造礁珊瑚共附生微生物信号分子的研究进展

汤开浩¹, 王嫣², 王晓雪^{1,3*}

1. 中国科学院南海海洋研究所, 中国科学院热带海洋生物资源与生态重点实验室, 广州 510301;

2. 海南大学海洋学院, 海口 570228;

3. 中国科学院大学, 北京 101407

* 通讯作者, E-mail: xxwang@scsio.ac.cn

收稿日期: 2018-02-27; 收修改稿日期: 2018-09-27; 接受日期: 2019-01-22; 网络版发表日期: 2019-03-14

国家重点研发计划项目(编号: 2017YFC0506303)、国家自然科学基金项目(批准号: 41706172、31625001、41376174)和海南省重点研发计划项目(编号: ZDYF2018108)资助

摘要 珊瑚礁是海洋中最重要的生态系统之一, 具有极高的初级生产力. 然而在全球气候变化和人类活动的双重压力影响下, 其健康和稳定性受到不断的挑战. 造礁珊瑚及其共附生微生物共同组成“珊瑚-微生物”共生体, 共附生微生物和珊瑚的健康密切相关. 化学信号分子介导的微生物间及微生物和宿主间的相互作用是珊瑚共附生微生物群落演变的内在驱动力. 文章总结了几类重要的造礁珊瑚共附生微生物的信号分子, 包括*N*-酰基高丝氨酸内酯(*N*-acyl homoserine lactone, AHL)类的密度感应(quorum sensing, QS)信号分子、二甲基巯基丙酸内盐(dimethylsulfoniopropionate, DMSP)、一氧化氮(nitric oxide, NO)以及活性氧(reactive oxygen species, ROS)在微生物间以及微生物和珊瑚互作中媒介作用的研究进展, 比如AHL信号分子介导的微生物间的协作和竞争、DMSP和NO介导的微生物和宿主的相互作用以及环境胁迫下珊瑚和微生物对ROS响应过程, 并探讨了未来研究方向. 珊瑚共附生微生物可影响珊瑚的环境适应能力, 进一步深入研究信号分子传导通路的分子机制可从驯化珊瑚共附生微生物群落的角度为造礁珊瑚礁生态系统恢复和保护提供新思路.

关键词 造礁珊瑚, 微生物, 信号分子, 密度感应, DMSP

1 引言

珊瑚礁生态系统是海洋中生物多样性最高的生态系统, 大约三分之一的海洋生物在珊瑚礁栖居(Reaka-Kudla, 1997; Hughes等, 2017a), 被喻为海洋中的“热带雨林”. 珊瑚及其内共生的虫黄藻、共生或附生的细菌、古菌、原生动物和病毒等共同组成了“珊瑚-微生物”共生体(Bourne等, 2016). 珊瑚、藻类和微生物之间

相互依存相互影响, 构成相对稳定的系统. 然而全球气候的持续和大幅变化使系统稳定性受到不断的挑战. 近数十年来, 造礁珊瑚群落在全球范围内急剧白化, 死亡, 珊瑚礁生态系统严重衰退(Hughes等, 2017b). 造礁珊瑚可通过遗传(进化性适应, evolutionary adaptation)和非遗传(驯化, acclimatization)的方式适应外界环境的变化. 遗传进化主要涉及造礁珊瑚自身的遗传改变, 可通过代际传递. 通常来说, 驯化介导的环境适应过程

中文引用格式: 汤开浩, 王嫣, 王晓雪. 2019. 造礁珊瑚共附生微生物信号分子的研究进展. 中国科学: 地球科学, 49: 753–764, doi: [10.1360/N072018-00066](https://doi.org/10.1360/N072018-00066)
英文引用格式: Tang K, Wang Y, Wang X. 2019. Recent progress on signalling molecules of coral-associated microorganisms. Science China Earth Sciences, 62: 609–618, <https://doi.org/10.1007/s11430-018-9332-1>

不涉及造礁珊瑚遗传物质的改变, 但珊瑚共附生微生物(包括共生或附着生活的微生物)群落组成的变化可改变宿主的表型, 并且这些微生物可以在不同宿主个体间进行交换和传递。共附生微生物影响珊瑚环境适应能力的这种过程称为微生物介导的继代驯化(microbiome-mediated transgenerational acclimatization, MMTA)(Webster和Reusch, 2017)。根据Rosenberg和Zilber-Rosenberg(2013)提出的共生体进化理论, 相对于珊瑚的进化性适应, 微生物介导的继代驯化可以使珊瑚对环境变化做出更为快速的响应, 从而可能从整体上改善造礁珊瑚的健康状况, 提高珊瑚礁生态系统的功能(Webster和Reusch, 2017)。

化学信号分子介导的信号传导是造礁珊瑚共附生微生物间以及微生物和宿主间相互作用的主要方式, 在MMTA中具有潜在的重要作用。微生物能够通过识别种内或种间的化学信号, 通过调控相关基因的表达从而快速响应其他微生物、宿主以及其他环境变化, 这对于微生物营养的获取、毒力因子的表达以及宿主防御具有重要的作用。宿主也能识别微生物的化学信号从而调整自身的免疫应答等生理过程(Kendall和Sperandio, 2016)。周进等(2014)已经对微生物在珊瑚礁生态系统中的作用与功能进行了总结和讨论。本文将重点回顾信号分子介导的微生物间及微生物和宿主间相互作用的研究进展以及在造礁珊瑚领域的初步研究成果, 探讨珊瑚-微生物共生体的进一步研究方向, 为珊瑚礁生态系统恢复和保护提供新思路。

2 造礁珊瑚共附生微生物的组成

珊瑚细胞内、黏液层、肠腔、外周水体以及珊瑚礁底部沉积物中具有丰富的微生物类群。造礁珊瑚共附生微生物群落结构及其周围水体显著不同, 说明珊瑚对共附生微生物具有高度选择性(Neave等, 2017)。目前对不同造礁珊瑚共附生微生物的研究(Hernandez-Agreda等, 2017), 发现一些共性: 虫黄藻内共生于珊瑚细胞中, 是珊瑚礁生态系统中重要的生产者, 其多种代谢产物对微生物群落结构具有重要影响; 变形菌门(Proteobacteria)细菌(尤其是 α -变形菌纲和 γ -变形菌纲细菌, Alphaproteobacteria and Gammaproteobacteria)、放线菌(Actinobacteria)、拟杆菌(Bacteroidetes)(主要是黄杆菌科细菌, Flavobacteriaceae)和蓝细菌(Cyanobac-

teria)是主要的珊瑚共附生微生物类群; 其中属于 γ -变形菌纲的*Endozoicomonas*属细菌普遍存在于各种珊瑚中, 可能和珊瑚繁殖相关, 是一类重要的珊瑚内共生微生物。虽然珊瑚共附生微生物的群落结构具有物种和地域性差异, 但是其重要的功能类群比较一致, 比如蓝细菌等固氮菌是造礁珊瑚共附生微生物中重要的功能类群, 珊瑚黏液层中则生活着丰富的二甲基巯基丙酸内盐(dimethylsulfoniopropionate, DMSP)降解菌和产密度感应(quorum sensing, QS)信号分子的微生物类群(Hernandez-Agreda等, 2017)。

珊瑚的共附生微生物群落具有时空依赖性。比如生长于不同深度的珊瑚由于光照条件不同, 其虫黄藻具有不同的碳固定速率, 珊瑚细胞内的氧气含量也有所不同(Wangpraseurt等, 2016)。生活于不同深度的波纹珊瑚(*Pachyseris speciosa*)内的微生物多样性随着深度的增加而增加, 不同的微生物群落可能使得波纹珊瑚适应不同的环境(Hernandez-Agreda等, 2016)。即使是同一个珊瑚个体, 不同部位(黏液层、肠腔以及上皮细胞内)的理化特性也使其共附生微生物差异较大。如创伤弧菌(*Vibrio vulnificus*)等一些条件致病菌在正常情况下丰度低, 但在合适的条件下便会爆发(Baker-Austin和Oliver, 2018); 另外一些具有重要作用的珊瑚内共生微生物只存在于特定细胞或组织中, 由于珊瑚表面黏液和肠腔中其他微生物丰度很高, 这些内共生微生物在整个珊瑚微生物区系中所占比例很少, 往往容易被忽视。目前研究发现一些低丰度微生物类群具有重要的生态学作用, 比如元素循环中反硝化等一些途径往往由少数的微生物类群来发挥作用(Jousset等, 2017)。Ainsworth等(2015)研究发现在颗粒鹿角珊瑚(*Acropora granulosa*)中, 放线菌(*Actinobacter* sp.)共生于虫黄藻内, 罗尔斯通氏菌(*Ralstonia* sp.)共生于珊瑚肠上皮细胞中。虽然在整个珊瑚共附生微生物群落中这两类细菌丰度很低, 但在珊瑚细胞内的物质循环过程中具有重要作用。近年来, 中国学者对南海造礁石珊瑚(鹿角和盔形珊瑚属等)的共附生微生物开展了大量工作。通过研究南海不同种类的健康和白化珊瑚, 发现健康珊瑚微生物群落的 α -多样性显著高于白化珊瑚, 表明共附生微生物和珊瑚的健康状况密切相关(Liang等, 2017)。此外, 研究发现共附生微生物能响应pH、温度等环境因子(Kuang等, 2015; Zhou等, 2017), 其中主要的变形菌门、放线菌以及固氮微生物类群等

具有明显的季节波动特性(Li等, 2014; Zhang Y等, 2016).

珊瑚礁微生物群落的组成与珊瑚的健康紧密联系, 不同的微生物能够赋予珊瑚应对不同环境压力的能力. 研究发现, 美国萨摩亚国家公园的一个珊瑚池中临近两片水域温度变化模式不同, 在温度变化大的环境(highly variable HV pool, 25~35°C)中, 鹿角珊瑚的微生物主要由交替单胞菌科(Alteromonadaceae; 占15%)和红螺菌科(Rhodospirillaceae; 占15%)以及河氏菌科(Hahellaceae; 占13%)的细菌组成, 而在温度变化小的环境(moderately variable MV pool, 26~33°C)中, 河氏菌科(27%)和交替单胞菌科(24%)成为优势群体, 而红螺菌科细菌只占2%. HV水域中鹿角珊瑚在高温(35°C)胁迫条件下, 其微生物群落结构更加稳定, 白化程度低, 具有更强的适应性. 移植HV水域珊瑚共附生微生物可使MV水域鹿角珊瑚也获得类似的耐热性(Ziegler等, 2017). 此外, 研究发现滨珊瑚的黏液层处于不断的更新中, 不同时期的黏液层具有不同的微生物群落, 旧黏液层具有高丰度的机会致病菌(Verrucomicrobiaceae和Vibrionaceae); 新黏液层主要含有Endozoicimonaceae和Oxalobacteraceae这两类微生物, 它们对珊瑚白化后的自我修复可能具有重要作用(Glasl等, 2016). 但是这两类微生物在珊瑚自我修复中的作用机制尚不明确.

3 信号分子介导的共附生微生物间以及微生物和宿主间的互作

微生物之间的相互作用以及微生物和宿主之间的相互作用是珊瑚共附生微生物群落组成动态变化的内在动力. 相互作用的方式有多种, 比如直接作用(病毒对珊瑚、虫黄藻以及细菌的直接侵染作用; 珊瑚共附生微生物*Halobacteriovorax*属细菌对弧菌的捕食作用(Welsh等, 2016)等)以及通过化学信号分子介导的相互作用. 微生物之间的化学信号传递过程称为密度感应, 这是一种高效的协同群落行为的方式, 也是一种重要的环境适应机制. 微生物还能响应环境中宿主产生的化学物质. 目前已经发现哺乳动物中的共附生微生物能响应宿主产生的激素(肾上腺素和肽类)、宿主防御相关分子(细胞因子和抗菌肽)和营养类信号分子(乙醇胺、糖类和谷胱甘肽)等信号分子(Kendall和Speran-

dio, 2016). 此外最近的研究发现人肠道微生物能合成*N*-酰基酰胺(*N*-acyl amides), 激活宿主G蛋白关联受体(G-protein-coupled receptors, GPCRs), 从而影响宿主生理状态(Cohen等, 2017). 在海洋环境中, 微生物对宿主产生的化学因子具有趋化性, 如费氏弧菌(*Vibrio fischeri*)对鱿鱼产生的几丁寡糖和乙酰神经氨酸具有趋化性(DeLoney-Marino等, 2003; Mandel等, 2012); 鳗弧菌(*V. anguillarum*)能朝鱼类消化道黏液定向运动(O'Toole等, 1999); 溶珊瑚弧菌(*V. coralliilyticus*)对珊瑚黏液中的DMSP具有趋化性, 这一过程对其致病性至关重要(Garren等, 2014; Tout等, 2015).

化学信号分子介导的相互作用将珊瑚礁生态系统中的各个生物紧密联系在一起, 在珊瑚礁生态系统中具有重要的“媒介”作用, 这些化学信号分子的信号传导通路及其生态学意义是珊瑚共附生微生物一个重要的研究方向. 目前发现珊瑚礁生态系统中主要有几类重要的化学信号分子参与微生物间、微生物和宿主间的相互作用: QS信号分子、DMSP、一氧化氮和活性氧等(图1). 虫黄藻是珊瑚重要的内共生微生物, 目前发现其除了能够通过营养物质的交换(Ceh等, 2013; Lin等, 2015), 还通过DMSP、一氧化氮以及活性氧等物质和微生物或宿主相互作用, 具体见下文.

3.1 密度感应信号分子

QS参与调控海洋微生物的多种生理学功能, 在海洋生态环境中具有重要的作用. QS信号分子主要分为*N*-酰基高丝氨酸内酯(*N*-acyl homoserine lactone, AHL)、自诱导肽(autoinducer peptide, AIP)、自诱导物-2(autoinducer-2, AI-2)、霍乱弧菌自诱导物-1(*Cholerae* autoinducer-1, CAI-1)、可扩散因子(diffusible signal factor, DSF)等. AHL是革兰氏阴性菌最主要的一类信号分子, 主要存在于变形菌门细菌中(Papenfort和Bassler, 2016). AI-2普遍存在于革兰氏阴性和阳性菌中, 可能是种间的信号分子(Rezzonico和Duffy, 2008; Pereira等, 2009), CAI-1普遍存在于弧菌科细菌中(Winans, 2011).

变形菌门中玫瑰杆菌(*Roseobacter*)、弧菌(*Vibrio*)以及假交替单胞菌(*Pseudoalteromonas*)等是珊瑚共附生微生物中重要的微生物类群. 目前这三类微生物的QS信号分子均有报道: 玫瑰杆菌的QS参与调控自身运动性、生物被膜(biofilm)的形成和对颗粒有机碳的

图1 珊瑚-微生物共生体中化学信号分子介导的信号通路

QS、DMSP、NO和ROS是珊瑚-微生物共生体中重要的媒介。目前研究发现温度升高能够促进共生体产生DMSP、NO和ROS, NO可促进ROS的扩散, 而DMSP具有抗氧化活性。同时, 温度升高能够促进弧菌分泌AHL信号分子, 促进弧菌对DMSP的趋向运动。并且弧菌通过受体蛋白H-NOX响应宿主的NO信号, 其下游信号通路整合于QS通路调控相关基因的表达。这些发现表明这几类化学因子之间可能具有密切的联系, 但是其具体的机制有待进一步深入研究

降解(Cude和Buchan, 2013); 弧菌有三类QS信号分子(AHL、AI-2、CAI-1)信号通路, 其参与多达715个基因的表达调控(Papenfort和Bassler, 2016); 假交替单胞菌的QS调控抑菌物质的产生(Wagner-Döbler等, 2005; Guo等, 2011)。目前已经有很多研究发现, 分离自珊瑚的微生物具有QS信号分子, 很多属于 γ -变形菌纲(弧菌和假交替单胞菌)和 α -变形菌纲(鲁杰氏菌和赤杆菌, *Ruegeria* and *Erythrobacter*)的珊瑚共附生细菌能够产生AHL类QS信号分子(Golberg等, 2011; Li等, 2016, 2017)。此外发现AHL和AI-2类信号分子普遍存在于分离自黑带病(Black band disease, BBD)珊瑚样品的微生物中(Zimmer等, 2014)。以上研究表明具有QS的微生物普遍存在于珊瑚礁生态系统中。

QS可能和珊瑚共附生弧菌的致病性密切相关。研究发现霍乱弧菌(*V. cholerae*)和哈维氏弧菌(*V. harveyi*)

等致病性弧菌的毒力因子受QS调控(Papenfort和Bassler, 2016)。比较黑带病和健康珊瑚表面黏液微生物的产AHL能力, 发现大部分产AHL细菌属于分离自黑带病珊瑚表面黏液的弧菌, 高温能够促进这些弧菌AHL的分泌以及毒力因子的表达, 以及热胁迫下珊瑚宏基因组中AHL合成酶基因的发生富集(Munn, 2015; Bhe-di等, 2017)。此外研究发现, 向健康鹿角珊瑚(*A. cervicornis*)中添加外源AHL信号分子会促进其白化, 这可能和其中的弧菌密切相关(Certner和Vollmer, 2015)。

AHL是革兰氏阴性菌最重要的一类信号分子。AHL类QS通路通常由一个信号分子合成酶(LuxI)和信号分子受体蛋白(LuxR)组成(图2a)。其通路的过程基本一致: 在细胞密度低的时候, 信号分子合成酶合成少量的信号分子并分泌到细胞外; 信号分子浓度会随着细胞生长繁殖而不断增加; 当到达一定阈值后才能被信

号分子受体蛋白(大部分也是转录调控因子)识别,从而直接或间接地调控基因的表达(Papenfort和Bassler, 2016). AHL分子通常有一个内酯环和不同的酰基链组成,不同的微生物能分泌不同的信号分子(图2b).

AHL类QS系统在微生物间以及微生物和宿主间的互作中的作用主要体现在以下几个方面.

3.1.1 细菌可识别种内或种间的QS信号分子从而进入协作或竞争的状态

(1) AHL信号分子结构具有相似性,因此一种AHL信号分子能激活或抑制环境中其他细菌的QS系统. 研究发现紫色色杆菌(*Chromobacterium violaceum*)通过QS系统调控紫色色素的合成,但不同菌株产生不同的AHL分子,如菌株ATCC 31532产生C6-HSL而菌株ATCC 12472产生3-OH-C10和C10-HSL. 但是C6-HSL等短链AHL信号分子能抑制菌株ATCC 12472紫色色素的合成,而C10-HSL等长链AHL信号分子能抑制菌株ATCC 31532紫色色素的合成(McClean等, 1997; Morohoshi等, 2008). 利用不同的AHL分子可能是紫色色杆菌种内竞争的一种方式. 分离自土壤的伯克氏菌(*Burkholderia thailandensis*)通过C8-HSL调控抗生素bactobolin的合成, bactobolin能够抑制紫色色杆菌的生长. 而紫色色杆菌通过C6-HSL合成能抑制伯克氏菌未知的次级代谢产物. 这两种菌的QS系统都能被对方AHL信号分子所激活,提早合成抑菌物质,从而获得竞争优势(Chandler等, 2012). 此外紫色色杆菌还能进一步通过QS系统增加bactobolin排出泵等相关基因的转录从而增加抗性(Evans等, 2018). 这是一种AHL信号分子介导的种间竞争方式. 土壤微生物间的这种竞争方式对研究珊瑚共附生微生物间的相互作用提供了重要的启示.

(2) 通常来说信号分子合成酶和信号分子受体蛋白是成对出现的,但是在很多微生物中发现了一些孤立的受体蛋白(solo LuxR)(Hudaiberdiev等, 2015; 叶晓锋等, 2017). 具有solo LuxR的细菌并不一定具有完整AHL类QS系统,如铜绿假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*)具有两套完整的AHL类QS系统(*lasI/R*和*rhlI/R*). 它还具有一个solo LuxR蛋白QscR,能识别自身及环境中其他竞争性微生物的AHL分子(Chugani和Greenberg, 2014). 大肠杆菌不能合成AHL,但具有一个solo LuxR蛋白SdiA,具有调控生物被膜的形成和对噬菌体

的抗性等作用(Hoyland-Kroghsbo等, 2013). 此外一些植物共附生细菌的solo LuxR蛋白能响应植物分泌的化学物质从而调控相关基因的表达(Patel等, 2013). 分析微生物的基因组发现AHL受体蛋白数量远高于信号分子合成酶(Subramoni等, 2015; Rajput和Kumar, 2017),说明solo LuxR蛋白普遍存在于各个微生物类群中. 这些solo LuxR蛋白在珊瑚共附生微生物中的类型、分布以及分子机制也是需要进一步阐明的科学问题之一.

3.1.2 宿主可识别细菌产生的AHL信号分子

研究发现细菌产生的AHL分子对宿主具有免疫调节作用. 如在哺乳动物中,铜绿假单胞菌产生的C12-HSL能抑制白细胞介素-4和伽玛干扰素的产生(Ritchie等, 2007); AHL能诱导哺乳动物细胞发生凋亡(Shiner等, 2006); 通过和LuxR结构比较和进一步实验证明,哺乳动物通过PPAR (peroxisome proliferation activator receptor)来识别AHL信号分子,但是还存在其他未知的AHL受体(Kendall和Sperandio, 2016); 此外哺乳动物体内有三种对氧磷酶(paraoxonase)能够降解AHL信号分子(Furlong等, 2016). 在海洋环境中,微生物产生的AHL信号分子能调控石莼游动孢子的游动性. 石莼游动孢子能够迅速定植于由鳗弧菌形成的生物被膜上(Joint等, 2002; Wheeler等, 2006). 但是AHL对石莼的作用机制尚不明确. 珊瑚黏液中有大量的产AHL信号分子的细菌,而珊瑚对AHL信号分子的响应还有待进一步深入研究.

3.1.3 微生物和珊瑚能产生抑制QS的物质

原核和真核生物都能合成抑制QS的物质,主要有小分子阻抑物(QS inhibitor, QSI)和大分子QS信号分子降解(quorum quenching, QQ)酶. 其中AHL降解酶是研究最为深入的一类QQ酶. 目前发现的AHL降解酶主要有AHL内酯酶(内酯环的水解作用)、AHL酰基转移酶(氨基水解作用)以及AHL氧化还原酶三类. AHL内酯酶主要来自于金属- β -内酰胺酶家族(metallo- β -lactamase family)、磷酸三酯酶家族(phosphotriesterases family)以及 α/β 水解酶家族(alpha/beta hydrolase family)(Grandclement等, 2016).

抑制微生物QS的现象普遍存在于珊瑚礁生态系统中. 研究发现分离自珊瑚的微生物或珊瑚自身能产

图2 经典AHL类QS通路和不同AHL信号分子

(a) 费氏弧菌(*Vibrio fischeri*)的LuxI/R通路是最经典的AHL类密度感应通路。信号分子合成酶LuxI合成N-3-oxohexanoyl-L-homoserine lactone (3OC6-HSL), 其结合到信号分子受体蛋白后调控相关基因的表达。(b) AHL信号分子都具有一个内酯环, 不同的AHL分子酰基链不同

生QSI(Tello等, 2012; Golberg等, 2013; Ma等, 2018), 分离自珊瑚弧菌的QS也被相同环境中其他弧菌抑制(Tait等, 2010)。虽然已经发现很多珊瑚共附生微生物具有AHL类QS系统, 但是对于珊瑚共附生微生物的QQ酶研究很少。玫瑰杆菌和黄杆菌科细菌普遍存在于海洋环境中, 也是两类重要的珊瑚共附生微生物类群(Ziegler等, 2017; Cai等, 2018; Certner和Vollmer, 2018)。我们的前期研究发现海洋黄杆菌科细菌耐油具柄菌(*Muricauda olearia*)具有新型海洋AHL内酯酶MomL, 能高效降解多种AHL信号分子, 并抑制铜绿假单胞菌的毒力(Tang等, 2015)。通过生物信息学分析发现MomL同源蛋白普遍存在于海洋黄杆菌科细菌中, 也存在于一些玫瑰杆菌中, 因此推测一些珊瑚共附生微生物可能具有QQ酶。

QS和QQ共同介导的微生物间的相互作用是珊瑚共附生微生物群落结构演变重要的内在驱动力, 也可能是微生物和珊瑚相互作用的重要媒介。QS是微生物一种重要的环境适应机制, 而QQ被认为是微生物抵抗QS而进化出来的一种竞争机制。因此相同生态位中共存的QS和QQ细菌必然发生相互博弈, 从而影响整个微生物群落组成。此外有研究发现QSI能够抑制引起珊瑚白带病(white band disease, WBD)微生物的毒力, 并且改变珊瑚的微生物群落结构(Certner和Vollmer, 2018), 可以推测QQ酶可能可以抑制弧菌等机会致病

菌的QS, 从而提高珊瑚抗病能力。因此对于珊瑚共附生微生物中QS和QQ介导的相互作用机制的研究具有重要的理论和应用价值。但目前对于这一相互作用网络研究较少, 还需进一步通过结合生物信息学、多种组学和分子生物学手段阐明其内在机制。

3.2 二甲基巯基丙酸内盐

二甲基巯基丙酸内盐(DMSP)和二甲基硫(dimethylsulfide, DMS)是全球硫循环中重要的组分。DMS参与云的形成, 在全球气候变化中具有重要作用。在海洋中藻类是DMSP最主要的生产者(Curson等, 2011)。DMSP和DMS对藻类而言, 具有渗透压保护、抗氧化和抗菌等功能(Raina等, 2010)。目前的研究发现在珊瑚中不仅仅只有虫黄藻产生DMSP, 珊瑚自身也能产生DMSP(Bourne等, 2013), 因此往往珊瑚黏液中具有高浓度的DMSP。很多珊瑚共附生微生物具有降解DMSP或DMS的能力(Hernandez-Agreda等, 2017)。DMSP降解酶基因普遍存在于变形菌门和黄杆菌科细菌中, 珊瑚样品宏基因组中也检测出高丰度的DMSP代谢相关基因(Raina等, 2010)。

趋化性是珊瑚共附生微生物的一个重要特点, 在珊瑚微生物群落形成中可能具有重要的作用。虫黄藻产生的DMSP主要存在于液泡, 叶绿体和细胞质中(Raina等, 2017)。DMSP是微生物趋向运动一种重要的

化学诱导因子, 能选择性促进珊瑚微生物群落的形成. 研究发现相比于周围水体的细菌, 鹿角杯型珊瑚(*Pocillopora damicornis*)和鹿角珊瑚(*A. aspera*)表面附着细菌对DMS、色氨酸和酪氨酸具有强趋向性. 原位趋化性实验发现, Rhodobacteraceae、Comamonadaceae、Flavobacteriaceae、Pseudomonadaceae和Sphingomonadaceae等细菌是主要的趋化性微生物类群. 其中弧菌科细菌能响应DMSP、氨基酸和碳水化合物, 但是希瓦氏菌科细菌(Shewanellaceae)只响应DMSP和碳水化合物(Tout等, 2015). 另外一篇研究发现硅杆菌(*Silicibacter* sp.)TM1040 和海游假交替单胞菌(*P. haloplanktis*)ATCC 700530具有DMSP的趋向性(Seymour等, 2010). 另外通过分析珊瑚礁生态系统中其它无脊椎动物, 发现无共生光合藻类的无脊椎动物的主要微生物类群来自 α -变形菌纲, 而有共生光合藻类的无脊椎动物主要微生物类群是 γ -变形菌纲, 包括Oceanospirillales spp., Alteromonas spp., Pseudomonas spp.和Halomonas spp.等细菌, 这些细菌都具有代谢DMSP的能力(Bourne等, 2013). 因此珊瑚礁生态系统中珊瑚以及虫黄藻产生的DMSP是影响微生物群落组成的一个重要潜在因素, 而不同微生物类群对DMSP或DMS的降解可反馈作用于珊瑚及虫黄藻. 未来的工作仍需在分子层面和网络调控水平解析这一复杂的多元过程.

3.3 一氧化氮

一氧化氮(nitric oxide, NO)具有高反应活性, 是氮循环过程中不稳定的中间物质, 高浓度NO对细菌具有毒性. 真核和原核生物(氨氧化、氮氧化和反硝化细菌)都能产生NO, NO参与铜绿假单胞菌、希瓦氏菌以及弧菌等细菌生物被膜的形成, 被认为是种间的信号分子(Arora等, 2015). 在夏威夷鲑鱼和费氏弧菌共生系统中, 鲑鱼的一氧化氮合成酶NOS合成NO, NO存在于眼窝黏液中, 特异性诱导弧菌的聚集和定植, 费氏弧菌定植后能够降低黏液中的NO浓度(Davidson等, 2004). 在珊瑚中, 热处理会促进虫黄藻NO的合成(Bouchard和Yamasaki 2008), NO可能通过细胞凋亡途径促使珊瑚白化(Hawkins等, 2013). 微生物中有很多NO受体蛋白(如H-NOX和NosP), 其中H-NOX参与调控微生物的运动性、生物被膜的形成和共生等重要的生物学过程(Plate和Marletta, 2013), NosP普遍存在于革兰氏阴性菌中(Hossain和Boon, 2017; Hossain等,

2017). 在弧菌中, H-NOX受体蛋白识别NO后通过QS系统传递信号从而发挥调控作用(Henares等, 2012). 根据上述结果可以推测全球变暖会促进虫黄藻合成NO, 一方面通过细胞凋亡途径促进珊瑚白化, 另一方面弧菌中NO下游信号通路与QS通路整合, 因此NO可通过弧菌的QS系统增强弧菌的致病性从而进一步加剧珊瑚白化. 但是NO信号在珊瑚-微生物共生体中的具体作用机制还需要系统的研究.

3.4 活性氧

氧化胁迫压力是珊瑚及其共附生微生物面对的重要环境因素, 被认为可能是导致珊瑚大规模白化事件的原因(Downs等, 2002). 面对胁迫压力, 产生活性氧是生物普遍的反应. 过氧化物是最主要的ROS, 过氧化氢(H_2O_2)是唯一具有扩散性的ROS. 比如芥末滨珊瑚(*Porites astreoides*)及其共生虫黄藻能不断持续地产生胞外过氧化物(不受光照影响)(Zhang T等, 2016). 微生物可利用过氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)、硫氧还蛋白和类胡萝卜素(carotenoids)等机制中和ROS的毒害作用(Baird等, 2009). 很多弧菌具有胞外的过氧化物歧化酶, 但是其表达受温度的调控(Munn, 2015). 如珊瑚致病菌施罗氏弧菌(*V. shilonii*)在28℃时能产生SOD, 但在20℃不能产生SOD, 说明产生SOD是施罗氏弧菌在高温环境和氧化胁迫压力下的一种适应机制(Banin等, 2003). 氧化胁迫压力在珊瑚共附生微生物演变过程中可能具有重要的作用. 那么相比于周围水体, 是否有更高比例的珊瑚共附生微生物具有SOD和CAT等抗氧化机制? 致病菌是否对氧化胁迫耐受性更高? 未来还需大量的研究工作来回答这些问题.

3.5 QS信号分子、DMSP、NO以及ROS之间的联系

目前的研究表明QS信号分子、DMSP、NO和ROS在珊瑚共附生微生物群落结构演变中发挥重要的作用. QS系统是微生物一种重要的全局调控机制, DMSP、NO和ROS是珊瑚和珊瑚共附生微生物相互作用中重要的媒介, 这些化学物质之间可能相互联系, 相互影响(图1). 温度、二氧化碳含量等环境因子的波动能直接影响珊瑚或虫黄藻的生理状态和信号分子等代谢产物的合成(Hou等, 2018). 研究发现温度升高对

珊瑚及其共附生微生物具有一系列的影响: 温度升高能够促进虫黄藻产生DMSP、NO和ROS(Bouchard和Yamasaki, 2008), NO可促进ROS的扩散(Lesser, 2006), 而DMSP具有抗氧化活性(Gardner等, 2017); 同时, 温度升高能够促进弧菌分泌AHL类的QS(Kimes等, 2011; Bhedi等, 2017), 促进弧菌对DMSP的趋向运动(Garren等, 2016), 并且弧菌通过受体蛋白H-NOX响应宿主的NO信号, 其下游信号通路整合于QS通路调控相关基因的表达。此外, 研究发现鲁杰氏菌(*Ruegeria pomeroyi*)DSS-3(该属的细菌也普遍存在于珊瑚礁生态系统中)具有代谢DMSP的能力。相比于丙酸盐, 在以DMSP为碳源培养时, DSS-3能够合成更多的AHL, 并且胞内和胞外的谷氨酰胺和维生素B2等含量也明显的不同。玫瑰杆菌可以利用DMSP为化学因子判断环境中营养含量(藻类分泌的DOC), 从而调控其代谢通路(Johnson等, 2016)。虽然上述研究表明这几类化学因子之间可能具有相互的联系, 但是其具体的机制有待进一步深入研究, 如DMSP是否调控AHL的合成? AHL是否能够调控细菌对DMSP利用?

此外, 由于AHL和DMSP在海水高pH环境下能自发水解(Simo等, 1993; Yates等, 2002), 并且海洋环境中很多细菌具有降解AHL和DMSP的活性(Curson等, 2011; Tang等, 2015), 因此研究这些信号分子的生态学作用时必须要考虑信号分子在特定海洋环境中的稳定性和有效性。系统地研究共附生微生物与宿主的相互作用需要一个成熟稳定的实验体系, 如无菌线虫、无菌小鼠等。目前深入研究珊瑚共附生微生物信号分子的作用机制还存在技术瓶颈。但利用可分离培养的代表性微生物类群的遗传操作平台, 并通过对重要珊瑚、虫黄藻进行全基因组测序分析, 结合宏基因组、宏转录组、宏蛋白组等组学技术, 将有助于较为全面地认识信号分子在珊瑚共附生微生物间以及微生物和宿主间的信号传递通路和作用机制。

4 小结

全球变暖、海洋酸化以及人类的过度捕捞和污染等造成了世界范围内珊瑚的大规模白化现象(Hughes等, 2017a)。目前科学家已经认识到珊瑚共附生微生物对珊瑚礁生态系统稳定和健康发展的重要性。珊瑚共附生微生物群落结构随着环境和宿主的变化而变化, 信号

分子介导的微生物间以及微生物和宿主间的相互作用是影响珊瑚健康重要的内在机制之一。继续深入研究珊瑚礁生态系统中微生物的信号传导机制将有助于开发基于MMTA的珊瑚礁生境修复技术。

参考文献

- 叶晓锋, 朱军莉, 汪海峰. 2017. 细菌群体感应LuxR solos蛋白研究进展. *微生物学报*, 57: 341–349
- 周进, 晋慧, 蔡中华. 2014. 微生物在珊瑚礁生态系统中的作用与功能. *应用生态学报*, 25: 919–930
- Ainsworth T D, Krause L, Bridge T, Torda G, Raina J B, Zakrzewski M, Gates R D, Padilla-Gamiño J L, Spalding H L, Smith C, Woolsey E S, Bourne D G, Bongaerts P, Hoegh-Guldberg O, Leggat W. 2015. The coral core microbiome identifies rare bacterial taxa as ubiquitous endosymbionts. *ISME J*, 9: 2261–2274
- Arora D P, Hossain S, Xu Y, Boon E M. 2015. Nitric oxide regulation of bacterial biofilms. *Biochemistry*, 54: 3717–3728
- Baird A H, Bhagooli R, Ralph P J, Takahashi S. 2009. Coral bleaching: The role of the host. *Trends Ecol Evol*, 24: 16–20
- Baker-Austin C, Oliver J D. 2018. *Vibrio vulnificus*: New insights into a deadly opportunistic pathogen. *Environ Microbiol*, 20: 423–430
- Banin E, Vassilakos D, Orr E, Martinez R J, Rosenberg E. 2003. Superoxide dismutase is a virulence factor produced by the coral bleaching pathogen *Vibrio shiloi*. *Curr Microbiol*, 46: 418–422
- Bhedi C D, Prevatte C W, Lookadoo M S, Waikel P A, Gillevet P M, Sikaroodi M, Campagna S R, Richardson L L. 2017. Elevated temperature enhances short- to medium-chain acyl homoserine lactone production by black band disease-associated vibrios. *Microbiol Ecol*, 93: fix005
- Bouchard J N, Yamasaki H. 2008. Heat stress stimulates nitric oxide production in *Symbiodinium microadriaticum*: A possible linkage between nitric oxide and the coral bleaching phenomenon. *Plant Cell Physiol*, 49: 641–652
- Bourne D G, Dennis P G, Uthicke S, Soo R M, Tyson G W, Webster N. 2013. Coral reef invertebrate microbiomes correlate with the presence of photosymbionts. *ISME J*, 7: 1452–1458
- Bourne D G, Morrow K M, Webster N S. 2016. Insights into the coral microbiome: Underpinning the health and resilience of reef ecosystems. *Annu Rev Microbiol*, 70: 317–340
- Cai L, Tian R M, Zhou G, Tong H, Wong Y H, Zhang W, Chui A P Y, Xie J Y, Qiu J W, Ang P O, Liu S, Huang H, Qian P Y. 2018. Exploring coral microbiome assemblages in the South China Sea. *Sci Rep*, 8: 2428
- Ceh J, Kilburn M R, Cliff J B, Raina J B, van Keulen M, Bourne D G.

2013. Nutrient cycling in early coral life stages: *Pocillopora damicornis* larvae provide their algal symbiont (*Symbiodinium*) with nitrogen acquired from bacterial associates. *Ecol Evol*, 3: 2393–2400
- Certner R H, Vollmer S V. 2015. Evidence for autoinduction and quorum sensing in white band disease-causing microbes on *Acropora cervicornis*. *Sci Rep*, 5: 11134
- Certner R H, Vollmer S V. 2018. Inhibiting bacterial quorum sensing arrests coral disease development and disease-associated microbes. *Environ Microbiol*, 20: 645–657
- Chandler J R, Heilmann S, Mittler J E, Greenberg E P. 2012. Acyl-homoserine lactone-dependent eavesdropping promotes competition in a laboratory co-culture model. *ISME J*, 6: 2219–2228
- Chugani S, Greenberg E P. 2014. An evolving perspective on the *Pseudomonas aeruginosa* orphan quorum sensing regulator QscR. *Front Cell Infect Microbiol*, 4: 152
- Cohen L J, Esterhazy D, Kim S H, Lemetre C, Aguilar R R, Gordon E A, Pickard A J, Cross J R, Emiliano A B, Han S M, Chu J, Vila-Farres X, Kaplitt J, Rogoz A, Calle P Y, Hunter C, Bitok J K, Brady S F. 2017. Commensal bacteria make GPCR ligands that mimic human signalling molecules. *Nature*, 549: 48–53
- Cude W N, Buchan A. 2013. Acyl-homoserine lactone-based quorum sensing in the *Roseobacter* clade: Complex cell-to-cell communication controls multiple physiologies. *Front Microbiol*, 4: 336
- Curson A R J, Todd J D, Sullivan M J, Johnston A W B. 2011. Catabolism of dimethylsulphoniopropionate: Microorganisms, enzymes and genes. *Nat Rev Microbiol*, 9: 849–859
- Davidson S K, Koropatnick T A, Kossmehl R, Sycuro L, McFall-Ngai M J. 2004. NO means “yes” in the squid-vibrio symbiosis: Nitric oxide (NO) during the initial stages of a beneficial association. *Cell Microbiol*, 6: 1139–1151
- DeLoney-Marino C R, Wolfe A J, Visick K L. 2003. Chemoattraction of *Vibrio fischeri* to serine, nucleosides, and *N*-acetylneuraminic acid, a component of squid light-organ mucus. *Appl Environ Microbiol*, 69: 7527–7530
- Downs C A, Fauth J E, Halas J C, Dustan P, Bemiss J, Woodley C M. 2002. Oxidative stress and seasonal coral bleaching. *Free Radical Biol Med*, 33: 533–543
- Evans K C, Benomar S, Camuy-Vélez L A, Nasser E B, Wang X, Neuenschwander B, Chandler J R. 2018. Quorum-sensing control of antibiotic resistance stabilizes cooperation in *Chromobacterium violaceum*. *ISME J*, 12: 1263–1272
- Furlong C E, Marsillach J, Jarvik G P, Costa L G. 2016. Paraoxonases-1, -2 and -3: What are their functions? *Chem Biol Interact*, 259: 51–62
- Gardner S G, Raina J B, Ralph P J, Petrou K. 2017. Reactive oxygen species (ROS) and dimethylated sulphur compounds in coral explants under acute thermal stress. *J Exp Biol*, 220: 1787–1791
- Garren M, Son K, Raina J B, Rusconi R, Menolascina F, Shapiro O H, Tout J, Bourne D G, Seymour J R, Stocker R. 2014. A bacterial pathogen uses dimethylsulfiniopropionate as a cue to target heat-stressed corals. *ISME J*, 8: 999–1007
- Garren M, Son K, Tout J, Seymour J R, Stocker R. 2016. Temperature-induced behavioral switches in a bacterial coral pathogen. *ISME J*, 10: 1363–1372
- Glasl B, Herndl G J, Frade P R. 2016. The microbiome of coral surface mucus has a key role in mediating holobiont health and survival upon disturbance. *ISME J*, 10: 2280–2292
- Golberg K, Eltzov E, Shnit-Orland M, Marks R S, Kushmaro A. 2011. Characterization of quorum sensing signals in coral-associated bacteria. *Microb Ecol*, 61: 783–792
- Golberg K, Pavlov V, Marks R S, Kushmaro A. 2013. Coral-associated bacteria, quorum sensing disrupters, and the regulation of biofouling. *Biofouling*, 29: 669–682
- Grandeclément C, Tannières M, Moréra S, Dessaux Y, Faure D. 2016. Quorum quenching: Role in nature and applied developments. *FEMS Microbiol Rev*, 40: 86–116
- Guo X, Zheng L, Zhou W, Cui Z, Han P, Tian L, Wang X. 2011. A case study on chemical defense based on quorum sensing: Antibacterial activity of sponge-associated bacterium *Pseudoalteromonas* sp. NJ6-3-1 induced by quorum sensing mechanisms. *Ann Microbiol*, 61: 247–255
- Hawkins T D, Bradley B J, Davy S K. 2013. Nitric oxide mediates coral bleaching through an apoptotic-like cell death pathway: Evidence from a model sea anemone-dinoflagellate symbiosis. *FASEB J*, 27: 4790–4798
- Henares B M, Higgins K E, Boon E M. 2012. Discovery of a nitric oxide responsive quorum sensing circuit in *Vibrio harveyi*. *ACS Chem Biol*, 7: 1331–1336
- Hernandez-Agreda A, Gates R D, Ainsworth T D. 2017. Defining the core microbiome in corals’ microbial soup. *Trends Microbiol*, 25: 125–140
- Hernandez-Agreda A, Leggat W, Bongaerts P, Ainsworth T D. 2016. The microbial signature provides insight into the mechanistic basis of coral success across reef habitats. *MBio*, 7: e00560
- Hossain S, Boon E M. 2017. Discovery of a novel nitric oxide binding protein and Nitric-Oxide-Responsive signaling pathway in *Pseudomonas aeruginosa*. *ACS Infect Dis*, 3: 454–461
- Hossain S, Nisbett L M, Boon E M. 2017. Discovery of two bacterial nitric oxide-responsive proteins and their roles in bacterial biofilm regulation. *Acc Chem Res*, 50: 1633–1639
- Hou J, Xu T, Su D, Wu Y, Cheng L, Wang J, Zhou Z, Wang Y. 2018.

- RNA-seq reveals extensive transcriptional response to heat stress in the stony coral *Galaxea fascicularis*. *Front Genet*, 9: 37
- Hoyland-Kroghsbo N M, Maerkedahl R B, Svenningsen S L. 2013. A quorum-sensing-induced bacteriophage defense mechanism. *MBio*, 4: e00362
- Hudaiberdiev S, Choudhary K S, Vera Alvarez R, Gelencsér Z, Ligeti B, Lamba D, Pongor S. 2015. Census of solo LuxR genes in prokaryotic genomes. *Front Cell Infect Microbiol*, 5: 20
- Hughes T P, Barnes M L, Bellwood D R, Cinner J E, Cumming G S, Jackson J B C, Kleypas J, van de Leemput I A, Lough J M, Morrison T H, Palumbi S R, van Nes E H, Scheffer M. 2017a. Coral reefs in the Anthropocene. *Nature*, 546: 82–90
- Hughes T P, Kerry J T, Álvarez-Noriega M, Álvarez-Romero J G, Anderson K D, Baird A H, Babcock R C, Beger M, Bellwood D R, Berkelmans R, Bridge T C, Butler I R, Byrne M, Cantin N E, Comeau S, Connolly S R, Cumming G S, Dalton S J, Diaz-Pulido G, Eakin C M, Figueira W F, Gilmour J P, Harrison H B, Heron S F, Hoey A S, Hobbs J P A, Hoogenboom M O, Kennedy E V, Kuo C Y, Lough J M, Lowe R J, Liu G, McCulloch M T, Malcolm H A, McWilliam M J, Pandolfi J M, Pears R J, Pratchett M S, Schoepf V, Simpson T, Skirving W J, Sommer B, Torda G, Wachenfeld D R, Willis B L, Wilson S K. 2017b. Global warming and recurrent mass bleaching of corals. *Nature*, 543: 373–377
- Johnson W M, Kido Soule M C, Kujawinski E B. 2016. Evidence for quorum sensing and differential metabolite production by a marine bacterium in response to DMSP. *ISME J*, 10: 2304–2316
- Joint I, Tait K, Callow M E, Callow J A, Milton D, Williams P, Cámara M. 2002. Cell-to-cell communication across the prokaryote-eukaryote boundary. *Science*, 298: 1207
- Jousset A, Bienhold C, Chatzinotas A, Gallien L, Gobet A, Kurm V, Küsel K, Rillig M C, Rivett D W, Salles J F, van der Heijden M G A, Youssef N H, Zhang X, Wei Z, Hol W H G. 2017. Where less may be more: How the rare biosphere pulls ecosystems strings. *ISME J*, 11: 853–862
- Kendall M M, Sperandio V. 2016. What a dinner party! Mechanisms and functions of interkingdom signaling in host-pathogen associations. *MBio*, 7: e01748
- Kimes N E, Grim C J, Johnson W R, Hasan N A, Tall B D, Kothary M H, Kiss H, Munk A C, Tapia R, Green L, Detter C, Bruce D C, Brettin T S, Colwell R R, Morris P J. 2011. Temperature regulation of virulence factors in the pathogen *Vibrio coralliilyticus*. *ISME J*, 6: 835–846
- Kuang W, Li J, Zhang S, Long L. 2015. Diversity and distribution of *Actinobacteria* associated with reef coral *Porites lutea*. *Front Microbiol*, 6: 1094
- Lesser M P. 2006. Oxidative stress in marine environments: Biochemistry and physiological ecology. *Annu Rev Physiol*, 68: 253–278
- Li J, Azam F, Zhang S. 2016. Outer membrane vesicles containing signalling molecules and active hydrolytic enzymes released by a coral pathogen *Vibrio shilonii* AK1. *Environ Microbiol*, 18: 3850–3866
- Li J, Chen Q, Long L J, Dong J D, Yang J, Zhang S. 2014. Bacterial dynamics within the mucus, tissue and skeleton of the coral *Porites lutea* during different seasons. *Sci Rep*, 4: 7320
- Li J, Kuang W, Long L, Zhang S. 2017. Production of quorum-sensing signals by bacteria in the coral mucus layer. *Coral Reefs*, 36: 1235–1241
- Liang J, Yu K, Wang Y, Huang X, Huang W, Qin Z, Pan Z, Yao Q, Wang W, Wu Z. 2017. Distinct bacterial communities associated with massive and branching scleractinian corals and potential linkages to coral susceptibility to thermal or cold stress. *Front Microbiol*, 8: 979
- Lin S, Cheng S, Song B, Zhong X, Lin X, Li W, Li L, Zhang Y, Zhang H, Ji Z, Cai M, Zhuang Y, Shi X, Lin L, Wang L, Wang Z, Liu X, Yu S, Zeng P, Hao H, Zou Q, Chen C, Li Y, Wang Y, Xu C, Meng S, Xu X, Wang J, Yang H, Campbell D A, Sturm N R, Dagenais-Bellefeuille S, Morse D. 2015. The *Symbiodinium kawagutii* genome illuminates dinoflagellate gene expression and coral symbiosis. *Science*, 350: 691–694
- Ma Z P, Song Y, Cai Z H, Lin Z J, Lin G H, Wang Y, Zhou J. 2018. Anti-quorum sensing activities of selected coral symbiotic bacterial extracts from the South China Sea. *Front Cell Infect Microbiol*, 8: 144
- Mandel M J, Schaefer A L, Brennan C A, Heath-Heckman E A C, Deloney-Marino C R, McFall-Ngai M J, Ruby E G. 2012. Squid-derived chitin oligosaccharides are a chemotactic signal during colonization by *Vibrio fischeri*. *Appl Environ Microbiol*, 78: 4620–4626
- McClellan K H, Winson M K, Fish L, Taylor A, Chhabra S R, Camara M, Daykin M, Lamb J H, Swift S, Bycroft B W, Stewart G S A B, Williams P. 1997. Quorum sensing and *Chromobacterium violaceum*: Exploitation of violacein production and inhibition for the detection of *N*-acylhomoserine lactones. *Microbiology*, 143: 3703–3711
- Morohoshi T, Kato M, Fukamachi K, Kato N, Ikeda T. 2008. *N*-Acylhomoserine lactone regulates violacein production in *Chromobacterium violaceum* type strain ATCC 12472. *FEMS Microbiol Lett*, 279: 124–130
- Munn C B. 2015. The role of vibrios in diseases of corals. *Microbiol Spectr*, 3: VE-0006-2014
- Neave M J, Rachmawati R, Xun L, Michell C T, Bourne D G, Apprill

- A, Voolstra C R. 2017. Differential specificity between closely related corals and abundant *Endozoicomonas* endosymbionts across global scales. *ISME J*, 11: 186–200
- O'Toole R, Lundberg S, Fredriksson S A, Jansson A, Nilsson B, Wolf-Watz H. 1999. The chemotactic response of *Vibrio anguillarum* to fish intestinal mucus is mediated by a combination of multiple mucus components. *J Bacteriol*, 181: 4308–4317
- Papenfort K, Bassler B L. 2016. Quorum sensing signal-response systems in Gram-negative bacteria. *Nat Rev Microbiol*, 14: 576–588
- Patel H K, Suárez-Moreno Z R, Degraassi G, Subramoni S, González J F, Venturi V. 2013. Bacterial LuxR solos have evolved to respond to different molecules including signals from plants. *Front Plant Sci*, 4: 447
- Pereira C S, de Regt A K, Brito P H, Miller S T, Xavier K B. 2009. Identification of functional LsrB-like autoinducer-2 receptors. *J Bacteriol*, 191: 6975–6987
- Plate L, Marletta M A. 2013. Nitric oxide-sensing H-NOX proteins govern bacterial communal behavior. *Trends Biochem Sci*, 38: 566–575
- Raina J B, Clode P L, Cheong S, Bougoure J, Kilburn M R, Reeder A, Forêt S, Stat M, Beltran V, Thomas-Hall P, Tapiolas D, Motti C M, Gong B, Pernice M, Marjo C E, Seymour J R, Willis B L, Bourne D G. 2017. Subcellular tracking reveals the location of dimethylsulfo-niopropionate in microalgae and visualises its uptake by marine bacteria. *Elife*, 6: e23008
- Raina J B, Dinsdale E A, Willis B L, Bourne D G. 2010. Do the organic sulfur compounds DMSP and DMS drive coral microbial associations? *Trends Microbiol*, 18: 101–108
- Rajput A, Kumar M. 2017. Computational exploration of putative LuxR solos in archaea and their functional implications in quorum sensing. *Front Microbiol*, 8: 798
- Reaka-Kudla M L. 1997. The global biodiversity of coral reefs: A comparison with rainforests. *Biodiversity II: Understanding and protecting our biological resources*, 2, 551
- Rezzonico F, Duffy B. 2008. Lack of genomic evidence of AI-2 receptors suggests a non-quorum sensing role for *luxS* in most bacteria. *BMC Microbiol*, 8: 154
- Ritchie A J, Whittall C, Lazenby J J, Chhabra S R, Pritchard D I, Cooley M A. 2007. The immunomodulatory *Pseudomonas aeruginosa* signalling molecule *N*-(3-oxododecanoyl)-l-homoserine lactone enters mammalian cells in an unregulated fashion. *Immunol Cell Biol*, 85: 596–602
- Rosenberg E, Zilber-Rosenberg I. 2013. The hologenome concept: Human, animal and plant microbiota, Berlin: Springer. 178
- Seymour J R, Simó R, Ahmed T, Stocker R. 2010. Chemoattraction to dimethylsulfo-niopropionate throughout the marine microbial food web. *Science*, 329: 342–345
- Shiner E K, Terentyev D, Bryan A, Sennoune S, Martinez-Zaguilan R, Li G, Gyorke S, Williams S C, Rumbaugh K P. 2006. *Pseudomonas aeruginosa* autoinducer modulates host cell responses through calcium signalling. *Cell Microbiol*, 8: 1601–1610
- Simo R, Grimalt J O, Albaiges J. 1993. Field sampling and analysis of volatile reduced sulphur compounds in air, water and wet sediments by cryogenic trapping and gas chromatography. *J Chromatogr A*, 655: 301–307
- Subramoni S, Florez Salcedo D V, Suarez-Moreno Z R. 2015. A bioinformatic survey of distribution, conservation, and probable functions of LuxR solo regulators in bacteria. *Front Cell Infect Microbiol*, 5: 16
- Tait K, Hutchison Z, Thompson F L, Munn C B. 2010. Quorum sensing signal production and inhibition by coral-associated vibrios. *Environ Microbiol Rep*, 2: 145–150
- Tang K, Su Y, Brackman G, Cui F, Zhang Y, Shi X, Coenye T, Zhang X H. 2015. MomL, a Novel Marine-Derived *N*-Acyl Homoserine Lactonase from *Muricauda olearia*. *Appl Environ Microbiol*, 81: 774–782
- Tello E, Castellanos L, Arévalo-Ferro C, Duque C. 2012. Disruption in Quorum-Sensing Systems and Bacterial Biofilm Inhibition by Cembranoid Diterpenes Isolated from the Octocoral *Eunicea knighti*. *J Nat Prod*, 75: 1637–1642
- Tout J, Jeffries T C, Petrou K, Tyson G W, Webster N S, Garren M, Stocker R, Ralph P J, Seymour J R. 2015. Chemotaxis by natural populations of coral reef bacteria. *ISME J*, 9: 1764–1777
- Wagner-Döbler I, Thiel V, Eberl L, Allgaier M, Bodor A, Meyer S, Ebner S, Hennig A, Pukall R, Schulz S. 2005. Discovery of complex mixtures of novel long-chain quorum sensing signals in free-living and host-associated marine Alphaproteobacteria. *Chembiochem*, 6: 2195–2206
- Wangpraseurt D, Pernice M, Guagliardo P, Kilburn M R, Clode P L, Polerecky L, Kühl M. 2016. Light microenvironment and single-cell gradients of carbon fixation in tissues of symbiont-bearing corals. *ISME J*, 10: 788–792
- Webster N S, Reusch T B H. 2017. Microbial contributions to the persistence of coral reefs. *ISME J*, 11: 2167–2174
- Welsh R M, Zaneveld J R, Rosales S M, Payet J P, Burkepile D E, Thurber R V. 2016. Bacterial predation in a marine host-associated microbiome. *ISME J*, 10: 1540–1544
- Wheeler G L, Tait K, Taylor A, Brownlee C, Joint I. 2006. Acyl-homoserine lactones modulate the settlement rate of zoospores of the marine alga *Ulva intestinalis* via a novel chemokinetic mechanism. *Plant Cell Environ*, 29: 608–618
- Winans S C. 2011. A new family of quorum sensing pheromones

- synthesized using *S*-adenosylmethionine and Acyl-CoAs. *Mol Microbiol*, 79: 1403–1406
- Yates E A, Philipp B, Buckley C, Atkinson S, Chhabra S R, Sockett R E, Goldner M, Dessaux Y, Camara M, Smith H, Williams P. 2002. *N*-Acylhomoserine lactones undergo lactonolysis in a pH-, temperature-, and acyl chain length-dependent manner during growth of *Yersinia pseudotuberculosis* and *Pseudomonas aeruginosa*. *Infection Immun*, 70: 5635–5646
- Zhang T, Diaz J M, Brighi C, Parsons R J, McNally S, Apprill A, Hansel C M. 2016. Dark production of extracellular superoxide by the coral *Porites astreoides* and representative symbionts. *Front Mar Sci*, 3: 232
- Zhang Y, Yang Q, Ling J, Van Nostrand J D, Shi Z, Zhou J, Dong J. 2016. The shifts of diazotrophic communities in spring and summer associated with coral *Galaxea astreata*, *Pavona decussata*, and *Porites lutea*. *Front Microbiol*, 7: 1870
- Zhou G, Cai L, Yuan T, Tian R, Tong H, Zhang W, Jiang L, Guo M, Liu S, Qian P Y, Huang H. 2017. Microbiome dynamics in early life stages of the scleractinian coral *Acropora gemmifera* in response to elevated $p\text{CO}_2$. *Environ Microbiol*, 19: 3342–3352
- Ziegler M, Seneca F O, Yum L K, Palumbi S R, Voolstra C R. 2017. Bacterial community dynamics are linked to patterns of coral heat tolerance. *Nat Commun*, 8: 14213
- Zimmer B L, May A L, Bhedi C D, Dearth S P, Prevatte C W, Pratte Z, Campagna S R, Richardson L L. 2014. Quorum sensing signal production and microbial interactions in a polymicrobial disease of corals and the coral surface mucopolysaccharide layer. *PLoS ONE*, 9: e108541

(责任编辑: 余克服)