应用生态学报 2017年12月 第28卷 第12期 http://www.cjae.net
Chinese Journal of Applied Ecology, Dec. 2017, **28**(12): 4143-4149 DOI: 10.13287/j.1001-9332.201712.032

共生珊瑚异养营养研究进展

杨阳楚翘[1] 洪文霆[1] 王淑红[1*]
([1]集美大学水产学院,农业部东海海水健康养殖重点实验室, 福建厦门 361021)

摘 要 共生珊瑚的异养营养指有虫黄藻共生的珊瑚在同化作用过程中,除通过虫黄藻光合作用获取营养之外,还可以从外界环境中直接摄取现成的有机物,经消化吸收后转变为自身的组成物质或储存为能量.国内外异地养殖或繁育虫黄藻共生珊瑚的研究多集中在光照、水流、水质等条件对珊瑚生长的影响,对共生珊瑚异养营养需求与供应方面的关注较少.本文从共生珊瑚异养营养来源、影响共生珊瑚异养营养供应的因素以及研究手段等方面,对国内外研究进展进行了综述,探讨异养营养供应对共生珊瑚的意义.总的来说,目前共生珊瑚异养营养的研究尚处于起步阶段,不论是研究方法或者珊瑚选择摄食的内在机制,都需要深入探究.

关键词 共生珊瑚; 异养营养; 分子营养标记

Progress of heterotrophic studies on symbiotic corals. YANG Yang-chu-qiao[1], HONG Wen-ting[1], WANG Shu-hong[1*] ([1]*Ministry of Agriculture Key Laboratory of Healthy Mariculture for the East China Sea, College of Fishery, Jimei University, Xiamen* 361021, *Fujian, China*).

Abstract: Heterotrophy of zooxanthellae symbiotic corals refers to the nutrition directly coming from food absorption, not the nutrition obtained from photosynthesis. Most *ex situ* propagation of symbiotic corals focused on the effects of irradiation, flow rate and water quality on corals, few of them involved in the demand and supply of coral heterotrophic nutrition. This paper reviewed the significance of heterotrophic nutrient supply to symbiotic corals from the sources of coral heterotrophic nutrition, the factors affecting the supply of coral heterotrophic nutrient, and the methods of how to study the coral heterotrophy. In general, the research of coral heterotrophy is just at the beginning stage, and future studies should focus on the inherent mechanism of coral feeding selection and developing more effective research methods.

Key words: symbiotic coral; heterotrophic nutrition; molecular nutrition markers.

在生物分类上,珊瑚是指一群具有碳酸钙骨骼或骨针的刺细胞动物(Cnidaria).大多数珊瑚属于珊瑚虫纲[1],身体辐射对称,分为六放珊瑚亚纲和八放珊瑚亚纲.共生珊瑚(symbiotic coral)是指有虫黄藻共生的一类珊瑚,其营养方式十分复杂,既可以通过共生虫黄藻的光合作用(自养营养,autotrophy)获取营养,也可以依靠摄食水体中的有机物或浮游生物获取营养(异养营养,heterotrophy).尽管共生珊瑚通过自养营养的方式获得的能量可达到生物体所需总能量的50%~95%[2],但从本质上来说,珊瑚仍属异养动物,其有原始消化腔,且消化腔通常被隔膜分隔以增加消化和吸收的面积,具有摄食和消化的功能.

近年来由于全球气候变化与人类活动,珊瑚礁出现大范围的破损与衰退[3],珊瑚人工养殖的研究越来越受到重视.关于共生珊瑚的人工繁育,现有的研究多集中在光照[4-7]、水流[8-9]、水质[10-11]等条件对珊瑚生长的影响,对珊瑚异养营养需求与供应方面则较少关注.各海洋展馆以及海水水族爱好者在模拟珊瑚礁生态系统的构建与维护过程中,绝大多数的投入也用在照明和水环境稳态的维持,在珊瑚异养营养供应方面,则很少或几乎没有投入.在以异地繁育为目的珊瑚人工繁育生产实践中,加快珊瑚生长速度和增强珊瑚的抗逆性能是主要目标.因此,探究异养饵料供应对不同种类共生珊瑚生长的影响尤为重要.本文探讨了异养营养供应对共生珊瑚的

本文由厦门市海洋经济创新发展示范项目(16PZY002SF18)资助
This work was supported by the Demonstration of Marine Economy Innovative Development Project (16PZY002SF18).
2017-05-27 Received, 2017-09-06 Accepted.
* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shwang@jmu.edu.cn

意义,从影响珊瑚异养营养供应的因素、珊瑚异养营养来源以及珊瑚异养的研究手段等几个方面对国内外相关研究进展进行了综述,希望为今后珊瑚的异养营养研究提供参考,不断推进珊瑚人工繁育研究的脚步,为保护珊瑚礁生态系统做出贡献.

1 异养营养供应对共生珊瑚的意义

异养营养供应不仅是非共生珊瑚的营养来源,对有虫黄藻共生的珊瑚同样重要.首先,共生珊瑚必须通过摄食浮游动物、颗粒或溶解有机物(particulate or dissolved organic matter,POM 或 DOM),才能获得氮、磷和其他无法通过珊瑚共生藻光合作用提供的营养物质[12].此外,共生珊瑚自养与异养供应的动态平衡在其生长过程中也发挥着关键作用[13],当珊瑚遭受环境应激而导致虫黄藻丢失或光照不足以及水环境浑浊使珊瑚共生藻光合作用效率降低,自养营养输入受到影响时,异养营养就成为珊瑚获取营养物质的主要方式[14].Forsman 等[15]与 Leal 和 Ferrier-Pagès[14]研究发现,在珊瑚的自养能力受到一定影响时,自养提供的少量有机物会优先用于珊瑚虫与共生藻的呼吸消耗,而珊瑚生长所需要的能量则主要依赖异养.Titlyanov 等[16]发现,将萼柱珊瑚(*Stylophora pistillata*)置于低光强下并配合饵料投喂,可以观察到珊瑚共生藻持续稳定增多,且在不同程度的光照下,给珊瑚投喂饵料有助于其保持一定的呼吸速率.这表明萼柱珊瑚处于低光状态时,摄食浮游动物有助于维持自身能量代谢.Houlbrèque 和 Ferrier-Pagès[12]研究表明,萼柱珊瑚通过摄食,可以增加其组织蛋白浓度并通过增强钙化直接促进珊瑚生长.在原地或异地繁育珊瑚时,高温导致的珊瑚白化现象时有发生,进而降低珊瑚共生藻的光合作用效率,减少对宿主珊瑚的能量供应.加强饵料供给则在很大程度上可以补偿这种损害,提高珊瑚的存活率并有助于珊瑚从白化中恢复[17].此外,异养营养的供应对珊瑚的显色也有影响.珊瑚颜色源自所含色素或蛋白质,通过对光的反射、衍射或吸收而呈现不同的颜色.虽然珊瑚颜色与共生虫黄藻密切相关,目前也发现了荧光蛋白、虾青素、类胡萝卜素、黑色素和眼色素等多种有助于珊瑚显色的物质[18].其中一些色素可以通过异养途径被珊瑚摄入,如珊瑚摄入类胡萝卜素后,会显出红色、橙色、橙黄色[19].众所周知,珊瑚绚丽的色彩是其观赏价值的重要体现,直接影响在海洋观赏贸易(marine ornamental trade,MOT)中的市场价位.因此,共生珊瑚异养营养的供应非常重要,不仅可为其提供必需生长元素,弥补光照不足时的能量供应,有助于从白化状态恢复,增强珊瑚的抗逆性能,还有助于珊瑚显色,提升其观赏价值.

2 珊瑚的异养营养来源

珊瑚成体营固着生活,主要依靠水流和水螅体的开合摄取悬浮在水体中的食物.水域生态系统中的颗粒悬浮物(suspended particulate matter,SPM)包括无机质粒、浮游植物、浮游动物、浮游细菌和腐质等,除无机质粒外,其余都可成为共生珊瑚异养营养的食物来源[20-21].

2.1 浮游动物

浮游动物是指漂浮的或游泳能力较弱的小型动物,是共生珊瑚的主要食物来源之一.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多见.作为海洋生态系统的重要组成部分,微型浮游动物具有比较独特的生态功能和作用.一方面,微型浮游动物可以通过摄食浮游植物来控制后者的生长趋势并调节水体中初级生产力的分布[22],另一方面,微型浮游动物作为珊瑚的饵料来源,繁殖速度比较快,且本身具有的漂浮或游泳能力使其更易被珊瑚摄食.Dubinsky 等[23]提出珊瑚通过摄食浮游动物获得的营养能用于珊瑚自身生长.Sorokin[24]研究发现,花群海葵(*Zoanthus sociatus*)和沙群海葵(*Palythoa caesia*)均对卤虫(*Artemia* sp.)无节幼体、臂尾轮虫(*Brachionus* sp.)以及海兔(*Aplisia* sp.)面盘幼虫等浮游动物有所摄食.Leal 等[25]用卤虫无节幼体与褶皱臂尾轮虫(*Brachionus plicatilis*)投喂枇杷珊瑚(*Oculina arbuscula*),检测到珊瑚对两种生物活饵料都有摄食现象,且不同饵料的消化时间有所不同.Farrant 等[26]在研究中观察到,菜花软珊瑚(*Capnella goboensis*)对不同食物存在摄食选择,虽然卤虫无节幼体、细菌及 DOM 均可被其摄食,但珊瑚水螅体会优先捕获靠近珊瑚的较小食物.Palardy 等[27]选择蔷薇珊瑚(*Montipora capitata*)、扁缩滨珊瑚(*Porites compressa*)和团块滨珊瑚(*Porites lobata*)的白化与非白化分支,用浮游动物(>50 μm)进行了投喂试验,将珊瑚的摄食率标准化为珊瑚无灰分干组织质量,以观测浮游动物作为饵料对珊瑚每日碳预算的贡献,并评估异养营养对动物呼吸的贡献,结果发现,珊瑚摄食浮游动物所获的能量占健康珊瑚每日代谢需求的46%,占白化珊瑚的147%.王尔栋等[28]用 SS 型轮虫与卤虫无节幼体作为生物活饵料投喂美丽鹿

角珊瑚(*Acropora formosa*)和佳丽鹿角珊瑚(*Acropora pulchra*),通过统计饵料投喂量和残余量,提出超小型轮虫与卤虫无节幼体是适合珊瑚异养的生物活饵料.

2.2　浮游植物

浮游植物指在水中营浮游生活的微小植物,通常指浮游藻类.浮游植物属于初级生产者,对珊瑚礁生态系统中的物质循环和能量流动皆有重要贡献[29].现有的研究认为,有些珊瑚不摄食浮游藻类,而有些珊瑚则对浮游藻类存在选择性摄食[21].已有研究发现,共生珊瑚对绿藻、金藻和硅藻等多种微型藻类存在摄食现象.Fabricius 等[30]研究了海鸡冠珊瑚(*Dendronephthya hemprichi*)对浮游植物的利用情况:采用荧光标记的方法证实海鸡冠珊瑚确实摄入了大量浮游微藻,且摄入的大部分微藻都能够被消化吸收.Leal 等[31]用红胞藻(*Rhodomonas marina*)、球等鞭金藻(*Isochrysis galbana*)、球形棕囊藻(*Phaeocystis globosa*)、微型海链藻(*Thalassiosira weissflogii*)和假微型海链藻(*Thalassiosira pseudonana*)5 种不同种类的微藻对褐异软珊瑚(*Heteroxenia fuscescens*)、软指珊瑚(*Sinularia flexibilis*)、猩红筒星珊瑚(*Tubastrea coccinea*)、蔓柱珊瑚、球牡丹珊瑚(*Pavona cactus*)和枇杷珊瑚 6 种不同类型的珊瑚进行了异养试验,运用分子营养标记的方法成功检测到了不同种珊瑚对多种微藻的差别性摄食情况,其中,软指珊瑚与蔓柱珊瑚中没有检测到微藻摄入的信号,球型棕囊藻在 6 种珊瑚中均未被检测到.因此提出珊瑚对微藻存在选择性摄食,且这种摄食选择性不是简单地取决于珊瑚的水螅体大小和微藻的分类学地位.Piccinetti 等[21]采用计算饵料清除率、组织石蜡切片、扫描电镜显微学观察及分子营养标记的方法相结合,检测到软指珊瑚对假微型海链藻存在摄食现象;而早前 Leal 等[31]研究认为,软指珊瑚对硅藻类不存在摄食现象.

2.3　颗粒或溶解有机物、细菌

共生珊瑚除了对微型浮游生物存在摄食现象,水体中的 POM、DOM 及细菌也是其食物来源.一般认为,水中沉积物有阻碍珊瑚生长和钙化,抑制珊瑚呼吸、摄食和光合作用等负面影响.但一些研究发现,部分珊瑚在生长过程中会吸收水体中的悬浮沉积物,因此沉积物也是珊瑚的食物来源之一.Rosenfeld 等[32]运用荧光标记的方法,发现有机物质从沉积物中转移到了多刺蕈珊瑚(*Fungia horrida*)的组织细胞中,证明了珊瑚对沉积物有机质的摄食消化能力.Anthony[33]认为,栖息在浑浊近岸地区的珊瑚比生长在较少浑浊或清澈水域的珊瑚,拥有更强的利用水体中悬浮沉积物作为食物来源的能力.研究以鹿角杯形珊瑚(*Pocillopora damicornis*)与多孔鹿角珊瑚(*Acropora millepora*)作为试验对象,发现在浑浊环境中的珊瑚饵料清除率是非浑浊环境中珊瑚的两倍.

在珊瑚异养营养研究中,早在 1973 年就有摄食细菌的报道.Sorokin[34]直接从蔷薇珊瑚属(*Montipora*)、杯形珊瑚属(*Pocillopora*)、滨珊瑚属(*Porites*)、牡丹珊瑚属(*Pavona*)和鹿角珊瑚属(*Acropora*)中选取了 6 种常见的造礁珊瑚进行异养养殖,通过放射性同位素标记的方法证明这些珊瑚能同化吸收浓度为 $1.2\times10^6 \sim 1.6\times10^6$ cells · mL^{-1} 的浮游细菌.Sorokin[24]之后又选取了数十种常见的珊瑚及海葵,通过同样方法量化所选生物对细菌、POM 和 DOM 的摄食率,发现石珊瑚类的蔓柱珊瑚对以上 3 类食物均有摄食且异养能力最佳.Ferrier-Pagès 等[35]观察了蔓柱珊瑚摄食细菌和寡毛类纤毛虫的能力,并进一步研究了光照对其摄食率的影响,提出在无机营养浓度较低的热带水域,这种食物供应可能对珊瑚的生命活动有重要贡献,而当光照不足时,珊瑚摄食细菌的行为也可能为其自身提供维持生命所需的大部分能量.

3　珊瑚摄食的影响因素

研究表明,水流、珊瑚水螅体大小、饵料尺寸与浓度、珊瑚种类等因素均会影响珊瑚的摄食活动.除此之外,Sebens 等[36]研究认为,微型浮游生物的逃脱能力与珊瑚自身的捕获机制也是影响珊瑚摄食的潜在相关因素.

3.1　水流对珊瑚摄食的影响

珊瑚虫营固着生活,无法自由活动,水流对绝大多数珊瑚的生长代谢有着直接的影响[37],单向而稳定的水流有利于提高珊瑚对食物的捕获率[18].水流对珊瑚摄食的影响主要表现在以下几个方面:珊瑚靠水螅体滤食水体中的食物,水流影响珊瑚水螅体的张开与闭合程度,如分支或圆柱形珊瑚种类,在一定流速范围内,增强水流可以提高其食物捕获率,而形状较为平坦的珊瑚对水中颗粒物的捕获能力未发现与流速之间存在明显关系[38];目前发现珊瑚所摄食的食物种类中,部分是如 POM 等无游泳能力的,需要通过水流带动其靠近珊瑚水螅体或被珊瑚分泌的黏液黏附,才能最终被珊瑚摄食;Kaandorp 等[39]

研究证实,水流较为平缓时,珊瑚分支增多,流速较大时分支则减少,珊瑚通过这种形态改变以尽可能多地捕获水流带动的颗粒物.此外,水流还可以有效去除珊瑚表面的沉积物并防止诸如藻类等生物体的沉降,间接提高珊瑚的摄食能力[40].Fabricius 等[41]将浮游植物作为海鸡冠珊瑚的潜在食物来源,在原位养殖试验中,发现水螅体周围的水流速度直接影响珊瑚摄食浮游植物的能力,最佳摄食流速为 15 cm·s^{-1}.另外,水流还影响珊瑚水螅体的生长,流速在 1~35 cm·s^{-1}时,海鸡冠珊瑚水螅体数量会随着流速的增快而保持增长趋势.

3.2 水螅体大小对珊瑚摄食的影响

不同种类的珊瑚水螅体大小差别很大,水螅体张开时的直径从几毫米到数厘米不等,其滤食能力也有很大差别[31].星群珊瑚(*Madracis mirabilis*)的分支较多而水螅体较小,巨星珊瑚(*Montastrea cavernosa*)的分支较少而水螅体较大,两种珊瑚在摄食的食物种类与数量上就存在明显差异[36].Palardy 等[42]对水螅体直径 3 mm 的牡丹珊瑚(*Pavona gigantea*)和水螅体直径 1 mm 鹿角杯形珊瑚进行异养试验发现,两种珊瑚摄食的浮游动物种类虽然相同,但水螅体直径比较大的牡丹珊瑚摄食率明显高于鹿角杯形珊瑚.Palardy 等[43]还对 3 种太平洋珊瑚投喂微型浮游生物,其中鹿角杯形珊瑚呈分支状,牡丹珊瑚(*Pavona gigantea*)与 *Pavona clavus* 皆呈堆积状,后者水螅体直径 1.3 mm,结果发现置于水中较深层的珊瑚比浅层的摄食多,水流较慢处水螅体伸展状况好的珊瑚比流速高处的摄食多,呈堆积状的珊瑚比分支状的摄食多.

3.3 饵料大小与浓度对珊瑚摄食的影响

除啃食动物外,决定食物适口性的关键因素是饵料大小.珊瑚通常只能摄食与其水螅体大小相应的饵料生物.Palardy 等[42]研究发现,无论是牡丹珊瑚还是鹿角杯形珊瑚,都对直径 200~400 μm 的浮游动物摄食较多,且两种珊瑚的进食速率与环境中各浮游动物的浓度呈正比.在一定浓度范围内,食物浓度升高,珊瑚摄食率随之上升,但食物浓度过高反而会导致水环境稳态改变,进而影响珊瑚的摄食率[25].

3.4 不同种类珊瑚的摄食差异

不同种类珊瑚生长所需的水流、光照、温度等条件不同,会选择不同栖息地生长,其异养营养来源是生活环境中存在的可摄食种类,这种对环境的适应造成不同种类的珊瑚存在摄食差异.此外,珊瑚的捕获机制也是影响其摄食能力的潜在因素,分泌黏液与水螅体扩张都是可能的主动捕获行为.王尔栋等[28]研究发现,美丽鹿角珊瑚和佳丽鹿角珊瑚的捕食行为最为明显,可观察到触手伸出的捕食动作;其余 7 种鹿角珊瑚(Acropora)未观察到捕食行为或捕食行为不明显.Sebens 等[36]观察到星群珊瑚和巨星珊瑚对不同浮游动物的捕获能力有明显差异.星群珊瑚对涟虫目与等足目的个体摄食较少,对怪水蚤(*Monstrilla* sp.)、多毛类以及蟹类幼虫摄食较多,巨星珊瑚则对蟹类、糠虾以及挠足类无节幼体捕获较少,对十足目、等足目、涟虫目、多毛类以及钩虾亚目的个体捕获较多,两种珊瑚对长腹剑水蚤(*Oithona* sp.)与长足水蚤(*Calanopia* sp.)的捕获率都较低.此外,该作者还发现具有较小水螅体的星群珊瑚比水螅体较大的巨星珊瑚的捕获率高,因此认为不同珊瑚对不同生物饵料捕获种类与捕获率的巨大差异,可能与浮游动物的逃避能力以及珊瑚的捕获机制有关.

4 珊瑚异养营养的研究方法

目前用于研究珊瑚异养营养的研究手段有饵料清除率计算、组织切片观察、放射性/荧光标记、稳定同位素分析以及分子营养标记等[44].这些方法各有优缺点.在进行珊瑚异养营养供应的研究中,最好同时采用不同层次的研究手段,互相补充或验证珊瑚与饵料的摄食关系,提高研究结果的可靠性.

4.1 饵料清除率

计算珊瑚所在水域的饵料清除率是常用的评估珊瑚摄食情况的方法.Fabricius 等[45]采用计算饵料清除率的研究方法,发现海鸡冠珊瑚能充分利用水环境中高密度浮游植物,使其在营养不良的水域中维持自身生长.Ribes 等[46]用改进的半封闭循环系统与悬挂饲喂的实验装置喂养变形角珊瑚(*Paramuricea clavata*),计算饵料清除率,发现珊瑚摄食不同食物 6 h 后,这些食物的浓度都有了显著变化.Houlbrèque 等[47]用计算饵料清除率的方法评估了萼柱珊瑚、丛生盔形珊瑚(*Galaxea fascicularis*)和圆筒星珊瑚(*Tubastrea aurea*)摄食微型浮游生物(<100 pm)的能力,结果发现,虽然共生珊瑚摄食微型浮游藻类所提供的碳仅占虫黄藻光合产物提供的 6.6%~7.8%,却是珊瑚组织中氮的主要营养来源.Palardy 等[43]用显微镜计数的方法,通过计数饵料清除率监测了 3 种形态与水螅体直径不同的珊瑚在不同流速和深度下摄食浮游动物的种类及数量.用

饵料清除率反映珊瑚对 POM 与浮游生物的摄食情况，结果虽然简单直观，但此方法误差较大，且饵料清除率并不等同于珊瑚的实际同化率，还需要考虑到摄入体内未能吸收而直接排泄的部分饵料.

4.2　消化腔内容物解剖观察与组织切片技术

消化腔内容物观察和组织切片技术是最简单直观的判定食物来源的方法.Sebens 等[48]将脑珊瑚(*Meandrina meandrites*)与星群珊瑚(*Madracis decactis*)的部分组织放入 10%甲醛中固定，用解剖针取消化腔内容物在显微镜下观察其摄食情况.Grottoli 等[17]在试验中解剖了摄食微型浮游动物后的蔷薇珊瑚、扁缩滨珊瑚和团块滨珊瑚的珊瑚水螅体，观察到珊瑚消化腔中有饵料食物存在.对于水螅体较小的珊瑚，直接观察其消化腔内容物有一定难度，可将摄食后的珊瑚组织做成石蜡切片在显微镜下观察其摄食状况.Piccinetti 等[21]运用组织石蜡切片与扫描电镜观察的方法，检测软指珊瑚对假微型海链藻的摄食情况，结果在珊瑚表面未发现残留的硅藻细胞，但在珊瑚水螅体内的隔膜与胚层上观察到包裹着硅藻细胞的食物泡，由此认为软指珊瑚对假微型海链藻可能存在摄食现象.尽管上述方法简单直观，但被消化或部分消化的食物难以辨认，且通常珊瑚摄食的饵料尤其是单细胞藻类个体很小，容易降解或破碎，解剖和组织学方法难以做到精准检测.

4.3　稳定同位素分析

生物组织中的天然碳、氮稳定同位素($\delta^{13}C$ 和 $\delta^{15}N$)一直被广泛用于评估生物体的摄食及营养状况[49].该技术能反映出摄入的食物在生物体各组织间周转积累的相应信息.Leal 等[50]通过分析与珊瑚共生的虫黄藻的光合产物、水体内潜在食物来源(浮游生物、有机物质)以及珊瑚自身含有的碳、氮同位素特征，确定了春季与秋季时，枇杷珊瑚在自然环境下的营养来源.Carlier 等[51]对密花单体珊瑚(*Desmophyllum dianthus*)以及枇杷珊瑚科的深水种(*Madrepora oculata*)和丁香珊瑚科的深水种(*Lophelia pertusa*)等冷水珊瑚(Cold-water corals, CWC)的稳定同位素($\delta^{13}C$ 和 $\delta^{15}N$)进行分析，发现其对浮游动物、POM 和 SOM 表现出不同的摄食情况，并进一步采集了珊瑚栖息地附近的浮游动物与 POM，评估了不同异养营养来源对 CWC 的营养贡献.

4.4　分子营养标记

分子营养标记通过使用分子技术检测识别珊瑚消化腔内容物或珊瑚组织样本中的外源性食物 DNA，以了解珊瑚的营养状况以及珊瑚在珊瑚礁食物网中的作用[14].Leal 等[25,31]采用分子营养标记的方法，不仅成功证明珊瑚具有摄食微藻的能力，还对比了不同珊瑚种类对不同种食物的摄食情况.Chiara 等[21]同时采用饵料清除率、组织石蜡切片、扫描电镜分析和分子营养标记的方法，对此前 Leal 等[31]的研究中认为不摄食假微型海链藻的软指珊瑚进行了喂养试验，并成功在珊瑚体内检测到摄入的硅藻细胞.此外，改进的分子营养标记方法还可以用来评估珊瑚对食物的消化进程.Leal 等[25]使用差异长度扩增定量 PCR 分析摄食后不同时间珊瑚体内特异性 DNA 片段降解的信息，发现食物 DNA 在珊瑚消化道中的停留时间在 3~10 d 之间变化.

尽管分子营养标记的方法可以更好地了解珊瑚与其食物之间的相互作用，有助于更好地划分其营养生态地位[14]，进一步认识珊瑚复杂的食物网关系[52].但仍需注意以下问题：浮游植物饵料在相似物种间存在序列相似性，对应不同饵料设计的特异性引物所鉴定到的信息不一定属于饵料食物，也可能是珊瑚生活环境中存在的微藻；由于大多数藻类还没有完善的基因组信息，试验中所设计的特异性引物，只能够有效区别珊瑚原栖息地存在的明确藻类物种[21,25,31].

4　总　　结

近年来，全球珊瑚礁生态系统的退化以及 MOT 对观赏珊瑚日益增长的需求，使得珊瑚人工繁育越来越受到重视.MOT 需求的完美珊瑚应具有易生存、色彩艳丽、生长快、对水质和不同光照适应性强、价格亲民和容易采获等优点.这些特征中的生长快速、色泽和外观等可通过改善珊瑚的生活环境与营养状况而获得.总体来说，国内外异地养殖或繁育虫黄藻共生珊瑚的研究多集中在光照、水流、水质等条件对珊瑚生长的影响[53-54]，对珊瑚异养的研究尚处于初步阶段，POM、细菌以及微型浮游生物都被证实是珊瑚异养营养的食物来源，但不同种类的珊瑚是否都对异养食物具有选择性尚无定论，摄食选择的具体原因还需进一步探讨.水流、珊瑚种类、珊瑚水螅体大小、饵料尺寸与浓度、微型浮游生物的逃脱能力以及珊瑚自身的捕获机制都可直接或间接影响珊瑚的摄食，但其内在机制尚未明确.用于研究珊瑚摄食的手段，如显微镜观察、饵料清除率计算、放射性/荧光标记、稳定同位素分析以及分子营养标记等不同方法各有优缺点，仍需进一步发展更精准的研究手段.随着未来对珊瑚异养营养研究的不断深入，定将大大

提高珊瑚的生长速率,改善珊瑚的观赏性能,在满足MOT市场需要的同时,更好地修复珊瑚礁生态环境.

参考文献

[1] Dai C-F (戴昌鳳). Map of Corals in Taiwan. Taipei: Global Culture Press, 2011 (in Chinese)

[2] Barnes RSK, Hughes RN. An Introduction to Marine ecology. London: Blackwell Scientific Publications, 1982

[3] Chen T-R (陈天然), Yu K-F (余克服), Shi Q (施祺), *et al*. Distribution and status of scleractinian coral communities in the Daya Bay, Guangdong. *Tropical Geography* (热带地理), 2007, **27**(6): 493-498 (in Chinese)

[4] Rjm R, Serôdio J, Leal MC, *et al*. Effect of light intensity on post-fragmentation photobiological performance of the soft coral *Sinularia flexibilis*. *Aquaculture*, 2013, **388/391**: 24-29

[5] Rjm R, Pimentel T, Serôdio J, *et al*. Comparative performance of light emitting plasma (LEP) and light emitting diode (LED) in ex situ aquaculture of scleractinian corals. *Aquaculture*, 2013, **402/403**: 38-45

[6] Xiao B-H (肖宝华), Liao B-L (廖宝林), Yang X-D (杨小东), *et al*. Effect of light intensity and spectral quality on growths and metabolic response of *Acropora pruinosa*. *Journal of Guangdong Ocean University* (广东海洋大学学报), 2016, **36**(3): 57-64 (in Chinese)

[7] Liao B-L (廖宝林), Xiao B-H (肖宝华), Yang X-D (杨小东), *et al*. Role of light intensity and spectral quality in the OA-induced metabolic responses of coral. *Journal of Guangdong Ocean University* (广东海洋大学学报), 2016, **36**(4): 55-65 (in Chinese)

[8] Nakamura T, Yamasaki H. Requirement of water-flow for sustainable growth of *Pocilloporid* corals during high temperature periods. *Marine Pollution Bulletin*, 2005, **50**: 1115-1120

[9] Schutter M, Crocker J, Paijmans A, *et al*. The effect of different flow regimes on the growth and metabolic rates of the scleractinian coral *Galaxea fascicularis*. *Coral Reefs*, 2010, **29**: 737-748

[10] Al-Horani FA, Al-Moghrabi SM, Beer DD. Microsensor study of photosynthesis and calcification in the scleractinian coral, *Galaxea fascicularis*: Active internal carbon cycle. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 2003, **288**: 1-15

[11] Houlbrèque F, Tambutté E, Allemand D, *et al*. Interactions between zooplankton feeding, photosynthesis and skeletal growth in the scleractinian coral *Stylophora pistillata*. *Journal of Experimental Biology*, 2004, **207**: 1461-9

[12] Houlbrèque F, Ferrier-Pagès C. Heterotrophy in tropical scleractinian corals. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2009, **84**: 1-17

[13] Costa APL, Calado R, Marques B, *et al*. The effect of mixotrophy in the ex situ culture of the soft coral *Sarcophyton cf. glaucum*. *Aquaculture*, 2016, **452**: 151-159

[14] Leal MC, Ferrier-Pagès C. Molecular trophic markers in marine food webs and their potential use for coral ecology. *Marine Genomics*, 2016, **29**: 1-7

[15] Forsman ZH, Kimokeo BK, Bird CE, *et al*. Coral farming: Effects of light, water motion and artificial foods. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2012, **92**: 721-729

[16] Titlyanov EA, Titlyanova TV, Yamazato K, *et al*. Photo-acclimation of the hermatypic coral *Stylophora pistillata* while subjected to either starvation or food provisioning. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 2001, **257**: 163-181

[17] Grottoli AG, Rodrigues LJ, Palardy JE. Heterotrophic plasticity and resilience in bleached corals. *Nature*, 2006, **440**: 1186-1189

[18] Calado R, Olivotto I, Oliver MP, *et al*. Appendix: List of public and private institutions (including non-academic) working on marine ornamental species aquaculture and researchers (with contacts and their fields of expertise)// Bybee DR, Murray JM, eds. Marine Ornamental Species Aquaculture. New York: John Wiley & Sons, Ltd, 2017: 655-661

[19] Borneman EH. Aquarium Corals: Selection, Husbandry, and Natural History. Carteret, NJ: TFH Publications, 2001

[20] Zhao W (赵 文), Li X-D (李晓东), Zhao Z-X (赵振兴), *et al*. Suspending particulates in rotifer-culturing pond ecosystem. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2004, **15**(2): 313-315 (in Chinese)

[21] Piccinetti CC, Ricci R, Pennesi C, *et al*. Herbivory in the soft coral *Sinularia flexibilis* (Alcyoniidae). *Scientific Reports*, 2016, **6**: 22679, doi: 10.1038/srep22679

[22] Su Q (苏 强), Huang L-M (黄良民), Tan Y-H (谭烨辉), *et al*. Microzooplankton community composition and grazing pressure in coral reefs of Sanya Bay. *Marine Science Bulleti* (海洋通报), 2008, **27**(2): 28-36 (in Chinese)

[23] Dubinsky Z, Jokiel PL. Ratio of Energy and Nutrient Fluxes Regulates Symbiosis between Zooxanthellae and Corals. Hilo, HA: University of Hawaii Press, 1994: 48

[24] Sorokin YI. Biomass, metabolic rates and feeding of some common reef zoantharians and octocorals. *Marine & Freshwater Research*, 1991, **42**: 729-741

[25] Leal MC, Nejstgaard JC, Calado R, *et al*. Molecular assessment of heterotrophy and prey digestion in zooxanthellate cnidarians. *Molecular Ecology*, 2014, **23**: 3838-3848

[26] Farrant PA, Borowitzka MA, Hinde R, *et al*. Nutrition of the temperate Australian soft coral *Capnella gaboensis*. *Marine Biology*, 1987, **95**: 575-581

[27] Palardy JE, Rodrigues LJ, Grottoli AG. The importance of zooplankton to the daily metabolic carbon requirements of healthy and bleached corals at two depths. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 2008, **367**: 180-188

[28] Wang E-D (王尔栋), Wang Z (王 钟), Chen G-H

(陈国华), *et al*. Explore the prey mechanism of coral on biological live baits-type *rotifer* and *Artemia nauplii*. *Journal of Aquaculture* (水产养殖), 2014, **35**(1): 1-4 (in Chinese)
[29] Yin J-Q (尹健强), Huang H (黄　晖), Huang L-M (黄良民), *et al*. Phytoplankton of the coral reef at Dengloujiao, Leizhou Peninsula, Guangdong Province. *Marine Science Bulletin* (海洋通报), 2006, **25**(2): 8-14 (in Chinese)
[30] Fabricius K, Yahel G, Genin A. In situ depletion of phytoplankton by an azooxanthellate soft coral. *Limnology & Oceanography*, 1998, **43**: 354-356
[31] Leal MC, Ferrier-Pagès C, Calado R, *et al*. Coral feeding on microalgae assessed with molecular trophic markers. *Molecular Ecology*, 2014, **23**: 3870-3876
[32] Rosenfeld M, Bresler V, Abelson A. Sediment as a possible source of food for corals. *Ecology Letters*, 1999, **2**: 345-348
[33] Anthony KRN. Enhanced particle-feeding capacity of corals on turbid reefs (Great Barrier Reef, Australia). *Coral Reefs*, 2000, **19**: 59-67
[34] Sorokin YI. On the feeding of some scleractinian corals with bacteria and dissolved organic matter. *Limnology & Oceanography*, 1973, **18**: 380-385
[35] Ferrier-Pagès C, Allem D, Gattuso JP, *et al*. Microheterotrophy in the zooxanthellate coral *Stylophora pistillata*: Effects of light and ciliate density. *Limnology & Oceanography*, 1998, **43**: 1639-1648
[36] Sebens KP, Vandersall KS, Savina LA, *et al*. Zooplankton capture by two scleractinian corals, *Madracis mirabilis* and *Montastrea cavernosa* in a field enclosure. *Marine Biology*, 1996, **127**: 303-317
[37] Sebens KP, Helmuth B, Carrington E, *et al*. Effects of water flow on growth and energetics of the scleractinian coral *Agaricia tenuifolia* in Belize. *Coral Reefs*, 2003, **22**: 35-47
[38] Kaandorp JA, Kübler JE. The Algorithmic Beauty of Seaweeds, Sponges and Corals. Berlin, Heidelberg: Springer, 2001
[39] Kaandorp JA, Lowe CP, Frenkel D, *et al*. Effect of nutrient diffusion and flow on coral morphology. *Physical Review Letters*, 1996, **77**: 2328-2331
[40] Fabricius KE. Effects of terrestrial runoff on the ecology of corals and coral reefs: Review and synthesis. *Marine Pollution Bulletin*, 2005, **50**: 125-146
[41] Fabricius KE, Benayahu Y. Flow-dependent herbivory and growth in zooxanthellae-free soft corals. *Limnology & Oceanography*, 1995, **40**: 1290-1301
[42] Palardy JE, Grottoli AG, Matthews KA. Effect of naturally changing zooplankton concentrations on feeding rates of two coral species in the Eastern Pacific. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 2006, **331**: 99-107
[43] Palardy JE, Grottoli AG, Matthews KA. Effects of upwelling, depth, morphology and polyp size on feeding in three species of Panamanian corals. *Marine Ecology Progress*, 2005, **300**: 79-89
[44] Symondson WO. Who is eating what: Diet assessment using next generation sequencing. *Molecular Ecology*, 2012, **21**: 1931-1950
[45] Fabricius KE, Benayahu Y, Genin A. Herbivory in asymbiotic soft corals. *Science*, 1995, **268**: 90-92
[46] Ribes M, Coma R, Gili JM, *et al*. A "semi-closed" recirculating system for the in situ study of feeding and respiration of benthic suspension feeders. 2000, **64**: 265-275
[47] Houlbrèque F, Tambutté E, Richard C, *et al*. Importance of a micro-diet for scleractinian corals. *Marine Ecology Progress*, 2004, **282**: 151-160
[48] Sebens KP, Johnson AS. Effects of water movement on prey capture and distribution of reef corals. *Hydrobiologia*, 1991, **226**: 91-101
[49] Fry B. Isotope additions// Stable Isotope Ecology. New York: Springer, 2006: 183-193
[50] Leal MC, Ferrier-Pages C, Calado R, *et al*. Trophic ecology of the facultative symbiotic coral *Oculina arbuscula*. *Marine Ecology Progress*, 2014, **504**: 171-179
[51] Carlier A, Guilloux EL, Olu K, *et al*. Trophic relationships in a deep Mediterranean cold-water coral bank (Santa Maria di Leuca, Ionian Sea). *Marine Ecology Progress*, 2009, **397**: 125-137
[52] Leewis RJ, Janse M. Advances in Coral Husbandry in Public Aquariums. Public Aquarium Husbandry Series 2. Arnhem, Nederland: Burger's Zoo, 2008: 167-171
[53] Wang S-H (王淑红), Hong W-T (洪文霆), Chen J-X (陈纪新), *et al*. Research progress on techniques for artificial propagation of corals. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2015, **26**(9): 2903-2912 (in Chinese)
[54] Osinga R, Schutter M, Griffioen B, *et al*. The Biology and Economics of Coral Growth. *Marine Biotechnology*, 2011, **13**: 658-671

作者简介　杨阳楚翘,女,1993 年生,硕士研究生. 主要从事共生珊瑚异养营养的研究. E-mail: annieyycq@ yeah.net

责任编辑　肖　红

杨阳楚翘, 洪文霆, 王淑红. 共生珊瑚异养营养研究进展. 应用生态学报, 2017, **28**(12): 4143-4149
Yang Y-C-Q, Hong W-T, Wang S-H. Progress of heterotrophic studies on symbiotic corals. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, **28**(12): 4143-4149 (in Chinese)