

# 温度、缺氧、氨氮和硝氮对 3 种珊瑚白化的影响

朱葆华 王广策\* 黄勃 曾呈奎

( 中国科学院海洋研究所实验海洋生物学重点实验室, 青岛 266071; 中国科学院研究生院, 北京 100039; 海南大学海洋学院, 海口 570228. \* 联系人, E-mail: [gcwang@ms.qdio.ac.cn](mailto:gcwang@ms.qdio.ac.cn))

**摘要** 珊瑚白化是指珊瑚失去共生藻或它们的色素或同时失去共生藻和色素而变白的现象. 关于海水养殖能否引起珊瑚白化, 特别是什么成分对珊瑚影响最大, 以及缺氧对珊瑚的影响, 至今很少有人研究. 通过形态观察和显微镜计数研究了温度、缺氧、氨氮和硝氮对鹿角、钮扣、茉莉石 3 种珊瑚白化的影响. 结果表明, 随着温度的升高和溶氧的降低, 3 种珊瑚释放的共生藻数目均逐渐增多, 白化程度加重. 另外, 只要 0.001 mmol/L 的氨态氮或硝态氮就能使 3 种珊瑚共生藻的释放明显增多, 随着其浓度的进一步增大, 除鹿角珊瑚外, 其他 2 种珊瑚共生藻的释放并没有显著增加. 而且, 不同宿主对珊瑚白化也有一定的影响.

**关键词** 鹿角珊瑚 钮扣珊瑚 茉莉石珊瑚 温度 缺氧 氨氮和硝氮 珊瑚白化

珊瑚按其生态功能可分为造礁珊瑚和非造礁珊瑚, 有共生藻(即虫黄藻)的称为造礁珊瑚, 没有共生藻的称为非造礁珊瑚. 海洋珊瑚礁中的珊瑚是由许多微小的珊瑚虫聚合形成的, 珊瑚虫内有许多共生的单细胞虫黄藻. 据估算, 每 1 cm<sup>2</sup> 的珊瑚组织中大约有  $1 \times 10^6$  个共生藻细胞, 它们吸收珊瑚虫代谢产生的二氧化碳、磷酸盐、硝酸盐等, 并转化为珊瑚虫所需要的营养. 因此, 共生藻的存在是珊瑚进行正常生理活动所必不可少的<sup>[1~3]</sup>.

珊瑚的正常生长需要一定的条件, 包括适当的温度、良好的水质以及充足的光照等<sup>[4]</sup>, 当条件发生明显的变化时, 共生藻或色素就会游离到环境中, 使珊瑚变白, 这种现象称为珊瑚白化<sup>[5~8]</sup>. 珊瑚白化是其死亡的前兆, 如果它们的生存条件在短期内得不到改善, 珊瑚就会死亡, 最后只剩下白色的碳酸钙骨骼了. 珊瑚白化不但会使其失去美丽的颜色, 抗病力大大减弱, 还会使珊瑚礁生态系统的生物多样性降低, 鱼群数量减少, 进而导致珊瑚群落的衰退和珊瑚礁生态系统的消亡<sup>[5,9~15]</sup>. 因此, 防止珊瑚白化是保护珊瑚群落乃至珊瑚礁生态系统基础的重要环节.

在过去的 20 多年中, 珊瑚白化在世界范围内频繁发生, 危害严重<sup>[6,11,16]</sup>. 珊瑚白化的原因有很多, 包括温度过高或过低<sup>[17~21]</sup>, 紫外线照射<sup>[18,22,23]</sup>, 氧气浓度过高<sup>[10]</sup>, 重金属污染<sup>[24]</sup>以及氰化物的毒害作用<sup>[25]</sup>, 也与季节的变换有很大关系<sup>[21,26,27]</sup>.

水产养殖业的快速发展给沿岸海域带来了严重污染, 造成海水富营养化, 而能形成珊瑚礁的珊瑚都

生长在比较浅的海域. 海水富营养化的直接后果, 一方面使海水中无机氮和无机磷的浓度增大; 另一方面也会造成细菌大量繁殖, 使海水中氧气的浓度大大降低. 关于海水养殖对珊瑚生存的影响, 特别是什么程度的富营养化会使珊瑚白化以及什么成分对珊瑚影响最大, 至今还鲜有报道<sup>[26,28,29]</sup>. 同时, 缺氧对珊瑚有什么影响至今还没有人研究. 鉴于此, 本文通过形态观察和显微镜计数研究了温度、缺氧、氨氮和硝氮对 3 种珊瑚白化的影响.

## 1 材料与方法

( ) 珊瑚的采集和暂养. 2003 年 10 月 6~19 日在中国科学院南海海洋研究所热带生物实验站完成. 鹿角珊瑚(*Acropora nobilis*)、钮扣珊瑚(*Palythoa* sp)、茉莉石珊瑚(*Alveopora verrilliana*) 均取自中国科学院南海海洋研究所热带生物实验站三亚湾, 在室内通气暂养. 24 h 后, 分别将 3 种珊瑚分成大小基本相等的小块, 用过滤海水(0.45 μm 的微孔滤膜过滤)洗净其表面, 放入烧杯中备用.

( ) 温度对珊瑚白化的影响. 温度设置为 2 个梯度(25 和 32 ). 将 3 种不同的珊瑚分别放入盛有等量过滤海水的烧杯中, 保证珊瑚被完全浸没. 25 组置于室温下(温度变化范围在  $\pm 2$  ), 32 组则放在 32 的恒温水浴中, 弱光. 每隔 2 h 摇匀后, 取一滴溶液进行观察、计数.

( ) 缺氧溶液的配制<sup>[30]</sup>及对珊瑚白化的影响. 先将 4 个 1 L 的试剂瓶内分别注入 1000 mL 的过滤海

水, 分别加入 0, 2.0, 4.0 及 5.0 g 无水  $\text{Na}_2\text{SO}_3$ , 待溶解后加一粒 KOH, 混匀, 溶液在密封状态下放置 2 h 后就成为溶氧不同的水溶液( $5 \text{ g/dm}^3$  的无水  $\text{Na}_2\text{SO}_3$  溶液为无氧溶液). 将 3 种不同的珊瑚分别放入盛有等量上述溶液的烧杯中, 保证珊瑚被完全浸没, 室温下放置过夜.

( ) 氨氮和硝氮对珊瑚白化的影响. 浓度设置为 5 个梯度, 0, 0.001, 0.01, 0.1 和 1.0 mmol/L. 先用过滤海水( $0.45 \mu\text{m}$  的微孔滤膜过滤)分别配制 1.0 mol/L 的  $\text{NH}_4\text{Cl}$  溶液和  $\text{KNO}_3$  溶液, 再分别稀释成 0.001, 0.01, 0.1 和 1.0 mmol/L 的溶液. 将 3 种不同的珊瑚分别放入盛有等量上述溶液的烧杯中, 保证珊瑚被完全浸没, 室温下避光放置过夜.

( ) 溶氧测定. 实验结束后, 用多参数水质监

测仪(quanta hydrolab)对缺氧溶液的溶氧进行了测定.

( ) 细胞计数. 将溶液摇匀, 取一滴放在载玻片上, 在  $10 \times 10$  倍的视野下, 选取细胞分布均匀的视野, 计算每个视野下的细胞数目.

## 2 结果与讨论

### 2.1 珊瑚的白化及其共生藻的释放

本实验所用的 3 种珊瑚均为造礁珊瑚, 在实验条件下, 均有共生藻的释放. 但在相同的实验条件下, 不同种类的珊瑚释放共生藻的多少有很大差别, 鹿角珊瑚数目最多, 茉莉石珊瑚其次, 而钮扣珊瑚释放的共生藻数目最少(图 1), 说明不同宿主对共生藻的释放有一定的影响<sup>[31]</sup>. 珊瑚发生白化前后, 其颜色会发生非常明显的变化(图 2).

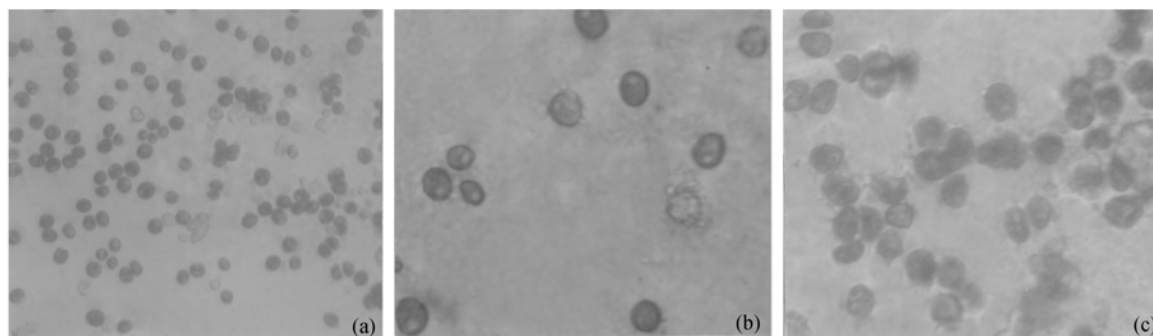


图 1 3 种珊瑚的共生藻

(a) 鹿角珊瑚,  $10 \times 10$  倍; (b) 钮扣珊瑚,  $10 \times 40$  倍; (c) 茉莉石珊瑚,  $10 \times 40$  倍

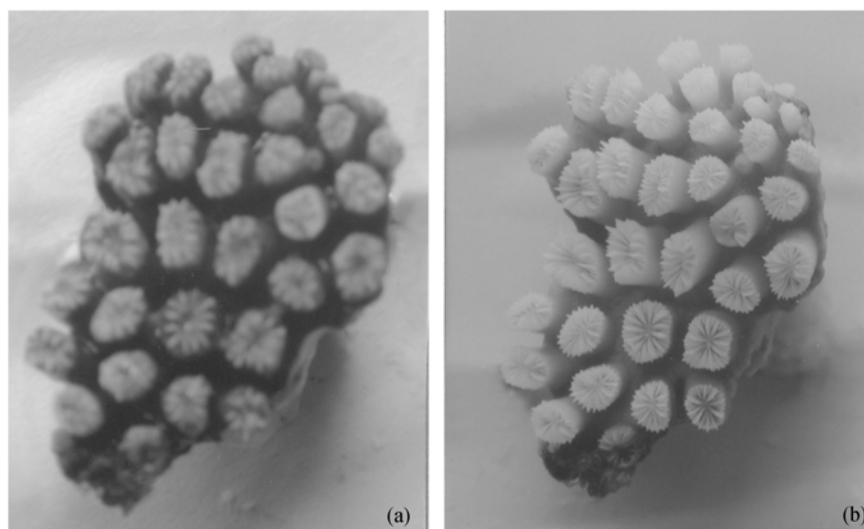


图 2 茉莉石珊瑚低氧溶液处理前后对比

(a) 处理前; (b) 处理后

目前,普遍认为珊瑚和海葵的共生藻属于共生甲藻属(*Symbiodinium* sp)<sup>[32~38]</sup>,但从分子系统发生的角度来看,共生甲藻应属于不同的种<sup>[36]</sup>,Blank和Trench<sup>[32]</sup>也认为不同宿主中存在着不同种类的共生甲藻.海葵的共生藻分为动物内生小球藻(*zoochlorellae*)和动物内生小黄藻(*zooxanthellae*)<sup>[35]</sup>.珊瑚是海葵的近亲,也可以这样对珊瑚的共生藻进行简单分类.

3 种珊瑚的共生藻从外观形态和颜色来看没有什么区别,但要对它们进行详尽的分类,则应从细胞的生化组成、染色体组型和系统发生等方面进行深入的研究<sup>[36]</sup>.

## 2.2 温度对 3 种珊瑚白化的影响

珊瑚生长的最适水温一般为 23~28 ,超过这一范围,其体内的共生藻就会离开珊瑚而使之发生白化.在室温(25 )下,3 种珊瑚的共生藻只有极少数会游离出来,而在 32 下,只要 2 h,3 种珊瑚的共生藻就开始逐渐释放,到了 18 h,大部分共生藻都游离出来了(图 3).由图 3 还可以看出,茉莉石珊瑚最不能忍受持续的高温,或者说,在较高的温度下,茉莉石珊瑚发生白化的时间最短.可见,温度的确是诱导珊瑚发生白化的一个重要因素.

高温是珊瑚发生白化的一个主要因素,这已被许多学者所接受.在较高的温度下(一般指超过 30 ),珊瑚体内的共生藻会出现光抑制,造成光合电子传递的效率降低<sup>[17,19,31]</sup>,也就是说,共生藻的光合作用在较高的温度下会受到损害,在更高的温度下(34

以上),其光合作用则完全停止.Warner等人<sup>[2]</sup>对此进行了更深入的研究,他们认为,在较高的温度下,共生藻的光系统 (PS )受到损害是珊瑚白化的一个决定因素.另外,在高温下,超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶的活性均降低,共生体(珊瑚和共生藻)代谢产生的超氧阴离子自由基( $O_2^-$ )和过氧化氢则会逐渐积累,对它们的毒害也就越来越大<sup>[39]</sup>.因此,共生藻游离是共生体遭遇不良环境的指示.

## 2.3 缺氧对珊瑚白化的影响

在缺氧溶液中,3 种珊瑚均发生了不同程度的白化,而且随着溶液中溶氧的减少,3 种珊瑚共生藻的释放也越来越多,说明缺氧对珊瑚白化有很大的影响(图 4).从图 4 还可以看出,在同样的缺氧溶液中,钮扣珊瑚释放出的共生藻最少,白化程度最低,这也说明不同宿主对共生藻的释放有一定的影响<sup>[31]</sup>.

无水  $Na_2SO_3$  可以降低氧气在水中的溶解度,随着  $Na_2SO_3$  浓度增大,溶氧逐渐降低.实验结,0, 2.0, 4.0, 5.0 g 无水  $Na_2SO_3$  溶液的溶氧分别为 2.95, 1.02, 0.11 及 0.11 mg/L.珊瑚属于腔肠动物门珊瑚纲,其正常的新陈代谢需要充足的氧气.由于较长时间的缺氧会使珊瑚发生不同程度的窒息,共生藻也就失去了它们赖以生存的舒适环境.另外,共生藻正常生长发育需要偏碱性的环境(pH8.2 左右),而珊瑚在缺氧条件下进行无氧呼吸会产生乳酸,使其生存环境的 pH 值降低.因此,共生藻会被迫游离出来,这也许是一种本能的生理防御反应,具体的机制还有待于进一步深入研究.

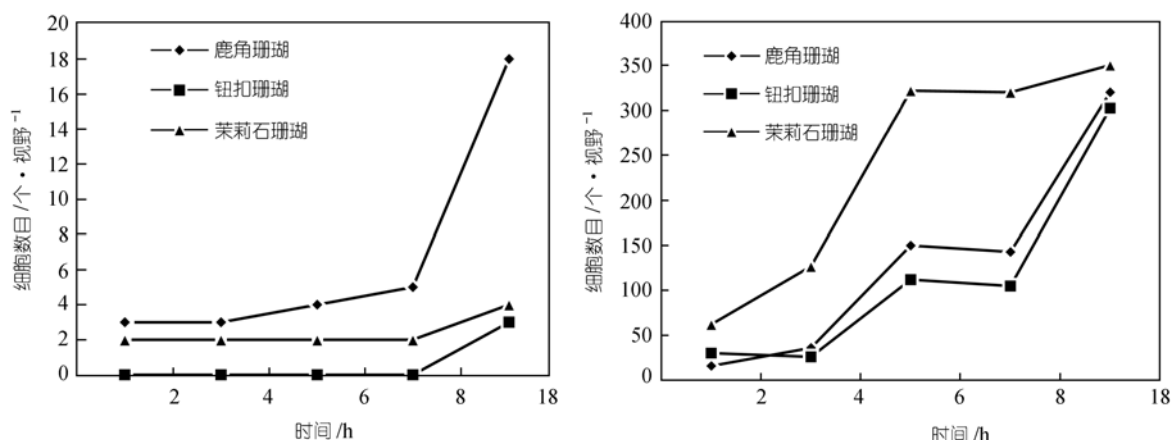


图 3 温度对珊瑚白化的影响

(a) 25 处理; (b) 32 处理

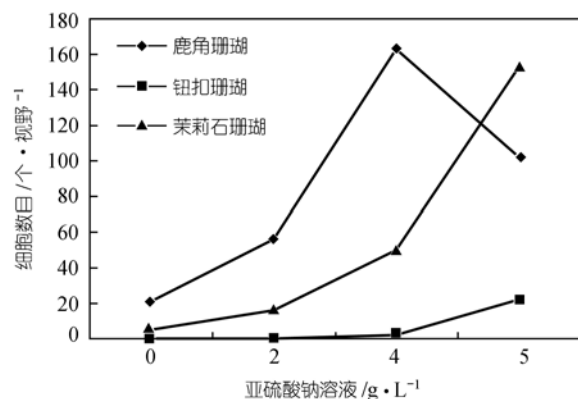


图4 不同溶氧溶液对3种珊瑚白化的影响

在近岸水域,富营养化、沉积物以及较高的温度都能使水体中的溶氧降低,造成水体缺氧。正常水体中的溶氧为5 mg/L,低于2 mg/L则为缺氧。在佛罗里达海湾,由于富营养化的影响,水体缺氧发生的频率越来越高<sup>[40,41]</sup>。1997年,大面积珊瑚白化就是由于缺氧引起的。缺氧会使珊瑚更加脆弱,难以抵御敌害的入侵,珊瑚则会被迫释放共生藻降低危险的发生。在缺氧的情况下,珊瑚体内共生藻的光合作用与呼吸作用均会显著降低<sup>[42]</sup>,超氧化物歧化酶的活性减弱<sup>[43]</sup>,再氧合作用则会使细胞受到损伤<sup>[44]</sup>,因此,共生藻与宿主之间的平衡被破坏,必然引起珊瑚发生白化。

## 2.4 氨氮和硝氮对珊瑚白化的影响

随着沿海地区水产养殖的发展,海水的富营养化也越来越严重。从图5和6可以看出,只要0.001 mmol/L的氨态氮或硝态氮就能使3种珊瑚共生藻的释放明显增多。随着氨氮和硝态氮浓度的增大,鹿角珊瑚共生藻的释放有增加的趋势,但另外2种珊瑚共生藻的释放反而减少了,这进一步说明不同宿主对共生藻的释放有一定的影响<sup>[31]</sup>。从图中还可以看出,0.001 mmol/L的氨态氮或硝态氮就已经使钮扣和茉莉石2种珊瑚的白化达到了最大,当无机氮浓度超过一定值时,共生藻的释放反而减少了。这说明共生藻的正常生长对氮的需求是有一定限度的<sup>[28,29]</sup>。在富营养化条件下,宿主无法调控共生体的变化,从而导致宿主与共生藻之间的平衡被打破<sup>[45]</sup>。而且,宿主与共生体之间的调控过程非常复杂,因此,营养成分的增加并不一定会导致共生藻释放增加<sup>[46,47]</sup>。

共生藻利用无机氮进行光合作用, Muscatine等人<sup>[28]</sup>研究认为,共生藻可以利用无机氮合成蛋白质,随着共生藻数量的增加,蛋白的合成量也会增加,但

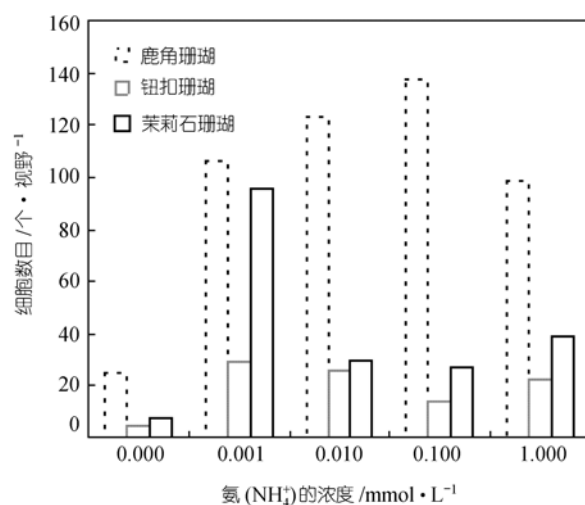


图5 氨态氮对3种珊瑚白化的影响

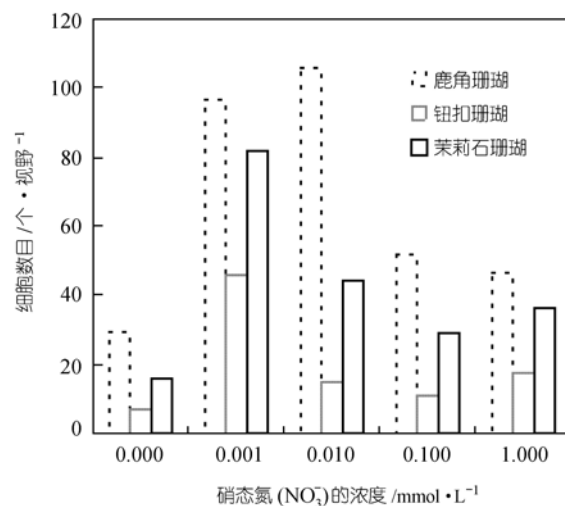


图6 硝态氮对3种珊瑚白化的影响

共生藻对无机氮的利用是有一定限度的。Szmant等人<sup>[29]</sup>也认为,有些种类的造礁珊瑚分解氨基酸的效率比较低,因此,其体内的共生藻对无机氮的利用效率也同样较低。有关无机氮对珊瑚白化的影响,目前的研究非常少。只有Fagoonee等人<sup>[26]</sup>报道,随着季节的变换,共生藻的释放与硝酸盐的浓度成正相关,这与本研究的结果基本一致。总之,由于共生藻利用无机氮的量是有限的,所以,过量的氮必然会导致珊瑚发生白化。

## 3 结论

过去的20多年中,珊瑚白化在世界范围内频繁发生,其发生的原因也备受学者们的关注。缺氧是否

能引起珊瑚白化, 至今未见报道, 氮氮和硝氮对珊瑚的影响也很少有人研究. 本文研究了缺氧、氮氮和硝氮对鹿角、钮扣、茉莉石 3 种珊瑚白化的影响, 结果表明, 缺氧、氮氮和硝氮均能使 3 种珊瑚发生不同程度的白化.

致谢 本工作是在中国科学院南海海洋研究所热带生物实验站完成的, 对实验站工作人员的支持和帮助表示衷心感谢. 本工作为国家自然科学基金资助项目(批准号: 30170499 和 30250003).

### 参 考 文 献

- 1 Reimer A A. Observation on the relationship between several species of tropical zoanthids (zoanthidea, coelenterate) and their zooxanthellae. *J Exp Mar Biol Ecol*, 1971, 7: 207~214
- 2 Rowan R, Knowlton N, Baker A, et al. Landscape ecology of algal symbionts creates variation in episodes of coral bleaching. *Nature*, 1997, 388(6639): 265~269 [DOI]
- 3 Banin E, Israely T, Fine M, et al. Role of endosymbiotic zooxanthellae and coral mucus in the adhesion of the coral-bleaching pathogen *Vibrio shiloi* to its host. *FEMS Microbiol Lett*, 2001, 199: 33~37 [DOI]
- 4 Yentsch C S, Yentsch C M, Cullen J J, et al. Sunlight and water transparency: Cornerstones in coral research. *J Exp Mar Biol Ecol*, 2002, 268: 171~183 [DOI]
- 5 Mitchellmore C L, Schwarz J A, Weis V M. Development of symbiosis-specific genes as biomarkers for the early detection of cnidarian-algal symbiosis breakdown. *Mar Environ Res*, 2002, 54: 345~349 [DOI]
- 6 Gleason D F, Wellington G M. Ultraviolet and coral bleaching. *Nature*, 1993, 365(28): 836~838 [DOI]
- 7 Warner M E, Fitt W K, Schmidt G W. Damage to photosystem in symbiotic dinoflagellates: A determinant of coral bleaching. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96: 8007~8012 [DOI]
- 8 Douglas A E. Coral bleaching-how and why? *Mar Poll Bull*, 2003, 46: 385~392 [DOI]
- 9 Grandcourt E M, Cesar H S J. The bio-economic impact of mass coral mortality on the coastal reef fisheries of the Seychelles. *Fisheries Res*, 2003, 60: 539~550 [DOI]
- 10 Downs C A, Fauth J E, Halas J C, et al. Oxidative stress and seasonal coral bleaching. *Free Radical Biol Med*, 2002, 4(99): 533~543 [DOI]
- 11 Spalding M D, Jarvis G E. The impact of the 1998 coral mortality on reef fish communities in the Seychelles. *Mar Poll Bull*, 2002, 46: 309~321 [DOI]
- 12 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 Poll Bull*, 2001, 42(1): 7~15 [DOI]
- 13 McClanahan T R. Bleaching damage and recovery potential of Maldivian coral reefs. *Mar Poll Bull*, 2000, 40(7): 587~597 [DOI]
- 14 Tomascik T, Sander F. Effects of eutrophication on reef building corals. . Structure of scleractinian coral communities on fringing reefs, Barbados, West Indies. *Mar Biol*, 1987, 94: 53~75
- 15 Sebens K P. Biodiversity of coral reefs: what are we losing and why? *American Zoologist*, 1994, 34(1): 115~133
- 16 Spencer T, Teleki K A, Bradshaw C, et al. Coral bleaching in the Southern Seychelles during the 1997-1998 Indian ocean warm event. *Mar Poll Bull*, 2000, 40(7): 569~586 [DOI]
- 17 Perez S F, Cook C B, Brooks W R. The role of symbiotic dinoflagellates in the temperature-induced bleaching response of the subtropical sea anemone *Aiptasia pallida*. *J Exp Mar Biol Ecol*, 2001, 256: 1~14 [DOI]
- 18 Buck B H, Rosenthal H, Saint-Paul U. Effect of increased irradiance and thermal stress on the symbiosis of *Symbiodinium microadriaticum* and *Tridacna gigas*. *Aquat Living Resour*, 2002, 15: 107~117 [DOI]
- 19 Iglesias-Prieto R, Matta J L, Robins W A, et al. Photosynthetic response to elevated temperature in the symbiotic dinoflagellate *Symbiodinium microadriaticum* in culture. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1992, 89: 10302~10305
- 20 Holden H, Ledrew E. Spectral discrimination of healthy and non-healthy corals based on cluster analysis, principal components analysis, and derivative spectroscopy. *Remote Sens, Environ*, 1998, 65: 217~224
- 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 Banaszak A T, Trench R K. Effects of ultraviolet (UV) radiation on marine microalgal-invertebrate symbioses. . Response of the algal symbionts in culture and *in hospite*. *J Exp Mar Biol Ecol*, 1995, 194: 213~232 [DOI]
- 23 McCloskey L R, Cove T G, Verde E A. Symbiont expulsion from the anemone *Anthopleura elegantissima* (Brandt) (Cnidaria; Anthozoa). *J Exp Mar Biol Ecol*, 1996, 195: 173~186 [DOI]
- 24 Harland A D, Nganro N R. Copper uptake by the sea anemone *Anemonia viridis* and the role of zooxanthellae in metal regulation. *Mar Biol*, 1990, 104: 297~301
- 25 Cervino J M, Hayes R L, Honovich M, et al. Changes in zooxanthellae density, morphology, and mitotic index in hermatypic corals and anemones exposed to cyanide. *Mar Poll Bull*, 2003, 46: 573~586 [DOI]
- 26 Fagoonee I, Wilson H B, Hassell M P, et al. The dynamics of zooxanthellae populations: A long-term study in the field. *Science*, 283: 843~845
- 27 Warner M E, Chilcoat G C, McFarland F K, et al. Seasonal fluctuations in the photosynthetic capacity of photosystem in symbiotic dinoflagellates in the Caribbean reef-building coral *Montastraea*. *Mar Biol*, 2002, 141: 31~38 [DOI]
- 28 Muscatine B L, Falkowski P G, Dubinsky Z, et al. The effect of external nutrient resources on the population dynamics of zooxanthellae in reef coral. *Proc R Soc Lond B*, 1989, 236: 311~324
- 29 Szmant A M, Ferrer L M, FitzGerald L M. Nitrogen excretion and O: N ratios in reef corals: Evidence for conservation of nitrogen. *Mar Biol*, 1990, 140: 191~127
- 30 集美水产学校, 主编. 海水化学. 北京: 中国农业出版社, 1993. 106
- 31 Bhagooli R, Hidaka M. Comparison of stress susceptibility of in

- hospite and isolated zooxanthellae among five coral species. J Exp Mar Biol Ecol, 2003, 291: 181~197
- 32 Blank R J, Trench R K. Speciation and symbiotic dinoflagellates. Science, 1985, 229: 656~658
- 33 Shimada A, Yano N, Kanai S, et al. Molecular phylogenetic relationship between two symbiotic photo-oxygenic prokaryotes, *Prochloron* sp and *Synechocystis trididemni*. Phycologia, 2003, 42(2): 193~197
- 34 LaJeunesse T C. Diversity and community structure of symbiotic dinoflagellates from Caribbean coral reefs. Mar Biol, 2002, 141: 387~400[DOI]
- 35 Verde E A, McCloskey L R. Photosynthesis and respiration of two species of algal symbionts in the Anemone *Anthopleura elegantissima* (Brandt) (Cnidaria; Anthozoa). J Exp Mar Biol Ecol, 1996, 195: 187~202[DOI]
- 36 Santos S R, Taylor D J, Kinzie R A, et al. Molecular phylogeny of symbiotic dinoflagellates inferred from partial chloroplast large subunit (23S)-rDNA sequences. Mol Phylogenet Evol, 2002, 23: 97~111[DOI]
- 37 Verde E A, McCloskey L R. A comparative analysis of the photo-biology of zooxanthellae and zoochlorellae symbiotic with the temperate clonal anemone *Anthopleura elegantissima* (Brandt). Mar Biol, 2002, 141: 225~239 [DOI]
- 38 Rowan R, Knowlton N. Intraspecific diversity and ecological zonation in coral-algal symbiosis. Proc Natl Acad Sci USA, 1995, 92: 2850~2853
- 39 Lesser M P, Shick J M. Effects of irradiance and ultraviolet radiation on photoadaptation in the zooxanthellae of *Aiptasia pallida*: Primary production, photoinhibition, and enzymic defenses against oxygen toxicity. Mar Biol, 1989, 102: 243~255
- 40 Avanzo C D, Musante S. What's killing the coral reefs and seagrasses. Teaching Issues Exp Ecol, 2004, 1: 1~7
- 41 Lipp E K, Jarrell J L, Griffin D W, et al. Preliminary evidence for human fecal contamination in corals of the Florida Keys, USA. Mar Poll Bull, 2002, 44: 666~670[DOI]
- 42 Gardella D J, Edmunds P J. The oxygen microenvironment adjacent to the tissue of the scleractinian *Dichocoenia stokesii* and its effects on symbiont metabolism. Mar Biol, 1999, 135: 289~295 [DOI]
- 43 Richier S, Merle P L, Furla P, et al. Characterization of superoxide dismutases in anoxia- and hypoxia-tolerant symbiotic cnidarians. Biochimica Biophysica Acta, 2003, 1621: 84~91
- 44 Halliwell B, Cutleridge J M C. Free radicals in biology and medicine. Oxford Sci Pub, Oxford, 1999. 936.
- 45 Dubinsky Z, Stambler N, Ben-Zion M, et al. The effect of external nutrient resources on the optical properties and photosynthetic efficiency of *Stylophora pistillata*. Proc R Soc London, Ser B, 1990, 239: 231~246
- 46 Stambler N. Effects of light intensity and ammonium enrichment on the hermatypic coral *Stylophora pistillata* and its zooxanthellae. Symbiosis, 1998, 24: 127~146
- 47 Stambler N, Cox E F, Vaga R. Effect of ammonium enrichment on respiration, zooxanthella densities and pigment concentrations in two species of Hawaiian corals. Pac Sci, 1994, 48: 284~290

(2004-05-08 收稿, 2004-07-27 收修改稿)