

海洋酸化对贝类的生理生态学影响研究进展

王 婷^{1,2}, 郑佳慧^{1,2}, 胡梦红^{1,2}, 徐旭丹³, 王有基^{1,2}

(1. 上海海洋大学国家海洋生物科学国际联合研究中心, 上海 201306; 2. 上海海洋大学水产种质资源发掘与利用教育部重点实验室, 上海 201306; 3. 自然资源部第二海洋研究所自然资源部海洋生态系统动力学实验室, 浙江 杭州 310012)

摘要: 随着工业化进程的发展, 温室气体二氧化碳(CO₂)大量排放, 约四分之一被海洋吸收, 导致海水 pH 值和碳酸钙饱和度降低, 出现了海洋酸化的现象。海洋酸化及引起的碳酸盐化学体系的变化已对各种海洋生物产生影响。贝类作为海洋生态系统中的代表性生物类群, 自身具有一定的酸碱平衡调节能力, 但其属于钙化生物, 极易受到海水酸化的影响。在对贝类进行酸化生理生态响应的研究中, 我们发现海洋酸化影响到贝类整个生活史和几乎大部分生理过程, 尤其是早期生活史阶段呈现高度敏感性。本文就目前国内外对贝类在酸化条件下的生理生态响应进行了综述和讨论, 为贝类应对海洋酸化响应机制研究提供理论参考。

关键词: 贝类; pH; 酸化; 生理

中图分类号: S917 **文献标识码:** A

文章编号: 1000-3096(2022)1-0192-11

DOI: 10.11759/hyxx20200711002

海洋贝类连接了初级生产者和高级消费者, 是物质循环和能量流动的重要环节, 也是沿海生态系统中担任生态系统工程师的关键物种。众多双壳类可为人类提供大量优质蛋白, 因而也是近海渔业捕捞和水产养殖的重要对象^[1]。贝类礁体是由大量贝类聚集生长所形成的一种生态礁系统, 具有净化水体、提供栖息地、维持生物多样性和防止海岸线侵蚀等重要生态功能, 被喻为全球温带海洋的“珊瑚礁”。然而人类活动加剧背景下的近海海洋环境发生了前所未有的变化, 导致贝类礁生态系统稳定性降级。海洋是重要的碳储库, 但进入海洋的过量 CO₂ 所导致的“海洋酸化”已经被认为是除了全球变暖以外的“另一个 CO₂ 带来的问题”^[2], 成为当代海洋学研究的热点。由于 CO₂ 进入海洋的速率远大于海洋混合的速率, 目前海洋吸收的 CO₂ 大多聚集在海洋表层, 因此表层海水的酸化现象更为显著。目前表层海水的 pH 约为 8.1, 以当前 CO₂ 排放速率, 模型预测到 2100 年表层海水 pH 将会下降至 7.7~7.8, 至 2300 年将继续下降至 7.3~7.4^[3]。被吸收的 CO₂ 会逐渐向海洋内部入侵, 过多的 CO₂ 不断地融入海水不仅导致海水 pH 下降, 还造成碳酸根和碳酸钙饱和度降低^[3]。海洋中很多无脊椎动物如贝类为钙化动物, 当海水中的碳酸根含量减少时, 直接影响钙化动物的钙化

能力。此外, 海水 pH 降低还会影响到海洋动物渗透压酸碱平衡, 最终影响海洋钙化生物的生长和繁衍。目前酸化对海洋生物特别是钙化生物的早期发育、钙化、代谢、免疫等生理过程产生显著影响, 据科学家预计, 到 2100 年, 海洋酸化导致的全球海洋贝类种类的减少程度甚至可能高达 70%^[4], 如果生物体不能对海水 pH 变化作出相应的生理或行为学适应调整, 将难以维系在酸化环境中的生存。因此, 海洋贝类如何响应海水酸化压力下的环境变化是目前亟需探讨的科学问题。

1 酸化对贝类生理生态影响

1.1 酸化对早期发育的影响

大多数贝类有浮游幼虫阶段, 其碳酸钙壳和骨骼通常在幼虫阶段开始合成, 因此海洋酸化极易影响到贝类的早期发育。河口和海洋生物的早期生命

收稿日期: 2020-07-11; 修回日期: 2020-10-31

基金项目: 国家自然科学基金(31872587), 自然资源部第二海洋研究所基本科研业务费专项(JG1718)

[Foundation: Natural Science Foundation of China, No. 31872587; Fundamental Research Funds for the Second Institute of Oceanography, Ministry of Natural Resources, No. JG1718]

作者简介: 王婷(1996—), 女, 河南南阳人, 硕士, 从事贝类生理生态研究, 电话: 15021868025, E-mail: twang529@gmail.com; 王有基(1981—), 通信作者, 教授, E-mail: yj_wang@shou.edu.cn

历史阶段(包括配子, 胚胎和幼虫)通常比成体对升高的 CO_2 胁迫更敏感。例如硬壳蛤(*Mercenaria mercenaria*)、海湾扇贝(*Argopecten irradians*)和美洲牡蛎(*Crassostrea virginica*)在幼虫阶段对酸化 (~66 Pa CO_2) 敏感性增加^[5], 贝类幼虫生长速度、存活率和脂质累积率下降^[6]。酸化(pH 7.39)处理下的海湾扇贝幼体壳长显著变短^[7], 新西兰绿贻贝(*Perna canaliculus*)壳变薄和囊壁附着减弱, 增加其早期发育阶段的死亡率^[8]。酸化(pH 7.46)下扁牡蛎(*Ostrea angasi*)幼体数量减少, 但其幼虫发育、存活的时间并没有受到影响, 原因可能是扁牡蛎幼体对孵化腔中高碳酸盐条件已产生适应性, 也可能是其配子从母巢腔中释放后处于不敏感阶段^[9]。黑足鲍(*Haliotis iris*)幼体壳长度和重量受到低 pH 7.8 的负面影响, 并且大型幼体较之小型幼体表现出对酸化条件一定的弹性适应, 呼吸速率没有受到显著影响, 这表明黑足鲍幼体可以在耐受酸化的同时维持有氧代谢功能^[10]。在酸化 pH 7.6 条件下, 79.2%的皱纹盘鲍(*Haliotis discus hannai*)幼虫和 13.3%的杂色鲍(*Haliotis diversicolor*)幼虫正常发育, 而葡萄牙牡蛎(*Crassostrea angulata*)幼虫对酸化的耐受性最大, 可能是由于其对河口酸化环境已产生适应性^[11], 但四角蛤蜊(*Mactra veneriformis*)幼虫的平均壳长显著降低, 且畸形幼虫比例增加^[12]。若奥林匹亚牡蛎(*Ostrea lurida*)早期发育时期经历了酸化(pH 7.8), 其随后的生长即使在正常的条件下也会比未经历酸化的个体缓慢, 验证了酸化对牡蛎具有幼体携带效应^[13]。以上结果表明, 海洋酸化可能会使多数贝类早期生活阶段发育迟缓或延迟, 这样会增加贝类被捕食的风险和对疾病的易感性, 并可能导致一些双壳类物种在全球范围内的减少。

1.2 酸化对钙化的影响

由于酸化对具有钙质外壳或骨骼的生物具有直接的显著影响, 因此机体钙化过程和机制在酸化研究中受到了极大关注。海洋中的碳酸钙主要以文石和方解石两种状态存在, 其中文石是碳酸钙的更易溶形式, 海洋酸化导致表层海水中于本世纪中叶就有可能出现文石的不饱和状态, 本世纪末发生方解石的不饱和, 这些变化将使钙化生物难以产生或者维持其碳酸钙质的外壳和骨骼^[14]。研究显示, 在酸化环境 pH 7.4 中, 太平洋牡蛎(*Crassostrea gigas*)在胚胎发育时期的钙化过程受到低碳酸钙饱和状态的显著负面影响^[15], 海洋酸化(pH 7.7)可能通过影响幼体

贝壳内的金属成分比例(Sr/Ca, Mg/Ca)持续影响太平洋牡蛎的贝壳钙化^[16]。在紫贻贝的幼体适应性实验中, 亲本耐酸性(pH 7.7)贻贝产生的幼体具有更强钙化性能^[17], 这体现出双壳贝类在钙化性能方面对海水酸化的跨带适应性, 揭示在未来气候环境变化下的贝类可以通过跨代筛选来适应酸化的海洋环境。

酸化还可影响到智利贻贝(*Mytilus chilensis*)的钙沉积速率和壳厚度^[18], 贝壳的弱化将使其更容易受到捕食者的侵袭, 所以酸化下钙化过程变化对于种群动态的研究具有重要意义。即使是同一物种, 其对海洋酸化的敏感性也存在显著差异。暴露于酸化海水中的纹藤壶(*Amphibalanus amphitrite*)在生长期基底壳直径有增加的趋势, 而基底壳板的灰分含量主要为碳酸钙, 证实在酸化 (pH 7.4)培养下的藤壶个体出现补偿性钙化^[19]。Parker 等^[20]研究发现, 在 pH 7.8 条件下, 悉尼岩牡蛎(*Saccostrea glomerata*)的养殖群体的壳每日增长量减少 25%, 而野生群体的减少 64%。贝类外壳(方解石)在酸化条件下更脆, 而内壳(文石)在酸化条件下变软, 表明酸化可能会引起贻贝壳物理性质的变化^[21]。当暴露在酸化条件下, 贝类虽然可以继续维持壳的钙化过程, 但由于在抵御环境变化时消耗了过多的能量, 会降低在钙化过程中的能量供给, 从而使得新生壳的结构和强度受到影响, 降低其保护作用。

1.3 酸化对免疫的影响

贝类具有不同于脊椎动物的免疫机制来抵抗外界病原体的入侵, 其宿主防御包括细胞和体液系统, 血细胞可以清除病原微生物和死亡细胞, 参与损伤修复, 是贝类主要的免疫防御机制^[22], 但海洋酸化可能会影响到贝类的免疫过程。Bibby 等发现, 酸化 (pH 6.7 和 7.7)对紫贻贝(*M. edulis*)健康有显著的消极影响, 碳酸钙壳溶解导致血淋巴中 Ca^{2+} 的水平升高, 吞噬作用受到抑制, 血细胞的生理功能受到负面影响, 其原因可能是因贝壳溶解引起的 Ca^{2+} 浓度增加, 随后导致依赖于 Ca^{2+} 的细胞信号传导途径受到影响^[23]。和正常条件 pH 8.1 相比, 暴露于 pH 7.3 的厚壳贻贝(*Mytilus coruscus*)血淋巴细胞除了酸性磷酸酶之外的其他抗氧化酶都表现出更高的活性^[24], 而溶酶体含量减少, 血细胞死亡率和活性氧产量增加^[25]。酸化 (p CO_2 101~203 Pa)可以引起太平洋牡蛎(*C. gigas*)血细胞凋亡和活性氧生成增加, 并且升高的 p CO_2 对一些抗氧化酶活性具有抑制作用, 消化腺中的谷胱甘

肽水平降低^[26], 过氧化氢酶显著下降, 但血淋巴免疫应答并没有受到显著影响^[27]。泥蚶(*Tegillarca granosa*)在酸化(pH 7.4 和 7.8)下的总血淋巴细胞数和吞噬率显著减少, 嗜酸性和嗜碱性粒细胞的百分比分别显著减少和增加, 信号传导也受到了一定的负面影响^[28]。海洋酸化会影响血细胞的细胞骨架、溶菌酶和一氧化氮, 这可能是泥蚶吞噬作用受阻的原因^[29]。酸化对贝类的免疫系统有显著影响, 会改变双壳贝类的免疫应答作用, 这可能会增加贝类对疾病的易感性, 导致其更容易受到病原体的攻击。到目前为止, 人们只对少数双壳类动物进行了研究, 对CO₂驱动的海洋酸化对海洋双壳类免疫力的影响仍然知之甚少, 并且基本的分子机制仍然未知。

1.4 酸化对呼吸代谢的影响

海水 pH 的降低影响贝类的生理代谢过程(食物摄取, 吸收, 氧消耗和氨排泄)。酸化(pH 7.5 和 7.8)条件下, 沟纹蛤仔(*Ruditapes decussates*)的清除率、摄入率和呼吸速率显著降低, 氨排泄率增加^[30]。暴露于高度酸化(pH 7.70~7.84)的智利贻贝(*M. chilensis*)清除率和吸收速率显著降低^[31], 死亡率增加, 健康指数(CI)随 pH 的降低而下降, 其生理活动(如清除率, 耗氧率等)也有一定程度下降, 钙化速率和碳酸酐酶活性的降低表明贻贝的碳汇能力受到抑制^[32]。酸化(0.112 kPa)引发欧洲大扇贝(*Pecten maximus*)耐热和有氧代谢范围减少, 闭合机能受损并且对极端温度的适应性减弱^[33]。生活在 pH 5.36 和 7.29 之间的热液喷口贻贝(*Bathymodiolus brevior*)的壳厚度和每日生长增量约为生活在 pH>7.8 的贻贝的一半, 表明低 pH 对生理代谢和生长有阻碍作用^[34]。栉孔扇贝(*Chlamys farreri*)在 pH 降至 7.9 时, 钙化速率降低 33%; 在 pH 7.3 钙化速率几乎为 0, 呼吸率和耗氧率分别降低了 14%和 11%^[35]。Wang 等^[36]发现低 pH(pH 7.3 和 7.7)对厚壳贻贝(*M. coruscus*)呼吸率和氨排泄率有显著的负面影响, 但其清除率、食物吸收效率几乎没有受到影响。贝类对食物摄入量减少和排泄率增加将会导致整体净生长能量减少, 最终将导致其生长速度减慢。与其他无脊椎动物比较, 贝类在形态上和生理上存在较大差异, 无论是在种间或种内, 代谢率都有显著的不同, 随着海洋酸化程度加深, 贝类的代谢机制可能发生变化, 这些可能影响到其在未来的生存和种群变化, 也可能影响到人类的健康。如 Su 等^[37]研究发现海水酸化可通过影响体内代谢, 改变可食用双壳类

体内苯并芘(B[a]P)、呋喃西林(NFZ)、氯霉素(CAP) 3 种污染物的积累。在 pH 为 7.8 和 7.4 时, 泥蚶对 B[a]P 的去除能力受到明显的抑制, 而对 NFZ 和 CAP 的去除能力有所增强^[37]。海水酸化能通过调节几种细胞通路的生物利用度、生物积累和生物应答, 影响贝类对 Cd²⁺的敏感性, 加重 Cd²⁺对贝类的危害作用, 如氧化胁迫和诱导血细胞凋亡^[38-39]。

1.5 酸化对酸碱调节的影响

作为碳水化合物反应的重要催化剂, 碳酸酐酶(CA)在脊椎动物的酸碱调节中起重要作用, 然而海洋无脊椎动物中 CA 的分类和调节功能, 特别是其对海洋酸化的响应很大程度上仍然是未知的^[40]。太平洋牡蛎(*C. gigas*)的 CgCAII-1 蛋白具有保守的 CA 催化结构域, 与无脊椎动物细胞质或线粒体 α -CA 具有高度的相似性, 可将 CO₂ 转化为 H⁺和 HCO₃⁻, 酸化下(pH 7.5)牡蛎肌肉、外套膜、肝胰腺、鳃和血细胞中的 mRNA 转录物显著增加, CgCAII-1 蛋白还可与膜相关蛋白相互作用, 这种基于细胞质的 CA 生理调节机制有助于解释海洋贝类对酸化的其他生理反应^[41]。紫贻贝(*M. edulis*)在酸化(pH 7.5)下血清 pCO₂ 水平和血淋巴碳酸氢盐水平增加, 表明贻贝并不能很好地进行酸碱调节, 使用碳酸氢盐缓冲其血淋巴的能力有限^[42]。酸碱调节是酸化过程的一个重要影响过程, 在短期的酸化条件下, 贝类有一定的酸碱调节能力, 在比较不同海洋生物对于海水酸化的适应性实验中, 活跃的贝类对于海洋酸化相较其他群体表现出更强的酸碱调节能力^[43], 但是超出耐受范围, 海水酸化作为一种促氧化胁迫源, 会导致动物体内酸碱平衡失调^[38], 仍会导致酸碱平衡紊乱, 从而导致其他生理过程异常。

1.6 酸化对繁殖的影响

不同于体内受精的生物, 大多数海洋贝类直接将配子排放到海水中, 并在海水中完成受精过程。海洋贝类的繁殖行为易受环境, 例如海洋酸化的影响。Zhao 等^[44]研究发现暴露于低 pH 7.7 的菲律宾蛤仔(*Ruditapes philippinarum*)亲本繁殖的后代生长速度显著增加, 表现出对酸化环境的适应性驯化。然而, 暴露于 pH 7.5 条件下白樱蛤(*Macoma balthica*)受精成功率减少 11%, 孵化成功率下降 87%^[45], pH 7.8 条件下悉尼岩牡蛎(*S. glomerata*)受精率显著降低^[46]。太平洋牡蛎(*C. gigas*)精子活力、受精率及孵化成功率均受酸化(pH 7.4 和 7.8)负面影响^[47], 两种条件下精子个

体之间游泳速度、精子活力没有显著性差异^[48]，也有实验证明酸化对马氏珠母贝(*Pinctada martensii*)受精行为并没有显著影响^[49]。海洋酸化还会提高海洋贝类的多精受精率，如酸化的海水会干扰泥蚶受精过程中与多精受精阻碍密切相关的卵膜去极化过程。研究证明贝类配子细胞内的 Ca^{2+} 浓度和信号转导在受精过程中发挥着不可替代的作用^[50]，海水酸化(pH 7.4 和 7.8)很可能会影响泥蚶卵细胞受精过程中 Ca^{2+} 内流和 Ca^{2+} 信号调控，从而导致泥蚶受精能力显著下降^[51]。以上研究表明，未来 300 年预期的酸化程度对贝类的繁殖影响程度较大，但对贝类不同种类的影响存在一定差异。

1.7 酸化对贝类行为学的影响

1.7.1 酸化对贝类幼体沉降行为的影响

大多数海洋无脊椎动物具有浮游的幼虫阶段，在变态过程中会发生沉降附着，从上层漂浮改为营底栖生活，这种行为对种群动态和群落结构有重要影响^[52]。研究表明酸化(pH 6.5~7.5)会降低印度回水牡蛎(*Crassostrea madrasensis*)幼虫沉降密度^[53]以及影响潜居泥沙生活的砂海螂(*Mya arenaria*)掘洞行为^[54]，对种群补充和扩散有负面影响。如果海洋酸化程度不断增加，幼体变态附着栖息环境的恶化可能会导致双壳类等关键种群受到威胁。

1.7.2 酸化对贝类捕食行为的影响

似鲍罗螺(*Concholepas concholepas*)幼虫摄食率随着 pH 下降而下降，并且当 pH 下降至 7.8 时，幼虫食物多为硅藻和鞭毛藻，而非蓝细菌^[55]。这项研究揭示了低 pH 条件对幼虫摄食行为的重要影响，海洋酸化可能从根本上影响似鲍罗螺幼虫摄食选择性。疣荔枝螺(*Thais clavigera*)在酸化 96 Pa 环境中会优先捕食短齿蛤(*Brachidontes variabilis*)，猎物处理时间显著减少^[56]。在当前环境 pCO_2 下，太平洋牡蛎(*C. gigas*)会降低自身的代谢速率以此调整对捕食者的响应，但伴随着 pCO_2 升高到 92 Pa，贝类的能量需求也会随着增加^[57]。大理石芋螺(*Conus marmoreus*)对驼背凤凰螺(*Gibberulus gibberulus gibbosus*)的捕食成功率在酸化 99 Pa 下相比对照组 40 Pa 下降了 50%^[58]。瓣膜运动对于调节鳃上的水流，提供食物及促进呼吸至关重要。北极蛤(*Arctica islandica*)在 pH 降至 6.2 时，绝大多数个体瓣膜运动速率增加^[59]。在探究海洋酸化对海洋无脊椎动物行为猎物防御的影响的实验中，发现海洋酸化可以改变一些贝类种群的

行为，如改变捕食者和猎物的动态，而氨基丁酸 A 型受体(GABA_A)干扰可能是支持贝类猎物在海洋酸化条件下行为反应的重要机制^[60]。以上结果均表明，海洋无脊椎动物有适合于自己独特的捕食策略，在最适假设中，要尽可能增加单位觅食时间内的能量收入，以使自己生存和繁殖的成功率达到最大，但这种捕食行为已受到海洋酸化的负面影响，大部分表现为对猎物的敏感性下降及其随后的摄食率降低。

1.7.3 酸化对贝类反捕食的影响

由于被捕者进化出各种策略来避免被其他动物猎食，所以在自然环境中捕食者和被捕食者处于一种互为消长平衡的状态，但海洋酸化引发的诸多生理响应，对机体内能量代谢以及能量再分配等方面产生影响，进而影响动物的反捕食行为。驼背凤凰螺(*G. gibberulus gibbosus*)有强壮的足，可以通过快速向前跳跃来逃避威胁，在升高的 pCO_2 (97 Pa)下，面对威胁时海螺跳跃个体数量减半，并且跳跃潜伏期增加，意味着其反捕食性能在酸化条件下下降^[61]。似鲍罗螺(*C. concholepas*)被海浪冲击脱落后，可以进行快速的自我复位，降低被捕食风险，然而当其暴露于升高 pCO_2 (101 Pa)及其捕食者时，自我复位时间大约是没有捕食者存在时的 2 倍，并且早期发育个体反捕食能力丧失^[62]。黑钟螺(*Tegula funebris*)在酸化 pH 7.0 时抵御海星捕食风险的能力下降，躲避时间降低^[63]。酸化(pH 7.3 和 7.7)导致厚壳贻贝(*M. edulis*)足丝分泌数量以及足丝分泌相关蛋白表达降低，闭壳肌强度减弱^[64]，表明贻贝的防御能力受到了一定程度的负面影响。海水酸化环境(pH 7.7)中生活的厚壳贻贝和紫贻贝的个体群聚性降低，其反捕食防御策略受到酸化胁迫的负面影响^[65]。以上结果表明不断增加的 CO_2 可能会损害被捕食者逃逸行为，改变捕食者与被捕食者之间的相互作用，这种作用不仅体现在策略和生理状态上，甚至还会作用于其表型和生活史等方面。

2 酸化与其他因子的复合胁迫效应

海洋环境因子很少单独对海洋生物产生影响，通常与其他因素共同作用，特别是在人类活动和环境压力高的沿海生境如河口和近岸水域中，但目前大部分研究聚焦单一因素的环境胁迫带来的影响，对复合环境胁迫研究的较少。环境因子的交互作用包括叠加效应、拮抗效应以及协同效应，对生物产生的影响不尽相同。

2.1 海洋酸化与升温对生物的复合效应

二氧化碳排放导致全球平均气温和海洋酸化程度增加,这两个过程同时发生,为了更好地了解它们对海洋物种的复合影响,需要阐明多重环境胁迫的交互效应。由于生理和生态特征的差异,海洋生物对海洋变暖和酸化的响应存在很大差异^[66-67],许多具有碳酸钙结构的海洋生物对海洋酸化十分敏感,这将损害它们产生钙化骨骼的能力。但某些钙化可以通过利用酸碱补偿^[68],迁移、代谢^[69-70]和能量再分配^[71]来缓冲酸化带来的负面影响。

智利贻贝(*M. chilensis*)的钙沉积净速率和总重量不受温度显著影响,但是受 pH 水平的负面影响,温度和 CO₂ 双重胁迫作用仅影响壳的溶解,对于钙化无显著影响^[118]。紫贻贝(*M. edulis*)和北极蛤耐海水温度和 pCO₂(31~168 Pa)范围较广,在胁迫作用下表现为脂褐素升高,壳生长和断裂力下降^[71]。酸化(pH 7.4 和 7.7)和升高的温度下鸡帘蛤(*Chamelea gallina*)硫代巴比妥酸反应物和过氧化氢酶显著降低,超氧化物歧化酶显著增加;地中海紫贻贝(*Mytilus galloprovincialis*)抗氧化酶活性增强,对总血细胞计数、中性红摄取、血淋巴溶菌酶活性和总蛋白水平等大部分免疫参数都有显著抑制作用^[72]。长期暴露于升高的 CO₂(81 Pa)和高温下的美洲牡蛎(*C. virginica*)和硬壳蛤(*M. mercenaria*),其细胞氧化还原状态被改变^[73]。磷砷礁(*Tridacna squamosa*)幼体存活率随着 pCO₂(63 和 103 Pa)和海水温度的增加而降低,并且在最高两组胁迫因子作用下存活率小于 20%,呈现出协同抑制作用^[74]。海洋酸化和变暖对血细胞的免疫参数和钙稳态具有潜在影响。Li 等发现酸化(pH 7.5 和 7.8)和变暖降低马氏珠母贝(*Pinctada fucata*)血淋巴的 pH 值,增加了总血细胞计数,总蛋白质含量和大透明细胞和粒细胞的百分比,同时降低了中性红吸收能力^[75]。

2.2 海洋酸化与缺氧对生物的复合效应

人类活动向水域环境输入过量营养物质,导致部分河口海岸水域富营养化,常同时出现酸化和缺氧现象。作为全球气候变化中的典型现象,酸化和缺氧在全球海域范围内的发生范围和频率不断增长。研究表明,在酸化(pH 7.8)和缺氧共胁迫作用下,美洲牡蛎(*C. virginica*)的生长速率降低^[76],呼吸功能受到抑制^[77],厚壳贻贝(*M. coruscus*)的清除率、吸收效率、呼吸率、排泄率、氧氮比(O:N)和生长净

能降低^[78],太平洋牡蛎(*C. gigas*)沉降前后的生长受到抑制^[79]。将紫贻贝(*M. edulis*)暴露在 2 个溶解氧水平(6 mg/L 和 2 mg/L)下的 3 个 pH 水平(8.1、7.7、7.3)中,并在 14 d 的暴露期间测量其清除率、吸收效率、呼吸率、生长范围和 O:N 比值。所有参数在低 pH、低氧条件下均显著降低,排泄率显著升高。低 pH 和低氧对所有参数的加性效应都很明显,低 pH 比低氧的加性效应更强。总的来说,缺氧会加剧酸化对贻贝生理能量的影响^[80]。天然条件下,有些海湾可能会产生昼夜循环性的 pH 和溶氧变化。有关昼夜循环性酸化和缺氧对贝类的生物学影响鲜有报道,目前仅有昼夜循环性缺氧和酸化对加州贻贝(*Mytilus californianus*)和地中海紫贻贝(*M. galloprovincialis*)以及厚壳贻贝(*M. coruscus*)生理和生长发育的影响^[81-82]。关于循环性缺氧和酸化对贝类的早期发育、能量代谢、血淋巴免疫和蛋白质表达影响的机制尚不清楚。

2.3 海洋酸化与重金属对生物的复合效应

地壳岩石风化、陆地水土流失以及工业污水的排放,使得重金属亦成为海洋环境中常见的污染物之一。Nardi 等发现酸化 pH 7.4 和镉相互作用使地中海紫贻贝(*M. galloprovincialis*)血细胞中 DNA 发生永久性损伤,并证实了温度和酸化的协同效应增加了镉的毒理学作用^[83]。酸化(pH 7.6 和 7.8)的海水能够增加 Cd²⁺在贝类鳃和消化腺中的富集,海水酸化和 Cd²⁺在诱导贝类氧化应激、组织病理损伤和细胞凋亡等方面具有协同作用^[84]。酸化(81 和 203 Pa)和镉胁迫抑制硬壳蛤(*M. mercenaria*)和美洲牡蛎(*C. virginica*)血细胞中的免疫相关功能,并且这些效应在升高的 pCO₂ 下加剧,导致细胞吞噬活性和黏附能力的降低,凝集素和热休克蛋白(HSP70)的 mRNA 在血细胞中表达和溶血酶在血细胞和血淋巴中的活性降低^[85]。然而,酸化(81 和 203 Pa)和铜胁迫下导致上述两种贝类循环血细胞数量增加,吞噬作用和血细胞黏附能力更高,血细胞的代谢活性降低^[86]。在低 pH 7.3 和砷暴露条件下观察到葡萄牙牡蛎(*C. angulata*)和太平洋牡蛎(*C. gigas*)谷胱甘肽 S-转移酶活性降低,其抗氧化、免疫防御和生物矿化功能受到损害^[87]。

2.4 海洋酸化与纳米材料对生物的复合效应

随着纳米材料的进一步广泛利用,由此产生的污染也不容忽视,因此有不少学者研究了海水酸化和纳米颗粒的复合胁迫作用。Wu 等^[88]采用流式细胞

术对暴露在纳米氧化锌(ZnO)和酸化(pH 7.3)共同胁迫下的厚壳贻贝(*M. coruscus*)的血淋巴细胞参数进行测量,发现这两种胁迫因子存在交互作用,对吞噬性能、酯酶和溶酶体含量都有负面影响。随着纳米 ZnO 浓度的增加,厚壳贻贝的呼吸速率(RR)、吸收效率(AE)、清除率(CR)、氧氮比(O: N)和生长净能(SFG)均显著降低,而排泄率(ER)显著增加。低 pH(pH 7.4)显著降低了贻贝的 CR、RR、SFG 和 O: N 值,在高纳米 ZnO 浓度条件下,ER 的增加更为显著,因此海水酸化和纳米 ZnO 交互作用影响贻贝的生态生理反应,当二者同时出现时,影响更为严重^[89]。当厚壳贻贝同时暴露于海水酸化(pH 7.3)和纳米二氧化钛(TiO₂)环境中时,标准代谢率、需氧代谢范围、特殊动力效应(SDA)斜率和 SDA 显著降低,而峰值代谢率、到峰值的时间和 SDA 持续时间显著增加,纳米 TiO₂ 和 pH 协同作用会对贻贝的摄食代谢产生不利影响^[90]。在海水酸化(pH 7.3)作用下,二氧化钛纳米颗粒诱导的氧化应激作用也在厚壳贻贝中增强^[91]。对于一些生理生化指标如超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、谷胱甘肽过氧化物、酸性磷酸酶和碱性磷酸酶等虽然没有发现酸化和纳米颗粒的显著交互作用,但在厚壳贻贝暴露于低 pH 或高浓度纳米颗粒时,上述指标还是有所增加,表明酸化或纳米颗粒诱导了氧化应激^[92]。

海水 pH 值、温度、氧含量和大多重金属离子都是影响海洋生物生存的重要环境因子,对海洋生物的生长繁殖、生理等方面均具重要影响,继而海洋生物多样性产生深远影响。在未来对贝类的研究中,需要进一步考虑到不同贝类物种对多种环境胁迫的响应的种间差异和种内变异性。

3 展望

目前对海洋酸化生理生态效应的认识主要集中在室内模拟酸化条件实验,天然环境下的围隔实验^[93-94]以及对自然环境高 CO₂ 水体的调查,如存在火山口 CO₂ 出口的区域和受近岸上升流影响的区域^[95]是具有重要现实环境意义的研究方向。当前,关于海洋生物对酸化的生理生态响应过程和机理我们还认识不足,对于酸化条件下不同物种之间的相互作用以及整个海洋生态系统对酸化的响应还知之甚少。未来,关于海洋酸化生理生态效应研究应重点关注:(1) 海洋底栖无脊椎动物,都具有不同形态和特征的生命阶段,在不同生命周期对酸化表现出不同

的响应机制,但现有研究大多数集中于早期生命阶段,在整个生活史阶段观察其对酸化的响应更能反映出该物种对酸化的适应性;(2) 驱动海洋生态系统变化的多元环境因子产生的交互作用可能更加复杂,鉴定多元环境胁迫对生物的复合影响是一个巨大的挑战,传统的生态生理方法大多研究单一的因子对物种的影响难以反映真实状况,现在需模拟现实环境对多个压力源进行从分子生理水平到机体有害结果的系统调查。

参考文献:

- [1] CARRINGTON E, WAITE J, SARA G, et al. Mussels as a model system for integrative ecomechanics[J]. Annual Review of Marine Science, 2015, 7(1): 443-469.
- [2] DONEY S, FABRY V, FEELY R, et al. Ocean acidification: the other CO₂ problem[J]. Annual Review of Marine Science, 2009, 1(1): 169-192.
- [3] ORR J, FABRY V, 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.
- [4] 于千钧,陶永朝,慕永通. 海洋酸化对中国贝类产业经济影响的初步研究[J]. 中国海洋大学学报(社会科学版), 2019(2): 60-64.
YU Qianjun, TAO Yongchao, MU Yongtong. A preliminary study on economic impacts of ocean acidification on China's mollusk industry[J]. Journal of Ocean University of China (Social Sciences), 2019(2): 60-64.
- [5] TALMAGE S, GOBLER C. The effects of elevated carbon dioxide concentrations on the metamorphosis, size, and survival of larval hard clams (*Mercenaria mercenaria*), bay scallops (*Argopecten irradians*), and Eastern oysters (*Crassostrea virginica*)[J]. Limnology and Oceanography, 2009, 54(6): 2072-2080.
- [6] TALMAGE S, GOBLER C. Effects of past, present, and future ocean carbon dioxide concentrations on the growth and survival of larval shellfish[J]. American Chemical Society, 2010, 107(40): 17246-17251.
- [7] WHITE M, MCCORKLE D, MULLINEAUX L, et al. Early exposure of bay scallops (*Argopecten irradians*) to high CO₂ causes a decrease in larval shell growth[J]. PLoS One, 2013, 8(4): e61065.
- [8] REN J, RAGG N, CUMMINGS V, et al. Ocean acidification and dynamic energy budget models: Parameterisation and simulations for the green-lipped mussel[J]. Ecological Modelling, 2020, 426: 109069.
- [9] COLE V, PARKER L, O'CONNOR S, et al. Effects of multiple climate change stressors: ocean acidification interacts with warming, hyposalinity, and low food supply on the larvae of the brooding flat oyster *Ostrea*

- angasi[J]. *Marine Biology*, 2016, 163(125): 1-17.
- [10] CUNNINGHAM S, SMITH A, LAMARE, M. The effects of elevated pCO₂ on growth, shell production and metabolism of cultured juvenile abalone, *Haliotis iris*[J]. *Aquaculture Research*, 2016, 47(8): 2375-2392.
- [11] GUO X, HUANG X, PU F, et al. Effects of ocean acidification caused by rising CO₂ on the early development of three mollusks[J]. *Aquatic Biology*, 2015, 23(2): 147-157.
- [12] KIM J, YU O, YANG E, et al. Effects of ocean acidification driven by elevated CO₂ on larval shell growth and abnormal rates of the venerid clam, *Macraa veneriformis*[J]. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2016, 34(6): 1191-1198.
- [13] HETTINGER A, SANFORD E, HILL T, et al. Larval carry-over effects from ocean acidification persist in the natural environment[J]. *Global Change Biology*, 2013, 19(11): 3317-3326.
- [14] FEELY R, DONEY S, COOLEY S. Ocean acidification: Present conditions and future changes in a high-CO₂ world[J]. *Oceanography*, 2009, 22(4): 36-47.
- [15] KURIHARA H, KATO S, ISHIMATSU A. Effects of increased seawater pCO₂ on early development of the oyster *Crassostrea gigas*[J]. *Aquatic Biology*, 2007, 1(1): 91-98.
- [16] HALEY B, HALES B, BRUNNER E, et al. Mechanisms to explain the elemental composition of the initial aragonite shell of larval oysters[J]. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 2018, 19(4): 1064-1079.
- [17] THOMSEN J, STAPP L, HAYNERT K, et al. Naturally acidified habitat selects for ocean acidification-tolerant mussels[J]. *Science Advances*, 2017, 3(4): e1602411.
- [18] DUARTE C, NAVARRO J, ACUÑA K, et al. Combined effects of temperature and ocean acidification on the juvenile individuals of the mussel *Mytilus chilensis*[J]. *Journal of Sea Research*, 2014, 85: 308-314.
- [19] MCDONALD M, MCCLINTOCK J, AMSLER C, et al. Effects of ocean acidification over the life history of the barnacle *Amphibalanus amphitrite*[J]. *Marine Ecology Process Series*, 2009, 385: 179-187.
- [20] PARKER L, ROSS P, O'CONNOR, W. Populations of the Sydney rock oyster, *Saccostrea glomerata*, vary in response to ocean acidification[J]. *Marine Biology*, 2011, 158(3): 689-697.
- [21] FITZER S, ZHU W, TANNER K, et al. Ocean acidification alters the material properties of *Mytilus edulis* shells[J]. *Journal of the Royal Society Interface*, 2015, 12(103): 20141227.
- [22] 刘世良, 麦康森. 贝类免疫系统和机理的研究进展[J]. *海洋学报(中文版)*, 2003, 25(2): 95-105.
LIU Shiliang, MAI Kangsen. The progress of studies on molluscs immunological system and mechanism -a review[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2003, 25(2): 95-105.
- [23] BIBBY R, WIDDICOMBE S, PARRY H, et al. Effect of ocean acidification on the immune response of the blue mussel, *Mytilus edulis*[J]. *Aquatic Biology*, 2008, 2(1): 67-74.
- [24] HU M H, LI L S, SUI Y M, et al. Effect of pH and temperature on antioxidant responses of the thick shell mussel *Mytilus coruscus*[J]. *Fish and Shellfish Immunology*, 2015, 46(2): 573-583.
- [25] WU F L, LU W Q, SHANG Y Y, et al. Combined effects of seawater acidification and high temperature on hemocyte parameters in the thick shell mussel *Mytilus coruscus*[J]. *Fish and Shellfish Immunology*, 2016, 56: 554-562.
- [26] WANG Q, CAO R W, NING X X, et al. Effects of ocean acidification on immune responses of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*[J]. *Fish and Shellfish Immunology*, 2016, 49: 24-33.
- [27] 魏磊. 长牡蛎(*Crassostrea gigas*)对海水酸化生理响应的组学研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2015.
WEI Lei. Omics studies on the physiological responses of Pacific oyster *Crassostrea gigas* to CO₂-driven ocean acidification[D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2015.
- [28] LIU S X, SHI W, GUO C, et al. Ocean acidification weakens the immune response of blood clam through hampering the NF-kappa β and toll-like receptor pathways[J]. *Fish and Shellfish Immunology*, 2016, 54: 322-327.
- [29] SU W H, RONG J H, ZHA S J, et al. Ocean acidification affects the cytoskeleton, lysozymes, and nitric oxide of hemocytes: A possible explanation for the hampered phagocytosis in blood Clams, *Tegillarca granosa*[J]. *Frontiers in Physiology*, 2018, 9: 619.
- [30] MA F, RANGE P, ALVAREZ-SALGADO X, et al. Physiological energetics of juvenile clams *Ruditapes decussatus* in a high CO₂ coastal ocean[J]. *Marine Ecology Progress*, 2011, 433: 97-105.
- [31] NAVARRO J, TORRES R, ACUÑA K, et al. Impact of medium-term exposure to elevated pCO₂ levels on the physiological energetics of the mussel *Mytilus chilensis*[J]. *Chemosphere*, 2013, 90(3): 1242-1248.
- [32] SUN T L, TANG X X, ZHOU B, et al. Comparative studies on the effects of seawater acidification caused by CO₂ and HCl enrichment on physiological changes in *Mytilus edulis*[J]. *Chemosphere*, 2016, 144: 2368-2376.
- [33] SCHALKHAUSSER B, BOCK C, STEMMER K, et al. Impact of ocean acidification on escape performance of the king scallop, *Pecten maximus* from Norway[J].

- Marine Biology, 2013, 160(8): 1995-2006.
- [34] TUNNICLIFFE V, DAVIES K, BUTTERFIELD D, et al. Survival of mussels in extremely acidic waters on a submarine volcano[J]. Nature Geoscience, 2009, 2(5): 344-348.
- [35] ZHANG M L, ZHOU J, FANG J G, et al. Impacts of marine acidification on calcification, respiration and energy metabolism of Zhikong scallop *Chlamys farreri*[J]. Progress in Fishery Sciences, 2011, 32(4): 48-54.
- [36] WANG Y J, LI L S, HU M H, et al. Physiological energetics of the thick shell mussel *Mytilus coruscus* exposed to seawater acidification and thermal stress[J]. Science of the Total Environment, 2015, 514: 261-272.
- [37] SU W H, SHI W, HAN Y, HU Y, et al. The health risk for seafood consumers under future ocean acidification (OA) scenarios: OA alters bioaccumulation of three pollutants in an edible bivalve species through affecting the in vivo metabolism[J]. Science of the Total Environment, 2019, 650(2): 2987-2995.
- [38] ALESSANDRO N, MAURA B, DANIELE F, et al. Oxidative and interactive challenge of cadmium and ocean acidification on the smooth scallop *Flexopecten glaber*[J]. Aquatic Toxicology, 2018, 196: 53-60.
- [39] SHI W, GUAN X F, HAN Y, et al. Waterborne Cd²⁺ weakens the immune responses of blood clam through impacting Ca²⁺ signaling and Ca²⁺ related apoptosis pathways[J]. Fish and Shellfish Immunology, 2018, 77: 208-213.
- [40] CHEGWIDDEN W, CARTER N. Introduction to the carbonic anhydrases, in The Carbonic Anhydrases[M]. Basel: Birkhäuser, 2000, 90: 13-28.
- [41] WANG X D, WANG M Q, JIA Z H, et al. A carbonic anhydrase serves as an important acid-base regulator in pacific oyster *Crassostrea gigas* exposed to elevated CO₂: implication for physiological responses of mollusk to ocean acidification[J]. Marine Biotechnology, 2017, 19(1): 22-35.
- [42] LEWIS C, ELLIS R, VERNON E, et al. Ocean acidification increases copper toxicity differentially in two key marine invertebrates with distinct acid-base responses[J]. Scientific Reports, 2016, 6(1): 1-10.
- [43] ERICSON J, HELLESSEY N, KAWAGUCHI S, et al. Adult Antarctic krill proves resilient in a simulated high CO₂ ocean[J]. Communications Biology, 2018, 1(1): 1-9.
- [44] ZHAO L Q, SCHOENE B, MERTZ-KRAUS R, et al. Sodium provides unique insights into transgenerational effects of ocean acidification on bivalve shell formation[J]. Science of the Total Environment, 2017, 577: 360-366.
- [45] VAN C, DEBUSSCHERE E, BRAECKMAN U, et al. The early life history of the clam *Macoma balthica* in a high CO₂ world[J]. PloS One, 2012, 7(9): e44655.
- [46] PARKER L, ROSS P, O'CONNOR, W. 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.
- [47] BARROS P, SOBRAL P, RANGE P, et al. Effects of sea-water acidification on fertilization and larval development of the oyster *Crassostrea gigas*[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2013, 440: 200-206.
- [48] HAVENHAND J, SCHLEGEL P. Near-future levels of ocean acidification do not affect sperm motility and fertilization kinetics in the oyster *Crassostrea gigas*[J]. Biogeosciences, 2009, 6(12): 3009-3015.
- [49] LIU W G, LIN J S. Effect of ocean acidification on fertilization and early development of the pearl oyster *Pinctada martensii* Dunker[J]. Marine Sciences, 2012, 36: 19-23.
- [50] SHI W, ZHA S J, HU L H, et al. Ageing reduces the reproductive performance of male white shrimp *Litopenaeus vannamei* by altering sperm intracellular Ca²⁺ concentrations and interfering with sperm apoptosis[J]. Animal Reproduction Science, 2018, 198: 74-81.
- [51] 施巍. 海洋酸化对泥蚶受精的影响及机理研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2019.
- SHI Wei. Studies on the effects and mechanism of ocean acidification on the fertilization success of blood clam *Tegillarca granosa*[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2019.
- [52] CALEY M, CARR M, HIXON M, et al. Recruitment and the local dynamics of open marine populations[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1996, 27(1): 477-500.
- [53] KRIPA V, JENNI B, CHINNADURAI S, et al. Effects of acidification of meroplanktonic oyster settlement in a tropical estuary[J]. Indian Journal of Geo-Marine Sciences, 2014, 43(9): 1675-1681.
- [54] CLEMENTS J C, HUNT H L. Testing for sediment acidification effects on within-season variability in juvenile soft-shell clam (*Mya arenaria*) abundance on the northern shore of the Bay of Fundy[J]. Estuaries and Coasts, 2018, 41(2): 471-483.
- [55] VARGAS C, DE LA HOZ M, AGUILERA V, et al. CO₂-driven ocean acidification reduces larval feeding efficiency and changes food selectivity in the mollusk *Concholepas concholepas*[J]. Journal of Plankton Research, 2013, 35(5): 1059-1068.
- [56] XU X Y, YIP K R, SHIN P K S, et al. Predator-prey interaction between muricid gastropods and mussels

- under ocean acidification[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2017, 124(2): 911-916.
- [57] WRIGHT J, PARKER L, O'CONNOR W, et al. Ocean acidification affects both the predator and prey to alter interactions between the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) and the whelk *Tenguella marginalba* (Blainville, 1832)[J]. *Marine Biology*, 2018, 165(3): 1-12.
- [58] WATSON S, FIELDS J, MUNDAY P. Ocean acidification alters predator behaviour and reduces predation rate[J]. *Biology Letters*, 2017, 13(2): 20160797.
- [59] BAMBER S, WESTERLUND, S. Behavioral responses of *Arctica islandica* (Bivalvia: Arcticidae) to simulated leakages of carbon dioxide from sub-sea geological storage[J]. *Aquatic Toxicology*, 2016, 180: 295-305.
- [60] CLEMENTS J, COMEAU, L. Behavioral defenses of shellfish prey under ocean acidification[J]. *Journal of Shellfish Research*, 2019, 38(3): 725-742.
- [61] WATSON S, LEFEVRE S, MCCORMICK M, et al. Marine mollusc predator-escape behaviour altered by near-future carbon dioxide levels[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2014, 281(1774): 20132377.
- [62] MANRÍQUEZ P, JARA M, MARDONES M, et al. Ocean acidification affects predator avoidance behaviour but not prey detection in the early ontogeny of a keystone species[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2014, 502: 157-167.
- [63] JELLISON B, NINOKAWA A, HILL A, et al. Ocean acidification alters the response of intertidal snails to a key sea star predator[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2016, 283(1833): 20160890.
- [64] SUI Y M, HU M H, SHANG Y Y, et al. Antioxidant response of the hard shelled mussel *Mytilus coruscus* exposed to reduced pH and oxygen concentration[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2017, 137: 94-102.
- [65] KONG H, CLEMETS C, SAM D, et al. Seawater acidification and temperature modulate anti-predator defenses in two co-existing *Mytilus* species[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2019, 145: 118-125.
- [66] DUPONT S, HAVENHAND J, THORNDYKE T, et al. CO₂-driven ocean acidification radically affect larval survival and development in the brittlestar *Ophiothrix fragilis*[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2008, 373: 285-294.
- [67] FABRY V. Ocean science: Marine calcifiers in a high-CO₂ ocean[J]. *Science*, 2008, 320(5879): 1020-1022.
- [68] DONEY S, FABRY V, FEELY R, et al. Ocean acidification: the other CO₂ problem[J]. *Annual Review of Marine Science*, 2009, 1: 169-192.
- [69] WHITELEY N. Physiological and ecological responses of crustaceans to ocean acidification[J]. *Marine Ecology Progress*, 2011, 430: 257-271.
- [70] WIDDICOMBE S, SPICER J. Predicting the impact of ocean acidification on benthic biodiversity: What can animal physiology tell us?[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2008, 366(1/2): 187-197.
- [71] HIEBENTHAL C, PHILIPP E, EISENHAUER A, et al. Effects of seawater pCO₂ and temperature on shell growth, shell stability, condition and cellular stress of Western Baltic Sea *Mytilus edulis* (L.) and *Arctica islandica* (L.)[J]. *Marine Biology*, 2013, 160(8): 2073-2087.
- [72] MATOZZO V, CHINELLATO A, MUNARI M, et al. Can the combination of decreased pH and increased temperature values induce oxidative stress in the clam *Chamelea gallina* and the mussel *Mytilus galloprovincialis*?[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2013, 72(1): 34-40.
- [73] MATOO O, IVANINA A, ULLSTAD C, et al. Interactive effects of elevated temperature and CO₂ levels on metabolism and oxidative stress in two common marine bivalves (*Crassostrea virginica* and *Mercenaria mercenaria*) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology*, 2013, 164(4): 545-553.
- [74] WATSON S, SOUTHGATE P, MILLER G, et al. Ocean acidification and warming reduce juvenile survival of the fluted giant clam, *Tridacna squamosa*[J]. *Molluscan Research*, 2012, 32(3): 177-180.
- [75] LI S G, LIU Y J, LIU C, et al. Morphology and classification of hemocytes in *Pinctada fucata* and their responses to ocean acidification and warming[J]. *Fish and Shellfish Immunology*, 2015, 45(1): 194-202.
- [76] KEPPEL A, BREITBURG D, BURRELL R. Effects of co-varying diel-cycling hypoxia and pH on growth in the juvenile eastern oyster, *Crassostrea virginica*[J]. *PloS One*, 2016, 11(8): e0161088.
- [77] STECKBAUER A, RAMAJO L, HENDRIKS I, et al. Synergistic effects of hypoxia and increasing CO₂ on benthic invertebrates of the central Chilean coast[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2015, 2: 49.
- [78] SUI Y M, KONG H, HUANG X Z, et al. Combined effects of short-term exposure to elevated CO₂ and decreased O₂ on the physiology and energy budget of the thick shell mussel *Mytilus coruscus*[J]. *Chemosphere*, 2016, 155: 207-216.
- [79] KO G, DINESHRAM R, CAMPANATI C, et al. Interactive Effects of ocean acidification, elevated temperature, and reduced salinity on early-life stages of the

- Pacific oyster[J]. *Environmental Science and Technology*, 2014, 48(17): 10079-10088.
- [80] GU H X, SHANG Y Y, CLEMENTS J, et al. Hypoxia aggravates the effects of ocean acidification on the physiological energetics of the blue mussel *Mytilus edulis*[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2019, 149: 110538.
- [81] FRIEDER C, GONZALEZ J, BOCKMON E, et al. Can variable pH and low oxygen moderate ocean acidification outcomes for mussel larvae?[J]. *Global Change Biology*, 2014, 20(3): 754-764.
- [82] SHANG Y Y, WANG X H, DENG Y W, et al. Diel-cycling seawater acidification and hypoxia impair the physiological and growth performance of marine mussels[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 722: 138001.
- [83] NARDI A, MINCARELLI L, BENEDETTI M, et al. Indirect effects of climate changes on cadmium bioavailability and biological effects in the Mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis*[J]. *Chemosphere*, 2017, 169: 493-502.
- [84] 曹瑞文. 海水酸化和痕量金属 Cd^{2+} 和 Cu^{2+} 对经济贝类的复合毒性效应研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2019.
- CAO Ruiwen. Combined toxic effects of seawater acidification and trace metals (Ca^{2+} , Cu^{2+}) on economic shellfish[D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2019.
- [85] IVANINA A, HAWKINS C, SOKOLOVA I. Immunomodulation by the interactive effects of cadmium and hypercapnia in marine bivalves *Crassostrea virginica* and *Mercenaria mercenaria*[J]. *Fish and Shellfish Immunology*, 2014, 37(2): 299-312.
- [86] IVANINA A, HAWKINS C, SOKOLOVA I. Interactive effects of copper exposure and environmental hypercapnia on immune functions of marine bivalves *Crassostrea virginica* and *Mercenaria mercenaria*[J]. *Fish and Shellfish Immunology*, 2016, 49(2): 54-65.
- [87] MOREIRA A, FIGUEIRA E, SOARES A, et al. The effects of arsenic and seawater acidification on antioxidant and biomineralization responses in two closely related *Crassostrea* species[J]. *Science of the Total Environment*, 2016, 545/546: 569-581.
- [88] WU F L, CUI S K, SUN M, et al. Combined effects of ZnO NPs and seawater acidification on the haemocyte parameters of thick shell mussel *Mytilus coruscus*[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 624: 820-830.
- [89] SHI W, HAN Y, GUO C, et al. Ocean acidification increases the accumulation of titanium dioxide nanoparticles ($nTiO_2$) in edible bivalve mollusks and poses a potential threat to seafood safety[J]. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 3516.
- [90] SHANG Y Y, WU F L, WEI S S, et al. Specific dynamic action of mussels exposed to TiO_2 nanoparticles and seawater acidification[J]. *Chemosphere*, 2020, 241: 125104.
- [91] HUANG X Z, LIU Z K, Xie Z, et al. Oxidative stress induced by titanium dioxide nanoparticles increases under seawater acidification in the thick shell mussel *Mytilus coruscus*[J]. *Marine Environmental Research*, 2018, 137: 49-59.
- [92] HUANG X Z, LIU Y M, LIU Z K, et al. Impact of zinc oxide nanoparticles and ocean acidification on antioxidant responses of *Mytilus coruscus*[J]. *Chemosphere*, 2018, 196: 182-195.
- [93] BREITBARTH E, BELLERBY R, NEILL C, et al. Ocean acidification affects iron speciation during a coastal seawater mesocosm experiment[J]. *Biogeosciences*, 2010, 7(3): 1065-1073.
- [94] JOKIEL P, RODGERS K, KUFFNER I, et al. Ocean acidification and calcifying reef organisms: a mesocosm investigation[J]. *Coral Reefs*, 2008, 27(3): 473-483.
- [95] HALLSPENCER J, RODOLFOMETALPA R, MARTIN S, et al. Volcanic carbon dioxide vents show ecosystem effects of ocean acidification[J]. *Nature*, 2008, 454(7200): 96-99.

Advances in studies on the physiological and ecological effects of ocean acidification on shellfish

WANG Ting^{1, 2}, ZHENG Jia-hui^{1, 2}, HU Meng-hong^{1, 2}, XU Xu-dan³, WANG You-ji^{1, 2}

(1. International Research Center for Marine Biosciences, Shanghai Ocean University, Ministry of Science and Technology, Shanghai 201306, China; 2. Key Laboratory of Exploration and Utilization of Aquatic Genetic Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 3. Key Laboratory of Marine Ecosystem Dynamics, Ministry of Natural Resources, Hangzhou 310012, China)

Received: Jul. 11, 2020

Key words: mollusks; pH; acidification; ecophysiology

Abstract: Since the industrial revolution, greenhouse gases have been released in increasing quantities, a quarter of which has dissolved into the sea, reducing the pH and calcium carbonate saturation of seawater. This phenomenon is called ocean acidification. Ocean acidification and the accompanying changes in the seawater carbonate system have a profound impact on marine life. As a typical biological group in the marine ecosystem, mollusks possess a certain capacity for acid-base regulation. However, as calcified organisms, these animals may be easily affected by seawater acidification. Based on the existing investigations of ecophysiological responses in mollusks, we have found that ocean acidification almost affects the entire life history and most physiological processes of mollusks, which especially show high sensitivity to acidification in the early life stage. In this review, we summarize and discuss the present research progress on ecophysiological responses to ocean acidification in mollusks, providing a theoretical reference for future studies on the responding mechanisms of mollusks to ocean acidification.

(本文编辑: 杨 悦)