

## 珊瑚礁生态学的研究现状和展望\*

### STATUS AND PROSPECT FOR CORAL REEF ECOLOGY

王丽荣 赵焕庭

(中国科学院南海海洋研究所 广州 510301)

近 20 年, 珊瑚礁生态系统优美的水下景观及其在旅游和渔业方面带来的巨大经济效益不断地被认同, 但同时人类的活动却严重影响了它所维持的生态平衡, 这引起了人们, 尤其是科学家、政府部门的关注。

其实, 早在 19 世纪 Charles Darwin 时代的科学工作者就对珊瑚礁的生物学、地质学有所研究, 德国生物学家赫克尔对“生态学”的提出及其在海洋科学研究中的应用<sup>[1]</sup>, 为珊瑚礁生态学的发展提供了基础。接着, 生态系统的概念也被引入到珊瑚礁的研究中。但之后相当长的一段时期内, 对复杂的珊瑚礁生态系的大部分的理 解仍然处于初始状态, 珊瑚礁生态学的研究过于分散, 每个主题的科学 家认为自己的工作才是对复杂生态现象的最好解释, 因此他们的观点总是处于矛盾冲突中。所以虽有 不少文章问世, 却缺乏明确的定义和成熟的理论体系。但总的来讲, 澳大利亚和美国对珊瑚礁生态学的研究在世界上处于领先地位。近年来由于海岸带和海洋开发等人类活动对珊瑚礁生态系的压力越来越大, 使得需要对珊瑚礁生态系的研究发展到更高层次, 以解决目前存在的困难。因此作者对珊瑚礁生态学的概念、研究对象和内容等方面做了回顾, 将较分散的研究集中在一个相对成体系的框架中, 并提出其目前的研究重点和未来的发展方向, 希望能引起有关学科的工作者对这个研究领域有更多的关注,

为解决珊瑚礁生态中的问题和维护珊瑚礁生态系的健康、持续发展提供科学指导。

#### 1 珊瑚礁生态学的概念

山里清 1978 年指出早期对珊瑚礁生态的研究是集中在珊瑚的形态、生长方式、生长环境上, 因而认为珊瑚礁生态学是以珊瑚为主体, 研究其与环境因子之间的相互作用关系, 并进一步揭示珊瑚礁生物群落的结构和功能的科学。但由于其研究多限于小尺度(地方的、局部的尺度)范围内, 属于经典生态学中的个体生态学和群落生态学的范畴, 解决问题的能力有限, 因而需要从较大的尺度——生态系统上来提出新的概念。

珊瑚礁生态系是微小与巨大, 短暂与长久, 简单与复杂的混合体。对珊瑚礁生态学研究不断取得的进展使我们对其复杂的结构和功能有更深层次的理解, 而自控水下呼吸器(SCUBA)潜水装备的发展和广泛应用也使进一步的研究成为可能。因此, 将其扩充到整个生态系中去的定义就是: 珊瑚礁生态学是以珊瑚礁生物为中心, 把生物、礁体和环境作为一个有机整体, 研究系统的组成、结构和功能特点, 探讨系统内的物流、能流的过程和作用机制, 探索系统的经济和生态效益, 并与一系列区域性或全球性生态环境问题相结合的科 学。它不仅是珊瑚礁生态学家的工 作, 而且还 需要珊瑚礁生物学家、地理学家、地质学家和海洋学家的

共同研究, 因而也可以说是一门边缘性的交叉学科。

#### 2 珊瑚礁生态学的研究对象

从珊瑚礁生态学的研究现状来看, 可分为基础理论和应用两个方面。对于理论研究而言, 是指科学家们主要研究珊瑚礁生态系统中的各种生态现象, 生态过程及其所遵循的规律。具体包括珊瑚礁生物的群落组成, 生物之间的相互作用及其机制, 以及生物与非生物环境因子之间的相互作用, 物质流和能量流的途径及效率等问题。而从应用研究方面来讲, 则主要是根据现有的理论研究来解决出现在珊瑚礁环境生态系中的各种问题, 包括地方、区域和全球 3 级尺度上的生态问题, 如干扰或灾害对珊瑚礁生态系的影响或引起的系统质量下降, 被损害珊瑚礁生态系的生态恢复, 如何利用科学研究的结果来对其进行管理等。其实, 这两个方面的研究是紧密相连的, 前者是后者的理论基础和依据, 而后者是前者的最终目的。但目前的珊瑚礁生态的研究似乎更多地增加了应用的目的, 对基础的研究有所放松, 因

\* 国家自然科学基金资助项目 39970143 号。

第一作者: 王丽荣, 出生于 1972 年, 博士研究生, 研究方向为海洋生态学。电话: 020-84451335。

收稿日期: 2001-01-03;

修回日期: 2001-02-05



此要强调珊瑚礁生态学理论与应用两个方面的共同发展。

从研究对象的组织层次来看,珊瑚礁生态学又可分为珊瑚礁生物个体生态学、珊瑚礁生物群落生态学和珊瑚礁生态系统生态学3个方面,这将在下一节详细介绍。

从环境和栖息地的类型来看,珊瑚礁生态系可主要分为岸礁、堡礁和环礁3个系统,因而珊瑚礁生态学也相应地分为岸礁生态学、堡礁生态学和环礁生态学。它们各具特点,与人类的关系也各不相同,但目前的研究相当程度地集中在澳洲大堡礁上,而对其他的珊瑚礁投入则不够,积累的资料较少<sup>[8]</sup>,更缺乏系统性和深入性。尤其是对岸礁,因其紧连大陆,可保护海岸,也更易受到人类活动的影响,所以对其需要给予更多的关注和研究。

### 3 珊瑚礁生态学的研究内容

#### 3.1 珊瑚礁生物个体生态学

它是以生物个体为研究对象,探讨生物与环境之间的关系,特别是生物对环境的适应性。这里生物指珊瑚、藻(包括共生的虫黄藻)、浮游生物、软体动物、细菌以及鱼等各种造礁和栖礁生物,但研究最多的是珊瑚的分布与环境因子的关系,这些研究结果表明了珊瑚生态分布的普遍特征。

1825年,Quoy和Grai mand记录了珊瑚礁中造礁珊瑚的种类、覆盖率和生长率随深度增加而减少的现象<sup>[9]</sup>。Wells 1957年同意Gardiner 1930年的解释,即这是由于光强的减少而造成的对珊瑚的影响,当然,对于那些非造礁珊瑚而言,其在非常低的光强下也可生存。

由于造礁珊瑚分布的界限远窄于那些由致命的上、下界温度,5℃和36℃所确定的界限,因而大多数学者认为真正的生存界限取决于作用于取食或生殖的温度影响。一些研究已阐述了珊瑚在相当

短的时间内暴露于极温下可生存的能力,如Vaughan和Wells 1943年的研究表明某些种(包括鹿角杯形珊瑚*Pocilloporum damicornis*和辐射合叶珊瑚*Symphylia mdians*)在5℃可忍受几分钟,在15℃则有几个小时。

Stoddart 1971年发现沉积格局和珊瑚抵抗沉积物和埋藏的能力的相对差异在小的地方尺度上决定了种的分布和分带,其中丰富的黏液分泌和纤毛清扫运动可能是决定减小沉积危害能力的主要因素,同时羽扇的角度在提高移去沉积物的能力上也很重要<sup>[10]</sup>。

除了以上的非生物环境因素,其他生物通过竞争对个体造礁珊瑚的影响方面的研究也较多,如对珊瑚软组织的影响,对骨骼生长、形态和有性繁殖的影响。

#### 3.2 珊瑚礁生物群落生态学

它主要研究珊瑚礁生物群落的组成特点,它们之间及与环境之间的相互关系,群落的形成与发展等。

Stehli和Wells 1971年认为造礁珊瑚的多样性进化有两个中心,一是在印度-太平洋;另一个是在大西洋,而造礁珊瑚群落的全球水平分布格局是不论朝哪个方向离开多样性中心时,同样的属会以相同的次序减少。Ne Well在1971年也提出安全带假说(Refuge hypothesis)来解释造礁珊瑚群落的多样性格局。

珊瑚礁生物群落中造礁珊瑚对空间的占有与保护对维持群落生态平衡有重要意义。从自身角度来讲,珊瑚群体的最大尺寸、生长率、繁殖对占据生境范围有很大相关性,且不同种之间这种能力大小也不同。Connell 1973年指出造礁珊瑚获取空间的方式主要有:幼虫的定居,断裂部分的附着再生或出芽生殖<sup>[11]</sup>,并对造礁珊瑚种内(间)的直接或间接竞争做了区分。Sammarco等1985年,以及Porter和Tar

gett 1988年的工作证实了造礁珊瑚与藻或其他固着生物间的竞争作用,捕食者与猎物,寄主与寄生物间的关系。这进一步将珊瑚与珊瑚群落的其他生物组成连接起来。造礁珊瑚的竞争机制及其类别、时间、空间特征等方面的研究也很多。这些复杂的种内和种间关系,造就了珊瑚礁生物群落极高的生物多样性。

除了以上的生物因素外,水温、光强、基底条件和盐度等区域环境条件的差异对一定区域内造礁珊瑚群落的分布格局和物种多样性也有重要作用,许多学者往往将其与水动力因素联系起来。

#### 3.3 珊瑚礁生态系统生态学

珊瑚礁生态系统生态学的概念前已有述及,其实,正是其结构和功能的特殊性吸引了科学家们,而生态系统科学正是为生态学所服务的。这方面做的较多的是在珊瑚礁生态系内部之间及与外边环境的生态过程及演替上。生态过程将物理环境与生物的相互作用集合连接起来,一般包括生物生产,生物地化循环和生物多样性的进化和维持<sup>[8]</sup>。因而对象珊瑚礁生态系这样生产力、生态进化和多样性极高的复杂系统中,在更高的生物组织水平上的组分的功能分类被证明是一个很好的工具来阐明生态过程的作用。

从20世纪20年代开始,人们就对整个珊瑚礁和邻近生态系统的有机碳和营养物的流通进行研究。Wiebe等对氮、磷和硅等营养元素的生物地化循环及其与珊瑚礁生产量的关系方面做了许多工作。Odum 1981年和Lewis 1955年等对珊瑚礁生态系的营养关系、生产力和能量平衡做了研究,解释了虽然营养物以浮游生物和碎屑形式输出到邻近海水中,但同样有无机营养物进入礁系统中,以维持能量平衡和极高的生产力(是周围热带海水的50~100倍)。另外物质、能



量在个营养级间的高效流通(生产量与呼吸量之比约为1)也提供了丰富的珊瑚礁生物和高的多样性。

对于珊瑚礁生态系的演替研究也做了许多工作,提出各种演替模型<sup>[12]</sup>,这些模型有一定的预测性。Connell介绍了3种演替模型,即促进(Facility)模型,忍受(Intolerance)模型和抑制(Inhibitory)模型,它们是根据早期定居种与后来种之间的不同关系而建立的。而具有不同生命史策略的珊瑚礁生物,即机会种(Opportunistic species)和持久种(Persistent species),也在不同的演替阶段扮演不同的角色<sup>[13]</sup>,可以说,前者是珊瑚礁生态系基架的构建者,后者是珊瑚礁生态系有序的维持者。

从整个地质时间和地理范围上看,珊瑚礁生态系的演替是成功的,但人们开始怀疑其是否是一个稳定的生态系统。通常它被描述为与自然界保持微妙平衡的脆弱生态系统<sup>[4,15]</sup>,即一旦受干扰很难恢复;而Grassle在1973年提出了“时间嵌合体”(Temporal mosaic)理论<sup>[16]</sup>,即珊瑚礁生态系是受不同干扰而处于不同恢复阶段的许多部分组成的拼凑物,它是不稳定的,实质是不可预测的。Connell通过对大堡礁的长期研究,形成了他现在著名的“中等干扰假说”(Intermediate disturbance hypothesis)理论的基础,认为珊瑚礁生态系的极高的多样性是由中等水平的干扰维持的,该系统是处于一个与外界有交换的开放的非稳定平衡状态。

#### 4 我国珊瑚礁生态学的研究概况

我国对珊瑚礁生态学方面的研究开展较迟,马廷英1937年发表的“造礁石珊瑚的生长率及其与海水温度的关系”是我国最早涉及到的珊瑚礁生态学的研究;从20世纪60年代开始,对珊瑚礁生态学有了

更多的研究<sup>[5]</sup>。庄启谦等<sup>[5]</sup>和其他学者70年代起陆续对南海诸岛和大陆沿岸海岛的珊瑚礁做生态调查,描述了造礁石珊瑚的分布规律和珊瑚礁生态的自然分带,但多为定性的工作。邹仁林对我国现代石珊瑚的生态类型、生存环境和生长方式等特点进行了描述<sup>[4]</sup>。90年代起,于登攀、邹仁林等1996年对造礁珊瑚群落的结构、多样性和演替方面有所研究;陈刚1995年等对造礁珊瑚的移植方面也做了一些工作;黄良民等开展了对南沙群岛环礁泻湖的初级生产力<sup>[6]</sup>和营养动力学的研究,并提出了珊瑚礁高生产力成因“营养高循环——水位变动”的新观点<sup>[7]</sup>。最近,曾昭璇等总结了我国造礁石珊瑚的生态类型,分为波浪带、潮间带和静水区生态类型,论述了我国13属主要造礁石珊瑚的生态特征<sup>[2]</sup>。

由于珊瑚礁生态系的理论和方法的研究并不是很成熟,使得我们对国内各种珊瑚礁生态系的结构、功能的理解还不够深,这也进一步影响了我们对珊瑚礁生态系统的保护、管理和利用工作。我国正致力于开展这方面的工作,国家自然科学基金委员会近年来陆续资助有关方面的研究,国家海洋局也在1996年编的《中国海洋21世纪议程行动计划》提出“中国南海珊瑚礁生态系恢复及生物多样性保护与管理”规划。

#### 5 发展前景

这里有一个珊瑚礁生态学正处于一个什么位置和将来向哪里发展的问题。1998年在台北召开的太平洋珊瑚礁生态及保育国际研讨会对此进行了较广泛的讨论。目前,对珊瑚礁生态学的研究更多地放在以下几个方面:(1)各种压力(包括人为的和自然的)对珊瑚礁生态系的影响;(2)在这种压力、干扰下珊瑚礁生态系是否可以恢复、怎样恢复及恢复程度如何;(3)珊

瑚礁生态系的生态经济研究;(4)如何保护和管理珊瑚礁生态系,使其处于一个可持续的状态。

而对于将来的发展趋势有两个观念,一是认为应继续将研究的重点放在全球尺度的珊瑚礁生态系的管理和保护上,正如目前所做的;而另一个观念则认为目前对珊瑚礁生态的研究太过于应用了,希望今后做一些高质量的基础研究,这主要集中在生态系统这个层次上,包括以下几个方面的内容:(1)对全球范围内的珊瑚礁生态系进行长时间连续的观测和记录,建立资源生态信息网络,为进一步的科学研究和交流提供基础资料;(2)研究珊瑚礁生态系中主要物种的生物量在营养阶层中的分布及其在系统功能中的位置,而且生物群聚的状况(如多样性问题)也要有更深的了解;(3)探究珊瑚礁生态系在时间和空间上是如何进化的,分析受干扰状况及解释其演替规律。

建立在高的组织水平上的管理被认为是保护珊瑚礁的唯一希望,而珊瑚礁生态学在生态系统层次上的研究有时使其在目前全球尺度的珊瑚礁管理中起着更重要的科学研究作用。因而考虑到提高管理和保护需要过硬的科学研究做依据,所以这两个观念或说是领域在将来的研究发展趋势中都很重要。

#### 参考文献

- 1 沈国英、施并章。海洋生态学。厦门:厦门大学出版社,1990。1~8
- 2 曾昭璇、梁景芬、丘世钧。中国珊瑚礁地貌研究。广州:广东人民出版社,1997。85~138
- 3 赵焕庭。中国现代珊瑚礁研究,世界科技研究与发展,1998,20(4):98~105
- 4 邹仁林。海南岛浅水造礁石珊瑚。北京:科学出版社,1975。1~64
- 5 庄启谦、唐质灿、李春生等。西沙群岛金银岛和东岛礁平台生态调查,



- 海洋科学集刊。1983,20:1~43
- 6 黄良民,王汉奎,陈清潮等。南沙群岛一些珊瑚潟湖初级生产力的初步研究。见:中国科学院南沙综合科学考察队编,南沙群岛海区生态过程研究(一)。北京:科学出版社,1997。102~113
- 7 中国科学院南沙综合科学考察队。南沙群岛珊瑚礁潟湖化学与生物学研究。北京:海洋出版社,1997。1~159
- 8 John C. Andrews and George L. Pickard. The physical oceanography of coral reef system. In: Z. Dubinsky (ed.). Coral Reefs, Ecosystems of the World. Amsterdam: Elsevier Scientific Publish,1990. 25:11~13
- 9 Yair Achitur and Zvy Dubinsky. Evolution and zoogeography of coral reefs. In: Z Dubinsky (ed.). Coral Reefs, Ecosystems of the World. Amsterdam: Elsevier Scientific Publish,1990. 25:1~9
- 10 Logan A.. Sediment shifting capability in the recent solitary coral *Scolymia cubensis* from Bermuda, *Bull. Mar. Sci.*,1998, 42:241~248
- 11 Connel J. H.. Population ecology of reefbuilding corals. In: Q. A. Jones and R. Endean (ed.), *Biology and Geology of Coral Reefs*, 2, *Biology*, 1. New York: Academic press, 1973. 205~245
- 12 Lewis J. B.. Coral reef ecosystem. In: Longhurst(ed.). *Analysis of marine Ecosystem*. New York: Academic Press, 1981. 127~158
- 13 Endean R., A. M. Cameran. Trends and new perspectives in coral reef ecology. In: Z Dubinsky (ed.). *Coral Reefs, Ecosystems of the World*. Amsterdam: Elsevier Scientific Publish,1990. 25:469~487
- 14 Johannes R. E.. Pollution and degradation of coral reef communities In: E. J. Ferguson Wood and R. E. Johannes(ed.). *Tropical Marine Pollution*. Amsterdam: Elsevier Scientific Publish,1975. 13~50
- 15 Endean R.. destruction and recovery of coral reef communities. In: O. A. Jones and R. Endean(ed.). *Biology and Geology of Coral Reefs*, 3, *Biology* 2. New York: Academic Press, 1976. 215~255
- 16 Grassle J. F.. Variety in coral reef communities. In: O. A. Jones and R. Endean(ed.), *Biology and Geology of Coral Reefs*, 2, *Biology* 1. New York: Academic Press, 1973. 247~270