

·学科进展·

# 珊瑚礁生态系的协同营养模式

赵卫东<sup>\*</sup> 宋金明 李鹏程 牟晓真

(中国科学院海洋研究所, 青岛 266071)

**[摘要]** 在阐述了近十几年来提出的若干有代表性的解释模型的基础上,通过研究我国南沙珊瑚礁生态系生源要素的生物地球化学循环,提出珊瑚礁生态系的营养过程是一系列营养调节机制的协同作用。珊瑚礁生存的物理环境,生物群落构成、快速的吸收机制和生态系内快速高效的循环以及生物营养调节机制等共同构成了珊瑚礁生态系稳定高效的营养供给体系。

**[关键词]** 珊瑚礁生态系,营养调节,协同作用

## 引言

热带亚热带海洋对全球气候和环境变化有巨大影响,珊瑚礁生态系作为热带海洋最突出的最具代表性的生态系统,长期以来受到海洋科学家的广泛关注。全球珊瑚礁的总面积达  $2 \times 10^8 \text{ km}^2$ ,具有相当高的生产力和相当丰富的生物多样性资源,是海洋四大典型生态系之一,栖息在珊瑚礁区的各类生物上万种。随着对珊瑚礁研究的不断深入,各学科对它的研究越来越呈现出相互融合相互渗透的趋势,目前珊瑚礁研究的主要内容集中于:珊瑚礁生态系生物多样性的调查、保护和可持续利用;珊瑚礁生态系的生物地球化学过程研究,揭示维持其高生产力的原因;揭示珊瑚礁生态系与大尺度物理过程的关系,了解古环境古气候的特征,预测未来全球环境及气候的变化。其共同的特征是将珊瑚礁生境作为一个整体来考察其内部及与外部环境的相互关系。

作为珊瑚礁研究的关键性、基础性问题之一,珊瑚礁的营养问题,即珊瑚礁生态系千万年来是如何在寡营养的海域里保持其高生物量和高生产力的这一所谓的“营养盐之谜”,一直受到海洋化学家和海洋生态学家的关注,其主要的学术难点在于:珊瑚礁生态系的生物量与总生产能力是所有海洋生态系中最高的;珊瑚礁大多位于溶解营养盐浓度极低的海域。而在营养丰富的水域如美洲和非洲西海岸却极

少发育;其营养问题的复杂性与其高度的分类和生态差异密切相关<sup>[1]</sup>。近20年来,随着对珊瑚礁研究资料的不断积累,各国的学者也从不同学科的角度提出了对营养盐问题的解释,形成了若干有代表性的假说和模型。本文将介绍几个有代表性的模型,并根据我国以往对南沙珊瑚礁生态系生物地球化学过程的研究,给出了珊瑚礁生态系营养问题的一般性解释,即以物理环境为前提的协同营养机制。

## 1 已有的解释珊瑚礁营养盐之谜的典型模型

(1) 高效循环模型: Hallock 等人<sup>[2]</sup>提出,最初的珊瑚礁群落碳酸盐沉积生产者(珊瑚和石灰藻类等)对营养环境有高度的适应性。D'Elia 等人<sup>[3]</sup>提出珊瑚礁生态系的总生产力虽高,其净生产力却很低,总生产力的维持依靠其内部相对保守而高效的营养盐循环,范围包括礁体和邻近的沉积环境。但是他们也同时观察到珊瑚礁生态系并不是一个真正的保守系统,在泻湖或礁台上,营养盐浓度往往能够满足维持系统平衡的需要,而在水动力通量较大的海区,如礁尖或向海坡,则有较多的营养盐向外输送。尽管由于地形和生物的作用珊瑚礁周围海水流速减小,所带走的营养物质较少,但与周围海水营养特征的巨大反差使得珊瑚礁生态系营养盐的流失长期来看却不可忽略,若流失的有机物以  $1\%/a$  计,70年就

\* 1999年度国家杰出青年科学基金获得者。

本文于2000年11月13日收到。

将减少50%的生物量。如果珊瑚礁系统不能通过某种外源的途径获得营养盐,其自身就必定有一种合理而高效的营养盐摄取、转化途径。几乎所有的地表径流输入的可能性都被调查结果所否定,因为在此种形式营养盐输入的同时往往增加了海水浊度,从而破坏了珊瑚的生存环境。

(2)礁缘的上升流模型:珊瑚礁及其沉积环境表现出受物理过程(海洋的、大气的)控制的特征,海流受礁缘地形限制可能引起上升流和营养盐载入,很多学者认为上升流可能是珊瑚礁营养盐的主要来源。但并不是每一个珊瑚礁缘都能观察到上升流的,而且上升流理论也有以下的局限:上升流带上的海水可能温度低于藻-珊瑚生态系的生存限;高营养物质对海藻的影响更大,其丰富的营养可能引起大面积的水华和底栖生物的大量繁殖而限制虫黄藻进行光合作用;底栖藻类生物量的增加往往引起珊瑚礁生物侵蚀过程的加剧<sup>[2]</sup>。这说明上升流不大可能是维持珊瑚礁高生产力的主要原因,但并不排除其在珊瑚礁形成时或复兴时的巨大作用,在这两个特殊时期,受礁缘的地形限制而引起的上升流可能是营养盐输入的主要来源之一。

(3)地热-内上升流模型:Rougerie等人<sup>[1]</sup>通过对Tikehau礁的研究提出珊瑚礁营养盐极有可能是溶解于珊瑚礁间隙水中,并通过其内部的多孔结构向上渗入的,其来源可能是某些富含营养的大洋中层水或底层水,其动力为地热。这就是地热-内上升流模式。这一模型很好的阐明了珊瑚礁营养盐的来源、输送动力和机制。但其是否具有普遍性仍需进一步调查研究。

(4)水动力模型:以上所述的几种模型多侧重于珊瑚礁生态系营养盐的来源和收支,对生物吸收利用营养盐的具体过程和机理探讨的较少,也就无法真正理解珊瑚礁高生产力和营养盐通量之间的关系。研究发现水流速度能够促进海水中大型自养生物对营养盐的吸收,Atkinson和Bilger<sup>[4,5]</sup>建立了珊瑚礁营养盐吸收的动力学方程,发现珊瑚礁底栖群落对营养盐的吸收速率通常与溶解的营养盐浓度成正比。

(5)拟流网模型:营养盐的原位(*in-situ*)再生往往发生在珊瑚的上部间隙水中,和沉积物底部,珊瑚礁特有的多孔(20%—35%)、高渗透性的特征为细菌降解和再生矿化作用提供了一个巨大的流动的水库,大的礁洞中的营养物质易被水流带走,而大量的微小孔隙则为控制营养物质流失发挥了巨大的作用。

由于孔隙中海水流速的减缓,营养盐的流失降到了很低的限度,也使充分利用海水中溶解的营养盐成为可能。宋金明等人<sup>[6,7]</sup>提出“拟流网”模型,海洋中固着的珊瑚礁如同流网一般,当寡营养的海水流过,其中的营养物质被相对固着的生物高效地富集、利用,连同珊瑚泻湖内部营养盐快速高效地循环特征,维持了珊瑚礁生态系的高生产力。

(6)停留时间制约模型:停留时间是指某种分子或单位水体流出泻湖前在泻湖中的平均居留时间。Delesalle等人<sup>[8]</sup>对太平洋的11个环礁泻湖的有关数据分析后发现,当海水在泻湖中的停留时间少于50d时,珊瑚礁泻湖浮游植物的生物量和其成正比,而与水体中的营养盐含量无关。同时发现营养盐的突然输入,由于海水的快速更新,也只有很少的部分可能进入循环。停留时间越短,浮游植物的生物量越低,这使得海水对珊瑚礁呈现的似乎不是一个营养过程而更象是一个冲洗过程。能够改变海水停留时间的自然或人工因素,如海平面上升,会大大减少浮游植物的生物量。这一模型与快速循环模型、水动力模型和下述的自养模型都有部分相似,所不同的是更强调海水的物理作用,而不承认营养盐的制约作用,也不探究浮游植物吸收营养盐的具体机制和过程。

(7)自养模型:这一富有挑战性的观点来自于Smith等人<sup>[9]</sup>,他们认为珊瑚礁是一个自养的生态系,与造礁珊瑚共生的虫黄藻和珊瑚相互提供生长所需的碳营养,珊瑚礁泻湖内海水的营养盐含量并不需要比周围海水的高,珊瑚礁也未必需要额外的营养盐输入。这个观点引起了颇为广泛的争论。然而,从珊瑚礁泻湖内部高效的营养盐循环和珊瑚礁生物吸收营养盐的机制上来看,这一假说是可能的。所需要指出的是珊瑚礁虽然往往是CO<sub>2</sub>和有机碳的来源,但只可能是氮、磷等可溶性营养盐的汇。珊瑚礁生物的生长肯定存在营养盐的阈值范围,营养盐的消耗和输出一定需要补充,只是可能依靠特殊的机制来进行罢了。

此外,还有沉积物营养模型等<sup>[10]</sup>。大体上看,以上各种模型主要围绕着珊瑚礁如何获得营养和如何维持其高生产力两个基本问题展开,体现了解释珊瑚礁营养盐之谜的两种思路即化学制约和物理制约。前者主要强调营养盐的限制作用,后者则强调物理因素,主要是海水流动速度、在泻湖停留的时间等限制作用。分别来看,可能反映了珊瑚礁发育过程中不同时期营养盐问题的不同侧面,综合起来则

可能基本解释了珊瑚礁生态系营养盐的来源、输送、吸收和再生以及珊瑚礁生长的限制因素等问题。但由于地球上珊瑚礁所处地理位置的差异,所依赖的营养盐收支的机理和限制性因素不可能完全一样,综合以上的模型虽然可能给出一个珊瑚礁营养盐问题的较好解释,但具体到某一海区的珊瑚礁,哪种机制占主要地位还要通过实地考察和研究来确定。

## 2 珊瑚礁营养过程的协同模式

我国科学家在过去的十几年里充分利用南沙丰富的珊瑚礁资源对珊瑚礁生态系的营养盐问题也开展了较为系统的研究<sup>[11-15]</sup>,并提出了如拟流网理论等有代表性的模型。99-4航次在此基础上对南沙珊瑚礁的营养问题进行了进一步的研究,通过在珊瑚礁泻湖和礁坪外同时投放沉积物捕捉器、采集生物和非生物体系的样品以及活珊瑚培养等手段,试图从整体上阐明珊瑚礁营养问题。研究发现,珊瑚礁生态系的营养过程不是唯一的,而其控制因素也随着珊瑚礁发育环境的不同而不同。其最可能的营养模式是:物理因素(如温度、盐度、波浪、光照、潮位和大气过程等)始终是珊瑚礁发育的首要制约性因素,珊瑚礁的发育确实需要营养盐,但是在周围寡营养的海水环境中,珊瑚礁发展了自己多种的营养调节机制,这些调节机制与珊瑚礁生长的物理环境相适应,协同作用,维持了其强大的生产力和丰富的生物多样性资源。

第1种调节机制是珊瑚礁发育位置的选择。这似乎并不构成一种调节机制,但却是对珊瑚礁的发育至关重要的。与其说某种环境造就了珊瑚礁,倒不如说造礁生物选择了环境。寡营养环境、较高的基台所构筑的浅水环境有利于光合作用的充分进行,礁缘限生的上升流不时的为珊瑚礁提供营养物质,而浅水相互作用为营养物质在珊瑚泻湖内的快速再生循环提供了条件。在对环境选择的同时,珊瑚礁生态系也不断的适应着环境的变化,逐渐形成有利于吸收营养物质的形态特征,同时也发展了其他相适应的调节机制。

第2种调节机制是珊瑚礁的生物群落构成,或称“流网调节机制”<sup>[7]</sup>。珊瑚礁生物主要为疏松的海绵和藻类以及具有多孔骨架的珊瑚等。所有的多孔结构使珊瑚礁能够减缓水流速度而较好的保存输入的和再生的营养物质,巨大的比表面也极大的加快了生态系吸收营养物质的速度。固着的珊瑚礁体象流网一样有效地从不断流动的海水中汲取营养。显

然,具体的群落构成是受食物网的营养关系制约的,但同一海域不同珊瑚礁之间生物群落的差异足以使人相信这里面包含着某种巧妙的机制。

第3种调节机制是快速吸收营养盐。由于地形的原因,珊瑚礁区的水动力较非礁区的要大,营养盐输入后不及时吸收便会流失。对此珊瑚礁生物主要发展的是“水流速度越快吸收越快”的调节机制和“奢侈消费营养盐”的调节机制。奢侈消费营养盐的调节机制是指当珊瑚礁区在短期内大量输入营养盐的时候,珊瑚礁生物,主要是珊瑚及藻类快速的过量吸收营养盐,使营养盐水平迅速的降到正常的低水平状态,这既避免了珊瑚礁长期处于富营养化状态,也在客观上固定了宝贵的营养源。这两种调节机制保证了珊瑚礁生态系无论在营养盐缺乏还是富裕的情况下都可以最充分的利用连续的或间断性输入的外源性营养盐。

第4种调节机制是营养物质的快速循环和高效利用。这种调节机制是在珊瑚礁区强大的水动力作用和复杂的营养关系上形成的。它使得珊瑚礁生态系即使在较长的时间内无外源营养物质输入也可以保持较高的生产力水平。与这一调节机制相联系的自然现象是珊瑚礁生态系的净生产力相对较低和无外源营养输入时珊瑚礁总生物量缓慢降低。外源的物理或生物方式的营养物质补充输入能够恢复甚至提升原有的生产力水平,是珊瑚礁生态系能够最终保持甚至繁荣壮大的根本原因,这使得珊瑚礁总生物量呈现出周期性的变化。

第5种调节机制是动物营养调节机制,或称“休渔调节机制”。与物理方式的营养输入不同,这种调节机制能动性较强,受物理因素的制约较小。主要机制为:在珊瑚礁形成初期、营养物质严重缺乏时或者初级生产力被大量消费时,动物(主要是大型浮游动物和鱼类)成为珊瑚礁营养问题的主体。一方面通过他们的移出使珊瑚礁得到休养生息的机会,另一方面它们的代谢产物、粪便、遗体等释放出大量的营养物质,恢复初级生产力水平。这种调节机制类似于人类渔业生产的休渔行为,所不同的是,这是一种纯自然的行为。生态系中食物链关系的存在是一个早已肯定的事实,而这种关系在珊瑚礁生态系营养盐问题中的地位却一直未得到很好的认识,由于其受物理因素的制约小,所以更可能成为营养盐经常性输入的一个主要途径。珊瑚礁生态系生物量的繁荣-衰落-繁荣的周期性变化和无明显外源性营养盐输入的事实证明了这种可能性。

以上5种调节机制构成一个统一的整体,第一种调节机制是基础,在其上发展出其他的调节机制。几种调节机制同时在起作用,在不同的发展时期主导调节机制不尽相同,相互联系、相互补充,复杂的群落结构和巨大的生产能力使珊瑚礁生态系具有对环境变化较好的适应能力,并且可能根据环境的变化在不断的发展着新的调节机制。只要第一种调节机制有效的实施着,珊瑚礁就能够保持很高的生产力。这是我们对珊瑚礁营养盐问题的主要认识。遗憾的是,人类对珊瑚礁的破坏往往是针对第一种调节机制的,而事实上对其他调节机制在一定限度内的破坏由于有别的调节机制来补充或者发展出新的调节机制,并不会对珊瑚礁生态系造成致命的伤害,但破坏第一种调节机制却会彻底的毁灭一个珊瑚礁生态系。这种破坏主要表现为过度采伐、捕捞和盲目发展的珊瑚礁旅游业等。自然界对珊瑚礁的破坏主要是由于水温升高、海水稀释、海平面上升和风暴潮袭击等,其中最致命的是水温升高,近年来广泛发生的珊瑚礁“白化”事件被认为是由此引起的。因而珊瑚礁的保护应当立足于保护珊瑚礁赖以生存的水文、地貌、光照等环境因素,同时注意保护珊瑚礁丰富的生物多样性资源。

### 参 考 文 献

- [1] Rougerie F, Fagerstrom J A, Chantal Andrie. Geothermal endo-welling: a solution to the reef nutrient paradox? *Continental Shelf Research*, 1992, 12(7/8): 785—798.
- [2] Hallock P, Schlager W. Nutrient excess and the demise of coral reefs and carbonate platforms. *Palaios*, 1986, 1: 389—398.
- [3] D'Elia C F, Wiebe W J. Biogeochemical nutrient cycles in coral reef

ecosystem. In: Dubinsky Z editor. *Ecosystems of the world. Coral Reefs*, 1990, 25:49—74.

- [4] Atkinson M J, Bilger R W. Effects of water velocity on phosphate in coral reef communities. *Limnology and Oceanography*, 1992, 37: 273—279.
- [5] Atkinson M J. Productivity of Enewetak Atoll reef flats predicted from mass transfer relationships. *Continental Shelf Research*, 1992, 12(7/8):799—807.
- [6] 宋金明. 中国近海沉积物-海水界面化学. 北京:海洋出版社, 1997, 202—218.
- [7] 宋金明. 维持南沙珊瑚礁生态系统高生产力的新观点——拟流网理论. *海洋科学集刊*, 1999, 41:79—85.
- [8] Delesalle B, Sournia A. Residence time of water and phytoplankton biomass in coral reef lagoons. *Continental Shelf Research*, 1992, 12(7/8):939—949.
- [9] Smith S V, Kinsey D W. Why don't budgets of energy, nutrients and carbonates always balance at the level of organisms, reefs and tropical oceans? An overview. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Townsville*. 1998, 1:115—121.
- [10] Slattery M, McClintock J B, Brower S S. Deposit feeding: a novel model of nutrition in the Antarctic colonial soft coral *Cersemia antarctica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1997, 149:299—304.
- [11] 李鹏程, 宋金明等. 南沙群岛珊瑚礁泻湖磷的垂直输送与再生释放. 见:中国科学院南沙综合科学考察队主编:南沙群岛珊瑚礁泻湖化学与生物学研究, 北京:海洋出版社, 1997, 55—64.
- [12] 韩舞鹰等. 南海海洋化学. 北京:科学出版社, 1998, 261—278.
- [13] 蔡艳雅, 吴林兴等. 南沙群岛珊瑚礁泻湖的有机碳研究. 见:中国科学院南沙综合科学考察队主编:南沙群岛珊瑚礁泻湖化学与生物学研究, 北京:海洋出版社, 1997, 33—38.
- [14] 中国科学院南沙综合考察队. 南沙群岛及其邻近海区第四纪沉积地质学. 湖北:湖北科技出版社, 1993, 125—133.
- [15] 吴林兴, 王汉奎等. 南沙群岛珊瑚礁泻湖沉降颗粒的垂直通量. 见:中国科学院南沙综合科学考察队主编:南沙群岛珊瑚礁泻湖化学与生物学研究, 北京:海洋出版社, 1997, 43—49.

## COOPERATION MODEL OF NUTRITION PROCESSES IN CORAL REEF ECOSYSTEM

Zhao Weidong    Song Jinming    Li Pengcheng    Mou Xiaozhen

(Institute of Oceanology, CAS, Qingdao, 266071)

**Abstract** Coral reef ecosystem have long been regarded as paradoxical because they can sustain their high biomass and gross primary productive far exceed that expected for ecosystem in tropic oligotrophic waters. On the base of other explaining models presented in the past ten years, the cooperation model was established in this paper. It seems like that the high efficient nutrient supplying system in coral reef ecosystem consists of multiple mechanisms such as topographic choose, “simulated drift-net”, rapid uptake, high efficient recycling and suspension fishing, etc.

**Key words** cooperation, nutrient mechanism, coral reef system