

해양 산성화 및 수온 상승 환경에서의 전복치패(*Haliotis discus hannai*)의 생존 및 성장

이경선*

목포해양대학교 환경·생명공학과

Survival and Growth in Juvenile Abalone *Haliotis discus hannai* to Ocean Acidification and Elevated Temperature

Kyoung-Seon Lee*

Department of Environmental Engineering and Biotechnology, Mokpo National Maritime University, Mokpo 530-729, Korea

The increasing of atmospheric CO₂ are changing the pH (ocean acidification) and temperature of the sea. Although the effects of ocean acidification on calcifying organisms have well-documented, only a few studies have examined the combined effects of ocean acidification and elevated temperature. This study investigated the effects of ocean acidification and elevated temperature for 2100 on survival and growth of juvenile abalone, *Haliotis discus hannai*. Ocean acidification was simulated by bubbling CO₂ into seawater at concentrations of 1,000 and 1,500 ppm, and temperature was set at room temperature +2°C. Neither CO₂ nor temperature had a significant effect on survival of abalone, while both significantly affected growth. There was no significant interaction between the two factors. Shell length can be used as a growth index of abalone to access the impacts of ocean acidification and elevated temperature.

Key words: Ocean acidification, Elevated temperature, Abalone, Survival, Growth index

서 론

지난 세기 동안 화석연료의 사용은 급격하게 증가하였으며 화석연료의 연소에 의해 발생된 CO₂ 방출량도 지속적으로 증가되고 있다. 대기중 CO₂는 19세기 중반까지만 하더라도 280 ppm 정도로 유지되었으나, 1958년에 315 ppm, 1994년에 355 ppm으로 증가되었고, 현재 400 ppm을 넘어섰다. 이러한 경향은 1950년대 하와이 Mauna Loa에서 CO₂ 농도를 상시적으로 관측한 이래 지수함수적으로 증가하는 경향을 보이고 있으며, 앞으로도 CO₂의 증가추세는 계속 될 것이다. 향후 CO₂의 증가량을 예측하기는 어려우나 2007년 IPCC (기후변화에 관한 정부간 패널)가 발표한 4차 보고서에 의하면 화석연료의 소비형태 및 CO₂ 감축노력에 따라 100년 이내에 CO₂ 농도는 750-1,500 ppm 증가될 것으로 예상되며 지구 평균 온도는 1.5-4.5°C 가량 오를 것으로 예측하였다(IPCC, 2007).

해양은 대기 중의 CO₂를 흡수하여 지구온난화가 급속히 진

행되는 것을 완화하는 역할을 해왔으나 대기 중 CO₂ 농도 증가에 의해 해양으로 유입되는 CO₂가 증가되어 해수의 pH가 감소하는 해양산성화가 이미 진행되고 있다(Zeebe et al., 2008). 해양의 pH는 산업혁명이전과 비교하여 0.1 정도 감소되었고 향후 100년 이내에 0.2-0.4 정도 감소될 것으로 예측하고 있으며, 해수수온도 지난 세기와 비교하여 0.76°C 증가되었으며, 향후 100년 이내에 2°C 이상 증가될 것으로 예측하고 있다(Brewer, 1997; IPCC, 2007).

대기 중 CO₂가 해양으로 유입되면 탄산(carbonic acid)을 형성하고, 이것은 다시 탄산염(carbonate)이나 중탄산염(bicarbonate)을 만들게 된다. 해수 pH의 감소로 중탄산염을 형성하는 쪽으로 평형이 이동하게 되면 물속의 탄산염 농도가 떨어지게 되며 탄산칼슘의 용해율이 증가되고 패각 형성에 필요한 충분한 탄산염을 공급받지 못하게 된다(Gattuso et al., 1998; Gattuso and Buddemeier, 2000; Caldeira and Wickett, 2005; Ries et al., 2009). 대기 중 CO₂의 농도가 750 ppm정도만 되어도 석

<http://dx.doi.org/10.5657/KFAS.2014.0154>



This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0/>) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Kor J Fish Aquat Sci 47(2) 154-159, April 2014

Received 25 November 2013; Revised 3 February 2014; Accepted 11 February 2014

*Corresponding author: Tel: +82. 61. 240. 7317 Fax: +82. 61. 240. 7321

E-mail address: kslee@mmu.ac.kr

회화 플랑크톤 coccolithophorids의 석회 형성율은 현재 수준과 비교해 절반 정도로 떨어지는 것으로 알려져 있으며(Gattuso and Buddemeier, 2000), 성체, 굴 등 CaCO₃를 이용하는 석회화 생물들의 산염기조절특성, 대사, 성장, 재생산 등 생태생리학적 기능에 영향이 나타나는 것으로 보고되고 있다(Pörtner et al., 2004). 또한 해양산성화와 함께 진행되는 수온 상승은 생물의 생존, 생리, 성장, 성숙 등에 영향을 미치게 되고 분포, 섭이, 번식장소 이동 등 서식여건 전반에 부정적인 영향을 주게 된다(Pörtner et al., 2005; Mueter and Litzow, 2008; Parker et al., 2013). 따라서 해양산성화에 의한 해양생물 및 생태계의 변화를 예측하기 위해서는 수온상승과의 상호영향에 대한 연구가 필요하다.

수많은 저서무척추동물은 고착생활을 영위하고 있어 행동이 늦어 환경변화에 대응하여 피난하는 능력이 부족하기 때문에 해양산성화와 같은 환경변화에 영향을 받기 쉽다(Fabry et al., 2008). 전복은 평평한 단일 패각을 형성하는 해양 복족류의 대표 종으로 전 세계적으로 약 100여종이 북반구와 남반구에서 서식하고 있으며, 최근 전복 어획량 감소와 관련하여 기후변화가 영향을 미치고 있음이 밝혀지고 있다(Hankewich and Lessard, 2007; Crim, 2010; Crim et al., 2011). 따라서 본 연구에서는 향후 미래에 발생가능한 해양산성화 농도 및 수온상승 환경에서 장기간 노출실험을 실시하여 전복치패의 폐사 및 성장에 대해서 알아보았다.

재료 및 방법

실험어

실험생물로 사용한 전복(*Haliotis discus hannai*)는 2011년 4월 및 2012년 4월에 전남 해남군 화원면 전복양식장에서 사육 중인 치패를 분양받아 실험실로 운반한 후 이틀간 안정시킨 다음, 패각에 이물질이 부착되어 있지 않고 파손이 없는 개체를 선별하여 각각의 실험수조에 수용하여(1차실험: n=30, 2차실험: n=12) 2주-4주간 안정시켰다. 수온은 1℃/day로 온도 상승시키면서 실험온도로 순차시켰다. 사육기간 동안 전복에게 건조 미역을 매일 1회 급이 하였고 다음날 수질이 오염되는 것을 막기 위하여 잔여량을 제거하였다. 수질유지를 위하여 매일 사육수조의 50% 수량을 교환하였다.

노출실험

해양산성화 및 수온상승 영향을 살펴보기 위하여, 4개의 실험구(대조구, 대조구+2℃, CO₂, CO₂+2℃)를 설치하여 1차실험(1,500 ppm-CO₂) 및 2차실험(1,000 ppm-CO₂)을 실시하였다(Fig. 1). 수조는 전복을 수용하는 수조(Holding tank)와 여과장치, 폭기장치, 히터를 넣은 수조(Header tank)와 연결하여 순환여과 시켰으며 수량은 약 60 L가 되도록 하였다. 사용된 공기는 에어펌프를 이용하여 실내공기를 주입하였으며, CO₂는 가스혼

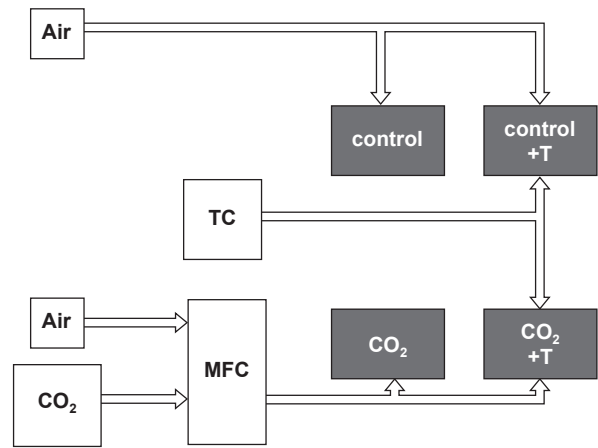


Fig. 1. Schematic of experimental design outlining CO₂ manipulation setup. MFC, Mass Flow Controller; TC, Temperature Controller.

합장치(Koflock, MB2C)를 이용하여 압축공기와 CO₂를 혼합시켜 CO₂가 설정농도로 주입되도록 하였으며 Header tank에서 충분히 폭기된 물이 사육수조로 들어가도록 하였다. 가스혼합장치로부터 배출되는 가스의 농도는 이산화탄소농도측정기(Telaire, 7001)를 사용하여 측정하였으며, Header tank의 CO₂ 농도변화는 pH를 측정하여 간접적으로 확인하는 방법을 사용하였다. Header tank의 pH는 pH meter (Thermo, Orion 3star)를 사용하여 매일 사육수조의 물을 교환하기 전에 측정하였다. 용존산소(YSI, 550A)와 염분(Atago, S/Mill-E)도 매일 측정하였으며 실험기간 동안 각각 약 6-7 mg/L, 30-33 psu로 유지되었다. 각 사육수조의 pH 및 온도조건은 Table 1에 나타내었다.

생존율 및 성장률

노출실험 하루전에 전복의 생체량을 측정한 후(1차실험: 각각 21-29 mm, 무게 1.3-2.7 g, 2차실험: 각각 19-29 mm, 무게 0.9-2.7 g), 1차실험에서는 80일 동안, 2차실험에서는 90일 동안 실험조건에서 노출시키면서 생존율 및 성장률을 측정하였다. 전복의 생존을 확인하기 위하여 매일 아침 및 저녁에 붓으로 건드려서 힘없이 판에서 떨어지는 개체는 폐사한 것으로 간주하고 수조에서 제거하였다. 전복의 평균성장률(Specific Growth Rate, SGR)은 아래의 식에 의해서 계산하였다.

$$[SGR=100 \times (\ln W_f - \ln W_0) / t]$$

W₀: 실험개시시 생체무게

W_f: 실험종료시 생체무게

통계처리

실험 후 얻어진 결과는 one-way ANOVA를 이용하여 대조

Table 1. Seawater pH and temperature (mean±SD) in animal holding tanks

Try No. (CO ₂ Con.)	Treatment	CO ₂ con. (ppm)	pH measured	Temperature (°C)
1 st experiment (1,500 ppm-CO ₂)	control	282±63	8.01±0.08	19.4±1.0
	control+2°C	282±63	8.01±0.10	21.2±0.9
	CO ₂	1,536±63	7.60±0.10	19.2±0.9
	CO ₂ +2°C	1,536±63	7.62±0.12	21.2±0.8
2 nd experiment (1,000 ppm-CO ₂)	control	233±42	8.13±0.16	20.7±3.4
	control+2°C	233±42	8.16±0.04	22.4±0.2
	CO ₂	1,069±100	7.80±0.04	20.2±0.5
	CO ₂ +2°C	1,069±100	7.81±0.05	22.6±0.1

구와의 유의성을 검사하였다($P<0.05$). 또한 각 실험조건(CO₂ 농도-수온)간의 유의성은 two-factor ANOVA를 사용하여 분석하였다. 통계분석은 SPSS 12를 이용하였으며, 측정치는 평균(mean)과 표준편차(SD)로 나타내었다.

결과 및 고찰

전복의 생존율은 1차실험(1,500 ppm-CO₂)에서는 초기 폐사가 발생하였으나 실험기간 중 전복의 생존율에는 유의적인 차이를 나타내지 않았다($P>0.05$, Table 2). 2차실험(1,000 ppm-CO₂)에서는 CO₂+2°C구에서 83%의 생존율을 보였으나 유의

적인 차이를 나타내지 않았으며, 대조구를 포함하여 그 외의 구에서는 폐사개체가 나타나지 않았다. 비록 1,500 ppm-CO₂ 및 1,000 ppm-CO₂에서 폐사가 발생하였지만, 본연구결과는 전복의 폐사는 개체 차이에 의해 자연적으로 발생한 결과가 반영된 것으로 CO₂에 의한 pH 저하가 폐사에 직접적인 영향을 미치지 않는 것으로 사료된다.

전복의 성장은 1차실험(1,500 ppm-CO₂)에서는 대조구+2°C구에서 대조구와 비교하여 모든 성장지표들이 유의적으로 증가하였고 CO₂구가 대조구에 비해 각장성장이 유의적으로 감소하였으며, 2차실험(1,000 ppm-CO₂)에서는 무계성장 및 각장성

Table 2. Effects of CO₂ and temperature on abalone survival rate and growth rates

Try No. (CO ₂ Con.)	Treatment	Survival rate (%)	Mass gain (g)	Shell length gain (mm)	Shell width gain (mm)	SGR (%)
1 st experiment (1,500 ppm-CO ₂)	control (n=30)	93	1.42±0.69	5.55±1.87	3.78±1.50	0.65±0.23
	control+2°C (n=30)	90	1.80±0.71 ¹	6.45±1.77 ¹	4.18±0.86	0.82±0.20 ¹
	CO ₂ (n=30)	83	1.10±0.36	4.50±0.86 ¹	3.26±0.89	0.53±0.11
	CO ₂ +2°C (n=30)	90	1.33±0.47	5.29±1.14	3.10±0.76 ¹	0.59±0.14
2 nd experiment (1,000 ppm-CO ₂)	control (n=12)	100	0.91±0.57	4.60±2.13	3.28±1.57	0.43±0.22
	control+2°C (n=12)	100	1.10±0.37	5.18±1.20	3.67±0.82	0.55±0.17
	CO ₂ (n=12)	100	0.49±0.27 ¹	3.39±1.12 ¹	2.42±1.01	0.31±0.17
	CO ₂ +2°C (n=12)	83	0.67±0.2	4.07±1.12	2.72±0.75	0.45±0.14

¹ indicates significant difference compared with control group.

Table 3. Two-way ANOVA results indicating the effects of CO₂ and temperature on growth rates

Try No. (CO ₂ Con.)	Source	df	F	P
1 st experiment (1,500 ppm- CO ₂)	Weight			
	CO ₂	1	11.988	0.001
	Temp	1	7.336	0.008
	CO ₂ ×Temp	1	0.491	0.485
	Length			
	CO ₂	1	14.782	0.000
	Temp	1	8.690	0.004
	CO ₂ ×Temp	1	0.039	0.844
	Width			
	CO ₂	1	15.522	0.000
	Temp	1	0.366	0.547
	CO ₂ ×Temp	1	1.917	0.169
2 nd experiment (1,000 ppm- CO ₂)	SGR			
	CO ₂	1	24.713	0.000
	Temp	1	12.095	0.001
	CO ₂ ×Temp	1	2.829	0.096
	Weight			
	CO ₂	1	10.411	0.002
	Temp	1	1.352	0.251
	CO ₂ ×Temp	1	0.187	0.668
	Length			
	CO ₂	1	7.174	0.011
	Temp	1	2.124	0.152
	CO ₂ ×Temp	1	0.013	0.911
Width				
CO ₂	1	7.805	0.008	
Temp	1	1.129	0.294	
CO ₂ ×Temp	1	0.019	0.892	
SGR				
CO ₂	1	4.196	0.047	
Temp	1	6.606	0.014	
CO ₂ ×Temp	1	0.013	0.910	

장에 있어 CO₂구가 대조구와 비교하여 유의적인 차이를 보였다($P < 0.05$). 평균성장률(SGR)은 1차 및 2차실험에서 CO₂구가 가장 낮은 값을 보였다(Table 2). 전복치패의 성장은 온도에 의하여 성장이 촉진되고, CO₂에 의하여 성장이 억제되는 것으로 나타났으며, CO₂ 및 수온과의 상호영향에는 유의적인 상관관계를 나타내지는 않았다($P > 0.05$, Table 3). 이러한 결과는 향후 해양산성화 및 수온상승이 함께 발생됨에 따라 CO₂에 의해 전복치패의 성장이 어느 정도 저해되더라도 수온상승에 의해 완화되어, 전복치패의 성장지표에는 큰 영향이 나타나지 않을 수 있음을 의미하겠다. 향후 CO₂ 농도증가 및 수온상승에 대한 석회화생물의 영향을 평가하기 위한 지표로 각장성장이 유효한 성장 지표값으로 사용될 수 있을 것으로 사료된다.

Harris et al. (1999)는 pH에 의해 전복류 *H. rubra*와 *H. Laevigata*의 성장과 생존이 영향을 받는 것으로 보고하였다. *H. rubra*

는 pH 7.76에서, *H. Laevigata*은 pH 6.7에서 유의적으로 생존율이 감소하였다. 또한 성장에 있어 *H. rubra*는 pH 7.37에서, *H. Laevigata*는 pH 7.39에서 EC₅₀ (5%성장률 감소)을 보였다. CO₂에 의한 pH 저하와 HCl과 같은 강산에 의한 pH 저하에 대한 반응 정도는 다르며, CO₂에 의한 pH 저하가 생물들에게 보다 영향이 크다고 알려져 있다(Kikkawa et al., 2004). 비록 전복류와 같은 연체동물은 해수의 pH 변화에 대해서 다른 생물들보다 내성이 강하다고 알려져 있지만(Harris et al., 1999), 본 연구에서 Harris et al. (1999)의 결과보다 높은 pH 7.6환경(1,500 ppm-CO₂)에서 성장률 감소가 나타나 pH저하에 의한 영향보다 CO₂농도 증가가 전복의 성장에 직접적으로 영향을 미쳤을 것으로 사료된다. 전복에 대한 해양산성화의 영향을 직접 조사한 연구로, Crim (2010)은 *H. kamtschatkana*를 대상으로 하여 140일 동안 CO₂ 및 수온증가에 대하여 폐사 및 성장에 대한 영향을 검토하였다. CO₂ 1,800 ppm (pH 7.57) 농도에서 전복의 성장률은 영향이 나타나지 않았으나 3℃의 수온 증가에 의해 성장이 증가하는 경향을 나타내었고, 섭이율이나 폐사율에는 CO₂의 영향이 나타나지 않았다. Crim (2010)은 각장 45-57.5 mm 크기의 성패를 사용하였는데, 본 연구에서는 CO₂ 1,500 ppm에서 대조구와 비교하여 CO₂에 의해 무계성장이나 각장성장이 감소한 결과는 Crim (2010)에서 사용한 전복의 성장단계보다 어린 치패를 사용함에 따라 영향이 달리 나타난 것으로 보인다. 유생단계 전복은 CO₂ 800 ppm (pH 8.07) 환경에서 생존율이 크게 감소하고, 유생 패각의 성장이 감소하는 등 해양산성화에 민감한 반응을 보였다(Crim et al., 2011).

해수 CO₂증가에 의한 pH저하환경에서 전복치패에서 나타난 성장반응과 유사하게 다른 석회화 생물들에게도 성장이 저해되는 예를 찾아볼 수 있다(Berge et al., 2006, Gazeau et al., 2007; Kuroyanagi et al., 2009; Lischka et al., 2011; Parker et al., 2013). Kuroyanagi et al. (2009)은 pH 7.7-8.3 범위에서 10주의 기간 안에 유공충 *Marginopora kudakajimensis*의 석회화 및 성장률이 pH 저하에 의해 감소하였으며, 패각중량은 pH 8.3에서 42.0 µg, pH 7.7에서는 14.0 µg으로 감소경향이 뚜렷하게 나타난 결과로부터 *M. kudakajimensis*는 향후 100년 후에 예상되는 해양산성화 환경에서 영향이 나타날 가능성이 높다고 보고하였다. Lischka et al. (2011)에 의하면 이족류인 *Limacina helicina*는 29일 동안 CO₂ 및 온도 증가 환경에서 폐사율이 증가하였으며, 특히 이종은 CO₂에 의해 패각의 성장이 둔화되고 패각이 용해되는 현상이 나타났다. 진주담치 *Mytilus edulis*는 pH 7.1환경(CO₂=1.62-2.11 mM)에서 길이성장이 감소되고, pH 6.7환경(CO₂=1.85-2.36 mM)에서 성장이 정지되었다(Berge et al., 2006). Gazeau et al. (2007)은 CO₂ 380-740 ppm 환경에서 *M. edulis*과 굴 *Crassostrea gigas*의 석회화율이 CO₂ 증가, pH 감소 및 [CO₃²⁻] 감소에 의해 높은 상관성을 보이며 감소된다고 보고하였다. 특히 *M. edulis*의 석회화율의 감소는 *C. gigas*보다 pCO₂와 [CO₃²⁻]에 대해서 더욱 민감한 것으로

로 나타났는데 이는 패각성분의 차이에서 기인한 것으로 보인다(Gazeau et al., 2007; Ries et al., 2009). *M. edulis*의 패각은 83% 이상의 CaCO_3 -aragonite로 이루어져 있으며, *C. gigas*는 주로 CaCO_3 -calcite로 이루어져 있는데, 일반적으로 aragonite가 calcite보다 CO_2 에 의해 발생하는 산성화에 대한 용해율이 높은 것으로 알려져 있다(Morse et al., 2007). Nienhuis et al. (2010)는 해양산성화 환경에서 석회화생물의 패각형성율보다 패각용해율이 더 높아져 성장저해를 초래한다고 하였다. 고동류 *Nucella lamellosa*의 패각은 주로 calcite로 이루어져 있는데, 해양산성화 환경에서(pH 7.80-pH 7.54) pH 감소에 따라 패각 무게가 대조구(pH 7.98)와 비교하여 직선적으로 감소한 결과로부터 비록 calcite가 aragonite나 high-Mg calcite보다 해수에 덜 녹지만, *N. lamellosa*는 패각으로부터 CaCO_3 가 용해되어 패각의 성장에 영향이 나타난 것으로 보인다(Nienhuis et al., 2010). 전복의 패각 내층은 aragonite로 이루어져 있고 외부 표층은 calcite로 이루어져 있으며, 전복의 성장은 내부 맨틀 표피층에서 분비되는 화학물질에 의해 성장이 유도되며 aragonite층이 축적되면서 성장이 진행된다(Lin and Meyers, 2005). 해양산성화 환경에서 전복의 성장저해는 CaCO_3 -aragonite성분의 용해율이 증가되어 나타났을 가능성을 생각할 수 있으며, 패각성장을 위한 화학적 조절작용에 영향을 받았을 것으로 사료된다. 석회화생물들은 해양산성화 환경에 장기 노출되면 ATP 농도가 감소하는 등의 대사장애가 일어나서 패각형성이 저해되고 폐사가 발생되며 이러한 현상은 온도상승에 의해 더욱 영향이 커지는 것으로 보인다(Michaelidis et al., 2005; Lannig et al., 2010; Melatunan et al., 2013). 고동류 *Littorina littorea*는 1,000 ppm CO_2 환경에서 패각 성장이 감소되었는데, 이는 CO_2 에 의해 ATP 농도가 감소하는 등의 대사장애가 일어나서 패각 형성에 영향을 미치게 된다고 하였다(Melatunan et al., 2013). Ries et al. (2009)은 18종의 석회화생물을 대상으로하여 CO_2 증가에 대한 석회화율을 조사하였다. 18종 중에서 산호, 성게, 대합, 고동류 3종, 다모류, 가리비, 굴, 다랑조개 등 10종은 CO_2 증가에 대해 석회화율이 감소하는 경향이었으며, 특히 *Hydroides crucigera*, *Littorina littorea*, *Argopecten irradians*, *Crassostrea virginica*, *Urosalpinx cinerea*, *Mya arenaria* 6종은 pCO_2 증가에 대해 석회화율 감소 뿐만 아니라 용해율이 증가하는 경향을 보였다. 그러나 *M. edulis*는 CO_2 증가에 대해서 석회화율의 변화를 보이지 않았고, 다른 종들은 석회화율이 증가, 혹은 증가하다 감소하는 경향을 보여, 패각성분과 석회화율의 반응경향에 대해서는 직접적인 상관관계는 밝혀내지 못했다. 또한 바지락 *Ruditapes decussatus*는 CO_2 증가, pH 감소에 의해 길이성장, 무게성장, 석회화율에 영향이 나타나지 않았다(Range et al., 2011). 이러한 결과들은 CO_2 의 증가에 대한 반응이 생물종에 따라 다양한 경향으로 나타날 수 있음을 제시한다.

본 연구는 전복치패의 성장이 해양산성화에 의하여 억제되고 수온상승에 의하여 성장이 촉진되며 해양산성화 및 수온상승과

의 상호영향에 의해 다소 완화되는 것을 확인하였다. 추후 패각의 CaCO_3 함량변화 및 패각구조 등 패각의 광물적 특성에 대한 분석을 통해 해양산성화 및 수온상승환경의 상호 작용기작에 대한 세부적인 검토가 이루어져야 할 것으로 사료된다. 또한 해양산성화 및 수온상승이 해양생태계 전반에 어떻게 작용하는가에 대한 이해를 위해서는 개별 생물의 생애주기에 걸쳐 나타나는 각각의 영향을 감지하고 그것이 생태계에 어떤 영향으로 작용하는가에 대해서 지속적인 연구가 필요할 것이다.

사 사

본 연구는 한국해양과학기술원의 지원에 의해 수행된 결과입니다. 이에 감사드립니다.

References

- Berge JA, Bjerkeng B, Pettersen O, Schaunung MT and Oxnerad S. 2006. Effects of increased sea water concentrations of CO_2 on growth of the bivalve *Mytilus edulis* L. *Chemosphere* 62, 681-687.
- Brewer PG. 1997. Ocean chemistry of the fossil fuel CO_2 signal: The haline signal of "business as usual". *Geophys Res Lett* 24, 1367-1369.
- Caldeira K and Wickett ME. 2005. Ocean model predictions of chemistry changes from carbon dioxide emissions to the atmosphere and ocean. *J Geophys Res* 110, 1-12.
- Crim RN. 2010. Effects of ocean acidification on different life history stages of Northern abalone (*Haliotis kamtschatkana*), MD. Thesis, University of British Columbia, Vancouver, Canada.
- Crim RN, Sunday JM and Harley CDG. 2011. Elevated seawater CO_2 concentrations impair larval development and reduced larval survival in endangered northern abalone (*Haliotis kamtschatkana*). *J Exp Mar Biol Ecol* 400, 272-277.
- Fabry VJ, Brad A, Feely RA and Orr JC. 2008. Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. *ICES J Mar Sci* 65, 414-432.
- Gattuso JP, Frankignoulle M, Bourge I, Romaine S and Budemeier RW. 1998. Effect of calcium carbonate saturation of seawater on coral calcification. *Global Planet Change* 18, 37-46.
- Gattuso JP and Buddemeier RW. 2000. "Calcification and CO_2 ". *Nature* 407, 311-313.
- Gazeau F, Quiblier C, Jansen JM, Gattuso JP, Middelburg JJ and Heip CHR. 2007. Impact of elevated CO_2 on shellfish calcification. *Geophys Res Lett* 34, L07603. <http://dx.doi.org/10.1029/2006GL028554>.
- Hankewich S and Lessard J. 2007. Resurvey of Northern Abalone, *Haliotis kamtschatkana*, Populations along the central coast of British Columbia, May 2006. *Can Manuscr Rep Fish Aquat Sci* 2838, 41.

- Harris J, Maguire GB, Edwards SJ and Hindrum SM. 1999. Effect of pH on growth rate, oxygen consumption rate, and histopathology of gill and kidney tissue for juvenile greenlip abalone, *Haliotis laevis* Donovan and blacklip abalone, *Haliotis rubra* Leach. J Shellfish Res 18, 611-619.
- IPCC. 2007. Climate Change (2007), The Physical Science Basis. Cambridge University Press, Cambridge, USA.
- Kikkawa T, Kita J and Ishimatsu A. 2004. Comparison of the lethal effect of CO₂ and acidification on red sea bream (*Pagrus major*) during the early developmental stages. Mar Pollut Bull 48, 108-110.
- Kuroyanagi A, Kawahata H, Suzuki A, Fujita K and Irie T. 2009. Impacts of ocean acidification on large benthic foraminifers: Results from laboratory experiments. Mar Micropaleontol 73, 190-195.
- Lannig G, Eilers S, Portner HO, Sokolova IM and Bock CH. 2010. Impact of ocean acidification on energy metabolism of oyster *Crassostrea gigas*-Changes in metabolic pathways and thermal response, Marine Drugs 8, 2318-2339.
- Lin A and Meyers MA. 2005. Growth and structure in abalone shell. Mater Sci Eng A 390, 27-41.
- Lischka S, Budenbender J, Boxhammer T and Riebesell U. 2011. Impact of ocean acidification and elevated temperatures on early juveniles of the polar shelled pteropod *Limacina helicina*: mortality, shell degradation, and shell growth, Biogeosci 8, 919-932.
- Melatunan S, Calosi P, Rundle SD, Widdicombe S and Moody AJ. 2013. Effects of ocean acidification and elevated temperature on shell plasticity and its energetic basis in an intertidal gastropod. Mar Ecol Prog Ser 472, 155-168.
- Michaelidis B, Ouzounis C, Palaras A and Portner HO. 2005. Effects of long-term moderate hypercapnia on acid-base balance and growth rate in marine mussels *Mytilus galloprovincialis*. Mar Ecol Prog Ser 293, 109-118.
- Morse JW, Arvidson RS and Luttge A. 2007. Calcium carbonate formation and dissolution. Chem Rev 107, 342-381.
- Mueter FJ and Litzow MA. 2008. Warming climate alters the demersal biogeography of a marginal ice sea. Ecol Appl 18, 309-320.
- Nienhuis S, Palmer AR and Harley CDG. 2010. Elevated CO₂ affects shell dissolution rate but not calcification rate in a marine snail. P R Soc B 277, 2553-2558.
- Parker LMR, Ross M, O'Connor WA, Portner HO, Scanes E and Wright JM. 2013. Predicting the response of molluscs to the impact of ocean acidification. Biology 2, 651-692.
- Pörtner HO, Langenbuch M and Reipschlag A. 2004. Biological impacts of elevated ocean CO₂ concentrations: lessons from animal physiology and earth history. J Oceanogr 60, 705-718.
- Pörtner HO, Langenbuch M and Michaelidis B. 2005. Synergistic effects of temperature extremes, hypoxia, and increases in CO₂ on marine animals: From Earth history to global change. J Geophys Res 110, 1-15.
- Range P, Chicharo MA, Ben-Hamadou R, Pilo D, Matias D, Joaquim S, Oliveira AP and Chicharo L. 2011. Calcification, growth and mortality of juvenile clams *Ruditapes decussatus* under increased PCO₂ and reduced pH: variables responses to ocean acidification at local scales. J Exp Mar Biol Ecol 396, 177-184.
- Ries JB, Cohen AL and McCorkel DC. 2009. Marine calcifiers exhibit mixed responses to CO₂-induced ocean acidification. Geology 37, 1131-1134.
- Zeebe RE, Zachos JC, Kaldeira K and Tyrrell T. 2008. Carbon Emissions and Acidification. Science 321, 51-52.