1.mib.2020.37.1.835>
- Widiarti, R., Pudjiarto, R. K., Fathoniah, I., & Adi, A. P. W. (2016). Dinoflagellata epifitik pada makroalga yang berpotensi menyebabkan Ciguatera Fish Poisoning di perairan Pulau Weh, Aceh. *Prosiding Seminas Nasional Biodiversitas Indonesia*, 2(1), 97–102. <https://doi.org/10.13057/psnmbi/m020119>
- Yudistia, I., Bachtiar, I., & Yamin, M. (2018). Keragaman dan kelimpahan Dinophyta (Dinoflagellata) di Pantai Jeranjang Desa Taman Ayu Kec. Gerung, Lombok Barat. *Prosiding Seminar Nasional Pendidikan Biologi* (ISBN: 711–716).



BAB 6

PROTEOMIK DINOFLAGELLATA

A. Ekspresi Gen pada Dinoflagellata

Untuk melengkapi aspek biologi dinoflagellata, perubahan ekspresi gen dalam kondisi yang berbeda telah dipelajari secara ekstensif. Biasanya, studi ini menggunakan analisis *microarray* atau sekuensing asam nukleat *throughput* tinggi untuk melihat perubahan tingkat transkrip. Studi pada banyak spesies alga lain telah menunjukkan bahwa perubahan ekspresi gen sebagai respons terhadap perubahan lingkungan (Mayfield, Hsiao, *et al.*, 2014; Mayfield, Wang, *et al.*, 2014). Sesuai dengan struktur kromatin inti sel dinoflagellata yang unik, dinoflagellata menggunakan respons transkripsi untuk mengubah tingkat ekspresi mRNA terhadap perubahan lingkungan. Misalnya, pemeriksaan oleh RNA-Seq dari transkriptom *Lingulodinium polyedrum* selama siklus gelap terang 12:12 dan selama 24 jam pencahayaan konstan mendeteksi tidak ada perubahan signifikan dalam ekspresi salah satu transkripnya (Roy & Morse, 2014). Dengan demikian tidak ada tanggapan transkripsi karena perubahan intensitas cahaya.

Respons transkripsi dinoflagellata terhadap perubahan lingkungan telah dilaporkan untuk spesies dinoflagellata lain, meskipun sebagian besar amplitudonya rendah. Satu studi tentang tingkat transkrip *rbcL* pada dinoflagellata simbiotik *Symbiodinium* menunjukkan perubahan sirkadian yang kuat ketika sel-sel *Symbiodinium* dikultur dan diperiksa (Mayfield, Wang, *et al.*, 2014). Ada juga perubahan ekspresi gen *Symbiodinium* dalam menanggapi stres peningkatan suhu, hal ini diselidiki secara luas karena potensi pentingnya *Symbiodinium* dalam fenomena pemutihan karang (Krueger *et al.*, 2015; Leggat *et al.*, 2011; Mayfield *et al.*, 2012;

Mayfield, Hsiao, *et al.*, 2014; Rosic *et al.*, 2011), meskipun sebagian besar tekanan yang dialami oleh *Symbiodinium* gagal menginduksi respons transkripsinya (Baumgarten *et al.*, 2013; Mayfield *et al.*, 2011). Pada intensitas cahaya rendah *Amphidinium carterae* dilaporkan menginduksi transkrip yang mengkode PCP dan protein LHC (Ten Lohuis & Miller, 1998), dan pembatasan fosfat ditemukan meningkatkan kadar transkrip alkali fosfatase (Lin *et al.*, 2011). *Karenia brevis* memiliki gen yang mengatur siklus diurnal dan sirkadian (Van Dolah *et al.*, 2007), serta respons transkripsi terhadap penurunan konsentrasi nitrogen dan fosfor (Morey *et al.*, 2011), sementara *Prorocentrum* telah dilaporkan menunjukkan perbedaan kelimpahan transkrip untuk pengkodean rhodopsin dan Rubisco (Shi *et al.*, 2013). Logam mengubah tingkat ekspresi superoksida dismutase pada *Gonyaulax* (sekarang *Lingulodinium*) (O. K. Okamoto *et al.*, 2001), dan sejumlah gen diatur oleh keadaan redoks pada *Pyrocystis* (R. Okamoto *et al.*, 2003). Ekspresi gen pada *Alexandrium minutum* dipengaruhi oleh tahapan pertumbuhan dan status nutrisi (Yang *et al.*, 2010). Pada spesies *Alexandrium* lain, respons transkripsional terhadap keberadaan bakteri di media telah diteliti (Moustafa *et al.*, 2010). Terakhir, ada juga laporan perubahan siklus sel yang diatur dalam tingkat transkrip yang mengkode faktor inisiasi translasi 5A pada spesies heterotrofik *Cryptocodinium* (K. L. Chan *et al.*, 2002).

Dinoflagellata juga mengatur ekspresi gen pada tingkat transkripsi. Ini telah dipelajari secara ekstensif pada *L. polyedrum* sehubungan dengan kontrol sintesis protein oleh jam sirkadiannya (Akimoto *et al.*, 2005; Fagan *et al.*, 1999; Milos *et al.*, 1990). Perubahan ini diatur pada tingkat pasca-transkripsi karena tidak ada perubahan dalam jumlah mRNA yang ditemukan saat RNA-Seq (Roy & Morse, 2014). Selanjutnya, regulasi pasca-transkripsi, ekspresi gen fase-S telah diteliti pada *Karenia brevis* (Brunelle & Van Dolah, 2011). Hasil penelitian menunjukkan bahwa ada keluarga besar sekuens yang mengkode inisiator translasi (protein pengikat tutup/*cap-binding protein*) eIF4E yang memberikan dukungan tambahan untuk regulasi translasi pada dinoflagellata (Jones *et al.*, 2015).

Penting ditekankan bahwa studi tentang perubahan pasca-transkripsi dalam ekspresi gen lebih sulit dilakukan daripada menggunakan teknik sekuensing *throughput* tinggi untuk mengukur tingkat RNA karena

ada banyak mekanisme seluler yang bertindak pada tingkat pasca-transkripsi. Ini termasuk regulasi struktur RNA yang dimediasi protein, sekuestrasi atau terjemahan (Castello *et al.*, 2013), serta efek yang dimediasi miRNA pada terjemahan (Iwakawa & Tomari, 2015). Secara umum, korelasi antara kadar protein dan kadar RNA tidak terlalu kuat. Misalnya, tidak satu pun dari 58 protein *Symbiodinium* yang terkonsentrasi berbeda dengan transkripsinya (Mayfield *et al.*, 2016). Dalam pekerjaan lain dengan karang-karang *Pocillopora acuta* (Mayfield *et al.*, 2018) hanya 4 dari 18 molekul *Symbiodinium* (27%) yang menunjukkan kesesuaian antara ekspresi gen dan konsentrasi protein masing-masing. Studi lain menunjukkan terjadi penurunan jumlah protein Rubisco (RBCL) meskipun kadar mRNA *rbcL* konstan saat kondisi suhu tinggi (Putnam *et al.*, 2013). Evaluasi yang lebih global tentang hubungan antara RNA dinoflagellata dan tingkat protein telah dilakukan pada 3000 protein pada *Lingulodinium* (Tse *et al.*, 2018). Koreksinya buruk (Pearson's $r = 0,46$), bahkan lebih rendah dari apa yang dilaporkan dalam penelitian serupa pada sel mamalia (Pearson's $r = 0,54$ menggunakan lebih dari 1000 gen) (Vogel *et al.*, 2010). Mengingat temuan ini, pembuatan profil transkriptom mungkin terbatas penggunaannya dalam mengatasi masalah biologis pada dinoflagellata. Satu pengecualian adalah perbandingan terbaru dari transkriptom *strain Alexandrium* beracun dan tidak beracun, yang mengungkapkan bahwa di antara 35 sekuens yang diekspresikan secara berbeda, enzim jalur saxitoxin *sxtA* diatur dalam *strain* beracun (Y. Zhang *et al.*, 2014). Harus dicatat bahwa efek dari penurunan urutan yang satu ini tidak jelas, karena spesies *Alexandrium* dapat berisi hingga 12 urutan *sxtA* yang berbeda (Hackett *et al.*, 2013).

B. Proteomik Dinoflagellata

Sebagai aturan umum, pengukuran kadar protein cenderung memberikan representasi yang lebih akurat dari kemampuan katalitik sel daripada pengukuran tingkat transkrip karena protein lebih terkait langsung dengan fenotipe seluler yang diamati daripada tingkat RNA. Untuk dinoflagellata, studi proteomik sangat penting. Eksplorasi tradisional proteom seluler biasanya melibatkan analisis satu protein pada satu waktu, menggunakan elektroforesis gel dan teknik *Western blotting*

untuk mengevaluasi tingkat dan perubahan potensial yang dialami protein dalam kondisi berbeda. Pengembangan elektroforesis gel dua dimensi (gel 2D) memungkinkan ratusan protein untuk diperiksa pada satu waktu, meskipun teknik ini sulit untuk dikuasai dan protein yang tumpang tindih di wilayah yang sama dapat membuat kuantisasi menjadi sulit. Tinjauan baru-baru ini tentang proteomik dinoflagellata memperjelas bahwa sebagian besar pekerjaan di bidang ini memang menggunakan elektroforesis gel dua dimensi untuk memisahkan dan memvisualisasikan protein yang diekspresikan secara berbeda (Wang *et al.*, 2014) sebelum identifikasi menggunakan teknik spektrometri massa (MS). Proteomik memiliki aplikasi luas dalam dinoflagellata, karena telah digunakan untuk mengungkap protein yang terlibat dalam simbiosis (Weston *et al.*, 2012) dan untuk mencari protein yang mungkin terlibat dalam produksi toksin (Wang *et al.*, 2013). Ini telah digunakan sebagai sarana untuk menentukan protein permukaan (L. L. Chan *et al.*, 2012) serta cara untuk dengan cepat mengidentifikasi spesies yang bertanggung jawab untuk menyebabkan ganggang yang berbahaya (Lee *et al.*, 2011). Proteomik kronobiologi seluler juga telah diperiksa menggunakan MS untuk mengidentifikasi protein yang diselesaikan oleh gel 2D (Akimoto *et al.*, 2004).

Kemajuan dalam pengurutan protein *throughput* tinggi telah memungkinkan kumpulan data dari ribuan protein dihasilkan secara terus menerus. Dalam aplikasi terbaru untuk dinoflagellata teknik MS *throughput* tinggi ditambah dengan tag untuk membantu kuantifikasi protein (tag isobarik untuk kuantifikasi relatif dan absolut, atau iTRAQ; dijelaskan lebih rinci di bawah) telah mengidentifikasi 3488 protein berbeda, menetapkan rekor saat ini untuk jumlah protein dinoflagellata yang diidentifikasi (Zhang *et al.*, 2015). Proteomik *throughput* tinggi memiliki keuntungan besar, seperti sekuensing DNA atau RNA *throughput* tinggi, kumpulan data besar yang dibuat tidak didorong oleh hipotesis, melainkan mewakili katalog yang dapat digali ke sekuens asosiasi, yang sebelumnya sifatnya tidak dapat diperkirakan. Meskipun belum pada tingkat sekuensing asam nukleat, jumlah protein yang dapat dikuantifikasi oleh spektrometer massa *top-end* masih cukup tinggi. Selanjutnya, kemudahan persiapan sampel dan harga analisis sampel membawa teknik ke domain peneliti biasa. Sementara strategi pelabelan yang dirancang

untuk membantu kuantisasi protein memang membutuhkan keahlian teknis, apa yang disebut “proteomik bebas label” ribuan protein dapat diukur dalam sampel yang disiapkan hanya dengan mengendapkan protein dalam lisat sel dengan aseton. Jumlah protein yang diidentifikasi dalam sistem model, teknologi mutakhir hingga saat ini, telah mencapai 10.000 protein dalam studi satu jenis sel manusia (Nagaraj *et al.*, 2011) dengan fraksinasi sederhana dari protein kasar yang dicerna tripsin ekstrak menjadi enam bagian dengan kromatografi pertukaran ion. Baru-baru ini, satu suntikan protein ragi mencerna 34.000 peptida dan hampir 4000 protein (Hebert *et al.*, 2014); ini mewakili hampir 90% dari proteom ragi (Ghaemmaghami *et al.*, 2003). Contoh-contoh ini menggarisbawahi sejauh mana proteomik berbasis MS didorong oleh teknologi (Padula *et al.*, 2017).

Meskipun proteomik berbasis MS memiliki daya penyelesaian yang tinggi, prosedur ekstraksi protein sering kali menjadi kendala yang harus diatasi oleh para peneliti ketika mencoba menggunakan teknologi proteomik dengan dinoflagellata. Sebagian hal ini disebabkan oleh korteks sel yang keras dan kompleks, yang mengandung struktur terikat membran pipih internal yang disebut alveola yang sering mengandung plak selulosa. Beberapa spesies memiliki lapisan fibrosa di bawah alveola yang disebut pelikel, yang mengandung sporopollenin. Kadar garam, asam nukleat, senyawa fenolik dan pigmen endogen yang tinggi juga dapat mengganggu analisis proteomik. Solusi umum untuk masalah kerusakan dinding sel adalah penerapan kekuatan mekanik yang cukup, dan teknik seperti gangguan ultrasonik sel, atau penggilingan dalam nitrogen cair (Tse *et al.*, 2018; Tse & Lo, 2017). Masalah yang terkait dengan kontaminan kimia juga ditemui selama persiapan analisis sampel dengan menggunakan gel 2D, dan solusinya melibatkan sejumlah prosedur yang panjang dan membosankan (Chan *et al.*, 2002; Chan *et al.*, 2004; Wang *et al.*, 2009), atau bahan kimia beracun seperti reagen TRIzol (Lee & Lo, 2008; S. F. Zhang *et al.*, 2015). TRIzol juga digunakan untuk proteomik bebas gel di lapangan dan diatom yang dikultur di laboratorium (Zhang *et al.*, 2015), sedangkan langkah pengendapan asam trikloroasetat/aseton sederhana telah berhasil digunakan untuk spesies dinoflagellata *Scrippsiella*

acuminata (Tse *et al.*, 2018; Tse & Lo, 2017) dan *L. polyedra* (Tse *et al.*, 2018).

Peptida umumnya diamati sebagai ion prekursor dengan dua muatan positif (+2 ion) pada sumbu m/z. Ion-ion prekursor ini mudah diidentifikasi memiliki muatan +2, karena ketika sumbu m/z diekspansi, mereka membentuk serangkaian puncak dengan jarak yang sama yang massanya berbeda 0,5 m/z. Puncak yang berbeda ini disebabkan oleh penggabungan acak dari isotop karbon-13 dan bukan isotop karbon-12 normal (perbedaan 1 Da); ¹³C adalah isotop stabil alami yang membentuk 1,1% dari total karbon di planet ini. Pola yang tepat dari rangkaian puncak bervariasi tergantung pada berapa banyak atom ¹³C yang ditemukan dalam peptida, tetapi jarak antara puncak yang menentukan muatan pada ion (Morse *et al.*, 2018).

Ketika genom (atau transkriptom untuk sebagian besar dinoflagellata,) organisme yang diteliti diketahui, urutan peptida yang diberikan dapat diidentifikasi dengan perbandingan pola massa fragmen peptida yang diperoleh secara eksperimental dengan pola prediksi komputer dari massa fragmen peptida untuk setiap urutan peptida triptik yang diprediksi oleh genom (atau transkriptom). Untuk satu peptida dari protein PCP *L. polyedrum*, massa yang diprediksi dari seri b dan y (garis vertikal hijau dan biru) dibandingkan dengan pola m/z aktual (garis merah). Analisis juga memberikan perkiraan statistik validitas identifikasi, biasanya dihitung sebagai “skor” peptida ketika analisis dilakukan oleh Maskot (Matrix Science, Inggris Raya). Skor ini menunjukkan bahwa pola sebenarnya dari profil m/z sesuai dengan profil m/z yang diprediksi dari peptida tertentu (Morse *et al.*, 2018). Skor tergantung pada sejumlah faktor, termasuk berapa banyak puncak yang terlihat pada peptida yang terfragmentasi, rasio *signal-to-noise* dari puncak, panjang peptida dan akurasi penentuan massa untuk puncak. Secara umum, skor tertinggi di atas ambang batas yang telah ditetapkan harus dipertahankan. Eksperimen biasanya dilakukan dalam apa yang disebut mode analisis yang bergantung pada data, yang berarti bahwa puncak MS1 dipilih untuk fragmentasi MS2 berdasarkan intensitasnya. Metode memiliki kelemahan dan menghasilkan bias analisis terhadap protein dengan kelimpahan rendah (Michalski *et al.*, 2011). Keuntungan metode ini adalah eksperimen dilakukan tanpa data

awal tentang protein target yang diinginkan dan protein lain yang tidak diharapkan dapat ditemukan.

Namun, ada beberapa masalah ketika transkriptom digunakan sebagai *database* pengurutan untuk pencarian identitas protein. Ini termasuk fakta bahwa transkriptom kemungkinan tidak lengkap, transkrip mungkin tidak lengkap atau salah dirakit, atau urutan mengandung penataan ulang atau mutasi pergeseran bingkai. Beberapa dari masalah ini, dapat dikurangi dengan menggunakan data MS untuk memperbaiki urutan yang ada dalam transkriptom (Tse *et al.*, 2018). Lebih lanjut, beberapa peptida menampilkan modifikasi pasca-translasi yang akan mengubah massa beberapa fragmen, sehingga menghambat identifikasi. Namun, sebagian besar masalah ini relatif kecil, resolusi, sensitivitas, dan akurasi instrumen itu sendiri yang membatasi jumlah protein yang diidentifikasi.

C. Pengaturan Pertumbuhan Sel Dinoflagellata

Dinoflagellata biasanya mempertahankan kepadatan sel yang relatif rendah dan stabil di air laut, tetapi mereka akan tumbuh dengan cepat, menggandakan jumlah sel mereka dalam waktu singkat di bawah kondisi lingkungan khusus tertentu. Pecahnya marak dinoflagellata terdiri dari empat fase: inisiasi, pengembangan, mekar/marak dan disipasi. Sebagai produk akhir dari ekspresi gen, ketergantungan dan spesifisitas protein yang tinggi ditemukan bervariasi tiap fase pertumbuhan dan beberapa di antaranya mengatur pembelahan sel, proliferasi, dan homeostasis. Oleh karena itu, studi tentang regulasi pertumbuhan dinoflagellata merupakan dasar untuk menjelaskan mekanisme mekar dan prediksi mekar/marak secara *in situ*. Profil ekspresi protein *P. trystinum* pada fase pertumbuhan berbeda dibandingkan dengan menggunakan pendekatan 2-DE, dan mengidentifikasi protein fase spesifik (Chan *et al.*, 2004). Tiga kelompok protein *preblooming* dan dua kelompok protein *blooming* (BPs) diekspresikan pada fase pertumbuhan eksponensial, tetapi kelimpahannya menurun pada fase disipasi. Lebih lanjut, pola ekspresi protein yang berbeda pada titik protein yang lebih sedikit terakumulasi di wilayah asam dan massa molekul yang berkisar antara 31 hingga 76 kDa terungkap pada fase akhir *blooming*. Variasi ekspresi protein dari dinoflagellata beracun, *Alexandrium catenella* telah diamati dan

menunjukkan, pada fase pertumbuhan yang berbeda 30 protein berubah secara signifikan kelimpahannya (Wang *et al.*, 2012). Protein yang diekspresikan secara berbeda ini terkait dengan biosintesis makromolekul, fotosintesis, sintesis tRNA, stabilitas DNA, respons stres, dan regulasi pembelahan sel. Ekspresi fase protein ini menunjukkan bahwa mereka memainkan peran penting dalam mempertahankan urutan dan fungsi pertumbuhan sel. Pada spesies dinoflagellata *Lingulodinium polyedrum*, ekspresi sirkadian protein ditemukan (Akimoto *et al.*, 2004). Analisis proteomik dari profil ekspresi 900 protein dalam siklus terang-gelap 12:12 jam mengungkapkan 28 protein dengan perubahan sirkadian kuantitatif. Pola diklasifikasikan menjadi tiga jenis: Fase 1 (malam), Fase 2 (malam), dan Fase 3 (tengah malam). Protein pengikat luciferin di Fase 2 dan dua komponen siklus asam trikarboksilat di Fase 1 dan 2 diidentifikasi. Berdasarkan hasil tersebut menunjukkan bahwa ekspresi protein tampaknya terkait dengan keadaan fisiologis dan untuk mengontrol jalur metabolisme pada *L. polyedrum*.

Dinoflagellata mengikuti siklus G1-S-G2-Mcell eukariotik yang khas (Bhaud *et al.*, 2000) dan beberapa protein atau gen seperti *cyclin* dan *cyclin-dependent kinase* (CDK) ditemukan pada dinoflagellata. Oleh karena itu, studi tentang perkembangan siklus sel dan regulasinya dapat membantu mengungkap mekanisme pertumbuhan dan pembentukan marak dinoflagellata. Analisis proteomik *P. trystinum* pada fase pertumbuhan eksponensial selama siklus sel 24 jam mengungkapkan bahwa ekspresi sebagian besar protein tetap konstan sepanjang siklus sel (Chan *et al.*, 2004). Namun, kadar protein BP1 bervariasi sesuai dengan fase siklus sel. Protein BP1 diatur selama permulaan mitosis dan diatur ke bawah setelah selesainya aktivitas mitosis, menunjukkan bahwa protein ini bertindak sebagai “protein pemicu spesifik” yang mengatur perkembangan siklus sel pada *P. trystinum*. Baru-baru ini, sebuah studi proteomik kuantitatif pada *Prorocentrum donghaiense* memberikan wawasan berharga tentang regulasi siklus sel dinoflagellata (Wang *et al.*, 2013). Pada studi ini, profil protein *P. donghaiense* pada empat fase siklus sel (G1, S, G2 awal dan akhir). dibandingkan menggunakan metode 2-D DIGE dan protein yang diekspresikan secara berbeda diidentifikasi menggunakan MALDI-TOF-TOF MS. 53 bintik protein berubah secara signifikan dalam kelimpahan

pada fase siklus sel yang berbeda. Di antara mereka, 41 terlibat dalam berbagai proses biologis, mis. siklus dan pembelahan sel, metabolisme RNA, metabolisme protein dan asam amino, metabolisme energi dan karbon, proses oksidasi-reduksi, dan transpor ABC. Pada fase G1, terjadi proses biologis yang berkaitan dengan struktur dan motilitas sel, sintesis protein, fotosintesis, dan oksidasi-reduksi, sedangkan sintesis DNA, pelipatan protein, glikolisis, dan fusi membran aktif dalam fase S dan G2/M. Ekspresi periodik protein ini sangat penting bagi sel baik untuk menjamin pemanfaatan sumber daya yang optimal atau untuk mempertahankan urutan dan fungsi siklus sel yang tepat. Namun, tidak ada siklin atau CDK yang ditemukan dalam penelitian ini, yang mungkin disebabkan oleh tingkat ekspresinya yang sangat rendah dan ekspresi periodiknya dalam siklus sel (Fisher, 1997).

D. Stres Lingkungan

Dinoflagellata telah mengembangkan berbagai kemampuan untuk mengubah profil protein seluler mereka untuk beradaptasi terhadap lingkungan yang berubah. Perubahan pola ekspresi protein dan protein spesifik dapat digunakan untuk menunjukkan jenis atau sumber stresor, dan beberapa protein dapat dipilih sebagai *biomarker* potensial. Pada *P. trystinum* menunjukkan kekonstanan profil protein dan variabilitas kelimpahan relatif beberapa protein di bawah kondisi lingkungan yang berbeda (Chan *et al.*, 2004). Profil protein dipengaruhi keterbatasan ketersediaan nitrogen pada media kultur dan sangat mirip dengan tahap mekar alga dan BP2 diekspresikan saat kondisi nitrogen terbatas. Namun, BP2 tidak ditemukan dalam sel pada kondisi fosfor terbatas atau sel yang tertekan cahaya, hal ini menunjukkan bahwa sintesis BP2 mungkin memerlukan keberadaan fosfor di bawah pencahayaan yang optimal. Dua kelompok protein lainnya (kelompok 1 dan 2) dengan pola respons yang berbeda juga menunjukkan respons terhadap tekanan lingkungan. Pola protein yang diekspresikan secara berbeda dari *P. trystinum* di bawah kondisi pertumbuhan yang berbeda menunjukkan bahwa *P. trystinum* yang tumbuh di bawah kondisi terbatas nitrogen memiliki potensi pertumbuhan yang lebih tinggi karena profil ekspresi proteinnya lebih mirip dengan yang ada pada tahap mekar. Perubahan pola ekspresi protein pada berbagai

kondisi pertumbuhan juga ditemukan pada *A. catenella* (Wang *et al.*, 2012). Ekspresi protein kelompok 1 dan 2 rendah atau hampir tidak terlihat dalam berbagai kondisi pertumbuhan kecuali dalam kegelapan terus menerus. Protein kelompok 3, di sisi lain, diekspresikan secara berlebihan dalam penerangan terus menerus dan diekspresikan pada tingkat rendah atau hampir tidak terlihat dalam kegelapan terus menerus atau di bawah keterbatasan nitrat. Protein yang diekspresikan secara berbeda ini dapat diterapkan sebagai indikator fisiologis potensial yang terkait dengan tekanan lingkungan (Wang *et al.*, 2014).

Respons proteomik *Karenia mikimotoi* terhadap stres keterbatasan nitrat menunjukkan bahwa protein yang terlibat dalam transportasi nitrat, transduksi sinyal, metabolisme asam amino, perbaikan DNA dan pembuatan hemolisin diregulasi dalam sel yang kekurangan nitrat (Lei & Lu, 2011). Di bawah stres pembatasan nitrat, sistem transportasi nitrat afinitas tinggi yang mengasimilasi nitrat eksternal yang diinduksi oleh protein biomembran H⁺-ATPase, mempertahankan energi yang mendorong penyerapan nitrat dalam sel yang kekurangan nitrat (Lei & Lu, 2011). Siklus nitrogen intrinsik yang dipercepat berlangsung melalui protein pengekspresi triptofanase, ubiquitin ligase, dan proteasome yang lebih tinggi yang dapat mendegradasi protein menjadi polipeptida molekul kecil. Menariknya, *K. mikimotoi* mengekspresikan hemolitik eksotoksin kalsium yang mengikat protein hemolisin untuk merusak atau membunuh organisme lain untuk mendapatkan elemen nitrogen heterotrofik ekstra dari lingkungan sekitarnya. Protein yang berperan dalam proliferasi sel, modifikasi protein, stabilitas sitoskeleton dan transduksi sinyal ditekan dalam sel terbatas nitrat. Proliferasi sel dan protein pembelahan sel, termasuk protein pembelahan sel 48, protein seperti ras dan protein seperti 14-3-3, sangat dibantu bila nitrat tersedia mencukupi sehingga pertumbuhan akan optimal. Studi proteomik lain mengungkapkan bahwa protein dua plastid, ribulosa-1,5-bisfosfat karboksilase oksigenase (RuBisCO) bentuk II dan nitrogen terkait protein 50 (NAP50), secara substansial diatur oleh penipisan nitrogen di dinoflagellata *Alexandrium affine* (Lee *et al.*, 2009). Keduanya terdegradasi antara 24 dan 36 jam setelah penipisan nitrogen, namun proses degradasi dapat diblokir sebelum terjadi dan resintesis akan segera dilanjutkan ketika nitrogen diisi ulang.

NAP 50 diduga digunakan sebagai *biomarker* nitrogen potensial dalam *A. affine* karena spesifisitas ekspresinya hanya dalam kondisi kekurangan nitrogen. Kelimpahan Rubisco bentuk II pada *A. catenella* menurun secara signifikan pada sel yang kekurangan nitrogen, dan pemulihan yang tidak lengkap terjadi setelah penambahan nitrogen (Wang *et al.*, 2012).

Keterbatasan fosfat pada *K. mikimotoi* menyebabkan protein membantu redistribusi fosfor intraseluler, terjadi pemanfaatan fosfor organik, dan pengaturan transduksi sinyal (Lei & Lü, 2011). ATPase vakuolar memberi energi pada pengangkutan fosfat vakuolar ke dalam sitosol. Katabolisme fosfolipid dan lipid dikatalisis oleh fosfolipidase D, 3-metil-2-oksobutanoat dehidrogenase dan dihydrolipoyllysine-residu asetiltransferase untuk mengkompensasi kekurangan fosfat seluler. Sel dinoflagellata yang kekurangan fosfat dapat memfagositosis zat fosfor partikulat dari luar (Schenepp & Elbrachter, 1992).

Baru-baru ini, studi proteomik komparatif dari *Prorocentrum micans* yang tumbuh dalam mode trofik, teridentifikasi protein spesifik yang dapat dinyalakan dan dimatikan sesuai dengan mode tersebut (Shim *et al.*, 2011). Sekitar 2,3% dari protein yang terdeteksi diekspresikan secara berbeda dalam mode trofik yang berbeda dan 12 protein hanya diamati dalam kondisi mixotrofik. Dua protein, gliseraldehida-3-fosfatase dehidrogenase dan katalase bakteri secara khusus diekspresikan dalam kondisi autotrofik. Tiga protein spesifik *mixotrophy* menunjukkan homologi dengan protein dari serangga dan bakteri. Studi ini menunjukkan bahwa dinoflagellata *mixotrophic* mampu menghidupkan dan mematikan kelompok protein tertentu berdasarkan ketersediaan nutrisi sekitar, yang merupakan mekanisme adaptif dari dinoflagellata.

E. Dinoflagellata Simbiosis

Beberapa dinoflagellata merupakan endosimbion pada berbagai invertebrata laut dan protista, membentuk simbiosis mutualistik dengan inangnya. Asosiasi endosimbiotik antara karang dan dinoflagellata fotoautotrofik dalam genus *Symbiodinium* adalah salah satu sistem simbiosis khas di laut, yang sensitif terhadap perubahan iklim, seperti pengasaman laut dan pemanasan global air permukaan laut. Pemutihan karang terjadi karena adanya pelepasan alga simbiosis ke dalam air laut

dan penurunan kandungan pigmen karang ketika kondisi lingkungan berubah secara dramatis [42].

Proteomik memberikan kontribusi untuk mengungkap urutan protein pada dinoflagellata simbiosis yang berbagi asosiasi endosimbiosis dan lingkungan terkait. Untuk dinoflagellata simbiosis, kesulitannya adalah memisahkan gastrodermis dan epidermis dari simbiionnya. Agen pereduksi, N-acetylcysteine, digunakan untuk memisahkan dua lapisan jaringan ini dari karang hermatipik tanpa degradasi protein, yang meningkatkan sensitivitas deteksi protein secara signifikan [43]. 358 bintik protein diidentifikasi dalam ekstrak tentakel yang dipotong, sedangkan 417 bintik protein diidentifikasi dalam zooxanthellae endosimbiotik dari *Euphyllia glabrescens*. Ini merupakan persentase peningkatan sensitivitas 84,9% untuk zooxanthellae endosimbiotik dibandingkan dengan bintik-bintik protein yang terdeteksi pada tentakel. Juga, tiga protein penanda diidentifikasi, termasuk protein fluoresen hijau R7, Histon H2B dan protein pengikat klorofil-a peridinin yang merupakan dasar molekuler *Symbiodinium sp.* Hal ini diungkapkan melalui respons karang *Stylophora pistillata* terhadap stres suhu yang berbeda yang mengarah ke respons pemutihan karang [44]. *S. pistillata* terkena lima kondisi: (1) suhu rendah (28°C) yang ditambah perlakuan paparan semua logam, (2) suhu rendah dikurangi besi, (3) suhu rendah dikurangi mangan, (4) suhu tinggi (31°C) ditambah perlakuan paparan semua logam, dan (5) suhu tinggi minus besi. Dinoflagellata yang bersimbiosis diisolasi pada hari ke-0 sampai akhir percobaan dan pada hari ke-13. Proses ini dilakukan dalam kondisi cahaya dan suhu rendah. Menggunakan proteomik kuantitatif *throughput* tinggi, spektrum 8098MS/MS diperoleh dari fraksi yang diperkaya *Symbiodinium*, tetapi hanya 109 peptida yang memenuhi kriteria kuantifikasi yang ketat. 26 peptida yang ditetapkan berubah secara signifikan pada *S. pistillata* yang dirawat jika dibandingkan dengan proteom pra-perawatan. Dari jumlah tersebut, 12 peptida diatur dalam perlakuan suhu tinggi, tetapi tidak ada perubahan signifikan di bawah batasan zat besi. Anehnya, protein replikasi virus secara signifikan meningkat 114 kali lipat (Wang *et al.*, 2014).

F. Rangkuman

Perubahan ekspresi gen sebagai respons terhadap perubahan lingkungan. Sesuai dengan struktur kromatin inti sel dinoflagellata yang unik, dinoflagellata menggunakan respons transkripsi untuk mengubah tingkat ekspresi mRNA terhadap perubahan lingkungan. Dinoflagellata juga mengatur ekspresi gen pada tingkat transkripsi.

Pengukuran kadar protein cenderung memberikan representasi yang lebih akurat daripada pengukuran tingkat transkrip karena protein lebih terkait langsung dengan fenotipe seluler yang diamati daripada tingkat RNA. Untuk dinoflagellata, studi proteomik sangat penting. Eksplorasi tradisional proteom seluler biasanya melibatkan analisis satu protein pada satu waktu, menggunakan elektroforesis gel dan teknik *Western blotting* untuk mengevaluasi tingkat dan perubahan potensial yang dialami protein dalam kondisi berbeda. Proteomik memiliki aplikasi luas dalam dinoflagellata, karena telah digunakan untuk mengungkap protein yang terlibat dalam simbiosis dan untuk mencari protein yang mungkin terlibat dalam produksi toksin.

Dinoflagellata telah mengembangkan berbagai kemampuan untuk mengubah profil protein seluler mereka untuk beradaptasi terhadap lingkungan yang berubah. Perubahan pola ekspresi protein dan protein spesifik dapat digunakan untuk menunjukkan jenis atau sumber stresor, dan beberapa protein dapat dipilih sebagai *biomarker* potensial pada dinoflagellata.

Daftar Pustaka

- Akimoto, H., Kinumi, T., & Ohmiya, Y. (2005). Circadian rhythm of a TCA cycle enzyme is apparently regulated at the translational level in the dinoflagellata *Lingulodinium polyedrum*. *Journal of Biological Rhythms*, 20(6), 479–489. <https://doi.org/10.1177/0748730405280811>
- Akimoto, H., Wu, C., Kinumi, T., & Ohmiya, Y. (2004). Biological rhythmicity in expressed proteins of the marine dinoflagellata *Lingulodinium polyedrum* demonstrated by chronological proteomics. *Biochemical and Biophysical Research*

- Communications*, 315(2), 306–312. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2004.01.054>
- Baumgarten, S., Bayer, T., Aranda, M., Liew, Y. J., Carr, A., Micklem, G., & Voolstra, C. R. (2013). Integrating microRNA and mRNA expression profiling in *Symbiodinium microadriaticum*, a dinoflagellata symbiont of reef-building corals. *BMC Genomics*, 14(1). <https://doi.org/10.1186/1471-2164-14-704>
- Bhaud, Y., Guillebault, D., Lennon, J. F., Defacque, H., Soyer-Gobillard, M. O., & Moreau, H. (2000). Morphology and behaviour of dinoflagellata chromosomes during the cell cycle and mitosis. *Journal of Cell Science*, 113(7), 1231–1239. <https://doi.org/10.1242/jcs.113.7.1231>
- Brunelle, S. A., & Van Dolah, F. M. (2011). Post-transcriptional regulation of S-Phase genes in the dinoflagellate, *karenia brevis*. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 58(4), 373–382. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2011.00560.x>
- Castello, A., Fischer, B., Hentze, M. W., & Preiss, T. (2013). RNA-binding proteins in Mendelian disease. *Trends in Genetics*, 29(5), 318–327. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2013.01.004>
- Chan, K. L., New, D., Ghandhi, S., Wong, F., Lam, C. M. C., & Wong, J. T. Y. (2002). Transcript levels of the eukaryotic translation initiation factor 5A peak at early G1 phase of the cell cycle in the dinoflagellata *Cryptothecodinium cohnii*. *Applied and Environmental Microbiology*, 68(5), 2278–2284. <https://doi.org/10.1128/AEM.68.5.2278-2284.2002>
- Chan, L. L., Hodgkiss, I. J., Wan, J. M. F., Lum, J. H. K., Mak, A. S. C., Sit, W. H., & Lo, S. C. L. (2004). Proteomic study of a model causative agent of harmful algal blooms, *Prorocentrum triestinum* II: The use of differentially expressed protein profiles under different growth phases and growth conditions for bloom prediction. *Proteomics*, 4(10), 3214–3226. <https://doi.org/10.1002/pmic.200300838>
- Chan, L. L., Li, X., Sit, W. H., Lam, P. K. S., & Leung, K. M. Y. (2012). Development of theca specific antisera for the profiling of cell surface proteins in the marine toxic dinoflagellata genus

- Alexandrium Halim. *Harmful Algae*, 16(December 2001), 58–62. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2012.01.004>
- Fagan, T., Morse, D., & Hastings, J. W. (1999). Circadian synthesis of a nuclear-encoded chloroplast glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase in the dinoflagellata *Gonyaulax polyedra* is translationally controlled. *Biochemistry*, 38(24), 7689–7695. <https://doi.org/10.1021/bi9826005>
- Fisher, R. P. (1997). CDKs and cyclins in transition(s). *Current Opinion in Genetics and Development*, 7(1), 32–38. [https://doi.org/10.1016/S0959-437X\(97\)80106-2](https://doi.org/10.1016/S0959-437X(97)80106-2)
- Ghaemmaghami, S., Huh, W. K., Bower, K., Howson, R. W., Belle, A., Dephoure, N., O’Shea, E. K., & Weissman, J. S. (2003). Global analysis of protein expression in yeast. *Nature*, 425(6959), 737–741. <https://doi.org/10.1038/nature02046>
- Hackett, J. D., Wisecaver, J. H., Brosnahan, M. L., Kulis, D. M., Anderson, D. M., Bhattacharya, D., Gerald Plumley, F., & Erdner, D. L. (2013). Evolution of saxitoxin synthesis in cyanobacteria and dinoflagellates. *Molecular Biology and Evolution*, 30(1), 70–78. <https://doi.org/10.1093/molbev/mss142>
- Hebert, A. S., Richards, A. L., Bailey, D. J., Ulbrich, A., Coughlin, E. E., Westphall, M. S., & Coon, J. J. (2014). The one hour yeast proteome. *Molecular and Cellular Proteomics*, 13(1), 339–347. <https://doi.org/10.1074/mcp.M113.034769>
- Iwakawa, H. oki, & Tomari, Y. (2015). The Functions of MicroRNAs: mRNA Decay and Translational Repression. *Trends in Cell Biology*, 25(11), 651–665. <https://doi.org/10.1016/j.tcb.2015.07.011>
- Jones, G. D., Williams, E. P., Place, A. R., Jagus, R., & Bachvaroff, T. R. (2015). The alveolate translation initiation factor 4E family reveals a custom toolkit for translational control in core dinoflagellates. *BMC Evolutionary Biology*, 15(1), 1–12. <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0301-9>
- Krueger, T., Fisher, P. L., Becker, S., Pontasch, S., Dove, S., Hoegh-Guldberg, O., Leggat, W., & Davy, S. K. (2015). Transcriptomic characterization of the enzymatic antioxidants FeSOD, MnSOD,

- APX and KatG in the dinoflagellata genus Symbiodinium Genome evolution and evolutionary systems biology. *BMC Evolutionary Biology*, 15(1), 1–20. <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0326-0>
- Lee, F. W. F., Ho, K. C., Mak, Y. L., & Lo, S. C. L. (2011). Authentication of the proteins expression profiles (PEPs) identification methodology in a bloom of *Karenia digitata*, the most damaging harmful algal bloom causative agent in the history of Hong Kong. *Harmful Algae*, 12, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2011.08.007>
- Lee, F. W. F., & Lo, S. C. L. (2008). The use of Trizol reagent (phenol/guanidine isothiocyanate) for producing high quality two-dimensional gel electrophoretograms (2-DE) of dinoflagellates. *Journal of Microbiological Methods*, 73(1), 26–32. <https://doi.org/10.1016/j.mimet.2008.01.006>
- Lee, F. W. F., Morse, D., & Lo, S. C. L. (2009). Identification of two plastid proteins in the dinoflagellata *Alexandrium* affine that are substantially down-regulated by nitrogen-depletion. *Journal of Proteome Research*, 8(11), 5080–5082. <https://doi.org/10.1021/pr900475f>
- Leggat, W., Seneca, F., Wasmund, K., Ukani, L., Yellowlees, D., & Ainsworth, T. D. (2011). Differential responses of the coral host and their algal symbiont to thermal stress. *PLoS ONE*, 6(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026687>
- Lei, Q. Y., & Lu, S. H. (2011). Molecular ecological responses of the dinoflagellata *Karenia mikimotoi* to phosphate stress. *Harmful Algae*, 12, 39–45. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2011.08.010>
- Lei, Q. Y., & Lü, S. H. (2011). Molecular ecological responses of dinoflagellate, *Karenia mikimotoi* to environmental nitrate stress. *Marine Pollution Bulletin*, 62(12), 2692–2699. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2011.09.021>
- Lin, X., Zhang, H., Huang, B., & Lin, S. (2011). Alkaline Phosphatase Gene Sequence And Transcriptional Regulation By Phosphate Limitation In *Amphidinium Carterae* (Dinophyceae). *Journal of Phycology*, 47(5), 1110–1120. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2011.01038.x>

- Mayfield, A. B., Chan, P. H., Putnam, H. M., Chen, C. S., & Fan, T. Y. (2012). The effects of a variable temperature regime on the physiology of the reef-building coral *Seriatopora hystrix*: Results from a laboratory-based reciprocal transplant. *Journal of Experimental Biology*, *215*(23), 4183–4195. <https://doi.org/10.1242/jeb.071688>
- Mayfield, A. B., Chen, Y. J., Lu, C. Y., & Chen, C. S. (2018). The proteomic response of the reef coral *Pocillopora acuta* to experimentally elevated temperatures. *PLoS ONE*, *13*(1), 1–24. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192001>
- Mayfield, A. B., Hsiao, Y. Y., Chen, H. K., & Chen, C. S. (2014). Rubisco Expression in the Dinoflagellata *Symbiodinium* sp. Is Influenced by Both Photoperiod and Endosymbiotic Lifestyle. *Marine Biotechnology*, *16*(4), 371–384. <https://doi.org/10.1007/s10126-014-9558-z>
- Mayfield, A. B., Wang, Y. Bin, Chen, C. S., Chen, S. H., & Lin, C. Y. (2016). Dual-compartmental transcriptomic + proteomic analysis of a marine endosymbiosis exposed to environmental change. *Molecular Ecology*, *25*(23), 5944–5958. <https://doi.org/10.1111/mec.13896>
- Mayfield, A. B., Wang, Y. Bin, Chen, C. S., Lin, C. Y., & Chen, S. H. (2014). Compartment-specific transcriptomics in a reef-building coral exposed to elevated temperatures. *Molecular Ecology*, *23*(23), 5816–5830. <https://doi.org/10.1111/mec.12982>
- Mayfield, A. B., Wang, L. H., Tang, P. C., Fan, T. Y., Hsiao, Y. Y., Tsai, C. L., & Chen, C. S. (2011). Assessing the impacts of experimentally elevated temperature on the biological composition and molecular chaperone gene expression of a reef coral. *PLoS ONE*, *6*(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026529>
- Michalski, A., Cox, J., & Mann, M. (2011). More than 100,000 detectable peptide species elute in single shotgun proteomics runs but the majority is inaccessible to data-dependent LC-MS/MS. *Journal of Proteome Research*, *10*(4), 1785–1793. <https://doi.org/10.1021/pr101060v>

- Milos, P., Morse, D., & Hastings, J. W. (1990). Circadian control over synthesis of many *Gonyaulax* proteins is at a translational level. *Naturwissenschaften*, *77*(2), 87–89. <https://doi.org/10.1007/BF01131782>
- Morey, J. S., Monroe, E. A., Kinney, A. L., Beal, M., Johnson, J. G., Hitchcock, G. L., & Van Dolah, F. M. (2011). Transcriptomic response of the red tide dinoflagellate, *Karenia brevis*, to nitrogen and phosphorus depletion and addition. *BMC Genomics*, *12*. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-12-346>
- Morse, D., Tse, S. P. K., & Lo, S. C. L. (2018). Exploring dinoflagellata biology with high-throughput proteomics. *Harmful Algae*, *75*, 16–26. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2018.03.010>
- Moustafa, A., Evans, A. N., Kulis, D. M., Hackett, J. D., Erdner, D. L., Anderson, D. M., & Bhattacharya, D. (2010). Transcriptome profiling of a toxic dinoflagellata reveals a gene-rich protist and a potential impact on gene expression due to bacterial presence. *PLoS ONE*, *5*(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009688>
- Nagaraj, N., Wisniewski, J. R., Geiger, T., Cox, J., Kircher, M., Kelso, J., Pääbo, S., & Mann, M. (2011). Deep proteome and transcriptome mapping of a human cancer cell line. *Molecular Systems Biology*, *7*(548), 1–8. <https://doi.org/10.1038/msb.2011.81>
- Okamoto, O. K., Robertson, D. L., Fagan, T. F., Hastings, J. W., & Colepicolo, P. (2001). Different Regulatory Mechanisms Modulate the Expression of a Dinoflagellata Iron-Superoxide Dismutase. *Journal of Biological Chemistry*, *276*(23), 19989–19993. <https://doi.org/10.1074/jbc.M101169200>
- Okamoto, R., Yamada, Y., Sano, H., Ueno, M., & Takakura, N. (2003). Contribution of hematopoietic stem cells in blood vessel formation. *Biomedical Reviews*, *14*(September), 1–8. <https://doi.org/10.14748/bmr.v14.105>
- Padula, M. P., Berry, I. J., O'Rourke, M. B., Raymond, B. B. A., Santos, J., & Djordjevic, S. P. (2017). A comprehensive guide for performing sample preparation and top-down protein analysis. *Proteomes*, *5*(2), 1–31. <https://doi.org/10.3390/proteomes5020011>

- Putnam, H. M., Mayfield, A. B., Fan, T. Y., Chen, C. S., & Gates, R. D. (2013). The physiological and molecular responses of larvae from the reef-building coral *Pocillopora damicornis* exposed to near-future increases in temperature and pCO₂. *Marine Biology*, *160*(8), 2157–2173. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-2129-9>
- Rosic, N. N., Pernice, M., Dove, S., Dunn, S., & Hoegh-Guldberg, O. (2011). Gene expression profiles of cytosolic heat shock proteins Hsp70 and Hsp90 from symbiotic dinoflagellates in response to thermal stress: Possible implications for coral bleaching. *Cell Stress and Chaperones*, *16*(1), 69–80. <https://doi.org/10.1007/s12192-010-0222-x>
- Roy, S., & Morse, D. (2014). The Dinoflagellata *Lingulodinium* has Predicted Casein Kinase 2 Sites in Many RNA Binding Proteins. *Protist*, *165*(3), 330–342. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2014.03.002>
- Schenepf, E., & Elbrachter, M. (1992). Nutritional strategies in dinoflagellates. *European Journal of Protistology*, *28*, 3–24.
- Shi, X., Zhang, H., & Lin, S. (2013). Tandem repeats, high copy number and remarkable diel expression rhythm of form II RuBisCO in *Prorocentrum donghaiense* (Dinophyceae). *PloS One*, *8*(8). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0071232>
- Shim, J.-B., Klochkova, T. A., Han, J.-W., Kim, G.-H., Yoo, Y.-D., & Jeong, H.-J. (2011). Comparative proteomics of the mixotrophic dinoflagellata *Prorocentrum micans* growing in different trophic modes. *Algae*, *26*(1), 87–96. <https://doi.org/10.4490/algae.2011.26.1.087>
- Ten Lohuis, M. R., & Miller, D. J. (1998). Light-regulated transcription of genes encoding peridinin chlorophyll a proteins and the major intrinsic light-harvesting complex proteins in the dinoflagellata *Amphidinium carterae* hultburt (Dinophyceae): Changes in cytosine methylation accompany photoadaptation. *Plant Physiology*, *117*(1), 189–196. <https://doi.org/10.1104/pp.117.1.189>
- Tse, S. P. K., Beauchemin, M., Morse, D., & Lo, S. C. L. (2018). Refining Transcriptome Gene Catalogs by MS-Validation of Expressed

- Proteins. *Proteomics*, 18(1), 1–18. <https://doi.org/10.1002/pmic.201700271>
- Tse, S. P. K., & Lo, S. C. L. (2017). Comparative proteomic studies of a *Scrippsiella acuminata* bloom with its laboratory-grown culture using a ¹⁵N-metabolic labeling approach. *Harmful Algae*, 67, 26–35. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2017.05.009>
- Van Dolah, F. M., Lidie, K. B., Morey, J. S., Brunelle, S. A., Ryan, J. C., Monroe, E. A., & Haynes, B. L. (2007). Microarray analysis of diurnal-and circadian-regulated genes in the Florida red-tide dinoflagellata *Karenia brevis* (Dinophyceae). *Journal of Phycology*, 43(4), 741–752. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2007.00354.x>
- Vogel, C., De Sousa Abreu, R., Ko, D., Le, S. Y., Shapiro, B. A., Burns, S. C., Sandhu, D., Boutz, D. R., Marcotte, E. M., & Penalva, L. O. (2010). Sequence signatures and mRNA concentration can explain two-thirds of protein abundance variation in a human cell line. *Molecular Systems Biology*, 6(400), 1–9. <https://doi.org/10.1038/msb.2010.59>
- Wang, D. Z., Gao, Y., Lin, L., & Hong, H. S. (2013). Comparative proteomic analysis reveals proteins putatively involved in toxin biosynthesis in the marine dinoflagellata *Alexandrium catenella*. *Marine Drugs*, 11(1), 213–232. <https://doi.org/10.3390/md11010213>
- Wang, D. Z., Lin, L., Chan, L. L., & Hong, H. S. (2009). Comparative studies of four protein preparation methods for proteomic study of the dinoflagellata *Alexandrium* sp. using two-dimensional electrophoresis. *Harmful Algae*, 8(5), 685–691. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2009.01.001>
- Wang, D. Z., Lin, L., Wang, M. H., Li, C., & Hong, H. S. (2012). Proteomic analysis of a toxic dinoflagellata *Alexandrium catenella* under different growth phases and conditions. *Chinese Science Bulletin*, 57(25), 3328–3341. <https://doi.org/10.1007/s11434-012-5160-9>
- Wang, D. Z., Zhang, H., Zhang, Y., & Zhang, S. F. (2014). Marine dinoflagellata proteomics: Current status and future perspectives.

- Journal of Proteomics*, 105, 121–132. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2014.01.026>
- Weston, A. J., Dunlap, W. C., Shick, J. M., Klueter, A., Iglıc, K., Vukelic, A., Starcevic, A., Ward, M., Wells, M. L., Trick, C. G., & Long, P. F. (2012). A profile of an endosymbiont-enriched fraction of the coral *Stylophora pistillata* reveals proteins relevant to microbial-host interactions. *Molecular and Cellular Proteomics*, 11(6), 1–19. <https://doi.org/10.1074/mcp.M111.015487>
- Yang, I., John, U., Beszteri, S., Glöckner, G., Krock, B., Goesmann, A., & Cembella, A. D. (2010). Comparative gene expression in toxic versus non-toxic strains of the marine dinoflagellata *Alexandrium minutum*. *BMC Genomics*, 11(1). <https://doi.org/10.1186/1471-2164-11-248>
- Zhang, H., Wang, D. Z., Xie, Z. X., Zhang, S. F., Wang, M. H., & Lin, L. (2015). Comparative proteomics reveals highly and differentially expressed proteins in field-collected and laboratory-cultured blooming cells of the diatom *Skeletonema costatum*. *Environmental Microbiology*, 17(10), 3976–3991. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12914>
- Zhang, S. F., Zhang, Y., Xie, Z. X., Zhang, H., Lin, L., & Wang, D. Z. (2015). iTRAQ-based quantitative proteomic analysis of a toxigenic dinoflagellata *Alexandrium catenella* and its non-toxic mutant. *Proteomics*, 15(23–24), 4041–4050. <https://doi.org/10.1002/pmic.201500156>
- Zhang, Y., Zhang, S. F., Lin, L., & Wang, D. Z. (2014). Comparative transcriptome analysis of a toxin-producing dinoflagellata *Alexandrium catenella* and its non-toxic mutant. *Marine Drugs*, 12(11), 5698–5718. <https://doi.org/10.3390/md12115698>



BAB 7

KULTUR DINOFLAGELLATA

A. Isolasi dan Teknik Kultur

A.1. Proses Sampling Dinoflagellata

Dinoflagellata didominasi oleh organisme planktonik dan dapat dikumpulkan dalam sampel air atau terkonsentrasi dengan jaring plankton (ukuran mata jaring 10 μm mesh). Adalah menguntungkan untuk mengambil sampel dari kedalaman yang berbeda, baik dalam alikuot diskret (*Van Dorn sampler*), karena sel-sel motil dapat bergerak di seluruh kolom air dan mungkin tidak berada di permukaan (Carty & Parrow, 2015). Sampel air utuh dapat disentrifugasi untuk mengonsentrasikan organisme atau ditempatkan dalam wadah beralas runcing dan sedimen diperiksa. Selain sampel air laut, sampel air tawar juga dapat diperiksa keberadaan dinoflagellatanya, termasuk waduk, danau, kolam, rawa-rawa, tangki penyimpanan, parit permanen, tempat penetasan ikan, sungai, dan anak sungai. Dinoflagellata dapat ditemukan juga di perairan yang diolah dengan bahan kimia jenis komersial. Dinoflagellata paling berlimpah selama bulan-bulan musim panas. Beberapa spesies tampak lebih umum di bulan-bulan yang lebih dingin dan beberapa di antaranya secara eksklusif melimpah pada cuaca dingin.

Ada sejumlah prosedur yang masing-masing memerlukan beberapa persiapan yang berbeda untuk pengumpulan sampel yang sesuai dengan jenis dinoflagellata yang disampling (Guillard & Keller, 1984).

1. Dinoflagellata autotrof dapat diisolasi dengan mikropipet ke dalam media yang sesuai atau ke dalam air tersaring yang diperkaya oleh nutrisi. Ini dapat dilakukan di atas kapal, jika cuaca memungkinkan, atau di stasiun-stasiun lapangan.

2. Dinoflagellata heterotrof dapat diperlakukan sama tetapi diinokulasi ke dalam tabung yang diisi media organik dengan antibiotik; antibiotik dapat dihilangkan jika sel dicuci beberapa kali.
3. Dinoflagellata heterotrof juga dapat dikultur pada agar-agar organik ditambah antibiotik
4. Sampel alami dapat sedikit diperkaya (mengikuti pengenceran dengan air yang disaring dari lokasi, jika diperlukan), kemudian dibagi dan diinkubasi dalam berbagai kondisi untuk memilih spesies yang diinginkan. Isolasi dapat dilakukan nanti di laboratorium. Teknik ini memiliki keuntungan bahwa sel dapat menjadi terbiasa dengan kondisi inkubasi tanpa trauma tambahan isolasi. Isolasi sel tunggal adalah langkah selanjutnya yang biasa dilakukan, dimulai pada 48 jam setelah pengumpulan sampel.
5. Kultur dapat dimulai dengan pengenceran sampel atau pengayaan. Ini dilakukan dengan menghitung sampel yang akan diencerkan dan menghitung pengenceran yang diperlukan untuk menghasilkan kira-kira 1 sel per ml, kemudian membagi 1 ml bagian ke dalam banyak tabung media yang sesuai dan menginkubasi sel dinoflagellata dalam tabung. Ini pada umumnya bukan metode yang disukai untuk dinoflagellata. Prosedur (4) mungkin paling biasa karena secara logistik sederhana. Prosedur (1)—isolasi langsung dari sampel air di laut—telah berhasil dilakukan (Brand & Guillard, 1981).

A.2. Isolasi Sel Motil Tunggal

Metode umum yang dapat diterapkan untuk dinoflagellata dijelaskan secara rinci dalam (Guillard & Keller, 1984). Teknik isolasi berbeda dengan teknik pemeliharaan terutama pada tindakan pencegahan terhadap kontaminasi kimia dan guncangan lingkungan. Perbedaan paling nyata dalam kasus kontaminasi kimia, untuk inokulum sel dalam jumlah yang sangat besar masif dalam tabung akan berbeda dengan inokulum satu sel yang tidak memiliki efek seperti itu. Untuk tindakan pencegahan khusus, hampir semua kultur dinoflagellata telah dimulai dengan isolasi sel motil tunggal atau spora menggunakan mikropipet yang mengambil sel

dinoflagellata dari sedimen atau air. Untuk memulai isolasi sel tunggal dinoflagellata harus mempertimbangkan sistem optik/mikroskop yang digunakan dalam mencari sel tunggal dinoflagellata.

A.2.1. Mikroskop dan Pencahayaan

Teknik konvensional menggunakan mikroskop stereo dengan pencahayaan dari cermin di bawah panggung mikroskop yang disediakan baik oleh iluminator pijar standar, atau iluminator fluoresen dua tabung. Sel dapat diamati *slide* mikroskop atau *cover glass*, yang merupakan prosedur yang paling biasa, atau dalam media pada permukaan *slide* mikroskop datar biasa (Guillard & Keller, 1984). Pada kedua kasus pencahayaan sangat penting. Penyesuaian kecil pada lampu cermin, atau mengubah pencahayaan ruangan dapat membuat sel tertentu menjadi sangat jelas. Sel dapat dibuat menonjol baik sebagai objek gelap dengan latar belakang terang atau sebagai objek keemasan bercahaya dengan latar belakang abu-abu hingga hampir hitam. Pengaturan yang terakhir ini membuat kontaminan kecil menjadi lebih mudah terlihat. *L. Provasoli* memiliki keberhasilan isolasi sel-sel lebih kecil dan relatif transparan dengan menggunakan lampu pijar yang diarahkan secara horizontal melintasi tahap mikroskop stereo, di mana sel-sel ditempatkan dalam tetesan cairan pada *slide* datar. Ini memberikan penerangan medan gelap di mana sel-sel terkecil pun terlihat sebagai titik-titik cahaya. Hal ini berguna juga dalam memeriksa kontaminan sel eukariotik lainnya selain sel dinoflagellata (Guillard & Keller, 1984).

Untuk mengisolasi sel yang ukurannya relatif besar, penggunaan mikroskop senyawa dengan sistem *image-erecting* telah digunakan secara luas. Tujuan dari 2 sampai 10X dicocokkan dengan 8 sampai 16X pembesaran lensa okuler (biasanya 10X) untuk memberikan kombinasi terbaik dari jarak pandang, lapang pandang, dan pembesaran. Penggunaan pipet seringkali membantu untuk menyurvei sampel dan bahkan melakukan upaya penyortiran awal dengan mikroskop bedah, pergeseran dari mikroskop cahaya ke mikroskop senyawa untuk isolasi akhir dan cek untuk kontaminan sel eukariotik kecil diperlukan. Pergeseran dari mikroskop stereoskopik ke mikroskop senyawa jauh lebih mudah jika mikroskop senyawa tersebut memiliki sistem pemancang gambar.

Beberapa mikroskop dalam produksi saat ini dapat dibeli dengan peralatan yang lengkap, sementara model lama tertentu dapat memiliki sistem pemasangan antara lensa objektif dan okuler.

A.2.2. Mikropipet

Cara terbaik adalah menggunakan teknik yang memungkinkan sel-sel tertangkap dalam pipet untuk diamati ketika sedang dikeluarkan dari media. Tekanan yang cukup dapat diberikan baik oleh bohlam ber dinding tebal atau melalui mulut, menggunakan pipa 2 mm yang dihubungkan ke pipet di salah satu ujungnya dengan adaptor dan memiliki corong plastik di sisi lain (seperti alat yang digunakan untuk mengencerkan darah dan menghitung sel darah). Untuk dinoflagellata, ada baiknya untuk mengikuti saran Droop bahwa sedikit medium dimasukkan ke dalam pipet sebelum sel yang sedang diburu tertangkap. Hal ini memungkinkan sel untuk dikeluarkan dan dilihat sebelum gelembung udara pecah (Guillard & Keller, 1984). Tabung kapiler kecil yang digunakan untuk pengambilan sampel darah mungkin lebih berguna daripada pipet pasteur konvensional dalam beberapa keadaan; misalnya, ketika bekerja pada tahap mikroskop senyawa dengan lensa jarak kerja pendek.

Spesimen harus diamati berdasarkan karakteristik, fototaksis, penampilan dalam pandangan yang berbeda, sebelum upaya dilakukan untuk mengisolasi sel dinoflagellata. Individu yang akhirnya terisolasi harus mengalami perubahan lingkungan sesedikit mungkin selama proses tersebut, dengan asumsi tentu saja bahwa mereka mulai dalam keadaan yang baik. Banyak sampel lapangan yang berharga tidak tiba di laboratorium dalam kondisi yang baik. Pencocokan suhu, cahaya (untuk autotrof), dan kualitas air adalah hal yang penting. Fasilitas kultur harus diatur sedemikian rupa. Tabung steril, pipet, labu saring, larutan beku antibiotik, dan bahan lain harus selalu ada setiap saat.

A.2.3. Fototaksis dan Pencemar Alga pada Kultur Dinoflagellata

Untuk dinoflagellata autotrofi yang motil, teknik fototaksis (Guillard & Keller, 1984) diadaptasi dengan baik untuk mendapatkan kultur tunggal dari sampel alam maupun untuk memurnikan kultur sel. Biasanya, kombinasi fototaksis, antibiotik, dan isolasi pipet digunakan.

Kontaminasi autotrof eukariotik tidak dapat diabaikan, setidaknya dalam pekerjaan dengan spesies laut. Telah ditemukan bahwa banyak kultur sel dinoflagellata tunggal terkontaminasi oleh cyanobacteria (spesies *Synechococcus* yang kaya phycoerythrin) atau oleh coccoid alga berwarna hijau, atau oleh prasinophytes (Foss *et al.*, 1984). Dengan demikian, ketika mengisolasi sel alga yang relatif besar di perairan oligotrofik, masih diperlukan pemeriksaan sel-sel tersebut lebih dari sekali untuk setidaknya memeriksa isolat tersebut dengan resolusi yang cukup untuk mendeteksi sel *coccoid green Cyanobacteria* yang dapat dikontrol dengan streptomisin atau penisilin dalam dosis yang sangat kecil.

A.3. Peralatan Kultur Dinoflagellata

Dinoflagellata sangat responsif terhadap bahan dan alat yang digunakan untuk membudidayakannya. Guillard & Keller (1984) menemukan pada kasus *Gonyaulax polyedra* (klon GP-60), sel tunggal hanya bertahan dalam tabung yang memiliki lapisan cairan yang relatif dalam, meskipun media dalam tabung dikeluarkan secara aseptik dari *batch* dalam satu labu besar ke dalam tabung yang disterilkan oleh autoklaf dan diisi dengan air suling. Jika kultur dinoflagellata berada dalam kondisi buruk, transfer dilakukan dari 40 ke 50 ml medium dalam 125 ml Erlenmeyer lebih disukai dan dapat bertahan daripada transfer yang dibuat ke dalam tabung yang volumenya lebih besar.

Untuk sejumlah spesies ada penghambatan pertumbuhan, atau periode jeda, setelah diinduksi oleh media air laut yang diautoklaf dalam bejana kaca (Brand & Guillard, 1981). Kultur *Ceratium tripos* bertahan lebih lama selama beberapa tahun ketika disimpan dalam berbagai media yang diautoklaf dalam polikarbonat daripada yang dikultur dalam gelas Erlenmeyer 125 ml. Prosedur berikut ini disarankan untuk upaya isolasi:

1. Untuk media pengayaan air laut, air laut dan nutrisi diautoklaf secara terpisah (sebaiknya menggunakan Teflon, tetapi gelas atau polikarbonat juga bisa digunakan), campur dan keluarkan air laut dan media dan masukkan ke dalam gelas atau tabung polikarbonat dengan berbagai ukuran (Brand *et al.*, 1981).

2. Untuk media buatan dengan buffer tinggi, autoclave dalam gelas sebaiknya menggunakan tutup kaca, tutup ulir polipropilena, tutup gesek, atau tutup ulir fenolik berlapis Teflon.
3. Untuk media air tawar, filter dan autoklaf dalam gelas, atau autoklaf dalam polikarbonat jika pH 7 atau kurang. Gunakan tutup yang tidak beracun seperti di atas.

Perhatikan bahwa tutup ulir dapat diautoklaf secara terpisah dan ditukar dengan penutup kaca pada saat media dibagikan atau saat sel ditambahkan. Dalam jumlah yang sama, tutup polipropilena atau fenolik harus diautoklaf beberapa kali dalam air untuk menghilangkan bahan yang dapat larut. Guillard & Keller (1984) menunjukkan bahwa sumbat kapas adalah yang paling aman dari sudut pandang kontaminasi yang tidak disengaja, terutama jika tabung terbalik. Namun, ini mungkin tergantung pada atmosfer atau kondisi lain di laboratorium; penutup sekrup komersial dengan media organik kontaminasinya tidak melebihi yang terjadi dengan penutupan lainnya.

Untuk pekerjaan isolasi paling mudah menggunakan tabung kaca borosilikat berdiameter 16 atau 20 mm, dengan panjang 120 atau 150 mm, dengan tutup polipropilena yang dilengkapi gesekan. Untuk spesies yang halus dapat menggunakan tabung sentrifus polikarbonat (tipe Oak Ridge, Nalgene) dalam ukuran yang lebih kecil (92 x 25,3 mm atau 92 x 25,5 mm), yang sesuai dengan fluorometer seperti yang disarankan oleh Brand *et al.* (1981). Hal ini memungkinkan pemantauan pertumbuhan fluorometrik. Tabung ukuran yang lebih besar (104 x 28,5 mm, 50 ml) lebih baik untuk kultur umum dan kultur stok.

Beberapa dinoflagellata, misalnya, *Amphidinium carterae*, *Heterocapsa pygmaea* (klon "gymno"), dan spesies muara lainnya, telah dikultur dengan menggunakan tabung kaca berdiameter 20 atau bahkan 16 mm dengan panjang 120 atau 150 mm. Spesies lain, terutama yang lebih besar dan yang berenang lebih lambat, jauh lebih baik menggunakan 2 tabung 5 x 150 mm dan paling baik dalam labu Erlenmeyer 125 ml yang menampung media 40-50 ml.

Dalam kultur volume yang lebih besar dan kultur massal, perlu untuk memasok tambahan CO₂, yang dapat dilakukan dengan aerasi atau, lebih baik, dengan udara yang sedikit diperkaya dengan CO₂. Guillard &

Keller (1984) menggunakan 0,07 % CO₂ di udara (sekitar dua kali lipat kandungan CO₂ atmosfer alami) dengan sukses besar dalam kultur massal tiga spesies. Hal ini menunjukkan bahwa peningkatan konsentrasi CO₂ bebas dalam media untuk upaya isolasi dinoflagellata mungkin dapat membantu. Namun, perhatikan bahwa jika kultur dikocok, pertumbuhan dinoflagellata dapat dihambat (White, 1976), sehingga agitasi bersamaan dengan aerasi harus diperhitungkan dengan baik.

Polisulfon plastik (Nalgen) mungkin menjadi bahan pilihan untuk media laut karena tahan autoklaving pada pH tinggi (setidaknya untuk 50 percobaan) dan tidak beracun bagi spesies yang dikultur di dalamnya. Polisulfon mentransmisikan cahaya tampak dengan baik tetapi memiliki sedikit warna kuning, oleh karena itu, paling baik digunakan pada siang hari daripada pada malam hari dengan pencahayaan menggunakan jenis lampu fluoresen putih. Bahan ini menyerap cahaya UV sedikit lebih baik daripada polikarbonat atau Lucite (akrilik), dan dapat menyerap cahaya dengan panjang gelombang lebih dekat ke 400 nm, sehingga dapat membantu dalam mencegah potensi kerusakan UV dari lampu neon.

A.4. Isolasi Kista (Spora) Dinoflagellata

Ada dua tahap nonmotil dari dinoflagellata yang biasa disebut kista—kista sementara dan kista istirahat. Kista sementara dapat dikultur di laboratorium dan mudah diinduksi dengan mengkondisikan tahap motil ke kondisi yang tidak menguntungkan. Bentuk ini juga mudah dibalik setelah kembali ke media yang menguntungkan, dengan pembentukan kembali populasi motil yang cepat. Kista istirahat (atau spora) terjadi secara rutin di alam dan memiliki periode istirahat mulai dari 6 minggu sampai 5 bulan sebelum kembali ke tahap motil. Tidak ada laporan tentang kelimpahan atau pemusnahan spora dinoflagellata di air tawar, tetapi spora umum ditemukan di sedimen laut sepanjang tahun. Guillard & Keller, (1984) melaporkan bahwa setidaknya ada 160 morfotipe kista hidup khas yang diketahui dari sedimen laut, yang sebagian besar belum terkait dengan dinoflagellata motil. Pembuangan spora istirahat dinoflagellata laut telah berhasil dengan beberapa genera, termasuk *Gonyaulax*, *Protoceratium*, dan *Peridinium*. Keberhasilan *excystment* tergantung pada waktu pengumpulan-sel motil *encyst* selama musim gugur dan jika

dikumpulkan selama periode istirahat akhir musim gugur dan awal musim dingin, tidak dapat dirangsang untuk *excyst*. Spora yang dikumpulkan dari air dingin (0–3°C) selama akhir musim dingin paling mampu mengeluarkan kista.

Sampel sedimen permukaan (di atas 1–2 cm) dikumpulkan dan disimpan pada suhu 5–7°C dalam gelap sampai diproses. Dalam keadaan ini, spora akan tetap hidup selama beberapa tahun (Guillard & Keller, 1984). Lima sampai sepuluh ml lumpur sedimen dicampur dengan air laut yang disaring dan disonikasi dalam jumlah yang sama. Guillard & Keller, (1984) telah menemukan bahwa *sonifier* tipe *probe* yang digunakan pada pengaturan sedang selama 30 detik hingga 1 menit menghasilkan pemisahan spora dan detritus dengan baik. Hal ini juga diyakini bahwa sonikasi mengurangi periode istirahat dan meningkatkan *excystment*. Spora jarang melimpah jika dibandingkan dengan partikel lain dan sampel harus melewati saringan untuk mengonsentrasikan spora. Perawatan harus dilakukan untuk mencegah sampel mengering selama prosedur ini. Awalnya, sampel dilewatkan melalui saringan 80 µm dan dibilas dengan baik dengan air laut yang telah disaring. Filtrat yang dihasilkan dilewatkan melalui saringan dengan ukuran mesh 10–20-µm dan bahan yang dikumpulkan pada saringan ini dicuci di dalam gelas kimia dan dibiarkan mengendap.

Spora individu dapat diisolasi dengan teknik mikropipet standar di bawah mikroskop terbalik atau mikroskop standar dengan menggunakan perbesaran rendah (ca.100x) atau dengan kekuatan tinggi dari mikroskop stereo.

Pembuangan spora istirahat dapat digunakan sebagai alternatif untuk mengisolasi sel motil dinoflagellata. Guillard & Keller, (1984) menemukan tingkat kelangsungan hidup yang lebih tinggi dengan sel motil yang dieksitasi langsung ke media daripada dengan sel motil yang diisolasi dari perairan alami dan diinokulasi ke dalam media. Dia menyarankan bahwa karena kista tersebut dapat dengan mudah disimpan untuk waktu yang lama di bawah suhu rendah, teknik ini menyajikan alternatif yang mudah untuk mempertahankan kultur sel motil. Perubahan genetik yang mungkin terjadi saat kultur juga berkurang. Keterbatasan utama adalah bahwa teknik spora tampaknya hanya berlaku pada beberapa genera

dinoflagellata dan yang dibutuhkan waktu yang relatif lama untuk mengembangkan kultur.

A.5. Prosedur Penggunaan Antibiotik

Penggunaan antibiotik dalam pemurnian kultur alga sudah banyak digunakan, tetapi perlu diingat bahwa sel yang terpapar larutan antibiotik kuat memunculkan kultur yang tidak mewakili spesies tersebut. Antibiotik harus digunakan jika upaya awal pemurnian dengan fototaksis, pencucian serial, atau pelapisan tidak berhasil. Bagaimanapun juga, upaya seperti itu biasanya sangat membantu mengurangi jumlah spesies yang mencemari kultur sel yang dilakukan.

Ada dua pendekatan yang agak berbeda dalam penggunaan antibiotik. Yang direkomendasikan oleh Guillard & Keller (1984) menggunakan antibiotik sebagai tambahan untuk isolasi dengan mikropipet, untuk meningkatkan kemungkinan keberhasilan. Kultur alga terkontaminasi yang berkembang pesat (dengan pengayaan organik) setelah terpapar antibiotik spektrum luas (biasanya penisilin plus streptomisin), dan sel tunggal atau koloni diisolasi secara berkala, dari 18–36 jam setelah paparan pertama untuk alga dari perairan tropis dan perairan temperate dan dari 36–72 jam setelah paparan pertama untuk alga dari perairan dingin. Waktu adalah variabel penting dalam teknik ini, karena tidak akan diketahui kapan setelah paparan antibiotik yang menguntungkan bagi sel alga dengan bakteri yang akan hidup. Metode yang dijelaskan oleh Droop (1967) menggunakan konsentrasi antibiotik sebagai variabel; jika kultur alga yang terkontaminasi diinokulasi ke dalam gradien campuran antibiotik, diharapkan ada konsentrasi yang mematikan bakteri tetapi tidak untuk alga.

Berbagai variasi konsentrasi antibiotik telah digunakan dalam pemurnian dinoflagellata. Sebagian besar antibiotik masuk ke dalam kategori agen antimikroba spektrum luas, meskipun beberapa sangat efektif dengan bakteri gram positif (eritromisin, novobiocin), beberapa dengan bakteri gram negatif (streptomisin, polimiksin B), dan lainnya memiliki sifat antijamur (sikloheksimid, nistatin, dan candicidan). Kisaran luas konsentrasi yang digunakan tergantung pada pemurnian mana yang dianut selama perawatan. Secara umum, penisilin G (K atau N garam),

streptomisin-S04 (atau dihidrostreptomycin-S04), dan kloramfenikol digunakan, meskipun (Tuttle & Loeblich, 1975) menentang penggunaan kombinasi obat bakteriostatik (seperti kloramfenikol atau tetrasiklin) dengan obat bakteriosidal (seperti penisilin G dan streptomisin-S04), karena diduga ada kemungkinan efek antagonis.

Penggunaan antibiotik spesifik pada berbagai kultur dinoflagellata telah diteliti, Pada umumnya setiap penulis memaparkan dinoflagellata untuk dimurnikan dari berbagai jenis antibiotik dan bervariasi baik konsentrasi antibiotik maupun durasi paparan. Banyak yang mengikuti periode paparan dengan serangkaian pencucian steril; yang lain menemukan alga menjadi aktif setelah masa inkubasi dengan antibiotik. Perawatan dimulai dengan obat antimikroba spektrum luas dan berkembang menjadi antibiotik atau agen antijamur spesifik sesuai indikasi. Beberapa penulis juga menambahkan konsentrasi rendah bahan organik ke dalam media (glukosa, proteosa pepton, atau natrium asetat) untuk meningkatkan pembelahan bakteri.

A.6. Penggunaan Teknik Agar untuk Kultur Dinoflagellata

Keberhasilan yang terbatas telah dicapai dengan penggunaan pelat agar untuk isolasi dan pemurnian dinoflagellata. Guillard & Keller, (1984) melaporkan keberhasilan kultur beberapa generasi *Gyrodinium fucorum* yang diisolasi dari *Fucus* mencapai hasil yang lebih baik dalam media cair. Sejak itu beberapa penulis telah membiakkan *Cryptocodinium cohnii* pada agar (Keller *et al.*, 1968; Tuttle & Loeblich, 1975). *Amphidinium carterae* berhasil dimurnikan dengan melapisinya agar 0,5 % menggunakan media ASP 7 dan campuran antibiotik yang direkomendasikan oleh (Provasoli & Gold, 1962). Kunci keberhasilan tampaknya tergantung pada konsentrasi agar yang rendah dan sterilisasi secara terpisah dari komponen media. Guillard & Keller, (1984) menemukan hasil yang serupa dengan kelompok ganggang laut sensitif lainnya. Untuk menyiapkan media padat dengan 1% agar diautoklaf secara terpisah, autoklaf 0,5 g agar dalam 5 ml air suling dalam tabung berdiameter 25 mm yang ditutup dengan gelas kimia dan dimasukkan ke dalam gelas kimia lain atau labu bermulut lebar yang berisi beberapa ml air; ini berfungsi untuk menjaga agar media agar mendekati suhu didih saat

dikeluarkan dari autoklaf. Agar-agar akan segera menjadi gel jika didinginkan sedikit. Pada saat yang sama autoklaf 45 ml media alga dalam labu lain. Segera setelah diautoklaf, dengan menggunakan sarung tangan, tuangkan media ke dalam tabung dan aduk, dengan menggunakan *vortex mixer*. Akhiri dengan media agar di dalam labu dan didinginkan hingga mendekati suhu pengaturan dalam panci berisi air (35°C atau kurang). Inilah saatnya untuk menambahkan antibiotik, atau suspensi alga jika teknik pelat tuang digunakan. Jika pelat akan digores, lakukan segera dan balikkan untuk mencegah terbentuknya tetesan cairan pada tutupnya dan jatuh pada agar-agar.

Penggunaan pelat agar dalam kultur dinoflagellata akan terus menghadirkan kesulitan akibat ketidakcocokan tegangan permukaan agar dengan tegangan permukaan sel dinoflagellata. Tuttle and Loeblich (1974) telah melaporkan keberhasilan penggunaan detergen (termasuk Tween 20 dan 80 dan Triton X-100) untuk menurunkan tegangan permukaan media agar untuk menghasilkan efisiensi pelapisan yang jauh lebih tinggi dengan *Cryptocodinium cohnii*.

B. Media Kultur Dinoflagellata

Tabel 7.1–7.5 adalah contoh media yang cukup lengkap yang digunakan secara luas untuk mengkultur dinoflagellata. Dalam semua tabel, konsentrasi bahan yang ditentukan telah direduksi menjadi molar dan dicetak dalam bentuk eksponensial. Misalnya, 1,24 E-6 menandakan $1,24 \times 10^{-6}$ mol liter⁻¹ (diambil sebagai identik dengan mol dm⁻³). Padatan tak terdefinisi seperti ekstrak ragi disajikan sebagai berat yang ditambahkan per liter media akhir (mg liter⁻¹ atau g liter⁻¹), sedangkan cairan yang tidak ditentukan seperti ekstrak tanah disajikan sebagai ml yang ditambahkan per liter media akhir (ml liter⁻¹).

B.1. Media untuk *Auto-* dan *Auxotroph* Dinoflagellata Air Tawar

Tabel 7.1–7.6 menunjukkan tiga media air tawar yang dirancang atau digunakan secara khusus untuk dinoflagellata.

Tabel 7.1. Media kultur dinoflagellata air tawar (Sumber tabel: Guillard & Keller, 1984)

Compound	Modified Chu ^a	Medium Ch ^b	Woloszynskia medium ^c	Carefoot's medium ^d
Major elements and nutrients (mol liter ⁻¹)				
NaCl	9.93 E-6	—	—	2.6 E-4
MgSO ₄ ·7H ₂ O	1 E-4	4.06 E-4	8.11 E-4	1.9 E-4
KCl	—	6.71 E-5	1.34 E-4	—
CaCl ₂	—	4.5 E-4	9.73 E-4	1.3 E-4
Ca(NO ₃) ₂ ·4H ₂ O	3 E-4	—	—	—
NaHCO ₃	4 E-4	—	—	—
NaNO ₃	—	1.18 E-3	2.35 E-3	2.9 E-3
K ₂ HPO ₄	5 E-5	5.74 E-5	—	5.0 E-5
KH ₂ PO ₄	—	—	—	1.7 E-4
Na ₂ glycero PO ₄ ·5H ₂ O	—	—	6.35 E-5	—
Metals, minor elements, chelators, and buffers (mol liter ⁻¹)				
FeCl ₃	—	1.79 E-6	—	3.58 E-5
FeSO ₄ ·4H ₂ O	1.24 E-6	—	—	—
FeNH ₄ -citrate	—	—	3.58 E-5	—
MnCl ₂ ·4H ₂ O	1 E-7	7.28 E-6	1.46 E-4	9.1 E-6
ZnCl ₂	—	7.65 E-7	1.53 E-5	3.82 E-6
ZnSO ₄ ·7H ₂ O	1 E-9	—	—	—
CoCl ₂	—	1.7 E-7	5.09 E-6	8.42 E-7
CoSO ₄ ·7H ₂ O	1.07 E-9	—	—	—
CuSO ₄ ·5H ₂ O	1.57 E-9	—	—	—
CuCl ₂	—	—	4.72 E-7	—
Na ₂ MoO ₄ ·2H ₂ O	1 E-9	—	2.09 E-6	2.61 E-6
H ₃ BO ₃	—	1.85 E-4	—	—
Na ₂ B ₄ O ₇ ·10H ₂ O	2.5 E-7	—	—	—
Na ₂ EDTA	2 E-6	2.69 E-5	1.61 E-4	—
HOEDTA ^e	—	—	—	1.5 E-4
Tris	—	1.27 E-3	—	—
L-histidine	—	—	1.93 E-3	—
Vitamins and other supplements (mol liter ⁻¹)				
Vitamin B ₁₂	5.17 E-10	8.12 E-10	7.38 E-10	—
Thiamin·HCl	2.55 E-8	1.19 E-6	—	—
Biotin	2.5 E-8	4.09 E-9	—	—
Niacin	—	1.63 E-6	—	—
pH	—	7.0–7.2	6.0	7.5

Keterangan:

- Von Stosch, 1973 (untuk *Gymnodinium pseudopalustre* dan *Woloszynskia apiculata*).
- Bruno & McLaughlin, 1977 (untuk *Ceratium hirundinella*).
- Provasoli and Pintner, 1960 (untuk *Woloszynskia limnetica*).
- Carefoot 1968 (untuk *Peridinium cinctum* fa. *ovoplanum*).
- HOEDT A adalah N-hydroxyethylene diaminetriacetic acid, trisodium salt

B.2. Media untuk Dinoflagellata Laut *Auto-* dan *Auxotroph*

Tabel 7.2 menjelaskan tiga media air laut yang diperkaya yang telah digunakan untuk dinoflagellata.

Tabel 7.2. Media air laut yang diperkaya untuk kultur dinoflagellata laut (Sumber tabel: Guillard & Keller, 1984)

Compound	f/2-Si ^a	GPM ^b	<i>Pyrodinium</i> medium ^c
Major nutrients and elements (mol liter ⁻¹)			
NaNO ₃	8.83 E-4	—	—
KNO ₃	—	2 E-3	—
NH ₄ Cl	1 E-4 ^d	—	—
NaH ₂ PO ₄ ·H ₂ O	3.63 E-5	—	—
K ₂ HPO ₄	—	2.01 E-4	—
Metals, minor elements, chelators, buffers (mol liter ⁻¹) ^e			
FeCl ₃ ·6H ₂ O	1.17 E-5	5.37 E-6 ^e	—
MnCl ₂ ·4H ₂ O	9 E-7	2.18 E-5 ^e	—
ZnCl ₂	—	2.29 E-6 ^e	—
ZnSO ₄ ·7H ₂ O	8 E-8	—	—
CoCl ₂ ·6H ₂ O	5 E-8	9.24 E-7 ^e	—
CuSO ₄ ·5H ₂ O	4 E-8	—	—
Na ₂ MoO ₄ ·2H ₂ O	3 E-8	—	—
H ₃ BO ₃	—	5.53 E-4 ^e	—
Na ₂ -EDTA	1.17 E-5	1.3 E-4 ^e	—
Vitamins and other supplements (mol liter ⁻¹ or mg liter ⁻¹ if specified)			
Vitamin B ₁₂	3.7 E-10	7.4 E-10	7.4 E-10
Thiamin·HCl	3 E-7	3 E-6	3 E-5
Biotin	2.1 E-9	8.2 E-9	4.1 E-9
Soil Extract	—	15 ml	10–100 ml ^f
Yeast autolyzate	—	—	1 mg liter ⁻¹
Salinity	100–50% seawater ^g	75% seawater	90% seawater

Keterangan:

- Guillard, 1975.
- Loeblich, 1975 (untuk *Heterocapsa* dan *Cachonina niei*).
- McLaughlin dan Zahl, 1961 (untuk *Pyrodinium bahamense*).
- Lihat Guillard (1975) untuk penggunaan NHCl (medium h/2 dan pengenceran).
- Konsentrasi logam dan *chelator* yang dihitung dalam media GPM didasarkan pada penambahan 30 ml logam Provasoli (1964) PII ke dalam 1 liter air laut.

Tabel 7.3 menyajikan lima formulasi air laut buatan yang digunakan untuk kultur dinoflagellata laut.

Tabel 7.3. Media air laut buatan (Sumber tabel: Guillard & Keller, 1984)

Compound	Aquil ^a	ESAW ^b	ASP 8a ^c	ASP 12 ^d	NH-15 ^e
Major nutrients and elements (mol liter ⁻¹)					
NaCl	4.2 E-1	3.63 E-1	4.28 E-1	4.79 E-1	4.11 E-1
MgCl ₂ ·6H ₂ O	5.46 E-2	4.72 E-2	—	1.97 E-2	2.2 E-2
MgSO ₄ ·7H ₂ O	—	—	3.7 E-2	2.84 E-2	2.4 E-2
KCl	9.39 E-3	8.04 E-3	9.4 E-3	9.4 E-3	8 E-3
CaCl ₂ ·2H ₂ O	1.05 E-2	9.14 E-3	7.5 E-3	1 E-2	4.8 E-3
Na ₂ SO ₄	2.88 E-2	2.5 E-2	—	—	—
NaHCO ₃	2.38 E-3	2.07 E-3	—	—	2.4 E-6 ^f
NaNO ₃	1 E-4	5.49 E-4	5.9 E-4	1.2 E-3	—
KNO ₃	—	—	—	—	1 E-4
NH ₄ Cl	—	—	—	—	3.7 E-6 ^f
NaH ₂ PO ₄ ·H ₂ O	1 E-5	—	—	—	—
K ₂ HPO ₄	—	—	—	—	5.7 E-5
KH ₂ PO ₄	—	—	—	—	7.4 E-7 ^f
K ₃ PO ₄	—	—	—	4.7 E-5	—
Na ₂ glycerol-PO ₃	—	2.18 E-5	6.4 E-5	3.2 E-5	—
Na ₂ SiO ₃ ·9H ₂ O	1.25 E-5	1.06 E-4	—	5.3 E-4	8.9 E-6
pH	8.1	7.6–7.8	7.7±	7.8–8.0	8.0±
Metals, minor elements, chelators, buffers (mol liter ⁻¹)					
FeCl ₃ ·6H ₂ O	4.51 E-7	5.92 E-7	7.2 E-6	1.8 E-6	—
Fe(NH ₄) ₂ (SO ₄) ₂ ·6H ₂ O	—	5.97 E-6	—	—	—
Fe ₂ (C ₄ H ₄ O ₆) ₃	—	—	—	—	4.5 E-6
MnCl ₂ ·4H ₂ O	2.3 E-8	—	7.3 E-6	7.3 E-6	9 E-7
MnSO ₄ ·4H ₂ O	—	2.42 E-6	—	—	—
ZnCl ₂	—	—	—	7.7 E-7	—
ZnSO ₄ ·7H ₂ O	4 E-9	2.54 E-7	7.7 E-7	—	—
CoCl ₂ ·6H ₂ O	2.5 E-9	—	—	1.7 E-7	—
CoSO ₄ ·7H ₂ O	—	5.69 E-8	1.7 E-7	—	—
CuSO ₄ ·5H ₂ O	9.97 E-10	—	—	—	—
Na ₂ MoO ₄ ·2H ₂ O	—	—	3 E-6	5.2 E-6	—
(NH ₄) ₆ Mo ₇ O ₂₄ ·4H ₂ O	1.5 E-9	—	—	—	—
H ₃ BO ₃	4.85 E-4	3.72 E-4	1.9 E-4	1.9 E-4	2.3 E-5
NaF	7.14 E-5	6.57 E-5	—	—	—
KBr	8.4 E-4	7.25 E-4	—	1.3 E-4	—
KI	—	—	—	7.9 E-8	—
SrCl ₂ ·6H ₂ O	6.38 E-5	8.2 E-5	—	2.3 E-5	—
RbCl	—	—	—	2.3 E-6	—
LiCl	—	—	—	2.9 E-5	—
H ₂ SeO ₄	—	—	—	—	6.4 E-7
NH ₄ VO ₃	—	—	—	—	4.9 E-7
K ₂ CrO ₄	—	—	—	—	1.9 E-7
TiO ₂	—	—	—	—	5.2 E-6
ZrOCl ₂ ·8H ₂ O	—	—	—	—	1.1 E-6

Tabel 7.3. Lanjutan

Compound	Aquil ^a	ESAW ^b	ASP 8a ^c	ASP 12 ^d	NH-15 ^e
BaCl ₂	—	—	—	—	3.6 E-7
Na ₂ EDTA	5 E-6	1.49 E-5	2.7 E-5	2.7 E-5	2.7 E-5
Tris	—	—	3.2 E-5	6.3 E-3	6.3 E-4
Vitamins and other supplements (mol liter ⁻¹ , or mg liter ⁻¹ if so specified)					
Vitamin B ₁₂	4.1 E-10	1.5 E-9	7.8 E-10	1.5 E-10	7.4 E-10
Thiamin-HCl	3 E-7	3 E-7	5.9 E-7	3 E-7	3 E-5
Biotin	2.1 E-9	4.1 E-9	2 E-9	4.1 E-9	2.1 E-9
Niacin	—	—	8 E-7	—	8.1 E-8
Putrescine	—	—	4.5 E-7	—	9.1 E-9
Ca pantothenate	—	—	4.2 E-7	—	—
Riboflavin	—	—	1.3 E-8	—	1.3 E-9
Pyridoxine	—	—	2 E-7	—	2 E-8
Pyridoxamine	—	—	8.3 E-8	—	8.3 E-9
PABA	—	—	7.3 E-8	—	7.3 E-9
Choline H ₂ citrate	—	—	1.7 E-6	—	1.7 E-7
Inositol	—	—	5.6 E-6	—	5.6 E-7
Thymine	—	—	6.3 E-6	—	6.3 E-7
Orotic acid	—	—	1.7 E-6	—	1.7 E-7
Folinic acid	—	—	3.9 E-10	—	—
Folic acid	—	—	5.7 E-9	—	5.7 E-10
Adenine sulfate	—	—	—	—	2.5 E-6
Na ₂ S	—	—	—	—	1.9 E-6

Keterangan:

- Morel *et al.*, 1979.
- Harrison *et al.*, 1980
- L. Provasoli and I. J. Pintner, (Guillard & Keller, 1984). Larutan *vitamin solution* adalah 8 vitamin menurut Provasoli *et al.*, 1957.
- Provasoli, 1964.
- Gates & Wilson, 1960 (untuk *Gonyaulax monilata*).
- Penambahan ini adalah bagian dari “campuran sulfida” yang digunakan dan mungkin tidak memiliki nilai gizi yang signifikan dalam media ini karena konsentrasinya yang rendah.

B.3. Media untuk Dinoflagellata Laut Heterotrof

Tabel 7.4 menunjukkan tiga media yang digunakan untuk *Cryptocodinium cohnii* dan untuk *Oxyrrhis marina*.

Tabel 7.4. Media Air Laut Buatan untuk Dinoflagellata Heterotrofik (Sumber tabel: Guillard & Keller, 1984)

Compound	<i>C. cohnii</i> medium ^a	MLH ^b	Agar slant medium ^c	<i>Oxyrrhis</i> <i>marina</i> 569 ^d
Major nutrients and elements (mol liter ⁻¹)				
NaCl	4.02 E-1	3.42 E-1	5.13 E-1	2.57 E-1
MgCl ₂ ·6H ₂ O	5.23 E-2	—	—	1.23 E-2
MgSO ₄ ·7H ₂ O	—	2.8 E-2	1.42 E-2	—
KCl	8.85 E-3	9 E-3	1.07 E-2	5.37 E-3
CaCl ₂	1 E-2	7.5 E-3	—	—
CaSO ₄ ·2H ₂ O	—	—	—	3.67 E-3
CaCO ₃	—	—	5 E-3	—
Na ₂ SO ₄	2.76 E-2	—	—	—
NaHCO ₃	2.26 E-3	—	—	—
NH ₄ Cl	—	—	1.5 E-3	—
(NH ₄) ₂ SO ₄	3.78 E-4	1.5 E-3	—	—
K ₂ HPO ₄	5.74 E-5	—	—	5.74 E-5
KH ₂ PO ₄	—	—	7.35 E-4	—
Na ₂ glycerophosphate	4.76 E-4	7.9 E-4	—	—
Metals, minor elements, chelators, and buffers (mol liter ⁻¹)				
FeCl ₃ ·6H ₂ O	4.26 E-5	—	—	—
Fe(NH ₄) ₂ (SO ₄) ₂	—	1.8 E-6	4.48 E-5	—
FeSO ₄ ·7H ₂ O	—	—	—	1.65 E-5
MnCl ₂ ·4H ₂ O	2.27 E-5	—	—	—
MnSO ₄ ·H ₂ O	—	—	3.64 E-5	5.92 E-7
ZnCl ₂	2.2 E-6	—	—	—
ZnSO ₄ ·7H ₂ O	—	—	3.06 E-5	3.48 E-7
CuCl ₂ ·6H ₂ O	1.16 E-6	—	—	—
CuSO ₄ ·7H ₂ O	—	—	6.79 E-7	8.89 E-9
CuSO ₄ ·5H ₂ O	—	—	2.52 E-6	1.25 E-7
NaMoO ₄ ·2H ₂ O	—	—	—	5 E-9
(NH ₄) ₆ MoO ₂₄ ·4H ₂ O	—	—	8.34 E-6	—
H ₃ BO ₃	9.7 E-4	—	3.7 E-6	—
KBr	8.4 E-4	—	—	2.77 E-4
KI	—	—	—	3.01 E-7
SrCl ₂ ·6H ₂ O	1.5 E-4	—	—	2.44 E-5
RbCl	—	—	—	8.27 E-7
NH ₄ VO ₃	—	—	1.57 E-6	—
CrK(SO ₄) ₂ ·12H ₂ O	—	—	7.69 E-7	—
NiSO ₄ ·6H ₂ O	—	—	6.8 E-7	—
AlCl ₃ ·6H ₂ O	—	—	—	1.04 E-6
Na ₂ EDTA	8.06 E-5	—	—	—
NTA	—	6 E-5	1.05 E-4	—
5-sulfosalicylic acid	—	8 E-7	—	—
K ₂ citrate·H ₂ O	—	—	3.08 E-3	—

Tabel 7.4. Lanjutan

Compound	<i>C. cohnii</i> medium ^a	MLH ^b	Agar slant medium ^c	<i>Oxyrrhis</i> <i>marina</i> S69 ^d
Citric acid	—	—	—	1.9 E-4
L-histidine	—	—	—	1.29 E-3
Glycylglycine	—	—	—	3.79 E-3
MES	—	8 E-3	—	—
Tris	1.9 E-2	—	—	—
NaOH	—	3 E-4 ^e	—	—
Vitamins and other supplements (mol liter ⁻¹ unless specified g liter ⁻¹ or ml liter ⁻¹)				
Vitamin B ₁₂	—	7.49 E-10	—	1.48 E-10
Thiamin-HCl	2.96 E-6	2.96 E-6	1.48 E-6	2.97 E-7
Biotin	4.09 E-9	8.2 E-9	8.19 E-9	2.05 E-7
Sucrose	—	—	2.92 E-3	—
Glucose	1.67 E-2	2.2 E-2	2.78 E-2	—
L-glutamic acid	1 E-2	—	6.79 E-3	—
D-alanine	—	—	1.12 E-3	—
L-valine	—	—	—	2.13 E-3
L-proline	—	—	—	3.48 E-4
Betaine-HCl	—	9.7 E-3	6.51 E-4	—
Histidine-HCl	—	8 E-4	—	—
Na acetate	—	1.5 E-2	—	1.47 E-2
Na taurocholate	—	—	—	5.58 E-6
LF (unknown lipid factor) ^f	—	—	—	3 ml
Agar	—	10 g liter ⁻¹	1.5 g liter ⁻¹	—
pH	6.4–6.6	6.6	6.0–6.2	8.0

Keterangan:

- Gold & Baren, 1966 (untuk *Cryptocodinium cohnii*).
- Tuttle and Loeblich, 1975 (untuk *Cryptocodinium cohnii*).
- Keller *et al.*, 1968 (untuk *Cryptocodinium cohnii*).
- Droop, 1959 (untuk *Oxyrrhis marina*).
- Untuk melarutkan NTA. *C. cohnii* tumbuh lebih baik tanpa NTA atau asam 5-sulfosalisilat, tetapi larutan besi tidak stabil tanpa mereka.
- LF telah digantikan oleh ubiquinone (2,9 E-7 mol liter⁻¹) dan sterol (kolesterol dalam hal ini, 6,5 E-7 mol liter⁻¹).

B.4. Media Air Laut Buatan untuk Simbion

Tabel 7.5 menunjukkan empat media untuk mengisolasi dan membudidayakan *Zooxanthella microadriatica*, klon yang telah diisolasi dari sejumlah invertebrata laut. Spesies ini adalah fotoautotrof dan sangat tidak menuntut nutrisinya, seperti yang ditunjukkan oleh komposisi medium S M (Tabel IX). *Zooxanthella* juga dapat tumbuh di media buatan ASP-7 (Provasoli, 1964 untuk komposisi media).

Tabel 7.5. Media Air Laut Buatan untuk Simbion (Sumber tabel: Guillard & Keller, 1984)

Compound	M9 ^a	CSI ^a	B+b	SM ^c
Major nutrients and elements (mol liter ⁻¹)				
NaCl	4.45 E-1	4.79 E-1	4.79 E-1	4.28 E-1
MgCl ₂ ·6H ₂ O	—	1.97 E-2	—	—
MgSO ₄ ·7H ₂ O	3.65 E-2	2.43 E-2	2.43 E-2	3.65 E-2
KCl	8.05 E-3	8.05 E-3	8.05 E-3	9.39 E-3
CaCl ₂	7.49 E-3	9.98 E-3	3.75 E-3	7.48 E-3
Na ₂ CO ₃ ·H ₂ O	2.42 E-6	2.42 E-6	4.03 E-4	—
NaNO ₃	5.88 E-4	1.18 E-4	1.18 E-4	5.88 E-4
(NH ₄) ₂ SO ₄	7.57 E-6	—	—	—
K ₂ HPO ₄	—	5.74 E-5	5.74 E-6	—
Na ₂ glycerophosphate	6.35 E-5	9.52 E-6	—	2.54 E-4
Na ₂ SiO ₃ ·9H ₂ O	3.52 E-4	7.04 E-5	—	—
Metals, minor elements, chelators, and buffers (mol liter ⁻¹)				
FeCl ₃	2.36 E-5	2 E-5	2.33 E-5	5.46 E-6
MnCl ₂ ·4H ₂ O	2.18 E-5	7.28 E-6	2.18 E-5	2.18 E-5
ZnCl ₂	2.29 E-6	7.65 E-7	2.29 E-6	2.29 E-6
CoCl ₂	5.09 E-7	1.70 E-7	5.09 E-8	5.09 E-7
CuCl ₂	—	—	1.89 E-8	—
H ₃ BO ₃	5.55 E-4	1.85 E-4	—	5.55 E-4
Na ₂ EDTA	8.06 E-5	2.69 E-5	8.06 E-5	8.06 E-5
NTA	1.05 E-3	—	5.23 E-4	—
Tris	3.17 E-3	6.33 E-3	3.17 E-3	6.33 E-3
pH	7.8–8.0	7.8–8.0	8–8.3	8.2
Vitamins and other supplements (mol liter ⁻¹ or mg liter ⁻¹ if specified)				
DL-methionine	—	—	6.7 E-5	—
L-histidine	—	—	6.44 E-5	—
Yeast autolyzate	—	—	0.1 mg liter ⁻¹	—
Agar	18 g liter ^{-1d}	18 g liter ^{-1d}	15 g liter ⁻¹	—
Vitamin B ₁₂	7.42 E-10	7.42 E-10	9.22 E-11	—
Thiamin·HCl	1.54 E-6	3.55 E-7	1.48 E-3	—
Biotin	4.3 E-9	4.3 E-9	1.02 E-9	—

Tabel 7.5. Lanjutan

Compound	M9 ^a	CSI ^a	B+ ^b	SM ^c
Niacin	8.12 E-8	8.12 E-8	4.06 E-7	—
Putrescine	4.54 E-8	4.54 E-8	2.27 E-7	—
Ca pantothenate	4.2 E-8	4.2 E-8	2.1 E-7	—
Riboflavin	1.33 E-8	1.33 E-8	6.64 E-8	—
Pyridoxine	1.95 E-8	1.95 E-8	9.73 E-8	—
Pyridoxamine	8.3 E-9	8.3 E-9	4.15 E-8	—
PABA	7.29 E-9	7.29 E-9	3.65 E-8	—
Choline·H ₂ ·citrate	1.69 E-7	1.69 E-7	8.47 E-7	—
Inositol	5.55 E-7	5.55 E-7	2.78 E-6	—
Thymine	6.34 E-7	6.34 E-7	3.17 E-6	—
Orotic acid	1.28 E-8	1.28 E-8	6.41 E-8	—
Folic acid	5.67 E-10	5.67 E-10	2.83 E-9	—
Folinic acid	3.91 E-11	3.91 E-11	1.96 E-10	—
Urea	1.67 E-5	8.33 E-5	—	—
Cytidylic acid	—	9.28 E-7	—	—
NaH glutamate	—	1.77 E-4	5.91 E-4	—
Lactic acid	—	3.33 E-4	—	—
DL-alanine	—	—	1.12 E-3	—
DL-aspartic acid	—	—	7.51 E-4	—
DL-asparagine	—	—	7.57 E-4	—

Keterangan:

- McLaughlin and Zahl, 1959 (untuk *Zooxanthella*)
- Provasoli *et al.*, 1957 (untuk *Zooxanthella*)
- Loeblich & Sherley, 1979 (untuk *Zooxanthella*)
- Pilihan.

C. Rangkuman

Dinoflagellata didominasi oleh organisme planktonik dan dapat dikumpulkan dalam sampel air atau terkonsentrasi pada jaring plankton (ukuran mata jaring 10 μm mesh). Ada sejumlah prosedur yang masing-masing memerlukan beberapa persiapan yang berbeda untuk pengumpulan sampel sesuai dengan jenis dinoflagellata yang disampling; 1) Dinoflagellata autotrof dapat diisolasi dengan mikropipet ke dalam media yang sesuai atau ke dalam air tersaring yang diperkaya oleh nutrisi. Ini dapat dilakukan di atas kapal, jika cuaca memungkinkan, atau di stasiun-stasiun lapangan. 2) Dinoflagellata heterotrof dapat diperlakukan sama tetapi diinokulasi ke dalam tabung yang diisi media organik dengan antibiotik; antibiotik dapat dihilangkan jika sel dicuci beberapa kali. 3) Dinoflagellata heterotrof juga dapat dikultur pada agar-agar organik ditambah antibiotik. 4) Sampel alami dapat diperkaya (mengikuti pengenceran dengan air yang disaring dari lokasi, jika diperlukan), kemudian dibagi dan diinkubasi dalam berbagai kondisi untuk memilih spesies yang diinginkan.

Kultur dinoflagellata memerlukan media kultur yang berbeda untuk spesies yang berbeda pula. Ada empat media utama untuk jenis dinoflagellata yang berbeda, yaitu: media untuk *auto-* dan *auxotroph dinoflagellata* air tawar, media untuk *auto-* dan *auxotroph dinoflagellata* laut, media untuk *heterotroph dinoflagellata*, dan media air laut buatan untuk simbiosis.

Daftar Pustaka

- Brand, L. E., & Guillard, R. R. L. (1981). The effects of continuous light and light intensity on the reproduction rates of twenty-two species of marine phytoplankton. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 50(2–3), 119–132. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(81\)90045-9](https://doi.org/10.1016/0022-0981(81)90045-9)
- BRUNO, S. F., & MCLAUGHLIN, J. J. A. (1977). The Nutrition of the Freshwater Dinoflagellata *Ceratium hirundinella*. *The Journal of Protozoology*, 24(4), 548–552. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1977.tb01012.x>

- Carefoot, J. R. (1968). Culture and heterotrophy of the freshwater dinoflagellata *Peridinium cinctum* Fa. *Ovoplanum lindeman*. *Journal of Phycology*, 4, 129–131. <https://medium.com/@arifwicaksanaa/pengertian-use-case-a7e576e1b6bf>
- Carty, S., & Parrow, M. W. (2015). Dinoflagellates. In *Freshwater Algae of North America* (pp. 773–807). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53643-3.00283-1>
- Droop, M. R. (1967). A procedure for routine purification of algal cultures with antibiotics. *British Phycological Bulletin*, 3(2), 295–297. <https://doi.org/10.1080/00071616700650171>
- Foss, P., Guillard, R. R. L., & Liaaen-Jensen, S. (1984). Prasinolanthin-a chemosystematic marker for algae. *Phytochemistry*, 23(8), 1629–1633. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(00\)83455-X](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(00)83455-X)
- Gates, J. A., & Wilson, W. B. (1960). Toxicity of *Gonyaulax Monilata* To. *Limnology and Oceanography*, 5(2), 171–174.
- Gold, K., & Baren, C. F. (1966). Growth Requirements of *Gyrodinium cohnii*. *Journal of Protozoology*, 13(2), 255–257.
- Guillard, R. R. L., & Keller, M. D. (1984). Culturing Dinoflagellates. In *Dinoflagellates* (Second Edi, pp. 391–442). ACADEMIC PRESS, INC. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-656520-1.50016-x>
- Harrison, P. J., Waters, R. E., & Taylor, F. J. R. (1980). a Broad Spectrum Artificial Sea Water Medium for Coastal and Open Ocean Phytoplankton. In *Journal of Phycology* (Vol. 16, Issue 1, pp. 28–35). <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1980.00028.x>
- Keller, S. E., Hutner, S. H., & Keller, D. E. (1968). Rearing the Colorless Marine Dinoflagellata *Cryptothecodinium cohnii* for Use as a Biochemical Tool. *Journal of Protozoology*, 15(4), 792–795.
- Loeblich, A. R., & Sherley, J. L. (1979). Observations on the Theca of the Motile Phase of Free-Living and Symbiotic Isolates of *Zooxanthella Micro Adriatic a* (Freudenthal) Comb.Nov. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 59(1), 195–205. <https://doi.org/10.1017/S0025315400046270>
- Morel, F. M. M., Rueter, J. G., Anderson, D. M., & Guillard, R. R. L. (1979). Aquil: a Chemically Defined Phytoplankton Culture Medium for Trace Metal Studies. In *Journal of Phycology* (Vol.

- 15, Issue 2, pp. 135–141). <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1979.00135.x>
- Provasoli, L., & Gold, K. (1962). Nutrition of the American strain of *Gyrodinium cohnii*. *Archiv Für Mikrobiologie*, 42(2), 196–203. <https://doi.org/10.1007/BF00408175>
- Provasoli, L., McLaughlin, J. J. A., & Droop, M. R. (1957). The development of artificial media for marine algae. *Archiv Für Mikrobiologie*, 25(4), 392–428. <https://doi.org/10.1007/BF00446694>
- Tuttle, R. C., & Loeblich, A. R. (1975). An optimal growth medium for the dinoflagellata *Cryptocodinium cohnii*. *Phycologia*, 14(1), 1–8. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-14-1-1.1>
- Von Stosch, H. A. (1973). Observations on vegetative reproduction and sexual life cycles of two freshwater dinoflagellates, *gymnodinium pseudopalustre schiller* and *woloszynskia apiculata* sp. Nov. *British Phycological Journal*, 8(2), 105–134. <https://doi.org/10.1080/00071617300650141>
- White, A. W. (1976). Growth Inhibition Caused by Turbulence in the Toxic Marine Dinoflagellata *Gonyaulax excavata*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 33(11), 2598–2602. <https://doi.org/10.1139/f76-306>



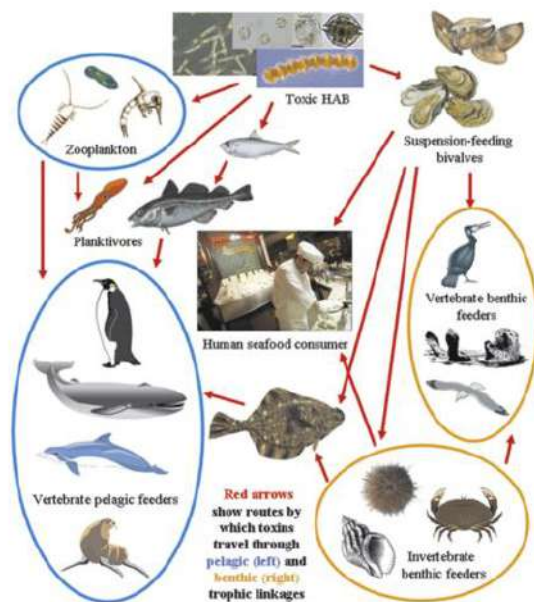
BAB 8

BEBERAPA JENIS RACUN DAN ASPEK BIOLOGI DINOFLAGELLATA BERACUN

Mikroalga merupakan dasar dari rantai makanan di ekosistem laut. Mereka terutama terdiri dari organisme fotosintetik pelagis dan bentuk uniseluler. Ketika kondisi lingkungan menguntungkan, spesies mikroalga dapat berkembang biak dengan kepadatan tinggi. Faktor-faktor yang mempengaruhi perkembangannya meliputi proses hidrografi, meteorologi, nutrisi, dan biologis. Sel alga telah mengembangkan strategi kimia untuk berkomunikasi, mempertahankan diri, dan beradaptasi dengan lingkungan mereka. Oleh karena itu, mereka mampu menghasilkan keragaman metabolit yang besar termasuk yang berpotensi beracun atau mempengaruhi aktivitas biologis. Racun mikroalga disebut juga fikotoksin adalah metabolit sekunder yang menunjukkan berbagai senyawa dengan struktur kimia yang beragam dan tindakannya tergantung pada mekanisme toksisitas yang berbeda. Oleh karena itu, marak alga berbahaya (HAB) dapat memiliki efek buruk pada organisme laut (kematian, gangguan reproduksi) atau pada kesehatan manusia, melalui paparan langsung racun atau sebagai akibat dari bioakumulasi racun alga dalam makanan laut. Pada manusia, dapat menyebabkan beberapa penyakit gastrointestinal atau gangguan neurologis, sebagian besar mengacu pada sindrom utama: keracunan kerang parolitik—PSP, keracunan kerang amnesia—ASP, keracunan kerang diare—DSP, keracunan kerang neurologis—NSP, dan keracunan ikan ciguatera—CFP. Ikan laut, burung, dan mamalia juga dapat menjadi korban alga beracun yang terakumulasi di sepanjang rantai trofik (Gambar 8.1) (Caruana & Amzil, 2018).

Dari puluhan ribu spesies mikroalga yang diketahui hingga saat ini, lebih dari 200 dianggap memiliki efek berbahaya, sementara sekitar 100 spesies menghasilkan racun. Yang terakhir diklasifikasikan dalam beberapa kategori: (1) mikroalga tidak beracun yang mampu mencapai konsentrasi tinggi, berpotensi menyebabkan kematian fauna laut karena anoksia; (2) mikroalga yang menyintesis toksin mampu terakumulasi dalam rantai makanan dan meracuni konsumen; (3) mikroalga yang bersifat toksik bagi ikan dan organisme laut lainnya melalui produksi toksin hemolitik; (4) mikroalga beracun yang berdampak pada kesehatan melalui penghirupan atau kontak dengan kulit.

Dinoflagellata menghasilkan sebagian besar racun. Mikroorganisme ini memiliki genom besar, beberapa di antaranya 100 kali lebih besar dari genom manusia (S. Lin, 2006), yang memperumit penggunaan pendekatan genetik modern dalam beberapa studi biosintesis toksin laut (Kalaitzis *et al.*, 2010).



Gambar 8.1. Risiko akumulasi racun mikroalga di berbagai organisme laut di sepanjang rantai makanan. (Sumber gambar: (Caruana & Amzil, 2018).

A. Racun yang Dihasilkan oleh Genus *Alexandrium*

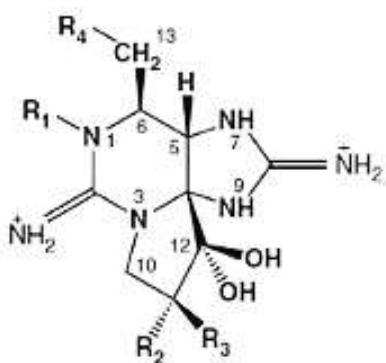
A.1. Spesies Penghasil Racun

Di antara 34 spesies *Alexandrium* yang ada, 12 hingga 15 berpotensi beracun: *A. acatenella*, *A. andersonii*, *A. australiense*, *A. cohorticula*, *A. fundyense* (sebagai *A. tamarensis* grup 1 dari John *et al.* (2014) termasuk beberapa *A. catenella*, *A. fundyense*, dan *A. tamarensis*), *A. hiranoi*, *A. leei*, *A. minutum*, *A. monilatum*, *A. ostenfeldii*, *A. pacificum* (kelompok IV *A. tamarensis* John *et al.* (2014) juga dikenal dengan *A. catenella* dari Laut Mediterania dan perairan beriklim sedang di Samudera Pasifik), *A. peruvianum*, *A. pseudogonyaulax*, *A. tamiyavanichii*, *A. taylori* (Ciminiello *et al.*, 2000; John *et al.*, 2014; Kodama *et al.*, 1988; Laabir *et al.*, 2013; Lim & Ogata, 2005; Murakami *et al.*, 1988; Nguyen-Ngoc, 2004; Oh *et al.*, 2009; Salgado *et al.*, 2015). Taksonomi dinoflagellata terus ditingkatkan karena kemajuan genetik. Akibatnya, beberapa spesies tampaknya sejenis atau berganti nama dalam posisi taksonomi baru. Misalnya, beberapa spesies yang dijelaskan baru-baru ini diusulkan sebagai sinonim seperti: *A. hiranoi* dan *A. pseudogonyaulax*; *A. tamiyavanichii* dan *A. cohorticula*; *A. peruvianum* dan *A. ostenfeldii* (Kim *et al.*, 2005; Kremp *et al.*, 2014; Menezes *et al.*, 2010).

A.2. Fikotoksin yang Dihasilkan

Sebagian besar spesies *Alexandrium* menghasilkan berbagai turunan saxitoxin dan beberapa spesies mampu menghasilkan spirolides (SPXs), gymnodimines (GYMs), atau goniodomins. Molekul STX diidentifikasi pada tahun 1957 oleh Schantz *et al.* sebagai racun yang ada dalam jaringan beracun *Alaska butter clam* (*Saxidomus giganteus*) dan kerang laut California dengan rumus molekul $C_{10}H_{17}N_7O_4$. *Alexandrium catenella* (juga bernama *A. pacificum* dan sebelumnya dikenal sebagai *Gonyaulax catenella*) sebelumnya diamati sebagai sumber kontaminasi kerang. Kemudian, pada tahun 1966, toksin dimurnikan dari kultur *A. catenella* dan diidentifikasi dengan jelas sebagai molekul yang sama yang ada dalam kerang dan remis (Caruana & Amzil, 2018). Kelompok STX mengumpulkan 57 analog yang mungkin dihasilkan oleh dinoflagellata laut, cyanobacteria air tawar, dan metabolisme kerang (Wiese *et al.*, 2010). Di antara 38 molekul sejenis yang berpotensi disintesis oleh dinoflagellata

laut, hanya 15 yang berpotensi diamati dalam genus *Alexandrium* (Wiese *et al.*, 2010). Alkaloid ini terdiri dari tiga siklus yang mencakup, struktur inti tetrahidropurin dengan dua guanidin dan memiliki 4 rantai samping R 1-4 (Gambar 8.2). Variasi substituen R menyebabkan keragaman analog STX. Analog ini dibagi dalam 3 subkelompok yaitu senyawa karbamat, dekarbamoil, dan N-sulfokarbamoil, masing-masing dalam urutan penurunan toksisitasnya (Cusick & Sayler, 2013; Rasmussen *et al.*, 2016). Analog lain dapat ditemukan di dinoflagellata *Gymnodinium catenatum* dan *Pyrodinium bahamense*. Molekul STX adalah garam dibasic dengan dua nilai pKa 8,2 dan 11,5. Senyawa ini larut dalam air, stabil terhadap oksidasi dan panas dalam kondisi asam (dengan pengecualian komponen N-sulfokarbamoil), dan labil dan mudah teroksidasi dalam larutan basa (Mons *et al.*, 1998).



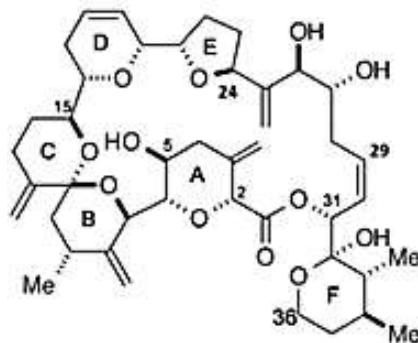
Gambar 8.2. Struktur kimia dari beberapa senyawa yang dihasilkan oleh *Alexandrium*, racun saxitoksin (STX) (Sumber gambar: (Caruana & Amzil, 2018).

Spirolida adalah imina makrosiklik. Sampai saat ini, 26 SPX diketahui berasal dari sel *Alexandrium ostefeldii* (juga sinonim dari *A. peruvianum*): SPXs A, B, C, isomer C2 dan C3, SPX D dan isomer D2 dan D3, SPXs G, H, I, 13-desmethyl spiroilide C, 13-desmethyl spiroilide D, 13,19-didesmethyl spiroilide C, 27-hydroxy-13-desmethyl spiroilide C, 27-hydroxy-13,19-didesmethyl spiroilide C, 27-oxo-13,19-didesmethylspiroilide C, 20-methyl spiroilide G, dan 8 SPX yang tidak

diketahui (Ciminiello *et al.*, 2007, 2010; Mackinnon *et al.*, 2006; Roach *et al.*, 2009; Tillmann *et al.*, 2014).

Gymnodimines (GYMs) adalah imina makrosiklik lainnya. Beberapa varian baru-baru ini adalah racun yang dihasilkan oleh *A. ostensfeldii*: GYM A, 12 methyl GYM A, GYM D, dan analog GYM potensial lainnya yang tetap tidak dikarakterisasi (Harju *et al.*, 2016).

Goniodomin adalah polieter makrosiklik (Gambar 8.3) yang diisolasi pertama kali dari dinoflagellata *Goniodoma* sp. dan *Goniodoma pseudogoniaulax*, berganti nama menjadi *Alexandrium hiranoi* (Murakami *et al.*, 1988; Sharma *et al.*, 1968). Dua isomer A dan B telah diisolasi dengan struktur kimia yang mirip dengan pectenotoxins (PTXs) (Espiña *et al.*, 2016).



Gambar 8.3. Struktur kimia dari beberapa senyawa yang dihasilkan oleh *Alexandrium*, racun goniodomin (Sumber gambar: (Caruana & Amzil, 2018).

A.3. Dampak Racun terhadap Manusia

STX dan turunan STX terkait, ketika diserap dalam tubuh manusia melalui konsumsi kerang yang terkontaminasi (bivalvia, gastropoda, krustasea) atau jarang ikan, bertanggung jawab untuk sindrom PSP (Deeds, 2008). STXs mengubah impuls saraf sel-sel yang dapat dieksitasi dengan mengikat situs 1 dari saluran natrium yang bergantung pada tegangan yang mengakibatkan pemblokiran aliran natrium dan pembentukan potensial aksi. Gejala muncul dalam selang waktu singkat 10 menit hingga 2 jam

setelah konsumsi (Grattan *et al.*, 2016). Berbagai gejala termasuk parestesia bukal, mati rasa pada bibir yang dapat meluas ke wajah dan leher, dan dalam dosis tinggi, mengantuk, sakit kepala, mual, muntah, pusing, disfagia, disartria, ataksia, penurunan efisiensi ventilator, dan pada kasus yang parah, kematian karena kelumpuhan otot pernafasan. Terlepas dari kasus mematikan yang mungkin terjadi 2-12 jam setelah konsumsi kerang, pemulihan umumnya terjadi dalam 3 hari sampai 14 hari (Deeds, 2008; Knaack *et al.*, 2016). Sindrom PSP dilaporkan di perairan pantai tropis dan beriklim sedang termasuk Kanada Utara dan Alaska (Deeds, 2008; Grattan *et al.*, 2016; Knaack *et al.*, 2016; W. F. Lin & Hwang, 2012). Efek akut pada mencit ditandai dengan LD50 sebesar 10 g/kg secara intraperitoneal dan 209–263 g/kg secara oral (Caruana & Amzil, 2018).

Goniodomin A adalah molekul antijamur yang juga dapat memiliki efek pada mamalia dan sel manusia. Goniodomin A diketahui menghasilkan perubahan histologis dan nekrosis hati tikus dan timus (Caruana & Amzil, 2018). Baru-baru ini, Espina *et al.* (2016) telah menunjukkan bahwa goniodomin mungkin memiliki efek sitotoksik pada sel-sel yang dapat dirangsang manusia dan hepatosit tikus. Juga, goniodomin A dan B mempengaruhi viabilitas sel dari garis sel neuroblastoma manusia BE(2)-M17 dengan meningkatkan kalsium intraseluler dan sel depolarisasi. Goniodomin A dan B tampaknya memberikan efek biologis yang serupa, meskipun goniodomin A adalah yang paling beracun.

A.4. Profil Racun

Sebagian besar spesies *Alexandrium* mengandung beberapa racun dari kelompok STX. Profil toksin ini berbeda antara spesies dan *strain*. Toksisitas marak alga spesies *Alexandrium* dapat bervariasi selama perkembangan marak dari spesies ini dan fluktuasi kepadatan sel sebagai respons terhadap status nutrisi, *grazing*, dan kondisi fisik perairan (Van de Waal *et al.*, 2015; Van Lenning *et al.*, 2007). Selain itu, profil toksin dan kelimpahan relatif toksin dalam sel bergantung pada kondisi abiotik dan variabilitas antar dan intraspesifik. Secara khusus, suhu, salinitas, konsentrasi CO₂, kategori sedang, fotoperiode, dan fase pertumbuhan

dalam kultur tampaknya mempengaruhi profil toksin dari beberapa spesies *Alexandrium* beracun seperti *A. pacificum* (*A. catenella*), *A. tamarense*, dan *A. ostenfeldii* (Aguilera-Belmonte *et al.*, 2013; Anderson *et al.*, 1990; Boczar *et al.*, 1988; Laabir *et al.*, 2013; Otero *et al.*, 2010) mengamati pergeseran analog STX nonsulfat dalam *A. fundyense* (*A. tamarense*) menuju analog sulfat yang kurang toksik dalam kondisi peningkatan konsentrasi CO₂. Sebaliknya, (Tatters *et al.*, 2013) mengamati sedikit perubahan dalam profil toksin tetapi peningkatan konsentrasi toksin dalam sel *A. fundyense* (*A. catenella* dari perairan California selatan) di bawah konsentrasi CO₂ yang tinggi. Bergantung pada *strain*, skenario perubahan global dapat mengurangi atau meningkatkan produksi toksin spesies ini.

Beberapa pengecualian spesies *Alexandrium* menghasilkan STX dengan konsentrasi rendah atau menghasilkan phycotoxins lainnya. Misalnya, *A. leei* telah terbukti menghasilkan turunan saxitoxin tingkat rendah. Dua galur yang diisolasi dari perairan Vietnam masing-masing mampu menghasilkan GTX1, 2, 3, 4 dan NeoSTX tingkat rendah (<1 fmol/sel) (Nguyen-Ngoc, 2004). *Strain* dari pantai Singapura mampu menghasilkan ichthyotoxin yang tidak teridentifikasi tetapi tidak memiliki PSP (Tang *et al.*, 2007). *A. leei* tampaknya berkerabat dekat dengan *A. ostenfeldii*, spesies lain yang mampu menghasilkan racun atipikal bernama SPXs. *A. ostenfeldii* menunjukkan profil toksin yang sangat berbeda di seluruh dunia (Salgado *et al.*, 2015). Ini dapat menghasilkan STX, SPX, atau GYM. Misalnya, galur dari perairan dingin Greenland dan Kanada hanya mengandung SPX dan tidak ada PSP (Cembella *et al.*, 2000; Lim & Ogata, 2005; Tillmann *et al.*, 2014). Tillmann *et al.* (2014) mendeskripsikan 36 isolat *A. ostenfeldii* dari perairan Arktik yang tidak mengandung PSP tetapi 12 SPX berbeda yang didistribusikan dalam 22 profil beragam dari 1-7 SPX. Profil toksin yang berbeda ini menunjukkan adaptasi kimia ke lingkungan Arktik yang ekstrem. Beberapa galur dari Laut Baltik mampu menghasilkan GYM dan/atau STX (Harju *et al.*, 2016; Salgado *et al.*, 2015).

B. Racun yang Dihasilkan oleh Genus *Dinophysis* dan *Palacroma*

B.1. Spesies Penghasil Racun

Sepuluh spesies *Dinophysis* dan 2 spesies *Phalacroma* telah dilaporkan menghasilkan fiktotoksin: *D. acuminata*, *D. acuta*, *D. caudata*, *D. fortii*, *D. infundibulus*, *D. miles*, *D. norvegica*, *D. ovum*, *D. sacculus*, *D. tripos*, *P. rotundata*, *P. mitra* sebelumnya bernama *D. rotundata* dan *D. mitra* (Jensen & Daugbjerg, 2009; J. S. Lee *et al.*, 1989; Marasigan *et al.*, 2001; Masselin *et al.*, 1992; Raho *et al.*, 2008; Reguera *et al.*, 2014; Riobó *et al.*, 2013; T. Suzuki *et al.*, 2009).

B.2. Fiktotoksin yang Dihasilkan

B.2.1. Kelompok Racun Asam Okadoic

Asam okadaat—OA adalah polieter linier yang diturunkan dari asam lemak C38 dengan rumus kimia $C_{44}H_{68}O_{13}$. OA pertama kali diidentifikasi sebagai asam lemak toksik yang diisolasi dari dua spons laut *Halichondria okadae* dan *Halichondria melanodocia* (Caruana & Amzil, 2018). Toksin tersebut kemudian diidentifikasi pada dinoflagellata *Prorocentrum lima* (Murakami *et al.*, 1988). *Dinophysis* pertama kali diidentifikasi sebagai organisme penyebab keracunan dan kemudian toksinnya diidentifikasi: analog 35-S-methyl OA yang belakangan dikoreksi menjadi 35-R-methyl OA untuk dinophysistoxin-1 atau DTX-1 diisolasi dari *Dinophysis fortii* dan dari kerang hepatopankreas (Murata *et al.*, 1982; Yasumoto dan Murata, 1993; Yasumoto *et al.*, 1980). Analog DTX-2 atau 35-S-metil 31-demetil OA diisolasi dalam kerang Irlandia, kemudian dari *Dinophysis acuta* (Hu e t al., 1992; James *et al.*, 1997). Isomer dan analog lain yang kurang umum dapat ditemukan: DTX-1b dan DTX-2C diisolasi dari *D. acuta* (Draisci *et al.*, 1998; Nielsen *et al.*, 2013), OA-D8 diol-ester dari *D. acuta* dan *D. acuminata*, cis-C-8-diol-ester OA dari *D. acuta*, C8-triol OA dari marak alga spesies *Dinophysis* di Norwegia (T. Suzuki *et al.*, 2004; Tong *et al.*, 2011; Torgersen *et al.*, 2008) dan turunan ester lainnya DTX1-D7, DTX1-D8, DTX1-D9 dari *Dinophysis* spp. (Fux *et al.*, 2011). Sejauh ini, ada lebih dari 20 analog yang telah diidentifikasi di semua *Dinophysis* dan *Phalacroma* spp. kecuali *D. infundibulus*, pada 11 spesies *Prorocentrum* dengan paling umum *P. lima* dan *P. belizeanum* (J. S. Lee *et al.*, 1989; Marasigan *et al.*, 2001; Raho *et*

al., 2008; Riobó *et al.*, 2013). Analog ini memiliki toksisitas yang beragam dengan OA dan DTX-1 menjadi yang paling beracun. Ini termasuk 19-epi-OA (Paz *et al.*, 2008), diol-ester DTX-4, DTX-5a, DTX-5b, DTX-5c, dan DTX-6 yang telah dilaporkan dalam *Prorocentrum* spp. (Cruz *et al.*, 2006; Suárez-Gómez *et al.*, 2001). Turunan lain yang dapat ditemukan pada kerang adalah DTX-3, dibentuk oleh asilasi gugus hidroksil C-7 dari OA, DTX-1, atau DTX-2. Proses metabolisme ini diasumsikan memfasilitasi eliminasi toksin (Caruana & Amzil, 2018).

B.2.2. PTX–Pektonotoksin

Pektonotoksin—PTX adalah lakton polieter makrosiklik (Gambar 8.4 dan 8.5). Mirip dengan OA, racun ini dicirikan oleh eter siklik dan gugus karboksilat. PTX-1 hingga PTX-5 diisolasi dari kerang *Patinopekten yessoensis* (Caruana & Amzil, 2018). Setelah dicurigai *Dinophysis* sebagai sumber organisme, PTX-2 diidentifikasi dalam *Dinophysis fortii* dan menjadi PTX yang paling umum, dengan rumus kimia $C_{47}H_{70}O_{14}$ (J. S. Lee *et al.*, 1989). PTX-2 juga diidentifikasi pada dua spesies spons. Kemudian, PTX-2 seco-acid—PTX2-SA, PTX-11, PTX-13, PTX-14 diidentifikasi pada *D. acuta* dan PTX-12 pada *D. acuta* dan *D. norvegica* (T. Suzuki *et al.*, 2004). Di antara mikroalga, hanya spesies *Dinophysis* dan *Phalacroma* yang dilaporkan menghasilkan PTX termasuk *D. acuminata*, *D. acuta*, *D. caudata*, *D. fortii*, *D. infundibulus*, *D. norvegica*, *D. ovum*, *D. sacculus*, *D. tripos*, *P. rotundatum* (J. S. Lee *et al.*, 1989; Mafra *et al.*, 2016; Miles *et al.*, 2006; Riobó *et al.*, 2013; F. Rodríguez *et al.*, 2012; T. Suzuki *et al.*, 2009). Namun demikian, *Phalacroma* dibahas menjadi vektor toksin melalui konsumsi mangsa beracun daripada produsen toksin (González-Gil *et al.*, 2011). Analog PTX yang diubah lainnya yang dikeluarkan dari metabolisme *bivalve* atau karena proses ekstraksi kimia dapat ditemukan pada kerang yang terkontaminasi dengan sel *Dinophysis* atau *Phalacroma* yang beracun: PTX-2b, PTX-2c, PTX-1, PTX-3 hingga PTX-9, PTX -2SA atau 7-epi-PTX2SA, asil-PTX2-SA (Amzil *et al.*, 2007; T. Suzuki *et al.*, 2009; P. Vale & Sampayo, 2002; Wilkins *et al.*, 2006). Secara singkat, sekitar 20 PTX telah dijelaskan, dengan hanya 6 yang diproduksi oleh *Dinophysis* spp.

B.3. Dampak Racun terhadap Manusia

Karena sifatnya yang lipofilik dan stabil terhadap panas, racun kelompok OA terakumulasi dalam daging kerang dan dapat memabukkan konsumen kerang. Racun ini memicu DSP dalam tubuh manusia. Gejala yang dominan adalah nyeri perut, mual, muntah, dan diare. Ini adalah sindrom yang terjadi dengan cepat, berpotensi mulai 30 menit hingga 4 jam setelah konsumsi makanan laut yang terkontaminasi racun ini dan berakhir dalam 3 hari. Tidak ada laporan kasus fatal tetapi sindrom ini bertanggung jawab atas morbiditas yang tinggi (Grattan *et al.*, 2016). Toksin kelompok OA menunjukkan aktivitas penghambatan terhadap protein serin/treonin fosfatase. Perbedaan stereokimia pada C35 (konfigurasi R dan S) DTX-1 dan DTX-2 yang bertanggung jawab atas afinitas DTX-2 yang lebih rendah untuk PP2A (Larsen *et al.*, 2007). Sebaliknya, OA diduga dapat merangsang fosforilasi protein yang mengontrol sekresi natrium dalam sel usus yang menyebabkan diare, mirip dengan mekanisme yang terlibat dalam penyakit kolera. OA juga diasumsikan memicu kontraksi otot polos usus melalui penghambatan atau aktivasi (fosforilasi) myosin (Cohen *et al.*, 1990). Studi yang lebih baru menunjukkan bahwa DSP mungkin tidak terkait dengan aktivitas penghambatan fosfatase dari racun OA dan DTX

tetapi karena sifat saraf lainnya. Gangguan saraf ini dapat menyebabkan sindrom DSP melalui perubahan sistem saraf enterik. Racun kelompok OA dapat mempengaruhi kelangsungan hidup sel saraf dan permeabilitas epitel dan saluran dengan mengurangi sekresi neuropeptida sel saraf (Louzao *et al.*, 2015). Selain itu, OA menghadirkan toksisitas saraf yang dapat menghasilkan kerusakan yang mirip dengan Alzheimer pada otak hewan pengerat, dan akhirnya, aktivitas yang mempromosikan tumor di bawah paparan kronis (ditinjau oleh Munday, 2013). Bahkan jika PTX sering dikaitkan dengan toksin kelompok OA, kontribusinya terhadap keracunan manusia belum terbukti. berkerut. Namun, PTX-2 menimbulkan toksisitas akut (LD50 = 219 g/kg) pada tikus dengan injeksi intraperitoneal yang lebih rendah jika diberikan secara oral (Miles *et al.*, 2004b). PTX disarankan untuk mengubah struktur sitoskeleton sel melalui interaksi dengan protein F-aktin (Caruana & Amzil, 2018). Toksisitas PTX sangat bervariasi antara analog dari 219 hingga 770 g/kg, tidak termasuk bentuk

toksik terendah (>5000 g/kg), PTX-7, PTX-8, PTX-9, PTX-2SA, 7-epi-PTX-2SA. Toksisitas kerang akan dihasilkan dari profil toksin fitoplankton yang tertelan dan proses metabolisme kerang.

B.4. Profil Racun

Profil toksin mungkin berbeda antara spesies dan *strain*, dalam suatu populasi dan asal geografis yang berbeda. Beberapa *strain* hanya mampu menghasilkan satu kelompok phycotoxins, baik hanya PTXs atau OA-group toksin saja, sementara beberapa *strain* dapat menghasilkan campuran dari dua kelompok toksin (Reguera *et al.*, 2014). Misalnya, beberapa profil toksin telah dilaporkan untuk *D. acuminata* dari wilayah geografis yang sama atau beragam: PTX-2 hanya pada galur budidaya dari Denmark; OA hanya pada *strain* dari Spanyol, Portugal, dan Denmark; dan toksin kelompok OA dengan PTX dalam galur dari AS, Norwegia, dan Selandia Baru dengan rasio yang beragam. Kandungan, pelepasan, dan profil toksin juga dapat bervariasi tergantung pada fisiologi sel. Siklus harian dapat mempengaruhi toksin konten dan profil seperti yang diamati oleh (Pizarro *et al.*, 2008) pada sel *D. acuta* menunjukkan variasi 5 kali lipat, 4 kali lipat dan 2 kali lipat untuk OA + DTX-2, PTX-2, dan OA-D8 masing-masing selama siklus harian. Fase pertumbuhan dalam kultur laboratorium juga dapat mempengaruhi produksi toksin. Sedangkan untuk *D. acuminata* yang menghasilkan toksin yang dapat dideteksi dengan pembelahan sel aktif pada fase pertumbuhan akhir eksponensial dan stasioner awal, pelepasan toksin dalam medium diduga terkait dengan kematian sel akibat akumulasi toksin dengan penuaan kultur (**Caruana & Amzil, 2018**). Selain itu, kondisi lingkungan dapat memengaruhi profil dan kandungan toksin. Sekali lagi dalam kultur *D. acuminata*, produksi OA dirangsang oleh suhu yang lebih tinggi sedangkan PTX-2 diturunkan. OA dan DTX-2 meningkat selama fase eksponensial (Kamiyama *et al.*, 2010). Dalam kultur *D. caudata*, laju produksi PTX-2 meningkat seiring dengan suhu selama fase pertumbuhan eksponensial (Basti *et al.*, 2015).

C. Racun yang Dihasilkan oleh Genus *Gambierdiscus* dan *Fukuyoa*

C.1. Spesies Penghasil Racun

Sebanyak 21 spesies dari genus *Gambierdiscus* (18 spesies) dan *Fukuyoa* (3 spesies) saat ini dianggap berpotensi beracun menurut uji biologis atau analisis kimia: *G. australes*, *G. balechii*, *G. belizeanus*, *G. caribaeus*, *G. carolinianus*, *G. carpenteri*, *G. cheloniae*, *G. excentricus*, *G. honu*, *G. lapillus*, *G. pacificus*, *G. polynesiensis*, *G. scabrosus*, *G. toxicus*, *Gambierdiscus* sp. ribotipe 2, tipe 3, tipe 4, tipe 5, *F. paulensis*, *F. ruetzleri*, dan *F. yasumotoi*, sebelumnya bernama *G. ruetzleri* dan *G. yasumotoi* atau *G. cf. yasumotoi*. Hanya 9 dari spesies ini yang terbukti sebagai spesies baru *Gambierdiscus* (Dinophyceae) dari Pasifik barat daya: *Gambierdiscus honu* sp. nov. menghasilkan phycotoxins dengan identifikasi kimia racun: *G. australes*, *G. cheloniae*, *G. honu*, *G. lapillus*, *G. pacificus*, *G. polynesiensis*, *G. toxicus*, *F. paulensis*, *F. yasumotoi*. Tiga dari spesies ini mampu menghasilkan CTX yang bertanggung jawab atas sindrom Ciguatera: *G. toxicus*, *G. polynesiensis*, dan *F. paulensis* (Fraga *et al.*, 2016; Gómez *et al.*, 2015; Holland *et al.*, 2013; Holmes, 1998; Laza-Martinez *et al.*, 2016; Smith *et al.*, 2016; Xu *et al.*, 2014). Setelah empat dekade penyelidikan pada *Gambierdiscus*, penemuan spesies baru telah menyebabkan deskripsi ulang dari *G. toxicus* asli yang tersamarkan dengan spesies lain (Litaker *et al.*, 2009; Parsons *et al.*, 2012). Dengan demikian, perlu kehati-hatian dalam mengidentifikasi *G. toxicus* dari literatur lama. Ciri-ciri (epitipe) yang lebih baru dari *G. toxicus* asli (lektotipe) yang dijelaskan oleh (Caruana & Amzil, 2018) dinyatakan tidak beracun, sedangkan galur Vietnam mampu menghasilkan CTX (Litaker *et al.*, 2009; Roeder *et al.*, 2010).

Gambierdiscus sp. tipe 6 diasumsikan menghasilkan CTX tetapi belum pernah diuji (Xu *et al.*, 2014). Jenis spesies atau ribotipe menentukan kelompok filogenetik berdasarkan analisis rDNA yang berbeda dari spesies lain yang dijelaskan dan yang sedang diselidiki menentukan spesiasi potensial. Beberapa spesies lain telah disebutkan atau dijelaskan tanpa data toksisitas, meskipun sebagian besar spesies *Gambierdiscus* dan *Fukuyoa* berpotensi beracun. *Gambierdiscus* spp. dapat berkembang sebagai epifit pada beragam substrat termasuk makroalga,

terumbu karang, pasir, mangrove, dan substrat buatan. Area yang terkena Ciguatera mungkin juga rentan terhadap phycointoxication lainnya. Oleh karena itu, mikroalga beracun lainnya hidup berdampingan dengan spesies *Gambierdiscus* termasuk dinoflagellata genera *Ostreopsis*, *Prorocentrum*, *Coolia*, dan *Amphidinium* dan juga cyanobacteria beracun dari genus *Hydrocoleum* (Caillaud *et al.*, 2010; Parsons & Preskitt, 2007).

C.2. Fikotoksin yang Dihasilkan

C.2.1. Ciguatoksin

Ciguatoxins (CTXs) adalah racun eter polisiklik, sangat teroksidasi, larut dalam lemak dan tahan panas. CTX memiliki struktur berbentuk tangga kaku yang terdiri dari 13-14 cincin eter (Caruana & Amzil, 2018). Lebih dari 20 congener CTX telah diidentifikasi dengan 11 bentuk yang dihasilkan oleh spesies *Gambierdiscus* dan *Fukuyoa* dan bentuk lain yang dihasilkan oleh ikan (Caillaud *et al.*, 2010). Kode untuk analog CTX dapat didahului dengan huruf P-, C-, atau I-, mengacu pada asal geografisnya: Pasifik, Karibia, atau Samudera Hindia (Caillaud *et al.*, 2010). Ciguatoxin P-CTX-1 pertama, dengan rumus molekul $C_{60}H_{86}O_{19}$, diisolasi dari belut moray, *Gymnothorax javanicus*, yang dikumpulkan dari Kepulauan Tuamotu dan Pulau Tahiti di Samudera Pasifik. Satu prekursor mikroalga P-CTX-4B (juga bernama CTX-4B, GTX-4B, Gt4b) dengan rumus molekul $C_{60}H_{84}O_{16}$ pertama kali diidentifikasi dari *G. toxicus* dari perairan Polinesia Prancis (Caruana & Amzil, 2018). Beberapa CTX lain kemudian diidentifikasi pada sel mikroalga; (Laza-Martinez *et al.*, 2016; Roeder *et al.*, 2010) (. CTX-3 yang biasanya ditemukan dalam ekstrak ikan juga baru ditemukan pada *F. paulensis* (Laza-Martinez *et al.*, 2016).

Toksisitas sel *Gambierdiscus* sering ditentukan oleh uji biologis (pada tikus, sel neuroblastoma murine, atau eritrosit manusia) dari ekstrak sel alga karena kurangnya standar CTX dan MTX yang tersedia. Akibatnya, sedikit data yang tersedia tentang profil toksin spesies *Gambierdiscus* dan *Fukuyoa* dan karenanya, keragaman toksin mereka kemungkinan kurang dijelaskan lebih rinci. Namun demikian, Chinain *et al.* (2010) telah mulai mengkarakterisasi lebih dari 20 congener CTX (stereoisomer, congener dengan cincin terbuka atau ikatan rangkap) pada *G. polynesiensis*. CTXs terakumulasi di semua tingkat trofik sampai pada

ikan karnivora dan manusia (Bagnis *et al.*, 1977). Dalam tubuh ikan, CTX terakumulasi di otot dan lebih khusus lagi di hati di mana mereka dimetabolisme menjadi bentuk yang lebih teroksidasi (Caruana & Amzil, 2018). Dengan demikian, beberapa congener telah diidentifikasi (Caillaud *et al.*, 2010; Satake *et al.*, 1998; Yogi *et al.*, 2014). CTX lain telah dijelaskan oleh Yasumoto (2001) dan Yasumoto *et al.* (2000), diekstraksi dari ikan atau dari *G. toxicus*, meskipun tanpa detail yang jelas tentang asal biologisnya. Ini termasuk congener CTX4A: 54-epiCTX, 52-epiCTX, 52,54-epiCTX, 54-deoxy-50-hydroxyCTX, 7-oxoCTX, 7-hydroxyCTX, 4-hydroxy-7-oxoCTX; dan turunan dari CTX-3C: 49-epiCTX-3C, 2-hydroxyCTX-3C (atau 2,3-dihydro-2-hydroxyCTX-3C), 51-hydroxy-2-oxoCTX-3C, 2,3,51-trihydroxyCTX-3C, A-seco-51-hydroxyCTX-3C, M-seco-CTX-3C metil asetal (atau M-seco-49-O-methylCTX-3C).

C.2.2. Maitotoksin, Gambiorol, Gambiorone dan Asam Gambierik

Maitotoksin pertama (MTX atau MTX-1) diekstraksi dari jeroan ikan herbivora *Ctenochaetus striatus*, yang disebut Maito nama lokal ikan Tahiti (Caruana & Amzil, 2018). Beberapa tahun kemudian, MTX-1 ditemukan pada dinoflagellata *Gambierdiscus toxicus* (Caruana & Amzil, 2018). Struktur kimia toksin ini ditentukan dua dekade kemudian karena ukuran dan kompleksitas molekul yang luar biasa. MTX adalah salah satu produk alam terbesar selain biopolimer dengan rumus molekul $C_{164}H_{256}O_{68}S_2Na_2$ (Caruana & Amzil, 2018). Molekul ini larut dalam air yang terdiri dari eter polisiklik. Bentuk lain yang berhasil diisolasi adalah: MTX-2 dan bentuk yang lebih kecil MTX-3 dari galur Australia *G. toxicus* (Caruana & Amzil, 2018). MTX-4, baru-baru ini diisolasi dari *G. excentricus* (Pisapia *et al.*, 2017). Toksisitas MTX telah dilaporkan di sebagian besar spesies *Gambierdiscus*. Karena sifat fisikokimianya, MTX dapat ditemukan di bagian pencernaan ikan di tingkat pertama rantai makanan (Kohli *et al.*, 2014).

Gambiorol, dengan rumus molekul $C_{43}H_{64}O_{11}$ adalah polieter oktasiklik pertama kali diisolasi dari *G. toxicus* (Satake *et al.*, 1993a). Menurut (Kadota *et al.*, 2003), tidak ada data yang tersedia tentang produksi gambiorol oleh spesies lain selain *G. toxicus*.

Gambierol, dengan rumus molekul $C_{43}H_{64}O_{11}$ adalah polieter oktasiklik pertama kali diisolasi dari *G. toxicus* (Caruana & Amzil, 2018). Sintesis seluruh molekul dan ketersediaan data standar tidak tersedia tentang produksi gambierol oleh spesies lain selain *G. toxicus* (Caruana & Amzil, 2018).

Gambierone baru-baru ini diisolasi dari *G. belizeanus*. Senyawa polieter nonasiklik ini larut dalam air dan memiliki rumus molekul $C_{51}H_{76}O_{19}S$ (I. Rodríguez *et al.*, 2015).

Empat asam gambierik A, B, C, dan D diisolasi dari *G. toxicus* (Caruana & Amzil, 2018). Strukturnya terdiri dari 9 cincin eter dan 1 tetrahidrofuran. Ini adalah molekul yang sukar larut dalam air dengan rumus kimia $C_{59}H_{92}O_{16}$. Asam gambierik C dan D memiliki 3 hemiglutarat tambahan. Asam gambierik A juga telah ditemukan pada *F. paulensis* (Laza-Martinez *et al.*, 2016).

C.3. Dampak Racun terhadap Manusia

Ciguatera adalah nama lokal Karibia untuk sindrom keracunan yang secara klinis bernama keracunan ikan Ciguatera—CFP. Awalnya “Cigua” mengacu pada siput laut yang dapat menyebabkan keracunan (Yasumoto, 2005). Saat ini, CFP adalah keracunan pada manusia yang terjadi setelah konsumsi daging ikan yang terkontaminasi ciguatoxins (CTXs). Ciguatera merupakan penyakit tropis hingga subtropis tetapi perdagangan internasional makanan laut, dan pariwisata penyakit ini dapat menyebar ke daerah iklim sedang (Friedman *et al.*, 2017). Kasus CFP dapat terjadi setelah konsumsi ikan yang berasal dari perairan hangat Samudera Pasifik, Samudera Hindia, dan Samudera Atlantik bagian barat termasuk Laut Karibia. Kehadiran CFP, ikan ciguatoxic, atau Gambierdiscus juga dilaporkan terjadi di Eropa: di Pulau Canary, Madeira, Laut Mediterania termasuk pulau Balearic, sejak 2003 (Caillaud *et al.*, 2010; Laza-Martinez *et al.*, 2016; Otero *et al.*, 2010). Wabah Ciguatera terjadi di Jerman pada tahun 2012 sebagai akibat dari impor ikan ciguatoxic (Friedman *et al.*, 2017). CFP ditandai dengan gejala gastrointestinal, kardiovaskular, dan neurologis, dalam jangka pendek hingga menengah, dan mengakibatkan gangguan neurologis kronis. Secara lebih rinci, 6 jam sampai 4 hari setelah makan ikan yang terkontaminasi

racun ciguatera, manusia akan menderita mual, muntah, diare, sakit perut. Seseorang mungkin akan mengalami bradikardia, takikardia, dan hipotensi hingga 3 hari. Sejumlah gejala neurologis dapat terjadi selama 1 minggu hingga 6 bulan seperti: sakit kepala, disfagia, parestesia, artralgia, mialgia, pruritus, dan paling khas disestesia dengan inversi sensasi dingin dan panas, juga disebut sebagai alodinia dingin. Kelumpuhan, parestesia, atau depresi yang menetap telah dilaporkan selama beberapa tahun setelah mengalami keracunan CFP (Friedman *et al.*, 2017; Grattan *et al.*, 2016; Hamilton *et al.*, 2010). Di wilayah Pasifik, CFP tampak didominasi oleh gejala neurologis, meskipun gejala gastrointestinal lebih dominan pada penderita CFP di Karibia (Caruana & Amzil, 2018). Jumlah kasus CFP per tahun diperkirakan berkisar 50.000-500.000 karena kurangnya studi epidemiologi (Caruana & Amzil, 2018).

Ciguatoxins mampu mengikat natrium dan menyebabkan aktivasi terus-menerus dari saluran ini. Racun ini menyebabkan meningkatnya pemasukan ion Na⁺ ke dalam sel pascasinaps dan depolarisasi membran. Depolarisasi juga merangsang pelepasan *neurotransmitter* yang menyebabkan peningkatan rangsangan saraf, dan pembengkakan sel (C. Vale *et al.*, 2015). Afinitas kongener CTX beragam menghasilkan variabilitas tingkat toksik mereka (Caruana & Amzil, 2018). MTX tampaknya tidak bertanggung jawab atas CFP tetapi berpotensi berkontribusi pada kompleksitas gejala CFP (Kohli *et al.*, 2014). Sebagai molekul yang larut dalam air, MTX memiliki tingkat akumulasi yang rendah dalam daging ikan dan rantai makanan (Caruana & Amzil, 2018). MTX adalah racun yang sangat kuat dengan LD50 pada tikus dengan injeksi intraperitoneal 80-170 ng/kg (Caruana & Amzil, 2018), meskipun efeknya pada tubuh manusia belum banyak diteliti. Efek sitotoksik dari MTX adalah peningkatan Ca²⁺ intraseluler yang cepat dan intens yang dihasilkan dalam berbagai sel hewan seperti sel pankreas tikus, atau sel endotel aorta sapi, dan pada beberapa sel manusia termasuk fibroblas kulit, sel ginjal embrionik, dan neuroblastoma manusia. MTX mengganggu mekanisme seluler yang bergantung pada Ca²⁺ yang berpotensi menyebabkan kematian sel nekrotik. MTX juga dapat menimbulkan efek biologis lainnya seperti kontraksi otot; pelepasan *neurotransmitter*, hormon, dan asam arakidonat; serta agregasi trombosit (Caruana & Amzil,

2018). Gambierol tampaknya menghambat saluran kalium dan memiliki efek pada saluran natrium seperti depolarisasi membran, penghambatan saluran natrium, atau efek antagonis terhadap brevetoxin-2 (Ghiaroni *et al.*, 2005; Pérez *et al.*, 2012). Gambierol menunjukkan toksisitas mematikan pada tikus pada konsentrasi 80 g/kg dengan injeksi intraperitoneal dan 150 g/kg dengan pemberian oral. Selain itu, Gambierol terbukti merangsang kontraksi otot pada sel tikus dan katak dengan menghalangi arus K⁺ (Schlumberger *et al.*, 2010). Gambierone menunjukkan aktivitas biologis yang mirip dengan CTX-3C, meskipun dengan potensi yang lebih rendah. dan menghasilkan hiperpolarisasi membran sel karena stimulasi arus natrium (Rodriguez *et al.*, 2015). Asam gambierik memiliki aktivitas antijamur yang tinggi dan potensi aktivitas alelopati. Tidak ada laporan tentang toksisitas pada manusia atau mamalia.

C.4. Profil Racun

Banyak gejala telah dilaporkan untuk keracunan CFP dan gejala ini bervariasi menurut wilayah geografis. Tampaknya gejala keracunan ini koheren dengan keragaman spesies dari *Gambierdiscus* dan *Fukuyoa* dan racun politer yang terkait. Ikan dapat menelan beberapa spesies mikroalga. Beberapa di antaranya mampu menghasilkan satu atau beberapa fiktoksin dan produksinya juga dapat dipengaruhi oleh fisiologi sel alga dan faktor eksternal. Misalnya, (Caruana & Amzil, 2018) mengamati bahwa asam gambierat diekskresikan dalam media oleh *G. toxicus* pada fase pertumbuhan akhir (hari ke-45 kultur), meskipun MTX dipertahankan secara intraseluler dan tidak ada CTX yang diproduksi dalam galur ini. Demikian pula, sel-sel *G. polynesiensis* dan *G. toxicus* tampaknya lebih beracun dalam fase kista (Caillaud *et al.*, 2010; Lartigue *et al.*, 2009). Selain itu, salinitas atau variasi suhu dapat mempengaruhi kandungan dan rasio toksin. Roeder dkk. (2010) mengamati dalam sel *G. toxicus* variasi besar terjadi pada P-CTX-3C dan variasi ini berkurang pada salinitas 35 dan meningkat pada salinitas yang lebih rendah dari 33 dan 30 ppm, sementara dua racun lainnya P-CTX-4A/B dan 2,3-dihidroksi-P-CTX-3C kurang lebih stabil. Sel *G. toxicus* lebih beracun pada suhu 27°C yang lebih tinggi daripada 21°C (Caruana & Amzil, 2018). Selanjutnya, sumber nitrogen tampaknya tidak mempengaruhi produksi toksin *G.*

toxicus (Lartigue *et al.*, 2009). Penelitian lebih lanjut diperlukan untuk lebih mengkarakterisasi pengaruh faktor lingkungan pada produksi toksin oleh *Gambierdiscus*.

D. Racun yang Dihasilkan oleh Genus *Karenia*

D.1. Spesies Penghasil Racun

Dinoflagellata yang tidak bersenjata (*unarmored*) dari genus *Karenia* (sebelumnya *Gymnodinium*) mampu membentuk marak alga berbahaya, yang paling sering pasang merah “*red tide*”, dan menghasilkan racun yang mempengaruhi kesehatan manusia, ikan, dan kehidupan laut lainnya. Sampai saat ini, 10 spesies dianggap berpotensi beracun: *K. bidigitata* (sinonim dari *K. bicuneiformis*, Guiry and Guiry, 2017), *K. brevis* (sebelumnya *Ptychodiscus brevis* dan *Gymnodinium breve*), *K. brevisulcata*, *K. concordia*, *K. cristata*, *K. digitata*, *K. mikimotoi*, *K. papilionaceae*, *K. selliformis*, dan *K. umbella*. Beberapa phycotoxins diidentifikasi dihasilkan oleh *K. brevis*, *K. brevisulcata*, *K. mikimotoi*, *K. papilionaceae*, dan *K. selliformis*. Spesies lain telah dikaitkan dengan kerusakan ekosistem atau menimbulkan penyakit pada manusia. Spesies *K. cristata* dan *K. bicuneiformis* menghasilkan racun yang berpotensi menyebabkan gangguan Kesehatan pada manusia seperti iritasi mata, kulit, dan tenggorokan pada orang Afrika Selatan. Mereka juga dapat menyebabkan kematian kerang, khususnya abalon (*Haliotis midae*) (Caruana & Amzil, 2018). Spesies *Karenia* lainnya dilaporkan sebagai “pembunuh ikan” tanpa menimbulkan efek pada manusia yang mengkonsumsi ikan tersebut. *K. digitata* diidentifikasi di pantai barat Jepang dan Hong Kong karena menyebabkan chthyotoxic (Yang *et al.*, 2000). Demikian pula, *K. umbella* diidentifikasi di Semenanjung Tasman setelah kematian 1000 trout pelangi dan salmon yang dibudidayakan (Salas *et al.*, 2004). *K. brevis* adalah spesies terkenal dari genus *Karenia*. Ini secara teratur menyebabkan marak alga berbahaya di Teluk Meksiko, Laut Karibia, dan pantai Selandia Baru. Spesies dinoflagellata ini membentuk pasang merah seperti misalnya, “pasang merah Florida” yang umum, dan dikaitkan dengan kematian hewan laut, terutama pembunuhan besar-besaran ikan dan juga burung dan mamalia. *K. mikimotoi* adalah spesies yang tersebar di seluruh dunia yang terkait dengan kematian ikan dan

kerang di Jepang dan ditemukan di Hong Kong, Korea, Selandia Baru, Eropa, dan pantai timur AS (Brand *et al.*, 2012).

D.2. Fikotoksin yang Dihasilkan

Karenia spp. menghasilkan beragam senyawa polieter, kebanyakan dari senyawa tersebut mengandung aldehida. *K. brevis* dapat menghasilkan brevetoxins, hemibrevetoxin B, brevisin, brevisamide, brevenal, brevenal acetal, dan tamulamides. *K. selliformis* dapat menghasilkan GYM; *K. mikimotoi* dapat menghasilkan gymnocins; dan *K. brevisulcata* mampu menyintesis asam brevisulcenal dan brevisulcatic. Semua senyawa polieter dari *K. brevis* berasal dari prekursor poliepoksida (Van Wagoner *et al.*, 2010).

D.2.1. Racun Breve/Brevetoxin—BTX

Sejak tahun 1970-an beberapa penelitian terhadap racun dari *K. brevis* telah mengidentifikasi 11 brevetoxins dan 8 analog yang dapat dibagi dalam 2 kelompok: yang berasal dari inti brevetoxin A (atau BTX-1 atau PbTx-1 untuk toksin *Ptychodiscus brevis*): BTX-1, BTX-7, BTX-10 dan yang berasal dari brevetoxin B (atau BTX-2, PbTx-2): BTX-2, BTX-3, BTX-5, BTX-6, BTX-9, BTX -11, BTX-12, BTX-tbm. Selain itu, BTX s yang mempunyai karakter lainnya, seperti BTX-8, BTX-13, BTX-14, diyakini sebagai hasil dari proses ekstraksi dan pemurnian (Caruana & Amzil, 2018). Delapan analog lain telah diidentifikasi dari *K. brevis* yang memiliki struktur bentuk cincin-A terbuka dari BTX-1, BTX-7, BTX-2, dan BTX-3 dan bentuk teroksidasi dari BTX-1 dan BTX-2. Beberapa analog cincin terbuka ini ditemukan dari tiram yang terkontaminasi oleh *K. brevis bloom* (Abraham *et al.*, 2006). Bentuk cincin terbuka secara struktural mirip dengan asam brevisulcat yang disintesis oleh *K. brevisulcata*.

BTX-2 (BTX-B atau PbTx-2 atau T47) mempunyai rumus molekul $C_{50}H_{70}O_{14}$ (Caruana & Amzil, 2018). Ini adalah racun polieter yang strukturnya terdiri dari 11 cincin eter. BTX-1 (BTX-A atau PbTx-1) memiliki rumus molekul $C_{49}H_{70}O_{13}$ yang disusun dalam struktur serupa namun hanya 10 cincin (Shimizu *et al.*, 1986). Kedua struktur tersebut memiliki fungsi lakton dan rantai samping aldehida. BTXs adalah molekul

lipofilik dan stabil terhadap panas. Semua turunan BTX diisolasi dari *K. brevis*; namun, beberapa spesies lain tampaknya mampu menghasilkan keluarga molekul ini. *K. papilionaceae* menghasilkan BTX-2, *K. Concordia* mengandung 5 BTX terutama BTX-2 (Chang, 2011; Fowler *et al.*, 2015). Spesies *Karenia* lainnya termasuk *K. bicuneiformis* (atau *K. bidigitata*) dan *K. selliformis* kemungkinan besar mampu menghasilkan BTX menurut uji ELISA imunosorben terkait-enzim positif (Caruana & Amzil, 2018). Namun demikian, (Caruana & Amzil, 2018).tidak mendeteksi BTX apapun pada *K. papilionacea*, *K. mikimotoi*, dan *K. umbella*.

Turunan teroksidasi lainnya dapat ditemukan dalam kerang, seperti misalnya, BTX-B1, BTX-B2, BTX-B4 atau N-palmitoylBTX-B2, dan desoxyBTX-B2 (Bottein *et al.*, 2010). Marak alga berbahaya dari raphidophyte *Chattonella cf. verruculosa* telah dilaporkan terdeteksi mengandung BTX di pantai AS; namun, tidak ada bukti langsung produksi BTX oleh sel *C. verruculosa* (Caruana & Amzil, 2018).

D.2.2. Hemivrevetoksin, Brevisulcenals–KBTs dan Asam Brevilcatik–BSXs

Senyawa dengan ukuran sekitar setengah dari BTX telah diidentifikasi dari *K. brevis* (Caruana & Amzil, 2018). Ini termasuk hemiBTX-A, -B, dan -C, sebelumnya bernama GB-M, -N, dan -4. Hanya struktur hemiBTX-B yang telah diselidiki dengan rumus molekul $C_{28}H_{42}O_7$, strukturnya terdiri dari empat eter siklik yang dihubungkan dengan bagian aldehida yang mirip dengan struktur BTX.

Holland *et al.*, (2013) mengidentifikasi 2 brevisulcatic (awalnya disebut racun *Karenia brevisulcata*) KBT-F dan KBT-G dan 6 asam brevisulcatic: BSX-1, -2, -3, -4, -5, dan -6 dari sel *K. brevisulcata*. Harwood dkk. (2014) juga mengidentifikasi dua KBT lainnya: KBT-H dan KBT-I. (Caruana & Amzil, 2018) mengusulkan analog lain, BSX-7. Secara singkat, 4 KBT dan 7 BSX telah diidentifikasi dalam sel *K. brevisulcata*. KBT adalah eter polisiklik tangga besar, sebanding dengan MTX. Racun yang larut dalam lemak ini memiliki formula unsur $C_{107}H_{160}O_{38}$ untuk KBT-F. Yang terakhir ini terdiri dari 24 cincin eter termasuk dihidrofurannya yang tidak biasa dan 17 cincin bersebelahan yang diakhiri dengan gugus 2-

metilbut-2-enal (Hamamoto *et al.*, 2012). Kelompok terminal ini mirip dengan gymnocin yang diproduksi oleh *K. mikimotoi*. BSX adalah racun yang lebih larut dalam air dengan rumus molekul $C_{49}H_{72}O_{16}$ masing-masing untuk BSX-1 dan $C_{49}H_{70}O_{15}$ untuk BSX-4. Rumus dan struktur molekul BSX menyerupai BTX-A; khususnya susunan cincin di kedua ujungnya (Suzuki *et al.*, 2014). Mereka terdiri dari 9 cincin eter yang menyatu. Analog BSX-2, BSX-5, dan BSX-7 membawa gugus lakton.

D.2.3. Brevenal, Brevisamide, Bervisin dan Gymocins–Gym

Brevenal dan brevenal asetal, dengan rumus molekul $C_{39}H_{60}O_8$ dan $C_{41}H_{66}O_9$, masing-masing, diekstraksi dari sel *K. brevis* (Caruana & Amzil, 2018). Mereka adalah senyawa yang larut dalam lemak yang strukturnya terdiri dari 5 cincin eter yang menyatu dengan aldehida. Brevenal asetal mengandung gugus dimetil asetal tambahan.

Brevisamide adalah amida eter monosiklik yang diekstraksi dari *K. brevis* (Satake *et al.*, 2008). Rumus molekulnya adalah $C_{18}H_{29}NO_4$. Ini terdiri dari cincin tetrahydropyran rantai samping 3,4-dimethylhepta-2,4-dienal. Diasumsikan bahwa brevisamide merupakan prekursor brevisin (J. Lee *et al.*, 2015). Brevisin adalah eter polisiklik yang diidentifikasi dari sel *K. brevis*. Strukturnya terdiri dari 2 rakitan: trisiklik eter dihubungkan oleh jembatan metilen. Satu rakitan cincin memanjang dengan rantai samping aldehida seperti pada kebanyakan metabolit *Karenia*.

Gymnocin-A adalah senyawa polieter yang diisolasi dari *K. mikimotoi*. Strukturnya terdiri dari 14 cincin eter jenuh dengan rantai samping 2-metil-2-butenal yang mirip dengan rantai samping KBT-F yang diproduksi oleh *K. brevisulcata* (Caruana & Amzil, 2018) (Satake *et al.*, 2002). Kemudian beberapa congener dan analog telah diidentifikasi dari *K. mikimotoi*: Asam karboksilat Gym-A dan Gym-A2 dengan struktur yang mirip dengan Gym-A selain dari perubahan pada rantai samping terminal dan ring A; Gym-B terdiri dari 15 cincin bersebelahan yang diakhiri dengan rantai samping 2-metil-2-butenal yang identik (Caruana & Amzil, 2018).

D.3. Dampak Racun terhadap Manusia dan Aktivitas Biologi

Sampai saat ini, hanya BTX dan racun dari *K. brevisulcata*, *K. cristata*, dan *K. concordia* yang dilaporkan berdampak pada kesehatan manusia. Namun, phycotoxins terkait kimia lainnya yang diproduksi oleh *Karenia* spp. tampaknya berdampak pada beberapa aktivitas biologis. Brevetoxins dapat mempengaruhi kesehatan manusia dengan kontak kulit, dan menelan makanan laut yang terkontaminasi (Brand *et al.*, 2012). NSP adalah sindrom yang muncul beberapa menit hingga 18 jam setelah mengkonsumsi moluska yang terkontaminasi BTX. NSP ditandai dengan beberapa gejala neurologis dan gastrointestinal termasuk mual, muntah, dan diare dan mati rasa yang lebih akut pada mulut, wajah, dan ekstremitas; ataxia; kelumpuhan anggota tubuh parsial; sensasi pembalikan panas dan dingin yang mirip dengan keracunan ciguatera; bicara cadel; pupil-pupil terdilatasi; sakit kepala; dan kelelahan. Gejala NSP serupa tetapi tidak separah gejala PSP. Tidak ada kasus fatal atau gejala kronis yang dilaporkan setelah paparan BTX. Gejala biasanya hilang dalam 2-3 hari. Pada tingkat molekuler, BTX mengikat situs ke 5 pada saluran natrium. Ini menginduksi masuknya Na^+ dan depolarisasi sel. Ini menghasilkan impuls spontan saraf atau otot.

BTX dapat menjadi aerosol dengan dinamika angin dan ombak yang menyebabkan iritasi mata, hidung, dan saluran pernapasan. Selanjutnya, Walsh *et al.*, (2017) memperkirakan bahwa HAB laut (tidak hanya *Karenia*) bertanggung jawab atas sekitar 45 juta orang yang menderita serangan asma termasuk 33.000 kematian, pada tahun 2004, mewakili 15% dari kematian asma global tahun ini. Lebih lanjut, mereka menyarankan bahwa peningkatan prevalensi asma dan angka kematian asma di Eropa dan khususnya Inggris sebagian disebabkan oleh phycotoxins aerosol (seperti BTX, tetapi tidak secara eksklusif).

HemiBTX-B menunjukkan sifat sitotoksik pada konsentrasi 5 mol. Demikian pula, untuk BTX, memberikan bentuk bulat khas dan menjadi sel neuroblastoma saat dikultur identik (Caruana & Amzil, 2018).

KBT dan BSX telah diidentifikasi setelah HAB parah di pantai timur Selandia Baru pada tahun 1998 di mana semua kehidupan laut hancur dan para pengamat pelabuhan menderita gangguan pernapasan; iritasi pada kulit, mata, dan tenggorokan; sakit kepala; dan sensasi terbakar

sinar matahari di wajah (Holland *et al.*, 2013). *K. brevisulcata* diidentifikasi sebagai penyebab HAB di pantai timur Selandia Baru tahun 1998. KBTs menunjukkan reaksi toksisitas pada berbagai tes biologis. Mereka sangat beracun untuk tikus dengan dosis mematikan LD50 dengan injeksi intraperitoneal masing-masing 0,032 dan 0,040 mg/kg untuk KBT-F dan KBT-G. Tikus menunjukkan perilaku lesu, dan perubahan organ seperti pembesaran dan perdarahan paru-paru, nekrosis pada timus, edema lambung, tergantung pada paparan dosis toksin. KBT juga beracun bagi sel leukemia murine P388 dengan EC50 untuk KBT-F dan KBT-G masing-masing sebesar 2,7 dan 0,82 nM. Mereka juga hemolitik dengan nilai EC50 1,3-1,9 nM dan memiliki potensi sitotoksik (Holland *et al.*, 2012). BSX.

Brevisamide memiliki aktivitas biologis yang rendah berdasarkan hasil uji terhadap sel murine P388 dan tidak menimbulkan gejala pada mencit yang diberi dosis 3 mg/kg (Tsutsumi *et al.*, 2010).

Brevenal dan brevenal acetal memberikan efek antagonis terhadap toksisitas brevetoxin. Mereka tampaknya tidak memiliki efek toksik pada ikan dan menunda kematian pada ikan yang terpapar BTX dan brevenal secara bersamaan. Mereka juga mampu bersaing dengan brevetoxin di situs 5 saluran natrium di sinaptosom otak tikus (Bourdelaïs *et al.*, 2005). Selain itu, dalam kasus kerusakan DNA *in vitro* yang disebabkan oleh BTX pada limfosit manusia, brevenal tampaknya mencegah dan membalikkan kerusakan DNA (Sayer *et al.*, 2005)

Gym tampaknya sangat beracun bagi ikan dalam uji *in vitro* tetapi tidak dapat dikecualikan bahwa racun ini berkontribusi terhadap kematian besar-besaran ikan laut, kerang, dan zooplankton yang diamati selama marak alga berbahaya dari spesies *K. mikimotoi* (Li *et al.*, 2017).

Gym-A menunjukkan sitotoksitas terhadap sel leukemia murine P388 dengan EC50 (konsentrasi efektif rata-rata) 1,3 g/mL (dilaporkan dalam Tsukano dan Sasaki, 2003). Gym-B menunjukkan sitotoksitas terhadap sel ini pada 1,7 g/mL (Satake *et al.*, 2005). Analog Gym-A tampaknya memiliki efek sitotoksik sedang.

D.4. Profil Racun

Produksi dan rasio racun dapat bervariasi antar *strain*. Selain itu, Lekan & Tomas, ((2010)) melaporkan rasio toksin yang berbeda antar *strain*, misalnya *strain K. brevis* menghasilkan konsentrasi brevenal yang jauh lebih besar daripada dua *strain* lain yang diuji. Juga, perilaku retensi atau pelepasan toksin sel mungkin berbeda di antara toksin: Lekan dan Tomas (2010) mengamati bahwa *K. brevis* mengandung BTX-1, BTX-2, dan brevenal dalam sel utuh sementara toksin lainnya BTX-3, -6, -9 dilepaskan ke perairan. Produksi toksin juga dapat bervariasi dengan fisiologi sel dan kondisi lingkungan. Pada kultur laboratorium *K. brevis*, konsentrasi toksin intraseluler meningkat pada fase stasioner pertumbuhan dengan penuaan sel yang dikultur (Caruana & Amzil, 2018). Produksi toksin dalam sel *K. brevis* dan *K. papilionacea* tampaknya meningkat dan merupakan respons jangka pendek setelah penurunan salinitas (Errera & Campbell, 2013; Fowler *et al.*, 2015), meskipun dalam beberapa percobaan tidak ada efek pada produksi toksin yang diamati atau profil toksin dan proporsi BTX-1 yang lebih tinggi daripada BTX-2 dan produksi brevenal yang lebih rendah pada salinitas rendah (Sunda *et al.*, 2013). Keterbatasan fosfat, seperti yang diamati di Teluk Meksiko di mana marak alga berbahaya dari *K. brevis* diamati secara teratur, berpotensi menyebabkan peningkatan toksisitas (Caruana & Amzil, 2018). Demikian pula, pembatasan nitrogen merangsang produksi brevetoxin dalam kultur sel *K. brevis*. Oleh karena itu, marak alga berbahaya dari spesies *Karenia* memiliki toksisitas yang beragam dan berbagai dampak pada ekosistem tergantung pada status nutrisi kolom air (Caruana & Amzil, 2018).. Peningkatan CO₂ atau suhu tampaknya tidak mempengaruhi produksi toksin tetapi peningkatan CO₂ merangsang pertumbuhan dan secara tidak langsung mempengaruhi jumlah toksin yang dihasilkan (Errera dan Campbell, 2011; E). Selanjutnya, keberadaan bakteri t dalam kultur sel *Karenia* dapat mempengaruhi profil toksin. Kultur *axenic K. brevis* tampaknya menghasilkan lebih banyak BTX-1 dibandingkan dengan BTX-3 daripada kultur *xenic* (Caruana & Amzil, 2018).

E. Racun yang Dihasilkan oleh Genus *Amphidoma*

E.1. Spesies Penghasil Racun dan Fitotoksin yang Dihasilkan

Spesies Penghasil Racun dari genus *Protoceratium* adalah *Azadinium spinosum*, *Azadinium poporum*, *Azadinium dexteroporum*, dan *Amphidoma languida* mampu menghasilkan fitotoksin (Ferrari *et al.*, 2014; Gu *et al.*, 2013; Tillmann *et al.*, 2009).

Azaspiracids (AZA) pertama kali ditemukan pada tahun 1995 di Belanda setelah keracunan makan kerang yang terkontaminasi racun ini (Caruana & Amzil, 2018). AZA adalah polimer siklik terdiri dari amina siklik yang disebut aza, kumpulan tri-spiro, dan asam karboksilat alifatik; maka nama mereka AZA-SPIR-ACID (Caruana & Amzil, 2018). Sampai saat ini, sekitar 40 analog telah ditemukan). AZA terdiri dari AZA-1, AZA-2, dan AZA-3 (Caruana & Amzil, 2018), namun penelitian terbaru menunjukkan bahwa AZA-6, AZA-17, dan AZA-19 juga lebih dominan dan berkontribusi terhadap toksisitas (Caruana & Amzil, 2018). *A. spinosum*, organisme pertama yang diidentifikasi memproduksi AZA, dijelaskan pada tahun 2009 (Tillmann *et al.*). Mikroalga ini, dengan ukuran mulai dari 12 hingga 16 μm , merupakan dinoflagellata penghasil toksin terkecil. AZA yang teridentifikasi dihasilkan oleh dinoflagellata atau hasil dari biotransformasi oleh kerang. Racun ini terdeteksi di Eropa (Irlandia, Inggris, Norwegia, Prancis, dan Portugal), Maroko, Chili, dan Amerika Serikat (Caruana & Amzil, 2018).

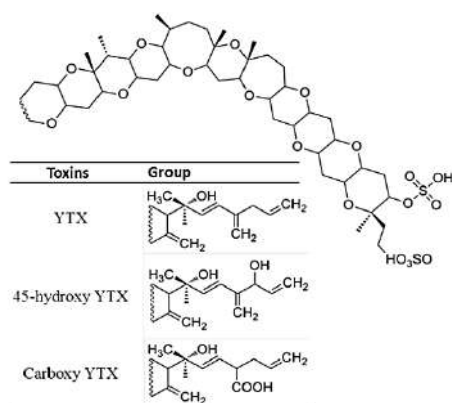
E.2. Aktivitas Biologi yang Terdampak Racun

Kelompok toksin ini menunjukkan toksisitas yang sangat tinggi pada tikus yang diberikan racun secara oral pada LD50 dan responsnya bervariasi dari 250 hingga 500 g AZA per kg di antara individu tikus. Organ target diidentifikasi yang terkena dampak racun ini adalah saluran pencernaan, hati, timus, dan limpa (Caruana & Amzil, 2018). Namun, mekanisme aksi dan perilaku farmakokinetik untuk AZA belum dijelaskan, terutama karena kurangnya pengetahuan yang mendetail mengenai AZA. Untuk manusia, dosis yang menyebabkan respons akut, berdasarkan data yang tersedia adalah 0,2 g AZA-1 per kg.

F. Racun yang Dihasilkan oleh Genus *Protoceratium*

F.1. Spesies Penghasil Racun dan Fitotoksin yang Dihasilkan

Di antara 12 spesies dinoflagellata genus *Protoceratium*, ada satu spesies beracun, yaitu *Protoceratium reticulatum* (sebelumnya *Peridinium reticulatum*). Yessotoxins (YTXs) terutama diproduksi oleh *Protoceratium reticulatum* (Caruana & Amzil, 2018). YTXs pertama kali diisolasi di kerang *Patinopekten yessoensis*, di Jepang, pada tahun 1986. Dinoflagellata lain kemudian diidentifikasi sebagai penghasil YTX seperti *Lingulodinium polyedrum* dan *Gonyaulax spinifera* (Paz *et al.*, 2004; Rhodes *et al.*, 2006a). Dinoflagellata ini telah ditemukan di perairan beberapa negara termasuk Jepang, Italia, Norwegia, Spanyol, Prancis, dan Kanada (Caruana & Amzil, 2018). YTXs adalah polimer siklik yang terdiri dari 11 cincin. Struktur kimianya mirip dengan BTX dan CTX. Struktur dari rantai siklik bersifat nonpolar dan membawa gugus sulfat yang memberikan sifat yang lebih polar (Hess dan Aasen, 2007). 100 analog YTX dideskripsikan dari ekstrak bivalvia atau dinoflagellata; Namun, hanya 40 struktur analog dengan menggunakan teknik NMR (resonansi magnetik nuklir) atau LC-MS/MS yang telah diidentifikasi (Riobó *et al.*, 2013). Tingginya jumlah analog struktural dapat dihasilkan dari konversi metabolik pada kerang. Analog yang paling melimpah dan umumnya terdeteksi adalah YTX, 45-hidroksi-YTX, dan karboksi-YTX (Gambar 8.4).



Gambar 8.4. Struktur YTX dan analog yang paling melimpah (Sumber gambar: (Caruana & Amzil, 2018).

F.2. Aktivitas Biologi yang Terdampak Racun

YTXs dapat terakumulasi oleh beragam spesies bivalvia penyaring seperti tiram, remis, dan kerang-kerangan. YTX pertama kali dikelompokkan di bawah toksin penyebab diare (Dominguez *et al.*, 2010). Sebenarnya YTXs tidak memiliki efek diare dan tidak pernah manusia mengalami keracunan racun ini; karenanya, mereka dikeluarkan dari racun diare.

YTXs beracun untuk tikus dengan pemberian intraperitoneal (Caruana & Amzil, 2018). Toksisitas YTX dan homo-YTX analog lainnya menunjukkan toksisitas yang lebih rendah (toksik 5 kali lipat lebih rendah untuk turunan hidroksil dan karboksil); (Caruana & Amzil, 2018). Organ target tampaknya adalah miokardium (Terao *et al.*, 1990). Mekanisme aksinya belum ditentukan secara pasti. YTXs sangat beracun bagi tikus secara oral. Perbedaan toksisitas antara pemberian intraperitoneal dan oral mungkin disebabkan oleh rendahnya penyerapan YTXs oleh saluran pencernaan ketika tertelan secara oral.

G. Rangkuman

Fikotoksin adalah senyawa organik yang diproduksi oleh dinoflagellata, fitoplankton berflagel lain, dan cyanobacteria yang menghuni air laut, payau, atau air tawar. Di antara phycotoxins laut yang paling penting dari diatom atau dinoflagellata termasuk saxitoxins, asam domoic, brevetoxins, dan ciguatoxins. Setidaknya 100 spesies organisme yang berbeda dapat menyimpan racun. Racun dari produsen phycotoxin laut pada manusia, mamalia lain, dan burung dapat terjadi dari kontak langsung melalui kulit, inhalasi, atau konsumsi organisme atau lisat toksigenik, atau melalui rantai makanan ke kerang atau *finfish*. Kematian ikan yang besar juga dapat terjadi. Marak alga berbahaya (HAB) terkonsentrasi dapat mewarnai perairan, dan beberapa organisme laut menyebabkan apa yang dikenal sebagai “pasang merah”.

Efek dari phycotoxins berbeda mulai dari yang sangat mematikan, kelumpuhan pernapasan hingga gagal hati akut dan kematian, iritasi kulit, dan penyebab tumor. Metode analisis, seperti kromatografi cair-spektrometri massa (LC-MS), *immunoassays*, dan *bioassay* tikus, telah dikembangkan untuk menentukan keberadaan phycotoxins dalam air,

sampel air dari kejadian marak alga berbahaya, makanan laut, isi usus, dan jaringan. Namun, diagnosis keracunan phycotoxin sering dibuat berdasarkan kombinasi riwayat konsumsi atau paparan sumber toksin yang dicurigai, dan tanda-tanda klinis.

Daftar Pustaka

- Abraham, A., Plakas, S. M., Wang, Z., Jester, E. L. E., El Said, K. R., Granade, H. R., Henry, M. S., Blum, P. C., Pierce, R. H., & Dickey, R. W. (2006). Characterization of polar brevetoxin derivatives isolated from *Karenia brevis* cultures and natural blooms. *Toxicon*, 48(1), 104–115. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2006.04.015>
- Aguilera-Belmonte, A., Inostroza, I., Carrillo, K. S., Franco, J. M., Riobó, P., & Gómez, P. I. (2013). The combined effect of salinity and temperature on the growth and toxin content of four Chilean strains of *Alexandrium catenella* (Whedon and Kofoid) Balech 1985 (Dinophyceae) isolated from an outbreak occurring in southern Chile in 2009. *Harmful Algae*, 23, 55–59. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2012.12.006>
- Amzil, Z., Sibat, M., Royer, F., Masson, N., & Abadie, E. (2007). Report on the first detection of pectenotoxin-2, spirolide-A and their derivatives in French shellfish. *Marine Drugs*, 5(4), 168–179. <https://doi.org/10.3390/md504168>
- Anderson, D. M., Kulis, D. M., Sullivan, J. J., Hall, S., & Lee, C. (1990). Dynamics and physiology of saxitoxin production by the dinoflagellates *Alexandrium* spp. *Marine Biology*, 104, 511–524.
- Basti, L., Uchida, H., Matsushima, R., Watanabe, R., Suzuki, T., Yamatogi, T., & Nagai, S. (2015). Influence of temperature on growth and production of pectenotoxin-2 by a monoclonal culture of *Dinophysis caudata*. *Marine Drugs*, 13(12), 7124–7137. <https://doi.org/10.3390/md13127061>
- Boczar, B. A., Beitler, M. K., Liston, J., Sullivan, J. J., & Cattolico, R. A. (1988). Paralytic shellfish toxins in *Protogonyaulax tamarensis* and *Protogonyaulax catenella* in axenic culture. *Plant Physiol.*, 88(4), 1285–1290. <https://doi.org/10.1104/pp.88.4.1285>

- Bottein, M. Y. D., Fuquay, J. M., Munday, R., Selwood, A. I., van Ginkel, R., Miles, C. O., Loader, J. I., Wilkins, A. L., & Ramsdell, J. S. (2010). Bioassay methods for detection of N-palmitoylbrevetoxin-B2 (BTX-B4). *Toxicon*, 55(2–3), 497–506. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2009.09.022>
- Brand, L. E., Campbell, L., & Bresnan, E. (2012). *Karenia*: The biology and ecology of a toxic genus. *Harmful Algae*, 14, 156–178. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2011.10.020>
- Caillaud, A., De La Iglesia, P., Darius, H. T., Pauillac, S., Aligizaki, K., Fraga, S., Chinain, M., & Diogène, J. (2010). Update on methodologies available for ciguatera determination: Perspectives to confront the onset of ciguatera fish poisoning in Europe. In *Marine Drugs* (Vol. 8, Issue 6). <https://doi.org/10.3390/md8061838>
- Caruana, A. M. N., & Amzil, Z. (2018). Microalgae and toxins. In *Microalgae in Health and Disease Prevention*. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-811405-6.00013-X>
- Cembella, A. D., Lewis, N. I., & Quilliam, M. A. (2000). The marine dinoflagellate *Alexandrium ostenfeldii* (Dinophyceae) as the causative organism of spirolide shellfish toxins. *Phycologia*, 39(1), 67–74. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-39-1-67.1>
- Chang, F. H. (2011). Toxic effects of three closely-related dinoflagellates, *Karenia concordia*, *K. brevisulcata* and *K. mikimotoi* (Gymnodiniales, Dinophyceae) on other microalgal species. *Harmful Algae*, 10(2), 181–187. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2010.09.004>
- Ciminiello, P., Dell’Aversano, C., Fattorusso, E., Forino, M., Grauso, L., Tartaglione, L., Guerrini, F., & Pistocchi, R. (2007). Spirolide toxin profile of adriatic *Alexandrium ostenfeldii* cultures and structure elucidation of 27-hydroxy-13,19-didesmethyl spirolide C. *Journal of Natural Products*, 70(12), 1878–1883. <https://doi.org/10.1021/np0703242>
- Ciminiello, P., Dell’Aversano, C., Iacovo, E., Dello, Fattorusso, E., Forino, M., Grauso, L., Tartaglione, L., Guerrini, F., Pezzolesi, L., & Pistocchi, R. (2010). Characterization of 27-hydroxy-13-desmethyl

- spirolide C and 27-oxo-13,19-didesmethyl spirolide C. Further insights into the complex Adriatic *Alexandrium ostenfeldii* toxin profile. *Toxicon*, *56*(8), 1327–1333. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2010.07.016>
- Ciminiello, P., Fattorusso, E., Forino, M., & Montresor, M. (2000). Saxitoxin and neosaxitoxin as toxic principles of *Alexandrium andersoni* (Dinophyceae) from the Gulf of Naples, Italy. *Toxicon*, *38*(12), 1871–1877. [https://doi.org/10.1016/S0041-0101\(00\)00099-4](https://doi.org/10.1016/S0041-0101(00)00099-4)
- Cohen, P., Holmes, C. F. B., & Tsukitani, Y. (1990). Okadaic acid: a new probe for the study of cellular regulation. *Trends in Biochemical Sciences*, *15*(3), 98–102. [https://doi.org/10.1016/0968-0004\(90\)90192-E](https://doi.org/10.1016/0968-0004(90)90192-E)
- Cruz, P. G., Daranas, A. H., Fernández, J. J., Souto, M. L., & Norte, M. (2006). DTX5c, a new OA sulphate ester derivative from cultures of *Prorocentrum belizeanum*. *Toxicon*, *47*(8), 920–924. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2006.03.005>
- Cusick, K. D., & Sayler, G. S. (2013). An overview on the marine neurotoxin, saxitoxin: Genetics, molecular targets, methods of detection and ecological functions. *Marine Drugs*, *11*(4), 991–1018. <https://doi.org/10.3390/md11040991>
- Deeds, J. R. (2008). Non-Traditional Vectors for Paralytic Shellfish Poisoning. *Marine Drugs*, *6*(2), 308–348. <https://doi.org/10.3390/md20080015>
- Draisci, R., Giannetti, L., Lucentini, L., Marchiafava, C., James, K. J., Bishop, A. G., Healy, B. M., & Kelly, S. S. (1998). Isolation of a new okadaic acid analogue from phytoplankton implicated in diarrhetic shellfish poisoning. *Journal of Chromatography A*, *798*(1–2), 137–145. [https://doi.org/10.1016/S0021-9673\(97\)01200-4](https://doi.org/10.1016/S0021-9673(97)01200-4)
- Errera, R. M., & Campbell, L. (2013). Osmotic stress does trigger brevetoxin production in the dinoflagellata *Karenia brevis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *110*(25), 2255. <https://doi.org/10.1073/pnas.1306975110>

- Espiña, B., Cagide, E., Louzao, M. C., Vilariño, N., Vieytes, M. R., Takeda, Y., Sasaki, M., & Botana, L. M. (2016). Cytotoxicity of goniiodomin A and B in non contractile cells. *Toxicology Letters*, 250–251, 10–20. <https://doi.org/10.1016/j.toxlet.2016.04.001>
- Ferrari, S., Chatain, B., Cousin, X., Leguay, D., Vergnet, A., Vidal, M. O., Vandeputte, M., & Bégout, M. L. (2014). Early individual electronic identification of sea bass using RFID microtags: A first example of early phenotyping of sex-related growth. *Aquaculture*, 426–427(April), 165–171. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.01.033>
- Fowler, N., Tomas, C., Baden, D., Campbell, L., & Bourdelais, A. (2015). Chemical analysis of *Karenia papilionacea*. *Toxicon*, 101, 85–91. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2015.05.007>
- Fraga, S., Rodríguez, F., Riobó, P., & Bravo, I. (2016). *Gambierdiscus balechii* sp. nov. (Dinophyceae), a new benthic toxic dinoflagellata from the Celebes Sea (SW Pacific Ocean). *Harmful Algae*, 58, 93–105. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2016.06.004>
- Friedman, M. A., Fernandez, M., Backer, L. C., Dickey, R. W., Bernstein, J., Schrank, K., Kibler, S., Stephan, W., Gribble, M. O., Bienfang, P., Bowen, R. E., Degrasse, S., Quintana, H. A. F., Loeffler, C. R., Weisman, R., Blythe, D., Berdalet, E., Ayyar, R., Clarkson-Townsend, D., ... Fleming, L. E. (2017). An updated review of ciguatera fish poisoning: Clinical, epidemiological, environmental, and public health management. *Marine Drugs*, 15(3). <https://doi.org/10.3390/md15030072>
- Fux, E., Smith, J. L., Tong, M., Guzmán, L., & Anderson, D. M. (2011). Toxin profiles of five geographical isolates of *Dinophysis* spp. from North and South America. *Toxicon*, 57(2), 275–287. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2010.12.002>
- Ghiaroni, V., Sasaki, M., Fuwa, H., Rossini, G. P., Scalera, G., Yasumoto, T., Pietra, P., & Bigiani, A. (2005). Inhibition of voltage-gated potassium currents by gambierol in mouse taste cells. *Toxicological Sciences*, 85(1), 657–665. <https://doi.org/10.1093/toxsci/kfi097>

- Gómez, F., Qiu, D., Lopes, R. M., & Lin, S. (2015). *Fukuyoa paulensis* gen. et sp. nov., a new genus for the globular species of the dinoflagellata *Gambierdiscus* (Dinophyceae). *PLoS ONE*, *10*(4), 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119676>
- González-Gil, S., Pizarro, G., Paz, B., Velo-Suárez, L., & Reguera, B. (2011). Considerations on the toxigenic nature and prey sources of *Phalacrocoma rotundatum*. *Aquatic Microbial Ecology*, *64*(2), 197–203. <https://doi.org/10.3354/ame01523>
- Grattan, L. M., Holobaugh, S., & Morris, J. G. (2016). Harmful algal blooms and public health. *Harmful Algae*, *57*, 2–8. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2016.05.003>
- Gu, H., Luo, Z., Krock, B., Witt, M., & Tillmann, U. (2013). Morphology, phylogeny and azaspiracid profile of *Azadinium poporum* (Dinophyceae) from the China Sea. *Harmful Algae*, *21–22*, 64–75. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2012.11.009>
- Hamamoto, Y., Tachibana, K., Holland, P. T., Shi, F., Beuzenberg, V., Itoh, Y., & Satake, M. (2012). Brevisulcinal-F: A polycyclic ether toxin associated with massive fish-kills in New Zealand. *Journal of the American Chemical Society*, *134*(10), 4963–4968. <https://doi.org/10.1021/ja212116q>
- Harju, K., Koskela, H., Kremp, A., Suikkanen, S., De La Iglesia, P., Miles, C. O., Krock, B., & Vanninen, P. (2016). Identification of gymnodimine D and presence of gymnodimine variants in the dinoflagellata *Alexandrium ostenfeldii* from the Baltic Sea. *Toxicon*, *112*, 68–76. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2016.01.064>
- Holland, W. C., Litaker, R. W., Tomas, C. R., Kibler, S. R., Place, A. R., Davenport, E. D., & Tester, P. A. (2013). Differences in the toxicity of six *Gambierdiscus* (Dinophyceae) species measured using an in vitro human erythrocyte lysis assay. *Toxicon*, *65*, 15–33. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2012.12.016>
- Holmes, M. J. (1998). a Toxic Benthic Dinoflagellata From Southeastern Asia 1. *J. Phycol*, *34*, 661–668.
- Hu, T., Doyle, J., Jackson, D., Marr, J., Nixon, E., Pleasance, S., Quilliam, M. A., Walter, J. A., & Wright, J. L. C. (1992). Isolation of a new

- diarrhetic shellfish poison from Irish mussels. *Journal of the Chemical Society, Chemical Communications*, 1, 39–41. <https://doi.org/10.1039/C39920000039>
- James, K. J., Bishop, A. G., Gillman, M., Kelly, S. S., Roden, C., Draisci, R., Lucentini, L., Giannetti, L., & Boria, P. (1997). Liquid chromatography with fluorimetric, mass spectrometric and tandem mass spectrometric detection for the investigation of the seafood-toxin-producing phytoplankton, *Dinophysis acuta*. *Journal of Chromatography A*, 777(1), 213–221. [https://doi.org/10.1016/S0021-9673\(97\)00158-1](https://doi.org/10.1016/S0021-9673(97)00158-1)
- Jensen, M. H., & Daugbjerg, N. (2009). Molecular phylogeny of selected species of the order dinophysiales(DINOPHYCEAE)testing the hypothesis of a dinophysoid adiation. *Journal of Phycology*, 45(5), 1136–1152. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2009.00741.x>
- John, U., Litaker, R. W., Montresor, M., Murray, S., Brosnahan, M. L., & Anderson, D. M. (2014). Formal revision of the alexandrium tamarense species complex (dinophyceae) taxonomy: The introduction of five species with emphasis on molecular-based (rDNA) classification. *Protist*, 165(6), 779–804. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2014.10.001>
- Kalaitzis, J. A., Chau, R., Kohli, G. S., Murray, S. A., & Neilan, B. A. (2010). Biosynthesis of toxic naturally-occurring seafood contaminants. *Toxicon*, 56(2), 244–258. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2009.09.001>
- Kamiyama, T., Nagai, S., Suzuki, T., & Miyamura, K. (2010). Effect of temperature on production of okadaic acid, dinophysistoxin-1, and pectenotoxin-2 by *Dinophysis acuminata* in culture experiments. *Aquatic Microbial Ecology*, 60(2), 193–202. <https://doi.org/10.3354/ame01419>
- Kim, K. Y., Yoshida, M., & Kim, C. H. (2005). Molecular phylogeny of three hitherto unreported Alexandrium species: *Alexandrium hiranoi*, *Alexandrium leei* and *Alexandrium satoanum* (Gonyaulacales, Dinophyceae) inferred from the 18S and 26S

- rDNA sequence data. *Phycologia*, 44(4), 361–368. [https://doi.org/10.2216/0031-8884\(2005\)44\[361:MPOTHU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2216/0031-8884(2005)44[361:MPOTHU]2.0.CO;2)
- Knaack, J. S., Porter, K. A., Jacob, J. T., Sullivan, K., Forester, M., Wang, R. Y., Trainer, V. L., Morton, S., Eckert, G., McGahee, E., Thomas, J., McLaughlin, J., & Johnson, R. C. (2016). Case diagnosis and characterization of suspected paralytic shellfish poisoning in Alaska. *Harmful Algae*, 57, 45–50.
- Kodama, M., Ogata, T., Fukuyo, Y., Ishimaru, T., Wisseang, S., Saitanu, K., Panichyakarn, V., & Piyakarnchana, T. (1988). Protogonyaulax cohorticula, a toxic dinoflagellata found in the Gulf of Thailand. *Toxicon*, 26(8), 707–712.
- Kohli, G. S., Papiol, G. G., Rhodes, L. L., Harwood, D. T., Selwood, A., Jerrett, A., Murray, S. A., & Neilan, B. A. (2014). A feeding study to probe the uptake of Maitotoxin by snapper (*Pagrus auratus*). *Harmful Algae*, 37, 125–132. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2014.05.018>
- Kremp, A., Tahvanainen, P., Litaker, W., Krock, B., Suikkanen, S., Leaw, C. P., & Tomas, C. (2014). Phylogenetic relationships, morphological variation, and toxin patterns in the *Alexandrium ostenfeldii* (Dinophyceae) complex: Implications for species boundaries and identities. *Journal of Phycology*, 50(1), 81–100. <https://doi.org/10.1111/jpy.12134>
- Laabir, M., Collos, Y., Masseret, E., Grzebyk, D., Abadie, E., Savar, V., Sibat, M., & Amzil, Z. (2013). Influence of environmental factors on the paralytic shellfish toxin content and profile of *Alexandrium catenella* (Dinophyceae) isolated from the Mediterranean Sea. *Marine Drugs*, 11(5), 1583–1601. <https://doi.org/10.3390/md11051583>
- Larsen, K., Petersen, D., Wilkins, A. L., Samdal, I. A., Sandvik, M., Rundberget, T., Goldstone, D., Arcus, V., Hovgaard, P., Rise, F., Rehmann, N., Hess, P., & Miles, C. O. (2007). Clarification of the C-35 stereochemistries of dinophysistoxin-1 and dinophysistoxin-2 and its consequences for binding to protein phosphatase. *Chemical Research in Toxicology*, 20(6), 868–875. <https://doi.org/10.1021/tx700016m>

- Lartigue, J., Jester, E. L. E., Dickey, R. W., & Villareal, T. A. (2009). Nitrogen source effects on the growth and toxicity of two strains of the ciguatera-causing dinoflagellata *Gambierdiscus toxicus*. *Harmful Algae*, 8(5), 781–791. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.05.006>
- Laza-Martinez, A., David, H., Riobo, P., Miguel, I., & Orive, E. (2016). Characterization of a Strain of *Fukuyoa paulensis* (Dinophyceae) from the Western Mediterranean Sea Aitor. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 63, 481–497. <https://doi.org/10.1111/jeu.12292-4669>
- Lee, J., Oh, H. S., & Kang, H. Y. (2015). A formal total synthesis of (-)-brevisamide, a marine monocyclic ether amide. *Tetrahedron Letters*, 56(9), 1099–1102. <https://doi.org/10.1016/j.tetlet.2015.01.065>
- Lee, J. S., Igarashi, T., Fraga, S., Dahl, E., Hovgaard, P., & Yasumoto, T. (1989). Determination of diarrhetic shellfish toxins in various dinoflagellata species. *Journal of Applied Phycology*, 1(2), 147–152. <https://doi.org/10.1007/BF00003877>
- Lekan, D. K., & Tomas, C. R. (2010). The brevetoxin and brevenal composition of three *Karenia brevis* clones at different salinities and nutrient conditions. *Harmful Algae*, 9(1), 39–47. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2009.07.004>
- Li, Y., Huang, C. X., Xu, G. S., Lundholm, N., Teng, S. T., Wu, H., & Tan, Z. (2017). *Pseudo-nitzschia simulans* sp. nov. (Bacillariophyceae), the first domoic acid producer from Chinese waters. *Harmful Algae*, 67, 119–130. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2017.06.008>
- Lim, P. T., & Ogata, T. (2005). Salinity effect on growth and toxin production of four tropical *Alexandrium* species (Dinophyceae). *Toxicon*, 45(6), 699–710. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2005.01.007>
- Lin, S. (2006). The smallest dinoflagellata genome is yet to be found: A comment on LaJeunesse *et al.* “Symbiodinium (Pyrrophyta) genome sizes (DNA content) are smallest among dinoflagellates.”

- Journal of Phycology*, 42(3), 746–748. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00213.x>
- Lin, W. F., & Hwang, D. F. (2012). Analysis of poisoning cases, monitoring and risk warning for marine toxins (TTX, PSP and CTXs) in Taiwan. *Journal of Food and Drug Analysis*, 20(4). <https://doi.org/10.6227/jfda.2012200404>
- Litaker, R. W., Vandersea, M. W., Faust, M. A., Kibler, S. R., Chinain, M., Holmes, M. J., Holland, W. C., & Tester, P. A. (2009). Taxonomy of *Gambierdiscus* including four new species, *Gambierdiscus caribaeus*, *Gambierdiscus carolinianus*, *Gambierdiscus carpenteri* and *Gambierdiscus ruetzleri* (Gonyaulacales, Dinophyceae). *Phycologia*, 48(5), 344–390. <https://doi.org/10.2216/07-15.1>
- Louzao, M. C., Fernández, D. A., Abal, P., Fraga, M., Vilariño, N., Vieytes, M. R., & Botana, L. M. (2015). Diarrhetic effect of okadaic acid could be related with its neuronal action: Changes in neuropeptide Y. *Toxicology Letters*, 237(2), 151–160. <https://doi.org/10.1016/j.toxlet.2015.06.004>
- Mackinnon, S. L., Walter, J. A., Quilliam, M. A., Cembella, A. D., Leblanc, P., Burton, I. W., Hardstaff, W. R., & Lewis, N. I. (2006). Spirolides Isolated from Danish Strains of the Toxigenic Dinoflagellata *Alexandrium ostenfeldii*. *Journal of Natural Products*, 69(7), 983–987.
- Mafra, L. L., Nagai, S., Uchida, H., Tavares, C. P. S., Escobar, B. P., & Suzuki, T. (2016). Harmful effects of *Dinophysis* to the ciliate *Mesodinium rubrum*: Implications for prey capture. *Harmful Algae*, 59, 82–90. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2016.09.009>
- Marasigan, A. N., Sato, S., Fukuyo, Y., & Kodama, M. (2001). Accumulation of a high level of diarrhetic shellfish toxins in the green mussel *Perna viridis* during a bloom of *Dinophysis caudata* and *Dinophysis miles* in Sapián Bay, Panay Island, the Philippines. *Fisheries Science*, 67(5), 994–996. <https://doi.org/10.1046/j.1444-2906.2001.00353.x>
- Masselin, P., Lassus, P., & Bardouil, M. (1992). High performance liquid chromatography analysis of diarrhetic toxins in *Dinophysis* spp.

- from the French coast. *Journal of Applied Phycology*, 4(4), 385–389. <https://doi.org/10.1007/BF02185797>
- Menezes, M., Varela, D., De Oliveira Proença, L. A., Da Silva Tamanaha, M., & Paredes, J. (2010). Identification of the toxic alga *Alexandrium Tamiyavanichi* (dinophyceae) from Northeastern Brazil: A combined morphological and rdna sequence (partial lsu and its) approach. *Journal of Phycology*, 46(6), 1239–1251. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2010.00918.x>
- Miles, C. O., Wilkins, A. L., Hawkes, A. D., Jensen, D. J., Cooney, J. M., Larsen, K., Petersen, D., Rise, F., Beuzenberg, V., & Lincoln MacKenzie, A. (2006). Isolation and identification of a cis-C8-diol-ester of okadaic acid from *Dinophysis acuta* in New Zealand. *Toxicon*, 48(2), 195–203. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2006.04.018>
- Mons, M., van Egmond, H., & Speijers, G. J. A. (1998). *Paralytic shellfish poisoning: A review*.
- Murakami, M., Makabe, K., Yamaguchi, K., & Konosu, S. (1988). Goniodomin A, a novel polyether macrolide from the dinoflagellata *Goniodoma pseudogoniaulax*. *Tetrahedron Letters*, 29(10), 1149–1152.
- Nguyen-Ngoc, L. (2004). An autecological study of the potentially toxic dinoflagellata *Alexandrium* affine isolated from Vietnamese waters. *Harmful Algae*, 3(2), 117–129. [https://doi.org/10.1016/S1568-9883\(03\)00062-3](https://doi.org/10.1016/S1568-9883(03)00062-3)
- Nielsen, L. T., Krock, B., & Hansen, P. J. (2013). Production and excretion of okadaic acid, pectenotoxin-2 and a novel dinophysistoxin from the DSP-causing marine dinoflagellata *Dinophysis acuta*—Effects of light, food availability and growth phase. *Harmful Algae*, 23, 34–45. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2012.12.004>
- Oh, S. J., Matsuyama, Y., Nagai, S., Itakura, S., Yoon, Y. H., & Yang, H. S. (2009). Comparative study on the PSP component and toxicity produced by *Alexandrium tamiyavanichii* (Dinophyceae) strains occurring in Japanese coastal water. *Harmful Algae*, 8(2), 362–368. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.08.001>

- Otero, P. A. Z., Alfonso, A., Vieytes, M. R., Cabado, A. G., Vieites, J. M., & Botana, L. M. (2010). Effects of environmental regimens on the toxin profile of *Alexandrium ostenfeldii*. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 29(2), 301–310. <https://doi.org/10.1002/etc.41>
- Parsons, M. L., Aligizaki, K., Bottein, M. Y. D., Fraga, S., Morton, S. L., Penna, A., & Rhodes, L. (2012). Gambierdiscus and Ostreopsis: Reassessment of the state of knowledge of their taxonomy, geography, ecophysiology, and toxicology. *Harmful Algae*, 14, 107–129. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2011.10.017>
- Parsons, M. L., & Preskitt, L. B. (2007). A survey of epiphytic dinoflagellates from the coastal waters of the island of Hawai'i. *Harmful Algae*, 6(5), 658–669. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2007.01.001>
- Paz, B., Daranas, A. H., Cruz, P. G., Franco, J. M., Norte, M., & Fernández, J. J. (2008). Identification of 19-epi-okadaic acid, a new diarrhetic shellfish poisoning toxin, by liquid chromatography with mass spectrometry detection. *Marine Drugs*, 6(3), 489–495. <https://doi.org/10.3390/md20080024>
- Pérez, S., Vale, C., Alonso, E., Fuwa, H., Sasaki, M., Konno, Y., Goto, T., Suga, Y., Vieytes, M. R., & Botana, L. M. (2012). Effect of gambierol and its tetracyclic and heptacyclic analogues in cultured cerebellar neurons: A structure-activity relationships study. *Chemical Research in Toxicology*, 25(9), 1929–1937. <https://doi.org/10.1021/tx300242m>
- Pisapia, F., Sibat, M. L., Herrenknecht, C., Lhaute, K., Gaiani, G., Ferron, P. J., Fessard, V., Fraga, S., Nascimento, S. M., Litaker, R. W., Holland, W. C., Roullier, C., & Hess, P. (2017). Maitotoxin-4, a novel MTX analog produced by *Gambierdiscus excentricus*. *Marine Drugs*, 15(7), 1–31. <https://doi.org/10.3390/md15070220>
- Pizarro, G., Escalera, L., González-Gil, S., Franco, J. M., & Reguera, B. (2008). Growth, behaviour and cell toxin quota of *Dinophysis acuta* during a daily cycle. *Marine Ecology Progress Series*, 353, 89–105. <https://doi.org/10.3354/meps07179>

- Raho, N., Pizarro, G., Escalera, L., Reguera, B., & Marín, I. (2008). Morphology, toxin composition and molecular analysis of *Dinophysis ovum* Schütt, a dinoflagellata of the “*Dinophysis acuminata* complex.” *Harmful Algae*, 7(6), 839–848. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.04.006>
- Rasmussen, S. A., Andersen, A. J. C., Andersen, N. G., Nielsen, K. F., Hansen, P. J., & Larsen, T. O. (2016). Chemical Diversity, Origin, and Analysis of Phycotoxins. *Journal of Natural Products*, 79(3), 662–673. <https://doi.org/10.1021/acs.jnatprod.5b01066>
- Reguera, B., Riobó, P., Rodríguez, F., Díaz, P. A., Pizarro, G., Paz, B., Franco, J. M., & Blanco, J. (2014). *Dinophysis* toxins: Causative organisms, distribution and fate in shellfish. *Marine Drugs*, 12(1), 394–461. <https://doi.org/10.3390/md12010394>
- Riobó, P., Reguera, B., Franco, J. M., & Rodríguez, F. (2013). First report of the toxin profile of *Dinophysis sacculus* Stein from LC-MS analysis of laboratory cultures. *Toxicon*, 76, 221–224. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2013.10.012>
- Roach, J. S., LeBlanc, P., Lewis, N. I., Munday, R., Quilliam, M. A., & MacKinnon, S. L. (2009). Characterization of a Dispiroketal Spirolide Subclass from *Alexandrium ostenfeldii*. *Journal of Natural Products*, 72, 1237–1240.
- Rodríguez, F., Escalera, L., Reguera, B., Rial, P., Riobó, P., & de Jesús da Silva, T. (2012). Morphological variability, toxinology and genetics of the dinoflagellata *Dinophysis tripos* (Dinophysiaceae, Dinophysiales). *Harmful Algae*, 13, 26–33. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2011.09.012>
- Rodríguez, I., Genta-Jouve, G., Alfonso, C., Calabro, K., Alonso, E., Sánchez, J. A., Alfonso, A., Thomas, O. P., & Botana, L. M. (2015). Gambierone, a Ladder-Shaped Polyether from the Dinoflagellata *Gambierdiscus belizeanus*. *Organic Letters*, 17(10), 2392–2395. <https://doi.org/10.1021/acs.orglett.5b00902>
- Roeder, K., Erler, K., Kibler, S., Tester, P., Van The, H., Nguyen-Ngoc, L., Gerds, G., & Luckas, B. (2010). Characteristic profiles of Ciguatera toxins in different strains of *Gambierdiscus* spp.

- Toxicon*, 56(5), 731–738. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2009.07.039>
- Salas, M. F., Bolch, C. J. S., & Hallegraeff, G. M. (2004). *Karenia umbella* nov. (Gymnodiniales, Dinophyceae), a new potentially ichthyotoxic dinoflagellata species from Tasmania, Australia. *Phycologia*, 43(2), 166–175.
- Salgado, P., Riobo, P., Rodriguez, F., Franco, J. M., & Bravo, I. (2015). Differences in the toxin profiles of *Alexandrium ostenfeldii* (Dinophyceae) strains isolated from different geographic origins: Evidence of paralytic toxin, spirolide and gymnoodimine. *Toxicon*, 103, 85–98.
- Satake, M., Bourdelais, A. J., Van Wagoner, R. M., Baden, D. G., & Wright, J. L. C. (2008). Brevisamide: An unprecedented monocyclic ether alkaloid from the dinoflagellata *Karenia brevis* that provides a potential model for ladder-frame initiation. *Organic Letters*, 10(16), 3465–3468. <https://doi.org/10.1021/ol801243n>
- Satake, M., Fukui, M., Legrand, A. M., Cruchet, P., & Yasumoto, T. (1998). Isolation and structures of new ciguatoxin analogs, 2,3-dihydroxyCTX3C and 51-hydroxyCTX3C, accumulated in tropical reef fish. *Tetrahedron Letters*, 39(10), 1197–1198. [https://doi.org/10.1016/S0040-4039\(97\)10808-5](https://doi.org/10.1016/S0040-4039(97)10808-5)
- Sayer, A., Hu, Q., Bourdelais, A. J., Baden, D. G., & Gibson, J. E. (2005). The effect of brevenal on brevetoxin-induced DNA damage in human lymphocytes. *Archives of Toxicology*, 79(11), 683–688. <https://doi.org/10.1007/s00204-005-0676-2>
- Schlumberger, S., Ouanounou, G., Girard, E., Sasaki, M., Fuwa, H., Louzao, M. C., Botana, L. M., Benoit, E., & Molgó, J. (2010). The marine polyether gambierol enhances muscle contraction and blocks a transient K⁺ current in skeletal muscle cells. *Toxicon*, 56(5), 785–791. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2010.06.001>
- Sharma, G. M., Michaels, L., & Burkholder, P. R. (1968). Goniiodomin, a new antibiotic from a dinoflagellate. *The Journal of Antibiotics*, 21(11), 659–664.
- Smith, K. F., Rhodes, L., Verma, A., Curley, B. G., Harwood, D. T., Kohli, G. S., Solomona, D., Rongo, T., Munday, R., & Murray, S.

- A. (2016). A new Gambierdiscus species (Dinophyceae) from Rarotonga, Cook Islands: *Gambierdiscus cheloniae* sp. nov. *Harmful Algae*, *60*, 45–56. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2016.10.006>
- Suárez-Gómez, B., Souto, M. L., Norte, M., & Fernández, J. J. (2001). Isolation and structural determination of DTX-6, a new okadaic acid derivative. *Journal of Natural Products*, *64*(10), 1363–1364. <https://doi.org/10.1021/np0100486>
- Sunda, W. G., Burleson, C., Ransom Hardison, D., Morey, J. S., Wang, Z., Wolny, J., Corcoran, A. A., Flewelling, L. J., & Van Dolah, F. M. (2013). Osmotic stress does not trigger brevetoxin production in the dinoflagellata *Karenia brevis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *110*(25), 10223–10228. <https://doi.org/10.1073/pnas.1217716110>
- Suzuki, R., Irie, R., Harntaweep, Y., Tachibana, K., Holland, P. T., Harwood, D. T., Shi, F., Beuzenberg, V., Itoh, Y., Pascal, S., Edwards, P. J. B., & Satake, M. (2014). Brevisulcatic acids, marine ladder-frame polyethers from the red tide dinoflagellata *Karenia brevisulcata* in New Zealand. *Organic Letters*, *16*(22), 5850–5853. <https://doi.org/10.1021/o1502700h>
- Suzuki, T., Beuzenberg, V., Mackenzie, L., & Quilliam, M. A. (2004). Discovery of okadaic acid esters in the toxic dinoflagellata *Dinophysis acuta* from New Zealand using liquid chromatography/tandem mass spectrometry. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, *18*(10), 1131–1138. <https://doi.org/10.1002/rcm.1455>
- Suzuki, T., Miyazono, A., Baba, K., Sugawara, R., & Kamiyama, T. (2009). LC-MS/MS analysis of okadaic acid analogues and other lipophilic toxins in single-cell isolates of several *Dinophysis* species collected in Hokkaido, Japan. *Harmful Algae*, *8*(2), 233–238. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.06.001>
- Tang, Y. Z., Kong, L., & Holmes, M. J. (2007). Dinoflagellata *Alexandrium leei* (Dinophyceae) from Singapore coastal waters produces a water-soluble ichthyotoxin. *Marine Biology*, *150*(4), 541–549. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0396-z>

- Tatters, A. O., Flewelling, L. J., Fu, F., Granholm, A. A., & Hutchins, D. A. (2013). High CO₂ promotes the production of paralytic shellfish poisoning toxins by *Alexandrium catenella* from Southern California waters. *Harmful Algae*, *30*, 37–43. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2013.08.007>
- Tillmann, U., Elbrächter, M., Krock, B., John, U., & Cembella, A. (2009). *Azadinium spinosum* gen. et sp. nov. (Dinophyceae) identified as a primary producer of azaspiracid toxins. *European Journal of Phycology*, *44*(1), 63–79. <https://doi.org/10.1080/09670260802578534>
- Tillmann, U., Kremp, A., Tahvanainen, P., & Krock, B. (2014). Characterization of spirolide producing *Alexandrium ostenfeldii* (Dinophyceae) from the western Arctic. *Harmful Algae*, *39*, 259–270. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2014.08.008>
- Tong, M., Kulis, D. M., Fux, E., Smith, J. L., & Hess, P. (2011). Archimer The effects of growth phase and light intensity on toxin production by. *Harmful Algae*, *10*(3), 254–264.
- Torgersen, T., Miles, C. O., Rundberger, T., & Wilkins, A. L. (2008). New esters of okadaic acid in seawater and blue mussels (*Mytilus edulis*). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, *56*(20), 9628–9635. <https://doi.org/10.1021/jf8016749>
- Tsutsumi, R., Kuranaga, T., Wright, J. L. C., Baden, D. G., Ito, E., Satake, M., & Tachibana, K. (2010). An improved synthesis of (-)-brevisamide, a marine monocyclic ether amide of dinoflagellata origin. *Tetrahedron*, *66*(34), 6775–6782. <https://doi.org/10.1016/j.tet.2010.06.074>
- Vale, C., Antelo, Á., & Martín, V. (2015). Pharmacology of ciguatoxins. *Phycotoxins: Chemistry and Biochemistry: Second Edition*, 23–48. <https://doi.org/10.1002/9781118500354.ch2>
- Vale, P., & Sampayo, M. A. D. M. (2002). Pectenotoxin-2 seco acid, 7-epi-pectenotoxin-2 seco acid and pectenotoxin-2 in shellfish and plankton from Portugal. *Toxicon*, *40*(7), 979–987. [https://doi.org/10.1016/S0041-0101\(02\)00094-6](https://doi.org/10.1016/S0041-0101(02)00094-6)
- Van de Waal, D. B., Tillmann, U., Martens, H., Krock, B., van Scheppingen, Y., & John, U. (2015). Characterization of multiple

- isolates from an *Alexandrium ostenfeldii* bloom in The Netherlands. *Harmful Algae*, 49, 94–104. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2015.08.002>
- Van Lenning, K., Vila, M., Masó, M., Garcés, E., Anglès, S., Sampedro, N., Morales-Blake, A., & Camp, J. (2007). Short-term variations in development of a recurrent toxic *Alexandrium minutum*-dominated dinoflagellata bloom induced by meteorological conditions. *Journal of Phycology*, 43(5), 892–907. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2007.00396.x>
- Van Wagoner, R. M., Satake, M., Bourdelais, A. J., Baden, D. G., & Wright, J. L. C. (2010). Absolute configuration of brevisamide and brevisin: Confirmation of a universal biosynthetic process for *Karenia brevis* polyethers. *Journal of Natural Products*, 73(6), 1177–1179. <https://doi.org/10.1021/np100159j>
- Walsh, J. J., Lenes, J. M., Wesberg, R. H., Zheng, L., Hu, C., & Fanning, K. A. (2017). More surprises in the global greenhouse: Human health impacts from recent toxic marine aerosol formations, due to centennial alterations of world-wide coastal food webs. *Marine Pollutin Bulletin*, 116, 9–40.
- Wiese, M., D'Agostino, P. M., Mihali, T. K., Moffitt, M. C., & Neilan, B. A. (2010). Neurotoxic alkaloids: Saxitoxin and its analogs. *Marine Drugs*, 8(7), 2185–2211. <https://doi.org/10.3390/md8072185>
- Wilkins, A. L., Rehmann, N., Torgersen, T., Rundberget, T., Keogh, M., Petersen, D., Hess, P., Rise, F., & Miles, C. O. (2006). Identification of fatty acid esters of pectenotoxin-2 seco acid in blue mussels (*Mytilus edulis*) from Ireland. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 54(15), 5672–5678. <https://doi.org/10.1021/jf060396j>
- Xu, Y., Richlen, M. L., Morton, S. L., Mak, Y. L., Chan, L. L., Tekiau, A., & Anderson, D. M. (2014). Distribution, abundance and diversity of *Gambierdiscus* spp. from a ciguatera-endemic area in Marakei, Republic of Kiribati. *Harmful Algae*, 34, 56–68. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2014.02.007>
- Yang, Z. B., Takayama, H., Matsuoka, K., & Hodgkiss, I. J. (2000). *Karenia digitata* sp. nov. (Gymnodiniales, Dinophyceae), a new

- harmful algal bloom species from the coastal waters of west Japan and Hong Kong. *Phycologia*, 39(6), 463–470. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-39-6-463.1>
- Yasumoto, T. (2005). Chemistry, etiology, and food chain dynamics of marine toxins. *Proceedings of the Japan Academy Series B: Physical and Biological Sciences*, 81(2), 43–51. <https://doi.org/10.2183/pjab.81.43>
- Yogi, K., Sakugawa, S., Oshiro, N., Ikehara, T., Sugiyama, K., & Yasumoto, T. (2014). Determination of toxins involved in ciguatera fish poisoning in the pacific by LC/MS. *Journal of AOAC International*, 97(2), 398–402. <https://doi.org/10.5740/jaoacint.SGEYogi>



BAB 9

PENANGANAN SAMPEL DAN IDENTIFIKASI KISTA DINOFLAGELLATA

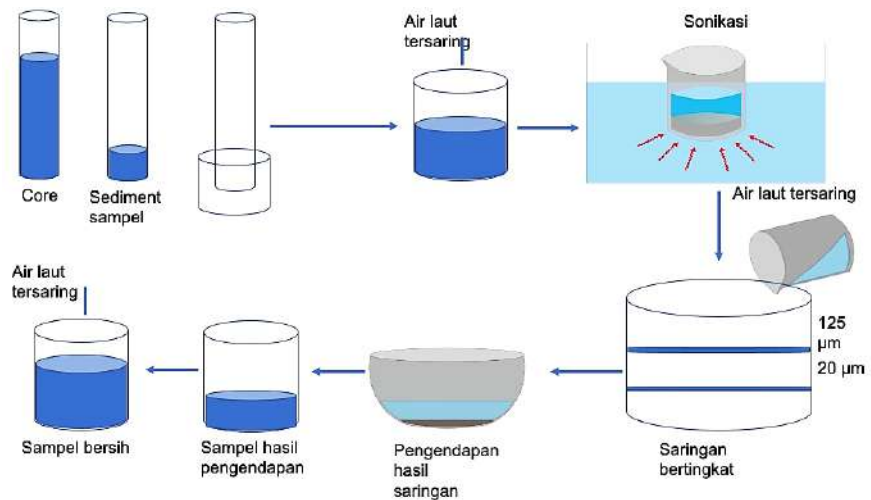
Beberapa dinoflagellata menghasilkan dua jenis sel non-motil yang disebut sebagai kista sementara dan kista istirahat dalam siklus hidupnya. Kista yang beristirahat dapat bertahan hidup dalam kondisi lingkungan yang keras dan bertahan dalam periode diam dan dormansi tertentu, yang menyebabkan perkecambahan serentak sebagai respons terhadap perubahan lingkungan yang lebih baik. Oleh karena itu, kista yang sedang beristirahat memiliki peran ekologis yang penting sebagai sumber bibit dari mekarnya berulang dan perluasan sebaran geografis. Hingga saat ini, lebih dari 80 spesies laut dan 15 spesies air tawar dinoflagellata modern diketahui menghasilkan kista istirahat. Meskipun jumlah spesies penghasil kista kecil dibandingkan dengan jumlah total dinoflagellata yang masih ada (lebih dari 2000), yang pertama mengandung banyak spesies berbahaya, yaitu, lebih dari 16 spesies telah diketahui menyebabkan gelombang merah dan tujuh spesies menjadi racun. Oleh karena itu, studi tentang kista dinoflagellata modern merupakan salah satu subjek penting untuk memahami mekanisme marak alga berbahaya.

A. Prosedur Pengayakan Sedimen untuk Analisis Kista Dinoflagellata

1. Siapkan serangkaian saringan dari berbagai ukuran mesh dengan 250 μm di bagian atas, 125 μm di tengah dan 20 μm ayakan terendah. (Untuk kista ukuran besar, ayakan ukuran mesh 25 μm

- juga berguna, karena partikel tanah liat halus, yang cukup mengganggu pengamatan mikroskopis, dapat dihilangkan)
2. Beri tanda pada tabung inti pada posisi 2 cm dari bawah dengan spidol permanen.
 3. Lepaskan penutup plastik dari tabung dan ambil air laut di dalam tabung ke dalam botol 50ml dengan pipet.
 4. Lepaskan sumbat karet dari bagian bawah tabung.
 5. Dorong keluar lumpur dalam tabung perlahan-lahan ke dalam *beaker glass* dengan meniup di ujung atas tabung permukaan atas lumpur mencapai tanda 2 cm. Kadang-kadang efektif untuk mendorong sedimen keluar dari tabung dari ujung bawah menggunakan potongan karet yang sedikit lebih kecil dari diameter bagian dalam tabung inti.
 6. Masukkan sisa sedimen dalam tabung ke dalam *beaker glass* yang sama dengan yang digunakan pada Langkah 3.
 7. Bilas permukaan bagian dalam tabung dengan sedikit air laut yang disaring dengan menggunakan botol pencuci. Tuangkan air bilas ke dalam *beaker glass* yang sama.
 8. Aduk semua isi dalam *beaker glass* dan tuangkan ke atas saringan. Bilas *beaker glass* dengan sedikit air laut yang disaring, jika perlu, untuk mentransfer semua isi ke dalam saringan. (Perhatikan bahwa waktu pemrosesan menjadi lebih singkat untuk menggunakan *probe* ultrasonik untuk memisahkan sedimen sebelum diayak.
 9. Cuci endapan pada saringan atas dengan hati-hati dengan air laut yang disaring dengan menggunakan botol pencuci. Kista dan partikel halus akan melewati saringan 250 μ m dan 125 μ m dan terakumulasi pada saringan 20 μ m.
 10. Pindahkan semua residu pada saringan 20 μ m ke cawan petri.
 11. Pisahkan partikel yang lebih ringan, yang mengandung kista, dari pasir di residu dengan menyemprotkan air laut yang disaring dari botol pencuci. Air disemprotkan pada satu sisi cawan petri sedemikian rupa sehingga residunya dikelilingi oleh gerakan air yang berputar-putar. Kista dan partikel berbobot ringan lainnya

- akan melayang di air pada cawan petri, sementara partikel pasir berat tetap berada di bagian bawah tengah cawan petri.
12. Tuangkan air supernatan secara perlahan dengan kista pada ayakan 20 μm . Partikel pasir yang berat tertinggal di cawan petri.
 - 12a. Mengisap kista dan partikel berbobot ringan dan memindahkannya ke tabung reaksi dengan jarum suntik.
 13. Ulangi mencuci, jika perlu.
 14. Pindahkan residu pada saringan 20 μm ke dalam botol 20ml dan bilas saringan dengan sedikit air laut yang disaring untuk mendapatkan semua partikel. Buat larutan dalam botol sampai 10ml menggunakan air laut yang disaring. Ini adalah sampel halus yang siap untuk observasi.



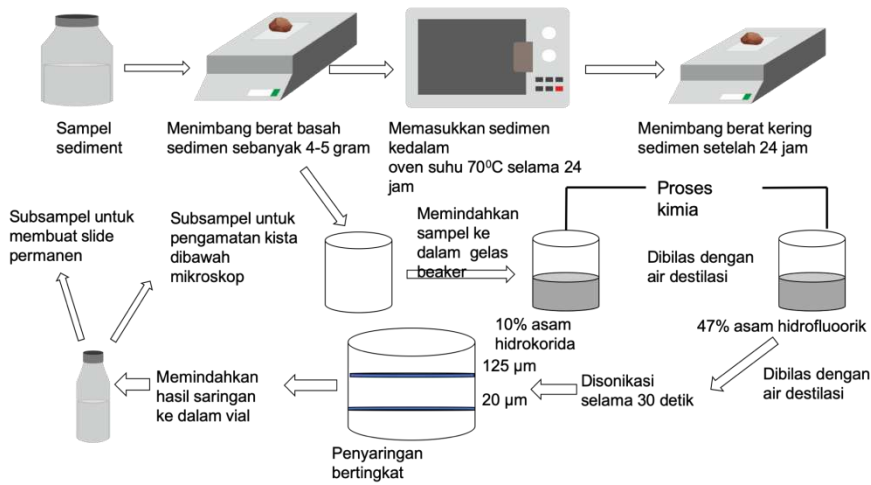
Gambar 9.1. Bagan tahapan penyaringan sampel sedimen untuk pengamatan kista dinoflagellata (Sumber gambar: Matsuoka, 2000)

B. Prosedur Teknik *Palynology* untuk Analisis Kista Dinoflagellata

- Langkah 1. Masukkan sedikit sedimen, misalnya sedimen 2cm bagian atas (lihat 4.1 langkah 6) ke dalam gelas polietilena berukuran 50ml. Sekitar 1-2 gram sedimen berat basah sesuai untuk pemrosesan berikut.

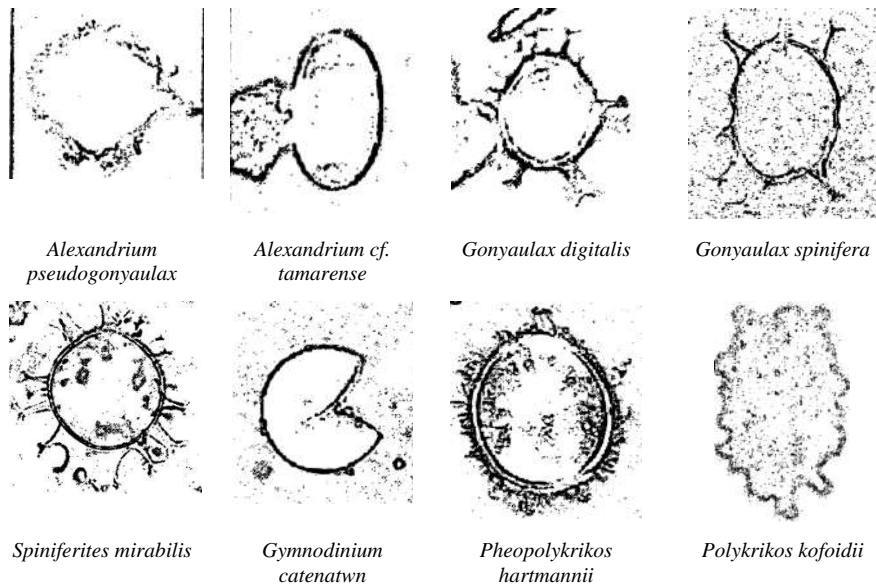
- Langkah 2. Tambahkan 15-20 ml aquadest ke dalam gelas kimia, dan campur dengan sedimen. Kemudian simpan di atas meja untuk sementara waktu sampai semua partikel sedimen tenggelam ke bawah. Setelah partikel tenggelam sepenuhnya, air supernatan harus didekantasi secara perlahan dan hati-hati agar tidak kehilangan kista yang ringan. Ulangi proses pencucian ini dua hingga tiga kali untuk menghilangkan garam.
- Langkah 3. Tambahkan 10% asam klorida dalam sampel untuk menghilangkan kalsium karbonat yang menyusun nanoplankton berkapur, foraminiferous, dan lain-lain. Simpan gelas kimia selama satu hari pada suhu ruang. Dinding dan ornamen kista berkapur seperti *Scrippsiella trochoidea* dan *Ensiculifera carinata* akan larut oleh asam, tetapi fagma organik bagian dalam tetap utuh.
- Langkah 4. Cuci dengan aquadest untuk menghilangkan asam dengan cara yang sama seperti Langkah 2.
- Langkah 5. Tambahkan larutan 1% kalium hidroksida (KOH) dalam jumlah yang cukup ke dalam gelas kimia dan panaskan pada suhu sekitar 70oC dalam penangas air selama tiga menit. Dianjurkan untuk mempertahankan suhu air secara konstan dan jaga waktu pemaparan dengan hati-hati. Dalam suhu yang lebih tinggi dan paparan yang lebih lama, fagma kista yang relatif tipis dari *Protopteridinium* dan *Alexandrium* kadang-kadang menghilang.
- Langkah 6. Cuci dengan aquadest untuk menghilangkan alkali dengan cara yang sama seperti Langkah 2.
- Langkah 7. Tambahkan conc (25%–30%) asam hidrofluorat (HF) dalam jumlah yang cukup ke dalam gelas kimia dengan pipet polietilen volume 10 ml untuk menghilangkan bahan silikat seperti pasir, diatom, silicoflagellate dan lainnya. Panaskan di bak air sekitar 70oC selama dua hingga tiga jam. Karena larutan dan gas asam hidrofluorat sangat berbahaya dan beracun, pemrosesan ini harus dilakukan dengan memakai pengaman seperti sarung tangan karet atau vinil dan masker

- gas. Larutan residu yang mengandung asam fluorida harus dinetralkan dengan kalsium karbonat.
- Langkah 8. Cuci dengan aquadest untuk menghilangkan asam dengan cara yang sama seperti Langkah 2.
- Langkah 9. Ketika zat selulosa seperti jaringan tanaman banyak ditemukan dalam sampel, asetilasi mungkin berguna untuk menghilangkannya. Jika bahan tersebut tidak terlihat, asetilasi tidak diperlukan. Prosedurnya adalah sebagai berikut:
- 9a. Keluarkan volume tertentu dari sedimen yang diolah ke dalam tabung 10 ml polietilen *centrifuge*, dan tambahkan 5 ml asam asetat glasial (CH_3COOH) dalam tabung dengan pipet. Aduk isi dalam tabung dengan baik.
 - 9b. *Centrifuge* tabung (sekitar 3000 rpm, 20 detik) dan keluarkan supernatan dengan pipet. Setelah menghilangkan bahan kimia, tambahkan larutan Erdtman yang terdiri dari sembilan bagian asetat anhidrida [$(\text{CH}_3\text{CO})_2\text{O}$] dan satu bagian asam sulfat pekat [H_2SO_4] dalam tabung dan panaskan sampai sekitar 70°C dalam bak air.
 - 9c. Setelah menghilangkan larutan Erdtman dengan *centrifuge* dengan cara yang sama seperti sebelumnya, tambahkan 5 ml asam asetat glasial dengan pipet
 - 9d. Cuci residu dengan aquadest dengan cara yang sama seperti 9b
- Langkah 10. Siapkan saringan ukuran mesh $125\mu\text{m}$ di atas dan $20\mu\text{m}$ di bawah.
- Langkah 11. Transfer sampel setelah memproses langkah 7 atau 9 ke saringan di atas. Langkah 12. Cuci sampel pada saringan atas dengan saksama. Kista dan partikel organik lainnya seperti spora dan serbuk sari akan melewati saringan $125\mu\text{m}$ dan terakumulasi pada saringan $20\mu\text{m}$.
- Langkah 13. Masukkan semua residu pada saringan $20\mu\text{m}$ ke dalam botol 10ml dan tambahkan aquadest hingga 10ml. Ini adalah sampel halus yang siap untuk dihitung dan diidentifikasi kista dinoflagellatanya.



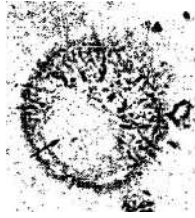
Gambar 9.2. Bagan prosedur teknik *palynology* untuk analisis kista dinoflagellata (Sumber gambar: Matsuoka, 2000)

C. Gambar Spesies Kista Dinoflagellata untuk Identifikasi

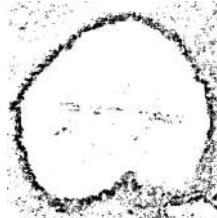




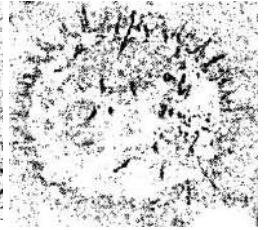
Polykrikos schwartzii



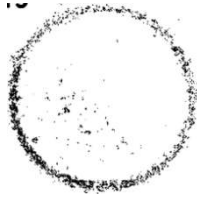
Protoceratium reticulatum



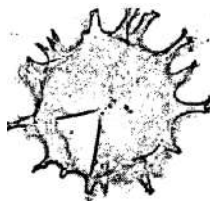
Protoperidinium claudicans



Protoperidinium conicum



Protoperidinium denticulatum



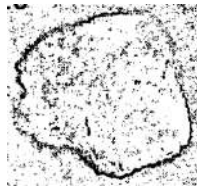
Protoperidinium divaricatum



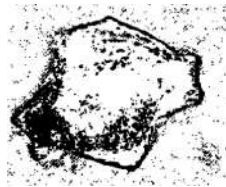
Protoperidinium leonis



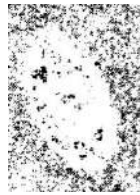
Protoperidinium oblongum



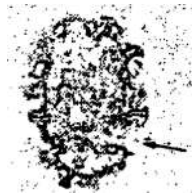
Protoperidinium pentagonum



Protoperidinium subinerm



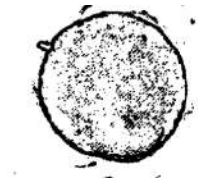
Scrippsiella lachrymosa



Scrippsiella trifida



Zygabikodinium lenticulatum



Protoperidinium cf. americanum



Alexandrium minutum



Diplopelta symmetrica



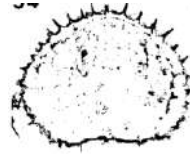
Gonyaulax polyeara



Polykrikos schwartzii



Protoperidinium conicoides



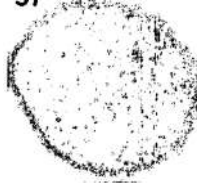
Protoperidinium conicum



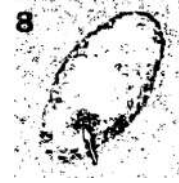
Protoperidinium cf. divergens



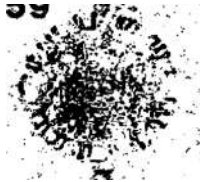
Protoperidinium cf. excentricum



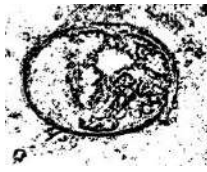
Protoperidinium punctulatum



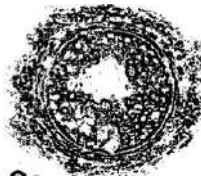
Scripsiella lachrymosa



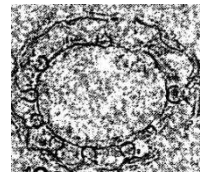
Scripsiella trochoidea



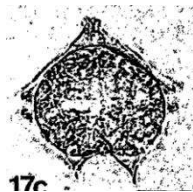
Alexandrium catenella



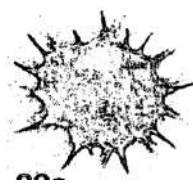
Fragilidium subglobosum



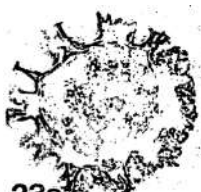
Pyrophacus steinii



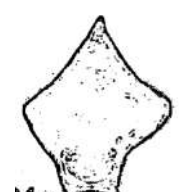
Protoperidinium cf. achromaticum



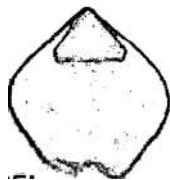
Protoperidinium cf. nudum



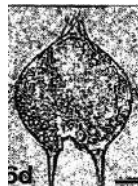
Protoperidinium divaricatum



Protoperidinium latissimum



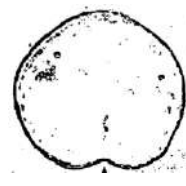
Protoperidinium leonis



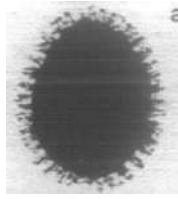
Protoperidinium oblongum



Protoperidinium pentagomim cyst



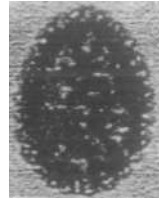
Protoperidinium subinerme



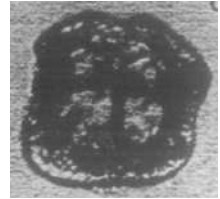
Scripsiella trochoidea



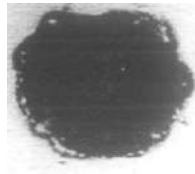
S. precaria



SxrySTALLIN



Pentapharsodinium tyrrhenicu



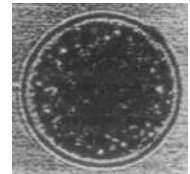
Bicarinelum bicarinelloides



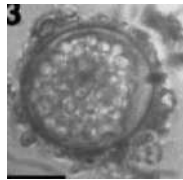
Calciodinellum operosu



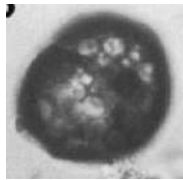
Gymnodinium catenatum



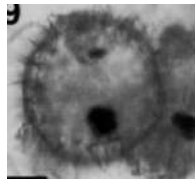
Alexandrium andersoni



Alexandrium cf. minutum



Alexandrium cf. tamiyavanichi



Pentapharsodinium dalei



Protopteridinium avellana



Spiniferites elongatus



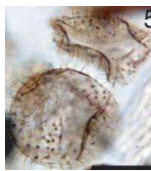
Tuberculodinium vancampoae



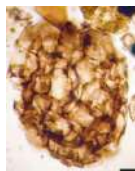
Dubridinium spp., Potter



Islandinium brevispinosum



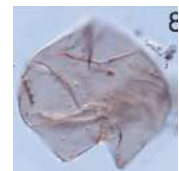
Islandinium minutum



Polykrikos schwartzii



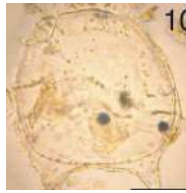
Selenopemphix quanta



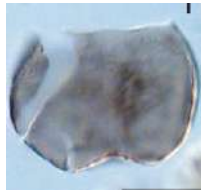
Quinquecuspis concreta



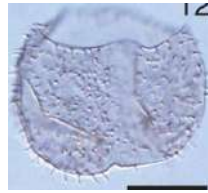
Lejeunacysta oliva



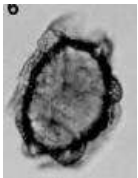
Peridinium limbatum



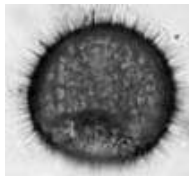
Votadinium calvum



Votadinium spinosum



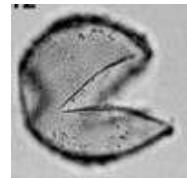
Cochlodinium cf.
polykrikoides



Diplopelta cf. *parva*



Diplopsalis cf.
lebourae



Diplopsalis lenticula



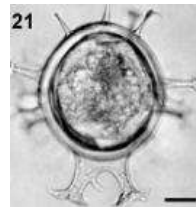
Fragilidium
mexicanum



Gonyaulax digitalis



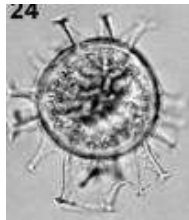
Gonyaulax elongata:



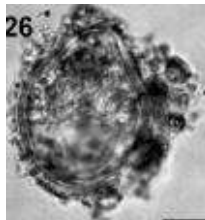
Gonyaulax membranacea



Gonyaulax cf.
scrippsae



Gonyaulax spinifera



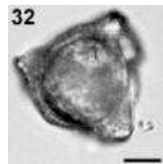
Gonyaulax verior



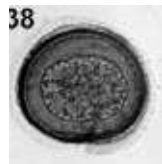
Gyrodinium instriatum



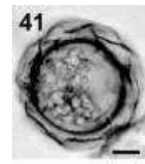
Lingulodinium
polyedrum



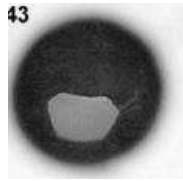
Pentapharsodinium
tyrrhenicum



Preperidinium
meunieri



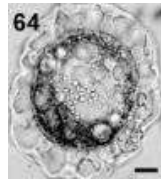
Protoperidinium
americanum



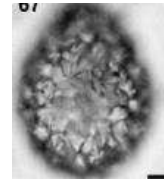
Protoperidinium cf. avellanum



Pyrophacus horologium



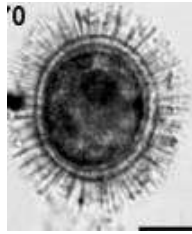
Pyrophacus steinii



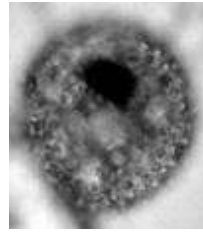
Scripsiella crystallina



Scripsiella cf. lachrymosa



Scripsiella cf. precaria



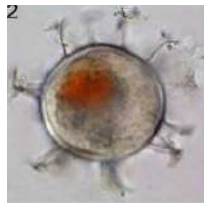
Scripsiella cf. rotunda



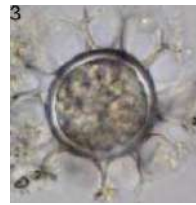
Scripsiella trochoidea



Warnovia cf. rosea



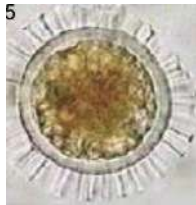
Spiniferites delicatus



Spiniferites ramosus



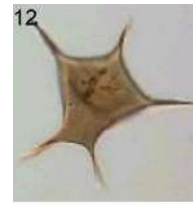
Lingulodinium polyedrum



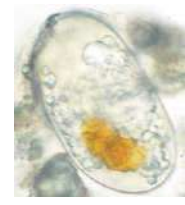
Protoцератium reticulatum



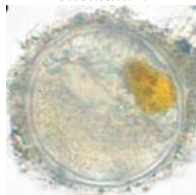
Alexandrium catenella



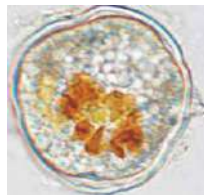
Protoperidinium compressum



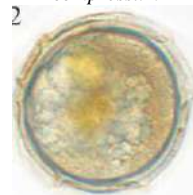
Alexandrium kutnerae



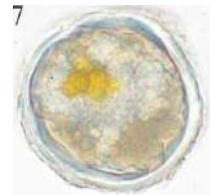
A. margalefi



A. peruvianum



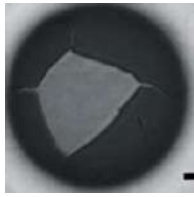
A. pseudogoniaulax



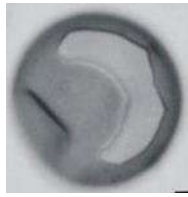
A. taylori



Brigantedinium spp



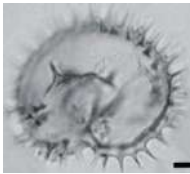
Brigantedinium simplex



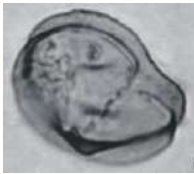
Brigantedinium irregulare



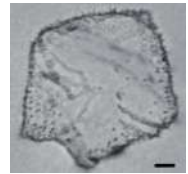
Votadinium spinosum



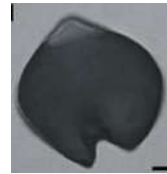
Selenopemphix quanta



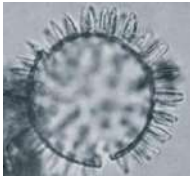
Selenopemphix nephroides



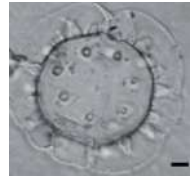
Trinovantedinium applanatum



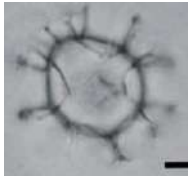
Votadinium calvum



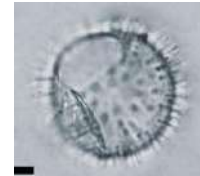
Lingulodinium machaerophorum



Tuberculodinium vancampoe



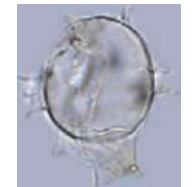
Spiniferites bulloideus



Operculodinium centrocarpum



Cochlodinium polykrikoides



Spiniferites membranaceus



S. bentorii



S. ramosus



Echinidinium aculeatum



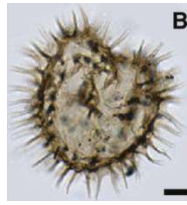
Operculodinium centrocarpum



Echinidinium granulatum



Brigantedinium carriacoense



Selenopemphix quanta



Selenopemphix nephroides



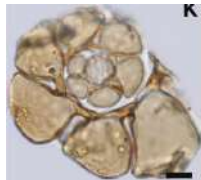
Dubridinium spp



Trinovantedinium variabile



Stelladinium reidii



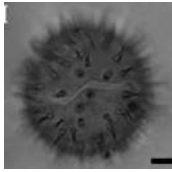
Foraminiferal organic lining



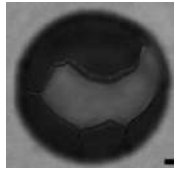
Quinquecuspis concreta



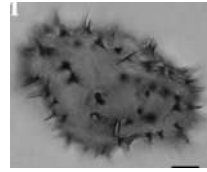
Alexandrium affine



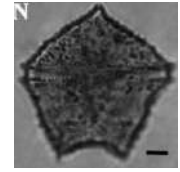
Oblea acanthocysta



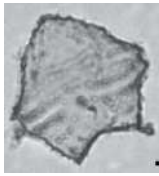
Brigantedinium irregulare



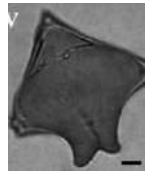
Selenopemphix quanta



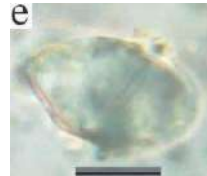
Trinovantedinium applanatum



Trinovantedinium pallidifulvum



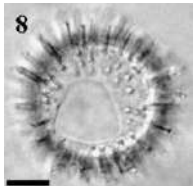
Protopteridinium latissimum



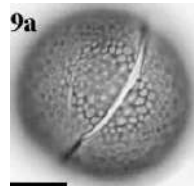
Gymnodinium instriatum



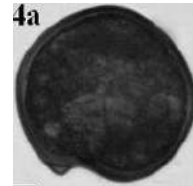
Gyrodinium sp



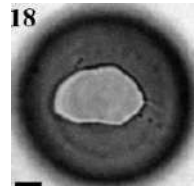
Operculodinium centrocarpum



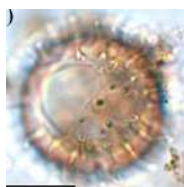
Gymnodinium cf. nolleri



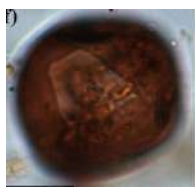
Protopteridinium obtusum



Brigantedinium asymmetricum



Operculodinium centrocarpum



Brigantedinium simplex



Kryptoperidinium foliaceum



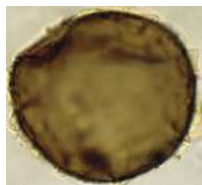
Lingulodinium polyedrum



Bitectatodinium spongium



Operculodinium centrocarpum



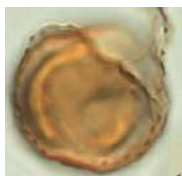
Echinidinium bispiniformum



Lejeunecysta oliva



Archaeoperidinium sp.



Archaeoperidinium minutum



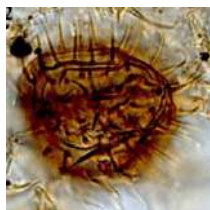
Protoperidinium fukuyoi



Operculodinium centrocarpum



Echinidinium delicatum, 2.



E. transparantum



Nemosphaeropsis rigida



Protoperidinium zoharyi



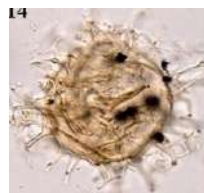
Spiniferites belerius



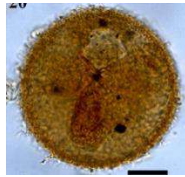
S. delicatus



S. hainanensis



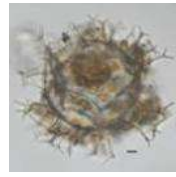
S. hyperacanthus



*Tectatodinium
pellitum*



Gonyaulax scrippsae



Gonyaulax spinifera



*Protoperidinium
compressum*

Daftar Pustaka

- Alkawri, A., 2016. Seasonal variation in composition and abundance of harmful dinoflagellates in Yemeni waters, southern Red Sea. *Mar. Pollut. Bull.* 112, 225–234. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.08.015>
- Aydin, H., Matsuoka, K., Minareci, E., 2011. Distribution of dinoflagellata cysts in recent sediments from Izmir Bay (Aegean Sea, Eastern Mediterranean). *Mar. Micropaleontol.* 80, 44–52. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2011.03.004>
- Bravo, I., Garcés, E., Diogène, J., Fraga, S., Sampedro, N., Figueroa, R.I., 2006. Resting cysts of the toxigenic dinoflagellata genus *Alexandrium* in recent sediments from the Western Mediterranean coast, including the first description of cysts of *A. kutnerae* and *A. peruvianum*. *Eur. J. Phycol.* 41, 293–302. <https://doi.org/10.1080/09670260600810360>
- Godhe, A., Karunasagar, I., Karlson, B., 2000. Dinoflagellata Cysts in Recent Marine Sediments from Tasmania, Australia. *Bot. Mar.* 43, 39–48.
- Joyce, L.B., Pitcher, G.C., Randt, A. Du, Monteiro, P.M.S., 2005. Dinoflagellata cysts from surface sediments of Saldanha Bay, South Africa: An indication of the potential risk of harmful algal blooms. *Harmful Algae* 4, 309–318. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2004.08.001>
- Kim, S.Y., Lim, D. Il, Cho, H.J., 2012. Dinoflagellata cyst assemblages from the northern shelf sediments of the East China Sea: An indicator of marine productivity. *Mar. Micropaleontol.* 96–97, 75–83. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2012.09.003>

- Matsuoka, K and Fukuyo, Y., 2000. Technical guide for modern dinoflagellata cyst study. WESTPAC-HAB/WESTPAC/IOC. Japan: 77p.
- Mohamed, Z.A., Al-Shehri, A.M., 2011. Occurrence and germination of dinoflagellata cysts in surface sediments from the Red Sea off the coasts of Saudi Arabia. *Oceanologia* 53, 121–136. <https://doi.org/10.5697/oc.53-1.121>
- Montresor, M., Zingone, A., Sarno, D., 1998. Dinoflagellata cyst production at a coastal Mediterranean site. *J. Plankton Res.* 20, 2291–2312. <https://doi.org/10.1093/plankt/20.12.2291>
- Narale, D.D., Anil, A.C., 2017. Spatial distribution of dinoflagellates from the tropical coastal waters of the South Andaman, India: Implications for coastal pollution monitoring. *Mar. Pollut. Bull.* 115, 498–506. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.11.035>
- Nehring, S., 1997. Dinoflagellata Resting Cysts from Recent German Coastal Sediments. *Bot. Mar.* 40, 307–324. <https://doi.org/10.1515/botm.1997.40.1-6.307>
- Orlova, T.Y., Morozova, T. V., Gribble, K., Kulis, D., Anderson, D.M., 2004. Dinoflagellata cysts in recent marine sediments of the western coast of the Bering Sea. *Bot. Mar.* 47, 184–201. <https://doi.org/10.1134/s1063074013010069>
- Pospelova, V., Chmura, G.L., Walker, H.A., 2004. Environmental factors influencing the spatial distribution of dinoflagellata cyst assemblages in shallow lagoons of southern New England (USA). *Rev. Palaeobot. Palynol.* 128, 7–34. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(03\)00110-6](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(03)00110-6)
- Pospelova, V., Kim, S.J., 2010. Dinoflagellata cysts in recent estuarine sediments from aquaculture sites of southern South Korea. *Mar. Micropaleontol.* 76, 37–51. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2010.04.003>
- Shin, H.H., Matsuoka, K., Yoon, Y.H., Kim, Y.O., 2010. Response of dinoflagellata cyst assemblages to salinity changes in Yeosu Bay, Korea. *Mar. Micropaleontol.* 77, 15–24. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2010.07.001>

- Shin, H.H., Yoon, Y.H., Kim, Y.O., Matsuoka, K., 2011. Dinoflagellata Cysts in Surface Sediments from Southern Coast of Korea. *Estuaries and Coasts* 34, 712–725. <https://doi.org/10.1007/s12237-011-9373-y>
- Sonneman, J.A., Hill, D.R.A., 1997. A Taxonomic Survey of Cyst-producing Dinoflagellates from Recent Sediments of Victorian Coastal Waters, Australia. *Bot. Mar.* 40, 149–177. <https://doi.org/10.1515/botm.1997.40.1-6.149>
- Uddandam, P.R., Prasad, V., Rai, J., 2017. Dinoflagellata cyst distribution in sediments of western Bay of Bengal: Role of sea surface conditions. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 483, 31–48. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.01.013>



BAB 10

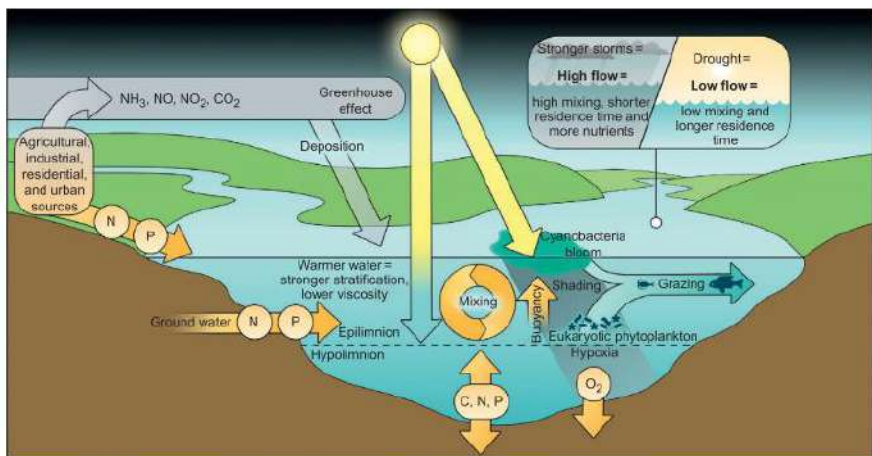
MARAK ALGA BERBAHAYA (HABs) DARI SPESIES DINOFLAGELLATA

A. Gambaran Umum tentang Marak Alga Berbahaya

Marak alga berbahaya (*Harmful Algal Blooms/HABs*) adalah masalah utama dalam sistem laut, payau, dan air tawar di seluruh dunia (Hallegraeff, 1993). Maraknya alga bukanlah fenomena baru dan terjadi secara alami di daerah subur (seperti padang rumput Amerika Utara), dengan catatan sejarah wabah ini sejak setidaknya dua milenium (W. Carmichael, 2008). Namun, dengan meningkatnya degradasi lingkungan selama abad yang lalu, ada peningkatan dramatis dalam keparahan dan jangkauan geografis dari peristiwa ini di danau besar dan kecil, waduk, sungai, kolam, galian, dan berbagai perairan permukaan lainnya di seluruh dunia. HAB yang parah dan sering berkepanjangan sekarang menjangkiti beberapa badan air terbesar di dunia, seperti Danau Erie, Ontario, Okeechobee, dan Winnipeg (Amerika Utara), Taihu (Cina), Kasumigaura (Jepang), Kinneret (Israel), Victoria (Afrika), dan Laut Baltik dan Kaspia (Eropa dan Asia Barat) (Kling *et al.*, 2011; Paerl & Paul, 2012).

HAB merupakan gejala ketidakseimbangan ekosistem, seringkali disebabkan oleh banyaknya perubahan lingkungan karena aktivitas manusia secara global dan perubahan iklim. Perubahan-perubahan ini termasuk dalam tiga kategori umum: (a) pembangunan daerah aliran sungai, termasuk pengembangan lahan, penggundulan hutan, pembendungan dan pengalihan rute sungai; ini dapat mengubah saluran air, volume dan pembilasan, serta waktu dan tingkat masukan material ke air permukaan (yaitu, nutrisi, sedimen, dan polutan lainnya); (b) perubahan

terkait iklim, mempengaruhi lapisan es dan lamanya musim tanam, waktu dan besarnya peristiwa hidrologi (misalnya, badai yang lebih sering, banjir, limpasan musim semi yang lebih tinggi, periode aliran yang rendah atau tidak ada aliran masuk yang berkepanjangan), suhu air, pola pencampuran dan sirkulasi di dalam danau, dan pengangkutan bahan terlarut dan partikulat; dan (c) perubahan biologis, yang mempengaruhi konsumsi, integritas, dan kelangsungan hidup sel *cyanobacterial* (misalnya, spesies invasif akuatik, AIS) (Gambar 10.1). HABs biasanya lebih parah dan sering terjadi di perairan eutrofik dan mesoeutrofik, tetapi mereka juga terjadi sebentar-sebentar di sistem yang kurang produktif, terutama yang memiliki tingkat dampak gangguan manusia seperti pengasaman, pemuatan organik, atau riwayat pengurangan nutrisi restoratif (Francis *et al.*, 2014; K. H. Nicholls *et al.*, 1982; Nöges *et al.*, 2010; Søndergaard *et al.*, 2007; Watson *et al.*, 1999).



Gambar 10.1. Diagram konseptual yang menggambarkan faktor eksternal dan internal yang mengendalikan pertumbuhan dan akumulasi (saat marak alga terjadi), dan dampaknya terhadap ekosistem air tawar. Faktor-faktor dapat bertindak secara individu atau dalam kombinasi (sinergis atau antagonis) (Sumber gambar: Watson *et al.*, 2015).

Peristiwa marak alga menggambarkan kemampuan luar biasa dari alga dan cyanobacteria untuk mengeksploitasi dan merekayasa habitat untuk keuntungan mereka, menghadirkan tantangan yang terus berkembang bagi para ilmuwan (Duarte *et al.*, 2009; Mehnert *et al.*, 2010). Kesadaran dan perhatian publik terhadap HABs telah meningkat dalam beberapa dekade terakhir, dan istilah berbahaya sering digunakan tanpa pandang bulu di media ilmiah dan populer. Faktanya, “maraknya alga” bukanlah ukuran yang pasti atau kuantitatif, tetapi digunakan dalam pengertian umum untuk menggambarkan perkembangan yang luar biasa dari alga planktonik atau alga yang menempel. Marak berbahaya dibedakan dari marak lainnya karena memiliki dampak ekologis, kesehatan masyarakat, dan/atau sosial ekonomi yang merugikan (Watson *et al.*, 2015).

Meskipun istilah HAB paling sering digunakan merujuk pada marak alga yang berpotensi berbahaya bagi manusia, atau memiliki efek toksik pada hewan peliharaan, ternak, ikan, dan organisme lain, HAB memiliki efek parah lainnya. Mereka berdampak pada struktur dan fungsi ekosistem, pasokan air minum dan irigasi, kegiatan rekreasi, pariwisata, nilai properti, perikanan, dan industri pertanian dan pembangkit listrik (Smayda, 1997). Efek tertunda dan/atau tidak langsung termasuk hipoksia/anoksia benthik, yang dihasilkan oleh dekomposisi atau respirasi malam hari, menyebabkan pelepasan sedimen nutrisi, logam, dan gas beracun (H_2S , NH_3 , CH_4) dan dampak negatif pada invertebrata, ikan, dan organisme aerob lainnya.

HAB air tawar dan eutrofikasi di Amerika Serikat diperkirakan menelan biaya sekitar \$2-4 miliar pada tahun 2004 termasuk kerugian industri, biaya pemantauan, pengelolaan, dan mitigasi (Dodds *et al.*, 2009; Hudnell, 2010; Steffensen, 2008). Marak alga sering terdiri dari spesies yang tidak dapat dimakan atau rendah kualitas nutrisinya bagi pemakan invertebrata, dan secara negatif mempengaruhi keanekaragaman hayati dan produksi jaring makanan (Paerl & Otten, 2013).

Spesies HAB termasuk sebagian besar kelompok taksonomi utama (Hallegraeff, 1993). Namun demikian, terlepas dari keragaman ini, banyak taksa HAB merespons rangsangan lingkungan luas yang serupa (misalnya, nutrisi, cahaya, suhu) dan menggunakan strategi pertumbuhan dan

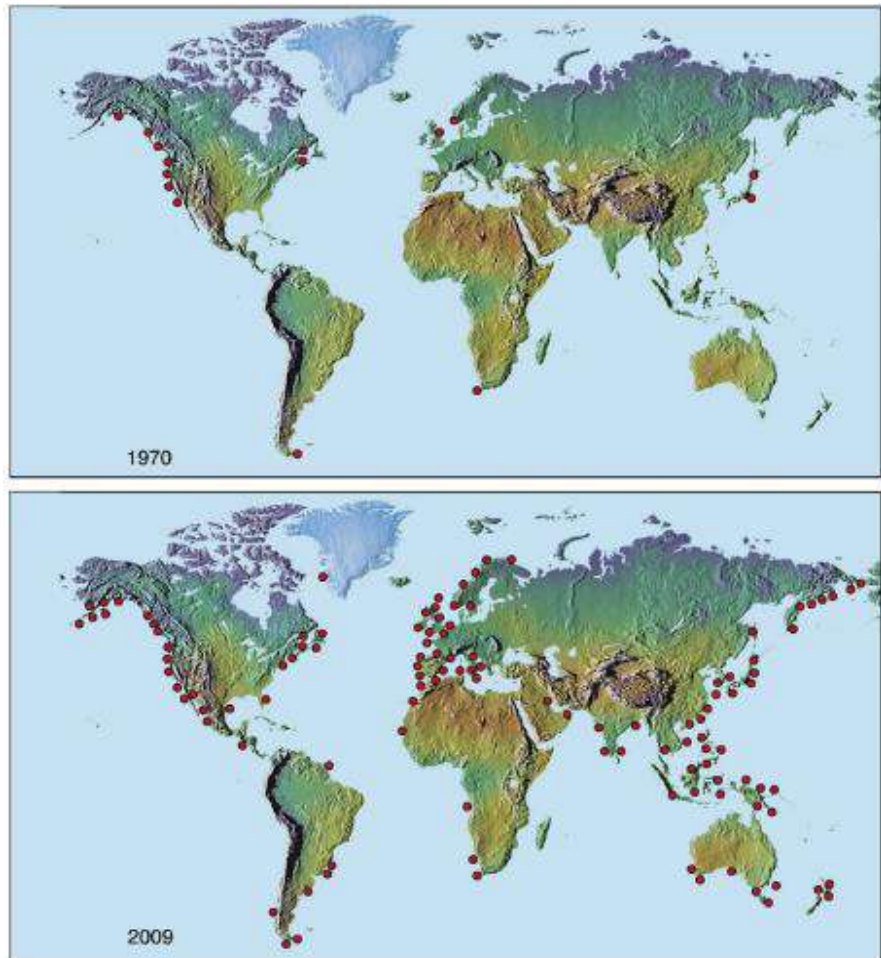
pertahanan yang serupa untuk memungkinkan mereka memaksimalkan pertumbuhan dan meminimalkan kerugian. Di perairan pedalaman, perhatian sering difokuskan pada HABs yang disebabkan oleh cyanobacteria planktonik (“cyanoHABs” atau “cHABs”), dan beberapa dekade terakhir telah terlihat peningkatan nyata dalam frekuensi cHAB dan jangkauan geografis yang luas (Carmichael, 2008; Winter *et al.*, 2011; Elliott, 2012; Deng *et al.*, 2014). Ada juga peningkatan nyata dalam marak fitoplankton eukariotik, termasuk beberapa flagelata invasif (Auer *et al.*, 2010; Paterson *et al.*, 2008; Roelke *et al.*, 2011; Trigal *et al.*, 2013; Watson, Satchwill, & McCauley, 2001; Watson, Satchwill, Dixon, *et al.*, 2001).

B. Kejadian Marak Alga Berbahaya (HABs) di Dunia dan di Indonesia

Frekuensi dan distribusi HAB telah berkembang dalam beberapa dekade terakhir (Anderson, 2009; Taylor & Trainer, 2002; Gambar 10.2). Meskipun beberapa peningkatan ini dapat dikaitkan dengan kemampuan deteksi yang lebih baik, catatan sedimen mengonfirmasi ada masalah HAB yang semakin serius dan meluas (Edwards *et al.*, 2006; Matsuoka, 1999; McGowan *et al.*, 2012). Saat ini tidak ada sistem pengumpulan data global yang sistematis untuk insiden HAB, meskipun *database* HAE-DAT (<http://haedat.iode.org/>) (saat ini tersedia untuk wilayah Atlantik Utara dan Pasifik Utara) mencoba untuk mengatasi hal ini. Perkiraan menunjukkan bahwa 60.000 insiden keracunan laut terjadi per tahun dengan tingkat kematian 1,5% (Van Dolah, 2000). Sekitar 20% dari semua wabah penyakit bawaan makanan di Amerika Serikat diakibatkan oleh konsumsi makanan laut, dengan setengahnya disebabkan oleh toksin alga yang terjadi secara alami (Van Dolah, 2000). Namun, banyak insiden, terutama kasus ringan yang tidak dilaporkan.

PSP adalah sindrom keracunan laut yang paling berbahaya, karena tingkat kematian yang tinggi (diperkirakan pada tingkat kematian 15% di 2000 kasus per tahun) (Van Dolah, 2000) dan distribusi geografis yang luas, terjadi di seluruh dunia di boreal hingga tropis dan terjadi di wilayah pesisir sampai ke perairan lepas pantai. Salah satu insiden tunggal yang paling menghancurkan terjadi di Chili dan Argentina pada tahun 1992 (300

kasus, 11 korban meninggal) dan terjadi perluasan jangkauan geografis dari marak alga spesies *Alexandrium catanella* (diketahui ketika nilai toksisitas tertinggi (120.440 mg STX/100 g) tercatat pada kerang (McGowan, 2016). Berulangnya marak alga berbahaya pada tahun 2002 (satu kematian, 30 keracunan) menyebabkan Chili dinyatakan sebagai daerah bencana oleh presiden karena dampak ekonomi yang meluas pada industri kerang. Filipina mungkin telah menderita kerugian yang paling berulang dan berkelanjutan dari PSP, dengan insiden individu menyebabkan 21 kematian pada tahun 1983, dan jumlah kematian kumulatif pada tahun 1989 menjadi 100 orang dengan >2000 penyakit (Hallegraeff, 1993). Dalam hal tingkat kematian, peristiwa keracunan VSP di Jepang mengklaim sebagai yang tertinggi dengan 114 kematian (Grzebyk *et al.*, 1997). Sindrom keracunan lainnya jarang berakibat fatal, meskipun pengecualian termasuk 3 kematian di Kanada Timur pada tahun 1987 akibat ASP, terkait dengan munculnya racun yang baru ditemukan (asam domoat), dan pada beberapa kejadian CFP dapat mengakibatkan kematian jika terlambat diberikan perawatan medis.



Gambar 10.2. Distribusi yang terdokumentasi dari wabah toksin parolitik kerang (PSP) pada tahun 1970 dan 2009, dengan masing-masing titik mewakili kasus ketika tingkat terukur toksin PSP telah dicatat (Sumber gambar: (McGowan, 2016).

Sindrom HAB lainnya lebih jarang dikaitkan dengan kematian manusia, tetapi karena sifatnya yang luas dan sering terjadi, menimbulkan risiko kesehatan manusia yang signifikan. Diperkirakan 10.000-50.000 orang per tahun yang tinggal atau mengunjungi daerah tropis dan subtropis menderita CFP, tetapi kejadian sebenarnya dari CFP tidak diketahui karena tidak dilaporkan (2–10% kasus dilaporkan) (Friedman, 2008). Dari tahun

1960 hingga 1984, lebih dari 24.000 pasien CFP dilaporkan dari Polinesia Prancis; lebih dari enam kali kejadian HAB di perairan Pasifik (Friedman *et al.*, 2008). DSP pertama kali dilaporkan di Jepang pada 1970-an disebabkan oleh organisme *D. fortii* tetapi sejak itu organisme penghasil DSP sering terdeteksi di perairan utara Spanyol, Patagonia, Rumania, Filipina, dan baru-baru ini di Angola dan Laut Adriatik. (Ninčević-Gladan *et al.*, 2008). Insiden brevetoxin aerosol sering terjadi di wilayah Florida (Teluk Meksiko) di mana marak alga dari spesies dinoflagellata (*Karenia brevis*) umumnya terjadi. Namun, munculnya penyakit pernapasan yang sebelumnya tidak diketahui di Selandia Baru (pada 1992-1993, 1998, dan 2007) disebabkan oleh marak alga *Karenia* yang menyebabkan masalah kesehatan dengan 180 orang yang terkena dampak pada tahun 1988 (Chang *et al.*, 2001).

ABS juga dapat menyebabkan kematian pada hewan yang hidup atau berasosiasi dengan lingkungan perairan. Brevetoxins menimbulkan risiko tertentu bagi kehidupan laut karena dilepaskan melalui lisis sel ke dalam kolom air (Brand *et al.*, 2012). Khususnya, 149 manate Florida (*Trichechus manatus latirostris*) yang terancam punah karena keracunan *K. brevis* pada tahun 1966, dan di Selandia Baru bagian tengah pada tahun 1988 terjadi kematian massal kehidupan laut termasuk singa laut karena marak alga spesies *K. brevisulcata*. Kematian ikan yang ekstensif juga terjadi karena keracunan brevetoxin, seperti yang terjadi selama maraca alga dari spesies *Chattonella cf. verruculosa* di Delaware (Watkins *et al.*, 2008), dan pada insiden di India, Jepang, dan Australia (Van Dolah, 2000). Namun, dalam beberapa kasus, kematian organisme laut terjadi karena bioakumulasi toksin pada rantai makanan seperti pada keracunan asam domoat (ASP) yang mematikan >100 pelikan cokelat dan burung kormoran di Monterey Bay, pada tahun 1991, 100 pelikan di Baja California pada tahun 1996 dan beberapa singa laut di Monterey Bay pada tahun 1998 (McGowan, 2016). Bioakumulasi STX (PSP) dikaitkan dengan kematian 14 paus bungkuk (*Megaptera novaeangliae*) pada tahun 1987 (Geraci, 1989).

Kejadian marak alga di Indonesia mulai tahun 1990 dan sejak itu marak alga menjadi perhatian bagi peneliti dan pemerintah. Kejadian marak alga, spesies penyebab dan dampaknya disarikan pada Tabel 10.1.

Tabel 10.1. Dampak marak alga dari spesies dinoflagellata yang pernah terjadi di Perairan Indonesia (Sumber: Asriyana dan Yuliana, 2015)

Tahun Kejadian	Lokasi	Spesies penyebab dan biota terdampak	Dampak
November 1983	Selat Lewotobi, Flores Timur	<i>Pyrodinium bahamense</i> var. <i>compressum</i> Ikan Selar	Keracunan 240 orang meninggal 4 orang
Agustus 1985	Teluk Kao	<i>Pyrodinium bahamense</i> var. <i>compressum</i>	Tidak ada korban tapi ikan langka
Juli 1987	Ujung Pandang	<i>Pyrodinium bahamense</i> var. <i>compressum</i> Kerang-kerangan	4 orang meninggal
Januari 1988	Nuukan, Pulau Sebatik Selatan, Kaltim	<i>Pyrodinium bahamense</i> var. <i>compressum</i> Kerang-kerangan	65 orang keracunan, 2 orang meninggal
April s.d. November 1991	Pantai Lampung Timur, Pulau Pari, Kepulauan Seribu	<i>Trichodesmium erythraeum</i>	Kematian massal udang windu, bandeng, dan biota yang hidup di dasar
Januari 1995	Pantai Binaria Ancol	<i>Noctiluca scintillans</i>	Kematian massal ikan
Juli 1995	Teluk Ambon	<i>Pyrodinium bahamense</i> var. <i>compressum</i> Kerang-kerangan	33 orang keracunan, 2 orang meninggal
Juli 1996	Teluk Ambon	<i>Trichodesmium erythraeum</i>	Ikan langka
Agustus 1966	Teluk Ambon	<i>Noctiluca scintillans</i>	Ikan langka
Oktober 1997	Teluk Ambon	<i>Alexandrium</i> sp	Ikan langka
Oktober s.d. November 1999	Pulau Pari, Kepulauan Seribu	<i>Trichodesmium erythraeum</i>	Ikan langka
September 1999	Perairan Kaltim	<i>Trichodesmium erythraeum</i>	Ikan langka
Mei 1999	Muara Memberamo, Irian Jaya	<i>Trichodesmium erythraeum</i>	Ikan langka
Oktober 1999	Sulawesi Utara	<i>Trichodesmium erythraeum</i>	Ikan langka
November 2004	Teluk Jakarta	<i>Skeletonema</i> dan <i>Noctiluca</i>	Kematian massal ikan-ikan dan biota laut lainnya
Juni 2005	Pantai Ancol Marina	<i>Noctiluca scintillans</i>	Kematian massal ikan-ikan dan biota laut lainnya

C. Proses Terbentuknya Marak Alga

Marak alga terbentuk ketika ada konsentrasi alga yang tinggi dalam area tertentu, yang awalnya disebabkan oleh pertumbuhan populasi alga yang berkelanjutan, dan biasanya disertai dengan beberapa bentuk mekanisme fisik yang mengonsentrasikan sel lebih lanjut (McGowan, 2016). Kebanyakan spesies pembentuk marak alga didominasi spesies fotoautotrofik (mereka menggunakan cahaya dan karbon pada proses fotosintesis) dan ketersediaan cahaya penting. Namun, unsur hara seperti nitrogen (N) dan fosfor (P), selain karbon, juga diperlukan untuk membangun materi seluler, dan terkadang silikon atau besi dapat membatasi pertumbuhan alga. Faktor fisik di dalam air mempengaruhi ketersediaan cahaya dan nutrisi, dan distribusi sel di dalam badan air. Prinsip-prinsip ini mengatur pembentukan HABs di lingkungan air tawar dan laut.

Spesies HAB laut tidak memiliki tingkat pertumbuhan yang lebih tinggi daripada spesies alga lainnya, tetapi menggunakan strategi pertumbuhan oportunistik atau sangat kompetitif untuk mencapai kepadatan tinggi. Misalnya, spesies HAB membentuk koloni gelatin besar (misalnya, *Phaeocystis* haptophyte), marak yang sangat padat (diatom pembentuk koloni) atau racun alelopati (misalnya, *Heterosigma*, *Chattonella*, *Prymnesium*, *Chrysochromulina*, dan *K. mikimotoi*) dapat menyebabkan kematian ikan (Granéli & Johansson, 2003; Hallegraeff, 1993; Smayda & Reynolds, 2001). Sebuah fitur umum dari banyak spesies HAB laut seperti dinoflagellata adalah kemampuan mereka untuk membentuk kista atau tahap istirahat yang dapat bertahan dorman dalam sedimen untuk waktu yang lama, dan berkembang biak dengan cepat ketika kondisi yang menguntungkan (McGowan, 2016). Akibatnya insiden HAB laut biasanya sangat musiman dan berulang di daerah yang sama. Proses pemekatan fisik penting dalam meningkatkan intensitas marak alga (Heisler *et al.*, 2008), terutama untuk taksa yang tumbuh lambat seperti *Karenia* (Brand *et al.*, 2012). Di lingkungan laut, saat pusaran dari laut dalam menyeberang ke perairan dekat pantai yang lebih dangkal, sel-sel alga menjadi lebih terkonsentrasi, dan kejadian *upwelling* menyediakan sumber nutrisi bagi alga (Pitcher & Nelson, 2006). Oleh karena itu, marak alga spesies *K. mikimotoi* di Laut Utara terletak daerah pasang surut

(Holligan, 1981). Pada skala yang lebih kecil, stratifikasi vertikal karena salinitas atau perbedaan kepadatan yang disebabkan oleh suhu di kolom air dapat menyebabkan pembentukan lapisan alga yang sangat terkonsentrasi seperti *Dinophysis cf. acuminata* di perairan pantai Prancis (Gentien *et al.*, 2005), dan *Dinophysis norvegica* di Laut Baltik, yang tumbuh subur di zona termoklin antara permukaan yang lebih hangat dan perairan dasar yang lebih dingin (Gisselson *et al.*, 2002). Muara dan fyord semi-tertutup dengan waktu tinggal yang lama memberikan kondisi ideal bagi sel HAB untuk berkembang. Sistem sirkulasi skala besar juga penting dalam mendorong pembentukan HAB karena mereka dapat mempengaruhi transportasi alga lebih dari ribuan kilometer dan oleh karena itu menentukan lokasi yang terkena dampak (McGowan, 2016).

D. Faktor Lingkungan Pemicu Marak Alga Berbahaya

D.1. Eutrofikasi

Respons ekosistem terhadap eutrofikasi (yaitu, peningkatan biomassa sebagai akibat dari pengayaan nutrisi yang berlebihan) di perairan pesisir adalah kompleks dan tergantung pada konsentrasi makro dan mikronutrien, bentuk kimia dari nutrisi tersebut (organik vs anorganik), rasio dan pasokan nutrisi (Anderson *et al.*, 2002; D. M. Anderson *et al.*, 2008; Glibert & Burkholder, 2011; Heisler *et al.*, 2008; Kudela *et al.*, 2010). Ini semua dapat mempengaruhi pertumbuhan dan tipe fungsional fitoplankton (dinoflagellata, diatom, flagellate, cyanobacteria) serta meningkatkan toksisitas pada spesies HAB toksigenik (Cochlan *et al.*, 2008; Howard *et al.*, 2007; Kudela *et al.*, 2010). Salah satu bukti yang meyakinkan dari studi eutrofikasi adalah bahwa limpasan berbasis lahan dan perubahan terkait pasokan rasio nutrisi (terutama Si:P dan Si:N) jauh dari rata-rata rasio *Redfield* menyebabkan plankton berflagela relatif lebih berlimpah daripada diatom (Smayda, 1997). Pergeseran komposisi komunitas yang dimediasi sumber daya ini didokumentasikan dengan baik (Anderson *et al.*, 2002; Glibert *et al.*, 2006) dan sekarang didukung dengan meningkatnya pengakuan bahwa nutrisi organik dan bentuk nitrogen yang tereduksi seperti urea dapat memicu pertumbuhan fitoplankton dan meningkatkan toksisitas alga beracun (D. Anderson *et al.*, 2002; Glibert *et al.*, 2006; Kudela *et al.*, 2010). Ini penting ketika kita mempertimbangkan

bahwa pupuk nitrogen industri sekarang sebagian besar terdiri dari urea daripada nitrat (Glibert dan Burkholder, 2006; Glibert *et al.*, 2006).

Davidson *et al.*, (2012) menantang alasan dari beberapa studi yang paling kanonik (misalnya, “pasang merah” di Hong Kong; (Hodgkiss & Ho, 1997) yang menghubungkan proses pengayaan nutrisi dengan efek eutrofikasi dan peningkatan HAB (Smayda, 2008). Meskipun agak selektif dalam kritiknya, tinjauan tersebut memberikan ringkasan yang berguna tentang kontrol teoretis pada kinetika serapan nutrisi. Hal ini juga mengingatkan kita pada menerapkan model batasan nutrisi untuk skenario lapangan di mana peran nutrisi organik (Howard *et al.*, 2007) ambang batas sel (Flynn, 2010), *mixotrophy* (Mitra & Flynn, 2010; Stoecker, 1998), konsumsi nutrisi (Roelke *et al.*, 1999), dan kompetisi interspesifik yang membatasi sumber daya masih kurang dipahami. Interaksi stoikiometri nutrisi seluler, pulsa nutrisi eksogen, dan produksi toksin diilustrasikan dengan baik pada *Alexandrium tamarense*, organisme penyebab keracunan kerang paralitik (PSP) yang mungkin memiliki kemampuan yang tinggi untuk penyimpanan fosfor, sehingga mengubah responsnya dengan rasio N:P ambient tergantung pada riwayat nutrisi sebelumnya (Van De Waal *et al.*, 2013).

Terlepas dari kompleksitas fisiologis ini, pemasukan nutrisi dari lingkungan terestrial ke dalam sistem pesisir dan air tawar yang mengalami keterbatasan N dan/atau P terkait langsung dengan perkembangan dan kejadian marak alga (Beman *et al.*, 2005; Glibert *et al.*, 2001, 2006; Paerl *et al.*, 2011). Sejauh mana marak ini bermanifestasi sebagai akumulasi biomassa atau sebagai sumber racun berbahaya tergantung pada respons dan interaksi ekosistem. Misalnya, proliferasi alga sangat diatur oleh tekanan *grazing* dari zooplankton, dan persistensi yang terjadi pada perkembangan marak alga (Gobler *et al.*, 2002; Pitcher *et al.*, 2010; Ryan *et al.*, 2008; Smayda, 2008; Stumpf *et al.*, 2008; Turner & Granéli, 2006). Eutrofikasi dapat memberikan efek tidak langsung pada efisiensi *grazing* zooplankton sehingga pada tingkat nutrisi yang lebih tinggi, kontrol penggembalaan fitoplankton menjadi jenuh (Kemp *et al.*, 2001). Mitra dan Flynn (2006) lebih lanjut menunjukkan bahwa kondisi nutrisi yang tinggi tidak hanya mempromosikan spesies HAB tetapi juga menekan penggembalaan dengan meningkatkan produksi toksin pencegah

pengembalaan, umpan balik positif yang mengintensifkan dampak negatif dari HABs (Sunda *et al.*, 2006). Meskipun kita harus berhati-hati dalam mengimplikasikan peningkatan kejadian HAB khusus untuk eutrofikasi atau perubahan rasio nutrisi dan senyawa nutrisi tertentu, ketersediaan nutrisi sangat mempengaruhi banyak aspek ekologi dari HAB. Pada akhirnya, peneliti perlu mengintegrasikan dinamika nutrisi pada antarmuka daratan, fisika pesisir dan muara, dan interaksi jaring makanan untuk berhasil memodelkan, memprediksi, dan memperkirakan HAB pada perairan pesisir dalam iklim yang berubah (Glibert *et al.*, 2010).

D.2. Perubahan Iklim

Laporan Penilaian Kelima yang baru-baru ini dirilis oleh Panel Antar pemerintah tentang Perubahan Iklim (IPCC) memverifikasi peran laut sebagai penyerap panas utama, menyerap 90 persen peningkatan energi bersih Bumi selama 40 tahun terakhir dengan peningkatan suhu permukaan laut bagian atas kolom air (75 m) hampir 4°C (IPCC, 2013). Meskipun variabilitas internal tetap menjadi pengatur iklim regional yang dominan, pemanasan permukaan laut di atas 100 m sebesar 2°C diperkirakan akan terjadi pada akhir abad kedua puluh satu (Anderson *et al.*, 2012; Hallegraeff, 2010; Moore *et al.*, 2008) meneliti konsekuensi yang diamati dan diharapkan dari pemanasan suhu permukaan laut, tren iklim, dan variabilitas skala besar pada fitoplankton. Konsekuensi ini berkisar dari perubahan fenologi, “kecocokan” dalam jaring makanan laut, proliferasi spesies HAB ke lingkungan baru, adaptasi potensial untuk penyesuaian dalam kondisi fisikokimia, dan perluasan jangkauan dampak dari peningkatan suhu permukaan laut. Suhu yang lebih hangat diproyeksikan memperluas periode musiman di mana fitoplankton dapat tumbuh, sehingga meningkatkan risiko dampak negatif dan paparan racun berbahaya (Moore *et al.*, 2008). Variabilitas siklus dekadal alami seperti *El Niño Southern Oscillation* (ENSO), Osilasi Atlantik Utara, Osilasi Dekadal Pasifik, Osilasi Gyre Pasifik Utara, dan Osilasi Maddene Julian juga dikenal sebagai pengatur produksi primer fitoplankton melalui modulasi atmosfernya—pola bola, pencampuran kolom air, stratifikasi, sirkulasi, dan pengiriman nutrisi permukaan (Barton *et al.*, 2003; Cloern *et al.*, 2010; Di Lorenzo *et al.*, 2008; Waliser *et al.*, 2005). Dengan tidak

adanya data jangka panjang, bagaimanapun, osilasi dekadal dan subdekadal dihubungkan dengan kelimpahan fitoplankton dan komposisi spesies (Jester *et al.*, 2009) dapat menyamakan tren kejadian marak alga berbahaya.

D.3. Pengasaman Laut

Masukan CO₂ antropogenik ke atmosfer melebihi kapasitas penyangga sistem karbonat laut, menyebabkan terganggunya proses kalsifikasi organisme berkapur (Fabry *et al.*, 2008; Feely *et al.*, 2008). Yang lebih berlawanan adalah efek perubahan pCO₂ akuatik ini pada fitoplankton nonkapur. Eksperimen laboratorium menunjukkan peningkatan toksisitas oleh diatom penghasil asam domoat (DA) *Pseudonitzschia multiseri* dan *Pseudo-nitzschia frauda* dan *Alexandrium catenella* penghasil saxitoxin setelah menyimulasikan tingkat pCO₂ yang diproyeksikan dalam kultur semikontinyu (J. Sun *et al.*, 2011; Tatters *et al.*, 2013). Hal ini disebabkan oleh mekanisme yang saat ini tidak dapat dijelaskan terkait dengan pertumbuhan dan produksi toksin. Efeknya perlu diverifikasi dan diperluas ke organisme HAB toksigenik lainnya, mengingat respons multifaktor yang berpotensi mempengaruhi ekosistem perairan. Karena pengasaman laut mengubah keadaan saturasi CO₂, HCO₃⁻, dan CO₃²⁻, hal itu juga akan berinteraksi dengan variabilitas suhu, salinitas, dan konsentrasi nutrisi, yang menyebabkan konsekuensi yang sulit diprediksi untuk fitoplankton (Moore *et al.*, 2008), belum lagi kemungkinan umpan balik biofisik yang dapat meningkatkan emisi gas rumah kaca (Paerl *et al.*, 2011; Woods & Barkmann, 1993). Sementara kita diingatkan bahwa variasi alami pada lingkungan pesisir telah mengekspos fitoplankton ke konsentrasi pH dan pCO₂ jauh melampaui proyeksi jangka panjang untuk laut terbuka (Talmage dan Gobler, 2009), tingkat pH di Arktik, Samudera Selatan, dan pesisir California. sekarang melebihi ambang batas “variabilitas praindustri” (Hauri *et al.*, 2013). Efek sinergis dari pengasaman laut dan eutrofikasi (Cai *et al.*, 2011) pada HABs sangat mempengaruhi sektor perikanan (Waldbusser *et al.*, 2011).

E. Kerentanan Marak Alga Berbahaya

Sebagian besar populasi manusia dunia tinggal di daerah pesisir (sekitar 10% tinggal <10 m di atas permukaan laut pada tahun 2000) (McGranahan *et al.*, 2007) dengan wilayah terpadat di Selatan, Tenggara, dan Asia Timur (Nicholls & Cazenave, 2010). Konsumsi ikan secara global menyediakan 16% dari protein hewani yang dikonsumsi oleh manusia, tetapi meningkat menjadi 26% dari diet di Asia, meningkatkan paparan racun yang ditularkan melalui vektor atau efek ekonomi dari penutupan perikanan (Dewailly & Knap, 2006). Di banyak daerah seperti itu, sumber daya laut sangat penting untuk mata pencaharian dan ekonomi nasional. Misalnya, Filipina memiliki lebih dari 18.000 km garis pantai dengan 7.000 pulau dan lebih dari 70% kotamadyanya terletak di wilayah pesisir. Perikanan adalah ekonomi sektor pertanian terpenting kelima, dan menyumbang 4% dari GNP dengan 40-60% dari total tangkapan ikan yang dicatat oleh penangkapan ikan di pesisir (McGowan, 2016). Perubahan cara penangkapan ikan dalam beberapa dekade terakhir juga telah mengubah kerentanan terhadap paparan HAB. Produksi penangkapan ikan global tetap stabil pada 90 juta metrik ton, sejak tahun 2001, tetapi akuakultur telah berkembang pesat, meningkat sebesar 6,3% per tahun menjadi 59,9 juta metrik ton pada tahun 2011 (McGowan, 2016). Hal ini sebagian disebabkan oleh pertumbuhan popularitas budidaya kerang. Misalnya, sebuah program di Negara Bagian Santa Catarina (Brasil selatan), yang dimulai pada tahun 1989 untuk mempromosikan produksi kerang (*Perna perna*) sebagai alternatif penangkapan ikan rakyat, menghasilkan peningkatan produksi dari 190 menjadi 5000 metrik ton tahun-1 dalam 6 tahun. Namun, Cina sejauh ini merupakan produsen akuakultur terbesar (39% secara global), dengan lebih dari setengah spesies yang dibudidayakan adalah ikan air tawar. Diperkirakan bahwa “penanaman kerang nontradisional yang semakin meningkat (seperti siput bulan, *whelk*, teritip, dll.) dapat meningkatkan masalah kesehatan manusia (McGowan, 2016). Perubahan lebih lanjut dalam beberapa tahun terakhir adalah perluasan pariwisata di sekitar wilayah pesisir, mengekspos komunitas baru terhadap bahaya melalui konsumsi kerang atau ikan karang atau dari menghirup brevetoxins (Backer, 2009). Peningkatan populasi telah meningkatkan permintaan pasokan air permukaan, sementara secara

bersamaan meningkatkan tekanan polusi (Fristachi *et al.*, 2008). Kerentanan terhadap insiden racun air tawar melalui air minum yang terkontaminasi racun HABs paling besar di negara-negara dengan prosedur pengolahan air yang terbatas (W. W. Carmichael *et al.*, 2001). Namun, banyak insiden keracunan ternak terjadi di daerah kering, seperti Australia dan Afrika Selatan di mana akses air terbatas.

Perluasan kejadian HABs selama 60 tahun terakhir, dikonfirmasi oleh catatan sedimen, telah menjadi masalah lingkungan dan bahaya baru bagi manusia (Anderson *et al.*, 2002). Kemungkinan penyebab perluasan HAB laut adalah translokasi global spesies “eksotis” yang terbawa oleh kapal, transportasi dengan kondisi hidrologi dan meteorologi yang berubah, dan pembukaan relung ekologi baru ketika iklim berubah. Sebelum tahun 1970-an peristiwa PSP hanya tercatat di Amerika Utara, Eropa dan Jepang, tetapi sekarang sudah umum di Amerika Selatan, Australia, Asia Tenggara, dan India. Perluasan jangkauan yang terdokumentasi dengan baik adalah penyebaran dinoflagellata *Pyrodinium bahamense* penghasil PSP tropis dari Papua Nugini ke Brunei dan Sabah, dan kemudian Filipina antara tahun 1972 dan 1983 terkait dengan perubahan meteorologi dan hidrologi (McGowan, 2016). Wabah NSP pertama di North Carolina selama El Niño 1987 dianggap sebagai perluasan HABs, tetapi mungkin hanya disebabkan ketika *K. brevis* diangkut oleh Arus Loop di sekitar ujung Florida dan kemudian ke utara yang disebarkan oleh Arus Teluk. Jumlah perluasan distribusi HABs termasuk penyebaran *Gambierodiscus toxicus* ke selatan di sepanjang Pantai Timur Australia (Hallegraeff, 2010) dan pergeseran dominansi spesies *Ceratium* ke Laut Utara (Edwards *et al.*, 2006). Jelas bahwa suhu yang lebih hangat di masa depan akan mempengaruhi distribusi spesies, seperti yang didokumentasikan oleh catatan paleoekologi yang menunjukkan distribusi *Pyrodinium* yang lebih luas selama kondisi yang lebih hangat 50 juta tahun yang lalu (Hallegraeff, 2010). Bukti bahwa proses ini sedang berlangsung berasal dari kemunculan pertama dalam 800.000 tahun diatom *Neodenticula seminae* di Laut Labrador karena berkurangnya es Laut Arktik (Reid *et al.*, 2007). Banyak bukti juga menunjukkan spesies HAB diangkut secara global dalam air ballast kapal, dan meskipun sulit untuk membuktikan peran langsung dalam

pembentukan populasi HAB baru, diperkirakan bahwa pembentukan *Prorocentrum minimum* di Laut Baltik disebabkan oleh translokasi di kapal (Zhang & Dickman, 1999).

Ketika sebuah kapal yang membawa muatan pupuk tenggelam di pelabuhan di Yunani, hal itu menyebabkan terjadinya marak alga berbahaya dari *Alexandrium tamarense*, dan menunjukkan hubungan langsung antara suplai nutrisi dan pertumbuhan alga (McGowan, 2016). Bukti bahwa eutrofikasi adalah penyebab utama ekspansi HAB sudah sangat banyak (Heisler *et al.*, 2008; O'Neil *et al.*, 2012). N dianggap sebagai nutrisi pembatas untuk produktivitas ekosistem laut, sedangkan P membatasi di air tawar, meskipun paradigma ini sekarang sedang dipertentangkan (Howarth & Marino, 2006). Kegiatan manusia (khususnya intensifikasi pertanian dan pembakaran bahan bakar fosil) meningkatkan lebih dari dua kali lipat laju N yang tersedia secara biologis memasuki biosfer terestrial dan tiga kali lipat waktu tempuh rata-rata di perairan sungai, dan ini sangat meningkatkan laju ekspor N ke daerah pesisir (43 Tg N per tahun pada tahun 2000) (Galloway *et al.*, 2008; Paerl *et al.*, 2002; Seitzinger *et al.*, 2010).

Peningkatan populasi alga ditunjukkan oleh korelasi yang kuat antara insiden HAB dan pemuatan nutrisi di Cina dan perairan pesisir AS (McGowan, 2016). Di air tawar, percobaan pemupukan seluruh danau menunjukkan bagaimana pemupukan P dapat secara langsung merangsang pertumbuhan *cyanobacterial*, tetapi ada bukti yang berkembang bahwa N dan P mempengaruhi pembentukan cyano-HAB danau (Leavitt *et al.*, 2006). Pengiriman kedua nutrisi melalui intensifikasi pertanian dan pertumbuhan populasi manusia berkorelasi dengan peningkatan besar pigmen cyano-HAB di sedimen danau Amerika Utara dan Eropa (Bunting *et al.*, 2007; McGowan *et al.*, 2012). Faktor kunci diyakini sebagai pasokan N sebagai urea (bentuk nitrogen yang umum digunakan dalam pupuk), yang dapat menyebabkan peningkatan 200-400% produksi toksin (MCY) di cyanobacteria air tawar (Flynn, 2010). Demikian pula, urea meningkatkan produksi asam domoat pada spesies laut *Pseudonitzschia australis* (Glibert *et al.*, 2006; Howard *et al.*, 2007). Yang penting, dinoflagellata dan spesies HAB lainnya dapat memanfaatkan bahan organik untuk nutrisi dengan menelan bahan terlarut atau partikulat

(mereka *mixotrophic* atau *phagotrophic*), menunjukkan jaring makanan kompleks yang tidak hanya didorong oleh fotoautotrofi, yang dapat meningkatkan ketahanan spesies HAB (Heisler *et al.*, 2008; Nygaard & Tobiesen, 1993; Paerl, 1988).

Selain peran dalam perluasan jangkauan kejadian HABs, perubahan iklim telah dan akan mempengaruhi HABs melalui peningkatan pemanasan, peristiwa cuaca ekstrem, dan naiknya permukaan laut (Hallegraeff, 2010; Patz *et al.*, 2006). Kenaikan muka air laut sebesar 28-98 cm yang diprediksi pada tahun 2100 (IPCC, 2013) akan meningkatkan daerah landas kontinen, yang memiliki kolom air yang stabil dan dangkal yang cocok untuk pembentukan *bloom*. Suhu pemanasan memiliki efek langsung pada spesies HAB dengan meningkatkan laju pertumbuhan, atau memperluas suhu musiman di mana pembentukan HAB terjadi (Barton *et al.*, 2003; Hallegraeff, 2010; Peperzak, 2005). Perubahan curah hujan yang lebih cepat selama peristiwa ekstrem dapat meningkatkan pengangkutan bahan organik terestrial dan mendukung taksa *mixotrophic* seperti Pyrodinium (Azanza & Taylor, 2001), dan karenanya peristiwa HAB sering mengikuti periode curah hujan tinggi (Miller *et al.*, 2006). Curah hujan yang ekstrem dapat menyebabkan fluks nutrisi yang berlebihan dan, ketika diikuti oleh periode cuaca kering, dapat memberikan kondisi yang ideal untuk cyano-HAB (Elliott, 2010). Intensitas angin dapat mempengaruhi transportasi aeolian debu ke lautan, yang menyuburkan dengan mikronutrien dan merangsang HABs (Lenes *et al.*, 2001). Kerusakan akibat badai pada terumbu karang dapat, terkait dengan pemutihan karang, meningkatkan luas permukaan yang tersedia untuk kolonisasi makroalga dan oleh karena itu meningkatkan risiko ciguatera (Hoegh-Guldberg, 1999).

F. Mitigasi Marak Alga Berbahaya

F.1. Metode Flokulasi Menggunakan Tanah Liat

Menurut (M. Sengco, 2009), lempung/tanah liat adalah tanah yang berbutir halus yang bersifat plastisitas bila dicampur dengan air dalam jumlah terbatas. Tanah liat tersusun dari lembaran silika hidro dan alumina yang tersusun dalam struktur kristal berlapis dengan jumlah unsur besi, alkali, dan alkali tanah yang bervariasi. ‘Kelengketan’ kimia (atau

kelengketan) dari permukaan mineral diatur oleh struktur dan komposisi mineral, dan komposisi media berair di sekitarnya. Secara operasional, istilah ‘tanah liat’ mengacu pada fraksi partikel anorganik berukuran antara 0,01 dan 2 μm (M. Sengco, 2009). Lempung mengacu pada mineralogi atau komposisi mineral dari bahan yang terdispersi, tetapi komposisi ukuran partikel tidak disebutkan. Dalam beberapa kasus, istilah lempung digunakan untuk menggambarkan mineral lempung yang sebenarnya, meskipun ukuran dominan dalam sampel melebihi 2 μm . Apalagi sampel yang disebut lempung itu terdiri dari berbagai mineral atau sedimen, yang banyak di antaranya bukan mineral lempung menurut definisi di atas. Untuk tujuan mitigasi HAB istilah lempung akan mengacu pada kelas mineral atau *phyllosilicates* (misalnya, kaolinit, bentonit), yang didefinisikan berdasarkan ukuran (M. Sengco, 2009).

Pada dasarnya, penghilangan sel terjadi melalui flokulasi antara partikel tanah liat dan sel alga, yang mengarah pada pembentukan agregat (atau flok) yang lebih besar dan lebih cepat tenggelam (M. R. Sengco *et al.*, 2001; Yu *et al.*, 1999; Zhi-ming *et al.*, 1994). Saat agregat jatuh melalui kolom air, lebih banyak sel alga dihilangkan melalui *entrainment* (M. Sengco, 2009). Kehilangan sel juga dapat terjadi melalui efek negatif dari kontak fisik antara sel alga dan mineral lempung, yang menyebabkan hilangnya motilitas dan lisis (M. Sengco, 2009) (. Studi terbaru di *flume* menunjukkan bahwa kontak fisik antara sel alga dan partikel mineral dapat menyebabkan hilangnya motilitas dan morfologi sel, terutama pada kecepatan arus yang lebih tinggi (Archambault *et al.*, 2003). Studi *flume* menunjukkan bahwa penghilangan sel terjadi terutama melalui flokulasi dan pengendapan (Archambault *et al.*, 2003; Beaulieu *et al.*, 2005) dengan beberapa efek negatif yang mempengaruhi fungsi sel, motilitas, dan viabilitas. Pada kecepatan arus yang lebih tinggi (misalnya, >13 cm/s), flokulasi dan pengendapan pada awalnya diamati, tetapi agregat dengan cepat terpotong, menyebabkan pelepasan sel yang rendah; namun, kerusakan sel lebih signifikan, yang menyebabkan hilangnya sel bahkan tanpa flokulasi dan pengendapan.

Tanah liat cocok untuk digunakan untuk memitigasi marak alga berbahaya karena penghilangan sel terjadi dengan cepat \pm dalam hitungan menit hingga hitungan jam dan kemungkinan dampak lingkungan

dan ekologi dari penggunaan tanah liat ini diasumsikan minimal karena tanah liat adalah bahan alami (Zhi-ming *et al.*, 1994). Selain itu, tanah liat berlimpah, tersedia, murah dan mudah didapat. Oleh karena itu, tanah liat diuji dan diterapkan di beberapa negara untuk mengatasi HAB.

F.2. Penanganan Marak Alga Berbahaya secara Biologi

F.2.1. Penggunaan Virus

Virus memainkan peran penting dalam penurunan populasi marak alga (Brussaard *et al.*, 1999; Wommack & Colwell, 2000). Brussaard (2004) memberikan gambaran terkini tentang sistem *host* virus, keragaman virus alga, dan peran virus dalam kematian spesies marak alga dan penataan populasi alga (Suttle *et al.*, 1991). Misalnya, virus penting dalam mengurangi biomassa dan mencegah pembentukan biomassa yang tinggi dari marak alga. Virus juga dapat memainkan peran penting dalam transfer energi dan dinamika nutrisi pada sistem perairan. Virus alga memiliki potensi yang kuat untuk digunakan sebagai agen pengendali hayati karena spesifisitasnya (M. Sengco, 2009). Virus juga mengalami proses pembusukan yang cepat di perairan (Fuhrman, 1999).

Virus telah ditemukan di berbagai mikroalga. Suttle dkk. (1991) menjelaskan metode pemekatan virus dalam air laut menggunakan ultrafiltrasi untuk menguji kemampuannya dalam membunuh inang alga. Ditemukan virus yang menyerang *Micromonas pusilla*, *Navicula* sp., dan *Synechococcus* sp. Tarutani *et al.*, (2000) meneliti dampak virus (HaV) pada dinamika raphidophyte, *Heterosigma akashiwo*, di Teluk Hiroshima (Jepang). Dalam studi laboratorium, beberapa isolat HaV diuji pada *H. akashiwo* dan menunjukkan bahwa HaV memiliki beberapa spesifisitas. Lawrence *et al.*, (2001) juga menemukan virus yang menginfeksi *H. akashiwo*. Disebut virus inklusi yang isolasi dari inti sel *Heterosigma akashiwo* (HaNIV), virus terbentuk di nukleus inang 24 jam setelah inokulasi. Dalam 74 jam, 98% sel menunjukkan tanda-tanda infeksi. Belakangan, Tarutani dkk. (2001) mengisolasi virus dari *Heterocapsa circularisquama*, dinoflagellata pembunuh kerang dari perairan pantai Jepang yang mampu menghancurkan beberapa *strain*, tetapi tidak menginfeksi spesies fitoplankton lainnya. Onji dkk. (2000) mengisolasi 18 sampel agen mirip virus dari Funka Bay (Hokkaido, Jepang) yang

menekan pertumbuhan *Alexandrium catenella*, *Gymnodinium mikimotoi* (sekarang *Karenia mikimotoi*), dan *Tetrasetmis* sp. Partikel mirip virus (VLP) juga telah ditemukan di cyanobacterium, *Lynbya majuscula*, di Moreton Bay (Australia). Paparan virus menyebabkan penurunan fluoresensi inang, menurunkan efisiensi fotosintesis dan laju transpor elektron setelah 5 hari terinfeksi virus.

F.2.2. Penggunaan Bakteri

Bakteri dapat mempengaruhi pertumbuhan dan penurunan marak alga (Doucette *et al.*, 1999; Doucetter, 1995). Mereka dapat menyebabkan kematian alga melalui serangan langsung atau pelepasan zat algaecidal (M. Sengco, 2009). Dalam sebuah tinjauan, Mayali & Azam (2004) menyimpulkan bahwa bakteri dapat mempengaruhi penurunan mekar alga. Sejumlah penelitian dan pengamatan telah dilakukan mengenai interaksi antara bakteri algacidal dan spesies pembentuk marak alga. Sebagai contoh, Furuki & Kobayashi (1991) mencatat bahwa bakteri tertentu dapat meningkatkan dan menghambat proliferasi *Chatonella* sp. di Laut Harima (Jepang). Demikian pula, komunitas bakteri alami diisolasi dari *inlet* di Kochi (Jepang) mempengaruhi pertumbuhan dinoflagellata *Gymnodinium nagasakiense* dan diatom *Skeletonema costatum* (Fukami *et al.*, 1991). Yoshinaga *et al.* (1997) mengisolasi 28 *strain* bakteri dari berbagai genera yang dapat membunuh *Gymnodinium mikimotoi* (sekarang *Karenia*) setelah marak alga yang terjadi di Teluk Tanabe (Jepang). Sebagian besar bakteri tidak mempengaruhi beberapa diatom dan dinoflagellata *Alexandrium catenella*, hal ini menunjukkan bahwa bakteri spesifisitasnya tinggi untuk spesies target. Sengco (2009) meneliti kemampuan membunuh beberapa galur *Alteromonas* sp. dan *Cytophaga* sp. terhadap *Chatonella ovata*, *C. verruculosa*, *Alexandrium tamarense*, *Heterocapsa circularisquama*, *Eutreptiella gymnastica*, dan *Oltmannsiellopsis viridis*. Dua dinoflagellata teka (*A. tamarense* dan *H. circularisquama*) relatif tidak terpengaruh dibandingkan dengan spesies lain, hal ini menunjukkan bahwa teka kemungkinan memberikan perlindungan. Dalam laporan terbaru, Sengco, (2009) menemukan bahwa bakteri algaecidal tumbuh pada permukaan makroalga seperti *Ulva* sp. (Chlorophyta) dan *Gelidium* sp. (Rhodophyta). Jumlah bakteri algacidal diperkirakan sekitar 105 hingga

106 per g (berat basah rumput laut). Bakteri ini mematikan spesies *Karenia mikimotoi*, *Fibrocapsa japonica*, dan *Heterosigma akashiwo*. Para penulis mengusulkan pendekatan baru untuk menggunakan flora alami ini untuk mencegah dan mengendalikan pemekaran dengan mengkultur makroalga di sekitar lokasi akuakultur, atau membangun/memulihkan tempat makroalga di sepanjang pantai untuk menyemai air dengan bakteri algacidal.

Di Korea, distribusi dan kematian bakteri algacidal terhadap *Cochlodinium polykrioides* telah diteliti di teluk lokal. Jumlah bakteri ditemukan dalam urutan 102 sampai 103 sel/mL (Park *et al.*, 2002). Satu isolat, *Micrococcus* sp LG-1, menunjukkan tingkat kematian dan selektivitas yang tinggi untuk *C. polykrioides*. Di AS, Doucette *et al.* (1999) melaporkan isolasi dua *strain* bakteri dengan kemampuan membunuh *Gymnodinium breve* (sekarang *Karenia mikimotoi*).

F.2.3. Penggunaan Parasit

Parasit eukariotik (Bruning *et al.*, 1992; Coats *et al.*, 1996; Erard-Le Denn *et al.*, 2000; Norén *et al.*, 1999; Park *et al.*, 2004) telah diidentifikasi sebagai kontrol mikroba penting yang dapat menghambat/menghambat pembentukan mekar, atau memfasilitasi penurunan mekar. Parasit jamur dapat berperan dalam suksesi fitoplankton dengan mencegah atau menunda kemunculan beberapa spesies secara selektif, dan dapat mempengaruhi konsentrasi mekar (Bruning *et al.*, 1992). Dalam satu penelitian, Wetsteyn & Peperzak, (1991) mempelajari infeksi pada dua diatom, *Cocinodiscus concinnus* dan *C. granii*, oleh jamur laut, *Lagenisma coscinodisci*. Tingkat infeksi tertinggi adalah $22,2 \pm 58,3\%$ dan $7,1 \pm 41,9\%$ untuk masing-masing diatom di lapangan. Penelitian ini juga menunjukkan bahwa infeksi jamur dipengaruhi oleh suhu air. Infeksi jamur pada spesies air tawar juga telah diteliti (Holfeld, 1998, 2000).

Dinoflagellata parasit telah lama dianggap memiliki pengaruh signifikan terhadap ekologi dinoflagellata pembentuk marak alga (Coats, 1999). Spesies *Amoebophrya* sangat penting, karena mereka tersebar luas di lingkungan pesisir, dengan infeksi yang dikenal untuk banyak taksa inang dari Eropa, Amerika Utara, Asia, dan Australia (Coats *et al.*, 1996; Coats & Bockstahler, 1994; Fritz & Nass, 1992). *Amoebophrya* spp.

memiliki siklus hidup yang sederhana dan termasuk dinospora infeksi berenang bebas yang menempel pada inang dan menembus membran sel inang, trofon vegetatif yang tumbuh di dalam sel inang, dan tahap vermiform multinukleat multiflagellata yang dilepaskan setelah kematian inang dan mengalami sitokinesis untuk menghasilkan ratusan hingga ribuan dinospora (M. Sengco, 2009). Infeksi mencegah reproduksi inang (Park *et al.*, 2002), berlangsung singkat (2 ± 3 hari, Coats dan Bockstahler, 1994; Coats and Park, 2002), dan selalu mengakibatkan kematian inang. Berdasarkan alasan tersebut membuat parasit ini menjadi kandidat untuk mengendalikan populasi inang. Tingkat infeksi sangat bervariasi, berkisar dari <1 sampai 80% (Fritz dan Nass, 1992; Coats dan Bockstahler, 1994; Coats *et al.*, 1996), tingkat parasitisme yang tinggi biasanya dikaitkan dengan kelimpahan inang yang tinggi. Wabah epidemi *Amoebophrya* telah dikaitkan dengan penurunan marak dinoflagellata di beberapa sistem perairan laut (Coats *et al.*, 1996), dengan perkiraan kematian spesies inang yang diinduksi parasit mulai dari maksimum 8% setiap hari di Teluk Chesapeake (Coats dan Bockstahler, 1994) hingga 54% setiap hari di submuara teluk yang dangkal (Coats *et al.*, 1996).

Parasit lain yang telah diusulkan sebagai agen kontrol biologis yang berpotensi digunakan terutama untuk marak dinoflagellata (*Dinophysis* sp.) adalah *Parvilucifera infectans*, spesies yang terkait dengan dinoflagellata dan *apicomplexans* (Sengco, 2009). Di lapangan, Gisselson *et al.* (2002) melaporkan bahwa 20% dari marak *Dinophysis norvegica* terinfeksi oleh *P. infectans*, yang berkontribusi terhadap penurunan marak alga. Namun, satu kekhawatiran yang mungkin terjadi pada *P. infectans* adalah kurangnya spesifisitas inangnya.

F.2.4. Alga Kompetitif

Spesies alga yang kompetitif mungkin dapat mengendalikan marak alga berbahaya (HAB) jika berhasil bersaing untuk nutrisi yang tersedia, seperti nitrogen atau fosfor. Studi terbaru menunjukkan, bahwa sejumlah spesies pembentuk HAB dapat mengambil keuntungan dari sumber nutrisi organik. Oleh karena itu, pesaing mungkin harus memiliki kemampuan yang sama dengan spesies berbahaya. Sebagai alternatif, beberapa spesies alga menunjukkan kemampuan untuk menghambat atau membunuh

fitoplankton lain (alelopati), baik melalui produksi senyawa atau kontak langsung, seperti mekanisme yang diusulkan untuk aksi bakteri algaecidal. Dalam satu laporan, Sengco (2009) menunjukkan bahwa pertumbuhan *Ptychodiscus brevis* (sekarang *Karenia brevis*) dapat dihambat oleh alga hijau *Nannochloria oculata*. Demikian pula, Schmidt & Hansen (2001) menemukan bahwa *Chrysochromulina polylepsis* dapat mempengaruhi motilitas tujuh spesies dinoflagellata melalui zat alelopati. Lebih lanjut, *C. polylepsis* dapat menurunkan laju pertumbuhan dan kelimpahan berbagai spesies alga dari beberapa kelompok taksonomi dalam kultur, kecuali dinoflagellata spesies *Prorocentrum minimum*. Salah satu contoh alga yang dapat membunuh alga lain melalui kontak langsung adalah spesies Heterocapsa yang merusak *Gymnodinium instriatum* (Uchida *et al.*, 1995). Setelah kontak, *G. instriatum* menjadi tidak bergerak. Setelah itu, sel-sel menjadi berbentuk tidak normal dan akhirnya lisis (mati).

F.2.5. Grazing oleh Zooplankton

Beberapa penelitian telah menunjukkan bahwa tekanan penggembalaan oleh komunitas bentik, terutama organisme *filter-feeder*, dapat menekan pembentukan marak alga (Alpine & Cloern, 1992). Dalam serangkaian percobaan mesocosm, (Cerrato *et al.*, 2004) menunjukkan bahwa penggembalaan oleh quohog utara (kerang keras) *Mercenaria mercenaria* dapat mencegah perkembangan gelombang cokelat (*Aureococcus anophagefferens*).

Penggembala protozoa seperti *Strombidinopsis* sp. dan *Fragilidium cf. mexicanum* (Jeong *et al.*, 2002), *Polykrikos kofoidii* (Matsuyama *et al.*, 1999), dan dinoflagellata heterotrofik lainnya telah diteliti potensinya untuk mengendalikan HAB. Studi tambahan pada *P. kofoidii* dapat mengurangi toksisitas *Gymnodinium catenatum* melalui makan dan kelaparan (Sengco, 2009). Sengco (2009) melaporkan penggunaan kultur massal untuk menumbuhkan volume besar dinoflagellata *Oxyrrhis marina* heterotrofik untuk mengendalikan raphidophyte pembunuh ikan *Heterosigma akashiwo*. Sengco, (2009) menyarankan bahwa penggunaan *mikrograzer* yang dibudidayakan secara massal untuk mengendalikan pertumbuhan alga mungkin bermanfaat karena organisme ini akan menjadi makanan yang cocok untuk tingkat

tropis yang lebih tinggi, dan merespons dengan cepat terhadap marak alga, bahkan dengan jumlah awal yang kecil. Namun, ada beberapa kekhawatiran tentang metode ini. Misalnya, dapat menyebabkan ketidakseimbangan dalam jaring makanan dan ada kekhawatiran mengenai transfer racun alga. Juga, jika penambahan terjadi sebelum marak alga yang ditargetkan, tekanan penggembalaan dapat meningkat pada fitoplankton lain, yang dapat melepaskan spesies marak dari kompetisi.

F.3. Penanganan Marak Alga Berbahaya secara Kimia

F.3.1. Penggunaan Algasida

Di AS, upaya terbaru (dan terakhir) untuk mengendalikan marak alga di laut terjadi pada tahun 1957 ketika tembaga sulfat didispersikan ke udara untuk menangani marak alga dari spesies *Karenia brevis*. Luas area penanganan adalah 41 km², membentang 52 km di sepanjang garis pantai barat Florida. Marak alga untuk sementara dapat dikendalikan tetapi kembali di sebagian besar lokasi dalam beberapa hari. Tetapi marak alga kembali ke konsentrasi yang dapat membunuh ikan dalam waktu 10 ± 14 hari. Studi ini menunjukkan bahwa tembaga sulfat dapat efektif dalam menghancurkan gelombang merah/*red tide* di perairan terbuka, tetapi penanganan tersebut hanya memberikan bantuan sementara. Selain itu, kerusakan tambahan pada spesies yang muncul bersama tidak dinilai selama penelitian, sehingga dampaknya terhadap ekosistem tidak diketahui. Sengco (2009) meneliti 4306 senyawa untuk mematikan spesies marak alga penyebab *red tide*. Sekitar 250 zat ditemukan yang membunuh organisme ketika dikirim 0,40 ppm; namun, ini ditinggalkan karena tingginya biaya bahan kimia.

Jeong *et al.* (2002) meneliti penggunaan natrium hipoklorit (NaOCl) dari elektrolisis air laut terhadap fitoplankton, protista heterotrofik, krustasea planktonik, *finfish*, kerang, dan makroalga. Untuk beberapa dinoflagellata pembentuk marak, konsentrasi total sisa klorin (TRC) yang mematikan yang membunuh 50% organisme (LC50) berkisar antara 57 hingga 157 ppb selama paparan 10 menit dan 30 hingga 106 ppb selama paparan 1 jam. Semua organisme dibunuh dengan c. 500ppb. Studi menyimpulkan bahwa penggunaan NaOCl pada dosis yang sesuai untuk beberapa spesies HAB (yaitu 300 ± 500 ppb selama 10 menit, dan 200 ± 400

ppb selama 1 jam) dapat secara efektif menghilangkan marak alga tanpa merusak serius pada spesies lain yang terjadi bersama, kecuali untuk dinoflagellata heterotrofik. Selanjutnya, metode ini dianggap hemat biaya dan tidak membutuhkan tenaga kerja yang banyak dibandingkan dengan penyebaran tanah liat.

Miyazaki dkk. (1990) dan Ichikawa dkk. (1993) dalam Sengco (2009) menguji pengaruh hidrogen peroksida yang teradsorpsi pada butiran kalsium silikat berpori pada sel dan kista fitoplankton beracun. *Gymnodinium nagasakiense* dibunuh dalam waktu 30 menit pada $4,5 \pm 6$ mg/L (Miyazaki *et al.*, 1990). Kista *Alexandrium tamarense* dan *A. catenella* dibunuh pada konsentrasi 30 mg/L setelah 48 jam (Ichikawa *et al.*, 1993). Demikian juga, kista *Polykrokos schwartzii* gagal berkecambah setelah paparan pada 100 mg/L dalam 48 jam. Hidrogen peroksida telah diusulkan sebagai cara untuk mengobati kista di tangki pemberat kapal, tetapi korosifitasnya mungkin menjadi masalah dalam penggunaan metode ini (McEnnulty *et al.*, 2001).

Sejumlah zat dan ekstrak alami telah terbukti memiliki sifat algaecidal. Daya tarik senyawa ini adalah sifat biodegradable dan biaya produksi yang relatif rendah. Nagayama *et al.* (2003) melaporkan pengaruh phlorotannins dari ganggang cokelat *Ecklonia kurome*, pada *Karenia mikimotoi*, *Cochlodinium polykrikoides*, dan *Chatonella antiqua*. Lebih dari 98% *K. mikimotoi* dan *C. polykrikoides* kehilangan motilitas dan tenggelam setelah 30 menit dengan paparan 150 mg/L ekstrak phlorotannin mentah. Sel-sel kemudian menjadi bulat sampai akhirnya lisis. Spesies lain, *Chatonella antique*, membutuhkan paparan 24 jam agar sel-selnya meledak. Seug-Hak *et al.* (2003)) meneliti pengaruh sophorolipid, ekstrak glikolipid dari jamur *Candida bombicola*, pada empat spesies pembentuk marak alga: *Scrippsiella trochoidea*, *Prorocentrum minimum*, *Cochlodinium polykrikoides*, dan *Heterosigma akashiwo*. Pertumbuhan sel dihambat dengan 5 mg/L ekstrak. Motilitas dipengaruhi di sebagian besar sel dengan 20 mg/L, tanpa pemulihan yang diamati setelah pengobatan. Dalam penelitian serupa, Sun *et al.* (2004) meneliti pengaruh sophorolipid terhadap *Alexandrium tamarense*, *Heterosigma akashiwo*, dan *Cochlodinium polykrikoides*. Motilitas sel pada 90% sel dari ketiga spesies dipengaruhi dengan 10 ± 20 mg/L ekstrak

sophorolipid. Pengobatan menyebabkan ekdisis pada *A. tamarense*, lisis sel pada *H. akashiwo*, dan pembengkakan *C. polykrikoides*.

F.3.2. Penggunaan Jerami *Barley*

Teknik penggunaan jerami *barley* untuk pengendalian alga dikembangkan pada awal 1990-an di Inggris di mana ia banyak digunakan di banyak badan air, termasuk waduk besar dan kanal. Penggunaan metode ini menjadi semakin sering, terutama di Inggris yang digunakan untuk mengontrol pertumbuhan alga air tawar (Barrett *et al.*, 1999; Everall & Lees, 1996). Untuk penanganan marak alga di perairan laut, Terlizzi *et al.* (2002) menegaskan bahwa penghambatan pertumbuhan terjadi pada beberapa spesies alga dengan paparan ekstrak jerami *barley*. Namun, spesies lain menunjukkan stimulasi pertumbuhan dan tidak ada efek untuk yang lain. Demikian juga, Brownlee *et al.* (2003) menemukan bahwa beberapa spesies air tawar dan payau (*Ankistrodesmus falcatus*, *Chlorella capsulata*, *Isochrysis* sp.) dihambat oleh jerami *barley* yang diinkubasi selama 1 bulan. Namun, beberapa stimulasi pertumbuhan diamati pada *Prorocentrum minimum* dengan jumlah kecil ekstrak, sementara tidak ada efek yang ditemukan pada *Cyclotella* sp. dan *Pseudanabaena* sp.

G. Rangkuman

Dampak akibat marak alga berbahaya (HAB) dapat menjadi parah dan menimbulkan kekhawatiran di antara pejabat kesehatan, manajer sumber daya, pemilik bisnis, legislator, dan masyarakat umum. Banyak dampak yang disebabkan oleh racun yang sangat kuat yang dihasilkan oleh beberapa spesies. Racun alga ini telah dikaitkan dengan penyakit dan kematian manusia, pembunuhan besar-besaran ikan dan organisme budidaya, kontaminasi dan larangan pengambilan kerang yang bernilai komersial, dan kematian signifikan invertebrata laut, burung, dan mamalia. `Efek halo' dampak dari pasang merah/*red-tide*, penutupan tempat budidaya kerang, aerosolisasi racun di sepanjang pantai, dan kerusakan daerah pantai dari ikan mati dan membusuk dapat sangat berdampak buruk pada sektor pariwisata dan menyebabkan kesulitan keuangan pada ekonomi lokal.

Strategi pencegahan dan berusaha untuk mengurangi kejadian dan tingkat marak alga telah dilakukan. Contohnya termasuk penempatan yang tepat fasilitas akuakultur jauh dari lokasi rawan HAB, memodifikasi sirkulasi air di daerah di mana aliran terbatas penting dalam pengembangan marak alga khususnya dari kelompok cyanobacteria, mengurangi masukan nutrisi ke perairan pantai dan membatasi introduksi spesies dengan mengatur debit air atau transfer *finfish* dan kerang untuk budidaya. Ketika marak alga benar-benar terjadi, strategi pengendalian menargetkan organisme untuk mengurangi dampaknya dengan membunuh mereka, mencegah pembelahan sel, menghilangkan sel atau memaksa mereka untuk tenggelam dari kolom air. Strategi ini termasuk penggunaan algisida, flokulan, perangkat ultrasonik dan filtrasi. Strategi lain yang sedang diselidiki termasuk penggunaan agen kontrol biologis. Akhirnya, strategi mitigasi berusaha untuk memperbaiki dampak HABs tanpa menangani organisme secara langsung. Sebagian besar strategi manajemen yang saat ini ada di seluruh dunia akan termasuk dalam kategori ini. Beberapa contoh mitigasi HAB termasuk pemantauan sel dan racun, mengembangkan metode yang lebih baik untuk deteksi sel, dan mengoordinasikan sistem respons cepat.

Daftar Pustaka

- Alpine, A. E., & Cloern, J. E. (1992). Trophic interactions and direct physical effects control phytoplankton biomass and production in an estuary. *Limnology and Oceanography*, 37(5), 946–955. <https://doi.org/10.4319/lo.1992.37.5.0946>
- Anderson, D., Glibert, P., & Burkholder, J. (2002). Miller-D-0476-Article-harmful-algal-blooms-and-eutrophication.pdf. In *Estuarine Research* (Vol. 25, Issue 4b, pp. 704–726).
- Anderson, D. M. (2009). Approaches to monitoring, control and management of harmful algal blooms (HABs). *Ocean and Coastal Management*, 52(7), 342–347. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2009.04.006>
- Anderson, D. M., Burkholder, J. M., Cochlan, W. P., Glibert, P. M., Gobler, C. J., Heil, C. A., Kudela, R. M., Parsons, M. L., Rensel, J. E. J., Townsend, D. W., Trainer, V. L., & Vargo, G. A. (2008).

- Harmful algal blooms and eutrophication: Examining linkages from selected coastal regions of the United States. *Harmful Algae*, 8, 39–53. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.08.017>
- Anderson, D. M., Cembella, A. D., & Hallegraeff, G. M. (2012). Progress in understanding harmful algal blooms: Paradigm shifts and new technologies for research, monitoring, and management. *Annual Review of Marine Science*, 4, 143–176. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120308-081121>
- Archambault, M. C., Grant, J., & Bricelj, V. M. (2003). Removal efficiency of the dinoflagellata *Heterocapsa triquetra* by phosphatic clay, and implications for the mitigation of harmful algal blooms. *Marine Ecology Progress Series*, 253, 97–109. <https://doi.org/10.3354/meps253097>
- Asriana dan Yuliana, 2012. *Produktivitas Perairan*. Penerbit Bumi Aksara. Jakarta.
- Auer, M. T., Tomlinson, L. M., Higgins, S. N., Malkin, S. Y., Howell, E. T., & Bootsma, H. A. (2010). Great Lakes Cladophora in the 21st century: Same algae-different ecosystem. *Journal of Great Lakes Research*, 36(2), 248–255. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2010.03.001>
- Azanza, R. V., & Max Taylor, F. J. R. (2001). Are Pyrodinium Blooms in the Southeast Asian region Recurring and Spreading? A view at the end of the Millennium. *Ambio*, 30(6), 356–364. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-30.6.356>
- Backer, L. C. (2009). Impacts of Florida red tides on coastal communities. *Harmful Algae*, 8(4), 618–622. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.11.008>
- Barrett, P. R. F., Littlejohn, J. W., & Curnow, J. (1999). Long-term algal control in a reservoir using barley straw. *Biology, Ecology and Management of Aquatic Plants*, 309–313. https://doi.org/10.1007/978-94-017-0922-4_45
- Barton, A. D., Greene, C. H., Monger, B. C., & Pershing, A. J. (2003). The Continuous Plankton Recorder survey and the North Atlantic Oscillation: Interannual-to Multidecadal-scale patterns of phytoplankton variability in the North Atlantic Ocean. *Progress in*

- Oceanography*, 57(2–4), 337–358. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2003.08.012>
- Beaulieu, S. E., Sengco, M. R., & Anderson, D. M. (2005). Using clay to control harmful algal blooms: Deposition and resuspension of clay/algal flocs. *Harmful Algae*, 4(1), 123–138. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2003.12.008>
- Beman, J. M., Arrigo, K. R., & Matson, P. A. (2005). Agricultural runoff fuels large phytoplankton blooms in vulnerable areas of the ocean. *Nature*, 434(7030), 211–214. <https://doi.org/10.1038/nature03370>
- Brand, L. E., Campbell, L., & Bresnan, E. (2012). *Karenia*: The biology and ecology of a toxic genus. *Harmful Algae*, 14, 156–178. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2011.10.020>
- Brownlee, E. F., Sellner, S. G., & Sellner, K. G. (2003). Effects of barley straw (*Hordeum vulgare*) on freshwater and brackish phytoplankton and cyanobacteria. *Journal of Applied Phycology*, 15(6), 525–531. <https://doi.org/10.1023/B:JAPH.0000004353.15684.25>
- Bruning, K., Lingeman, R., & Ringelberg, J. (1992). Estimating the impact of fungal parasites on phytoplankton populations. *Limnology and Oceanography*, 37(2), 252–260. <https://doi.org/10.4319/lo.1992.37.2.0252>
- Brussaard, C. P. D., Thyrraug, R., Marie, D., & Bratbak, G. (1999). Flow cytometric analyses of viral infection in two marine phytoplankton species, *Micromonas pusilla* (Prasinophyceae) and *Phaeocystis pouchetii* (Prymnesiophyceae). *Journal of Phycology*, 35(5), 941–948. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1999.3550941.x>
- Bunting, L., Leavitt, P. R., Gibson, C. E., McGee, E. J., & Hall, V. A. (2007). Degradation of water quality in Lough Neagh, Northern Ireland, by diffuse nitrogen flux from a phosphorus-rich catchment. *Limnology and Oceanography*, 52(1), 354–369. <https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.1.0354>
- Cai, W. J., Hu, X., Huang, W. J., Murrell, M. C., Lehrter, J. C., Lohrenz, S. E., Chou, W. C., Zhai, W., Hollibaugh, J. T., Wang, Y., Zhao, P., Guo, X., Gundersen, K., Dai, M., & Gong, G. C. (2011). Acidification of subsurface coastal waters enhanced by

- eutrophication. *Nature Geoscience*, 4(11), 766–770. <https://doi.org/10.1038/ngeo1297>
- Carmichael, W. (2008). A world overview—One-hundred-twenty-seven years of research on toxic cyanobacteria—Where do we go from here? *Advances in Experimental Medicine and Biology*, 619, 104–125. https://doi.org/10.1007/978-0-387-75865-7_4
- Carmichael, W. W., Azevedo, S. M. F. O., An, J. S., Molica, R. J. R., Jochimsen, E. M., Lau, S., Rinehart, K. L., Shaw, G. R., & Eaglesham, G. K. (2001). Human fatalities from cyanobacteria: Chemical and biological evidence for cyanotoxins. *Environmental Health Perspectives*, 109(7), 663–668. <https://doi.org/10.1289/ehp.01109663>
- Cerrato, R. M., Caron, D. A., Lonsdale, D. J., Rose, J. M., & Schaffner, R. A. (2004). Effect of the northern quahog *Mercenaria mercenaria* on the development of blooms of the brown tide alga *Aureococcus anophagefferens*. *Marine Ecology Progress Series*, 281, 93–108. <https://doi.org/10.3354/meps281093>
- Chang, F. H., Chiswell, S. M., & Uddstrom, M. J. (2001). Occurrence and distribution of *Karenia brevisulcata* (Dinophyceae) during the 1998 summer toxic outbreaks on the central east coast of New Zealand. *Phycologia*, 40(3), 215–222. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-40-3-215.1>
- Cloern, J. E., Hieb, K. A., Jacobson, T., Sans, B., Di Lorenzo, E., Stacey, M. T., Largier, J. L., Meiring, W., Peterson, W. T., Powell, T. M., Winder, M., & Jassby, A. D. (2010). Biological communities in San Francisco Bay track large-scale climate forcing over the North Pacific. *Geophysical Research Letters*, 37(21), 1–6. <https://doi.org/10.1029/2010GL044774>
- Coats, D. W. (1999). Parasitic life styles of marine dinoflagellates. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 46(4), 402–409. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1999.tb04620.x>
- Coats, D. W., Adam, E. J., Gallegos, C. L., & Hedrick, S. (1996). Parasitism of photosynthetic dinoflagellates in a shallow subestuary of Chesapeake Bay, USA. *Aquatic Microbial Ecology*, 11(1), 1–9. <https://doi.org/10.3354/ame011001>

- COATS, D. W., & BOCKSTAHLER, K. R. (1994). Occurrence of the Parasitic Dinoflagellata *Amoebophrya ceratii* in Chesapeake Bay Populations of *Gymnodinium sanguineum*. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 41(6), 586–593. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1994.tb01520.x>
- Cochlan, W. P., Herndon, J., & Kudela, R. M. (2008). Inorganic and organic nitrogen uptake by the toxigenic diatom *Pseudo-nitzschia australis* (Bacillariophyceae). *Harmful Algae*, 8(1), 111–118. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.08.008>
- Davidson, K., Gowen, R. J., Tett, P., Bresnan, E., Harrison, P. J., McKinney, A., Milligan, S., Mills, D. K., Silke, J., & Crooks, A. M. (2012). Harmful algal blooms: How strong is the evidence that nutrient ratios and forms influence their occurrence? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 115, 399–413. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.09.019>
- Dewailly, É., & Knap, A. (2006). Food from the oceans and human health balancing risks and benefits. *Oceanography*, 19(SPL.ISS. 2), 84–93. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2006.70>
- Di Lorenzo, E., Schneider, N., Cobb, K. M., Franks, P. J. S., Chhak, K., Miller, A. J., McWilliams, J. C., Bograd, S. J., Arango, H., Curchitser, E., Powell, T. M., & Rivière, P. (2008). North Pacific Gyre Oscillation links ocean climate and ecosystem change. *Geophysical Research Letters*, 35(8), 2–7. <https://doi.org/10.1029/2007GL032838>
- Dodds, W. K., Bouska, W. W., Eitzmann, J. L., Pilger, T. J., Pitts, K. L., Riley, A. J., Schloesser, J. T., & Thornbrugh, D. J. (2009). Eutrophication of U. S. freshwaters: Analysis of potential economic damages. *Environmental Science and Technology*, 43(1), 12–19. <https://doi.org/10.1021/es801217q>
- Doucette, G. J., McGovern, E. R., & Babinchak, J. A. (1999). Algicidal bacteria active against *Gymnodinium breve* (Dinophyceae). I. Bacterial isolation and characterization of killing activity. *Journal of Phycology*, 35(6 SUPPL.), 1447–1454. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1999.3561447.x>

- Doucetter, G. J. (1995). Interactions Between Bacteria and Harmful Algae: A Review. *Natural Toxins*, 3, 65–74.
- Duarte, C. M., Conley, D. J., Carstensen, J., & Sánchez-Camacho, M. (2009). Return to Neverland: Shifting baselines affect eutrophication restoration targets. *Estuaries and Coasts*, 32(1), 29–36. <https://doi.org/10.1007/s12237-008-9111-2>
- Edwards, M., Johns, D. G., Leterme, S. C., Svendsen, E., & Richardson, A. J. (2006). Regional climate change and harmful algal blooms in the northeast Atlantic. *Limnology and Oceanography*, 51(2), 820–829. <https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.2.0820>
- Elliott, J. A. (2010). The seasonal sensitivity of Cyanobacteria and other phytoplankton to changes in flushing rate and water temperature. *Global Change Biology*, 16(2), 864–876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01998.x>
- Erard-Le Denn, E., Chrétiennot-Dinet, M. J., & Probert, I. (2000). First report of parasitism on the toxic dinoflagellata *Alexandrium minutum* Halim. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 50(1), 109–113. <https://doi.org/10.1006/ecss.1999.0537>
- Everall, N. C., & Lees, D. R. (1996). The use of barley-straw to control general and blue-green algal growth in a Derbyshire reservoir. *Water Research*, 30(2), 269–276. [https://doi.org/10.1016/0043-1354\(95\)00192-1](https://doi.org/10.1016/0043-1354(95)00192-1)
- Fabry, V. J., Seibel, B. A., Feely, R. A., Fabry, J. C. O., & Fabry, V. J. (2008). Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. *ICE Journal of Marine Science*, 65, 414–432.
- Feely, R. A., Sabine, C. L., Hernandez-Ayon, J. M., Ianson, D., & Hales, B. (2008). Evidence for upwelling of corrosive “acidified” water onto the continental shelf. *Science*, 320(5882), 1490–1492. <https://doi.org/10.1126/science.1155676>
- Flynn, K. J. (2010). Do external resource ratios matter? Implications for modelling eutrophication events and controlling harmful algal blooms. *Journal of Marine Systems*, 83(3–4), 170–180. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2010.04.007>

- Francis, T. B., Wolkovich, E. M., Scheuerell, M. D., Katz, S. L., Holmes, E. E., & Hampton, S. E. (2014). Shifting regimes and changing interactions in the Lake Washington, U.S.A., plankton community from 1962-1994. *PLoS ONE*, *9*(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0110363>
- Friedman, M. A. (2008). Ciguatera Fish Poisoning: Treatment, Prevention and Management. *Marine Drugs*, *6*(3), 456–479. <https://doi.org/10.3390/md20080022>
- Fristachi, A., Sinclair, J. L., Hall, S., Berkman, J. A. H., Boyer, G., Burkholder, J., Burns, J., Carmichael, W., Dufour, A., Frazier, W., Morton, S. L., O'Brien, E., & Walker, S. (2008). Occurrence of cyanobacterial harmful algal blooms workgroup report. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, *619*, 45–103. https://doi.org/10.1007/978-0-387-75865-7_3
- Fritz, L., & Nass, M. (1992). Development of the endoparasitic dinoflagellata *Amoebophrya ceratii* host dinoflagellata species. *Journal of Phycology*, *28*, 312–320.
- Fuhrman, J. A. (1999). Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects. *Nature*, *399*, 541–548. [papers3://publication/uuid/FEC827D4-0FD0-479C-8775-D1EB07B120C0](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10552222/)
- Fukami, K., Nishijima, T., Murata, H., & Doi, S. (1991). Distribution of Bacteria Influential and the Decay of *Gymnodinium nagasakiense* Red Tide and Their Effects on Algal Growth. *Nippon Suisan Gakkaishi*, *57*(12), 2321–2326.
- Furuki, M., & Kobayashi, M. (1991). Interaction between *Chattonella* and bacteria and prevention of this red tide. *Marine Pollution Bulletin*, *23*(C), 189–193. [https://doi.org/10.1016/0025-326X\(91\)90673-G](https://doi.org/10.1016/0025-326X(91)90673-G)
- Galloway, J. N., Townsend, A. R., Erisman, J. W., Bekunda, M., Cai, Z., Freney, J. R., Martinelli, L. A., Seitzinger, S. P., & Sutton, M. A. (2008). Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, *320*(5878), 889–892. <https://doi.org/10.1126/science.1136674>
- Gentien, P., Donaghay, P., Yamazaki, H., Raine, R., Reguera, B., & Osborn, T. (2005). Harmful algal blooms in stratified

- environments. *Oceanography*, 18(SPL.ISS.2), 172–183. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2005.52>
- Geraci, J. R. (1989). Humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) fatally poisoned by dinoflagellata toxin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46(11), 1895–1898. <https://doi.org/10.1139/f89-238>
- Gisselson, L. Å., Carlsson, P., Granéli, E., & Pallon, J. (2002). Dinophysis blooms in the deep euphotic zone of the Baltic Sea: Do they grow in the dark? *Harmful Algae*, 1(4), 401–418. [https://doi.org/10.1016/S1568-9883\(02\)00050-1](https://doi.org/10.1016/S1568-9883(02)00050-1)
- Glibert, P. M., Allen, J. I., Bouwman, A. F., Brown, C. W., Flynn, K. J., Lewitus, A. J., & Madden, C. J. (2010). Modeling of HABs and eutrophication: Status, advances, challenges. *Journal of Marine Systems*, 83(3–4), 262–275. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2010.05.004>
- Glibert, P. M., & Burkholder, J. A. M. (2011). Harmful algal blooms and eutrophication: “strategies” for nutrient uptake and growth outside the Redfield comfort zone. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 29(4), 724–738. <https://doi.org/10.1007/s00343-011-0502-z>
- Glibert, P. M., Harrison, J., Heil, C., & Seitzinger, S. (2006). Escalating worldwide use of urea—A global change contributing to coastal eutrophication. *Biogeochemistry*, 77(3), 441–463. <https://doi.org/10.1007/s10533-005-3070-5>
- Glibert, P. M., Magnien, R., Lomas, M. W., Alexander, J., Tan, C., Haramoto, E., Trice, M., & Kana, T. M. (2001). Harmful algal blooms in the Chesapeake and coastal bays of Maryland, USA: Comparison of 1997, 1998, and 1999 events. *Estuaries*, 24(6), 875–883. <https://doi.org/10.2307/1353178>
- Gobler, C. J., Renaghan, M. J., & Buck, N. J. (2002). Impacts of nutrients and grazing mortality on the abundance of *Aureococcus anophagefferens* during a New York brown tide bloom. *Limnology and Oceanography*, 47(1), 129–141. <https://doi.org/10.4319/lo.2002.47.1.0129>

- Granéli, E., & Johansson, N. (2003). Increase in the production of allelopathic substances by *Prymnesium parvum* cells grown under N-or P-deficient conditions. *Harmful Algae*, 2(2), 135–145. [https://doi.org/10.1016/S1568-9883\(03\)00006-4](https://doi.org/10.1016/S1568-9883(03)00006-4)
- Grzebyk, D., Denardou, A., Berland, B., & Pouchus, Y. F. (1997). Evidence of a new toxin in the red-tide dinoflagellata *Prorocentrum minimum*. *Journal of Plankton Research*, 19(8), 1111–1124. <https://doi.org/10.1093/plankt/19.8.1111>
- Hallegraeff, G. M. (1993). A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia*, 32(2), 79–99.
- Hallegraeff, G. M. (2010). Ocean climate change, phytoplankton community responses, and harmful algal blooms: A formidable predictive challenge. *Journal of Phycology*, 46(2), 220–235. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2010.00815.x>
- Hauri, C., Gruber, N., Vogt, M., Doney, S. C., Feely, R. A., Lachkar, Z., Leinweber, A., McDonnell, A. M. P., & Munnich, M. (2013). Spatiotemporal variability and long-term trends of ocean acidification in the California Current System. *Biogeosciences*, 10(1), 193–216. <https://doi.org/10.5194/bg-10-193-2013>
- Heisler, J., Glibert, P. M., Burkholder, J. M., Anderson, D. M., Cochlan, W., Dennison, W. C., Dortch, Q., Gobler, C. J., Heil, C. A., Humphries, E., Lewitus, A., Magnien, R., Marshall, H. G., Sellner, K., Stockwell, D. A., Stoecker, D. K., & Suddleson, M. (2008). Eutrophication and harmful algal blooms: A scientific consensus. *Harmful Algae*, 8(1), 3–13. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.08.006>
- Hodgkiss, I. J., & Ho, K. C. (1997). Are changes in N:P ratios in coastal waters the key to increased red tide blooms? *Hydrobiologia*, 352(1–3), 141–147. https://doi.org/10.1007/978-94-011-5234-1_14
- Hoegh-Guldberg, O. (1999). Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Marine and Freshwater Research*, 50(8), 839–866.
- Holfeld, H. (1998). Fungal infections of the phytoplankton: Seasonality, minimal host density, and specificity in a mesotrophic lake. *New*

- Phytologist*, 138(3), 507–517. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1998.00126.x>
- Holfeld, H. (2000). Relative abundance, rate of increase, and fungal infections of freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 22(5), 987–995. <https://doi.org/10.1093/plankt/22.5.987>
- Howard, M. D. A., Cochlan, W. P., Ladizinsky, N., & Kudela, R. M. (2007). Nitrogenous preference of toxigenic *Pseudo-nitzschia australis* (Bacillariophyceae) from field and laboratory experiments. *Harmful Algae*, 6(2), 206–217. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2006.06.003>
- Howarth, R. W., & Marino, R. (2006). Nitrogen as the limiting nutrient for eutrophication in coastal marine ecosystems: Evolving views over three decades. *Limnology and Oceanography*, 51(1 II), 364–376. https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.1_part_2.0364
- Hudnell, H. K. (2010). The state of U.S. freshwater harmful algal blooms assessments, policy and legislation. *Toxicon*, 55(5), 1024–1034. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2009.07.021>
- Jeong, H. J., Kim, H. R., Kim, K. I., & Kim, K. Y. (2002). NaOCl produced by electrolysis of natural seawater as a potential method to control marine red-tide dinoflagellate. *Phycologia*, 41(6), 643–656.
- Jester, R., Lefebvre, K., Langlois, G., Vigilant, V., Baugh, K., & Silver, M. W. (2009). A shift in the dominant toxin-producing algal species in central California alters phycotoxins in food webs. *Harmful Algae*, 8(2), 291–298. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.07.001>
- Kemp, W. M., Brooks, M. T., & Hood, R. R. (2001). Nutrient enrichment, habitat variability and trophic transfer efficiency in simple models of pelagic ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 223, 73–87. <https://doi.org/10.3354/meps223073>
- Kling, H. J., Watson, S. B., McCullough, G. K., & Stainton, M. P. (2011). Bloom development and phytoplankton succession in lake winnipeg: A comparison of historical records with recent data. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 14(2), 219–224. <https://doi.org/10.1080/14634988.2011.577722>

- Kudela, R. M., Seeyave, S., & Cochlan, W. P. (2010). The role of nutrients in regulation and promotion of harmful algal blooms in upwelling systems. *Progress in Oceanography*, 85(1–2), 122–135. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2010.02.008>
- Lawrence, J. E., Chan, A. M., Suttle, C. A., & British, I. (2001). A NOVEL VIRUS (HaNIV) CAUSES LYSIS OF THE TOXIC BLOOM-FORMING ALGA We describe a previously unknown virus that causes lysis of the toxic bloom-forming alga *Heterosigma akashiwo* (Hada) Hara et Chihara (Raphido-rus (HaNIV) does not resemble other. *Journal of Phycology*, 222, 216–222.
- Leavitt, P. R., Brock, C. S., Ebel, C., & Patoine, A. (2006). Landscape-scale effects of urban nitrogen on a chain of freshwater lakes in central North America. *Limnology and Oceanography*, 51(5), 2262–2277. <https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.5.2262>
- Lenes, J. M., Darrow, B. P., Catrall, C., Heil, C. A., Callahan, M., Vargo, G. A., Byrne, R. H., Prospero, J. M., Bates, D. E., Fanning, K. A., & Walsh, J. J. (2001). Iron fertilization and the *Trichodesmium* response on the West Florida shelf. *Limnology and Oceanography*, 46(6), 1261–1277. <https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.6.1261>
- Matsuoka, K. (1999). Eutrophication process recorded in dinoflagellata cyst assemblages—A case of Yokohama Port, Tokyo Bay, Japan. *Science of the Total Environment*, 231(1), 17–35. [https://doi.org/10.1016/S0048-9697\(99\)00087-X](https://doi.org/10.1016/S0048-9697(99)00087-X)
- Matsuyama, Y., Miyamoto, M., & Kotani, Y. (1999). Grazing impacts of the heterotrophic dinoflagellata *Polykrikos kofoidii* on a bloom of *Gymnodinium catenatum*. *Aquatic Microbial Ecology*, 17(1), 91–98. <https://doi.org/10.3354/ame017091>
- Mayali, X., & Azam, F. (2004). Algicidal bacteria in the sea and their impact on algal blooms. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 51(2), 139–144. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2004.tb00538.x>
- McEnulty, F., Bax, N. J., Schaffelke, B., & Campbell, M. L. (2001). A review of rapid response options for the control of ABWMAC listed introduced marine pest species and related taxa in Australian

- waters. *CRIMP Technical Report No. 23. SCIRO Marine Research, Hobart*, 23(23), 101.
- McGowan, S. (2016). Algal Blooms. In *Biological and Environmental Hazards, Risks, and Disasters*. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394847-2.00002-4>
- McGowan, S., Barker, P., Haworth, E. Y., Leavitt, P. R., Maberly, S. C., & Pates, J. (2012). Humans and climate as drivers of algal community change in Windermere since 1850. *Freshwater Biology*, 57(2), 260–277. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2011.02689.x>
- McGranahan, G., Balk, D., & Anderson, B. (2007). The rising tide: Assessing the risks of climate change and human settlements in low elevation coastal zones. *Environment and Urbanization*, 19(1), 17–37. <https://doi.org/10.1177/0956247807076960>
- Mehnert, G., Leunert, F., Cirés, S., Jöhnk, K. D., Rucker, J., Nixdorf, B., & Wiedner, C. (2010). Competitiveness of invasive and native cyanobacteria from temperate freshwaters under various light and temperature conditions. *Journal of Plankton Research*, 32(7), 1009–1021. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbq033>
- Miller, W. D., Harding, L. W., & Adolf, J. E. (2006). Hurricane Isabel generated an unusual fall bloom in Chesapeake Bay. *Geophysical Research Letters*, 33(6), 2–5. <https://doi.org/10.1029/2005GL025658>
- Mitra, A., & Flynn, K. J. (2010). Modelling mixotrophy in harmful algal blooms: More or less the sum of the parts? *Journal of Marine Systems*, 83(3–4), 158–169. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2010.04.006>
- Moore, S. K., Trainer, V. L., Mantua, N. J., Parker, M. S., Laws, E. A., Backer, L. C., & Fleming, L. E. (2008). Impacts of climate variability and future climate change on harmful algal blooms and human health. *Environmental Health: A Global Access Science Source*, 7(SUPPL. 2), 1–12. <https://doi.org/10.1186/1476-069X-7-S2-S4>
- Nagayama, K., Shibata, T., Fujimoto, K., Honjo, T., & Nakamura, T. (2003). Algicidal effect of phlorotannins from the brown alga

- Ecklonia kurome on red tide microalgae. *Aquaculture*, 218(1–4), 601–611. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(02\)00255-7](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00255-7)
- Nicholls, K. H., Beaver, J. L., & Estabrook, R. H. (1982). Lakewide odours in Ontario and New Hampshire caused by *Chrysochromulina breviturrita* Nich. (Prymnesiophyceae). *Hydrobiologia*, 96(1), 91–95. <https://doi.org/10.1007/BF00006281>
- Nicholls, R. J., & Cazenave, A. (2010). Sea-level rise and its impact on coastal zones. *Science*, 328(5985), 1517–1520. <https://doi.org/10.1126/science.1185782>
- Ninčević-Gladan, Ž., Skejić, S., Bužančić, M., Marasović, I., Arapov, J., Ujević, I., Bojanić, N., Grbec, B., Kušpilić, G., & Vidjak, O. (2008). Seasonal variability in *Dinophysis* spp. abundances and diarrhetic shellfish poisoning outbreaks along the eastern Adriatic coast. *Botanica Marina*, 51(6), 449–463. <https://doi.org/10.1515/BOT.2008.067>
- Nõges, P., Mischke, U., Laugaste, R., & Solimini, A. G. (2010). Analysis of changes over 44 years in the phytoplankton of Lake Võrtsjärv (Estonia): The effect of nutrients, climate and the investigator on phytoplankton-based water quality indices. *Hydrobiologia*, 646(1), 33–48. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0178-y>
- Norén, F., Moestrup, Ø., & Rehnstam-Holm, A. S. (1999). *Parvilucifera infectans* Noren et Moestrup gen. et sp. nov. (Perkinsozoa phylum nov.): A parasitic flagellate capable of killing toxic microalgae. *European Journal of Protistology*, 35(3), 233–254. [https://doi.org/10.1016/S0932-4739\(99\)80001-7](https://doi.org/10.1016/S0932-4739(99)80001-7)
- Nygaard, K., & Tobiesen, A. (1993). Nutrient limitation. *October*, 38(2), 273–279.
- O’Neil, J. M., Davis, T. W., Burford, M. A., & Gobler, C. J. (2012). The rise of harmful cyanobacteria blooms: The potential roles of eutrophication and climate change. *Harmful Algae*, 14, 313–334. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2011.10.027>
- Paerl, H. W. (1988). Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine, and inland waters. *Limnology and Oceanography*, 33(4part2), 823–843. <https://doi.org/10.4319/lo.1988.33.4part2.0823>

- Paerl, H. W., Dennis, R. L., & Whitall, D. R. (2002). Atmospheric deposition of nitrogen: Implications for nutrient over-enrichment of coastal waters. *Estuaries*, 25(4), 677–693. <https://doi.org/10.1007/BF02804899>
- Paerl, H. W., Hall, N. S., & Calandrino, E. S. (2011). Controlling harmful cyanobacterial blooms in a world experiencing anthropogenic and climatic-induced change. *Science of the Total Environment*, 409(10), 1739–1745. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2011.02.001>
- Paerl, H. W., & Otten, T. G. (2013). Harmful Cyanobacterial Blooms: Causes, Consequences, and Controls. *Microbial Ecology*, 65(4), 995–1010. <https://doi.org/10.1007/s00248-012-0159-y>
- Paerl, H. W., & Paul, V. J. (2012). Climate change: Links to global expansion of harmful cyanobacteria. *Water Research*, 46(5), 1349–1363. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2011.08.002>
- Park, M. G., Cooney, S. K., Yih, W., & Coats, D. W. (2002). Effects of two strains of the parasitic dinoflagellata *Amoebophrya* on growth, photosynthesis, light absorption, and quantum yield of bloom-forming dinoflagellates. *Marine Ecology Progress Series*, 227(Anderson 1997), 281–292. <https://doi.org/10.3354/meps227281>
- Park, M. G., Yih, W., & Coats, D. W. (2004). Parasites and phytoplankton, with special emphasis on dinoflagellata infections. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 51(2), 145–155. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2004.tb00539.x>
- Paterson, A. M., Winter, J. G., Nicholls, K. H., Clark, B. J., Ramcharan, C. W., Yan, N. D., & Somers, K. M. (2008). Long-term changes in phytoplankton composition in seven Canadian Shield lakes in response to multiple anthropogenic stressors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65(5), 846–861. <https://doi.org/10.1139/F08-022>
- Patz, J. A., Olson, S. H., & Gray, A. L. (2006). Climate change, oceans, and human health. *Oceanography*, 19(SPL.ISS. 2), 52–59. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2006.64>

- Peperzak, L. (2005). Future increase in harmful algal blooms in the North Sea due to climate change. *Water Science and Technology*, 51(5), 31–36. <https://doi.org/10.2166/wst.2005.0102>
- Pitcher, G. C., Figueiras, F. G., Hickey, B. M., & Moita, M. T. (2010). The physical oceanography of upwelling systems and the development of harmful algal blooms. *Progress in Oceanography*, 55(1–2), 5–32. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2010.02.002>
- Pitcher, G. C., & Nelson, G. (2006). Characteristics of the surface boundary layer important to the development of red tide on the southern Namaqua shelf of the Benguela upwelling system. *Limnology and Oceanography*, 51(6), 2660–2674. <https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.6.2660>
- Reid, P. C., Johns, D. G., Edwards, M., Starr, M. I., Poulin, M., & Snoeijis, P. (2007). A biological consequence of reducing Arctic ice cover: Arrival of the Pacific diatom *Neodenticula seminae* in the North Atlantic for the first time in 800000 years. *Global Change Biology*, 13(9), 1910–1921. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01413.x>
- Roelke, D. L., Eldridge, P. M., & Cifuentes, L. A. (1999). A model of phytoplankton competition for limiting and nonlimiting nutrients: Implications for development of estuarine and nearshore management schemes. *Estuaries*, 22(1), 92–104. <https://doi.org/10.2307/1352930>
- Roelke, D. L., Grover, J. P., Brooks, B. W., Joanglass, Davidbuzan, Southard, G. M., Lorainefries, Gable, G. M., Schwierzke-Wade, L., Meridithbyrd, & Janetnelson. (2011). A decade of fish-killing *Prymnesium parvum* blooms in Texas: Roles of in flow and salinity. *Journal of Plankton Research*, 33(2), 243–253. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbq079>
- Ryan, J. P., Gower, J. F. R., King, S. A., Bissett, W. P., Fischer, A. M., Kudela, R. M., Kolber, Z., Mazzillo, F., Rienecker, E. V., & Chavez, F. P. (2008). A coastal ocean extreme bloom incubator. *Geophysical Research Letters*, 35(12), 4–8. <https://doi.org/10.1029/2008GL034081>

- Schmidt, L. E., & Hansen, P. J. (2001). *Schmidt, Hansen 01, Chrysochromulina allelopathy.pdf*. 216, 67–81.
- Seitzinger, S. P., Mayorga, E., Bouwman, A. F., Kroeze, C., Beusen, A. H. W., Billen, G., Van Drecht, G., Dumont, E., Fekete, B. M., Garnier, J., & Harrison, J. A. (2010). Global river nutrient export: A scenario analysis of past and future trends. *Global Biogeochemical Cycles*, 24(2), 1–16. <https://doi.org/10.1029/2009GB003587>
- Sengco, M. (2009). Mitigation of effects of harmful algal blooms. In *Shellfish Safety and Quality*. Woodhead Publishing Limited. <https://doi.org/10.1533/9781845695576.2.175>
- Sengco, M. R., Li, A., Tugend, K., Kulis, D., & Anderson, D. M. (2001). Removal of red-and brown-tide cells using clay flocculation. I. Laboratory culture experiments with *Gymnodinium breve* and *Aureococcus anophagefferens*. *Marine Ecology Progress Series*, 210, 41–53.
- Seug-Hak, Baek, Sun, X.-X., Lee, Y., Wang, S.-Y., Han, K.-N., Choi, J.-K., Noh, J.-H., & Kim, E.-K. (2003). Mitigation of harmful algal blooms by sophorolipid. In *Journal of Microbiology and Biotechnology* (Vol. 13, Issue 5, pp. 651–659).
- Smayda, T. J. (1997). Harmful algal blooms: Their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea. *Limnology and Oceanography*, 42(5 II), 1137–1153. https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.5_part_2.1137
- Smayda, T. J. (2008). Complexity in the eutrophication-harmful algal bloom relationship, with comment on the importance of grazing. *Harmful Algae*, 8(1), 140–151. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.08.018>
- Smayda, T. J., & Reynolds, C. S. (2001). Community assembly in marine phytoplankton: Application of recent models to harmful dinoflagellata blooms. *Journal of Plankton Research*, 23(5), 447–461. <https://doi.org/10.1093/plankt/23.5.447>
- Søndergaard, M., Jeppesen, E., Lauridsen, T. L., Skov, C., Van Nes, E. H., Roijackers, R., Lammens, E., & Portielje, R. (2007). Lake restoration: Successes, failures and long-term effects. *Journal of*

- Applied Ecology*, 44(6), 1095–1105. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01363.x>
- Steffensen, D. A. (2008). Cyanobacterial Harmful Algal Blooms: State of the Science and Research Needs, Chapter 37: Economic cost of cyanobacterial blooms. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, 619, 855–865.
- Stoecker, D. K. (1998). Conceptual models of mixotrophy in planktonic protists and some ecological and evolutionary implications. *European Journal of Protistology*, 34(3), 281–290. [https://doi.org/10.1016/S0932-4739\(98\)80055-2](https://doi.org/10.1016/S0932-4739(98)80055-2)
- Stumpf, R. P., Litaker, R. W., Lanerolle, L., & Tester, P. A. (2008). Hydrodynamic accumulation of *Karenia* off the west coast of Florida. *Continental Shelf Research*, 28(1), 189–213. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2007.04.017>
- Sun, J., Hutchins, D. A., Feng, Y., Seubert, E. L., Caron, D. A., & Fu, F. X. (2011). Effects of changing pCO₂ and phosphate availability on domoic acid production and physiology of the marine harmful bloom diatom *Pseudo-nitzschia multiseries*. *Limnology and Oceanography*, 56(3), 829–840. <https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.3.0829>
- Sun, X. X., Choi, J. K., & Kim, E. K. (2004). A preliminary study on the mechanism of harmful algal bloom mitigation by use of sophorolipid treatment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 304(1), 35–49. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2003.11.020>
- Sunda, W. G., Graneli, E., & Gobler, C. J. (2006). Positive feedback and the development and persistence of ecosystem disruptive algal blooms. *Journal of Phycology*, 42(5), 963–974. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00261.x>
- Suttle, C. A., Chan, A. M., & Cottrell, M. T. (1991). Use of ultrafiltration to isolate viruses from seawater which are pathogens of marine phytoplankton. *Applied and Environmental Microbiology*, 57(3), 721–726. <https://doi.org/10.1128/aem.57.3.721-726.1991>
- Tarutani, K., Nagasaki, K., & Yamaguchi, M. (2000). Viral impacts on total abundance and clonal composition of the harmful bloom-

- forming phytoplankton: *Heterosigma akashiwo*. *Applied and Environmental Microbiology*, 66(11), 4916–4920. <https://doi.org/10.1128/AEM.66.11.4916-4920.2000>
- Tatters, A. O., Schnetzer, A., Fu, F., Lie, A. Y. A., Caron, D. A., & Hutchins, D. A. (2013). Short-Versus Long-Term Responses To Changing Co₂ in a Coastal Dinoflagellata Bloom: Implications for Interspecific Competitive Interactions and Community Structure. *Evolution*, 67(7), 1879–1891. <https://doi.org/10.1111/evo.12029>
- Taylor, F. J. R., & Trainer, V. L. (2002). Harmful algal blooms in the PICES region of the North Pacific. *PICES Scientific Report*, 23, 156. <https://pdfs.semanticscholar.org/a051/548eec33f9642f8817c0e12fd005ea00008f.pdf#page=93>
- Trigal, C., Hallstan, S., Johansson, K. S. L., & Johnson, R. K. (2013). Factors affecting occurrence and bloom formation of the nuisance flagellate *Gonyostomum semen* in boreal lakes. *Harmful Algae*, 27, 60–67. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2013.04.008>
- Turner, J. T., & Granéli, E. (2006). on Marine Harmful Algae. *Harmful Algae*, 189.
- Uchida, T., Yamaguchi, M., Matsuyama, Y., & Honjo, T. (1995). The red-tide dinoflagellata *Heterocapsa* sp kills *Gyrodinium aureolum* by cell contact. *Marine Ecology Progress Series*, 118, 301–303.
- Van De Waal, D. B., Tillmann, U., Zhu, M., Koch, B. P., Rost, B., & John, U. (2013). Nutrient pulse induces dynamic changes in cellular C:N:P, amino acids, and paralytic shellfish poisoning toxins in *Alexandrium tamarense*. *Marine Ecology Progress Series*, 493, 57–69. <https://doi.org/10.3354/meps10532>
- Van Dolah, F. M. (2000). Marine algal toxins: Origins, health effects, and their increased occurrence. *Environmental Health Perspectives*, 108(SUPPL. 1), 133–141. <https://doi.org/10.1289/ehp.00108s1133>
- Waldbusser, G. G., Voigt, E. P., Bergschneider, H., Green, M. A., & Newell, R. I. E. (2011). Biocalcification in the Eastern Oyster (*Crassostrea virginica*) in Relation to Long-term Trends in Chesapeake Bay pH. *Estuaries and Coasts*, 34(2), 221–231. <https://doi.org/10.1007/s12237-010-9307-0>

- Waliser, D. E., Murtugudde, R., Strutton, P., & Li, J. L. (2005). Subseasonal organization of ocean chlorophyll: Prospects for prediction based on the Madden-Julian Oscillation. *Geophysical Research Letters*, *32*(23), 1–4. <https://doi.org/10.1029/2005GL024300>
- Watson, S. B., Brownlee, B., Satchwill, T., & McCauley, E. (1999). The use of solid phase microextraction (SPME) to monitor for major organoleptic compounds produced by chrysophytes in surface waters. *Water Science and Technology*, *40*(6), 251–256. [https://doi.org/10.1016/S0273-1223\(99\)00565-X](https://doi.org/10.1016/S0273-1223(99)00565-X)
- Watson, S. B., Satchwill, T., Dixon, E., & McCauley, E. (2001). Under-ice blooms and source-water odour in a nutrient-poor reservoir: Biological, ecological and applied perspectives. *Freshwater Biology*, *46*(11), 1553–1567. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00769.x>
- Watson, S. B., Satchwill, T., & McCauley, E. (2001). Drinking water taste and odour: a chrysophyte perspective. In *Nova Hedwigia Beiheft* (Vol. 122, pp. 119–146). <http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:Drinking+water+taste+and+odour:+a+chrysophyte+perspective#0>
- Watson, S. B., Whitton, B. A., Higgins, S. N., Paerl, H. W., Brooks, B. W., & Wehr, J. D. (2015). Harmful Algal Blooms. In *Freshwater Algae of North America: Ecology and Classification*. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385876-4.00020-7>
- Wetsteyn, L. P. M. J., & Peperzak, L. (1991). Field observations in the Oosterschelde (The Netherlands) on *Coscinodiscus concinnus* and *Coscinodiscus granii* (Bacillariophyceae) infected by the marine fungus *Lagenisma coscinodisci* (Oomycetes). *Hydrobiological Bulletin*, *25*(1), 15–21. <https://doi.org/10.1007/BF02259584>
- Wommack, K. E., & Colwell, R. R. (2000). Virioplankton: Viruses in Aquatic Ecosystems. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, *64*(1), 69–114. <https://doi.org/10.1128/mubr.64.1.69-114.2000>

- Woods, J., & Barkmann, W. (1993). The plankton multiplier-positive feedback in the greenhouse. *Journal of Plankton Research*, *15*(9), 1053–1074. <https://doi.org/10.1093/plankt/15.9.1053>
- Yoshinaga, I., Kawai, T., & Ishida, Y. (1997). Analysis of Algicidal Ranges of the Bacteria Killing the Marine Dinoflagellata *Gymnodinium mikimotoi* Isolated from Tanabe Bay, Wakayama Pref., Japan. *Fisheries Science*, *63*(1), 94–98. <https://doi.org/10.2331/fishsci.63.94>
- Yu, Z., Sun, X., Song, X., & Zhang, B. (1999). Clay surface modification and its coagulation of red tide organisms. *Chinese Science Bulletin*, *44*(7), 617–620. <https://doi.org/10.1007/BF03182721>
- Zhang, F., & Dickman, M. (1999). Mid-ocean exchange of container vessel ballast water. 1: Seasonal factors affecting the transport of harmful diatoms and dinoflagellates. *Marine Ecology Progress Series*, *176*, 243–251. <https://doi.org/10.3354/meps176243>
- Zhi-ming, Y., Jing-zhong, Z., & Xi-nian, M. (1994). Application of clays to removal of red tide organisms II. Coagulation of different species of red tide organisms with montmorillonite and effect of clay pretreatment. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, *12*(4), 316–324. <https://doi.org/10.1007/BF02850491>

GLOSARIUM

- Aerosol:** Secara teknis merujuk pada partikel padat yang ada di udara (juga disebut abu atau partikulat) maupun tetesan cair
- Alelopati:** Suatu fenomena alam di mana suatu organisme memproduksi dan mengeluarkan suatu senyawa biomolekul (disebut alelokimia) ke lingkungan dan senyawa tersebut memengaruhi perkembangan dan pertumbuhan organisme lain di sekitarnya
- Algasida:** Bahan kimia untuk membunuh alga
- Amnesic Shellfish Poisoning (ASP)*:** satu-satunya keracunan kerang yang disebabkan oleh diatom
- Anisogami:** Keadaan yang melibatkan peleburan gamet-gamet yang berlainan ukuran dan/atau motilitasnya.
- Anoksia:** Kondisi tanpa oksigen
- Antibiotik:** Jenis obat yang digunakan untuk mengatasi infeksi bakteri
- Asam dioksirebonukleat (DNA):** Polimer yang terdiri dari dua rantai polinukleotida yang melingkari satu sama lain untuk membentuk heliks ganda yang membawa instruksi genetik untuk pengembangan, fungsi, pertumbuhan, dan reproduksi semua organisme dan virus
- Asam Ribonukleat (RNA):** Asam nukleat yang ada di semua sel hidup yang memiliki kesamaan struktural dengan DNA
- Asetolisis:** Tambahan untuk hidrolisis asam, di mana ikatan glikosidik polisakarida terputus
- Ataksia:** Gangguan gerak tubuh yang disebabkan oleh masalah di otak
- Autoklaf:** Alat pemanas tertutup yang digunakan untuk mensterilisasi suatu benda menggunakan uap bersuhu dan bertekanan tinggi (1210C, 15 lbs) selama kurang lebih 15 menit
- Biodegradasi:** Proses di mana bahan organik diuraikan oleh enzim yang dihasilkan oleh organisme hidup

- Biogeografi:** Cabang dari biologi yang mempelajari tentang keanekaragaman hayati berdasarkan ruang dan waktu
- Biomarker:** Indikator terukur dari beberapa keadaan atau kondisi biologis
- Biosfer:** Lapisan bumi yang dapat dihuni atau ditinggali oleh makhluk hidup untuk melangsungkan hidupnya
- Biosintesis:** Suatu proses banyak-tahap, yang dikatalisis-enzim di mana substrat diubah menjadi produk yang lebih kompleks dalam organisme hidup
- Ciguetera Fish Poisoning (CFP):** Penyakit bawaan makanan yang disebabkan oleh makan ikan karang yang dagingnya terkontaminasi racun tertentu
- Cretaceous:** Periode antara 145,5 dan 65,5 juta tahun yang lalu,* periode terakhir Era Mesozoikum, setelah Jurassic dan berakhir dengan kepunahan dinosaurus
- Dehidrogenase:** Enzim yang mengatalisis penghilangan atom hidrogen dari molekul tertentu, terutama dalam reaksi berantai transpor elektron respirasi sel bersama dengan koenzim NAD dan FAD
- Depolarisasi:** Keadaan di mana saraf sedang menjalankan rangsang
- Diarre Shellfish Poisoning (DSP):** Keracunan yang disebabkan oleh toksin Okadaic acid
- Dinokaryon:** Sebuah badan yang mengandung enzim luciferase yang bertanggung jawab dalam fenomena bioluminesensi
- Dinosporin:** suatu makromolekul, senyawa organik yang sangat resisten yang membentuk atau sebagian membentuk, dinding penutup kista dinoflagellata berdinding organik yang dapat memfosil
- Dioecious:** Organisme yang memiliki kelamin jantan dan betina yang terpisah
- Disartria:** Kondisi yang terjadi saat otot-otot yang digunakan untuk berbicara terlalu lemah atau kesulitan mengendalikannya
- Disfagia:** Gejala kesulitan menelan makanan
- Eksogenik:** Merupakan proses yang berasal dari luar
- Ektoparasit:** Parasit yang hidup di luar tubuh inangnya
- Elektroforesis:** Gerakan partikel terdispersi relatif terhadap fluida di bawah pengaruh medan listrik yang seragam secara spasial

- Endemisisme:** Gejala yang dialami oleh organisme untuk menjadi unik pada satu lokasi geografi tertentu, seperti pulau, lungkang (*niche*), negara, atau zona ekologi tertentu
- Endogenik:** Merupakan proses pembentukan dengan tenaga dari dalam bumi itu sendiri
- Endosimbiosis:** Organisme yang hidup di dalam tubuh atau sel organisme lain dalam hubungan saling menguntungkan
- Epiteka:** Cangkang diatom yang terletak di bagian atas/luar, yang menutup cangkang bawah (dalam)
- Eukariotik:** Kelompok makhluk hidup yang memiliki organel yang dilapisi oleh membran
- Eutrofikasi:** Merupakan masalah lingkungan hidup yang diakibatkan oleh limbah fosfat (PO_4^{3-}), khususnya dalam ekosistem air tawar
- Excystment:** Proses keluar dari kista
- Fagotrofik:** Cara makan organisme dengan menelan sel atau partikel makanan dan melennya dalam vakuola fagositik
- Filogenetik:** Cabang dari filogeni yang menganalisis perbedaan molekul genetik yang dapat diturunkan, terutama dalam urutan DNA, untuk mendapatkan informasi tentang hubungan evolusi organisme
- Flagella:** Alat gerak berbentuk cambuk pada sejumlah organisme bersel satu.
- Flokulasi:** Proses pembentukan flok pada pengadukan lambat untuk meningkatkan saling hubung antar partikel yang goyah sehingga meningkatkan penyatuannya (aglomerasi)
- Fosfatase:** Enzim yang membuang gugus fosfat dari substratnya dengan menghidrolisis asam fosforat monoester
- Fosforilase:** Enzim yang terdapat dalam otot dan hati yang mengatalisis pengubahan glikogen menjadi glukosa-1-fosfat.
- Fosil:** Benda-benda yang diawetkan dalam *amber*, rambut, kayu yang membatu, minyak, batu bara, dan sisa-sisa DNA
- Fotoautotrof:** Organisme yang melakukan fotosintesis untuk memperoleh energi. Mereka memanfaatkan energi dari cahaya matahari untuk mengubah dioksida dan air menjadi bahan organik yang akan digunakan dalam fungsi-fungsi sel seperti biosintesis dan respirasi

Fotoperiode: Meliputi panjang hari dan pengetahuan tentang musim, serta kondisi iklim) memiliki peranan yang penting bagi hewan

Fotosintesis: Suatu proses biokimia pembentukan karbohidrat dari bahan anorganik yang dilakukan oleh tumbuhan, terutama tumbuhan yang mengandung zat hijau daun, yaitu klorofil

Fukosantin: Merupakan pigmen warna oranye atau karotenoid terbesar dari makroalga cokelat

Genom: Keseluruhan informasi genetik yang dimiliki suatu sel atau organisme, atau khususnya keseluruhan asam nukleat yang memuat informasi tersebut

Granular: Memiliki banyak bagian kecil dan berbeda

Gugus alifatik: Senyawa organik yang tidak mempunyai sifat aromatik

Gugus aromatik: Suatu jenis senyawa hidrokarbon yang berbentuk siklik

Haptofit: Salah satu divisi dari alga

Heterotrofik: Organisme yang membutuhkan senyawa organik di mana karbon diekstrak untuk pertumbuhannya.

Hipnozgot: Kista istirahat akibat fusi seksual; umumnya berdinding tebal

Hipoteka: Cangkang diatom yang terletak di bagian bawah/dalam

Hologamet: Gamet yang berukuran sama dengan induknya

Holoplanktonik: Organisme yang planktik untuk seluruh siklus hidupnya

Imunosorben: Berkaitan dengan atau menunjukkan teknik yang memanfaatkan penyerapan antibodi oleh preparat antigen yang tidak larut

Isobarik: Merupakan proses perubahan sistem pada tekanan tetap

Isogami: Penyatuan dua gamet yang secara morfologis tidak berbeda, yaitu tidak terdiferensiasi dalam makro dan mikrogamet

Isolat: Merupakan indikator tingkat kesuburan suatu perairan yang digunakan untuk memonitor kualitas perairan

Isomer: Molekul-molekul dengan rumus kimia yang sama (dan sering dengan jenis ikatan yang sama), tetapi memiliki susunan atom yang berbeda

Isotop: Dua atau lebih jenis atom yang memiliki nomor atom (jumlah proton dalam inti mereka) yang sama dan posisi dalam tabel periodik

Jurasik: Periode geologi dan sistem stratigrafi yang membentang dari akhir Periode Trias 201,3 juta tahun yang lalu (Mya) hingga awal Periode Kapur, sekitar 145 Mya

Karboksilase: Sebuah reaksi kimia di mana gugus asam karboksilat diproduksi dengan memperlakukan substrat dengan karbon dioksida

Karotenoid: Pigmen organik yang ditemukan dalam kloroplas dan kromoplas tumbuhan dan kelompok organisme lainnya seperti alga

Kerentanan: Hasil dari kondisi dan proses yang dipengaruhi dari bahaya yang berasal dari alam, bencana teknologi, atau kondisi ekstrem tertentu

Klorin: Unsur kimia dengan simbol Cl dan nomor atom 17

Kloroplas: Bagian dari plastid yang mengandung klorofil

Kontaminasi: Keberadaan suatu konstituen, ketidakmurnian, atau elemen lain yang dapat merusak, mengganggu, menginfeksi, atau membuat tidak layaknya suatu material, objek fisis, lingkungan hidup, tempat kerja, dll.

Korteks: Bagian terluar dari batang atau akar tumbuhan yang dibatasi di bagian luar oleh epidermis dan di bagian dalam oleh endodermis

Kosmopolitan: Organisme yang dapat hidup dan berkembang di seluruh dunia

Kromosom: Sebuah molekul DNA panjang yang mengandung sebagian atau seluruh materi genetik suatu organisme

Kronobiologi: Gerakan partikel terdispersi relatif terhadap fluida di bawah pengaruh medan listrik yang seragam secara spasial

Lensa objektif: *Lensa* mikroskop berupa *lensa* cembung dengan jarak fokus yang lebih pendek daripada *lensa* ocular

Lensa okuler: Lensa mikroskop yang berfungsi untuk memperbesar bayangan objek yang ia terima dari lensa objektif

Meiosis: Salah satu jenis pembelahan sel yang terjadi pada organisme yang bereproduksi secara seksual untuk memproduksi sel gamet

Microarray: Alat laboratorium yang digunakan untuk mendeteksi ekspresi ribuan gen secara bersamaan

Mitokondria: Organel dengan membran ganda yang ditemukan pada sebagian besar organisme eukariotik

- Mixotrofik:** Organisme yang dapat menggunakan campuran berbagai sumber energi dan karbon, alih-alih memiliki mode trofik tunggal pada kontinum dari autotrofi lengkap di satu ujung ke heterotrofi di ujung lainnya
- Monofiletik:** kelompok organisme dengan nenek moyang yang sama dan semua keturunan dalam takson tersebut tanpa terkecuali
- Motil:** Memiliki kemampuan bergerak
- Motilitas:** Kemampuan suatu organisme untuk bergerak secara independen, menggunakan energi metabolik
- Nematokis:** Alat penyengat pada karang api
- Neritik:** Merupakan bagian lautan yang relatif dangkal sebelum batas landas kontinen, dengan kedalaman sekitar 200 meter (660 ft)
- Neuroblastoma:** Kanker langka yang berkembang dari neuroblast atau sel-sel saraf yang belum matang
- Neurotransmitter:** Pembawa pesan kimia yang tubuh Anda tidak dapat berfungsi tanpanya
- Nukleus:** Organel sel yang berfungsi mengatur seluruh kegiatan sel
- Oksigenase:** Enzim yang memungkinkan organisme dapat memanfaatkan oksigen
- Oligotrofik:** Perairan yang kandungan unsur haranya rendah, oksigen terlarut tinggi, tanpa stratifikasi kolom air yang jelas.
- Osilasi:** Variasi periodik terhadap waktu dari suatu hasil pengukuran
- Overwintering:** Proses di mana beberapa organisme melewati atau menunggu musim dingin, atau melewati periode tahun ketika kondisi “musim dingin” (suhu dingin atau di bawah nol, es, salju, persediaan makanan terbatas) membuat aktivitas normal atau bahkan bertahan hidup
- Palaeontologi:** Disiplin ilmu yang mempelajari mengenai sejarah kehidupan di bumi dan tanaman serta hewan purba berdasarkan fosil yang ditemukan di bebatuan
- Paraphyletik:** Sekelompok ukuran dan peringkat sistematis apa pun yang berasal dari satu nenek moyang yang sama
- Pelikel:** Membran tipis sebagai pelindung, seperti pada protozoa tertentu
- Peptida:** Merupakan molekul yang terbentuk dari dua atau lebih asam amino

- Peridinin:** Apocarotenoid pemanen cahaya, pigmen yang terkait dengan klorofil dan ditemukan di kompleks pemanenan cahaya peridinin-klorofil-protein (PCP) di dinoflagellata
- Periode ordovisium:** Suatu periode pada era Paleozoikum yang berlangsung antara $488,3 \pm 1,7$ hingga $443,7 \pm 1,5$ juta tahun lalu
- Peroksida:** Kelompok senyawa yang memiliki ikatan tunggal oksigen-oksigen
- Planozigot:** Zigot yang motil
- Plastid:** Organel membran ganda yang ditemukan dalam sel tumbuhan dan alga
- Poliferasi:** Fase sel saat mengalami pengulangan siklus sel tanpa hambatan
- Polikarbonat:** Suatu kelompok polimer termoplastik, mudah dibentuk dengan menggunakan panas
- Polimer:** Rantai berulang dari atom yang panjang, terbentuk dari pengikat yang berupa molekul identik yang disebut monomer
- Poliploidi:** Kondisi pada suatu organisme yang memiliki set kromosom (genom) lebih dari sepasang
- Proterozoikum:** Kurun waktu yang mewakili suatu periode sebelum merebaknya kehidupan kompleks pertama di muka Bumi.
- Protista:** Mikroorganisme eukariota yang bukan hewan, tumbuhan, atau fungus
- Psycrophilic:** Organisme ekstrofilik yang mampu tumbuh dan berkembang biak pada suhu rendah, mulai dari -20°C (-4°F) hingga 20°C (68°F)
- Rhodopsin:** Pigmen yang ada di sel fotoreseptor dari organ retina yang bertanggung jawab terhadap persepsi cahaya
- Ribosom:** Organel ukuran kecil dan padat yang terdapat dalam sel dan berperan sebagai tempat sintesis protein
- Rubisco:** Merupakan enzim dengan empat gugus polipeptida besar yang mirip dan empat gugus polipeptida kecil yang juga mirip satu sama lain
- Sekuensing:** Penentuan struktur primer (atau sekuens primer) rantai biopolimer tak bercabang
- Sel vegetatif:** Sel yang tumbuh normal

Selulosa: Bio polisakarida yang dihasilkan oleh sitoplasma sel tanaman yang membentuk dinding sel.

Sinergis: Suatu bentuk dari sebuah proses atau interaksi yang menghasilkan suatu keseimbangan yang harmonis sehingga bisa menghasilkan sesuatu yang optimum

Singulum: Struktur berbentuk seperti sabut

Sitoplasma: Bagian sel yang terbungkus membran plasma

Sitoskeleton: Jaring berkas-berkas protein yang menyusun sitoplasma dalam sel

Sitostome: Bagian dari sel khusus untuk fagositosis, biasanya dalam bentuk corong atau alur yang didukung mikrotubulus

Sonikasi: Merupakan teknologi yang memanfaatkan gelombang ultrasonik.

Spasial: Sesuatu yang berkaitan dengan ruang atau tempat

Sporopollenin: Salah satu polimer biologis yang paling lembam secara kimia

Stereokimia: studi mengenai molekul-molekul dalam ruang tiga dimensi, yakni bagaimana atom-atom dalam sebuah molekul ditata dalam ruangan satu relatif

Stratifikasi: Pelapisan kolom air

Toksin: Sebuah zat beracun yang diproduksi di dalam sel atau organisme hidup

Toksisitas: Zat beracun biologis meliputi bakteri dan virus yang dapat menciptakan penyakit di dalam organisme hidup

Transkripsi: Pembuatan RNA terutama mRNA dengan menyalin sebagian berkas DNA oleh enzim RNA polymerase

Translokasi: Pemindahan makanan dalam tumbuhan dari tempat pembuatan atau penyimpanan ke tempat yang memerlukannya

Trikokista: Salah satu dari banyak struktur seperti batang kecil, masing-masing berisi filamen menonjol, ditemukan di dekat permukaan ciliates dan dinoflagellata.

Ultrasonik adalah suara atau getaran dengan frekuensi yang terlalu tinggi untuk bisa didengar oleh manusia, yaitu kira-kira di atas 20 kHz.

Upwelling: Proses di mana air dingin yang dalam naik ke permukaan

Vesikel: Sebuah ruang pada sel yang dikelilingi oleh membran sel

Zigospora: Hasil peleburan antara gametangium yang sama/berbeda

Zoospora: Merupakan spora berflagela (spora kembara) yang dapat bergerak

Zooxantella: Alga bersel satu yang hidup di dalam jaringan tubuh karang batu.

PROFIL PENULIS



Nita Rukminasari, S.Pi., M.P., Ph.D. lahir di Cianjur 29 Desember 1969. Lulus S-1 tahun 1993 pada Jurusan Perikanan, Fakultas Pertanian, Universitas Padjadjaran, Bandung. Tahun 1997 melanjutkan pendidikan ke Sekolah Pascasarjana Universitas Hasanuddin dan meraih gelar Magister Pertanian (M.P.) tahun 1999 pada Program Studi Sistem-Sistem Pertanian. Sejak 1998 sampai sekarang bekerja sebagai tenaga edukatif pada Fakultas Ilmu Kelautan dan Perikanan, Universitas Hasanuddin di mata kuliah Planktonologi, Limnologi, Produktivitas Perairan, Dasar-Dasar Pengelolaan Sumberdaya Perikanan, Ekologi Perairan, Metode Penelitian dan Penulisan Ilmiah, Pengolahan Data Perikanan, Biologi Krustase Kawasan Wallacea. Tahun 2002 melanjutkan studi S-3 di School of Environmental and Life Science, The University of Newcastle, Australia dan dapat beasiswa dari AusAID serta meraih gelar doctor pada tahun 2008. Sejak tahun 2010–2015 penulis beberapa kali mendapatkan beasiswa untuk mengikuti program *visiting research* dan *postdoc* di beberapa universitas di luar negeri seperti, Australia, Amerika, Malaysia, Belgia, dan Swedia dari beberapa beasiswa ternama seperti Fulbright, Erasmus Mundus Lotus Program, Erasmus Mundus AREAS Program dan Beasiswa Kemenristekdikti.

Buku-buku yang membahas tentang fitoplankton, zooplankton, keanekaragaman dan permasalahan yang ditimbulkan sampai saat ini masih sangat kurang. Dengan hadirnya buku ini diharapkan para pembaca terutama yang bergerak di bidang sumber daya perairan dapat dengan mudah mengenali dan memahami semua aspek tentang dinoflagellate.

Buku ini terdiri dari 10 bab yang membahas tentang dinoflagellata meliputi aspek biologi, keragaman, peran ekologi dan permasalahannya. Bab 1 membahas tentang biologi dinoflagellate, bab 2 mengenai taksonomi dinoflagellate, bab 3 menjelaskan tentang kista dinoflagellate, bab 4 mengenai evolusi dinoflagellate, bab 5 berisi keragaman dan distribusi dinoflagellate, bab 6 tentang proteomik dinoflagellate, bab 7 membahas kultur dinoflagellate, bab 8 mengenai beberapa jenis racun dan aspek biologi dinoflagellata beracun, bab 9 berisi cara penanganan sampel dan identifikasi kista dinoflagellate, dan bab 10 tentang marak alga berbahaya dari spesies dinoflagellate. Dalam buku ini juga dilengkapi dengan gambar-gambar khusus untuk identifikasi kista dinoflagellate.

Buku ini sangat bermanfaat bagi mahasiswa Fakultas Perikanan dan Ilmu Kelautan, mahasiswa Fakultas Matematika dan IPA, mahasiswa Fakultas Ilmu Kelautan dan Perikanan. Selain bermanfaat bagi mahasiswa, buku ini juga dapat dijadikan referensi bagi para peneliti dan pemerhati lingkungan perairan serta masyarakat umum.

Penerbit Deepublish (CV BUDI UTAMA)

Jl. Kaliurang Km 9,3 Yogyakarta 55581

Telp/Fax : (0274) 4533427

Anggota IKAPI (076/DIY/2012)

✉ cs@deepublish.co.id

📍 Penerbit Deepublish

📱 @penerbitbuku_deepublish

🌐 www.penerbitdeepublish.com



Kategori : Mikroorganisme

ISBN 978-623-02-5719-3



9 786230 257193