



热带海洋学报
Journal of Tropical Oceanography
ISSN 1009-5470, CN 44-1500/P

《热带海洋学报》网络首发论文

题目：珊瑚礁生态学研究现状和展望
作者：黄晖，俞晓磊，黄林韬，江雷
网络首发日期：2023-09-08
引用格式：黄晖，俞晓磊，黄林韬，江雷. 珊瑚礁生态学研究现状和展望[J/OL]. 热带海洋学报. <https://link.cnki.net/urlid/44.1500.P.20230907.0931.002>



网络首发：在编辑部工作流程中，稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定，且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式（包括网络呈现版式）排版后的稿件，可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定；学术研究成果具有创新性、科学性和先进性，符合编辑部对刊文的录用要求，不存在学术不端行为及其他侵权行为；稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准，正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性，录用定稿一经发布，不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容，只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

出版确认：纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊（光盘版）》电子杂志社有限公司签约，在《中国学术期刊（网络版）》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版，以单篇或整期出版形式，在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊（网络版）》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物（ISSN 2096-4188，CN 11-6037/Z），所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。

珊瑚礁生态学研究现状和展望

黄晖^{1,2,3}, 俞晓磊^{1,2,3}, 黄林韬^{1,4}, 江雷^{1,2,3}

1. 中国科学院热带海洋生物资源与生态重点实验室, 广东省应用海洋生物学重点实验室, 中国科学院南海海洋研究所, 广东 广州 510301;
2. 三亚海洋科学综合(联合)实验室; 海南省热带海洋生物技术重点实验室, 三亚海洋生态环境与工程研究院, 海南 三亚 572000;
3. 海南三亚海洋生态系统国家野外科学观测研究站; 中国科学院海南热带海洋生物实验站, 海南 三亚 572000;
4. 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 珊瑚礁生态系统是海洋生态系统的重要组成部分, 在维持海洋生态平衡和生物多样性上扮演着重要角色。本文通过文献检索手段, 归纳了当前国际和国内珊瑚礁生态学领域的发展现状。国际上关注的主要方面包括全球变化与珊瑚礁生态系统; 珊瑚共生关系的建立与维持; 珊瑚礁生物系统发育与进化; 珊瑚礁生物多样性及其物种分布格局; 珊瑚礁生态系统保护与管理; 国内关注的主要方面包括全球变化与珊瑚礁生态系统; 全球变化背景下的珊瑚-虫黄藻共生体; 珊瑚共生关系多样性; 人类活动与南海珊瑚礁生态系统; 珊瑚礁生物多样性及其群落格局。珊瑚礁生态学研究的发展趋势将更加注重全球变化背景下的珊瑚与珊瑚礁生态系统、珊瑚共生机制、边缘珊瑚礁以及珊瑚礁保护与修复。未来我国珊瑚礁生态学研究需提升全球视野, 加强国内与国际合作, 深入机制挖掘, 完善系统研究, 增强珊瑚礁保护与修复研究。

关键词: 珊瑚礁生态学, 研究现状, 发展趋势和对策

Current status and prospects of coral reef ecology research

HUANG Hui^{1,2,3}, YU Xiaolei^{1,2,3}, HUANG Lintao^{1,4}, JIANG Lei^{1,2,3}

1. CAS Key Laboratory of Tropical Marine Bio-resources and Ecology, Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Marine Biology, South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China;
2. CAS-HKUST Sanya Joint Laboratory of Marine Science Research, Key Laboratory of Tropical Marine Biotechnology of Hainan Province, Sanya Institute of Ocean Eco-Environmental Engineering, SCSIO, Sanya 572000, China;
3. Sanya National Marine Ecosystem Research Station; Tropical Marine Biological Research Station in Hainan, Chinese Academy of Sciences, Sanya 572000, China;
4. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100049, China

Abstract: Coral reef ecosystems are important components of marine ecosystems and play a crucial role in maintaining marine ecological balance and biodiversity. This article summarizes the current international and domestic development status of coral reef ecology through literature review. The major international research focuses include global change and coral reef ecosystems, establishment and maintenance of coral symbiosis, development and evolution of coral reef biotic systems, coral reef biodiversity and species distribution patterns, as well as coral reef ecosystem conservation and management. The major domestic research focuses include global change and coral reef ecosystems, coral-algal symbiosis under global change, diversity of coral symbiotic relationships, human activities and the South China Sea coral reef ecosystem, and coral reef biodiversity and community patterns. The future development trends in coral reef ecology research will emphasize the coral and coral reef ecosystems under the context of global change, coral symbiotic mechanisms, marginal coral reefs, and coral reef conservation and restoration. Future research in coral reef ecology in China should enhance global perspectives, strengthen domestic and international collaborations, explore underlying mechanisms, improve systematic research, and enhance coral reef conservation and restoration studies.

Key words: Coral reef ecology, current research status, development trends and strategies.

基金项目: 国家自然科学基金项目(41976120, 42276124); 国家重点研发计划项目(2021YFC31005001)

作者简介: 黄晖(1969—), 女, 江西省分宜县人, 研究员, 从事珊瑚生物学与珊瑚礁生态学等方面研究。email: huanghui@scsio.ac.cn

通信作者: 黄晖, email: huanghui@scsio.ac.cn

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (41976120, 42276124); National Key Research and Development Program (2021YFC31005001)

Corresponding author: HUANG Hui. email: huanghui@scsio.ac.cn

1 前言

1.1 珊瑚礁概况

习近平总书记强调,“生态环境保护和经济发展是辩证统一、相辅相成的”。在我国持续推进生态文明建设和绿色发展这一重要国策的框架下,“绿水青山就是金山银山”的理念早已深入人心。其中,推进海洋生态文明建设,是我国生态文明建设的重要组成部分。在此背景下,近年来我国海洋生态环境保护治理已取得积极成效,海洋生态环境质量呈现总体向好趋势。尽管如此,我国海洋生态保护仍面临许多问题。其中值得注意的是,在全球变化和人类活动不断加剧的背景下,以珊瑚礁生态系统为代表的典型海洋生态系统退化趋势仍未改变。

珊瑚礁是由造礁石珊瑚、珊瑚藻等钙质生物的石灰质骨骼残体经世代不断堆积形成的一种岩石体。全球珊瑚礁总面积约 28-60 万平方公里,集中分布于印度-太平洋和大西洋-加勒比两大海区。我国珊瑚礁资源广阔,总面积约 3.8 万平方公里,主要分布在华南大陆沿岸、台湾岛和海南岛沿岸以及南海的东沙群岛、西沙群岛、中沙群岛和南沙群岛(黄晖等, 2021)。但是,在全球变化和人类活动不断加剧的背景下,我国以及世界范围内的珊瑚与珊瑚礁资源出现严重退化(Eddy et al., 2021)。我国最新的珊瑚礁调查和评估结果表明,目前我国珊瑚礁生态系统和造礁石珊瑚群落基本处于“一般”或“差”的状况(黄晖 et al. 2021)。日渐衰退的珊瑚礁现状,对我国的珊瑚礁生态学研究事业提出了更高要求。

1.2 研究价值

珊瑚礁生态系统是以珊瑚礁为基础形成的特殊生态系统,是海洋生态系统的重要组成部分,对于维持海洋生态系统的稳定和健康至关重要。珊瑚礁生态系统具有极高的物种多样性,珊瑚礁占全球海洋不足 0.2%的面积,却养育了其中超过 25%种类的海洋生物,在维持海洋生态平衡和生物多样性上扮演着重要角色(Cox et al., 2021)。因此,珊瑚礁通常被冠以“海洋中的热带雨林”的美誉(Graham and Nash 2013; Harris et al., 2018)。珊瑚礁生态系统的价值,也体现在为人类社会提供了巨大的生态服务功能和经济价值(Moberg and Folke

1999)。一方面,珊瑚礁的保堤护岸功能,保护了热带沿岸人类的正常生产与生活(Harris et al., 2018);另一方面,珊瑚礁为热带沿海居民提供了大量海产品,支持着他们的渔业生产活动(Brandl et al., 2019)。此外,珊瑚礁是一种重要的国土资源。以我国南海为例,南海诸岛中的绝大部分是珊瑚岛礁。这些岛礁地处亚太地区的“咽喉”,具有极为重要的战略意义。

据此,本文通过文献检索手段,归纳了当前国际和国内珊瑚礁生态学领域的发展现状,总结了珊瑚礁生态学研究的未来发展趋势,并提出我国珊瑚礁生态学的发展对策。

2 研究方法

本文从 Web of Science (SCI-EXPANDED)数据库中利用 Topic = (coral) 并限定包含生态学 (Ecology), 生物学 (Biology) 和海洋学 (Oceanography) 等珊瑚礁生态学相关研究领域对论文进行主题检索,时间跨度为 1985-2022 年,数据采集时间为 2022 年 9 月 30 日。检索获得 26706 条文献记录,并在其中限定研究地区为中国后获得 1257 条文献记录。将文献全记录及其中来源于中国的文献记录导入 Vos Viewer,分别导出世界及中国(出现频次>5)的珊瑚礁生态学研究高频关键词,其中关键词包含文章提供的关键词 (Author Keywords) 以及 Web of Science 的生成关键词 (Keywords Plus),随后分析得出国际和国内研究热点与现状(图 1)。

3 珊瑚礁生态学研究现状

如图 1a-b 所示,在国际领域内,珊瑚礁生态学研究主要关注的五个方面为:全球变化与珊瑚礁生态系统;珊瑚礁框架生物造礁石珊瑚共生关系的建立与维持;珊瑚礁生物系统发育与进化;珊瑚礁生物多样性及其物种分布格局;珊瑚礁生态系统保护与管理。其中,近 10 年来受广泛关注的新关键词包括:气候变化 (climate change)、海洋酸化 (ocean acidification)、恢复力 (resilience)、生物多样性 (biodiversity)、影响 (impacts)、生态系统服务 (ecosystem services)、近岸 (coastal)、微生物群落 (bacterial communities)、热胁迫 (thermal stress)、基因表达 (gene expression) 和 修 复

(restoration)等。

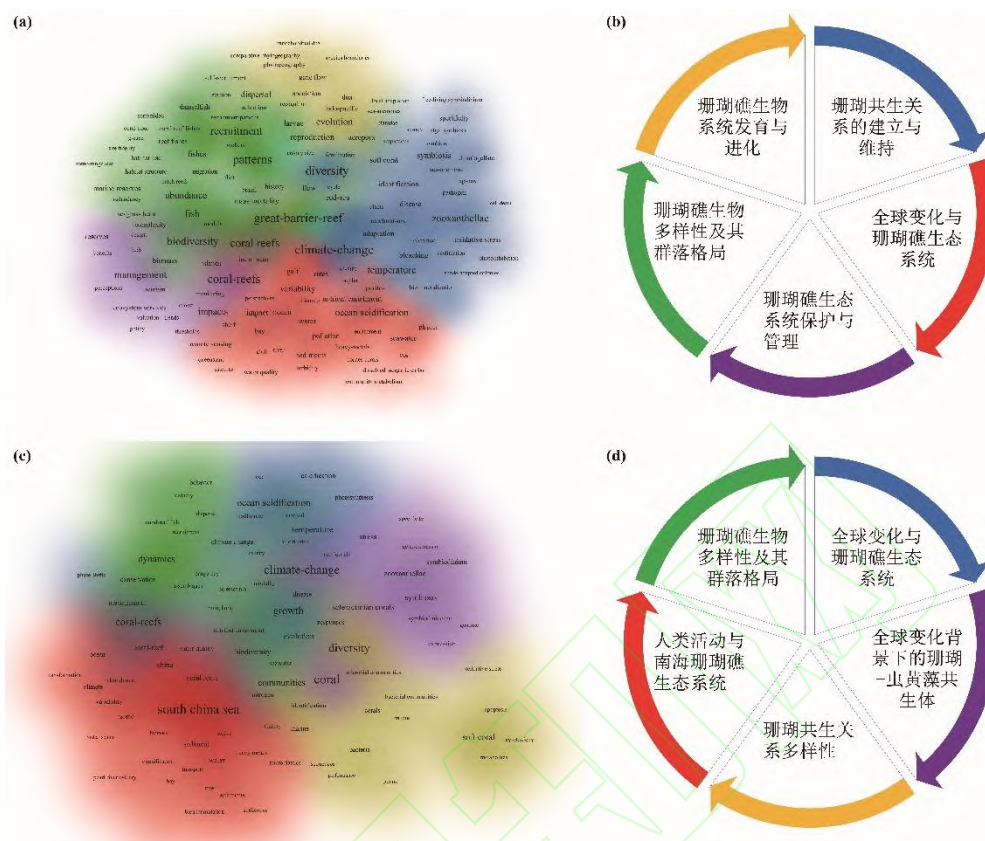


图 1 珊瑚礁生态学研究动态

Figure 1 Research trends in coral reef ecology

(a) 国际珊瑚礁生态学研究高频关键词；(b) 国际珊瑚礁生态学研究热点；(c) 国内珊瑚礁生态学研究高频关键词；(d) 国内珊瑚礁生态学研究热点

(a) High-frequency keywords for international coral reef ecology research; (b) International research hotspots in coral reef ecology; (c) High-frequency keywords for domestic coral reef ecology research; (d) Domestic research hotspots in coral reef ecology

如图 1c-d 所示，在国内，珊瑚礁生态学研究主要关注五个方面，分别为：全球变化与珊瑚礁生态系统；全球变化背景下的珊瑚-虫黄藻共生体；珊瑚共生关系多样性；人类活动与南海珊瑚礁生态系统；珊瑚礁生物多样性及其群落格局。其中，最高频的关键词包括：南海 (South China Sea)、珊瑚 (coral)、气候变化 (climate change)、多样性 (diversity)、珊瑚礁 (coral reefs)、动态 (dynamics)、海洋酸化 (ocean acidification)、生长 (growth)、管理 (management)、群落 (community)、共生 (symbiosis) 等。

国内外珊瑚礁生态学研究关注的主要方面存在相同之处，但也各有不同侧重。国内外均关注的研究领域包括全球变化与珊瑚礁生态系统、造礁石珊瑚共生关系、珊瑚礁生物多样性及其物种

分布格局等方面；国际上更侧重研究珊瑚礁生物系统发育与进化以及珊瑚礁生态系统保护与管理；国内更侧重研究人类活动与南海珊瑚礁生态系统。此外，相比于国外，国内各珊瑚礁生态学研究团队的合作背景较为薄弱。

(1) 全球变化与珊瑚礁生态系统

珊瑚礁生物对于全球变化的响应和适应，是当今国内外珊瑚礁生态研究的热点(Knowlton and Jackson 2008)。相关研究主要围绕生物个体、种群、群落和生态系统等层面开展。

在生物个体层面的研究，主要通过生理学、微生物与分子生物学研究手段，揭示了不同环境胁迫（如升温、酸化和污染物等）对珊瑚礁生物的影响过程，以及珊瑚礁生物对环境变化的响应和适应机制(Putnam et al., 2017; Rivera et al., 2021;

Voolstra et al., 2021; Hill and Hoogenboom 2022)。其中，珊瑚礁生物对环境变化的生理可塑、驯化与跨代适应性等方面在近年来颇受关注，极端环境对珊瑚抗逆性的驯化作用，以及这种驯化作用的跨代遗传效应已被揭示(Kenkel and Matz 2016; Wong et al., 2021; Zhou et al., 2023)。在种群层面的研究，更多关注于环境变化背景下珊瑚礁生物的种群动态，以及珊瑚礁物种种群（种群大小和分布等）对环境变化的响应(Kumagai et al., 2018; Hughes et al., 2019; Cybulski et al., 2020; Hemingson et al., 2022)。在全球变化背景下，对于造礁石珊瑚以及关键礁栖生物幼体补充的研究尤为重要，这对于预测未来珊瑚礁生物种群结构的发展具有重要意义(Hughes et al., 2019)。在群落层面的研究，多项研究解析了以造礁石珊瑚和礁栖鱼类为代表的生物群落在全局变化背景下的退化过程(Cybulski et al., 2020; Hemingson et al., 2022)。随着近年来区域保护力度的增强，一些研究开始关注于珊瑚礁生物群落的恢复过程(Gouezo et al., 2019; McManus et al., 2021)。但有研究发现，珊瑚资源在恢复过程中有部分功能类群缺失，珊瑚礁功能性状多样性并没有完全恢复(McWilliam et al., 2020)。在生态系统层面，全球变化导致的珊瑚礁生态系统退化已成共识(Hughes et al., 2018a; Hughes et al., 2018b)，进而引发的生物多样性丧失对珊瑚礁生态系统结构、能量流动以及生态服务功能产生了持续的负面影响(Morais et al., 2020)，珊瑚礁生态系统从珊瑚相演变为藻相的危机日益严峻(Graham et al., 2015)。国内有关全球变化与珊瑚礁生态系统的研究多在珊瑚个体层面展开，从生理、基因表达和微生物等角度已揭示了不同种珊瑚对海水升温、酸化等环境胁迫的响应机制(Zhou et al., 2017; Yu et al., 2021a; Jiang et al., 2022)。此外，国内研究更关注对于环境（如水温、光照以及碳酸盐体系等）和珊瑚状况（如珊瑚白化、敌害和疾病等）这两个方面的野外监测(Hughes et al., 2013)。在近年来已监测到多次近岸珊瑚的热白化事件，以此为基础的珊瑚热白化预警系统也已初步完善(Lyu et al., 2022)。

（2）造礁石珊瑚共生关系

造礁石珊瑚是典型的共生体系，珊瑚虫能够

与真核藻类（以虫黄藻为主）、细菌和古菌等微生物形成特有且复杂的共生关系。这些共生微生物能够为宿主珊瑚在获取营养、预防疾病等方面提供重要帮助(Rosenberg et al., 2007)。因此珊瑚是研究生物共生作用的优良载体，珊瑚共生关系的多样性是珊瑚应对环境变化的重要策略，同样也是当今国内外珊瑚礁生态研究的热点。相关研究主要围绕珊瑚与虫黄藻共生关系的建立和维持，以及珊瑚共生生物的多样性与时空动态等方面开展。

珊瑚与虫黄藻共生关系的稳定是保证珊瑚礁生态系统持续健康发展的生物学基础(Muscatine and Porter 1977)，虫黄藻逃离引起的珊瑚白化可导致珊瑚死亡(Hughes et al., 2018b)。珊瑚与虫黄藻共生关系的建立机制是国际上的研究难点，其共生关系建立的时间、过程，以及共生伙伴间的选择机制仍未被全面揭示。不过随着分子生物学技术的快速发展，在基因表达层面，国外学者们对珊瑚与虫黄藻共生建立机制有了新认知，一些关键基因的功能和细胞间相互作用的机制被发现(Mohamed et al., 2020; Yoshioka et al., 2021)；利用软珊瑚和海葵等模式生物以及虫黄藻逃逸模型，与共生作用相关的细胞谱系、特定基因和关键通路被逐步揭示(Matthews et al., 2017; Hu et al., 2020)。此外，大部分研究关注珊瑚与虫黄藻共生关系的维持机制，这也被认为是造礁石珊瑚适应全球变化的基础。在维持珊瑚与虫黄藻共生关系动态平衡的过程中：结合生理学和基因组学，一些关键基因和功能蛋白的调节作用被阐明，宿主通过氮调控对共生营养关系的主导作用得到揭示(Cui et al., 2019; Kenkel et al., 2020; Xiang et al., 2020; Fox et al., 2021)；应用同位素生态学和生物学手段，共生伙伴间的营养关系动态变化，和营养调控作用机制被揭示，异养可塑性更强的珊瑚被认为更有可能在未来全球变化背景下得以存活(Conti-Jerpe et al., 2020; Radecker et al., 2021; Radecker et al., 2022; T. Botana et al., 2022)。国内关注珊瑚与虫黄藻共生关系的大部分研究，主要通过检测共生伙伴的生理指标、基因表达和微生物组成等方面，研究了全球变化（如海水升温、酸化等）对造礁石珊瑚及其共生伙伴在各生活史阶段的影响 (Yu et

al., 2021b; Jiang et al., 2023)。针对珊瑚共生关系的多样性,国际上主要应用宏基因组学等手段,逐步揭示了包括细菌、病毒和真菌等在内的其他珊瑚内共生生物的多样性及其时空动态,不断发现了许多新共生生物类群 (Osman et al., 2020; Pernice et al., 2020; Voolstra et al., 2021)。而在我国,珊瑚共生微生物在南海的时空分布已被阐明,如绿色硫细菌等的一些潜在共生微生物被发现(Cai et al., 2017; Chen et al., 2021)。此外,以溶珊瑚弧菌为代表的珊瑚典型病原菌突破珊瑚共生菌屏障,引发组织脱落病的致病机制也已得到一定认识(Wang et al., 2022)。

(3) 珊瑚礁生物多样性及其物种分布格局

珊瑚礁生物多样性,是珊瑚礁生态系统持续发展的基础。对珊瑚礁生物多样性及其物种分布格局的研究,不仅对珊瑚礁的起源、现状和未来变化有重要意义,还为珊瑚礁以及生物资源的保护与管理提供了重要理论支撑(Fisher et al., 2015)。相关研究在国内外均颇受关注,主要围绕造礁石珊瑚生物多样性现状与分布特征、生物多样性的起源和未来以及生物多样性与生态系统关系等方面开展。

首先,国外学者们已经大致摸清了世界范围内典型珊瑚礁区造礁石珊瑚生物多样性的规模和物种格局分布状况,但对其功能多样性的研究才刚起步(Veron et al., 2015; Dietzel et al., 2021)。在此基础上,随着对隐生生物以及中光层珊瑚礁生态系统探索的持续深入,学者们正在构建更完善的珊瑚礁生物多样性状况与分布特征数据网络(Hoeksema 2017; Lesser et al., 2018)。不过,学者们对于珊瑚礁生物多样性的起源和未来则众说纷纭。一方面,尽管古生物学研究提供了许多关于礁栖生物起源的信息(Bellwood et al., 2017; Cantalice et al., 2022),但目前学界对于世界珊瑚礁生物多样性中心的产生过程和机制仍没有确切说法(Bowen et al., 2013; Huang et al., 2018)。另一方面,尽管珊瑚向高纬度或中光层地区的迁移和扩张(避难所理论)被认为是未来珊瑚与珊瑚礁的机遇,但其中许多关键过程仍饱受质疑(Rocha et al., 2018; Jones et al., 2019)。此外,学者们还关注生物多样性对珊瑚礁生态系统的影响,阐明了生

物多样性的下降对珊瑚礁生态系统的影响机制(Bellwood et al., 2017)。发现鹿角珊瑚新物种的快速增殖一方面挤占了其他珊瑚物种的生长空间,另一方面因其具有复杂空间结构而有利于其他礁栖生物的产生,从而揭示了关键珊瑚礁物种多样性的变化对其他物种的影响(Siqueira et al., 2022)。但是,国内外对于生物多样性增加是否有利于珊瑚礁生态系统的稳定性仍缺乏充分的证据(Clements and Hay 2019; Clements and Hay 2021)。在国内,随着针对珊瑚礁生物多样性的调查不断深入,学者们已对我国珊瑚和珊瑚礁生物多样性和资源量有较为全面的认识,造礁石珊瑚物种新纪录以及其群落的新分布得以报道(黄晖等, 2021)。但对于珊瑚礁鱼类、藻类等其他礁栖生物多样性和群落格局的认识仍较缺乏,对珊瑚礁生物的演变过程和规律的研究也尚待开展。

(4) 珊瑚礁生物系统发育与进化

开展珊瑚礁生物物种系统发育与进化的研究,对于理解珊瑚礁高生物多样性的形成机制具有重要意义(van Oppen et al., 2015)。该领域在国际上广受重视,相关研究主要围绕礁栖生物的系统发育、关键功能性状进化、物种的分化和进化等层面开展。

首先,应用分子标记和比较基因组学手段,珊瑚、虫黄藻等物种的分类体系被规范与调整,新的珊瑚物种得以被发现,珊瑚礁生物(如鱼类)的分类、系统发育和进化过程被不断揭示(Lin et al., 2015; Rabosky et al., 2018; Arrigoni et al., 2019)。在此基础上,结合古生物化石信息,珊瑚及其他礁栖生物关键性状的产生时间和进化过程被逐步揭示,如:骨骼同位素揭示了共生关系的建立起源于晚三叠纪(~212Mya)(Frankowiak et al., 2016);虫黄藻的分子钟揭示虫黄藻科起源于中生代(~160Mya)(LaJeunesse et al., 2018);石珊瑚与类珊瑚和海葵的比较基因组学揭示钙化起源于308.37-265.08Mya(Wang et al., 2021);物种系统发育进化学手段发现中新世珊瑚分布区域的扩张与鱼类摄食性状产生有关(Floeter et al., 2018)。近年来的研究还关注于珊瑚礁生态系统内物种的分化和趋同进化,以及造礁石珊瑚与礁内栖息生物的协同进化(Bellwood et al., 2017)。此外,环境因素

导致礁栖生物性状发生变化的过程和机制也被逐步揭示,代表性研究表明温度变化推动了礁栖鱼类大小的时空变化(Audzijonyte et al., 2020)。

(5) 珊瑚礁生态系统保护与管理

珊瑚礁生态系统保护与管理是保证珊瑚礁与人类和谐发展的主要手段,是一项需要政府部门、科研人员、社会公众等综合参与的事业(Anthony et al., 2015)。国际上围绕珊瑚礁保护优先和关键、珊瑚礁保护与管理的策略和政策等方面对该领域开展了广泛研究。在国内,珊瑚礁生态系统保护与管理的工作尚未发展至科学研究层面。

确定保护的优先和重点是珊瑚礁生态系统保护与管理的基础。在国际上,基于物种、功能和遗传等生物多样性方面的研究手段,以及生物与生态环境相结合的模式研究正快速发展,有助于更精确划分珊瑚礁资源的热点和贫乏区域(Veron et al., 2015)。在此基础上,与珊瑚礁保护和管理相关的研究也受到了更广泛关注(Cacciapaglia and van Woessik 2018; McWilliam et al., 2018)。对于珊瑚礁保护区设定的选址、范围、管理等有了更科学依据,保护区的建立对珊瑚礁生物群落抵抗力的提升效果得以被证实(Mellin et al., 2016; McCook et al., 2019);珊瑚礁生态系统的管理和监测策略更为科学(Masselink et al., 2020);珊瑚礁生态修复的规范和流程,以及珊瑚礁生态修复技术渐成体系(Boström-Einarsson et al., 2020)。此外,近年来国际领域内还加强了有关珊瑚礁生态保护政策的研究。一方面,在政策研究支持下,对于珊瑚礁关键物种以及珊瑚栖息地保护的法律法规更为合理和完善,禁渔期政策的设定被证实能够有效帮助珊瑚礁鱼类恢复种群资源(Waterhouse et al., 2020)。另一方面,国际范围内联合研究的加强,对于共建珊瑚礁监测网络、共同保护珊瑚礁等起到了积极推动作用(Sun et al., 2022)。

(6) 人类活动与南海珊瑚礁生态系统

相比于国外,我国比较重视人类活动对珊瑚以及珊瑚礁生态系统的影响研究,尤其是在南海范围内。人类活动带来的多种珊瑚礁生态系统胁迫因子(如富营养化、重金属、微塑料、防晒霜、抗生素和持久性有机污染物等)对珊瑚、礁栖生物以及珊瑚礁的影响均受到广泛关注(施祺等,

2010; Yang et al., 2020, Zhang et al., 2020; Tang et al., 2021; Zhang et al., 2021)。其中,上述胁迫因子对珊瑚的影响以及其在珊瑚礁生态系统中的分布和迁移是国内研究关注的主要方面。

4. 研究展望

4.1 珊瑚礁生态学未来发展趋势

根据关键词密度以及近十年来的新兴关键词,国际上珊瑚礁生态学的未来发展趋势将更加注重全球变化背景下的珊瑚与珊瑚礁生态系统、珊瑚共生机制、边缘珊瑚礁以及珊瑚礁保护与修复这四个方面。

(1) 全球变化

全球变化导致的珊瑚礁退化是全球共同面临的危机,全球变化背景下的珊瑚与珊瑚礁,不仅是当下的研究热点,也是未来的主要研究方向。珊瑚礁生物适应新环境的速度能否赶上全球变化?未来珊瑚礁生物多样性及其群落格局如何变化?这些均是未来需要重点探究的科学问题。

(2) 共生机制

珊瑚是开展共生生物学研究的极佳载体,但珊瑚与虫黄藻的共生机制仍未被全面揭示。珊瑚与虫黄藻的共生建立机制、选择机制、维持机制、破裂机制等均是未来研究的重点方向。此外,在利用海葵和软珊瑚为模式物质的基础上,开发造礁石珊瑚模式物种与虫黄藻逃逸珊瑚模型将有助于揭示共生机制。

(3) 边缘珊瑚礁

人们对边缘珊瑚礁的认识仍远不如典型热带浅水珊瑚礁区。边缘珊瑚礁是否能够塑造珊瑚的环境抗逆性?全球变化对边缘珊瑚礁的影响如何?在全球变化不断加剧背景下,位于近岸和中光层的边缘珊瑚礁能否成为未来珊瑚的避难所?这些均是未来研究的重点方向。

(4) 珊瑚礁保护与修复

珊瑚礁保护与修复被认为有可能逆转珊瑚礁不断退化的现状。珊瑚与礁栖生物的恢复力研究、珊瑚礁生态系统保护策略及其服务功能的评价、珊瑚礁生态修复技术研发等方面是未来发展的主要趋势。

4.2 我国珊瑚礁生态学发展对策

近十年来,我国珊瑚礁生态学领域研究蓬勃

发展, 研究团队与研究人员快速增加, 领域内的研究已经取得了不少亮眼成果, 得到了国际同行的高度认可(王耕等, 2019)。围绕南海, 我国已经形成了从个体水平、群落水平和生态系统水平开展综合研究的新局面。但相比于国际, 我国珊瑚礁生态学研究起步较晚, 仍有很多问题制约着该领域的发展, 主要包括: ①缺乏全球性研究; ②缺乏国内与国际合作研究; ③机制研究不深入, 系统研究不完善; ④珊瑚礁保护与修复研究不足。其具体方面和对策如下:

(1) 提升全球视野

我国的珊瑚礁生态学研究多集中在南海范围内开展, 近年来针对南海的横跨热带与亚热带的珊瑚礁生态学研究得以开展。但面向全球珊瑚礁生态系统的研究仍然缺乏。在继续巩固区域性研究的基础上, 未来国内研究应重点提升全球视野, 关注全球领域, 开展更大时空尺度的研究。

(2) 加强国内与国际合作

尽管近十年来我国珊瑚礁生态学研究处于快速增长阶段。但大部分研究缺乏与国内其他团队的合作, 且鲜有研究是在国际合作背景下展开的。使得国内珊瑚礁生态学研究领域和层次较为单一, 许多研究对科学问题的解释十分片面。未来应开

展更多更紧密的国内与国际合作, 整合国内和国际领域其他团队的研究优势, 加强学科交叉研究。

(3) 深入机制挖掘, 完善系统研究

与国际研究相比, 国内研究大多停留在现象发现以及简单的机理性探讨, 缺乏机制性研究。未来应更多结合更先进的生物技术手段, 对相关科学问题进行更深层次的机制挖掘。此外, 国内对于珊瑚礁关键生物类群(如珊瑚礁鱼类、礁栖大型无脊椎动物等)的研究, 以及对于珊瑚进化、遗传结构、连通性和珊瑚礁栖生物之间互作关系的研究仍十分缺乏。未来应关注珊瑚礁生态系统内的关键生物类群开展更系统的生态学研究。

(4) 增强珊瑚礁保护与修复研究

尽管国内已有多个团队开展了珊瑚礁保护和生态修复的工作, 并已形成了一定规模。但相关工作绝大部分服务于国家与地方政府项目, 珊瑚礁保护与修复相关的科学研究不足。目前国内在珊瑚礁保护和修复领域没有形成足够的技术和理论体系。在国内已开展珊瑚礁保护和生态修复工作的基础上, 未来应更注重相关技术和基础理论的科学研究, 从而为未来珊瑚礁保护和生态修复事业提供更充分的科学依据。

参考文献 References

- 黄晖, 陈竹, 黄林韬, 2021. 中国珊瑚礁状况报告 2019[M]. 北京, 海洋出版社. HUANG HUI, CHEN ZHU, HUANG LINTAO, 2021. Status of coral reefs in China (2019) [M].
- 施祺 赵美霞, 黄玲英, 等, 2010. 三亚鹿回头岸礁区人类活动及其对珊瑚礁的影响[J]. 热带地理, 30:486-490. SHI QI, ZHAO MEIXIA, HUANG LINGYING, et al., 2010. Human activities and impacts on coral reef at the luhuitou fringing reef, Sanya[J]. Tropical Geography, 30:486-490 (in Chinese with English abstract).
- 王耕, 常畅, 于小茜, 等, 2019. 基于文献计量分析的珊瑚礁研究现状与热点[J]. 生态学报, 39:1114-1123. WANG GENG, CHANG CHANG, YU XIAOQIAN, et al., 2019. Status quo and hotspots of coral reef research based on bibliometric analysis[J]. Acta Ecologica Sinica, 39:1114-1123.
- Anthony KRN, Marshall PA, Abdulla A, et al., 2015. Operationalizing resilience for adaptive coral reef management under global environmental change[J]. Global Change Biology, 21:48-61.
- Arrigoni R, Berumen ML, Stolarski J, et al., 2019. Uncovering hidden coral diversity: a new cryptic lobophylliid scleractinian from the Indian Ocean[J]. Cladistics, 35:301-328.
- Audzijonyte A, Richards SA, Stuart-Smith RD, et al., 2020. Fish body sizes change with temperature but not all species shrink with warming[J]. Nature Ecology & Evolution, 4:809-814.
- Bellwood DR, Goatley CHR and Bellwood O, 2017. The evolution of fishes and corals on reefs: form, function and interdependence[J]. Biological Reviews, 92:878-901.
- Boström-Einarsson L, Babcock RC, Bayraktarov E, et al., 2020. Coral restoration – A systematic review of current methods, successes, failures and future directions[J]. PLOS ONE, 15:e0226631.
- Bowen BW, Rocha LA, Toonen RJ, et al., 2013. The origins of tropical marine biodiversity[J]. Trends in Ecology &

- Evolution, 28:359-366.
- Brandl SJ, Rasher DB, Côté IM, et al., 2019. Coral reef ecosystem functioning: eight core processes and the role of biodiversity[J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 17:445-454.
- Cacciapaglia C and van Woesik R, 2018. Marine species distribution modelling and the effects of genetic isolation under climate change[J]. *Journal of Biogeography*, 45:154-163.
- Cai L, Zhou G, Tian R-M, et al., 2017. Metagenomic analysis reveals a green sulfur bacterium as a potential coral symbiont[J]. *Scientific Reports*, 7:9320.
- Cantalice KM, Alvarado-Ortega J, Bellwood DR, et al., 2022. Rising from the ashes: the biogeographic origins of modern coral reef fishes[J]. *BioScience*, 72:769-777.
- Chen B, Yu K, Liao Z, et al., 2021. Microbiome community and complexity indicate environmental gradient acclimatisation and potential microbial interaction of endemic coral holobionts in the South China Sea[J]. *Science of The Total Environment*, 765:142690.
- Clements CS and Hay ME, 2019. Biodiversity enhances coral growth, tissue survivorship and suppression of macroalgae[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 3:178-182.
- Clements CS and Hay ME, 2021. Biodiversity has a positive but saturating effect on imperiled coral reefs[J]. *Science Advances*, 7:eabi8592.
- Conti-Jerpe I, Thompson P, Wong CWM, et al., 2020. Trophic strategy and bleaching resistance in reef-building corals[J]. *Science Advances*, 6:eaz5443.
- Cox KD, Woods MB and Reimchen TE, 2021. Regional heterogeneity in coral species richness and hue reveals novel global predictors of reef fish intra-family diversity[J]. *Scientific Reports*, 11:1-12.
- Cui G, Liew YJ, Li Y, et al., 2019. Host-dependent nitrogen recycling as a mechanism of symbiont control in *Aiptasia*[J]. *PLoS genetics*, 15:e1008189.
- Cybulski JD, Husa SM, Duprey NN, et al., 2020. Coral reef diversity losses in China's Greater Bay Area were driven by regional stressors[J]. *Science Advances*, 6:eabb1046.
- Dietzel A, Bode M, Connolly SR, et al., 2021. The population sizes and global extinction risk of reef-building coral species at biogeographic scales[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 5:663-669.
- Eddy TD, Lam VWY, Reygondeau G, et al., 2021. Global decline in capacity of coral reefs to provide ecosystem services[J]. *One Earth*, 4:1278-1285.
- Fisher R, O'Leary Rebecca A, Low-Choy S, et al., 2015. Species richness on coral reefs and the pursuit of convergent global estimates[J]. *Current Biology*, 25:500-505.
- Floeter SR, Bender MG, Siqueira AC, et al., 2018. Phylogenetic perspectives on reef fish functional traits[J]. *Biological Reviews*, 93:131-151.
- Fox MD, Nelson CE, Oliver TA, et al., 2021. Differential resistance and acclimation of two coral species to chronic nutrient enrichment reflect life - history traits[J]. *Functional Ecology*, 35:1081-1093.
- Frankowiak K, Wang XT, Sigman DM, et al., 2016. Photosymbiosis and the expansion of shallow-water corals[J]. *Science Advances*, 2:e1601122.
- Gouezo M, Golbuu Y, Fabricius K, et al., 2019. Drivers of recovery and reassembly of coral reef communities[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286:20182908.
- Graham NAJ, Jennings S, MacNeil MA, et al., 2015. Predicting climate-driven regime shifts versus rebound potential in coral reefs[J]. *Nature*, 518:94-97.
- Graham NAJ and Nash KL, 2013. The importance of structural complexity in coral reef ecosystems[J]. *Coral Reefs*, 32:315-326.
- Harris DL, Rovere A, Casella E, et al., 2018. Coral reef structural complexity provides important coastal protection from waves under rising sea levels[J]. *Science Advances*, 4:eao4350.
- Hemingson CR, Mihalitsis M and Bellwood DR, 2022. Are fish communities on coral reefs becoming less colourful[J]? *Global Change Biology*, 28:3321-3332.
- Hill TS and Hoogenboom MO, 2022. The indirect effects of ocean acidification on corals and coral communities[J]. *Coral Reefs*, 41:1557-1583.
- Hoeksema BW, 2017. The hidden biodiversity of tropical coral reefs[J]. *Biodiversity*, 18:8-12.
- Hu M, Zheng X, Fan C-M, et al., 2020. Lineage dynamics of the endosymbiotic cell type in the soft coral *Xenia*[J]. *Nature*, 582:534-538.
- Huang D, Goldberg EE, Chou LM, et al., 2018. The origin and evolution of coral species richness in a marine biodiversity hotspot[J]. *Evolution*, 72:288-302.
- Hughes TP, Anderson KD, Connolly SR, et al., 2018a. Spatial and temporal patterns of mass bleaching of corals in the anthropocene[J]. *Science*, 359:80-83.

- Hughes TP, Huang H and Young MA, 2013. The wicked problem of China's disappearing coral reefs[J]. *Conservation Biology*, 27:261-269.
- Hughes TP, Kerry JT, Baird AH, et al., 2019. Global warming impairs stock–recruitment dynamics of corals[J]. *Nature*, 568:387-390.
- Hughes TP, Kerry JT, Baird AH, et al., 2018b. Global warming transforms coral reef assemblages[J]. *Nature*, 556:492-496.
- Jiang L, Liu CY, Cui G, et al., 2023. Rapid shifts in thermal reaction norms and tolerance of brooded coral larvae following parental heat acclimation[J]. *Molecular Ecology*, 32:1098-1116.
- Jiang L, Sun YF, Zhou GW, et al., 2022. Ocean acidification elicits differential bleaching and gene expression patterns in larval reef coral *Pocillopora damicornis* under heat stress[J]. *Science of The Total Environment*, 842: 156851.
- Jones LA, Mannion PD, Farnsworth A, et al., 2019. Coupling of palaeontological and neontological reef coral data improves forecasts of biodiversity responses under global climatic change[J]. *Royal Society Open Science*, 6:182111.
- Kenkel CD and Matz MV, 2016. Gene expression plasticity as a mechanism of coral adaptation to a variable environment[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 1:0014.
- Kenkel CD, Mocellin VJL and Bay LK, 2020. Global gene expression patterns in Porites white patch syndrome: Disentangling symbiont loss from the thermal stress response in reef-building coral[J]. *Molecular Ecology*, 29:3907-3920.
- Knowlton N and Jackson JBC, 2008. Shifting baselines, local impacts, and global change on coral reefs[J]. *PLoS biology*, 6:e54.
- Kumagai NH, García Molinos J, Yamano H, et al., 2018. Ocean currents and herbivory drive macroalgae-to-coral community shift under climate warming[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115:8990-8995.
- LaJeunesse TC, Parkinson JE, Gabrielson PW, et al., 2018. Systematic revision of Symbiodiniaceae highlights the antiquity and diversity of coral endosymbionts[J]. *Current Biology*, 28:2570-2580.
- Lesser MP, Slattery M and Mobley CD, 2018. Biodiversity and functional ecology of mesophotic coral reefs[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 49:49-71.
- Lin S, Cheng S, Song B, et al., 2015. The Symbiodinium kawagutii genome illuminates dinoflagellate gene expression and coral symbiosis[J]. *Science*, 350:691-694.
- Lyu Y, Zhou Z, Zhang Y, et al., 2022. The mass coral bleaching event of inshore corals from South China Sea witnessed in 2020: insight into the causes, process and consequence[J]. *Coral Reefs*, 41:1351-1364.
- Masselink G, Beetham E and Kench P, 2020. Coral reef islands can accrete vertically in response to sea level rise[J]. *Science Advances*, 6:eaay3656.
- Matthews JL, Crowder CM, Oakley CA, et al., 2017. Optimal nutrient exchange and immune responses operate in partner specificity in the cnidarian-dinoflagellate symbiosis[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114:13194-13199.
- McCook LJ, Lian J, Lei X, et al., 2019. Marine protected areas in southern China: Upgrading conservation effectiveness in the ‘eco - civilization’ era[J]. *Aquatic Conservation: marine and freshwater ecosystems*, 29:33-43.
- McManus LC, Forrest DL, Tekwa EW, et al., 2021. Evolution and connectivity influence the persistence and recovery of coral reefs under climate change in the Caribbean, Southwest Pacific, and Coral Triangle[J]. *Global Change Biology*, 27:4307-4321.
- McWilliam M, Hoogenboom MO, Baird AH, et al., 2018. Biogeographical disparity in the functional diversity and redundancy of corals[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115:3084-3089.
- McWilliam M, Pratchett MS, Hoogenboom MO, et al., 2020. Deficits in functional trait diversity following recovery on coral reefs[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287:20192628.
- Mellin C, Aaron MacNeil M, Cheal AJ, et al., 2016. Marine protected areas increase resilience among coral reef communities[J]. *Ecology Letters*, 19:629-637.
- Moberg F and Folke C, 1999. Ecological goods and services of coral reef ecosystems[J]. *Ecological Economics*, 29:215-233.
- Mohamed AR, Andrade N, Moya A, et al., 2020. Dual RNA-sequencing analyses of a coral and its native symbiont during the establishment of symbiosis[J]. *Molecular Ecology*, 29:3921-3937.
- Morais RA, Depczynski M, Fulton C, et al., 2020. Severe coral loss shifts energetic dynamics on a coral reef[J]. *Functional Ecology*, 34:1507-1518.
- Muscantine L and Porter JW, 1977. Reef corals: mutualistic symbioses adapted to nutrient-poor environments[J]. *Bioscience*, 27:454-460.

- Osman EO, Suggett DJ, Voolstra CR, et al., 2020. Coral microbiome composition along the northern Red Sea suggests high plasticity of bacterial and specificity of endosymbiotic dinoflagellate communities[J]. *Microbiome*, 8:8.
- Pernice M, Raina J-B, Rådecker N, et al., 2020. Down to the bone: the role of overlooked endolithic microbiomes in reef coral health[J]. *The ISME Journal*, 14:325-334.
- Putnam HM, Barott KL, Ainsworth TD, et al., 2017. The vulnerability and resilience of reef-building corals[J]. *Current Biology*, 27:R528-R540.
- Rabosky DL, Chang J, Title PO, et al., 2018. An inverse latitudinal gradient in speciation rate for marine fishes[J]. *Nature*, 559:392-395.
- Radecker N, Pogoreutz C, Gegner HM, et al., 2022. Heat stress reduces the contribution of diazotrophs to coral holobiont nitrogen cycling[J]. *The ISME Journal*, 16:1110-1118.
- Radecker N, Pogoreutz C, Gegner HM, et al., 2021. Heat stress destabilizes symbiotic nutrient cycling in corals[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118:
- Rivera HE, Aichelman HE, Fifer JE, et al., 2021. A framework for understanding gene expression plasticity and its influence on stress tolerance[J]. *Molecular Ecology*, 30:1381-1397.
- Rocha LA, Pinheiro HT, Shepherd B, et al., 2018. Mesophotic coral ecosystems are threatened and ecologically distinct from shallow water reefs[J]. *Science*, 361:281-284.
- Rosenberg E, Koren O, Reshef L, et al., 2007. The role of microorganisms in coral health, disease and evolution[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 5:355-362.
- Siqueira AC, Kiessling W and Bellwood DR, 2022. Fast-growing species shape the evolution of reef corals[J]. *Nature Communications*, 13:2426.
- Sun Y, Huang L, McCook LJ, et al., 2022. Joint protection of a crucial reef ecosystem[J]. *Science*, 377:1163-1163.
- T. Botana M, Chaves-Filho AB, Inague A, et al., 2022. Thermal plasticity of coral reef symbionts is linked to major alterations in their lipidome composition[J]. *Limnology and Oceanography*, 67:1456-1469.
- Tang J, Wu Z, Wan L, et al., 2021. Differential enrichment and physiological impacts of ingested microplastics in scleractinian corals in situ[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 404:124205.
- van Oppen MJH, Oliver JK, Putnam HM, et al., 2015. Building coral reef resilience through assisted evolution[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112:2307-2313.
- Veron J, Stafford-Smith M, DeVantier L, et al., 2015. Overview of distribution patterns of zooxanthellate Scleractinia[J]. *Frontiers in Marine Science*, 1:81.
- Voolstra CR, Suggett DJ, Peixoto RS, et al., 2021. Extending the natural adaptive capacity of coral holobionts[J]. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2:747-762.
- Wang W, Tang K, Wang P, et al., 2022. The coral pathogen *Vibrio coralliilyticus* kills non-pathogenic holobiont competitors by triggering prophage induction[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 6:1132-1144.
- Wang X, Zoccola D, Liew YJ, et al., 2021. The evolution of calcification in reef-building corals[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 38:3543-3555.
- Waterhouse L, Heppell SA, Pattengill-Semmens CV, et al., 2020. Recovery of critically endangered Nassau grouper (*Epinephelus striatus*) in the Cayman Islands following targeted conservation actions[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117:1587-1595.
- Wong KH, Goodbody-Gringley G, de Putron SJ, et al., 2021. Brooded coral offspring physiology depends on the combined effects of parental press and pulse thermal history[J]. *Global Change Biology*, 27:3179-3195.
- Xiang T, Lehnert E, Jinkerson RE, et al., 2020. Symbiont population control by host-symbiont metabolic interaction in Symbiodiniaceae-cnidarian associations[J]. *Nature Communications*, 11:108.
- Yang T, Diao X, Cheng H, et al., 2020. Comparative study of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) and heavy metals (HMs) in corals, sediments and seawater from coral reefs of Hainan, China[J]. *Environmental Pollution*, 264:114719.
- Yoshioka Y, Yamashita H, Suzuki G, et al., 2021. Whole-genome transcriptome analyses of native symbionts reveal host coral genomic novelties for establishing coral-algae symbioses[J]. *Genome Biology and Evolution*, 13:evaa240.
- Yu X, Yu K, Chen B, et al., 2021a. Different responses of scleractinian coral *Acropora pruinosa* from Weizhou Island during extreme high temperature events[J]. *Coral Reefs*, 40:1697-1711.
- Yu X, Yu K, Liao Z, et al., 2021b. Seasonal fluctuations in symbiotic bacteria and their role in environmental adaptation of the scleractinian coral *Acropora pruinosa* in high-latitude coral reef area of the South China Sea[J]. *Science of The Total*

- Environment, 792:148438.
- Zhou G, Cai L, Yuan T, et al., 2017. Microbiome dynamics in early life stages of the scleractinian coral *Acropora gemmifera* in response to elevated $p\text{CO}_2$ [J]. Environmental microbiology, 19(8): 3342-3352.
- Zhang R, Han M, Yu K, et al., 2021. Distribution, fate and sources of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) in atmosphere and surface water of multiple coral reef regions from the South China Sea: A case study in spring-summer[J]. Journal of Hazardous Materials, 412:125214.
- Zhang R, Yu K, Li A, et al., 2020. Antibiotics in coral reef fishes from the South China Sea: Occurrence, distribution, bioaccumulation, and dietary exposure risk to human[J]. Science of The Total Environment, 704:135288.
- Zhou Z, Tang J, Cao X, et al., 2023. High Heterotrophic Plasticity of Massive Coral *Porites pukoensis* Contributes to Its Tolerance to Bioaccumulated Microplastics[J]. Environmental Science & Technology, 57:3391-3401.

