中国科学: 生命科学 2024 年 第 54 卷 第 7 期: 1254 ~ 1265
SCIENTIA SINICA Vitae lifecn.scichina.com
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS

评 述

珊瑚黏液生物学功能研究进展

张笑雨[1], 丁伟[2], 刘舒凯[2], 杨美珠[1], 周进[1*]

1. 清华大学深圳国际研究生院, 深圳 518055;
2. 深圳市智海海洋生物科技有限公司, 深圳 518055
* 联系人, E-mail: zhou.jin@sz.tsinghua.edu.cn

收稿日期: 2024-03-05; 接受日期: 2024-05-08; 网络版发表日期: 2024-06-19
国家自然科学基金(批准号: 41976126)、广东省普通高校创新团队项目(自然科学)(批准号: 2023KCXTD052)、深圳市科技计划(批准号: KCXFZ20211020165547011, ZDSYS20230626091459009)和清华大学深圳国际研究生院交叉基金(批准号: JC2022004)资助

摘要 作为一种高生产力的海洋刺胞动物, 珊瑚能够向海水中分泌一种透明且具有黏性的物质, 即黏液. 在物理层面黏液是一道屏障, 对宿主珊瑚提供保护并与外界建立平衡, 被称为“黏液门”. 在化学层面黏液主要由糖类、蛋白质和脂质物质等组成; 黏液大部分作为溶解态有机物被异养细菌所利用, 并经过微生物循环参与礁区生态系统的物质代谢. 黏液与珊瑚的生长和免疫调节密切相关, 能够对外周颗粒物和有机质进行捕捉、夹带或过滤, 在抗压、捕食以及调节细胞代谢等方面使珊瑚受益. 以往关于珊瑚黏液的研究主要集中在黏液的理化成分、营养物质、微生物组成, 以及黏液介导的共生环境(包括生物防御、环境抗性、宿主健康等); 现今黏液在物质循环、微生物塑造, 以及生态稳定性等方面的作用逐渐被重视. 为了更为全面系统地认识珊瑚黏液及其生态作用, 本文总结了珊瑚黏液的来源、成分、性质, 梳理了黏液参与宿主免疫、环境耐受、微生物调控和物质循环等方面的作用, 从珊瑚生理和礁区生态的角度对黏液的重要性进行了综述, 并对未来的研究方向进行了展望.

关键词 珊瑚黏液, 理化成分, 功能潜力, 物质循环

珊瑚礁拥有极高的初级生产力[1,2], 其总量在256~1696 mmol C m^{-2} d^{-1}[3~5], 可与热带雨林相媲美, 被称为“海洋热带雨林”. 这种高初级生产力的形成得益于共生生物的存在, 尤其是虫黄藻, 这是一种生活在造礁珊瑚细胞内的内共生藻类, 负责大部分有机碳的生产. 珊瑚以此为基础并借助一些胞外分泌物来营造共生体, 其中胞外分泌物中最常见的是黏液[6,7]. 黏液这种理化性质特殊的分泌物首先在栉水母Ctenophora和刺胞动物Cnidaria中被发现, 并认为与生物进化相关[8~10].

珊瑚黏液的定义最早可以追溯到1987年, 起初被认为是聚合物, 即胶状物、虫黄藻、珊瑚组织、细菌、线虫囊、浮游生物、丝状藻类和沉积物交织在一起的混合体[11]. 随后有学者认为黏液只能界定为其中的凝胶状液体, 不包含微生物和颗粒物[9]. 近年来, 针对黏液的认识较为公认的是直接收集到的天然黏液, 包括生物和非生物成分[12~14]. 因此, 珊瑚黏液应该描述为“ 珊瑚释放出的复杂混合物”. 近年来珊瑚黏液日益受到学术界的关注(图1), 凸显出其研究价值[15].

黏液覆盖于珊瑚表面145~700 μm的范围[16], 接近

引用格式: 张笑雨, 丁伟, 刘舒凯, 等. 珊瑚黏液生物学功能研究进展. 中国科学: 生命科学, 2024, 54: 1254–1265
Zhang X Y, Ding W, Liu S K, et al. Research progress on biological functions of coral mucus (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2024, 54: 1254–1265, doi: 10.1360/SSV-2024-0049

© 2024 《中国科学》杂志社 www.scichina.com
https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0049

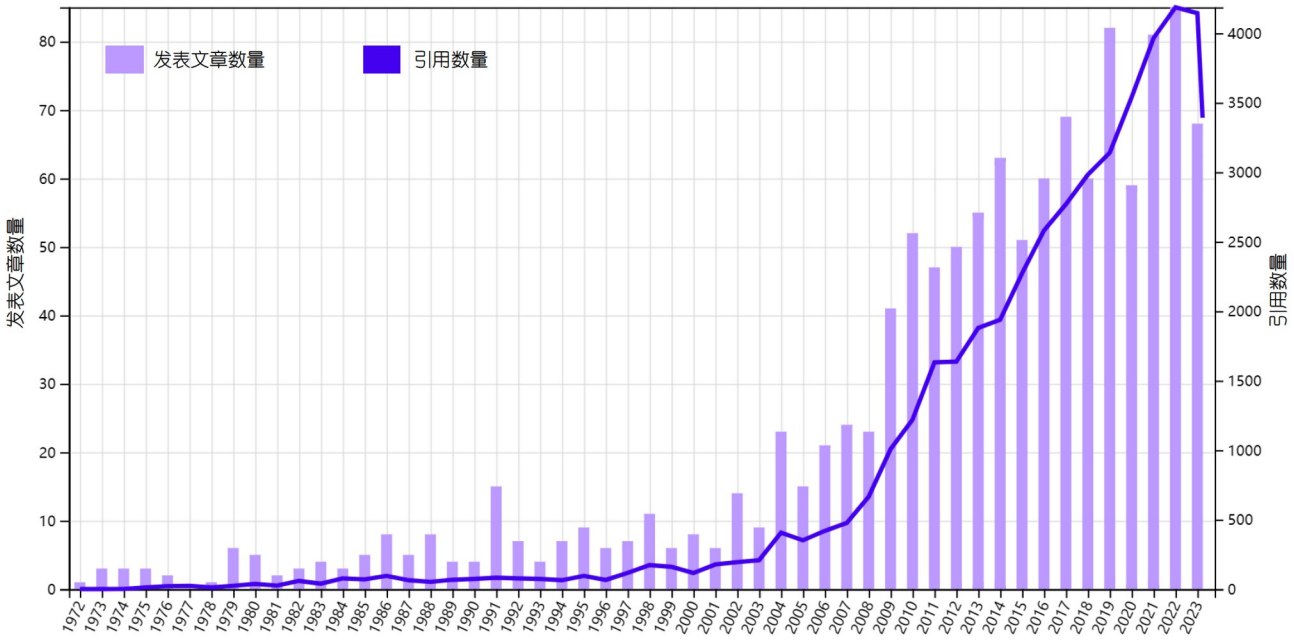


图 1　过去50年(1973~2023)围绕珊瑚黏液发表的论文数量和引文数量. 实线为引用数量, 柱形图为发表文章的数量(统计数据来自https://www.webofscience.com/wos/alldb/citation-report)

Figure 1　The number of papers published and citations received regarding coral mucus over the past 50 years (1973–2023). The solid line represents the number of citations, while the bar graph depicts the number of publications (https://www.webofscience.com/wos/alldb/citation-report)

40%的净光合产物通过黏液释放到环境中[17,18], 因而黏液在多种珊瑚生境(热带、深海和冷泉)被认为是共生体有机碳和其他营养物质的主要来源. 珊瑚礁内的黏液在溶解有机物池/有机物中占主要部分[19,20], 并具有超高的代谢效率. 例如在大堡礁, 每平方米的鹿角珊瑚每天分泌的黏液高达4.8 L, 56%~80%的黏液溶解在周边海水中, 以每小时不低于7%的降解率周转, 能在2 h内将有机碳和有机氮含量增加3个数量级以上[17]. 黏液中溶解有机物是浮游生物和微生物生长的来源, 为周围微生物群落提供了丰富的营养[21].

近10年来珊瑚黏液的相关研究主要集中在: (i) 黏液的组成: 了解黏液中碳水化合物、脂质和蛋白质的含量及其作为宿主共附生微生物的底物和保护屏障; (ii) 黏液中的微生物群落: 微生物在维持珊瑚健康方面的作用, 以及群落的变化与珊瑚疾病和环境条件的关系; (iii) 黏液对周围水域的影响: 研究珊瑚如何选择性地抑制和促进黏液中的各种微型浮游生物的生长, 以及对周围环境微生物的塑造; (iv) 黏液在珊瑚疾病发展中的作用: 探索黏液在抵抗病原体和降低感染方面的潜力. 随着研究的不断深入, 人们发现珊瑚黏液在维持宿主健康及生态位稳定中的作用越来越重要. 本综述总结该领域的最新进展, 系统认识黏液在珊瑚生理和礁区生态等维度的作用.

1　珊瑚黏液的来源与分泌机制

珊瑚黏液是黏液细胞(mucocyte)合成的透明状胞外聚合物[22], 也称为表面黏液层(surface mucus layer, SML), 由珊瑚外胚层释放, 在生物体上皮细胞与其外部环境之间形成独特的多功能界面, 其组织中存在着大量虫黄藻和黏液, 黏液细胞从内部的胃皮层/内胚层向外胚层迁移, 最终在外胚层释放[23]. 珊瑚黏液的释放往往发生于外界压力下, 包括致病菌的侵害、紫外线的辐射、颗粒物沉降、污染物的暴露、水流/温度/盐度的变化, 以及非应激条件的产生等. 此外, 在非压力下珊瑚也会分泌黏液, 满足一些生理需求[24,25]. 例如, 珊瑚自身表面分泌的黏液, 可以很好地过滤和吸附水体中游离的颗粒有机物, 作为一种食物捕获的工具[26,27]. 关于黏液的分泌机制始于20世纪, 有学者提出奢侈碳假说(luxury carbon hypothesis, LCH), 认为

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0049

黏液分泌的主要功能是去除虫黄藻产生的多余光合作用碳产物[28]，这种过剩是由于营养摄入中氮素不足而限制了碳的分配[29]. 由于氮是维持珊瑚共生体光合作用所必需的、黏液的产生缓解了氮的限制. 然而，LCH不适用于其他非光合共生体的刺胞动物. 因此，虽然黏液分泌可以为共生珊瑚排出多余的碳，但这并不是黏液的主要功能[30]. 有学者指出，黏液主要是为了捕获颗粒有机物和/或防止被沉积物窒息，获取更多可利用氮是在提供物理保护时的附带结果.

2 珊瑚黏液的分离方法

目前收集和分离黏液的方法有多种：最常见的获取方法为悬挂法，即通过悬挂的方式将珊瑚倒挂在无菌的烧瓶中，20~30 min后便可从烧瓶中取出黏液，称为“milking”[16]. 这种方法获取的方法简单，易操作；不足在于获得的黏液量较少. 如果要获得大量黏液，通常会使用暴晒等刺激的方式，但这会促发珊瑚应激，导致黏液成分发生变化. 改进的方式是用棉签擦拭珊瑚表面[31,32]，这种方法减少了应激，但其适用范围有限，仅仅适用于需求量少的实验. 在此基础上发展了另一方法，即水枪或喷枪法，该方法通过吹洗来分离黏液和组织[33~35]，这种方法能够实现更高效、更大量的收集，但存在着可能混入藻类或珊瑚虫等杂质的缺点. 为此，注射器吸取[36,37]或者低速离心取样[38,39]应运而生，该方法能够实现更加纯净和接近原始状态的黏液；与之平行的方法有“吸液器”法[40]，能对黏液的不同层次进行操作，提高了定点取样的能力.

尽管有多种方式供选择，但实际操作中我们需要依据实验目标进行针对性地选取，因为上述几种方案都有各自的优缺点，包括获得的生物量、外界应激、微生物污染或珊瑚样本间的交叉影响等. 因此，在收集黏液时应该依据实验条件和研究目标来确定具体的分离方式.

3 珊瑚黏液的性质

3.1 黏液的物理性质

大部分从珊瑚腔体中分泌的黏液并非凝胶状，而是一种浓度依赖的类凝胶态[16]. 珊瑚排出的黏液与海水或悬浮物接触后会发生结构变化，呈丝状、棉屑状、片状或褶状等[41,42]. 珊瑚黏液具有高分子量糖蛋白(例如斯托科斯角孔珊瑚*Goniopora stokesi*黏液糖蛋白分子量为1.4~2.5 MDa，加勒比海星状珊瑚*Montastraea faveolata*糖蛋白分子量>30 MDa)，具有脊椎动物黏蛋白的生物物理学特性. 这种聚合物糖蛋白结构赋予了黏液高弹性和抗拉性[43]，这些特性一方面为外周细菌提供了物理屏障[24]，也赋予了黏液固定病原体的属性，同时增强了将捕获的颗粒、细菌和碎屑运输到内腔的能力[17].

3.2 黏液的化学成分

现有研究所观察到的珊瑚都能够产生和释放黏液[44]，黏液含有大量的糖蛋白、碳水化合物和脂质[16,45,46]，其中的糖蛋白被认为是黏性的来源[47]. 一般的黏蛋白中，糖链几乎都是通过N-乙酰半乳糖胺(Gal-NAc)与肽链结合，而珊瑚黏液的黏蛋白通过甘露糖结合，这一点与其他动物的黏蛋白不同[48]. 另外，黏蛋白的糖链中含有阿拉伯糖和木糖，这也与其他动物性黏蛋白不同，具有植物的属性，从侧面说明了其来源和虫黄藻的光合作用有关[47]. 现有珊瑚物种的黏液中，常见的碳水化合物成分包含N-乙酰氨基葡萄糖、葡萄糖和甘露糖、阿拉伯糖和木糖等[49]，不同环境中的黏液存在某些共有的碳水化合物成分[50]，但碳水化合物的组成和含量会随生境和物种而改变，例如Wild等人[51]研究了冷水、暖水珊瑚释放的化学成分，发现由单体组成的阿拉伯糖是鹿角珊瑚属(暖水)的主要碳水化合物成分，冷水珊瑚往往含有更高含量的葡萄糖和甘露糖，其中葡萄糖是所有珊瑚黏液碳水化合物都存在的成分. 除了蛋白和碳水化合物外，脂类也是黏液的成分之一，学者认为蜡酯(十六烷基棕榈酸酯)和甘油三酯是黏液中的主要脂质成分；此外，黏液中也含有磷脂等其他脂类物质[46]. 电镜证据表明虫黄藻是合成脂质的主要场所，脂质从叶绿体中渗出并转移到动物组织中，脂质的生产和分泌往往和光照等因素有关. 游离脂滴和结晶包涵体(蜡酯)在动物组织中很常见，这些包涵体通常与产生黏液的细胞关系紧密[6]，这也正是珊瑚礁中鱼类等生物的能量来源.

珊瑚黏液中还存在各类生物活性化合物和酶，如类真菌菌素氨基酸(mycosporine-like amino acids, MAA)，它能吸收紫外线[52] 并调节珊瑚黏液中的酚氧化酶(PO)和黑色素活性[53]. 在酶类中，酚氧化酶原(pro-

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0049

phenoloxidase, ProPO)是珊瑚先天免疫的主要酶, 在珊瑚出现氧化应激时上调[54]. 粉红线综合征(pink line syndrome)和白斑病(white patch *Acropora sp*. disease)珊瑚黏液的酚氧化酶(PO)活性高于健康珊瑚[55]. 除了酚氧化酶之外, 黏液中也观察到其他抗氧化酶系, 如超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶、过氧化物酶、丝氨酸、金属蛋白酶以及类黄酮等. 这些酶类在自由基清除、毒力因子沉默, 以及抑制感染等方面发挥重要作用.

值得关注的是, 有研究测量了澳大利亚大堡礁黏液二甲基硫化物(dimethyl sulfate, DMS)及其前体化合物二甲基磺基丙酸二甲酯(dimethylmercaptopropionate, DMSP)的浓度, 发现珊瑚黏液中DMSP的浓度范围为1226~25443 nmol/L, 其中鹿角珊瑚黏液的DMSP含量最高, 超出沉积物环境(0.5 m深)的2~4倍[37]. 这是迄今为止海洋环境中报道的最高硫化物浓度. 这种高硫化物的存在可能与珊瑚礁高效的C-S循环有关, 抑或是应对气候变暖的有效方式.

3.3　黏液中的微生物

黏液中含有的微生物包含细菌、真菌、古菌、病毒和共生藻等. 珊瑚黏液的细菌种群丰度要高于珊瑚组织, 具有一些“核心微生物群”属性[56], 其中变形菌门、放线菌门、黄杆菌和疣微菌等是主导类群[57,58]. 此外, 珊瑚黏液的细菌丰度相比外周水体更高[59], 这得益于黏液中相对高的颗粒有机物浓度; 黏液中微生物的高丰度和高多样性有助于珊瑚健康, 周期性黏液脱落在珊瑚微生物组动力学中也起着关键作用[25], 珊瑚黏液中微生物的功能和动态变化对维护珊瑚生态弹性和宿主健康具有重要意义.

珊瑚黏液中主要的真菌类群包括子囊菌门、壶菌门和网黏菌纲[60]. 其中, 子囊菌是珊瑚黏液中最常见的真菌门类, 包括一些常见真菌, 如曲霉属真菌、青霉菌、隐球酵母等, 也包括一些特有的真菌, 如子囊菌门中的*Koralionastes*属. 真菌在珊瑚黏液中的作用包括分解珊瑚黏液、提供多不饱和脂肪酸和引起珊瑚病害等[61].

珊瑚黏液的病毒主要是噬菌体. 一方面, 噬菌体可以通过杀死有害细菌来帮助保护珊瑚表面免受病原体的侵害; 另一方面, 噬菌体也可能通过减少珊瑚相关微生物群的多样性和功能来破坏珊瑚与细菌之间的共生关系. 噬菌体可以在细菌之间转移基因, 这可能会改变它们的代谢功能和与珊瑚宿主的相互作用[62]. 与此同时, 感染共生菌的病毒也可能通过诱导有益化合物的释放来帮助珊瑚应对环境压力, 或者通过破坏光合藻类导致珊瑚白化[63].

4　珊瑚黏液的作用

4.1　宿主保护和环境适应

黏液在珊瑚表面充当与外部环境压力之间的第一道防线[11,41,64], 具有以下3种主要的宿主保护机制.

(i) 抗氧化作用: 珊瑚黏液中含有多种抗氧化物质, 如类胡萝卜素、维生素C、E、硒等, 可以清除或中和珊瑚体内产生的活性氧(ROS)等自由基[65], 减轻氧化应激[66], 保护珊瑚的细胞、DNA、蛋白质和脂质免受损伤[67]; 珊瑚黏液还能够螯合金属离子, 阻止金属催化的氧化反应[68].

(ii) 抗紫外线作用: 珊瑚黏液中含有多种紫外线吸收剂, 如肽类、蛋白质、多糖、类胡萝卜素、类肉碱等[52], 可以有效地吸收紫外线, 减少紫外线对珊瑚的光损伤, 保护珊瑚的内共生藻. 珊瑚黏液中的酚氧化酶(PO)是珊瑚先天免疫的重要酶[69], 通过调节酚氧化酶(PO)和黑色素的活性, 可增强珊瑚的免疫应答, 进一步抵御紫外线的刺激[53,54].

(iii) 抗菌作用: 黏液的抗菌分为物理和化学两种作用机制(图2), 物理过程包括其凝胶性质, 如裹挟、夹带、脱落和黏附作用, 化学过程包括酶和次生代谢物产生的过程. 珊瑚黏液的物理特性, 如高黏弹性和抗拉强度, 使其成为理想的微生物感染屏障, 能有效捕获和固定病原体[24], 黏液可以使珊瑚表面变得光滑, 从而减少污染物和细菌的附着, 黏液的定期脱离也可以帮助珊瑚摆脱附着在其表面的污染物. 珊瑚黏液中的多种酶, 如酚氧化酶、过氧化物酶、超氧化物歧化酶、金属蛋白酶、丝氨酸蛋白酶和过氧化氢酶[55,70], 使之具有抗菌活性, 可抑制枯草芽孢杆菌、金黄色葡萄球菌、沙门氏菌、弧菌和黏质沙雷氏菌的感染[65]. 有趣的是, 研究人员观察到在红海的一群海豚经常摩擦某些珊瑚和海绵, 此举主要在于通过促使珊瑚释放抗菌黏液来舒缓海豚的皮肤[71].

最近的研究强调了珊瑚黏液在调节珊瑚与周围环境相互作用中的重要性[72], 珊瑚在面临极端低潮、高

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0049

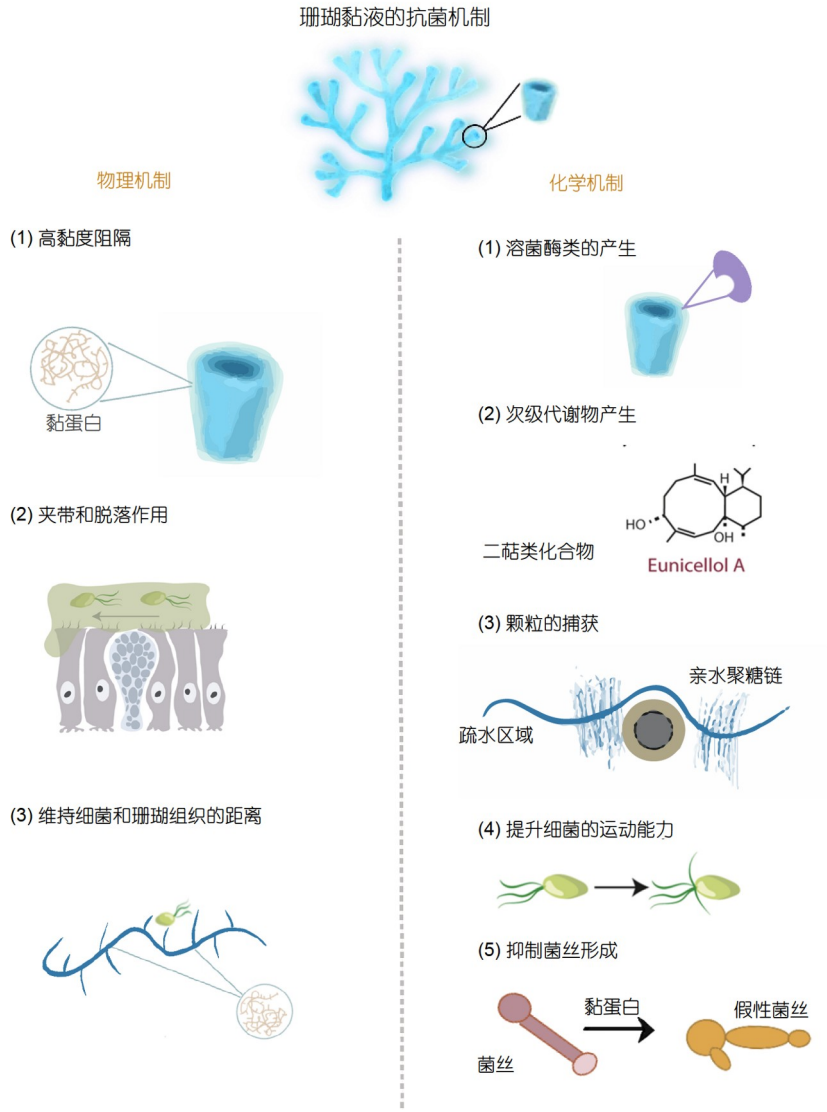


图 2 微生物抗菌的物理和化学机制示意图(图片修改自文献[41](开放获取)). 抗菌代谢物甾醇Eunicellol A来自软珊瑚*Gersemia fruticosa*的黏液. 左图, 物理机制; 右图, 化学机制

Figure 2 Schematic diagram illustrating the physical and chemical mechanisms of microbial antimicrobial activities of microorganisms (Adapted from ref. [41] (Open Access).The antimicrobial metabolite Eunicellol A is derived from the mucus of the soft coral Gersemia fruticosa. Left panel, physical mechanism; right panel, chemical mechanism

温和强光等不利条件时, 会释放大量黏液. 这种黏液可以覆盖珊瑚体, 保持水分, 帮助珊瑚抵御不良环境条件. 黏液也能发挥清洁功能, 当沉积物(如淤泥和沙子)落在表面时, 珊瑚会利用黏液清理其表面[73], 这些保护功能可以通过多种机制增强珊瑚对这些压力源的抵抗力[65]. 黏液中微生物组的存在也有助于珊瑚的环境适应, 黏液中微生物通过调节抗氧化酶活力、有益菌和有害菌比例以及胁迫基因的表达来应对波动的环境. 有趣的是, 有学者还发现珊瑚黏液中的某些微生物类群的丰度还能作为衡量珊瑚健康状况的重要指标[25].

4.2 促进与外界微生物的相互作用

礁区微生物的生长速度比开阔的海洋微生物快50倍[72]. 研究发现, 各种珊瑚黏液的溶解有机碳和有机氮含量远高于周围海水[74]. 在挪威Røst珊瑚礁的实地

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0049

调查中发现，靠近礁区的微生物活性是珊瑚礁上方水柱的10倍，珊瑚可以通过释放容易降解且富含营养的有机物[44]来刺激珊瑚礁附近的微生物活动[75]，通过微生物库作为养分载体在生态系统中进行循环.

珊瑚对浮游生物有多方面影响，其中珊瑚共生体能选择性地去除和促进各种浮游生物的生长，这一作用有黏液的参与. 珊瑚黏液在构建益生菌群落中发挥作用，McNally等人[76]通过室内实验表明黄斑珊瑚(*Porites astreoides*)会选择性地优先捕食聚球藻，SAR11和红杆菌科，当移走珊瑚时，它们的分泌物促进了各种微生物的生长，包括SAR11和红杆菌科，黏液的添加导致浮游生物总数和红杆菌科的快速生长，但对总体群落结构没有颠覆性变化. Allers等人[77]在红海沿岸海水中加入石芝属珊瑚(*Fungia* sp.)的黏液，发现在短期孵育(50 h)期间，颗粒有机物的浓度和C/N比下降，同时γ变形菌门，交替单胞菌科和弧菌科等类群的丰度急剧增加，其中前者在转运黏液有机碳方面有着重要作用. Taniguchi等人[59]采用了添加黏液后孵育的方法，发现珊瑚黏液可以改变活性菌群结构，并且黏液的有机物输入形成了礁区特有的有机物通量. 复杂的细菌群落结构和功能改变可能归因于珊瑚黏液的参与, 表明珊瑚黏液塑造了多样化的细菌群落, 增强了生态弹性[14]，而且即使是非常少量的珊瑚黏液(300 μL/L), 也能使细菌的生物量比未添加的海水提高2倍[58]. 有学者在马来西亚的一个珊瑚礁中发现，礁区溶解的无机磷酸盐(DIP)浓度比周围海水高135倍，其中异养细菌在8 h内迅速消耗了珊瑚黏液DIP初始浓度的约80%, 黏液高DIP浓度可能会促进珊瑚礁生态系统微生物环中异养细菌的产生和相关的碳代谢能力[34]. 黏液还含有大量的DMSP[37]，这种化合物被证明能诱导微生物的群体感应，产生相关的群体效应[78]. 这些结果表明，珊瑚黏液对礁区生物的多样性、物质循环和代谢效率具有重要影响，珊瑚黏液引发的共生体功能转变是未来值得探索的重要方向.

4.3　影响生态系统的物质循环

一方面，黏液链接了周围海水和底栖环境之间的营养输送[45]，充当了礁区生态系统能量和营养物质的重要载体，从而建立了一个支持底栖生物循环的高效闭环[17]. 另一方面, 黏液通过周期性地释放, 对周围生态系统进行节律性调节，影响珊瑚礁有机碳和有机氮的季节变化[79]. 这些物质的循环往往和微生物的作用密切相关，珊瑚表面黏液层微生物组提供了参与物质循环/碳水化合物代谢相关的基因功能[44]. 黏液中微生物通过降解珊瑚黏液, 加速物质循环, 影响整个生态系统的能量流动; 同时, 珊瑚黏液的营养输入促进了微生物的生长和代谢, 进一步驱动物质周转, 例如高度多样的固氮细菌[80]，在珊瑚共生体的固氮过程中发挥着重要作用[81], 并对海洋食物网产生级联效应[82].

近年许多学者对于珊瑚礁生态系统的碳源汇属性进行了讨论, 并研究了其碳循环特征. 珊瑚礁碳循环受到有机碳代谢(光合作用/呼吸作用)和无机碳代谢(钙化/溶解)两大过程的共同作用, 过程复杂[83]. 有机碳的生产与输出方面, 珊瑚礁通过光合作用固定碳, 并以黏液的形式释放到周围水体中. 共生藻的光合作用保证了有机碳的有效补充，不断向环境中释放黏液，驱动了珊瑚礁区有机碳的高效循环. 黏液在被释放后只有不超过7%的有机碳进入沉积物[84]，其余的93%被微生物分解参与到碳循环中，在循环中逐渐转化为难降解的碳化合物或珊瑚骨骼. 研究发现海洋中藻类黏液对碳循环有重要影响[85]，基于藻类和珊瑚的黏液成分具有一定相似性, 受此启发, 我们推测: 珊瑚礁中以黏液为媒介也可能参与碳的收支调节，帮助推动礁区环境中碳的高效利用和迁移转化[86].

珊瑚黏液含有大量溶解的有机磷(DOP)，可被细菌吸收并在共生体内循环[34]. 黏液中的细菌能够分解磷脂等复杂的有机磷化合物，将无机磷(PO_4^{3-})释放到周围的水中[87]，这些无机磷可被珊瑚礁生态系统中的藻类或其他生物吸收[88]. 在日益变暖和富营养化的某些珊瑚礁中还存在着磷限制[89,90]，而黏液中的碱性磷酸酶(Alkaline phosphatase)有较高的生物活性, 这可能是海水碱性磷酸酶酶活的来源, 能够分解有机磷酸酯, 在缓解磷限制和促进磷循环中发挥着重要作用[91].

4.4　黏液对人类活动及气候变化的缓冲

海表升温、海洋酸化、污染、过度捕捞、栖息地破坏以及生物入侵等因素造成了全球珊瑚礁的危机[92]，近岸海域珊瑚出现越来越严重的白化和死亡现象. 人类活动相关的环境胁迫会改变珊瑚与其共生藻类之间的平衡，并影响微生物群落和生态稳定性[33,93,94]. 人类活动导致的养分浓度变化会引起珊瑚的细菌多样性、群落结构和优势菌群的显著变化，促

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0049

使珊瑚微生物改变生态功能以便共生体适应局部恶化环境[95]，具有抗菌活性黏液的存在可能是保护和维持珊瑚宿主免受病原体侵害的第一道防线[57]. 另外，有研究报道了黏液对污染物的抵抗和保护作用，在重金属Cu^{2+}、Zn^{2+}和Pb^{2+}胁迫下, 珊瑚黏液能够减轻重金属胁迫带来的危害[68]，在珊瑚组织对抵抗有机氯杀虫剂(organochlorine pesticides, OCPs)的富集方面，珊瑚黏液也减缓了持久性杀虫剂对宿主组织的损害[96].

当前全球气候变化对海洋的影响主要是酸化和升温, 海洋酸化会降低珊瑚和其他造礁生物的钙化率[97], 甚至导致珊瑚组织溶解[92]. 珊瑚黏液的微生物组显著受酸化影响，一些相对优势的细菌类群增加了丰度, 表现出较高的多样性和不同的群落结构以应对酸化环境[55]. 气候变暖导致的升温会引起珊瑚白化，对珊瑚释放的黏液有机物产生影响，增加黏液中颗粒有机物(POM)的含量[98]，在白化过程中黏液的成分可能发生变化，且释放量会减少[99]. 升温同时也会导致珊瑚产生热应激，分泌黏液的化学成分会随之改变，导致珊瑚产生含有更高蛋白质、脂质以及抗菌活性的物质[35], 进而影响共生体的生理功能[49,100].

5 小结与展望

针对珊瑚黏液的性质、成分、功能等，本文进行了归纳和总结，明确了珊瑚黏液的成分复杂性、功能多样性和生态可塑性. 然而，考虑到珊瑚黏液的种属差异、动态变化和复杂环境，目前对该领域的认识依旧不够，还仍存在着一些未知的空间和值得探索的科学问题, 未来以下几方面值得进一步探究:

首先, 目前针对珊瑚黏液的来源、成分、生理生态作用有了诸多尝试，需要指出的是: 实时原位的黏液研究才能真实反映黏液的作用. 现有的黏液获取方式多数是离体的，获得的样本具有失真的风险，未来的研究中需要解决的首要问题是珊瑚黏液的原位提取. 其原因在于: (i) 黏液成分和数量可以根据温度、光线和营养等各种因素而改变, 并且存在着老化黏液和新鲜黏液、应激产生的黏液和自然产生的黏液之分, 其成分是可变的, 本身具有不确定性. (ii) 现有方法受制于离体操作，并伴有机械刺激诱导黏液分泌, 这或许会改变黏液分泌物的成分和流变学性质[101]; 使得分析的成分在前处理过程中降解或解除交联[102], 无法呈现出本来的特性. (iii) 黏液获取过程中存在污染和交互影响[103]. 因此, 珊瑚黏液样本的收集具有挑战性, 未来需要探索新的分离技术和设备来获取实时原位的样本资源，以适应原位生态研究的需求.

其次，珊瑚黏液与相关微生物的分子机制及作用效果需要深入挖掘，其中需解决的问题包括黏液相关微生物组成和功能方面的精细检测. 现有微生物成分的检测通常使用基因测序的方式，如宏基因组[12]，基因芯片[81], 高通量测序等[56,93,104]. 然而, 与珊瑚黏液相关的微生物群落是高度多样化和动态化的，其中包含着已经死亡的细菌和活性细菌，测序手段并不能很好的区分活菌和死菌的基因，识别和表征黏液中发挥作用的微生物具有挑战性. 目前已有学者从新的角度对珊瑚中的活细菌进行了研究[14]，即溴脱氧尿苷(BrdU)掺入细菌DNA的免疫细胞方法, 检测到BrdU的细菌被鉴定为活性生长菌[105]. 该方法可以测试海洋细菌的单细胞生长速率，但在珊瑚相关研究中还未被广泛使用. 这或许给我们留下了进一步研究的空间，深入挖掘珊瑚黏液对微生物的影响及分子机制.

再次, 提升对珊瑚黏液系统功能的理解. 目前对黏液在维持珊瑚礁生态系统功能中发挥的作用有了一定共识, 但仍存在深入挖掘的空间. 例如, 未来可以关注珊瑚黏液的成分与珊瑚礁生态系统中各种生物互动、物质循环等方面的关系，重点关注碳、氮、磷、硫元素的循环动态，尤其是其对珊瑚礁碳泵方面的贡献和碳输送潜力上，这将有助于全面理解珊瑚黏液的功能. 此外，借助稳定同位素标记和纳米二次离子质谱技术(NanoSIMS)可追踪黏液中物质循环的实时动态[106,107], 为黏液的代谢动力学和激发的物质循环过程通量提供精准定量分析[108].

最后，利用和开发黏液资源. 珊瑚黏液所含的抗菌、抗炎和抗肿瘤生物活性物质展现出巨大的应用前景. 未来可深入挖掘这些活性物质的生物学特性, 以拓展医学和生物技术领域的应用. 黏液的物理性质, 例如其水底黏附的特性可用于医学领域的生物胶水[109]或者水下创新黏合材料[110]. 此外, 开发黏液中的益生菌, 对提升珊瑚的健康和抵抗外界压力具有重要意义[111], 这不仅可以揭示珊瑚与微生物之间更深层次的共生机制; 还可以拓展菌群移植、生物操作等微生物学方法, 提高珊瑚礁生态弹性和修复效率.

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0049

参考文献

1 Hughes T P, Barnes M L, Bellwood D R, et al. Coral reefs in the Anthropocene. Nature, 2017, 546: 82–90
2 Good A M, Bahr K D. The coral conservation crisis: interacting local and global stressors reduce reef resiliency and create challenges for conservation solutions. SN Appl Sci, 2021, 3: 312
3 Rosenberg E, Koren O, Reshef L, et al. The role of microorganisms in coral health, disease and evolution. Nat Rev Microbiol, 2007, 5: 355–362
4 Alldredge A, Carlson C, Carpenter R. Sources of organic carbon to coral reef flats. Oceanography, 2013, 26: 108–113
5 Odum H T, Odum E P. Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on eniwetok atoll. Ecol Monogr, 1955, 25: 291–320
6 Crossland C J, Barnes D J, Borowitzka M A. Diurnal lipid and mucus production in the staghorn coral *Acropora acuminata*. Mar Biol, 1980, 60: 81–90
7 Riegl B, Bruckner A, Coles S L, et al. Coral reefs threats and conservation in an era of global change. In: Ostfeld R S, Schlesinger W H, eds. Year in Ecology and Conservation Biology. New York: John Wiley & Sons, 2009. 136–186
8 Hornef M W, Wick M J, Rhen M, et al. Bacterial strategies for overcoming host innate and adaptive immune responses. Nat Immunol, 2002, 3: 1033–1040
9 Bythell J C, Wild C. Biology and ecology of coral mucus release. J Exp Mar Biol Ecol, 2011, 408: 88–93
10 Lang T, Klasson S, Larsson E, et al. Searching the evolutionary origin of epithelial mucus protein components—mucins and FCGBP. Mol Biol Evol, 2016, 33: 1921–1936
11 Brown B E, Bythell J C. Perspectives on mucus secretion in reef corals. Mar Ecol Prog Ser, 2005, 296: 291–309
12 Lima L F O, Alker A T, Papudeshi B, et al. Coral and seawater metagenomes reveal key microbial functions to coral health and ecosystem functioning shaped at reef scale. Microb Ecol, 2023, 86: 392–407
13 Gardner S G G, Nitschke M R R, O'Brien J, et al. Increased dmsp availability during thermal stress influences dmsp-degrading bacteria in coral mucus. Front Mar Sci, 2022, doi: 10.3389/fmars.2022.912862
14 Taniguchi A, Kuroyanagi Y, Aoki R, et al. Community structure and predicted functions of actively growing bacteria responsive to released coral mucus in surrounding seawater. Microb Environ, 2023, 38: ME23024
15 Menezes N, Cruz I, da Rocha G O, et al. Polycyclic aromatic hydrocarbons in coral reefs with a focus on Scleractinian corals: a systematic overview. Sci Total Environ, 2023, 877: 162868
16 Jatkar A A, Brown B E, Bythell J C, et al. Coral mucus: the properties of its constituent mucins. Biomacromolecules, 2010, 11: 883–888
17 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
18 Naumann M S, Orejas C, Wild C, et al. First evidence for zooplankton feeding sustaining key physiological processes in a scleractinian cold-water coral. J Exp Biol, 2011, 214: 3570–3576
19 Johannes R E. Ecology of organic aggregates in the vicinity of a coral reef1. Limnology Oceanography, 1967, 12: 189–195
20 Marshall N. Observations on organic aggregates in the vicinity of coral reefs. Mar Biol, 1968, 2: 50–53
21 Rohwer F, Seguritan V, Azam F, et al. Diversity and distribution of coral-associated bacteria. Mar Ecol Prog Ser, 2002, 243: 1–10
22 Marshall A T, Wright O P. Confocal laser scanning light microscopy of the extra-thecal epithelia of undecalcified scleractinian corals. Cell Tissue Res, 1993, 272: 533–543
23 Jatkar A. Mucus layer properties and dynamics in reef corals. Dissertation for Doctoral Degree. Tyne and Wear: Newcastle University, 2009
24 Huettel M, Wild C, Gonelli S. Mucus trap in coral reefs: formation and temporal evolution of particle aggregates caused by coral mucus. Mar Ecol Prog Ser, 2006, 307: 69–84
25 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
26 Goldberg W M. Feeding behavior, epidermal structure and mucus cytochemistry of the scleractinian mycetophyllia reesi, a coral without tentacles. Tissue Cell, 2002, 34: 232–245
27 Lewis J B, Price W S. Patterns of ciliary currents in Atlantic reef corals and their functional significance. J Zool, 2009, 178: 77–89

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0049

28 Davies P S. The role of zooxanthellae in the nutritional energy requirements of *Pocillopora eydouxi*. Coral Reefs, 1984, 2: 181–186

29 Rix L, de Goeij J M, Mueller C E, et al. Coral mucus fuels the sponge loop in warm- and cold-water coral reef ecosystems. Sci Rep, 2016, 6: 18715

30 Rädecker N, Pogoreutz C, Voolstra C, et al. Nitrogen cycling in corals: the key to understanding holobiont functioning? Trends Microbiol, 2015, 23: 490–497

31 Guppy R, Bythell J C. Environmental effects on bacterial diversity in the surface mucus layer of the reef coral *Montastraea faveolata*. Mar Ecol Prog Ser, 2006, 328: 133–142

32 Lampert Y, Kelman D, Dubinsky Z, et al. Diversity of culturable bacteria in the mucus of the Red Sea coral *Fungia scutaria*. FEMS Microbiol Ecol, 2006, 58: 99–108

33 Ranjbar Jafarabadi A, Raudonytė-Svirbutavičienė E, Shadmehri Toosi A, et al. Positive matrix factorization receptor model and dynamics in fingerprinting of potentially toxic metals in coastal ecosystem sediments at a large scale (Persian Gulf, Iran). Water Res, 2021, 188: 116509

34 Nakajima R, Tanaka Y, Yoshida T, et al. High inorganic phosphate concentration in coral mucus and its utilization by heterotrophic bacteria in a Malaysian coral reef. Mar Ecol, 2015, 36: 835–841

35 Wright R M, Strader M E, Genuise H M, et al. Effects of thermal stress on amount, composition, and antibacterial properties of coral mucus. Peerj, 2019, 7: e6849

36 Garren M, Azam F. New method for counting bacteria associated with coral mucus. Appl Environ Microbiol, 2010, 76: 6128–6133

37 Broadbent A D, Jones G B. DMS and DMSP in mucus ropes, coral mucus, surface films and sediment pore waters from coral reefs in the Great Barrier Reef. Mar Freshwater Res, 2004, 55: 849–855

38 Kvennefors E C E, Sampayo E, Kerr C, et al. Regulation of bacterial communities through antimicrobial activity by the coral holobiont. Microb Ecol, 2012, 63: 605–618

39 Koren O, Rosenberg E. Bacteria associated with mucus and tissues of the coral *Oculina patagonica* in summer and winter. Appl Environ Microbiol, 2006, 72: 5254–5259

40 Sweet M J, Croquer A, Bythell J C. Bacterial assemblages differ between compartments within the coral holobiont. Coral Reefs, 2011, 30: 39–52

41 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

42 Nakajima R, Tanaka Y. The role of coral mucus in the material cycle in reef ecosystems: biogeochemical and ecological perspectives. J Jpn Coral Reef Soc, 2014, 16: 3–27

43 Nakajima R, Yoshida T, Azman B A R, et al. In situ release of coral mucus by *Acropora* and its influence on the heterotrophic bacteria. Aquat Ecol, 2009, 43: 815–823

44 Wild C, Mayr C, Wehrmann L, et al. Organic matter release by cold water corals and its implication for fauna–microbe interaction. Mar Ecol Prog Ser, 2008, 372: 67–75

45 Wild C, Woyt H, Huettel M. Influence of coral mucus on nutrient fluxes in carbonate sands. Mar Ecol Prog Ser, 2005, 287: 87–98

46 Benson A A, Muscatine L. Wax in coral mucus: energy transfer from corals to reef fishes1. Limnol Oceanogr, 1974, 19: 810–814

47 Meikle P, Richards G N, Yellowlees D. Structural determination of the oligosaccharide side chains from a glycoprotein isolated from the mucus of the coral*Acropora formosa*. J Biol Chem, 1987, 262: 16941–16947

48 Coddeville B, Maes E, Ferrier-Pagès C, et al. Glycan profiling of gel forming mucus layer from the scleractinian symbiotic coral *Oculina arbuscula*. Biomacromolecules, 2011, 12: 2064–2073

49 Lee S T M, Davy S K, Tang S L, et al. Mucus sugar content shapes the bacterial community structure in thermally stressed *Acropora muricata*. Front Microbiol, 2016, 7: 371

50 Hadaidi G, Gegner H M, Ziegler M, et al. Carbohydrate composition of mucus from scleractinian corals from the central Red Sea. Coral Reefs, 2019, 38: 21–27

51 Wild C, Naumann M, Niggl W, et al. Carbohydrate composition of mucus released by scleractinian warm- and cold-water reef corals. Aquat Biol, 2010, 10: 41–45

52 Teai T, Drollet J H, Bianchini J P, et al. Occurrence of ultraviolet radiation-absorbing mycosporine-like amino acids in coral mucus and whole corals of French Polynesia. Mar Freshwater Res, 1998, 49: 127–132

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0049

53 Rivera-Ortega J, Thomé P E. Contrasting antibacterial capabilities of the surface mucus layer from three symbiotic cnidarians. Front Mar Sci, 2018, 5: 392

54 Palmer C V, Baird A H. Coral tumor-like growth anomalies induce an immune response and reduce fecundity. Dis Aquat Org, 2018, 130: 77–81

55 Vilas Bhagwat P, Ravindran C, Irudayarajan L. Characterization of the defense properties of healthy and diseased coral mucus. J Invertebrate Pathol, 2023, 201: 108001

56 D Ainsworth T, Krause L, Bridge T, et al. The coral core microbiome identifies rare bacterial taxa as ubiquitous endosymbionts. ISME J, 2015, 9: 2261–2274

57 Hussein E I, Juhmani A S F, Jacob J H, et al. Effect of various local anthropogenic impacts on the diversity of coral mucus-associated bacterial communities. JMSE, 2022, 10: 863

58 Taniguchi A, Yoshida T, Eguchi M. Bacterial production is enhanced by coral mucus in reef systems. J Exp Mar Biol Ecol, 2014, 461: 331–336

59 Taniguchi A, Yoshida T, Hibino K, et al. Community structures of actively growing bacteria stimulated by coral mucus. J Exp Mar Biol Ecol, 2015, 469: 105–112

60 Raghukumar C, Ravindran J. Fungi and their role in corals and coral reef ecosystems. In: Raghukumar C, ed. Biology of Marine Fungi. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2012. 89–113

61 Phongpaichit S, Preedanan S, Rungjindama N, et al. Aspergillosis of the gorgonian sea fan *Annella* sp. after the 2004 tsunami at Mu Ko Similan National Park, Andaman Sea, Thailand. Coral Reefs, 2006, 25: 296

62 Nguyen-Kim H, Bouvier T, Bouvier C, et al. High occurrence of viruses in the mucus layer of scleractinian corals. Environ Microbiol Rep, 2014, 6: 675–682

63 Nguyen-Kim H, Bettarel Y, Bouvier T, et al. Coral mucus is a hot spot for viral infections. Appl Environ Microbiol, 2015, 81: 5773–5783

64 Geffen Y, Ron E Z, Rosenberg E. Regulation of release of antibacterials from stressed scleractinian corals. FEMS Microbiol Lett, 2009, 295: 103–109

65 Ritchie K B. Regulation of microbial populations by coral surface mucus and mucus-associated bacteria. Mar Ecol Prog Ser, 2006, 322: 1–14

66 Downs C A, Fauth J E, Halas J C, et al. Oxidative stress and seasonal coral bleaching. Free Radical Biol Med, 2002, 33: 533–543

67 Schieber M, Chandel N S. ROS function in redox signaling and oxidative stress. Curr Biol, 2014, 24: R453–R462

68 Hu W K. Experimental study of the Stress of Cu^{2+}、$Zn^{2+}$and Pb^{2+} on corals (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Zhanjiang: Guangdong Ocean University, 2019 [胡文凯. Cu^{2+}、Zn^{2+}和Pb^{2+}对珊瑚的胁迫作用研究. 硕士学位论文. 湛江: 广东海洋大学, 2019]

69 Cerenius L, Lee B L, Söderhäll K. The proPO-system: pros and cons for its role in invertebrate immunity. Trends Immunol, 2008, 29: 263–271

70 Chen G H, Huang L M, Tan Y, et al. Antibacterial substance from mucus of a scleractinian coral, *Symphyllia gigantea*. Acta Oceanol Sin, 2007, 26: 140–143

71 Morlock G E, Ziltener A, Geyer S, et al. Evidence that Indo-Pacific bottlenose dolphins self-medicate with invertebrates in coral reefs. iScience, 2022, 25: 104271

72 Silveira C B, Cavalcanti G S, Walter J M, et al. Microbial processes driving coral reef organic carbon flow. FEMS Microbiol Rev, 2017, 41: 575–595

73 Sharma D, Ravindran C. Diseases and pathogens of marine invertebrate corals in Indian reefs. J Invertebrate Pathol, 2020, 173: 107373

74 Nakajima R, Haas A F, Silveira C B, et al. Release of dissolved and particulate organic matter by the soft coral *Lobophytum* and subsequent microbial degradation. J Exp Mar Biol Ecol, 2018, 504: 53–60

75 Sharon G, Rosenberg E. Bacterial growth on coral mucus. Curr Microbiol, 2008, 56: 481–488

76 McNally S P, Parsons R J, Santoro A E, et al. Multifaceted impacts of the stony coral *Porites astreoides* on picoplankton abundance and community composition. Limnology Oceanography, 2017, 62: 217–234

77 Allers E, Niesner C, Wild C, et al. Microbes enriched in seawater after addition of coral mucus. Appl Environ Microbiol, 2008, 74: 3274–3278

78 Li J, Kuang W, Long L, et al. Production of quorum-sensing signals by bacteria in the coral mucus layer. Coral Reefs, 2017, 36: 1235–1241

79 Kurihara H, Ikeda N, Umezawa Y. Diurnal and seasonal variation of particle and dissolved organic matter release by the coral *Acropora tenuis*. PeerJ, 2018, 6: e5728

80 Pupier C A, Bednarz V N, Grover R, et al. Divergent capacity of scleractinian and soft corals to assimilate and transfer diazotrophically derived nitrogen to the reef environment. Front Microb, 2019, 10: 1860

81 Zhang Y, Yang Q, Zhang Y, et al. The diversity and metabolic potential of the microbial functional gene associated with *Porites pukoensis*.

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0049

Ecotoxicology, 2021, 30: 986–995
82 Vanwonterghem I, Webster N S. Coral reef microorganisms in a changing climate. iScience, 2020, 23: 100972
83 Huang H, Yuan X C, Song Y, et al. Carbon sequestration process and carbon storage mechanism of reef ecosystem in South China Sea (in Chinese). J Trop Oceanogr, 2023, 43: 13–21 [黄晖, 袁翔城, 宋严, 等. 珊瑚生态系统固碳过程及储碳机制研究进展. 热带海洋学报, 2023, 43: 13–21]
84 Yan H Q, Yu K F, Tan Y H. Recent development in the research of carbon cycle in coral reef ecosystem. Acta Ecol Sin, 2009, 29: 6207–6215
85 Larsson M E, Bramucci A R, Collins S, et al. Mucospheres produced by a mixotrophic protist impact ocean carbon cycling. Nat Commun, 2022, 13: 1301
86 Zhou L, Tan Y, Huang L. Coral reef ecological pump for gathering and retaining nutrients and exporting carbon: a review and perspectives. Acta Oceanol Sin, 2023, 42: 1–15
87 Bourne D G, Dennis P G, Uthicke S, et al. Coral reef invertebrate microbiomes correlate with the presence of photosymbionts. ISME J, 2013, 7: 1452–1458
88 Higuchi T, Tanaka K, Shirai K, et al. Sulfur assimilation in corals with aposymbiotic and symbiotic zooxanthellae. Environ Microbiol Rep, 2020, 13: 98–103
89 Lapointe B E, Brewton R A, Herren L W, et al. Nitrogen enrichment, altered stoichiometry, and coral reef decline at Looe Key, Florida Keys, USA: a 3-decade study. Mar Biol, 2019, 166: 108
90 Fiore C L, Jarett J K, Olson N D, et al. Nitrogen fixation and nitrogen transformations in marine symbioses. Trends Microbiol, 2010, 18: 455–463
91 Nichols R S, Moynihan M A, Martin P. Alkaline phosphatase activity in an equatorial coral reef ecosystem unrelated to seasonal nutrient dynamics. Coral Reefs, 2023, 42: 827–843
92 Allemand D, Osborn D. Ocean acidification impacts on coral reefs: from sciences to solutions. Reg Stud Mar Sci, 2019, 28: 100558
93 Ziegler M, Roik A, Porter A, et al. Coral microbial community dynamics in response to anthropogenic impacts near a major city in the central Red Sea. Mar Pollution Bull, 2016, 105: 629–640
94 Allemand D, Furla P. How does an animal behave like a plant? Physiological and molecular adaptations of zooxanthellae and their hosts to symbiosis. Comptes Rendus Biologies, 2018, 341: 276–280
95 Zhu W, Liu X, Zhang J, et al. Response of coral bacterial composition and function to water quality variations under anthropogenic influence. Sci Total Environ, 2023, 884: 163837
96 Kang Y, Zhang R, Yu K, et al. Organochlorine pesticides (OCPs) in corals and plankton from a coastal coral reef ecosystem, south China sea. Environ Res, 2022, 214: 114060
97 Doo S S, Edmunds P J, Carpenter R C. Ocean acidification effects on in situ coral reef metabolism. Sci Rep, 2019, 9: 12067
98 Niggl W, Glas M, Laforsch C, et al. First evidence of coral bleaching stimulating organic matter release by reef corals. In: Proceedings of the 11th international coral reef symposium, 2008, 2: 911–916
99 Wooldridge S A. A new conceptual model for the enhanced release of mucus in symbiotic reef corals during 'bleaching' conditions. Mar Ecol Prog Ser, 2009, 396: 145–152
100 Harman T E, Barshis D J, Hauff Salas B, et al. Indications of symbiotic state influencing melanin-synthesis immune response in the facultative coral *Astrangia poculata*. Dis Aquat Org, 2022, 151: 63–74
101 Lai S K, Wang Y Y, Wirtz D, et al. Micro- and macrorheology of mucus. Adv Drug Deliver Rev, 2009, 61: 86–100
102 Duncan G A, Jung J, Hanes J, et al. The mucus barrier to inhaled gene therapy. Mol Ther, 2016, 24: 2043–2053
103 Derrien M, van Passel M W J, van de Bovenkamp J H B, et al. Mucin-bacterial interactions in the human oral cavity and digestive tract. Gut Microbes, 2010, 1: 254–268
104 Cheng K, Tong M, Cai Z, et al. Prokaryotic and eukaryotic microbial communities associated with coral species have high host specificity in the South China Sea. Sci Total Environ, 2023, 867: 161185
105 Hamasaki K, Taniguchi A, Tada Y, et al. Actively growing bacteria in the inland sea of Japan, identified by combined bromodeoxyuridine immunocapture and denaturing gradient gel electrophoresis. Appl Environ Microbiol, 2007, 73: 2787–2798
106 Tanaka Y, Ogawa H, Miyajima T. Bacterial decomposition of coral mucus as evaluated by long-term and quantitative observation. Coral Reefs, 2011, 30: 443–449

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0049

107 Skinner C, Cobain M, Zhu Y, et al. Progress and direction in the use of stable isotopes to understand complex coral reef ecosystems: a review. Oceanogr Mar Biol, 2022, 60: 375–434
108 Naumann M S, Mayr C, Struck U, et al. Coral mucus stable isotope composition and labeling: experimental evidence for mucus uptake by epizoic acoelomorph worms. Mar Biol, 2010, 157: 2521–2531
109 Ma C, Sun J, Li B, et al. Ultra-strong bio-glue from genetically engineered polypeptides. Nat Commun, 2021, 12: 3613
110 Su X, Luo Y, Tian Z, et al. Ctenophore-inspired hydrogels for efficient and repeatable underwater specific adhesion to biotic surfaces. Mater Horiz, 2020, 7: 2651–2661
111 Peixoto R S, Sweet M, Villela H D M, et al. Coral probiotics: premise, promise, prospects. Annu Rev Anim Biosci, 2021, 9: 265–288

Research progress on biological functions of coral mucus

ZHANG XiaoYu[1], DING Wei[2], LIU ShuKai[2], JONG Mui-Choo[1] & ZHOU Jin[1*]

1 Shenzhen International Graduate School, Tsinghua University, Shenzhen 518055, China;
2 Shenzhen Zhihai Ocean Biotechnology Co., Ltd, Shenzhen 518055, China

Coral, a highly productive marine cnidarian, secretes a transparent and viscous substance known as mucus into the seawater. Physically, coral mucus acts as a protective barrier for the host and helps to establish equilibrium with the external environment, which is referred to as the “mucus gate”. Chemically, the primary constituents of coral mucus are sugars, proteins, and lipids. The majority of the released mucus is utilized by heterotrophic bacteria as dissolved organic matter, contributing to the material metabolism of the reef ecosystem via the microbial loop. Moreover, mucus plays a significant role in coral growth and immune regulation. Its viscous properties enable it to capture, entrain, or filter peripheral particles and organic matter, providing physiological benefits to corals such as resistance to compression, predation, and regulation of cell metabolism. In recent years, research on coral mucus has predominantly focused on its physicochemical components, nutrients, microbial composition, and ecological functions in symbiotic environments (including biological defense, environmental resistance, and host health). As research progresses, the roles of mucus in elemental cycling, microbial shaping, and ecological stability are also gradually gaining attention. This review aims to provide a more comprehensive and systematic understanding of coral mucus and its ecological roles. We summarized the sources, composition, and properties of coral mucus and outlined its roles in host immunity, environmental resilience, microbial regulation, and nutrient cycling. The importance of mucus from both the physiological perspective of the coral and the ecological perspective of the reef is reviewed, and future research directions are also discussed.

coral mucus, physicochemical composition, functional potential, elemental cycle

doi: 10.1360/SSV-2024-0049

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0049