

# 三亚造礁石珊瑚虫黄藻光合作用效率的日周期及其调控因素\*

周洁, 施祺, 余克服

中国科学院南海海洋研究所, 广东 广州 510301; 中国科学院海南热带海洋生物实验站, 海南 三亚 572000

**摘要:** 珊瑚与虫黄藻的共生是珊瑚礁生态系统最基本的生态特征, 虫黄藻光合作用效率直接决定着珊瑚的健康状况。本研究对海南三亚鹿回头珊瑚礁礁坪上 5 种典型珊瑚(澄黄滨珊瑚 *Porites lutea*、丛生盔形珊瑚 *Galaxea fascicularis*、标准蜂巢珊瑚 *Favia speciosa*、多弯角蜂巢珊瑚 *Goniastrea favulus* 和伞房鹿角珊瑚 *Acropora corymbosa*)共生藻的实际光量子产量  $\Phi_{PSII}$  进行了连续 5 日的现场监测, 并同时监测了该海域的 7 种环境参数(温度、盐度、溶解氧、pH、海水中二氧化碳分压  $pCO_2$ 、辐射和潮位), 旨在探索鹿回头海域珊瑚共生虫黄藻光合作用的日变化规律及其调控因素。结果表明, 珊瑚共生虫黄藻光合作用效率和各环境参数都存在明显的日变化, 但共生藻光合作用效率主要受光合有效辐射强度(photosynthetic active radiation, PAR)所调控, 其次是温度和潮位变化。澄黄滨珊瑚的共生藻光合作用最易受到环境因素的影响。

**关键词:** 造礁珊瑚; 虫黄藻; 光合作用效率; 日周期; 影响因素

中图分类号: Q178.53 文献标识码: A 文章编号: 1009-5470(2014)01-0081-09

## Exploration of factors that influence photosynthetic efficiency of symbiotic zooxanthellae of scleractinian corals in a Sanya fringing reef

ZHOU Jie, SHI Qi, YU Ke-fu

South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China; Hainan Tropical Marine Biology Research Station, Chinese Academy of Sciences, Sanya 572000, China

**Abstract:** Symbiosis of coral and zooxanthellae is the primary ecological characteristic of coral reef ecosystem, and photosynthetic efficiency of zooxanthellae decides the health of symbiont. The present study monitored the photochemical efficiency of zooxanthellae within tissues of five typical species of scleractinian corals, *Porites Lutea*, *Galaxea fascicularis*, *Favia speciosa*, *Goniastrea favulus* and *Acropora corymbosa*, in a Sanya fringing reef for five consecutive days, and recorded the environmental parameters of the area. Aiming at exploring the potential diurnal change of photosynthetic efficiency, we analyzed the pivotal factors that impede the photosynthesis of symbiotic algae. The results suggested that photosynthetic active radiation (PAR) determines the diurnal variation of  $\Phi_{PSII}$ , an indicator of actual photochemical efficiency. Temperature and tidal height also had prevalent influences on corals. In addition, *Porites lutea* showed the biggest amplitude of daily  $\Phi_{PSII}$  than the other four species.

**Key words:** scleractinian coral; zooxanthellae; photosynthetic efficiency; diurnal variability; environmental factors

有“海洋中的热带雨林”之称的珊瑚礁, 其总面积超过了  $600 \times 10^3 \text{ km}^2$ , 虽然仅占全球大洋面积的 0.2%, 却为 25% 的海洋生物提供了栖息环境, 同

时每年为人类提供的各种各样的产品与服务, 如旅游资源、渔业资源、建筑材料以及滨海环境保护, 约有 3 亿美元(Hoegh-Guldberg, 1999)。珊瑚礁生态系

收稿日期: 2013-01-10; 修订日期: 2013-03-27。林强编辑

基金项目: 全球变化研究国家重大科学研究计划课题(2013CB956102); 中国科学院战略性先导科技专项(XDA05080300); 国家自然科学基金重点项目(40830852, 41025007, 41272199)

作者简介: 周洁(1987~), 女, 江苏省宜兴市人, 硕士研究生, 从事珊瑚礁对环境变化的响应研究。E-mail: zhoujielyg@sina.com。

\*感谢中国科学院南海海洋研究所赵美霞博士在珊瑚种类鉴定, 严宏强、刘国辉博士在本文野外工作中给予的帮助。

统最基本的生态特征是珊瑚虫与宿于珊瑚组织中的单细胞光合藻类(虫黄藻)的专性共生。珊瑚共生藻可以通过光合作用为宿主提供能量和必需的化合物, 同时也可及时为宿主清除新陈代谢的废物; 而共生藻也可从宿主的代谢产物中得到所需的物质(如胺、磷酸盐)。因此珊瑚共生藻的光合作用在维持共生体正常新陈代谢时起着重要的作用, 通常光合作用功能受损或发生障碍是珊瑚—藻共生体解体的前兆, 继而可能导致珊瑚白化和死亡。因此对珊瑚共生藻生理过程, 特别是光合效率的监测, 是预警珊瑚白化的有效途径之一。

以往, 对珊瑚光合效率进行监测的传统方法包括测量共生藻细胞数量、单位藻细胞中叶绿素 a 浓度(Iglesias-Prieto, et al, 1992)以及测量  $O_2$ - $CO_2$  气体交换量(Lesser, 1997), 从而推断出共生体的能量消耗与生产力。所有的这些方法都需要采集珊瑚从而得到受到破坏的样品, 这种破坏性的野外采集过程也会对邻近生物产生伤害。近期叶绿素荧光技术的发展, 使其成为研究珊瑚共生藻光生理学的普遍工具之一。叶绿素荧光技术已被用来研究植物光合作用长达 80 年(Krause, et al, 1991), 而 19 世纪 90 年代水下荧光仪的发展, 使该项技术的应用进入海洋领域。利用叶绿素荧光技术分析光合活动最基本的优势是其具有快速、灵敏和非破坏性测量等优点, 且脉冲振幅调制(Pulse-Amplitude-Modulation, PAM)荧光仪的发展使得荧光研究可以在自然光下进行, 从而使研究者们可以近距离监测珊瑚生理过程及暴露对环境胁迫下的生理变化。至今为止, 叶绿素荧光技术已成功应用于珊瑚白化机制研究(Tchernov, et al, 2004; Hill, et al, 2008; Rodrigues, et al, 2008), 探测出由氰化物(Jones, et al, 1999)、增温及光抑制(Császár, et al, 2010; Jones, 2004; Li, et al, 2009)引起的虫黄藻受胁迫现象。

许多研究表明, 珊瑚荧光产量的下降是珊瑚对环境胁迫(如高温或高强度紫外辐射)的响应, 且荧光产量的变化一般要先于珊瑚颜色的改变。荧光产量有一定的日变化(Hill, et al, 2005), 而夜间的荧光产量平均水平的下降则指示了初期的珊瑚白化。基于此, 美国国家海洋与大气管理局(NOAA)在 2006 年利用 Monitoring-PAM, 建立了全球第一个珊瑚在线监测系统, 将实时的水文数据与珊瑚荧光参数相结合来监测珊瑚礁生态系统的健康状况(Manzello, et al, 2009)。相比之下, 我国利用叶绿素荧光技术进行珊瑚研究的起步较晚, 2006 年台湾学者 Wu, et

al(2006)利用 Diving-PAM 观察了温度对 *Stylophora pistillata* 光合作用的影响。继而, 时翔 等(2008)、Li, et al(2009)人利用 Mini-PAM, 在实验室中分别进行了珊瑚对磷酸盐胁迫和高温低盐环境的响应研究。黄玲英 等(2011)于 2011 年第一次在野外环境下对三亚造礁石珊瑚荧光值进行了日间监测, 证实了珊瑚荧光值存在日变化, 且发现珊瑚的有效光量子产量  $\Phi_{PS II}$  与光合有效辐射(photosynthetic active radiation, PAR)、温度显著相关。但其监测只限于白天, 而未进行夜间监测, 且未对影响珊瑚荧光参数日变化的环境因子作深入探讨。本研究选取了海南三亚鹿回头岸礁为研究地点, 利用德国 Walz 公司生产的超便携调制荧光仪(Mini-PAM)监测了 5 种造礁珊瑚共生虫黄藻光合作用荧光参数, 同时记录了所在海域的相关环境参数, 以期了解鹿回头海域对珊瑚生长起关键作用的环境因子, 为珊瑚礁资源的保护与管理提供可靠的依据。

## 1 研究地点与方法

### 1.1 研究地点

海南三亚鹿回头珊瑚礁(109°28'E, 18°13'N)发育有非常典型的珊瑚岸礁, 也是我国研究程度最高的珊瑚岸礁之一。鹿回头珊瑚礁的优势珊瑚科为鹿角珊瑚科(Acroporidae)、杯形珊瑚科(Pocilloporidae)和滨珊瑚科(Poritidae), 优势珊瑚属为滨珊瑚属(*Porites*)和鹿角珊瑚属(*Acropora*), 优势珊瑚种为澄黄滨珊瑚 *Porites lutea* (赵美霞 等, 2009)。

本次监测于 2010 年 12 月初进行, 在三亚鹿回头海域(图 1)进行了连续 5 天(包括白天和晚上)的野外监测, 选取了该海域 5 种典型造礁珊瑚种(澄黄滨珊瑚 *Porites lutea*、丛生盔形珊瑚 *Galaxea fascicularis*、标准蜂巢珊瑚 *Favia speciosa*、多弯角蜂巢珊瑚 *Goniastrea favulus*、伞房鹿角珊瑚 *Acropora corymbosa*)为监测对象。

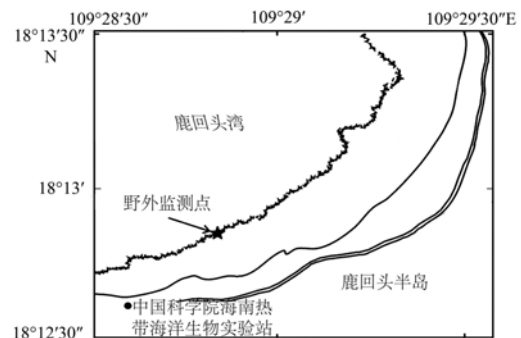


图 1 三亚鹿回头岸礁野外监测点

Fig. 1 Monitoring site on Luhuitou Fringing Reef

样品均采自鹿回头礁坪, 为了便于监测, 将样品吊养在塑料框内, 平均水深约 1m。以 2 小时为间隔, 测量珊瑚共生藻实际光量子产量  $\Phi_{PSII}$ ; 同时, 每小时记录下所在区域海水理化参数(温度、盐度、溶解氧、pH 和总碱度)。

## 1.2 研究方法

### 1.2.1 海水理化参数的测量

所在海域的温度、盐度和溶解氧利用 YSI 6920V2 型多参数水质观测仪进行测量, 对表层海水进行采集以测定 pH 和总碱度。海水总碱度(TA)通过测定海水 pH 的方法来确定。先用 pH 计测定经 0.45 $\mu$ m 微孔滤膜过滤的水样, 再取 25mL 于具塞聚乙烯广口瓶中, 用移液管取 10mL 盐酸标准溶液(0.00600mol·L<sup>-1</sup>)加入水样中。测定酸化水样的 pH 若大于 3.90, 应另加入 1.00mL 标准盐酸, 如小于 3.40 则应加入 5mL 水样。按下式计算水样的总碱度:  $TA=1000 \times [V_{HCl} \times c(HCl)/V_w - a_{H^+} \times (V_w + V_{HCl})/(V_w \times v_{H^+})]$

式中  $V_w$ 、 $V_{HCl}$  分别是水样和盐酸标准溶液的体积(mL);  $c(HCl)$  是盐酸标准溶液的浓度(mol·L<sup>-1</sup>);  $a_{H^+}$  是混合溶液中氢离子活度(由测得的 pH 换算而得),  $pH = -\lg a_{H^+}$ ;  $v_{H^+}$  是混合溶液中的氢离子活度系数(在 25 $^{\circ}$ C, 盐度 33‰的海水中为 0.753)。

通过测定海水的 pH 和总碱度, 结合多参数水质分析仪测得的温、盐数据, 可计算碳酸盐体系各组分( $pCO_2$ ,  $CO_3^{2-}$ ,  $HCO_3^-$ , 海水总溶解  $CO_2$ , 文石饱和度  $\Omega_{ar}$ ), 以上各参数使用软件  $CO_2SYS$  Program(Pierrot, et al, 2006), 选择 Mehrbach, et al(1973) 提出并经 Dickson, et al(1987)修订后的常数计算完成。

### 1.2.2 叶绿素荧光参数的测定

为了检测环境因子对珊瑚共生藻光合作用的影响, 利用 Mini-PAM 测量珊瑚共生藻叶绿素荧光参数来指示这些变化。叶绿素荧光产生于光合作用的每一环节, 是光合作用的有效探针。叶绿素荧光技术凭其快速、灵敏、无损伤等特点, 已被广泛用于植物光生理学研究, 目前也越来越多地用来指示珊瑚受到环境胁迫后所产生的生理变化, 并且由于荧光信号包含珊瑚与环境相互作用的大量信息, 使其比现有的珊瑚测量方法更优越。

未经暗适应的样品在打开饱和脉冲时得到的最大荧光值记为  $F_m'$ , 由其可计算得到实际光量子产量  $\Phi_{PSII} = (F_m' - F_t)/F_m'$ , 其中  $F_t$  为达到饱和之前的实时荧光值。 $\Phi_{PSII}$  反映 PS II 反应中心在有部分关闭情况下的实际原初光能捕获效率, 在正常光照条件下直接测得。对植物和地方的共生藻蓝细菌的研

究已经发现  $\Phi_{PSII}$  与光合速率(光合放氧、气体交换技术测得)有很好的相关性(Banin, et al, 2000)。

在野外环境中, 将 Mini-PAM 5.5mm 的光导纤维探头伸入水中, 置于与珊瑚表面垂直距离约为 2mm 处, 随机在珊瑚表面测量 5 次, 仪器自动测量  $F_m'$  和  $F_t$ , 并计算  $\Phi_{PSII}$ , 取 5 次测量的平均结果。电信号阻尼(Damping)和增益(Gain)的设置分别为 1 和 2。同时, 用照度计(ZDS-10 Digital luxmeter)测定水下养殖框内的太阳辐射。照度计测量的单位为勒克斯(Lx), 根据以下公式(陈景玲, 1998):  $1Lx=0.0810\mu mol \text{ quanta} \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$  直接换算成以每秒钟每平方米上的摩尔光量子数为单位的光合有效辐射强度。

### 1.3 数据统计分析方法

数据间的正态性检验采用 Shapiro-Wilk 的 W 检验统计量, 方差齐性检验采用 Levene's 检验。各个影响因子与参数之间的相关关系采用主成分分析、多重线性回归分析和 Pearson 直线相关分析。所有统计都在 SAS 9.2 软件(SAS Institute, Cary, NC)中完成, 显著性水平设定为  $\alpha=0.05$ , 变量进入回归模型的检验水准  $SLENTRY=0.30$ , 从模型中剔除的检验水准  $SLSTAY=0.05$ 。

## 2 结果

### 2.1 各环境参数日变化

表 1 为三亚鹿回头珊瑚礁监测的表层海水平均的温度、盐度、溶解氧、pH、海水  $pCO_2$  以及文石饱和度  $\Omega_{ar}$  的概况。从图 2 可以看出, 各环境因子在自然条件下呈现出很强的日周期变化: 1) 光合有效辐射强度 PAR 在 13:00~15:00 达到最大值 3000~3800  $\mu mol \text{ quanta} \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ , 这与黄玲英等(2011)的监测结果相似, 但本研究中的最大值要远远低于黄玲英等的研究, 根据其最高温度达到了 30 $^{\circ}$ C, 而本监测中最大值不超过 27 $^{\circ}$ C, 推测可能是监测的季节差异; 2) 海水  $pCO_2$  呈现日间低, 夜间高, 其中最低值(220 $\mu$ atm)出现在 12:00~16:00, 而最高值(567 $\mu$ atm)出现在 22:00~24:00, 日变幅约为 193~348 $\mu$ atm, 海水 pH 与海水  $pCO_2$  呈负相关。

早在 1995 年就有人在日本 Ryukyu 岛的 Shiraho 珊瑚礁区域发现  $pCO_2$  存在日变化(Kayanne, et al, 1995), 且变化范围为 160~520 $\mu$ atm; 严宏强等(2011)曾在夏季对鹿回头礁坪表层海水  $pCO_2$  变化进行监测, 发现在 16:00~18:00 达到最低值(340 $\mu$ mol·mol<sup>-1</sup>), 6:00~8:00 达到最高值(952 $\mu$ mol·mol<sup>-1</sup>), 日变幅约 264~579 $\mu$ mol·mol<sup>-1</sup>; 3) 溶解氧的趋势与海水  $pCO_2$  相反, 其最高值

( $7.77\sim 8.56\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ )出现在 12:00~16:00, 而最低值( $\sim 6.08\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ )出现在 4:00~8:00, 日变幅约为  $1.36\sim 2.26\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ; Dai, et al(2009)在 2009 年曾对我国南海东北部多处进行了海水  $p\text{CO}_2$  的监测, 发现溶解氧与  $p\text{CO}_2$  存在显著的负相关关系, 认为生物的新陈代谢是该日变化的主要驱动力; 4) 海水表层温度在前 4 天有明显的日变化且变幅较小, 昼夜温差不超过  $2^\circ\text{C}$ , 而最高值一般出现在 13:00~15:00; 5) 前 4 天的盐度一直在  $33\text{‰}$  左右波动, 最低值出现的时间一般与温度的最高值对应, 第 5 天日变化不明显且呈下降趋势, 监测结束时降到了  $32.5\text{‰}$  以下。

表 1 野外监测点的环境参数

Tab. 1 Mean values of environment parameters of field monitoring

环境参数	数值
温度/ $^\circ\text{C}$	$25.18\pm 0.26$
盐度/ $\text{‰}$	$33.06\pm 0.17$
溶解氧/ $(\text{mg}\cdot\text{L}^{-1})$	$6.880\pm 0.357$
pH	$8.20\pm 0.05$
$p\text{CO}_2/\mu\text{atm}$	$390\pm 59$
$\Omega_{\text{ar}}$	$3.47\pm 0.36$

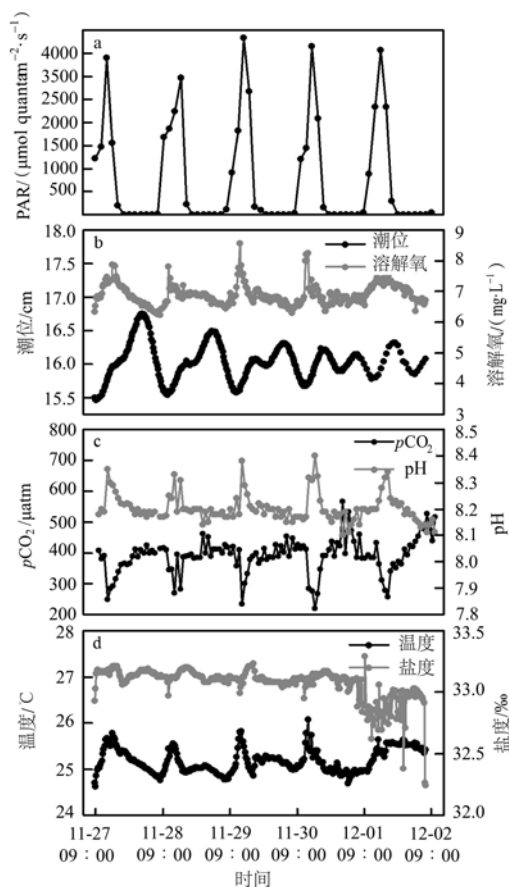


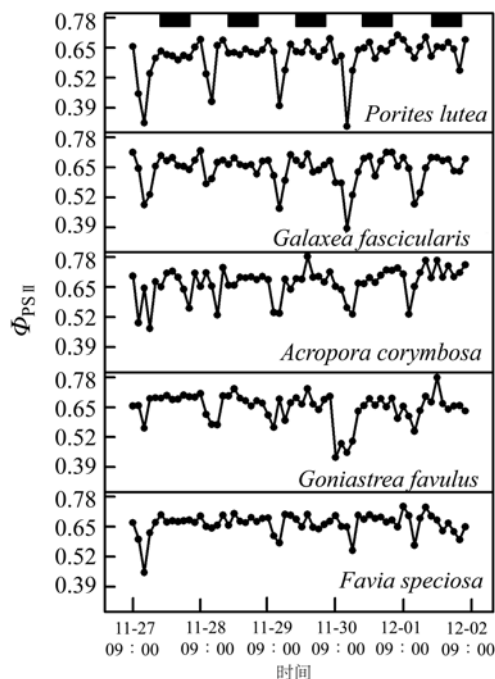
图 2 野外监测点的环境参数日变化

a. PAR; b. 潮位和溶解氧; c.  $p\text{CO}_2$  和 pH; d. 温度和盐度

Fig. 2 Diurnal changes of environmental parameters at the site of field monitoring

## 2.2 珊瑚共生藻实际光量子产量 $\Phi_{\text{PSII}}$ 的日变化

与环境参数相似, 造礁珊瑚的实际光量子产量  $\Phi_{\text{PSII}}$  也呈现出一定的日变化(图 3)。5 种珊瑚中变化最明显的是 *Porites lutea*, 其  $\Phi_{\text{PSII}}$  变化范围为  $0.31\sim 0.70$ , 变化幅度达到了 55.6%。*Galaxea fascicularis* 的  $\Phi_{\text{PSII}}$  变化范围为  $0.38\sim 0.72$ , 变化幅度仅次于 *Porites lutea*, 为 47.2%。*Acropora corymbosa* 的变化范围为  $0.47\sim 0.78$ , 变幅为 40.1%。*Goniastrea favulus* 共生藻  $\Phi_{\text{PSII}}$  为  $0.43\sim 0.78$ , 变化幅度为 44.9%。*Favia speciosa* 是 5 种造礁珊瑚中变化幅度最小的, 其  $\Phi_{\text{PSII}}$  变化范围为  $0.45\sim 0.74$ , 变幅不到 40%。虽然 5 种珊瑚的变化幅度不尽相同, 但变化总趋势是相同的: 早上 9:00 时值最大, 到了下午 13:00 则降到了最低值。一般情况下, 当珊瑚  $\Phi_{\text{PSII}}$  值低于 0.50 时, 则认为其光合作用受到了抑制。结合图 2 和图 3, 可看出在 5 日监测中, 通常  $\Phi_{\text{PSII}}$  低值出现在 PAR 超过  $1200\mu\text{mol quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  的时候, 而早上 9:00 时的 PAR 平均值为  $880 \pm 320\mu\text{mol quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。由此可见,  $1200\mu\text{mol quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  的辐射强度是影响珊瑚共生藻光合效率的重要临界点。 $\Phi_{\text{PSII}}$  最大值出现在 *Acropora corymbosa* 和 *Goniastrea favulus*, 都达到了 0.78。

图 3 野外监测中造礁珊瑚实际光量子产量  $\Phi_{\text{PSII}}$  变化

黑色条块指夜晚

Fig. 3  $\Phi_{\text{PSII}}$  of five kinds of corals during field monitoring

从平均水平上看,这5种造礁珊瑚的 $\Phi_{PSII}$ 值大小为:*Acropora corymbosa* > *Favia speciosa* > *Goniastrea favulus* > *Galaxea fascicularis* > *Porites lutea*。从时间段上看(表2),在11:00~15:00这个时间段,珊瑚共生藻的光合效率都要明显低于其他时段。虽然*Porites lutea*的日变幅最大,但5种珊瑚午间(11:00~15:00)和夜间(21:00~05:00)的光合效率并不存在种间差异。而在白天其他时间,*Acropora corymbosa*光合效率的平均水平要高于其他几种珊瑚,而*Porites lutea*的光合效率最低。

表2 不同时段珊瑚实际光量子产量 $\Phi_{PSII}$

Tab. 2  $\Phi_{PSII}$  in different time of a day

	11:00~15:00	21:00~5:00	其他
<i>Porites lutea</i>	0.52±0.07	0.66±0.01	0.63±0.01
<i>Galaxea fascicularis</i>	0.56±0.04	0.68±0.02	0.67±0.01
<i>Acropora corymbosa</i>	0.59±0.04	0.69±0.02	0.69±0.02
<i>Goniastrea favulus</i>	0.58±0.06	0.66±0.04	0.68±0.01
<i>Favia speciosa</i>	0.62±0.03	0.69±0.01	0.67±0.02
方差分析 F 值	2.46	2.11	12.06
p 值	0.079	0.117	<.0001

表3 环境因子间的相关系数矩阵

Tab. 3 Pearson correlation matrix of different environmental parameters

环境因子	温度	盐度	pH	溶解氧	PAR	潮位	pCO <sub>2</sub>
温度	1.000						
盐度	-0.324*	1.000					
pH	0.566**	0.028	1.000				
溶解氧	0.791**	-0.136	0.712**	1.000			
PAR	0.389**	-0.015	0.590**	0.520**	1.000		
潮位	-0.165	0.054	-0.186	-0.210	-0.643**	1.000	
pCO <sub>2</sub>	-0.506**	-0.107	-0.984**	-0.689**	-0.567**	0.170	1.000

注: \*、\*\*分别表示  $p<0.05$ 、 $p<0.01$  的显著水平。

各因子间均存在一定的相关性,从而导致其提供的信息发生了重叠,需要作进一步的提取,以选取出影响珊瑚光合作用效率变化的主要因子。因此,对7个因子进行了主成分分析,结果见表4,且各主成分因子所代表的环境因子以粗体显示。

第1主成分因子特征值为3.69,贡献率为52.76%,对应特征向量中,pH、溶解氧和pCO<sub>2</sub>的绝对值较大,这与相关分析中3个因子间有较高的相关系数相对应。第2主成分因子特征值为1.23,贡献率为17.55%,对应的特征向量以盐度的分值最大,且呈负向量。第3主成分因子特征值为1.18,其贡献率为16.87%,对应潮位和盐度2个特征向量较大。第4主成分因子主要反映了温度和盐度,其贡献率为6.85%。第5主成分因子特征值为0.24,贡献率为3.41%,对应特征向量中,PAR和潮位的分值最

2.3 珊瑚共生藻实际光量子产量 $\Phi_{PSII}$ 与环境因子相关分析

2.3.1 各环境因子的相关分析

表3显示了本研究中所监测的7个环境因子之间的相关关系。其中,温度与除潮位以外的5个环境因子都有较显著的相关关系,并且其与盐度、pCO<sub>2</sub>呈负相关。实际中,随着温度的上升,大量水分蒸发,CO<sub>2</sub>在水中的溶解度下降,从而使海水密度增加以及海水中CO<sub>2</sub>分子浓度减少。除了温度,盐度与其他因子间没有较显著的相关关系。潮位只与光照(PAR)间呈非常明显的负相关,因为涨潮时,随海水深度的增加,进入水体的有效辐射会相应的减少。此外,pH、PAR、溶解氧和pCO<sub>2</sub>这几个环境因子之间有非常显著的相关关系。这与生物作用有很大关系,随着辐射的增加,生物的光合作用增强,从而降低了海水中的pCO<sub>2</sub>水平、使溶解氧增加,从而使海水pH上升。

2.3.2 主成分分析

由各环境因子间的相关系数矩阵(表3)可看出,

大。第6主成分因子特征值为0.17,贡献率为2.40%,对应特征向量中,温度的正值最大,而溶解氧是最大负向量。第7主成分因子特征值最小,仅为0.01,贡献率为0.17%,主要反映了pH和pCO<sub>2</sub>。

2.3.3 逐步回归分析

通过主成分分析,为了减小因子间的相关性,本研究选取了温度、PAR、潮位和pCO<sub>2</sub>共4个因子对造礁珊瑚的 $\Phi_{PSII}$ 进行了逐步回归,结果见表5。虽然环境因子对几种珊瑚的影响大小不尽相同,PAR,即光辐射的增加都会对 $\Phi_{PSII}$ 产生负面影响。除此之外,对于*Porites lutea*、*Galaxea fascicularis*和*Acropora corymbosa*,温度是影响这几种珊瑚光合效率的关键因子。但值得注意的是,3种珊瑚中,只有*A. corymbosa*共生藻的光合效率与温度呈正相关,这与不同种珊瑚的耐热性差异有关。潮位对

*Goniastrea favulus* 和 *Favia speciosa* 有较大影响; 而  $p\text{CO}_2$  仅对 *Galaxea fascicularis* 共生藻光合作用有显著影响, 并且是正效应。

进一步分析发现(表 6),  $p\text{CO}_2$  与  $\Phi_{\text{PSII}}$  有一定的滞后关系。表 6 将  $p\text{CO}_2$  与 1h 后的  $\Phi_{\text{PSII}}$  值进行 Pearson

相关分析, 结果显示 *Porites lutea*、*Acropora corymbosa* 和 *Goniastrea favulus* 的共生藻光合效率对  $p\text{CO}_2$  的变化有 1h 的滞后效应, 1h 后的相关系数要高于原系数, 且显著性也更明显; 而 *Galaxea fascicularis* 和 *Favia speciosa* 没有这样的效应。

表 4 主成分特征值、累积百分率及特征向量

Tab. 4 Eigenvalue, accumulated percentage and eigenvector of main components

主成分	特征值	百分率/%	累积百分率/%	特征向量						
				温度	盐度	pH	溶解氧	PAR	潮位	$p\text{CO}_2$
1	3.69	52.76	52.76	0.395	-0.054	<b>0.471</b>	<b>0.454</b>	0.396	-0.217	<b>-0.457</b>
2	1.23	17.55	70.31	0.431	<b>-0.677</b>	-0.056	0.216	-0.341	0.421	0.114
3	1.18	16.87	87.18	-0.048	<b>0.496</b>	0.283	0.078	-0.329	<b>0.668</b>	-0.333
4	0.48	6.85	94.02	<b>0.514</b>	<b>0.528</b>	-0.366	0.403	-0.119	-0.126	0.361
5	0.24	3.41	97.43	-0.066	0.004	-0.199	0.094	<b>0.765</b>	<b>0.557</b>	0.229
6	0.17	2.40	99.83	<b>0.620</b>	0.110	0.110	<b>-0.754</b>	0.137	0.061	-0.022
7	0.01	0.17	100	-0.059	0.040	<b>0.714</b>	0.036	-0.027	-0.007	<b>0.696</b>

注: 粗体数字为各主成分因子所代表的环境因子特征向量

表 5 主要环境因子与珊瑚实际光量子产量  $\Phi_{\text{PSII}}$  逐步回归分析标准化回归系数(标准误差)结果

Tab. 5 Stepwise multiple regression results for  $\Phi_{\text{PSII}}$  of corals and principal environmental parameters

	温度	PAR	潮位	$p\text{CO}_2$	截距	决定系数 $R^2$
<i>Porites lutea</i>	-0.366(0.029)	-0.494(0.000)			0(0.736)	0.502
<i>Galaxea fascicularis</i>	-0.262(0.021)	-0.542(0.000)		0.200(0.000)	0(0.555)	0.671
<i>Acropora corymbosa</i>	1.035(0.000)	-0.074(0.000)				0.993
<i>Goniastrea favulus</i>		-0.061(0.000)	1.028(0.001)			0.994
<i>Favia speciosa</i>		-0.028(0.000)	1.013(0.000)			0.996

表 6  $p\text{CO}_2$  与原珊瑚实际光量子产量  $\Phi_{\text{PSII}}$  及 1h 后  $\Phi_{\text{PSII}}$  Pearson 相关分析结果比较

Tab. 6 Comparison of the correlation results between  $p\text{CO}_2$  &  $\Phi_{\text{PSII}}$  and between  $p\text{CO}_2$  & one-hour later  $\Phi_{\text{PSII}}$

	原 Pearson's $r$	$Pr>F$	1h 后 Pearson's $r$	$Pr>F$
<i>Porites lutea</i>	0.503	0.000**	0.521	0.000**
<i>Galaxea fascicularis</i>	0.639	0.000**	0.533	0.000**
<i>Acropora corymbosa</i>	0.363	0.004**	0.453	0.000**
<i>Goniastrea favulus</i>	0.207	0.111	0.253	0.056
<i>Favia speciosa</i>	0.320	0.013*	0.282	0.032*

注: \*, \*\* 分别表示  $p<0.05$ 、 $p<0.01$  的显著水平

### 3 调控珊瑚共生藻光合作用效率的主要环境因素

#### 3.1 珊瑚共生藻光合作用效率的共同调控因素

本研究统计分析结果显示(表 5), 5 种造礁珊瑚  $\Phi_{\text{PSII}}$  值变化的共同决定因子为 PAR, 因此影响珊瑚共生藻  $\Phi_{\text{PSII}}$  值的关键因子为光照。在高辐射环境下, 共生藻可将其光合作用所固定的高达 95% 的碳转移到宿主细胞中, 以满足其能量需求。正是共生藻与珊瑚之间存在营养资源的转移与交换, 使珊瑚可广泛分布于热带及一些温带海洋。同时由于造礁珊瑚中共生藻种群的多样性, 不同的藻有各自不同的光

适应性, 从而造就了珊瑚在海洋中分布的垂直多样性(Warner, et al, 2010)。在高辐射下, 共生藻高速的光合作用会产生高浓度的溶解氧, 致使活性氧浓度急剧增加, 这不但会损害共生藻本身, 还会对宿主细胞造成损伤, 包括氧化细胞膜、使蛋白质变性、损坏核酸(Lesser, 2006)。众多研究结果(Gorbunov, et al, 2001; Iglesias-Prieto, et al, 2004; Rodrigues, et al, 2008; 黄玲英 等, 2011)都发现, 光强过高会使珊瑚的光合效率迅速下降, 这种变化是用来保护光合器官的, 即通过非光化学淬灭, 将过多的激发能转变为荧光和热能。在低辐射下, 共生藻会通过增加叶绿素含量及类囊体膜面积的方式(Falkowski, et al,

1981; Stambler, 1998), 来增加对有限光能的吸收。除了共生藻, 珊瑚本身对光强也有一定的适应能力。如在辐射较高的水域, 宿有共生藻的珊瑚组织颜色一般是接近透明的, 这样大多数光照就可以被白色的骨骼反射回去, 而不致于吸收过多的光能(Dubinsky, et al, 2011)。Kuguru, et al(2007)还发现, 在高辐射下 ( $1160 \mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), *Rhodactis rhodostoma* 每个珊瑚虫中共生藻的密度和叶绿素 a 浓度都会明显下降, 此时宿主会增加内胚层的厚度, 并且共生藻将向远离中胶层的一端移动。随着光强的增加, 宿主珊瑚有时可以通过增加自身体内荧光蛋白的含量(Bou-Abdallah, et al, 2006), 将过多光能以荧光形式散发出去, 起到保护光合系统的作用。有研究(Mass, et al, 2007)发现, 同种珊瑚在低辐射下会呈现扁平、壳状的表面及形态, 以最大限度地吸收光能; 在高辐射环境中, 珊瑚多呈球形, 其分枝异常茂盛, 表面崎岖不平, 以最大限度地“稀释”到达表面的光强, 表明珊瑚若长期处于辐射过强或过低的环境时, 会通过改变自身形态来进行光适应。

除了 PAR, 温度是影响珊瑚共生藻光合效率的另一个重要环境因子。早在 1931 年, Yong, et al(1931)就发现了高温会导致珊瑚发生白化。随着珊瑚白化事件频发, 人们开始关注这一现象, 并探究其原因。许多实验(Faxneld, et al, 2010; Fitt, et al, 2001; Lesser, et al, 2004; Li, et al, 2009; Middlebrook, et al, 2010; Rodolfo-Metalpa, et al, 2010)已证实, 高温是大范围珊瑚白化乃至死亡的主要诱因。在较高的温度下, 珊瑚共生藻的光系统 II (PS II) 的反应中心会受到损害, 导致光抑制; 同时, 超氧化物歧化酶、过氧化氢酶及 Rubisco 酶等关键酶活性会降低, 共生体代谢产生的超氧阴离子自由基和过氧化氢等有害的氧化产物则会逐渐积累, 其对共生体的毒害也越大(Hill, et al, 2006; Lesser, 1997)。虽然本研究中温度仅在 24~26 °C 间变化, 却也显示出了较强的效应。

潮汐运动会影响到众多环境因子, 如退潮会增加珊瑚受到的太阳辐射, 使海水温度升高速率加快, 加快海气交换速率从而影响到溶解氧、 $p\text{CO}_2$  等。因此潮位与  $\Phi_{\text{PSII}}$  呈正相关关系, 潮水越高, 共生藻光合作用受到的光抑制程度越低, 海水温度变化程度越小。

Crawley, et al(2010)发现 *Acropora Formosa* 的共生藻在  $p\text{CO}_2$  增加、饱和光强下, 其每个细胞中的叶绿素 a 浓度会增加, 同时暗呼吸由于卡尔文循环中的产物增加而增强, 叶黄素的脱环氧化作用增加, 从而导致了叶绿体光合能力的降低。但本次监测结

果显示  $p\text{CO}_2$  与共生藻光合效率呈正相关关系, 鉴于本次监测的  $p\text{CO}_2$  变化范围为 220~567  $\mu\text{atm}$ , 说明在这个范围内的  $p\text{CO}_2$  可促进珊瑚共生藻的光合作用。Anthony, et al(2008)也发现, 当大气  $\text{CO}_2$  分压达到 520~700ppm、海水温度为 28~29 °C 时, 鹿角珊瑚 *Acropora intermedia* 的生产力会增加 30%。数据分析发现, 珊瑚共生藻的  $\Phi_{\text{PSII}}$  与  $p\text{CO}_2$  实际监测值的变化有一定的滞后性, 这说明珊瑚—藻共生体对  $\text{CO}_2$  的利用过程并非人们想的那么简单。实际上, 虫黄藻主要使用  $\text{HCO}_3^-$  为底物进行光合作用, 其次利用  $\text{CO}_2$  (有些是呼吸作用产生的)。珊瑚共生藻中存在一种  $\text{CO}_2$  浓缩机制( $\text{CO}_2$  concentrating mechanisms, CCMs), 能够有效地吸收周围海水中的  $\text{HCO}_3^-$ , 而不是直接利用  $\text{CO}_2$  来进行光合作用(Gattuso, et al, 1999)。也就是说, 即使  $\text{CO}_2$  分子通过珊瑚虫的吸收进入虫黄藻细胞中, 虫黄藻仍需将其转化为  $\text{HCO}_3^-$ , 再进行光合作用。当大气  $\text{CO}_2$  浓度增加到现在水平的两倍时, 水中溶解的  $\text{CO}_2$  浓度会随之翻倍, 但  $\text{HCO}_3^-$  浓度只会增加约 14%(Kleypas, et al, 2006), 这可能也是珊瑚共生藻光合效率受  $p\text{CO}_2$  影响较小的原因之一。因此  $p\text{CO}_2$  的增加对珊瑚共生藻的影响, 可能主要是通过改变海水中的碳酸盐系统中各成分组成, 从而改变了整个共生体的化学环境, 继而影响共生体的新陈代谢。

### 3.2 调控珊瑚共生藻光合作用效率环境因素的种间差异

黄玲英等(2011)曾对三亚造礁石珊瑚虫黄藻光合作用效率的日变化作过研究, 结果与本研究相同, *Porites lutea* 的变化幅度是最大的, 虽然如此, 其夜间的光合效率却未显现出下降趋势, 说明这种日变化是一种正常现象。Hoegh-Guldberg, et al(1999)认为这种日变化与光合作用中的叶黄素循环有关, 当辐射过高时, 类囊体膜会发生酸化, 激发叶黄素循环的运转, 通过共生藻硅甲藻黄素、硅藻黄质色素的内部转化, 将多余的激发能转化为热能或荧光耗散出去, 从而形成了对光合器官的保护作用, 由于一部分能量用于这些光保护机制, 共生藻的光合作用势必受到一定的抑制(Canaani, et al, 1984)。此外, 统计分析发现, 5 种珊瑚共生藻光合作用效率虽然有共同的调控因素, 但这些因素对于不同的种, 其影响力有所差异。有 3 种珊瑚对  $p\text{CO}_2$  显现出滞后效应, 而另外 2 种没有这种现象。这说明, 不同珊瑚对不同环境因子的耐受能力不同。这些结果进一步证实了珊瑚共生藻的种群多样性, 每种珊瑚因此也都有其独特的适应性及生态位。此外, 不同种珊瑚

的形态、新陈代谢速率、共生藻密度等因素也决定着珊瑚—藻共生体对环境变化的敏感性。同时,除了本研究所涉及到的环境参数,还有其他理化因素,如营养盐、水体透明度、水动力环境等也会影响珊瑚共生藻的光合作用效率,对于其中的关键因素及机理问题仍有待进一步的研究。

#### 4 结论

本研究利用叶绿素荧光技术,对三亚鹿回头岸礁区的5种造礁珊瑚共生藻光合效率进行了连续5日的监测,同时记录了该海域若干个环境参数的变化,获得以下结论。

1)珊瑚共生藻光合效率出现了典型的日变化,

早上9:00时值最大,到了下午13:00则降到了最低值。环境参数也有类似的日变化。

2)本次监测中,光照是调控珊瑚共生藻光合效率的关键因子,其次是温度和潮位变化。 $p\text{CO}_2$ 与珊瑚共生藻的光合效率呈正相关关系,且3种珊瑚的 $\Phi_{\text{PSII}}$ 与 $p\text{CO}_2$ 有滞后效应。

3)环境因子对珊瑚共生藻光合作用的影响存在一定的种间差异,5种珊瑚中 *Porites lutea* 的 $\Phi_{\text{PSII}}$ 变化幅度最大。本次监测中,温度是影响 *Porites lutea*、*Galaxea fascicularis* 和 *Acropora corymbosa* 共生藻光合作用效率变化的重要因子;潮位对 *Goniastrea favulus* 和 *Favia speciosa* 有较大影响;而 $p\text{CO}_2$ 仅对 *Galaxea fascicularis* 共生藻光合作用有显著的正效应。

#### 参考文献

- 陈景玲. 1998. 实用光源的 lx 与  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  的转换关系[J]. 河南农业大学学报, 32(2): 199–202.
- 黄玲英, 余克服, 施祺, 等. 2011. 三亚造礁石珊瑚虫黄藻光合作用效率的日变化规律[J]. 热带海洋学报, 30(2): 46–50.
- 时翔, 谭烨辉, 黄良民, 等. 2008. 磷酸盐胁迫对造礁石珊瑚共生虫黄藻光合作用的影响[J]. 生态学报, 28(6): 2581–2586.
- 严宏强, 余克服, 施祺, 等. 2011. 南海珊瑚礁夏季是大气  $\text{CO}_2$  的源[J]. 科学通报, 56(6): 414–422.
- 赵美霞, 余克服, 张乔民, 等. 2009. 近50a 来三亚鹿回头石珊瑚物种多样性的演变特征及其环境意义[J]. 海洋环境科学, 28(2): 125–130.
- ANTHONY K R N, KLINE D I, DIAZ-PULIDO G, et al. 2008. Ocean acidification causes bleaching and productivity loss in coral reef builders[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 105(45): 17442–17446.
- BANIN E, BEN-HAIM Y, ISRAELY T, et al. 2000. Effect of the environment on the bacterial bleaching of corals[J]. Water Air Soil Pollut, 123(1–4): 337–352.
- BOU-ABDALLAH F, CHASTEEN N D, LESSER M P. 2006. Quenching of superoxide radicals by green fluorescent protein[J]. Biochim Biophys Acta, 1760(11): 1690–1695.
- CANAANI O, BARBER J, MALKIN S. 1984. Evidence that phosphorylation and dephosphorylation regulate the distribution of excitation energy between the two photosystems of photosynthesis in vivo: Photoacoustic and fluorimetric study of an intact leaf[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 81(6): 1614–1618.
- CRAWLEY A, KLINE D I, DUNN S, et al. 2010. The effect of ocean acidification on symbiont photorespiration and productivity in *Acropora Formosa*[J]. Global Change Biol, 16(2): 851–863.
- CSÁSZÁR N B M, RALPH P J, FRANKHAM R, et al. 2010. Estimating the potential for adaptation of corals to climate warming[J]. PLoS One, 5(3): e9751.
- DAI M, LU Z, ZHAI W, et al. 2009. Diurnal variations of surface seawater  $p\text{CO}_2$  in contrasting coastal environments[J]. Limnol Oceanogr, 54(3): 735–745.
- DICKSON A G, MILLERO F J. 1987. A comparison of the equilibrium constants for the dissociation of carbonic acid in seawater media[J]. Deep-sea Res Pt A, 34(10): 1733–1743.
- DUBINSKY Z, FALKOWSKI P. 2011. Light as a source of information and energy in zooxanthellate corals[M]// DUBINSKY Z, STAMBLER N. Coral Reefs: An Ecosystem in Transition. Netherlands: Springer. 107–118.
- FALKOWSKI P G, DUBINSKY Z. 1981. Light-shade adaptation of *Stylophora pistillata*, a hermatypic coral from the Gulf of Eilat[J]. Nature, 289(5794): 172–174.
- FAXNELD S, J RGENSEN T L, TEDENGREN M. 2010. Effects of elevated water temperature, reduced salinity and nutrient enrichment on the metabolism of the coral *Turbinaria mesenterina*[J]. Estuar Coast Shelf Sci, 88(4): 482–487.
- FITT W K, BROWN B E, WARNER M E, et al. 2001. Coral bleaching: interpretation of thermal tolerance limits and thermal thresholds in tropical corals[J]. Coral Reefs, 20(1): 51–65.
- GATTUSO J-P, ALLEMAND D, FRANKIGNOULLE M. 1999. Photosynthesis and calcification at cellular, organismal and community levels in coral reefs: A review on interactions and control by carbonate chemistry[J]. Am Zool, 39(1): 160–183.
- GORBUNOV M Y, KOLBER Z S, LESSER M P, et al. 2001. Photosynthesis and photoprotection in symbiotic corals[J]. Limnol Oceanogr, 46(1): 75–85.
- HILL R, RALPH P J. 2005. Diel and seasonal changes in fluorescence rise kinetics of three scleractinian corals[J]. Funct Plant Biol, 32(6): 549–559.
- HILL R, RALPH P J. 2006. Photosystem II heterogeneity of in hospite zooxanthellae in scleractinian corals exposed to bleaching conditions[J]. Photochem Photobiol, 82(6): 1577–1585.
- HILL R, RALPH P J. 2008. Impact of bleaching stress on the function of the oxygen evolving complex of zooxanthellae from scleractinian corals[J]. J Phycol, 44(2): 299–310.



- HOEGH-GULDBERG O. 1999. Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs[J]. *Mar Freshw Res*, 1999, 50(8): 839–866.
- HOEGH-GULDBERG O, JONES R J. 1999. Photoinhibition and photoprotection in symbiotic dinoflagellates from reef-building corals[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 183: 73–86.
- IGLESIAS-PRIETO R, MATTA J L, ROBINS W A, et al. 1992. Photosynthetic response to elevated temperature in the symbiotic dinoflagellate *Symbiodinium microadriaticum* in culture[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 89(21): 10302–10305.
- IGLESIAS-PRIETO R, BELTRAN V H, LAJEUNESSE T C, et al. 2004. Different algal symbionts explain the vertical distribution of dominant reef corals in the eastern Pacific[J]. *Proc R Soc Lond, B*, 271(1549): 1757–1763.
- JONES R J, KILDEA T, HOEGH-GULDBERG O. 1999. PAM chlorophyll fluorometry: a new in situ technique for stress assessment in scleractinian corals, used to examine the effects of cyanide from cyanide fishing[J]. *Mar Pollut Bull*, 38(10): 864–874.
- JONES R J. 2004. Testing the 'photoinhibition' model of coral bleaching using chemical inhibitors[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 284: 133–145.
- KAYANNE H, SUZUKI A, SAITO H. 1995. Diurnal changes in the partial pressure of carbon dioxide in coral reef water[J]. *Science*, 269(5221): 214–216.
- KLEYPAS J A, LANGDON C. 2006. Coral reefs and changing seawater carbonate chemistry[M] // PHINNEY J T, HOEGH-GULDBERG O, KLEYPAS J, et al. Coral reefs and climate change: science and management. Washington, D.C.: American Geophysical Union: 73–110.
- KRAUSE G H, WEIS E. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics[J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 42(1): 313–349.
- KUGURU B, WINTERS G, BEER S, et al. 2007. Adaptation strategies of the corallimorpharian *Rhodactis rhodostoma* to irradiance and temperature[J]. *Mar Biol*, 151(4): 1287–1298.
- LESSER M P. 1997. Oxidative stress causes coral bleaching during exposure to elevated temperatures[J]. *Coral Reefs*, 16(3): 187–192.
- LESSER M P, FARRELL J H. 2004. Exposure to solar radiation increases damage to both host tissues and algal symbionts of corals during thermal stress[J]. *Coral Reefs*, 23(3): 367–377.
- LESSER M P. 2006. Oxidative stress in marine environments: Biochemistry and physiological ecology[J]. *Annu Rev Physiol*, 68(1): 253–278.
- LI XIUBAO, HUANG HUI, LIAN JIANSHENG, et al. 2009. Effects of the multiple stressors high temperature and reduced salinity on the photosynthesis of the hermatypic coral *Galaxea fascicularis*[J]. *Acta Ecol Sin*, 29(3): 155–159.
- MANZELLO D, WARNER M, STABENAU E, et al. 2009. Remote monitoring of chlorophyll fluorescence in two reef corals during the 2005 bleaching event at Lee Stocking Island, Bahamas[J]. *Coral Reefs*, 28(1): 209–214.
- MASS T, EINBINDER S, BROKOVICH E, et al. 2007. Photoacclimation of *Stylophora pistillata* to light extremes: metabolism and calcification[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 334: 93–102.
- MEHRBACH C, CULBERSON C H, HAWLEY J E, et al. 1973. Measurement of the apparent dissociation constants of carbonic acid in seawater at atmospheric pressure[J]. *Limnol and Oceanogr*, 18(6): 897–907.
- MIDDLEBROOK R, ANTHONY K R N, HOEGH-GULDBERG O, et al. 2010. Heating rate and symbiont productivity are key factors determining thermal stress in the reef-building coral *Acropora formosa*[J]. *J Exp Biol*, 213(7): 1026–1034.
- PIERROT D, LEWIS D E, WALLACE D W R. 2006. MS excel program developed for CO<sub>2</sub> system calculations. ORNL/CDIAC-105a[CP]. Oak Ridge, Tennessee: U S Department of Energy, Oak Ridge National Laboratory, Carbon Dioxide Information Analysis Center.
- RODOLFO-METALPA R, MARTIN S, FERRIER-PAG S C, et al. 2010. Response of the temperate coral *Cladocora caespitosa* to mid-and long-term exposure to pCO<sub>2</sub> and temperature levels projected for the year 2100 AD[J]. *Biogeosciences*, 7: 289–300.
- RODRIGUES L J, GROTTOLO A G, LESSER M P. 2008. Long-term changes in the chlorophyll fluorescence of bleached and recovering corals from Hawaii[J]. *J Exp Biol*, 211(15): 2502–2509.
- STAMBLER N. 1998. Effects of light intensity and ammonium enrichment on the hermatypic coral *Stylophora pistillata* and its zooxanthellae[J]. *Symbiosis*, 24(1): 127–146.
- TCHERNOV D, GORBUNOV M Y, DE VARGAS C, et al. 2004. Membrane lipids of symbiotic algae are diagnostic of sensitivity to thermal bleaching in corals[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101(37): 13531–13535.
- WARNER M, LESSER M, RALPH P. 2010. Chlorophyll fluorescence in reef building corals[M]//SUGGETT D, PRASIL O, BOROWITZKA M A. Chlorophyll a Fluorescence in Aquatic Sciences: Methods and Applications. Netherlands: Springer : 209–222.
- WU T-Y, DAI C-F, FAN T-Y. 2006. Effects of temperature on the oxygen- and fluorescence-based estimates of photosynthetic parameters in the reef coral *Stylophora pistillata*[J]. *J Fish Soc Taiwan*, 33(3): 253–263.
- YONG C M, NICHOLLS A G. 1931. Studies on the physiology of corals. IV. The structure, distribution and physiology of the zooxanthellae[M]// British Museum(Natural History). Great Barrier Reef Expedition, 1928–1929: scientific reports, Vol. 1(No.6). London: 135–176.