

DOI: 10.5846/stxb201807191556

赵信国, 刘广绪, 陈碧鹃. 海洋酸化对海洋鱼类行为的影响及机制研究进展. 生态学报, 2019, 39(15): - .

Zhao X G, Liu G X, Chen B J, Qu K M, Xia B, Shan X J. Effects and mechanisms of CO₂-driven ocean acidification on marine fish behavior: A review. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(15): - .

海洋酸化对海洋鱼类行为的影响及机制研究进展

赵信国^{1,2,3}, 刘广绪³, 陈碧鹃^{1,2}, 曲克明¹, 夏 斌^{1,2,*}, 单秀娟¹

1 农业部海洋渔业可持续发展重点实验室, 中国水产科学研究院黄海水产研究所, 青岛 266071

2 青岛海洋科学与技术国家实验室海洋生态与环境科学功能实验室, 青岛 266237

3 浙江大学动物科学学院, 杭州 310058

摘要: 自工业革命以来, 在人类活动的影响下, 大气 CO₂ 浓度持续增加, 其中有大约 1/3 被海洋吸收, 造成海水 pH 值降低和碳酸盐平衡体系的波动, 即“海洋酸化”现象 (Ocean Acidification)。据联合国政府间气候变化专门委员会预测, 如果以当前速率排放 CO₂, 到本世纪末表层海水的 pH 值将降低至 7.7—7.8, 而到 2300 年将降低至 7.3—7.4。作为鱼类对外界刺激最直接的反应, 行为在鱼类的繁衍、捕食、避敌等过程中发挥着关键作用。基于此, 海洋酸化对海洋鱼类行为的影响受到了越来越多关注。现有研究结果显示海洋酸化不仅会显著干扰包括嗅觉、听觉、视觉在内的感官功能, 还将对神经生理功能和细胞信号传导等过程产生不利影响, 从而影响海洋鱼类的捕食、逃避捕食、行为侧向化、栖息地识别与选择和集群等行为。行为异常将直接损害鱼类种群的生存与繁衍, 继而威胁海洋生态系统的稳定和功能。我国海岸线漫长, 海域辽阔, 鱼类资源丰富, 鱼类捕捞和养殖业发达。但与国外相比, 国内此类研究十分匮乏, 仅见零星报道。这种现状极大的制约了我国相关应对策略的制定, 对我国海洋生态保育和渔业发展非常不利。此外, 当前的研究也存在研究范围窄、研究手段不合理、行为效应、潜在机制及生态风险考察不足、研究结果难以整合等问题亟待改进。为此, 本文对国内外相关研究进展进行了梳理和总结, 并对未来的研究进行了展望, 以期弥补上述缺憾, 促进国内相关研究的广泛开展。

关键词: 海洋酸化; 鱼类; 行为; 种群动力学; 感觉功能; GABA_A 受体

Effects and mechanisms of CO₂-driven ocean acidification on marine fish behavior: A review

ZHAO Xinguo^{1,2,3}, LIU Guangxu³, CHEN Bijuan^{1,2}, QU Keming¹, XIA Bin^{1,2,*}, SHAN Xiujuan¹

1 Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China

2 Laboratory for Marine Ecology and Environment Science, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266237, China

3 College of Animal Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China

Abstract: Since the industrial revolution, the atmospheric carbon dioxide (CO₂) concentration has increased by approximately 40%, mainly due to anthropogenic activities (e.g., burning of fossil fuel). Approximately one third of CO₂ released into the atmosphere is eventually absorbed by ocean, lowering the pH of surface seawater and causing wholesale shifts in seawater carbonate chemistry, a phenomenon known as “ocean acidification” (OA). During the past 250 years, the average surface seawater pH has decreased by approximately 0.1 units, from 8.21 to 8.10. According to the prediction of Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), the average surface seawater pH will decline to 7.7 - 7.8 by the end of the 21st century and 7.3 - 7.4 around 2300. Behavior, the first response exhibited by fish to stimulus, plays important

基金项目: 中国博士后科学基金资助项目 (2017M622323); 青岛海洋科学与技术国家实验室海洋生态与环境科学功能实验室创新团队项目 (LMEES-CTSP-2018-4); 国家重点基础研究发展计划 (2015CB453303)

收稿日期: 2018-07-19; **网络出版日期:** 2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xiabin@ysfri.ac.cn

roles in fish reproduction, predation, and anti-predation. Therefore, effects of OA on marine fish behavior has, recently, garnered considerable attention and gradually become a new research hotspot. Although not immediately lethal, OA has been demonstrated to adversely influence marine fish behavior, especially their predation, anti-predation, behavioral lateralization, shoaling behavior, and habitat detection and seeking behavior, by disrupting sensory system, interfering with GABA_A-receptor function, and hindering cell signal transduction. Behavior normality is likely to impair fitness and population survival, which will in turn affect species interactions and ecological processes, and subsequently pose a great threat to ecosystem structure and functioning. However, current knowledge on marine fish behavior modification is mostly obtained by laboratory simulation and restricted to single species, life stage, leading to an incomplete view of how OA and other coinciding environmental stressors can affect the ecological interactions that structure biological communities. More importantly, China has a long coastline, vast sea area, abundant fish resources, and developed fishing and aquaculture industry; however, only few studies in China have focused on fish behavior alteration under near future OA scenarios. These, undoubtedly, limit our ability to precisely forecast the potential risk of ecosystem in a rapidly changing marine environment, and deal with OA. We therefore reviewed published literature on marine fish behavior under OA conditions, synthesized current understanding and identified knowledge gaps of how OA might affect marine fish behavior, assessed the potential ecological risk, and discussed the underlying mechanisms. Finally, key suggestions have been provided to facilitate future studies, especially those in China.

Key Words: ocean acidification; fish; behavior; population dynamics; sensory function; GABA_A-receptor

海洋酸化 (Ocean Acidification) 是由于人源 CO₂ 的大量排放, 致使海洋吸收过量 CO₂, 造成海水 pH 值降低 (酸度增加) 和碳酸盐平衡体系变化的现象^[1-3]。当前表层海水 pH 值约为 8.1—8.2, 据预测到本世纪末 pH 值将降低至 7.7—7.8, 到 2300 年将降低至 7.3—7.4^[4-5]。研究表明日趋严重的海洋酸化现象, 将对海洋生物产生深远影响, 已经成为威胁海洋生态系统稳定和功能的又一重大环境问题^[6-8]。作为鱼类对外界或内部刺激的外在反应, 行为在鱼类的繁殖、捕食、抵御捕食等一系列生命过程中发挥着关键作用^[9]。鉴于行为的重要生物学意义和对海洋酸化潜在生态风险的担忧, 已有越来越多学者 (尤其是国外学者) 开始关注海洋酸化是否以及如何影响海洋鱼类的行为^[10-12]。当前研究结果显示海洋酸化不仅会显著干扰包括嗅觉、听觉、视觉在内的鱼类感官功能, 还将对神经生理功能和细胞信号传导等过程产生不利影响, 继而改变海洋鱼类的捕食、逃避捕食、行为侧向化、栖息地识别与选择等行为^[13-15]。可以预见, 行为的改变不仅会影响海洋鱼类种群本身的生存与繁衍, 还将进一步威胁海洋生态系统的稳定与功能。

我国海岸线漫长, 海域辽阔, 鱼类资源丰富, 鱼类捕捞和养殖业发达。但与国外相比, 国内相关研究十分匮乏, 仅见零星报道^[13, 16-17], 这种现状严重制约了我国相关应对策略的制定, 对我国海洋生态保育和渔业发展非常不利。此外, 当前的研究也还存在研究范围窄、研究手段不合理、潜在机制及生态效应考察不足、研究结果难以整合等问题亟待改进。为此, 本文对国内外相关研究进展进行了梳理和总结, 同时分析了现有研究的特点, 并对未来的研究进行了展望, 以期弥补上述缺憾, 促进国内相关研究的广泛开展。

1 海洋酸化对海洋鱼类行为的影响

目前, 相关研究涉及的主要是鱼类的捕食、逃避捕食、行为侧向化、栖息地识别与选择等行为, 也少量研究涉及到了鱼类的趋性行为、生殖行为、集群行为、勇气水平 (焦虑水平) 等, 研究结论以海洋酸化对行为的不利影响为主 (表 1)。由此可见, 未来海洋酸化极有可能会对海洋鱼类的行为产生广泛影响, 从而威胁海洋生态系统的稳定和功能。

表 1 海洋酸化对海洋鱼类行为的影响
Table 1 Effects of ocean acidification on marine fish behavior

物种 Species	生活史阶段 Life-stage	海水 $p\text{CO}_2$ /pH(实验条件) Seawater $p\text{CO}_2$ /pH	行为变化 Behavioral response	效应 Effects	文献 Reference
软骨鱼 (Elasmobranch)					
斑点长尾须鲨 (<i>Hemiscyllium ocellatum</i>)	稚鲨	400 μatm ; 615 μatm ; 910 μatm	觅食和生境定位行为无明显变化	无	[18]
斑点长尾须鲨 (<i>H. ocellatum</i>)	胚胎	420 μatm ; 945 μatm	尾部摆动频率和通气频率无明显变化	无	[19]
澳大利亚虎鲨 (<i>Heterodontus portusjacksoni</i>)	稚鲨	400 μatm ; 1000 μatm	捕食行为受抑制	负	[20]
澳大利亚虎鲨 (<i>H. portusjacksoni</i>)	胚胎-稚鲨	400 μatm ; 1000 μatm	嗅觉依赖的觅食行为受损; 觅食时间延长	负	[21]
玳瑁星鲨 (<i>Mustelus canis</i>)	成体	405 μatm ; 741 μatm ; 1064 μatm	嗅觉依赖的觅食行为受损; 捕食能力减弱	负	[22]
点纹斑竹鲨 (<i>Chiloscyllium punctatum</i>)	胚胎	pH 8.0; 7.5	通气频率降低	负	[23]
小斑星鲨 (<i>Scyliorhinus canicula</i>)	稚鲨	401 μatm ; 990 μatm	行为侧向化程度增强; 游泳行为特征由断断续续转变为更加连续	负	[24]
硬骨鱼 (Teleost)					
澳氏雀鲷 (<i>Pomacentrus wardi</i>)	稚鱼	385 μatm ; 925 μatm	躲避捕食能力减弱	负	[25]
澳氏雀鲷 (<i>P. wardi</i>)	稚鱼	405 μatm ; 930 μatm	逃跑速度降低; 捕食-被捕食关系改变	负	[26]
澳氏雀鲷 (<i>P. wardi</i>)	稚鱼	pH 8.17; 7.87	行为侧向化方向由右侧转变为左侧	负	[27]
澳氏雀鲷 (<i>P. wardi</i>)	仔鱼	390 μatm ; 550 μatm ; 700 μatm ; 850 μatm	嗅觉依赖的躲避行为受损; 行为更加大胆	负	[28]
多棘雀鲷 (<i>Acanthochromis polyacanthus</i>)	亲本-胚胎-稚鱼	450 μatm ; 750 μatm	嗅觉依赖的躲避天敌行为受损	负	[29]
多棘雀鲷 (<i>A. polyacanthus</i>)	稚鱼	420 μatm ; 1000 μatm	常规运动水平和嗅觉依赖的躲避行为无明显变化	无	[30]
多棘雀鲷 (<i>A. polyacanthus</i>); 三带双锯鱼 (<i>Amphiprion percula</i>)	稚鱼	实验 1 480 μatm ; 1000 μatm ; (1000 $\pm$ 300) μatm ; 1000 $\pm$ 500 μatm 实验 2 460 μatm ; 750 μatm ; 1000 μatm ; (750 $\pm$ 300) μatm ; (1000 $\pm$ 300) μatm	多棘雀鲷行为侧向化强度减弱; 三带双锯鱼嗅觉依赖的躲避行为受损	负	[31]
多棘雀鲷 (<i>A. polyacanthus</i>)	成鱼	450 μatm ; 1900 μatm	嗅觉依赖的躲避行为受损	负	[32]
多棘雀鲷 (<i>A. polyacanthus</i>)	稚鱼	446 μatm ; 656 μatm ; 912 μatm	嗅觉依赖的躲避行为受损; 行为侧向化强度减弱	负	[33]
多棘雀鲷 (<i>A. polyacanthus</i>)	成鱼	466 μatm ; 944 μatm	视网膜功能及视觉受损	负	[34]
斑鳍光鳃鱼 (<i>Chromis punctipinnis</i>)	稚鱼	540 μatm ; 921 μatm ; 560 μatm (昼)—955 μatm (夜)	个体明暗偏好性和集群行为无明显变化	无	[35]
黄体尻鰷虎鱼 (<i>Gobiusculus flavescens</i>)	成鱼	400 μatm ; 1000 μatm	行为侧向化方向由右侧转变为左侧, 但行为侧向化绝对强度不变	负	[36]
黄体尻鰷虎鱼 (<i>G. flavescens</i>)	仔鱼	370 μatm ; 1400 μatm	视觉依赖的趋光行为加强	负	[37]
大眼长臀鰷虎鱼 (<i>Pomatoschistus pictus</i>)	仔鱼	532 μatm ; 1503 μatm	听觉依赖的定居行为受损	负	[38]
黄副叶鰷虎鱼 (<i>Paragobiodon xanthurus</i>)	成鱼	440 μatm ; 880 μatm	嗅觉依赖的生境偏爱性改变	负	[39]
大西洋白姑鱼 (<i>Argyrosomus regius</i>)	稚鱼	500 μatm ; 1500 μatm	探索行为和集群行为受损; 行为侧向化方向逆转	负	[40]
日本白姑鱼 (<i>Argyrosomus japonicus</i>)	仔鱼	606 μatm ; 1368 μatm	听觉依赖的生境定位和定居行为受损	负	[41]

续表

物种 Species	生活史阶段 Life-stage	海水 $p\text{CO}_2$ /pH(实验条件) Seawater $p\text{CO}_2$ /pH	行为变化 Behavioral response	效应 Effects	文献 Reference
新西兰竹荚鱼(<i>Trachurus novaezelandiae</i>)	稚鱼	pH 7.9; 7.6	新西兰竹荚鱼接近马赛克水母的时间缩短、尝试接近的次数减少; 鱼-水母共生关系改变	负	[42]
沙真银汉鱼(<i>Atherina presbyter</i>)	仔鱼	pH 8.1; 7.6	集群强度和行为侧向化强度减弱; 常规运动速率无明显变化	负	[43]
宅泥鱼(<i>Dascyllus aruanus</i>); 黄雀鲷(<i>Pomacentrus moluccensis</i>); 金线天竺鲷(<i>Apogon cyanosoma</i>); 六线巨齿天竺鲷(<i>Chelodipterus quinquelineatus</i>)	稚鱼	346—413 μatm ; 441—998 μatm	嗅觉依赖的躲避行为受损; 运动水平减弱; 行为更加大胆	负	[44]
安邦雀鲷(<i>Pomacentrus amboinensis</i>)	稚鱼	440 μatm ; 987 μatm	识别捕食者的能力下降	负	[45]
安邦雀鲷(<i>P. amboinensis</i>)	稚鱼	440 μatm ; 880 μatm	嗅觉依赖的躲避行为受损; 视觉依赖的躲避行为部分受损; 摆动行为被抑制	负	[46]
安邦雀鲷(<i>P. amboinensis</i>)	稚鱼	440 μatm ; 880 μatm	躲避捕食行为受损	负	[47]
军曹鱼(<i>Rachycentron canadum</i>)	仔鱼	800 μatm ; 2100 μatm	耳石体积和密度增大; 听力增强	正	[48]
豹纹棘鲈(<i>Plectropomus leopardus</i>)	稚鱼	490 μatm ; 570 μatm ; 700 μatm ; 960 μatm	嗅觉依赖的躲避行为受损; 行为更加大胆	负	[49]
黑班小丑鱼(<i>Amphiprion melanopus</i>)	稚鱼	400 μatm ; 1087 μatm	逃跑行为受损	负	[50]
黑班小丑鱼(<i>A. melanopus</i>)	稚鱼	420 μatm ; 530 μatm ; 960 μatm	觅食行为和捕食率无明显变化	无	[51]
黄尾新雀鲷(<i>Neopomacentrus azyron</i>)	仔鱼	450 μatm ; 900 μatm	行为侧向化强度减弱	负	[52]
黄尾新雀鲷(<i>N. azyron</i>)	仔鱼	440 μatm ; 880 μatm	行为侧向化强度减弱	负	[53]
六线巨齿天竺鲷(<i>C. quinquelineatus</i>)	成鱼	390 μatm ; 550 μatm ; 700 μatm ; 950 μatm	嗅觉依赖的归巢成功率降低	负	[54]
黄雀鲷(<i>P. moluccensis</i>); 安邦雀鲷(<i>P. amboinensis</i>); 白尾雀鲷(<i>Pomacentrus chrysurus</i>)	仔鱼	440 μatm ; 700 μatm ; 850 μatm	嗅觉依赖的栖息地识别能力受损; 栖息地选择无明显变化; 定居行为时间节律改变	负	[55]
黄雀鲷(<i>P. moluccensis</i>); 安邦雀鲷(<i>P. amboinensis</i>); 长崎雀鲷(<i>Pomacentrus nagasakiensis</i>); 白尾雀鲷(<i>P. chrysurus</i>)	稚鱼	390 μatm ; 700 μatm ; 850 μatm	嗅觉依赖的躲避行为受损	负	[56]
棕拟雀鲷(<i>Pseudochromis fuscus</i>)	成鱼	385 μatm ; 925 μatm	捕食行为受损	负	[25]
棕拟雀鲷(<i>P. fuscus</i>)	成鱼	405 μatm ; 930 μatm	捕食行为无明显变化	无	[26]
棕拟雀鲷(<i>P. fuscus</i>)	成鱼	440 μatm ; 995 μatm	食物选择性被逆转	负	[57]
棕拟雀鲷(<i>P. fuscus</i>)	成鱼	440 μatm ; 880 μatm	捕食率降低	负	[47]
棕拟雀鲷(<i>P. fuscus</i>)	成鱼	440 μatm ; 700 μatm	食物选择性被逆转	负	[58]
棕拟雀鲷(<i>P. fuscus</i>)	成鱼	400 μatm ; 600 μatm ; 950 μatm	嗅觉依赖的食物选择行为受损; 运动水平增强; 捕食行为为减弱	负	[59]
三带双锯鱼(<i>A. percula</i>); 安邦雀鲷(<i>P. amboinensis</i>)	仔鱼	496/464 μatm ; 1022/1051 μatm	嗅觉依赖的躲避行为受损; 外界刺激触发躲避行为所需时间延长	负	[60]

续表

物种 Species	生活史阶段 Life-stage	海水 $p\text{CO}_2$ /pH(实验条件) Seawater $p\text{CO}_2$ /pH	行为变化 Behavioral response	效应 Effects	文献 Reference
三带双锯鱼(<i>A. percula</i>)	仔鱼	450 μatm ; 900 μatm	嗅觉依赖的躲避行为受损	负	[52]
三带双锯鱼(<i>A. percula</i>)	稚鱼	390 μatm ; 600 μatm ; 700 μatm ; 900 μatm	听觉依赖的躲避行为受损	负	[61]
三带双锯鱼(<i>A. percula</i>)	仔鱼	390 μatm ; 550 μatm ; 700 μatm ; 850 μatm	嗅觉依赖的躲避行为受损; 行为更加大胆	负	[38]
三带双锯鱼(<i>A. percula</i>)	仔鱼	pH 8.15; 7.8	嗅觉依赖的躲避行为受损	负	[62]
三带双锯鱼(<i>A. percula</i>)	仔鱼	390 μatm ; 550 μatm ; 750 μatm ; 1030 μatm	关键游泳速度无明显变化	无	[63]
三带双锯鱼(<i>A. percula</i>)	仔鱼	pH 8.15; 7.8; 7.6	嗅觉识别和归巢能力受损	负	[64]
大西洋鳕鱼(<i>Gadus morhua</i>)	稚鱼	500 μatm ; 1000 μatm	游泳速度、躲避行为、行为侧向化无明显变化	无	[65]
大西洋鳕鱼(<i>G. morhua</i>)	稚鱼	532 μatm ; 1014 μatm	嗅觉依赖的躲避行为无明显变化	无	[66]
大西洋鳕鱼(<i>G. morhua</i>)	仔鱼	370 μatm ; 1800 μatm ; 4200 μatm	游泳行为无明显变化	无	[67]
大西洋鳕鱼(<i>G. morhua</i>)	稚鱼	实验 1 537 μatm ; 5792 μatm 实验 2 528 μatm ; 3080 μatm	游泳速度无明显变化	无	[68]
大西洋鲑(<i>Salmo salar</i>)	稚鱼	pH 7.49—5.71	嗅觉依赖的躲避行为受损	负	[69]
尖吻鲈(<i>Lates calcarifer</i>)	仔鱼	359—419 μatm ; 1368—1541 μatm	听觉依赖的生理识别及定居行为受损	负	[70]
尖吻鲈(<i>L. calcarifer</i>)	仔鱼	400 μatm ; 1675 μatm	定居行为受损; 游泳速度降低; 焦虑水平升高	负	[71]
三刺鱼(<i>Gasterosteus aculeatus</i>)	成鱼	400 μatm ; 1000 μatm	生殖行为无明显变化	无	[72]
三刺鱼(<i>G. aculeatus</i>)	成鱼	pH 8.0; 7.7	行为侧向化强度减弱	负	[73]
三刺鱼(<i>G. aculeatus</i>)	成鱼	405 μatm ; 1015 μatm	躲避行为无明显变化; 行为侧向化强度(右侧)减弱; 僵立时间缩短	负	[74]
三刺鱼(<i>G. aculeatus</i>)	成鱼	333 μatm ; 991 μatm	行为侧向化强度减弱; 行为更加谨慎; 发生逃跑行为所需时间延长	负	[75]
黑点青鳉(<i>Oryzias latipes</i>)	胚胎-仔鱼	450 μatm ; 1160 μatm ; 1783 μatm	C形启动的躲避行为频率降低	负	[16]
睛斑扁隆头鱼(<i>Symphodus ocellatus</i>)	成鱼	400 μatm ; 1100 μatm	交配行为受损	负	[76]
日本鳀(<i>Engraulis japonicus</i>)	成鱼	400 μatm ; 1000 μatm	逃跑行为和游泳行为无明显变化	无	[77]
裂吻平鲷(<i>Sebastes diploproa</i>)	稚鱼	pH 8.1; 7.8	焦虑水平升高; 行为更加谨慎	负	[78]
鲱鳊(<i>Goryphaena hippurus</i>)	仔鱼	400 μatm ; 1600 μatm	游泳行为受损	负	[79]

海水 $p\text{CO}_2$ /pH(实验条件)一栏中,海水 $p\text{CO}_2$ 较小或 pH 较大者为相应文献中的对照组,其余为海洋酸化处理组

1.1 海洋酸化对捕食及逃避捕食的影响

捕食行为是捕食者为了猎食食物而采取的一系列动作,包括搜寻、追逐、捕捉、处理及摄入等过程。然而,通过食物气味追逐实验,Dixon 等发现海洋酸化暴露使玲珑星鲨(*M. canis*)成鱼对食物气味的反应迟钝,追逐时间缩短,追逐次数减少^[22]。这意味着海洋酸化将削弱鱼类对食物的感知能力,并最终损害其捕食行为。其实,在捕食者捕食的过程中,作为食物的一方并非坐以待毙,当感知到危险来临时,它们也会采取逃跑、拟态等多种措施来躲避捕食。即便最后不幸受伤或被捕食,也会释放化学信号,警示同类个体采取防御措施。不过,Munday 等发现经过 4 天海洋酸化处理后,澳氏雀鲷(*P. wardi*)仔鱼对捕食危险信号敏感性下降,在捕食威胁环境中的停留时间延长^[28]。这说明海洋酸化也将削弱鱼类对捕食危险的感知能力,从而使其不能快速有效的采取行动以躲避捕食。

为了更加真实的反映海洋酸化对捕食者-猎物相互作用过程(predator-prey dynamics)的影响,近年来已有不少学者尝试同时对猎物和捕食者进行实验。例如,Allan 等将棕拟雀鲷(*P. fuscus*)和食物安邦雀鲷(*P. amboinensis*)同时进行酸化暴露和捕食实验,发现安邦雀鲷(*P. amboinensis*)逃避棕拟雀鲷(*P. fuscus*)捕食的能力被严重削弱,棕拟雀鲷(*P. fuscus*)对安邦雀鲷(*P. amboinensis*)的捕食能力没有明显变化,使得最终捕食率增加^[47]。与之类似,McCormick 等通过同时实验,发现棕拟雀鲷(*P. fuscus*)对澳氏雀鲷(*P. wardi*)的捕食积极性降低,追逐距离变短,攻击速度减小,与此同时澳氏雀鲷(*P. wardi*)逃避棕拟雀鲷(*P. fuscus*)捕食的能力也降低,使得最终的捕食率并没有明显变化^[25]。这些研究说明海洋酸化虽然不一定影响最终的捕食成功率,但必然会使捕食者-猎物相互作用的动态过程发生变化。

在自然环境中,其实有多种猎物可供捕食者捕食。由于捕食难度等限制,捕食者往往选择捕食某些特定的猎物,这便是捕食者的食物选择性。猎物的捕食难度与捕食者的捕食能力及自身躲避捕食的能力密切相关,因此不难推测海洋酸化造成的捕食和逃避捕食行为变化,极有可能改变捕食者的食物选择性(food selectivity)。Ferrari 等通过对棕拟雀鲷(*P. fuscus*)和它的 4 种食物黄雀鲷(*P. moluccensis*)、安邦雀鲷(*P. amboinensis*)、长崎雀鲷(*P. nagasakiensis*)及白尾雀鲷(*P. chrysurus*)同时进行酸化暴露和捕食实验,证实了这一推论,发现棕拟雀鲷(*P. fuscus*)对 4 种食物的选择性发生改变,由喜好捕食长崎雀鲷(*P. nagasakiensis*)和白尾雀鲷(*P. chrysurus*)转变为喜好捕食黄雀鲷(*P. moluccensis*)和安邦雀鲷(*P. amboinensis*)^[58]。

1.2 海洋酸化对行为侧向化的影响

行为侧向化(behavioral lateralization)是动物进行某一行行为时,偏好使用某一侧肢体或感觉器官的现象^[80],是大脑功能非对称性的一种外在表现,能有效缩短动物的决策时间,提升动物对环境的适应能力(fitness)。T 形迷宫实验证实海洋酸化能显著改变鱼类的行为侧向化强度。例如,经过 4 天酸化暴露后,黄尾新雀鲷(*N. azysron*)仔鱼的行为侧向化绝对指数相比对照组显著减小^[52-53]。不过,Jutfelt 等发现经过 30 天酸化暴露后,大西洋鳕鱼(*G. morhua*)稚鱼的行为侧向化绝对指数与对照组并无明显差异^[65],但这与上述研究并不矛盾,因为其绝对指数仍表现出了下降趋势。Green 等则发现海洋酸化使小斑星鲨(*S. canicula*)稚鲨的行为侧向化绝对指数显著升高^[24]。

不仅如此,T 形迷宫实验证实海洋酸化甚至还能转变鱼类行为侧向化的方向。例如,酸化暴露不仅降低了三刺鱼(*G. aculeatus*)成鱼行为侧向化的绝对指数,还使其在群体水平表现出一定的左侧侧向化^[73-75]。Domenici 等的研究更是直接证实了这一推论,他们发现经过 7 天酸化暴露后,澳氏雀鲷(*P. wardi*)稚鱼的行为侧向化方向由右侧转变至左侧^[27]。与之相同,Sundin 等发现经过酸化处理后,黄体尻鰵虎鱼(*G. flavescens*)成鱼的行为侧向化方向,同样由右侧转变至左侧^[36]。对鱼类而言,行为侧向化与其捕食、逃避捕食、空间定位、集群等行为密切相关^[13, 81-82],这意味着海洋酸化所引起的行为侧向化强度和方向变化将对海洋鱼类产生深远影响。

1.3 海洋酸化对栖息地识别与选择的影响

栖息地识别与选择是指鱼类在化学(嗅觉)信号、声音(听觉)信号、光(视觉)信号等的指引下,寻找、定

位并选择适宜栖息地定居的行为。作为鱼类种群补充的重要来源,幼鱼在完成浮游期后,需要寻找适宜的环境定居,能否顺利完成这一过程直接关系到鱼类种群能否维持。Munday 等发现经过 11 天的酸化暴露后,珊瑚礁鱼类三带双锯鱼(*A. percula*)仔鱼通过化学信号识别栖息地的能力下降,在珊瑚礁中的停留时间缩短^[64]。这意味着在日趋严重的海洋酸化影响下,幼鱼完成定居行为的难度增大。在针对安邦雀鲷(*P. amboinensis*)、白尾雀鲷(*P. chrysurus*)和黄雀鲷(*P. moluccensis*)仔鱼的实验中,Devine 等则发现海洋酸化不仅会削弱它们借助化学信号识别栖息地的能力,甚至还会改变它们定居的时间节律^[55]。研究显示海洋酸化也会影响鱼类通过声音信号识别栖息地的能力。例如,经酸化暴露后,日本白姑鱼(*A. japonicus*)仔鱼^[41]和大眼长臀鰕虎鱼(*P. pictus*)仔鱼^[38]对栖息地声音信号不再敏感、识别能力下降、定居成功率降低。不仅如此,海洋酸化甚至还会造成幼鱼被无关声音信号吸引。例如,Rossi 等研究发现尖吻鲈(*L. calcarifer*)幼鱼在经过酸化暴露后,对栖息地声音信号识别力下降,并被无关声音信号吸引^[70]。

与幼鱼类似,海洋酸化也会影响成鱼对栖息地的识别能力,继而影响后续的栖息地定位和定居行为。Devine 等研究发现经过 4 天酸化暴露后,六线巨齿天竺鲷(*C. quinquelineatus*)成鱼对栖息地化学(嗅觉)信号的敏感度降低、识别能力下降,最终的成功归巢率仅为对照组的 69%—78%^[54]。不仅如此,海洋酸化还能改变海洋鱼类对栖息地的偏爱性。例如,原本喜好栖息于尖枝列孔珊瑚(*S. hystrix*)周围的黄副叶鰕虎鱼(*P. xanthosomus*)成鱼,在经过 4 天酸化暴露后,不再喜好栖息于尖枝列孔珊瑚(*S. hystrix*)周围^[39]。

1.4 海洋酸化对其它行为的影响

除上述行为外,也有少量研究报道了海洋酸化对鱼类趋性行为、生殖行为、集群行为(shoaling behavior)及胆量(boldness)的影响。例如,Forsgren 等发现海洋酸化使黄体尻鰕虎鱼(*G. flavescens*)仔鱼对光源的敏感性增强、趋光个体数量增加、正趋光性增强^[37]。与之不同,Hamilton 等发现使裂吻平鲷(*S. diploproa*)稚鱼的焦虑水平升高、胆量变小、行为谨慎、偏好驻留于暗处^[78]。不论如何,这说明海洋酸化能显著改变浮游期幼鱼的趋光行为和勇气水平。不难推测,这有可能会进一步影响浮游期幼鱼的扩布(dispersal)。此外,海洋酸化也会影响海洋鱼类的集群行为。例如,Lopes 等发现经过 7 天酸化暴露后,沙真银汉鱼(*A. presbyter*)仔鱼的集群强度相比于对照组显著降低^[43]。与之类似,Maulvault 等发现海洋酸化使大西洋白姑鱼(*A. regius*)稚鱼的集群时间显著缩短^[40]。另外,海洋酸化也能损害海洋鱼类的生殖行为,从而威胁种群的繁衍。例如,Milazzo 等发现海洋酸化会显著降低睛斑扁隆头鱼(*S. ocellatus*)的求偶和交配效率,使求偶和交配持续时间延长^[76]。

2 海洋酸化影响海洋鱼类行为的生态效应

如前所述,海洋酸化会导致海洋鱼类的众多行为异常。不难推测,这些变化极有可能将削弱鱼类的适应能力,降低其繁殖和生存能力,从而危及种群规模和种群结构的维持,并影响种群内部的竞争及合作关系。例如,Munday 等发现海洋酸化在削弱澳氏雀鲷(*P. wardi*)仔鱼逃避捕食能力的同时,还造成仔鱼成活率降低、数量减少,从而严重制约鱼群的补充(recruitment)和恢复(replenishment)^[28]。另外,在前文中,我们提到海洋酸化会损害沙真银汉鱼(*A. presbyter*)^[43]和大西洋白姑鱼(*A. regius*)的集群行为^[40]。由于集群行为在鱼类的繁殖、扩布、洄游(migration)、捕食、逃避捕食等过程中发挥着至关重要的作用^[84-85],因此可以预见海洋酸化将通过这一方式,进一步削弱鱼类的适应能力。

除对种群本身的影响外,鱼类行为变化还将影响种间关系(species interaction)。其中,最为突出的就是对捕食关系的影响,造成捕食率、捕食偏好性的改变。另外一个就是对共生关系的影响,改变鱼类对生境的利用(habitat use)。例如,Nagelkerken 等发现原本存在共生关系的新西兰竹荚鱼(*T. novaezelandiae*)和马赛克水母(*C. mosaicus*),在新西兰竹荚鱼(*T. novaezelandiae*)经过 7—8 天的酸化暴露后,两者在一起的时间缩短,尝试靠近的次数减少^[42]。其实,由栖息地识别能力下降,造成的三带双锯鱼(*A. percula*)等珊瑚礁鱼类栖息率降低现象,也属于这一范畴。野外原位研究证实由鱼类行为变化引起的种间关系改变,会进一步造成鱼类丰度和群落生物多样性的变化^[86]。

由此可见,海洋酸化对鱼类各个生命时期行为的影响,将导致鱼类种群动力学和种间关系的改变,进而引发生物多样性降低等一系列生态后果(图1)。不过,庆幸的是有研究显示海洋鱼类似乎能做出适应性调整,以保持行为正常。例如,Heinrich 等发现在自然环境中经常遭受酸化、缺氧等胁迫的斑点长尾须鲨(*H. ocellatum*),在经过30天酸化暴露后,识别及寻找栖息地的能力保持不变^[18]。

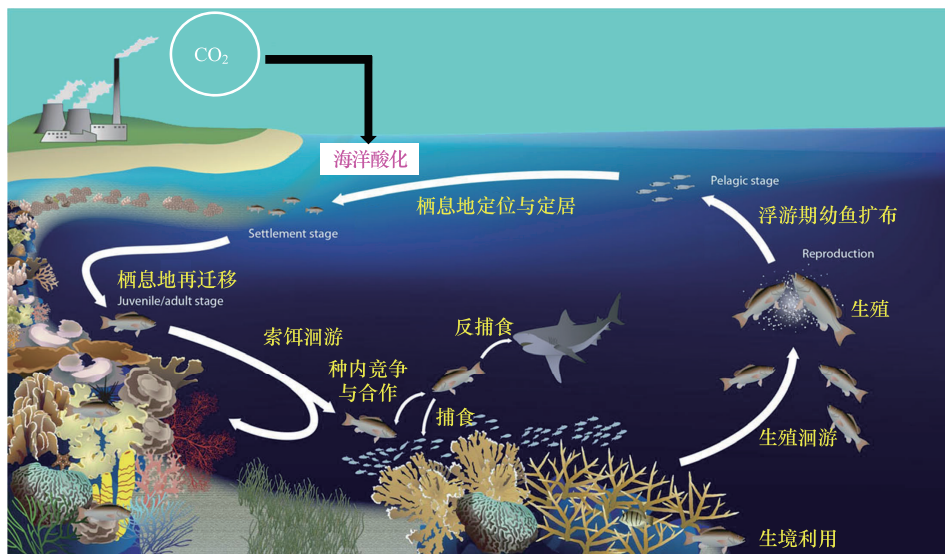


图1 海洋酸化影响鱼类行为的生态效应(修改自文献^[83])

Fig.1 Ecological consequences of marine fish behavior alteration due to ocean acidification (modified from reference ^[83])

3 海洋酸化影响海洋鱼类行为的潜在机制

鱼类行为的触发包括外界信号识别与传导、神经中枢处理信号并发出指令、效应器官做出动作3个环节,其中任何一个环节出现问题都会导致鱼类行为异常。不过,当前研究主要集中在前两个环节,即感官功能和神经功能方面。如图2所示,海洋酸化可以通过干扰多种感官功能和神经功能,造成海洋鱼类行为异常。

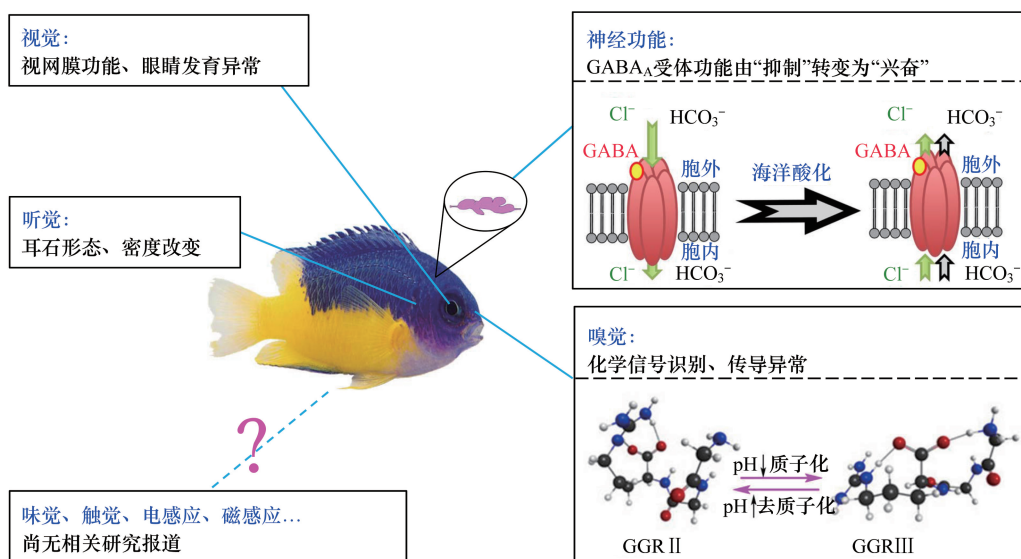


图2 海洋酸化影响海洋鱼类行为的潜在机制

Fig.2 Potential mechanisms leading to marine fish behavior alteration

3.1 海洋酸化对海洋鱼类感官功能的影响

同许多动物一样,鱼类也拥有嗅觉、视觉、听觉等感官功能。正是在这些感官功能的协助下,外界的各种信号才得以被鱼类识别,进而触发各种行为。从表 1 可知,由嗅觉介导的鱼类行为(olfactory-mediated behavior)是当前研究的主要对象。研究发现正是由于海洋酸化妨碍了嗅觉功能,才导致这些行为异常。充当鱼类化学(嗅觉)信号的化学物质包括嘌呤类、蝶呤类、固醇类、氨基酸类、多肽类等^[87-88],而这些物质的质子化和去质子化过程恰恰对 pH 极为敏感^[89]。因此海洋酸化极有可能通过影响质子化和去质子化过程,改变化学信号物质的构象,造成海洋鱼类化学信号识别异常。尽管对海洋鱼类而言,尚无研究报道直接证实这一观点。但该机制早已被证实是海洋酸化造成海洋无脊椎动物行为异常的原因之一。例如,Roggatz 等通过核磁共振确认海洋酸化会改变信号肽 GGR 的构象,从而影响信号肽的识别,造成普通滨蟹(*Carcinus maenas*)卵通气次数减少^[90]。与此同时,类似机制也早已被广泛证实同样是造成淡水鱼类行为异常中的原因之一^[12]。这说明该机制在海洋鱼类应该也普遍存在。此外,刘广绪等发现海洋酸化会阻碍信号在细胞内的信号传导过程,从而抑制黑鲷(*Acanthopagrus schlegelii*)的觅食行为(在审)。由此可见,化学信号识别及传导异常是造成海洋鱼类嗅觉功能和相关行为损伤的原因。

除嗅觉外,海洋酸化也会干扰听觉功能,从而导致海洋鱼类行为异常。例如,Simpson 等发现海洋酸化使三带双锯鱼(*A. percula*)依赖于听觉的躲避行为受损,对珊瑚礁噪音的躲避能力下降^[61]。又如,我们在前文中提及的,多种浮游期幼鱼通过声音识别栖息地的能力下降^[38, 41, 70]。研究发现海洋酸化会影响耳石的发育,致使耳石形态和密度等发生改变^[17, 91-92]。而鱼类的听觉功能与耳石密切相关,因此目前普遍认为耳石的变化可能是导致鱼类听觉功能异常的原因。例如,在海洋酸化影响下,军曹鱼(*R. canadum*)仔鱼耳石体积和密度增大,根据模型预测这将使其听觉增强,能够辨识到更多声音^[48]。对海水鱼类而言,听觉功能增强可能并非好消息,这可能会导致鱼类被无关声音干扰,增加靶标声音的辨识难度。例如,海洋酸化使日本白姑鱼(*A. japonicus*)耳石增大、听觉增强,但却使其通过声音辨别栖息地的能力和定居率下降^[41]。尖吻鲈(*L. calcarifer*)幼鱼对栖息地声音识别能力下降,并被无关声音吸引^[70]。

此外,海洋酸化还将损害海洋鱼类的视觉功能,致使依赖于视觉的行为异常^[93]。例如,Lönnstedt 等发现海洋酸化使安邦雀鲷(*P. amboinensis*)依赖于视觉(光)信号的逃避捕食行为受损^[46]。研究发现鱼类视觉功能损伤主要是由视网膜功能异常或眼睛发育异常所致。例如,Chung 等发现海洋酸化通过降低多棘雀鲷(*A. polyacanthus*)视网膜的最大闪烁频率,从而危及视网膜功能,致使视觉水平下降^[34]。Wang 等发现海洋酸化引起黑点青鳉(*O. melastigma*)眼睛发育异常,导致眼睛畸形或缺失,影响视觉功能,最终导致其“C”形启动的逃跑行为异常^[16]。

除上述已探明的感官功能外,海洋酸化也极有可能会影响鱼类的味觉、触觉、电感应、磁感应等功能,但目前尚无相关研究报道。

3.2 海洋酸化对海洋鱼类神经功能的影响

2012 年,Nilsson 等报道称经酸化暴露后,三带双锯鱼(*A. percula*)仔鱼对捕食者化学(嗅觉)信号的敏感性降低、在捕食威胁中的驻留时间延长、逃避捕食行为受损,黄尾新雀鲷(*N. azysron*)仔鱼的行为侧向化强度降低,但这两种行为损伤都能被 GABA_A受体的特异性拮抗剂 gabazine 逆转,他们据此推测海洋酸化通过影响 GABA_A受体的功能,进而改变两种鱼类的行为^[52]。这是科学家首次从神经功能角度,解释海洋酸化引起海洋鱼类行为变化的原因。利用类似研究方法,随后有越来越多的研究相继证实这一机制在海洋鱼类中普遍存在,并将其被命名为 GABA_A受体模型(GABA_AR model)^[14]。

GABA_A受体是一种抑制性的中枢神经受体,其全称是 γ -氨基丁酸 A 型受体。它是一种离子型受体,而且是一类配体门控型离子通道,与内源性配体神经递质 GABA 结合后,离子通道开启,大量 Cl⁻和少量 HCO₃⁻由胞外流入胞内,引起神经元的超极化,发挥抑制作用^[94]。在面临海洋酸化胁迫时,海洋鱼类为了维持体内的酸碱平衡状态,会将细胞外液中的 H⁺和 Cl⁻排出至海水中,并在胞内积累 HCO₃⁻,从而造成细胞内外的 Cl⁻和

HCO_3^- 浓度梯度会发生改变^[14, 32, 52]。在此情况下,当 GABA_A 受体被激活、离子通道开启后, Cl^- 和 HCO_3^- 流动方向改变,由胞内流出至胞外,引起神经元的去极化,发挥兴奋作用。因此在海洋酸化影响下, GABA_A 受体的功能将由“抑制性 (inhibitory)”转变为“兴奋性 (excitatory)”,从而引起海洋鱼类感官功能和行为发生变化^[95]。该过程与哺乳动物发育过程中的神经元 GABA_A 受体功能转变现象类似^[14],因此这从另一个角度佐证了 GABA_A 受体模型的正确性。

作为一类脊椎动物,海洋鱼类拥有相对发达的神经系统,但除 GABA_A 受体外,海洋酸化是否还会影响神经系统的其它方面,如甘氨酸受体 (glycine receptor, GlyR), 外周 CO_2 感受神经元 (CO_2 -sensing peripheral neuron) 和神经元网络动力学 (neuronal network dynamics) 等,目前尚不可知^[96]。因此仍需深入研究,以全面揭示海洋酸化影响海洋鱼类行为的神经机制。

4 结语与展望

如前所述,日趋严重的海洋酸化现象已经成为危害海洋生态安全的又一重大问题。当前,海洋酸化对海洋鱼类行为的影响受到了越来越多的关注。现有研究表明海洋酸化能通过干扰生理状态、外界信号感知与识别、神经传导等多种方式,改变海洋鱼类的捕食、逃避捕食、行为侧向化、栖息地识别与选择等行为。鉴于海洋鱼类的重要渔业价值和生态功能,因此我们需要对海洋酸化的后继风险保持足够警惕。不过,与国外繁荣的研究现状相比,国内该方向研究匮乏,仅见零星报道^[13, 16-17],这极大限制了我国相关应对策略的制定。目前,相关研究涉及的大多是硬骨鱼类,软骨鱼类较少,而硬骨鱼类中又以热带珊瑚礁鱼类为主,且多集中在仔稚鱼时期 (图 3A)。尽管大多数研究表明海洋酸化会损害海洋鱼类的行为,但也有部分研究显示没有显著影响,甚至是有正面效应 (图 3B)。这意味着不同鱼类、同种鱼类的不同生命阶段以及不同行为对海洋酸化的耐受性应该存在较大差异^[97],因此在未来的研究中需要

注意这一点。与此同时,有必要选择一些有代表性的经济鱼类开展研究,以预测海洋酸化对渔业生产的影响。此外,当前研究还存在研究手段不合理、行为效应、潜在机制及生态风险考察不足、研究结果难以整合等问题亟待改进。

(1) 当前绝大部分研究是通过恒定 $p\text{CO}_2$ 酸化 (constant acidification) 暴露的方式,展现海洋酸化对海洋鱼类行为的影响。但在野外真实环境中,海水 $p\text{CO}_2$ 往往是波动的,即海水表现出的是波动型海洋酸化 (oscillating acidification)。有研究发现波动型海洋酸化对海洋鱼类行为的影响远小于恒定型海洋酸化^[31]。这说明短期海洋酸化对鱼类行为的影响极有可能是一种可逆性的生物效应,但现有研究对此关注较少,未来需要对此加以确认。另外,当前研究大多是通过短期、单一世代暴露实验,来模拟未来 100—300 年后的海洋酸化情况对海洋鱼类行为的影响。但真实环境中,海洋酸化是一个相对漫长的过程,在此期间鱼类是否会被海洋酸化驯化 (acclimation)^[29, 33] 或产生适应性调节 (adaptation)^[98],目前仅有极个别研究对此做了考察,且结论不一,存在诸多矛盾之处。因此未来需要开展更多长期、跨世代暴露研究,以判断海洋鱼类是否能够适应未来的海洋酸化情况。

(2) 由于海洋酸化是由人源 CO_2 引发、与全球变暖伴随发生的又一环境问题,因此已有不少研究开始关

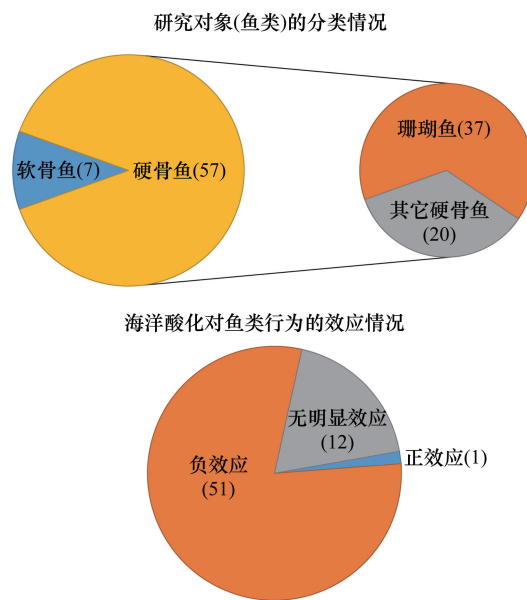


图 3 现有文献分类概况 (括号内数字表示相关文献数量)
Fig.3 Available studies assessed the effects of ocean acidification on marine fish behavior (values in parentheses indicate the total number of publications of the corresponding group)

注海洋酸化与海水升温复合作用下,海洋鱼类行为的变化^[20-21, 26, 51, 57, 99-100],并发现海洋酸化与海水升温之间存在协同效应。这意味着与单独作用相比,两者复合作用的生物效应更为严重,因此未来更应该关注复合胁迫下的鱼类行为变化。不过,在海洋中,鱼类还同时面临着低氧、噪声、重金属、微塑料、持久性有机污染物等多种胁迫,但目前仅有极少数研究对海洋酸化与这些环境胁迫的复合效应进行了报道^[25]。因此亟需开展多种胁迫下的复合效应研究,以准确评估海洋环境变化对海洋鱼类行为的影响。

(3) 鱼类行为的触发包括外界信号识别与传导、神经中枢处理信号并发出指令、效应器官做出动作三个环节,其中任何一个环节出现问题都会导致鱼类行为异常。但目前我们对具体机制的了解还远远不够,尤其是在神经机制方面所知甚少,只关注到了 GABA_A受体功能的变化^[14],而海洋酸化是否还影响诸如甘氨酸受体(glycine receptor, GlyR),外周 CO₂感受神经元(CO₂-sensing peripheral neuron)和神经元网络动力学(neuronal network dynamics)等尚不得知。并且,海洋酸化通过改变化学信号分子构象的方式,干扰海洋鱼类的化学信号识别(嗅觉),这一机制也有待研究证实^[12]。除上述鱼类行为外,海洋酸化是否还会影响鱼类的其它行为(如学习行为)也尚未可知。因此,未来要加强这几个方面的研究。

(4) 海洋酸化在直接引起海洋鱼类个体行为变化的同时,会间接造成鱼类种群动力学和种群规模及结构的变化,借助生物间的相互作用甚至还将对生物群落和生态系统产生深远影响^[83]。不过,目前我们的研究主要集中在个体水平,对此揭示的并不充分。因此,未来需要适度加强种群、群落水平的研究,并结合模型预测海洋酸化对渔业生产和生态系统的影响。

(5) 虽然相关研究越来越多,但由于实验方法和实验设计上的差异,导致研究结果难以直接比较和整合,限制了海洋酸化生态效应的准确评估。近年来,有学者尝试使用 meta-analysis 来整合分析已有研究结果^[7, 101],这可能是一个值得借鉴的做法。

参考文献(References):

- [1] 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 CO₂. *Science*, 2004, 305(5682): 367-371.
- [2] Feely R A, Sabine C L, Lee K, Berelson W, Kleypas J, Fabry V J, Millero F J. Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans. *Science*, 2004, 305(5682): 362-366.
- [3] Caldeira K, Wickett M E. Oceanography: anthropogenic carbon and ocean pH. *Nature*, 2003, 425(6956): 365.
- [4] 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.
- [5] 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.
- [6] 唐启升, 陈镇东, 余克服, 戴民汉, 赵美训, 柯才焕, 黄天福, 柴扉, 韦刚健, 周力平, 陈立奇, 宋佳坤, Barry J, 吴亚平, 高坤山. 海洋酸化及其与海洋生物及生态系统的关系. *科学通报*, 2013, 58(14): 1307-1314.
- [7] Kroeker K J, Kordas R L, Crim R N, Singh G G. Meta-analysis reveals negative yet variable effects of ocean acidification on marine organisms. *Ecology Letters*, 2010, 13(11): 1419-1434.
- [8] 赵信国, 刘广绪. 海洋酸化对海洋无脊椎动物的影响研究进展. *生态学报*, 2015, 35(7): 2388-2398.
- [9] 张东. 水生动物行为研究及其在水产养殖中的应用简述. *水产学报*, 2013, 37(10): 1591-1600.
- [10] Clements J C, Hunt H L. Marine animal behaviour in a high CO₂ ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 2015, 536: 259-279.
- [11] Briffa M, de la Haye K, Munday P L. High CO₂ and marine animal behaviour: Potential mechanisms and ecological consequences. *Marine Pollution Bulletin*, 2012, 64(8): 1519-1528.
- [12] Leduc A O H C, Munday P L, Brown G E, Ferrari M C O. Effects of acidification on olfactory-mediated behaviour in freshwater and marine ecosystems; a synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2013, 368(1627): 20120447.
- [13] 王晓杰, 宋佳坤, 范纯新, 张旭光, 郭弘艺. 海洋酸化对鱼类感觉和行为影响的研究进展. *生态毒理学报*, 2015, 10(6): 13-20.
- [14] Tresguerres M, Hamilton T J. Acid - base physiology, neurobiology and behaviour in relation to CO₂-induced ocean acidification. *Journal of*

- Experimental Biology, 2017, 220(12): 2136-2148.
- [15] 刘洪军, 张振东, 官曙光, 于道德, 郑永允. 海洋酸化效应对海水鱼类的综合影响评述. 生态学报, 2012, 32(10): 3233-3239.
- [16] Wang X J, Song L L, Chen Y, Ran H Y, Song J K. Impact of ocean acidification on the early development and escape behavior of marine medaka (*Oryzias melastigma*). Marine Environmental Research, 2017, 131: 10-18.
- [17] 王晓杰, 连丞, 降瑞婵, 吕宇涛. 海洋酸化对青鳉鱼(*Oryzias melastigma*)耳石形态和成分的影响. 海洋环境科学, 2018, 37(2): 168-174.
- [18] Heinrich D D U, Watson S A, Rummer J L, Brandl S J, Simpfendorfer C A, Heupel M R, Munday P L. Foraging behaviour of the epaulette shark *Hemiscyllium ocellatum* is not affected by elevated CO₂. ICES Journal of Marine Science, 2016, 73(3): 633-640.
- [19] Johnson M S, Kraver D W, Renshaw G M C, Rummer J L. Will ocean acidification affect the early ontogeny of a tropical oviparous elasmobranch (*Hemiscyllium ocellatum*)? Conservation Physiology, 2016, 4(1): cow003.
- [20] Pistevos J C A, Nagelkerken I, Rossi T, Connell S D. Antagonistic effects of ocean acidification and warming on hunting sharks. Oikos, 2017, 126(2): 241-247.
- [21] Pistevos J C A, Nagelkerken I, Rossi T, Olmos M, Connell S D. Ocean acidification and global warming impair shark hunting behaviour and growth. Scientific Reports, 2015, 5: 16293.
- [22] Dixon D L, Jennings A R, Atema J, Munday P L. Odor tracking in sharks is reduced under future ocean acidification conditions. Global Change Biology, 2015, 21(4): 1454-1462.
- [23] Rosa R, Baptista M, Lopes V M, Pegado M R, Ricardo Paula J, Trübenbach K, Leal M C, Calado R, Repolho T. Early-life exposure to climate change impairs tropical shark survival. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2014, 281(1793): 20141738.
- [24] Green L, Jutfelt F. Elevated carbon dioxide alters the plasma composition and behaviour of a shark. Biology Letters, 2014, 10(9): 20140538.
- [25] McCormick M I, Watson S A, Simpson S D, Allan B J M. Effect of elevated CO₂ and small boat noise on the kinematics of predator - prey interactions. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2018, 285(1875): 20172650.
- [26] Allan B J M, Domenici P, Watson S A, Munday P L, McCormick M I. Warming has a greater effect than elevated CO₂ on predator - prey interactions in coral reef fish. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2017, 284(1857): 20170784.
- [27] Domenici P, Allan B J M, Watson S A, McCormick M I, Munday P L. Shifting from right to left: the combined effect of elevated CO₂ and temperature on behavioural lateralization in a coral reef fish. PLoS One, 2014, 9(1): e87969.
- [28] Munday P L, Dixon D L, McCormick M I, Meekan M, Ferrari M C O, Chivers D P. Replenishment of fish populations is threatened by ocean acidification. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(29): 12930-12934.
- [29] Welch M J, Munday P L. Heritability of behavioural tolerance to high CO₂ in a coral reef fish is masked by nonadaptive phenotypic plasticity. Evolutionary Applications, 2017, 10(7): 682-693.
- [30] Sundin J, Amcoff M, Mateos-González F, Raby G D, Jutfelt F, Clark T D. Long-term exposure to elevated carbon dioxide does not alter activity levels of a coral reef fish in response to predator chemical cues. Behavioral Ecology and Sociobiology, 2017, 71(8): 108.
- [31] Jarrold M D, Humphrey C, McCormick M I, Munday P L. Diel CO₂ cycles reduce severity of behavioural abnormalities in coral reef fish under ocean acidification. Scientific Reports, 2017, 7(1): 10153.
- [32] Heuer R M, Welch M J, Rummer J L, Munday P L, Grosell M. Altered brain ion gradients following compensation for elevated CO₂ are linked to behavioural alterations in a coral reef fish. Scientific Reports, 2016, 6: 33216.
- [33] Welch M J, Watson S A, Welsh J Q, McCormick M I, Munday P L. Effects of elevated CO₂ on fish behaviour undiminished by transgenerational acclimation. Nature Climate Change, 2014, 4(12): 1086-1089.
- [34] Chung W S, Marshall N J, Watson S A, Munday P L, Nilsson G E. Ocean acidification slows retinal function in a damselfish through interference with GABA_A receptors. Journal of Experimental Biology, 2014, 217(3): 323-326.
- [35] Kwan G T, Hamilton T J, Tresguerres M. CO₂-induced ocean acidification does not affect individual or group behaviour in a temperate damselfish. Royal Society Open Science, 2017, 4(7): 170283.
- [36] Sundin J, Jutfelt F. Effects of elevated carbon dioxide on male and female behavioural lateralization in a temperate goby. Royal Society Open Science, 2018, 5(3): 171550.
- [37] Forsgren E, Dupont S, Jutfelt F, Amundsen T. Elevated CO₂ affects embryonic development and larval phototaxis in a temperate marine fish. Ecology and Evolution, 2013, 3(11): 3637-3646.
- [38] Castro J M, Amorim M C P, Oliveira A P, Gonçalves E J, Munday P L, Simpson S D, Faria A M. Painted goby larvae under high-CO₂ fail to recognize reef sounds. PLoS One, 2017, 12(1): e0170838.
- [39] Devine B M, Munday P L. Habitat preferences of coral-associated fishes are altered by short-term exposure to elevated CO₂. Marine Biology, 2013, 160(8): 1955-1962.
- [40] Maulvault A L, Santos L H M L M, Paula J R, Camacho C, Pissarra V, Fogaça F, Barbosa V, Alves R, Ferreira P P, Barceló D, Rodriguez-

- Mozaz S, Marques A, Diniz M, Rosa R. Differential behavioural responses to venlafaxine exposure route, warming and acidification in juvenile fish (*Argyrosomus regius*). *Science of the Total Environment*, 2018, 634: 1136-1147.
- [41] Rossi T, Nagelkerken I, Pistevo J C A, Connell S D. Lost at sea: ocean acidification undermines larval fish orientation via altered hearing and marine soundscape modification. *Biology Letters*, 2016, 12(1): 20150937.
- [42] Nagelkerken I, Pitt K A, Rutte M D, Geertsma R C. Ocean acidification alters fish - jellyfish symbiosis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2016, 283(1833): 20161146.
- [43] Lopes A F, Morais P, Pimentel M, Rosa R, Munday P L, Gonçalves E J, Faria A M. Behavioural lateralization and shoaling cohesion of fish larvae altered under ocean acidification. *Marine Biology*, 2016, 163(12): 243.
- [44] Munday P L, Cheal A J, Dixon D L, Rummer J L, Fabricius K E. Behavioural impairment in reef fishes caused by ocean acidification at CO₂ seeps. *Nature Climate Change*, 2014, 4(6): 487-492.
- [45] Chivers D P, McCormick M I, Nilsson G E, Munday P L, Watson S A, Meekan M G, Mitchell M D, Corkill K C, Ferrari M C O. Impaired learning of predators and lower prey survival under elevated CO₂: a consequence of neurotransmitter interference. *Global Change Biology*, 2014, 20(2): 515-522.
- [46] Lönnstedt O M, Munday P L, McCormick M I, Ferrari M C O, Chivers D P. Ocean acidification and responses to predators: can sensory redundancy reduce the apparent impacts of elevated CO₂ on fish? *Ecology and Evolution*, 2013, 3(10): 3565-3575.
- [47] Allan B J M, Domenici P, McCormick M I, Watson S A, Munday P L. Elevated CO₂ affects predator-prey interactions through altered performance. *PLoS One*, 2013, 8(3): e58520.
- [48] Bignami S, Enochs I C, Manzello D P, Sponaugle S, Cowen R K. Ocean acidification alters the otoliths of a pantropical fish species with implications for sensory function. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(18): 7366-7370.
- [49] Munday P L, Pratchett M S, Dixon D L, Donelson J M, Endo G G K, Reynolds A D, Knuckey R. Elevated CO₂ affects the behavior of an ecologically and economically important coral reef fish. *Marine Biology*, 2013, 160(8): 2137-2144.
- [50] Allan B J M, Miller G M, McCormick M I, Domenici P, Munday P L. Parental effects improve escape performance of juvenile reef fish in a high-CO₂ world. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2014, 281(1777): 20132179.
- [51] Nowicki J P, Miller G M, Munday P L. Interactive effects of elevated temperature and CO₂ on foraging behavior of juvenile coral reef fish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2012, 412: 46-51.
- [52] Nilsson G E, Dixon D L, Domenici P, McCormick M I, Sørensen C, Watson S A, Munday P L. Near-future carbon dioxide levels alter fish behaviour by interfering with neurotransmitter function. *Nature Climate Change*, 2012, 2(3): 201-204.
- [53] Domenici P, Allan B, McCormick M I, Munday P L. Elevated carbon dioxide affects behavioural lateralization in a coral reef fish. *Biology Letters*, 2012, 8(1): 78-81.
- [54] Devine B M, Munday P L, Jones G P. Homing ability of adult cardinalfish is affected by elevated carbon dioxide. *Oecologia*, 2012, 168(1): 269-276.
- [55] Devine B M, Munday P L, Jones G P. Rising CO₂ concentrations affect settlement behaviour of larval damselfishes. *Coral Reefs*, 2012, 31(1): 229-238.
- [56] Ferrari M C O, Dixon D L, Munday P L, McCormick M I, Meekan M G, Sih A, Chivers D P. Intrageneric variation in antipredator responses of coral reef fishes affected by ocean acidification: implications for climate change projections on marine communities. *Global Change Biology*, 2011, 17(9): 2980-2986.
- [57] Ferrari M C O, Munday P L, Rummer J L, McCormick M I, Corkill K, Watson S A, Allan B J M, Meekan M G, Chivers D P. Interactive effects of ocean acidification and rising sea temperatures alter predation rate and predator selectivity in reef fish communities. *Global Change Biology*, 2015, 21(5): 1848-1855.
- [58] Ferrari M C O, McCormick M I, Munday P L, Meekan M G, Dixon D L, Lönnstedt Ö, Chivers D P. Putting prey and predator into the CO₂ equation - qualitative and quantitative effects of ocean acidification on predator - prey interactions. *Ecology Letters*, 2011, 14(11): 1143-1148.
- [59] Cripps I L, Munday P L, McCormick M I. Ocean acidification affects prey detection by a predatory reef fish. *PLoS One*, 2011, 6(7): e22736.
- [60] Munday P L, Welch M J, Allan B J M, Watson S A, McMahon S J, McCormick M I. Effects of elevated CO₂ on predator avoidance behaviour by reef fishes is not altered by experimental test water. *PeerJ*, 2016, 4: e2501.
- [61] Simpson S D, Munday P L, Wittenrich M L, Manassa R, Dixon D L, Gagliano M, Yan H Y. Ocean acidification erodes crucial auditory behaviour in a marine fish. *Biology Letters*, 2011, 7(6): 917-920.
- [62] Dixon D L, Munday P L, Jones G P. Ocean acidification disrupts the innate ability of fish to detect predator olfactory cues. *Ecology Letters*, 2010, 13(1): 68-75.
- [63] Munday P L, Donelson J M, Dixon D L, Endo G G K. Effects of ocean acidification on the early life history of a tropical marine fish. *Proceedings*

- of the Royal Society B: Biological Sciences, 2009, 276(1671): 3275-3283.
- [64] Munday P L, Dixon D L, Donelson J M, Jones G P, Pratchett M S, Devitsina G V, Døving K B. Ocean acidification impairs olfactory discrimination and homing ability of a marine fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(6): 1848-1852.
- [65] Jutfelt F, Hedgärde M. Juvenile Atlantic cod behavior appears robust to near-future CO₂ levels. *Frontiers in Zoology*, 2015, 12: 11.
- [66] Jutfelt F, Hedgärde M. Atlantic cod actively avoid CO₂ and predator odour, even after long-term CO₂ exposure. *Frontiers in Zoology*, 2013, 10: 81.
- [67] Maneja R H, Frommel A Y, Browman H I, Clemmesen C, Geffen A J, Folkvord A, Piatkowski U, Durif C M F, Bjelland R, Skiftesvik A B. The swimming kinematics of larval Atlantic cod, *Gadus morhua* L., are resilient to elevated seawater pCO₂. *Marine Biology*, 2013, 160(8): 1963-1972.
- [68] Melzner F, Göbel S, Langenbuch M, Gutowska M A, Pörtner H O, Lucassen M. Swimming performance in Atlantic Cod (*Gadus morhua*) following long-term (4-12 months) acclimation to elevated seawater. *Aquatic Toxicology*, 2009, 92(1): 30-37.
- [69] Leduc A O H C, Roh E, Harvey M C, Brown G E. Impaired detection of chemical alarm cues by juvenile wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a weakly acidic environment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2006, 63(10): 2356-2363.
- [70] Rossi T, Pistevos J C A, Connell S D, Nagelkerken I. On the wrong track: ocean acidification attracts larval fish to irrelevant environmental cues. *Scientific Reports*, 2018, 8: 5840.
- [71] Rossi T, Nagelkerken I, Simpson S D, Pistevos J C A, Watson S A, Merillett L, Fraser P, Munday P L, Connell S D. Ocean acidification boosts larval fish development but reduces the window of opportunity for successful settlement. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2015, 282(1821): 20151954.
- [72] Sundin J, Vossen L E, Nilsson-Sköld H, Jutfelt F. No effect of elevated carbon dioxide on reproductive behaviors in the three-spined stickleback. *Behavioral Ecology*, 2017, 28(6): 1482-1491.
- [73] Lai F, Jutfelt F, Nilsson G E. Altered neurotransmitter function in CO₂-exposed stickleback (*Gasterosteus aculeatus*): a temperate model species for ocean acidification research. *Conservation Physiology*, 2015, 3(1): cov018.
- [74] Näslund J, Lindström E, Lai F, Jutfelt F. Behavioural responses to simulated bird attacks in marine three-spined sticklebacks after exposure to high CO₂ levels. *Marine and Freshwater Research*, 2015, 66(10): 877-885.
- [75] Jutfelt F, de Souza K B, Vuylsteke A, Sturve J. Behavioural disturbances in a temperate fish exposed to sustained high-CO₂ levels. *PLoS One*, 2013, 8(6): e65825.
- [76] Milazzo M, Cattano C, Alonzo S H, Foggo A, Gristina M, Rodolfo-Metalpa R, Sinopoli M, Spatafora D, Stiver K A, Hall-Spencer J M. Ocean acidification affects fish spawning but not paternity at CO₂ seeps. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2016, 283(1835): 20161021.
- [77] Nasuchon N, Yagi M, Kawabata Y, Gao K S, Ishimatsu A. Escape responses of the Japanese anchovy *Engraulis japonicus* under elevated temperature and CO₂ conditions. *Fisheries Science*, 2016, 82(3): 435-444.
- [78] Hamilton T J, Holcombe A, Tresguerres M. CO₂-induced ocean acidification increases anxiety in Rockfish via alteration of GABA_A receptor functioning. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2014, 281(1775): 20132509.
- [79] Pimentel M, Pegado M, Repolho T, Rosa R. Impact of ocean acidification in the metabolism and swimming behavior of the dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) early larvae. *Marine Biology*, 2014, 161(3): 725-729.
- [80] 赵大鹏, 李保国. 中国非人灵长类物种的行为偏侧研究进展. *兽类学报*, 2016, 36(2): 232-240.
- [81] Kurvers R H J M, Krause S, Viblanc P E, Herbert-Read J E, Zaslansky P, Domenici P, Marras S, Steffensen J F, Svendsen M B S, Wilson A D M, Couillaud P, Boswell K M, Krause J. The evolution of lateralization in group hunting sailfish. *Current Biology*, 2017, 27(4): 521-526.
- [82] Dadda M, Koolhaas W H, Domenici P. Behavioural asymmetry affects escape performance in a teleost fish. *Biology Letters*, 2010, 6(3): 414-417.
- [83] Nagelkerken I, Munday P L. Animal behaviour shapes the ecological effects of ocean acidification and warming: moving from individual to community-level responses. *Global Change Biology*, 2016, 22(3): 974-989.
- [84] Pitcher T J. Functions of shoaling behaviour in teleosts//Pitcher T J, ed. *The Behaviour of Teleost Fishes*. Boston, MA: Springer, 1986: 294-337.
- [85] Krause J, Tegeder R W. The mechanism of aggregation behaviour in fish shoals: individuals minimize approach time to neighbours. *Animal Behaviour*, 1994, 48(2): 353-359.
- [86] Nagelkerken I, Goldenberg S U, Ferreira C M, Russell B D, Connell S D. Species interactions drive fish biodiversity loss in a high-CO₂ world. *Current Biology*, 2017, 27(14): 2177-2184.e4.
- [87] 赖晓健, 洪万树, 张其永. 鱼类嗅觉系统和性信息素受体的研究进展. *动物学杂志*, 2013, 48(2): 298-305.
- [88] 杨伟和, 张健旭. 鱼类信息素研究概况. *动物学杂志*, 2010, 45(1): 169-176.
- [89] Tierney A J, Atema T. Amino acid chemoreception: effects of pH on receptors and stimuli. *Journal of Chemical Ecology*, 1988, 14(1): 135-141.

- [90] Roggatz C C, Lorch M, Hardege J D, Benoit D M. Ocean acidification affects marine chemical communication by changing structure and function of peptide signalling molecules. *Global Change Biology*, 2016, 22(12): 3914-3926.
- [91] Munday P L, Hernaman V, Dixon D L, Thorrold S R. Effect of ocean acidification on otolith development in larvae of a tropical marine fish. *Biogeosciences*, 2011, 8(6): 1631-1641.
- [92] Bignami S, Sponaugle S, Cowen R K. Response to ocean acidification in larvae of a large tropical marine fish, *Rachycentron canadum*. *Global Change Biology*, 2013, 19(4): 996-1006.
- [93] Knight K. Ocean acidification will interfere with fish eyes. *Journal of Experimental Biology*, 2014, 217(3): 311-312.
- [94] Lambert N, Grover L. The mechanism of biphasic GABA responses. *Science*, 1995, 269(5226): 928-929.
- [95] Heuer R M, Grosell M. Physiological impacts of elevated carbon dioxide and ocean acidification on fish. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 2014, 307(9): R1061-R1084.
- [96] O'Donnell S. The neurobiology of climate change. *The Science of Nature*, 2018, 105(1/2): 11.
- [97] Hamilton S L, Logan C A, Fennie H W, Sogard S M, Barry J P, Makukhov A D, Tobosa L R, Boyer K, Lovera C F, Bernardi G. Species-specific responses of juvenile rockfish to elevated $p\text{CO}_2$: from behavior to genomics. *PLoS One*, 2017, 12(1): e0169670.
- [98] Schunter C, Welch M J, Ryu T, Zhang H M, Berumen M L, Nilsson G E, Munday P L, Ravasi T. Molecular signatures of transgenerational response to ocean acidification in a species of reef fish. *Nature Climate Change*, 2016, 6(11): 1014-1018.
- [99] 吕为群, 袁明哲. 温度变化对鱼类行为影响的研究进展. *上海海洋大学学报*, 2017, 26(6): 828-835.
- [100] Munday P L, McCormick M I, Nilsson G E. Impact of global warming and rising CO_2 levels on coral reef fishes: what hope for the future? *Journal of Experimental Biology*, 2012, 215(22): 3865-3873.
- [101] Rosa R, Rummer J L, Munday P L. Biological responses of sharks to ocean acidification. *Biology Letters*, 2017, 13(3): 20160796.