DOI: 10.20103/j.stxb.202307201558

秦雨珂,程珂珂,杨波,郑惠娜,蔡中华,肖宝华,周进.珊瑚共生体碳代谢特征研究进展.生态学报,2024,44(9):3561-3574. Qin Y K, Cheng K K, Yang B, Zheng H N, Cai Z H, Xiao B H, Zhou J.Characterization of carbon metabolism in coral symbiont. Acta Ecologica Sinica, 2024,44(9):3561-3574.

珊瑚共生体碳代谢特征研究进展

秦雨珂1,程珂珂1,杨 波1,2,郑惠娜2,蔡中华1,肖宝华2,周 进1,*

1清华大学深圳国际研究生院,深圳 518131

2 广东海洋大学深圳研究院, 深圳 518120

摘要:珊瑚礁作为一种典型的海洋生态系统,具有巨大的固碳和储碳潜力。然而,目前对于珊瑚礁的净碳能力(碳释放与碳吸收)仍存在争议,主要归因于珊瑚共生体碳代谢的多样性和复杂性。珊瑚礁在生物钙化、呼吸过程中向大气释放二氧化碳(CO₂);但在生物合成和沉积过程中却可以将碳进行固定与埋藏;为此,珊瑚礁的碳源碳汇身份还有待明确。现有部分研究表明,共生体通过碳代谢可以促进珊瑚礁吸收大气中的 CO₂。此外,珊瑚礁和海岸带蓝碳生态系统通常表现出很强的连通性,珊瑚共生体碳代谢能有效提高海岸带盐沼植被、海草床、海洋浮游植物等生物的碳汇功能。为了加深对珊瑚礁碳源-碳汇功能的理解,综述了珊瑚共生体的碳代谢特征,梳理了共生体中碳的关键生态过程(有机碳的迁移、无机碳的转化、两者的赋存状态),总结了细菌-虫黄藻-病毒在共生体碳代谢中的作用,评述了珊瑚礁碳源-碳汇特征及影响因子。旨在阐明珊瑚共生体碳代谢的关键过程,并基于此寻求有效的珊瑚礁碳增汇技术,形成以碳增量为主的珊瑚保护与修复技术,提升珊瑚礁在蓝碳生态系统中的贡献。

关键词:珊瑚礁;碳代谢;细菌-虫黄藻-病毒;珊瑚礁碳增汇技术

Characterization of carbon metabolism in coral symbiont

QIN Yuke¹, CHENG Keke¹, YANG Bo^{1,2}, ZHENG Huina², CAI Zhonghua¹, XIAO Baohua², ZHOU Jin^{1,*} 1 Shenzhen International Graduate School, Tsinghua University, Shenzhen 518131, China 2 Shenzhen Institute of Guangdong Ocean University, Shenzhen 518120, China

Abstract: As a typical marine ecosystem, coral reefs possess huge carbon reserves and strong carbon sequestration potential. However, the net carbon capacity (carbon release and carbon uptake) of coral reefs remains controversial, mainly due to the diversity and complexity of carbon metabolism of the coral symbiont. Coral reefs release carbon dioxide into the atmosphere during biological calcification and respiration. They can also bury carbon during biosynthesis and deposition. Therefore, their identity as a net carbon source or sink remains unclear. The study of carbon metabolism in coral reef ecosystems is a frontier subject under the umbrella of carbon neutrality studies. Existing studies have demonstrated that symbionts could directly promote coral reef absorption of atmospheric CO_2 through carbon metabolism and exhibit ecosystem connectivity functions that improve the carbon sink functions of salt marsh vegetation, seagrass bed, and marine phytoplankton. To deepen our understanding of coral reef carbon source and sink functions, this paper reviews the carbon metabolism characteristics of coral symbionts, identifies key ecological processes involving carbon in symbionts (migration of organic carbon, transformation of inorganic carbon, and occurrence status), summarizes the roles of bacteria-zooxanthellae-viruses in symbiont carbon metabolism, and reviews factors the cause controlling coral reef carbon source and sink functions.

基金项目:国家自然科学基金委(42106096);广东省基础与应用基础研究基金项目(2023A1515012204);深圳科技创新委可持续发展专项(KCXFZ20211020165547011);清华大学深圳国际研究生院交叉科研创新基金(JC2022004)

收稿日期:2023-07-20; 网络出版日期:2024-02-01

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: zhou.jin@ sz.tsinghua.edu.cn

http://www.ecologica.cn

In addition, this paper summarizes relevant information regarding bacterial community composition, functional differences, and metabolic pathways that can all affect coral carbon metabolism. Deep-sea cold-water corals use bacteria as a carbon source and viruses can change the metabolic rate and utilization efficiency of coral reef organic carbon flow by switching strategies. Photosynthesis and respiration of zooxanthellae affect coral carbon metabolism, and the influence of temperature and light on these two metabolic processes has been extensively studied. The purpose of the paper is to deepen our understanding of the carbon metabolism of coral symbionts, in addition to seeking an optimal carbon sinking technology based on coral reefs. It calls for further exploration of the assessment technology of coral reef carbon sink function and ways to increase the sink in future studies, so as to form the coral protection and restoration technology based on carbon metabolism characteristics of coral symbionts, analysis of the source sink paradox, and finally coral reefs' negative carbon metabolism characteristics of coral symbionts, analysis of the source sink model of coral reef ecosystems, and to gather scientific evidence for its entry into the "blue carbon club".

Key Words: coral reef; carbon metabolism; bacteria-zooxanthellae-viruses; coral reef carbon sequestration technology

珊瑚礁是地球上生产力和生物多样性最高的生态系统之一,初级生产力达 300—5000 g C m⁻² a^{-1[1]}。该 生态系统维持高生产力的原因,主要得益于"珊瑚-虫黄藻-微生物"高效的共生体系。复杂的共生体通过光 合、呼吸、摄食和钙化等理化过程驱动着高效的碳循环。虫黄藻可以通过光合作用固定二氧化碳(CO₂),并合 成有机物为珊瑚提供能量基质;珊瑚不仅为虫黄藻提供栖息地和光合作用所需原料,还可以从捕食消化的浮 游生物中获得维生素、微量元素和其它必需物质供给藻类使用,同时产生的代谢废物也可通过藻类转化为氨 基酸等物质再次供珊瑚循环利用。对于微生物而言,它们通常作为底盘生产力和活跃的物质代谢中介,细菌\ 真菌-古菌等作为初级生产力的生产者和代谢者,在虫黄藻和珊瑚宿主之间充当物质循环和元素转化的桥梁 和引擎^[2-3],维持珊瑚礁生态系统的高生产力、高生物多样性和高代谢效率。

除了生态价值,对于礁体本身,它既是地质历史上石灰岩的主要物质来源,也是现代海洋中最重要的储碳 媒介。珊瑚礁体主要成分是碳酸钙,珊瑚虫生物体成分主要是有机碳。珊瑚虫死亡后被埋藏的礁体可直接转 换成石灰岩,永久封存。定量分析结果表明,珊瑚礁在全球尺度上每年可固定9亿t碳^[4]。然而,珊瑚共生体 碳代谢具有复杂的过程和多样的形式,这使得共生体中的碳流和碳通量较难核算。与红树林、海草床、盐沼等 生态系统相比,珊瑚礁还未被纳入"蓝碳"生态系统^[5],主要原因在于珊瑚礁碳释放和碳吸收的差值尚存争 议,碳源和碳汇的结论还有待厘清。产生这一矛盾有多种原因,最主要的原因在于共生体有机碳代谢和无机 碳矿化之间的对立。有机碳代谢包括光合作用和呼吸作用,无机碳矿化包括碳酸钙的沉淀和碳酸钙的溶解; 这两对过程均有碳释放和碳吸收,因而形成一对矛盾。同时,不同礁区由于物理、化学、生物过程的复杂性,也 使得碳通量和碳收支的核算很难定量测定^[6-7]。此外,珊瑚健康状态、环境条件、人为干扰程度以及时空边界 等其它因素均会对源汇差异产生影响^[8]。一些作者认为珊瑚礁生态系统在净碳收支上表现为碳源^[6];而近 年来越来越多的证据显示,从长时间的尺度看,珊瑚礁生态系统最终可能表现为碳汇^[9]。石拓等总结了共生 体通过光合作用、摄食、钙化等生理生化过程驱动珊瑚生态系统高效的有机碳和无机碳循环,指出珊瑚礁是减 缓气候变化的潜在蓝色碳汇^[10]。然而,珊瑚礁碳源汇属性的判断还需要更多的数据,梳理共生体的碳代谢过 程显得尤为重要。

为此,考虑到共生体碳代谢过程的重要性与复杂性,本文尝试总结了珊瑚共生体碳循环的研究进展,包括 有机碳的迁移、无机碳的转化;呼吸作用-光合作用-钙化作用下的源汇特征;共生体中细菌-虫黄藻-病毒对碳 循环的贡献;以及珊瑚礁共生系统源汇悖论的由来和受控因素等;最后对可行的增汇模式进行了探讨。论文 目的旨在梳理共生体碳代谢特征,解析珊瑚礁生态系统的源汇悖论,为珊瑚礁生态系统进入海洋蓝碳俱乐部 提供科学依据,也为珊瑚的保育和增汇策略提供新视角和框架补充。

1 珊瑚共生体的碳组成

1.1 有机碳的构成与迁移

共生体的有机碳主要来源于虫黄藻的光合作用和珊瑚宿主的异养摄食等,包括稳定-不稳定碳库或者活性-惰性碳库;依据原理和性质差异大致能通过物理 C、化学 C 和生物 C 的方式进行区分。

物理 C 物理 C 主要是以珊瑚密度和粒径大小作为判别依据,该理论认为有机碳的稳定性主要受团聚体 的物理保护和矿物吸附过程的影响,并强调有机碳存在状态及空间分布与其受保护程度具有较强的相关性。 由于物理分离方法破坏性小,更能表征珊瑚有机碳的功能和形态,因此是目前有机碳分组的主流方法,其包括 以密度、粒径和团聚体性质而进行的细分。在密度分组中,将珊瑚在重液(1.6—2.0 g/cm³)中离心,浮在液体 表面的组分为轻有机碳,沉淀部分为重有机碳,前者主要由分解一半的微生物残体和大块的动植物残体组成, 是介于新鲜有机质和腐殖质间的中间碳库,这类碳分解程度较低,稳定性较差,易被微生物分解利用;而后者 主要是指与矿物结合的有机碳,分解程度较高,稳定性较强^[11-12]。若以粒径大小为依据,将>0.053 mm 的颗 粒作为颗粒有机碳,将<0.053 mm 的颗粒作为矿物结合有机碳^[13-14]。两者的主要区别在于其来源成分和形 成途径。其中,颗粒有机碳主要通过藻源途径形成,含有更多藻类来源的碳;而矿物结合有机碳主要以菌源途 径为主,细菌碳占比较高^[15]。在三种以团聚体为依据进行的分组中,根据珊瑚团聚体大小,以 250 μm 为界划 分为大团聚体(>250 μm)和微团聚体(<250 μm)。其中大团聚体主要由有机胶结剂组成,微团聚体主要由 有机-矿质复合体组成^[13]。

化学 C 化学分组是采取传统的化学方法将不同珊瑚碳组分按照它的化学性质进行区分。这些性质可 在一定程度上反映有机碳在珊瑚中的化学稳定性。目前化学分组主要是利用珊瑚有机碳在各种提取剂(如 水、缓冲液、稀酸或氧化水溶液等)中的溶解性、水解性和氧化性进行。化学 C 主要包括可溶性有机碳、酸水 解有机碳和易氧化有机碳三类。在一类中泛指珊瑚中所有可溶解的有机碳。可溶性有机碳主要来源于珊瑚 粘液、共附生生物体和分泌物等,是珊瑚微生物分解的活性底物,也是珊瑚有机碳最为活跃、迁移性最大的碳 组分^[16]。二类酸水解有机碳是指被酸(盐酸或硫酸)水解后的活性有机碳,易被水解的主要是蛋白质、核酸 和多糖,而未能水解的为惰性有机碳,如木质素、脂肪、蜡、树脂和软木脂等。依据该方法可将有机碳划分为活 性和惰性有机碳,进而可计算惰性指数,衡量惰性有机碳库大小^[17]。三类易氧化的有机碳是指:通过 333 mmol/L高锰酸钾的氧化作用将有机碳分为活性碳和非活性碳两个组分,并计算碳库指数、活性指数和碳 管理指数^[18]。一般来说,易被高锰酸钾氧化的成分主要有简单的糖类、氨基酸、胺基和氨基糖等物质。除了 上述三种分类法,随着化学表征技术手段(红外光谱、核磁共振和气相/液相色谱、质谱)的发展,可以对珊瑚 有机碳的成分及化学结构进行定性和定量分析。目前以¹³C 核磁共振技术的应用最为常见,由于其对样品破 坏性小、处理简单、能够定量分子信息等优点被广泛用于珊瑚有机碳化学组成的研究^[19]。其根据化学结构可 将珊瑚有机碳定性分为四大类:烷基碳、烷氧碳、芳香碳和羧基羰基碳^[20]。

生物 C 生物分组往往是根据被微生物分解利用的程度来衡量珊瑚有机碳的稳定性,将可被微生物分解 利用的有机碳定义为活性有机碳(或微生物量碳),主要通过测定珊瑚微生物生物量、可矿化碳或生物标志物 来进行评估^[21]。在一种微生物生物量的测定中,珊瑚经氯仿熏蒸处理后,被杀死的微生物残体等易分解有机 质被释放到珊瑚中,导致珊瑚中的可提取碳总量增加,测定浸提液中总碳的含量可以计算微生物量碳。二种 可矿化碳的测定中,可矿化碳又称生物可降解碳,主要通过微生物分解有机质后,测定 CO₂释放量或专性呼吸 速率 qCO₂(每单位微生物产生的 CO₂量)来量化可矿化碳量。同时,利用珊瑚矿化速率和累积矿化量可以评 估珊瑚微生物活性。三种生物 C 的衡量是针对生物标志物的测定,常用的生物标志物种类包括脂类、糖类、 木质素酚、氨基酸和氨基糖等,其中木质素酚被定义为珊瑚中藻源碳的代表成分,而氨基糖被认为是菌源碳的 代表成分^[22]。

上述物理 C、化学 C 和生物 C 是对共生体有机碳的分组,而对它们运动的描述常用到不同的迁移方式。

44 卷

(Particulate organic carbon, POC)和溶解态(Dissolved organic carbon, DOC)的形式存在。在珊瑚礁区中的 POC 主要由微生物、藻类、浮游生物以及分泌物等构成,这类物质的沉降及浮游生物的行为构成了 POC 的垂 直迁移。DOC 主要由珊瑚代谢产物和胞外聚合物(Extracellular Polymeric Substances, EPS)组成,温跃层-盐跃 层等不同水层的垂直混合带来了 DOC 的垂直运动。远海环境中由于浮游生物的活动以及有机物的氧化降 解,导致有机碳的浓度一般会随深度递减。有研究表明泻湖沉积物中有机碳的含量仅为周围生物体中碳含量 的1%,这表明泻湖中有机碳在下沉过程中被高效利用,具有十分明显的垂直分布特征[23]。相比于远海和大 洋环境,浅水区由于受航运、生物活动以及陆源水流的扰动,其 POC 和 DOC 没有明显的垂直分布差异^[24]。 除了垂直沉降,水平输送也是有机碳迁移的重要方式。珊瑚礁生态系统物种丰富,多样性和生产力远高于外 周水体,有相当比例的碳由共生体向外输出^[25]。Zheng等通过沉积物捕捉器比较了沉积物的碳素含量,发现 有机碳的分布在共生体最高、泻湖次之、外周水体最低,具有明显的圈层扩散特征^[26]。Hata 等对有机碳的水 平输送能力进行了估算,发现共生体向外周水平扩散的 DOC 和 POC 通量分别为(33±3) mmol C m⁻² d⁻¹和 (6±1) mmol C m⁻² d^{-1[25]}。而从全球规模来看,水平输出的总有机碳量约为 15 ×10¹² g Ct a⁻¹,占总净生产力 的四分之三^[27]。

1.2 无机碳的构成与转化

共生体中无机碳的赋存状态主要为 CO₂、H₂CO₃、 HCO_3^{-} 、 CO_3^{2-} 和 CaCO₃,由矿化过程进行转化,如图 1 所 示。气态 CO,通过海水界面与水结合形成 H,CO,分子, 碳酸通过两级电离释放出 H^+ 、 HCO_3^- 和 CO_3^{2-} ,游离的 CO₃²⁻ 与 Ca²⁺结合形成碳酸钙沉淀^[28]。大多数珊瑚礁 区正在以稳定的速率沉积碳酸钙。珊瑚及虫黄藻对碳 酸钙的生成有很强的促进作用,大部分矿化的无机碳沉 降在珊瑚礁区,只有少量被水流带到外周环境。健康的 珊瑚礁生态系统中,海水中二氧化碳分压(pCO,)基本 保持稳定,碳酸钙以相对恒定的速率沉积,构成海洋中 重要的碳酸盐沉降区。因此,全球珊瑚礁面积虽小却贡 献了碳酸钙产率的 32%—43% [29]。



珊瑚礁共生体中无机碳的形成与转化过程 Fig.1 Formation and transformation of inorganic carbon in coral reef symbiont

2 共生体碳代谢概况

珊瑚共生体中的碳来源主要有三个,一是来源于海水中的 DIC,二是来源于虫黄藻的光合产物,三是来源 于被珊瑚摄取的浮游生物。在珊瑚共生体的碳循环过程中,最重要的两名角色是虫黄藻和珊瑚宿主,主要的 碳循环过程包括有机碳循环和无机碳循环。有机碳循环主要是指光合作用和呼吸作用;无机碳循环主要是指 钙化作用(在珊瑚研究中也被叫做矿化作用)和反向钙化作用(即钙化作用的逆向)^[30]。珊瑚礁生态系统中 的虫黄藻通过光合作用利用无机碳(Dissolved inorganic carbon, DIC),产生有机物并释放 O,供珊瑚呼吸。其 中大部分有机物被珊瑚排出体外,但又很快被珊瑚作为食物来源捕获,再次进入循环。与此同时,珊瑚呼吸产 生的 CO2和虫黄藻的内生 CO2与水中的 Ca2+发生作用合成钙质珊瑚骨骼[31]。共生微生物常常充当代谢中 介,加快碳循环速度[3]。通常,在健康的珊瑚礁系统中,共生体中有机碳和无机碳的高效循环支撑了珊瑚礁 的高生产力[32];而在珊瑚礁系统健康状态受损时,其群落的碳循环过程受到显著干扰,并改变碳的流向[10]。 因此,珊瑚钙化、虫黄藻光合作用和微生物代谢共同决定碳的代谢轨迹。

近年来,微传感器技术、叶绿素荧光技术和离子质谱技术的迅速发展为共生系统的碳循环研究带来了微 观层面的证据,并取得了许多新的进展。有学者采用纳米二次离子质谱技术(NanoSIMS)分析了共生体中的

碳循环,以亚细胞分辨率跟踪和定量分析了组织中的碳素和稳定同位素的分布;在群落和组织水平上重新审视了共生密度对珊瑚共生体的生理和营养影响;同时精确地揭示了共生体中碳素的循环和能量传递^[33-34],这些结果证实了碳的代谢存在源与汇的交织,而且提出了精确认识碳的代谢过程需要 3D 的空间意识。此外,同位素技术也大放异彩,例如 Chen 等利用氧同位素(δ¹⁸ O)和碳同位素(δ¹³ C),示踪了我国台湾省南部核电站附近海域水温对珊瑚生长的影响,结果表明温度越高,珊瑚δ¹⁸O 越低,而δ¹³C 越高^[35]。Deng 等利用δ¹³ C 示踪了南海北部的珊瑚礁体,显示在近百年尺度,光照强度改变了虫黄藻的光合作用^[36]。Xu 等通过δ¹³ C 示踪技术反演了南海珊瑚礁碳酸盐的长期变化,证明在足够长的时间序列上珊瑚对碳的代谢过程中,吸收大于释放^[37]。

3 共生体成员的碳代谢特征

3.1 原核微生物(细菌与病毒)

共生体中原核生物的组成具有高度多样性,主导微生物包含 α 变形杆菌 Alphaproteobacteria (如 Rhodobacterales 和 Sphingomonadales), γ 变形杆菌 Gammaproteobacteria (如 Alteromonadales、Pseudomonadales 和 Vibrionales), β-变形菌以及拟杆菌等^[38]。有研究表明, 珊瑚共生体的微生物组成是影响珊瑚健康的关键因 素^[39]。微生物群落组装方式包括扩散限制、生态漂移和同质选择等,在不同的生境中常常使用不同的方式, 以适应多变的环境,因此微生物群落的组成是动态的^[40]。相比于物种组成,微生物在功能上差异更为多样, 在营养丰富的上升流区,微生物群落中存在丰富的有机质代谢基因;而在相对贫瘠的营养环境中,微生物则具 有更多参与光合作用的基因^[38]。此外,与开放海域相比,共生体微生物的新陈代谢速率也明显更高。放射性 胸腺嘧啶实验证明大堡礁区的珊瑚共生菌的倍增时间为3h,而开放海域的倍增时间为4d^[41]。共生体的这 种高代谢率归因于宿主释放的有机碳被细菌吸收^[42],同时这种高效率对生态系统的碳流通也存在较大影 响[43]。高代谢率通常与低生长效率相关,这是一种速率-产量的平衡。细菌在不同的共生关系中代谢碳素 (如 DOC)时,也常常使用不同的代谢途径。如在与藻类共生的关系中,微生物会优先利用低效率的中心碳代 谢途径,如 Entner-Doudoroff 途径和戊糖磷酸途径;而在珊瑚中则更偏向于利用 Embden-Meverhof-Parnas 途 径[4]。微生物这些代谢路径的差异主要取决于珊瑚和藻类释放的有机质不同,其中珊瑚渗出液主要以脂类 和蛋白质为主,而藻类渗出液以不稳定的碳水化合物为主^[45]。此外,EMP 途径代谢速率要远远高于中心代 谢途径,因而提升了对碳的周转速率。这一过程涉及珊瑚宿主、异养微生物和多种代谢中间物的参与,并受有 氧和无氧环境的影响(图2)。

对于一些深海的冷水珊瑚,如石珊瑚和深水软珊瑚,细菌碳源是重要的类别^[47-48]。多数共生细菌都具有 参与深水珊瑚碳循环的能力,DNA 稳定同位素探测了海底火山口的一些深水珊瑚,发现这些珊瑚依靠与其共 生的化能细菌及其产物为碳源^[49-50]。Middelburg 等也表明深水石珊瑚的食物来源可能与共生的化能自养微 生物有关^[51]。一般情况下,化能自养微生物寄生在珊瑚的粘膜层或者体外,这些微生物不会借助光合作用的 方式获取碳源,而是通过氧化一些简单的无机化合物,例如同化二氧化碳来获取化学能^[51]。除此之外,稳定 同位素的数据表明,许多珊瑚群落获取食物依靠的是化学合成反应,但不同种类的珊瑚摄食策略存在差异。 有研究表明 Paramuricea sp.与 C. delta 两种珊瑚的摄食与硫氧化家族细菌 SUP05 有关,该家族细菌通过重组 (形成不同的 C 加工策略)帮助珊瑚利用冷源渗漏碳,以适应周围环境^[52]。该研究表明这些深海珊瑚可能会 改变某些特定的微生物丰度,以获取碳素。

除细菌外,共生体中病毒也具有重要的作用(图 3)。在病毒裂解作用下细胞内容物作为溶解有机质释 放,病毒发挥着分流作用,增加了有机质的循环,减少了微生物生物量碳向食物网中的较高营养级的转移,同 时增加了上层食物网的初级生产力^[53-54]。这种病毒裂解对细菌群落的控制被称为杀死赢家(Kill the Winner,KtW)策略^[55]。在波利尼西亚 Moorea 岛相对原生态的珊瑚礁中,通过病毒裂解每天会清除 24%— 367%的细菌量,每天每升水释放 1.0—62 μg 有机碳^[56]。同时,在这一区域还发现了一种有别于 KtW 策略的





搭便车"Piggyback-the-Winner"理论^[57],即溶源性病毒 不付成本而坐享收益。有学者总结裂解是富营养条件 下的主要策略,而溶源是在寡营养条件下的应对方 式^[58-59]。波利尼西亚的营养含量很低,因而更偏向于 搭便车理论。对 2110 个完整细菌基因组中噬菌体的分 析表明,细菌生长速度与溶源性之间存在正相关关系, 进一步印证了搭便车理论^[60]。这种行为减缓了珊瑚礁 有机碳流的代谢速率,但是却提高了利用效率。

3.2 真核微生物(虫黄藻)

虫黄藻(Zooxanthellae)是棕色单细胞的甲藻,有着 不同的形态特征^[62],且大多都是自养生物,其光合作用 是珊瑚共生体中碳代谢不可缺少的一环。虫黄藻给珊 瑚宿主提供其自身绝大部分的光合作用产物,如糖类、 氨基酸、氧气等,这些产物用于满足珊瑚的生长需要。 而珊瑚给虫黄藻提供 N、P、CO₂等代谢产物,这些产物 可以满足虫黄藻的生长和光合作用。对 C 素的代谢 中,主要受光合磷酸化和卡尔文循环中的影响(图 4)。 健康状态下 CO₂来源顺利,卡尔文循环正常,光合磷酸 化行使,碳素得以有效固定;而当 CO₂来源受阻时,则卡 尔文循环中断,光合磷酸化受阻,有机碳不能有效合成。 这一对过程调控着碳的走向。

一方面,虫黄藻吸收珊瑚释放的 CO2和环境中的





Fig.3 The main strategies adopted by viruses against bacteria under different nutritional conditions (modified after reference^[61]) DIC:溶解无机碳; POM:颗粒有机物; DOM:溶解有机物





(a)正常状态下虫黄藻经光合磷酸化和卡尔文循环进行碳循环;(b)当CO₂获取受阻时卡尔文循环被打断,随后光合磷酸化过程也随之受阻(参考自文献^[63]);ADP:二磷酸腺苷;NADP⁺:烟酰胺腺嘌呤二核苷磷酸;P_i:磷酸基团;ATP:磷酸腺苷;NADPH:还原型烟酰胺腺嘌呤二

核苷酸磷酸;(CH20):糖类物质

CO₂,在光照条件下生成葡萄糖和 O₂;有机碳一部分成为珊瑚和虫黄藻呼吸作用的原料,一部分直接排放到环 境中再被珊瑚的触手捕捉^[31]。另一方面,虫黄藻利用自身生成的部分有机碳和环境中的 O₂进行呼吸作用产 生 CO₂和水,作为光合作用的原料。虫黄藻呼吸作用产生的 CO₂也能被珊瑚用来与环境中的 Ca²⁺作用合成宿 主的钙质骨骼^[31]。具体的过程为 CO₂与水反应生成 HCO₃ 和 H⁺, HCO₃ 再与 Ca²⁺反应生成 CaCO₃和 CO₂ (Ca²⁺+2HCO₃ 与CaCO₃+CO₂+H₂O),整个过程称为珊瑚的矿化过程(图 5),其中的 CO₂主要来源于珊瑚呼吸 作用和大气中的 CO₂,而生成的 CaCO₃能够将碳稳定地固定起来。在珊瑚共生体中,虫黄藻在大部分情况下 都是 CO₂的消耗者,充当着碳汇的角色。有研究表明在珊瑚共生体中,被虫黄藻固定的碳量为 15—83 μg C cm⁻² h⁻¹,其中有 40%—80%的碳量转移到了珊瑚宿主中,珊瑚将有机碳中的 10%—50%释放成 DOC,0.05%— 4%释放成 POC;还有一些未知去向的有机碳被共生细菌所消耗(图 6)^[64]。

Kelton 等人应用贝叶斯混合模型和稳定碳同位素比值分析,量化了红海食物网中从初级生产者到珊瑚礁 鱼类的碳流;证实了虫黄藻在 C 源层级上的重要份额^[65]。Christine 等人应用氨基酸稳定同位素分析进一步 强化了虫黄藻在共生体中营养交换、碳周转和抵御环境压力下的重要作用^[66]。除此之外,还有研究表明,虫 黄藻密度影响共生体的碳吸收和转运模式,面对无害的 POC 环境,有机碳的积累与珊瑚体内的虫黄藻密度呈 正相关^[67];而面对有害 POC 颗粒(如微塑料),有机碳的积累则与珊瑚体内的虫黄藻密度呈负相关^[68]。因 此,虫黄藻的健康、数量,它参与的光合作用、呼吸作用与钙化作用共同影响着共生体系统中的碳源-碳汇 属性。

在环境参数对虫黄藻碳代谢的影响上,温度和光照两个参数被较多关注。Jones 等人利用脉冲调幅 (PAM) 叶绿素荧光和光呼吸测定法,探讨了热应激对造礁珊瑚中虫黄藻光合作用的影响^[69]。笔者近期针对

44 卷



图 5 珊瑚礁碳酸盐体系及矿化过程 Fig.5 Carbonate system and mineralization process of coral reef

深圳大鹏湾的数据表明,光照强度或浊度影响虫黄藻的 光合效率,浊度越高会影响光的射入,降低藻类的光合 效率(2024,未发表)。近年来得益于建模技术的发展, 评估环境参数对虫黄藻 C 代谢的影响更多依赖模 型^[70]。目前主流的数值模型包括三类,一种是珊瑚— 虫黄藻内循环模型,该模型在细胞层面上参数化水质、 营养盐、光照、温度、pH 等,评估虫黄藻对无机碳的获取 和有机碳的制造过程。二种是珊瑚微碳循环模型,该模 型将虫黄藻光合作用所积累的能量和珊瑚钙化消耗的 能量关联起来,耦合环境参数共同判别虫黄藻的碳周转 及 CaCO₃的沉降作用。三种为综合耦合模型,结合水体 生源要素,海气界面处的气体交换,以及珊瑚生理生化 过程带来的 DIC、DIN 和 DOM 浓度的变化,建立耦合反 馈模型。这类模型的应用,可以将共生藻光合呼吸、珊 瑚虫有机体生化过程、以及主要的环境因子联系起来,



图 6 珊瑚礁共生体的碳流过程总结图(参考自文献^[64]) Fig.6 Summary diagram of carbon flow processes in coral reef symbionts(modified after reference^[64]) DOC:溶解有机碳;POC:颗粒有机碳

探讨全球变化背景下共生关系对单一或联合环境参数变化的响应机制。

4 珊瑚礁生态系统"源-汇(source-sink)"解析

4.1 "源-汇"悖论分析

珊瑚礁的"源-汇"属性目前主要定义为三种,即净源、净汇或源-汇间转变^[71]。这主要源于不同珊瑚共生体中复杂的"理-化-生"过程,使得碳通量和碳收支的核算不易确定。共生体的碳通量受多种因素的影响,主要归咎于共生体有机碳代谢和无机碳矿化。共生体群落的光合作用能够降低水体的 *p*CO₂,而呼吸作用能够增加水体 *p*CO₂。此外,碳酸钙的合成与溶解导致水体 CO₂的释放与消耗。因此,有机碳代谢和 CaCO₃沉淀与溶解的平衡控制着珊瑚礁生态系统的源与汇^[72]。

尽管早有报道礁区可能是潜在的碳汇,但是由于钙化过程会产生 CO₂(Ca²⁺ + 2HCO₃ ⇒ CaCO₃ + CO₂+H₂ O),在很长一段时间内一直被定义为碳源生态系统^[73]。Ware 等根据珊瑚钙化速率推测,每年全球珊瑚礁区

3568

向大气释放 CO₂的通量为(0.02—0.08) Gt C,约占化石燃料排放 CO₂总量的 0.4%—1.4%,并认为珊瑚的钙化 作用是导致珊瑚礁区 CO₂释放的主要驱动力^[6]。随后,不少学者也证实了珊瑚礁海域 CO₂的释放与珊瑚钙化 之间的重要联系^[71,74–75],由此认为珊瑚礁的碳代谢结局倾向于碳源。然而,目前也有不少研究推测珊瑚礁生 态系统是大气 CO₂的净汇,尤其是在近海海域。Kayanne 等对日本 Shiraho 礁的调查结果支持了珊瑚礁区的碳 汇属性^[73]。随后,有学者量化了源汇判断的依据,指出珊瑚礁的碳源或碳汇则取决于净有机生产力与净无机 生产力的比值(ROI),当 ROI<0.6 时,珊瑚礁区是大气 CO₂的源;ROI>0.6 时则是大气 CO₂的汇^[72]。

面对源-汇的现状,需要梳理几个问题。首先,从造礁珊瑚自身来看,大气 CO₂浓度升高可能会有利于虫 黄藻的光合作用和初级生产力;但伴随的酸化又会抑制珊瑚的钙化作用,导致其碳汇属性被削弱。这一点在 印度洋—太平洋多个珊瑚礁生态系统中均有过报道^[8]。其次,生态系统之间的相互作用对于碳交换有着重 要影响。在红树林、海草床和珊瑚礁的连续生态系统中,虫黄藻可固定大量来自海草床和红树林的溶解无机 碳,并将其转化为有机碳。此外,珊瑚释放的 CO₂可以被大型海草、海藻等初级生产者再次利用,因此连续生 态系统整体上表现出较强的碳汇性质,这一点在"源-汇"计算中经常被忽略^[76]。最后,珊瑚礁的不同状态也 影响着其"源-汇"状态,而珊瑚礁的不同状态由珊瑚群落的生理活动状态决定。一般情况下,光照、温度和环 境中的二氧化碳浓度会影响珊瑚群落的健康状态和生理活动^[77—78]。

目前,一些技术逐渐在"碳-汇"悖论的分析中大放异彩,其中以模型法为代表,模型法是评估与核算碳源 碳汇问题的好方法。在陆生系统,Jia 等人应用模型法分析了青藏高原水体在过去 20 年里的碳源碳汇属性, 通过输入历史 CO₂交换通量、速率、pCO₂等,证实高原湖泊总体上是碳汇,且具有西南部较高、东北部较低的地 理分布性^[79]。该研究的思路和方法为珊瑚礁源汇属性的判断提供了参照。的确,这方面已经有了一些积极 的尝试,其中最具代表性的为共生体耦合模型^[80]。该模型在细胞尺度上描述珊瑚光合、呼吸和有机碳转运, 在生物体尺度上描述了珊瑚不同组分(即腔肠体、钙化流体)中的离子转运及钙化作用,并考虑了与周围海水 的物质交换,最后综合概述了影响珊瑚共生关系碳收支的主要过程。该模型指出对于共生体来说,光合作用 产生的葡萄糖是主要的碳源,有机碳向宿主的转运是其主要的碳汇。对于珊瑚来说从共生体转运的大部分有 机碳会以粘液渗漏的形式丢失。此外,该耦合模型还应用于不同大气 CO₂分压下的情景,结果显示在较高的 大气 CO₂分压下,珊瑚钙化率下降,光合速率增加,珊瑚体内的碳酸盐体系也会发生相应变化^[80]。总的来说, 该模型以一种耦合的方式模拟珊瑚共生系统,不仅突出了共生体碳代谢特征这一至关重要的环节,而且系统 涉及了珊瑚碳源汇过程,为全面剖析珊瑚共生体系统碳代谢归属提供了重要参照。

4.2 "源-汇"效应的受控因子

光照、温度和 pCO₂等是影响珊瑚群落生理活动(呼吸作用、光合作用和钙化作用)的主要因素^[77-78],可以 左右珊瑚礁生态系统碳的"源-汇"属性。以光照为例,适宜的光强有利于共生藻的光合作用,但是强光会带来 光损伤抑制光合作用,导致与宿主脱离进而发生白化或死亡^[81]。除了光照外,温度也是珊瑚的敏感因子,当 环境温度<28℃时,珊瑚的钙化作用与光合作用均随温度的上升而增强;当温度>28℃时,珊瑚的钙化速率与 光合效率均呈现显著下降的趋势^[82],因而高温会损害碳汇效应。此外,CO₂分压也影响其源汇走向,海水 CO₂ 含量的增加(海洋酸化)使得海水碳酸盐(CO₃²⁻)浓度降低,珊瑚钙化效率随之下降^[83]。Gattuso 等首次阐明了 珊瑚群落初级生产力、呼吸率以及钙化率对海水 CO₂分压升高的响应,表明 pCO₂升高对珊瑚共生藻的光合作 用产生明显影响,并导致 CaCO₃饱和度显著降低^[84]。Langdon 等进一步对珊瑚群落净钙化速率进行了研究, 证实随着 pCO₂的持续升高,海水中 CO₃²⁻浓度下降 30%,珊瑚钙化效率降低 14%—40%^[85]。张远辉等根据碳 酸盐的热力学模式预测,从工业革命至 2100 年南沙海域的 CaCO₃饱和度将下降 43%左右,从而可能引起珊瑚 礁钙化速率回落 33%^[86]。

除了环境参数,珊瑚的营养利用方式、健康状态、与周边生态系统的连通性都会影响源汇结局。造礁珊瑚 是混合营养生物,其自养和异养这两种生活方式间的转换对珊瑚礁生态系统的碳"源-汇"属性会产生影响,甚 至可能会决定其属性^[87]。当珊瑚礁生态系统健康时,它整体上表现为大气 CO₂的净汇;但当珊瑚礁生态系统 健康受到胁迫时,它则表现为大气 CO₂的净源^[10]。严宏强等指出珊瑚健康受损可能导致级联效应,如生物多 样性下降、食物网结构简化、营养级缩短以及空间结构多样性衰退等严重后果;这可能会引发从碳汇到碳源的 转变,导致原本固定在各营养层级生物体内的有机碳被释放,从而削弱珊瑚礁生态系统的储碳总量^[28]。

5 总结与展望

共生体碳代谢的研究在有机碳的水平-垂直输送、无机碳的转化和 C 代谢过程动力学等方面取得了长足 进展。然而目前对珊瑚礁生态系统碳"源-汇"的研究仍较为有限,我们未能全面地认识共生体细胞、个体、群 落多尺度上的碳循环过程及调控机制,为了进一步明确珊瑚礁生态系统蓝碳储库的身份,未来值得关注的研 究方向包括:

(1) 珊瑚共生体增汇模式 在提升珊瑚礁生态系统碳汇能力的途径中,如果重点关注珊瑚共生体的成员,可以从两条路径进行尝试,一是通过调节外界因素,如人工上升流方法,二是关注珊瑚群落的健康状态,如 珊瑚资源修复策略。目前广西涠洲岛海域、广东徐闻、福建东山、三亚鹿回头以及深圳大鹏湾海域等主要示范 区和保护地正在实施有性繁殖相关的方法,期望在不久的将来能看到更多新品种,抗逆品系以及新修复资源。

(2)新型技术的应用 近年来一些新技术在珊瑚碳代谢的研究中崭露头角。如纳米液相色谱-串联质 谱,Motone 等人首次采用该技术对珊瑚幼虫进行了蛋白质组学分析,结果表明可以精准了解水螅体功能蛋白 的变化情况,帮助计算 C 通量^[88]。此外,纳米二次离子质谱技术(NanoSIMS)也是重要的方法,Krueger 等采 用该方法描绘了珊瑚共生体之间能量传递的规律^[33-34],对 C 流动力学的明晰提供了便利。上述纳米尺度的 新方法对加深珊瑚共生体 C 代谢的理解具有重要参考价值。

(3) 拓展时间尺度(十年或百年跨度)和空间尺度(生态连通性),全方位、多层次评估珊瑚共生体系统碳 通量的变化以及固碳、储碳特征 珊瑚碳代谢过程的复杂性和源汇身份的不确定性,不易通过短期的试验和 有限的数据获得,亦不可作为孤立单一的生态系统来对待,而应在时空尺度上纵深考虑。一是评估长时序范 围的净汇潜力;二是评估与其它生态系统(红树林、海草床、盐沼、浮游植物)的耦合性,探索多生态系统互作 下的综合 C 汇效果,为珊瑚礁进入蓝碳俱乐部获取科学筹码。

(4)资源修复新策略 积极探索基于营养流利用、上升流方式改善珊瑚生境的方法,营造更为健康、更具 环境缓冲能力的生态系统^[89]。拓展从无性繁殖到有性繁殖的增殖保育模式,通过基因编辑技术筛选抗逆基 因、选育抗逆品系,获取工程珊瑚株,为珊瑚礁资源修复和增汇潜力提供科技支撑^[90]。

(5)建立珊瑚碳汇示范区 珊瑚健康状态是影响珊瑚碳汇结局的关键性因素,珊瑚的健康受到胁迫时, 会吸收来自生态系统以外的有机碳,共生体被动经历从自养到异养的转变,同时从生态效应上也从健康珊瑚 礁主导的碳"汇"系统转向由退化珊瑚礁主导的碳"源"系统。由此看来,保护珊瑚礁的健康可以大大增加珊 瑚礁的碳负排放能力,防止珊瑚礁退化。该行为不仅能保护珊瑚礁,而且可以规范治理珊瑚礁的方式,探寻更 科学更高效地增加珊瑚负碳排放措施^[91]。

(6) 探索珊瑚碳汇交易类型 为了加大海洋生态系统对碳汇的贡献,可以引入市场机制,重视碳汇交易 市场^[92-93]。我国有着丰富的海洋资源,三大海岸带生态系统以及海洋牧场的案例为海洋碳汇交易市场提供 了有力基础^[94]。但是目前以珊瑚礁生态系统为代表的碳交易类型、和市场机制还相当薄弱。为此我们应该 鼓励吸引社科和经济领域的专家积极参与,支持企业和相关机构进行有益尝试。以政策环为推力、利益环为 引力、责任环为压力建立体系,为珊瑚礁生态系统碳汇交易市场的发展做出积极尝试^[95]。

参考文献(References):

[1] Hatcher B G. Coral reef primary productivity: a beggar's banquet. Trends in Ecology & Evolution, 1988, 3(5): 106-111.

[2] 王涛, 程珂珂, 蔡中华, 周进. 珊瑚共生体中"细菌-虫黄藻-宿主"三角关系的通讯交流. 应用生态学报, 2022, 33(9): 2572-2584.

[3] Zhou J, Jin H, Cai Z H. A review of the role and function of microbes in coral reef ecosystem. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(3):

919-930.

- [4] Kinsey D W, Hopley D. The significance of coral reefs as global carbon sinks—response to Greenhouse. Global and Planetary Change, 1991, 3 (4): 363-377.
- [5] Macreadie P I, Anton A, Raven J A, Beaumont N, Connolly R M, Friess D A, Kelleway J J, Kennedy H, Kuwae T, Lavery P S, Lovelock C E, Smale D A, Apostolaki E T, Atwood T B, Baldock J, Bianchi T S, Chmura G L, Eyre B D, Fourqurean J W, Hall-Spencer J M, Huxham M, Hendriks I E, Krause-Jensen D, Laffoley D, Luisetti T, Marbà N, Masque P, McGlathery K J, Megonigal J P, Murdiyarso D, Russell B D, Santos R, Serrano O, Silliman B R, Watanabe K, Duarte C M. The future of Blue Carbon science. Nature Communications, 2019, 10: 3998.
- [6] Ware J R, Smith S V, Reaka-Kudla M L. Coral reefs: sources or sinks of atmospheric CO₂? Coral Reefs, 1992, 11(3): 127-130.
- [7] Chisholm J R, Barnes D J. Anomalies in coral reef community metabolism and their potential importance in the reef CO₂ source-sink debate.
 Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1998, 95(11): 6566-6569.
- [8] Mayer B, Rixen T, Pohlmann T. The spatial and temporal variability of air-sea CO₂ fluxes and the effect of net coral reef calcification in the Indonesian Seas: a numerical sensitivity study. Frontiers in Marine Science, 2018, 5: 116.
- [9] Zhang S Q, Bai Y, He X Q, Yu S J, Song Z G, Gong F, Zhu Q K, Pan D L. The carbon sink of the Coral Sea, the world's second largest marginal sea, weakened during 2006-2018. Science of the Total Environment, 2023, 872: 162219.
- [10] 石拓,郑新庆,张涵,王啟芳,钟昕.珊瑚礁;减缓气候变化的潜在蓝色碳汇.中国科学院院刊,2021,36(3):270-278.
- [11] 杨丽霞, 潘剑君. 土壤活性有机碳库测定方法研究进展. 土壤通报, 2004, 35(4): 502-506.
- [12] 梁贻仓.不同农田管理措施下土壤有机碳及其组分研究进展.安徽农业科学, 2013, 41(24): 9964-9966.
- [13] 张国,曹志平,胡婵娟.土壤有机碳分组方法及其在农田生态系统研究中的应用.应用生态学报,2011,22(7):1921-1930.
- [14] 佟小刚,徐明岗,张文菊,卢昌艾.长期施肥对红壤和潮土颗粒有机碳含量与分布的影响.中国农业科学,2008,41(11):3664-3671.
- [15] 梁爱珍,张晓平,杨学明,申艳,时秀焕,范如芹,方华军.黑土颗粒态有机碳与矿物结合态有机碳的变化研究.土壤学报,2010,47 (1):153-158.
- [16] Grottoli A G, Dalcin Martins P, Wilkins M J, Johnston M D, Warner M E, Cai W J, Melman T F, Hoadley K D, Pettay D T, Levas S, Schoepf V. Coral physiology and microbiome dynamics under combined warming and ocean acidification. PLoS One, 2018, 13(1): e0191156.
- [17] 张焕军, 郁红艳, 丁维新. 土壤碳水化合物的转化与累积研究进展. 土壤学报, 2013, 50(6): 1200-1206.
- [18] 郑红. 土壤活性有机碳的研究进展. 中国林副特产, 2011(6): 90-94.
- [19] Lu S Q, Li X W, Li S W, Cui Z, Guo Y W, Han G Y. Sinuhirtins A and B, two uncommon norhumulene-type terpenoids from the South China Sea soft coral Sinularia hirta. Tetrahedron Letters, 2019, 60(51): 151308.
- [20] 李娜,盛明,尤孟阳,韩晓增.应用 13C 核磁共振技术研究土壤有机质化学结构进展.土壤学报, 2019, 56(4): 796-812.
- [21] 张丽敏, 徐明岗, 娄翼来, 王小利, 李忠芳. 土壤有机碳分组方法概述. 中国土壤与肥料, 2014(4): 1-6.
- [22] 冯晓娟, 王依云, 刘婷, 贾娟, 戴国华, 马田, 刘宗广. 生物标志物及其在生态系统研究中的应用. 植物生态学报, 2020, 44(4): 384-394.
- [23] Song J, Diao W, Li F, Cui Z, GuoY, Han G. Carbon cycling in Nansha coral reef ecosystem, South China Sea. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2003(06): 586-592.
- [24] Reiswig H M. Partial carbon and energy budgets of the bacteriosponge verohgia fistularis (*Porifera*: Demospongiae) in Barbados. Marine Ecology, 1981, 2(4): 273-293.
- [25] Hata H, Kudo S, Yamano H, Kurano N, Kayanne H. Organic carbon flux in Shiraho coral reef (Ishigaki Island, Japan). Marine Ecology Progress Series, 2002, 232: 129-140.
- [26] Zheng P, Guo W, Hu M, Yang Y, Wu L, Wang H. Distribution and diurnal changes of organic carbon in Zhubi reef ecosystem Nansha Islands. Marine Science Bulletin, 2004, 23(2): 13-18.
- [27] Crossland C J, Hatcher B G, Smith S V. Role of coral reefs in global ocean production. Coral Reefs, 1991, 10(2): 55-64.
- [28] 严宏强,余克服,谭烨辉.珊瑚礁区碳循环研究进展.生态学报,2009,29(11):6207-6215.
- [29] Suzuki A, 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.
- [30] 黄晖, 袁翔城, 宋严, 李颖心, 周伟华, 龙爱民. 瑚礁生态系统固碳过程及储碳机制研究进展. 热带海洋学报, 2023: 1-10.
- [31] Rädecker N, Pogoreutz C, Ziegler M, Ashok A, Barreto M M, Chaidez V, Grupstra C G B, Ng Y M, Perna G, Aranda M, Voolstra C R. Assessing the effects of iron enrichment across holobiont compartments reveals reduced microbial nitrogen fixation in the Red Sea coral *Pocillopora verrucosa*. Ecology and Evolution, 2017, 7(16): 6614-6621.
- [32] Wang J, Douglas A E. Nitrogen recycling or nitrogen conservation in an alga-invertebrate symbiosis? Journal of Experimental Biology, 1998, 201 (16): 2445-2453.

- [33] Krueger T, Horwitz N, Bodin J, Giovani M E, Escrig S, Fine M, Meibom A. Intracellular competition for nitrogen controls dinoflagellate population density in corals. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2020, 287(1922): 20200049.
- [34] Loussert-Fonta C, Toullec G, Paraecattil A A, Jeangros Q, Krueger T, Escrig S, Meibom A. Correlation of fluorescence microscopy, electron microscopy, and NanoSIMS stable isotope imaging on a single tissue section. Communications Biology, 2020, 3: 362.
- [35] Chen C T, Wang C H, Soong K Y, Wang B J. Water temperature records from corals near the nuclear power plant in southern Taiwan. Science in China Series D:Earth Sciences, 2001, 44(4): 356-362.
- [36] Deng W F, Chen X F, Wei G J, Zeng T, Zhao J X. Decoupling of coral skeletal δ13C and solar irradiance over the past millennium caused by the oceanic Suess effect. Paleoceanography, 2017, 32(2): 161-171.
- [37] Xu S D, Yu K F, Fan T L, Jiang W, Wang R, Zhang Y, Yue Y F, Wang S P. Coral reef carbonate δ13C records from the northern South China Sea: a useful proxy for seawater δ13Cand the carbon cycle over the past 1.8 Ma. Global and Planetary Change, 2019, 182: 103003.
- [38] Kelly L W, Williams G J, Barott K L, Carlson C A, Dinsdale E A, Edwards R A, Haas A F, Haynes M, Lim Y W, McDole T, Nelson C E, Sala E, Sandin S A, Smith J E, Vermeij M J A, Youle M, Rohwer F. Local genomic adaptation of coral reef-associated microbiomes to gradients of natural variability and anthropogenic stressors. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2014, 111(28): 10227-10232.
- [39] MacKnight N J, Cobleigh K, Lasseigne D, Chaves-Fonnegra A, Gutting A, Dimos B, Antoine J, Fuess L, Ricci C, Butler C, Muller E M, Mydlarz L D, Brandt M. Microbial dysbiosis reflects disease resistance in diverse coral species. Communications Biology, 2021, 4: 679.
- [40] Liu J M, Wang X L, Liu J A, Liu X Y, Zhang X H, Liu J W. Comparison of assembly process and co-occurrence pattern between planktonic and benthic microbial communities in the Bohai Sea. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 1003623.
- [41] Moriarty D J W, Pollard P C, Hunt W G. Temporal and spatial variation in bacterial production in the water column over a coral reef. Marine Biology, 1985, 85(3): 285-292.
- [42] Ferrier-Pagès C, Leclercq N, Jaubert J, Pelegrí S P. Enhancement of pico- and nanoplankton growth by coral exudates. Aquatic Microbial Ecology, 2000, 21: 203-209.
- [43] Lipson D A. The complex relationship between microbial growth rate and yield and its implications for ecosystem processes. Frontiers in Microbiology, 2015, 6: 615.
- [44] Haas A F, Fairoz M F M, Kelly L W, Nelson C E, Dinsdale E A, Edwards R A, Giles S, Hatay M, Hisakawa N, Knowles B, Lim Y W, Maughan H, Pantos O, Roach T N F, Sanchez S E, Silveira C B, Sandin S, Smith J E, Rohwer F. Global microbialization of coral reefs. Nature Microbiology, 2016, 1: 16042.
- [45] Nelson C E, Goldberg S J, Wegley Kelly L, Haas A F, Smith J E, Rohwer F, Carlson C A. Coral and macroalgal exudates vary in neutral sugar composition and differentially enrich reef bacterioplankton lineages. The ISME Journal, 2013, 7(5): 962-979.
- [46] Bourne D G, Dennis P G, Uthicke S, Soo R M, Tyson G W, Webster N. Coral reef invertebrate microbiomes correlate with the presence of photosymbionts. The ISME Journal, 2013, 7(7): 1452-1458.
- [47] Mueller C E, Larsson A I, Veuger B, Middelburg J J, van Oevelen D. Opportunistic feeding on various organic food sources by the cold-water coral Lophelia pertusa. Biogeosciences Discussions, 2013, 10(7): 11375-11403.
- [48] Elias-Piera F, Rossi S, Gili J M, Orejas C. Trophic ecology of seven Antarctic Gorgonian species. Marine Ecology Progress Series, 2013, 477: 93-106.
- [49] Jensen S, Neufeld J D, Birkeland N K, Hovland M, Murrell J C. Methane assimilation and trophic interactions with marine *Methylomicrobium* in deep-water coral reef sediment off the coast of Norway. FEMS Microbiology Ecology, 2008, 66(2): 320-330.
- [50] Rincón-Tomás B, Duda J P, Somoza L, González F J, Schneider D, Medialdea T, Santofimia E, López-Pamo E, Madureira P, Hoppert M, Reitner J. Cold-water corals and hydrocarbon-rich seepage in Pompeia Province (Gulf of Cádiz)-living on the edge. Biogeosciences, 2019, 16(7): 1607-1627.
- [51] Middelburg J J, Mueller C E, Veuger B, Larsson A I, Form A, van Oevelen D. Discovery of symbiotic nitrogen fixation and chemoautotrophy in cold-water corals. Scientific Reports, 2016, 5: 17962.
- [52] Osman E O, Vohsen S A, Girard F, Cruz R, Glickman O, Bullock L M, Anderson K E, Weinnig A M, Cordes E E, Fisher C R, Baums I B. Capacity of deep-sea corals to obtain nutrition from cold seeps aligned with microbiome reorganization. Global Change Biology, 2023, 29(1): 189-205.
- [53] Suttle C A. Viruses in the sea. Nature, 2005, 437(7057): 356-361.
- [54] Suttle C A. Marine viruses—major players in the global ecosystem. Nature Reviews Microbiology, 2007, 5(10): 801-812.
- [55] Thingstad T F. Elements of a theory for the mechanisms controlling abundance, diversity, and biogeochemical role of lytic bacterial viruses in aquatic systems. Limnology and Oceanography, 2000, 45(6): 1320-1328.

http://www.ecologica.cn

- [56] Payet J P, McMinds R, Burkepile D E, Vega Thurber R L. Unprecedented evidence for high viral abundance and lytic activity in coral reef waters of the South Pacific Ocean. Frontiers in Microbiology, 2014, 5: 493.
- [57] Knowles B, Silveira C B, Bailey B A, Barott K, Cantu V A, Cobián-Güemes A G, Coutinho F H, Dinsdale E A, Felts B, Furby K A, George E E, Green K T, Gregoracci G B, Haas A F, Haggerty J M, Hester E R, Hisakawa N, Kelly L W, Lim Y W, Little M, Luque A, McDole-Somera T, McNair K, de Oliveira L S, Quistad S D, Robinett N L, Sala E, Salamon P, Sanchez S E, Sandin S, Silva G G Z, Smith J, Sullivan C, Thompson C, Vermeij M J A, Youle M, Young C, Zgliczynski B, Brainard R, Edwards R A, Nulton J, Thompson F, Rohwer F. Lytic to temperate switching of viral communities. Nature, 2016, 531(7595): 466-470.
- [58] Liang X L, Zhang Y Y, Wommack K E, Wilhelm S W, DeBruyn J M, Sherfy A C, Zhuang J, Radosevich M. Lysogenic reproductive strategies of viral communities vary with soil depth and are correlated with bacterial diversity. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 144: 107767.
- [59] Voigt E, Rall B C, Chatzinotas A, Brose U, Rosenbaum B. Phage strategies facilitate bacterial coexistence under environmental variability. PeerJ, 2021, 9: e12194.
- [60] Touchon M, Bernheim A, Rocha E P. Genetic and life-history traits associated with the distribution of prophages in bacteria. The ISME Journal, 2016, 10(11): 2744-2754.
- [61] Uta Passow, Craig A. Carlson. The biological pump in a high CO2 world. Marine Ecology Progress Series, 2012, 470: 249-271.
- [62] 覃良云,许勇前,陈金妮,牛天祎,余克服,梁甲元.造礁石珊瑚共生虫黄藻离体培养方法的优化. 微生物学报, 2023, 63(4): 1658-1671.
- [63] Wooldridge S A, Done T J. Improved water quality can ameliorate effects of climate change on corals. Ecological Applications, 2009, 19(6): 1492-1499.
- [64] Silveira C B, Cavalcanti G S, Walter J M, Silva-Lima A W, Dinsdale E A, Bourne D G, Thompson C C, Thompson F L. Microbial processes driving coral reef organic carbon flow. FEMS Microbiology Reviews, 2017, 41(4): 575-595.
- [65] McMahon K W, Thorrold S R, Houghton L A, Berumen M L. Tracing carbon flow through coral reef food webs using a compound-specific stable isotope approach. Oecologia, 2016, 180(3): 809-821.
- [66] Christine F, Stephane M, Renaud G, Jonathan C, Eli S, Dan T. Tracing the trophic plasticity of the coral-dinoflagellate symbiosis using amino acid compound-specific stable isotope analysis. Microorganisms, 2021, 9(1): 182.
- [67] McIlroy S, TerHorst C, Teece M, Coffroth M. Nutrient dynamics in coral symbiosis depend on both the relative and absolute abundance of Symbiodiniaceae species. Microbiome, 2022, 10: 1921.
- [68] Zhou Z, Tang J A, Cao X C, Wu C L, Cai W Q, Lin S J. High heterotrophic plasticity of massive coral Porites pukoensis contributes to its tolerance to bioaccumulated microplastics. Environmental Science & Technology, 2023, 57(8): 3391-3401.
- [69] Jones R J, Hoegh-Guldberg O, Larkum A W D, Schreiber U. Temperature-induced bleaching of corals begins with impairment of the CO₂ fixation mechanism in zooxanthellae. Plant, Cell and Environment, 1998, 21(12); 1219-1230.
- [70] Xu Y, Zhang J, Huang H, Yuan X C, Zhang J X, Ge J Z. Coral symbiosis carbon flow: a numerical model study spanning cellular to ecosystem levels. Frontiers in Marine Science, 2022, 9: 749921.
- [71] Cotovicz L C, Chielle R, Marins R V. Air-sea CO₂ flux in an equatorial continental shelf dominated by coral reefs (Southwestern Atlantic Ocean).
 Continental Shelf Research, 2020, 204: 104175.
- [72] 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 Series B-Chemical And Physical Meteorology, 2003, 55(2), 428-444
- [73] Kayanne H, Suzuki A, Saito H. Diurnal changes in the partial pressure of carbon dioxide in coral reef water. Science, 1995, 269 (5221): 214-216.
- [74] 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(1/2): 174-191.
- [75] Lønborg C, Calleja M L, Fabricius K E, Smith J N, Achterberg E P. The Great Barrier Reef: a source of CO₂ to the atmosphere. Marine Chemistry, 2019, 210: 24-33.
- [76] Akhand A, Watanabe K, Chanda A, Tokoro T, Chakraborty K, Moki H, Tanaya T, Ghosh J, Kuwae T. Lateral carbon fluxes and CO₂ evasion from a subtropical mangrove-seagrass-coral continuum. Science of the Total Environment, 2021, 752: 142190.
- [77] Hughes T P, Huang H, Young M A L. The wicked problem of China's disappearing coral reefs. Conservation Biology, 2013, 27(2): 261-269.
- [78] Burmester E M, Breef-Pilz A, Lawrence N F, Kaufman L, Finnerty J R, Rotjan R D. The impact of autotrophic versus heterotrophic nutritional pathways on colony health and wound recovery in corals. Ecology and Evolution, 2018, 8(22): 10805-10816.
- [79] Jia J J, Sun K, Lü S D, Li M X, Wang Y F, Yu G R, Gao Y. Determining whether Qinghai-Tibet Plateau waterbodies have acted like carbon sinks or sources over the past 20 years. Science Bulletin, 2022, 67(22): 2345-2357.

- [80] Xu H, Shi G, Liao B, Chen G, Dong S, Qiu L, Li Q, Luo J, Shen J, Zeng X, Wang Y, Su D, He J, Dong G, Yan G, Wang Y, Zhou X, Hu X, Luo Q, Chen Z, Tao M, Na Q, Wang Q, Wang Y, Shen J, Ma X, Fu H, Wu H, Ma Y, Chen S. Coral-coral reefs in China seas: the biodiversity characteristics of coral-coral reefs in the central South China Sea. Journal of Palaeogeography, 2021, 23(4): 771-788.
- [81] 江志坚,黄小平.珊瑚虫-虫黄藻共生系统碳循环研究的若干进展.海洋科学进展,2009,27(1):112-120.
- [82] 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(1): 63-81.
- [83] 李言达,易亮.全球变暖和海洋酸化背景下珊瑚礁生态响应的研究进展.海洋地质与第四纪地质,2021,41(1):33-41.
- [84] Gattuso J P, Allemand D, Frankignoulle M. Photosynthesis and calcification at cellular, organismal and community levels in coral reefs: a review on interactions and control by carbonate chemistry. Integrative and Comparative Biology, 1999, 39(1): 160-183.
- [85] Langdon C, Takahashi T, Sweeney C, Chipman D, Goddard J, Marubini F, Aceves H, Barnett H, Atkinson M J. Effect of calcium carbonate saturation state on the calcification rate of an experimental coral reef. Global Biogeochemical Cycles, 2000, 14(2): 639-654.
- [86] 张远辉, 陈立奇. 南沙珊瑚礁对大气 CO2含量上升的响应. 台湾海峡, 2006, 25(1): 68-76.
- [87] Conti-Jerpe I E, Thompson P D, Wong C W M, Oliveira N L, Duprey N N, Moynihan M A, Baker D M. Trophic strategy and bleaching resistance in reef-building corals. Science Advances, 2020, 6(15): eaaz5443.
- [88] Motone K, Takagi T, Aburaya S, Aoki W, Miura N, Minakuchi H, Takeyama H, Nagasaki Y, Shinzato C, Ueda M. Protection of coral larvae from thermally induced oxidative stress by redox nanoparticles. Marine Biotechnology, 2018, 20(4): 542-548.
- [89] Radice Veronica Z, Ove H, Brian F, Fox Michael D, Dove Sophie G. Upwelling as the major source of nitrogen for shallow and deep reef-building corals across an oceanic atoll system. Functional Ecology, 2019, 33(6): 1120-1134.
- [90] Barshis D J, Ladner J T, Oliver T A, Seneca F O, Traylor-Knowles N, Palumbi S R. Genomic basis for coral resilience to climate change. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2013, 110(4): 1387-1392.
- [91] 王丽荣,于红兵,李翠田,孙妮.海洋生态系统修复研究进展.应用海洋学学报,2018,37(3):435-446.
- [92] Zong J F, Chen L A, Sun L A, Guo H T. Analysis of domestic and overseas carbon trading market. E3S Web of Conferences, 2018, 53: 03006.
- [93] 谢素美,罗伍丽,贺义雄,黄华梅,李春林.中国海洋碳汇交易市场构建.科技导报,2021,39(24):84-95.
- [94] 何磊, 叶思源, 赵广明, 谢柳娟, 裴绍峰, 丁喜桂, 杨士雄, Hans Brix, Edward A.Laws. 海岸带滨海湿地蓝碳管理的研究进展. 中国地质, 2023, 50(3): 777-794.
- [95] 曹云梦,吴婧."双碳"目标下我国海洋碳汇交易的发展机制研究.中国环境管理,2022,14(4):44-51.