

DOI: 10.16788/j.hddz.32-1865/P.2024.08.011

引文格式: 高婧茹, 朱小畏, 颜文. 2025. 脂类生物标志物在珊瑚研究中的应用[J]. 华东地质, 46(3): 339-355. (GAO J R, ZHU X W, YAN W. 2025. Application of lipid biomarkers in coral research[J]. East China Geology, 46(3): 339-355.)

脂类生物标志物在珊瑚研究中的应用

高婧茹^{1,2}, 朱小畏¹, 颜文^{1,2}

(1. 中国科学院南海海洋研究所边缘海与大洋地质重点实验室, 广东 广州 510301;

2. 中国科学院大学, 北京 101408)

摘要: 脂类生物标志物来源于前体生物, 因其独特的化学稳定性而具有广泛的古生物和古环境应用前景。近年来, 随着珊瑚脂类物质的提取与检测技术的发展, 脂类化合物在珊瑚研究领域发挥着越来越重要的作用。为了探究珊瑚脂类化合物的多样性以及对环境的指示作用, 文章重点介绍了珊瑚脂质含量和组成在属种和时空上的差异性, 论述了珊瑚脂类化合物的种类和分布特征, 认为珊瑚脂质含量及组成主要受珊瑚生长发育阶段、水深、光照和营养模式等生境要素的影响。此外, 脂肪酸对珊瑚生态系统物质来源和交换过程、营养模式以及珊瑚白化等具有重要的指示意义。文章还分析了当前珊瑚研究中存在的主要问题, 以及脂类化合物在珊瑚共生微生物和珊瑚骨骼有机质研究中的前景, 未来不仅要丰富脂类化合物分析测试类目, 还亟需开发并完善珊瑚组织分离技术, 进而提升脂类生物标志物在珊瑚科学研究中的应用。

关键词: 珊瑚; 脂质; 脂肪酸; 生物标志物; 虫黄藻

中图分类号: P67

文献标识码: A

文章编号: 2096-1871(2025)03-339-17

生物标志物是一类复杂的有机化合物, 无论是珊瑚的营养(自养、异养或混养)模式还是珊瑚对外界环境变化的生理及生态应激反应, 都可以通过生物标志物记录下来(Radice et al., 2019)。这类化合物广泛存在于活体生物中, 其组成、分布与生物体生理及生态活动密切相关, 能有效记录生物对外界环境的应激反应和变化。当生物体死亡埋藏后, 其原始碳骨架又能长久且良好地保存在地质体中(Peters et al., 2005)。因此, 生物标志物在反演包括珊瑚在内的生物来源、生理活动以及相关的沉积过程和环境演化等方面, 发挥着独特且重要的作用(Gori et al., 2018)。脂类化合物是生物标志物的重要构成部分, 作为主要或者辅助手段广泛应用于生物学、化学、沉积学和环境学等单一或交叉学科领域的研究。

珊瑚是一种动物, 属于刺胞动物门珊瑚纲, 广

义上包含石珊瑚、软珊瑚和柳珊瑚等。石珊瑚是浅水珊瑚的主要成员, 也是构建珊瑚礁的核心。石珊瑚按照生物地理分布可以分为印度洋—太平洋和大西洋—加勒比海两大区系, 按照形态可分为块状(如蜂巢珊瑚和滨珊瑚等)、枝状(如鹿角珊瑚和蔷薇珊瑚等)和叶片状(如梳状珊瑚和薄层珊瑚等)等(黄林韬等, 2020)。软珊瑚在近岸浅海及深海均有分布, 在热带、温带甚至寒带海区均可生存。有些软珊瑚没有像石珊瑚一样的钙质骨架, 但是体内含有骨刺。部分软珊瑚体内含有虫黄藻, 可以进行光合作用以便获得能量, 但是大多数软珊瑚不依赖虫黄藻, 主要通过八根触手以捕食周围的浮游生物为生(梁君等, 2023)。柳珊瑚数量较多, 相对不受捕食影响, 在珊瑚礁区激烈的空间竞争中作为固着生物具有较好的生存优势(Ciereszko, 1989)。珊瑚按照栖息地水深可以分为

* 收稿日期: 2024-08-26 修订日期: 2024-10-24 责任编辑: 谭桂丽

基金项目: 国家自然科学基金“南海造礁珊瑚骨骼有机质组成和来源研究(编号: 42373029)”、广东省自然科学基金“‘南科1井’珊瑚礁体生物标志物及其碳同位素组成分布特征及环境意义(编号: 2022A1515012182)”和“南海北部沿海底层水体溶解氧变化的沉积记录与影响因素(编号: 2024A1515012382)”项目联合资助。

第一作者简介: 高婧茹, 1999年生, 女, 硕士研究生, 地质工程专业。Email: gaojingru231@mails.ucas.ac.cn。

通信作者简介: 朱小畏, 1987年生, 男, 副研究员, 博士, 主要从事生物有机地球化学研究工作。Email: miseraboy@126.com。

浅水珊瑚(0~40 m)(Tamir et al., 2019)、中层珊瑚(30~150 m)(Kahng et al., 2014)和深水珊瑚(几百米到数千米)(Gori et al., 2018),随着水深的增加,珊瑚的营养模式以及体内的脂质含量和组成会发生显著改变。虫黄藻作为珊瑚的共生甲藻,在珊瑚的营养结构组成和生态健康指示方面具有重要作用(Imbs and Dembitsky, 2023)。在含有共生虫黄藻的珊瑚中,虫黄藻主要通过光合作用为珊瑚提供各类营养物质,例如氨基酸、脂质和碳水化合物等,其中提供最多的营养物质是脂质(Imbs et al., 2009)。

本文系统总结了珊瑚脂质含量、组成及脂类化合物的研究现状,着重聚焦珊瑚脂类化合物的组成、分布、主要影响因素及其环境、气候、生态意义,以期为珊瑚生态系统健康状况的评估及未来变化趋势的预测提供有机地球化学证据,为重建珊瑚发育演化过程和环境历史提供参考,为拓展脂类生物标志物在珊瑚科学研究中的应用做出贡献。

1 珊瑚脂质含量及组成在属种和时空上的差异性

珊瑚脂质是珊瑚重要的能量成分和结构成分,参与珊瑚大部分生理及生化过程,主要由蜡酯(wax esters)、甾酯(sterol esters)、单烷基甘油二酯(monoalkyldiacylglycerols)、甘油三酯(triacylglycerols)、游离态脂肪酸(free fatty acids)、碳氢化合物(hydrocarbons)和甾醇(sterols)等非极性脂与极性脂组成(Imbs, 2013)。根据其功能的不同,珊瑚脂质又可以分为储存脂质(如甘油三酯和蜡酯)和结构脂质(如甾醇和磷脂),其中储存脂质是细胞主要的储存库和能量来源,结构脂质是构成细胞膜的重要基础(Sikorskaya et al., 2020)。

1.1 脂质含量

珊瑚脂质含量受珊瑚生长发育阶段、营养模式、季节、水深以及光照等诸多内外要素的控制,呈现显著的时空差异和属种差异。对夏威夷5种珊瑚的调查表明(Stimson, 1987)(表1):蔷薇珊瑚 *Montipora verrucosa* 脂质含量最高,占比44.3%(平均占生物组织干重,下同);滨珊瑚 *Porites compressa* 脂质含量最低,占比31.2%。随着光照

的增强或减弱,珊瑚脂质含量相应地增高或降低,表明了共生虫黄藻光合作用对珊瑚脂质含量具有重要的调控作用。南海西沙群岛4类珊瑚(陈汉吉, 2022; 门征等, 2023)春季和夏季的调查结果揭示了珊瑚脂质含量存在属种和季节差异(表2):春季,杯形珊瑚 *Pocillopora* 脂质含量最高,占比35.5%,蜂巢珊瑚 *Favia* 脂质含量最低,占比30.2%;夏季,滨珊瑚 *Porites* 脂质含量最高,占比28.5%,鹿角珊瑚 *Acropora* 脂质含量最低,占比15.0%,揭示了光合自养作用对珊瑚脂质含量变化的重要性。日本冲绳15种珊瑚的研究结果(Yamashiro et al., 1999)也证实珊瑚脂质含量属种之间存在明显的差异(表1):盔形珊瑚 *Galaxea fascicularis* 脂质含量最高,占比37.0%;杯形珊瑚 *Pocillopora verrucosa* 脂质含量最低,占比14.1%。相较于共生的石珊瑚和软珊瑚,非共生的太阳珊瑚 *Tubastrea* sp. 脂质含量处于次低水平,占比15.6%,暗示了与珊瑚共生的虫黄藻对珊瑚的脂质含量具有重要贡献。

表1 夏威夷和日本冲绳不同珊瑚脂质含量占比结果(平均占生物组织干重)

Table 1 Lipid proportion of different corals from Hawaii and Okinawa, Japan(average % of dry tissue weight)

地区	珊瑚	脂质占比/%	参考文献
夏威夷	<i>Montipora verrucosa</i>	44.3	Stimson, 1987
	<i>Porites compressa</i>	31.2	
日本冲绳	<i>Galaxea fascicularis</i>	37.0	Yamashiro et al., 1999
	<i>Pocillopora verrucosa</i>	14.1	
	<i>Tubastrea</i> sp.*	15.6	

注: *代表无虫黄藻。

表2 西沙群岛珊瑚春季和夏季的脂质含量占比结果(平均占生物组织干重)

Table 2 Lipid proportion of coral in spring and summer in Xisha Islands(average % of dry tissue weight)

珊瑚	脂质占比/%		参考文献
	春季	夏季	
<i>Pocillopora</i>	35.5	18.3	陈汉吉, 2022; 门征等, 2023
<i>Favia</i>	30.2	28.0	
<i>Porites</i>	31.0	28.5	
<i>Acropora</i>	34.9	15.0	

综上所述,珊瑚脂质含量在很大程度上取决于共生的虫黄藻光合作用生产的脂质及其转运供

给珊瑚宿主生理代谢活动所需的储存量(Patton et al., 1977), 浅水珊瑚更能反映共生的虫黄藻对其脂质含量的影响。相关研究报道了中深层珊瑚脂质含量略低, 暗示了异养脂质的贡献不容忽视, 例如, 对大西洋深水(水深 51~1 302 m)珊瑚的研究揭示了珊瑚脂质含量主要与属种有关, 与栖息地和水深关系不大, 呈现柳珊瑚<软珊瑚<角珊瑚的分布特征, 反映了珊瑚异养能力的种间差异(Hamoutene et al., 2008)。然而, 对加勒比海西印度群岛 3 个珊瑚礁浅水(水深 3~30 m)珊瑚的分析发现, 珊瑚脂质含量与栖息地和水深息息相关(表 3): 在栖息地上, 圆菊珊瑚 *Montastrea annularis* 和铁星珊瑚 *Siderastrea siderea* 的脂质含量在 Bellairs 礁区相对较低, 而滨珊瑚 *Porites porites* 的脂质含量在 Barrier 礁区最低; 在水深上, 圆菊珊瑚 *Montastrea annularis* 的脂质含量随水深无明显的变化规律, 但铁星珊瑚 *Siderastrea siderea* 的脂质含量随水深逐渐升高, 暗示了异养脂质的重要贡献(Harland et al., 1992)。总之, 无论珊瑚采取何种营养策略, 均对其脂质含量起到积极作用。

表3 *Porites porites*、*Montastrea annularis*、*Siderastrea siderea* 在不同栖息地与水深的脂质含量占比结果(平均占生物组织干重)(据 Harland et al.1992 修改)

Table 3 Lipid proportion of *Porites porites*, *Montastrea annularis*, *Siderastrea siderea* in different habitats and depths(average % of dry tissue weight)(Modified from Harland et al., 1992)

栖息地	水深/m	<i>Porites porites</i>	<i>Montastrea annularis</i>	<i>Siderastrea siderea</i>
Bellairs	3	11.50	26.24	27.02
	6	10.81	27.17	-
	13	8.59	32.70	25.55
Barrier	20	-	24.35	27.25
	30	-	30.80	34.78

1.2 脂质组成

珊瑚的营养模式及健康状况不仅主导了脂质含量, 还对脂质组成具有重要影响, 呈现显著的时空差异和属种差异。对南海 110 个珊瑚(Imbs et al., 2010a)的调查发现(表 4): 石珊瑚、水螅珊瑚和苍珊瑚脂质组成较为一致, 均以蜡酯、极性脂和甘油三酯为主; 水螅珊瑚和苍珊瑚含较高比例的单烷基甘油二酯, 占比分别为 17.4% 和 20.1%; 软珊瑚和柳珊瑚的脂质组成较为接近, 均以蜡酯和极性脂为主。此外, 非共生珊瑚比共生珊瑚含

有更多的极性脂。对日本冲绳 15 个珊瑚的分析(Yamashiro et al., 1999)发现, 石珊瑚中的极性脂、甘油三酯和蜡酯占比相当, 以 *Pocillopora damicornis* 为例, 分别占总脂含量的 18.8%、21.2% 和 26.4%; 水螅珊瑚 (*Millepora murrayi*) 与软珊瑚 (*Lobophytum crassum*) 的脂质组成类同, 以极性脂为主, 蜡酯次之(表 4)。对北大西洋 8 类冷水珊瑚的研究(Hamoutene et al., 2008)发现: 软珊瑚和角珊瑚含有较多的单烷基甘油二酯和蜡酯, 柳珊瑚含有较多的甾醇和游离态脂肪酸。

不同的营养模式会显著影响珊瑚的脂质组成。对印度洋斯科特礁(Scott Reef)水深 3~60 m 的厚丝珊瑚 *Pachyseris speciosa* 进行分析, 发现其在深水环境含有更高的储存脂/结构脂比值, 这与受水深影响的光照条件和营养物质有关(Cooper et al., 2011)。通过对蔷薇珊瑚 *Montipora digitata* 的研究(Oku et al., 2002)发现, 其脂质组成与输入的碳通量有关, 当光合作用减弱、碳通量减少时, 储存脂(蜡酯和甘油三酯)水平降低。Tolosa et al. (2011)对陀螺珊瑚 *Turbinaria reniformis* 进行了饥饿和摄食处理, 发现在相同的热胁迫下, 珊瑚的光合作用受到抑制: 饥饿珊瑚主要依靠自身能量储备, 使储存脂和结构脂含量迅速降低; 摄食珊瑚主要依靠捕食外界生物获取能量, 其储存脂变化不明显, 对脂质组成的影响也较小。

此外, 珊瑚的脂质组成与珊瑚的健康状态息息相关。对珊瑚肿瘤组织细胞的独立观察发现, 细胞快速增殖状态下消耗的能量增加, 储存脂质(蜡酯和甘油三酯)含量减少(Oku et al., 2002)。Sale et al.(2019)对滨珊瑚 *Porites evermanni* 以及 *Porites lobata* 的肿瘤细胞研究也发现, 相对于结构脂质而言, 储存脂质大量减少, 用于满足快速生长的代谢需求。除了珊瑚肿瘤细胞的影响, 珊瑚白化也显著影响了珊瑚脂质的组成。Rodrigues et al.(2008)对滨珊瑚 *Porites compressa* 和蔷薇珊瑚 *Montipora capitata* 进行白化实验, 发现前者在白化初期优先消耗储存脂质, 特别是甘油三酯的含量迅速减少, 在 1.5 个月后开始消耗结构脂(主要是极性脂), 而后者在 0~1.5 个月的白化期间内储存脂和结构脂同时被消耗。此外, 由于甘油三酯代谢和异养驱动, 后者白化后的恢复速率比主营自养模式的前者更快。同样, 软珊瑚 *Sinularia*

表4 南海、日本冲绳、北大西洋珊瑚中不同脂质占比结果(占总脂质)
Table 4 Proportion of different lipids in corals of South China Sea, Okinawa of Japan and North Atlantic (% of total lipid)

地区	珊瑚种类	物种名称	脂质占比/%					参考文献
			极性脂	甾醇	甘油三酯	单烷基 甘油二酯	蜡酯	
南海	石珊瑚	<i>Acropora cytherea</i>	16.1	5.7	31.8	3.6	38.9	Imbs et al., 2010a
		<i>Porites solida</i>	15.7	7.5	39.7	9.1	26.4	
	软珊瑚	<i>Sinularia brassica</i>	32.6	6.9	4.8	17.1	35.7	
		<i>Dendronephthya</i> sp.*	31.7	5.8	9.7	17.5	31.7	
	柳珊瑚	<i>Hicksonella princeps</i>	19.3	5.1	11.0	14.1	48.5	
		<i>Annella mollis</i> *	41.9	14.7	5.5	5.4	23.5	
	水螅珊瑚	<i>Millepora dichotoma</i>	19.2	5.6	22.8	17.4	26.7	
	苍珊瑚	<i>Heliopora coerulea</i>	18.3	5.7	20.1	20.1	33.9	
日本冲绳	石珊瑚	<i>Pocillopora damicornis</i>	18.8	9.6	21.2	1.5	26.4	Yamashiro et al., 1999
	软珊瑚	<i>Lobophytum crassum</i>	23.7	12.6	8.9	9.5	14.6	
	水螅珊瑚	<i>Millepora murrayi</i>	25.1	10.4	13.9	9.3	15.3	
	软珊瑚	<i>Anthomastus grandis</i> Xorus	-	9.2	8.1	13.7	12.1	
北大西洋	角珊瑚	<i>Bathypathes</i> spp.	-	9.8	11.7	15.4	14.6	Hamoutene et al., 2008
	柳珊瑚	<i>Acanella arbuscula</i>	-	12.8	6.1	11.4	10.1	

capitalis 和蔷薇珊瑚 *Montipora digitata* 在白化时优先消耗储存脂。相比而言,鹿角珊瑚 *Acropora intermedia* 白化时大量消耗了结构脂,使细胞膜的稳定性降低,导致了其结构和功能被破坏及随后的死亡(Imbs and Yakovleva, 2012)。

2 珊瑚脂类化合物的组成

通过一系列的有机地球化学实验处理,可将珊瑚总脂进一步分离为烃类、醇类和酸类等可溶类脂物并进行定性、定量分析。在珊瑚可溶类脂质中,酸类化合物含量最高且种类最多,包含饱和脂肪酸和单/多不饱和脂肪酸等,以中短链为主,来自蜡酯、甾酯、单烷基甘油二酯、甘油三酯和极性脂等水解产物和游离态脂肪酸。醇类化合物包括正构醇和甾醇等,前者主要由蜡酯水解而来,以中短链为主;后者主要来自甾酯水解和游离态甾醇,以长链为主。烃类化合物主要来自游离态烃类,以中短链为主。

2.1 烃类化合物

有关珊瑚烃类化合物的报道较少,已有研究揭示了不同珊瑚烃类组成差异显著。对加勒比海 19 种珊瑚的分析发现,烃类化合物由 C₁₆₋₃₀ 饱和正构烷烃、类异戊二烯烃(姥鲛烷和植烷)、角鲨烯

和其他未知不饱和烃组成,分别占总烃的 39.1 %、4.9 %、3.8 % 和 53.6 % (Meyers, 1977)。其中,饱和烃以 C₂₅ 为主,占比 14.5 %,C₁₇ 次之,占比 6.8 %,无明显的奇偶优势。C₂₅ 正构烷烃在滨珊瑚 *Porites astreoides*、*Porites porites* 和 *Porites furcata* 以及蜂巢珊瑚 *Manicina areolata* 中占绝对优势,占比分别为 80.0%、54.7%、61.8% 和 40.7%,而褶叶珊瑚 *Mussa angulosa*、杯形珊瑚 *Madracis decactis* 和水螅珊瑚 *Millepora alcicornis* 分别含有丰富的 C₁₇ 正构烷烃、类异戊二烯烃(姥鲛烷和植烷)和角鲨烯。然而,Joseph (1979) 的研究却认为珊瑚烃类化合物基本由正构烷烃构成,主要呈单峰型分布,其中水螅珊瑚 *Millepora* sp.、菌珊瑚 *Agaricia agaricites*、滨珊瑚 *Porites* sp.、鹿角珊瑚 *Acropora cervicornis* 分别以 C₁₈、C₁₉、C₂₀、C₂₁ 为主;蜂巢珊瑚 *Favia* sp. 和鹿角珊瑚 *Acropora palmata* 均以 C₂₅ 为主。另外,在柳珊瑚中检测出了芳香烃。对南海软珊瑚 *Sinularia* sp. 的测试发现,其烃类主要由环状烷烃和 C₂₀ 烷烃组成,占比分别为 72.3% 和 13.6% (Imbs et al., 2007c)。

2.2 醇类化合物

2.2.1 正构醇

有关珊瑚正构醇的报道也比较少。虽然蜡酯组成存在属种差异,但正构醇组成却没有太大区

别。Joseph(1979)总结了不同珊瑚蜡酯的组成特征,发现水螅珊瑚 *Millepora* sp.蜡酯主要由 C_{34} 构成,占比 64%;石珊瑚主要由 C_{32} 构成,占比 73%~100%;菊花珊瑚 *Goniastrea retiformis* 总脂质含量的 80% 为 C_{32} 蜡酯。同样,对滨珊瑚的培育实验也表明其蜡酯以 C_{32} 为主(Von Xylander et al., 2023)。对南海不同珊瑚蜡酯组成的研究也获得了一致的认识(Bosh and Long, 2017),即 C_{32} 是蜡酯的主要组分,共生软珊瑚含更多的不饱和蜡酯,而非共生柳珊瑚含更多的 C_{37-41} 蜡酯。尽管如此,无论是石珊瑚、软珊瑚还是柳珊瑚,也无论是冷水珊瑚还是温水珊瑚,或是自养珊瑚还是异养珊瑚,蜡酯水解后的正构醇均以 C_{16} 为主(Naumann et al., 2015; Oku et al., 2002; Tolosa et al., 2011; Yamashiro et al., 1999),唯一例外的是柳珊瑚 *Plexaura homomalla* 含更多的 C_{18} 正构醇(Joseph, 1979)。Treignier et al.(2008)报道了陀螺珊瑚 *Turbinaria reniformis* 共生藻的正构醇只有 C_{16} ,与喂养情况和光照条件关系不大,但在强光喂养条件下检测出了数量可观的 C_{17} 正构醇。

2.2.2 甾醇

相对于正构醇来说,珊瑚甾醇组成具有明显的属种差异性。对日本冲绳 15 种珊瑚的研究发现,不同珊瑚的甾醇组成既有共同之处又有显著差别(Yamashiro et al., 1999):杯形珊瑚 *Pocillopora damicornis* 和 *Pocillopora verrucosa* 以及柱状珊瑚 *Stylophora pistillata* 均以 24-亚甲基胆甾醇(24-methylene-cholesterol)为主;蔷薇珊瑚 *Montipora aequituberculata* 和水螅珊瑚 *Millepora murrayi* 以 24-亚甲基胆甾醇和菜油甾醇(24-methylcholest-5-en-3 β -ol)为主;鹿角珊瑚 *Acropora microphthalma*、滨珊瑚 *Porites lutea* 和 *Porites cylindrica*、石芝珊瑚 *Fungia fungites*、菊花珊瑚 *Goniastrea aspera* 以及软珊瑚 *Lobophytum crassum* 均以菜油甾醇为主;黑星珊瑚 *Oulastrea crispata* 和太阳珊瑚 *Tubastrea* sp.均以胆甾醇(cholest-5-en-3 β -ol)为主。此外,也有研究证实了蔷薇珊瑚 *Montipora digitata* 以菜油甾醇和 24-亚甲基胆甾醇为主(Oku et al., 2002)、陀螺珊瑚 *Turbinaria reniformis* 以菜油甾醇为主(Tolosa et al., 2011; Treignier et al., 2008)、圆菊珊瑚 *Montastraea faveolata* 以 4,24-二甲基胆甾烷醇(4 α ,24-dimethyl-5 α -cholestan-3 β -ol)以及胆甾醇为

主(Kneeland et al., 2013)、滨珊瑚 *Porites lutea* 和 *Porites murrayensis* 以菜油甾醇和豆甾醇(24-ethylcholesta-5,22-dien-3 β -ol)为主(Von Xylander et al., 2023)。最近,在海南 4 种珊瑚中检测出了丰富的菜油甾醇和胆甾醇(Zhu et al., 2024),但是不同的珊瑚仍具有自身的特征甾醇,如盔形珊瑚 *Galaxea fascicularis* 以谷甾醇(24-ethylcholest-5-en-3 β -ol)以及柳珊瑚甾醇(22,23-methylene-23,24-dimethylcholest-5-en-3 β -ol)为特征甾醇,滨珊瑚 *Porites lobata* 以 23-甲基甾醇(如甲藻甾醇: 4 α ,23,24-trimethyl-5 α -cholest-22-en-3 β -ol)为特征甾醇。

Treignier et al.(2008)报道了陀螺珊瑚 *Turbinaria reniformis* 共生藻的甾醇组成特征,发现在不同的喂养情况及光照条件下,其均以菜油甾醇为主(70.0%~73.2%),以 24-亚丙基胆甾醇(24-propylcholesta-5, 24(28)-dien-3 β -ol)为其次(13.90%~16.38%),胆甾醇和菜籽甾醇(24-methylcholesta-5,22-dien-3 β -ol)最少。

2.3 酸类化合物

2.3.1 蜡酯脂肪酸

不同珊瑚的蜡酯脂肪酸组成既有共同之处又存在差异。大堡礁珊瑚的研究(Patton et al., 1983)(表 5)表明,大部分石珊瑚的蜡酯脂肪酸均以 16:0 为主,鹿角珊瑚 *Acropora echinata*、蜂巢珊瑚 *Leptoria phrygia* 和联星珊瑚 *Psammocora contigua* 以 C_{22} 不饱和脂肪酸为主,占比分别为 41.0%、60.2% 和 29.2%;陀螺珊瑚 *Turbinaria* cf. *sinensis* 以 18:1 为主,占比 57.0%;水螅珊瑚 *Stylaster* sp. 和 *Millipora exesa* 分别以 18:1 和 18:0 为主。此外,蜡酯脂肪酸组成无法区分非共生珊瑚和共生珊瑚,如非共生的笙珊瑚 *Tubipora musica* 仍以 16:0 为主,而非共生的木珊瑚 *Tubastraea coccinea* 和 *Dendrophyllia* cf. *micranthus* 以 18:1 为主。对日本冲绳 15 种珊瑚的研究(Yamashiro et al., 1999)也发现,几乎所有的石珊瑚蜡酯脂肪酸均以 16:0 为主,占比 45.5%~82.7%;黑星珊瑚 *Oulastrea crispata* 含有大量的 18:1n-9 和 16:1n-7,占比分别为 37.3% 和 32.7%(两者双键位置均在 C9:18-9 和 16-7;下同);软珊瑚 *Lobophytum crassum* 和水螅珊瑚 *Millipora murrayi* 分别以 16:0 和 18:0 为主要脂肪酸。值得注意的是,在非共生的石珊瑚(*Tubastrea* sp.)中也检测出了 18:1n-9,占比 41.8%(表 6)。

表5 澳大利亚大堡礁珊瑚中蜡酯脂肪酸占比结果(占总脂肪酸)

Table 5 Proportion of wax ester fatty acids in corals of Great Barrier Reef, Australia(% of total fatty acids)

珊瑚	脂肪酸占比/%						参考文献
	16 : 0	16 : 1	18 : 0	18 : 1	20 : 0	22 : 0	22 : U
<i>Acropora echinata</i>	37.4	-	4.3	2.5	-	-	41.0
<i>Leptoria phrygia</i>	1.8	-	14.7	2.4	-	-	60.2
<i>Psammocora contigua</i>	22.3	-	6.7	0.3	2.3	23.2	29.2
<i>Turbinaria</i> cf. <i>sinensis</i>	31.7	1.3	4.3	57.0	0.2	-	-
<i>Stylaster</i> sp.	3.7	0.4	0.3	94	-	-	0.1
<i>Millipora exesa</i>	24.7	-	39.3	5.1	1.4	4.5	22.0
<i>Tubipora musica</i> *	50.4	1.6	7.9	8.4	0.8	6.8	8.1
<i>Tubastraea coccinea</i> *	17.3	14.3	2.8	62.2	0.6	-	-
<i>Dendrophyllia</i> cf. <i>micranthus</i>	15.8	15.0	2.5	58.2	-	-	2.2

Patton et al., 1983

表6 日本冲绳珊瑚中蜡酯脂肪酸占比结果(占总脂肪酸)

Table 6 Proportion of wax ester fatty acids in corals of Okinawa, Japan(% of total fatty acids)

珊瑚	脂肪酸占比/%				参考文献
	16 : 0	18 : 0	16 : 1n-7	18 : 1n-9	
<i>Oulastrea crispata</i>	21.7	2.0	32.7	37.3	Yamashiro et al., 1999
<i>Lobophytum crassum</i>	76.7	8.2	4.4	2.5	
<i>Millipora murrayi</i>	30.9	51.0	-	8.9	
<i>Tubastrea</i> sp.*	24.5	6.3	8.1	41.8	

2.3.2 单烷基甘油二酯脂肪酸

关于珊瑚单烷基甘油二酯脂肪酸的报道非常少。Imbs et al.(2007c)发现软珊瑚 *Sinularia* spp.单烷基甘油二酯脂肪酸以 C₁₆ 和 C₁₈ 为主,占比分别为 42.8 % 和 12.5 %。

2.3.3 甘油三酯脂肪酸

不同珊瑚的甘油三酯脂肪酸组成较相似。对大堡礁珊瑚的研究发现,无论是石珊瑚、笙珊瑚还是水螅珊瑚,也无论是共生珊瑚还是非共生珊瑚,它们的甘油三酯脂肪酸基本都以 16 : 0 为主(表 7),除了绳纹珊瑚 *Clavaria scrabacula* 和褶叶珊瑚 *Lobophyllia corymbosa* 的甘油三酯脂肪酸以 18 : 1 为主(Patton et al., 1983)。对冲绳珊瑚的研究发现,无论是石珊瑚、软珊瑚还是水螅珊瑚,也无论是共生珊瑚还是非共生珊瑚的甘油三酯脂肪酸均以 16 : 0 为主(Oku et al., 2002; Yamashiro et al., 1999)(表 7)。杯形珊瑚 *Pocillopora capitata* (Patton et al., 1977)和软珊瑚 *Sinularia* spp.(Imbs et al., 2007c)的甘油三酯脂肪酸也是 16 : 0。

Patton et al.(1977)报道了虫黄藻(与杯形珊

瑚 *Pocillopora capitata* 共生)的甘油三酯脂肪酸组成,发现其以 16 : 0 和 18 : 0 为主,且两者占比相当。Zhukova and Titlyanov (2003)报道了不同虫黄藻甘油三酯脂肪酸组成(图 1),发现 L(大型)虫黄藻以 22 : 6n-3、16 : 0 和 18 : 0 为主, B(棕色)型虫黄藻含有丰富的 16 : 0 和 22 : 6n-3, G(绿色)型虫黄藻以 16 : 0、22 : 6n-3 和 16 : 1n-7 为主。

2.3.4 游离态脂肪酸

关于游离态脂肪酸的报道较少。对冲绳蔷薇珊瑚 *Montipora informis*(Yamashiro et al., 2001)和斐济滨珊瑚(Von Xylander et al., 2023)的研究表明,游离态脂肪酸均以 16 : 0 为主。

2.3.5 极性脂脂肪酸

不同珊瑚的极性脂脂肪酸组成高度一致,具体占比见表 8。对冲绳珊瑚的研究发现,无论是石珊瑚、软珊瑚还是水螅珊瑚,也无论是共生珊瑚还是非共生珊瑚,其极性脂脂肪酸均以 16 : 0 为主(Oku et al., 2002; Yamashiro et al., 1999, 2001)。南海软珊瑚 *Sinularia* spp.的极性脂脂肪酸也以 16 : 0 为主(Imbs et al., 2007c),不过白令海软珊

表7 澳大利亚大堡礁和日本冲绳珊瑚中甘油三酯脂肪酸占比结果(占总脂肪酸)

Table 7 Proportion of triacylglycerol fatty acids in corals of Great Barrier Reef of Australia and Okinawa of Japan (% of total fatty acids)

地区	珊瑚	脂肪酸/%						参考文献
		16 : 0	16 : 1	18 : 0	18 : 1	20 : 0	22 : 0	
澳大利亚大堡礁	<i>Acropora echinata</i>	62.7	4.1	6.7	5.6	0.5	-	Patton et al., 1983
	<i>Leptoria phrygia</i>	54.8	3.5	11.2	6.3	0.6	-	
	<i>Turbinaria</i> cf. <i>sinensis</i>	61.8	8.7	8.0	7.6	-	-	
	<i>Stylaster</i> sp.*	26.9	5.8	15.2	5.5	1.7	1.7	
	<i>Millipora exesa</i>	34.0	0.4	16.0	3.9	2.4	-	
	<i>Tubipora musica</i> *	57.7	2.1	6.8	7.9	-	-	
	<i>Clavaria scrabacula</i>	39.7	2.3	6.7	41.6	-	-	
	<i>Lobophyllia corymbosas</i>	35.4	1.4	5.5	53.8	-	-	
日本冲绳	<i>Pocillopora damicornis</i>	51.3	-	7.4	-	1.8	0.2	Yamashiro et al., 1999
	<i>Lobophytum crassum</i>	67.0	-	8.8	-	0.6	0.2	
	<i>Millepora murrayi</i>	48.9	-	32.7	-	2.0	-	
	<i>Tubastrea</i> sp.*	48.1	-	15.7	-	0.8	-	

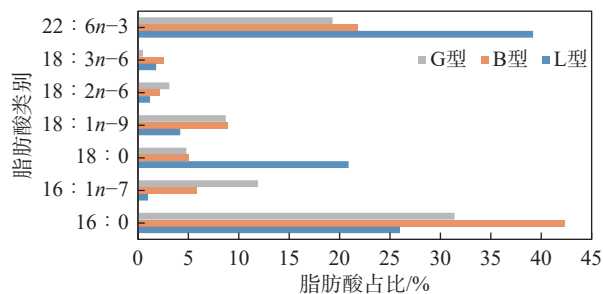


图1 来自共生珊瑚不同类型虫黄藻的甘油三酯脂肪酸占比统计图(据 Zhukova and Titlyanov, 2003 修改)

Fig. 1 Triglyceride fatty acid proportion of different zooxanthellae from symbiotic corals (Modified from Zhukova and Titlyanov, 2003)

瑚 *Gersemia rubiformis* 的极性脂脂肪酸以 20 : 4n-6 为主(Imbs et al., 2006)。另外, 加勒比海柳珊瑚 *Gorgonia mariae* 和 *Gorgonia ventalina* 的极性脂含有比较丰富的 18 : 3n-6 和 20 : 4n-6 脂肪酸(Carballeira et al., 2002), 太平洋柳珊瑚 *Eunicea succinea*、*Eunicea* sp.、*Eunicea fusca*、*Eunicea lacinia* 和 *Eunicea mammosa* 的极性脂富含 16 : 0、18 : 3n-6、20 : 4n-6 和 24 : 5n-6 脂肪酸(Carballeira et al., 1997), 印度洋柱状珊瑚 *Stylophora pistillata* 的极性脂脂肪酸以 20 : 4n-6 和 20 : 5n-3 为主, 且呈现水深差异(Latyshev et al., 1991)。

Patton et al.(1977)报道了虫黄藻(与杯形珊瑚 *Pocillopora capitata* 共生)极性脂脂肪酸组成,

发现其以 18 : 0 和 16 : 0 为主, 两者占比大致相当。Zhukova and Titlyanov(2003)报道了不同虫黄藻极性脂脂肪酸组成(图 2), 发现 L 型虫黄藻以 16 : 0、18 : 4n-3 和 22 : 6n-3 为主, B 型虫黄藻以 16 : 0、18 : 4n-3 和 20 : 5n-3 为主, G 型虫黄藻以 16 : 0、20 : 5n-3 和 22 : 6n-3 为主。

2.3.6 总脂肪酸

综上所述, 大多数珊瑚的非极性脂(蜡酯、单烷基甘油二酯和甘油三酯等)和极性脂脂肪酸均以 16 : 0 为主, 这一组成特征也体现在珊瑚的总脂肪酸中。在石珊瑚的总脂肪酸中, 脂类水解产生的 16 : 0 最丰富(Al-Moghrabi et al., 1995; Harland et al., 1992; Imbs et al., 2007a, 2007b), 不过也有例外(表 9)。例如, 加勒比海滨珊瑚 *Porites divaricata* 和圆星珊瑚 *Dichocoenia stokesii* 中含量最高的为 22 : 6, 褶叶珊瑚 *Mussa angulosa* 和 *Iso-phyllastrea rigida* 中含量最丰富的是 16 : 1(Meyers, 1977)。尽管石珊瑚体内的脂肪酸大多以 16 : 0 为主, 但也有种类繁多、含量丰富的不饱和脂肪酸, 使石珊瑚饱和、单不饱和以及多不饱和脂肪酸组成在不同栖息地及不同属种中的差异显著。例如, 在加勒比海石珊瑚中, Meyers(1977)报道的饱和脂肪酸平均占比 68.1 %, 在圆菊珊瑚 *Montastrea annularis* 中占比 82.7 %, 在鹿角珊瑚 *Acropora cervicornis* 中占比高达 94.1 %。红海石珊瑚以饱和脂肪酸为主, 占比 40.2 % ~ 74.2 %, 在

表8 南海、白令海、加勒比海和太平洋珊瑚中极性脂脂肪酸占比结果(占总脂脂肪酸)
Table 8 Proportion of polar fatty acids in corals of the South China Sea, Bering Sea, Caribbean Sea and Pacific Ocean(% of total fatty acids)

地区	珊瑚	脂 肪 酸 / %										参考文献
		14 : 0	16 : 0	16 : 1n-7	18 : 0	18 : 2n-6	18 : 3n-6	20 : 4n-6	20 : 5n-3	24 : 5n-6	24 : 6n-3	
南海	<i>Sinularia</i> spp.	2.4	24.3	2.1	7.2	1.9	-	9.0	3.9	9.5	1.0	Imbs et al., 2007c
白令海	<i>Gersemia rubiformis</i>	0.6	5.5	1.2	1.3	0.4	-	39.1	13.6	11.4	4.3	Imbs et al., 2006
加勒比海	<i>Gorgonia mariae</i>	4.6	9.6	0.7	5.2	8.6	10.6	10.0	6.4	4.0	2.0	Carballeira et al., 2002
	<i>Gorgonia ventalina</i>	4.5	18.3	0.4	3.5	10.3	15.8	9.4	1.2	1.4	0.4	
	<i>Eunicea succinea</i>	2.9	19.7	1.4	2.0	1.5	10.2	11.5	1.5	3.9	2.7	Carballeira et al., 1997
	<i>Eunicea</i> sp.	1.8	18.5	0.6	2.5	0.7	18.0	12.4	1.3	3.8	0.6	
太平洋	<i>Eunicea fusca</i>	3.5	20.3	0.1	2.9	1.5	15.8	12.4	1.5	1.5	0.4	
	<i>Eunicea laciniata</i>	3.0	14.0	0.1	3.0	4.9	17.0	13.5	3.1	2.5	1.4	
	<i>Eunicea mammosa</i>	2.3	16.7	-	6.4	1.3	9.8	15.7	1.3	14.2	2.9	

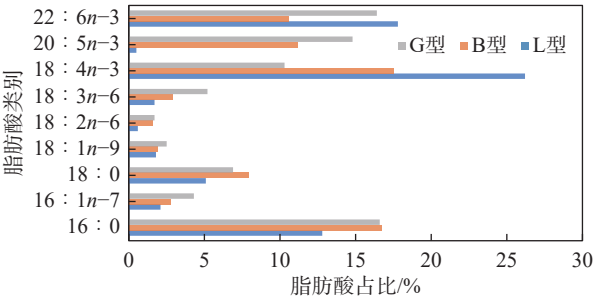


图2 来自共生珊瑚不同类型虫黄藻的极性脂脂肪酸占比统计图(据 Zhukova and Titlyanov, 2003 修改)
Fig. 2 Statistics of polar fatty acid proportion of different zooxanthellae from symbiotic corals(Modified from Zhukova and Titlyanov, 2003)

菊花珊瑚 *Goniastrea retiformis*中占比最高(Al-Li-haibi et al., 1998; Harland et al., 1993)。在南海和印度洋石珊瑚中,多不饱和脂肪酸含量显著增高,其平均占比略低于(Imbs et al., 2007b, 2007c)或接近

(Imbs et al., 2010a)甚至高于(Latyshev et al., 1991)饱和脂肪酸,在角孔珊瑚 *Goniopora* sp. II 中多不饱和脂肪酸占比高达 63.8 %。

Imbs 团队对软珊瑚脂脂肪酸开展了大量研究工作,取得了重要的认识(Imbs et al., 2006, 2007b, 2007c, 2010c)。软珊瑚脂脂肪酸组成与是否共生虫黄藻密切相关,多数共生软珊瑚往往以 16 : 0 为主,而非共生软珊瑚以 20 : 4n-6 为主(表 10)。然而,软珊瑚饱和、单不饱和及多不饱和脂肪酸占比却与是否有共生虫黄藻关系不大(Imbs et al., 2010b),例如在共生 *Sinularia* sp.中饱和脂肪酸占比高达 60.9 %,但在共生 *Sinularia siaesensis* 中多不饱和脂肪酸占主导,占比 60.6 %(Imbs et al., 2010a)。此外,同一种软珊瑚在同一栖息地的脂脂肪酸组成也不相同,受局地生境条件的影响。例如,研究已证实南海瘦枝珊瑚 *Carijoa riisei* 饱和

表9 加勒比海、红海石珊瑚中脂脂肪酸占比结果(占总脂脂肪酸)
Table 9 Proportion of fatty acids in corals of Caribbean and Red Sea(% of total fatty acids)

地区	珊瑚	脂 肪 酸 / %							参考文献
		14 : 0	16 : 0	16 : 1	18 : 0	20 : 0	22 : 0	22 : 6	
加勒比海	<i>Porites divaricata</i>	1.6	23.1	6.3	10.7	8.3	-	30.3	Meyers, 1977
	<i>Dichocoenia stokesii</i>	0.8	19.8	-	11.3	7.1	-	29.2	
	<i>Mussa angulosa</i>	9.4	-	67.3	4.8	1.2	-	0.1	
	<i>Isophyllastrea rigida</i>	4.6	14.0	33.0	11.5	3.2	1.0	1.6	
	<i>Acropora cervicornis</i>	6.6	56.3	6.6	7.6	2.4	0.2	1.2	
	<i>Montastrea annularis</i>	2.0	58.1	-	7.2	6.2	3.3	-	
红海	<i>Goniastrea retiformis</i>	2.4	49.5	-	16.8	1.1	0.3	-	Harland et al., 1993

脂肪酸占比 14.2%~51.4%, 而多不饱和脂肪酸占比 34.3%~72.6%(Imbs et al., 2010a)。不过, 水深对于软珊瑚脂肪酸组成的影响并不大。Imbs et al.

(2007b)对 *Dendronephthya* 属珊瑚(水深 3~85 m)的脂肪酸组成进行研究, 发现其均以 20:4n-6 为主, 且多不饱和脂肪酸的占比最高。

表10 南海软珊瑚、柳珊瑚中脂肪酸占比结果(占总脂肪酸)
Table 10 Proportion of fatty acids in Alcyonacea and Gorgonacea of South China Sea(% of total fatty acids)

种类	珊瑚	脂肪酸/%										参考文献
		14:0	16:0	16:1n-7	16:1n-9	18:0	18:1n-7	18:1n-9	18:2n-6	20:0	20:4n-6	
软珊瑚	<i>Sinularia</i> sp.	2.5	31.3	2.1	0.3	9.1	0.3	2.2	0.3	0.6	18.1	Imbs et al., 2010c
	<i>Sinularia siaesensis</i>	3.5	17.3	4.1	-	5.8	0.6	2.1	0.9	0.5	22.5	Imbs and Dembitsky, 2023
	<i>Dendronephthya crystallina</i> *	2.5	16.3	3.1	1.9	8.8	3.3	4.5	1.4	0.3	15.7	Imbs et al., 2007b
	<i>Dendronephthya aurea</i> *	1.6	12.8	2.5	0.3	6.2	2.2	2.7	0.9	0.2	29.4	Imbs et al., 2007b
	<i>Hicksonella princeps</i>	1.9	35.8	2.5	-	5.8	0.1	4.2	2.9	7.1	12.5	Imbs et al., 2010a
柳珊瑚	<i>Echinogorgia</i> sp.*	2.9	14.0	1.6	1.0	5.3	2.2	3.1	0.7	-	47.6	Imbs et al., 2009
	<i>Paragorgia arborea</i>	1.1	7.1	-	-	3.4	-	11.1	0.3	-	20.2	Vysotskii and Svetashev, 1991
	<i>Annella mollis</i> *	1.9	11.8	1.7	-	5.6	2.1	2.5	0.9	0.5	19.3	Imbs et al., 2010a

与软珊瑚相似, 柳珊瑚的脂肪酸组成也与否含共生虫黄藻有关, 大多数非共生柳珊瑚以 20:4n-6 为主, 而共生属种仍以 16:0 为主(Imbs et al., 2010a; Latyshev et al., 1991), 具体见表 10。例如, 在非共生 *Echinogorgia* sp. 中 20:4n-6 占比高达 47.6%(Imbs et al., 2009), 共生 *Hicksonella princeps* 中 16:0 占比高达 35.8%(Imbs et al., 2010a)。尽管如此, 20:4n-6 在共生柳珊瑚中也往往处于次高水平, 因此无论共生与否, 柳珊瑚多不饱和脂肪酸的占比通常都是最高的(Imbs et al., 2009, 2010b)。该特征与软珊瑚不同, 主要原因是软珊瑚 16:0 和 20:0 含量普遍较高, 导致柳珊瑚饱和脂肪酸占比是软珊瑚的一半(Imbs and Dembitsky, 2023)。此外, 水深对柳珊瑚的脂肪酸组成影响并不显著。对不同水深柳珊瑚(水深 83~300 m)的研究表明, 其脂肪酸基本以 20:4n-6 为主, 且多不饱和脂肪酸占比最高(Imbs et al., 2010b)。

有研究表明, 水螅珊瑚和石珊瑚之间存在许多形态和生态方面的相似之处(Lewis, 2006)。关于水螅珊瑚脂肪酸的报道较少, 已有结果揭示其组成因地而异(表 11)。在加勒比海, *Millepora al-cicornis* 的饱和脂肪酸占比最高, 平均占比为 76.2%(Meyers, 1977); 在印度洋, *Millepora dichotoma* 和 *Millepora platyphylla* 脂肪酸均以 22:6n-3 为主,

饱和脂肪酸平均占比低于多不饱和脂肪酸(Latyshev et al., 1991); 在南海, *Millepora dichotoma*、*Millepora platyphylla* 和 *Millepora* sp. 脂肪酸均以 22:6n-3 为主, 饱和脂肪酸占比与多不饱和脂肪酸相当(Imbs et al., 2010a)或者远远低于多不饱和脂肪酸(Latyshev et al., 1991)。目前, 对苍珊瑚的研究非常稀少, Imbs et al.(2010a)报道了 *Heliopora coerulea* 脂肪酸以 16:0 为主, 其次为 20:5n-3, 饱和、单不饱和及多不饱和脂肪酸占比分别为 57.6%、6.2% 和 33.0%。

3 脂类化合物在珊瑚研究中的应用

3.1 脂类化合物对珊瑚生态系统脂质来源和交换的指示作用

脂肪酸是珊瑚有机地球化学研究领域的“常客”, 在珊瑚中 16:0 相当丰富甚至是最多的, 也正因此, “无处不在”的 16:0 很少能作为特征化合物应用到珊瑚研究中去。相反, 由于不同珊瑚门类、不同虫黄藻类群的珊瑚和虫黄藻具有截然不同的不饱和脂肪酸合成能力, 尤其是多不饱和脂肪酸, 在表征珊瑚和虫黄藻生源以及珊瑚-共生藻脂质交换循环过程等方面发挥着重要作用。

表11 印度洋、南海和加勒比海水螵珊瑚中脂肪酸占比结果(占总脂肪酸)

Table 11 Proportion of fatty acids in polycorals of Indian Ocean, South China Sea and Caribbean Sea(% of total fatty acids)

地区	珊瑚	脂肪酸/%								参考文献
		14:0	16:0	16:1n-7	18:0	18:1n-9	20:0	20:5n-3	22:6n-3	
印度洋	<i>Millepora dichotoma</i>	1.4	18.9	-	19.4	3.2	-	0.6	28.0	Latyshev et al., 1991
	<i>Millepora platyphylla</i>	0.8	17.6	0.2	21.3	2.4	-	0.4	27.5	
	<i>Millepora</i> sp.	0.6	6.3	-	7.1	1.4	-	1.1	61.5	
南海	<i>Millepora dichotoma</i>	2.3	19.8	-	15.3	3.9	5.5	0.8	33.3	Imbs et al., 2010a
	<i>Millepora platyphylla</i>	3.1	23.6	0.1	15.4	6.1	3.3	0.4	32.0	
加勒比海	<i>Millepora alcicornis</i>	6.2	58.3	-	7.1	-	12.2	-	-	Meyers, 1977

珊瑚宿主和共生虫黄藻的明显区别在于前者主要合成(C₂₀₋₂₂)n-6 多不饱和脂肪酸(如 20 : 4n-6 和 22 : 4n-6 等), 而后者主要是(C₁₈₋₂₂)n-3 多不饱和脂肪酸(如 18 : 4n-3 和 22 : 6n-3 等)(Hashimoto et al., 2003; Imbs et al., 2010b)。Papina et al.(2007)对蔷薇珊瑚 *Montipora digitata* 的研究表明, 虫黄藻比宿主含有更多的 n-3 系列多不饱和脂肪酸, 如 18 : 4n-3, 22 : 5n-3 和 22 : 6n-3。Imbs et al.(2014)对石珊瑚、软珊瑚和水螵珊瑚的实验发现, 20 : 4n-6 和 22 : 4n-6 在珊瑚宿主比在共生藻中含量更高。Imbs et al.(2012)对陀螺珊瑚 *Turbinaria reniformis* 的研究也证实: 20 : 4n-6 在宿主中比例更大, 是由珊瑚自身合成的, 而 n-3 系列多不饱和脂肪酸(如 18 : 4n-3、20 : 5n-3 和 22 : 6n-3)在虫黄藻中的比例高于珊瑚宿主, 表明其是由共生藻合成并转移到珊瑚体内的。除了 n-3 多不饱和脂肪酸, 虫黄藻也能合成 18 : 3n-6 和 C₁₆ 多不饱和脂肪酸(如 16 : 2n-7、16 : 3n-4 和 16 : 4n-1)。例如, Bachok et al.(2006)通过对比健康(有虫黄藻)和白化(无虫黄藻)珊瑚脂肪酸组成, 揭示了 C₁₆ 多不饱和脂肪酸、18 : 3n-6、18 : 4n-3 和 18 : 5n-3 主要产自虫黄藻。Imbs et al.(2010a)进一步提出, 以珊瑚总脂肪酸中 18 : 4n-3 和 18 : 3n-6 的含量超过 2 % 作为虫黄藻存在的标准, 并可以作为共生藻向珊瑚宿主转移的证据。鉴于虫黄藻富含 18 : 3n-6, 有学者提出 n-6 系列多不饱和脂肪酸可能在虫黄藻体内由 18 : 3n-6 合成而来, 不过 22 : 5n-6 的缺失似乎与这一观点相悖, 暗示了虫黄藻中 n-6 多不饱和脂肪酸仍然主要由珊瑚宿主转移而来。另外, 16 : 2n-7 作为珊瑚共生藻的生物标志物需要慎重对待, 因为这个化合物同样存于珊瑚宿主

中(Bishop and Kenrick, 1980; Imbs et al., 2010c), 且 18 : 2n-7 在珊瑚宿主中比在共生藻中含量更高, 被认为是在珊瑚体内由 16 : 2n-7 合成而来。因此, 18 : 2n-7 具有作为珊瑚宿主生物标志物的可能性。

18 : 3n-6 和 16 : 2n-7 可以将水螵珊瑚和石珊瑚或软珊瑚的虫黄藻区分开来: 它们在水螵珊瑚虫黄藻中处于痕量水平甚至不存在, 但在石珊瑚或软珊瑚虫黄藻中具有可观的含量。16 : 3n-4 和 16 : 4n-1 可将石珊瑚和软珊瑚虫黄藻区分开来, 它们在软珊瑚虫黄藻中含量可观, 但在石珊瑚虫黄藻中含量十分有限。而 18 : 3n-6 和 16 : 2n-7 无法区别石珊瑚和软珊瑚的共生藻群落: 石珊瑚虫黄藻以较多的 18 : 3n-6 和较少的 16 : 2n-7 为特征, 但在软珊瑚虫黄藻中, 18 : 3n-6 和 16 : 2n-7 或多或少的情况均有发生(Imbs et al., 2007)。基于此, 18 : 3n-6 也许有作为软珊瑚属种虫黄藻分类学标志物的潜力, 例如 18 : 3n-6 在大多数软珊瑚虫黄藻中拥有可观的含量, 但在 *Lobophytum* 和 *Sarcophyton* 属以及 *Sinularia* 某些属种虫黄藻中含量极低(Imbs et al., 2010a)。通过基因测序和脂肪酸测试相结合的综合分析, 揭示了石珊瑚、软珊瑚和水螵珊瑚共生藻类群与脂肪酸组成没有本质上的关联(Imbs et al., 2014)。虽然脂肪酸在区分不同虫黄藻方面的能力有待进一步工作的验证和明确, 但大量分子及碳同位素($\delta^{13}\text{C}$)证据表明了甾醇可以很好地扮演这一角色(Ciereszko, 1989; Withers et al., 1982)。Kokke et al.(1982)对加勒比海 4 种柳珊瑚的研究表明其甾醇主要来自共生藻, 且不同的柳珊瑚共生藻呈现不同的甾醇组成特征。Kokke et al.(1984)对柳珊瑚共生藻的甾醇开展了 $\delta^{13}\text{C}$ 分析, 进一步佐证了不同共生藻具有

合成各自特征甾醇的能力。最近, 对海南 4 种石珊瑚的甾醇分子分布及 $\delta^{13}\text{C}$ 组成的研究工作(Zhu et al., 2024), 从数理统计上明确了甾醇具有指征不同虫黄藻组成的良好能力。

3.2 脂类化合物对珊瑚营养模式的指示作用

由于大多数造礁石珊瑚属于混合营养, 可以利用特定脂肪酸指示珊瑚的自养和异养过程。Mies et al.(2018)以巴西特有的褶叶珊瑚 *Mussismilia hispida* 为例, 研究石珊瑚在自养与异养之间原位转换的问题。自养和异养为珊瑚提供了特定的 n-3 系列脂肪酸, 可以作为营养标记, 进而直观地显示出自养与异养之间相互转换的结果。研究证实, 20 : 1n-9 属于异养型生物标志物, 18 : 4n-3 和 22 : 5n-3 均属于自养型生物标志物(Dalsgaard et al., 2003)。在适宜的光照条件下, 随着自养型营养标志物 18 : 4n-3 和 22 : 5n-3 浓度的增加, 异养型营养标志物 20 : 1n-9 的浓度不断降低, 反之亦然, 可见珊瑚中的自养与异养的转换是明显的(Ferrier-Pagès et al., 2011)。但是在多数情况下, 22 : 5n-3 不能用作珊瑚自养的特异性指标, 因为在不同的珊瑚中 22 : 5n-3 含量差异较大(Zhukova and Titlyanov, 2003)。例如, 在依赖异养摄食的非共生石珊瑚 *Balanophyllia* sp. 和 *Tubastrea aurea* 中检测到高含量的 22 : 5n-3(Imbs et al., 2010c)。脂肪酸 18 : 1n-7 和 18 : 1n-9 也可以分别作为自养和异养摄食的生物标志物(Radice et al., 2019), 对主异养的杯形珊瑚 *Pocillopora verrucosa* 和盔形珊瑚 *Galaxea fascicularis* 以及主自养的厚丝珊瑚 *Pachyseris speciosa*(营养模式由 $\delta^{13}\text{C}$ 测定)进行脂肪酸组成的比较, 发现前两者 18 : 1n-7/18 : 1n-9 较低, 而后者 18 : 1n-7 / 18 : 1n-9 较高, 这与之之前测定的营养方式相符合(Radice et al., 2019)。Teece et al.(2011)对圆菊珊瑚 *Montastraea faveolata* 和滨珊瑚 *Porites astreoides* 进行脂肪酸研究, 发现珊瑚体内缺乏合成必需脂肪酸 22 : 6n-3 以及 20 : 4n-6 的前体物质(18 : 3n-3 和 18 : 2n-6), 所以虫黄藻是珊瑚宿主必需脂肪酸 22 : 6n-3 和 20 : 4n-6 的重要来源。此外, 由于动物缺乏能合成 18 : 2n-6 和 18 : 3n-3 的酶, 因此 18 : 2n-6 以及 18 : 3n-3 也是必须通过摄食浮游植物来获取的脂肪酸(Dewick, 2001)。角蜂巢珊瑚属和扁脑珊瑚属同属于蜂巢珊瑚科, 两者均含较高的 20 : 4n-6

浓度。目前, 对珊瑚中的 20 : 4n-6 的研究较少, Rocker et al.(2019)研究发现共生藻密度与 20 : 4n-6 浓度呈负相关, 暗示珊瑚宿主组织中的这种脂肪酸可能不是来自共生藻, 20 : 4n-6 可能是珊瑚摄食的潜在指标。

3.3 脂类化合物对珊瑚白化的指示作用

珊瑚白化会显著影响珊瑚体内的脂质含量和组成。在热胁迫下, 共生藻体内的叶绿素糖酯和脂肪酸标记物含量发生显著变化(Sikorskaya et al., 2020)。对日本冲绳白化的牡丹珊瑚 *Pavona frondifera* 进行研究时, 发现与健康珊瑚相比, 白化珊瑚的总脂肪酸含量(特别是多不饱和脂肪酸)显著降低, 体内的脂肪酸会因虫黄藻的丢失而发生改变。例如, 白化后的牡丹珊瑚 *Pavona frondifera* 样品显示 18 : 4n-3、22 : 5n-3 和 22 : 6n-3 显著减少, 主要是由于珊瑚体内大多数脂质是与光合作用直接耦合的, 而大量虫黄藻的丢失使光合作用大大减弱。Tchernov et al.(2004)提出 18 : 1n-9/18 : 4n-3 值可用于区分热敏感和热耐受虫黄藻并预测共生珊瑚的健康状况, 发现在耐热型虫黄藻中 18 : 1n-9/18 : 4n-3 值高, 共生珊瑚不易白化, 而在热敏感虫黄藻中 18 : 1n-9/18 : 4n-3 值低, 不利于帮助珊瑚抵御热白化和死亡。Díaz-Almeyda et al.(2011)在研究中并未发现这一规律, 他们报道了热敏感虫黄藻也可能拥有高 18 : 1n-9/18 : 4n-3 值, 且随着培育温度的升高, 18 : 4n-3 含量既有增加又有降低。例如, C1 型从 4.9% 增加到 6.0%, 而 A1 型从 9.7% 减少到 4.4%。此外, 在对鹿角珊瑚 *Acropora aspera* 白化后的宿主组织和共生藻组织进行脂肪酸鉴定时, 发现虫黄藻胞内代谢物中积累了大量饱和脂肪酸(主要为 12 : 0)和多不饱和脂肪酸(18 : 2 和 18 : 3), 它们主要来源于甘油三酯和蜡酯, 由于光合作用受到抑制而发生胞内积累(Hillyer et al., 2017), 其中 18 : 2 和 18 : 3 属于结构脂质的主要成分, 极不稳定, 很容易与其他脂质或核酸发生反应, 从而对细胞膜造成不可逆的损害(Löhelaid et al., 2015)。

4 存在的问题及展望

4.1 珊瑚脂类化合物的研究难点及前景

目前, 珊瑚脂类化合物的研究大多基于脂肪

酸,而脂肪酸近乎可以来自珊瑚所有脂质水解产物,包括蜡酯、单烷基甘油二酯、甘油三酯、甾酯和极性脂等,导致对珊瑚生态系统物质来源和转换等方面的解释存在多解性和不确定性。鉴于此,已有学者提出用甾醇代替脂肪酸作为珊瑚有机地球化学研究的主要化合物指标(Ciereszko, 1989; Zhu et al., 2024)。事实上,正如前文所述,甾醇至少在解译珊瑚共生藻组成方面体现了无可替代的优势。此外,珊瑚脂类化合物的研究不足也体现在测试手段上,大多数的测试工作仅对珊瑚脂类化合物(主要是脂肪酸)展开定性及定量分析,仅能获取脂类化合物的组成分布特征,测试结果仍存在多解性和不确定性,而对珊瑚系统有机质来源及其相关的物质交换循环过程的解释相对薄弱。未来,除了要开发新的化合物并发展新的有机指标外,还要丰富分析测试手段(例如,单体化合物 $\delta^{13}\text{C}$ 测试),拓宽脂类生物标志物在珊瑚科学研究中的应用范围。

通过对国内外有关珊瑚脂质及脂类化合物研究现状的总结,我们认识到:脂类化合物在当前的珊瑚科学研究中愈发受到重视,它不仅可以指示珊瑚的能量贮备和结构变化,还可以指示珊瑚与共生体之间的脂质转移、营养模式以及对外在环境的响应等方面(DeCarlo et al., 2018; Tambutté et al., 2011; Von Euw et al., 2017)。现有研究表明,微量元素对古环境的指示具有稳定性和高敏感性及其分析测试技术日益成熟,与之不同的是,虽然对珊瑚脂类生物标志物的研究日趋增多,也取得了重要认识,但由于珊瑚生态系统的特殊性、实验测试技术的不足以及珊瑚样品系统采集的难度,对珊瑚脂类化合物的研究,仍然任重而道远。

4.2 利用脂类化合物研究珊瑚共生微生物

目前,珊瑚脂类化合物的研究大多聚焦在珊瑚宿主和共生虫黄藻上,对其他共生体(如微生物)的关注较少。尽管珊瑚共生微生物研究的重要性已逐渐得到认识,并通过基因测序手段揭示了大量微生物系群的存在以及它们在珊瑚健康和适应能力等方面的影响机制和驱动力(Voolstra et al., 2024; 汤开浩等, 2019),但将研究脂类化合物的手段应用到珊瑚共生微生物的研究方面还存在不足。已有研究报道了珊瑚微生物来源的脂肪酸和甾醇(Imbs and Dembitsky, 2023; Zhu et al., 2024),前者

主要为中短链异构、环状和单不饱和脂肪酸等,后者以长链甾烷醇为主,这些化合物的识别为探索珊瑚共生微生物组成及功能奠定了基础。例如, Beleneva et al.(2005)将珊瑚微生物测序和脂肪酸分析相结合,明确了微生物与特征脂肪酸的对应关系,如革兰氏阴性菌 *Pseudomonas* 和 *Halomonas* 以 16:0、16:1n-7 和 18:1n-7 为主,革兰氏阳性菌 *Bacillus*、*Planococcus* 以及 *Micrococcus* 以支链 15:0 和 17:0 为主。Imbs and Dembitsky(2023)研究发现,非共生珊瑚比共生珊瑚含有更多的微生物脂肪酸,推断微生物可能替代虫黄藻行使了部分共生体的职能。在下一步研究中,将珊瑚共生体(虫黄藻和微生物等)基因测序和生物标志物测试相结合是一个行之有效的方法和途径,可为全面、客观地理解珊瑚共生体系统生物群落的组成结构及生理生态功能作出重要贡献。

4.3 利用脂类化合物研究珊瑚骨骼有机质

相对于有机共生体来说,珊瑚骨骼的有机质含量极低,却在骨骼钙化过程中具有重要作用,尤其在骨骼有机质组成和来源的认识方面,有助于进一步理解、预测珊瑚钙化对外界环境变化的响应。然而,由于骨骼有机质的特殊性(嵌在骨骼里,含量极低),学界主要通过成像技术对其结构形态和分布位置等展开研究,技术和研究手段比较局限,导致对珊瑚骨骼有机质主要贡献来源仍然缺乏统一的认识:生物学家认为其来自骨骼外覆的有机组织,而地球化学家认为其来自海水(DeCarlo et al., 2018; Holcomb et al., 2009; Mass et al., 2013; Von Euw et al., 2017)。针对珊瑚骨骼有机质来源这一前沿的科学问题,脂类生物标志物是最直接、最有效的手段,可以从分子层面精准厘定不同来源有机质的贡献程度。然而,珊瑚骨骼有机质含量极低,利用常规的方法提取并测试骨骼脂类化合物的难度较大,这是对有机地球化学研究领域的挑战,目前相关研究也极少(Ingalls et al., 2003; Samori et al., 2017)。随着实验测试技术的发展,这可能是未来珊瑚科学研究领域的重要方向。

5 结论

(1)珊瑚脂质含量受珊瑚生长发育阶段、营养模式、季节、水深以及光照等诸多要素的影响。

一般来说,随着光照的增强,珊瑚脂质含量相应地增加;春季和夏季珊瑚脂质含量相对较高。共生虫黄藻会显著影响珊瑚脂质含量,原因是共生虫黄藻的光合作用对珊瑚脂质含量具有重要的调控作用。

(2)珊瑚的营养模式和健康状况对珊瑚脂质组成具有重要的影响。随着水深的增加,珊瑚光合作用受到抑制,珊瑚主要依靠自身的能量储备,使储存脂和结构脂的含量迅速降低。异养摄食珊瑚可以依靠捕食外界的生物获取能量,对脂质组成影响较小。珊瑚白化时会优先消耗储存脂用于满足自身能量的需求。

(3)珊瑚脂类化合物组成丰富,特别是酸类化合物种类繁多。珊瑚宿主主要合成(C_{20-22})n-6多不饱和脂肪酸,虫黄藻主要合成(C_{18-22})n-3多不饱和脂肪酸,n-6类化合物和n-3类化合物可以表征珊瑚和虫黄藻生源以及珊瑚-共生藻脂质交换循环的过程。自养型生物标志物(18:4n-3和18:1n-7)以及异养型生物标志物(20:1n-9和18:1n-9)可以指示自养与异养之间相互转换的结果,20:4n-6可能是珊瑚异养的潜在指标。与健康珊瑚相比,白化珊瑚的总脂肪酸含量(特别是多不饱和脂肪酸)显著降低。

(4)脂类化合物在当前的珊瑚科学研究中越来越受到重视,在研究珊瑚共生微生物和珊瑚骨骼有机质方面具有重要的应用价值。在未来的珊瑚科学研究中,需要不断改进实验研究方法,加强系统的珊瑚采样分析,突破脂类化合物提取分析的技术瓶颈,努力构建并完善不同时空、不同属种、不同组织脂类化合物含量,组成及其影响因素和指示意义的珊瑚有机地球化学数据库,为珊瑚科学研究做出更大的贡献,也为脂质生物标志物研究开拓更广泛的研究领域。

References

- AL-LIHAIBI S S, AL-SOFYANI A A, NIAZ G R. 1998. Chemical composition of corals in Saudi red sea coast[J]. *Oceanologica Acta*, 21(3): 495-501.
- AL-MOHRABI S, ALLEMAND D, COURET J M, JAUBERT J. 1995. Fatty acids of the scleractinian coral *Galaxea fascicularis*: effect of light and feeding[J]. *Journal of Comparative Physiology B*, 165(3): 183-192.
- BACHOK Z, MFILINGE P, TSUCHIYA M. 2006. Characterization of fatty acid composition in healthy and bleached corals from Okinawa, Japan[J]. *Coral Reefs*, 25(4): 545-554.
- BELENEVA I A, DAUTOVA T I, ZHUKOVA N V. 2005. Characterization of communities of heterotrophic bacteria associated with healthy and diseased corals in Nha Trang Bay (Vietnam)[J]. *Microbiology*, 74(5): 579-587.
- BISHOP D G, KENRICK J R. 1980. Fatty acid composition of symbiotic zooxanthellae in relation to their hosts[J]. *Lipids*, 15(10): 799.
- BOSH T V, LONG P Q. 2017. A comparison of the composition of wax ester molecular species of different coral groups (subclasses Hexacorallia and Octocorallia)[J]. *Russian Journal of Marine Biology*, 43(6): 471-478.
- CARBALLEIRA N M, MIRANDA C, RODRIGUEZ A D. 2002. Phospholipid fatty acid composition of *Gorgonia mariae* and *Gorgonia ventalina*[J]. *Comparative biochemistry and physiology part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 131(1): 83-87.
- CARBALLEIRA N M, REYES E D, SOSTRE A, RODRÍGUEZ A D, RODRÍGUEZ J L, GONZÁLEZ F A. 1997. Identification of the novel antimicrobial fatty acid (5Z, 9Z)-14-methyl-5, 9-pentadecadienoic acid in *Eunicea succinea*[J]. *Journal of Natural Products*, 60(5): 502-504.
- CHEN H J. 2022. Seasonal changes in energy supply modes of scleractinian corals and their ecological significance [D]. Nanning: Guangxi University (in Chinese with English abstract).
- CIERESZKO L S. 1989. Sterol and diterpenoid production by zooxanthellae in coral reefs: a review[J]. *Biological Oceanography*, 6(3-4): 363-374.
- COOPER T F, LAI M, ULSTRUP K E, SAUNDERS S M, FLEMATTI G R, RADFORD B, VAN OPPEN M J H. 2011. *Symbiodinium* genotypic and environmental controls on lipids in reef building corals[J]. *PLoS One*, 6(5): e20434.
- DALSGAARD J, ST. JOHN M, KATTNER G, MÜLLER-NAVARRA D, HAGEN W. 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment[J]. *Advances in Marine Biology*, 46: 225-340.
- DECARLO T M, REN H J, FARFAN G A. 2018. The origin and role of organic matrix in coral calcification: insights from comparing coral skeleton and Abiogenic aragonite[J]. *Frontiers in Marine Science*, 5: 170.
- DEWICK P M. 2001. Medicinal natural products: a biosynthetic approach[M]. 2nd ed. Hoboken: Wiley, 35-120.
- DÍAZ-ALMEYDA E, THOMÉ P E, EL HAFIDI M, IGLESIAS-PRIETO R. 2011. Differential stability of photosyn-

- thetic membranes and fatty acid composition at elevated temperature in *Symbiodinium*[J]. *Coral Reefs*, 30(1): 217-225.
- FERRIER-PAGÈS C, PEIRANO A, ABBATE M, COCITO S, NEGRI A, ROTTIER C, RIERA P, RODOLFO-METALPA R, REYNAUD S. 2011. Summer autotrophy and winter heterotrophy in the temperate symbiotic coral *Cladocora caespitosa*[J]. *Limnology and Oceanography*, 56(4): 1429-1438.
- GORI A, TOLOSA I, OREJAS C, RUEDA L, VILADRICH N, GRINYÓ J, FLÖGEL S, GROVER R, FERRIER-PAGÈS C. 2018. Biochemical composition of the cold-water coral *Dendrophyllia cornigera* under contrasting productivity regimes: insights from lipid biomarkers and compound-specific isotopes[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 141: 106-117.
- HAMOUTENE D, PUESTOW T, MILLER-BANOUB J, WAREHAM V. 2008. Main lipid classes in some species of deep-sea corals in the Newfoundland and Labrador region (Northwest Atlantic Ocean)[J]. *Coral Reefs*, 27(1): 237-246.
- HARLAND A D, DAVIES P S, FIXTER L M. 1992. Lipid content of some Caribbean corals in relation to depth and light[J]. *Marine Biology*, 113(3): 357-361.
- HARLAND A D, NAVARRO J C, SPENCER DAVIES P, FIXTER L M. 1993. Lipids of some Caribbean and red sea corals: total lipid, wax esters, triglycerides and fatty acids[J]. *Marine Biology*, 117(1): 113-117.
- HASHIMOTO N, FUJIWARA S, WATANABE K, IGUCHI K, TSUZUKI M. 2003. Localization of clavulons, prostanoids with antitumor activity, within the Okinawan soft coral *Clavularia viridis* (Alcyonacea, Clavulariidae): preparation of a high-purity *Symbiodinium* faction using a protease and a detergent[J]. *Lipids*, 38(9): 991-997.
- HILLYER K E, DIAS D A, LUTZ A, WILKINSON S P, ROESSNER U, DAVY S K. 2017. Metabolite profiling of symbiont and host during thermal stress and bleaching in the coral *Acropora aspera*[J]. *Coral Reefs*, 36(1): 105-118.
- HOLCOMB M, COHEN A L, GABITOV R I, HUTTER J L. 2009. Compositional and morphological features of aragonite precipitated experimentally from seawater and biogenically by corals[J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 73(14): 4166-4179.
- HUANG L T, HUANG H, JIANG L. 2020. A revised taxonomy for Chinese hermatypic corals[J]. *Biodiversity Science*, 28(4): 515-523 (in Chinese with English abstract).
- IMBS A B. 2013. Fatty acids and other lipids of corals: Composition, distribution, and biosynthesis[J]. *Russian Journal of Marine Biology*, 39(3): 153-168.
- IMBS A B, DEMBITSKY V M. 2023. Coral lipids[J]. *Marine Drugs*, 21(10): 539.
- IMBS A B, DEMIDKOVA D A, DAUTOVA T N, LATYSHEV N A. 2009. Fatty acid biomarkers of symbionts and unusual inhibition of tetracosapolyenoic acid biosynthesis in corals (octocorallia)[J]. *Lipids*, 44(4): 325-335.
- IMBS A B, DEMIDKOVA D A, LATYPOV Y Y, PHAM L Q. 2007a. Application of fatty acids for chemotaxonomy of reef-building corals[J]. *Lipids*, 42(11): 1035-1046.
- IMBS A B, DEMINA O A, DEMIDKOVA D A. 2006. Lipid class and fatty acid composition of the boreal soft coral *Gersemia rubiformis*[J]. *Lipids*, 41(7): 721-725.
- IMBS A B, LATYSHEV N A, DAUTOVA T N, LATYPOV Y Y. 2010a. Distribution of lipids and fatty acids in corals by their taxonomic position and presence of zooxanthellae[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 409: 65-75.
- IMBS A B, LATYSHEV N A, ZHUKOVA N V, DAUTOVA T N. 2007b. Comparison of fatty acid compositions of azooxanthellate *Dendronephthya* and zooxanthellate soft coral species[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 148(3): 314-321.
- IMBS A B, LUU H V, PHAM L Q. 2007c. Lipids of soft coral *Sinularia* species[J]. *Chemistry of Natural Compounds*, 43(5): 610-611.
- IMBS A B, YAKOVLEVA I M. 2012. Dynamics of lipid and fatty acid composition of shallow-water corals under thermal stress: an experimental approach[J]. *Coral Reefs*, 31(1): 41-53.
- IMBS A B, YAKOVLEVA I M, DAUTOVA T N, BUI L H, JONES P. 2014. Diversity of fatty acid composition of symbiotic dinoflagellates in corals: evidence for the transfer of host PUFAs to the symbionts[J]. *Phytochemistry*, 101: 76-82.
- IMBS A B, YAKOVLEVA I M, LATYSHEV N A, PHAM L Q. 2010b. Biosynthesis of polyunsaturated fatty acids in zooxanthellae and polyps of corals[J]. *Russian Journal of Marine Biology*, 36(6): 452-457.
- IMBS A B, YAKOVLEVA I M, PHAM L Q. 2010c. Distribution of lipids and fatty acids in the zooxanthellae and host of the soft coral *Sinularia* sp.[J]. *Fisheries Science*, 76(2): 375-380.
- INGALLS A E, LEE C, DRUFFEL E R M. 2003. Preservation of organic matter in mound-forming coral skeletons[J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 67(15): 2827-2841.
- JOSEPH J D. 1979. Lipid composition of marine and estuarine

- invertebrates: porifera and cnidaria[J]. *Progress in Lipid Research*, 18(1): 1-30.
- KAHNG S E, COPUS J M, WAGNER D. 2014. Recent advances in the ecology of mesophotic coral ecosystems (MCEs)[J]. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 7: 72-81.
- KNEELAND J, HUGHEN K, CERVINO J, HAUFF B, EGLINTON T. 2013. Lipid biomarkers in *Symbiodinium* dinoflagellates: new indicators of thermal stress[J]. *Coral Reefs*, 32(4): 923-934.
- KOKKE W C, EPSTEIN S, LOOK S A, RAU G H, FENICAL W, DJERASSI C. 1984. On the origin of terpenes in symbiotic associations between marine invertebrates and algae (zooxanthellae). Culture studies and an application of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ isotope ratio mass spectrometry[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 259(13): 8168-8173.
- KOKKE W C M C, BOHLIN L, FENICAL W, DJERASSI C. 1982. Novel dinoflagellate 4 α -methylated sterols from four Caribbean gorgonians[J]. *Phytochemistry*, 21(4): 881-887.
- LATYSHEV N, NAUMENKO N, SVETASHEV V, LATYPOV Y. 1991. Fatty acids of reef-building corals[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 76: 295-301.
- LEWIS J B. 2006. Biology and ecology of the hydrocoral *Millepora* on coral reefs[J]. *Advances in Marine Biology*, 50: 1-55.
- LIANG J, ZHAO R, SUI Y Z, ZHANG Y, LI X T, XUE B. 2023. Bioecological status, degradation causes and conservation suggestions for Octocorallia[J]. *Journal of Applied Oceanography*, 42(4): 726-738 (in Chinese with English abstract).
- LÖHELAID H, TEDER T, SAMEL N. 2015. Lipxygenase-allyl oxide synthase pathway in octocoral thermal stress response[J]. *Coral Reefs*, 34(1): 143-154.
- MASS T, DRAKE J L, HARAMATY L, KIM J D, ZELZION E, BHATTACHARYA D, FALKOWSKI P G. 2013. Cloning and characterization of four novel coral acid-rich proteins that precipitate carbonates in vitro[J]. *Current Biology*, 23(12): 1126-1131.
- MEN Z, CHEN H J, XU S D, YU K F, MO H Y. 2023. Coral lipids are an important energy source when their symbiotic zooxanthellae density decreases[J]. *Haiyang Xuebao*, 45(1): 71-79 (in Chinese with English abstract).
- MEYERS P A. 1977. Fatty acids and hydrocarbons of Caribbean corals[C]//Proceedings of the 3rd international coral reef symposium. Miami: University of Miami, 529-536.
- MIES M, GÜTH A Z, TENÓRIO A A, BANHA T N S, WALTERS L G, POLITO P S, TANIGUCHI S, BÍCEGO M C, SUMIDA P Y G. 2018. 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*, 37(3): 677-689.
- NAUMANN M S, TOLOSA I, TAVIANI M, GROVER R, FERRIER-PAGÈS C. 2015. Trophic ecology of two cold-water coral species from the Mediterranean Sea revealed by lipid biomarkers and compound-specific isotope analyses[J]. *Coral Reefs*, 34(4): 1165-1175.
- OKU H, YAMASHIRO H, ONAGA K, IWASAKI H, TAKARA K. 2002. Lipid distribution in branching coral *Montipora digitata*[J]. *Fisheries Science*, 68(3): 517-522.
- PAPINA M, MEZIANE T, VAN WOESIK R. 2007. Acclimation effect on fatty acids of the coral *Montipora digitata* and its symbiotic algae[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 147(4): 583-589.
- PATTON J S, ABRAHAM S, BENSON A A. 1977. Lipogenesis in the intact coral *Pocillopora capitata* and its isolated zooxanthellae: evidence for a light-driven carbon cycle between symbiont and host[J]. *Marine Biology*, 44(3): 235-247.
- PATTON J S, BATTEY J F, RIGLER M W, PORTER J W, BLACK C C, BURRIS J E. 1983. A comparison of the metabolism of bicarbonate ^{14}C and acetate $1\text{-}^{14}\text{C}$ and the variability of species lipid compositions in reef corals[J]. *Marine Biology*, 75(2-3): 121-130.
- PETERS K E, WALTERS C C, MOLDOWAN J M. 2005. The biomarker guide[M]. New York: Cambridge University Press.
- RADICE V Z, BRETT M T, FRY B, FOX M D, HOEGH-GULDBERG O, DOVE S G. 2019. Evaluating coral trophic strategies using fatty acid composition and indices[J]. *PLoS One*, 14(9): e0222327.
- ROCKER M M, FRANCIS D S, FABRICIUS K E, WILLIS B L, BAY L K. 2019. Temporal and spatial variation in fatty acid composition in *Acropora tenuis* corals along water quality gradients on the Great Barrier Reef, Australia[J]. *Coral Reefs*, 38(2): 215-228.
- RODRIGUES L J, GROTTOLI A G, PEASE T K. 2008. Lipid class composition of bleached and recovering *Porites compressa* Dana, 1846 and *Montipora capitata* Dana, 1846 corals from Hawaii[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 358(2): 136-143.
- SALE T L, HUNTER C L, HONG C, MORAN A L. 2019. Morphology, lipid composition, and reproduction in growth anomalies of the reef-building coral *Porites evermanni* and *Porites lobata*[J]. *Coral Reefs*, 38(5): 881-893.

- SAMORÌ C, CAROSELLI E, PRADA F, REGGI M, FERMANI S, DUBINSKY Z, GOFFREDO S, FALINI G. 2017. Ecological relevance of skeletal fatty acid concentration and composition in Mediterranean scleractinian corals[J]. *Scientific Reports*, 7(1): 1929.
- SIKORSKAYA T V, ERMOLENKO E V, IMBS A B. 2020. Effect of experimental thermal stress on lipidomes of the soft coral *Sinularia* sp. and its symbiotic dinoflagellates[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 524: 151295.
- STIMSON J S. 1987. Location, quantity and rate of change in quantity of lipids in tissue of Hawaiian hermatypic corals[J]. *Bulletin of Marine Science*, 41(3): 889-904.
- TAMBUTTÉ S, HOLCOMB M, FERRIER-PAGÈS C, REYNAUD S, TAMBUTTÉ É, ZOCCOLA D, ALLEMAND D. 2011. Coral biomineralization: from the gene to the environment[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 408(1-2): 58-78.
- TAMIR R, EYAL G, KRAMER N, LAVERICK J H, LOYA Y. 2019. Light environment drives the shallow - to - mesophotic coral community transition[J]. *Ecosphere*, 10(9): e02839.
- TANG K H, WANG Y, WANG X X. 2019. Recent progress on signalling molecules of coral-associated microorganisms[J]. *Science China Earth Science*, 62(4): 609-618.
- TCHERNOV D, GORBUNOV M Y, DE VARGAS C, NARAYAN YADAV S, MILLIGAN A J, HÄGGBLÖM M, FALKOWSKI P G. 2004. Membrane lipids of symbiotic algae are diagnostic of sensitivity to thermal bleaching in corals[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(37): 13531-13535.
- TEECE M A, ESTES B, GELSLEICHTER E, LIRMAN D. 2011. Heterotrophic and autotrophic assimilation of fatty acids by two scleractinian corals, *Montastraea faveolata* and *Porites astreoides*[J]. *Limnology and Oceanography*, 56(4): 1285-1296.
- TOLOSA I, TREIGNIER C, GROVER R, FERRIER-PAGÈS C. 2011. 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*, 30(3): 763.
- TREIGNIER C, GROVER R, FERRIER-PAGÈS C, TOLOSA I. 2008. Effect of light and feeding on the fatty acid and sterol composition of zooxanthellae and host tissue isolated from the scleractinian coral *Turbinaria reniformis*[J]. *Limnology and Oceanography*, 53(6): 2702-2710.
- VON EUW S, ZHANG Q H, MANICHEV V, MURALI N, GROSS J, FELDMAN L C, GUSTAFSSON T, FLACH C, MENDELSON R, FALKOWSKI P G. 2017. Biological control of aragonite formation in stony corals[J]. *Science*, 356(6341): 933-938.
- VON XYLANDER N S H, YOUNG S A, COLE C, SMITH T K, ALLISON N. 2023. Sterols, free fatty acids, and total fatty acid content in the massive *Porites* spp. corals cultured under different pCO₂ and temperature treatments[J]. *Coral Reefs*, 42(2): 551-566.
- VOOLSTRA C R, RAINA J B, DÖRR M, CÁRDENAS A, POGOREUTZ C, SILVEIRA C B, MOHAMED A R, BOURNE D G, LUO H W, AMIN S A, PEIXOTO R S. 2024. The coral microbiome in sickness, in health and in a changing world[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 22(8): 460-475.
- VYSOTSKII M V, SVETASHEV V I. 1991. Identification, isolation and characterization of tetracosapolyenoic acids in lipids of marine coelenterates[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Lipids and Lipid Metabolism*, 1083(2): 161-165.
- WITHERS N W, KOKKE W C M C, FENICAL W, DJERASSI C. 1982. Sterol patterns of cultured zooxanthellae isolated from marine invertebrates: synthesis of gorgosterol and 23-desmethylgorgosterol by aposymbiotic algae[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 79(12): 3764-3768.
- YAMASHIRO H, OKU H, HIGA H, CHINEN I, SAKAI K. 1999. Composition of lipids, fatty acids and sterols in Okinawan corals[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 122(4): 397-407.
- YAMASHIRO H, OKU H, ONAGA K, IWASAKI H, TAKARA K. 2001. Coral tumors store reduced level of lipids[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 265(2): 171-179.
- ZHU X W, CHEN F, JIA G D, PENG P G, HUANG H, ZHANG X Y, YAN W. 2024. Steroid markers for species-specific Symbiodiniaceae: insights from molecular and $\delta^{13}\text{C}$ measurements on four scleractinian corals[J]. *Coral Reefs*, 43(3): 673-686.
- ZHUKOVA N, TITLYANOV E A. 2003. Fatty acid variations in symbiotic dinoflagellates from Okinawan corals[J]. *Phytochemistry*, 62(2): 191-195.

附中文参考文献

陈汉吉. 2022. 造礁石珊瑚能量供给模式的季节性变化及其

- 生态意义[D]. 南宁: 广西大学.
- 黄林韬, 黄晖, 江雷. 2020. 中国造礁石珊瑚分类厘定[J]. *生物多样性*, 28(4): 515-523.
- 梁君, 赵瑞, 隋宥珍, 张燕, 李雪珽, 薛彬. 2023. 八放珊瑚生物生态学现状、退化原因及对策建议[J]. *应用海洋学学报*, 42(4): 726-738.
- 门征, 陈汉吉, 许慎栋, 余克服, 莫洪燕. 2023. 珊瑚脂质是其共生虫黄藻密度降低时的重要能量来源[J]. *海洋学报*, 45(1): 71-79.
- 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[J]. *中国科学: 地球科学*, 49(5): 753-764.

Application of lipid biomarkers in coral research

GAO Jingru^{1,2}, ZHU Xiaowei¹, YAN Wen^{1,2}

(1. *Key Laboratory of Ocean and Marginal Sea Geology, CAS, Guangzhou 510301, Guangdong, China;*

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 101408, China)

Abstract: Lipid biomarkers are derived from precursor organisms and can be widely applied in paleontological and paleo-environmental research due to their unique chemical stability. In recent years, with the development of extraction and detection technology of coral lipids, lipid compounds have played an increasingly important role in the field of coral research. In order to explore the diversity of coral lipids and their environmental indicators, this paper focuses on the species, spatial and temporal differences in the content and composition of coral lipids, and discusses the types and distribution of coral lipids. It is believed that the content and composition of coral lipids are mainly affected by habitat factors such as coral growth and development stage, water depth, light and nutrient pattern. In addition, fatty acids are indicative to material sources and exchange processes, nutrient patterns and coral bleaching in coral ecosystems. This paper also analyzed the main problems existing in current research and the prospects of lipid compounds in coral symbiotic microorganisms and coral bone organic matter sources. In the future, not only should we enrich and strengthen the analysis and testing categories of lipid compounds, but also need to develop and improve coral tissue separation technology, so as to enhance the application of lipid biomarkers in coral scientific research.

Key words: corals; lipids; fatty acids; biomarkers; zooxanthellae