

$p\text{CO}_2$ 增加引起的海洋酸化对造礁珊瑚 光合效率的影响*

周洁^{1,2} 余克服¹ 施祺¹

(1. 中国科学院南海海洋研究所 广州 510301; 2. 中国科学院海南热带海洋生物实验站 三亚 572000)

提要 本研究采用叶绿素荧光技术, 选取三种鹿回头珊瑚礁区常见的珊瑚种类(*Acropora valida*、*Galaxea astreata* 和 *Favites abdita*), 分别设置海水环境为 450 μatm 、650 μatm (IPCC 预测的 2065 年的水平)、和 750 μatm (IPCC 预测的 2100 年的水平)的三个 $p\text{CO}_2$ 浓度梯度, 监测珊瑚在不同 CO_2 浓度下 10 天内的光合荧光参数的变化。实验结果表明, 水体 $p\text{CO}_2$ 为 650 μatm 时, 珊瑚的总体光合效率最高, 但随着时间延长, 珊瑚荧光参数在三个浓度梯度下都会显示不同程度的下降趋势。虽然三种珊瑚对不同浓度 CO_2 的响应程度不同, 但均显示出在低浓度 $p\text{CO}_2$ 时, pH 下降引起的酸化作用控制着珊瑚共生藻的光合效率; 而随着 $p\text{CO}_2$ 浓度增加, CO_2 增加引起的施肥效应则愈加明显, 并与酸化作用竞争, 共同作用于珊瑚共生藻, 使得光合荧光参数在波动中发生变化。

关键词 海洋酸化; $p\text{CO}_2$; 造礁珊瑚; 光合效率; 酸化效应; 施肥效应

中图分类号 P734 doi: 10.11693/hyhz20121221001

Vostok 冰芯记录(Petit *et al.*, 1999)显示, 在过去的 42 万年里, 大气 CO_2 浓度在 180ppmv 到 280—300ppmv 之间以约 10 万年为周期呈波动变化。但受人类活动影响, 目前大气 CO_2 浓度已从工业化前的 280ppmv 上升至现在的 380ppmv, 远远超过了自然变化的幅度。大气 CO_2 浓度的增加带来了严重的温室效应, 使得全球气候变暖, 同时导致海水中 CO_2 浓度过饱和以及酸度增加。根据已得到的测量结果(Mehrbach *et al.*, 1973; Caldeira *et al.*, 2003; Feely *et al.*, 2009), 海洋吸收的 CO_2 已经导致表层海水 pH 值下降了 0.12, 这相当于海水中氢离子(H^+)浓度上升了 30%。按照现在人类活动排放 CO_2 的速率, 到 2100 年海洋平均 pH 值将会比现在再降低 0.5, 即从现在的 8.2 下降到 7.7, 那时海水中 H^+ 浓度将是现在的三倍。大气 CO_2 浓度升高导致海水酸化的同时也会改变海水溶解无机碳(CO_2 、 HCO_3^- 、 CO_3^{2-})的浓度与比例, 以致海水 CO_2 分压($p\text{CO}_2$)和 HCO_3^- 浓度增加, CO_3^{2-} 浓度

下降(Kleyapas *et al.*, 2000)。目前一般认为, CO_3^{2-} 浓度的变化影响海水碳酸钙(CaCO_3)的饱和度, 进而影响钙质生物的钙化作用(Gattuso *et al.*, 1993; Elderfield, 2002; Feely *et al.*, 2004; Orr *et al.*, 2005)。建模实验(Langdon *et al.*, 2000)表明, 在大气 CO_2 浓度为 560ppmv 的环境下, 珊瑚礁的钙化率将降低 40%。

造礁珊瑚最基本的生态特征便是与一类称为虫黄藻(zooxanthellae)的单细胞藻类共生。珊瑚共生藻可以通过光合作用为宿主的钙化作用提供必要的能量, 因此酸化条件下共生藻是否可以为其提供充足的能量对宿主的生存至关重要。但到目前为止, 关于酸化对珊瑚的影响研究基本集中在钙化方面, 对珊瑚共生虫黄藻活性的影响研究较少(Goiran *et al.*, 1996; Reynaud *et al.*, 2003; Marubini *et al.*, 2008), 且研究结果多样, 至今还存在较大的争议。为此本文探讨 CO_2 浓度升高及其导致的海水酸化对造礁珊瑚共生藻光生理学特性的影响, 希望有助于全面评估海洋酸化

* 国家重大科学研究计划课题, 2013CB956102 号; 国家自然科学基金项目, 40830852 号, 41025007 号, 41272199 号。

通讯作者: 周洁, 博士研究生, E-mail: zhoujielyg@sina.com

收稿日期: 2012-12-21, 收修改稿日期: 2013-01-31

对珊瑚礁生态系统的影响。

1 研究地点与方法

1.1 珊瑚采集

海南三亚鹿回头珊瑚礁(109°28'E, 18°13'N)发育有非常典型的珊瑚岸礁,是我国研究程度最高的珊瑚岸礁之一。鹿回头珊瑚礁的优势珊瑚科为鹿角珊瑚科(Acroporidae)、杯形珊瑚科(Pocilloporidae)和滨珊瑚科(Poritidae),优势珊瑚属为滨珊瑚属(*Porites*)和鹿角珊瑚属(*Acropora*),优势珊瑚种为澄黄滨珊瑚(*Porites lutea*)(赵美霞等, 2009)。

本研究选取了三亚鹿回头珊瑚礁海域三种常见种作为室内建模实验的研究对象,包括强壮鹿角珊瑚 *Acropora valida*、稀杯盔形珊瑚 *Galaxea astreata* 和秘密角蜂巢珊瑚 *Favites abdita*。将野外采集的珊瑚样品于 1h 内运入位于中国科学院海南热带海洋生物实验站的“珊瑚礁环境监测-记录实验室”内珊瑚养殖箱,并分成 4 小块。每个养殖箱尺寸为 150cm×60cm×80cm,水流控制为 6500L/h,利用空调使水温稳定在 26°C 左右,盐度控制在 33 左右,400W 金属卤化吊灯(色温为 20000K)提供光源,每天 6:00—18:00 给予 12h 的光照。大约一周后,待珊瑚情况稳定后开始进行实验。本实验中的珊瑚种属鉴定得到了赵美霞的帮助。

1.2 室内模型的建立

根据前期野外监测获得的资料,三亚鹿回头海域海水 $p\text{CO}_2$ 的平均值为 390 μatm ,鉴于实验室的密闭环境会使海水 $p\text{CO}_2$ 略有升高,因此拟在实验室建

立本底为 450 μatm 的模拟环境,以 650 μatm (IPCC 预测 2065 年水平)、750 μatm (IPCC 预测 2100 年水平)(IPCC, 2007)为浓度梯度,以 10 天为实验周期,观察珊瑚在不同浓度中的响应。 $p\text{CO}_2$ 水平的调节是通过向过滤槽内通入 CO_2 实现的,并通过计泡器来调节 CO_2 的流速。通过监测养殖箱内 pH,从而间接对 $p\text{CO}_2$ 水平进行实时监控。

1.3 研究方法

1.3.1 海水理化参数的测量 利用 YSI6920V2 型多参数水质观测仪测量养殖箱内海水的温度、盐度。每隔 6h 对养殖箱内海水进行采集,测其 pH 和总碱度(TA)。以上各参数使用软件 $\text{CO}_2\text{SYS Program}$ (Pierrot *et al.*, 2006),选择 Mehrbach 等人(1973)提出并经 Dickson 等(1987)修订后的常数,可计算碳酸盐体系各组分($p\text{CO}_2$, CO_3^{2-} , HCO_3^- , 海水总溶解 CO_2^* , 文石饱和度 Ω_{ar})。

1.3.2 珊瑚共生藻叶绿素荧光参数的测定 为了检测环境因子对珊瑚共生藻光合作用的影响,我们利用超便携式调制叶绿素荧光仪 Mini-PAM(Walz, Effeltrich, Germany)测量珊瑚共生藻叶绿素荧光参数来指示这些变化。将珊瑚样品置于黑暗环境下 20min,测量其荧光诱导曲线和快速光响应曲线(Rapid Light Curve, RLC),得到以下 7 个荧光参数:最大光量子产量 F_v/F_m 、实际光量子产量 Φ_{PSII} 、光化学淬灭系数 q_P 、非光化学淬灭系数 NPQ、系统效率 α 、最快电子传递速率 $r\text{ETR}_{\text{max}}$ 和最低饱和辐射 E_k ,各参数的意义与计算方法已列于表 1 中。

表 1 荧光参数及其定义

Tab.1 Parameters and definitions of fluorescence

荧光参数	公式	定义
F_0		初始荧光,即在暗适应状态下当 PSII 的所有反应中心处于完全开放状态并且所有的非光化学过程处于最小时的荧光产量
F_0'		光适应状态下的初始荧光
F_m		最大荧光,即在暗适应状态下当 PSII 的所有反应中心处于完全关闭状态并且所有的非光化学过程处于最小时的荧光产量
F_m'		光适应状态下的最大荧光
F_t		任意时间实际荧光产量
Φ_{PSII}	$(F_m' - F_t)/F_m'$	PSII 的实际光量子产量
F_v/F_m	$(F_m - F_0)/F_m$	PSII 的最大光化学量子产量,反映了当所有的 PSII 反应中心均处于开放态时的量子产量
q_P	$(F_m' - F_t)/(F_m' - F_0)$	光化学淬灭系数,即激发能被开放的反应中心捕获并转化为化学能而导致的荧光淬灭,反映了光适应状态下 PS II 进行光化学反应的能力。
NPQ	$(F_m - F_m')/F_m'$	非光化学淬灭系数,即激发能以热能形式耗散而导致的荧光淬灭
$r\text{ETR}_{\text{max}}$	由 RLC*拟合得出	最快电子传递速率
α	由 RLC 拟合得出	电子传递链的效率
E_k	$r\text{ETR}_{\text{max}}/\alpha$	最低饱和辐射,即电子传递速率达到饱和水平时的辐射水平

*光响应曲线

测量时, 将 Mini-PAM 光导纤维探头置于与珊瑚表面垂直距离约为 2mm 处, 所用光纤的有效光径为 5.5mm, 电信号阻尼(Damping)和增益(Gain)的设置分别为 1 和 2。每天早上 5:00 开始, 每隔 6h 对养殖箱内珊瑚样品进行叶绿素荧光参数的测定。

1.4 数据统计分析方法

数据间的正态性检验采用 Shapiro-Wilk 的 W 检验统计量, 方差齐性检验采用 Levene's 检验。不同 $p\text{CO}_2$ 水平下各参数间的差异采用一元方差分析(one-way ANOVA), 用 Student-Newman-Keuls(SNK)法比较各组间平均值间的差异是否有统计学意义。若不满足正态性或方差齐性, 则选用 Kruskal-Wallis 秩和检验进行分析。同一 $p\text{CO}_2$ 水平下不同日期间的参数比较采用 t 检验和符号秩和检验(不满足正态性或方差齐性)。影响因子与参数之间的相关关系采用 Pearson 直线相关分析。所有统计都在 SAS 9.2 软件(SAS Institute, Cary, NC)中完成, 显著性水平设定为 $\alpha=0.05$ 。

2 实验结果

2.1 环境参数

根据野外监测结果建立的室内模型参数如表 2 所示, 温盐都控制在珊瑚正常生长范围内。三个处理组间的 $p\text{CO}_2$ 与 pH 统计学差异显著($P<0.05$)。其它类似的酸化实验所建立的模型中(表 3), 虽然温度、盐度等具体参数不尽相同, 但基本上当 $p\text{CO}_2$ 从 450 μatm 增加到 650 μatm 时, pH 的变化范围为 0.116—0.171; 当 $p\text{CO}_2$ 从 450 μatm 增加到 750 μatm 时, pH 的变化范围为 0.180—0.250。本实验将 $p\text{CO}_2$ 从 450 μatm 增加到 650 μatm 和 750 μatm 时, pH 分别降低了 0.118 和 0.183, 属于变化的正常范围。

图 1 将本模型中的 $p\text{CO}_2$ 和 pH 与自然环境海水中的变化趋势作了比较, 可看出室内模型的总体水

平要低于自然环境的变化。根据野外监测数据拟合出的多元线性趋势表明, 当 pH 降到 7.9 时, 其 $p\text{CO}_2$ 可增加到 950 μatm 以上, 而模型中只增加到 800 μatm 左右, 达不到 900 μatm , 但二者的趋势变化是相似的。若将表 3 中其他研究的室内模型参数放入图中, 模拟出来的水平也要低于自然环境的变化。

2.2 $p\text{CO}_2$ 水平升高下珊瑚共生藻荧光参数的响应

2.2.1 荧光参数平均水平变化

2.2.1.1 实际光量子产量 Φ_{PSII} 总体来看(图 2a), 三种珊瑚 650 μatm 组的 Φ_{PSII} 值都最大。其中, *Acropora valida* 在 $p\text{CO}_2$ 为 450 μatm 时其 Φ_{PSII} 平均值为 0.70 ± 0.07 , 与 650 μatm 组的(0.73 ± 0.04)差异显著($\chi^2=9.3234$, $P=0.0095$), 而 750 μatm 组的 Φ_{PSII} (0.72 ± 0.05)与其它两组都无明显差异。对于 *Galaxea astreata*, 当 $p\text{CO}_2$ 从 450 μatm 升到 650 μatm 时, 其 Φ_{PSII} 无统计学差异, 约为 0.72, 而升到 750 μatm 时, Φ_{PSII} 明显下降到 0.70 ± 0.09 ($\chi^2=10.1271$, $P=0.0063$)。 *Favites abdita* 共生藻的 Φ_{PSII} 值是三种珊瑚中相对低的, 450 μatm 组的平均值仅为 0.58 ± 0.12 , 显著($\chi^2=124.9$, $P<0.0001$) 低于 650 μatm 组 (0.67 ± 0.04), 而其与 750 μatm 组(0.60 ± 0.09)两组间无明显差异。

2.2.1.2 最大光量子产量 F_v/F_m 从平均水平来看(图 2b), 与 Φ_{PSII} 类似, 三种珊瑚 650 μatm 组的 F_v/F_m 值都是最大的, *Favites abdita* 要明显低于另 2 种珊瑚。其中, *A. valida* 三组的差异都很明显($\chi^2=65.1053$, $P<0.0001$), $p\text{CO}_2$ 为 450、650 和 750 μatm 时其 F_v/F_m 平均值分别为 0.66 ± 0.03 、 0.73 ± 0.02 和 0.69 ± 0.03 。对于 *G. astreata*, 当 $p\text{CO}_2$ 从 450 μatm 升到 650 μatm 时, 其 F_v/F_m 平均值从 0.72 ± 0.02 增加到 0.75 ± 0.02 , 而当升到 750 μatm 时, 又下降到 0.72 ± 0.02 , 因此 450 和 750 μatm 两组差异并不显著。 $p\text{CO}_2$ 为 450、750 μatm 时, *F. abdita* 的 F_v/F_m 值无显著差异, 这两组都明显低于 650 μatm 组的 0.68 ± 0.02 。

表 2 鹿回头礁区自然环境和室内实验环境的海水参数

Tab.2 Comparison of seawater parameters between field monitoring and CO_2 -dosing control experiment

时间	处理组	温度($^{\circ}\text{C}$)	盐度	$p\text{CO}_2$ (μatm)	pH	来源
野外 监测	2009.8	26.45 \pm 0.95	33.45 \pm 0.30	610 \pm 112	8.05 \pm 0.08	严宏强 等 (2011)
	2010.11	25.33 \pm 0.33	33.01 \pm 0.22	414 \pm 62	8.21 \pm 0.05	
	2011.2	23.18 \pm 0.30	33.86 \pm 0.06	428 \pm 48	8.15 \pm 0.05	
	2011.4	25.03 \pm 0.58	34.07 \pm 0.38	511 \pm 49	8.11 \pm 0.04	本文
室内 实验	450 μatm	27.10 \pm 0.70	33.27 \pm 0.19	444 \pm 22	8.10 \pm 0.02	本文
	650 μatm	26.24 \pm 0.66	33.80 \pm 0.31	634 \pm 59	7.99 \pm 0.04	
	750 μatm	27.17 \pm 1.04	33.10 \pm 0.14	756 \pm 97	7.92 \pm 0.05	

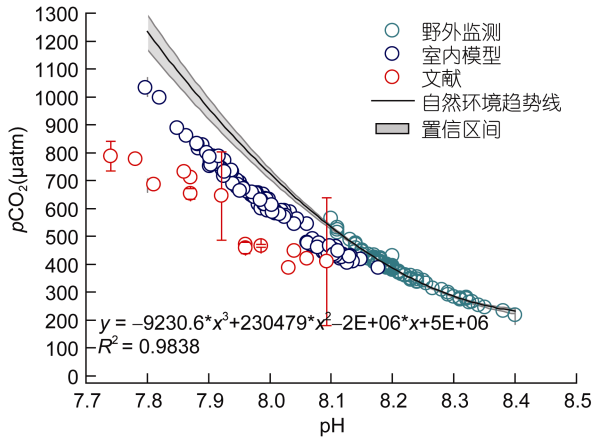


图 1 鹿回头海域野外监测点(青色)与室内模型(蓝色)以及其他研究(红色)的 $p\text{CO}_2$ 和 pH 浓度
 Fig.1 $p\text{CO}_2$ and pH concentrations of seawater in the Luhuitou Fringing Reef (dark cyan), incubation chamber (blue) and other studies (red)

2.2.1.3 系统效率 α 总体来看(图 2c), 三种珊瑚在不同的 $p\text{CO}_2$ 下, 其 α 都差异较显著, 且 750 μatm 组的 α 明显低于 650 μatm 组。其中, *A. valida* 和 *F. abdita* 的变化趋势相似, 450 μatm 组的 α 最低, 平均分别为 0.19 ± 0.02 和 0.16 ± 0.02 , 要明显低于其他两组 ($\chi^2=90.0233, P<0.0001$)。对于 *G. astreata*, 当 $p\text{CO}_2$ 从 450 μatm 增加到 650 μatm 时, α 没发生明显变化。

2.2.1.4 光化学淬灭系数 q_p 从平均水平来看(图 2d), 三种珊瑚在 $p\text{CO}_2$ 为 750 μatm 时, q_p 达到最大。其中, *A. valida* 750 μatm 组的 q_p 平均为 0.92 ± 0.09 , 450 μatm 组的值(0.88 ± 0.12)要高于 650 μatm 组(0.86 ± 0.07) ($\chi^2=37.5829, P<0.0001$)。对于 *G. astreata*, 随 $p\text{CO}_2$ 逐渐增加, 从 450 μatm 的 0.70 ± 0.07 升到 650 μatm 的 0.73 ± 0.10 , 最终增加到 750 μatm 的 0.81 ± 0.11 。并且三个处理组中, *G. astreata* 的 q_p 水平都要低

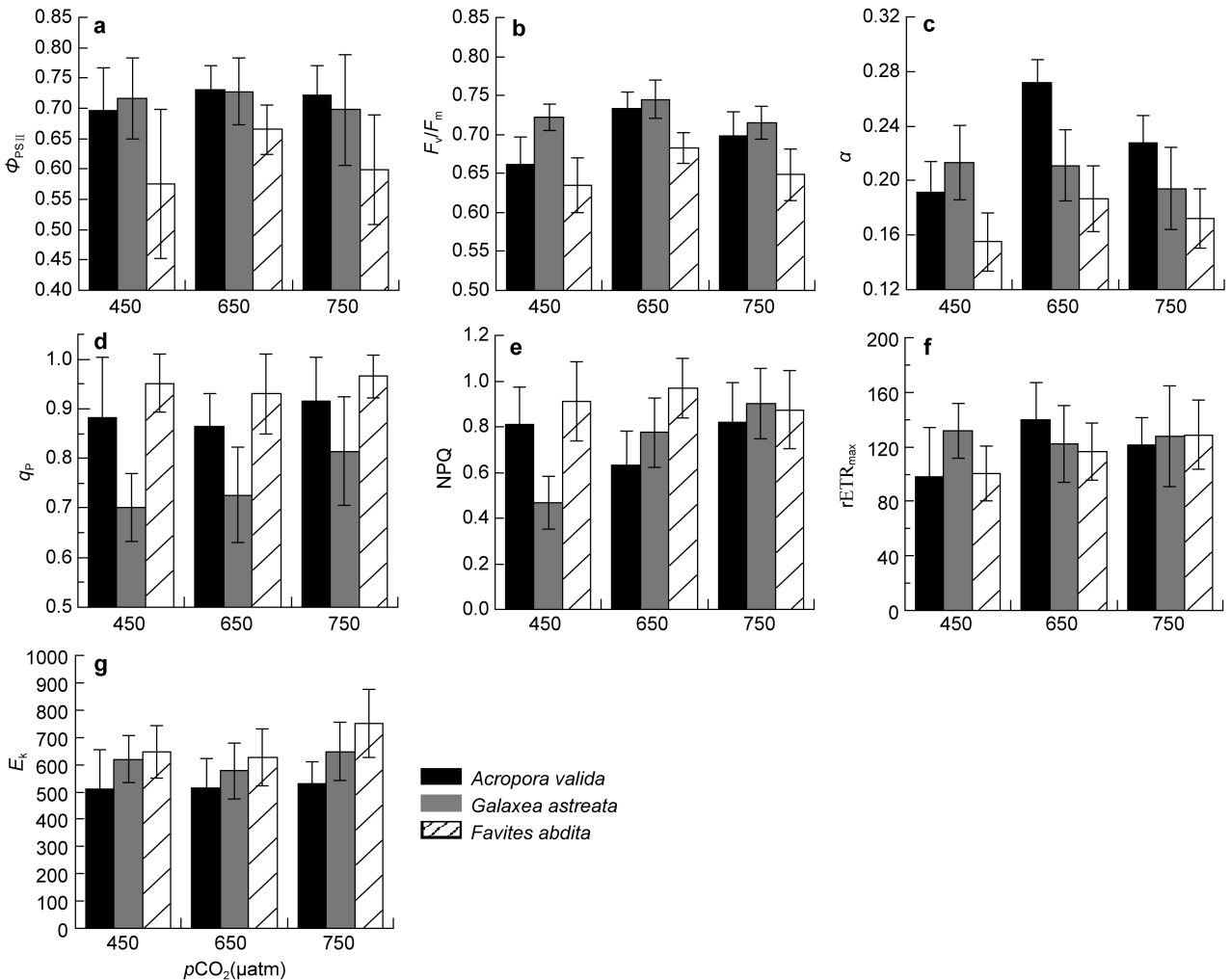


图 2 不同 $p\text{CO}_2$ 水平下珊瑚共生藻荧光参数均值比较

Fig.2 Comparison among mean fluorescence parameters in different $p\text{CO}_2$

- a. PS II 的实际光量子产量 Φ_{PSII} ; b. PS II 的最大光化学量子产量 F_v/F_m ; c. 电子传递链效率 α ; d. 光化学淬灭系数 q_p ;
- e. 非光化学淬灭系数 NPQ; f. 最快电子传递速率 $r\text{ETR}_{\text{max}}$; g. 最低饱和辐射 E_k

于 *A. valida*。*F. abdita* 是三种珊瑚中水平最高的, 650 μ atm 时其 q_p 平均组为 0.93 ± 0.08 , 略低于 450、750 μ atm 组($\chi^2=175.2057$, $P<0.0001$)。

2.2.1.5 非光化学淬灭系数 NPQ 三种珊瑚的 NPQ 在 $p\text{CO}_2$ 增加时的变化差异很大。*A. valida* 650 μ atm 组的 NPQ 平均为 0.63 ± 0.15 , 是三个处理组中最低的($\chi^2=92.0785$, $P<0.0001$), 而 450 和 750 μ atm 组无明显差异。对于 *G. astreata*, 随 $p\text{CO}_2$ 渐渐增加, 其 NPQ 从 450 μ atm 的 0.47 ± 0.11 升到 650 μ atm 的 0.77 ± 0.15 , 最终增加到 750 μ atm 的 0.90 ± 0.15 , 三组之间差异显著($\chi^2=241.742$, $P<0.0001$)。而 *F. abdita* 的平均最高 NPQ 出现在 650 μ atm 组, 约为 0.97 ± 0.13 , 450 μ atm 和 750 μ atm 组的平均 NPQ 无明显差异。

2.2.1.6 最快电子传递速率 $r\text{ETR}_{\text{max}}$ 从平均水平来看(图 2f), 不同 $p\text{CO}_2$ 下 *A. valida* 和 *F. abdita* 的 $r\text{ETR}_{\text{max}}$ 存在显著差异($\chi^2=33.1254$, $P<0.0001$; $\chi^2=31.1395$, $P<0.0001$)。与 α 相似, *A. valida* 在 450 μ atm 组的值最低, 而 650 μ atm 组的值最大。对于 *G. astreata*, 当 $p\text{CO}_2$ 从 450 μ atm 增加到 750 μ atm 时, $r\text{ETR}_{\text{max}}$ 没发生明显变化。随 $p\text{CO}_2$ 的增加, *F. abdita* 的 $r\text{ETR}_{\text{max}}$ 由 450 μ atm 组的 100.3 ± 20 上升到 750 μ atm 组的 128.8 ± 25 。

2.2.1.7 最低饱和和辐射 E_k 从平均水平来看(图 2g), 不同 $p\text{CO}_2$ 下 *A. valida* 的 E_k 平均水平不存在显

著差异($\chi^2=1.962$, $P=0.3749$)。对于 *G. astreata*, 当 $p\text{CO}_2$ 从 650 μ atm 增加到 750 μ atm 时, E_k 水平明显上升($F=5.50$, $P=0.0052$)。而 *F. abdita* 在 $p\text{CO}_2$ 较低时无较大变化, 当升到 750 μ atm 时, E_k 出现显著的增加($\chi^2=47.3661$, $P<0.0001$)。

2.2.2 低浓度下珊瑚共生藻荧光参数的响应

2.2.2.1 *Acropora valida* 当 $p\text{CO}_2$ 为 450 μ atm 时, *Acropora valida* 的七种荧光参数中有三种出现明显下降(图 3a): Φ_{PSII} ($R=-0.9536$, $P<0.0001$)、 F_v/F_m ($R=-0.7954$, $P=0.0034$)和 α ($R=-0.6861$, $P=0.0197$)。其它四种参数虽有下降趋势, 但并不显著。同时该浓度下, *A. valida* 的 F_v/F_m 和 NPQ 变化与 pH 呈显著的正相关(F_v/F_m $R=0.4118$, $P=0.0067$; NPQ $R=0.4808$, $P=0.0013$), NPQ 还与 $p\text{CO}_2$ 略呈负相关关系($R=-0.3588$, $P=0.0196$), 说明低浓度时 *A. valida* 的 F_v/F_m 和 NPQ 主要受 pH 控制。

2.2.2.2 *Galaxea astreata* 与 *Acropora valida* 相比, *Galaxea astreata* 在 $p\text{CO}_2$ 为 450 μ atm 的环境下变化并不大, 只有 Φ_{PSII} 略微下降($R=-0.7262$, $P=0.0114$), 其他的荧光参数虽有波动, 但未出现显著的趋势(图 3b)。众多荧光参数与 pH、 $p\text{CO}_2$ 相关性分析结果显示, 只有 F_v/F_m 的日平均值在该浓度与 $p\text{CO}_2$ 有略显著的负相关关系($R=-0.6666$, $P=0.0251$), 说明 $p\text{CO}_2$ 的增加会减少 *G. astreata* 的光合产量。

2.2.2.3 *Favites abdita* 在 $p\text{CO}_2$ 为 450 μ atm 的环

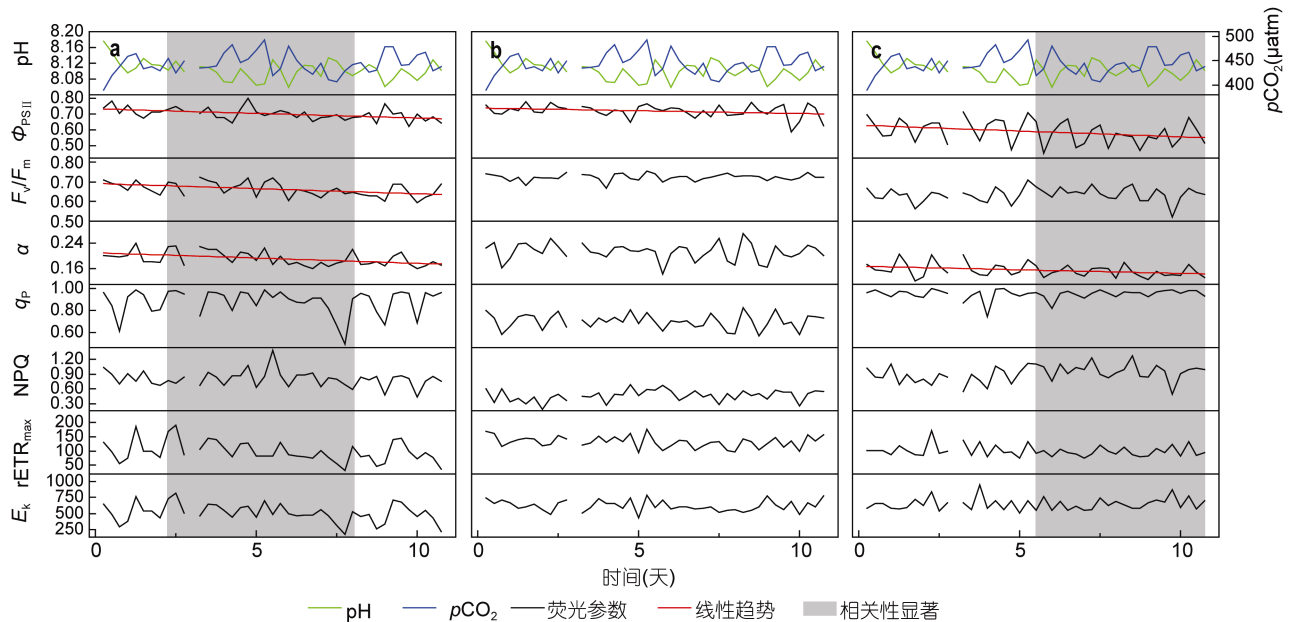


图 3 450 μ atm 时珊瑚共生藻荧光参数在实验期间的变化

Fig.3 Fluctuations of fluorescence parameters in corals exposed to 450 μ atm during the 10-day period
a: *Acropora valida*; b: *Galaxea astreata*; c: *Favites abdita*

境中, *Favites abdita* 共生藻的荧光参数中有两种出现了较明显的下降(图 3c): Φ_{PSII} ($R=-0.8127$, $P=0.0024$) 和 α ($R=-0.8387$, $P=0.0013$)。相关性分析结果表明, q_p 随 pH 的增加而增加, 略呈正相关关系 ($R=0.3712$, $P=0.0155$), 说明 $450\mu\text{atm}$ 环境下 *F. abdita* 的 q_p 变化主要受 pH 控制。

2.2.3 中浓度下珊瑚共生藻荧光参数的响应

2.2.3.1 *Acropora valida* 在 $650\mu\text{atm}$ 组中, *Acropora valida* 的七种荧光参数中仅有两种出现了显著下降(图 4a): F_v/F_m ($R=-0.8613$, $P=0.0007$) 和 α ($R=-0.8071$, $P=0.0027$), 但其下降幅度都不及 $450\mu\text{atm}$ 组。同时, F_v/F_m 的日平均值与 pH 呈较显著正相关 ($R=0.6586$, $P=0.0275$), 说明该浓度下 *A. valida* 的 F_v/F_m 受到了 pH 变化的影响。

2.2.3.2 *Galaxea astreata* 与 $450\mu\text{atm}$ 组相比, *Galaxea astreata* 在 $p\text{CO}_2$ 为 $650\mu\text{atm}$ 时光量子产量并未受到较大影响, 而电子传递链, 即 $r\text{ETR}_{\text{max}}$ 和 E_k 均出现明显下降 ($R=-0.65112$, $P=0.03$; $R=-0.82986$, $P=0.0016$), 同时这两个参数还与 pH 呈正相关关系, E_k 与 $p\text{CO}_2$ 呈负相关关系, 说明该组 *G. astreata* 的电子传递链主要受 pH 影响(图 4b)。

2.2.3.3 *Favites abdita* 与 *A. valida* 类似, *Favites abdita* 在 $p\text{CO}_2$ 为 $650\mu\text{atm}$ 时, 其大多数共生藻荧光参数并未受到太大影响, 仅 F_v/F_m ($R=-0.7297$, $P=0.0108$) 和 α ($R=-0.7080$, $P=0.0148$) 受到了较明显抑制,

但抑制程度远不及 $450\mu\text{atm}$ 组(图 4c)。但相关分析显示, 七个所测量的荧光参数的日平均值都与 pH 呈明显的正相关关系, 说明 $650\mu\text{atm}$ 的酸化环境已经明显影响到了该珊瑚的光合作用。

2.2.4 高浓度下珊瑚共生藻荧光参数的响应

2.2.4.1 *Acropora valida* 当 $p\text{CO}_2$ 增加到 $750\mu\text{atm}$ 时, *Acropora valida* 共生藻的 Φ_{PSII} ($R=-0.6341$, $P=0.0362$)、 F_v/F_m ($R=-0.8613$, $P=0.0007$) 和 α ($R=-0.6149$, $P=0.0441$) 都有明显的下降, 但下降幅度仍不及 $450\mu\text{atm}$ 组, 后两种参数的显著性水平也不及 $450\mu\text{atm}$ 组(图 5a)。相关性分析显示, *A. valida* 共生藻各荧光参数的变化与 pH 或 $p\text{CO}_2$ 增减没有明显的相关关系。

2.2.4.2 *Galaxea astreata* 与 $p\text{CO}_2$ 为 $450\mu\text{atm}$ 时类似, *Galaxea astreata* 在 $p\text{CO}_2$ 较高的环境下变化也不大, 只有 Φ_{PSII} 有较明显的下降 ($R=-0.7809$, $P=0.0046$), 其他的荧光参数虽有波动, 但未出现显著的趋势(图 5b)。同时, Φ_{PSII} 与 pH 呈正相关关系 ($R=0.5238$, $P=0.0004$), 与 $p\text{CO}_2$ 呈负相关关系 ($R=-0.4846$, $P=0.0011$); 与此相反, F_v/F_m 与 pH 呈负相关关系 ($R=-0.3143$, $P=0.0454$), 与 $p\text{CO}_2$ 呈正相关关系 ($R=0.3532$, $P=0.0235$), 此外, α 和 $r\text{ETR}_{\text{max}}$ 也与 $p\text{CO}_2$ 有一定的正相关关系 (α : $R=0.3591$, $P=0.0211$; $r\text{ETR}_{\text{max}}$: $R=0.3178$, $P=0.0429$)。说明在 $p\text{CO}_2$ 为 $750\mu\text{atm}$ 的环境下, *G. astreata* 的 Φ_{PSII} 主要受 pH 控制, 而 F_v/F_m 、 α 以及 $r\text{ETR}_{\text{max}}$ 主要受 $p\text{CO}_2$ 影响。

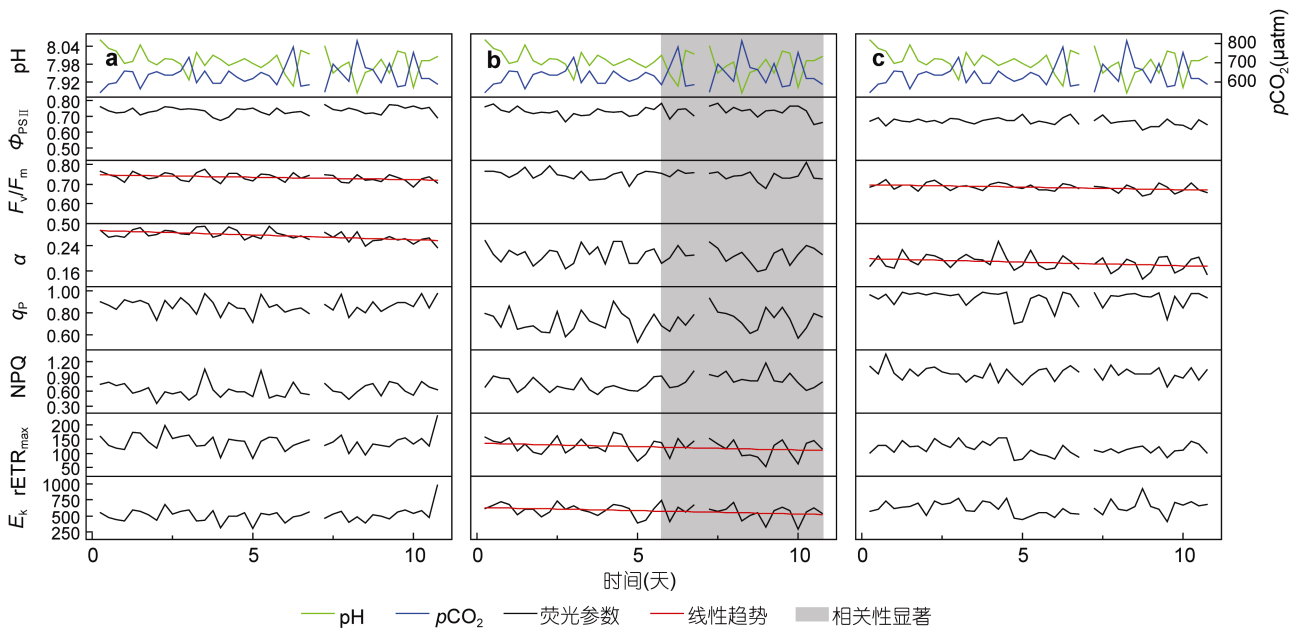


图 4 $650\mu\text{atm}$ 时珊瑚共生藻荧光参数在实验期间的变化

Fig.4 Fluctuations of fluorescence parameters in corals exposed to $650\mu\text{atm}$ during the 10-day period
a: *Acropora valida*; b: *Galaxea astreata*; c: *Favites abdita*

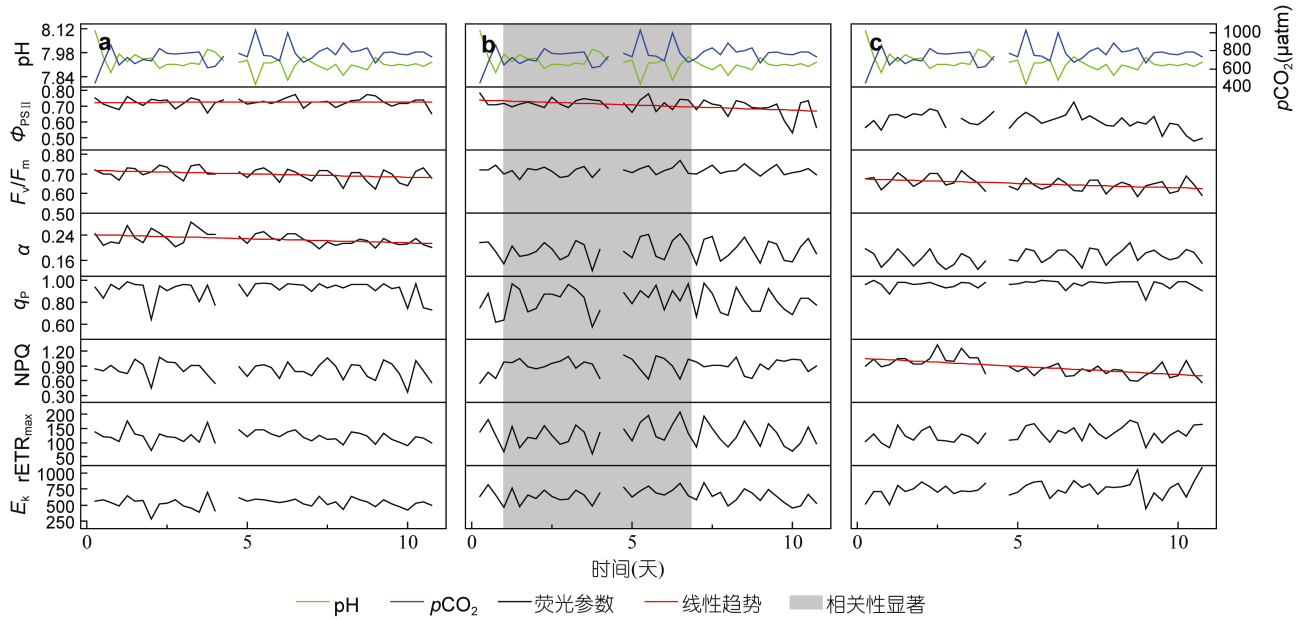


图5 750 μ atm 时珊瑚共生藻荧光参数在实验期间的变化

Fig.5 Fluctuations of fluorescence parameters in corals exposed to 750 μ atm during the 10-day period
a: *Acropora valida*; b: *Galaxea astreata*; c: *Favites abdita*

2.2.4.3 *Favites abdita* 在 $p\text{CO}_2$ 较高的环境下, *Favites abdita* 有两种荧光参数发生了较明显的下降(图 5c): F_v/F_m ($R=-0.7111$, $P=0.0141$) 和 NPQ ($R=-0.7755$, $P=0.005$)。相关分析结果显示, Φ_{PSII} 和 F_v/F_m 、 q_p 和 NPQ 的日平均值都与 pH 呈正相关关系, 与 $p\text{CO}_2$ 呈负相关关系; 而与电子传递链有关的另外三个参数则与 pH 呈负相关关系, 与 $p\text{CO}_2$ 呈正相关关系。说明 $p\text{CO}_2$ 的增高已严重抑制了 *F. abdita* 的光合产量, 但同时刺激了光合系统中电子传递链的效率。

3 讨论

3.1 $p\text{CO}_2$ 增加引起的海洋酸化对珊瑚共生藻光合作用的影响

$p\text{CO}_2$ 增加首先改变了海水的碳酸盐平衡, 本研究建立的模型中, 在其从 450 μ atm 升到 750 μ atm 的过程中, 海水 pH 值从 8.10 ± 0.02 降到 7.99 ± 0.04 , 最终降到 7.92 ± 0.05 。海水 pH 的降低会对珊瑚内部 pH 梯度产生作用(Marubini *et al.*, 1999), 最终影响蛋白质性质、细胞膜的渗透性和包括碳酸钙沉积速率在内的其他生物功能(Gattuso *et al.*, 2000; Jiang *et al.*, 2005)。

过去人们普遍认为, 与陆地植物的 CO_2 施肥效应类似, CO_2 增加会促进珊瑚共生藻的生长, 从而使钙化速率增加。这一误区建立在两个关于珊瑚-藻共生关系的假设上: 1) 光合作用的增加会促进钙化率; 2) 共生藻光合作用会随着 CO_2 的上升而增加。第一个

假设建立在珊瑚虫黄藻在光下的钙化作用要比黑暗中快这一事实(Kawaguti *et al.*, 1948; Chalker *et al.*, 1975), 而且白化珊瑚的钙化作用会减慢或停止(Leder *et al.*, 1991)。这一推断的结果是光合作用促进了钙化作用。但值得注意的是, 光促钙化的机制还未完全解开, 有研究者(Cohen *et al.*, 2003)提出了另一种完全相反的观点, 认为是钙化作用促进了光合作用。第二个假设忽略了这一事实: 虫黄藻主要使用 HCO_3^- 为底物进行光合作用, 其次利用 CO_2 (有些是呼吸作用产生的)(Burris *et al.*, 1983; Goiran *et al.*, 1996), 且有人发现向海水中添加 HCO_3^- 会增强光合作用(Weis, 1993; Herfort *et al.*, 2008; Marubini *et al.*, 2008)。本研究未发现珊瑚的电子传递速率随 $p\text{CO}_2$ 增加而普遍加快的现象, 说明珊瑚共生藻并不是直接利用 CO_2 进行光合作用。并且, 当大气 CO_2 增加一倍时水中溶解的 CO_2 浓度会随之增加 100%, 但 HCO_3^- 浓度只会增加约 14% (Kleypas *et al.*, 2006); 而本研究模型中, $p\text{CO}_2$ 从 450 μ atm 增加到 750 μ atm 时, HCO_3^- 浓度从 1602 $\mu\text{mol}/\text{kg}$ 增加到 1774 $\mu\text{mol}/\text{kg}$, 仅增加了 10.6%, 同时 pH 下降了 0.18 个单位, 这相当于海水中 H^+ 浓度增加了 52%, 因此本研究中 $p\text{CO}_2$ 的增加并没引起 HCO_3^- 浓度的大幅度增加, 其对共生藻光合作用的促进作用很有限。而 $p\text{CO}_2$ 增加的另一效应—— pH 降低成为抑制珊瑚生长的主要因素, 两种效应相互抵消, 这可能是本研究中有些参数的变化趋势不显著的主

要原因。

叶绿素荧光技术是监测珊瑚共生藻生理变化的一个实用工具, 本研究运用该技术, 将三种造礁珊瑚置于 $p\text{CO}_2$ 为 450、650 和 750 μatm 环境中, 监测了 $p\text{CO}_2$ 增加导致的酸化环境下珊瑚光合效率的变化。结果显示, 650 μatm 时珊瑚的总体光合效率最高, 该处理组三种珊瑚的 Φ_{PSII} 、 F_v/F_m 和 α (图 2) 平均水平都高于 450 和 750 μatm 处理组。这三个参数都反映了光合效率的高低以及被用于光合作用的能量多少。但从各处理组实验期间参数的变化来看, *A. valida* 在三个处理组中, 都呈现出 F_v/F_m 和 α 下降的趋势 (图 3—5); 而 *G. astreata* 出现了 Φ_{PSII} 下降 (图 3, 5)、 $r\text{ETR}_{\text{max}}$ 减慢和 E_k 降低的趋势 (图 4); *F. abdita* 则出现了光量子产量下降趋势 (图 3—5)。其中, 电子传递速率的降低会影响到光合作用的效率, 同时 E_k 的降低表明在低辐射下, 珊瑚共生藻的光合效率会达到饱和, 从而更易受到高辐射胁迫造成光损伤, 使珊瑚对辐射的耐受性降低。虽然有些趋势不显著, 但即使在光合效率最高的 650 μatm 处理组也有这种下降趋势, 只是相对来说, 其变动幅度不及另外两个处理组大, 说明 $p\text{CO}_2$ 从 450 μatm 增加到 650 μatm , 并没有提高珊瑚的光合效率。并且, 若珊瑚长期处于这种环境, 其光合作用也将受到严重的抑制。

本研究发现, $p\text{CO}_2$ 增加引起的两种效应——酸化作用与施肥效应, 相互影响、竞争, 同时对珊瑚光合作用起作用。当 $p\text{CO}_2$ 较低时, pH 降低引起的酸化作用强于 CO_2 的施肥效应, 表现在 450 μatm 时, *A. valida* 的 F_v/F_m 和 NPQ 的变化都与 pH 呈显著的正相关关系 (表 4), pH 的控制作用较明显。而当 $p\text{CO}_2$ 逐渐增加时, 施肥效应渐渐明显, 表现在 650、750 μatm 时,

A. valida F_v/F_m 和 NPQ 的变化受 pH 影响减小, 或不受其明显影响。*G. astreata* 的 F_v/F_m 与 CO_2 的相关性随 $p\text{CO}_2$ 的增加而改变 (表 4), 在 450 μatm 处理组中 F_v/F_m 与 $p\text{CO}_2$ 呈负相关, 而到了 750 μatm 处理组却转变为正相关关系, 说明施肥效应在高浓度时强于酸化作用, 而作用于虫黄藻的光合效率。类似地, 其 α 和 $r\text{ETR}_{\text{max}}$ 也是在 750 μatm 才显现出与 $p\text{CO}_2$ 显著的正相关关系。 $p\text{CO}_2$ 增加对 *F. abdita* 的影响主要在高浓度体现出来, 650 μatm 时所有荧光参数的日均值都与 pH 有显著的正相关关系, 而当 $p\text{CO}_2$ 增加到 750 μatm 时, Φ_{PSII} 、 F_v/F_m 、 q_p 和 NPQ 与 pH 的正相关更显著, 同时这几个参数与 $p\text{CO}_2$ 的负相关性明显, 但 α 、 $r\text{ETR}_{\text{max}}$ 和 E_k 这三个与电子传递链相关的参数在此时有着截然相反的相关性, 同时 $r\text{ETR}_{\text{max}}$ 随着 $p\text{CO}_2$ 的增加而加快 (表 4), 表明高浓度的 CO_2 刺激了电子传递链的效率, 但同时抑制了光合量子的产量及光合效率, 说明此时酸化作用与施肥效应共同作用于 *F. abdita*。

综上所述, $p\text{CO}_2$ 增加引起的酸化对珊瑚 *G. astreata* 的效应不如 *F. abdita* 明显, 仅 $r\text{ETR}_{\text{max}}$ 和 E_k 有较明显的下降趋势, 说明酸化作用主要影响其电子传递过程。在这种效应下, *G. astreata* 的光合速率在较低辐射下就能达到饱和状态, 若辐射进一步增加, 则更易受到光损伤。本研究中, 其 Φ_{PSII} 明显下降, 表明电子传递速率的降低已影响到光合效率。并且随 $p\text{CO}_2$ 增加, 其 NPQ 的水平越高, 这种光保护机制的激发并不是由光辐射增加引起的, 而是酸化作用使 *G. astreata* 对辐射的耐受性降低, 以至于在正常光照下就会发生抑制现象; 同时也可看出 *G. astreata* 的光保护机制并未受到酸化作用的破坏。

表 4 荧光参数与 pH、 $p\text{CO}_2$ 相关性分析

Tab.4 Correlation between fluorescence parameters and pH or $p\text{CO}_2$

荧光参数	<i>Acropora valida</i>						<i>Galaxea astreata</i>						<i>Favites abdita</i>						
	450 μatm		650 μatm		750 μatm		450 μatm		650 μatm		750 μatm		450 μatm		650 μatm		750 μatm		
	pH	$p\text{CO}_2$	pH	$p\text{CO}_2$	pH	$p\text{CO}_2$	pH	$p\text{CO}_2$	pH	$p\text{CO}_2$	pH	$p\text{CO}_2$	pH	$p\text{CO}_2$	pH	$p\text{CO}_2$	pH	$p\text{CO}_2$	
Φ_{PSII}																			
F_v/F_m	+		+	*			-*			-	+				+	*	+	*	-*
α																			
q_p		+																	
NPQ	+	-																	
$r\text{ETR}_{\text{max}}$																			
E_k																			

+: 正相关; -: 负相关; *: 平均值

早在 1992 年, Raven(1993)就提出珊瑚细胞中存在一种类似藻类的 CO_2 浓缩机制, 它可以有效的吸收和富集 HCO_3^- 来维持共生藻的光合作用。这种机制间接地控制了生物体内的 pH 和 CO_2 流量, 因此外部环境中 pH 和 CO_2 的下降对其影响并不像人们想像的那么严重(Giordano *et al.*, 2005; Royal Society, 2005)。但同时, $p\text{CO}_2$ 增加还会直接影响细胞和组织的 pH 和缓冲能力(Pelejero *et al.*, 2010), 继而影响酶活性、蛋白质结构和离子输送等过程, 特别是新陈代谢速率较快生物的氧气输送过程, 导致组织发生“酸中毒”, 使可利用的能量减少, 降低了蛋白质合成和呼吸活动(Pörtner, 2008)。目前, 鲜少有人对造礁珊瑚及其共生藻在酸化胁迫后的恢复力进行过研究。同高温胁迫对造礁珊瑚的影响类似, 可以想象, 当海水中的 $p\text{CO}_2$ 恢复到目前的水平, 只要有足够的时间并且未受到环境胁迫, 造礁珊瑚可以从周围环境中获取正常的共生藻, 以重新建立起珊瑚-藻共生体系, 还可能通过新陈代谢进行自身的修复。但可惜的是, 海洋酸化这一进程是不可逆的。

3.2 珊瑚对海洋酸化响应的种间差异

本研究发现 $p\text{CO}_2$ 增加对三种珊瑚的影响程度有明显差异。*A. valida* 共生藻的光合作用在酸化作用下受到了严重抑制, 光合系统受到损害, 使共生体对辐射的耐受性降低。*G. astreata* 的光合效率则未受到明显抑制, 仅电子传递链受到了破坏。而 *F. abdita* 的电子传递链虽然在高浓度下受到了施肥效应的明显刺激作用, 但同时其光合产量与效率不断受到酸化作用的抑制。Hii 等人(2010)曾将两种珊瑚置于 pH 为 7.90 和 8.19 的环境中, 也发现酸化对不同的珊瑚效应有所差异, *Porites cylindrica* 在酸化条件下呼吸速率、光合速率、虫黄藻密度和细胞有丝分裂指数都会明显降低, 而 *Galaxea fascicularis* 的净光合速率无变化, 总光合速率增加。他们认为两种珊瑚组织的厚度差异是造成这种结果的主要原因。本研究中的珊瑚与其类似, *G. astreata* 和 *F. abdita* 的组织层要明显厚于 *A. valida*, 因此宿主如此厚的组织层对其下面的虫黄藻起到保护作用, 使其远离胁迫环境。Krief 等人(2010)认为珊瑚在胁迫环境下, 由于能量有限, 更愿意将有限的能量应用于耗能少的代谢过程。而钙化作用需要 Ca^{2+} -ATP 合成酶将质子转移到钙化层外来换取 Ca^{2+} , 需要耗费大量的能量, 所以宿主将原用于骨骼生长的能量部分转移到了增加组织生物量上。与此类似, CO_2 浓缩机制需要用 H^+ -ATP 合成酶和碳酸脱水酶将

海水中的 HCO_3^- 脱水成 CO_2 , 这一高能耗过程在酸化胁迫时被珊瑚搁置于次要位置。同时, 珊瑚组织厚度的增加间接地增加了缓冲层的厚度, 从而降低了外界胁迫对共生藻的威胁水平。

对珊瑚的白化研究发现, 枝状珊瑚一般比块状珊瑚更易白化, 如 2003 年夏威夷群岛白化的珊瑚主要是蔷薇珊瑚属(*Montipora*)和杯形珊瑚属(*Pocillopora*), 而块状滨珊瑚(*Porites*)白化的很少(Aeby *et al.*, 2003)。李淑等人(2008)进行的高温胁迫实验表明, 在同样的胁迫环境下(32°C , 72h), 枝状的鹿角和杯形珊瑚共生藻平均损失了 60.7%, 而叶片状的 *Pavona decussata* 却只损失了 14.9%。时翔等(2008)在探索磷酸盐胁迫对珊瑚的影响时发现, 与 *Acropora millepora* 相比, *Acropora pulchra* 在胁迫后受到的抑制程度较小、恢复时间较短且恢复程度更高。可见, 即使是同一属的珊瑚其对胁迫的抵抗力也有所差异, 因此不同的珊瑚种对环境胁迫的抵抗程度不同。

4 结论

本研究采用叶绿素荧光技术, 通过模拟海南岛三亚鹿回头珊瑚礁海域状况, 建立了实验室模型, 通过不同 $p\text{CO}_2$ 浓度海水环境下的珊瑚生长实验, 开展了 CO_2 浓度升高及其导致的海水酸化对造礁石珊瑚虫黄藻光合效率的影响研究。主要结论如下:

(1) 水体 $p\text{CO}_2$ 为 $650\mu\text{atm}$ 时, 珊瑚的总体光合效率(Φ_{PSII} 、 F_v/F_m 和 α)都高于水体 $p\text{CO}_2$ 为 $450\mu\text{atm}$ 和 $750\mu\text{atm}$ 时的水平。实验期间各参数的具体变化表明, 即使在各荧光参数的平均值都相对较高的 $650\mu\text{atm}$ 组, 随着胁迫时间的延长, 珊瑚的荧光参数都会呈现不同程度的下降趋势。

(2) 研究发现, 珊瑚对 $p\text{CO}_2$ 增加引起的海洋酸化的响应呈现较明显的种间差异。其中 *Galaxea astreata* 在实验环境中仅 Φ_{PSII} 、 $r\text{ETR}_{\text{max}}$ 和 E_k 出现明显下降, 说明 $p\text{CO}_2$ 上升仅对电子传递链有抑制作用。而 *Acropora valida* 和 *Favites abdita* 的光量子产量(Φ_{PSII} 和 F_v/F_m)和 α 有显著降低, 说明 $p\text{CO}_2$ 的增加已经影响到了这两种珊瑚的光合系统。

(3) 实验过程中, $p\text{CO}_2$ 增加引起的酸化作用与施肥效应此消彼长, 共同作用于珊瑚。水体 $p\text{CO}_2$ 为 $450\mu\text{atm}$ 时, *Acropora valida* 共生藻的 Φ_{PSII} 、 F_v/F_m 和 α 的下降幅度都要高于 $750\mu\text{atm}$, 而且 $450\mu\text{atm}$ 组的 F_v/F_m 和 NPQ 与 pH 均呈明显的正相关。随着 $p\text{CO}_2$ 的增加, 这几个参数与 pH 的相关关系逐渐减弱, 当

上升到 $750\mu\text{atm}$ 时, *Galaxea astreata* 的 F_v/F_m 、 α 和 $r\text{ETR}_{\text{max}}$ 的变化与 $p\text{CO}_2$ 有均显著的正相关关系, 而与 pH 变化无关。特别是 *Favites abdita* 共生藻的光合作用在高浓度时同时显现出两种截然相反的相关关系。这说明 $p\text{CO}_2$ 浓度较低时, 酸化作用强于 CO_2 的施肥效应, 主导着珊瑚共生藻的变化, 而随着 $p\text{CO}_2$ 增加, 施肥效应越加明显, 与酸化作用竞争, 共同对珊瑚起作用, 使得参数在实验过程不断的波动。

参 考 文 献

- 严宏强, 余克服, 施祺等, 2011. 南海珊瑚礁夏季是大气 CO_2 的源. 科学通报, 56(6): 414—422
- 李淑, 余克服, 施祺等, 2008. 海南岛鹿回头石珊瑚对高温响应行为的实验研究. 热带地理, 28(6): 534—539
- 时翔, 谭焯辉, 黄良民等, 2008. 磷酸盐胁迫对造礁石珊瑚共生虫黄藻光合作用的影响. 生态学报, 28(6): 2581—2586
- 赵美霞, 余克服, 张乔民等, 2009. 近 50a 来三亚鹿回头石珊瑚物种多样性的演变特征及其环境意义. 海洋环境科学, 28(2): 125—130
- Aeby G S, Kenyon J C, Maragos J E *et al*, 2003. First record of mass coral bleaching in the Northwestern Hawaiian Islands. Coral Reefs, 22(3): 256
- Albright R, Mason B, Miller M *et al*, 2010. Ocean acidification compromises recruitment success of the threatened Caribbean coral *Acropora palmata*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 107(47): 20400—20404
- Burris J E, Porter J W, Laing W A, 1983. Effects of carbon dioxide concentration on coral photosynthesis. Marine Biology, 75(2): 113—116
- Caldeira K, Wickett M E, 2003. Anthropogenic carbon and ocean pH. Nature, 425(6956): 365
- Chalker B E, Taylor D L, 1975. Light-enhanced calcification, and the role of oxidative phosphorylation in calcification of the coral *Acropora cervicornis*. Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences, 190(1100): 323—331
- Cohen A L, McConnaughey T A, 2003. Geochemical perspectives on coral mineralization. Reviews in Mineralogy and Geochemistry, 54(1): 151—187
- Dickson A G, Millero F J, 1987. A comparison of the equilibrium constants for the dissociation of carbonic acid in seawater media. Deep Sea Research Part A, Oceanographic Research Papers, 34(10): 1733—1743
- Elderfield H, 2002. Climate change: carbonate mysteries. Science, 296(5573): 1618—1621
- Feely R, Sabine C, Lee K *et al*, 2004. Impact of anthropogenic CO_2 on the CaCO_3 system in the oceans. Science, 305(5682): 362—366
- Feely R A, Orr J, Fabry V J *et al*, 2009. Present and future changes in seawater chemistry due to ocean acidification. In: McPherson B J, Sundquist E T eds. Carbon Sequestration and Its Role in the Global Carbon Cycle. American Geophysical Union, Washington D C, US: 175—188
- Gattuso J P, Buddemeier R W, 2000. Ocean biogeochemistry: calcification and CO_2 . Nature, 407(6802): 311—313
- Gattuso J, Pichon M, Delesalle B *et al*, 1993. Community metabolism and air-sea CO_2 fluxes in a coral reef ecosystem (Moorea, French Polynesia). Marine Ecology Progress Series, 96: 259—267
- Giordano M, Beardall J, Raven J A, 2005. CO_2 concentrating mechanisms in algae: Mechanisms, environmental modulation, and evolution. Annual Review of Plant Biology, 56(1): 99—131
- Goiran C, Al-Moghrabi S, Allemand D *et al*, 1996. Inorganic carbon uptake for photosynthesis by the symbiotic coral/dinoflagellate association I. Photosynthetic performances of symbionts and dependence on sea water bicarbonate. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 199(2): 207—225
- Herfort L, Thake B, Taubner I, 2008. Bicarbonate stimulation of calcification and photosynthesis in two hermatypic corals. Journal of Phycology, 44(1): 91—98
- Hii Y S, Ambok Bolong A M, Yang T T *et al*, 2010. Effect of elevated carbon dioxide on two scleractinian corals: *Porites cylindrica*(Dana, 1846) and *Galaxea fascicularis*(Linnaeus, 1767). Journal of Marine Biology, 2009: 215196
- Holcomb M, Cohen A L, McCorkle D C, 2012. An investigation of the calcification response of the scleractinian coral *Astrangia poculata* to elevated $p\text{CO}_2$ and the effects of nutrients, zooxanthellae and gender. Biogeosciences, 9(1): 29—39
- Holcomb M, McCorkle D C, Cohen A L, 2010. Long-term effects of nutrient and CO_2 enrichment on the temperate coral *Astrangia poculata*(Ellis and Solander, 1786). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 386(1—2): 27—33
- The Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), 2007. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the IPCC. Cambridge University Press, New York, US: 989
- Jiang C, Rojas A, Wang R *et al*, 2005. CO_2 central chemosensitivity: why are there so many sensing molecules? Respiratory Physiology & Neurobiology, 145(2—3): 115—126
- Kawaguti S, Sakumoto D, 1948. The effects of light on the calcium deposition of corals. Bulletin of Oceanography Institution of Taiwan, 4: 65—70
- Kleypas J, Langdon C, 2002. Overview of CO_2 -induced changes in seawater chemistry. In: Moosa M K, Soemodihardjo S, Soegiarto A *et al* eds. Proceedings of the Ninth International Coral Reef Symposium. Vol.2. Ministry of Environment, Jakarta, Indonesia: 1085—1089

- Kleypas J A, Langdon C, 2006. Coral reefs and changing seawater carbonate chemistry. In: Phinney J T, Hoegh-Guldberg O, Kleypas J *et al* eds. *Coral Reefs and Climate Change: Science and Management*. American Geophysical Union, Washington D C, US: 73—110
- Krief S, Hendy E J, Fine M *et al*, 2010. Physiological and isotopic responses of scleractinian corals to ocean acidification. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 74: 4988—5001
- Langdon C, Atkinson M J, 2005. Effect of elevated $p\text{CO}_2$ on photosynthesis and calcification of corals and interactions with seasonal change in temperature/irradiance and nutrient enrichment. *Journal of Geophysical Research*, 110(C9): C09S07
- Langdon C, Takahashi T, Sweeney C *et al*, 2000. Effect of calcium carbonate saturation state on the calcification rate of an experimental coral reef. *Global Biogeochemical Cycles*, 14(2): 639—654
- Leclercq N, Gattuso J P, Jaubert J, 2002. Primary production, respiration, and calcification of a coral reef mesocosm under increased CO_2 partial pressure. *Limnology and Oceanography*, 47(2): 558—564
- Leder J J, Szmant A M, Swart P K, 1991. The effect of prolonged “bleaching” on skeletal banding and stable isotopic composition in *Montastrea annularis*. *Coral Reefs*, 10(1): 19—27
- Marubini F, Atkinson M J, 1999. Effects of lowered pH and elevated nitrate on coral calcification. *Marine Ecology Progress Series*, 188: 117—121
- Marubini F, Ferrier-Pagès C, Furla P *et al*, 2008. Coral calcification responds to seawater acidification: a working hypothesis towards a physiological mechanism. *Coral Reefs*, 27(3): 491—499
- Mehrbach C, Culbertson C H, Hawley J E *et al*, 1973. Measurement of the apparent dissociation constants of carbonic acid in seawater at atmospheric pressure. *Limnology and Oceanography*, 18(6): 897—907
- Orr J, Fabry V, Aumont O *et al*, 2005. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature*, 437(7059): 681—686
- Pörtner H O, 2008. Ecosystem effects of ocean acidification in times of ocean warming: a physiologist's view. *Marine Ecology Progress Series*, 373: 203—217
- Pelejero C, Calvo E, Hoegh-Guldberg O, 2010. Paleo-perspectives on ocean acidification. *Trends in Ecology and Evolution*, 25(6): 332—344
- Petit J R, Jouzel J, Raynaud D *et al*, 1999. Climate and atmospheric history of the past 420000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature*, 399(6735): 429—436
- Pierrot D, Lewis D E, Wallace D W R, 2006. MS excel program developed for CO_2 system calculations. ORNL/CDIAC-105a. Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U S Department of Energy. Oak Ridge, Tennessee, US.
- Raven J A, 1993. Energy and nutrient acquisition by autotrophic symbioses and their asymbiotic ancestors. *Symbiosis*, 14(1—3): 33—60
- Reynaud S, Leclercq N, Romaine-Lioud S *et al*, 2003. Interacting effects of CO_2 partial pressure and temperature on photosynthesis and calcification in a scleractinian coral. *Global Change Biology*, 9(11): 1660—1668
- Rodolfo-Metalpa R, Martin S, Ferrier-Pagès C *et al*, 2010. Response of the temperate coral *Cladocora caespitosa* to mid-and long-term exposure to $p\text{CO}_2$ and temperature levels projected for the year 2100 AD. *Biogeosciences*, 7: 289—300
- Royal Society, 2005. Ocean acidification due to increasing atmospheric carbon dioxide. The Royal Society, London, UK: 51
- Weis V M, 1993. Effect of dissolved inorganic carbon concentration on the photosynthesis of the symbiotic sea anemone *Aiptasia pulchella* Carlgren: Role of carbonic anhydrase. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 174(2): 209—225

EXPERIMENTAL STUDY ON THE IMPACT OF OCEAN ACIDIFICATION ON PHOTOSYNTHESIS EFFICIENCY IN SYMBIOTIC ZOOXANTHELLAE OF CORALS

ZHOU Jie^{1, 2}, YU Ke-Fu¹, SHI Qi¹

(1. South China Institute of Oceanology, CAS, Guangzhou 510301, China;
2. Hainan Tropical Marine Biology Research Station, CAS, Sanya 572000, China)

Abstract Ocean acidification as a phenomenon of lowering pH in the ocean is believed caused by the increase in concentration of CO_2 at atmosphere, and it has become a global concern on the environmental threat in recent year. Ocean acidification has already threatened coral reefs and calcifying organisms. Indicated by latest forecast models and field data, the consequences caused by ocean acidification may be much more severe than forecast previously. The objectives of this short-term study are to investigate the viability of three ecologically important reef-building coral species, *Acropora valida*, *Galaxea astreata*, and *Favites abdita*. Corals were exposed to high $p\text{CO}_2$ conditions, during which changes in physiological parameters were monitored. Fragments of corals were kept for 10 days under controlled aquarium conditions characterized by elevated $p\text{CO}_2$ conditions, i.e. $p\text{CO}_2$ values at 450, 650, and 750 μatm . Fluorescence spectra show that the gross photosynthetic efficiency was highest at 650 μatm of $p\text{CO}_2$ in seawater. During 10-day experiments, with the time lasting in the acidified seawater, parameters of fluorescence presented a tendency of decrease in diverse degrees, although the responses of the three corals are not consistent with each other. When $p\text{CO}_2$ was low, acidification that controlled the changes of zooxanthellae was stronger than fertilization induced by increasing CO_2 . As the $p\text{CO}_2$ increases, the fertilization became apparent, coral assemblage started to fight against acidification for survival, leading to the variations of fluorescence parameters.

Key words ocean acidification; $p\text{CO}_2$; scleractinian coral; photosynthetic efficiency; acidification effect; fertilization effect