

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

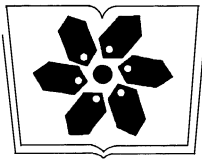
Acta Ecologica Sinica



第32卷 第18期 Vol.32 No.18 **2012**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 32 卷 第 18 期

2012 年 9 月 (半月刊)

目 次

亚热带典型树种对模拟酸雨胁迫的高光谱响应.....	时启龙,江 洪,陈 健,等 (5621)
珠江三角洲地面风场的特征及其城市群风道的构建.....	孙 武,王义明,王越雷,等 (5630)
粤北山地常绿阔叶林自然干扰后冠层结构与林下光照动态.....	区余端,苏志尧 (5637)
四种猎物对南方小花蝽生长发育和繁殖的影响.....	张昌容,鄧军锐,莫利锋 (5646)
普洱季风常绿阔叶林次生演替中木本植物幼苗更新特征.....	李帅锋,刘万德,苏建荣,等 (5653)
喀斯特常绿落叶阔叶混交林物种多度与丰富度空间分布的尺度效应.....	张忠华,胡 刚,祝介东,等 (5663)
格氏栲天然林土壤养分空间异质性.....	苏松锦,刘金福,何中声,等 (5673)
种植香根草对铜尾矿废弃地基质化学和生物学性质的影响.....	徐德聪,詹 婧,陈 政,等 (5683)
灌溉对三种荒漠植物蒸腾耗水特性的影响.....	单立山,李 毅,张希明,等 (5692)
真盐生植物盐角草对不同氮形态的响应.....	聂玲玲,冯娟娟,吕素莲,等 (5703)
鹿泉沟自然保护区寒温性针叶林演替优势种格局动态分析.....	张钦弟,毕润成,张金屯,等 (5713)
不同水肥条件下 AM 真菌对丹参幼苗生长和营养成分的影响.....	贺学礼,马 丽,孟静静,等 (5721)
垄沟覆膜栽培冬小麦田的土壤呼吸.....	上官宇先,师日鹏,韩 坤,等 (5729)
不同方式处理牛粪对大豆生长和品质的影响.....	郭立月,刘雪梅,战丽杰,等 (5738)
基于大气沉降与径流的乌鲁木齐河源区氮素收支模拟.....	王圣杰,张明军,王飞腾,等 (5747)
基于能值理论的循环复合农业生态系统发展评价——以福建省福清星源循环农业产业示范基地为例.....	钟珍梅,翁伯琦,黄勤楼,等 (5755)
低温暴露和恢复对棘胸蛙雌性亚成体生存力及能量物质消耗的影响.....	凌 云,邵 晨,颜志刚,等 (5763)
暗期干扰对棉铃虫两个不同地理种群滞育抑制作用的比较.....	陈元生,涂小云,陈 超,等 (5770)
水土流失治理措施对小流域土壤有机碳和全氮的影响.....	张彦军,郭胜利,南雅芳,等 (5777)
不同管理主体对泸沽湖流域生态系统影响的比较分析.....	董仁才,苟亚青,李思远,等 (5786)
连江鱼类群落多样性及其与环境因子的关系.....	李 捷,李新辉,贾晓平,等 (5795)
溶氧水平对鲫鱼代谢模式的影响.....	张 伟,曹振东,付世建 (5806)
象山港人工鱼礁区的网采浮游植物群落组成及其与环境因子的关系.....	江志兵,陈全震,寿 鹿,等 (5813)
填海造地导致海湾生态系统服务损失的能值评估——以套子湾为例.....	李睿倩,孟范平 (5825)
城市滨水景观的视觉环境质量评价——以合肥市为例.....	姚玉敏,朱晓东,徐迎碧,等 (5836)
专论与综述	
生态基因组学研究进展.....	施永彬,李钧敏,金则新 (5846)
海洋酸化生态学研究进展.....	汪思茹,殷克东,蔡卫君,等 (5859)
纺锤水蚤摄食生态学研究进展.....	胡思敏,刘 胜,李 涛,等 (5870)
河口生态系统氨氧化菌生态学研究进展.....	张秋芳,徐继荣,苏建强,等 (5878)
嗜中性微好氧铁氧化菌研究进展.....	林超峰,龚 骏 (5889)
典型低纬度海区(南海、孟加拉湾)初级生产力比较.....	刘华雪,宋星宇,黄洪辉,等 (5900)
植物叶片最大羧化速率及其对环境因子响应的研究进展.....	张彦敏,周广胜 (5907)
中国大陆鸟类栖息地选择研究十年.....	蒋爱伍,周 放,覃 玥,等 (5918)
研究简报	
孵化温度对赤链蛇胚胎代谢和幼体行为的影响.....	孙文佳,俞 霄,曹梦洁,等 (5924)
不同培肥茶园土壤微生物量碳氮及相关参数的变化与敏感性分析.....	王利民,邱珊莲,林新坚,等 (5930)
施肥对两种莧菜吸收积累镉的影响.....	李凝玉,李志安,庄 萍,等 (5937)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 322 * zh * P * ¥70.00 * 1510 * 36 * 2012-09



封面图说: 冬天低空飞翔的丹顶鹤——丹顶鹤是鹤类中的一种,因头顶有“红肉冠”而得名。是东亚地区特有的鸟种,因体态优雅、颜色分明,在这一地区的文化中具有吉祥、忠贞、长寿的象征,是传说中的仙鹤,国家一级保护动物。丹顶鹤具备鹤类的特征,即三长——嘴长、颈长、腿长。成鸟除颈部和飞羽后端为黑色外,全身洁白,头顶皮肤裸露,呈鲜红色。丹顶鹤每年要在繁殖地和越冬地之间进行迁徙,只有在日本北海道等地是留鸟,不进行迁徙,这可能与冬季当地人有组织地投喂食物,食物来源充足有关。

彩图提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201108131184

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.

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.

海洋酸化生态学研究进展

汪思茹^{1,2}, 殷克东^{3,4,*}, 蔡卫君⁵, 王东晓¹

(1. 中国科学院南海海洋研究所热带海洋环境国家重点实验室, 广州 510301; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049;

3. 中山大学海洋学院, 广州 510000; 4. 格里菲斯大学环境学院, 澳大利亚 QLD4111;

5. 美国乔治亚大学海洋系, 美国 乔治亚州 雅典市 30602)

摘要: 工业革命以来, 人类排放的大量二氧化碳引起温室效应的同时, 也被海洋吸收使得全球海洋出现了严重的酸化。海洋酸化及伴随的海水碳酸盐化学体系的变化对海洋生物产生深远的影响。以海洋酸化对钙化作用和光合作用的影响为重点, 总结了近年来关于海洋酸化的研究, 介绍了海洋中不同生态系统对海洋酸化的响应。一方面, 海水中 CO_3^{2-} 浓度和碳酸钙饱和度的降低对海洋钙化生物造成严重损害, 生活在高纬的冷水珊瑚和翼足目等文石生产者是最早的受害者; 贝类和棘皮动物在钙化早期对海洋酸化尤其敏感, 其幼体存活率受到海洋酸化的严重制约。另一方面, CO_2 浓度的增加能促进海洋植物的光合作用和生长, 增加初级生产力, 改变浮游植物的群落组成。此外, 海洋酸化可以促进固氮和脱氮作用同时削弱硝化作用, 改变溶氧浓度分布和金属的生物可利用性, 从而对海洋生物产生间接影响。海洋酸化对海洋生态系统的影响机制复杂, 影响程度深远。为了能准确的评估海洋酸化的生态学效应, 需要更全面深入的研究。

关键词: 海洋酸化; CO_2 ; 生物钙化; 光合作用

Advances in studies of ecological effects of ocean acidification

WANG Siru^{1,2}, YIN Kedong^{3,4,*}, CAI Weijun⁵, WANG Dongxiao¹

1 State Key Laboratory of Tropical Oceanography, South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China

2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 School of Marine Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510000, China

4 Environmental Futures Centre, Griffith University, QLD4111, Australia

5 Department of Marine Sciences, the University of Georgia, Athens, GA, 30602, USA

Abstract: Since the beginning of the industrial revolution in the mid-eighteenth century, the increase in carbon dioxide from humankind's combined industrial and agricultural activities has elevated atmospheric CO_2 concentration from approximately 280 $\mu\text{mol/mol}$ to 390 $\mu\text{mol/mol}$. The ocean has absorbed about one third of anthropogenic carbon emission, thereby curtailing the growth of CO_2 level in the atmosphere. At the same time, however, the absorption of CO_2 has caused unprecedented changes to ocean chemistry, lowering seawater pH and carbonate ion concentration and increasing dissolved CO_2 and bicarbonate ion concentration. The changes in carbon chemistry are referred to as ocean acidification (OA). The oceanic uptake of CO_2 and the concomitant changes in seawater chemistry may benefit algal photosynthesis, but have adverse consequences for many calcifying organisms, and may result in changes in species composition and other ecosystem and biogeochemical processes. In this paper, we present the current status of ocean acidification, and review its effects on marine organisms and ecosystems, with the emphasis on two key biological processes—calcification and photosynthesis.

基金项目: 中国科学院、国家外国专家局创新团队国际合作伙伴计划资助 (KZCX2-YW-T001, NSFC41176129); 国家自然科学基金委资助 (41176129); ARC DP110103155 对 Kedong Yin 的资助

收稿日期: 2011-08-13; 修订日期: 2012-02-22

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yinkd@mail.sysu.edu.cn

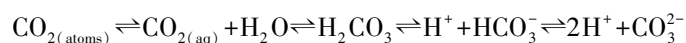
The ability of marine calcifying organisms, including corals, foraminifera and coccolithophores to produce calcareous skeletal structures is directly affected by decreased carbonate saturation state (Ω). When seawater $p(\text{CO}_2)$ reaches two times of pre-industrial $p(\text{CO}_2)$, biological calcification productivity will decrease by 20–40%. Most calcifying organisms investigated demonstrate reduced calcification in response to increased $p(\text{CO}_2)$ and decreased CO_3^{2-} concentration and CaCO_3 saturation state (Ω_{cal}) as well as lowered pH. Coral reefs which are the most frequently investigated ecosystem showed reduced growth rate, lower calcification rate, and increased levels of bleaching or necrosis under ocean acidification. Pteropods, foraminifera and coccolithophores are major planktonic producers of CaCO_3 and account for nearly all the export flux of CaCO_3 from the upper ocean to the deep ocean. Their calcification rates will decrease with decreasing CO_3^{2-} concentration and Ω_{cal} . Benthic invertebrates such as echinoderms like sea urchins and brittlestars will mostly suffer from the deleterious carbonate conditions, especially in their early life stages. Enough evidence suggests that seawater acidification will damage the calcifying organisms, but to what extent calcifying organisms are affected and how they adapt to the changed chemical environment are not adequately addressed.

The increase in CO_2 availability facilitates photosynthetic carbon fixation of some phytoplankton groups, and the increase in photosynthesis will differ among different species due to the level of carbon concentration mechanism (CCM) and the efficiency of light utilization. The low pH conditions may also change taxonomic composition and uptake ratios of C to other nutrients. Elevated CO_2 concentration increases phytoplankton C:N ratio which may take excess carbon, thereby buffering OA in the surface ocean. However, calcifying algae show contradictory evidence of either an increase or decrease in calcification and photosynthesis.

CO_2 in the atmosphere is projected to double in 50 years and to triple by the end of the century if the current CO_2 emission continues at the present level. The ocean will become more acidic as pH was projected to drop by 0.1 and 0.3 units, respectively. Ocean acidification may also alter ocean biogeochemical cycle, community composition and ecosystem stability directly or indirectly.

Key Words: ocean acidification; CO_2 ; biological calcification; photosynthesis

工业革命前 400 000 年间,大气 $p(\text{CO}_2)$ 的变化范围为 180 到 280 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ ^[1]。工业革命以来,人为活动导致 CO_2 的大量排放,到 2007 年大气 CO_2 浓度已达到 384 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ ^[2],并以每年约 0.5% 的速度增加^[3]。海洋在全球碳循环中起着极其重要的作用,吸收了约 1/3 的人类排放二氧化碳,如果没有海洋的吸收,大气 CO_2 浓度还会再增加 55%^[4]。海洋对 CO_2 的吸收减缓了大气 CO_2 浓度上升的趋势,但不断增加溶入的 CO_2 使海水 pH 值降低,并改变海水的二氧化碳-碳酸盐体系:



使得海水中 H^+ 、 CO_2 和 HCO_3^- 浓度增加, CO_3^{2-} 浓度降低。相对于工业革命前,2007 年海水 pH 值已下降 0.1 个 pH 值单位(从约 8.21 下降到 8.1), CO_3^{2-} 浓度下降 10%。在维持当前能源使用结构基本不变情况下,到 21 世纪末大气 $p(\text{CO}_2)$ 将达到 788 $\mu\text{mol}/\text{mol}$,彼时海水 pH 值还会下降 0.3 到 7.8 左右, H^+ 浓度增加 100%—150%,溶解性 CO_2 浓度增加 2 倍, CO_3^{2-} 浓度则减少约 50%^[5]。

海洋酸化及伴随的海水化学环境的变化对海洋生态系有着深远的影响^[6]。当前,国际上关于海洋酸化的生态学效应研究集中在钙化固碳和光合固碳两个方面:珊瑚、翼足目、有孔虫、贝类等钙化生物首先对海洋酸化导致的 CO_3^{2-} 浓度与碳酸钙饱和度降低的环境响应;其次,海水 CO_2 浓度的上升可能使浮游植物、大型海藻和高等海洋植物等初级生产者的生长收益。海洋钙化藻类(如大型的仙掌藻类、珊瑚藻类和浮游的颗石藻类)能同时进行钙化作用和光合作用,其对海洋酸化的响应并不一致,至今仍存在争议。光合固碳和钙化固碳分别代表着海洋的有机碳泵和碳酸盐逆泵,其在海洋酸化下的变化关系到海洋的 CO_2 吸收能力,深刻影响

着全球碳循环体系与生态系统。

1 海洋酸化的生态效应

1.1 生物钙化

海洋钙化生物珊瑚(corals)、有壳翼足目(shelled pteropods)、有孔虫(foraminifera)、颗石藻(coccolithophores)、软体动物(mollusks)、棘皮动物(echinoderms)等利用海水 CO_3^{2-} 生成钙质骨骼或保护壳。海洋酸化下, CO_3^{2-} 浓度降低, 海洋钙化生物的钙化作用将受到抑制。Hall-Spencer 等^[7] 对地中海一个火山口附近高 CO_2 区的生态系统进行调查, 发现随着 $p(\text{CO}_2)$ 的增加和 pH 值的降低, 海胆和钙化藻显著减少, 当 pH 值小于 7.6 时, 它们的丰度降至零。在两倍于现今大气 $p(\text{CO}_2)$ 水平下, 海洋生物钙化总量将减少 20%—40%^[8]。几乎所有室内和围隔生态实验都显示生物钙化率随 CO_2 浓度上升而降低^[9-10], 气候模型结果也显示 22 世纪全球海洋生物钙化率会下降^[11-12]。

海洋酸化下, CO_3^{2-} 浓度的减少将降低碳酸钙饱和度, 碳酸钙饱和度 Ω 定义为:

$$\Omega = [\text{Ca}^{2+}][\text{CO}_3^{2-}]/K'_{\text{sp}}$$

其中, 矿物表观溶解度 K'_{sp} 取决于温盐、压力及特定的矿物晶相, 文石(aragonite)比方解石(calcite)溶解性高 50%^[13]; $[\text{Ca}^{2+}]$ 与盐度近似成比例, 因此饱和度 Ω 主要由 CO_3^{2-} 浓度决定, 两者呈正比关系^[1]。

Riebesell^[8] 对比了白垩纪和当前海水中 Ca^{2+} 、pH 值和不同形式无机碳的浓度, 认为与海水 pH 值、 CO_2 和 CO_3^{2-} 浓度相比, 碳酸钙饱和度 Ω 对生物钙化作用具有更显著的影响。 $\Omega > 1.0$ 的海水有利于生物体钙质外壳和骨骼的形成和发育, $\Omega < 1.0$ 时生物体外壳和骨骼将溶解(被有机外衣等保护的外壳和骨骼除外)^[14]。目前, 上层海水的碳酸钙仍处于超饱和状态, 一般不会成为生物钙化的限制性因子, 但 Reynaud 等^[15] 发现, 即使 Ω 大于 1, Ω 的降低仍能导致大多数钙化生物钙化率的降低。

1.1.1 珊瑚礁生态系统

珊瑚礁生态系统是地球上生物多样性最高且经济效益显著的生态系统, 海洋酸化对它的影响不仅局限在其中的钙化生物, 还会间接影响依赖该系统生存的植物群、动物群。据预测, 如果大气 CO_2 浓度按预期的速度持续上升, 到 2050 年温带水域珊瑚礁的生长将受到严重威胁^[16]。

珊瑚礁碳酸钙层的主要贡献者包括造礁珊瑚、红壳珊瑚藻(CCA)和绿钙藻(*Halimeda*)。这些钙化生物为珊瑚礁中其它生物提供食物、栖息地和保护, 具有重要的生态意义。围隔生态系统实验结果表明海洋酸化对珊瑚和 CCA 有抑制作用^[10]。pH 值的降低会导致珊瑚的生长率、钙化速率和生产力降低, 使珊瑚白化和坏死加剧, 并可能改变珊瑚礁生态系统的群落结构^[10]。根据实验结果, Langdon 等^[17] 推论在两倍于前工业时期 $p(\text{CO}_2)$ 水平下珊瑚礁将减少 40%, 在实验进行的 3.8a 中, 他们也没有观察到珊瑚有任何适应碳酸钙饱和度变化的征兆。另外, 光合生物肉质藻的生长可能受到 $p(\text{CO}_2)$ 上升的促进^[10]。因此, 珊瑚和钙化藻因海洋酸化受到抑制时, 肉质藻可能替代他们成为珊瑚礁的优势生物, 这种变化可能将改变珊瑚礁生态系统的结构并影响依赖这一系统的动植物群落。

海水中文石饱和度对生物钙化有直接影响^[17-18]。工业革命前, 热带 Ω_{arag} 约为 4, 现在已降低到约 3.5, 推测到 2100 年将低于 2^[19]。虽然热带海水文石能够持续处于超饱和状态($\Omega_{\text{arag}} > 1$), 但生物钙化率仍会显著受到大气 CO_2 浓度上升的抑制。由于珊瑚礁受到外界压力如捕食者、营养盐限制和温度变化等侵蚀, 只有在钙化速率能够平衡这些损失时珊瑚礁才能维持稳定。一般认为 $\Omega_{\text{arag}} = 3.5$ 是珊瑚增长的下限^[19]。现今, 98% 的珊瑚礁生长在文石饱和度 $\Omega_{\text{arag}} \geq 3.5$ 的海水中。当大气 $p(\text{CO}_2)$ 水平达到 450 $\mu\text{mol/mol}$, 热带海区的 Ω_{arag} 将会低于 3.5^[9], 彼时海洋珊瑚礁生态系统将面临灾难。

此外, 在高纬深海大陆坡和海脊上还生活着冷水珊瑚, 这些冷水珊瑚支撑着不同的海洋生态系统并在渔业和海岸保护中起着重要作用。由于碳酸盐饱和度 Ω 随着温度的降低而下降, 冷水石珊瑚将首先受到 $p(\text{CO}_2)$ 上升的影响。预测部分冷水珊瑚在 2020 年便会暴露在腐蚀环境下($\Omega_{\text{arag}} < 1$), 到 2100 年, 暴露在碳酸

钙不饱和水体中的冷水珊瑚将达到 70%^[20]。

1.1.2 浮游钙化生物

浮游钙化生物有壳翼足目 (shelled pteropods)、有孔虫 (foraminifera) 和颗石藻 (coccolithophores) 几乎贡献了所有从上层海洋向深海输出的 CaCO_3 。有壳翼足目是文石的主要浮游生产者,在极地和副极地有很高密度^[21]。它们同珊瑚一样利用文石形成骨骼,因而也是海洋酸化较早的受害者。预计大气 $p(\text{CO}_2)$ 达到 450 $\mu\text{mol/mol}$ 时,翼足目的生存将受到威胁^[22]。在文石不饱和水体中,有壳翼足目动物不能维持壳的完整性,空壳降到文石饱和和临界深度以下时会被腐蚀或部分溶解^[21],活体翼足目壳在文石不饱和水体中也会迅速腐蚀^[1]。另外,南大洋 CO_3^{2-} 浓度冬季低于夏季,而翼足目的主要种峨螺 (*Limacina helicina*) 的幼体发育通常发生在冬季^[22],这对峨螺的后代繁衍极为不利,将加重海洋酸化下峨螺所受的威胁。由于高纬海域 CO_3^{2-} 浓度和碳酸钙饱和度低于热带,翼足目类和高纬的冷水珊瑚受海洋酸化的威胁最早也最为严重。到 21 世纪末,南大洋表层海水 CO_3^{2-} 浓度将降至 $(55 \pm 5) \mu\text{mol/kg}$,文石饱和和临界深度将由现在的约 800 m 上升至海表^[21, 23],到那时,若有壳翼足目不能很快适应,将被迫向文石仍饱和的较低纬度表层海域迁移,其捕食者也将受到影响。

单细胞的有孔虫是海洋中最小的钙化生物,它们钙化形成方解石外壳,是海洋生物钙化的重要组成部分,在维持生物碳泵中起着重要作用,它们是海洋食物链的底端环节^[5]。浮游有孔虫占海洋生物钙化总量的 25%—50%^[24]。有孔虫对环境 CO_3^{2-} 浓度变化很敏感,其外壳总量与 CO_3^{2-} 浓度正相关。比起生活在几千年前的有孔虫化石,南大洋现今的有孔虫外壳更薄更多孔^[25];预测当大气 CO_2 浓度上升到现今的两倍时,有孔虫的钙化率还将下降 20%—40%^[26]。5 500 万年前的古新世-始新世最热事件 (PETM) 中,空前的海洋酸化,导致当时大多数底栖有孔虫灭绝^[27],因而当今剧烈的海洋酸化环境下,有孔虫的生存受到严重威胁,其在分布和丰度上的改变将对全球碳循环产生重大影响。

颗石藻被认为是地球上生产力最高的钙化生物,同时它们是重要的初级生产者,在海洋碳循环中起着重要作用。多数颗石藻的生长实验表明 $p(\text{CO}_2)$ 上升导致钙化率显著下降。Riebesell 等^[28] 的室内实验显示赫氏圆石藻 (*Emiliania Huxleyi*) 和大洋桥石藻 (*Gephyrocapsa ozeania*) 在 750 $\mu\text{mol/mol}$ $p(\text{CO}_2)$ 下,钙化速率分别降低约 15% 和 45%,同时还检测到畸形球石粒和不完整球石层。围隔生态系统实验也显示赫氏圆石藻钙化和生长速率随 CO_2 浓度的上升而降低^[29]。然而,Iglesias-Rodriguez 等^[30] 利用碳酸代替盐酸模拟 CO_2 浓度上升情况,发现相对于 280 $\mu\text{mol/mol}$ $p(\text{CO}_2)$,750 $\mu\text{mol/mol}$ $p(\text{CO}_2)$ 下,赫氏圆石藻的颗粒无机碳 (PIC) 和颗粒有机碳 (POC) 生成都加倍,生长速率显著较高,球石层和球石粒含量也随 CO_2 分压的增加而增加。这与 Riebesell 等^[28] 的结果矛盾,至今仍存在争论,赫氏圆石藻在酸化下的不同反应可能与不同学者的实验条件和数据处理等有关,高坤山^[31] 也指出在不同光照条件下,赫氏圆石藻对 CO_2 加富的响应并不相同。颗石藻是一种钙化藻,它的钙化和生长在海洋酸化下的反应,较其它钙化生物更为复杂,其对海洋酸化的响应和生态学意义将在钙化藻部分进一步讨论。

翼足目、有孔虫和颗石藻 3 种浮游钙化生物在全球海洋有广泛的分布,在大洋和沿岸生态系统中都占有重要地位。在海洋酸化下的响应与生存的海域有很大关系,分布在高纬的浮游生物较易受到海洋酸化的威胁。在所有钙化生物中,珊瑚礁钙化生产力仅占全球生物钙化的小部分,而翼足目、有孔虫和颗石藻浮游钙化生物占全球生物钙化生产力的 80% 以上^[28],它们在海洋酸化下的变化直接影响海洋的碳循环。钙化作用是将游离的无机碳转化为 CaCO_3 ,起 CO_2 库存的作用,但实际上,它是一个大气 CO_2 的潜在源 ($\text{Ca}^{2+} + 2\text{HCO}_3^- \rightleftharpoons \text{CaCO}_3 \downarrow + \text{CO}_2 \uparrow + \text{H}_2\text{O}$)。因而,海洋酸化下,钙化生物的钙化受抑制,从而减少钙化作用向大气释放的 CO_2 ,可能造成海洋对大气 CO_2 浓度上升的负反馈。

1.1.3 底栖无脊椎动物

软体动物和棘皮动物是典型具 CaCO_3 骨骼的底栖无脊椎动物,它们分泌文石、方解石、高 Mg 方解石 (含 > 5% MgCO_3)、不定形 CaCO_3 (amorphous CaCO_3) 或不同形式的混合物^[5]。很多底栖钙化动物是近岸生态系统

中的主要物种,在经济和生态上都具有重要地位。底栖成年软体动物和棘皮动物的生长和钙化受 $p(\text{CO}_2)$ 升高抑制。到“联合国政府间气候专门委员会”(IPCC)2007 年报告^[2]预测的 2100 年大气 CO_2 分压(740 $\mu\text{mol/mol}$)下,贻贝 *Mytilus edulis* 和太平洋牡蛎 *Crassostrea gigas* 的钙化速率将分别降低 25% 和 10%,即使在 560 $\mu\text{mol/mol}$ $p(\text{CO}_2)$ 环境下培养 6 个月,食用蜗牛和海胆的生长也都受到显著抑制^[32]。

钙化早期的底栖贝类和海胆对 $p(\text{CO}_2)$ 增加及海水碳酸盐化学变化敏感,海胆 *Hemicentrotus pulcherrimus* 和 *Echinodetra mathaei* 的受精成功率、发育率和幼体大小都随 CO_2 浓度的上升而减小^[5]。幼年硬壳蛤 *Mercenaria* 在文石不饱和水体中死亡率显著增加,外壳在两周内全部溶解^[33]。西北欧沿岸海域关键种脆海星脆刺蛇尾 *Ophiothrix fragilis* 幼体在 pH 值=8.1 海水中培养 8d 后有(29.5±5.5)% 存活,而在 pH 值=7.9 的海水中,不足 0.1% 幼体可以存活^[34]。

软体动物和海胆幼体阶段的矿物形式和钙化机制也显示了它们对海洋酸化的极度敏感^[5]。成年腹足动物和双壳贝分泌文石、方解石和两者的混合体,但在幼体阶段,它们的外壳中都包含超显微晶体结构相似的文石以保护发育过程中的幼体^[35]。蛤蜊 *M. mercenaria* (成年外壳为文石)和牡蛎 *Crassostrea gigas* 幼体(成年外壳几乎全为方解石)形成不定形 CaCO_3 作为文石的短期前体^[35]。海胆的两个种的胚胎发育阶段, CaCO_3 在针骨形成前也以不定形形态存在^[36-37]。由于这种不稳定、暂时性的不定形 CaCO_3 比结晶态 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尤其脆弱。

海洋酸化下,软体动物和棘皮动物等底栖钙化生物钙化率降低,生长受到抑制,且在幼体和胚胎阶段表现尤为敏感。但研究的生物主要是贝类、海胆等少数常见物种,并不能推广到其它底栖无脊椎动物中。有些钙化生物还可能在海洋酸化下收益或不受影响。Gutowska 等^[38]报道头足动物 *Sepia officinalis* 在高 CO_2 浓度下生长和钙化出乎意料的大幅度增加。甲壳动物、刺胞动物、海绵动物、苔藓虫、环节动物、腕足类动物和背囊动物等底栖无脊椎动物也会形成 CaCO_3 骨骼,但对 $p(\text{CO}_2)$ 升高环境下它们生长和钙化的变化所知甚少,迫切需要更多的研究。

1.2 光合作用固碳

1.2.1 红树林和海草

大气 CO_2 浓度上升对陆地植物光合固碳的影响已经得到了有效的研究,短期内 CO_2 浓度升高有利于植物通过光合作用将 CO_2 转化为有机物,从而促进植物的生长发育,且对 C3 植物的促进作用更明显^[39]。

红树林生态系统的基本特征是包含有生长在潮间带上半部的通称红树林的茂密耐盐常绿乔木或灌木,其兼具陆地和海洋生态特征,是重要的海岸生态系统类型。红树林在 $p(\text{CO}_2)$ 升高下的光合作用和生长与树木种类有关,桐花树、白骨壤因 CO_2 浓度上升而受益,而小花木榄、木榄和正红树的光合作用并不因 CO_2 浓度上升而加强^[39]。总体上,大气 CO_2 浓度升高有利于红树林生长发育,但相对于全球变暖和海平面上升,其直接影响并不显著。

海草光合作用利用的 C 至少 50% 来源于海水中的 CO_2 ,自然界中的海草基本处于碳限制状态,大叶藻的短期 CO_2 富集实验显示叶光合效率和茎生产力的增加,同时伴随对光的需求降低^[40]。 CO_2 浓度的增加可增加海草生物量,但海草对 CO_2 富集的反应强度与其它环境因素相关,长期处于光限制的海草在大气 CO_2 浓度升高下受益更为明显^[41]。然而,实验室内的短期效应并不能代表长期的影响,海草床在长期缓慢的 CO_2 增加环境下受到的影响仍不明确。

1.2.2 海藻

与陆地植物一样,海藻利用 RUBISCO(核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶)固定 CO_2 ,RUBISCO 以 CO_2 为唯一碳源,对 CO_2 吸收的半饱和系数为 20—70 $\mu\text{mol/kg}$ ^[42]。海水中 CO_2 浓度范围仅为 10—25 $\mu\text{mol/kg}$,不足以保证 RUBISCO 的羧化作用。为克服羧化酶对 CO_2 低亲和力的限制,多数藻具有一种增加羧化作用附近 CO_2 浓度的碳浓缩机制(CCMs)。拥有 CCMs 的很多海藻利用的无机碳中 HCO_3^- 可占 80%—90%^[41]。

大气 $p(\text{CO}_2)$ 加倍情况下,表层海水溶解的 CO_2 浓度加倍,但 HCO_3^- 浓度仅增加 6%,因此,依赖 CO_2 的浮

游植物是主要受益者,而主要依赖 HCO_3^- 的浮游植物所受影响较小。但对于一些能同时利用 HCO_3^- 和 CO_2 的藻种,其在 CO_2 浓度增加时也可以通过减少主动碳吸收的能量消耗而获益,尤其在资源(能量、营养盐和光照等)受限时,能调整资源分配的藻种可以在 CO_2 浓度升高时通过重新分配资源而获益^[43]。比如,光限制条件下, $p(\text{CO}_2)$ 升高导致的 CCMs 运作能量下调,藻类细胞其它代谢活动可以获得较多的光能量,从而促进其生长^[31]。

在大型海藻中,已报道高 CO_2 浓度促进条斑紫菜、两种江蓠属海藻 *Gracilaria* sp. 和 *G. chilensis*、酵母状节藻 *Lomentaria articulata* 以及 *Nereocystis leutkeana* 的生长;对石莼类海藻、江蓠属中 *Gracilaria gaditana* 生长速率没有影响;而紫菜属中的 *Porphyra leucostica* 与 *P. linearis* 的生长速率受到抑制^[44]。生长在潮间带的大型海藻,处于低潮“气生”状态时往往受目前大气 CO_2 浓度的限制^[45]。大气 CO_2 浓度升高往往促进大型海藻在低潮气生状态下的光合作用,且光合作用相对增加量随藻体脱水程度或温度的升高而增加^[44]。

海洋酸化会导致浮游植物初级生产力增加,同时其消耗的碳氮比也会增加。围隔生态系统的 CO_2 加富实验结果表明, $p(\text{CO}_2)$ 为 $1\,050\ \mu\text{mol/mol}$ 时,相比 $350\ \mu\text{mol/mol}$ 下,12d 内浮游植物群落多消耗了 39% 的无机碳,浮游植物消耗的碳氮比从 6 升高到 8,形成碳的过度消耗^[46]。这种增加的碳消耗可能与溶解有机碳(DOC)的分泌有关,且可能导致海水中透明胞外聚合物颗粒(TEP)浓度增加进而促进向混合层以下的碳输送^[46]。

不同藻种 CCMs 效率和调节机制的不同,对大气 CO_2 增加的响应不同。Rost 等^[43] 对 3 种赤潮藻中肋骨条藻、球形棕囊藻和赫氏圆石藻进行研究,发现中肋骨条藻和球形棕囊藻具有高效的 CCMs 调控机制,其中中肋骨条藻对 HCO_3^- 的依赖性随 CO_2 浓度的增加而增强,球形棕囊藻则保持不变;赫氏圆石藻对无机碳亲和力则较低。迄今为止检测的所有硅藻和球形棕囊藻等的光合固碳率在现今 CO_2 水平下处于或接近饱和状态,而颗石藻光合固碳率明显受 CO_2 浓度升高的促进^[28, 43]。

CO_2 浓度的变化还影响浮游植物的组成和营养盐的利用比率。Tortell 等^[47] 对赤道太平洋浮游植物群落进行 CO_2 加富实验,发现 $p(\text{CO}_2)$ 水平从 $150\ \mu\text{mol/mol}$ 上升到 $750\ \mu\text{mol/mol}$ 时,硅藻丰度上升,棕囊藻减少,同时浮游植物消耗的氮硅比和氮磷比都降低。在低 CO_2 浓度环境下,包括棕囊藻在内的纳米鞭毛藻通常会成为优势物种。Tortell 等^[48] 对南大洋浮游植物群落的研究中发现, CO_2 浓度增加会导致浮游植物生产力的增加并促进大型成链硅藻的生长。浮游植物是食物链的基础环节,其组成结构的变化将直接影响它们的捕食者生存。同时,浮游植物作为重要的初级生产者,在全球碳循环中起着重要作用,它们的生产力和组成结构的变化直接影响着海洋的碳存储能力。

随大气 CO_2 浓度升高,海水 pH 值下降可能会影响藻类的生理调节机制,如营养代谢、细胞膜氧化还原与膜蛋白、电子传递等,从而对藻类生长产生抑制^[31]。很多浮游植物种对海水 pH 值敏感且一些藻种的生长存在最优 pH 值,高于或低于该值,其生长都会受到抑制^[49]。另外,光充足或过剩情况下,藻类细胞因 CO_2 浓度上升导致 CCMs 运作能力下调而节省的能量,不会补充藻类对光能的需求,反而增加光能过剩引起的光抑制^[31]。Chen 等^[50] 对球形棕囊藻的研究显示,高光强下,球形棕囊藻的光化学活性和生长速率受酸化的削弱,而在低光下,酸化则促进了该藻的生长。因此,大气 $p(\text{CO}_2)$ 升高情况下, CO_2 浓度升高有利于光合作用,但也容易引起光胁迫,且伴随的酸化还会影响细胞的生理作用^[31],光合生物在海洋酸化下的响应则是正负效应的综合结果。

1.2.3 钙化藻

海洋钙化藻,主要包括浮游的颗石藻、定生的红藻、绿藻和褐藻,一方面通过光合作用固定 CO_2 ,促进 CO_2 由大气向海洋迁移;另一方面通过钙化作用形成 CaCO_3 沉积,在海洋碳循环和关键地球化学过程中发挥作用。在海洋酸化情况下,钙化藻光合作用受 CO_2 和 HCO_3^- 浓度增加的促进,其钙化作用受到 CO_3^{2-} 浓度和碳酸钙饱和度降低的抑制,同时海水 pH 值的降低还可能影响钙化藻的营养代谢等其他生理作用。因而钙化藻在海洋酸化下的响应更难预测。多数室内和围隔生态系统研究都显示了 CO_2 浓度上升对钙化藻类钙化作用的

抑制^[29, 45, 51],但钙化藻生长对 CO_2 富集响应存在较大差异^[29, 51]。

要更好的预测钙化藻在持续的 CO_2 增加下的响应,必须理解钙化藻中光合作用和钙化作用的相互关系及两者变化对钙化藻生长的影响。颗石藻被认为是生产力最高的钙化生物,也是研究的最为广泛的钙化藻。颗石藻的光合固碳能升高海水 pH 值^[45],提供运输无机碳和 Ca^{2+} 的能量并使它们在颗石囊中富集^[52],从而促进钙化作用,而钙化作用是否有利于光合作用仍未有确切证据。一般认为 HCO_3^- 在钙化沉积部位用于钙化,产生的 H^+ 运输到叶绿体中,促使 HCO_3^- 向 CO_2 转化,为光合作用提供碳源。但这一功能并不十分有效,因为在钙化作用停止时光合作用并不受影响,且非钙化细胞能和钙化细胞同样有效的进行光合固碳。颗石藻具有很高的光耐受性,光强增加(尤其磷限制下)能刺激赫氏圆石藻的钙化作用,钙化作用可能通过消耗多余能量而减少强光下颗石藻受光抑制的风险^[53]。

钙化作用和光合固碳变化对钙化藻生长的影响也不明确。与光合作用不同,自然条件下赫氏圆石藻的细胞分裂速率并不受碳限制^[52];颗石藻表面钙化的颗石粒起到保护细胞、逃避捕食等作用,酸化下钙化率的减少和环境 pH 值的降低可能会影响颗石藻的细胞分裂速率,Riebesell 等^[28]和 Engel 等^[29]对赫氏圆石藻的研究显示了生长速率随 CO_2 浓度上升而下降,但 Zondervan 等^[51]室内实验并没有得到类似结果。

颗石藻钙化固碳量与光合固碳量的比值通常被称为 PIC/POC,它是颗石藻碳代谢的重要特征,很大程度上代表着海洋有机碳泵和碳酸盐逆泵的相对强弱,影响着 CO_2 在海洋和大气间的流动^[52]。随着 CO_2 浓度的增加,细胞光合固碳作用将受到促进,同时碳酸盐饱和度的降低将抑制钙化作用(光限制条件下钙化作用不受影响),颗石藻单个细胞的 PIC/POC 将降低。PIC/POC 的降低在室内单种培养^[51, 54]和以赫氏圆石藻为优势群落的围隔生态实验中^[52]都得到了证实。颗石藻钙化作用和 PIC/POC 的降低,意味着沉降的无机碳和有机碳比率的减小,从而增加上层海洋的 CO_2 储存浓度,形成对大气 CO_2 浓度上升的负反馈。

1.3 海洋酸化对其它生物地球化学过程的影响

早在 Redfield 研究中,人们就认识了海洋碳循环和主要营养元素——氮(N)、磷(P)、硅(Si)的生物地球化学循环有着密切相关性。人类 CO_2 排放导致的海洋酸化不仅对碳循环有深远影响,也影响着其它营养元素的地球化学循环。海洋氮循环受海洋酸化和 CO_2 富集影响比其它营养盐显著,主要表现在固氮和脱氮作用增强及可能的硝化作用的减弱^[55]。磷(P)和硅(Si)循环受海洋 $p(\text{CO}_2)$ 上升的直接影响并不显著,但它们会间接地受到碳氮生物地球化学变化的影响^[55]。 $p(\text{CO}_2)$ 的变化还可以通过影响微藻种群结构间接影响 Si 的吸收利用,比如低 $p(\text{CO}_2)$ 下微藻群落会从硅藻向棕囊藻转变^[47]。

CaCO_3 颗粒在携带 POC 穿越水层中起着主导作用,对生物碳泵有显著贡献。假如浮游层的生物钙化在 2100 年以后下降,不能被 CaCO_3 矿物颗粒带入深海的 POC 便会在中深层(200—800 m)累积并被细菌呼吸分解,导致中深层的氧浓度显著降低^[9],这将危害海洋生物的生长。另外,酸化条件下,一些鱼类会因体液中碳酸增加(即血碳酸过多症)而死亡。研究表明,提高 CO_2 浓度会导致日本琥珀鱼和褐牙鲷的死亡率上升^[56]。

海洋酸化导致 OH^- 和 CO_3^{2-} 离子浓度下降,从而影响海水中金属的溶解性、吸附性、毒性和氧化还原过程^[6]。 OH^- 和 CO_3^{2-} 通常会和二价、三价金属离子形成稳定的复合物,预测到这个千年末海水 OH^- 和 CO_3^{2-} 浓度将分别减少 82% 和 77%^[9]。因此,海洋酸化的持续发展必将引起金属离子的存在形态发生显著变化,进而影响生物对金属离子的利用。模式种威氏海链藻、大洋海链藻、三角褐指藻和赫氏圆石藻的室内试验显示,在高 $p(\text{CO}_2)$ 条件下,溶解 Fe 离子的生物可利用性降低,当 pH 值从 8.4 降到 7.8,浮游植物群落对 Fe 的吸收平均降低 10%—20%^[57]。

2 总结

2.1 越来越多的研究显示,人类 CO_2 大量排放导致的海洋酸化严重的威胁了海洋钙化生物的生存和生长。不同钙化生物的钙化机制及生活环境不同,对海洋酸化的敏感性也有差异,受海洋酸化的影响程度也不同。影响钙化生物对海洋酸化敏感性的因素主要包括:

(1)分泌的 CaCO_3 形态的稳定性不同 有孔虫和颗石藻主要分泌方解石,珊瑚、绿钙藻、翼足目主要分泌

文石,CCA 主要分泌更易溶解的高镁方解石,软体动物和海胆幼体阶段分泌不定形 CaCO_3 ^[10],其中不定形 CaCO_3 没有 CaCO_3 晶体稳定,高 Mg 方解石溶解度低于文石,文石比方解石易溶解。分泌的 CaCO_3 越不稳定,分泌者对海洋酸化就越敏感;

(2)钙化系统精密性不同 珊瑚和其他更高等生物能够通过离子通道主动吸收 Ca^{2+} 、 CO_3^{2-} 和 HCO_3^- ,在酸化发生时调整细胞内各离子的饱和水平,而光能自养生物底栖珊瑚藻和颗石藻并没有如此精细的钙化系统,它们吸收 CO_2 或 HCO_3^- 到细胞内进行钙化^[9],因此,一些藻类比无脊椎动物对环境 pH 值和碳酸盐化学变化更为敏感;

(3)不同生长阶段差异 这在软体动物和海胆上体现的尤为明显,幼体阶段的软体动物和海胆在海洋酸化下尤其脆弱;

(4)分布的海区不同 碳酸钙饱和度随温度降低而减小,因而生活在高纬的冷水珊瑚和翼足目的生存更易受到海洋酸化的威胁;

(5)光照、营养盐等环境因素 环境因素影响钙化生物的能量分配,从而导致其对酸化的敏感性产生差异,在光照受限条件下,颗石藻钙化作用几乎不受 CO_2 富集的影响^[51]。

2.2 与钙化生物受抑制相反,海洋酸化下海水中 CO_2 浓度的增加将促进光合生物的光合作用,增加海洋的初级生产力,被认为是海洋对 CO_2 浓度增加的负反馈。不同海洋植物对海洋酸化下的响应同样存在差异,而造成这些差异的因素主要包括:

(1)海藻的碳富集机制(CCMs)存在差异。颗石藻等 CCMs 较弱,主要利用 CO_2 为碳源的藻种,在海洋酸化下受益较明显;

(2)不同藻种适应的环境 pH 值不同^[49],海洋酸化下 pH 值的降低对不同海藻尤其是单细胞微藻的生理功能影响不同;

(3)光照、营养盐等环境因素影响能量分配,光充足或过剩情况下,CCMs 下调所节省的能量,可能会引起光抑制^[31]。

总之,海洋植物在酸化下并不总是受益,可能会因为 pH 值下降和光抑制等负效应而受到抑制作用,钙化藻则还可能受到钙化减弱的抑制。

不同物种对海洋酸化的响应差异性,必然导致海洋酸化对生物群落和生态系统组成产生影响。珊瑚礁生态系统中,珊瑚和钙化藻因海洋酸化受到抑制时,肉质藻可能替代他们成为珊瑚礁的优势生物^[9]。海洋酸化还会影响浮游植物的群落组成,赤道太平洋^[47]和南大洋^[48]的甲板加富实验都显示了群落组成的变化, CO_2 加富下,赤道太平洋浮游植物中硅藻丰度上升,棕囊藻减少,南大洋浮游植物中大型成链硅藻生长受到促进。另外,翼足目、有孔虫和浮游植物等浮游生物是海洋食物链的底层,其变化会直接影响依赖它们的捕食者组成的变化,进而改变其所在海洋生态系统的结构。

3 展望

近年来,海洋酸化已成为国际科学研究的重点,其对海洋生物和生态系统的影响受到越来越多的关注。海洋酸化引起的化学环境的变化会抑制海洋钙化生物的钙化作用、促进藻类等的光合作用,并影响海洋生态系统的组成和生物地球化学循环。要具体准确的把握海洋酸化的生态学效应,还需要在以下几个方面进一步加强研究:

(1)海洋酸化的影响在不同物种和生态系统间存在很大差异性,甚至对同一物种,不同环境条件下对海洋酸化的响应不同。因此加强生物对海洋酸化响应的生理机制研究,才能全面准确的推断出各种物种在其真实生存环境下对海洋酸化的响应。

(2)大洋表层海水碳酸盐系统与大气 CO_2 保持平衡,因而大洋生物在不同 CO_2 浓度下的响应较易模拟;但沿岸生态系统中,它们往往靠近陆地,受到陆地径流的影响,温盐、光照和营养盐等环境参数都会受到影响且存在较多变率。这些都增加了对真实海域中海洋生物对酸化响应的预测难度^[58]。为此,只有通过全面的

调查观测海域的物理化学要素,同时寻找和建立合适的数学模型,才能掌握海域中海洋酸化对海洋生物的影响。

(3)大气 CO_2 浓度升高,引起海洋酸化的同时,还会引起上层海水温度升高和层化现象。海水层化会导致上部混合层变浅,阻碍海洋下层营养盐向上输送,进而影响海洋生物生存生长。因而研究海洋酸化时,必须加强与其它物理化学过程的耦合效应的研究。

(4)单一物种的海洋酸化相应无法获得对海洋酸化在更大生态尺度上的影响。未来海洋酸化的生态效应研究应在加大研究物种范围的同时,加强群落和生态系统等更大尺度层面的研究,以更准确的预测未来海洋生态系统的酸化响应。

References:

- [1] Feely R A, Sabine C L, Lee K, Berelson W, Kleypas J, Fabry V J, Millero F J. Impact of anthropogenic CO_2 on the CaCO_3 system in the oceans. *Science*, 2004, 305(5682): 362-366.
- [2] IPCC. Climate change 2007: the Physical Science Basis, Summary for Policy Makers. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.
- [3] Forster P, Ramaswamy V, Artaxo P, Bernsten T, Betts R, Fahey D W, Haywood J, Lean J, Lowe D C, Myhre G, Nganga J, Prinn R, Raga G, Schulz M, van Dorland R, Bodeker G, Boucher O, Collins W D, Conway T J, Dlugokencky E, Elkins J W, Etheridge D, Fraser P, Keeling D, Keeling R, Kinne S, Lassey K, Lohmann U, Manning A C, Montzka S, Oram D, O'Shaughnessy K, Piper S, Ponater M, Ramankutty N, Rosenlof K, Sausen R, Schwarzkopf D, Stenchikov G, Stuber N, Takemura T, Textor C, Wang R, Weiss R, Whorf T. Changes in atmospheric constituents and in radiative forcing//Climate Change 2007: Working Group I: The Physical Science Basis. 2007: 30-30.
- [4] Sabine C L, Feely R A, Gruber N, Key R M, Lee K, Bullister J L, Wanninkhof R, Wong C S, Wallace D W R, Tilbrook B, Millero F J, Peng T H, Kozyr A, Ono T, Rios A F. The oceanic sink for anthropogenic CO_2 . *Science*, 2004, 305(5682): 367-371.
- [5] Fabry V J, Seibel B A, Feely R A, Orr J C. Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. *ICES Journal of Marine Science*, 2008, 65(3): 414-432.
- [6] Doney S C. The growing human footprint on coastal and open-ocean biogeochemistry. *Science*, 2010, 328(5985): 1512-1516.
- [7] Hall-Spencer J M, Rodolfo-Metalpa R, Martin S, Ransome E, Fine M, Turner S M, Rowley S J, Tedesco D, Buia M C. Volcanic carbon dioxide vents show ecosystem effects of ocean acidification. *Nature*, 2008, 454(7200): 96-99.
- [8] Riebesell U. Effects of CO_2 enrichment on marine phytoplankton. *Journal of Oceanography*, 2004, 60(4): 719-729.
- [9] Hofmann M, Schellnhuber H J. Ocean acidification: a millennial challenge. *Energy and Environment Science*, 2010, 3(12): 1883-1896.
- [10] Smith J E, Price N. Carbonate chemistry on remote coral reefs: natural variability and biological responses. *Science*, 2011, 4(1): 7-11.
- [11] Heinze C. Simulating oceanic CaCO_3 export production in the greenhouse. *Geophysical Research Letters*, 2004, 31(16): L16308, doi: 10.1029/2004GL020613.
- [12] Ridgwell A, Zondervan I, Hargreaves J C, Bijma J, Lenton T M. Assessing the potential long-term increase of oceanic fossil fuel CO_2 uptake due to CO_2 -calcification feedback. *Biogeosciences*, 2007, 4(4): 481-492.
- [13] Mucci A. The solubility of calcite and aragonite in seawater at various salinities, temperatures, and one atmosphere total pressure. *American Journal of Science*, 1983, 283(7): 780-799.
- [14] Doney S C, Fabry V J, Feely R A, Kleypas J A. Ocean acidification: the other CO_2 problem. *Marine Science*, 2009, 1: 169-192.
- [15] Reynaud S, Leclercq N, Romaine-Lioud S, Ferrier-Pagès C, Jaubert J, Gattuso J P. Interacting effects of CO_2 partial pressure and temperature on photosynthesis and calcification in a scleractinian coral. *Global Change Biology*, 2003, 9(11): 1660-1668.
- [16] Hoegh-Guldberg O, Mumby P J, Hooten A J, Steneck R S, Greenfield P, Gomez E, Harvell C D, Sale P F, Edwards A J, Caldeira K, Knowlton N, Eakin C M, Iglesias-Prieto R, Muthiga N, Bradbury R H, Dubi A, Hatzioles M E. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, 2007, 318(5857): 1737-1742.
- [17] Langdon C, Takahashi T, Sweeney C, Chipman D, Goddard J, Marubini F, Aceves H, Barnett H, Atkinson M J. Effect of calcium carbonate saturation state on the calcification rate of an experimental coral reef. *Global Biogeochemical Cycles*, 2000, 14(2): 639-654.
- [18] Gattuso J P, Frankignoulle M, Wollast R. Carbon and carbonate metabolism in coastal aquatic ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1998, 29(1): 405-434.
- [19] Caldeira K. What corals are dying to tell us about CO_2 and ocean acidification. *Oceanography*, 2007, 20(2): 188-195.
- [20] Guinotte J M, Orr J, Cairns S, Freiwald A, Morgan L, George R. Will human-induced changes in seawater chemistry alter the distribution of deep-sea scleractinian corals? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2006, 4(3): 141-146.

- [21] Orr J C, Fabry V J, Aumont O, Bopp L, Doney S C, Feely R A, Gnanadesikan A, Gruber N, Ishida A, Joos 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, Yamanaka Y, Yool A. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature*, 2005, 437(7059): 681-686.
- [22] McNeil B I, Matear R J. Southern Ocean acidification: a tipping point at 450-ppm atmospheric CO₂. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2008, 105(48): 18860-18864.
- [23] 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: C09S04, doi: 10.1029/2004JC002671.
- [24] Schiebel R. Planktic foraminiferal sedimentation and the marine calcite budget. *Global Biogeochemical Cycles*, 2002, 16(4): 1065, doi: 10.1029/2001GB001459.
- [25] de Moel H, Ganssen G M, Peeters F J C, Jung S J A, Kroon D, Brummer G J A, Zeebe R E. Planktic foraminiferal shell thinning in the Arabian Sea due to anthropogenic ocean acidification? *Biogeosciences*, 2009, 6(9): 1917-1925.
- [26] Burns W C G. Anthropogenic carbon dioxide emissions and ocean acidification: the potential impacts on ocean biodiversity// Askins R A, Dreyer G D, Visgilio G R, Whitelaw D M. *Saving Biological Diversity*. Springer US, 2008: 187-202.
- [27] Zachos J C, Röhl U, Schellenberg S A, Sluijs A, Hodell D A, Kelly D C, Thomas E, Nicolo M, Raffi I, Lourens L J, McCarren H, Kroon D. Rapid acidification of the ocean during the Paleocene- Eocene thermal maximum. *Science*, 2005, 308(5728): 1611-1615.
- [28] Riebesell U, Revill A T, Holdsworth D G, Volkman J K. The effects of varying CO₂ concentration on lipid composition and carbon isotope fractionation in *Emiliania huxleyi*. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2000, 64(24): 4179-4192.
- [29] Engel A, Zondervan I, Aerts K, Beaufort L, Benthien A, Chou L, Delille B, Gattuso J P, Harlay J, Heemann C, Hoffmann L, Jacquet S, Nejstgaard J, Pizay M D, Rochelle-Newall E, Schneider U, Terbruggen A, Riebesell U. Testing the direct effect of CO₂ concentration on a bloom of the coccolithophorid *Emiliania huxleyi* in mesocosm experiments. *Limnology and Oceanography*, 2005, 50(2): 493-507.
- [30] Iglesias-Rodriguez M D, Halloran P R, Rickaby R E M, Hall I R, Colmenero-Hidalgo E, Gittins J R, Green D R H, Tyrrell T, Gibbs S J, von Dassow P, Rehm E, Armbrust E V, Bossenkool K P. Phytoplankton calcification in a high-CO₂ world. *Science*, 2008, 320(5874): 336-340.
- [31] Gao K S. Positive and negative effects of ocean acidification: physiological responses of algae. *Journal of Xiamen University: Natural Science*, 2011, 50(2): 411-417.
- [32] Gazeau F, Quiblier C, Jansen J M, Gattuso J P, Middelburg J J, Heip C H R. Impact of elevated CO₂ on shellfish calcification. *Geophysical Research Letters*, 2007, 34(7): L07603, doi: 10.1029/2006GL028554.
- [33] 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: 727-734.
- [34] Dupont S, Havenhand J, Thorndyke W, Peck L, Thorndyke M. Near-future level of CO₂-driven ocean acidification radically affects larval survival and development in the brittlestar *Ophiothrix fragilis*. *Marine Ecology-Progress Series*, 2008, 373: 285-294.
- [35] Weiss IM, 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.
- [36] Beniash E, Aizenberg J, Addadi L, Weiner S. Amorphous calcium carbonate transforms into calcite during sea urchin larval spicule growth. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 1997, 264(1380): 461-465.
- [37] Raz S, Hamilton P C, Wilt F H, Weiner S, Addadi L. The transient phase of amorphous calcium carbonate in sea urchin larval spicules: the involvement of proteins and magnesium ions in its formation and stabilization. *Advanced Functional Materials*, 2003, 13(6): 480-486.
- [38] Gutowska M A, Pörtner H O, Melzner F. Growth and calcification in the cephalopod *Sepia officinalis* under elevated seawater pCO₂. *Marine Ecology Progress Series*, 2008, 373: 303-309.
- [39] Zhang Q M. Responses of tropical biological coasts to global change. *Quaternary Sciences*, 2007, 27(5): 834-844.
- [40] Han Q Y, Shi P. Progress in the study of seagrass ecology. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(11): 5561-5570.
- [41] Palacios S L, Zimmerman R C. Response of eelgrass *Zostera marina* to CO₂ enrichment: possible impacts of climate change and potential for remediation of coastal habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 2007, 344: 1-13.
- [42] Badger M R, Andrews T J, Whitney S M, Ludwig M, Yellowlees D C, Leggat W, Price G D. The diversity and coevolution of Rubisco, plastids, pyrenoids, and chloroplast-based CO₂-concentrating mechanisms in algae. *Canadian Journal of Botany*, 1998, 76(6): 1052-1071.
- [43] Rost B, Riebesell U, Burkhardt S, Siltmeyer D. Carbon acquisition of bloom-forming marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 2003, 48(1): 55-67.
- [44] Zou D H, Gao K S. Effects of elevated CO₂ concentration on the photosynthesis and related physiological processes in marine macroalgae. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(10): 1750-1757.

- [45] Gao K S, Ji Y, Aruga Y. Relationship of CO₂ concentrations to photosynthesis of intertidal macroalgae during emersion. *Hydrobiologia*, 1999, 398-399: 355-359.
- [46] Riebesell U, Schulz K G, Bellerby R G J, Botros M, Fritsche P, Meyerhöfer M, Neill C, Nondal G, Oschlies A, Wohlers J, Zöllner E. Enhanced biological carbon consumption in a high CO₂ ocean. *Nature*, 2007, 450(7169): 545-548.
- [47] Tortell P D, Morel F M M. Sources of inorganic carbon for phytoplankton in the eastern Subtropical and Equatorial Pacific Ocean. *Limnology and Oceanography*, 2002, 47(4): 1012-1022.
- [48] Tortell P D, Payne C D, Li Y Y, Trimbom S, Rost B, Smith W O, Riesselman C, Dunbar R B, Sedwick P, DiTullio G R. CO₂ sensitivity of Southern Ocean phytoplankton. *Geophysical Research Letters*, 2008, 35(4): L04605, doi: 10.1029/2007GL032583.
- [49] Hinga K R. Effects of pH on coastal marine phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 2002, 238: 281-300.
- [50] Chen S W, Gao K S. Solar ultraviolet radiation and CO₂-induced ocean acidification interacts to influence the photosynthetic performance of the red tide alga *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae). *Hydrobiologia*, 2011, 675(1): 105-117.
- [51] Zondervan I, Rost B, Riebesell U. Effect of CO₂ concentration on the PIC/POC ratio in the coccolithophore *Emiliania huxleyi* grown under light-limiting conditions and different daylengths. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2002, 272(1): 55-70.
- [52] Rost B, Riebesell U. Coccolithophores and the biological pump: responses to environmental changes // Thierstein H R, Young J R, eds. *Coccolithophores: From Molecular Processes to Global Impact*. Berlin: Springer-Verlag, 2004: 99-125.
- [53] Paasche E. A review of the coccolithophorid *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae), with particular reference to growth, coccolith formation, and calcification-photosynthesis interactions. *Phycologia*, 2001, 40(6): 503-529.
- [54] Riebesell U, Zondervan I, Rost B, Tortell P D, Zeebe R E, Morel F M M. Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric CO₂. *Nature*, 2000, 407(6802): 364-367.
- [55] Hutchins D A, Mulholland M R, Fu F X. Nutrient cycles and marine microbes in a CO₂-enriched Ocean. *Oceanography*, 2009, 22(4): 128-145.
- [56] Ishimatsu A, Kikkawa T, Hayashi M, Lee K S, Kita J. Effects of CO₂ on marine fish: larvae and adults. *Journal of Oceanography*, 2004, 60(4): 731-741.
- [57] Shi D L, Xu Y, Hopkinson B M, Morel F M M. Effect of ocean acidification on iron availability to marine phytoplankton. *Science*, 2010, 327(5966): 676-679.
- [58] Andersson A J, Mackenzie F T. Ocean acidification: setting the record straight. *Biogeosciences Discuss*, 2011, 8(3): 6161-6190.

参考文献:

- [31] 高坤山. 海洋酸化正负效应:藻类的生理学响应. *厦门大学学报:自然科学版*, 2011, 50(2): 411-417.
- [39] 张乔民. 热带生物海岸对全球变化的响应. *第四纪研究*, 2007, 27(5): 834-844.
- [40] 韩秋影, 施平. 海藻生态学研究进展. *生态学报*, 2008, 28(11): 5561-5570.
- [44] 邹定辉, 高坤山. 高 CO₂ 浓度对大型海藻光合作用及有关过程的影响. *生态学报*, 2002, 22(10): 1750-1757.

CONTENTS

Hyperspectral characteristics of typical subtropical trees at different levels of simulated acid rain	SHI Qilong, JIANG Hong, CHEN Jian, et al (5621)
Wind fields and the development of wind corridors in the urban metropolis of the Pearl River Delta	SUN Wu, WANG Yiming, WANG Yuelei, et al (5630)
Dynamics of canopy structure and understory light in montane evergreen broadleaved forest following a natural disturbance in North Guangdong	OU Yudian, SU Zhiyao (5637)
The influence of 4 species of preys on the development and fecundity of <i>Orius similis</i> Zheng	ZHANG Changrong, ZHI Junrui, MO Lifeng (5646)
Woody seedling regeneration in secondary succession of monsoon broad-leaved evergreen forest in Puer, Yunnan, Southwest China	LI Shuaifeng, LIU Wande, SU Jianrong, et al (5653)
Scale-dependent spatial variation of species abundance and richness in two mixed evergreen-deciduous broad-leaved karst forests, Southwest China	ZHANG Zhonghua, HU Gang, ZHU Jiedong, et al (5663)
The spatial heterogeneity of soil nutrients in a mid-subtropical <i>Castanopsis kawakamii</i> natural forest	SU Songjin, LIU Jinfu, HE Zhongsheng, et al (5673)
Effects of <i>Vetiveria zizanioides</i> L. growth on chemical and biological properties of copper mine tailing wastelands	XU Decong, ZHAN Jing, CHEN Zheng, et al (5683)
Effects of different irrigation regimes on characteristics of transpiring water-consumption of three desert species	SHAN Lishan, LI Yi, ZHANG Ximing, et al (5692)
The response of euhalophyte <i>Salicornia europaea</i> L. to different nitrogen forms	NIE Lingling, FENG Juanjuan, LÜ Sulian, et al (5703)
Dynamic analysis on spatial pattern of dominant tree species of cold-temperate coniferous forest in the succession process in the Pangquangou Nature Reserve	ZHANG Qindi, BI Runcheng, ZHANG Jintun, et al (5713)
Effects of AM fungi on the growth and nutrients of <i>Salvia miltiorrhiza</i> Bge. under different soil water and fertilizer conditions	HE Xueli, MA Li, MENG Jingjing, et al (5721)
The dynamics of soil respiration in a winter wheat field with plastic mulched-ridges and unmulched furrows	SHANGGUAN Yuxian, SHI Ripeng, HAN Kun, et al (5729)
Cattle dung composted by different methods had different effects on the growth and quality of soybean	GUO Liyue, LIU XueMei, ZHAN Lijie, et al (5738)
Nitrogen budget modelling at the headwaters of Urumqi River Based on the atmospheric deposition and runoff	WANG Shengjie, ZHANG Mingjun, WANG Feiteng, et al (5747)
Evaluating the ecosystem sustainability of circular agriculture based on the energy theory: a case study of the Xingyuan circular agriculture demonstration site in Fuqing City, Fujian	ZHONG Zhenmei, WENG Boqi, HUANG Qinlou, et al (5755)
Effects of cold exposure and recovery on viability and energy consumption in the sub-adult female giant spiny frogs (<i>Paa spinosa</i>)	LING Yun, SHAO Chen, XIE Zhigang, et al (5763)
A comparison of night-interruption on diapause-averting among two populations of the cotton bollworm, <i>Helicoverpa armigera</i>	CHEN Yuansheng, TU Xiaoyun, CHEN Chao, et al (5770)
Effects of soil erosion control measures on soil organic carbon and total nitrogen in a small watershed	ZHANG Yanjun, GUO Shengli, NAN Yafang, et al (5777)
Comparative analysis of Lugu Lake watershed ecosystem function under different management authorities	DONG Rencai, GOU Yaqing, LI Siyuan, et al (5786)
Relationship between fish community diversity and environmental factors in the Lianjiang River, Guangdong, China	LI Jie, LI Xinhui, JIA Xiaoping, et al (5795)
Effect of dissolved oxygen level on metabolic mode in juvenile crucian carp	ZHANG Wei, CAO Zhendong, FU Shijian (5806)
Community composition of net-phytoplankton and its relationship with the environmental factors at artificial reef area in Xiangshan Bay	JIANG Zhibing, CHEN Quanzhen, SHOU Lu, et al (5813)
Emergency appraisal on the loss of ecosystem service caused by marine reclamation: a case study in the Taozi Bay	LI Ruiqian, MENG Fanping (5825)
Assessing the visual quality of urban waterfront landscapes: the case of Hefei, China	YAO Yumin, ZHU Xiaodong, XU Yingbi, et al (5836)
Review and Monograph	
Advances in ecological genomics	SHI Yongbin, LI Junmin, JIN Zexin (5846)
Advances in studies of ecological effects of ocean acidification	WANG Siru, YIN Kedong, CAI Weijun, et al (5859)
Advances in feeding ecology of <i>Acartia</i>	HU Simin, LIU Sheng, LI Tao, et al (5870)
Research progress on ammonia-oxidizing microorganisms in estuarine ecosystem	ZHANG Qiufang, XU Jirong, SU Jianqiang, et al (5878)
Recent progress in research on neutrophilic, microaerophilic iron(II)-oxidizing bacteria	LIN Chaofeng, GONG Jun (5889)
A comparison study on primary production in typical low-latitude seas (South China Sea and Bay of Bengal)	LIU Huaxue, SONG Xingyu, HUANG Honghui, et al (5900)
Advances in leaf maximum carboxylation rate and its response to environmental factors	ZHANG Yanmin, ZHOU Guangsheng (5907)
10-years of bird habitat selection studies in mainland China: a review	JIANG Aiwu, ZHOU Fang, QIN Yue, et al (5918)
Scientific Note	
The effects of incubation temperature on embryonic metabolism and hatchling behavior in the Red-banded Snake, <i>Dinodon rufonotatum</i>	SUN Wenjia, YU Xiao, CAO Mengjie, et al (5924)
Sensitivity analysis and dynamics of soil microbial biomass carbon, nitrogen and related parameters in red-yellow soil of tea garden with different fertilization practices	WANG Limin, QIU Shanlian, LIN Xinjian, et al (5930)
Effect of fertilizers on Cd uptake of two edible amaranthus herbs	LI Ningyu, LI Zhian, ZHUANG Ping, et al (5937)

《生态学报》2013 年征订启事

《生态学报》是中国生态学学会主办的生态学专业性高级学术期刊,创刊于 1981 年。主要报道生态学研究原始创新性科研成果,特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评介和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,300 页,国内定价 90 元/册,全年定价 2160 元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

编辑部主任 孔红梅 执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 32 卷 第 18 期 (2012 年 9 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 32 No. 18 (September, 2012)

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:1000717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元