海南三亚鹿回头造礁石珊瑚碳酸盐生产力的估算

施祺, 赵美霞, 张乔民, 余克服, 陈天然, 李淑, 王汉奎

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;

中国科学院海南热带海洋生物实验站, 三亚 572000

E-mail: shiqi@scsio.ac.cn

2008-06-19 收稿, 2008-10-13 接受

中国科学院知识创新工程重要方向性项目(编号: KZCX2-YW-318)、国家自然科学基金(批准号: 40406018, 40830852)、国家重点基础研究发展计划(编号: 2007CB815905)和国家科技支撑计划(编号: 2006BAB19B03)资助项目

摘要 造礁石珊瑚碳酸盐生产不但维系着珊瑚礁的生长, 并且还是大气 CO₂ 的重要来源之一. 采用生态调查法首次在国内开展造礁石珊瑚碳酸盐生产力的估算研究, 获得海南三亚鹿回头岸礁区礁坪和礁坡珊瑚平均碳酸盐生产力分别为(1.16 ± 0.55)和(3.52 ± 1.32) kg·m⁻²·a⁻¹. 珊瑚碳酸盐生产力主要受珊瑚组成、分布以及骨骼生长的属间差异影响. 20 世纪 60 年代以来, 岸礁区日益加剧的人类活动造成珊瑚碳酸盐生产力下降了约 80%~89%, 并导致珊瑚礁加积速率降低, 目前已低于现代海平面上升速率. 随着未来海平面持续上升, 鹿回头岸礁的生长模式将可能由过去向海生长为主转变为垂直生长为主, 反映出全球海平面上升背景下, 珊瑚岸礁生物地貌过程对强烈人类活动干扰的响应. 此外, 珊瑚碳酸盐生产力下降还导致碳酸盐生产过程中 CO₂ 释放的减少, 未来珊瑚礁区特别是岸礁区可能因为人类活动的增强而改变其在海洋乃至全球碳循环中的地位.

关键词

珊瑚礁
造礁石珊瑚
碳酸盐生产力
海平面变化
大气 CO₂
海南三亚

珊瑚礁碳酸盐生产(carbonate production)是指造礁石珊瑚为主的造礁生物以骨骼生长的方式分泌沉淀碳酸盐, 构建珊瑚礁骨架, 促进珊瑚礁生长, 是珊瑚礁地质与地貌发育的关键因素^[1]; 此外, 珊瑚礁还因其碳酸盐生产过程中 CO₂ 的释放被看作是大气 CO₂ 的源^[2-6], 是全球碳循环的一个重要组成部分^[7]. 生态调查是国际珊瑚礁碳酸盐生产力研究中广泛使用的方法^[8-16]. 新的估算显示全球礁坪和礁坡碳酸盐生产力变化于 0.9~2.7 kg·m⁻²·a⁻¹, 全球珊瑚礁碳酸盐年生产量为 0.65~0.83 Gt^[7]. 全球珊瑚礁碳酸盐生产所释放的 CO₂ 为 0.02~0.08 Gt C·a⁻¹^[2]. 当前, 全球变化以及人类活动影响日益加剧, 珊瑚礁生态系统遭受严重破坏^[17], El Nino 和人类污染、海水富营养化等气候环境事件对珊瑚礁碳酸盐生产造成显著影响^[18,19]. 而另一方面, 大气 CO₂ 浓度升高, 增强了海水

酸化, 也严重影响着珊瑚礁等浅海生物的碳酸盐生产^[20-23]. 模拟研究认为, 21 世纪中后期大气 CO₂ 浓度较工业革命前将增加 1~1.5 倍, 珊瑚礁碳酸盐生产力将降低 14%~30%^[20], 但珊瑚骨骼记录却揭示出过去 300 年间珊瑚仍保持正常的骨骼生长率和钙化率^[24]. 我国南海珊瑚礁总面积约占全球珊瑚礁面积的 5%^[25], 珊瑚礁类型多样, 在热带、亚热带西太平洋浅海生物碳酸盐生产以及海气 CO₂ 交换中占有重要地位. 南沙群岛珊瑚礁钙化率的模拟计算^[26]认为, 现代南沙珊瑚礁钙化率较工业革命前下降了约 12%, 到 2065 和 2100 年将分别下降 26% 和 33%, 但目前国内还没有关于南海珊瑚礁碳酸盐生产力的调查和研究报道. 本文选择遭受强烈人类活动影响的海南三亚鹿回头岸礁区开展造礁石珊瑚碳酸盐生产力的现场生态调查和定量估算, 探讨在全球变化和人类活动影响下岸礁区珊

引用格式: 施祺, 赵美霞, 张乔民, 等. 海南三亚鹿回头造礁石珊瑚碳酸盐生产力的估算. 科学通报, 2009, 54: 1471~1479

Shi Q, Zhao M X, Zhang Q M, et al. Estimate of carbonate production by scleractinian corals at Luhuitou fringing reef, Sanya, China. Chinese Sci Bull, 2009, 54: 696-705, doi: 10.1007/s11434-008-0533-9

瑚碳酸盐生产力的变化规律和环境意义.

1 研究区珊瑚礁状况

鹿回头岸段位于海南岛三亚东南端,属海洋性热带季风气候,适宜珊瑚生长,是我国珊瑚岸礁最为发育的岸段之一,是三亚海域生物多样性中心区以及海岸生态关键区,但该岸段珊瑚呈明显衰退趋势,生物多样性面临严重威胁^[27]. 20世纪60年代该岸段表现为高生物多样性的特点,珊瑚生长繁盛,覆盖率高达80%~90%;自70年代以来,生物多样性衰减,珊瑚覆盖率持续下降,1978年和1983年两次调查发现覆盖率维持在60%;1990年和1998年已经减少到30%~40%,2002年调查显示覆盖率已下降到23.4%^[27]. 造成珊瑚礁衰退的主要原因归结为日益加剧的人类活动的影响^[27,28]. 20世纪70和80年代,鹿回头岸段的人类活动主要以过度破坏性捕捞和大规模采挖珊瑚为主;90年代以来,大规模捕捞和采挖活动已被禁止,但海上珍珠贝、麒麟菜等养殖活动显著增加;近几年鹿回头沿岸大规模的对虾和鲍鱼养殖,三亚河和近海工程建设、航运和旅游活动产生的泥沙和污染物排放,均导致了珊瑚礁的破坏和死亡.

2 研究方法与材料

国际珊瑚礁碳酸盐生产力研究中广泛应用生态调查法,基于现场调查的珊瑚骨骼生长率、骨骼密度

和珊瑚覆盖率来估算珊瑚的碳酸盐生产力($\text{kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 和 $\text{t} \cdot \text{a}^{-1}$)^[8-16]. 估算公式如下:

$$\text{珊瑚碳酸盐生产力}(\text{kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}) = \text{珊瑚骨骼钙化率}(\text{g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}) \times \text{珊瑚覆盖率}(\%);$$

$$\text{珊瑚碳酸盐生产量}(\text{t} \cdot \text{a}^{-1}) = \text{珊瑚碳酸盐生产力}(\text{kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}) \times \text{珊瑚礁面积}(\text{m}^2);$$

$$\text{珊瑚骨骼钙化率}(\text{g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}) = \text{珊瑚骨骼生长率}(\text{mm} \cdot \text{a}^{-1}) \times \text{珊瑚骨骼密度}(\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}).$$

鉴于珊瑚种类多,生长形式复杂,难以获取全部珊瑚属种的骨骼生长率和骨骼密度,通用的规则是选取研究区优势珊瑚属种或按珊瑚的主要形态调查^[15,16]. 本文中以珊瑚属为基本单位,进行珊瑚覆盖率的现场调查,以及骨骼生长率和骨骼密度的采样和实验分析.

2.1 现场调查采样

依据早期的研究基础^[27,29],于2005年4月在鹿回头岸段由北向南选定5条垂直海岸的研究断面(图1). 采用全球珊瑚礁监测网络(GCRMN)推荐的珊瑚礁监测方法^[30],沿断面从礁坪珊瑚生长的上限到礁坡珊瑚分布的下限布设样条,沿样条每间隔10m设置1m×1m的样方,对样条及样方进行潜水调查并拍摄样条录像和样方照片,记录珊瑚属种及分布. 同时,在鹿回头岸礁区采集优势属种的珊瑚样品,用于珊瑚骨骼生长率和骨骼密度的实验分析. 此外,于2003

图 1 海南三亚鹿回头珊瑚岸礁区 (a) 研究区外礁坪、礁坡及研究断面; (b) 研究区水下地形模型

年12月在5个断面附近布设10个点^[28],设置珊瑚生长标记,分别于2004年4月、9月和2005年4月现场测量珊瑚生长长度,计算珊瑚骨骼生长率。

2.2 室内分析

一些块状珊瑚骨骼具有明显的年生长带,最为典型的是滨珊瑚,可利用计算机软件的图像处理功能,从珊瑚骨骼切片X射线照片上测算骨骼生长带的年生长率($\text{mm} \cdot \text{a}^{-1}$)^[31,32]。本文利用Matlab软件分析滨珊瑚、菊花珊瑚、蜂巢珊瑚和扁脑珊瑚样品的骨骼生长带X射线照片,获取各自的平均年生长率。分枝状鹿角珊瑚和杯形珊瑚,以及叶片状牡丹珊瑚的骨骼生长率由现场测量的珊瑚生长长度计算而得。

由于珊瑚形状不规则和骨骼多孔隙的特点,骨骼密度测定根据阿基米德浮力定律进行测算^[33]。本文采用带小型水池,量具上置的静水力学天平,以石蜡作为防水密封层,测量不同属种珊瑚样品的骨骼密度。

珊瑚种类鉴定、优势种群的统计以及断面样条和样方珊瑚覆盖率的计算详见文献^[34]。利用照片样方法^[35]分析了样方内珊瑚种类及其覆盖率,结合断面地貌分带特征,以断面礁坪、礁坡的样方珊瑚覆盖率平均值代表该断面礁坪、礁坡的珊瑚覆盖率,并计算了珊瑚优势属及其覆盖率。

珊瑚碳酸盐生产量是基于研究区面积估算。由于珊瑚礁地形起伏,面积估算常用方法是图上量算平面面积,结合测量的地形起伏度来计算实际面积^[15,16]。考虑到珊瑚礁地形起伏的不规则,本文对五条断面以及研究区珊瑚礁进行实时水深测量和GPS定位,获取基于理论最低潮位的珊瑚礁水深数据。利用GIS技术建立水下珊瑚礁地形模型(图1(b)),展示了珊瑚礁生物地貌形态,计算获得研究区珊瑚礁的实际分布面积。

3 结果与讨论

3.1 珊瑚组成与覆盖率

鹿回头岸礁长约3 km,呈典型的礁坪和礁坡生物地貌分带^[29],礁坪宽阔平坦,仅外礁坪有珊瑚小个体散布,礁坡则相对狭窄而坡陡,珊瑚生长茂盛。现场调查发现,礁坪珊瑚生长的上限水深在理论最低潮位之上0.20~0.25 m左右,略高于Zhang^[29]提出的0.15~0.20 m上限。礁坡珊瑚生长下限,邹仁林等认为在大潮低潮面以下6.5 m^[36],于登攀等人^[37]提出在水

深约5.5~6.0 m,Zhang^[29]则认为珊瑚主要分布在理论最低潮位以下0~4 m,而本文调查发现礁坡珊瑚生长下限在各断面不同,处在理论最低潮位以下3.5~6.5 m。以理论最低潮位为礁坪和礁坡分界线^[29],结合珊瑚生长的上限和下限,在珊瑚礁地形模型划分出礁坪和礁坡区域(图1),并分别计算出研究区外礁坪面积为31595.84 m²,礁坡面积为180764.67 m²。

2005~2006年新的鹿回头珊瑚礁调查共记录到石珊瑚13科24属69种,其中样方中有10科18属40种^[34],珊瑚群落以滨珊瑚科、鹿角珊瑚科和蜂巢珊瑚科为优势科,优势属为滨珊瑚属和鹿角珊瑚属,优势种则为澄黄滨珊瑚。1962~1965年的调查记录到石珊瑚共有12科、24属、83种^[36,38],1993~1994年的调查发现共有10科、21属、58种,优势珊瑚科为蜂巢珊瑚科、滨珊瑚科和鹿角珊瑚科,优势属为滨珊瑚属、菊花珊瑚属和鹿角珊瑚属,优势种为澄黄滨珊瑚^[39]。与原有群落相比,现有珊瑚群落在科属级组成上变化较小,可以认为珊瑚群落仍保持原来科属组成特色,而种级组成上变化相对较大。

表1显示礁坪和礁坡5条断面的珊瑚覆盖率。礁坪珊瑚属种较少,覆盖率低,断面之间的差异较大,位于1.97%~9.79%之间,平均覆盖率为 $(5.0 \pm 3.11)\%$,滨珊瑚属占绝对优势,平均覆盖率可达 $(2.81 \pm 1.17)\%$ 。礁坡珊瑚种类较丰富,覆盖率相对较高,位于7.48%~20.02%之间,平均覆盖率为 $(14.84 \pm 4.57)\%$ 。依覆盖率大小,礁坡主要的珊瑚属组成分别为,断面1:鹿角珊瑚属-牡丹珊瑚属-滨珊瑚属,断面2:滨珊瑚属-角孔珊瑚属,断面3:鹿角珊瑚属-扁脑珊瑚属-滨珊瑚属,断面4:鹿角珊瑚属-滨珊瑚属,断面5:滨珊瑚属,覆盖率分别位于3%~10%之间。样方统计的珊瑚覆盖率与5条垂直岸线样条和2条2,4 m等深线样条统计的珊瑚覆盖率基本相当^[34],表明调查方法的可行性和研究断面珊瑚覆盖率的代表性。

3.2 珊瑚骨骼生长率、骨骼密度和骨骼钙化率

本文测算了7个珊瑚属样品的骨骼生长率,与文献报道^[39]相比(表2),除杯形珊瑚生长率相差较大外,其余6个珊瑚属的生长率范围较为接近。此外,还获得9个珊瑚属样品的骨骼密度(表2),变化于 $1.22 \sim 1.91 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ 。实际研究中,很难实测所有珊瑚属种的骨骼生长率和骨骼密度。为了获得更接近真实的估算,对于缺失的珊瑚属种,或选择同一科属的其他珊瑚替代^[16],或按珊瑚生长形态统计^[15]。本文根据以

表1 鹿回头礁坪、礁坡珊瑚覆盖率与珊瑚碳酸盐生产力、碳酸盐生产量

	珊瑚覆盖率/%	平均覆盖率/%	碳酸盐生产力/kg·m ⁻² ·a ⁻¹	平均碳酸盐生产力/kg·m ⁻² ·a ⁻¹	碳酸盐生产量/t·a ⁻¹
礁坪	断面1	3.06	0.76±0.16		
	断面2	9.79	1.87±0.35		
	断面3	3.91	5.01±3.11	1.18±0.21	1.16±0.55
	断面4	6.30		1.49±0.26	
	断面5	1.97		0.49±0.10	
					433.70~912.18
礁坡	断面1	15.12	3.60±0.86		
	断面2	16.37	4.73±0.58		
	断面3	15.20	14.84±4.57	2.81±0.72	3.52±1.32
	断面4	20.02		4.80±1.16	
	断面5	7.48		1.68±0.25	

表2 鹿回头造礁石珊瑚骨骼生长率、骨骼密度与骨骼钙化率

科	属	骨骼生长率 ^{a), b)}	骨骼生长率 ^{a), c)}	平均骨骼生长率 ^{d)}	平均骨骼密度 ^{a)}	骨骼钙化率
		/mm·a ⁻¹	/mm·a ⁻¹	/mm·a ⁻¹	/g·cm ⁻³	/g·cm ⁻² ·a ⁻¹
鹿角珊瑚科	鹿角珊瑚属	16.7~98.6(18)	13.0~90.0(14)	57.7±24.0	1.57±0.34(9) ^{b)}	9.05±4.25
	星孔珊瑚属		12.0(1)	12.0	1.48(1) ^{b)}	1.78
	蔷薇珊瑚属		26.5~43.0(7)	34.3±6.3	1.56±0.31 ^{e)}	5.36±1.45
菌珊瑚科	牡丹珊瑚属	9.5~13.8(2)	8.0~24.0(4)	14.7±7.0	1.87(1) ^{b)}	2.60±0.83
木珊瑚科	陀螺珊瑚属		35.0(1)	35.0	1.37±0.25 ^{f)}	4.78±0.87
蜂巢珊瑚科	刺星珊瑚属		3.0(1)	3.0	1.24±0.15 ^{e)}	0.37±0.04
	双星珊瑚属		10.0(1)	10.0	1.24±0.15 ^{e)}	1.24±0.15
	角蜂巢珊瑚属		6.8(1)	6.8	1.24±0.15 ^{e)}	0.84±0.10
	蜂巢珊瑚属	5.6(1)	8.0~9.2(3)	7.7±1.5	1.26±0.07(11) ^{b)}	0.97±0.20
	菊花珊瑚属	3.9~4.0(2)	5.0~6.5(4)	5.1±1.0	1.22±0.41(2) ^{b)}	0.62±0.24
	扁脑珊瑚属	6.4~6.8(3)	7.4~10.0(4)	7.8±1.2	1.22±0.17(10) ^{b)}	0.95±0.20
裸肋珊瑚科	刺柄珊瑚属		10.0~14.1(3)	12.0±2.1	1.37±0.25 ^{f)}	1.64±0.41
褶叶珊瑚科	合叶珊瑚属		15.0(1)	15.0	1.37±0.25 ^{f)}	2.05±0.37
枇杷珊瑚科	盔形珊瑚属		8.3~9.6(2)	9.0±0.9	1.91±0.27(3) ^{b)}	1.71±0.30
杯形珊瑚科	杯形珊瑚属	9~29(14)	68.2~72.5(2)	24.2±19.2	1.40±0.11(7) ^{b)}	3.39±2.70
滨珊瑚科	滨珊瑚属	8.7~26.6(57)	7.4~23.0(4)	17.2±4.2	1.31±0.16(10) ^{b)}	2.25±0.62
	角孔珊瑚属		33.6(1)	33.6	1.31±0.16 ^{e)}	4.39±0.54

a) 数据格式: 最小值~最大值(样品数), 平均值±标准偏差(1σ)(样品数); b) 本文实验实测数据; c) 文献数据^[39]; d) 实测数据与文献数据平均; e) 同科珊瑚属平均骨骼密度率; f) 全部珊瑚属平均骨骼密度

下原则: (1) 骨骼生长率有实测数据和文献数据的, 采用平均值, 无实测数据的采用文献数据; (2) 骨骼密度有实测数据的采用实测数据, 无实测数据的, 属相同珊瑚科的采用同科珊瑚属骨骼密度的平均值, 无相同科的采用全部实测骨骼密度的平均值, 计算出研究区各珊瑚属的平均生长率、骨骼密度以及钙化率(表2).

表2显示, 珊瑚生长率属间差别大, 鹿角珊瑚高达(57.7±24.0) mm·a⁻¹, 刺星珊瑚仅为3.0 mm·a⁻¹; 骨骼密度属间差别相对较小, 最大的盔形珊瑚为(1.91±0.27) g·cm⁻³, 最小的扁脑珊瑚为(1.22±0.17) g·cm⁻³. 国内其他地点的珊瑚生长率和骨骼密度报道较少, 主

要集中在澄黄滨珊瑚种, 滨珊瑚生长率在南沙永暑礁为10.0~16.0 mm·a⁻¹^[40], 西沙永兴岛为7.0~15.0 mm·a⁻¹^[41], 台湾南部为18.8~19.0 mm·a⁻¹^[42], 与本文滨珊瑚生长率较接近, 但也体现出地域差异. 海南三亚和琼海的三个澄黄滨珊瑚样品的骨骼密度在1.25~1.35 g·cm⁻³之间^[43], 也与本文滨珊瑚骨骼密度相当. Hart等按珊瑚形态总结了国际上报道的珊瑚生长率和骨骼密度^[16], 分枝状鹿角珊瑚为4~185 mm·a⁻¹和1.8 g·cm⁻³, 块状珊瑚为1.4~32 mm·a⁻¹和1.6 g·cm⁻³, 叶片状和皮壳状珊瑚为0.8~23 mm·a⁻¹和2.0 g·cm⁻³, 显示出较明显的形态差异.

统计分析显示, 珊瑚骨骼密度数据的变异系数

(15.2%)要远小于珊瑚生长率的变异系数(81.0%),珊瑚骨骼钙化率与生长率有显著的相关性,与骨骼密度相关性不强,表明钙化率的差异主要体现了生长率的差异,而骨骼密度的属间差别影响不大.鹿角珊瑚属有最大钙化率(9.05 ± 4.25) $\text{g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,蔷薇珊瑚属、陀螺珊瑚属、杯形珊瑚属和角孔珊瑚属钙化率也均在 $3.0 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 以上,对应于较快的骨骼生长率($>20 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$).刺星珊瑚属、蜂巢珊瑚属、角蜂巢珊瑚属、菊花珊瑚属和扁脑珊瑚属生长率低于 $10 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$,钙化率均低于 $1.0 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$.牡丹珊瑚属、合叶珊瑚属和滨珊瑚属钙化率在 $2.0 \sim 3.0 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 之间,对应这些珊瑚 $10 \sim 20 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$ 的生长率. Hart等按珊瑚形态计算珊瑚骨骼钙化率^[16],分枝状鹿角珊瑚为 $10.82 \sim 27.77 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,块状珊瑚为 $0.77 \sim 2.46 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,叶片状和皮壳状珊瑚为 $0.3 \sim 3.1 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,本文珊瑚骨骼钙化率与之接近.

3.3 珊瑚碳酸盐生产力

根据不同属珊瑚骨骼钙化率和珊瑚覆盖率,估算出5个断面礁坪和礁坡的珊瑚碳酸盐生产力(表1).考虑到分枝状珊瑚的有效覆盖,计算时要乘以有效覆盖因子,鹿角珊瑚属为0.25,其他分枝状珊瑚为0.4^[16].礁坪5个断面碳酸盐生产力为(0.49 ± 0.10)~(1.87 ± 0.35) $\text{kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,平均为(1.16 ± 0.55) $\text{kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$;礁坡5个断面碳酸盐生产力为(1.68 ± 0.25)~(4.80 ± 1.16) $\text{kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,平均为(3.52 ± 1.32) $\text{kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$.基于礁坪和礁坡面积及各自平均碳酸盐生产力计算,研究区珊瑚碳酸盐年生产量约为 $433.70 \sim 912.18 \text{ t} \cdot \text{a}^{-1}$.

礁坪和礁坡各断面珊瑚碳酸盐生产力与珊瑚覆盖率有很好的对应关系(表1),高覆盖率断面有高生产力(断面2和4),低覆盖率断面则对应于低生产力(断面5),表明珊瑚碳酸盐生产主要受珊瑚组成和分布的影响,但珊瑚骨骼钙化率属间差异的作用也不容忽视.礁坪珊瑚组成简单,滨珊瑚属有最大覆盖率,是礁坪主要的碳酸盐生产者,生产力可占到礁坪各断面的47%~67%.礁坡各断面珊瑚组成差异大,有更多的碳酸盐生产贡献者.滨珊瑚属在礁坡5个断面中仍是重要的碳酸盐生产者,生产力占19%~53%;鹿角珊瑚属(断面1,2和4)、牡丹珊瑚属(断面1)和角孔珊瑚属(断面2)覆盖率分别占到断面的26%~50%,27%和43%,并且具有 $2.60 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 以上的骨骼钙化率,碳酸盐生产力贡献也相应较高,可分别占到断

面的37%~53%,31%和40%.

国际上多个珊瑚礁区珊瑚碳酸盐生产力有显著不同,体现了珊瑚分布和组成的地区差异.例如,印度尼西亚Java中部5个礁区礁坡以滨珊瑚属为单一优势属,其中3个区珊瑚覆盖率为21.2%~28.0%,碳酸盐生产力为 $3.2 \sim 4.3 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ^[19];泰国南部Phuket珊瑚礁(水深2~8 m)生产力为 $3.0 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ^[10],都与鹿回头礁坡相当.澳大利亚Warraber岛礁坪以块状和枝状珊瑚为主,生产力为 $1.23 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ^[16],也与鹿回头礁坪接近.而夏威夷Kailua湾礁坡珊瑚覆盖率虽然达到55.3%,但以骨骼钙化率低的皮壳状蔷薇珊瑚属为主,碳酸盐生产力仅有 $1.6 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ^[14].加勒比海区牙买加和St Croix礁区礁坪珊瑚覆盖率为7%~10%,生产力为 $0.12 \sim 0.92 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$;礁坡覆盖率为14%~56%,生产力为 $0.99 \sim 3.11 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ^[9,11,12,15],均较鹿回头低.该海区珊瑚生长范围大,下限水深可达60 m,随深度增加,珊瑚分布减少,平均的覆盖率和碳酸盐生产力要偏低;此外,珊瑚群落组成也较复杂,主要以*Agaricia*, *Montastra*, *Diploria*和滨珊瑚,鹿角珊瑚、杯形珊瑚等属为主,其中前3个属在鹿回头礁区均未发现. Vecsei^[7]给出的太平洋海区礁坪和礁坡珊瑚总碳酸盐生产力为 $2.6 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,鹿回头礁坪-礁坡断面的总生产力要高于该平均水平.

20世纪60年代以来,鹿回头礁区日益加剧的人类活动导致了珊瑚覆盖率的显著下降^[27],直接影响到珊瑚碳酸盐生产力.过去珊瑚覆盖调查并未细分到珊瑚属,考虑到礁区珊瑚科属组成变化不大,可根据现代各珊瑚属覆盖率占总覆盖率的比例,计算过去各珊瑚属覆盖率,结合骨骼钙化率估算出过去珊瑚碳酸盐生产力.近50年来礁坡珊瑚碳酸盐生产力呈大幅度下降趋势(图2),20世纪60年代生产力可达(20.17 ± 3.57) $\text{kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,对应于85%的高珊瑚覆盖率;70~80年代覆盖率为60%,生产力也保持在(14.24 ± 5.34) $\text{kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$.印度尼西亚Java中部2个礁区礁坡珊瑚覆盖率高达61.7%和68.5%,碳酸盐生产力达到13.5和 $14.3 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ^[19],可见20世纪60~80年代鹿回头岸礁区高珊瑚碳酸盐生产力是可信的.2005年礁坡碳酸盐生产力则较20世纪60年代下降了80%~89%.礁坪数据较少,对应于较低的珊瑚覆盖率,碳酸盐生产力低(图2).

3.4 珊瑚礁生长与海平面变化

珊瑚礁体系中,珊瑚为主的造礁生物通过碳酸

图2 近50年来鹿回头珊瑚碳酸盐生产力、珊瑚礁加积速率与海平面上升速率(粗线)变化

除2005年外,其余年份珊瑚碳酸盐生产力据文献[27]计算,海平面上升速率据海南东方站数据计算 (<http://www.soa.gov.cn/hyjww/hygb/zghpmgb/>)

盐生产以骨骼生长的方式构建珊瑚礁骨架,珊瑚礁骨架的生长指示着珊瑚礁的生长,可用珊瑚礁骨架加积(framework accretion)或珊瑚礁加积来表示^[14-16],采用珊瑚平均碳酸盐生产力除以平均骨骼密度来估算珊瑚礁加积速率.钻孔和捕食生物的生物侵蚀以及海浪、潮流的机械侵蚀造成的珊瑚礁骨架碳酸盐物质的损失可占到骨架的21%或27%^[12,14].采用25%的平均珊瑚侵蚀比率^[16],2005年鹿回头礁坡加积速率为 $(1.9 \pm 0.8) \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$,低于根据文献数据^[19]计算的印度尼西亚Java中部礁区 $2.1 \sim 8.8 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$ 的礁坡加积速率和加勒比St Croix 礁区 $3.0 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$ 的礁坡加积速率^[15],但高于夏威夷Kailua湾 $0.60 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$ ^[14]和牙买加Rio Bueno $0.7 \sim 1.1 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$ ^[15]的礁坡加积速率.鹿回头礁坪加积速率为 $(0.6 \pm 0.3) \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$,与澳大利亚Warraber岛 $0.86 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$ 的礁坪加积速率^[16]相当.

珊瑚生长严格受潮汐水位控制,珊瑚礁生长对海平面变化非常敏感,并通过其生物地貌过程来适应海平面变化^[25,29].根据珊瑚礁加积速率与海平面上升速率的差异,珊瑚礁呈现三种模式来响应海平面变化^[44,45]:(1)保持型(Keep-up),加积速率与上升速率相当时,珊瑚礁维持在海面附近生长;(2)追赶型(Catch-up),加积速率大于上升速率时,珊瑚礁进入浅水区生长;(3)放弃型(Give-up),加积速率小于上升速率时,珊瑚礁淹没,直至停止生长.Kennedy等

^[46]则进一步细分出珊瑚岸礁响应海平面变化的六种生长模式,并认为岸礁依托临岸浅水基底,不可能出现类似于放弃型模式因海平面上升而导致的珊瑚礁生长停止.因此珊瑚岸礁生长主要包括两种基本模式:(1)低于海平面的珊瑚礁以垂直加积为主,向上生长;(2)接近或高于海平面的珊瑚礁,以侧向加积为主,向海生长.

2006年中国海平面公报指出(<http://www.soa.gov.cn/hyjww/hygb/zghpmgb/>),南海海平面1970~2006年间平均上升速率为 $2.4 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$,海南东方站的观测数据则表明,海平面上升速率1970~1989年间为 $1.1 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$,1990~2006年间为 $3.1 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$.卫星观测认为1993~2006年间南海海平面的上升速率为 $3.9 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$ ^[47].虽然近50年来鹿回头礁坡加积速率持续下降(图2),但与海平面变化相比,20世纪60~80年代礁坡加积速率远大于海平面上升速率,即使90年代海平面上升速率加快,礁坡加积速率也仍然要高.受海平面控制,鹿回头礁坡以向海的侧向生长为主,礁坪加积速率低,垂直生长受限,礁坪快速向海扩张,岸礁宽度增加.但这种发展态势随礁坡加积速率的降低和海平面的上升而逐步减缓.2002年礁坡加积速率已降到 $(3.0 \pm 0.8) \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$,到2005年仅为 $(1.9 \pm 0.8) \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$,低于20世纪90年代以来海平面 3.1 或 $3.9 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$ 的上升速率.未来3~10年,南海海平面上升速率将维持在 $3.0 \sim 3.3 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$,海南沿海海平面上升速率为 $3.6 \sim 4.0 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$ (<http://www.soa.gov.cn/hyjww/hygb/zghpmgb/>).随着海平面的上升,珊瑚礁垂直方向的空间逐渐增大,珊瑚礁向上生长增加,而向海侧向生长减缓,最终可能会停滞.这一可能转变的主要原因在于人类活动导致的珊瑚礁加积速率大幅度下降,反映出全球海平面上升背景下,珊瑚岸礁生物地貌过程对强烈人类活动干扰的响应.

鹿回头钻孔岩芯揭示出全新世珊瑚礁发育始于8500~8000 a BP,位于现代海平面以下13~9 m左右,于6300~4800 a BP间达到最高点,当时珊瑚礁分布高度在现代大潮高潮面以上1.8 m^[48].根据三亚湾潮高基准面和现代大潮高潮面^[29]计算,自8500 a BP至6300 a BP的2200年间,鹿回头珊瑚礁垂直方向堆积了约16 m,即珊瑚礁的沉积速率为 $7.27 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$.珊瑚礁沉积既包括早期珊瑚礁骨架生长也包括后期碎屑物质充填堆积,一般认为珊瑚礁孔隙占礁体的50%^[49],珊瑚礁骨架生长和碎屑物质堆积的比率为

50:50^[16]. 按此比率估算出 8500~6300 a BP鹿回头珊瑚礁的加积速率为 $3.63 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$. 全新世早期, 南海海平面快速上升, 到中全新世 7000~5500 aBP间形成高海平面^[50], 这一时期海平面上升速率要高于珊瑚礁加积速率, 珊瑚礁以向上生长为主. 中全新世以来海面呈下降^[47], 鹿回头珊瑚礁由垂直加积为主转变为侧向加积为主, 形成向海的和缓倾斜礁坪^[29]. 由于缺少礁坪钻孔资料, 中晚全新世以来鹿回头珊瑚礁的沉积速率以及加积速率不得而知. 但相类似, 澳大利亚大堡礁的多个岸礁发育始于 8000~7000 a BP之间, 至 6000~4000 a BP达到繁盛, 这一时期珊瑚礁加积速率为 $3\sim 6 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$, 此后随海平面下降, 垂向加积减缓趋于向海加积为主, 侧向加积速率可高达 $50\sim 500 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$ ^[46].

3.5 珊瑚碳酸盐生产与大气 CO₂

人类活动导致的大气CO₂浓度升高, 使海水酸化增强, 降低了海水碳酸盐矿物的饱和度, 造成珊瑚骨骼钙化率和碳酸盐生产力的下降^[20,21]. 根据珊瑚骨骼钙化率与海水碳酸盐饱和度的线型关系^[26]和海水碳酸盐饱和度曲线^[20], 现代珊瑚碳酸盐生产力较 20 世纪 60 年代降低约 4.7%~6.6%, 而根据生物钙化率与海水碳酸盐饱和度线性关系^[21], 现代生物碳酸盐生产力较 60 年代下降约 0%~12.3%. 由此推算, 近 50 年以来的大气CO₂上升可能会导致鹿回头珊瑚礁碳酸盐生产力平均下降约 6%, 但远低于由珊瑚覆盖率减少而造成的碳酸盐生产力 80%~89%下降. 事实上, 珊瑚对碳酸盐饱和度变化的适应性机制尚不清楚, 碳酸盐饱和度与珊瑚骨骼钙化率的关系仍相当复杂^[20], 但可以认为, 相比于人类活动造成的珊瑚碳酸盐生产力衰减, 大气CO₂浓度上升造成的珊瑚碳酸盐生产力减少幅度是有限的.

珊瑚碳酸盐生产过程中, 伴随着海水CO₂溶解度降低, CO₂分压增加并从水体向大气释放, 这一过程被看作是大气CO₂的来源之一^[2,3]. 考虑到海水酸化的缓冲作用, 现代碳酸盐生产过程中CO₂释放的摩尔比(CO₂释放:CaCO₃生产)为 0.62^[2]. 以此估算 2005 年鹿回头礁坡CO₂的释放率为 $(0.26 \pm 0.10) \text{ kg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 礁坪为 $(0.09 \pm 0.04) \text{ kg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 研究

区CO₂的年释放量可达 $(49.81 \pm 17.71) \text{ t C}$. 但大气CO₂浓度升高, 海水CO₂分压增加, CO₂释放比也逐渐升高, 与海水CO₂分压存在线性关系^[3,50]. 20 世纪 60 年代大气CO₂浓度较现在低约 16% (www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends), 当时的CO₂释放比为 0.58, 按当时鹿回头礁坡珊瑚碳酸盐生产力估算, CO₂的释放率为 $(1.41 \pm 0.25) \text{ kg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 近 50 年来CO₂释放率减少了约 78%~86%, 这主要是由碳酸盐生产力大幅度降低所造成. 如果只考虑大气CO₂变化, 20 世纪 60 年代以来碳酸盐生产的CO₂释放比增加了 6.9%, 即CO₂释放率增加约 6.9%. 但近 50 年来大气CO₂增加, 海水碳酸盐饱和度降低, 珊瑚碳酸盐生产力减少约 6%, 实际CO₂释放率仅增加了约 0.48%, 考虑到误差几乎可以忽略. 可见, 大气CO₂上升对珊瑚碳酸盐生产过程中CO₂释放存在两种对立的效应, 而这两种效应保持相对平衡^[50,51], 对CO₂释放的影响并不显著. Andersson等人^[6]认为, 大气CO₂的增加, 浅海生物碳酸盐生产力降低, 其作为大气CO₂源的角色将会减弱, 浅海环境将可能转变为大气CO₂的汇. 就珊瑚礁区特别是岸礁区而言, 礁区人类活动对珊瑚礁碳酸盐生产和海气CO₂交换的影响比大气CO₂浓度增加的影响更为突出, 未来珊瑚礁可能因为日益增强的人类活动而改变其在海洋乃至全球碳循环中的地位.

4 结论

海南三亚鹿回头岸礁区造礁石珊瑚组成、分布以及生长参数的现场调查和实验分析, 获得礁坪和礁坡的平均珊瑚覆盖率分别为 $(5.01 \pm 3.11)\%$ 和 $(14.84 \pm 4.57)\%$, 平均珊瑚碳酸盐生产力分别为 (1.16 ± 0.55) 和 $(3.52 \pm 1.32) \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 并估算出珊瑚礁加积速率以及珊瑚碳酸盐生产过程中CO₂的释放率. 自 20 世纪 60 年代以来, 人类活动的日益加剧, 导致了岸礁区珊瑚覆盖率、珊瑚碳酸盐生产力、珊瑚礁加积速率以及CO₂释放率大幅度下降, 揭示出在全球变化背景下, 鹿回头珊瑚礁生物地貌和生物化学过程对强烈人类活动干扰的响应, 未来珊瑚礁区特别是岸礁区可能因为日益增强的人类活动而改变其生物地貌特征以及在海洋乃至全球碳循环中的地位.

致谢 感谢深圳航迹海洋环境技术有限公司王嵘、罗嘉健和杨志胜参与本文研究的水下调查工作, 以及海南三亚珊瑚礁国家级自然保护区管理处对海上工作给予的支持.

参考文献

- 1 施祺. 珊瑚礁生物地貌过程的生物建造与生物侵蚀. 海洋地质动态, 2006, 22(4): 1—5
- 2 Ware J R, Smith S V, Reaka-Kudla M L. Coral reefs: Sources or sinks of atmospheric CO₂? Coral Reefs, 1991, 11: 127—130[DOI]
- 3 Frankignoulle M, Canon C, Gattuso J P. Marine calcification as a source of carbon dioxide: Positive feedback of increasing atmospheric CO₂. Limnol Oceanogr, 1994, 39: 458—462
- 4 Kawahata H, Suzuki A, Goto K. Coral reef ecosystems as a source of atmospheric CO₂: Evidence from pCO₂ measurements of surface waters. Coral Reefs, 1997, 16: 261—266[DOI]
- 5 Kawahata H, Suzuki A, Ayukai T, et al. Distribution of the fugacity of carbon dioxide in the surface seawater of the Great Barrier Reef. Mar Chem, 2000, 72: 257—272[DOI]
- 6 Andersson A J, Mackenzie F T. Shallow-water oceans: A source or sink of atmospheric CO₂? Front Ecol Environ, 2004, 2: 348—353[DOI]
- 7 Vecsei A. A new estimate of global reefal carbonate production including the fore-reefs. Global Planet Change, 2004, 43: 1—18[DOI]
- 8 Chave K E, Smith S V, Roy K J. Carbonate production by coral reefs. Mar Geol, 1972, 12: 123—140[DOI]
- 9 Land L S. The fate of reef derived sediment on the North Jamaican Island slope. Mar Geol, 1979, 29: 55—71[DOI]
- 10 Scoffin T P, Brown B E, Dunne R P, et al. The controls on growth form of intertidal massive corals, Phuket, South Thailand. Palaios, 1997, 12: 237—248[DOI]
- 11 Sad J L. Sediment transport and CaCO₃ budget on a fringing reef, Can Bay, St. Croix, U. S. Virgin Island. Bull Mar Sci, 1984, 35(2): 221—238
- 12 Hubbard D K, Miller A I, Scaturro D. Production and cycling of calcium carbonate in a shelf-edge reef system (St. Croix, U. S. Virgin Islands): Applications to the nature of reef systems in the fossil record. J Sediment Petrol, 1990, 60: 335—360
- 13 Vecsei A. Fore-reef carbonate production: development of a regional census-based method and first estimates. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 2001, 175: 185—200[DOI]
- 14 Harney J N, Fletcher C H. A budget of carbonate framework and sediment production, Kailua Bay, Oahu, Hawaii. J Sediment Res, 2003, 73: 856—868[DOI]
- 15 Mallela J, Perry C T. Calcium carbonate budgets for two coral reefs affected by different terrestrial runoff regimes, Rio Bueno, Jamaica. Coral Reefs, 2007, 26: 129—145[DOI]
- 16 Hart D E, Kench P S. Carbonate production of an emergent reef platform, Warraber Island, Torres Strait, Australia. Coral Reefs, 2007, 26: 53—68[DOI]
- 17 Wilkinson C. Status of Coral Reefs of the World: 2004. Vol. . Townsville, Australia: Australia Institute of Marine Science, 2004. 1—302
- 18 Eakin C M. Where have all the carbonates gone: A model comparison of calcium carbonate budgets before and after 1982—1983 El Nino at Uva Island in the eastern Pacific. Coral Reefs, 1996, 15: 109—119
- 19 Edinger E, Limmon G, Jompa J, et al. Normal coral growth rates on dying reefs: Are coral growth rates good indicators of reef health? Mar Pollut Bull, 2000, 40: 404—424[DOI]
- 20 Kleypas J A, Buddemeier R W, Archer D, et al. Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs. Science, 1999, 284: 118—120[DOI]
- 21 Andersson A J, Mackenzie F T, Ver L M. Solution of shallow-water carbonates: an insignificant buffer against rising atmospheric CO₂. Geology, 2003, 31: 513—516[DOI]
- 22 Feely R A, Sabine C L, Lee K, et al. Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans. Science, 2004, 305: 362—366[DOI]
- 23 Orr J C, Fabry V J, Aumont O, et al. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. Nature, 2005, 437: 681—686[DOI]
- 24 Pelejero C, Calvo E, McCulloch M T, et al. Preindustrial to modern interdecadal variability in coral reef pH. Science, 2005, 309: 2204—2207[DOI]
- 25 张乔民. 热带生物海岸对全球变化的响应. 第四纪研究, 2007, 27: 834—844
- 26 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: 68—76
- 27 张乔民, 施祺, 陈刚, 等. 海南三亚鹿回头珊瑚岸礁监测与健康评估. 科学通报, 2006, 51(增刊 2): 71—77
- 28 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影响. 生态学报, 2007, 27: 3316—3323
- 29 Zhang Q M. On biogeomorphology of Luhuitou fringing reef of Sanya City, Hainan Island, China. Chinese Sci Bull, 2001, 46 (Suppl): 97—102
- 30 English S, Wilkinson C, Baker V. Survey Manual for Tropical Marine Resources. 2nd ed. Townsville: Australian Institute of Marine

- Science, 1997, 5—113
- 31 施祺, 张叶春, 孙东怀. 海南岛三亚滨珊瑚生长率特征及其与环境因素的关系. 海洋通报, 2002, 21: 31—38
 - 32 施祺, 孙东怀, 张叶春. 珊瑚骨骼生长特征的数字影象分析. 海洋通报, 2004, 23: 19—24
 - 33 Bucher D J, Harriott V J, Roberts L G. Skeletal micro-density, porosity and bulk density of acroporid corals. *J Exp Mar Biol Ecol*, 1998, 228: 117—136[DOI]
 - 34 赵美霞, 余克服, 张乔民, 等. 三亚鹿回头石珊瑚物种多样性的空间分布特征. 生态学报, 2008, 28: 1419—1428
 - 35 Foster M S, Harrold C, Hardin D D. Point vs photo quadrat estimates of the cover of sessile marine organisms. *J Exp Mar Biol Ecol*, 1991, 146: 193—203[DOI]
 - 36 邹仁林, 马江虎, 宋善文. 海南岛珊瑚礁垂直分带的初步研究. 海洋与湖沼, 1966, 8: 153—161
 - 37 于登攀, 邹仁林. 鹿回头岸礁造礁石珊瑚物种多样性的研究. 生态学报, 1996, 16: 469—476
 - 38 邹仁林. 海南岛浅水造礁石珊瑚. 北京: 科学出版社, 1975. 1—64
 - 39 于登攀. 鹿回头岸礁造礁石珊瑚群落结构的现状与动态. 博士学位论文. 北京: 中国科学院研究生院, 1995. 1—93
 - 40 余克服, 陈特固, 黄鼎成, 等. 中国南沙群岛滨珊瑚 $\delta^{18}\text{O}$ 的高分辨率气候记录. 科学通报, 2001, 46: 1199—1204
 - 41 聂宝符, 陈特固. 近百年来南海北部珊瑚生长率与海面温度变化的关系. 中国科学 D 辑: 地球科学, 1996, 26: 59—66
 - 42 陈镇东, 汪中和, 宋克义, 等. 台湾南部核能电厂附近海域珊瑚所记录的水温. 中国科学 D 辑: 地球科学, 2000, 30: 663—668
 - 43 苏瑞侠, 孙东怀, 朱赵宇, 等. 南海北部造礁珊瑚碳同位素的时空变化及其影响因素. 第四纪研究, 2007, 27: 133—148
 - 44 Davies P J, Montaggioni L. Reef growth and sea-level changes: The environmental signature. In: Gabrie C, Toffart J L, Salvat B, eds. *Proceedings of the 5th International Coral Reef Symposium*. Tahiti: National Museum of Natural History and Practical School of Advanced Studies, 1985. 477—511
 - 45 Neumann A C, Macintyre I. Reef response to sea level rise: Keep-up, catch-up or give-up. In: Gabrie C, Toffart J L, Salvat B, eds. *Proceedings of the 5th International Coral Reef Congress, Vol 3*. Tahiti: National Museum of Natural History and Practical School of Advanced Studies, 1985. 105—110
 - 46 Kennedy D M, Woodroffe C D. Fringing reef growth and morphology: A review. *Earth-Sci Rev*, 2002, 57: 255—277[DOI]
 - 47 时小军, 余克服, 陈特固. 南海周边中全新世以来的海平面变化研究进展. 海洋地质与第四纪地质, 2007, 27: 121—132
 - 48 赵希涛, 陈欣树, 郑范, 等. 海南三亚鹿回头半岛珊瑚礁和连岛坝的发育. 第四纪研究, 1996, 1: 48—58
 - 49 Buddemeier R W, Smith S V. Coral reef growth in an era of rapidly rising sea level: Predictions and suggestions for long term research. *Coral Reefs*, 1988, 7: 51—56[DOI]
 - 50 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. *Am Zool*, 1999, 39: 160—183
 - 51 Gattuso J P, Buddemeier R W. Calcification and CO_2 . *Nature*, 2000, 407: 311—313[DOI]