

珊瑚及共生藻在白化过程中的适应机制研究进展

李秀保^{1,2}, 黄 晖^{1,*}, 练健生¹, 董志军¹, 黄良民¹

(1. 中国科学院南海海洋研究所, 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)

摘要 珊瑚礁生态系统具有非常重要的生态学功能。但是随着全球气候变暖和 CO₂ 浓度的升高, 珊瑚白化事件越来越频繁, 珊瑚礁生态系统面临严重的危机。影响珊瑚白化的重要因子主要有海水温度的异常 (过高或过低), 太阳辐射与紫外线辐射, 海水盐度的偏离, 珊瑚疾病, 海洋污染, 长棘海星的爆发, 人类的过度捕鱼和全球 CO₂ 浓度升高等。其中, 海洋表面水体温度 (ST) 的异常升高为珊瑚白化的主要因素。珊瑚主要是通过珊瑚与共生藻的生理适应机制以及更换共生藻基因型机制两种方式适应环境胁迫的。生理适应机制主要通过叶黄素循环、珊瑚色素荧光 (热)、活性氧清除系统 (自由基)、分泌紫外线吸收物质 MAAs (紫外光)、产生热休克蛋白 HspS (热) 来实现的。珊瑚共生藻基因型更换适应机制是指珊瑚的适应性白化假说。珊瑚的适应性白化假说还有很多争议, 还需要更多的实验证据提供支持。未来的研究重点将在珊瑚白化过程中共生藻-珊瑚共生功能体作为整体性的研究, 尤其是珊瑚宿主在白化过程中对共生功能体作出贡献的研究。

关键词 珊瑚 共生藻 温度 白化 适应机制

文章编号 1000-0933 (2007)03-1217-09 中图分类号 Q178.532 文献标识码 A

Progress of adaptive mechanism of coral and symbiotic algae during bleaching

LI Xiu-Bao^{1,2}, HUANG Hui^{1,*}, LIAN Jian-Shen¹, DONG Zhi-Jun¹, HUANG Liang-Min¹

1 South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China

2 Tropical Marine Biological Research Station in Hainan, Chinese Academy of Sciences, Sanya 572000, China

Acta Ecologica Sinica, 2007, 27 (3): 1217 ~ 1225.

Abstract : A coral reef ecosystem has important functions. It can provide marine life with habitats, protect coastlines from storm damage, erosion and flooding, and provide resources for tourism, construction materials, pharmaceuticals and other chemicals. But with the rise of global climate temperature and CO₂ concentration, coral bleaching has become more frequent and coral reef systems face more challenges. Factors which can cause coral bleaching include abnormal sea water temperature, solar and ultraviolet radiation, reduced salinity, coral disease, marine pollution, Crown-of-Thorns Starfish, over-fishing of marine species and the rise of global CO₂ concentration. Abnormal high Sea surface temperature (ST) is the key factor causing coral bleaching. Corals can adapt to environmental changes by two mechanisms: physiological acclimatization and exchange of symbiotic algae. The mechanism of physiological acclimatization involves the xanthophyll cycle, fluorescent coral pigments, oxidative enzymes, MAAs and heat shock proteins (Hsps). The mechanism of exchange of symbiotic algae is the Adaptive Bleaching Hypothesis, which is still disputed and needs more evidence. Future research work should pay more attention on coral holobiont, especially on the contribution of host factors to symbiosis. The Australian coral scientist Ove Hoegh-Guldberg proposes that corals and their zooxanthellae will be unable to acclimate or adapt fast

基金项目 国家自然科学基金资助项目 (40200039 90211015)

收稿日期 2006-02-20 ; **修订日期** 2006-08-02

作者简介 李秀保 (1980 ~), 男, 安徽人, 硕士生, 主要从事珊瑚生理生态学研究. E-mail : coralreef@scsio.ac.cn

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

Foundation item The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30200039, No. 90211015)

Received date 2006-02-20 ; **Accepted date** 2006-08-02

Biography LI Xiu-Bao, Master candidate, mainly engaged in coral ecophysiology. E-mail : coralreef@scsio.ac.cn

enough to keep pace with the present rapid rate of warming of tropical oceans. Some climate models still project that, over the next 50 years, temperature increases will exceed the temperature conditions under which coral reefs have flourished over the past half million. The future of coral reefs is not exciting.

Key Words: coral; symbiotic algae; temperature; bleaching; adaptive mechanism

造礁石珊瑚是海洋珊瑚礁生态系统的主要建造者。海洋珊瑚礁中的珊瑚是由许多微小的珊瑚虫聚合形成的,珊瑚虫内有许多共生的单细胞微藻(虫黄藻)。造礁珊瑚和共生藻(虫黄藻)是典型的互利共生关系,共生藻吸收珊瑚虫代谢产生的二氧化碳、磷酸盐、硝酸盐等,而珊瑚生存的能源主要来自于共生藻的光合作用,同时共生藻还扮演促进造礁珊瑚钙化作用的重要角色^[1]。

珊瑚礁生态系统具有非常重要的生态学功能,它为许多海洋生物提供了产卵、繁殖、栖息和躲避敌害的场所^[2],提高海洋渔业产量;具有保护海岸线、旅游观光、提供建筑材料以及发现新的海洋药物和化学物质的重要功能^[3];同时还具有记录海洋气候的历史变迁的功能^[4]。但是近 20a 来,由于人类活动造成的环境污染、开发破坏和自然因素的影响,导致珊瑚礁生态系统面临退化的威胁,特别是全球气候变暖造成世界范围发生了珊瑚白化死亡事件^[5],这严重威胁到了珊瑚礁生态系统和海洋经济鱼类的种群数量^[6],因此,珊瑚礁生态系统被认为是最受威胁而又有重要服务功能的全球生态系统之一^[6]。很多研究表明,全球变暖和海水温度上升是导致世界范围内珊瑚礁大量死亡的主要原因^[7,8]。

共生藻和造礁珊瑚的共生功能体对环境变化非常敏感,当环境条件发生剧烈的变化时,就会出现共生藻游离到环境中去、珊瑚体内的色素含量减少或者两者同时发生,珊瑚的颜色逐渐变浅甚至变白,即发生白化^[9,10]。W. K. Fit 等根据珊瑚受环境胁迫的严重程度将珊瑚白化分为生理性的白化(Physiological bleaching)、共生藻胁迫白化(Algae-stress bleaching)和珊瑚虫胁迫白化(Animal stress bleaching)^[11]。珊瑚生理性的白化一般是指由于环境轻微的变化而引起的珊瑚体内共生藻浓度的波动变化,但通常并不会出现珊瑚的白化死亡,如珊瑚共生藻的季节变化和日变化;共生藻胁迫白化是指珊瑚在遭遇较为强烈的环境胁迫时表现出共生藻浓度降低或色素含量减少,珊瑚共生藻并且遭受到光抑制,其光合作用效率明显降低,全球大范围发生的珊瑚白化事件通常是指共生藻胁迫白化;珊瑚虫胁迫白化是指珊瑚在遭遇非常剧烈的温度变化下,将含有共生藻的宿主细胞直接排除到体外所发生的白化死亡,这种白化一般只发生在实验室中,至今还没有在野外观察到^[11]。对珊瑚白化的不同划分将有助于对珊瑚及共生藻在珊瑚白化过程中的适应机制的理解。

1 影响珊瑚白化的重要因子

随着全球气候变暖和 CO₂ 浓度的升高,珊瑚白化事件越来越频繁。影响珊瑚白化的重要因子主要有海水温度的异常(过高或过低),太阳辐射与紫外线辐射,海水盐度的偏离,珊瑚疾病,海洋污染,长棘海星的爆发,人类的过渡渔业和全球 CO₂ 浓度升高等。其中,海洋表面水体温度(SST)的异常升高为珊瑚白化的主要因素^[1]。

1.1 海水温度

珊瑚对生长环境有非常严格的要求,适合珊瑚生长的水温一般在 18 ~ 30℃ 之间^[12],最适水温为 26 ~ 28℃。石珊瑚在 16 ~ 17℃ 时就停止摄食,13℃ 时则将全部死亡^[13]。最明显的实例是 1983、1984 年表层海水的低温(6 ~ 14.7℃)造成北部湾涠洲岛珊瑚岸礁的大片白化和死亡,并为褐藻类的马尾藻、网膜藻和囊藻等勃发创造条件;1945 和 1946 年冬季暴风雨的袭击带来的低温造成澎湖列岛大量珊瑚礁的白化和死亡^[4]。很多室内研究表明 32℃ 为珊瑚的亚致死温度,34℃ 为珊瑚的致死温度^[15,16]。在 34℃ 条件下,一般持续 24h 后珊瑚即出现白化。1979 后世界范围内珊瑚白化事件越来越频繁,其中 1998 年珊瑚白化事件被认为是历史上危害最严重、波及范围最大的一次珊瑚白化事件^[1]。随着大气 CO₂ 浓度的不断升高,在过去 100a 内很多热带

水域水温升高了 1℃,预计到 2100 水温将再升高 1~2℃。澳大利亚资深科学家 Ove Hoegh-Guldberg 预测到 2050 年,很多地方热带海域的水温每年中将有多次达到 1998 年那样的高温^[1]。

1.2 太阳辐射与紫外线

光照是决定造礁珊瑚生长分布的主要因素之一,它限定了珊瑚礁的分布水深,一般水深超过 70m 珊瑚就不再具有造礁功能了。研究表明,光照可以通过两种机制影响珊瑚生长:一是光照有利于珊瑚共生藻的光合作用,促进珊瑚排出的 CO₂ 被共生藻吸收,从而为珊瑚生长提供充足的 O₂ 及生长所需要的物质;二是光照可以增加珊瑚周围溶液的过饱和度,加速了 CaCO₃ 晶体的生长,促进珊瑚的钙化与生长^[7]。

但是过强的太阳辐射也会限制珊瑚的生长,因为强光会抑制共生藻的光合作用,当太阳辐射过强及持续时间很长时,会损伤共生藻的光合系统,导致珊瑚选择性地排除部分体内的共生藻,进而可能发生珊瑚的白化死亡。虽然海水表层温度的异常变化是造成全球珊瑚白化事件的主要原因,但是太阳辐射也是非常重要的辅助因子。有研究表明,伴随大规模的珊瑚白化事件不仅仅与持续高温有关,往往还有非常强的太阳辐射、平静的海面 and 较高的透明度^[8]。

随着大气臭氧层遭到人类的不断破坏,紫外线能够畅通无阻的到达地球表面,使得海洋生物也遭受到严重的破坏。由于珊瑚是固着群居的生物,与其他海洋动物不同,不可以通过游动和迁移来躲避紫外线的伤害,因此遭遇了更为严重的破坏。紫外线可以降低珊瑚共生藻光合作用效率,破坏光合系统,影响珊瑚的生长,严重时可导致珊瑚的白化死亡。

1.3 海水盐度

盐度是限制珊瑚分布的重要因素,适合珊瑚生长的盐度范围为 32~40^[2]。造礁珊瑚是真正的海洋物种,对高盐度海水表现了较强的耐受性,在有些海区,如波斯湾,盐度高达 42,珊瑚可以很好的生长^[8]。但是,低盐会影响珊瑚的生长与分布,在很多河口低盐水域珊瑚只能零星分布,不能长成较好的珊瑚群落。有研究表明快速的降低盐度珊瑚会白化死亡^[9]。

1.4 珊瑚病害

随着全球气候变化,海洋中水生生物的疾病在呈上升的趋势,珊瑚病害也在不断增加^[9],这严重的影响了珊瑚的生长,降低珊瑚抵抗环境胁迫的能力,在一定程度上是加剧了珊瑚白化事件的发生。有研究表明在最温暖季节的末段,珊瑚病害的严重程度和出现的频率都最高,同时珊瑚组织最小,共生藻的密度也最低^[1]。室内研究表明,在高温时粘在珊瑚上细菌大大增加(25℃),但是在低温时(6℃)却没有^[10]。可见在高温条件下,珊瑚更容易发生病害。

1.5 海洋污染

随着沿海经济生活水平的提高和对海洋的开发利用的加强,人类对海洋的污染不断加剧。海洋污染主要包括海洋水体的富营养化,重金属污染以及氰化物、除草剂和杀虫剂的使用。

水产养殖业在热带海域的迅速发展和人类生产、生活污水的任意排放导致了近海水域的严重富营养化、水体透明度的降低和重金属离子的严重超标。富营养化的水体会含有丰富的无机氮和无机磷,会促进细菌大量繁殖,使海水中的氧气浓度大大降低,会影响珊瑚的生长代谢,严重时会使一些珊瑚种类窒息死亡,同时也增加了珊瑚病害的爆发^[10]。富营养化的水体会促进一些大型海藻的爆发增殖,与珊瑚竞争栖息地,促进生态群落的演替^[1]。水体的透明度的降低一方面会限制珊瑚水深的分布,降低珊瑚的生长速率,但同时也会削弱太阳辐射和紫外线对珊瑚的破坏。

重金属污染严重危害了珊瑚的健康。在热带地区,当地渔民大规模使用氰化物捕捉珊瑚礁鱼类,严重威胁了珊瑚的健康。在很多沿海地区,人们使用除草剂和杀虫剂,经过地表流到海洋中,也对珊瑚造成了很大的危害。

1.6 其他因素

影响珊瑚白化的其他因素有长棘海星的爆发、人类的过度捕鱼和全球 CO₂ 浓度的升高。历史上发生过多

次长棘海星大规模爆发,致使发生珊瑚白化事件。人类的过度捕鱼导致珊瑚礁生态系统的食物链不平衡,随着一些草食性鱼类的减少,大型海藻的大规模增殖,从而促进以珊瑚为主的生物群落向以大藻为主的生物群落转移。

随着人类工业化进程的不断推进,大气污染也越来越严重,大气 CO_2 浓度不断增加。 CO_2 浓度增加带来了严重的温室效应,使得全球气候变暖,同时使得海水中 CO_2 浓度过饱和和碱度的降低。海水碱度的下降将减少海水中 CO_3^{2-} 离子的浓度,珊瑚的碳酸钙的沉积速率降低,从而降低了珊瑚的生长和硬度。在面临珊瑚白化事件和剧烈的环境变化(如海啸、台风)时,珊瑚将表现的更加脆弱。

2 共生藻及珊瑚在白化过程中的适应机制

珊瑚在经历环境胁迫过程中表现出了一定的适应机制,主要是通过珊瑚与共生藻的生理适应以及更换共生藻基因型两种机制来适应环境胁迫的。生理适应机制主要通过叶黄素循环、珊瑚色素荧光、活性氧清除系统、分泌紫外线吸收物质 MAAs、产生热休克蛋白 Hsps 来实现的。珊瑚共生藻基因型更换适应机制即珊瑚的适应性白化假说。珊瑚的生理适应机制是在珊瑚长期进化过程中表现出来的抵抗环境胁迫的一种保护机制,在胁迫强度较轻且持续时间较短的情况下,珊瑚可以通过生理上的保护机制以适应环境的变化。有研究表明,很多经历过白化事件的珊瑚当再次遭遇白化事件时往往不会再次发生白化死亡,并且其共生藻的组成并没有发生变化^[1],这可能与珊瑚及共生藻的生理适应机制有关。

2.1 叶黄素循环 (anthophylls cycle)

光是光合作用的能源,一般情况下,光合机构吸收的光能可以通过光化学能量转换、荧光发射和非光辐射能量耗散等形式消耗掉,而且它们之间存在相互竞争的关系。光化学能量转换通过光合碳同化和光呼吸来进行,而荧光发射只能消耗光能的一小部分,因此,在强光下非光辐射能量耗散,即主要依赖叶黄素循环的能量耗散过程则成为防御饱和和强光以上的光照对光合机构的破坏的主要形式^[1]。

在高等植物中,普遍存在叶黄素循环,它可以保护植物在强光下免于受到光氧化作用和光抑制。所谓叶黄素循环,是指叶黄素的 3 个组分即叶黄素 (anthophylls)、硅甲藻黄质 (diadinoxanthin) 和硅藻黄质 (diatoxanthin) 依光照条件的改变而相互转化。这种循环存在于藻类叶绿体的类囊体膜上。在弱光下,这种转化不会发生。在强光下,当光能过剩时,含双环氧的叶黄素,便会在去环氧化酶的催化下,通过中间体含单环氧的环氧硅甲藻黄质转化为去环氧的硅藻黄质,硅藻黄质的含量随过剩光能的增加而增加,并可使过剩光能转变成热能耗散掉;而当光能有限时,相反的过程发生,从而形成一个循环,即叶黄素循环^[2,23]。热耗散的增加不可避免地导致光化学能量转换效率的下降,但它在防御过剩光能对光合机构的破坏中具有积极的作用,是主要的保护机制^[2]。

在珊瑚共生藻中 Jeffrey and Haxo 于 1968 年首次发现存在叶黄素循环^[4]。很多研究表明在珊瑚共生藻叶黄素循环已成为一种主要的光保护系统^[22,25,26],它能够有效的转化共生藻在光合作用过程中过剩的能量。

2.2 珊瑚荧光色素

许多研究表明珊瑚色素发出的荧光可能是珊瑚光保护的另一种重要机制^[2]。Salih, A. 等研究了大堡礁 124 种珊瑚变种中存在荧光色素,但是附近也伴随生长有不含荧光色素的同种珊瑚,研究结果表明同区域不含荧光色素的珊瑚比含有荧光色素的珊瑚更容易白化,不含荧光色素的珊瑚在强太阳辐射时段更容易受到光抑制。珊瑚组织中共生藻生物量与珊瑚荧光色素含量呈正相关,表明珊瑚荧光色素含量越高,珊瑚组织中共生藻生物量就越高,珊瑚对环境胁迫的抗性就越强^[7]。Brown B. E,等在泰国 Phuket 发现向西的珊瑚不容易发生白化,其荧光色素含量非常丰富,向东的珊瑚容易发生白化,其荧光色素含量非常低。在珊瑚组织内皮层围绕共生藻周围荧光色素含量比其他地方丰富些,这表明珊瑚荧光色素对共生藻有重要的保护功能,免受温度及光胁迫的影响^[8]。但是,Dove 却发现在高温下珊瑚荧光色素非常容易变性^[2]。

2.3 三苯甲咪唑类氨基酸 (mycosporine like aminoacids MAAs)

MAAs 最早是在霉菌的孢子中发现,其中 Myco-为霉菌的意思,而 spore 则为孢子,目前在海洋生物体内发

现的 MAA 约有 50 种之多,其最大吸收光谱值约从 310 ~ 360nm 左右,因此涵盖了 UVA 与 UVB 紫外线的范围。海洋生物抗紫外线之化学物质由植物、霉菌及藻类制造,动物缺乏制造之能力只能由摄食方式获取,像珊瑚的抗紫外线物质可能是由其体内共生藻所提供。很多研究表明 MAAs 是一些海洋生物防御紫外线伤害的重要物质^[9]。珊瑚中 MAAs 能被大部分波长的光线穿过,它能够有效的吸收紫外线,将紫外线带来的能量以热能的形式释放出去,并不会产生一些有害中间产物,如自由基^[6]。它作为珊瑚组织细胞内的遮光剂能够有效的保护珊瑚及共生藻免受紫外线的损伤。

至今关于珊瑚体内的 MAAs 物质是由珊瑚自己合成还是由共生藻合成后转移到珊瑚体内的还不清楚。有研究表明,单独培养从珊瑚体内分离出的共生藻几乎不能合成 MAAs^[11]。难道共生藻只有在珊瑚体内共生时受到紫外线胁迫下才能合成 MAAs 物质,或者还是珊瑚通过一些物质调控共生藻来合成 MAAs 物质^[9]?关于其内在机理还有待进一步的深入研究。

2.4 热休克蛋白 (Hsps)

无论是培养细胞还是生物体,一旦暴露于强热环境中,它们将合成一组在遗传上高度保守并具有重要作用的热休克蛋白。珊瑚也不列外,在高温诱导的情况下,珊瑚体内也会分泌热休克蛋白(应激蛋白)。热休克蛋白是珊瑚抵抗环境胁迫又一重要的防御机制^[2]。热休克蛋白参与了细胞内酶活性的调控,具有细胞内抗氧化作用,因而减少自由基对组织细胞的损害及维护细胞的正常功能。珊瑚诱导分泌的热休克蛋白有 Hsp70, Hsp60, Hsp95, Hsp90, Hsp78, Hsp74, Hsp33, Hsp28 和 Hsp27 等,珊瑚体内共生藻分泌的热休克蛋白有叶绿体 sHsp^[2,32]。珊瑚 *M. faveolata* 在低光照条件下升高温度 6℃,其共生藻内热休克蛋白的含量是对照组的 3.5 倍^[3],珊瑚 *G. aspera* 在较强光线下升高温度 4℃,其共生藻内热休克蛋白含量是对照组的 50 倍^[8]。但是,关于珊瑚及其共生藻中在热休克状态下其蛋白质之间的相互转化情况还有待做深入的研究^[2]。

2.5 活性氧清除系统(自由基)

植物普遍存在活性氧清除系统,当受到环境胁迫时会产生多种抗氧化酶类,如超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、谷胱甘肽(glutathione, GSH)、谷胱甘肽-S-转移酶(glu-tathione-S-transferase, GST)、过氧化氢酶(catalase, CAT)、谷胱甘肽过氧化物酶(glutathione peroxidase, GPX)及过氧化物酶(POD)等,清除体内产生的过多的活性氧和自由基,以避免对机体的损害。

虽然珊瑚属于腔肠动物,但是在珊瑚及共生藻中存在同样的机制。当珊瑚遭遇环境胁迫时(高温、强光、重金属等),珊瑚体内会分泌各种抗氧化酶,清除珊瑚体内的活性氧和自由基,使珊瑚免受环境胁迫所产生的有害物质(活性氧、自由基、MDA)的损伤^[3~35]。Richier, S. 等报道了在一种海葵中发现至少有 7 种 SOD,其中有一种 CuZnSOD 是珊瑚专有的,存在于珊瑚组织的内、外胚层中,一种 MnSOD 存在于共生藻的线粒体和宿主细胞中,3 种不常见的 MnSODs 和两种 FeSODs 专属于珊瑚共生藻^[6]。Plantivaux 等在珊瑚虫上层细胞内发现一种细胞外的 SOD^[7]。可见,SOD 的多样性正是由于环境对于珊瑚的选择压力而诱导出来的,这有利于珊瑚和共生藻对环境的胁迫的适应^[9]。

当环境胁迫较小时,珊瑚短期内可以通过它与其共生藻的生理适应机制来调节,但是,当遇到较为持久的环境胁迫时,部分珊瑚种类就会出现白化死亡,表明不同珊瑚对环境胁迫表现出截然不同的耐受力^[10]。在珊瑚与共生藻共生体进化过程中,自然选择作用会选择出更具有耐受力的组合以适应不断出现的环境胁迫。珊瑚可以通过更换体内的共生藻来增加其对环境胁迫的耐受力,但是这一更换过程可能需要相当长的时间。

3 适应性珊瑚白化假说

3.1 适应性白化假说的内涵

适应性白化假说认为当环境发生变化时,珊瑚就会失去一种或者几种共生藻,然后与其他共生藻形成新的共生关系,这种新的共生关系能够适应环境变化^[8]。其主要含义为:第一,共生藻多样性高,且与宿主珊瑚之间的可塑性高过专一性;第二,重组共生藻多样性需要逆境驱动(例如,高温或强光等);第三,共生

功能体的生理多样性差异^[9]。Erik E. Sotka 等认为,共生功能体的生理多样性差异是指热敏感共生功能体在热胁迫消除后比热耐受共生功能体在生理上有竞争优势,其光合作用效率要更高,即珊瑚在获取耐受力强的共生藻的时候是以光合作用效率降低为代价的^[40]。

3.2 共生藻的分子系统分类研究

共生藻在传统上被描述为一群“外部形态简单”的黄褐色圆球状藻类,由于其外部形态简单,且分离培养有一定的难度,所以其形态分类一直未能较好解决共生藻多样性的问题^[1]。20 世纪 90 年代初,Ron Rowen 最先开始了共生藻的分子系统分类研究,应用 RFLP 方法首次构建了共生藻核糖体 18S rDNA 系统发育树,结果表明共生藻的类型与宿主动物没有严格的相关性,并将珊瑚共生藻分为 A、B、C 3 种类型^[41]。越来越多的研究表明,珊瑚体内的共生藻具有非常高的多样性。Carlos 等等首次在海绵中发现 D 型共生藻^[42]。Toller 等首次在珊瑚中发现 E 型共生藻^[43]。M. Rodriguez-Lanetty 等首次在珊瑚中发现了 F 型共生藻^[44]。MJH VAN OPPEN 等首次在一种八放珊瑚中发现 G 型共生藻^[45]。可见,在现今珊瑚虫纲中发现的共生藻共有 A, B, C, D, E, F, G 7 种大的类群。其中,A, B, C, D 是造礁石珊瑚中共生藻的主要类型,E 只在海葵中发现,F, G, H 为有孔虫中共生藻的主要类型^[46]。在印度洋-太平洋区系造礁石珊瑚中共生藻多数为 C 型,少数为 A, D 两种类型,在大西洋-加勒比海主要有 A, B 和 C 3 种类型^[47]。可见两大区系共生藻的类型差异非常大,大西洋-加勒比海区系的共生藻多样性要明显高于印度洋-太平洋区系^[47]。其内在的机制还需要进一步的深入研究。

3.3 共生藻的基因型与珊瑚白化

至今,珊瑚的适应性白化假说还有很多争论^[48,53-55]。Ove Hoegh-Guldberg 认为白化的珊瑚中仍有一定浓度的共生藻 (0^3 个/ cm^2),暗示着珊瑚白化更多的是与驱逐受损伤的共生藻和宿主细胞有关,而不仅仅是更换某一种共生藻的基因型^[1]。台湾陈昭伦等通过比较不同环境条件下热带(垦丁)、亚热带(澎湖),及长期高温水影响(核三厂出水口)下共生藻多样性的组成,结果发现高温水并不会驱使珊瑚更换共生藻,而不像普遍研究认为的那样,在水温很高的区域,或是曾经经历全球海水异常增温的大白化海域,造礁珊瑚有相对高比例的具有 D 型的共生藻^[47]。同时,陈昭伦等还发现产于澎湖潮间带的斑马黑菊珊瑚(*Oulastrea crispata*),其与 D 亲缘型共生藻的共生关系是恒定与专一的,且斑马黑菊珊瑚不易白化^[48]。后来,陈昭伦等在调查共生藻多样性的同时,发现垦丁海域的栅列鹿角珊瑚(*Acropora palifera*)体内可同时存有 C 和 D 亲缘型的共生藻。在 13 个月的连续研究中,他们发现篱枝轴孔珊瑚体内共生藻的密度与叶绿素变动正常,并无白化发生。但是,C 和 D 共生藻的组成却有相当大的变动,甚至完全地重组。而这样的变动不须牵动珊瑚白化,却与水温的季节变动有关^[49]。陈昭伦等认为珊瑚共生藻的重组并不一定需要经历逆境条件的驱动,在自然条件下也能完成。

但是也有很多证据支持了珊瑚的适应性白化假说^[48,50-53]。珊瑚可以通过获取更加耐受环境胁迫的共生藻组合而增强环境胁迫的能力,如大西洋-加勒比海区系的共生藻 B + C 型转变为 A + B 型^[1]或者印度洋-太平洋区系的共生藻由 C 型转变为耐受力更强的 C + D 型^[40,51],其中 A 型和 D 型共生藻被认为是一种典型的耐受力较强的类型^[40,47,48,52]。在很多研究中都表明含有 A 型共生藻的珊瑚分布在浅水区域^[49],含有 D 型共生藻的珊瑚能够广泛分布^[47,48],它们对各种环境变化(高温,强光)有较强耐受能力,所以珊瑚共生藻组成成分变化后最终将提高珊瑚对环境变化的耐受能力。

Baker 等通过珊瑚移植实验发现珊瑚共生藻类型发生改变^[53]。后来,Baker A C. 等通过对巴拿马优势珊瑚的野外调查发现,1995 年厄尔尼诺现象期间与之后杯形珊瑚中含有 D 形共生藻已很常见(43%),然而含有 D 形共生藻的杯形珊瑚在 1997 年珊瑚白化事件中并没有受到影响,而含有 C 型共生藻的杯形珊瑚却白化的非常严重,到 2001 年含有 D 型共生藻的杯形珊瑚已经占优势了(63%)^[51]。Rob Rowan 研究了含有 C 型和 D 型不同共生藻的杯形珊瑚在高温胁迫时不同光合效率的差异,结果表明,与对照组 28.3℃ 相比,31.3℃ 时含有 C 型共生藻的杯形珊瑚与对照组没有明显差异,而含有 D 型共生藻的杯形珊瑚光合作用效率升高,32℃ 时

含有 C 型共生藻的杯形珊瑚光合作用效率下降,而含有 D 型共生藻的杯形珊瑚的光合效率持续增高,然后将实验珊瑚降到对照组温度 (28.3°C) 后 3~4d,含有 C 型共生藻的杯形珊瑚光合效率依然低于对照组,而含有 D 型共生藻的杯形珊瑚的光合效率与对照组保持一致^[2]。Rob Rowan 认为含 C 型共生藻的杯形珊瑚是在高温时光合系统 II 受到了破坏,而受到慢性的光抑制^[2,54]。可见,珊瑚在重组其共生藻的过程中的确获得了较强的耐受力。但是,这也间接的反映了杯形珊瑚获得 D 型共生藻是以光合效率下降为代价的,而杯形珊瑚拥有 C 型共生藻是以受到光抑制甚至白化死亡为代价的^[40]。Little 等通过珊瑚的共生藻重组实验证明含有 C 型共生藻的珊瑚其生长率是含有 D 型共生藻其生长率的 2~3 倍^[40]。关于珊瑚共生藻重组补偿问题只有一些初步的研究结果,还需要的进一步的深入的研究^[40]。

可见,由于珊瑚与共生藻形成的共生功能体经历了很长时间的适应与进化,共生藻的光合作用效率及对珊瑚的生理贡献达到最优化。如果原先的共生关系由于环境变化(如白化事件)而破坏,在一定程度上是避免了珊瑚的白化死亡,但是由于这种新的共生功能体中共生藻的光合作用效率较低,势必影响了珊瑚白化后的恢复与生长、繁殖与重建。

4 珊瑚及共生藻对珊瑚白化的适应机制的一些思考

综上所述,珊瑚及共生藻在珊瑚白化过程中表现出了一定能动性,通过生理上及共生藻基因型的改变来适应全球气候变暖和人类活动带来的影响。

关于珊瑚及共生藻生理适应机制的一些思考。珊瑚与共生藻通过叶黄素循环、珊瑚色素荧光、活性氧清除系统、分泌紫外线吸收物质 MAAs、产生热休克蛋白等方式来适应各种环境的胁迫,但是珊瑚与共生藻这种生理上的适应能力非常有限^[1]。Hoegh-Guldberg 认为珊瑚与共生藻的适应环境变化的速度赶不上热带地区海水表面升温的速度^[1],而 50a 后,热带地区表面水温就会超过过去 50 万 a 来珊瑚能繁荣生长的温度^[40],珊瑚礁的未来不免让人担忧。

关于珊瑚适应性白化假说的一些思考。有研究表明在某些海区珊瑚通过更换共生藻而获得更强的耐受力,但是这只是停留在研究的初步阶段,还需要更多的研究工作来证实。陈昭伦等认为共生藻的组成变化只与水温的季节变动有关,而不要牵涉珊瑚的白化,不支持珊瑚的适应性白化假说。可以引入 W Fit 的观点^[1],将珊瑚白化分为 3 种,这将会更好的理解珊瑚的适应性白化假说。珊瑚体内共生藻的季节重组可以理解为珊瑚在“生理性白化”的前提下受到季节水温及光强变化的驱动下而发生重组的。因此,还需要的更多的研究工作来阐明共生藻基因型变化与珊瑚白化的关系。

关于在珊瑚白化过程中共生藻-珊瑚共生功能体作为整体性的研究。很多研究工作只是单独研究珊瑚或者共生藻对环境胁迫的适应机制,而没有考虑到其整体性,尤其是珊瑚宿主在白化过程中对共生功能体作出贡献的研究^[40~50]。因此,只有在立足于珊瑚共生功能体作为一个整体来研究的基础上才能更好的评估珊瑚在面对全球变化时的适应能力。

References :

- [1] Muscatine L. The role of symbiotic algae in carbon and energy flux in reef corals. In Dubinsky Z ed. Ecosystems of the world :coral reefs. Elsevier Amsterdam,1990. 75—87.
- [2] Yang Y W, Chen A C. Evolutionary ecology of zooxanthellae diversity and coral bleaching. Biological Science,2002,45 (1) 29—47.
- [3] Hoegh-Guldberg. O. Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. Mar. Freshw. Res,1999, 50 839—866.
- [4] Chen G H, Huang L M, *et al.* Status and perspectives of research on coral reef ecosystem primary production. Acta Ecologica Sinica,2004,24 (2) 2863—2869.
- [5] Geoffrey P J, Mark I M, Maya S, *et al.* Coral decline threatens fish biodiversity in marine reserves. Proc. Nat. Acad. Sci, 2004, 101 :8251—8253.
- [6] Wilkinson, C. Status of coral reefs of the world :2000. Global Coral Reef Monitoring Network, Australian Institute of Marine Science, Cape Ferguson, Queensland,2000.
- [7] Glynn P W. Coral reef bleaching :ecological perspectives. Coral Reefs, 1993,12 (1) :1—18.

- [8] Hughes T P, Baird A H, Bellwood D R, *et al.* Climate Change, Human Impacts, and the Resilience of Coral Reefs. *Science*, 2003, 301 :929 — 933.
- [9] Rowan R, Knowlton N, Baker A, *et al.* Landscape ecology of algal symbionts creates variation in episodes of coral bleaching. *Nature*, 1997, 388 : 265 — 269.
- [0] Zhu B H, Wang G C, *et al.* Effects of temperature, hypoxia, ammonia and nitrate on the bleaching among three coral species. *Chinese Science Bulletin*, 2004, 49 (7) :1743 — 1748
- [1] Fitt K W, Brown B E, Warner M E, *et al.* Coral bleaching : interpretation of thermal tolerance limits and thermal thresholds in tropical corals. *Coral Reefs*, 2001, 20 :51 — 65.
- [2] Veron J E N. *Corals of Australia and the Indo-Pacific*. Angus and Robertson : London/Sydney, 1996.
- [3] Zou R L. *Fauna Sinica-Hermapyric coral*. Science Press, 2001.
- [4] Wang G Z. Global climate change and coral reef problems. *Marine Geology Letters*, 2004, 20 (1) :8 — 13.
- [5] Fitt W K, Warner M E. Bleaching Patterns of Four Species of Caribbean Reef Corals. *Biological Bulletin*, 1995, 189 :298 — 307.
- [6] Kevin B, Strychar A B C D, *et al.* Loss of Symbiodinium from bleached Australian scleractinian corals (*Acropora hyacinthus*, *Favites complanata* and *Porites solida*). *Mar. Freshw. Res*, 2004, 55 (1) :135 — 144 .
- [7] Su R X, Sun D H. The Influencing Factors of Coral Porites in the Northern Part of the South China Sea. *Acta Geographic Sinica*, 2003, 58 (4) :442 ~451.
- [8] Shen G Y, Shi B Z. *Marine Ecology*. Beijing : Science Press, 2002.
- [9] Kevin D L, James W P, Susan E F. Are diseases increasing in the ocean ? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2004, 35 :31 — 54.
- [0] Toren A, Landau L, Kushmaro A, *et al.* Effect of temperature on adhesion of *Vibrio* strain AK-1 to *Oculina patagonica* and on coral bleaching. *Applied Environmental Microbiology*, 1998, 64 :1379 — 1384.
- [1] Zhao S J, Ai X Z, *et al.* Role of the Xanthophyll Cycle and Photorespiration in Protecting the Photosynthetic Apparatus of Ginger Leaves from Photoinhibitory Damage. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 1999, 8 (4) :81 — 85.
- [2] Coles S L, Brown B E. Coral Bleaching — Capacity for Acclimatization and Adaptation. *Advances in Marine Biology*, 2003, 46, 183 — 223.
- [3] Liu Y. Protection of the Photo-damage in the Photosynthesis Apparatus of the Plants. *Acta Sinica of Wuhu Vocational Institute of Technology*, 2005, 7 (1) :70 — 72.
- [4] Jeffrey S W, Haxo F T. Photosynthetic pigments of dinoflagellates (Zooxanthellae) from corals and clams. *Biological Bulletin*, 1968, 135, 149 — 165.
- [5] Brown B E. Coral bleaching : causes and consequences. *Coral Reefs*, 1997, 16 :129 — 138.
- [6] Warner M E, Fitt W K, Schmidt G W. The effects of elevated temperature on the photosynthetic efficiency of zooxanthellae in hospite from four species of reef coral : a novel approach. *Plant, Cell and Environment*, 1996, 19 :291 — 299.
- [7] Salih A, Larkum A, Cox G, *et al.* Fluorescent pigments in corals are photoprotective. *Nature*, 2000, 408, 850 — 853.
- [8] Brown B E, Downs C A, *et al.* Exploring the basis of thermotolerance in the reef coral *Goniastrea aspera*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2002, 242 :119 — 129.
- [9] Paola Furla, Denis Allemand, J Malcolm Shick, *et al.* The Symbiotic Anthozoan : A Physiological Chimera between algae and Animal. *Integrative and Comparative Biology*, 2005, 45 (4) :595 — 604.
- [0] Shick J M, Dunlap W C, *et al.* Mycosporine-like amino acid content in four species of sea anemones in the genus *Anthopleura* reflects phylogenetic but not environmental or symbiotic relationships. *Biol. Bull*, 2002, 203 :315 — 330.
- [1] Banaszak A T. Photoprotective physiological and biochemical responses of aquatic organisms. In E. W. Helbling and H. E. Zagarese eds., *UV effects in aquatic organisms and ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, 2003. 329 — 356
- [2] Gates R D, Edmunds, P J. The physiological mechanisms of acclimatization in tropical reef corals. *American Zoologist*, 1999, 39, 30 — 43.
- [3] Downs C A, Mueller E, *et al.* A molecular biomarker system for assessing the health of coral (*Montastraea faveolata*) during heat stress. *Marine Biotechnology*, 2002, 2 :533 — 544.
- [4] Fang L, Huang S, Lin K. High temperature induces the synthesis of heat-shock proteins and the elevation of intercellular calcium in the coral *Acropora grandis*. *Coral Reefs*, 1997, 16, 127 — 131.
- [5] Lesser M P, Stochaj W R, Tapley W R, *et al.* Bleaching in coral reef anthozoans : effects of irradiance, ultraviolet radiation, and temperature on the activities of protective enzymes against active oxygen. *Coral Reefs*, 1990, 8 :225 — 232.
- [6] Richier S, Furla P, *et al.* Symbiosis-induced adaptation to oxidative stress. *J. Exp. Biol*, 2005, 208 :277 — 285
- [7] Plantivaux A, Furla P, *et al.* Molecular characterization of two Cu-Zn superoxide dismutases in a sea anemone. *Free Radic. Biol. Med.*, 2004, 37

§) 1170—1181.

8] Robert A K, Michelle T, Scott R S, *et al.* The Adaptive Bleaching Hypothesis : Experimental Tests of Critical Assumptions. *Biological Bulletin*, 2001, 200 :51—58.

9] Chen A C. Coral bleaching :negative extinction or positive adaption ?a viewpoint of biodiversity. *Academia Sinica Weekly*,2005,1037.

0] Erik E S, Robert W T. Do some corals like it hot ?*Trends in Ecology and Evolution*,2005,20 §) 59—62.

1] Rowan R, Powers D. A molecular genetic classification of zooxanthellae and the evolution of animal — algal symbioses. *Science*,1991, 251 1348—1351.

2] 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 freeliving strain. *J. Phycol.*,1999,35 1054—62.

3] 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. *Biol. Bull.*,2001, 201 348—59

4] Rodriguez-Lanetty M,Cha H R, Song J I. Genetic diversity of symbiotic dinoflagellates associated with anthozoans from Korean waters. *Pro 9th Int. Coral. Reef Symp.*,2000, 163—166 .

5] VAN OPPEN M J H, MIEO J C G, *et al.* Diversity of algal endosymbionts (zooxanthellae) in octocorals : the roles of geography and host relationships. *Molecular Ecology*,2005,14 2403—2417.

6] Coffroth M A, Santo S R. Genetic Diversity of Symbiotic Dinoflagellates inthe Genus *Symbiodinium*. *Protist*,2005,156 :19~34.

7] Chen C A,Yang Y W, *et al.* Symbiont diversity in the scleracinian corals from tropical reefs and non-reefal communities in Taiwan. *Coral Reefs*, 2005, 24 :11—22.

8] Chen C A, Lam K K, Nakano Y, Tsai W S . A stable association of a stress-tolerant zooxanthellae, *Symbiodinium* clade D, with the low-temperature tolerant coral, *Oulastrea crispata*, (Scleractinia ;Faviidae). *Zool. Stud.*,2003, 42 :540—550

9] Chen C A, Wang J T, *et al.* Fluctuating algal symbiont communities in *Acropora palifera* (Cnidaria ;Scleractinia) from Taiwan. *Mar. Ecol. Pro. Ser.*,2005, 295 :113~121

0] Little A F, Madeleine J H, Bette L W. Flexibility in Algal Endosymbioses Shapes Growth in Reef Corals. *Science*, 2004, 304 1492—1494

1] Baker A C, Starger C J, McClanahan T R, Glynn P W . Corals'adaptive response to climate change. *Nature*, 2004, 430 :741.

2] Rowan R. Coral bleaching :Thermal adaptation in reef coral symbionts. *Nature*, 2004, 430 :742

3] Baker A C. Reef corals bleach to survive change. *Nature*,2001,411 765—766.

4] Warner M E, *et al.* Damage to photosystem II in symbiotic dinoflagellates :a determinant of coral bleaching. *Proc. Nat. Acad. Sci*,1999,96, 8007—8012.

参考文献：

2] 杨雅文,陈昭伦. 珊瑚白化与共生藻奇异度的演化生态. *生物科学*,2002,45 (1) 29~47.

4] 陈国华,黄良民,王汉奎,等. 珊瑚礁生态系统初级生产力研究进展. *生态学报*,2004,24 (2) 2863~2869.

0] 朱葆华,王广策,黄 勃,曾呈奎. 温度、缺氧、氨氮和硝氮对3种珊瑚白化的影响. *科学通报*, 2004,49 (7) 1743~1748.

3] 邹仁林. 中国动物志——造礁石珊瑚. 北京 科学出版社,2001.

4] 王国忠. 全球气候变化与珊瑚礁问题. *海洋地质动态*, 2004,20 (1) 8~13.

7] 苏瑞侠,孙东怀. 南海北部滨珊瑚生长的影响因素. *地理学报*, 2003,58 §) 442~451 .

8] 沈国英,施并章. 海洋生态学 (第二版). 北京 科学出版社,2002.

1] 赵世杰,艾希珍,王绍辉,等. 叶黄素循环和光呼吸对生姜光抑制破坏的防御作用. *西北农业学报*,1999,8 §) 81~85.

3] 刘永. 植物光合机构的光破坏及其防御机制. *芜湖职业技术学院学报*,2005,7 (1) 70~72.

9] 陈昭伦. 珊瑚白化 灭绝的锣声?乐观的演化适应?一个生物多样性观点. *中央研究院周报*,2005,第1037期.