

· 综 述 ·

# 低纬度边缘海浮游植物群落演变 及其与全球变化的关联

黄邦钦\*, 肖武鹏, 柳 欣

(厦门大学 环境与生态学院, 近海海洋环境科学国家重点实验室, 福建省海陆界面生态环境重点实验室, 福建 厦门 361102)

**摘要:** 随着全球变暖和人类活动的加剧, 低纬度边缘海浮游植物群落已发生或正在发生变化, 并影响整个生态系统结构和功能. 综述了加勒比海、阿拉伯海和南中国海(南海)这 3 个典型低纬度边缘海的浮游植物群落演变格局, 分析了其变动的驱动因素及其与全球气候变化的关联, 探讨了群落变动对海洋生态系统功能的影响及其效应. 在此基础上分析了目前该研究领域的不足以及未来的发展方向, 指出应加强低纬度边缘海生态结构与功能的长期观测, 以期揭示气候变化和人类活动对生态系统的影响及其效应.

**关键词:** 浮游植物; 生态系统; 长期演变; 全球气候变化; 边缘海

**中图分类号:** P 735

**文献标志码:** A

**文章编号:** 0438-0479(2018)06-0788-12

浮游植物是海洋初级生产力的主要贡献者, 支撑超过 95% 的海洋食物网<sup>[1]</sup>, 驱动海洋生态系统的物质循环与能量流动. 浮游植物通过光合作用吸收 CO<sub>2</sub> 并释放 O<sub>2</sub>, 并利用海水中的无机氮、磷及微量金属元素, 对调节全球气候、缓解大气中温室气体压力及降低人为活动引起的近岸生态系统富营养化等起非常重要的作用. 同时, 浮游植物体积小、繁殖快、种类繁多、分布广泛, 可对各种环境压力做出快速响应, 因而可作为指示海洋生态系统变化的良好指标<sup>[2]</sup>.

边缘海是指连接大陆和大洋, 延伸几千公里, 且以至少一个岛弧与大洋分隔的海洋盆地<sup>[3]</sup>. 低纬度热带海洋覆盖全球 50% 的开放水域和 30% 的大陆架, 其中边缘海众多, 是热带大洋的重要组成部分<sup>[4]</sup>. 低纬度边缘海由深海、海山、峡谷、珊瑚礁及岛屿链组成, 其复杂的地形支持着高初级生产力和生物多样性, 但同时受人类活动影响也非常显著<sup>[5-6]</sup>. 相对开阔大洋, 边缘海对全球变暖等环境变化更加敏感<sup>[7]</sup>. 在陆缘一侧, 工业化、城市化、航运、过度捕捞和栖息地破坏等也威胁着边缘海生态系统的健康, 如环境污染和物种入侵等. 此外, 低纬度沿岸国家或地区承载着全球最

大的人口增长和经济增速(如东南亚地区), 来自人类活动的压力也更加剧烈<sup>[5]</sup>.

由于低纬度边缘海的高生物多样性、高生态脆弱性和承受高人类活动压力, 以及浮游植物在海洋生物地球化学循环及其调节和反馈海洋生态系统变化中的重要作用, 随着全球变暖和人类活动的加剧, 研究低纬度边缘海浮游植物群落演变格局及其驱动因素以及由此产生的生态效应越来越成为人们关注的热点. 本文中将以 3 个典型低纬度边缘海为例, 包括加勒比海(图 1(a))、阿拉伯海(图 1(b))和南中国海(南海)(图 1(c)), 梳理这些海域浮游植物群落的季节、年际和年代际演变格局、各类变动的环境驱动, 以及在全球气候变化的关联, 并分析群落变动对海洋生态系统功能的影响及其效应. 这 3 个海区有着一些共同特点, 即受到渔业、能源开采(石油、天然气、采矿)、海水变暖及富营养化的严重影响<sup>[5,8]</sup>. 通过梳理这些典型海区的现有研究状态, 剖析目前研究的不足, 有助于找出当前迫切需要开展的科学问题, 以期为了保护全球变化背景下低纬度边缘海生态系统的生物多样性、减少其脆弱性及提出可持续发展对策提供科学参考.

收稿日期: 2018-05-24 录用日期: 2018-08-28

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(41330961); 科技部重点研发计划(2016YFA0601201)

\* 通信作者: bqhuang@xmu.edu.cn

引文格式: 黄邦钦, 肖武鹏, 柳欣. 低纬度边缘海浮游植物群落演变及其与全球变化的关联[J]. 厦门大学学报(自然科学版), 2018, 57(6): 788-799.

Citation: HUANG B Q, XIAO W P, LIU X. Review on variations of phytoplankton communities in the low latitude marginal seas and their correlations with global changes[J]. J Xiamen Univ Nat Sci, 2018, 57(6): 788-799. (in Chinese)



<http://jxmu.xmu.edu.cn>

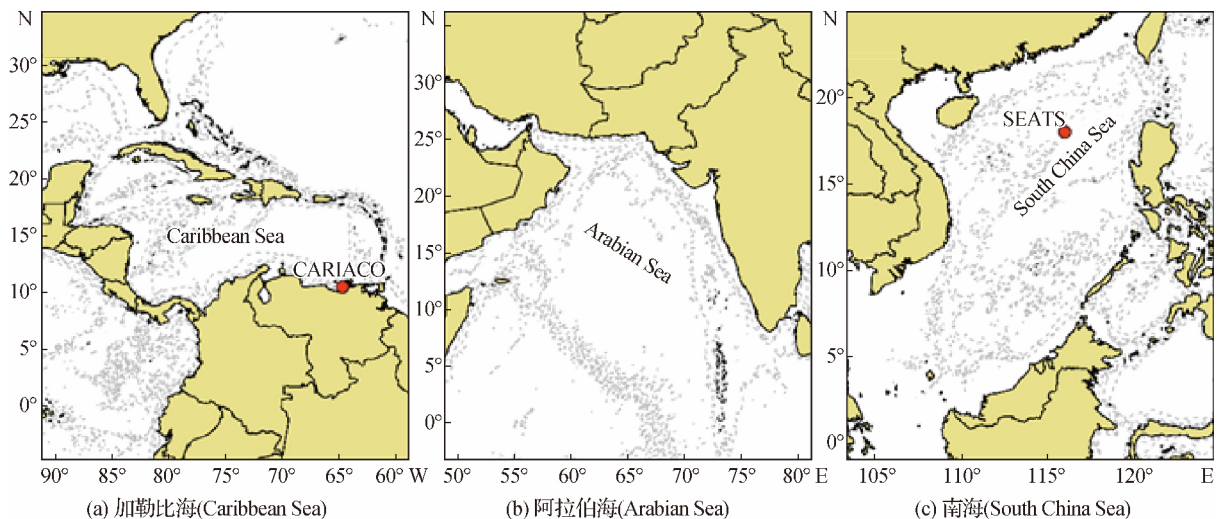


图 1 典型低纬度边缘海

Fig. 1 Typical low latitudinal marginal seas

## 1 加勒比海浮游植物群落演变及其与全球变化的关联

加勒比海是位于西半球热带大西洋的一个边缘海,其西部和西南部分别是墨西哥的尤卡塔半岛和中美洲诸国,北部由古巴至大安的列斯群岛,东部是小安的列斯群岛,南部为南美洲北海岸.加勒比海是世界最大的边缘海之一,面积约  $2.754 \times 10^6 \text{ km}^2$ . 最深处是开曼海槽(Cayman Trough),位于开曼群岛和牙买加之间,水深 7 686 m. 加勒比海拥有诸多海湾,其中南部的卡里亚科盆地(Cariaco Basin)位于委内瑞拉东北部陆架,由水深约 1 400 m 的东、西两个次盆地组成,分别以水深约 140 m 的浅水通道与加勒比海外海相连<sup>[9]</sup>. 受信风驱动,卡里亚科盆地常出现季节性上升流,该过程又受赤道辐合带(intertropical convergence zone, ITCZ)控制<sup>[10-12]</sup>. 由于其独特的地理特性和生物地球化学作用,自 1995 年以来,科学家们在该海域开展了长期现场观测,其中卡里亚科时间序列观测计划(Cariaco Ocean time-series program)设置 CARIACO 时间序列观测站(图 1(a)),获得了常规生物和理化参数的连续变化资料,对该海域的浮游生态系统演变、食物网结构和生物地球化学循环等取得了一系列重要进展<sup>[10,13-16]</sup>.

研究发现,加勒比海南部的初级生产及颗粒有机物输出通量的季节变动与上升流息息相关. 从 12 月到次年 5 月,信风随 ITCZ 南移而加强,从而驱动强上升流;这些纬向风在其余时间是停歇的,但 7—8

月可能会出现轻微的风动次级上升流<sup>[10]</sup>. 强上升流带来的营养盐有利于大粒级的硅藻生长<sup>[15]</sup>,可支撑约 70% 的年净初级生产力(net primary production, NPP),且大部分 NPP 产生在上层 60 m,而 80 m 以下 NPP 通常低于检测限;上层 60 m 平均叶绿素 a 质量浓度在高生产力期间为  $56 \text{ mg/m}^2$ ,而其余时间(6—11 月)均低于  $27 \text{ mg/m}^2$ <sup>[10,13]</sup>,群落结构以 Pico-级的蓝藻为主<sup>[15]</sup>.

CRIACO 的时间序列数据显示,过去 20 年来卡里亚科盆地的生物地球化学和食物网结构发生了明显变化<sup>[13-14,16]</sup>. 1996—2010 年间海表温度上升了约  $(1.00 \pm 0.14) \text{ }^\circ\text{C}$ ,水体层化加强,上升流减弱,真光层内营养盐浓度降低,受此影响,上层海水叶绿素 a 浓度和 NPP 分别以每年  $(2.8 \pm 0.5) \%$  和  $(1.5 \pm 0.3) \%$  的速度下降,其下降程度在 2004 年以后最为明显<sup>[13]</sup>. 浮游植物群落结构也发生了较大变化,2004 年后优势类群从硅藻、甲藻和颗石藻转化为小粒级浮游植物,伴随着中型浮游动物丰度增加和沙丁鱼捕获量减少<sup>[13,17]</sup>. Taylor 等<sup>[13]</sup>指出这些现象表明加勒比海南部浮游生物群落结构在 2004 年前后发生了年代际转型(regime shift,或译为体制转变). 通过分析全球气候变化指数的变化后发现,这种转型与亚速尔高压中心(the Azores high pressure center)北移和 ITCZ 大西洋中心向东北方向迁移引起的信风减弱有关<sup>[13]</sup>. Pinckney 等<sup>[16]</sup>结合显微镜检测资料和高效液相色谱(HPLC)所获得的光合色素数据进一步分析了该年代际转型前后两个时期(1996—2000 年和 2006—2010 年)浮游植物群落结构的差异. 显微镜检测资料显示

<http://jxmu.xmu.edu.cn>

的变化趋势与 Taylor 等<sup>[13]</sup>的报道类似,上层 55 m 大粒级浮游植物( $>20\ \mu\text{m}$ )丰度在年代际转型后下降到 1/5,其中大粒级的硅藻丰度下降到 1/4,且在上升流期间表现最为明显. 1996—2000 年浮游植物主要为几内亚藻(*Guinardia*)、细柱藻(*Leptocylindrus*)和骨条藻(*Skeletonema*)等中心纲硅藻和裸甲藻(*Gymnodinium* sp.),而 2006—2010 年优势浮游植物为硅藻和颗石藻,且硅藻主要为中心纲的细柱藻和几内亚藻及羽纹纲的拟多菱形藻(*Pseudonitzschia*). 基于 HPLC 的全粒级浮游植物组成数据同样反映出群落结构的年代际转型,但与显微镜检测结果稍有差异,其结果显示硅藻的下降程度稍弱,且颗石藻浓度并非下降反而增加约 60%. 其原因主要是浮游植物高生物量存在明显由上层水体(55 m 以上)向下层水体(55 m 以下)转移的现象,下层水体浮游植物总生物量及各类群生物量都显著增加,但显微镜检测资料低估了 Pico-级和 Nano-级浮游植物的丰度. 总体而言,浮游植物多样性(基于光合色素种类和浓度计算的 Shannon 多样性指数)增加 14%,而群落组成的季节变动减弱了<sup>[16]</sup>. 卡里亚科盆地浮游植物群落结构的年代际转型已是不争的事实,但在长期尺度上浮游植物是否能适应环境的变化仍然难以确定. Irwin 等<sup>[18]</sup>通过物种分布模型评估 CARIACO 站的优势浮游植物物种是否能够适应不断变化的环境条件或它们是否具有固定的环境偏好. 结果表明,大多数优势种能够调整其实际生态位,以适应水温和辐照度的增加趋势,但大多数物种表现出固定的硝酸盐生态位(浓度). 此外,浮游植物群落结构的年代际转型对生物地球化学循环的影响尚存争论. 根据 Bopp 等<sup>[19]</sup>的预测,升温导致的浮游植物小型化势必会降低生物泵的碳输出效率,但 Taylor 等<sup>[13]</sup>的结果显示尽管 CARIACO 浮游植物倾向于小型化,颗粒有机物向深层的输出通量却是增加的. Taylor 等<sup>[13]</sup>认为颗粒有机碳(POC)输出通量的增加可能归因于沙丁鱼数量的减少导致浮游动物生物量增加,从而使浮游动物的摄食增加了. 然而,Pinckney 等<sup>[16]</sup>的结果显示 POC 通量在年代际转型前后并没有显著变化,其原因可能是浮游动物摄食增加了有机物的再矿化<sup>[20]</sup>或小粒级浮游植物更容易被矿化<sup>[21]</sup>. 由此可见,浮游植物群落结构与 POC 输出之间的关系非常复杂,厘清这种关系对于理解气候变化对低纬度边缘海生态系统的影响至关重要.

综上所述,加勒比海浮游植物群落结构的常规时空变化特征主要表现为 12 月到次年 5 月上升流期间以硅藻为主,其余时间以蓝藻为主;主要年代际变化

特征为 2004 年前后发生年代际转型,优势类群从硅藻、甲藻和颗石藻转化为小粒级浮游植物,高生物量向下层水体转移,多样性增加,群落组成的季节变动减弱. 全球气候变化是驱动该年代际转型的主要因素,即亚速尔高压中心北移和 ITCZ 大西洋中心向东北方向迁移引起信风减弱,从而引起海表温度升高,水体层化加强,上升流减弱,真光层内营养盐浓度降低,有利于小粒级浮游植物生长. 然而,浮游植物群落结构的长期演变与全球变化的关联及其生态效应仍有待更深入研究.

## 2 阿拉伯海浮游植物群落演变及其与全球变化的关联

阿拉伯海是印度洋北部的边缘海,其北界为巴基斯坦和伊朗,西临索马里东北部和阿拉伯半岛,东部与印度接壤. 阿拉伯海表面积约  $3.862 \times 10^6\ \text{km}^2$ ,最大宽度约 2 400 km,最大水深 4 652 m. 阿拉伯海位于热带季风气候区,海流随季风风向而变化,夏季(6—9 月)受西南季风影响呈顺时针方向,冬季(11 月到次年 3 月)受东北季风影响呈逆时针方向<sup>[22]</sup>. 这两个相反的季风和洋流系统带来全年两种不同时期的高初级生产力:夏季的高浮游植物丰度来自于西南季风驱动而成的强上升流,而冬季东北季风期间的高浮游植物丰度与对流混合有关<sup>[23-25]</sup>. 因此,阿拉伯海是全球生产力最高的海区之一<sup>[26]</sup>.

科学家们在阿拉伯海开展过两次大的国际联合调查研究,即 20 世纪 60 年代的“印度洋国际考察队”(the international Indian Ocean expedition, IIOE)和 90 年代的“全球海洋通量联合研究”(joint global ocean flux study, JGOFS)<sup>[27]</sup>. 这两大国际计划较系统地研究了浮游植物群落结构对夏季西南季风和冬季东北季风的响应规律和机制<sup>[26,28-31]</sup>. 研究发现,季风及其风向逆转是原本寡营养的真光层产生高浮游植物生物量、固碳量和碳沉降的主要驱动因子. 冬季季风期间,陆源干冷空气导致海表蒸发和冷却,驱动对流混合,使混合层加深并将营养物质从温跃层卷入真光层,从而支撑硅藻的生长<sup>[26,32]</sup>. 东北季风之后的 3—5 月,海面相对平静,太阳辐射较强,海表温度升高,从而引起水体层化加强,真光层内营养盐较低. 此时固氮束毛藻(*Trichodesmium* spp.)生长最为旺盛,常常在阿拉伯海中部和东部形成藻华<sup>[33]</sup>. 夏季季风期间,西南风沿岸分量(along-shore components)急剧上升,但向岸分量(cross-shore components)的作用较弱,因

<http://jxmu.xmu.edu.cn>

此,在艾克曼(Ekman)作用下,离岸流较强,从而导致沿岸上升流较强,并将底层营养物质涌入上表层,支撑大规模硅藻藻华,形成高初级生产力和碳输出<sup>[30]</sup>。西南季风过后到东北季风到来之前的10—11月,阿拉伯海表层海水成寡营养状态,浮游植物以Pico级的原绿球藻和聚球藻为主<sup>[30]</sup>。由于夏季提供丰富的饵料,此时浮游动物的丰度达到峰值<sup>[34]</sup>。

阿拉伯海是印度洋升温最明显的海区,研究其海水理化条件及浮游植物的长期变化对了解和预测全球气候变化背景下该生态系统的变化显得尤为重要。随着现场观测数据的累积和水色卫星遥感技术的发展,关于阿拉伯海年代际长期变化的研究也有一些突破性进展。通过对过去50年(1960—2010年)的现场和遥感数据集成分析,Piontkovski和Queste<sup>[35]</sup>发现由于西伯利亚高压值的减少,西阿拉伯海海表风速呈下降趋势,海表温度、上层300m的温度和盐度都呈上升趋势,氧跃层和营养盐跃层变浅,水体酸化加强,营养盐浓度降低,浮游植物生物量下降,从而导致鱼群死亡率增加、渔业资源减少等一系列生态问题。通过地球系统模型反演更长尺度的数据资料(1950—2012年),Roxy等<sup>[36]</sup>也发现类似的现象,即印度洋海区60年来浮游植物生物量下降了约20%,其中下降最明显的海域正是升温最显著的阿拉伯海,同时指出升温对浮游植物的影响大于风速变化的影响。

相对生物量的研究,关于阿拉伯海浮游植物群落结构长期变化的报道非常有限。在大时间尺度上,Schubert等<sup>[37]</sup>通过分析沉积物中的生物标记物,发现该海区浮游植物群落结构20万年来保持稳定状态。然而,近几十年的数据表明浮游植物群落结构存在明显变动。Godhe等<sup>[2]</sup>分析了阿拉伯海东南沿岸21年(1990—2010年)的网采浮游植物群落组成变化及其环境影响因素,发现甲藻丰度与海表温度正相关,尤其在1997—1998年的强厄尔尼诺-南方涛动(ENSO)期间及之后表现最为明显。1995—2000年末毛藻丰度下降,而部分硅藻丰度随海水浊度下降而升高,主要为大粒级的圆筛藻属(*Coscinodiscus* spp.)、奥杜藻属(*Odontella* spp.)和双尾藻属(*Ditylum* spp.)。总体而言,阿拉伯海东南沿岸浮游植物群落倾向于更高的属丰富度和硅藻丰度。然而,Gomes等<sup>[38]</sup>通过2003—2011年的调查发现,阿拉伯海冬季浮游植物群落结构发生了根本性的变化,原本占优势的硅藻已经被夜光藻(*Noctiluca scintillans*)取代,这种转变是真光层内大规模出现的低氧水造成的:夜光藻的内共生体胞藻

(*Pedinomonas noctilucae*)是绿藻门青绿藻纲的一种,在13亿年前氧含量很低时就已出现,因而比硅藻更能适应低氧条件,能维持高固碳效率和高细胞丰度。受夏季藻华、南大洋次温跃层天然低氧水的注入以及本身水体交换缓慢等因素影响,阿拉伯海东北部中层(120~1500m)存在永久低氧水。随着全球变暖,欧亚大陆变暖以及西南亚和喜马拉雅高原-青藏高原地区春季积雪在1997—2004年间的持续性减少导致海陆气压梯度变大,引起西南季风增强,从而增强了阿拉伯海西部沿岸上升流,使得阿拉伯海西部近岸夏季藻华更加严重<sup>[39]</sup>。因此,真光层内的低氧水可能来源于中层低氧水的水平和垂直扩展。此外,周边国家人口的剧增导致近岸地区富营养化增强,冬季西印度洋沿岸流可能有助于近岸富营养化导致的低氧水域的扩散。由于夜光藻的主要摄食者并非鱼类而是樽海鞘和水母,这种改变将导致生态系统的剧变,威胁渔场和沿海居民生活,该报道引起科学家们的广泛关注,但随后无论是原位观测还是Argo浮标的数据都没有发现类似的缺氧环境和硅藻优势被取代的现象<sup>[40-41]</sup>。可见,关于阿拉伯海浮游植物群落结构的长期演变规律还有待进一步探索。

综上所述,阿拉伯海浮游植物群落结构常规演替格局为冬季混合支撑硅藻生长,春季层化引起束毛藻藻华,夏季上升流支撑硅藻藻华,秋季寡营养以原绿球藻和聚球藻为主。在年代际尺度上,浮游植物主要群落演替特征为2003—2011年冬季硅藻被夜光藻取代,该变化与全球变化造成真光层内出现大规模低氧环境有关,即全球变暖引起夏季藻华更加严重,使得中层低氧水向真光层扩散,此外近岸富营养化导致的低氧水域也可向外扩散,从而有利于具备内共生胞藻的夜光藻生长。

### 3 南海浮游植物群落演变及其与全球变化的关联

南海是西太平洋最大的陆架边缘海,面积达 $3.5 \times 10^6$  km<sup>2</sup>,平均水深1350m,最深超过5500m<sup>[42]</sup>。南海北部和西北部以中国大陆为界,西面和西南面为越南和泰国湾,南面为巽他陆架和婆罗洲,东面是中国台湾岛和菲律宾<sup>[43]</sup>。此外,南海北部以台湾海峡与东海相通,东北部以吕宋海峡与太平洋相连,东南部以民都洛海峡与苏禄海联通。南海处于北半球低纬度的热带-亚热带海洋气候带上,北部海表温度相对较低,年均温度约25~26℃,南部全年温度较高,年均海表

<http://jxmu.xmu.edu.cn>

温度最高可达 29 °C<sup>[44]</sup>. 海盆区年均营养盐跃层深度约 60 m, 真光层深度全年相对较稳定, 保持在 80~90 m 的范围. 由于真光层深度超过营养盐跃层, 常常形成较深的次表层叶绿素最大层(deep chlorophyll maximum layer, DCML)<sup>[45]</sup>. 与阿拉伯海类似, 南海受东亚季风的交替影响: 从 11 月到次年 4 月盛行强东北季风, 6—9 月盛行西南季风, 5 月和 10 月为季风间期<sup>[45-46]</sup>. 除受季风影响外, 南海营养盐和浮游植物生物量还受河流淡水输入的影响. 珠江和湄公河是流入南海的两大主要河流, 年均流量分别为 316 和 470 km<sup>3</sup>/a<sup>[47]</sup>. 珠江冲淡水将大量的陆源氮排放至南海北部, 导致近岸海域叶绿素 a 浓度较高<sup>[48]</sup>. 然而, 在西南季风驱动下, 夏季南海海盆区常形成西边界流, 使南海北部的表层环流总体呈反气旋状态, 加上珠江羽流向东北方向扩散, 导致南海北部的陆源营养盐难以到达中部海盆<sup>[42, 49]</sup>. 因此, 南海中部海盆区常表现出寡营养特性.

关于南海浮游植物生物量和初级生产力的季节和年际变动已有大量研究. 如 Tseng 等<sup>[45]</sup>通过对南海北部海盆区东南亚时间序列站(South East Asian time-series station, SEATS), 图 1(c)的现场调查, 发现冬季表层及水柱积分浮游植物生物量和初级生产力都接近于其他季节的 3 倍. 这主要是由于冬季较低的表层水温和较强的东北季风使混合层深度加深所致. Huang 等<sup>[50]</sup>利用 2014 年 7 月至 2015 年 7 月运行在南海中部海盆的生物地球化学剖面漂流浮标(BGE-Argo)数据, 通过构建上层氧气物质通量模型估算了南海净群落生产力(NCP)的季节变化, 发现南海中部上层的 NCP 在东北季风盛行时期大于西南季风盛行时期, 峰值出现在 1 月, 而夏天甚至出现短暂异养状态(即 NCP 小于 0); 而且 NCP 的日变化与叶绿素 a 浓度和表层风速有着很好的相关性, 说明 NCP 的季节驱动主要是由于风速变化造成水体混合程度变化, 进而影响营养盐供应, 改变了浮游植物生长和生产. Liu 等<sup>[51]</sup>结合现场数据、遥感数据和模式数据分析, 报道了冬季吕宋岛上升流和巽他陆架北部上升流及夏季越南东岸上升流出现浮游植物生物量和初级生产力高值的情况. 同时, 他们也发现南海北部海盆区初级生产力在冬季形成一个较大的峰值, 在夏季形成较弱的峰值. Tan 等<sup>[52]</sup>通过遥感反演估算 1998—2006 年南海初级生产力的季节和年际变化, 进一步指出整个南海海区的初级生产力都呈现在冬、夏两季分别形成较强和较弱峰值的格局. 其研究还发现, 南海西部月平均初级生产力在 1998 年夏季出现低值, 与 1997—1998 年发生的 ENSO 事件密切相关. 在更长时

间尺度上, Palacz 等<sup>[53]</sup>对 1997—2010 年间的 SeaWiFS 遥感数据分析发现, 南海全部海域表层月平均叶绿素 a 浓度和风速整体呈升高趋势, 前者从 1997 年 9 月至 2003 年 9 月增加了 12%, 而此后至 2010 年 4 月下降了 3%, 后者从 1997 年 9 月至 2005 年 12 月增加 21%, 但随后下降 11%. 该研究指出南海浮游植物生物量与海面风速的共同变动主要受 ENSO 等大尺度事件的调控. 此外, 关于南海浮游植物生物量和生产力的变动还受各种中尺度过程的影响, 如中尺度涡<sup>[43, 54-55]</sup>、冲淡水<sup>[56-58]</sup>和上升流<sup>[48, 59]</sup>等, 以及内波和内潮<sup>[60-61]</sup>、台风事件<sup>[50, 62-63]</sup>和气溶胶沉降<sup>[64-65]</sup>等.

同样, 受季风气候和各种物理过程的影响, 南海浮游植物群落结构及其时空分布也具有高度复杂性. 早期的报道始于显微镜分析<sup>[43, 66-70]</sup>, 其中 Ning 等<sup>[43]</sup>通过对 1998 年夏季和冬季两个现场航次的显微镜检测观察, 共鉴定浮游植物 5 门 54 属 119 种, 其中 63.0% 为硅藻, 24.1% 为甲藻, 蓝藻占 9.3%, 绿藻和金藻各占 1.8%. 硅藻是优势最大的类群, 其相对丰度冬季(95.7%)高于夏季(75.9%). 夏季浮游植物受磷限制, 其群落结构从硅藻向甲藻和蓝藻演替; 同时, 他们发现深层叶绿素最大值(DCM)层的叶绿素 a 高值主要是由 Pico-级浮游植物所贡献. 然而, 显微镜检测结果对小粒级尤其是 Pico-级浮游植物的贡献有所低估. 针对 Pico-级浮游植物, Liu 等<sup>[71]</sup>通过流式细胞技术(FCM)分别于 2001—2002 年和 2004—2005 年在 SEATS 进行了高频采样调查, 其结果表明: 原绿球藻是丰度最高的 Pico-级自养浮游植物, 且在夏季优势度最为明显; 夏季原绿球藻占总自养生物量的 80%, 而冬季聚球藻和 Pico-级真核浮游植物贡献 60%~80%.

随着分子生物学技术的发展, 研究者针对南海 Pico-级真核浮游植物群落结构的时空变动开展了系列研究. Wu 等<sup>[72-73]</sup>应用荧光原位杂交结合酪氨酸信号放大技术(FISH-TSA), 对南海自珠江口到 SEATS 的 Pico-级光合真核浮游植物(photosynthetic picoeukaryotes, PPEs)主要类群进行了 4 个季节的研究, 首次揭示了青绿藻纲(Prasinophyceae)、普林藻纲(Premnesiophyceae)、海金藻纲(Pelagophyceae)和迅游藻纲(Bolidophyceae)等 PPEs 在南海的特殊分布模式. 其结果表明, 青绿藻是最丰富的类群, 但不同属呈现非常大的时空差异, 其中 *Micromonas* 和 *Ostreococcus* 在夏季近岸区达到最大丰度, *Bathycoccus* 在春季陆架区达到最大丰度, 而普林藻、海金藻和迅游藻均在夏季层化水体中具有较高丰度. 研究还分析了影响该

<http://jxmu.xmu.edu.cn>

PPEs 群落组成差异的调控因素,发现环境过滤作用是影响 PPEs 群落结构季节变动的主要因素,而空间扩散限制因素的作用并不显著。Wu 等<sup>[74]</sup>进一步采用 454 高通量测序技术对南海(包括部分东海样品)Pico-级真核浮游生物丰富种和稀有种进行比较研究,发现这两个子群落显示出明显季节性差异分布模式,且其影响因素具有水层差异:在表层水体,丰富种较多受到扩散限制,而稀少种较多受到环境过滤影响;在次表层水体,二者均较少体现环境过滤,而较多受到扩散限制影响。这些研究为全面了解浮游植物群落结构变动及其对环境变化的响应迈出了重要的一步。

对南海浮游植物全粒级群落组成及其变动的研究也有一系列报道,且多关注对季风、冲淡水、沿岸流及中尺度涡旋等物理过程的响应。陈纪新等<sup>[75]</sup>通过 HPLC 光合色素的方法发现秋季南海北部近岸受珠江冲淡水影响,浮游植物以硅藻、隐藻和绿藻为优势类群,而远离河口的陆架及其外缘以定鞭藻、原绿球藻和聚球藻为优势。之后,Zhai 等<sup>[76]</sup>通过相同方法发现南海北部冬季浮游植物群落结构也呈现类似分布格局,此外还报道了浮游植物群落结构在垂直方向上的差异,在陆架的 DCM 层,聚球藻具有较高的生物量,在陆坡和海盆区,DCM 之上以聚球藻和原绿球藻占优势,DCM 层之下主要是海金藻类(Pelagophytes)。Ho 等<sup>[77]</sup>认为南海北部浮游植物光合色素组成和群落结构的时空变动受夏季陆源营养物质输入、冬季混合强度以及来自台湾海峡的低温沿岸流的影响。此外,针对中尺度涡旋的影响,Huang 等<sup>[55]</sup>观测到 2003 年 12 月至 2004 年 3 月两个不同起源和年龄的暖涡影响下浮游植物群落结构呈现不同的响应模式,浮游植物群落在受黑潮影响的暖涡中以原绿球藻为主,而在受近岸水团影响的局地暖涡中以定鞭藻为优势。Wang 等<sup>[78]</sup>报道了 2008 年夏季南海中部海盆的 3 个暖涡边缘的高生物量主要由定鞭藻和原绿球藻增加所贡献。硅藻虽然不是优势类群,但在暖涡边缘仍然有 2.5 倍的生物量增加,但并未带来边缘生源硅输出通量的增加,反而是在暖涡中心生源硅输出通量更高。研究指出这主要是由于暖涡由边缘向中心的平流运输所致。同时,研究还指出,在生物泵中起主要作用的类群在暖涡中心、边缘和非暖涡影响区分别为硅藻、定鞭藻 8 型和原绿球藻。浮游植物对冷涡的响应与对暖涡又呈现不同的模式,钟超等<sup>[79]</sup>和 Wang 等<sup>[54]</sup>通过对南海西部的冷涡观测发现,冷涡中心浮游植物以硅藻、青绿藻和聚球藻为主,而定鞭藻和原绿球藻的贡献较小。鉴于以上研究在时空尺度和分辨率上的不足,Xiao

等<sup>[80]</sup>通过分析南海 2004—2015 年 20 个现场调查航次的光合色素组成数据,归纳总结得到南海浮游植物群落结构全年平均态的 5 个分布模式:1) 近岸模式,其特征为南海北部近岸海区全年以硅藻占绝对优势,并伴随有一定浓度的甲藻(春季)、聚球藻和青绿藻;2) 外海模式,其特征为原绿球藻在整个南海的外海水体都具有较高生物量,尤其在春季和夏季最为明显;3) 表层模式,其特征为聚球藻在整个南海上混合层的生物量都较高,但从春季到冬季逐渐减少;4) 次表层模式,其特征为定鞭藻 8 型和青绿藻在南海次表层的生物量较高,其中定鞭藻 8 型的生物量最大层比青绿藻的更深;5) 陆架模式,其特征为南海陆架海区浮游植物群落结构具有高多样性,且季节变化较明显。

然而,由于尚缺乏南海长时间序列的现场调查资料,关于浮游植物群落结构的年代际变动尚未见报道。尽管如此,研究者通过培养实验或数学统计模型对南海浮游植物群落结构变动与气候变化因子的关系开展了针对性研究。针对 20 世纪末 CO<sub>2</sub> 将升高和水体层化加剧将引起混合层变浅且光照强度加强的预测,Gao 等<sup>[81]</sup>通过现场培养实验研究发现二者的耦合作用对浮游植物光合作用和生长起负面效应,浮游植物群落结构将由硅藻转化为其他类群,从而改变食物网结构和碳输出。针对 CO<sub>2</sub> 上升和 pH 下降的双重效应,Hong 等<sup>[82]</sup>以南海海盆区的寡营养海水培养束毛藻,发现 CO<sub>2</sub> 升高对束毛藻固氮的促进作用弱于海水 pH 下降的抑制作用,导致海洋酸化的净效应为抑制束毛藻固氮,且该负效应随着海水中铁浓度的下降而增强。在基于现场实测数据的统计模型方面,Xiao 等<sup>[80]</sup>结合最大熵模型(MaxEnt)与广义加性模型(GAMs)模拟了南海主要浮游植物类群的实际生态位曲线,并进一步估算了每条生态位曲线的平均生态位和生态位宽度,发现不同类群针对温度、光照及营养盐浓度这 3 个因子的生态位特性可聚类为明显的 4 组,并将硅藻、原绿球藻、聚球藻、定鞭藻 8 型等主要类群彼此分开。该结果表明南海浮游植物群落结构的时空变动来自于不同类群在温度、光照及营养盐浓度这三者之间的权衡差异(trade-off),这些差异决定了它们对未来环境变化的适应能力。

表 1 总结了以上 3 个边缘海的浮游植物群落结构时空变化的主要特征,以及典型年代际变化的主要特征、影响因素及生态效应。总体而言,相对加勒比海和阿拉伯海,南海地形梯度更大,同时影响因素也更多,除受季风影响外,还受珠江、湄公河冲淡水的显著影

<http://jxmu.xmu.edu.cn>

响,因而浮游植物群落结构具有更大的空间变化特征.在长时间尺度上,加勒比海和阿拉伯海都发生过浮游植物群落结构的年代际转型或根本性变化,虽然两个海区的变化特征并不一样,但这些变化都与气候

变化和人类活动有关.南海同样受气候变化和人类活动的显著影响,但由于长时间连续观测数据的不足,目前尚不清楚类似的阶段性变化在南海是否发生过,也无法

表 1 加勒比海、阿拉伯海和南海浮游植物群落结构时空变化和年代际变化的代表性特征、影响因素及生态效应

Tab. 1 Main characteristics, influencing factors and ecological effects of seasonal-spatial and interannual variations of phytoplankton communities in the Caribbean Sea, the Arabia Sea and the South China Sea

特征因素	加勒比海 <sup>[13-17]</sup>	阿拉伯海 <sup>[26,30,32,38]</sup>	南海 <sup>[30]</sup>
常规时空变化特征	12—5 月上升流期间以硅藻为主,其余时间以蓝藻为主	冬季混合支撑硅藻生长;春季层化引起束毛藻藻华;夏季上升流支撑硅藻藻华;秋季寡营养以原绿球藻和聚球藻为主	近岸全年硅藻占优势;表层聚球藻,春季到冬季递减;外海原绿球藻占优势,春夏最明显;次表层定鞭藻 8 型和青绿藻占优势;陆架具有高多样性且季节变化明显
时空变化驱动因素	信风	季风	季风、冲淡水
年代际变化特征	2004 年前后发生年代际转型,优势类群从硅藻、甲藻和颗石藻转化为小粒级浮游植物,高生物量向下层水体转移,多样性增加,群落组成的季节变动减弱	2003—2011 年冬季硅藻被夜光藻取代	未知
年代际变化影响因素	亚速尔高压中心北移和 ITCZ 大西洋中心向东北方向迁移引起信风减弱,从而引起海表温度升高,水体层化加强,上升流减弱,真光层内营养盐浓度降低	全球变暖引起夏季藻华更加严重,使得中层低氧水向真光层扩散;近岸富营养化导致的低氧水域向外扩散;夜光藻具有内共生体胞藻,比硅藻更能适应低氧环境	未知
年代际变化生态效应	尚存争论,POC 输出通量增加或无显著变化	由硅藻-鱼类的经典食物链转化为夜光藻-樽海鞘和水母的食物链,危害渔场和沿海居民生活	未知

#### 4 总结与展望

南海和阿拉伯海都处于热带季风气候区,研究者针对季风影响下浮游植物生物量和群落结构的时空变化特征开展了大量工作,主要聚焦于风生上升流和对流混合对浮游植物时空变动的驱动作用.此外,南海的研究焦点还包括珠江冲淡水、冷涡和暖涡等中尺度过程对浮游植物生物量和群落演替的影响.然而,在浮游植物群落结构的长期演变方面,南海缺乏代表性长时间观测资料的报道.尽管 21 世纪初 SEATS 的建立提供了一些高分辨率资料,但针对浮游植物群落结构研究仅限于季节尺度,尚缺乏年际和年代际尺度的连续观测,因此,目前尚不能在长时间尺度上了解南海浮游植物群落演替与全球气候变化与人类活动的关系.例如,除加勒比海外,海洋生态系统年代际转

型已在全球多个海域被证实存在<sup>[82-83]</sup>,然而,在诸如南海等其他低纬度边缘海,由于长时间序列观测资料的缺乏,尚不能确定是否也存在类似这样的生态系统年代际转型.同时,作为海洋生态系统储碳的重要途径,生物泵和微型生物碳泵均由浮游植物固碳过程驱动,其储碳机制必然受到浮游生态系统结构和相关过程的影响,然而,浮游植物的长期演变对生物泵及微型生物碳泵的效率有着什么样的影响目前也是未解之谜.因此,开展全球变化影响下的浮游植物(和浮游动物)群落结构的长期演变以及由此引发的海洋储碳过程、机制和碳库变动这一重大科学问题研究,是当前全球变化研究的重要方向,但也是研究的薄弱环节和难点所在.基于此,探寻古海洋记录和现代过程关联,建立沉积碳库变动与浮游生物群落结构演变及全球变化联系,是揭示全球变化背景下浮游生物长期演变规律及其对海洋生态系统储碳过程影响的关键

<http://jxmu.xmu.edu.cn>

环节<sup>[84]</sup>。

阿拉伯海和加勒比海的长期观测研究较多,尤其是加勒比海的 CARIACO 时间序列观测站,为了解当地乃至整个低纬度边缘海浮游植物群落结构的长期变动及其驱动机制提供了大量宝贵资料。然而,总体而言,关于浮游植物群落结构的长期演变规律及其与气候变化的关联以及群落演变所产生的生态效应还存在很大的争议。其原因主要来自于观测资料在时间和空间分辨率上的不足、观测手段的缺陷以及研究方法的单一等。随着全球变暖和人类活动的加剧,必须以长期连续观测的手段在生态系统水平上开展动态变化研究,同时有效利用新设备、新技术、新方法开展多层次、大尺度、立体化研究。如通过生物地球化学剖面漂流浮标(Bio-Argo)、水下滑翔机(Glider)等原位在线连续观测手段,并结合浮游植物群落快速分类传感器(如BBE)等技术开展长期连续在线监测;将实测数据与多源卫星遥感技术结合反演浮游植物群落结构的长期变动;将传统显微分类学、化学分类法(如HPLC)与分子生物学结合,在全粒级水平上研究浮游植物群落结构的变动规律;将现场观测与室内控制实验相结合,研究群落演变的关键过程及调控机制等。

近10年来,以观测数据为基础,通过多种统计学手段建立经验模型,如神经网络模型<sup>[85]</sup>、广义加性模型<sup>[86-87]</sup>等,成为研究浮游植物和生态系统对气候变化响应的热点。统计模型手段便于分析多种环境变化的独立或交互影响,同时可假设多种情景模式预测未来变化趋势,已在温带、亚热带海域及全球尺度应用于浮游植物群落动态对多种环境变化因子的响应研究<sup>[85,88-90]</sup>。此外,自20世纪90年代起,应用数学手段模拟海洋生态系统结构、功能与过程的海洋生态系统模型获得较大的发展<sup>[91]</sup>,并从以浮游植物生物量为单一总体发展为考虑浮游植物群落结构动力学模型<sup>[92]</sup>,对研究浮游植物群落演替动态的调控机制做出了重要贡献。尤其是近年来以浮游植物功能特性(trait-based phytoplankton composition)为基础的生态模型已成为研究浮游植物群落动态对气候变化响应的新手段,成功用于模拟和预测北太平洋浮游植物在粒级水平上的群落动态<sup>[93]</sup>。此外,针对阿拉伯海的夜光藻藻华现象,研究者正在开发模型预测系统,以帮助周边国家准确预测夜光藻藻华暴发的时间和规模<sup>[94]</sup>。因此,为进一步了解低纬度边缘海浮游植物群落动态及其对气候变化的响应,以实测数据为基础,建立统计模型、生态系统模型成为未来的发展趋势。

## 参考文献:

- [1] FIELD C B, BEHRENFELD M J, RANDERSON J T, et al. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components[J]. *Science*, 1998, 281(5374): 237-240.
- [2] GODHE A, NARAYANASWAMY C, KLAIS R, et al. Long-term patterns of net phytoplankton and hydrography in coastal SE Arabian Sea: what can be inferred from genus level data? [J]. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 2015, 162: 69-75.
- [3] MAZAROVICH A O. Marginal seas: terminological crisis [J]. *Geotectonics*, 2011, 45(4): 317-333.
- [4] MEURANT G. Ecology of tropical oceans[M]. San Diego: Elsevier, 2012: 407.
- [5] MCKINNON A D, WILLIAMS A, YOUNG J, et al. Tropical marginal seas: priority regions for managing marine biodiversity and ecosystem function [J]. *Annual Review of Marine Science*, 2014, 6(6): 415-437.
- [6] 黄邦钦, 柳欣. 边缘海浮游生态系统对生物泵的调控作用 [J]. *地球科学进展*, 2015, 30(3): 385-395.
- [7] GATTUSO J P, MAGNAN A, BILL R, et al. Contrasting futures for ocean and society from different anthropogenic CO<sub>2</sub> emissions scenarios [J]. *Science*, 2015, 349(6243): aac4722.
- [8] HALPERN B S, WALBRIDGE S, SELKOE K A, et al. A global map of human impact on marine ecosystems [J]. *Science*, 2008, 319(5865): 948-952.
- [9] LIDZ L, CHARM W B, BALL M M, et al. Marine basins off the coast of Venezuela [J]. *Bulletin of Marine Science*, 1969, 19(1): 1-17.
- [10] MULLER-KARGER F, VARELA R, THUNELL R, et al. Annual cycle of primary production in the Cariaco basin: response to upwelling and implications for vertical export [J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2001, 106(C3): 4527-4542.
- [11] RUEDA-ROA D T, MULLER-KARGER F E. The southern Caribbean upwelling system: sea surface temperature, wind forcing and chlorophyll concentration patterns [J]. *Deep Sea Research Part I*, 2013, 78(4): 102-114.
- [12] THUNELL R, BENITEZ-NELSON C, VARELA R, et al. Particulate organic carbon fluxes along upwelling-dominated continental margins: rates and mechanisms [EB/OL]. [2007-03-21]. <http://doi.org/10.1029/2006GB002793>.
- [13] TAYLOR G T, MULLERKARGER F E, THUNELL R C, et al. Ecosystem responses in the southern Caribbean

<http://jxmu.xmu.edu.cn>



- Sea to global climate change [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(47): 19315-19320.
- [14] SCRANTON M, TAYLOR G T, THUNELL R, et al. Interannual and decadal variability in the nutrient geochemistry of the Cariaco Basin [J]. Oceanography, 2014, 27(1): 148-159.
- [15] LORENZONI L, TORO-FARMER G, VARELA R, et al. Characterization of phytoplankton variability in the Cariaco Basin using spectral absorption, taxonomic and pigment data [J]. Remote Sensing of Environment, 2015, 167: 259-268.
- [16] PINCKNEY J L, BENITEZ-NELSON C R, THUNELL R C, et al. Phytoplankton community structure and depth distribution changes in the Cariaco Basin between 1996 and 2010 [J]. Deep Sea Research Part I, 2015, 101: 27-37.
- [17] MONTES E, THUNELL R, MULLER-KARGER F E, et al. Sources of  $\delta^{15}\text{N}$  variability in sinking particulate nitrogen in the Cariaco Basin, Venezuela [J]. Deep Sea Research Part II, 2013, 93(26): 96-107.
- [18] IRWIN A J, FINKEL Z V, MULLER-KARGER F E, et al. Phytoplankton adapt to changing ocean environments [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2015, 112(18): 5762-5766.
- [19] BOPP L, AUMONT O, CADULE P, et al. Response of diatoms distribution to global warming and potential implications: a global model study [J]. Geophysical Research Letters, 2005, 32(19): 307-323.
- [20] STEINBERG D K, MOOY B A S V, BUESSELER K O, et al. Bacterial vs. zooplankton control of sinking particle flux in the ocean's twilight zone [J]. Limnology and Oceanography, 2008, 53(4): 1327-1338.
- [21] RICHARDSON T L, JACKSON G A. Small phytoplankton and carbon export from the surface ocean [J]. Science, 2007, 315(5813): 838.
- [22] BROCK J C, MCCLAIN C R. Interannual variability in phytoplankton blooms observed in the northwestern Arabian Sea during the southwest monsoon [J]. Journal of Geophysical Research: Oceans, 1992, 97(C1): 733-750.
- [23] BANSE K. Seasonality of phytoplankton chlorophyll in the central and northern Arabian Sea [J]. Deep Sea Research Part A, 1987, 34(5/6): 713-723.
- [24] LÉVY M, SHANKAR D, ANDR J M, et al. Basin-wide seasonal evolution of the Indian Ocean's phytoplankton blooms [J]. Journal of Geophysical Research: Oceans, 2007, 112(C12): 1-46.
- [25] BEMAL S, ANIL A C, SHANKAR D, et al. Picophytoplankton variability: influence of winter convective mixing and advection in the northeastern Arabian Sea [J]. Journal of Marine Systems, 2018, 180: 37-48.
- [26] MADHUPRATAP M, KUMAR S P, BHATTATHIRI P M A, et al. Mechanism of the biological response to winter cooling in the northeastern Arabian Sea [J]. Nature, 1996, 384(6609): 36-36.
- [27] NAQVI S W A, NAIK H, NARVEKAR P V. The Arabian Sea [M] // BLACK K D, SHIMMIELD G B. Biogeochemistry of marine systems. Blackwell: Oxford, 2003: 156-206.
- [28] GARRISON D L, GOWING M M, HUGHES M P. Nano- and microplankton in the northern Arabian Sea during the southwest monsoon, August-September 1995 A US-JGOFS study [J]. Deep Sea Research Part II, 1998, 45(10/11): 2269-2299.
- [29] SAWANT S, MADHUPRATAP M. Seasonally and composition of phytoplankton in the Arabian Sea [J]. Burns, 1996, 18(2): 107-108.
- [30] GARRISON D L, GOWING M M, HUGHES M P, et al. Microbial food web structure in the Arabian Sea: a US JGOFS study [J]. Deep Sea Research Part II, 2000, 47(7/8): 1387-1422.
- [31] TARRAN G A, BURKILL P H, EDWARDS E S, et al. Phytoplankton community structure in the Arabian Sea during and after the SW monsoon, 1994 [J]. Deep Sea Research Part II, 1999, 46(3/4): 655-676.
- [32] KUMAR S P, RAMAIAH N, GAUNS M, et al. Physical forcing of biological productivity in the Northern Arabian Sea during the northeast monsoon [J]. Deep Sea Research Part II, 2001, 48(6): 1115-1126.
- [33] GANDHI N, SINGH A, PRAKASH S, et al. First direct measurements of  $\text{N}_2$  fixation during a Trichodesmium bloom in the eastern Arabian Sea [J]. Global Biogeochemical Cycles, 2011, 25(GB4014): 1-11.
- [34] KRISHNAKUMAR P, BHAT G. Seasonal and interannual variations of oceanographic conditions off Mangalore coast (Karnataka, India) in the Malabar upwelling system during 1995-2004 and their influences on the pelagic fishery [J]. Fisheries Oceanography, 2008, 17(1): 45-60.
- [35] PIONTKOVSKI S A, QUESTE B Y. Decadal changes of the Western Arabian Sea ecosystem [J]. International Aquatic Research, 2016, 8(1): 49-64.
- [36] ROXY M K, MODI A, MURTUGUDDE R, et al. A reduction in marine primary productivity driven by rapid

- warming over the tropical Indian Ocean[J]. *Geophysical Research Letters*, 2016, 43(2): 826-833.
- [37] SCHUBERT C J, VILLANUEVA J, CALVERT S E, et al. Stable phytoplankton community structure in the Arabian Sea over the past 200 000 years [J]. *Nature*, 1998, 394(6693): 563-566.
- [38] GOMES H D R, GOES J I, MATONDKAR S G P, et al. Massive outbreaks of *Noctiluca scintillans* blooms in the Arabian Sea due to spread of hypoxia [J]. *Nature Communications*, 2014, 5(4862): 1-8.
- [39] GOES J I, THOPPIL P G, GOMES H R, et al. Warming of the Eurasian landmass is making the Arabian Sea more productive [J]. *Science*, 2005, 308(5721): 545-547.
- [40] PRAKASH S, ROY R, LOTLIKER A. Revisiting the *Noctiluca scintillans* paradox in northern Arabian Sea [J]. *Current Science*, 2017, 113(7): 1429-1434.
- [41] CHNDRASEKHARARAO A V, KURIAN S, VIDYA P J, et al. Phytoplankton response to the contrasting physical regimes in the eastern Arabian Sea during north east monsoon [EB/OL]. [2018-02-23]. <http://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2018.02.002>.
- [42] CHU P C, FAN C. Low salinity, cool-core cyclonic eddy detected northwest of Luzon during the South China Sea monsoon experiment (SCSMEX) in July 1998 [J]. *Journal of Oceanography*, 2001, 57(5): 549-563.
- [43] NING X, CHAI F, XUE H, et al. Physical-biological oceanographic coupling influencing phytoplankton and primary production in the South China Sea [J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2004, 110(C5): 215-255.
- [44] CHU P C, LU S, CHEN Y. Temporal and spatial variabilities of the South China Sea surface temperature anomaly [J]. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 1997, 102(C9): 20937-20955.
- [45] TSENG C M, WONG G T F, LIN I I, et al. A unique seasonal pattern in phytoplankton biomass in low-latitude waters in the South China Sea [J]. *Geophysical Research Letters*, 2005, 32(8): 487-500.
- [46] WONG G T F, SHI-WEI C, FUH-KWO S, et al. Nitrate anomaly in the upper nutricline in the northern South China Sea; evidence for nitrogen fixation [J]. *Geophysical Research Letters*, 2002, 29(23): 2097.
- [47] WONG G T F, KU T L, MULHOLLAND M, et al. The Southeast Asian time-series study (SEATS) and the biogeochemistry of the South China Sea: an overview [J]. *Deep Sea Research Part II*, 2007, 54 (14/15): 1434-1447.
- [48] GAN J, LU Z, DAI M, et al. Biological response to intensified upwelling and to a river plume in the northeastern South China Sea; a modeling study [J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2010, 115 (C09001): 1-19.
- [49] SU J. Overview of the South China Sea circulation and its influence on the coastal physical oceanography outside the Pearl River Estuary [J]. *Continental Shelf Research*, 2004, 24(16): 1745-1760.
- [50] HUANG Y, YANG B, CHEN B, et al. Net community production in the South China Sea Basin estimated from in situ O<sub>2</sub> measurements on an Argo profiling float [J]. *Deep Sea Research Part I*, 2018, 131: 54-61.
- [51] LIU K K, CHAO S Y, SHAW P T, et al. Monsoon-forced chlorophyll distribution and primary production in the South China Sea: observations and a numerical study [J]. *Deep Sea Research Part I*, 2002, 49 (8): 1387-1412.
- [52] TAN S C, SHI G Y. Spatiotemporal variability of satellite-derived primary production in the South China Sea, 1998-2006 [J]. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2009, 114(G3): 363-369.
- [53] PALACZ A P, XUE H, ARMBRECHT C, et al. Seasonal and inter-annual changes in the surface chlorophyll of the South China Sea [J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2011, 116(C9): 295-308.
- [54] WANG L, HUANG B, CHIANG K P, et al. Physical-biological coupling in the western South China Sea; the response of phytoplankton community to a mesoscale cyclonic eddy [J]. *PLoS One*, 2016, 11(4): e0153735.
- [55] HUANG B, HU J, XU H, et al. Phytoplankton community at warm eddies in the northern South China Sea in winter 2003/2004 [J]. *Deep Sea Research Part II*, 2010, 57(19/20): 1792-1798.
- [56] QIU D, HUANG L, ZHANG J, et al. Phytoplankton dynamics in and near the highly eutrophic Pearl River Estuary, South China Sea [J]. *Continental Shelf Research*, 2010, 30(2): 177-186.
- [57] LU Z, GAN J. Controls of seasonal variability of phytoplankton blooms in the Pearl River Estuary [J]. *Deep Sea Research Part II*, 2015, 117: 86-96.
- [58] CHEN W, LIU Q, HUH C A, et al. Signature of the Mekong River plume in the western South China Sea revealed by radium isotopes [J]. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2010, 115(C12): 993-999.
- [59] CHEN C C, SHIAH F K, CHUNG S W, et al. Winter phytoplankton blooms in the shallow mixed layer of the South China Sea enhanced by upwelling [J]. *Journal of Marine Systems*, 2006, 59(1): 97-110.
- [60] LIU A K, CHANG Y S, HSU M K, et al. Evolution of

- nonlinear internal waves in the East and South China Seas[J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 1998, 103(C4):7995-8008.
- [61] GUO P, FANG W, LIU C, et al. Seasonal characteristics of internal tides on the continental shelf in the northern South China Sea[J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2012, 117(C04023):1-13.
- [62] LI G, WU Y, GAO K. Effects of Typhoon Kaemi on coastal phytoplankton assemblages in the South China Sea, with special reference to the effects of solar UV radiation [J]. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2015, 114(G4):213-213.
- [63] PAN G, CHAI F, TANG D, et al. Marine phytoplankton biomass responses to typhoon events in the South China Sea based on physical-biogeochemical model [J]. *Ecological Modelling*, 2017, 356:38-47.
- [64] WANG G, LING Z, WANG C. Influence of tropical cyclones on seasonal ocean circulation in the South China Sea[J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2009, 114(C10022):1-11.
- [65] ZHOU K, DAI M, KAO S J, et al. Apparent enhancement of 234 Th-based particle export associated with anticyclonic eddies[J]. *Earth and Planetary Sciences Letters*, 2013, 381:198-209.
- [66] 乐凤凤, 宁修仁, 刘诚刚, 等. 2006年冬季南海北部浮游植物生物量和初级生产力及其环境调控[J]. *生态学报*, 2008, 28(11):5775-5784.
- [67] 孙军, 宋书群, 乐凤凤, 等. 2004年冬季南海北部浮游植物[J]. *海洋学报*, 2007, 29(5):132-145.
- [68] 马威, 孙军, 田伟. 2009年冬季南海北部网采浮游植物群落结构[J]. *海洋科学*, 2011, 35(9):8-13.
- [69] 宫相忠, 马威, 田伟, 等. 2009年夏季南海北部的网采浮游植物群落[J]. *中国海洋大学学报(自然科学版)*, 2012, 42(4):48-54.
- [70] 林强, 尹健强, 黄良民, 等. 2007年春季南海西北部陆架区海域浮游植物的群落结构[J]. *应用海洋学学报*, 2011, 30(4):559-569.
- [71] LIU H, CHANG J, TSENG C M, et al. Seasonal variability of picoplankton in the Northern South China Sea at the SEATS station[J]. *Deep Sea Research Part II*, 2007, 54(14/15):1602-1616.
- [72] WU W, HUANG B, ZHONG C. Photosynthetic picoeukaryote assemblages in the South China Sea from the Pearl River estuary to the SEATS station[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2014, 71(3):271-284.
- [73] WU W, WANG L, LIAO Y, et al. Spatial and seasonal distributions of photosynthetic picoeukaryotes along an estuary to basin transect in the northern South China Sea[J]. *Journal of Plankton Research*, 2017, 39(3):423-435.
- [74] WU W, LOGARES R, HUANG B, et al. Abundant and rare picoeukaryotic sub-communities present contrasting patterns in the epipelagic waters of marginal seas in the northwestern Pacific Ocean[J]. *Environmental Microbiology*, 2017, 19(1):287-300.
- [75] 陈纪新, 黄邦钦, 刘媛, 等. 应用特征光合色素研究东海和南海北部浮游植物的群落结构[J]. *地球科学进展*, 2006, 21(7):738-746.
- [76] ZHAI H, NING X, TANG X, et al. Phytoplankton pigment patterns and community composition in the northern South China Sea during winter[J]. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2011, 29(2):233-245.
- [77] HO T Y, PAN X, YANG H H, et al. Controls on temporal and spatial variations of phytoplankton pigment distribution in the Northern South China Sea[J]. *Deep Sea Research Part II*, 2015, 117(6):65-85.
- [78] WANG L, HUANG B, LAWS E A, et al. Anticyclonic eddy edge effects on phytoplankton communities and particle export in the northern South China Sea[J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2018, doi:10.1029/2017JC013623.
- [79] 钟超, 肖武鹏, 黄邦钦. 中国南海西部浮游植物对中尺度涡的响应[J]. *海洋科学进展*, 2013, 31(2):213-220.
- [80] XIAO W, WANG L, LAWS E, et al. Realized niches explain spatial gradients in seasonal abundance of phytoplankton groups in the South China Sea [J]. *Progress in Oceanography*, 2018, 162:223-239.
- [81] GAO K, XU J, GAO G, et al. Rising CO<sub>2</sub> and increased light exposure synergistically reduce marine primary productivity[J]. *Nature Climate Change*, 2012(2):519-523.
- [82] HONG H, SHEN R, ZHANG F, et al. The complex effects of ocean acidification on the prominent N<sub>2</sub>-fixing cyanobacterium *Trichodesmium* [J]. *Science*, 2017, 356(6337):527.
- [83] LLOPE M, CHAN K, CIANNELLI L, et al. Effects of environmental conditions on the seasonal distribution of phytoplankton biomass in the North Sea[J]. *Limnology and Oceanography*, 2009, 25(2):65-72.
- [84] 黄邦钦, 刘光兴, 史大林, 等. 海洋生态系统储碳过程的多尺度调控及其对全球变化的响应[J]. *中国基础科学*, 2017, 19(1):27-29.
- [85] FLOMBAUM P, GALLEGOS J L, GORDILLO R A, et al. Present and future global distributions of the marine Cyanobacteria *Prochlorococcus* and *Synechococcus* [J].

- Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2013, 110(24): 9824-9829.
- [86] IRWIN A J, FINKEL Z V. Mining a sea of data; deducing the environmental controls of ocean chlorophyll [J]. PLoS One, 2008, 3(11): e3836.
- [87] BOYCE D G, LEWIS M R, WORM B. Global phytoplankton decline over the past century [J]. Nature, 2010, 466(7306): 591-596.
- [88] XIAO W, LIU X, IRWIN A J, et al. Warming and eutrophication combine to restructure diatoms and dinoflagellates [J]. Water Research, 2018, 128: 206-216.
- [89] BRENNAN G, COLLINS S. Growth responses of a green alga to multiple environmental drivers [J]. Nature Climate Change, 2015, 5(9): 892-897.
- [90] LIU X, XIAO W, LANDRY M R, et al. Responses of phytoplankton communities to environmental variability in the East China Sea [J]. Ecosystems, 2016, 19(5): 832-849.
- [91] 陈长胜. 海洋生态系统动力学与模型 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2003: 419.
- [92] LITCHMAN E, KLAUSMEIER C A, MILLER J R, et al. Multi-nutrient, multi-group model of present and future oceanic phytoplankton communities [J]. Biogeosciences, 2006, 3(4): 585-606.
- [93] CHEN B, SMITH S L. CITRATE 1.0: Phytoplankton continuous trait-distribution model with one-dimensional physical transport applied to the North Pacific [J]. Geoscientific Model Development Discussions, 2018, 11: 1-50.
- [94] TOLLEFSON J. Ocean scientists work to forecast huge plankton blooms in Arabian Sea [J]. Nature, 2018, 555(7698): 569-570.

## Review on Variations of Phytoplankton Communities in the Low Latitude Marginal Seas and Their Correlations with Global Changes

HUANG Bangqin\*, XIAO Wupeng, LIU Xin

(State Key Laboratory of Marine Environmental Science, Fujian Provincial Key Laboratory for Coastal Ecology and Environmental Studies, College of the Environment & Ecology, Xiamen University, Xiamen 361102, China)

**Abstract:** Phytoplankton communities as well as planktonic ecosystem are changing under global climate change (e. g. , warming) and human activities in the low latitude marginal seas. Such changes profoundly affect the whole ecosystem structure and functioning. In this paper, the variations of phytoplankton communities in three typical low latitude marginal seas, the Caribbean Sea, the Arabian Sea, and the South China Sea, were reviewed. The driving factors for these various changes and their correlations with global climate changes were described. The effects of community changes on ecosystem functioning were discussed. The review finally pointed out the deficiencies and future directions of phytoplankton ecology and global changes. The authors highly suggested launching a long-term observation of planktonic ecosystem structure and functioning, and elucidated the underlying mechanism of ecosystem response to climate change and human perturbation in the low latitude marginal seas.

**Key words:** phytoplankton; ecosystems; long-term changes; global climate change; marginal seas