

珊瑚礁生态系统初级生产力研究进展

陈国华^{1,2}, 黄良民^{1,*}, 王汉奎^{1,2}, 黄 晖¹, 谭烨辉¹, 张 偲^{1,2}, 董俊德^{1,2}

(1. 中国科学院南海海洋研究所环境生态室, 广州市新港西路 164 号, 510301;

2. 中国科学院海南热带海洋生物实验站, 三亚市鹿回头, 海南, 572000)

摘要:珊瑚礁生态系统由珊瑚礁生物群落及其周围的海洋环境共同组成。该生态系统具有很高的生产力和生物多样性而引起科学家的重视,特别是高初级生产力。初级生产力的贡献者包括底栖植物、浮游植物、共生藻和自养细菌等。初级生产力的测定方法较多,各有利弊,通常采用¹⁴C 同位素法。在初级生产力中,新生产力更引起科学界关注。对于新生产力的测定,主要应用¹⁵N 示踪法,采用“*f*”比或 Redfield 比值来估算。为了减少误差,一般同时使用几种方法。光是影响初级生产力的主要因素,而对新生产力构成限制的主要因素是氮源。珊瑚礁生态系统初级生产力研究较多,但新生产力却很少。未来科学界研究重点在于珊瑚礁生态系统初级生产力和新生产力的动力学效应。

关键词:珊瑚礁生态系统; 初级生产力; 新生产力; 研究现状与展望

Status and prospectives of reseach on coral reef ecosystem primary production

CHEN Guo-Hua^{1,2}, HUANG Liang-Min^{1,*}, WANG Han-Kui^{1,2}, HUANG Hui¹, TAN Ye-Hui¹, ZHANG Si^{1,2}, DONG Jun-De^{1,2} (1. *Environmental & Ecological Lab. of South China Sea Institute of Oceanology, CAS. Guangzhou 510301, China*; 2. *Tropical Marine Biological Research Station in Hainan, Sanya, 572000, China*). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(12): 2863~2869.

Abstract: Coral reef ecosystems have the highest productivity and biodiversity among the marine ecosystems, despite being in the low nutrient environement. The primary producers include benthophyte, phyto-plankton, symbiotic algae and autotrophic bacteria. There are several methods for estimating primary production, each with its pros and cons. The one commonly used is the ¹⁴C isotope method. The new production, as an important component of primary production, has received much attention recently. It can be estimated through “*f*”-ratio or Redfield ratio. To increase accuracy, several methods can be used together to estimate the primary production. The light is one of the most important factors influencing the primary production, whereas the new production is mostly limited by nitrogen. There have been extensive studies on primary production of coral reef ecosystems, but much less on new production. The focus will be on the dynamics of primary and new productions in coral reef ecosystems.

Key words: coral reef ecosystems; primary production; new production; status and prospectives

文章编号: 1000-0933(2004)12-2863-07 中图分类号: Q178.53 文献标识码: A

1 珊瑚礁生态系统(coral reef ecosystems)概述

珊瑚礁生态系统包括珊瑚礁生物群落、周围的海洋环境及其相互关系。珊瑚礁生物群落是由造礁珊瑚和造礁藻类形成的珊

基金项目:中国科学院南海海洋研究所领域前沿资助项目(LYQY200309); 国家专项资金资助项目(2001DIA50041); 国家自然科学基金重大研究资助项目(A类 90211015)

收稿日期: 2003-12-25; **修订日期:** 2004-09-19

作者简介: 陈国华(1970~), 男, 湖南省东安县人, 博士生, 主要从事海洋环境生态学、珊瑚礁抗菌性研究, E-mail: guohuach@163.com

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: hlm@scsio.ac.cn

致谢: 感谢许战洲同学提出宝贵建议

Foundation item: Field Frontiers Project of South China Sea Institute of Oceanology of CAS (No. LYQY200309); National Special Funds of China (No. 2001DIA50041); National Nature Science Foundation of China (No. A90211015)

Received date: 2003-12-25; **Accepted date:** 2004-09-19

Biography: CHEN Guo-Hua, Ph. D. candidate, mainly engaged in oceanic environment & ecology and defensin of coral reef. E-mail: guohuach@163.com

瑚礁以及丰富多样的礁栖动植物、游泳生物、浮游生物和细菌等共同组成的集合体。周围的海洋环境指海流、水温、光照、营养盐等因子。珊瑚礁海岸有 3 种类型：岸礁、堡礁和环礁。

不管礁型怎样，珊瑚礁生态系都具有某些相似的功能：(1)保护海岸线，使它免受潮汐、波浪和风暴的侵蚀^[1]；(2)提供多种生物优良的栖息环境，有利于这些生物繁殖和取食^[2]；(3)参与生物地球化学循环^[3]；(4)监测和指示污染程度^[4]；(5)记录海洋气候的历史变迁^[5~8]等等。

造礁珊瑚对生长环境有严格要求，所以其分布受到限制。温度要求在 20℃ 以上，因此造礁珊瑚只能生长在热带海区。某些海区尽管位于赤道附近，由于受到强大的深层冷水涌升的影响，使沿岸浅水区水温低于造礁珊瑚要求的温度条件，因此无造礁珊瑚存在；相反在我国台湾、广东沿海的较高纬度海区，由于强大暖流影响，出现少量造礁珊瑚。由于珊瑚虫生长要求有足够的光，水深超过 50~70m 就停止造礁，这是珊瑚礁生态系统局限于大陆或岛屿边缘的原因。造礁珊瑚对盐度的要求也比较苛刻，盐度太低（如被陆源河流冲淡的海边）是不存在珊瑚礁的；但在盐度较高的海区（如波斯湾），盐度达 42，造礁珊瑚仍很旺盛。珊瑚礁生态系统的主要分布区域：(1)巴哈马群岛，(2)安的列斯，(3)中加勒比海，(4)中南美洲岸线，(5)佛罗里达和墨西哥湾，(6)百慕大，(7)红海和佩尔桑湾，(8)西印度洋，(9)中东印度洋，(10)东南亚和新几内亚，(11)澳大利亚，(12)西太平洋（美拉尼西亚），(13)中太平洋（密克罗尼西亚和波利尼西亚），(14)夏威夷群岛，(15)东太平洋^[9]，(16)中国南海^[10]。

据估计，珊瑚礁覆盖面积大约为 25.5~1500 万 km²，只占世界海床的 0.1~0.5%^[11,12]，但是珊瑚礁生态系统却是海洋环境中物种最丰富、多样性程度最高的生态类型，几乎所有海洋生物的门类都有代表生活在礁中各种复杂的栖息空间。对于海洋鱼类来说有近三分之一的种类生活在珊瑚礁生态系中^[13]。

珊瑚礁生态系统对人类的贡献也是相当可观的，它支持着 10% 的海洋渔业捕获量^[14]。在 100 多个有珊瑚礁海岸线的国家中，至少有上千万居民从珊瑚礁中获得部分生活物质或蛋白质^[15]；Jennings 和 Polunin^[16]计算出 1km² 活的珊瑚礁生态系统就完全能够满足 300 多人的蛋白质需求。

珊瑚礁生态系的另一个特征是，尽管其周围环境的营养盐含量极低，而它却有很高的生物量^[17]。许多研究人员对这一异常现象进行了解释，力求找出其必需营养盐的来源。如 Andrew 和 Gentien^[18]提出的大堡礁海岸上升流来源；Rougerie 和 Wauthy^[19]提出的环礁礁坪内部上升流来源等。Smith^[20]的观点似乎令人豁然开朗：虽然珊瑚礁生态系统生物量极高，但其净生产力却很低，基本上等同于贫营养区。Marsh^[21]认为，由于具有较低的净生产力和物质的高效率循环，所以整个珊瑚礁生态系统并不需要大量的补充营养盐输入。但 Marsh 的解释只是说明了珊瑚礁生态系的内稳状态。实际上，任何一个平衡系统其净生产力都是较低的。因此对人类来说，更为关注的是净初级生产力。Crossland 等^[22]估计在珊瑚礁生态系的净生产力中，有 15% 局限于珊瑚礁生态系统，10% 支持人类的捕获，75% 流入邻近的海区。

珊瑚礁生态系的初级生产力对全球的碳、氮等元素的生物地球化学循环也有很重要的意义。据估计，珊瑚礁初级生产力范围为 1500~5000gC/(m²·a)，这个数字表明它是代表自然生态系的最高初级生产力水平，对碳循环起十分重要的作用^[23]。Shashar 等^[24]对红海的岸礁研究发现，蓝藻初级生产促使固氮能力在泻湖处高达 41μmolN₂/(h·m²)，对氮的循环起着重要作用。Gattuso 等^[25]对地中海的珊瑚虫-虫黄藻的钙化能力研究时发现，光合作用对钙化有很好的促进作用。

珊瑚礁生态系给人类带来的好处很多，可是由于各种自然的和人为的原因，已造成了许多珊瑚礁生态系统严重退化^[26]；从而影响了珊瑚礁生态系的服务功能^[2]。

众多资料表明，研究珊瑚礁生态系很有必要，特别是初级生产力研究尤为重要，因为只有通过这些研究才能弄清它所蕴涵的生态功能，从而为可持续开发和利用珊瑚礁生态系提供依据。

2 珊瑚礁生态系统初级生产者及其生产力

2.1 初级生产者(primary producers)

2.1.1 浮游植物 (1)硅藻类，硅藻类是珊瑚礁生态系统的主要浮游植物，占总量的 99.6%。①角毛藻属(*Chaetoceros*) 在浮游硅藻中以角毛藻属的数量最多，其中优势种有垂缘角毛藻(*C. laciniosus*)、短刺角毛藻(*C. messanensis*)、洛氏角毛藻(*C. lorenzianus*)、双突角毛藻英国变种(*C. didymus* var. *anglica*)。②菱形藻属(*Nitzschia*) 优势种有柔弱菱形藻(*N. delicatissima*)、尖刺菱形藻(*N. pungens*)。③海线藻属(*Thalassionema*) 主要有菱形海线藻(*T. nitzschoides*)。(2)甲藻类 主要有兀鹰角藻原变种变型(*Ceratium vultur* var. *vultur* f. *vultur*)、梭角藻(*C. fusus*)、圆头形角藻(*C. gravidum*)、长咀角藻(*C. longirostrum*)、马西里亚角藻(*C. massiliens*)、五角形角藻(*C. pentagonum*)。(3)蓝藻类 主要有铁氏束毛藻(*Trichodesmium thiebautii*)、扭束毛藻(*T. contortum*)、胞内植生藻(*Richelia intracellularis*)^[27]。

2.1.2 底栖植物 (1)单细胞植物 蓝藻类的织线藻属(*Plectonema*)和席藻属(*Phormidium*)等的某些种。硅藻类菱形藻属(*Nitzschia*)等的某些种。(2)海藻 绿藻类的蝶壳藻属(*Ostreobium*)、蕨藻属(*Caulerpa*)、松藻属(*Codium*)、仙掌藻属(*Halimeda*)和笔藻属(*Penicillus*)等的某些种。褐藻类的马尾藻属(*Sargassum*)等的某些种。红藻类的旋毛藻属(*Audouinella*)、叉节藻属

(*Amphiroa*)和乳节藻属(*Galaxura*)等的某些种。其中,珊瑚藻(红藻门)的优势种有叶状叉节藻(*Amphiroa foliacea*)、宽角叉珊瑚藻(*Jania adhaerens*)。仙人掌属的仙人掌藻(*Halimeda opuntia*)、未氏仙人掌藻(*H. velasquezii*)、相仿仙人掌藻(*H. simalans*)、巨节仙人掌藻(*H. gigas*)、带状仙人掌藻(*H. taenicola*)、盘状仙人掌藻(*H. discoidea*)、圆柱状仙人掌藻(*H. cylindracea*)、密岛仙人掌藻(*H. micronesica*)。(3) 海草(包含它上面的附生植物)如泰莱草(*Thalassia hemprichii*)等^[28~30]。

2.1.3 共生藻 主要是甲藻类的虫黄藻,其次是蓝藻类的虫蓝藻^[23]。

2.1.4 自养细菌 光能自养细菌,如(*Chromatium* spp.)和(*Prosthecochloris* spp.)。化能自养细菌,如(*Nitrobacter agilis*)。

珊瑚礁生态系中的初级生产者远不止这些,据估计有 2000 种左右^[31]。

2.2 初级生产力

在珊瑚礁生态系统中不同的初级生产者对生产力的贡献具有环境、种类、时空的差异。珊瑚礁生态系统初级生产力的主要贡献者是底栖植物^[32]。Mohammed Rasheed 等^[33]对大堡礁 Heron 岛研究发现,底栖植物总初级生产力为 $1.95 \pm 0.52 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$;Marlin J. Atkinson 等^[34]对位于夏威夷的 Frigate 浅礁底栖植物研究发现,它的初级生产力为 $2 \sim 20 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$;Kinsy^[35]对 Frigate 浅礁不同生境底栖植物的初级生产力进行了研究发现,礁坪为 $5 \sim 10 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$,泻湖和背风面为 $1 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 左右,礁丘为 $10 \sim 20 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$;他还发现礁坪夏季为 $8.6 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$,冬季为 $4.3 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$;大型藻类的初级生产力与其形态有关,钙质珊瑚藻在 $40 \sim 150 \mu\text{gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 之间,而直立肉质藻为 $8 \sim 40 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$,这几乎近似于陆地生物群落^[36];位于贫营养区的珊瑚礁生态系统上的藻苔同样具有极高的初级生产力^[37],达到 $1 \sim 6 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ^[28];泰莱草 *Thalassia testudinum* 的产量可达 $1.3 \sim 2.8 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ^[23]。这种高生产力主要集中在泻湖和礁坪的沉积底基^[3,38]。总体来说,底栖植物对整个珊瑚礁生态系统的初级生产力贡献达 90%之多^[39]。

浮游植物的生产力要小于底栖植物,但 Kinsey^[40]的研究表明,在大堡礁的封闭泻湖里,当出现水花时,其生产力等同于底栖植物。浮游植物的高生产力主要集中在泻湖,当然,如果受到营养盐限制或过快的海流冲刷,泻湖的生产力与外海无多大差异^[41]。Miles J. Furnas 等^[42]对大堡礁中心半封闭泻湖的浮游植物初级生产力研究发现,冬季为 $0.07 \sim 0.34 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$,夏季为 $1.12 \sim 1.44 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 。

Clive R. Wilkinson^[43]对大堡礁的共生藻研究发现,虫黄藻的存在使得藻-珊瑚虫的共生体 $P/R = 1.6 \sim 6.3$ (P 表示共生体总初级生产力、 R 表示共生体总呼吸量, P/R 比值可以表示共生体的能量收支状况)。Dawes, C. J. 的研究表明^[44],虫黄藻初级生产力可以达到 $1 \sim 6 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$,其中 87%~95%传给珊瑚虫,这有利于珊瑚虫的生长和发育。

自养细菌产生的初级生产力较小,往往被忽略。

全球整个珊瑚礁生态系统初级生产力到底有多大,这是海洋生物学家感兴趣的问题。早期的研究人员认为珊瑚礁是地球上生产力最高的生态系统^[39];Whittaker 认为珊瑚礁的净初级生产力等同于热带雨林,变化范围为 $500 \sim 4000 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$,平均为 $2500 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ ^[45];Kinsey 的研究表明,珊瑚礁生态系统固定碳的能力为 $0.5 \sim 26.1 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ^[32];Crossland C. J. 等认为整个珊瑚礁生态系统所固定的碳量为 $700 \times 10^{12} \text{ gC/a}$ ^[22]。

3 珊瑚礁生态系统新生产力

“新生产力(new production)”一词最早由 Dugdale 和 Goering^[46]提出,根据初级生产力所固定的碳源不同,将它分为再生生产力和新生产力,但这两种碳源几乎不能用实验方法区别。由于氮源也有新生和再生之分,而这两种氮源在形态上又有一定差别;氮还常常是海洋环境中限制性营养元素,它的吸收量与初级生产力具有一定的比例关系;所以现在基本上采用氮源来区分初级生产力中的新生产力和再生生产力。新生产力在总初级生产力中所占的比例叫做“ f ”比。由于新生产力是总初级生产力中维持真光层生物群落平衡的基础上向外输出的生产力,可以了解物质和能量的净输出。

对于珊瑚礁生态系统新生产力的研究,至今还只有少量报道^[47]。

4 影响珊瑚礁生态系统初级生产力的主要环境因素

4.1 光

藻类的光合作用与辐照度的关系一般呈抛物线型,有一个最适的光照强度范围。由于光合作用会因光照过度而受到抑制,因而,在自然海区最旺盛的光合作用常常不是在最表层^[48]。

4.2 营养盐

植物光合作用所需营养物质中构成限制的是无机氮、磷化合物,主要是氮。由于珊瑚礁生态系统的固氮能力,加上系统内营养盐的有效循环,所以大洋贫营养区中的珊瑚礁生态系统生物量远远高于周围的环境;营养盐过多,会造成富营养化而形成水华,导致珊瑚虫死亡,改变原有的生物群落^[49,50]。

4.3 温度

海洋植物具有最适温度范围,但对温度变化有一定的适应性。如果温度超出一定范围就会使珊瑚礁出现白化,从而完全改

变了原有的珊瑚礁生态系统^[51~53]。

4.4 其他因素

捕食作用,如长棘海星捕食珊瑚虫,同时使其共生藻也被消灭;某些捕食藻苔的动物也构成了底栖植物的破坏者,降低了初级生产力;如海胆。海流的冲淡作用,使营养盐的浓度降低,导致植物获取的营养盐不足。纬度、季节、盐度和水质等因素都会影响初级生产力的大小。

近年来,许多学者研究了环境因子对珊瑚礁生态系统初级生产力的综合影响效应^[54]。

5 珊瑚礁生态系统初级生产力的测定方法

5.1 ¹⁴C 示踪法

¹⁴C 法为丹麦科学家 Steemann-Nielsen 在 1952 年首先应用于海洋。其原理是把一定数量的放射性 H ¹⁴CO₃⁻ (或 ¹⁴CO₃²⁻) 加入到已知的二氧化碳总量的海水样品中,经过培养后,测定植物体内有机 ¹⁴C 的数量,计算光合速率。为测得真光层的初级生产力,将各水层所得结果积分,可计算出每平方米海面下的初级生产力。此法准确性高,对于生产力水平较低的海区也可获得满意结果^[23]。

Miles J. Furnas 等^[42]对澳大利亚大堡礁的泻湖的浮游植物初级生产力的测定就是采用此法。Moriarty 等^[55]将 ¹⁴C 示踪法融合到有机玻璃钟罩法中,测定了 Lizard 岛(大堡礁北部)沉积物中藻类的净初级生产力。Clive R. Wilkinson^[43]利用 ¹⁴C 示踪法对 Davies 礁海绵动物中共生藻的净初级生产力进行了研究。

但是由于动物的捕食、细菌和真菌的分解等因素影响,测定结果会出现一定的误差。

5.2 遥感测定法

初级生产力与光合色素具有一定的比例关系,而光合色素又有很好的光学特性,因此可以通过卫星遥感,推测珊瑚礁的光合能力。

Karen E. Joyce 和 Stuart R. Phinn^[56]对大堡礁南部 Heron 岛的光反射、叶绿素含量和光合作用进行了测试,建立了生物-光学模型,为初级生产力的遥感测量提供了依据。

此法正在探索之中,虽然目前精度较差,但由于它具有大范围、快速度测得初级生产力的优点而具有很大发展前景。

5.3 叶绿素同化指数法

同化指数是指单位叶绿素 a(Chl a)在单位时间内合成的有机碳量,其单位为 mgC/(mg Chl a · h)。在一定条件下,植物细胞内叶绿素含量和光合作用产量之间存在一定的相关性,所以根据叶绿素 a(Chl a)含量和同化指数可计算初级生产力。

此法的优点是,在同一海区调查时不必每个测站都采用 ¹⁴C 示踪法,而是取几个有代表性的站位用 ¹⁴C 示踪法测得同化指数,其余站位只测叶绿素含量,即可估算各站位的初级生产力。当然,此法也有一定缺陷,因为同化指数受到多方面因素影响,如藻类的适应性、营养盐含量、光照状况、温度等。吴成业等^[57]对南沙群岛珊瑚礁泻湖及附近海区春季初级生产力研究还发现,泻湖中浮游植物叶绿素含量与同化指数之间的相关性很差,没有一定规律性。所以这种方法引起了争论。

5.4 黑白瓶法

T. Gaarder 和 H. H. Gran^[58]首先将这一方法用于海洋生态系统初级生产力的研究。总初级生产力=白瓶氧气改变所对应的有机物量+黑瓶氧气减少所对应的有机物量。Sournia^[38]通过假设得出,NT=TP-DR,GP=TP+2DR(NT 为净初级生产力;TP 为白瓶现存初级生产力;DR 为黑瓶消耗的生产力;GP 为总初级生产力)。这些假设和实验操作时都会引起误差^[59],因此,这种方法需要采取一些校正措施。

其它方法如测定底栖植物生产力的钟罩法、大型海藻和海草的生物量法等等。

6 珊瑚礁生态系统新生产力的测定方法

6.1 ¹⁵N 示踪法

该法是由 Dugdale 等^[46]建立的,首先用 ¹⁵N[如 K ¹⁵NO₃ 和 (¹⁵NH₄)₂SO₄]示踪技术测定初级生产者对新 N 源和再生 N 源的吸收率,以新 N 吸收率与总可利用 N 吸收率求得 f 比,再由 f 比乘以初级生产力即为新生产力;或者只测新 N 吸收率,然后再按照 Redfield 比值求得以碳表示的新生产力。

但 ¹⁵N 示踪法有很多缺陷^[60,61],并且 Redfield 比值也很有争议^[62,63]。基于碳氮循环的复杂性,也有科学家提出以磷的含量来估测新生产力,这种方法主要考虑磷的循环与水平输入量^[64,65],但这种方法弊端更多,难以令人满意。不管怎样,至今还是常常采用 ¹⁵N 示踪法测定新生产力,但对误差采取了补救措施^[66]。

6.2 ²³⁴Th / ²³⁸U 不平衡法

²³⁴Th 是由 ²³⁸U 衰变产生的。由于 ²³⁴Th 具有很强的颗粒吸收活性,因而在海水中的实际溶解度比由 ²³⁸U 衰变推算的结果小。颗粒越多在真光层滞留时间越短。如果 ²³⁴Th 吸附的所有颗粒都是本海区所产生的有机颗粒,则可用 ²³⁴Th 的滞留时间和颗

粒有机物的含量来推算该海区的新生产力。该法不仅可测物质通量,还可测定过程速率。但由于有机颗粒在下沉过程存在分解作用影响 ^{234}Th 沉积速率时就会增大误差,并且该法也不适用于颗粒来源复杂的海区^[67]。

6.3 遥感测定法

此法是利用卫星遥感间接测定新生产力。对于某些海区,如果已知有代表性的 f 比,即可通过卫星遥感叶绿素资料与初级生产力的关系实现对新生产力的估计。还有利用已建立的水团温度与 NO_3^- 含量的关系,从遥感水温图象估计 NO_3^- (新 N) 供给量,进而推算新生产力。

6.4 其它方法

沉积物捕获器法、物质通量模型法、 f 比推算法、 $^3\text{He}/^3\text{H}$ 分布模型法、 $^3\text{H}/^{228}\text{Ra}$ 分布模型法、 $^{228}\text{Ra}/\text{NO}_3^-$ 收支平衡法等方法。

由于现有测定新生产力的方法各有优缺点,因此在实际工作中一般同时采用几种方法,将各种结果进行比较和互校,以提高测量值的准确性。Murray 等^[68]运用 ^{15}N 示踪法、沉积物捕集器法和 $^{234}\text{Th}/^{238}\text{U}$ 不平衡法等,计算了赤道太平洋的新生产力和 f 比。这些方法在海洋的应用基本上没有涉及珊瑚礁生态系统,当然在研究珊瑚礁生态系统时可以借用这些方法。

7 珊瑚礁生态系统初级生产力研究现状与展望

在大的国际计划中,与海洋相关的 JGOFS (Joint Global Ocean Flux Study, 全球海洋通量联合研究) 和 GOEZO (Global Ocean Euphotic Zone Study, 全球海洋真光层研究)^[69] 均将海洋的碳循环放在首位,其中初级生产力的研究尤为重要。

珊瑚礁生态系统初级生产力研究,早期(1949~1955 年)基本上是定性方面,后来 Odum 和 Odum^[39]促进了定量分析,发现底栖植物的初级生产力远远高于浮游藻类。直到 1964 年, Hedley^[70]发现以前的研究忽略了一个非常重要的方面-共生藻,因为它的生产力很高。近年来,珊瑚礁生态系统初级生产力的动力学研究已经成为热点。从 20 世纪 50 年代至今,国际上对珊瑚礁生态系统初级生产力的研究很多;而在我国,研究很少,只有零星报道,如黄良民等^[71]和吴成业等^[57]对南沙群岛的泻湖初级生产力进行了一些研究。

尽管目前对珊瑚礁初级生产力的研究很多,但是还很片面:(1)研究方法本身的缺陷。如前面所讲的各种方法都有不足之处,因此采用这些方法所测定的结果就有误差;(2)观测对象的局限。在对珊瑚礁初级生产力进行测定时,往往只测定了某一特定类群——某种植物、浮游植物、底栖植物、共生藻或自养细菌等,还很少有研究人员同时测定一个生态系统内所有初级生产者的生产力,并且测定的时期又没有贯穿全年(初级生产力的季节变化很大),这样所得的结果就会与实际相差较大。针对这些问题,已经有人在探索采用遥感法^[72]和现场微感应器法^[73],以便能对珊瑚礁生态系统初级生产力进行全天候和全范围的监测——这是很有前途的方向。

珊瑚礁生态系统的初级生产力研究展望:(1)初级生产力的动力学研究。主要研究营养盐、光照、温度、射线、水流等因素对初级生产力的影响机理,特别是这些因素的综合影响效应。珊瑚礁生态系统具有很高的初级生产力已经无可置疑,探索这种高生产力的机理更是刻不容缓。只要我们找到了其中的奥秘,就可以像 Martin^[74]那样,在广漠的海洋实施生态工程,提高大洋的初级生产力,为人类服务。(2)珊瑚礁生态系统初级生产力对全球环境变化的响应研究^[54,75]。(3)珊瑚礁初级生产力的流向(fate)研究^[76]。(4)利用新仪器(如流式细胞仪等)和新方法对珊瑚礁生态系统的初级生产力进行更详细的研究。

珊瑚礁生态系统新生产力研究很少,并且还存在一个突出的问题——采用不同的方法得出的结果不尽相同,有时相差很大。可能是由于:(1)珊瑚礁生态系统 N 循环速度快、过程复杂。(2)底栖植物的新生产力极高却又很难测定。(3)现有的测定方法本身产生的误差太大。未来的研究可能集中在以下几个方面:(1)较准确的新生产力测定方法。(2)极高的新生产力形成机理和人类对新生产力的调控潜力。

References:

- [1] Fredrik Moberg, and Carl Folke, Ecological goods and services of coral Reef ecosystems. *Ecological Economics*, 1999, **29**:215~233.
- [2] Paulay G. Diversity and distribution of reef organisms. In: Birkeland, C. Ed. *Life and Death of Coral Reefs*. Chapman and Hall, New York, 1997. 298~345.
- [3] Sorokin YI. Coral Reef Ecology. *Ecological Studies* 102. Springer Verlag, Berlin, 1993. 4~28.
- [4] Howard L S, Brown B E. Heavy metals and reef corals. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 1984, **22**:195~210.
- [5] de Villiers S, Nelson B K, Chivas A R. Biological control on Sr/Ca and $\delta^{18}\text{O}$ reconstructions of sea surface temperatures. *Science*, 1995, **269**:1247~1249.
- [6] Swart P K, Dodge R E. Climate records in coral skeletons. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.*, 1997, **2**:1695~1696.
- [7] Nie B F. Sea-level changes of the south China sea in the past 5 000 years. *Quaternary Sciences*, 1996, **1**:80~87.
- [8] Zhao H T. Development of organic reef study in China. *Quaternary Sciences*, 1996, **3**:253~262.
- [9] Ma Z H. Coral reef in the world. *Marine Information*, 1994, **10**:28~30.
- [10] Zou R L. *Fauna Sinica-Hermapyric coral*. Science Press, 2001. 3~4.
- [11] Spalding M D, Grenfell A M. New estimates of global and regional coral reef areas. *Coral Reefs*, 1997, **16**:225~230.

- [12] Copper P. Ancient reef ecosystem expansion and collapse. *Coral Reefs*, 1994, **13**:3~11.
- [13] McAllister D E. What is the status of the world's coral reef fishes? *Sea Wind*, 1991, **5**:14~18.
- [14] Smith SV. Coral reef area and the contributions of reefs to processes and resources of the world's oceans. *Nature*, 1978, **273**:225~226.
- [15] Salvat B. Coral reefs—a challenging ecosystem for human societies. *Global Environ. Change*, 1992, **2**:12~18.
- [16] Jennings S, Polunin N V C. Impacts of fishing on tropical reef eco-systems. *Ambio*, 1996, **25**(1):44~49.
- [17] Webb KL, DuPaul WD, Wiebe W, *et al.* Enewetak (Enewetok)atoll: aspects of the nitrogen cycle on a coral reef. *Limnol. Oceanogr.* 1975, **20**:198~210.
- [18] Andrew J, Gentien P. Upwelling as a source of nutrients for the Great Barrier Reef ecosystems; a solution to Darwin's question? *Mar Ecol Progr Ser.*, 1982, **8**:247~269.
- [19] Rougerie F, Wauthy B. Le concept d'endo-upwelling dans le fonctionnement des atolls-oasis. *Oceanol Acta*, 1986, **9**:133~148.
- [20] Smith SV. Mass balance in coral reef-dominated areas. In: Jansson BO ed. *Lecture notes on coastal and estuarine studies*. Springer, Berlin Heidelberg New York, 1988. 209~226.
- [21] Marsh JA Jr. Reef processes: energy and material flux. In: Devaney DM, Reese ES, Burch BL, *et al.* *The natural history of Enewetak atoll. The ecosystem, environments, biotas, and processes*. US Department of Energy, Office of Scientific and Technical Information, Oak Ridge, 1987. 159~180.
- [22] Crossland C J, Hatcher B G, Smith S V. Role of coral reefs in global ocean production. *Coral Reefs*, 1991, **10**:55~64.
- [23] Shen G Y, Shi B Z. *Marine Ecology*. Beijing: Science Press, 2002. 189~230.
- [24] Shashar N, Feldstein T, Cohen Y, *et al.* Nitrogen fixation (acetylene reduction) on a coral reef. *Coral Reefs*, 1994, **13**:171~174.
- [25] Gattuso J P, Reynaud-Vaganay S, Furla P, *et al.* Calcification does not stimulate photosynthesis in the zooxanthellate scleractinian coral *Stylophora pistillata*. *Limnol Oceanogr*, 2000, **45**:246~250.
- [26] Gladstone W, Tawfiq N, Nasr D, *et al.* Sustainable use of renewable resources and conservation in the Red Sea and Gulf of Aden: issues, needs and strategic action. *Ocean & Coastal Management*, 1999, **42**(8):671~697.
- [27] Group of CAS for Nansha Area Multi-research. *Multi-research reports of Nansha Islands and their adjacent sea areas* I. Beijing: Science Press, 1989. 93~99.
- [28] Clinton J Dawes. *Marine Botany*. John Wiley & Sons, INC., 1997. 253~278.
- [29] Adjeroud M, Andréfouët S, Payri C. Mass mortality of Macrobenthic communities in the lagoon of Hikueru atoll (French Polynesia). *Coral Reefs*, 2001, **19**:287~291.
- [30] Zhong J L, Chen X S, Zhang Q M, *et al.* *Geomorphology research of coral reef of Nansha Islands*. Beijing: Science Press, 1996. 17~18.
- [31] Gerald J Bakus. *Coral Reef Ecosystems*. A. A. Balkema/Rotterdam, 1994. 44~111.
- [32] Kinsey DW. Metabolism, calcification and carbon production I. System level studies. *Proc 5th Int Coral Reef Congr.*, 1985. **4**:505~526.
- [33] Mohammed Rasheed, Christian Wild, Ulrich Franke, *et al.* Benthic photosynthesis and oxygen consumption in permeable carbonate sediments at Heron Island, Great Barrier Reef, Australia. *Estuarine. Coastal and Shelf Science*. 2004, **59**(1):139~150.
- [34] Marlin J Atkinson, and Richard W Grigg. Model of a Coral Reef Ecosystem II. Gross and Net Benthic Primary Production at French Frigate Shoals, Hawaii. *Coral Reefs*, 1984, **3**:13~22.
- [35] Kinsey DW. *Carbon turnover and accumulation by coral reefs*. PhD. dissertation, University of Hawaii, Honolulu, 1979.
- [36] Littler M M, Littler D S, Taylor P R. Evolutionary strategies in a tropical barrier reef system: Functional-form groups of marine macroalgae. *J. Phycol.*, 1983, **19**:229~237.
- [37] Adey W H, Goertemiller T. Coral reef algal turfs: Master producers in nutrient poor seas. *Phycologia*, 1987, **26**:374~386.
- [38] Sournia A. Primary production of sands in the lagoon of an Atoll and the role of foraminiferan symbionts. *Mar biol.*, 1976, **37**:29~32.
- [39] Odum H T, Odum E P. Trophic structure and productivity of windward coral reef community of Eniwetod Atoll. *Ecol. Monogr.*, 1955, **25**:291~310.
- [40] Kinsey DW. The functional role of back-reef and lagoonal systems in the central Great Barrier Reef. *Proc 5th Int Coral Reef Symp.*, 1985, **5**:296~300.
- [41] Ricard M, Delesalle B. Phytoplankton and primary production of the Scilly lagoon waters. *Proc. 4th Int. Coral. Reef. Symp.*, 1982, **1**:425~429.
- [42] Miles J, Furnas, Alan W, Mitchell, Malvern Gilmartin, *et al.* Phytoplankton biomass and primary production in semi-enclosed reef lagoons of the central Great Barrier Reef, Australia. *Coral. Reefs*, 1990, **9**:1~10.
- [43] Clive R. Wilkinson, Net Primary Productivity in Coral Reef Sponges. *Science*, 1983, **219**:410~412.
- [44] Dawes C J. *Marine Botany*. John Wiley & Sons, INC, 1997. 236~301.
- [45] Whittaker R H. *Communities and ecosystems*. Macmillan. New York, 1975. 129~164.
- [46] Dugdale R C, Goering J J. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. Oceanogr.*, 1967, **12**:196~206.
- [47] Charpy L. Phosphorus supply for atoll biological productivity. *Coral Reef*, 2001, **20**(4):357~360.
- [48] Tait V. *Elements of Marine Ecology*. Butterworths Scientific Ltd, 1981. 73~139.
- [49] Alastair R H, Daniel C A, Mark J A. Honduras: Caribbean coast. *Marine Pollution Bulletin*, 2001, **42**(12):1221~1235.
- [50] John M, Pandolfi, Roger H, *et al.* Global Trajectories of the Long-Term Decline of Coral Reef Ecosystems. *Science*, 2003, **301**(15 Aug):955~958.

- [51] Berkelmans R and Oliver J K. Large-scale bleaching of corals on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 1999, **18**(1):55~60.
- [52] Coles S L and Faclallah Y H. Reef coral survival and mortality at low temperatures in the Arabian Gulf: new species-specific lower temperature limits. *Coral Reefs*, 1991, **9**(4):231~237.
- [53] Charles R C Sheppard. Predicted recurrences of mass coral mortality in the Indian Ocean. *Nature*, 2003, **425**(18 Sep):294~297.
- [54] Nordemar I, Nyström M and Dizon R. Effects of elevated seawater temperature and nitrate enrichment on the branching coral *Porites cylindrica* in the absence of particulate food. *Marine Biology*, 2003, **142**:669~677.
- [55] Moriarty D J W, Pollard P C, Hunt W G, *et al.* Productivity of bacteria and microalgae and the effect of grazing by holothurians in sediments on a coral reef flat. *Mar Biol.*, 1985, **85**:293~300.
- [56] Karen E, Joyce and Stuart R Phinn. Hyperspectral analysis of chlorophyll content and photo-synthetic capacity of coral reef substrates. *Limnol Oceanogr*, 2003, **48**:489~496.
- [57] Wu C Y, Zhang J L, Huang L M. Primary productivity in some coral reef lagoons and their adjacent sea areas of Nansha Islands in spring. *Journal of Tropical Oceanography*, 2001, **20** (3):59~67.
- [58] Gaarder T, and Gran H. Investigation of the production of plankton in the Oslo Fjord. *Rapp. Cons. Explor. Mer.*, 1927, **42**:1~48.
- [59] Bougis P. *Marine Plankton Ecology*. North-Holland Publishing Company. Amsterdam-Oxford., 1976. 124~126.
- [60] Jorge E Corredor, and Clive R Wilkinson. Nitrate release by Caribbean reef sponges. *Limnol. Oceanogr.*, 1988, **33**:114~120.
- [61] Bell P R F, Elmetri I, and Uwins P. Nitrogen fixation by *Trichodesmium* spp. in the Central and Northern Great Barrier Reef Lagoon: Relative importance of the fixed-nitrogen load. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1999, **186**:119~126.
- [62] Atkinson M J, Smith S V. C : N : P ratios of benthic marine plants. *Limnol. Oceanogr.*, 1983, **28**:568~574.
- [63] Wang B D, Chen A P, Liu F. Study on Redfield Ratios in the world ocean. *Advances in Marine Science*, 2003, **21**(2):232~235.
- [64] Smith SV. Phosphorus versus nitrogen limitation in the marine environment. *Limnol. Oceanogr*, 1984, **29**:1149~1160.
- [65] Hatcher BG. Coral reef ecosystem: how much greater is the whole than the sum of the parts? *Pro 8th Int. Coral. Reef Symp.* Panama, 1997, **1**:43~56.
- [66] Jiao N Z. The application of ^{15}N method and its limits in the research of marine biology. *Marine Sciences*, 1993, **1**:25~29.
- [67] Chen F Z, Huang Y P, Chen M. Application of vertically integrated sampling approach to studying new production via ^{234}Th - ^{238}U disequilibria. *Acta Oceanologica Sinica*, 1999, **21** (6):40~46.
- [68] James W, Murray, Jan N Downs, *et al.* Nutrient assimilation, export production and ^{234}Th scavenging in the eastern equatorial Pacific. Deep Sea Research Part A. *Oceanographic Research Papers.*, 1989, **36** (10):1471~1489.
- [69] Knauer G A. New production at the VERTEX time-series site. *Deep-Sea Res.*, 1990, **37**(7A): 1121~1134.
- [70] Hedley R H. The biology of foraminifera. *Int. Rev. Gen. Exp. Zool.*, 1964, **1**:1~45.
- [71] Huang L M, Wang H K, Chen Q C. A study on primary productivity in some coral reef lagoons of Nansha Islands. In: *A study on ecological processes of Nansha Islands sea area I*. Beijing: Science Press, 1997. 102~113.
- [72] Peter J, Mumby, William Skirving, *et al.* Remote sensing of coral reefs and their physical environment. *Marine Pollution Bulletin*, 2004, **48** (3~4):219~228.
- [73] Larkum A W D, Koch E M W, Kühl M. Diffusive boundary layers and photosynthesis of the epilithic algal community of coral reefs, *Marine Biology*, 2003, **142**(6):1073~1082.
- [74] Martin H John, Michael Gordon R, Steve E Fitzwater. The case for iron, *Limnol. Oceanogr.*, 1991, **36**:1793~1802.
- [75] Nicolas Leclercq, Jean-Pierre Gattuso. Primary production, respiration, and calcification of a coral reef mesocosm under increased CO_2 partial pressure, *Limnol. Oceanogr.*, 2002, **47**(2):558~564.
- [76] Just Cebrian. Variability and control of carbon consumption, export, and accumulation in marine communities, *Limnol. Oceanogr.*, 2002, **47** (1):11~22.

参考文献:

- [7] 聂宝符. 五千年来南海海平面变化的研究. 第四纪研究, 1996, **1**:80~87.
- [8] 赵焕庭. 我国生物礁研究的发展. 第四纪研究, 1996, **3**:253~262.
- [9] 马志华. 世界各地的珊瑚礁. 海洋信息. 1994, **10**:28~30.
- [10] 邹仁林. 中国动物志-造礁石珊瑚. 北京:科学出版社, 2001. 1~3.
- [23] 沈国英, 施并章. 海洋生态学. 北京:科学出版社, 2002. 189~230.
- [27] 中国科学院南沙综合科学考察队. 南沙群岛及其邻近海区综合调查报告(一). 北京:科学出版社, 1989. 93~99.
- [30] 钟晋樑, 陈欣树, 张乔民, 等. 南沙群岛珊瑚礁地貌研究. 北京:科学出版社, 1996. 17~18.
- [57] 吴成业, 张建新, 黄良民. 南沙群岛珊瑚礁泻湖及附近海区春季初级生产力. 热带海洋学报. 2001, **20**(3):59~67.
- [63] 王保栋, 陈爱萍, 刘峰. 海洋中 Redfield 比值的研究. 海洋科学进展, 2003, **21**(2):232~235.
- [66] 焦念志. 生物海洋学研究中 ^{15}N 技术的方法与问题. 海洋科学, 1993, **1**:25~29.
- [67] 陈飞舟, 黄奕普, 陈敏. 垂直集成采样法在 ^{234}Th ~ ^{238}U 不平衡研究海洋新生产力中的应用. 海洋学报, 1999, **21** (6):40~46.
- [71] 黄良民, 王汉奎, 陈清潮, 等. 南沙群岛一些珊瑚礁泻湖初级生产力的初步研究. 见:南沙群岛海区生态过程研究(一). 北京:科学出版社, 1997. 102~113.