论文

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许慎栋^{1,2,3†}, 张志楠^{1†}, 余克服^{1,2,3*}, 黄学勇^{1,3}, 陈汉吉¹, 覃祯俊¹, 梁日升¹

1. 广西大学海洋学院, 广西大学珊瑚礁研究中心, 广西南海珊瑚礁研究重点实验室, 南宁 530004;

2. 青岛海洋科学与技术国家实验室海洋地质过程与环境功能实验室, 青岛 266061;

3. 南方海洋科学与工程广东省实验室(珠海), 珠海 519000

† 同等贡献

* 通讯作者, E-mail: kefuy@scsio.ac.cn

收稿日期: 2020-03-03; 收修改稿日期: 2021-03-23; 接受日期: 2021-04-23; 网络版发表日期: 2021-05-18

国家自然科学基金项目(批准号: 42090041、42030502、41663001)、青岛海洋科学与技术国家实验室创新团队建设项目(编号: MGQNLMTD201806)和广西科技项目(编号: AD17129063、AA17204074、2020GXNSFAA297026)资助

摘要 造礁珊瑚具有自养/异养双重营养模式。但是珊瑚能否通过调节其营养方式以提高其应对不同环境胁迫的能力, 目前仍不清楚。文章以中国南海不同纬度礁区(三亚鹿回头、西沙群岛和南沙群岛)的70个帛琉蜂巢珊瑚(*Favia palauensis*)样品为材料, 利用同位素地球化学指标(珊瑚骨骼 $\delta^{13}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}_s$)、虫黄藻 $\delta^{13}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}_z$)、宿主有机质 $\delta^{13}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}_h$)以及 $\delta^{13}\text{C}_h$ 和 $\delta^{13}\text{C}_z$ 之间的差值($\Delta^{h-z} \text{ } ^{13}\text{C}$)), 结合共生虫黄藻密度(ZD)、共生组织生物量等珊瑚的生理指标和环境参数, 研究了南海*Favia palauensis*营养方式的空间差异及其受控因素, 探讨了营养方式的灵活性调节对其环境适应性的潜在影响。结果显示: 南海北部三亚鹿回头珊瑚具有较高的ZD和 $\delta^{13}\text{C}_z$ 值, 表明该区域的珊瑚比南海中部西沙和南部南沙群岛的珊瑚有更高的自养能力; 而西沙和南沙群岛的珊瑚具有相对低的 $\delta^{13}\text{C}_h$ 和 $\Delta^{h-z} \text{ } ^{13}\text{C}$ 值, 意味着该区域的珊瑚比三亚鹿回头的珊瑚有更高的异养摄食能力。此外, 珊瑚共生组织生物量、 $\delta^{13}\text{C}_s$ 与 $\Delta^{h-z} \text{ } ^{13}\text{C}$ 之间的负相关关系, 表明珊瑚共生体所产生的有机物质越多, 珊瑚的异养摄食强度越大。珊瑚营养模式的空间差异表明, 当外部环境条件和/或其自身生理指标发生改变时, 珊瑚会调节其营养方式。这种光合自养与异养营养之间的动态调节机制对提高珊瑚的环境适应性具有重要意义。

关键词 造礁珊瑚, 共生虫黄藻密度, 稳定碳同位素, 营养方式, 空间差异, 南海

1 引言

造礁珊瑚通常在热带、亚热带寡营养盐的浅水海域中繁荣生长, 绝大多数造礁珊瑚是混合营养生物

(Goreau等, 1971; Risk等, 1994; Reynaud等, 2002; Bachar等, 2007; Ferrier-Pagès等, 2018)。一方面, 造礁珊瑚可以通过与其共生虫黄藻的光合作用获取营养物质和能量(自养营养)(Muscatine, 1980; Tremblay等,

中文引用格式: 许慎栋, 张志楠, 余克服, 黄学勇, 陈汉吉, 覃祯俊, 梁日升. 2021. 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, 51(6): 927–940, doi: 10.1360/N072020-0056

英文引用格式: Xu S, Zhang Z, Yu K, Huang X, Chen H, Qin Z, Liang R. 2021. Spatial variations in the trophic status of *Favia palauensis* corals in the South China Sea: Insights into their different adaptabilities under contrasting environmental conditions. Science China Earth Sciences, 64(6): 839–852, <https://doi.org/10.1007/s11430-020-9774-0>

2012, 2015; Nahon等, 2013). 另一方面, 珊瑚宿主自身也可以通过摄食海水中的浮游动物(Houlbrèque等, 2003)、浮游植物(Ferrier-Pagès等, 2011)、溶解有机质(Godinot等, 2011)和悬浮颗粒物(Mills等, 2004)等获取营养物质和能量(异养营养). 其中, 异养摄食既为珊瑚提供充足的氮、磷等光合产物所缺少的微量元素(Fabrizius等, 1995; Bachar等, 2007; Ferrier-Pagès等, 2018); 同时也可以提高珊瑚对环境胁迫的适应性和抵抗力(Tremblay等, 2015, 2016), 以及珊瑚白化后的恢复能力(Grottoli等, 2004, 2006; Krueger等, 2018). 因此, 分析珊瑚营养方式的灵活性(即自养与异养之间的调节机制), 可以为深入理解珊瑚对环境胁迫的耐受力 and 适应性, 对热白化的敏感性提供重要科学依据. 许多研究表明造礁珊瑚营养方式受不同环境因子的控制, 如可利用光(Falkowski等, 1984; Muscatine等, 1989; Grottoli和Wellington, 1999; Alamaru等, 2009)、海水浑浊度(Anthony和Fabrizius, 2000; Heikoop等, 2000; Nahon等, 2013)、海水营养状况(Fox等, 2018)和颗粒有机质浓度(Ferrier-Pagès等, 2011)等. 然而, 这些研究缺乏珊瑚营养方式与生理指标之间的对比分析, 如虫黄藻密度. 此外, 这些研究更多的关注于较小空间范围内单一因素(如海水深度)对珊瑚营养方式的影响. 而对于较大空间范围内不同环境条件下, 造礁珊瑚营养方式差异性的研究却很少.

中国南海面积约 $3.5 \times 10^6 \text{ km}^2$, 包含热带和亚热带区域, 珊瑚礁广泛分布($4^\circ\text{N} \sim 21^\circ\text{N}$, $105^\circ\text{E} \sim 118^\circ\text{E}$)(余克服, 2012). 南海不同纬度珊瑚礁区环境条件存在显著差异, 其中相对高纬度的南海北部礁区受旅游、过度捕捞、海岸工程和石油污染等人类活动影响较为严重(赵美霞等, 2008; 窦勇等, 2015; 王文欢等, 2016; Xu等, 2018), 海水富营养化水平及浑浊度相对较高(Zhao等, 2012, 2013). 相比之下, 南海中部和南部礁区远离大陆, 海水营养水平相对较低、透明度相对较高. 虽受人为影响较小, 但其更容易受到自然环境条件的威胁, 如高海水表面温度(SST)和高的光照/紫外线辐射等(Qin等, 2019). 然而, 目前关于南海珊瑚营养方式在不同纬度礁区、不同环境条件下是否存在差异尚不清楚. 南海南北纬度跨度大且环境条件差异显著, 这为我们探究不同环境条件下珊瑚营养方式的空间差异及其受控因素, 以及探讨这种差异对珊瑚的环境胁迫适应性、耐受性和热白化敏感性的影响机制提供了理想的天然

实验室.

稳定碳同位素($\delta^{13}\text{C}$)已被证明是指示珊瑚营养方式的有效指标(DeNiro和Epstein, 1978; Alamaru等, 2009; Maier等, 2010; Ferrier-Pagès和Leal, 2019). 珊瑚共生虫黄藻的 $\delta^{13}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}_z$)和珊瑚宿主(珊瑚虫)有机质的 $\delta^{13}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}_h$)值可以有效示踪虫黄藻自养光合作用、宿主异养摄食强度的相对大小(Muscatine等, 1989; Rodrigues和Grottoli, 2006; Maier等, 2010; Seemann, 2013; Nahon等, 2013). 珊瑚 $\delta^{13}\text{C}_z$ 和 $\delta^{13}\text{C}_h$ 都受外部环境因子、自身生理指标的影响(Williams等, 2018). 例如, 可利用光的强度、营养来源的变化等会改变珊瑚共生虫黄藻的密度和光合作用强度, 从而影响碳同位素分馏(Marubini和Davies, 1996; Hoegh-Guldberg, 1999; Tremblay等, 2014). 光合作用强度的降低则导致 $\delta^{13}\text{C}_z$ 和 $\delta^{13}\text{C}_h$ 值变低(Muscatine等, 1989; Swart等, 2005a). 此外, 海水中营养盐浓度升高可能会增加宿主的异养营养源, 进而导致 $\delta^{13}\text{C}_h$ 值降低且更接近水体中有机质的 $\delta^{13}\text{C}$ 值($-14 \sim -25\text{‰}$)(Rodrigues和Grottoli, 2006; Nahon等, 2013). $\delta^{13}\text{C}_h$ 和 $\delta^{13}\text{C}_z$ 之间的差值 $\Delta^{13}\text{C}$ 可以有效指示光合自养和异养摄食对珊瑚宿主所需能量供给的相对贡献(Risk等, 1994; Reynaud等, 2002; Fox等, 2018; Ferrier-Pagès和Leal, 2019). 理论上, 珊瑚 $\delta^{13}\text{C}_h$ 和 $\delta^{13}\text{C}_z$ 值相似, 或 $\delta^{13}\text{C}_h$ 略高于 $\delta^{13}\text{C}_z$ 值时, 意味异养摄食对珊瑚所需能量供给的贡献很小甚至可以忽略不计. 然而, 当 $\delta^{13}\text{C}_h$ 明显低于 $\delta^{13}\text{C}_z$ 值, 即 $\Delta^{13}\text{C} < 0$ 时, 表明异养摄食能力增强(Muscatine等, 1989; Rodrigues和Grottoli, 2006). 因此, $\delta^{13}\text{C}_z$ 、 $\delta^{13}\text{C}_h$ 和 $\Delta^{13}\text{C}$ 为研究南海不同环境条件下珊瑚营养方式(即光合自养和异养摄食的相对贡献)的空间差异提供了有效的技术手段.

本文以从三亚鹿回头、西沙群岛和南沙群岛不同礁区采集的70个帛琉蜂巢珊瑚样品(*Favia palauensis*)为研究对象. 测试分析了珊瑚共生虫黄藻、宿主有机质和骨骼碳同位素等地球化学指标, 以及虫黄藻密度和组织生物量等珊瑚生理指标. 同时, 收集了三个珊瑚礁区的SST、海水营养盐浓度、浑浊度、透明度等环境参数, 以此探讨: (1) 南海大空间尺度上不同环境条件下珊瑚营养方式的空间差异及其受控因素; (2) 珊瑚营养方式与珊瑚共生体所产生的有机质总量之间的关系. 研究结果将有助于深入理解珊瑚对不同环境条件的适应机制, 以及不同环境条件下活珊瑚覆盖度变化、珊瑚礁退化速率差异性变化等生态现象的机理.

2 材料与方法

2.1 研究区域和样品采集

本研究区域包含南海不同纬度的三个珊瑚礁区: 三亚鹿回头、西沙群岛和南沙群岛, 具体采样点见图 1、网络版附表 S1(<http://earthn.scichina.com>). 其中三亚位于相对较高纬度的南海北部, 它是典型的岸礁. 西沙群岛位于南海中部, 它包括众多环礁和岛礁(Wang等, 2011). 南沙群岛位于相对较低纬度的南海最南端, 它包括25个环礁/岛礁(Qin等, 2019). 西沙群岛和南沙群岛远离大陆, 受人为活动影响相对较小(Wang等, 2011; Zhu等, 2016).

2015年5~8月期间, 我们在三亚鹿回头(18°13'N, 109°29'E; $n=23$)、西沙群岛(16°N~17°N, 111°E~113°E;

$n=27$)和南沙群岛(9°N~10°N, 115°E~116°E; $n=20$)礁区~2~4m水深处, 随机从健康的珊瑚群落中采集了70个帛琉蜂巢珊瑚样品(*Favia palauensis*, 每个样品表面积为25~50cm²). 采集后的样品-20℃冷冻保存用于实验分析.

2.2 实验处理方法与地球化学指标分析

2.2.1 共生虫黄藻密度的测定

用装有经过0.4μm滤膜过滤海水的waterpik洗牙器冲洗珊瑚样品表面, 使珊瑚共生组织(含虫黄藻和宿主有机质)和骨骼分离, 并收集所有的冲洗下来的浆液. 然后将珊瑚骨骼置于烘箱内(35℃), 干燥后保存在PE塑料密封袋中待测定其表面积. 用量筒测量初始冲洗浆液的总体积(Xu等, 2017), 充分混合后取4等份(每

图 1 南海研究区域和具体采样点

中国地图底图来自自然资源部标准地图服务系统, 网址: <http://bzdt.ch.mnr.gov.cn/>. (a) 三亚鹿回头采样点; (b) 西沙群岛采样点; (c) 南沙群岛采样点(三亚鹿回头、西沙和南沙群岛地图底图来自国家地理信息公共服务平台, 网址: <https://www.tianditu.gov.cn/>)

份3mL)离心处理(4000r min^{-1} , 3min). 缓慢去除上层清液, 剩余藻体加入1mL 5%的福尔马林置于 0°C 下固定2~4h. 随后使用血球计数板在显微镜下统计虫黄藻数目(8次取平均值), 再根据比例关系换算成总体积溶液内所含虫黄藻的数量. 用铝箔纸包裹珊瑚表面, 根据铝箔重量和面积的关系得出虫黄藻共生珊瑚骨骼的表面积. 最后依据总体积溶液内所含虫黄藻数目/珊瑚骨骼表面积计算得出珊瑚共生虫黄藻密度(Johannes和Wiebe, 1970; Fagoonee等, 1999; Sawall等, 2014).

2.2.2 组织生物量的测定

从初始冲洗浆液中再取3等份(每份5mL)在 60°C 的烘箱中烘干至恒重, 然后在 500°C 的马弗炉中灰化4h. 无灰干重(即组织生物量)的计算方法为干重和灰化重量间的差值, 然后通过总体积溶液内组织生物量与珊瑚骨骼表面积之间的比值计算得出单位面积组织生物量(Fitt等, 2000; Schoepf等, 2015).

2.2.3 珊瑚共生虫黄藻和宿主有机质的分离

将步骤2.2.1和2.2.2处理之后剩余的冲洗浆液离心处理(1500r min^{-1} ; 10min)(Grottoli等, 2004). 然后将上清液(含有宿主组织)缓慢倒入离心管并继续离心, 直至上清液在显微镜下看不到虫黄藻. 离心后的上清液用玻璃纤维滤膜(Whatman GF/F滤膜, 直径47mm, 孔径 $0.7\mu\text{m}$)过滤, 之后烘干收集待测定碳同位素 $\delta^{13}\text{C}_\text{h}$ (Papina等, 2003; Treignier等, 2008). 下层沉淀的虫黄藻颗粒加入0.5mL HCl(1mol L^{-1})去除样品中的碳酸盐物质, 之后用蒸馏水冲洗并离心纯化2次. 随后烘干收集, 待测定碳同位素 $\delta^{13}\text{C}_\text{z}$ (Swart等, 2005b; Alamaru等, 2009; Seemann, 2013).

2.2.4 珊瑚骨骼样品的处理与粉末样品取样

取步骤2.2.1中烘干的珊瑚骨骼样品, 去除上层约1mm可能含有珊瑚宿主组织的骨骼表层. 然后用刻刀在珊瑚骨骼3个不同位置刮取约1mg的碳酸钙粉末, 样品收集在称量纸内待测定碳同位素.

2.2.5 稳定同位素指标的测定

同位素 $\delta^{13}\text{C}_\text{z}$ 和 $\delta^{13}\text{C}_\text{h}$ 的测试在中国科学院广州地球化学研究所有机地球化学国家重点实验室完成. 仪器为元素分析仪-同位素比值质谱仪联机(CE Flash

EA 1112-Finnigan Delta^{Plus} XL), 每10个样品插入一个蛋白质标样($\delta^{13}\text{C}_{\text{V-PDB}}=(-26.98\pm0.13)\text{‰}$)以控制仪器的测试精度和准确度. 每个样品测试2~3次, 最终结果取平均值. $\delta^{13}\text{C}_\text{z}$ 和 $\delta^{13}\text{C}_\text{h}$ 值以Vienna Pee Dee Belemnite Limestone Standard(V-PDB)标准给出, 其分析误差 $\leq 0.2\text{‰}$ (Alamaru等, 2009).

珊瑚骨骼 $\delta^{13}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}_\text{s}$)的测试在广西大学海洋学院/珊瑚礁研究中心完成. 仪器为德国FinniganMAT-253同位素比例质谱仪. 将珊瑚骨骼样品放置于封闭的反应瓶中, 加入浓 H_3PO_4 在 75°C 真空中充分反应, 然后通过双路进样系统(Dual Inlet)将所释放出的 CO_2 导入质谱仪进行同位素比值测定, 测试结果使用GBW04405标准样进行校正. 每个样品测试2~3次, 最终结果取平均值. $\delta^{13}\text{C}_\text{s}$ 值以V-PDB标准给出, 其分析误差 $\leq 0.5\text{‰}$ (Deng等, 2013; Xu等, 2018).

2.3 环境参数的采集

从美国国家海洋和大气管理局网站(<https://www.esrl.noaa.gov/psd/data/gridded/>)获取三个礁区的SST和海水盐度的数据. 从美国国家航空航天局网站(<https://giovanni.gsfc.nasa>)获取海水表层颗粒有机碳(POC)和叶绿素(Chla)浓度的遥感数据. 现场采样期间的环境参数, 包括海水温度、溶解无机氮(DIN)、溶解性活性磷(SRP)、浑浊度、透明度和pH(Qin等, 2019).

2.4 数据分析

本章研究数据的统计分析使用的软件是SPSS 22.0. 利用单因素方差分析(one-way ANOVA tests)分别检验虫黄藻密度、 $\delta^{13}\text{C}_\text{z}$ 、 $\delta^{13}\text{C}_\text{h}$ 和 $\Delta^{13}\text{C}$ 在空间区域上的差异性. Levene's检验和Shapiro-Wilk's检验分别用于评估数据是否满足方差齐性和正态性假设. 对不满足假设的数据进行数据转换以满足方差分析的均方差. Student-Newman-Keuls检验用于显著方差分析结果后的事后多重比较. 统计的显著性水平设为0.05($p<0.05$)进行分析. 所有数据均以平均值 $\pm$ 标准偏差(SD)表示. Pearson相关性分析用于分析虫黄藻密度、稳定碳同位素指标以及环境参数之间的相关性.

3 结果

3.1 珊瑚生理指标

三亚鹿回头、西沙和南沙群岛各礁区的ZD存在

显著差异(单因素方差分析: $F=26.5$, $p<0.001$; 表1). 具体来看, 三亚鹿回头、西沙和南沙群岛ZD分别为 $(3.02 \pm 1.09) \times 10^6$ 、 $(1.98 \pm 0.72) \times 10^6$ 和 $(1.3 \pm 0.38) \times 10^6 \text{ cells cm}^{-2}$, 如图2、网络版附表S2、S3所示, ZD随纬度的下降而减小. 此外, 三亚鹿回头礁区珊瑚的组织生物量变化范围为 $9.45 \sim 27.54 \text{ mg cm}^{-2}$, 平均值为 $(18.32 \pm 5.39) \text{ mg cm}^{-2}$, 如网络版附表S4所示.

3.2 稳定碳同位素组成

3.2.1 $\delta^{13}\text{C}_z$ 、 $\delta^{13}\text{C}_h$ 和 $\delta^{13}\text{C}_s$ 值

三亚鹿回头、西沙和南沙群岛各礁区珊瑚的 $\delta^{13}\text{C}_z$ 和 $\delta^{13}\text{C}_h$ 值也存在显著空间差异(单因素方差分析, $\delta^{13}\text{C}_z$: $F=3.6$, $p<0.05$; $\delta^{13}\text{C}_h$: $F=32.8$, $p<0.001$; 表1). 三亚鹿回头、西沙和南沙群岛的 $\delta^{13}\text{C}_z$ 平均值分别为 $(-12.52 \pm 1.09)\text{‰}$ 、 $(-13.27 \pm 1.42)\text{‰}$ 、 $(-13.45 \pm 1.06)\text{‰}$; $\delta^{13}\text{C}_h$ 平均值分别为 $(-13.27 \pm 0.95)\text{‰}$ 、 $(-15.34 \pm 1.1)\text{‰}$ 、 $(-15.63 \pm 1.16)\text{‰}$, 如图3a、3b、网络版附表S2、S3所示. 与西沙和南沙群岛珊瑚相比, 三亚鹿回头礁区的珊瑚虫黄藻和宿主有机质相对来说更富集 ^{13}C . 除此之外, 三亚鹿回头礁区珊瑚 $\delta^{13}\text{C}_s$ 变化范围为 $-2.46 \sim -0.4\text{‰}$, 平均值为 $(-1.4 \pm 0.56)\text{‰}$, 如图6、网络版附表S4所示.

3.2.2 $\Delta^{h-z} {}^{13}\text{C}$ 值

$\delta^{13}\text{C}_h$ 和 $\delta^{13}\text{C}_z$ 之间的差值 $\Delta^{h-z} {}^{13}\text{C}$ 可以有效地指示光合自养和异养摄食对珊瑚宿主所需能量的相对贡献

图2 南海不同礁区的ZD

a~c表示三个礁区珊瑚虫黄藻密度的事后多重比较

表1 采样点空间差异对南海不同纬度礁区珊瑚共生虫黄藻密度和组织碳同位素组成影响的单因素方差分析

采样区域单因素方差分析		数值结果
ZD	<i>F</i>	26.5
	<i>p</i>	<0.001
$\delta^{13}\text{C}_z$	<i>F</i>	3.6
	<i>p</i>	<0.05
$\delta^{13}\text{C}_h$	<i>F</i>	32.8
	<i>p</i>	<0.001
$\Delta^{h-z} {}^{13}\text{C}$	<i>F</i>	8.9
	<i>p</i>	<0.001

图3 三亚鹿回头、西沙群岛和南沙群岛珊瑚 $\delta^{13}\text{C}_z$ 、 $\delta^{13}\text{C}_h$ 和 $\Delta^{h-z} {}^{13}\text{C}$

(a) 珊瑚 $\delta^{13}\text{C}_z$ 平均值; (b) 珊瑚 $\delta^{13}\text{C}_h$ 平均值; (c) 珊瑚 $\Delta^{h-z} {}^{13}\text{C}$ 平均值. a和b表示三个礁区珊瑚组织碳同位素值的事后多重比较

(Muscatine等, 1989; Reynaud等, 2002; Rodrigues和Grottoli, 2006). 结果显示南海三个礁区珊瑚 $\Delta^{h-z} \text{ } ^{13}\text{C}$ 存在显著的空间差异(单因素方差分析, $F=8.9$, $p<0.001$; 表1). 如图3c、网络版附表S2所示, 三亚鹿回头、西沙和南沙群岛珊瑚 $\Delta^{h-z} \text{ } ^{13}\text{C}$ 平均值分别为 $(-0.75 \pm 1.06)\text{‰}$ 、 $(-2.08 \pm 1.37)\text{‰}$ 、 $(-2.18 \pm 1.36)\text{‰}$. 显然, 西沙和南沙群岛珊瑚 $\Delta^{h-z} \text{ } ^{13}\text{C}$ 值低于三亚鹿回头礁区.

3.3 环境参数

三亚鹿回头礁区、西沙和南沙群岛之间的环境参数存在差异(表2、网络版附表S3、S5). 无论采样期间的测量值还是网站数据的统计值, 三亚鹿回头的SST都低于西沙和南沙群岛, 总体上SST随着纬度的降低而升高. 需要强调的是在南沙群岛, 2015年采样现场测量的SST以及2015年5~8月平均SST均高于 30°C (表2、网络版附表S5). 此外, 三亚鹿回头海水营养盐浓度(DIN、SRP)、POC浓度、Chl *a*浓度、浊度均高于西沙和南沙群岛. 相反, 三亚鹿回头礁区海水透明度则低于西沙和南沙群岛. 而三个礁区的盐度和pH值没有明显的差异.

3.4 虫黄藻密度、 $\delta^{13}\text{C}_z$ 、 $\delta^{13}\text{C}_h$ 与环境参数的相关性

3.4.1 虫黄藻密度和环境参数的相关性

珊瑚共生虫黄藻密度在南海的空间变化和环境条

件密切相关. Pearson相关性分析结果表明ZD和海水透明度呈显著负相关($r=-0.656$, $p<0.001$, $n=70$; 表3). 此外, 无论是年平均SST($r=-0.655$, $p<0.001$, $n=70$)还是5~8月平均SST($r=-0.655$, $p<0.001$, $n=70$)和ZD都呈显著负相关(表3). 相反, ZD与DIN($r=0.592$, $p<0.001$, $n=70$)和SRP($r=0.616$, $p<0.001$, $n=70$)等海水营养物质呈正相关(表3). 其他环境参数如海水盐度、pH等则与ZD没有显著的相关性.

3.4.2 $\delta^{13}\text{C}_z$ 与ZD以及环境参数的相关性

以往研究表明ZD是影响光合作用强度的重要因素(Porter等, 1989; Hoegh-Guldberg, 1999; Titlyanov等, 2000; Alamaru等, 2009; Xu等, 2020), 我们分析了三个礁区所有样品的ZD与 $\delta^{13}\text{C}_z$ 之间的相关性, 结果也显示ZD与 $\delta^{13}\text{C}_z$ 呈正相关, 如图4所示. 此外, 海水浊度和透明度也可能影响虫黄藻的光合作用强度(Hallock和Schlager, 1986; Anthony, 2000; Anthony和Fabricius, 2000). 本研究中Pearson相关性分析结果显示 $\delta^{13}\text{C}_z$ 与海水浊度呈正相关($r=0.312$, $p<0.01$, $n=70$; 表4), 相反与浊度呈负相关($r=-0.309$, $p<0.01$, $n=70$; 表4), 与之前研究结果大体一致.

3.4.3 $\delta^{13}\text{C}_h$ 、 $\Delta^{h-z} \text{ } ^{13}\text{C}$ 与环境参数的相关性

海水Chl *a*和POC浓度很大程度上代表着水体中珊瑚宿主可利用的异养营养源的多少(Rodrigues和

表2 南海三亚鹿回头、西沙群岛和南沙群岛的环境参数

参数	三亚鹿回头	西沙群岛	南沙群岛
年平均SST($^\circ\text{C}$)	26.38 $\pm$ 0.36	27.56 $\pm$ 0.33	28.62 $\pm$ 0.30
5~8月平均SST($^\circ\text{C}$)	28.99 $\pm$ 0.39	29.30 $\pm$ 0.34	29.45 $\pm$ 0.37
年平均盐度(‰)	33.60 $\pm$ 0.15	33.64 $\pm$ 0.20	33.28 $\pm$ 0.22
5~8月平均盐度(‰)	33.52 $\pm$ 0.15	33.65 $\pm$ 0.23	33.38 $\pm$ 0.23
POC(mg m^{-3})	135.6 $\pm$ 27	<45.4 $\pm$ 1.18	<51.7 $\pm$ 2.02
Chl <i>a</i> (mg m^{-3})	0.5 $\pm$ 0.11	0.1 $\pm$ 0.07	0.13 $\pm$ 0.09
浊度(NTU)	1.0~1.2	0.2~0.38	0.1~0.23
透明度(m)	4.6	17.7	24.4
SST($^\circ\text{C}$)	28.8	29.8	30.6
pH	8.18	8.24	8.21
DIN($\mu\text{mol L}^{-1}$)	2.94	1.31	1.37
SRP($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.49	0.08	0.05

表 3 南海三亚鹿回头、西沙群岛和南沙群岛所有样本ZD和环境参数的相关性^{a)}

参数	Pearson相关性	显著性(双侧)	N
年平均SST(°C)	-0.655**	0	70
5~8月平均SST(°C)	-0.655**	0	70
年平均盐度(‰)	0.456**	0	70
5~8月平均盐度(‰)	0.227	0.059	70
pH	-0.399**	0.001	70
DIN($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.592**	0	70
SRP($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.616**	0	70
Chl <i>a</i> (mg m^{-3})	0.582**	0	70
浑浊度(NTU)	0.629**	0	70
透明度(m)	-0.656**	0	70

a) **在0.01水平(双侧)上显著相关

表 4 南海三亚鹿回头、西沙群岛和南沙群岛所有珊瑚样本 $\delta^{13}\text{C}_z$ 值和环境参数的相关性^{a)}

参数	Pearson相关性	显著性(双侧)	N
浑浊度(NTU)	0.312**	0.008	70
透明度(m)	-0.309**	0.009	70
DIN($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.306*	0.01	70
SRP($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.311**	0.009	70

a) **在0.01水平(双侧)上显著相关, *在0.05水平(双侧)上显著相关

图 4 三亚鹿回头、西沙群岛和南沙群岛礁区单个珊瑚样本虫黄藻密度与 $\delta^{13}\text{C}_z$ 值的相关性

Grottoli, 2006; Nahon等, 2013). 理论上, 当珊瑚摄食更多的POC时, $\delta^{13}\text{C}_h$ 和 $\Delta^{h-z} {}^{13}\text{C}$ 值都会变得更负(Muscattine等, 1989; Yin等, 2014). 然而在本文中, $\delta^{13}\text{C}_h$ 、 $\Delta^{h-z} {}^{13}\text{C}$ 与Chl *a*($\delta^{13}\text{C}_h$: $r=0.692$ 、 $\Delta^{h-z} {}^{13}\text{C}$: $r=0.455$, $p<0.001$, $n=70$), POC浓度($\delta^{13}\text{C}_h$: $r=0.693$ 、 $\Delta^{h-z} {}^{13}\text{C}$: $r=0.455$, $p<0.001$, $n=70$)以及海水浑浊度($\delta^{13}\text{C}_h$: $r=0.703$ 、

$\Delta^{h-z} {}^{13}\text{C}$: $r=0.458$, $p<0.001$, $n=70$)却都呈出显著的正相关(表5). 相反, $\delta^{13}\text{C}_h$ 、 $\Delta^{h-z} {}^{13}\text{C}$ 与SST和海水透明度呈负相关(表5).

4 讨论

4.1 南海珊瑚共生虫黄藻密度的空间差异及其受控因素

许多研究表明, ZD受环境因素的影响, 如光照强度、SST、营养盐水平和盐度等(Hoegh-Guldberg和Smith, 1989; Hoegh-Guldberg, 1994; Sunagawa等, 2008; Sawall等, 2011; Ladrière等, 2014; Muller-Parker等, 2015). 海水透明度直接影响虫黄藻光合作用可利用的光照辐射量. 理论上, 生活在高透明度海水环境中的珊瑚更易受到强光/紫外线辐射的影响(Qin等, 2019). 过量的光照辐射/紫外线辐射会阻碍光合作用系统的电子传递或损伤蛋白质成分, 并会诱发产生更多破坏性活性氧(reactive oxygen species, ROS)的产生(Lesser, 1996; Bhagooli和Hidaka, 2004), 最终可能导致共生虫黄藻被珊瑚排除体内(Hoegh-Guldberg, 1999; Yentsch

表5 南海三亚鹿回头、西沙和南沙群岛所有珊瑚样本 $\delta^{13}\text{C}_h$ 、 $\Delta^{h-z}\text{C}$ 和环境参数的相关性^{a)}

参数	$\delta^{13}\text{C}_h$			$\Delta^{h-z}\text{C}$		
	Pearson相关性	显著性(双侧)	N	Pearson相关性	显著性(双侧)	N
Chl <i>a</i> (mg m^{-3})	0.692**	0	70	0.455**	0	70
POC(mg m^{-3})	0.693**	0	70	0.455**	0	70
浑浊度(NTU)	0.703**	0	70	0.458**	0	70
DIN($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.696**	0	70	0.457**	0	70
SRP($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.702**	0	70	0.459**	0	70
透明度(m)	-0.683**	0	70	-0.440**	0	70
年平均SST($^{\circ}\text{C}$)	-0.648**	0	70	-0.413**	0	70
5~8月平均SST($^{\circ}\text{C}$)	-0.686**	0	70	-0.442**	0	70

a) **在0.01水平(双侧)上显著相关

等, 2002; Venn等, 2008; Gustafsson等, 2014; Qin等, 2019). 本研究中, 西沙和南沙群岛礁区海水的透明度明显高于三亚鹿回头礁区海水, 并且西沙和南沙ZD水平显著低于三亚(图2; 表2). 此外海水透明度和每个样品的ZD之间呈显著负相关(表3). 因此, 不同礁区的海水透明度是导致三亚鹿回头、西沙和南沙群岛礁区ZD存在空间差异的重要因素之一.

当SST增加时珊瑚也会产生更多的ROS, 并导致虫黄藻的破坏和丢失, 从而降低虫黄藻密度及其光合作用强度(Lesser, 1997; Tchernov等, 2004; Shimokawa等, 2014). 例如, Fujise等(2014)指出, 珊瑚在 30°C 的海水环境中会主动排出受损的虫黄藻, 从而导致ZD降低. 三亚鹿回头采样期间的SST为 28.8°C , 而南沙群岛的SST $>30^{\circ}\text{C}$ (表2). 此外, 三亚鹿回头2015年5~8月平均SST和年平均SST也低于西沙和南沙群岛(表2和网络版附表S5). 西沙和南沙群岛礁区相对较高的SST使珊瑚更容易受高温胁迫的影响, 进而降低ZD. 本研究中, 无论年平均SST还是5~8月平均SST都与虫黄藻密度呈显著负相关(表3). 通过以上分析, 我们认为SST的差异是影响南海不同纬度的三亚鹿回头、西沙和南沙群岛礁区珊瑚虫黄藻密度空间差异的另一个重要因素. 此外, 海水营养浓度的增加也会促进虫黄藻的生长从而提高虫黄藻密度水平(Hoegh-Guldberg, 1994; Li等, 2008; Sawall等, 2014; Muller-Parker等, 2015; Ke等, 2018). 本研究中三亚鹿回头DIN和SRP浓度显著高于西沙和南沙群岛礁区(表2). 尤其是营养盐(例如DIN、SRP)与ZD之间呈显著正相关(表3). 因此, 不同的海水营养盐浓度对南海虫黄藻密度空间差异的影响也不容忽视.

总体而言, 南海珊瑚共生虫黄藻密度的空间差异

与不同纬度礁区的环境条件差异密切相关. 西沙和南沙群岛礁区相对较高的海水透明度和SST不利于虫黄藻的繁殖和生长. 而三亚鹿回头相对较高的营养水平在一定程度上会促进虫黄藻生长. 在SST、海水透明度和营养盐水平等环境条件的共同作用下, 三亚鹿回头礁区的ZD高于西沙和南沙群岛礁区.

4.2 南海珊瑚光合自养能力的空间差异性及其受控因素

共生虫黄藻的光合作用是造礁珊瑚获取物质和能量的主要途径(Hoogenboom等, 2006, 2010). 许多研究已经证实 $\delta^{13}\text{C}_z$ 主要受虫黄藻光合作用强度的影响(Muscatine等, 1989; Maier等, 2010; Nahon等, 2013; Plass-Johnson等, 2015). 虫黄藻利用两种碳源进行光合作用: 一是来源于珊瑚宿主新陈代谢所产生的 CO_2 ; 二是来源于珊瑚共生体内部组织碳酸氢盐池的 CO_2 (Nahon等, 2013). 其中, 新陈代谢所产生的 CO_2 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值相对较负, 约为 -14.0‰ (Nahon等, 2013); 而来自于内部组织碳酸氢盐池 CO_2 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值相对较正, 约为 -7‰ (Rau等, 1990). 通常情况下, 虫黄藻在光合作用时会优先利用更多的同位素较轻的 ^{12}C , 这被称为同位素新陈代谢分馏效应(McConnaughey, 1989a). 当光合作用增强时, 虫黄藻会利用更多珊瑚共生体新陈代谢所产生的同位素较重的 ^{13}C , 此时同位素分馏效应降低; 同时虫黄藻也会更多利用来自内部组织碳酸氢盐池中 $\delta^{13}\text{C}$ 较正的碳(Muscatine等, 1989; Swart等, 2005a). 二者都会导致 $\delta^{13}\text{C}_z$ 值的升高(Rodrigues和Grottoli, 2006). 相反, 当光合作用强度降低时, $\delta^{13}\text{C}_z$ 值负偏.

任何影响虫黄藻光合作用强度的因素都可能导致

$\delta^{13}\text{C}_z$ 值的变化, 如海水深度、ZD、海水浑浊度和透明度等. 一般来说, 虫黄藻光合作用强度在浅水环境中较高, 而在光照有限的深水环境中相对较低(Land等, 1975; Muscatine等, 1989). 本研究中所有的珊瑚样品都在水深约为2~4m处采集, 较浅且相似的采样深度保证珊瑚 $\delta^{13}\text{C}_z$ 值几乎不受海水深度差异的影响.

虫黄藻的密度会直接影响其光合作用强度和 $\delta^{13}\text{C}_z$ (Porter等, 1989; Marubini和Davies, 1996; Hoegh-Guldberg, 1999; Grottoli等, 2006). 理论上, ZD越高, 光合作用强度和 $\delta^{13}\text{C}_z$ 值也越高, 反之亦然(Porter等, 1989; Swart等, 2005a; Wooldridge, 2013; Linsley等, 2019; Xu等, 2020). 本研究的结果也显示ZD与 $\delta^{13}\text{C}_z$ 值呈显著正相关(图4), 三亚鹿回头礁区ZD和 $\delta^{13}\text{C}_z$ 值均高于西沙和南沙群岛礁区(图2和3). 因此, $\delta^{13}\text{C}_z$ 的空间差异与不同礁区间ZD的差异密切相关. Anthony和Fabricius(2000)指出, 浑浊度较高的海水中有更多的营养物质可供虫黄藻利用, 导致虫黄藻的密度及其光合作用强度也较高. 本研究进一步分析得出 $\delta^{13}\text{C}_z$ 值与海水浑浊度呈正相关而与透明度呈负相关(表4), 并且海水浑浊度与营养盐呈正相关, 透明度与营养盐呈负相关(网络版附表S6). 这些结果表明, 在较高营养盐水平的海水环境中珊瑚共生虫黄藻的密度及其光合作用强度也相对较高.

基于上述内容, 我们认为南海珊瑚光合自养能力的空间差异与不同礁区之间ZD的差异密切相关. 不同礁区的环境条件(营养盐水平、海水浑浊度和透明度)通过影响ZD而影响虫黄藻的光合作用强度. 较之于西沙和南沙群岛礁区的珊瑚, 三亚鹿回头礁区的珊瑚具有更高的共生虫黄藻密度和光合作用强度, 珊瑚宿主也更加依赖光合自养获取新陈代谢所需的能量.

4.3 南海不同环境条件下珊瑚异养摄食能力的空间差异

珊瑚宿主 $\delta^{13}\text{C}_h$ 与 $\delta^{13}\text{C}_z$ 之间的差值($\Delta^{h-z} \text{ } ^{13}\text{C}$)可以指示异养营养和光合自养对珊瑚宿主所需能量的相对贡献(Muscatine等, 1989; Risk等, 1994; Reynaud等, 2002). 理论上, $\delta^{13}\text{C}_h$ 和 $\delta^{13}\text{C}_z$ 值相近或 $\delta^{13}\text{C}_h$ 大于 $\delta^{13}\text{C}_z$ 值时, 异养营养相对于光合自养营养对珊瑚宿主所需能量的贡献很小甚至忽略不计. 随着珊瑚宿主异养摄食强度增加, $\delta^{13}\text{C}_h$ 会降低且更加接近 ^{13}C 较亏损的异养食物源的 $\delta^{13}\text{C}$ 值(比如浮游动植物和颗粒有机物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值在

-14~-25‰), 导致 $\Delta^{h-z} \text{ } ^{13}\text{C}$ 值变的更负(Muscatine等, 1989). 本研究通过地球化学指标($\delta^{13}\text{C}$)、环境参数(SST、浑浊度、Chl *a*和POC浓度)和生理指标(虫黄藻密度)相结合, 阐述南海珊瑚异养摄食强度的空间变化及其控制因素.

海水的浑浊度、Chl *a*和POC浓度指示珊瑚宿主可摄食的异养食物种类和数量的高低, 并且较高的Chl *a*和POC浓度往往伴随着较高的海水浑浊度(Rodrigues和Grottoli, 2006; Nahon等, 2013). 本研究中海水浑浊度与Chl *a*、POC都呈正相关也证实了这一点(网络版附表S7). 一些研究显示在浑浊度较高的海水环境中珊瑚的异养摄食强度较高, $\delta^{13}\text{C}_h$ 和 $\Delta^{h-z} \text{ } ^{13}\text{C}$ 值较低(Anthony和Fabricius, 2000; Nahon等, 2013; Plass-Johnson等, 2015). 然而处在三亚鹿回头礁区相对较浑浊环境(Chl *a*和POC浓度较高)中的珊瑚 $\delta^{13}\text{C}_h$ 和 $\Delta^{h-z} \text{ } ^{13}\text{C}$ 值却高于西沙和南沙群岛海水环境中的珊瑚(图3b和3c). 这意味着在南海大空间尺度范围内珊瑚异养摄食水平的空间差异可能并不主要受水体中异养食物种类和数量的控制.

本研究中 $\delta^{13}\text{C}_h$ 、 $\Delta^{h-z} \text{ } ^{13}\text{C}$ 值与SST呈负相关, 但与营养盐(即DIN、SRP)呈正相关(表5). 如4.1所述, SST和营养盐会影响珊瑚共生虫黄藻密度水平. 因此一种可能的解释是, 这些环境因素可能会通过影响共生虫黄藻的密度及其光合作用强度进而改变珊瑚对异养摄食的依赖性. 本文中西沙和南沙群岛ZD显著低于三亚鹿回头(图2). 虫黄藻密度的降低会使其光合作用强度的降低, 并最终导致自养营养对珊瑚宿主所需能量的贡献降低(Fitt等, 2000; Schoepf等, 2015). 此时, 珊瑚被迫通过宿主摄食更多的外部食物来弥补光合自养营养的减少(Hughes等, 2003; Hughes和Grottoli, 2013). 因此, 在西沙与南沙群岛珊瑚的共生虫黄藻密度及其光合作用强度较低的情况下, *Favia parauensis*可以通过提高其自身异养摄食的强度来维持所需能量的供给.

异养摄食既是维持珊瑚能量供给稳定的重要途径(Grottoli等, 2004, 2006; Houlbrèque和Ferrier-Pagès, 2009; Nahon等, 2013), 也是提高珊瑚的环境适应性以及白化后恢复能力的重要机制(Hoegh-Guldberg, 1999; Palardy等, 2008; Seemann, 2013; Krueger等, 2018). 本研究中, 西沙和南沙群岛礁区的珊瑚有较高的异养摄食能力. 结合西沙和南沙群岛珊瑚相对较低的虫黄藻密度和自养光合作用强度, 我们认为珊瑚在面临更强

的环境胁迫时可以通过调整其营养方式, 尤其是提高其异养摄食强度来增加其对环境压力的抵抗力与适应性. 需要强调的是, 本研究只探讨了*Favia palauensis*珊瑚, 未来需要对更多不同属种的珊瑚进行探究以验证本文的推断.

4.4 珊瑚营养方式与共生组织生物量的关系

为了进一步探究营养方式与珊瑚共生体所产生有机物质的量之间的关系, 我们分析了每个珊瑚样品ZD与 $\Delta^{h-z} 13C$ 值的相关性, 以及三亚鹿回头礁区珊瑚组织生物量与 $\Delta^{h-z} 13C$ 值的相关性. 结果显示: 无论ZD还是组织生物量都与 $\Delta^{h-z} 13C$ 呈显著负相关关系, 如图5所示. 这表明, 就同一礁区的珊瑚样品而言, 具有较高组织生物量和/或较高虫黄藻密度的珊瑚会摄食更多 ^{13}C 较亏损的外部碳源, 共生体产生的生物量与异养摄食强度呈正相关关系(Houlbrèque和Ferrier-Pagès, 2009; Schoepf等, 2013).

三亚鹿回头礁区样品的组织生物量与珊瑚骨骼 $\delta^{13}C_s$ 之间呈显著负相关, 如图6所示. 珊瑚钙化所需的溶解无机碳(DIC)有两种来源: 外部海水DIC和内部共生体呼吸代谢所产生的 CO_2 (Gattuso等, 1999). 当珊瑚组织生物量增加时, 一方面可以通过增加转运分子的数量增加外部DIC的供应; 另一方面也可以通过提高共生体呼吸速率为内部无机碳池提供更多的二氧化碳, 进而促进珊瑚钙化(Furla等, 2000; Houlbrèque和

Ferrier-Pagès, 2009; Sawall等, 2011). 一般来说, 珊瑚组织生物量越高, 其钙化速率越高(Levas等, 2013). 有研究表明, 与珊瑚骨骼钙化速率有关的动力学分馏是影响珊瑚 $\delta^{13}C_s$ 的重要因素(Schoepf等, 2014). 动力分馏是由珊瑚钙化时 CO_2 水化和氢氧化过程中轻重同位素分馏差异所引起的, 且会导致珊瑚骨骼中的 ^{13}C 相对亏损, $\delta^{13}C_s$ 值降低(McConnaughey, 1989a, 1989b; Linsley等, 2019). 理论上, 珊瑚骨骼的钙化速率越高, 动力分馏效应也就越明显, $\delta^{13}C_s$ 值也就相对较低(McConnaughey, 1989b; Allison等, 1996; Cohen和Hart, 1997). 此外, 拥有较高组织生物量的珊瑚因为摄入了更多 $\delta^{13}C$ 值相对较低的外部碳源, 也会导致珊瑚 $\delta^{13}C_s$ 值的降低(Grottoli和Wellington, 1999; Reynaud-Vaganay等, 2001). 本研究中珊瑚组织生物量和 $\delta^{13}C_s$ 的负相关关系进一步证实了珊瑚共生体所产生的有机物质越多, 珊瑚的异养摄食强度也相对越强. 因此, 珊瑚共生体产生的有机物质质量的多少会在一定程度上影响珊瑚的营养方式, 尤其是异养摄食的强度.

5 结论

南海三亚鹿回头礁区珊瑚的虫黄藻密度明显高于西沙和南沙群岛礁区, 造成这种空间差异的主要原因是三亚鹿回头礁区较高的海水营养盐水平利于虫黄藻的繁殖与生长, 而西沙和南沙群岛珊瑚礁区相对较高

图5 虫黄藻密度以及组织生物量和 $\Delta^{h-z} 13C$ 值的相关性

(a)南海三亚鹿回头、西沙群岛和南沙群岛单个珊瑚样本虫黄藻密度和 $\Delta^{h-z} 13C$ 值的相关性和(b)三亚鹿回头单个珊瑚样本组织生物量和 $\Delta^{h-z} 13C$ 值的相关性

图 6 三亚鹿回头单个珊瑚样本组织生物量与 $\delta^{13}\text{C}_a$ 值的相关性

的 SST 和光照强度会制约虫黄藻的繁殖与生长。三亚鹿回头珊瑚较高的虫黄藻密度和 $\delta^{13}\text{C}_z$ 值, 表明这里的珊瑚比西沙和南沙群岛的珊瑚拥有更强的光合自养能力。相比之下, 西沙和南沙群岛礁区珊瑚较低的 $\delta^{13}\text{C}_h$ 和 $\Delta^{13}\text{C}$ 值, 表明这里的珊瑚比三亚鹿回头礁区的珊瑚具有更高的异养摄食能力。此外, 珊瑚共生体产生的有机物质越多, 珊瑚的异养摄食强度也越强。基于以上结果我们认为在不同的环境条件和/或不同的生理条件下, 珊瑚可以调整其营养方式, 这有利于维持其所需能量供应的稳定。珊瑚营养方式的灵活性, 即光合自养能力和异养摄食能力之间的调节机制对提高珊瑚的环境胁迫适应能力以及抵抗白化能力都是至关重要的。

参考文献

- 窦勇, 高金伟, 时晓婷, 陈瑞楠, 周文礼. 2015. 2000~2013年中国南部近海赤潮发生规律及影响因素研究. 水生生态学杂志, 36: 31–37
- 王文欢, 余克服, 王英辉. 2016. 北部湾涠洲岛珊瑚礁的研究历史、现状与特色. 热带地理, 36: 72–79
- 余克服. 2012. 南海珊瑚礁及其对全新世环境变化的记录与响应. 中国科学: 地球科学, 42: 1160–1172
- 赵美霞, 余克服, 张乔民, 施祺. 2008. 三亚鹿回头石珊瑚物种多样性的空间分布. 生态学报, 1419–1428
- Alamaru A, Loya Y, Brokovich E, Yam R, Shemesh A. 2009. Carbon and nitrogen utilization in two species of Red Sea corals along a depth gradient: Insights from stable isotope analysis of total organic material and lipids. *Geochim Cosmochim Acta*, 73: 5333–5342
- Allison N, Tudhope A W, Fallick A E. 1996. Factors influencing the stable carbon and oxygen isotopic composition of *Porites lutea* coral skeletons from Phuket, South Thailand. *Coral Reefs*, 15: 43–57
- Anthony K R N, Fabricius K E. 2000. Shifting roles of heterotrophy and autotrophy in coral energetics under varying turbidity. *J Exp Mar Biol Ecol*, 252: 221–253
- Anthony K R N. 2000. Enhanced particle-feeding capacity of corals on turbid reefs (Great Barrier Reef, Australia). *Coral Reefs*, 19: 59–67
- Bachar A, Achituv Y, Pasternak Z, Dubinsky Z. 2007. Autotrophy versus heterotrophy: The origin of carbon determines its fate in a symbiotic sea anemone. *J Exp Mar Biol Ecol*, 349: 295–298
- Bhagooli R, Hidaka M. 2004. Photoinhibition, bleaching susceptibility and mortality in two scleractinian corals, *Platygyra ryukyuensis* and *Stylophora pistillata*, in response to thermal and light stresses. *Comp Biochem Physiol Part A-Mol Integrative Physiol*, 137: 547–555
- Cohen A L, Hart S R. 1997. The effect of colony topography on climate signals in coral skeleton. *Geochim Cosmochim Acta*, 61: 3905–3912
- Deng W F, Wei G J, Xie L H, Yu K F. 2013. Environmental controls on coral skeletal $\delta^{13}\text{C}$ in the northern South China Sea. *J Geophys Res Biogeosci*, 118: 1359–1368
- DeNiro M J, Epstein S. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim Cosmochim Acta*, 42: 495–506
- Fabricius K E, Benayahu Y, Genin A. 1995. Herbivory in asymbiotic soft corals. *Science*, 268: 90–92
- Fagoonee I, Wilson H B, Hassell M P, Turner J R. 1999. The dynamics of zooxanthellae populations: A long-term study in the field. *Science*, 283: 843–845
- Falkowski P G, Dubinsky Z, Muscatine L, Porter J W. 1984. Light and the bioenergetics of a symbiotic coral. *BioScience*, 34: 705–709
- Ferrier-Pagès C, Hoogenboom M O, Houlbrèque F. 2011. The role of plankton in coral trophodynamics. In: Dubinsky Z, Stambler N, eds. *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. Springer Netherlands, 215–229
- Ferrier-Pagès C, Leal M C. 2019. Stable isotopes as tracers of trophic interactions in marine mutualistic symbioses. *Ecol Evol*, 9: 723–740
- Ferrier-Pagès C, Sauzéat L, Balter V. 2018. Coral bleaching is linked to the capacity of the animal host to supply essential metals to the symbionts. *Glob Change Biol*, 24: 3145–3157
- Fitt W K, McFarland F K, Warner M E, Chilcoat G C. 2000. Seasonal patterns of tissue biomass and densities of symbiotic dinoflagellates in reef corals and relation to coral bleaching. *Limnol Oceanogr*, 45: 677–685
- Fox M D, Williams G J, Johnson M D, Radice V Z, Zgliczynski B J, Kelly E L A, Rohwer F L, Sandin S A, Smith J E. 2018. Gradients in primary production predict trophic strategies of mixotrophic corals across spatial scales. *Curr Biol*, 28: 3355–3363

- Fujise L, Yamashita H, Suzuki G, Sasaki K, Liao L M, Koike K. 2014. Moderate thermal stress causes active and immediate expulsion of photosynthetically damaged zooxanthellae (*symbiodinium*) from corals. *PLoS ONE*, 9: e114321
- Furla P, Galgani I, Durand I, Allemand D. 2000. Sources and mechanisms of inorganic carbon transport for coral calcification and photosynthesis. *J Exp Biol*, 203: 3445–3457
- Gattuso J P, Allemand D, Frankignoulle M. 1999. Photosynthesis and calcification at cellular, organismal and community levels in coral reefs: A review on interactions and control by carbonate chemistry. *Am Zool*, 39: 160–183
- Godinot C, Houlbrèque F, Grover R, Ferrier-Pagès C. 2011. Coral uptake of inorganic phosphorus and nitrogen negatively affected by simultaneous changes in temperature and pH. *PLoS ONE*, 6: e25024
- Goreau T F, Goreau N I, Yonge C M. 1971. Reef corals: Autotrophs or heterotrophs? *Biol Bull*, 141: 247–260
- Grottoli A G, Rodrigues L J, Juarez C. 2004. Lipids and stable carbon isotopes in two species of Hawaiian corals, *Porites compressa* and *Montipora verrucosa*, following a bleaching event. *Mar Biol*, 145: 621–631
- Grottoli A G, Rodrigues L J, Palardy J E. 2006. Heterotrophic plasticity and resilience in bleached corals. *Nature*, 440: 1186–1189
- Grottoli A G, Wellington G M. 1999. Effect of light and zooplankton on skeletal $\delta^{13}\text{C}$ values in the eastern Pacific corals *Pavona clavus* and *Pavona gigantea*. *Coral Reefs*, 18: 29–41
- Gustafsson M S M, Baird M E, Ralph P J. 2014. Modeling photoinhibition-driven bleaching in Scleractinian coral as a function of light, temperature, and heterotrophy. *Limnol Oceanogr*, 59: 603–622
- Hallock P, Schlager W. 1986. Nutrient excess and the demise of coral reefs and carbonate platforms. *Palaos*, 1: 389–398
- Heikoop J M, Dunn J J, Risk M J, Schwarcz H P, McConnaughey T A, Sandeman I M. 2000. Separation of kinetic and metabolic isotope effects in carbon-13 records preserved in reef coral skeletons. *Geochim Cosmochim Acta*, 64: 975–987
- Hoegh-Guldberg O, Smith G J. 1989. The effect of sudden changes in temperature, light and salinity on the population density and export of zooxanthellae from the reef corals *Stylophora pistillata* Esper and *Seriatopora hystrix* Dana. *J Exp Mar Biol Ecol*, 129: 279–303
- Hoegh-Guldberg O. 1994. Population dynamics of symbiotic zooxanthellae in the coral *Pocillopora damicornis* exposed to elevated ammonium $[(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4]$ concentrations. *Pac Sci*, 48: 263–272
- Hoegh-Guldberg O. 1999. Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Mar Freshwater Res*, 50: 839–866
- Hoogenboom M O, Anthony K R N, Connolly S R. 2006. Energetic cost of photoinhibition in corals. *Mar Ecol Prog Ser*, 313: 1–12
- Hoogenboom M Q, Rodolfo-Metalpa R, Ferrier-Pagès C. 2010. Co-variation between autotrophy and heterotrophy in the Mediterranean coral *Cladocora caespitosa*. *J Exp Biol*, 213: 2399–2409
- Houlbrèque F, Ferrier-Pagès C. 2009. Heterotrophy in tropical scleractinian corals. *Biol Rev*, 84: 1–17
- Houlbrèque F, Tambutté E, Ferrier-Pagès C. 2003. Effect of zooplankton availability on the rates of photosynthesis, and tissue and skeletal growth in the scleractinian coral *Stylophora pistillata*. *J Exp Mar Biol Ecol*, 296: 145–166
- Hughes A D, Grottoli A G. 2013. Heterotrophic compensation: A possible mechanism for resilience of coral reefs to global warming or a sign of prolonged stress? *PLoS ONE*, 8: e81172
- Hughes T P, Baird A H, Bellwood D R, Card M, Connolly S R, Folke C, Grosberg R, Hoegh-Guldberg O, Jackson J B C, Kleypas J, Lough J M, Marshall P, Nyström M, Palumbi S R, Pandolfi J M, Rosen B, Roughgarden J. 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*, 301: 929–933
- Johannes R E, Wiebe W J. 1970. Method for determination of coral tissue biomass and composition. *Limnol Oceanogr*, 15: 822–824
- Ke Z X, Tan Y H, Huang L M, Liu H J, Liu J X, Jiang X, Wang J X. 2018. Spatial distribution patterns of phytoplankton biomass and primary productivity in six coral atolls in the central South China Sea. *Coral Reefs*, 37: 919–927
- Krueger T, Bodin J, Horwitz N, Loussert-Fonta C, Sakr A, Escrig S, Fine M, Meibom A. 2018. Temperature and feeding induce tissue level changes in autotrophic and heterotrophic nutrient allocation in the coral symbiosis—A NanoSIMS study. *Sci Rep*, 8: 12710
- Ladrière O, Penin L, Van Lierde E, Vidal-Dupiol J, Kayal M, Roberty S, Poulicek M, Adjeroud M. 2014. Natural spatial variability of algal endosymbiont density in the coral *Acropora globiceps*: A small-scale approach along environmental gradients around Moorea (French Polynesia). *J Mar Biol Ass*, 94: 65–74
- Land L S, Lang J C, Smith B N. 1975. Preliminary observations on the carbon isotopic composition of some reef coral tissues and symbiotic zooxanthellae. *Limnol Oceanogr*, 20: 283–287
- Lesser M P. 1996. Elevated temperatures and ultraviolet radiation cause oxidative stress and inhibit photosynthesis in symbiotic dinoflagellates. *Limnol Oceanogr*, 41: 271–283
- Lesser M P. 1997. Oxidative stress causes coral bleaching during exposure to elevated temperatures. *Coral Reefs*, 16: 187–192
- Levas S J, Grottoli A G, Hughes A, Osburn C L, Matsui Y. 2013. Physiological and biogeochemical traits of bleaching and recovery in the mounding species of coral *Porites lobata*: Implications for resilience in mounding corals. *PLoS ONE*, 8: e63267
- Li S, Yu K F, Shi Q, Chen T R, Zhao M X, Zhao J X. 2008. Interspecies and spatial diversity in the symbiotic zooxanthellae density in corals

- from northern South China Sea and its relationship to coral reef bleaching. *Chin Sci Bull*, 53: 295–303
- Linsley B K, Dunbar R B, Dassié E P, Tangri N, Wu H C, Brenner L D, Wellington G M. 2019. Coral carbon isotope sensitivity to growth rate and water depth with paleo-sea level implications. *Nat Commun*, 10: 2056
- Maier C, Weinbauer M G, Pätzold J. 2010. Stable isotopes reveal limitations in C and N assimilation in the Caribbean reef corals *Madracis auretenra*, *M. carmabi* and *M. formosa*. *Mar Ecol Prog Ser*, 412: 103–112
- Marubini F, Davies P S. 1996. Nitrate increases zooxanthellae population density and reduces skeletogenesis in corals. *Mar Biol*, 127: 319–328
- McConnaughey T. 1989a. ^{13}C and ^{18}O isotopic disequilibrium in biological carbonates: II. In vitro simulation of kinetic isotope effects. *Geochim Cosmochim Acta*, 53: 163–171
- McConnaughey T. 1989b. ^{13}C and ^{18}O isotopic disequilibrium in biological carbonates: I. Patterns. *Geochim Cosmochim Acta*, 53: 151–162
- Mills M M, Lipschultz F, Sebens K P. 2004. Particulate matter ingestion and associated nitrogen uptake by four species of scleractinian corals. *Coral Reefs*, 23: 311–323
- Muller-Parker G, D'Elia C F, Cook C B. 2015. Interactions between corals and their symbiotic algae. In: Birkeland C, ed. *Coral Reefs in the Anthropocene*. Dordrecht: Springer Netherlands, 99–116
- Muscantine L, Porter J W, Kaplan I R. 1989. Resource partitioning by reef corals as determined from stable isotope composition. *Mar Biol*, 100: 185–193
- Muscantine L. 1980. Productivity of zooxanthellae. In: Falkowski, eds. *Primary Productivity in the Sea*. New York: Plenum Press, 381–402
- Nahon S, Richoux N B, Kolasinski J, Desmalades M, Ferrier Pages C, Lecellier G, Planes S, Berteaux Lecellier V. 2013. Spatial and temporal variations in stable carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) isotopic composition of symbiotic scleractinian corals. *PLoS ONE*, 8: e81247
- Palardy J E, Rodrigues L J, Grottoli A G. 2008. The importance of zooplankton to the daily metabolic carbon requirements of healthy and bleached corals at two depths. *J Exp Mar Biol Ecol*, 367: 180–188
- Papina M, Meziane T, van Woesik R. 2003. Symbiotic zooxanthellae provide the host-coral *Montipora digitata* with polyunsaturated fatty acids. *Comp Biochem Phys B*, 135: 533–537
- Plass-Johnson J G, McQuaid C D, Hill J M. 2015. Morphologically similar, coexisting hard corals (*Porites lobata* and *P. solidus*) display similar trophic isotopic ratios across reefs and depths. *Mar Freshwater Res*, 67: 671–676
- Porter J W, Fitt W K, Spero H J, Rogers C S, White M W. 1989. Bleaching in reef corals: Physiological and stable isotopic responses. *Proc Natl Acad Sci USA*, 86: 9342–9346
- Qin Z J, Yu K F, Wang Y H, Xu L J, Huang X Y, Chen B, Li Y, Wang W H, Pan Z L. 2019. Spatial and intergeneric variation in physiological indicators of corals in the South China Sea: Insights into their current state and their adaptability to environmental stress. *J Geophys Res-Oceans*, 124: 3317–3332
- Rau G H, Teyssie J L, Rassoulzadegan F, Fowler S W. 1990. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ variations among size-fractionated marine particles: Implications for their origin and trophic relationships. *Mar Ecol Prog Ser*, 59: 33–38
- Reynaud S, Ferrier-Pagès C, Sambrotto R, Juillet-Leclerc A, Jaubert J, Gattuso J P. 2002. Effect of feeding on the carbon and oxygen isotopic composition in the tissues and skeleton of the zooxanthellate coral *Stylophora pistillata*. *Mar Ecol Prog Ser*, 238: 81–89
- Reynaud-Vaganay S, Juillet-Leclerc A, Jaubert J, Gattuso J P. 2001. Effect of light on skeletal $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$, and interaction with photosynthesis, respiration and calcification in two zooxanthellate scleractinian corals. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 175: 393–404
- Risk M J, Sammarco P W, Schwarcz H P. 1994. Cross-continental shelf trends in $\delta^{13}\text{C}$ in coral on the Great Barrier Reef. *Mar Ecol Prog Ser*, 106: 121–130
- Rodrigues L J, Grottoli A G. 2006. Calcification rate and the stable carbon, oxygen, and nitrogen isotopes in the skeleton, host tissue, and zooxanthellae of bleached and recovering Hawaiian corals. *Geochim Cosmochim Acta*, 70: 2781–2789
- Sawall Y, Al-Sofyani A, Banguera-Hinestroza E, Voolstra C R. 2014. Spatio-temporal analyses of Symbiodinium physiology of the coral *Pocillopora verrucosa* along large-scale nutrient and temperature gradients in the Red Sea. *PLoS ONE*, 9: e103179
- Sawall Y, Teichberg M C, Seemann J, Litaay M, Jompa J, Richter C. 2011. Nutritional status and metabolism of the coral *Stylophora subseriata* along a eutrophication gradient in Spermonde Archipelago (Indonesia). *Coral Reefs*, 30: 841–853
- Schoepf V, Grottoli A G, Warner M E, Cai W J, Melman T F, Hoadley K D, Pettay D T, Hu X P, Li Q, Xu H, Wang Y C, Matsui Y, Baumann J H. 2013. Coral energy reserves and calcification in a high- CO_2 world at two temperatures. *PLoS ONE*, 8: e75049
- Schoepf V, Levas S J, Rodrigues L J, McBride M O, Aschaffenburg M D, Matsui Y, Warner M E, Hughes A D, Grottoli A G. 2014. Kinetic and metabolic isotope effects in coral skeletal carbon isotopes: A re-evaluation using experimental coral bleaching as a case study. *Geochim Cosmochim Acta*, 146: 164–178
- Schoepf V, Stat M, Falter J L, McCulloch M T. 2015. Limits to the

- thermal tolerance of corals adapted to a highly fluctuating, naturally extreme temperature environment. *Sci Rep*, 5: 17639
- Seemann J. 2013. The use of ^{13}C and ^{15}N isotope labeling techniques to assess heterotrophy of corals. *J Exp Mar Biol Ecol*, 442: 88–95
- Shimokawa S, Murakami T, Ukai A, Kohno H, Mizutani A, Nakase K. 2014. Relationship between coral distributions and physical variables in Amitori Bay, Iriomote Island, Japan. *J Geophys Res-Oceans*, 119: 8336–8356
- Sunagawa S, Cortés J, Jiménez C, Lara R. 2008. Variation in cell densities and pigment concentrations of symbiotic dinoflagellates in the coral *Pavona clavus* in the Eastern Pacific (Costa Rica). *Cienc Mar*, 34: 113–123
- Swart P K, Saied A, Lamb K. 2005a. Temporal and spatial variation in the $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ of coral tissue and zooxanthellae in *Montastraea faveolata* collected from the Florida reef tract. *Limnol Oceanogr*, 50: 1049–1058
- Swart P K, Szmant A, Porter J W, Dodge R E, Tougas J I, Southam J R. 2005b. The isotopic composition of respired carbon dioxide in scleractinian corals: Implications for cycling of organic carbon in corals. *Geochim Cosmochim Acta*, 69: 1495–1509
- Tchernov D, Gorbunov M Y, de Vargas C, Yadav S N, Milligan A J, Häggblom M, Falkowski P G. 2004. Membrane lipids of symbiotic algae are diagnostic of sensitivity to thermal bleaching in corals. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101: 13531–13535
- Titlyanov E A, Tsukahara J, Titlyanova T V, Leletkin V A, Van Woesik R, Yamazato K. 2000. Zooxanthellae population density and physiological state of the coral *Stylophora pistillata* during starvation and osmotic shock. *Symbiosis*, 28: 303–322
- Treignier C, Grover R, Ferrier-Pagès C, Tolosa I. 2008. Effect of light and feeding on the fatty acid and sterol composition of zooxanthellae and host tissue isolated from the scleractinian coral *Turbinaria reniformis*. *Limnol Oceanogr*, 53: 2702–2710
- Tremblay P, Gori A, Maguer J F, Hoogenboom M O, Ferrier-Pagès C. 2016. Heterotrophy promotes the re-establishment of photosynthate translocation in a symbiotic coral after heat stress. *Sci Rep*, 6: 38112
- Tremblay P, Grover R, Maguer J F, Hoogenboom M O, Ferrier-Pagès C. 2014. Carbon translocation from symbiont to host depends on irradiance and food availability in the tropical coral *Stylophora pistillata*. *Coral Reefs*, 33: 1–13
- Tremblay P, Grover R, Maguer J F, Legendre L, Ferrier-Pagès C. 2012. Autotrophic carbon budget in coral tissue: A new ^{13}C -based model of photosynthate translocation. *J Exp Biol*, 215: 1384–1393
- Tremblay P, Maguer J F, Grover R, Ferrier-Pagès C. 2015. Trophic dynamics of scleractinian corals: Stable isotope evidence. *J Exp Biol*, 218: 1223–1234
- Venn A A, Loram J E, Douglas A E. 2008. Photosynthetic symbioses in animals. *J Exp Bot*, 59: 1069–1080
- Wang D R, Wu Z J, Li Y C, Chen J R, Chen M. 2011. Analysis on variation trend of coral reef in Xisha. *Acta Ecologica Sin*, 31: 254–258
- Williams G J, Sandin S A, Zgliczynski B J, Fox M D, Gove J M, Rogers J S, Furby K A, Hartmann A C, Caldwell Z R, Price N N, Smith J E. 2018. Biophysical drivers of coral trophic depth zonation. *Mar Biol*, 165: 60
- Wooldridge S A. 2013. Breakdown of the coral-algae symbiosis: Towards formalising a linkage between warm-water bleaching thresholds and the growth rate of the intracellular zooxanthellae. *Biogeosciences*, 10: 1647–1658
- Xu L J, Yu K F, Li S, Liu G H, Tao S C, Shi Q, Chen T R, Zhang H L. 2017. Interseasonal and interspecies diversities of Symbiodinium density and effective photochemical efficiency in five dominant reef coral species from Luhuitou fringing reef, northern South China Sea. *Coral Reefs*, 36: 477–487
- Xu S D, Yu K F, Wang Y H, Liu T, Jiang W, Wang S P, Chu M H. 2018. Oil spill recorded by skeletal $\delta^{13}\text{C}$ of *Porites* corals in Weizhou Island, Beibu Gulf, Northern South China Sea. *Estuar Coast Shelf Sci*, 207: 338–344
- Xu S D, Yu K F, Zhang Z N, Chen B, Qin Z J, Huang X Y, Jiang W, Wang Y X, Wang Y H. 2020. Intergeneric differences in trophic status of scleractinian corals from Weizhou Island, Northern South China Sea: Implication for their different environmental stress tolerance. *J Geophys Res Biogeosci*, 125: e05451
- Yentsch C S, Yentsch C M, Cullen J J, Lapointe B, Phinney D A, Yentsch S W. 2002. Sunlight and water transparency: Cornerstones in coral research. *J Exp Mar Biol Ecol*, 268: 171–183
- Yin X J, Li Y Q, Lei Q, Wang A J, Xu Y H, Chen J. 2014. Source and spatial distributions of particulate organic carbon and its isotope in surface waters of Prydz Bay, Antarctica, during summer. *Adv Polar Sci*, 25: 175–182
- Zhao M X, Yu K F, Shi Q, Chen T R, Zhang H L, Chen T G. 2013. Coral communities of the remote atoll reefs in the Nansha Islands, southern South China Sea. *Environ Monit Assess*, 185: 7381–7392
- Zhao M X, Yu K F, Zhang Q, Shi Q, Price G J. 2012. Long-term decline of a fringing coral reef in the northern South China Sea. *J Coast Res*, 28: 1088–1099
- Zhu H T, Jiang X W, Meng X L, Feng Q, Cui S X, Liang C. 2016. A quantitative approach to monitoring new sand cay migration in Nansha Islands. *Acta Oceanol Sin*, 35: 102–107

(责任编辑: 杨守业)