

张海洋, 赵美霞, 钟瑜, 等. 南海北部造礁石珊瑚共生体光合作用特征季节性监测[J]. 海洋地质前沿, 2021, 37(6): 84-91.

南海北部造礁石珊瑚共生体光合作用特征季节性监测

张海洋^{1,2,3,4}, 赵美霞^{1,3*}, 钟瑜^{3,5}, 鲁丽⁶, 刘国辉^{1,3}, 杨红强^{1,3}, 严宏强^{1,3}

(1 中国科学院边缘海与大洋地质重点实验室, 南海海洋研究所, 南海生态环境工程创新研究院, 广州 510301; 2 广西科学院广西红树林研究中心, 广西红树林保护与利用重点实验室, 北海 536000; 3 南方海洋科学与工程广东省实验室(广州), 广州 511458; 4 中国科学院大学, 北京 100049; 5 中国科学院大亚湾生物实验站, 南海海洋研究所, 深圳 518121; 6 中国地质大学(武汉)海洋学院, 武汉 430074)

摘要:造礁珊瑚与虫黄藻共生是珊瑚礁最基本的生态特征。造礁珊瑚的生长乃至珊瑚礁生态系统的健康状况均与虫黄藻的光合作用密切相关。自然环境下造礁石珊瑚共生体光合作用特征研究仍相对缺乏,限制了珊瑚礁生态系统的健康评估与白化预警研究。在南海北部三亚鹿回头岸礁区选择鹿角杯形珊瑚(*Pocillopora damicornis*)、澄黄滨珊瑚(*Porites lutea*)和十字牡丹珊瑚(*Pavona decussata*)3种不同形态珊瑚,对其共生藻密度、叶绿素 a 含量和有效量子产量(Φ_{PSII})进行了 1 年的跟踪监测调查。分析结果显示:① 3 种形态不同的珊瑚共生体光合作用特征具有明显的种间差异,澄黄滨珊瑚有着最高的共生藻密度和叶绿素 a 含量,但 Φ_{PSII} 最低。② 澄黄滨珊瑚的共生藻密度最低值出现在冬季,而鹿角杯形珊瑚和十字牡丹珊瑚的共生藻密度最低值出现在春季。3 种珊瑚的叶绿素 a 含量和 Φ_{PSII} 均表现出了相似的季节变化,秋冬偏高,春夏偏低。③ 珊瑚共生体的光合作用特征具有显著的种间差异和季节变化,与珊瑚礁生态健康状况息息相关,因此在珊瑚礁生态监测与健康评估过程中,所应用的指标需要认真考虑石珊瑚的种间差异性和环境的动态变化。

关键词:造礁石珊瑚; 共生藻密度; 叶绿素 a 含量; 有效量子产量; 种间差异; 季节变化

中图分类号: P736.4; Q178.53

文献标识码: A

DOI: 10.16028/j.1009-2722.2020.186

0 引言

珊瑚礁是具有高生物多样性和高资源生产力的典型海岸生态系统,有重要的生态学功能、生物地貌功能和社会经济效益^[1-3]。同时,珊瑚礁也是地球上最脆弱的生态系统之一^[4-6]。温度变化^[7-10]、盐度变化^[11]、细菌感染及病害^[12]等都能诱发珊瑚白化,引起珊瑚礁衰退。目前,对全球珊瑚礁威胁最

大的是由全球气候变化引起的海表温度升高而导致的珊瑚白化事件频繁发生^[13]。2019 年《Nature》评论文章发出若全球变暖以目前的速度继续,珊瑚礁生态系统到 2070 年可能会全部消失的警告^[14]。

造礁石珊瑚与光合自养的单细胞藻类共生^[15],这种共生的单细胞藻类因其颜色为黄褐色而通常被称为“虫黄藻”^[16]。由虫黄藻向珊瑚提供的光合作用产物约占珊瑚能量来源的 90%,因此,造礁珊瑚的生长乃至珊瑚礁生态系统的健康状况均与虫黄藻的光合作用息息相关^[17]。珊瑚礁白化,是由于珊瑚失去体内共生的虫黄藻或共生的虫黄藻失去色素而导致五彩缤纷的珊瑚礁变白的生态现象^[18]。HINRICHS 等^[19]将珊瑚的共生藻密度,叶绿素 a 含量,有效量子产量(Φ_{PSII})等光合作用特征称为珊瑚的自养指数,是珊瑚共生体健康状况的重要指标。譬如,肉眼可见的珊瑚发生白化时虫黄藻密度可降低 70%~90% 以上^[20]。诸多研究发现,珊瑚的光合

收稿日期: 2020-11-30

资助项目: 国家自然科学基金(41876132); 南方海洋科学与工程广东省实验室(广州)人才团队引进重大专项(GML2019ZD0206); 广西红树林保护与利用重点实验室开放基金(GKLMC-201904)

作者简介: 张海洋(1995—),男,在读硕士,主要从事珊瑚礁研究。E-mail: hyzhanganj@foxmail.com

* 通讯作者: 赵美霞(1981—),女,博士,研究员,主要从事珊瑚礁环境与生态研究。E-mail: zhaomeix@scsio.ac.cn

作用特征会受环境影响而出现变化^[19, 21-25]。

近 20 年来, 我国周边海域的大多数珊瑚礁区出现了明显的衰退^[4, 26-28], 珊瑚礁保护与科学管理迫在眉睫, 急需科学指导。相比于已开展的造礁石珊瑚群落特征长期监测研究, 目前我国还没有针对在自然环境下造礁石珊瑚共同体的光合作用特征开展综合性监测研究。因此, 本研究在南海北部的三亚鹿回头典型岸礁区设置的 6 条永久断面, 针对当地 3 种不同形态的主要珊瑚种类通过测定共生藻密度, 叶绿素 a 含量, Φ_{PSII} 来监测珊瑚共生体的光合作用特征, 分析其季节变化差异, 并探究其受到影响因素, 以期为珊瑚礁的生态保护和科学管理提供参考和依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域及环境特征

三亚鹿回头珊瑚礁(109°28' E, 18°13' N)位于海南岛南端三亚市鹿回头半岛西岸, 是发育典型的珊瑚岸礁^[29]。该珊瑚礁长约 3 km, 宽约 250~500 m, 于 1990 年被列入国家级珊瑚礁自然保护区^[17]。在气候变化和人类活动的双重影响下, 鹿回头珊瑚

礁的活珊瑚覆盖率曾由 20 世纪 60 年代的 80%~90%^[30] 下降至 2009 年的 12% 左右^[27]。近几年由于人类活动影响减少和公众环保意识提升, 2014 年鹿回头珊瑚礁的活珊瑚覆盖率恢复到了 21.38%^[31]。鹿回头珊瑚礁属于东南亚热带季风气候^[32], 年平均表层海水温度(SST)为 27.4 °C, 夏季最高, 最高月平均 SST 出现在 6 月, 为 30.3 °C, 冬季最低, 最低月平均 SST 出现在 1 月, 为 23.5 °C; 年平均表层海水盐度(SSS)为 30.79‰, 峰值出现在 3 月, 为 32.56‰, 谷值出现在 9 月, 为 28.27‰。

1.2 样品采集

样品采集于 2017 年 8 月、11 月和 2018 年 1 月、4 月, 涵盖春夏秋冬 4 个季节; 采样地点在海南岛南部三亚鹿回头半岛西岸(109°28' E, 18°13' N)的 6 条永久断面上(图 1), 每个断面分为 1~2 m 和 4~6 m 的 2 条等深测线, 样品采集时间选在水质清澈的高潮时, 使用锤子和凿子潜水采集枝状的鹿角杯形珊瑚(*Pocillopora damicornis*)、块状的澄黄滨珊瑚(*Porites lutea*)和叶片状的十字牡丹珊瑚(*Pavona decussata*) 3 种不同形态的珊瑚样品共 118 个。数据分析结果显示, 本次采集的不同水深间的样品无显著差异, 所以未对水深进行区分研究。



D 为采样断面

图 1 采样点位置分布

Fig.1 Location of sampling sites

1.3 数据测量

1.3.1 有效量子产量 (Φ_{PSII}) 测定

样品采集后, 使用超便携式调制叶绿素荧光仪(MINI-PAM)对有效量子产量进行测定^[33]。其原理是红色发光二极管(LED, 650 nm)发出的 3 μ s 弱光脉冲($<0.15 \mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$)作为测量光源, 用以检测光适应样品的最小荧光 F ; 白光饱和脉冲($>4500 \mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$)用以检测光适应样品的最大荧光 F_m ; 叶绿素荧光是在波长 $>710 \text{ nm}$ 处

测得; 根据 F_m 和 F 可以计算出在当前光照条件下共生藻光合系统 II(PSII)的有效量子产量 $\Phi_{PSII} = \Delta F/F_m = (F_m - F)/F_m$ ^[34]。所有的测量均是使用 Walz 光纤探头(有效光径, 5.5 mm), 测量时将探头置于与珊瑚表面垂直距离约为 3~4 mm 处^[35]。在测量时避免遮光阴影, 随机在珊瑚表面测量 3 次, 取 3 次测量的平均结果。

1.3.2 共生藻密度, 叶绿素 a 含量的测定

测定完叶绿素荧光参数的样品需要迅速冷冻保存去除表面黏液, 以便在实验室内测定共生藻密

度及叶绿素 a 含量^[36]。使用洁碧(waterpik)洗牙器,用 0.45 μm 的过滤海水冲洗冰冻的珊瑚样品,使其表面的软体组织与骨骼分离^[24]。将冲洗干净的珊瑚骨骼烘干,使用铝箔法测得珊瑚表面积(S)^[23,37],所用铝箔纸密度为 0.004 1 g/cm^2 。冲洗液倒入量筒摇匀测量出积(V),并分别取 3 份 3 mL 和 3 份 20 mL 的冲洗液装入离心管。把 3 ml 冲洗液的离心管以 4000 r/min 离心 10 min 后,倒掉上清液,使用 1 mL 10% 的福尔马林进行固定后静置 8 h,使用血球计数法计算得出珊瑚共生藻的密度($d/(\text{cells}/\text{cm}^2)$)^[38]。

在 3 份 20 mL 的冲洗液中加入 1 滴饱和碳酸镁溶液摇匀,同样以 4000 r/min 离心 10 分钟,倒掉上清液,加入 5 mL 90% 的丙酮溶液摇匀,保持 4 $^{\circ}\text{C}$ 黑暗条件下萃取 24 h。将萃取好的样品离心,取上清液放入光程(L)为 10 mm 的比色皿中,用分光光度计分别测定波长为 750、664、647、630 nm 时的吸光值,并用 90% 的丙酮溶液作为对照组^[39-40]。计算得出珊瑚共生体表面叶绿素 a 含量($W/(\mu\text{g}/\text{cm}^2)$)^[41-42]。

1.4 数据处理

数据的正态性检验采用 Shapiro-Wilk 检验,方差齐性检验采用 Levene's 检验。方差齐性时,使用单因素方差分析(one-way ANOVA tests)分别检测珊瑚共生藻密度、叶绿素含量和 Φ_{PSII} 在珊瑚种间季节上的差异性,使用 Scheffe 和 SNK tests 进行多重比较进一步分析差异显著性。方差不齐时,使用 Kruskal-Wallis 方差分析检测珊瑚共生藻密度、叶绿素 a 含量和 Φ_{PSII} 在珊瑚种间、区域空间和季节上的差异性,选择 All pairwise 进行多重比较进一步分析差异显著性。使用 Pearson's correlation coefficients(R)和 Spearman's ρ 考察珊瑚共生藻密度、叶绿素含量和 Φ_{PSII} 之间的相关关系。统计显著性水平设定为 0.05($p < 0.05$)。文中所有的数据结果以均值 \pm 标准误差(mean \pm standard error(SE))的形式表示,以上所有分析均在 IBM SPSS Statistics 20 软件中完成。

2 结果分析

2.1 共生藻密度与叶绿素 a 含量

鹿角杯形珊瑚的年平均共生藻密度为 $(0.78 \pm 0.09) \times 10^6 \text{ cells}/\text{cm}^2$,变化范围为 $(0.17 \pm 0.05) \times 10^6 \sim (1.06 \pm 0.14) \times 10^6 \text{ cells}/\text{cm}^2$,在夏秋冬季没有明显差

异,最高值出现在夏季,春季则显著降低,最高值均为最低值的 6 倍。澄黄滨珊瑚的年平均共生藻密度为 $(1.50 \pm 0.16) \times 10^6 \text{ cells}/\text{cm}^2$,变化范围为 $(0.82 \pm 0.11) \times 10^6 \sim (1.98 \pm 0.29) \times 10^6 \text{ cells}/\text{cm}^2$,澄黄滨珊瑚的共生藻密度季节变化与其他 2 种珊瑚不同,其最高值出现在夏季,冬季为最低值,最高值为最低值的 2 倍。十字牡丹珊瑚的年平均共生藻密度为 $(0.72 \pm 0.09) \times 10^6 \text{ cells}/\text{cm}^2$,变化范围为 $(0.41 \pm 0.11) \times 10^6 \sim (0.88 \pm 0.15) \times 10^6 \text{ cells}/\text{cm}^2$,分析结果显示季节差异不显著,总体而言夏冬两季为最高值,约为最低值春季的 2 倍(如图 2)。

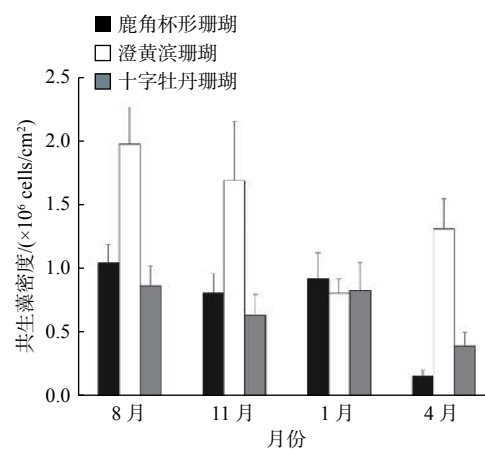


图 2 不同种类珊瑚共生藻密度季节差异
Fig.2 Seasonal variation of Symbiodinium density in different coral species

鹿角杯形珊瑚年平均叶绿素 a 含量为 $(8.42 \pm 0.67) \mu\text{g}/\text{cm}^2$,变化范围为 $(3.44 \pm 0.64) \sim (11.03 \pm 1.23) \mu\text{g}/\text{cm}^2$,季节差异同共生藻密度一样,显著低值出现在春季,其他季节变化不明显,最高值出现在冬季 1 月份。澄黄滨珊瑚的年平均叶绿素 a 浓度为 $(22.10 \pm 1.31) \mu\text{g}/\text{cm}^2$,变化范围为 $(13.72 \pm 0.91) \sim (28.52 \pm 2.67) \mu\text{g}/\text{cm}^2$,四季差异显著且与其他 2 种珊瑚相同,最高值出现在秋季,最低在春季,最高时约为最低的 2 倍。十字牡丹珊瑚的年平均叶绿素 a 浓度为 $(12.62 \pm 0.79) \mu\text{g}/\text{cm}^2$,变化范围为 $(10.17 \pm 1.15) \sim (13.80 \pm 1.19) \mu\text{g}/\text{cm}^2$,分析结果也显示季节差异不显著,最低值在春季,但变化幅度很小(图 3)。

2.2 有效量子产量

鹿角杯形珊瑚的年平均 Φ_{PSII} 为 0.733 ± 0.004 ,变化范围为 $(0.704 \pm 0.002) \sim (0.755 \pm 0.005)$,季节响应同共生藻密度和叶绿素 a 含量相一致,最低值出现在春季,最高值出现在冬季。澄黄滨珊瑚的年

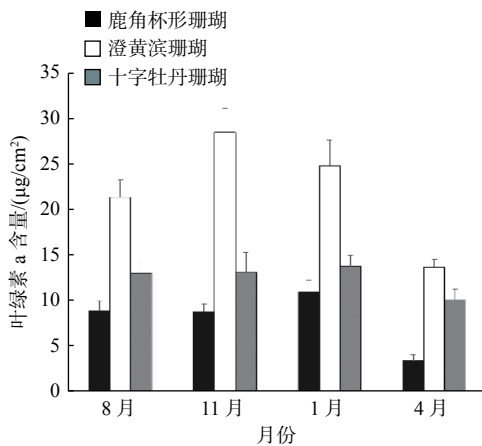
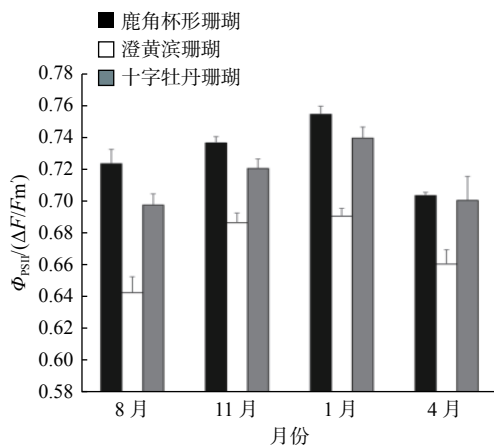


图 3 不同种类珊瑚共生体叶绿素 a 含量季节差异

Fig.3 Seasonal variation of chlorophyll a concentrations in different coral species

平均 Φ_{PSII} 为 (0.669 ± 0.005) , 变化范围为 $(0.643 \pm 0.010) \sim (0.691 \pm 0.005)$, 季节差异显著, 总体为秋冬高, 夏春低, 最高值在 1 月冬季, 最低值在夏季 8 月。十字牡丹珊瑚的年平均共生藻 Φ_{PSII} 为 0.712 ± 0.005 , 变化范围为 $(0.698 \pm 0.007) \sim (0.740 \pm 0.007)$, 与共生藻密度和叶绿素 a 含量不同, 十字牡丹珊瑚的 Φ_{PSII} 表现出显著的季节差异, 春夏偏低, 秋冬偏高, 最高值出现在冬季, 同其他 2 种珊瑚的季节变化一致(如图 4)。

图 4 不同种类珊瑚共生体有效量子产量 (Φ_{PSII}) 季节差异Fig.4 Seasonal variation of effective photosynthetic efficiency (Φ_{PSII}) in different coral species

2.3 珊瑚共生体光合作用特征综合分析

结果显示, 3 种不同种类的珊瑚除共生藻密度在 11 月和 1 月未表现出显著的种间差异外, 其叶绿素 a 含量和 Φ_{PSII} 均表现出显著的种间差异, 且这种差异性普遍存在于全年 4 个季节中。总体来看, 3 种珊瑚中, 澄黄滨珊瑚有着最高的叶绿素浓度

和虫黄藻密度, 但同时也有着最低的 Φ_{PSII} 。

鹿角杯形珊瑚光合作用特征的季节变化较为统一, 最低值都出现在春季, 夏秋冬则没有显著的季节差异。澄黄滨珊瑚光合作用特征的季节变化则略有不同, 共生藻密度的最低值出现在冬季, 叶绿素 a 含量的最低值出现在春季, Φ_{PSII} 的最低值出现在夏季。十字牡丹珊瑚光合作用特征的季节变化与鹿角杯形珊瑚相似, 只是变化幅度更小, 光合作用特征更稳定。

具体而言, 3 种珊瑚的共生藻密度季节变化中, 鹿角杯形珊瑚和十字牡丹珊瑚有着相似的变化模式, 夏秋冬变化不大, 最低值出现在春季, 而澄黄滨珊瑚则不同, 春夏秋季差别不大, 最低值出现在冬季。3 种珊瑚的叶绿素 a 含量的季节变化比较相似, 均为春季最低, 夏秋冬较为平均, 其中十字牡丹珊瑚并不显著。3 种珊瑚的共生藻 Φ_{PSII} 表现出与叶绿素 a 含量相似的季节变化, 都是秋冬偏高, 夏春偏低。

通过对样品共生藻密度、叶绿素 a 含量和 Φ_{PSII} 进行相关性分析发现(图 5), 叶绿素 a 含量总体上和共生藻密度呈正相关, 和 Φ_{PSII} 呈负相关。这与之前位于三亚鹿回头的调查结果类似。FITT 等^[24]和 RODOLFO-METALPA 等^[43]的研究发现叶绿素 a 含量和共生藻密度有着相似的季节变化趋势。雷新明等^[42]发现, 共生藻密度和叶绿素 a 含量在珊瑚受到胁迫时有着相似的变化, 但叶绿素浓度表现的更为灵敏。WINTERS 等^[44]认为叶绿素 a 的含量是受共生藻密度调节的。对于共生藻密度与 Φ_{PSII} 之间明显的负相关性, 最为合理的解释是高的共生藻密度可能会导致更多的遮光效果, 进而导致共生藻可利用的光能相对减少、实际光合效率降低^[35]。

3 讨论

3.1 石珊瑚光合作用特征的种间差异

3 种不同形态珊瑚的光合作用特征具有明显差异性, 澄黄滨珊瑚的共生藻密度和叶绿素 a 含量是 3 种珊瑚中最高的, 鹿角杯形珊瑚的 Φ_{PSII} 最高, 而澄黄滨珊瑚的 Φ_{PSII} 最低, 这可能与 3 种珊瑚的生态适应性密切相关。

有研究表明不同种类的珊瑚因其生长形态不同对热胁迫的敏感性明显不同^[45]。譬如, 当受到高温胁迫时, 枝状珊瑚最先排出共生虫黄藻, 所以极易白化。在冲绳珊瑚礁 1998—1999 年的白化事件中, STIMSON 等人^[45]通过调查白化死亡的珊瑚骨

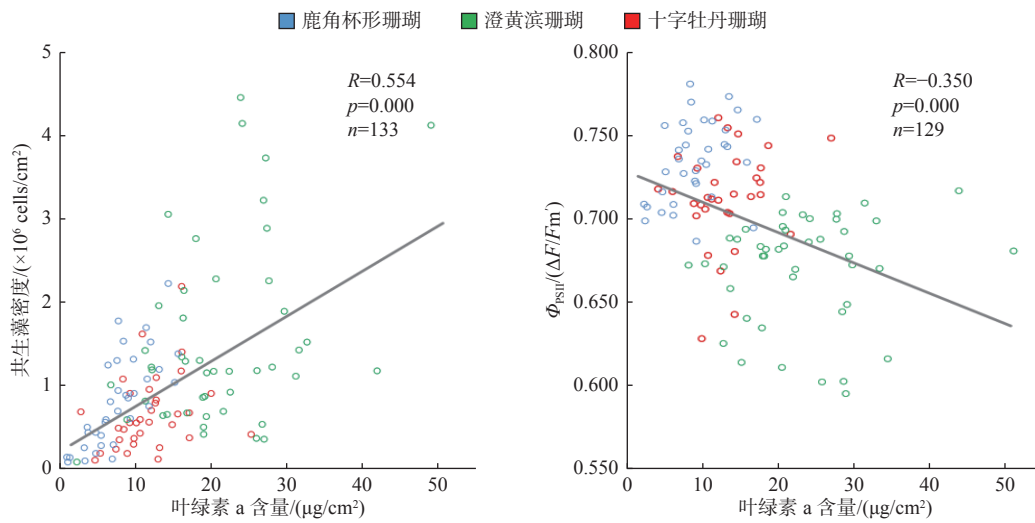


图5 共生藻密度、叶绿素 a 含量和 Φ_{PSII} 的相关性

Fig.5 Relationship between Symbiodinium density, chlorophyll a concentrations and effective photosynthetic efficiency (Φ_{PSII})

骼,将不同物种的珊瑚分为低死亡率、中等死亡率和死亡率,其中高死亡率多为鹿角珊瑚或杯形珊瑚等枝状珊瑚,这些珊瑚的共生藻密度更低,并且在自然状况下释放的共生藻也要比块状低死亡率的滨珊瑚更多。李淑等^[7]对风信子鹿角珊瑚、强壮鹿角珊瑚、美丽鹿角珊瑚、松枝鹿角珊瑚、鹿角杯形珊瑚、花鹿角珊瑚等5种常见的枝状珊瑚进行高温胁迫实验发现,枝状珊瑚的耐受性与其共生藻密度呈正相关。同时低温环境下,枝状珊瑚也是最先白化死亡的^[8]。

本次调查中,澄黄滨珊瑚的平均共生藻密度和叶绿素 a 含量约为鹿角杯形珊瑚和十字牡丹珊瑚的2倍,但 Φ_{PSII} 却是最低的,这可能是滨珊瑚抵抗环境胁迫的策略。块状的澄黄滨珊瑚有着特殊的自我保护机制,在珊瑚受到胁迫后立即释放黏液,在表面形成保护膜,黏液组成的保护膜会阻止珊瑚释放共生虫黄藻^[7]。同时,黏液有过滤污染物、低潮时保湿、防沉积物覆盖等功能^[46]。这种生态适应性或许可以解释近年来在三亚鹿回头人类活动频繁影响的区域滨珊瑚逐渐取代其他珊瑚成为优势种属,鹿回头珊瑚礁退化至以块状珊瑚为主的群落早期演变阶段^[17]。因此,滨珊瑚的死亡可作为重大历史生态和环境事件的指标^[47]。

叶片状的十字牡丹珊瑚在本次调查中光合作用特征值介于块状珊瑚和枝状珊瑚之间,与以往研究结果类似^[48]。但十字牡丹珊瑚对高温有着极强的耐受性,有研究发现其在 32 °C 下能坚持 72 h 没有明显变化,在这个温度下多数枝状珊瑚会白化死亡,滨珊瑚也会失去约 50% 的共生藻^[48]。同时,十字牡丹珊瑚对于低温也有较强的耐受性,可以在

12 °C 下存活 10 d 之久,而大多数枝状珊瑚则在 14 °C 时便会彻底白化死亡^[8]。

3.2 季节差异及影响因素

本次的调查同样发现3种珊瑚存在明显的季节性差异,且3种光合作用特征的变化趋势并不相同。共生藻密度和叶绿素 a 含量的低值多出现在冬春两季, Φ_{PSII} 的低值则出现在春夏两季。之前在三亚鹿回头对澄黄滨珊瑚 (*Porites lutea*)、松枝鹿角珊瑚 (*Acropora brueggemanni*)、风信子鹿角珊瑚 (*Acropora. hyacinthus*)、粗野鹿角珊瑚 (*Acropora. humilis*) 和十字牡丹珊瑚 (*Pavona decussata*) 等5种珊瑚的调查显示,除澄黄滨珊瑚的共生藻密度在秋季最高外,其余珊瑚的共生藻密度都是冬季最低,而 Φ_{PSII} 都表现出冬季最高的特征^[49]。本次调查中珊瑚共生藻密度最低值的出现较之前稍有推迟,但鹿回头珊瑚礁区的共生藻密度季节变化趋势仍与其他地区的研究结果不一致。STIMSON^[21]对夏威夷野外调查研究发现,鹿角杯形珊瑚共生藻密度夏季低、冬季高。FAGOONEE 等^[23]在毛里求斯进行了6年的野外调查研究发现,美丽鹿角珊瑚 (*Acropora formosa*) 的共生藻密度秋冬季是春夏季的3倍。FITT 等^[24]在巴哈马和佛罗里达群岛对 *Montastrea annularis*、*Montastrea faveolata*、*Acropora cervicornis*、*Montastrea franksi*、*Acropora palmata* 等5种珊瑚进行长达4年的野外调查研究发现,珊瑚共生藻密度和叶绿素 a 含量在夏末秋初最低、冬季达到最高。ULSTRUP 等^[50]在大堡礁南部对鹿角杯形珊瑚 (*Pocillopora damicornis*) 和强壮鹿角珊瑚 (*Acropora valida*) 进行3年的调查研究发现珊瑚共生藻

密度在夏季显著下降, 低于冬季水平。SAWALL 等^[25]对整个红海的疣状杯形珊瑚(*Pocillopora verrucosa*)进行为期 1 年的季节性调查取样研究发现, 除较为靠近赤道的 Far 站, 其他所有站位的共生藻密度都是冬季高于夏季。

这些研究普遍认为珊瑚光合作用特征的这种季节性变化主要是由表层海水温度和太阳辐射的季节性变化所驱动。BROWN 等^[21]在泰国普吉岛, 对西沙珊瑚(*Coeloseris mayeri*)、网状菊花珊瑚(*Goniastrea retiformis*)、粗糙菊花珊瑚(*Goniastrea aspera*)和澄黄滨珊瑚(*Porites lutea*)4 种块状珊瑚的研究发现, 旱季海水温度和太阳辐射升高, 共生藻密度和叶绿素 a 含量降低, 雨季海水温度和太阳辐射降低, 共生藻密度和叶绿素 a 含量升高。但 FITT 等^[23]指出, 除了海水温度和太阳辐射之外, 珊瑚光合作用特征的影响因素还包括共生藻种类, 不同的共生藻种类有着不同的适宜温度, 所以珊瑚的光合作用特征可能会在相同的温度下表现出种间差异。STIMSON^[21]和 FAGOONEE 等^[23]还发现共生藻密度与硝酸盐浓度呈正相关关系。D'ANGELO 等^[51]发现水体叶绿素 a 浓度升高时, 即浮游植物密度增加会影响海水中溶解无机营养物的浓度, 进而会对珊瑚产生影响。XU 等^[49]之前在三亚的研究也证实水体叶绿素 a 浓度达到最高值时共生藻密度会降到最低。针对鹿回头珊瑚礁共生藻密度冬季异常偏低, 徐莉佳^[35]认为是受到了南海北部琼东上升流的影响。诸多研究结果表明影响珊瑚光合作用特征的因素较多, FAGOONEE 等^[22]提出对于珊瑚光合作用特征的季节变化不能用一种或几种变量来解释, 而是要综合区域季节的总体变化。

3.3 珊瑚礁的监测与保护

鹿回头珊瑚礁于 1990 年被列入了三亚珊瑚礁国家级自然保护区, 2002 年的监测调查显示当时的平均活珊瑚覆盖率为 21.51%, 而依据历史资料估计在 1960 年代鹿回头珊瑚礁的活珊瑚覆盖率为 80%~90%^[30]。此后在 2005、2006、2009 年进行过多次调查, 平均活珊瑚覆盖率分别为 14.8%、12.2% 和 12.0%, 澄黄滨珊瑚为礁坪优势种^[17, 27]。2014 年对鹿回头珊瑚礁的最新调查结果显示平均活珊瑚覆盖率为 21.83%, 优势类群为滨珊瑚^[31]。虽然当前的鹿回头珊瑚礁活珊瑚覆盖率较之前有所回升, 但整体仍处于严重退化的状态, 耐受性强的滨珊瑚也取代枝状鹿角珊瑚成为珊瑚礁的优势类群^[27]。本次的调查显示珊瑚的光合作用特征会受到多

种环境因素的影响, 同时有着显著的种间差异和季节变化, 这些都与珊瑚的健康状态息息相关, 因此在珊瑚礁监测与健康评估过程中, 所应用的指标需要认真考虑石珊瑚的种间差异性, 特别应考虑不同形态的珊瑚种类其生态适应性不同。同时, 在珊瑚礁保护中也要特别注意环境参数的本底和动态监测, 及时预警, 加强保护。

4 结论

通过本次对三亚鹿回头珊瑚礁保护区内 3 种不同形态的造礁石珊瑚共生体光合作用特征的年度监测研究, 初步结论如下:

(1) 不同形态的造礁石珊瑚共生体光合作用特征存在显著种间差异。块状的澄黄滨珊瑚有最高的共生藻密度和叶绿素 a 含量, 但澄黄滨珊瑚的 Φ_{PSII} 最低。

(2) 3 种石珊瑚的光合作用特征均存在显著的季节变化。3 种珊瑚的共生藻密度和叶绿素 a 含量的低值多出现在冬春两季, 而 Φ_{PSII} 的低值则出现在春夏两季。推测这种变化受多种环境因素影响, 还需要进一步深入研究。

(3) 珊瑚共生体的光合作用特征和珊瑚礁生态健康状况息息相关, 并且表现出显著种间差异和季节变化。因此在珊瑚礁监测与保护过程中, 要认真考虑石珊瑚的种间差异性、生态适应性, 同时要特别注意环境参数的本底和动态监测, 做到及时预警, 加强保护。

参考文献:

- [1] 赵美霞, 余克服, 张乔民. 珊瑚礁区的生物多样性及其生态功能[J]. *生态学报*, 2006(1): 186-194.
- [2] PASCAL N, ALLENBACH M, BRATHWAITE A, et al. Economic valuation of coral reef ecosystem service of coastal protection: a pragmatic approach[J]. *Ecosystem Services*, 2016, 21: 72-80.
- [3] 李扬, 余克服, 王英辉, 等. 三亚鹿回头岸礁海域夏季表层海水营养盐年际变化特征[J]. *热带地理*, 2017, 37(5): 708-717.
- [4] YU K F. Coral reefs in the South China Sea: their response to and records on past environmental changes[J]. *Science China-Earth Sciences*, 2012, 55(8): 1217-1229.
- [5] HOEGH-GULDBERG O, POLOCZANSKA E S, SKIRVING W, et al. Coral reef ecosystems under climate change and ocean acidification[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2017, 4: 20.
- [6] FINE M, HOEGH-GULDBERG O, MEROZ-FINE E, et al. Ecological changes over 90 years at Low Isles on the Great Barrier Reef[J]. *Nature Communications*, 2019, 10: 8.

- [7] 李淑, 余克服, 施祺, 等. 海南岛鹿回头石珊瑚对高温响应行为的实验研究[J]. *热带地理*, 2008, 28(6): 534-539.
- [8] 李淑, 余克服, 施祺, 等. 造礁石珊瑚对低温的耐受能力及响应模式[J]. *应用生态学报*, 2009, 20(9): 2289-2295.
- [9] HERON S F, MAYNARD J A, VAN HOOIDONK R, et al. Warming Trends and Bleaching Stress of the World's Coral Reefs 1985-2012[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 14.
- [10] HUGHES T P, KERRY J T, ALVAREZ-NORIEGA M, et al. Global warming and recurrent mass bleaching of corals[J]. *Nature*, 2017, 543(7645): 373.
- [11] DOWNS C A, KRAMARSKY-WINTER E, WOODLEY C M, et al. Cellular pathology and histopathology of hypo-salinity exposure on the coral *Stylophora pistillata*[J]. *Science Of the Total Environment*, 2009, 407(17): 4838-4851.
- [12] THOMPSON J R, RIVERA H E, CLOSEK C J, et al. Microbes in the coral holobiont: partners through evolution, development, and ecological interactions[J]. *Frontiers In Cellular And Infection Microbiology*, 2015, 4: 20.
- [13] HUGHES T P, ANDERSON K D, CONNOLLY S R, et al. Spatial and temporal patterns of mass bleaching of corals in the Anthropocene[J]. *Science*, 2018, 359(6371): 80.
- [14] MORRISON T H, HUGHES T P, ADGER W N, et al. Save reefs to rescue all ecosystems[J]. *Nature*, 2019, 573(7774): 333-336.
- [15] DUBINSKY Z, STAMBLER N. *Zooxanthellae: The Yellow Symbionts Inside Animals*[M]. Springer Netherlands, 2011: 87-106.
- [16] WOOLDRIDGE S A. Breakdown of the coral-algae symbiosis: towards formalising a linkage between warm-water bleaching thresholds and the growth rate of the intracellular zooxanthellae[J]. *Biogeosciences*, 2013, 10(3): 1647-1658.
- [17] ZHAO M X, YU K F, ZHANG Q M, et al. Age structure of massive *Porites lutea* corals at Luhuitou fringing reef (northern South China Sea) indicates recovery following severe anthropogenic disturbance[J]. *Coral Reefs*, 2014, 33(1): 39-44.
- [18] 李淑, 余克服. 珊瑚礁白化研究进展[J]. *生态学报*, 2007(5): 2059-2069.
- [19] HINRICHS S, PATTEN N L, WAITE A M. Temporal variations in metabolic and autotrophic indices for acropora digitifera and acropora spicifera - implications for monitoring projects[J]. *Plos One*, 2013, 8(5): e63693.
- [20] DOUGLAS A E. Coral bleaching - how and why?[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2003, 46(4): 385-392.
- [21] STIMSON J. The annual cycle of density of zooxanthellae in the tissues of field and laboratory-held *Pocillopora damicornis* (Linnaeus)[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1997, 214(1/2): 35-48.
- [22] BROWN B E, DUNNE R P, AMBARSARI I, et al. Seasonal fluctuations in environmental factors and variations in symbiotic algae and chlorophyll pigments in four Indo-Pacific coral species[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1999, 191: 53-69.
- [23] FAGOONEE I, WILSON H B, HASSELL M P, et al. The dynamics of zooxanthellae populations: a long-term study in the field[J]. *Science*, 1999, 283(5403): 843-845.
- [24] 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[J]. *Limnology And Oceanography*, 2000, 45(3): 677-685.
- [25] SAWALL Y, AL-SOFYANI A, BANGUERA-HINESTROZA E, et al. Spatio-temporal analyses of symbiodinium physiology of the coral *pocillopora verrucosa* along large-scale nutrient and temperature gradients in the Red Sea[J]. *Plos One*, 2014, 9(8): 12.
- [26] 李元超, 陈海洲, 郑新庆, 等. 海南铜鼓岭国家级自然保护区海域珊瑚的分布及其健康状况评价[J]. *应用海洋学学报*, 2014, 33(4): 539-545.
- [27] ZHAO M X, YU K F, ZHANG Q M, et al. Long-term Decline of a Fringing Coral Reef in the Northern South China Sea[J]. *Journal of Coastal Research*, 2012, 28(5): 1088-1099.
- [28] CHEN T R, YU K F, SHI Q, et al. Twenty-five years of change in scleractinian coral communities of Daya Bay (northern South China Sea) and its response to the 2008 AD extreme cold climate event[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2009, 54(12): 2107-2117.
- [29] YAN H Q, YU K F, SHI Q, et al. Seasonal variations of seawater pCO₂ and sea-air CO₂ fluxes in a fringing coral reef, northern South China Sea[J]. *Journal of Geophysical Research-Oceans*, 2016, 121(1): 998-1008.
- [30] 张乔民, 施祺, 陈刚, 等. 海南三亚鹿回头珊瑚礁监测与管理策略[J]. *科学通报*, 2006, 51(增刊II): 71-77.
- [31] 孙有方, 雷新明, 练健身, 等. 三亚珊瑚礁保护区珊瑚礁生态系统现状及其健康状况评价[J]. *生物多样性*, 2018, 26(3): 258-265.
- [32] 黄德银, 施祺, 余克服, 等. 海南岛鹿回头珊瑚礁研究进展[J]. *海洋通报*, 2004, 23(2): 56-64.
- [33] PINIAK G A, BROWN E K. Temporal variability in chlorophyll fluorescence of back-reef corals in Ofu, American Samoa[J]. *Biological Bulletin*, 2009, 216(1): 55-67.
- [34] 周洁, 施祺, 余克服. 三亚造礁石珊瑚虫黄藻光合作用效率的日周期及其调控因素[J]. *热带海洋学报*, 2014, 33(1): 81-89.
- [35] 许莉佳. 海南岛造礁石珊瑚共生藻的种间差异及季节变化特征[D]. 广州: 中国科学院南海海洋研究所, 2017.
- [36] 许莉佳, 余克服, 李淑. 海南岛澄黄滨珊瑚共生藻对环境变化的适应性[J]. *热带地理*, 2016, 36(6): 915-922.
- [37] MARSH J A. Primary productivity of reef-building calcareous red algae[J]. *Ecology*, 1970, 51(2): 254.
- [38] KEMP D W, HERNANDEZ-PECH X, IGLESIAS-PRIETO R, et al. Community dynamics and physiology of Symbiodinium spp. before, during, and after a coral bleaching event[J]. *Limnology And Oceanography*, 2014, 59(3): 788-797.
- [39] 刘丽, 李泽鹏, 申玉春, 等. 四种环境因子对澄黄滨珊瑚和斯氏角孔珊瑚胁迫作用研究[J]. *热带海洋学报*, 2013, 32(3): 72-77.
- [40] JEFFREY S W, HUMPHREY G F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher-

- plants, algae and natural phytoplankton[J]. *Biochemie Und Physiologie Der Pflanzen*, 1975, 167(2): 191-194.
- [41] 中华人民共和国环境保护部. HJ 897-2017 水质 叶绿素a的测定分光光度法[S]. 北京: 中国环境出版社, 2018.
- [42] 雷新明, 黄晖, 王华接, 等. 造礁石珊瑚共生藻对富营养的响应研究[J]. *海洋通报*, 2009, 28(1): 43-49.
- [43] RODOLFO-METALPA R, REYNAUD S, ALLEMAND D, et al. Temporal and depth responses of two temperate corals, *Cladocora caespitosa* and *Oculina patagonica*, from the North Mediterranean Sea[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2008, 369: 103-114.
- [44] WINTERS G, HOLZMAN R, BLEKHMANN A, et al. Photographic assessment of coral chlorophyll contents: implications for ecophysiological studies and coral monitoring[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2009, 380(1/2): 25-35.
- [45] STIMSON J, SAKAI K, SEMBALI H. Interspecific comparison of the symbiotic relationship in corals with high and low rates of bleaching-induced mortality[J]. *Coral Reefs*, 2002, 21(4): 409-421.
- [46] MEIKLE P, RICHARDS G N, YELLOWLEES D. Structural investigations on the mucus from 6 species of coral[J]. *Marine Biology*, 1988, 99(2): 187-193.
- [47] YU K F, ZHAO J X, LAWRENCE M G, et al. Timing and duration of growth hiatuses in mid Holocene massive *Porites* corals from the northern South China Sea[J]. *Journal of Quaternary Science*, 2010, 25(8): 1284-1292.
- [48] 李淑, 余克服, 陈天然, 等. 在细胞水平上对高温珊瑚白化的初步研究[J]. *热带海洋学报*, 2011, 30(2): 33-38.
- [49] XU L J, YU K F, LI S, et al. 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[J]. *Coral Reefs*, 2017, 36(2): 477-487.
- [50] ULSTRUP K E, HILL R, VAN OPPEN M J H, et al. Seasonal variation in the photo-physiology of homogeneous and heterogeneous Symbiodinium consortia in two scleractinian corals[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2008, 361: 139-150.
- [51] D'ANGELO C, WIEDENMANN J. Impacts of nutrient enrichment on coral reefs: new perspectives and implications for coastal management and reef survival[J]. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 2014, 7: 82-93.

SEASONAL MONITORING OF PHOTOSYNTHESIS CHARACTERISTICS OF SCLERACTINIAN CORALS IN THE NORTHERN SOUTH CHINA SEA

ZHANG Haiyang^{1,2,3,4}, ZHAO Meixia^{1,3*}, ZHONG Yu^{3,5}, LU Li⁶,
LIU Guohui^{1,3}, YANG Hongqiang^{1,3}, YAN Hongqiang^{1,3}

(1 Key Laboratory of Ocean and Marginal Sea Geology, South China Sea Institute of Oceanology, Innovation Academy of South China Sea Ecology and Environmental Engineering, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China; 2 Guangxi Mangrove Research Center, Guangxi Key Laboratory of Mangrove Conservation and Utilization, Guangxi Academy of Sciences, Beihai 536000, China; 3 Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Guangzhou), Guangzhou 511458, China; 4 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 5 Daya Bay Marine Biology Research Station, Chinese Academy of Sciences, Shenzhen 518121, China; 6 College of Marine Science and Technology, China University of Geosciences(Wuhan), Wuhan 430074, China)

Abstract: Systematic investigations of scleractinian corals in the natural environment are relatively lacking since the global decline of coral reefs. In this study, we selected three corals with typical morphology from Sanya, including *Pocillopora damicornis*, *Porites lutea* and *Pavona decussata*. We investigated the symbiodinium density, chlorophyll-a content and effective quantum yield (Φ_{PSII}) for one year. The results show that: ① There are significant interspecific differences among the three corals. The scleractinian density and chlorophyll-a content of *P. lutea* are the highest, while the Φ_{PSII} is the lowest. ② About symbiodinium density, the lowest value of *P. damicornis* appeared in winter, while the lowest value of *P. damicornis* and *P. decussata* appeared in spring. The chlorophyll-a content and Φ_{PSII} of the three corals show similar pattern of seasonal changes, higher in autumn and winter, lower in spring and summer. ③ The photosynthetic characteristics of corals are related closely to the ecological health of coral reefs, and have clear interspecific differences and seasonal differences. Therefore, the interspecific differences and environmental dynamic changes of scleractinian corals, as an important indicator, need serious consideration in the coral reef monitoring and health assessment.

Key words: scleractinian corals; Symbiodinium density; chlorophyll-a content; effective quantum yield; interspecific differences; seasonal variation