

珊瑚礁白化研究进展

李 淑^{1,2}, 余克服¹

(1. 中国科学院边缘海地质重点实验室, 中国科学院南海海洋研究所, 广州 510301 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要 珊瑚礁白化是由于珊瑚失去体内共生的虫黄藻和(或)共生的虫黄藻失去体内色素而导致五彩缤纷的珊瑚礁变白的生态现象。近年来, 频繁发生的珊瑚礁白化导致了珊瑚礁生态系统严重退化, 并已经影响到全球珊瑚礁生态系统的平衡, 受到了人们的高度重视。研究认为:(1)大范围珊瑚礁白化主要是全球环境变化引起的, 尤其是全球变暖和紫外辐射增强;(2)导致珊瑚礁白化的机制主要在于细胞机制和光抑制机制;(3)珊瑚礁白化后的恢复与白化程度有关, 大范围白化的珊瑚礁完全恢复需要几年到几十年;(4)珊瑚礁白化的后果在于降低珊瑚繁殖能力、减缓珊瑚礁生长、改变礁栖生物的群落结构, 导致大面积珊瑚死亡和改变珊瑚礁生态类型, 如变为海藻型等;(5)与珊瑚共生的 D 系群虫黄藻更适应高温环境, 珊瑚礁有可能通过 D 系群逐渐取代 C 系群的方式适应全球环境变化。

关键词 珊瑚礁白化; 诱发因素; 机制; 恢复; 生态影响

文章编号: 1000-0933 (2007) 05-2059-11 中图分类号: Q178 文献标识码: A

Recent development in coral reef bleaching research

LI Shu^{1,2}, YU Ke-Fu¹

1 CAS Key Laboratory of Marginal Sea Geology, South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China

2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (5) 2059 ~ 2069.

Abstract: Coral reef bleaching, the ecological phenomenon of whitening of reefs, results from the loss of symbiotic zooxanthellae and/or a reduction in photosynthetic pigment concentrations in zooxanthellae residing within the gastrodermal tissues of host animals. Bleaching can be triggered by a variety of environmental factors including extremes of temperature (heat shock and cold shock), ultraviolet radiation, pollution, disease, etc. Although any of these processes may act on a local scale, large-scale bleaching (or mass bleaching) events have generally been linked to elevated sea surface temperature (or high irradiance) as a result of recent global warming, accompanied by intensified El Niño-Southern Oscillation (ENSO) events. Mass bleaching events often result in large-scale coral mortality, such as the 1998 widespread bleaching event that led to massive mortality of global reefs. Furthermore, such coral reef bleaching has increased in frequency, intensity, and geographical extent over the past decade. It has been suggested that bleaching will become even more common in the next 30–50 years.

There are two mechanisms that are responsible for coral reef bleaching: one is cellular mechanism, involving a variety

基金项目: 中国科学院创新资助项目 (KZCX2-YW-318); 国家科技部重大研究前期研究专项资助项目 (2002CCA02700); 国家自然科学基金重点资助项目 (40231009)

收稿日期: 2006-03-10; 修订日期: 2006-10-09

作者简介: 李淑 (1980~), 女, 安徽省阜南县人, 博士生, 主要从事珊瑚礁白化研究。E-mail: kefuyu@scsio.ac.cn; lishu04@scsio.ac.cn

Foundation item: This work was financially supported by the Knowledge Innovation Project of Chinese Academy of Sciences (No. KZCX2-YW-318), the Chinese Ministry of Science & Technology Special Scheme (No. 2002CCA02700), and the National Natural Science Foundation of China (No. 40231009)

Received date 2006-03-10; **Accepted date** 2006-10-09

Biography: LI Shu, Ph. D. candidate, mainly engaged in coral reef bleaching. E-mail: kefuyu@scsio.ac.cn; lishu04@scsio.ac.cn

of processes such as degeneration of zooxanthellae *in situ*, apoptosis and necrosis, release of zooxanthellae from gastrodermal tissues and release of algae within host cells; the other is photoinhibition of photosynthesis which involves photodamage to photosystem II (PS II) of the zooxanthellae, with the sequent increase in the production of damaging reactive oxygen species (ROS).

Although bleached coral reefs may recover, their full recovery from a mass bleaching event will take several years to decades. Approximately 40% of the 16% of the world's reefs that were seriously damaged in 1998 are either recovering well or have recovered in 2004, and others are continue to recover, with stronger recovery in well-managed and remote reefs. However, such recovery could be reversed if anthropogenic pressures continue to increase on coral reefs. Coral reef bleaching will have impact on reef ecology in terms of ecological system degradation, coral growth rate reduction, coral community structure change, reef fish community change, as well as reef skeletal structure loss.

There is an adaptive bleaching hypothesis, in which stressed corals first lose their symbionts (bleaching) and then regain a new mix of symbionts that are better suited to the stressed environment. Accordingly, coral reef may survive in further warming environment through adapting to new algal symbionts (such as clade D-Zooxanthellae).

Key Words: coral reef bleaching; trigger factor; mechanism; recovery; ecological impacts

珊瑚礁白化是由于珊瑚失去体内共生的虫黄藻和(或)共生的虫黄藻失去体内色素而导致五彩缤纷的珊瑚礁变白的生态现象。早在 20 世纪 30 年代人们就认识到在环境胁迫下珊瑚会失去大量的虫黄藻而变白,并首次提到白化(bleaching)^[1]。20 世纪 60 年代中期, Goreau T F^[2]报道了由于大量淡水流入导致牙买加浅水珊瑚礁失去大量的虫黄藻而变白死亡,并进一步提出珊瑚白化(coral bleaching)术语。但直到 1983 年 Glynn^[3]再次提出珊瑚礁白化(Coral reef bleaching)后才引起人们的关注,并沿用至今。

据 Glynn^[3]总结报道 20 世纪 80 年代以前珊瑚礁白化事件主要发生在相对小面积或者某一珊瑚礁区,自 20 世纪 80 年代以来才发现大范围珊瑚白化(mass coral bleaching),并导致珊瑚礁生态环境严重退化。到目前为止范围最大、破坏最严重的是 1997~1998 年的全球珊瑚礁白化事件,涉及 42 个国家,摧毁了全球 16% 的珊瑚礁^[5]。其中在印度-太平洋区最为严重,死亡率高达 90% 的珊瑚礁遍及数千平方公里。实际上,有些地区是整个珊瑚礁死亡,如马尔代夫、查戈斯群岛和塞舌尔等。在这次事件中,有报道说已生存 1000 多年的珊瑚遭死亡厄运,帕劳群岛(Palau)等区第 1 次报道出现白化事件。过去这种严重珊瑚白化死亡事件每 10~20a 发生一次,估计未来几十年内将可能与 ENSO 事件频率(3~4a)同步,像 1997~1998 年那次大范围珊瑚礁白化事件将在未来 20a 里频繁发生,再过 30~50a 珊瑚礁白化将在大多数热带海区每年发生 1 次。珊瑚礁白化不仅导致珊瑚死亡和珊瑚礁生态系统严重退化,破坏礁栖生物的生存环境,同时给人类带来巨大损失,据不完全统计,仅 1998 年白化就导致 1999 年旅游损失达 5454 万美元,并危及近 5 亿海岸人民的主要食物和经济来源。

1 珊瑚虫和虫黄藻共生 珊瑚礁发育的最基本生态特征

珊瑚礁白化主要是由于珊瑚失去共生的虫黄藻或虫黄藻失去体内色素引起,因此有必要了解珊瑚的生态条件及其与虫黄藻的关系。珊瑚礁发育对环境要求严格,据 Wells^[6]论述,其环境因素:①深度,造礁珊瑚生活的最大深度是 90m,但是大多数生存不深于 50m,尤其在 20m 以内的珊瑚生长最好;②温度,很少有造礁珊瑚能在低于 15℃ 的环境下生存,大多数生活在水温 18℃ 以上,最适宜生长的温度范围是 25~29℃,36℃ 为最高极限温度;③盐度,造礁珊瑚能承受的盐度范围是 27~40,生长最好的盐度是 36 或接近 36;④光照,造礁珊瑚的生长必须要有充足的阳光;⑤水流,水流是珊瑚生长不可缺少的,一方面它可以确保足够的营养盐及大量的浮游生物和氧,另一方面可以带走沉积物;⑥基底(substratum),珊瑚的浮浪幼体(planula)在坚硬的基底诸如岩床最为有利,也可在其他珊瑚、贝类等基底上固着发育。其中的许多环境要求都与其体内共生的虫黄藻密切相关,如深度、温度、光照、水流等。珊瑚与虫黄藻的共生是珊瑚礁发育的最基本生态特征。

早期的研究者认为与珊瑚共生的虫黄藻属于单一的物种,直至近年来分子生物学的发展,人们才认识到虫黄藻是由许多种类组成的不同物种群体,绝大多数造礁石珊瑚共生虫黄藻属于虫黄裸甲藻属 (*Symbiodinium*)。Trench 和 Rowan 研究认为^[7,8]虫黄藻是一类多样性极其丰富的生物,它可能包括上百种,并且 2~3 种可以同时寄生于同一种无脊椎动物体内^[9,10]。这上百种共生藻的识别通常是以核糖核酸序列或限制酵素图谱多型性 (RFLP) 定出不同的“系群”(clade),可分出 A 到 G 7 个系群。目前,普遍认为^[11,12]有四个系群 (A、B、C 和 D/E 系群)是石珊瑚的共生体,对于 D 和 E 系群的分析目前还有争议,从分子生物学角度它们属于不同的系群,但是系统发生关系分析是同一系群,Chen 等在分析台湾海域珊瑚时将 E 系群归入到 D 系群中,这方面的研究还需要更深入。石珊瑚共生藻的分类研究主要在以下几个方面:据 Rowan 等^[9]研究加勒比海地区的高星珊瑚 (*Montastraea annularis* 和 *M. faveolata*) 时指出其体内共生的虫黄藻有 A、B、C 3 个系群,其中 A 系群和 B 系群主要在浅水珊瑚体内 (高辐射区),C 系群主要在深水珊瑚体内 (低辐射区), (A + B) 系群和 (B + C) 系群主要集中在潮间带区。Toller 等^[12,13]认为含 D 系群虫黄藻是相当耐胁迫的共生体 (stress-tolerant symbiont) 因为和 D 系群虫黄藻共生的珊瑚主要集中在较恶劣的环境里,诸如近岸海域、较浅或较深层海水区,并且与该系群藻共生的珊瑚 (*Oulastrea crispata*) 从热带太平洋到珊瑚礁发育的最高纬度区 (日本附近海域) 都有。最近研究发现我国台湾海域珊瑚内共生体虫黄藻主要是 C 和 D 系群,以 C 系群为主^[12]。

虫黄藻和珊瑚之间为互利共生关系。虫黄藻生活在宿主珊瑚内胚层细胞的液泡 (vacuoles) 里^[7,10]并透过宿主共生体屏障 (barrier) 将其 95% 以上的光合作用产物诸如氨基酸、糖、碳水化合物和小分子肽等提供给宿主无脊椎动物,这些光合作用产物为共生体宿主提供能量和必须的化合物。在宿主得到这些光合产物 (如糖和氨基酸) 的同时虫黄藻也从宿主的代谢产物中得到至关重要的植物营养盐 (如胺、磷酸盐)^[7],如图 1^①。虫黄藻除了含有营养成分诸如蛋白核、细胞核、淀粉等之外,叶绿体占据大部分体积,叶绿体内含有能直接参与光化学反应的反应中心色素叶绿素 a, 及辅助色素,如其他叶绿素、类胡萝卜素和藻胆素等 (图 2)^[14,15]。就是

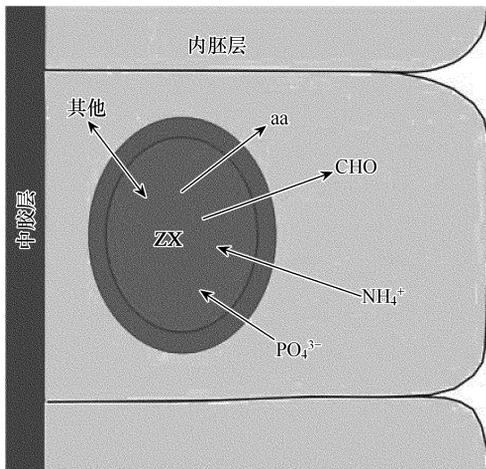


图 1 珊瑚虫黄藻共生模型^①

Fig. 1: Model of the zooxanthellae/coral symbiosis^①

ZX: 虫黄藻 Zooxanthell; CHO: 碳水化合物 Carbohydrates; PO_4^{3-} : 磷酸盐 Phosphate; NH_4^+ : 胺 Ammonium; aa: 氨基酸 Amino acids; 内胚层 Endoderm; 中胚层 Mesoglea

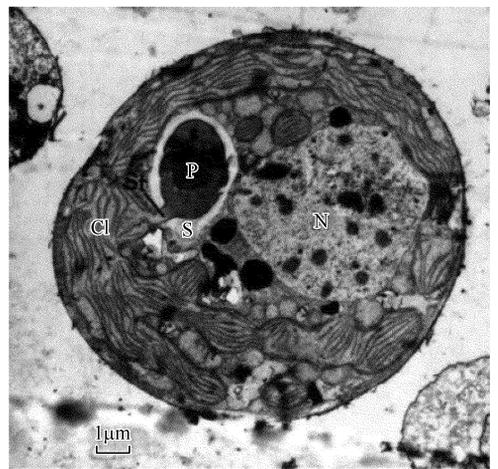


图 2 造礁珊瑚体内的虫黄藻^[15]

Fig. 2 Zooxanthellae from a reef-building coral^[15]

P: 蛋白核 Pyrenoid; N: 细胞核 Nucleus; CL: 叶绿体 Chloroplast; S: 淀粉 Starch

① Tracey Saxby. Coral Bleaching: The Synergistic Effects of Temperature and Photoinhibition. For degree of the Bachelor of Science in Department of Botany the University of Queensland 2000. 1 - 40

因为众多的色素存在,才使得珊瑚呈现五彩缤纷的景象。而珊瑚白化就是指在环境胁迫下珊瑚失去体内共生体虫黄藻和(或)虫黄藻失去体内色素而导致五彩缤纷的珊瑚变白的现象。如 Kleppel, G. S. 等^[6]研究佛罗里达东南部白化事件中的高星珊瑚(*Montastraea*)通过把正常珊瑚中虫黄藻色素含量与白化珊瑚中剩余虫黄藻色素的含量相比较,发现正常珊瑚中叶绿素 C、多甲藻素和黄藻素的含量分别比白化珊瑚高 35、17 和 20 倍。

2 珊瑚礁白化的诱发因素

2.1 温度升高

早在 1931 年 Yonge 和 Nicholls^[1]就提到温度升高胁迫珊瑚失去虫黄藻而发生白化(bleaching)现象,当时只是发生在小范围珊瑚礁区。直到 1993 年 Glynn^[4]将诱发珊瑚礁白化因素分为大尺度(即大面积影响并导致珊瑚礁长期白化死亡)和小尺度(即孤立的、小面积的珊瑚礁白化)以后,人们才更加重视海水表面温度(SST)升高引起的珊瑚礁白化。研究认为与厄尔尼诺南方涛动(ENSO)相关的 SST 升高是导致大范围珊瑚礁白化的主要原因,如 Hoegh-Guldberg, Ove 等^[4]报道自 1979 年以来,大范围珊瑚礁白化和全球厄尔尼诺事件息息相关(图 3)图中 6 个峰值分别是厄尔尼诺最强年份。1997~1998 年 ENSO 造成全球范围内严重珊瑚礁白化事件数量明显增加,而且也是有记录以来最强的一次 ENSO,导致 SST 比夏季最高温度高 1~4℃。

Bronson 等^[7]报道了 1998 年伯里兹城(Belize)珊瑚礁白化,历史上本区的最高温度不超过 29℃,而 1998 年本区 2~10m 深度水域温度超过 30℃,最高达 31.5℃,从 8 月 10 日~11 月 6 日温度一直在 29℃ 以上,最终导致该区石珊瑚严重白化死亡。¹⁴C 年代分析表明这可能是本珊瑚礁区 3000 年来第一次发生白化,提供了高温导致珊瑚礁白化的证据。Lough^[8]分析 1998 年全球 47 个地点珊瑚礁白化与水温的关系,得出白化地点 SST 最高值平均为 30.3℃,变化范围是 28.1~34.9℃。不同区域珊瑚礁白化的温度不同,这主要与不同区域的珊瑚发生白化的温度,也即珊瑚上限温度^[9](upper temperature limit,一定环境下珊瑚生活的最高适应温度)有关,目前,热带海域的珊瑚大部分生活在它们的上限温度边缘(约 1~2℃)。上限温度与珊瑚生活区域环境状况有关^[20],如一贯生活在夏季平均值为 28℃ 的海域的珊瑚生存上限温度比生活在夏季平均值为 31℃ 海区的珊瑚的上限温度低。对于不同物种,上限温度也不完全相同,同一珊瑚物种上限温度是通过增加多少绝对温度及该温度下持续的时间确定的。有些学者以 5d 引起 50% 的珊瑚发生白化为标准确定珊瑚上限温度,据此, Berkelmans, R 等^[9]研究大堡礁 Orpheus 岛 3 种珊瑚的上限温度时指出,该区鹿角珊瑚(*Acropora Formosa*)上限温度为 31~32℃,高于本区夏季平均温度(29℃)2~3℃,杯形珊瑚(*Pocillopora damicornis*)和另一种鹿角珊瑚(*Acropora elsey*)在该区的上限温度为 32~33℃,比夏季平均温度高 3~4℃。这些都是印度太平洋区常见且较易白化的珊瑚种。

2.2 紫外线辐射(太阳辐射)

紫外线辐射(UVR),据波长大小可以将 UVR 分为 UV-A(400~320nm)、UV-B(320~280nm)和 UV-C(280~100nm)。其中,UV-A 几乎能全部到达地面,90% 的 UV-B 被臭氧层吸收,到达地面的辐射量有限,UV-C 则全部被臭氧层吸收(即使没有臭氧层,也会因其他气体吸收而不能到达地表)。UV-B 和 UV-A 辐射很容易穿透清澈的海水。研究^[3]表明 UV(300~400nm)辐射在牙买加珊瑚礁水域 25m 深处仍存在,并且在 10m 处仍是表面强度的 20%~25%。冲绳岛近海岸珊瑚礁在 3~4m 深处辐射强度仍达 50% 的表面 UV-B 和 UV-A 值。在海面平静且海水清澈的珊瑚礁区,辐射到达的深度可能会更大。1993 年 Gleason 等^[21]正式提出紫

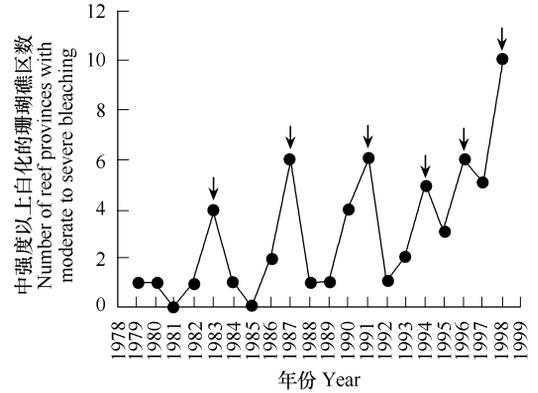


图 3 1979 以来的白化珊瑚礁区数量

Fig. 3 Number of reef provinces bleaching since 1979

箭头指向表示强 ENSO 年 Arrows indicate strong El Niño years; 据 Hoegh-Guldberg, Ove (1999) 有修改 Graph modified from Hoegh-Guldberg, Ove (1999)

外辐射是导致珊瑚礁白化的因素之一,并通过在巴哈马群岛移植高星珊瑚 (*Montastraea annularis*) 到不同水深,发现在 UV 照射下 12m 深度处的珊瑚第 7 天开始有白化征兆,而同一水深和温度 (29.1℃) 条件下无 UV 照射的珊瑚礁没有发生白化,进一步证实 UVR (280~400nm) 是导致珊瑚礁白化的可能性因素之一。

波长越短,光子的能量越强,其对珊瑚体内共生体虫黄藻的破坏作用越强。太阳辐射也可以直接破坏珊瑚内共生体虫黄藻的光化学途径。但有研究^[4]表明与造礁石珊瑚共生的虫黄藻体内含有紫外吸收物质三苯甲咪唑类氨基酸 (MAAs) (mycosporine-like amino acids),可以潜在阻止紫外线对虫黄藻的破坏。虫黄藻体内 MAAs 的含量和珊瑚生长的深度有关,随着深度增加虫黄藻体内的 MAAs 含量减少,但是这种变化和紫外线对珊瑚的破坏程度之间的内在关系尚有待研究。

由于气候和自然条件的限制,有关 UVR 对珊瑚的影响研究也受到一定制约。表现在以下 3 个方面:(1) 臭氧层的破坏对大气中 UVB 水平的影响程度;(2) 全球变暖和热带海区天气条件 (尤其是海洋表面云层覆盖) 对由于臭氧层损耗而导致的 UVB 辐射的影响;(3) 在气候变化和人类活动双重因素作用下,UVR 能到达水下的程度。

2.3 其他因素 (低温、污染、病害等)

导致珊瑚礁白化的其他因素包括低温、污染物、病害、营养盐过高 (过低) 等。

2.3.1 低温

低温导致珊瑚礁白化一般称为冷白化,冷白化主要是由于温度大幅度降低导致珊瑚的大面积死亡。余克服等^[22-23]报道了中全新世大幅度降温导致雷州半岛大面积珊瑚死亡的现象,提供了中全新世高温期珊瑚礁冷白化的证据。Hoegh-Guldberg. O^[24]报道了 2003 年 7 月末在大堡礁南端的 Heron 岛在极低温度 (空气温度到 12℃) 和低潮暴露情况下导致现代鹿角珊瑚严重白化的事件。继续研究^[25]发现白化的珊瑚主要发生在枝头 10cm 内。

2.3.2 化学污染物

如非正当捕鱼使用的氰化物,石油污染等。研究^[26]表明环境中即使含有少量的氰化物也会对珊瑚和它的共生体产生破坏作用。氰化物对珊瑚的这种破坏主要是由于氰化物抑制虫黄藻的光合作用引起^[27]。生态毒理学实验表明润滑油,尤其在油中加入的香料—香豆素极易导致成体珊瑚白化死亡^[28]。

2.3.3 细菌感染

Kushmaro 等^[29]认为导致珊瑚 (*Oculina patagonica*) 白化的原因可能是细菌 *Vibrio* AK-1 的作用,因为,对比实验表明在健康珊瑚体内植入该细菌后 6~8d 后所有的实验珊瑚都白化,温度增加白化加剧,而同一条件下没有植入该细菌的珊瑚无白化迹象。

2.3.4 病害

Cervino 等^[30]研究发现加勒比海地区主要造礁珊瑚高星珊瑚 (*Montastraea* spp.) 受到黄带病 (yellow band disease :YBD) 病原体感染导致虫黄藻密度降低,并且发现叶绿素 a 和叶绿素 c2 含量均减少,据推测这可能是该病原体引起虫黄藻疾病所致,类似的病害还很多。与高温 (高辐射) 引起的珊瑚礁白化相比,以上这些因素导致珊瑚礁白化的频率和规模都要小的多,并且经常与区域性的环境有关,因此,人们最关注的还是高温 (高辐射) 引起的高频率、大范围的珊瑚礁白化。

3 珊瑚礁白化机制

3.1 细胞机制

从细胞角度上分析,珊瑚礁白化主要是虫黄藻的损失。生活在宿主内胚层的虫黄藻,其密度与珊瑚生长环境条件有关,一般随着深度的增加而减少,不同珊瑚物种虫黄藻密度也不同。据 Stimson 等^[31]研究总结虫黄藻密度在 $0.3 \times 10^6 \sim 24 \times 10^6$ cells · cm⁻² 范围内。肉眼可见的珊瑚礁白化一般是虫黄藻密度降低 70%~90% 以上^[32]。近年来研究发现虫黄藻密度降低的可能方式主要有以下几种:

(1) 虫黄藻死亡和原位 (*in situ*) 分解 虫黄藻死亡和原位 (*in situ*) 分解被认为是虫黄藻密度降低的主要

机制^[33];

(2)虫黄藻的胞外分泌^[34] (exocytosis of zooxanthellae) 在温度胁迫下,虫黄藻向宿主细胞顶端移动,其后以个体细胞或者细胞小球 (pellets) 的形式从腔肠动物体内排出;

(3)细胞凋亡 (apoptosis) 和细胞坏死 (necrosis) 细胞凋亡常是单个细胞发生,细胞核浓缩、碎裂、死亡的一种细胞死亡方式。细胞坏死是当外在致损伤因素作用达到一定强度后导致的细胞死亡,它主要以细胞核溶解的方式且成群细胞发生死亡。在珊瑚礁白化中,珊瑚内胚层的虫黄藻可以通过细胞凋零和细胞坏死两种方式降低虫黄藻密度^[35]。

(4)宿主细胞分离 (detachment) 在温度胁迫下,含有虫黄藻的完整内胚层细胞,脱离宿主组织进入水体,并很快分解,最终释放出孤立的虫黄藻^[36]。它是极端高温胁迫下,珊瑚和海葵中虫黄藻损失的主要方式。

3.2 光抑制机制

光是藻类植物进行光合作用的重要能源,虫黄藻的生命活动离不开充足的光照。然而,如果吸收的能量过多,不能及时有效地加以利用或者耗散时,虫黄藻会遭受强光胁迫,引起光合作用能力降低,发生光合作用的光抑制。从功能上讲,光抑制就是光合系统捕获和处理光电子的能力降低。任何不正常胁迫诸如高温、高辐射都能导致光合作用效率降低,虫黄藻的光合作用也不例外。Bhagooli R 等研究^[37, 38]报道了高温导致虫黄藻光合作用的光抑制。光合作用系统电子转移受到阻碍,加上持续吸收激发能可以导致光合作用系统 II (PS II) 上 D1 蛋白损伤^[38]。正常环境条件下,光合作用系统 II (PS II) 经历复杂的 PS II 上 D1 蛋白的损伤、降解和修复平衡循环。在环境胁迫下,一旦这种损伤速率大于修复速率,平衡循环受到破坏,就会发生光合作用的光抑制。目前,有关虫黄藻的光抑制引起的珊瑚白化主要是在环境胁迫 (诸如高温、高辐射等) 下,虫黄藻光合作用系统电子转移受到阻碍和虫黄藻 PS II 反应中心上 D₁ 蛋白破坏,及其随之破坏性活性氧物种的增加。

活性氧是化学性质活泼、氧化能力强的含氧物质的总称,包括含氧自由基 (如超氧自由基·O₂) 和含氧非自由基 (如单态氧¹O₂ 和过氧化物 H₂O₂)。在藻类光合作用过程中氧分子主要在光合作用电子转移中产生。分子氧在激发能存在下发生一系列反应生成活性氧,这些活性氧由于极易和生物体内生物分子如色素、酶、Rubisco (绿叶核酮糖羧化酶) 等发生反应而对其有破坏性^[38]。研究^[39]表明单线态氧很容易和含有碳碳双键和杂环的化合物发生反应,如与类胡萝卜素、叶绿素及脂质等反应生成过氧化物。一方面破坏细胞膜功能,导致细胞膜损伤,另一方面叶绿素等一些色素的过氧化反应直接导致色素漂白。实验室研究^[40]发现加入体系中的抗氧化剂能减轻温度升高引起的光合作用的光抑制,这也侧面说明了活性氧对珊瑚的破坏性。但是有关活性氧对珊瑚或虫黄藻的具体作用靶点有待于进一步研究。

4 珊瑚礁白化后的恢复

不同珊瑚物种对白化的抵抗程度不同,一般来讲枝状珊瑚较块状珊瑚易于白化,如枝状的鹿角珊瑚 (*Acropora* spp)、杯形珊瑚 (*Pocillopora*) 等极易白化,蔷薇珊瑚 (*Montipora*)、滨珊瑚 (*Porites*) 和角孔珊瑚 (*Goniopora* spp) 等块状珊瑚相当耐环境胁迫^[41, 42]。2003 年在夏威夷群岛白化的珊瑚主要是蔷薇珊瑚和杯形珊瑚,块状滨珊瑚白化很少^[43]。这可能主要与不同珊瑚物种对环境耐受程度不同有关,另外不同种的枝状珊瑚对白化的抵抗力也不一致。如 1998 年, Bruno 等^[41]调查帕劳群岛 24 个位点 (site) 时发现鹿角珊瑚 *A. echinata* 和 *A. hyacinthus* 在白化中几乎 100% 死亡,而同一属的 *Acroporids corymbose* 没有发现白化迹象。

珊瑚礁白化后,若珊瑚生活环境有所改善,珊瑚礁又可恢复。目前,有关珊瑚礁白化后的恢复研究多集中在与 1997 ~ 1998 年 ENSO 相关的大范围珊瑚礁白化后的恢复问题上。尽管在这些受灾地区可以看到新珊瑚生长,但是完全恢复需要几年到几十年^[44]。据 2004 年珊瑚礁现状评估^[5]认为,1998 年已毁坏的全球 16% 珊瑚礁中约 40% 正在恢复或已经恢复。研究结果表明:

(1)珊瑚礁白化的恢复有 3 种方式,其一是原来已经白化的珊瑚重新获得虫黄藻,重新获得新生,通过这种方式几天就可以恢复;其二是珊瑚白化死亡后,在原珊瑚体上芽殖出新珊瑚;其三是在珊瑚礁区重新获得新

居住珊瑚,通过有性生殖或者附近珊瑚礁中的珊瑚浮浪幼体移居。

(2)人类活动对恢复的影响 在管理好的地区和人类活动较少的偏远海域珊瑚礁恢复较快,受到保护的各个旅游区,旅游和潜水对恢复的影响较小,澳大利亚大堡礁由于人类干扰活动相对较少,白化后的恢复较快,而在人类干扰活动较频繁的加勒比海地区,珊瑚礁恢复比较慢。

(3)动物对恢复的影响 Mc Clanahan 等^[45]研究发现珊瑚礁白化后,诸如棘冠海星 (crown-of-thorns starfish) 等食珊瑚类动物爱吃新移居的珊瑚 (尤其鹿角珊瑚),阻碍了珊瑚礁恢复进程。尤其近几年,许多珊瑚礁区出现棘冠海星爆炸性增殖生长,这给原来已经白化的珊瑚礁雪上加霜,严重影响到整个珊瑚礁恢复进度,如帕劳群岛,苏拉威西岛北部。

5 珊瑚礁白化的生态影响

珊瑚礁是全球最大的生态系统之一,它在维持自身动态平衡的同时,承担着调节海洋环境、提供海岸保护、阻挡沉积物的功能,通过固氮作用进行海洋氮的循环利用,通过生物作用维护 CO_2 和 Ca 的收支平衡,它是种群的栖息地和避难所,调节热带亚热带海洋种群食物链的平衡,它的净初级生产力是人类食物和工业原材料的巨大输出地。然而,珊瑚礁白化却给这个和谐的生态系统带来了灾难。近几年来,有关珊瑚礁白化的生态影响研究主要集中在以下几个方面。

5.1 生态退化

珊瑚礁白化后,大面积珊瑚死亡,造成珊瑚礁生态系统严重退化。例如加勒比海地区珊瑚礁,由于白化造成大量珊瑚死亡,再加上频繁的人类活动干扰,目前该区珊瑚礁生态系统退化达 80%。珊瑚白化后,海藻大量生长,一方面占据了珊瑚的固着体,另一方面藻类覆盖在珊瑚上造成珊瑚窒息死亡。研究^[46]表明当珊瑚礁区的造礁珊瑚较少时,大海藻将大量生长并逐渐成为优势群体,这时珊瑚礁将由海藻型取代珊瑚型。

5.2 珊瑚礁骨骼结构损失

珊瑚礁白化后,其珊瑚骨骼和外层结构易被海浪摧毁,白化事件几年后,发现大量的碎石留在珊瑚礁及其斜坡上,并且这些大量破碎的珊瑚骨骼也不利于新珊瑚生长和固着。珊瑚礁白化破坏珊瑚礁的原有结构,减缓珊瑚礁的生长。初步研究显示这可能是白化事件造成珊瑚礁碳酸钙产率的不平衡 (imbalance) 所致^[47]。

5.3 造礁优势珊瑚种改变

珊瑚礁发生白化后,尽管有恢复功能,但白化后恢复的珊瑚组成和白化前相比有一定的变化。如马尔代夫^[42]1998 年的白化事件导致原来的造礁优势物种——鹿角珊瑚和杯型珊瑚几乎消失殆尽,新定居在死鹿角珊瑚上的主要是菌珊瑚,菌珊瑚属的牡丹珊瑚成为该区的优势种。在菲律宾,1998 年白化前该地区的优势珊瑚物种是丛生盔形珊瑚 (*Galaxea fascicularis*),两年后普查时发现恢复生长的珊瑚中只有少部分是原优势物种,新移居者主要是鹿角珊瑚^[48] (Acroporids)。

5.4 降低珊瑚繁殖能力

Ward S. 等报道白化后发现鹿角珊瑚和蔷薇珊瑚的卵子数量比白化前繁殖卵子数量低^[49]。Makoto Omori 等^[50]研究发现日本冲绳岛鹿角珊瑚 (*Acropora*) 1999 年繁殖能力较 1997 年明显降低,研究表明主要是卵子浓度降低导致。有关原因有待于进一步研究。

5.5 对礁栖生物的影响

珊瑚礁白化不仅破坏了礁栖生物的生存环境,还断绝了一些礁栖生物的食物来源。珊瑚礁白化后,珊瑚礁区生活的鱼群组成较白化前有不同^[51],有些种类鱼丰度严重减少,有些则有增加趋势。研究^[52,53]发现食珊瑚鱼类如蝴蝶鱼等数量明显减少,在日本冲绳岛海域,1998 年珊瑚礁白化事件导致该区鲷鱼 (*Oxymonacanthus longirostris*) 增长和存活率都下降,调查发现白化后该鱼种几乎消失。而在有些地区则发现有相当量的草食性鱼类增加,这可能与海草等植物猛烈增长给这些鱼类提供了更充足的食物有关^[54]。

6 珊瑚礁对全球变化的可能适应

1993 年, Buddemeier 等^[55]首次提出“适应白化假说” (adaptive bleaching hypothesis), 认为环境胁迫下的

珊瑚首先失去共生体虫黄藻(发生白化)然后获得更适应环境的新的共生体,也就是可以通过共生关系重组方式适应环境变化。在此基础上,Baker等^[56]通过移植不同深度珊瑚群,发现移到浅水区的珊瑚发生白化,但死亡率极低、共生藻系群发生改变,而移到深水区的珊瑚没有白化但是死亡率很高,以此,Baker等提出珊瑚发生白化能加快共生体系群发生改变,促进更适应新环境的共生藻取代原共生藻。Hoegh-Guldberg等^[57]认为由于缺少必要的分子研究说明共生藻的改变,所以该实验不能明确地说明珊瑚礁白化促进了新共生体的形成。2004年,Baker等^[58]人研究印度太平洋五个不同珊瑚礁区的珊瑚分布时发现:巴拿马含D系群虫黄藻的珊瑚有增加趋势(从1995年的43%到2001年的63%)经历1998年严重白化的阿拉伯湾,其含D系群的珊瑚(占该区62%)比红海区(1998年没白化区)含D系群珊瑚(占1.5%)明显多;严重白化的肯尼亚含D系群虫黄藻的珊瑚占15%~65%,而无白化的毛里求斯含D系群虫黄藻的珊瑚仅占3%。通过这些比较研究,Baker等进一步提出珊瑚对全球变化的适应响应,认为通过C系群共生藻转换为耐高温的D系群共生藻也许可以保护珊瑚礁,使全球变化下的珊瑚礁免遭灭绝。Rown^[59]使用基因标记,通过光合作用分析和氧流(Oxygen-flux)分析两种方法说明D系群虫黄藻确实是耐高温的,为珊瑚礁可能适应全球变化提供了理论依据。

7 我国珊瑚礁白化的研究现状

根据国际资料统计的我国珊瑚礁占全球珊瑚礁总面积的2.57%^[60],是位居印度尼西亚、澳大利亚、菲律宾、法国、巴布新几内亚、斐济、马尔代夫之后的世界第八位,珊瑚礁资源丰富,但是我们对珊瑚礁的重视程度却相当之低,对于现代珊瑚礁白化现象的监测和研究都明显滞后于国际动态,迄今还没有一篇关于我国现代珊瑚礁白化的发现和报道,但从我们对南沙群岛、海南三亚、雷州半岛等珊瑚礁区的考察经验来看,这并不意味着我国珊瑚礁没有出现白化。王广策等^[61]2004年实验研究了环境变化对珊瑚白化的影响,认为温度升高、溶解氧降低等将加剧珊瑚礁白化。

余克服等^[62]对雷州半岛中全新世珊瑚礁的研究发现,在距今7000~7500a的高温期有过至少9次大面积的珊瑚礁突然死亡现象,当时雷州半岛的珊瑚礁以角孔珊瑚为优势种,长势极好,覆盖度在90%以上,但每隔30~50a一次的低温事件导致了它们短时间内全部死亡,死亡后的恢复时期约为20a,结合现代珊瑚礁白化的生态特征(失去色素、变白、死亡),余克服等认为中全新世雷州半岛珊瑚大面积死亡现象是一种严重的珊瑚礁白化事件,但它是低温引起的,即冷白化(Cold-bleaching),从而最早提出冷白化的概念,也最早提供了历史时期珊瑚礁白化的证据。这也表明现代珊瑚礁白化并不是什么新的生态现象。

余克服等最新的研究^[62]又表明,现代高温导致的珊瑚礁白化也可能不是什么新的生态现象。通过对南沙群岛死亡的大型块状珊瑚开展高精度的年代测定,余克服等发现近200多年来有多次大型块状珊瑚的死亡事件,结合块状珊瑚对高温具有最强的忍耐性以及南沙群岛的区域自然特征(不可能受低温、淡水、人类活动等影响),提出这些块状珊瑚的死亡事件代表了近200多年来多次高温引起的珊瑚礁白化历史,这是目前国际上最早关于历史时期珊瑚礁热白化的研究,也再次证明珊瑚礁白化不是新的生态现象,历史时期早已有之。这些研究为现代珊瑚礁白化及其恢复研究提供历史的借鉴,表明珊瑚礁确实具有白化后恢复的能力,也在一定程度上从历史过程的角度支持了珊瑚礁的“适应白化假说”^[65]。

8 结论

(1) 珊瑚礁白化

由于珊瑚失去体内共生的虫黄藻和(或)共生的虫黄藻失去体内色素而导致五彩缤纷的珊瑚礁变白的生态现象。珊瑚生存的环境如高温、高辐射、低温、高(低)盐度、有毒污染物、病毒、及这些因素共同作用等都能导致珊瑚礁发生白化。目前人们涉及的珊瑚礁白化多指由于全球变暖(高辐射)导致的大范围珊瑚礁白化事件,它以影响面积大、破坏严重为主要特点。有关珊瑚白化的机制研究主要集中在细胞角度上分析虫黄藻损失和光抑制角度上分析活性氧对生物体的破坏上。

(2) 珊瑚礁白化后的恢复

珊瑚礁白化后若其生活环境有所改善,珊瑚礁又可恢复到原来的景象。但从恢复过程来看,完全恢复大范围白化的珊瑚礁需要几年到几十年时间。频繁的人类干扰活动如过度捕捞、旅游等影响恢复进程,此外,一些食珊瑚动物如棘冠海星对白化后恢复也有负面影响。

(3) 珊瑚礁白化的生态和经济影响

珊瑚礁发生白化,不但严重影响珊瑚礁生态系统平衡,还直接导致经济损失。表现在:①导致生态退化,如加勒比海地区珊瑚礁生态退化达 80%;②损失大量珊瑚骨骼,影响珊瑚礁生长和新珊瑚移居;③白化前后造礁优势物种发生改变;④破坏礁栖生物生存环境,改变礁栖生物的组成结构。⑤大范围的珊瑚礁白化死亡,给人类带来巨大的经济损失,直接威胁到近 5 亿海岸和海岛人民的生存问题。

(4) 适应白化假说

认为环境胁迫下的珊瑚通过改变共生体系群,也许可以适应全球变化。特别是通过 C 系群虫黄藻转换为耐高温的 D 系群虫黄藻的方式,保护珊瑚礁免遭灭绝。历史证据表明,7000 多年前就有过珊瑚礁白化事件,珊瑚礁确实具有白化后恢复的能力。

References :

- [1] Yonge C M, Nicholls A G. Studies on the physiology of corals IV. The structure, distribution and physiology of the zooxanthellae. Sci Rep Gr Barrier Reef Exped 1928 - 1929, 1931, 1: 135 - 176.
- [2] Goreau T F. Mass Expulsion of *Zooxanthellae* from Jamaican Reef Communities after Hurricane Flora. Science, 1964, 145: 383 - 386.
- [3] Glynn P W. Extensive 'bleaching' and death of reef corals on the Pacific coast of Panama. Environ. Conserv., 1983, 10: 149 - 154.
- [4] Glynn P W. Coral reef bleaching: ecological perspectives. Coral Reefs, 1993, 12: 1 - 17.
- [5] Wilkinson Clive. Status of Coral Reefs of the World (2004). Townsville, Queensland: Australian Institute of Marine Science Press, 2004. (1): 1 - 316.
- [6] Wells J W. Scleractinia. In: Moore R C ed. Treatise on invertebrate paleontology, Part F, 1956. 328 - 444.
- [7] Trench R K. The Cell Biology of Plant-Animal Symbioses. Ann. Rev. Plant Physiology, 1979, 30: 485 - 531.
- [8] Rowan R, Powers D. Molecular genetic identification of symbiotic dinoflagellates (zooxanthellae). Mar. Ecol. Prog. Ser., 1991, 71: 65 - 73.
- [9] Rowan R, Knowlton N, Baker A, et al. Landscape ecology of algal symbionts creates variation in episodes of bleaching. Nature, 1997, 388: 265 - 269.
- [10] Loh W, Carter D A, Hoegh-Guldberg O. Diversity of Zooxanthellae from Scleractinian Corals of One Tree Island (Great Barrier Reef) Proceedings of Australian Coral Reef Society 75th Annual Conference, 1997, 141 - 150.
- [11] Loh WKW, Loi T, Carter D, Hoegh-Guldberg O. Genetic variability of the symbiotic dinoflagellates from the wide ranging coral species, *Seriatopora hystrix* and *Acropora longicyathus*, in the Indo-West Pacific. Mar Ecol Prog Ser., 2001, 222: 97 - 107.
- [12] Chao L, Chen Allen, Yang Y W, et al. Symbiont diversity in scleractinian corals from tropical reefs and subtropical non-reef communities in Taiwan. Coral Reefs, 2005, 24: 11 - 22.
- [13] Toller W W, Rowan R, Knowlton N. Zooxanthellae of the *Montastraea annularis* species complex: patterns of distribution of four taxa of Symbiodinium of different reefs and across depths. Biol Bull, 2001, 201: 348 - 359.
- [14] Hoegh-Guldberg O. Climate, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. Mar Freshw Res., 1999, 50: 839 - 866.
- [15] Takabayashi M, Carter D A, Ward S, et al. Inter- and intra-specific Variability in Ribosomal DNA sequence in the Internal Transcribed Spacer Regions of Corals. Proceedings of Australian Coral Reef Society 75th Annual Conference, 1997, 237 - 244.
- [16] Kleppel G S, Dodge R E, Reese C J. Changes in pigmentation associated with the bleaching of stony corals. Limnol. Oceanogr., 1989, 34 (7), 1331 - 1335.
- [17] Aronson R B, Precht W F, Macintyre I G, et al. Coral bleach-out in Belize. Nature, 2000, 405: 36.
- [18] Lough J M. 1997 - 1998: Unprecedented thermal stress to coral reefs? Geophysical Research Letters 2000, 27 (23): 3901 - 3904.
- [19] Berkemans R, Wills B L. Seasonal and local spatial patterns in the upper thermal limits of corals on the inshore Central Great Barrier Reef. Coral Reefs, 1999, 18: 219 - 228.
- [20] Fitt W K, Brown B E, Warner M E, et al. Coral bleaching: interpretation of thermal tolerance limits and thermal thresholds in tropical corals. Coral Reefs, 2001, 20: 51 - 65.

- [21] Gleason D F , Wellington G M. Ultraviolet radiation and coral bleaching. *Nature* ,1993 ,365 :836 — 838.
- [22] Yu K F , Liu D S , Shen C D , *et al.* High-frequency climatic oscillations recorded in a Holocene coral reef at Leizhou Peninsula , South China sea. *Sci. China Ser. D-Earth Sci.* ,2002 ,45 :1057 — 1067.
- [23] Yu K F , Zhao J X , Liu D S , *et al.* High-frequency winter cooling and reef coral mortality during the Holocene climatic optimum. *Earth and Planetary Science Letters* ,2004 ,224 :143 — 155.
- [24] Hoegh-Gulderg O , *et al.* Low temperature cause coral bleaching. *Coral Reefs* ,2004 ,23 :444.
- [25] Hoegh-Gulderg O , Rine M , Skirving W , *et al.* Coral bleaching following wintry weather. *Limnol. Oceanogr* ,2005 ,50 (1) :265 — 271.
- [26] Cervino J M , Hayes R L , Honovich M , *et al.* Changes in zooxanthellae density , morphology , and mitotic index in hermatypic corals and anemones exposed to cyanide. *Mar Poll. Bull* ,2003 ,46 :573 — 586.
- [27] Jones R J , Hoegh-Gulderg O. Effects of cyanide on coral photosynthesis : implications for identifying the cause of coral bleaching and for assessing the environmental effects of cyanide fishing. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* ,1999 ,177 :83 — 91.
- [28] Philip M , Andrew P N , Kathryn A B , *et al.* The ecotoxicology of vegetable vegetable versus mineral based lubricating oils 3. Coral fertilization and adult coral. *Environmental Pollution* ,2004 ,129 :183 — 194.
- [29] Kushmaro A , Y Loya , M Fine , E. Rosenberg. Bacterial infection and coral bleaching. *Nature* ,1996 ,380 :396.
- [30] Cervino J M , Hayes R , Goreau T J , Smith G W. Zooxanthellae Regulation in Yellow Blotch/Band and Other Coral Diseases Contrasted with Temperature Related Bleaching : *In Situ* Destruction vs Expulsion. *Symbiosis* ,2004 ,37 :63 — 85.
- [31] Stimson J , Sakai K , Sembali H. Interspecific comparison of the symbiotic relationship in corals with high and low rates of bleaching-induced mortality. *Coral Reefs* ,2002 ,21 :409 — 421.
- [32] Douglas A E. Coral bleaching ——how and why ? *Mar. Poll. Bull* ,2003 ,46 :385 — 392.
- [33] Brown B E , Le TISSIER M D A , Bythell J C. Mechanisms of bleaching deduced from histological studies of reef corals sampled during a natural bleaching event. *Mar Biol.* ,1995 ,122 :655 — 663.
- [34] Steen R G , L Muscatine. Low temperature evokes rapid exocytosis of symbiotic algae by a sea anemone. *Biol. Bull* ,1987 ,172 :246 — 263.
- [35] Dunn S R , Thomason J C , MDA Le Tissier and JC Bythell. Heat stress induces different forms of cell death in sea anemones and their endosymbiotic algae depending on temperature and duration. *Cell Death Differ.* ,2004 ,1 — 10.
- [36] Gates R D , Baghdasarian G , Muscatine L. Temperature stress causes host cell detachment in symbiotic cnidarians : implications for coral bleaching. *Biol. Bull* ,1992 ,182 :324 — 332.
- [37] Bhagooli R , Hidaka M. Photoinhibition ,bleaching susceptibility and mortality in two scleractinian corals , *Platygyra ryukyuensis* and *Stylophora pistillata* , in response to thermal and light stresser. *Comp Biochem. Phys. A.* ,2004 ,137 (3) :547 — 555.
- [38] Lesser M P. Elevated temperatures and ultraviolet radiation cause oxidative stress and inhibit photosyntheses in symbiotic dinoflagellates. *Limnol. Oceanogr* ,1996 ,41 :271 — 283.
- [39] David J Smith , David J Suggett , Neil R Baker. Is photoinhibition of zooxanthellae photosynthesis the primary cause of thermal bleaching in corals ? *Global Change Biology* ,2005 ,11 :1 — 11.
- [40] Lesser M P. Oxidative stress causes coral bleaching during exposure to elevated temperatures. *Coral Reefs* ,1997 ,16 :187 — 192.
- [41] Bruno J F , Siddon C E , Witman J D , Colin P L , *et al.* El Niño related coral bleaching in Palau ,Western Caroline Islands. *Coral Reefs* ,2001 ,20 :127 — 136.
- [42] Loch Karen , Loch Wolfgang , Schuhmacher Helmut , *et al.* Coral Recruitment and Regeneration on a Maldivian Reef 21 Months after the Coral Bleaching Event of 1998. *Mar. Eco.* ,2002 ,23 (3) :219 — 236.
- [43] Aeby G S , Kenyon J C , Maragos J E , *et al.* First record of mass coral bleaching in the Northwestern Hawaiian Islands. *Coral Reefs* ,2003 ,22 :256.
- [44] Spalding M D , Corinna R , Green E P. World atlas of coral reefs. Berkeley and Los Angeles. London University of California Press ,2001.
- [45] Mc Clanahan T R , Maina J , Starger C J , *et al.* Detriments to post-bleaching recovery of corals. *Coral Reefs* ,2005 ,24 :230 — 246.
- [46] McManus J W , Polsenberg J F. Coral-algal phase shifts on coral reefs : ecological and environmental aspects. *Progress in Oceanography* ,2004 ,60 (2-4) :263 — 279.
- [47] Burke C D , McHenry T M , Bischoff W D , *et al.* Cora mortality , recovery and reef degradation at Mexico Rocks Patch Reef Complex , Northern Belize , Central America : 1995 — 1997. *Hydrobiologia* ,2004 ,530 :481 — 487.
- [48] Raymundo L J , Maypa A P. Recovery of the Apo Island Marine Reserve , Philippines , 2 years after the El Niño bleaching event. *Coral reefs* ,2002 ,21 :260 — 261.
- [49] Ward S , Harrison P , Hoegh-Gulberg O. 2002 :Coral bleaching reduces reproduction of scleractinian corals and increases susceptibility to future

stress. In : Kasim Moosa M. K. , Soemodihardjo S. , Nontji A. , *et al.* eds. Proc. 9th Int. Coral Reef Symp. , Bali , Indonesia , 2000. 2 : 1123 — 1128.

- [50] Makoto Omori , Hironobu Fukami , Hisao Kobinata , *et al.* Significant drop of fertilization of *Acropora* corals in 1999 : An after-effect of heavy coral bleaching ? *Limnol Oceanogr* , 2001 , 46 (3) : 704 — 706.
- [51] Booth D J , Beretta G A. Changes in a fish assemblage after a coral bleaching event. *Mar Eco Prog Ser* , 2002 , 245 : 205 — 212.
- [52] Samways M J. Breakdown of butterflyfish (Chaetodontidae) territories associated with the onset of a mass coral bleaching event. *Aquat Conserv.* , 2005 , 15 : 101 — 107.
- [53] Kokita T , Nakazono A. Rapid response of an obligately corallivorous filefish *Oxymonacanthus longirostris* (Monacanthidae) to a mass coral bleaching event. *Coral Reefs* , 2001 , 20 : 155 — 158.
- [54] Lindahl U. , Ohman M C , Schelten C K. The 1997/1998 mass mortality of corals : Effects on fish communities on a Tanzanian coral reef. *Mar Poll Bull* , 2001 , 42 (2) : 127 — 131.
- [55] Buddemeier R W , Fautin D G. Coral bleaching as an adaptive mechanism : a testable hypothesis. *Bioscience* , 1993 , 43 , 320 — 326.
- [56] Baker A C. Reef corals bleach to survive change. *Nature* , 2001 , 411 : 765 — 766.
- [57] Hoegh-Guldberg O , Jones R J , Ward Selina , *et al.* Is coral bleaching really adaptive ? *Nature* , 2002 , 415 : 601 — 602.
- [58] Baker A C , Starger C J , McClanahan T R , *et al.* Corals ' adaptive response to climate change. *Nature* , 2004 , 430 : 741.
- [59] Rowan Rob. Thermal adaptation in reef coral symbionts. *Nature* , 2004 , 430 : 742.
- [60] Zhang Q M , Yu K F , Shi Q , Zhao M X. A review of monitoring , conservation and management of global coral reefs. *Journal of Tropical Oceanography* , 2006 , 25 (2) : 71 — 78.
- [61] Zhu B H , Wang G C , Huang B , *et al.* Effects of temperature , hypoxia , ammonia and nitrate on the bleaching among three coral species. *Chinese Science Bull* , 2004 , 49 (18) : 1923 — 1928
- [62] Yu K F , Zhao J X , Shi Q , *et al.* U-series dating of dead *Porites* corals in the South China Sea : Evidence for episodic coral mortality over the past two centuries. *Quaternary Geochronology* , 2006 , 1 (2) : 129 — 141.

参考文献 :

- [60] 张乔民 余克服 施祺 赵美霞. 全球珊瑚礁监测与管理保护评述. *热带海洋学报* 2006 25 (2) 71 ~ 78.