



造礁石珊瑚演化发育生物学研究进展

张志伟¹, 周文良^{1*}, 张晶晶^{1,2}, 胡怡思¹, 魏辅文^{1,3}

1. 南方海洋科学与工程广东省实验室(广州), 海洋生物演化与保护生物学研究中心, 广州 511458;

2. 广州大学, 生命科学学院, 广州 510006;

3. 江西农业大学, 林学院, 南昌 330045

* 联系人, E-mail: zhouwl@gmlab.ac.cn

收稿日期: 2023-10-11; 接受日期: 2023-12-20; 网络版发表日期: 2024-05-11

国家重点研发计划(批准号: 2021YFF0502804)和南方海洋科学与工程广东省实验室(广州)PI项目(批准号: GML2020GD0804, GML2022GD0804)资助

摘要 造礁石珊瑚是海洋中的关键动物类群. 在漫长的演化过程中, 造礁石珊瑚获得与虫黄藻细胞内共生、生物矿化造礁等重要功能性状, 是珊瑚礁生态系统的框架生物, 在维持生态系统生物多样性及生态调节功能等方面发挥关键作用. 同时, 以造礁石珊瑚为代表的刺胞动物是双侧动物最近缘的分支, 在系统发育演化上占据非常关键的地位, 其胚层、体轴以及多种功能细胞的发育调控等相关研究结果, 对探讨双侧动物相应性状的演化起源具有极其重要的指导意义. 本文梳理造礁石珊瑚在演化发育生物学领域的研究进展, 重点关注其重要细胞类群、胚层和体轴、繁殖策略及其细胞内共生和生物矿化等关键性状的演化起源和发育调控机制等. 同时, 本文提出几个未来造礁石珊瑚演化发育研究值得关注的方向, 包括关键功能性状的分子基础、生殖细胞发育和性别决定、干细胞与再生能力等.

关键词 造礁石珊瑚, 演化发育生物学, 繁殖策略, 细胞内共生, 生物矿化

造礁石珊瑚隶属于刺胞动物门(Cnidaria)珊瑚虫纲(Anthozoa), 是具有造礁生态功能特征的珊瑚动物种类的统称, 主要包括六放珊瑚亚纲(Hexacorallia)的石珊瑚目(Scleractinia)种类, 它们可以分泌形成复杂多样的碳酸钙骨架. 骨架结构是石珊瑚形态多样化的基础, 衍生出千奇百怪、空间层叠的珊瑚礁生物栖息环境, 基于此也造就珊瑚礁极具观赏价值的自然景观及丰富的物种多样性. 珊瑚礁生态系统是全球生物多样性最高的生态系统, 为接近四分之一的海洋生物提供食物及庇护栖息环境, 其不仅蕴含丰富的生物资源, 更是在

在防浪护岸和环境调节等方面发挥着重要的生态功能, 对经济发展和科学研究均具有极其重要的价值^[1].

人类活动影响下的珊瑚礁退化和生态系统破坏已经成为不可忽视的问题, 保护和恢复已经退化的珊瑚礁生态系统迫在眉睫, 各国政府相继制定相关政策, 科研工作者开始投入其中, 面向珊瑚的科学研究工作得到极大的推动^[2]. 我国珊瑚生物资源主要集中在南海海域, 近二十年来在造礁石珊瑚相关研究中取得丰硕的成果, 主要涉及繁殖行为及胚胎早期发育追踪^[3-6]、物种分类及遗传多样性的调查和评估^[7-9]、对

引用格式: 张志伟, 周文良, 张晶晶, 等. 造礁石珊瑚演化发育生物学研究进展. 中国科学: 生命科学, 2024, 54: 805–818
Zhang Z W, Zhou W L, Zhang J J, et al. Research advances in the evolutionary and developmental biology of reef-building corals (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2024, 54: 805–818, doi: 10.1360/SSV-2023-0163

高温和海洋酸化等环境应激的响应及适应机制^[10~12]、环境污染对珊瑚礁生态系统功能的影响^[13~15]、珊瑚礁保护以及人工修复技术开发^[16~18]等领域。

演化发育生物学,是将发育生物学与系统演化生物学等多学科的交叉应用到模式生物和非模式生物,借助多组学技术、基因编辑技术以及实验性的功能验证,帮助研究者理解生物长期演化过程中关键创新性状的遗传和发育分子机制^[19,20]。造礁石珊瑚身体呈现辐射对称的形态结构,体壁由外胚层、内胚层和无细胞结构的中胶层组成,这一结构特点常用于同三胚层的双侧动物进行比较,在动物中胚层、体轴的演化发育研究中具有重要地位^[21]。近几年基因组、单细胞转录组等多组学技术的快速发展,以及CRISPR(clustered regularly interspaced short palindromic repeats)等技术在非模式物种中进行基因功能验证的应用突破^[22~25],为造礁石珊瑚的基础研究提供新的机遇。本文对造礁石珊瑚演化发育历程中的结构特征、重要生态性状演化发育的细胞基础,以及分子层面上的功能基因和调控网络等国内外研究进展进行全面综述,以期理解造礁石珊瑚漫长演化史中的适应性演化发育机制提供参考。

1 造礁石珊瑚的生活史和繁殖策略的演化

大部分造礁石珊瑚的生活史主要经历浮浪幼虫和固着水螅单体或群体两个阶段(图1)。在季节温度和月相周期变化等环境因素的协同调控下,造礁石珊瑚演化形成排卵、排幼、或两种相结合的繁殖方式^[26]。大多数造礁石珊瑚为排卵型(spawning),卵子和精子同时从口杯处排出(图1A),异体来源的配子在水体中相遇后形成受精卵,经历短暂的胚胎发育,进入浮浪幼虫期(图1B和C);排幼型(brooding)珊瑚(图1A')则通过捕获水体环境或者其他水螅体的精子,在体内完成受精和早期胚胎发育,直接将浮浪幼虫排出体外。浮浪幼虫在漂浮过程中,可获取水体中的虫黄藻(Symbiodiniaceae)(图1D),建立互利共生关系;也有少数珊瑚(图1D')可通过生殖细胞将虫黄藻直接传递给后代。浮浪幼虫遇到合适的基质表面后完成附着(图1E),经历变态发育,成为水螅体形态(图1F),开始漫长的定居生活。附着后的水螅单体经历以出芽方式为主的无性生殖

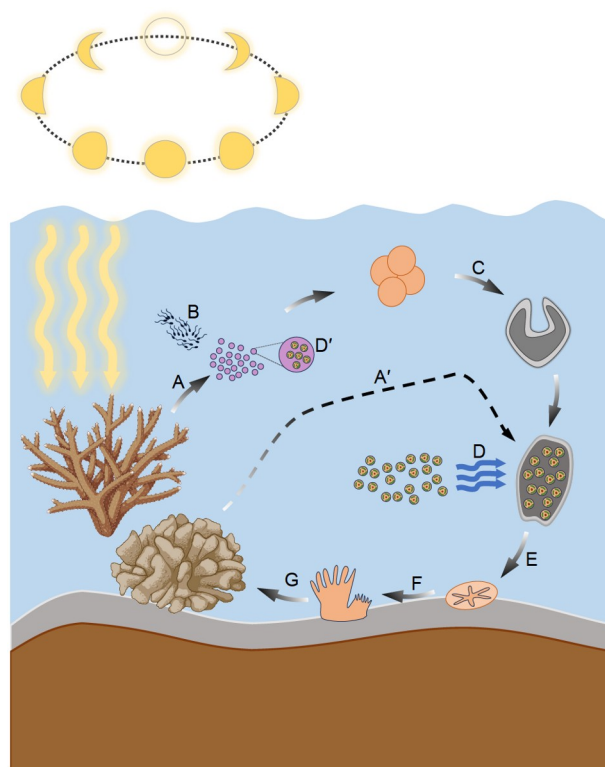


图1 造礁石珊瑚生活史。A: 排卵型珊瑚到达繁殖季节后排卵或精子(雌雄同体珊瑚排除精卵囊复合体); A': 排幼型珊瑚直接排出浮浪幼虫; B: 大多数雌雄同体珊瑚具有自交不亲和的生殖策略, 异体来源的生殖配子相遇后完成体外受精; C: 受精卵经过原肠期形成双胚层结构; D: 水体中的虫黄藻通过水平传递方式进入浮浪幼虫, 建立细胞内共生; D': 虫黄藻可由生殖细胞直接传递给后代; E: 浮浪幼虫漂浮过程中遇到合适的基质表面, 完成附着固定; F: 珊瑚幼虫经过变态发育形成水螅体形态; G: 大部分珊瑚通过出芽的无性繁殖方式进行克隆型生长, 营群居生活

Figure 1 Life cycle of reef-building corals. A: The spawning corals give birth to oocytes and sperms in the spawning season (hermaphrodite corals release egg-sperm bundles); A': the brooding corals release planulae directly; B: self incompatibility is found in most of the hermaphrodite corals, *in vitro* fertilization happens only when the oocytes encounters sperms from different colony. C: formation of two germ layers after gastrulation; D: the established endosymbiosis with Symbiodiniaceae through horizontal transmission; D': in some species, the offspring could obtain Symbiodiniaceae through germ cells; E: the planulae attach to suitable reef substrates; F: development of primary polyp after the metamorphosis; G: most reef building corals undergo asexual reproduction through budding

殖阶段(图1G), 待群体成长达到一定大小规模后, 开启有性繁殖方式, 完成完整的生活史周期^[27]。

群居生活是造礁石珊瑚在同其他海洋底栖生物长期竞争的关键功能性状, 确保造礁石珊瑚在珊瑚礁生态系统中的主导地位, 是珊瑚礁生态系统稳定的关

键^[28]. 大多数造礁石珊瑚通过无性生殖进行克隆生长, 形成并长期维持规模巨大的种群. 有意思的是, 研究发现珊瑚的胚胎也可自我克隆进行无性生殖, 是珊瑚适应被海浪激流造成的胚胎破碎风险的一种强化生殖的方法, 使得珊瑚虫获得最大化寻找适合居住和生存栖息地的能力^[29]. 珊瑚无性生殖的能力在珊瑚礁修复中应用潜力巨大, 从种群分离的微小断枝, 可进行快速的无性繁殖生长, 是珊瑚礁进行异位修复的重要手段^[30]. 为适应多样的生物地理环境, 珊瑚同时演化发展出多样的有性生殖策略, 包括采用雌雄同体或者雌雄异体的性别系统, 以及排卵或者排幼的繁殖方式, 对444种有记录造礁石珊瑚的繁殖性状研究发现, 共有258种造礁石珊瑚采用雌雄同体、排卵体外受精的有性繁殖策略, 将繁殖性状与系统发育进行比较分析, 发现造礁石珊瑚的性别系统是演化发育中比较保守的性状, 而排卵或者排幼的繁殖方式则更易受到栖息地环境影响^[31]. 无性生殖可以产生遗传背景一致、具有规模优势的群体, 有利于提高竞争优势和生存几率; 有性生殖则可以产生新的基因型, 提升遗传多样性和环境适应能力, 无性和有性相结合的繁殖策略是实现珊瑚多样性长期稳定和快速应对环境变化的适应性演化结果.

2 造礁石珊瑚的主要功能细胞

细胞类型及功能的分化是生物多样性和适应性演化发育的基础. 造礁石珊瑚在漫长的演化历程中出现多种功能特化细胞, 包括进行捕食以及防御的刺细胞, 分泌黏液、提供抗菌防御的黏液细胞, 与虫黄藻建立互利互惠关系的内共生细胞, 形成矿化骨骼的钙化细胞等(图2). 作为多细胞动物最古老的分支之一, 造礁石珊瑚也成为细胞类型及功能多样性起源演化的重要研究对象^[32].

2.1 生殖细胞

在多细胞动物数百万年的演化历程中, 生殖细胞被认为是“永生”的细胞类型, 通过携带种系遗传物质, 将生物的遗传信息从上一代传递到下一代. 一般认为, 造礁石珊瑚的生殖细胞起源于由内胚层分化形成的肠系膜组织的某个特定位置, 在每一个繁殖周期内, 由间质干细胞分化形成, 在季节温度和光照变化节律等外

界因素调控下完成生殖细胞分化和成熟的整个过程^[33].

2.2 内共生细胞

在大多数造礁石珊瑚中, 珊瑚细胞作为宿主能够与一些藻类、细菌、真菌、病毒等微生物建立互利共生关系, 共同组成功能共生体(holobionts)^[34]. 珊瑚与虫黄藻是最典型的内共生关系, 驱动着二者间高效的物质能量循环, 同时促进珊瑚钙化造礁的能力^[35].

2.3 钙化细胞

钙化细胞是参与造礁石珊瑚碳酸钙骨骼形成的主要细胞, 由外胚层细胞分化而成, 所在的细胞层主要位于珊瑚的骨骼上方, 通过特化的桥粒(desmocyte)将珊瑚组织与矿化骨骼相连固定^[36]. 钙化细胞主导造礁石珊瑚生物矿化过程, 海水中游离的 Ca^{2+} , 经过一系列复杂的细胞内和细胞间的物质传递, 最终形成珊瑚骨骼^[37].

2.4 刺细胞

刺细胞是刺胞动物特有的细胞类群, 由刺囊和囊内具有弹性卷曲折叠的管状刺丝等结构组成, 在受到外界化学、物理以及内部神经信号等刺激后, 刺细胞射出刺丝, 利用微管外翻动作延长攻击范围, 释放刺囊中的毒液成分^[38]. 刺细胞在刺胞动物的触手、口咽部、肠系膜、体柱等身体部位均有分布, 主要由外胚层的神经干细胞分化而成^[39]. 研究表明, Pax, NF- κ B, AP-1(Jun/Fos)等多个转录因子在刺细胞发育和成熟过程中扮演重要角色^[40-42].

2.5 神经细胞

刺胞动物缺乏集中化的神经系统, 神经细胞主要包括分布于上皮细胞内部的神经节和与外界相通具有纤毛结构的感官神经元, 不同类型的细胞通过神经突触彼此连接, 构成简单的神经网络, 在内胚层和外胚层均有分布, 其弥散分布的神经网络被认为是最早出现的神经系统^[43]. 造礁石珊瑚神经细胞发育的研究较少, 对其近缘的海葵神经细胞的发育轨迹表明, 神经细胞、刺细胞和一些腺体细胞起源于一个共同的多能祖细胞群^[44]. 在脊椎动物和许多其他双侧对称动物中, 神经细胞发育通常局限于早期发育阶段, 是成年个体

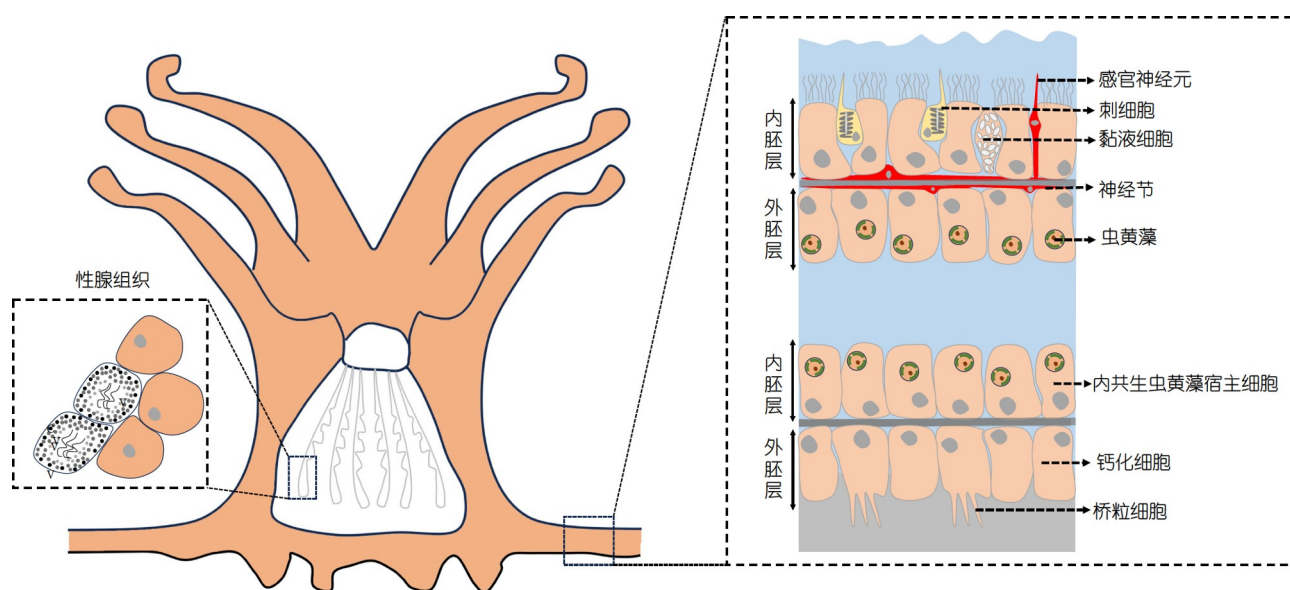


图 2 珊瑚水螅体结构及功能细胞类型。大多数石珊瑚是群居动物，水螅体是基本组成单元。图示为雌雄同体的珊瑚虫种类，在肠系膜内同时完成生殖细胞(精子和卵子)的发育。双胚层的结构演化出多种功能细胞，包括刺细胞、黏液细胞、钙化细胞、内共生虫黄藻细胞等

Figure 2 Structure of single coral polyp and functional cell types. Most reef building corals are colonial animals, composed by numerous polyps. Here showed a hermaphrodite stony coral, with sperm and oocytes developed in the mesentery. Besides, several specialized cells were shown, including cnidocytes, mucocytes, calciblasts, and dinoflagellate symbiotic cells

神经损伤无法修复的主要原因。最新研究发现在海葵发育的动态过程中，其神经细胞分化贯穿整个生命阶段，可能是维持神经细胞系的终身稳态的关键，其中 *SoxC* 是其分化的关键上游调节基因^[45]。在常见的造礁石珊瑚种类，鹿角珊瑚的神经细胞形成过程中，研究人员也观察到同源 *Sox* 基因编码转录因子的表达，发现 *AmSoxC* 主要在外胚层细胞中表达，调控这些细胞最终发育成为感觉神经元^[46]。

2.6 免疫细胞

珊瑚是一个复杂的共生体，既有虫黄藻，又有细菌和真菌等微生物，这种互利共生的稳态很大程度上依赖于珊瑚自身的免疫系统^[47]。珊瑚-虫黄藻内共生关系建立主要依赖细胞的吞噬作用，这种吞噬作用基于珊瑚的免疫行为，是共生稳态和应对环境压力快速恢复适应的重要调节机制^[48]。基于单细胞转录组方法构建柱状珊瑚(*Stylophora pistillata*)的细胞谱系发育图谱，通过共表达和差异表达的分子标记，分离出两个有显著差异的表达免疫功能基因的细胞群^[49]。另一方面，长期营底栖固着生活的造礁石珊瑚无法避免地面对来

自外界的各种物理损伤，其伤口修复主要依赖免疫细胞主导的愈合过程，与高等动物类似^[50]。

2.7 黏液细胞

生物体合成分泌黏液并在体表覆盖，形成表层细胞与外界环境的保护屏障，被认为是最早出现的抵抗微生物入侵的防御机制^[51]。黏液细胞最早出现在刺胞动物和栉水母动物。分布于珊瑚表皮层的黏液细胞分泌大量的黏液，且更新速度极快，从珊瑚脱落后，带走珊瑚内共生虫黄藻供应的接近一半的碳源，在珊瑚礁潟湖沙地内聚集，为珊瑚礁栖生物提供营养和能量物质，实现物质循环在珊瑚礁系统内的最大利用^[52]。体表黏液也为珊瑚互利共生的微生物种群提供生存空间，这些稳定共存的细菌种群在维持宿主健康^[53]、在抵抗白化压力^[54]、提升造礁石珊瑚生物矿化效率^[55]等过程中均扮演重要角色。

3 双胚层和单体轴的发育调控机制

胚层和体轴的形成是多细胞动物演化发育中的关

键事件, 促进细胞类型及功能的分化, 是物种形成及生物适应性演化的基础^[56]. 与水螅、水母和海葵等刺胞动物相似, 珊瑚是简单的双胚层动物, 缺失真正意义上的中胚层结构. 通过比较海葵不同胚层特异性转录因子基因表达, 科研人员发现刺胞动物口咽处的外胚层发育与双侧动物的内胚层相似, 内胚层则相当于双侧动物的中胚层^[57]. 刺胞动物通常只有一个体轴, 为辐射对称, 主要沿着口-远口(oral-aboral)的方向进行发育生长; 双侧对称动物则演化出三个体轴, 包括前后体轴、背腹体轴, 以及左右体轴, 因而刺胞动物常用于同双侧对称动物比较, 研究体轴发育模式的起源^[58].

珊瑚胚层的发育受到多个保守的基因和调控因子的共同作用. 囊胚期胚孔细胞表达的转录因子*Brachyury*是脊椎动物中胚层形成的关键基因^[59], 研究人员在珊瑚中也观察到*Brachyury*基因类似脊椎动物中的表达模式, *Brachyury*基因对于维持珊瑚等刺胞动物的双胚层结构至关重要^[60]. 研究发现, 在多孔鹿角珊瑚(*Acropora millepora*)原肠胚形成之前, *Brachyury*基因已经出现在扁平虾片状胚胎的胚孔位置, 并持续表达于内胚层和外胚层的分隔处, 说明其调控胚层分化中的保守作用, 利用RNA干扰技术降低*Brachyury*基因表达量会导致浮浪幼虫口咽结构的形成缺陷^[61]. 锌指蛋白类转录因子*Snail*基因在线虫和小鼠等三胚层动物的中胚层形成过程中发挥重要作用, 在原肠胚形成过程中表达于胚胎表层细胞-间质细胞转换和形成过程中, 在多孔鹿角珊瑚和海葵中的胚胎发育过程中*Snail*同源基因在原肠胚期的内胚层也表现出高表达模式, 这一发现不仅证实三胚层动物的中胚层和双胚层动物的内胚层在形成过程中的基因调控存在相似性, 也间接表明二者之间存在着潜在的演化关系^[62,63]. 此外, 在多孔鹿角珊瑚中鉴定到6个*Sox*同源基因, 其中*AmSoxBb*和*AmSoxB1*的表达局限于外胚层, 而*AmSoxE1*的表达则仅见于内胚层细胞, 空间表达上的差异表明*Sox*基因可能参与调控珊瑚胚胎不同胚层的发育形成^[46].

体轴的发育是多个信号通路协调控制的结果, 在双侧动物中Wnt信号调控前后体轴的形成, Bmp信号调控背腹体轴发育, 而Nodal信号对于左右不对称发育至关重要^[64]. 刺胞动物仅形成一个体轴, 即口-远口体轴, 它与双侧动物中的前后体轴为共同起源, 二者演化关系密切. 不仅如此, 参与双侧动物三个体轴发育的多个基因及调控通路在刺胞动物中均发挥重要作用.

Wnt信号驱动*Hox*家族基因表达是双侧动物中的前后体轴形成的主要调控通路, 这一过程在刺胞动物发育过程中相对保守^[65]. 与双侧动物中前后体轴发育密切相关的*Hox*基因在海葵存在*NvAx6/NvAx1*两个*Hox*同源基因, 它们分别表达于囊胚期胚胎的两侧, 与Wnt信号通路基因相互作用, 参与调控口-远口体轴的形成^[66]. 此外, 双侧动物前后体轴的标记基因*Otx/otd*和*Emx/ems*的同源物在鹿角珊瑚幼虫的两端表达, 也揭示前后体轴与刺胞动物口-远口体轴具有相近的演化关系^[67]. 背腹体轴是双侧动物演化出来的第二体轴, 在鹿角珊瑚中也发现双侧动物背腹体轴发育的关键调控因子*dpp/BMP2/4*以及*Pax-3/7*, *NKX2.1/vnd*和*Msx/msh*的表达, 推测在造礁石珊瑚中已经出现背腹体轴形成和分化的物质基础^[68].

4 生殖细胞的演化发育调控机制

研究认为, 以水螅为代表的刺胞动物在胚胎发育早期不会发生生殖细胞的隔离, 而是在成体阶段可由体细胞干细胞源源不断的转化为生殖干细胞^[69], 这一模式在珊瑚中也有间接的研究支持^[70]. 这种生殖细胞隔离模式允许发生在体细胞中的突变进入生殖细胞, 并传递给后代, 利于增加等位基因遗传多样性和环境适应能力^[71]. 共生刺水螅(*Hydractinia symbiolongicarpus*)是一种具有无限克隆生长能力的群居刺胞动物, 采用与大多数造礁石珊瑚十分相似的繁殖策略. 研究发现其成年体内具有一种称为i-cells(interstitial stem cells)的多能性干细胞, 单个i-cell可以分化成为所有的体细胞类型以及生殖细胞, 最终发育为性成熟的个体^[72]. 在脊椎动物中, 原始生殖细胞通过Wnt和BMP信号通路之间复杂的相互作用从早期胚胎细胞中分化出来, 这一过程受到三个调控因子(PRDM14, BLIMP1和TFAP2C)组成的调控网络作用^[73]. 共生刺水螅中的研究发现保守的转录因子AP2(哺乳动物中*Tfap2c*的同源基因)同样具有诱导i-cells转换为生殖细胞的能力, 是贝螅生殖细胞持续形成和分化的关键调控因子, 也揭示这一调控通过程在演化发育中的保守性^[74]. 在造礁石珊瑚近缘的海葵动物中, 同样发现由成体干细胞分化形成的原始生殖细胞群体, 揭示这一机制在刺胞动物中的保守性^[45]. 此外, 研究发现Hedgehog信号通路对于海葵原始生殖细胞的分化形成也是必不可少

的, 可能是通过调控原始生殖细胞发育所需的场所(endomesoderm)的形成, 间接参与其中^[75]。国内外针对造礁石珊瑚生殖细胞发育调控的分子基础研究还比较匮乏, 主要通过观察或者组织学方法追踪珊瑚卵细胞的成熟过程和排卵时间的调控因素。台湾海洋大学的一个研究团队长期以来以雌雄异体的肾形真叶珊瑚(*Euphyllia ancora*)为研究对象, 进行生殖细胞组织形态发育、激素调控等研究, 是为数不多对造礁石珊瑚生殖细胞发育调控进行系统研究的工作^[76-79]。

5 造礁石珊瑚-虫黄藻细胞内共生的演化发育

珊瑚-虫黄藻是自然界演化形成的最为成功的互利共生系统之一。珊瑚-虫黄藻内共生关系对于珊瑚礁生态系统的稳定至关重要, 在高温和海水酸化刺激下, 虫黄藻从珊瑚细胞内排出, 细胞内共生关系破坏是引发珊瑚白化和大面积死亡的最主要因素^[80,81]。另一方面, 珊瑚通过获取具有高温适应性的虫黄藻类群, 也可显著提高造礁石珊瑚应对高温应激的能力^[82]。对造礁石珊瑚系统发育进行性状演化分析发现, 虫黄藻细胞内共生性状发生在大约282百万年前, 并且在演化中经历多次起源与丢失^[83]。利用隐藏速率模型对虫黄藻内共生性状在造礁石珊瑚不同支系中的演化分析发现, 多数造礁石珊瑚类群在获得虫黄藻共生关系后形成稳定的性状, 在演化中很少发生丢失情况^[84]。大多数造礁石珊瑚获取内共生虫黄藻始于浮浪幼虫阶段, 依赖宿主内皮层细胞的胞吞作用从环境中捕获, 这种方式称为水平传递^[85]。此外, 一些通过排幼方式繁殖的珊瑚种类, 其生殖细胞内也会含有虫黄藻, 可以通过生殖细胞将共生藻类传递给后代, 称为垂直传递。研究表明, 直接通过生殖细胞垂直传递给后代的虫黄藻则更加具有特异性, 尤其当宿主经历环境变化后, 这种传递方式使得后代更具有适应性优势^[86]。

造礁石珊瑚-虫黄藻细胞内共生关系的建立主要包括三个阶段: (i) 珊瑚宿主细胞识别虫黄藻; (ii) 虫黄藻被珊瑚细胞经过胞吞进入宿主; (iii) 调节宿主先天免疫形成稳定共生^[87]。基于细胞自然免疫反应的胞吞的作用是珊瑚识别与获取共生藻关键的一步。胞吞作用是一种细胞与微生物间相互识别的作用机制, 宿主细胞膜表面会表达一系列的模体识别受体蛋白(pattern recognition receptors, PRRs), 可识别微生物表面的

特定信号分子(microbe associated molecular patterns, MAMPs), 从而启动包括细胞自噬、凋亡、炎症反应等。已报道的珊瑚-虫黄藻识别系统包括TGF- β 信号通路^[88]、补体信号通路(complement and complement receptors, CCRs)^[89]、清道夫受体通路(scavenger receptors, SRs)^[90]等等。其中, 研究较为充分的是虫黄藻多糖与珊瑚宿主凝集素(glycan-lectin)之间的相互作用介导的识别机制^[91-93]。通过细胞谱系发育追踪和RNA干扰等技术, 科研人员证实珊瑚分泌一种凝集素LePin能够识别并包裹进入的藻类, 是启动珊瑚细胞与虫黄藻建立共生关系的关键^[94]。虫黄藻进入宿主细胞后, 通过干扰宿主细胞的Toll样受体信号通路, 通过抑制宿主的胞吐作用(vomocytosis), 留在宿主体内建立稳定的共生关系, 而被宿主认为不适合共生的藻类则被排出体外^[95]。尽管不同的虫黄藻表面可表达着各种有细微差别的多糖, 科研人员目前仍无法解释建立共生关系时珊瑚对于虫黄藻的特异性选择的机制^[96]。

共生虫黄藻的增殖速度远快于宿主细胞, 而过量的共生藻会造成宿主营养过量, 使得珊瑚更容易发生白化现象, 因此珊瑚宿主需要通过一定的途径控制内共生虫黄藻的数量。早期的观点认为主要通过以下几个方式: (i) 主动排出过量的虫黄藻, (ii) 宿主细胞通过免疫行为诱导虫黄藻的凋亡, (iii) 抑制虫黄藻的分裂增殖^[97]。此外, 最新一项研究揭示, 珊瑚宿主还可以通过摄食过量的虫黄藻以控制内共生虫黄藻的数量, 这也是珊瑚长期演化适应低营养水体的重要机制^[98]。珊瑚宿主细胞与虫黄藻之间的营养循环平衡是两者共生关系稳定的关键。研究发现, 在热应激条件下, 宿主代谢能量需求增加, 开始代谢氨基酸进行能量供应, 共生细胞的营养状态从氮限制状态转换为碳限制状态, 增加的氮源可促进虫黄藻的生长, 但其光合作用被抑制, 引起共生细胞中的营养状态进一步恶化, 最终导致共生关系破坏^[99]。此外, 通过比较转录组学研究也揭示大量珊瑚和虫黄藻共生关系的潜在调控通路, 包括转运蛋白、碳酸酐酶、细胞膜蛋白、代谢相关蛋白和过氧化物酶的基因, 以及与细胞凋亡和炎症反应相关的基因^[100-103]。

6 造礁石珊瑚生物矿化作用演化发育机制

生物的矿化能力在生命体与环境之间的物质循环

中扮演重要角色, 而造礁石珊瑚是最早获得生物矿化能力的多细胞动物类群^[104]. 综合利用系统基因组学、蛋白组学和免疫组化方法, 研究认为造礁石珊瑚大约在308百万年前至265百万年前之间, 获得生物矿化能力^[105]. 造礁石珊瑚演化形成的钙化细胞主导生物矿化作用, 从海水中转运和富集碳源和钙源, 合成并分泌骨骼有机基质蛋白(skeletal organic matrix proteins, SOMPs), 在珊瑚骨骼与珊瑚表层钙化细胞之间的胞外钙化基质(extracellular calcifying matrix, ECM)内, 完成生物矿化过程(图3).

海水中的 Ca^{2+} 主要通过细胞膜上的电压门控钙离子通道进入珊瑚细胞, 再通过细胞内高活性的 Ca^{2+} ATPase将 Ca^{2+} 转运到ECM, 同时移除ECM中的 H^+ , 提高ECM中的pH值, 以保持ECM中霰石的饱和状态, 有利于高效率的钙化作用; 另一方面, 珊瑚钙化细胞将细胞代谢产物以及海水中的溶解无机碳(dissolved inorgan-

ic carbon, DIC)转运到ECM, 其中 CO_2 可在钙化细胞中经碳酸酐酶(carbonic anhydrases, CAs)催化形成 HCO_3^- , 也可以依赖珊瑚细胞从海水环境中高效富集DIC的作用, 产生与ECM之间的浓度差, 经扩散作用直接从钙化细胞进入ECM^[106]. 通过与近缘的非造礁珊瑚种类(珊瑚葵目, Corallimorpharia)进行转录组比较分析, 发现造礁石珊瑚动物中分泌型和膜结合型CAs基因家族显著扩张, 这可能对于生物矿化能力的演化至关重要^[107].

HCO_3^- 进入ECM的转运依赖碳酸氢根离子转运蛋白(bicarbonate anion transporters, BATs), BATs的演化是珊瑚获得造礁能力的关键. 对两种造礁石珊瑚(*Stylophora pistillata*和*Acropora digitata*)和无造礁能力的近缘种海葵(*Nematostella vectensis*)的比较基因组研究发现, 造礁石珊瑚基因组中特异存在BATs成员 $\text{SLC4}\gamma$, 后续借助CRISPR/Cas9进行的基因功能验证研

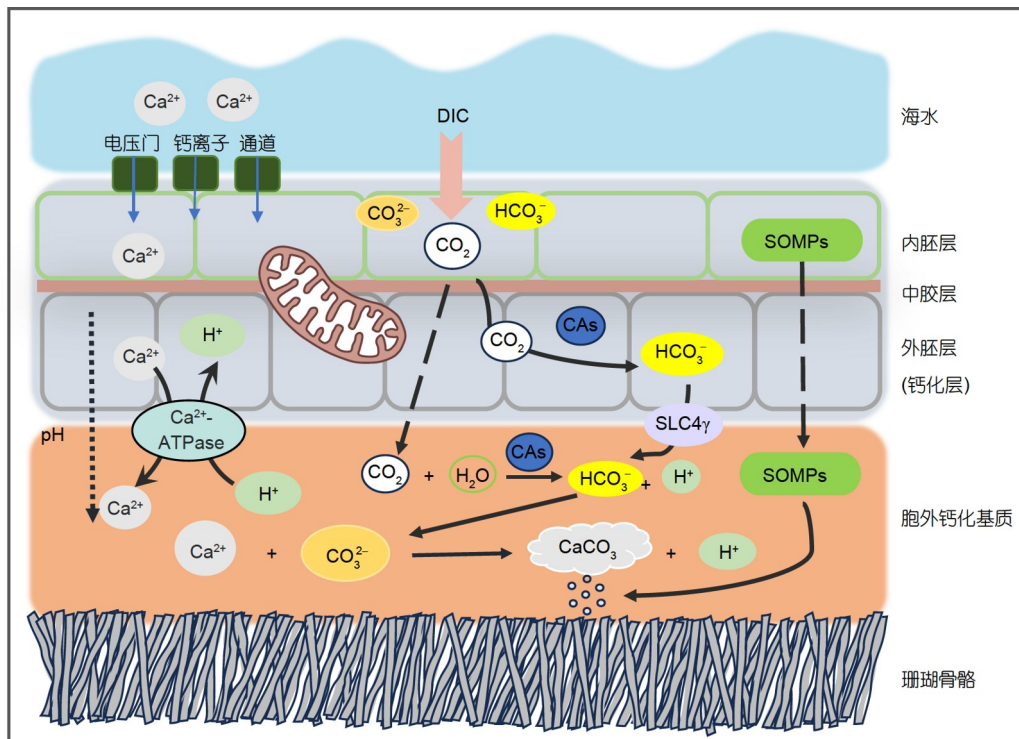


图3 石珊瑚生物矿化作用示意图. 石珊瑚通过细胞的跨膜转运将海水中游离的钙离子以及溶解的无机碳富集到珊瑚组织与附着基质之间, 与细胞合成的参与生物矿化作用的多种蛋白质, 形成胞外钙化基质, 完成生物矿化过程. DIC, 海水溶解的无机碳; SOMPs, 骨骼有机基质蛋白

Figure 3 Illustration of biomineralization process in reef-building corals. Ca^{2+} and the dissolved inorganic carbon from the sea water were transported by coral cells, with the skeletal organic matrix proteins synthesized and secreted. At the same time, they were enriched in the extracellular calcifying matrix between the coral cells and the attaching substrates, where the process of biomineralization is completed. DIC, Dissolved inorganic carbon; SOMPs, Skeletal Organic Matrix Proteins

表 1 造礁石珊瑚主要的细胞类型及功能

Table 1 Cell types and functions in reef-building corals

细胞类型	功能	分布	分化起源	参考文献
生殖细胞	传递遗传物质	肠系膜内部	内胚层间质干细胞	[72,74,76]
内共生细胞	内共生虫黄藻, 协同促进珊瑚礁生态系统高效物质循环	内皮层, 消化循环腔, 垂直传递物种的生殖细胞	内胚层	[87,94,95]
钙化细胞	主导生物矿化作用, 参与珊瑚骨骼形成	珊瑚与矿化骨骼接触面	外胚层	[104,105,108]
刺细胞	捕食、防御	触手、口咽部、肠系膜、体柱等身体部位广泛分布	神经干细胞特化	[38,39,41]
神经细胞	感知外界刺激, 传导信号	网络状分散分布	内胚层和外胚层	[43,44,46]
免疫细胞	抵抗微生物入侵; 虫黄藻识别与共生关系维持	未知	未知	[47,49,50]
黏液细胞	分泌黏液, 提供防御屏障; 实现珊瑚礁物质和能量循环	表层细胞	未知	[52~54]

究, 也证实 $SLC4\gamma$ 在珊瑚早期胚胎发育骨骼形成中的作用^[108].

SOMPs主要负责催化碳酸钙骨骼形成, 包含多种组分, 其中由珊瑚钙化细胞分泌、保留在骨骼内富含天冬氨酸和谷氨酸的蛋白(coral acid-rich proteins, CARPs), 主要催化形成碳酸钙沉淀; 黏性胶原蛋白(collagens)则主要驱动碳酸钙沉淀形成结构稳定的碳酸钙结晶. 借助蛋白组学和LC/MS技术, 从造礁石珊瑚骨骼鉴定出36个SOMPs分子, 提出参与骨骼形成的核心“工具箱”概念^[109]. 后续经过进化分析发现, 尽管大多数SOMPs在无矿化能力的刺胞动物中也广泛存在, 但在造礁石珊瑚中经历演化拥有共同的功能结构域, 说明造礁石珊瑚获得生物矿化能力伴随着由保守的钙化相关蛋白向珊瑚特异性的钙化蛋白的产生的演化过程^[110](表1).

7 小结与展望

本文详细介绍造礁石珊瑚细胞类型及功能, 针对近几十年来国内外造礁石珊瑚及其所代表的刺胞动物类群的胚层和体轴、生殖、细胞内共生和生物矿化等重要生命过程相关的演化发育生物学研究进行综述.

未来可以重点关注以下三个研究方向: (i) 造礁石珊瑚关键适应性状演化及其发育过程调控相关的功能基因验证. 高通量多组学测序和进化分析相结合的方法, 能更快速有效地解析造礁石珊瑚胚胎发育、互利共生关系、生物矿化等重要生态性状的发育和演化分子机制, 结合经典发育生物学和快速发展的分子生物学实验方法, 对挖掘到的关键基因进行功能验证. (ii) 造礁石珊瑚生殖细胞发育和性别决定. 借助比较基因组学, 通过对比雌雄同体和雌雄异体的造礁石珊瑚基因组, 挖掘潜在生殖细胞发育和分化的关键基因和调控通路. 造礁石珊瑚作为分化最早的多细胞动物类群, 将为生殖细胞发育和性别决定机制起源提供重要参考. (iii) 造礁石珊瑚中干细胞的发育和分化轨迹与其再生能力. 尽管有间接的证据支持, 目前的研究未能明确珊瑚体内干细胞的存在, 基于单细胞转录组测序技术的珊瑚全细胞发育图谱研究中也未能鉴别到干细胞群体, 限制珊瑚各种细胞的起源发育和调控研究, 亟需新的实验方法和思路. 近年来生命科学研究发展较快, 新技术不断涌现, 本文期望更多新的技术和方法应用到造礁石珊瑚演化发育生物学研究领域. 同时, 本团队也期望更多的研究团队和科研人员参与造礁石珊瑚的演化发育研究.

参考文献

1 Eddy T D, Lam V W Y, Reygondeau G, et al. Global decline in capacity of coral reefs to provide ecosystem services. *One Earth*, 2021, 4: 1278–1285

- 2 Carlson R R, Foo S A, Burns J H R, et al. Untapped policy avenues to protect coral reef ecosystems. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2022, 119: e2117562119
- 3 Yu X, Sun Y, Zhang Y, et al. First record of coral split spawning in the genus *Acropora* at Luhuitou fringing reef, Sanya, China. *Bull Mar Sci*, 2023, 99: 65–66
- 4 Wei F, Cui M, Huang W, et al. *Ex situ* reproduction and recruitment of scleractinian coral *Galaxea fascicularis*. *Mar Biol*, 2023, 170: 30
- 5 Li Y C, Huang H, Dong Z J, et al. A histological analysis on oocyte development *Acropora pulchra* in Sanya of Hainan Island (in Chinese). *J Trop Oceanogr*, 2009, 28: 56–60 [李元超, 黄晖, 董志军等. 鹿回头佳丽鹿角珊瑚卵母细胞发育的组织学研究. 热带海洋学报, 2009, 28: 56–60]
- 6 Zhang S Z, Huang H, Zhang Y Y, et al. Histological analyses of the gonad for *Acropora millepora* and *Galaxea fascicularis* from Sanya Luhuitou of Hainan Island (in Chinese). *Ecol Sci*, 2016, 35: 41–46 [张诗泽, 黄晖, 张浴阳, 等. 鹿回头多孔鹿角珊瑚与丛生盔形珊瑚性腺组织学研究. 生态科学, 2016, 35: 41–46]
- 7 Huang L T, Huang H, Jiang L. A revised taxonomy for Chinese hermatypic corals (in Chinese). *Biodivers Sci*, 2020, 28: 512–523 [黄林韬, 黄晖, 江雷. 中国造礁石珊瑚分类厘定. 生物多样性, 2020, 28: 515–523]
- 8 Huang W, Chen Y, Wu Q, et al. Reduced genetic diversity and restricted gene flow of broadcast-spawning coral *Galaxea fascicularis* in the South China Sea reveals potential degradation under environmental change. *Mar Pollution Bull*, 2023, 193: 115147
- 9 Li M, Huang W, Wu Q, et al. High genetic differentiation and moderate genetic diversity of the degenerative branching coral *Pocillopora verrucosa* in the tropical South China Sea. *Sci Total Environ*, 2022, 819: 153076
- 10 Jiang L, Liu C Y, Cui G, et al. Rapid shifts in thermal reaction norms and tolerance of brooded coral larvae following parental heat acclimation. *Mol Ecol*, 2023, 32: 1098–1116
- 11 Jiang L, Sun Y F, Zhou G W, et al. Ocean acidification elicits differential bleaching and gene expression patterns in larval reef coral *Pocillopora damicornis* under heat stress. *Sci Total Environ*, 2022, 842: 156851
- 12 Sun Y, Jiang L, Gong S, et al. Changes in physiological performance and protein expression in the larvae of the coral *Pocillopora damicornis* and their symbionts in response to elevated temperature and acidification. *Sci Total Environ*, 2022, 807: 151251
- 13 Pei J, Hu J, Zhang R, et al. Occurrence, bioaccumulation and ecological risk of organic ultraviolet absorbers in multiple coastal and offshore coral communities of the South China Sea. *Sci Total Environ*, 2023, 868: 161611
- 14 Kang Y, Zhang R, Yu K, et al. Organophosphate esters (OPEs) in a coral reef food web of the Xisha Islands, South China Sea: occurrence, trophodynamic, and exposure risk. *Chemosphere*, 2023, 313: 137652
- 15 Xu L, Chen H, Han X, et al. First report on per- and polyfluoroalkyl substances (PFASs) in coral communities from the Northern South China sea: occurrence, seasonal variation, and interspecies differences. *Environ Pollution*, 2022, 314: 120214
- 16 Huang L, Yu X, Liu C, et al. Actions to achieve rapid coral self-attachment: insights from outplanting nails, coral orientation, and substrate biological condition. *Restoration Ecol*, 2023, 31: e13958
- 17 Zhang Y, Huang H, Huang J, et al. The effects of four transplantation methods on five coral species at the Sanya Bay. *Acta Oceanol Sin*, 2016, 35: 88–95
- 18 Sun Y, Huang L, McCook L J, et al. Joint protection of a crucial reef ecosystem. *Science*, 2022, 377: 1163
- 19 Wei F. A new era for evolutionary developmental biology in non-model organisms. *Sci China Life Sci*, 2020, 63: 1251–1253
- 20 Hu Y, Wang X, Xu Y, et al. Molecular mechanisms of adaptive evolution in wild animals and plants. *Sci China Life Sci*, 2023, 66: 453–495
- 21 Technau U, Steele R E. Evolutionary crossroads in developmental biology: Cnidaria. *Dev*, 2011, 138: 1447–1458
- 22 Fuller Z L, Mocellin V J L, Morris L A, et al. Population genetics of the coral *Acropora millepora*: toward genomic prediction of bleaching. *Science*, 2020, 369: eaba4647
- 23 Hu M, Zheng X, Fan C M, et al. Lineage dynamics of the endosymbiotic cell type in the soft coral *Xenia*. *Nature*, 2020, 582: 534–538
- 24 Cleves P A, Strader M E, Bay L K, et al. CRISPR/Cas9-mediated genome editing in a reef-building coral. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115: 5235–5240
- 25 Xu M T, Cheng K K, Zeng Y H, et al. Research advance in the application of synthetic biology methods in microbial quorum sensing (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2023, 53: 64–81 [徐梅婷, 程珂珂, 曾艳华等. 合成生物学应用于微生物群体感性的研究进展. 中国科学: 生命科学, 2023, 53: 64–81]
- 26 Wuitchik D M, Wang D Z, Pells T J, et al. Seasonal temperature, the lunar cycle and diurnal rhythms interact in a combinatorial manner to

- modulate genomic responses to the environment in a reef-building coral. [Mol Ecol](#), 2019, 28: 3629–3641
- 27 Gleason D F, Hofmann D K. Coral larvae: from gametes to recruits. [J Exp Mar Biol Ecol](#), 2011, 408: 42–57
- 28 Barbeitos M S, Romano S L, Lasker H R. Repeated loss of coloniality and symbiosis in scleractinian corals. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2010, 107: 11877–11882
- 29 Heyward A J, Negri A P. Turbulence, cleavage, and the naked embryo: a case for coral clones. [Science](#), 2012, 335: 1064
- 30 Knapp I S S, Forsman Z H, Greene A, et al. Coral micro-fragmentation assays for optimizing active reef restoration efforts. [PeerJ](#), 2022, 10: e13653
- 31 Baird A H, Guest J R, Willis B L. Systematic and biogeographical patterns in the reproductive biology of scleractinian corals. [Annu Rev Ecol Evol Syst](#), 2009, 40: 551–571
- 32 Sebé-Pedrós A, Chomsky E, Pang K, et al. Early metazoan cell type diversity and the evolution of multicellular gene regulation. [Nat Ecol Evol](#), 2018, 2: 1176–1188
- 33 Harrison P L. Sexual reproduction of scleractinian corals, In Zvy Dubinsky, Noga Stambler eds. *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. Dordrecht: Springer. 2011
- 34 Blackall L L, Wilson B, van Oppen M J H. Coral—the world’s most diverse symbiotic ecosystem. [Mol Ecol](#), 2015, 24: 5330–5347
- 35 Fransolet D, Roberty S, Plumier J C. Establishment of endosymbiosis: the case of cnidarians and *Symbiodinium*. [J Exp Mar Biol Ecol](#), 2012, 420–421: 1–7
- 36 Bhattacharya D, Agrawal S, Aranda M, et al. Comparative genomics explains the evolutionary success of reef-forming corals. [eLife](#), 2016, 5: e13288
- 37 Drake J L, Mass T, Stolarski J, et al. How corals made rocks through the ages. [Glob Change Biol](#), 2020, 26: 31–53
- 38 Karabulut A, McClain M, Rubinstein B, et al. The architecture and operating mechanism of a cnidarian stinging organelle. [Nat Commun](#), 2022, 13: 3494
- 39 Tardent P. The cnidarian cnidocyte, a hightech cellular weaponry. [BioEssays](#), 1995, 17: 351–362
- 40 Sunagar K, Columbus-Shenkar Y Y, Fridrich A, et al. Cell type-specific expression profiling unravels the development and evolution of stinging cells in sea anemone. [BMC Biol](#), 2018, 16: 108
- 41 Babonis L S, Martindale M Q. *PaxA*, but not *PaxC*, is required for cnidocyte development in the sea anemone *Nematostella vectensis*. [Evodevo](#), 2017, 8: 14
- 42 Wolenski F S, Bradham C A, Finnerty J R, et al. NF- κ B is required for cnidocyte development in the sea anemone *Nematostella vectensis*. [Dev Biol](#), 2013, 373: 205–215
- 43 Rentzsch F, Juliano C, Galliot B. Modern genomic tools reveal the structural and cellular diversity of cnidarian nervous systems. [Curr Opin Neurobiol](#), 2019, 56: 87–96
- 44 Arendt D, Musser J M, Baker C V H, et al. The origin and evolution of cell types. [Nat Rev Genet](#), 2016, 17: 744–757
- 45 Steger J, Cole A G, Denner A, et al. Single-cell transcriptomics identifies conserved regulators of neuroglandular lineages. [Cell Rep](#), 2022, 40: 111370
- 46 Shinzato C, Iguchi A, Hayward D C, et al. Sox genes in the coral *Acropora millepora*: divergent expression patterns reflect differences in developmental mechanisms within the Anthozoa. [BMC Evol Biol](#), 2008, 8: 311
- 47 Matthews J L, Crowder C M, Oakley C A, et al. Optimal nutrient exchange and immune responses operate in partner specificity in the cnidarian-dinoflagellate symbiosis. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2017, 114: 13194–13199
- 48 Weiss Y, Forêt S, Hayward D C, et al. The acute transcriptional response of the coral *Acropora millepora* to immune challenge: expression of GiMAP/IAN genes links the innate immune responses of corals with those of mammals and plants. [BMC Genomics](#), 2013, 14: 400
- 49 Levy S, Elek A, Grau-Bové X, et al. A stony coral cell atlas illuminates the molecular and cellular basis of coral symbiosis, calcification, and immunity. [Cell](#), 2021, 184: 2973–2987.e18
- 50 Palmer C V, T aylor-Knowles N G, Willis B L, et al. Corals use similar immune cells and wound-healing processes as those of higher organisms. [PLoS ONE](#), 2011, 6: e23992
- 51 Bakshani C R, Morales-Garcia A L, Althaus M, et al. Evolutionary conservation of the antimicrobial function of mucus: a first defence against infection. [NPJ Biofilms Microbiomes](#), 2018, 4: 14
- 52 Wild C, Huettel M, Klueter A, et al. Coral mucus functions as an energy carrier and particle trap in the reef ecosystem. [Nature](#), 2004, 428: 66–70

- 53 Glasl B, Herndl G J, Frade P R. The microbiome of coral surface mucus has a key role in mediating holobiont health and survival upon disturbance. *ISME J*, 2016, 10: 2280–2292
- 54 Hadaidi G, Röthig T, Yum L K, et al. Stable mucus-associated bacterial communities in bleached and healthy corals of *Porites lobata* from the Arabian Seas. *Sci Rep*, 2017, 7: 45362
- 55 Hohn S, Reymond C E. Coral calcification, mucus, and the origin of skeletal organic molecules. *Coral Reefs*, 2019, 38: 973–984
- 56 Eakin G S, Behringer R R. Diversity of germ layer and axis formation among mammals. *Semin Cell Dev Biol*, 2004, 15: 619–629
- 57 Steinmetz P R H, Aman A, Kraus J E M, et al. Gut-like ectodermal tissue in a sea anemone challenges germ layer homology. *Nat Ecol Evol*, 2017, 1: 1535–1542
- 58 Genikhovich G, Technau U. On the evolution of bilaterality. *Dev*, 2017, 144: 3392–3404
- 59 Lolas M, Valenzuela P D T, Tjian R, et al. Charting Brachyury-mediated developmental pathways during early mouse embryogenesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 4478–4483
- 60 Hayward D C, Grasso L C, Saint R, et al. The organizer in evolution-gastrulation and organizer gene expression highlight the importance of Brachyury during development of the coral, *Acropora millepora*. *Dev Biol*, 2015, 399: 337–347
- 61 Yasuoka Y, Shinzato C, Satoh N. The mesoderm-forming gene *brachyury* regulates ectoderm-endoderm demarcation in the Coral *Acropora digitifera*. *Curr Biol*, 2016, 26: 2885–2892
- 62 Hayward D C, Miller D J, Ball E E. snail expression during embryonic development of the Coral *Acropora*: blurring the diploblast/triploblast divide? *Dev Genes Evol*, 2004, 214: 257–260
- 63 Fritzenwanker J H, Saina M, Technau U. Analysis of forkhead and snail expression reveals epithelial-mesenchymal transitions during embryonic and larval development of *Nematostella vectensis*. *Dev Biol*, 2004, 275: 389–402
- 64 Niehrs C. On growth and form: a Cartesian coordinate system of Wnt and BMP signaling specifies bilaterian body axes. *Dev*, 2010, 137: 845–857
- 65 Lebedeva T, Aman A J, Graf T, et al. Cnidarian-bilaterian comparison reveals the ancestral regulatory logic of the β -catenin dependent axial patterning. *Nat Commun*, 2021, 12: 4032
- 66 DuBuc T Q, Stephenson T B, Rock A Q, et al. Hox and Wnt pattern the primary body axis of an anthozoan cnidarian before gastrulation. *Nat Commun*, 2018, 9: 2007
- 67 de Jong D M, Hislop N R, Hayward D C, et al. Components of both major axial patterning systems of the Bilateria are differentially expressed along the primary axis of a ‘radiate’ animal, the anthozoan cnidarian *Acropora millepora*. *Dev Biol*, 2006, 298: 632–643
- 68 Hayward D C, Samuel G, Pontynen P C, et al. Localized expression of a *dpp/BMP2/4* ortholog in a coral embryo. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 8106–8111
- 69 Extavour C G, Akam M. Mechanisms of germ cell specification across the metazoans: epigenesis and preformation. *Dev*, 2003, 130: 5869–5884
- 70 López-Nandam E H, Albright R, Hanson E A, et al. Mutations in coral soma and sperm imply lifelong stem cell renewal and cell lineage selection. *Proc R Soc B*, 2023, 290: 20221766
- 71 Vasquez Kuntz K L, Kitchen S A, Conn T L, et al. Inheritance of somatic mutations by animal offspring. *Sci Adv*, 2022, 8: eabn0707
- 72 Varley Á, Horkan H R, McMahon E T, et al. Pluripotent, germ cell competent adult stem cells underlie cnidarian regenerative ability and clonal growth. *Curr Biol*, 2023, 33: 1883–1892.e3
- 73 Magnúsdóttir E, Dietmann S, Murakami K, et al. A tripartite transcription factor network regulates primordial germ cell specification in mice. *Nat Cell Biol*, 2013, 15: 905–915
- 74 DuBuc T Q, Schnitzler C E, Chrysostomou E, et al. Transcription factor AP2 controls cnidarian germ cell induction. *Science*, 2020, 367: 757–762
- 75 Chen C Y, McKinney S A, Ellington L R, et al. Hedgehog signaling is required for endomesodermal patterning and germ cell development in the sea anemone *Nematostella vectensis*. *eLife*, 2020, 9: 54573
- 76 Shikina S, Chen C J, Liou J Y, et al. Germ cell development in the scleractinian coral *Euphyllia ancora* (Cnidaria, Anthozoa). *PLoS ONE*, 2012, 7: e41569
- 77 Twan W H, Hwang J S, Chang C F. Sex steroids in scleractinian coral, *Euphyllia ancora*: implication in mass spawning1. *Biol Reprod*, 2003, 68: 2255–2260
- 78 Chen C J, Shikina S, Chen W J, et al. A novel female-specific and sexual reproduction-associated *Dmrt* gene discovered in the stony coral,

- Euphyllia ancora*l. [Biol Reprod](#), 2016, 94
- 79 Shikina S, Chung Y J, Wang H M, et al. Localization of early germ cells in a stony coral, *Euphyllia ancora*: potential implications for a germline stem cell system in coral gametogenesis. [Coral Reefs](#), 2015, 34: 639–653
- 80 van Woesik R, Shlesinger T, Grottoli A G, et al. Coral-bleaching responses to climate change across biological scales. [Glob Change Biol](#), 2022, 28: 4229–4250
- 81 Anthony K R N, Kline D I, Diaz-Pulido G, et al. Ocean acidification causes bleaching and productivity loss in coral reef builders. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2008, 105: 17442–17446
- 82 Buerger P, Alvarez-Roa C, Coppin C W, et al. Heat-evolved microalgal symbionts increase coral bleaching tolerance. [Sci Adv](#), 2020, 6: eaba2498
- 83 Campoy A N, Addamo A M, Machordom A, et al. The origin and correlated evolution of symbiosis and coloniality in scleractinian corals. [Front Mar Sci](#), 2020, 7: 00461
- 84 Gault J A, Bentlage B, Huang D, et al. Lineage-specific variation in the evolutionary stability of coral photosymbiosis. [Sci Adv](#), 2021, 7: eabh4243
- 85 Kawamura K, Sekida S, Nishitsuji K, et al. *In vitro* symbiosis of reef-building coral cells with photosynthetic dinoflagellates. [Front Mar Sci](#), 2021, 8: 706308
- 86 Fabina N S, Putnam H M, Franklin E C, et al. Transmission mode predicts specificity and interaction patterns in coral-*Symbiodinium* networks. [PLoS ONE](#), 2012, 7: e44970
- 87 Davy S K, Allemand D, Weis V M. Cell biology of cnidarian-dinoflagellate symbiosis. [Microbiol Mol Biol Rev](#), 2012, 76: 229–261
- 88 Berthelie J, Schnitzler C E, Wood-Charlson E M, et al. Implication of the host TGF β pathway in the onset of symbiosis between larvae of the coral *Fungia scutaria* and the dinoflagellate *Symbiodinium* sp. (clade C1f). [Coral Reefs](#), 2017, 36: 1263–1268
- 89 Poole A Z, Kitchen S A, Weis V M. The role of complement in cnidarian-dinoflagellate symbiosis and immune challenge in the sea anemone *Aiptasia pallida*. [Front Microbiol](#), 2016, 7: 00519
- 90 Neubauer E F, Poole A Z, Weis V M, et al. The scavenger receptor repertoire in six cnidarian species and its putative role in cnidarian-dinoflagellate symbiosis. [PeerJ](#), 2016, 4: e2692
- 91 Zhou Z, Yu X, Tang J, et al. Dual recognition activity of a rhamnose-binding lectin to pathogenic bacteria and zooxanthellae in stony coral *Pocillopora damicornis*. [Dev Comp Immunol](#), 2017, 70: 88–93
- 92 Lin K L, Wang J T, and Fang L S. Participation of glycoproteins on zooxanthellal cell walls in the establishment of a symbiotic relationship with the sea anemone, *Aiptasia pulchella*. [Zool Stud](#), 2000, 39: 172–178
- 93 Wood-Charlson E M, Hollingsworth L L, Krupp D A, et al. Lectin/glycan interactions play a role in recognition in a coral/dinoflagellate symbiosis. [Cell Microbiol](#), 2006, 8: 1985–1993
- 94 Hu M, Bai Y, Zheng X, et al. Coral-algal endosymbiosis characterized using RNAi and single-cell RNA-seq. [Nat Microbiol](#), 2023, 8: 1240–1251
- 95 Jacobovitz M R, Rupp S, Voss P A, et al. Dinoflagellate symbionts escape vomocytosis by host cell immune suppression. [Nat Microbiol](#), 2021, 6: 769–782
- 96 Parkinson J E, Tivey T R, Mandelare P E, et al. Subtle differences in symbiont cell surface glycan profiles do not explain species-specific colonization rates in a model cnidarian-algal symbiosis. [Front Microbiol](#), 2018, 9: 842
- 97 Muscatine L, Pool R R. Regulation of numbers of intracellular algae. [Proc R Soc Lond B](#), 1979, 204: 131–139
- 98 Wiedenmann J, D'Angelo C, Mardones M L, et al. Reef-building corals farm and feed on their photosynthetic symbionts. [Nature](#), 2023, 620: 1018–1024
- 99 Radecker N, Pogoreutz C, Gegner H M, et al. Heat stress destabilizes symbiotic nutrient cycling in corals. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2021, 118: 2022635118
- 100 Yuyama I, Ishikawa M, Nozawa M, et al. Transcriptomic changes with increasing algal symbiont reveal the detailed process underlying establishment of coral-algal symbiosis. [Sci Rep](#), 2018, 8: 16802
- 101 Lehnert E M, Mouchka M E, Burriesci M S, et al. Extensive differences in gene expression between symbiotic and aposymbiotic cnidarians. [G3 \(Bethesda\)](#), 2014, 4: 277–295
- 102 Hu Y, Sun S, Fan H, et al. Exploring marine endosymbiosis systems with omics techniques. [Sci China Life Sci](#), 2021, 64: 1013–1016

- 103 Yoshioka Y, Yamashita H, Suzuki G, et al. Whole-genome transcriptome analyses of native symbionts reveal host coral genomic novelties for establishing coral-algae symbioses. *Genome Biol Evol*, 2021, 13: evaa240
- 104 Gilbert P U P A, Bergmann K D, Boekelheide N, et al. Biomineralization: integrating mechanism and evolutionary history. *Sci Adv*, 2022, 8: eabl9653
- 105 Wang X, Zoccola D, Liew Y J, et al. The evolution of calcification in reef-building corals. *Mol Biol Evol*, 2021, 38: 3543–3555
- 106 Allison N, Cohen I, Finch A A, et al. Corals concentrate dissolved inorganic carbon to facilitate calcification. *Nat Commun*, 2014, 5: 5741
- 107 Lin M F, Moya A, Ying H, et al. Analyses of corallimorpharian transcriptomes provide new perspectives on the evolution of calcification in the scleractinia (corals). *Genome Biol Evol*, 2017, 9: 150–160
- 108 Tinoco A I, Mitchison-Field L M Y, Bradford J, et al. Role of the bicarbonate transporter SLC4 γ in stony-coral skeleton formation and evolution. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2023, 120: e2216144120
- 109 Drake J L, Mass T, Haramaty L, et al. Proteomic analysis of skeletal organic matrix from the stony coral *Stylophora pistillata*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 3788–3793
- 110 Ramos-Silva P, Kaandorp J, Huisman L, et al. The skeletal proteome of the coral *Acropora millepora*: the evolution of calcification by co-option and domain shuffling. *Mol Biol Evol*, 2013, 30: 2099–2112

Research advances in the evolutionary and developmental biology of reef-building corals

ZHANG ZhiWei¹, ZHOU WenLiang¹, ZHANG JingJing^{1,2}, HU YiSi¹ & WEI FuWen^{1,3}

¹ Center for Evolution and Conservation Biology, Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Guangzhou), Guangzhou 511458, China;

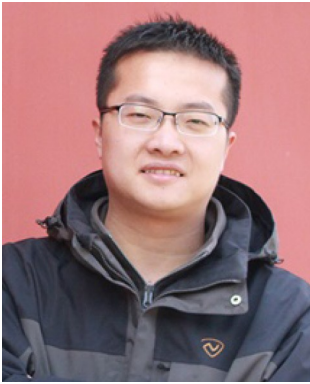
² School of Life Sciences, Guangzhou University, Guangzhou 510006, China;

³ College of Forestry, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China

Reef-building corals are the key animals in the ocean ecosystem. During the evolution, reef-building corals have evolved important ecological functional traits, such as endosymbiosis with Symbiodiniaceae and biomineralization, which help maintain the biodiversity and ecological functions of coral reef ecosystem. Considered as the sister group of Bilateria, reef-building corals belong to Cnidaria, and play important roles in phylogenetic evolution. Numerous researches about cnidarian germ layers, body axis and functional cell type diversity have provided novel perspectives in the origin and adaptive evolution of corresponding traits in bilaterians. In this review, we summarized the current research advances in reef-building corals, focusing on the evolutionarily developmental regulation mechanisms underlined the key ecological traits, including the diversification of cell types and function, formation of germ layers and body axis, reproductive strategies, endosymbiosis and biomineralization. We also proposed several research interests in reef-building corals, including molecular basis of key ecological traits, germ cell development and sex determination, and stem cell and regeneration.

reef-building corals, evolutionary developmental biology, reproductive strategies, endosymbiosis, biomineralization

doi: 10.1360/SSV-2023-0163



周文良, 南方海洋科学与工程广东省实验室(广州)特聘研究员. 国家自然科学基金优秀青年基金获得者, 国家重点研发计划课题负责人, 珠江学者青年拔尖人才, 广州市优秀专家(A证). 中国动物学会兽类学分会委员, 保护生物学会分会委员, 生物进化理论委员会委员, *iMeta*青年编委, 《兽类学报》编委. 获得“国际动物学会-优秀青年动物生态学工作者”“中国动物学会会长隆奖-启航奖”等荣誉称号. 主要从事动物学、生态学和海洋生物学研究, 以珊瑚和珊瑚礁鱼类等为研究对象, 利用宏微观生物学技术, 解析动物行为演化、复杂性状适应性演化和珊瑚-虫黄藻内共生演化等的分子机制, 探究全球变化及人类干扰下关键类群生物的环境适应与响应机制, 促进珊瑚礁和深海等典型生态系统生物多样性和濒危旗舰物种保护. 研究成果在 *Science*, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *The ISME Journal*, *Science China Life Sciences* 等期刊发表.