

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

董志军^{1,2,3} 黄 晖^{1*} 黄良民¹ 李元超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, 广州 510301)

2 (中国科学院研究生院, 北京 100049)

3 (中国科学院海南热带海洋生物实验站, 三亚 572000)

摘要: 造礁石珊瑚共生藻的系统分类研究对于理解珊瑚礁生态系统对全球变化的响应具有十分重要的意义。本研究利用PCR技术扩增核糖体基因大亚基片段以及限制性片段长度多态性(RFLP)的方法, 对海南三亚鹿回头岸礁的8科14属22种造礁石珊瑚的共生藻组成进行了研究。结果表明鹿回头岸礁造礁石珊瑚共生藻以C系群为优势系群, 偶尔发现D系群与鹿角杯形珊瑚(*Pocillopora damicornis*)和黄癣蜂巢珊瑚(*Favia fava*)共生; 另外丑鹿角珊瑚(*Acropora horrida*)和丛生盔形珊瑚(*Galaxea fascicularis*)可以同时与C系群和D系群共生。共生多型性的发现暗示珊瑚与共生藻的共生关系具有灵活性。研究结果同样显示共生藻的核糖体基因大基片的DNA多态性偏低。未来应该结合其他的分子标记对鹿回头岸礁造礁石珊瑚共生藻的DNA多态性进行更深入的研究。

关键词: 中国南海, 造礁石珊瑚, 共生藻, DNA多态性

PCR-RFLP analysis of large subunit rDNA of symbiotic dinoflagellates in scleractinian corals from Luhuitou fringing reef of Sanya, Hainan

Zhijun Dong^{1,2,3}, Hui Huang^{1*}, Liangmin Huang¹, Yuanchao Li¹, Xiubao Li¹

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

2 Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

3 Hainan National Experiment Station of Tropical Marine Biology, Sanya 572000

Abstract: The taxonomy of symbiotic dinoflagellates in scleractinian corals is important in understanding how coral reefs will respond to global climate change. We investigated the composition of the dinoflagellate genus *Symbiodinium* in 22 species of scleractinian corals from 14 genera and eight families in Luhuitou fringing reef of Sanya, using polymerase chain reaction (PCR) of the large subunit rDNA and restriction fragment length polymorphism (RFLP). The results showed that the dinoflagellate genus *Symbiodinium* clade C was dominant in the study area. *Pocillopora damicornis* and *Favia fava* harbor *Symbiodinium* Clade D, while *Galaxea fascicularis* and *Acropora horrida* can harbor more than one type of symbiont (*Symbiodinium* Clade C and D). Polymorphic symbiosis suggested that the flexibility of the symbiosis between corals and *Symbiodinium*. The large subunit rDNA polymorphisms of symbiotic dinoflagellates was lower. Further study is needed to investigate zooxanthellae diversity using other molecular markers.

Key words: South China Sea, scleractinian corals, symbiotic dinoflagellates, DNA polymorphisms

珊瑚礁生态系统具有极高的生物多样性, 其中造礁石珊瑚与其共生藻发挥着至关重要的作用

(Hoegh-Guldberg, 1999)。造礁石珊瑚与其共生藻特殊的共生关系是珊瑚礁生态系统的基础, 共生藻通

收稿日期: 2008-04-02; 接受日期: 2008-05-21

基金项目: 中科院台站基金支持项目(YTZJJ0502)、国家海洋局 908 专项资助项目(908-ST-01-08-珊瑚礁调查)、国家自然科学基金(30200039, 90211015, 40776085, 40576052)和国家基金委—广东联合基金项目(批准号: U0633007)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: coral@scsio.ac.cn

过光合作用给造礁石珊瑚提供超过95%的营养需要, 同时还可以增强造礁石珊瑚的钙化(Davies, 1993)。近几十年来, 由于全球气候和环境变化导致在世界范围内出现了珊瑚白化现象, 失去了共生藻的共生, 造礁石珊瑚常常会大范围地死亡(Kinzie III *et al.*, 2001)。

由于共生藻形态简单, 以往人们认为所有造礁石珊瑚共生藻是单一种类即小亚德里亚共生藻(*Symbiodinium microadriaticum*)。然而最近分子系统学研究证实共生藻属(*Symbiodinium*)由很多种类组成, 在分类上是复杂的, 包括至少8个系群(A-H), 其中每个系群又包括许多种类(Pochon *et al.*, 2006)。目前有6个系群的共生藻(A-D, F和H)被发现可以与造礁石珊瑚共生, 在印度太平洋区域以C系群为主, 而在加勒比海以A、B、C系群为主(Baker, 2003)。国外也有实验证明珊瑚的生理功能(包括对珊瑚白化的敏感性)很大程度上与共生藻的系群或种类有关系, 并且发现不同共生藻的同种珊瑚表现出不同的生理功能(Toller *et al.*, 2001b; Iglesias-Prieto *et al.*, 2004; Rowan, 2004; Berkelmans & van Oppen, 2006)。因此对共生藻的系统分类和多样性进行研究有助于理解珊瑚礁生态系统对全球气候和环境变化的响应机制。

三亚鹿回头珊瑚礁是海南岛岸礁发育典型和研究最多的珊瑚礁岸礁段(张乔民等, 2006)。自1960年以来, 围绕鹿回头造礁石珊瑚的物种多样性以及群落动态进行了许多研究(邹仁林等, 1975; 于登攀和邹仁林, 1996; 邹仁林, 2001), 而在造礁石珊瑚共生藻的系统分类方面至今尚没有开展过研究。目前在造礁石珊瑚共生藻分类和遗传多样性研究中应用的DNA序列主要包括核糖体18S rRNA, 28S rRNA, 5.8S rRNA以及内转录间隔区(ITS)等, 另外细胞器叶绿体23S rDNA的片段区域也被用于共生藻的系统进化研究(Rowan & Powers, 1991; Carlos *et al.*, 1999; LaJeunesse & Trench, 2000; Pochon *et al.*, 2001, 2006; Baker, 2003; Rodriguez-Lanetty, 2003)。其中核糖体18S rRNA和28S rRNA由于相对保守, 适合进行系群水平的分类研究。

本研究利用聚合酶连锁反应(PCR)扩增核糖体基因大亚基片段(large subunit rRNA)以及限制性片段长度多态性(RFLP)的方法, 对鹿回头岸礁采

集的8科14属22种造礁石珊瑚的共生藻进行了DNA多态性分析, 以期为我国造礁石珊瑚共生藻的系统分类研究提供参考。

1 材料和方法

1.1 石珊瑚样本采集

本研究所用的8科14属22种造礁石珊瑚样本潜水采集于三亚鹿回头岸礁, 海水深度为1-5 m, 共采集到41个造礁石珊瑚样本。采集时将珊瑚组织(2-5 cm)放于贴标签的标本袋里, 到船上用95%(v/w)的酒精保存, 带回实验室进行分子生物学实验。造礁石珊瑚种类由澳大利亚昆士兰博物馆Carden C Wallace和中国科学院南海海洋研究所黄晖共同鉴定。

1.2 DNA提取

DNA提取参考Chen等(2003)和Huang等(2006)的方法。首先将珊瑚组织放在液氮中研磨, 然后加SDS提取缓冲液和蛋白酶K消化过夜。加入7M NaCl在70℃水浴, 沉淀用无水乙醇冲洗1次, 70%的乙醇冲洗2次, 干燥, 溶于适量的TE(pH8.0)后, 贮存于-20℃备用。

1.3 PCR扩增

参照Chen等(2005b)的方法, 选用5S(5'-GCCGACCCGCTGAATTCAAGCATAT-3')和D23Zoox(5'-TGTGGCAYGTGACGCGCAAGCTAAG-3')两条引物, 对造礁石珊瑚共生藻的28S rDNA基因5'端进行扩增。扩增反应在PTC-200 PCR扩增仪(美国MJ公司)上进行。反应液体积为50 μ L, 其组分为: 3 mM MgCl₂, 0.05 mM引物, 0.2 mM dNTPs, 1 U Taq DNA聚合酶(Promega公司), 5 μ L DNA模板, 1 \times PCR缓冲液。扩增程序为: 首先95℃预变性3 min; 然后94℃变性30 s, 50℃退火1 min, 72℃延伸2 min, 共进行30个循环; 最后72℃延伸10 min。扩增产物用1.0%琼脂糖凝胶电泳检测。电泳缓冲液为1 \times TAE, 120V电泳25 min, 紫外灯下观察和拍照。

1.4 RFLP分析

取20 μ L PCR扩增产物, 用限制性内切酶RsaI(MBI)在37℃下酶切过夜。取20 μ L酶切产物加5 μ L加样缓冲液, 在含有EB的2.0%的琼脂糖凝胶上电泳, 电泳缓冲液为1 \times TAE, 120 V电泳30 min, 紫外灯下观察和拍照。

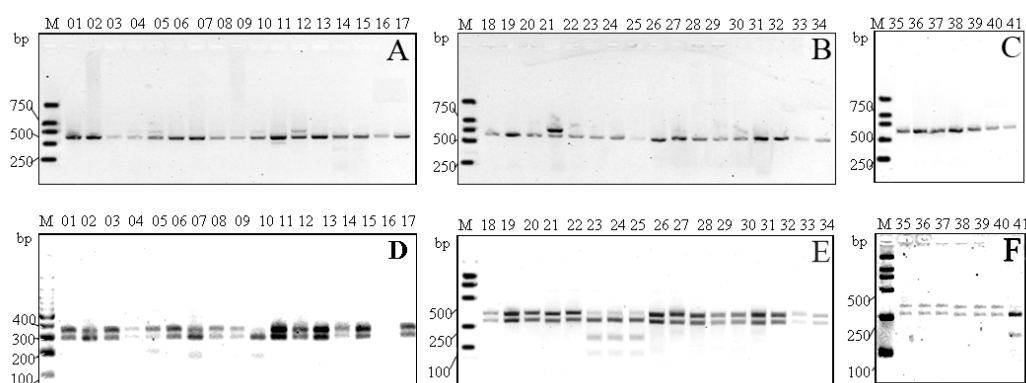


图1 造礁石珊瑚共生藻28S rDNA基因5'端片段扩增(A,B,C)及RsaI酶切的RFLP分析(D,E,F)。M, DNA marker; 10: 鹿角杯形珊瑚; 01: *Acropora cerealis*; 07: 丑鹿角珊瑚; 15: 浪花鹿角珊瑚; 18–20, 26, 28–30, 32, 34: 多孔鹿角珊瑚; 14: *Acropora sarmentosa*; 06, 17: 十字牡丹珊瑚; 12: 皱纹厚丝珊瑚; 13: 标准厚丝珊瑚; 03, 21, 22, 27, 31, 33: 澄黄滨珊瑚; 08: 扁缩滨珊瑚; 04: *Porites murrayensis*; 02: 细角孔珊瑚; 38: 二异角孔珊瑚; 23–25: 丛生盔形珊瑚; 35: 腐蚀刺柄珊瑚; 41: 黄癣蜂巢珊瑚; 11: 梳状菊花珊瑚; 16: 锯齿刺星珊瑚; 39: 同双星珊瑚; 37: 中华扁脑珊瑚; 09: 泡囊珊瑚

Fig. 1 Electrophoresis of the PCR-amplified 5' end of the 28S rDNA of *Symbiodinium* 3 (A, B, C) and RFLP genotypes of *Symbiodinium* obtained from different colonies of scleractinian corals restricted by *RsaI* (D, E, F). M, DNA marker; 10, *Pocillopora damicornis*; 01, *Acropora cerealis*; 07, *Acropora horrida*; 15, *Acropora cytherea*; 18–20, 26, 28–30, 32, and 34, *Acropora millepora*; 14, *Acropora sarmentosa*; 06 and 17, *Pavona decussata*; 12, *Pachyseris rugosa*; 13, *Pachyseris speciosa*; 03, 21, 22, 27, 31, and 33, *Porites lutea*; 08, *Porites compressa*; 04, *Porites murrayensis*; 02, *Goniopora gracilis*; 38, *Goniopora duofasciata*; 23–25, *Galaxea fascicularis*; 35, *Hydnophora exesa*; 41, *Favia fava*; 11, *Goniastrea pectinata*; 16, *Cyphastrea serailia*; 39, *Diploastrea heliophora*; 37, *Platygyra sinensis*; 09, *Plerogyra sinuosa*.

2 结果

对造礁石珊瑚共生藻的28S rDNA基因5'端进行扩增, 得到大小约为520 bp的扩增片段(图1A, B, C)。用限制性内切酶RsaI对扩增产物进行酶切后, 对照Chen等(2005b)和Huang等(2006), 我们发现两种条带的类型分别对应于C系群和D系群共生藻, 表明三亚鹿回头岸礁造礁石珊瑚共生藻的核糖体基因大片的DNA多态性偏低。其中鹿角杯形珊瑚(*Pocillopora damicornis*)(图1条带10)和黄癣蜂巢珊瑚(*Favia fava*)(图1条带41)的共生藻均为D系群; 丑鹿角珊瑚(*Acropora horrida*)(图1条带07)和丛生盔形珊瑚(*Galaxea fascicularis*)(图1条带23、24、25)同时共生C和D 2个系群的共生藻; 其余造礁石珊瑚种类皆共生C系群的共生藻(图1D, E, F, 表1)。

3 讨论

3.1 造礁石珊瑚共生藻的DNA多态性

从RFLP的结果来看, 三亚鹿回头造礁石珊瑚共生藻以C系群为优势系群, 偶尔发现D系群。从全球范围来看, 加勒比海造礁石珊瑚共生藻为A、B、C系群, 印度太平洋地区造礁石珊瑚共生藻多为C系群, 我们的研究支持造礁石珊瑚共生藻的这种地

理分布规律。

研究结果显示, 相对于三亚鹿回头造礁石珊瑚丰富的物种数, 其共生藻的DNA多态性是偏低的。我们分析可能是因为我们使用的分子标记相对保守, 从而低估了一些DNA多态性。未来可以结合其他的分子标记(例如ITS序列)对三亚鹿回头造礁石珊瑚共生藻的DNA多态性进行深入研究。

3.2 共生多型性(polymorphic symbiosis)

共生多型性是指同一珊瑚宿主体内可以同时或者不同时共生不同系群/种类的共生藻。造礁石珊瑚与共生藻的共生多型性的发现暗示它们具有适应外界环境变化的潜力。那么具有共生多型性的珊瑚种类是否可以通过共生藻的替换(switch)或者重组(shuffle)来适应环境的变化? 所谓共生藻的替换是指珊瑚从外界环境获得新系群/种类的共生藻, 而共生藻的重组是指珊瑚改变体内共生藻系群/种类的相对数量分布。目前已经有证据表明一些珊瑚种类在面对不同环境变化压力时其共生藻会发生重组(Rowan *et al.*, 1997; Baker, 2001; Chen *et al.*, 2005a), 但目前并不清楚这一机制的适用范围。Chen等(2005a)发现同时共生在栅列鹿角珊瑚(*Acropora palifera*)体内的两种不同系群的共生藻的数量比例会随季节而变化, 暗示珊瑚及共生藻共生

表1 鹿回头造礁石珊瑚种类及其共生藻系群
Table 1 Scleractinian coral species and their symbiotic dinoflagellates in Luhuitou fringing reef of Sanya

珊瑚种类 Coral species	采样数量 Sample size	共生藻系群 <i>Symbiodinium</i> clade
杯形珊瑚科 Pocilloporidae		
杯形珊瑚属 <i>Pocillopora</i>		
鹿角杯形珊瑚 <i>P. damicornis</i>	1	D
鹿角珊瑚科 Acroporidae		
鹿角珊瑚属 <i>Acropora</i>		
丑鹿角珊瑚 <i>A. horrida</i>	1	C & D
浪花鹿角珊瑚 <i>A. cytherea</i>	1	C
多孔鹿角珊瑚 <i>A. millepora</i>	9	C
<i>A. cerealis</i> *	1	C
<i>A. sarmentosa</i> *	1	C
菌珊瑚科 Agariciidae		
牡丹珊瑚属 <i>Pavona</i>		
十字牡丹珊瑚 <i>P. decussata</i>	2	C
厚丝珊瑚属 <i>Pachyseris</i>		
皱纹厚丝珊瑚 <i>P. rugosa</i>	1	C
标准厚丝珊瑚 <i>P. speciosa</i>	1	C
滨珊瑚科 Poritidae		
滨珊瑚属 <i>Porites</i>		
澄黄滨珊瑚 <i>P. lutea</i>	6	C
扁缩滨珊瑚 <i>P. compressa</i>	1	C
<i>P. murrayensis</i> *	1	C
角孔珊瑚属 <i>Goniopora</i>		
细角孔珊瑚 <i>G. gracilis</i>	1	C
二异角孔珊瑚 <i>G. duofasciata</i>	1	C
枇杷珊瑚科 Oculinidae		
盔形珊瑚属 <i>Galaxea</i>		
丛生盔形珊瑚 <i>G. fascicularis</i>	3	C & D
裸肋珊瑚科 Merulinidae		
刺柄珊瑚属 <i>Hydnophora</i>		
腐蚀刺柄珊瑚 <i>H. exesa</i>	1	C
蜂巢珊瑚科 Faviidae		
蜂巢珊瑚属 <i>Favia</i>		
黄癣蜂巢珊瑚 <i>F. fавus</i>	1	D
菊花珊瑚属 <i>Goniastrea</i>		
梳状菊花珊瑚 <i>G. pectinata</i>	1	C
刺星珊瑚属 <i>Cyphastrea</i>		
锯齿刺星珊瑚 <i>C. serailia</i>	1	C
双星珊瑚属 <i>Diploastrea</i>		
同双星珊瑚 <i>D. heliopora</i>	1	C
扁脑珊瑚属 <i>Platygyra</i>		
中华扁脑珊瑚 <i>P. sinensis</i>	1	C
丁香珊瑚科 Caryophylliidae		
泡囊珊瑚属 <i>Plerogyra</i>		
泡囊珊瑚 <i>P. sinuosa</i>	1	C

*为中国海域新记录种。C & D说明可以同时与C系群和D系群共生藻共生。
* Newly recorded in the South China Sea. C & D indicates that scleractinian corals harbor *Symbiodinium* clade C and D simultaneously.

体会随环境的变化产生适应性变化; 而有关共生藻

的替换机制, 目前仅有一项研究提供证据(Lewis & Coffroth, 2004)。

我们调查南沙群岛诸碧礁10种石珊瑚的共生藻时发现, 只有美丽鹿角珊瑚(*Acropora formosa*)体内可以同时共生D系群和C系群的共生藻(Huang *et al.*, 2006); 在三亚鹿回头的调查发现, 只有丑鹿角珊瑚和丛生盔形珊瑚可以同时共生D系群和C系群的共生藻。在所调查的珊瑚种类中, 同时共生不同系群/种类共生藻的很少, 我们假设具有共生多型性的珊瑚对外界环境变化有更强的适应性, 从这个角度看, 面对全球变化和气候变暖, 也许只有少数种类的珊瑚可以幸免于难, 珊瑚礁的前景并不乐观。

3.3 D系群共生藻(*Symbiodinium* Clade D)

D系群共生藻最初发现于珊瑚礁生长条件非常差、海水盐度低并且沉积物多的江河口海域(Toller *et al.*, 2001a), 在迄今为止世界所有海域的调查研究中都不是占据优势的共生藻。目前发现D系群共生藻可以在极深的造礁石珊瑚*Montastraea franksi*体内共生, 也可以在极浅的潮间带发现, 或者是遭受环境压力大的近海岸石珊瑚体内发现。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应生存的边缘生境。珊瑚移植实验(Baker *et al.*, 2004)和野外观察疾病导致的珊瑚白化后的恢复情况(Toller *et al.*, 2001b)也显示D系群共生藻是遭受外界环境压力后占优势地位的共生藻。

Chen等(2005b)对台湾海域52种石珊瑚共生的虫黄藻的研究表明D系群共生藻是耐受环境压力相对强的种类。他发现与D系群共生藻共生的石珊瑚多分布在极浅的地方或者珊瑚礁边缘地区, 例如栅列鹿角珊瑚仅生长于珊瑚礁边缘极浅的潮间带地区, 而真叶珊瑚(*Euphyllia ancora*)则分布在12–15 m的深度, 这已是此海域珊瑚礁分布的最深处。从对三亚鹿回头石珊瑚共生藻的研究中, 我们发现与D系群共生的鹿角杯形珊瑚多是自然恢复后的幼体, 而黄癣蜂巢珊瑚也多生长于潮间带地区。从其分布状况来看, D系群是特殊的共生藻, 值得我们关注。

面对全球变化和气候变暖, 热带珊瑚礁生态系统的响应已成为国际上热门的课题。很多研究往往将研究焦点集中在造礁石珊瑚对环境压力的响应方面, 而忽视了共生体的另一基本组成部分共生

藻。不同系群的共生藻表现出不同的生理功能, 促使人们重新审视共生藻在造礁石珊瑚共生藻共生系统中的地位。对共生藻进行分类和多样性研究将有助于理解珊瑚共生藻共生系统在面对全球变化和气候变暖时的生态响应。

参考文献

- Baker AC (2001) Reef corals bleach to survive change. *Nature*, **411**, 765–766.
- Baker AC (2003) Flexibility and specificity of coral–algal symbiosis: diversity, ecology, and biogeography of *Symbiodinium*. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34**, 661–689.
- Baker AC, Starger CJ, McClanahan TR, Glynn PW (2004) Corals' adaptive response to climate change. *Nature*, **430**, 741.
- Berkelmans R, van Oppen MJH (2006) The role of zooxanthellae in the thermal tolerance of corals: a 'nugget of hope' for coral reefs in an era of climate change. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, **273**, 2305–2312.
- Carlos AA, Baillie BK, Kawachi M, Maruyama T (1999) 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*, **35**, 1054–1062.
- Chen CA, Lam KK, Nakano Y, Tsai WS (2003) A stable association of the stress-tolerant zooxanthellae, *Symbiodinium* clade D, with the low-temperature-tolerant coral, *Oulastrea crispata* (Scleractinia: Faviidae) in subtropical non-reefal coral communities. *Zoological Studies*, **42**, 540–550.
- Chen CA, Wang JT, Fang LS, Yang YW (2005a) Fluctuating algal symbiont communities in *Acropora palifera* (Cnidaria; Scleractinia) from Taiwan. *Marine Ecology Progress Series*, **295**, 343–347.
- Chen CA, Yang YW, Wei NV, Tsai WS, Fang LS (2005b) Symbiont diversity in scleractinian corals from tropical reefs and subtropical non-reef communities in Taiwan. *Coral Reefs*, **24**, 11–22.
- Davies PS (1993) Endosymbiosis in marine cnidarians. In: *Plant–Animal Interactions in the Marine Benthos* (eds John DM, Hawkins SJ, Price JH), pp. 511–540. Clarendon, Oxford.
- Hoegh-Guldberg O (1999) Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Marine Freshwater Research*, **50**, 839–866.
- Huang H, Dong ZJ, Huang LM, Zhang JB (2006) Restriction fragment length polymorphism analysis of large subunit rDNA of symbiotic dinoflagellates from scleractinian corals in the Zhubi coral reef of the Nansha Islands. *Journal of Integrative Plant Biology*, **48**, 148–152.
- Iglesias-Prieto R, Beltrán VH, LaJeunesse TC, Reyes-Bonilla H, Thome PE (2004) Different algal symbionts explain the vertical distribution of dominant reef corals in the eastern Pacific. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, **271**, 1757–1763.
- Kinzie RA III, Takayama M, Santos SR (2001) The adaptive bleaching hypothesis: experimental tests of critical assumptions. *The Biological Bulletin*, **200**, 51–58.
- LaJeunesse TC, Trench RK (2000) Biogeography of two species of *Symbiodinium* (Freudenthal) inhabiting the intertidal sea anemone *Anthopleura elegantissima* (Brandt). *The Biological Bulletin*, **199**, 126–134.
- Lewis CL, Coffroth MA (2004) The acquisition of exogenous algal symbionts by an octocoral after bleaching. *Science*, **304**, 1490–1492.
- Pochon X, Pawlowski J, Zaninetti L, Rowan R (2001) High genetic diversity and relative specificity among *Symbiodinium*-like endosymbiotic dinoflagellates in soritid foraminiferans. *Marine Biology*, **139**, 1069–1078.
- Pochon X, Montoya-Burgos JI, Stadelmann B, Pawlowski J (2006) Molecular phylogeny, evolutionary rates, and divergence timing of the symbiotic dinoflagellate genus *Symbiodinium*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **38**, 20–30.
- Rodriguez-Lanetty M (2003) Evolving lineages of *Symbiodinium*-like dinoflagellates based on ITS1 rDNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **28**, 152–168.
- Rowan R (2004) Thermal adaptation in reef coral symbionts. *Nature*, **430**, 742.
- Rowan R, Powers DA (1991) A molecular genetic classification of zooxanthellae and the evolution of animal–algal symbiosis. *Science*, **251**, 1348–1351.
- Rowan R, Knowlton N, Baker AC, Jara J (1997) Landscape ecology of algal symbiont communities explains variation in episodes of coral bleaching. *Nature*, **388**, 265–269.
- Toller WW, Rowan R, Knowlton N (2001a) Zooxanthellae of the *Montastraea annularis* species complex: patterns of distribution of four taxa of *Symbiodinium* on divergent reefs and across depths. *The Biological Bulletin*, **201**, 348–359.
- Toller WW, Rowan R, Knowlton N (2001b) Repopulation of zooxanthellae in the Caribbean corals *Montastraea annularis* and *M. faveolata* following experimental and disease associated bleaching. *The Biological Bulletin*, **201**, 360–373.
- Yu DP (于登攀), Zou RL (邹仁林) (1996) Study on the species diversity of the scleractinian coral community on Luhuitou fringing reef. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **16**, 469–475. (in Chinese with English abstract)
- Zhang QM (张乔民), Shi Q (施祺), Chen G (陈刚), Fong TCW (方静威), Wong DCC (黄志俊), Huang H (黄晖), Wang HK (王汉奎), Zhao MX (赵美霞) (2006) Status monitoring and health assessment of Luhuitou fringing reef of Sanya, Hainan, China. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), **51**, 81–88. (in Chinese)
- Zou RL (邹仁林) (2001) *Fauna Sinica: Hermatypic Coral* (中国动物志·造礁石珊瑚). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Zou RL (邹仁林), Song SW (宋善文), Ma JH (马江虎) (1975) *Shallow Water Hermatypic Coral in Hainan Island* (海南岛浅水造礁石珊瑚). Science Press, Beijing. (in Chinese)

(责任编辑: 时意专)