

DOI: 10.5846/stxb201306301803

王有基, 李丽莎, 李琼珍, 吕为群. 海洋酸化和全球变暖对贝类生理生态的影响研究进展. 生态学报, 2014, 34(13): 3499-3508.

Wang Y J, Li L S, Li Q Z, Lü W Q. Research progress on eco-physiological responses of shellfish under ocean acidification and global warming. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(13): 3499-3508.

# 海洋酸化和全球变暖对贝类生理生态的影响研究进展

王有基<sup>1</sup>, 李丽莎<sup>1</sup>, 李琼珍<sup>2</sup>, 吕为群<sup>1,\*</sup>

(1. 上海海洋大学水产与生命学院, 上海 201306; 2. 广西壮族自治区水产科学研究院, 南宁 530021)

**摘要:**研究表明海洋酸化和全球变暖已严重威胁到海洋生态系统稳态的定性及生物多样性。由于人类活动, 大气中不断增加的 CO<sub>2</sub> 不仅造成全球气候异常, 而且大量的 CO<sub>2</sub> 被海洋吸收, 造成了海水中 H<sup>+</sup> 浓度增加, 即海洋酸化 (Ocean Acidification)。海洋酸化严重影响海洋生物的生存和繁衍, 尤其是有壳类生物, 如贝类, 甲壳类, 棘皮类等。主要影响方面包括生物的产卵受精, 孵化, 早期发育, 钙化, 酸碱调节, 免疫功能, 蛋白质合成, 基因表达, 摄食及能量代谢等一系列和生理相关的机能, 进而对个体行为学, 种群结构和海洋生态系统造成严重危害。目前, 已有大量海洋酸化对海洋贝类的生理生态影响的报道, 与此同时, 全球变暖导致海洋温度升高伴随着海洋酸化同步发生。因此, 为了更加准确地预测海洋生物应对全球气候变化的生理生态应答, 越来越多的学者开始致力于研究温度和海洋酸化的复合胁迫对海洋生物交互影响作用。综述了近年来海洋酸化对贝类生理生态的影响, 主要从个体早期发育、钙化、免疫、繁殖等方面做了系统的阐述, 还对酸化和温度对贝类的复合环境胁迫效应也做了综合分析, 以期今后的海洋酸化研究提供基础理论。

**关键词:** 贝类; CO<sub>2</sub>; 温度; pH 值; 早期发育; 钙化; 免疫; 繁殖

## Research progress on eco-physiological responses of shellfish under ocean acidification and global warming

WANG Youji<sup>1</sup>, LI Lisha<sup>1</sup>, LI Qiongzen<sup>2</sup>, LÜ Wei-qun<sup>1,\*</sup>

1 College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

2 Guangxi Institute of Fisheries, Nanning, Guangxi 530021, China

**Abstract:** Global climate change due to industrialization and anthropogenic activities has been a critical problem worldwide since the last century. Because of anthropogenic activity, the increasing atmospheric concentration of CO<sub>2</sub> not only caused temperature rise, but also increased the H<sup>+</sup> concentration in the seawater with the large CO<sub>2</sub> absorption, namely ocean acidification. Global average sea surface temperature is significantly higher than before, and the ocean surface pH is also evidently reduced because of the sequestration of a large number of CO<sub>2</sub> by the ocean. Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> is set to increase mean global temperatures by 2—4°C, and reduce the surface ocean pH by as much as 0.5 unit in the next century. It is crucial to forecast the impacts of global climate change on eco-physiology of marine organisms, especially in a multiple stressor situation expected by the end of this century. Some studies have showed that ocean acidification and global warming heavily threaten the marine ecosystem and biodiversity. Ocean acidification affects survival and reproduction of marine organisms negatively, especially those organisms with shells, such as shellfish, crustacean and echinodermata. The most influenced aspects include fertilization, hatching, early development, calcification, acid-base balance, immune function, protein synthesis, gene expression, feeding and energy metabolism, all of which are relevant to physiological functions, and

**基金项目:** 国家自然科学基金项目 (31302207); 上海市自然科学基金项目 (13ZR1455700); 上海教委创新项目 (13YZ096); 上海高校青年教师培养资助计划 (ZZhy12005); 广西水产畜牧兽医局渔业处 2013 年课题; 上海高校水产学一流学科建设项目资助

收稿日期: 2013-06-30; 修订日期: 2014-04-18

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wqlv@shou.edu.cn

ocean acidification further impacts the individual behavior, population structure and marine ecosystem. To date, a large number of studies have revealed eco-physiological responses of shellfish to ocean acidification, focusing on the mechanisms that underlie physiological plasticity at molecular level with some reference to whole organism fitness. At the same time, seawater temperature rise resulting from global warming occurs with ocean acidification simultaneously. However, the combined effects of elevated temperature and pH variation on coastal and estuarine shellfish are less explored. Many sessile organisms, such as mussels, are unable to move fleetly to avoid warming and acidified areas, so their physiological activities and behavioural responses may be influenced. There is a growing demand to understand the responses of the marine biota to these environmental stressors. Thus, to predict the eco-physiological responses of marine organisms to global climate change more realistic and accurate, more and more researchers try to study the combined effects of warming and ocean acidification. This paper reviewed eco-physiological effects of ocean acidification on shellfish in recent years, mainly from individual early development, calcification, immune responses and reproduction etc. Moreover, the combined effects of ocean acidification and warming on shellfish were summarized and analyzed, expecting to provide some basic information for studying biological responses to ocean acidification in the future. The future worthy research points include the latitudinal variation in the eco-physiological responses of species populations, the latent effects or carry-over effects, referring to effects resulting from conditions experienced in adult or larval stage, that are expressed in subsequent stages, and the interactions between shellfish and their predators. Such information is needed if we are to determine if future climate change will drive a reorganization of benthic communities and also adversely impact commercially important fisheries. Scientific progress generated by such eco-physiological studies will be central to meeting current and future conservation and management goals.

**Key Words:** shellfish; CO<sub>2</sub>; temperature; pH; early development; calcification; immunology; reproduction

政府间气候变化专门委员会 (IPCC) 预测温度升高和海水酸化将导致全球气候在下一个 100 年内发生重大变故<sup>[1]</sup>。Matozzo 等形象地指出人类正在烹饪着地球。造成全球气候变化的主要原因是人类活动导致大气中 CO<sub>2</sub> 不断增加, 这已经得到普遍认可<sup>[2]</sup>, CO<sub>2</sub> 浓度的增加对大气和海洋的平均温度产生了影响, 引起了普遍的冰雪融化并且导致海平面上升<sup>[1]</sup>。工业革命以前, 大气中的 CO<sub>2</sub> 浓度大约在 280 × 10<sup>-6</sup>; 当前 CO<sub>2</sub> 浓度水平增加到 391 × 10<sup>-6</sup>, 额外增加部分主要是人类活动产生的<sup>[3-4]</sup>。大气中的大部分 CO<sub>2</sub> 可以被海洋吸收, 海洋吸收 CO<sub>2</sub> 的量会影响海水的碳酸盐循环, 导致海水 pH 值、碳酸根离子的浓度和海水中碳酸盐 (碳酸钙) 饱和状态降低<sup>[5]</sup>。由此引出了海洋酸化的定义, 即大气中 CO<sub>2</sub> 的浓度不断增加, 海洋吸收了过量的 CO<sub>2</sub> 导致了海洋中 pH 值降低。目前, 同工业革命前的水平相比, 海洋的 pH 值降低 0.1 个单位, 据预测到 21 世纪末期将持续降低 0.3 至 0.5 个单位<sup>[1,6-7]</sup>, 到 2300 年大气中增加的 CO<sub>2</sub> 浓度将会引起 pH 值降低 0.7 个单位<sup>[8]</sup>。海洋酸化是本世纪海洋生态系统重大变化的一个驱动, 可能导致物种组成, 包括珊瑚、棘皮动物、贝类、甲壳动物

和鱼类等的长期变化<sup>[9]</sup>。

至于温度, 到 20 世纪末全球平均温度增加 0.7 °C, 并且在这个世纪还在持续的增加<sup>[1,10]</sup>。IPCC 预测, 到 21 世纪末全球温度将增加大约 1.8 至 4.0 °C<sup>[1]</sup>。在任何情况下, 全球气候变暖是不同步的, 陆地升温比海洋快, 高纬升温比中纬快, 冬季比夏季升温快<sup>[1]</sup>, 因此温度变化对海洋生物的影响也是较为复杂的。

目前有关海洋酸化对贝类的生物学影响研究较多都是单一因素对贝类的影响, 包括酸化对贝类受精, 发育, 钙化率, 免疫, 摄食和繁殖的影响, 很少考虑与其他关键环境因素的交互作用, 比如温度。本文总结了近年来海洋酸化对贝类早期发育, 钙化, 免疫, 繁殖等方面影响, 并探讨了温度作为共存的一个环境因子, 与酸化共存的复合胁迫对贝类的影响。

## 1 海洋酸化对贝类的影响

### 1.1 酸化对贝类早期发育的影响

由于新陈代谢和生理限制, 低等无脊椎软体动物特别容易受到酸化的影响<sup>[11]</sup>, 而且早期生活史阶段可能不同程度地受到酸化影响。例如, 地中海贻

贝 *Mytilus galloprovincialis* 胚胎暴露在高浓度的  $\text{CO}_2$  海水中,发育到担轮幼虫阶段不受酸化影响,但是当胚壳开始形成时,担轮幼虫在酸化条件下会出现发育延迟现象。Kurihara 等研究发现,高浓度的  $\text{CO}_2$  ( $2000 \times 10^{-6}$ ) 将会影响地中海贻贝 *M. galloprovincialis* 和太平洋牡蛎 *Crassostrea gigas* 的早期发育,特别是幼虫的胚壳形成<sup>[12]</sup>。在  $650 \times 10^{-6}$   $\text{CO}_2$  条件下同正常水平相比,硬壳蛤 *Mercenaria mercenaria*、海湾扇贝 *Argopecten irradians*、美洲牡蛎 *Crassostrea virginica* 幼虫的变态、生长和存活都受到一定程度的负面影响<sup>[13]</sup>。Navarro 等研究发现智利蓝贻贝 *M. chilensis* 稚贝在高  $\text{pCO}_2$  浓度 ( $\text{CO}_2$  分压) 下摄食率和吸收率均减弱。贝类的这些生理响应导致了吸收能量转化为生长净能大大降低,这对于暴露在酸化条件下,处于快速生长阶段的贝类物种有非常重要的影响,即在海洋中高  $\text{CO}_2$  浓度对贻贝 *M. Chilensis* 的健康有消极的影响<sup>[14]</sup>。Gzaeau 等研究发现酸化对紫贻贝 *M. edulis* 的孵化和 D 形幼虫及面盘幼虫的胚壳生长具有重要的影响。当 pH 降低至 7.6 时孵化率和 D 形幼虫及面盘幼虫的胚壳生长均比正常 pH 8.1 的条件下低。结果显示紫贻贝 *M. edulis* 幼虫仍能够在霰石不饱和的海水中形成贝壳,但是孵化率降低和胚壳生长缓慢现象凸显了海洋酸化的负面作用,暗示将来双壳贝类可能在生态和经济方面遭受巨大损失<sup>[15]</sup>。Parker 等在海洋酸化的条件下对牡蛎进行了母体携带效应的研究,发现在高浓度  $\text{CO}_2$  条件下暴露的悉尼岩牡蛎 *Saccostrea glomerata* 母贝,其后代幼体可以在酸化条件下生长,且比母体没有经过酸化暴露的后代对酸化的耐受性要强<sup>[16]</sup>,这为以后的抗逆贝类品种的培育提供了良好的思路。

Talmage 和 Gobler 通过古生物学研究显示海洋酸化在过去的两个世纪就已经发生了,随后他们研究两种经济双壳贝类硬壳蛤 *M. mercenaria* 和海湾扇贝 *A. irradians* 的幼虫在工业革命前 ( $250 \times 10^{-6}$ ), 目前 ( $390 \times 10^{-6}$ ) 和将来 ( $>400 \times 10^{-6}$ ) 不同浓度的  $\text{CO}_2$  条件下的生长和存活,结果显示酸化会抑制贝类幼虫的生长和生存,还可能造成一些双壳贝类种群均一度 and 丰度的下降<sup>[17]</sup>。Barros 等研究显示当太平洋牡蛎 *C. gigas* 幼虫期暴露在酸化条件下,其生殖能力和钙化机制均会受到抑制和干扰,这会降低这些物种的种群丰度和适应环境变化的能力<sup>[18]</sup>。

Meredith 等研究发现短期暴露高浓度的  $\text{CO}_2$  条件下,会降低海湾扇贝 *A. irradians* 幼虫的生长<sup>[19]</sup>。Kroeker 等通过元分析发现,海洋酸化对包括贝类等各级海洋生物的生存、钙化、生长、发育和丰度各方面均有负面的影响<sup>[20]</sup>。Timmins-Schiffman 等研究发现,太平洋牡蛎 *C. gigas* 受精后的幼体在高浓度的  $\text{CO}_2$  条件下呈现明显的发育延缓,导致幼虫钙化减少,尺寸变小<sup>[21]</sup>。Talmage 和 Gobler 研究结果表明,有害藻华和高  $\text{CO}_2$  浓度的协同作用将对双壳贝类幼体存活,乃至种群有负面影响<sup>[22]</sup>。

刘文广和林坚士研究海洋酸化对马氏珠母贝 *Pinctada martensii* 的影响表明,虽然在 pH 8.1、pH 7.7 和 pH 7.4 试验组中幼虫的壳长、壳高都有逐渐增长的趋势,但是 2 组低 pH 组的幼虫的壳长、壳高的值均低于同期 pH 8.1 组的值,且在实验的第 24、36、48 小时与对照组同期幼虫的壳长、壳高的值差异显著,这表明海洋酸化显著影响马氏珠母贝 *P. martensii* 幼虫的生长。实验期间, pH 8.1 试验组幼虫的存活率和畸形率没有显著变化,而 pH 7.7 和 pH 7.4 组幼虫的存活率显著低于 pH 8.1 组。pH 7.4 组幼虫的畸形率显著高于同期 pH 8.1 和 pH 7.7 组,表明在海洋酸化的环境中幼虫的发育受到影响<sup>[23]</sup>。以上研究结果表明,海洋酸化会影响到大部分贝类的早期发育和存活,尤其是胚壳形成及其生长,海洋酸化主要通过影响钙化作用影响其早期发育。

## 1.2 酸化对贝类钙化的影响

海水中  $\text{CaCO}_3$  的饱和度主要由  $\text{CO}_3^{2-}$  浓度所决定。钙化生物(珊瑚虫、颗石藻、软体动物等)的外壳和骨架主要是由方解石和/或文石形成的,它们之所以不会溶解,是因为海洋表层水体有过饱和的  $\text{Ca}^{2+}$  和  $\text{CO}_3^{2-}$ 。海洋酸化将导致  $\text{CO}_3^{2-}$  浓度降低,并最终使得  $\text{CO}_3^{2-}$  处于不饱和状态,这将严重影响石灰化过程,部分珊瑚、甲壳类、软体动物和浮游生物将处于灭绝的险境<sup>[24]</sup>。目前已有实验表明  $\text{pCO}_2$  的升高对海水化学成分改变有影响,如碳酸盐形成各种矿物的饱和度降低,进而影响海洋生物的钙化率。由于酸化和气候变化对海洋生态系统的威胁,海洋贝类作为最易受到影响的物种已经受到众多关注<sup>[25-27]</sup>。作为滤食性动物,贝类是浅海生态系统的工程师,像所有的钙化生物一样,面对海洋酸化也较容易受到伤害。



Green 等研究发现硬壳蛤 *M. mercenaria* 幼贝在酸化造成的文石不饱和水体中死亡率显著增加,贝壳表层在两周内全部溶解<sup>[28]</sup>。Weiss 等发现硬壳蛤 *M. mercenaria* (成体外壳为文石) 和太平洋牡蛎 *C. gigas* 幼体 (成体外壳几乎全为方解石) 形成不稳定  $\text{CaCO}_3$  作为文石的短期前体<sup>[29]</sup>。由于这种不稳定、暂时的不定形  $\text{CaCO}_3$  比结晶态  $\text{CaCO}_3$  更易溶解,在海洋酸化下,海胆、腹足类和双壳软体动物的生物矿化过程在胚胎发育和幼体生长阶段相当脆弱<sup>[30]</sup>。Beniash 等研究表明升高海水中  $\text{CO}_2$  浓度影响美洲牡蛎 *Crassostrea virginica* 等典型海洋钙化生物的生理和生物矿化过程,并威胁它们的生存和海洋河口生态系统,从而导致深远的经济和生态影响<sup>[31]</sup>。Tunnicliffe 等原位研究深海热液源贻贝 *Bathymodiolus brevior* 在自然状态下的 pH 值介于 5.36—7.29 的玛丽亚纳弧西北永福火山口处,发现其壳的厚度和每日增长量同 pH 值 > 7.8 的水中的同种贝相比低约 50%<sup>[32]</sup>。Gazeau 等研究发现贻贝钙化率降低与  $\text{CO}_2$  水平增加有线性关系,稚贝对酸化特别敏感<sup>[27]</sup>。因此可以断定,酸化造成了海水中碳酸盐饱和度的降低,从而影响了钙化生物的钙化过程。

Fabry 等研究发现,在海洋酸化的背景下,南方海洋里许多软体动物的贝壳已经开始被腐蚀,它们很难形成正常的贝壳甚至已形成的贝壳也开始溶解<sup>[33]</sup>,表明海洋酸化的生态影响已经逐渐扩展到热带海域<sup>[34]</sup>。贝类的钙化过程特别敏感,改变碳酸盐化学成分直接影响用于构造壳质的  $\text{CaCO}_3$  的沉淀和溶解率<sup>[35]</sup>。受钙化的影响,能量分配也会发生改变<sup>[36]</sup>,海洋中钙化生物在高  $\text{CO}_2$  条件下呈现不同的应答反应,大部分无脊椎动物表现消极应答,例如在钙化、繁殖和幼虫发育方面受到抑制<sup>[37]</sup>,新陈代谢速率增加或减少<sup>[38]</sup>,摄食量降低等<sup>[39-40]</sup>。在海洋酸化条件下贝类最终表现为生长率、繁殖力和存活率降低。在高  $\text{CO}_2$  条件下,钙化反应会发生变化,包括使用不同矿物形式碳酸钙的有壳类生物。当  $\text{CO}_2$  从  $600 \times 10^{-6}$  增加到  $2000 \times 10^{-6}$  时,在太平洋牡蛎 *C. gigas* 成体贝类的钙化率呈线性下降,稚贝受酸化影响特别敏感<sup>[27]</sup>。将生长在  $800 \times 10^{-6}$  条件下的美洲牡蛎 *C. virginica* 幼虫同生长在  $280 \times 10^{-6}$  下的比较,其生长和钙化率均下降<sup>[41]</sup>。Gazeau 等研究紫贻贝 *M. edulis* 和太平洋牡蛎 *C. gigas* 发现,在本世纪末二

者的钙化率将分别会下降到 25% 和 10%<sup>[27]</sup>。因此可以断定,海洋酸化首先影响贝类的钙化机能,而钙化过程发生改变可进一步影响其它生理功能,如摄食、能量转化、代谢和繁殖等。在最近有关  $\text{CO}_2$  对海洋生物生理生态影响的研究中,海洋中  $\text{CO}_2$  浓度升高对海洋生物和生态系统的整体影响仍然知之甚少,特别是钙化生物对  $\text{CO}_2$  敏感性的防御功能,如免疫和酸碱调节机能。

国内张明亮等通过碱度异常技术“Alkalinity anomaly technique”测定了栉孔扇贝 *Chlamys farreri* 在不同酸度条件下的钙化率,发现栉孔扇贝的钙化和呼吸活动受酸化影响显著,均随着酸化的加剧出现了明显下降。当 pH 值降低到 7.9 时,栉孔扇贝的钙化率会下降 33% 左右;当 pH 下降到 7.3 左右时,栉孔扇贝的钙化率将趋近于 0,栉孔扇贝无法产生贝壳。随着酸化的加剧,栉孔扇贝 *C. farreri* 的能量代谢方式也会发生改变。这些变化都可能影响到栉孔扇贝的生存,进而影响到扇贝的养殖业发展<sup>[42]</sup>。

### 1.3 酸化对贝类免疫的影响

海洋酸化可能威胁海洋经济贝类的体内防御机能。Michaelidis 等研究发现,当海水的 pH 值低于 7.5 时对软体动物的免疫功能是有害的,导致永久性血淋巴 pH 值、生长和新陈代谢的降低,而来源于贝壳溶解的血淋巴碳酸氢盐水平的增加<sup>[25]</sup>。Berge 等也发现酸化对贝类的免疫和生长有消极的影响,并暗示免疫功能下降同消极的新陈代谢有关<sup>[26]</sup>。即使最近随着  $\text{CO}_2$  研究的增加,海洋中  $\text{CO}_2$  的浓度提升对生物和生态系统的整体影响仍然是知之甚少并且不可预测,特别是贝类如何调整对  $\text{CO}_2$  胁迫的内部防御功能。

Bibby 等研究表明,海洋酸化对贝类的免疫系统有很大的影响。如在低 pH 值条件下细胞的吞噬作用下降,虽然这个研究没说明确切的影响机制,但其中一个可能的解释是贻贝壳的溶解导致了血淋巴中  $\text{Ca}^{2+}$  水平的升高,  $\text{Ca}^{2+}$  浓度的改变影响细胞的新陈代谢、功能和信号路径。这需要分子生物学手段进一步研究关于海洋酸化对细胞和体液系统免疫应答的干扰。另外,需要进行长期的研究来评估在酸化胁迫的条件下免疫系统是适应或恢复<sup>[43]</sup>。Beesley 等研究预测长期受海洋酸化的海水同短期的海水底层释放的  $\text{CO}_2$  的相比,紫贻贝 *M. edulis* 个体

健康和种群结构会发生显著改变<sup>[44]</sup>。目前酸化对贝类免疫功能的影响研究相对较少,但是从已有的研究来看,酸化可以改变贝类体内的酸碱平衡,而酸碱调节和内部免疫防御功能密切相关,因此研究酸化对贝类免疫功能的影响可以进一步丰富酸化对海洋生物的胁迫生理机制。

#### 1.4 酸化对贝类生理学的影响

生理学的研究也揭露了棘皮动物和双壳贝类可能最容易受到海洋酸化的影响,因为在它们体内几乎没有能力来缓冲  $\text{CO}_2$  增多的酸化影响<sup>[12,39,45-47]</sup>。由此产生的结果,在体内酸化产生的影响是深远的,可能导致新陈代谢抑制症<sup>[25,48-49]</sup>,能量存储和生长率的降低<sup>[25,31]</sup>。生理学研究可以用来解释物种间不同的敏感性,反过来,能够预测个体性能和环境变化下的适应性。因此,生理相关功能的改变已经被用来评估海洋酸化的生态影响<sup>[39,45-46,50]</sup>。Michaelidis 等发现长期生活在低 pH 值海水中的地中海贻贝 *M. galloprovincialis* 蛋白质合成功能和呼吸机能的会降低<sup>[25]</sup>。最近几年里,多数学者关注在相当高的  $\text{CO}_2$  浓度条件下(血碳酸过多症)短期急性暴露(数小时或数天)的生理学影响,还有一些在较长的时间下的高浓度  $\text{CO}_2$  条件下的处理,例如中期阶段(数周),长期阶段(数月)<sup>[45-47]</sup>对贝类生理的影响。通过这些实验结论,发现提升  $\text{CO}_2$  浓度对智利贻贝稚贝 *M. chilensis* 的生理有非常消极影响,降低摄食、能量吸收、新陈代谢率和最终用于生长的能量。

海洋酸化对海洋生物呼吸代谢的影响,取决于 pH 值降低和  $\text{CO}_2$  浓度升高的程度、海洋生物激素含量变化、体内离子(如  $\text{H}^+$ ,  $\text{CO}_3^{2-}$ ,  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  和  $\text{Mg}^{2+}$ )等因素。水环境酸度增加使海洋生物多样性下降,种群减少,某些海洋生物生长下降,严重者可致一些海洋生物灭绝<sup>[51]</sup>。地中海贻贝 *M. galloprovincialis* 长期酸化培养中会出现呼吸代谢下降现象<sup>[51]</sup>。Lannig 等研究证实,海洋酸化影响牡蛎的新陈代谢,气候变化可能会影响无脊椎动物种群尤其是软体动物<sup>[52]</sup>。Melzner 研究发现贝类在严重的酸化条件下生长减慢的主要原因是细胞能量需求的增加和氮损失的协同作用<sup>[38]</sup>。Fernández-Reiriz 等研究发现,在酸化条件下,槽蛤仔 *Ruditapes decussatus* 幼体摄食率和呼吸率显著降低,而氨排泄率增加<sup>[40]</sup>。Miller 等报道,美洲牡蛎 *C. virginica* 在 pH 值 7.7 条件下培

养 96 h 至 30 d,生长速度显著下降,然而同样条件下培养的近江牡蛎 *C. ariakensis* 生长速度没有显著变化<sup>[41]</sup>。Schalkhauser 等研究证实,海洋酸化使扇贝耐热范围变窄,呼吸和闭合机能降低,对扇贝的健康和生存能力有负面作用<sup>[53]</sup>。

刘文广和何毛贤研究中国南部海岸 3 种重要的生态经济物种:合浦珠母贝 *P. fucata*、华贵栉孔扇贝 *C. nobilis*、翡翠贻贝 *Perna viridis*,发现在海水 pH 较低的情况下,三者的新陈代谢的过程均有所降低(摄食率,耗氧率,排氨率)<sup>[54]</sup>。在海洋酸化的条件下不同物种的反应不同,因此未来酸化条件下,不同种类的双壳贝类以及不同地理种群的同一物种的适应评估和反应机制在将来的研究中是重点方向。

#### 1.5 酸化对繁殖的影响

繁殖过程是受到环境应激反应的能量预算组成的一部分,因为它们消耗能量大,当个体的生存处于危险之中时可以延迟繁殖。因此,Laura 等推测酸化条件下繁殖输出率降低。在酸化条件下能量分配在繁殖方面降低的应激反应,在某些生物中已经被证实,贝类中这方面的研究很少<sup>[55]</sup>。酸化影响生殖的生理分子机制仍是一个问题。但有一点是明确的,酸化对无脊椎动物在生殖方面的影响是一个关键领域,未来海洋酸化在这个关键的发展阶段的影响可能给一些海洋物种的生存造成灾难性的后果<sup>[55]</sup>。

刘文广和林坚士研究发现, $\text{CO}_2$  驱动下的不同 pH 值对马氏珠母贝 *P. martensii* 的受精率无显著影响<sup>[20]</sup>。Kurihara 等研究显示地中海贻贝 *M. galloprovincialis* 的受精率在  $\text{CO}_2$  酸化的海水有所下降。Kurihara 等还认为海洋酸化对不同种的贝类以及相同种贝类不同群体的影响是不同的<sup>[11]</sup>。这种现象可能是由于不同种贝类遗传水平的差异所引起的对  $\text{CO}_2$  耐受能力的不同。Beesley 等研究发现,酸化对紫贻贝 *M. edulis* 的繁殖没有很大的影响<sup>[44]</sup>。Parker 等认为,在未来的海水酸化的条件下,选育抗逆性品种,可以为贝类水产养殖提供一个新思路<sup>[56]</sup>。Havenhand 和 Schlegel 研究发现海洋酸化对太平洋牡蛎精子的运动和受精均没有影响<sup>[57]</sup>。Colen 等研究表明海洋酸化明显抑制樱蛤 *Macoma balthica* 的受精,胚胎发育,幼虫的发育和生存<sup>[58]</sup>。然而,如果不考虑不同种群中的差异反应变化,可能会阻碍人们准确预测未来贝类生物量变化的能力。



## 2 酸化和气候变暖协同效应对贝类的影响

很多研究酸化和气候变暖协同效应的评估仍然处在初级阶段,但是,现在全球性的影响强调大范围的无脊椎动物受到损害的反应。由于许多底栖无脊椎动物已经生活在其耐热极限的边缘,当酸化结合即使是很小的温度变化时,它们可能也会无法生存<sup>[55]</sup>。酸化和高温已经对海洋软体动物的受精、发育<sup>[16]</sup>、生长和生存<sup>[59]</sup>产生着负面的影响,因此研究变暖和酸化对海洋生物生理生态的影响对预测海洋生态系统的变化具有重要意义<sup>[20]</sup>。

### 2.1 酸化和气候变暖对贝类繁殖和早期发育的影响

海洋酸化和气候变暖可能影响海洋生物的繁殖,但是有关胚胎发育的研究仍处于初级阶段。Parker 等研究发现当变暖和酸化共同作用在牡蛎的配子和幼虫时,均受到影响<sup>[16]</sup>。温度高于最适温度并且提升  $p\text{CO}_2$ ,使牡蛎受精率下降,导致早期发育阶段的 D 形幼虫和面盘幼虫减少,畸形和小尺寸的个体比例增加。当温度提高至 30 °C 并且  $\text{CO}_2$  在  $750\text{--}1000\times 10^{-6}$  的条件下胚胎停止发育。这些研究结果暗示温度升高和海洋酸化对悉尼岩牡蛎 *S. glomerata* 的分布和丰富度有严重的影响,同时可能对其它海洋无脊椎动物的繁殖和生长有影响<sup>[16]</sup>。Parker 等运用温度(高温和低温)和  $p\text{CO}_2$  之间相互作用对悉尼岩牡蛎 *S. glomerata* 和太平洋牡蛎 *C. gigas* 繁殖影响的研究发现,同最适繁殖温度的繁殖率比较,在低 pH (pH7.8,  $p\text{CO}_2 1000\times 10^{-6}$ ) 下两物种的繁殖率均有所下降<sup>[60]</sup>。而这些效应在这两种物种中是不同的,同 *C. gigas* 相比 *S. glomerata* 显示出更高的敏感性<sup>[60]</sup>。同一物种对酸化和变暖可能在其生活史的不同阶段反应不同,早期生活阶段被认为是最敏感阶段<sup>[61]</sup>。海洋酸化和气候变暖的协同效应对海洋生物的影响目前主要集中在繁殖和早期幼虫发育,对成体的生物研究较少。尽管这没有足够的数据来比较整个生活阶段,但总结先前的研究,在温度和海洋酸化的改变时,幼虫和稚贝都是特别敏感的<sup>[62-64]</sup>。

Lischka 等研究极地贝类蟠虎螺 *Limacina helicina* 时发现,在温度和  $p\text{CO}_2$  均升高的条件下,越冬前的幼贝将会受到负面影响,可能使这个物种整体丰度下降<sup>[65]</sup>。Watson 等研究发现高浓度  $\text{CO}_2$  和高温度条件下的海水,导致鳞砗磲 *Tetraclita*

*squamosa* 的最低死亡率接近 20%,这个降低值预测将发生在本世纪末<sup>[66]</sup>。Matoo 等研究发现,升高温度和  $\text{CO}_2$  对海洋中双壳贝类的新陈代谢和细胞氧化有消极的影响<sup>[67]</sup>。Matozzo 等研究发现在海洋酸化和高温的条件下,鸡帘蛤 *Chamelea gallina* 和地中海贻贝 *M. galloprovincialis* 的总血淋巴细胞数,中性红吸收,血淋巴溶菌酶活性和总蛋白等生理免疫参数发生了不同程度改变。然而,需要进一步的研究来阐明酸化和温度复合环境胁迫对双壳贝类血细胞的影响<sup>[68]</sup>。

### 2.2 酸化和气候变暖对贝类的其它影响

海洋酸化和气候变暖带来的生态学影响在北冰洋将最明显,北极文石含壳翼足类的品种有可能成为首批遭受海洋酸化危害的生物。Lischka 和 Riebesell 研究极地海蜗牛 *Limacina helicina* 和寒带的 *L. retroversa* 两个物种在温度和  $\text{CO}_2$  二者的协同效应下,同 2009 年秋季相比,在 2010 年冬季期间特别敏感,尤其是在贝壳的溶解率方面<sup>[69]</sup>。Matoo 等研究表明,长期暴露在中度  $\text{CO}_2$  和高温下会影响双壳贝类细胞的氧化还原状态<sup>[67]</sup>。Matozzo 等研究发现,低 pH 和高温条件下会诱导鸡帘蛤 *Chamelea gallina* 和地中海贻贝 *M. galloprovincialis* 的氧化应激。在实验条件下研究发现酸化和高温会增加双壳贝类抗氧化酶的活性<sup>[70]</sup>。Hiebenthal 等研究发现,在酸化和高温下紫贻贝 *M. edulis* 和北极蛤 *Arctica islandica* 两种双壳贝的生理应激增加,表现为脂褐素积累和死亡率升高,壳增长和壳破断力降低等<sup>[71]</sup>。Duarte 等研究智利贻贝 *M. chilensis* 稚贝在温度和海洋酸化复合胁迫作用下的生理反应,发现温度对净钙化率和体重没有影响,但是  $\text{CO}_2$  浓度升高对二者有消极的影响。温度和  $\text{CO}_2$  协同作用仅影响了贝壳表面的溶解。这些结果说明智利贻贝个体可以克服温度升高,但不能忍受  $\text{CO}_2$  浓度升高<sup>[72]</sup>。

Ivanina 等研究表明,全球气候变化和海洋酸化对沿海和河口的海洋双壳贝类可能具有复杂的生理、代谢和生物矿化的交互影响<sup>[73]</sup>。Welladsen 等研究合浦珠母贝 *Pinctada fucata* 在 pH7.8 和 7.6 条件下同正常 pH 水平足丝的生长状况,其研究结果显示足丝的生产数量和总长度是没有明显差异的,但是在 pH7.6 条件下珠母贝足丝明显比对照组的细<sup>[74]</sup>。Donnell 等研究发现,高浓度  $\text{CO}_2$  条件下贝类足丝韧

性下降 40%, 因此海洋酸化会削弱贻贝的附着能力, 潮汐和贝类捕食者对贻贝悬浮养殖及浅海贻贝种群形成潜在的威胁<sup>[75]</sup>。

### 3 展望

未来海洋酸化和变暖无疑会影响贝类的生存, 进而影响沿海生态和水产养殖。目前海洋酸化和变暖对一些经济贝类的生理影响过程尚不清楚, 不同地理种群的贝类对温度和酸化的响应是否存在种群差异也有待阐明。目前大部分研究与钙化机制和幼体的生长发育相关, 对于贝类的免疫功能, 渗透压调节, 能量收支等还未见报道。此外, 温度及不同地理种群是否会影响贝类对酸化的生理应答也尚不清楚。

有关海洋酸化和海水变暖生物学影响研究是一个新领域, 海水酸化和升温对海洋生态系统和渔业资源(包括鱼类、贝类和珊瑚礁)的影响过程和机理尚不清楚。重点强调 3 个问题: (1) 面对气候变暖或海洋酸化, 海洋生物如何应对? (2) 当变暖和酸化共同作用时海洋生物如何反应? (3) 酸化和变暖是怎样相互影响的?<sup>[76]</sup> 开展海洋酸化和海水升温的研究, 不仅具有重要的科学价值, 同时还具有显著的经济价值和社会价值。研究海洋酸化和升温对海洋生物及生态系统的影响有助于评估和预测未来气候变化和环境变异对我国沿海生态安全影响及沿海海洋生产力的变化。同时, 研究贝类对海洋酸化和温度胁迫的生理生态反应和适应在环境科学、生态学和水产养殖上都具有重要意义。

### References:

- [1] IPCC. Summary for policymakers // Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt K B, Tignor M, Miller H L, 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. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2007.
- [2] Matozzo V, Marin M G. Bivalve immune responses and climate changes: is there a relationship?. Invertebrate Survival Journal, 2011, 8(1): 70-77.
- [3] Feely R A, Sabine C L, Lee K, Berelson W, Kleypas J, Fabry V J, Millero F I. Impact of anthropogenic CO<sub>2</sub> on the CaCO<sub>3</sub> system in the oceans. Science, 2004, 305(5682): 362-366.
- [4] Brierley A S, Kingsford M J. Impacts of climate change on marine organisms and ecosystems. Current Biology, 2009, 19(14): 602-614.
- [5] Orr J C, Fabry V J, Aumont O, Bopp L, Doney S C, Feely R A, Gnanadesikan A, Gruber N, Ishida A, Ios F, Key R M, Lindsay K, Maier-Reimer E, Matear R, Monfray P, Mouchet A, Najjar R G, Plattner G K, Rodgers K B, Sabine C L, Sarmiento J L, Schlitzer R, Slater R D, Totterdell I J, Weirig M F, Yasuhiro Y, Yool A. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. Nature, 2005, 437(7059): 681-686.
- [6] Caldeira K, Wickett M E. Ocean model predictions of chemistry changes from carbon dioxide emissions to the atmosphere and ocean. Journal of Geophysical Research, 2005, 110(C9): C09S04.
- [7] Raven J, Caldeira K, Elderfield H, Hoegh-Guldberg O, Liss P, Riebesell U, Shepherd J, Turley C, Watson A. Ocean acidification due to increasing atmospheric carbon dioxide // Policy Document. London: The Royal Society, 2005.
- [8] Caldeira K, Wickett M E. Anthropogenic carbon and ocean pH. Nature, 2003, 425(6956): 365-365.
- [9] Wittmann A C, Portner H O. Sensitivities of extant animal taxa to ocean acidification. Nature Climate Change, 2013, doi:10.1038/nclimate1982.
- [10] Mann M E, Zhang Z H, Hughes M K, Bradley R S, Miller S K, Rutherford M S, Ni F B. Proxy-based reconstructions of hemispheric and global surface temperature variations over the past two millennia. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(36): 13252-13257.
- [11] Pörtner H O. Ecosystem effects of ocean acidification in times of ocean warming: a physiologist's view. Marine Ecology Progress Series, 2008, 373: 203-217.
- [12] Kurihara H, Asai T, Kato S, Ishimatsu A. Effects of elevated pCO<sub>2</sub> on early development in the mussel *Mytilus galloprovincialis*. Aquatic Biology, 2009, 4(3): 225-233.
- [13] Talmage S C, Gobler C J. The effects of elevated carbon dioxide concentrations on the metamorphosis, size, and survival of larval hard clams (*Mercenaria mercenaria*), bay scallops (*Argopecten irradians*), and Eastern oysters (*Crassostrea virginica*). Limnology and Oceanography, 2009, 54(6): 2072-2080.
- [14] Navarro J M, Torres R, Acuña K, Duarte C, Manriquez P H, Lardies M, Lagos N A, Vargas C, Aguilera V. Impact of medium-term exposure to elevated pCO<sub>2</sub> levels on the physiological energetics of the mussel *Mytilus chilensis*. Chemosphere, 2013, 90(3): 1242-1248.
- [15] Gazeau F, Gattuso J P, Dawber C, Pronker A E, Peene F, Peene J, Heip C H R, Middelburg J J. Effect of ocean acidification on the early life stages of the blue mussel (*Mytilus edulis*). Biogeosciences, 2010, 7(7): 2051-2060.
- [16] Parker L M, Ross P L, O'Connor W A. The effect of ocean

- acidification and temperature on the fertilization and embryonic development of the Sydney rock oyster *Saccostrea glomerata* (Gould 1850). *Global Change Biology*, 2009, 15 (9): 2123-2136.
- [17] Talmage S C, Gobler C J. Effects of past, present, and future ocean carbon dioxide concentrations on the growth and survival of larval shellfish. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(40): 17246-17251.
- [18] Barros P, Sobral P, Range P, Chfcharo L, Matias D. Effects of sea-water acidification on fertilization and larval development of the oyster *Crassostrea gigas*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2013, 440: 200-206.
- [19] White M M, McCorkle D C, Mullineaux L S, Cohen A L. Early exposure of bay scallops (*Argopecten irradians*) to high CO<sub>2</sub> causes a decrease in larval shell growth. *Plos One*, 2013, 8 (4): e61065.
- [20] Kroeker K J, Kordas R L, Crim R, Hendriks I S, Ramajo L, Singh G S, Duarte C M, Gattuso J P. Impacts of ocean acidification on marine organisms: quantifying sensitivities and interaction with warming. *Global Change Biology*, 2013, 19(6): 1884-1896.
- [21] Timmins-Schiffman E, O'Donnell M J, Friedman C S, Roberts S B. Elevated pCO<sub>2</sub> causes developmental delay in early larval Pacific oysters, *Crassostrea gigas*. *Marine Biology*, 2013, 160 (8): 1973-1982.
- [22] Talmage S C, Gobler C J. Effects of CO<sub>2</sub> and the harmful alga *Aureococcus anophagefferens* on growth and survival of oyster and scallop larvae. *Marine Ecology Progress Series*, 2012, 464: 121-134.
- [23] Liu W G, Lin J S. Effect of ocean acidification on fertilization and early development of the pearl oyster *Pinctada martensii* Dunker. *Marine Sciences*, 2012, 36(4): 19-24.
- [24] Zhang J, Zhang Z K, Zhang Y F. Ocean acidification and its impacts on marine ecosystem. *Marine Geology Frontiers*, 2012, 28 (2): 1-9.
- [25] Michaelidis B, Ouzounis C, Pleras A, Pörtner H O. Effects of long-term moderate hypercapnia on acid-base balance and growth rate in marine mussels *Mytilus galloprovincialis*. *Marine Ecology Progress Series*, 2005, 293: 109-118.
- [26] Berge J A, Bjerkeng B, Pettersen O R, Schaanning M T, Oxnevad S. Effects of increased sea water concentrations of CO<sub>2</sub> on growth of the bivalve *Mytilus edulis* L. *Chemosphere*, 2006, 62 (4): 681-687.
- [27] Gazeau F, Quiblier C, Jansen J M, Gattuso J P, Middelburg J J, Heip C H R. Impact of elevated CO<sub>2</sub> on shellfish calcification. *Geophysical Research Letters*, 2007, 34(7): L07603.
- [28] Green M A, Jones M E, Boudreau C L, Moore R L, Westman B A. Dissolution mortality of juvenile bivalves in coastal marine deposits. *Limnology and Oceanography*, 2004, 49(3): 727-734.
- [29] Weiss I M, Tuross N, Addadi L, Weiner S. Mollusc larval shell formation: Amorphous calcium carbonate is a precursor phase for aragonite. *Journal of Experimental Zoology*, 2002, 293 (5): 478-491.
- [30] Wang S R, Yin K D, Cai W J, Wang D X. Advances in studies of ecological effects of ocean acidification. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(18): 5859-5869.
- [31] Beniash E, Ivanina A, Lieb N S, Kurochkin I, Sokolova I M. Elevated level of carbon dioxide affects metabolism and shell formation in oysters *Crassostrea virginica*. *Marine Ecology Progress Series*, 2010, 419: 95-108.
- [32] Tunnicliffe V, Davies K T A, Butterfield D A, Embley R W, Rose J W, Chadwick W W. Survival of mussels in extremely acidic waters on a submarine volcano. *Nature Geoscience*, 2009, 2(5): 344-348.
- [33] Fabry V O J, McClintock J B, Mathis J T, Grebmeier J M. Ocean acidification at high latitudes: the bellwether. *Oceanography*, 2009, 22(4): 160-171.
- [34] Kleypas J A, Buddemeier R W, Archer D, Gattuso J P, Langdon C, Opdyke B N. Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs. *Science*, 1999, 284 (5411): 118-120.
- [35] Gattuso J P, Buddemeier R W. Ocean biogeochemistry: calcification and CO<sub>2</sub>. *Nature*, 2000, 407(6802): 311-312.
- [36] Wood H L, Spicer J I, Widdicombe S. Ocean acidification may increase calcification rates, but at a cost. *Proceedings the Royal of Society B*, 2008, 275(1664): 1767-1773.
- [37] Ries J B, Cohen A L, McCorkle-Geology D C. Marine calcifiers exhibit mixed responses to CO<sub>2</sub>-induced ocean acidification. *Geology*, 2009, 37(12): 1131-1134.
- [38] Thomsen J, Melzner F. Moderate seawater acidification does not elicit long-term metabolic depression in the blue mussel *Mytilus edulis*. *Marine Biology*, 2010, 157(12): 2667-2676.
- [39] Dupont S, Ortega-Martinez O, Thorndyke M. Impact of near-future ocean acidification on echinoderms. *Ecotoxicology*, 2010, 19(3): 449-462.
- [40] Fernández-Reiriz M J, Range P, Álvarez-Salgado X A, Labarta U. Physiological energetics of juvenile clams *Ruditapes decussatus* in a high CO<sub>2</sub> coastal ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 2011, 433: 97-105.
- [41] Miller A W, Reynolds A C, Sobrino C, Riedel G F. Shellfish face uncertain future in high CO<sub>2</sub> world: influence of acidification on oyster larvae calcification and growth in estuaries. *Plos One*, 2009, 4(5): e5661.
- [42] Zhang M L, Zou J, Fang J G, Zhang J H, Du M R, Li B, Ren L H. Impacts of marine acidification on calcification, respiration and energy metabolism of Zhikong scallop *Chlamys farreri*. *Marine Fisheries Research*, 2011, 32(4): 48-54.
- [43] Bibby R, Widdicombe S, Parry H, Spicer J, Pipe R. Effects of



- ocean acidification on the immune response of the blue mussel *Mytilus edulis*. *Aquatic Biology*, 2008, 2(1): 67-74.
- [44] Beesley A, Lowe D M, Pascoe C A, Widdicombe S. Effects of CO<sub>2</sub>-induced seawater acidification on the health of *Mytilus edulis*. *Climate Research*, 2008, 37(2/3): 215-225.
- [45] Fabry V J, Seibel B A, Feely R A, Orr J A. Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. *ICES Journal of Marine Science*, 2008, 65(3): 414-432.
- [46] Widdicombe S, Spicer J I. Predicting the impact of ocean acidification on benthic biodiversity: What can animal physiology tell us? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2008, 366(1/2): 187-197.
- [47] Melzner F, Gutowska M A, Langenbuch M, Dupont S, Lucassen M, Thorndyke M C, Bleich M, Pörtner H O. Physiological basis for high CO<sub>2</sub> tolerance in marine ectothermic animals: pre-adaptation through lifestyle and ontogeny? *Biogeosciences*, 2009, 6(10): 2313-2331.
- [48] Miles H, Widdicombe S, Spicer J I, Hall-Spencer J. Effects of anthropogenic seawater acidification on acid-base balance in the sea urchin *Psammechinus miliaris*. *Marine Pollution Bulletin*, 2007, 54(1): 89-96.
- [49] Rosa R, Seibel B A. Synergistic effect of climate-related variables suggests future physiological impairment in a top oceanic predator. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 2008, 105(52): 20776-20780.
- [50] Guinotte J M, Fabry V J. Ocean acidification and its potential effects on marine ecosystems. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2008, 1134(1): 320-342.
- [51] Ding Z K, Li H H, Xu Y Q. Effect of ocean acidification on respiratory metabolism of marine living things. *Feed Industry*, 2012, 33(20): 15-17.
- [52] Lannig G, Eilers S, Pörtner H O, Sokolova I O, Bock C. Impact of ocean acidification on energy metabolism of oyster, *Crassostrea gigas*-changes in metabolic pathways and thermal response. *Marine Drugs*, 2010, 8(8): 2318-2339.
- [53] Schalkhauser B, Bock C, Stemmer K, Brey T, Pörtner H O, Lannig G. Impact of ocean acidification on escape performance of the king scallop, *Pecten maximus*, from Norway. *Marine Biology*, 2012, 160(8): 1995-2006.
- [54] Liu W G, He M X. Effects of ocean acidification on the metabolic rates of three species of bivalve from southern coast of China. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2012, 30(2): 206-211.
- [55] Wicks L C, Roberts J M. Benthic invertebrates in a high-CO<sub>2</sub> world. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 2012, 50: 127-188.
- [56] Parker L, Ross P M, O'Connor W A. Populations of the Sydney rock oyster, *Saccostrea glomerata*, vary in response to ocean acidification. *Marine Biology*, 2011, 158(3): 689-697.
- [57] Havenhand J N, Schegel P. Near-future levels of ocean acidification do not affect sperm motility and fertilization kinetics in the oyster *Crassostrea gigas*. *Biogeosciences*, 2009, 6(12): 3009-3015.
- [58] van Colen C, Debusschere E, Braeckman U, van Gansbeke D, Vincx M. The early life history of the clam *Macoma balthica* in a high CO<sub>2</sub> world. *PloS One*, 2012, 7(9): e446SS.
- [59] Talmage S C, Gobler C J. Effects of elevated temperature and carbon dioxide on the growth and survival of larvae and juveniles of three species of northwest Atlantic bivalves. *PloS One*, 2011, 6(10): e26941.
- [60] Parker L M, Ross P M, O'Connor W A. Comparing the effect of elevated pCO<sub>2</sub> and temperature on the fertilization and early development of two species of oysters. *Marine Biology*, 2010, 157(11): 2435-2452.
- [61] Byrne M. Impact of ocean warming and ocean acidification on marine invertebrate life history stages: vulnerabilities and potential for persistence in a changing ocean. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 2011, 49: 1-42.
- [62] Gosselin L A, Qian P Y. Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, 146: 265-282.
- [63] Hunt H L, Scheibling R E. Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, 155: 269-301.
- [64] Byrne M, Ho M, Wong E, Soars N A, Selvakumaraswamy P, Shepard-Brennan H, Dworjanyn S A, Davis A R. Unshelled abalone and corrupted urchins: development of marine calcifiers in a changing ocean. *Proceedings the Royal of Society B: Biological Sciences*, 2011, 278(1716): 2376-2383.
- [65] Lischka S, Bűdenbender J, Boxhammer T, Riebesell U. Impact of ocean acidification and elevated temperatures on early juveniles of the polar shelled pteropod *Limacina helicina*: mortality, shell degradation, and shell growth. *Biogeosciences*, 2011, 8(4): 919-932.
- [66] Watson S A, Southgate P C, Miller G M, Moorhead J A, Knauer J. Ocean acidification and warming reduce juvenile survival of the fluted giant clam, *Tridacna squamosa*. *Molluscan Research*, 2012, 32(3): 177-180.
- [67] Matoo O B, Ivanina A V, Ullstad C, Benias E, Sokolova I M. Interactive effects of elevated temperature and CO<sub>2</sub> levels on metabolism and oxidative stress in two common marine bivalves (*Crassostrea virginica* and *Mercenaria mercenaria*). *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, 2013, 164(4): 545-553.
- [68] Matozzo V, Chinellato A, Munari M, Finos L, Bressan M, Marin M G. First evidence of immunomodulation in bivalves under seawater acidification and increased temperature. *PloS One*, 2012, 7(3): e33820.
- [69] Lischka S, Riebesell U. Synergistic effects of ocean acidification

- and warming on overwintering pteropods in the Arctic. *Global Change Biology*, 2012, 18(12): 3517-3528.
- [70] Matozzo V, Chinellato A, Munari M, Bressan M, Marin M G. Can the combination of decreased pH and increased temperature values induce oxidative stress in the clam *Chamelea gallina* and the mussel *Mytilus galloprovincialis*? *Marine Pollution Bulletin*, 2013, 72(1): 34-40.
- [71] Hiebenthal C, Philipp E E R, Eisenhauer A, Wahl M. Effects of seawater  $p\text{CO}_2$  and temperature on shell growth, shell stability, condition and cellular stress of Western Baltic Sea *Mytilus edulis* (L.) and *Arctica islandica* (L.). *Marine Biology*, 2013, 160(8): 2073-2087.
- [72] Duarte C, Navarro J M, Acuña K, Torres R, Manríquez P H, Lardies M A, Vargas C A, Lagos N A, Aguilera V. Combined effects of temperature and ocean acidification on the juvenile individuals of the mussel *Mytilus chilensis*. *Journal of Sea Research*, 2014, 85(1): 308-314.
- [73] Ivanina A V, Dickinson G H, Matoo O B, Bagwe R, Dickinson A, Beniash E, Sololova I M. Interactive effects of elevated temperature and  $\text{CO}_2$  levels on energy metabolism and biomineralization of marine bivalves *Crassostrea virginica* and *Mercenaria mercenaria*. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2013, 166(1): 101-111.
- [74] Doney S C, Fabry V J, Feely R A, Kleypas J A. Ocean acidification: the other  $\text{CO}_2$  problem. *Annual Review Marine Science*, 2009, 1(1): 169-192.
- [75] O'Donnell M J, George M N, Carrington E. Mussel byssus attachment weakened by ocean acidification. *Nature Climate Change*, 2013, 3(6): 587-590.
- [76] Harvey B P, Gwynn-Jones D, Moore P J. Meta-analysis reveals complex marine biological responses to the interactive effects of ocean acidification and warming. *Ecology and Evolution*, 2013, 3(4): 1016-1030.

#### 参考文献:

- [23] 刘文广, 林坚士. 海洋酸化对马氏珠母贝受精及早期发育的影响. *海洋科学*, 2012, 36(4): 19-24.
- [24] 张静, 张振克, 张云峰. 海洋酸化及其对海洋生态系统的影响. *海洋地质前沿*, 2012, 28(2): 1-9.
- [30] 汪思茹, 殷克东, 蔡卫君, 王东晓. 海洋酸化生态学研究进展. *生态学报*, 2012, 32(18): 5859-5869.
- [42] 张明亮, 邹健, 方建光, 张继红, 杜美荣, 李斌, 任黎华. 海洋酸化对栉孔扇贝钙化、呼吸以及能量代谢的影响. *渔业科学进展*, 2011, 32(4): 48-54.
- [51] 丁兆坤, 李虹辉, 许友卿. 海洋酸化对海洋生物呼吸代谢的影响及机制. *饲料工业*, 2012, 33(20): 15-17.