

造礁石珊瑚群落结构研究的概况、问题和前景

于登攀 邹仁林

(中国科学院南海海洋研究所, 广州 510301)

摘要 造礁石珊瑚作为珊瑚礁生态系统中的关键生物类群,其群落结构是珊瑚礁系统研究中的一个重要方面。本文回顾了20余年以来世界各国对造礁石珊瑚群落结构研究所取得的主要进展和认识,指出了目前研究中存在的问题并分析了不同空间范围研究结论之间的缺乏一致性和中等干扰假说的不足。最后,结合珊瑚礁生态系统基础理论和应用发展的需求,本文探讨了造礁石珊瑚群落结构研究的前景。

关键词 造礁石珊瑚,群造结构,概况,问题,前景

General situation, problems and prospects of studies on Scleratinian coral community structure / Yu Dengpan, Zou Renlin // CHINESE BIODIVERSITY. —1995,3(1):26~30

This paper synthesizes major developments and conclusions of studies on Scleratinian coral community structure in last 20 years in the world, puts forward the problems existing in the studies and analyses the causes of inconsistency in the studies of different spatial scales and the flaws of "intermediate disturbance hypothesis"; Finally, combining with need's of the development of basic theoretical and applied studies, this paper probes into the prospects of the studies on Scleratinian coral community structure.

Author's address South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou, 510301

Key Words Scleratinian corals, community structure, general situation, problems, prospects

1 研究概况

1.1 群落的全球结构格局

造礁石珊瑚分布于温暖、透明度高、贫营养的热带浅水海域,在全球有两个都处于赤道北侧的多样性中心,一个在印度-太平洋,另一个在热带大西洋。相应地可划分为两个动物区系,即印度-太平洋区系(Indo-Pacific fauna)和大西洋-加勒比海区系(Atlantic-Caribbean fauna)。这两大区系的形成与分化是地质史上3~5百万年前巴拿马地峡把大西洋和太平洋分隔开后独立演化的结果。尽管它们的现代环境条件相差不多,大西洋造礁石珊瑚区系的范围比印度洋-太平洋区系狭窄得多,物种多样性也低50%,前者仅有20属65个种,而后者有80属500个种^[1]。

群落的全球水平分布格局的特点是:不论朝那个方向远离多样性中心,区系成份都表现出属、种平行递减的趋势。造礁石珊瑚属种沿多样性中心向外的递减与分布区海水最低温度梯度呈现一致的趋势,因而特定区域的水温范围对该区域造礁石珊瑚的物种多样性有重要作用^[2]。

造礁石珊瑚在垂直分布上的特征是多样性随水深的增加而降低。在造礁石生长的水域内,除光照强度随水深增加而递减,并与造礁石珊瑚随水深增加而种类及覆盖率减少的趋势平行之外,其它

理化因素,如盐度、溶解氧等都几乎是恒定的,表明光照强度是垂直分布下限的限制因子。这是由与造礁石珊瑚共生的虫黄藻进行光合作用的需要所决定的^[3-7]。

1.2 群落空间结构的异质性

除水温和光照强度以外,基底条件、盐度、沉积物、水动力因素等区域环境条件的差异对一定区域内造礁石珊瑚的分布格局和物种多样性也有重要作用,往往是造成群落结构异质性的直接因素。许多研究者^[7-20]往往把群落分布格局和水动力因素联系起来。一般认为,波浪、海流及海面涨落等是造成地区群落分布格局的主要因素;波浪作用过高的地段无造礁石珊瑚,造礁石珊瑚按抵抗波浪冲击的能力大小的顺序分布,不同地段的优势种及其多样性有显著差异。大型块状的种类(如滨珊瑚 *Porites* 等)在波浪作用较大的地段占优势,波浪作用小的地段则以分枝纤细(如鹿角珊瑚 *Acropora*)或薄叶状等不耐冲击的种类为主。

由于在小生境这样的小空间范围内,影响群体和种群分布的环境因素复杂多样,而且带有很大的偶然性;因而群落在小空间范围的结构格局是一个研究难点。目前,这方面的研究为数不多且欠缺深入和全面^[16,17]。

1.3 影响群落结构的生物学因素

由于珊瑚礁生物群落极高的生物多样性及高度复杂的种间和种内关系,目前对各种生物因素与造礁石珊瑚群落结构之间关系的研究,远不如对理化因素的研究那样全面和深入。个别学者^[21,22]推测,由于成体石珊瑚不易被捕食,与其它生物之间的食物竞争也不激烈,生物因素对群落分布和多样性的作用似乎没有非生物因素的作用那样明显和重要。

造礁石珊瑚是营固着生活的动物,对基底条件有较严格的要求。各种种间关系之中,种间、尤其是不同造礁石珊瑚之间的空间竞争对种群的分布有重要作用,这一作用的强度随种群密度的增高而增大^[21]。在理化环境条件适宜的情况下,一个群体的存活或死亡很大程度上取决于邻近的造礁石珊瑚群体空间竞争力的高低,大多数造礁石珊瑚分泌毒素以维持或扩展生活空间的生理机能是造成同种群体间隔分布(spaced-out distribution)的主要原因,这一机能对群落演替中结构格局的保持和变化也有非常重要的作用^[14,20-22]。

2 存在的问题

过去 20 余年之中,造礁石珊瑚群落结构研究在现代生态学、生物地理学等学科理论与方法的发展以及观测研究手段的推动下取得了较大的进展,但总体研究水平还落后于其它学科分支。造成这一现状的,除研究对象的复杂性、研究手段的限制和水下调查取样困难等客观因素外,研究方法方面的主观原因也很突出。

2.1 应用的理论方法有待改进

在研究内容上,群落结构研究应包括许多方面,但不少研究还处在区系分析的阶段;虽然也有许多学者进行过物种多样性和分布格局的研究,但实际上往往只分析数量足够大的种类,并以此作为判断分布格局的依据^[8-15],忽略了造礁石珊瑚群落组成大多数种为稀有种这一根本特征。

在数据观测和采集上,普遍存在追求简捷的倾向。许多研究者调查的有关群落结构方面的数据通常只是珊瑚群落整体及部分优势种的覆盖度^[8-15,18]。在数据分析方面大多数研究也不够深入。例如,有些仅仅围绕物种多样性的研究报道,观测的数据是可以再进一步用于研究种间联结和群落的异质性等内容的,却未能充分挖掘数据所包含的群落结构的信息^[8,13-15]。同时,在数据采集和分析上还缺乏统一的方法,难以对不同学者的研究进行综合对比分析。

2.2 不同空间范围上研究之间不一致。

目前对造礁石珊瑚群落结构的认识有两种截然不同的观点。一种认为理化环境因素在很大程度上决定了种群分布格局,群落结构是以“规律有序(Lawand order)”的^[8,10,21];另一种观点则认为影响种群分布的因素大多数是偶发性的,导致群落结构极为复杂而且“混沌无序(anachyor chaotic)”^[12-15,18]。

以上两种观点的证据分别来自不同空间范围的群落的结构水平。群落大空间范围的分布格局符合“规律有序”的观点,而种群在小生境内的分布符合“混沌无序”的观点。“混沌无序”的小空间结构何以形成“规律有序”的大空间结构,是一个值得深入探讨的问题。一方面,在如小生境这样的小空间范围内,许多地段性或纯属偶然性的因素的作用会掩盖来自大空间范围的因素作用所可能决定的格局,随空间范围的增大,地段性环境因素的影响相对趋于减小,群落在大空间上的结构可表现出由少数几种环境因素决定的规律性;另一方面,在实际研究中,对大空间范围的研究偏重于寻找规律性的整体状况,有时不得不避开“非规律性”的局部^[8,9];而在小空间范围的研究^[13-15]中,面对的正是目前还难以全面考虑的复杂因素所导致的“非规律性”的局部。换言之,分析方法的缺陷与不统一也与以上两种认识的产生有关。既然“规律性”是指结构格局与环境条件相互配置之间的联系,小空间范围内群落的结构虽然受各种复杂因素的影响,也必然有其规律,只是目前对这种规律认识不足而已。

2.3 关于“中等干扰假说”

“中等干扰假说(intermediate disturbance hypothesis)”是 Connell(1978)提出的关于造礁石珊瑚物种多样性与外界干扰强度之间联系的假说^[16]。他认为,在稳定的环境条件下,由于竞争排斥,处于演替顶极期的群落会被一个或个别几个种所垄断,导致物种多样性下降;如果外界干扰强度和频率过高而使大多数种类无法生存,群落处于演替先锋期,多样性也不高;而如果干扰强度和频率适度,只影响某些种类,就可避免少数几个种的垄断,相对于完全无干扰和干扰过大两种极端情况多样性最高。中等干扰假说提出之后,被一些学者所接受,其中 Dollar(1982)、Grigg(1983)等^[23,24]还分别用各自的研究对这一假说进行验证。

但是,以上学者所研究的无一例外是受频繁干扰的生境,关于稳定的环境中的造礁石珊瑚物种多样性会下降的推断实际上并无对稳定环境观察的对比为依据。同时,以上学者的研究中所考虑的干扰因素显得过于单一,例如 Dollar(1982)的研究的报道中认为:夏威夷群岛受波浪冲击最大的浅水区和受波浪影响的深水处的向海斜坡上的造礁石珊瑚的多样性都低,而受中等程度波浪冲击的地段多样性最高,该现象是对干扰假说的证实^[23]。显而易见,他忽略了影响造礁石珊瑚群落结构的因素是多方面的,并在不同地段和空间范围的重要性不同。深水处造礁石珊瑚的多样性低通常更可能是因为光照强度低或基底不适宜等,而与竞争排斥无关。抛开具体研究的局限,仅从理论上推测,中等干扰假说也不能完全令人信服。由于不同种类对同一种干扰因素的抵抗力一般是不同的,单一因素干扰更可能恰好促进了对这种干扰具有高抵抗力的种类对生境的垄断,而不是抑制垄断。由于不同种类对不同的干扰抵抗力一般不同,能够抑制垄断的应该是以适当强度和频率并适时出现的多种干扰因素。但是,在自然环境中,这样的干扰条件即使有,可能也是很少见的。中等干扰假说与造礁石珊瑚在泻湖这样环境相对最稳定的水域多样性很高(目前尚无数据说明是最高)的事实相悖。

总之,中等干扰与最高物种多样性很可能无直接的因果关系。造礁石珊瑚高物种多样性的形成机制仍是一个值得深入探讨的问题。

3 发展前景

对比有关文献报道可以看出,近十余年来造礁石珊瑚群落结构的研究在总体水平不象其他学

科分支那样有较大提高,而与此同时,有关珊瑚礁恢复、保护和管理方面的报道日见增多^[25,26]。地球环境,特别是世界近岸环境的恶化而造成珊瑚礁受破坏程度的日益严重所引起的广泛关注,无疑是包括造礁石珊瑚研究在内的珊瑚礁生态系统科学研究发展的最大堆动力。但是,任何一个学科发展的根本都在于高水准的基础研究,珊瑚礁科学自然也不例外。尤其在目前水平落后,无法对应用起到应有的指导作用,造礁石珊瑚群落结构的研究是一个必然也必须受到重视的方面。

就提高基础研究的水平,加强对珊瑚礁恢复、保护与管理的科学指导而言,以下几方面可能是特别重要的:

- 3.1 群落结构的观测、数据采集及分析方法的统一和标准化。这不仅是该学科分支发展的必经之路,同时也是开展以下第3和4项研究内容的前提条件;
- 3.2 对珊瑚礁的恢复和重建具有指导作用的群落结构的研究内容,其中如特定地区群落的物种多样性现状、濒危种群的分布、不同地段群落的结构和外貌等;
- 3.3 作为珊瑚礁生态系统主要成份的造礁石珊瑚群落在十年、百年乃至更长时间尺度上动态的预测,这是提出珊瑚礁保护、管理及恢复合理措施的重要依据之一;
- 3.4 不同分布区群落结构的系统比较研究。在第7届ICRS上,对珊瑚礁科学未来发展的一致意见认为应尽快建立开展全球规模珊瑚礁长期监测的网络。由于造礁石珊瑚在珊瑚礁中的重要地位,不同地区造礁石珊瑚群落结构及其动态的比较研究,将是珊瑚礁监测网络研究的一个重点;
- 3.5 对地处大陆边缘岸礁造礁石珊瑚群落结构的研究。以往的研究对象以分布在热带大洋中的典型珊瑚礁为主,对岸礁造礁石珊瑚群落结构的研究为数较少。岸礁石珊瑚不仅是系统研究造礁石珊瑚群落结构必不可少的部分,与分布在大洋中的造礁石珊瑚相比受破坏的程度更严重,因而也是研究、保护和管理的的首选对象。

参 考 文 献

- 1 Archituv Y, Z Dubinsky, Evolution and zoogeography of coral reefs. In: Z. Dubinsky (ed.) *Coral Reefs, Ecosystems of the World*, Amsteerm: Elsevier, 1990, 25: 1~3
- 2 Stehli F G, E Wells, Diversity and age pattern in hermatypic corals. *Syst. Zool.*, 1971, 20: 115~126
- 3 Dubinsky Z, P G Falkowskid, D Sharf, Aspects of adaption of hermatypic corals and their endosymbiotic zooxanthellae to light. *Bull. Inst. Wceanogr. Fish.*, 1983, 9: 124~134
- 4 Coles S L, Lmitations on reef coral development in the Arabian Gulf; temperature or algae competition? *Proc. 6th Int. Coral Reef Symp.*, 1988, 3: 211~216
- 5 Vareschi E, H Fricke, Light responses in a Scleratinian coral (*Plerogyra sinuosa*). *Mar. Biol.*, 1986, 90: 395~402
- 6 Schichter D, H W Fricke, Light harvesting by wavelength transformation in symbiotic coral of the Red-Sea twilight zone. *Mar. Biol.*, 1986, 91: 403~408
- 7 Stoddart D R, Environment and history in Indian Ocean reef morphology. *Symp. Zool. Soc.*, 1971, 28: 3~28
- 8 Done T J, Patterns in the distribution of coral community across the central Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 1982, 1: 95~107
- 9 Green D G, et al., Patterns of predictability in coral reef community structure. *Coral Reefs*, 1987, 6: 27~34
- 10 邹仁林, 西沙群岛造礁石珊瑚落结构的分析, 海洋学报, 1980, 24(21): 93~110
- 11 Zou Renlin, Yu Dengpan, Studies on ther diversity of hermatypic corals in China. *Chinese Biodiversity*, 1993, 1(1): 32~40
- 12 Loya Y, Changes in a Red-Sea coral community structure: a longterm case history study. In: G M Woodwell (ed.), *The earth in transistial pattern and process of biotic improverishment*, Combridge: Cambridge Univ. Press, 1991, 1~350

- 13 Liddell W D, S L Ohlbors, Comparison of western Atlantic coral reef communities. *Coral Reef Sym.*, 1988, 281~286
- 14 Kotb M M A, et al., Coral community structure at Ras Mohammed in the northern Red-Sea. *Trop. Zool.*, 1991, 4(2),269~286
- 15 Braddury R H, et al., Patterns in the structural typology of benthic communities on two coral reefs of the central Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 1986,4:161~167
- 16 Connell J H, Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*, 1978,199:1302~1310
- 17 Green D G, et al., Explanation, prediction and control in coral reef ecosystems. In: Baker et al.,(eds.),*Proceedings of the Inaugural Great Barrier Reef Conference*. Townsville: James Cook University, 1983,213~215
- 18 Reichelt R E, R H Bradbury, Spatial patterns in coral reefs benthos: multiscala analysis of sites from three oceans. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1984, 17:251~257
- 19 Sheppard C R C, Coral populations on reef slopes and their major controls. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1982, 7:83~115
- 20 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, 1990, 25: 469~487
- 21 Connell J H, Competitive interactions and the species diversity of corals. In :G. O. Mackie(ed.) *Coelenterate Ecology and Behaviour*,Plauen: 1976,51~58
- 22 Karlson R H, L E Hurd, Disturbance, coral reef communities, and changing ecological paradigms. *Coral Reefs*, 1993, 12:117~125
- 23 Dollar S J, Wave stress and coral community structure in Hawaii. *Coral Reefs*, 1982,1:71~81
- 24 Grigg R W, Community structure, succession and development of coral reefs in Hawaii. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1983,11:1~14
- 25 Grigg R W, Science management of the world's fragile coral reefs. *Coral Reefs*, 1994,13: 1~2
- 26 Grigg R W, Future prospects for coral reef science and species beyond the reef. *Coral Reefs*, 1993,12:55~56