

مقاله تحقیقی

شناسایی کلاهای جنس *Symbiodinium* همزیست با کلنی های *Zoantharian* و *Scleractinian* طی پدیده سفیدشدگی در جزیره هنگام

آتوسا نوری کوپائی*، حامد دهقانی، پرگل قوام مصطفوی، سید محمدرضا فاطمی

گروه زیست شناسی دریا، دانشکده منابع طبیعی و محیط زیست، دانشگاه آزاد اسلامی واحد علوم و تحقیقات تهران، تهران، ایران

* مسئول مکاتبات: آدرس الکترونیکی: atoosa.noori.koupaei@gmail.com

محل انجام پژوهش: دانشگاه آزاد اسلامی واحد علوم و تحقیقات تهران

تاریخ پذیرش: ۹۵/۸/۲۴

تاریخ دریافت: ۹۵/۷/۱۷

چکیده

آبسنگ های مرجانی و جوامع وابسته از جمله زوانتاین ها میزبان داینوفلاژله ای از جنس *Symbiodinium* (با نام عمومی زوگزانتله) می باشند. تا کنون نه کلاهای از این جنس گزارش شده است که هر یک خصوصیات فیزیولوژیک متفاوتی دارند. تابش شدید نور خورشید و دمای بالا می تواند منجر به از بین رفتن این رابطه همزیستی گردد که در نتیجه آن پدیده سفید شدگی رخ می دهد. گزنه سانان گوناگون حساسیت های متفاوتی را طی پدیده سفید شدگی نشان می دهند. این امر به واسطه همزیستی با زوگزانتله و مقاومت متفاوت هر کلا به دما و تابش نور خورشید روی می دهد. درجه حرارت بالا به عنوان عامل اصلی سفید شدگی در خلیج فارس معرفی شده است. مطالعه حاضر با هدف شناسایی زوگزانتله های همزیست با مرجان ها و زوانتاین ها طی پدیده سفید شدگی در ساحل شمالی خلیج فارس انجام گرفته است. برای این منظور هفت گونه مرجان و سه گونه زوانتاین در تابستان ۱۳۹۲ از چند ایستگاه در جزیره هنگام برداشت شدند. نمونه ها جهت شناسایی *Symbiodinium* مورد آنالیز مولکولی قرار گرفتند. نتایج نشان داد که گونه های سفید نشده با کلاهای A یعنی مقاوم ترین کلا به تابش بالای نور خورشید همزیست بودند، در حالی که گونه های سفید شده میزبان کلاهای C و D بودند. برخلاف یافته های پیشین آنتوزوان ها برای مقاومت در برابر شرایط سخت خلیج فارس میزبان کلاهای D نمی شوند و ظاهراً حساسیت این گروه جانوری به تابش شدید نور خورشید بیشتر از دمای بالا می باشد. به همین منظور جهت مقاومت در برابر اشعه ماورا بنفش خورشید با کلاهای A همزیست می گردند.

واژه های کلیدی: مرجان هرمانتیک، زوانتاین، خلیج فارس، سفید شدگی، Clade A

مقدمه

آبسنگ های مرجانی با معضل سفید شدگی مواجه شده اند. این پدیده که در نتیجه از دست رفتن زوگزانتله همزیست یا رنگدانه های فتوسنتزی آنها رخ می دهد (۲)، اغلب به دنبال بالارفتن دمای سطح آب به ۳۰ تا ۳۳ درجه سانتی گراد مشاهده می شود (۲-۶). علاوه بر آن، تحقیقات متعددی

آبسنگ های مرجانی تنوع زیستی گسترده ای داشته و از لحاظ اقتصادی حائز اهمیت اند. لیکن این اکوسیستم ارزشمند اکنون با تغییرات شدید آب و هوایی در معرض تهدید به نابودی قرار گرفته است (۱). طی دهه های گذشته

مرجانی دارند از نظر ها دور مانده اند. پیش از این پدیده سفید شدگی در زوانتارین ها از ژاپن (۱۴) و فلوریدا (۱۵) گزارش شده است.

به دلیل روند سریع تغییرات آب و هوایی، اکوسیستم های مرجانی نیز در حال تغییر و تحول می باشند. در دهه های اخیر شرایط نامساعد محیطی منجر به کاهش سلامت آبسنگ های مرجانی (۱۶) شده است و این امر لزوم توجه به مدیریت این اکوسیستم ها را مشخص می کند. مطالعه حاضر با هدف شناسایی کلادهای زوگزانتله همزیست با مرجان های هرما تیپیک و زوانتارین های ساحل شمالی خلیج فارس در طول سفید شدگی انجام گرفت.

مواد و روش ها

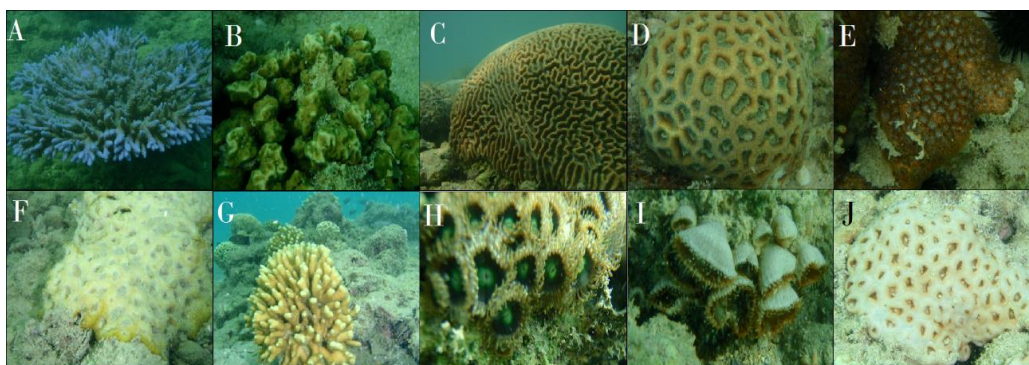
هفت گونه مرجان هرما تیپیک (*Acropora* *Platygyra daedalea* *Psammocora contigua* *downingi* *Acanthastrea* *Leptastrea transversa* *Favia pallida*، *Stylophora pistillata* و سه گونه زوانتارین (*Palythoa* aff. *mutuki* *Zoanthus sansibaricus*) و (*Palythoa tuberculosa*) (شکل ۱) در تابستان ۱۳۹۲ از سه ایستگاه در جزیره هنگام (شکل ۲) برداشت شدند. همان طور که در جدول ۱ مشخص است در برخی از این نمونه ها سفید شدگی مشاهده و در برخی دیگر سفید شدگی رویت نشد.

(۷،۸) تابش شدید نور خورشید و اشعه ماوراء بنفش را یکی دیگر از عوامل مهم و تأثیرگذار در این رویداد عنوان کردند. همچنین، محققین بسیاری (۷،۹،۱۰) نیز بر تأثیر همزمان این دو عامل بر پدیده سفید شدگی اشاره کرده اند.

داینوفلاژ له جنس *Symbiodinium* (زوگزانتله) از نه کلاد تشکیل شده که هر یک خصوصیات فیزیولوژیک متفاوتی دارند. همزیستی گز نه سانان (Cnidarian) با کلادهای گوناگون این داینوفلاژله سبب شده که حساسیت این شاخه جانوری به پدیده سفید شدگی متفاوت باشد.

خلیج فارس به عنوان یکی از گرم ترین پیکره های آبی جهان همواره در معرض نوسانات بالای دمای فصلی می باشد. در دو دهه اخیر حداقل چهار پدیده سفید شدگی در خلیج فارس رخ داده است (۱۱). پیش از این شناسایی زوگزانتله های همزیست با مرجان های هرما تیپیک (Scleractinian) در این منطقه انجام گرفته و در رابطه با غالب بودن کلاد D و مقاومت این کلاد به پدیده سفید شدگی بحث شده است (۱۱،۱۲،۱۳). لیکن لزوم مطالعه روی کلاد های زوگزانتله در شرایط محیطی مختلف همچنان وجود دارد.

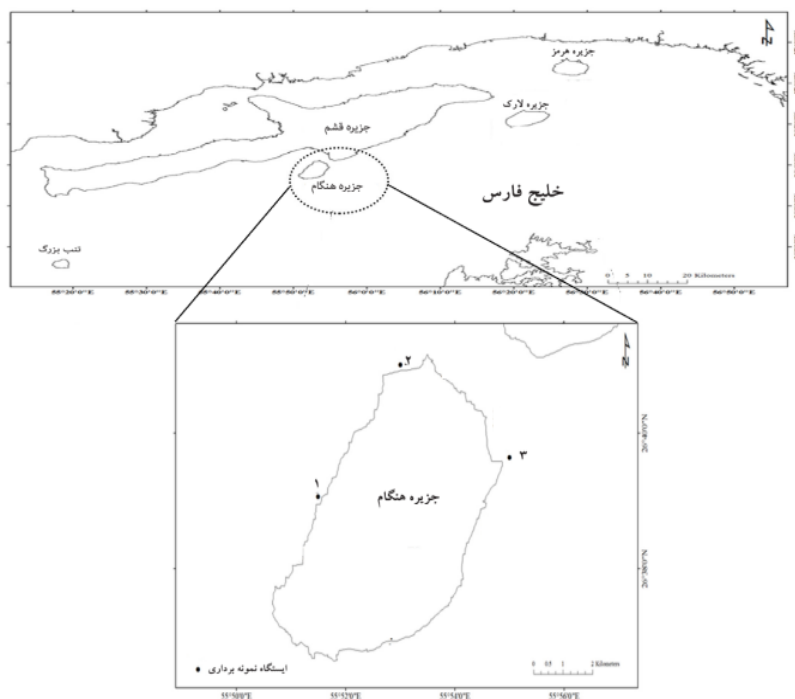
تاکنون مطالعه روی پدیده سفید شدگی تنها در مرجان های هرما تیپیک صورت گرفته است. در این میان زوانتارین ها (Zoantharians)، راسته ای بستر زی از آنتوزوان ها، با وجودیکه پراکنش گسترده ای در جوامع آبسنگ های



شکل ۱- تصاویر نمونه های مطالعه حاضر: A. *Acropora downingi* B. *Psammocora contigua* C. *Platygyra daedalea* D. *Favia pallida* E. *Stylophora pistillata* F. *Leptastrea transversa* G. *Acanthastrea echinata* H. *Zoanthus sansibaricus* I. *Palythoa tuberculosa* J. *Palythoa* aff. *mutuki* .

قطعه ژنی ITS1- 5.8 S- ITS2 را تکثیر (۱۸)، آغازگرهای اختصاصی کلاد C قطعه ژنی ITS1 را تکثیر (۱۹) و آغازگرهای اختصاصی کلاد D قطعه ژنی (LSU) 28S را تکثیر کرد (۱۸). واکنش PCR در زوانتارین ها با استفاده از آغازگر اختصاصی زوج‌انتله (۲۰)، جهت تکثیر قطعه ژنی ITS2 انجام گرفت. محصولات PCR به روش الکتروفورز با ژل آگارز ۱٪ و رنگ ژل رد مورد ارزیابی قرار گرفته و قطعات تکثیر شده از نظر کیفیت باند حاصله بررسی شدند. نهایتاً محصولات PCR مناسب جهت توالی‌یابی به شرکت ماکروژن کره جنوبی ارسال گردید. توالی‌یابی به منظور اطمینان از صحت کلادهای شناسائی شده با استفاده از آغازگرهای اختصاصی انجام شد. بدین منظور توالی‌های به دست آمده با استفاده از نرم افزار CLUSTAL W (۲۱) با توالی‌های ثبت شده در بانک ژن جهانی هم‌مردیف گردیدند.

جهت نمونه برداری تکه‌هایی با اندازه مناسب جهت آنالیز مولکولی از کلنی‌های هدف برداشته شد. نمونه‌ها در داخل زیپ کیپ قرار گرفته و برای فیکس کردن نمونه‌ها از بافر DMSO استفاده شد. پس از نمونه برداری نمونه‌ها به آزمایشگاه بیولوژی دریا در دانشگاه آزاد اسلامی واحد علوم و تحقیقات تهران منتقل شد. در آزمایشگاه، با استفاده از بافر و دستگاه شست و شو با هوا (Air Brush) پلیپ‌ها از درون اسکلت مرجان جدا شدند. پلیپ‌های زوانتارین‌ها با اسکالپل از صخره‌ی زیرین آن‌ها جدا و در هاون حاوی بافر DNAB (0.4M NaCl + 50 mM EDTA) کوبیده شدند. بافت با محلول DNAB مخلوط شد تا حالت مایع پیدا کند. بعد از جداسازی DNA نمونه‌ها با روش CTAB و کلروفرم استخراج شد (۱۷). واکنش زنجیره‌ای پلیمرز (PCR) در مرجان‌های هرمتیپیک با استفاده از سه جفت آغازگر اختصاصی انجام شد. آغازگرهای اختصاصی کلاد A



شکل ۲- ایستگاه‌های نمونه برداری در جزیره هنگام.

طی این واکنش باندهائی با طول حدود ۳۵۰ bp (کلاد D)، حدود ۲۷۰ bp (کلاد A) و حدود ۷۰ bp (کلاد C) حاصل شد. واکنش در زوانتارین‌ها با یک جفت آغازگر اختصاصی

نتایج

واکنش زنجیره‌ای پلیمرز در مرجان‌های هرمتیپیک با سه جفت آغازگر اختصاصی کلاد های A، C و D انجام گرفت.

اطمینان از صحت باندهای به دست آمده، محصولات PCR توالی یابی شدند. نتایج واکنش زنجیره ای پلیمرز و توالی یابی محصولات به دست آمده در جدول ۱ نشان داده شده است.

انجام شد که طی این واکنش باندهایی با طول ۲۵۰ bp حاصل شد. در مرجان های هرمتیپیک برخی از نمونه ها تنها با یک کلاد همزیست بوده و برخی میزبان دو کلاد بودند. برای

جدول ۱ - نام گونه های مورد مطالعه همراه با مشاهده سفید شدگی (bleached) یا عدم سفید شدگی (unbleached) در آن ها و نتایج حاصل از شناسائی کلاد زوگزانتله همزیست در هر یک از گونه ها.

Symbiodinium clade	سفید شدگی (bleaching)	نام گونه
A	unbleached	<i>Acropora downingi</i>
A	unbleached	<i>Psammocora contigua</i>
D	bleached	<i>Platygyra daedalea</i>
A	unbleached	<i>Favia pallida</i>
A & D	unbleached	<i>Leptastrea transversa</i>
C & D	bleached	<i>Acanthastrea echinata</i>
A & D	unbleached	<i>Stylophora pistillata</i>
A	unbleached	<i>Zoanthus sansibaricus</i>
D	bleached	<i>Palythoa aff. mutuki</i>
A	unbleached	<i>Palythoa tuberculosa</i>

همکاران در سال ۲۰۱۱ بر روی جنس *Acropora* در جزیره فارور انجام دادند، کلاد D را در این جنس از مرجان آبسنگ ساز گزارش کردند (۲۵). مطالعاتی توسط Mostafavi و همکاران از سال ۲۰۰۷ تا سال ۲۰۱۱ در سه جزیره شمال خلیج فارس (لارک، فارور و هندورابی) بر روی ۱۱ گونه مرجان که از شش ایستگاه جمع آوری شده بودند انجام گرفت. نتایج آن بدین صورت بود که: در جزیره لارک دو گونه از مرجان ها دارای *Symbiodinium* کلاد A و هفت گونه دارای کلاد D بودند. در جزیره فارور یک گونه مرجان دارای کلاد D و یک گونه دارای کلاد C بود. همچنین در هندورابی یک گونه مرجان کلاد D و یک گونه کلاد C را از خود نشان داد (۱۱).

بر خلاف آنکه تا کنون کلاد D به عنوان کلادی غالب در ناحیه ی شمالی خلیج فارس معرفی شده بود Hume (۱۱، ۱۲، ۱۳، ۲۵) و همکاران (۲۰۱۳ و ۲۰۱۵) با مطالعه روی ساحل جنوبی خلیج فارس، کلاد C را به عنوان زوگزانتله غالب و پس از آن کلاد A را به عنوان فراوان ترین کلاد در این منطقه معرفی کردند (۲۶، ۲۷). گرچه پیش تر، کلاد A به ندرت از ساحل شمالی این منطقه گزارش شده است (۱۱).

همان طور که در جدول ۱ نشان داده شده است گونه هایی از مرجان های هرمتیپیک یا زوانتارین ها که سفید

بحث

اغلب کلنی های زوانتارین تنها میزبان یک کلاد زوگزانتله می باشند (۲۲)، در حالی که مرجان های هرمتیپیک همزمان می توانند میزبان چندین کلاد گوناگون باشند (۲۳) و همین امر شناسائی مولکولی آن ها را دشوار می سازد. به همین منظور جهت شناسائی زوگزانتله در زوانتارین ها تنها از یک جفت آغازگر برای انواع کلادها و جهت شناسائی زوگزانتله همزیست با مرجان های هرمتیپیک از سه جفت آغازگر اختصاصی برای سه کلاد A، C و D استفاده شد تا حضور همزمان این کلادها تشخیص داده شود. نتایج حاصل از مطالعه در جدول ۱ نشان داده شده است.

شناسایی تنوع زوگزانتله مرجان های آبسنگ ساز در حوزه ی خلیج فارس و دریای عمان اولین بار توسط Baker و همکاران در سال ۲۰۰۴ انجام گرفت که کلادهای A، C و D را در سواحل عربستان شناسایی کردند (۲۳). Mostafavi و همکاران در سال ۲۰۰۷ برای اولین بار به بررسی در سواحل ایرانی خلیج فارس پرداخته و کلاد D و C را در هشت گونه مرجان سخت در جزیره کیش و لارک شناسایی کردند (۱۲). سپس Shahhosseiny و همکاران در سال ۲۰۱۱ کلاد D را در سه گونه مرجان و کلاد C را در دو گونه مرجان در جزیره هنگام شناسایی کردند (۱۳). در تحقیقاتی که Rahmani و

شناخته شده است (۱۱،۱۲،۱۳،۲۵). در سال ۲۰۱۵، Hume و همکاران زیر کلادی از کلاد C را به عنوان کلادی مقاوم در برابر درجه حرارت در حاشیه جنوبی خلیج فارس معرفی کردند (۲۷). با این وجود نتایج مطالعه حاضر نشان می دهد که در مرجان های هرما تیپیک و زوانتارین هایی که میزبان کلاد A هستند، سفید شدگی رویت نمی گردد. احتمالاً کلاد A راهکاری برای مقاومت در برابر سفید شدگی است. در نتیجه می توان این طور استدلال کرد که علت سفید شدگی در این منطقه در درجه ی اول تابش شدید نور خورشید می باشد.

مجموع نتایج به دست آمده طی مطالعات اخیر و مطالعه حاضر حاکی از آن است که احتمالاً تغییراتی در الگوی همزیستی زوگزانته و آنتوزوان ها در خلیج فارس روی داده است. در نتیجه بحث و نتیجه گیری قطعی تر نیازمند مطالعات گسترده ای در این زمینه می باشد.

تقدیر و تشکر

از معاونت پژوهشی و احاد علوم و تحقیقات تهران قدردانی می گردد.

شدگی در آن ها مشاهده نشده بود با کلاد A همزیستی داشتند، لیکن گونه هایی که رنگ خود را از دست داده بودند میزبان کلاد C، D یا هر دو این کلادها بودند.

دما و تابش دو عامل مهم و تأثیر گذار در پدیده سفیدشدگی مرجان ها هستند (۲۸). زوگزانته کلاد A با تولید مقادیر قابل توجهی آمینواسید شبه مایکوسپورین (mycosporine-like amino acids = MAAs) آبنسنگ ها را نسبت به شرایط محیطی استرس زا مقاوم می کنند (۲۹،۳۰). این ترکیبات مقاومت را در برابر اشعه ماوراء بنفش خورشید بالا برده و از آسیب های جدی جلوگیری می کنند (۳۱). به نظر می رسد که سنتز این آمینواسید یک استراتژی سازشی نسبت به تابش شدید نور خورشید است. بنابراین غالب شدن کلاد A در منطقه احتمالاً در پاسخ به افزایش شدت تابش نور خورشید رخ می دهد. به همین خاطر اغلب کلاد A در عمق های کمتر مشاهده شده است (۳۲).

اغلب کلاد D به عنوان مقاوم ترین کلاد در برابر درجه حرارت و سفید شدگی شناخته می شد (۳۳). لیکن نتایج تحقیقات اخیر صحت این امر را دچار تردید کرده است (۲۷). کلاد D همواره کلادی غالب در حاشیه شمالی خلیج فارس بوده و به عنوان شاخص مقاومت در برابر درجه حرارت

منابع مورد استفاده

- Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P. J., Hooten, A. J., Steneck, R. S. (2007), Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification, *Science* 318: 1737-1742.
- Glynn, P. W., 1991. Coral reef bleaching: ecological perspectives. *Coral Reefs* 12: 1-17.
- Jokiel, P. L., Coles, S. L., 1990. Responses of Hawaiian and other Indo-Pacific reef corals to elevated temperatures. *Corals Reefs* 8: 1069-1071.
- Glynn, P. W., Croz, L., 1990. Experimental evidences for high temperature stress as the cause of El Nino- coincident coral mortality. *Coral Reefs* 8: 181-191.
- Fitt, W. K., Spereco, H. J., Halas, J., White, M. W., Porter, J. W., 1993. Recovery of the coral *Montastrea annularis* in the Florida Keys after the 1987 Caribbean bleaching event. *Coral Reefs* 12: 57-64.
- Ogden, J., Wicklund, R., 1998. Mass bleaching of corals in the Caribbean: A research strategy. *Res Rep.* 88-2. NOAA Undersea Research Program.
- Lesser, W., Stochaj, R., Tapley, D. W., Shick, J. M., 1990. Bleaching in coral reef anthozoans: effects of irradiance, ultraviolet radiation and temperature on the activities of protective enzymes against active oxygen. *Coral Reefs* 8: 225-232.
- Glyn, P. W., Imai, R., Sakai, K., Nakano, Y., Yamazato, K. K., 1993. Experimental responses of Okinawan (Ryuku Islands, Japan) reef corals to high sea temperature and UV radiation, In *Proc. 7th Coral Reef Symposium*. Univ. Guam. Pp. 27-37.
- Jokiel, P. L., 1980. Solar ultraviolet radiation and coral reef epifauna. *Science* 207: 1069-1071.
- Gleason, D. F., Wellington, G. M., 1993. Ultraviolet radiation and coral bleaching. *Nature* 365: 836-838.
- Mostafavi, P. G., Ashrafi, M. G., Dehghani, H., 2013. Are symbiotic algae in corals in northern parts of the Persian Gulf resistant to thermal stress? *Aquatic Ecosystem Health & Management* 16: 177-182.

12. Mostafavi, P. G., Fatemi, S. M. R., Shahhosseiny, M. H., Hoegh-Guldberg, O., Loh, W. K. W., 2007. Predominance of clade D *Symbiodinium* in shallow-water reef-building corals off Kish and Larak Islands (Persian Gulf, Iran). *Marine Biology* 153: 25-34.
13. Shahhosseiny, M. H., Mostafavi, P. G., Fatemi, S. M. R., Karimi, E., 2011. Clade identification of symbiotic zooxanthellae of dominant scleractinian coral species of intertidal pools in Hengam Island. *African Journal of Biotechnology Academic Journals* 10: 1502-1506.
14. Reimer, J. D., Ono, S., Tsukahara, J., Takishita, K., Maruyama, T., 2007. Non-seasonal clade-specificity and subclade microvariation in symbiotic dinoflagellates (*Symbiodinium* spp.) in *Zoanthus sansibaricus* (Anthozoa: Hexacorallia) at Kagoshima Bay, Japan. *Phycological Research* 55: 58-65.
15. Kemp, D. W., Clayton, B. C., LaJeunesse, T. C., Brooks, W. R., 2006. A comparison of the thermal bleaching responses of the zoanthid *Palythoa caribaeorum* from three geographically different regions in south Florida. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 335: 266-276.
16. Bruno, J. F., Sweatman, H., Precht, W. F., Selig, E. R., Schutte, V. G. W., 2009. Assessing evidence of phase shifts from coral to macroalgal dominance on coral reefs. *Ecology* 90: 1478-1484.
17. Baker, A. C., 1999. Symbiosis ecology of reef-building corals. PhD dissertation, University of Miami, pp.120.
18. Correa, A. M. S., McDonald, M. D., Baker, A. C., 2009. Development of clade-specific *Symbiodinium* primers for quantitative PCR (qPCR) and their application to detecting heat tolerant symbionts in Caribbean corals. *Marine Biology* 156: 2403-2411.
19. Ulstrup, K. E., van Oppen, M. J. H., 2003. Geographic and habitat partitioning of genetically distinct zooxanthellae (*Symbiodinium*) in *Acropora* corals on the Great Barrier Reef. *Molecular Ecology* 12: 3477-3484.
20. Pochon, X., Gates, R. D., 2010. A new *Symbiodinium* clade (Dinophyceae) from soritid foraminifera in Hawai'i. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56: 492-497.
21. Thompson, J. D., Higgins, D. G., Gibson, T. J., 1994. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research* 22: 4673-4680.
22. Reimer, J. D., Takishita, K., Ono, S., Maruyama, T., Tsukahara, J., 2006. Latitudinal and intracolony ITS-rDNA sequence variation in the symbiotic dinoflagellate genus *Symbiodinium* (Dinophyceae) in *Zoanthus sansibaricus* (Anthozoa: Hexacorallia). *Phycological Research* 54: 521-527.
23. van Oppen, M. J. H., McDonald, B. J., Willis, B., Miller, D. J., 2001. 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? *Molecular Biology and Evolution* 18: 1315-1329.
24. Baker, A. C., Starger, C. J., McCalanahan, T. T., Glynn, P. W., 2004. Coral's adaptive response to climate change. *Nature* 430: 741.
25. Rahmani, S., Ghavam Mostafavi, P., Shahhosseiny, M. H., Vosoughi, Gh., Faraji, A., 2011. Genetic Identification of *Symbiodinium* in Genus *Acropora* off Farur Island, Persian Gulf. *International Journal Marine Science and Engineering* 1: 43-50.
26. Hume, B., D'Angelo, C., Burt, J., Baker, A. C., Riegl, B., Wiedenmann, J., 2013. Corals from the Persian/Arabian Gulf as models for thermotolerant reef-builders: prevalence of clade C3 *Symbiodinium*, host fluorescence and ex situ temperature tolerance. *Marine Pollution Bulletin* 72: 313-22.
27. Hume, B., D'Angelo, C., Smith, E., Stevens, J., Burt, J., Wiedenmann, J., 2015. *Symbiodinium thermophilum* sp. nov., a thermotolerant symbiotic alga prevalent in corals of the world's hottest sea, the Persian/Arabian Gulf. *Scientific Reports* 5: 11-17.
28. Rowan, R., Knowlton, N., Baker, A. C., Jara, J., 1997. Landscape ecology of algal symbionts creates variation in episodes of coral bleaching. *Nature* 388: 265-269.
29. Kinzif, R. A., Takayama, M., Santos, S. R., Coffroth, M. A., 2001. The adaptive bleaching hypothesis: experimental tests of critical assumptions. *The Biological Bulletin* 200: 51-58.
30. Magalon, H., Flot, J. F., Baudry, E., 2007. Molecular identification of symbiotic dinoflagellates in Pacific corals in the genus *Pocillopora*. *Coral Reefs* 26: 551-558.
31. Neale, P. J., Banaszak, A. T., Jarriel, C. R., 1998. Ultraviolet sunscreens in *Gymnodinium sanguineum* (Dinophyceae): mycosporine-like amino acids protect against inhibition of photosynthesis. *Journal of Phycology* 34: 928-938.
32. Rowan, R., Knowlton, N., 1995. Intraspecific diversity and ecological zonation in coral-algal symbiosis. *Proceeding of the National Academy*

33. of Sciences of the United States America 92: 2850-2853.
34. Stat, M., Gates, R. D., 2010. Clade D *Symbiodinium* in scleractinian corals: a “nugget”

of hope, a selfish opportunist, an ominous sign, or all of the above? Journal of Marine Biology 2011: 1-9.