

富營養珊瑚礁中觀生態池內氮的收支模式

Nitrogen Budgets in Nutrient Enriched Coral Reef Mesocosms

林蔚任* 鍾佳芸* 林幸助*

Wei-Jen Lin*, Chia-Yun Chung* and Hsing-Juh Lin*

國立中興大學生命科學系 台中市國光路 250 號

Department of Life Sciences, National Chung Hsing University, Taichung, Taiwan

* 通訊作者: hjlin@dragon.nchu.edu.tw

* Corresponding author: hjlin@dragon.nchu.edu.tw

摘要

人類行為產生的廢水排放流入海洋，常導致海水中含有大量的營養鹽，形成沿岸優養化，造成藻類優勢。本研究整合珊瑚礁中觀生態池模擬台灣墾丁南灣海域優養化的實驗數據，並回顧前人對於各種藻類吸收營養鹽的研究，計算在富營養的環境下，珊瑚礁生態系統對於氮元素(N)的收支模式，並比較中觀生態池中主要物種在第 1 天及第 75 天氮的吸收與儲存量。結果顯示中觀生態池無人為添加營養鹽的控制組有 40-46% N 被綠藻吸收，有 15% N 被珊瑚吸收；營養鹽添加組中雖僅有 2-20% N 被綠藻吸收，但只有 0.37% N 被珊瑚吸收。海葵和浮游藻類無論是在控制組或是營養鹽添加組中吸收量都 < 1% N。實驗 75 天後在生物量的表現上，控制組中珊瑚生物量上升了 8%，但綠藻下降了 7%；在營養鹽添加組中珊瑚生物量下降了 66%，綠藻則上升了 67%。本研究顯示在富營養的珊瑚礁環境下，綠藻是主要吸收添加 N 的物種，且會累積在其生物量上而造成藻類優勢。

* 林蔚任與鍾佳芸對本文的貢獻程度相同。

* Wei-Jen Lin and Chia-Yun Chung contributed equally to this paper.

Abstract

Waste water produced by human activities causes nutrient enrichment in the coastal zone, resulting in algal bloom by stimulating the growth of macroalgae. We used the results of a nutrient enrichment experiment of coral reef mesocosms, of which coral reefs were from the Nanwan Bay of the southern Taiwan. Nitrogen budgets were calculated and responses of the major biotic components to the nutrient enrichment were compared. Results showed that in the controlled mesocosms, N uptakes were 40-46% by green algae and 15% by corals without obvious difference between the 1st day and the 75th day of the experiment. On the 75th days of the experiment, the coral biomass increased 8% but green algae decreased 7% in the controls, while the coral biomass decreased 66% but green algae increased 67% in the enriched mesocosms. The N uptakes by sea anemones and phytoplankton were negligible in both controlled and enriched mesocosms. The results demonstrated that green algae up took most of the added N and accumulated it in its biomass in the nutrient enriched condition.

關鍵詞：氮吸收、珊瑚、綠藻、海葵、生物量

Key words: nitrogen uptake, corals, green algae, sea anemone, biomass

收件日期：98年10月22日

接受日期：99年1月18日

Received: October 22, 2009

Accepted: January 18, 2010

緒 言

人類在陸地上各種農業活動及日常生活造成的廢水，排放至海洋後，使沿海營養鹽濃度升高，造成水質受到汙染，引起藻華，常讓棲息的生物缺氧死亡，因此沿岸優養化已成爲全球性的問題(Anderson *et al.* 2002)。在珊瑚礁生態系，優養化會使珊瑚優勢的狀況發生改變，除了讓藻類大量繁殖，還使珊瑚的覆蓋度減少，生態系發生相變(Liu *et al.* 2009)。

近年來人類活動例如農業、都市化及觀光，都顯著的增加了人爲營養鹽對河口及沿海的輸入(Maestrini *et al.* 1999)。Anderson *et al.*

(2002)認爲海水營養鹽的濃度和綠藻的數量是呈現正向的關係。當營養鹽濃度越高時，綠藻生長的速率也越快(Littler *et al.* 2006)，生物量也越大(McClanahan *et al.* 2007)。當環境中可利用的營養鹽變多時，藻類會爲了生長空間或光源與珊瑚競爭(McCook *et al.* 2001)。若藻類與珊瑚接觸，就會影響珊瑚光合作用的速率，使珊瑚礁生態系相變爲藻類優勢的環境。除此之外，數量大增的藻類也有可能會聚集在珊瑚表面，使珊瑚缺氧而死亡(Tomas 1991; McCook *et al.* 2001)。

優養化環境下，浮游藻類在生長的過程會同時消耗氮和磷(Ryther and Dunstan 1971)。氮

(N)和磷(P)是2個影響優養化最重要的元素，尤其是N對初級生產力的影響最大(Anderson *et al.* 2002)。N對控制綠藻(Maestrini *et al.* 1999)或浮游藻類(Ignatiades and Moschopoulou 1988)的生長都很重要。

爲了要了解優養化珊瑚礁生態系中的營養如何被生物利用，我們以N爲食物網流通元素，並以模擬墾丁珊瑚礁生態系統的中觀生態池所獲結果(Liu *et al.* 2009)爲基礎，從相關文獻中尋找各種珊瑚礁生物吸收與排出N的速率，建構N的收支模式，並比較在營養鹽添加組及無添加人爲營養鹽的控制組環境下，各種珊瑚礁生物的生物量及吸收與儲存N的差異。

材料與方法

一、中觀生態池

中觀生態池設置於國立海洋生物博物館(National Museum of Marine Biology and Aquarium, NMMBA)內，爲長3m、寬2m的橢圓水缸，體積約爲 5.14 m^3 (圖1)，共有6個。爲模擬墾丁南灣陸源營養鹽(Lin *et al.* 2007)的輸入對珊瑚礁生態系的影響，隨機選定3個每天添加 $5.5 \text{ mmol m}^{-2}\text{d}^{-1}$ 的 NO_3^- 及 $0.48 \text{ mmol m}^{-2}\text{d}^{-1}$ 的 PO_4^{3-} (營養鹽添加組)，其餘3個則不添加營養鹽作對照(控制組)。爲模擬南灣水體置換率，每日水體置換率爲10%。水溫維持約 25°C ，用以模擬南灣海域春季的平均海水溫度。每日光照10 hr，黑暗14 hr。



圖1. 設於國立海洋生物博物館內的中觀生態池。

Fig. 1. Mesocosms in the National Museum of Marine Biology and Aquarium, southern Taiwan.

經過測量，在控制組的中觀生態池內，每天皆因為水體交換而有 $0.13 \text{ mmol m}^{-2}\text{d}^{-1}$ 的 $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ 進入系統內(Liu *et al.* 2009)。第 1 天系統內 $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ 的濃度為 $1.44 \mu\text{m}$ ，且 N 的總吸收量為 9.58 mg ；第 75 天系統內 $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ 的濃度為 $2.37 \mu\text{m}$ ，且 N 的總吸收量為 17.64 mg 。在營養鹽添加組的中觀生態池內，第 1 天系統內 $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ 的濃度為 $4.51 \mu\text{m}$ ，且 N 的總吸收量為 112.39 mg ；第 75 天系統內 $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ 為 $3.89 \mu\text{m}$ ，且 N 的總吸收量為 89.21 mg 。

中觀生態池內有美麗軸孔珊瑚(*Acropora muricata*)及其他數種珊瑚、松藻(*Codium edule*)及其他大型藻類、海葵、雀鯛、海參、海膽、砗磲貝等海洋生物(Liu *et al.* 2009)。因考慮異營生物不會直接吸收水中的 N，又本實驗期間大型藻類中僅有綠藻會因營養鹽增加而有大量生長的現象，故本研究中只著重於珊瑚、綠藻、海葵及浮游藻類等自營生物之 N 吸收與排出等收支計算。

二、N 吸收排放速率

(一) 珊瑚和海葵

珊瑚體內共生藻(zooxanthellae)會吸收水中的 N 提供珊瑚及本身生長所需能量。珊瑚表面平均每 1 cm^2 有 10^6 個共生藻(Drew 1972)，且共生藻對 N 營養鹽的吸收速率為 $48 \text{ fmol N d}^{-1} \text{ zoox}^{-1}$ (Grover *et al.* 2003)。珊瑚的 N 代謝物則假設會被共生藻全部吸收，所以珊瑚的 N 排放量定為 0。

海葵亦具有共生藻，與珊瑚的情況類似，因此我們也利用共生藻對 N 營養鹽的吸收速率，來算出海葵吸收 N 的量，而 N 排放量同樣定為 0。

(二) 綠藻

藻類吸收 N 營養鹽的速率會因為環境中存在有營養鹽濃度的高低而影響吸收速率的快慢，且速率會以 Michaelis-Menten model 呈現(Duke *et al.* 1989)，而 Michaelis-Menten model 則是

以 V_{max} 和 K_s 兩個參數計算而成。在本研究中，尋找文獻中對於類似物種所測定的 V_{max} 和 K_s ，再以中觀生態池內測到 N 營養鹽的濃度，計算出各物種對於 N 營養鹽的吸收速率。

本研究中松藻的 N 吸收速率計算選用的是同屬藻類(*C. fragile*)的 V_{max} 與 K_s ，分別為 $9.58 \mu\text{mol g dw}^{-1} \text{ h}^{-1}$ 與 $7.65 \mu\text{m}$ (Hanisak and Harlin 1978)，其中 g dw 為生物乾重。

粗硬毛藻(*Chaetomorpha crassa*)的吸收速率計算則使用同屬藻類(*C. linum*)的 V_{max} 和 K_s 參數，兩個參數各為 $30 \mu\text{mol g dw}^{-1} \text{ h}^{-1}$ 及 $3 \mu\text{m}$ (Pedersen and Borum 1997)。

網石蓴(*Ulva reticulata*)的吸收速率計算使用同屬藻類(*U. lactuca*)的 V_{max} 和 K_s 參數， V_{max} 為 $116 \mu\text{mol g dw}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ， K_s 為 $34 \mu\text{m}$ (Runcie *et al.* 2003)。

直立絨扇藻(*Avrainvillea erecta*)及總狀蕨藻(*Caulerpa racemosa*)因在文獻中沒有找到同屬藻類的 V_{max} 和 K_s 參數，於是尋找外形相近的綠藻，借用其 V_{max} 和 K_s 兩個參數來使用。本研究中使用 *C. fragile* 的參數來代替直立絨扇藻和總狀蕨藻的參數。

為計算綠藻排放 N 營養鹽的速率，依據 Naldi and Wheeler (2002) 測定網石蓴(*U. reticulata*)的同屬藻類(*U. fenestrata*)得知其排放速率約為吸收速率的 13%。其他 4 種綠藻則因沒有找到文獻中對於 N 排放速率的研究，所以在本研究中假設其他 4 種綠藻的 N 排放速率為 N 吸收速率的 20%。

(三) 浮游藻類

浮游藻類吸收 N 的速率通常也是以 Michaelis-Menten model 呈現。從前人的研究中可以得到浮游藻類 V_{max} 和 K_s 的測定， V_{max} 為 $0.0163 \mu\text{mol g dw}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ， K_s 則為 $0.16 \mu\text{m}$ (Shiomoto *et al.* 1994)。

浮游藻類 N 營養鹽排出的量，經 Collos (1998) 測定，在 N 營養鹽的總吸收量中會有 63% 又被排出。

(四) 其他環境因素

光照是影響藻類生長的一個因素。以蕨藻屬(*Caulerpa*)而言，光的可利用性是蕨藻生長與散布的主要控制因子(Burfeind and Udy 2009)。因此在本研究中計算N營養鹽的吸收量時，加入每天光照與黑暗時間比計算，但本研究假設N營養鹽排放時並不受光照影響。

三、N 收支模式計算

在生物量的計算，藻類可以直接測量重量而得到生物量；珊瑚則是取數塊樣本，算出樣本表面積與重量的平均比，進而估算出珊瑚整體的重量。均質珊瑚組織後，在顯微鏡下計數共生藻細胞數，計算出N吸收速率，而其重量可和藻類一起計算生物量的百分比。

藻類的N吸收速率是利用 Michaelis-Menten model 來計算，如公式(1)：

$$N \text{ uptake rate} = \frac{V_{max} \times S}{K_s + S} \quad (1)$$

V_{max} 為該物種對 N 的最大吸收速率，單位為 $\mu\text{mol g dw}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ， K_s 為 Michaelis-Menten 係數，單位為 μm ， S 為環境中 N 營養鹽的濃度，單位為 μm 。計算出來的 N 吸收速率單位則為 $\text{mg N g dw}^{-1} \text{ d}^{-1}$ 。其中為了配合與生物濕重(g ww)同單位，將單位中乾重換算為濕重而成 $\text{mg N g ww}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ，藻類乾濕重換算如公式(2)：

$$1 \text{g dry weight} = 5.71 \text{g wet weight} \quad (2)$$

藻類的 N 排放速率計算，如公式(3)：

$$N \text{ release rate} = N \text{ uptake rate} \times P \quad (3)$$

P 為 N 排放速率占吸收速率的百分比，以網石蓴為例，則為 13%。

N 的吸收量與排放量是利用公式(4)計算：

$$N \text{ uptake} = B \times N \text{ uptake rate} \times L \quad (4)$$

其中 B 為物種生物量，單位為 g ww，L 為光照黑暗時間比。在計算 N 吸收量時為 0.4167 ($= \frac{10}{24}$)，而計算 N 排放量時則不乘 L。

計算 N 的淨吸收量則是將 N 吸收量扣除 N 排出量，如公式(5)：

$$\text{net N uptake} = N \text{ uptake} - N \text{ release} \quad (5)$$

四、吸收速率修正

在營養鹽添加組第 75 天時，發現由於水體內含有充足的 N 營養鹽，使得松藻生物量大量增加，形態則呈現表面緊密無縫的球形。推估松藻僅利用球形表面積吸收 N 營養鹽，球形內部因表面緊密而無法有水體交換，因此沒有 N 營養鹽的吸收，故原以生物量的計算方式會高估松藻的 N 吸收量。本研究則利用球體體積與表面積的比值，如公式(6)，修正松藻的 N 吸收量。

$$\frac{V}{A} = \frac{\frac{4}{3} \pi r^3}{4 \pi r^2} = \frac{r}{3} \quad (6)$$

其中以 V、A 及 r 分別代表松藻形成之球體體積、表面積及半徑。

結 果

在控制組第 1 天，中觀生態池水體因置換水帶入系統內的 N 營養鹽有 55.36% 被生物吸收，其中綠藻吸收 40.35%，比珊瑚多了約 25%，海葵也吸收了 0.32% (表 1)。到了第 75 天 N 營養鹽的生物吸收提高到 61.20%，雖然其中的松藻和總狀蕨藻已經幾乎消失，但綠藻的吸收仍有 46.34%，比珊瑚多了約 31%，海葵的吸收量為 0.18% (表 2)。不過浮游藻類的 N 營養鹽吸收量皆低於 0.01%，和其他生物相比仍屬微量。

不論是第 1 天或第 75 天，都有約 40% 的 N 營養鹽累積在中觀生態池內未被利用。

在控制組第 1 天，珊瑚生物量占全部的 85.39%，綠藻占 12.43% (表 1)；在第 75 天時，珊瑚增加至 93.10%，而綠藻減少為 5.53% (表 2)。

在營養鹽添加組的環境下，第1天水體交換和人為加入系統內的N營養鹽有0.37%被珊瑚吸收，2.93%被綠藻吸收(表3)。到第75天時，珊瑚的吸收量下降到0.23%，綠藻的吸收量卻大幅上升到20.44%(表4)。在營養鹽添加組中的浮游藻類和華美中海葵(*Mesactinia genesis*)，N營養鹽的吸收量都很微量，低於0.01%。第1天有約96%的N營養鹽留在中觀生態池的水體內，第75天則有約80%的N營養鹽沒有被生物利用。

在營養鹽添加組的第1天，珊瑚的生物量占全部的86.91%，綠藻占11.16%(表3)，但在第75天，綠藻的生物量比例提高至78.52%，而珊瑚減少至20.91%(表4)。

討 論

中觀生態池中N營養鹽會影響各種藻類的生長或死亡。在控制組維持低營養鹽濃度的環境下，隨著時間到第75天，發現松藻和總狀蕨藻2種大型藻類幾乎消失。本研究結果，支持蕨藻屬藻類在低營養鹽環境時，光合作用效率下降，導致無法生存而死亡(Malta *et al.* 2005)。一般而言，大型藻類會累積超過本身所需的營養鹽於細胞內，以供外界缺乏營養鹽時細胞代謝生長所需。在控制組，藻類會逐漸消耗累積的養分，當累積的養分不足時即會開始內耗，使個體越來越小(Fujita *et al.* 1989)。我們推測松藻生物量減少消失原因亦同。

另一方面，若將控制組的營養鹽組成與營養鹽添加組作比較(Liu *et al.* 2009)，營養鹽添加組還有 PO_4^{3-} 的添加。控制組中 PO_4^{3-} 的濃度卻維持在營養鹽添加組的1/20，明顯低於一般珊瑚礁海域的 PO_4^{3-} 濃度($< 0.3 \mu\text{m}$)，故推測松藻也可能因P限制而無法生存。

在營養鹽添加組中，由於穩定的供給營養鹽，我們發現藻類有明顯的成長。網石蓴的生

物量增加最多，足足增加了50多倍，而直立絨扇藻雖然體型增加最少，但也增加了3倍之多。Fujita *et al.* (1989)的實驗也發現在高營養鹽的環境下，藻類能快速生長。經過比較，浮游藻類對N的吸收量遠低於大型綠藻對N的吸收，而且因為每天有10%的海水置換率，故在生物量的增加幅度遠低於綠藻。

珊瑚對N的吸收量，在實驗進行過程中並沒有改變。由於珊瑚與共生藻互利共生，共生藻的光合作用產物不只可以提供自己所需的養分，也可以供給珊瑚作為呼吸、生長和繁殖所需，而珊瑚的代謝廢物也可提供共生藻合成再利用(Burris 1984; Roopin and Chadwick 2009)，養分自給自足，且珊瑚生長速率緩慢，因此珊瑚的生物量沒有太大的差別。但由於美麗軸孔珊瑚因松藻的覆蓋而導致部分死亡(Liu *et al.* 2009)，使得在營養鹽添加組第75天時，珊瑚整體對N的吸收量下降。

由生物量來看，可以發現控制組從第1天到第75天都沒有太大的改變，珊瑚的生物量占全部的85%以上，顯示珊瑚在低營養鹽濃度的環境下是較有優勢(圖2)。但在營養鹽添加組，可以發現在第1天，珊瑚生物量占全部的87%，但在第75天時，卻下降為21%，反而藻類的生物量由11%提升至79%(圖2)。由這個現象，可以推知在富營養鹽的環境，不利珊瑚的成長，卻能助長藻類的繁殖，轉化為藻類優勢。

從本研究可以得知在富營養珊瑚礁環境中，各主要物種利用N的百分比。雖然僅以前人研究的數據計算本研究的結果，但本研究建立的富營養珊瑚礁中觀生態池N的收支模式(圖3、圖4)，可運用作為墾丁海域珊瑚礁生態系統的經營策略，或可利用藻類做為水質污染的指標，甚至可利用藻類迅速吸收N營養鹽的特性，作為人為廢水排入海洋前的處理方法。

表 1. 控制組中觀生態池中第 1 天各主要物種平均生物量(g ww/tank)及對 N 的平均吸收與排放量 (mg/tank)

Table 1. Mean biomass (g ww/tank), and N uptakes and releases (mg/tank) of major biotic components in the controlled mesocosms on the 1st day of the experiment

Species	Biomass (%)	Nitrogen		
		Uptakes	Releases	Net uptakes (%)
Corals				
<i>Acropora muricata</i>	547 (29.84)	0.480	0.000	0.480 (5.13)
<i>Fungia</i> spp.	288 (15.70)	0.252	0.000	0.252 (2.70)
<i>Heliopora coerulea</i>	254 (13.87)	0.223	0.000	0.223 (2.38)
<i>Porites</i> sp.	476 (25.97)	0.417	0.000	0.417 (4.46)
Sea anemone				
<i>Mesactinia genesis</i>	40 (2.18)	0.030	0.000	0.030 (0.32)
Chlorophyta				
<i>Codium edule</i>	126 (6.87)	2.940	1.411	1.529 (16.34)
<i>Avrainvillea erecta</i>	76 (4.14)	1.766	0.847	0.919 (9.82)
<i>Caulerpa racemosa</i>	11 (0.60)	0.254	0.122	0.132 (1.41)
<i>Chaetomorpha crassa</i>	12 (0.65)	1.779	0.854	0.925 (9.89)
<i>Ulva reticulata</i>	3 (0.16)	0.392	0.122	0.270 (2.89)
Phytoplankton	2.53×10^{-4}	9.11×10^{-8}	5.72×10^{-8}	3.37×10^{-8} (0.01)

表 2. 控制組中觀生態池中第 75 天各主要物種平均生物量(g ww/tank)及對 N 的平均吸收與排放量 (mg/tank)

Table 2. Mean biomass (g ww/tank), and N uptakes and releases (mg/tank) of major biotic components in the controlled mesocosms on the 75th day of the experiment

Species	Biomass (%)	Nitrogen		
		Uptakes	Releases	Net uptakes (%)
Corals				
<i>Acropora muricata</i>	547 (32.54)	0.480	0.000	0.480 (5.13)
<i>Fungia</i> spp.	288 (17.12)	0.252	0.000	0.252 (2.70)
<i>Heliopora coerulea</i>	254 (15.13)	0.223	0.000	0.223 (2.38)
<i>Porites</i> sp.	476 (28.32)	0.417	0.000	0.417 (4.46)
Sea anemone				
<i>Mesactinia genesis</i>	23 (1.37)	0.017	0.000	0.017 (0.18)
Chlorophyta				
<i>Codium edule</i>	0 (0.00)	0.000	0.000	0.000 (0.00)
<i>Avrainvillea erecta</i>	63 (3.75)	2.172	1.043	1.129 (12.07)
<i>Caulerpa racemosa</i>	0 (0.00)	0.000	0.000	0.000 (0.00)
<i>Chaetomorpha crassa</i>	25 (1.49)	5.036	2.417	2.619 (28.00)
<i>Ulva reticulata</i>	5 (0.30)	0.853	0.266	0.587 (6.27)
Phytoplankton	5.43×10^{-4}	2.03×10^{-7}	1.28×10^{-7}	0.75×10^{-7} (0.01)

表 3. 營養鹽添加組中觀生態池中第 1 天各主要物種平均生物量(g ww/tank)及對 N 的平均吸收與排放量(mg/tank)

Table 3. Mean biomass (g ww/tank), and N uptakes and releases (mg/tank) of major biotic components in the enriched mesocosms on the 1st day of the experiment

Species	Biomass (%)	Nitrogen		
		Uptakes	Releases	Net uptakes (%)
Corals				
<i>Acropora muricata</i>	657 (33.36)	0.576	0.000	0.576 (0.14)
<i>Fungia</i> spp.	361 (18.33)	0.317	0.000	0.317 (0.08)
<i>Heliopora coerulea</i>	254 (12.91)	0.223	0.000	0.223 (0.05)
<i>Porites</i> sp.	440 (22.31)	0.385	0.000	0.385 (0.09)
Sea anemone				
<i>Mesactinia genesis</i>	38 (1.93)	0.059	0.000	0.059 (0.01)
Chlorophyta				
<i>Codium edule</i>	133 (6.75)	11.571	5.554	6.017 (1.48)
<i>Avrainvillea erecta</i>	58 (2.94)	5.095	2.445	2.650 (0.65)
<i>Caulerpa racemosa</i>	11 (0.56)	0.960	0.461	0.499 (0.12)
<i>Chaetomorpha crassa</i>	15 (0.76)	4.122	1.979	2.143 (0.53)
<i>Ulva reticulata</i>	3 (0.15)	0.869	0.271	0.598 (0.15)
Phytoplankton	1.23×10^{-3}	4.75×10^{-7}	2.99×10^{-7}	1.76×10^{-7} (0.01)

表 4. 營養鹽添加組中觀生態池中第 75 天各主要物種平均生物量(g ww/tank)及對 N 的平均吸收與排放量(mg/tank)

Table 4. Mean biomass (g ww/tank), and N uptakes and releases (mg/tank) of major biotic components in the enriched mesocosms on the 75th day of the experiment

Species	Biomass (%)	Nitrogen		
		Uptakes	Releases	Net uptakes (%)
Corals				
<i>Acropora muricata</i>	0 (0.00)	0.000	0.000	0.000 (0.00)
<i>Fungia</i> spp.	361 (7.16)	0.317	0.000	0.317 (0.08)
<i>Heliopora coerulea</i>	254 (5.04)	0.223	0.000	0.223 (0.05)
<i>Porites</i> sp.	440 (8.71)	0.385	0.000	0.385 (0.09)
Sea anemone				
<i>Mesactinia genesis</i>	29 (0.57)	0.045	0.000	0.045 (0.01)
Chlorophyta				
<i>Codium edule</i>	3287 (65.12)	48.299	23.182	25.118 (6.19)
<i>Avrainvillea erecta</i>	188 (3.72)	14.885	7.144	7.741 (1.91)
<i>Caulerpa racemosa</i>	266 (5.27)	21.089	10.122	10.967 (2.70)
<i>Chaetomorpha crassa</i>	83 (1.64)	21.642	10.387	11.255 (2.77)
<i>Ulva reticulata</i>	139 (2.75)	40.507	12.637	27.870 (6.87)
Phytoplankton	1.55×10^{-3}	5.94×10^{-7}	3.74×10^{-7}	2.20×10^{-7} (0.01)

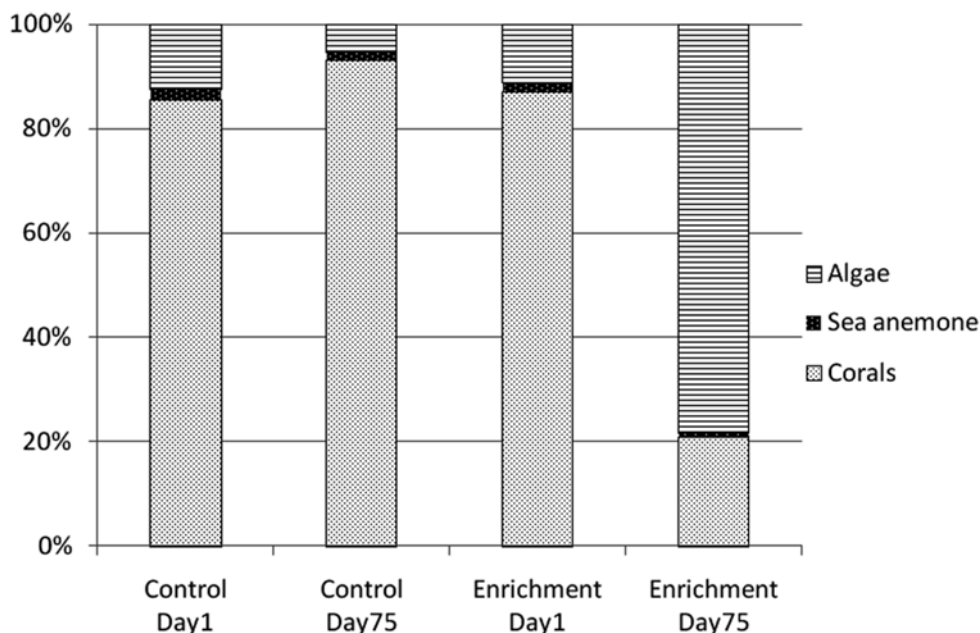


圖 2. 珊瑚、海葵與綠藻在不同中觀生態池實驗組的生物量百分比。

Fig. 2. Standing crops of corals, algae, and phytoplankton in the controlled and nutrient enrichment mesocosms.

謝 誌

本文得以完成，感謝國立海洋生物博物館及樊同雲博士提供中觀生態池設施及實驗場所。感謝劉弼仁博士、林學銘先生和張又仁先生提供實驗數據，在此一併致謝。

引用文獻

Anderson, D. M., P. M. Glibert and J. M. Burkholder. 2002. Harmful algal blooms and eutrophication: Nutrient sources, composition, and consequences. *Estuaries* 25(4b): 704-726.

Burfeind, D. D. and J. W. Udy. 2009. The effect of light and nutrients on *Caulerpa taxifolia* and growth. *Aquatic Botany* 90: 105-109.

Burris, R. H. 1984. Nitrogen metabolism in the coral-algal symbiosis. *Proceedings of the American Philosophical Society* 128(1): 85-92.

Collos, Y. 1998. Nitrate uptake, nitrite release and uptake, and new production estimates. *Marine Ecology Progress Series* 171: 293-301.

Drew, E. A. 1972. The biology and physiology of alga-invertebrate symbioses II. The density of symbiotic alga cells in a number of hermatypic corals and alcyonarians from various depths. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 9: 71-75.

Duke, C. S., W. Litaker and J. Ramus. 1989. Effects of temperature, nitrogen supply, and tissue nitrogen on ammonium uptake rates of the chlorophyte seaweeds *Ulva curvata* and *Codium decortatum*. *Journal of Phycology* 25: 113-120.

Fujita, R. M., P. A. Wheeler and R. L. Edwards. 1989. Assessment of macroalgal nitrogen limitation in a seasonal upwelling region. *Marine Ecology Progress Series* 53: 293-303.

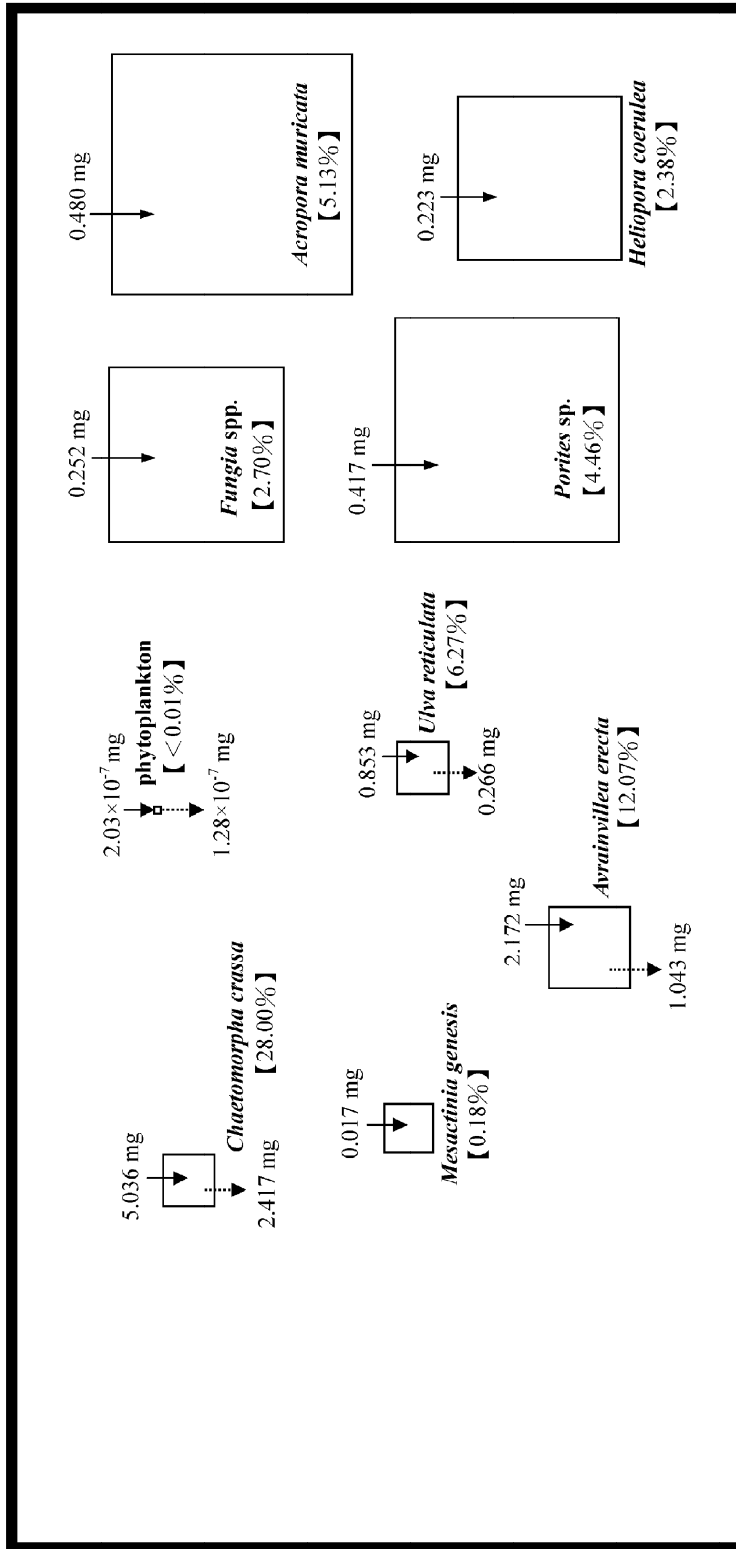


圖 3. 在控制組第 75 天各主要物種對氮(N)的平均吸收量、排出量及平均淨吸收量百分比(%)。正方形面積大小表示該物種之相對生物量。

Fig. 3. Mean nitrogen (N) uptakes, releases, and net uptakes (%) of major biotic components in the controlled mesocosms without nutrient addition on the 75th day of the experiment (square areas, proportion to relative biomass).

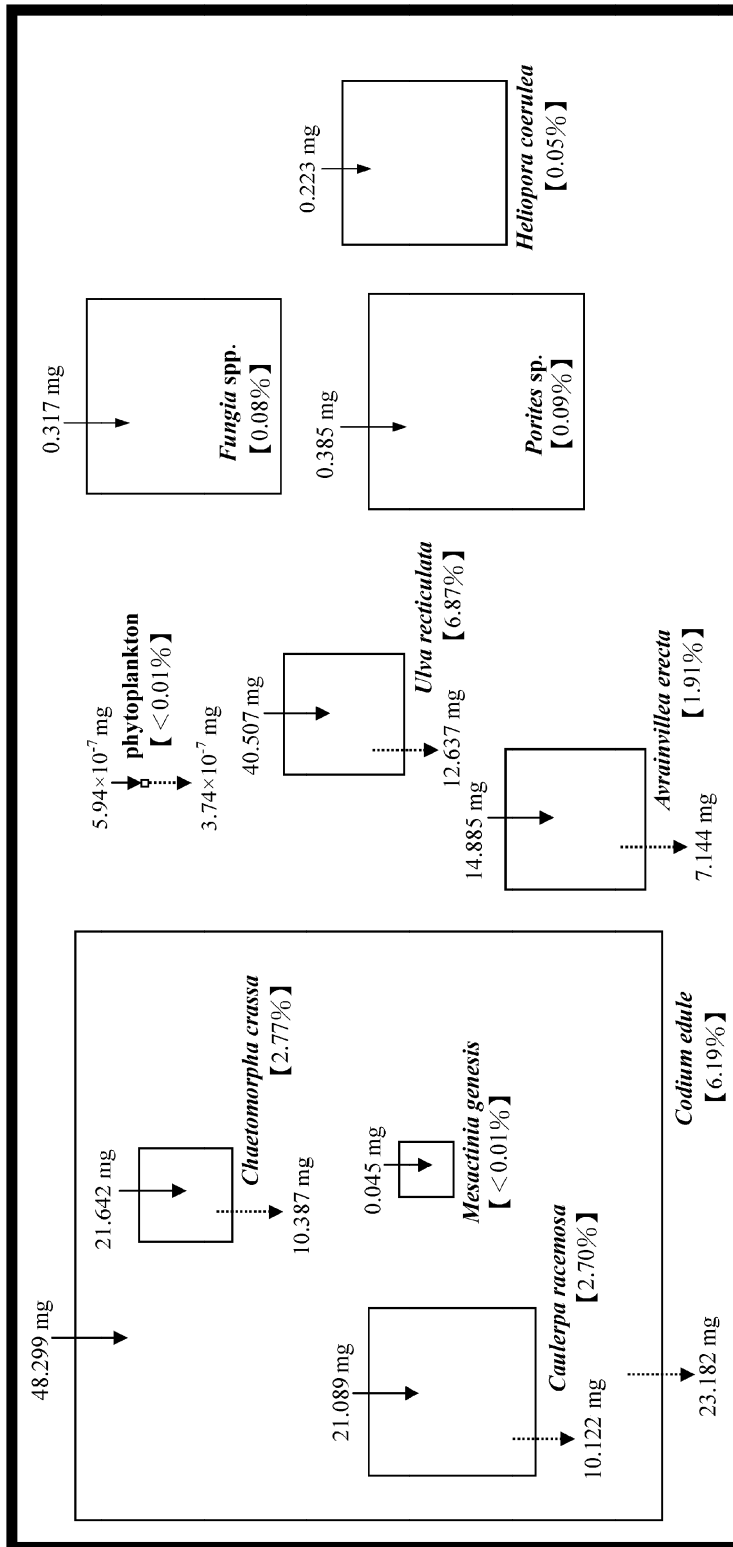


圖 4. 在營養鹽添加組第 75 天各主要物種對氮(N)的平均吸收量、排出量及平均淨吸收量百分比(%)。正方形面積大小表示該物種之相對生物量。

Fig. 4. Mean nitrogen (N) uptakes, releases, and net uptakes (%) of major biotic components in the nutrient enriched mesocosms on the 75th day of the experiment (square areas, proportion to relative biomass).

- Grover, R., J. F. Maguer, D. Allemand and C. Ferrier-Pagès. 2003. Nitrogen uptake in the *Scleractinian pistillata*. *Limnology and Oceanography* 48(6): 2266-2274.
- Hanisak, M. D. and M. M. Harlin. 1978. Uptake of inorganic nitrogen by *Codium fragile* subsp. *tomentosoides* (Chlorophyta). *Journal of Phycology* 14: 450-454.
- Ignatiades, L. and N. Moschopoulou. 1988. Nitrogen as a factor affecting algal growth potential of an oligotrophic coastal environment of eastern Mediterranean sea. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 73(4): 457-464.
- Lin, H. J., C. Y. Wu, S. J. Kao, W. Y. Kao and P. J. Meng. 2007. Mapping anthropogenic nitrogen through point sources in coral reefs using $\delta^{15}\text{N}$ in macroalgae. *Marine Ecology Progress Series* 335: 95-109.
- Littler, M. M., D. S. Littler and B. L. Brooks. 2006. Harmful algae on tropical coral reefs: Bottom-up eutrophication and top-down herbivory. *Harmful Algae* 5: 565-585.
- Liu, P. J., S. M. Lin, T. Y. Fan, P. J. Meng, K. T. Shao and H. J. Lin. 2009. Rates of overgrowth by macroalgae and attack by sea anemones are greater for live coral than dead coral under conditions of nutrient enrichment. *Limnology and Oceanography* 54(4): 1167-1175.
- Maestrini, S. Y., M. Balode, C. Bechemin, I. Purina and U. Botva. 1999. Nitrogen as the nutrient limiting the algal growth potential, for summer natural assemblages in the Gulf of Riga, eastern Baltic Sea. *Plankton Biology and Ecology* 46(1): 1-7.
- Malta, E. J., D. G. Ferreira, J. J. Vergara and J. L. Pérez-Lloréns. 2005. Nitrogen load and irradiance affect morphology, photosynthesis and growth of *Caulerpa prolifera* (Bryopsidales: Chlorophyta). *Marine Ecology Progress Series* 298: 101-114.
- McClanahan, T. R., M. Carreiro-Silva and M. Di-lorenzo. 2007. Effect of nitrogen, phosphorous, and their interaction on coral reef algal succession in Glover's Reef, Belize. *Marine Pollution Bulletin* 54: 1947-1957.
- McCook, L. J., J. Jompa and G. Diaz-Pulido. 2001. Competition between corals and algae on coral reefs: A review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs* 19: 400-417.
- Naldi, M. and P. A. Wheeler. 2002. ^{15}N measurement of ammonium and nitrate uptake by *Ulva fenestrata* (Chlorophyta) and *Gracilaria pacifica* (Rhodophyta): Comparison of net nutrient disappearance, release of ammonium and nitrate, and ^{15}N accumulation in algal tissue. *Journal of Phycology* 38: 135-144.
- Pedersen, M. F. and J. Borum. 1997. Nutrient control of estuarine macroalgae: Growth strategy and the balance between nitrogen requirements and uptake. *Marine Ecology Progress Series* 161: 155-163.
- Roopin M. and N. E. Chadwick. 2009. Benefits to host sea anemones from ammonia contribution of resident anemonefish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 370: 27-34.
- Runcie, J. W., R. J. Ritchie and A. W. D. Larkum. 2003. Uptake kinetics and assimilation of inorganic nitrogen by *Catenella nipae* and *Ulva lactuca*. *Aquatic Botany* 76: 155-174.
- Ryther, J. H. and W. M. Dunstan. 1971. Nitrogen, phosphorus, and eutrophication in the coastal marine environment. *Science* 171 (3975): 1008-1013.
- Shiomoto, A., K. Sasaki, T. Shimoda and S.

Matsumura. 1994. Kinetics of nitrate and ammonium uptake by the natural populations of marine phytoplankton in the surface water of the Oyashio region during spring and summer. *Journal of Oceanography* 50: 515-529.

Tomas, T. 1991. Settlement patterns of Caribbean scleractinian corals on artificial substrata along a eutrophication gradient, Barbados, West Indies. *Marine Ecology Progress Series* 77: 261-269.

