

异养营养对丛生盔形珊瑚代谢及共生藻光合生理的影响

俞晓磊^{1,2,3,4}, 江雷^{1,3}, 罗勇^{1,2,3,4}, 雷新明^{1,3}, 练健生^{1,3}, 黄晖^{1,2,3}

(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, 广州 510301; 2. 中国科学院海南热带海洋生物实验站, 三亚 572000; 3. 广东省应用海洋生物学重点实验室, 广州 510301; 4. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 本文以三亚鹿回头近岸海域内的优势种造礁石珊瑚——丛生盔形珊瑚(*Galaxea fascicularis*)为研究对象, 以丰年虾(*Artemia salina*)无节幼体为饵料, 研究了异养营养对丛生盔形珊瑚光合作用与呼吸代谢的影响。结果表明: 异养营养的输入能够增加丛生盔形珊瑚的共生虫黄藻密度以及色素含量, 并能够显著提升其光合作用与呼吸速率, 然而单个虫黄藻的光合速率降低, 这与虫黄藻密度增加引起的遮蔽效应有关。从营养角度来看, 异养营养的输入能够使丛生盔形珊瑚有机碳的净积累速率提升约44.5%。本研究结果显示异养营养的输入能够促进丛生盔形珊瑚的光合与呼吸代谢, 且这种情况下丛生盔形珊瑚的营养模式更为健康。

关键词: 异养营养; 丛生盔形珊瑚(*Galaxea fascicularis*); 代谢; 共生藻光合生理

中图分类号: P735 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3096(2019)12-0081-08

DOI: 10.11759/hyhx20190625003

造礁石珊瑚通常生活在寡营养的热带、亚热带浅水海域, 其构成的珊瑚礁生态系统是海洋中生物多样性最丰富、生产力最高的生态系统之一^[1]。造礁石珊瑚是混合营养生物, 其营养方式较为复杂。一方面, 造礁石珊瑚通过与其共生虫黄藻的光合作用获得基本生命活动所需的能量(可占90%以上); 另一方面, 造礁石珊瑚还能够通过捕食异养获得能量与碳、氮等多种元素的补充^[2]。目前, 人们普遍认为石珊瑚-虫黄藻共生体系是造礁石珊瑚仍然能够在营养盐限制的热带浅海繁生长的最主要原因^[3], 却往往忽略了异养营养对造礁石珊瑚的重要贡献。事实上, 造礁石珊瑚能够异养利用的物质十分广泛, 主要包括各类浮游生物、溶解有机物和颗粒有机物等^[2]。

近40年来, 国内外已经开展了大量研究, 探讨了虫黄藻的光合作用对珊瑚代谢方面的作用^[4-7], 也已证实了异养摄食能够引起珊瑚本身及其共生虫黄藻的部分生理指标(包括光合、呼吸以及骨骼和组织的生长等)发生变化^[8-11]。造礁石珊瑚与其共生虫黄藻紧密相连, 其光合自养和摄食异养过程也密不可分, 无论通过光合作用亦或摄食作用获得的营养物质, 都会在珊瑚与虫黄藻两者之间不断流通^[12], 但却鲜有研究同时探讨异养摄食对珊瑚自身及其共生虫黄藻的生理影响。目前仅有Rodrigues等和Houl-

brèque等探讨了异养摄食对虫黄藻生理以及珊瑚生长的作用^[9-10, 13-14]; 以及Lyndby等和Borell等探讨了异养摄食对共生体呼吸作用以及虫黄藻光合作用的影响^[15-16]。因此, 为更好地解释异养营养的输入对造礁石珊瑚的影响, 需对异养营养输入情况下的珊瑚代谢与虫黄藻生理开展更深入的研究。

丛生盔形珊瑚(*G. fascicularis*)杯口大、触手长, 利于捕食多种浮游生物, 是三亚鹿回头海域的造礁石珊瑚优势种^[17]。鹿回头海域靠近三亚河河口且处于人为活动较为密集的区域, 在陆源输入以及人为活动的影响下, 该海域夏季3 m水深处的光照强度仅有约100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ^[18], 远低于全球范围内珊瑚生活海域内的平均光强(约400 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)^[19]。因此, 推测异养营养对于鹿回头海域内造礁石珊瑚的营养

收稿日期: 2019-06-25; 修回日期: 2019-08-26

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(A类)(XDA13020201, XDA13020402); 国家重点研发计划项目(2017YFC0506301); 国家自然科学基金(41676150, 41876192)

[Foundation: Strategic Priority Research Program of the Chinese Academy of Sciences, No. XDA13020201, XDA13020402; National Key Research and Development Project, No. 2017YFC0506301; National Natural Science Foundation of China, No. 41676150, 41876192]

作者简介: 俞晓磊(1995-), 男, 浙江宁波人, 硕士研究生, 主要从事珊瑚摄食生态学研究, 电话: 020-89021636, E-mail: yuxiaolei17@mails.ucas.ac.cn; 黄晖, 通讯作者, 研究员, 电话: 020-89021636, E-mail: huanghui@scsio.ac.cn

补充十分重要。丰年虾(*A. salina*)无节幼体富含多种营养成分,作为生物饵料能够满足鱼类等许多物种的营养需求^[20-21],其个体大小约 500 μm ,适合丛生盔形珊瑚摄食,且已有研究证实了丛生盔形珊瑚对丰年虾无节幼体具有良好的摄食行为^[22]。

基于此,本文以三亚鹿回头海域内的丛生盔形珊瑚为研究对象,以丰年虾无节幼体为饵料,研究了异养摄食对丛生盔形珊瑚光合作用与呼吸代谢及其共生藻光合生理的影响,为探究环境胁迫下异养营养对造礁石珊瑚的影响提供基础。

1 材料与方法

1.1 珊瑚采集与暂养

2018年10月6日于鹿回头海域(18°12'N, 109°28'E) 2~3 m 水深处,随机采集三株丛生盔形珊瑚,每株珊瑚均截取成直径约 10 cm 的块状。利用斜口钳,将采集的珊瑚母体分离成单个珊瑚杯。在单珊瑚杯分离时,通常选取珊瑚群体非边缘部分的成熟健康单杯,单杯珊瑚的表面积大体相同(2.131±0.092 cm^2)。使用阿隆发胶将单杯珊瑚固定于带有编号的陶瓷基座上,并在实验站的室内珊瑚培育系统中暂养 14 d,以消除在分离过程中对珊瑚造成的生理损伤。

1.2 实验设计

实验设置摄食组(Fed)和未摄食组(Unfed)两个处理,每个实验处理设置两个平行实验缸,共计四个实验缸,实验周期为 28 d(以实验开始第一天为 T0,第 7 天为 T1,第 14 天为 T2,第 21 天为 T3,第 28 天为 T4)。将暂养 14 d 的单杯丛生盔形珊瑚移入实验缸中,每株珊瑚每缸随机选取 3 个单杯进行培养,每个实验缸均含 9 个单杯丛生盔形珊瑚。实验于装有 20 L 沙滤海水的塑料缸中进行,每隔一天更换 50%的海水,培养海水的盐度维持在约 34‰。采用数显式温度控制器和钛合金加热棒(韦伯,中国)共同控制水温(27±1℃),各个实验缸中的海水通过一个小型潜水泵(350 L/h)混匀。实验体系由全光谱荧光水族灯(Giesemann)提供照明,实验期间于每日 7:00—19:00 提供光照,19:00—次日 7:00 为黑暗模式,控制实验缸底部的光合有效辐射约为 100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,该光照强度接近鹿回头夏季 3 m 水深处的白天平均光强。

取 1 g 丰年虾卵置于 1 L 沙滤海水中曝气室温孵化 36 h,去壳,−20℃冷冻 24 h 后解冻,去上清后得到浓缩的丰年虾无节幼体。以丰年虾无节幼体为饵

料,使用移液枪,每日 20:00 对摄食组珊瑚进行投喂(每单杯约 50 个丰年虾无节幼体),未摄食组珊瑚不做处理。每日喂食期间关闭全部潜水泵,待所有珊瑚进食完毕后再开启潜水泵。

1.3 丛生盔形珊瑚光合与呼吸代谢的测定

本研究于 T4 进行了丛生盔形珊瑚净光合速率(P_{Net})、光增强呼吸(R_L)以及暗呼吸速率(R_D)的测定,其中 P_{Net} 和 R_L 的测量于白天进行, R_D 的测量于晚上熄灯一小时后进行。采用溶氧测量仪(Presens, OXY-4 mini)对上述参数进行测量:测量时温度为室温 27℃,且仪器于测量前经由两点经验值(27℃时的饱和空气海水和饱和 Na_2SO_3 海水)校准。其中在测量 P_{Net} 时需提供一个 100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 的光照环境, P_{Net} 测量后去除光照并连续测量 10 min,此时计算得到的耗氧速率即为 R_L 。上述参数均以单位时间内珊瑚产生或消耗的氧气量表示,丛生盔形珊瑚每个单杯的光合和呼吸速率单位最终归一化到时间(nmol/min);光合速率还可归一化到虫黄藻个数(pmol/(个·min));呼吸速率还可归一化到蛋白质量(mmol/(g·min))。总光合速率(P_G)可通过 $P_{\text{Net}}+R_L$ 计算得到。此外,计算 P_{Net} 和 R_D 之间的比值(P_{Net}/R_D),即光合呼吸比,以反映珊瑚共生体的自养能力^[23]。

1.4 虫黄藻生理状态及其密度与色素含量的测定

使用 Diving-PAM (Walz),于 T0-T4 测定单杯丛生盔形珊瑚的共生虫黄藻叶绿素荧光指数(F_v/F_m),即虫黄藻的最大光化学量子产量^[24]。此外,于实验结束后对每个单杯丛生盔形珊瑚进行虫黄藻密度和色素含量的测定。

使用气枪将单杯珊瑚的组织与骨骼分离,然后利用手持式匀浆器将组织进行充分研磨,以分离出虫黄藻组分和宿主蛋白组分。采用血球计数板计数虫黄藻,BCA 法试剂盒测量蛋白含量(南京建成),最终虫黄藻单位归一化于蛋白质量(个/mg)。另取 100 μL 虫黄藻组分,加入 500 μL 甲醇,4℃过夜提取色素。之后吸取 320 μL (光程 1 cm),用酶标仪测定 480、510、630、664 和 750 nm 的吸光值。色素含量最终单位归一到单杯或单个虫黄藻(μg 或 $\text{pg}/\text{个}$)。甲藻叶绿素 a(Chl a)、叶绿素 c(Chl c)和类胡萝卜素(Carotenoids)含量的计算参考 Ritchie^[25]和 Strickland and Parsons^[26]。

1.5 数据处理与分析

本实验利用独立样本 T 检验(Independent-Samples T Test), 采用软件 SPSS(version 21.0)对数据进行处理分析。本文中实验数据均以平均值±标准误差(mean±SE)表示。

2 实验结果

2.1 摄食对丛生盔形珊瑚光合与呼吸代谢的影响

摄食能够促进丛生盔形珊瑚的光合与呼吸代谢(图 1)并提升其光合呼吸比(图 2)。首先, 摄食能够显著提升丛生盔形珊瑚的 P_{Net} (未摄食组: 40.573 ± 3.288 nmol/min; 摄食组: 78.420 ± 5.728 nmol/min, $P < 0.001$), 摄食后 P_{Net} 提升约 93.3%(图 1a); 当 P_{Net} 归一到虫黄藻数目时, 摄食组珊瑚单个虫黄藻的产氧能力显著低于未摄食组, 降低约 84.6%(未摄食组: 0.048 ± 0.007 pmol/(个·min); 摄食组: 0.026 ± 0.002 pmol/(个·min),

$P = 0.004$)(图 1b)。其次, 摄食能够显著促进丛生盔形珊瑚的 R_D (未摄食组: 48.575 ± 2.112 nmol/min; 摄食组: 65.26 ± 2.325 nmol/min, $P < 0.001$), 摄食后 R_D 提升约 34.3%(图 1c); 当 R_D 归一到蛋白含量时, 摄食组珊瑚每毫克蛋白的耗氧能力显著低于未摄食组, 降低约 26.5%(未摄食组: 22.852 ± 1.276 mmol/(g·min); 摄食组: 18.065 ± 1.310 mmol/(g·min), $P = 0.013$)(图 1d)。同时, 摄食也显著提升了其 R_L (未摄食组: 53.368 ± 3.125 nmol/min; 摄食组: 74.757 ± 3.678 nmol/min, $P < 0.001$), 摄食后 R_L 提升约 40.1%(图 1e)。此外, 摄食能够显著提升丛生盔形珊瑚的 P_G (未摄食组: 93.941 ± 3.220 nmol/min; 摄食组: 153.177 ± 6.673 nmol O_2 /min, $P < 0.001$), 摄食后 P_G 提升约 63.1%(图 1f)。而通过对光合呼吸比(P_{Net}/R_D)的计算, 发现摄食能够显著促进丛生盔形珊瑚的光合呼吸比(未摄食组: 0.852 ± 0.074 ; 摄食组: 1.232 ± 0.100 , $P = 0.005$), 摄食后 P_{Net}/R_D 比值提升约 44.5%(图 2)。

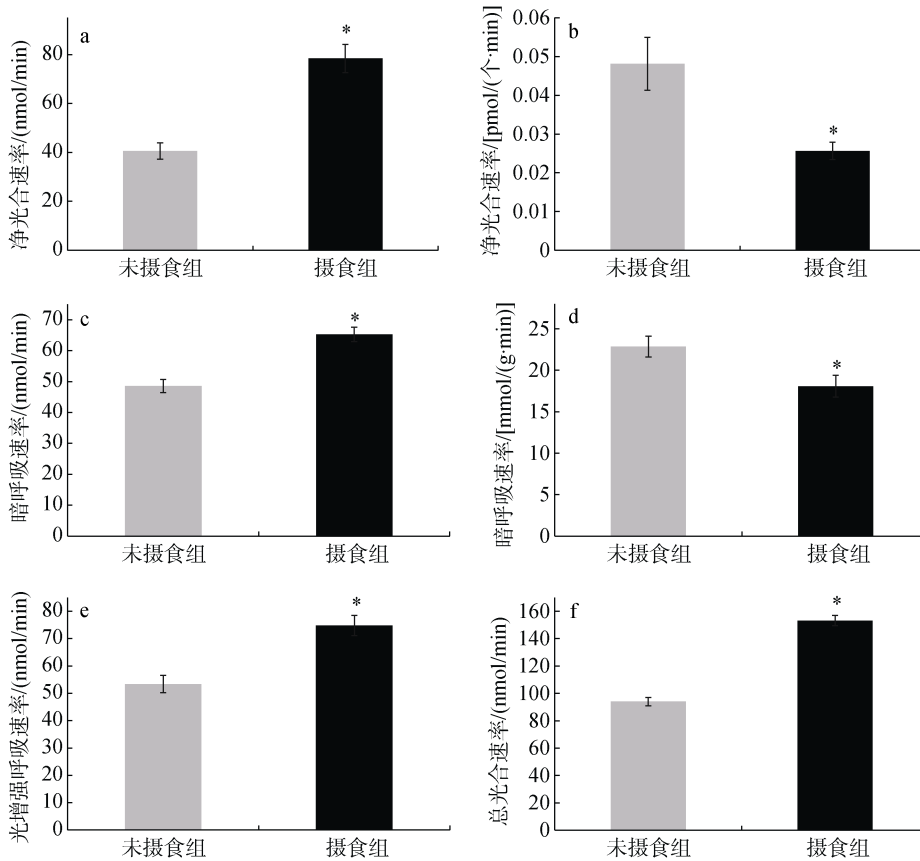


图 1 摄食对丛生盔形珊瑚光合与呼吸代谢的影响; *表示与未摄食组相比显著性差异($P < 0.05$)

Fig. 1 Effects of feeding on the photosynthesis and respiration of *G. fascicularis*; the asterisks indicate significant difference between the fed group and the unfed group ($P < 0.05$)

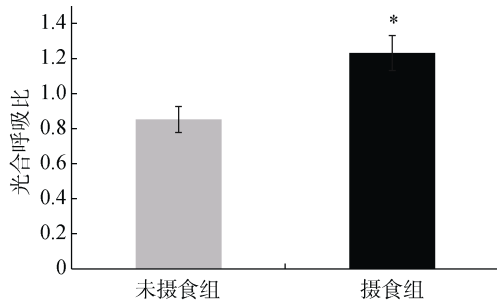


图2 摄食对丛生盔形珊瑚光合呼吸比的影响; *表示与未摄食组相比显著性差异($P < 0.05$)

Fig. 2 Effects of feeding on the photosynthesis/respiration ratio of *G. fascicularis*; the asterisk indicates a significant difference between the fed group and the unfed group ($P < 0.05$)

2.2 摄食对丛生盔形珊瑚共生藻生理状态及其密度与色素含量的影响

摄食能够提高丛生盔形珊瑚的共生虫黄藻密度及其色素含量, 但对其最大光化学量子产量(F_v/F_m)无影响(图3, 图4)。首先, 摄食能够显著提升丛生盔形珊瑚的虫黄藻密度(未摄食组: $435\ 568.542 \pm 36\ 860.591$ 个/mg; 摄食组: $843\ 783.412 \pm 74\ 370.563$ 个/mg, $P=0.001$), 摄食后虫黄藻密度升高约 93.7%(图 3a),

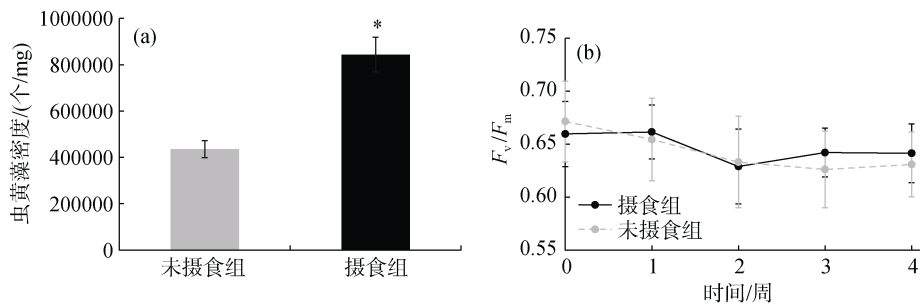


图3 摄食对丛生盔形珊瑚共生虫黄藻密度和最大光量子产量的影响; *表示与未摄食组相比显著性差异($P < 0.05$)

Fig. 3 Effects of feeding on the zooxanthellae density and maximum quantum yield of *G. fascicularis*; the asterisk indicates a significant difference between the fed group and the unfed group ($P < 0.05$)

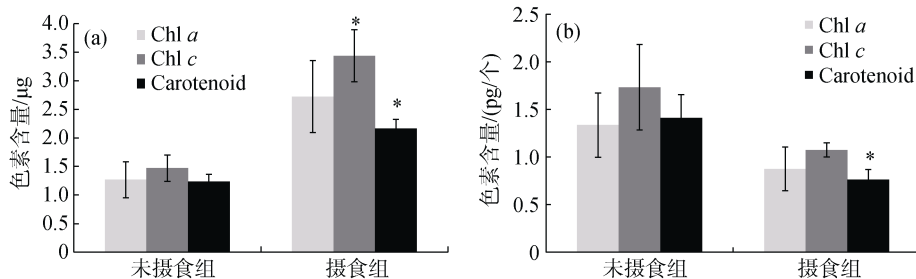


图4 摄食对丛生盔形珊瑚共生虫黄藻色素含量的影响; *表示与未摄食组相比显著性差异($P < 0.05$)

Fig. 4 Effects of feeding on the pigment concentrations of zooxanthellae in *G. fascicularis*; the asterisks indicate significant difference between the fed group and the unfed group ($P < 0.05$)

而 F_v/F_m 并不会在摄食条件下发生显著改变(图 3b)。此外, 摄食能够提升丛生盔形珊瑚的色素含量, 其中叶绿素 *c* 和类胡萝卜素的结果显著(图 4a); 而相比于未摄食组, 摄食后每个虫黄藻的色素含量均出现了不同程度的下降(除类胡萝卜素外结果不显著)(图 4b), 这与图 1b 中摄食造成每个虫黄藻的 P_{Net} 显著下降相符合。

3 讨论

异养营养能够增加造礁石珊瑚体内的虫黄藻密度以及虫黄藻的叶绿素含量, 从而使其光合速率上升^[27-31]。以柱状珊瑚(*Stylophora pistillata*)、鹿角杯形珊瑚(*Pocillopora damicornis*)和一种陀螺珊瑚(*Turbinaria reniformis*)为例, 异养营养能够提升这三种珊瑚的光合能力、虫黄藻密度和色素含量, 其最大净光合速率(P_{Netmax})和达到 P_{Netmax} 的光照强度也有所增加^[15, 31-33]。就珊瑚个体水平研究而言, 本文与之前研究的结果类似, 证实了异养营养能够提升丛生盔形珊瑚的光合速率、虫黄藻密度和叶绿素含量。这也表明了丛生盔形珊瑚能够充分利用异养摄食获取的能量, 供虫黄藻快速繁殖, 进而促进其光合速率。本文的结果也证实了造礁石珊瑚摄食异养对光合自养的

正反馈效应(Positive feedback effect)^[33-34]。此外,本研究表明,异养摄食不会影响丛生盔形珊瑚的 F_v/F_m 。而 Borell 等的研究显示在高温胁迫下,异养营养的输入能够显著提升柱状珊瑚(*S. pistillata*)的 F_v/F_m ^[35]。 F_v/F_m 是指光系统 II (PS II)的最大量子产量,它反映了虫黄藻的潜在最大光合能力,能够指示造礁石珊瑚共生藻的生理状态。本研究中 F_v/F_m 不发生变化只能说明在正常环境条件下,异养营养的输入与否不会对丛生盔形珊瑚的 PS II 产生影响。而对于环境胁迫条件下异养营养的输入对丛生盔形珊瑚 F_v/F_m 的影响,则需开展进一步实验以证实。

结合三亚鹿回头海域光照条件较差的背景^[18],可推测当丛生盔形珊瑚在弱光条件下生活时,必须通过异养摄食获得额外的能量补充,一方面直接用于自身生长,另一方面可被虫黄藻利用,使之快速增殖,从而在有限的光照条件下尽可能地提升光合速率。与本研究类似,Anthony 等和 Mie 等研究证实了造礁石珊瑚能够通过两种营养方式之间的转化与互相弥补,抵御悬浮颗粒物和高温等胁迫^[36-37]。因此,造礁石珊瑚在受到环境胁迫时,可通过异养弥补自养和异养促进自养的营养模式维持珊瑚个体的正常生长。

从虫黄藻个体水平分析,异养摄食反而抑制了单个虫黄藻的光合作用,并且使得单个虫黄藻的色素含量下降,即异养营养的输入降低了丛生盔形珊瑚单个虫黄藻的光合产氧速率。究其原因,一方面,异养摄食提供的额外能量促进了珊瑚体内虫黄藻的增殖,使得虫黄藻的数目和密度大幅上升,进而形成了遮蔽效应,导致珊瑚组织深层虫黄藻获得的光照强度和 CO_2 减少,因此使单个虫黄藻的光合效率出现下降;另一方面,由于饥饿使未摄食组珊瑚无法提供多余能量以供虫黄藻增殖,此时宿主珊瑚需要将虫黄藻控制在合适密度,通过有限的虫黄藻充分利用光照,以满足宿主珊瑚的正常生长。这种宿主珊瑚对虫黄藻数目的控制作用,也体现在不同季节尺度和不同深度尺度上^[38-39]。事实上,造礁石珊瑚确实能够通过控制共生虫黄藻的密度及其色素含量以调节自身的能量利用与代谢模式,从而应对环境变化。例如高温胁迫下的珊瑚白化可造成虫黄藻或色素的稀释,从而使得珊瑚内部所接受的光强显著上升,进而提高虫黄藻的生产力^[40]。本研究发现未摄食组珊瑚在异养营养输入受到限制时,可将虫黄藻的数目控制在较低水平,说明丛生盔形珊瑚在异养营

养输入或限制情况下,可通过不同能量利用方式,改变能量分配策略,适应环境变化。

异养营养的输入不仅提升了丛生盔形珊瑚的光合能力,也对其呼吸代谢产生了促进作用。相似地,以柱状珊瑚(*S. pistillata*)和鹿角杯形珊瑚(*P. damicornis*)为对象的两项研究,也发现了异养营养对造礁石珊瑚呼吸速率的促进作用^[15-16]。异养营养的输入能够提升造礁石珊瑚自身蛋白质和脂类的含量^[11, 41],这可直接导致宿主代谢速率的提升;此外,虫黄藻数目的上升也意味着虫黄藻的总呼吸量上升,尽管虫黄藻的呼吸占比不足共生体系的 30%^[42-43],但也可导致造礁石珊瑚呼吸速率的整体上升。从另一角度看,本实验中未摄食组丛生盔形珊瑚可通过降低自身代谢速率,以弥补异养营养输入的限制以及整体光合产出的下降。但这种降低自身代谢速率的行为,也可能伴随着蛋白质和脂质含量的下降等负面影响^[16]。此外,本研究中发现摄食组珊瑚单位蛋白的暗呼吸速率下降,即异养营养的输入使丛生盔形珊瑚的平均暗呼吸速率下降,可推测异养营养输入情况下,丛生盔形珊瑚的平均能量利用效率更高、有机碳净积累速率更快。

目前大多数学者认为异养营养能够促进造礁石珊瑚的光合作用与生长速率。但有研究发现,虽然异养营养可以刺激共生态海葵(*Aiptasia pallida*)的光合作用,却并不能够促进其本身的生长,这主要是由于共生藻自身新陈代谢需求的增加,导致了营养物质从共生藻传输到宿主珊瑚的过程受到了抑制^[44]。本研究通过计算光合呼吸比(P_{Net}/R_D)对这一问题进行了探讨。当 $P_{\text{Net}}/R_D \geq 1$ 时,说明共生体具备完全的自养能力,即光照条件下,共生藻光合作用固定的净有机碳,完全可以支撑黑暗条件下呼吸作用的消耗;当 $P_{\text{Net}}/R_D < 1$ 时,则说明珊瑚夜晚暗呼吸消耗的有机碳大于光照下共生藻光合作用净累积的量,即珊瑚的内源能量物质出现净损耗^[23]。本研究发现异养营养促进的光合作用能够使丛生盔形珊瑚个体获得更多的净有机碳积累,这可能是由于种间差异造成的对异养营养利用能力的差异。事实上,虫黄藻光合作用产生的碳大部分被用于维持珊瑚正常的生理代谢^[5],但其光合产物通常缺乏氮、磷等珊瑚生长所需的必要元素^[45],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、磷等多种元素的补充^[36, 46-47]。即使本实验中由于虫黄藻密度的上升可导致虫黄藻自身耗能的增加,

但通过对丰年虫的异养摄食, 丛生盔形珊瑚能够获得充足的氮源补充, 并以此促进更多光合产物的合成, 进而使摄食后的丛生盔形珊瑚表现出更高的净有机碳积累能力^[48]。因此, 推测异养营养的输入可能导致虫黄藻向宿主输送光合产物效率的降低^[44], 但却能够提升被输送光合产物的质量(即光合产物碳氮比上升)。

4 结论

本研究以三亚鹿回头海域优势种造礁石珊瑚——丛生盔形珊瑚为研究对象, 探究了异养营养的输入对其代谢以及共生藻的生理学影响, 得到以下结论: 异养营养的输入能够显著提升丛生盔形珊瑚的代谢速率(光合速率和呼吸速率), 并显著提升虫黄藻密度及色素含量。在异养营养输入的情况下, 虫黄藻的快速增殖导致的遮蔽效应, 使单个虫黄藻的光合产氧速率和色素含量出现不同程度的下降。整体而论, 异养营养的输入能够促进丛生盔形珊瑚有机碳的净积累, 即异养营养输入情况下丛生盔形珊瑚的营养模式更为健康。

参考文献:

- [1] Moberg F, Folke C. Ecological goods and services of coral reef ecosystems[J]. *Ecological Economics*, 1999, 29: 215-233.
- [2] Houlbrèque F, Ferrierpagès C. Heterotrophy in tropical scleractinian corals[J]. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2010, 84: 1-17.
- [3] Goldberg W M. Coral food, feeding, nutrition, and secretion: A review[J]. *Results and Problems in Cell Differentiation*, 2018, 65: 377-421.
- [4] Muscatine L, Porter J W. Reef corals: Mutualistic symbioses adapted to nutrient-poor environments[J]. *Bio-science*, 1977, 27(7): 454-460.
- [5] Falkowski P G, Dubinsky Z, Muscatine L, et al. Light and the bioenergetics of a symbiotic coral[J]. *Bioscience*, 1984, 34: 705-709.
- [6] Cook C B, D'Elia C F, Muller-Parker G. Host feeding and nutrient sufficiency for zooxanthellae in the sea anemone *Aiptasia pallida*[J]. *Marine Biology*, 1988, 98: 253-262.
- [7] LaJeunesse T. Investigating the biodiversity, ecology, and phylogeny of endosymbiotic dinoflagellates in the genus *Symbiodinium* using the ITS region: In search of a "species" level marker[J]. *Journal of Phycology*, 2001, 37(5): 866-880.
- [8] Fitt W K. Cellular growth of host and symbiont in a cnidarian-zooxanthellar symbiosis[J]. *Biology Bulletin*, 2000, 198: 110-120.
- [9] Fanny H, Eric T, Christine F P. Effect of zooplankton availability on the rates of photosynthesis, and tissue and skeletal growth in the scleractinian coral *Stylophora pistillata*[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2003, 296: 145-166.
- [10] Houlbrèque F. Interactions between zooplankton feeding, photosynthesis and skeletal growth in the scleractinian coral *Stylophora pistillata*[J]. *Journal of Experimental Biology*, 2004, 207: 1461-1469.
- [11] Ferrierpagès C, Witting J, Tambutté E, et al. Effect of natural zooplankton feeding on the tissue and skeletal growth of the scleractinian coral *Stylophora pistillata*[J]. *Coral Reefs*, 2003, 22: 229-240.
- [12] Muscatine L. The role of symbiotic algae in carbon and energy flux in reef corals[J]. *Coral Reefs*, 1990, 25: 75-87.
- [13] Rodrigues L J. Energy reserves and metabolism as indicators of coral recovery from bleaching[J]. *Limnology and Oceanography*, 2007, 52: 1874-1882.
- [14] Rodrigues L J, Grottoli A G. Calcification rate and the stable carbon, oxygen, and nitrogen isotopes in the skeleton, host tissue, and zooxanthellae of bleached and recovering hawaiian corals[J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2006, 70: 2781-2789.
- [15] Lyndby N, Holm J B, Wangpraseurt D, et al. Effect of feeding and thermal stress on photosynthesis, respiration and the carbon budget of the scleractinian coral *Pocillopora damicornis*[J]. *BioRxiv*, 2018, 378059.
- [16] Borell E M, Yuliantri A R, Bischof K, et al. The effect of heterotrophy on photosynthesis and tissue composition of two scleractinian corals under elevated temperature[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2008, 364: 116-123.
- [17] 练健生, 黄晖, 黄良民, 等. 三亚珊瑚礁及其生物多样性[M]. 北京: 海洋出版社, 2010, 18-32.
Lian Jiansheng, Huang Hui, Huang Liangmin, et al. *Sanya Coral Reef and Its Biodiversity*[M]. Beijing: China Ocean Press, 2010, 18-32.
- [18] 张浴阳. 三亚鹿回头鹿角杯形珊瑚恢复力研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2015.
Zhang Yuyang. *The study of recovery capacity of Pocillopora damicornis on Luhuitou Reef, Sanya*[D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2015.
- [19] Guan Y, Hohn S, Merico A. Suitable environmental ranges for potential coral reef habitats in the tropical ocean[J]. *Plos One*, 2015, 10(6): e0128831.
- [20] Monroig O, Navarro J C, Amat F, et al. Enrichment of *artemia nauplii* in essential fatty acids with different types of liposomes and their use in the rearing of gilt-

- head sea bream (*sparus aurata*) larvae[J]. *Aquaculture*, 2006, 251: 491-508.
- [21] Olivotto I, Rollo A, Sulpizio R, et al. Breeding and rearing the sunrise dottyback *pseudochromis flavivertex*: The importance of live prey enrichment during larval development[J]. *Aquaculture*, 2006, 255: 480-487.
- [22] Hii Y S, Soo C L, Liew H C. Feeding of scleractinian coral, *galaxea fascicularis*, on artemia salina nauplii in captivity[J]. *Aquaculture International*, 2009, 17: 363-376.
- [23] Muscatine L, McCloskey L R, Marian R E. Estimating the daily contribution of carbon from zooxanthellae to coral animal respiration[J]. *Limnology and Oceanography*, 1981, 26: 601-611.
- [24] Adzis K A A, Amri A Y, Oliver J, et al. Effective and maximum quantum yield of the lace coral *pocillopora damicornis* (anthozoa: Scleractinia: Pocilloporidae) in pulau tioman, malaysia[J]. *Journal of Science and Technology in the Tropics*, 2009, 5(1): 13-17.
- [25] Ritchie R J. Consistent sets of spectrophotometric chlorophyll equations for acetone, methanol and ethanol solvents[J]. *Photosynthesis Research*, 2006, 89: 27-41.
- [26] Strickland J D H, Parsons T R. A practical handbook of seawater analysis[J]. *Fisheries Research Board of Canada*, 1968, 167: 185-205.
- [27] Dubinsky Z, Stambler N, Ben-Zion M, et al. The effect of external nutrient resources on the optical properties and photosynthetic efficiency of *stylophora pistillata*[J]. *Proceedings of The Royal Society B-Biological Sciences*, 1990, 239: 231-246.
- [28] Titlyanov E A, Tsukahara J, Titlyanova T V, et al. Zooxanthellae population density and physiological state of the coral *stylophora pistillata* during starvation and osmotic shock[J]. *Symbiosis*, 2000, 28: 303-322.
- [29] Titlyanov E, Bil K, Fomina I, et al. Effects of dissolved ammonium addition and host feeding with *artemia salina* on photoacclimation of the hermatypic coral *stylophora pistillata*[J]. *Marine Biology*, 2000, 137: 463-472.
- [30] Houlbrèque F, Tambutté E, Ferrier-Pagès C. Effect of zooplankton availability on the rates of photosynthesis, and tissue and skeletal growth in the scleractinian coral *stylophora pistillata*[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2003, 296: 145-166.
- [31] Houlbrèque F, Tambutté E, Allemand D, et al. Interactions between zooplankton feeding, photosynthesis and skeletal growth in the scleractinian coral *stylophora pistillata*[J]. *Journal of Experimental Biology*, 2004, 207: 1461-1469.
- [32] Titlyanov E A, Titlyanova T V, Yamazato K, et al. Photo-acclimation of the hermatypic coral *stylophora pistillata* while subjected to either starvation or food provisioning[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2001, 257: 163-181.
- [33] Tolosa I, Treignier C, Grover R, et al. Impact of feeding and short-term temperature stress on the content and isotopic signature of fatty acids, sterols, and alcohols in the scleractinian coral *turbinaria reniformis*[J]. *Coral Reefs*, 2011, 30: 763-774.
- [34] Seemann J, Sawall Y, Auel H, et al. The use of lipids and fatty acids to measure the trophic plasticity of the coral *stylophora subseriata*[J]. *Lipids*, 2013, 48(3): 275-286.
- [35] Borell E M, Bischof K. Feeding sustains photosynthetic quantum yield of a scleractinian coral during thermal stress[J]. *Oecologia*, 2008, 157: 593-601.
- [36] 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: 221-253.
- [37] Mies M, Güth A Z, Tenório A A, et al. In situ shifts of predominance between autotrophic and heterotrophic feeding in the reef-building coral *mussismilia hispida*: An approach using fatty acid trophic markers[J]. *Coral Reefs*, 2018, 37: 677-689.
- [38] Al-Hammady M A M. The effect of zooxanthellae availability on the rates of skeletal growth in the red sea coral *acropora hemprichii*[J]. *Egyptian Journal of Aquatic Research*, 2016, 39: 177-183.
- [39] Xu L, Yu K F, Li S, et al. Interseasonal and interspecies diversities of symbiodinium density and effective photochemical efficiency in five dominant reef coral species from luhuitou fringing reef, northern south china sea[J]. *Coral Reefs*, 2017, 36: 477-487.
- [40] Wangpraseurt D, Holm J B, Larkum A W D, et al. In vivomicroscale measurements of light and photosynthesis during coral bleaching: Evidence for the optical feedback loop?[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 59.
- [41] Al-Moghrabi S, Allemand D, Couret J M, et al. Fatty acids of the scleractinian coral *galaxea fascicularis*: Effect of light and feeding[J]. *Journal of Comparative Physiology B*, 1995, 165: 183-192.
- [42] Davies P S. The role of zooxanthellae in the nutritional energy requirements of *pocillopora eydouxi*[J]. *Coral Reefs*, 1984, 2: 181-186.
- [43] Edmunds P, Spencer Davies P. An energy budget for *porites porites* (scleractinia)[J]. *Marine biology*, 1986, 92(3): 339-347.
- [44] Davy S, Cook C. The relationship between nutritional status and carbon flux in the zooxanthellate sea anemone *aiptasia pallida*[J]. *Marine Biology*, 2001, 139: 999-1005.
- [45] Titlyanov E A, 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: S16-S31.
- [46] Grover R, Maguer J F, Allemand D, et al. Uptake of dissolved free amino acids by the scleractinian coral *stylophora pistillata*[J]. Journal of Experimental Biology, 2008, 211: 860-865.
- [47] Sebens K, Vandersall K, Savina L, et al. Zooplankton capture by two scleractinian corals, *madracis mirabilis* and *montastrea cavernosa*, in a field enclosure[J]. Marine Biology, 1996, 127: 303-317.
- [48] Lim C S, Bachok Z, Hii Y S. Effects of supplementary polyunsaturated fatty acids on the health of the scleractinian coral *galaxea fascicularis* (linnaeus, 1767) [J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2017, 491: 1-8.

Effects of heterotrophy on the metabolism and symbiont photosynthetic physiology of *Galaxea fascicularis*

YU Xiao-lei^{1, 2, 3, 4}, JIANG Lei^{1, 3}, LUO Yong^{1, 2, 3, 4}, LEI Xin-ming^{1, 3}, LIAN Jian-sheng^{1, 3}, HUANG Hui^{1, 2, 3}

(1. Key Laboratory of Tropical Marine Bio-resources and Ecology, 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; 3. Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Marine Biology, Guangzhou 510301, China; 4. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Received: Jun. 25, 2019

Key words: heterotrophic nutrition; *Galaxea fascicularis*; metabolism; photosynthetic physiology of symbiont

Abstract: *Galaxea fascicularis*, which is dominant in Luhuitou fringing reef, was selected to study the effects of *Artemia salina* nauplii supplementation on the photosynthesis and respiratory rate of coral holobiont. The results showed that feeding could significantly improve the photosynthesis and respiration rate of *G. fascicularis* simultaneously, and the zooxanthellae density and pigment concentration of holobiont were increased as well. However, the net photosynthesis rate (P_{Net}) and pigment concentration per zooxanthellae were decreased when food was supplied, which relates to the shadowing effect caused by the increases of symbiont density after feeding. Despite that, feeding could increase the P_{Net}/R_D ratio of *G. fascicularis* by approximately 44.5%, which indicates a higher organic carbon accumulation rate of coral holobiont. In summary, heterotrophic nutrition input could improve the photosynthesis and respiration rate of *G. fascicularis*, and the feeding mode of *G. fascicularis* is healthier when heterotrophic sources of nutrition are available.

(本文编辑: 赵卫红)