

海洋酸化对蟹类影响的研究进展

叶央芳^{1,2} 林维钊¹ 任志明^{1,2} 母昌考^{1,2} 王春琳^{1,2}

(1. 宁波大学应用海洋生物学教育部重点实验室, 宁波 315832; 2. 浙江海洋高效健康养殖协同创新中心, 宁波 315832)

摘要: 人类活动排放二氧化碳引起了海水碳酸盐平衡体系变化和pH下降, 最终导致了“海洋酸化”。海洋酸化对蟹类产生了从表观到分子的多重影响。文章在总结海洋酸化对各种蟹类生长发育、生理与代谢、表型和行为等方面影响的基础上, 对其影响的机理展开了讨论, 并对控制海洋酸化及其对蟹类的影响研究提出了意见和建议。

关键词: 海洋酸化; 蟹类; 生长发育; 生理与代谢; 行为

中图分类号: Q174

文献标识码: A

文章编号: 1000-3207(2020)04-0920-09

因过度燃烧化石燃料与砍伐森林等人类活动, 已使大气中的二氧化碳(CO₂)浓度大幅度增加。海洋吸收了其中约35%的CO₂, 水溶性的CO₂可与H₂O反应生成碳酸(H₂CO₃), H₂CO₃可解离成氢离子(H⁺)和碳酸氢根离子(HCO₃⁻), H⁺又能与CO₃²⁻结合, 也形成HCO₃⁻。因此, 过多的二氧化碳溶于海水的结果是海水中的水溶性CO₂、H₂CO₃、H⁺和HCO₃⁻含量增加, 从而不可避免地引起海水pH下降, 导致海水中碳酸盐平衡体系的变化, 即“海洋酸化”(Ocean acidification, OA)^[1]。在过去的65万年中, 大气中的CO₂从未超过300 μatm(标准大气压比)^[2]。然而自19世纪工业革命的兴起, 人类活动导致大气中的CO₂从280 μatm升高到396 μatm, 海洋pH已随之下降了0.1单位。若以当前CO₂排放速度预测, 2100年大气中的CO₂将升高到800 μatm, 海洋pH将降低0.3—0.5个单位; 到2300年, 大气中的CO₂将升高到3200 μatm, 海洋pH将降低0.7—0.8个单位。这种下降速度将超过过去至少3亿年的速度^[1,3]。

这种由于人类活动过量排放CO₂所驱动的全球规模的海洋酸化, 已迫使海洋生物生活在日益酸化的海水环境中, 影响各种海洋生物的生长和繁殖^[4,5]以及生物的多样性和群落结构^[6,7]。其中对钙化生

物的影响尤其明显, 这是因为海洋酸化可导致碳酸钙的饱和度下降, 从而影响钙化生物的钙化率和壳体的生长。例如海洋酸化可导致栉孔扇贝(*Chlamys farreri*)的钙化率降低^[8]; 也可导致地中海贻贝(*Mytilus galloprovincialis*)与马氏珠母贝(*Pinctada martensii*)幼体的壳体生长缓慢, 出现致畸致死效应^[9-11]; 海洋酸化还引起多种地中海珊瑚(*Oculina patagonica*)碳酸钙骨架的消融^[12]。

海水蟹是我国重要的水产经济动物, 2017年的全国养殖和海洋捕捞总产量已达6.2×10⁸ kg, 年产值约64亿元^[13]。作为钙化生物, 蟹类在合成外壳时需要几丁质和钙质, 海洋酸化也不可避免地对其产生多种生理影响, 甚至造成生存威胁。本文就海洋酸化对蟹类生长发育、生理与代谢、表型和行为等方面的影响及其可能的机制作一综述。

1 海洋酸化对蟹类的影响

1.1 海洋酸化对蟹类生长发育和生理与代谢的影响

人们关注钙化动物, 是由于钙化动物对OA的敏感性^[14]。然而, 属于钙化动物的蟹类在不同OA条件下却表现出明显的种群差异(表1)。欧洲岸蟹(*Carcinus maenas*)天生具有对各种环境非生物

收稿日期: 2019-04-17; 修订日期: 2019-09-27

基金项目: 国家自然科学基金(41673076); 现代农业产业技术体系(CARS-48); 浙江省重大科技专项(2016C02055-8); 宁波大学王宽诚基金资助 [Supported by the National Natural Science Foundation of China (41673076); China Agriculture Research System (CARS48); Major Sci & Tech Special Project of Zhejiang Province (2016C02055-8); K. C. Wong Magna Fund in Ningbo University]

作者简介: 叶央芳(1974—), 女, 博士; 主要研究方向为水产代谢组学。E-mail: yeyangfang@nbu.edu.cn

通信作者: 王春琳(1965—), 男, 博士; 主要研究方向为海水蟹养殖。E-mail: wangchunlin@nbu.edu.cn

表 1 海洋酸化对蟹类生长发育、生理与代谢、表型和行为的影响

Tab. 1 Effects of ocean acidification on the growth, development, physiology, metabolism, phenotype and behavior of crabs

蟹类Crabs	酸化胁迫方法Stress methods of OA	影响Effects	文献References
岸蟹 <i>Carcinus maenas</i>	1800 μatm CO_2 胁迫4周	鳃中代谢率和血淋巴流量分别降低了40%和30%	[16]
	3200 μatm CO_2 胁迫7d	鳃中血淋巴 K^+ 与氨浓度显著升高, 排氨率增加	[18]
	1250和3500 μatm CO_2 胁迫10周	1250 μatm CO_2 未显著影响岸蟹的生长, 3500 μatm CO_2 可导致岸蟹对蓝贻贝(<i>Mytilus edulis</i>)的摄食量降低41%	[17]
	2600、16000和30000 μatm CO_2 胁迫2周	甘氨酸、脯氨酸等渗透调节物质的含量降低	[63]
	3950 μatm CO_2 胁迫1周; 或2270 μatm CO_2 胁迫11周	编码参与渗透和酸碱调节以及细胞应激反应的蛋白的基因表达上调	[56]
岩瓷蟹 <i>Petrolisthes cinctipes</i>	1360 μatm CO_2 胁迫40d	胚胎的耗氧率和干重分别降低11%和6%; 引起幼蟹的氮含量减少7%, C/N比增加了6%	[23]
	1360 μatm CO_2 胁迫49d	胚胎心率下降37%, 体积增大被延缓; 幼体存活率不受影响; 幼蟹存活率下降30%	[22]
蜘蛛蟹 <i>Hyas araneus</i>	710和3000 μatm CO_2 胁迫4周	幼体钙含量下降; 随着温度的升高, 3000 μatm 酸化海水导致大眼幼体钙含量升高 幼体碳氮比下降、发育时间延长、生长减慢	[27] [25]
		降低了成蟹对高温的适应性, 从正常的25℃以上下降到23.5℃(710 μatm)和21.1℃(3000 μatm)	[80]
	1100和2400 μatm CO_2 胁迫10周	溞状幼体I期在接近蜕壳时代谢率上升, 干重下降。发育时间与存活率未受影响	[21]
	3100 μatm CO_2 胁迫10周	溞状幼体I期死亡率升高, 发育时间延长, 氧消耗率下降	[26]
	3300 μatm CO_2 胁迫4周	氧化磷酸化相关基因和热激蛋白基因的表达上调, 幼体对热的耐受温度变窄	[58]
	1120和1960 μatm CO_2 胁迫10周	能量代谢与应激反应相关的基因上调, 但在1960 μatm 时, 基因的表达相对减少甚至接近对照的水平	[84]
	750和3000 μatm CO_2 胁迫1d	活动能力下降, 活动范围缩小, 继而影响繁殖、觅食和反掠夺能力	[41]
		在pH 6.74下16d与pH6.05下24h后, 细胞内出现酸中毒	[29]
天鹅绒梭子蟹 <i>Necora puber</i>	pH7.31、6.74和6.05胁迫16d		
	3200与12000 μatm CO_2 胁迫30d	氧摄取量显著下降, 耐高温、甲壳矿化和免疫反应方面不受影响	[28]
珍宝蟹 <i>Metacarcinus magister</i>	3250 μatm CO_2 胁迫1d	血淋巴中 CO_2 浓度和 HCO_3^- 离子浓度增加, 氧消耗减少, 但pH保持稳定; 氨产生量和排氨率都下降	[30]
蓝蟹 <i>Callinectes sapidus</i>	600、900和2850 μatm CO_2 胁迫6个月	钙化水平提高	[14]
红皇蟹 <i>Paralithodesca mtschaticus</i> 和拜氏雪蟹 <i>Chionoecetes bairdi</i>	2100 μatm 和2200 μatm CO_2 胁迫将近200d	显著减缓红皇蟹和拜氏雪蟹幼体的生长速度, 降低存活率与钙化率; 95d后, 死亡率达到100%	[31,32]
	2100和2200 μatm CO_2 胁迫2年	血细胞总量无显著变化, pH 7.5导致血细胞的死亡数量明显增加, 凋亡速度加快	[36]
首长黄道蟹 <i>Cancer magister</i>	2200和3000 μatm CO_2 胁迫胚胎与幼体分别34d和45d	不影响胚胎孵化率, 但在酸化程度高时孵化延迟; 幼体存活率仅为14%和21%	[34]
佛罗里达石蟹 <i>Menippe mercenaria</i>	2100 μatm CO_2 胁迫幼体12d	幼体形态无差异, 孵化成功率下降了28%	[35]
深海雪蟹 <i>Chionoecetes tanneri</i>	pH 7.1胁迫24h	胁迫初期引起血淋巴pH降低和酸中毒, 24 h后恢复	[37]
寄居蟹 <i>Pagurus cirrhiticornis</i>	pH7.6胁迫98d	显著提高幼蟹死亡率	[33]
寄居蟹 <i>Pagurus bernhardus</i>	12000 μatm CO_2 胁迫5d	减少寄居蟹从次优寄居壳换成优质寄居壳的可能性, 延长换壳时间, 降低寄居蟹触角的闪动速率和运动	[39,40]
三疣梭子蟹 <i>Portunus trituberculatus</i>	750 和1500 μatm CO_2 胁迫一个蜕壳周期	引起V期幼蟹甲壳上表皮的外表面微刺排列变单一, 甲壳中甲壳素的含量升高, 甲壳厚度变薄, 减少到正常蟹的70%	[38]
	750 和1500 μatm CO_2 胁迫72h	引起I期幼蟹的行为变得焦虑, 如群体整体的平均运动速度加快, 对生活区域的巡视搜索加快, 喜欢黑暗环境。编码GABA _A 受体相关蛋白的基因的表达量显著上调	[70]
大西洋青蟹 <i>Panopeus herbstii</i>	785和9284 μatm CO_2 胁迫71d	缩短了对食物的处理和食用时间以及不成功捕食尝试的持续时间	[42]
食用黄道蟹 <i>Cancer pagurus</i>	1200和2300 μatm CO_2 胁迫2周, 之后在正常海水中恢复2周	成蟹的标准代谢速率并未受影响, 但在消除酸化后显著升高。延长了蟹寻找、破碎、食用和处理食物的时间, 显著降低捕食的有效性。这些影响随酸化程度的提高而加剧, 并在2周内未恢复	[43]

因子的高度适应能力^[15], 有较多研究集中于岸蟹对OA的响应。如当岸蟹被急性暴露到高 CO_2 分压的海水中时, 能积极快速地在血淋巴中积累 HCO_3^- ^[15],

这种把血淋巴中的 CO_2 转化成了 HCO_3^- 以维持体内稳定pH的方式在之后的多个研究^[16, 17]中得到证实。虽然这种方式能有效调节胞外pH, 但对岸蟹的生理

具有负面影响。如7d酸化(3200 μatm)导致岸蟹鳃中血淋巴的 K^+ 和氨浓度升高,排氨率增加^[18];4周酸化(1800 μatm)导致岸蟹的代谢率和血淋巴流量分别降低了40%和30%^[16];10周酸化(3500 μatm)引起岸蟹对蓝贻贝(*Mytilus edulis*)的摄食量降低41%^[17]。

除了岸蟹,也有学者关注生活在潮间带具有应对复杂环境变化能力的岩瓷蟹(*Petrolisthes cinctipes*)对OA的响应^[19,20],但这些研究更多的着眼于岩瓷蟹早期发育阶段的存活。因为蟹类早期发育阶段往往表现出相比于成蟹更敏感的对外界环境变化的特性,可能导致海洋酸化对蟹类胚胎、溞状幼体或幼蟹的生长和发育产生比成蟹更多的负面影响^[21]。研究表明,短期(9d)酸化(pH 7.6)暴露引起岩瓷蟹胚胎的心率下降了37%,体积增加被延滞,存活率和最终的孵化成功率都受到影响。短期酸化对溞状幼体和幼蟹存活的影响不明显^[22]。短期(<10d)低pH(7.58)暴露还可导致岩瓷蟹胚胎的耗氧率和干重分别降低11%和6%。而岩瓷蟹幼体通过从蛋白质到脂类的代谢基质转变,避免了幼体在代谢、干重、蛋白质或脂类水平的显著波动。然而,酸化导致岩瓷蟹幼蟹的氮含量减少了7%,C/N比增加了6%,这可能会影响幼蟹的生长^[23]。如果延长酸化时间到40d以上,岩瓷蟹溞状幼体的心率下降20%,但幼体的存活率仍然不受影响。长时间(49d)酸化却引起岩瓷蟹幼蟹的存活率下降约30%^[22]。这意味着岩瓷蟹对海洋酸化的耐受性是暂时的,长期酸化对蟹类的生存可能是一个严重的威胁^[24]。

也有研究者聚焦于广温性但偏冷的蜘蛛蟹(*Hysaraneus*)。如Walther等^[25]研究发现当不同纬度的(黑尔戈兰岛54°N;斯瓦尔巴特群岛79°N)蜘蛛蟹溞状幼体暴露到酸化水体时,特别是3000 μatm 的 CO_2 时,碳氮比下降、发育时间延长和生长减慢。这些影响在斯瓦尔巴特蜘蛛蟹溞状幼体I期和黑尔戈兰蜘蛛蟹大眼幼体期最为显著。Schiffer等^[21,26]的研究也得到了类似结论,即如果在蜘蛛蟹胚胎发育期被暴露到高 CO_2 分压(3100 μatm)的海水中后,可导致蜘蛛蟹溞状幼体I期死亡率升高,发育时间延长,而耗氧率下降。在钙水平上,710 μatm 酸化海水仅在酸化刚开始时导致黑尔戈兰和斯瓦尔巴特蜘蛛蟹大眼幼体钙含量的下降,随后很快恢复到正常水平,斯瓦尔巴特蜘蛛蟹大眼幼体的钙含量的恢复速度更快。3000 μatm 酸化海水可引起这两种蟹溞状幼体I期和II期的钙含量下降,然而有趣的是,随着温度的升高,3000 μatm 酸化海水导致斯瓦尔巴特蜘蛛蟹大眼幼体钙含量的升高^[27]。

相比于前面三种蟹,对其他蟹类的研究报道比

较有限,但也证明了海洋酸化对蟹类代谢和生长等方面的负面影响。如天鹅绒梭子蟹(*Necora puber*)在高 CO_2 分压条件下,也像岸蟹一样积累 HCO_3^- 以维持pH的稳定,该过程消耗的能量使天鹅绒梭子蟹的代谢被抑制,生长被延缓^[28,29]。同样,珍宝蟹(*Metacarcinus magister*)应对酸化(3250 μatm)的方式也是积累 HCO_3^- ,但珍宝蟹的耗氧量、氨的产生量和排氨率都下降,这也影响了珍宝蟹的生长^[30]。

尽管较长期(95d)酸化(pH 7.8和pH 7.5)对红皇蟹(*Paralithodesca mtschaticus*)幼蟹的钙化水平没有显著影响,但可导致红皇蟹幼蟹的死亡率达到100%^[31]。较短期(一个月)酸化(pH 7.7)会诱导红皇蟹胚胎的眼睛变大,卵黄变小以及母蟹孵化期变长,这些胚胎孵化出的幼体体态较长,存活率下降^[32]。较长期(98d)酸化(pH 7.6)也诱导了寄居蟹(*Pagurus cirrhiticornis*)幼蟹死亡率的显著提高^[33]。酸化海水也显著延缓首长黄道蟹(*Cancer magister*)胚胎和早期幼体的发育,导致幼体的死亡率升高^[34]。酸化海水还能导致佛罗里达石蟹(*Menippe mercenaria*)的孵化成功率降低28%,但孵化的幼蟹在形态上却无明显差异^[35]。酸化海水(pH 7.8和pH 7.5)也能负面影响拜氏雪蟹(*Chionoecetes bairdi*)幼蟹的生长、存活和钙化水平^[32]。Meseck等^[36]通过观察暴露到酸化海水(pH 7.5和7.8)长达2年的拜氏雪蟹成蟹的血细胞,发现血细胞总量没有显著变化,但pH 7.5海水导致拜氏雪蟹死亡的血细胞数量明显增加,而且死细胞的凋亡速度明显高于清除速度。

海洋酸化不仅影响了浅层水域的蟹类,也影响了深海蟹。如24h的短期酸化(pH 7.1)可导致深海雪蟹(*Chionoecetes tanneri*)血淋巴的酸碱平衡遭到破坏,碳酸氢盐积累量仅为3 mmol/L, pH降低0.32个单位,引起酸中毒。但在24h后,深海雪蟹通过从周围环境中积累12 mmol/L碳酸氢盐,恢复了血淋巴的pH^[37]。

1.2 海洋酸化对蟹类表型和行为的影响

尽管目前大量的研究集中于海洋酸化对蟹类生长发育和生理生化影响,但有些研究者开始关注蟹类的表型和行为。如任志明等^[38]发现三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)幼蟹甲壳微刺的排列方式会随着海水中 CO_2 分压(380、750和1500 μatm)的提高而简单化,由正常的2—3个微刺排列逐渐变为单个微刺排列,甲壳中的甲壳素含量开始升高,甲壳厚度变薄,减少到正常蟹的70%,这些表型变化可能对梭子蟹猎食与防御天敌等方面造成负面影响。在行为方面,海洋酸化可通过抑制或改变嗅觉、觅食以及对周围环境的判断,从而改变蟹类的

感觉和行为。如酸化海水(pH 6.8)可降低寄居蟹(*Pagurus bernhardus*)从次优寄居壳换成优质寄居壳的可能性, 延长寄居蟹换壳的时间, 酸化海水也显著降低寄居蟹触角的闪动速率和运动^[39,40]。高CO₂分压(750和3000 μ atm)可引起蜘蛛蟹的活动能力下降, 活动范围缩小, 继而影响繁殖、觅食和反掠夺能力^[41]。而对于大西洋青蟹(*Panopeus herbstii*)成蟹, 高CO₂分压(785 and 9274 μ atm)胁迫71d可显著影响其捕食行为, 缩短对猎物的消费和处理时间, 以及不成功捕食尝试的持续时间^[42]。高CO₂分压(1200和2300 μ atm)也影响了食用黄道蟹(*Cancer pagurus*)成蟹对食物的选择性, 更倾向于选择粒径较小的贝类。同时也显著减低黄道蟹的取食率与捕食有效性, 显著延长黄道蟹的觅食时间, 破碎、处理和食用贝类的时间。这些影响随着酸化程度的提高而加剧, 并在酸化解除2周内仍未恢复^[43]。对于三疣梭子蟹 I 期幼蟹, 72h的酸化海水(750和1500 μ atm)胁迫即引起幼蟹的焦虑行为, 如群体整体的平均运动速度加快, 对生活区域的巡视搜索加快, 更趋向于黑暗环境^[38]。

2 海洋酸化对蟹类的影响机制

2.1 海洋酸化对蟹类生理的影响机制

海洋酸化导致海洋生物体细胞内外积累高浓度的CO₂, 引起生物体呼吸酸化^[44], 降低血蓝蛋白对氧气的亲和力, 从而造成心脏细胞受损、CO₂中毒、肌肉收缩受阻以及各种生理过程变化, 如酸碱调节和代谢活性的变化, 最终影响生物的生长、发育和存活^[24, 45—47]。在高CO₂分压下维持胞外pH有助于血碳酸过多症时胞内pH的稳定, 才能确保最佳的酶功能。而维持胞外pH的最佳方法就是提高胞外的HCO₃⁻浓度, 非碳酸氢盐缓冲作用和离子-交换方式是提高胞外HCO₃⁻浓度的两种方法^[5, 15, 17, 29]。当非-碳酸氢盐缓冲能力降低时, pH的稳定就需要借助与酸碱相关的离子交换作用^[5, 48]。离子交换包括Cl⁻/HCO₃⁻离子交换、Na⁺/K⁺离子交换和H⁺-ATPase, 主要发生在蟹类鳃^[49, 50]或触角腺^[51]。当海水中CO₂浓度升高时, CO₂会顺着浓度梯度进入鳃细胞, 在碳酸酐酶作用下被转化成HCO₃⁻和H⁺, HCO₃⁻在一个假定的HCO₃⁻载体作用下, 进入血淋巴, 其中Na⁺/K⁺-ATPase为HCO₃⁻载体提供能量^[52]。而H⁺则在V-型H⁺-ATPase作用下被泵出鳃细胞。尽管少量的甲壳溶解有助于胞外HCO₃⁻的积累^[53], 但活跃的HCO₃⁻传递机制主导了蟹类的HCO₃⁻缓冲作用。如热液喷口蟹(*Xenograpsus testudinatus*)在受到低pH(6.5)胁迫时, 就是通过提高鳃上皮细胞中Na⁺/K⁺-ATP-

ase和V-型H⁺-ATPase活性, 以实现血淋巴中HCO₃⁻的累积^[50]。这种通过酸碱等价的阳离子(如H⁺)和阴离子(如HCO₃⁻)运输直接与反荷离子(如Na⁺和Cl⁻)运输相关联, 表明甲壳类动物的酸碱平衡和渗透调节具有紧密相关性^[54, 55]。Fehsenfeld等^[56]报道了7d酸化(6810.3 μ atm)引起了岸蟹鳃组织中与超渗透适应性响应有关的钙激活的氯通道、超极化激活的核苷酸门控的钾通道、四聚氰胺通道和整联蛋白基因表达的显著变化, 以及一个假定的突触融合蛋白-结合蛋白和SLC4家族的Cl⁻/HCO₃⁻交换蛋白基因表达的显著差异, 进一步说明了酸碱平衡和渗透调节之间的协同关系。

鳃细胞中与渗透调节相关的基因表达、酶活性和代谢物水平的变化可引发能量转化和流向的波动^[50, 57], 继而引发与能量相关的各种生理和代谢的变化。如高CO₂分压(3300 μ atm)导致蜘蛛蟹鳃中氧化磷酸化相关基因和热激蛋白基因表达的上调^[58], 从而引起能量代谢和应激反应的变化。又如岩瓷蟹幼体在受到酸化海水(pH 7.58)胁迫时, 其分解代谢的底物由以脂类为主变为以蛋白质为主^[23]。脂类在蟹类的生长和发育中具有重要作用, 也能为蟹类响应环境压力时提供ATP^[59], 而蛋白质合成是一个耗能过程, 一般在水生无脊椎动物的代谢受到抑制时其合成下降^[60]。岩瓷蟹幼体代谢底物的转变可能正是酸化引起的能量分流所致。

值得关注的是, OA一方面提高了蟹类为维持稳定pH所需的能量需求, 另一方面却抑制了蟹类的氧气消耗, 降低了ATP的生成量^[16, 23, 61], 进而引起能量依赖的渗透调节酶如Na⁺/K⁺-ATPase和V-型ATPase活性的降低^[5, 50]。如蓝蟹在受到OA(pH 7.3)胁迫后失去了ATPase在渗透调节中的作用^[62], 在这种情况下, 自由氨基酸含量升高了, 可能承担起渗透调节作用^[41]。此外, 甘氨酸和脯氨酸等渗透调节物质水平在岸蟹受到极端的超高CO₂分压(2600、16000和30000 μ atm)胁迫时显著降低, 可能也与岸蟹的渗透平衡有关^[63]。这些OA导致的能量波动通常以损害蟹类正常生长和行为为代价^[33, 42, 61]。

2.2 海洋酸化对蟹类行为的影响机制

目前对海洋酸化影响蟹类行为失常有三种解释。一是前面所述的以Pörtner^[61]为代表的能量说, 即海洋酸化诱导的系统性生理变化引起可利用能量的减少或代谢改变, 从而影响正常的行为。二是Nilsson等^[64]提出的神经机制, 即酸化是通过改变海洋生物的神经功能, 特别是 γ -氨基丁酸(GABA)的作用来影响海洋生物的行为。GABA是一个普遍存在的神经递质抑制剂。在正常情况下, GABA结

合到离子型GABA_A受体,导致GABA_A受体打开,阴离子(即Cl⁻)进入神经细胞,引起神经细胞超极化。当环境pH降低时,许多鱼类和甲壳类动物为了避免酸中毒,开始积累胞外HCO₃⁻离子同时消耗/交换Cl⁻到外界环境中^[65,66]。胞外Cl⁻的减少改变了细胞膜内外的电化学梯度,Cl⁻借此通过GABA_A受体从神经细胞出来,引起神经细胞去极化,从而导致海洋生物行为的变化。有研究报道,GABA_A受体阻断剂gabazine能消除酸化对脊椎动物和无脊椎动物行为的影响^[64,67],但Hamilton等^[68]却发现gabazine并不能消除酸化对裂吻平鲈(*Sebastes diploproa*)幼鱼的焦虑。Charpentier和Cohen^[69]也发现GABA参与了亚洲食草蟹(*Hemigrapsus sanguineus*)幼体对利它素的识别,gabazine只是导致亚洲食草蟹失去检测/处理利它素的能力,因此GABA与酸化所导致的行为变化无关。然而,任志明等^[70]的研究显示,三疣梭子蟹幼蟹在暴露到酸化海水(750和1500 μatm)后,编码GABA_A受体结合蛋白的基因的表达量显著上调,提示该结合蛋白可能参与了GABA_A受体在响应海水酸化中的作用。

第三种对海洋酸化影响行为的解释是基于信号传导机制。蟹类作出行为反应需要信号分子对受体的激活,这些信号分子具有特定的功能基团、电荷、构型、疏水性和弹性^[71]。当这些特性被低pH显著影响时,就不能激活受体,从而影响蟹类正常的行为。如在岸蟹中,7d的低pH(7.7)导致三肽和二肽信号分子(氨基乙酰基-L-组胺酰-L-赖氨酸、氨基乙酰基-氨基乙酰基-L-精氨酸和L-亮氨酸-L-精氨酸)的质子化以及构型和电荷分布的变化,降低信号分子的专一性,导致信号分子与其他信号受体的错配,影响真正信号受体的激活,从而影响岸蟹对卵的划水增氧行为^[72]。这两个三肽物质及其结构类似物同样介导了青蟹(*Rhithropanopeus harrisi*)^[73]和蓝蟹(*Callinectes sapidus*)^[74]对卵的划水增氧行为。肽信号分子还参与蟹的幼体释放^[75]和寄居蟹新壳的定位^[76]。此外,信号受体特别是其活性位点也表现出对pH的敏感性,在低pH条件下被质子化,从而影响与配体结合时分子间作用力(如氢键结合力和静电作用力)的数量、类型和匹配。然而,通过提高信号分子的浓度可以缓解海洋酸化对蟹类行为的影响^[77,78]。

尽管这三种酸化对蟹类行为影响的机制各不相同,但已有学者倾向于认为,OA对蟹类行为的影响是一个动物生理和代谢以及信号传递和行为决定共同参与的多因子作用结果^[79]。如Haye等^[39]认为蜘蛛蟹在海水酸化胁迫时表现出的触角摆动速

率降低,对气味源定位的成功率降低以及整体活动能力的下降,不仅与离子调节被破坏有关,也与化学信息接收被阻断有关。

3 展望

当前海洋酸化的程度还不至于引起严重的对生物个体、种群、群落甚至生态水平的影响,而且绝大部分研究局限于实验室模拟和特殊生境(如热液喷口和潮间带),但人类活动干扰下的海洋酸化对海洋物种未来的适应性和种群动态将是一个巨大的考验^[34]。要减少或消除海洋酸化的影响,首先要从源头抓起,即减少人类活动产生的碳排放量,这可能更多地取决于各国政府的政治决策和对环境的保护力度,还需要每个人的共同参与和努力。其次,从科学研究角度,需要研究者更深入全面地了解海洋酸化对海洋生物在生理和行为等方面的影响,揭示由此可能导致的各营养级生物之间的连锁反应,甚至对整个生态系统的影响。如海水酸化一方面负面影响大西洋青蟹的捕食行为,但同时也影响了其食物牡蛎(*Crassostrea virginica*)的钙化率,这可能有助于大西洋青蟹对牡蛎的捕食^[42]。另外,CO₂排放量增加不仅仅是海洋环境问题,同时也带来全球变暖的气候问题,因此研究者还需关注多因子协同作用对海洋生物的联合效应^[41]。如高CO₂分压影响了蜘蛛蟹对温度的耐受性。710和3000 μatm酸化海水不同程度地降低了蜘蛛蟹成蟹对高温的适应性,从正常的25℃以上下降到23.5℃(710 μatm)和21.1℃(3000 μatm)^[80]。尽管蜘蛛蟹溞状幼体的不同发育阶段对温度的耐受性存在差异,但高CO₂分压(3300 μatm)均促使幼体对热的耐受温度变窄^[58]。此外,无论是蟹类还是其他甲壳类动物,其鳃和肠道等组织栖息着数量庞大的微生物,这些微生物在宿主的营养和健康状态^[81,82]及免疫和抗病能力^[83]都发挥着中心地位作用。因此,研究这些微生物在蟹类应对海洋酸化中的协同作用有助于准确分析海洋酸化对海洋甲壳类动物的影响。

参考文献:

- [1] Doney S C, Fabry V J, Feely R A, et al. Ocean acidification: the other CO₂ problem [J]. *Annual Review of Marine Science*, 2009, 1: 169-192.
- [2] Caldeira K, Wickett M E. Anthropogenic carbon and ocean pH [J]. *Nature*, 2003, 425(6956): 365.
- [3] Gattuso J P, Magnan A, Bille R, et al. Contrasting futures for ocean and society from different anthropogenic CO₂ emissions scenarios [J]. *Science*, 2015, 349(6243): 4722.
- [4] Kroeker K J, Kordas R L, Crim R N, et al. Meta-analysis reveals negative yet variable effects of ocean acidifica-

- tion on marine organisms [J]. *Ecology Letters*, 2010, **13**(11): 1419-1434.
- [5] Whiteley N M. Physiological and ecological responses of crustaceans to ocean acidification [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2011, **430**(5): 257-271.
- [6] Pörtner H O, Farrell A P. Ecology: physiology and climate change [J]. *Science*, 2008, **322**(5902): 690-692.
- [7] Guinotte J M, Fabry V J. Ocean acidification and its potential effects on marine ecosystems [J]. *Annals of the New York Academy Sciences*, 2008, **1134**: 320-342.
- [8] Zhang M L, Zou 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.
- [9] Kurihara H, Asai T, Kato S, *et al.* Effects of elevated $p\text{CO}_2$ on early development in the mussel *Mytilus galloprovincialis* [J]. *Aquatic Biology*, 2009, **4**(3): 225-233.
- [10] He S Y, Lin C S, He M X, *et al.* Impacts of ocean acidification on the development of *Pinctada martensii* embryo and early larval [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2011, **30**(4): 747-751.
- [11] Liu W, Lin J S. Effect of ocean acidification on fertilization and early development of the pearl oyster *Pinctada martensii* [J]. *Dunker Marine Sciences*, 2012, **36**(4): 19-23.
- [12] Fine M, Tchernov D. Scleractinian coral species survive and recover from decalcification [J]. *Science*, 2007, **315**(5820): 1811.
- [13] China Fishery Statistical Yearbook [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2018: 1-108. [中国渔业统计年鉴 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2018: 1-108.]
- [14] Ries J B, Cohen A L, Mccorkle D C. Marine calcifiers exhibit mixed responses to CO_2 -induced ocean acidification [J]. *Geology*, 2009, **37**(12): 1131-1134.
- [15] Truchot J P. Mechanisms of the compensation of blood respiratory acid-base disturbances in the shore crab, *Carcinus maenas* (L.) [J]. *Journal of Experimental Zoology*, 1979, **210**(3): 407-416.
- [16] Maus B, Bock C, Pörtner H O. Water bicarbonate modulates the response of the shore crab *Carcinus maenas* to ocean acidification [J]. *Journal of Comparative Physiology B, Biochemical Systemic and Environmental Physiology*, 2018, **188**(5): 749-764.
- [17] Appelhans Y S, Thomsen J, Pansch C, *et al.* Sour times: seawater acidification effects on growth, feeding behaviour and acid-base status of *Asterias rubens* and *Carcinus maenas* [J]. *Marine Ecology Progress*, 2012, **459**(7): 85-98.
- [18] Fehsenfeld S, Weihrauch D. Differential acid-base regulation in various gills of the green crab *Carcinus maenas*: Effects of elevated environmental $p\text{CO}_2$ [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A, Molecular and Integrative Physiology*, 2013, **164**(1): 54-65.
- [19] Stillman J H, Reeb C A. Molecular phylogeny of Eastern Pacific porcelain crabs, genera *Petrolisthes* and *Pachycheles*, based on the mtDNA 16S rDNA sequence: phylogeographic and systematic implications [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2001, **19**(2): 236-245.
- [20] Wootton J T, Pfister C A, Forester J D. Dynamic patterns and ecological impacts of declining ocean pH in a high-resolution multi-year dataset [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2008, **105**(48): 18848-18853.
- [21] Schiffer M, Harms L, Pörtner H O, *et al.* Tolerance of *Hyas araneus*, zoea I larvae to elevated seawater PCO_2 , despite elevated metabolic costs [J]. *Marine Biology*, 2013, **160**(Suppl 8): 1943-1953.
- [22] Ceballos-Osuna L, Carter H A, Miller N A, *et al.* Effects of ocean acidification on early life-history stages of the intertidal porcelain crab *Petrolisthes cinctipes* [J]. *The Journal of Experimental Biology*, 2013, **216**(8): 1405-1411.
- [23] Carter H A, Ceballos-Osuna L, Miller N A, *et al.* Impact of ocean acidification on metabolism and energetics during early life stages of the intertidal porcelain crab *Petrolisthes cinctipes* [J]. *The Journal of Experimental Biology*, 2013, **216**(8): 1412-1422.
- [24] Pörtner H O, Gutowska M, Ishimatsu A, *et al.* Effects of Ocean Acidification on Nektonic Organisms [A]//Gattuso J P, Hansson L (Eds.), Ocean Acidification [C]. Oxford: Oxford University Press, 2011: 154-175.
- [25] Walther K, Anger K, Pörtner H O. Effects of ocean acidification and warming on the larval development of the spider crab *Hyas araneus* from different latitudes (54° vs. 79° N) [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2010, **417**: 159-170.
- [26] Schiffer M, Harms L, Pörtner H O, *et al.* Pre-hatching seawater $p\text{CO}_2$ affects development and survival of zoea stages of Arctic spider crab *Hyas araneus* [J]. *Marine Ecology Progress*, 2014, **501**(2): 127-139.
- [27] Walther K, Sartoris F J, Pörtner H O. Impacts of temperature and acidification on larval calcium incorporation of the spider crab *Hyas araneus* from different latitudes (54° vs. 79° N) [J]. *Marine Biology*, 2011, **158**(9): 2043-2053.
- [28] Small D P, Calosi P, White D A, *et al.* Impact of medium term exposure to CO_2 enriched seawater on the physiological functions of the velvet swimming crab, *Necora puber* [J]. *Aquatic Biology*, 2010, **10**(1): 11-20.
- [29] Spicer J I, Raffo A, Widdicombe S. Influence of CO_2 -related seawater acidification on extracellular acid-base balance in the velvet swimming crab *Necora puber* [J]. *Marine Biology*, 2007, **151**(3): 1117-1125.
- [30] Hans S, Fehsenfeld S, Treberg J R, *et al.* Acid-base regulation in the Dungeness crab (*Metacarcinus magister*) [J]. *Marine Biology*, 2014, **161**(5): 1179-1193.
- [31] Long W C, Swiney K M, Foy R J. Effects of ocean acidification on the embryos and larvae of red king crab, *Para-*

- lithodes camtschaticus* [J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2013, **69**(1-2): 38-47.
- [32] Long W C, Swiney K M, Harris C, *et al.* Effects of ocean acidification on juvenile red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) and tanner crab (*Chionoecetes bairdi*) growth, condition, calcification, and survival [J]. *PLoS One*, 2013, **8**(4): e60959.
- [33] Ragagnin M N, McCarthy I D, Fernandez W S, *et al.* Vulnerability of juvenile hermit crabs to reduced seawater pH and shading [J]. *Marine Environmental Research*, 2018, **142**: 130-140.
- [34] Miller J J, Maher M, Bohaboy E, *et al.* Exposure to low pH reduces survival and delays development in early life stages of Dungeness crab (*Cancer magister*) [J]. *Marine Biology*, 2016, **163**(5): 1-11.
- [35] Gravinese P M. Ocean acidification impacts the embryonic development and hatching success of the Florida stone crab, *Menippe mercenaria* [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2018, **500**: 140-146.
- [36] Meseck S L, Alix J H, Swiney K M, *et al.* Ocean Acidification Affects Hemocyte Physiology in the Tanner Crab (*Chionoecetes bairdi*) [J]. *PLoS One*, 2016, **11**(2): e0148477.
- [37] Pane E F, Barry J P. Extracellular acid-base regulation during short-term hypercapnia is effective in a shallow-water crab, but ineffective in a deep-sea crab [J]. *Marine Ecology Progress*, 2007, **334**(12): 1-9.
- [38] Ren Z M, Zhan P P, Mu C K, *et al.* Ocean acidification affects carapace of crab (*Portunus trituberculatus*): an experiment [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2017, **48**(1): 198-205. [任志明, 詹萍萍, 母昌考, 等. CO₂驱动海洋酸化对三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)幼蟹甲壳结构和组成成分的影响 [J]. 海洋与湖沼, 2017, **48**(1): 198-205.]
- [39] De la Haye K L, Spicer J I, Widdicombe S, *et al.* Reduced pH sea water disrupts chemo-responsive behaviour in an intertidal crustacean [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2012, **412**: 134-140.
- [40] De la Haye K L, Spicer J I, Widdicombe S, *et al.* Reduced sea water pH disrupts resource assessment and decision making in the hermit crab *Pagurus bernhardus* [J]. *Animal Behaviour*, 2011, **82**(3): 495-501.
- [41] Zittier Z M C, Hirse T, Pörtner H O. The synergistic effects of increasing temperature and CO₂ levels on activity capacity and acid-base balance in the spider crab, *Hyas araneus* [J]. *Marine Biology*, 2013, **160**(8): 2049-2062.
- [42] Dodd L F, Grabowski J H, Piehler M F, *et al.* Ocean acidification impairs crab foraging behaviour [J]. *Proceedings Biological Sciences*, 2015, **282**(1810): 20150333.
- [43] Wang Y, Hu M, Wu F, *et al.* Elevated pCO₂ affects feeding behavior and acute physiological response of the brown crab *Cancer pagurus* [J]. *Frontiers in Physiology*, 2018, **9**: 1164.
- [44] Guinotte J M, Fabry V J. Ocean acidification and its potential effects on marine ecosystems [J]. *Annals of the New York Academy Sciences*, 2008, **1134**(1): 320-342.
- [45] Ishimatsu A, Kikkawa T, Hayashi M, *et al.* Effects of CO₂ on marine fish: larvae and adults [J]. *Journal of Oceanography*, 2004, **60**(4): 731-741.
- [46] Ishimatsu A, Hayashi M, Kikkawa T. Fishes in high-CO₂, acidified oceans [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2008, **373**(1): 295-302.
- [47] Widdicombe S, Spicer J I. 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.
- [48] Pörtner H O, Bock C, Reipschläger A. Modulation of the cost of pH_i regulation during metabolic depression: a (31) P-NMR study in invertebrate (*Sipunculus nudus*) isolated muscle [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2000, **203**(16): 2417-2428.
- [49] Charmantier G, Charmantier-Daures M, Towle D W. Osmotic and ionic regulation in aquatic arthropods [A]// Evans D H (Eds.), *Osmotic and Ionic Regulation: Cells and Animals* [C]. London: Taylor & Francis Group, 2009: 165-208.
- [50] Hu M Y, Ying J G, Yi T S, *et al.* Strong ion regulatory abilities enable the crab *Xenograpsus testudinatus* to inhabit highly acidified marine vent systems [J]. *Frontiers in Physiology*, 2016, **7**: 14.
- [51] Wheatly M G. The role of the antennal gland in ion and acid-base regulation during hyposaline exposure of the Dungeness crab *Cancer magister* (Dana) [J]. *Journal of Comparative Physiology B, Biochemical Systemic and Environmental Physiology*, 1985, **155**(4): 445-454.
- [52] Tresguerres M, Parks S K, Sabatini S E, *et al.* Regulation of ion transport by pH and [HCO₃⁻] in isolated gills of the crab *Neohelice* (*Chasmagnathus*) *granulate* [J]. *American Journal of Physiology-Regulatory Integrative and Comparative Physiology*, 2008, **294**(3): R1033.
- [53] Cameron J N. Compensation of hypercapnic acidosis in the aquatic blue crab, *Callinectes sapidus*: the predominance of external sea water over carapace carbonate as the proton sink [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1985, **114**(1): 197-206.
- [54] Truchot J P. The effect of water salinity and acid-base state on the blood acid-base balance in the euryhaline crab, *Carcinus maenas* (L.) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology*, 1981, **68**(4): 555-561.
- [55] Whiteley N M, Scott J L, Breeze S J, *et al.* Effects of water salinity on acid-base balance in decapod crustaceans [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2001, **204**(5): 1003-1011.
- [56] Fehsenfeld S, Zimmer M. Effects of elevated seawater

- CO₂ on gene expression patterns in the gills of the green crab, *Carcinus maenas* [J]. *BMC Genomics*, 2011, **12**(1): 488.
- [57] Zhao L, Long X W, Wu X G, *et al.* Effects of water salinity on osmoregulation and physiological metabolism of adult male Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2016, **40**(1): 27-34. [赵磊, 龙晓文, 吴旭干, 等. 水体盐度对中华绒螯蟹成体雄蟹渗透压调节和生理代谢的影响 [J]. 水生生物学报, 2016, **40**(1): 27-34.]
- [58] Schiffer M, Harms L, Lucassen M, *et al.* Temperature tolerance of different larval stages of the spider crab *Hias araneus* exposed to elevated seawater PCO₂ [J]. *Frontiers in Zoology*, 2014, **11**: 87.
- [59] Anger K. The Biology of Decapod Crustacean Larvae (Crustacean Issues 14) [M]. Netherlands: A. A. Balkema Publishers, 2001: 420.
- [60] Hand S C, Hardewig I. Downregulation of cellular metabolism during environmental stress: mechanisms and implications [J]. *Annual Review of Physiology*, 1996, **58**(1): 539-563.
- [61] Pörtner H O, Langenbuch M, Reipschläger A. Biological impact of elevated ocean CO₂ concentrations: lessons from animal physiology and earth history [J]. *Journal of Oceanography*, 2004, **60**(4): 705-718.
- [62] Ramaglia A C, de Castro L M, Augusto A, *et al.* Effects of ocean acidification and salinity variations on the physiology of osmoregulating and osmoconforming crustaceans [J]. *Journal of Comparative Physiology B, Biochemical Systemic and Environmental Physiology*, 2018, **188**(5): 729-738.
- [63] Hammer K M, Pedersen S A, Storseth T R. Elevated seawater levels of CO₂ change the metabolic fingerprint of tissues and hemolymph from the green shore crab *Carcinus maenas* [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part D, Genomics and Proteomics*, 2012, **7**(3): 292-302.
- [64] Nilsson G E, Dixon D L, Domenici P, *et al.* Near-future carbon dioxide levels alter fish behaviour by interfering with neurotransmitter function [J]. *Nature Climate Change*, 2012, **2**(3): 201-204.
- [65] Brauner C, Baker D. Patterns of acid-base regulation during exposure to hypercarbia in fishes [A]//Glass M., Wood S (Eds.), Cardio-Respiratory Control in Vertebrates [C]. Berlin: Springer. 2009: 43—63.
- [66] Henry R P, Elucu C, Eonken H, *et al.* Multiple functions of the crustacean gill: osmotic/ionic regulation, acid-base balance, ammonia excretion, and bioaccumulation of toxic metals [J]. *Frontiers in Physiology*, 2012, **3**(431): 431.
- [67] Watson S A, Lefevre S, McCormick M I, *et al.* Marine mollusc predator-escape behaviour altered by near-future carbon dioxide levels [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2013, **281**(1774): 20132377.
- [68] Hamilton T J, Holcombe A, Tresguerres M. CO₂-induced ocean acidification increases anxiety in Rockfish via alteration of GABA_A receptor functioning [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2014, **281**(1775): 20132509.
- [69] Charpentier C L, Cohen J H. Acidification and γ -aminobutyric acid independently alter kairomone-induced behaviour [J]. *Royal Society Open Science*, 2016, **3**(9): 160311.
- [70] Ren Z M, Mu C K, Li R H, *et al.* Characterization of a γ -aminobutyrate type A receptor-associated protein gene, which is involved in the response of *Portunus trituberculatus* to CO₂-induced ocean acidification [J]. *Aquaculture Research*, 2018, **49**: 2393-2403.
- [71] Wyatt T D. Pheromones and Animal Behavior: Chemical Signals and Signatures [M]. Cambridge University Press, 2014: 46.
- [72] Roggatz C C, Lorch M, Hardege J D, *et al.* Ocean acidification affects marine chemical communication by changing structure and function of peptide signaling molecules [J]. *Global Change Biology*, 2016, **22**(12): 3914-3926.
- [73] Forward R B, Rittschof D, Devries M C. Peptide pheromones synchronize crustacean egg hatching and larval release [J]. *Chemical Senses*, 1987, **12**(3): 491-498.
- [74] Darnell M Z, Rittschof D. Role of larval release pheromones and peptide mimics in abdominal pumping and swimming behavior of ovigerous blue crabs, *Callinectes sapidus* [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2010, **391**(1-2): 112-117.
- [75] Rittschof D, Cohen J H. Crustacean peptide and peptide-like pheromones and kairomones [J]. *Peptides*, 2004, **25**(9): 1503-1516.
- [76] Kratt C M, Rittschof D. Peptide attraction of hermit crabs *Clibanarius vittatus* Bosc: Roles of enzymes and substrates [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1991, **17**(12): 2347-2365.
- [77] Tierney A J, Atema T. Amino acid chemoreception: Effects of pH on receptors and stimuli [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1988, **14**(1): 135-141.
- [78] Hardege J D, Rotchell J M, Terschak J, *et al.* Analytical challenges and the development of biomarkers to measure and to monitor the effects of ocean acidification [J]. *Trends in Analytical Chemistry*, 2011, **30**(8): 1320-1326.
- [79] Briffa M, De la Haye K L, Munday P L. High CO₂ and marine animal behavior: potential mechanisms and ecological consequences [J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2012, **64**(8): 1519.
- [80] Walther K, Sartoris F J, Bock C, *et al.* Impact of anthropogenic ocean acidification on thermal tolerance of the spider crab *Hias araneus* [J]. *Biogeosciences*, 2009, **6**(2): 2207-2215.
- [81] Watsuji T, Yamamoto A, Motoki K, *et al.* Molecular

- evidence of digestion and absorption of epibiotic bacterial community by deep-sea crab *Shinkaia crosnieri* [J]. *The ISME Journal*, 2015, **9**(4): 821-831.
- [82] Xiong J, Wang K, Wu J. Changes in intestinal bacterial communities are closely associated with shrimp disease severity [J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2015, **99**(16): 6911-6919.
- [83] Wu H J, Sun L B, Li C B, *et al.* Enhancement of the immune response and protection against *Vibrio parahaemolyticus* by indigenous probiotic *Bacillus* strains in mud crab (*Scylla paramamosain*) [J]. *Fish and Shellfish Immunology*, 2014, **41**(2): 156-162.
- [84] Harms L, Frickenhaus S, Schiffer M, *et al.* Gene expression profiling in gills of the great spider crab *Hyas araneus* in response to ocean acidification and warming [J]. *BMC Genomics*, 2014, **15**(1): 1-17.

EFFECTS OF OCEAN ACIDIFICATION ON CRABS

YE Yang-Fang^{1,2}, LIN Wei-Chuan¹, REN Zhi-Ming^{1,2}, MU Chang-Kao^{1,2} and WANG Chun-Lin^{1,2}

(1. Key Laboratory of Applied Marine Biotechnology, Chinese Ministry of Education, Ningbo University, Ningbo 315832, China;
2. Collaborative Innovation Center for Zhejiang Marine High-efficiency and Healthy Aquaculture, Ningbo 315832, China)

Abstract: Ocean acidification is known for a shift in the carbonate chemistry and a decrease in the pH of marine water due to increasing amounts of atmospheric carbon dioxide released from anthropogenic activities. Ocean acidification has a multiple effect on crabs from the phenotypic to molecular level. The present article first summarizes the effects of ocean acidification on the growth, development, physiology, metabolism, phenotype, and behavior of a variety of marine crab species. Furthermore, the mechanisms underlying the effects of ocean acidification on crabs are reviewed. Finally, suggestions and future research directions on controlling ocean acidification and its impact on crabs are presented.

Key words: Ocean acidification; Crabs; Growth and development; Physiology and metabolism; Behavior