Archive of SID

اقیانوس‌شناسی/ سال یازدهم/ شماره ۴۲/ تابستان ۱۳۹۹/۶/۱۱۰ـ۱۰۵

مطالعه ریخت شناسی و فراساختاری زئوزانتلای همزیست جدا سازی شده از *Stichodactyla haddoni* از سواحل جزیره هرمز

فهیمه اسفندیار[۱]، دکتر بهروز زارعی دارکی[۲*]، دکتر ندا سلطانی[۳]

۱- دانش آموخته کارشناسی ارشد، دانشکده منابع طبیعی و علوم دریایی دانشگاه تربیت مدرس، مازندران، نور. پست الکترونیکی: esfandiar.frm@gmail.com

۲- استادیار، دانشکده منابع طبیعی و علوم دریایی دانشگاه تربیت مدرس، مازندران، نور. پست الکترونیکی: zareidarki@modares.ac.ir

۳- استاد، پژوهشکده علوم پایه کاربردی جهاد دانشگاهی، دانشگاه شهید بهشتی، تهران. پست الکترونیکی:soltani6@yahoo.com

* نویسنده مسوول

تاریخ دریافت: ۹۸/۴/۲۲ تاریخ پذیرش: ۹۹/۵/۲۷

چکیده

داینوفلاها دارای پوشش سلولزی و صفحات تکایی هستند. ساختار دقیق ترصفحات تکایی و پوشش سلولزی بوسیله میکروسکوپ نگاره بررسی می شود. ساختار مورفولوژیکی انها در زمان هم زیستی با مرجانهای سخت گزارش شده است ولی تاکنون در مرجانهای نرم، مخصوصاً *Stichodactyla haddoni* گزارش نشده است. پژوهش حاضر با هدف مطالعه ریخت شناسی زئوزانتلای همزیست با شقایق دریایی *Stichodactyla haddoni* انجام شد. نمونه برداری شقایق دریایی در تابستان ۱۳۹۴ از بخش شرقی جزیره هرمز در زمان جزر کامل صورت گرفت. زئوزانتلاهای همزیست با شقایق دریایی به‌وسیله دستگاه هموژنایزر الکتریکی تفکیک، سپس سلول ها استخراج و شمارش شدند. مراحل اماده سازی و تثبیت نمونه ها به بوسیله گلوتارآلدهید ۳ درصد، الکل و استون انجام شد و سپس جهت بررسی از میکروسکوپ های نوری مدل HP31 و Zeiss و میکروسکوپ الکترونی نگاره استفاده گردید. نتایج گزارشات قبلی نشان می دهد، زئوزانتلاها در شرایط همزیست فقط از طریق تقسیم میتوزی تکثیر انجام می دهند، لذا سلول ها تقریبا باید ازنظر اندازه یکسان باشند. ولی در مطالعه فوق مشخص شد که اندازه سلول‌ها نسبت به یکدیگر متفاوت اند. بنابراین احتمال بیش از یک گونه ی زئوزانتلای همزیست در شقایق *Stichodactyla haddoni* از سواحل جزیره هرمز وجود دارد. همچنین جهت شناسایی دقیق تر این همزیست ها نیاز به مطالعات آناتومی می باشد.

کلمات کلیدی: *داینوفایتا، داینوفلاژله، شقایق دریایی، زئوزانتلا، فراساختار، تنگه هرمز.*

۱. مقدمه

آبسنگ های مرجانی یکی از جوامع پر تولید اکوسیستم‌های دریایی هستند که بقاء انها بیشتر بر پایه هم سفرگی و هم زیستی استوار است. همزیستی یکی از مهم ترین روابط در اکوسیستم های آبی به ویژه آبسنگ های مرجانی می باشد که بسیاری از بی مهرگان مانند شقایق های دریایی، ژله ماهی ها، اسفنج ها، روزنه داران و مرجان های صخره ای و غیره با ریزجلبک ها ارتباط دارند (Carlos et al., 1999؛ Rowan and Power, 1992؛ Taylor (Trench, 1987,1993؛ Freudenthal, 1962؛ et al. 2008). این مشارکت ها بنیاد تغذیه ای و ساختاری کل اکوسیستم صخره های مرجانی را تشکیل می دهند (Zhu et al., 2004). داینوفلاژله ها

www.SID.ir

Downloaded from joc.inio.ac.ir at 9:43 IRST on Tuesday March 9th 2021

Archive of SID

Downloaded from joc.inio.ac.ir at 9:43 IRST on Tuesday March 9th 2021

به‌عنوان عناصر اصلی شرکت کننده در روابط همزیستی موجود در جوامع پرتولید و حاصلخیز مرجانی به‌ویژه در مناطق گرمسیری و نیمه گرمسیری شناخته می‌شوند (Trench, 1999; Carlos et al., 1987). جوامع مرجانی و شاخه‌های مختلف بی‌مهرگان وابسته به آن‌ها با گروه‌های متنوع ریز جلبک‌های دریایی از شاخه‌های Chlorophyta, Rhodophyta, Bacillariophyta Dinophyta, و Cryptophyta همزیست می‌باشند (Pochon et al., 2001 ؛ Trench, ۱۹۹۳؛ Rebecc et al., 2000). داینوفلاژله های همزیست با مرجانیان را با نام زئوزانتلا معرفی نموده اند که اغلب متعلق به جنس *Symbiodinium* می‌باشند (Wakefield et al., 2000 ؛ Freudenthal, 1962). سه گروه اصلی همزیست با بی مهرگان را با اصطلاح "zoocyanellae" که اشاره به سیانوباکتری‌های همزیست، "zooxanthellae" داینوفلاژله های همزیست و "zoochlorellae" که اشاره به جلبک‌های سبز همزیست دارد (Trench , 1987؛ 1966 ،Zahl and McLaughlin Blank and). زئوزانتلاها از طریق فتوسنتز کربن را برای مصارف تنفس، رشد و تولید مثل میزبان تثبیت می کنند (Muscatine et al., 1984). در هر سانتی متر مربع از سطح زنده بافت میزبان حدود ۱ تا ۵ میلیون سلول جلبکی موجود است (Muller-Parker and Davy, 2001). از آنجایی که حساسیت به دما و نور در تراکم و پراکنش زئوزانتلاها در بافت تاثیرگذار است، از این عوامل به‌عنوان فاکتورهای محدودکننده محیطی یاد می‌شود (LaJeunesse and Trench, 2000). زئوزانتلاهای همزیست دارای دو فاز متفاوت با خصوصیات مرفولوژیک متنوع می‌باشد، فاز متحرک که فرم آزادزی بوده و به‌صورت تاژکدار و با پوشش غشایی ویژه ظاهر می‌شود.

فاز دوم کروی، بیضوی یا بی فرم می‌باشند که به‌صورت درون هم زیست در بدن میزبان وجود دارد. در فاز اول رشد پوشش خارجی سلول ها به‌صورت صفحات به هم چسبیده محکمی هستند که توسط اتصالاتی به هم متصل شده‌اند که به این صفحات سپرک‌های تکایی گفته می‌شود، لیکن تعداد، شکل و نحوه چینش آن‌ها در داینوفلاژله‌های زره دار عامل مهمی در شناسایی گونه‌ای محسوب می‌شوند (Truby, 1997). بنابراین سلول‌های داینوفلاژله ها تمایز مشخص قدامی–خلفی و پشتی–شکمی بروز می‌دهند. تعداد، اندازه و شکل صفحات تکایی در داینوفلاژله‌ها بسته به نوع گونه متفاوت بوده و در صفات تاکسونومی اهمیت دارند. هر گونه دارای یک فرمول صفحه‌ای خاص می‌باشد (Saldarriaga et al., 2004). صفحات تکایی سلول‌های دوتاژکیان زره‌دار معمولا به یکدیگر بسیار نزدیکند. نواحی بین این صفحات مجاور تحت درز یا شکاف خوانده می‌شوند که در واقع ناحیه متصل کننده دو صفحه تکایی می‌باشند. رشد سلولی در دوتاژکیان با افزودن مواد به سرتاسر حاشیه صفحات تکایی انجام می‌شود، که طی این فرآیند نواحی خاصی به نام نوارهای اضافی یا نوارهای رشد شکل می‌گیرند (Graham et al.,2009.). به دلیل شباهت مورفولوژیک بسیار زیاد اعضای گروه zooxanthellae ، تعداد انگشت شماری از گونه های آن توصیف شده اند، مضاف بر این که مطالعات اولیه بیشتر با تاکید بر مورفومتری انجام شده است (Freudenthal، 1962؛ Trench and Trench ،Blank and 1987؛ Huss and Blank، 1989؛ Thinh، 1995؛ and Daugbjerg Hansen، 2009). در مطالعه ای تاثیر سه رژیم نوری برروی زئوزانتلای Symbiodinium strain SSB01 جهت بررسی ریخت شناسی غشای خارج سلولی این داینوفلاژله توسط میکروسکوپ SEM مورد بررسی قرار گرفت (Xiang et al., 2016). با توجه به اندازه بسیار ریز این داینوفلاژله هاو اهمیت تزئینات دیواره سلولی جهت شناسایی گونه ای سعی شد از میکروسکوپ الکترونی SEM جهت مطالعات ریختی زئوزانتلای همزیست با شقایق دریایی *Stichodactyla haddoni* (Savile-Kent,1893) استفاده شود. با توجه به موارد فوق الذکر و اهمیت شقایق های دریایی هرماتیپیک در اکوسیستم های مرجانی، همچنین

۲. مواد و روش‌ها

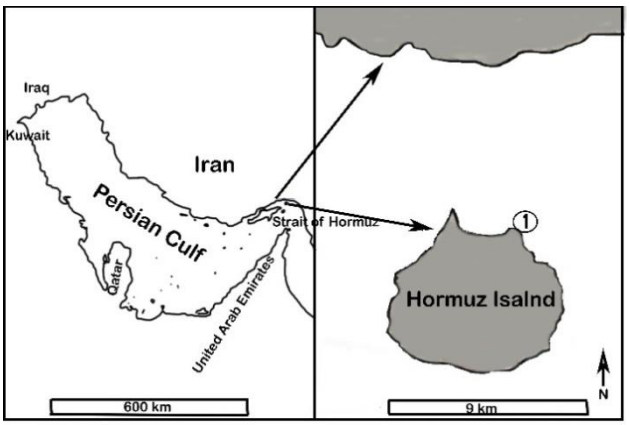
۲-۱ نمونه برداری میدانی

شقایق‌های دریایی *Stichodactyla haddoni* جهت اهداف پژوهش فوق از ایستگاه خضر واقع در بخش شرقی جزیره هرمز با موقعیت جغرافیایی ´۱ °۲۷ تا ´۶ °۲۷ عرض شمالی و ´۲۵ ° ۵۶ تا ´۳۰ ° ۵۶ طول شرقی در زمان جزر کامل برداشت شد (شکل ۱). ابتدا صفحه دهانی شقایق با کاتر برش داده شد و قطعات دهانی جهت مطالعه در تانک نیتروژن مایع فریز شد (Weis et al., 2002). سپس نمونه ها در کمترین زمان ممکن به آزمایشگاه دانشکده علوم دریایی دانشگاه تربیت مدرس انتقال یافتند.

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from joc.inio.ac.ir at 9:43 IRST on Tuesday March 9th 2021



شکل ۱: موقعیت جغرافیایی منطقه نمونه برداری در بخش شرقی جزیره هرمز

۲-۲ مطالعات آزمایشگاهی:

جدا سازی زئوزانتلا از بافت شقایق: به منظور جداسازی زئوزانتلای همزیست، یک گرم از صفحه دهانی شقایق دریایی با آب دریای فیلتر شده مخلوط و به وسیله هموژنایزر الکتریکی چندین مرتبه هموژن شدند. سپس زئوزانتلاها بوسیله سانتریفیوژ ته نشینی شدند و بوسیله لام نئوبار تراکم انها محاسبه شد (Perez et al., 2001; Weis et al., 2002). نکته حائز اهمیت در جداسازی زئوزانتلاها، اینکه درمتدهای گزارش شده اشاره ای به دمای آب مورد استفاده جهت جداسازی زئوزانتلا از شقایق ها نشده بود. لذا طی چندین مرحله آزمون و خطاهاییکه در فرایند جداسازی انجام شد، مناسب ترین دما برای جداسازی بدست آمد. عکس برداری از میکروسکوپ های نوری مدل HP31 ساخت چین و Zeiss ساخت آلمان و میکروسکوپ الکترونی نگاره Jeol ساخت ژاپن استفاده شد.

مراحل آماده سازی و تثبیت نمونه: درون میکروتیوب های حاوی نمونه زئوزانتلاها به میزان یک میلی لیتر گلوتارآلدهید ۳ درصد ریخته و به مدت دوازده ساعت در یخچال نگه داری شد. بعداً میکروتیوب ها را از یخچال خارج کرده و به مدت ۱۰ دقیقه با دور ۳۰۰۰ در دمای ۲۲°C سانتریفیوژ گردیدند. سپس گلوتارآلدهید سرریز شده و سه مرتبه رسوب با بافر (BPS) شستشو گردید. فیکساسیون ثانویه با اسمیوم تتراکسید یک درصد انجام شد. بعدا یک میلی لیتر از اسمیوم تتراکسید روی همه نمونه ها ریخته و به مدت دو ساعت در جای تاریک نگهداری شدند (Jeong et al., 2014). نمونه ها را جهت تخلیه اسمیوم تتراکسید سانتریفیوژ کرده و پس از سرریز کردن، در سری الکل به ترتیب با درصد های ۱۰۰-۳۰ شستشو شدند که در هر مرحله به نمونه ها ۱۵ دقیقه زمان داده و سپس سانتریفیوژ انجام گردید. در ادامه نمونه ها دو مرحله و در هر مرحله به مدت ۳۰ دقیقه در الکل ۱۰۰ درصد شسته شدند و در نهایت جهت آبگیری نهایی روی آن ها استون ۱۰۰ درصد ریخته شد (Hayat, 1989). نمونه‌ها روی پایه های فلزی قرار داده و سپس توسط دستگاه Sputter coater به وسیله فلز طلا پوشش داده شدند. سپس به وسیله میکروسکوپ الکترونی نگاره مشاهده و عکس برداری گردید (Zhu et al., 2008.).

۳. نتایج و بحث

مناسب ترین روش جهت جداسازی زئوزانتلاها از شقایق دریایی، استفاده از آب محل زندگی جانور با دمای ۴ درجه سانتی گراد بدست آمد. پس از استخراج زئوزانتلای همزیست از شقایق دریایی *Stichodactyla haddoni*، ابتدا بوسیله میکروسکوپ نوری مورد بررسی قرار گرفت (شکل ۲). اشکال سلول‌ها به حالت کروی و به رنگ قهوه‌ای نمایان شدند و ساختار مشخصی از دیواره های سلولی مشاهده نشد (شکل ۳). گفتنی است تعداد زیادی از سلول ها در مرحله میتوز مشاهده شدند. طبق نتایج به دست آمده در هر گرم بافت صفحه دهانی شقایق دریایی تقریباً ۲۸,۵۷۶,۲۴۸ عدد سلول جلبک درون زی مشاهده شد.

شکل ۲: نمایی از شقایق های دریایی در ایستگاه نمونه برداری خضر

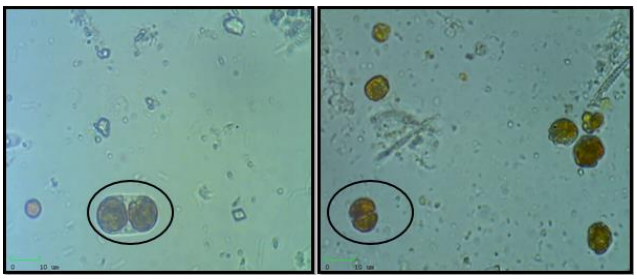
در مرحله دوم زئوزانتلاهای همزیست استخراج شده بوسیله میکروسکوپ Zeiss با رژیم کاری کنتراست (Differential interference contrast=DIC) مورد بررسی قرار گرفتند. دررژیم

www.SID.ir

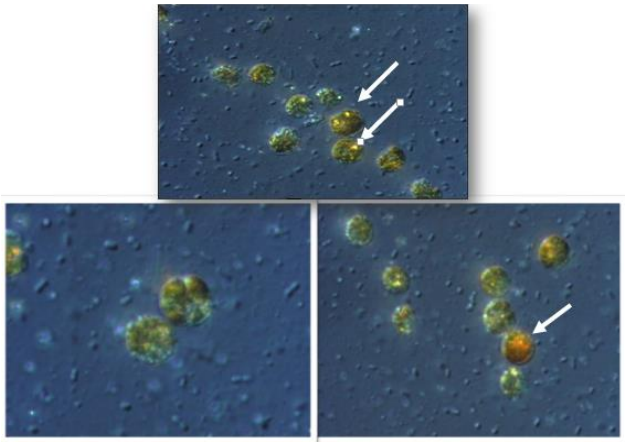
Archive of SID

Downloaded from joc.inio.ac.ir at 9:43 IRST on Tuesday March 9th 2021

کاری DIC انعکاس نور درخشنده از پلاست‌ها به چشم خورد. مجموعه سلول‌ها با حالت کروی و تقریبا سبز رنگ با نقاط پرنوری که همان مناطق حضور رنگدانه‌هایی مانند کلروفیل، پری‌دینین و زانتوفیل‌های دیگرهستند، مشاهده شدند (شکل ۴).

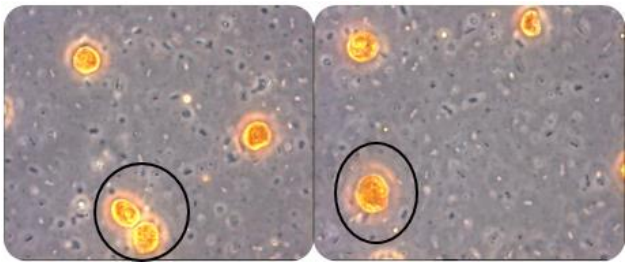


شکل ۳: تصاویر میکروسکوپ نوری از زئوزانتلای استخراجی از شقایق دریایی *Stichodactyla haddoni*. تصویر سمت راست سلول در مرحله میتوز و تصویر سمت چپ پایان میتوز را نشان می‌دهد.



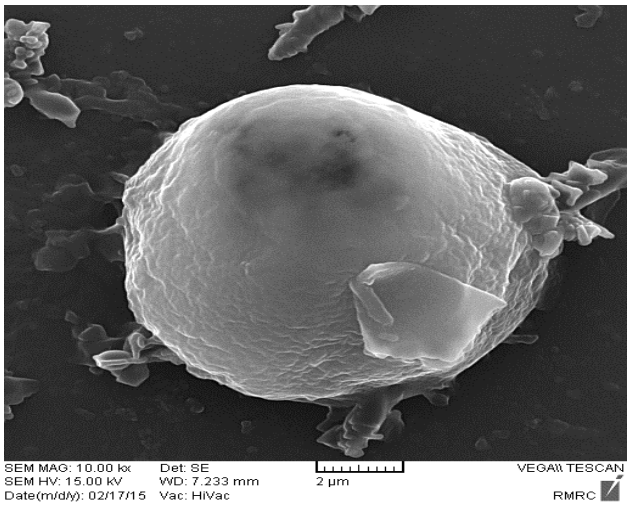
شکل ۴: پیکان‌ها نشانگر پلاست‌ها و پیگمنت‌ها در زئوزانتلای همزیست است که به صورت رنگ‌های نارنجی و زرد توسط میکروسکوپ نوری مدل Zeiss در رژیم کاری DIC برداشت شده‌اند.

در مرحله بعد سلول‌ها توسط میکروسکوپ مدل Zeiss با رژیم کاری فازکنتراست بررسی شدند. با این روش حضور گونه های دارای پیگمنت کاملا مشخص شده اند (شکل۵).

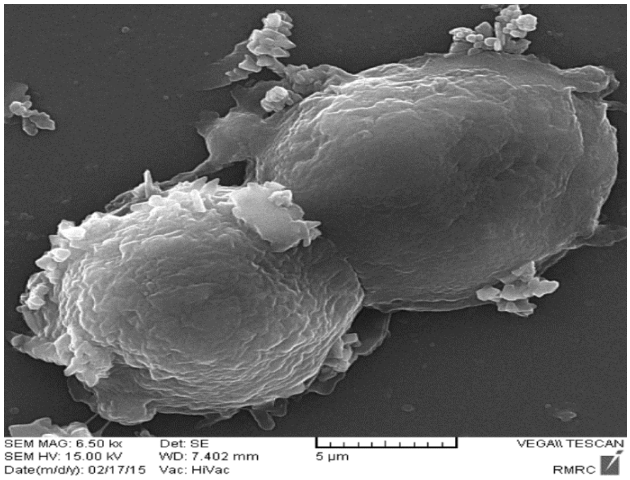


شکل ۵: زئوزانتلاهای همزیست در انتهای میتوز (سمت راست) و حین جدایش (سمت چپ) .

خصوصیات ارائه شده برای داینوفلاژله ها گویای انست که انها دارای دو بخش هیپوتکا و اپی تکا هستند که هیپو تکا تا حدودی کوچکتر از اپی تکا است. همچنین سلول ها دارای تاژک طولی وعرضی در شیار کمربندی قرار دارد (and Trench,1987 Blank). طبق بررسی انجام شده برروی سلول های زئوزانتلا، ساختار صفحات تکایی به هیچ وجه در نمونه های استخراجی از درون بافت شقایق با میکروسکوپ های نوری میسر نشد (اشکال ۳-۱). نظر به اینکه جهت شناسایی داینوفلاژله ها تزئینات خارجی گونه ها نظیر صفحات تکاها، زره ها و شکاف های انها، همچنین نحوه ی قرار گیری آن‌ها روی هر تکا نقش مهمی در شناسایی دارند، همچنین با توجه به اینکه هیچ تزئینی روی تکاهها به وضوح دیده نشد، بنابراین اقدام به انجام مطالعه فراساختاری SEM برای زئوزانتلاهای فوق گردید (شکل ۷ -۶).



شکل ۶: تصویر فراساختاری زئوزانتلای استخراجی از شقایق دریایی



شکل ۷: تصویر فراساختاری از زئوزانتلای همزیست در حین جدایش

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from joc.inio.ac.ir at 9:43 IRST on Tuesday March 9th 2021

در سال ۲۰۱۵ طی پژوهشی با هدف مرفولوژی برروی گونه *Symbiodinium* SSB01 همزیست با مرجانیان ریخت شناسی غشای خارج سلولی این گونه توسط میکروسکوپ نگاره (SEM) مورد بررسی قرار گرفت (Xiang et al., 2016). نقطه جالب توجه اینکه عدم ساختار صفحات تکایی در همه سلول ها مشاهده گردید. تصاویر بدست آمده از میکروسکوپ الکترونی SEM نشان داد که پوشش خارجی سلول ها تقریباً به صورت چروکیده و فاقد هرگونه تزئینات در نوع زندگی همزیستی هستند. بدین ترتیب و به گواه مطالعات انجام شده درباره همزیست های درون زی میزبان، دیواره ها فاقد پوشش خارجی و صفحات تکایی بوده و شکل نگرفته بودند. گذشته از آن زئوزانتلاها در شرایط همزیست فقط از طریق تقسیم میتوزی تکثیر انجام می دهند و سلول تقریبا باید از نظر اندازه یکسان باشند، ولی اندازه سلول‌ها نسبت به یکدیگر متفاوت بود. لذا احتمال وجود بیش از یک گونه ی زئوزانتلای درون همزیست در شقایق *Stichodactyla haddoni* وجود دارد. همچنین جهت بررسی دقیق تر و تشخیص دقیق ارگانل‌های سلولی نیاز به مطالعات آناتومی زئوزانتلا ها به کمک میکروسکوپ الکترونی گذاره می باشد.

۴. نتیجه‌گیری

در مطالعه فوق جهت جداسازی و بررسی زئوزانتلای همزیست، شقایق دریایی *Stichodactyla haddoni* از بخش شرقی جزیره هرمز در زمان جزر کامل نمونه برداری شد. مناسب ترین روش جهت استخراج زئوزانتلاها از شقایق دریایی، استفاده از آب دریا با دمای ۴ درجه سانتی گراد بدست آمد.

نتایج مطالعه ی فوق نشان داد، دیواره‌ی زئوزانتلاها در شرایط همزیست فاقد ساختارهای شکل یافته هستند. غالباً زئوزانتلاهای همزیست از طریق تقسیم میتوزی تکثیر می‌یابند و قانوناً باید سلول ها دارای اندازه یکسانی باشند. ولی طبق مشاهدات انجام شده در این مطالعه مشخص گردید تعدادی از سلول‌ها از نظر ابعاد یکسان نیستند. لذا حضور بیش از یک گونه همزیست در شقایق *Stichodactyla haddoni* مشخص می شود و جهت بررسی دقیق تر جمعیت زئوزانتلا های همزیست در شقایق‌ها، روشهای شناسایی آناتومی و مولکولی توصیه می‌گردد.

۵. سپاسگزاری

بدینوسیله از حمایت مالی دانشگاه تربیت مدرس در انجام این تحقیق کمال تشکر و قدردانی را داریم. نویسندگان بر خود لازم می‌دانند مراتب تشکر صمیمانه خود را از کارکنان آزمایشگاه دانشکده علوم دریایی و مسئولان پژوهشی دانشگاه و دانشکده منابع طبیعی و علوم دریایی که ما را در انجام و ارتقاء کیفی این پژوهش یاری داده‌اند، اعلام نمایند.

منابع

Carlos, A. A., Baillie, B. K., 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(5): 1054-1062.

Freudenthal, H. D., 1962. Symbiodinium gen. nov. and Symbiodinium microadriaticum sp. nov., a Zooxanthella: Taxonomy, Life Cycle, and Morphology. The Journal of Protozoology, 9(1): 45-52.

Graham, L. E., Graham J. M., Wilcox L. W., 2009. Benjamin Cummings, 2ED, - Science – 616.

Hayat, M. A. (1989). Chemical fixation. Principles and techniques of electron microscopy: biological applications, 4, 4-85.

Jeong, H.J., Lee S.Y., Kang, N.S., Yoo Y.D., Lim, A.S., Lee M.J., Kim, H.S., Yih W., Yamashita, H., LaJeunesse, T.C., 2014. Genetics and morphology characterize the dinoflagellate Symbiodinium voratum, n. sp.,(Dinophyceae) as the sole representative of Symbiodinium Clade E. Journal of Eukaryotic Microbiology, 61(1): 75-94.

LaJeunesse, T. C., Trench, R. K., 2000. Biogeography of two species of Symbiodinium (Freudenthal) inhabiting the intertidal sea anemone Anthopleura elegantissima (Brandt). The Biological Bulletin, 199(2): 126-134.

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from joc.inio.ac.ir at 9:43 IRST on Tuesday March 9th 2021

microadriaticum Freudenthal, S. goreauii sp. nov., S. kawagutii sp. nov. and S. pilosum sp. nov.: Gymnodinioid Dinoflagellate symbiont of marine invertebrates 1. Journal of Phycology, 23(3): 469-481.

Truby, E. W. (1997). Preparation of single- celled marine dinoflagellates for electron microscopy. Microscopy research and technique, 36(4), 337-340

Wakefield, T. S., Farmer, M. A. & Kempf, S. C., 2000. Revised description of the fine structure of in situ ‘‘Zooxanthellae’’ genus Symbiodinium. Biol. Bull. 199:76–84.

Weis, V. M., Verde, E. A., Reynolds, W. S., 2002. Characterization of a short from preidinin–chlorophyll–protein (PCP) cDNA and protein from the symbiotic dinoflagellate Symbiodinium muscatinei (Dinophyceae) from the sea anemone Anthopleura elegantissima (Cnidaria) 1. Journal of Phycology, 38(1), 157-163.

Xiang, T., Robert, E. Jinkerson, R., Clowez, S., Tran,C., Krediet, C.Masayuki Onishi, M., Cleves, Ph. 2016. Glucose-Induced Trophic Shift in an Endosymbiont Dinoflagellate with Physiological and Molecular Consequences Plant Physiology. Vol. 176, 1793–1807.

Zhu, B., Wang, G., Huang, B., & Tseng, C. K., 2004. Effects of temperature, hypoxia, ammonia and nitrate on the bleaching among three coral species. Chinese Science Bulletin, 49(18), 1923-1928.

Zhu, B., Pan, K., & Wang, G., 2008. Changes of cellular superficial configuration of symbiotic algae during cultivation from two anemones found in the South China Sea. Journal of Ocean University of China, 7(1), 89-92.

Muller- Parker, G., Davy, S. K., 2001. Temperate and tropical algal–sea anemone symbioses. Invertebrate Biology, 120(2): 104-123.

Muscatine, L., Falkowski, P. G., Porter, J. W., Dubinsky, Z., 1984. Fate of photosynthetic fixed carbon in light- and shade-adapted colonies of the symbiotic coral Stylophora pistillata. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 222(1227): 181-202.

Perez, S. F., Cook, C. B., Brooks, W. R., 2001. The role of symbiotic dinoflagellates in the temperature-induced bleaching response of the subtropical sea anemone Aiptasia pallida. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 256(1): 1-14.

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(6): 1069-1078.

Rowan, R., Powers, D. A., 1992. Ribosomal RNA sequences and the diversity of symbiotic dinoflagellates (zooxanthellae). Proceedings of the National Academy of Sciences, 89(8): 3639-3643.

Saldarriaga, J. F., Cavalier-Smith T., Menden-Deuer S., Keeling P. J., 2004. Molecular data and the evolutionary history of dinoflagellates. European Journal of Protistology, 40(1): 85-111.

Trench, R. K., 1987. Dinoflagellates in non-parasitic symbioses. The biology of dinoflagellates, 530-570.

Trench, R. K., 1993. Microalgal-invertebrate symbioses-a review. Endocytobiosis and Cell Research, 9(2-3), 135-175.

Trench, R. K., Blank R. J. 1987. Symbiodinium

www.SID.ir