

珊瑚礁区碳循环研究进展

严宏强^{1,2,*}, 余克服¹, 谭烨辉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: 珊瑚礁是海洋中生产力水平最高的生态系统之一, 其碳循环受到有机碳代谢(光合作用/呼吸作用)和无机碳代谢(钙化/溶解)两大代谢过程的共同作用, 过程十分复杂。珊瑚礁植物的光合作用保证了有机碳的有效补充, 动物摄食及微生物降解等生物过程驱动了珊瑚礁区有机碳高效循环, 只有不超过 7% 的有机碳进入沉积物, 而向大洋区水平输出的有机碳通量变化幅度较大, 主要受到水动力条件的影响。珊瑚礁区碳酸盐沉积(无机碳代谢)是全球碳酸盐库的重要组成部分, 年累积量达到全球 CaCO_3 年累积量的 23% ~ 26%, 是影响大气 CO_2 浓度的重要组成; 珊瑚礁是大气 CO_2 源或汇则取决于净有机生产力与净无机生产力的比值(R_{OI}), 当 $R_{\text{OI}} < 0.6$ 时, 珊瑚礁区是大气 CO_2 的源, 反之, 则是大气 CO_2 的汇。

关键词: 珊瑚礁生态系; 碳循环; 海-气通量; p_{CO_2} ; POC; DOC; PIC

文章编号: 1000-0933(2009)11-6207-09 中图分类号: Q143 文献标识码: A

Recent development in the research of carbon cycle in coral reef ecosystem

YAN Hong-Qiang^{1,2,*}, YU Ke-Fu¹, TAN Ye-Hui¹

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, 2009, 29(11): 6207 ~ 6215.

Abstract: The carbon cycle in coral reefs, one of the most productive ecosystems in the ocean, includes the combination of organic carbon metabolism (photosynthesis/ respiration) and inorganic carbon metabolism (calcification / dissolution). The photosynthesis of plants in coral reefs converts CO_2 into organic carbon, making a useful supplement to organic carbon cycle. Because of the highly efficient organic carbon cycle facilitated by coral reef animals' feeding activities and micro-biological degradation, there are no more than 7% of organic carbon being precipitated into sediment. While the horizontal flux of organic carbon transported into ocean is greatly controlled by hydrodynamic conditions and can vary widely. The carbonate precipitated during inorganic carbon metabolism on coral reefs is an important part of global carbonate reservoir, which contributes 23% — 26% of global CaCO_3 accumulation and affects atmospheric CO_2 concentration. Net organic-to-inorganic carbon production ratio (R_{OI}) is developed as a criterion in reflecting the sink/source behavior of CO_2 on coral reefs. When R_{OI} is less than 0.6, the coral reef is the source of atmospheric CO_2 , otherwise the coral reef acts as a sink of atmospheric CO_2 . The recent work has established the preliminary understanding on the biogeochemical process of coral reef carbon cycle, thus the ongoing research will cover the mechanism of efficient organic carbon cycle of coral reefs, the function of coral reef organisms on carbon cycle, and the response of coral reef carbon cycle to climate change etc.

Key Words: coral reef ecosystem; carbon cycle; air-sea CO_2 exchange; p_{CO_2} ; POC; DOC; PIC

1850 年工业革命以来, 人们大规模的开发利用化石能源, 导致大气中含碳温室气体 CO_2 、 CH_4 的浓度以前

基金项目: 国家 973 计划资助项目(2007CB815905); 国家海洋局海洋公益性资助项目(200705026); 国家科技计划资助项目(2006BAB19B03)

收稿日期: 2008-05-09; 修订日期: 2009-09-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yhq9807@163.com

所未有的速度增加,强烈的影响着全球气候系统,并给人类的生存环境带来了极大的影响^[1~5]。因此,以 CO₂、CH₄ 等为核心的碳元素循环过程的研究逐渐成为各国科学家关注的热点,碳循环的研究已成为四大国际变化研究组织 (IGBP, WCRP, IHDP, DIVERSITAS) 所共同关注的三大科学目标 (碳循环, 食物, 水资源) 之一^[1~5]。

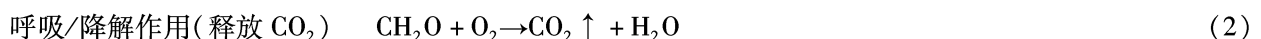
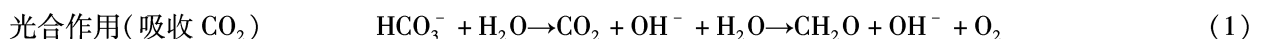
相对于大洋区碳循环的研究,浅海区碳循环被关注的程度要低得多^[6]。珊瑚礁生态系统作为重要的浅海区特色生态系,具有极高的初级生产力和生物多样性,被誉为“海洋中的热带雨林”^[7~9],如珊瑚礁区的经济鱼类占全球海洋渔业资源的 9% ~ 15%^[10];并且,珊瑚礁具有高效、稳定的碳酸盐沉降率,每年的 CaCO₃ 累积沉积量占到全球年 CaCO₃ 沉积量的 23% ~ 26%^[11],在一定程度上缓解了目前大幅上升的大气 CO₂ 浓度。但目前对珊瑚礁生态系碳循环过程了解还非常有限,导致珊瑚礁究竟是大气 CO₂ 的“源 (source)”^[6,12~15] 还是“汇 (sink)”^[11,16,17] 还存在很大争议,这一方面是因为珊瑚礁区地形、地貌、生物多样性和生态分布确实复杂,尤其是礁坪及其突起带的隔离作用使得珊瑚礁区理化环境与珊瑚礁外大洋区开放系统产生较大的区别,使得珊瑚礁区的碳循环过程本身确实错综复杂;另一方面是因为对珊瑚礁碳循环关注和研究的程度相对较低,也使对珊瑚礁碳循环的认识显得复杂。因此,在全球温室气体急剧上升的今天,对珊瑚礁区的碳循环过程的深入研究,及其对气候变化的影响、对人类活动的响应认识,都是当前珊瑚礁生态学、地质学和海洋化学研究的重点内容。

1 珊瑚礁区海-气界面 CO₂ 交换

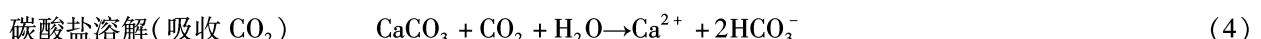
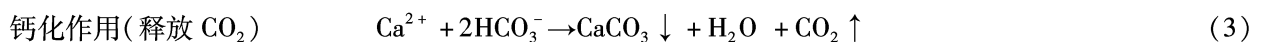
珊瑚礁作为重要的热带-亚热带海域浅海特色生态系统,其碳循环受到光合作用/呼吸作用和钙化/溶解两大生物代谢过程共同调控,目前研究人员对不同海域珊瑚礁区碳循环的调查显示,大多数珊瑚礁区是大气 CO₂ 的源^[6,12~15],也有研究显示珊瑚礁区是大气 CO₂ 的汇^[11,16,17]。

海-气界面 CO₂ 交换的一个重要控制因子就是海-气 CO₂ 分压差, $p_{\text{CO}_{2a}}$ (大气 CO₂ 分压) 在短时间尺度上可看作恒定值,则海区为大气 CO₂ 的源或汇由 $p_{\text{CO}_{2w}}$ (海水 CO₂ 分压) 决定。珊瑚礁区 $p_{\text{CO}_{2w}}$ 主要是以下两个过程^[6,11~13] 共同作用的结果:

有机碳代谢过程



无机碳代谢过程



珊瑚礁区有机碳代谢效率极高, Crossland 等^[18] 估算出其净生产力几乎为 0 (0 ± 0.7) gC m⁻² d⁻¹), 即光合作用固定的 CO₂ 被呼吸/降解作用几乎全部重新释放到水体进入新的循环, 所以钙化作用成为珊瑚礁区海-气 CO₂ 通量的主要的控制因素^[6,12~14]。由 (4) 式可见每产生 1 mol 的 CaCO₃, 就有 1 mol 游离的 CO₂ 产生, 由于海水的缓冲作用, 大约有 Ψ_{mol} (Ψ -释放 CO₂/CaCO₃ 沉淀比值, 当 $p_{\text{CO}_{2w}} = 350 \mu\text{mol mol}^{-1}$, $T = 25^\circ\text{C}$, $S = 35\text{‰}$ 时, $\Psi = 0.6$, 即 0.6 法则^[11~13], 现今大气和海表 p_{CO_2} 条件下 Ψ 已发生变化) CO₂ 释放出来。Ware 等^[12] 通过对珊瑚礁区钙化产率的估测, 进一步推测出全球珊瑚礁区向大气释放的 CO₂ 为 0.02 ~ 0.08 GtC a⁻¹, 约为人类使用化石燃料排放 CO₂ 总量的 0.4% ~ 1.4%。

虽然大多数研究结果表明珊瑚礁区是大气 CO₂ 的源, 但是随着研究人员对不同海域不同类型的珊瑚礁进行调查, 对这一结论提出了质疑。如 Kayanne 等^[16] 对日本 Shiraho 礁的调查表明, 珊瑚礁区可能是大气 CO₂ 的汇而非源; 而 Suzuki 等^[11] 对 Shiraho 礁、Ryukyu 礁、Palau 礁、Majuro 环礁以及 South Male 环礁的比较研究表明, 不同位置、不同类型的珊瑚礁区对大气 CO₂ 的源或汇的作用是不同的。从生态系统种群结构来看, 当珊瑚占优势时, 钙化作用是海水 CO₂ 浓度的控制因素, 一般表现为大气 CO₂ 的净源; 而当大型藻类占优势时, 植物

光合作用较强,生态系统具有较高的净生产力,珊瑚礁区表现为 CO_2 的净汇。Suzuki 等^[11,17,19,20] 通过对海水 p_{CO_2} 与有机及无机碳代谢间的关系进行验证,从群落代谢角度提出了以有机净生产力与无机净生产力比值 (R_{OI}) 作为海水 CO_2 对大气源/汇的判断标准(图 1),当 $R_{\text{OI}} > 0.6$ (Ψ) 时,净有机生产力大于净无机生产力,海水表现为大气 CO_2 的汇,反之,则为大气 CO_2 的源,在实际调查中,这一标准与实测数据有很好的 consistency。

2 珊瑚礁区海水中碳的迁移转化

2.1 珊瑚礁区有机碳的迁移

2.1.1 有机碳垂直通量和分布

海水中有机碳以颗粒有机碳 (particulate organic carbon, POC) 和溶解有机碳 (dissolved organic carbon, DOC) 的形式存在。在珊瑚礁区 POC 主要由细菌、浮游植物、原生动物及浮游动物等生命体和珊瑚分泌物、食物碎屑、粪粒、生物遗体等非生命物质构成。无生命的 POC 物理沉降过程及浮游生物的洄游都构成了有机物的垂直迁移;DOC 主要由珊瑚分泌物及其它生物代谢

过程中产生的溶解态碳、胶体及一些小粒径的颗粒有机物组成。细菌等微生物对 DOC 的吸收转化以及不同水层海水的垂直混合都造成了 DOC 的垂直迁移。在大洋区海水中有机碳由于浮游动物、游泳动物等的摄食以及有机物的氧化降解,其浓度一般会随深度的增加而下降。因珊瑚礁发育在较浅的水域,这就导致珊瑚礁坪区海水中 POC 和 DOC 没有明显的垂直分布差异^[21]。潟湖区海水中有机物主要来源于浮游藻类以及礁坪有机物的水平输入,在对潟湖不同深度海水样品及潟湖砂的分析表明,潟湖区的 POC 浓度随着深度的增加明显下降,宋金明等^[22] 对南沙渚碧礁的调查显示,分布于潟湖的两个站点 POC 进入沉积物前分别有 93.6% 和 95.8% 被消耗,而潟湖砂中有机碳的含量仅为浮游生物体中碳含量的 1%,即有机物在沉降到潟湖底部时基本被摄食或降解掉了。

2.1.2 有机碳的水平输送

珊瑚礁坪区种群丰富,生产力水平远高于礁外大洋区和潟湖,有相当比例的碳由礁坪输出^[23]。Delesalle 等^[9] 通过在 Tiahura 礁潟湖,礁坪和礁外(礁前斜坡)施放沉积物捕捉器 (sediment trap, ST),对收集的沉积物进行碳分析,发现有机碳的分布呈现礁坪 > 潟湖 > 礁外,即由礁坪向潟湖和礁外转移,郑佩如等^[24] 对南沙渚碧礁的调查也得出了类似的结论。Hata 等^[25] 对日本 Shiraho 礁的观测显示,珊瑚礁区向礁外大洋的 DOC 和 POC 通量分别为 $30 \sim 36$ 和 $5 \sim 7 \text{ mmolCm}^{-2} \text{d}^{-1}$ 。珊瑚礁发育在浅水区,水动力是控制礁环境的重要因素^[26]。受水动力变化的影响,有机碳的输出量占净生产力的 1% ~ 47%,变化幅度较大。不同季节随着风向、水流和海浪的变化,海水进出潟湖(即潟湖与大洋间的水流)的量也随之发生变化,由此所产生的水平通量也有较大的差异,即季节差异。而不同地貌的珊瑚礁对水动力条件的反馈也不一样,由图 2^[20] 可见,不同地貌的珊瑚礁对大洋的开放程度不同,水流进出珊瑚礁的通道宽窄程度就有较大的差异,即地貌差异。Crossland 等^[18] 估算出全球珊瑚礁区总的有机碳输出量约为 $15 \times 10^{12} \text{ gCt y}^{-1}$,约占总净生产力的 75%。

2.2 珊瑚礁区海水中无机碳转化过程

珊瑚礁区无机碳的存在形式为 CO_2 、 H_2CO_3 、 HCO_3^- 、 CO_3^{2-} 和 CaCO_3 ,在海水中的分布主要受水温、盐度、酸碱度以及水流的影响。大气中的 CO_2 通过海气交换进入海水,与水结合形成 H_2CO_3 分子,碳酸通过两级电离释放出 H^+ 、 HCO_3^- 和 CO_3^{2-} ,游离的 CO_3^{2-} 与 Ca^{2+} 结合形成 CaCO_3 沉淀(图 3)^[27]。大多数珊瑚礁区是大气

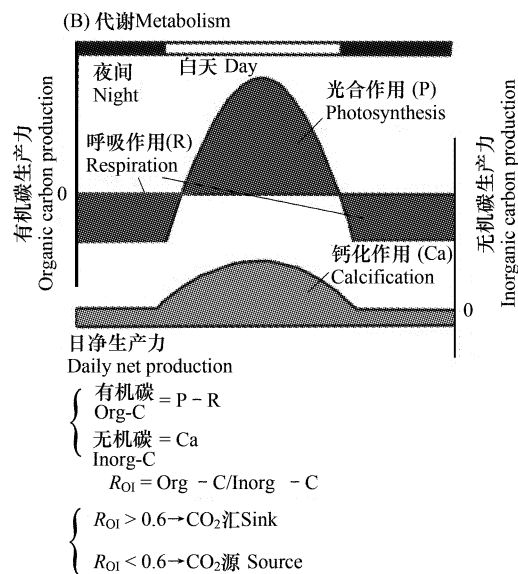
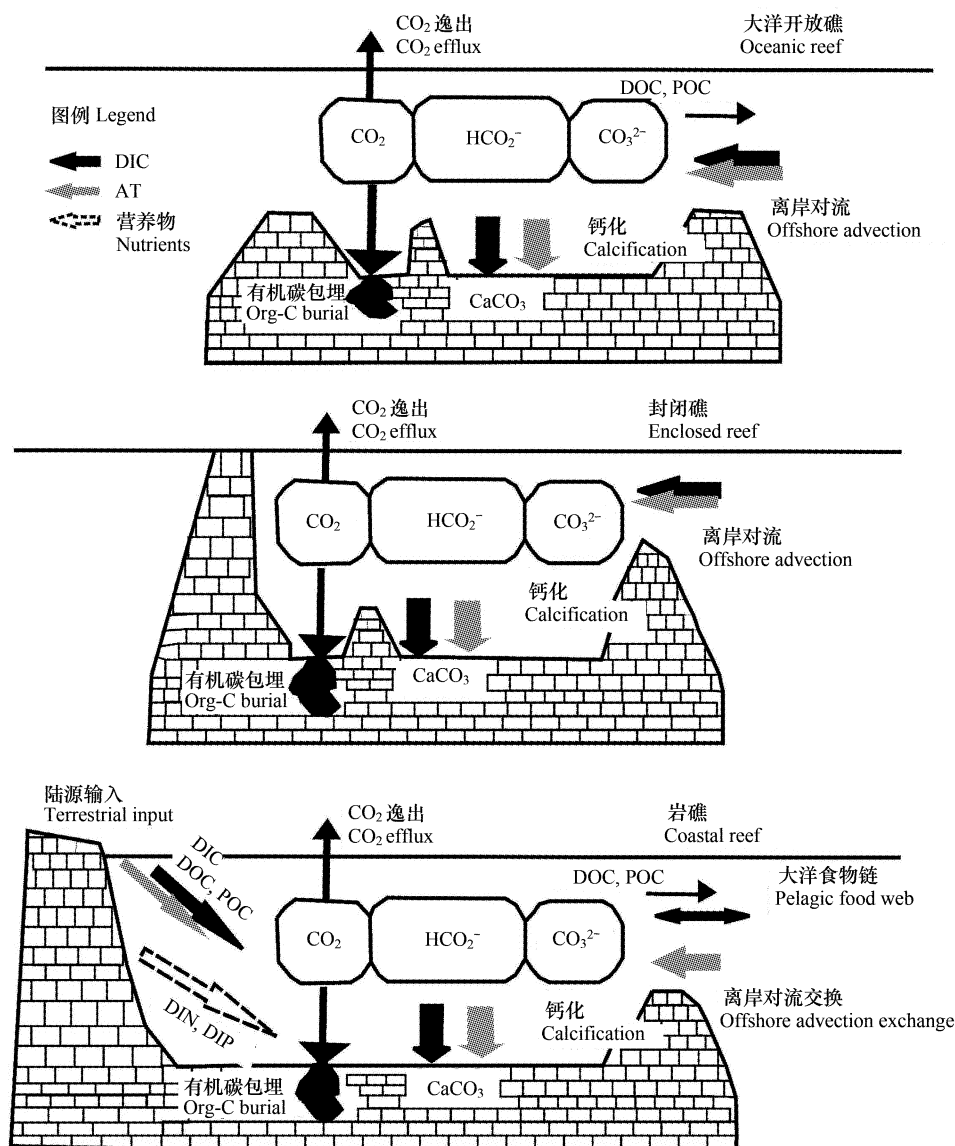


图 1 珊瑚礁每天的代谢过程及其对大气源/汇的判断标准^[10]
Fig. 1 Diurnal metabolism cycles and the criteria for sink/source behavior^[10]

图2 3种典型地貌珊瑚礁的碳循环模型^[20]Fig. 2 Schematics of the mode of carbon cycle corresponding to three characteristic reef morphologies^[20]

CO_2 的源,以稳定的速率沉积 CaCO_3 。珊瑚礁区的碳除了来源于海气交换,还有相当部分来源于礁外海水与生物。珊瑚及造礁藻类对 CaCO_3 生成有很强的促进作用,故 CaCO_3 主要产生在礁坪区,远高于潟湖和礁外大洋区^[28],在水流的作用下,有少量的 CaCO_3 被带出礁坪,带到潟湖或大洋区。 CaCO_3 的沉积不受生物摄食及氧化分解的影响,进入沉积物的 CaCO_3 在水流的扰动下部分再悬浮进入水体,故海底边界层 CaCO_3 浓度较高。在发育稳定的珊瑚礁区,海水中 p_{CO_2} 保持在稳定的水平, CaCO_3 以较稳定的速率沉积,是海洋中重要的碳酸盐沉降区,由于珊瑚礁区的碳酸盐沉积较其它区域的稳定,重新溶解的比例很小,由表1^[11]可见,全球珊瑚礁面积不足浅海碳酸盐产区面积的2.3%,却贡献了浅海区 CaCO_3 产率的32%~43%,约为全球 CaCO_3 产率的7%~15%,而 CaCO_3 年累积量更是达到浅海区年累积量的49%,约为全球年累积量的23%~26%。

3 珊瑚礁区海水-沉积物界面间碳的迁移转化

珊瑚礁是在海水中颗粒物沉积及生物钙化共同作用下堆积而成。由于有机碳在垂直迁移过程中的再矿化和动物摄食、微生物分解作用,只有很少部分的有机碳进入到珊瑚骨骼孔隙或者被 CaCO_3 晶体包埋,形成稳

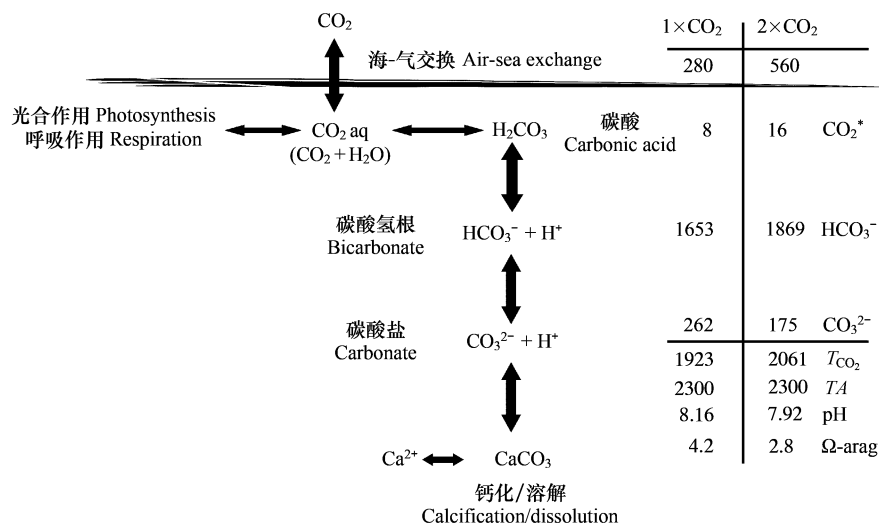


图3 海水中不同形式的无机碳的转化过程^[27]

Fig. 3 Diagram of the equilibrium carbonate system in seawater^[27]

右侧表格显示在 $T = 25/26^\circ\text{C}$, 盐度 = 35, TA (总碱度, Total alkalinity) = $2300 \mu\text{molkg}^{-1}$ 的条件下, 当大气 CO_2 浓度上升到工业化前的 2 倍时海水中各形式无机碳浓度的变化 Table at right shows calculated changes in carbonate chemistry parameters under preindustrial concentrations of atmospheric CO_2 ($280 \mu\text{molmol}^{-1}$) and a doubling ($560 \mu\text{molmol}^{-1}$), assuming temperatures of 25°C and 26°C , respectively, salinity = 35, and $TA = 2300 \mu\text{molkg}^{-1}$

定的结构,可保存数百年^[29],全球珊瑚礁区沉积物中被包埋的有机碳大约为 $3 \times 10^{12} \text{gC a}^{-1}$, 占总净生产力的 15%^[18];而作为重要的碳酸盐产区,全球珊瑚礁区碳酸钙年累积量为 $0.084 \times 10^{15} \text{gC}$, 约占全球碳酸钙年累积量的 23% ~ 26% (表 1^[11])。在海水-沉积物边界层存在溶解、沉积,再悬浮等动态过程,在上覆水及珊瑚礁孔隙水中存在较高浓度的营养盐、DOC 及 POC^[30], 为底栖生物提供了物质基础,大量有机碳在海水-沉积物界面因生物分解而重新进入碳循环,依据珊瑚骨骼中有机碳含量估计海水-沉积物界面有机碳循环效率大于 90%。Kayanne 等^[16]认为,在没有再矿化及生物分解的情况下,珊瑚礁区进入沉积物的有机碳含量约为 6% 左右,但实际上碳酸盐沉积中有机碳的含量不会超过 1%。Goeij 等^[30]分析了荷兰的 Curacao 岛及印尼的 Berau Bay 两地的珊瑚礁孔洞作为 DOC 的汇及对海水-沉积物界面碳循环的重要作用。发现珊瑚礁孔洞水 DOC 浓度较上覆水分别低 $(15.1 \pm 6.0) \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ (Curacao 岛) 和 $(4.0 \pm 2.4) \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ (Berau Bay), 而将孔洞封闭后发现, 30min 间隔孔洞内 DOC 含量下降 $(11 \pm 4) \%$, 初步估算出 Curau 岛珊瑚礁孔洞 DOC 通量为 $(342 \pm 82) \text{mmolCm}^{-2} \text{d}^{-1}$, Berau Bay 的珊瑚礁孔洞 DOC 通量为 $(90 \pm 45) \text{mmolCm}^{-2} \text{d}^{-1}$ 。

表 1 全球不同海区碳酸钙通量估值^[11]

Table 1 Calcium carbonate flux estimates for different oceanic regions^[11]

海区 Oceanic regions	面积 Area (10^{12}m^2)	通量 Flux ($\text{mmolm}^{-2} \text{d}^{-1}$)	生产力 Production (10^{15}gCa^{-1})	累积量 Accumulation (10^{15}gCa^{-1})
浅海区 Neritic				
珊瑚礁 Coral reefs	0.6	41.1	0.108	0.084
碳酸盐陆架 Carbonate shelves	10	0.5 ~ 2.7	0.024 ~ 0.120	0.036
仙掌藻类生物礁岩 Halimeda bioherms	?	82	0.02	0.02
岸/海湾 Bank/Bays	0.8	14	0.048	0.024
非碳酸盐陆架 Non-carbonate sheleves	15	0.7	0.05	0.012
总计 Total			0.25 ~ 0.34	0.17
大陆坡 Slope	32	0.4	0.060	0.048
大洋区 Pelagic	283 ~ 300	0.3 ~ 0.6	0.41 ~ 1.1	0.1 ~ 0.144

4 珊瑚礁区碳循环的影响因素

在适宜的生境下,珊瑚礁在浅水区岩石基底上逐渐发育,发育中的珊瑚礁有两大潜在优势种群:珊瑚或大型藻类。外部环境因素直接影响珊瑚礁区群落结构、生理生态特征等而间接影响珊瑚礁区碳循环。影响珊瑚礁区碳循环的外部环境因素主要分为两个方面:(1)自然环境因素,主要有温度、大气 CO_2 的浓度、陆源物质输入等;(2)人类活动对珊瑚礁的影响,如在珊瑚礁区捕鱼、采集珊瑚礁、向珊瑚礁区排放污水等。目前,自然环境因子对珊瑚礁碳循环影响的研究主要集中在以下几个方面:

(1)温度 珊瑚对海水温度(sea surface temperature: SST)有很高的敏感性^[31],当 $\text{SST} < 28^\circ\text{C}$ 时,珊瑚的钙化作用与光合作用均随 SST 的上升而增强,当 $\text{SST} > 28^\circ\text{C}$ 时,珊瑚的钙化速率与光合效率均下降。温度变化引起的海平面变化也对珊瑚的代谢产生了影响,珊瑚礁发育史显示^[32],间冰期时海平面随温度升高而上升,珊瑚礁 CaCO_3 沉积速率也因为礁体发育环境改善而增快,即温度变化通过调控珊瑚礁的发育速率而影响珊瑚礁的无机碳循环。

(2)大气 p_{CO_2} 上升带来的影响 Vostok 冰芯记录^[32]显示,在过去的 420000a 里,大气 p_{CO_2} 在 180 到 280 ~ 300 μmolmol^{-1} 之间以约 10 万 a 为周期而呈波动变化。但受人类活动的影响,目前大气 p_{CO_2} 已从工业化前的 280 μmolmol^{-1} 上升到现在的 380 μmolmol^{-1} ,远远超过了自然变化的幅度。研究表明,人类活动大量排放的 CO_2 有 30% 被海洋吸收^[33],海水的 pH 也因此下降。大气 CO_2 浓度上升一方面会导致海水 CO_2 浓度随之上升^[34,35],由式(5)可知, CO_3^{2-} 浓度则会随海水 CO_2 浓度上升而下降,因海水中 Ca^{2+} 浓度相对恒定^[36],碳酸盐饱和度 Ω 也将随 CO_3^{2-} 浓度的下降而下降,钙化率也随之下降,碳酸钙再溶解率上升,珊瑚礁的钙化堆积速率下降;另一方面海水酸化使得珊瑚骨骼变脆、易碎^[32,37],尤其是枝状珊瑚,抗风浪能力被削弱,珊瑚礁生长率也相应下降,据 Leclercq 等^[38]估算,到 2065 年大气 CO_2 浓度将达到工业化前 2 倍,即 $p_{\text{CO}_2} = 560 \mu\text{molmol}^{-1}$ ($T = 25/26^\circ\text{C}$, $S = 35$, $TA = 2300 \mu\text{molkg}^{-1}$),海水 pH 将降低到 7.92,珊瑚礁钙化率降幅将高达 21%。Langdon 等^[36]通过构建中型的模拟珊瑚礁生态系,将模拟生态系的大气 p_{CO_2} 由当前的 $(403 \pm 63) \mu\text{mol mol}^{-1}$ 提高到 $(658 \pm 59) \mu\text{mol mol}^{-1}$,群落的钙化率明显下降,而总生产力和呼吸消耗增强,群落的净生产力基本无变化,即对珊瑚礁区有机碳的循环影响极小。

(3)季节变化的影响 光照强度、日照时长、水温、盐度等随着季节变化而变化,这些变化相应地导致珊瑚礁区代谢水平发生改变。Fagan 等^[4]对 Oahu 岛 Kaneohe 湾珊瑚礁的研究表明,在夏、秋季和气候较干燥的月份珊瑚礁区对大气 CO_2 源的作用更强;而冬、春季和较湿润的月份则较弱。随季节而变化的风向、水流以及海浪等控制着珊瑚礁潟湖与外海海水的交换^[26],对珊瑚礁区与外部大洋区的物质交换产生影响。

(4)陆源物质影响 陆源输入一方面导致水体变浑浊,水体透光率降低,影响到群落的光合作用,同时浑浊的水体会对珊瑚的生存造成伤害,甚至导致珊瑚虫窒息,降低了珊瑚在整个生态系统中的作用;另一方面陆源输入对近岸水体化学成分产生巨大影响,在带入大量的无机营养盐以及一些凋落物、碎屑等有机物(POC)的同时,陆源高 CO_2 浓度水体的输入将导致礁区海水 p_{CO_2} 的上升。陆源水体化学组分不同对近岸水域产生的影响也不同,其对岸礁海水 CO_2 分压的影响与输入物中 C:P(总碳/总磷)有关^[39],当 C:P 大于礁区植物体 C:P 时,营养盐上升带来的藻类增殖所消耗掉的 CO_2 量低于陆源输入量,珊瑚礁区海水 CO_2 浓度会上升;反之,则珊瑚礁区海水 CO_2 浓度会下降。初级生产力的上升,也使得沿岸礁区有机物水平上升,有机碳的水平输出通量也随之上升。

环境因素的影响是复杂的,一般都是长期变化的结果。而人类活动对珊瑚礁区的影响是毁灭性的,无论是过度捕捞、采集珊瑚礁,还是向礁区排放污水,都会在短时间内造成珊瑚大量死亡,而适应能力强的藻类会取而代之,珊瑚礁群落结构向藻占优势转化,碳酸盐通量因主要的钙化生物珊瑚死亡而下降,有机碳总量则因藻类大量繁殖而上升,其垂直和水平通量将会增加,珊瑚礁对大气 CO_2 源的作用将因钙化作用下降、群落生产力的上升而逐渐转变为大气 CO_2 的汇。

5 生物在珊瑚礁区碳循环中的作用

珊瑚礁区有很高的生物多样性,构成复杂的食物网,植物光合作用固定的有机碳经过摄食、细菌分解、氧化降解等过程达到高效循环;但是珊瑚礁区碳循环另一个重要的生物过程(钙化/溶解)则导致大量碳以无机碳酸盐的形式沉积而退出碳循环。从沉降颗粒物或沉积物中释放参与再循环的无机碳约占 21% ~ 25%^[22],故珊瑚礁区总碳循环效率较低。

珊瑚礁区主要的初级生产力贡献者包括珊瑚(0.77 ~ 10.2 gCm⁻²d⁻¹)、大型有孔虫-藻共生体(0.57 ~ 3.41 gCm⁻²d⁻¹)、海草(3.0 ~ 16 gCm⁻²d⁻¹)、大型藻类(23 ~ 39.4 gCm⁻²d⁻¹)、底栖藻类(0.9 ~ 12.1 gCm⁻²d⁻¹)、微藻(0.08 ~ 3.7 gCm⁻²d⁻¹)及珊瑚藻(0.8 ~ 2.8 gCm⁻²d⁻¹)等^[40]。在 DIC(dissolved inorganic carbon, 溶解无机碳)充足的情况下,珊瑚礁区钙化速率维持在稳定的水平上,有机碳的代谢成为礁区碳循环的主要过程,生产者的光合作用固碳为有机碳循环提供了物质基础,珊瑚释放的有机物成为礁坪区海水中有有机碳的主要来源^[25,41],与珊瑚共生的虫黄藻分泌 80% ~ 95%^[25]光合固碳产物,珊瑚摄取一部分,剩下大约占光合固碳量 6% ~ 48% 的分泌物被释放到周围水体,成为浮游生物或异养细菌的食物。珊瑚呼吸产生的 CO₂ 一部分成为虫黄藻光合作用的原料,还有一部分成为钙化所需 DIC 的部分来源(占总钙化量的 70% ~ 75%)^[42]。较高的初级生产力支撑起物种丰富的动物群落,动物的摄食及运动过程对礁区的有机碳水平及垂直迁移过程都起到了重要的作用。

珊瑚礁是疏松多孔的结构,孔隙水及上覆水含量丰富的营养盐、DOC 及 POC 为底栖生物提供了物质基础,同时孔隙结构内表面可达礁表面积的 75%^[30],大大增加了底栖微型生物的栖息场所,使得以底栖微藻为基础的底栖生物群落及微生物群落在珊瑚礁区广泛分布。底栖生物的摄食及微生物的分解使沉降到底部的有机碳大部分重新进入碳循环,只有约占总净生产力 15% 的有机碳被包埋进入沉积物。

珊瑚、大型有孔虫-藻共生体是主要的钙化生物,其它钙化生物还包括珊瑚藻、钙化绿藻、棘皮类、有壳类软体动物等。珊瑚钙化作用对珊瑚礁碳酸盐产率的贡献超过 85%,而底栖有孔虫的碳酸盐产率不超过珊瑚礁区碳酸盐总产率的 10%^[40]。共生藻的光合作用不但为宿主(珊瑚或有孔虫)提供充足的能量,同时对宿主的钙化也有促进作用。钙化生物的作用使得珊瑚礁不断堆积,无机碳以 CaCO₃ 的形式退出碳循环,同时也有少量的有机碳在 CaCO₃ 堆积过程中被包埋而退出碳循环。珊瑚藻、绿藻等其它钙化生物对钙化的贡献率虽然较低,但在珊瑚成礁过程中起着粘结和填充作用,在无机碳堆积及包埋有机碳中起着重要的作用。

6 研究展望

珊瑚礁作为发育在热带及部分亚热带海域的具有高生产力水平的生态系统,其有机碳的循环效率很高,其总碳的循环效率主要受钙化作用的影响,基于对珊瑚礁碳酸盐系统的周日观察或连续数日的时间序列观测,得出结论即在周、日等短时间尺度上,珊瑚礁由于净钙化作用导致海水中 CO₂ 的分压上升而表现为大气 CO₂ 的源(Kayanne 等^[16]人在 Shiraho 岸礁的工作表明存在汇的可能),但是从地质年代的长时间尺度看,由于珊瑚礁不断积累 CaCO₃,应是大气 CO₂ 的汇。目前,对珊瑚礁碳循环的研究已从单个礁体的短期研究发展为对不同位置不同类型的礁体进行长期的观测研究,一些新的分析研究手段也被不断的引进,但是,珊瑚礁碳循环的研究还存在很多问题有待解决,未来珊瑚礁碳循环研究的研究重点包括:(1)珊瑚礁发育在营养贫瘠的热带海区,但是其却有较高的初级生产力水平和几乎为 0 的净生产力,其如何维持较高的生产力,其高效的物质循环机制又是什么?(2)加强珊瑚礁生物固碳机理、生物之间的物质转化以及主要的钙化生物对碳酸盐沉积的贡献的研究(3)建立长期的观测机制,尤其是引用一些自动化的测定仪器,以及结合遥感技术的应用等,进行全面、长期、定量化的研究;(4)加大气候事件对珊瑚礁碳循环产生的影响的研究,特别是对全球气候产生较大影响的厄尔尼诺、拉尼娜等现象。进一步了解环境因子的变化对珊瑚群落带来的影响,有助于深入了解珊瑚礁区碳循环的机制。同时,珊瑚礁对大气 CO₂ 浓度上升的响应及变化机制的研究也有待深入,这对珊瑚礁的保护有着极其重要的作用。

References:

- [1] Liu T S. Global changes and sustainability science. *Earth science frontiers*, 2002, 9(1): 1—9.
- [2] Wang K X, Yao M, Xu L J. A focus topic of global change study: carbon cycle. *Journal of Zhejiang University*, 2001, 27(5): 472—478.
- [3] Dai M H, Wei J F, Zhai W D. An overview on the study of carbon biogeochemistry on the South China Sea. *Journal of Xiamen University*, 2001, 40(2): 545—551.
- [4] Sun Y M, Song J M. Advances in biogeochemical process research on marine carbon cycles in China (1998—2002). *Advances in marine science*, 2002, 20(3): 110—118.
- [5] Yin J P, Wang Y S, Xu J R, *et al.* Advances of studies on marine carbon cycle. *Acta ecologica sinica*, 2006, 26(2): 566—575.
- [6] Kawahata H, Suzuki A, Goto K. Coral reef ecosystems as a source of atmospheric CO₂: evidence from P_{CO₂} measurements of surface waters. *Coral reefs*, 1997, 16:261—266.
- [7] Clavier J, Garrigue C. Annual sediment primary production and respiration in a large coral reef lagoon (SW New Caledonia). *Marine ecology progress series*, 1999, 191:79—89.
- [8] Gattuso J P, Pichon M, Delesalle B, *et al.* Carbon fluxes in coral reefs. I. Lagrangian measurement of community metabolism and resulting air-sea CO₂ disequilibrium. *Marine ecology progress series*, 1996, 145: 109—121.
- [9] Delesalle B, Buscail R, Carbonne J, *et al.* Direct measurements of carbon and carbonate export from a coral reef ecosystem (Moorea island, French Polynesia). *Coral reefs*, 1998, 17:121—132.
- [10] Smith S V. Coral-Reef area and contributions of reefs to processes and resources of Worlds Oceans. *Nature*, 1978, 273(5659): 225—226.
- [11] Suzuki A and Kawahata H. Reef water CO₂ system and carbon production of coral reefs: topographic control of system-level performance. *Global environmental change in the ocean and on land*, 2004: 229—248.
- [12] Ware J R, Smith S V, Reaka-Kudla M L. Coral reef: sources or sinks of atmospheric CO₂. *Coral reefs*, 1991, 11:127—130.
- [13] Gattuso J P, Frankignoulle M, Smith S V. Measurement of community metabolism and significance in the coral reef CO₂ source-sink debate. *Geophysics ecology*, 1999, 96(23):13017—13022.
- [14] Fagan K E, Mackenzie F T. Air-sea CO₂ exchange in a subtropical estuarine-coral reef system, Kaneohe Bay, Oahu, Hawaii. *Marine chemistry*, 2007, 106:174—191.
- [15] Frankignoulle M, Gattuso J P, Biondo R, *et al.* Carbon fluxes in coral reefs. II. Eulerian study of inorganic carbon dynamics and measurement of air-sea CO₂ exchanges. *Marine ecology progress series*, 1996, 145:123—132.
- [16] Kayanne H, Suzuki A, Saito H. Diurnal changes in the partial pressure of carbon dioxide in coral reef water. *Science*, 1995, 269:216—216.
- [17] Suzuki A. Combined effects of photosynthesis and calcification on the partial pressure of carbon dioxide in seawater. *Journal of oceanography*, 1998, 54:1—7.
- [18] Crossland C J, Hatcher B G and Smith S V. Role of coral reefs in global ocean production. *Coral reefs*, 1991, 10:55—64.
- [19] Kraines S, Suzuki Y, Omori T, *et al.* Carbonate dynamics of the coral reef system at Bora Bay, Miyako Island. *Marine ecology progress series*, 1997, 156:1—16.
- [20] Suzuki A, Kawahata H. Carbon budget of coral reef systems: an overview of observations in fringing reefs, barrier reefs and atolls in the Indo-Pacific regions. *Tellus*, 2003, 55B(2):428—444.
- [21] Reiswig H M. Particulate organic carbon of bottom boundary and submarine cavern waters of tropical coral reefs. *Marine ecology progress series*, 1981, 5:129—133.
- [22] Song J M, Zhao W D, Li P C, *et al.* Carbon cycling in Nansha coral reef ecosystem, South China Sea. *Oceanologia et limnologia sinica*, 2003, 34(6): 586—592.
- [23] Hata H, Suzuki A, Maruyama T, *et al.* Carbon flux by suspended and sinking particles around the barrier reef of Palau, Western Pacific. *Limnology and Oceanography*, 1998, 43(8):1883—1893.
- [24] Zheng P R, Guo W D, Hu M H, *et al.* Distribution and diurnal changes of organic carbon in Zhubi reef ecosystem, Nansha Islands. *Marine sciences bulletin*, 2004, 23(2):13—18.
- [25] Hata H, Kudo S, Yamano H, *et al.* Organic carbon flux in Shiraho coral reef(Ishigaki island, Japan). *Marine ecology progress series*, 2002, 232: 129—140.
- [26] Schrimm M, Heussner S, Buscail R. Seasonal variations of downward particle fluxes in front of a reef pass (Moorea Island, Franch Polynesia). *Oceanologica acta*, 2002, 25:61—70.
- [27] Kleypas J A, Langdon C. Coral reefs and changing seawater carbonate chemistry. *Coastal and estuarine studies*, 2006, 61:73—110.

- [28] Campion-Alsumard T, Romano J C, Peyrot-Clausade M, *et al.* Influence of some coral reef communities on calcium carbonate budget of Tiahura reef (Moorea, French Polynesia). *Marine biology*, 1993, 115: 685—693.
- [29] Ingalls A E, Lee C, Druffel E R M. Preservation of organic matter in mound-forming coral skeletons. *Geochimica et cosmochimica acta*, 2003, 67 (15): 2827—2841.
- [30] Goeij J M, van Duyl F C. Coral cavities are sinks of dissolved organic carbon (DOC). *Limnol Oceanogr*, 2007, 52(6): 2608—2617.
- [31] Howe S A, Marshall A T. Temperature effects on calcification rate and skeletal deposition in the temperate coral, *Plesiastrea versipora* (Lamarck). *Journal of experimental marine biology and ecology*, 2002, 275: 63—81.
- [32] Petit J R, Jouzel J, Raynaud D, *et al.* Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature*, 1999, 399(6735): 429—436.
- [33] Feely R A, Sabine C L, Lee K, *et al.* Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans. *Science*, 2004, 305: 362—366.
- [34] Berger W H. Increase of carbon dioxide in the atmosphere during deglaciation: The coral reef hypothesis. *Naturwissenschaften*, 1982, 69: 87—88.
- [35] Andersson A J, Bates N R, Mackenzie F T. Dissolution of carbonate sediments under rising p_{CO_2} and ocean acidification: Observations from Devil's hole Bermuda. *Aquat geochem*, 2007, 13: 237—264.
- [36] Langdon C, Broecker W S, Hammond D E, *et al.* Effect of elevated CO₂ on the community metabolism of an experimental coral reef. *Global biogeochemical cycles*, 2003, 17(1): 1—14.
- [37] Orr J C, Fabry V J, Aumont O, *et al.* Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature*, 2005, 437(29): 681—686.
- [38] Leclercq N, Gattuso J P, Jaubert J. Primary production, respiration, and calcification of a coral reef Mesocosm under increased CO₂ partial pressure. *Limnology and Oceanography*, 2002, 2: 558—564.
- [39] Kawahata H, Yukino I, Suzuki A. Terrestrial influences on the Shiraho fringe reef, Ishigaki Island, Japan: high carbon input relative to phosphate. *Coral reefs*, 2000, 19: 172—178.
- [40] Fujita K, Fujimura H. Organic and inorganic carbon production by algal symbiont-bearing foraminifera on northwest pacific coral-reef flats. *Journal of foraminiferal research*, 2008, 38(2): 117—126.
- [41] Ferrier-Pagès C, Gattuso J P, Cauwet G, *et al.* Release of dissolved organic carbon and nitrogen by the zooxanthellate coral *Galaxea fascicularis*. *Marine ecology progress series*, 1998, 172: 265—274.
- [42] Furla P, Galgani I, Durand I, Allemande D. Sources and mechanisms of inorganic carbon transport for coral calcification and photosynthesis. *The journal of experimental biology*, 2000, 203: 3445—3457.

参考文献:

- [1] 刘东生. 全球变化和可持续发展科学. 地学前缘, 2002, 9(1): 1~9.
- [2] 王凯雄, 姚铭, 许利君. 全球变化研究热点——碳循环. 浙江大学学报, 2001, 27(5): 473~478.
- [3] 戴民汉, 魏俊峰, 翟惟东. 南海碳的生物地球化学研究进展. 厦门大学学报, 2001, 40(2): 545~551.
- [4] 孙云明, 宋金明. 中国海洋碳循环生物地球化学过程研究的主要进展(1998~2002). 海洋科学进展, 2002, 20(3): 110~118.
- [5] 殷建平, 王友绍, 徐继荣, 等. 海洋碳循环研究进展. 生态学报, 2006, 26(2): 566~575.
- [22] 宋金明, 赵卫东, 李鹏程, 等. 南沙珊瑚礁生态系的碳循环. 海洋与湖沼, 2003, 34(6): 586~592.
- [24] 郑佩如, 郭卫东, 胡明辉, 等. 南沙渚碧礁生态系有机碳的分布及周日变化特征. 海洋通报, 2004, 23(2): 13~18.