

升温与硝酸盐加富对鹿角杯形珊瑚幼虫的生理影响

张芳^{1,2,3}, 孙有方^{1,2,3}, 俞晓磊^{1,2,3}, 江雷¹, 黄晖^{1,4*}

(1. 中国科学院南海海洋研究所、中国科学院热带海洋生物资源与生态重点实验室, 广东 广州 510301;

2. 中国科学院南海生态环境工程创新研究院, 广东 广州 510301;

3. 中国科学院大学, 北京 100049; 4. 中国科学院海南热带海洋生物实验站, 海南 三亚 572000)

摘要:选择三亚鹿回头近岸海域常见的鹿角杯形珊瑚(*Pocillopora damicornis*)幼虫为研究对象,采用室内连续培养的方法,探究了升温(29℃和31℃)与硝酸盐加富(0、5、20 μmol/dm³)对鹿角杯形珊瑚幼虫共生体的生理影响。结果表明:升温与硝酸盐加富对鹿角杯形珊瑚幼虫存活率与共生虫黄藻叶绿素荧光指数(F_v/F_m)无显著影响,但对幼虫附着率的影响表现为明显的交互作用。升温条件下,各处理珊瑚幼虫附着率均显著下降,且硝酸盐加富加剧了升温对珊瑚幼虫附着率的负面影响。再者,升温对幼虫呼吸速率的影响与硝酸盐的浓度有关,5 μmol/dm³硝酸盐处理抵消了升温对幼虫呼吸的促进作用;与此同时,5 μmol/dm³硝酸盐处理提高了幼虫的净光合作用而且光合呼吸速率比(P_c/R_d)大于2,表明此时珊瑚幼虫共生体系光合作用固定的有机碳为净累积。综上,适量的硝酸盐加富可以缓解升温对珊瑚幼虫代谢的负面影响,但高浓度硝酸盐加富则会不利于鹿角杯形珊瑚幼虫的附着及种群的本地补充。

关键词:海洋生物学;鹿角杯形珊瑚幼虫;升温;硝酸盐;附着;呼吸速率

DOI: 10.3969/J. ISSN. 2095-4972. 2020. 02. 003

中图分类号:P735

文献标识码:A

文章编号:2095-4972(2020)02-0172-09

珊瑚礁生态系统正面临全球气候变化与人类活动影响的巨大威胁,而日益升高的表层海水温度与营养盐富集是其中的关键驱动因子^[1]。与工业革命前相比,全球平均海水表层温度已经升高了将近0.74℃^[2],根据联合国政府间气候变化专门委员会(Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC)模型预测截止到本世纪末海水表层温度将持续上升2~3℃^[3],日益升高的表层海水温度对珊瑚的威胁将更加剧烈。在珊瑚礁破坏、红树林砍伐、近岸污染物排放以及生活污水的暗排等人类活动的严重干扰下,珊瑚礁区海域的无机营养盐负荷将严重超载^[4]。近年来,越来越多的学者对近岸珊瑚礁生态系统所面临的表层海水温度升高和营养盐加富这两大主要环境压力进行关注,但主要集中于成体珊瑚。研究表明,造礁石珊瑚的热耐受性在水质环境不佳的情况下有所降低^[5-8],表层海水温度升高和营养

盐加富的叠加或协同作用可能会导致珊瑚覆盖率的显著下降^[9]。但是,也有研究表明无机氮加富可以增加珊瑚共生体色素浓度^[10],增强固氮细菌固氮能力^[11],减缓热应激对珊瑚的负面影响^[12]。与珊瑚成体相比,珊瑚幼虫的浮游期较长、营养物质来源单一、细胞防御机制不成熟、生物量及相对表面积小,对环境压力更加敏感^[13]。目前为止,大多数有关于珊瑚早期发育的研究都聚焦于海水升温对珊瑚存活率、传播距离和附着率等生理影响^[14-20],仅有少数研究关注于升温与营养盐加富对珊瑚幼虫的共同作用^[21-23],结果表明不同种类珊瑚幼虫对升温与营养盐加富的响应与幼虫是否含有虫黄藻有关,营养盐加富对不含虫黄藻的排卵型珊瑚幼虫影响较小^[23]。同时,也有研究表明珊瑚幼虫对营养盐加富具有一定的耐受性。虽然,该过程涉及的机制尚不清晰,但可能与谷氨酰胺合成酶或谷氨酰胺脱氢酶对过量氨

收稿日期:2019-01-16

基金项目:国家自然科学基金资助项目(41876192,41676150);国家重点研发计划资助项目(2017YFC0506301);广东省省级科技计划资助项目(2017B0303014052)

作者简介:张芳(1994—),女,硕士研究生;E-mail: zhangfang16@mails.ucas.ac.cn

* 通讯作者:黄晖(1969—),女,研究员;E-mail: huanghui@scsio.ac.cn

的解毒能力有关^[24]。进一步研究升温与营养盐加富对珊瑚幼虫的影响有助于预测和阐明两者对珊瑚种群补充的潜在影响。

三亚旅游业的快速发展导致人口数量急剧增加使得陆源输入对三亚湾的影响显著增强,迫使鹿回头珊瑚礁区的营养盐含量升高,存在富营养化的隐患。而硝酸盐作为无机氮的主要存在形式,其含量的增加是导致海洋富营养化的主要因素之一。鹿角杯形珊瑚(*Pocillopora damicornis*)繁殖方式为孵幼型,是鹿回头海域的优势种和印度太平洋海区的广布种。在三亚湾海域受气候变化与陆源氮源污染影响愈来愈重的双重环境背景下,本研究通过室内培养实验探究了升温与硝酸盐加富对鹿角杯形珊瑚幼虫的附着、共生虫黄藻荧光指数及代谢速率的影响,以了解鹿角杯形珊瑚幼虫对升温与海水富营养化共同作用的响应。

1 材料与方法

1.1 珊瑚幼虫收集

2018 年 9 月 14 日于中国科学院海南热带海洋生物实验站旁鹿回头(18°12.7'N, 109°28.5'E)岸礁 2~3 m 水深处采集 10 株大小相近(直径 15 cm 左右),颜色相似的成熟鹿角杯形珊瑚母体,在实验站珊瑚养殖缸中暂养 24 h 后,将 10 株母体珊瑚分别置于 10 个配有幼虫收集器的流水式塑料桶(18 dm³)中,9 月 16 日早上 7 时将各收集器中的幼虫收集于烧杯中,混合均匀后随机挑选用于实验。

1.2 实验设计

本实验中,温度设常温(29 ℃)与升温(31 ℃)两个水平,硝酸盐浓度设置 0、5、20 μmol/dm³ 3 个梯度,分别表示不加富、低浓度加富和高浓度加富。29 ℃是鹿回头海域夏季月均温^[25-26],而 31 ℃高于鹿回头珊瑚群落白化阈值的 1~2 ℃,同时也在 IPCC 预测的升温范围内^[25]。双因子全交互设计下共有 6 个实验组,编号为 1、2、3、4、5、6,分别代表常温未加富组、常温低浓度加富组、常温高浓度加富组、升温未加富组、升温低浓度加富组和升温高浓度加富组。1 号对照组为 0.5 μm 过滤海水,硝酸盐加富组为分析纯 KNO₃ 配置的相应浓度的海水。实验在一个 44 cm×66 cm×24 cm 的塑料实验缸中进行,光照强度约为 300 μmol photons/(m²·s),12 h 照明(6:30 至 18:30)。数显式温度控制器和钛合金加热棒控制温度,小型潜水泵维持实验缸水体流动,60 cm³ 玻璃瓶和 800 cm³ 塑料瓶培养珊瑚幼虫。每个温度设 3 个重复实验缸,每个实验缸设 3 个硝

酸盐浓度,每个浓度 2 个重复,因此每个处理共设置了 6 个重复,实验周期为 5 d。使用 AA3 连续流动分析仪检测实验用水的硝酸盐浓度,各实验组温度和硝酸盐浓度以实际测量值为准(表 1)。

表 1 各实验组温度和硝酸盐浓度

Tab. 1 Nitrate concentration and temperature for the treatments

实验组	温度/℃	NO ₃ ⁻ 浓度/(μmol·dm ⁻³)
1	28.80±0.35	1.10±0.74
2	28.80±0.35	5.50±0.71
3	28.80±0.35	17.10±3.00
4	31.00±0.48	1.10±0.74
5	31.00±0.48	5.50±0.71
6	31.00±0.48	17.10±3.00

注:数值以平均值±标准差表示。

1.3 珊瑚幼虫存活率、附着率和叶绿素荧光指数(Fv/Fm)

用于统计存活率的珊瑚幼虫在 60 cm³ 透明玻璃管中单独培养,每根玻璃管 20 个幼虫,每个处理 4 个重复,每天观察珊瑚幼虫状态,记录管中幼虫数目($n=4$)。实验第 5 天,分别从塑料瓶中随机选取 60 个幼虫,加入聚丙烯六孔板中,每孔 10 个幼虫、1 片珊瑚藻和 15 cm³ 相应处理的海水,12 h 后统计成功附着珊瑚幼虫个数($n=6$)。使用水下叶绿素调制荧光仪(Diving-PAM)对暗适应 1 h 后珊瑚幼虫进行叶绿素荧光指数(F_v/F_m)的测定($n=6$),测量方法参照文献^[16]。

1.4 代谢速率

实验第 5 天进行幼虫净光合速率(Net Photosynthesis, P_{net})和暗呼吸速率(Dark Respiration, R_D)测定($n=4$)。从塑料瓶中随机挑选 20 个幼虫和一个 3 mm×5 mm 的转子放入 2 cm³ 内壁贴有氧气光学感应贴片的玻璃瓶,封瓶后置于相同实验环境,测量前校正。连接溶氧测量仪(Presens, OXY-4 mini),打开搅拌装置,转速约为 300 r/min。测定光照条件下 10 min 内的氧气含量变化,利用线性拟合计算单位时间内每个幼虫的产氧速率,即为珊瑚幼虫的净光合速率(P_{net})。珊瑚幼虫暗呼吸速率(R_D)于暗适应 2 h 后测量,方法与净光合速率相同。珊瑚幼虫总光合速率(Gross Photosynthesis, P_G)等于净光合速率与暗呼吸速率之和。光合呼吸速率比即 P_G 和 R_D 之间的比值(P_G/R_D)可以反映珊瑚幼虫有机碳固定能力,当 $P_G/R_D \geq 2$ 时,说明共生藻光合作

用固定的净有机碳完全可以支撑黑暗条件下呼吸作用的消耗,即共生体有机碳净累积;当 $P_c/R_d < 2$ 时,则说明幼虫暗呼吸消耗的有机碳大于光照下共生藻光合作用累积的有机碳,即幼虫的内源能量物质出现净消耗^[27]。

1.5 数据处理与分析

实验数据以平均值 ± 标准差 (mean ± SD) 表示,用 SPSS 21.0 数据处理软件进行双因素方差分析和 Duncan 多重比较,实验结果用 SigmaPlot 11.0 作图。

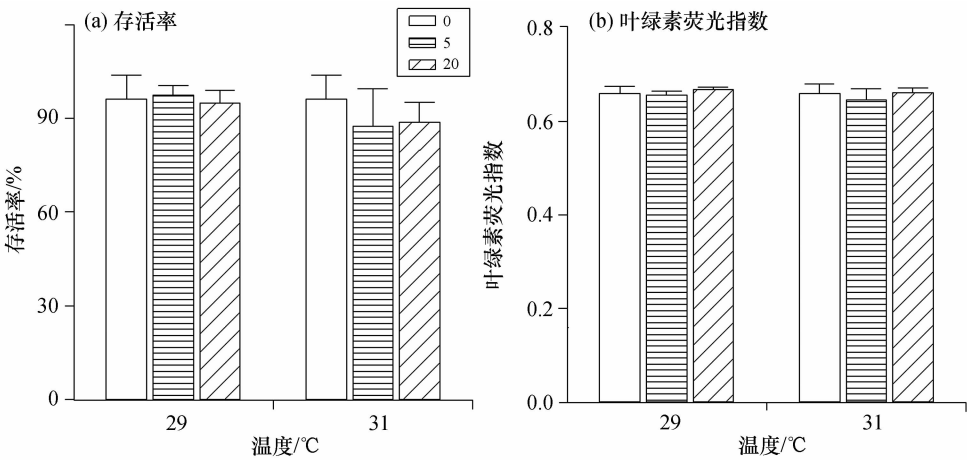


图1 鹿角杯形珊瑚幼虫存活率与共生虫黄藻荧光指数

Fig. 1 Survival rate and F_v/F_m of *Pocillopora damicornis* larvae in 5 days by the treatments

图例数值0、5、20 分别表示相应的硝酸盐浓度,单位为 $\mu\text{mol/dm}^3$ 。

2.2 珊瑚幼虫附着率

珊瑚幼虫的附着率在升温时显著降低 ($p < 0.05$)。与实验组1、2、3相比较,实验组4、5、6的附着率在31℃时分别显著下降了14.3%、23.3%和48.2% ($p < 0.05$)。常温条件下幼虫附着率不受硝酸盐浓度的影响 ($p > 0.05$);但升温条件下附着率随硝酸盐浓度的增加而降低,且6号实验组显著降低 ($p < 0.05$)。硝酸盐浓度与温度对幼虫附着率的影响表现为明显的交互作用 ($p < 0.05$),即硝酸盐加富加重了升温对珊瑚幼虫附着率的负面影响(图2)。

2.3 珊瑚幼虫代谢速率

温度与硝酸盐浓度对鹿角杯形珊瑚幼虫代谢的影响如图3所示。温度和硝酸盐浓度对珊瑚幼虫 P_{net} 的影响存在着显著交互作用 ($p < 0.05$)。升温条件下,实验组4珊瑚幼虫 P_{net} 显著高于实验组1 ($p < 0.05$),但实验组5和6的 P_{net} 不受温度影响 ($p > 0.05$)。硝酸盐加富对珊瑚幼虫 P_{net} 的影响在不同温度条件下有所差异,5 $\mu\text{mol/dm}^3$ 的硝酸盐加富显

2 结果与讨论

2.1 珊瑚幼虫存活率和共生虫黄藻荧光指数

培养5d后,各处理组珊瑚幼虫的存活率均维持在90%左右[图1(a)],共生虫黄藻的荧光指数 (F_v/F_m) 在0.65左右[图1(b)],各处理组之间无显著差异 ($p > 0.05$)。结果表明,在本实验中珊瑚幼虫存活率和共生虫黄藻荧光指数 (F_v/F_m) 既不受硝酸盐浓度也不受温度的影响,且温度与硝酸盐浓度之间无交互作用 ($p > 0.05$)。

著促进了珊瑚幼虫在常温条件下的 P_{net} , 增长率113.3% ($p < 0.05$);而20 $\mu\text{mol/dm}^3$ 的硝酸盐加富显著抑制了珊瑚幼虫在升温条件下的 P_{net} , 下降率33.3% ($p < 0.05$)。同样,珊瑚幼虫的 R_d 在温度与硝酸盐浓度之间具有显著交互作用 ($p < 0.05$)。升温时,实验组4和6增加率分别为82.7%和45.1% ($p < 0.05$),而实验组5的 R_d 无显著变化 ($p > 0.05$)。与对照组相比,实验组2的 R_d 显著升高,但实验组5显著降低 ($p < 0.05$);实验组3的 R_d 显著升高,但实验组6无显著变化 ($p > 0.05$);与珊瑚幼虫 R_d 相同,0、20 $\mu\text{mol/dm}^3$ 硝酸盐加富组珊瑚幼虫 P_c 对海水升温具有显著正面影响 ($p < 0.05$),而5 $\mu\text{mol/dm}^3$ 加富组不受温度影响[图3(c)]。29℃实验组2中 P_c 最高,实验组3次之,对照组最低,两两之间存在显著差异 ($p < 0.05$);31℃实验组4显著高于实验组5和实验组6 ($p < 0.05$)。虽然升温对珊瑚幼虫 P_c/R_d 无显著影响 ($p > 0.05$),但实验组2和4的 P_c/R_d 均大于2,且分别显著高于实验组3和6 ($p < 0.05$),表明珊瑚幼虫共生体固定的有

机碳在硝酸盐浓度为 5 $\mu\text{mol}/\text{dm}^3$ 时净累积。

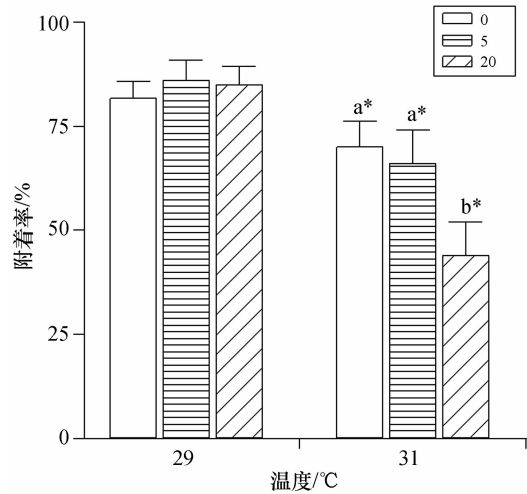


图 2 鹿角杯形珊瑚幼虫附着率

Fig. 2 Settlement rates of *Pocillopora damicornis* larvae by the treatments

图例数值 0、5、20 分别表示相应的硝酸盐浓度,单位为 $\mu\text{mol}/\text{dm}^3$;不同的小写字母表示相同温度下,不同硝酸盐

浓度处理组之间具有显著性差异($p < 0.05$),“*”表示相同硝酸盐浓度下,不同温度处理组之间具有显著性差异($p < 0.05$)。

2.4 讨论

2.4.1 鹿角杯形珊瑚幼虫存活率和共生虫黄藻荧光指数 目前,仅有 Serrano 等(2018)报道了升温与营养盐加富共同作用对孵幼型珊瑚幼虫存活率的影响,结果显示升温显著降低了滨珊瑚(*Porites astreoides*)的存活率,但硝酸盐浓度对幼虫存活率无影响^[23]。同时,Humanes 等(2016)在升温与营养盐加富共同作用对排卵型珊瑚幼虫存活率影响的研究中也显示柔枝鹿角珊瑚(*Acropora tenuis*)的存活率在 32 °C 显著降低,但在有机碳加富组无显著变化^[22]。而本研究中,升温(31 °C)与硝酸盐加富对鹿角杯形珊瑚幼虫的存活率均无显著影响。实验结果不一致的原因可能是不同珊瑚种群所处的温度和营养盐环境背景差异较大,因此珊瑚幼虫对升温和营养盐加富的适应能力不同。此外,Serrano 等在实验中所用的营养盐为硝酸盐^[23],而 Humanes 等实验中的营养加富物质包括有机成分与无机成分,组成复杂^[22]。实验中所用的营养盐成分不同也是珊瑚幼虫对环境胁迫产生不同响应的原因之一。在升温对珊瑚幼虫存活率的影响研究中,结果显示升温会对多孔鹿角珊瑚(*A. millepora*)的存活产生负面影响,但对日本刺星珊瑚(*Cyphastrea japonica*)、角蜂巢珊瑚(*Favites stylifera*)、壮实鹿角珊瑚(*A. robusta*)和鹿角杯形珊瑚(*P. damicornis*)的幼虫存活并没有显著影响^[20,28-29],而 Randall 等(2009)对蜂巢珊瑚的研究则表明升温会显著降低幼虫存活率^[18]。由此可见,

珊瑚幼虫对温度的响应确实存在一定的种属特异性。营养盐加富对珊瑚幼虫存活率影响的研究不多,本研究实验结果与 Cox 等(2002)^[30]、Serrano 等^[23]和 Lam 等(2015)^[24]的研究结果一致,即营养盐加富对珊瑚幼虫存活率无影响,这可能是因为珊瑚幼虫对营养盐加富具有一定的耐受性。

共生虫黄藻荧光指数即 F_v/F_m 是光系统 II (PS II) 的最大光化学量子产量,反映出 PS II 反应中心捕获激发能的效率,若 F_v/F_m 降低则表示 PS II 潜在活性中心受损,发生光抑制现象^[31]。本研究中,硝酸盐加富与温度对珊瑚幼虫的共生虫黄藻荧光指数并无显著影响,说明升温和硝酸盐加富不会对共生虫黄藻的光合系统造成损伤。但是,先前的研究表明最大光化学量子产量(F_v/F_m)对环境胁迫的响应相对滞后^[29],并不能良好地预测与评价珊瑚共生体的健康状况^[22]。

2.4.2 鹿角杯形珊瑚幼虫附着率 本研究首次发现硝酸盐浓度的增加会促进高温对鹿角杯形珊瑚幼虫附着率的负面影响,与 Humanes 等和 Serrano 等的研究结果均有所不同^[22-23]。Humanes 等人发现温度是促进柔枝鹿角珊瑚幼虫附着的关键因素,而营养盐加富对幼虫附着并无影响^[22];但 Serrano 等则认为营养盐加富是促进滨珊瑚幼虫附着的主要因子,而温度对幼虫附着并无影响^[23]。研究结果不同的原因包括两点,一是因为滨珊瑚在 1—9 月都可以排放珊瑚幼虫,使幼虫可以耐受相对较宽的温度范

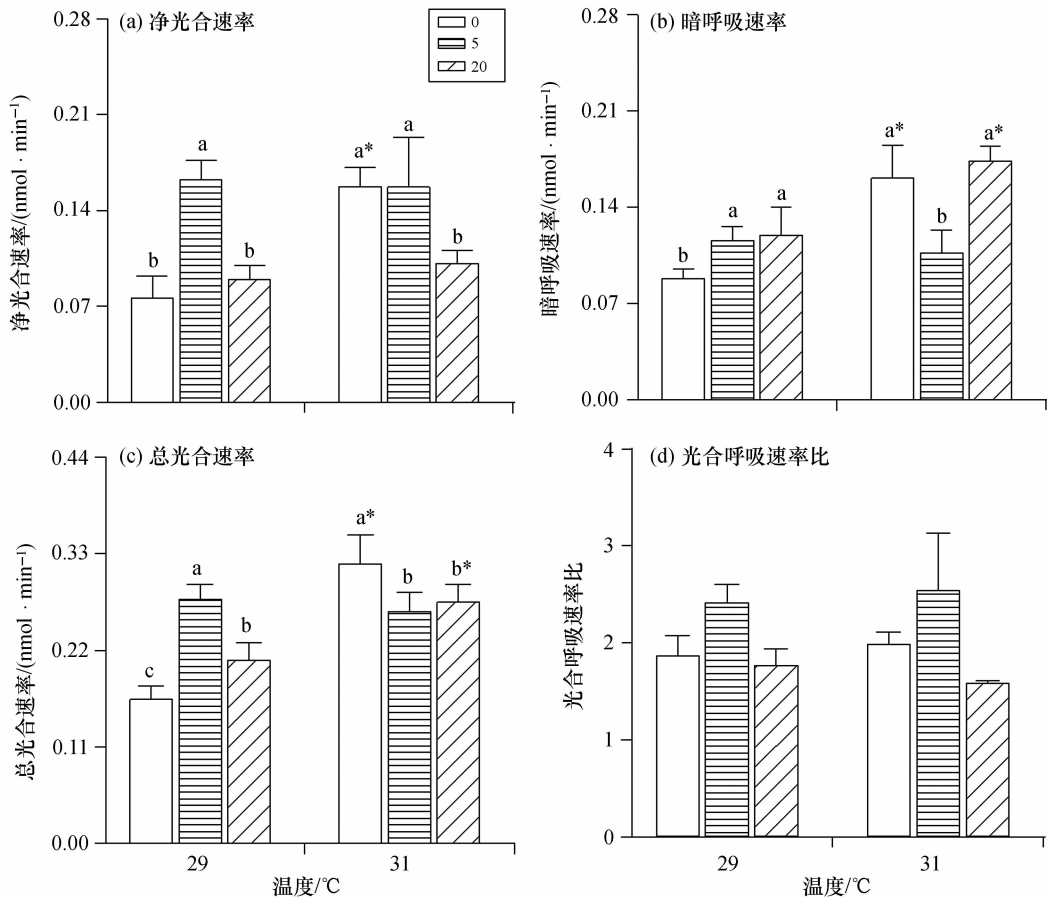


图3 鹿角杯形珊瑚幼虫的净光合速率、暗呼吸速率、总光合速率及光合呼吸速率比

Fig.3 Net photosynthesis, dark respiration, gross photosynthesis and photosynthesis ratios to the respiration of *Pocillopora damicornis* larvae by the treatments

图例数值0、5、20 分别表示相应的硝酸盐浓度,单位为 $\mu\text{mol}/\text{dm}^3$;图(a)、(b)、(c)的纵坐标单位表示每个幼虫每分钟产生或消耗氧气的物质的量;不同的小写字母表示相同温度下,不同硝酸盐浓度处理组之间具有显著差异($p < 0.05$),“*”表示相同硝酸盐浓度下,不同温度处理组之间具有显著差异($p < 0.05$)。

围,对温度的耐受能力较强;二是因为滨珊瑚幼虫体内含有母体垂直传递而来的虫黄藻,对营养盐加富响应相对敏感^[22]。与 Humanes 等观点一致,我们的结果也表明温度是影响珊瑚幼虫附着的主要因素,但其影响表现为显著降低,这与先前的研究结果吻合^[18,32]。珊瑚幼虫在附着时会发生形态学与生理学两方面的改变,需要消耗大量的能量^[33]。同时,附着与基因表达、细胞分化与重排等细胞生物学过程相关,对高温胁迫更加敏感脆弱^[29]。此外,珊瑚幼虫附着与壳状珊瑚藻密切相关^[34]。珊瑚幼虫附着率在高温条件下显著降低也可能是因为升温降低了壳状珊瑚藻释放诱导珊瑚附着的化学信号的能力与活力,从而影响珊瑚幼虫附着行为^[18,35]。本实验中,高浓度硝酸盐加剧了高温对珊瑚幼虫附着率的抑制作用,可能是因为 $20\ \mu\text{mol}/\text{dm}^3$ 的硝酸盐对珊瑚幼虫产生毒害作用,幼虫为适应高强度的环境胁迫

消耗了部分能量,进而导致用于附着的能量比例减少,使珊瑚幼虫附着率显著降低。附着率的降低意味着珊瑚幼虫的浮游期增加,幼虫可能会随水流与海浪扩散到与母体珊瑚距离较远的珊瑚礁区,有利于珊瑚礁之间的基因交流,但对本地珊瑚礁的种群补充可能产生不利的影响^[36]。总体来看,高温与营养盐加富对鹿角杯形珊瑚的本地种群补充具有负面影响。

2.4.3 鹿角杯形珊瑚幼虫代谢速率 研究表明,释放日期、浮游时间和物种间差异均会影响珊瑚幼虫呼吸速率对环境胁迫的响应^[14,37-39]。Cumbo 等(2013)发现鹿角杯形珊瑚幼虫呼吸速率在 1~5 d 的升温胁迫会显著提高 21%^[37],同样 Rivest 等(2015)也发现 6 h 升温会显著提高鹿角杯形珊瑚幼虫的呼吸速率^[40],与本实验的升温促进珊瑚幼虫呼吸速率的结果相同,但 Putnam 等(2013)则发现 9 d

的升温会显著降低鹿角杯形珊瑚幼虫的呼吸速率^[41]。以上结果表明,同一种珊瑚幼虫的代谢作用对高温的响应与胁迫时间相关。Edmunds 等(2011)认为,虽然珊瑚幼虫在适应高温胁迫时会加速能量消耗,但是代谢速率的改变可以满足珊瑚幼虫在高温环境下的能量需求^[42],而代谢的提升可能和升温下甘油三酯的分解功能有关^[40]。除了幼虫自身的能量物质以外,共生虫黄藻也可以通过光合作用为珊瑚宿主代谢提供能量^[43]。目前,升温或营养盐加富对孵幼型珊瑚幼虫代谢速率影响的相关研究多数聚焦于呼吸作用,忽视了虫黄藻光合作用在幼虫代谢中的作用。Ceh 等(2013)的研究结果显示珊瑚共生体可以快速吸收无机氮^[44],且共生藻可以固定比其珊瑚宿主细胞多 14 ~ 23 倍的氮^[45]。Serano 等分别对排卵型与孵幼型珊瑚幼虫的呼吸速率进行测量,结果表明硝酸盐加富对排卵型珊瑚幼虫的呼吸速率无影响,但却显著促进了孵幼型珊瑚幼虫的呼吸速率^[23],作者猜测可能是因为孵幼型珊瑚内虫黄藻的代谢速率较高所致。本研究中,常温条件下珊瑚幼虫的 P_{net} 和 P_G/R_D 在 $5 \mu\text{mol}/\text{dm}^3$ 硝酸盐加富组显著增加且大于 2,表明共生虫黄藻通过光合作用为宿主提供的有机碳足以维系珊瑚幼虫共生体的呼吸作用与其他生命活动,有机碳有所累积^[27]。这可能是因为适量的硝酸盐加富促进了共生虫黄藻的生长,提高了共生虫黄藻的固碳能力,从而为珊瑚幼虫宿主提供更多的有机碳源,以补偿因环境胁迫而消耗的能量,缓解了高温对珊瑚幼虫呼吸作用的负面影响。Zhou 等(2017)在对鹿角杯形珊瑚成体的研究中也发现,营养盐增加可以减弱高

温胁迫对珊瑚的负面影响^[12]。一方面可能是因为营养盐促进了珊瑚幼虫共生虫黄藻的分裂进而在一定程度上抵消了高温胁迫下共生虫黄藻的损失,而适宜的虫黄藻密度可以为珊瑚宿主提供足够的有机营养和氧气,在一定程度上抑制珊瑚的热胁迫反应^[46];另一方面是因为营养盐浓度的升高可以抑制珊瑚细胞在高温胁迫时的凋亡与死亡^[12]。总体上来看,升温促进了鹿角杯形珊瑚幼虫的代谢速率,而 $5 \mu\text{mol}/\text{dm}^3$ 的硝酸盐加富促进了珊瑚幼虫的有机碳净累积,减缓了升温对珊瑚幼虫呼吸速率的促进作用。

3 结论

本研究以鹿角杯形珊瑚幼虫为研究对象,探究了升温与硝酸盐加富对造礁石珊瑚早期生活史的生理影响,初步得到以下结论:升温与硝酸盐加富对鹿角杯形珊瑚幼虫的存活率与共生虫黄藻荧光指数无显著影响,说明升温与硝酸盐加富不会对共生虫黄藻的光合系统造成损伤,珊瑚幼虫具有良好的存活能力。但是,升温与硝酸盐加富对珊瑚幼虫附着率的影响表现为明显的协同作用,即高浓度硝酸盐加富促进了升温对珊瑚幼虫附着率的负面影响,可见鹿角杯形珊瑚的本地扩充在升温与营养盐加富条件下有所降低。同时,鹿角杯形珊瑚幼虫的呼吸速率在升温条件下显著上升,但 $5 \mu\text{mol}/\text{dm}^3$ 却不受高温影响,且珊瑚幼虫共生体有机碳固定在 $5 \mu\text{mol}/\text{dm}^3$ 硝酸盐加富组有所升高,表明适量的硝酸盐加富可以缓解升温对鹿角杯形珊瑚幼虫代谢的不利影响。

参考文献:

- [1] HUGHES T P, BAIRD A H, BELLWOOD D R, et al. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs[J]. Science, 2003, 301(5 635): 929-933.
- [2] FEELY R A J, ORR V J, FABRY J A. et al. Present and future changes in seawater chemistry due to ocean acidification [M]//MCPHERSON B J, SUNDQUIST E T. Carbon sequestration and its role in the global carbon cycle. Washington D. C.: American Geophysical Union, 2009, 183: 175-188.
- [3] MEISSNER K J, GUPTA A S. Large-scale stress factors affecting coral reefs: open ocean sea surface temperature and surface seawater aragonite saturation over the next 400 years[J]. Coral Reefs, 2012, 31(2): 309-319.
- [4] FABRICIUS K E. Effects of terrestrial runoff on the ecology of corals and coral reefs: review and synthesis[J]. Marine Pollution Bulletin, 2005, 50(2): 125-146.
- [5] WOOLDRIDGE S A, DONE T J. Improved water quality can ameliorate effects of climate change on corals[J]. Ecological Applications, 2009, 19(6): 1 492-1 499.
- [6] WOOLDRIDGE S A. Water quality and coral bleaching thresholds: formalising the linkage for the inshore reefs of the Great Barrier Reef, Australia[J]. Marine Pollution Bulletin, 2009, 58(5): 745-751.
- [7] NEGRI A P, HOOGENBOOM M O. Water contamination reduces the tolerance of coral larvae to thermal stress[J]. PLoS ONE, 2011, 6(5): e19703.

- [8] WIEDENMANN J, D'ANGELO C, SMITH E G, et al. Nutrient enrichment can increase the susceptibility of reef corals to bleaching[J]. *Nature Climate Change*, 2013, 3(2): 160-164.
- [9] HOEGH-GULDBERG O, BRUNO J F. The impact of climate change on the world's marine ecosystems[J]. *Science*, 2010, 328(5 985): 1 523-1 528.
- [10] NORDEMAR I, NYSTRÖM M, DIZON R. Effects of elevated seawater temperature and nitrate enrichment on the branching coral *Porites cylindrica* in the absence of particulate food[J]. *Marine Biology*, 2003, 142(4): 669-677.
- [11] CARDINI U, VAN H N, BEDNARZ V N, et al. Microbial dinitrogen fixation in coral holobionts exposed to thermal stress and bleaching[J]. *Environmental Microbiology*, 2016, 18(8): 2 620-2 633.
- [12] ZHOU Z, ZHANG G, CHEN G, et al. Elevated ammonium reduces the negative effect of heat stress on the stony coral *Pocillopora damicornis*[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2017, 118(1): 319-327.
- [13] PUTNAM H M, EDMUNDS P J, FAN T Y. Effect of a fluctuating thermal regime on adult and larval reef corals[J]. *Invertebrate Biology*, 2010, 129(3): 199-209.
- [14] EDMUNDS P, GATES R, GLEASON D. The biology of larvae from the reef coral *Porites astreoides*, and their response to temperature disturbances[J]. *Marine Biology*, 2001, 139(5): 981-989.
- [15] NOZAWA Y, HARRISON P L. Effects of elevated temperature on larval settlement and post-settlement survival in scleractinian corals, *Acropora solitaryensis* and *Favites chinensis*[J]. *Marine Biology*, 2007, 152(5): 1 181-1 185.
- [16] PUTNAM H M, EDMUNDS P J, FAN T Y. Effect of temperature on the settlement choice and photophysiology of larvae from the reef coral *Stylophora pistillata*[J]. *Biological Bulletin*, 2008, 215(2): 135-142.
- [17] RANDALL C J, SZMANT A M. Elevated temperature affects development, survivorship, and settlement of the Elkhorn coral, *Acropora palmata* (Lamarck 1816)[J]. *Biological Bulletin*, 2009, 217(3): 269-282.
- [18] RANDALL C J, SZMANT A M. Elevated temperature reduces survivorship and settlement of the larvae of the Caribbean scleractinian coral, *Favia fragum* (Esper)[J]. *Coral Reefs*, 2009, 28(2): 537-545.
- [19] HARTMANN A C, MARHAVER K L, CHAMBERLAND V F, et al. Large birth size does not reduce negative latent effects of harsh environments across life stages in two coral species[J]. *Ecology*, 2013, 94(9): 1 966-1 976.
- [20] FIGUEIREDO J, BAIRD A H, HARRIS S, et al. Increased local retention of reef coral larvae as a result of ocean warming[J]. *Nature Climate Change*, 2014, 4(6): 498-502.
- [21] NEGRI A P, HARFORD A J, PARRY D L, et al. Effects of alumina refinery wastewater and signature metal constituents at the upper thermal tolerance of: 2. the early life stages of the coral *Acropora tenuis*[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2011, 62(3): 474-482.
- [22] HUMANES A, NOONAN S H C, WILLIS B L, et al. Cumulative effects of nutrient enrichment and elevated temperature compromise the early life history stages of the coral *Acropora tenuis*[J]. *PLoS ONE*, 2016, 11(8): e0161616.
- [23] SERRANO X M, MILLER M W, HENDEE J C, et al. Effects of thermal stress and nitrate enrichment on the larval performance of two Caribbean reef corals[J]. *Coral Reefs*, 2018, 37(1): 173-182.
- [24] LAM E K Y, CHUI A P Y, KWOK C K, et al. High levels of inorganic nutrients affect fertilization kinetics, early development and settlement of the scleractinian coral *Platygyra acuta*[J]. *Coral Reefs*, 2015, 34(3): 1-12.
- [25] LI X, LIU S, HUANG H, et al. Coral bleaching caused by an abnormal water temperature rise at Luhuitou fringing reef, Sanya Bay, China[J]. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 2012, 15(2): 227-233.
- [26] ZHANG C, HUANG H, YE C, et al. Diurnal and seasonal variations of carbonate system parameters on Luhuitou fringing reef, Sanya Bay, Hainan Island, South China Sea[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2013, 96(6): 65-74.
- [27] MUSCATINE L, MCCLOSKEY L R, MARIAN R E. Estimating the daily contribution of carbon from zooxanthellae to coral animal respiration[J]. *Limnology and Oceanography*, 1981, 305(4): 369-401.
- [28] 江雷, 黄晖, 张浴阳, 等. 海水升温对壮实鹿角珊瑚幼虫存活和附着的影响[J]. *应用海洋学学报*, 2016, 35(2): 217-222.
- [29] HARYANTI D, YASUDA N, HARRIS S, et al. High tolerance of symbiotic larvae of *Pocillopora damicornis* to thermal stress[J]. *Zoological Studies*, 2015, 54(1): 52.
- [30] COX E F, WARD S. Impact of elevated ammonium on reproduction in two Hawaiian scleractinian corals with different life history patterns[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2002, 44(11): 1 230-1 235.
- [31] 雷新明, 黄晖, 王华接, 等. 造礁石珊瑚共生藻对富营养的响应研究[J]. *海洋通报*, 2009, 28(1): 43-49.

- [32] BASSIM K, SAMMARCO P. Effects of temperature and ammonium on larval development and survivorship in a scleractinian coral (*Diploria strigosa*) [J]. Marine Biology, 2003, 142(2): 241-252.
- [33] MEYER E, AGLYAMOVA G V, MATZ M V. Profiling gene expression responses of coral larvae (*Acropora millepora*) to elevated temperature and settlement inducers using a novel RNA-Seq procedure [J]. Molecular Ecology, 2011, 20(17): 3 599-3 616.
- [34] 雷新明, 黄晖, 黄良民. 珊瑚礁生态系统中珊瑚藻的生态作用研究进展 [J]. 生态科学, 2012, 31(5): 585-590.
- [35] NEGRI A, WEBSTER N, HILL R, et al. Metamorphosis of broadcast spawning corals in response to bacteria isolated from crustose algae [J]. Marine Ecology Progress Series, 2001, 223(4): 121-131.
- [36] BAIRD A H, GUEST J R, WILLIS B L. Systematic and biogeographical patterns in the reproductive biology of scleractinian corals [J]. Annual Review of Ecology Evolution & Systematics, 2009, 40(40): 551-571.
- [37] CUMBO V R, FAN T Y, EDMUNDS P J. Effects of exposure duration on the response of *Pocillopora damicornis* larvae to elevated temperature and high $p\text{CO}_2$ [J]. Journal of Experimental Marine Biology & Ecology, 2013, 439(1): 100-107.
- [38] RIVEST E B, HOFMANN G E. Responses of the metabolism of the larvae of *Pocillopora damicornis* to ocean acidification and warming [J]. PLoS ONE, 2014, 9(4): e96172.
- [39] CUMBO V R, EDMUNDS P J, WALL C B, et al. Brooded coral larvae differ in their response to high temperature and elevated $p\text{CO}_2$ depending on the day of release [J]. Marine Biology, 2013, 160(11): 2 903-2 917.
- [40] RIVEST E B, HOFMANN G E. Effects of temperature and $p\text{CO}_2$ on lipid use and biological parameters of planulae of *Pocillopora damicornis* [J]. Journal of Experimental Marine Biology & Ecology, 2015, 473: 43-52.
- [41] PUTNAM H M, MAYFIELD A B, FAN T Y, et al. The physiological and molecular responses of larvae from the reef-building coral *Pocillopora damicornis* exposed to near-future increases in temperature and $p\text{CO}_2$ [J]. Marine Biology, 2013, 160(8): 2 157-2 173.
- [42] EDMUNDS P J. Zooplanktivory ameliorates the effects of ocean acidification on the reef coral *Porites* spp. [J]. Limnology & Oceanography, 2011, 56(6): 2 402-2 410.
- [43] HARRIS S, YAMAMOTO M, HOEGH-GULDBERG O. The relative contribution of dinoflagellate photosynthesis and stored lipids to the survivorship of symbiotic larvae of the reef-building corals [J]. Marine Biology, 2010, 157(6): 1 215-1 224.
- [44] CEH J, KILBURN M R, CLIFF J B, et al. Nutrient cycling in early coral life stages: *Pocillopora damicornis* larvae provide their algal symbiont (*Symbiodinium*) with nitrogen acquired from bacterial associates [J]. Ecology & Evolution, 2013, 3(8): 2 393-2 400.
- [45] PERNICE M, MEIBOM A, HEUVEL A V D, et al. A single-cell view of ammonium assimilation in coral-dinoflagellate symbiosis [J]. ISME Journal, 2012, 6(7): 1 314-1 324.
- [46] FANNY H, ERIC T, CHRISTINE F P. Effect of zooplankton availability on the rates of photosynthesis, and tissue and skeletal growth in the scleractinian coral *Stylophora pistillata* [J]. Journal of Experimental Marine Biology & Ecology, 2003, 296(2): 145-166.

Physiological effects of elevated temperature and nitrate enrichment on the larvae of scleractinian coral *Pocillopora damicornis*

ZHANG Fang^{1,2,3}, SUN You-fang^{1,2,3}, YU Xiao-lei^{1,2,3}, JIANG Lei¹, HUANG Hui^{1,4*}

(1. CAS Key Laboratory of Tropical Marine Bio-resources and Ecology, South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China;

2. Innovation Academy of South China Sea Ecology and Environmental Engineering, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China;

3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

4. Tropical Marine Biological Research Station in Hainan, Chinese Academy of Sciences, Sanya 572000, China)

Abstract: This study tested the physiological effects of elevated temperature (29°C, 31°C) and nitrate (NO_3^-) enrichment (0, 5, 20 $\mu\text{mol}/\text{dm}^3$) on the brooded larvae of *Pocillopora damicornis* from Luhuitou fringing reef, San-

ya, China. Results showed that warming and nitrate (NO_3^-) enrichment did not significantly influence larval survival rate and maximum quantum yield (F_v/F_m). However, it showed a significant interaction between elevated temperature and nitrate (NO_3^-) enrichment on larval settlement. Nitrate enrichment acted synergistically with elevated temperature and it reduced the settlement rate of *P. damicornis* larvae. Furthermore, the effects of elevated temperature on dark respiration of coral larvae were also dependent on the nitrate concentration, where a $5\text{ }\mu\text{mol}/\text{dm}^3$ nitrate enrichment inhibited the stimulation of respiration with increased temperature. At the same time, $5\text{ }\mu\text{mol}/\text{dm}^3$ nitrate treatment enhanced the net photosynthesis with the ratio of photosynthesis to respiration (P_c/R_d) greater than 2, indicating a net accumulation of photo-synthetically fixed organic carbon under $5\text{ }\mu\text{mol}/\text{dm}^3$ nitrate. Our results suggest that modest nitrate enrichment can mitigate the negative effects of warming on the metabolism of larvae in the stony coral *P. damicornis*, while high nitrate enrichment would exacerbate the larval settlement and population recruitment.

Key words: marine biology; *Pocillopora damicornis* larvae; elevated temperature; nitrate; settlement; respiration rate

DOI: 10.3969/J. ISSN.2095-4972.2020.02.003

(责任编辑:王 静)