

维持南沙珊瑚礁生态系统高生产力的新观点 ——拟流网理论^{*}

宋金明

(中国科学院海洋研究所)

珊瑚礁生态系是海洋中最重要的生态系之一,一般处于热带与亚热带海域。众所周知,热带海洋的上层水由于浅部温跃层的存在,阻碍了营养物质的向上输送,从而使有机物产量和输出通量都较低,即热带海洋的上层水是一层十分贫瘠的寡营养水。但处在热带海域中的珊瑚礁确有异常高的生产力,所以人们称珊瑚礁为热带沙漠海洋中的绿洲,对被包围在贫瘠海水中的珊瑚礁如何能维持高生产力这一问题,几十年来人们进行了大量的研究(Bilger *et al.*, 1995; Atkinson, 1987; Atkinson *et al.*, 1992; 宋金明, 1997),最初的结果是珊瑚礁生态系不需要外来的营养盐输入,是一个典型的自养生态系,但后来,经过科学家的反复研究结果表明,珊瑚礁生态系中的营养物质有较小的部分向外边贫瘠的海水输送。因此,为维持珊瑚礁的生产力,珊瑚礁内必定有外源的营养盐输入,基于这个出发点,人们又提出了几个维持珊瑚礁生态系高生产力的原因。本文通过对珊瑚礁生态系高生产力及其原因的系统探讨,提出了维持南沙珊瑚礁生态系高生产力一个新观点——拟流网理论,这对深入研究珊瑚礁生态系的物质循环,特别是生源要素的循环具有重要的意义。

一、高生产力的珊瑚礁生态系

珊瑚由虫黄藻(*zooxanthellae*)组成,其骨骼形成珊瑚礁,珊瑚的生长速度很快,鹿角珊瑚(*Acropora*)生长最快,其线生长速度达 12—22cm/a,重量每年可增加 130%,最慢的每年也增长 0.4cm,增重 18%。珊瑚礁生态系具有高生产力与多生物种群的特点,Odum (1971)曾测量珊瑚礁上的生物量,其结果见表 1。

表 1 珊瑚礁生态系的生物量(g/m²,干重以 C 计)

生产者	生物量
长在珊瑚内的藻类	118
珊瑚碎片里和表面上的藻类	178

* 中国科学院海洋研究所调查研究报告第 3291 号。本课题为国家自然科学基金资助项目,49576291 号。

收稿日期:1997 年 9 月 28 日。

续表

生产者	生物量
死珊瑚礁里及表面的藻类	286
珊瑚块内和表面的藻类	134
砗磲类共生的藻类	1
生产者合计	717
草食为主的动物	
海参类	50.3
海胆类	6.1
砗磲类	0.1
草食环形动物	19.4
海绵	0.02
单壳贝类	0.03
珊瑚的动物组织	40.0
草食鱼类	6.0
草食动物合计	121.95
肉食为主的动物	
软体动物	0.03
多棘海盘车类	3.6
肉食鱼类	4.15
肉食环形动物	4.0
肉食动物合计	11.78
生物总量	850.73

从表 1 中可以看出,珊瑚礁的生物量可达 $850\text{g}/\text{m}^2$ (以 C 计),而一般海洋的生物量仅约为 $60\text{g}/\text{m}^2$,即珊瑚礁的生物量是其周围海域生物量的 14 倍,所以珊瑚礁生态系是一个高生产力的海洋生态系。

二、维持珊瑚礁生态系高生产力的原因

目前提出的珊瑚礁生态系具有高生产力的主要原因有三个方面:(1)珊瑚礁内营养物质的快速循环;(2)海水运动加速潟湖内生物对营养盐的吸收;(3)地热内上升流提供外源营养盐。

1. 珊瑚礁内营养物质的快速循环

珊瑚礁潟湖往往是一较封闭的环境,潟湖内营养物质的快速循环已被大量地观测到,以 ^{14}C 作标记,用 $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ 研究 ^{14}C 被珊瑚利用的情况,发现一夜内消耗了 50%,随后两周到一个月就被利用了约 67%,据此认为碳在珊瑚礁内一年可循环约 12 次(Rougerie *et al.*, 1992),这显然要比一般海水中的碳循环快得多,珊瑚礁内的生物快速吸收了营养物质后,经代谢、排泄及尸体分解,又进入水体中,周而复始的快速循环使珊瑚礁内保持着高生产力。

2. 海水运动加速潟湖内生物对营养盐的吸收

海水的运动可加速潟湖内生物对营养盐的吸收。一般来说,当水体的营养盐比较丰富时,生物可自由吸收水中的营养盐,如果水体中的营养盐很少时,生物的生长繁殖将受到限制。那么对于珊瑚礁来说,礁内的生物是否能较大量地吸收寡营养水中的营养盐呢?

Bilger 等(1995)通过室内模拟和珊瑚礁内实际实验,证实海水运动可大大加速生物对营养盐的吸收。实验仅用 PO_4^{3-} 和 NH_4^+ 两种营养组分,结果显示海水流速的加大与珊瑚礁内生物吸收营养盐的量成正比,这一实验说明珊瑚礁内的生物通过潟湖内、外海水的运动,便可以补充相当量的营养组分。

3. 地热内上升流提供外源营养盐

Rougerie 等(1992)通过对法国 Polynesia 礁上钻孔得到珊瑚礁间隙水的系统分析,认为珊瑚礁内的营养盐来自 500—1000m 的南极中层水,带有高营养盐的南极中层水通过火山作用热流浸侵到珊瑚礁的潟湖内,环礁的地热内上升流提供外源营养盐。

Rougerie 等(1992)发现,Polynesia 礁内潟湖间隙水中的成分与南极中层水十分接近,而珊瑚礁是由多孔的碳酸盐组成,南极的中层水通过多孔的珊瑚礁潟湖的底部及内侧部侵入到潟湖内,从而使珊瑚礁生态系中保存较高的营养盐水平。

三、维持南沙珊瑚礁生态系高生产力的原因

南海的南沙海域分布着众多的珊瑚礁,通过上述对珊瑚礁生态系高生产力现有理论的概述,下面我们进一步分析维持南沙珊瑚礁生态系高生产力的原因。

1. 南沙珊瑚礁生态系中生源要素的循环速率

我们用生源要素在潟湖水中的存留时间(τ)表示循环的速率, τ 越大,则生源要素在潟湖中停留的时间越长,其循环速率越小,反之亦然,根据公式(Miyake *et al.*, 1987):

$$\tau = \frac{h \cdot C_k}{F}$$

式中, h 为水深,即潟湖中捕捉器的放深, C_k 为生源要素在潟湖水中的浓度, F 为该生源要素在潟湖中的垂直沉降通量,表 2 为计算结果。

表 2 南沙珊瑚礁潟湖中生源要素的存留时间

珊瑚礁			永暑礁 93—94	93—5	渚碧礁 94—4
C	总碳	C	28 947	28 947	28 947
		F	2 735 100	402 300	575 700
		τ	158.8	1 151.2	754.2
	无机	C	25 824	25 824	25 824
		F	2 514 970	348 920	485 540
		τ	154.0	1 184.2	797.8
	有机	C	2 123	3 123	2 123
		F	220 130	53 380	90 160
		τ	212.8	936.0	519.6
N	总氮	C	675	675	675
		F	45 900	9 800	13 800
		τ	220.7	1 102.5	734.0
	无机	C	283	283	283
		F	13 800	1 300	8 200
		τ	307.6	3 483.1	517.7
	有机	C	392	392	392
		F	32 100	8 500	5 600
		τ	183.3	738.4	1 050.8

续表

珊瑚礁		永暑礁 93—94		93—5		渚碧礁 94—4	
P	总磷	C	108		108		108
		F	11 960		4 120		3 080
		τ	135.2		418.6		525.0
	无机	C	49		49		49
		F	7 140		1 140		1 920
		τ	102.8		686.9		382.3
	有机	C	59		59		59
		F	4 820		2 980		1 150
		τ	183.1		316.0		767.6

注: C 为浓度, 单位为 $\mu\text{g/L}$; F 为垂直通量, 单位为 $\mu\text{g/m}^2 \cdot \text{d}$; τ 为存留时间, 单位为 d。

从表 2 可以看出, 生源要素 C, N, P 在渚碧礁的停留时间比永暑礁长, 这是由永暑礁潟湖是开放型, 渚碧礁潟湖是封闭型而决定的。总 C 在永暑礁潟湖和渚碧礁潟湖的停留时间分别为 0.44 年和 2.61 年, 总 N 分别为 0.60 年和 2.52 年, 总 P 分别为 0.37 年和 1.29 年。而在南沙海区中 C 的平均停留时间为 61.0 年(林洪瑛, 1996), 分别是两潟湖中 C 停留时间的 138.6 倍和 23.4 倍, 即永暑礁和渚碧礁在潟湖中的 C 循环比其在外海中的 C 循环快 137.6 倍和 22.4 倍, 从而可以看出珊瑚礁生态系统中生源要素的循环相当快。

2. 南沙珊瑚礁生态系统中生源要素的收支

根据 Bilger 等(1995)研究海水运动加速生物对营养盐的吸收结果进行统计, 则有

$$\text{对 } \text{PO}_4^{3-}: \quad C_{\text{吸}} = 1.96U + 0.71 \quad (\text{mmol/m}^2 \cdot \text{d})$$

$$\text{对 } \text{NH}_4^+: \quad C_{\text{吸}} = 7.14U + 3.21 \quad (\text{mmol/m}^2 \cdot \text{d})$$

$C_{\text{吸}}$ 为生物每天每平方米吸收营养盐的数量 (mmol), U 为海水流速 (单位 m/s)。

永暑礁潟湖面积为 105.62km^2 , 渚碧礁为 9.68km^2 , 测量通量时的流速分别为 18cm/s 和 34cm/s , 由此计算出两潟湖中由于海水运动引起生物对营养盐的吸收量。利用潟湖中沉积物-海水界面营养盐的扩散通量(宋金明等, 1996), 二者的差减量便可得出生物排出和进入水体中的量, 并可估算出两潟湖内每天的 PO_4^{3-} 和 NH_4^+ 的收支情况(表 3)。

表 3 南沙珊瑚礁生态系统中 PO_4^{3-} 和 NH_4^+ 的收支 (mol/d)

营养物质	PO_4^{3-}		NH_4^+	
	永暑礁	渚碧礁	永暑礁	渚碧礁
由于海水运动引起的生物对营养盐的吸收量 (F_1)	$\frac{11\ 960}{100}$	$\frac{13\ 360}{100}$	$\frac{475\ 290}{100}$	$\frac{54\ 600}{100}$
沉积物向海水中扩散总量 (F_2)	$\frac{1\ 095}{0.98}$	$\frac{127}{0.95}$	$\frac{30\ 715}{6.46}$	$\frac{6\ 214}{11.38}$
生物排出、进入水体中的量 (F_3)	$\frac{110\ 865}{99.02}$	$\frac{13\ 233}{99.05}$	$\frac{444\ 575}{93.54}$	$\frac{48\ 386}{88.62}$

注: 横线下的数字为占总收(或总支)的百分数。

对于潟湖中的生物来说, 若收为 F_1 , 支为 $F_2 + F_3$, 则收支平衡为 $F_1 = F_2 + F_3$ 。

实际上 F_1 主要由两部分组成, 即海水运动引起生物增加的吸收量 F_{ma} 和生物自身吸收的量 F_{ba} , 即 $F_1 = F_{\text{ma}} + F_{\text{ba}}$, 而 $F_2 + F_3$ 由潟湖内内循环量 $F_{\text{内循环}}$ 和潟湖内的输出量 $F_{\text{输出}}$ 组成, 即 $F_2 + F_3 = F_{\text{内循环}} + F_{\text{输出}}$, 相对于珊瑚礁潟湖来说 $F_{\text{ma}} \gg F_{\text{ba}}$, $F_{\text{内循环}} \gg F_{\text{输出}}$ 。

所以, 在南沙珊瑚礁潟湖中, 对于其生物来说, 营养物质的收主要来自海水运动, 支主

要来自于生物代谢、排泄及尸体的分解;沉积物-海水界面扩散出的营养组分占较小的比例。

3. 维持南沙珊瑚礁生态系高生产力的原因

通过上面对珊瑚礁生态系高生产力维持原因的分析,可知任何单一的理论都难以解释,况且不同的珊瑚礁的自然地理环境差异很大,也不可能是仅仅一种原因,很可能几种原因并存,基于以上的分析,我们认为珊瑚礁生态系高生产力维持的原因在于:

(1) 热带固着生物对营养物质的吸收,即珊瑚礁是一个特殊的“生物化学反应器”,其中的生物相对于海水来说是相对固着的,不像外海许多生物随海水运动而迁移,这些固着生物可以吸收外界相对寡营养水中的营养物质,且吸收量随海水流速的增大而增加,这些生物起到了寡营养水中营养物质“富集器”的作用,形象地说这些生物类似海中捕鱼用的“流网”,尽管水中的鱼虾较少,但一进入流网区内,鱼虾全被网了下来,而正是这种流水源源不断地向流网区内输送大量的鱼虾,所以由热带相对固着的生物组成的生物化学反应器大量富集外海寡营养水中的营养物质是珊瑚礁生态系高生产力最根本的原因。

(2) 珊瑚礁生态系中生源物质的快速循环是其维持高生产力的主要原因。当相对固着的生物富集了寡营养水中大量的营养物质以后,其代谢、排泄与尸体分解又将营养物质释放到水中,沉入到潟湖底部的颗粒进一步分解亦向水体扩散,潟湖内营养物质的循环速度是外海的几十倍到数百倍,营养物质的快速循环维持了珊瑚礁生态系的高生产力。

参 考 文 献

- 宋金明、李鹏程,1996,南沙群岛海域沉积物-海水界面间营养物质的扩散通量,海洋科学,5:43—50。
- 宋金明,1997,中国近海沉积物-海水界面化学,海洋出版社,180—189。
- 林洪瑛,1996,南海的碳通量研究,南海研究与开发,2:30—35。
- Atkinson, M. J., 1987, Rates of phosphate uptake by coral reef communities, *Limnol. Oceanogr.*, **32**(2): 426—435.
- Atkinson, M. J., R. W. Bilger, 1992, Effects of water velocity on phosphate uptake in coral reef-flat communities, *Limnol. Oceanogr.*, **37**(2): 273—279.
- Bilger, R. W., M. J. Atkinson, 1995, Effects of nutrient loading on mass-transfer rates to a coral-reef community, *Limnol. Oceanogr.*, **40**(2): 279—289.
- Miyake, Y. et al., 1987, A theoretical study on the concentration of biophile elements dissolved in sea water with a longer residence time, *Bull. Soc. Sea water Sci. Jpn.*, **40**(6): 342—349.
- Odum, E. P., 1971, Fundamentals of ecology, W. B. Saunders, Philadelphia, 577.
- Rougerie, F., J. A. Fagerstrom, C. Andrie, 1992, Geothermal endo-upwelling: a solution to the reef nutrient paradox? *Continental Shelf Research*, **12**(7/8): 785—798.

THE NEW VIEWPOINT OF THE HIGH PRODUCTIVITY SUPPORTING NANSHA CORAL REEF ECOSYSTEM ——SIMULATED DRIFT-NET THEORY*

Song Jinming

(Institute of Oceanology, Chinese Academy of Science)

ABSTRACT

The coral reef ecosystem has high biomass and gross primary productivity, located in tropical areas noted for very low dissolved nutrient concentrations. The reefs are truly "an oasis in a desert ocean". The high productivity supporting the coral reef ecosystem is a "reef nutrient paradox". Many researchers regarded the apparently contradictory aspects of and directed towards resolution of the "reef nutrient paradox". About one quarter of the most recent research reports on "coral reef" concerns problems broadly termed the nutrient paradox. The main conclusion was that the coral reef ecosystems have low net productivity despite their high gross productivity, and are typically autotrophic communities. The main viewpoints were as follows:

1. The temperature of coastal upwelling water can drop below the lethal limit of algal coral ecosystems; nutrient-rich upwelling water should produce a bloom of planktonic and benthic algae which should lead to a decrease in the input of light to the zooxanthellae-coral endosymbiotic system and eventually to eutrophication and coral polyp suffocation; increased destruction of reef frameworks by bioeroders whose abundance is directly related to the increased benthic algal biomass.

2. In oligotrophic regions, endo-upwelling can provide new nutrients to sustain the net primary production by zooxanthellae-coral symbiosis; Such primary production in turn supports coral skeletogenesis, microbial production and internal recycling of detrital organic matter injected into the reef matrix by wave energy; The excess production and recycling of inorganic nutrients and organic carbon (chiefly zooxanthellae, mucus and dissolved organic matter) are exported to the adjacent ocean. Excess zooxanthellae purged in enormous numbers by the coral polyps may be consumed by zooplankton and benthos, the first links of the reef food chain. This food chain centered around atoll and barrier reef crests may explain the high biomass and secondary production observed in these oceanic oases. A permanent endo-upwelling can bring new nutrients to the surficial autotrophs, supporting the long-term growth and exportation of the ecosystem.

3. In the coral reef lagoons, the nutrient recycling is very rapid, water movement

* Contribution No. 3291 from the Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences.

can transport nutrients into the lagoons and accelerate the nutrient assimilation of organisms.

Based on a study of the Nansha coral reef ecosystem, South China Sea, this paper presents a new viewpoint — “simulated drift-net theory”, which the reef nutrient paradox may be explained satisfactorily. The new viewpoint includes two parts:

a. The main reason for the high gross productivity in the coral reef ecosystem is that the fixed tropical organisms there can enrich with a great amount nutrients in the oligotrophic water coming out from the reef. Because the coral reef organisms are relatively fixed and cannot drift with the moving water, they can adsorb much nutrients and become “nutrient enricher” of nutrient-poor waters. As a metaphorical meaning, the fixed organisms like a drift-net. Although fish is relatively little, they come into drift-net and are caught. The result is that fish is very much in drift-net. The “Simulated drift-net theory” is summarized in one sentence: The reason for the high gross productivity supporting the coral reef ecosystem is that the special biochemical reactor made up of relatively fixed tropical organisms enriches with a great amount nutrients the oligotrophic water coming out of the reef.

b. The nutrient recycling in coral reef ecosystem is very rapid (about 5 to 25 times a year).