

环境变化对造礁石珊瑚 营养方式的影响及其适应性

黄 晖^{1,2,3}, 俞晓磊^{1,3,4*}, 雷新明^{1,3}, 张 芳^{1,3,4}, 练健生^{1,3}

(1. 中国科学院 南海海洋研究所热带海洋生物资源与生态重点实验室, 广东 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;

3. 广东省应用海洋生物学重点实验室, 广东 广州 510301;

4. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘 要: 造礁石珊瑚是珊瑚礁生态系统的框架生物, 它们既能够通过共生藻的光合作用进行自养, 也能够通过触手捕获和黏液吸附等方式进行异养。通过研究造礁石珊瑚光合自养以及异养营养的机理和过程, 系统分析了光照、温度、营养盐、潮汐、水流、CO₂ 质量浓度以及食物的可获得性等因素对造礁石珊瑚光合自养和异养营养产生的影响, 并讨论了珊瑚的这 2 种营养方式对环境变化的适应性。在环境适宜的条件下, 光合自养是健康造礁石珊瑚的主要营养方式; 当珊瑚自养营养的供给受到限制时, 异养营养能够在一定程度上弥补其营养缺失, 甚至可能成为珊瑚的主要营养方式。造礁石珊瑚的 2 种营养方式能够对不同环境因素的变化做出不同响应, 并通过两者之间的互补以适应环境变化。今后研究的重点应放在归纳各类因素对造礁石珊瑚 2 种营养方式的影响; 深入研究造礁石珊瑚异养营养方式的规律与环境适应性; 厘清造礁石珊瑚光合自养与异养营养之间的关系和协调模式。

关键词: 造礁石珊瑚; 环境变化; 营养方式; 适应性

中图分类号: Q178.53

文献标识码: A

文章编号: 1671-6647(2020)02-0189-10

doi: 10.3969/j.issn.1671-6647.2020.02.001

引用格式: HUANG H, YU X L, LEI X M, et al. Research progress in the effects of environmental changes on the nutritional patterns and adaptability of the scleractinian corals[J]. *Advances in Marine Science*, 2020, 38(2): 189-198. 黄晖, 俞晓磊, 雷新明, 等. 环境变化对造礁石珊瑚营养方式的影响及其适应性[J]. *海洋科学进展*, 2020, 38(2): 189-198.

造礁石珊瑚是指石珊瑚中具有硬的钙质骨架, 并与虫黄藻共生的一类珊瑚, 通常以群体形式分布在热带与亚热带浅海区域, 是构成珊瑚礁生态系统的框架生物^[1]。造礁石珊瑚为珊瑚礁生态系统提供了重要的有机质来源, 为营养盐贫乏的热带海域提供了大量的初级生产力, 也为海洋生物提供了栖息地, 因此珊瑚礁也被称为“海洋热带雨林”^[2]。

造礁石珊瑚属于混合营养生物, 其营养方式比较复杂, 既能自养, 也能异养^[2]。造礁石珊瑚的光合自养主要依赖于珊瑚与虫黄藻之间稳定的共生关系^[3], 珊瑚宿主或共生虫黄藻之中任何一方的功能或代谢出现问题都会对两者带来巨大的影响^[4]。除了光合自养, 造礁石珊瑚还能够通过异养营养获得氮、磷等营养物质的补充, 这些营养物质无法通过珊瑚共生藻的光合作用所满足^[5]。此外, 还有诸多物理因素(如温度、盐度、

收稿日期: 2019-01-19

资助项目: 中国科学院战略性先导科技专项(A类)——南海生态环境变化-关键生态种群繁育-珊瑚繁育(XDA13020201)和南海生态环境变化-生态修复示范-珊瑚生态修复(XDA13020402); 国家重点基础研究发展计划项目——南海典型岛礁吹填海岸生态系统恢复与构建(2017YFC0506301); 国家自然科学基金项目——底质生态位竞争对西沙群岛造礁石珊瑚恢复的影响机理(41676150)和营养盐输入对海南岛东部沿岸典型造礁石珊瑚全共生体的影响(41876192)

作者简介: 黄 晖(1969-), 女, 研究员, 博士, 主要从事珊瑚生物学与珊瑚礁生态学等方面研究. E-mail: huanghui@scsio.ac.cn

* **通讯作者:** 俞晓磊(1995-), 男, 硕士研究生, 主要从事珊瑚生物学方面研究. E-mail: yuxiaolei17@mails.ucas.ac.cn

(高 峻编辑)

波浪、光照、潮位和大气过程等)制约着珊瑚的生长和发育,为此珊瑚形成了与物理环境相适应的营养调节机制^[6]。造礁石珊瑚的混合营养方式是其维持正常生命活动的基础,而其营养方式对环境变化的适应性则维持了珊瑚礁生态系统生产力和生物多样性。因此,加深造礁石珊瑚营养方式的认识是开展珊瑚生物学各项研究的基础。

在全球气候变化的背景下,世界范围内的珊瑚礁生态系统遭受了不同程度的破坏,造礁石珊瑚 2 种营养方式对环境变化的响应与适应性日渐成为了人们关注的热点之一。我们通过分析造礁石珊瑚自养和异养的机理与过程,总结了对造礁石珊瑚的 2 种营养方式产生影响的各类因素,并讨论了造礁石珊瑚的营养方式对环境变化的适应能力。以期在全球气候变化背景下,为深入开展造礁石珊瑚光合自养和异养营养方面或珊瑚生物与生理学方面的研究提供参考资料。

1 造礁石珊瑚的营养方式

1.1 光合自养

在 20 世纪 30 年代,Yonge^[7]和 Kawaguti^[8]率先开展对造礁石珊瑚光合和呼吸作用的研究,他们证实了珊瑚和陆地植物一样拥有极高的光合作用活性。随着科学家对虫黄藻的发现,人们才认识到珊瑚的光合作用活性来自与之共生的虫黄藻。目前人们普遍认为光合作用是珊瑚-虫黄藻共生体系的基本特征^[9]。虫黄藻的光合自养是造礁石珊瑚获得能量的主要来源。

虫黄藻是典型的 C₃ 植物^[10],催化其暗反应的关键酶为 II 型核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubi-sco)^[11],其进行光合作用暗反应的主要中间产物是 3-磷酸甘油酸和磷酸盐酯^[12],而其光合作用的终产物主要包括葡萄糖、甘油、丙氨酸、天冬氨酸、谷氨酸、甘氨酸、丝氨酸以及多种脂类等^[2,13]。通常虫黄藻提供给宿主珊瑚的物质主要包括小分子的碳水化合物、甘油、葡萄糖、脂质以及少量的蛋白质组份和氨基酸^[2,14]。此外,虫黄藻还可能提供给宿主少量维生素以及其他宿主本身无法合成的生命活动所需物质^[2]。而宿主珊瑚则为虫黄藻提供了保护和居所,并为虫黄藻提供了如二氧化碳、磷酸盐、硝酸盐等可供其生长以及光合作用的物质。甘油和葡萄糖是虫黄藻提供给宿主珊瑚的最主要物质:甘油能够用于合成珊瑚组织中的脂肪,主要分泌到细胞外;葡萄糖能够为珊瑚提供生命活动所需的能量,主要停留在细胞内^[13,15]。

虫黄藻可提供给宿主珊瑚的部分有机物质富含能量,但缺乏珊瑚生长所需的氮和磷^[16]。以生命活动必需的蛋白质为例,合成蛋白质所需的氨基酸只有小部分是虫黄藻提供,而且虫黄藻提供的氨基酸以非必须氨基酸(丙氨酸、谷氨酸等)为主^[13,17-18]。

1.2 异养营养

人们对造礁石珊瑚异养营养的了解同样起始于 20 世纪 30 年代,Yonge 和 Nicholls 首次发现造礁石珊瑚的异养营养^[19];至 20 世纪 70 年代,人们确信许多种类的造礁石珊瑚都是具有较强的异养营养能力^[20-23];虽然人们对珊瑚的异养营养比先前有了更全面的了解,但仍然不及对珊瑚光合自养的认识深入。除了获得日常代谢所需的碳,造礁石珊瑚还能通过异养营养获取氮、磷和其他营养物质。作为食性广泛的消费者、食碎屑者和溶解有机碳清除者^[24],造礁石珊瑚能够异养利用的物质包括各类浮游生物、溶解有机物和颗粒有机物等^[5]。

依靠触手和黏液对浮游生物的捕捉是造礁石珊瑚异养营养的主要方式。造礁石珊瑚被认为是贪婪的浮游动物捕食者,且更倾向于捕食游泳能力较弱的浮游动物,单个珊瑚虫在 1 h 内平均能够捕获 0.5~2 个浮游动物^[22],且能够吞下体积数倍于珊瑚虫口器大小的猎物^[2]。珊瑚可摄食的浮游动物种类繁多,其中以数量大、分布广的桡足类最为常见^[25]。此外,造礁石珊瑚也能够捕食包括细菌、蓝藻、鞭毛虫和纤毛虫在内的多种微型或小型浮游生物^[26]。

对溶解有机物的渗透利用是造礁石珊瑚异养营养的一种重要方式。珊瑚对溶解有机物的吸收受光照激发,因此珊瑚对溶解有机物的利用具有一定的周期性^[2]。利用¹⁴C 同位素示踪法,研究人员已经证实珊瑚能够从海水环境中获取的溶解有机物包括葡萄糖、可溶性游离氨基酸和其他有机酸(苹果酸和延胡索酸)等^[2,27-29]。

珊瑚礁表层的颗粒有机物包括细菌、原生动物、间隙无脊椎动物、微藻、微生物分泌物和碎屑有机质等^[30],这些也都能成为造礁石珊瑚的食物来源。此外,珊瑚(尤其是近岸较浑浊海域内的造礁石珊瑚)能够以悬浮或沉降在沉积物中的颗粒物为食,这种颗粒物的主要成分是海洋生物死亡后分解形成的颗粒物以及它们的粪便^[31-32]。

此外,与造礁石珊瑚共生的虫黄藻也是珊瑚的异养营养来源之一,当珊瑚虫体内的虫黄藻老化后,可在珊瑚体内分解,经肠系膜消化后产生的糖类、脂肪以及富含氮、磷的蛋白质和氨基酸等,都能被宿主珊瑚利用^[33-34]。

2 环境变化对造礁石珊瑚营养方式的影响

2.1 光 照

光照是调控虫黄藻光合速率的关键因子^[35]。造礁石珊瑚虽然能够通过异养捕食获得食物,但仍然无法在真光层以外的海域内生存,在完全黑暗的情况下,造礁石珊瑚会失去虫黄藻并最终死亡^[2],因此,光照对造礁石珊瑚的生存至关重要。

适当的光照强度为虫黄藻的光合作用提供了能量来源。光照强度过高会抑制虫黄藻的光合作用^[36],由高温导致的珊瑚白化通常与过强的光照辐射密切相关^[37]。在低光照强度的条件下,虫黄藻则通过增加叶绿素含量及类囊体膜面积的方式,增加其对有限光能的吸收^[38]。Titlyanov 等将造礁石珊瑚的光合作用按照光照强度分成了 3 个类型:1)强光适应型,即 $>70\%$ 光合有效辐射(PARs);2)中等光照适应型,即 $10\% \sim 50\%$ PARs;3)弱光适应型,即 $<5\%$ PARs;每一种类型的珊瑚都有其特定的光照适应机制^[39]。实验室内昼夜交替实验(12 h 光照:12 h 黑暗)的结果表明:在 Schott KL1500 卤素冷光源的光照条件下,扁脑珊瑚(*Favia* sp.)和鹿角珊瑚(*Acropora* sp.)组织内的含氧量可达到环境中的 250% ;而在黑暗条件下,其组织内的含氧量骤降至环境中的 2% ,由光照条件转至黑暗条件 10 min 后,组织内的 pH 值由 8.5 降至 7.3^[40]。通过对不同珊瑚有效光量子产量 F_v/F_m 比值的监测,发现 F_v/F_m 比值与太阳辐射的相关性高于与温度的相关性,并且发现当光合有效辐射强度 $<250 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$ 时,虫黄藻的有效光量子产量 F_v/F_m 随着光强增强而增强,超过这一辐射强度时,虫黄藻的 F_v/F_m 比值迅速降低^[37]。

光照对造礁石珊瑚的异养营养也会产生影响。随着光照强度的增加,柱状珊瑚(*Stylophora pistillata*)对纤毛虫的捕食能力随之下降;而在黑暗条件下,其对纤毛虫的捕食能力可达到光照条件下的 2 倍^[41]。同样,光照的减弱能够刺激珊瑚进行异养捕食^[42-43]。光照辐射随着深度的增加而降低,鹿角杯形珊瑚(*Pocillopora damicornis*)以及 2 种牡丹珊瑚(*Pavona clavus*, *P. gigantea*)的异养活性随水深的增加而增加^[44]。基本上,造礁石珊瑚的异养活性与光照成负相关,与水深成正相关。

2.2 温 度

温度是影响虫黄藻光合效率和珊瑚异养营养的另一个重要环境因子。造礁石珊瑚通常生活在热带、亚热带或有暖流经过的温带海域,当温度持续低于 $15\text{ }^\circ\text{C}$ 时,珊瑚与虫黄藻的共生关系就会遭到破坏,最终导致珊瑚死亡^[2];而在高温条件下,虫黄藻光合系统出现较大破坏,虫黄藻的光系统 II (PS II) 反应中心受到损害,导致光抑制,最终造成珊瑚白化^[45]。相比于其他季节,羽状鹿角珊瑚(*A. downingi*)的光合自养能力在高温的夏季更低,其光合作用产能无法满足珊瑚机体的正常代谢需求^[46]。研究表明,当水温超过 $31\text{ }^\circ\text{C}$ 时,

Mussismilia harttii 便会遭受不可逆的损伤甚至死亡,当水温达到 33~35 °C 时,虫黄藻光系统 II (PS II) 遭到损害, F_v/F_m 比值下降,同时珊瑚对这一损害的修复能力下降^[47]。另有研究表明,相比于正常情况下,高温胁迫使得光合作用产生的碳大量聚集于虫黄藻体内,导致共生体之间碳的传输速率大幅下降^[48]。而低温则导致了指状蔷薇珊瑚(*Montipora digitata*)的 F_v/F_m 比值下降、虫黄藻数目下降以及光合色素的浓度发生变化,这通过作用于其他环境压力间接地对珊瑚产生更严重的影响^[49]。

在高温条件下,造礁石珊瑚会失去虫黄藻而丧失自养能力。研究发现,在高温胁迫诱导的珊瑚白化条件下,蔷薇珊瑚(*M. capitata*)的异养捕食能力大大增强^[50]。还有研究也表明高温胁迫能够促进叉状滨珊瑚(*Porites furcata*)的异养捕食^[43]。所以说,高温和低温都会抑制造礁石珊瑚的光合自养,而在这种温度胁迫的情况下,造礁石珊瑚可能通过增加异养摄食抵抗温度胁迫带来的不利影响。

2.3 营养盐

造礁石珊瑚通常生活在无机营养盐含量较低的海域,其范围通常为硝酸盐 $0.1\sim 0.5\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$,铵盐 $0.2\sim 0.5\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$,磷酸盐 $<0.3\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ^[51]。目前,人们广泛认为高营养盐不利于造礁石珊瑚的生长。造礁石珊瑚共生藻光合效率在高营养盐浓度条件下将受到抑制^[52],其原因主要为 1) 高营养导致藻类大量繁殖,水体浑浊度增加,虫黄藻光合作用效率下降^[53]; 2) 高营养促使虫黄藻大量繁殖,使得大多数的光合作用产物被用于虫黄藻自身的生长和繁殖^[54]。

目前仅有关于高营养盐浓度对造礁石珊瑚光合自养影响的研究,尚未有人开展营养盐的变化对造礁石珊瑚异养营养影响的研究。有实验研究发现,培养体系中铵盐和磷酸盐的增加会导致柱状珊瑚(*S. pistillata*)虫黄藻光合作用显著下降,一周的高营养处理便可导致珊瑚的生长速率至少降低 10%^[55]。时翔等研究发现,佳丽鹿角珊瑚(*A. pulchra*)和多孔鹿角珊瑚(*A. millepora*)最大可以忍受 $30\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的磷酸盐浓度,且在耐受范围内虫黄藻 F_v/F_m 比值和虫黄藻密度随着磷酸盐浓度的不断增高显著下降^[56]。富营养化抑制了造礁石珊瑚的光合自养,而其对造礁石珊瑚异养营养的影响还有待进一步的探究。

2.4 潮汐与水流

潮汐运动与众多环境因子相关,如退潮会增加珊瑚受到的太阳辐射,使海水温度升高,加快海气交换速率,从而影响溶解氧和 CO_2 分压等参数。因此潮位与珊瑚共生藻自养速率呈正相关,潮位越高,虫黄藻光合作用受到的光抑制程度越低^[35]。

作为被动滤食者,珊瑚的摄食依赖于周围水流对食物的带动作用,因此水流也是影响造礁石珊瑚异养营养的重要因素^[57]。不同类型的水流以及水流速度的变化都会对珊瑚的异养造成影响,这种影响通常源于珊瑚捕食能力、食物密度和食物逃脱能力的改变^[58]。研究表明,上升流区域的造礁珊瑚异养营养速率较低^[45]。珊瑚能够通过自身形态的改变适应不同水流速度,从而满足捕食的需求^[59]。因此,潮汐和水流是制约造礁石珊瑚光合自养以及异养营养的重要因素,其日夜波动也决定了造礁石珊瑚 2 种营养方式在日夜间的变化与能量配比。

2.5 CO_2 质量浓度

当 CO_2 质量浓度达到 $1\ 021\sim 1\ 375\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$,且海水温度为 28~29 °C 时,中间鹿角珊瑚(*A. intermedia*)的生产力增加 30%^[60],这可能是因为 CO_2 质量浓度的增加改变了海水中的碳酸盐体系,从而改变整个珊瑚共生体的化学环境,继而影响了珊瑚共生体的新陈代谢^[35]。其他研究也证实了珊瑚的实际光量子产量与 CO_2 质量浓度成正比,水体 CO_2 质量浓度为 $1\ 277\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时珊瑚的总体光合自养效率和共生藻数目均达到最大值^[61]。

CO_2 质量浓度的变化也会影响造礁石珊瑚的异养营养。Smith 等研究表明,在喂食相同质量和数量浮游动物的条件下,pH 的降低导致了丛生盔形珊瑚(*Galaxea fascicularis*)异养捕食能力下降 64.3%~79.2%^[62]。

CO₂ 质量浓度的适量增加可促进造礁石珊瑚的光合自养,但却抑制了其对于浮游生物的捕食能力。目前实验室内的研究已经探讨了 CO₂ 质量浓度的增加可能对造礁石珊瑚 2 种营养方式产生的影响,对于研究海洋酸化背景下造礁石珊瑚的营养方式具有重要意义。

2.6 食物密度和种类

造礁石珊瑚的异养营养受到食物密度影响。牡丹珊瑚(*P. gigantea*)和鹿角杯形珊瑚(*P. damicornis*)的异养捕食与浮游动物(200~400 μm 粒径范围内)的密度密切相关^[63]。在 1~30 mg·L⁻¹ 的悬浮物质量浓度范围内,珊瑚的异养速率与食物密度成正比,而过高的食物密度反而会降低珊瑚的异养速率^[31,64]。

食物的种类也会对造礁石珊瑚的异养捕食产生影响。造礁石珊瑚的摄食受到了食物种类的影响^[65]。以卤虫(*Artemia salina*)喂养的蜂巢珊瑚(*Favia fragum*)和柔枝鹿角珊瑚(*A. tenuis*)比用其他食物喂养的珊瑚生长速率更快,幼体的存活率更高^[66]。因此,合适的食物密度和食物种类是造礁石珊瑚异养捕食的基础,这对于造礁石珊瑚的养殖也具有重要意义,而其在野外对于食物的选择性机理仍有待进一步探究。

3 造礁石珊瑚营养方式对环境变化的适应性

光合作用是石珊瑚-虫黄藻共生体系的基本特征,光合自养被认为是珊瑚的基本食物来源。虫黄藻的光合产物大部分被输送至宿主珊瑚,其主要成分是富含碳的有机物,主要用于珊瑚的呼吸作用以及黏液的生成,并且维持珊瑚正常的能量消耗^[67]。而虫黄藻光合作用的产物缺乏氮、磷等生命活动必要元素,因此仅依靠虫黄藻的光合作用无法满足珊瑚生长与繁殖的要求^[39]。而通过对浮游生物、颗粒有机物和溶解有机物等的异养摄食,造礁石珊瑚能够获得碳、氮、磷等各种元素的补充^[22,28,68],从而满足自身生长与繁殖的要求。

最初,科学家们认为造礁石珊瑚的自养和异养是 2 套独立的营养模式,随着研究的深入研究人员才认识到造礁石珊瑚的 2 种营养方式是紧密相连的,而且发现当造礁石珊瑚遭受环境变化的压力后,这 2 种营养方式还能够互相补充。虫黄藻的光合作用产物是造礁石珊瑚能量的主要来源,而对于异养营养在造礁石珊瑚能量收支过程中的重要性则存在较大争议。在 20 世纪 70 年代,学者们认为异养营养仅为珊瑚提供一小部分的能量来源^[69],后来有研究发现异养营养能够为珊瑚提供至多 70% 的能量来源^[70],甚至有学者认为异养营养能够满足一些正处于恢复阶段的白化珊瑚超过 100% 的能量需求^[51]。随着研究的不断深入,异养营养对于造礁石珊瑚能量收支的贡献正在受到越来越多的关注。

造礁石珊瑚营养方式对环境变化的适应性,是其能够在环境复杂的热带和亚热带海域生存的基础。通过同位素质量平衡法,阐明了珊瑚体内脂肪酸的主要来源是虫黄藻的光合产物,而异养营养则为珊瑚提供了生命活动所必须的 ω-3 脂肪酸^[71]。通过对处于恢复阶段的白化珊瑚脂肪来源的追踪,发现随着珊瑚健康状况的改善,珊瑚体内的脂质也从异养来源逐渐过渡为自养来源^[72]。Gustafsson 等建立了非白化状态下珊瑚-虫黄藻共生体系主要代谢和生理功能能量收支的数值模型,验证了珊瑚在不同光照条件和氮来源的情况下自养营养和异养营养的配比情况,结果表明:在低食物、高溶解性无机氮的条件下,通过虫黄藻光合作用产物向宿主的输送,珊瑚能够健康生长;而在无光、弱光或是虫黄藻大量死亡的情况下,提高食物来源的氮输入仍然能够保证珊瑚的存活^[73]。

不同造礁石珊瑚的营养方式对环境变化的适应性也不同。Anthony 等通过向培养体系中加入悬浮颗粒物(Suspended Particulate Matter, SPM),探讨了 2 种造礁石珊瑚营养方式对 SPM 的适应性,发现 SPM 的添加能够使网状菊花珊瑚(*Goniastrea retiformis*)异养摄食的速率提升超过 2 倍,其对于 SPM 的摄食能够补偿 35%~47% 光合自养的损失;而细柱滨珊瑚(*P. cylindrica*)对 SPM 的摄食能力仅为网状菊花珊瑚(*G. retiformis*)的 12.5%~25.0%,其对于 SPM 的异养摄食无法弥补由光照减弱导致的自养输入的降低^[68]。Mia 等以温带石珊瑚 *Cladocora caespitosa* 为研究对象,发现在长期弱光的条件下,这种珊瑚通过增加异养捕食所获得的能量与减少的光合自养所对应的能量是相当的;并且发现在弱光条件下,其异养捕食获

得的营养主要用于骨骼的合成,而在强光条件下,其异养捕食获得的营养主要用于组织的生长^[74]。

自养营养和异养营养对造礁石珊瑚所需能量贡献的占比取决于其本身的健康状况以及周围的环境状况:健康的造礁石珊瑚通过异养营养获得的能量占日常代谢所需的比例通常较低,在一些光照等环境条件优良的浅水海域,光合自养几乎能够满足造礁石珊瑚日常生长代谢所需的全部能量^[75];而在白化过程中,由于虫黄藻的丧失以及光合色素的破坏抑制了造礁石珊瑚的自养营养,或者在一些环境条件较差的深水区和浑水区中,异养营养则可成为造礁石珊瑚获得营养的主要方式^[16,76]。因此 2 种营养方式对造礁石珊瑚的生长都至关重要,仅仅通过自养营养或异养营养都难以支持造礁石珊瑚的生长。总而言之,在环境适宜的条件下,光合自养是健康造礁石珊瑚的主要营养方式;当珊瑚自养营养的输入受到限制时,异养营养能够在一定程度上弥补其营养缺失,甚至可能成为珊瑚的主要营养方式。

4 展 望

通过对造礁石珊瑚的光合自养和异养营养进行系统的分析,归纳了光照、温度、营养盐、潮汐与水流、CO₂ 质量浓度以及食物的密度和种类等因素对这 2 种营养方式的影响。在此基础上,讨论了造礁石珊瑚的 2 种营养方式对环境变化的适应性,认为在环境适宜的条件下光合自养是健康造礁石珊瑚的主要营养方式,而异养营养则是造礁石珊瑚在遇到环境胁迫时获得营养的一种补充手段。

虽然造礁石珊瑚 2 种营养方式对环境变化的响应与适应性的研究已有不少成果,但总体来说相关研究仍处于起步阶段,还有诸多问题亟待研究人员的深入探索,主要包括:

1) 归纳各类因素对造礁石珊瑚 2 种营养方式的影响。由于影响造礁石珊瑚光合自养和异养营养的因素多而复杂,物种特异性明显。因此,对这些因素系统归纳的难度较大,应将其作为长期的研究目标,逐一甄选出影响不同地区、不同种类造礁石珊瑚中 2 种营养方式的各类因素,为进一步研究环境变化压力下珊瑚的营养方式提供基础。

2) 深入研究造礁石珊瑚的异养营养方式的规律与环境适应性。相比于光合自养,人们对于造礁石珊瑚异养营养的了解还很缺乏。阐明珊瑚异养营养的规律和环境适应性,对于研究珊瑚生理学方面大有裨益。对这一主题的研究能够更好地解释在环境变化下珊瑚异养营养发挥作用的过程和机理。

3) 厘清造礁石珊瑚光合自养与异养营养之间的关系和协调模式。造礁石珊瑚 2 种营养方式的联系紧密而又具有复杂的协调性,对这 2 种营养方式关系的研究是造礁石珊瑚营养模式的关键。还应加强这 2 种营养方式协调模式的研究,深入解析其中包含的生理和生化过程及其调控机制,从而为研究珊瑚对环境变化压力的适应性提供研究基础。

参考文献(References):

- [1] ZOU R L. Fauna Sinica, Coelenterata, Anthozoa, Scleractinia, Hermatypiccorals[M]. Beijing: Science Press, 2001. 邹仁林. 中国动物志, 腔肠动物门, 珊瑚虫纲, 石珊瑚目, 造礁石珊瑚[M]. 北京: 科学出版社, 2001.
- [2] TITLYANOV E A, TITLYANOVA T V. Reef-building corals—symbiotic autotrophic organisms: 1. general structure, feeding pattern, and light-dependent distribution in the shelf[J]. Russian Journal of Marine Biology, 2002, 28(1): 1-15.
- [3] MUSCATINE L, PORTER J W. Reef corals: mutualistic symbioses adapted to nutrient-poor environments[J]. Bioscience, 1977, 27(7): 454-460.
- [4] ANDREW H B, RANJEET B, PETER J R, et al. Coral bleaching: the role of the host[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2009, 24(1): 16-20.
- [5] HOULBREQUE F, FERRIERPAGES C. Heterotrophy in tropical scleractinian corals[J]. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 2010, 84(1): 1-17.
- [6] ZHAO W D, SONG J M, LI P C, et al. Cooperation model of nutrition processes in coral reef ecosystem[J]. Bulletin of National Natural Science Foundation of China, 2001, 15(1): 32-35. 赵卫东, 宋金明, 李鹏程, 等. 珊瑚礁生态系的协同营养模式[J]. 中国科学基金,

- 2001, 15(1): 32-35.
- [7] YONGE C M. Studies on the physiology of corals—I. feeding mechanisms and food; great barrier reef exped[J]. Scientific Reports, 1930, 1: 14-57.
- [8] KAWAGUTI S. On the physiology of reef corals—I. on the oxygen exchanges of reef corals[J]. Palao Tropical Biological Station Studies, 1937, 1: 187-198.
- [9] SIMON K D, DENIS A, VIRGINIA M. Cell biology of cnidarian-dinoflagellatesymbiosis[J]. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 2012, 76(2): 229-261.
- [10] STREAMER M, MCNEIL Y R, YELLOWLEES D. Photosynthetic carbon dioxide fixation in zooxanthellae[J]. Marine Biology, 1993, 115(2): 195-198.
- [11] WHITNEY S. Evidence that some dinoflagellates contain a Ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase related to that of the α -proteobacteria[J]. Royal Society Proceedings B: Biological Sciences, 1995, 259(1356): 271-275.
- [12] BIL K Y, KOLMAKOV P V, MUSCATINE L. Photosynthetic products of zooxanthellae of the reef-building corals *Stylophora pistillata* and *Seriatopora coliendrum* from different depths of the Seychelles Islands[J]. Atoll Research Bulletin, 1992, 377: 1-8.
- [13] MUSCATINE L, CERNICHIARI E. Assimilation of photosynthetic products of zooxanthellae by a reef coral[J]. Biological Bulletin, 1969, 137(3): 506.
- [14] BENSON A A, PATTON J S, ABRAHAM S. Energy exchange in coral reef ecosystems[J]. Atoll Research Bulletin, 1978, 220(5): 33-54.
- [15] SCHMITZ K, KREMER B P. Carbon fixation and analysis of assimilates in a coral-dinoflagellate symbiosis[J]. Marine Biology, 1977, 42(4): 305-313.
- [16] FALKOWSKI P G, DUBINSKY Z, MUSCATINE L, et al. Light and the Bioenergetics of a symbiotic coral[J]. Bioscience, 1984, 34(11): 705-709.
- [17] LEWIS D H, SMITH D C. The autotrophic nutrition of symbiotic marine coelenterates with special reference to hermatypic corals—I. movement of photosynthetic products between the symbionts[J]. Proceedings of the Royal Society of London, 1971, 178(1050): 111-129.
- [18] FITZGERALD L M, SZMANT A M. Biosynthesis of 'essential' amino acids by scleractiniancorals[J]. Biochemical Journal, 1997, 322(1): 213-221.
- [19] YONGE C M, NICHOLLS A G. Studies on the physiology of corals—IV. the structure, distribution and physiology of the zooxanthellae [J]. Scientific Reports, 1931(1): 135-176.
- [20] MUSCATINE L. Nutrition of corals[M]// Biology and geology of coral reefs. London: Academic Press, 1973: 77-115.
- [21] WELLINGTON G M. An experimental analysis of the effects of light and zooplankton on coral zonation[J]. Oecologia, 1982, 52(3): 311-320.
- [22] SEBENS K P, VANDERSALL K S, SAVINA L A, et al. Zooplankton capture by two scleractinian corals, *Madracis mirabilis* and *Montastrea cavernosa*, in a field enclosure[J]. Marine Biology, 1996, 127(2): 303-317.
- [23] GROTTOLI A G. Effect of light and brine shrimp on skeletal $\delta^{13}\text{C}$ in the Hawaiian coral *Porites compressa*: a tank experiment[J]. Geochimica et Cosmochimica Acta, 2002, 66(11): 1955-1967.
- [24] GOREAU T F, GOREAU N I, YONGE C M. Reef corals: autotrophs or heterotrophs?[J]. Biological Bulletin, 1971, 141(2): 247-260.
- [25] YANG Y C Q, HONG W T, WANG S H. Progress of heterophic studies on symbiotic corals[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2017, 28(12): 4143-4149. 杨阳楚翘, 洪文霆, 王淑红. 共生珊瑚异养营养研究进展[J]. 应用生态学报, 2017, 28(12): 4143-4149.
- [26] SOROKIN Y. On the role of microflora in the metabolism and productivity of the Hawaiian reef[J]. Oceanologia, 1973, 13: 321-326.
- [27] GROVER R, MAGUER J F, ALLEMAND D, et al. Urea uptake by the scleractinian coral *Stylophora pistillata*[J]. Journal of Experimental Marine Biology & Ecology, 2006, 332(2): 216-225.
- [28] GROVER R, MAGUER J F, ALLEMAND D, et al. Uptake of dissolved free amino acids (DFAA) by the scleractinian coral *Stylophora pistillata*[J]. Journal of Experimental Biology, 2008, 211(6): 860-865.
- [29] FERRIER M D. Net uptake of dissolved free amino acids by four scleractinian corals[J]. Coral Reefs, 1991, 10(4): 183-187.
- [30] LOPEZ G R, LEVINTON J S. Ecology of deposit-feeding animals in marine sediments[J]. Quarterly Review of Biology, 1987, 62(3): 235-260.
- [31] ANTHONY K P. Coral suspension feeding on fine particulate matter[J]. Journal of Experimental Marine Biology & Ecology, 1999, 232(1): 85-106.
- [32] ANTHONY K P. Enhanced particle-feeding capacity of corals on turbid reefs (Great Barrier Reef, Australia)[J]. Coral Reefs, 2000, 19

- (1): 59-67.
- [33] TITLYANOV E A, TITLYANOVA T V, LOYA Y, et al. Degradation and proliferation of zooxanthellae in planulae of the hermatypic coral *Stylophora pistillata*[J]. *Marine Biology*, 1998, 130(3): 471-477.
- [34] TITLYANOV E A, TITLYANOVA T V, LELEKIN V, et al. Degradation of zooxanthellae and regulation of their density in hermatypic corals[J]. *Marine Ecology Progress*, 1996, 139(1-3): 167-178.
- [35] ZHOU J, SHI Q, YU K F. Exploration of factors that influence photosynthetic efficiency of symbiotic zooxanthellae of scleractinian corals in Sanya fringing reef[J]. *Journal of Tropical Oceanography*, 2014, 33(1): 81-89. 周洁, 施祺, 余克服. 三亚造礁石珊瑚虫黄藻光合作用效率的日周期及其调控因素[J]. *热带海洋学报*, 2014, 33(1): 81-89.
- [36] TORRESPEREZ J L, ARMSTRONG R A. Effects of UV radiation on the growth, photosynthetic and photoprotective components, and reproduction of the Caribbean shallow-water coral *Porites furcata*[J]. *Coral Reefs*, 2012, 31(4): 1077-1091.
- [37] HUANG L Y, YU K F, SHI Q, et al. Diurnal variations of photosynthetic efficiency of symbiotic algae of reef-building corals in a Sanya fringing reef[J]. *Journal of Tropical Oceanography*, 2011, 30(2): 46-50. 黄玲英, 余克服, 施祺, 等. 三亚造礁石珊瑚虫黄藻光合作用效率的日变化规律[J]. *热带海洋学报*, 2011, 30(2): 46-50.
- [38] STAMBLER N. Effects of light intensity and ammonium enrichment on the hermatypic coral *Stylophora pistillata* and its zooxanthellae[J]. *Symbiosis*, 1998, 24(1): 127-146.
- [39] TITLYANOV E T, TITLYANOVA T V. Reef-building corals—Symbiotic autotrophic organisms—2. pathways and mechanisms of adaptation to light[J]. *Russian Journal of Marine Biology*, 2002, 28(1): 16-31.
- [40] KUHL M, COHEN Y, DALSGAARD T, et al. Microenvironment and photosynthesis of zooxanthellae in scleractinian corals studied with microsensors for O₂, pH and light[J]. *Marine Ecology Progress*, 1995, 117(1-3): 159-172.
- [41] FERRIERPAGES C, ALLEMAND D, GATTUSO J P, et al. Microheterotrophy in the zooxanthellate coral *Stylophora pistillata*: effects of light and ciliate density[J]. *Limnology & Oceanography*, 1998, 43(7): 1639-1648.
- [42] TITLYANOV E T, LELEKIN V A, DUBINSKY Z. Autotrophy and predation in the hermatypic coral *Stylophora pistillata* in different light habitats[J]. *Symbiosis*, 2000, 29(3): 263-281.
- [43] SEEMANN J, CARBALLOBOLANOS R, BERRY K, et al. Importance of heterotrophic adaptations of corals to maintain energy reserves[J]. *RSC Advances*, 2012, 2(27): 10306-10309.
- [44] PALARDY J E, GROTTOLI A G, MATTHEWS K A. Effects of upwelling, depth, morphology and polyp size on feeding in three species of Panamanian corals[J]. *Marine Ecology Progress*, 2005, 300(1): 79-89.
- [45] LI X B, HUANG H, FU Q, et al. Effects of temperature on bleaching of *Acropora nasuta*[J]. *Journal of Tropical Oceanography*, 2006, 25(6): 58-62. 李秀保, 黄晖, 符曲, 等. 鼻形鹿角珊瑚对不同温度的响应及白化研究[J]. *热带海洋学报*, 2006, 25(6): 58-62.
- [46] SAMIEI J V, SALEH A, MEHDINIA A, et al. Photosynthetic response of Persian Gulf acroporid corals to summer versus winter temperature deviations[J]. *Peerj*, 2015, 3: e1062.
- [47] WINTER A P M, CHALOUB R M, DURATE G A S, et al. Photosynthetic responses of corals *Mussismilia harttii* (Verrill, 1867) from turbid waters to changes in temperature and presence/absence of light[J]. *Brazilian Journal of Oceanography*, 2016, 64(3): 203-216.
- [48] TREMBLAY P, GORI A, MAGUER J F, et al. Heterotrophy promotes the re-establishment of photosynthate translocation in a symbiotic coral after heat stress[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 38112.
- [49] TRACEY S, DENNISON W C, HOEGHGULDBERG O H. Photosynthetic responses of the coral *Montipora digitata* to cold temperature stress[J]. *Marine Ecology Progress*, 2003, 248(1): 85-97.
- [50] GROTTOLI A G, RODRIGUES L J, PALARDY J E. Heterotrophic plasticity and resilience in bleached corals[J]. *Nature*, 2006, 440(7088): 1186-1189.
- [51] FURNAS M J. Nutrient status and trends in waters of the Great Barrier Reef Marine Park[C]//Proceedings of the workshop held at James Cook University of North Queensland. Townsville: AIMS Public Publications, 1991.
- [52] LEI X M, HUANG H, WANG H J, et al. Study on the responses of the symbiotic zooxanthellae of hermatypic coral to eutrophication[J]. *Marine Science Bulletin*, 2009, 28(1): 43-49. 雷新明, 黄晖, 王华接, 等. 造礁石珊瑚共生藻对富营养的响应研究[J]. *海洋通报*, 2009, 28(1): 43-49.
- [53] RIEGL B, VELIMIROV B. How many damaged corals in Red Sea reef systems?—a quantitative survey[J]. *Hydrobiologia*, 1991, 216(1): 249-256.
- [54] MUSCATINE L, FALKOWSKI P G, DUBINSKY Z, et al. The effect of external nutrient resources on the population dynamics of zooxanthellae in a reef coral[J]. *Proceedings of the Royal Society of London*, 1989, 236(1284): 311-324.
- [55] FERRIERPAGES C, GATTUSO J P, DALLOT S, et al. Effect of nutrient enrichment on growth and photosynthesis of the zooxanthel-

- late coral *Stylophora pistillata*[J]. *Coral Reefs*, 2000, 19(2): 103-113.
- [56] SHI X, TAN Y H, HUANG L M, et al. Effects of phosphate stress on the photosynthesis of symbiotic algae on the hermatypic corals [J]. *Acta Ecology Sinica*, 2008, 28(6): 2581-2586. 时翔, 谭焯辉, 黄良民, 等. 磷酸盐胁迫对造礁石珊瑚共生虫黄藻光合作用的影响 [J]. *生态学报*, 2008, 28(6): 2581-2586.
- [57] SEBENS K P, HELMUTH B, CARRINGTON E, et al. Effects of water flow on growth and energetics of the scleractinian coral *Agaricia tenuifolia* in Belize[J]. *Coral Reefs*, 2003, 22(1): 35-47.
- [58] HEIDELBERG K B, SEBENS K P, PURCELL J E. Effects of prey escape behavior and water flow on prey capture by the scleractinian coral, *Meandrina meandrites*[C]// *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium*. Panama: BOUR Willian, 1997, 2: 1081-1086.
- [59] KAANDROP J A, LOWE C P, FRENKEL D, et al. Effect of nutrient diffusion and flow on coral morphology[J]. *Physical Review Letters*, 1996, 77(11): 2328-2331.
- [60] ANTHONY K R N, KLINE D I, DIAZPOLIDO G, et al. Ocean acidification causes bleaching and productivity loss in coral reef builders [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(45): 17442-17446.
- [61] ZHOU J. Experimental study on the impact of ocean acidification on photosynthesis efficiency of symbiotic zooxanthellae of corals[D]. Beijing: Graduate School of Chinese Academy of Sciences; University of Chinese Academy of Sciences, 2012. 周洁. 海洋酸化对海南三亚珊瑚共生虫黄藻密度和光合效率影响的实验研究[D]. 北京: 中国科学院研究生院; 中国科学院大学, 2012.
- [62] SMITH J N, STRAHL J, NOONAN S H C, et al. Reduced heterotrophy in the stony coral *Galaxea fascicularis* after life-long exposure to elevated carbon dioxide[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 27019.
- [63] PALARDY J E, GROTTOLI A G, MATTHEWS K A. Effect of naturally changing zooplankton concentrations on feeding rates of two coral species in the Eastern Pacific[J]. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 2006, 331(1): 99-107.
- [64] LEAL M C, NEJSTGAARD J C, CALADO R, et al. Molecular assessment of heterotrophy and prey digestion in zooxanthellate cnidarians[J]. *Molecular Ecology*, 2014, 23(15): 3838-3848.
- [65] LEWIS J. Experimental tests of suspension feeding in Atlantic reef corals[J]. *Marine Biology*, 1976, 36(2): 147-150.
- [66] PETERSEN D, WIETHEGER A, LATERVEER M. Influence of different food sources on the initial development of sexual recruits of reefbuilding corals in aquaculture[J]. *Aquaculture*, 2008, 277(3): 174-178.
- [67] MUSCATINE L. The role of symbiotic algae in carbon and energy flux in reef corals[J]. *Coral Reefs*, 1990, 25: 75-87.
- [68] ANTHONY K R N, FABRICIUS K E. Shifting roles of heterotrophy and autotrophy in coral energetics under varying turbidity[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2000, 252(2): 221-253.
- [69] JOHANNES R E, COLES S L, KUENZEL N T. The role of zooplankton in the nutrition of some scleractinian corals[J]. *Limnology & Oceanography*, 1970, 15(4): 579-586.
- [70] HOULBREQUE F, FERRIERPAGES C. Heterotrophy in tropical scleractinian corals[J]. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2009, 84(1): 1-17.
- [71] TEECE M A, ESTES B, GELSLEICHTERE, et al. Heterotrophic and autotrophic assimilation of fatty acids by Scleractinian corals[J]. *Limnology & Oceanography*, 2011, 56(4): 1285-1296.
- [72] BAUMANN J, GROTTOLI A G, HUGHES A D, et al. Photoautotrophic and heterotrophic carbon in bleached and non-bleached coral lipid acquisition and storage[J]. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 2014, 461: 469-478.
- [73] GUSTAFSSON M S M, BAIRD M E, RALPH P J, et al. The interchangeability of autotrophic and heterotrophic nitrogen sources in Scleractinian coral symbiotic relationships: a numerical study[J]. *Ecological Modelling*, 2013, 250(Suppl.1): 183-194.
- [74] MIA H, RICCARDO R M, CHRISTINE F P. Co-variation between autotrophy and heterotrophy in the Mediterranean coral *Cladocora caespitosa*[J]. *Journal of Experimental Biology*, 2010, 213(14): 2399-2409.
- [75] MUSCATINE L, FALKOWSKI P, PORTER J W, et al. Fate of photosynthetic fixed carbon in light- and shade-adapted colonies of the symbiotic coral *Stylophora pistillata*[J]. *Proceedings of the Royal Society of London*, 1984, 222(1227): 181-202.
- [76] PALARDY J E, RODRIGUES L J, GROTTOLI A G. The importance of zooplankton to the daily metabolic carbon requirements of healthy and bleached corals at two depths[J]. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 2008, 367(2): 180-188.

Research Progress in the Effects of Environmental Changes on the Nutritional Patterns and Adaptability of the Scleractinian Corals

HUANG Hui^{1,2,3}, YU Xiao-lei^{1,3,4}, LEI Xin-ming^{1,3}, ZHANG Fang^{1,3,4}, LIAN Jian-sheng^{1,3}

(1. *Key Laboratory of Tropical Marine Bio-resources and Ecology, South China Sea Institute of Oceanology, CAS, Guangzhou 510301, China;*

2. *Tropical Marine Biological Research Station in Hainan, CAS, Sanya 572000, China;*

3. *Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Marine Biology, Guangzhou 510301, China;*

4. *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*)

Abstract: Scleractinian corals are the framework organisms of coral reef ecosystems, which can get nutrient support through a combination of autotrophic assimilation by zooxanthellae and heterotrophic assimilation by tentacle capture or mucus filtration, etc. Our paper first reviewed the processes and mechanism of autotrophy and heterotrophy in the scleractinian corals, then summarized the effects of light, temperature, nutrients, tide, currents, CO₂ level and food availability on those processes, and thirdly discussed the adaptability of two nutrition modes to environmental changes. Photoautotrophic nutrition plays a major role in healthy scleractinian corals under suitable environmental conditions; while heterotrophic nutrition can make up for its lack of nutrition to some extent, or might even become the main source of nutrition, when the inputs of photoautotrophic nutrition is limited. Generally speaking, the two nutritional patterns can show different responses to the changes of different environmental factors, and a mutual complementation exists between the two nutrition modes, allowing adaptation to environmental changes. Future research in this topic should include, the integration and induction of various environmental factors affecting two nutrient modes of the scleractinian corals; the regularity of heterotrophic nutrition of scleractinian corals and its environmental adaptability; the relationship and coordination model of two nutritional patterns of the scleractinian corals.

Key words: scleractinian corals; environmental changes; nutritional patterns; adaptability

Received: January 19, 2019