

# 漫談珊瑚、細菌、及氣候冷化氣體之間的聯繫關係

湯森林

珊瑚礁僅佔全球0.1%的海洋面積，卻是25%海洋生物物種的家，也是全世界已知微生物多樣性最高的生態系統，被譽為「海洋亞馬遜雨林」。珊瑚礁為全球提供了極高的生態經濟服務價值，以美國為例，每年約有十億美元的經濟產值。目前全球至少約10億人直接或間接倚賴珊瑚礁生活。近幾十年來，在氣候變遷和人類活動的影響下，珊瑚礁環境發生了巨大的變化，尤其是海洋異常升溫所造成的全球大量珊瑚死亡，使得珊瑚礁的生態功能快速消失，例如：珊瑚礁生物多樣性驟降，生活在珊瑚礁的物種數量和種類也都在大量減少。因此如何復育珊瑚已成為得刻不容緩的議題，而改善珊瑚耐熱的研究也成為最受矚目的項目之一。但改善珊瑚耐熱是個複雜的研究課題，且眾多的改善方法已被提出，例如：找尋或人工篩選耐熱珊瑚品系，將牠們繁殖或移植至珊瑚礁，增加耐熱個體在珊瑚族群的數目；另外，也可改變珊瑚的共生藻種類，透過耐熱藻種與珊瑚建立共生關係，進而使珊瑚適應高溫，或者甚至利用改變共生菌組成來改善珊瑚的耐熱程度等。

在這些改善方法中，利用細菌增強珊瑚耐熱是一個非常有趣卻又不太容易理解的方法，為什麼呢？因為一提到珊瑚共生菌的益處，大部分會著墨於細菌可提供養分給珊瑚寄主，例如：維生素和必須氨基酸；又或者是共生細菌可以產生對抗其他微生物的物質，這些物質能夠保護珊瑚寄主免於病原菌感染，卻減少人會提到利用改變共生菌來提升珊瑚寄主的耐熱能力。有趣的是，在數十年前已經有人提出共生菌可能會提高珊瑚寄主抗熱的假說，但這假說卻遲遲缺乏相關的科學證據。針對這個假說的驗證，我們實驗室成功提出了支持的證據，接下來的故事將講述我們是如何發現這個證據。

造礁石珊瑚是一群非常奇特的生物，牠們雖然是動物（腔腸動物），卻擁有一群密不可分的共生夥伴：共生藻（Symbiodiniaceae）。透過共生關係，珊瑚可以獲取來自共生藻提供的大量有機物和其他重要元素，例如：碳水化合物等。此外，共生藻還會產生一種特有化合物：二甲基巰基丙酸（Dimethylsulfoniopropionate，縮寫DMSP），其化學式為 $(\text{CH}_3)_2\text{S}+\text{CH}_2\text{CH}_2\text{COO}$ 。這種有機化合物常以內鹽形式存在於海洋植物性浮游生物、海藻、以及某些陸生或水生維管植物中。它具有高氧化還原能力，因此可以幫忙這些生物清除自由基。在熱逆境下，自由基經常會大量產生並對生物本身造成危害，進而損壞正常生理或代謝，甚至影響到生物本身的生存。在2013年有個令人驚訝的發現被報導：澳洲科學家首度發現珊瑚也會製造DMSP（Raina

et al., 2013），也就是說：不僅共生藻可以製造DMSP，珊瑚寄主也可以生產這種化合物。在逆境時，珊瑚可以利用自己生產的DMSP來清除自由基並克服熱逆境生理。在科學史上，珊瑚是第一個被發現能夠製造DMSP的動物。DMSP的降解通常是透過兩種化學反應途徑，一者是分裂反應；另一者是去甲基反應。去甲基反應後的產物會進入生化合成或能量代謝的途徑，而分裂反應則會產生硫酸二甲酯（Dimethyl Sulfide, DMS），其餘的產物也會進入能量代謝。DMS是一種有機化合物，分子式為 $(\text{CH}_3\text{O})_2\text{SO}_2$ ，它比DMSP具有更高的自由基去除能力，因此在抗熱逆境上，產生DMS對珊瑚及其共生藻會有更多的助益。值得注意的是，分解DMSP及產生DMS的反應主要都是由細菌執行，所以珊瑚體內的共生菌，尤其是能分解DMSP並產生DMS的細菌群，一直被認為在珊瑚抗熱逆境上扮演著重要的角色。由於細菌有這個特殊生態功能，曾有科學家推測珊瑚內部應有一群能產生DMS的常駐共生菌，它們可以對珊瑚抗熱逆境做出貢獻。然而問題是哪一群菌負責做這件事呢？看似簡單的問題卻是異常的困難，主要的困難是珊瑚體內的細菌種類非常多而且會隨時改變，因此不易弄清楚哪群菌是真正和珊瑚有共生關係，又怎麼能知曉哪些是能夠降解DMSP並產生DMS的有益共生菌呢？這個問題令科學家非常困擾，根據已知的珊瑚共生優勢菌種，科學家選出了幾群可能的細菌，其中最為知名的優勢菌是內生桿菌（*Endozoicomonas*），它們與珊瑚健康的關係已有大

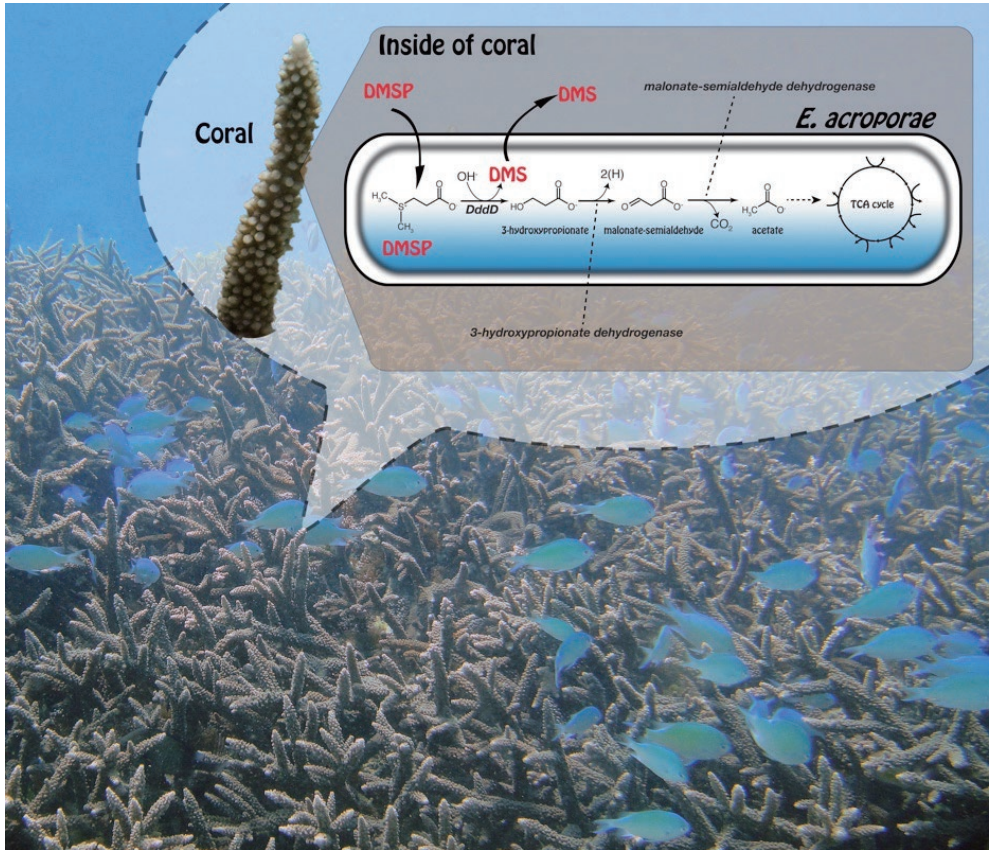
量研究報告支持，應該可被歸類為珊瑚有益菌（beneficial bacteria）。雖然有這個假設，但關於這群內生桿菌可以降解DMSP並且產生DMS的科學證據仍未被提出。這個問題一直等到2020年，我們實驗室發現了實錘的證據，驗證了這個假說（Tandon et al., 2020）。

DMS是一種抗氧化分子，它除了能中和許多自由基外，事實上，DMS還有另一個重要名稱：氣候冷化氣體（climate cooling gas）。當DMS被釋放到大氣後，它會與其他分子起化學作用並形成有機硫化物，這種有機物可以擔任雲朵生成的冰核，而大量形成的雲會遮蔽陽光並引起冷化效應，因此DMS被稱為氣候冷化氣體。海洋是產生DMS最多的區域，而在海洋各種地理中，珊瑚礁的DMS產量甚高，因此珊瑚礁也扮演著全球硫循環的重要環節之一。關於珊瑚內生桿菌可否擔任DMSP分解者的假說備受重視與討論，但令人喪氣的是，這十幾年來所分離到的珊瑚內生桿菌都無法降解DMSP和產生DMS，即使在有些內生桿菌的基因體已被解序的情況下，學界也沒有找到與之對應的相關基因，這其中包括全球首株造礁珊瑚內生桿菌*E. montiporae* CL-33<sup>T</sup>的全基因體，這株桿菌是分離自台灣墾丁的表孔珊瑚。然而，事情在2017年有了變化，我們實驗室和國立高雄海洋大學陳文明教授合作，幸運地從軸孔珊瑚分離出三株軸孔內生桿菌（*E. acroporae* Acr-1, 5, 14）。軸孔珊瑚是主要的造礁珊瑚之一，因此我們對這些軸孔內生桿菌非常感興趣，希望通過研究它們來多了解

內生桿菌與珊瑚的生態關係。於是我們定序了軸孔內生桿菌的基因體，在基因預測分析後，很意外地發現這三株桿菌都有分解DMSP的關鍵基因：*dddD*（DMSP lyase）。這個意外的發現讓我們想起那約在十五年前被提出的假說。我們的研究結果或許可以讓這個假說被證實！在進一步的基因序列比對後，我們也發現一組特殊的基因群集（gene cluster），群集內的各個基因都可以一一地對應到DMSP分解到短鏈脂肪酸（acetate）的不同酵素。基因體分析結果給了我們很大的信心：這三株細菌應具有降解DMSP的能力且可以產生DMS。

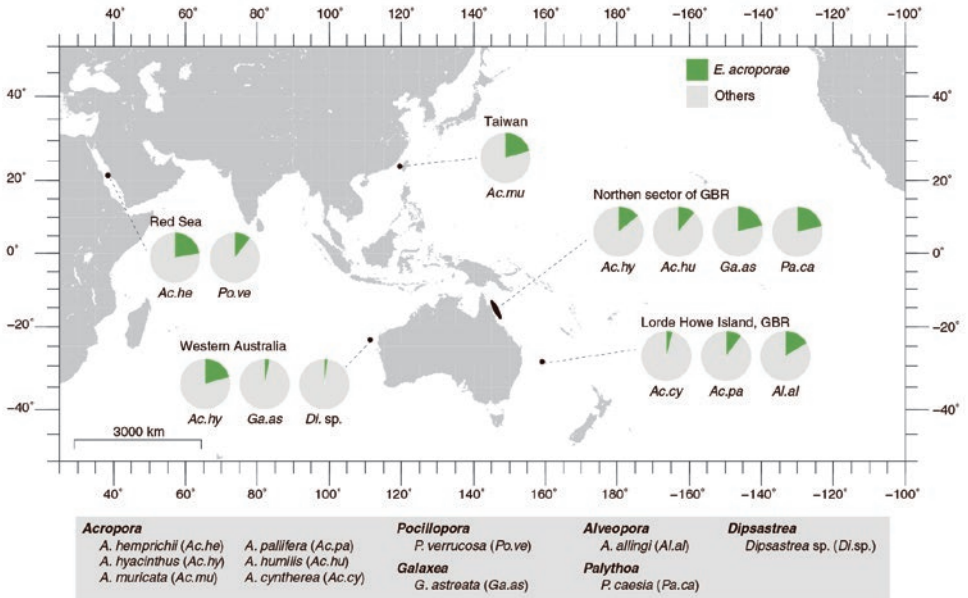
為了檢驗降解DMSP的能力，我們在軸孔內生桿菌的培養基中添加DMSP並收集瓶內的空氣，收集到的空氣再以氣體質譜儀分析。我們不僅確認到DMS分子產生，而且也發現瓶內DMS的濃度會隨著培養時間的延長而提高。這個實驗結果令人興奮。而在添加DMSP的情況下，我們也觀察到*dddD*基因的表現量有顯著提高，此結果呼應了上述的化學實驗結果。在此，我們確認軸孔內生桿菌是第一株被發現能夠降解DMSP的內生桿菌，也證實了十五年前的假說（圖一）。

雖然我們證實了軸孔內生桿菌可以降解DMSP並產生DMS，但是接下來的問題是：儘管這株菌可以降解DMSP和產生DMS，這也無法代表這種內生桿菌對珊瑚中的DMSP-DMS代謝有顯著的貢獻。為了研究軸孔內生桿菌在珊瑚DMSP代謝上所扮演的角色，我們首先調查了這群菌



圖一、軸孔珊瑚內生桿菌 (*E. acroporae*) 降解DMSP示意圖。圖內珊瑚為軸孔珊瑚。DMSP降解途徑被描繪在細菌的示意圖內。(和田直久博士製作)

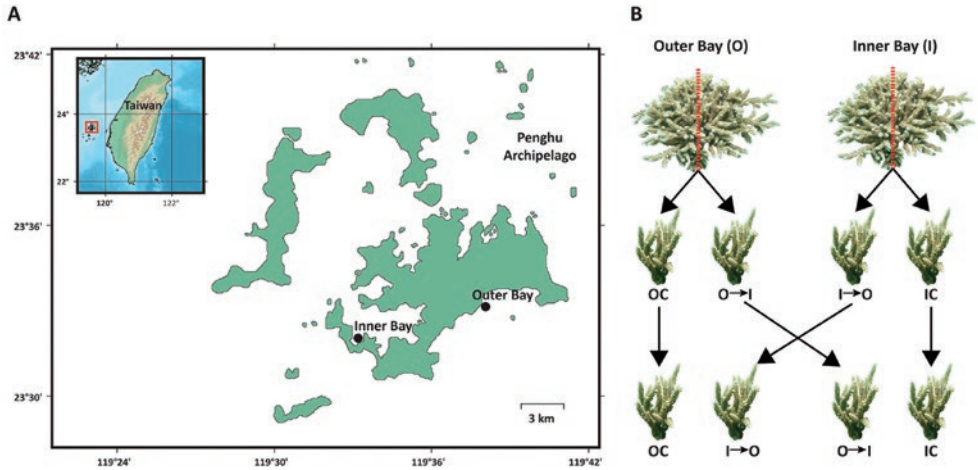
的全球分佈和豐(富)度,從日本、澳洲大堡礁、西澳、及紅海等區域7屬11種珊瑚的細菌組成資料中(圖二),我們驚訝地發現這群菌在不同種珊瑚裡都是主要的優勢菌群,最高豐度甚至高達75%的全細菌群佔比,顯示這群菌經常大量地出現在不同種的珊瑚體內,可推測該菌群應扮演著重要的生態功能,其中也應包括DMSP降解和DMS生



圖二、7屬11種珊瑚裡軸孔珊瑚內生桿菌 (*Endozoicomonas acroporae*) 的相對豐度分布。綠色色塊為軸孔內生桿菌的比率 (Tandon et al., 2020)。

成。我們也在澎湖進行一個野外現地試驗，主要目的是要驗證擁有DMSP降解能力是否是該菌能夠廣泛分佈的原因之一。

已知澎湖外灣的軸孔珊瑚體內經常含有大量的軸孔內生桿菌，因此我們將外灣的三株軸孔珊瑚切成一半移植到內灣，也把三株內灣的同種軸孔珊瑚切成一半移植到外灣（圖三）。由於內灣環境比較嚴苛，含有高污染物，我們假設外灣的軸孔內生桿菌可以對抗逆境，能存活於內灣的嚴苛環境。移植後，我們每個月持續追蹤珊瑚內生桿菌的變化，結果顯示移至內灣的外灣珊瑚內生桿菌維持優勢，不受到內灣新環境影響，而移至外灣的珊瑚內生桿菌



圖三、澎湖內外灣軸孔珊瑚互換實驗示意圖。A圖是澎湖群島地圖和內灣和外灣的實驗地點。B圖是軸孔珊瑚切半、放置的圖示。Outer Bay是外灣，Inner Bay是內灣。OC：外灣控制組，IC：內灣控制組，O→I：外灣移至內灣，I→O：內灣移至外灣。（Tandon et al., 2022）

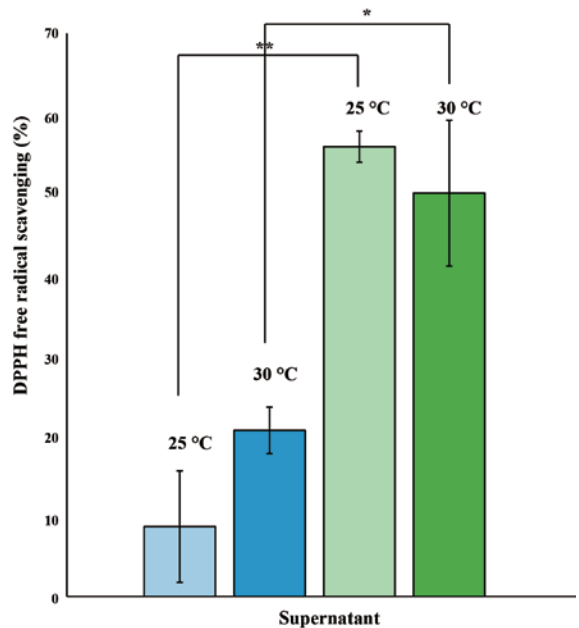
很快地被原地外灣軸孔內生桿菌所取代，這一個現象顯示軸孔內生桿菌對於不同環境的變化具有較高的適應力和競爭力。再者，我們成功分離出內灣珊瑚的優勢內生桿菌菌株，命為澎湖內生桿菌（*Endozoicomonas penghunesis*），但從基因體分析的結果卻顯示這株菌不具備DMSP分解和產生DMS的能力。我們假設這兩株優勢菌群的適應力差異可能與清除自由基的能力（逆境抗性）有關，於是進行一個清除自由基的化學試驗，結果發現軸孔內生桿菌在高溫時會釋放清除自由基的化學分子，清除大量的自由基，相對地，澎湖內生桿菌的自由基清除能力卻低很多（圖四），這個實驗結果支持我們的推測：軸孔內生桿菌可以分佈到世界各地的原因之一，可能是它擁有較高的清除自



由基能力，也因此比較能對抗逆境。

綜合上述的研究結果，細菌確實有可能會幫助珊瑚適應高溫的環境。細菌降解珊瑚和其共生藻所產生的DMSP並生成DMS，而這個氣候冷化氣體可幫助珊瑚共生體去除自由基，甚至還會影響全球的硫循環和氣候環境。珊瑚、細菌、和氣候冷化氣體三者乍聽似

乎沒有什麼關聯，卻意想不到地緊緊聯繫彼此並發生了交互作用，是不是很有趣呢？在我們的研究工作中，內生桿菌降解DMSP和產生DMS的能力被證實，十五年前的假說也被驗證。其次，軸孔內生桿菌除了是優勢的軸孔珊瑚內生菌種外，它也能夠廣泛地與不同種珊瑚建立共生，這也暗示該菌在降解珊瑚礁環境內的DMSP上扮演著一個生態角色。最後，我們的現地實驗指出軸孔內生桿菌的廣泛分佈可能與它的自由基清除能力有關。雖然目前的研究結果解釋了一個長久既存的現象，但這現象的背後機制仍需要



圖四、細菌離心後的上清液之自由基清除試驗。綠色為 *E. acroporae*，藍色為 *E. penghunesis*，淺色為正常溫度 25 °C，深色為加熱 30 °C。Y 軸是自由基清除效果，數值愈高表示清除能力愈好。(Tandon et al., 2022)

更直接的生理、生化、或分生的數據來探討，也因此我們需要再設計更多實驗來驗證，雖然不清楚將會再花多少時間，但是這也是從事科學研究最大的樂趣，不是嗎？

### 參考文獻

1. Raina, JB., Tapiolas, D., Forêt, S. et al. DMSP biosynthesis by an animal and its role in coral thermal stress response. *Nature* 502, 677-680 (2013).
2. Tandon, K., Lu, CY., Chiang, PW. et al. Comparative genomics: Dominant coral-bacterium *Endozoicomonas acroporae* metabolizes dimethylsulfoniopropionate (DMSP). *ISME J* 14, 1290-1303 (2020).
3. Tandon, K., Chiou, YJ, Yu, SP, et al. Microbiome restructuring: Dominant coral bacterium *Endozoicomonas* species respond differentially to environmental changes, *mSystem* 7, e00359-22 (2022).

## 後記

那是熙熙攘攘的珊瑚礁生命共同體，  
譜著牽絆彼此的命運之歌，  
曲子從微米的生物奏起，耐著心，  
務必小心翼翼地蒐集。

## 作者簡介



### 湯森林

中央研究院生物多樣性研究中心研究員，澳大利亞墨爾本大學博士，專長為水生微生物生態學和總體基因體學。研究範圍涵蓋珊瑚礁、湖泊和開放水域。曾在西蒙古進行過25,000公里的湖泊微生物調查工作，也探索過南海3000米深的微生物群聚。喜好吉他、烏克蘭麗麗。