

造礁石珊瑚与其共生藻 (*Symbiodinium*) 共生研究进展

周国伟^{1,2,3}, 黄 晖^{1,*}, 喻子牛¹, 董志军^{1,3}, 李元超^{1,3}

(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, 广州 510301;

2. 中国科学院海南热带海洋生物实验站, 三亚 572000; 3. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要:对造礁石珊瑚与其共生藻共生研究现状及其在全球变化下的适应能力进行较全面的综述。造礁石珊瑚与遗传和生理功能独特的共生藻组成内共生关系是成功演化的范例。近年来对珊瑚共生体的分子系统学研究表明共生藻遗传多样性极为丰富, 当前认为共生藻属至少包括 8 个 (A—H) 各自包含亚系群的世系或系群。珊瑚-共生藻共生功能体对诸如全球变化引起的海水温度上升等环境变化十分敏感。由于珊瑚以及珊瑚礁面临气候变化的严峻挑战, 对珊瑚与其共生藻共生关系和共生功体适应能力的研究将是未来重要的研究领域之一。

关键词:造礁石珊瑚; 共生藻; 共生; 演化; 全球变化; 白化

文章编号: 1000-0933 (2009) 08-4397-11 中图分类号: Q178 文献标识码: A

The current state of research in scleractinian coral-*Symbiodinium* symbiosis

ZHOU Guo-Wei^{1,2,3}, HUANG Hui¹, YU Zi-Niu¹, DONG Zhi-Jun^{1,3}, LI Yuan-Chao^{1,3}

1 Key Laboratory of Marine Bioresources Sustainable Utilization, South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China

2 National Experiment Station of Tropical Marine Biology, Sanya 572000, China

3 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(8): 4397 ~ 4407.

Abstract: Here, the current state of research in scleractinian coral-*Symbiodinium* symbiosis, the adaptability of *Symbiodinium* associations to rapid environmental change, and symbiosis evolution is reviewed. Reef corals form associations with an array of genetically and physiologically distinct endosymbiotic dinoflagellates of the genus *Symbiodinium*. The relationship between zooxanthellae and scleractinian corals is an example of the evolutionary success of such a symbiotic association. Recent molecular phylogenetic studies on the symbionts of coral have revealed an extraordinary diversity of *Symbiodinium* lineages. Based upon nuclear ribosomal DNA (rDNA) gene polymorphisms, the genus *Symbiodinium* is currently recognized to comprise at least eight highly divergent phylogenetic clades or lineages (A to H) that in turn contain multiple molecular subclade types. Additional ecological and evolutionary studies have shown that the complexity of these symbiosis. Elucidating the specificity and flexibility between different *Symbiodinium* and host corals requires additional research. The health of the holobiont is very sensitive to changes in the environment such as elevated sea temperatures due to global climate change. The relationship between corals and *Symbiodinium* and the adaptability of holobiont are a key area for future research due to the critical challenges that corals, and the reefs they build, face as a consequence of rapid climate change.

Key Words: scleractinian coral; *Symbiodinium*; symbiosis; evolution; global change; bleaching

珊瑚礁生态系统是全球生物多样性最为丰富的生态系之一。造礁石珊瑚是热带、亚热带浅海珊瑚礁生态

基金项目: 中国科学院台站基金支持资助项目 (YTZJJ0502); 国家自然科学基金资助项目 (90211015, 40776085)

收稿日期: 2008-05-09; 修订日期: 2009-02-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: coral@scsio.ac.cn

系统的主要建造者与共生藻(也称为“虫黄藻”)互利共生,是珊瑚礁生态系统必不可少的元素。虫黄藻(zooxanthellae)是一种黄褐色单细胞藻类属于共生甲藻属(*Symbiodinium*)。共生藻吸收宿主珊瑚代谢产生的二氧化碳、磷酸盐和硝酸盐等,而珊瑚生存的能量则主要来自于共生藻的光合作用产物,同时共生藻还扮演促进造礁石珊瑚钙化的重要角色。除造礁石珊瑚外,诸如原生生物、海绵、有孔虫以及软体动物等众多海洋生物都可以与共生藻共生^[1]。

自 19 世纪始在海洋中观察到这种共生现象^[1~3],到 20 世纪 60 年代,Freudenthal 才首次正式描述共生藻属;至 20 世纪 70 年代,将所有共生的虫黄藻简单的归为一个种并命名为小亚德里亚共生藻^[1](*Symbiodinium microadriaticum* Freudenthal)。20 世纪 70 年代中期,应用行为学、形态学、生物化学和生理学方法开始表明这些虫黄藻具有高度的分类多样性^[3,4]。近 20a 来基于分子生物学技术研究表明共生藻属内多样性水平远远超过了先前的认识,珊瑚与共生藻之间也由于不同共生藻的独特生理生态功能以及对环境不同的适应性而呈现复杂的关系。

本文将分别从造礁石珊瑚的起源,共生藻遗传多样性及生物地理,造礁石珊瑚与其共生藻的共生专一性(specificity)与可塑性(flexibility)和全球变化下的珊瑚白化(bleaching)及其响应进行较全面的阐述,并对当前存在问题及未来研究热点进行讨论。

1 造礁石珊瑚的起源及网状演化理论

1.1 造礁石珊瑚的起源

珊瑚礁生态系统作为地球上最古老,生物多样性最高的生态系统之一,可追溯至古生代。现代造礁石珊瑚起源于约两亿年前的中生代初期,通过长期演化形成高度特化、生物多样性极为丰富的生态系统。

现代造礁石珊瑚区系可分成印度—太平洋和大西洋—加勒比海两大区系。现代的造礁石珊瑚区系均由古地中海石珊瑚区系演化而来^[5]。造礁石珊瑚或称四射珊瑚自早、中奥陶世出现以后至奥陶纪末由于地球上发生了大规模冰川、气候变冷和海平面下降引起了 4 亿年前奥陶纪生物集群灭绝事件,有 70% 的珊瑚惨遭灭绝。到志留纪部分珊瑚属的多样性逐渐恢复,并于中泥盆世达到顶峰。晚泥盆生物集群灭绝事件使许多古生代无脊椎动物灭绝的数量达到了顶峰^[6]。

虽然珊瑚化石记录丰富,但造礁石珊瑚的起源仍有争议并存在 2 种分歧:(1)古生代的皱纹珊瑚(四射珊瑚)是中生代的造礁石珊瑚的直接祖先^[7],为单谱系或多谱系起源;(2)独立起源则认为石珊瑚可能起源于在二叠纪大灭绝事件存活的一种或多种软体的海葵类似种^[8](anemone-like),目前国际学者普遍接受这种观点^[9,10]。

1.2 网状演化理论(reticulate evolution)

达尔文演化理论认为新物种的形成是由于种群之间发生生殖隔离。然而,对于造礁石珊瑚的演化史却存在争议^[11,12]。Veron^[13]指出珊瑚是网状演化而非经典的达尔文演化,按照这种理论,不同珊瑚种类之间通过杂交而不断的融合,最终导致种类界限模糊。

大多研究以及 Veron^[13,14]自己数十年的观察结果都支持该理论。第一,事实上绝大部分造礁石珊瑚(约 75%)通过排卵和体外授精进行繁殖,从而大大减少授精特异性的产生。第二,发现大量种类的造礁石珊瑚进行同步排卵(mass-spawning),首次是在大堡礁^[15],稍后在冲绳^[16],加勒比海以及其它海域也都有类似发现^[17,18]。同步排卵极大地增加了种间配子相遇的概率,并为不同种类珊瑚提供杂交机会。第三,在实验室控制条件下,参与同步排卵的珊瑚可以进行种间授精^[19]。正如 Veron^[14]所指出的网状演化可能有助于我们深入理解珊瑚生物多样性。例如,在一定程度上解释了在生态位多样性显著的条件珊瑚种类多样性却并没有相应的增多。

然而,Vollmer^[21]等认为珊瑚物种杂交形成的无性表现型可能增加了遗传多样性但只具备很低的演化潜力。因此,对于造礁石珊瑚复杂的演化史还需要深入研究,诸如线粒体 DNA 等其它分子标记^[22,23]的应用将会使网状演化和遗传连通性理论在造礁石珊瑚物种演化关系的研究中得到进一步认证。

2 共生藻遗传多样性及生物地理分布

自 19 世纪始,人们认识到海洋中单细胞藻与无脊椎动物之间的共生。由于大多数共生单细胞藻类是黄色的且是与动物共生,Brandt^[24]称其为“虫黄藻”。研究发现与造礁石珊瑚共生的种类绝大多数属于共生藻属(*Symbiodinium* spp),当前,共生藻属已经有 11 个命名种^[25]。近 20a 来,随着分子生物学的发展与应用极大提升了对共生藻遗传多样性以及生物地理的认识,为进一步理解造礁石珊瑚与其共生藻的共生关系提供依据。

2.1 共生藻遗传多样性及存在的问题

长期以来,由于共生藻形态的可塑性以及共生藻因长期适应宿主珊瑚和所处的生境而形成其独有的特征,传统的形态学方法无法深入研究共生藻的分类及其多样性。最近的分子生物学研究提高了对共生藻的多样性和生态功能的认识。

Rowan^[26,27]等于 20 世纪 90 年代初对共生藻遗传多样性进行了开创性的研究,应用 RFLP(限制性酶切片多样性)和 18S rDNA 序列分析表明共生藻的遗传多样性水平远远高出先前的认识,这与营自由生活的共生甲藻是有明显的差异。此外,诸如核糖体 rDNA 序列,包括 18S, 28S, 和 ITS 区域以及同功异构酶^[28],微卫星,叶绿体 *psbA* 基因^[29]以及线粒体 COX I^[30]基因为深入了解共生藻的遗传多样性和系统发育提供了途径。

迄今,主要使用核糖体大亚基(LSU)以及核糖体小亚基(SSU)(nrDNA)基因研究并形成了被认可的共生藻属内分子分类系统,并以系群(clade)(介于属和种之间的阶元)表示。最初分析鉴定认为共生藻属仅包括 A、B、C、D 和 E 5 个系群^[26,27]。经过不断的研究发现,当前,基于 rDNA 的系统发育命名法将共生藻属分为 A~H 8 个系群,其中 6 个系群是与珊瑚(包括造礁石珊瑚和软珊瑚)^[31,32]有关。共生藻的系群代表分歧的世系,通过对 rDNA 序列变异区的分析发现每个系群的共生藻都包含大量亲缘关系接近的遗传类型(种或亚种)。由于缺少通用的命名方法,共生藻的系统发育和多样性之间比较分析受到阻碍。随着更为变异的 ITS2(核糖体 DNA 转录第二间隔区)片段基于 PCR-DGGE(变性梯度凝胶电泳)的应用^[33,34],大大提高了对共生藻在亚系群(sub-clade)水平上多样性的认识。

尽管在探讨共生藻的遗传多样性方面取得了巨大进步,但仍然存在一些问题。例如 rDNA 作为系统发育分析的工具在某些方面会导致在分析共生藻各分子型之间的演化关系时产生误导。例如,在 PCR 反应中低拷贝的序列分析,rDNA 重复序列的异质性以及通过克隆测序,在扩增过程产生错误序列或是镶嵌序列的这些极易产生的失误将过高的估计共生藻多样性或是不正确的重建了共生藻分子型的系统发育树^[35]。然而,Apprill^[36]等指出先前研究的共生藻 ITS2 序列多样性可能大大被低估了,由于 DGGE 存在的限制性,使用克隆文库的技术可以探查实际可能八到十倍于先前方法所鉴定的多样性水平,同样 RFLP 和 SSCP(单链构象多态性)也存在局限性。van Oppen^[37]指出由于基因内部变异的存在,这些呈现出的共生藻多样性不一定代表是新的“种”。Sampayo^[38]在比较了各种方法后认为基于 ITS2 片段的 PCR-DGGE 应用可以较好的探讨共生藻在亚系群水平上的生理生态功能,并指出在条件允许下采用多种分子技术结合分析将会更有利于研究共生藻的多样性及其在特定生态环境下的功能。

2.2 共生藻的生物地理分布

自 20 世纪 90 年代中期开始对共生藻属的系统地理学展开研究^[31,33]。全球不同地理海域造礁石珊瑚的共生藻分布差异甚大(表 1),一些类型的共生藻广泛分布于不同宿主和地理区域,而另有部分共生藻则呈现宿主专一性或是局域性分布^[47-50]。早期的研究探讨了海域内和海域之间或是不同的纬度梯度的共生藻系统系群的分布。在印度—太平洋和加勒比海区系的造礁石珊瑚中,A、B 和(或)F 系群共生藻在纬度较高的海域分布较多,而 C 系群则广泛分布在热带低纬度海域^[48]。而且,研究表明加勒比海区系的共生藻多样性比印度—太平洋区系要高^[46],这点与两个区系的珊瑚物种多样性截然相反(印度—太平洋区系的造礁石珊瑚多样性更为丰富)。通常认为光照和温度是影响共生藻分布的重要因素^[43]。然而,原先被认为耐热性的 D 系群共生藻在高纬度的冷水海域亦有分布^[51]。所以,对于共生藻的生物地理特点仍需要广泛研究。

表 1 共生藻系群和宿主范围及地理分布

Table 1 *Symbiodinium* clades, their host range and geographic distribution

共生藻系群 <i>Symbiodinium</i> clades	宿主范围 Host range	地理分布 Geographic distribution	参考文献 Reference
A	常见于腔肠动物门和软体动物门以及有孔虫目 Common in Cnidaria and Mollusca; also in Foramniferida	主要分布在加勒比海和红海;印度-太平洋区系亦有分布 Caribbean Sea, Red Sea; Indo-Pacific regions	[26,27]
B	常见于腔肠动物门,尤其是柳珊瑚,软体动物门亦有 Common in Cnidaria, particularly in Gorgonacea, also in Mollusca	主要分布在加勒比海;印度-太平洋区系亦有分布 Caribbean Sea; Indo-Pacific regions	[39]
C	腔肠动物门,软体动物门和有孔虫目以及纤毛虫动物门 Wide range, in Cnidaria, Mollusca, Foramniferida and Ciliophora	主要分布在印度-太平洋区系和红海;加勒比海亦有分布 Indo-Pacific regions and, Red Sea; Caribbean Sea	[40,41]
D	见于腔肠动物门,软体动物门,多孔动物门和有孔虫目。亚系群 D2 常见于珊瑚; D1 见于海绵 (<i>Haliclona koremella</i>) 和有孔虫目 Some in Cnidaria, Mollusca, Porifera and Foramniferida. Subclade D2 common in corals; Subclade D1 present in a sponge (<i>Haliclona koremella</i>) and in Foramniferida	主要分布在印度-太平洋区系;加勒比海亦有分布 Indo-Pacific regions; Caribbean Sea	[42,43]
E	范围有限,仅在海葵 <i>Anthopleura elegantissima</i> 和软体动物门有发现;自由生活的鞭毛藻亦有发现 Limited range, observed in the anemone <i>Anthopleura elegantissima</i> ; and in Mollusca; Also in free-living dinoflagellate	分布在印度-太平洋区系 Indo-Pacific regions	[44]
F	主要为有孔虫目特有,造礁石珊瑚目和海葵目亦有 Specific to Foramniferida, rarely in corals and anemone	主要分布在印度-太平洋区系;加勒比海亦有分布 Indo-Pacific regions; Caribbean Sea	[45]
G	见于造礁石珊瑚目和软珊瑚,有孔虫目 Present in Scleractinia, Octocorals and Foramniferida	主要分布在太平洋 Pacific regions	[46]
H	仅见于有孔虫目 Specific to Foramniferida	主要分布在加勒比海;印度-太平洋区系亦有分布 Caribbean Sea; Indo-Pacific regions	[44,45]

随着研究的深入,基于系群水平上的分子系统分类不足以解释共生藻的微观生物地理分布。因为在长期演化中,每个系群都包含了许多不同生理和生态适应类型的亚系群共生藻。最近,Sampayo^[52]等研究了同种造礁石珊瑚的共生藻在不同深度的分布,结果显示深度的不同与共生藻的类型存在相关,这表明不同生境下的共生藻是具有独特分布的特征并具备适应环境的能力。因此,未来应采用更为变异的分子标记来详细的分析共生藻的生物地理分布。

3 珊瑚-共生藻的专一性,可塑性以及协同演化

随着全球变化以及环境恶化等因素引起珊瑚礁退化日益严峻,一个关键的问题需要解决:造礁石珊瑚与其共生藻是否可以通过特殊机制(重组或替换)改变它们的共生功能体(holobiont)以面临全球变化的挑战。因此,了解宿主珊瑚与共生藻共生关系的专一性和可塑性对理解珊瑚共生功能体(指珊瑚-共生藻)的演化以及对环境变化的潜在适应力非常重要。此外,专一性和可塑性是相对而言并决定于研究的对象和层次^[22]。以往的研究总体上从时间和空间两个角度展开:时间上包括宿主珊瑚发育的不同时期和季节环境变化下珊瑚-共生藻共生关系的变化;而空间上则进行了大量的研究,包括分析不同海域或不同深度的同种或不同种类石珊瑚共生藻的差异以及共生关系的特点。

3.1 珊瑚-共生藻的共生专一性

在专一性方面,基于分子生物学技术分析宿主珊瑚和共生藻的系统发生学时显示在科的阶元上具有专一性^[41,44,46,47]。例如,一些类型的共生藻(比如 C17)只存在于滨珊瑚科的造礁石珊瑚种类中^[47]。然而,也有其它的类型共生藻(比如 C3)与鹿角珊瑚科,蜂巢珊瑚科,杯型珊瑚科以及其他科的种类共生^[45]。Goulet 等^[53]

指出共生藻与八放珊瑚(octocorals)共生在时间和空间的尺度上是稳定的。Thornhill 等^[54]对六种造礁石珊瑚进行长达五年的季节性持续调查研究,结果发现共生藻与宿主珊瑚的共生功能体具有高度稳定性,并没有随着季节的变化而波动。最近,Frade^[55]等学者对杯形珊瑚科非六珊瑚属内几种珊瑚在较大的深度尺度上研究发现这些不同种类珊瑚与亚系群共生藻具有一定的专一性以及表现出不同深度影响其分布的特点,表明即使是亲缘关系很近的种类也对共生藻具有专一性。

宿主珊瑚对共生藻最初并没有专一性,而是随着珊瑚发育成体选择特定的共生藻,在宿主的个体发育期间改变共生藻群体^[56]。此外,许多研究表明宿主珊瑚始终只接受相应的共生藻(homologous algae)而拒绝其它类型的共生藻,一旦它们与其它类型的共生藻共生,宿主珊瑚的生长率和健康水平就会下降^[57]。然而,例如石芝珊瑚(*Fungia scutaria*)对共生藻的专一性只出现在浮浪幼体的形成时期^[58]。也有研究报道在一些宿主珊瑚中,即使初期没有表现出对共生藻的专一性^[56],但随后宿主内不同类型共生藻的竞争以及相对丰度会有许多变化。在形成共生功能体期间,宿主珊瑚识别以及挑选特定类型的共生藻并最终决定作为主要的类型的共生藻来建立共生功能体,这些现象支持了从组成内共生关系(endosymbiosis)到宿主珊瑚的健康稳定下来要求一系列复杂的协同演化(coevolution)过程这个观点。

3.2 珊瑚-共生藻的共生可塑性

宿主珊瑚与共生藻共生关系之间存在可塑性。越来越多的研究报道同种珊瑚^[40,59],包括珊瑚单体(polyps)或同一个群体(colony)内几种共生藻同时出现,已经发现并证实一种珊瑚(包括造礁石珊瑚和软珊瑚)同时或不同空间分布的同种珊瑚群体含有超过一种类型的共生藻^[58]。当前对于这种共存机制并不十分清楚,但普遍认为这对于宿主在环境胁迫下作出积极响应提供可观的生理可塑性^[60],从而有利于珊瑚在未来环境变化下生存。然而,有学者在分析相关数据后提出异议^[61],认为这只是少数现象,事实上大部分造礁石珊瑚仅含有一种类型的共生藻。但 Baker^[62]指出大部分造礁石珊瑚都含有多种共生藻,而八放珊瑚则没有。共同观点认为含一种共生藻以上的珊瑚是有可能在环境胁迫的时候进行替换(switch)已有或是重新从外界获得新的更具抗逆性的共生藻,围绕于此的争论还将会持续下去。大量的通过电泳技术得到的数据表明大多珊瑚不只含有一种共生藻^[63],Mieog^[64]等人通过实时 PCR(real-time PCR)研究单个珊瑚的共生藻多样性发现有些类型的共生藻以极低的数量同时与其它类型共生藻共存于宿主珊瑚体内。以及稍后的研究都表明这种低含量共生藻的存在。而这些共生藻的存在为宿主珊瑚在环境胁迫下进行替换或是重组(shuffle)提供了条件(共生藻的替换是指宿主珊瑚从体外获得新类型的共生藻,而共生藻的重组是指宿主珊瑚改变体内已有共生藻类型的相对数量分布),从而有利于珊瑚在未来环境下生存。

Chen 等^[65]对栅列鹿角珊瑚 *Acropora palifera* 进行为期一年的监测研究发现,不但单位面积共生藻密度和叶绿素 a 含量呈现季节性的浮动,而且共生藻群体也有由系群 D 到 C 的变化。但是随着温度上升而发生 D 系群到 C 系群的转化,与传统认为 D 系群共生藻耐热性的观点违背,因此对热胁迫耐受型的共生藻需要重新评估。日本学者 Reimer^[66]等在对海葵 *Zoanthus sansibaricus* 为期一年的研究后指出在环境变化(主要是温度)下,宿主海葵体内的共生藻在系群水平上没有出现波动,但在亚系群水平上有微小的波动。表明这些亚系群共生藻的生理生态功能相异并与宿主珊瑚组成的共生功能体是动态的适应环境周期的变化,当然这点的确认还需要进行更大地理尺度和种类范围以及与环境因子结合的研究。

对于宿主珊瑚是否能获得新的共生藻组成共生功能体存在质疑^[67],并从共生藻的细胞生物学和系统发生学角度指出:替换可能发生,但这是可能性非常小的包含一些协同演化机制的演化事件。也就是说这种机制可能会导致演化改变并持续很长的周期,而不是在短时期内演化并适应快速的全球变化。而珊瑚生活史周期较长,无法改变未来环境胁迫下的珊瑚的迅速衰减及随之多样性丧失的结果。

3.3 珊瑚-共生藻协同演化

协同演化(coevolution)是指相互作用的物种在自然选择的驱动下相互演化改变的过程^[68],是形成地球生物多样性的最重要的机制之一。现在,普遍认为协同演化是一个非常强力和动态的过程,能够在广布和狭窄

的地理尺度上使种间相互作用产生分歧,从而使物种间协同演化得以进行^[69]。

在共生藻亚系群和珊瑚“种”这个微观水平上,有证据表明宿主珊瑚与共生藻之间存在系统发生的一致性^[70]。然而,珊瑚与共生藻协同演化的研究不如其它共生物种研究深入,绝大部分相关研究由于分子标记(例如 SSU 和 LSU rDNA)的应用不当没有得到支持该理论的有效证据^[67]。Van Oppen^[67]采用更为变异的 ITS1 rDNA 作为分子标记探讨在造礁石珊瑚和八放珊瑚中宿主与共生藻的协同演化^[65],但并没有得到任何有力证据。因此,珊瑚—共生藻协同演化的研究将是未来最大挑战之一,尝试使用新的分子标记手段进行研究可能会证实在相对稳定的期间通过短时间的协同演化过程驱使新的珊瑚—共生藻共生功能体的形成以利于更适应环境的变化。

4 全球变化下的珊瑚白化及其适应性

4.1 珊瑚白化

造礁石珊瑚和共生藻的共生功能体对环境变化十分敏感。当环境条件恶化至共生功能体耐受极限时,宿主珊瑚就会排出体内共生藻或是共生藻色素含量减少或者两者同时发生,从而珊瑚外表逐渐变浅甚至变白,即珊瑚白化。而造成珊瑚白化的原因相当复杂,包括来自环境压力(如富营养化,海水温度升高,光强增加,紫外线辐射增强以及海水盐度降低或过高)的改变。其中,海水的富营养化对珊瑚以及共生藻造成极严重的破坏^[13]。由于大部分珊瑚礁位于近岸,很容易受到人类活动产生的各种影响。此外,还有内在因子(如老化)的影响^[72]。在实验室环境引起珊瑚白化有许多因子:极端温度(高温或低温),强辐射,重金属(尤其是铜和铬)以及病原体微生物等。而大规模的白化事件,常造成珊瑚群落结构及栖息地的改变,对整个珊瑚礁生态系统有着极大负面影响。由于过去二十几年来,大规模珊瑚白化事件的报道急剧增加,促使许多科研人员将此现象与全球气候变化和厄尔尼若(El Nino)等事件联系起来,尤其是全球暖化现象日益明显,在珊瑚礁可持续保护管理上成为研究热点。

4.2 珊瑚-共生藻的白化适应

最初,有学者认为 A 系群和 B 系群的共生藻对白化具有耐受力,而 C 系群共生藻相对较容易受到影响^[40]。但随后却发现同系群内的不同亚系群共生藻对热胁迫呈现多样化(例如:C15 和滨珊瑚共生耐白化,而 C3 和鹿角共生却易遭受白化)。D 系群共生藻表现出较好的耐胁迫性,观察研究表明白化后的珊瑚礁里其相对丰度将会增加^[67]。尽管这样,对 D 系群共生藻是否耐白化以及各系群以及亚系群共生藻的具体生理生态功能并不了解,需要进一步研究。

Buddemeier^[73]在 1993 年首次提出了“适应白化假说(adaptive bleaching hypothesis)”,认为造礁石珊瑚在环境胁迫下失去原先体内的共生藻,然后从外界水体中可以获得更适应环境的共生藻并组成新的共生功能体,从而较以前更耐受变化的环境。有研究表明,原先主要是 C 系群共生藻的珊瑚在白化后转换为 D 系群为主的共生功能体^[59],而 D 系群共生藻被认为具有耐高温特点。“适应白化假说”为珊瑚礁对未来全球变化下的适应提供了一定的依据。然而,对于这一假说是否成立以及具体机制还处在研究验证之中。有研究指出,发生共生藻“替换”或是“重组”前提是宿主珊瑚本身是含有多种共生藻的种类^[40]。珊瑚白化事件的发生频率以及强度在不断的增加可能表明珊瑚-共生藻已临近适应晚更新世-全新世环境条件的极限而导致共生体系的崩溃,但也可能是暂时现象直至珊瑚—共生藻演化并适应新的环境条件。中生代—新生代的造礁石珊瑚在更高温度和 CO₂ 浓度以及更低的碱度条件下依然生存表明珊瑚是有能力适应这些变化的环境^[67]。

大多关于珊瑚-共生藻对环境胁迫耐受性的研究都集中在探讨共生藻的能力和特性,这在很大程度上忽视了宿主珊瑚为共生藻提供直接的环境这一关键作用。实际上,脆弱的共生体系(比如 C3 和鹿角珊瑚容易遭受白化)的共生藻同样可以和胁迫耐受性的珊瑚结合(比如 C3 和蜂巢珊瑚)^[40]。大量的数据表明宿主珊瑚对整个共生功能体的全面能力起着必不可少的作用。珊瑚的形态和相对的组织厚度、蛋白质周转、共生藻密度和宿主保护性色素等所有这些因素在决定珊瑚-共生藻功能体对光照和热胁迫下的耐受性起着至关重要的作用。

珊瑚对白化的适应性表明珊瑚礁具备一定的恢复力(resilience)。珊瑚白化后,珊瑚和共生藻的多样性的衰减,以及遭受过白化的珊瑚礁对后期持续的白化事件的潜在耐受性及恢复暗示了当前趋势下珊瑚礁的覆盖率及多样性的丧失的结果。对于中生代的珊瑚为何会比现代的造礁石珊瑚更适应高温和低碱度的原因所知甚少。物种的区域变换和基因流动及连通性的改变导致珊瑚礁有可能向更高纬度的海域发展^[59]。珊瑚白化,过度捕捞以及沿海海岸带的发展的协同效应对珊瑚礁的退化起着加剧作用,极可能导致珊瑚礁朝着大型海藻为优势的生态系统的群落相变以及并发造成珊瑚覆盖率的急剧减少。

5 研究展望

我国的珊瑚礁属于印度-太平洋区系。面积占全球珊瑚礁总面积的 2.57%,造礁石珊瑚物种占世界总数的 1/3,南海诸岛和海南岛是其主要的分布区^[5]。然而,我国对珊瑚礁的相关研究相对滞后,当前国内对于珊瑚与共生藻主要从以下几方面进行了研究。采用分子生物学和古生物学方法研究了现代造礁石珊瑚起源与分化的问题^[74]。在共生藻方面,黄晖等^[75]研究了南沙群岛诸礁造礁石珊瑚共生藻的遗传多样性。苟万里等^[76]从胶州湾海域分离培养一种类似裸甲藻的单细胞藻类,经 ITS 序列分析属于 F 系群共生藻。朱葆华等^[77]从西沙群岛和海南岛采集的两种海葵分离的共生藻经 ITS rDNA 序列分析属于 C 系群。董志军等^[78,79]较系统研究了南海不同地理海域造礁石珊瑚共生藻分子系统分类与遗传多样性,结果显示南海海域造礁石珊瑚共生藻的遗传多样性水平偏低,石珊瑚与共生藻显示出较高的专一性,其原因还有待深入研究。在共生功能体方面,李秀保等^[80]研究了造礁石珊瑚在热胁迫下的生理响应。李淑等^[81]对南海北部 39 种石珊瑚的共生藻密度的种间和空间差异进行了详细分析,并认为共生藻密度与珊瑚白化有关联。这些开创性研究为人们理解南海海域造礁石珊瑚与其共生藻的共生关系和多样性以及生理生态功能奠定了基础。

当前国际上对珊瑚-共生藻共生关系的研究还处于初步阶段,一些有关它们生态和演化方面的研究还有待开展。全球变化下珊瑚礁的命运不容乐观,结合我国珊瑚礁资源和研究现状有必要从如下几个方面加强研究。

5.1 造礁石珊瑚的起源与系统发育

通过古生物学、地层学和分子生物学等多学科交叉方法研究造礁石珊瑚的起源和演化,以及珊瑚之间(包括科,属,种的阶元)的系统发育关系,揭示我国造礁石珊瑚的起源以及理解不同海域石珊瑚群落结构的独特性和差异性。此外,有利于进一步验证网状演化理论的可行性。

5.2 共生藻的遗传多样性及生物地理分布

近年来,在研究共生藻的分子系统分类尤其是遗传多样性与功能之间的关系方面取得了巨大进步,但仍存在不足之处。目前对于共生藻属内“种”的判定仍然没有有效解决^[33],要详尽研究共生藻遗传多样性以及与宿主关系需要寻求更为切实有效的方法并规范命名术语。南海海域地理位置独特,决定共生藻的遗传多样性以及生物地理分布具有其它海域不同的特点。由于国内相关研究起步较晚,更需要加强这方面的研究。此外,研究共生藻的生物地理分布需要广泛的对包括不同生境(纬度,深度等),不同的宿主珊瑚种类以及其生活史各个阶段的共生藻多样性进行分析。

5.3 珊瑚-共生藻共生关系及其协同演化能力

从分子生物学和细胞生物学角度分析珊瑚(尤其是造礁石珊瑚)与共生藻识别和建立共生关系的机制,进一步探讨已知共生类型的共生藻是否在能宿主体外生存,了解营自由生活型共生藻的多样性与分布以及珊瑚是如何识别并获取这些游离共生藻并组成共生功能体,这些对理解宿主和共生体关系的生态及演化大有裨益。结合分子生物学与生理生态学研究珊瑚-共生藻的专一性及可塑性,从时间和空间尺度上研究珊瑚-共生藻共生关系的变化,理解共生共生功能体对环境变化的适应能力。此外,结合石珊瑚的起源和分化的研究评估共生藻与宿主珊瑚在长期适应环境条件下的协同演化以及适应未来全球变化的能力。

5.4 全球变化下的珊瑚白化及命运

至今对珊瑚白化现象的机制仍然没有充分的解释,对于珊瑚是否能适应全球变化也不为所知。随着珊瑚

白化事件的频繁发生,珊瑚礁的命运也逐渐引起世人的关注。基于包括富营养化、温度、CO₂、辐射及水流等这些环境因素的耦合作用的研究可以更准确的分析珊瑚白化原因,此外气候、海洋、生物以及人为活动这些因素的协同效应会对珊瑚礁生态系统有着很大的影响。研究不同共生藻之间对宿主珊瑚抵御白化或其它环境胁迫的差异与作用,通过野外监测与室内控制生理实验研究共生功能体在各种环境胁迫下的耐受力及其响应,分析珊瑚和共生藻以共生功能体的生理生态功能。从而,在一定程度上可以有效评估珊瑚在未来环境变化下的趋势。

通过以上几方面的研究分析,可以更加清楚的剖析珊瑚与共生藻之间复杂的关系以及对环境的适应能力。这些信息最终有助于了解并预测脆弱的珊瑚礁生态系统在全球变化下的响应,从而更有效的规划设计海洋保护区和制定科学保护管理策略以拯救这片即将消失的“海底雨林”。

References:

- [1] Freudenthal H D. *Symbiodinium* gen nov and *Symbiodinium microadriaticum* sp nov, a zooxanthella taxonomy, life cycle, and morphology. *Journal of Protozoology*, 1962,9: 45—52.
- [2] Taylor D L. Ultrastructure of the ‘zooxanthella’ *Endodinium chattonii* in situ. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1971, 51: 227—234.
- [3] Kinzie R A. Experimental infection of aposymbiotic gorgonian polyps with zooxanthellae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1974,15: 335—345.
- [4] Schoenberg D A, Trench R K. Genetic variation in *Symbiodinium* (*Gymnodinium*) *microadriaticum* Freudenthal, and specificity in its symbiosis with marine invertebrates. I. Isoenzyme and soluble protein patterns of axenic cultures of *Symbiodinium microadriaticum*. *Proc. R. Soc. Lond. B*,1980,207:405—427.
- [5] Zou R L. Chinese Fauna Sinica, Hermatypic coral. Beijing: China Science Press, 2001.1—289.
- [6] Heyward A J, Babcock R G. Self- and cross-fertilization in scleractinian corals. *Mar. Biol.*, 1986, 90: 191—195.
- [7] Kenyon J C. Models of reticulate evolution in the coral genus *Acropora* based on chromosome numbers: parallels with plants. *Evolution*, 1997,51: 756—767.
- [8] Oliver W A. Origins and relationships of Paleozoic coral groups and the origin of the Scleractinia. In: Stanley Jr., G. D. Ed. *Paleobiology and Biology of Corals*. Paleontological Society, Pittsburgh, 1996. 107—135.
- [9] Wood R A. Reef Evolution. Oxford:Oxford Univ. Press, 1999.
- [10] Stanley G D, Fautin D G. The origins of modern corals. *Science*,2001,291:1913—1914.
- [11] Hatta M, Fukami H, Wang W, *et al.* Reproductive and genetic evidence for a reticulate evolutionary history of mass-spawning corals. *Mol. Biol. Evol.*, 1999,16:1607—1613.
- [12] Diekmann O E, Bak R. P M, Stam W T, *et al.* Molecular genetic evidence for probable reticulate speciation in the coral genus *Madracis* from a Caribbean fringing reef slope. *Mar. Biol.*, 2001,139:221—233.
- [13] Veron J. Corals in Space and Time. Sydney:UNSW Press, 1995.
- [14] Veron J E N. Corals of the World. Townsville: Australian Institute of Marine Sciences, 2000.
- [15] Harrison P L, Babcock R. C, Bull G D, *et al.* Mass spawning in tropical reef corals. *Science*, 1984,223:1186—1189.
- [16] Babcock R C, Heyward A J. Larval development of certain gamete-spawning scleractinian corals. *Coral Reefs*,1986,5:111—116.
- [17] Hayashibara T, Shimoike K, Kimura T, *et al.* Patterns of coral spawning at Akajima Island, Okinawa, Mar. Ecol. Prog. Ser., 1993,101:253—262.
- [18] Sanchez J A, Alvarado E M, Gil M F, *et al.* Synchronous mass spawning of *Montastraea annularis* (Ellis & Solander) and *Montastraea faveolata* (Ellis & Solander) (Faviidae: Scleractinia) at Rosario Islands, Caribbean coast of Colombia. *Bull. Mar. Sci.*, 1999, 65: 873—879.
- [19] Wallace C C, Willis B. Systematics of the coral genus *Acropora*: implications of new biological findings for species concepts. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1994, 25:237—262.
- [20] Kenyon J C. Models of reticulate evolution in the coral genus *Acropora* based on chromosome numbers: parallels with plants. *Evolution*, 1997, 51: 756—767.
- [21] Vollmer S V, Palumbi S R. Restricted gene flow in the Caribbean staghorn coral *Acropora cervicornis*: Implications for the recovery of endangered

- reefs. 2007, Journal of Heredity, 98(1):40—50.
- [22] van Oppen M J H, McDonald B J, Willis B *et al.* The evolutionary history of the coral genus *Acropora* (Scleractinia, Cnidaria) based on a mitochondrial and a nuclear marker: reticulation, incomplete lineage sorting, or morphological convergence? Mol. Biol. Evol., 2001, 18:1315—1329.
- [23] Chen C A, Wallace C C, Wolstenholme J. Analysis of the mitochondrial 12S rRNA gene supports a two-clade hypothesis of the evolutionary history of scleractinian corals. Mol. Phylogenet. Evol., 2002, 23:137—149.
- [24] Brandt KAH. Über das Zusammenleben von Thieren und Algen. Verh Physiol, 1882, 22—26.
- [25] Zou R L. Recognize in unicell zooxanthella. Research and Development in South China Sea, 1990, 2:1—5.
- [26] Rowan R, Powers D A. Molecular genetic identification of symbiotic dinoflagellates (zooxanthellae). Mar. Ecol. Progr. Ser., 1991, 71:65—73.
- [27] Rowan R, Powers D A. A molecular genetic classification of zooxanthellae and the evolution of animal-algal symbioses. Science, 1991, 251:1348—1351.
- [28] Rodriguez-Lanetty M, Krupp D A, Weis, V M. Distinct ITS types of *Symbiodinium* in Clade C correlate with cnidarian/dinoflagellate specificity during onset of symbiosis. Mar. Ecol. Progr. Ser., 2004, 275:97—102.
- [29] Moore R B, Ferguson K M, Loh W K, *et al.* Highly organised structure in the non-coding region of the psbA minicircle from clade C *Symbiodinium*. Int. J. Syst. Evol. Microbiol., 2003, 53:1725—1734.
- [30] Takabayashi M, Santos S R, Cook C B. Mitochondrial DNA phylogeny of the symbiotic dinoflagellates (*Symbiodinium*, Dinophyta). J. Phycol., 2004, 40:160—164.
- [31] Baker A C, Rowan R. Diversity of symbiotic dinoflagellates (zooxanthellae) in scleractinian corals of the Caribbean and eastern Pacific. Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium, 1997, 2:1301—1306.
- [32] Goulet T L, Coffroth M A. Genetic composition of zooxanthellae between and within colonies of the octocoral *Plexaura kuna*, based on small subunit rDNA and multilocus DNA fingerprinting. Marine Biology, 2003, 142: 233—239.
- [33] LaJeunesse T C, Trench R K. Biogeography of two species of *Symbiodinium* (Freudenthal) inhabiting the intertidal Sea Anemone *Anthopleura elegantissima* (Brandt). Biol. Bull., 2000, 199:126—134.
- [34] LaJeunesse T C, Thornhill D J, Cox E F, *et al.* High diversity and host specificity observed among symbiotic dinoflagellates in reef coral communities from Hawaii. Coral Reefs, 2004, 23:596—603.
- [35] Wang Y, Zhang Z, Ramanan N. The Actinomycete *Thermobispora bispora* contains two distinct types of transcriptionally active 16S rRNA genes. J. Bacteriol., 1997, 179:3270—3276.
- [36] Apprill, Gates. Recognizing diversity in coral symbiotic dinoflagellate communities. Molecular Ecology, 2007, 16:1127—1134.
- [37] Ulstrup K E, van Oppen M J H, Kuhl M, *et al.* Inter-polyp genetic and physiological characterisation of *Symbiodinium* in an *Acropora valida* colony, Marine Biology, 2007, 153:225—234.
- [38] Sampayo E M, Franceschinis L, Hoegh-Guldberg O, *et al.* Niche partitioning of closely related symbiotic dinoflagellates. Molecular Ecology, 2007, 16:3721—3733.
- [39] Goulet T L, Coffroth M A. A within colony comparison of zooxanthellae in the Caribbean gorgonian *Plexaura kuna*. Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium, 1997, 2: 1331—1334.
- [40] van Oppen M J H. Mode of zooxanthella transmission does not affect zooxanthella diversity in acroporid corals. Marine Biology, 2004, 144:1—7.
- [41] Pochon X, LaJeunesse TC, Pawlowski J. Biogeographic partitioning and host specialization among foraminiferan dinoflagellate symbionts (*Symbiodinium*; Dinophyta). Marine Biology, 2004, 146: 17—27.
- [42] Carlos A A, Baillie B K, Kawachi M, *et al.* Phylogenetic position of *Symbiodinium* (Dinophyceae) isolates from tridacnids (Bivalvia), cardiids (Bivalvia), a sponge (Porifera), a soft coral (Anthozoa), and a free-living strain. Journal of Phycology, 1999, 35:1054—1062.
- [43] Garcia-Cuetos L, Pochon X, Pawlowski J. Molecular evidence for host-symbiont specificity in soritid foraminifera. Protist, 2006, 156: 399—412.
- [44] Wilcox T P. Large subunit ribosomal RNA systematics of symbiotic dinoflagellates: morphology does not recapitulate phylogeny. Molecular Phylogenetics and Evolution, 1998, 10:436—448.
- [45] Pochon X, Pawlowski J, Zaninetti L, *et al.* High genetic diversity and relative specificity among *Symbiodinium*-like endosymbiotic dinoflagellates in soritid foraminiferans. Marine Biology, 2001, 139: 1069—1078.
- [46] Pochon X, Montoya J I, Stadelmann B, *et al.* Molecular phylogeny, evolutionary rates and divergence timing of the symbiotic dinoflagellate genus *Symbiodinium*. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2006, 38:20—30.
- [47] Rowan R. The distribution of zooxanthellae from different places. In: Proceedings of the 7th International Coral Reef Symposium, 1996. 658.

- [48] Rodriguez-Lanetty M, Loh W, Carter D, *et al.* Latitudinal variability in symbiont specificity within the widespread scleractinian coral *Plesiastrea versipora*. *Mar. Biol.*, 2001,138:1175—1181.
- [49] Baillie B K, Belda-Baillie C A, Silvestre V, *et al.* Genetic variation in *Symbiodinium* isolates from giant clams based on random-amplified- polymorphic DNA (RAPD) patterns. *Mar. Biol.*, 2000, 136:829—836.
- [50] Santos S R, Gutiérrez-Rodríguez C, Lasker H R, *et al.* *Symbiodinium* sp. associations in the gorgonian *Pseudopterogorgia elisabethae* in the Bahamas: high levels of genetic variability and population structure in symbiotic dinoflagellates. *Mar. Biol.*, 2003,143:111—120.
- [51] Lien Y T, Nakano Y, Plathong S, *et al.* Occurrence of the putatively heat-tolerant *Symbiodinium* phylotype D in high-latitude outlying coral communities. *Coral Reefs*, 2007, 26:35—44.
- [52] Sampayo E M, Franceschini L, Hoegh-Guldberg O, *et al.* Niche diversification of closely related symbiotic dinoflagellates. *Mol Ecol.*, 2007, 16: 3721—3733.
- [53] Goulet T L, Coffroth M A. Stability of an octocoral algal symbiosis over time and space. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2003, 250:117—124.
- [54] Thornhill T C, LaJeunesse D W, Kemp W K, *et al.* Multi-year seasonal surveys of coral algal symbioses reveal prevalent stability and post bleaching reversion. *Mar. Biol.*, 2006, 148: 711—722.
- [55] Frade P R, De Jongh F, Vermeulen F, *et al.* Variation in symbiont distribution between closely related coral species over large depth ranges. *Molecular Ecology*, 2008, 17:691—703.
- [56] Coffroth M A, Santos S R, Goulet T L. Early ontogenetic expression of specificity in a cnidarian—algal symbiosis. *Mar. Ecol. Proc. Ser.*, 2001, 222:85—96.
- [57] Belda-Baillie C A, Baillie B K, Maruyama T. Specificity of a model cnidarian-dinoflagellate symbiosis. *Biol. Bull.*, 2002, 202: 74—85.
- [58] Weis V M, Reynolds W S, Krupp D A. host symbiont specificity during onset of symbiosis between the dinoflagellates *Symbiodinium* spp. and planulae larvae of the scleractinian coral *Fungia scutaria*. *Coral Reefs*, 2001, 20:301—308.
- [59] Burnett W J. Longitudinal variation in algal symbionts (zooxanthellae) from the Indian Ocean zoanthid *Palythoa caesia*. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 2002, 234:105—109.
- [60] Baker A C. Flexibility and specificity in coral-algal symbiosis: diversity, ecology, and biogeography of *Symbiodinium*. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 2003, 34:661—689.
- [61] Goulet T L. Most scleractinian corals and octocorals host a single symbiotic zooxanthella clade. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 2007, 335:243—248.
- [62] Baker A C, Romanski A M. Multiple symbiotic partnerships are common in scleractinian corals, but not in octocorals; Comment on Goulet (2006). *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 2007, 335:237—242.
- [63] Baillie B K, Belda-Baillie C A, Maruyama T. Conspecificity and Indo-Pacific distribution of *Symbiodinium* genotypes (Dinophyceae) from giant clams. *Journal of Phycology*, 2000, 36: 1153—1161.
- [64] Mieog J, van Oppen M, Cantin N, *et al.* Real-time PCR reveals a high incidence of *Symbiodinium* clade D at low levels in four scleractinian corals across the Great Barrier Reef: implications for symbiont shuffling. *Coral Reefs*, 2007, 26:449—457.
- [65] Chen C A, Wang J T, Fang L S. *et al.* Fluctuating algal symbiont communities in *Acropora palifera* (Scleractinia: Acroporidae) from Taiwan. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 2005, 295:113—121.
- [66] Reimer v, Ono Shusuke, Tsukahara Junzo, *et al.* Non-seasonal clade-specificity and subclade microvariation in symbiotic dinoflagellates (*Symbiodinium* spp.) in *Zoanthus sansibaricus* (Anthozoa: Hexacorallia) at Kagoshima Bay, Japan. *Phycological Research*, 2007, 55 (1):58—65.
- [67] Hoegh-Guldberg O, Jones R J, Ward S, *et al.* Is coral bleaching really adaptive? *Nature*, 2002, 415:601—602.
- [68] Darwin C. Natural selection. In: *The Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. England: Penguin Books Ltd, Harmondsworth, Middlesex. 1859. 130—172.
- [69] Thompson J N, Cunningham R. Geographic structure and dynamics of coevolutionary selection. *Nature*, 2002, 417:735—738.
- [70] Diekmann O E, Olsen J L, Stam W T, *et al.* Genetic variation within *Symbiodinium* clade B from the coral genus *Madracis* in the Caribbean (Netherlands Antilles). *Coral Reefs*, 2003, 22: 29—33.
- [71] Roderick G K, Gillespie R G. Speciation and phylogeography of Hawaiian terrestrial arthropods. *Mol. Ecol.*, 1998, 7:519—531.
- [72] Brown B E. Coral bleaching: causes and consequences. *Coral Reefs*, 1997, 16:129—138.
- [73] Buddemeier R W, Fautin, D G. Coral bleaching as an adaptive mechanism. *BioScience*, 1993, 43:320—325.
- [74] Ke Y Y, Qi W T, Gu H Y. Morphological and molecular systematic study on the origin of scleractinia. *Universitatis Pekinensis (Acta Scientiarum Naturalium)*, 2003, 39 (6):850—857.

- [75] Huang H, Dong Z J, Huang L M, *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 Integr Plant Biol.*, 2006, 48(2):148—152.
- [76] Gou W L, Sun J, Li X Q, *et al.* Phylogenetic analysis of a free-living strain of *Symbiodinium* isolated from Jiaozhou Bay, P. R. China. *J Exp Mar Biol Ecol.*, 2003, 296:135—144.
- [77] Zhu B H, Pan K H, Wang G C. Phylogeny of two *Symbiodinium* sp from anemones in Xisha Archipelago and Hainan Island, China. *Cahiers De Biologie Marine*, 2007, 48(3):277—285.
- [78] Dong Z J, Huang H, Huang L M, *et al.* Molecular taxonomy and diversity of symbiotic in reef-building corals in the sea near Dongshan Island in Fujian Province. *Journal of Oceanography In Taiwan Strait*, 2008, 27:(2):135—140.
- [79] Dong Z J, Huang H, Huang L M, *et al.* PCR-RFLP analysis of large subunit rDNA of symbiotic dinoflagellates in scleractinian corals from Luhuitou fringing reef of Sanya, Hainan. *Biodiversity Science*, 2008, 16(5):498—502.
- [80] Li X B, Huang H, Fu Q, *et al.* Effects of temperature on bleaching of *Acropora nasuta*. *Journal of Tropical Oceanography*, 2007, 25(6):58—62.
- [81] Li S, Yu KF. Interspecies and spatial diversity in the symbiotic zooxanthellae density in corals from northern South China Sea and its relationship to coral reef bleaching. *Chinese Science Bulletin*, 2008, 53(2):295—303.

参考文献:

- [5] 邹仁林. 中国动物志: 造礁石珊瑚. 北京: 科学出版社, 2001. 1~289.
- [25] 邹仁林. 单细胞虫黄藻的种类识别. 南海研究与开发, 1990, 2:1~5.
- [74] 柯叶艳, 齐文同, 顾红雅. 石珊瑚起源的形态学和分子系统学研究. 北京大学学报(自然科学版), 2003, 39(6):850~857.
- [78] 董志军, 黄晖, 黄良民, 等. 福建东山岛附近海域造礁石珊瑚共生藻的分子系统分类和遗传多样性研究. 台湾海峡, 2008, 27(2):135~140.
- [79] 董志军, 黄晖, 黄良民, 等. 运用 PCR-RFLP 方法研究三亚鹿回头岸礁造礁石珊瑚共生藻的组成. 生物多样性, 2008, 16(5):498~502.
- [80] 李秀保, 黄晖, 符曲, 等. 鼻形鹿角珊瑚对不同温度的响应及白化研究. 热带海洋学报, 2007, 25(6):58~62.