UPPSALA
UNIVERSITET

# Havsförsurningens påverkan på sjöborrar

## -utveckling, tillväxt och överlevnad

Elin Ljunggren

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, höstterminen 2014
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

## Sammandrag
Mängden $CO_2$ som släpps ut i atmosfären tas till stor del upp av havet, vilket orsakar försurning genom en förändring i den kemiska balansen som resulterar i en pH-sänkning och en minskning av mängden karbonatjoner. Man har länge antagit att kalkbildande organismers tillväxt hämmas till följd av minskningen av tillgängligt karbonat som behövs för bildandet av skelettet. Sjöborrar är en kalkbildande nyckelorganism för ekosystem världen över. Experimentella studier på försurningens påverkan på sjöborrar utförs i akvarier med modifierade pH-nivåer. Parametrarna varierar och inkluderar sänkt pH, sänkt pH i kombination med höjd temperatur, en gradvis pH-sänkning och varierande exponeringstider. Studierna har visat motstridiga resultat, vilket dels kan bero på skillnader i parametrar och dels på variationen av modellorganismer och deras naturliga klimatförhållanden, men de flesta resultat visar på minskad storlek och missbildningar hos exponerade larver som i många fall leder till minskad överlevnad. Studier på genuttryck har visat att fler metaboliska processer än biomineraliseringen påverkas och kan orsaka en fördröjning i utvecklingen. Den upptäckten understryker problematiken med experimentella studier i och med att minskad storlek kan vara en fördröjning i utvecklingen snarare än en missbildning. Framtida studier behöver fokusera på mekanismerna bakom de metaboliska processerna för att kunna förutsäga effekterna av försurning på sjöborrar.

## Inledning
Sedan industrialismen har mängden koldioxid ($CO_2$) i atmosfären ökat till det dubbla (Sabine *et al*. 2004) vilket dels förorsakar en temperaturökning i och med växthuseffekten, men har även en negativ effekt på havets kemi (Orr *et al*. 2005). Nästan en tredjedel av all koldioxid som släpps ut i atmosfären tas upp av havet som fungerar som en sänka för överskottet (Sabine *et al*. 2004). Detta leder till att havets pH-nivå sänks, vilket i sin tur skapar en obalans i de kemiska reaktionerna. Det är detta som man med ett samlingsnamn kallar för försurning (Doney *et al.* 2009). En fördubblad $CO_2$-halt i atmosfären har orsakat en pH-sänkning i havets ytvatten med 0,1 pH-enheter (Caldeira & Wickett 2003). Idag har havet ett pH på omkring 8,1, men utan vidtagna åtgärder för att minska utsläppen, förväntas pH minska med 0,3-0,45 enheter till år 2100 (Orr *et al*. 2005). Detta antas leda till förödande konsekvenser för havet och dess organismer och har därför varit ett väl studerat ämne det senaste decenniet (Doney *et al.* 2009). Trots detta har vi fortfarande mycket lite kunskap om vilka effekter det kan få för havets ekosystem (Kroeker *et al.* 2010).

Man har länge fokuserat på havets kalkbildande organismer i samband med försurningen. Kalkbildningsförmågan och således utvecklingen och tillväxten tros hämmas i samband med försurningen (Doney *et al.* 2009). Sjöborrar är en kalkbildande organism inom fylumet tagghudingar som är spridda över hela världen, i olika klimat och på olika djup (Clark *et al.* 2009). De fungerar som betare av havsbotten och är byten till flera predatorer på högre trofiska nivåer och utgör grunden för ekosystemet (Pearse 2006). De är därför viktiga nyckelorganismer och hur de påverkas av yttre faktorer har således effekter på hela ekosystemet. Sjöborren är därför en väl använd modellorganism i studier på försurningens påverkan på kalkbildande organismer (Dupont *et al.* 2013). Mycket fokus har riktats mot sjöborrarnas tidiga larvfas i och med att de inte kan reglera sin inre miljö och är därför känsliga för kemiska förändringar (Melzner *et al.* 2009).

Syftet med den här översiktsartikeln är att ta reda på hur sjöborrars utveckling, tillväxt och överlevnad påverkas i en försurad miljö. De studier som hittills har genomförts inom detta område sammanställs och metoden och resultaten diskuteras.

## Försurningens mekanismer

När mängden koldioxid ($CO_2$) ökar i atmosfären sker en jämviktreaktion mellan atmosfär och hav som innebär att mer $CO_2$ löser sig i havet. Detta får följder för den kemiska balansen i och med att $CO_2$ bildar kolsyra ($H_2CO_3$) vid kontakt med vatten ($H_2O$) som sedan bildar bikarbonat ($HCO_3^-$) eller karbonatjoner ($CO_3^{2-}$) genom att avge en respektive två vätejoner ($H^+$) (fig. 1) (Doney *et al*. 2009).

$$CO_{2(atmos)} \leftrightarrow CO_{2(aq)} + H_2O \leftrightarrow H_2CO_3 \leftrightarrow H^+ + HCO_3^- \leftrightarrow 2H^+ + CO_3^{2-}$$

**Figur 1**. En ökad mängd koldioxid ($CO_2$) i atmosfären leder till att $CO_2$ löser sig i havet i en jämviktsreaktion och bildar kolsyra ($H_2CO_3$) i reaktion med vatten ($H_2O$). Kolsyran dissocierar till bikarbonat ($HCO_3^-$eller karbonatjoner ($CO_3^{2-}$).

**Effekt på havet**

Följderna av en ökad mängd koldioxid i atmosfären innebär att koncentrationen av vätejoner i havet ökar, vilket betyder att pH minskar. Den ökade koncentration lösta vätejoner innebär även att koncentrationen $CO_3^{2-}$ minskar och att koncentrationen $HCO_3^-$ ökar (Doney *et al*. 2009).

Temperaturen i havet är en drivande faktor i hur lätt $CO_2$ löser sig; ju kallare temperatur i havet desto lättare löser sig $CO_2$. På högre latituder finns också uppströmmningssystem som för med sig $CO_2$. Kombinationen av dessa faktorer påskyndar försurningshastigheten (Feely *et al.* 2004, Fabry *et al.* 2009).

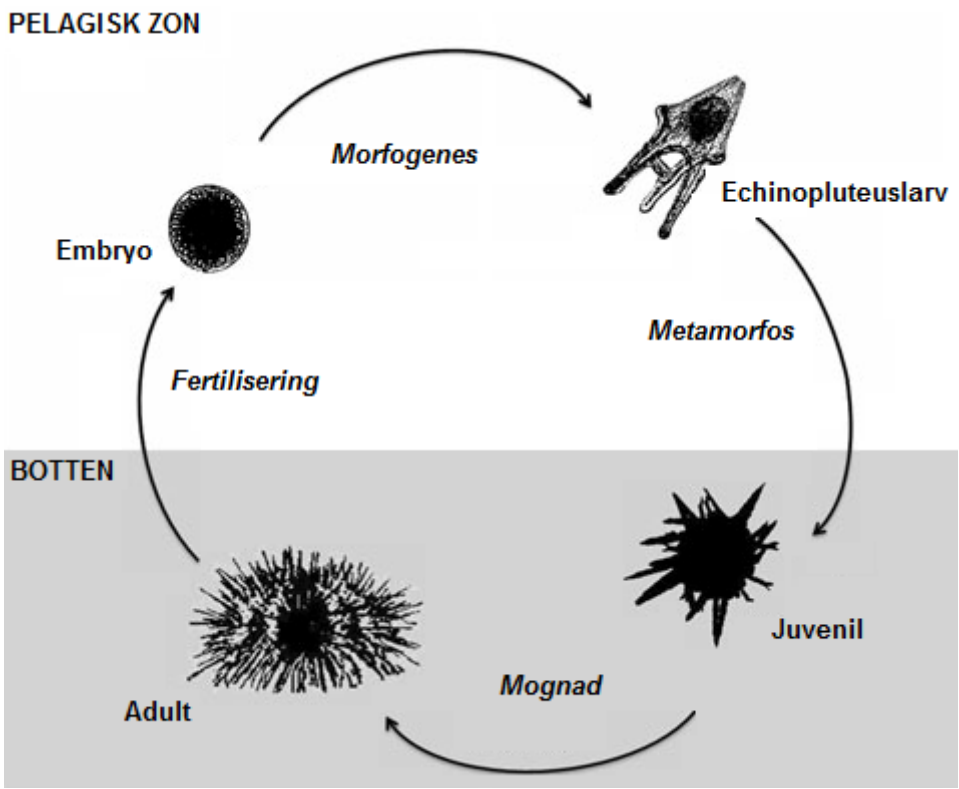
**Effekt på kalkbildning**

Sjöborrar bildar ett skelett av magnesium-kalciumkarbonat, till skillnad från andra kalkbildande organismer som har ett skelett av enbart kalciumkarbonat. Magnesiumformen av kalk har en högre löslighet, vilket kan göra dem mer känsliga för kemiska förändringar i miljön (Andersson *et al*. 2008). Hastigheten av bildandet och dissociationen av det här mineralet beror på mättnadsgraden av kalciumkarbonat ($Ca_2CO_3$) (Doney *et al*. 2009). Vid bildandet av skelett tar sjöborrar upp $Ca^{2+}$ och $HCO_3^-$ eller $CO_3^{2-}$ för syntetisering. När koldioxid löser sig i havet minskar mättnadsgraden av $Ca_2CO_3$ i och med att koncentrationen $CO_3^{2-}$ minkar (Doney *et al*. 2009, Orr *et al.* 2005). Detta leder till att dissociationsgraden för kalkbildande organismer ökar och således innebär en ökad mängd löst $CO_2$ i havet att tillväxten för kalkbildande organismer påverkas (Hofmann *et al.* 2010). Sjöborren har en komplex livscykel och genomgår flera faser innan de når det adulta stadiet. Redan i den första fasen påbörjas kalkbildningen i form av ett endoskelett som senare utvecklas till ett exoskelett (O'Donnell *et al.* 2010).

## Sjöborrens livscykel

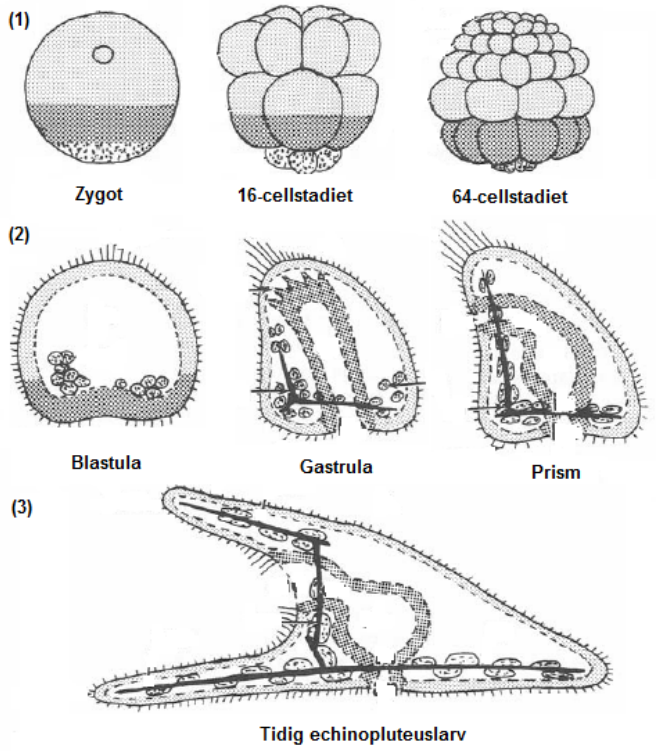
Sjöborren har tre faser i sin livscykel; larvfasen, juvenilfasen och den adulta fasen (fig. 2) (Dupont *et al*. 2013). Larven kallas echinopluteuslarv och spenderar flera veckor i den pelagiska zonen som planktoniska larver (Conway *et al.* 1984 ). De flesta arter bildar fyra armar i ett tidigt stadium som de använder till att simma och fånga föda med. Under resterande larvfasen utvecklar de ytterligare fyra armar (Conway *et al.* 1984). När de övergår

till juvenilstadiet bosätter de sig på havsbotten och genomgår metamorfos, där endoskelettet byts ut till ett exoskelett. Juvenilerna utvecklar taggar i många arter och mognar så småningom till reproducerande adulter (Dupont *et al*. 2013).




**Figur 2.** Sjöborrens livscykel. Embryon utvecklas till echinopluteuslarver i den pelagiska zonen. Larverna genomgår metamorfos och bosätter sig på botten som juveniler där de mognar till reproducerande adulter. Omritad efter Dupont *et al.* (2013).

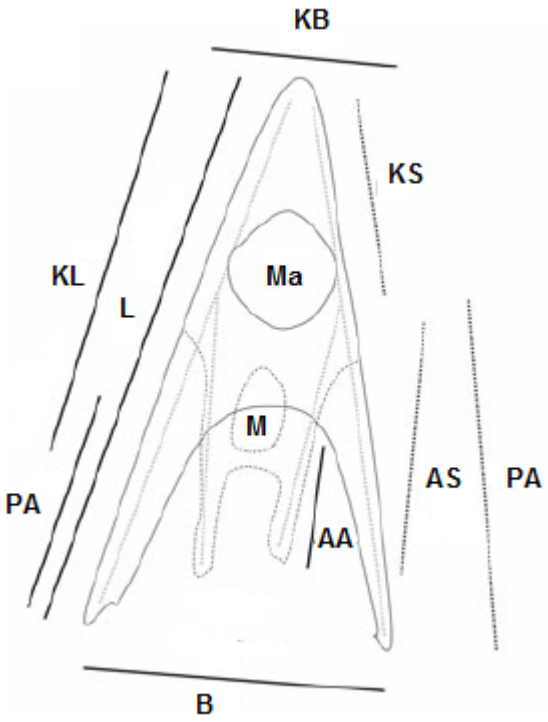
De flesta sjöborrearter reproducerar sig genom att släppa ut gameter i en synkroniserad händelse. Efter fertilisering bildas zygoter som genomgår morfogenes till echinopluteuslarver. Den embryonala klyvningen påbörjas ungefär en timme efter fertilisering. Den fjärde klyvningen bildar 16-cellstadiet och den sjätte klyvningen bildar 64-cellstadiet. Blastulastadiet nås efter ungefär sex timmar och gastrulationen startar efter ungefär ett dygn. Det sista stadiet innan larvfasen kallas prismstadiet som de når efter ungefär 30 timmar. Där börjar de anta echinopluteuslarvformen (fig. 3) (Conway *et al.* 2013). Experimentutformningen i studier varierar och inkluderar olika faser i sjöborrens livscykel.




**Figur 3**. Morfogenes från zygot till larv (1) zygot genomgår embryonal klyvning till 16-cellstadiet och 64-cellstadiet (2) genomskärning av blastula, gastrula och prism (3) genomskärning av tidig echinopluteuslarv. Omritad efter Conway *et al.* (1984).

## Utformning av studierna

För att studera pH-påverkan på sjöborrars mortalitet och tillväxt använder man sig av akvarier med modifierade pH-nivåer i laboratorium. Adulta sjöborrsindivider från naturliga populationer samlas in under deras reproduktionssäsong och hålls i miljöer som motsvarar deras naturliga habitat. De injiceras med kaliumklorid (KCl) som inducerar reproduktionen och efter fertilisering överförs avkomman till experimentakvarier och exponeras för miljöer med lägre pH-nivå som har modifierats genom tillsättning av $CO_2$. För att mäta utveckling och tillväxt utförs morfometriska analyser som kvantifieras genom mätning och jämförelse av olika kroppsdelar i ett datorprogram. För morformetriska analyser på larver fixeras de i formaldehyd, formalin eller etanol innan de fotograferas med kamera i mikroskop (Doo *et al.*). Vissa studier har analyserat skelettbildningen i svepeelektronmikrosskop (SEM) (Clark *et al.* 2009). De morfometriska parametrarna för echinopluteuslarven inkluderar längd (L), bredd (B), kroppslängd (KS), kroppsbredd (KB), kroppsstav (KS), postoral armlängd (PA), postoral stav (PS), anterolateral armlängd (AA) och anterolateral stav (AS) (fig. 4) (Suckling *et al.* 2014b). Juveniler och adulter mäts eller vägs för tillväxtdata (Shirayama & Thornton 2005). Larvöverlevnad uppskattas genom densitetsprover under experimentets gång (Martin *et al.* 2011).




**Figur 4.** Echinopluteuslarvens morfologi och morfometriska parametrar. Längd (L), bredd (B), kroppslängs (KS), kroppsbredd (KB), kroppsstav (KS), postoral armlängd (PA), postoral stav (PS), anterolateral armlängd (AA), anterolateral stav (AS), mage (Ma), mun (M). Omritad efter Suckling *et al.* (2004b).

Experimentdesignen och parametrarna i de hittills genomförda studierna varierar och inkluderar studier som testar effekten av akut pH-förändring (Doo *et al*. 2011), en studie som undersöker effekten av gradvis pH-förändring (Suckling *et al.* 2014 b) samt studier som kombinerar både pH- och temperaturförändringar (Sheppard Brennand *et al*. 2010). Alla studier varierar i exponeringstid, där de flesta utsätter sjöborrarna för lägre pH under en livsfas (Doo *et al*. 2011) och några experiment inkluderar övergångseffekter och sträcker sig över flera livsfaser och generationer; larv till juvenil **(**Byrne *et al.* 2010, Wangensteen *et al.* 2013**)**, adult till larv (Uthicke *et al.* 2013, Suckling *et al.* 2014a) och adult till juvenil **(**Dupont *et al*. 2013). Modellorganismerna som används är också av varierande arter, liksom arternas naturliga klimatförhållanden.

## Experiment med sänkt pH

De flesta studier har av en sänkt pH-nivå under larvfasen där två studier beräknar kalciumupptaget (Clark *et al.* 2009, Martin *et al.* 2010) och tre studier testar fysiologiska aspekter (O'Donell *et al.* 2011, Togdham & Hofman 2009, Stumpp *et al.* 2011). En studie exponerar endast juvenilfasen (Shirayama & Thornton 2005) och tre studier sträcker över två generationer och testar övergångseffekter från exponerade adulter till deras avkomma i larvfasen (Uthicke *et al.* 2013, Dupont *et al.* 2013, Suckling *et al.* 2014a).

**Påverkan på larvfas**

I en studie på *Centrostephanus rodgersii* från New South Wales i Australien testades tillväxt och utveckling i experimentmiljöer med pH 8,1 (kontroll); 7,8 och 7,6 (Doo *et al*. 2011). Embryona läts växa i 3 eller 5 dagar till prism- eller echinopluteusfasen varpå individerna klassificerades sedan som normala eller onormala, där onormala individer inkluderad

avstannad embryonal utveckling, onormala prismer, assymetrisk armstorlek eller avsaknad av armar i echinopluteusfasen. Studien resulterade i att andelen normala individer minskade med ungefär 15 % i de lägre pH-nivåerna och i pH 7,6 hade echinopluteuslarverna dessutom kortare armar. Däremot syntes ingen signifikant skillnad i asymmetriska armar mellan de tre testgrupperna.

Yu *et al*. (2011) utförde en liknande studie på *Strongylocentrotus purpuratus* från Kaliforniens kust. Larvernas tillväxt och utveckling testades i ett experiment med tre olika pH-miljöer som korresponderar till de varierande förhållandena i deras naturliga miljö, orsakat av uppvällning. Två experiment utfördes vid olika tidpunkter; det första experimentet inkluderade tre pH-nivåer (8,1; 7,7 och 7,5) och det andra experimentet inkluderade två olika pH-nivåer (8,0 och 7,5). Larverna fixerades dag tre och dag sex i båda experimenten. För morformetrisk analys mättes den totala längden. Resultatet visade att lägre pH genererade mindre larver i alla replikat. Däremot visade endast ett av replikaten signifikant skillnad i asymmetri mellan pH-nivåerna (Yu *et al*. 2011).

En annan studie på *Paracentrotus lividus* från en population i tidvattenmiljö samlades individer in från två olika områden där det ena hade varierande pH-nivå och det andra hade mycket små pH-variationer (Moulin *et al.* 2011). Studien testade larvutveckling fram till echinopluteusfasen i miljöer med sju olika pH-nivåer mellan pH 8,0 till pH 6,8. Missbildade echinoplutueslarver klassificerades utifrån avsaknad av en eller fler armar eller onormal form. Ingen signifikant skillnad fanns mellan larverna från adulter från de olika områdena men larvernas storlek minskade och de antog en annorlunda form i pH lägre än 7,4.

I en studie på *Arbacia dufresnei* från Chile testades utveckling och tillväxt i tre olika pH-nivåer (7,4; 7,7 och 8,0) (Catarino *et al*. 2012). Larverna fick växa i fem dagar tills kontrollgruppen hade utvecklat 2 armar varpå andelen normala och andelen missbildade larver noterades samt andelen larver som hade stannat i tillväxten. Normala larver klassificerades efter normal prismfas eller echinopluteusfas med 2 eller 3 armar. Postoral armlängd och längd mättes. Resultatet visade att lägre pH sänker utvecklingshastigheten utan att orsaka missbildningar i och med att armlängden minskade med sänkt pH och längden följde samma utvecklingshastighet så att de behöll sin isometriska form.

*Kalciumupptag*

Clark *et al.* (2009) jämförde överlevnad, utveckling, tillväxt och kalciumupptag hos larver av fyra olika arter från tre olika klimat; *Tripneustes gratilla* från tropiskt klimat (Cooköarna), *Pseudechinus huttoni* och *Evechinus chloroticus* från tempererat klimat (Nya Zeeland) samt *Sterechinus neumayeri* från polarklimat (Antarktisk). Experimenten utfördes på de 3 olika platserna där arterna samlades in vid olika tidpunkter och pågick under olika lång tid. Experimenten testade missbildningar och överlevnad i sex testgrupper med pH 6,0; 6,5; 7,0; 7,5; 7,8 samt 8,0. När experimentet slutförts undersöktes skeletten i ett svepeelektronmikroskop (SEM) för att detektera eventuella missbildningar. Experimenten som testade tillväxt och kalkbildningshastighet hade en testgrupp som hölls i den pH-nivå som beräknas uppnås för den platsen år 2100. För morformetrisk analys mättes total längd, bredd, stav- och armlängd. Resultatet visade att alla fyra arterna generellt hade en hade en signifikant lägre överlevnad och reducerad tillväxt i pH lägre än 7,0. Morfologin hos alla arter utom P. *huttoni* påverkades i lägre pH och blev smalare. Kalkbildningshastigheten påverkades i alla arter utom *S. numayeri*. Mest påverkade var arterna från det tempererade klimatet. Dessa arter noterade också ha en skadad skelettstruktur när studerade i SEM (Clark *et al.* 2009).

Martin *et al.* (2011) studerade överlevnad, tillväxt och kalciumupptag i två experiment på medelhavsarten *Paracentrotus lividus*. Experimenten hade sex pH-nivåer (8,1; 7,9; 7,7; 7,5; 7,25 och 7;0). Prover togs dag 2 och dag 3. Den totala längden mättes genom summering av kropps- och postorala armlängden båda dagarna och längden på armarna, kroppen och bredden mättes endast dag tre. Symmetriindex beräknades från förhållandet mellan den vänstra och högra totala längden. Studien visade ingen skillnad i överlevnad mellan pH-nivåerna. Men den resulterade i att den totala längden påverkades mellan de två dagarna med en signifikant interaktion mellan dem. Symmetriindex påverkades inte av pH, däremot minskade både armlängden och kroppslängden med lägre pH. Bredden påverkades endast i den lägsta pH-nivån, där även det allometriska förhållandet mellan den totala längden och längden på kroppen och de postorala armarna skilde sig från de högre pH-nivåerna. Kalciumupptaget startade i gastrulastadiet och ökade linjärt till dag 2, efter det skedde upptaget i en lägre hastighet till dag 3. Hastigheterna skilde sig mellan pH-nivåerna mellan dag 1 och 2 och upptaget var korrelerat till pH i både gastrula och echinoplutuesstadiet. Upptaget var även korrelerat till larvens längd, oberoende av pH (Martin *et al.* 2011).

*Biologiska processer*
Todgham & Hofmann (2009) genomförde en studie av *S. purpuratus* från Kalifornien som testade ändringar i genuttryck i larvfasen. Larver fick växa till tidigt prismstadium innan RNA extraherades och analyserades med en oligonukleotid-microarray som utvecklats för att visa genuttryck för *S. purpuratus*, bland annat kalkbildning, syra-baskompensering, cellstressrespons och apoptos för denna art. Resultat visade ett minskat genuttryck i alla dessa processer (Todgham & Hofmann 2009).

En studie har jämfört de morfologiska förändringarna i skelettet med ändringar i echinopluteuslarvens genuttryck för biologiska processer på *Lychtenius pictus* från Kalifornien (O'Donnell *et al.* 2010). Sjöborrarna hölls i 3 olika pH-nivåer (~7,83; 7,87 och 7,78) fram till echinopluteusfasen. Larvprover togs efter 48, 53, 70 och 142 timmar. Nio morfometriska parametrar mättes där längden på kroppsstavarna, och armarna summerades som ett mått på total skelettillväxt. Den morfometriska analysen visade att larverna i lägre pH var signifikant mindre vid alla tidpunkter, vid den sista var det dock marginellt. De hade också generellt mindre armar och fick annorlunda kroppsform. Microarrayanalysen visade att kalkbildning och energimetabolism nedreglerades medan syra-basregleringen inducerades.

Stumpp *et al.* (2011) genomförde också en studie på *S. purpuratus* från Kalifornien där mortalitet, utveckling, tillväxt, födointag och syremetabolismens hastighet testades i ett 21-dagarsexperiment. Dessa parametrar korrelerades för att kunna beräkna utrymme för tillväxt i lägre pH- miljöer. Kroppslängd, total längd, post- och preoral armlängd mättes för morfometrisk analys. Resultatet visade att mortaliteten var högre hos larverna i lägre pH än hos larverna i kontrollgruppen. Utvecklingen av embryona var fördröjd i lägre pH och nådde sitt fulla 4-armsstadium efter tre dagar, medan kontrollgruppens larver hade utvecklat fyra armar redan efter två dagar. Samma mönster syntes för larvernas tillväxt; i lägre pH gick tillväxten långsammare, larverna växte sig lika stora, men i olika hastighet. Med dessa parametrar korrelerade, syntes att larver i lägre pH lade mindre energi på tillväxten (Stumpp *et al*. 2011).

**Påverkan på juvenilfas**
Shirayama och Thornton (2005) testade tillväxt och överlevnad hos juveniler av två sjöborrearter; *Hemicentrotus pulcherrimus* och *Echinometra mathaei*. De genomförde två experiment under en sexmånadersperiod som skilde sig i temperatur och kroppsstorlek på

juvenilerna vid experimentstart. Det första experimentet hade en lägre temperatur och där juvenilerna hade en mindre kroppsstorlek än det andra experimentet. Den relativa tillväxten mättes genom att väga den våta vikten varannan vecka. Resultatet visade skillnad i överlevnad mellan arterna där *H. pulcherrimus* var känsligare för lägre pH med en mortalitet på 27 % medan *E. mathaei* hade en lägre mortalitet på 10 %. Men ingen skillnad i mortalitet syntes mellan kontroll- och testgrupp inom någon av arterna i det andra experimentet. Däremot skilde sig tillväxten mellan grupperna i båda experimenten hos *H. pulcherrimus*, där testgrupperna hade en lägre tillväxt. I det första experimentet syntes skillnad i tillväxt från och med vecka 14 och i det andra experimentet syntes skillnad i tillväxt från och med vecka 16. *H. pulcherrimus* följde samma mönster i det första experimentet där testgruppen hade en reducerad tillväxt från och med vecka 12 (Shirayama & Thornton 2005).

**Övergångseffekter mellan faser och generationer**

En studie som testade övergångseffekterna från adulter till larver använde *Echinometra mathaei* från Australien som modellorganism (Uthicke *et al.* 2013). I experimentet fick adulter acklimatisera sig i fyra pH-nivåer (8,1; 7,9; 7,7 och 7,5) under sju veckor innan reproduktion. Tillväxt för adulter mättes genom vägning av den våta vikten. Resultatet visade på en signifikant skillnad i tillväxt mellan pH-nivåer, med minskad tillväxt i lägre pH, dock marginell. De testade dels om larver från icke-acklimatiserade adulter skilde sig från kontrollförhållandena för varje pH-nivå och dels om larver från acklimatiserade adulter skilde sig från icke-acklimatiserade adulter. Utvecklingen av larver från förexponerade adulter fick en högre andel onormala larver som följd. Lägre pH resulterade i kortare armar och asymmetriska larver, men ingen skillnad syntes mellan larver från förexponerade och icke-förexponerade föräldrar.

I en annan studie som också testade övergångseffekterna för utveckling och överlevnad mellan generationer använde *Psammechinus miliaris* från Skottland och testades övergångseffekter från adulter till larver i experiment där adulterna exponerades för lägre pH under olika lång tid (0, 28, 42 och 70 dagar) (Suckling *et al.* 2014a). Avkomma till kontroll och 0-dagarsgrupperna togs från adulter som hållits i sin naturliga miljö och avkomman i 0-dagarsgruppen placerades direkt i lägre pH. I övriga grupper placerades avkomma i lägre pH efter att adulterna hade exponerats för lägre pH i respektive grupp. Överlevnaden mättes med 2-3 dagars mellanrum och larver fixerades dag 2, 7, 11, 14 och 17 under experimentets gång. Längd, bredd, kroppslängd, kroppsstav, postoral armlängd och postoral stav mättes för analys. En skillnad i överlevnad syntes från dag elva då överlevnaden var högst för larver i kontrollgruppen jämfört med larver i 28- och 10-dagarsgruppen samt efter 16 dagar jämfört med 42- och 70-dagarsgruppen. Dag 17 hade larver i lägre pH utvecklat signifikant fler preorala armar och dag elva hade de utvecklat fler stavar i jämförelse med kontrollgruppen. Sammantaget syntes en skillnad i utveckling med längden på exponeringstiden med fler missbildningar ju längre exponeringstid.

I en studie på *Stronglyocentrotus droebachiensis* sammanfördes adulter från en population från Norge och en population från Danmark i två olika experiment med individer som samlades in i två olika perioder (Dupont *et al*. 2013). Adulterna exponerades för lägre pH under antingen 4 eller 6 månader. Avkomman från de olika testgrupperna läts växa i olika pH-nivåer, till och med 3 månader efter att de hade bosatt sig på botten. I det första experimentet räknades antalet lyckade bosättningar 28 dagar efter fertilisering och larvernas mortalitet mättes de första 15 dagarna. I det andra experimentet mättes överlevnaden och tillväxten hos juvenilerna. Tillväxten mättes genom att mäta och jämföra juvenilernas diameter innan och efter tre månader. I resultatet sågs att 5 till 9 gånger färre larver från adulter som

förexponerats under fyra månader nådde juvenilstadiet, men ingen skillnad syntes i hos larver från adulter som förexponerats under 16 månader. Juveniler som utvecklats från adulter i högt pH och som hölls kvar i högt pH hade en mortalitet på 95 % medan övriga juveniler hade en mortalitet på omkring 46-67 %. Juvenilernas tillväxt påverkades inte av lågt pH, däremot var tillväxten hos juveniler högre när de hade hållits i en konstant pH-nivå under båda faserna.

## Experiment med sänkt pH och höjd temperatur

Av de studier som har utformat experiment som testar interaktionerna mellan temperatur och pH, har två testat effekterna i larvfasen (Sheppard Brennand *et al*. 2010, Gianguzza *et al.* 2014) och två har studerat övergångseffekterna från larv- till juvenilfasen (Byrne *et al.* 2010, Wangensteen *et al.* 2013).

**Påverkan på embryonal fas och larver**

Sheppard Brennand *et al.* (2010) genomförde en studie som testade utveckling och tillväxt hos *Tripneutes gratilla* från Australien. Experimenten sänkte pH med 0,3 och 0,5 enheter från 8,15 i kombination med en temperaturhöjning på 3°C och 6°C från 24°C. Resultatet visade att larverna blev mindre i lägre pH. Vad som också syntes var att de negativa effekterna av pH minskade när temperaturen ökade 3°C (Sheppard Brennand *et al*. 2010).

I en studie på *Arabica lixula* från Italien påvisades liknande resultat som för *T. gratilla* under påverkan av temperatur och pH (Gianguzza *et al.* 2014). Överlevnad och utvecklingshastighet testades i experiment som sträckte sig över 48 timmar. Åtta experiment utfördes i fyra olika temperaturer (20; 24; 26 och 27°C) och två olika pH-nivåer (7,9; 8,2). Mortaliteten var signifikant för alla pH-nivåer vid 27°C, men inte vid lägre temperaturer. För utvecklingshastigheten syntes interaktion mellan parametrarna då den vi var snabbare i pH 7,9 i 20°C, lika snabb i båda pH-nivåerna i 24°C och saktades ner vid 26°C i pH 7,9. Sammantaget visades att effekten av pH-sänkning kan få en positiv respons med en temperaturökning som ligger i nedre delen av artens värmetolerans.

**Övergångseffekter från larv- till juvenilfas**

I en fyraveckorsstudie på *Heliodicaris erythrogramma* från Australien testades interaktionerna mellan temperatur och pH i påverkan tillväxten till juvenilstadiet (Byrne *et al.* 2010). Embryon läts växa till 5 dagar in i juvenilfasen i två olika temperaturer (22; 24 och 26°C) i tre olika pH-nivåer (pH 8; 7,8 och 7;6). Kalkbildningshastigheten för varje individ mättes utifrån antalet taggar den hade bildat. Juvenilerna fick en signifikant andel missbildade individer till följd av lägre pH och högre temperatur. Båda faktorerna hade en negativ påverkan på juvenilerna men ingen interaktion fanns mellan dem. Vid 26°C stannades utvecklingen av i alla pH-nivåer. Antalet taggar skilde sig också där juveniler i 24°C i de lägre pH-nivåerna producerade fler taggar än övriga grupper.

I en 52-dagarsstudie på *Arabica lixula* från Spanien testades övergångseffekterna för utveckling, tillväxt och överlevnad från larv- till juvenilfasen (Wangensteen *et al.* 2013). Experimentdesignen inkluderade tre temperaturer i två olika pH-nivåer (16 °C; 17,5 °C och 19 °C i pH 8,1 samt 19 °C i pH 7,7). De tre förstnämnda motsvarar den varierande naturliga miljön längs kusten och den senaste motsvarar den förväntade pH-nivån i deras naturliga miljö inom en nära framtid. För morfometrisk analys mättes kroppslängden som ett mått på kroppsstorleken och övriga morfologiska parametrar som mättes var kroppsbredd, kroppsstavarna och de postorala armarnas längd. När larverna började bosätta sig efter 40-42 dagar mättes skalet på 30 individer från varje miljö och överlevnaden av bosättare

beräknades. Resultatet visade att larvernas tillväxt och överlevnad var högre i varmare temperaturer. Alla testgrupper visade en fördröjd utveckling och lägre pH minskade larvstorleken, men temperaturen var den drivande faktorn i utvecklingen och tillväxten. Ingen skillnad fanns mellan de olika grupperna i juvenilöverlevnad.

## Experiment med gradvis exponering för lägre pH

Den enda studie som genomförts med en experimentdesign som gradvis exponerar sjöborrar för lägre pH testade överlevnad, tillväxt och utveckling och använde *Psammechinus miliaris* från Skottland som modellorganism (Suckling *et al.* 2014b). Den gradvisa sänkningen gjordes i fem steg och gick från normal pH-nivå ner till den nivån som havet beräknas nedgå till år 2100. Sänkningen utfördes i två olika hastigheter och startade i två olika livsfaser, vilket bildade tre testgrupper; snabb ökning från dag ett, snabb ökning dag nio samt långsam ökning från dag ett. Dag ett startade under första delningen av embryot och vid dag nio hade echinopluteuslarven utvecklats. Larverna fixerades dag 7 och 17 varpå längd, bredd, kroppslängd, kroppsstav, postoral armlängd och postoral armstav mättes. Studien visade att larver är mindre motståndskraftiga än juveniler och att snabbare exponering vid tidigare stadier resulterar i mindre larver med ökad mortalitet. Däremot var det sammantaget med juvenilfasen, inte signifikant fler individer som lyckats bosätta sig i någon av grupperna med lägre pH jämfört med kontrollgrupperna. Ingen skillnad i form syntes mellan grupperna.

## Diskussion

I denna översiktsartikel sammanställs och granskas studier som utförts på hur sjöborrars utveckling, tillväxt och överlevnad påverkas av försurning. Många experimentella studier har genomförts, med varierande utformning och visat olika resultat. Även studier på förändringar i genuttryck för biologiska processer vid exponering av lägre pH kommer att diskuteras.

**Utveckling**

Utvecklingen har visat på komplikationer hos larver i lägre pH i flera experimentella studier (Moulin *et al.* 2011, Clark *et al.* 2009, Martin *et al.* 2011, O'Donnell *et al.* 2010). I de studier som testade övergångseffekterna från exponerade adulter till deras avkomma i larvfasen har motstridande resultat påvisats. Uthicke *et al.* (2013) såg att larvutvecklingen påverkades av lägre pH, men ingen skillnad syntes mellan avkomma från adulter som förexponerats och avkomma från adulter som inte hade förexponerats. Suckling *et al.* (2014a) såg däremot fler missbildningar hos larver från adulter som exponerats under en längre tid. Utvecklingen i en studie som inkluderar både lägre pH och högre temperatur för juveniler som har exponerats redan från embryostadiet, resulterade i att en signifikant andel juveniler blev missbildade i högre temperatur och lägre pH (Byrne *et al.* 2010).

**Tillväxt**

Tillväxten av larver har i flera experimentella studier visat sig påverkas av lägre pH i och med att larverna minskar i storlek (Doo *et al.* 2011, Yu *et al.* 2011, Moulin *et al.* 2011, Martin *et al.* 2011, O'Donnell *et al.* 2010). O'Donnell *et al.* (2011) hade däremot en marginell signifikans i det sista provet under experimentet som togs 142 timmar in i utvecklingen. Clark *et al.* (2009) testade fyra olika arter från tre olika klimat och påvisade reducerad larvtillväxt hos alla de fyra arterna i experimentet samt reducerad kalkbildningsförmåga för alla arter utom polararten. Kalkbildningsförmågan för arterna från de tempererade klimaten påverkades mest, och vid undersökning av skeletten i SEM, syntes nedbruten skelettstruktur i dessa arter. Den enda studie som har testat effekterna av att exponera juveniler för lägre pH påvisade

också reducerad tillväxt (Shirayama, & Thornton 2005). Vid studier på övergångseffekter för tillväxten i lägre pH visades att juveniler inte påverkades signifikant, men det noterades att tillväxten var högst i miljöer som hållits i konstant pH från larvfasen, oavsett pH-nivå (Dupont *et al.* 2013). I de två studier som kombinerade pH-sänkning och temperaturhöjning under larvfasen visade tillväxten motstridande resultat. Sheppard Brennand *et al.* (2010) fann att den negativa effekten som lägre pH har på tillväxten motverkas av högre temperaturer som ligger inom artens värmetolerans. En positiv effekt erhålls när temperaturen ligger i den lägre delen av temperaturtoleransen medan en negativ effekt fås i den övre delen (Sheppard Brennand *et al.* 2010). En skillnad i juvenilers tillväxt i lägre pH och högre temperatur för exponering av larv- och juvenilfasen visades av Byrne *et al.* (2010) som mätte tillväxten hos juveniler i antalet taggar som utvecklats och såg en ökad kalkbildningshastighet i lägre pH-nivåer och två grader varmare temperatur än i deras naturliga miljö. Wangensteen *et al.* (2013) mätte istället skalet på juvenilerna och fann, i kontrast, ingen skillnad mellan i tillväxt hos juvenilerna. Däremot syntes en minskad storlek på larverna. Den enda studie som genomfört en gradvis exponering av pH och startade i olika stadier i utvecklingen, visade att tidigare exponering resulterade i mindre larver (Suckling *et al.* 2014b).

**Överlevnad**

Överlevnaden har visats minska signifikant för larver i lägre pH i två studier (Clark *et al.* 2009, Stumpp *et al.* 2011). Shirayama & Thornton (2005) testade överlevnaden hos juveniler av två arter och såg också en mortalitet på 10 respektive 27 % av vardera arten. Vid exponering av adulter under olika lång tid i experiment på övergångseffekter sågs att fem till nio gånger färre larver, från adulter med en kortare exponeringsperiod, överlevde till och med bosättningen (Dupont *et al.* 2013). Larver från adulter som exponerats under längre tid visade ingen signifikant skillnad i överlevnad medan en kortare exponeringstid av adulter och en konstant låg pH-nivå ledde till högre mortalitet. Suckling *et al.* (2014a) såg också skillnad i larvöverlevnad till följd av övergångseffekter. Överlevnaden skilde sig mellan grupper vid olika tidpunkter, där adulter som hade exponerats kortare tid producerade avkomma som uppvisade lägre överlevnad i ett tidigare skede än avkomman från de adulter som exponerats längre tid. I de två studier som testade överlevnaden i experiment som kombinerade pH och temperatur visade motstridande resultat. Gianguzza et al. (2014) såg ingen signifikant skillnad i överlevnad hos larver medan Wangensteen *et al.* (2013) testade övergångseffekterna från larv- till juvenilfasen såg en högre överlevnad för larverna i högre temperaturer, däremot påvisades ingen skillnad i överlevnad för juvenilerna (Wangensteen *et al.* 2013). Vid en gradvis exponering i olika hastigheter syntes en skillnad i larvöverlevnad där snabb exponering från tidig utveckling resulterade i högst larvmortalitet (Suckling *et al.* 2014b). Däremot fanns det ingen skillnad i överlevnad mellan grupperna när larverna hade bosatt sig och gått in i juvenilfasen.

**Metaboliska processer och fördröjd utveckling**

Flera metaboliska processer har visat ändringar i genuttrycket. Todgham & Hofmann (2010) genomförde microarrayanalys och fann att de ett fick ett minskat genuttryck i flera biologiska processer utöver biomineralisering och konstaterade att fler fysiologiska processer än kalkbildningen behöver undersökas i studier på hur kalkbildande organismer påverkas av försurning. O'Donnell *et al.* (2010) visade också att genuttrycket i flera biologiska processer nedreglerades, däribland biomineralisering vid lägre pH. Pörtner *et al.* (2010) konstaterade att dessa förändringar i transkriptomen kan vara en konsekvens av fördröjd utveckling till följd av en pH-inducerad stress och kan feltolkas av resultat som missbildningar (Pörtner *et al.* 2010). Efterföljande studier har visat på fördröjd utveckling. Stumpp *et al.* (2011) fann en fördröjd utveckling efter att ha mätt och korrelerat flera parametrar för larver. Martin *et al.*

(2011) mätte kalciumupptaget och fann att lägre pH har en indirekt påverkan på kalkbildningshastigheten i och med att larverna var mindre men allometrin normal. Catarino *et al.* (2012) fann också en lägre utvecklingshastighet med mindre larver med normal allometri. Wangensteen *et al.* (2013) såg en fördröjd utveckling i lägre pH och varmare temperatur där temperatur var den drivande faktorn medan Gianguzza *et al.* (2014) såg att utvecklingshastigheten saktades ner i lägre pH, men fick en snabbare hastighet med en högre temperatur inom värmetoleransspannet.

**Skillnader experimentutformning**

Skillnaderna i experimentutformningen kan utgöra en grund för feltolkning och skeva slutsatser och kan vara bidragande faktor till vissa motstridande resultat. De flesta studier tar hänsyn till den minskade pH-nivån och några få tar hänsyn till minskat pH och höjd temperatur i kombination. Både pH och temperatur är relevanta parametrar i och med att $CO_2$ i atmosfären orsakar både försurning och en temperaturökning. De studier som har testat båda dessa parametrar har visat att temperatur och pH kan interagera och ha en positiv effekt på till larvtillväxten (Sheppard Brennand *et al.* 2010, Gianguzza *et al.* 2014, Wangensteen *et al.* 2013).

Skillnader i exponeringstid i studierna kan också vara en förklaring till vissa motstridande resultat. Flertalet studier har endast testat effekterna av exponering under en livsfas, vilket kan ge missvisande resultat. Övergångseffekter innebär att det som en organism utsätts för under en fas i livet kan få konsekvenser som inte syns direkt, utan i senare faser i livet (Podolsky & Moran 2006). Skillnader i exponeringstid kan således resultera i olika effekter på modellorganismerna.

Den varierande användningen av modellorganismer kan också utgöra en grund för feltolkning av resultat och begränsar jämförelsen mellan studierna. Skillnader mellan arternas naturliga miljö kan innebära olika anpassningsförmågor och därmed resultera i olika effekter (Clark *et al.* 2009).

**Fokus i framtida studier och slutsatser**

I dagsläget finns det inga tydliga svar på hur sjöborrar påverkas av försurningen. Tillväxten och utvecklingen har påverkats i många studier, som leder till högre dödlighet i flera fall. Men några konkreta slutsatser kan inte dras från resultaten, dels till följd av motstridiga resultat och dels till följd av variationen i experimentutformningen och modellorganismerna. Trots ovissheterna kring mekanismerna och bristerna i de experimentella studierna, kan det konstateras att sjöborrar verkar påverkas av försurningen, även om effekterna inte kan fastställas. Missbildningar, minskad storlek och fördröjd utveckling påverkar larvernas chanser att överleva. Kortare armar skulle innebära en reducerad förmåga att tillgodogöra sig näring (Sewell *et al.* 2004) i och med att larverna har cilier på armarna som de använder sig av för att fånga föda med (Strathmann 1971). En fördröjd utveckling skulle innebära att larverna spenderar en längre tid i den pelagiska zonen som är mycket mer riskfylld och minskar chanserna för överlevnad (Soars *et al.* 2009). Larvernas förutsättningar att överleva till juvenilstadiet är kritiskt för populationen på sikt (Martin *et al*. 2011). Hur sjöborrspopulationerna påverkas av försurningen har inverkan på hela det marina ekosystemet och det är av stor vikt att få en grundlig förståelse för mekanismerna bakom processerna för att kunna förutsäga effekterna.

## Tack

Jag vill tacka Tatjana Haitina för handledning, Isac Söderlund, Ingrid Lekberg och Greta Nilén för återkoppling under skrivprocessen.

## Referenser

Andersson AJ, Mackenzie FT, Bates NR. 2008. Life on the margin: implications of ocean acidification on Mg-calcite, high latitude and cold-water marine calcifiers. Marine Ecology Progress Series **373**: 265-273.

Byrne M, Ho M, Wong E, Soars NA, Selvakumaraswamy P, Shepard-Brennans H, Dworjanyn SA, Davis AR. 2010. Unshelled abalone and corrupted urchins: development of marine calcifiers in a changing ocean. Proceedings of the Royal Society of London: Biological Sciences **278**: 2376-2383.

Caldeira K, Wickett ME. 2003. Anthropogenic carbon and ocean pH. Nature **425**: 365-365.

Catarino AI, De Ridder C, Gonzalez M, Gallardo P, Dubois P. 2012. Sea urchin *Arbacia dufresnei* (Blainville 1825) larvae response to ocean acidification. Polar Biology **35**: 455-461.

Clark D, Lamare M, Barker M. 2009. Response of sea urchin pluteus larvae (Echinodermata: Echinoidea) to reduced seawater pH: a comparison among a tropical, temperate, and a polar species. Marine Biology **156**: 1125-1137.

Conway CM, Igelsrud D, Conway AF. 1984. Sea urchin development. I: Harris CL (red.). Tested studies for laboratory teaching. Proceedings of the third workshop conference of the association for Biology Laboratory Education (ABLE). ss. 53-89. Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa.

Doney SC, Fabry VJ, Feely FR, Kleypas JA. 2009. Ocean Acidification: The other $CO_2$ problem. Annual Review of Marine Science **1**:169-192.

Doo SS, Bworjanyn SA, Foo SA, Soars NA, Byrnes M. 2011. Impacts of ocean acidification on development of the meroplanktonic larval stage of the sea urchin *Centrostephanus rodgersii*. ICES Journal of Marine Science, doi 10.1093/icesjms/fsr123.

Dupont S, Dorey N, Stumpp M, Melzner F, Thorndyke M. 2013. Long-term and trans-life-cycle effects of exposure to ocean acidification in the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. Marine Biology **160**:1835-1843.

Fabry VJ, McClintock JB, Mathis JT, Grebmeier JM. 2009. Ocean acidification at high latitudes: the bellweather. Oceanography **22**: 160-171.

Feely RA, Sabine CL, Lee K, Berelson W, Kleypas J, Fabry VJ, Millero FJ. 2004. Impact of anthropogenic $CO_2$ on the $CaCO_3$ system in the oceans. Science **302**: 362-366.

Gianguzza P, Visconti G, Gianguzza F, Vizzini S, Sarà G, Dupont A. 2014. Temperature modulates the response of the thermophilous sea urchin Arbacia lixula early life stages to $CO_2$-driven acidification. Marine Environmental Research **93**: 70-77.

Hofmann GE, Barry JP, Edmunds PJ, Gates RD, Hutchins DA, Klinger T, Sewell MA. 2010. The effect of ocean acidification on calcifying organisms in marine ecosystems: an organism-to-ecosystem perspective. Annuual Review of Ecology, Evolution and Systematics **41**: 127–47.

Kroeker KJ, Kordas RL, Crim RN, Singh GG. 2010. Meta-analysis reveals negative yet variable effects of ocean acidification on marine organisms. Ecology Letters **13**: 1419-1434.

Martin S, Richier A, Pedrotti ML, Dupont S, Castejon C, Gerakis Y, Kerros ME, Oberhänsli F, Teyssié JL, Jeffree R, Gattuso JP. 2011. Early development and molecular plasticity in

the Mediterranean sea urchin *Paracentrotus lividus* exposed to $CO_2$-driven acidification. The Journal of Experimental Biology **214**: 1357-1368.
Melzner F, Gutowska M. A, Langenbuch M., Dupont S, Lucassen M, Thorndyke M. C, Bleich M, and Pörtner HO. 2009. Physiological basis for high $CO_2$ tolerance in marine ectothermic animals: pre-adaptation through lifestyle and ontogeny? Biogeosciences Discuss **6**: 4693-4738.
Moulin L, Catarino AI, Claessens T, Dubois P. 2011. Effects of seawater acidification on early development of the intertidal sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck 1816). Marine Pollution Bulletin **62**: 48-54.
O'Donnell M, Togdham AE, Sewell MA, Hammond LM, Ruggiero K, Fangue NA, Zippay ML, Hofmann GE. 2010. Ocean acidification alters skeletogenesis and gene expression in larval sea urchins. Marine Ecology Progress Series. **398**: 157-171.
Orr JC, Fabry VJ, Aumont O, Bopp L, Doney SC, Feely RA, Gnanadesikan A, Gruber N, Ishida A, Joos F, Key RM, Lindsay K, Maier Reimer E, Matear R, Monfreay P, Mouchet P, Najjar RG, Plattner GK, Rodgers KB, Sabine CL, Sarmiento JL, Schlizer R, Slater RD, Totterdall IJ, Weirig MF, Yamakana Y, Yoo A. 2005. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. Nature **437**: 681-686.
Pearse JS. 2006. Ecological role of purple sea urchins. Science **314**: 940-941.
Podolsky RD, Moran AL. 2006. Integrating function across marine life cycles. Integrative and Comparative Biology **46**: 577-586.
Pörtner HO, Dupont S, Melzner F, Storch D, Thorndyke M. 2010. Studies of metabolic rate and other characters across life stages. I: Riebesell, U, Fabry VJ, Hansson L, Gattuso JP (red.). Guide to Best Practices for Ocean Acidification Research and Data Reporting, ss. 167-180. Publications Office of the European Union, Luxembourg.
Sabine CL, Feely RA, Gruber N, Key RM, Lee K, Bullister JL, Wanninkhof R, Wong CS, Wallace DWR, Tilbrook B, Millero FJ, Peng T, Kozyr A, Ono T, Rios AF. 2004. The oceanic sink for anthropogenic $CO_2$. Science **305**: 367-371.
Sewell MA, Cameron MJ, McArdle BH. 2004. Developmental plasticity in larval development in the echinometrid sea urchin *Evechinus chloroticus* with varying food ratio. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **309**: 219-237.
Sheppard Brennand H, Soars N, Sworjanyn SA, David AR, Byrne M. 2010. Impact of ocean warming and ocean acidification on larval development and calcification in the sea urchin *Tripneuste gratilla*. PLOS One, doi 10.1371/journal.pone.0011372.
Shirayama Y, Thronton H. 2005. Effect of increased atmospheric $CO_2$ on shallow water marine benthos. Journal of Geophysiological Research **110***,* C09S08, doi:10.1029/2004JC002618.
Soars NA, Prowse TAA, Byrne M. 2009. Overview of phenotypic plasticity in echinoid larvae, '*Echinopluteus transversus*' type vs. typical echinoplutei. Marine Ecology Progress Series **383**: 113-125.
Strathmann, RR. 1971. The behavior of planktotrophic echinoderm larvae: mechanisms, regulation, and rates of suspension feeding. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. **6**: 109-160.
Stumpp M, Wren J, Melzner F, Thornedyke MC, Dupont ST. 2011. $CO_2$ induced seawater acidification impacts sea urchin larval development I: elevated metabolic rates decrease scope for growth and induce developmental delay. Comparative Biochemistry and Physiology **160**: 331-340.
Suckling CC, Clark MS, Beveridge C, Brunner L, Huges AD, Harper EM, Cook EJ, Davis JC, Peck LS. 2014a. Experimental influence of pH on the early lifestages of sea urchins II:

increasing parental exposure times gives rise to different responses. Invertebrate Reproduction & Development **58**: 161-175.

Suckling CC, Clark MS, Peck LS, Cook EJ. 2014b. Experimental influence of pH on the early life-stages of sea urchins I: different rates of introduction give rise to different responses. Invertebrate Reproduction & Development **58**: 148-159.

Todgham AE, Hofmann GE. 2009. Transcriptomic response of sea urchin larvae *Strongylocentrotus purpuratus* to $CO_2$-driven seawater acidification. The Journal of Experimental Biology **212**: 2579-2594.

Uthicke S, Soars N, Foo S, Byrne M. 2013. Effects of elevated $pCO_2$ and the effect of parent acclimation on development in the tropical Pacific sea urchin *Echinometra mathaei*. Marine Biology **160**: 1913-1926.

Wangensteen OS, Dupont S, Casties I, Turonc X, Palacin C. 2013. Some like it hot: temperature and pH modulate larval development and settlement of the sea urchin *Arbacia lixula*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **449**: 304-311.

Yu PC, Matson PG, Martz TR, Hofmann GE. 2011. The ocean acidification seascape and its relationship to the performance of calcifying marine invertebrates: laboratory experiments on the development of urchin larvae framed by environmentally-relevant $pCO_2$/pH. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **400**: 288-295.

# Havsförsurningens påverkan på sjöborrar- utveckling, tillväxt och överlevnad: etisk bilaga

**Elin Ljunggren**

Självständigt arbete i biologi 2014

## Reglera utsläppen

I översiktartikeln behandlas ett miljöproblem som orsakas av antropogeniskt utsläpp av $CO_2$ i atmosfären. Konsekvenserna av detta fokuseras på den direkta effekten på sjöborrar, men utsläppet har även en direkt eller indirekt effekt på alla organismer i ekosystemet. Människan är den enda art som har möjlighet att orsaka sådan storskalig förstörelse, vilket också lämnar oss med ett ansvar för vad våra handlingar innebär för naturen och hur det påverkar alla andra organismer.

## Vem bär ansvaret?

Den ökande koldioxidhalten i atmosfären startade med industrialismen och eftersom att företagen står för de största utsläppen, ligger också det största ansvaret på industrin. En global gräns för maximalt utsläpp behövs för att reglera föroreningen.

## Forskningsetik

Översiktsartikeln är en uttömmande artikel inom området, varför alla studier som hittills genomförts nämns och kritiskt granskas baserat på metod och slutsatser. Risken finns att jag har missat artiklar inom ämnet till följd av brister i mitt artikelsök. Jag har använt två olika databaser; Google Scholar och Web of Science i sökprocessen och använt mig av flera olika sökord i olika kombinationer för att hitta alla relevanta artiklar. Inga artiklar som jag har hittat på studier inom ämnet har uteslutits. Alla källor refereras till direkt i texten och referenslista finns bifogad.