海洋生物及生态系统对海洋酸化的响应

张锦峰[1,2]， 高学鲁[1]， 周凤霞[1]， 李培苗[1]， 庄 文[1]

(1. 中国科学院烟台海岸带研究所 山东 烟台 264003; 2. 鲁东大学 化学与材料科学学院 山东 烟台 264025)

摘 要: 在过去 10 a 中，海洋酸化已经成为全球海洋的一个新挑战。海洋酸化不仅会影响海洋中的碳化学、营养盐、微量元素等的地球化学特性，而且能影响海洋中微生物、浮游动植物、各种大型动物乃至整个海洋生态系统; 不同区域的生物体系对酸化产生不同的响应，同一生物不同生命阶段的酸化响应可能截然不同; 酸化给海洋带来的影响是及其复杂多变的，而且这些影响之间还存在复杂的相互作用; 生态系统对海洋酸化的自然响应是很多生物和非生物因素独立和共同作用的结果; 对很多单一物种或单一因素酸化响应的简单概括或总结，远不能描述海洋酸化对整个生态系统的影响规律。本文综述了海洋中微生物、浮游动植物、各种大型动物等海洋生物对酸化响应的研究进展，指出了目前海洋酸化研究中存在的一些不足，并提出了一些新的思路和方法。

关键词: 海洋酸化; 碳化学; 微生物; 浮游动植物; 生态系统

中图分类号: X171.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1007-6336(2015)04-0630-11

DOI:10.13634/j.cnki.mes.2015.04.028

Responses of marine organisms and ecosystems to ocean acidification

ZHANG Jin-feng[1,2], GAO Xue-lu[1], ZHOU Feng-xia[1], LI Pei-miao[1], ZHUANG Wen[1]

(1. Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai 264003, China; 2. School of Chemistry and Materials Science, Ludong University, Yantai 264025, China)

Abstract: In the past decade, ocean acidification has become a new challenge for the world's oceans. Ocean acidification will not only affect ocean carbon chemistry, nutrients, trace elements and other geochemical characteristics, but also affect ocean microbes, plankton, a variety of large animals and the whole marine ecosystem; biological and geochemical systems in different regions presented different responses to acidification; the same creature may present very different responses to acidification at different stages of life; the impacts that acidification bring to the ocean were extremely complex and changeable, and there were very complicated interactions between these impacts; the natural response of marine ecosystems to acidification was the result of many biotic and abiotic factors responses independently and synergistically; the simple summary of many responses of single species or single factors cannot fully describe the influences that acidification bring to the entire ecosystem. This paper reviewed the research progress of the response of marine organisms to ocean acidification, including marine microbes, plankton, a variety of large animals; and the author pointed out some current insufficient in ocean acidification research, and put forward some new ideas and methods.

Key words: ocean acidification; carbon chemistry; microbiology; phytoplankton; ecosystems

收稿日期: 2014-06-13，**修订日期:** 2014-08-19

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项子课题(XDA11020102)

作者简介: 张锦峰(1979-)，男，山西吕梁人，博士，从事海洋生物地球化学研究。E-mail: zhjf_2005@163.com

通讯作者: 高学鲁(1976-)，男，山东烟台人，研究员，博士生导师，主要研究海洋地球化学循环，E-mail: xlgao@yic.ac.cn

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

由于化石燃料的燃烧和深林退化,全球大气中 CO_2 体积分数从工业革命前的大约 280×10^{-6} 增加到目前的接近 395×10^{-6},增加了将近 40%[1]。如此快的增速超过了过去上亿年的平均增速[2],而且目前地球大气中的 CO_2 含量至少高于过去 8×10^5 a 间的平均含量[3]。人类活动产生的 CO_2 有将近三分之一被海洋吸收,这在一定程度上缓冲了地球大气中 CO_2 含量的增速[4-5]。但是海洋吸收 CO_2 不可避免地会给海洋自身带来变化,比如海水 pH 降低、海洋中的基本化学平衡被打破等,这种由于 CO_2 含量增加引起海洋性质的变化被称为海洋酸化[6-7]。在过去 10 a 中,酸化已经成为全球海洋的一个新挑战。虽然人们很早就认识到 CO_2 的溶入会导致水溶液酸化,但直到 2004 年主题为"高浓度二氧化碳环境下的海洋"国际研讨会的举行和 2005 年英国皇家协会发表了一篇相关报道[8],海洋酸化才成为全球海洋研究的热点课题。从那时起,人们开始认识到,这种 CO_2 排放带来的海洋酸化问题[7,9],是过去两个世纪以来人类使用化石燃料产生过多 CO_2 的直接后果[5,10-11]。

人们关注海水 pH 降低是因为这种降低可能对海洋中的生物和地球化学系统具有潜在的深远影响[12-13]。海洋酸化可能以不同的方式影响海洋中的生物体系,这种影响可能是直接的也可能是间接的。直接影响比如通过干扰生物钙化来影响很多需要通过钙化形成躯体硬质部分的生物,这些生物在海洋中分布极为广泛,例如浮游生物、软体动物、棘皮动物和珊瑚都属于这类生物; 还比如对生物不同生命阶段的生理过程的影响,对生物健康的影响,对免疫系统的影响,对生物行为方式及生存竞争力等的影响都属于直接影响; 间接影响比如由于某种形态碳酸盐的减少或由于生物嗅觉、听觉、呼吸作用和新陈代谢以及生殖功能受到酸化干扰[14-15],进而给整个食物链带来影响。而另一方面,有些物种在高浓度 CO_2 环境下可能更易生长,比如海草[16],也有些物种表现出对海洋酸化具有适应能力[17]。对生物钙化过程的干扰是人们熟知的海洋酸化生物响应过程之一,但这种响应过程也是很复杂的,不能仅仅通过 pH 值变化就能解释清楚。$CaCO_3$ 的沉积或解离受 CO_3^{2-} 和 Ca^{2+} 溶度积($[CO_3^{2-}] \times [Ca^{2+}]$) 的控制,虽然海水中 $[CO_3^{2-}]$ 与 pH 值直接相关,但海水中 $[Ca^{2+}]$ 还可能受到诸如河水稀释、沉积物溶出等过程的影响。海洋酸化还可能对很多元素的生物地球化学循环产生直接或间接的影响,比如对海洋碳化学和全球碳循环的影响,对营养盐形态和循环的影响,对微量元素形态和归趋的影响等等。

总之,酸化给海洋带来的影响是及其复杂多变的,而且这些影响之间还存在复杂的相互作用,因此,海洋酸化研究应该充分考虑各种因素的交互作用,并从整个生态系统的角度研究海洋酸化带来的影响。本文旨在通过对海洋中微生物、浮游动植物、各种大型动物等海洋生物对酸化响应研究进展的分析,揭示目前海洋酸化生物响应研究中存在的不足,总结一些新的研究思路和方法,以期为人们全面认识海洋酸化问题提供必要信息,并为广大海洋环境研究人员提供研究思路。

1　碳化学系统对海洋酸化的响应

早在 19 世纪初,人们已经开始研究海水中的 $CaCO_3$,但直到 20 世纪中后期才得到重视[18-19]。当时已有研究者认识到海洋表层的 $CaCO_3$ 与其上空大气中 CO_2 存在某种平衡,但大都忽视了 $CaCO_3$ 变化对海洋生态系统的影响。海洋酸化的直接后果是引起海洋碳酸化学系统的变化[20]。海水中的碳化学平衡包括如下一系列的过程:

$$CO_2(\text{大气}) \leftrightarrow CO_2(\text{海水}) + H_2O \leftrightarrow H_2CO_3 \leftrightarrow H^+ + HCO_3^- \leftrightarrow 2H^+ + CO_3^{2-} \quad (1)$$

海洋表层水中的 CO_2 通过一定时段的海 - 气界面交换与大气中的 CO_2 达到动态平衡,溶解到海水中的 CO_2,会与 H_2O 反应生成 H_2CO_3,而 H_2CO_3 在海水中可以离解出 H^+、HCO_3^- 和 CO_3^{2-} 离子。在海水中上述过程是可逆的并接近平衡[21]。在具有高浓度 CO_3^{2-},或其他能参与酸碱反应的酸根离子,如 BO_3^{3-}、PO_4^{3-}、SiO_3^{2-} 等的海水中,上述简单的平衡过程(1) 可以引发复杂的酸碱缓冲关系。在现代海洋中,这种平衡的最终结果是: 绝大部分的碳酸盐以碳酸氢盐(HCO_3^-) 形式存在; 海水的平均 pH 保持在 8 左右。由于表层海水的 pH 保持在 8.1 左右,所以在海洋表层大约 90% 的无机碳以 HCO_3^- 存在,9% 为 CO_3^{2-},只有 1% 是溶解态的 CO_2。大气 CO_2 含量的增加

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

使得海水中溶解态 CO_2、HCO_3^- 以及 H^+ 浓度增加;进而使海水 pH 值降低;然而 H^+ 浓度的增加,又会引起海水中 CO_3^{2-} 浓度降低。在21世纪的海洋环境中,海水 pH 值每降低 0.3~0.4 个 pH 单位,大约相当于 H^+ 浓度增加 150% 和 CO_3^{2-} 浓度降低 50%[12]。当表层海水的 $CaCO_3$ 饱和状态低于海洋生物所对应的矿物比例时,酸化开始直接影响生物生长。海洋酸化对碳化学系统最主要的影响之一就是增加了海水中 $CaCO_3$ 矿物的溶解性,即海水中溶解性 CO_2 的增加导致更多的 $CaCO_3$ 矿物溶解。

$$CaCO_3 \leftrightarrow CO_3^{2-} + Ca^{2+} \quad (2)$$

$CaCO_3$ 的形成和溶解速率受饱和状态(Ω,碳酸钙抵制自身溶解的能力)控制,用下式表示:

$$\Omega = [Ca^{2+}][CO_3^{2-}] / K'_{sp} \quad (3)$$

其中:K'_{sp} 表示饱和溶度积(亦称沉淀平衡常数),由盐度、温度、压力等因素决定:

$$K'_{sp} = [Ca^{2+}]_{sat}[CO_3^{2-}]_{sat} \quad (4)$$

特定矿物的饱和状态通常用下标注明,如 Ω_{Ar} 表示方解石的饱和状态,Ω_{Ca} 表示文石的饱和状态。一般来说,$\Omega > 1$,表示矿物在溶液中是稳定的,如果 $\Omega < 1$,表示矿物易溶解。每一种特定的矿物都有不同的溶解度,比如海水中生物 $CaCO_3$ 矿物的两种主要形态方解石和文石,其中方解石的溶解度高于文石[22]。这意味着方解石矿物比文石矿物更易溶解,即使在 pH 值相对高的水溶液里,方解石矿物也会很不稳定[23]。然而,有些文石矿物的 Ca^{2+} 离子被 Mg^{2+} 离子取代,形成所谓的镁文石矿物,这种矿物比方解石更易溶解。

2 海洋生物对海洋酸化的响应

生活在近岸浅水区域的生物可能在 1 d 的时间跨度内就经历环境 pH 从 7.4 到 9.2 的巨大变化[24];深海生物在一昼夜的时间跨度内经历的环境 pH 变化不是很大,但季节性的变化也是相当剧烈的,可以从 7.5 变到 9.7[25];而近岸富营养水域的生物可能会经历更大的 pH 波动(7.1 ~ 9.7)[25]。在跨越赤道到南极的海洋 pH 连续监测中,发现表层 15 m 以上水体 pH 波动幅度可以达到 1.43 个 pH 单位[25];其中南极地区的波动幅度较小,变化幅度小于 0.1 个 pH 单位;pH 波动幅度最大的海区出现在意大利一个具有海底火山喷口的海岛附近。然而,值得注意的是在 4 个周的时间跨度内河口或上升流等特定海区的 pH 波动幅度保持在 0.4 ~ 0.6 个 pH 单位[25],潮池中的 pH 日变化也保持在这一水平[26]。在多数情况下,很多海区的 pH 观测值低于甚至远低于人们对世纪末海洋表层平均 pH 的预测值[11]。这表明很多海洋生物已经经历了 pH 降低的过程,但人们对海洋 pH 波动响应的研究才刚刚开始。随着海洋酸化的持续进行,海洋酸度和海洋碳化学系统的变化将在时间和空间尺度上进一步扩展,这意味着海洋酸化可能对不同区域的生物和地球化学系统产生不同的影响,而且随着时间的推移这些影响会持续增强。因此,对海洋酸化生态系统响应的研究不仅要考虑 pH 的日间、季节以及年际波动等细节问题,还要把特定区域环境的影响和 pH 对生物群落结构的影响也考虑在内[27]。

2.1 海洋酸化的一般生物响应

很多海洋生物需要从海水中获得 $CaCO_3$ 作为原材料来构筑它们的坚硬外壳或骨骼[28],由于能影响(至少在某种程度上)这些生物的机体构筑过程,海水碳化学是这些生物生长的重要环境参数,对于那些壳外没有有机保护层的生物,碳化学还能影响其壳的溶解速率[29]。对大型异养多细胞海洋生物来说,只有保证细胞外液(包括血液、血淋巴或体腔液)与海水保持一定的 CO_2 浓度梯度,才能保证有效的呼吸作用;这些生物体液中的 pCO_2 大约为 101 ~405 Pa,高于海水的平均 pCO_2。为了保持稳定的 CO_2 交换,海水 pCO_2 的增加必将导致这些生物体液中 pCO_2 的等量增长[30]。这种不可避免的体液 pCO_2 增加,主要通过以下两种机制影响生理活动:(1)在体液中聚集大量的 HCO_3^- 以保持较高的 pH 值(如硬骨鱼、头足类动物和许多甲壳类动物);(2)不聚集 HCO_3^- 使体液 pH 值大幅下降[31]。在短期和中长期实验中发现这两种机制都能引发疾病[30]。所以 pH 降低和 pCO_2 增加能对大型异养多细胞生物产生实质影响。但这方面的研究也显得十分不足。

海洋酸化还能对海洋生物产生很多其他的直接影响,比如对新陈代谢和能量交换、对生长速率和条件,对生殖成功率和行为方式等的影响[32];当然也可能通过食物链产生间接影响[33]。而且

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

酸化对同一生物不同生命阶段的影响可能截然不同,这让相关研究变得更复杂。虽然开展特定生物不同生命阶段对酸化的响应研究很必要,但目前这样的研究还很少。

2.1.1　生物钙化

大气 CO_2浓度增加导致海水 pH 值降低,将在未来的几个世纪里引发大量海洋生物钙化速率的降低。近年来,已有不少综述很好地总结了海洋酸化对生物钙化的影响[9,32,34-36]。赖斯等[37]研究了 18 种底栖生物对不同 CO_2 体积分数(400×10^{-6}、600×10^{-6}、900×10^{-6}、2850×10^{-6})环境的响应,发现六种不同的响应机制,分别为: 线性负响应(如软蛤、牡蛎、扇贝、海螺和多毛虫);阈值负响应(如热带海胆、温带珊瑚、贝壳和文蛤);未响应(如贻贝);抛物线响应(如珊瑚红藻、石灰绿藻、温带海胆);阈值正响应(如龙虾)和线性正响应(如螃蟹和虾)。不同的响应机制,取决于不同生物对自身钙化部位 pH 的调节能力、有机膜对壳的保护程度、生物矿物的溶解性以及他们是否直接利用 CO_2进行光合作用等因素。针对生物钙化酸化响应的研究已经开展了大量实验[9,32,34-36],但针对酸化影响生物骨骼的研究还很少[38],这些影响可能包括对骨骼矿物形态、元素组成、超微结构和生物力学等性质的影响。

2.1.2　生境响应

酸化对浮游植物和初级生产力的影响是另一个研究热点。由于无机碳是光合作用的基础物质之一,所以海水 pCO_2的增长理论上会促进初级生产,这种现象一般在大型藻类中发现,但在浮游植物中情况大不一样。出现这种情况可能与很多浮游物种具有高效的捕碳机制有关,但是不同种群、不同物种、甚至同一物种的不同个体都可能表现出不同的海洋酸化响应,这同时也表明生物的光合作用、生长、固碳、营养盐利用以及钙化等过程是高度相互依赖的。浮游植物集中爆发的提早[39]和爆发优势种的变更都与海洋酸化有关[40]。目前还不知道这些变化会在多大程度上引发海洋食物链连锁反应,但实质性的变化不可避免。也有研究认为,在高浓度 CO_2条件下,有害硅藻能产生更多的毒素[41]。

2.2　部分重要海洋生物的响应

2.2.1　珊瑚

珊瑚是地球上最重要的钙化生物,他们的文石骨架和其形成的珊瑚礁为大量的各种各样的其他海洋生物提供避难所和栖息地,珊瑚礁生态系统被认为是海洋中的热带雨林。珊瑚的钙化速率与环境海水的文石饱和状态线性相关[42]。因此,CO_2浓度升高引发的文石饱和状态降低必将对珊瑚和珊瑚礁产生强烈的负面影响[35]。珊瑚的钙化发生在体内,而且体内钙化单元一天的 pH 变化量可以高达 1.8 个 pH 单位[43],尽管如此,只要酸化引发的 pH 变化略高于钙化单元的 pH 日变化的最小值,就能使珊瑚的钙化速率和生长速率减少 50%[25,44]。关于珊瑚早期生命阶段对酸化响应的研究还很少,但已有数据表明酸化对珊瑚的受精过程、幼虫行为方式和生长都有负面影响[45]。但这些一般意义上的负面响应,并不是普适真理,也有一些研究表明成年珊瑚虫可以在文石饱和状态非常低的环境中钙化[46],这可能与环境的高营养水平有关。

2.2.2　软体动物

软体动物具有高度的种群多样性,海洋中大约有 20000 多种不同类型的软体动物[47]。作为海洋碳酸钙矿物的生产者,软体动物具有极高的生态和经济价值,是海洋酸化生物响应研究的关键种群之一。人们已经对三种类型的软体动物进行了酸化响应研究,分别是: 双壳类(尤其是牡蛎和贻贝),腹足类(特别是翼足类)和头足类。由于软体动物具有高度多样化的身体结构、生理特性、钙化机制和生态特征,海洋酸化对其的影响机制也各不相同,比如酸化能明显促进少数种类的生长[48],而对大部分种类无影响(所研究种类的大约 50%)或有负面影响(所研究种类的大约 50%)。海洋酸化可能影响软体动物的存活和生长[49]、钙化[37]、生理特点[50]、免疫能力[51]、蛋白质组学结构[52]、进化过程[53]以及环境适应能力[54]等一系列生态过程。作为海洋生态系统的重要食物来源,而且其钙化对海洋酸化及其敏感,双壳类软体动物的酸化响应研究得到了广泛重视[29,55]。在短期实验中发现,海洋酸化使成年双壳类动物的钙化速率明显减小[56],而在长期实验中发现,如果食物充足,成年双壳类动物可以在文石饱和状态小于 1 的环境中钙化[50,57-58]。虽然软体动物在早期生命阶段似乎更容易受到酸化的负面影响[49,59],但也有研究发现某些贻贝和其他无脊椎动物可以在 pCO_2为 71 ~ 101 Pa 范围内成

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

功存活并成为优势种[58]，这表明不论是对环境的适应还是充足的能量供给都有可能让软体动物在生命早期阶段忍受海洋酸化的负面影响[60]。

2.2.3 棘皮动物

大多数棘皮动物在成年和幼虫阶段进行钙化，所以棘皮动物也是海洋酸化响应研究的主要目标物种之一。已有的研究表明棘皮动物的海洋酸化响应机制根据物种不同高度细化，可能是种群灭绝(占所研究种群数的9%)[61]，也可能是直接间接的负面影响(占所研究种群数的52%)，还可能会促进生长(占所研究种群数的6%)[62]。但需要指出的是大多数发表的研究都是短期的研究(有60%研究的实验周期小于2周)且只关注某一个生命阶段。

2.2.4 甲克类动物

甲克类动物也是非常多样化的物种，而且钙化率很高。其中对整个生态系统来说最重要的要数桡足类，但关于酸化对桡足类影响的研究还较少。所进行的研究工作大多没有针对钙化，也很少有证据表明酸化会对桡足类动物产生影响。即使在很高的 pCO_2 条件下($pH = 7.4$)，所考察的四种桡足类动物也仅有一种存活率减小，所考察三种动物的孵化成功率只有一种有微小降低(大约20%)，但对所考察四种动物的产卵率无明显影响[63-64]。所有研究都表明，浮游桡足类在本世纪内好像不会受到海洋酸化的影响。已经有不少研究考察了酸化对十足桡足类动物的影响，结果表明，一旦酸化程度达到所预测的2100年的水平，十足桡足类动物将受到海洋酸化的严重影响[65]。

2.2.5 鱼类

对于人们预测的本世纪海洋酸化所能达到的程度，仔鱼和成鱼体内的酸碱调节系统有足够的能力和适应性来应付[31,66]。但对于鱼卵和稚鱼来说，由于具有很高的比表面积，且体内的酸碱调节系统发育不完全，可能很容易受到海洋酸化的影响[67]。近来的一些实验研究表明海洋酸化会对某些鱼类的稚鱼生长和存活类产生直接的负面影响[68-69]，但对某些鱼类不会产生影响[70]。除了能影响稚仔鱼生长和存活率外，实验室研究也表明海洋酸化还能影响鱼类的其他生理过程[71-72]。人们对长期暴露在高浓度 CO_2 环境是否会对鱼类的繁殖产生影响也知之甚少，已进行的少数研究指出酸化对鱼类繁殖影响很小。有研究发现当 CO_2 浓度升高时，某些河口鱼种的稚鱼死亡率升高[68]；高 pCO_2 环境(182和426 Pa)能影响大西洋鳕鱼的组织发展[69]。这些研究都表明某些海洋鱼类在稚仔鱼阶段更易受到海洋酸化的影响。米勒等[73]的研究表明酸化能降低某些鱼类在仔鱼阶段的生长和存活，但如果它们的父母在仔鱼阶段经历过相同的酸化环境，情况则刚好相反。这表明在进行更全面的研究(包括对上一代甚至相继多代的研究)之前，要断定海洋酸化会对某种海洋鱼类的生长、发展或存活产生负面影响还为时过早。所报道的能导致成年鱼类死亡的 pCO_2 (>1013 Pa)要比人们预测的本世纪末大气 CO_2 浓度(大约~101 Pa，保持当前排放强度情况下)高的多[74]。因此，海洋酸化直接导致成年鱼类死亡率上升几乎是不可能的。已经有证据表明非常高的 pCO_2 (>1013 Pa)能影响鱼类的呼吸、循环和新陈代谢等过程[75]，但人们对浅水区鱼类的海洋酸化响应知之甚少。海洋酸化一个潜在的严重后果是可能影响某些海洋鱼类的感知系统和行为方式[76-77]。暴露在高浓度 CO_2 环境中的某些鱼类幼虫可能失去对某些重要生物化学信号的鉴别能力，比如不同生境类型的气味、亲属和非亲属的气味、掠食者的气味等[76]；最近的研究表明鱼类听觉系统也能受到酸化的影响[77]；酸化导致某些鱼类一系列的行为问题也被监测到，比如失去方向感[77]。鱼类感知能力以及行为方式的改变是否会影响食物链乃至整个生态系统，目前还不得而知，但这种潜在风险是显而易见的。不同种类的鱼表现出对海洋酸化不同的响应方式，如果这种不同是基因层面的，那么能适应酸化环境的新物种可能很快就会成为优势种[78]。因此，要预测海洋酸化如何影响不同栖息地及整个生态系统中的鱼类，不仅要考察各单一物种对酸化的响应，还要了解不同物种酸化响应的差异性以及它们之间的相互作用。

2.2.6 浮游植物

海洋中不同种类的浮游植物表现出对海洋酸化不同的响应[79]。比如，有研究表明海洋酸化能促进硅藻[80]、甲藻[81]、一些球石藻[82-83]以及某些蓝藻[84]中细胞的分裂；而对另外一些球石藻的细胞分裂起到负面影响[85-86]或是没有影响[87]；在某

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

些蓝藻中也发现有负面影响[88]。浮游植物的光合作用和固碳速率也同样表现出海洋酸化响应的多样性[80]。一些近期的报道指出有一定数量的浮游植物能够承受海洋酸化引起的 pH 降低和碳化学改变[80,89-90]。因此，这些类型的浮游植物与那些受海洋酸化负面影响的种类相比在海洋酸化条件下更具竞争优势。

2.2.7　有孔虫

浮游有孔虫在碳酸盐泵中起着重要作用，海洋沉积物中 50% 的碳酸盐与其有关[91]。像大多数积极钙化类群一样，有孔虫通过生物钙化形成其内部结构[92]。海水 pCO_2 增加导致钙化类群结构中沉积的碳酸盐矿物减少[93-94]。微小的酸度变化（< 0.2 pH 单位）不会对海底 CO_2 喷口附近有孔虫的生存构成影响，但急剧的 pH 降低（2.0 pH 单位）能导致钙化生物彻底消失[94]。

2.2.8　大型藻类

海洋酸化对非钙化巨藻的生长和光合作用具有促进作用[16,95]，而对钙化巨藻的新陈代谢和生长表现出明显的制约[16,96-97]，有些类群表现出钙化转化率降低[37,98-99]，还有些表现出非线性响应[16,100]。同时，钙化生物的光合作用速率也随着 pCO_2 增加而增长[16,100]。随着 pCO_2 增加，珊瑚红藻分泌的高镁方解石（high-Mg calcite）中 Mg 含量降低[101]，而这些高镁矿物在酸性环境中更易溶解。现有数据表明钙化巨藻的生长在未来酸化海洋中将受到制约，而大多数非钙化巨藻可能直接或间接受益。

2.2.9　海洋菌群

有研究认为，海洋酸化通过直接影响浮游植物的丰度、生产力和钙化等对海洋中的细菌群落产生间接影响[102]。因此，海洋酸化引发的浮游植物中溶解性有机物（DOM）的增加，可能进一步导致某些细菌种群的生物地球化学活性升高。

虽然海水中的细菌群落表观上不会受 pCO_2 变化的强烈影响，但一般情况下 pCO_2 的增加会促进细菌群落的初级生产[103-104]，而菌群丰度不会随 pCO_2 改变[104-115]。有报道指出海洋酸化会对细菌的胞外酶活性[103,105-107]和多样性[102]产生各种各样的影响。海洋酸化还可能影响某些微生食物链的特殊功能，进而影响海洋的生物地球化学特性。同时，微生食物链的变化也能通过光合固碳（提高 pH）、微生物降解（有机物降解为 CO_2，降低 pH）以及钙化（降低碱度）等过程反作用于海水的 pH 值。

在海洋酸化的微生物响应研究中，碳过量消耗（C-overconsumption）和钙化（calcification）两个过程受到特殊关注。高 pCO_2 改变了固碳的 'Redfield' 比值，每个单位的 N 消耗了更多的 CO_2；pH 降低，使海水对 $CaCO_3$ 具有腐蚀性，进而影响生物钙化。高 pCO_2 可能会激发固碳过程，进而提高 C、N 摩尔比（C∶N）[108]。在生物泵效率随 pCO_2 升高而提高的区域，即使很小的 C∶N 升高，也能给微生物带来显著的负面影响。能证明碳过量消耗的最确凿数据来自于设定 pH 接近中性的围隔实验，在挪威西部海域进行的一次围隔实验研究指出，当实验设定大气 CO_2 浓度从 350×10^{-6} 增加到 1050×10^{-6} 时，围隔系统的 C∶N 从 6 增加到 8[109]。而在斯匹次卑尔根岛（Spitsbergen）附近海域的围隔实验中，罗伊等[110]发现 pCO_2 升高对菌群结构影响很小甚至可以认为没有实质性影响。

2.2.10　海洋病毒

目前没有确凿证据表明海洋酸化会对海洋中的病毒产生直接影响，但由于病毒的生命循环和延续与其宿主密切相关，所以很多病毒演化过程如裂解可能会与海洋酸化间接相关。已经有研究考查了海洋酸化对病毒丰度的影响，有的认为无影响[111]，有的认为在某些情况下有积极影响而在某些情况下有负面影响[112]。虽然有几篇文献指出提高海水 pCO_2 会降低某些海洋无脊椎动物的免疫能力[113]，但人们关于海洋酸化影响海洋中病毒感染速率的相关知识同样相当缺乏。

3　生态系统对海洋酸化的响应

对很多单一物种或单一因素酸化响应的简单概括或总结，远远不能描述海洋酸化对整个生态系统的影响规律。可控围隔实验[33,114]是研究海洋酸化对生态系统影响的较可行的方法，这种方法考虑了除酸化之外的其他环境胁迫。酸化对某些生物的正面影响，可能因为对其捕食者的负面影响而抵消，甚至最终变为负面影响[115-116]。海洋酸化也能通过影响食物的质量来间接影响下一营养级[33]。生态系统对海洋酸化的自然响应是很多生物和非生物因素独立和共同作用的结果。在生物层面，这种响应主要取决于相互作用的不

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

同物种受酸化影响程度的相对大小[115,117]，但其他因素，比如酸化对营养级的影响[117]以及酸化影响生物生存竞争力的方式等，也会对生态系统的酸化响应产生影响。非生物胁迫比如温度、盐度以及污染物等不仅直接影响生物，还能对生物的海洋酸化响应产生调节作用。比如海洋酸化对某些生物产生的负面影响可能因为温度升高对其掠食者的负面影响而抵消[116]，尽管这些变量之间的相互作用是显而易见的，但到目前为止，还很少有综合考虑生物和非生物因素共同作用下的海洋酸化响应研究，这种研究是迫切需要的。

海洋酸化还可能引发很多不可预知的更微妙的生态效应[118]，但这些效应更难监测，比如，很多生物的钙化响应阈值并不与化学阈值 $CaCO_3$ 饱和状态 $\Omega = 1.0$ 相一致，而是可能高于或低于该值。生物钙化速率的减缓，又可能引发如下效应：(a) 削弱生物的竞争能力[119]；(b) 降低生物性成熟年龄[120]；(c) 改变海水对生物的浮力；(d) 改变生物在海水中的光化学行为[121-122]；甚至(e) 改变某些生物的基因表达[123]。假设很多浮游生物种群都对海洋酸化表现出种族突变响应[36,124]，那么就像温度升高对陆生生物种群带来的影响一样，这些突变也将以复杂的方式影响生物群落结构。种群响应的细微波动，可以在后代中被放大[125]，进而可能引发浮游和底栖生态系统的重大变革。

4 总 结

酸化已经成为全球海洋的一个新挑战，其给海洋带来的影响及其复杂多变，而且这些影响之间存在复杂的相互作用，因此，海洋酸化研究应该充分考虑各种因素的交互作用，从整个生物地球化学系统的角度研究海洋酸化带来的影响。

随着海洋酸化的持续进行，海洋酸度和海洋碳化学系统的变化将在时间和空间尺度上进一步扩展，这意味着不同区域的生物和地球化学系统可能经历不同程度的酸化影响，随着时间的推移这些影响可能持续增强。对海洋酸化生态系统响应的研究不仅要考虑 pH 的日间、季节以及年际波动等细节问题，还要把特定区域环境的影响和 pH 对生物群落结构的影响也考虑在内。海洋酸化对同一生物不同生命阶段的影响可能截然不同，开展特定生物不同生命阶段对酸化响应研究显得很必要。

对很多单一物种或单一因素酸化响应的概括或总结，不能全面描述整个生态系统对酸化的响应规律。生态系统对海洋酸化的自然响应是很多生物和非生物因素独立和共同作用的结果。尽管这些变量之间的相互作用是显而易见的，但到目前为止，还很少有综合考虑生物和非生物因素共同作用下的海洋酸化响应研究，这种研究是迫切需要的。

酸化响应实验大多是在实验室模拟条件下进行，难以反映实际环境中的真实状况，应该设计或采用更贴近实际环境的研究方法；可控围隔实验是海洋酸化研究较可行的方法；海洋酸化实验应该尽可能在原地进行，并设计更长的时间跨度；海洋酸化研究应针对每一个独特的栖息地、独特的生态系统或独特的生物群落，以确定未来海洋酸化对它们的潜在影响。

参考文献：

[1] TRENBERTH K E, JONES P D, AMBENIE P, et al. Observations: Surface and Atmospheric Climate Change [C]//SOLOMON S, QIN D, MANNING M, et al., eds. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Langdon: Cambridge University Press, 2007: 235-336.

[2] DONEY S C, MAHOWALD N, LIMA I, et al. Impact of anthropogenic atmospheric nitrogen and sulfur deposition on ocean acidification and the inorganic carbon system [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104(37): 14580-14585.

[3] LÜTHI D, LE FLOCH M, BEREITER B, et al. High-resolution carbon dioxide concentration record 650000-800000 years before present [J]. Nature, 2008, 453(7193): 379-382.

[4] SABINE C L, FEELY R A. The oceanic sink for carbon dioxide [J]. Greenhouse Gas Sinks, 2007, 1: 31-49.

[5] SABINE C L, FEELY R A, GRUBER N, et al. The oceanic sink for anthropogenic CO_2 [J]. Science, 2004, 305(5682): 367-371.

[6] HENDERSON C. Ocean acidification: the *other* CO_2 problem [EB/OL]. (2006-08-05) http://environment.newscientist.com/article/mg19125631.200, 2014-02-07.

[7] TURLEY C, BLACKFORD J, WIDDICOMBE S, et al. Reviewing the impact of increased atmospheric CO_2 on oceanic pH and the marine ecosystem [J]. Avoiding Dangerous Climate Change, 2006, 8: 65-70.

[8] RAVEN J, CALDEIRA K, ELDERFIELD H, et al. Ocean acidification due to increasing atmospheric carbon dioxide [M]. London: The Royal Society, 2005.

[9] DONEY S C, FABRY V J, FEELY R A, et al. Ocean acidification: The other CO_2 problem [J]. Annual Review of Marine Sci-

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

ence,2009,1: 169-192.

[10] FORSTER P,RAMASWAMY V,ARTAXO P,et al. Changes in atmospheric constituents and in radiative forcing [C] //SOLOMON S,QIN D,MANNING M,et al.,eds. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Langdon: Cambridge University Press,2007: 135 -141.

[11] SOLOMON S,QIN D,MANNING M,et al. Climate models and their evaluation [C] //SOLOMON S,QIN D,MANNING M,et al.,eds. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Langdon: Cambridge University Press,2007: 996 -998

[12] ORR J C,FABRY V J,AUMONT O,et al. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms [J]. Nature,2005,437(7059): 681-686.

[13] GUINOTTE J M,FABRY V J. Ocean acidification and its potential effects on marine ecosystems [J]. Annals of the New York Academy of Science,2008,1134: 320-342.

[14] GATTUSO J P,HANSSON L. European Project on Ocean Acidification (EPOCA): Objectives,products,and scientific highlights [J]. Oceanography,2009,22(4,Special Issue): 190-201.

[15] WILLIAMSON P,TURLEY C. Ocean acidification in a geoengineering context [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society A Mathematical Physical and Engineering Sciences,2012,370(1974): 4317-4342.

[16] HALL-SPENCER J M,RODOLFO-METALPA R,MARTIN S,et al. Volcanic carbon dioxide vents show ecosystem effects of ocean acidification [J]. Nature,2008,454(7200): 96-99.

[17] LANGER G,GEISEN M,BAUMANN K H,et al. Species-specific responses of calcifying algae to changing seawater carbonate chemistry [J]. Geochemistry Geophysics Geosystems,2006,7: 12-15.

[18] TAKAHASHI T. Carbon dioxide in the atmosphere and in Atlantic Ocean water [J]. Journal of Geophysical Research,1961,66(2): 477-494.

[19] CRAIG H,TUREKIAN K K. The GEOSECS program: 1976-1979 [J]. Earth and Planetary Science Letters,1980,49(2): 263-265.

[20] ZEEBE R E. History of seawater carbonate chemistry,atmospheric CO_2,and ocean acidification [J]. Annual Review of Earth and Planetary Sciences,2012,40: 141-165.

[21] MILLERO F J,PIERROT D,LEE K,et al. Dissociation constants for carbonic acid determined from field measurements [J]. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers,2002,49(10): 1705-1723.

[22] MUCCI A. The solubility of calcite and aragonite in seawater at various salinities,temperatures,and one atmosphere total pressure [J]. American Journal of Science,1983,283(7): 780-799.

[23] RIEBESELL U,FABRY V J,HANSSON L,et al. Guide to best practices for ocean acidification research and data reporting [R]. Luxembourg: Publications Office of the European Union,2010: 260-263.

[24] MIDDELBOE A L,HANSEN P J. Direct effects of pH and inorganic carbon on macroalgal photosynthesis and growth [J]. Marine Biology Research,2007,3(3): 134-144.

[25] HOFMANN G E,MITH J E,JOHNSON K S,et al. High-frequency dynamics of ocean pH: A multi-ecosystem comparison [J]. PLoS ONE,2011,6(12): e28983,doi: 10.1371/journal.pone.0028983.

[26] MOULIN L,CATARINO A I,CLAESSENS T,et al. Effects of seawater acidification on early development of the intertidal sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck 1816) [J]. Marine Pollution Bulletin,2011,62(1): 48-54.

[27] MCELHANY P,BUSCH S D. Appropriate pCO_2 treatments in ocean acidification experiments [J]. Marine Biology,2013,160(8): 1807-1812.

[28] ROLEDA M Y,BOYD P W,HURD C L. Before ocean acidification: calcifier chemistry lessons [J]. Journal of Phycology,2012,48(4): 840-843.

[29] LISCHKA S,BÜDENBENDER J,BOXHAMMER T,et al. Impact of ocean acidification and elevated temperatures on early juveniles of the polar shelled *pteropod Limacina helicina*: Mortality,shell degradation,and shell growth [J]. Biogeosciences,2011,8: 919-932.

[30] MELZNER F,THOMSEN J,KOEVE W,et al. Future ocean acidification will be amplified by hypoxia in coastal habitats [J]. Marine Biology,2013,160(8): 1875-1888.

[31] MELZNER F,GUTOWSKA M A,LANGENBUCH M,et al. Physiological basis for high CO_2 tolerance in marine ectothermic animals: Pre-adaptation through lifestyle and ontogeny? [J]. Biogeosciences,2009,6: 4693-4738.

[32] GATTUSO J P,HANSSON L. Ocean acidification [M]. Oxford: Oxford University Press,2011.

[33] ROSSOLL D,BERM ÚDEZ R,HAUSS H,et al. Ocean acidification-induced food quality deterioration constrains trophic transfer [J]. PLoS ONE,2012,7(4): e34737,doi: 10.1371/journal.pone.0034737.

[34] KLEYPAS J A,BUDDEMEIER R W,ARCHER D,et al. Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs [J]. Science,1999,284(5411): 118-120.

[35] HOEGH-GULDBERG O,MUMBY P J,HOOTEN A J,et al. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification [J]. Science,2007,318(5857): 1737-1742.

[36] WICKS L C,ROBERTS J M. Benthic invertebrates in a high CO_2 world [J]. Oceanography and Marine Biology: An Annual Review,2012,50: 127-188.

[37] RIES J B,COHEN A L,MCCORKLE D C. Marine calcifiers exhibit mixed responses to CO_2-induced ocean acidification [J]. Geology,2009,37(12): 1131-1134.

[38] COHEN A L,HOLCOMB M. Why corals care about ocean acidification: Uncovering the mechanism [J]. Oceanography,2009,22(4): 118-127.

[39] KAHRU M,BROTAS V,MANZANO-SARABIA M,et al. Are phytoplankton blooms occurring earlier in the Arctic? [J].

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

Global Change Biology,2011,17(4):1733-1739.

[40] NEWBOLD L K,OLIVER A E,BOOTH T,et al. The response of marine picoplankton to ocean acidification [J]. Environmental Microbiology,2012,14(9):2293-2307.

[41] SUN J,HUTCHINS D A,FENG Y Y,et al. Effects of changing pCO_2 and phosphate availability on domoic acid production and physiology of the marine harmful bloom diatom *Pseudo-nitzschia multiseries* [J]. Limnology and Oceanography,2011,56(3):829-840.

[42] LANGDON C,ATKINSON M J. Effect of elevated pCO_2 on photosynthesis and calcification of corals and interactions with seasonal change in temperature/irradiance and nutrient enrichment [J]. Journal of Geophysical Research: Oceans (1978-2012),2005,110(C9),doi:10.1029/2004JC002576.

[43] AL-HORANI F A,AL-MOGHRABI S M,DE BEER D. The mechanism of calcification and its relation to photosynthesis and respiration in the scleractinian coral *Galaxea fascicularis* [J]. Marine Biology,2003,142(3):419-426.

[44] KROEKER K J,KORDAS R L,CRIM R,et al. Impacts of ocean acidification on marine organisms: Quantifying sensitivities and interaction with warming [J]. Global Change Biology,2013,19(6):1884-1896.

[45] NAKAMURA M,OHKI S,SUZUKI A,et al. Coral larvae under ocean acidification: Survival, metabolism, and metamorphosis [J]. PLoS ONE,2011,6(1):e14521,doi:10.1371/journal.pone.0014521.

[46] FORM A U,RIEBESELL U. Acclimation to ocean acidification during long-term CO_2 exposure in the cold-water coral *Lophelia pertusa* [J]. Global Change Biology,2012,18(3):843-853.

[47] CHAPMAN A D. Numbers of living species in Australia and the world [R]. 2nd ed. Canberra,Toowoomba: Australian Biological Resources Study,2009.

[48] RANGE P,CHÍCHARO M A,BEN-HAMADOU R,et al. Calcification,growth and mortality of juvenile clams *Ruditapes decussatus* under increased pCO_2 and reduced pH: Variable responses to ocean acidification at local scales? [J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,2011,396(2):177-184.

[49] TALMAGE S C,GOBLER C J. Effects of past,present,and future ocean carbon dioxide concentrations on the growth and survival of larval shellfish [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,2010,107(40):17246-17251.

[50] MELZNER F,STANGE P,TRÜBENBACH K,et al. Food supply and seawater pCO_2 impact calcification and internal shell dissolution in the blue mussel *Mytilus edulis* [J]. PLoS ONE,2011,6(9):e24223,doi:10.1371/journal.pone.0024223.

[51] BIBBY R,WIDDICOMBE S,PARRY H,et al. Effects of ocean acidification on the immune response of the blue mussel *Mytilus edulis* [J]. Aquatic Biology,2008,2(1):67-74.

[52] TOMANEK L,ZUZOW M J,IVANINA A V,et al. Proteomic response to elevated pCO_2 level in eastern oysters,Crassostrea virginica: Evidence for oxidative stress [J]. The Journal of Experimental Biology,2011,214(11):1836-1844.

[53] SUNDAY J M,CRIM R N,HARLEY C D G,et al. Quantifying rates of evolutionary adaptation in response to ocean acidification [J]. PLoS ONE,2011,6(8):e22881,doi:10.1371/journal.pone.0022881.

[54] PARKER L M,ROSS P M,O'CONNOR W A,et al. Adult exposure influences offspring response to ocean acidification in oysters [J]. Global Change Biology,2012,18(1):82-92.

[55] COMEAU S,GORSKY G,JEFFREE R,et al. Impact of ocean acidification on a key Arctic pelagic mollusc (*Limacina helicina*) [J]. Biogeosciences,2009,6:1877-1882.

[56] GAZEAU F,QUIBLIER C,JANSEN J M,et al. Impact of elevated CO_2 on shellfish calcification [J]. Geophysical Research Letters,2007,34(7),doi:10.1029/2006GL028554.

[57] TUNNICLIFFE V,DAVIES K T A,BUTTERFIELD D A,et al. Survival of mussels in extremely acidic waters on a submarine volcano [J]. Nature Geoscience,2009,2(5):344-348.

[58] THOMSEN J,GUTOWSKA M A,SAPHÖRSTER J,et al. Calcifying invertebrates succeed in a naturally CO_2-rich coastal habitat but are threatened by high levels of future acidification [J]. Biogeosciences,2010,7:3879-3891.

[59] GAZEAU F,GATTUSO J P,DAWBER C,et al. Effect of ocean acidification on the early life stages of the blue mussel *Mytilus edulis* [J]. Biogeosciences,2010,7:2051-2060.

[60] KELLY M W,HOFMANN G E. Adaptation and the physiology of ocean acidification [J]. Functional Ecology,2013,27(4):980-990.

[61] DUPONT S,HAVENHAND J N,THORNDYKE W,et al. Near-future level of CO_2-driven ocean acidification radically affects larval survival and development in the brittlestar *Ophiothrix fragilis* [J]. Marine Ecology Progress Series,2008,373:285-294.

[62] DUPONT S,ORTEGA-MARTÍNEZ O,THORNDYKE M. Impact of near-future ocean acidification on echinoderms [J]. Ecotoxicology,2010,19(3):449-462.

[63] KURIHARA H,SHIMODE S,SHIRAYAMA Y. Sub-lethal effects of elevated concentration of CO_2 on planktonic copepods and sea urchins [J]. Journal of Oceanography,2004,60(4):743-750.

[64] MAYOR D J,MATTHEWS C,COOK K,et al. CO_2-induced acidification affects hatching success in *Calanus finmarchicus* [J]. Marine Ecology Progress Series,2007,350:91-97.

[65] FLORES H,ATKINSON A,KAWAGUCHI S,et al. Impact of climate change on *Antarctic krill* [J]. Marine Ecology Progress Series,2012,458:1-19.

[66] PÖRTNER H O,FARRELL A P. Ecology,physiology and climate change [J]. Science,2008,322(5902):690-692.

[67] ISHIMATSU A,KIKKAWA T,HAYASHI M,et al. Effects of CO_2 on marine fish: Larvae and adults [J]. Journal of Oceanography,2004,60(4):731-741.

[68] BAUMANN H,TALMAGE S C,GOBLER C J. Reduced early life growth and survival in a fish in direct response to increased carbon dioxide [J]. Nature Climate Change,2012,2(1):38-41.

[69] FROMMEL A Y,MANEJA R,LOWE D,et al. Severe tissue

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

damage in Atlantic cod larvae under increasing ocean acidification [J]. Nature Climate Change, 2012, 2(1): 42-46.

[70] MUNDAY P L, GAGLIANO M, DONELSON J M, et al. Ocean acidification does not affect the early life history development of a tropical marine fish [J]. Marine Ecology Progress Series, 2011, 423: 211-221.

[71] CHECKLEY D M, DICKSON A G, TAKAHASHI M, et al. Elevated CO_2 enhances otolith growth in young fish [J]. Science, 2009, 324(5935): 1683-1685.

[72] MUNDAY P L, HERNAMAN V, DIXSON D L, et al. Effect of ocean acidification on otolith development in larvae of a tropical marine fish [J]. Biogeosciences, 2011, 8: 1631-1641.

[73] MILLER G M, WATSON S A, DONELSON J M, et al. Parental environment mediates impacts of increased carbon dioxide on a coral reef fish [J]. Nature Climate Change, 2012, 2(12): 858-861.

[74] ISHIMATSU A, HAYASHI M, KIKKAWA T. Fishes in high-CO_2, acidified oceans [J]. Marine Ecology Progress Series, 2008, 373: 295-302.

[75] ISHIMATSU A, HAYASHI M, LEE K S, et al. Physiological effects on fishes in a high-CO_2 world [J]. Journal of Geophysical Research: Oceans (1978-2012), 2005, 110(C9), doi: 10.1029/2004JC002564.

[76] SIMPSON S D, MUNDAY P L, WITTENRICH M L, et al. Ocean acidification erodes crucial auditory behaviour in a marine fish [J]. Biology Letters, 2011, 7(6): 917-920.

[77] DOMENICI P, ALLAN B, MCCORMICK M I, et al. Elevated carbon dioxide affects behavioural lateralization in a coral reef fish [J]. Biology Letters, 2012, 8(1): 78-81.

[78] MUNDAY P L, MCCORMICK M I, MEEKAN M, et al. Selective mortality associated with variation in CO_2 tolerance in a marine fish [J]. Ocean Acidification, 2013, 1: 1-5.

[79] RIEBESELL U, TORTELL P D. Effects of ocean acidification on pelagic organisms and ecosystems [C]//GATTUSO J P, HANSSON L. Ocean acidification. Oxford: Oxford University Press, 2011: 99-121.

[80] GERVAIS F, RIEBESELL U. Effect of phosphorus limitation on elemental composition and stable carbon isotope fractionation in a marine diatom growing under different CO_2 concentrations [J]. Limnology and Oceanography, 2001, 46(3): 497-504.

[81] BURKHARDT S, RIEBESELL U, ZONDERVAN I. Effects of growth rate, CO_2 concentration, and cell size on the stable carbon isotope fractionation in marine phytoplankton [J]. Geochimica et Cosmochimica Acta, 1999, 63(22): 3729-3741.

[82] SHI D L, XU Y, MOREL F M M. Effects of the pH/pCO_2 control method on medium chemistry and phytoplankton growth [J]. Biogeosciences, 2009, 6: 1199-1207.

[83] RICKABY R E M, HENDERIKS J, YOUNG J N. Perturbing phytoplankton: response and isotopic fractionation with changing carbonate chemistry in two *Coccolithophore* species [J]. Climate of the Past, 2010, 6: 771-785.

[84] BARCELOS E RAMOS J, BISWAS H, SCHULZ K G, et al. Effect of rising atmospheric carbon dioxide on the marine nitrogen fixer *Trichodesmium* [J]. Global Biogeochemical Cycles, 2007, 21(2), doi: 10.1029/2006GB002898.

[85] IGLESIAS-RODRIGUEZ M D, HALLORAN P R, RICKABY R E M. Phytoplankton calcification in a high-CO_2 world [J]. Science, 2008, 320(5874): 336-340.

[86] MÜLLER M N, SCHULZ K G, RIEBESELL U. Effects of long-term high CO_2 exposure on two species of *Coccolithophores* [J]. Biogeosciences, 2010, 7: 1109-1116.

[87] ZONDERVAN I, ROST B, RIEBESELL U. Effect of CO_2 concentration on the PIC/POC ratio in the coccolithophore *Emiliania huxleyi* grown under light-limiting conditions and different daylengths [J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2002, 272(1): 55-70.

[88] CZERNY J, BARCELOS E RAMOS J, RIEBESELL U. Influence of elevated CO_2 concentrations on cell division and nitrogen fixation rates in the bloom-forming cyanobacterium *Nodularia spumigena* [J]. Biogeosciences, 2009, 6: 1865-1875.

[89] NIELSEN L T, HALLEGRAEFF G M, WRIGHT S W, et al. Effects of experimental seawater acidification on an estuarine plankton community [J]. Aquatic Microbial Ecology, 2011, 65: 271-285.

[90] RENAUD P E, BERGE J, VARPE O, et al. Is the poleward expansion by Atlantic cod and haddock threatening native polar cod, *Boreogadus saida*? [J]. Polar Biology, 2012, 35(3): 401-412.

[91] SCHIEBEL R. Planktic foraminiferal sedimentation and the marine calcite budget [J]. Global Biogeochemical Cycles, 2002, 16(4): 3-1-3-21.

[92] LOWENSTAM H A, WEINER S. On Biomineralization [M]. Langdon: Oxford University Press, 1989.

[93] SPERO H J, BIJMA J, Lea D W, et al. Effect of seawater carbonate concentration on foraminiferal carbon and oxygen isotopes [J]. Nature, 1997, 390(6659): 497-500.

[94] DIAS B B, HART M B, SMART C W, et al. Modern seawater acidification: the response of foraminifera to high-CO_2 conditions in the Mediterranean Sea [J]. Journal of the Geological Society, 2010, 167(5): 843-846.

[95] CONNELL S D, RUSSELL B D. The direct effects of increasing CO_2 and temperature on non-calcifying organisms: Increasing the potential for phase shifts in kelp forests [J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2010, 277(1686): 1409-1415.

[96] KUFFNER I B, ANDERSSON A J, JOKIEL P L, et al. Decreased abundance of crustose coralline algae due to ocean acidification [J]. Nature Geoscience, 2008, 1(2): 114-117.

[97] GAO K S, ZHENG Y Q. Combined effects of ocean acidification and solar UV radiation on photosynthesis, growth, pigmentation and calcification of the coralline alga *Corallina sessilis* (Rhodophyta) [J]. Global Change Biology, 2010, 16(8): 2388-2398.

[98] MARTIN S, GATTUSO J P. Response of Mediterranean coralline algae to ocean acidification and elevated temperature [J]. Global Change Biology, 2009, 15(8): 2089-2100.

[99] ROBBINS L L, KNORR P O, HALLOCK P. Response of *Hal-*

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

imeda to ocean acidification: Field and laboratory evidence [J]. Biogeosciences Discussions, 2009, 6: 4895-4918.

[100] ANDERSON L G, BJÖRK G, JUTTERSTRÖM S, et al. East Siberian Sea, an Arctic region of very high biogeochemical activity [J]. Biogeosciences, 2011, 8: 1745-1754.

[101] RIES J B. Review: Geological and experimental evidence for secular variation in seawater Mg/Ca (calcite-aragonite seas) and its effects on marine biological calcification [J]. Biogeosciences, 2010, 7: 2795-2849.

[102] LIU J W, WEINBAUER M G, MAIER C, et al. Effect of ocean acidification on microbial diversity and on microbe-driven biogeochemistry and ecosystem functioning [J]. Aquatic Microbial Ecology, 2010, 61(3): 291-305.

[103] GROSSART H P, ALLGAIER M, PASSOW U, et al. Testing the effect of CO_2 concentration on the dynamics of marine heterotrophic bacterioplankton [J]. Limnology and Oceanography, 2006, 51(1): 1-11.

[104] ALLGAIER M, RIEBESELL U, VOGT M, et al. Coupling of heterotrophic bacteria to phytoplankton bloom development at different pCO_2 levels: a mesocosm study [J]. Biogeosciences, 2008, 5: 1007-1022.

[105] PAULINO A I, EGGE J K, LARSEN A. Effects of increased atmospheric CO_2 on small and intermediate sized osmotrophs during a nutrient induced phytoplankton bloom [J]. Biogeosciences, 2008, 5: 739-748.

[106] PIONTEK J, LUNAU M, HÄNDEL N, et al. Acidification increases microbial polysaccharide degradation in the ocean [J]. Biogeosciences, 2010, 7: 1615-1624.

[107] YAMADA, N, SUZUMURA M. Effects of seawater acidification on hydrolytic enzyme activities [J]. Journal of Oceanography, 2010, 66(2): 233-241.

[108] LEONARDOS N, GEIDER R J. Elevated atmospheric carbon dioxide increases organic carbon fixation by *Emiliania huxleyi* (Haptophyta), under nutrient-limited high-light conditions [J]. Journal of Phycology, 2005, 41(6): 1196-1203.

[109] RIEBESELL U, SCHULZ K G, BELLERBY R G J, et al. Enhanced biological carbon consumption in a high CO_2 ocean [J]. Nature, 2007, 450(7169): 545-548.

[110] ROY A S, GIBBONS S M, SCHUNCK H, et al. Ocean acidification shows negligible impacts on high-latitude bacterial community structure in coastal pelagic mesocosms [J]. Biogeosciences, 2013, 10: 555-566.

[111] ROCHELLE-NEWALL E, DELILLE B, FRANKIGNOULLE M, et al. Chromophoric dissolved organic matter in experimental mesocosms maintained under different pCO_2 levels [J]. Marine Ecology Progress Series, 2004, 272: 25-31.

[112] DANOVARO R, CORINALDESI C, DELL'ANNO A, et al. Marine viruses and global climate change [J]. FEMS Microbiology Reviews, 2011, 35(6): 993-1034.

[113] MUNARI M, MATOZZO V, CHEMELLO G, et al. Combined effects of seawater acidification and diclofenac on immune parameters of the clam *Ruditapes philippinarum* [J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, 2012, 163(S): S5.

[114] HALE R, CALOSI P, MCNEILL L, et al. Predicted levels of future ocean acidification and temperature rise could alter community structure and biodiversity in marine benthic communities [J]. Oikos, 2011, 120(5): 661-674.

[115] LANDES A, ZIMMER M. Acidification and warming affect both a calcifying predator and prey, but not their interaction [J]. Marine Ecology Progress Series, 2012, 450: 1-10.

[116] HOEGH-GULDBERG O, BRUNO J F. The impact of climate change on the world's marine ecosystems [J]. Science, 2010, 328(5985): 1523-1528.

[117] KORDAS R L, HARLEY C D G, O'CONNOR M I. Community ecology in a warming world: The influence of temperature on interspecific interactions in marine systems [J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2011, 400(1/2): 218-226.

[118] HÖNISCH B, RIDGWELL A, DANIELA N, et al. The geological record of ocean acidification [J]. Science, 2012, 335(6072): 1058-1063.

[119] KROEKER K J, MICHELI F, GAMBI M C. Ocean acidification causes ecosystem shifts via altered competitive interactions [J]. Nature Climate Change, 2012, 3(2): 156-159.

[120] TANAKA T, ALLIOUANE S, BELLERBY R G, et al. Effect of increased pCO_2 on the planktonic metabolic balance during a mesocosm experiment in an Arctic fjord [J]. Biogeosciences, 2013, 10: 315-325.

[121] TYRRELL T. The relative influences of nitrogen and phosphorus on oceanic primary production [J]. Nature, 1999, 400(6744): 525-531.

[122] JIN P, GAO K X, VILLAFAÑE V E, et al. Ocean acidification alters the photosynthetic responses of a *coccolithophorid* to fluctuating Ultraviolet and visible radiation [J]. Plant Physiology, 2013, 162(4): 2084-2094.

[123] OGAWA D, BOBESZKO T, AINSWORTH T, et al. The combined effects of temperature and CO_2 lead to altered gene expression in *Acropora aspera* [J]. Coral Reefs, 2013, 32(4): 895-907.

[124] RIES J B, ANDERSON M A, HILL R T. Seawater Mg/Ca controls polymorph mineralogy of microbial $CaCO_3$: A potential proxy for calcite-aragonite seas in Precambrian time [J]. Geobiology, 2008, 6(2): 106-119.

[125] ZHANG R, XIA X, LAU S C K, et al. Response of bacterioplankton community structure to an artificial gradient of pCO_2 in the Arctic Ocean [J]. Biogeosciences, 2013, 10: 3679-3689.

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net