

珊瑚礁生态系

山 里 清

(琉球大学理工学部)

译者按：我国是海域辽阔的国家，也是珊瑚礁岛众多的国家。在海南岛南岸和台湾南端以南包括东、西、中、南沙群岛在内的南海水域，澎湖列岛和钓鱼岛等东海南部水域，以及台湾东岸的太平洋西部水域等广大热带海区，各种类型的珊瑚礁岛星罗棋布，在那里瑰丽夺目的造礁珊瑚和珊瑚礁所特有的动植物，繁茂生长，它们在一起构成了庞杂的珊瑚礁生态系。为了合理开发建设珊瑚岛礁，珊瑚礁生态系的调查研究工作是很重要的，现译出山里清所著《珊瑚礁生态系》一文，供有关方面的工作者参考。

珊瑚礁，自从Darwin (1842年)首次把它作为科学考察对象以来，已为许多生物学家所注意。从地质学的观点来说，珊瑚礁是现今由生物形成地层的最活跃的場所；从生物学的观点来说，是由生物群体本身形成的底质所支持的特殊的生态系。

本文所讨论的，就是作为生态系的珊瑚礁。由于篇幅所限，仅着重讨论其中的几个问题。这里不能包括的内容，请参阅下列作者的著作：Stoddart (1969年)、Vaughan和Wells (1943年)、Wells (1954年、1957年)、Wiens (1962年)、Yonge (1963年)。

本文所讨论的几个问题，引用的早期文献已压缩到最低限度。对此，同样也请参考上述著作。本文所使用的有关珊瑚礁的日文术语，主要是根据田山 (1952年)的著作。

一、造礁珊瑚的地理分布

代表珊瑚礁生物群落特征的珊瑚，从分类学角度来说，主要是属石珊瑚目 (Scleractinia)。它可区分为：有虫黄藻 (Zooxanthella)，能进行钙化生长速度快的造礁珊瑚 (hermatypic corals)；和没有虫黄藻，生长速度慢的非造礁珊瑚 (ahermatypic corals)。除了石珊瑚目外，还有多孔螅 (Millepora、水螅虫纲)、苍珊瑚 (Heliopora)、笙珊瑚 (Tubipora) (都是八放珊瑚亚纲) 等造礁珊瑚。

造礁珊瑚是珊瑚礁生物群落的主要成分，在珊瑚礁形成中起主要作用。因此，这里首先叙述造礁珊瑚的地理分布。

造礁珊瑚的地理分布，由于不同地区的调查和研究水平参差不齐，在分类学上也有些问题，因此，没能搞得十分清楚。尽管如此，许多生物地理学的特征，在属一级水平上，已有阐明 (Pichon, 1971年; Rosen, 1971年b; Stehli和Wells, 1971年; Wells, 1954年、1957年)。根据这些报告，造礁珊瑚的生物地理学特征可以概括如下：

(1) 造礁珊瑚的属数，在印度—太平洋区，从红海到马绍尔群岛最多 (多于50个属)；在大西洋

区，从中美到西印度群岛最多 (多于20个属)。这两个区，分别为各大洋的分布中心。

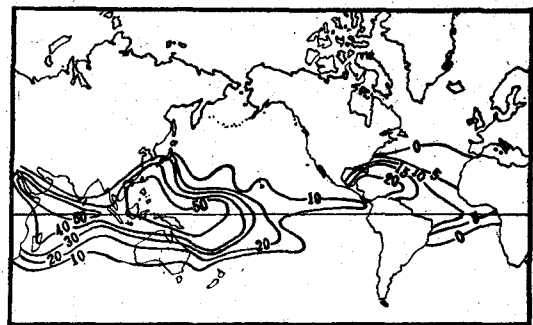


图1 造礁珊瑚的多样性地理变化 (据 Stehli和Wells, 1971年) (以属和亚属的等数线表示多样性的地理变化。)

(2) 属数从这些分布中心向外围递减，这是单纯的单方向性递减，不伴有属结构的变化。

(3) 印度—太平洋区和大西洋区，在珊瑚区系上有许多不同：属数和种类都是印度—太平洋区多 (80个属、700种以上)，大西洋区少 (26个属、35种)。为数不少的属，仅分布在太平洋区，而不分布

在大西洋区(但在第三纪有过分布)。但是,两大洋区都有许多共同属,珊瑚区系在本质上是一样的(Wells, 1957年)。

(4) 印度-太平洋区的分布中心,是单一的,还是这两洋各有中心,尚缺乏足够的判断资料(Rosen, 1971年b)。但是,在珊瑚区系上,印度洋和太平洋之间,没有象印度-太平洋区和大西洋区之间的差异。

(5) 从各分布中心到外围,属数的递减、属平均地质年龄的增加和水温的下降等,都有明显的相关关系(Stehli和Wells, 1971年)。

(6) (属平均地质年龄所表示的进化速度,印度-太平洋区比大西洋区快一倍。看来它与两大洋区的适宜珊瑚栖息地的面积之差有关(Stehli和Wells, 1971年)。

(7) 决定造礁珊瑚地理分部最重要的环境条件是温度。在各种温度因子之中,保证生殖的最低温度,尤其重要(Rosen, 1971年b)。

二、造礁珊瑚的生态分布

(一) 礁平台的分带结构

对珊瑚礁生态学的研究大都是探讨珊瑚的分布和环境因子的关系的。这些研究结果表明珊瑚生态分布的普遍特征,是从礁平台(reef flat)到礁斜坡(reef slope)形成分带结构(Zonation) (Stoddart, 1969年; Wells, 1945年, 1957年)。Wells (1957年)着重总结了环礁(atoll)分带结构的研究成果,示出

模式图(图2、)。

礁平台的分带结构,是与各种环境因子的变化梯度联系起来加以说明的。其中,最重要的因子是波浪的作用(Storr, 1964年)。波浪的力量是从礁缘(reef margin)向礁平台内侧逐渐衰减的,它决定底质的组成、水温的日变化(Mayor, 1918年; Wells, 1951年)、露出(emersion)时间、盐度变化(Hiatt, 1957年)等各种条件。而波浪的方向和强度则受制于风的影响。在贸易风带,礁平台的地形在向风面(windward)和背风面(leeward)各不相同。迎风面的向海礁(windward seaward reef),则在礁缘处形成石灰藻脊(algal ridge),在礁斜坡上部[礁锋面、reef front (Wiens, 1962年)]构成阶地(10-fathom terrace)。礁锋面和礁缘,变为稜沟系(spur-groove system),在石灰藻脊后方,形成与礁缘相平行的藻脊内沟(backridge trough)。这些地形在泻湖礁(lagoonward reef)和背风面的向海礁(leeward seaward reef)都不发达。一般地说,它们发达的程度与风向的恒定性和礁平台的高度等有关而又有差异。

这些地形的差异,同风浪及其有关的各种条件一起,决定着珊瑚分布的群体数,种数和种的结构等。在迎风面的向海礁,从石灰藻脊到礁缘,以珊瑚藻(Porolithon)为主的石灰藻优势,珊瑚仅有少数能耐激浪的种类,但在石灰藻脊后方的斜坡到藻脊内沟一带,群体数和种类均增多。相反地,背风面的泻湖礁

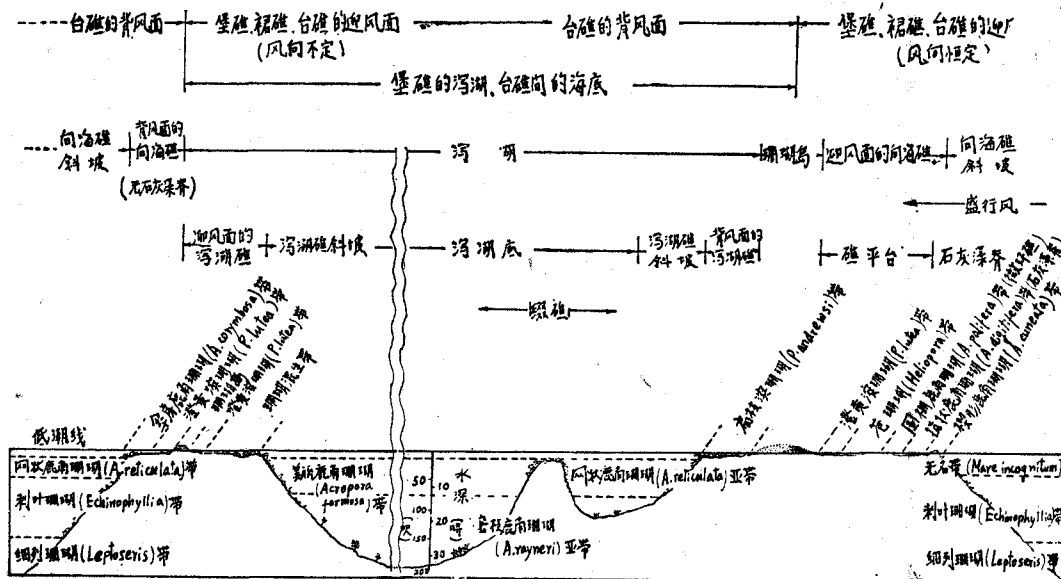


图2 环礁的断面模式图(Wells, 1957年) 最上方表示与其他类型的珊瑚礁所相当的部分(竖:横=6:1)。

和向海礁，在礁缘上珊瑚区系最丰富，礁平台的分带结构，也与迎风面的礁平台有所不同（图2）。此外，大西洋在礁平台方面，一般较太平洋的低，没有石灰藻脊，珊瑚的分布结构与太平洋的也不同（Goreau, 1959年; Storr, 1964年）。

（二）礁斜坡的分布结构

礁斜坡的珊瑚分布，没有礁平台的清楚。Wells (1954年)报导，比基尼环礁的珊瑚种数和属数，随着深度的增加而急剧减少，向海礁斜坡可分为如下三带：刺叶珊瑚带(*Echinophyllia* zone 18—90米)，薄层珊瑚带(*Leptoseris* zone 90—145米)和石螺珊瑚—枝叶珊瑚带(*Sclerhelia-Dendrophyllia* zone 145米以下)（图2）。迎风面的向海礁礁锋面，由于调查难以进行，情况不十分清楚，但背风面的泻湖礁及向海礁，群体数和种数在礁斜坡上和礁锋面最丰富（Wells, 1957年; Davies等1971年）。红海与比基尼的条件不同，迎风面的向海礁在深度30米附近，群体数、种数和复盖度最大，40米以下急剧减少（Loya和Slobodkin, 1971年）。

Wells(1954年)认为决定珊瑚深度分布的因子之中，光线和海水运动最为重要，其中，光线决定种数和分布下限；海水运动决定种的结构。Rosen(1971年b)也支持他的论点。就我国琉球群岛来说，造礁珊瑚的分布下限和各带的相对位置，都高于比基尼，可以认为这是与高纬度随着深度的增加，水温的变化梯度大和水面年辐射热量小有关的（山里、1971年）。

透光性及海水的运动，与珊瑚礁的地形和底质有关，但有局部性差异。可能认为这种差异是在珊瑚的深度分布上会反映出来的，Barnes等(1971年)对Aldabra环礁（马达加斯加岛西北）的调查结果证实了这一典型的关系。他们在该环礁的周围设置14条断面，查明了各断面底栖生物的分带结构（图3）。图中断面10—11设置于东西（背风面）海岸。下面是各带的优势生物群和深度：①蜂巢型、分枝型、柱型珊瑚（平均干潮面—6米）；②海鸡冠类（6—14米）；③块状珊瑚类（14—28米）；④被覆型珊瑚（28—38米）；⑤托座型珊瑚类（38—42米）；枝叶珊瑚（42—44米）。

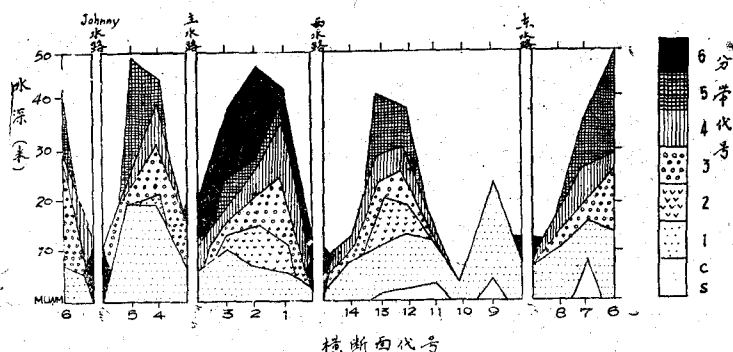


图3 Aldabra环礁礁锋面分带结构的横断面变化（Barnes等1971年）（断面14, 1, 2, 3—9, 10, 11, 12, 13分别设置于东北西南岸。Johnny、主、东和西水路是指从泻湖通到外海的水路。C、S为多脉草（*Cymodocea*）和马尾藻（*Sargassum*），都有代表潮间带群落。1—6带参照本文。）

由图3看出该环礁的底栖生物分带结构，从迎风面到背风面，有明显的变化，即侧向变化（lateral variation）。其变化的原因，除了通常的风浪外，还举出这些地方特有的飓风（其风向大致与盛行风向相同）的影响。图3，还显示出有四条联结泻湖到外海的东、西、主和Johnny水路严重扰乱了分带结构。在各水路的两侧，所有带相对上升而与表层珊瑚相混合。这种分带结构紊乱的主要原因是水流，而水流的物理作用，混浊度的增大和透明度的下降等，使

珊瑚生存带限制到近水面处，只有能抵抗悬浊颗粒和水流的生物才能够生存下去（Barnes等、1971年）。

（三）珊瑚群落的垂直结构

在Aldabra环礁所看到的分带结构的侧向变化，有着明显的方向性和规律性，这是容易理解的。但是，许多珊瑚礁，尤其是在岛屿和大陆边缘地形复杂的海岸上所发育的裙礁和堡礁，则复杂多变，就不那么容易理解了。对于在地理上相距遥远的珊瑚礁来

说,即使占据同样的小生境的珊瑚种类也有差异,这就更加难以进行比较了。Barnes等(1974年)为了克服这种困难,提倡采用植物群落的分析方法来一般地理解珊瑚礁的生物群落。他们认为有可能把 Aldabra环礁的各带置于群落组(alliance)的位置,并把这些划分成群丛(association)和其他群落单位。对珊瑚礁的分析,还有其他研究者也试图引用植物生态学的方法(Scheer, 1967年; Rosen, 1971年 a)。Rosen认为,为了适应植物群落的研究方法,必需要有确切的概念,因而,他规定了几个群落单位、分层结构(Stratification)和珊瑚的生长型等的概念。而后,他又用这些概念和群落内的所有珊瑚,按种的及生长型的复盖度(coverclass)和按种的生长型的相对丰富度(relative abundance),进行群落的叙

述。

据此, Mahé 岛(印度洋塞舌尔群岛)的珊瑚群落,概括为以杯形珊瑚(*Pocillopora*)、鹿角珊瑚(*Acropora*)和滨珊瑚(*Porites*)所代表的三个类型的群落(图4)。杯形珊瑚群落在风浪中的露出度(exposure)最高处,即仅限于在迎风面礁缘上发达,而滨珊瑚群落则在露出度最低处发达。因此,这些珊瑚,只要条件满足,不管珊瑚礁的地形划分如何,都能够各种地方分布。就珊瑚的群落结构来说,这就使得礁锋面下部和礁平台内侧具有同等的价值,这种关系在比基尼的礁斜坡刺叶珊瑚带和帛琉岛内湾的表层这两处之间也可以看到(堀越, 1971年a)。这意味着Rosen的群落结构,不限于Mahé岛,而是很广泛的。

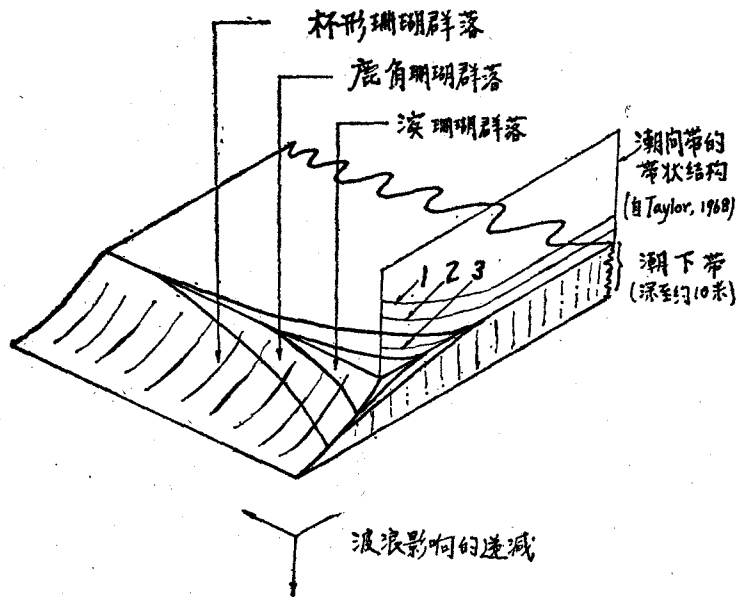


图4. Mahé岛珊瑚群落与对风浪露出度的关系 (Rosen, 1971年a)

(本图表示 Taylor, J. D. (1968年)的潮间带分带结构向下延伸的情况, 1: 短滨螺和兰藻的上限, 2: 藤壶的上限, 3: 珊瑚和马尾藻的上限。)

Rosen的这一分析方法,有可能使珊瑚群落与珊瑚礁的地形区分开来描述。这对于纠正已往的珊瑚礁研究中,在地形和珊瑚群落的关系上易于陷入因果论描述的弱点,有着重要的意义。该方法更能普遍地了解这样的珊瑚群落,如我国九州以北珊瑚礁不发达的海岸上生长的珊瑚群落,或者在热带海区,与珊瑚礁的形成无关而发达的特殊珊瑚礁群落(Goreau和Yonge, 1968年; Pichon, 1971年; Thomassin, 1971年),开辟了道路。

三、珊瑚礁的生物群落

(一) 珊瑚礁生物群落的划分

Stephenson和Stephenson(1949年)将温带岩礁性海岸的分带结构引用到珊瑚礁上,把造礁珊瑚生长带的上部,归属于潮下带上区(sublittoral fringe)。能否把潮下带上区作为一个独立的分带结构现暂不讨论,实际上,以后的研究者都一致地把珊瑚分布的上限看作潮间带及潮下带上区,或与此相应

的带上 (Morton 和 Challis, 1969 年; Taylor, J. D. 1968 年)。由于珊瑚礁具有包括陆地环境在内的广泛的生活空间, 因此, 只有把珊瑚群落的分带结构看成是潮间带分带结构的延伸, 才能把整个珊瑚礁进行统一的理解 (图 4)。Morton 和 Challis (1969 年) 和 Taylor, J. D. (1968 年) 基于这一观点, 描述了裙礁生物群落的结构。根据 Taylor, J. D. (1968 年) 的资料, Mahé 岛珊瑚礁可分为如下生物群落:

1. 潮上带沙滩: 沙滩植物、椰子蟹、凹足陆寄居蟹、角眼沙蟹的群落
2. 红树林沼泽和边缘区: 红树林、蟹类、腹足类的群落
3. 潮间带岩礁
 - 潮间带上区: 短滨螺—兰藻群落
 - 潮间带: 藤壶类、蜒螺类、星状帽贝的群落
4. 沙滩: 角眼沙蟹—楔形斧蛤群落
5. 老红树林沼泽边缘区: 凸加夫蛤—招潮蟹群落
6. 海草带: 海韭菜—长格厚大蛤—黑海参群落
7. 沙砾底混合带: 各种腹足类、双壳类群落
8. 石灰藻脊: 石灰藻、腹足类群落

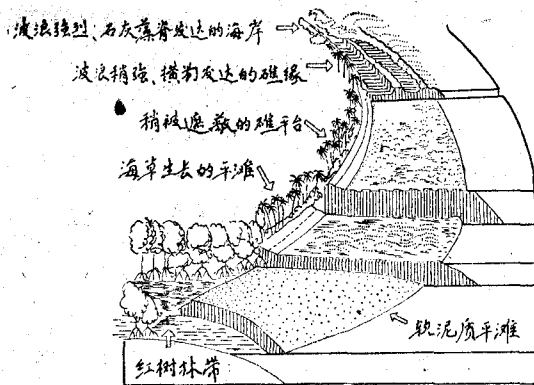


图 5 所罗门群岛各种海岸连续性演变关系的模式图 (Morton 和 Challis, 1969 年)

(从上到下: 露出度最高暴露于强烈风浪的海岸; 沟状礁池发达的礁平台; 珊瑚岩块多而广阔的礁平台; 海草群落发达的平坦沙滩; 遮蔽度最高而半咸水性质的平坦泥滩。)

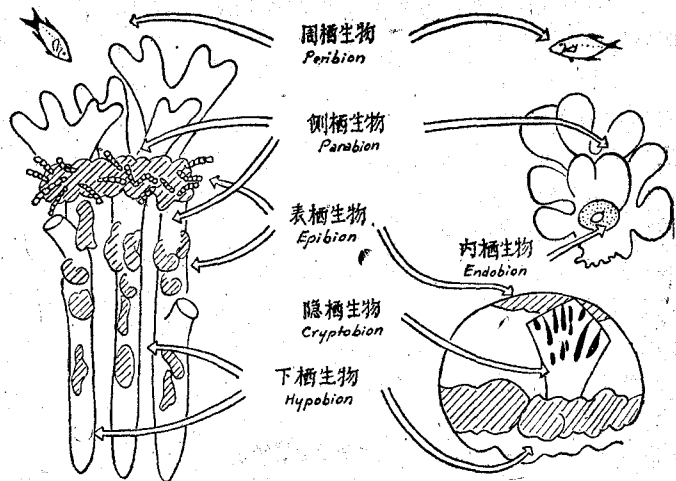


图 6 珊瑚礁海岸的生物区系空间分布的模式图和各种生物群的新名称 (Morton 和 Challis, 1969 年)

9. 礁缘和礁锋面: 鹿角珊瑚群落、滨珊瑚群落在上述群落中, 1. 在潮上带, 2. — 5. 在潮间上区到潮间带, 6. — 9. 在潮下带上区发达。在这些群落中, 6. — 8. 虽有珊瑚, 但种类和群体数都少。只有 9. 的礁缘和礁锋面, 才能形成珊瑚占优势的珊瑚群落。

在 Mahé 岛, 礁平台的大部分是以 6—8 珊瑚不占优势的其他群落所占据的。然而, 在礁平台或它的后方海岸, 到底哪些种的群落发达, 是要根据与地形、底质和潮位等有关的各种条件来定的。就海岸地形和底质等环境条件来说, 海岸型—生物群落种类关系, 由于受风浪作用的影响大, 可以作为风浪作用即露出度或遮蔽度的函数加以处理。图 5 为表示这一关系的模式。

(二) 分层结构

珊瑚群落除了分带结构外, 还能够看出分层结构, 这由于珊瑚礁在生活空间中具有复杂的垂直结构, 如同鹿角珊瑚、滨珊瑚和角孔珊瑚 (*Goniopora*) 等树枝型珊瑚丛生的地方, 珊瑚的分枝和分枝之间, 形成近一米高的空间。在这里珊瑚仅在分枝末端生活, 其余珊瑚死亡的部分, 有许多种生物从上到下地分层附着。Morton 和 Challis (1969 年) 把角孔珊瑚的珊瑚丛, 自上而下可分为六层: 1. 死亡的石灰藻或绿藻; 2. 珊瑚活体部和贝类; 3. 死亡的石灰藻和小蛇螺类; 4. 具柄钙壳藻; 5. 已死的石叶藻或石灰藻; 6. 喜栖暗处的动物群 (复海鞘类、苔藓虫类、水螅虫类、多毛类、甲壳类、腹足类和蛇尾类等)。这种分层结构在潮下带上区到潮间带都有出现,

不仅在珊瑚分枝之间，还在块状珊瑚和微（micro）环礁的侧面和下面也可以形成（图6）。

许多避光动物栖息在珊瑚和岩块下面和岩礁的洞穴中。Morton 和 Challis 把这种生物区系称为下栖生物（hypobion）。如图6所示，他们还提出几个新术语。这些生物群落表现出对于栖息在珊瑚礁的复杂空间和避开热带强光辐射及蒸发的多样化适应性。Peres 和 Picard（1969年）特别注意到低栖生物（cryptobion）丰富的情况，认为它是珊瑚群落的主要特征之一。

（三）珊瑚礁生物的多样性

一般认为，热带的生物区系比高纬度区丰富。Thoson（1957年）认为在热带尤其丰富的是底上动物（epifauna），而底内动物（infauna）没有纬度的差异。但是，后来Sanders（1969年）指出底内动物在热带也很丰富。据认为在热带海区，在珊瑚礁比其他任何栖息场所都更丰富（Hesse等，1951年），但是，对它的真实情况及其成因现在还不十分清楚。

Kohn对芋螺属（*Conus*）进行的一系列研究，为解释热带海区的多样性（diversity）作出了贡献（Kohn，1971年）。他注意热带各地珊瑚礁的潮间带平坦面（intertidal bench）较潮下带珊瑚礁坪（Subtidal reef platform）的地形单纯，他通过这两处芋螺区系的比较，试图证实它的多样性来自底质的多样性。象他所设想的一样，从这一结果得出了潮下带珊瑚礁坪和潮间带平坦面有下列不同：1）种数多，个体密度低；2）包含同域分布种（Sympatric species）的属多（即适应扩散度高）；3）个体大的贝类多等。然而，潮间带平坦面比潮下带珊瑚礁坪，处于更为严重的潮汐变化及波浪作用等不安定的条件下，因此，仅从上述事实是不能充分证明底质的复杂性即可带来区系的多样性这一假说的。还有，为了证实这一点，还必须搞清芋螺的分布是取决于对底质多样性而不是对其他环境的生态要求。但是，对此也未充分搞清楚。

Taylor, J. D.（1971年）对印度洋各地珊瑚礁软体动物区系作了比较，发现潮间带岩礁群落的种数比潮下带群落的种数少（表1）。他采用Sanders的见解——稳定性-时间假说（Stability-time hypothesis）对这种差异作了说明，即在潮间带，环境条件变动大而不稳定，其群落受物理条件支配的结果，种数少，个体密度高，相反地，在潮下带，环境稳定且处于适合的范围，所以能够形成种数多而个体密度低的群落。

表1 Mahé岛不同栖息地的前鳃类和双壳类软体动物种数的比较（Taylor, J. D., 1968年补充）（Taylor, J. D., 1971年）

| | 种数 | 前鳃类 | 双壳类 |
|----------|-----|-----|-----|
| 红树林带 | 9 | 5 | 4 |
| 沙滩 | 3 | 0 | 3 |
| 沙质泥底 | 33 | 19 | 14 |
| 海草带 | 75 | 49 | 26 |
| 纯沙底 | 62 | 41 | 21 |
| 潮下带沙质底 | 109 | 49 | 60 |
| 潮间带岩礁 | 39 | 34 | 5 |
| 死珊瑚块堆 | 50 | 43 | 7 |
| 石灰藻脊—岩块带 | 77 | 64 | 13 |
| 珊瑚带 | 51 | 27 | 24 |

Brander等（1971年）认为，为了进行这一比较，有必要来研究一下比较的依据。他们选择了在地形相似、各种条件（形状、大小和作为基质的珊瑚种类等）相等的石灰岩块，进行了底上动物和底内动物的比较。就整个结果来说，与Kohn和Taylor, J. D.的情况相同，此外，还弄清了多样性差异的出现情况是随动物群而异的（如多毛类大于甲壳类）。他们得出的结果表明：多样性的差异不是来自生活小区的数量上的差异，而是来自每个生活小区的多样性的差异。另外，即使是同一潮下带环境，在水路的侧壁和底部也有多样性的差异（即前者大），这是来自水流作用的差异（即稳定性的差异）。以上所述，Brander等认为，为了说明潮间带群落和潮下带群落多样性的差异，与Taylor, J. D.（1971年）一样，采用Sanders的稳定性-时间假说是恰当的。

在珊瑚礁群落中，有很多种腹足类把珊瑚作为隐蔽或摄食场所，还有很多种双壳类在珊瑚上附着或穿孔（Robertson, 1970年；Soliman, 1969年；Taylor, J. D. 1971年）。然而，珊瑚群落中的贝类区系与其他潮下带群落比较，如同表1所示，在种数上是少的。Brander等（1971年）对在同一栖息地的岩块和珊瑚上生活的多毛类、甲壳类和棘皮动物进行比较，得出的结论是甲壳类和棘皮动物在树枝型珊瑚上的比在岩块上的多；多毛类在每单位面积内的个体数及种类，则是岩块上的比珊瑚上的多（表2）。Gerlach（1961年）指出，这个令人感兴趣的结果是与活珊瑚上的微型动物区系（microfauna）贫乏和单纯有关。此外，Brander等还得出这样令人注意的结

表2 Aldabra环礁种类多样性的比较（生长在石灰岩和珊瑚上的动物在两种不同栖息地每单位公升的个体数、种数和每25个体种数的比较）（Brander等，1971年）

| 栖 息 地 | 多 毛 类 | | | 甲 壳 类 | | | 棘 皮 动 物 | |
|-----------------------------|-------|-----|----------|-------|-----|----------|---------|-----|
| | 个体数 | 种 数 | 每25个个体种数 | 个体数 | 种 数 | 每25个个体种数 | 个体数 | 种 数 |
| 岩 块 | 393 | 33 | 11.3 | 62 | 17 | 10.5 | 5 | 3 |
| 珊 瑚 | | | | | | | | |
| 杯形珊瑚 (<i>Pocillopora</i>) | 20 | 12 | 12 | 146 | 22 | 14.68 | 4 | 4 |
| 柱状珊瑚 (<i>Stylopora</i>) | 72 | 18 | 12.17 | 159 | 22 | 11.92 | 11 | 4 |
| 滨珊瑚 (<i>Porites</i>) | 18 | 6 | — | 11 | 7 | — | 4 | 2 |
| 多孔螭 (<i>Millepora</i>) | 25 | 11 | 11 | 32 | 7 | 5.91 | 4 | 3 |
| 鹿角珊瑚 (<i>Acropora A</i>) | 5 | 5 | — | 6 | 5 | — | 2 | 2 |
| 鹿角珊瑚 (<i>Acropora B</i>) | 3 | 3 | — | 271 | 11 | 5.01 | 2 | 1 |
| 细脑珊瑚 (<i>Leptoria</i>) | 24 | 12 | 12 | 18 | 10 | — | 0 | 0 |

果：花岗岩和沙岩，与珊瑚起源的石灰岩相比较，暂不谈底上生物，穿孔动物几乎没有，多样性也差。

Bakus (1966年, 1969年) 认为, 作为热带海区无脊椎动物多样性的生物性因素是鱼类的捕食和对鱼类的躲避的适应性是重要的。这与珊瑚礁栖息场所的复杂性和栖息场所的狭小有着密切的关系。

四、珊瑚礁的生物生产力

(一) 珊瑚的物质代谢和共生藻

在造珊瑚礁上, 已知的共生藻有两种类型, 即共生于细胞间的虫黄藻——沟环藻 (*Gymnodinium microadricum* (Freudenthal)) (Kawaguti (川口), 1944年; Kevin等, 1969年; Taylor, D.L. 1968年)和共生于骨骼内的静孢藻 (*Ostreobium reinekii* Bornet) (Jeffrey, 1968年)。珊瑚的摄食方式问题, 尽管在了解珊瑚礁的生物生产上极为重要, 但是包括这些共生藻在内是否被用来作珊瑚的营养源, 至今尚未完全搞清楚。

Yonge通过一系列的实验, 得出如下结论(请参阅Yonge, 1963年): 造珊瑚礁是把浮游动物作为饵料, 而不是把虫黄藻用来作营养源, 虫黄藻是向珊瑚提供氧气, 并起到除去珊瑚所排泄的二氧化碳和磷酸盐的作用。以后, Kawaguti (1953年) 确认虫黄藻是利用珊瑚所排出的氨。Yonge (1963年; 1969年) 基于这些研究结果, 认为虫黄藻的作用是提高珊瑚的呼吸和排泄的机能, 促进代谢, 从而强调把珊瑚看成是特殊的肉食动物。

但是, 近年来应用碳¹⁴标志法, 揭示了光合作用

产物从虫黄藻到珊瑚组织移动的过程 (Goreau 和 Goreau, 1960年; Muscatine 和 Cernichiarri, 1969年), Kawaguti (1964年) 通过电子显微镜的观察, 同样确认了这一事实。此外, Johannes等(1970年)根据珊瑚礁的浮游动物量和珊瑚的营养需求相比是非常之小的这一情况, 认为珊瑚能源的大部分是从虫黄藻取得的, 而把浮游动物只作为磷酸盐等必需盐类的供给来源。

以前, Odum和Odum(1955年)根据珊瑚礁的浮游生物量小和珊瑚体内的共生藻达到珊瑚本身细胞量的两倍这一事实, 把珊瑚看成是依赖于体内共生藻的自养生物 (autotroph)。但是, Yonge等还是认为即使虫黄藻的光合作用产物供给珊瑚, 其量也是微乎其微的, 仍然主张珊瑚是异养生物 (heterotroph)。

Yonge等认为珊瑚是不同于营养完全依赖于虫黄藻的异海鸡冠 (xenia), 它具有完整的捕食器官 (口、触手、隔膜丝、刺胞、纤毛和粘液细胞), 这些都是在结构上显示出珊瑚依赖于浮游动物的重要证据。Yonge等进一步补充近年来所得到的见解, 认为珊瑚除了浮游动物之外, 还把颗粒有机物和溶解有机物作为重要的营养源 (Goreau等, 1971年)。

对于虫黄藻作为珊瑚的营养源, 现仍有很多疑点, 但是, Kawaguti 和 Sakumoto (1948年) 和 Goreau通过一系列研究 (参考Goreau, 1961年a、b), 确认虫黄藻对骨骼的形成, 即对钙化有促进作用。虫黄藻对骨骼的形成并不是必不可少的, 但是, 它的光合作用可促进骨骼的形成, 使得造珊瑚礁的摄钙率比

非造珊瑚礁高达十倍左右 (Goreau, 1969年b)。虫黄藻的这一作用在造珊瑚礁的构成和维持上, 是必不可缺少的。它还和光线的因素一起, 成为决定珊瑚的分布、生长率和生长型等方面的重要因素 (Goreau, 1963年; Yonge, 1963年)。

珊瑚礁的形成和珊瑚的分布、生长率、生长型等, 决定珊瑚礁生态系的群落结构, 这里暂不谈虫黄藻对珊瑚礁生态系的生物生产, 只说明它在珊瑚群落结构中的重要作用。

虫黄藻对珊瑚骨骼的形成起促进作用的机制, 还不完全清楚。Goreau (1969年a) 认为虫黄藻通过光合作用, 除去二氧化碳, 促进碳酸钙结晶化的过程,

也有可能分泌某些促进物质。Simkiss (1964年) 认为除去被视为碳酸钙结晶毒的磷酸盐, 可能是虫黄藻所起的作用。Yamazato (山里) (1970年) 似乎得出了支持这一看法的结果。还有, Pearse和Muscatine (1971年) 认为虫黄藻的主要作用是通过光合作用, 向珊瑚供给骨骼基质和能源。上述看法都是通过实验证实的, 但每个作用都不应该以一方否定另一方。哪一种作用才是基本的, 还有待今后的研究。

(二) 生物生产力和营养结构

大洋中的环礁可以比喻成沙漠中的绿洲, 它的生物生产量比周围的外洋大得多 (表3)。

表3 不同海洋环境生产力的比较 (摘自Kohn和Heltrich, 1957年)

| | 总产量(克碳/米 ² /年) | 文 献 |
|----------------------------------|-----------------------------|--------------------------|
| 珊瑚礁 | | |
| Rongelon环礁 (马绍尔群岛) | 1,500 (1,800) ¹⁾ | Sargent和Austin (1954年) |
| Eniwetok环礁 (马绍尔群岛) | 3,500 (4,200) ¹⁾ | Odum和Odum (1955年) |
| North Kapaa Reef (夏威夷, 考爱岛) | 2,900 | Kohn和Heltrich (1957年) |
| Turtle grass bed (佛罗里达, Longkey) | 4,650 | Odum (1956年) |
| 外 洋 | | |
| Rongelon环礁近海 (马绍尔群岛) | 28 | Sargent和Austin (1954年) |
| 夏威夷近海 | 37 | Steemann Nielsen (1954年) |
| 夏威夷近海 ²⁾ | 21 | Doty和Ozuri (1956年) |
| 夏威夷近海 (内湾) ³⁾ | 123 | Doty和Ozuri (1956年) |

1) 由Kohn和Heltrich (1957年) 修正的数据; 2) 站1和站2的平均值; 3) 站3。

Odum和Odum (1955), 和其他许多研究者一样, 认为珊瑚礁生态系是生产力大, 周转率和效率高的自养系。对此, yonge (1963年、1969年) 主张, 暂不谈环礁泻湖和礁环内, 珊瑚生长在最好的迎风面向海礁斜坡上, 时常获得来自外洋的浮游动物, 因而不能说它是自养系。

迄今, 对珊瑚礁的浮游动物现存量, 调查的少, 结果也不一致。因此, 珊瑚礁是否为自养系这一问题, 尚没得出明确的答案。

Sargent和Austin (1954年) 及Odum和Odum (1955年) 报道珊瑚礁浮游动物的现存量非常小; Emery (1968年) 认为珊瑚礁周围水域中的浮游动物量很大, 但通过礁平台时, 被珊瑚和其他动物所捕食而少。Tranter和Jacob (1967年) 报道 Laccadives所记录的浮游动物现存量, 在夜间特别大 (泻湖内189毫克/米³; 泻湖外336毫克/米³), 尤以珊瑚发育良好的向海礁最高 (584毫克/米³), 他认为这一结

果支持了yonge的推测。

对于浮游植物, 我们的知识也是有限的。Gordon等 (1971年) 在Fanning环礁 (太平洋, 劳丁群岛) 的泻湖内, 记录了浮游植物比较高的现存量 (0.548微克叶绿素a/公升) 和生产量 (9.29毫克碳/米³/小时)。但是, 一般认为浮游植物作为珊瑚礁的初级生产者, 作用并不大 (Sargent和Austin, 1949年, Odum和Odum 1955年)。Odum和Odum (1955年) 对处在珊瑚礁浮游生物现存量小的情况下共生藻, 特别是对静孢藻初级生产者的作用, 给了高度的评价。

还有报告指出, 珊瑚礁存有大量的有机颗粒 (Johannes, 1967年, Marshall, 1968年)。Qasim和Sankaranarayanan (1970年) 报道, 在Laccadives环礁, 有机颗粒多达总生产量的20%, 其中, 以礁平台浓度最大 (1克碳/米³), 并向泻湖或向海方向递减。他们认为有机颗粒能够代替浮游植

物,来支撑浮游动物的营养源。Peres 和 Picard (1969年)认为有机颗粒在支撑珊瑚石灰岩中丰富的隐栖动物区系(cryptic fauna)上起到了作用,然而,它们并未能被鱼类所利用,以致白白地浪费了这一能量。

如上所述,Goreau等(1971年)认为同浮游生物一起,颗粒有机物和溶解有机物也作为珊瑚重要的营养源。据他们的资料,这些营养物质不仅是珊瑚的,也是整个底栖生物的重要营养源。颗粒有机物和溶解有机物的来源,可以追溯到包括珊瑚在内的许多底栖生物。不用说在泻湖内,就是向海礁,直接接触到底栖生物的边界层海水(boundary layer water Goreau等,1971年),也在进行半封闭性循环,从而保证底栖生物对这些营养物质的反复利用。因此,珊瑚礁包括向海礁斜坡,整个地成为半封闭性系统,把能量向外界的流失控制到最低限度,以致来自向海的能源(浮游生物)供给极少的情况下,也能够维持高的生产力(Goreau等,1971年)。

人们认为,珊瑚之所以能够繁殖到形成珊瑚礁,是由于它没有强大的捕食者,但是,有报告指出珊瑚礁鱼类的20%(生物量)是珊瑚的捕食者(Talbot,1965年)。也有人报道长棘海星(*Acanthaster planci*)是珊瑚的强大捕食者(山口,1971年),以致迫使不得不改变原来的看法。长棘海星有时具有几乎完全消灭很大面积珊瑚群落的威力,因此进行它的生态迁移(ecological succession)的调查研究是有重要意义的。

在珊瑚礁的生物经济学中,鱼类的作用虽然被认为是重要的,但从这一角度进行研究的例子却很少(Stoddart,1969年)。Talbot(1965年)报道在Tutia(东非)鱼类的总现存量中,草食性鱼类占9%,与此相反,摄食无脊椎动物的鱼类占49%。Bakus(1969年)认为珊瑚礁与温带,寒带的情况不同,作为初级消费者,鱼类的作用比无脊椎动物大。

如上所述,对珊瑚礁物质代谢中各组成成分之间的关系,只有零星的了解。在这方面,最概括的是Odum和Odum(1955年)对Eniwetok环礁的报告。他们从向海礁缘到泻湖礁,按分带测出生物量金字塔,得出以礁平台整个平均值来计算,生产者 $703\text{克}/\text{米}^2$ 、初级消费者 $32\text{克}/\text{米}^2$,次级消费者 $11\text{克}/\text{米}^2$ 的数据。由此推测出总生产量为 $74,000\text{磅}/\text{英亩}/\text{年}$,周转率为12.5,初级生产效率为6%。虽然在各营养阶段的组成成分的设置和生物量的推测方法上,

还有一些不确切的地方,但是,可以认为他们所得出的结果是能够概括出礁平台上的营养结构(trophic structure)的。

珊瑚礁生态系或上述一系列的生态系,是由非常复杂而多样的栖息场所和生物群落所构成的,所以难于了解整个珊瑚礁的营养结构,只有在珊瑚礁地区设置装备良好的临海研究所,充分使用潜水技术连续进行观察研究,才能够得到(Yonge,1969年)。

五、结语

本文着重探讨珊瑚礁生态系的结构和机能,首先讨论珊瑚群落和包括它在内的生物群落的空间结构。

文中首先概括地介绍了近年来有关珊瑚群落的宏观空间结构和地理分布的见解,其次叙述了在珊瑚礁中具有普遍代表群落结构特征的分带结构和垂直结构。对后者,尤其介绍了应用植物群落分析方法的新尝试及其成果。在珊瑚群落中所能看到的分带结构,是代表珊瑚礁群落整个结构的特征的,但是,这里由于篇幅所限,未能详细地叙述这一点和包括珊瑚在内的生物群落中的生物之间的相互关系。在生物群落结构方面,文中仅提出了分层结构和多样性,后者,近年来有了较迅速的发展,故用了较多的篇幅。

在珊瑚礁生态系的机能方面,文中提到了珊瑚和共生藻在营养结构中的相互关系、珊瑚礁的生物生产和珊瑚礁生态系的营养结构三个问题。这些距全面的了解都还有很大的差距,有待今后研究。珊瑚礁研究初期是为了阐明地质学问题—珊瑚礁问题,偏重于假设性推论,但是,自从四十年前进行大堡礁调查(Great Barrier Reef Expedition 1928—1929年)以来,开始了强调实验性、分析性的研究(Stoddart,1969年)。我国的帛琉热带生物研究所(设于1935年)取得了重要成果。然而,自从第二次世界大战后,失去珊瑚礁和实验所至今,我国的珊瑚礁研究几乎处于空白。在这期间,美国的科研人员主要在太平洋开展了广泛而活跃的调查研究。最近,以英国为中心的欧洲国家的科研人员,也在太平洋和印度洋开展活跃的研究活动(Stoddart和Yonge,1971年)。随着琉球群岛归还的实现,我国也将获得研究珊瑚礁的场所,对今后的发展寄予很大希望。

译自 日本《海洋生态学》(1973年) 37

—49页,海洋学讲座—9。

(李春生译 刘瑞玉、唐质灿校)