

丛生盔形珊瑚的2种颜色群体共生藻组成比较

周国伟^{1,2,3}, 黄晖¹, 喻子牛¹, 尤丰¹, 李秀保¹

1. 中国科学院南海海洋研究所海洋生物资源可持续利用重点实验室, 广东 广州 510301; 2. 中国科学院海南热带海洋生物实验站, 海南 三亚 572000; 3. 中国科学院研究生院, 北京 100039

摘要: 造礁石珊瑚与共生藻 *Symbiodinium* spp. 的互利共生对维护多样性极为丰富的珊瑚礁生态系统至关重要。在受到诸如水温异常等环境胁迫时, 宿主珊瑚会排出体内共生藻而导致珊瑚白化直至死亡。造礁石珊瑚群体丰富的颜色对于珊瑚适应环境有着重要的作用, 即使是同种造礁石珊瑚的不同群体, 它们在颜色上也会有差异。丛生盔形珊瑚 *Galaxea fascicularis* 作为印度-太平洋区系常见种广泛分布于海南三亚珊瑚礁海域, 不同群体的颜色相异。对绿色和褐色2种颜色的丛生盔形珊瑚群体共生藻的28S rDNA进行限制性片段长度多态性(polymerase chain reaction-restriction fragment length polymorphism, PCR-RFLP)分析, 结果显示, 该珊瑚可以与C和D系群共生藻分别或同时共生。此外, 丛生盔形珊瑚2种颜色群体的共生藻组成并无显著差异, 表明珊瑚群体的颜色差异与共生藻的组成并无直接联系。影响珊瑚表型颜色的因素复杂, 包括珊瑚的绿色荧光蛋白(green fluorescent protein, GFP)、珊瑚和共生藻的各种色素等, 具体机理需要进一步研究。

关键词: 造礁石珊瑚; 共生藻; 颜色; 珊瑚白化

中图分类号: P735.12 文献标识码: A 文章编号: 1009-5470(2011)02-0051-06

Comparative research of *Symbiodinium* diversity associated with two color morphs of reef-building coral *Galaxea fascicularis*

ZHOU Guo-wei^{1,2,3}, HUANG Hui¹, YU Zi-niu¹, YOU Feng¹, LI Xiu-bao¹

1. Key Laboratory of Marine Bio-resources Sustainable Utilization, South China Sea Institute of Oceanology, CAS, Guangzhou 510301, China; 2. National Experiment Station of Tropical Marine Biology, Sanya 572000, China; 3. Graduate University of CAS, Beijing 100039, China

Abstract: The symbiotic association between corals and *Symbiodinium* is a major contributing factor in the success of coral reef ecosystem with high biodiversity. Under stressful environmental conditions, such as abnormally high water temperatures, this symbiosis can break down and the zooxanthellae are lost in a process known as “bleaching”, which can cause the death of corals if stresses are severe or persistent. Reef-building corals have diverse colors even in different colonies within the same species, and the color plays a key role in acclimation of coral to environment. *Galaxea fascicularis* is a common reef-building coral in the Indo-Pacific area, including the coral reef areas in Sanya, Hainan Island, and displays a variety colors even with different colonies. The authors used PCR-RFLP to investigate whether or not variation in color is associated with *Symbiodinium* differentiation. The results reveal that *G. fascicularis* can be associated with *Symbiodinium* clade C and D either individually or simultaneously. In addition, there is no correlation between the composition of *Symbiodinium* and the color morphs of the coral *G. fascicularis*. These results highlight the complexity of coral color such as GFP-like protein of coral and symbiont pigments, and need further research.

Key words: reef building coral; *Symbiodinium*; color; coral bleaching

收稿日期: 2010-03-30; 修订日期: 2010-07-08. 蔡卓平编辑

基金项目: 国家自然科学基金项目(40830850); 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-YW-227)

作者简介: 周国伟(1983—), 男, 湖北省武穴市人, 博士研究生, 主要从事珊瑚礁生物和生态研究。E-mail: zhouguowei83@yahoo.com.cn

通信作者: 黄晖, 女, 研究员, 主要从事珊瑚礁生态学。E-mail: huanghui@scsio.ac.cn

珊瑚礁生态系统是生物多样性最高的生态系统之一, 并以其五彩缤纷的颜色而备受关注。共生藻 *Symbiodinium* spp. (亦称虫黄藻) 通过光合作用产生的碳水化合物和氨基酸可以为宿主造礁石珊瑚提供 90% 的能量, 而宿主珊瑚亦将代谢产物作为共生藻的营养来源^[1]。共生藻与其宿主珊瑚的互利共生对珊瑚礁生态系统在贫营养热带海域的持续发展至关重要。基于核糖体序列的分子生物学研究表明, 共生藻属至少包括 A—I 9 个系群, 其中 6 个系群 (A—D、F 和 G) 的共生藻可以与造礁石珊瑚共生^[2-3]。

生物表型颜色的多态性从植物界的花到动物界的珊瑚都广泛存在。造礁石珊瑚作为主要的造礁生物有着极为丰富的色彩, 从红色或紫色到荧光绿色以及黄色等, 而且同种珊瑚不同群体之间的颜色也具多态性^[4]。不同颜色同种造礁石珊瑚的分布和生长率等生理生态特征不同^[5-8], 表明不同表型颜色的珊瑚存在一定差异。此外, 研究还表明同种造礁石珊瑚的共生藻组成也存在差异^[9]。不同系群的共生藻具有独特的生理生态功能, 例如对光照和温度具有不同的响应能力^[9], 而且当珊瑚部分或完全失去体内共生藻时会发生珊瑚白化现象^[10]。然而关于造礁石珊瑚的不同表型颜色与其共生虫黄藻组成两者之间关系的研究较少。Yu 等^[11]对 2 种不同颜色的鹿角杯形珊瑚 *Pocillopora damicornis* 的共生藻组成差异进行了分析, 并没有发现两者之间有联系。然而, Frade 等^[12]对 3 种不同颜色的 *Madracis pharensis* 珊瑚的共生藻组成差异进行研究, 发现共生藻组成类型与颜色有显著的关系, 并认为颜色是决定共生藻分布的因素之一。以往研究表明, 珊瑚体内存在的绿色荧光蛋白和其他色素也会影响到珊瑚的表型颜色^[4], 因此有必要对造礁石珊瑚共生藻组成类型与颜色之间的关系进行探讨。

丛生盔形珊瑚 *Galaxea fascicularis* 是太平洋造礁石珊瑚的常见种, 广泛分布在海南三亚珊瑚礁国家级自然保护区海域。本文通过 28S rDNA 的 PCR 产物限制性片段长度多态性分析方法 (RFLP), 对该海域内不同地点丛生盔形珊瑚的绿色和褐色 2 种珊瑚群体的共生藻组成进行比较研究, 以验证不同颜色丛生盔形珊瑚群体与其共生虫黄藻的组成是否有关联。

1 材料与方法

1.1 造礁石珊瑚样本采集

2007 年在三亚珊瑚礁国家级自然保护区的小东

海、西岛和亚龙湾西排 3 个地点 (图 1) 分别选择绿色和褐色 2 种丛生盔形珊瑚, 潜水采集 2 种颜色珊瑚的 5 个不同群体, 深度为 1—10m。采集时将珊瑚组织 (2—5cm²) 放于带编号的标本袋里, 带回实验室开展分子生物学实验。

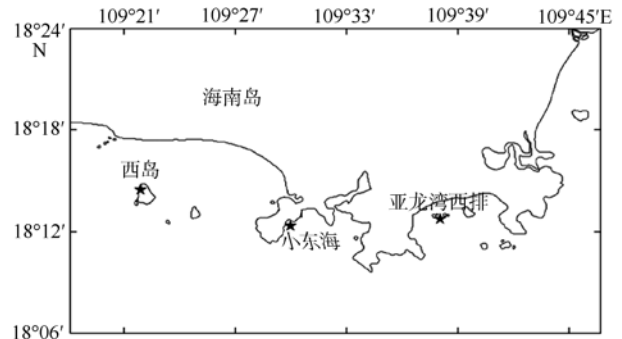


图 1 三亚珊瑚礁国家级自然保护区海域的丛生盔形采样地点图

表示采样点

Fig. 1 Map of the Sanya National Coral Reef Reserve, showing the localities where *Galaxea fascicularis* were sampled (marked by stars)

1.2 DNA 提取及 28S rDNA 5'端序列的 PCR 扩增

DNA 提取参考 Huang 等^[13]的方法。选用 5S 和 D23Zoox^[14]两对引物, 扩增共生藻 28S rDNA 基因 5'端约 520bp 的片段, 扩增反应在 PTC-200 (美国 MJ 公司) 上进行。反应体积为 25mm³, 其体系为: 1.5mmol·dm⁻³ MgCl₂, 0.025mmol·dm⁻³ 引物, 0.1mmol·dm⁻³ dNTPs, 0.5U Taq DNA 聚合酶 (TaKaRa), 0.5μg DNA 模板, 1×PCR 缓冲液。扩增程序为: 首先 95℃ 预变性 3min, 然后 94℃ 变性 30s, 50℃ 退火 1min, 72℃ 延伸 2min, 共进行 30 个循环, 最后 72℃ 延伸 10min。扩增产物通过 EB 染色经 1.0% 琼脂糖电泳检测。

1.3 28S rDNA 5'端序列的 RFLP 分析

取 10mm³ PCR 扩增产物, 使用限制性内切酶 *Rsa* I (MBI) 进行酶切, 在 37℃ 下酶切过夜。酶切产物通过 2% 的琼脂糖凝胶电泳, 电泳缓冲液为 1×TAE, 120V 电泳 30min, 用 Gene-Genius 凝胶成像系统拍照、记录和分析。

1.4 28S rDNA 序列的克隆、测序和系统树构建

为确定 RFLP 的准确性, PCR 产物经 1% 琼脂糖凝胶电泳并进行切胶纯化回收目标片段, 连接到 pMD18-T 载体 (TaKaRa), 经转化筛选重组子, 并经 PCR 确认后送广州拓基基因有限公司在 ABI 3730 自动测序仪上测定其序列。登陆 NCBI 将测得的序列在去除引物后用 Blastn 进行同源搜索, 确认获得

的序列为相应的序列, 并提交得相应的登录号 (FJ829797、FJ829798)。从 GenBank 数据库中分别下载 Blastn 得分较靠前的序列, 并搜索共生藻属其他 7 个系群的序列(不包括 I 系群), 与获得的相应序列用 Clustl W^[15]进行多序列分析并手工校对。MEGA 4.0^[16]构建 NJ (neighbor joining) 进化树和 MP (maximum parsimony) 进化树; 遗传距离选用 Kimura 2-parameter 模型, 以 *Gymnodinium beii* (Gb) 和 *Gymnodinium simplex* (Gs) 为外类群; 系统树各分枝的置信度用 1000 次自举法重复检测。

2 结果与分析

2.1 共生藻组成的 PCR-RFLP 分析

获得 30 个样品的 DNA, 其中造礁石珊瑚共生藻 28S rDNA 基因 5'端序列扩增产物片段大小约 520bp, 用限制性内切酶 *Rsa* I 对扩增产物进行限制酶切分析, 发现丛生盔形珊瑚共生藻组成可以分 3 种类型^[13]。不同群体的珊瑚可以分别与 C 或 D 系群共生藻共生, 也可以同时与 C 和 D 两个系群共生藻共生(图 2)。不同颜色丛生盔形珊瑚的采样地点及共生藻组成见表 1。同地点或不同地点间的褐色与绿色丛生盔形珊瑚在共生藻组成上并无显著性差异(P

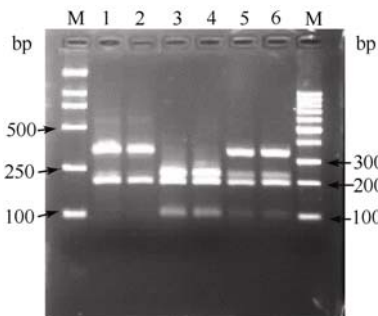


图 2 丛生盔形珊瑚共生藻 RFLP 类型

条带 1—2 为 C 系群共生藻; 条带 3—4 为 D 系群共生藻; 条带 5—6 为 C 和 D 系群共生藻同时存在; M 为 DNA 相对分子质量标准

Fig. 2 RFLP genotyping of *Symbiodinium* isolated from typical examples of scleractinian coral *Galaxea fascicularis*

表 1 丛生盔形珊瑚采样地点及共生藻组成

Tab. 1 Collecting localities of reef coral *Galaxea fascicularis* and its symbionts composition

珊瑚群体颜色	采样地点	共生藻类型(数目)		
褐色	亚龙湾西排	C (3)	D (1)	C+D (1)
	西岛	C (1)	D (3)	C+D (1)
	小东海	C (2)	D (1)	C+D (2)
绿色	亚龙湾西排	C (2)	D (2)	C+D (1)
	西岛	C (1)	D (3)	C+D (1)
	小东海	C (2)	D (2)	C+D (1)

注: 括号内数字表示与该类型共生藻共生的珊瑚群体数目。

>0.05)。总体而言, 在褐色的丛生盔形珊瑚群体中, C 系群共生藻占 40%, D 系群共生藻占 33.3%, C 和 D 系群共生藻占 26.7%; 在绿色的丛生盔形珊瑚群体中, C 系群共生藻占 33.3%, D 系群共生藻占 46.7%, C 和 D 系群共生藻占 20%。此外, 丛生盔形的 C 系群群体和 D 系群群体以及 C 和 D 系群同时共生的群体之间并无显著性差异($P > 0.05$)。

2.2 共生藻 28S 序列分析和系统树构建

将获得的 28S rDNA 基因 5'端序列与 GenBank 中的相关序列比对, 结果显示获得的序列与其中的相关序列一致。进行多重比对后构建 NJ 系统树(图 3), 系统树节点上的数值为 1000 次自举检测得到的对该支的支持百分数(>50%); 此外, MP 树的拓扑结构也基本一致(结果未显示)。通过 RFLP 确定的共生藻 C 系群和 D 系群的 28S rDNA 基因 5'端序列都聚类在各自系群范围内, 进一步确定了 RFLP 方法的准确性。

3 讨论

3.1 影响珊瑚表型颜色的因素

对丛生盔形的绿色和褐色群体共生藻组成的研究表明, 珊瑚的颜色与共生藻组成之间并无显著性关系。Klueter 等^[17]发现 2 种不同颜色指状蔷薇珊瑚 *Montipora digitata* 的共生藻组成并无差异。然而, Frade 等^[12]对非六珊瑚属内 *Madracis pharensis* 的 3 种不同颜色群体的研究发现, 棕色群体与 B7 共生藻共生, 而紫色和绿色群体则偏好与 B15 共生藻共生, 共生藻多样性与其宿主颜色有关联但并非决定因素。对珊瑚群体不同颜色的解释主要集中在两方面。一是认为珊瑚颜色大部分是取决于宿主珊瑚本身。研究表明宿主珊瑚体内的绿色荧光蛋白类在可见光或是紫外光下使造礁石珊瑚产生不同颜色, 例如绿色、红色和蓝色, 并认为珊瑚丰富的颜色大部分是由荧光蛋白决定^[4, 18-20]。此外, 研究发现荧光蛋白对珊瑚起着光保护等作用^[20-21]。Kelmanson 等^[19]对 *Montastraea cavernosa* 的研究发现, 群体颜色差别是由于 GFP 类似蛋白编码基因表达水平的不同。二是认为共生藻的密度和色素含量也影响珊瑚的颜色。例如珊瑚共生藻的光合色素(叶绿素、多甲藻素等有捕获光能或提供光保护的作用), 先前的研究表明这些色素以及共生藻密度在不同环境参数下含量不同; 研究发现宿主珊瑚体内的荧光蛋白以及共生

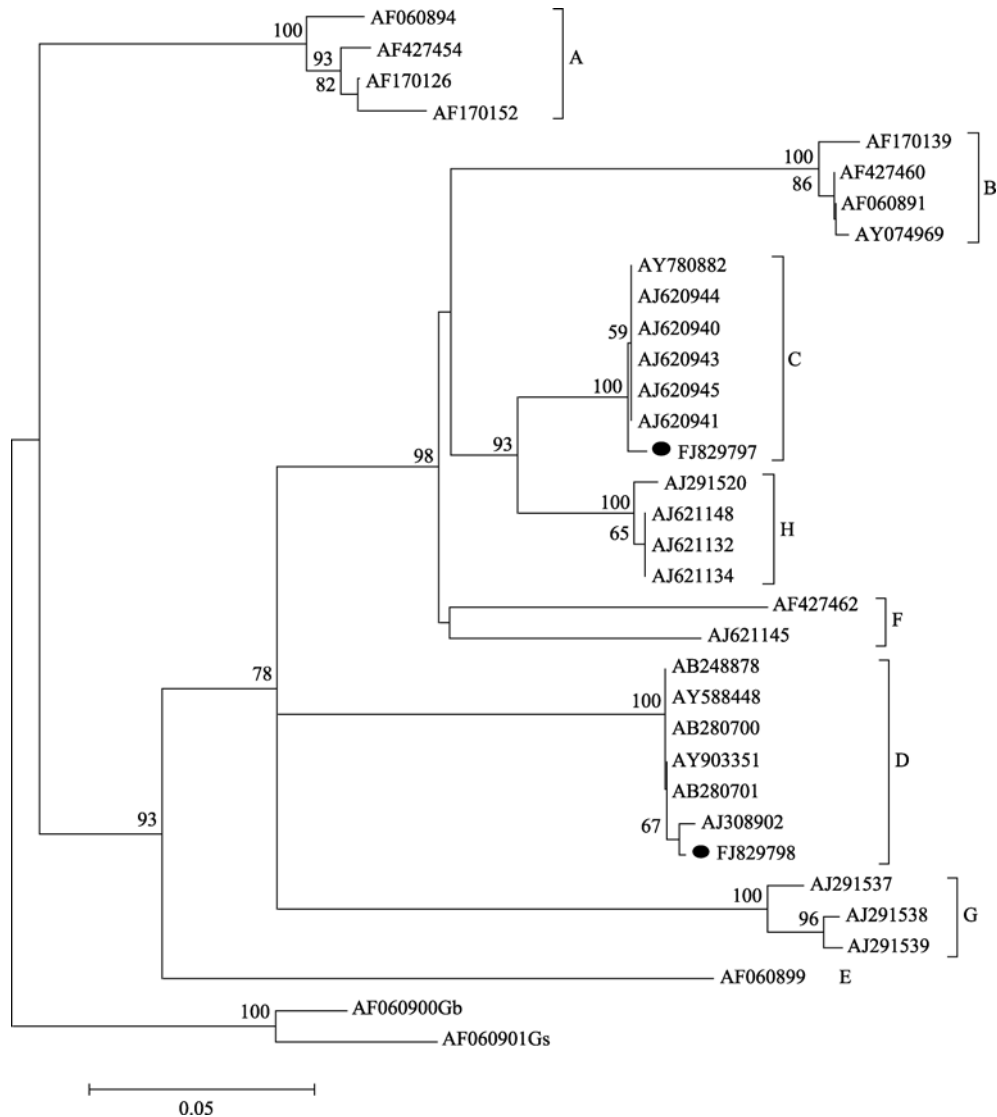


图 3 丛生盔形珊瑚共生藻 28S rDNA 基因部分序列构建的 NJ 树

Fig. 3 Phylogenetic reconstruction of *Symbiodinium* from partial 28S rDNA sequences based on the method of neighbor joining

藻细胞的浓度影响造礁石珊瑚表型的颜色^[20, 22]。因此,影响珊瑚群体颜色的因素多而复杂。

近年来,由于珊瑚部分或完全失去体内共生藻,导致珊瑚颜色变浅乃至变白,被称为珊瑚白化^[10]。特别是近 30 年来,全球变化和气候异常导致的世界范围珊瑚白化现象受到了越来越多研究者的关注。白化的珊瑚失去了共生的虫黄藻,常常导致造礁石珊瑚大范围死亡,而研究发现不同颜色珊瑚群体对白化的耐受性以及生理生态特点不同^[6-8]。Takabayashi 等^[8]对 2 种不同颜色鹿角杯形珊瑚的研究发现,在浅水处(<1m)紫色群体的分布和丰度要低于褐色群体,而在稍深的地方(>3m)则相反。不同颜色的珊瑚同样会影响进入珊瑚组织内的光谱从而影响到共生藻的可用光^[22]。此外,研究显示自然选择驱动 *Faviina*

科造礁石珊瑚色彩多样性的演化^[23-24],因此,珊瑚群体表型颜色是适应自然演化的结果。

3.2 共生藻多样性及生态功能

珊瑚获得共生藻有垂直模式(珊瑚的子代直接从母体获取共生藻)和水平模式(珊瑚的子代从外界环境中获取共生藻) 2 种^[9]。丛生盔形珊瑚是排卵繁殖的种类,需要从外界获取共生藻。因此,这种潜在的可塑性使不同的珊瑚群体可以含有不同类型共生藻,而这为珊瑚适应环境变化提供了基础。本研究发现该珊瑚的不同群体可以与 C 或 D 两种系群共生藻共生。目前发现 D 系群共生藻可以在分布较深的造礁石珊瑚 *Montastraea franksi* 的体内共生,也可以在极浅的潮间带出现,或者是在遭受环境胁迫大的近岸石珊瑚体内出现^[25]。许多调查都发现 D 系群

共生藻比较偏爱其他共生体所不适宜的边缘生境, 此外, 珊瑚在受到环境胁迫后失去原体内主要类型的共生藻而替换为 D 系群^[26]。珊瑚移植实验和野外观察疾病导致白化后恢复的珊瑚群体的研究也显示 D 系群共生藻是遭受外界环境胁迫后占优势地位的共生藻^[27-28]。在野外调查过程中我们也发现, 丛生盔形珊瑚相对其他种类珊瑚对环境具有更好的抗逆能力, 因此, 我们认为丛生盔形珊瑚相对于其他种类的珊瑚更能适应未来的环境变化。

本研究并没有发现不同颜色的丛生盔形珊瑚群体共生藻组成存在差异和联系。由于技术方法的不同, 对共生藻多样性的认识也大为不同。近年来, 通过 DGGE (变性梯度凝胶电泳) 对 ITS2 (第二内转录间隔区) 的分析发现, 同系群内共生藻存在大量的亚系群或类型^[29-30]。因此, 本研究中使用的 28S rDNA 以及 RFLP 分析方法可能低估了丛生盔形珊瑚共生藻的多样性; 此外, 影响造礁石珊瑚群体颜色的因素多且复杂。综合分析后, 我们认为珊瑚表型颜色

主要是由宿主珊瑚与其共生藻以及所处生境共同决定, 其中珊瑚的 GFP 蛋白类、珊瑚和共生藻的各种色素含量以及共生藻类型等都会影响珊瑚群体的颜色。由于珊瑚群体颜色对珊瑚的生存以及整个珊瑚礁生态系统起着重要的作用, 因此有必要通过选择更为变异的分子标记和采用诸如光谱分析、HPLC 色素测定等其他方法, 结合控制实验条件以更好地探讨共生藻的多样性和分析不同颜色造礁石珊瑚独特的生理功能以及它们之间的联系。

4 小结

采用 PCR-RFLP 研究方法, 分析了三亚小东海、西岛和亚龙湾海区绿色和褐色丛生盔形珊瑚的共生藻组成。结果显示, 绿色和褐色丛生盔形珊瑚都可以分别或是同时与 C 和 D 系群共生藻共生, 而这 2 种颜色造礁石珊瑚群体的共生藻组成之间并无差异。研究表明珊瑚表型颜色与共生藻组成无直接关联, 而影响珊瑚颜色的因素则需要进一步的研究。

参考文献

- [1] FALKOWSKI P G, DUBINSKY Z, MUSCATINE L, et al. Light and the bioenergetics of a symbiotic coral[J]. *Bioscience*, 1984, 34(11): 705-709.
- [2] POCHON X, PAWLOWSKI J. Evolution of the soritids-*Symbiodinium* symbiosis[J]. *Symbiosis*, 2006, 42(2): 77-88.
- [3] POCHON X, GATES R D. A new *Symbiodinium* clade (Dinophyceae) from soritid foraminifera in Hawaii[J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2010, 56: 492-497.
- [4] DOVE S G, HOEGH-GULDBERG O, RANGANATHAN S. Major colour patterns of reef-building corals are due to a family of GFP-like proteins[J]. *Coral Reefs*, 2001, 19(3): 197-204.
- [5] DOVE S G, TAKABAYASHI M, HOEGH-GULDBERG O. Isolation and partial characterization of the pink and blue pigments of Pocilloporid and Acroporid corals[J]. *Biol Bull*, 1995, 189(3): 288-297.
- [6] GLEASON D F. Differential effects of ultraviolet radiation on green and brown morphs of the Caribbean coral *Porites astreoides*[J]. *Limnol Oceanogr*, 1993, 38(7): 1452-1463.
- [7] GLEASON D F. Sedimentation and distributions of green and brown morphs of the Caribbean coral *Porites astreoides* Lamarck[J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 1998, 230(1): 73-89.
- [8] TAKABAYASHI M, HOEGH-GULDBERG O. Ecological and physiological differences between two color morphs of the coral *Pocillopora damicornis*[J]. *Mar Biol*, 1995, 123 (4): 705-714.
- [9] BAKER A C. Flexibility and specificity in coral-algal symbiosis: Diversity, ecology, and biogeography of *Symbiodinium*[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2003, 34: 661-689.
- [10] DOUGLAS A E. Coral bleaching—how and why?[J]. *Mar Pollut Bull*, 2003, 46(4): 385-392.
- [11] YU J K, LIAO T H, CHEN C A, et al. Do color patterns of *Pocillopora damicornis* reflect zooxanthellae diversity?[J]. *Coral Reefs*, 2000, 19(1): 98-99.
- [12] FRADE P R., ENGLEBERT N, FARIA J, et al. Distribution and photobiology of *Symbiodinium* types in different light environments for three colour morphs of the coral *Madracis pharensis*: is there more to it than total irradiance?[J]. *Coral Reefs*, 2008, 27(4): 913-925.
- [13] HUANG HUI, DONG ZHIJUN, HUANG LIANGMIN, et al. Restriction fragment length polymorphism analysis of large subunit rDNA of symbiotic dinoflagellates from scleractinian corals in the Zhubi Coral Reef of the Nansha Islands[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2006, 48(2): 148-152.
- [14] CHEN C A, YANG Y W, WEI N V, et al. Symbiont diversity in scleractinian corals from tropical reefs and subtropical non-reef communities in Taiwan[J]. *Coral Reefs*, 2005, 24(1): 11-22.
- [15] THOMPSON J D, HIGGINS D G, GIBSON T J. Clustal W: Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice[J]. *Nucleic Acids Res*,

- 1994, 22(22): 4673–4680.
- [16] KUMAR S, NEI M, DUDLEY J, et al. MEGA: a biologist-centric software for evolutionary analysis of DNA and protein sequences[J]. *Brief Bioinform*, 2008, 9(4): 299–306.
- [17] KLUETER A, LOH W, HOEGH-GULDBERG O, et al. Physiological and genetic properties of two fluorescent colour morphs of the coral *Montipora digitata*[J]. *Symbiosis*, 2006, 42(3): 123–134.
- [18] MATZ M V, MARSHALL N J, VOROBYEV M. Are corals colorful?[J]. *Photochem Photobiol*, 2006, 82(2): 345–350.
- [19] KELMANSON I V, MATZ M V. Molecular basis and evolutionary origins of color diversity in great star coral *Montastraea cavernosa* (Scleractinia: Faviida)[J]. *Mol Biol Evol*, 2003, 20(7): 1125–1133.
- [20] OSWALD F, SCHMITT F, LEUTENEGGER A, et al. Contributions of host and symbiont pigments to the coloration of reef corals[J]. *Febs J*, 2007, 274(4): 1102–1109.
- [21] SALIH A, LARKUM A, COX G, et al. Fluorescent pigments in corals are photoprotective[J]. *Nature*, 2000, 408(6814): 850–853.
- [22] DOVE S. Scleractinian corals with photoprotective host pigments are hypersensitive to thermal bleaching[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2004, 272: 99–116.
- [23] FIELD S F, BULINA M Y, KELMANSON I V, et al. Adaptive evolution of multicolored fluorescent proteins in reef-building corals[J]. *J Mol Evol*, 2006, 62(3): 332–339.
- [24] UGALDE J A, CHANG B S W, MATZ M V. Evolution of coral pigments recreated[J]. *Science*, 2004, 305(5689): 1433.
- [25] LIEN Y T, NAKANO Y, PLATHONG S, et al. Occurrence of the putatively heat-tolerant *Symbiodinium* phylotype D in high-latitude outlying coral communities[J]. *Coral Reefs*, 2007, 26(1): 35–44.
- [26] TOLLER W W, ROWAN R, KNOWLTON N. Repopulation of zooxanthellae in the Caribbean corals *Montastraea annularis* and *M. faveolata* following experimental and disease-associated bleaching[J]. *Biol Bull*, 2001, 201(3): 360–373.
- [27] BAKER A C, STARGER C J, MCCLANAHAN T R, et al. Corals' adaptive response to climate change[J]. *Nature*, 2004, 430(7001): 741.
- [28] TOLLER W W, ROWAN R, KNOWLTON N. Zooxanthellae of the *Montastraea annularis* species complex: Patterns of distribution of four taxa of *Symbiodinium* on different reefs and across depths[J]. *Biol Bull*, 2001, 201(3): 348–359.
- [29] LAJEUNESSE T C, BHAGOOI R, HIDAKA M, et al. Closely related *Symbiodinium* spp. differ in relative dominance in coral reef host communities across environmental, latitudinal and biogeographic gradients[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2004, 284: 147–161.
- [30] VAN OPPEN M J H, MAHINY A J, DONE T J. Geographic distribution of zooxanthella types in three coral species on the Great Barrier Reef sampled after the 2002 bleaching event[J]. *Coral Reefs*, 2005, 24(3): 482–487.