

由墾丁國家公園的長期生態研究結果 談經營管理的建議與挑戰

林幸助^{1,6}，劉弼仁^{2,3}，邵廣昭^{4,5}

¹國立中興大學生命科學系；²國立東華大學海洋生物研究所；³國立海洋生物博物館；⁴中央研究院生物多樣性研究中心；⁵國立臺灣海洋大學；⁶通訊作者 E-mail: hjlin@dragon.nchu.edu.tw

[摘要] 面對氣候緊急狀態，國家公園應及早因應，採取減緩與調適之管理策略。墾丁國家公園是臺灣第一個成立的國家公園，海域擁有珊瑚礁及海草床等兩大熱帶沿岸生態系統。墾丁海域在 1992 年之前以珊瑚為優勢，但 1995 年後松藻 (*Codium*) 及海葵 (*Condylactis*) 陸續大爆發，但是當時對於墾丁海域生態的瞭解極為有限。從 2000 年開始執行「墾丁珊瑚礁長期生態研究」及「人為活動對海域生態所造成之衝擊研究」等整合計畫以及「墾丁海草床長期生態研究」計畫至今，藉由生態系宏觀的角度，整合墾丁珊瑚礁主要的生物類群資料，建構珊瑚礁(含海草床)生態系食物網模式，配合一系列包含暖化與酸化的珊瑚礁與海草中觀生態池的操作實驗，推測墾丁海域劣化的主要原因與可能過程，以及未來氣候變遷之影響。雖然颱風常被認為是可能驅動力，但是颱風幾乎每年侵襲墾丁，無法完全解釋某些重要時間點之珊瑚、海草與大型藻類之相變過程。大雨過後人為過多營養鹽的輸入所導致的沿岸優養化及陸源沉積物，對珊瑚礁與海草床是一項重大威脅，因此墾丁海洋生態系保育的首要任務應是防止沿岸人為營養物質及沉積物的過量輸入海域。魚類與無脊椎動物會持續抑制大型藻類與海葵的數量，防止過多的大型藻類與海葵競爭過珊瑚與海草，因此可以視為抵抗珊瑚礁及海草床遭受優養化干擾的助力，甚至可以提昇其生態系的恢復能力，因此保育珊瑚礁需要積極的復育魚類與無脊椎動物，同時更需致力於海草床保育，藉由「藍碳」的固碳及「好鄰居」效益，亦可減緩氣候變遷產生對於珊瑚礁生態系的衝擊。本研究結果顯示保育墾丁海洋生態之道，甚至整個臺灣海洋生態也一體適用，就是(1)應該加強保護區的經營管理及取締；(2)遏止過漁及棲地破壞；(3)設置有效污水處理系統；(4)避免沿岸人為營養物質及沉積物過量輸入到海洋等。這些均是可以立即執行的氣候變遷調適措施，藉此提高面對未來氣候變遷，極端氣候或聖嬰-南方震盪之強度或頻度持續增強時，臺灣海洋生態系統的生態韌性，臺灣海洋生態環境才得以永續。

關鍵字：珊瑚、海草、優養化、聖嬰、沉積物

Management Issues and Challenges of Kenting National Park Based on Kenting Long-Term Ecological Research

Hsing-Juh Lin^{1,6}, Pi-Jen Liu^{2,3} and Kwang-Tsao Shao^{4,5}

¹Department of Life Sciences, National Chung Hsing University; ²Graduate Institute of Marine Biology, National Dong-Hwa University; ³National Museum of Marine Biology and Aquarium; ⁴Biodiversity Research Center, Academia Sinica; ⁵National Taiwan Ocean University; ⁶Corresponding author E-mail: hjlin@dragon.nchu.edu.tw

ABSTRACT In facing climate emergency, national park authorities should respond early on and adopt mitigation and adaptation management strategies. Kenting National Park is Taiwan's first national park, possessing two major tropical coastal ecosystems, coral reefs, and seagrass beds. The coastal region was dominated by corals before 1992, but after 1995 there were large outbreaks of the green alga *Codium* and the sea anemone *Condylactis*. At that time the understanding of these coastal ecosystems was very limited. Since 2000, integrated projects including "Long-Term Ecological Study of Kenting Coral Reefs," "Research on the Impacts of Human Activities on the Marine Ecosystems," and "Long-Term Ecological Research on Kenting Seagrass Beds" were implemented to gain a holistic view of the ecosystem. Through these projects, data of major biological communities of Kenting coral reefs were integrated, ecosystem trophic models of Kenting coral reefs (including seagrass beds) were constructed, and mechanisms for the recent degradation of the marine ecosystems in Kenting were examined by conducting a series of coral reef mesocosm experiments under the scenarios of ocean warming and acidification. Although typhoons are often considered a possible driving force, they hit Kenting almost every year and do not serve to fully explain the process of the phasal shifts from corals and seagrasses to macroalgae at certain critical points in time. Coastal eutrophication caused by an excessive loading of anthropogenic nutrients and land-based sediments after heavy rainfalls pose a major threat to coral reefs and seagrass beds. Therefore, the primary task of conserving Kenting marine ecosystems is to prevent an excessive loading of nutrients and sediments from land. Fish and invertebrates will continue to suppress the overgrowth of macroalgae and sea anemones and prevent overgrown macroalgae and sea anemones competing over corals and seagrasses, which can be considered as resistance of coral reefs and seagrass beds to eutrophication and as enhancement of ecosystem resilience. This indicates the necessity to conserve fish and invertebrates. The conservation of seagrass beds is also critical for coral reefs, as seagrasses play the role of blue carbon sinks and provide "neighboring benefits" to help coral reefs mitigate the impacts of climate change. The results of our study show that the conservation strategies of Kenting marine ecosystems are also applicable to other marine ecosystems around Taiwan: (1) To strengthen the management and regulation of marine protected areas; (2) To curb overfishing and habitat destruction; (3) To set up effective sewage treatment system; (4) To avoid an excessive loading of nutrients and sediments from land into the ocean. These mitigation measures can be immediately implemented to reduce the impacts of climate change, increase the resilience of these high-risk marine ecosystems, respond to future higher intensity and frequency of extreme climate or El Niño-Southern Oscillation (ENSO), and ensure the sustainability of marine ecosystems in Taiwan.

Keywords: coral, eutrophication, La Niña, seagrass, sedimentation

前言

從 1970 年 2 千萬美國人上街呼籲保護地球環境，開啟世界地球日運動，至今 (2020) 年剛好滿 50 週年。2019 年《牛津字典》將「氣候緊急狀態 (climate emergency)」列為年度代表字。所謂氣候緊急狀態指的是

「需要採取緊急行動以減少或停止氣候變遷，避免因此造成的可能不可逆轉的環境損害的情況」。全球 11,000 名科學家聯名向社會大眾呼籲地球已面臨氣候緊急狀態 (Ripple *et al.* 2020)。氣候進入緊急狀態暗示氣候變遷已成為現今人類無法避免的重大威脅，必需在能源轉型、減少氣候汙染物排放、保育

與復育生態系、減少動物製品食物、永續經濟及減緩人口成長等六大項目採取實際的氣候行動，減緩氣候變遷之衝擊。

國內其實早在 1972 年 5 月經立法院三讀通過《國家公園法》，並於 1984 年 1 月 1 日成立墾丁國家公園管理處，是國內第一個成立的國家公園管理處。依據《國家公園法》第八條第一款之定義，「國家公園」是「為永續保育國家特殊景觀、生態系統，保存生物多樣性及文化多元性並供國民之育樂及研究，經主管機關依本法規定劃設之區域。」因此，國家公園的管理關係自然與人文資產保護和國家永續發展甚鉅。面對今日氣候緊急狀態，國家公園必須及早因應，採取減緩與調適之管理策略。聯合國在 2015 年所公布的永續發展目標(SDGs)中的第 13 項目標，也是「採取緊急措施，以因應氣候變遷及其影響」。

一、墾丁的珊瑚礁及海草床生態系

墾丁國家公園位於臺灣本島最南端的恆春半島，三面環海，東臨太平洋，西接臺灣海峽，南面巴士海峽。陸地範圍西邊從龜山向南至紅柴，南邊包括貓鼻頭、南灣、鵝鑾鼻，東沿太平洋岸經佳樂水往北至南仁山，計 17678.98 公頃。海域範圍包括南灣海域(圖 1)及龜山經貓鼻頭、鵝鑾鼻北至南仁灣間，距海岸線一公里內之海域，總計 14891.16 公頃(<https://www.ktnp.gov.tw/cp.aspx?n=E611B38FE00C641B&s=299D0B2601024174>)。墾丁國家公園海域擁有珊瑚礁及海草床等兩大熱帶海洋沿岸生態系統，皆屬於氣候變遷影響下高風險沿海生態系 (Chiu *et al.* 2017)。珊瑚礁是全球生物多樣性最高的生態系統之一，提供了眾多的生態系統功能與服務，包括海岸線保護、棲地提供、天然化合物來源、漁業資源和生態旅遊等 (Costanza *et al.* 2014)。但全球珊瑚礁在近二十年發生了巨大變化，包括珊瑚覆蓋率下降、大型藻類藻華及群集結構之相變等 (Bruno

and Valdivia 2016)。全球珊瑚覆蓋率下降的原因可能是珊瑚疾病暴發、過度捕撈生物、優養化和氣候變遷等，前三者之影響常是地區性的，而氣候變遷將會對珊瑚礁生態系造成全球性的衝擊 (Wu *et al.* 2018)。隨著海水 CO₂ 濃度增加和 pH 值降低，碳酸氫根離子 (HCO₃⁻) 濃度將會增加，而碳酸根離子 (CO₃²⁻) 濃度則會減少。海水中碳酸氫根離子是海草及非鈣化藻類光合作用主要的碳元素來源之一，因此實際上海水酸化有利於海草和非鈣化藻類之生長 (Liu *et al.* 2020)。海水酸化會導致珊瑚礁生物之碳酸鈣 (CaCO₃) 從淨增長轉變為淨溶解狀態，而長時間的海水升溫則可能導致大規模的珊瑚白化事件。

海草床也是墾丁海域重要的沿岸生態系 (Lin and Shao 1998)，在熱帶海域常與珊瑚礁相鄰生長在一起，但是國人對其生態重要性不夠了解。臺灣本島最大的海草床面積分布就在墾丁國家公園的大光與南灣，面積各約 0.56 及 0.25 公頃(林幸助 2019)。跟 20 年前相比，大光海草床面積維持不變，但是南灣海草床面積已減少 50% (Lin and Shao 1998)。海草是海洋開花植物，全世界已記錄海草種類共 4 科 12 屬 66 種，廣泛分佈於除了南極洲外的淺海域。海草床也提供了許多重要的生態系統服務，例如漁業供給、水質改善、海岸保護和生態旅遊等，被認為是地球上最有價值的生態系統之一 (Costanza *et al.* 2014)。海草床附生藻類可從海水中吸收營養鹽和污染物，藉此減少優養化問題 (Lin *et al.* 1996)。海草葉片與附生藻也直接或間接支持了豐富多樣的魚類、無脊椎動物、儒艮、海龜和海馬之食物來源與棲息空間 (Lee *et al.* 2014)。海草葉片結構也透過阻礙水流為底棲動物提供一個較表層海水相對穩定的環境，促進沉積物的沉降和抑制再懸浮，維持清澈水體。海草床更是重要的天然碳匯場所 (Chiu *et al.* 2013, Huang *et al.* 2015)，與紅樹林 (mangroves, Li *et al.* 2018)、鹽沼 (salt marshes) 等沿海濕地合稱為「藍碳」

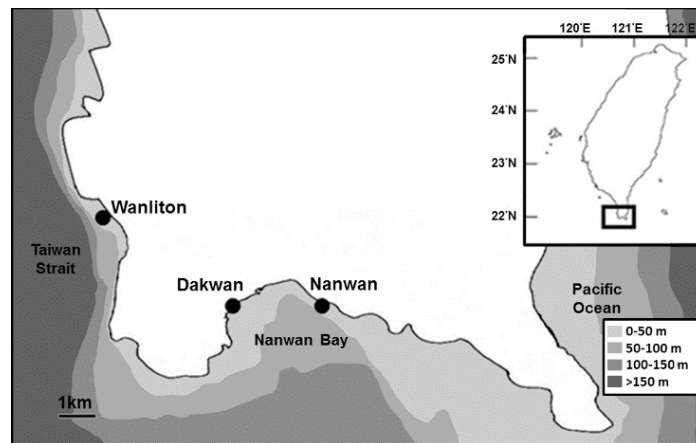


圖 1. 墾丁國家公園海域及沿岸深度變化。Nanwan: 南灣, Dakwan: 大光, Wanliton: 萬里桐

(Blue Carbon)。保護好這些沿海濕地是用來減緩氣候變遷衝擊的最佳自然解決方案。然而全球至今 29% 海草床卻因各種人為因素，包括挖泥、填海、碼頭建設、漁業和水產養殖以及沿海優養化等而破壞消失 (Taylor *et al.* 1995)，且以每年 5% 面積的速率持續減少 (Lin *et al.* 2020)。全球藍碳生態系統正因各種干擾而快速消失，海洋藍碳每年至少損失 1 千萬噸的碳吸存量，等同於全球因土地利用改變導致總碳排放的 1% (Lin *et al.* 2020)。

海草是生態系統的工程師，因為它們具有改善珊瑚礁海水物理特性和化學成分的能力。海草根能固定底質以維持海水透明，使珊瑚能獲得高光照得以生長。海草可吸收過多營養鹽，間接抑制藻類過度生長，提供珊瑚生長環境。海草床是一些珊瑚礁魚類的攝食場域，因為很多魚類晚上離開珊瑚礁區到海草床區覓食 (Lee and Lin 2015, Lee *et al.* 2015)。海草在白天透過高光合作用率，移除海水中 CO₂ 並提高周圍海水的 pH 值，因此海草床被稱為氣候變遷的避難所，因為它們可穩定海水化學成分。

二、墾丁的長期生態研究成果

國科會(現為科技部)與各大學、研究機構及國家公園管理處合作，早在 1990 年代即創設了「臺灣生態研究網計畫 (Taiwan

Ecological Research Networks, TERN)」，以瞭解臺灣重要生態系的長期生態現象與過程。當時已陸續設置了五個陸域試驗區，致力於長期生態學研究 (Long-Term Ecological Research, LTER)，分別是福山、關刀溪、塔塔加、南仁山及鴛鴦湖等森林生態系。這些地點自 1992 年起分別由國科會核定，陸續推動。2000 年起國科會核定通過墾丁 LTER 計畫，成為我國第一處屬於海洋或海岸濕地的長期生態研究計畫，這對四面環海，以「海洋立國」為號召，且海洋生物多樣性及生物資源十分豐富的臺灣而言，十分重要。墾丁海域在 1992 年以前以珊瑚優勢，但 1995 年後松藻或海葵陸續發生大爆發。2001 年 1 月發生阿瑪斯號貨輪油污事件，嚴重污染了墾丁國家公園海域，但是當時我們對於墾丁海域生態的瞭解極為有限。在國科會與墾丁國家公園管理處的經費支助下，從 2002~2011 年推動之「墾丁珊瑚礁長期生態研究」以及「人為活動對海域生態所造成之衝擊研究」等整合計畫，藉由生態系宏觀的角度，整合墾丁珊瑚礁主要的生物類群資料，建構珊瑚礁生態系食物網模式，配合一系列包含暖化與酸化的珊瑚礁與海草中觀生態池的操作實驗，推測墾丁海域劣化的主要原因與可能過程，以及未來氣候變遷之影響。唯有了解其變化機制及未來可能影響，墾丁國家公園管理處才能正確而有效地進行墾丁

海域生態系的保育與復育工作。整合各子計畫在不同時期之墾丁海域南灣觀測結果發現, 2008 年前珊瑚覆蓋率達 40-50%, 而大型藻類覆蓋率維持在 20%。但是 2009 年莫拉克颱風(八八風災)在三日內降下 2854 毫米的超大豪雨量後, 珊瑚礁及海草床生態系都發生相變。珊瑚覆蓋率逐步下降, 至 2010 年只剩 20%, 大型藻類覆蓋率卻攀升至 2011 年達 70%, 後來大型藻類覆蓋率雖稍微下降, 但仍維持 50% (Keshavmurthy *et al.* 2019)。近五年珊瑚與大型藻類覆蓋率互有消長, 大致維持 20~30%。墾丁海草床覆蓋率從 2008 年的 20%, 大幅減少至不到 10%, 至 2015 年後才又回升至 20%, 但此後維持在 10~25%間明顯波動 (Lin *et al.* 2018)。雖然颱風被認為是可能驅動力, 但是颱風幾乎每年侵襲墾丁, 無法完全解釋某些重要時間點之珊瑚、海草與大型藻類之相變過程, 對於相變之變化機制更是缺乏了解。

三、墾丁珊瑚礁生態系模式的建構

Liu *et al.* (2009a)整合「墾丁珊瑚礁長期生態研究」以及「人為活動對海域生態所造成之衝擊研究」等整合計畫中, 各子計畫實地採樣量化之墾丁珊瑚礁主要生物類群的資料, 藉由食物網模式(圖 2), 以摘要的方式描述墾丁南灣珊瑚礁錯綜複雜的生態系結構與功能, 量化珊瑚礁生物之間的交互作用。珊瑚礁食物網模式共有 18 種生物功能群, 包括: (1)浮游藻類 (phytoplankton); (2)大型藻類 (macroalgae); (3)硬珊瑚 (hard corals); (4)軟珊瑚 (soft corals); (5)海葵 (sea anemones); (6)底棲草食性無脊椎動物 (benthic herbivorous invertebrates); (7)定棲食碎屑無脊椎動物 (sessile detritivorous invertebrates); (8)浮游動物 (zooplankton); (9)草食性魚類 (herbivorous fish); (10)半定棲食碎屑無脊椎動物 (semi-sessile detritivorous invertebrates); (11)食水螅蟲魚類 (polyp-feeding fish); (12)底棲雜食性無脊

椎動物 (benthic omnivorous invertebrates); (13)雜食性魚類 (omnivorous fish); (14)食浮游動物魚類 (zooplanktivorous fish); (15)定棲底棲性魚類 (sessile benthic-feeding fish); (16)游動底棲性魚類 (mobile benthic-feeding fish); (17)食魚性魚類 (piscivorous fish)和 (18)有機碎屑 (detritus)。建構之食物網大致可以區分為 5 大營養階層, 其中以食魚性魚類的營養階層為最高。分析生物間交互作用, 顯示大型藻類、底棲雜食性無脊椎動物與食魚性魚類是南灣珊瑚礁生態系最有影響力的生物類群, 影響其他珊瑚礁生物程度最大, 層面最廣。

若與全球其他珊瑚礁生態系比較, Liu *et al.* (2009a)發現墾丁南灣海域單位面積的魚類生物量, 魚類生物量的比例以及漁獲生物的平均營養階層均低於其他珊瑚礁, 顯示墾丁南灣海域不但魚的數量少, 魚的體型也小。然而南灣珊瑚礁生態系的總漁獲量卻高於其他珊瑚礁, 顯示南灣珊瑚礁已明顯有過度漁撈(過漁)現象。每年從原本漁業資源並不多的南灣海域所捕獲供食用之魚類與螺貝類, 估計高達 100 及 28 噸以上。因此, 南灣珊瑚礁食物網有機物質平均傳輸效率低於其他珊瑚礁, 也顯示了保留在南灣珊瑚礁生態系生物體內之有機物質已不多, 影響一般珊瑚礁所具有之生態功能, 降低了整個南灣珊瑚礁生態系的穩定度。然而 Liu *et al.* (2009a)同時也發現在墾丁海域劃為保護區內的珊瑚礁生態系, 因為管制嚴格, 總漁獲量低, 因此魚類與無脊椎動物等較高營養階層的生物量以及食物網有機物質傳輸效率, 均高於未受嚴格保護之一般遊憩區內的珊瑚礁, 這也顯示嚴格執行海洋保護區管制工作應能發揮保育珊瑚礁生態系的功能。

利用已建構完成之珊瑚礁生態系模式, 回到過去重建 20 年前(1985 年)人為活動干擾較少時的墾丁南灣珊瑚礁食物網模式, 再反推現今南灣珊瑚礁相變為藻類優勢之機制時, 結果發現可能的影響因子比我們預期的

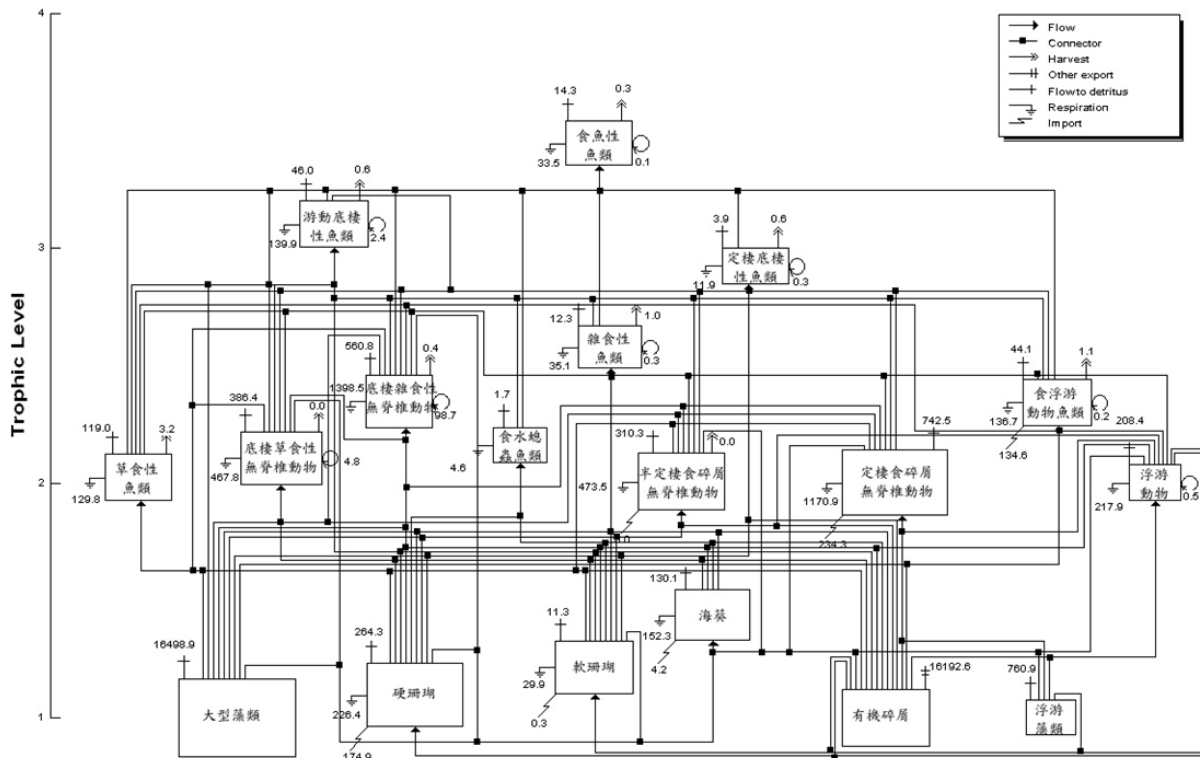


圖 2. 墾丁南灣珊瑚礁食物網模式。方框愈大，生物量愈多，單位為 $\text{g wet weight (WW) m}^{-2}$ 。流量(flow)、漁獲量(harvest)、遷出量(export)、流入碎屑量(flow to detritus)、呼吸量(respiration)、遷入量(import)與生產量(reproduction)等物質傳輸量單位為 $\text{g WW m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ 。

更為複雜！模式模擬結果顯示南灣珊瑚礁相變為藻類優勢並非由單一因子所導致，很可能是因為過漁以及沿岸優養化兩項因子的加乘效應所驅動(Liu *et al.* 2009a)。因此墾丁南灣珊瑚礁的保育與復育工作需有全方位的宏觀規劃。

四、如何量化墾丁沿岸營養輸入量

墾丁南灣海域因營養污水過量輸入導致沿岸優養化，因此大型綠藻藻華情形時常發生，但是墾丁沿岸營養污水輸入量在此之前從未經過研究。為了追蹤墾丁南灣流入沿海海草床與珊瑚礁生態系的污水量，Lin *et al.* (2007)先量測了 17 個位於南灣沿岸污水口的水量及營養濃度，結果顯示墾丁南灣沿岸每天氮營養鹽的輸入量高達每平方公尺 5.5 毫莫耳 (mmole)。每天氮營養鹽的輸入量不但與降雨量相關，與遊客量有更為顯著之相

關性，相當於每個遊客每天貢獻 10 克的氮輸入至墾丁沿岸海域。此研究同時分析了生長於南灣潮間帶及亞潮帶不同穿越線上的 34 種大型藻類組織氮含量、碳氮比例 (C/N) 以及 $\delta^{15}\text{N}$ 同位素值，並與東沙及綠島兩個較不受人為汙染影響的對照組所採集之潮間帶大型藻類做比較。若受人為生活營養污水影響，大型藻類組織通常會有比較高的 $\delta^{15}\text{N}$ 同位素值 (Lin *et al.* 2007)。此研究發現具有鈣質和革質形態的大型藻類中，組織 N 含量低，但 C/N 比例高，然而 $\delta^{15}\text{N}$ 同位素值似乎很少受到藻類形態的影響，所以 $\delta^{15}\text{N}$ 同位素值可做為生活營養污水的示蹤劑。在未受污水影響的穿越線上，潮間帶大型藻類的組織 N 含量、C/N 比例和 $\delta^{15}\text{N}$ 同位素值皆與兩個對照組島嶼的大型藻類相似。然而位於南灣污水排水口的大型藻類的 $\delta^{15}\text{N}$ 同位素值高於未受污水影響的穿越線

上同一種類的 $\delta^{15}\text{N}$ 同位素值，但是此差異在潮間帶下層變得較不明顯。此研究結果顯示人為生活氮營養汗水已流入潮間帶及亞潮帶之海草床及珊瑚礁生態系，但是因為南灣海水的稀釋作用快(每天 10% 替換率，Liu *et al.* 2009b)，氮營養濃度在亞潮帶很快削減掉。此研究結果顯示亞潮帶珊瑚礁生態系大型藻類之藻華現象無法完全歸咎於沿岸生活氮營養汗水的輸入，可能與墾丁海域因為過漁導致藻食性動物(包括魚類及無脊椎動物)的大量減少有很大的關係 (Lin *et al.* 2007)。

五、用珊瑚礁中觀生態池的實驗來驗證

為了驗證墾丁珊瑚礁生態系的藻華現象是因為氮磷營養輸入以及過漁所共同導致，Liu *et al.* (2009b)進一步設立模擬墾丁珊瑚礁生態系之中觀生態池(mesocosm)系統(圖 3)，操作並檢驗上述兩項因子，即過漁活動導致藻食性魚類與無脊椎動物豐度減少，以及人為氮磷營養鹽輸入導致沿岸優養化的狀況下，是否會導致南灣珊瑚礁相變為藻類優勢之生態系。珊瑚礁中觀生態池位於國立海洋生物博物館內的水族實驗中心，為玻璃纖維構成的 6 個容量約 5 噸之海水生態池(3m 長 × 2m 寬 × 1m 高)，生態池內蓄養南灣珊瑚礁主要生物，以模擬南灣珊瑚礁生態系。實驗結果顯示在沒有人為營養鹽添加的控制組，食用松藻 (*Codium edule*)及華美中海葵 (*Mesactinia genesis*)的豐度均少，且均與美麗軸孔珊瑚(*Acropora muricata*)和平共存。但是 Liu *et al.* (2009b)發現在過漁的狀況下，也就是藻食性魚類與無脊椎動物數量減少後，模擬墾丁南灣氮磷營養鹽輸入量(Lin *et al.* 2007)的添加會明顯驅動松藻對珊瑚的競爭作用，重現了過去 25 年來墾丁南灣珊瑚礁所發生的藻類優勢之相變過程。人為氮磷營養鹽的添加會提升軸孔珊瑚的光合作用效率，也會提高松藻的覆蓋度與海葵的無性繁殖力。但添加人為營養鹽 35 天之後，松藻會開始去包覆與其有所接觸的美麗軸孔珊瑚，但是

並不會對死的珊瑚有所反應。在持續添加人為氮磷營養鹽 122 天之後，松藻會完全包裹活的軸孔珊瑚而導致其死亡(圖 4)。此研究同時發現添加人為營養鹽也會驅動海葵攻擊活的軸孔珊瑚。海葵只要與活的軸孔珊瑚有所接觸，在幾天內就會開始利用特化之觸手(acrorhagi)攻擊軸孔珊瑚，造成珊瑚局部死亡(圖 5)。然而海葵並不會利用觸手去攻擊松藻，反而在行為上會主動躲避過度繁生之松藻。本實驗結果顯示松藻對於人為營養鹽的添加反應較海葵快速，所造成的衝擊也較大。這也解釋了在野外較常觀察到珊瑚礁相變為藻類優勢的現象。Liu *et al.* (2009b)的實驗結果顯示了在過漁活動所導致魚類與無脊椎動物數量變少的情況下，人為營養鹽的輸入是驅動松藻、海葵與珊瑚間之空間競爭作用，而導致墾丁南灣珊瑚礁相變為藻類優勢的主要原因。

Liu *et al.* (2015)繼續藉由一系列的珊瑚礁中觀生態池實驗，探討大雨過後短期陸源懸浮沉積物對美麗軸孔珊瑚、華美中海葵與食用松藻交互作用的影響(圖 6)。此研究共進行三階段實驗，第一階段設計分為有、無添加無機沉積物之兩種處理，第二階段則分為有、無添加有機沉積物之兩種處理，第三階段則在持續添加營養鹽下進行有、無添加有機沉積物之兩種處理。此研究結果顯示，軸孔珊瑚的共生藻光合作用效率、共生藻數量、葉綠素 *a* 濃度及總蛋白質含量並沒有明顯受到沉積物的影響，不過珊瑚會分泌黏液來清除組織上的沉積物(圖 7)。在前兩階段，不管添加有機或無機沉積物，松藻的光合作用效率要比控制組高，但停止添加沉積物後，其光合作用效率即刻下降，與控制組一樣。沉積物影響下，海葵攻擊軸孔珊瑚所導致之死亡率比無添加沉積物的控制組高，且在添加沉積物組之珊瑚共生藻光合作用效率會上升。在添加營養鹽處理下，無論有、無添加沉積物，軸孔珊瑚的光合作用效率都會上升，而珊瑚的共生藻數量、葉綠素 *a* 濃度亦會明顯提升，但同時也會刺激食用松藻與華美中



圖 3. 模擬墾丁珊瑚礁生態系之中觀生態池系統



圖 4. 珊瑚礁中觀生態池實驗照片，添加人為氮與磷營養鹽 72 天後實驗組(左)與未添加營養鹽的對照組(右)有極大差異



圖 5. 華美中海葵會開始利用特化之觸手攻擊美麗軸孔珊瑚，造成珊瑚局部死亡



圖 6. 利用珊瑚礁中觀生態池實驗，探討大雨過後短期陸源懸浮沉積物對美麗軸孔珊瑚、華美中海葵與食用松藻交互作用的影響



圖 7. 珊瑚礁中觀生態池中，美麗軸孔珊瑚會分泌黏液來清除組織上的沉積物

海葵增生，並對珊瑚的生存產生壓力。這些結果顯示美麗軸孔珊瑚在短期陸源沉積作用下，並不會受到明顯影響，但沉積物與營養鹽的輸入會導致藻類與海葵的增生並因接觸而攻擊珊瑚而導致珊瑚的死亡，因此墾丁大雨過後陸源沉積物的大量輸入可能是亞潮帶大型藻類藻華及海葵爆發等現象的重要原因之一。

六、墾丁潮間帶海草床碳匯研究

海草主要生長於墾丁沿岸潮間帶淺海域，是沿岸生態系中主要的初級生產者之一。海草床雖然屬於藍碳生態系，但是墾丁的海草床碳儲存量當時從未被量化，也不知是否會因為面積過小(不到 0.5 公頃)而無法成為有效碳匯? Chiu *et al.* (2013) 以墾丁大光地區的泰來草床為研究地點，量化海草的葉片生產量 (leaf production) 與被草食動物攝食量

(grazing)，落葉 (leaf fall)後的碎屑輸出量 (export)及分解量 (decomposition)，最後整合成海草床之碳收支模式 (carbon budget) (圖 8)，藉以估算墾丁潮間帶海草床的碳儲存量，並了解海草床碳匯之運作機制。研究結果發現海草葉片生產量和草食消耗量，以及葉片碎屑輸出量都是在濕季(夏季和秋季)時的速率較高，乾季(冬季和春季)的速率較低。在潮間帶高位的海草床，被草食魚類攝食的葉片消費量明顯高於海膽。然而，在低位潮間帶海草床，海膽所消耗的葉片比例與魚類相當，顯示珊瑚礁魚類會利用漲潮時從亞潮帶進入潮間帶海草床攝食 (Lee *et al.* 2014)。海草葉片形成碎屑後隨即開始分解，在前 9 天內迅速分解，到了 212 天後分解趨緩，但此時分解袋內海草碎屑只剩 8.7%。整合之後的墾丁潮間帶泰來海草碳收支模式顯示，20%的海草生產量被魚類及海膽等草食動物消耗，其餘 80% 形成碎屑。這顯示泰來海草葉片為墾丁潮間帶草食動物重要之食物來源。形成海草碎屑後，有相當於 44% 及 32% 的葉生產量被分解或輸出至亞潮帶海域或珊瑚礁生態系。只有 4% 的葉生產量或相當於 每年每平方公尺 22g 碳能夠被儲存於潮間帶海草床中。此研究發現墾丁潮間帶雖然面積小，但是依然能夠扮演：(1)碳匯的角色；(2)漲潮時珊瑚礁魚類攝食場域；(3)甚至能輸出海草碎屑有機碳到更深的珊瑚礁或海洋生態系作為其能量及食物來源。

七、反聖嬰對於墾丁海域生態的影響

「墾丁長期生態研究」中的「墾丁海草床長期生態研究」計畫從 2001 年開始，每三個月持續觀測墾丁沿岸海草床的生態變化，持續至今。在 2001 年至 2017 年的研究期間內，太平洋不定期地總共出現了 5 次聖嬰 (El Niño, 海水表面升溫)，4 次反聖嬰 (La Niña, 海水表面降溫)。聖嬰時墾丁地區夏天雨水變少，但反聖嬰時雨水反而變多，Lin *et al.* (2018)的研究揭開影響墾丁沿岸海草床

之驅動力機制(圖 9)，發現夏天雨水多寡對墾丁海洋生態有很大影響。夏天雨水較多的反聖嬰，會將富含氮營養的人為污水排入墾丁沿岸海域，導致沿岸優養化。雖然富含氮營養的污水會促進海草吸收更多 CO₂，使其葉片長得更快更長，生物量也增多；但此富含氮營養污水也會同時促進海草葉片上的大型附生藻類大量生長，最終影響海草光合作用，導致海草死亡，海草覆蓋度變低(圖 10)，植株密度變疏(圖 11)。

此研究更驚人的發現是氣候變遷與人為污染的加乘效應。過漁之影響已經是墾丁長期存在之問題，Lin *et al.* (2007)發現富含氮營養的人為污水也會影響到更深層珊瑚礁，可能使珊瑚礁轉變為以大型藻類 (Liu *et al.* 2009b)或海葵 (Liu *et al.* 2015)為優勢之生態系，可能是造成近 25 年來墾丁珊瑚礁劣化的驅動力，但是在海草床與珊瑚礁的大型藻類藻華現象並非每年皆會出現。Lin *et al.* (2018)進一步研究發現，不定期出現的反聖嬰會驅動且加劇人為污水對於墾丁海洋生態的威脅，提高危害之風險。若更密集的反聖嬰一再發生，雨量更強，頻度更高，極有可能導致沿岸海草床，甚至珊瑚礁瓦解，甚至消失不見，生態系服務功能也會隨之消失。此研究解釋了過去 25 年來，墾丁沿岸海草床與珊瑚礁生態系的劣化歷程，結果令人憂心。

八、海草及珊瑚礁的交互作用研究

墾丁海域海草多分布於潮間帶，珊瑚多分布於亞潮帶，兩者常相鄰生長。Liu *et al.* (2019) 進一步利用珊瑚礁中觀生態池(圖 3)，模擬海水 CO₂ 升高(海水酸化)及海水暖化造成的氣候變遷情境(圖 12)，對有泰來草伴生之珊瑚礁生態系(海草組)和無海草伴生之珊瑚礁生態系(無海草組)的影響。研究結果顯示未來氣候變遷導致海水酸化及海水升溫至 31°C 時，升高的海水溶解態無機碳 (dissolved inorganic carbon, DIC)濃度會促進

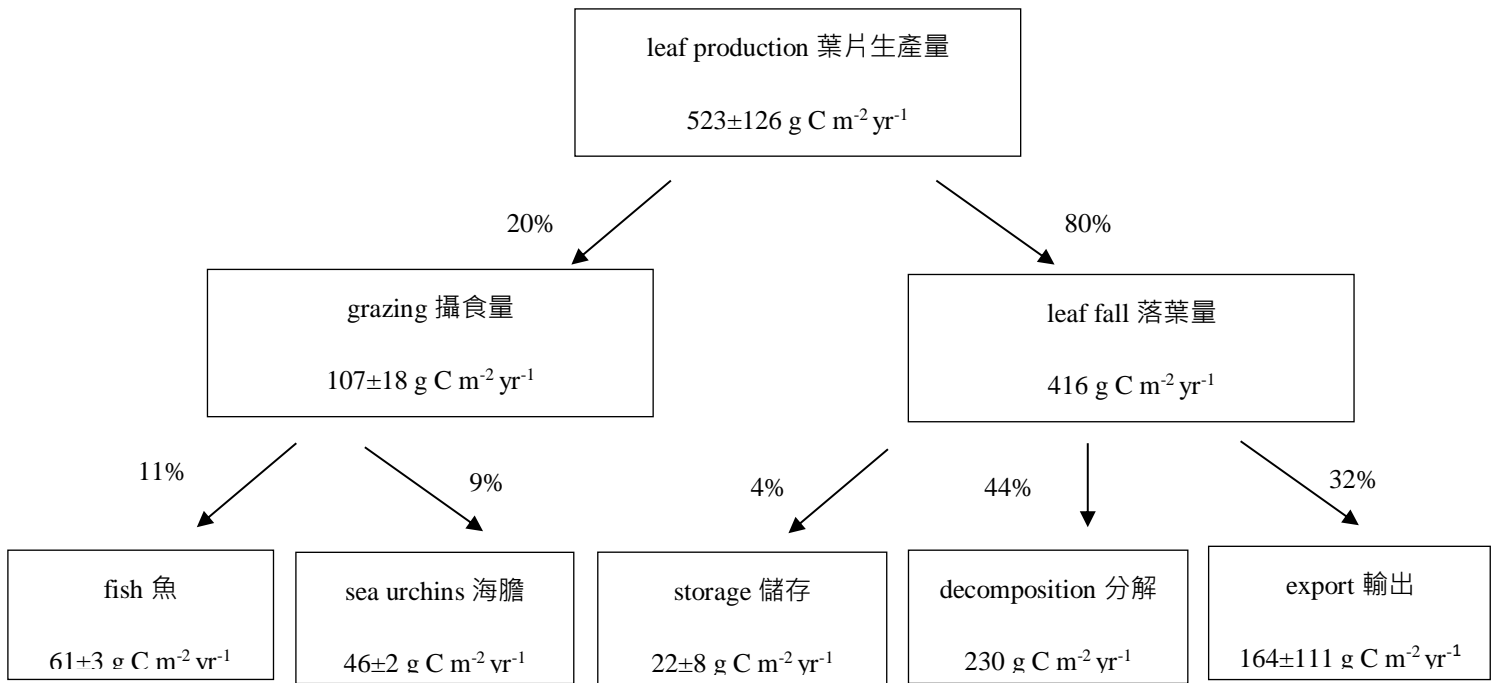


圖 8. 墾丁大光地區的泰來草床碳收支模式

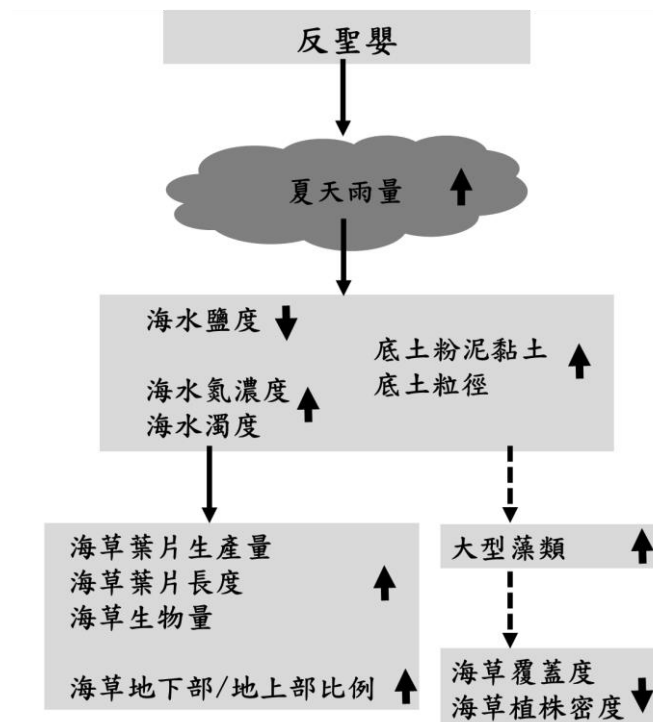


圖 9. 反聖嬰影響墾丁態來海草床機制圖

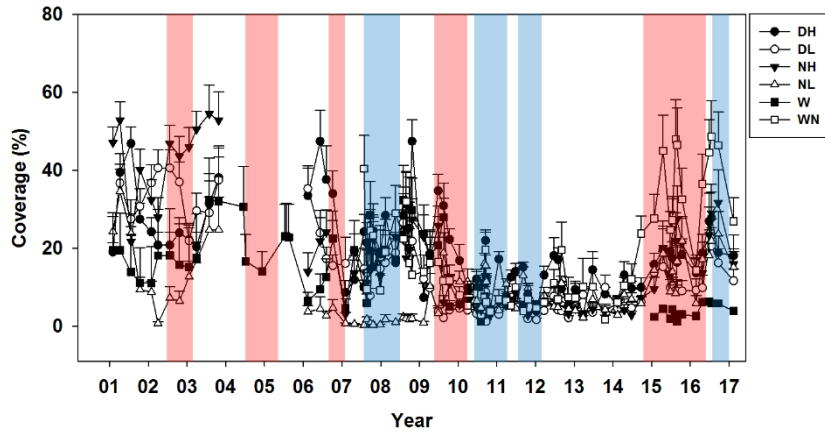


圖 10. 墾丁各樣點海草床覆蓋度歷年變化(紅色區塊：聖嬰事件；藍色區塊：反聖嬰事件)

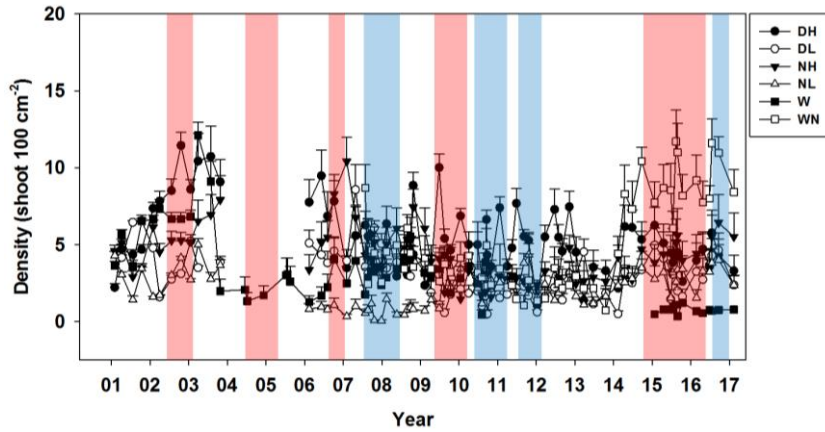


圖 11. 墾丁各樣點海草植株密度歷年變化(紅色區塊：聖嬰事件；藍色區塊：反聖嬰事件)

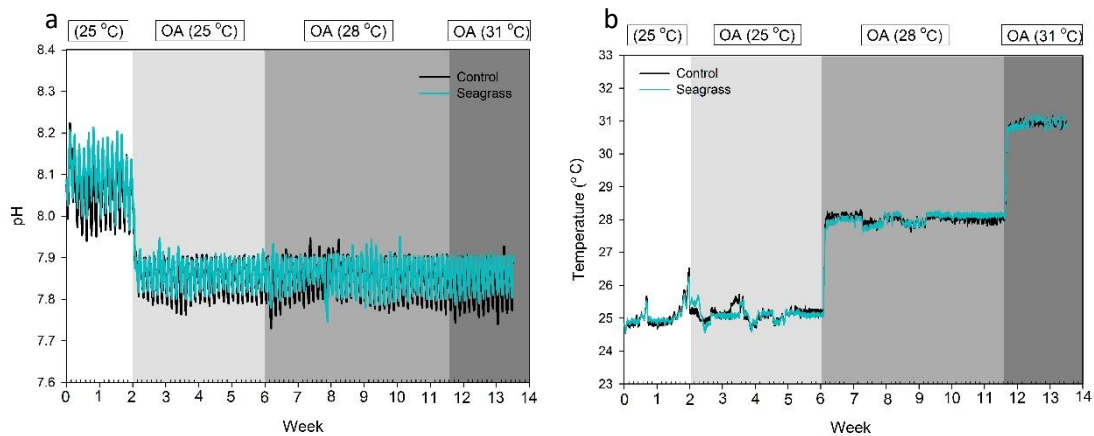


圖 12. 實驗期間無海草組與海草組之海水水質變化圖

(a) pH；(b) 溫度。Control：無海草組；Seagrass：海草組。X 軸為時間-週數。25°C：原始環境 25°C；OA (25°C)：酸化下海水溫度 25°C；OA (28°C)：酸化下海水溫度 28°C；OA (31°C)：酸化下海水溫度 31°C。在 OA (28°C) 內的第 10 週為清藻週

表 1. 在珊瑚礁中觀生態池中，在海水暖化及酸化影響下，有無海草對於珊瑚礁生態系之影響

組別	中觀生態池實驗階段		
	I 海水酸化	II 海水酸化+ 中度暖化(28°C)	III 海水酸化+ 高度暖化(31°C)
無海草組	<ul style="list-style-type: none"> 大型藻類快速生長，且速率高於海草組 淨系統生產量顯著上升 珊瑚鈣化速率低於有海草組 	<ul style="list-style-type: none"> 珊瑚鈣化速率低於有海草組 	<ul style="list-style-type: none"> 大型藻類生長速率下降 珊瑚光合作用最大光效能與鈣化速率顯著下降 淨系統生產量急遽下降，下降幅度大於有海草組
有海草組	<ul style="list-style-type: none"> 大型藻類快速生長 珊瑚鈣化速率高於無海草組 	<ul style="list-style-type: none"> 珊瑚鈣化速率高於無海草組 	<ul style="list-style-type: none"> 海草植株密度、光合作用最大光效能與葉片生長速率上升 大型藻類生長速率下降 珊瑚光合作用最大光效能與鈣化速率顯著下降 淨系統生產量急遽下降，下降幅度小於無海草組 生態系統較無海草組穩定

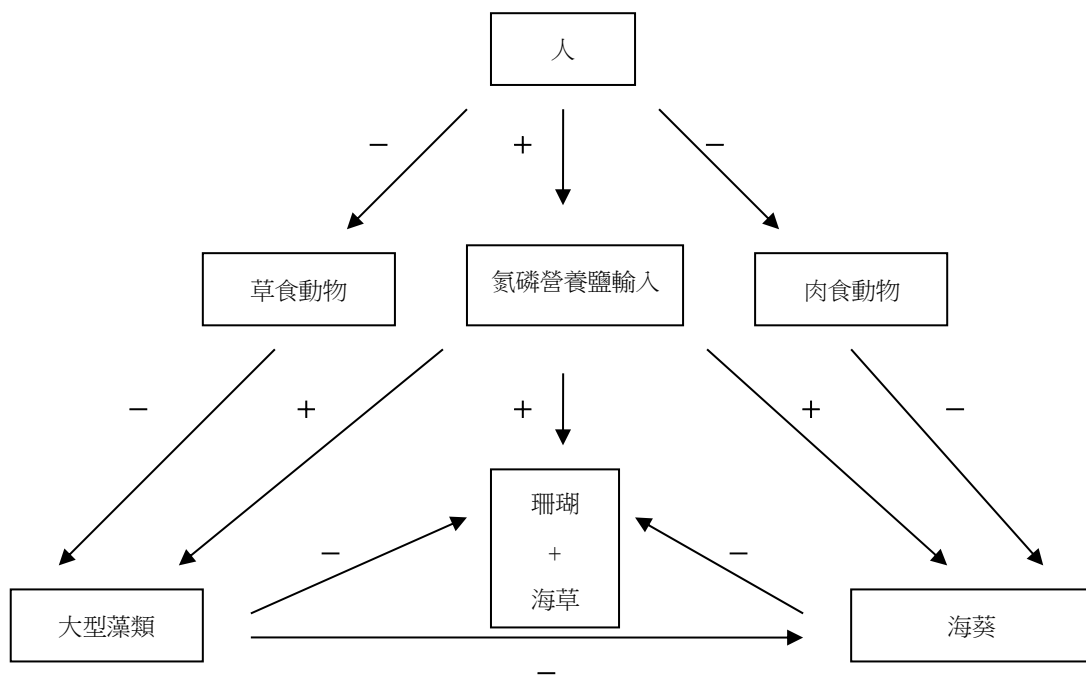


圖 13. 人為營養鹽輸入與過漁活動所引起之魚類與無脊椎動物豐度減少，導致珊瑚礁及海草床相變為藻類優勢或海葵優勢之交互作用示意圖。符號 (+/-) 表示正或負的衝擊

海草生長，大型藻類也會開始依賴 CO₂ 作為主要的碳元素來源，因此大型藻類會快速生長，但令人訝異的是海水酸化對於中觀生

態池內的細枝鹿角珊瑚 (*Pocillopora damicornis*)並沒有影響。可是當海水酸化後，無海草伴生之生態池內大型藻類大量繁生，

比有海草伴生之生態池長得更多，導致無海草之生態池之淨生態系統生產量 (net ecosystem production, NEP) 隨之上升，生態系統不穩定度加大。

有趣的是處於海水酸化時，無海草伴生之珊瑚鈣化速率卻顯著低於有海草伴生之珊瑚。推測原因是海草會吸收海水中碳酸氫根離子，提高鹼度，且會與大型藻類競爭營養鹽而抑制大型藻類之過度生長，間接減少了大型藻類與珊瑚的競爭，因此得以維持珊瑚之鈣化速率。海草也具有減少珊瑚礁病原體的潛能以維持珊瑚健康。

海水酸化後並升溫至 31°C 後，對珊瑚礁生態系的影響最為明顯。此時珊瑚的光合作用最大光效能 (Fv/Fm) 與鈣化速率以及大型藻類的生長速率都顯著下降。但是海草植株密度、Fv/Fm 和葉片生長速率卻是顯著上升，也導致無海草伴生和有海草伴生的 NEP 皆急劇下降，但是無海草伴生下降的幅度大於有海草伴生生態池。有海草生態池之各項生態系統代謝參數在海水酸化和暖化的情境下(表 1)，皆較無海草伴生之生態池穩定，因此未來面臨氣候變遷海洋酸化和暖化時，海草床具有維持珊瑚鈣化作用、減少大型藻類增生並穩定珊瑚礁生態系之潛能，進而維持海洋沿岸生物多樣性。

九、經營管理之建議與結論

從「墾丁珊瑚礁長期生態研究」、「人為活動對海域生態所造成之衝擊研究」等整合計畫，以及「墾丁海草床長期生態研究」計畫的研究結果，可以知道人為過多營養鹽的輸入所導致的沿岸優養化，以及大雨過後之陸源沉積物，對珊瑚礁與海草床是一項重大威脅，因此墾丁海洋生態系保育的首要任務應是防止沿岸人為營養物質及沉積物的過量輸入海域。而魚類與無脊椎動物會持續抑制大型藻類與海葵的數量，防止過多的大型藻類與海葵競爭過珊瑚與海草，因此可以視為抵抗珊瑚礁及海草床生態系遭受優養化干

擾的助力，甚至可以提昇其生態系的恢復能力，因此保育珊瑚礁另一方面需要積極的擴大海洋保護區中完全禁漁區 (exclusively no-take zone) 的面積和比例，落實管理和取締，有效復育魚類與無脊椎動物(圖 13)。同時更需致力於海草床保育，以減緩氣候變遷產生對於珊瑚礁生態系的衝擊。本研究結果顯示保育墾丁海洋生態之道，甚至整個臺灣海洋生態也一體適用，就是(1)應該加強保護區的經營管理及取締；(2)遏止過漁及棲地破壞；(3)設置有效污水處理系統；(4)避免沿岸人為營養物質及沉積物過量輸入到海洋等。這些均是可以立即執行的氣候變遷調適措施，藉此提高面對未來氣候變遷，極端氣候或聖嬰-南方震盪之強度或頻度持續增強時，臺灣海洋生態系統的生態韌性，臺灣海洋生態環境才得以永續。

誌謝

感謝墾丁國家公園管理處及科技部(計畫編號 90-2621-B-005-008, 94-2621-B-005-006, 95-2621-B-005-010, 96-2621-B-005-002, 97-2621-B-005-001, 98-2621-B-005-002, 105-2621-B-259-001)提供部分經費。

引用文獻

- 林幸助。2019。108 年海草床生態系調查計畫。海洋委員會海洋保育署委託研究計畫。177 頁。
- Bruno JF and A Valdivia. 2016. Coral reef degradation is not correlated with local human population density. *Scientific Reports* 6:29778.
- Chiu MC, CW Pan and HJ Lin. 2017. A framework for assessing risk to coastal ecosystems in Taiwan due to climate change. *Terrestrial, Atmospheric and Oceanic Sciences* 28(1):57-66. DOI: 10.3319/TAO.2016.06.30.01(CCA)
- Chiu SH, YH Huang and HJ Lin. 2013. Carbon budget of leaves of the tropical intertidal seagrass *Thalassia hemprichii*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 125:27-35.

- Costanza R, R de Groot, P Sutton, S Van der Ploeg, SJ Anderson, I Kubiszewski, S Farber, RK Turner. 2014. Changes in the global value of ecosystem services. *Global Environmental Change* 26:152-158.
- Huang YH, SC Hsiao, CL Lee, CY Chung and HJ Lin. 2015. Carbon budgets of multispecies seagrass beds at Dongsha Island in the South China Sea. *Marine Environmental Research* 106:92-102.
- Keshavmurthy S, CY Kuo, YY Huang, R Carballo-Bolaños, PJ Meng, JT Wang, CA Chen. 2019. Coral Reef Resilience in Taiwan: Lessons from Long-Term Ecological Research on the Coral Reefs of Kenting National Park (Taiwan). *Journal of Marine Science and Engineering* 7:388.
- Lan CY, WY Kao, HJ Lin and KT Shao. 2005. Measurement of chlorophyll fluorescence reveals mechanisms for habitat niche separation of the intertidal seagrasses *Thalassia hemprichii* and *Halodule uninervis*. *Marine Biology* 148:25-34.
- Lee CL, YH Huang, CY Chung and HJ Lin. 2014. Tidal variation in fish assemblage and trophic structure in a tropical Indo-Pacific seagrass bed. *Zoological Studies* 53:56. DOI: 10.1186/s40555-014-0056-9
- Lee CL, YH Huang, CY Chung, SC Hsiao and HJ Lin. 2015. Herbivory in multi-species, tropical seagrass beds. *Marine Ecology Progress Series* 525:65-80.
- Lee CL and HJ Lin. 2015. Ontogenetic habitat utilization patterns of juvenile reef fish in low predation habitats. *Marine Biology* 162:1799-1811.
- Li SB, PH Chen, JS Huang, ML Hsueh, LY Hsieh, CL Lee and HJ Lin. 2018 Factors regulating carbon sinks in mangrove ecosystems. *Global Change Biology* 24:4195-4210. DOI:10.1111/gcb.14322.
- Lin HJ, CL Lee, SE Peng, MC Hung, PJ Liu and AB Mayfield. 2018. The effects of El Niño-Southern Oscillation events on intertidal seagrass beds over a long-term timescale. *Global Change Biology* 24:4566-4580. DOI:10.1111/gcb.14404.
- Lin HJ, CY Wu, SJ Kao, WY Kao and PJ 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.
- Lin HJ, SW Nixon, DI Taylor, SL Granger and BA Buckley. 1996. Responses of epiphytes on eelgrass, *Zostera marina* L., to separate and combined nitrogen and phosphorus enrichment. *Aquatic Botany* 52:243-258.
- Lin HJ and KT Shao. 1998. Temporal changes in the abundance and growth of intertidal *Thalassia hemprichii* seagrass beds in southern Taiwan. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 39:191-198.
- Lin WJ, J Wu and HJ Lin. 2020. Contribution of unvegetated tidal flats to coastal carbon flux. *Global Change Biology*. <https://doi.org/10.1111/gcb.15107>.
- Liu PJ, SJ Ang, AB Mayfield and HJ Lin. 2020. Influence of the seagrass *Thalassia hemprichii* on coral reef mesocosms exposed to ocean acidification and experimentally elevated temperatures. *Science of the Total Environment* 700:134464. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134464>
- Liu PJ, MC Hsin, YH Huang, TY Fan, PJ Meng, CC Lu and HJ Lin. 2015. Nutrient enrichment coupled with sedimentation favors sea anemones over corals. *PLoS ONE* 10(4):e0125175.
- Liu PJ, KT Shao, RQ Jan, TY Fan, SL Wong, JS Hwang, JP Chen, CC Chen and HJ Lin. 2009a. A trophic model of fringing coral reefs in Nanwan Bay, southern Taiwan suggests overfishing. *Marine Environmental Research* 68:106-117.
- Liu PJ, SM Lin, TY Fan, PJ Meng, KT Shao and HJ Lin. 2009b. 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.
- Ripple WJ, C Wolf, TM Newsome, P Barnard, R William and WR Moomaw. 2020. World Scientists' Warning of a Climate Emergency. *BioScience* 70:8-12. <https://doi.org/10.1093/biosci/biz088>
- Taylor, DI, SW Nixon, SL Granger, BA Buckley, JP McMahon and HJ Lin. 1995. Responses of coastal lagoon plant communities to different forms of nutrient enrichment — a mesocosm experiment. *Aquatic Botany* 52:19-34.
- Wu N, C Wang, AG Ausseil, Y Alhafedh, L Broadhurst, HJ Lin, J Axmacher, S Okubo, C Turney, A Onuma, RK Chaturvedi, P Kohli, S Kumarapuram Apadodharan, PC Abhilash, J Settele, J Claudet, T Yumoto, Y Zhang. 2018. Chapter 4: Direct and indirect drivers of change in biodiversity and nature's contributions to people. pp. 337-469. In Karki M, S Senaratna Sellamuttu, S Okayasu, W Suzuki (eds.), *The IPBES regional assessment report on biodiversity and ecosystem services for Asia and the Pacific*, Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem services, Bonn, Germany.