

马骁, 许红, 付和平, 等. 海洋造礁仙掌藻研究进展及西沙石岛仙掌藻[J]. 海洋地质前沿, 2021, 37(6): 77-83.

海洋造礁仙掌藻研究进展及西沙石岛仙掌藻

马骁^{1,2}, 许红^{2,3*}, 付和平^{1,2}, 沈江远^{3,4}

(1 中国石油大学(华东)地球科学与技术学院, 青岛 266580; 2 中国地质调查局青岛海洋地质研究所, 青岛 266071;

3 自然资源部第一海洋研究所, 青岛 266061; 4 长江大学, 武汉 430100)

摘要: 仙掌藻 (*Halimeda*) 是一种生长在热带浅海环境中的世界性海洋钙化绿藻, 为绿藻门 (Chlorophyta) 松藻科 (Codiaceae) 的一个属。仙掌藻对生态系统的多样性具有重要贡献, 且是一种重要的沉积物生产者, 属四大造礁藻类之一。仙掌藻属藻类植物脱落的钙质节片部分, 是许多热带海洋环境碳酸盐沉积物的重要组成部分。回顾了仙掌藻的研究历史, 总结了其研究成果, 包括仙掌藻的现代沉积特征、其对热带环境中沉积物的贡献、钙化模式、海洋酸化对其的影响等。通过对西沙群岛宣德环礁石岛浅水礁盘活体仙掌藻分布特征调查, 针对所采集不同种属仙掌藻样品开展镜下分析, 尝试估算它们的碳酸盐生产力。最后指出仙掌藻在目前研究中现存的问题, 并提出今后研究的建议。

关键词: 南沙群岛; 仙掌藻; 碳酸盐沉积物; 扫描电镜分析; 生产力

中图分类号: P736.2; Q914

文献标识码: A

DOI: 10.16028/j.1009-2722.2020.184

0 引言

在海洋碳酸钙生产者中, 仙掌藻属钙质绿藻是热带-亚热带海域碳酸盐沉积物的主要贡献者之一^[1-2]。作为一类重要的造礁绿藻, 仙掌藻分布广泛, 覆盖率高, 在大巴哈马滩、大堡礁、加勒比海珊瑚礁区和南中国海等诸多海域被普遍发现, 其在现代礁区沉积物中可占较大比例^[2]。早在 1816 年, 有学者就已经注意到了这种热带浅海环境中常见的藻类^[3], 它们以分枝、分节的方式生长, 其众多的钙质节片以叶状的形式生长、脱落, 为热带浅海提供了大量的碳酸盐沉积物(图 1、2)。

GINSBURG(1956)在佛罗里达研究发现, 仙掌藻的沉积富集区与珊瑚藻的富集区大致相似, 主要有礁坪、灰沙岛和潟湖底 3 个区。其重要特点是在礁后潟湖底可能达到极盛的、大面积的生长区, 并形成以仙掌藻为主的原始仙掌藻丘(*Halimeda bioherm*),

许多仙掌藻丘相互联合, 就形成了仙掌藻滩(*Halimeda bank*)。1982 年, 沙庆安发表仙掌藻文石骨骼研究论文, 属于国内首开先河的研究^[4]。1985 年, 第六届国际珊瑚礁会议重点讨论了仙掌藻, 而后引起海洋科学界的广泛重视, 并对其先后展开一系列的研究。

20 世纪 80 年代后期, 国外学者对仙掌藻属的生态学特征进行研究。有学者发现, 仙掌藻节片以每天、每枝一节的速度连续增长形成; 其节片生长速度很快, 完全长成的时间为 30 天或更快^[5-9]。因此, 仙掌藻节片成为热带海洋沉积物的主要组成部分^[1, 10-12]。仙掌藻的繁衍速度相当快, 在适宜环境中可以迅速恢复, 扎根定殖。事实上, 外陆架和远洋地区的仙掌藻生物礁对热带环境沉积物收支的贡献, 甚至可能超过了珊瑚礁内珊瑚的碳酸盐沉积物产量^[2, 13-15]。仙掌藻节片沉积物不仅供应着基底和环境^[6, 16-18], 同时也对岛屿和碳酸盐台地建设有着重要贡献^[19-28]。

21 世纪初, HILLIS^[29]、KLEYPAS 等^[30]发现仙掌藻是一种进化非常基础的藻类物种, 其钙化方式相当原始, 可作为一种理想的模式生物进行研究。为评估环境变化如海洋酸化等对海洋生物钙化的影响, 仙掌藻钙化的过程和机制逐渐受到研究者重视, 并围绕仙掌藻生理反应和总碳酸钙含量变化进行了大量的研究^[31-37]。国内学者的研究则主要集中在仙掌藻的现代沉积特征、文石质骨骼特征、对

收稿日期: 2020-11-28

资助项目: 国家自然科学基金(41872114); 国家科技基础资源调查专项课题(2017FY201407)

作者简介: 马骁(1996—), 男, 在读硕士, 主要从事海洋生物礁与沉积学方面的研究工作. E-mail: 1158167431@qq.com

* 通讯作者: 许红(1957—), 男, 博士, 研究员, 主要从事油气地质调查与资源勘探评价及海洋生物礁成因研究工作. E-mail: qdxhong@163.com



(2019-07-21 日采, 2020-03-27 日摄)

图 1 风干后的 2 种仙人掌藻

Fig.1 Two species of dry *Halimeda*



图 2 幼株仙人掌藻

Fig.2 Young *Halimeda* plant

海洋酸化的生理响应以及化石仙人掌藻礁等方面^[38-42]。

在国内外文献调研的基础上, 本文旨在对仙人掌藻的内部骨骼显微结构、钙化机制和模式等内容进行系统总结, 并根据西沙永兴岛海域的采样结果, 尝试测算其钙质生产量, 并对今后仙人掌藻的研究与保护进行探讨。本文新提出的钙质生产力计算方法, 以期能更准确地计算出仙人掌藻对碳酸盐沉积物的贡献, 为今后研究仙人掌藻对成礁、成岩方面贡献的具体大小提供新的研究思路与方法。

1 仙人掌藻与石岛仙人掌藻的基本特征

1.1 沉积特征

仙人掌藻广泛分布于各热带珊瑚礁区, 其分布具

有明显的分带性: 封闭性好、潟湖面积大、水深大、水动力弱的砂质潟湖礁盘或称盆底最适宜其生长。其生长具有季节性变化的特征, 生长的最适合水温为 27~29 °C, 此外, 光照强度等一系列因素也会影响仙人掌藻的生长和钙质沉积^[14, 25, 37, 41-42]。我国在南海开钻的 7 口钻井亦显示了仙人掌藻是南沙群岛珊瑚礁区重要的沉积物源。蔡峰等^[39]指出西琛一井中钻探出的新近纪生物礁沉积物中, 仙人掌藻为主要造礁生物, 可能与爪哇海和大堡礁等地类似, 在晚更新世时发育了仙人掌藻生物礁。

笔者团队近 10 年来针对西沙群岛宣德环礁、永乐环礁礁盘现代仙人掌藻活体进行了调查、采样和测试分析。2012 年 7 月, 许红等发现仙人掌藻密集分布在水深约 0.8~1 m 的西沙石岛右岸礁盘上。2015 年, 发表了石岛活体仙人掌藻特征与科探井化石仙人掌藻研究论文^[43-44]。2019 年 7 月, 发现仙人掌藻分布明显稀疏, 出现新老大小株仙人掌藻同时赋存的情况(图 1、2)。

1.2 内部骨骼特征

石岛 2 种不同仙人掌藻(图 1、2)都是在皮层内部密集生长的黑色文石针晶(图 3)。



(a) 风干 150 天的仙人掌藻活体植株

(b) 仙人掌藻皮层下密集分布的黑色文石针晶

图 3 仙人掌藻文石针晶宏观特征

Fig.3 Macroscopic characteristics of aragonite needle crystal in *Halimeda*

相关研究证实, 天然海水中仙人掌藻的钙质骨骼由碳酸钙多晶型文石组成, 但因主要矿物成分文石常常发生成岩变化, 新形成文石会无限量转变为方解石; 其方解石化方式为胞间和髓部间隙被稍粗方解石充填胶结, 因此方解石化后其原始内部结构仍可辨认^[4, 45]。

MACINTYRE 等^[45]发现仙人掌藻节片的骨骼存在明显微观结构特征, 这些特征以仙人掌藻的成长阶段为顺序出现。笔者根据对在永兴岛海域采集到的仙人掌藻活体样本进行扫描电镜研究, 发现与其描述完全符合, 主要的微观结构可分为 3 类: 短文石针、微反角碳酸盐、长文石针。短文石针是在新的一节段开始光合作用时, 直接在胞壁上形成的一层致密的有机基质, 其长度不超过 1 μm, 具有不定向

性。成熟节段上发育完全的短针呈圆形, 长度可达 $5\ \mu\text{m}$ 。微反角碳酸盐是在外胞壁附近观察到的微米大小的碳酸钙反角晶体, 常呈纤维状、鳞片状。当存在短针时, 微反角碳酸盐总是出现在这些针的顶部, 少量的短针松散地嵌入在微反角碳酸盐晶体中。长文石针呈自形沿 C 轴拉长, 指向成熟节段的

轮匝空间的开阔处, 一般位于短针或微反角碳酸盐的顶部, 并且不附着在胞壁上。在年轻的节片中, 这些长针长达 $20\ \mu\text{m}$, 与短针呈圆形相反, 长针呈棱形, 末端较钝。它们主要以一束文石针的形式从特定位置(核)辐射出去(图 4)。在轮匝空间内充满微反角碳酸盐的地方, 一般不发育长针。

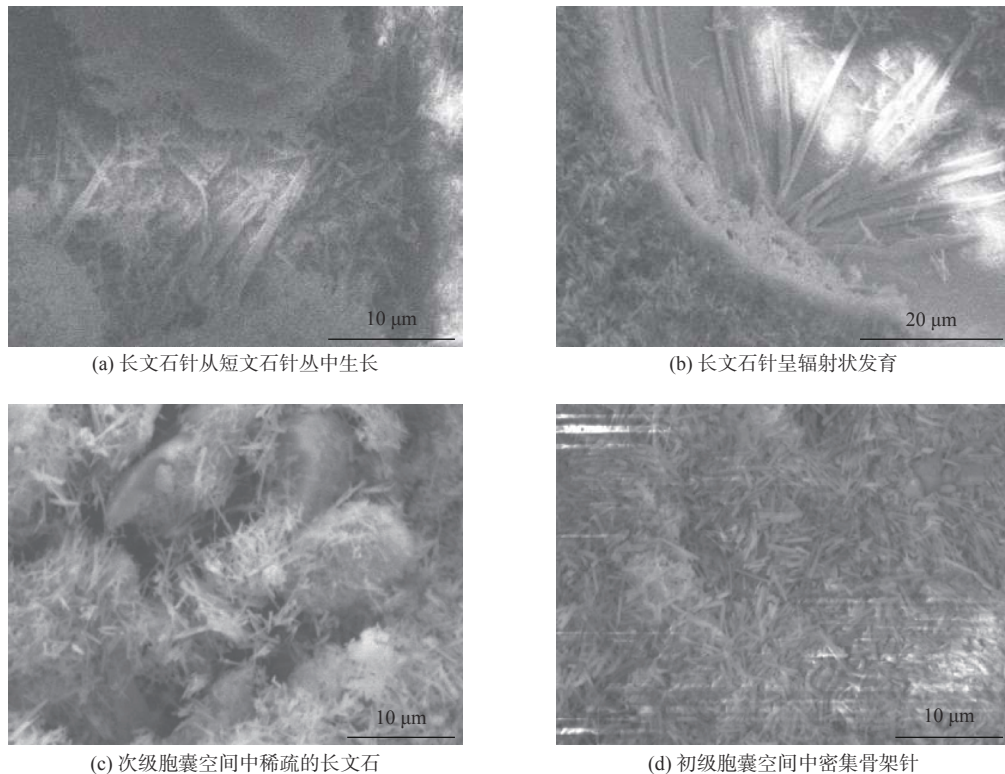


图 4 扫描电镜下仙人掌藻文石质骨骼发育特征

Fig.4 Development characteristics of stony bones under scanning electron microscope

WIZEMANN^[46]等的研究强调了仙人掌藻节片的骨骼微观结构特征与骨骼成熟时间阶段之间的关系, 通过对微观骨骼结构随时间变化的研究, 首次将仙人掌藻的钙化进程与生长阶段联系起来, 为后续仙人掌藻钙化机制和模式的研究指明了道路与方向。第 1 阶段短文石针率先在胞囊壁上生长, 随后重结晶为微米级的微反角碳酸盐; 第 2 阶段, 在仙人掌藻节段边缘的初级胞囊空间形成密集骨架针或是在仙人掌藻节段内部的次级胞囊空间形成长而稀疏的文石针体; 第 3 阶段是仙人掌藻节段边缘的初级胞囊空间被微反角碳酸盐完全充填, 而仙人掌藻节段内部的次级胞囊空间很少被充填, 并保留在第 2 阶段(图 5)。

2 仙人掌藻的钙化机制和模式

根据对仙人掌藻显微特征结构的观察, 公认仙

掌藻钙化过程绝非简单的非生物碳酸钙沉淀; 测得仙人掌藻胞壁上的酸性多糖^[47]、胞间空间内的碳酸酐酶活性^[48]、早起初始针嵌入其中的有机基质^[49-51]等, 都强烈暗示了生物钙化或至少是生物驱动了文石针晶的初始生长, 就如同其他许多海洋钙化生物一样^[52-56]。

尽管 BOROWITZKA 和 LARKUM^[57] 在 1976 年指出, 仙人掌藻种属在光合作用中, 通过细胞内碳酸酐酶活性催化生成 CO_2 , 远比直接使用大气 CO_2 效率低。WIZEMANN 等^[46] 则于 2014 年发现, 碳酸酐酶有着参与催化 H_2O 和 CO_2 生成 HCO_3^- , 并提高胞内 CO_3^{2-} 浓度, 使胞内 CO_3^{2-} 过饱和, 借以支持初始文石针晶的形成, 进而维持非生物次生文石针晶的存在和连续生长的作用。此外, WIZEMANN 等在不与细胞壁直接接触的囊间空间部分, 还发现了生物诱导的钙化(二次钙化), 这一发现证实仙人掌藻独特的骨骼微结构的形成要比以往学术界公认

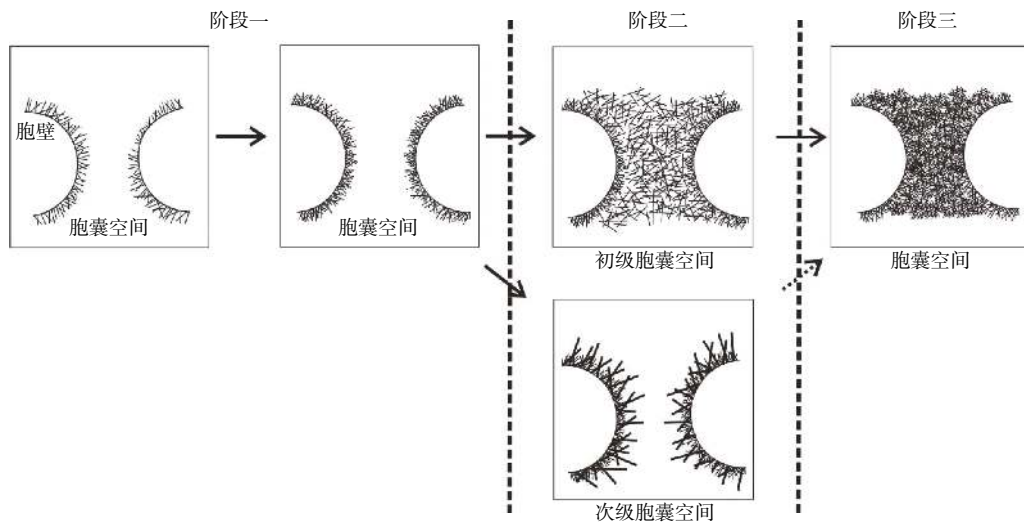


图5 仙掌藻钙化形成文石针晶的不同阶段特征^[45]

Fig.5 Characteristics of different stages of aragonite needle crystals formed by calcification of *Nostoc flagelliforme*^[45]

的过程与结果更复杂。为此,基于藻类受生理影响海水碳酸盐化学理论,综合考虑生物驱动钙化和无

机驱动碳酸钙沉淀特征,提出了新的仙掌藻钙化生理过程模型(图6)^[46]。

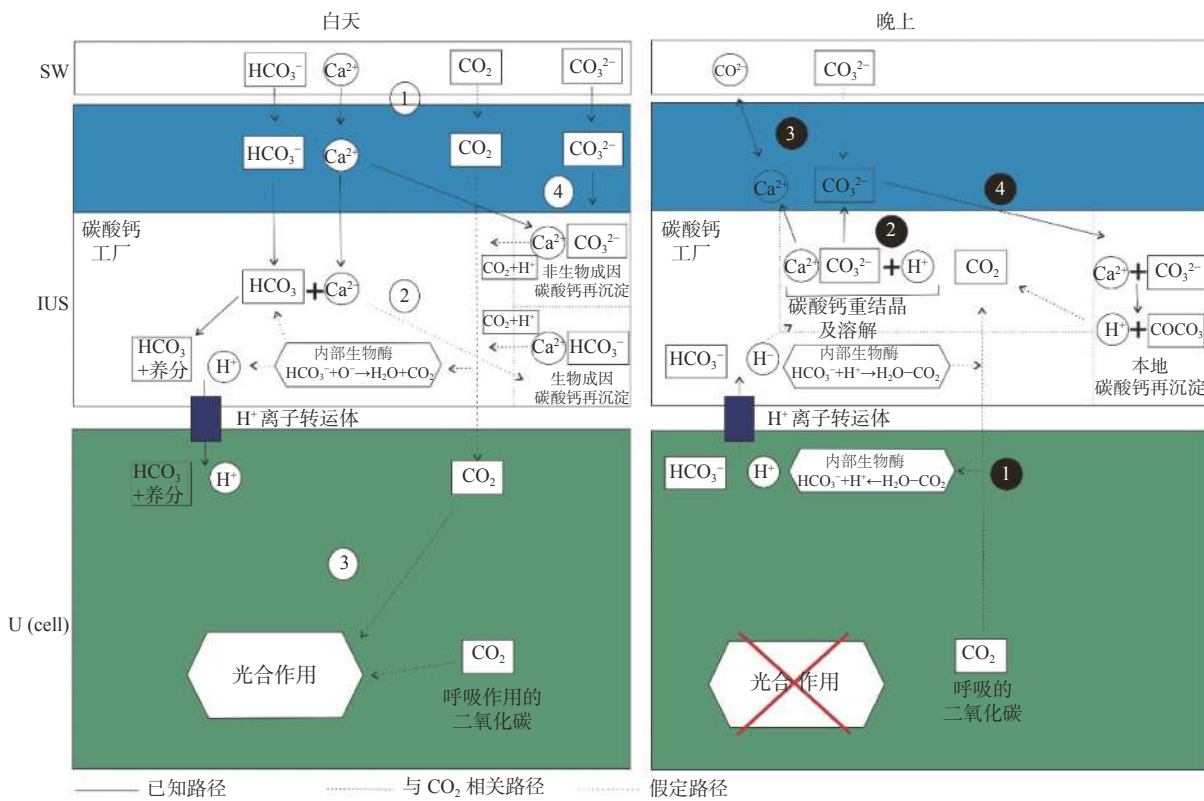


图6 与钙化作用相关的仙掌藻生理过程模型^[46]

Fig.6 Physiological process model of *Nostoc flagelliforme* related to calcification^[46]

根据 WIZEMANN 等^[46] 提出的仙掌藻钙化模型,生物本身无法控制微反角碳酸盐阶段的钙化,此钙化进程完全取决于海水环境。韦章良等^[41] 通过实验发现,海水酸度严重影响仙掌藻的正常光合作用,在其他条件不变情况下,海洋酸化对于仙掌

藻的钙化率影响显著。

3 钙质生产力的计算

仙掌藻由于其形态复杂,呈不规则的生长形

式^[58-59], 难以从群体中分离出个体, 因此阻碍了对碳酸钙生产力的定量测量, 因为这些测量通常基于对平均个体生长的监测^[60-61]。学术界对其在沉积物动力学中重要性的认识主要基于间接数据, 如碳酸盐沉积物含量的沉积学研究, 即通过测定一小块区域内仙人掌藻一段时间内产生的碳酸盐细沙重量来估算。因为许多过程都缺乏定量研究, 所以长期以来, 无法更准确分析评估仙人掌藻对全球及区域海洋沉积物碳酸钙收支情况贡献的作用。

为更好的理解这种藻类作为碳酸钙生产者的作用, 本文尝试使用测定生物量变化的方法来估计碳酸钙产量。即将藻类干重除以样品面积计算生物量, 待干燥至重量恒定后, 再用盐酸脱钙、清洗干燥至恒重, 最终碳酸钙百分比即可计算为新鲜样品和脱钙样品的干重之比, 以不同时间多个地点采集的样品进行测定, 即可计算出外界影响较小的经验公式, 由此完成钙质生产力的计算。2019 年 7 月, 许红等于石岛礁盘采样, 2020 年 7 月, 笔者等再次前往石岛礁盘同样地点采集仙人掌藻。

4 结论与认识

目前, 对于仙人掌藻的研究仍聚焦于仙人掌藻的钙化过程, 倾向于关注藻类的微观结构和生理学特征, 忽略了钙质骨骼形成背后的生物和环境相互影响、特别是仙人掌藻节片化石化后成为生物礁建造乃至形成仙人掌藻化石岩的造礁作用过程。因此, 有必要将生物学和生理学领域的见解与生物地球化学、沉积学和岩石学研究结合起来, 才能更好地理清其钙化机制以及环境对其的影响。

2019 年 7 月, 青岛海洋科学与技术国家实验室利用 AMS¹⁴C 测年方法对 2019 年采集活体仙人掌藻样品(图 1、2)进行测年, 结果显示所有活体仙人掌藻或于 2014 年之后形成, 这与在 Beta 实验室的 AMS¹⁴C 测年结果差距较大, 或为图 1 中最小仙人掌藻植株的年龄, 是否准确, 增加测试方法是必要的。

仙人掌藻对造礁造岛有着重要的生态环境保护价值。随着国内外学者对于仙人掌藻内部钙化机制的深入研究, 希望能够更好地了解这种大型钙化绿藻, 更深入地理解仙人掌藻为海洋碳酸盐岩沉积提供物质来源的机制, 并深入地认识到环境对其的影响, 加强对仙人掌藻的保护。

致谢: 感谢青岛海洋地质研究所测试中心宁泽助理研究员协助 SEM 实验测试!

参考文献:

- [1] FREILE D, MILLIMAN J D, HILLIS L. Leeward bank margin Halimeda meadows and draperies and their sedimentary importance on the western Great Bahama Bank slope[J]. *Coral Reefs*, 1995, 14(1): 27-33.
- [2] REES S A, OPDYKE B N, WILSON P A, et al. Significance of Halimeda bioherms to the global carbonate budget based on a geological sediment budget for the Northern Great Barrier Reef, Australia[J]. *Coral Reefs*, 2007, 26(1): 177-188.
- [3] GROUP B W. World Register of Marine Species[J]. 2013.
- [4] 沙庆安. 仙人掌藻的文石质骨骼及其变化[J]. *海洋科学*, 1982(2): 20-21.
- [5] VROOM P S, SMITH C M, COYER J A, et al. Field biology of Halimeda tuna (Bryopsidales, Chlorophyta) across a depth gradient: comparative growth, survivorship, recruitment, and reproduction[J]. *Hydrobiologia*, 2003, 501: 149-166.
- [6] HILLISCOLINVAUX L. Ecology and taxonomy of Halimeda: primary producer of coral reefs[J]. *Advances in Marine Biology*, 1980, 17: 1-327.
- [7] WEFER G. Carbonate production by algae Halimeda, Penicillus and Padina[J]. *Nature*, 1980, 285: 323-324.
- [8] MULTER H G. Growth rate, ultrastructure and sediment contribution of Halimeda incrassata and Halimeda monile, Nonsuch and Falmouth Bays, Antigua, W. I.[J]. *Coral Reefs*, 1988, 6(3): 179-186.
- [9] TUSSENBROEK B I V, DIJK J K V. Spatial and temporal variability in biomass and production of psammophytic Halimeda incrassata (Bryopsidales, Chlorophyta) in a Caribbean reef lagoon[J]. *Journal of Phycology*, 2010, 43(1): 69-77.
- [10] MILLIMAN J D. Recent sedimentary carbonates, part 1. Marine[M]. Heidelberg: Springer, 1974: 1-365.
- [11] DREW E A. Halimeda biomass, growth rates and sediment generation on reefs in the central Great Barrier Reef Province[J]. *Coral Reefs*, 1983, 2(2): 101-110.
- [12] JOHNS H D, MOORE C H. Reef to basin sediment transport using Halimeda as a sediment tracer, Grand Cayman Island, West Indies[J]. *Coral Reefs*, 1988, 6(3/4): 187-193.
- [13] MARSHALL J F. Halimeda bioherms of the northern Great Barrier Reef[J]. *Coral Reefs*, 1988: 6.
- [14] MILLIMAN J D, DROXLER A W. Neritic and pelagic carbonate sedimentation in the marine environment: ignorance is not bliss[J]. *Geologische Rundschau*, 1996, 85(3): 496-504.
- [15] WIMAN S K., MCKENDREE W G. Distribution of Halimeda plants and sediments on and around a patch reef near Old Rhodes Key, Florida[J]. *Journal of Sedimentary Petrology*, 1975, 45(2): 415-421.
- [16] PAYRI C E. Halimeda contribution to organic and inorganic production in a Tahitian reef system[J]. *Coral Reefs*, 1988, 6(3): 251-262.
- [17] JINENDRADASA S, EKARATNE S. Composition and monthly variation of fauna inhabiting reef-associated

- Halimeda[J]. Proc 9th Int Coral Reef Symp, 2002, 2: 1059-1063.
- [18] MULTER H G, CLAVIJO I. Halimeda investigations: progress and problems[R], NOAA/RSMAS, 2004.
- [19] ROBLES F R. Carbonate Sands of Isla Perez, Alacran Reef Complex, Yucatán[J]. *The Journal of Geology*, 1964, 72(3): 255-292.
- [20] NEUMANN L. Lime mud deposition and calcareous algae in the bight of Abaco, Bahamas: a budget[J]. *Journal of Sedimentary Research*, 1975, 45(4): 763-786.
- [21] ROBERTS H H, PHIPPS C V, EFFENDI L. Halimeda bioherms of the eastern Java Sea, Indonesia[J]. *Geology*, 1987, 15(4): 371-374.
- [22] DREW E A, ABEL K M. Studies on Halimeda. I. The distribution and species composition of Halimeda meadows throughout the Great Barrier Reef Province[J]. *Coral Reefs*, 1988, 6(3): 195-205.
- [23] HINE A C, HALLOCK P, HARRIS M W, et al. Halimeda bioherms along an open seaway: Miskito Channel, Nicaraguan Rise, SW Caribbean Sea[J]. *Coral Reefs*, 1988, 6(3/4): 173-178.
- [24] ORME G R, SALAMA M S. Form and seismic stratigraphy of Halimeda banks in part of the northern Great Barrier Reef Province[J]. *Coral Reefs*, 1988, 6: 131-137.
- [25] PHIPPS C V G, ROBERTS H H. Seismic characteristics and accretion history of Halimeda bioherms on Kalukalukuang Bank, eastern Java Sea (Indonesia)[J]. *Coral Reefs*, 1988, 6(3/4): 149-159.
- [26] RAO V P, VEERAYYA M, NAIR R R, et al. Late Quaternary Halimeda bioherms and aragonitic faecal pellet-dominated sediments on the carbonate platform of the western continental shelf of India[J]. *Marine Geology*, 1994, 121(3/4): 293-315.
- [27] HILLIS L. Coralgal reefs from a calcareous green alga perspective, and a first carbonate budget[C]//Proceedings of the 8th Int. Coral Reef Sym. 1997.
- [28] POMAR L, KENDALL C G. Architecture of carbonate platforms: a response to hydrodynamics and evolving ecology. In: Lukasik J, Simo JA (eds) Controls on carbonate platform and reef development.[M]. SEPM Sepcial Publication, 2008, 89: 187-216.
- [29] HILLIS L W. The calcareous reef alga Halimeda (Chlorophyta, Byrpsidales): a cretaceous genus that diversified in the Cenozoic[J]. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 2001, 166(1/2): 89-100.
- [30] KLEYPAS J A, FEELY R A, FABRY V J, et al. Impacts of ocean acidification on coral reefs and other marine calcifiers: a guide for future research[M]. NSF, NOAA, USGS, 2006.
- [31] ROBBINS L L, KNORR P O, HALLOCK P. Response of Halimeda to ocean acidification: field and laboratory evidence[J]. *Biogeosciences Discussions*, 2009, 6: 4895.
- [32] RIES J B, COHEN A L, MCCORKLE D C. Marine calcifiers exhibit mixed responses to CO₂-induced ocean acidification[J]. *Geology*, 2009, 37(12): 1131-1134.
- [33] RIES J B. Skeletal mineralogy in a high-CO₂ world[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2011, 403(1/2): 54-64.
- [34] SINUTOK S, HILL R, DOBLIN M A, et al. Warmer more acidic conditions cause decreased productivity and calcification in subtropical coral reef sediment-dwelling calcifiers[J]. *Limnology and Oceanography*, 2011, 56(4): 1200-1212.
- [35] HILL R, SINUTOK S, DOBLIN M A, et al. Microenvironmental changes support evidence of photosynthesis and calcification inhibition in Halimeda under ocean acidification and warming[J]. *Coral Reefs*, 2012, 31(4): 1201-1213.
- [36] PRICE N N, HAMILTON S L, TOOTELL J S, et al. Species-specific consequences of ocean acidification for the calcareous tropical green algae Halimeda[J]. *Marine Ecology Progress*, 2011, 440: 67-78.
- [37] HOFMANN L C, STRAUB S, BISCHOF K. Competition between calcifying and noncalcifying temperate marine macroalgae under elevated CO₂ levels[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2012, 464(464): 89-105.
- [38] 余克服, 赵焕庭. 南沙群岛珊瑚礁区仙人掌的现代沉积特征[J]. *沉积学报*, 1998, 16(3): 20-24.
- [39] 蔡峰, 王玉净. 西沙—南海北部晚第三纪生物礁的比较沉积学研究[J]. *沉积学报*, 1996, 14(4): 61-69.
- [40] 徐智广, 李美真, 霍传林, 等. 高浓度CO₂引起的海水酸化对小珊瑚藻光合作用和钙化作用的影响[J]. *生态学报*, 2012, 32(3): 699-705.
- [41] 韦章良, 莫嘉豪, 胡群菊, 等. 不同光照强度下仙人掌(*Halimeda opuntia*)对海洋酸化的生理响应[J]. *海洋通报*, 2019, 38(5): 574-584.
- [42] TEICHBERG M, FRICKE A, BISCHOF K. Increased physiological performance of the calcifying green macroalga Halimeda opuntia in response to experimental nutrient enrichment on a Caribbean coral reef[J]. *Aquatic Botany*, 2013, 104: 25-33.
- [43] 许红, 赵新伟, EBERLI G P, 等. 西沙群岛生物碳酸盐的成因和沉积: 来自活体仙人掌的证据[J]. *海洋学报(中文版)*, 2015, 34(4): 62.
- [44] 许红, 朱玉瑞, EBERLI G P, 等. 西沙中新世化石仙人掌礁矿物岩石孔渗层特征及成因模式[J]. *海洋学报(中文版)*, 2015, 34(4): 74.
- [45] MACINTYRE D L, REID W D, MCKENZIE D C. Delayed Muscle Soreness[J]. *Sports Medicine*, 1995, 20(1): 24-40.
- [46] WIZEMANN A, MEYER F W, WESTPHAL H. A new model for the calcification of the green macro-alga Halimeda opuntia (Lamouroux)[J]. *Coral Reefs*, 2014.
- [47] BHM E, TSCHOMAKOV M. Frühe Merkmale einer vitalen Reaktion—Untersuchungen an Schnittverletzungen der Rattenhaut[J]. *Zeitschrift Für Rechtsmedizin*, 1973, 72(2): 111-118.
- [48] NAKAHARA H, BEVELANDER G. The formation of calcium carbonate crystals in Halimeda incrassata with special reference to the role of the organic matrix[J]. 1978.
- [49] WEISS I M, FRÉDÉRIC M. The role of enzymes in biomineralization processes[J]. *Metal Ions in Life Sciences*, 2008: 4.

- [50] FALINI G, REGGI M, FERMANI S, et al. Control of aragonite deposition in colonial corals by intra-skeletal macromolecules[J]. *Journal of Structural Biology*, 2013, 183(2): 226-238.
- [51] SIMKISS K. The organic matrix of the oyster shell[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 1965, 16(4): 427-435.
- [52] SIKES A. Regulation of Carbonate Calcification by Organic Matrix[J]. *American Zoologist*, 1984, 24(4): 933-944.
- [53] SIMKISS K, WILBUR K M. Biomineralization[M]. San Diego, CA, USA: Academic Press, 1989.
- [54] MANN S. Biomineralization: principles and concepts in bioinorganic materials chemistry, vol. 5[M]. New York: Oxford University Press, 2001.
- [55] BONUCCI E. Main Suggested Calcification Mechanisms: Extracellular Matrix[M]//Biological Calcification. Berlin Heidelberg: Springer 2007.
- [56] CUIF J P, DAUPHIN Y, NEHRKE G, et al. Layered growth and crystallization in calcareous biominerals: impact of structural and chemical evidence on two major concepts in invertebrate biomineralization studies[J]. *Minerals*, 2012, 2: 11-39.
- [57] BOROWITZKA M A, LARKUM A. Calcification in the green alga *Halimeda*: III. the sources of inorganic carbon for photosynthesis and calcification and a model of the mechanism of calcification[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1976, 27: 879-893.
- [58] VERBRUGGEN H, KOOISTRA W H. Morphological characterization of lineages within the calcified tropical seaweed genus *Halimeda* (Bryopsidales, Chlorophyta)[J]. *European Journal of Phycology*, 2004, 39(2): 213-228.
- [59] YÑIGUEZ A T, MCMANUS J W, DEANGELIS D L. Allowing macroalgae growth forms to emerge: use of an agent-based model to understand the growth and spread of macroalgae in Florida coral reefs, with emphasis on *Halimeda tuna*[J]. *Ecological Modelling*, 2008, 216(1): 60-74.
- [60] BACH S D. Standing crop, growth and production of calcareous siphonales (Chlorophyta) in a south Florida lagoon[J]. *Bulletin of Marine Science*, 1979, 29(2): 191-201.
- [61] GARRIGUE C. Biomass and production of two *Halimeda* species in the Southwest New-Caledonian lagoon[J]. *Oceanologica Acta*, 1991, 14(6).

RESEARCH PROGRESS OF MARINE REEF-BUILDING HALIMEDA AND HALIMEDA FROM SHIDAO OF XISHA ISLANDS

MA Xiao^{1,2}, XU Hong^{2,3*}, FU Heping^{1,2}, SHENG Jiangyuan^{3,4}

(1 China University of Petroleum(East China), Qingdao 266580, China; 2 Qingdao Institute of Marine Geology, China Geological Survey, Qingdao 266071, China; 3 First Institute of Oceanology, Ministry of Natural Resources, Qingdao 266061, China; 4 Yangtze University, Wuhan 430100, China)

Abstract: *Halimeda* is a kind of marine calcareous green algae widely growing in the tropical shallow sea of the world. It belongs to the genus of *Codiaceae* of *Chlorophyta* according to the biological classification. In addition to its important contribution to the diversity of ecosystem, *Halimeda* is also an important sediment producer among four major reef-building algae prevailed in various tropical marine environments. In this paper, a thorough review is devoted to the research history of *Halimeda*, including its depositional characteristics, its contribution to the sedimentation in tropical environment, calcification models, and the influence of ocean acidification onto the sediments. The *Halimeda*, as the major component of reef deposits at Shidao, the Xuande Atoll of the Xisha Islands is selected as the case of this research. Samples of different species of *Halimeda* are analyzed under microscope to estimate their carbonate productivity. Finally, the problems existing in the current research of *Halimeda* are discussed, and suggestions put forward for future researches.

Key words: Nansha Islands; *Halimeda*; carbonate sediments; SEM; productive forces