

石灰藻在珊瑚礁中的造礁角色

施習德

國立中山大學海洋生物研究所

【摘要】石灰藻是珊瑚礁中最重要的造礁生物之一，包括了藍綠藻、紅藻、綠藻、褐藻的成員。石灰藻中的碳酸鈣結晶有方解石和霏石兩種型式。一個與外界隔離的環境是鈣化的基本要件，但解釋藻類鈣化機制假說有很多，主要有二氧化碳利用理論、重碳酸鹽利用理論和有機基質理論。鈣化對石灰藻具有適應上的重要性。造礁生物對珊瑚礁形成的貢獻包括了「黏合者」、「結構成份形成者」和「沈積物形成者」，其中除了「結構成份形成者」為珊瑚之外，其餘都是石灰藻的貢獻。

【關鍵詞】石灰藻、鈣化、機制、造礁生物

一、前言

珊瑚礁 (coral reefs) 或礁 (reefs) 的一般定義是「抵擋波浪的大片石灰岩結構，由造礁珊瑚、石灰藻以及其他鈣化生物的黏合和沈積過程所建造的」(Levinton, 1982; Nybakken, 1993)。只要能鈣化 (calcification) 的生物，就對造礁有所貢獻，例如光自養生物 (photo-autotrophs) 的鈣化就十分發達。造礁生物 (hermatypic organisms, reef formers, calcifiers) 包括了石灰藻 (calcareous algae) 植物，以及與藻類共生的動物 (例如共生的有孔蟲、珊瑚、碑磔貝)。雖然其他非共生動物 (asymbiotic animals) 也有鈣化機制，例如非造礁珊瑚 (ahermatypic corals)、固著的多毛類、苔蘚蟲、海鞘、棘皮動物、非共生的有孔蟲、貝類、甲殼類、海綿，但對造礁的實際貢獻並不大 (Sorokin, 1993)。

許多文獻均指出石灰藻對「珊瑚」礁的建造有很大的貢獻 (例如: 石島涉, 1942; Littler, 1976; Borowitzka, 1977; Hillis-Colinvaux, 1980, 1986; Borowitzka & Larkum, 1986; Barnes & Chalker, 1990; Berner, 1990; Sorokin, 1993), 此一現象最早是在 19 世紀末期的深鑽孔研究中所發現的，地點在南太平洋埃利斯群島 (Ellice Islands) 的富那富提環礁 (Funafuti Atoll)，這是為了測試達爾文對環礁 (atoll) 起源的假說而進行的。分析所收集的珊瑚礁生物對礁體形成的貢獻程度，結果顯示石灰紅藻和綠藻 (多是仙掌藻 *Halimeda*) 是最多的兩類，有孔蟲排第三，珊瑚則排第四位；其中最重要的是石灰紅藻，即珊瑚藻 (corallines) (石島涉, 1942; Hillis-Colinvaux, 1980, 1986)。另外，就表面積而言，Wanders (1976) 曾估算西印度群島的古拉索島 (Curacao) 珊瑚礁，發現在 5.5 m^2 的基質表面積中，珊瑚組織和殼狀珊瑚藻均各佔 2.1 m^2 ，其他的肉質藻和絲狀藻則佔 0.8 m^2 。

因此，至少在許多地區，特別是環礁地區，石灰藻對建造珊瑚礁的貢獻是可能大於刺胞動物的 (Dawson, 1966; Barnes & Hughes, 1988; UNEP/IUCN, 1988; Valiela,

1995)。更有甚者，有些無法形成「真正」珊瑚礁的地區，石灰藻卻能建造一種非珊瑚的「石灰藻礁」(calcareous reefs)，例如印度洋的許多「珊瑚礁」並沒有珊瑚，而在北極海內的斯匹茲卑爾根群島 (Spitsbergen) 更有延綿數英里的石灰藻岸 (calcareous banks)，主要是由珊瑚藻所形成的 (McConnaughey, 1978)。

基於上述的結果，專研石灰藻的 Hillis-Colinvaux (1986) 認為長久以來「礁」的主角一直被珊瑚奪走，「珊瑚礁」一詞甚至成為「礁」的同義字，他認為命名為「珊瑚」礁有不妥之處，應該使用更恰當的字眼來代替，例如已經成功使用多年的「石枝藻脊」(*Lithothamnion* ridge)，而「孔石藻脊」(*Porolithon* ridge) 也有人使用 (Dawson, 1966)，有些文獻則建議統稱用「熱帶」礁 ("tropical" reef) 或「生物」礁 ("biotic" reef) 來取代「珊瑚」礁，但由於遵循的人並不多，Hillis-Colinvaux 就提議更適切的名稱應該是「藻」礁 ("algal" reef)。Hillis-Colinvaux 的原意是希望使用「藻礁」一詞來取代有珊瑚生長的「珊瑚礁」，然而目前一般人使用「藻礁」一詞僅限於完全由石灰藻形成的礁體，其涵蓋的層面與「蟲礁」(worm reef) (例如歐洲溫帶地區和美國佛羅里達的「帚毛蟲礁」sabellariid worm reef) (參見 Gore *et al.*, 1978 的回顧) 僅限於多毛類組成的礁體是一樣是有侷限性的，「藻礁」尚未被一般海洋生物或海洋生態學者接受取代「珊瑚礁」一詞，儘管在名稱上有所爭議，而實際上不同地區的珊瑚礁組成也確有差異，然而石灰藻對於大部分珊瑚礁的造礁貢獻確實是不容忽略的。

另外，由於一般人傳統的觀念，以及石灰藻的研究較少為人所熟知，因此常忽略其重要性。一般教科書也不常提及其重要性，例如 Nybakken (1993) 的「海洋生物學」、Ruppert & Barnes (1994) 的「無脊椎動物學」均認為對珊瑚礁的形成而言，珊瑚是最重要的，石灰藻僅佔一小部分。然而，早在 1966 年 Dawson 的「海洋植物學」中就已經肯定石灰藻在造礁上具有重要的貢獻，而 McConnaughey (1978) 的「海洋生物學簡介」、Levinton (1982) 的「海洋生態學」、Lee (1989) 的「藻類學」都認同這種說法。一些海洋生態學教科書 (例如 Barnes & Hughes, 1988; Valiela, 1995) 則認為某些時候石灰藻對建構珊瑚礁的貢獻的確是大於珊瑚的。

由於石灰藻對造礁的角色並不常為人所熟知，因此本文整理石灰藻對造礁的貢獻，並特別著重在有較多相關研究的種類，即紅藻中的珊瑚藻和綠藻中的仙掌藻。此外，基於使用上的習慣，在未特別指明時，本文中所稱的「珊瑚」指的是對造礁有較大貢獻的「石珊瑚」(scleractinian)，並不包括其他種類的珊瑚。石灰藻的分類主要是採用 Lee (1989) 的系統，中文名稱則參照吳寶鈴 (1983)、江永棉等 (1990)、黃宗國 (1994) 所使用的名稱 (表 1)。

表 1. 常見的石灰藻屬名，分類系統是根據 Lee (1989) 的系統。「*」表示台灣曾經記錄過的屬 (江永棉等, 1990)

Cyanophyta 藍綠藻門	
Class Cyanophyceae 藍綠藻綱	
Order Nostocales 念珠藻目	
Rhodophyta 紅藻門	
Order Gigartinales 杉藻目	
Family Peysonelliaceae 耳殼藻科	
<i>Peyssonelia</i> 耳殼藻*	
Family Corallinaceae 珊瑚藻科	
Subfamily Melobesioideae 無節珊瑚藻亞科 (crustose coralline algae)	
<i>Hydrolithon</i> 水石藻	
<i>Lithophyllum</i> 石葉藻	
<i>Lithothamnion</i> 石枝藻	
<i>Mastophora</i> 寬珊瑚*	
<i>Mesophyllum</i> 中葉藻*	
<i>Neogoniolithon</i> 新角石藻	
<i>Paragoniolithon</i> 擬角石藻	
<i>Porolithon</i> 孔石藻	
<i>Sporolithon</i>	
Subfamily Corallinoideae 珊瑚藻亞科 (articulated coralline algae)	
<i>Alatocladia</i> 羽珊瑚	
<i>Amphiroa</i> 叉節藻	
<i>Arthrocardia</i> 節心藻	
<i>Bossiella</i> 扁節藻	
<i>Calliarthron</i> 美節藻	
<i>Cheilosporum</i> 唇胞藻	
<i>Chiharaea</i>	
<i>Corallina</i> 珊瑚藻	
<i>Haliptylon</i>	
<i>Jania</i> 叉珊瑚*	
<i>Lithothrix</i>	
<i>Marginisporum</i> 邊胞藻	
<i>Metagoniolithon</i> 後角石藻	
<i>Pachyarthron</i> 厚節藻	
<i>Serraticardia</i> 齒心藻	
<i>Yamadaea</i>	
Order Nemaliales 海索麵目	
Family Nemaliaceae 海索麵科	
<i>Nemalion</i> 海索麵	
Family Helminthocladiaceae 蠕枝藻科	
<i>Liagora</i> 粉枝藻*	
Family Chaetangiaceae 黏皮藻科	
<i>Galaxaura</i> 乳節藻*	
Chlorophyta 綠藻門	
Order Codiaceae 松藻目	
Family Codiaceae 松藻科	
<i>Halimeda</i> 仙掌藻*	
<i>Penicillus</i>	
<i>Rhipocephalus</i>	
<i>Tydemania</i> 瘤枝藻	
<i>Udotea</i> 鈣扇藻*	
Phaeophyta 褐藻門	
Order Dictyotales 網地藻目	
Family Dictyotaceae 網地藻科	
<i>Padina</i> 團扇藻*	

二、石灰藻的種類與分布

石灰藻約有 90 屬~100 屬 (Borowitzka, 1977; Hillis-Colinvaux, 1986), 分布於土壤、淡水、海水環境中。大部分的石灰藻屬於紅藻和綠藻, 褐藻中則只有團扇藻 (*Padina*) (Borowitzka, 1977) 會鈣化; 另外藍綠藻的念珠藻目 (Nostocales) 也可以在其黏液鞘中累積方解石 (calcite) 的小球 (Sorokin, 1993) (參見表 1)。

紅藻中能夠鈣化的種類最多, 包括杉藻目的耳殼藻科和珊瑚藻科, 以及海索麵目中的種類, 而珊瑚藻科的所有種類都會鈣化。珊瑚藻科可分為 2 個亞科, 無節珊瑚藻亞科 (Melobesioidea) 和珊瑚藻亞科 (Corallinoideae) (Lee, 1989)。無節珊瑚藻亞科即通稱的殼狀珊瑚藻 (crustose coralline algae), 呈厚殼狀或具結節狀 (nodular)。珊瑚藻亞科即通稱的有節珊瑚藻 (articulated coralline algae), 植物體多軸 (multiaxial), 由許多鈣化的節片 (segments) 所組成, 每一節片由非鈣化的關節 (joint) 連結。節片的組成包括鈣化的皮層組織 (cortical tissue) 和非鈣化的髓質組織 (medullary tissue), 這些組織的排列提供了植物體某一程度的彈性。綠藻中的仙掌藻屬於鈣扇藻科, 是研究最為透徹的一群 (Hillis-Colinvaux, 1980)。

圖 1 為熱帶地區石灰藻的主要分布棲所。石灰紅藻主要分布於亞極區 (subpolar) 和熱帶區域, 生長在潮間帶和深達二百公尺以上的亞潮帶 (Littler, *et al.*, 1985) (常見於岩石基質的衝擊區)。石灰綠藻主要棲息於熱帶海域有屏障的軟質基底。鈣質藍綠藻則在熱帶和溫帶的高潮間帶和潮汐灘地 (tidal flat) 棲所最為重要。褐藻中的團扇藻是熱帶至亞熱帶礁灘 (reef flat) 的主要石灰藻類, 分布可深達亞潮帶的中等深度 (Littler, 1976)。

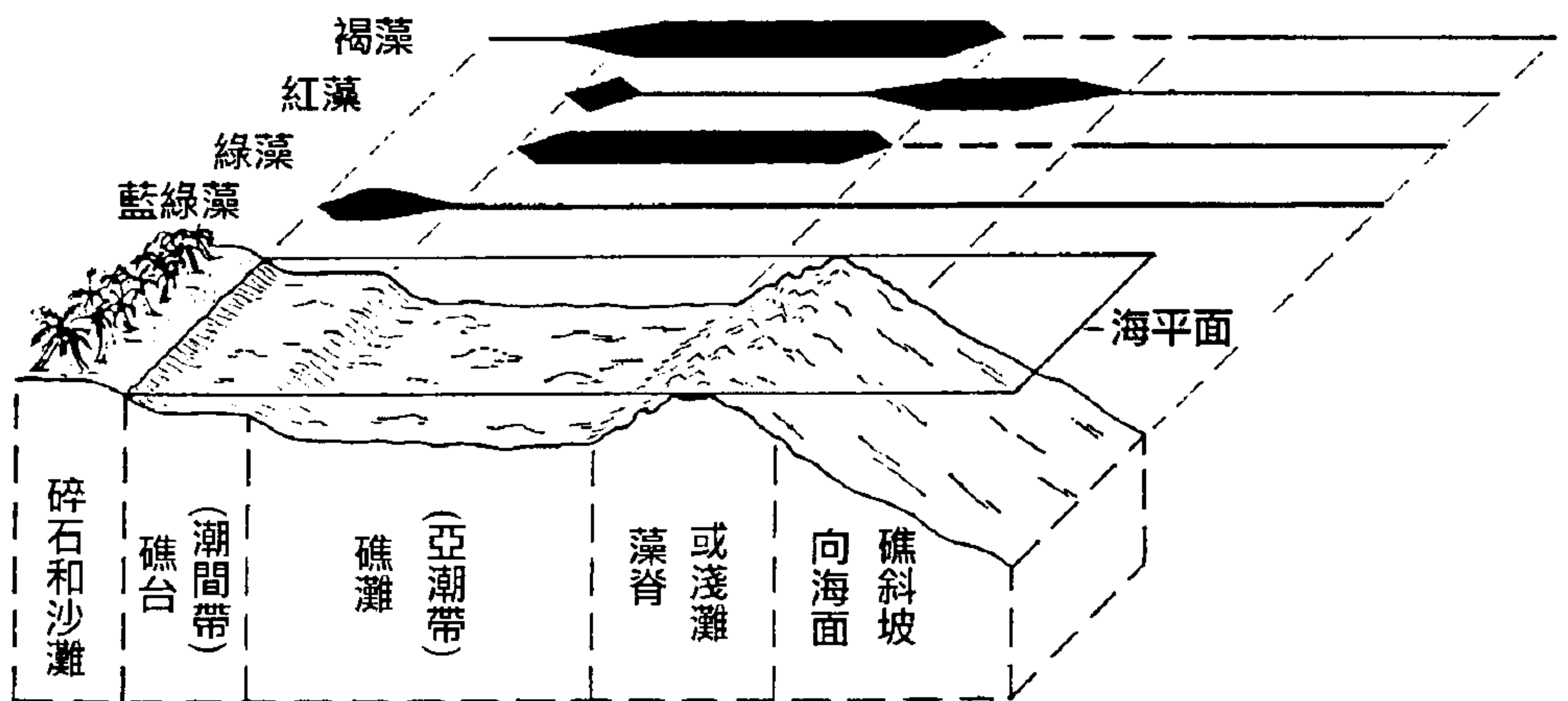


圖 1. 熱帶地區石灰藻的主要分布棲所 (修改自 Littler, 1976)。

三、石灰藻的鈣化機制

石珊瑚和珊瑚礁藻類的鈣化的代謝研究是最近 20 多年來才急劇的增加的, 除了最早期的研究之外, 後期對於藻類和珊瑚的鈣化研究是完全分離的; 然而兩者遇見的問題

題、得到的結果和提出的解釋卻十分相似 (Barnes & Chalker, 1990)。兩者的基本差異在於鈣化對於石珊瑚十分重要；然而親緣接近的藻類，甚至同屬不同種，有些有鈣化、有些卻沒有；另外環境狀況也會引導或抑制鈣化，因此有人懷疑藻類的鈣化可能只是光合作用和相關代謝的偶然結果；然而，多數人更普遍認為石灰藻缺乏特殊的鈣化機制 (Barnes & Chalker, 1990)。

無水碳酸鈣 (anhydrous calcium carbonate) 的結晶主要有兩種型式：方解石型式 (calcite form) (hexagonal-rhombohedral) 和霏石型式 (aragonite form) (orthorhombic)，兩者的差異在於比重、硬度、溶解度，但兩者很少混雜在一起 (Littler, 1976; Borowitzka, 1977; Lee, 1989; Barnes & Chalker, 1990)。除了碳酸鈣 (CaCO₃) 外，石灰藻中通常還有少量的碳酸鎂 (MgCO₃)、碳酸鋇 (SrCO₃) 等的結晶 (Littler, 1976; Borowitzka, 1977)。

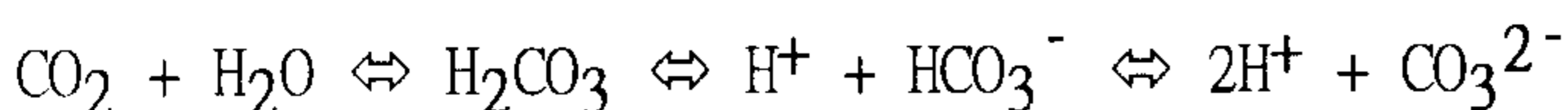
方解石多沈積在細胞壁中，珊瑚藻都是此種結晶，例如石枝藻 (*Lithothamnion*) 和孔石藻 (*Porolithon*)。然而，霏石多沈積在細胞外，包括珊瑚、綠藻和褐藻中的團扇藻等都是。綠藻中的 *Penicillus*、*Rhipocephalus*、鈣扇藻 (*Udotea*) 是在環繞著絲狀體 (filament) 的外鞘 (sheath) 中鈣化的；團扇藻則是在表面的同心環中沈積霏石細針。外部的鈣化傾向於在細胞之間鈣化成絲狀，以包圍分離的腔室，例如綠藻和紅藻 (海索麵) 都可以發現，特別是乳節藻 (*Galaxaura*) 和仙掌藻，其癒合緊貼的細胞壁完全包圍住細胞間小囊 (intercellular vesicles) (Barnes & Chalker, 1990)。

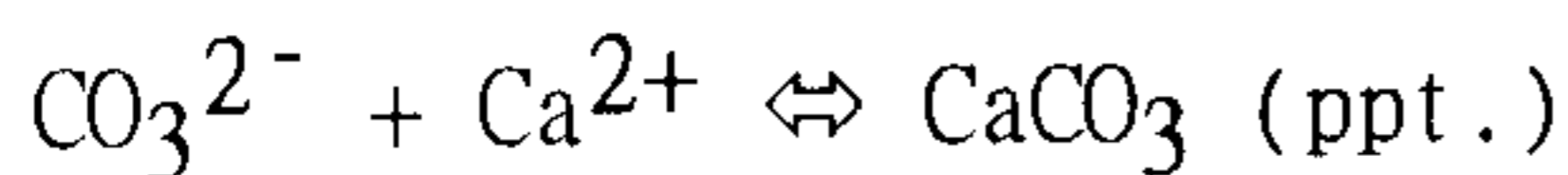
鈣化的產生，最基本的需求就是要造成一個隔離的環境。最簡單的環境可能只是擴散梯度 (diffusion gradients) 或邊界層效應 (boundary layer effects)，例如團扇藻似乎就是如此。生物表面如果有一層有機物質，則擴散梯度就可以增強，例如在管枝狀綠藻 (siphonaceous green algae) 中就可以發現到，如果有絲狀物質的交織網圍繞住半隔離的腔室，則此種梯度會再提高。隔離外界海水最有效率的地方就是生物體鈣化最大且最快之處，這些生物包括仙掌藻、石珊瑚、珊瑚藻，同時這些生物也是最主要的造礁生物。

對藻類鈣化機制提出的假說有很多，但提出的假說大多只能夠解釋某幾類的藻類，但也有可能在一類的藻類中就有一種以上的鈣化機制存在。這些假說都認為藻類的代謝活動可以提高鈣離子或碳酸鈣的濃度達飽和點以上，因此造成碳酸鈣的沈澱 (Borowitzka, 1977)。其中較被重視的假說只有三個，分述如下：

a. 二氧化碳利用理論 (CO₂ utilization theory)

這是最古典的理論，由於水生植物吸收二氧化碳進行光合作用會使得 pH 增加，而 CO₃²⁻ 則產生碳酸鈣的沈澱，這是 Cohn 在 1863 年所首先提出的。然而，這個理論最大的弱點就是許多生長在相同環境的非石灰藻類，具有相同的光合作用速率，但是卻沒有碳酸鈣沈澱在表面 (Littler, 1976; Borowitzka, 1977; Lee, 1989; Barnes & Chalker, 1990)。





當 pH 增加時，會造成碳酸鈣沈澱



b. 重碳酸鹽利用理論 (HCO_3^- usage theory)

也稱為質子－氫氧離子泵 (proton-hydroxide pump)，認為藻類吸收 HCO_3^- 進行光合作用會把產生的 OH^- 除去，以保持細胞質 pH 的恆定。排除在細胞外的 OH^- 則提升胞外的 pH，因而加速碳酸鈣沈澱。許多報告證實水生植物會利用 HCO_3^- 當作光合作用的基質，因此對某些藻類而言，這個機制是有可能的 (Borowitzka, 1977; Barnes & Chalker, 1990)。

c. 有機基質理論 (organic matrix theory)

某些有機的「基質」(即蛋白質－多醣複合體 protein-polysaccharide complex) 能夠當作碳酸鈣結晶的場所，因此可以當作外延結晶的版模 (temperate for epitaxial nucleation) 或是以靜電吸引適當的離子。由於動物的鈣化也有類似的結果，因此這個理論獲得較多的支持。某些藻類，特別是定鞭藻綱 (Haptophyceae) 和珊瑚藻，可能就是利用這種機制 (Borowitzka, 1977)。這個理論後來被修改成腔室基質假說 (compartmental matrix hypothesis) (Barnes & Chalker, 1990)。

有最高鈣化速率的紅藻也是光合作用最旺盛的，這跟石珊瑚是一樣的 (Lee, 1989; Barnes & Chalker, 1990)，在光亮處的鈣化速率是暗處的 2~3 倍，因此假設鈣化跟光合作用有關連，這就是光增強鈣化作用 (light-enhanced calcification)。對於光合作用和鈣化之間的關連，雖然提出許多的理論，但目前還未有定論 (Barnes & Chalker, 1990)。這些理論可以分為兩大類，第一類理論是認為光合作用提供骨骼生長必需的有機物質，暗示著基質 (matrix) 可藉由指示 (order) 離子，從海水中加強沈澱碳酸鈣；第二類理論認為光合作用可藉由移除無機物質，以改變內部鈣化的環境，而光合作用則使得海水中碳酸的平衡朝向沈澱的方向。

四、鈣化對石灰藻的重要性

對於藻類中形成骨質的碳酸化合物在環境適應上的重要性，有五種主要的假說，簡介如下 (參見 Littler, 1976 的回顧):

a. 機械性支持 (mechanical support)

使得藻類得以向上生長，有助於光線和營養物的競爭。

b. 抵抗磨損壓力 (persistence under abrasive stress)

例如在人類踩踏嚴重的情形之下，某些潮間帶的石灰藻會更爲繁茂。

c. 抵抗波浪衝擊和嚙食 (resistance to wave shock and grazing)

在裙礁 (fringing reefs) 的向海邊緣地帶，草食性動物的嚙食和波浪的衝擊，會使得葉狀藻類無法生存，因而助長石灰藻類成爲優勢種。

d. 抵抗污損附生生物 (protection against fouling epiphytes)

許多石灰藻類的鈣化表層會迅速的侵蝕且脫落，可能是爲了防止污損附生生物 (fouling epiphytes) 在藻體上附著。

e. 抵抗強烈光線 (protection against intense light)

例如孔石藻能夠抵抗光線強度達 12,000 ft-c 的環境，而不會有光破壞 (photo-destruction) 的現象。但是這個假說在其他種類並未獲得證實，例如有厚重鈣化的石灰藻 *Sporolithon erythraeum* 卻只能生長於陰暗的環境。

五、造礁生物對珊瑚礁形成的貢獻

造礁生物可分爲三大類：「黏合者」 (cementers)，「結構成份形成者」 (structural element formers)，「沈積物形成者」 (sediment formers) (Borowitzka & Larkum, 1986)，其中除了「結構成份形成者」主要爲珊瑚之外，其餘兩大類中，石灰藻都佔有重要的角色。

1. 「黏合者」

「黏合者」的角色多是由殼狀珊瑚藻 (孔石藻、水石藻 *Hydrolithon*、擬角石藻 *Paragoniolithon*) 來擔任，其細胞壁中含有極多的碳酸鈣方解石結晶，這些藻類在礁體表面生長，並黏合 (cement) 礁體，在疏鬆基質的石灰岩上形成堅硬的表面。由許多礁體的礁脊 (reef crest) 鑽孔研究證實珊瑚藻層 (coralline algal layer) 可達數公尺厚 (Borowitzka & Larkum, 1986)。事實上，殼狀珊瑚藻最深可達 268 公尺的深度 (Littler, *et al.*, 1985)，是棲息深度最深的藻類之一，其「殼」的厚度在淺水域最厚，隨著深度愈深其厚度愈薄，可能是由於生長速率變慢的緣故 (Lee, 1989)。

當珊瑚礁生長接近海面時，由於激烈的波浪衝擊，分枝狀珊瑚多被打破成碎片，但塊狀的珊瑚藻卻不受影響；事實上，波浪愈強之處，例如礁斜坡上部 (upper reef slope) 和礁脊，珊瑚藻生長愈快速。珊瑚藻在此區域向上並向外增生，最後形成一個稍微高出海平面的邊框 (rim)，這種堅硬的屏障可以抵抗高漲潮水的侵蝕作用，在邊框裡面卻是相當平靜的，若缺少這種石灰岩的屏障，珊瑚礁極易因海水的不斷衝擊而快速摧毀 (Borowitzka & Larkum, 1986; Lee, 1989)。因此，在這種情形之下，石灰藻可視爲珊瑚礁形成的先鋒，石灰藻所形成的屏障，可使得初生珊瑚和脆弱的珊瑚種類獲得較爲平靜的生長環境 (方力行, 1989)。

2. 「結構成份形成者」

「結構成份形成者」也就是石珊瑚類中的共生藻（蟲黃藻 *Zooxanthellae*），以及共生的動物體，能夠形成複雜的碳酸鈣霰石結晶，但是不如珊瑚藻的方解石堅硬。石珊瑚類的分枝狀霰石骨骼建構了珊瑚礁的基本三度空間結構，同時也提供許多動植物必需的棲地。

3. 「沈積物形成者」

在珊瑚骨骼之間的空隙常充滿較小的骨骼遺骸，這是其他會鈣化的生物所產生的，種類包括了有孔蟲、棘皮動物的骨針、軟體動物的殼體等，然而大部分卻是石灰綠藻的細針狀霰石沈積物，例如仙掌藻和鈣扇藻，以及紅藻中的乳節藻和海索麵。有些珊瑚礁沙粒的組成中，甚至有 80% 是由藻類骨骼遺骸所組成的，例如大堡礁中的 Heron Reef (Borowitzka & Larkum, 1986)。

六、石灰藻在珊瑚礁生態系中的其他角色

石灰藻在珊瑚礁生態系中所扮演的角色除了造礁之外，它們也是海洋中很重要的初級生產者 (primary producers)，此部分可參見 Borowitzka & Larkum (1986) 和 Berner (1990) 的研究回顧。此外，對珊瑚礁的破壞方面，雖然侵蝕珊瑚礁的植物大多是鑽孔性藻類 (boring algae) 所造成的，例如絲狀綠藻會貫穿進入死亡的珊瑚骨骼以及其他造礁生物中，逐漸將之碎裂成較小裂片，最後形成沙粒而充滿珊瑚骨骼的間隙空間 (interstitial space) (Borowitzka & Larkum, 1986)；然而，造礁的孔石藻 (*Porolithon onkodes*) 也曾報導會溶解鈣質成分，成為珊瑚的敵人 (Berner, 1990)，因此就這點而言，石灰藻也扮演部分破壞者的角色。至於石灰藻對其他珊瑚礁生物的影響方面，Reese (1969) 曾報導貝殼上常覆蓋著厚層的紫紅色珊瑚藻，例如孔石藻，可能具有隱蔽貝殼的作用，由於基質上也覆蓋著大片的紫紅色珊瑚藻，可使得住在此貝殼中的寄居蟹較不易被敵人發覺，同時寄居蟹也證實傾向於選擇具有與背景顏色類似的貝殼 (Hazlett, 1984)。

七、誌謝

本文得以完成，感謝國立中山大學海洋生物研究所李澤民副教授對本文的修改，莫顯蕃教授的支持，以及兩位審稿委員的指正意見。

八、參考文獻

- 方力行, 1989。珊瑚學 — 兼論台灣的珊瑚資源。黎明文化事業股份有限公司, 台北。
- 石島涉, 1942。造礁生物としての石灰藻類。科學の台灣 10: 66-69。(日文)
- 江永棉、王瑋龍、黃淑芳, 1990。台灣海藻。台灣省立博物館, 台北。
- 吳寶鈴, 1983。拉漢海洋生物名稱。海洋出版社, 北京。
- 黃宗國, 1994。中國海洋生物種類與分布。海洋出版社, 北京。
- Barnes, D. J. and Chalker, B. E. 1990. Calcification and photosynthesis in reef-building corals and algae. *In: Dubinsky, Z. (ed.), Coral Reefs.*, pp. 109-131. Elsevier, Amsterdam.
- Barnes, R. S. K. and Hughes, R. N. 1988. *An Introduction to Marine Ecology*, 2nd edn. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Berner, T., 1990. Coral-reef algae. *In: Dubinsky, Z. (ed.), Coral Reefs.*, pp. 253-264. Elsevier, Amsterdam.
- Borowitzka, M. A., 1977. Algal calcification. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 15: 189-223.
- Borowitzka, M. A. and Larkum, A. W. D. 1986. Reef algae. *Oceanus* 29: 49-54.
- Dawson, E. Y., 1966. *Marine Botany*. Holt, Rinehart & Winston, New York.
- Gore, R. H., Scotto, L. E. and Bercker, L. J. 1978. Community composition, stability, and trophic partitioning in decapod crustaceans inhabiting some subtropical sabellariid worm reefs. Studies on decapod Crustacea from the Indian River region of Florida. IV. *Bull. Mar. Sci.* 28: 221-248.
- Hazlett, B. A., 1984. Epibionts and shell utilization in two sympatric hermit crabs. *Mar. Beh. Physiol.* 11: 131-138.
- Hillis-Colinvaux, L., 1980. Ecology and taxonomy of *Halimeda*: primary producer of coral reefs. *Adv. Mar. Biol.* 17: 1-327.
- Hillis-Colinvaux, L., 1986. Historical perspectives on algae and reefs: have reefs been misnamed? *Oceanus* 29: 43-48.
- Johansen, H. W., 1974. Articulated coralline algae. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 12: 77-127.
- Lee, R. E., 1989. *Phycology*, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge.
- Levinton, J. S., 1982. *Marine Ecology*. Prentice-Hall Inc., New Jersey.
- Littler, M. M., 1976. Calcification and its role among the macroalgae. *Micronesica* 12: 27-41.
- Littler, M. M., Littler, D. S., Blair, S. M. and Norris, J. N. 1985. Deepest known plant life discovered on an uncharted seamount. *Science* 227: 57-59
- McConnaughey, B. H., 1978. *Introduction to Marine Biology*, 3rd edn. The C. V. Mosby Company, Missouri.
- Nybakken, J. W., 1993. *Marine Biology: An Ecological Approach*, 3rd edn. HarperCollins College Publishers, New York.
- Reese, E. S., 1969. Behavioral adaptations of intertidal hermit crabs. *Am. Zool.* 9: 343-355.

- Ruppert, E. E. and Barnes, R. D. 1994. *Invertebrate Zoology*, 6th edn. Saunders College Publishing, New York.
- Sorokin, Y. I., 1993. *Coral Reef Ecology*. Springer-Verlag, Berlin.
- UNEP/IUCN, 1988. *Coral Reefs of the World. Vol. 1: Atlantic and Eastern Pacific*. UNEP Regional Seas Directories and Bibliographies. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, U.K./UNEP, Nairobi, Kenya.
- Valiela, I., 1995. *Marine Ecological Processes*, 2nd edn. Springer-Verlag, New York.
- Wanders, J. B. W., 1976. The role of benthic algae in the shallow reef of Curacao, Netherlands Antilles. I. Primary productivity in the coral reefs. *Aquat. Bot.* 2: 235-270.

The Hermatypic Role of Calcareous Algae in Coral Reefs

Hsi-Te Shih

Institute of Marine Biology, National Sun Yat-sen University

Abstract

Calcareous algae are one of the most important reef formers, including the members of Cyanophyta, Rhodophyta, Chlorophyta and Phaeophyta. The main crystalline calcium carbonates of calcareous algae are calcite and aragonite forms. The basic requirement of calcification is an isolating environment. However, there are many hypotheses for calcification mechanisms, e.g., CO₂ utilization theory, HCO₃⁻ usage theory and organic matrix theory. Calcification is important to the adaptive significance of calcareous algae. The hermatypic roles of reef formers include cementers, structural element formers and sediment formers. Except the role of structural element formers is assigned to corals, the other two roles are calcareous algae.

Key words: Calcareous algae, Calcification, Reef formers