

珊瑚虫-虫黄藻共生系统 碳循环研究的若干进展

江志坚^{1,2}, 黄小平^{1,*}

(1. 中国科学院南海海洋研究所 热带海洋环境动力学重点实验室, 广东 广州 510301; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要:综述并分析了珊瑚虫-虫黄藻共生系统碳循环研究的进展, 主要包括珊瑚共生系碳的来源、碳利用机制及其碳循环的影响因素等。其中, 珊瑚共生系碳循环的主要影响因素包括物理因素(光照和温度)、化学因素(CO_2 分压、营养盐、污染物)和生物因素(珊瑚共生系的营养方式), 这些因素通过影响珊瑚共生系的生理活动(呼吸作用、光合作用和钙化作用)来影响其碳循环。最后提出碳循环的一些研究重点: 1) 珊瑚虫-虫黄藻共生系统碳循环对全球气候变化的响应; 2) 珊瑚虫-虫黄藻共生系统碳循环影响因素的耦合研究, 从细胞和分子水平开展碳循环的影响机理研究; 3) 采用微传感器技术和叶绿素荧光技术, 并加强它们在珊瑚虫-虫黄藻共生系统碳循环中的应用; 4) 珊瑚共生系呼吸作用对有机碳循环影响的研究, 特别是呼吸作用、光合作用及钙化作用三者之间的相互作用对珊瑚共生系内部碳循环的影响机制。

关键词:珊瑚虫-虫黄藻共生系统; 碳循环; 光合作用; 钙化作用; 呼吸作用; 影响因素

中图分类号: Q148

文献标识码: A

文章编号: 1671-6647(2009)01-0112-09

由于人类的活动(例如燃烧石化燃料), 使得大气中的 CO_2 和其它“温室气体”增加, 对全球的气候产生很大的影响。

海洋生态系统特别是珊瑚礁生态系统在决定海-气界面 CO_2 的交换中扮演很重要的角色, 其主要通过光合作用、呼吸作用、 CaCO_3 的沉淀和溶解来影响海洋的碳循环。这些过程影响 CO_2 在海水里的分布、转化和归宿^[1]。而珊瑚作为珊瑚礁生态系的关键种, 在大气中的碳循环也扮演重要的角色。共生藻的光合作用把海水中的 CO_2 转变为碳水化合物, 珊瑚虫将碳水化合物转变为 CaCO_3 , 堆砌成珊瑚礁, 有助于海洋可以不间断地吸收大气中的 CO_2 , 降低大气中的 CO_2 含量, 从而减轻温室效应、降低大气温度^[2]。

因此珊瑚礁生态系统的碳循环引起海洋生态学家的日益广泛关注。近年来, 由于同位素技术、微传感器技术和叶绿素荧光技术的迅速发展, 使得对珊瑚虫-虫黄藻共生系统碳循环的微观研究成为可能。国外很多生态学家开展了一系列相关研究, 并取得了许多新的进展。国内研究主要集中在珊瑚礁生态系的碳循环, 包括珊瑚礁生态系中碳的形式和形态、碳收支的平衡、生物在碳循环中的作用、自然环境对珊瑚礁碳循环的影响等^[3-10], 而珊瑚虫-虫黄藻共生系统碳循环的研究工作才刚刚起步。本文综述并分析了珊瑚虫-虫黄藻共生系统碳循环研究的进展, 同时提出一些有待解决的问题, 为国内这方面的研究提供参考。

1 碳的来源

珊瑚共生系的碳来源有 3 个: 1) 海水中的 DIC(溶解无机碳); 2) 光合产物的分解(碳的内循环); 3) 被

收稿日期: 2008-01-17

资助项目: 中国科学院知识创新工程项目——热带亚热带海湾特殊类型生态系统动力过程及其可持续发展机制(KSCZ2-SW-132); 国家自然科学基金项目——海草根和叶的营养吸收过程及其与附生藻类的竞争机制(40776086); 中国科学院南海海洋研究所知识创新工程领域前沿项目——南海典型区域海藻碳流动的关键生态系统(LYQY200706)

作者简介: 江志坚(1981-), 男, 广东清远人, 博士研究生, 主要从事海洋环境方面研究, E-mail: jiangzj1982@163.com

* 通讯作者: 黄小平, 博士, 研究员, 博士生导师, 主要从事海洋环境方面研究, E-mail: xphuang@scsio.ac.cn

(高 峻 编辑)

摄取的浮游生物的呼吸。它们在珊瑚共生系内部形成了一个有效碳库,参与不同的生理过程^[11],如光合作用、呼吸作用、钙化作用和捕食作用。这些过程反作用于有效碳库^[12]。目前研究主要集中在光合作用和钙化作用,呼吸作用贯穿其中,捕食作用相对较少。

1.1 虫黄藻光合作用的碳源

虫黄藻属于 C_3 类型植物^[13],对 O_2 比较敏感,这是因为 O_2 和 CO_2 分别为光呼吸和光合作用而竞争核酮糖二磷酸缩化酶(Rubisco)的反应场所^[14]。但是虫黄藻在共生群落里对 O_2 不敏感^[15],这表明在 Rubisco 的反应场所 CO_2 的浓度很高,及珊瑚细胞对 DIC 进行了有效的吸收^[14]。

重碳酸盐脱水作用形成的 CO_2 可能是光合作用的碳源^[16]。Land 等^[17] 和 Goreau 等^[18] 用同位素分馏技术证明了珊瑚-虫黄藻共生系统的主要碳源是海水中的 HCO_3^- ,而不是呼吸作用产生的 CO_2 。Cook 等^[19] 比较了不同 pH 条件下共生体光合作用的放氧率,发现不能吸收 HCO_3^- 的共生体的放氧率与 H^+ 浓度成正比,而能吸收 HCO_3^- 的共生体则与之相反,在较高 pH 下吸收了更多浓度的碳,放氧率会更高。这进一步证明了 HCO_3^- 作为光合作用的 CO_2 的主要来源。而且, CO_2 在任何情况下(特别是海水里的 CO_2)的扩散都不能满足维持恒定的光合作用,这可能因为 CO_2 的扩散速率比较慢^[20]。

而 Horani 等^[11] 利用微传感器技术研究发现,虫黄藻的光合作用可以临时从呼吸作用获得大部分无机碳,光合作用 CO_2 的固定来源于内部的无机碳。Rubisco 既可以还原光合碳,也可以氧化光呼吸碳,这主要取决于 O_2/CO_2 比例。高比例 O_2/CO_2 可以促进光呼吸碳的氧化^[21]。酶活性中心附近的呼吸可能会通过减少 O_2/CO_2 比例而减少光呼吸碳的氧化率,因此,呼吸对 Rubisco 酶在光合作用碳还原的功能很重要^[11]。

故虫黄藻光合作用的碳源主要来自珊瑚组织通过重碳酸盐脱水形成的 CO_2 ,而呼吸作用产生的 CO_2 贡献率比较少;但是在呼吸作用降低 O_2/CO_2 比例的情况下,呼吸作用会贡献大部分无机碳。

1.2 珊瑚虫钙化作用的碳源

$^{14}C/^{45}Ca$ 的比值代表海水中 DIC 的结合率;比值为 1 意味着珊瑚骨骼的 DIC 和等量 Ca^{2+} 来自于海水;小于 1 意味着还有未标记的 DIC 源^[22]。Furla 等^[22] 利用 ^{14}C 和 ^{45}Ca 双标记技术,黑暗条件为 $(25.56 \pm 4.11)\%$,光照条件为 $(36.60 \pm 3.22)\%$,得到黑暗和光照条件下的比值没有大的区别。这结果表明海水中的 DIC 在黑暗或者光照条件下都不是钙化作用的主要无机碳源。而未标记的无机碳碳源可能来自于细胞内的重碳酸盐和代谢产生的 CO_2 。在去除珊瑚组织后,钙化作用速率在 180 min 内都没有发生变化,因此,未标记的无机碳源一定是由珊瑚共生系代谢产生的 CO_2 。另外,珊瑚 *Stylophora pistillata* 呼吸产生的 CO_2 ,每小时为 $(193.92 \pm 13.04) nmol \cdot (mg \cdot prot)^{-1}$,在黑暗和光照条件下能够提供钙化作用所需要的 DIC 分别为 $(8.54 \pm 1.64) nmol \cdot (mg \cdot prot)^{-1}$ 和 $(32.11 \pm 4.13) nmol \cdot (mg \cdot prot)^{-1}$ 。Erez 等^[23] 利用 ^{45}Ca 示踪技术原位测量珊瑚 *Stylophora pistillata* 的钙化速率,发现测量结果比用 $H^{14}CO_3^-$ 得到的结果增加了 5~10 倍,这表明代谢产生的 CO_2 可能占光照条件下钙化作用 80% 的碳源。

但是,McConnaughey 等^[24] 在无脊椎动物与环境进行气体交换以获取 O_2 的过程中,比较了呼吸产生的 CO_2 量和从环境扩散进动物体的 CO_2 量,发现 CO_2 扩散量是呼吸产生的 CO_2 的 10 倍,这表明形成骨骼的碳源只有 10% 来自呼吸产生的 CO_2 。Griffin 等^[25] 和 Adkins 等^[26] 也发现深海珊瑚呼吸产生的 CO_2 只占骨骼的碳源的 5%~10%。

所以珊瑚虫钙化作用的碳源有 2 个:1)是珊瑚共生系新陈代谢产生的 CO_2 ;2)是海水的碳酸盐。但是 2 个碳源各自的贡献率有待进一步研究与确定。

2 碳的利用机制

珊瑚共生系统的碳循环包括:1)有机碳循环(光合作用和呼吸作用);2)无机碳循环(钙化作用)^[7]。虫黄

藻能够通过光合作用制造有机物并释放 O_2 供珊瑚虫呼吸,所制造的相当多的一部分有机物被排出珊瑚虫体外,很快又被珊瑚虫的触手粘住送回口中,成为珊瑚虫的主要碳食物源之一;珊瑚虫呼吸所排出的 CO_2 正是虫黄藻进行光合作用的原料。反过来,虫黄藻在珊瑚虫体内也呼吸产生 CO_2 ,这部分 CO_2 被珊瑚虫用来与水中的 Ca^{2+} 合成珊瑚的骨骼,满足珊瑚礁系统迅速的钙化作用,二者构成一种互惠互利的关系^[3]。

珊瑚虫的外表面是由 2 个单个细胞厚的上皮层组成,分别是外胚层(表皮)和内皮层(肠表皮)。这 2 层中间由中胶层连接。口外胚层与外界的海水接触,而对口的外胚层与 $CaCO_3$ 骨骼相连接。而口内皮层和对口内皮层之间是由腔内流动液体连接^[27]。因此,虫黄藻和钙化层不能与海水直接接触, HCO_3^- 和 CO_3^{2-} 很难渗透通过生物膜^[11]。

在光照条件下,珊瑚共生体积累 DIC 对 4,4'-二巯硫氰酸水合芪—2,2'-二磺酸(DIDS,一种阴离子载体抑制剂),碘化物和含氧基(EZ,一种碳酸酐酶抑制剂)敏感,这意味着存在离子交换和碳酸酐酶吸收 DIC 用于光合作用^[22]。Furla 等^[22]的实验结果表明,经过 3 h 的光照,珊瑚 *Stylophora pistillata* 组织碳库量增加了 39 倍。而在海水和珊瑚腔肠之间通过 DIC 的被动运输不能给碳库提供足够的碳源,这表明存在跨上皮细胞主动吸收无机碳的过程。而且 15% 的 DIC 通过细胞间隙被动扩散,85% 的 DIC 通过跨细胞转运途径进入细胞的^[14]。此结果证明了在珊瑚细胞存在着“ CO_2 浓缩机制”,通过该机制提供 CO_2 来增加光合效率^[22]。

CO_2 浓缩机制包括对 HCO_3^- 的主动吸收系统^[28],在 Rubisco 活性中心碳酸酐酶对 CO_2 和 HCO_3^- 之间的转化进行催化。碳酸酐酶和膜结合 H^+ -ATPase 在海水中的 HCO_3^- 转化成能扩散进细胞内的 CO_2 过程是必需的^[29]。

在宿主珊瑚, HCO_3^- 的运输机制至少包括 2 种:一种是依赖 Na^+ 的运输;另一种是不依赖 Na^+ 的运输。2 种机制在总 HCO_3^- 运输中占的比例各 50%^[28]。第 1 种机制包括依赖 Na^+ 的 Cl^-/HCO_3^- 交换和 Na^+/HCO_3^- 联合转运^[30];第 2 种机制可能包括:1)由 HCO_3^- -ATPase 转运导致膜两侧电势差形成而产生电性泵^[31];2)由膜结合 H^+ -ATPase 引起的 H^+ - HCO_3^- 同向转移^[32];3)膜结合 H^+ -ATPase 调节 HCO_3^- 的水解,产生 CO_2 ,扩散进细胞内^[14]。

在细胞外胚层, CO_2 和 HCO_3^- 的平衡会根据胞内外 pH 进行调节。一方面膜结合 H^+ -ATPase 通过产生 H^+ ,酸化外胚层与海水的边界层,使 HCO_3^- 变成 H_2CO_3 ,膜上的碳酸酐酶使 H_2CO_3 变成 CO_2 ,扩散进细胞内^[33]。另一方面,因为胞内 pH 比海水的低,所以 HCO_3^- 会离开外胚层,通过中胶层,进入细胞内胚层,这可通过 Cl^-/HCO_3^- 交换来完成^[14]。同时由于质子泵会酸化中胶层,使得外胚层再吸收 HCO_3^- ^[14]。另外虫黄藻光合作用使宿主细胞质趋向于碱性,pH 的变化可能会激活依赖 Na^+ 的 Cl^-/HCO_3^- 交换和 Na^+/HCO_3^- 联合转运,以保护细胞^[34]。

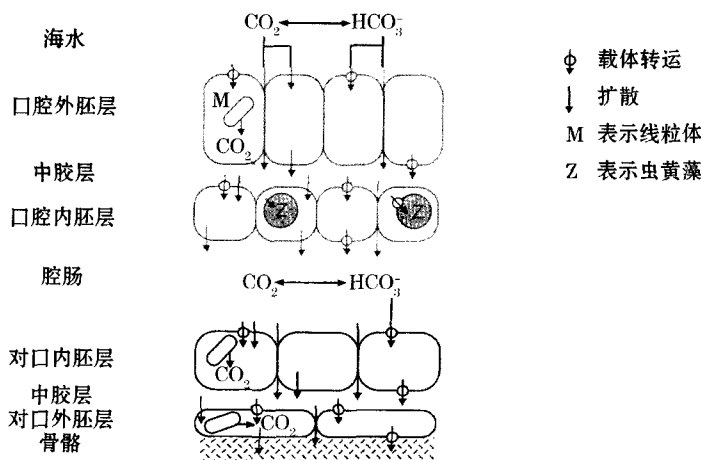
碳酸酐酶主要在虫黄藻里起催化作用,而大概只有 25% 在宿主珊瑚起作用^[35],虽然碳酸酐酶在宿主珊瑚细胞里活性很弱,但是对含氧基(EZ)的敏感程度是虫黄藻里碳酸酐酶的 3 倍多,这表明宿主珊瑚和虫黄藻里的碳酸酐酶是不同亚型的^[28]。

DIDS 对珊瑚钙化作用也起了很大作用,因为骨骼吸收 Ca^{2+} 和 DIC 受到 DIDS 的抑制^[18,36]。DIDS 不仅影响阴离子交换,而且影响阴离子电导率和 P 型 H^+ -ATPase^[37]。因此 DIDS 可能也抑制另一种 P 型 ATPase— Ca^{2+} -ATPase^[28],该 ATPase 影响到 Ca^{2+} 从细胞排泄出来^[36]。

但是碘化物的抑制证明了阴离子传输在 $CaCO_3$ 沉淀过程产生作用,影响 Ca^{2+} 和 DIC 结合成骨骼,这表明有外源 DIC 和代谢 DIC 的相互结合^[22]。

另外从碳酸酐酶对钙化作用的重要性也可以推断存在 HCO_3^- 的运输机制^[38]。Goreau 等^[39]提出,碳酸酐酶可能加速了钙化部位 $HCO_3^- \rightleftharpoons CO_2 + H_2O + CO_3^{2-}$ 的反应,随后 CO_3^{2-} 沉淀, CO_2 重新进入细胞,但是,碳酸酐酶也有助于 CO_2 从腔肠扩散,通过基质上皮层到达钙化部位,也就是碳酸酐酶对钙化部位 CO_2 的消耗起反馈作用,以确保提供充足的 CO_2 用于钙化作用^[39]。

图 1 是珊瑚虫-虫黄藻共生系统碳的利用机制^[27]。

图 1 珊瑚虫-虫黄藻共生系统碳的利用机制^[27]

面的 pH 值都降低了,这表明对于光合作用固定的 CO_2 ,珊瑚释放了更多的 CO_2 。根据这个结果,在夏季或者 El Niño 事件时,珊瑚礁就倾向于输出 CO_2 到大气中,加剧温室效应。

3.2 化学因素

3.2.1 CO_2 分压

当 CO_2 溶解于海水中,就会形成碳酸,而碳酸会分解形成 H^+ 和 HCO_3^- 。 pH 的降低也会使 CO_3^{2-} 结合 H^+ 形成 HCO_3^- ,增加 CO_2 的分压和 HCO_3^- ,降低 CO_3^{2-} 的浓度。而 CO_3^{2-} 浓度的降低,也会降低饱和度^[48]。海水 pH 值、 CaCO_3 浓度的变化,极有可能影响到珊瑚礁群落等海洋生态系统的碳循环^[49]。比如 Langdon^[50] 发现在 CO_2 浓度增加 160% 的情况下,钙化速率降低了 50% 左右。Gattuso 等^[27] 等首先研究了珊瑚群落初级生产力、呼吸率以及钙化作用对 CO_2 分压升高的响应,认为钙化作用过程的降低与光合作用由于 CO_2 分压升高而增强有密切关系, CO_2 分压升高对珊瑚共生藻的光合作用产生影响,继而影响珊瑚的钙化作用,直接原因可能是 CaCO_3 饱和度的降低。Langdon 等^[51] 完成了一个周期长达 3.8 a 的,对完整珊瑚群落净钙化速率研究的实验,发现随着 CO_2 分压的持续增加,海水中碳酸盐浓度将下降约 30%,珊瑚钙化作用产量降低 14%~40%。张远辉等^[10] 通过碳酸盐的热力学模式,定量评估了未来大气 CO_2 增加对南沙海域表层 CaCO_3 饱和度的潜在影响,结果显示,工业革命前至 2100 年,南沙海域的 CaCO_3 饱和度将下降 43% 左右,而引起珊瑚礁的平均钙化速率减少 33%。

3.2.2 营养盐

珊瑚礁生态系统是一个贫营养环境,营养盐浓度很低,但却保持着高生产力。以 ^{11}C 作标记,用 $\text{NaH}^{11}\text{CO}_3$ 研究 ^{11}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 1 a 可循环约 12 次^[52],这显然要比一般海水中的碳循环快得多。宋金明^[6] 提出“拟流网”模型,珊瑚礁生物主要为疏松的海绵和藻类以及具有多孔骨架的珊瑚等。所有的多孔结构使珊瑚礁能够减缓水流速度而较好地保存输入的和再生的营养物质,巨大的比表面也极大地加快了生态系吸收营养物质的速度,连同珊瑚潟湖内部营养盐快速高效地循环的特征,维持了珊瑚礁生态系的高生产力。另外珊瑚虫可通过吞食、消化浮游动物获得 N,同时体内虫黄藻吸收消耗 NH_4^+ ,形成浓度梯度, NH_4^+ 从海水扩散进珊瑚细胞^[33]。

营养盐过多也会影响珊瑚的钙化作用^[43]。硝酸盐浓度添加到 $5\text{ }\mu\text{mol/L}$ 和 $20\text{ }\mu\text{mol/L}$ 可以增加虫黄藻的密度及其光合作用,减少钙化作用^[53,54]。这是因为:当珊瑚共生体处在富营养环境下,虫黄藻不受氮限制而增加数量,它们优先使用 CO_2 进行光合作用,与珊瑚钙化过程竞争 CO_2 , CO_2 就变成钙化作用的限制因子,导致钙化速率减少^[55]。赵卫东^[8] 发现珊瑚共生体在营养盐充足时具有“奢侈消费”营养盐的现象,因为营养盐对藻类的影响要大于对生物体的影响,所以这种奢侈消费营养盐的主体很可能是虫黄藻。因此,虫黄藻吸收大量营养盐以促进自己的生长,增加密度,提高叶绿素的含量,提高光合作用效率,增加对碳的利用效率。

3.2.3 污染物

一些珊瑚短时间暴露在质量浓度 $<1\text{ }\mu\text{g/L}$ 的杀虫剂中时,其光合生理活动受到抑制^[56]。另外,NaCN 通过与核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/氧化酶形成稳定的化合物^[57] 和抑制质体醌氧化还原酶^[58] 而影响珊瑚光合作用。因此,NaCN 可能通过胁迫珊瑚虫的呼吸和虫黄藻的光合作用而导致虫黄藻的分离^[59]。金属暴露也会对珊瑚产生一些生物效应,包括导致珊瑚白化,影响新陈代谢、降低碳酸酐酶的活性^[60]。例如 Cu 会通过抑制光学系统 II 氧化部位的电子传递来影响虫黄藻的光合作用^[60];碳酸酐酶活性的下降会影响 HCO_3^- 和 CO_2 的平衡,进而影响珊瑚共生体对无机碳的利用效率^[61]。

3.3 珊瑚共生系的营养方式

珊瑚共生系统的食物来源方式既有异养方式,例如通过伸展触手捕食^[62],也有自养方式,通过共生虫黄藻的光合作用^[63]。珊瑚触手可通过伸展与收缩调整碳平衡,触手伸展一方面会降低虫黄藻暴露在阳光的强

度,另一方面会增加珊瑚与水接触的表面积而减少碳限制^[64]。另外,营养方式的不一样可能会使不同来源的碳在珊瑚共生系的迁移转化不一样。例如自养产生的碳主要保存在脂质,该脂质很快被呼吸消耗掉,而异养产生的碳就结合到珊瑚的各个组织部分,而且会保持一段相对比较长的时间。可能简单的光合产物分子,会首先用来调节能量过程例如呼吸,而异养产生稍微复杂的有机分子被用来建造细胞结构例如蛋白质和膜^[65]。

4 展 望

珊瑚虫-虫黄藻共生系统碳循环的影响已经进行了很多方面的研究,但对其共生系统碳循环的影响因素研究不应局限于一类因素或某个单因子,故要考虑多因素的耦合影响。研究方法也应是多元化的。微传感器技术已经初步应用于该方面研究,但不够深入。而叶绿素荧光技术在珊瑚生态学研究的应用越来越广泛,效果也日益凸显。故对以下 4 方面需要着重开展研究,以期进一步弄清珊瑚虫-虫黄藻共生系统碳循环机制,推动我国珊瑚礁生态系统的保护及其生态学研究。

1)珊瑚虫-虫黄藻共生系统碳循环对全球气候变化特别是全球变暖,温度上升、海水酸化的响应研究,试图把珊瑚共生系生理活动(光合作用、钙化作用和呼吸作用)的变化与全球气候变化建立某些关联,利用珊瑚共生系统碳循环变化的响应反映全球气候的变化;

2)珊瑚虫-虫黄藻共生系统碳循环的影响因素研究,除了上述的影响因素(光照、温度、CO₂分压、营养盐、污染物、珊瑚共生系的营养方式),还要研究水流、悬浮颗粒物等因素的影响机制;不仅考虑单因素的影响,而且要考虑多因素的耦合影响。从细胞和分子水平的微观角度开展碳循环的影响机理研究;

3)利用微传感器技术和叶绿素荧光技术,加强其在珊瑚虫-虫黄藻共生系统碳循环中的应用;

4)珊瑚共生系呼吸作用对有机碳循环的影响研究,特别是呼吸作用、光合作用及其钙化作用三者之间的相互作用对珊瑚共生系内部碳循环的影响机制。

参考文献(Reference):

- [1] BATES N R. Seasonal variability of the impact of coral reefs on ocean CO₂ and air-sea CO₂ exchange[J]. *Limnology and Oceanography*, 2002, 47(1):43-52.
- [2] YANG X X. How to determine the two contrary conclusions of the coral reef study[EB/OL]? [2004-12-16]. http://www.ep.net.cn/cgi-bin/ut/topic_print.cgi?id=16824. 2004. 杨学祥. 如何判定珊瑚研究的两种相反结论[EB/OL]? [2004-12-16]. http://www.ep.net.cn/cgi-bin/ut/topic_print.cgi?id=16824. 2004.
- [3] SONG J M, ZHAO W D, LI P C, et al. Carbon cycling in Nansha Coral Reef Ecosystem of the South China Sea[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2003, 34(6):586-572. 宋金明,赵卫东,李鹏程,等.南沙珊瑚礁生态系的碳循环[J]. *海洋与湖沼*, 2003, 34(6): 586-572.
- [4] LIN H Y, HAN W Y, WU L X, et al. Preliminary study on the carbon cycle in the Zhubi Reef Lagoon of the Nansha Islands[C]//The Multidisciplinary Oceanographic Expedition Team of Acadimia Sinica to the Nansha Islands. Study on the Chemistry and Biology in Coral Reef Lagoons of the Nansha Islands. Beijing: Ocean Press, 1997:11-15. 林洪瑛,韩舞鹰,吴林兴,等.南沙群岛渚碧礁潟湖碳循环的初步研究[C]//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, 1997:11-15.
- [5] CAI Y Y, HAN W Y, WU L X. Study on the organic carbon of the sea water in coral reef lagoons of the Nansha Islands[C]//The Multidisciplinary Oceanographic Expedition Team of Acadimia Sinica to the Nansha Islands. Study on the chemistry and biology in coral Reef lagoons of the Nansha Islands. Beijing: Ocean Press, 1997:33-37. 蔡艳雅,韩舞鹰,吴林兴,等.南沙群岛珊瑚礁潟湖的有机碳研究[C]//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, 1997:33-37.
- [6] SONG J M. The new viewpoint of the high productivity supporting Nansha coral reef ecosystem——Simulated Drift-Net Theory[J]. *Studia Marina Sinica*, 1999, 41:79-83. 宋金明. 维持南沙珊瑚礁生态系统高生产力的新观点——拟流网理论[J]. *海洋科学集刊*, 1999, 41:79-83.
- [7] LI P C, SONG J M, WU L X, et al. The vertical fluxes of sinking particulate organic carbon, nitrogen and five forms of phosphorus in coral reef lagoons of the Nansha Islands[C]//The Multidisciplinary Oceanographic Expedition Team of Acadimia Sinica to the Nansha

- Islands. Study on the chemistry and biology in coral reef lagoons of the Nansha Islands. Beijing: Ocean Press, 1997:112-121. 李鹏程, 宋金明, 吴林兴, 等. 南沙群岛珊瑚礁潟湖沉降颗粒有机碳、有机氮及五种形态磷的垂直通量研究[C]//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, 1997:112-121.
- [8] ZHAO W D. Nutrient dynamic processes in the coral reef ecosystem, Nansha Islands, South China Sea[D]. Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, 2000. 赵卫东. 南沙珊瑚礁生态系的营养动力学过程[D]. 青岛:中国科学院海洋研究所, 2000.
- [9] ZHAO W D, SONG J M, LI P C, et al. The vertical transportation process of carbon, nitrogen and phosphorus in coral reef of the Nansha Islands[J]. Progress in Natural Science, 2002, 12(2):212-214. 赵卫东, 宋金明, 李鹏程, 等. 南沙渚碧礁碳、氮和磷的垂直转移过程[J]. 自然科学进展, 2002, 12(2):212-214.
- [10] ZHANG Y H, CHEN L Q. Response of coral reef in Nansha waters to increasing atmospheric CO₂[J]. Journal of Oceanography in Taiwan Strait, 2006, 25(1):68-76. 张远辉, 陈立奇. 南沙珊瑚礁对大气 CO₂ 含量上升的响应[J]. 台湾海峡, 2006, 25(1):68-76.
- [11] AL-HORANI F A, AL-MOGHERABIS S M, BEERA D E. Microsensor study of photosynthesis and calcification in the scleractinian coral, *Galaxea fascicularis*: active internal carbon cycle[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2003, 288: 1-15.
- [12] REYNAUD-VAGANAY S, JUILLET-LECLERC A, JAUBERT J, et al. Effect of light on skeletal $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$, and interaction with photosynthesis, respiration and calcification in two zooxanthellate scleractinian corals[J]. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 2001, 175:393-404.
- [13] STREAMER M, MCNEIL Y, YELLOWLEES D. Photosynthetic carbon dioxide fixation in zooxanthellae[J]. Marine Biology, 1993, 115:195-198.
- [14] ALLEMAND D, FURLA P, BEBAZET-TAMBUITE S. Mechanisms of carbon acquisition for endosymbiont photosynthesis in Anthozoa[J]. Canadian Journal of Botany, 1998, 76: 925-941.
- [15] MUSCATINE L. Productivity of zooxanthellae[C]//FALKOWSKI P G. Primary productivity in the sea. New York:Plenum Publishing Corp., 1980:381-402.
- [16] ROTAORE C, COLMAN B. The acquisition and accumulation of inorganic carbon by the unicellular green alga *Chlorella ellipsoidea* [J]. Plant Cell Environment, 1991, 14: 377-382.
- [17] LAND L S, LANG J C, SMITH B N. Preliminary observations on the carbon isotopic composition of some reef coral tissues and symbiotic zooxanthellae[J]. Limnology Oceanography, 1975, 20: 283-287.
- [18] GOREAU T J. Coral skeletal chemistry: physiological and environmental regulation of stable isotopes and trace metals in *Montastrea annularis*[J]. Proceedings of the Royal Society B, 1977, 196: 291-315.
- [19] COOK C M, LANARAS T, ROUBELAKIS-ANGELAKIS K A. Bicarbonate transport and alkalinization of the medium by four species of *Rhodophyta*[J]. Journal of Experimental Botany, 1988, 39: 1185-1198.
- [20] RAVEN J A. Exogenous inorganic carbon sources in plant photosynthesis[J]. Biological Reviews of Cambridge Philosophical Society (London), 1970, 45: 167-221.
- [21] LAISK A, EDWARDS G E. Oxygen and electron flow in C-4 photosynthesis: Mehler reaction, photorespiration and CO₂ concentration in the bundle sheath [J]. Planta, 1998, 4:632-645.
- [22] FURLA P, GALGANI I, DURAND I, et al. Sources and mechanisms of inorganic carbon transport for coral calcification and photosynthesis[J]. The Journal of Experimental Biology, 2000, 203:3445-3457.
- [23] EREZ J. Vital effect on stable-isotope composition seen in foraminifera and coral skeletons[J]. Nature, 1978, 273:199-202.
- [24] MCCONNAUGHEY T A, WHELAN J F. Calcification generates protons for nutrient and bicarbonate uptake[J]. Earth-Science Reviews, 1997, 42:95-117.
- [25] GRIFFIN S, GRIFFIN E, DRUFFEL R M. Sources of carbon to deep-sea corals[J]. Radiocarbon, 1989, 31:533-543.
- [26] ADKINS J F, BOYLE E A, CURY W B, et al. Stable isotopes in deep-sea corals and a new mechanism for "vital effects" [J]. Geochimica Cosmochimica Acta, 2003, 67:1129-1143.
- [27] GATTUSO J P, ALLEMAND D, FRANKIGNOULLE M. Photosynthesis and Calcification at Cellular, Organismal and Community Levels in Coral Reefs: A Review on Interactions and Control by Carbonate Chemistry [J]. American Society of Zoologists, 1999, 39: 160-183.
- [28] AL-MOGHRABI S, GOIRAN C, ALLEMAND D, et al. Inorganic carbon uptake for photosynthesis by the symbiotic coral-dinoflagellate association: II. Mechanisms for bicarbonate uptake[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1996, 199:227-248.
- [29] FURLA P, ORSENIGO M N, ALLEMAND D. Involvement of H⁺-ATPase and carbonic anhydrase in inorganic carbon absorption for endosymbiont photosynthesis[J]. American Journal of Physiology, 2000, 278: 870-881.
- [30] ROMERO M, HEDIGER M A, BOULPAEP E L, et al. Expression cloning of a renal electrogenic Na⁺/HCO₃⁻ cotransporter[J]. Nature (London), 1997, 387:409-413.

- [31] GERENCSEI G A, LEE S H. $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$ stimulated ATPase in intestinal mucosa of *Aplysia*[J]. American Journal of Physiology, 1985, 248: 241-248.
- [32] LUCAS W J. Bicarbonate utilization by *Chara*: a re-analysis. In Inorganic carbon uptake by aquatic photosynthetic organisms[C]//LUCAS W J, BERRY J A. Proceedings of International Workshop on Bicarbonate Use in Photosynthesis. Waterbury: Dartmouth Journal Services, 1984:229-254.
- [33] FURLA P, ALLEMAND D, MALCOLM J, et al. The symbiotic anthozoan: a physiological chimera between alga and animal[J]. Integrative Comparative Biology, 2005, 45: 595-604.
- [34] MADSHUS I H. Regulation of intracellular pH in eukaryotic cells[J]. Biochemical Journal, 1988, 250: 1-8.
- [35] WEIS V M. Effect of dissolved inorganic carbon concentration on the photosynthesis of the symbiotic sea anemone *Aiptasia pulchella* Carlgren: role of carbonic anhydrase[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1993, 174: 209-225.
- [36] TAMBUTTE E, ALLEMAND D, MUELLER E, et al. A compartmental approach to the mechanism of calcification in hermatypic corals[J]. Journal of Experimental Biology, 1996, 199: 1029-1041.
- [37] BADGER M R, PRICE G D. The CO_2 concentrating mechanism in cyanobacteria and microalgae [J]. Physiological Plant, 1992, 84: 606-615.
- [38] COHEN A L, MCCONNAUGHEY T A. Geochemical perspectives on coral mineralization [J]. Reviews in Mineralogy and Geochemistry, 2003, 54: 151-187.
- [39] GOREAU T F. Calcium carbonate deposition by coralline algae and corals in relation to their roles as reef-builders[J]. Annals of the New York Academy of Sciences, 1963, 107: 127-167.
- [40] SU R X, SUN D H. The Influencing Factors of Coral Porites in the Northern Part of the South China Sea[J]. Acta Geographica Sinica, 2003, 3: 442-451.
- [41] LI X B, HUANG H, LIAN J S, et al. Progress of adaptive mechanism of coral and symbiotic algae during bleaching[J]. Acta Ecologica Sinica, 2007, 3: 1217-1225. 李秀保, 黄晖, 练健生, 等. 珊瑚及其共生藻在白化过程中的适应机制研究进展[J]. 生态学报, 2007, 3: 1217-1225.
- [42] KUFFNERI B. Effects of ultraviolet (UV) radiation on larval settlement of the reef coral *Pocillopora damicornis*[J]. Marine Ecology Progress Series, 2001, 217: 251-261.
- [43] LESSER M P. Experimental biology of coral reef ecosystems[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2004, 300: 217-252.
- [44] 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 Oceanography, 2000, 45: 677-685.
- [45] HOWE S A, MARSHALL A T. Temperature effects on calcification rate and skeletal deposition in the temperate coral, *Plesiastrea versipora* (Lamarck) [J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2002, 275: 63-81.
- [46] AL-HORANI F A. Effects of changing seawater temperature on photosynthesis and calcification in the scleractinian coral *Galaxea fascicularis*, measured with microsensors [J]. Scientia Marine, 2005, 3: 347-357.
- [47] AL-HORANI F A, AL-MOHRABI S M, BEER D D. The mechanism of calcification and its relation to photosynthesis and respiration in the scleractinian coral, *Galaxea fascicularis*[J]. Marine Biology, 2003a, 142: 419-426.
- [48] LANGDON C, ATKINSON M J. Effect of elevated pCO_2 on photosynthesis and calcification of corals and interactions with seasonal change in temperature/irradiance and nutrient enrichment [J]. Journal of Geophysical Research-Oceans, 2005, 106: 1-54.
- [49] HOUGHTON J T, MEIRA FILHO L G, CALLANDER B A, et al. Climate change 1995: The science of climate change[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1996: 572.
- [50] LANGDON C, BROECKER W, HAMMOND D, et al. Effect of elevated CO_2 on the community metabolism of an experimental coral [J]. Global Biogeochemical Cycles, 2003, 17(1): 1011-1029.
- [51] LANGDON C. Effect of calcium carbonate saturation state on the rate of calcification of an experimental coral reef[J]. Global Biogeochemical Cycles, 2000, 14: 639-654.
- [52] ROUGERIE F, FAGERSTROM J A, ANDRIE C. Geothermal endo-upwelling: a solution to the reef nutrient paradox[J]? Continental Shelf Research, 1992, 12(7/8): 785-798.
- [53] MARUBINI F, DAVIES P S. Nitrate increases zooxanthellae population density and reduces skeletogenesis in corals[J]. Marine Biology, 1996, 127: 319-328.
- [54] MARUBINI F, ATKINSON M. Effects of lowered pH and elevated nitrate on coral calcification[J]. Marine Ecology Progress Series, 1999, 188: 117-121.
- [55] ALIAN M S. Nutrient enrichment on coral reefs: Is it a major cause of coral reef decline[J]. Estuaries, 2002, 4: 743-766.

- [56] JONES R J, KERSWELL A P. Phytotoxicity of Photosystem II (PSII) herbicides to coral[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2003, 261:149-159.
- [57] WISHNIK M, LANE M D. Inhibition of ribulose diphosphate carboxylase by cyanide inactive ternary complex of enzyme ribulose diphosphate and cyanide[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 1969, 244:55-59.
- [58] BUCHEL C, GARAB G. Evidence for the operation of a cyanide-sensitive oxidase in chlororespiration in the thylakoids of the chlorophyll c containing alga *Pleurochloris meiringensis* (Xanthophyceae)[J]. *Planta*, 1995, 197:69-75.
- [59] JONES R J, HOEGH-GULDBERG O. Effects of cyanide on coral photosynthesis: implications for identifying the cause of coral bleaching and for assessing the environmental effects of cyanide fishing[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1999, 177:83-91.
- [60] MITCHELMORE C L, VERDE E A, WEIS V M. Uptake and partitioning of copper and cadmium in the coral *Pocillopora damicornis* [J]. *Aquatic Toxicology*, 2007, 85:48-56.
- [61] GILBERT A L, GUZMAN H M. Bioindication potential of carbonic anhydrase activity in anemones and corals[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2001, 42 (9):742-744.
- [62] POLLOCK W L. On indications of the sense of smell in actiniae[J]. *Journal of the Linnean Society of London*, 1883, 16:474-476.
- [63] DUBINSKY Z, ACHITUV Y. The role of symbiotic zooxanthellae in the carbon and nitrogen budgets of reef building corals[R]// NARDON P, GIANINAZZI-PERSON V, GRENNIER A M, et al. *Endocytobiology IV*. Paris: Institut National de la Recherche Agronomique, 1990.
- [64] LEVY O, DUBINSKY Z, ACHITUV Y, et al. Diurnal polyp expansion behavior in stony corals may enhance carbon availability for symbionts photosynthesis[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2006, 333:1-11.
- [65] BACHAR A, ACHITUV Y, PASTERNAK Z, et al. Autotrophy versus heterotrophy: the origin of carbon determines its fate in a symbiotic sea anemone[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2007, 349:295-298.

Advances in Carbon-cycling Studies of Coral-zooxanthellae Symbiosis

JIANG Zhi-jian^{1,2}, HUANG Xiao-ping¹

(1. *Key Laboratory of Tropical Marine Environmental Dynamics, South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China*; 2. *Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*)

Abstract: Advances in carbon-cycling studies of coral-zooxanthellae symbiosis are summarized and analyzed, including the origin of the carbon in the symbiosis, the mechanism for the carbon utilization, and the effective factors on carbon cycling. The main factors giving effects on carbon cycling in the symbiosis are physical factors (solar radiation and temperature), chemical factors (CO_2 partial pressure, nutrient salts, pollutants), and biological factors (nutrient uptaking in the symbiosis). All those factors work in the carbon-cycling by means of their effects on the physiological activities (respiration, photosynthesis, calcification). Finally some key points in the carbon-cycling studies are suggested as follows. They are (1) the response of the carbon-cycling in the coral-zooxanthellae symbiosis to global climate change, (2) Studies of the coupling among the factors giving effects on the carbon-cycling in the symbiosis, and the mechanism for the effects on the cycling on the basis of the cellular and molecular level, (3) Applications of the micro-sensor and chlorophyll fluorescence techniques to enhance the cycling studies, (4) the respiration effects on the cycling in the symbiosis, and especially the effects of the interaction among the respiration, the photosynthesis and the calcification on the cycling of the symbiosis.

Key words: coral-zooxanthellae symbiosis; carbon cycling; photosynthesis; calcification; respiration; influential factors

Received: January 17, 2008