

海洋生物响应海洋酸化研究进展

厦门大学近海海洋重点实验室 庄淑芳 张 民 陈芳奕*

[摘要] 海洋酸化是大气 CO₂ 浓度持续增加引起的又一环境问题,近些年来已经成为科学研究的热点问题并受到社会的广泛关注。该文结合国内外相关研究进展,简要概述了海洋酸化作用对海洋生物的营养组成、感觉系统、胚胎和幼体发育等的影响,以及在复杂的海洋生态系统中,海洋酸化与低氧、环境污染物的相互作用及其对生物的影响,旨在为深入研究多重环境胁迫对海洋生物的作用提供参考。

[关键词] 海洋酸化 CO₂ 低氧 污染物 海洋生物

人类对矿物能源的大量使用导致大气中的 CO₂ 浓度从工业革命前的 280 ppm 上升到 2007 年的 384 ppm,并且还以每年约 0.5% 的速度增加^[1]。最初,研究学者主要关注陆生植物特别是热带雨林光合作用消耗的 CO₂,但是随着研究的深入,特别是对海洋初级生产力研究的深入,海洋中的浮游植物逐渐受到关注与重视,这是另一个重要的 CO₂ 消费群体,最新的研究发现,海洋初级生产者参与了全球几乎一半的光合作用^[2]。海洋作为一个巨大的碳库,吸收了约全球 50% 的 CO₂ 量^[3]。海洋吸收 CO₂ 的直接后果就是海水 pH 值降低,即海洋酸化(ocean acidification, OA)现象^[4]。

Caldeira 等^[4]研究人员在 2003 年的《Nature》杂志上发表文章,首次提出海洋酸化一词。Orr 等研究发现表层海水的 pH 值自 1880 年以来下降了 0.1, H⁺ 浓度增加了 30%^[5]。据 IPCC 预测,大气 CO₂ 浓度至 2100 年将会达到 750~1000ppm,即表层海水 pH 值继续下降 0.3~0.4, H⁺ 浓度增加 100%;如果 CO₂ 的排放量未受到控制,那么到 2300 年时, pH 可能将继续下降 0.7~0.8^[4-6]。海洋酸化是继全球变暖后大气 CO₂ 浓度持续增加引起的又一重大环境问题^[7]。研究发现,在海洋上升流的某些局部区域,其 CO₂ 分压已经达到了 2300ppm^[8]。海洋酸化以我们未知的速度影响着海洋化学变化,改变了海洋生物赖以生存的环境,海洋生物的生长受到了一定的冲击。

1 海洋酸化对海洋生物的影响

酸化主要影响海洋生物酸碱调节、呼吸代谢、能力消耗等,干扰生物体的生长率、成活率、钙化率、感官能力、性成熟及繁殖能力^[9]。关于海洋酸化对生物体的研究主要集中在钙化藻、珊瑚礁、鱼类、甲壳类、棘皮类、软体类等物种^[10]。下面针对海洋酸化对脊椎动物鱼类和无脊椎动物的影响进行阐述。

1.1 海洋酸化对脊椎动物鱼类的影响

pH 值是海水重要的理化因子,鱼类在长期的进化过程中已具有比较完善的酸碱平衡系统,能通过鳃、肠等器官进行酸碱调节。研究表明,成年鱼类能够耐受高 CO₂ 分压,酸化作用不会影响其生理机能,甚至在极高的 CO₂ 分压(大于 10000 ppm)下仍能够存活^[11]。对大西洋鳕鱼(*Gadus morhua*)的研究中发现,高 CO₂ 分压不会影响该物种的游动速度和需氧量,甚至是长达 12 月近乎 6000 ppm 的极端 CO₂ 分压^[12]。

研究发现,大西洋鲱(*Clupea harengus*)^[13]以及橙色雀鲷(*Acanthochromis polyacanthus*)^[14]的胚胎发育及孵育后一周生长和存活率同样没有或者几乎没有受到影响。内陆银河鱼(*Menidia beryllina*)的受精卵置于约 1000 ppm 的 CO₂ 分压(推测的本世纪末 CO₂ 分压)下孵育一周后其成活率和体长都分别下降为 74% 和 18%^[15]。相反的,相同程度的酸化环境有利于海葵双锯鱼(*Amphiprion percula*)的生长,其部分幼体的体重增长了 47%~52%,成活率也有所提高^[16]。这些研究表明,酸化对不同物种的影响差别很大,其作用具有物种差异性。生长环境(海水、半咸水及淡水)的差异和鱼类自身机能、生活习性及发育特点等方面的不同促使不同鱼类产生了不同的酸碱调节能力,其机制也存在很大的差异。

已有研究表明,即使鱼类可以在酸化条件甚至是极值条件下生存^[11],其机体某些方面仍会受到酸化的影响,比如感觉系统。实验研究表明,海洋酸化影响鱼类嗅觉、视觉和听觉等功能^[17]。酸化环境中长大的鱼更冒失激进,更活跃,进食更频繁,更容易受到捕食,研究发现这是一种 γ -氨基丁酸(GABA)-A 物质作用的结果^[18]。由此推测,海洋酸化在一定程度上干扰了鱼类捕食与被捕食活动,这将对海洋某些食物链甚至是食物网产生一定的冲击,长期作用将会对整个海洋生态造成巨大的影响。

1.2 海洋酸化对无脊椎动物的影响

与脊椎动物鱼类相比,多数无脊椎动物表现出较低的酸

* 通讯作者:陈芳奕。

碱调节能力,海洋酸化较易对其机体产生影响。研究表明,酸化对无脊椎动物的影响也具有物种差异,其中带壳软体动物的耐受性最差。

酸化影响海洋生物的矿化作用。pH 下降减小了海水碳酸钙的饱和度,增加了石灰岩的溶解度,从而影响钙化海洋生物的生长发育。研究表明,钙化贻贝 (*Mytilus californianus*) 在 540 ppm 及 970 ppm 的 CO₂ 分压下培育 8 天后,其贝壳变得更脆弱更薄,且组织增长量少于对照组^[19]。文蛤 (*Mercenaria mercenaria*)、海湾扇贝 (*Argopecten irradians*) 和东方牡蛎 (*Crassostrea virginica*) 的存活率、发育和生长随着 CO₂ 分压水平的增加而降低,其中海湾扇贝生长到 36 天时,其存活率在 250 ppm、390 ppm 和 1500 ppm 的 CO₂ 分压水平下分别为 74%、43% 和 5.4%^[20]。另外,研究发现海洋酸化作用减少东方牡蛎的壳覆盖面积^[21],影响悉尼岩牡蛎 (*Saccostrea glomerata*) 的受精作用^[22],并且使珍珠牡蛎 (*Pinctada fucata*) 的壳更加脆弱^[23]。也有研究表明,蓝色贻贝 (*Mytilus galloprovincialis*) 在极高的 CO₂ 分压水平下能够存活且生长得更快^[24]。

研究显示,海洋酸化对鲍鱼的影响比较严重,受精后 21 h 的旋风鲍 (*Haliotis coccoradiata*) 幼体在酸化条件下只有 20% ~ 30% 的个体形成外壳,不到对照组的一半^[25]。杂色鲍 (*Haliotis kamtschatkana*) 在幼体发育上也受海洋酸化的影响,酸化曝露 8 天后,其存活率从 55% 至 30%,并出现 40% 的畸化率,在极端 CO₂ 水平下,其畸化率达到了 100%^[26]。相同的损害也出现在虾夷鲍鱼 (*Haliotis discus hannai*) 中^[27]。太平洋鲍鱼在 pH 为 7.6 及 7.3 环境下的孵化时间延长且孵化率降低^[28]。

目前研究表明,海洋酸化对带壳软体动物影响较大,对海洋甲壳动物几乎不产生任何影响^[10]。对棘皮动物海胆的研究表明,某些种类能够在酸化环境下健康地生长,保持高的存活率和受精率^[29],某些种类却出现卵裂率降低、幼体体积减小^[30]、幼体生长变慢或者生长模式改变^[31]等现象。这种同一物种内的差异现象同样出现在头足类动物——乌贼中^[32]。

实验室酸化模型研究发现,海洋酸化还可以影响海洋生物机体的营养构成,并且可能通过食物链的营养成分变化而改变整个海洋生态系统。Rossoll 等^[33]将不同 CO₂ 浓度下培养的硅藻 (*Thalassiosira pseudonana*) 喂食桡足类生物,发现不仅硅藻的组成成分发生了改变,其喂食的桡足类生物的某些营养成分也受到了影响。该现象与鱼类中捕食与被捕食作用改变相似,虽然现在还没有关于海洋酸化对海洋食物网影响的直接研究,但是从这些关系中,可以推测长期的酸化作用将影响整个海洋生物系统。

有研究发现,亲本的遗传作用可使海洋生物在一定程度上适应海洋酸化。在酸化条件下,肉桂鱼幼鱼的体长、重量和存活率减少,但是其后代不受酸化刺激的影响^[34]。大西洋

鳕鱼的胚胎发育及孵育后一周的生长没有或者几乎没有受到酸化影响^[35]。但是研究发现,1800 ppm 和 4200 ppm 的极端 CO₂ 分压对大西洋鳕鱼胚胎造成了损伤,且发现在 1800 ppm CO₂ 分压下胚胎成活率有所提高^[36]。前者的鱼卵采自野外酸化水体,后者来自实验室正常控制条件下培养的鱼体,这说明遗传作用可以在酸化影响上发挥作用,同样的情况也出现在悉尼岩牡蛎中^[37]。有学者将这种非进化作用的影响归于表观遗传学的范畴^[38]。但是由于还没有进行相关的长期研究,这种作用的具体机理还需进一步的探讨。

2 海洋酸化与其它环境因子相互作用

海洋生态系统所受的影响是多重压力综合作用的结果,大气中逐渐上升的 CO₂ 浓度并不是单独的影响因子,还包括肥料的过度使用、鱼类的过度捕捞、水产养殖量的增加、生物栖息地的退化等^[39]。海洋生物所受的胁迫与海洋酸化、海洋温度、氧含量、环流、层结、营养输入等并发变化相关^[40]。下面主要阐述海洋酸化与海洋低氧及环境污染物的相互作用,及其相互作用过程对海洋生物的影响。

研究表明,海洋酸化加剧的同时,海洋低氧区也不断扩大,特别是升温海区的富营养化区域。温室效应作用下表层海水温度升高,近海口淡水注入量增多,两者共同作用引起近海温盐跃层发生剧烈变化,进而导致海洋低氧程度加剧^[41]。海水温度升高、溶解氧减少的同时,生物机体代谢率增强,耗氧量增多,产生更多 CO₂,这进一步加剧海洋酸化程度^[42]。近海水体富营养化引起海水表层大量浮游植物短时间内暴长,并随着营养盐耗尽而死亡,其机体被需氧微生物分解,不断消耗水中溶解氧,造成其他生物大量死亡,恶化水质。研究表明,生物体的新陈代谢率在富营养化的水域特别是升温海区显著升高^[43]。水体富营养化的发展维持阶段,光合作用生物消耗 CO₂ 产生 O₂,同时该阶段生物体新陈代谢率也升高;随后的消亡阶段,O₂ 消耗与 CO₂ 产生明显加剧,打破了水体 O₂ 和 CO₂ 的平衡。总体上,富营养化作用加剧了海洋低氧及酸化面积的扩大。

研究显示,酸化与低氧对生物体可能产生协同作用^[40]。低 pH 减弱了 O₂ 与呼吸蛋白的结合能力^[41],降低了机体的需氧范围。机体也能够通过行为改变来补偿呼吸代谢减少的能量。但是在对华美盘管虫变态期幼虫 (*Hydroides elegans*) 蛋白质组的酸化、低氧及酸化和低氧联合刺激的研究表明,机体响应低氧的生理机制可能削弱由酸化作用引起的不利影响^[44],低氧和酸化间的相互作用可能是拮抗性的。目前关于酸化和低氧相互作用的研究还很少,该相互作用是否跟单一的酸化或低氧刺激一样具有物种差异甚至地域差异还未知,需要更多的数据进行分析讨论。

环境污染对海洋生物具有毒性效应,显著影响海洋光合作用生物的光合作用和丰度^[39]。海洋光合作用生物消耗大

量的 CO₂，其光合作用和丰度很大程度上影响海水 CO₂ 的浓度，因而环境污染物间接影响了海洋酸化的程度。研究表明，很多有机污染物的溶解速率与 pH 有关，海洋酸化引起的 pH 降低可影响水体污染物的浓度。目前还没有发现关于 CO₂ 升高引起的酸化和污染物共同作用的研究，但是在由盐酸调节的酸性水体中发现，在 pH 为 7 的水体中，氟西汀 (fluoxetine) 对日本青鱈产生急性毒效应，且在该 pH 下氟西汀在鱼体肝脏中的富集量最少，pH 为 8 的次之，pH 为 9 的最多^[45]。结果说明，水体不同 pH 条件可能会影响污染物对生物体的毒性作用，但由于 CO₂ 导致的酸化水体与盐酸调节的酸性水体存在一定的差别，污染物特别是富营养化相关的污染物与酸化的相互作用还需做进一步的深入研究。

3 展望

海洋酸化给海洋生物带来了很消极的影响。海洋鱼类是海洋生物的重要组成部分，也是人类重要的蛋白来源，如果这些经济鱼类的嗅觉、视觉和听觉如热带鱼一样受到干扰，长期作用下人类的食物供应将会受到影响。目前很多海域酸化情况比较严重，研究表明海洋酸化可以影响海洋生物机体的营养构成，并通过食物链加剧，将可能对人类的食用安全造成严重的威胁。另外，海洋酸化与多种环境因子，如海洋低氧、环境污染物等相互作用，该作用是否会加剧海洋生态系统的恶化及影响海洋生物的生存，这方面的报道研究还很少。因此，需要加强海洋酸化的长期效应及其与其它环境胁迫因子相互作用的研究，更好地了解海洋酸化对海洋生物的影响机理，为应对海洋酸化影响提供重要的参考。

参考文献：

- [1] Siegenthaler U, Stocker T F, Monnin E, et al. Stable carbon cycle-climate relationship during the late Pleistocene[J]. *Science*, 2005, 310(5752): 1313-1317.
- [2] Falkowski P. Ocean science: the power of plankton[J]. *Nature*, 2012, 483(7387): S17-S20.
- [3] Sabine C L, Feely R A, Gruber N, et al. The oceanic sink for anthropogenic CO₂[J]. *science*, 2004, 305(5682): 367-371.
- [4] Caldeira K, Wickett M E. Oceanography: anthropogenic carbon and ocean pH[J]. *Nature*, 2003, 425(6956): 365-365.
- [5] Orr J C, Fabry V J, Aumont O, et al. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms[J]. *Nature*, 2005, 437(7059): 681-686.
- [6] Hönisch B, Ridgwell A, Schmidt D N, et al. The geological record of ocean acidification[J]. *science*, 2012, 335(6072): 1058-1063.
- [7] Doney S C, Fabry V J, Feely R A, et al. Ocean acidification: the other CO₂ problem[J]. *Marine Science*, 2009, 1: 169-192.
- [8] Cai W-J. Estuarine and coastal ocean carbon paradox: CO₂ sinks or sites of terrestrial carbon incineration?[J]. *Annual Review of Marine Science*, 2011, 3: 123-145.
- [9] Munday P L, Dixon D L, Donelson J M, et al. Ocean acidification impairs olfactory discrimination and homing ability of a marine fish[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2009, 106(6): 1848-1852.
- [10] Whiteley N. Physiological and ecological responses of crustaceans to ocean acidification[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2011, 430: 257-271.
- [11] Kurihara H, Matsui M, Furukawa H, et al. Long-term effects of predicted future seawater CO₂ conditions on the survival and growth of the marine shrimp *Palaemon pacificus*[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2008, 367(1): 41-46.
- [12] Melzner F, Göbel S, Langenbuch M, et al. Swimming performance in Atlantic Cod (*Gadus morhua*) following long-term (4–12 months) acclimation to elevated seawater PCO₂[J]. *Aquatic toxicology*, 2009, 92(1): 30-37.
- [13] Franke A, Clemmesen C. Effect of ocean acidification on early life stages of Atlantic herring (*Clupea harengus* L.)[J]. *Biogeosciences Discussions*, 2011, 8(4): 3697-3707.
- [14] Munday P L, Gagliano M, Donelson J M, et al. Ocean acidification does not affect the early life history development of a tropical marine fish[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2011, 423: 211-221.
- [15] Baumann H, Talmage S C, Gobler C J. Reduced early life growth and survival in a fish in direct response to increased carbon dioxide[J]. *Nature Climate Change*, 2012, 2(1): 38-41.
- [16] Munday P L, Donelson J M, Dixon D L, et al. Effects of ocean acidification on the early life history of a tropical marine fish[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2009, 276(1671): 3275-3283.
- [17] Ferrari M C, Manassa R P, Dixon D L, et al. Effects of ocean acidification on learning in coral reef fishes[J]. *PLoS One*, 2012, 7(2): e31478.
- [18] Nilsson G E, Dixon D L, Domenici P, et al. Near-future carbon dioxide levels alter fish behaviour by interfering with neurotransmitter function[J]. *Nature Climate Change*, 2012, 2(3): 201-204.
- [19] Gaylord B, Hill T M, Sanford E, et al. Functional impacts of ocean acidification in an ecologically critical foundation species[J]. *The Journal of experimental biology*, 2011, 214(15): 2586-2594.
- [20] Talmage S C, Gobler C J. Effects of past, present, and future ocean carbon dioxide concentrations on the growth and survival of larval shellfish[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2010, 107(40): 17246-17251.
- [21] Miller A W, Reynolds A C, Sobrino C, et al. Shellfish face uncertain future in high CO₂ world: influence of acidification on oyster larvae calcification and growth in estuaries[J]. *PLoS One*, 2009, 4(5): e5661.
- [22] Parker L M, Ross P M, 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)[J]. *Global Change Biology*, 2009, 15(9): 2123-2136.
- [23] Welladsen H M, Southgate P C, Heimann K. The effects of exposure to near-future levels of ocean acidification on shell characteristics of Pinctada fucata (Bivalvia: Pteriidae)[J]. *Molluscan Research*, 2010, 30(3): 125-130.
- [24] Rodolfo-Metalpa R, Houlbrèque F, Tambutté É, et al. Coral and mollusc resistance to ocean acidification adversely affected by warming[J]. *Nature Climate Change*, 2011, 1(6): 308-312.
- [25] Byrne M, Ho M, Wong E, et al. Unshelled abalone and corrupted urchins: development of marine calcifiers in a changing ocean[J]. *Proceedings of the*

- Royal Society B: Biological Sciences, 2011, 278(1716): 2376-2383.
- [26] Crim R N, Sunday J M, Harley C D. Elevated seawater CO₂ concentrations impair larval development and reduce larval survival in endangered northern abalone (*Haliotis kamtschatkana*)[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2011, 400(1): 272-277.
- [27] Kimura R, Takami H, Ono T, et al. Effects of elevated pCO₂ on the early development of the commercially important gastropod, Ezo abalone *Haliotis discus hannai*[J]. Fisheries Oceanography, 2011, 20(5): 357-366.
- [28] Li J, Jiang Z, Zhang J, et al. Detrimental effects of reduced seawater pH on the early development of the Pacific abalone[J]. Marine pollution bulletin, 2013, 74(1): 320-324.
- [29] Martin S, Richier S, Pedrotti M-L, et al. Early development and molecular plasticity in the Mediterranean sea urchin *Paracentrotus lividus* exposed to CO₂-driven acidification[J]. The Journal of experimental biology, 2011, 214(8): 1357-1368.
- [30] Catarino A I, De Ridder C, Gonzalez M, et al. Sea urchin *Arbacia dufresnei* (Blainville 1825) larvae response to ocean acidification[J]. Polar biology, 2012, 35(3): 455-461.
- [31] Clark D, Lamare M, Barker M. Response of sea urchin pluteus larvae (Echinodermata: Echinoidea) to reduced seawater pH: a comparison among a tropical, temperate, and a polar species[J]. Marine Biology, 2009, 156(6): 1125-1137.
- [32] Gutowska M A, Melzner F, Pörtner H O, et al. Cuttlebone calcification increases during exposure to elevated seawater pCO₂ in the cephalopod *Sepia officinalis*[J]. Marine biology, 2010, 157(7): 1653-1663.
- [33] Rossoll D, Bermúdez R, Hauss H, et al. Ocean acidification-induced food quality deterioration constrains trophic transfer[J]. PLoS one, 2012, 7(4): e34737.
- [34] Miller G M, Watson S-A, Donelson J M, et al. Parental environment mediates impacts of increased carbon dioxide on a coral reef fish[J]. Nature Climate Change, 2012, 2(12): 858-861.
- [35] Frommel A Y, Schubert A, Piatkowski U, et al. Egg and early larval stages of Baltic cod, *Gadus morhua*, are robust to high levels of ocean acidification[J]. Marine biology, 2013, 160(8): 1825-1834.
- [36] Frommel A Y, Maneja R, Lowe D, et al. Severe tissue damage in Atlantic cod larvae under increasing ocean acidification[J]. Nature Climate Change, 2012, 2(1): 42-46.
- [37] Parker L M, Ross P M, O'Connor W A, et al. Adult exposure influences offspring response to ocean acidification in oysters[J]. Global Change Biology, 2012, 18(1): 82-92.
- [38] Branch T A, DeJoseph B M, Ray L J, et al. Impacts of ocean acidification on marine seafood[J]. Trends in ecology & evolution, 2013, 28(3): 178-186.
- [39] Halpern B S, Walbridge S, Selkoe K A, et al. A global map of human impact on marine ecosystems[J]. Science, 2008, 319(5865): 948-952.
- [40] Doney S C, Ruckelshaus M, Duffy J E, et al. Climate change impacts on marine ecosystems[J]. Marine Science, 2012, 4: 11-37.
- [41] Wu R S. Hypoxia: from molecular responses to ecosystem responses[J]. Marine Pollution Bulletin, 2002, 45(1): 35-45.
- [42] Middelburg J, Levin L. Coastal hypoxia and sediment biogeochemistry[J]. Biogeosciences Discussions, 2009, 6(2): 273-293.
- [43] Belkin I M. Rapid warming of large marine ecosystems[J]. Progress in Oceanography, 2009, 81(1): 207-213.
- [44] Fabry V J, Seibel B A, Feely R A, et al. Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes[J]. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil, 2008, 65(3): 414-432.
- [45] Nakamura Y, Yamamoto H, Sekizawa J, et al. The effects of pH on fluoxetine in Japanese medaka (*Oryzias latipes*): Acute toxicity in fish larvae and bioaccumulation in juvenile fish[J]. Chemosphere, 2008, 70(5): 865-873.