

# 珊瑚骨骼生长研究评述

张江勇<sup>1,2)</sup>, 余克服<sup>1)</sup>

1) 中国科学院边缘地质重点实验室, 中国科学院南海海洋研究所, 广州, 510301;

2) 中国科学院研究生院, 北京, 100039

**内容提要:**珊瑚骨骼生长有年、月、日周期,能够当作古生物钟来记录地质历史。块状珊瑚骨骼密度条带年周期的发现对后来的珊瑚古气候研究产生了深远的影响,随后又发现世界各热带海域的珊瑚存在多种多样的骨骼密度变化模式,起先常从珊瑚的生长环境中寻找骨骼密度变化的控制因素,但是没有成功,从80年代后期,部分学者试图从珊瑚骨骼构架本身出发、综合考虑环境因素和骨骼密度条带之间的关系来探求骨骼密度变化的机理,并提出了一个可以解释大多数块状珊瑚骨骼密度条带变化模式的骨骼生长模型。块状珊瑚软体层厚度是一个十分重要但至今仍没引起足够重视的珊瑚生长参数,它相对于骨骼线性生长率的变化影响着骨骼密度变化模式。骨骼钙化作用和虫黄藻光合作用的相互关系还存有争议,珊瑚骨骼钙化机理仍在探索中。

**关键词:**骨骼架构;生长周期;骨骼密度;线性生长率;珊瑚软体层厚度;钙化作用

珊瑚高分辨率古气候研究为认识热带海域在全球气候系统中的地位发挥了独特作用,其最终目的是要定量地重建古气候变化。然而,这种古气候的定量研究还需要对珊瑚骨骼生长机理作更深入的研究,因为珊瑚骨骼参数(生长率、密度、钙化密度)是影响珊瑚骨骼中地球化学元素含量和同位素组成变化的一种潜在因素(Lough, 2004),例如,热带各海域业已建立的珊瑚骨骼 $\delta^{18}\text{O}$ 、Sr/Ca与海水温度之间的回归方程存在很大差异(Yu et al., 2005),这种差异性为珊瑚骨骼生长率、密度和珊瑚软体层厚度密切相关的(Barnes et al., 1995)。在珊瑚骨骼生长过程中,其生长参数是不断变化的,这些变化不可能不影响骨骼中地球化学元素含量和同位素组成的变化以及它们记录环境信息的可靠程度(Lough, 2004),而骨骼中的 $\delta^{18}\text{O}$ 、Sr/Ca只有当珊瑚骨骼生长率恒定和珊瑚软体层很薄的情况下才能准确记录环境信息(Barnes et al., 1995)。虽然我国科学家马廷英先生开珊瑚骨骼构造和生长率研究的先河(马廷英, 1936; Ma, 1937a, b),对珊瑚骨骼生长机理的探索作出了重要贡献(钱宪和, 2003),但本文作者在研究南沙群岛美济礁珊瑚骨骼密度变化模式(张江勇

等, 2007)过程中发现我国珊瑚古气候研究很少涉及珊瑚骨骼生长机理这一根本性问题,本文试图综述珊瑚骨骼生长研究进展。珊瑚骨骼生长机理研究是从发现珊瑚骨骼生长周期开始的,但为了方便起见,本文先介绍珊瑚骨骼架构的知识。

## 1 珊瑚骨骼架构

随着珊瑚分类学的发展,有关珊瑚骨骼架构(skeletal architecture)(图1)组成已有了较全面的了解。珊瑚骨骼分为单体珊瑚和复体珊瑚两类,二者统称珊瑚体或珊瑚骨骼。单体珊瑚指由一个珊瑚虫单独形成的骨骼,而复体珊瑚是许多珊瑚虫聚集在一起共同形成的骨骼,由众多珊瑚单体(此概念不同于单体珊瑚)和连接珊瑚单体的多孔骨骼(称作共骨, coenosteum)组成。珊瑚体主要由底板(basal plate)、表壁(epitheca)、隔壁(septum, 复数 septa)和磷板(dissepiment)四大骨骼元素组成(Barnes et al., 1988):底板(图1f)是珊瑚虫(polyp)最先分泌的骨骼,处于珊瑚体的底部;表壁是底板边缘向上延伸的薄层,是珊瑚体最外层部分,表壁外表面分布着环绕单体珊瑚的生长线(growth ridge, 1mm长的表

注:本文是中国科学院知识创新工程重要方向性项目(编号 kzcx2-yw-318)、国家自然科学基金资助项目(编号 40572102)和国家科技计划课题(编号 2006BAB19B03)成果。

收稿日期:2007-10-24;改回日期:2008-03-06;责任编辑:章雨旭。

作者简介:张江勇,男,1978年生。博士研究生。主要从事珊瑚礁环境记录研究。Email:zjy905@hotmail.com。

壁上大约有 20 ~ 60 条 (Runcorn, 1966) (图 1f); 隔壁是底板向上隆起呈放射状排列的垂直分隔板, 具有支撑和分隔珊瑚软体的功能, 隔壁末端有外形很像手指的隔壁齿 (图 1c); 磷板为横向隔板, 是珊瑚虫随骨骼向上生长而被抬升的过程中分泌的底板。

珊瑚骨骼还有其它一些元素如轴柱 (columella)、隔壁肋 (costa)、真壁 (theca) 等。隔壁在单体珊瑚或珊瑚单体中心聚合而成的纵向骨骼称作轴柱, 穿过真壁向外延伸部分叫做隔壁肋。真壁是隔壁、表壁、共骨等骨骼共同连接的部分 (Veron, 2000), 分隔着单体珊瑚 (或珊瑚单体) 内软体和单体珊瑚 (或珊瑚单体) 间软体 (称作共体, coenosarc), 有些物种的真壁已退化, 珊瑚单体间以隔壁和隔壁肋彼此融联, 构成互通状复体珊瑚 (Wells et al., 1956)。所有骨骼元素基本上由直径仅约 0.05 ~ 4 μm 的针状文石晶体组成, 这些晶体从钙化中心长出, 形成三维扇形的羽簇 (Cohen et al., 2003; Barnes, 1970) (图 1e)。许多羽簇以钙化轴 (钙化中心联成的线) 为中线生长成的棒状构造, 叫做羽楣 (图 1d), 多个羽楣常以扇状排列方式组成羽扇系统 (fan system) (Wells, 1956)。在大多数珊瑚骨骼里, 羽楣仅见于隔壁中 (Barnes, 1970), 隔壁是由若干个羽扇系统构成 (Wells, 1956)。

Barnes 等 (1988) 将复体珊瑚骨骼架构分为宏观架构 (macro-architecture)、中观架构 (meso-architecture)、微观架构 (micro-architecture) 三个层次。宏观架构指珊瑚复体中珊瑚单体的排列方式, 例如, *Porites* 珊瑚单体常以扇形方式排列。构成珊瑚单体的骨骼元素属于中观架构 (meso-architecture), 主要包括底板、表壁、隔壁和磷板。微观架构指文石晶体在各种骨骼元素里的排列和组织方式, 包括羽簇、羽楣、钙化中心、羽扇系统等。

## 2 珊瑚骨骼生长的周期性

珊瑚骨骼生长具有年、月、日周期, 其中年周期是最早发现的, 20 世纪 30 年代, 马廷英 (Ma, 1937a,

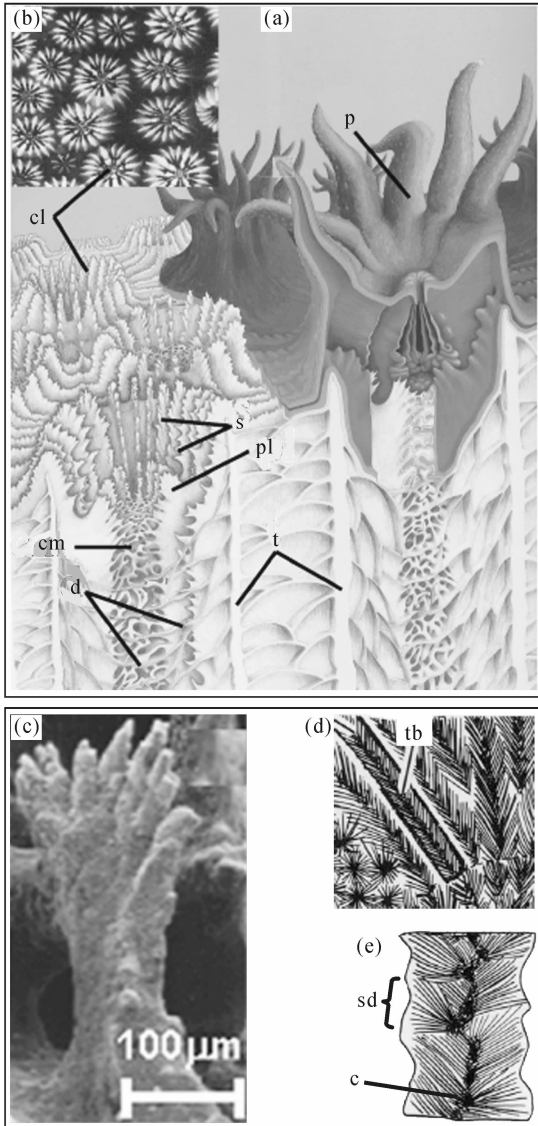


图 1 珊瑚的骨骼架构

Fig. 1 Architecture of coral skeleton

(a) 珊瑚骨骼中观架构与珊瑚软体; (b) 珊瑚骨骼外表面视图; (c) ~ (e) 隔壁的显微结构: (c) *Porites* 隔壁齿形状, (d) 隔壁中的羽楣, (e) 构成羽楣的羽簇和钙化中心; (f) 表壁、底板与珊瑚虫。(a) ~ (e) 据 Cohen and McConnaughey, 2003; (f) 据 Runcorn, 1966

(a) Meso-architecture of coral skeleton and coral soft tissue; (b) the surface view of coral skeleton; (c) ~ (e) microstructure of septum; (c) the tip of a growing septum dentations of *Porites*, (d) the trabecula in septum, (e) sclerodermites and centers of calcification; (f) detail of epitheca, basal plate and polyp. (a) ~ (e) after Cohen and McConnaughey (2003); (f) after Runcorn (1966)

(f)	bp: 底板(basal plate)
	c: 钙化中心 (calcification center)
	cl: 珊瑚单体(corallite)
	cm: 轴柱(columella)
	co: 腔肠(coelenteron)
	d: 磷板(dissepiment)
	et: 表壁(epitheca)
	p: 珊瑚虫(polyp)
	ph: 口道(pharynx)
	pl: 隔壁柱状裂片 (paliform lobes)
	s: 隔壁(septum)
	t: 真壁(theca)
	tt: 触手(tentacles)
sd:	羽簇(sclerodermite)
tb:	羽楣(trabecula)

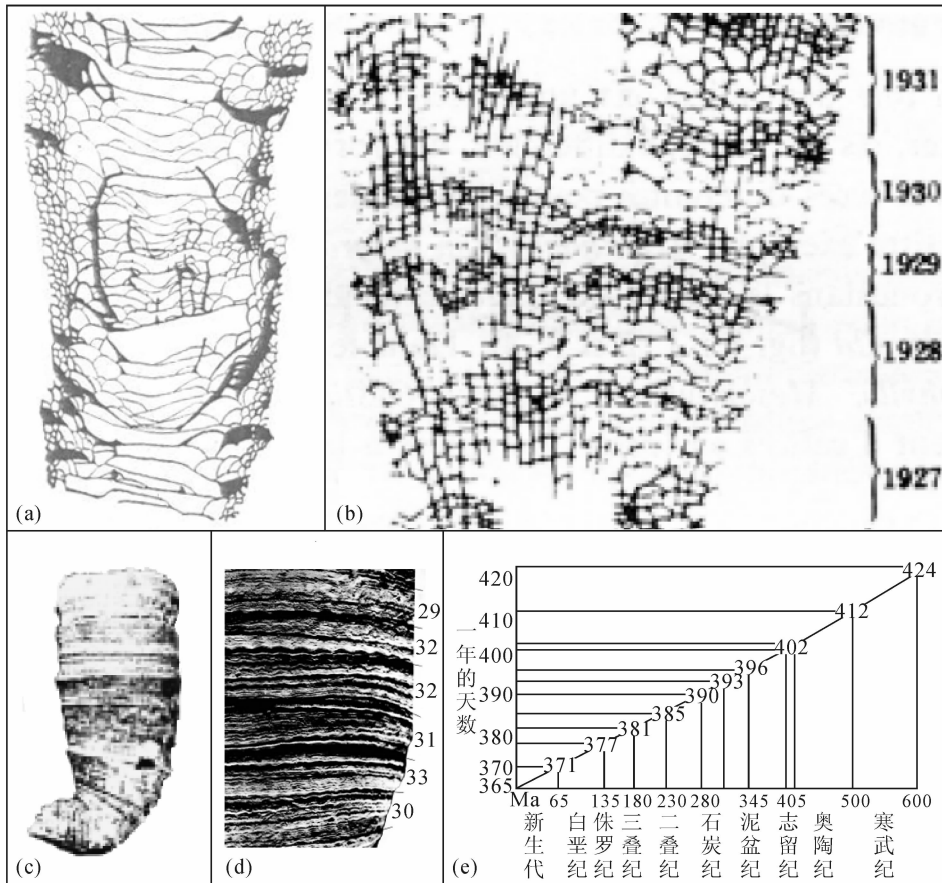


图 2 珊瑚骨骼生长的周期与古生物钟

Fig. 2 Growth rhythm of coral skeleton and geochronometer

(a) 马廷英研究的泥盆纪四射珊瑚 *Campophyllum* cf. *lindstromi* 内部构造 (Ma, 1937a); (b) 马廷英研究的现代石珊瑚 *Favia speciosa* 内部构造 (据钱宪和, 2003 修改); (c) Wells (1963) 研究的中泥盆纪四射珊瑚 *Heliophyllum halli* (注意表壁上的生长线); (d) Scrutton (1964) 研究的中志留世四射珊瑚表壁构造; (e) 地质历史上一年的天数 (Wells, 1963)

(a) inner structure of Devonian tetracoral *Campophyllum* cf. *lindstromi* studied by Ma (1937a); (b) inner structure of modern scleractinian coral *Favia speciosa* (Modified from Qian Xianhe, 2003); (c) Devonian tetracoral *Heliophyllum halli* studied by Wells (1963) (note the growth lines on the surface of epitheca); (d) epitheca of the middle Devonian tetracoral studied by Scrutton (1964); (e) numbers in geological history (Wells, 1963)

1937b; 钱宪和, 2003) 发现古生代四射珊瑚 (图 2a) 和现在造礁珊瑚 (图 2b) 的骨骼内部横向构造在排列方式上呈现周期性疏密变化, 这些内部横向构造对应着骨骼表壁上的环纹构造。马廷英认为这些横向条纹的疏密变化是小个体磷板密集排列成的层和大个体磷板松散排列成的层交互展布的结果, 并由活体珊瑚内部构造周期性变化长度 (图 2b) 相当于骨骼一年生长的长度这一现象推断珊瑚骨骼内部构造和外部环纹构造是季节性的 (即具有年周期)。珊瑚骨骼生长年周期的直接证据是块状珊瑚骨骼密度变化具有年周期性, Knutson 等 (1972) 对西太平洋埃尼威托克岛块状珊瑚板片进行 X 射线照相后, 发现 X 射线照片上显示有交替展布的明暗密度条

带, 这些条带和该珊瑚板片自动射线照相条带 (形成于 1948 ~ 1958 年核试验期间) 对比结果证明一条高密度条带 (暗条带) 和一条低密度条带 (明条带) 代表珊瑚骨骼一年的增长量, 这种骨骼密度变化年周期性被后来许多实验结果进一步证实 (Hudson et al., 1976; Moore et al., 1974)。

到目前为止, 能表明珊瑚骨骼生长月周期的都是一些间接证据。例如, *Porites* 磷板间距和年生长率的关系表明磷板是以月周期形成的 (Barnes et al., 1993)。Scrutton (1964) 所研究的四射珊瑚生长线大约以 30 条为一组形成较宽的条带, 条带间以深沟分割 (图 2d), 用中泥盆世一年天数除以条带内生长线条数, 得出一一年有 13 个条带, 每一条带代表着

表壁一个月的伸长量。

相对而言,珊瑚骨骼生长日周期证据是最多的。宏观架构日周期表现在有些 *Acropora*、*Porites* 晚上线性生长率比白天线性生长率高 (Barnes et al., 1980; Stromgren, 1987; Vago et al., 1997)。中观架构日周期表现在:磷板增厚过程基本上发生在白天 (Barnes, 1970); 表壁上的生长线具有日周期 (Barnes, 1972); *Montastraea faveolata* 隔壁中 < 10 $\mu\text{m}$  密度条纹是一个日周期内骨骼生长的结果 (Gill et al., 2006)。微观架构日周期表现在珊瑚骨骼中纺锤形和针状文石晶体这两种常见晶体形状的沉积时间上:有些珊瑚(例如, *A. cervicornis*)骨骼中纺锤形晶体只发生在夜晚 (Hidaka, 1991), 但所有的针状文石晶体只在白天形成 (Marshall et al., 1998)。

20世纪60年代,珊瑚通过骨骼年、月、日周期记录着地质历史这一发现在关心地球演化的科学界引起了轰动。天文学家很早就知道潮汐摩擦作用会减慢地球自转速度,并计算出寒武纪开始时一年应有约428天,中志留世一年应有约400天 (Runcorn, 1966),但直到1963年Wells发现珊瑚古生物钟后,该理论才首次得到检验,有关地球自转速度减慢的理论才有了地质证据 (Wells, 1963) (图2e):中泥盆世四射珊瑚表壁上一年内平均有400条生长线(图2c),石炭纪四射珊瑚一年内生长线数目减少到平均380条,现代石珊瑚 *Manicina eraolata* 一年中大约有360条生长线,这些生长线数目相当于当时一年的天数,符合天文学计算结果。在Wells的研究成果发表后不久,Scrutton发现中泥盆世一年可能有13个月,每个月有30.5天 (Scrutton, 1964)。

### 3 块状珊瑚骨骼密度变化

在珊瑚骨骼生长的多种生长周期中,需要特别强调的是块状珊瑚骨骼密度的年周期变化,这一性质是近年来珊瑚高分辨率古气候研究的基础。块状珊瑚比其它复体珊瑚(如细枝状、叶片状珊瑚)有一个重要优点就是适于用X射线照相术研究骨骼密度变化 (Macintyre et al., 1974),在加上它具有连续生长时间长等诸多优点 (Gagan et al., 2000),最受古气候研究者关注。虽然在很多情况下,通过数块状珊瑚骨骼中高、低密度条带对对数就可以建立珊瑚生长年龄序列,但块状珊瑚骨骼密度变化模式是复杂的,从发现块状珊瑚骨骼密度条带年周期以来,有关珊瑚骨骼密度变化的研究经过了一个由表象到

本质逐步深入的过程。

#### 3.1 从珊瑚生长环境中探求骨骼密度变化的控制因素

尽管X射线照相术能揭示出块状珊瑚密度变化的模式,但它并不能提供高、低密度条带形成的具体时间,判断密度条带形成时间常通过原地染色法、X射线照相术、骨骼地球化学元素分析、采样时间等多种方法的结合而得到 (Weber et al., 1975)。然而,通过这些方法所得结果却是令人困惑的,高密度条带形成季节对应于水温较高时期的地方有:埃尼威托克岛 (Buddemeier et al., 1974)、澳大利亚大堡礁 Heron 岛 (Weber et al., 1975)、Pandora 岛 (Isdale, 1984)、菲律宾 (Patzold, 1984)、红海 (Felis et al., 2000)、东太平洋巴拿马湾 (Wellington et al., 1983)、台湾南部 (Wang et al., 1987)、加勒比海 (Fairbanks et al., 1979); 高密度条带形成季节对应于水温较低时期的地方有:雷州半岛 (余克服等, 1999)、澳大利亚西部 Houtman Abrolhos 岛 (Kuhnert, 1999)、东太平洋 Chiriqui 湾 (Wellington et al., 1983); 在日本石垣岛 (Mitsuguchi et al., 2003; Suzuki et al., 2003) 和澳大利亚大堡礁 Great Palm 岛 (Aharon, 1991) 还发现有与本地常见模式相反的 *Porites* 骨骼密度条带; 泰国 Ko Phuket 岛东北面和西南面海域存在相反的 *Porites* 骨骼密度条带模式,且一年内可以形成多条高、低密度条带 (Brown et al., 1986); 在太平洋列岛群岛和圣诞岛发现 *Porites* 骨骼中存在清晰连续的、宽度很小的密度条带,外观很像通常见到的年周期密度条带,但一组高、低密度条带对被代表骨骼一个月的生长量 (Buddemeier, 1974; Buddemeier et al., 1975)。

相当多的学者寻求骨骼密度变化控制因素的通常做法是单纯从环境参数与密度变化模式之间寻找联系,仅仅是因为某些环境参数具有年周期就将其视为控制因素,但由这种方式所得推论往往是不足信的。光照作为主要控制因素的论据有云覆盖率的变化 (Knutson et al., 1972)、高密度带形成季节对应当地雨季 (Buddemeier et al., 1974)、月周期高密度条带对应当地月降雨量高值期 (Buddemeier, 1974)。然而,Highsmith (1979) 认为海温比光照更能影响骨骼密度的变化,并预测低密度条带在 23.7 ~ 28.5 $^{\circ}\text{C}$  的海温范围内形成,高密度骨骼在此范围之外形成。Highsmith 的模型至少不适用于东太平洋巴拿马海湾 (上升流区) 和 Chiriqui 湾 (非上升流): 二海域海温变化趋势相反,但珊瑚骨骼高、低密度条带形成时

间一致,Wellington 等(1983)根据高密度骨骼对应着低光照时期和珊瑚繁殖期认为控制骨骼密度变化的控制因素不是海温,而可能是光照和(或)珊瑚繁殖。但从东太平洋所得推论又不适用于南海北部情况,南海北部光照与珊瑚高、低密度条带变化之间并不存在单一对应关系:南海北部冬季低光照时期(福建省气候资料室《台湾气候》编写组,1987;Shi et al.,2002)对应着三亚珊瑚高密度骨骼(施祺等,2002)和台湾南部珊瑚低密度骨骼(Wang et al.,1987;陈镇东等,2000)形成时期,因此光照也不一定是珊瑚骨骼密度变化的控制因素。块状珊瑚骨骼密度变化很可能是多种环境因子共同作用的结果,单用某一环境参数显然不能解释变化多样的骨骼密度变化模式(Taylor et al.,1993)。

### 3.2 从珊瑚骨骼架构中探求骨骼密度变化的控制因素

研究环境参数和骨骼密度的对应关系说到底只是一种由现象到现象的推测,还没有触及事物的根本。在块状珊瑚骨骼密度变化年周期发现以后的近20年里,骨骼密度和珊瑚生存环境之间的关系依然显得扑朔迷离。80年代后期,从骨骼架构自身特点出发,通过综合考虑环境因素和骨骼密度条带之间的关系来研究块状珊瑚骨骼密度变化规律的研究工作逐渐增多,主要有如下进展:

(1) 探索骨骼密度变化途径。虽然骨骼密度变化的途径仍在探索中,但发现中观架构的变化是骨骼密度变化的重要原因,例如,*Porites* 高密度骨骼由所有中观架构骨骼元素增厚造成(Barnes et al.,1988);巴拿马 *Pavona gigantean* 和 *Solenastrea hyades* 高密度骨骼由壁外鳞板(exothecal dissepiment)拼合、加厚造成(Gagan et al.,2000);大西洋 *Montastrea annularis* 高密度骨骼是壁外鳞板和隔壁肋增厚的结果(Dodge et al.,1992)。

(2) 探索骨骼年周期密度条带和细密度条带之间的关系。年周期密度条带里通常存在细密度条带,这些细密度条带甚至具有月周期(Buddemeier,1974;Buddemeier et al.,1975)。Barnes 等(1989)为了研究它们的关系,通过改变珊瑚板块和 X 射线的角度,对同一 *Porites* 板片拍摄了一系列 X 射线照片,结果发现珊瑚板块和 X 射线相垂直的 X 射线照片呈现清晰的年周期密度条带,而其余 X 射线照片呈现出更细的密度条带。据此,Barnes 等认为所有块状珊瑚年周期密度条带内都存在细密度条带,并且仪器所拍摄的珊瑚 X 射线图像是三维立体骨骼

中无限多层骨骼薄板的 X 射线图像叠加在一起形成的二维图像,骨骼中的细密度条带能否在 X 射线照片中显示出来取决于细条纹弯曲度、细条纹与通过珊瑚板片的 X 射线是否平行等因素:生长速率异常快、细条纹比较平直、细条纹和 X 光线排列在同一平面上的珊瑚板片会有清晰的细条纹 X 射线图像;如果珊瑚块体表面凹凸不平,块体中的细条纹就很少能和 X 射线排列在同一平面上,最终结果是 X 射线照片的细条纹图像不清楚。所以,珊瑚骨骼密度条带的宽度、频率以及密度呈现出年周期变化特点实际上是许多细条纹叠加的结果。

(3) 探索骨骼密度条带形成过程。Barnes 等(1993)基于 *Porites* 骨骼研究结果,提出一个骨骼生长模型,分三个步骤:①珊瑚虫在珊瑚块体最表层分泌钙化物质,使骨骼向上生长;②珊瑚软体在已有骨骼上分泌钙化物质,使骨骼侧向加厚;③珊瑚软体底部以月为周期被鳞板突然向上抬升(抬升过程在1~2天内完成(Barnes et al.,1992))。该模型通过计算机模拟,能够模拟出年周期和月周期骨骼密度条带(Taylor et al.,1993),以及高、低密度条带形成时间。该模型引进的强迫函数(forcing function)仅仅是一正弦函数,函数最大值、最小值分别出现在夏季和冬季(图3),代表多种环境因素的复合体。在相同强迫函数下,由于珊瑚软体层厚度和骨骼年、冬季、夏季线性生长率存在差异(图3),珊瑚骨骼高、低密度条带与最近的强迫函数峰值之间的视时间差(apparent time difference)可能小于1月,也可能是半年以上。全球,甚至同一珊瑚礁上块状珊瑚骨骼密度条带形成时间的差异正是视时间存在的反映。

(4) 探讨骨骼生长参数的控制因素。在发现珊瑚骨骼线性生长率和珊瑚软体层厚度是影响视时间差的重要影响因素之后,Barnes 等(1992)首次系统地研究了珊瑚软体层厚度的变化,并提出软体层厚度主要反映了珊瑚体的营养(健康)状况,和珊瑚块体高度、不同季节和年份都有关系(Barnes et al.,1992;Barnes et al.,1999)。珊瑚软体层厚度并不像骨骼那样可以持续不断长高,而仅仅是覆盖在骨骼块体最表层,厚约几毫米,但它深刻影响着骨骼密度条带模式。相比较而言,珊瑚骨骼线性生长率很早就引起人们的注意,20世纪30年代,马廷英测量了东沙群岛和太平洋其它海域共177个珊瑚种和11个珊瑚亚种的年线性生长率后发现珊瑚生长率有“暖处长寒处短”、“寒年短暖年长”的规律,认为海温可能是影响珊瑚线性生长率的一个最重要因素

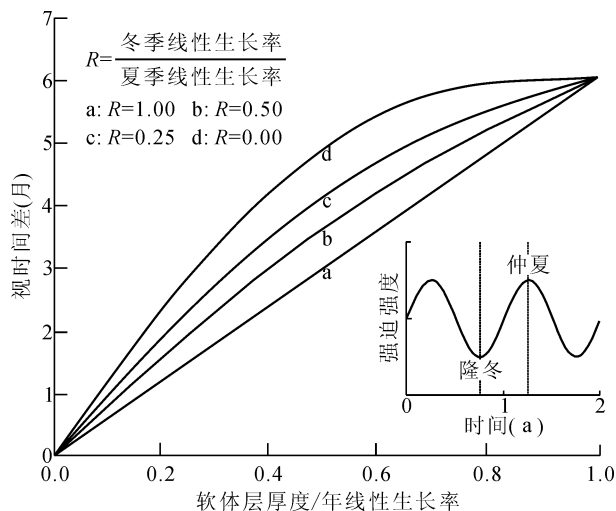


图3 数学模型模拟的强迫函数与骨骼年周期密度条带之间视时间差和珊瑚软体层厚度/骨骼年生长率的关系 (Taylor et al., 1993)

Fig. 3 Apparent time differences between an annual forcing function and annual density bands generated by numerical model, plotted with respect to the ratio of tissue thickness to annual extension (Taylor et al., 1993)

视时间差随着骨骼冬季线性生长率和夏季线性生长率的比值 ( $R$ ) 的不同而不同; 插图为数学模型所用的正弦强迫函数

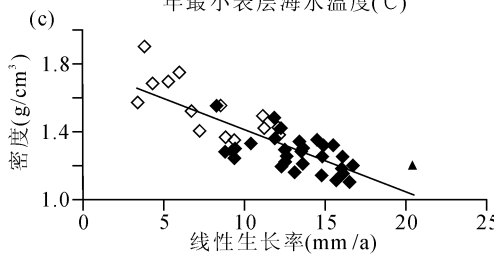
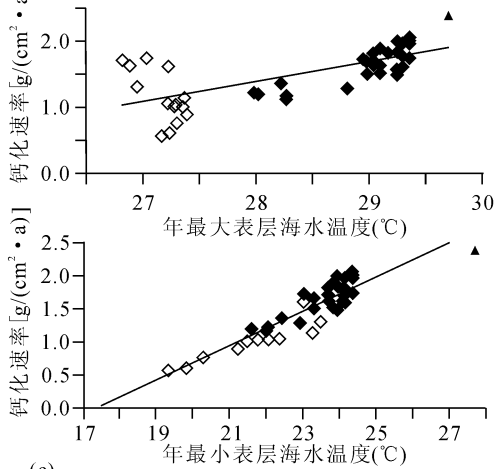
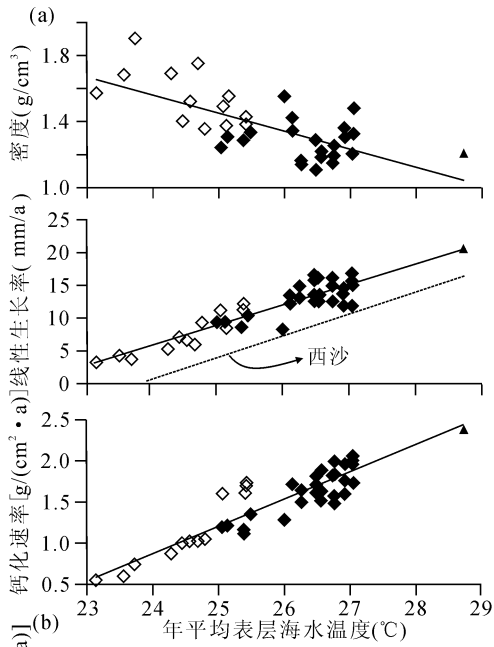
Apparent time differences change with different ratios of winter: summer extension ( $R$ ); Inset shows the sine forcing function

(Ma, 1937b)。不过, 马廷英没有测量 *Porites* 这一印度—太平洋海域古气候研究最重要的属, 该属线性生长率的测定基本上是从发现块状珊瑚年周期密度条带 (Knutson, 1972) 后开始的。我国有关 *Porites* 年线性生长率和年平均表层海水温度之间关系的首次报道见于 1987 年 (聂宝符, 1987), 聂保符等在 90 年代建立了西沙 *Porites* 线性生长率和年平均 SST 的统计关系, 并利用这一统计关系重建了过去年平均表层海水温度 (聂宝符等, 1996; 聂宝符等, 1999)。Lough 等 (2000) 统计印度—太平洋 *Porites* 年线性生长率和年平均表层海水温度的关系后也得到类似的结果 (图 4a), 并进一步指出两者之间的正比关系主要是由年平均海水温度和年最低月平均海水温度引起的。有趣的是, 虽然马廷英没有区分年最低、最高和平均海水温度对珊瑚线性生长率的影响, 但在他绘制的生长率—海温关系图中, 使用的正是每年最冷月海水平均温度 (Ma, 1937b), 因此现在可以有把握的推测年平均月最低海水温度是影响印度—太平洋珊瑚骨骼线性生长率的一个重要因素。

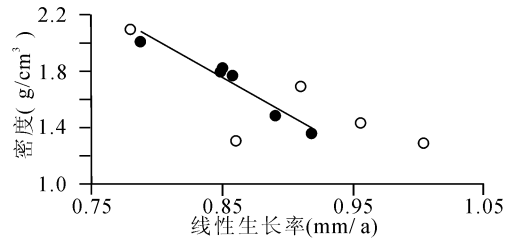
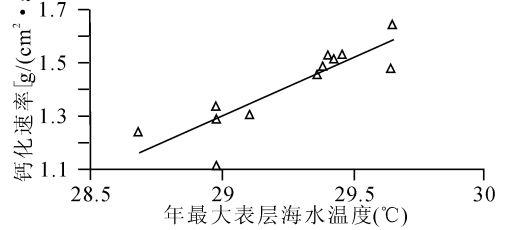
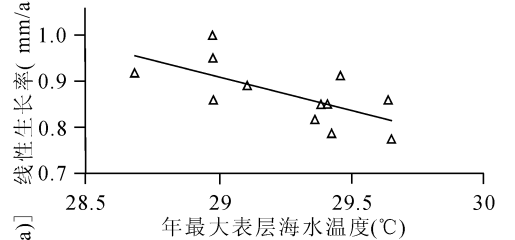
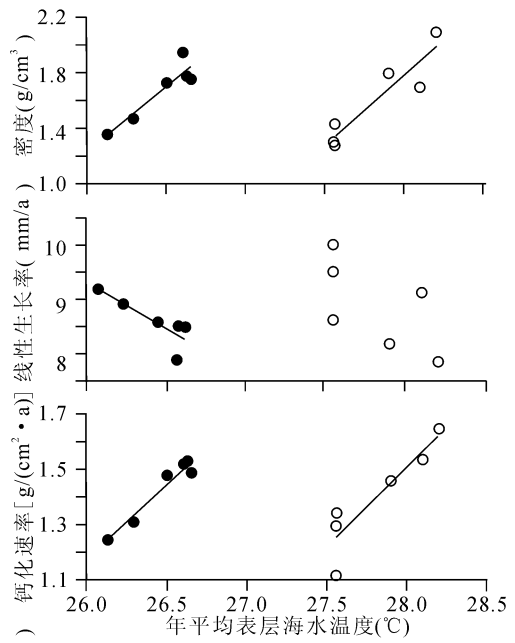
然而, 大西洋 *M. annularis* (Carricart-Ganivet,

2004) (图 4a、4b)、*Diploria* (Dodge et al., 1975)、*M. cavernosa* (Draschba et al., 2000) 骨骼线性生长率和 SST 的关系却是负相关的, 并且 *M. annularis* 骨骼线性生长率和年最高月平均海温而不是年最低月平均海温呈负相关关系 (Carricart-Ganivet, 2004)。这三个种骨骼线性生长率都与表层海水温度呈负相关关系, 表明太平洋和大西洋珊瑚骨骼生长情况差异很大, 通过比较两大洋共同珊瑚属的生长率来推测海温的做法 (Ma, 1937b) 应该是不可行的。事实上, 太平洋和大西洋甚至不存在共同的珊瑚种, 这两大洋中同一属下的不同种对环境的适应性可能是不同的。Lough 认为 *Montastraea*、*Porites* 骨骼线性生长率与 SST 存在相反关系的根本原因在于这两种珊瑚骨骼架构有很大差异 (个人通信)。也许正是骨骼架构上的差异造成了这两个种不同的生存策略: *Porites* 生存策略是竞争生存空间 (Lough et al., 2000), 而 *M. annularis* 生存策略是利用钙化物质构筑致密骨骼 (Carricart-Ganivet, 2004): 在海水温度升高的条件下, *Porites* 和 *Montastraea* 的钙化速率 (钙化速率是骨骼密度和线性生长率的乘积, 后者呈相互消长的关系, 图 4c) 都增大 (图 4a), 准确地说, 主要是当最低月平均海水温度增高时, *Porites* 钙化能力才会增强, 而 *Montastraea* 钙化能力的增强发生在月平均最高海水温度增高时 (图 4b); *Porites* 将钙化物质用于骨骼的线性伸长是以减小骨骼密度为代价的, 而 *Montastraea* 则是用钙化物质构筑高密度骨骼, 同时减小了线性生长率 (图 4a)。

值得注意的是, 加勒比海和墨西哥湾 *M. annularis* 骨骼线性生长率和 SST 之间的统计关系是相互平行的, 并且可能由二海域之间上升流造成的遗传隔离所造成 (Carricart-Ganivet, 2004)。聂保符等 (1996) 和 Lough 等 (2000) 的统计关系也不在同一直线上, 但很难想象西沙海域和南海周边海域珊瑚礁生态系统会存在遗传隔离, *Porites* 年线性生长率和年平均日照量之间存在的显著正相关关系 (Lough et al., 2000) 表明光照也是骨骼生长的影响因素, 注意到西沙 *Porites* 采样点水深比 Lough 等统计的 *Porites* 采样点水深大约深 20m, 而光照随水深衰减较快, 光照强度可能也是二者差异的一



◆ 大堡礁29个珊瑚礁各礁珊瑚生长参数平均值  
 ◇ 夏威夷群岛14个珊瑚礁各礁珊瑚生长参数平均值  
 ▲ 泰国Phuket岛珊瑚生长参数平均值  
 ◆ Grow data averaged across colonies from each of 29 Great Barrier Reef reefs  
 ◇ Grow data averaged across colonies from each of 14 Hawaiian Archipelago reefs  
 ▲ Grow data averaged across colonies from a reef at Phuket, Thailand



● 墨西哥湾不同位置处珊瑚块体生长参数平均值  
 ○ 加勒比海不同位置处珊瑚块体生长参数平均值  
 ▲ 墨西哥湾和加勒比海珊瑚生长参数平均值集合  
 ● Grow data from each colonies of different localities in the Gulf of Mexico  
 ○ Grow data from each colonies of different localities in the both Gulf of Mexico and Caribbean  
 ▲ Grow data from each colonies of different localities in the Caribbean Sea

图4 *Porites* 和 *Montastraea annularis* 的骨骼生长参数与表层海水温度的相关性  
Fig. 4 Scatter diagrams of skeleton growth data of *Porites* and *Montastraea annularis*  
vs. sea surface temperatures

(a) 骨骼密度、线性生长率、钙化速率与年平均表层海水温度的关系;(b) 钙化速率、线性生长率和年最大、最小表层海温温度的关系;(c) 骨骼密度和线性生长率之间的关系。(a) 中虚线表示西沙群岛滨珊瑚生长率与海水表层温度的关系(聂宝符等,1996),其余 *Porites* 数据引自 Lough et al. (2000); 所有 *M. annularis* 数据引自 Carricart-Ganivet(2004);(a) 中加勒比海数据相关系数没有通过  $\alpha = 0.05$  的  $t$  检验,但呈现出较好的负相关关系

(a) scatter diagrams of skeleton density, annual extension, calcification rate vs. annual average surface temperatures; (b) scatter diagrams of calcification rate and annual extension vs. annual maximum and/or minimum surface temperatures; (c) scatter diagrams of skeleton density vs. annual extension. Broken line in (a) represents the relationship of *Porites* annual extension vs. annual average sea surface temperature in Xisha Archipelago (Nie Baofu et al., 1996), and the other *Porites* data from Lough et al. (2000); All the data about *M. annularis* from Carricart-Ganivet (2004). Data from the Caribbean Sea in (a) did not pass the  $t$ -test ( $\alpha = 0.05$ ), but the annual extension tended to decrease with the increasing of annual average sea surface temperature

个重要原因。Lough 等(2000)统计印度—太平洋 *Porites* 年线性生长率和年平均太阳辐射量也显著正相关,说明虫黄藻的光合作用也影响了珊瑚骨骼生长有关,近年来对珊瑚骨骼钙化作用的研究为揭示珊瑚骨骼生长机理提供了新的视角。

## 4 珊瑚骨骼钙化作用

### 4.1 珊瑚骨骼的钙化与虫黄藻光合作用

珊瑚礁是地球上最壮观的碳酸盐堆积体,这是和珊瑚的快速钙化能力分不开的。造礁珊瑚骨骼白天钙化作用大约是夜晚的3倍,普遍认为这种钙化作用差异是虫黄藻光合作用影响的结果(Gattuso et al., 1999),但这种影响是否积极却存在很大争议,传统观点认为虫黄藻促进了骨骼钙化作用,但这种观点是以钙化物质沉积在所有骨骼元素上为假设前提的(Marshall et al., 1998),而新的实验结果(Marshall et al., 1998; Marshall, 1996)表明晚上珊瑚骨骼钙化作用只发生在某些局部部位,在虫黄藻占据的骨骼部位及其附近夜晚不发生钙化作用,而夜晚发生钙化作用的骨骼部位却具有和白天相当的钙化速率,因而虫黄藻被认为是晚上抑制而不是白天促进了骨骼的钙化作用。有趣的是,Cohen 等(2003)认为光合作用不能显著提高骨骼钙化部位的碳酸盐饱和度,因而珊瑚钙化能力并非由虫黄藻光合作用所致,他们认为珊瑚骨骼快速钙化能力是为了帮助虫黄藻获得必要的营养物质(类似于化学反应中催化剂的作用),珊瑚礁能够在地球上最寡养的海域繁盛并不是因为热带海域水温高,而是因为该海域寡养以及虫黄藻对珊瑚骨骼钙化的强大需求。

### 4.2 珊瑚骨骼生长模式

虽然造礁珊瑚的钙化作用通常是白天比夜晚

高,但实验结果表明 *Porites*、*Acropora* 最大线性生长率并不是发生在白天,而是发生在晚上(Barnes et al., 1980; Stromgren, 1987; Vago, 1997)。Barnes 等(1980)推测这种现象是珊瑚能够在晚上使用白天钙化物质的结果,然而,有关 *G. fascicularis* 骨骼钙化的实验却表明白天和夜晚都发生钙化作用,只是白天的钙化物质沉积在真壁外缘、隔壁内缘以及隔壁突伸真壁之上的部分(exsert septa),而夜晚的钙化物质仅沉积在隔壁突伸真壁之上的部分(Marshall et al., 1998),并不存在白天钙化物质存放起来供晚上使用这一过程。Cohen 等(2003)用 *A. cervicornis* 骨骼中文石晶体形状的日周期变化来解释这种看起来自相矛盾的现象:纺锤形晶体在夜晚不规则地堆积形成骨骼框架,针状晶体在白天沉积充填纺锤形晶体的空隙。然而,并非所有的珊瑚种的纺锤形晶体都有日周期,例如,*G. fascicularis* 骨骼中纺锤形晶体白天和夜晚没有明显差别(Hidaka, 1991)。描述骨骼生长月周期的模型(Barnes et al., 1993)也认为骨骼是先伸长后加厚的过程,和Cohen 等(2003)的解释十分相像。Gill 等(2006)基于 *M. faveolad* 骨骼日密度条纹生长特点也提出了类似的模型:该种珊瑚软体先用体壁和鳞板制造了一个初始的低密度骨骼框架,然后钙化物质填充已形成的骨骼框架,形成日周期骨骼条纹。上述三种骨骼生长模型似乎表明“夜晚建造框架、白天充填框架空隙”的骨骼生长模式是真实的。

## 5 结语

本文评述了探索珊瑚生长机理的研究进展,自马廷英先生研究珊瑚骨骼构造和生长率的开创性工作以来,有关珊瑚骨骼架构的信息了解的越来越深入,但还没有真正弄清珊瑚骨骼的生长机理。与珊



珊瑚骨骼密度变化有关的研究是过去探索珊瑚生长机理研究的焦点,但许多问题的最终解决必须以弄清珊瑚骨骼钙化机理以及珊瑚钙化作用和虫黄藻光合作用的关系为前提。珊瑚骨骼在钙化过程中记录了大量环境信息,为珊瑚古气候研究奠定了基础,但要“破译”这些信息必须建立在正确理解环境变量、珊瑚生理和珊瑚骨骼生长三者相互作用之上。珊瑚骨骼研究是一项十分重要的基础性工作,在过去珊瑚古气候研究中偏重于从珊瑚骨骼中提取环境信息,而对现代珊瑚软体厚度的研究却没有引起足够重视,在未来的珊瑚古气候研究中,有关珊瑚生长过程研究应该是一个重点。

弄清珊瑚骨骼生长机理也有助于高分辨率古气候研究。自发现珊瑚骨骼密度变化年周期以来,珊瑚就以其高分辨优势在古气候研究中发挥了独特作用,常规取样手段的长度分辨率为0.5~1mm,能达到月分辨率,Gagan等(1994)将*Porites*采样间距减小到0.25mm,达到了周分辨率,通过高新技术手段甚至可以获取长度分辨率为1~10 $\mu$ m的日分辨率水平上的信息(Gill 2006;Buster et al.,2006),但这绝不意味着采样间距越小时间分辨率就越高,因为珊瑚骨骼生长过程中存在侧向加厚这一过程,采自骨骼中任何一点的样品都可能是珊瑚软体在不同时间分泌骨骼的混合产物,分辨率的高低受到珊瑚骨骼架构特点限制,例如*P. lutea*珊瑚单体直径大约1.5mm,常规采样方法最小尺寸不应小于0.2mm,以保证所采集样品是珊瑚单体骨骼元素的混合物(Gagan et al.,1994),如果样品间距过小,采集的样品可能是珊瑚单体中某部分骨骼元素,这势必给数据解释带来极大不便,因为珊瑚单体不同部位地球化学元素存在很大差异(Land et al.,1975)。

## 参 考 文 献 / References

- 钱宪和. 2003. 站在地质学前沿的科学家马廷英先生. 科学发展,3: 36~41.
- 施祺,张叶春,孙东怀. 2002. 海南岛三亚滨珊瑚生长率特征及其与环境因素的关系. 海洋通报,21(6):31~38.
- 余克服,黄耀生,陈特固,刘东生,赵焕庭,林颖. 1999. 雷州半岛造礁珊瑚*Porites lutea*月分辨率的 $\delta^{18}\text{O}$ 温度计研究. 第四纪研究,(1):67~72.
- 张江勇,余克服,成鑫荣,施祺. 2007. 南沙美济礁滨珊瑚骨骼密度条带变化特征初探. 海洋地质与第四纪地质,27(4):85~90.
- Aharon P. 1991. Recorders of reef environment histories: Stable isotopes in corals, giant clams, and calcareous algae. Coral Reefs,10:71~90.
- Barnes D J, Crossland C J. 1980. Diurnal and seasonal variations in the growth of a staghorn coral measured by time-lapse photography. Limnology and Oceanography,25(6):1113~1117.
- Barnes D J, Devereux M J. 1988. Variations in skeletal architecture associated with density banding in the hard coral *Porites*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,121:37~54.
- Barnes D J, Lough J M. 1989. The nature of skeletal density banding in scleractinian corals: fine banding and seasonal patterns. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,126:119~134.
- Barnes D J, Lough J M. 1992. Systematic variations in the depth of skeleton occupied by coral tissue in massive colonies of *Porites* from the Great Barrier Reef. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,139:113~128.
- Barnes D J, Lough J M. 1993. On the nature and causes of density banding in massive coral skeletons. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,167:91~108.
- Barnes D J, Taylor R B, Lough J M. 1995. On the inclusion of trace materials into massive coral skeletons. Part II: distortions in skeletal records of annual climate cycles due to growth processes. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,194:251~275.
- Barnes D J, Lough J M. 1999. *Porites* growth characteristics in a changed environment: Misima Island, Papua New Guinea. Coral Reefs,18(3):213~218.
- Barnes D J. 1970. Coral skeletons: an explanation of their growth and structure. Science,170:1305~1308.
- Barnes D J. 1972. The structure and formation of growth-ridges in scleractinian coral skeletons. Proceedings of the Royal Society, London, Section B,182:331~350.
- Brown B, Tissier M L, Howard L S, Charuchinda M, Jackson J A. 1986. Asynchronous deposition of dense skeletal bands in *Porites lutea*. Marine Biology,93:83~89.
- Buddemeier R W, Kinzie III R A. 1975. The Chronometric Reliability of Contemporary Corals. Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation. New York: John Wiley and Sons,135~147.
- Buddemeier R W, Maragos J E, Knutson D W. 1974. Radiographic studies of reef coral exoskeletons: rates and patterns of coral growth. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,14:179~200.
- Buddemeier R W. 1974. Environmental controls over annual and lunar monthly cycles in hermatypic coral calcification. Proceedings of the Second International Symposium on Coral Reefs. Brisbane: Great Barrier Reef Committee,2:259~267.
- Buster N A, Holmes C W. 2006. Magnesium content within the skeletal architecture of the coral *Montastraea faveolata*: locations of brucite precipitation and implications to fine-scale data fluctuations. Coral Reefs,25:243~253.
- Carricart-Ganivet J P. 2004. Sea surface temperature and the growth of the
- 陈镇东,汪中和,宋克义,王冰洁. 2000. 台湾南部核电站附近海域珊瑚所记录的水温. 中国科学(D辑),30(6):663~668.
- 福建省气候资料室《台湾气候》编写组. 1987. 台湾气候. 北京:海洋出版社,92~104.
- 马廷英. 1936. 造礁珊瑚与中国沿海造礁珊瑚的成长率. 地质论评,1(3):293~300.
- 聂宝符,陈特固,梁美桃,王有强,钟晋梁,朱袁智. 1996. 近百年来南海北部珊瑚生长率与海面温度变化的关系. 中国科学(D辑),26(1):59~66.
- 聂宝符,陈特固,彭子成. 1999. 由造礁珊瑚重建南海西沙海区近220a海面温度序列. 科学通报,44(17):1885~1889.
- 聂宝符. 1987. 南海中、北部几种造礁石珊瑚的成长率及与表层水温关系的探讨. 见:中国—澳大利亚第四纪学术讨论会论文集. 北京:科学出版社,224~232.

- West Atlantic reef-building coral *Montastraea annularis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 302:249 ~ 260.
- Cohen A L, McConnaughey T A. 2003. Geochemical perspectives on coral mineralization. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, 54:151 ~ 187.
- Dodge R E, Szmant A M, Garcia R, Swart P K, Forrester A, Leder J J. 1992. Skeletal structural basis of density banding in the reef coral *Montastraea annularis*. In: *Proceedings of the seventh International Coral Reef Symposium*. Guam: University of Guam Press, 186 ~ 195.
- Dodge R E, Vaisnys J R. 1975. Hermatypic coral growth banding as environmental recorder. *Nature*, 258:706 ~ 708.
- Draschba S, Patzold J, Wefer G. 2000. North Atlantic climate variability since AD 1350 recorded in  $\delta^{18}\text{O}$  and skeletal density of Bermuda corals. *International Journal of Earth Sciences*, 88(4):733 ~ 741.
- Fairbanks R G, Dodge R E. 1979. Annual periodicity of the skeletal oxygen and carbon stable isotopic composition in the coral *Montastraea annularis*. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 43:1009 ~ 1020.
- Felis T, Patzold J, Loya Y, Fine M, Nawar H, Wefer G. 2000. A coral oxygen isotope record from the northern Red Sea documenting NAO, ENSO, and North Pacific teleconnections on Middle East climate variability since the year 1750. *Paleoceanography*, 15:679 ~ 694.
- Gagan M K, Ayliffe L K, Beck J W, Cole J E, Druffel E R M, Dunbar R B, Schrag D P. 2000. New views of tropical paleoclimates from corals. *Quaternary Science Reviews*, 19:45 ~ 64.
- Gagan M K, Chivas A R, Isdale P J. 1994. High-resolution isotopic records from corals using ocean temperature and mass-spawning chronometers. *Earth and Planetary Science Letters*, 121(3 ~ 4):549 ~ 558.
- Gattuso J P, Allemand D, Frankignoulle M. 1999. Photosynthesis and calcification at cellular, organism and community levels in coral reefs: a review on interactions and control by carbonate chemistry. *American zoology*, 39:160 ~ 183.
- Gill I P, Dickson J A D, Hubbard D K. 2006. Daily banding in corals: implications for paleoclimatic reconstruction and skeletonization. *Journal of Sedimentary Research*, 76:683 ~ 688.
- Hidaka M. 1991. Deposition of fusiform crystals without apparent diurnal rhythm at the growing edge of septa of the coral *Galaxea fascicularis*. *Coral Reefs*, 10:41 ~ 45.
- Highsmith R C. 1979. Coral growth rates and environmental control of density banding. *Journal Experimental Marine Biology Ecology*, 37:105 ~ 125.
- Hudson J, Shinn E A, Halley R B, Lidz B H. 1976. Schlerochronology: A tool for interpreting past environments. *Geology*, 4:361 ~ 364.
- Isdale P. 1984. Fluorescent bands in massive corals record centuries of coastal rainfall. *Nature*, 310:578 ~ 579.
- Knutson D W, Buddemeier R W, Smith S V. 1972. Coral chronometers: seasonal growth bands in reef corals. *Science*, 177:270 ~ 272.
- Kuhnert H, Patzold J, Hatcher B, Wyrwoll K. -H, Eisenhauer A, Collins L B, Zhu Z R, Wefer G. 1999. A 200-year coral stable oxygen isotope record from a high-latitude reef off Western Australia. *Coral Reefs*, 18:1 ~ 12.
- Land L S, Lang J C, Barnes D J. 1975. Extension rate: a primary control in the isotopic composition of West Indian (Jamaican) scleractinian reef coral skeletons. *Marine Biology*, 33:221 ~ 233.
- Lough J M. 2004. A strategy to improve the contribution of coral data to high-resolution paleoclimatology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 204(1 ~ 2):115 ~ 143
- Lough J, Barnes D J. 2000. Environmental controls on growth of the massive coral *Porites*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 245:225 ~ 243.
- Ma Ting Ying. 1937a. On the seasonal growth in Palaeozoic Tetracorals and the climate during the Devonian period. *Palaeontologia Sinica, Series B*, 2(3):1 ~ 96.
- Ma Ting Ying. 1937b. On the growth rate of reef corals and its relation to sea water temperature. *Palaeontologia Sinica, Series B*, 16(1):1 ~ 426.
- Macintyre I G, Smith S V. 1974. X-radiographic studies of skeletal development in coral colonies. In: *Proceedings of the Second International Symposium on Coral Reefs*. Brisbane: Great Barrier Reef Committee, 2:277 ~ 287.
- Marshall A T, Wright A. 1998. Coral calcification: autoradiography of a scleractinian coral *Galaxea fascicularis* after incubation in  $^{45}\text{Ca}$  and  $^{14}\text{C}$ . *Coral Reefs*, 17:37 ~ 47.
- Marshall A T. 1996. Calcification in hermatypic and ahermatypic corals. *Science*, 271:637 ~ 639.
- Mitsuguchi T, Matsumoto E, Uchida T. 2003. Mg/Ca and Sr/Ca ratios of *Porites* coral skeleton: evaluation of the effect of skeletal growth rate. *Coral Reefs*, 22:381 ~ 388.
- Moore W S, Krishnaswami S. 1974. Correlations of x-radiography revealed banding in corals with radiometric growth rates. *Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium*. Brisbane: Great Barrier Reef Committee, 269 ~ 276.
- Patzold J. 1984. Growth rhythms recorded in stable isotopes and density bands in the reef coral *Porites lobata* (Cebu, Philippines). *Coral Reefs*, 3:87 ~ 90.
- Runcorn S K. 1966. Corals as paleontological clocks. *Scientific American*, 215:26 ~ 33.
- Scrutton C T. 1964. Periodicity in Devonian coral growth. *Palaeontology*, 7(4):552 ~ 558, Plates 86 ~ 87.
- Stromgren T. 1987. The effect of light on the growth rate of intertidal *Acropora pulchra* (Brook) from Phuket, Thailand, latitude 8°N. *Coral Reefs*, 6:43 ~ 47.
- Suzuki A, Gagan M K, Fabricius K, Isdale P J, Yukino I, Kawahata H. 2003. Skeletal isotope microprofiles of growth perturbations in *Porites* corals during the 1997 ~ 1998 mass bleaching event. *Coral Reefs*, 22:357 ~ 369.
- Taylor R B, Barnes D J, Lough J M. 1993. Simple models of density band formation in massive corals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 167(1):109 ~ 125.
- Vago R, Gill E, Collingwood J C. 1997. Laser measurements of coral growth *Nature*, 386:30 ~ 31.
- Veron J E N. 2000. *Corals of the World*. Townsville: Australian Institute of Marine Science and CRR Qld Pty Ltd, vol. 1:47 ~ 56.
- Wang C, Huang C-Y. 1987. Oxygen and carbon isotope records in the coral *Favia speciosa* of Nanwan Bay, southern Taiwan. *Acta Oceanographica Taiwanica*, 18:150 ~ 157.
- Weber J N, Deines P, White E W, Weber P H. 1975. Seasonal high and low density bands in reef coral skeletons. *Nature*, 255:697 ~ 698.
- Wellington G M, Glynn P W. 1983. Environmental influences on skeletal banding in Pacific (Panamá) reef corals. *Coral Reefs*, 1:215 ~ 222.
- Wells J W. 1956. Scleractinia. In: Moore R C. ed. *Treatise on invertebrate paleontology Coelenterata, Part F, Coelenterata*. Kansas: Geological Society of America and University of Kansas Press, F328 ~ F444.

Wells J. 1963. Coral growth and geochronometry. *Nature*, 197:948 ~ 950.

Yu K, Zhao J, Wei G, Cheng X, Chen T, Felis T, Wang P, Liu T. 2005.

$\delta^{18}\text{O}$ , Sr/Ca and Mg/Ca records of *Porites lutea* corals from Leizhou

Peninsula, northern South China Sea, and their applicability as

paleoclimatic indicators. *Palaeogeography, Palaeoclimatology,*

*Palaeoecology*, 218):57 ~ 73.

## Review on the Study of Coral Skeletal Growth

ZHANG Jiangyong<sup>1, 2)</sup>, YU Kefu<sup>1)</sup>

1) CAS Key Laboratory of Marginal Sea Geology, South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou, 510301

2) Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100049

**Abstract:** Skeleton growth has the annual, month and day rhythms, and the skeleton can record geological history as a paleontology clock through its growth rhythms. The discovery of annual density bands of mass coral skeleton had a profound effect on coral paleoclimatology, and many patterns of density bands have been revealed throughout the global tropic ocean since then. At the first stage, people tended to explore the control factors of density changes from the environment where the coral grows, but they did not succeed. Since later part of 1980s, some researchers have focused on the skeletal architecture and integrated the signals of both environment condition and skeleton density bands to reveal the mechanism of skeleton density changes, and finally a model of skeleton growth was developed which can explain the almost existed patterns of skeleton density changes. The thickness of coral soft tissue layer is a significant parameter because its variations relative to skeleton extensions affect the density patterns, but unfortunately, it has not been got enough attention even now. The relationship between skeleton calcification and photosynthesis of zooxanthellae is a controversial question, and the mechanism of calcification is still being explored.

**Key words:** skeletal architecture; growth rhythm; skeleton density; extension rate; thickness of coral soft tissue; calcification

