

南海北部珊瑚共生虫黄藻密度的种间与空间差异及其对珊瑚礁白化的影响

李 淑^① 余克服^{①*} 施 祺^① 陈天然^① 赵美霞^① 赵建新^②

(^① 中国科学院边缘海地质重点实验室, 南海海洋研究所, 广州 510301; ^② Radiogenic Isotope Laboratory, Centre for Microscopy and Microanalysis (CMM), The University of Queensland, Qld 4072, Australia. * 联系人, E-mail: kefuyu@scsio.ac.cn)

摘要 与造礁石珊瑚共生的虫黄藻(Zooxanthellae)的密度和色素变化是珊瑚礁白化的最主要特征. 通过对海南三亚鹿回头、小东海和广东省大亚湾海区共 12 科 21 属 39 种石珊瑚的共生体虫黄藻密度分析, 得出: (i) 与珊瑚共生的虫黄藻平均密度变化于 $0.67 \times 10^6 \sim 8.48 \times 10^6$ cells/cm² 之间, 具有明显的种间差异性, 其中枝状珊瑚的共生体虫黄藻密度相对较低($0.67 \times 10^6 \sim 2.47 \times 10^6$ cells/cm²), 而块状珊瑚的共生体虫黄藻密度相对较高($1.00 \times 10^6 \sim 8.48 \times 10^6$ cells/cm²); (ii) 水深 4 m 以内珊瑚共生虫黄藻密度普遍比水深 7 m 左右接近海底的珊瑚的高; (iii) 相对高纬度的大亚湾(~22°N)与三亚(~18°N)相比, 海温相同的环境下, 与珊瑚共生的虫黄藻密度的纬度差异不明显; (iv) 局部白化的同一珊瑚个体, 未白化部分的虫黄藻密度>半白化部分>完全白化部分. 进一步分析认为: (i) 块状珊瑚与枝状珊瑚虫黄藻密度的差异性可能是导致枝状珊瑚易于白化的主要原因, 如低密度共生虫黄藻导致枝状的鹿角、杯形珊瑚等易于白化死亡; (ii) 珊瑚共生体虫黄藻密度受人为主观因素制约, 如沉积物增加、潜水活动造成海水浑浊、海产品养殖活动引起的硝酸盐、磷酸盐增加等都可能引起共生虫黄藻密度降低.

关键词 珊瑚礁白化 虫黄藻密度 种间差异性 空间差异性 南海北部

珊瑚礁白化(bleaching)是指珊瑚失去内共生体虫黄藻和(或)共生虫黄藻损失色素而变白^[1,2], 是近 20 年来最重要的生态现象之一, 导致了热带海洋珊瑚礁生态系统的严重退化, 如 2004 年全球健康的珊瑚礁仅有约 30%^[3], 危及了热带海洋生态系统的平衡. 虽然报道有低温^[4]、淡水^[5]、病菌^[6]等多种因素可导致珊瑚礁白化, 但一般认为海水表层温度(SST)升高和(或)太阳辐射增强是导致目前大面积珊瑚礁白化的最主要原因^[7,8], 如 1998 年 El Niño 高温导致了全球 16% 的珊瑚礁退化^[3], 几乎涉及全球所有珊瑚礁区^[9], 包括南海南沙群岛^[10,11]、涠洲岛^[12]等. 但深入的观察和比较发现, 珊瑚礁白化具有明显的种间差异, 如枝状珊瑚比块状珊瑚更容易白化^[13~15], 原因还不清楚^[16]; 另外, 1998 年全球珊瑚礁白化区的温度变化于 28.1~34.9°C 之间^[9], 即 28~29°C 的珊瑚生长最适温度^[17]同样也导致了珊瑚礁白化, 说明并不一定是绝对高温导致珊瑚礁白化. 因此珊瑚礁白化可能还有一些更深层次的机制. 近年来分子生物学的研究表

明, 含有 D 系群虫黄藻的珊瑚比其他系群的珊瑚更能适应恶劣的环境^[18,19], Baker^[20]提出珊瑚可能通过共生虫黄藻系群类型的改变而适应高温环境; 此外, 与珊瑚共生的虫黄藻密度还具有季节差异, 冬季最高, 夏季最低^[21,22]. 总之, 与珊瑚共生的虫黄藻在珊瑚礁的白化与恢复等方面可能起着关键作用. 本文通过对南海北部三亚和大亚湾 2 个海区不同珊瑚种属、不同生态环境、同一珊瑚个体不同部分虫黄藻密度的研究, 探讨其种间、空间的差异及其与珊瑚礁白化的关系. 目前国际上除了 Stimson 等人^[13]根据作者的报道讨论少量珊瑚种间虫黄藻密度的差异以外, 还没有见到以某一特定珊瑚礁区开展系统研究的报道.

1 研究区域及其环境特征

三亚湾(109°20'~109°30'E, 18°11'~18°18'N)位于海南岛最南端, 属于典型的热带海区, 该区鹿回头湾和小东海发育典型的珊瑚礁(图 1), 1990 年起被列为

2007-05-08 收稿, 2007-09-05 接受

中-澳科技合作特别项目(批准号: 40611120030)、中国科学院知识创新工程重要方向性项目(批准号: KZCX2-YW-318)、国家自然科学基金项目(批准号: 40572102)和国家科技支撑计划(批准号: 2006BAB19B03)资助

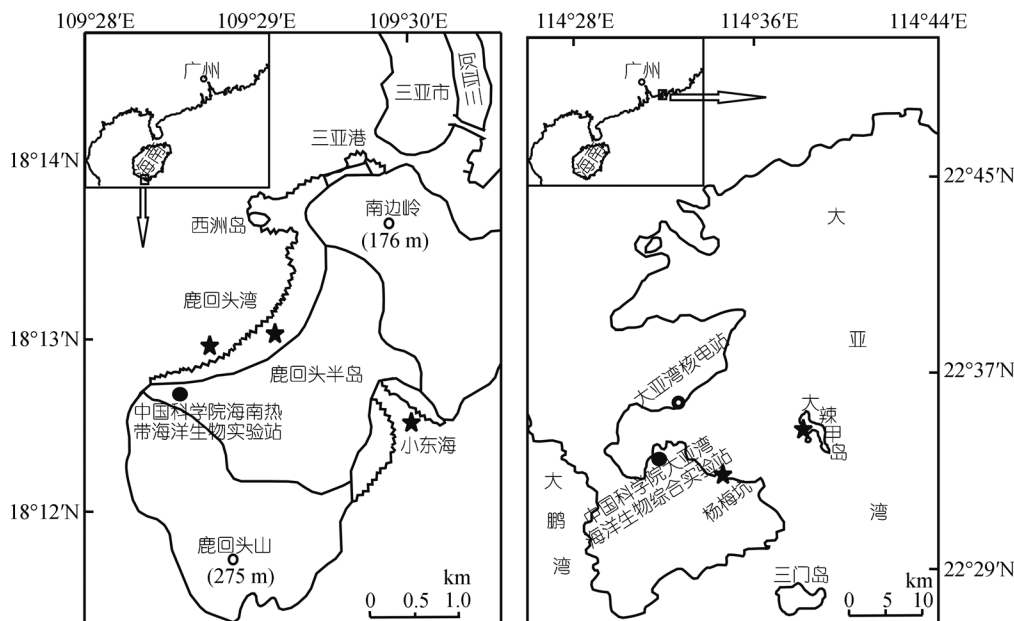


图1 海南三亚和广东大亚湾采样分布图(★采样区)

国家级珊瑚礁自然保护区。该区珊瑚岸礁呈阶梯型地貌结构,可分为内礁坪、外礁坪和礁外坡3个生物地貌单元(图2)^[23],最大水深7 m左右;多年年平均SST为27.0℃,最低月平均SST为22.8℃(变化于20.5~24.7℃之间),最高月平均SST为29.8℃(变化于28.7~30.9℃之间)。张乔民等人^[24]最新调查发现鹿回头岸段尽管仍然保持着较高的生物多样性,但活珊瑚的平均覆盖度为23.4%,死石珊瑚为23.59%,和历史时期(1960~1970年之间覆盖度为85%)相比,活珊

瑚覆盖度呈明显衰退趋势,主要是因为各种人类活动的影响,如大规模采挖、破坏性捕捞、陆地泥沙和营养物污染及其近期海水养殖活动等。相比而言,小东海珊瑚礁位于高波能海岸,附近无大的污染源,人类干扰较小,珊瑚生长态势较好。

大亚湾位于广东省珠江口左侧,深圳市大鹏半岛的西南部,介于114°30'~114°51'E, 22°30'~22°50'N之间,属于亚热带海域,多年平均最低SST为14~15℃,最高为26~27.5℃,年平均为21~22℃。周边多为山地丘陵,入海河流量主要是山间小溪和地表径流。由于受气候条件的限制,该区的珊瑚群落零星分布,没有形成礁,珊瑚主要附着于大块石头上,分布在离岸10 m、水深4 m左右的范围内,2006年的最新调查表明,活珊瑚覆盖度也呈明显退化趋势¹⁾。

2 样品采集和实验分析

采用国际上通用的珊瑚共生虫黄藻密度(单位面积内虫黄藻数量)的研究方法^[21,25~28],样品采集和实验步骤如下:(i)于2006年4月在海南三亚、6月在大亚湾采集珊瑚样品,具体采样时间为每日下午4时左右,使用凿子和锤子采表面积大约为50 cm²样品,并迅速将采好的珊瑚样品置于0℃以下保存2 h,枝状珊瑚则去除枝头1~2 cm的部分(新生长的枝头

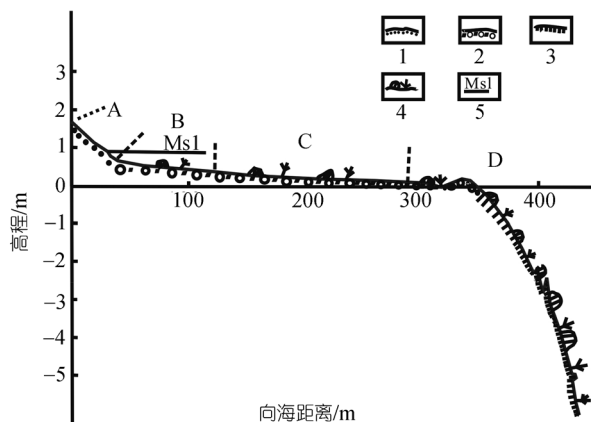


图2 三亚采样区域珊瑚礁垂直分布图

A 沙滩; B内礁坪; C 外礁坪; D 礁外坡。1 生物沙地; 2 珊瑚沙及砂砾; 3 原生珊瑚块; 4 活珊瑚; 5 平均海平面(据Zhang^[23]修改)

1) 陈天然, 余克服, 施祺, 等. 广东大亚湾石珊瑚群落的分布与现状. 热带地理, 2007 (已接受)

藻很少); (ii) 取表面积为 25~50 cm² 的珊瑚样品进行进一步分析, 在封闭容器中, 使用美国洁碧 (waterpik) 冲洗器高压冲洗(0.45 μm 过滤海水) 分离珊瑚和虫黄藻 [21,25]; (iii) 将含有虫黄藻的冲洗液摇晃均匀倒入量桶, 冲洗容器 2 次合并倒入量桶内, 记下总体积; (iv) 混和均匀后, 取一式 6 份每份 3 mL 均匀藻液于离心试管内离心(RCF=1062 g, 3 min), 缓慢除去上层清液, 剩余藻体加入 1 mL 5% 福尔马林固定 2~4 h 后置于-6℃ 保存, 待用显微镜观测; (v) 将

保存的虫黄藻溶液, 混和均匀, 使用血球计数板计算藻数量($n=10\sim12$), 再换算成总体积溶液内所含虫黄藻数; (vi) 据铝箔纸重量和面积的关系 [26], 计算该虫黄藻共生的珊瑚表面积, 得出珊瑚体共生虫黄藻的密度.

从三亚鹿回头、小东海和大亚湾海区共采集了 12 科 21 属 39 种石珊瑚进行分析, 结果见表 1, 与珊瑚共生的虫黄藻平均密度变化于 $0.67\times10^6\sim8.48\times10^6$ cells/cm² 之间.

表 1 造礁石珊瑚共生体虫黄藻的密度^{a)}

科	属	种	虫黄藻密度/ $\times10^6$ cells·cm ⁻²	水深/m	珊瑚形态
鹿角珊瑚科	鹿角珊瑚属	松枝鹿角珊瑚 <i>Acropora brueggemanni</i>	2.15±0.63	1~7	枝状
		花鹿角珊瑚 <i>Acropora florida</i>	1.89*	6~7	枝状
		美丽鹿角珊瑚 <i>Acropora formosa</i>	0.67±0.26	6~7	枝状
		粗野鹿角珊瑚 <i>Acropora humilis</i>	1.95±0.35	1~4	枝状
		风信子鹿角珊瑚 <i>Acropora hyacinthus</i>	1.52±0.46	1~4	枝状
		<i>Acropora insignis</i>	1.49±0.23	1~4	枝状
		佳丽鹿角珊瑚 <i>Acropora pulchra</i>	2.23±0.03	3~4	枝状
		壮实鹿角珊瑚 <i>Acropora robusta</i>	2.03±0.85	1~2	枝状
		单独鹿角珊瑚 <i>Acropora solitaryensis</i>	2.10±0.77	1~4	枝状
	蔷薇珊瑚属	枝状蔷薇珊瑚 <i>Montipora digitata</i>	2.47±0.49	1~4	枝状
		平展蔷薇珊瑚 <i>Montipora solanderi</i>	0.96	3~4	叶片状
		膨胀蔷薇珊瑚 <i>Montipora turgescens</i>	3.32	1~2	块状
蜂巢珊瑚科	刺星珊瑚属	锯齿刺星珊瑚 <i>Cyphastrea serailia</i>	2.81±0.05	1~2	块状
	蜂巢珊瑚属	标准蜂巢珊瑚 <i>Favia speciosa</i>	2.17	3~4	块状
	角蜂巢珊瑚属	秘密角蜂巢珊瑚 <i>Favites abdita</i>	5.83	1~2	块状
	同星珊瑚属	多孔同星珊瑚 <i>Plesiastrea versipora</i>	6.8±3.03	1~2	块状
	刺孔珊瑚属	薄片刺孔珊瑚 <i>Echinopora lamellosa</i>	2.22	1~2	叶片状
	菊花珊瑚属	网状菊花珊瑚 <i>Goniastrea retiformis</i>	2.88	4~7	块状
		粗糙菊花珊瑚 <i>Goniastrea aspera</i>	6.9±1.07	1~4	块状
		梳状菊花珊瑚 <i>Goniastrea pectinata</i>	1.92±0.48	1~7	块状
		精巧扁脑珊瑚 <i>Platygyra daedalea</i>	5.49	1~2	块状
	扁脑珊瑚属				
枇杷珊瑚科	盔形珊瑚属	稀杯盔形珊瑚 <i>Galaxea astreata</i>	3.70±0.25	1~4	块状
裸肋珊瑚科	刺柄珊瑚属	腐蚀刺柄珊瑚 <i>Hydnophora exesa</i>	3.24	1~2	皮壳状
	裸肋珊瑚属	阔裸肋珊瑚 <i>Merulina Ehrenberg</i>	1.75	1~2	叶片状
滨珊瑚科	角孔珊瑚属	二异角孔珊瑚 <i>Goniopora duofasciata</i>	8.48±4.5	1~4	块状
	滨珊瑚属	扁枝滨珊瑚 <i>Porites andrewsi</i>	2.14	1~2	亚块状
		澄黄滨珊瑚 <i>Porites lutea</i>	3.74±1.5	1~7	块状
		普哥滨珊瑚 <i>Porites pukoensis</i>	3.65	1~2	块状
		火焰滨珊瑚 <i>Porites rus</i>	2.89±0.18	6~7	块状
菌珊瑚科	牡丹珊瑚属	球牡丹珊瑚 <i>Pavona cactus</i>	1.78±0.36	4~7	叶片状
		十字牡丹珊瑚 <i>Pavona decussata</i>	2.40±0.45	1~7	叶片状
		叶形牡丹珊瑚 <i>Pavona frondifera</i>	1.39±0.18	1~7	叶片状
杯形珊瑚科	杯形珊瑚属	鹿角杯形珊瑚 <i>Pocillopora damicornis</i>	1.86±0.48	1~7	枝状
		疣状杯形珊瑚 <i>Pocillopora verrucosa</i>	1.71±0.37	1~7	枝状
铁星珊瑚科	沙珊瑚属	毗邻沙珊瑚 <i>Psammocora contigua</i>	1.09	1~2	枝状
石芝珊瑚科	履行珊瑚属	健壮履行珊瑚 <i>Sandalolitha robusta</i>	1.7	3~4	块状(半白化)
褶叶珊瑚科	合叶珊瑚属	菌状合叶珊瑚 <i>Syrdalolitha agaricia</i>	3.0±0.17	1~7	块状
木珊瑚科	陀螺珊瑚属	盾形陀螺珊瑚 <i>Turbinaria peltata</i>	4.72±1.56	1~2	叶片状
苍珊瑚科**	苍珊瑚属	苍珊瑚 <i>Heliopora coerulea</i>	1.00±0.06	3~4	块状

a) *无标准偏差者表示仅有 1 个样品; **属于四射珊瑚纲(Octocorallia)多套珊瑚目(Coenotheccalia)

3 结果与讨论

3.1 珊瑚共生藻密度种间差异

小东海礁外坡 1~2 m, 共 7 属 10 种造礁石珊瑚分析显示, 其共生体虫黄藻总平均密度为 2.54×10^6 cells/cm², 密度最低的叶形牡丹珊瑚(*Pavona frondifera*)为 1.39×10^6 cells/cm², 最高澄黄滨珊瑚(*Porites lutea*)为 3.95×10^6 cells/cm². 不同珊瑚属种之间共生虫黄藻密度差异明显, 即使同一属的不同种, 如同一滨珊瑚属, 扁枝滨珊瑚(*Porites andrewsi*)明显低于澄黄滨珊瑚(*Porites lutea*)和普哥滨珊瑚(*Porites pukoensis*); 同一牡丹珊瑚属的十字牡丹珊瑚(*Pavona decussata*)共生体密度是叶型牡丹珊瑚(*Pavona frondifera*)共生虫黄藻密度的 2 倍; 佳丽鹿角珊瑚(*Acropora pulchra*)高于鹿角珊瑚 *Acropora huacinthus*. Fitt 等人 [21] 对巴哈马群岛的 2 个属 5 种造礁石珊瑚研究也显示, 同一鹿角珊瑚属的 *A. palmata* 在任何深度和环境下共生藻密度总高于另一鹿角珊瑚 *A. cervicornis*, 高星珊瑚属的 *M. faveolata* 在 1~4 m 总是高于 *M. annularis*, 但是在较深水处的 (13 m) 共生藻密度没有差异. 即使同一珊瑚不同部分共生虫黄藻损失的速率也不一样, 如枝状美丽鹿角珊瑚(*Acropora formosa*)枝头共生虫黄藻密度较低, 其损失虫黄藻的速率大于虫黄藻密度较高的底端 [28].

另一显著特征是, 块状珊瑚如滨珊瑚(*Porites*)、合叶珊瑚(*Symphyllia*)、盔形珊瑚(*Galaxea*)、陀螺珊瑚(*Turbinaria*)等具有较高的虫黄藻密度, 其共生藻密度比枝状的鹿角珊瑚(*Acropora*)和杯形珊瑚(*Pocillopora*)共生体密度高 2 倍多; 小东海礁外坡不同水深珊瑚的共生虫黄藻平均密度显示, 块状珊瑚在密度上明显高于枝状珊瑚和叶板(片)状珊瑚(图 3(a)), 即使在同一属不同形态珊瑚上, 这种差异也较明显, 如同一水深不同的蔷薇珊瑚中, 指状蔷薇珊瑚(*Montipora venosa*)共生虫黄藻平均密度为 2.2×10^6 cells/cm², 而同一水深块状的膨胀蔷薇珊瑚(*Montipora turgescens*)平均密度为 3.32×10^6 cells/cm².

鹿回头湾礁坪(最低潮时活珊瑚的水深为 0 m)上 25 个不同类型健康珊瑚的共生虫黄藻密度(图 3(b))也显示, 枝状珊瑚的共生虫黄藻密度均小于 2.35×10^6 cells/cm², 而块状珊瑚密度明显较高, 其中二异角孔珊瑚(*Goniopora duofasciata*)的共生藻密度最高达 11.8×10^6 cells/cm², 是枝状珊瑚 2~7 倍, 显示出块状珊瑚共生藻密度高于枝状珊瑚的特点, 而叶片(板)状

的珊瑚平均密度介于两者之间, 与小东海不同珊瑚的虫黄藻特征相似. 相对高纬度的大亚湾采集的所有珊瑚, 也显示块状珊瑚共生体虫黄藻密度明显高于枝状和叶片状的特点(图 3(c)). 朱葆华等人 [29] 的实验研究表明, 在相同条件下不同种类的珊瑚损失共生虫黄藻的多少有很大区别, 枝状鹿角珊瑚损失最多.

珊瑚礁白化虽然在 1964 年或更早已经被报道过 [5], 但真正引起人们对这一生态现象关注的报道则始于 1983 年 [30]. 近 20 余年来对这一生态现象的监测和比较发现, 珊瑚白化具有明显的物种差异, 如 Edwards 等人 [31] 1998 年对马尔代夫人造礁区珊瑚礁白化现象的观察发现, 同一礁坪上 98% 以上的枝状鹿角珊瑚(*Acroporidae*)和杯形珊瑚(*Pocilloporidae*)因白化死亡, 而块状珊瑚, 如滨珊瑚(*Poritidae*)、蜂巢珊瑚(*Faviidae*)、菌珊瑚(*Agariciidae*)却没有发生白化. Stimson 等人 [13] 对整个印度-太平洋区系珊瑚礁白化现象的总结比较发现, 易白化死亡的珊瑚排序为: 鹿角珊瑚>排孔珊瑚>杯形珊瑚>蔷薇珊瑚>苍珊瑚>蜂巢珊瑚>滨珊瑚, 其中鹿角、排孔、杯形珊瑚为枝状珊瑚, 后者为块状珊瑚. Loya 等人 [15] 研究发现与块状滨珊瑚为同一属的枝状的滨珊瑚 *Porites sillimaniani* 在 1998 年冲绳岛北部珊瑚礁白化事件中死亡惨重, 和鹿角珊瑚、杯形珊瑚、柱状珊瑚等枝状珊瑚相当; McClanahan 等人 [14] 研究发现枝状的滨珊瑚白化指数和鹿角珊瑚相近. 结合本文关于南海北部珊瑚共生虫黄藻密度的研究, 我们认为虫黄藻密度的高低与珊瑚礁抗白化的能力可能有着内在的联系, 虫黄藻密度越高抵抗白化的能力就越强. Warner 等人 [32] 认为高密度的珊瑚共生虫黄藻可能含有高浓度紫外(UV)吸收化合物, 在白化事件中能起到自我保护的作用; Banaszak 等人 [33] 对易于白化的杯形珊瑚的研究发现, 该珊瑚所含有的紫外线保护物质 MAAs 明显低于其他珊瑚. Lesser 等人 [34] 对白化了的珊瑚的研究发现, 其虫黄藻密度和紫外吸收化合物的浓度都明显偏低. Salih 等人 [35] 认为珊瑚中荧光色素的浓度与虫黄藻的密度有关, 这种荧光色素能够降低珊瑚对紫外光的吸收进而起到保护藻类光合作用系统和珊瑚组织的作用, 因此与珊瑚共生的虫黄藻密度的高低可大体反映珊瑚对白化抵抗性的强弱.

3.2 珊瑚共生虫黄藻密度与水深的关系

三亚鹿回头湾和小东海 2 个珊瑚岸礁的礁外坡是珊瑚生长最好的地貌单元, 水深 7 m 左右. 对采自

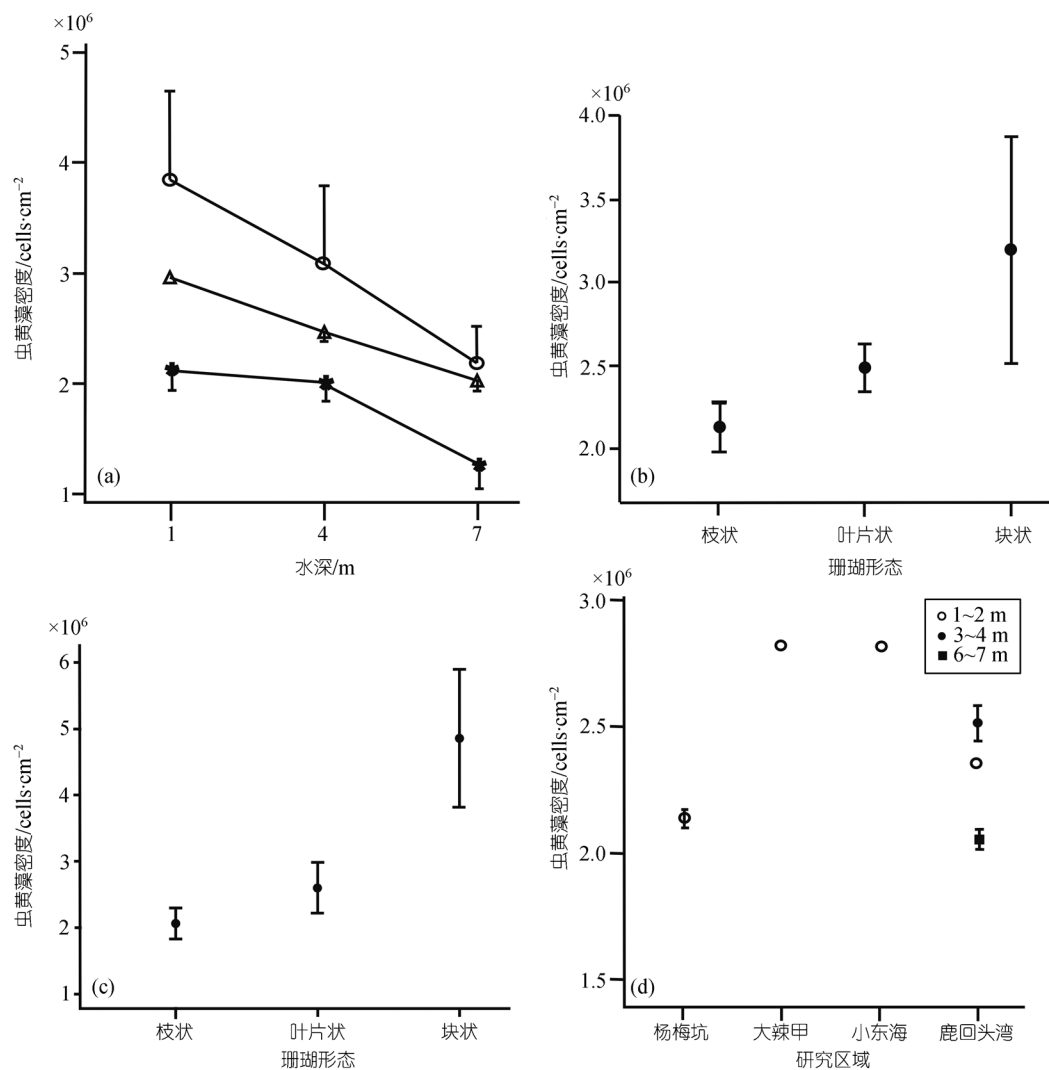


图 3 珊瑚共生虫黄藻的密度分布

(a) 三亚小东海礁前斜坡共生藻密度随水深变化(●示枝状珊瑚; △示叶片状十字牡丹珊瑚; ○示块状珊瑚); (b) 三亚鹿回头礁坪上珊瑚形态与其共生藻密度分布; (c) 大亚湾珊瑚群落中珊瑚形态与共生藻密度分布; (d) 十字牡丹珊瑚共生虫黄藻密度分布(mean±SE)

不同水深块状珊瑚、枝状珊瑚和叶片状的十字牡丹珊瑚的分析显示(图 3(a)), 珊瑚共生虫黄藻平均密度总体上随水深增加而降低, 水深 6~7 m 的珊瑚共生虫黄藻密度明显低于 1~2 和 3~4 m 左右的珊瑚, 但枝状珊瑚在水深 1~4 m 内虫黄藻密度的变化趋势不明显. 水深 1~4 m 的珊瑚共生虫黄藻平均密度较 7 m 左右的高, 这一方面可能与浅水水域光合作用充足有关 [36], Fitt 等人 [21] 对巴哈马群岛珊瑚礁区珊瑚虫黄藻密度的研究也发现浅水区的虫黄藻密度高于深水区. 此外, Warner 等人 [36] 研究还发现造礁石珊瑚 *Montastraea* 共生虫黄藻光合作用的量子产率在水深 1~2 m 处有很强的季节波动性, 最低发生在夏季, 最高出现在冬季, 而水深

3~4, 14 m 处的珊瑚共生藻保持高稳定的量子产率, 表明极浅水域各环境参数的波动可能影响珊瑚共生虫黄藻的密度. 另一方面, 7 m 左右的水体浑浊度大也可能是导致其珊瑚虫黄藻密度低的重要原因, 本区水深 6~7 m 的珊瑚已接近海底, 泥质悬浮沉积物明显增加, 水体清澈度降低. Costa 等人 [37] 对巴西东北部珊瑚礁区高星珊瑚 *Montastrea cavernosa* 的研究认为陆源径流引起的水体浑浊度增加可能是导致其共生虫黄藻密度降低的原因. 此外, 浅水岸礁区由人类活动导致的溶解氧、硝酸盐、磷酸盐浓度的波动等也影响美丽鹿角珊瑚 (*Acropora formosa*) 共生虫黄藻密度的变化 [26]. 近年来的研究表明, 海水养殖活动等

导致的营养盐浓度升高、陆地泥沙输入导致三亚鹿回头岸段浅水岸礁水体浑浊、加上频繁的潜水活动是导致本区珊瑚礁生态系统退化的主要原因^[38], 这些因素也可能导致本区珊瑚共生虫黄藻密度的波动, 但还待进一步研究。

3.3 珊瑚共生虫黄藻密度的区域差异

分别在三亚小东海、鹿回头湾和大亚湾的大辣甲岛、杨梅坑采集到了同一种珊瑚——叶板(片)状十字牡丹珊瑚(*Pavona decussata*), 因此我们以该种珊瑚为例讨论其区域差异, 其中三亚的珊瑚采自于典型热带珊瑚礁区, 而大亚湾的珊瑚采自于未成礁的亚热带海域, 三亚和大亚湾的纬度相差约 5° , 但采样时海表温度相似(因为采样时间不同), 都约 26°C 。分析结果(图3(d))表明, 2个海区4个不同地点珊瑚的共生虫黄藻密度变化于 $2\times 10^6\sim 3\times 10^6\text{ cells/cm}^2$ 之间, 没有明显的空间差异; 大辣甲的珊瑚与小东海的相似, 共生虫黄藻密度都约 $2.85\times 10^6\text{ cells/cm}^2$, 而杨梅坑的与鹿回头湾相似, 虫黄藻密度变化于 $2\times 10^6\sim 2.5\times 10^6\text{ cells/cm}^2$ 之间。

同一种珊瑚在同一海区其共生虫黄藻密度有明显差异, 如三亚的小东海与鹿回头湾之间、大亚湾的大辣甲与杨梅坑之间叶板状十字牡丹珊瑚的虫黄藻密度都有明显的差异。小东海与鹿回头湾之间珊瑚虫黄藻密度的差异很可能是由于环境所致, 因为鹿回头珊瑚礁受人类活动等多重因素的影响, 珊瑚礁处于明显的退化之中^[38], 而小东海的珊瑚礁发育要好得多; 鹿回头不同叶板状十字牡丹珊瑚个体之间虫黄藻密度的差异应该是由水深等局部环境差异所致。大亚湾大辣甲岛与杨梅坑叶板状十字牡丹珊瑚个体之间虫黄藻密度的差异也应该是由类似的原因所致。大辣甲岛是一个离岸的孤岛, 受陆源输入和人类活动影响较小; 而杨梅坑紧靠岸边, 且沿岸正在大面积开凿丘陵修筑公路, 同时杨梅坑附近还是海胆养殖区, 高的营养盐也可能是影响珊瑚共生虫黄藻密度的因素。Wu等人^[39]对大亚湾20年来水质调查发现, N:P近20年来持续增加, 营养盐结构发生改变, 硝态氮和磷酸盐浓度最高值出现在夏季, 硝态氮自东向西浓度增加, 磷酸盐浓度沿岸最高, 湾口最低。生态调查发现杨梅坑水深1 m以内区域分布着大量

的正在白化和已经白化死亡的多孔同星珊瑚, 没有枝状珊瑚生长, 许多死亡的珊瑚已经被泥沙覆盖; 仅在水深2~4 m的区域见到个别枝状珊瑚生长; 而大辣甲珊瑚群落的状况要好得多。因此, 在气候等自然环境相似的情况下, 局部生态环境的差异是导致同一珊瑚种在同一海区虫黄藻密度差异的主要因素, 包括人类活动引起的陆源沉积物增加、海产养殖导致的海水营养增高等, 1998年白化事件以后, 陆源输入、沉积物增加导致水体浑浊是影响珊瑚生长和共生虫黄藻恢复的重要原因^[3,40]。

3.4 白化、半白化与未白化珊瑚共生虫黄藻密度的差异

分别在三亚鹿回头湾和大亚湾杨梅坑采集到一块局部白化的珊瑚样品, 杨梅坑的为多孔同星珊瑚(*Plesiastrea versipora*), 见图4(a), 鹿回头湾的为健壮履行珊瑚(*Sandalolitha robusta*), 见图4(b), 水深均1 m左右。根据肉眼判断, 分别于完全白化、半白化(白化与未白化交界处)和未白化处采集样品进行虫黄藻密度分析, 结果显示, 见图4(c), 相对于未白化部分而言, 多孔同星珊瑚中半白化部分损失了38.7%的虫黄藻, 完全白化部分虫黄藻完全损失(100%); 健壮履行珊瑚中半白化部分共生虫黄藻密度损失了39.6%, 完全白化部分虫黄藻损失了99.4%。Harithsa等人^[41]2002年4月对印度西南岸澄黄滨珊瑚和美丽鹿角珊瑚共生虫黄藻密度调查发现, 半白化和白化的美丽鹿角珊瑚分别损失虫黄藻70%和90%以上, 半白化和白化的澄黄滨珊瑚分别损失虫黄藻20%和78%。Brown等人^[42]对5个不同种块状白化珊瑚的研究, 发现这些白化的珊瑚共生虫黄藻损失在50%~90%之间。因此, 珊瑚礁白化确实与共生的虫黄藻密切相关。即使是半白化的多孔同星其共生虫黄藻密度仍然比健康的枝状珊瑚高2~3倍, 这也许是枝状珊瑚比块状珊瑚更易于白化的原因。

4 结语

采用国际上通用的珊瑚共生虫黄藻密度研究方法, 分析了相对较低纬度的三亚鹿回头湾、小东海, 和相对较高纬度的广东省大亚湾海区共12科21属39种128个造礁石珊瑚共生虫黄藻密度, 结果显示:

1) 赵美霞, 余克服, 张乔民, 等. 近50年来三亚鹿回头石珊瑚物种多样性的演变特征及其环境意义. 海洋环境科学, 2007 (已接受)

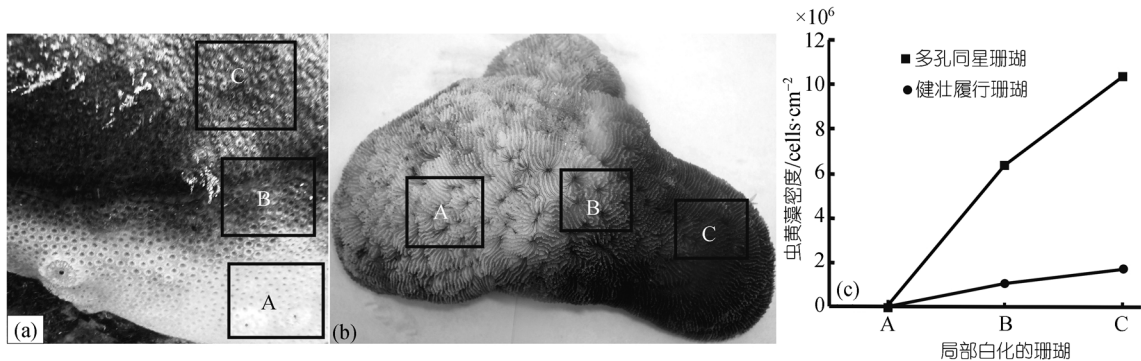


图 4 白化珊瑚虫黄藻密度

(a) 多孔同星珊瑚; (b) 健壮履行珊瑚; (c) 局部白化的珊瑚共生体虫黄藻密度. A 白化; B 半白化; C 表面健康(healthy-looking)

(i) 与珊瑚共生的虫黄藻平均密度变化于 $0.67 \times 10^6 \sim 8.48 \times 10^6$ cells/cm² 之间, 具有明显的种间差异性, 其中枝状珊瑚的共生体虫黄藻密度相对较低 ($0.67 \times 10^6 \sim 2.47 \times 10^6$ cells/cm²), 而块状珊瑚的共生体虫黄藻密度相对较高 ($1.00 \times 10^6 \sim 8.48 \times 10^6$ cells/cm²), 大部分叶板(片)状珊瑚的虫黄藻密度介于两者之间。

(ii) 珊瑚共生虫黄藻密度随水深增加而降低, 水深 4 m 以内的珊瑚共生体虫黄藻密度普遍比海底 7 m 左右生长的珊瑚高, 可能与光合作用、沉积物等区域环境有关。

(iii) 相对高纬度的大亚湾(~22°N)与三亚(~18°N)相比, 海温相当的环境下, 与珊瑚共生的虫黄藻的纬度差异不明显。但同一海区不同地点受局部环境因素(如沉积物增加、富营养盐、人类活动增强等)的影响, 珊瑚共生虫黄藻的密度可能有显著不同。

(iv) 局部白化的同一珊瑚个体, 未白化部分的虫黄藻密度>半白化>完全白化部分, 表明珊瑚礁白化与虫黄藻密切相关。

(v) 块状珊瑚与枝状珊瑚虫黄藻密度的差异性可能是导致枝状珊瑚易于白化的主要原因, 如低密度共生虫黄藻导致枝状鹿角、杯形珊瑚等易于白化死亡, 而高密度的澄黄滨珊瑚等不易白化。

致谢 感谢海南省海洋渔业厅陈刚博士、三亚珊瑚礁自然保护区、中国科学院三亚热带海洋生物实验站、中国科学院大亚湾海洋生物综合实验站对海上工作给予的支持。

参 考 文 献

- Brown B E. Coral bleaching: Causes and consequences. *Coral Reefs*, 1997, 16(suppl1): 129—138
- 李淑, 余克服. 珊瑚礁白化研究进展. *生态学报*, 2007, 27(5): 2059

—2069

- Wilkinson C. Status of Coral Reef of the World. Townsville: Australian Institute of Marine Science Press, 2004. 1—316
- Yu K F, Zhao J X, Liu T S, et al. High-frequency winter cooling and reef coral mortality during the Holocene climatic optimum. *Earth Planet Sci Lett*, 2004, 224: 143—155[DOI]
- Goreau T F. Mass expulsion of zooxanthellae from Jamaican Reef communities after hurricane Flora. *Science*, 1964, 145: 383—386
- Kushmaro A, Loya L, Fine M, et al. Bacterial infection and coral bleaching. *Nature*, 1996, 380: 396[DOI]
- Hoegh-Guldberg O. Climate, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Mar Freshwater Res*, 1999, 50: 839—866[DOI]
- Douglas A E. Coral bleaching—how and why? *Mar Pollut Bull*, 2003, 46(4): 385—392[DOI]
- Lough J M. 1997-98: Unprecedented thermal stress to coral reefs? *Geophys Res Lett*, 2000, 27(23): 3901—3904[DOI]
- Yu K F, Zhao J X, Shi Q, et al. U-series dating of dead Porites corals in the South China Sea: Evidence for episodic coral mortality over the past two centuries. *Quat Geochronol*, 2006, 1: 129—141[DOI]
- Arce H, Quibilan M C, Alino P M, et al. Coral bleaching in Philippine reefs: Coincident evidences with mesoscale thermal anomalies. *Bull Mar Sci*, 2001, 69(2): 579—593
- 余克服, 蒋明星, 程志强, 等. 涠洲岛 42 年来海面温度变化及其对珊瑚礁的影响. *应用生态学报*, 2004, 15(3): 506—510
- Stimson J, Sakai K, Sembali H. Interspecific comparison of the symbiotic relationship in corals with high and low rates of bleaching-induced mortality. *Coral Reefs*, 2002, 21(4): 409—421
- McClanahan T R, Baird A H, Marshall P A, et al. Comparing bleaching and mortality responses of hard corals between southern Kenya and the Great Barrier Reef, Australia. *Mar Pollut Bull*, 2004, 48(3-4): 327—335[DOI]
- Loya Y, Sakai K, Yamazato K, et al. Coral bleaching: The winners and the losers. *Ecol Lett*, 2001, 4: 122—131[DOI]
- Grimsditch G D, Salm R V. Coral Reef Resilience and Resistance to

- Bleaching. Gland: IUCN, 2006. 1—52
- 17 Wells J W. Scleractinia. In: Moore R C, ed. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part F, Coelenterata. Kansas: Geological Society of America and the University of Kansas, 1956. 328—444
- 18 Chen C L, Yang Y W. Symbiont diversity in scleractinian corals from tropical reefs and subtropical non-reef communities in Taiwan. *Coral Reefs*, 2005, 24: 11—22[DOI]
- 19 Toller W W, Rown R, Knowlton N. Zooxanthellae of the *Montastraea annularis* species complex: Patterns of distribution of four taxa of Symbiodinium of different reefs and across depths(2001a). *Biol Bull*, 2001, 201: 348—359[DOI]
- 20 Baker A C. Reef corals bleach to survive change. *Nature*, 2001, 411: 765—766[DOI]
- 21 Fitt W K, McFarland F K, Warner M E, et al. Seasonal patterns of tissue biomass and densities of symbiotic dinoflagellates in reef corals and relation to coral bleaching. *Limnol Oceanogr*, 2000, 45(3): 677—685
- 22 Shenkar N, Fine M, Kramarsky-Winter E, et al. Population dynamics of zooxanthellae during a bacterial bleaching event. *Coral Reefs*, 2006, 25: 223—227[DOI]
- 23 Zhang Q M. On biogeomorphology of Luhuitou fringing reef of Sanya City, Hainan Island, China. *Chin Sci Bull*, 2001, 46(Suppl): 97—102
- 24 张乔民, 施祺, 陈刚, 等. 海南三亚鹿回头珊瑚礁岸礁监测与健康评估. *科学通报*, 2006, 51(增刊 II): 71—77
- 25 Johannes R E, Wiebe W J. Method for determination of coral tissue biomass and composition. *Limnol Oceanogr*, 1970, 15(5): 822—824
- 26 Fagoonee I, Wilson H B, Hassell M P, et al. The dynamics of zooxanthellae populations: A long-term study in the field. *Science*, 1999, 283: 843—845[DOI]
- 27 Costa C F, Sassi R, Amaral F D. Annual cycle of symbiotic dinoflagellates from three species of scleractinian corals from coastal reefs of northeastern Brazil. *Coral Reefs*, 2005, 24(2): 191—193[DOI]
- 28 Jones R J. Zooxanthellae loss as a bioassay for assessing stress in corals. *Mar Ecol Prog Ser*, 1997, 149: 163—171[DOI]
- 29 朱葆华, 王广策, 黄勃, 等. 温度、缺氧、氨氮和硝氮对3种珊瑚白化的影响. *科学通报*, 2004, 49(17): 1743—1748
- 30 Glynn P W. Extensive “bleaching” and death of reef corals on the Pacific coast of Panama. *Environ Conserv*, 1983, 10: 149—154
- 31 Edwards A J, Clark S, Zahir H, et al. Coral bleaching and mortality on artificial and natural reefs in Maldives in 1998, sea surface temperature anomalies and initial recovery. *Mar Pollut Bull*, 2001, 42(1): 7—15[DOI]
- 32 Warner M E, Fitt W K, Schmidt G W. Damage to photosystem II in symbiotic dinoflagellates: A determinant of coral bleaching. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96(14): 8007—8012[DOI]
- 33 Banaszak A T, Rowan M P, Kuffner I, et al. Relationship between ultraviolet (UV) radiation and mycosporinlike amino acids (MAAs) in marine organisms. *Bull Mar Sci*, 1998, 63: 617—628
- 34 Lesser M P, Stochaj W R, Tapley D W, et al. Bleaching in coral reef anthozoans: effects of irradiance, ultraviolet radiation, and temperature on the activities of protective enzymes against active oxygen. *Coral Reefs*, 1990, 8(4): 225—232[DOI]
- 35 Salih A, Larkum A, Cox G, et al. Fluorescent pigments in corals are photoprotective. *Nature*, 2000, 408: 850—853[DOI]
- 36 Warner M E, Chilcoat G C, McFarland F K, et al. Seasonal fluctuations in the photosynthetic capacity of photosystem II in symbiotic dinoflagellates in the Caribbean reef-building coral *Montastraea*. *Mar Biol*, 2002, 141: 31—38[DOI]
- 37 Costa C F, Sassi R, Amaral F D. Population density and photosynthetic pigment content in symbiotic dinoflagellates in the Brazilian scleractinian coral *Montastrea cavernosa*. *Braz J Oceanogr*, 2004, 52(2): 93—99
- 38 施祺, 赵美霞, 张乔民, 等. 海南三亚鹿回头造礁石珊瑚生长变化与人类活动的影响. *生态学报*, 2007, 27(8): 3316—3323
- 39 Wu M L, Wang Y S. Using chemometrics to evaluate anthropogenic effects in Daya Bay, China. *Estuar Coast Shelf Sci*, 2007, 72(4): 732—742[DOI]
- 40 Lambo A L, Ormond R F. Continued post-bleaching decline and changed benthic community of a Kenya coral reef. *Mar Pollut Bull*, 2006, 52(12): 1617—1624[DOI]
- 41 Haritha S, Raghukumar C, Dalal S G. Stress response of two coral species in the Kavaratti atoll of the Lakshadweep Archipelago, India. *Coral Reefs*, 2005, 24(3): 463—474[DOI]
- 42 Brown B E, Le Tissier M D, Bythell J C. Mechanisms of bleaching deduced from histological studies of reef corals sampled during a natural bleaching event. *Mar Biol*, 1995, 122(4): 655—663[DOI]