

# 海洋酸化对浮游植物生理生态影响的研究进展

赵玉颖<sup>1,2</sup>, 孙 军<sup>1,2</sup>, 魏玉秋<sup>1,3</sup>

(1. 天津科技大学 印度洋生态系统研究中心, 天津 300457; 2. 天津科技大学 天津市海洋资源与化学重点实验室, 天津 300457; 3. 山东大学 海洋研究院, 山东 青岛 266200)

**摘要:** 当前全球气候变化下的上层海洋变暖与酸化对以浮游植物为主的海洋生态系统产生了重大影响, 理解此背景下的海洋浮游植物生理生态响应, 对我们理解和抑制全球气候变化具有重要意义。在全球大气二氧化碳分压( $p\text{CO}_2$ )升高情景下, 浮游植物通过光合作用、微生物循环等过程, 通过不同功能群对海洋生源要素循环模式的改变, 进而影响区域及全球海洋的生物地球化学循环。研究全球浮游植物对海洋酸化生理生态的响应使得我们对生物地球化学系统的认识更加全面、系统。

**关键词:** 海洋酸化; 浮游植物群落; 生物泵; 生理生态

中图分类号: Q71 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2020)10-0121-12

DOI: 10.11759/hyxx20200203001

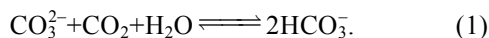
自工业革命以来, 人为活动向大气排放的  $\text{CO}_2$  不断通过表层海洋被吸收, 并引发海水 pH 值降低, 称之为海洋酸化(ocean acidification), 目前海洋的这种平均吸收速度已经超过 100 万吨/小时, 这一  $\text{CO}_2$  吸收过程是造成海洋酸化的主要因素之一<sup>[1]</sup>。

海洋酸化对以浮游植物为起点的海洋生态系统产生重要影响, 一般表现在浮游植物的群落演替、生理生态响应、初级生产力、溶解有机物以及相关的生物地球化学循环作用等一系列变化。

## 1 海洋酸化的潜在发生机制

由于化石燃料燃烧、热带森林砍伐和土地使用类型改变等人类活动使得大气  $\text{CO}_2$  每年以 0.5% 的速度增长, 会进一步破坏海水碳酸盐体系的化学平衡, 使海水 pH、碳酸根浓度与碳酸盐的饱和度降低(如式 1、2 所示), 这一过程导致了海洋酸化。其具体原理如下:

大气  $\text{CO}_2$  分压增加, 进一步增加了表层海洋水体中  $\text{CO}_2$  的浓度, 其中的  $\text{CO}_3^{2-}$  将持续降低, 从而降低了其中  $\text{CaCO}_3$  的饱和度<sup>[2]</sup>。如反应方程式 1 所示:



海洋吸收  $\text{CO}_2$  的过程改变了海水中不同存在形式无机碳( $\text{CO}_2$ ,  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{CO}_3^{2-}$ )的浓度比, 使得  $\text{CaCO}_3$  的饱和度( $\Omega$ )下降<sup>[2]</sup>。如公式 2 所示:

$$\Omega = [\text{CO}_3^{2-}] \times [\text{Ca}^{2+}] \times K_c - 1, \quad (2)$$

$K_c$  是  $\text{CaCO}_3$  溶液饱和状态下  $[\text{CO}_3^{2-}]$  与  $[\text{Ca}^{2+}]$  的乘积<sup>[3]</sup>。

其中钙浓度由盐度估算,  $\text{CO}_3^{2-}$  由 DIC 与总碱度(TA)测量计算<sup>[4]</sup>。

另外, 人为活动引起的水体富营养化可以提高浮游植物初级生产力(primary productivity, PP), 产生更多有机物, 增温导致细菌丰度增加更多地消耗沿海水域的溶解氧, 进而加速海洋酸化作用<sup>[5-6]</sup>。同时光抑制产生的溶解有机质(dissolved organic matter, DOM)及生物矿物化作用, 都会产生  $\text{CO}_2$  以及溶解无机碳(dissolve inorganic carbon, DIC), 引发海洋碳酸盐环境的改变<sup>[7-11]</sup>。在昼夜交替的夜晚, 浮游植物的 PP 以及 DOM 的呼吸作用产生的  $\text{CO}_2$  也是影响海洋酸化的重要因素。海水分层阻碍了海洋深层营养物质向真光层的注入, 在不改变其他海洋环境的前提下, 浮游植物细胞无法主动向下移动至更深的水域, 加之浅层上部混合层中细胞的垂直迁移路径较短, 使得上混合层中的生物体会暴露于较强的光合有效辐射(Photosynthetic active radiation, PAR)和紫外线(Ultraviolet, UV)辐射中, 破坏光合系统 II(Photosynthesis system II, PSII)中的光合蛋白, 从而降低浮游

收稿日期: 2020-02-03; 修回日期: 2020-03-20

基金项目: 国家重点研发计划(2019YFC1407805); 国家自然科学基金(41876134); 长江学者奖励计划(T2014253)

[Foundation: National key research and development program, No. 2019YFC 1407805; National Natural Science Foundation of China, No. 41876134; Chang Jiang Scholars Program, No. T2014253]

作者简介: 赵玉颖(1994-), 女, 山东泰安人, 硕士研究生, 从事海洋生态学研究; 孙军(1972-), 通信作者, 男, 甘肃华亭人, 教授, 从事海洋生态学研究。E-mail: phytoplankton@163.com

植物的光合能力,使得水体  $\text{CO}_2$  被浮游植物吸收的能力降低,也可能加剧海洋酸化<sup>[3, 12-13]</sup>。

## 2 海洋酸化对浮游植物生源要素循环的影响

### 2.1 碳循环及初级生产力

海洋是地表系统最大的碳储库<sup>[14]</sup>,浮游植物作为海洋中最主要的初级生产者,吸收大气中的二氧化碳( $\text{CO}_2$ ),通过光合作用将无机碳转化为有机碳这一过程开启了海洋生态系统食物网,这些生态系统中的有机碳最终以颗粒物的形式输送至深海将碳封存,即生物泵,这是海洋碳循环中最重要的环节之一。

海洋酸化对浮游植物初级生产力的影响尤为明显。过去研究表明海水中  $\text{CO}_2$  十分充足,不会限制浮游植物的生长,但是随着浮游植物  $\text{CO}_2$  浓缩机制(carbon concentration mechanism, CCM)被发现,许多研究表明在某些情况下海水  $\text{CO}_2$  浓度会限制或者决定浮游植物的生长速率以及浮游植物各优势种的演替<sup>[15]</sup>。在全球  $\text{CO}_2$  升高的环境下,CCM 机制的作用就显得尤为重要。海洋浮游植物群落的初级生产力(primary productivity, PP)以及溶解有机质(dissolved organic matter, DOM)的光呼吸及生物矿物化作用产生的  $\text{CO}_2$  以及溶解无机碳(dissolve inorganic carbon, DIC)会进一步加剧海洋碳酸盐环境的改变<sup>[7-9, 11, 16]</sup>。全球  $\text{CO}_2$  升高使得自然海区中浮游植物功能群对海洋生物泵和碳循环过程贡献的变化成为全球气候变化的核心内容之一。近几年通过室内培养发现,海洋酸化对优势藻属骨条藻(*Skeletonema*)的生长有促进作用,但是对海链藻(*Thalassiosira*)和角毛藻(*Chaetoceros*)的生长没有明显影响,这极有可能会对海洋生态系统的群落演替<sup>[17-18]</sup>。

由于海洋酸化引发的浮游植物细胞内碳浓缩机制(CCMs)活性下调,使得浮游植物固碳速率上升,可能会促成浮游植物第二次水华期间的生物量和初级生产力的迅速升高<sup>[19]</sup>。例如,在卑尔根(挪威)的一项围格研究中,大气二氧化碳分压( $p\text{CO}_2$ )升高时浮游植物的固碳速率上升,由于海洋酸化环境中 CCMs 活性的下调,浮游植物对 DIC 摄取量在海洋酸化情景下约增加了 40%<sup>[20-21]</sup>,其诱导浮游植物的初级生产增加 10%至 60%<sup>[22]</sup>。可以发现由于海洋酸化环境中 CCMs 机制活性的下调, $p\text{CO}_2$  升高时浮游

植物的固碳速率上升。

海洋浮游植物有一类特殊类群就是钙化微藻,以颗石藻为代表类型,它们不但能与其他浮游植物一样通过光合作用产生有机碳从大气吸收  $\text{CO}_2$ ,同时也可以通过钙化作用产生颗粒无机碳向大气释放  $\text{CO}_2$ ,这两个过程在海水碳收支方面相互拮抗,需要通过“雨率”(雨率= $\text{PIC}/\text{POC}=\text{CaCO}_3/\text{C}_{\text{org}}$ )来定量评估颗石藻对海洋碳收支的贡献,因此今生颗石藻对海洋的碳循环及全球气候变化具有重要意义<sup>[23-24]</sup>。海洋酸化深刻影响颗石藻群落的生长及钙化速率<sup>[25-28]</sup>,但在海洋酸化条件下颗石藻对碳收支的贡献仍存在争议<sup>[23, 26]</sup>。在海洋酸化环境中,有研究证实,颗石藻赫氏艾密里藻(*Emiliania huxleyi*)的固碳速率提高了 10 倍<sup>[29]</sup>,但也有研究表明,赫氏艾密里藻无有效的 CCMs 机制响应<sup>[30-31]</sup>。大多数研究表明,低 pH 环境下会刺激颗石藻细胞的钙化<sup>[32]</sup>,但随着  $p\text{CO}_2$  的升高或  $\text{CO}_3^{2-}$  离子水平的降低,其大量的钙化外壳会消失<sup>[25]</sup>,同时也有研究表明,颗石藻的钙化速率似乎不受  $p\text{CO}_2$  升高和 pH 降低的影响<sup>[33]</sup>。

### 2.2 氮循环

全球  $\text{CO}_2$  升高对海洋元素循环影响最大的是氮(N)元素,海洋酸化可能影响包括 8 个氧化态参与在内的复杂海洋氮循环中的多个环节(图 1)<sup>[34]</sup>。海洋中的浮游植物及微生物作为海洋氮循环主要生物调节者,将海洋中的碳(C)循环与 N 循环联系在一起。因此,海洋酸化会对浮游植物及微生物的细胞生理学和生物群落结构变化产生影响,也会进一步影响海洋生物地球化学循环。氮作为所有生物的基本营养物质,其可用性常常限制了海洋浮游植物生长及生物量累积。其一旦进入海洋,通过浮游植物和微生物固定为颗粒有机氮,后再通过微食物环及经典食物链在海洋生态系统中以颗粒物形式循环。另外,有机氮也可以通过这些浮游植物和微生物作用再以溶解有机氮(dissolved organic nitrogen, DON)和铵盐的形式释放到海水中,在真光层中再循环。根据经典海洋“新生产力”理论,真光层的稳态生产力输出通量与由“新氮(外源生物可利用氮)”所支持的“新生产力”保持动态平衡,新氮主要包括底层输入的硝酸盐、微生物介导的固氮作用以及大气氮沉降<sup>[35]</sup>。大气中的氮气( $\text{N}_2$ )通过海洋固氮生物(主要为蓝藻)的固氮作用(nitrogen fixation, 图 1, 红色箭头)进入海水中。

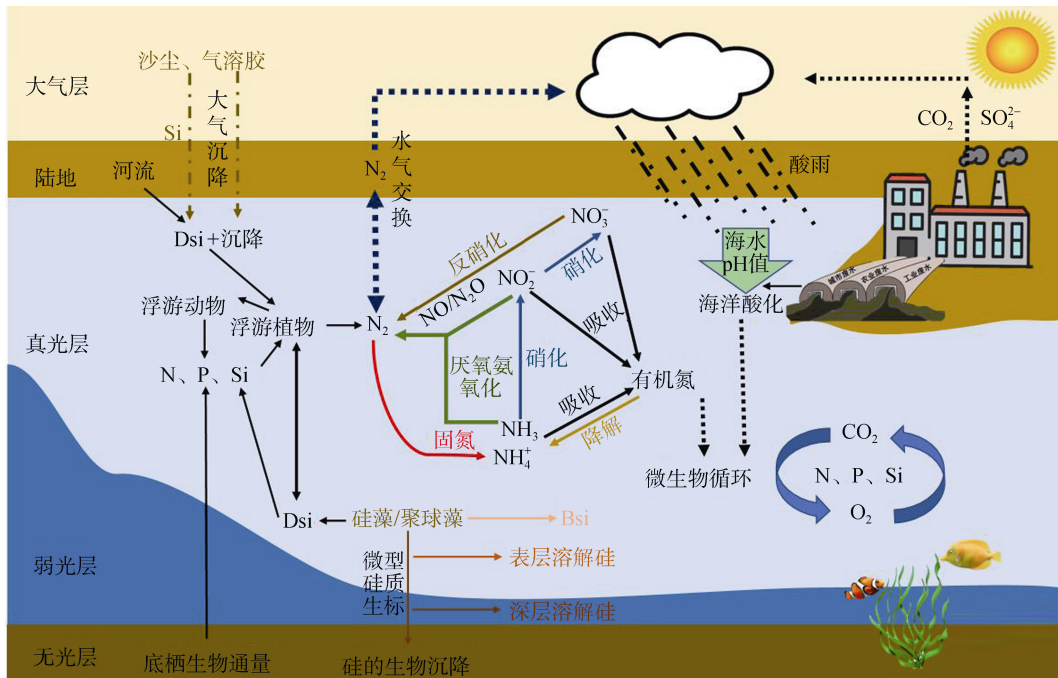


图 1 海洋元素循环中主要化学成分及其转化

Fig 1 The main chemical components and their transformation in the marine element cycle

$CO_2$  升高对固氮作用的影响是海洋酸化生态效应研究中最详细的一个领域。但是迄今为止的研究重点主要集中于易于培养的束毛藻(*Trichodesmium*)固氮类群上,束毛藻的固氮作用可以占到整个海洋固氮的 50%<sup>[36]</sup>。关于  $CO_2$  升高对束毛藻固氮影响的研究<sup>[37-40]</sup>表明,  $CO_2$  升高可以极大地提高固氮速率。Levitan 等人通过模拟本世纪末大气  $CO_2$  浓度升高水平(750~1 000 ppm),相对于现今的  $CO_2$  浓度(375~380 ppm)束毛藻的固氮速率可以提高 35%~65%(图 2),个别研究表明固氮作用甚至可以提高 121%<sup>[40]</sup>。这些研究还发现  $CO_2$  升高使得束毛藻的固碳速率有所增加。相对于其他浮游植物来说,束毛藻固氮作用对  $CO_2$  升高的响应最为显著,这预示着在大气  $CO_2$  升高环境下浮游植物在未来近百年的海洋生态系统中会发挥越来越重要的作用。通过仔细研究发现主要的研究对象为单一的束毛藻,但对于其他类型固氮蓝藻如单细胞固氮蓝藻的研究较少<sup>[41-42]</sup>,只有为数不多的实验涉及到单细胞固氮生物瓦氏鳕球藻(*Crocospaera watsonii*),其在高  $CO_2$  环境中的固氮速率提高了 40%<sup>[43]</sup>,这一结果与束毛藻的实验结果相似。另外 Czerny 等人在波罗的海进行的对具有异形胞的水华蓝藻物种泡沫节球藻(*Nodularia spumigena*)的研究表明,  $CO_2$  升高使得固氮速率和细

胞增殖降低<sup>[44]</sup>。这样的结果和其他研究略有不同,可以解释为 pH 降低可以导致固氮产生的有机氮向异形胞周边的营养细胞传输。在陆地和河口生态系统中,由于相对海洋具有较小的缓冲体系,全球  $CO_2$  升高较大程度上改变了生态区水体的 pH 体系<sup>[45]</sup>,由于淡水固氮蓝藻与海洋固氮蓝藻最大的区别在于是否存在异形胞,对比海洋来说淡水体系的范围更小,因此淡水系统藻种的特例研究结果<sup>[44]</sup>不会与“ $CO_2$  升高造成海洋固氮作用增加”这一结论相悖。目前很难对如硅藻-固氮藻共生体(diatom/diazotroph associations)、浮游动物-固氮藻共生体(zooplankton/diazotroph symbioses)、固氮异养真细菌( $N_2$ -fixing heterotrophic eubacteria)和古细菌等其他固氮蓝藻型定量,也不清楚以上固氮类型对海洋 N 循环的贡献量<sup>[46]</sup>,更无法评估  $CO_2$  升高对他们在 N 循环中作用的影响。另外由于现场实验的难度很大,而现场实验又是印证海洋生态学基础理论的最直接和重要的手段,现场船载实验的案例较少同样会影响我们对  $CO_2$  升高时生物固氮效应的评估。例如在加利福尼亚沿岸和百慕大进行的现场  $CO_2$  升高对固氮作用影响的研究表明,海洋  $CO_2$  升高可以在不同程度上提升固氮速率。

海洋中的氮损失主要通过将氮(主要为  $NO_3^-$ )还

原氧化为  $N_2$  来实现, 这一过程为经典的反硝化过程(denitrification), 属于厌氧反应(图 1, 棕色箭头)。另外一条海洋氮元素损失是通过所谓的“厌氧氨氧化(anammox)”过程实现的。在有氧的水体, 硝化细菌(nitrifying bacteria)和古细菌(archaea)可以氧化铵, 先产生亚硝酸盐( $NO_2^-$ ), 然后再产生硝酸盐( $NO_3^-$ ) (图 1, 蓝色箭头), 这一过程为硝化过程(nitrification)。人类活动产生的  $CO_2$  与海洋酸化现象会直接影响固氮、硝化和反硝化这 3 个过程。大气  $CO_2$  的升高使得硝化<sup>[47-48]</sup>及反硝化<sup>[49-50]</sup>作用受到了不同程度的抑制。总之,  $CO_2$  的升高促进了浮游植物的固氮作用, 抑制了硝化与反硝化作用, 这将导致更多的新生氮为海洋中提供更多的新生产力, 同样也提高了生产力的输出量。但是固氮速率的增长是有限度的, 例如 Hutchins 等人的研究表明  $CO_2$  分压在 1 250~1 500 ppm 范围内, 固氮作用会受到抑制而逐渐减弱, 即本世纪末开始, 固氮作用增长速率会逐渐减缓, 而到下个世纪末期固氮速率开始降低<sup>[38]</sup>。由人为活动引发的大气  $CO_2$  升高可以致使与现今海洋总固氮量大致相当的新生氮进入海洋。

### 2.3 磷循环

$CO_2$  升高对磷(P)循环的研究相对较少, 总体来说  $CO_2$  浓度升高对 P 循环的影响并不显著。海水在 pH=8 左右的情况下, 磷酸盐主要以  $HPO_4^{2-}$  的形式存在, 可以占到约 87%, 剩下的以  $H_2PO_4^-$  形式存在。海洋酸化使得海水中  $H_2PO_4^-$  份额增加,  $H_2PO_4^-$  对 P 的生物可利用性的影响还是未知数<sup>[51]</sup>。例如 Tanaka 等开展了  $CO_2$  升高对 P 吸收影响的研究, 这项研究是目前仅有的对海洋 P 循环的研究, 通过应用  $^{33}P$  标记法测定 350、700、1 050 ppm  $CO_2$  下, 挪威峡湾浮游植物对 P 和溶解性有机 P 的吸收情况, 发现  $pCO_2$  的改变并不显著影响 P 的吸收<sup>[52]</sup>。其他的研究则主要是在  $CO_2$  升高情况下, 缺 P 和 P 加富对比实验中对浮游植物细胞的研究, 这些研究浮游植物的类群主要包含硅藻(*Skeletonema costatum*)<sup>[53]</sup>、甲藻(*Heterosigma akashiwo*)<sup>[54-55]</sup>及蓝藻(*Trichodesmium erythraeum*)<sup>[38]</sup>, *Synechococcus*, *Prochlorococcus*<sup>[54]</sup>, *Nodularia spumigena*<sup>[44]</sup>等类别, 这些研究中均未发现  $CO_2$  升高对 P 循环有显著的影响。但是在对于波罗的海单一藻种 *Nodularia spumigena* 的研究中显示, 海洋  $CO_2$  升高加速了  $PO_4$  的吸收<sup>[55]</sup>。Tanaka 等人还观察到与之类似的结论, 即  $CO_2$  升高的环境会加速形成颗粒 P, 浮游植物细胞中 POP

(particulate organic phosphorus)含量增加且 POP 最大值会提早出现<sup>[52]</sup>。

### 2.4 硅循环

陆源的溶解硅通过河流输送到海洋中, 对海洋生态系统中以浮游植物主导的初级生产力和碳循环具有重要调控作用, 特别是硅藻通过吸收、代谢和转换陆源输入的溶解硅, 将硅循环和碳循环紧密相连, 对海洋生物碳泵启动及其连续性具有重要作用<sup>[56-57]</sup>, 因此海洋中溶解硅的生物学调控成为海洋科学的研究热点。海洋酸化对海洋硅(Si)循环的影响亦不十分显著。海洋中 Si 主要以硅酸盐缓冲体系的形式存在, 硅酸盐的 pKa 较高, 在 pH 约为 8 的海水中, 主要以质子化形式存在, 这表明在未来的酸化海洋环境中, 其缓冲体系的质子化形式不会受太多的影响,  $CO_2$  升高对其影响也相对不大。海洋酸化环境会使得硅藻细胞 Si : C 降低, 可以促进硅藻碳通量的增长。但海洋酸化使二氧化硅溶解速度提高则会在这种影响部分抵消。相应的实验室培养<sup>[58]</sup>和现场实验<sup>[59-63]</sup>的结果也证实了这一点。与海洋酸化相比细菌介导的  $SiO_2$  溶解可能是硅藻 Si 和 C 循环之间偶联的更重要控制因素<sup>[58, 64]</sup>。例如海洋酸化引起的细胞硅配额的变化很小(约 20%), 但是需要进一步研究其他硅藻, 特别是重硅化的南极物种, 才能确定海洋酸化对浮游植物硅配额的影响范围<sup>[58]</sup>。

### 2.5 硫循环

浮游植物群落产生的二甲基硫(Dimethylsulfide, DMS)将硫转移到大气中, 通过分解形成硫酸盐和云凝结核, 并对生物地球化学气候调节产生重大影响(如图 1)。未来随着  $pCO_2$  的逐渐增长, DMS 浓度的降低<sup>[65-69]</sup>, 这一负相关趋势不仅会影响来自海洋的硫的大气通量, 而且会影响钙化浮游植物及微型浮游植物的生长。这是由于海洋中二甲基硫丙酸(Dimethylsulfoniopropionate, DMSP)的主要生产者为鞭毛微型浮游植物, 微生物群落的 DMS 与 DMSP 的消耗转换过程亦会被海洋酸化影响。例如 Vogt 提出浮游植物产生 DMSP 浓度的变化与群落演替相关<sup>[70]</sup>。Archer 于北极进行的微型浮游植物研究表明, 海洋酸化诱导的鞭毛藻的数量增加导致了 DMSP 浓度升高<sup>[65]</sup>。上述实验的前期结果均未显示 DMS 响应  $pCO_2$  的变化, 在实验后期的 DMS 数据中才逐渐显现出来。总之, 海洋酸化对 DMS 及 DMSP 的影响具有区域变异性, 同时上述实验也反映出 DMS 与 DMSP 对

海洋酸化的响应是一个长期的过程。随着大气  $p\text{CO}_2$  的逐渐增加, DMS 浓度的降低将影响来自海洋的硫的大气通量。

## 2.6 溶解有机物

海洋酸化作为海洋初级生产和异养呼吸相互作用的潜在驱动因素之一, 这一现象引起的海水短时间 pH 不稳定性自然波动会刺激 DOM 的微生物降解机制<sup>[71]</sup>, 随着时间推移微生物群落会逐渐适应海水的 pH 波动。相关研究发现微生物活性分子组成对海洋酸化有着持续明显的响应, 这种微生物循环功能的改变可能会在海洋酸化环境下影响 DOM 的降解过程。例如亚北极太平洋的实验结果显示在海洋酸化环境中 DOC 的积累受到抑制, 这可能是由于高  $p\text{CO}_2$  环境下硅藻较少造成的<sup>[72-73]</sup>。但 Endres 研究中长期酸化处理的组群发现微生物的细菌丰度升高 28%, 但是不同处理组之间的溶解有机碳(dissolved organic carbon, DOC)浓度没有差异<sup>[74]</sup>。在其他研究中也观察到海洋酸化环境下 DOC 和 DON 培养前后的浓度差异<sup>[13, 75-76]</sup>。在斯瓦尔巴群岛的短期实验中, 通过预算方法间接计算了  $p\text{CO}_2$  升高环境下 DOC 的相关积累, 同样发现海洋酸化对于 DOC 积累的影响并不显著<sup>[77]</sup>。这可能是由于 DOM 产量的提升与受到海洋酸化刺激所产生的快速消耗相互抵消。透明外聚合物颗粒(transparent exopolymer particles, TEP)在内的富含多糖的颗粒的聚集过程, 是快速抵消过量产生 DOM 的另一种机制。研究结果表示在浮游植物群落结构不改变的前提下, 仅海洋酸化一项环境变化, 不会对微生物活动产生较大影响, 也不会改变利用微生物活动而产生的 DOM 的成分组成, 但是可能会影响全球海洋碳循环<sup>[78]</sup>, 只是这种变化微乎其微, 难以被检测到。

## 3 海洋酸化对浮游植物生理生态的影响

浮游植物作为海洋的主要初级生产者之一, 对海洋环境的变化十分敏感, 直观表现为浮游植物细胞生理生态改变。部分浮游植物种群的平均细胞粒径随着海洋酸化与全球变暖显著降低, 多表现为高  $p\text{CO}_2$  条件下进化的部分浮游植物细胞往往比在低  $p\text{CO}_2$  条件下进化出细胞的更小<sup>[79]</sup>。例如小型鞭毛藻 *Plagioselmis prolunga* 在高  $p\text{CO}_2$  环境中细胞明显变小<sup>[80]</sup>。另外浮游植物群落中硅藻的生长速率明显受到

海洋酸化的影响, 当  $p\text{CO}_2$  从 190 ppm 上升至 750 ppm 时硅藻生长速率平均增加 5%~33%<sup>[81]</sup>。硅藻受酸化的影响其增长速率与细胞体积息息相关: 大体积硅藻(细胞直径>40 μm)在  $p\text{CO}_2$  升高至 750 ppm 时生长速率增加尤为明显, 约为 33%; 中小型硅藻(4 μm<细胞直径<30 μm)在高  $p\text{CO}_2$  环境下生长速率仅增长了 5%<sup>[82-83]</sup>。随着  $p\text{CO}_2$  不断上升, 海洋酸化环境日益严重, 可能会导致大型海洋硅藻的生长速率增加, 而细胞体积较小的硅藻物种, 生长率的增加幅度的判别需要通过环境中的碳含量与细胞生长所需的碳含量对比来确定。因此, 细胞体积对硅藻在海洋酸化条件下的生长速率具有重要影响<sup>[84]</sup>。对比来看, 甲藻在海洋酸化环境中的响应与硅藻不同, 以 *S. trochoidea* 和塔玛亚历山大藻(*Alexandrium tamarense*)两个具有代表性的甲藻为例<sup>[85-86]</sup>: *S. trochoidea* 在海洋酸化环境中由于细胞变小, 使得颗粒有机碳(Particulate organic carbon, POC)生成物降低了 30%; 相反, 在塔玛亚历山大藻中, 细胞大小没有明显变化, 故 POC 生产率基本保持不变<sup>[87]</sup>。总之, 细胞大小与生长速率基本呈正相关性, 故海洋酸化环境下甲藻的生长率变化并不大。超微型浮游植物对海洋酸化的响应也十分敏感, 超微型真核藻类(Picoeukaryotic Phytoplankton)、聚球藻(*Synechococcus*)、原绿球藻(*Prochlorococcus*)以及瓦氏鳕球藻(*Crocospaera watsonii*)的生长速率均有所增长<sup>[38, 88]</sup>。但是, 在对其他超微型浮游植物的研究中也观察到  $p\text{CO}_2$  升高时泡沫节球藻(*Nodularia spumigena*)的生长率有所降低<sup>[89]</sup>。

不同浮游植物分类群落中, 个体对环境选择的响应可以作为研究的一项重要指标, 同时可以为群落结构的变化提供预测方向<sup>[90]</sup>。短期内浮游植物群落没有演化出对海洋酸化环境的适应机制<sup>[91]</sup>, 如果浮游植物群落具有更高的遗传基因变异性, 那么浮游植物可能表现出适应性进化反应。在海洋酸化初期包括硅藻、甲藻及绿藻在内的对于海洋酸化响应要表现为生长速率的增长, 但是在高  $p\text{CO}_2$  环境中的碳酸盐化学的差异可能不足以在短期研究中观察到浮游植物的快速进化。例如大多数实验室研究都涉及到海洋酸化环境对于最初几代浮游植物群落的影响<sup>[28, 92-93]</sup>, 即使经历 152 和 65 世代无性繁殖的赫氏艾密里藻(*Emiliania huxleyi*)和巴氏颗石藻(*Coccolithus braarudii*)也并未显示出对于环境的适应性反应<sup>[94]</sup>。但是对于暴露于高  $p\text{CO}_2$  环境中 500 代无性繁殖的赫氏艾密里藻种群, 其钙化速率逐步恢复, 对于环境的适

应率提高了 50%，表明浮游植物群落适应海洋酸化环境的这一变化过程十分漫长<sup>[95]</sup>。浮游植物进化实验成熟的标志是由研究自然系统的进化过渡到研究个体浮游植物进化机制，特别是对浮游植物种间竞争的研究是非常有意义的。例如海洋酸化条件导致最初生长速率下降的分类群中，适应性进化表现最为明显的为今生颗石藻种群(coccolithophores)，其在高  $p\text{CO}_2$  条件下发生进化反应，这一进化行为是为了适应海洋酸化期间环境差异的结果，即在海洋酸化的环境中，今生颗石藻种群会逐渐进化成为高  $\text{CO}_2$  适应型基因<sup>[96]</sup>。在海洋酸化的环境中，海洋浮游植物极可能随着全球变化而发展，既可以通过分类稳定性的常规变异产生变化，也可以通过基因突变的方式进化。大型浮游植物种群可以在数十年或数十年的时间尺度上随着海洋环境的变化不断进化。

对于浮游植物的谱系研究，不同浮游植物种对环境的适应性并未显示出一致性<sup>[97]</sup>。例如，大气中  $\text{CO}_2$  浓度升高使得海洋食物网的生产力应有所提高<sup>[27, 38, 98]</sup>，但是实验结果并未证实这一假设。这是由于大多数蓝细菌和浮游植物已经利用碳酸酐酶形成  $\text{CO}_2$  浓缩机制，使细胞内部  $\text{CO}_2$  浓度增加到远高于外部的可用浓度，从而减轻了海洋酸化带来的光合作用效率瓶颈<sup>[99-100]</sup>。目前已经发现赫氏艾密里藻将其细胞内  $\text{CO}_2$  浓度提高到周围环境的 10 倍以上<sup>[101]</sup>。但是这并不是今生颗石藻的一个普遍特征，因为在另一株今生颗石藻中并未发现此类  $\text{CO}_2$  浓缩机制<sup>[30-31]</sup>。另外在  $p\text{CO}_2$  升高环境下的部分实验室研究<sup>[93, 102]</sup>及中观研究<sup>[103]</sup>表明赫氏艾密里藻的钙化速率降低。但是 Langer 等人对于高  $\text{CO}_2$  环境中今生颗石藻钙化反应的研究中表现出的物种间特异性差异与之前的结论相矛盾<sup>[104]</sup>。实验表明随着  $p\text{CO}_2$  的升高，部分今生颗石藻的钙化速率增长<sup>[32, 105]</sup>。通过对大量数据集的荟萃分析表明，不同藻种实验间的差异十分显著，研究种群间差异是了解浮游植物群落在海洋酸化环境中的变化基础<sup>[106]</sup>。

由此可见浮游植物群落可能会以不同的方式在全球气候变化中受到影响。海洋酸化环境中浮游植物种群间的变化将如何影响不同水生环境中的群落组成，浮游植物群落在水生食物网和全球生物地球化学循环中的重要作用均是亟待解决的问题。

## 4 海洋酸化对浮游植物相关生态系统的影响

在未来全球变暖条件下，随着温度升高，海洋

酸化等环境变化与其他生物地球化学过程有一定关联<sup>[107-108]</sup>。未来全球变暖条件下的海洋酸化影响最大的地区为浅海区，海洋酸化可能会带来大范围及更深层海域的缺氧问题，这些缺氧区会频繁发生有毒的甲藻水华<sup>[109-110]</sup>。随之而来的一系列变化可能涉及在更深的水层中发生缺氧现象<sup>[111]</sup>；浮游生物代谢途径的变化与食物网动态的变化<sup>[2, 111]</sup>引发了浮游植物群落和一些海洋关键物种结构变化<sup>[112-114]</sup>，从而进一步影响海洋 C、N 和 P 的生物地球化学循环<sup>[111, 115-118]</sup>。栖息环境的改变，促使了食物网变化并改变了鱼类种群<sup>[119]</sup>，同时促使了海洋生物多样性的全球再分配。海洋中的生态与生物地球化学变化可能对海洋生物多样性，生态系统服务或过程以及海产品质量产生深远影响，对未来几十年的地球环境产生深远影响<sup>[107-108, 110-120]</sup>。

人为活动影响的协同效应正在影响海洋中的生物并带来未知的生态和进化后果。沿海海域逐渐陷入缺氧死亡区，微生物主导的生态系统简化大型动物顶部的复杂食物网，在该生态系统中有毒的甲藻水华发生愈加频发，浮游植物群落及海洋关键物种的结构发生较大变化。例如海洋温度上升和 pH 值下降引发的海洋变暖与海水酸化正在影响钙化浮游生物的未来。在过去的二三十年里，全球变暖导致珊瑚漂白引发珊瑚大量死亡，珊瑚漂白的频率和强度都有所增加。海洋 pH 值降低会降低珊瑚的生长速度和骨骼密度，最终可能会完全停止钙化，使类似小型殖民海藻等珊瑚失去骨骼。无论珊瑚是否能在全球变暖与海洋酸化的环境下生存，如果海洋酸化以目前的速度继续发展，那么珊瑚礁的将会严重减少或停止生长<sup>[109]</sup>。

## 5 展望

海水的酸化对海洋生物是把双刃剑，必然会引起一些机会物种取代另外一些物种，从而促使生态系统结构的改变，并进一步影响海洋生态系统的服务功能，对人类经济和社会活动造成影响。特别是长期海洋酸化会影响深海海洋生物的生长，短期的海洋酸化会引发表层海洋生物的变化。海洋生物同时面临包括海洋表层活性氧的增加，中底层的缺氧，有毒藻华和病原体在内的多种威胁。在海水 pH 值较低或是表面海洋昼夜和突然 pH 变化的环境中，加剧了海洋生物的氧化反应；在长期酸化的深层海洋中，缺氧的影响加剧，海洋钙质的下降使得有毒藻类更具竞争优势。目前世界范围内针对海洋酸化影响浮

游植物群落及浮游植物生理生态学的研究中并不十分完善，是今后研究的重点方向。

参考文献:

- [1] Sabine C L, Feely R A, Gruber N, et al. The oceanic sink for anthropogenic CO<sub>2</sub>[J]. *Science*, 2004, 305(5682): 367-371.
- [2] Fabry V J, Seibel B A, Feely R A, et al. Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2013, 28(3): 178-186.
- [3] Gao K, Zhang Y, Hader D, et al. Individual and interactive effects of ocean acidification, global warming, and UV radiation on phytoplankton[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2018, 30(2): 743-759.
- [4] Feely R A, Sabine C L, Lee K, et al. Impact of anthropogenic CO<sub>2</sub> on the CaCO<sub>3</sub> system in the oceans[J]. *Science*, 2004, 305(5682): 362-366.
- [5] Schmidtko S, Stramma L, Visbeck M, et al. Decline in global oceanic oxygen content during the past five decades[J]. *Nature*, 2017, 542(7641): 335-339.
- [6] Breitburg D L, Levin L A, Oschlies A, et al. Declining oxygen in the global ocean and coastal waters[J]. *Science*, 2018, 359(6371): 46.
- [7] Cai W, Dai M, Wang Y, et al. Air-sea exchange of carbon dioxide in ocean margins: A province-based synthesis[J]. *Geophysical Research Letters*, 2006, 33(12): 347-366.
- [8] Feely R A, Alin S R, Newton J, et al. The combined effects of ocean acidification, mixing, and respiration on pH and carbonate saturation in an urbanized estuary[J]. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 2010, 88(4): 442-449.
- [9] Sunda W G, Cai W J, Eutrophication induced CO<sub>2</sub>-acidification of subsurface coastal waters: interactive effects of temperature, salinity, and atmospheric pCO<sub>2</sub>[J]. *Environmental Science and Technology*, 2012, 46(19): 10651-10659.
- [10] Bates N R, Orchowaska M I, Garley R, et al. Summer-time calcium carbonate undersaturation in shelf waters of the western Arctic Ocean - how biological processes exacerbate the impact of ocean acidification[J]. *Biogeosciences*, 2013, 10(8): 5281-5309.
- [11] Mostofa K M, Liu C, Vione D, et al. Sources, factors, mechanisms and possible solutions to pollutants in marine ecosystems[J]. *Environmental Pollution*, 2013, 182(11): 461-478.
- [12] Gao K, Helbling E W, Hader D, et al. Responses of marine primary producers to interactions between ocean acidification, solar radiation, and warming[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2012, 470(12): 167-189.
- [13] Macgillchrist G A, Shi T, Tyrrell T, et al. Effect of enhanced pCO<sub>2</sub> levels on the production of dissolved organic carbon and transparent exopolymer particles in short-term bioassay experiments[J]. *Biogeosciences*, 2014, 11(13): 3695-3706.
- [14] Sarmiento J L, Slater R D, Barber R T, et al. Response of ocean ecosystems to climate warming[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2004, 18(3): 3003.
- [15] Riebesell U. Effects of CO<sub>2</sub> enrichment on marine phytoplankton[J]. *Journal of Oceanography*, 2004, 60(4): 719-729.
- [16] Bates N R, Orchowaska M I, Garley R, et al. Summer-time calcium carbonate undersaturation in shelf waters of the western Arctic Ocean &ndash; how biological processes exacerbate the impact of ocean acidification[J]. *Biogeosciences*, 2013, 10(8): 5281-5309.
- [17] Hyun B, Choi K H, Jang P G, et al. Effects of increased CO<sub>2</sub> and temperature on the growth of four diatom species (*Chaetoceros debilis*, *Chaetoceros didymus*, *Skeletonema costatum* and *Thalassiosira nordenskioldii*) in laboratory experiments[J]. *Journal of Environmental Science International*, 2014, 23(6): 1003-1012.
- [18] Kremp A, Godhe A, Egardt J, et al. Intraspecific variability in the response of bloom-forming marine microalgae to changed climate conditions[J]. *Ecology and Evolution*, 2012, 2(6): 1195-1207.
- [19] Hoins M, Eberlein T, De Waal D B, et al. CO<sub>2</sub>-dependent carbon isotope fractionation in dinoflagellates relates to their inorganic carbon fluxes[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2016, 481: 9-14.
- [20] Riebesell U, Schulz K G, Bellerby R G, et al. Enhanced biological carbon consumption in a high CO<sub>2</sub> ocean[J]. *Nature*, 2007, 450(7169): 545-548.
- [21] Egge J K, Thingstad T F, Larsen A, et al. Primary production during nutrient-induced blooms at elevated CO<sub>2</sub> concentration[J]. *Biogeosciences*, 2009, 6(5): 877-885.
- [22] Trimborn S, Lundholm N, Thoms S, et al. Inorganic carbon acquisition in potentially toxic and non-toxic diatoms: the effect of pH-induced changes in seawater carbonate chemistry[J]. *Physiologia Plantarum*, 2008, 133(1): 92-105.
- [23] 孙军. 今生颗石藻的有机碳泵和碳酸盐反向泵[J]. *地球科学进展*, 2007, 22(12): 1231-1239.  
Sun Jun. Organic carbon pump and carbonate counter pump of living coccolithophorid[J]. *Advances in Earth Science*, 2007, 22(12): 1231-1239.
- [24] Hutchins D A. Oceanography: Forecasting the rain ratio[J]. *Nature*, 2011, 476(7358): 41-42.
- [25] Beaufort L, Probert I, De Garidelthoron T, et al. Sensitivity of coccolithophores to carbonate chemistry and ocean acidification[J]. *Nature*, 2011, 476(7358): 80-83.

- [26] Gao K, Xu J, Gao G, et al. Rising CO<sub>2</sub> and increased light exposure synergistically reduce marine primary productivity[J]. *Nature Climate Change*, 2012, 2(7): 519-523.
- [27] Gattuso J P, Bijma J, Gehlen M, et al. Effects of ocean acidification on pelagic organisms and ecosystems[J]. *Ocean Acidification*, 2011, 6: 99-121.
- [28] Riebesell U, Zondervan I, Rost B, et al. Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric CO<sub>2</sub>[J]. *Nature*, 2000, 407(6802): 364-367.
- [29] Sekino K, Shiraiwa Y. Accumulation and utilization of dissolved inorganic carbon by a marine unicellular coccolithophorid, *Emiliana huxleyi*[J]. *Plant and Cell Physiology*, 1994, 35(3): 353-361.
- [30] Israel A A, Gonzalez E L. Photosynthesis and inorganic carbon utilization in *Pleurochrysis* sp. (Haptophyta), a coccolithophorid alga[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1996, 137: 243-250.
- [31] Nimer N A, Merrett M J. Calcification and utilization of inorganic carbon by the coccolithophorid *Emiliana huxleyi* Lohmann[J]. *New Phytologist*, 1992, 121(2): 173-177.
- [32] Iglesiasrodriguez M D, Halloran P R, Rickaby R E, et al. Phytoplankton calcification in a high-CO<sub>2</sub> world[J]. *Science*, 2008, 320(5874): 336-340.
- [33] Langer G, Geisen M, Baumann K, et al. Species-specific responses of calcifying algae to changing seawater carbonate chemistry[J]. *Geochemistry Geophysics Geosystems*, 2006, 7(9): 110.
- [34] Hutchins D A, Mulholland M R, Fu F. Nutrient cycles and marine microbes in a CO<sub>2</sub>-enriched ocean[J]. *Oceanography*, 2009, 22 (4): 128-145.
- [35] Gruber N. The marine nitrogen cycle: overview and challenges[M]//Capone D G, Bronk D A, Mulholland M. *Nitrogen in the Marine Environment* (2nd Edition), Amsterdam, Netherlands: Elsevier Inc. 2008: 1-50.
- [36] Mahaffey C. The conundrum of marine N<sub>2</sub> fixation[J]. *American Journal of Science*, 2005, 305(6-8): 546-595.
- [37] Barcelose R J, Biswas H, Schulz K G, et al. Effect of rising atmospheric carbon dioxide on the marine nitrogen fixer *Trichodesmium*[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2007, 21(2): 2028.
- [38] Hutchins D A, Fu F, Zhang Y, et al. CO<sub>2</sub> control of *Trichodesmium* N<sub>2</sub> fixation, photosynthesis, growth rates, and elemental ratios: Implications for past, present, and future ocean biogeochemistry[J]. *Limnology and Oceanography*, 2007, 52(4): 1293-1304.
- [39] Kranz S A, Dieter S, Richter K U, et al. Carbon acquisition by *Trichodesmium*: the effect of pCO<sub>2</sub> and diurnal changes[J]. *Limnology and Oceanography*, 2009, 54(2): 548-559.
- [40] Levitan O, Rosenberg G, Setlik I, et al. Elevated CO<sub>2</sub> enhances nitrogen fixation and growth in the marine cyanobacterium *Trichodesmium*[J]. *Global Change Biology*, 2007, 13(2): 531-538.
- [41] Montoya J P, Holl C M, Zehr J P, et al. High rates of N<sub>2</sub> fixation by unicellular diazotrophs in the oligotrophic Pacific Ocean[J]. *Nature*, 2004, 430(7003): 1027-1032.
- [42] Zehr J P, Waterbury J B, Turner P J, et al. Unicellular cyanobacteria fix N<sub>2</sub> in the subtropical North Pacific Ocean[J]. *Nature*, 2001, 412(6847): 635-638.
- [43] Fu F, Mulholland M R, Garcia N S, et al. Interactions between changing pCO<sub>2</sub>, N<sub>2</sub> fixation, and Fe limitation in the marine unicellular cyanobacterium *Crocosphaera*[J]. *Limnology and Oceanography*, 2008, 53(6): 2472-2484.
- [44] Czerny J, Ramos J B, Riebesell U, et al. Influence of elevated CO<sub>2</sub> concentrations on cell division and nitrogen fixation rates in the bloom-forming cyanobacterium *Nodularia spumigena*[J]. *Biogeosciences*, 2009, 6(9): 1865-1875.
- [45] Najjar R G, Pyke C R, Adams M R, et al. Potential climate-change impacts on the Chesapeake Bay[J]. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 2010, 86(1): 1-20.
- [46] Carpenter E J, Capone D G. Nitrogen Fixation in the Marine Environment[M]//Capone D G, Bronk D A, Mulholland M. *Nitrogen in the Marine Environment* (2nd Edition), Amsterdam, Netherlands: Elsevier Inc. 2008: 141-198.
- [47] Bange H W. Gaseous nitrogen compounds (NO, N<sub>2</sub>O, N<sub>2</sub>, NH<sub>3</sub>) in the ocean[M]//Capone D G, Bronk D A, Mulholland M. *Nitrogen in the Marine Environment* (2nd Edition), Amsterdam, Netherlands: Elsevier Inc. 2008: 51-94.
- [48] Blackford J C, Gilbert F. pH variability and CO<sub>2</sub> induced acidification in the North Sea[J]. *Journal of Marine Systems*, 2007, 64(1-4): 229-241.
- [49] Huesemann M H, Skillman A D, Crecelius E A, et al. The inhibition of marine nitrification by ocean disposal of carbon dioxide[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2002, 44(2): 142-148.
- [50] Ghafari S, Hasan M, Aroua M K, et al. Effect of carbon dioxide and bicarbonate as inorganic carbon sources on growth and adaptation of autohydrogenotrophic denitrifying bacteria[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2009, 162(2-3): 1507-1513.
- [51] Hutchins D A, Fu F X. Linking the oceanic biogeochemistry of iron and phosphorus with the marine nitrogen cycle[J]. *Nitrogen in the Marine Environment*, 2008, 38: 1627-1666.
- [52] Tanaka T, Thingstad T F, Lovdal T, et al. Availability of phosphate for phytoplankton and bacteria and of glucose for bacteria at different pCO<sub>2</sub> levels in a meso-



- cosm study[J]. *Biogeosciences*, 2007, 5(3): 669-678.
- [53] Gervais F, Riebesell U. Effect of phosphorus limitation on elemental composition and stable carbon isotope fractionation in a marine diatom growing under different CO<sub>2</sub> concentrations[J]. *Limnology and Oceanography*, 2001, 46(3): 497-504.
- [54] Fu F, Warner M E, Zhang Y, et al. Effects of increased temperature and CO<sub>2</sub> on photosynthesis, growth, and elemental ratios in marine *synechococcus* and *prochlorococcus* (Cyanobacteria)[J]. *Journal of Phycology*, 2007, 43(3): 485-496.
- [55] Nausch M, Bach L T, Czerny J, et al. Effects of CO<sub>2</sub> perturbation on phosphorus pool sizes and uptake in a mesocosm experiment during a low productive summer season in the northern Baltic Sea[J]. *Biogeosciences*, 2016, 13(10): 3035.
- [56] Struyf E, Opdekamp W, Backx H, et al. Vegetation and proximity to the river control amorphous silica storage in a riparian wetland (Biebrza National Park, Poland)[J]. *Biogeosciences*, 2009, 6(4): 623-631.
- [57] Treguer P, Nelson D M, Van Bennekom A J, et al. The silica balance in the world ocean: a reestimate[J]. *Science*, 1995, 268(5209): 375-379.
- [58] Milligan A J, Varela D E, Brzezinski M A, et al. Dynamics of silicon metabolism and silicon isotopic discrimination in a marine diatom as a function of pCO<sub>2</sub>[J]. *Limnology and Oceanography*, 2004, 49(2): 322-329.
- [59] Bellerby R G, Schulz K G, Riebesell U, et al. Marine ecosystem community carbon and nutrient uptake stoichiometry under varying ocean acidification during the PeECE III experiment[J]. *Biogeosciences*, 2008, 5(6): 1517-1527.
- [60] Feng Y, Hare C E, Leblanc K, et al. Effects of increased pCO<sub>2</sub> and temperature on the North Atlantic spring bloom. I. The phytoplankton community and biogeochemical response[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2009, 388: 13-25.
- [61] Feng Y, Hare C E, Rose J M, et al. Interactive effects of iron, irradiance and CO<sub>2</sub> on Ross Sea phytoplankton[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2010, 57(3): 368-383.
- [62] Tortell P D, Ditullio G R, Sigman D M, et al. CO<sub>2</sub> effects on taxonomic composition and nutrient utilization in an Equatorial Pacific phytoplankton assemblage[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2002, 236: 37-43.
- [63] Tortell P D, Payne C D, Li Y, et al. CO<sub>2</sub> sensitivity of Southern Ocean phytoplankton[J]. *Geophysical Research Letters*, 2008, 35(4): 4605.
- [64] Bidle K D, Brzezinski M A, Long R A, et al. Diminished efficiency in the oceanic silica pump caused by bacteria-mediated silica dissolution[J]. *Limnology and Oceanography*, 2003, 48(5): 1855-1868.
- [65] Archer S D, Kimmance S A, Stephens J, et al. Contrasting responses of DMS and DMSP to ocean acidification in Arctic waters[J]. *Biogeosciences*, 2013, 10(3): 1893-1908.
- [66] Kim J, Lee K, Yang E J, et al. Enhanced production of oceanic dimethylsulfide resulting from CO<sub>2</sub>-induced grazing activity in a high CO<sub>2</sub> world[J]. *Environmental Science and Technology*, 2010, 44(21): 8140-8143.
- [67] Avgoustidi V, Nightingale P D, Joint I R, et al. Decreased marine dimethyl sulfide production under elevated CO<sub>2</sub> levels in mesocosm and in vitro studies[J]. *Environmental Chemistry*, 2012, 9(4): 399-404.
- [68] Hopkins F E, Turner S M, Nightingale P D, et al. Ocean acidification and marine trace gas emission[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(2): 760-765.
- [69] Park K T, Lee K, Shin K, et al. Direct linkage between dimethyl sulfide production and microzooplankton grazing, resulting from prey composition change under high partial pressure of carbon dioxide conditions[J]. *Environmental Science and Technology*, 2014, 48(9): 4750-4756.
- [70] Vogt M, Steinke M, Turner S M, et al. Dynamics of dimethylsulphoniopropionate and dimethylsulphide under different CO<sub>2</sub> concentrations during a mesocosm experiment[J]. *Biogeosciences*, 2008, 5(2): 407-419.
- [71] Piontek J, Lunau M, Handel N, et al. Acidification increases microbial polysaccharide degradation in the ocean[J]. *Biogeosciences*, 2010, 7(5): 1615-1624.
- [72] Yoshioka T. Phytoplanktonic carbon isotope fractionation: equations accounting for CO<sub>2</sub>-concentrating mechanisms[J]. *Journal of Plankton Research*, 1997, 19(10): 1455-1476.
- [73] Yoshimura T, Suzuki K, Kiyosawa H, et al. Impacts of elevated CO<sub>2</sub> on particulate and dissolved organic matter production: microcosm experiments using iron-deficient plankton communities in open subarctic waters[J]. *Journal of Oceanography*, 2013, 69(5): 601-618.
- [74] Endres S, Galgani L, Riebesell U, et al. Stimulated bacterial growth under elevated pCO<sub>2</sub>: results from an off-shore mesocosm study[J]. *PLoS One*, 2014, 9(6): e99228.
- [75] Engel A, Piontek J, Grossart H, et al. Impact of CO<sub>2</sub> enrichment on organic matter dynamics during nutrient induced coastal phytoplankton blooms[J]. *Journal of Plankton Research*, 2014, 36(3): 641-657.
- [76] Engel A, Delille B, Jacquet S, et al. Transparent exopolymer particles and dissolved organic carbon production by *Emiliania huxleyi* exposed to different CO<sub>2</sub> concentrations: a mesocosm experiment[J]. *Aquatic*

- Microbial Ecology, 2004, 34(1): 93-104.
- [77] Czerny J, Schulz K G, Boxhammer T, et al. Implications of elevated CO<sub>2</sub> on pelagic carbon fluxes in an Arctic mesocosm study – an elemental mass balance approach[J]. Biogeosciences, 2013, 10(5): 3109-3125.
- [78] Zark M, Riebesell U, Dittmar T, et al. Effects of ocean acidification on marine dissolved organic matter are not detectable over the succession of phytoplankton blooms[J]. Science Advances, 2015, 1(9): 1-7.
- [79] Collins S, Rost B, Rynearson T A, et al. Evolutionary potential of marine phytoplankton under ocean acidification[J]. Evolutionary Applications, 2014, 7(1): 140-155.
- [80] Sommer U, Paul C, Moustaka-Gouni M. Warming and ocean acidification effects on phytoplankton—from species shifts to size shifts within species in a mesocosm experiment[J]. PLoS One, 2015, 10(5): e0125239.
- [81] Wu Y, Campbell D A, Gao K, et al. Short-term elevated CO<sub>2</sub> exposure stimulated photochemical performance of a coastal marine diatom[J]. Marine Environmental Research, 2017, 125: 42-48.
- [82] Riebesell U, Wolfgladrow D, Smetacek V, et al. Carbon dioxide limitation of marine phytoplankton growth rates[J]. Nature, 1993, 361(6409): 249-251.
- [83] Li W, Gao K, Beardall J, et al. Interactive effects of ocean acidification and nitrogen-limitation on the diatom *Phaeodactylum tricornutum*[J]. PLoS One, 2012, 7(12): e51590.
- [84] Tatters A O, Fu F, Hutchins D A, et al. High CO<sub>2</sub> and silicate limitation synergistically increase the toxicity of *Pseudo-nitzschia fraudulenta*[J]. PLoS One, 2012, 7(2): e32116.
- [85] Li X, Roevros N, Dehairs F, et al. Biological responses of the marine diatom *Chaetoceros socialis* to changing environmental conditions: A laboratory experiment[J]. PLoS One, 2017, 12(11): e0188615.
- [86] Eberlein T, De Waal D B, Rost B, et al. Differential effects of ocean acidification on carbon acquisition in two bloom-forming dinoflagellate species[J]. Physiologia Plantarum, 2014, 151(4): 468-479.
- [87] Chee Y L S, Taguchi S. Response of the dinoflagellate *Alexandrium tamarense* to a range of nitrogen sources and concentrations: growth rate, chemical carbon and nitrogen, and pigments[J]. Hydrobiologia, 2004, 515(1-3): 215-224.
- [88] Kranz S A, Levitan O, Richter K, et al. Combined effects of CO<sub>2</sub> and light on the N<sub>2</sub>-fixing cyanobacterium *Trichodesmium* IMS101: physiological responses[J]. Plant Physiology, 2010, 154(1): 334-345.
- [89] Czerny J, Joana B E R, Riebesell U. Influence of future CO<sub>2</sub> concentrations on growth and nitrogen fixation in the bloom-forming cyanobacterium *Nodularia spumigena*[J]. Christian-Albrechts-Universität, 2008, 144: 371-379.
- [90] Lowdecarie E, Fussmann G F, Bell G, et al. The effect of elevated CO<sub>2</sub> on growth and competition in experimental phytoplankton communities[J]. Global Change Biology, 2011, 17(8): 2525-2535.
- [91] Lowdecarie E, Jewell M D, Fussmann G F, et al. Long-term culture at elevated atmospheric CO<sub>2</sub> fails to evoke specific adaptation in seven freshwater phytoplankton species[J]. Proceedings of The Royal Society B: Biological Sciences, 2013, 280(1754): 20122598.
- [92] Zondervan I, Rost B, Riebesell U, et al. Effect of CO<sub>2</sub> concentration on the PIC/POC ratio in the coccolithophore *Emiliania huxleyi* grown under light-limiting conditions and different daylengths[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2002, 272(1): 55-70.
- [93] Feng Y, Warner M E, Zhang Y, et al. Interactive effects of increased pCO<sub>2</sub>, temperature and irradiance on the marine coccolithophore *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae)[J]. European Journal of Phycology, 2008, 43(1): 87-98.
- [94] Müller M N, Schulz K G, Riebesell U. Effects of long-term high CO<sub>2</sub> exposure on two species of coccolithophores[J]. Biogeosciences, 2010, 7(3): 1109.
- [95] Lohbeck K T, Riebesell U, Reusch T B, et al. Adaptive evolution of a key phytoplankton species to ocean acidification[J]. Nature Geoscience, 2012, 5(5): 346-351.
- [96] Lohbeck K T, Riebesell U, Collins S, et al. Functional genetic divergence in high CO<sub>2</sub> adapted *Emiliania huxleyi* populations[J]. Evolution, 2013, 67(7): 1892-1900.
- [97] Collins S. Competition limits adaptation and productivity in a photosynthetic alga at elevated CO<sub>2</sub>[J]. Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences, 2011, 278(1703): 247-255.
- [98] Schippers P, Lurling M, Scheffer M, et al. Increase of atmospheric CO<sub>2</sub> promotes phytoplankton productivity[J]. Ecology Letters, 2004, 7(6): 446-451.
- [99] Aizawa K, Miyachi S. Carbonic anhydrase and CO<sub>2</sub> concentrating mechanisms in microalgae and cyanobacteria[J]. Fems Microbiology Letters, 1986, 39(3): 215-233.
- [100] Bozzo G G, Colman B. The induction of inorganic carbon transport and external carbonic anhydrase in *Chlamydomonas reinhardtii* is regulated by external CO<sub>2</sub> concentration[J]. Plant, Cell and Environment, 2001, 23(10): 1137-1144.
- [101] Hayakawa K, Sekino T, Yoshioka T, et al. Dissolved organic carbon and fluorescence in Lake Hovsgol: factors reducing humic content of the lake water[J]. Limnology, 2003, 4(1): 25-33.

- [102]Sciandra A, Harlay J, Lefevre D, et al. Response of coccolithophorid *Emiliana huxleyi* to elevated partial pressure of CO<sub>2</sub> under nitrogen limitation[J]. Marine Ecology Progress Series, 2003, 261: 111-122.
- [103]Delille B, Harlay J, Zondervan I, et al. Response of primary production and calcification to changes of pCO<sub>2</sub> during experimental blooms of the coccolithophorid *Emiliana huxleyi*[J]. Global Biogeochemical Cycles, 2005, 19(2): 2023.
- [104]Langer G, Geisen M, Baumann K, et al. Species-specific responses of calcifying algae to changing seawater carbonate chemistry[J]. Geochemistry Geophysics Geosystems, 2006, 7(9): 5007.
- [105]Iglesiasrodriguez M D, Schofield O, Batley J, et al. Intraspecific genetic diversity in the marine coccolithophore *Emiliana Huxleyi* (Prymnesiophyceae): The use of microsatellite analysis in marine phytoplankton population studies[J]. Journal of Phycology, 2006, 42(3): 526-536.
- [106]Ridgwell A, Schmidt D N, Turley C M, et al. From laboratory manipulations to Earth system models: scaling calcification impacts of ocean acidification[J]. Biogeosciences, 2009, 6(11): 2611-2623.
- [107]Jin P, Wang T, Liu N, et al. Ocean acidification increases the accumulation of toxic phenolic compounds across trophic levels[J]. Nature Communications, 2015, 6: 8714.
- [108]Mora C, Wei C, Rollo A, et al. Biotic and human vulnerability to projected changes in ocean biogeochemistry over the 21st century[J]. PLoS Biology, 2013, 11(10): 1682.
- [109]Jackson J B. Colloquium paper: ecological extinction and evolution in the brave new ocean[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105 (Supplement 1): 11458-11465.
- [110]Sun J, Hutchins D A, Feng Y, et al. Effects of changing pCO<sub>2</sub> and phosphate availability on domoic acid production and physiology of the marine harmful bloom diatom *Pseudo-nitzschia multiseries*[J]. Limnology and Oceanography, 2011, 56(3): 829-840.
- [111]Wannicke N, Korth F, Liskow I, et al. Incorporation of diazotrophic fixed N<sub>2</sub> by mesozooplankton—Case studies in the southern Baltic Sea[J]. Journal of Marine Systems, 2013, 117-118: 1-13.
- [112]Dutkiewicz S, Morris J J, Follows M J, et al. Impact of ocean acidification on the structure of future phytoplankton communities[J]. Nature Climate Change, 2015, 5(11): 1002-1006.
- [113]Waldbusser G G, Hales B, Langdon C, et al. Saturation-state sensitivity of marine bivalve larvae to ocean acidification[J]. Nature Climate Change, 2015, 5(3): 273-280.
- [114]Barton A, Hales B, Waldbusser G G, et al. The Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, shows negative correlation to naturally elevated carbon dioxide levels: Implications for near-term ocean acidification effects[J]. Limnology and Oceanography, 2012, 57(3): 698-710.
- [115]Toseland A, Daines S J, Clark J R, et al. The impact of temperature on marine phytoplankton resource allocation and metabolism[J]. Nature Climate Change, 2013, 3(11): 979-984.
- [116]Keeling R F, Kortzinger A, Gruber N, et al. Ocean deoxygenation in a warming world[J]. Annual Review of Marine Science, 2010, 2(1): 199-229.
- [117]Unger J, Endres S, Wannicke N, et al. Response of *Nodularia spumigena* to pCO<sub>2</sub>—Part 3: Turnover of phosphorus compounds[J]. Biogeosciences, 2013, 10(3): 1483-1499.
- [118]Baragi L V, Khandeparker L, Anil A C, et al. Influence of elevated temperature and pCO<sub>2</sub> on the marine periphytic diatom *Navicula distans* and its associated organisms in culture[J]. Hydrobiologia, 2015, 762(1): 127-142.
- [119]Nagelkerken I, Russell B D, Gillanders B M, et al. Ocean acidification alters fish populations indirectly through habitat modification[J]. Nature Climate Change, 2016, 6(1): 89-93.
- [120]Doney S C, Fabry V J, Feely R A, et al. Ocean acidification: the other CO<sub>2</sub> problem[J]. Annual Review of Marine Science, 2009, 1: 169-192.

# Research progress in the effects of ocean acidification on phytoplankton physiology

ZHAO Yu-ying<sup>1, 2</sup>, SUN Jun<sup>1, 2</sup>, WEI Yu-Qiu<sup>1, 3</sup>

(1. Indian Ocean Ecosystem Research Center, Tianjin University of Science and Technology, Tianjin 300457, China; 2. Tianjin Key Laboratory of Marine Resources and Chemistry, Tianjin University of Science and Technology, Tianjin 300457, China; 3. Institute of Oceanology, Shandong University, Qingdao 266200, China)

**Received:** Feb. 3, 2020

**Key words:** ocean acidification; phytoplankton community; biological pump; physiological ecology

**Abstract:** Due to global climate change, the warming and acidification of the upper oceans are having a major impact on phytoplankton-based marine ecosystems. Understanding the physiological and ecological responses of marine phytoplankton in this context has great significance for our understanding and ability to counteract global climate change. With increasing levels of global  $pCO_2$ , the phytoplankton are changing the circulation patterns of marine biogenic elements in different functional groups via processes such as photosynthesis and the microbial cycle, which are affecting the biogeochemical cycles of the regional and global oceans. Research on the global response of phytoplankton in the context of the marine physiological ecology to ocean acidification will result in a more comprehensive and systematic understanding of the biogeochemical system.

(本文编辑: 赵卫红)