

DOI: 10.20103/j.stxb.202208072250

安鑫龙, 顾继光, 李元超, 张志敏, 李雪梅. 海洋生物礁类型、生态功能及其生态修复. 生态学报, 2023, 43(19): 7874-7885.

An X L, Gu J G, Li Y C, Zhang Z M, Li X M. A review of types, functions and ecological restoration of marine biogenic reefs. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(19): 7874-7885.

海洋生物礁类型、生态功能及其生态修复

安鑫龙¹, 顾继光², 李元超^{3,*}, 张志敏¹, 李雪梅¹

1 河北农业大学海洋学院, 秦皇岛 066003

2 暨南大学水生生物研究所, 广州 510632

3 海南省海洋与渔业科学院, 海口 570125

摘要: 海洋生物礁是由具有造礁能力的海洋生物聚集而成的一种三维礁体结构, 其形成改变了海底地貌、增加了不同尺度上的地形复杂性, 为其他海洋生物提供了栖息地并维持了生物多样性。近年来, 由于自然因素和人为因素影响, 海洋生物礁受到了严重威胁, 已成为海洋生态保护和修复领域的重要研究对象。综述了海洋生物礁的类型、生态功能及其生态修复的研究进展。根据形成海洋生物礁的优势造礁生物种类, 将海洋生物礁分为海藻礁、海绵礁、刺胞动物礁、贝类礁和多毛类礁, 其优势造礁生物分别是珊瑚藻和仙掌藻、钙质海绵和硅质海绵、造礁珊瑚、牡蛎、龙介虫。目前国内对海洋生物礁的全面了解相对较少, 主要集中在珊瑚礁和牡蛎礁。海洋生物礁的生态功能主要有海岸防护、提供栖息地、净化水体、固碳作用和能量耦合等。全球变暖和海洋酸化等全球气候变化以及海洋污染、破坏性渔业捕捞、海岸工程、水产养殖和敌害生物等自然和人为因素对海洋生物礁构成了严重威胁。海洋生物礁的生态修复方法分为两类: 在退化生物礁区投放造礁生物逐渐成礁, 投放人工礁体补充造礁生物逐渐成礁。针对海洋生物礁保护和修复的需要, 提出下一步应加强海洋造礁生物生态特征、海洋造礁生物种群丧失因素和海洋生物礁保护与修复基础理论等方面研究。

关键词: 海洋生物礁; 类型; 生态功能; 生态修复

A review of types, functions and ecological restoration of marine biogenic reefs

AN Xinlong¹, GU Jiguang², LI Yuanchao^{3,*}, ZHANG Zhimin¹, LI Xuemei¹

1 Ocean College, Hebei Agricultural University, Qinhuangdao 066003, China

2 Institute of Hydrobiology, Jinan University, Guangzhou 510632, China

3 Hainan Academy of Ocean and Fisheries Science, Haikou 570125, China

Abstract: Marine biogenic reefs are three-dimensional reef structures formed by the aggregation of reef-building organisms and bonding organisms, which change the seabed topography, increase the complexity of the terrain at different scales, and provide habitats for other marine organisms and maintain biodiversity in the ocean. In recent years, due to the influence of natural and human factors, marine biogenic reefs have been seriously threatened and become important research objects in the field of marine ecological protection and restoration. In this paper, recent researches on types, ecological functions and ecological restoration of marine biogenic reefs were reviewed. According to the dominant reef-building organisms, marine biogenic reefs were divided into seaweed reefs (mainly coralline algae reefs and *Halimeda* reefs), sponge reefs (mainly calcareous sponge-reefs and siliceous sponge-reefs), cnidaria reefs (mainly coral reefs), shellfish reefs (mainly oyster reefs), and polychaete reefs (mainly Serpulid reefs). Correspondingly, the dominant reef-building organisms were coralline algae and *Halimeda*, calcareous sponges and siliceous sponges, reef-building corals, oysters and calcareous tube worms. At

基金项目: 海南省重大科技计划项目(ZDKJ2021008); 河北农业大学大学生创新创业训练计划项目(2021KY05)

收稿日期: 2022-08-07; 网络出版日期: 2023-05-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lycouc@foxmail.com

present, there is relatively little comprehensive understanding of marine biogenic reefs in China, mainly focusing on coral reefs and oyster reefs. The ecological functions of marine biogenic reefs mainly included coastal protection (e.g., wave-energy dissipation, wave elimination and shoreline protection from erosion), habitat provision (e.g., providing foraging habitat, spawning grounds, nursery grounds and shelter), water purification (e.g., reducing the concentration of suspended particulate matter, phytoplankton, organic debris and heavy metals), carbon sequestration and energy coupling (e.g., calcification and biodeposition). Global climate change such as global warming and ocean acidification, as well as natural and anthropogenic factors such as marine pollution, destructive fishing, coastal engineering, aquaculture and predators, posed serious threats to marine biogenic reefs. Once damaged, structures and functions of marine biogenic reefs are destroyed to some extent. If they are not repaired in time, they will degrade or even diminish. Currently, there are two types of ecological restoration methods for marine biogenic reefs: one is to put reef-building organisms in the degraded biogenic reef areas, and artificially create good living conditions for them to gradually gather into reefs; the other is to put artificial reefs made of concrete and environmental-friendly materials to induce gregarious larvae of reef-building organisms to settle and gather, that is, recruit reef-building organisms to form reefs gradually. In short, there are two ways to restore marine biogenic reefs: to put reef-building organisms in degraded biogenic reef areas to form reefs gradually or to put artificial reefs to recruit reef-building organisms to form reefs gradually. In view of the needs of the protection and restoration of marine reefs, we assume that it is significant to strengthen research on the ecological characteristics of marine reef-building organisms, the factors of population loss of marine reef-building organisms and the basic theory of marine reef protection and restoration in the future.

Key Words: marine biogenic reef; type; ecological function; ecological restoration

海洋生物礁 (Biogenic reefs) 是由具有造礁能力的海洋生物聚集形成的一种具有重要地形意义的礁体结构, 这些礁体结构通常仅由一两种造礁生物为主聚集而成或通过海洋生物、有机和无机物质共同累积而成, 其形成的三维结构为其他海洋生物提供了栖息地并极大地提高了海洋生物栖息环境的异质性^[1-3]。造礁生物 (Reef-building organisms) 包括底栖动物、植物和微生物, 它们能够使碳酸盐或硅质骨骼矿化并诱导碳酸盐沉淀^[3]。不同造礁生物在海洋生物礁形成过程中发挥作用不尽相同, 如珊瑚礁 (Coral reefs) 是以造礁珊瑚 (Hermatypic corals) 的石灰质骨骼为主骨架, 辅以珊瑚藻 (Coralline algae)、软体动物壳、有孔虫等钙质造礁生物和粘结生物构成的一种礁石体, 其中大型钙化藻类—珊瑚藻的坚硬钙质表面为珊瑚浮游幼虫的附着生长提供基底, 并能通过其生长过程中产生的碳酸钙将珊瑚礁体缝隙或不同大小的碎片胶结起来, 在珊瑚礁的形成过程中发挥着重要的附着基质、造礁和粘结作用^[4-6]。

目前, 海洋环境污染和海洋生态系统退化问题依然严重, 海洋生态保护与修复如火如荼, 海洋生物礁已成为海洋生态保护和修复研究的重要对象, 不少学者对其开展了相关研究。但是, 国内对于海洋生物礁的研究多集中在珊瑚礁和牡蛎礁 (Oyster reefs)^[4-10], 其他类型的海洋生物礁研究甚少^[11]。因此, 本文通过分析总结国内外相关文献, 系统阐述了海洋生物礁类型、生态功能及其生态修复的相关研究进展, 并提出未来发展方向, 为国内海洋生物礁深入研究提供参考。

1 海洋生物礁类型

根据形成海洋生物礁的优势海洋生物种类, 可将其分为海藻礁 (Seaweed reefs)、海绵礁 (Sponge reefs)、刺胞动物礁 (Cnidaria reefs)、贝类礁 (Shellfish reefs) 和多毛类礁 (Polychaete reefs) 等 (表 1)。

1.1 海藻礁

海藻礁包括珊瑚藻礁和仙掌藻礁等, 对应的形成海藻礁的海洋生物主要包括红藻门珊瑚藻目 (Corallinales) 的珊瑚藻和绿藻门蕨藻目 (Caulerpales) 的仙掌藻 (Halimedacean algae) 等钙质种类 (表 1)。珊

瑚藻在全球海洋中分布较广,从北极高地到热带深水、从潮间带到 880 m 水深的低光照条件下都有发现,我国从渤海到南海海域均有分布且呈现出明显的热带与亚热带分布特征^[8]。仙掌藻广泛分布于热带亚热带海域,如我国东海南部、台湾岛和南海海域以及越南、泰国、马来西亚、新加坡、菲律宾和印度尼西亚等海域^[12],其脱落的钙质节片部分是南沙群岛珊瑚礁区等许多热带海洋环境碳酸盐沉积物的重要组成部分^[13]。这些海藻具有共同特征即呈现不同程度钙化并具有造礁功能^[6,8,12-13],如我国西沙群岛琛航岛一井发现的主要造礁生物为仙掌藻和珊瑚藻^[11];位于亚马逊河口的亚马逊礁(The Amazon reef)沿陆架延伸 1100 km,深度从 70 m 到 220 m 不等,覆盖面积 56000 km²,主要由珊瑚藻构成的生物结构-红藻石(Rhodolith)和红藻石床(Rhodolith beds)组成,覆盖着石珊瑚、海绵、八放珊瑚和黑珊瑚等^[3,24-25]。

表 1 海洋生物礁类型

Table 1 Types of marine biogenic reefs

海洋生物礁 Marine biogenic reefs	造礁生物种类举例 Examples for species of reef-building organisms	参考文献 References
海藻礁 Seaweed reefs	水石藻 <i>Hydrolithon reinboldii</i> , 宽角叉珊藻 <i>Jania adhaerens</i> , 串胞新角石藻 <i>Neogoniolithon fosliei</i> , 仙掌藻 <i>Halimeda opuntia</i> , 厚节仙掌藻 <i>Halimeda incrassata</i> , 大叶仙掌藻 <i>Halimeda macroloba</i>	[8, 11-13]
海绵礁 Sponge reefs	空囊泡沫海绵 <i>Aphrocallistes vastus</i> , 耙绢网海绵 <i>Farrea occa</i> , 指杯海绵 <i>Heterochone calyx</i>	[14]
刺胞动物礁 Cnidaria reefs	霜鹿角珊瑚 <i>Acropora pruinosa</i> , 秘密角蜂巢珊瑚 <i>Favites abdita</i> , 海孔角蜂巢珊瑚 <i>Favites halicora</i> , 膨胀蔷薇珊瑚 <i>Montipora turgescens</i> , 橙黄滨珊瑚 <i>Porites lutea</i>	[10, 15]
贝类礁 Shellfish reefs	近江牡蛎 <i>Crassostrea rivularis</i> , 长牡蛎 <i>Magallana gigas</i> , 熊本牡蛎 <i>Crassostrea sikamea</i> , 紫贻贝 <i>Mytilus edulis</i>	[9, 16-20]
多毛类礁 Polychaete reefs	根管虫 <i>Ficopomatus enigmaticus</i> , 针盘管虫 <i>Hydroides dianthus</i> , 龙介虫 <i>Serpula vermicularis</i> , 旋鳃虫 <i>Spirobranchus cariniferus</i>	[5, 21-23]

1.2 海绵礁

海绵礁包括钙质海绵礁和硅质海绵礁,对应的形成海绵礁的海洋生物主要是钙质海绵和硅质海绵(表 1)。玻璃海绵(Glass sponge)是深海中常见的少数滤食性种类,遍布世界各地的深海平原,能够利用溶解在海水中的二氧化硅形成四辐或六辐硅质骨针的骨架,在南极洲的浅水(<500 m)以及新西兰和北美西部的峡湾中形成密集的群落^[26]。太平洋西北部的大陆架上分布着由六放海绵目(Hexactinosida)海绵建造的玻璃海绵礁(Glass sponge reefs),该目海绵种类具有熔融石英骨针骨架,在海绵死亡后仍保持完好,可供海绵幼虫定居。这些食悬浮物的大型动物充当了减缓海床水流的挡板,致使海流携带的沉积物沉落。这一过程导致了由大量富含粘土的沉积物和硅质海绵骨架组成的三维礁丘(reef mounds)结构的发展,并且在礁丘表面暴露的海绵骨架上附着有活的造礁海绵。随着时间推移单个礁丘不断增大,最终这些聚集的礁丘逐渐形成的大型礁体复合体不连续地覆盖加拿大夏洛特皇后盆地(Queen Charlotte Basin, QCB) 700 km²多的大陆架^[27]。玻璃海绵礁是东北太平洋大陆架独有的生态系统,从北部的加拿大-美国阿拉斯加边境的波特兰运河(Portland Canal)到南部的萨利希海(Salish Sea)、加拿大不列颠哥伦比亚都有发现^[28],这些不寻常的深水海绵礁覆盖数百公里的海底,高度达到 19 m,其礁体结构由耙绢网海绵、指杯海绵和空囊泡沫海绵三种海绵的精致二氧化硅骨架构成,这些海绵能够将其骨针骨架融合在一起成为其他海绵幼虫沉降的基质^[14]。据报道,现在散布在西班牙中部和南部、德国西南部、波兰中部、法国东南部、瑞士和罗马尼亚东部黑海附近的广大地区的岩石露头中可见的古老海绵礁是由深海六放海绵构成的^[29]。

1.3 刺胞动物礁

目前来看,刺胞动物礁主要是珊瑚礁,对应的形成刺胞动物礁的海洋生物主要是能够沉积碳酸钙且要求严格生存环境的造礁珊瑚(表 1)^[5,10,15],这些造礁珊瑚具有共同特征即可以形成碳酸钙骨骼或骨针并具有造礁功能^[10]。全球范围内的珊瑚礁几乎遍布世界热带海洋的海岸线,主要分布于 30°S—30°N 热带亚热带浅海水域,集中分布在印度-太平洋海区和大西洋-加勒比海海区^[30-31],如大堡礁(Great Barrier Reef)沿澳大利亚

东北海岸线绵延 2300 km,是世界上最大规模的珊瑚礁生态系统^[32]。我国是全球主要的珊瑚-珊瑚礁国家,南海诸岛、海南、广西、广东、福建沿岸以及台湾和香港等海域均有分布;珊瑚礁主要分布在南海海域,即广西沿海、广东沿海、台湾岛和海南岛沿岸以及南海诸岛的 128 个以环礁为主要类型的礁区,著名的南海珊瑚礁如广西涠洲岛珊瑚礁、广东徐闻珊瑚礁、海南三亚鹿回头珊瑚礁、海南三亚蜈支洲岛珊瑚礁和海南大洲岛珊瑚礁等^[15,33]。

1.4 贝类礁

迄今为止,贝类礁主要是牡蛎礁等双壳贝礁(Bivalve reefs),对应的形成双壳贝礁的海洋生物主要是牡蛎(表 1)。牡蛎是固着型贝类,成贝具有群聚习性,繁殖的后代往往以前一代的贝壳为固着基质营固着生活,这样在海底逐年堆积的牡蛎死壳和大量生活个体逐渐形成聚集的被称为“温带海洋珊瑚礁”的牡蛎礁^[9,34]。牡蛎礁广泛分布于受人类影响较大的亚热带、温带河口和滨海区潮间带和潮下带浅水区^[35-36]。我国的牡蛎礁包括河北曹妃甸-乐亭牡蛎礁、渤海湾牡蛎礁(包括天津大神堂牡蛎礁)、山东东营垦利牡蛎礁、江苏海门蛎岬山牡蛎礁(又称江苏小庙洪牡蛎礁)、长江口牡蛎礁、福建罗源湾牡蛎礁和福建深沪湾牡蛎礁等,上述除福建深沪湾牡蛎礁为古牡蛎礁外均为活体牡蛎礁^[9,16,37-38]。其中,江苏海门蛎岬山牡蛎礁是发育在淤泥质滩涂上、生长于沙洲潮间带、鲜活牡蛎发育在古牡蛎礁上而成的礁体,其造礁活体牡蛎大多为熊本牡蛎,是目前我国现存面积最大的潮间带牡蛎礁、我国海岸滩涂稀有的自然活体牡蛎礁,且牡蛎礁与现代贝壳堤共存^[17-18,39]。

其他双壳贝类,如贻贝科(Mytilidae)中附着在软泥和泥沙滩的凸壳肌蛤(*Musculista senhousia*,又名东亚壳菜蛤)以及附着在岩礁和砾石上的紫贻贝成贝同样具有群聚习性。与牡蛎不同,贻贝是附着型贝类,用足丝附着在附着物上营附着生活,能够在潮间带形成紧密的贻贝床(Mussel bed,图 1),故这些双壳类也被称为造礁双壳类(Reef-forming bivalves)^[19,34]。太平洋牡蛎能够在紫贻贝壳上定居,导致最初的单种贻贝床向紫贻贝和太平洋牡蛎混合礁的大规模转变^[20]。

1.5 多毛类礁

多毛类礁主要是龙介礁(Serpulid reef),对应的形成多毛类礁的海洋生物为龙介虫科(Serpulidae)蠕虫(表 1),它们定居在岩石和软体动物壳等坚硬的基质上,并在生长过程中在自身周围分泌形成一个钙质栖管,因此是从船舶或港口污损生物群落到珊瑚礁群落中的重要结壳者^[5,21]。这些钙质栖管大多以单个管的形式出现,或者偶尔以少数管相互缠绕成束的形式出现,它们垂直于基质上簇状生长、相互粘合形成密集的生物礁结构^[21-23]。据统计,较多的龙介礁位于温带和亚热带,如东北大西洋和地中海、墨西哥湾等平静、封闭的海湾和咸水河口和沿海潟湖中,这些礁体或者少数分散,或者丰富但不连续存在^[21];极少数情况下,数以百万计的小型龙介虫能够在一些温带海洋环境中通过群居性幼虫沉降进行聚集形成大规模的潮下礁^[40-41]。与珊瑚礁和牡蛎礁相比,龙介礁是全球沿海生态系统中相对不常见的海洋生物礁类型^[42]。

2 海洋生物礁生态功能

海洋生物礁的形成改变了海底地貌,增加了不同尺度上的地形复杂性,影响了礁体附近的水流条件,在保护岸线免受侵蚀、为其他物种提供栖息地并维持海洋生物多样性、净化水体和固碳等方面发挥着重要作用。

2.1 海岸防护和海岸防洪

作为海洋生物礁的典型代表,珊瑚礁和牡蛎礁在海岸防护和海岸防洪方面发挥着重要作用。健康的珊瑚



图 1 河北省秦皇岛市潮间带贻贝床

Fig.1 Mussel bed in the intertidal zone of Qinhuangdao, Hebei province

礁具有防波、消浪和护岸功能,约 70%—90%的海浪冲击力量遇到珊瑚礁时被吸收或减弱,因此对于珊瑚礁海岸最常见地貌组合—珊瑚礁-海滩系统而言,珊瑚礁体能够有效削弱外海传至近岸波能进而对岸滩起到一定保护作用,礁坪水深越小、宽度越大则波能衰减量越多^[43],珊瑚死亡后被海浪分解成的细沙可以填补被海浪冲走的沙粒用以丰富海滩^[44]。此外,面对气候变化,珊瑚礁生态系统也是抵御风暴潮的天然屏障,能有效减少海岸洪水对沿海人民生命和财产造成的损害,例如在整个加勒比地区,由于栖息地大量丧失,风暴风险大幅度增加,珊瑚礁生态系统的海岸防洪功能显得至关重要^[45];据评估,美国每年因珊瑚礁生态系统的海岸防洪作用就能减少数十亿美元的损失^[46]。在温带地区,由贻贝和牡蛎形成的生物礁可以稳定海底沉积物、减弱波浪能和海岸侵蚀^[47—49];另一方面,牡蛎礁能适应环境变化,可以从重大风暴潮事件中迅速恢复以降低风暴潮对沿岸社区的危害,并且能够以等于或大于海平面上升或局部下降的速度增长^[50]。因此,美国东海岸和墨西哥湾沿岸率先采用牡蛎礁活海岸线技术,即利用已修复的牡蛎礁生境(有时还结合坚硬的岩石结构)在能量相对较低的河口环境中提高生物多样性和防止海浪侵蚀^[50]。

2.2 提供栖息地

海洋生物礁通过增加底质的立体突起和空间结构增加了不同尺度上的地形复杂性,为鱼类和无脊椎动物提供避难所和觅食栖息地以及影响沉积物和有机体运输过程。珊瑚礁生态系统是海洋中生物多样性最高的生态系统,被誉为“海洋中的热带雨林”和“蓝色沙漠中的绿洲”,为沿海区域提供维持高生物多样性、食物、生态服务和生计的栖息地^[51—52]。健康的珊瑚礁是许多海洋鱼类和无脊椎动物的重要栖息地、产卵场、育幼场和避敌场所,面积只占全球海洋面积的 0.2%的珊瑚礁为 34%的海洋生物(包括鱼类、龟类、软体动物、蠕虫、甲壳类、棘皮动物、海绵、海鞘、海葵和其他刺胞动物)提供了栖息地,且全球约 10%的渔业产量源于珊瑚礁区域^[44, 53—54]。研究发现,320 种鱼类严格依赖活珊瑚生存,雀鲷科(Pomacentridae)、鰕虎鱼科(Gobiidae)、隆头鱼科(Labridae)、天竺鲷科(Apogonidae)和蝴蝶鱼科(Chaetodontidae)种类通常体长较小(<150 mm)且终生生活或庇护于活珊瑚枝间;有些蝴蝶鱼科种类以珊瑚为食,如华丽蝴蝶鱼(*Chaetodon ornatissimus*)和川纹蝴蝶鱼(*C. trifascialis*)分别以珊瑚粘液和珊瑚虫为食^[55—56];有些鲷科(Tetraodontidae)种类如白点叉鼻鲷(*Arothron meleagris*)以珊瑚骨骼为食^[56];珊瑚礁的三维结构越复杂,礁栖鱼类的多样性越高^[57]。反过来,鱼类是维系珊瑚礁生态系统健康的必不可少的重要组成部分,在珊瑚礁生态系统的物质循环和能量流动中发挥着重要作用,如隆头鱼科的波纹唇鱼(*Cheilinus undulatus*)是造礁石珊瑚敌害生物长棘海星(*Acanthaster planci*)的捕食者^[58—59]。珊瑚礁区域是海参种类最多的地方,因此珊瑚礁区域被称为海参资源宝库,如海南岛以及东沙群岛、中沙群岛、西沙群岛和南沙群岛周边珊瑚礁中生活的沉积食性海参种类至少有 20 种以上;与海参共生或寄生在海参体上的生物很多,海参为这些生物提供了栖息场所,这些共生或寄生关系同样增加了整个珊瑚礁生态系统的生物多样性^[60]。龙介虫科的管状环节动物蠕虫对温带礁体上的碳酸钙沉积有显著贡献,这些框架建造者通过提供庇护所、食物和基质来改变物理环境并增强生物多样性^[41]。在阿根廷的马奇基塔(Mar Chiquita)海岸潟湖,造礁多毛类根管虫产生的礁体大多呈圆形,直径达 7 m、高 0.5 m,直接为鸟类提供休息和觅食的场所,为大型动物提供避难所和栖息地,并为大型藻类提供固定基质^[61]。美国得克萨斯州巴芬湾(Baffin Bay)的硬质基底上聚集形成的 16 km²的龙介礁结构规模世上少见,栖息在龙介礁中的大型底栖动物是运动鱼类和其他高营养级动物的重要食物来源,如龙介礁是斑点海鲑(*Cynoscion nebulosus*)的重要育幼区,与得克萨斯海岸的其他地方相比,巴芬湾龙介礁拥有高密度的成鱼,成为当地垂钓者的目标;相反,巴芬湾软沉积物中的大型底栖动物稀少,特别是在软沉积物大型底栖动物资源匮乏的高盐期,龙介礁被认为贡献了大量生物量,这些生物量对支持异常高产的商业和休闲渔业至关重要^[40]。海绵礁是大型生物结构,在碳、氮和硅循环中发挥重要作用,并支持比周围海底更多样化和丰富的动物群落^[28]。玻璃海绵礁为种类繁多的生物提供了栖息地,如大规模的寻常海绵纲(Demospongiae)物种 *Geodia cydonium* 是一个重要的栖息地形成物种,聚集了超过 40 个体表生和体内生的生物物种,玻璃海绵新产生的复杂栖息地不仅限于礁体中含有活海绵的区域,延伸到相邻的非礁区和死礁骨骼框架比海绵礁本身对某些动物来说更具有吸引力,因此在维持海洋生

物多样性等方面具有重要作用^[27,29,62]。

2.3 净化水体

海洋生物礁通过造礁生物和礁栖生物(Reef-dwelling organism)的营养和运动等行为发挥着净化海水和底质的生态功能。牡蛎礁礁体上的鲜活牡蛎作为滤食性底栖动物能有效降低水体中的悬浮颗粒物、浮游植物、有机碎屑和重金属等浓度,对于近岸有害藻华等发生具有明显调控作用^[9,40];同时提高了海水透明度,能够有效促进附近的底栖植物生长,从而增加对 CO₂ 的吸收固定^[63],因此能够在一定程度上缓解海水酸化和提高海水中溶解氧含量。龙介虫通过其悬浮摄食活动,也可以改善水质,减少藻华发生^[40]。亚龙湾西岸大型礁栖海藻通过吸收青梅河输入的营养物质,保证了珊瑚礁生存的低营养状态^[64]。珊瑚礁区有些底栖海参以沉积物中的微小生物和有机碎屑为食,这些被誉为“海底清道夫”的沉积食性海参食量大,通过摄食、运动等行为活动发挥着改良底质和促进有机物矿化等生态作用,同时可以在一定程度上缓解沉积物对珊瑚的破坏;有些底栖海参属于以水体悬浮颗粒物为食的悬浮食性,通过悬浮摄食可有效去除水体中的悬浮颗粒物,以免大量沉积在珊瑚上影响其生长^[60]。

2.4 固碳作用和能量耦合

据报道,每年全球海洋浮游植物光合作用吸收的碳约占全部植物光合作用吸收碳的 50%^[65-66],为滤食性海洋动物的生长发育提供了重要碳源。活牡蛎礁体上的牡蛎通过钙化过程能够提高海区对 CO₂ 的吸收能力并将碳封存到碳酸钙贝壳中;另一方面,活牡蛎通过滤食水体中的浮游藻类等有机颗粒,将其中相当部分的有机碳通过生物同化作用同化至其生物组织中;与此同时,牡蛎发挥生物泵功能,可通过滤食作用将水体中大量悬浮颗粒物以假粪形态输送到沉积物表面用以支持底栖次级生产,并封存部分有机碳或无机碳至沉积物中,这一过程称为生物沉积^[63,67]。研究发现,通过牡蛎的钙化过程,长江口牡蛎礁每年固定 3.33×10^4 t 碳,相当于营造 1110 hm² 热带森林,表明长江口牡蛎礁具有强大的固碳能力^[67]。处于可见光层的“珊瑚-微藻”互惠互利共生体中,光能自养型共生微藻将固定的碳向珊瑚转移即贡献碳源,珊瑚为共生微藻提供稳定的生存环境^[68]。有些礁区生长有大型海藻和海草,这些海洋植物能够通过吸收水体中的 CO₂ 进行固碳^[69]。形成海绵礁的玻璃海绵能够有效地从水柱中捕获大量碳,成为食物网的重要基础^[70-71]。在加拿大西部和阿拉斯加大陆架上,玻璃海绵形成全球独特的深水海绵礁,密集的海绵礁盘对水的过滤去除的碳是单独使用垂直通量所能提供的 7 倍,并改变了覆盖的细菌浓度。无论是通过过滤还是肉食,所有海绵都吞噬颗粒碳,其中很多海绵还可以获得微生物等共生体吸收的溶解性有机碳(DOC)或光合作用固定的碳,或通过直接吞噬这些共生体来补充他们的食物。如果数量足够丰富,海绵也可以直接使用 DOC^[26]。因此,无论是牡蛎礁活牡蛎及其输送到沉积物表面的假粪,亦或珊瑚和海绵,均能成为食物网的重要中间环节,所以海洋生物礁具有能量耦合功能。可见,海洋生物礁是重要的碳汇资源,在维持生态系统稳定过程中发挥了重要作用,养护好海洋生物礁是最经济有效的蓝碳途径之一,今后要在生物礁保护修复过程中不断提高礁区的碳汇功能。

3 海洋生物礁生态修复

3.1 海洋生物礁受损

140 多年来,由于过度捕捞、环境污染和生境破坏等人类活动以及病害浸染等因素影响,全球牡蛎礁分布面积约下降了 85%,赤潮频发、渔产量下降和海岸带生态系统退化等生态环境问题随之而来^[18,36,72]。研究结果表明,泥沙淤积覆盖和人类采捕是导致 2013—2014 年间江苏海门蛎岬山牡蛎礁礁体面积缩减约 38.8%、牡蛎数量下降和生态系统退化的人为原因^[34];由于人为破坏,天津大神堂活牡蛎礁分布面积由 1970 年代连片发育的约 35 km² 减少至 2007 年仅存于西北部、南部和东北部 3 个相互分割、总面积约 3.2 km² 的分散礁区^[73];夏季低氧(持续 5 天 DO 含量 < 2 mg/L)可引起自然礁体上美洲牡蛎(*C. virginica*)大量死亡,昼夜循环低氧可以减少牡蛎的贝壳开启行为,进而限制其觅食速度和减弱壳生长^[74]。

世界海洋吸收了人类排放的温室气体后普遍变暖,尽管珊瑚礁分布广泛,但这些单独的珊瑚礁和珊瑚礁

系统几乎都遭受了海洋热浪增强的影响^[75]。珊瑚群有明确的温度上限,通常用周热度(Degree heating weeks, DHW)表示,许多珊瑚礁将暴露于高于珊瑚物种的热耐受性的周热度阶段^[76]。当环境水温升高时,珊瑚会释放出共生的虫黄藻而发生白化现象^[30,77]。例如,1985—2020年间,大堡礁经历了5次大规模珊瑚白化事件,其中3次发生在2016年至2020年之间^[77];热胁迫期间,海南珊瑚白化率极高,美夏、黄龙和排浦三地的平均珊瑚白化率分别为79.71%、48.20%和45.46%,白化的丛生盔形珊瑚(*Galaxea fascicularis*)最大光合产量、实际光合产量、虫黄藻密度和叶绿素a含量均低于健康的同种珊瑚^[78]。由于不可持续的开采以及周边细沉积物、营养物质和杀虫剂等输入,导致许多珊瑚礁上的珊瑚覆盖率降低^[79]。总之,近年来全球气候变化如全球变暖^[75]和海洋酸化^[30,80]等以及破坏性渔业捕捞和海洋污染^[4]、水产养殖、海岸工程和高强度不当潜水^[81]、长棘海星等敌害生物肆虐^[82]等自然和人为因素对造礁珊瑚构成了严重威胁,致使全球范围内33%—50%的珊瑚礁生态系统濒临退化境地^[83]。

与历史水平相比,主要受波浪作用、船只螺旋桨的破坏和渔民的践踏影响,世界范围内龙介礁的大小和分布范围已经减少,需要采取行动来保护和恢复龙介礁栖息地^[40]。一些温带地区的龙介虫提供的生物多样性龙介礁栖息地可能是唯一可用的复杂固体栖息地,这些温带礁体因海洋酸化等导致的丧失或损害很可能对温带底栖生物群落产生有害的传导效应^[41]。由BP公司运营的深水地平线海上石油钻井平台爆炸引起的墨西哥湾漏油事件导致了大规模的环境灾难,主要影响了亚马逊礁礁体及其红藻石床^[25],因此要避免在海洋生物礁附近敏感区域进行钻探、采矿和不受管制的渔业活动。

3.2 海洋生物礁生态修复

海洋生物礁受损后,其结构和功能遭受不同程度破坏,若不及时进行修复可能引发一系列后果甚至消亡。目前来看,海洋生物礁的生态修复方法分为两类:一类是在退化生物礁区投放造礁生物,人为给它们创造良好生存条件,使其逐渐聚集成礁;另一类是投放混凝土和环境友好型材料制成的人工礁体,引导群居性造礁生物的幼虫沉降聚集,即补充造礁生物逐渐成礁。

一些关于海岸生态系统恢复的研究表明,利用种内积极相互作用的集群可以大大提高恢复的成功率,如成块移植的造礁双壳类具有更高的抗波浪胁迫能力^[84]。在波浪暴露的潮间带泥滩动态环境中,为防止新移植的紫贻贝受到水动力破坏和捕食,Schotanus等^[85]应用围栏工程捕获波浪移走的贻贝,同时帮助它们启动自我促进的相互作用刺激其形成聚集的空间布局,提高了贻贝对水动力驱散的抵抗力、降低了被捕食风险,最终提高了修复成功率(图2)。理想状况下,牡蛎礁修复的前提条件是修复海域曾经存在自然牡蛎礁^[86]。由于牡蛎幼虫响应同种生物发出的化学信号优先下沉附着在牡蛎壳上,产生了对牡蛎基质的优先选择,因此以牡蛎为基础的基质如牡蛎壳袋、散牡蛎壳、其他材料与牡蛎壳的组合以及牡蛎壳上的卵等是牡蛎礁生态修复中最常见的,占美国大西洋和墨西哥湾沿岸构建礁体面积的84%。随着牡蛎壳的稀缺和价格逐渐昂贵,以及穿孔海绵等生物侵蚀、海洋酸化和波浪作用限制牡蛎壳在河口环境中的使用期限和稳定性,依赖牡蛎壳的生态修复受到限制。在佛罗里达州西北部历史上多产但现在退化的自然海岸潮间带牡蛎场进行的重复实地实验结果表明,混凝土城堡结构和金属蟹笼都是恢复牡蛎礁的可行基质,尤其是放置在有利于美洲牡蛎幼虫沉



图2 荷兰西南部奥斯特谢尔德河口的贻贝围栏工程

Fig.2 Fence engineering measures trapping wave dislodged mussels in the Oosterschelde estuary in the Southwest of the Netherlands

A 铁丝网和混凝土柱制成的围栏;修改自文献^[85]; B 投放紫贻贝4周后情景;修改自文献^[85]; C 蔓延的紫贻贝;修改自文献^[85]

降附着和礁体发育的较低海拔的潮间带^[72]。

珊瑚礁生态修复技术主要集中于造礁珊瑚的无性增殖、有性繁殖以及将上述方法培育出的个体或者从健康礁区采集的造礁珊瑚供体固定播种在退化礁区底质或人工礁体上的底播移植^[87],简言之就是将健康礁区自然采集或人工培育造礁珊瑚供体移植到退化礁区^[54]。由于珊瑚礁退化,其生态修复在一些海域面临无种可移的困境,加之尽量减少采集自然海域珊瑚以免对母体珊瑚造成影响,近年来园艺式珊瑚苗圃(Coral gardening nursery)培育成为短时间内提供大量移植个体的重要方式,根据苗圃架设区海况和供体珊瑚生长需求等可将苗圃设计为固定式苗圃和悬浮式苗圃两种^[54,88]。

但是,在海洋生物礁的生态修复工作中也发现一些问题。Boström-Einarsson 等通过调查研究全球近 40 年的珊瑚礁修复项目发现,这些修复研究以短期项目为主,且 60% 的项目对修复后的珊瑚礁进行的监测时间少于 18 个月;大多数项目的空间规模相对较小,修复面积的中位数为 100 m²;涉及到的珊瑚种类包括 72 个属的 229 个不同物种,59% 的项目集中在快速生长的分枝状珊瑚,存活率在 60%—70% 之间;相对年轻的珊瑚礁生态修复工作存在如下困扰:缺乏明确和可实现的目标,缺乏适当和标准化的监测和报道,与既定目标相关的项目设计不佳^[89]。因此,修复前的系统调查、合理规划和设计,修复中的适应性管理,修复后的精心维护等^[4]在海洋生物礁生态修复工作中至关重要。

4 研究展望

海洋生物礁已逐渐成为国内海洋领域研究热点之一,结合国际上关于海洋生物礁的研究进展与我国海洋生物礁的生态现状,建议从以下几个方面开展相关研究:

4.1 造礁生物生态特征研究

传统上,由于具骨针、低营养、产生(或所含细菌产生)有毒或难以消化的化学物质等习性,海绵不被认为是优质食物来源。随着研究的不断深入,发现许多系统中的多种动物能消费海绵,例如已报道全球海洋中软体动物、海盘车、海蛞蝓、一些鱼类、海龟和海胆在定期消费海绵。特别是在一些较大的食物网中,海绵被证实为水柱和底栖食物网间的重要环节,集中了能量和营养物质并可能形成更丰富的消费群体^[2]。关于珊瑚的营养特征,以前关注较多的是其光合自养,目前逐渐对其异养营养有了更多认识^[90],两种营养方式的协调与平衡是珊瑚赖以生存的基础,对珊瑚人工养殖^[90]和提高珊瑚环境适应性^[91]等具有重要意义。可见,随着人们对造礁生物的深入研究,造礁生物的其他生态特征也会逐渐发掘出来,这对于整体上认识造礁生物和保护修复海洋生物礁意义重大。

4.2 造礁生物种群丧失因素研究

与邻近的受损珊瑚礁相比,加拿大不列颠哥伦比亚省乔治亚盆地南部一个未受损的珊瑚礁显示出更高的生物类别和大量的平鲷(*Sebastes* spp.)成鱼和幼鱼存在,这一结果表明未受损的珊瑚礁可能成为这些濒危种群的避难所^[27]。研究发现,世界海洋变化的最深刻原因之一是珊瑚礁、海藻林、牡蛎礁和海草床等所有栖息地形成物种种群的丧失,这些栖息地正迅速被支持较低生物多样性和不太复杂生态功能的更简单的栖息地所取代^[92]。与许多其他海洋生态系统一样,珊瑚藻生境将受到未来气候变化的不利影响,例如,由于珊瑚藻钙化和生长减弱,最终可能导致生态系统退化,其生境复杂性和生物多样性降低^[93]。有些海域珊瑚礁退化表现为活珊瑚覆盖度下降和大型海藻覆盖度增加,导致由造礁珊瑚占主导转变成海藻占主导的生态相变^[94]。因此,加强研究海洋生物礁栖息地形成物种种群的丧失原因,为海洋生物礁的保护修复提供参考。

4.3 海洋生物礁保护与修复基础理论研究

目前,海洋生物礁的保护与修复工作方兴未艾。近年来,一些研究成果拓宽了原有海洋生态保护与修复基础理论知识体系,对海洋生物礁的保护与修复提供了重要基础理论参考。因此,在原有传统的保护与修复措施基础上拓宽思路、开发新途径、采用系统研究手段等提高保护修复水平是今后的重要任务。

4.3.1 生态学理论方面

基础种(Foundation species)是空间优势物种,其物理结构为相关生物类群创造了栖息地,支持着具有复

杂食物网的更加多样化和丰富的群落。这种效应通常归因于提供栖息地和积极的间接相互作用、减轻非生物胁迫等非营养机制。前期研究认为,与基础种对群落结构和食物网网络动态的非营养影响相比,其营养互作相对不重要。近年来,随着研究的全面深入,采用食物网拓扑学方法发现基础种与群落成员的营养互作和非营养互作对于构建群落都很重要^[95]。Archer 等^[2]研究发现玻璃海绵礁的基础种海绵对食物网拓扑结构的影响取决于其适口性,且低于 10% 海绵覆盖率的海绵礁支持着与高活体海绵覆盖率礁体不同的群落,并提出海绵覆盖率为 10% 左右的海绵礁食物网可能不太稳定。健康珊瑚礁生态系统中各种生物间保持着平衡状态,礁区大型底栖海藻与造礁石珊瑚间的空间竞争关系在退化珊瑚礁生态系统中表现突出,植食性动物摄食海藻能有效缓解这一难题,这就需要采取科学有效的人工放流手段引入适宜种类和数量的植食性动物。除此之外,依据退化程度和原因,可能还要引入去除悬浮颗粒物和净化水体的滤食性动物和沉积食性动物等等。因此,珊瑚礁修复要在全面掌握生态系统群落结构及种群生态功能基础上进行全面修复^[64,87]。

4.3.2 生态修复学理论方面

通过长期监测发现,由金属框架制成的人工礁体无法抵抗灾难性台风的直接袭击,在未来的修复中应使用混凝土和环保材料制作人工礁体^[54]。又如,在牡蛎礁生态系统中,捕食者特征、捕食者体型大小、捕食者回避捕食、多重捕食者效应以及栖息地复杂性等均能影响其营养级联的稳定性。在海湾蟾鱼(*Opsanus beta*)-牡蛎壳泥蟹(*Panopeus simpsoni*)-美洲牡蛎配置形成的经典牡蛎礁三营养级联中,引入泥蟹的同资源种团内捕食者(Intraguild predator)海湾石蟹(*Menippe adina*)后,发现三种捕食者的总效应削弱了三营养级联的稳定性^[96]。因此,修复海洋生物礁生态系统结构时,其他功能性生物人工放流要科学合理、减小放流可能带来的各种生态风险。

4.3.3 海洋管理理论方面

为提升海洋生态系统监测和管理水平,最大熵模型方法(Maximum entropy model, MaxEnt)已用于海洋经济鱼类、海草和珊瑚等海洋物种的潜在分布区评估,并在此基础上通过核密度评估(Kernel density estimation, KDE)识别出了我国大陆沿岸造礁石珊瑚的潜在保护空缺^[7]。因此,对于分布广泛、调查数据获取难度较大的珊瑚礁而言,MaxEnt 模型为我国造礁石珊瑚保护策略的制定和珊瑚礁修复工程的选址提供了科学参考。如上所述,我国天然牡蛎礁分布于河北、天津、山东、江苏和福建等海域,其他如广东和广西海域的牡蛎养殖业较为发达但尚未报道是否存在牡蛎礁。因此,采用 MaxEnt 模型等手段,查明我国天然牡蛎礁空间分布、造礁牡蛎种类和受损状态等,为牡蛎礁保护和生态修复提供科学依据是今后一项重要课题。

参考文献(References):

- [1] 沈国英, 黄凌风, 郭丰. 海洋生态学. 3 版. 北京: 科学出版社, 2010: 246-247.
- [2] Archer S K, Kahn A S, Thiess M, Law L, Leys S P, Johannessen S C, Layman C A, Burke L, Dunham A. Foundation species abundance influences food web topology on glass sponge reefs. *Frontiers in Marine Science*, 2020, 7: 549478.
- [3] Moura R L, Amado-Filho G M, Moraes F C, Brasileiro P S, Salomon P S, Mahiques M M, Bastos A C, Almeida M G, Silva J M Jr, Araujo B F, Brito F P, Rangel T P, Oliveira B C V, Bahia R G, Paranhos R P, Dias R J S, Siegle E, Figueiredo A G Jr, Pereira R C, Leal C V, Hajdu E, Asp N E, Gregoracci G B, Neumann-Leitão S, Yager P L, Francini-Filho R B, Fróes A, Campeão M, Silva B S, Moreira A P B, Oliveira L, Soares A C, Araujo L, Oliveira N L, Teixeira J B, Valle R A B, Thompson C C, Rezende C E, Thompson F L. An extensive reef system at the Amazon River mouth. *Science Advances*, 2016, 2(4): e1501252.
- [4] 安鑫龙, 李亚宁. 海洋生态修复学. 天津: 南开大学出版社, 2019: 27-171.
- [5] 杨德渐, 孙世春. 海洋无脊椎动物学. 2 版. 青岛: 中国海洋大学出版社, 2005: 127-135.
- [6] 雷新明, 黄晖, 黄良民. 珊瑚礁生态系统中珊瑚藻的生态作用研究进展. *生态科学*, 2012, 31(5): 585-590.
- [7] 胡文佳, 张典, 廖宝林, 李元超, 刘昕明, 马志远, 杜建国, 俞炜炜, 陈彬, 郑新庆. 中国大陆沿岸造礁石珊瑚适生区及保护空缺分析. *中国环境科学*, 2021, 41(1): 401-411.
- [8] 雷新明, 黄晖, 练健生, MCCOOK Laurence J. 中国珊瑚藻的多样性及分布研究现状. *热带海洋学报*, 2019, 38(4): 30-40.
- [9] 全为民, 张云岭, 齐遵利, 许敏, 范瑞良, 王桃妮, 李楠楠, 孙兆跃, 周海生, 李春, 张秀文. 河北唐山曹妃甸-乐亭海域自然牡蛎礁分布及生态意义. *生态学报*, 2022, 42(3): 1142-1152.
- [10] 许红, 史国宁, 廖宝林, 陈刚, 董树义, 邱隆伟, 李琦, 罗进雄, 申剑, 曾晓起, 王亚民, 苏大鹏, 贺静, 董刚, 闫桂京, 王宇喆, 周星蕾, 胡喜鹏, 罗乔乔, 陈竹, 陶萌, 纳琴, 王晴, 王英, 沈江远, 马骁, 付和平, 吴汉儒, 马亚增, 陈舒. 中国海洋的珊瑚-珊瑚礁: 南海中央区

- 珊瑚-珊瑚礁生物多样性特征. 古地理学报, 2021, 23(4): 771-788.
- [11] 蔡峰, 许红, 郝先锋, 王玉净. 西沙—南海北部晚第三纪生物礁的比较沉积学研究. 沉积学报, 1996, 14(4): 61-69.
- [12] 孟天, 陈佐, 朱军, 邹潇潇, 符春艳, 鲍时翔. 海南岛海洋绿藻新记录种末氏仙人掌藻 (*Halimeda velasquezii*) 的形态学与分子系统学分析. 热带海洋学报, 2020, 39(6): 114-121.
- [13] 马骁, 许红, 付和平, 沈江远. 海洋造礁仙人掌藻研究进展及西沙石岛仙人掌藻. 海洋地质前沿, 2021, 37(6): 77-83.
- [14] Guillas K C, Kahn A S, Grant N, Archer S K, Dunham A, Leys S P. Settlement of juvenile glass sponges and other invertebrate cryptofauna on the Hecate Strait glass sponge reefs. *Invertebrate Biology*, 2019, 138(4): e12266.
- [15] 梁文, 周浩郎, 王欣, 黄荣永, 余克服. 涠洲岛西南部海域造礁石珊瑚的群落结构特征分析. 海洋学报, 2021, 43(11): 123-135.
- [16] Quan W M, Zhu J X, Ni Y, Shi L Y, Chen Y Q. Faunal utilization of constructed intertidal oyster (*Crassostrea rivularis*) reef in the Yangtze River Estuary, China. *Ecological Engineering*, 2009, 35(10): 1466-1475.
- [17] 全为民, 安传光, 马春艳, 黄厚见, 成伟, 王云龙, 沈新强, 陈亚瞿. 江苏小庙洪牡蛎礁大型底栖动物多样性及群落结构. 海洋与湖沼, 2012, 43(5): 992-1000.
- [18] 全为民, 周为峰, 马春艳, 冯美, 周振兴, 唐峰华, 吴祖立, 范瑞良, 王云龙, 包小松, 沈辉, 成伟. 江苏海门蛎岬山牡蛎礁生态现状评价. 生态学报, 2016, 36(23): 7749-7757.
- [19] Denny M. Wave-energy dissipation; seaweeds and marine plants are ecosystem engineers. *Fluids*, 2021, 6(4): 151.
- [20] Cornelius A, Buschbaum C. Introduced marine ecosystem engineers change native biotic habitats but not necessarily associated species interactions. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2020, 245: 106936.
- [21] Bianchi C N, Morri C. The Battle is not to the Strong: Serpulid Reefs in the Lagoon of Orbetello (Tuscany, Italy). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2001, 53(2): 215-220.
- [22] Moore C G, Harries D B, Lyndon A R, Saunders G R, Conway T R. Quantification of serpulid biogenic reef coverage of the sea bed (*Polychaeta*: Serpulidae) using a video transect technique. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 2003, 13(2): 137-146.
- [23] Riedi M A, Smith A M. Tube growth and calcification of two reef-building ecosystem engineers in southern New Zealand: *Galeolaria hystrix* and *Spirobranchus cariniferus* (Polychaeta: Serpulidae). *Marine Geology*, 2015, 367: 212-219.
- [24] Omachi C Y, Asp N E, Siegle E, Couceiro M A A, Francini-Filho R B, Thompson F L. Light availability for reef-building organisms in a plume-influenced shelf. *Continental Shelf Research*, 2019, 181: 25-33.
- [25] Francini-Filho R B, Asp N E, Siegle E, Hocesvar J, Lowyck K, D'Avila N, Vasconcelos A A, Baitelo R, Rezende C E, Omachi C Y, Thompson C C, Thompson F L. Perspectives on the great Amazon reef: extension, biodiversity, and threats. *Frontiers in Marine Science*, 2018, 5: 142.
- [26] Kahn A S, Chu J W F, Leys S P. Trophic ecology of glass sponge reefs in the Strait of Georgia, British Columbia. *Scientific Reports*, 2018, 8: 756.
- [27] Cook S E, Conway K W, Burd B. Status of the glass sponge reefs in the Georgia Basin. *Marine Environmental Research*, 2008, 66: S80-S86.
- [28] Archer S K, Dennison G, Tryon L, Byers S, Dunham A. Invertebrate settlement and diversity on a glass sponge reef. *The Canadian Field-Naturalist*, 2020, 134(1): 1-15.
- [29] Dybas C L. Glass sponge reefs thought to be extinct are discovered to be thriving in ocean depths. *BioScience*, 2008, 58(4): 288-294.
- [30] Gibbs M T. Technology requirements and social impacts of technology for at-scale coral reef restoration. *Technology in Society*, 2021, 66: 101622.
- [31] 侯敏驰, 王旭涛, 殷克东, 陈东兴, 张亚锋. 珊瑚礁生长的影响因素及其生态修复. 环境保护, 2021, 49(19): 21-25.
- [32] Lloyd-Jones L R, Kuhnert P M, Lawrence E, Lewis S E, Waterhouse J, Gruber R K, Kroon F J. Sampling re-design increases power to detect change in the Great Barrier Reef's inshore water quality. *PLoS One*, 2022, 17(7): e0271930.
- [33] 张婷, 胡敏航, 张文静, 陈天然, 刘猛. 涠洲岛珊瑚礁近千年的发育过程及其对气候变化的响应. 热带海洋学报, 2020, 39(4): 70-79.
- [34] 常亚青. 贝类增殖学. 北京: 中国农业出版社, 2007: 105-106.
- [35] Coen L D, Luckenbach M W. Developing success criteria and goals for evaluating oyster reef restoration: ecological function or resource exploitation? *Ecological Engineering*, 2000, 15(3/4): 323-343.
- [36] 陈丽芝, 姜伟, 施文静, 祁拥华, 叶春宇, 范瑞良, 李楠楠, 全为民. 健跳港上游湾区牡蛎潮间带分带格局和资源补充研究. 海洋渔业, 2021, 43(2): 168-175.
- [37] 刘鲁雷. 东营垦利近江牡蛎礁现状调查与资源修复研究[D]. 大连: 大连海洋大学, 2019.
- [38] 俞鸣同, 藤井昭二, 坂本亨. 福建深沪湾牡蛎礁的成因分析. 海洋通报, 2001, 20(5): 24-30.
- [39] 顾勇, 齐德利, 葛云健, 于蓉, 张忍顺. 江苏小庙洪牡蛎礁生态评价与保护区建设. 海洋科学, 2005, 29(3): 42-47.
- [40] Palmer T A, Breaux N, Lebreton B, Guillou G, Pollack J B. Importance of serpulid reef to the functioning of a hypersaline estuary. *Estuaries and Coasts*, 2022, 45(2): 603-618.
- [41] Smith A M, Riedi M A, Winter D J. Temperate reefs in a changing ocean: skeletal carbonate mineralogy of serpulids. *Marine Biology*, 2013, 160(9): 2281-2294.
- [42] Bastida-Zavala J R, McCann L D, Keppel E, Ruiz G M. The fouling serpulids (*Polychaeta*: Serpulidae) from United States coastal waters: an overview. *European Journal of Taxonomy*, 2017(344): 1-76.
- [43] 陈燕珊, 戚洪帅, 杨清书, 蔡锋, 刘根, 朱君, 赵绍华. 不同受损情况下珊瑚礁海岸动力地貌差异性分析. 海洋学报, 2022, 44(3): 61-69.
- [44] 宋晖, 汤坤贤, 林河山, 陈鹏, 傅世锋, 陈庆辉, 张悦. 红树林、海草床和珊瑚礁三大典型海洋生态系统功能关联性研究及展望. 海洋开发与管理, 2014, 31(10): 88-92.

- [45] Beck M W, Heck N, Narayan S, Menéndez P, Reguero B G, Bitterwolf S, Torres-Ortega S, Lange G M, Pflieger K, McNulty V P, Losada I J. Return on investment for mangrove and reef flood protection. *Ecosystem Services*, 2022, 56: 101440.
- [46] Roelvink F E, Storlazzi C D, van Dongeren A R, Pearson S G. Coral reef restorations can be optimized to reduce coastal flooding hazards. *Frontiers in Marine Science*, 2021, 8: 653945.
- [47] Coen L D, Brumbaugh R D, Bushek D, Grizzle R, Luckenbach M W, Posey M H, Powers S P, Tolley S G. Ecosystem services related to oyster restoration. *Marine Ecology Progress Series*, 2007, 341: 303-307.
- [48] de Paiva J N S, Walles B, Ysebaert T, Bouma T J. Understanding the conditionality of ecosystem services: the effect of tidal flat morphology and oyster reef characteristics on sediment stabilization by oyster reefs. *Ecological Engineering*, 2018, 112: 89-95.
- [49] Walles B, Mann R, Ysebaert T, Troost K, Herman P M J, Smaal A C. Demography of the ecosystem engineer *Crassostrea gigas*, related to vertical reef accretion and reef persistence. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2015, 154: 224-233.
- [50] Morris R, Bilkovic D, Boswell M, Bushek D, Cebrian J, Goff J, Kibler K, La Peyre M L, McClenachan G, Moody J, Sacks P, Shinn J P, Sparks E, Temple N A, Walters L, Webb B M, Swearer S. The application of oyster reefs in shoreline protection: are we over-engineering for an ecosystem engineer? *Journal of Applied Ecology*, 2019, 56: 1703-1711.
- [51] Jompa J, McCook L J. The effects of nutrients and herbivory on competition between a hard coral (*Porites cylindrica*) and a brown alga (*Lobophora variegata*). *Limnology and Oceanography*, 2002, 47(2): 527-534.
- [52] Moberg F, Folke C. Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics*, 1999, 29(2): 215-233.
- [53] Fisher R, O'Leary R A, Low-Choy S, Mengersen K, Knowlton N, Brainard R E, Caley M J. Species richness on coral reefs and the pursuit of convergent global estimates. *Current Biology*, 2015, 25(4): 500-505.
- [54] Zheng X Q, Li Y C, Liang J L, Lin R C, Wang D R. Performance of ecological restoration in an impaired coral reef in the Wuzhizhou Island, Sanya, China. *Journal of Oceanology and Limnology*, 2021, 39(1): 135-147.
- [55] Coker D J, Wilson S K, Pratchett M S. Importance of live coral habitat for reef fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2014, 24(1): 89-126.
- [56] Cole A J, Pratchett M S, Jones G P. Diversity and functional importance of coral-feeding fishes on tropical coral reefs. *Fish and Fisheries*, 2008, 9(3): 286-307.
- [57] Darling E S, Graham N A J, Januchowski-Hartley F A, Nash K L, Pratchett M S, Wilson S K. Relationships between structural complexity, coral traits, and reef fish assemblages. *Coral Reefs*, 2017, 36(2): 561-575.
- [58] 代血娇, 张俊, 陈作志. 珊瑚礁鱼类多样性及保护研究进展. *生态学杂志*, 2021, 40(9): 2996-3006.
- [59] 王腾, 刘永, 全秋梅, 肖雅元, 吴鹏, 李纯厚. 七连屿珊瑚礁鱼类种类组成特征分析. *中国水产科学*, 2022, 29(1): 102-117.
- [60] 高菲, 许强, 李秀保, 何林文, 王爱民. 热带珊瑚礁区海参的生境选择与生态作用. *生态学报*, 2022, 42(11): 4301-4312.
- [61] Martinez L E, Bazterrica M C, Hidalgo F J. Influence of complexity and habitat heterogeneity on macrofaunal assemblages provided by an invasive ecosystem engineer in Mar Chiquita coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2020, 246: 107038.
- [62] Grech D, van de Poll B, Bertolino M, Rosso A, Guala I. Massive stranding event revealed the occurrence of an overlooked and ecosystem engineer sponge. *Marine Biodiversity*, 2020, 50(5): 82.
- [63] 公丕海, 李娇, 关长涛, 李梦杰, 刘超. 莱州湾增殖礁附着牡蛎的固碳量试验与估算. *应用生态学报*, 2014, 25(10): 3032-3038.
- [64] 黄丁勇, 王建佳, 陈甘霖, 郑新庆. 亚龙湾珊瑚礁大型礁栖生物的群落结构及生态警示. *生态学杂志*, 2021, 40(2): 412-426.
- [65] Arrigo K R. Marine microorganisms and global nutrient cycles. *Nature*, 2005, 437(7057): 349-355.
- [66] Bowler C, Karl D M, Colwell R R. Microbial oceanography in a sea of opportunity. *Nature*, 2009, 459(7244): 180-184.
- [67] 沈新强, 全为民, 袁骥. 长江口牡蛎礁恢复及碳汇潜力评估. *农业环境科学学报*, 2011, 30(10): 2119-2123.
- [68] Tremblay P, Grover R, Maguer J F, Legendre L, Ferrier-Pagès C. Autotrophic carbon budget in coral tissue: a new ^{13}C -based model of photosynthate translocation. *The Journal of Experimental Biology*, 2012, 215(Pt 8): 1384-1393.
- [69] McCook L, Jompa J, Diaz-Pulido G. Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs*, 2001, 19(4): 400-417.
- [70] Dunham A, Archer S K, Davies S C, Burke L A, Mossman J, Pegg J R, Archer E. Assessing condition and ecological role of deep-water biogenic habitats: glass sponge reefs in the Salish Sea. *Marine Environmental Research*, 2018, 141: 88-99.
- [71] Kahn A S, Yahel G, Chu J W F, Tunnicliffe V, Leys S P. Benthic grazing and carbon sequestration by deep-water glass sponge reefs. *Limnology and Oceanography*, 2015, 60(1): 78-88.
- [72] Johnson E E, Medina M D, Bersosa Hernandez A C, Kusel G A, Batzer A N, Angelini C. Success of concrete and crab traps in facilitating Eastern oyster recruitment and reef development. *PeerJ*, 2019, 7: e6488.
- [73] 李建芬, 商志文, 陈永胜, 田立柱, 姜兴钰, 王福, 胡云壮, 李勇, 杨朋, 文明征, 袁海帆, 施佩歆, 王宏. 渤海湾牡蛎礁的研究现状与保护建议. *地质调查与研究*, 2020, 43(4): 317-333.
- [74] Donelan S C, Breitburg D, Ogburn M B. Context-dependent carryover effects of hypoxia and warming in a coastal ecosystem engineer. *Ecological Applications: a Publication of the Ecological Society of America*, 2021, 31(4): e02315.
- [75] Hughes T P, Kerry J T, Baird A H, Connolly S R, Dietzel A, Eakin C M, Heron S F, Hoey A S, Hoogenboom M O, Liu G, McWilliam M J, Pears R J, Pratchett M S, Skirving W J, Stella J S, Torda G. Global warming transforms coral reef assemblages. *Nature*, 2018, 556(7702): 492-496.
- [76] Genevier L G C, Jamil T, Raitos D E, Krokos G, Hoteit I. Marine heatwaves reveal coral reef zones susceptible to bleaching in the Red Sea.

- Global Change Biology, 2019, 25(7): 2338-2351.
- [77] Spady B L, Skirving W, Liu G, De La Cour J L, McDonald C J, Manzello D. Unprecedented early-summer heat stress and forecast of coral bleaching on the Great Barrier Reef, 2021-2022. *F1000Research*, 2022, 11: 127.
- [78] Zhu W T, Xia J Q, Ren Y X, Xie M R, Yin H Y, Liu X B, Huang J Z, Zhu M, Li X B. Coastal corals during heat stress and eutrophication: a case study in Northwest Hainan coastal areas. *Marine Pollution Bulletin*, 2021, 173: 113048.
- [79] Woodhead A J, Hicks C C, Norström A V, Williams G J, Graham N A J. Coral reef ecosystem services in the Anthropocene. *Functional Ecology*, 2019, 33(6): 1023-1034.
- [80] Foster T, Falter J L, McCulloch M T, Clode P L. Ocean acidification causes structural deformities in juvenile coral skeletons. *Science Advances*, 2016, 2(2): e1501130.
- [81] Zhang Y, Huang J Z, Li X K, Song C P, Xia J, Ren Y X, Wang A R, Li X B. Improper diving behavior affects physiological responses of *Acropora hyacinthus* and *Porites cylindrica*. *Frontiers in Marine Science*, 2021, 8: 696298.
- [82] Tkachenko K S, Huan N H, Thanh N H, Britayev T A. Extensive coral reef decline in Nha Trang Bay, Vietnam: *Acanthaster planci* outbreak: the final event in a sequence of chronic disturbances. *Marine and Freshwater Research*, 2020, 72(2): 186-199.
- [83] Babbitt A R, Tamasi T, Dumit D, Weber L, Rodríguez M V I, Schwartz S L, Armenteros M, Wankel S D, Apprill A. Discovery and quantification of anaerobic nitrogen metabolisms among oxygenated tropical Cuban stony corals. *The ISME Journal*, 2021, 15(4): 1222-1235.
- [84] Silliman B R, Schrack E, He Q, Cope R, Santoni A, van der Heide T, Jacobi R, Jacobi M, van de Koppel J. Facilitation shifts paradigms and can amplify coastal restoration efforts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(46): 14295-14300.
- [85] Schotanus J, Walles B, Capelle J J, van Belzen J, van de Koppel J, Bouma T J. Promoting self-facilitating feedback processes in coastal ecosystem engineers to increase restoration success: testing engineering measures. *Journal of Applied Ecology*, 2020, 57(10): 1958-1968.
- [86] Gilby B L, Olds A D, Peterson C H, Connolly R M, Voss C M, Bishop M J, Elliott M, Grabowski J H, Ortodossi N L, Schlacher T A. Maximizing the benefits of oyster reef restoration for finfish and their fisheries. *Fish and Fisheries*, 2018, 19(5): 931-947.
- [87] 黄晖, 张浴阳. 珊瑚礁生态修复技术. 北京: 海洋出版社, 2019: 63-118.
- [88] 王欣, 高霆炜, 陈骁, 周浩郎, 李银强, 苏治南, 梁文. 涠洲岛园艺式珊瑚苗圃的架设与移植. *广西科学*, 2017, 24(5): 462-467.
- [89] Boström-Einarsson L, Babcock R C, Bayraktarov E, Ceccarelli D, Cook N, Ferse S C A, Hancock B, Harrison P, Hein M, Shaver E, Smith A, Suggett D, Stewart-Sinclair P J, Vardi T, McLeod I M. Coral restoration-A systematic review of current methods, successes, failures and future directions. *PLoS One*, 2020, 15(1): e0226631.
- [90] 甘健锋, 俞晓磊, 罗勇, 黄林韬, 刘骋跃, 江雷, 黄晖. 三亚鹿回头礁区造礁石珊瑚的摄食特征. *水产学报*, 2021, 45(11): 1854-1862.
- [91] 许慎栋, 张志楠, 余克服, 黄学勇, 陈汉吉, 覃祯俊, 梁日升. 南海造礁珊瑚 *Favia palauensis* 营养方式的空间差异及其对环境适应性的影响. *中国科学: 地球科学*, 2021, 51(6): 927-940.
- [92] McAfee D, Connell S D. The global fall and rise of oyster reefs. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2021, 19(2): 118-125.
- [93] Schubert N, Schoenrock K M, Aguirre J, Kamenos N A, Silva J, Horta P A, Hofmann L C. Editorial: coralline algae: globally distributed ecosystem engineers. *Frontiers in Marine Science*, 2020, 7: 352.
- [94] 廖芝衡, 余克服, 王英辉. 大型海藻在珊瑚礁退化过程中的作用. *生态学报*, 2016, 36(21): 6687-6695.
- [95] Borst A C W, Angelini C, ten Berge A, Lamers L, Derksen-Hooijberg M, van der Heide T. Food or furniture: separating trophic and non-trophic effects of Spanish moss to explain its high invertebrate diversity. *Ecosphere*, 2019, 10(9): e02846.
- [96] Schweiss V R, Rakocinski C F. Destabilizing effects on a classic tri-trophic oyster-reef cascade. *PLoS One*, 2020, 15(12): e0242965.