

郑新庆,郭富雯,刘昕明,等. 海洋酸化没有显著影响成体鹿角杯形珊瑚的钙化作用和光合能力[J]. 海洋学报,2015,37(10):59—68,doi:10.3969/j.issn.0253-4193.2015.10.006

Zheng Xinqing, Kuo Fuwen, Liu Xinming, et al. Ocean acidification does not significantly affect the calcification and photosynthesis capacity of hermatypic coral *Pocillopora damicornis* [J]. Haiyang Xuebao, 2015, 37 (10): 59—68, doi: 10.3969/j.issn.0253-4193.2015.10.006

海洋酸化没有显著影响成体鹿角杯形珊瑚的钙化作用和光合能力

郑新庆¹, 郭富雯², 刘昕明³, 林荣澄^{1*}, 周治东⁴, 施晓峰¹

(1. 国家海洋局 第三海洋研究所, 福建 厦门 361005; 2. 台湾海洋生物博物馆, 台湾 屏东 90001; 3. 广西壮族自治区海洋研究院, 广西 南宁 530022; 4. 福建海洋研究所, 福建 厦门 361005)

摘要: 工业革命以来, 人类活动释放的大量 CO_2 进入大气层, 不仅产生严重的温室效应, 也使得全球海洋出现酸化的现象。造礁珊瑚被认为是受海水酸化影响最大的类群。本研究以鹿角杯形珊瑚(*Pocillopora damicornis*)为研究对象, 通过气体交换法模拟未来的酸化环境(2100年)研究鹿角杯形珊瑚的钙化率和光合能力(F_v/F_m)对酸化的响应。实验设置两个 pH 组(分别为 7.8 和 8.1), 自然光下进行 4 周的实验, 水温控制在 $(27.5 \pm 1)^\circ\text{C}$ 。由于珊瑚等生物的代谢过程(主要是呼吸作用), 实验系统的 pH 昼夜变化显著, 酸化处理组和对照组的 pH 分别介于 7.69~7.91 和 7.99~8.29。鹿角杯形珊瑚的生长率介于 1.15%~2.09%/周, 酸化对鹿角杯形珊瑚的钙化率和光合效率没有显著的影响, 鹿角杯形珊瑚对酸化的敏感度低。对比历史研究数据, 本研究的结果进一步表明酸化对造礁珊瑚的影响存在种的特异性。推测鹿角杯形珊瑚对酸化的抗性可能与该珊瑚在有光的条件下能够利用 HCO_3^- 以及能够上调钙化位点的 pH 有关。这种特异性的 pH 缓冲能力使得珊瑚能维持钙化位点钙质基质高的文石饱和度(Ω_{arag}), 因此能以小的额外能耗提高造礁珊瑚的钙化率。

关键词: 鹿角杯形珊瑚; 酸化; 珊瑚礁; 钙化作用; F_v/F_m

中图分类号: Q145.2

文献标志码: A

文章编号: 0253-4193(2015)10-0059-10

1 引言

工业革命以来, 人类活动释放的大量 CO_2 进入大气层, 不仅产生严重的温室效应, 也使得全球海洋出现酸化的现象。过去的 200 年, 大量化石燃料燃烧产生的 CO_2 中, 50% 被海洋吸收^[1]。自工业革命以

来, 海洋吸收的 CO_2 已经使得海洋的 pH 值下降了约 0.1 个单位, 这相当于海水中 H^+ 浓度增加了 30%^[2]。根据 IPCC 的预测, 21 世纪末如果大气中的 CO_2 浓度达到 $700 \times 10^{-6} \sim 900 \times 10^{-6}$ ^[3], 海水的平均 pH 值会从现在的 8.2 降至 7.7~7.8, 海水中的 H^+ 浓度将是目前的 3 倍^[4]。持续降低的海水 pH 引起海洋生态

收稿日期: 2015-03-25; 修订日期: 2015-06-15。

基金项目: 南方海洋中心海洋产业核心和关键技术攻关项目(14CZY037HJ11); 福建省重点科技项目(2012Y0071); 福建省自然科学基金资助项目(2015J05083, 2014J01127); 海洋公益性行业科研专项(201105012); 广西科技兴海专项项目(GXZC2015-G3-3696-JZ); 厦门海洋开发研究院项目(K140301)。

作者简介: 郑新庆(1983—), 男, 福建省泉州市人, 博士, 助理研究员, 从事珊瑚礁生态学研究。E-mail: zhengxinqing@tio.org.cn

* 通信作者: 林荣澄, 男, 研究员, 从事海洋生物学研究。E-mail: linrongcheng@tio.org.cn

系统一系列消极的影响,如改变海水中的酸碱平衡^[2,5],降低海洋 CO_3^{2-} 的饱和度^[6],降低钙化生物的钙化能力^[7],并可能对海洋生物有潜在的毒害作用(如酸中毒等)^[8]等。

造礁珊瑚被认为是受海水酸化影响最大的类群,因为珊瑚礁体形成过程中需要 CaCO_3 进行相关的物理、生理和化学过程,最后形成珊瑚礁。根据预测,当大气 CO_2 浓度上升到 450×10^{-6} 时,珊瑚礁的钙化能力将下降到 50% 左右,这还是考虑其他因子(如温度等)协同作用的结果。Langdon 等^[9]、Barker 等^[10]发现,当温度处于珊瑚的最适生长温度时,造礁珊瑚的钙化能力与海水文石饱和度(Ω_{arag})有大致的相关关系。Gattuso 等^[11]、Langdon 和 Atkinson^[12]指出,当大气 CO_2 浓度上升到 450×10^{-6} 时,浅水区域造礁珊瑚的主要种类鹿角珊瑚(*Acropora*)将变得更加脆弱和容易损毁,海水酸度的增加可能会导致大面积珊瑚礁栖息地的退化,珊瑚的造礁过程可能会变缓甚至可能停止或消失。

截至目前,已有大量的实验研究表明 $p\text{CO}_2$ 的增加会引起珊瑚钙化率的下降^[7,12-19]。不过,来自冷水珊瑚、温带造礁珊瑚以及少数热带造礁珊瑚的数据显示,并不是所有的造礁珊瑚都对海水酸化敏感^[14,19-25]。有些造礁珊瑚可以通过上调钙化位点的 pH 抵消海水酸化的消极影响^[26]。而且,造礁珊瑚对酸化的响应似乎还存在地域的特异性,不同区域,它们对酸化的响应可能存在差异^[20]。因此,为了评估未来可能的海洋酸化情境对南海北部珊瑚礁的潜在影响,我们必须了解分布于该区域的造礁珊瑚对酸化的生理生态响应及其潜在的结果,并了解其背后的生

理及其分子响应机制。然而,与国际上如火如荼的研究相比,国内造礁珊瑚酸化生理的研究还很少^[19],目前还未见国内杂志有相关的实验研究报道。

鹿角杯形珊瑚(*Pocillopora damicornis*)是印度一太平洋珊瑚礁区常见的造礁珊瑚,被广泛用于造礁珊瑚胁迫生理和生态学、病理学、繁殖生态学等研究的模式生物^[27-32],但很少有研究者选择它用于酸化生理的相关研究^[14,19-20]。即便是 Huang 等^[19]和 Comeau 等^[14,20]的研究,其结果也存在较大差异。同时,先前的研究也仅局限于珊瑚钙化率的测定,而没有涉及其他的生理参数,例如光合效率、虫黄藻密度等。由于珊瑚的钙化作用与光合作用过程息息相关^[33],因此本研究以鹿角杯形珊瑚为研究对象,以珊瑚的钙化率和光合能力为指标,通过气体交换法模拟未来的酸化环境(2100 年, $\text{pH} \approx 7.8$)研究鹿角杯形珊瑚对酸化的生理生态响应。

2 材料与与方法

2.1 选择的珊瑚种类及来源

鹿角杯形珊瑚(*P. damicornis*)是印度一太平洋珊瑚礁区的常见种类,也是我国海域常见的造礁珊瑚种类。本研究从台湾南部垦丁万里桐海域采集直径 10 cm 的鹿角杯形珊瑚十余棵。

从几个鹿角杯形珊瑚母体剪下珊瑚断枝(fragments),珊瑚的浮力质量(Buoyant weight)约 0.4~0.9 g/ind,断枝 60 棵左右,利用阿隆发胶将珊瑚断枝的剪接位置与不锈钢丝黏在一起,然后扦插在泡沫塑料中(图 1),暂养在养殖室内培养系统中 1 个月,待断枝恢复后,实验开始。



图 1 用于实验的鹿角杯形珊瑚断枝

Fig. 1 *Pocillopora damicornis* fragments used for experiments

左:刚剪下来的珊瑚断枝;右:与不锈钢丝连接的珊瑚断枝

Left: coral fragments removed from large colonies by scissors; right: coral fragments mounted onto

stainless steel wire with epoxy resin

2.2 采用的酸化系统

采用图 2 如下系统模拟海水酸化(图 2)。系统通过电磁阀与 pH 控制器相联,通过监测水体 pH 的变动,控制气瓶 CO₂ 气体的输入。本研究设置酸化处理组和对照组,将酸化处理组的 pH 控制器的

pH 值设定为 7.8,当水体的 pH > 7.8 时,电磁阀启动,气瓶的 CO₂ 输入实验水体,当水体的 pH < 7.8 时,电磁阀关闭。每周校正一次 pH 控制器的 pH 探头。

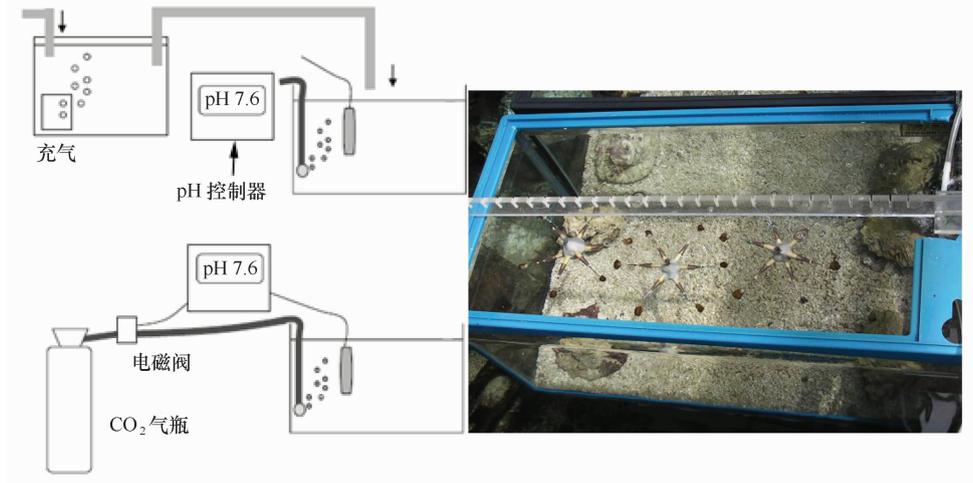


图 2 酸化系统的示意图(左)和实验缸的鹿角杯形珊瑚断枝(右)

Fig. 2 pH-stat systems designed for simulating ocean acidification (left) and *Pocillopora damicornis* fragments in the experimental tanks (right)

从暂养系统中随机选择断枝用于实验。每个处理组放置 18 颗断枝,每 6 颗断枝挂载在六角架上,具体位置如图 2 所示。实验缸为全透明的玻璃缸,长×宽×高为 60 cm×45 cm×45 cm,玻璃缸铺设 2~3 cm 厚的活沙,沙子的粒径约 2~3 mm,两块活石放在缸体的前后侧,实验水体维持在 100 L 左右。将不同处理的玻璃缸放在水体体积约 3 t 玻璃纤维缸中水浴,保证不同处理组的水温完全一致,避免温度对实验的干扰。利用 2 匹的空调制冷机调节玻璃纤维缸的水温,温度变动在 25~30℃ 之间,自然采光。

2.2 实验系统理化参数的测定

(1)利用 Hobo 温光仪监测实验缸体的温度和光照的变动情况。

(2)实验期间每日的上午(8:00—11:00)、下午(14:00—17:00)和晚上(19:00—22:00)分别记录实验系统的 pH 值。

(3)监测了实验起始(5 月 23 日)和实验中段(5 月 30 日)实验系统的营养盐水平,测试指标包括铵盐(NH₄⁺)、亚硝酸盐(NO₂⁻)、硝酸盐(NO₃⁻)和磷酸盐(PO₄³⁻)。

2.3 珊瑚生理参数的测定

选择珊瑚共生虫黄藻叶绿素荧光指数以及珊瑚的钙化率为指标,研究鹿角杯形珊瑚对海水酸化的生理生态响应。每周测量 1 次,实验 4 周。

(1)珊瑚的钙化率

利用精度 0.01 mg 的天平测量所有鹿角杯形珊瑚断枝的浮力质量。根据 Spencer Davies (1989)的方法估算鹿角杯形珊瑚的钙化率(G)。

(2)珊瑚的光合能力

利用 Diving PAM 测量所有鹿角杯形珊瑚断枝的叶绿素荧光指数(F_v/F_m),它反映了珊瑚的光合能力(photosynthesis capacity),当珊瑚受到胁迫时, F_v/F_m 会下降。

2.4 数据处理

采用 OriginPro 8 和 Excel 2007 作图。采用双因素方差分析(HSD 检验)比较酸化处理与否以及不同时间间隔鹿角杯形珊瑚钙化作用的差异;采用成组数据 t 检验检验每周酸化处理组和对照组鹿角杯形珊瑚光合能力(F_v/F_m)的差异。利用配对数据 t 检验检验酸化处理组和对照组实验水体 pH 的差异。显著性水平 $P < 0.05$ 。

3 结果

3.1 环境参数

(1) 实验系统温度和光强的变化

从 5 月 20 日至 6 月 4 日, 利用 Hobo 温光记录仪监测系统温度的变化。结果显示, 实验系统的温度介于 26.5~29.2℃ 之间, 除 24 日和 25 日

温度异常升高以外, 大部分时间实验系统的温度维持在 27~28℃。白天由于日照的关系, 温度有所上升(约 1℃)。光强介于 0~7 000 lx 之间, 其变化趋势与温度相似, 大多数时间光强在 2 000~4 000 lx 左右。对照组和处理组的温度和光强基本一致(图 3)。

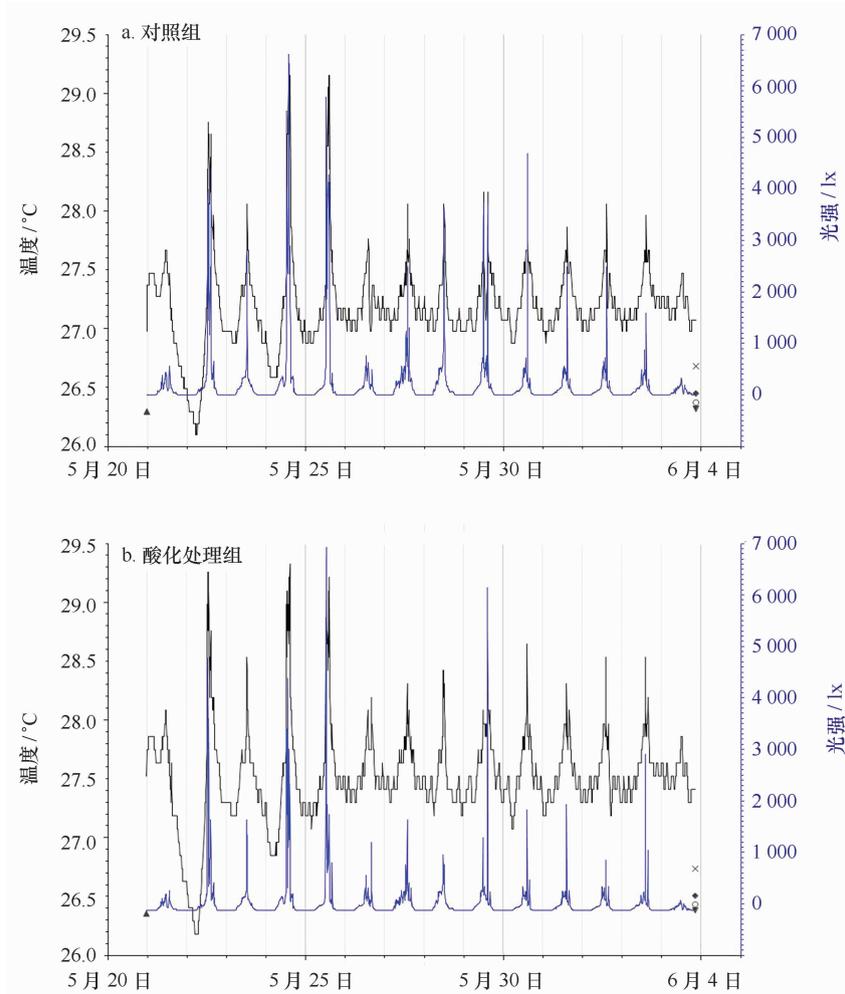


图 3 实验水体光强和温度的变化

Fig. 3 The variation of seawater temperature and light intensity in the experimental seawater

(2) 实验系统 pH 的昼夜变化

实验期间利用酸化系统模拟海洋酸化的实验水体的 pH 变化如图 4 所示。结果表明, 酸化处理组的 pH 值介于 7.69~7.91(7.78±0.04), 而对照组的 pH 变动较大, 介于 7.99~8.29(8.11±0.07)。酸化处理组和对照组的 pH 差异极显著($t = -35.8, df = 86, P < 0.001$)。

(3) 实验系统的营养盐水平

实验系统的营养盐水平如表 1 所示。磷酸盐水平介于 0.004~0.017 nmol/L, 铵盐介于 0.050~0.128 nmol/L, 硝酸盐介于 0.001~0.017 nmol/L, 系统的亚硝酸盐含量低于仪器的检测线, 显示实验水体的亚硝酸盐含量极低。总体来说, 实验系统的营养盐水平低, 落在珊瑚的最适生长范围之内。酸化处理组

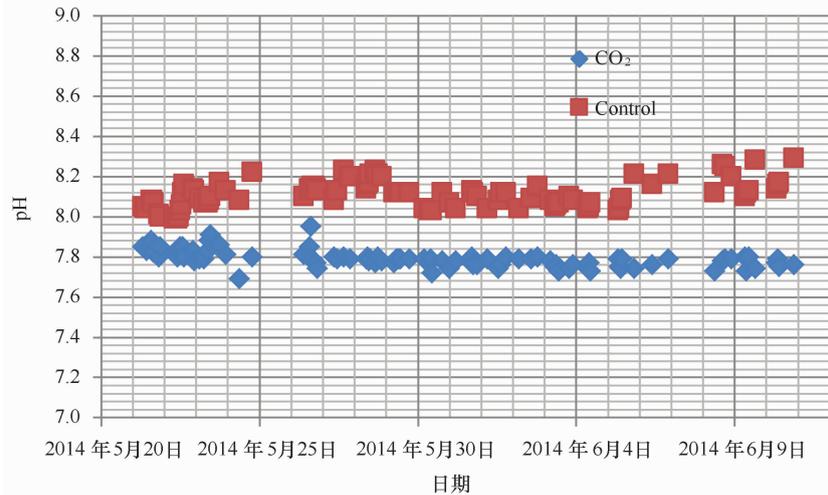


图 4 实验水体 pH 的变化

Fig. 4 Variation of pH in the experimental seawater

和对照组的各营养盐指标差异不大。

表 1 实验系统的营养盐水平

Tab. 1 Inorganic nutrient in the experimental systems

指标	营养盐水平/nmol · L ⁻¹			
	实验起始(5月23日)		实验中段(5月30日)	
	处理组	对照组	处理组	对照组
PO ₄ ³⁻	0.012±0.007	0.017±0.013	0.004	0.004
NH ₄ ⁺	0.105±0.020	0.128±0.039	0.050±0.012	0.057±0.015
NO ₂ ⁻	nd	nd	nd	nd
NO ₃ ⁻	0.006±0.001	0.017±0.011	0.003	0.001±0.001

注:nd表示低于仪器检测线。

3.2 珊瑚的钙化率

鹿角杯形珊瑚的钙化率的变化如图 5 所示。在实验期间,鹿角杯形珊瑚缓慢生长,酸化处理组鹿角杯形珊瑚平均浮力质量(g/ind)从 0.382 增加到 0.404,对照组则从 0.360 增加到 0.377(见图 5A);对照组和酸化处理组鹿角杯形珊瑚的生长率分别介于

1.15%~1.92%/周和 1.71%~2.09%/周,酸化处理组的平均生长率略高于对照组(见图 5B),但二者并没有显著的差异(表 2, $df=1, F=2.9, P=0.09$),不同时段鹿角杯形珊瑚的生长率也没有显著的差异(表 2, $df=3, F=1.83, P=0.15$)。

表 2 鹿角杯形珊瑚钙化率的统计检验结果

Tab. 2 Statistic results for the calcification of *Pocillopora damicornis*

		平方和	自由度	平方和	F	P
对照组和酸化处理组	假设	2.87	1	2.87	2.90	0.09
	误差	89.95	91	0.99		
不同时间间隔	假设	5.41	3	1.80	1.83	0.15
	误差	89.95	91	0.99		

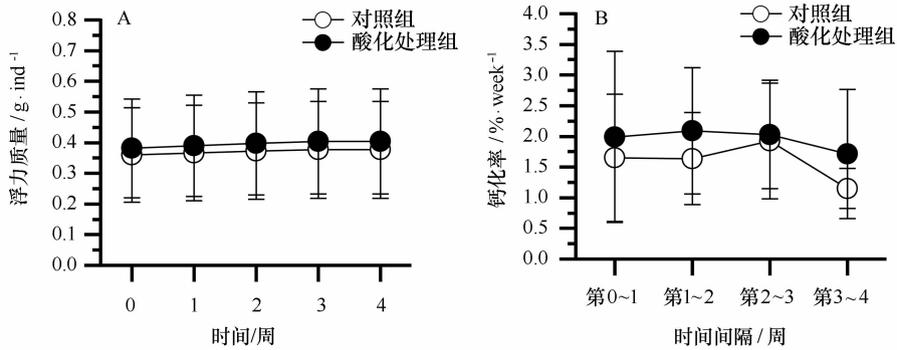


图5 海水酸化对鹿角杯形珊瑚钙化率的影响

Fig. 5 Effects of ocean acidification to the calcification of *Pocillopora damicornis*

A. 珊瑚浮力质量的周变化; B. 珊瑚钙化率的周变化

A. weekly variation of buoyant weight in *P. damicornis*; B. weekly variation of the calcification in *P. damicornis*

3.3 珊瑚共生虫黄藻的叶绿素荧光指数

从鹿角杯形珊瑚共生虫黄藻叶绿素荧光指数 F_v/F_m 来看(图6),除第4周略有下降以外,实验期间, F_v/F_m 均值在 0.7 左右,酸化处理组和对照组之间没有显著的差异($P>0.5$)。

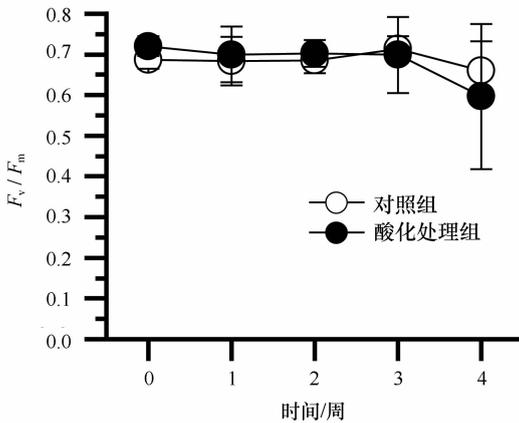


图6 酸化对鹿角杯形珊瑚光合能力(F_v/F_m)的影响

Fig. 6 Effects of ocean acidification to the photosynthesis capacity (F_v/F_m) of *Pocillopora damicornis*

4 讨论

一般认为,海水酸化会引起海水碳酸盐系统的改变,使得钙化生物的钙化率明显下降,这在许多室内短期的、长期的室内实验、中型围隔实验生态系以及野外的实验所验证。Gibson 等总结,底栖动物对酸化的钙化响应大多是消极的,当环境的 pH 下降 0.3~0.5 个单位时,生物的钙化率下降 99% 至 400% 不等^[34]。造礁珊瑚是热带典型的钙化生物,是珊瑚礁

最主要的造礁者,酸化对它钙化作用的影响已有大量的研究报道。截止目前已有至少 21 种造礁珊瑚被用于酸化相关的研究当中^[33]。结果显示,大多造礁珊瑚的钙化率随 CO_2 浓度升高和海水文石饱和度 (Ω_{arag}) 下降而下降^[33,35]。但是,酸化对珊瑚钙化作用的影响似乎存在种的特异性。例如,一些滨珊瑚 *Porites* spp. 种类和鹿角珊瑚 *Acropora difitifera* 似乎对酸化并不敏感^[22,24]。Ries 等发现,仅仅在文石饱和度 (Ω_{arag}) 低于 1 时才会引起温带石珊瑚 *Oculina arbuscula* 钙化率的明显下降^[36]。同样,温带造礁珊瑚 *Cladocora caespitosa* 暴露在 700 μatm (1 atm 约为 101325 Pa) 的 CO_2 (pH=7.87, 与本研究接近) 长达 1 年,经历了海水温度和光强的季节变化,但是钙化率并不比对照低^[23]。类似的结果也在冷水珊瑚 (Cold-water coral; CWC) 中发现。Movilla 等研究了长时间酸化对地中海两种 CWC 珊瑚 *Dendrophyllia cornigera* 和 *Desmophyllum dianthus* 钙化作用以及生化组成的影响^[25]。结果显示,在持续 314 d 暴露在酸化环境条件下, *D. dianthus* 骨骼生长率下降了 70%, 而 *D. dianthus* 的钙化率则没有显著的变化^[26]。同样,本研究的结果表明,酸化 (pH \approx 7.8) 并没有引起鹿角杯形珊瑚钙化率的下降(图5)。这个结果与 Comeau 等在中太平洋法属玻里尼西亚莫雷阿岛,美国夏威夷和日本琉球等地开展的长期培养实验的研究结果相同^[20]。Dufault 等也发现,低光[光合有效辐射小于 50 $\mu mol/(m^2 \cdot s)$]条件下,酸化对其钙化率也没有明显影响^[16]。然而,与本研究以及 Comeau 等^[14,20,21,37]的研究结果不同,Huang 等报道,在短时间的酸化(17 d)会使得鹿角杯形珊瑚的钙化率明显

增加,增幅达 60%左右^[19]。这似乎是不可能的,因为生物的钙化作用是一个耗能的过程,海水 pH 以及 CO_3^{2-} 可利用性的下降会使钙化作用需要更多的能量^[18]。当然,这也可能是鹿角杯形珊瑚面对海水环境骤变的一种短期的应激反应(例如,酸化使得能量短期内更多或更少的分配至珊瑚的钙化过程当中),随着珊瑚对变化环境的适应,其钙化率也会恢复至原先的水平。Huang 等在比较实验开始后第 17 d 至第 94 d 内酸化处理和对照组鹿角杯形珊瑚的钙化率(G)时也发现,不同处理之间的钙化率差值缩小至 $0.05\%/d$ ($G_{\text{pH}=8.0}$ 和 $G_{\text{pH}=7.8}$ 分别约为 $0.4\%/d$ 和 $0.45\%/d$),且二者之间没有统计学上的差异($F=1.96, df=2, P=0.45$)^[19]。尽管以上这些研究的结果存在一定的差异,但是这些结果都一致表明鹿角杯形珊瑚对海水酸化的敏感度低。鹿角杯形珊瑚对酸化的抗性与其缓慢的生长或钙化速率有关^[14]。研究表明,生长越快的钙造礁珊瑚,它们对酸化越敏感^[14, 23, 25]。

鹿角杯形珊瑚可能通过以下两种方式应对酸化对其钙化作用的消极影响。第一,在有光条件下,造礁珊瑚能够利用酸化增加的 HCO_3^- ^[37],使得珊瑚能够缓解海水 Ω_{arag} 下降的不利影响。火焰滨珊瑚 *Porites rus* 和 *Madracis autetenra* 已被证实拥有这样的能力^[37-38],这可能也是热带造礁珊瑚的共同特征。此外,在酸化的条件下,珊瑚有能力上调或维持钙化位点较高的 pH(图 7)。珊瑚被认为能从钙化位点输出 H^+ 至周围海水中,不过这个过程是个耗能的过程。在酸化条件下,由于钙化位点与周围海水 H^+ 浓度梯度的增加,钙化液中 H^+ 的转移需要额外更多的能量^[18, 26]。但是,一些珊瑚通过上调钙化位点的 pH,使得钙化位点 pH 的变化仅仅为海水 pH 变化的一半。这种特异性的 pH 缓冲能力使得珊瑚能提高钙质基质的饱和度,因此以小的额外能耗提高钙化率^[26]。例如,温度造礁珊瑚 *C. caespitosa* 钙化位点与周围海水的 ΔpH 接近 0.8(图 7)。即使海水中的 pH 下降至 7.6,钙化位点的 pH 仍高达 8.45(图 7),足以维持 *C. caespitosa* 的钙化作用。这个假说能解释鹿角杯形珊瑚对酸化的抗性,因为鹿角杯形珊瑚是高度分枝状的珊瑚种类,有利于质子从钙化位点以较少的能耗将 H^+ 从钙化基质转移至周围的海水当中^[39]。

本研究结果表明,鹿角杯形珊瑚的光合能力(F_v/F_m)也没有受到酸化的影响(见图 6)。这可能与与其共

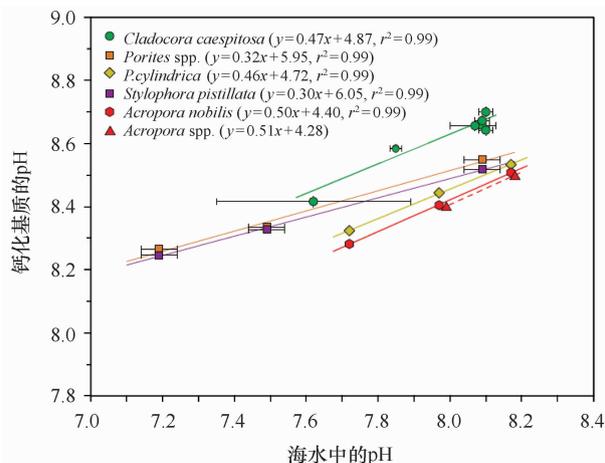


图 7 海水中的 pH 与造礁珊瑚钙化液中的 pH (引自 McCulloch 等^[26])

Fig. 7 Plot of pH in seawater relative to pH at site of calcification of hermatypic corals, modified from McCulloch et al^[26]

生虫黄藻主要利用外源的 HCO_3^- 有关^[40-41]。 HCO_3^- 是海水碳酸盐系统的主要组分^[33],即使是目前的海水环境, HCO_3^- 也不是虫黄藻光合作用主要的限制因子^[41]。类似的结果也在温带造礁珊瑚 *C. caespitosa* 发现^[23]。相反, Iguchi 等发现,在 $120 \sim 140 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的光照条件下,酸化会明显降低团块状滨珊瑚 *Porites australiensis* 的光合效率,尽管其共生虫黄藻的密度没有发生明显的变化^[42]。此外,近来 Anthony 等的研究表明,高 CO_2 浓度会使得培养在自然光条件下 $[700 \sim 1\ 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$ 的鹿角珊瑚 *Acropora intermedia* 和滨珊瑚 *Porites lobata* 生产力下降和白化^[7]。以上这些研究表明,不同珊瑚的光合效率对酸化可能有着不同的响应。因此,与钙化速率一样,酸化对珊瑚光合效率的影响可能同样存在种的特异性。

不过,尽管鹿角杯形珊瑚在个体水平上的生理指标(钙化率和光合效率)并没有下降,但是海洋酸化可能会从微观的分子水平上对珊瑚产生影响。例如, Hillhouse 和 Grammatopoulos 发现,酸化对冷水珊瑚 *Desmophyllum dianthus* 钙化率和呼吸速率没有显著的影响,但是基因的蛋白表达差异显著,酸化使得与细胞胁迫相关的 *HSP70* 和免疫防卫有关的甘露糖结合 c 型聚合酶表达增加^[43]。同时,与珊瑚骨骼合成密切相关的关键蛋白酶—— α -碳酸酐酶的合成也增加了^[44]。这表明在酸化条件下珊瑚可能会重建其钙化能力,即使其最终表现出的钙化率指标并没有显著的

差异。因此,理解造礁珊瑚对酸化生理响应过程背后 深入。
的分子机制也是非常重要,这需要今后研究进一步的

参考文献:

- [1] Sabine C L, Feely R A, Gruber N, et al. The oceanic sink for anthropogenic CO₂ [J]. *Science*, 2004, 305(5682): 367—371.
- [2] Raven J, Caldeira K, Elderfield H, et al. *Ocean Acidification Due to Increasing Atmospheric Carbon Dioxide* [M]. London: The Royal Society, 2005.
- [3] Houghton J T, Ding Y, Griggs D J, et al. *Climate change 2001: the scientific basis* [R] // Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2001: 881.
- [4] Brewer P G. Ocean chemistry of the fossil fuel CO₂ signal: the haline signal of “business as usual” [J]. *Geophysical Research Letters*, 1997, 24(11): 1367—1369.
- [5] Feely R A, Sabine C L, Lee K, et al. Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans [J]. *Science*, 2004, 305(5682): 362—366.
- [6] Kleypas J A, Langdon C. Coral reefs and changing seawater chemistry [M] // Phinney J T, Hoegh-Guldberg O, Kleypas J, eds. *Coral Reefs and Climate Change: Science and Management*. Washington, DC: American Geophysical Union, 2006: 73—110.
- [7] Anthony K R N, Kline D I, Diaz-Pulido G, et al. Ocean acidification causes bleaching and productivity loss in coral reef builders [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(45): 17442—17446.
- [8] Fabry V J, Seibel B A, Feely R A, et al. Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes [J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2008, 65(3): 414—432.
- [9] Langdon C, Takahashi T, Sweeney C, et al. Effect of calcium carbonate saturation state on the calcification rate of an experimental coral reef [J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2000, 14(2): 639—654.
- [10] Baker A C, Glynn P W, Riegl B. Climate change and coral reef bleaching: an ecological assessment of long-term impacts, recovery trends and future outlook [J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2008, 80(4): 435—471.
- [11] Gattuso J P, Allemand D, Frankignoulle M. Photosynthesis and calcification at cellular, organismal and community levels in coral reefs: a review on interactions and control by carbonate chemistry [J]. *American Zoologist*, 1999, 39(1): 160—183.
- [12] Langdon C, Atkinson M J. Effect of elevated pCO₂ on photosynthesis and calcification of corals and interactions with seasonal change in temperature/irradiance and nutrient enrichment [J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2005, 110(C9): C09S07.
- [13] Albright R, Langdon C. Ocean acidification impacts multiple early life history processes of the Caribbean coral *Porites astreoides* [J]. *Global Change Biology*, 2011, 17(7): 2478—2487.
- [14] Comeau S, Edmunds P J, Spindel N B, et al. Fast coral reef calcifiers are more sensitive to ocean acidification in short-term laboratory incubations [J]. *Limnology and Oceanography*, 2014, 59(3): 1081—1091.
- [15] Chauvin A, Denis V, Cuet P. Is the response of coral calcification to seawater acidification related to nutrient loading? [J]. *Coral Reefs*, 2011, 30(4): 911—923.
- [16] Dufault A M, Ninokawa A, Bramanti L, et al. The role of light in mediating the effects of ocean acidification on coral calcification [J]. *The Journal of Experimental Biology*, 2013, 216: 1570—1577.
- [17] Jokiel P L, Rodgers K S, Kuffner I B, et al. Ocean acidification and calcifying reef organisms: a mesocosm investigation [J]. *Coral Reefs*, 2008, 27(3): 473—483.
- [18] Ries J B. A physicochemical framework for interpreting the biological calcification response to CO₂-induced ocean acidification [J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2011, 75(14): 4053—4064.
- [19] Huang Hui, Yuan Xiangcheng, Cai Weijun, et al. Positive and negative responses of coral calcification to elevated pCO₂: case studies of two coral species and the implications of their responses [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2014, 502: 145—156.
- [20] Comeau S, Carpenter R C, Nojiri Y, et al. Pacific-wide contrast highlights resistance of reef calcifiers to ocean acidification [J]. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 2014, 281(1790): 20141339.
- [21] Comeau S, Edmunds P J, Spindel N B, et al. The responses of eight coral reef calcifiers to increasing partial pressure of CO₂ do not exhibit a tipping point [J]. *Limnology and Oceanography*, 2013, 58(1): 388—398.
- [22] Edmunds P J. Zooplanktivory ameliorates the effects of ocean acidification on the reef coral *Porites* spp [J]. *Limnology and Oceanography*, 2011, 56(6): 2402—2410.
- [23] Rodolfo-Metalpa R, Martin S, Ferrier-Pagès C, et al. Response of the temperate coral *Cladocora caespitosa* to mid-and long-term exposure to pCO₂ and temperature levels projected for the year 2100 AD [J]. *Biogeosciences*, 2010, 7: 289—300.
- [24] Takahashi A, Kurihara H. Ocean acidification does not affect the physiology of the tropical coral *Acropora digitifera* during a 5-week experiment [J]. *Coral Reefs*, 2013, 32(1): 305—314.
- [25] Movilla J, Orejas C, Calvo E, et al. Differential response of two Mediterranean cold-water coral species to ocean acidification [J]. *Coral Reefs*, 2014, 33(3): 675—686.
- [26] McCulloch M, Falter J, Trotter J, et al. Coral resilience to ocean acidification and global warming through pH up-regulation [J]. *Nature Climate Change*, 2012, 2(8): 623—627.

- [27] Ben-Haim Y, Zicherman-Keren M, Rosenberg E. Temperature-regulated bleaching and lysis of the coral *Pocillopora damicornis* by the novel pathogen *Vibrio coralliilyticus*[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2003, 69(7): 4236—4242.
- [28] Ben-Haim Y, Thompson F L, Thompson C C, et al. *Vibrio coralliilyticus* sp. nov., a temperature-dependent pathogen of the coral *Pocillopora damicornis*[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2003, 53(1): 309—315.
- [29] Bourne D G, Munn C B. Diversity of bacteria associated with the coral *Pocillopora damicornis* from the Great Barrier Reef[J]. Environmental Microbiology, 2005, 7(8): 1162—1174.
- [30] Lesser M P, Weis V M, Patterson M R, et al. Effects of morphology and water motion on carbon delivery and productivity in the reef coral, *Pocillopora damicornis* (Linnaeus): diffusion barriers, inorganic carbon limitation, and biochemical plasticity[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1994, 178(2): 153—179.
- [31] Richmond R H, Jokiel P L. Lunar periodicity in larva release in the reef coral *Pocillopora damicornis* at Enewetak and Hawaii[J]. Bulletin of Marine Science, 1984, 34(2): 280—287.
- [32] Clausen C D, Roth A A. Effect of temperature and temperature adaptation on calcification rate in the hermatypic coral *Pocillopora damicornis*[J]. Marine Biology, 1975, 33(2): 93—100.
- [33] Erez J, Reynaud S, Silverman J, et al. Coral calcification under ocean acidification and global change[M]//Dubinsky Z, Stambler N, eds. Coral Reefs: An Ecosystem in Transition. Berlin: Springer, 2011: 151—176.
- [34] Wicks L C, Roberts J M. Benthic invertebrates in a high-CO₂ world[M]//Gibson R N, Atkinson R J A, Gordon J, eds. Oceanography and Marine Biology: An Annual Review, 2012, 50: 127—188.
- [35] Kleypas J A, Yates K K. Coral reefs and ocean acidification[J]. Oceanography, 2009, 22(4): 108—117.
- [36] Ries J B, Cohen A L, McCormick D C. A nonlinear calcification response to CO₂-induced ocean acidification by the coral *Oculina arbuscula*[J]. Coral Reefs, 2010, 29(3): 661—674.
- [37] Comeau S, Carpenter R C, Edmunds P J. Coral reef calcifiers buffer their response to ocean acidification using both bicarbonate and carbonate[J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2015, 280(1753): 20122374.
- [38] Jury C P, Whitehead R F, Szmant A M. Effects of variations in carbonate chemistry on the calcification rates of *Madracis auretenra* (= *Madracis mirabilis* sensu Wells, 1973): bicarbonate concentrations best predict calcification rates[J]. Global Change Biology, 2010, 16(5): 1632—1644.
- [39] Jokiel P L, Bahr K D, Rodgers K S. Low-cost, high-flow mesocosm system for simulating ocean acidification with CO₂ gas[J]. Limnology and Oceanography: Methods, 2014, 12(5): 313—322.
- [40] Burris J E, Porter J W, Laing W A. Effects of carbon dioxide concentration on coral photosynthesis[J]. Marine Biology, 1983, 75(2/3): 113—116.
- [41] Goiran C, Al-Moghrabi S, Allemand D, et al. Inorganic carbon uptake for photosynthesis by the symbiotic coral/dinoflagellate association I. Photosynthetic performances of symbionts and dependence on sea water bicarbonate[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1996, 199(2): 207—225.
- [42] Iguchi A, Ozaki S, Nakamura T, et al. Effects of acidified seawater on coral calcification and symbiotic algae on the massive coral *Porites australiensis*[J]. Marine Environmental Research, 2012, 73: 32—36.
- [43] Hillhouse E W, Grammatopoulos D K. The molecular mechanisms underlying the regulation of the biological activity of corticotropin-releasing hormone receptors: implications for physiology and pathophysiology[J]. Endocrine Reviews, 2006, 27(3): 260—286.
- [44] Carreiro-Silva M, Cerqueira T, Godinho A, et al. Molecular mechanisms underlying the physiological responses of the cold-water coral *Desmophylum dianthus* to ocean acidification[J]. Coral Reefs, 2014, 33(2): 465—476.

Ocean acidification does not significantly affect the calcification and photosynthesis capacity of hermatypic coral *Pocillopora damicornis*

Zheng Xinqing¹, Kuo Fuwen², Liu Xinming³, Lin Rongcheng^{1*}, Zhou Zhidong⁴, Shi Xiaofeng¹

(1. The Third Institute of Oceanography, State Oceanic Administration, Xiamen 361005, China; 2. National Museum of Marine Biology and Aquarium, Pingtung 90001, China; 3. Guanxi Academy of Oceanography, Nanning 530022, China; 4. Fujian Institute of Oceanography, Xiamen 361005, China)

Abstract: Since the industrial revolution, large amounts of CO₂ released by human activities into the atmosphere not only produce serious greenhouse effect, but also cause ocean acidification (OA). Reef-building corals are thought to be the most sensitive to ocean acidification. Ocean acidification is predicted to impact the physiology of corals and re-

duce the calcification rates. In the present study, the calcification and photosynthesis capacity (F_v/F_m) of hermatypic coral *Pocillopora damicornis* was measured to study the physiological effect of OA by the simulation of further scenario of ocean acidification based on the gas exchange method. The experiment was conducted for 5 weeks in natural light with the seawater temperature controlled at 27.5°C ($\pm 1^\circ\text{C}$) by the chiller. Two pH values (7.8 and 8.1, respectively) were set by pH regulation, which mediate the CO_2 gas into experimental seawater. The diurnal variation of pH during the experiment was observed, with the pH values varied from 7.69 to 7.91 for the OA treatment and from 7.99 to 8.29 for the control due to the metabolic process (mainly respiration from the organisms). The results showed that the calcification rate of *P. damicornis* ranged from $1.15\% \sim 2.09\% \cdot \text{week}^{-1}$, and no significant difference was found in calcification and F_v/F_m between OA treatment and the control, indicating the low sensitivity of *P. damicornis* to OA. Compared to those previous publications, species-specific responses were further confirmed facing to OA. It is speculated that the tolerance of *P. damicornis* to OA may be due to the use of HCO_3^- in the light and up-regulation of pH in at their site of calcification. The capacity to up-regulate pH may be central to the resilience of *P. damicornis* to OA because the buffer capacity of pH can maintain relatively high the saturation of aragonite at their site of calcification and thus the calcification of corals at relatively low cost.

Key words: *Pocillopora damicornis*; ocean acidification; coral; calcification; F_v/F_m