

•综述•

全球气候变化下的海洋浮游植物多样性

孙 军^{1,2*} 薛 冰^{1,2}¹ (天津科技大学海洋与环境学院, 天津 300457)² (天津科技大学天津市海洋资源与化学重点实验室, 天津 300457)

摘要: 理解全球气候变化对地球生态系统的影响是全世界广泛关注的问题, 而相比于陆地生态系统, 海洋生态系统对全球气候变化更为敏感。全球气候变化对海洋的影响主要表现在海洋暖化、海洋酸化、大洋环流系统的改变、海平面上升、紫外线辐射增强等方面。浮游植物是海洋生态系统最重要的初级生产者, 同时对海洋碳循环起到举足轻重的作用, 其对全球气候变化的响应主要体现在物种分布、初级生产力、群落演替、生物气候学等方面。具体表现在以下方面: 暖水种的分布范围在扩大, 冷水种分布范围在缩小; 浮游植物全球初级生产力降低; 浮游植物群落会向细胞体积更小的物种占优势的方向转变; 浮游植物水华发生的时间提前、强度增强; 一些有害物种水华的发生频率也会增加; 海洋表层海水的酸化会影响浮游植物特别是钙化类群的生长和群落多样性; 紫外辐射增强对浮游植物的生长起到抑制作用; 厄尔尼诺、拉尼娜、降水量的增加通常抑制浮游植物生长。浮游植物生长和分布的变化会体现在多样性的各个层面上。对于浮游植物在全球变化各种驱动因子下的生理生态学和长周期变动观测等是今后研究的重要方向, 也将为理解全球变化下的浮游植物-多样性-生态系统响应与反馈机制提供基本信息。

关键词: 全球气候变化; 浮游植物; 生物多样性; 生物量; 分布; 物候学; 群落结构

Marine phytoplankton diversity and the impact of global climate change

Jun Sun^{1,2*}, Bing Xue^{1,2}¹ College of Marine and Environmental Sciences, Tianjin University of Science and Technology, Tianjin 300457² Tianjin Key Laboratory of Marine Resources and Chemistry, Tianjin University of Science and Technology, Tianjin 300457

Abstract: Understanding the effect of global climate change (GCC) on earth ecosystems is a key issue worldwide. Compared to terrestrial ecosystems, marine ecosystems are more sensitive to GCC. Stresses that GCC brings to oceans include warming, ocean acidification, changes in currents, sea level rise, and enhancement of ultraviolet radiation, etc. Phytoplankton are the key primary producers in marine ecosystems and very important in the ocean carbon cycle. Distribution patterns, primary productivity, community succession and phenology of phytoplankton can all be affected by GCC. For phytoplankton species distribution, the distribution region of warm-water species is generally extended, which is opposite the trend of cold-water species. Phytoplankton primary productivity is decreased globally, and phytoplankton cell sizes are gradually reduced. Intensity and timing of phytoplankton blooms are stronger and earlier, with a higher frequency of harmful algal blooms. Ocean acidification has been found to greatly affect the metabolisms and biodiversity of marine organisms, especially calcifying species. Enhancement of ultraviolet radiation may inhibit the growth of phytoplankton. Furthermore, El Niño, La Niña and enhanced precipitation will decrease phytoplankton biomass. The changes in phytoplankton growth and distribution will lead to variation of its biodiversity from the gene to ecosystem levels. Phytoplankton eco-physiological studies under GCC driven factors and long-term monitoring

收稿日期: 2016-06-24; 接受日期: 2016-07-19

基金项目: 国家自然科学基金(41176136, 41276124, 41581260340)和教育部长江学者奖励计划

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: phytoplankton@163.com

are key pathways for understanding the phytoplankton-diversity-ecosystem responses and feedbacks under GCC.

Key words: global climate change; phytoplankton; biodiversity; biomass; distribution; phenology; community structure

生物多样性是生命系统从基因到生态系统水平各个层次的多样性总和, 其中包含了生物及其与环境形成的生态复合体以及与此相关的各种生态过程(马克平等, 1995)。生物多样性通过生态系统的功能与周围的环境进行着很强的相互作用, 在海洋中尤其如此。海洋生物多样性源自全球和海洋环境的变迁, 是大自然演变的结果, 也时刻在改变着海洋以及全球的环境(孙军, 2011)。

全球变化是近些年研究的热点, 它表述了地球系统随着自然或者人为活动而发生的改变(彭少麟, 1997), 其中的全球气候变化其速度之快是空前的, 对海洋生物及生态系统的影响也是前所未有的(Brierley & Kingsford, 2009)。据估计, 到2100年大气CO₂浓度可以达到750–1,000 ppm (Hallegraeff, 2010); 全球平均温度约以每10年0.2°C的速度增长(Hansen et al, 2006); 海水pH值以每10年0.02的速度下降(Doney et al, 2009); 而20世纪初期以来, 上层海洋的平均温度增长了0.6°C (Hoegh-Guldberg & Bruno, 2010)。1975年到2008年, 全球700 m以浅海洋吸收的热量增加了 1.4×10^{23} J (Levitus et al, 2009)。全球气候变化对全球的影响不均匀, 两极地区受影响更为明显, 变化率为全球平均变化率的2倍(Bindoff et al, 2007)。

有关全球气候变化情景下生物多样性变化的研究越来越受到各国研究者的重视, 但其模型研究方法仍然存在一些问题, 如模型的模拟结果存在不确定性区间、模型空间分辨率选取不当、研究对象范围过小、不考虑种群动态等, 未来的研究需要扩大生物多样性的研究对象范围, 以克服一些模型的限制, 并用一些实测的数据来验证模型的结果(Bellard et al, 2012)。大气CO₂浓度的增加以及全球变暖对生态系统的影响机制也还不是很清楚(Hughes, 2000)。相对于陆地生态系统, 海洋生态系统对全球气候变化更为敏感(Edwards & Richardson, 2004)。然而, 有关海洋生态系统对全球气候变化响应的研究则相对较少(Hoegh-Guldberg & Bruno, 2010)。

浮游植物是海洋生态系统中的初级生产者, 是食物链及食物网结构的基础, 其多样性的变化可能导致食物网结构发生变化。浮游植物物种分布的变化对环境的变化具有指示作用(Round, 1981), 同时其群落结构、生物量及生产力的改变也改变着全球气候, 表现在碳通量、云反照率和海水光通量与热通量的全球变化等方面(孙军等, 2002)。因此, 浮游植物的变化与全球气候变化之间的关系是当今海洋生态学的研究热点(乐凤凤等, 2006)。由于影响浮游植物的因子众多, 如可利用的资源、种群密度、捕食等, 因此全球气候变化与浮游植物之间的关系十分复杂(Winder & Sommer, 2012)。

全球气候变化对浮游植物的影响主要表现在海洋暖化、酸化、层化、海平面升高、环流系统的变化等带来的影响(Harvell et al, 2002)。而浮游植物对全球气候变化的响应主要表现在多样性、生物量、初级生产力以及物种组成等的变化(Findlay et al, 1999)。

全球气候变化会影响浮游植物的物候学、生长、物种组成及细胞大小等。浮游植物的爆发式生长, 也即水华, 驱动了许多的生态过程, 是向高营养级生物输入能量的主要来源(Winder & Cloern, 2010)。浮游植物春季水华是由水温以及光所驱动, 而在深海中, 水华则与温度层化有关。大量研究表明, 受全球气候变化的影响, 浮游植物水华的时间及规模已经发生了变化(Thuiler, 2007), 而进一步造成了浮游植物水华期与浮游动物生长期的不一致, 从而会影响食物链的能量传递。蓝藻及甲藻水华的增多对生态系统的营养传递、水体环境质量以及渔业生产都有重要的影响。另外, 全球气候变化会促使浮游植物体积变小, 而小细胞的碳输出效率低, 进而对气候产生负反馈。这类种群体积大小的改变, 又会使得各物种之间的相互关系也发生改变, 最终导致生态系统结构的改变(Litzow & Ciannelli, 2007)。也有研究表明, 全球气候变化对浮游植物生长的影响不一致, 可能会存在地区差异性(Winder & Sommer, 2012)。下面就全球升温、大气CO₂分压

升高和海洋酸化、海流变化和层化、紫外线增加等全球气候变化过程对海洋浮游植物及其多样性变化的影响分别进行介绍。

1 全球升温与浮游植物多样性

温度能直接影响浮游植物的代谢活动,如光合作作用和呼吸作用,继而改变浮游植物的生长和种群分布,从物种到群落再到生态系统水平影响着浮游植物的多样性。

(1)全球升温会降低海洋中的初级生产力。温度每升高10°C,生化反应率将提高一倍(Brierley & Kingsford, 2009)。全球变暖会增加光自养生产的光饱和率,因此,温度升高会导致浮游植物生长加快以及物质积累增加(Winder & Sommer, 2012)。然而,相比于增加初级生产力,暖化更促进摄食者对浮游植物的摄食,浮游植物的下行控制(top-down control)增强(Sommer & Lewandowska, 2011),更重要的是在全球范围加剧水体层化现象(Barker et al, 2009),导致真光层营养盐供给不足,进而降低浮游植物初级生产过程。受温度升高的影响,东北大西洋冷水区浮游植物细胞丰度升高,而暖水区浮游植物细胞丰度降低(Richardson & Schoeman, 2004)。南极半岛西部夏季表层叶绿素 a (Chl a)浓度在三十几年间下降12%,其变化趋势反映了海冰覆盖、云的形成以及风的变化趋势(Montes-Hugo et al, 2009)。从20世纪90年代起,全球的年初级生产力至少下降6%,其中4%发生在高纬度地区(Gregg et al, 2003)。Boyce等(2010)对1899年以来全球尺度的浮游植物变化进行了研究,发现全球海洋的叶绿素浓度整体呈下降趋势,其中太平洋东部、印度洋北部及东部海区的叶绿素浓度增加,高纬度地区(>60°)则相反,而开阔大洋叶绿素浓度下降速度高于近岸海域(Boyce et al, 2010)。卫星及长期现场调查表明,温暖时期太平洋的叶绿素浓度很低(Behrenfeld et al, 2006)。

(2)全球变暖影响浮游植物物种分布,使得暖水种的分布范围向两极扩张,而冷水种分布范围缩小(Hays et al, 2005)。温度变化1°C,生态区的范围变化可达160 km (Thuiler, 2007)。如角藻属(*Ceratium*)的很多种的分布范围逐渐向北扩展:1970年以前,波状角藻(*C. trichoceros*)仅分布在英国南部海域,后来扩展到了苏格兰西海岸以及北海北部(Barnard

et al, 2004);网纹角藻(*C. hexacanthum*)的分布范围40年间向北扩大了1,000 km (Findlay et al, 1999)。又如冷水种的甲藻*Bityectatodinium tepikiense*,其分布范围达到43° S,而在最后一次间冰期其范围仅能达到34° S (McMinn & Sun, 1994)。20世纪90年代中期,北海的优势类群由冷水种转变为暖水种(Beaugrand, 2004)。北太平洋副热带环流对浮游植物的长期影响研究表明,浮游植物群落优势种发生了变化,由真核生物逐渐演变为以原绿球藻(*Prochlorococcus* spp.)为主的原核生物,而造成这一现象的原因可能就是全球变暖(Karl et al, 2001)。对白令海的长期(1979–2011年)研究发现,Chl a 浓度增高,蓝藻、定鞭藻以及金藻的丰度在增长,而隐藻的丰度在下降,造成这一变化的主要原因也是温度升高(Suikkanen et al, 2013)。

(3)表层海水升温会影响浮游植物的物候学。在富营养水体中,暖化会影响浮游植物水华发生的时间及强度(Thuiler, 2007)。温度升高1°C,春季水华持续时间延长1天(Sommer & Lewandowska, 2011)。全球变暖导致秋季水华平均提前5天发生,而对春季水华的发生时间几乎没有影响(Edwards & Richardson, 2004);而Wiltshire和Manly (2004)在北海的研究表明,受升温的影响,硅藻春季水华发生时间推迟到了春末时期。在斯凯尔特河河口西部(Western Scheldt Estuary),浮游植物水华的爆发时间随着升温的提前而提早(Kromkamp & Van Engel-land, 2009)。在白令海,海冰融化时间推迟导致冷水中浮游植物水华爆发时间提前,而暖水区域,海冰融化时间提前会引起浮游植物水华爆发时间推迟(Brierley & Kingsford, 2009)。南极半岛近岸海域浮游植物群落结构发生了改变,优势类群由硅藻变为隐藻,而这一变化与冰融的时间及规模有关,浮游植物优势类群的变化对南极磷虾(Antarctic krill)有负面影响,进而引起南极食物链的变化(Moline et al, 2004)。

(4)随着温度的升高,浮游植物的细胞以及群体的大小有减小的趋势,浮游植物生物量也会降低(Daufresne et al, 2009)。温度升高1°C,浮游植物体内细胞体积降低2.5% (Atkinson et al, 2003)。

(5)温度升高,硅酸盐的浓度也会下降,从而影响硅藻的生长。在温度高于23°C时,蓝藻的生长率要高于硅藻及绿藻(Jäger et al, 2008)。模拟研究中温

度单独为影响因子时,对浮游植物C:N:P几乎没有影响,而温度与其他变化(营养盐、CO₂浓度)耦合时,对浮游植物C:N:P影响很大(Finkel et al, 2009)。

2 大气CO₂分压升高和海洋酸化与浮游植物多样性

大气CO₂浓度升高和海洋酸化都会改变浮游植物细胞的生理生态过程,进而改变其生长和种群动力学,最终改变浮游植物在水体中的多样性。CO₂浓度的增加会增加浮游植物的固碳效率,其光合作用随之增强,但对一些不能适应高CO₂浓度的物种来说则会产生不利影响(Hays et al, 2005)。模型研究表明,当CO₂分压到达1,150 ppm时,全球硅藻的相对丰度会降低10%,而北大西洋及亚南极太平洋的硅藻相对丰度会减少40% (Bopp et al, 2005)。以硅藻与颗石藻为主的浮游植物群落,当CO₂分压到达700 ppm和1,050 ppm时,初级生产力分别增长27%及39% (Riebesell et al, 2007)。然而, Clark和Flynn (2000)对9种海洋浮游植物的研究表明:增加CO₂浓度不会提高浮游植物生长率。Tortell等(2002)对赤道太平洋的生物监测表明,低CO₂分压(150 ppm)有利于棕囊藻(*Phaeocystis* spp.)而不利硅藻的生长,但高CO₂分压(750 ppm)有利于硅藻的生长。此外,高CO₂浓度有利于赫氏艾密里藻(*Emiliania huxleyi*)以及nano级(2–20 μm)浮游植物的生长,进而影响浮游植物平均细胞大小,而对pico级(0.2–2 μm)浮游植物几乎没有影响(Engel et al, 2008)。通过提高CO₂浓度来促进浮游植物生长的方式会改变浮游植物C:N:P比值,C:N比以及C:P比通常会升高(Finkel et al, 2009)。然而,浮游植物也许能够适应未来高CO₂分压的环境(Finkel et al, 2009)。CO₂浓度升高导致海洋表层温度升高、海洋酸化、降低冬季对流以及营养盐的可利用性等,这些变化会降低初级生产力,进而削弱生物泵效应,通过负反馈,大气CO₂浓度会随之进一步升高(Hallegraeff, 2010)。

海洋酸化会对浮游植物多样性产生直接影响,特别是钙化的微藻。海洋酸化是大气CO₂浓度升高引起的一种变化,全球海洋每小时几乎能吸收100万吨的CO₂ (Brierley & Kingsford, 2009),而受风及温度的影响,海洋CO₂的吸收率存在地区差异性,冷的水体更易酸化(Guinotte & Fabry, 2008)。酸化对钙化及非钙化浮游植物均会产生直接影响。多数研

究表明,酸化能促进钙化和非钙化浮游植物的生长,增加初级生产力。钙化浮游植物主要为颗石藻,酸化可以影响颗石藻的钙化过程,其中研究较多的是赫氏艾密里藻,不同株系的赫氏艾密里藻对酸化的响应也不尽相同,有的研究中促进其生长但降低其钙化速率(Lohbeck et al, 2012),然而也有研究提出,在高CO₂浓度下赫氏艾密里藻的钙化及净初级生产力都会增加(Iglesias-Rodriguez et al, 2008)。此外,酸化可以使浮游植物多样性降低,浮游植物群落由金藻占优逐渐演变成大型甲藻占优,进而导致生物量的增加(Findlay et al, 1999)。同时,酸化可能还利于有害藻类的生长以及有毒物质的扩散(Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2014)。

酸化会影响浮游植物对铁的吸收利用而间接影响浮游植物,如降低硅藻与颗石藻对铁的吸收率。而铁与不同的物质结合时,酸化对浮游植物铁吸收有不同的影响。当铁与邻苯二酚型铁载体(azotocheline)结合时,pH值对威氏海链藻(*Thalassiosira weissflogii*)的铁吸收几乎没有影响,当铁与DFB (desferri-ferrioxamine B)结合时,威氏海链藻的铁吸收随pH值的降低而降低。实验表明,当pH从8.4降到7.9时,浮游植物对铁的吸收率下降10–20% (Shi et al, 2010)。同时,pH值的降低能引起有害微量元素含量的升高,如铜元素(Hallegraeff, 2010),还会抑制生物代谢以及热耐受性(Pörtner et al, 2005)。

3 海流变化和层化与浮游植物多样性

全球气候变化对大洋环流系统产生了影响,还会加强海洋的层化现象,海流的变化直接影响浮游植物的分布及其多样性。受全球气候变化的影响,东澳大利亚流(East Australia Current)已经向南扩展了360 km (Brierley & Kingsford, 2009),而由于东澳大利亚洋流的加强,有毒冈比亚藻(*Gambierdiscus toxicus*)的分布范围由25° S向南扩大到37° S (Hallegraeff, 2010)。

格陵兰冰原的融化削弱了大西洋经向翻转环流(Schmittner, 2005),而大西洋经向翻转环流对全球热盐环流有重要影响,它的削弱会使混合层变浅,造成营养盐缺乏,最终导致碳输出减少(Barker et al, 2009)。温度跃层强度及持续时间变化对浮游植物细胞沉降有直接影响,与表层、底层相比,

温度跃层处的沉降速率较低(Pitcher et al, 1989)。厄尔尼诺发生时, 赤道暖水会从西太平洋向东太平洋扩展, 从而取代东部的冷水, 而拉尼娜发生时, 西赤道太平洋暖水仍会存在, 但温度会比正常情况低 3°C (Dulvy et al, 2003)。上升流及下降流可以影响下层营养盐向上层水体的运输。层化加强阻碍营养盐的向上涌升, 导致表层海水营养盐缺乏。个体小的浮游植物由于细胞表面积与体积比值大, 它们能快速地进行营养盐交换(Litchman et al, 2007)。因此, 营养盐浓度低会促进浮游植物向个体更小的方向发展。有研究表明, 层化会抑制硅藻的生长, 而促进甲藻的生长(Granéli & Moreira, 1990; Doblin et al, 2005), 从而使浮游植物群落向甲藻演替。此外, 层化还会带来水体的缺氧, 进而影响浮游植物的生长。北大西洋涛动的异常导致波罗的海水体层化提前, 进而导致浮游植物春季水华爆发时间提前(Smayda et al, 2004)。

全球气候变化还会影响海洋垂直混合的强度, 而混合强度会影响光照、海表温度以及营养盐的循环再利用, 进而影响浮游植物生长。混合层变浅对高纬度地区受光及海水混合层深度限制的浮游植物有利(Boyce et al, 2010), 暖化及混合层削弱的共同作用使得低纬度海区叶绿素浓度降低。富营养水体的垂直混合过程的减弱还会使有浮力的蓝藻与下沉的浮游植物物种之间的优势关系发生改变(Huisman et al, 2004)。

4 紫外线增加与浮游植物多样性

随着地球臭氧层的破坏, 进入到地球表面的太阳辐射增强, 其中的紫外辐射也随之增强。紫外辐射尤其是其中的UVB, 能对浮游植物细胞的一些生理过程产生不利影响, 如光合作用、营养吸收、细胞活性及定位、细胞寿命以及DNA结构(Häder et al, 1991)。个体较小的细胞对UVB更加敏感, 它们抵御UVB需要消耗的能量较高, 因此, UVB强度会影响浮游植物群落的个体尺寸大小(Hallegraeff, 2010)。暴露在高紫外辐射下时, 一些硅藻很难生存, 如中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*), 但也有些硅藻, 如咖啡形双眉藻(*Amphora coffeaeformis*)、长耳齿状藻(*Odontella aurita*)能适应高强度的紫外辐射(Fouqueray et al, 2007)。太阳辐射会引起浮游植物体内C:N:P的变化, 会降低浮游植物细胞的C:P或N:P

(Hessen et al, 2008)。不同环境的浮游植物对紫外辐射的敏感程度不同, 南极大洋的浮游植物对紫外辐射的敏感程度要高于近岸浮游植物(Fritz et al, 2008)。不同的物种对太阳辐射的反应也不同, 过低及过高的太阳辐射都能影响盐生杜氏藻(*Dunaliella salina*)的生长, 但只有高辐射才对威氏海链藻生长产生抑制作用, 而*Heterocapsa triquetra*对太阳辐射变化不敏感(Barbieri et al, 2006)。UVB辐射几乎不会影响热带、温带及亚南极浮游植物的生物量(Häder et al, 2011)。此外, 紫外辐射会影响一些浮游植物物种在水体中的垂直分布, 辐射增强使一些物种向更深水层分布(Bischof et al, 1998)。

5 其他变化与浮游植物多样性

全球气候变化还表现在厄尔尼诺及拉尼娜现象频发、降水模式的变化等方面。受厄尔尼诺暖水的影响, 秘鲁寒流受到影响, 导致浮游植物生产降低, 进而影响渔业产量(Alheit & Niquen, 2004)。有研究表明, 巴哈马梨甲藻(*Pyrodinium bahamense*)的水华与厄尔尼诺现象呈正相关关系(Maclean, 1989; Azanza & Max Taylor, 2001), 米氏凯伦藻(*Karenia mikimotoi*)及其亲缘种的水华爆发与厄尔尼诺有关(Rhodes et al, 1993; Chang et al, 1998)。降水模式的改变影响河流向海洋的淡水输送, 进而对近岸海洋生态系统产生影响。例如, 研究表明链状裸甲藻(*Gymnodinium catenatum*)与塔玛亚历山大藻(*Alexandrium tamarense*)的水华发生与河流的淡水输入有关(Hallegraeff et al, 1995; Anderson, 1997)。海洋气候的变化会增强近岸区域的富营养化水平, 而发生有害水华的物种分布范围扩大, 有害水华发生的规模也会变大, 进而影响珊瑚礁系统及更高营养级生物的生长(Bauman et al, 2010)。全球气候变化导致珊瑚白化, 进而导致与其共生的单细胞藻类的死亡而间接影响浮游植物的生长(Riebesell et al, 2007)。冰川融化会导致海水盐度降低, 盐度会影响浮游植物渗透压, 有室内培养实验发现, 盐度低时浮游植物生长较快(Finkel et al, 2009)。海冰的损失在富营养的近岸区域比较明显, 因此海冰融化会提高该海域的初级生产力(Arrigo et al, 2008)。

6 展望

全球气候变化会改变生态系统的一些功能, 如

初级生产力、生物地球化学循环过程(Richardson & Jackson, 2007)、食物网的能量传递过程、浮游生物群落结构等(Sommer et al, 2002), 而浮游植物多样性是地球生物化学多样性的关键驱动者(Behrenfeld et al, 2006)。目前研究全球气候变化下浮游植物的响应所面临的挑战在于浮游植物的变化究竟是如何影响更高营养级生物的, 以及全球气候变化如何对生态系统功能产生影响(Winder & Sommer, 2012)。全球气候变化使海洋生态系统面临多方面的压力, 而生理生态的实验很少研究复杂因素的交互作用, 也很少考虑到浮游植物的遗传多样性和生理可塑性。室内实验应该尽可能地模拟现场环境条件(Rost et al, 2008), 而传统的实验时间持续几天到几周不等, 这样短时间内就施加新的条件, 对实验对象驯化的时间过短, 导致实验结果存在一定偏差, 因此长时间、连续性的监测就变得尤为重要。同时, 将区域性研究与全球性研究结合起来, 区域变化体现全球变化, 全球变化又可以通过区域性的研究来实现。

目前, 对浮游植物长期监测的数据平台有大西洋经向横断面(AMT)、大西洋百慕大时间序列研究(BATS)、英国海洋数据中心(BODC)、连续浮游生物记录调查(CPR)、沿海和海洋浮游生物生态、生产和观测数据库(COPEPOD)、夏威夷海洋时间序列程序(HOT)、国际海洋考察理事会海洋数据库(ICES Oceanographic Database)、国际海洋数据中心(NODC)等(Hays et al, 2005), 这些数据平台对全球气候变化下的浮游植物研究十分必要。今后, 浮游生物长时间序列的可用、可访问的全球环境数据集、创新的合成技术以及新的全球计划, 将会对我们理解全球气候变化对浮游植物群落的影响机制具有突破性的帮助(Hays et al, 2005; Perry et al, 2004; Paerl et al, 2015)。

中国海浮游植物多样性的研究历史可以追溯到20世纪30年代(Nie, 1936), 但真正大规模的研究是在20世纪60年代以后, 经过50多年长足的发展, 目前已有大量的工作基础。但是关于全球气候变化对中国近海浮游植物多样性的影响以及相关的生态系统结构和功能变化的工作基本上还未展开。由于中国海浮游植物多样性从业人员众多, 加之近年来政府对全球气候变化研究的支持力度加强, 期望全球气候变化下中国海浮游植物多样性的研究

能够在国际学术舞台上展露光芒。

参考文献

- Alheit J, Niquen M (2004) Regime shifts in the Humboldt current ecosystem. *Progress in Oceanography*, 60, 201–222.
- Anderson DM (1997) Bloom dynamics of toxic *Alexandrium* species in the northeastern US. *Limnology and Oceanography*, 42, 1009–1022.
- Arrigo KR, van Dijken G, Pabi S (2008) Impact of a shrinking Arctic ice cover on marine primary production. *Geophysical Research Letters*, 35, 19603.
- Atkinson D, Ciotti BJ, Montagnes DJS (2003) Protists decrease in size linearly with temperature: ca. 2.5% °C⁻¹. *Proceedings of the Royal Society London B: Biological Sciences*, 270, 2605–2611.
- Azanza RV, Max Taylor FJR (2001) Are *Pyrodinium* blooms in the Southeast Asian region recurring and spreading? A view at the end of the millennium. *Ambio*, 30, 356–364.
- Barker S, Diz P, Vautravers MJ, Pike J, Knorr G, Hall IR, Broecker WS (2009) Interhemispheric Atlantic seesaw response during the last deglaciation. *Nature*, 457, 1097–1102.
- Barbieri ES, Villafañe VE, Helbling EW (2006) Dynamics of oxygen production/consumption in *Dunaliella salina*, *Thalassiosira weissflogii* and *Heterocapsa triquetra* circulating within a simulated upper mixed layer. *Investigaciones Marinas*, 24, 97–108.
- Barnard RT, Batten S, Beaugrand G, Buckland C, Conway DVP, Edwards M, Gregory LW, Hailday NC, John AWG, Johns DG, Johnson AD, Jonas TD, Lindley JA, Nyman J, Pritchard P, Reid PC, Richardson AJ, Saxby RE, Sidey J, Smith MA, Stevens DP, Taylor CM, Tranter PRG, Walne AW, Wootton M, Wotton COM, Wright JC (2004) Continuous plankton records: plankton atlas of the North Atlantic Ocean (1958–1999). II. Biogeographical charts. *Marine Ecology Progress Series*, (Suppl.), 11–75.
- Bauman AG, Burt JA, Feary DA, Marquis E, Usseglio P (2010) Tropical harmful algal blooms: an emerging threat to coral reef communities? *Marine Pollution Bulletin*, 60, 2117–2122.
- Beaugrand G (2004) The North Sea regime shift: evidence, causes, mechanisms and consequences. *Progress in Oceanography*, 60, 245–262.
- Behrenfeld MJ, O'Malley RT, Siegel DA, McClain CR, Sarmiento JL, Feldman GC, Milligan AJ, Falkowski P, Letelier PM, Boss ES (2006) Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature*, 444, 752–755.
- Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W, Courchamp F (2012) Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15, 365–377.
- Bindoff NL, Willebrand J, Artale V, Cazenave A, Gregory JM, Gulev S, Hanawa K, Le Quéré C, Levitus S, Nojiri Y (2007) Observations: Oceanic Climate Change and Sea Level, pp. 387–432. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bischof K, Hanelt D, Wiencke C (1998) UV-radiation can affect depth-zonation of Antarctic macroalgae. *Marine*

- Biology, 131, 597–605.
- Bopp L, Aumont O, Cadule P, Alvain S, Gehlen M (2005) Response of diatoms distribution to global warming and potential implications: a global model study. *Geophysical Research Letters*, 32, 19606.
- Boyce DG, Lewis MR, Worm B (2010) Global phytoplankton decline over the past century. *Nature*, 466, 591–596.
- Brierley AS, Kingsford MJ (2009) Impacts of climate change on marine organisms and ecosystems. *Current Biology*, 19, 602–614.
- Chang FH, Sharples J, Grieve JM, Miles M, Till DG (1998) Distribution of *Gymnodinium* cf. *breve* and shellfish toxicity from 1993 to 1995 in Hauraki Gulf, New Zealand. *Harmful Algae*, 139–142.
- Clark DR, Flynn KJ (2000) The relationship between the dissolved inorganic carbon concentration and growth rate in marine phytoplankton. *Proceedings of the Royal Society London B: Biological Sciences*, 267, 953–959.
- Daufresne M, Lengfellner K, Sommer U (2009) Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 12788–12793.
- Doblin MA, Thompson PA, Revill AT, Butler EC, Blackburn SI, Hallegraeff GM (2005) Vertical migration of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* under different concentrations of nutrients and humic substances in culture. *Harmful Algae*, 5, 665–677.
- Doney SC, Fabry VJ, Feely RA, Kleypas JA (2009) Ocean acidification: the other CO₂ problem. *Marine Science*, 1, 169–192.
- Dulvy NK, Sadovy Y, Reynolds JD (2003) Extinction vulnerability in marine populations. *Fish and Fisheries*, 4, 25–64.
- Edwards M, Richardson AJ (2004) Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, 430, 881–884.
- Engel A, Schulz KG, Riebesell U, Bellerby R, Delille B, Schartau M (2008) Effects of CO₂ on particle size distribution and phytoplankton abundance during a mesocosm bloom experiment (PeECE II). *Biogeosciences*, 5, 509–521.
- Findlay DL, Kasian SEM, Turner MT, Stainton MP (1999) Responses of phytoplankton and epilithon during acidification and early recovery of a lake. *Freshwater Biology*, 42, 159–175.
- Finkel ZV, Beardall J, Flynn KJ, Quigg A, Rees TAV, Raven JA (2009) Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research*, fbp098.
- Fritz JJ, Neale PJ, Davis RF, Peloquin JA (2008) Response of Antarctic phytoplankton to solar UVR exposure: inhibition and recovery of photosynthesis in coastal and pelagic assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 365, 1–16.
- Fouqueray M, Mouget JL, Morant-Manceau A, Tremblin G (2007) Dynamics of short-term acclimation to UV radiation in marine diatoms. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 89, 1–8.
- Graneli E, Moreira MO (1990) Effects of river water of different origin on the growth of marine dinoflagellates and diatoms in laboratory cultures. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 136, 89–106.
- Gregg WW, Conkright ME, Ginoux P, O'Reilly JE, Casey NW (2003) Ocean primary production and climate: global decadal changes. *Geophysical Research Letters*, 30, doi:10.1029/2003GL016889.
- Guinotte JM, Fabry VJ (2008) Ocean acidification and its potential effects on marine ecosystems. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1134, 320–342.
- Häder DP, Helbling EW, Williamson CE, Worrest RC (2011) Effects of UV radiation on aquatic ecosystems and interactions with climate change. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 10, 242–260.
- Häder DP, Worrest RC, Kumar HD (1991) Aquatic ecosystems. In: *Environmental Effects of Ozone Depletion* (eds van der Leun J, Tevini M), pp. 33–40. United Nations Environment Programme, Nairobi, Kenya.
- Hallegraeff GM (2010) Ocean climate change, phytoplankton community responses, and harmful algal blooms: a formidable predictive challenge 1. *Journal of Phycology*, 46, 220–235.
- Hallegraeff GM, McCausland MA, Brown RK (1995) Early warning of toxic dinoflagellate blooms of *Gymnodinium catenatum* in southern Tasmanian waters. *Journal of Plankton Research*, 17, 1163–1176.
- Hansen J, Sato M, Ruedy R, Lo K, Lea DW, Medina-Elizade M (2006) Global temperature change. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 103, 14288–14293.
- Harvell CD, Mitchell CE, Ward JR, Altizer S, Dobson AP, Ostfeld RS, Samuel MD (2002) Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science*, 296, 2158–2162.
- Hays GC, Richardson AJ, Robinson C (2005) Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 337–344.
- Hessen DO, Leu ES, Færøvig PJ, Petersen SF (2008) Light and spectral properties as determinants of C: N: P-ratios in phytoplankton. *Deep Sea Research, Part II: Topical Studies in Oceanography*, 55, 2169–2175.
- Hoegh-Guldberg O, Bruno JF (2010) The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science*, 328, 1523–1528.
- Hughes L (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 56–61.
- Huisman J, Sharples J, Stroom JM, Visser PM, Kardinaal WEA, Verspagen JMH, Sommeijer B (2004) Changes in turbulent mixing shift competition for light between phytoplankton species. *Ecology*, 85, 2960–2970.
- Iglesias-Rodríguez MD, Halloran PR, Rickaby REM, Hall IR, Colmenero-Hidalgo E, Gittins JR, Green DRH, Tyrrell T, Gibbs SJ, von Dassow P, Renm E, Armbrust EV, Boessenkool KP (2008) Phytoplankton calcification in a high-CO₂ world. *Science*, 320, 336–340.
- Jäger CG, Diehl S, Schmidt GM (2008) Influence of water

- column depth and mixing on phytoplankton biomass, community composition, and nutrients. *Limnology and Oceanography*, 53, 2361–2373.
- Karl DM, Bidigare RR, Letelier RM (2001) Long-term changes in plankton community structure and productivity in the North Pacific Subtropical Gyre: the domain shift hypothesis. *Deep Sea Research, Part II: Topical Studies in Oceanography*, 48, 1449–1470.
- Kromkamp JC, Van Engeland T (2009) Changes in phytoplankton biomass in the Western Scheldt Estuary during the period 1978–2006. *Estuaries and Coasts*, 33, 270–285.
- Le FF, Sun J, Ning XR, Song SQ, Cai YM, Liu CG (2006) Phytoplankton in the northern South China Sea in summer 2004. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 37, 238–248. (in Chinese with English abstract) [乐凤凤, 孙军, 宁修仁, 宋书群, 蔡显明, 刘诚刚 (2006) 2004 年夏季中国南海北部的浮游植物. *海洋与湖沼*, 37, 238–248.]
- Levitus S, Antonov JL, Boyer TP, Locarnini RA, Garcia HE, Mishonov AV (2009) Global ocean heat content 1955–2008 in light of recently revealed instrumentation problems. *Geophysical Research Letters*, 36, doi:10.1029/2008GL037155.
- Lin H (2002) Review and prospect of global change research in China. *Earth Science Frontiers*, 9, 19–25. (in Chinese with English abstract) [林海 (2002) 中国全球变化研究的回顾与展望. *地学前缘*, 9, 19–25.]
- Litchman E, Klausmeier CA, Schofield OM, Falkowski PG (2007) The role of functional traits and trade-offs in structuring phytoplankton communities: scaling from cellular to ecosystem level. *Ecology Letters*, 10, 1170–1181.
- Litzow MA, Ciannelli L (2007) Oscillating trophic control induces community reorganization in a marine ecosystem. *Ecology Letters*, 10, 1124–1134.
- Lohbeck KT, Riebesell U, Reusch TBH (2012) Adaptive evolution of a key phytoplankton species to ocean acidification. *Nature Geoscience*, 5, 346–351.
- Ma KP, Qian YQ, Wang C (1995) Present status and future of diversity studies. *Science and Technology Review*, 13, 27–30. (in Chinese) [马克平, 钱迎倩, 王晨 (1995) 生物多样性研究的现状与发展趋势. *科技导报*, 13, 27–30.]
- Maclean JL (1989) Indo-Pacific red tides, 1985–1988. *Marine Pollution Bulletin*, 20, 304–310.
- McMinn A, Sun X (1994) Recent dinoflagellates from the Chatham Rise, east of New Zealand: a taxonomic study. *Palynology*, 18, 41–53.
- Moline MA, Claustre H, Frazer TK, Schofield O, Vernet M (2004) Alteration of the food web along the Antarctic Peninsula in response to a regional warming trend. *Global Change Biology*, 10, 1973–1980.
- Montes-Hugo M, Doney SC, Ducklow HW, Fraser W, Martinson D, Stammerjohn SE, Schofield O (2009) Recent changes in phytoplankton communities associated with rapid regional climate change along the western Antarctic Peninsula. *Science*, 323, 1470–1473.
- Nie D (1936) Dinoflagellata of the Hainan region. I. *Ceratium*. Contributions from the Biological Laboratory of the Science Society of China (Zoology Series), 12(3), 29–73.
- Paerl HW, Yin K, O'Brien TD (2015) SCOR Working Group 137. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 162, 1–3.
- Peng SL (1997) Global change and sustainability development. *Ecologic Science*, 16(2), 1–8. (in Chinese with English abstract) [彭少麟 (1997) 全球变化现象及其效应. *生态科学*, 16(2), 1–8.]
- Perry RI, Batchelder HP, Mackas DL, Chiba S, Durbin E, Greve W, Verheye HM (2004) Identifying global synchronies in marine zooplankton populations: issues and opportunities. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 61, 445–456.
- Pitcher GC, Walker DR, Mitchel-Innes BA (1989) Phytoplankton sinking rate dynamics in the southern Benguela upwelling system. *Marine Ecology Progress Series*, 55, 261–269.
- Pörtner HO, Langenbuch M, Michaelidis B (2005) Synergistic effects of temperature extremes, hypoxia, and increases in CO₂ on marine animals: from earth history to global change. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 110, doi:10.1029/2004JC002561.
- Rhodes LL, Haywood AJ, Ballantine WJ, MacKenzie AL (1993) Algal blooms and climate anomalies in north-east New Zealand, August to December 1992. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 27, 419–430.
- Richardson TL, Jackson GA (2007) Small phytoplankton and carbon export from the surface ocean. *Science*, 315, 838–840.
- Richardson AJ, Schoeman DS (2004) Climate impact on plankton ecosystems in the Northeast Atlantic. *Science*, 305, 1609–1612.
- Riebesell U, Schulz KG, Bellerby RGJ, Botros M, Fritsche P, Meyerhöfer M, Neill C, Nondal G, Oschlies A, Wohlers J, Zöllner E (2007) Enhanced biological carbon consumption in a high CO₂ ocean. *Nature*, 450, 545–548.
- Rost B, Zondervan I, Wolf-Gladrow D (2008) Sensitivity of phytoplankton to future changes in ocean carbonate chemistry: current knowledge, contradictions and research directions. *Marine Ecology Progress Series*, 373, 227–237.
- Round FE (1981) *The Ecology of Algae*. Cambridge University Press, London.
- Schmittner A (2005) Decline of the marine ecosystem caused by a reduction in the Atlantic overturning circulation. *Nature*, 434, 628–633.
- Secretariat of the Convention on Biological Diversity (2014) *An Updated Synthesis of the Impacts of Ocean Acidification on Marine Biodiversity* (eds Hennige S, Roberts JM, Williamson P), pp. 65–69. Technical Series No. 75, Montreal.
- Shi D, Xu Y, Hopkinson BM, Morel FM (2010) Effect of ocean acidification on iron availability to marine phytoplankton. *Science*, 327, 676–679.
- Smayda TJ, Borkman D, Beaugrand G, Belgrano A (2004) Ecological effects of climate variation in the North Atlantic: phytoplankton. In: *Marine Ecosystems and Climate Vari-*

- tion—the North Atlantic (eds Stenseth NC, Ottersen NCG, Hurrell JW, Belgrano A, Planque B), pp. 49–58. Oxford University Press, Oxford.
- Sommer U, Lewandowska A (2011) Climate change and the phytoplankton spring bloom: warming and overwintering zooplankton have similar effects on phytoplankton. *Global Change Biology*, 17, 154–162.
- Sommer U, Stibor H, Katchikakis A, Sommer F, Hanse T (2002) Pelagic food web configurations at different levels of nutrient richness and their implications for the ratio fish production: primary production. *Hydrobiologia*, 484, 11–20.
- Suikkanen S, Pulina S, Engström-Öst J, Lehtiniemi M, Lehtinen S, Brutemark A (2013) Climate change and eutrophication induced shifts in northern summer plankton communities. *PLoS ONE*, 8, e66475.
- Sun J (2011) Marine biodiversity: why so high? *Biodiversity Science*, 19, 611–613. (in Chinese) [孙军 (2011) 海洋生物多样性: 为什么存在高的多样性? 生物多样性, 19, 611–613.]
- Sun J, Liu DY, Yang SM, Guo J, Qian SB (2002) The preliminary study on phytoplankton community structure in the central Bohai Sea and the Bohai Strait and its adjacent area. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 33, 461–471. (in Chinese with English abstract) [孙军, 刘东艳, 杨世民, 郭健, 钱树本 (2002) 渤海中部和渤海海峡及邻近海域浮游植物群落结构的初步研究. 海洋与湖沼, 33, 461–471.]
- Thuiler W (2007) Climate change and the ecologist. *Nature*, 448, 550–552.
- Tortell PD, DiTullio GR, Sigman DM, Morel FM (2002) CO₂ effects on taxonomic composition and nutrient utilization in an Equatorial Pacific phytoplankton assemblage. *Marine Ecology Progress Series*, 236, 37–43.
- Wiltshire KH, Manly BFJ (2004) The warming trend at Helgoland Roads, North Sea: phytoplankton response. *Helgoland Marine Research*, 58, 269–273.
- Winder M, Cloern JE (2010) The annual cycles of phytoplankton biomass. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 3215–3226.
- Winder M, Sommer U (2012) Phytoplankton response to a changing Climate. *Hydrobiologia*, 698, 5–16.

(责任编辑: 周玉荣)