

世襲和招募

——棲息於珊瑚蟲幼生的微生物運作體系

許嘉合、野澤洋耕

珊瑚礁生態系的生產者與「食客」們

近年來，由於澳洲大堡礁嚴重白化的新聞與熱播的紀錄片「追逐珊瑚（chasing coral）」，相信大家對於珊瑚礁（coral reef）與珊瑚白化（coral bleaching）都不陌生。簡單來說，珊瑚礁猶如海洋中的森林生態系，號稱可以提供四分之一的海洋生物物種棲息其中。雖然只佔全球海水的千分之一面積，卻是提供電影「海底總動員」與「鯊魚黑幫」上演的重要場景。

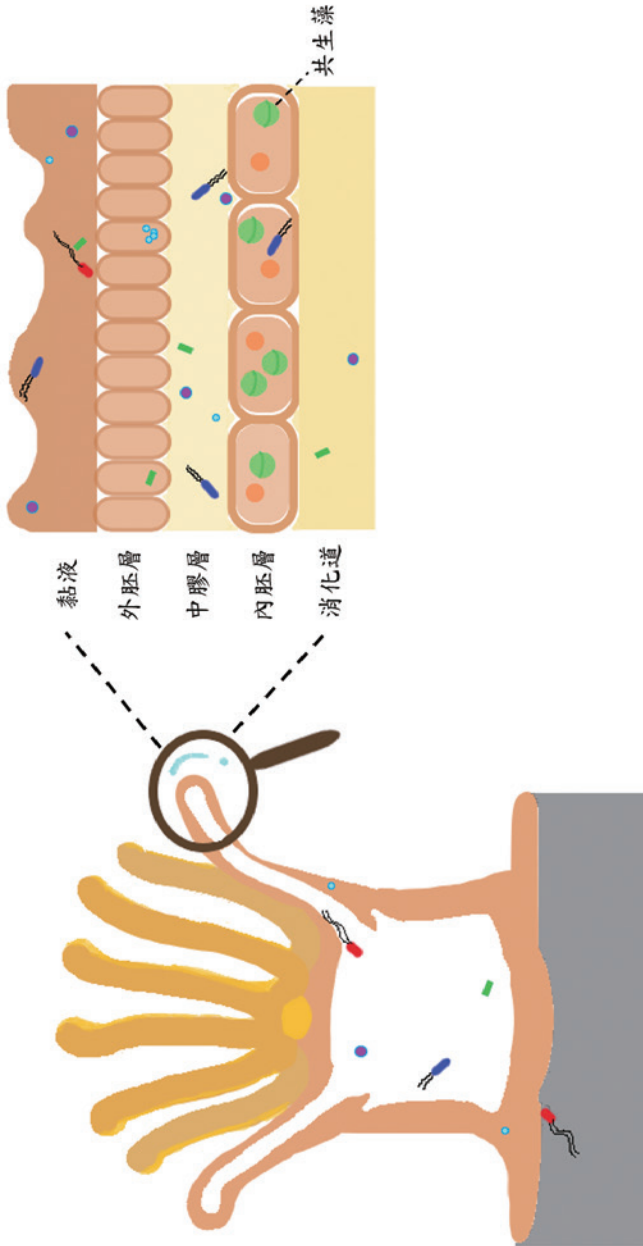
珊瑚礁除了聚集多樣肉眼可見的生物棲息外，微觀尺度下，珊瑚礁生態系的主角：珊瑚（coral）本身及其身旁還居住許多種類多元而功能奇特的微生物。上至珊瑚觸手的表皮細胞間隙（intercellular），下至珊瑚骨骼中；外至珊瑚表面分泌的黏膜（mucus），內至珊瑚蟲的消化道內（gastrodermal cavity），甚至珊瑚本身的細胞內（intracellular），都可以找到這些微生物的組合（圖

一)。這些微生物的種類形形色色，橫跨古菌、細菌、真核生物三大類。其中，最為重要的當屬可以提供給珊瑚宿主百分之九十以上碳源的共生藻（Symbiodiniaceae；屬於真核生物）。

在珊瑚的國度中，共生藻猶如生產者（農民），貢獻珊瑚群體所賴以為生的能量來源。至於其他形形色色共棲的微生物，猶如社會中的各種組成份子。其中有相當多的成員，就像是歷史上多數豪族所供養的「食客」。平常對於宿主本身（珊瑚蟲）並未提供任何貢獻，但在關鍵時刻卻能扮演重要功能。

一、共生藻

共生藻出生於渦鞭毛藻門（另稱甲藻門，與馬祖海域知名的「藍眼淚」系出同門）、橫列甲藻綱、共生藻科。共生藻生活於海水時，有兩條鞭毛可用來游泳；但住在珊瑚細胞內時，鞭毛便會消失。每個珊瑚細胞內可以容納約1-7顆共生藻細胞。共生藻含有葉綠體，技能是行光合作用。藉此可以回收珊瑚宿主呼吸作用排放出的二氧化碳，將無機碳轉變為有機碳，並將合成的部分有機碳提供給宿主珊瑚，而珊瑚宿主除了供給共生藻棲身的環境，也提供其他營養源，例如：氮、磷，是種互利共生型態。



圖一、珊瑚構造與珊瑚上微生物棲地示意圖。(張姵敏改編自 van Oppen and Blackall, 2019)

二、細菌

近年來次世代DNA定序技術的快速發展，使得偵測環境中的微生物變得簡易，因此居住於珊瑚礁的許多細菌「食客」漸漸被人們所熟知。目前已知細菌「食客」與珊瑚宿主的交互作用有：細菌幫助珊瑚宿主抵抗致病菌、固定氮源給珊瑚蟲與共生藻、幫助代謝有機硫化物等。

其中牽涉氮與硫的交互作用扮演了重要的角色。在寡營養鹽的珊瑚礁海域，有機氮是非常珍貴的。所以，可以將氮氣轉化固定成有機態氮的固氮微生物（diazotrophs）是非常重要的。最早（2004年）被發現的珊瑚固氮菌為藍綠菌（*Cyanobacteria*）。不過近年來，在珊瑚上發現越來越多具備固氮能力的微生物，例如根瘤菌（*Rhizobiales*）、弧菌（*Vibrio*）、鞘脂單胞菌（*Shingomonas*）、紅螺菌（*Rhodospirillaceae*）。

珊瑚礁在硫元素的生地化循環（biogeochemical cycle）扮演很重要的角色，因為珊瑚蟲與共生藻會產生大量的二甲基巰基丙酸（DMSP：Dimethylsulfoniopropionate）。而這類化合物可被分解成硫化物二甲基硫（DMS：dimethyl sulfide）後釋放到大氣中，完成硫化物的生地化循環。珊瑚礁產生的大量二甲基巰基丙酸會經由珊瑚的黏液釋放到海水中。所以，不論是珊瑚的黏液中，或是珊瑚礁附近的海水中，都聚集了大量可以分解二甲基巰基丙酸為硫化物二甲基硫的微生物，例如根瘤菌（*Rhizobiales*）與玫瑰桿

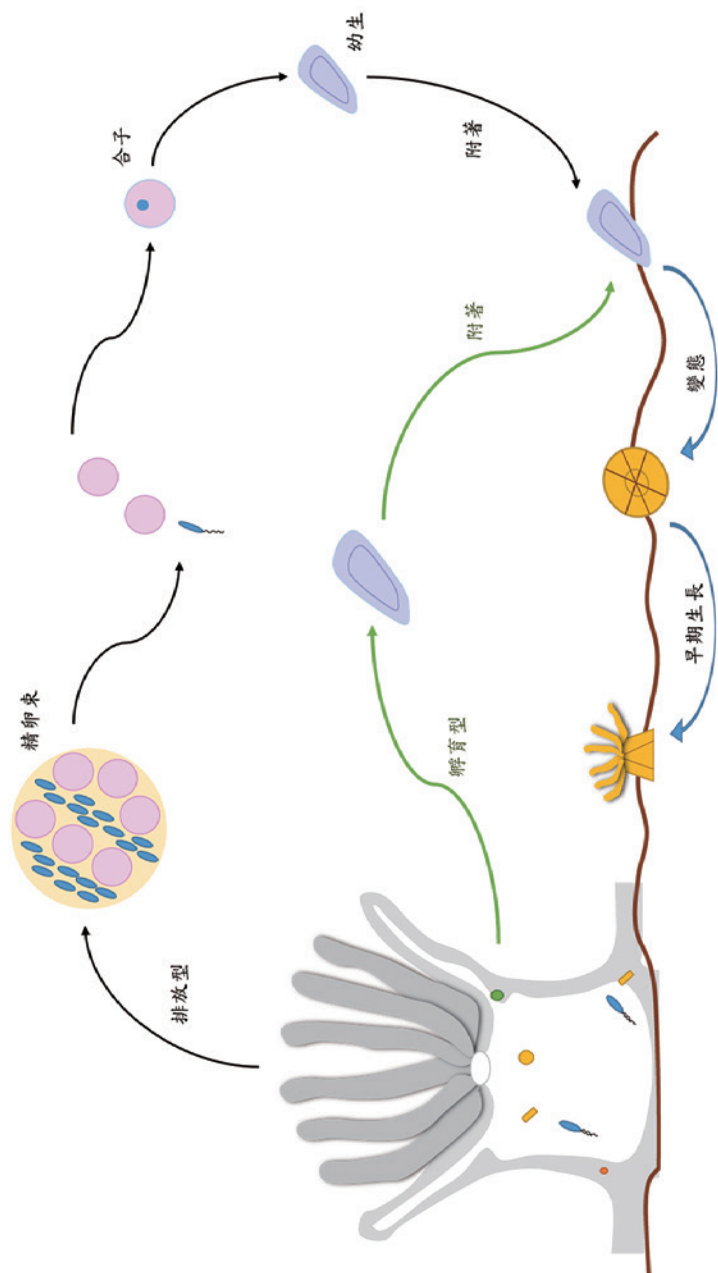
菌 (*Roseobacter*)。因為對這群微生物「食客」而言，二甲基巰基丙酸是很好的碳源。然而，豐富的二甲基巰基丙酸也吸引了一些珊瑚致病菌，例如溶珊瑚弧菌 (*Vibrio coralliilyticus*)。

在珊瑚礁發現的細菌種類甚為繁雜，多樣性甚高。因此，細菌「食客」在珊瑚宿主上的群聚組成、功能與交流，在不同珊瑚物種皆不相同。而且也可能因不同地點或不同時間而改變，並不像共生藻那般單一與穩定。其實大部分的細菌就如同「食客」，大多時候並沒有對宿主提供任何貢獻，只是混口飯吃，也不會對宿主造成有害的影響（片利共生）。不過，碰到關鍵時刻，某些細菌就會發揮它們的功能。例如：當珊瑚受致病菌威脅時，就是一些珊瑚益生菌現身表現的時候了，他們可以幫助宿主抵抗這些致病菌。果真是所謂「養兵千日，用在一時」。

珊瑚蟲生活史與共棲微生物的兩種生殖型態

在珊瑚生態系中，固然是珊瑚蟲本身構成主要基幹，伴隨珊瑚蟲的生殖繁衍的過程，部分共生藻和共棲的微生物也隨同參與其中，共同繁衍生長。

雖然有許多混飯吃的「食客」，但有些微生物在珊瑚生活史上仍然扮演了不可或缺的角色。這些微生物「食客」有多重要呢？他們重要到珊瑚蟲親代（珊瑚有雌雄同體的種類，也有雌雄異體的種類）在生殖時一併垂直轉移



圖二、珊瑚蟲早期生活史。

（Vertical transmission）給珊瑚蟲幼生——就如同可以傳給下一代的世襲「家奴（佃農和武士）」！

不過，不是所有家庭都能提供「家奴」給下一代。這就牽涉到珊瑚蟲的生活史與兩種有性生殖型態（圖二）：「排放型（spawner）」與「孵育型（brooder）」生殖。

「排放型」生殖是指珊瑚蟲親代將卵子與精子排放到海水中，與其他珊瑚蟲所排放的精、卵行體外受精。受精後的合子在海水中發育成浮浪幼生（planulae）；而「孵育型」生殖則是卵子與精子在珊瑚蟲體內受精、發育成幼生（planulae）後，珊瑚母體再將幼生排放出體外。不論是排放型還是孵育型，海水中的幼生找到適合地點後，便會固定附著在海底基質上，隨後珊瑚蟲個體（polyp）利用無性生殖分裂、生長成我們看到的樹狀、團塊狀或平鋪狀結構的珊瑚。

一、共生藻

大多數的珊瑚種類都採取「排放型」的生殖策略，只有少數的珊瑚種類採取「孵育型」。一般來說，絕大部分的「孵育型」珊瑚，生殖時排放出的幼生就已經攜帶有共生藻（垂直轉移——家奴或世襲佃農）；至於大部分的「排放型」珊瑚，在出生時則完全沒有共生藻。那些沒有家奴照顧的珊瑚蟲幼生怎麼辦呢？別擔心，在茫茫大海中還是有遇到好夥伴的機會。這些幼生在環境碰到志同道合

的共生藻後，還是可以招募它們為「長工」結伴同行一起闖蕩江湖（水平轉移；horizontal transmission）。

令人驚奇的是，珊瑚蟲幼生在發育的過程中會遇到不只一種共生藻。然而有些種類的珊瑚比較孤僻，終其一生只會和某些特定種類的共生藻建立共生關係。有些種類的珊瑚蟲幼生則比較海派，可以和不只一種的共生藻建立共生關係，甚至同時有不同品系的共生藻存在珊瑚蟲體內。只是不同品系的共生藻在珊瑚體內的比率，會因為環境變動而改變。例如：籬枝同孔珊瑚（*Isopora*）可以同時和共生藻品系C和共生藻品系D建立共生關係。當環境溫度適宜時，籬枝同孔珊瑚的體內有較多的共生藻品系C；當環境溫度升高時，共生藻品系D則變為主要族群。

二、細菌

那其他也很重要的細菌「食客」呢？它們也可以世襲給下一代嗎？當然可以！不過，不同於共生藻，珊瑚蟲身上總是有超過一種以上的細菌，因此珊瑚蟲與細菌間的交互作用也變得更錯綜複雜。比起對共生藻的研究，細菌在珊瑚蟲生活史中所扮演的角色目前還有許多未知。不過經由螢光原位雜交技術（FISH：fluorescent *in situ* hybridization），已經發現珊瑚卵細胞內沒有細菌。但是經由次世代定序（NGS）對珊瑚蟲幼生（egg-sperm bundle and planula）所做的研究，卻仍然發現有許多不同種的細

菌。因此目前推測，這些細菌附著在精卵束（排放型生殖）或是幼生（孵育型生殖）的外層黏膜（mucus）上，從母體一起被排放出去。也就是一種天生就自帶一群「世襲武士」在周圍的概念！另外一種推論是，母體在生殖時，將細菌一起排放到海水中，讓幼生在初期發育的過程可以很容易的將這些細菌收歸己用（招募而得的「傭兵」）。所以，珊瑚母體利用了水平轉移的技術達到了垂直轉移的目的。

不論是排放型還是孵育型生殖型態的珊瑚蟲幼生，被母體排放出來後，在早期發育的過程中，他們身上的細菌群聚多樣性會越來越高，甚至高於珊瑚母體共棲的菌群多樣性。近期的研究更是發現，珊瑚早期發育的環境對珊瑚上的菌相組成有極大的影響，影響甚至高於珊瑚蟲親代對幼生菌相的影響。也就是早期有相同發育環境的珊瑚植株，他們的菌相相似度高於有相同親代、但早期在不同環境發育的珊瑚植株。如同「蓬生麻中，不扶而直。白沙在涅，與之俱黑。」果然小時候的生長環境不論對人類還是對珊瑚都影響很大啊！

簡單來說，在從母體離開後，除了珊瑚蟲親代挑選的世襲的佃農和「食客（武士）」之外，珊瑚蟲幼生在茫茫大海闖蕩的過程中會遇到更多志同道合的夥伴，也會招募臨時的長工和傭兵一起同行。一直到幼生附著底質後，能適應新環境的細菌，或是能幫助珊瑚宿主適應新環境的細菌食客，才會被繼續留在宿主體內，而其他細菌則會消

失或離開。所以，珊瑚群落漸漸成熟後，經過了一番篩選（winnow），身上菌群多樣性才逐漸降低，菌群組成才會慢慢趨於平衡、穩定。

然而你以為珊瑚成熟後菌相就不再改變了嗎？雖然在珊瑚成熟後，珊瑚上的微生物菌相趨於穩定，但其實是一種「動態平衡」的穩定。只要環境有任何變動，珊瑚蟲身上的微生物菌相通常是最快改變，或是最快反應的。因此珊瑚上的微生物菌相，也被認為可以拿來當作珊瑚是否健康的指標之一。若是珊瑚的健康狀態不佳，則伴隨珊瑚的微生物相就會出現一些珊瑚致病菌。除此之外，近年來很流行的「珊瑚益菌」假說更提出了：當環境產生變動時，因為珊瑚上的微生物菌相會比宿主本身的反應快，進而幫助了珊瑚宿主加速適應環境，或渡過了環境變動所造成的不適。

在了解細菌類「食客」的多才多藝與共生藻的重要性之後，你是否好奇：有沒有一種細菌或是一種共生藻是打遍天下無敵手的？在任何健康的珊瑚中永遠可以發現它呢？很遺憾的是，目前還沒有發現任何一種珊瑚絕對需要的共生藻品系或是共生菌種。雖然固氮菌很重要，但不同種類的固氮菌在環境改變時，可以取代對方在珊瑚體內的功能；就像不同品系的共生藻在溫度改變時，優勢品系也跟著改變。另外，也是有不需共生藻的珊瑚。因此，珊瑚共生體上的交互作用與微生物群聚，完全是因時、因地、因角色而改變。總之，不論是垂直（世襲而來的佃農

和武士），或水平（招募而來的長工和傭兵）轉移來的成員，能幫助彼此適應當下環境才是最重要的！

後記

海洋是生命之源，珊瑚礁更是海洋生物多樣性的重要堡壘。然而，相較於目前甚為熱門的人類腸道菌研究，我們對海洋生物與微生物交互作用所知極為有限，遑論是海洋微生物生態的相關研究了。身為茫茫研究領域中的稀有族群，希望能藉由此篇科普簡介，撩起大家對海洋微生物生態的那根好奇心弦。

作者簡介



許嘉合

中央研究院生物多樣性研究中心博士後研究學者，中興大學生物科技研究所博士。大學畢業後跳入海洋生物的世界，並受到共生藻與珊瑚互相幫助的感召，開始關注細菌與海洋生物的你來我往。眼球會自動被「共生」的相關字眼吸引。目前研究菌相在不同種珊瑚幼生間的差異。



野澤洋耕

中央研究院生物多樣性研究中心副研究員，日本九州大學博士。專長為珊瑚礁生殖生態。熱愛潛水。自2009年從日本來臺灣定居已超過十年，長期致力於綠島、墾丁與蘭嶼的珊瑚礁群聚研究，也投入許多心力探究珊瑚生殖策略的奧秘。除了珊瑚，研究範疇也涵蓋了珊瑚礁生態系中的海膽、海龜、海綿與珊瑚礁魚類。