

海洋暖化对海洋生物的影响

姚翠鸾^{①*}, George N. Somero^②

① 农业部东海海水健康养殖重点实验室, 集美大学水产学院, 厦门 361021;

② Hopkins Marine Station, Stanford University, Pacific Grove, CA 93950, USA

* 联系人, E-mail: clyao@jmu.edu.cn

2014-02-24 收稿, 2014-04-10 接受, 2015-02-12 网络版发表

国家自然科学基金(41276178, 31101882, 41076076)资助

摘要 自18世纪末到19世纪初的工业革命开始以来, 排放到大气层中的CO₂等温室气体迅速增加, 导致地球表面平均温度在过去100年中上升了大约0.6°C. 目前温室气体的释放速率仍然在继续增加, 导致全球地表温度在过去1000年中以前所未有的速率上升, 特别是近30年, 每10年大约上升0.2°C. 温室气体的排放和全球变暖对生物圈的巨大影响已受到了科学界密切关注, 人类已经开始意识到全球变暖的许多严重后果, 但是暖化对陆地及海洋生态系统更为深远的影响还有待揭示. 本文主要关注全球变暖带来的海洋物理及化学变化, 以及对海洋生物的影响, 对它们进行概述, 为进一步更准确预测全球变暖对未来海洋生态系统的影响提供重要信息.

关键词

气候变化
全球变暖
海洋生物
海洋暖化
温度胁迫

海洋覆盖着地球表面将近71%的面积(约 3.6×10^8 km²), 占据了95%以上的生物圈体积. 海水独特的物理和化学特性使得海洋成为全球变化中的一个重要因素, 水的热容和溶解CO₂等温室气体的能力、以及海水在液-固-气相之间互相转换的重要作用, 使得海洋对全球气候产生重大影响^[1,2]. 目前人类关于全球变化对陆地生态系统影响的认识较为深入; 在过去的20~30年, 人类对全球变化导致的海水温度和海水成分等方面的改变, 以及整个地球如何应对持续增加的温室气体的了解也正在深入^[3,4].

工业革命开始时, 大气中CO₂浓度约为280 ppm (1 ppm=1 μL L⁻¹, 余同), 目前已经升至约400 ppm; 预计到2030年CO₂浓度将至少升至430 ppm^[5]. 温室效应产生的能量大部分被海洋吸收, 特别是被浅层海表所吸收. 自1975年以来, 海洋表层(700 m以上)蕴含的能量增加了 14×10^{22} J^[6], 导致海洋表面温度(SST)的显著增加. 例如, 在1961~2003年, 700 m以上的海洋表层温度上升了大约0.1°C^[7]. 但是, 整个海洋表层温度的增加并不完全一致, 如20世纪50~80年代, 南大洋温度上

升了0.17°C, 几乎是整个海洋温度平均上升值的2倍^[8].

海洋变暖会导致各种十分复杂的后果, 包括海冰融化、海平面上升、海水中溶氧降低和区域气候异常的频率增加^[9], 以及随之带来的对从微生物、藻类到顶级掠食者所有生态系统组成部分以及整个海洋生态系统的各种生物学影响^[10]. 为了准确预测海洋的未来变化, 需要深入分析海洋变暖对海洋环流方式、溶解气体含量、海水液-固态之间的转换、海洋生物以及四者之间交互作用的多样性和复杂性. 图1简单概述了暖化对海洋的各种影响及交互作用, 并在此基础上全面理解暖化对海洋生物的影响.

1 温度升高对海洋气候的影响

1.1 海冰融化及海平面上升

海水温度持续升高最重要的影响之一是导致高纬度地区海冰融化, 而极地地区对气候变化的反应最为迅速^[11,12]. 即便是海洋温度的微小增加都可能导致大量的海冰融化, 而局部地区的气候变化可能

引用格式: 姚翠鸾, Somero G N. 海洋暖化对海洋生物的影响. 科学通报, 2015, 60: 805~816

英文版见: Yao C L, Somero G N. The impact of ocean warming on marine organisms. Chin Sci Bull, 2014, 59: 468~479, doi: 10.1007/s11434-014-0113-0

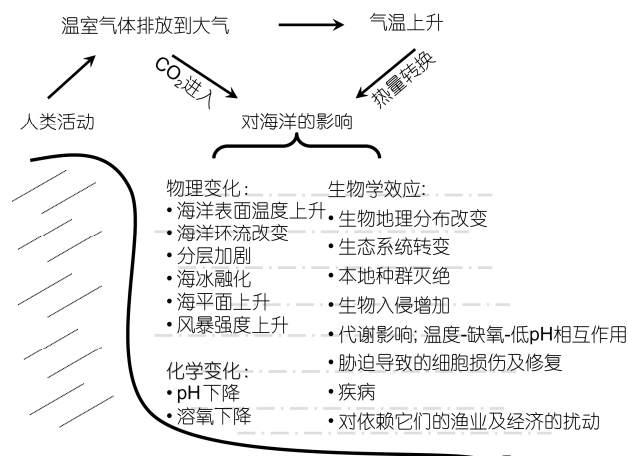


图1 人类活动排放的温室气体,特别是CO₂,对海洋的物理、化学和生物性质影响简图。海洋吸收的热量和CO₂对海洋的物理、化学性质产生了各种影响,进而引发各种生物学效应。这些生物学的扰动包括从微小的细胞内分子系统到整个生态系统结构和生物地理学模式

Figure 1 A basic model of effects of anthropogenic gas release on the marine realm. A simplified, basic model of the effects of release of anthropogenic greenhouse gases, especially carbon dioxide (CO₂), on the physical, chemical and biological properties of the marine realm. Absorption of heat and CO₂ by the ocean leads to diverse effects on ocean physical and chemical properties that, in turn, cause a variety of biological effects. These biological perturbations are observed at all levels of biological organization, ranging from the molecular systems of cells to ecosystem structure and biogeographical patterning

对世界上其他地区的气候变化造成潜在影响。海洋表面温度的升高被认为是冰架崩塌和Heinrich事件的诱因^[12~14],冰架(尤其是浮动冰川)底部的加速融化可能导致冰架减少并加速冰川流动。此外,气候变化导致的每年海冰的变化量也非常惊人,在1978~1996年,北极的海冰覆盖面积每10年以3%的速率减少^[15~18],而海冰流失的速率正在加快^[19]。南大洋的海冰覆盖面积每年的减少与此相似^[20,21]。

近几十年来,冰架融化导致海平面逐渐上升^[22],海平面的数据记录揭示了冰盖对气候变化反应的重要信息^[23]。不同实验室建立的预测模型均发现从1993~2008年,温度在统计学上呈显著线性上升^[24]。另外,研究发现在暖洋的深海流动性大于冷洋,这可能是暖洋更有利于能量约束的翻转^[25]。从20世纪70年代开始,气候变暖可能导致了河流流量增加及冰川、海冰融化;随后发现寒带浮游生物发生一系列的生物地理范围扩张,紧接着在20世纪90年代初期冰架生态系统的生物种群发生了大规模替换,还可能导致浮游生物的丰度和季节周期发生改变,进一步影响更高等级的消费者种群^[11]。

1.2 可溶性CO₂和O₂的改变

海洋通过初级生产、粒子下沉(生物泵)^[26,27]、大洋环流及混合(溶解度泵)^[5,26,28]等方法吸收了大气中的CO₂^[26,29],然而,气候变化可能会导致由于暖水中CO₂的溶解度较低而抑制海洋对碳的吸收。研究表明,海洋表面温度的升高会影响浮游植物生长以及它们从大气层中吸收CO₂的能力^[5]。此外,来自海洋中心关于热带太平洋西部的调查研究发现海洋温度升高会促进海中溶解的CO₂排放到大气中^[30]。

海洋变暖的另一个重要影响是导致海水中溶解氧浓度的降低,在过去50年里,北太平洋和热带海洋发生显著地脱氧作用。理论模型预测显示,整个海洋平均热量每上升1 J,就有约6 nmol的氧气逸散^[31],这意味着海洋温度每上升1℃,就会损失32 pmol的氧(约24 mmol kg⁻¹)。多个模型都预测21世纪海洋中的O₂总量将会降低1%~7%^[32~38]。到2100年,由于海洋表面温度上升及分层作用增强,导致每年因气候变化造成的从海洋逸散至大气层中O₂的量将达到125 Tmol,其中温度对溶氧的影响约占25%^[5,35]。许多甲壳类和鱼类都不能在低于大约60 mmol kg⁻¹的低氧阈值环境中长时间生存;当最低含氧区扩大,氧气浓度大大低于这个阈值,许多大型生物都会丧失他们的栖息地,生物地理化学循环也会发生巨大变化^[5,31]。当氧气浓度低于20 mmol kg⁻¹时,对大多数的高等生命来说都是致命的^[39],因此,持续性下降的海洋溶解氧浓度对海洋生物和生态系统都有严重和广泛的影响。

总之,海洋温度升高对整个海洋的物理、化学和生物特性都有广泛的影响。极地区域温度上升导致海平面上升,依赖海冰生物的栖息地缩小;CO₂的溶解度降低,意味着海洋调节改善大气层CO₂浓度升高的能力将受到影响;而O₂溶解度的降低,则表明需氧生物生存空间所占的比例大大减少。下面我们将详细阐述比较容易受到海洋气候变化影响的海洋生物和生态系统。

2 气候变化对不同类群海洋生物的影响

海洋生态系统是世界上最大的生态系统,占整个地球生物圈95%以上的体积;包括深海区、中间层、海表层、潮间带、河口、珊瑚礁、红树林群落、环礁湖和海底生态系统等多种生境。因此,海洋生态系统在维持海洋和生物圈的健康过程中扮演重要角

色。据估计,海洋生态系统每年能提供价值22.1万亿美元(占总价值的65%)的各种物质和服务,例如食物、原材料、扰动调控和废物吸收及养分循环等^[40]。

对所有生物来说,温度都是一个最重要的环境因子。相对于陆生生物,除了那些反复暴露在空气和浸没在海水里的潮间带生物外,其他的海洋生物都倾向于生活在温度相对稳定的环境中,因此,海洋生物对温度的变化也更敏感。温度变化对海洋生物的生存、代谢、繁殖、发育和免疫应答等多种生命活动都具有十分重要的影响,需要深入研究。鉴于全球变暖对某些生态系统的影响很大,因此有必要对不同栖息地的物种进行研究,特别是南大洋那些在稳定的低温环境下生长进化超过上千万年的生物,即便升温幅度很小,它们也可能很容易受到威胁。一项根据南佐治亚岛(South Georgia Island)1885~2010年的17732条记录的调查研究显示,大多数生物可能已经处于它们的高温耐受极限^[41],如果海水温度继续升高,将导致一些种群迁移到温度更低的海域,一些处于温度耐受限度边缘的生物从局部水域消失,而南佐治亚岛的一些物种将面临消失的危险^[41]。

温度变化还与其他环境因素互相作用,例如水中的溶解氧浓度;温度变化也会影响沿海水域的表层盐度,当温度升高,降雨量增加,大量的淡水进入海洋,导致盐度降低。从承担海洋初级生产的微小生物到顶级捕食者海洋哺乳动物,温度变化的影响涉及各种海洋生物,并且影响范围巨大而深远^[42]。因此,深入了解气候变化对海洋生物的不同类群产生影响,将为准确预测未来海洋生态系统的变化提供依据。

2.1 藻类和蓝藻

真核藻类和蓝藻是海洋生态系统中最重要的高级生产者,近年来研究显示,海洋变暖对大型藻类有巨大影响。根据在澳大利亚收集的20000份大型藻类植物标本记录,发现在过去的50年中,大型藻类种群和生物地理分布在印度洋和大西洋都发生了巨大变化;如果海洋继续变暖,一些海藻的分布区域将进一步改变,有些种类可能面临灭绝^[43]。另外一项关于大型藻类的研究证实一种生活在坎塔布连海域(Cantabrian Sea)潮间带的低温类型的大型藻类墨角藻(*Fucus serratus*)正在减少,与伊比利亚半岛(Iberian Peninsula)接壤的水域海洋温度变化密切相关。推测温度可能已经上升达到了某个阈值,导致墨角藻的

某些重要代谢活动被抑制^[44]。一些研究也证实海表温度上升对小型浮游藻类也有影响,例如东北大西洋的海表温度升高导致温暖水域浮游植物的减少和寒冷水域浮游植物的增多^[45];有趣的是,随着温度的升高,大多数藻类的细胞平均大小都变小^[46]。然而,加那利群岛(Canary Islands, 东大西洋)附近水域的海表温度升高2℃后却诱发一些生命周期较短藻类的增殖^[47],这说明温度对不同藻类的影响具有种属特异性。但是,一个物种的迅速发展可能打破生态系统的平衡,因此,持续性的海洋温度升高对藻类显然是一个挑战,但海表温度升高对不同类型藻类以及以之为主要生产者的生态系统的影响仍需深入研究。

2.2 珊瑚

珊瑚白化是珊瑚动物宿主和它们的腰鞭毛虫藻类为应对环境胁迫,其共生体失去共生关系^[48]。研究发现近几十年来珊瑚白化及死亡频率和范围逐渐增加,这与气候的急剧变化密切相关^[49]。在红海中部,自1998年以来,由于海洋表面温度逐年上升,健康月脑珊瑚(*Diploastrea heliophora*)骨骼的生长速率下降了30%;如果海水以目前的速度持续变暖,到2070年这种珊瑚可能会完全停止生长^[50]。虽然包括海洋酸化和地表径流等许多因素可能会影响珊瑚礁的健康,但是许多证据表明高温可能是导致众多珊瑚白化事件的一个主要原因^[49-51]。另外,海表温度上升也引起珊瑚共生体中藻类(虫黄藻)的驱离,从而对全球热带珊瑚礁产生重要影响^[52]。温度胁迫再加上对那些可清除珊瑚礁藻盖的草食性鱼类的过度捕捞,将导致水质下降^[53]。此外,研究表明,海水温度升高导致萼形珊瑚(*Stylophora pistillata*)II型光合系统的光合效率下降,并最终造成高温下整个光合效率显著下降^[54];温度升高也能诱导萼形珊瑚对磷酸盐吸收增加,吸收硝酸盐和铵盐显著降低,说明海洋变暖对无机氮和磷代谢均有影响,但是对不同元素的影响不尽相同^[54]。按照目前升温速率,Hoeke等人^[55]预测:珊瑚的覆盖面积、珊瑚礁群落的多样性以及碳酸盐礁石结构极有可能在21世纪大量减少。因此,很多地区珊瑚礁的保护工作都迫在眉睫^[49]。

2.3 无脊椎动物

海表温度升高对海洋生物的影响贯穿整个海洋食物网。海洋无脊椎动物种类繁多、多样性高、生态

作用重要,在海洋中间营养级上起着举足轻重的作用.海表温度升高导致浮游植物丰富度减少,随后引起以藻类为食的桡足类和更高营养级浮游动物减少^[45],因此,海洋桡足类生物的多样性以及生物地理学分布在气候变化的影响下也会发生变化^[56].近年来,研究发现北大西洋温带地区,浮游生物多样性呈纬度性地显著增加,然而,随着浮游生物多样性的增加,桡足类生物的个体大小却在不断缩小^[57].另有研究表明南极磷虾(*Euphausia superba* Dana)的聚集和分散可能也会受到海洋表面温度和冰川范围的影响.相关预测结果提示,未来100年里,南大洋局部升温1℃将导致整个斯科舍海域(Scotia Sea)磷虾的生物量和丰度减少95%以上^[58];磷虾种群的变化进而又会影响到那些以磷虾为食的海鸟和海洋哺乳动物的繁衍^[58].

气候变化对不同物种的影响不同,甚至在亲缘关系较近的同属之间也有所差异.根据对整个东太平洋的潮间带和潮下带生境中瓷蟹(genus *Petrolisthes*)20个种的调查研究结果,Stillman和Somero^[59]发现一些潮间带物种的耐热上限更接近其栖息地的最高温;如果温度上升,可能对潮间带物种分布范围的影响比潮下带更大.受到高温胁迫后,相对于其同属的其他种类,岩石潮间带中适应热的无脊椎动物更易灭绝,这是由于它们的急性耐热阈值(LT₅₀)位于其生存温度的最大值附近,因此它们通过环境适应而提高自己耐热的能力也就非常有限^[60].温度的升高也可能导致一些物种获得成功,Smale和他的同事^[61]发现,海水升温后,一种具有种群优势的海鞘类生物的生物量增加,覆盖的空间加倍.但是,少数物种的增长并不利于整个群落多样性的发展.

2.4 鱼类

几乎在所有海洋生态系统中,鱼类都是重要组成部分,与其他脊椎动物相比,鱼类的物种多样性更为丰富(世界鱼类数据库:2011年2月更新,检索于2011年5月24日).海表温度的升高会对鱼类产生各种重要影响,运用Baysian meta分析结果显示,海表温度上升导致珊瑚减少,珊瑚礁鱼类种群的大小、结构、密度和营养成分会随之发生改变^[62,63].这是由于许多珊瑚礁鱼类可能都生活在它们最适的温度环境中,对其中的一些鱼类而言,温度升高2~4℃可能会导致有氧活动范围的缩小,能够用于摄取食物和繁

殖后代的能量减少,种群的可延续性就会因此减弱^[63,64].

在极地地区,尤其是南大洋一带,鱼类的适宜生活温度范围较窄,这使得它们在面临温度变化的时候,热耐受能力的改变相对有限.例如,南极鱼亚科(Notothenioidei)的成员——南极鱼,也是南大洋中数目最多的鱼类,已经在一个极窄的低温范围内生活了1500年以上,因而在遗传水平上,它们能够适应全球变暖环境的可能性很小^[65];当海洋温度上升到机体的生理忍受极限时,它们将无处生存.

当温度升高,“逃逸”行为对海洋中某些区域鱼类的生存来说非常重要.研究发现,随着海表温度上升,一些鱼类种群的分布区域趋向于向深海或高纬度水域迁移^[66,67].温度升高后,一些暖水性鱼类的种群密度和数量都有所增加^[63,68],而冷水性鱼类则相反^[63];此外,一些适应于高温生长的鱼类入侵种也会增加^[63].鉴于气候变化对海洋鱼类所造成的不同影响,海表温度升高将对人类社会和经济产生更为深远的影响.

2.5 海洋哺乳动物

海洋哺乳动物是海洋生物的重要组成部分^[69],与体温和水温始终保持平衡的变温动物相比,海洋哺乳动物作为恒温动物对温度具有更强的适应能力,然而,哺乳动物也同样会受到气候变化的影响.一项对包括鳍脚类和鲸类在内的115个物种的全球分布范围调查结果显示,不论是南半球还是北半球,在纬度40°以上的区域鲸类的分布较多;而随着温度上升,鳍足类和鲸类在低纬度地区的分布减少^[69].Whitehead等人^[70]预测低纬度地区鲸类密度将降低,而高纬度地区则会增加,这说明随着海洋温度升高,鲸类在热带地区的分布将会减少,有关古生鲸类多样性的数据也证实了鲸类分布与气候变化密切联系^[71].这可能是海洋变暖改变了海洋哺乳动物的食物资源,导致海洋哺乳动物发生生物地理学上的改变,例如鳀鱼种群的反复波动与沿海灰海豚(*Lagenorhynchus obscurus*)的生物学变化密切相关^[72].自海表温度开始升高以来,太平洋海象(*Odobenus rosmarus divergens*)的分布区域呈现出持续北移的现象^[73].

另外,冰山的减少和海洋温度的升高将会改变北极海洋哺乳动物的食物组成.气候变化可能会增加它们发生疾病、失去传统繁衍地所带来的风险,以

及各种污染物带来的危险。如果这些物种仍按传统的繁衍周期继续留在原来的栖息地,在几十年内无法转变,有的种群可能会灭绝^[74]。海洋温度升高也可能导致食物短缺,以及处于哺乳期的雌性海洋哺乳动物觅食成功率的降低,导致能够得到哺育的幼崽数目也减少,对种群数量产生巨大影响^[75]。

从生物链底层的微小生物,到高级捕食者如鱼类、海洋哺乳动物、所有的海洋生物都将受到海洋变暖的影响;对单个物种的影响将会导致生态系统结构和生物地理学模式的复杂变化。为了理解温度变化影响如此普遍的原因和机制,目前我们倾向于认为变温动物体内的一些生理系统是直接受到温度变化影响。

3 温度胁迫对海洋变温动物的影响

3.1 温度耐受限制和生物地理分布

近年来全球气候变化导致的气温和水温的升高已经迫使一些海洋和陆地生物的生物地理分布发生改变^[76,77]。绝大部分物种分布范围的变化代表了这些物种热耐受范围的变化。由于温度对生物的各种生理过程以及细胞中生物大分子结构的完整性方面具有重要影响,因此温度在物种的分布中也发挥了关键的限制作用^[78]。所有的生理速率,如心脏活力与心跳,均因 Q_{10} 效应而受到温度的影响。温度变化能够破坏蛋白质和DNA的结构,这种分子水平的损伤可能导致细胞应激反应的激活。倘若细胞自我修复成功,细胞内环境稳态得以维持;假如细胞不能完全进行自我修复,将导致受复杂信号通路调控的细胞程序性死亡(细胞凋亡)和坏死的出现^[79-85]。不同物种之间,甚至亲缘关系很近的物种之间,可能因成功修复细胞结构、损伤应激能力的差异而导致分布模式随着环境温度持续上升而发生改变。这种因细胞结构和生命进程对热敏感性不同而导致的分布范围发生变化的重要例子就是贻贝属的紫贻贝^[84,85],与暖水性的地中海紫贻贝*M. galloprovincialis*相比,高温胁迫导致了北太平洋紫贻贝的本地种*M. trossulus*更多细胞损伤,但是其细胞修复能力更低,因此,地中海贻贝已逐渐取代北美的本地同类,其分布范围已由以前的北美海岸南部扩张了许多。温度的持续上升除了直接导致物种的生物地理分布发生迁移以外,还有利于热适应能力较强物种的生物入侵。但

是,同种的不同个体也可能由于遗传的适应或者环境引起的驯化而具有不同的温度胁迫耐受能力。例如南佐治亚岛的南极帽贝,与其他地区的同种个体相比,具有不同的耐热上限,证实了热耐受能力存在种内变异。这些发现说明当处于不同纬度,同一物种的不同种群应对相同温度胁迫产生不同的生化反应,导致其耐热极限的差异^[86],那些耐热极限较低的种群对于未来变暖趋势的反应更为脆弱^[81,86]。Gardiner等人^[87]指出在极端温度条件下珊瑚礁鱼类的代偿能力在高纬度种群中更强,因此,高纬度种群将会比低纬度种群受到海表持续升温的影响更小。为更好地理解海洋变温动物潜在适应性,需要进一步研究同种个体热耐受性发生变化的机制。

3.2 新陈代谢反应

尽管当温度上升时,新陈代谢速率(Q_{10} 效应)加快;但是一些研究表明,气候变暖时,一些物种的新陈代谢速率会减慢。例如,高温胁迫导致玉黍螺(*Littorina littorea*)呼吸速率降低^[88],可能是高温导致了细胞内代谢元件损伤。此外,海水温度升高往往伴随着溶解氧浓度的下降,因此,氧代谢和温度之间的联系已经成为许多高温胁迫生理学研究的重点。温度对多种物种氧代谢具有重要影响,例如,短时间内温度骤升,夏鲆(*Paralichthys dentatus*)对低氧环境的耐受性较差^[89];大西洋鲑(*Salmo salar*)的临界温度上限(CT_{max})和低氧耐受性之间显著正相关^[90];温度升高6℃,海参(*Apostichopus japonicus*)的耗氧率显著降低^[91];当温度高于24℃,地中海双蜗轴石竹(*Modiolus barbatus*)的代谢减弱并由有氧代谢向无氧代谢发生转化^[92],这些结果均符合氧和热耐受能力限制(OCLTT)定律^[92]。

高温胁迫后,常会检测到机体Hsp70^[91,92]和Hsp90^[92]等分子伴侣表达上调;胁迫活化的蛋白激酶、p38促分裂原活化的蛋白激酶(p38 MAPK)以及cJun-N-terminal激酶(JNKs)等胁迫反应相关蛋白,也常上调表达或发生翻译后修饰^[60,78-84,92]。尽管目前还无法对细胞在应对高温胁迫过程中消耗的能量进行定量,但细胞修复高温导致的损伤可能需要消耗大量的ATP,细胞的热应激反应也可能涉及代谢重组。例如,南极鳕(*Pachycara brachycephalum*)在5℃驯养6周后,细胞色素c氧化酶活力增加90%,磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶活力提高40%,而柠檬酸合酶(CS)

的活力则降低了20%，这些酶活力变化表明这类极地鱼类受到高温胁迫后，其代谢从储存脂肪转化为生成碳水化合物，储备生成ATP的底物，表明当海洋变暖，鱼类可能朝着更多依赖碳水化合物的代谢来应对低血氧的方向进化^[93]。因此，海洋温度上升有可能在短期内提高代谢速率、降低溶解氧的利用率，同时也有可能改变能量代谢途径。

3.3 生殖和发育

温度对不同的生命阶段，以及不同的生物体都具有重要影响。虽然我们对物种在生命早期阶段对高温适应能力的知识有限，但这对于我们了解海洋生物如何应对全球变暖非常重要。研究发现随着海表温度升高，一个海冬的挪威大西洋鲑产卵的比例正逐渐减少^[94]。温度上升可能通过促使胚胎过早孵化、抑制其代谢活动、导致胚胎的氧化胁迫反应从而对枪乌贼(*Loligo vulgaris*)胚胎的存活和发育造成不良影响^[95]；高于正常温度4℃会导致紫海胆(*Heliocidaris erythrogramma*)卵裂比例减少40%，升高6℃会减少60%；如果胁迫温度更高，紫海胆的发育会被抑制^[96]；当温度从-1℃升高到6℃时，白令海东部的鳕蟹(*Chionecetes opilio*)从原肠胚期到出膜的时间减少30%，当雌蟹处于1℃以上环境中，胚胎会经历一个短暂的发育迟滞期^[97]；温度升高3℃会刺激海胆(*Tripneustes gratilla*)幼体的生长，但是温度升高6℃可能就会达到其热耐受极限^[98]。此外，高温胁迫会给水产养殖业带来更大风险：枪乌贼人工孵化苗的热耐受极限温度较低，可能与它的浮游生活阶段维持代谢所需的能量较多有关^[95]；在桡足类的整个生活史中，其发育阶段比随后的生长阶段对温度的依赖性更强^[99]。与浮游生物类似，潮间带生物也同样对温度胁迫显示出复杂的生理反应，这种反应更主要是温度对生长和发育的消极影响，并将导致种群动态和生态系统进程发生改变^[88]。

3.4 微生物、病原体与疾病

气候变化对海洋生态系统中的病原微生物和疾病的传播也将产生深远的影响^[100,101]。随着温度升高，病原繁殖与生存率升高，疾病传播速度加快，宿主对病原的敏感性增强，包括细菌^[102,103]、真菌^[104]和病毒^[105-107]等多种病原微生物的增殖都与温度正相关。例如，弧菌属的多个种都对海洋生物具有致病

力，其中45%的变异都是海表温度升高而导致的，提示弧菌的传播在海水温度升高时将会加快，并导致全球性的弧菌类疾病的增加^[103]。大多数细菌的繁殖、胞外性致病因子的分泌和释放都与温度密切相关，例如，阿米巴鳃病(AGD)是生活在塔斯马尼亚岛(Tasmania)的大西洋鲑海洋生长阶段的主要病患，感染阿米巴鳃病的大西洋鲑所占的比例与海洋盐跃层的中断、水温的上升同步^[108]。海洋温度升高对海洋病毒的影响也十分重要，海洋中病毒的变异随着海洋变暖而增加，病毒活动对生物地球化学循环、食物网及海洋代谢平衡的影响将会改变^[107]。寄生虫的丰度也与气候变化密切相关^[109,110]，海洋温度上升可能更有利于病原微生物的增殖和生长，从而加速疾病传播，引起海洋生物发生严重疾病^[110-112]。随着海洋温度的升高，珊瑚病原的数量^[113,114]以及各种海水养殖生物的疾病正不断增加^[115,116]。模型预测，随着海洋变暖，虽然某些病原体可能会减少，但是整个海洋生物疾病发生的频率及严重性均会显著增加^[101]。

近期的研究表明，气候变化对病原微生物的数量及致病力都有广泛的影响，这与水产养殖^[117]，以及包括霍乱^[118,119]、东非大裂谷流行热和基孔肯雅病等在内的人类疾病的发生都有密切关系^[119]。因此，海洋变暖对人类和其他生物重要病原的影响仍需深入研究。

此外，宿主免疫力的下降也与温度升高有关。例如在热胁迫下高温胁迫导致海洋红藻(*Delisea pulchra*)分泌抗病化学物质的量会降低^[120]；加州贻贝(*Mytilus californianus*)和紫贻贝(*M. galloprovincialis*)在受到温度胁迫刺激后，一些免疫细胞遭受严重损伤^[84,85]；包括珊瑚、海胆、软体动物、海龟和海洋哺乳动物在内的许多海洋生物的疾病爆发都会随着海洋表面温度的升高而增加^[99,100,121]。更重要的是，一些海洋生物的健康受损程度与部分传染性疾病的传播都与海水温度变化呈正相关^[112,122]。因此，我们有足够的理由相信，由于气候变化所导致的传染性疾病的增加将会严重损害多种海洋生物的健康。

3.5 生态水平效应

虽然一般情况下，海洋变暖的速度慢于陆地变暖的速度，但是海表温度的升高对海洋物种和它们所构成的生态系统具有广泛影响。在某些纬度上，海洋气候改变的速度要快于陆地气候的变化。根据生

态系统抵抗温度胁迫的能力、被影响到的物种或营养级的多少,预测到泥滩、海滩、盐沼和多岩石的潮间带栖息是对温度改变最为敏感、最易受到其影响的4个潮间带生态系统^[123,124]。

近年来,海洋温度升高的速度还在加快,自1999年以来的近几年,卫星探测发现,海洋生产力以每年平均190 t的速度持续降低,为气候变化对海洋生态食物网未来的影响提供了证据^[125];海洋温度上升也会导致深海生态系统对有机碳的呼吸消费总量增加;温度每升高2~6℃,表层无机碳含量下降高达31%;温度升高也使得一些溶解性化合物积聚增加,可能导致海洋初级生产力向更高营养级的传递减少^[126]。近几十年来,南极温度持续上升,已经超过许多生物体的最佳生理温度,并造成了亚致死效应,这些生理学效应已经影响了生态系统的交互作用和食物网的运转^[127]。

尽管温度升高导致了北大西洋生物多样性的增加,但同时浮游生物个体的大小却在减小,导致海洋生态系统提供给人类的一些服务的减少^[57]。海洋生物多样性高的区域,气候变化率也较高,表明这些区域相对可能更容易受到气候变化的影响^[128]。近来发现,深海生态系统的变化已经与表层海洋生态系统的变化趋于一致^[129]。随着温度的上升,海洋鱼类和无脊椎动物可能迁移到更高纬度地区及更深水域。根据平均温度偏好与物种的年捕获量,研究人员建立了平均温度捕获量(MTC)模型;基于覆盖世界沿海和大陆架区域52个大型生态系统的调查结果,发现MTC变化与海洋表面温度变化密切相关,在过去的40年中,海洋温度的升高已经影响了全球渔业的发展^[130]。这些研究都表明海洋温度升高对渔业具有重大影响,人类需要尽快制定出合理策略,将全球气候变暖对渔业和食品安全的影响降低到最低水平,特别是人类对资源依赖更大热带地区,更为重要^[130]。

4 总结

可以预料,海洋温度的持续升高将影响到海洋生态系统的各个生物层级,对不同物种或同一物种不同生理阶段的影响也不同;同一物种的不同种群由于敏感不同,部分种群可能适应了其栖息地;生态系统中具有重要功能的群落对水温升高的反应也不同,这可能需要大量的生理驯化和遗传适应。另外,行为学上的反应也非常重要,从不利环境中迁移到接近其最适温度的水域,这些生物地理学上的变化将导致生态水平上的重大改变^[131]。入侵物种带来的生物地理变化也会对海洋生态系统产生很大影响;多数入侵种可能比本地种的高温耐受性更强,说明气候变化可能会对本地种产生消极影响^[132]。微小海洋气候的改变也会导致某些地区中部分脆弱生态系统的主要类群出现很大波动甚至灭绝^[133],因此,在一些脆弱的海洋生态系统中,海洋水温升高可能会带来严重的社会经济后果。如果升温趋势按目前的速度持续下去,到2030年,营养不良的人口将增加50%^[134]。

因此,为了更好保护人类自身,需要了解更多海洋基础研究的进展。为了更深入了解谁将成为海洋环境变化的“赢家”,谁将成为“败将”,到底是什么机制导致它们温度敏感性的不同,需要对研究进行持续资助。海洋正面临着以前所未有速度增加的人类活动,对海洋、生物、矿藏的过度开发,温室气体的大量排放以及过量的富营养物质被排入海中所带来的巨大压力。因此,人类需要采用从深海探测到卫星监测等各种手段来收集数据,根据不同类型的数据集来建立更加精准的预测模型,对于准确预测海洋化学及海洋生物的变化非常必要;深入了解发生这些变化的原因及机制、准确预测全球变暖对人类赖以生存资源的影响,有利于人类制定合理策略,尽可能地减小海洋领域大范围的变化以及带来的对社会和环境所造成严重后果。

参考文献

- 1 Parmesan C, Yohe G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 2003, 421: 37–42
- 2 Rosenzweig C, Karoly D, Vicarelli M, et al. Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change. *Nature*, 2008, 453: 353–357
- 3 Hansen J, Sato M, Ruedy R, et al. Global temperature change. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103: 14288–14293
- 4 IPCC. Climate Change 2001. 3rd. Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change IPCC (WG I & II). Cambridge: Cambridge University Press, 2001

- 5 Rees A P. Pressures on the marine environment and the changing climate of ocean biogeochemistry. *Philos Trans R Soc A-Math Phys Eng Sci*, 2012, 370: 5613–5635
- 6 Levitus S, Antonov J I, Boyer T P, et al. Global ocean heat content 1955–2008 in light of recently revealed instrumentation problems. *Geophys Res Lett*, 2009, 36: L07608
- 7 IPCC. Climate Change 2007: Synthesis Report Summary for Policymakers, Section 1: Observed Changes in Climate and Their Effects, in IPCC AR4 SYR. Cambridge: Cambridge University Press, 2007
- 8 Gille S T. Warming of the Southern Ocean Since the 1950s. *Science*, 2002, 295: 1275–1277
- 9 Kim H M, Webster P J, Curry J A. Impact of shifting patterns of Pacific Ocean warming on North Atlantic tropical cyclones. *Science*, 2009, 325: 77–80
- 10 Brierley A S, Kingsford M J. Impacts of climate change on marine organisms and ecosystems. *Curr Biol*, 2009, 19: 602–614
- 11 Anisimov O, Fitzharris B. Polar Regions (Arctic and Antarctic). In: Climate Change 2001. Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Third Assessment Report of the NZRSTCV–092009 Intergovernmental Panel on Climate Change, WMO and UNEP. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. 801–841
- 12 Fitzharris B B, Prowse T. Impacts of climate change on global sea ice. In: Squire V, Langhorne P, eds. Ice in the Environment. International Association of Hydraulic Engineering and Research, Proceedings of the 16th International Association of Hydraulic Engineering Symposium. Dunedin: University of Otago, 2002. 75–82
- 13 Marcott S A, Clark P U, Padman L, et al. Ice-shelf collapse from subsurface warming as a trigger for Heinrich events. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 1359–1360
- 14 Liu J, Curry J A. Accelerated warming of the Southern Ocean and its impacts on the hydrological cycle and sea ice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 14987–14992
- 15 Cavalieri D J, Gloersen P, Parkinson C L, et al. Observed hemispheric asymmetry in global sea ice changes. *Science*, 1997, 278: 1104–1106
- 16 Parkinson C D, Cavalieri P, Gloersen H, et al. Arctic sea ice extents, areas, and trends, 1978–1996. *J Geophys Res (Oceans)*, 1999, 9: 20837–20856
- 17 Johannessen O M, Shalina E V, Miles M W. Satellite evidence for an arctic sea ice cover in transformation. *Science*, 1999, 286: 1937–1939
- 18 Serreze M C, Walsh J E, Chapin III F S, et al. Observational evidence of recent change in the northern high latitude environment. *Clim Change*, 2000, 46: 159–207
- 19 Joughin I, Alley R B, Holland D M. Ice-sheet response to oceanic forcing. *Science*, 2012, 338: 1172–1176
- 20 Hellmer H H, Kauker F, Timmermann R, et al. Twenty-first-century warming of a large Antarctic ice-shelf cavity by a redirected coastal current. *Nature*, 2012, 485: 225–228
- 21 Pritchard H D, Ligtenberg S R, Fricker H A, et al. Antarctic ice-sheet loss driven by basal melting of ice shelves. *Nature*, 2012, 484: 502–505
- 22 Hay C C, Morrow E, Kopp R E, et al. Estimating the sources of global sea level rise with data assimilation techniques. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110(Suppl 1): 3692–3699
- 23 Deschamps P, Durand N, Bard E, et al. Ice-sheet collapse and sea-level rise at the Bølling warming 14600 years ago. *Nature*, 2012, 483: 559–564
- 24 Lyman J M, Good S A, Gouretski V V, et al. Robust warming of the global upper ocean. *Nature*, 2010, 465: 334–337
- 25 de Boer A M, Sigman D M, Toggweiler J R, et al. Effect of global ocean temperature change on deep ocean ventilation. *Paleoceanography*, 2007, 22: PA2210
- 26 Jiao N Z, Herndl G J, Hansell D A, et al. Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: Long-term carbon storage in the global ocean. *Nat Rev Microbiol*, 2010, 8: 593–599
- 27 Siegenthaler U, Sarmiento J L. Atmospheric carbon dioxide and the ocean. *Nature*, 1993, 365: 119–125
- 28 Raven J A, Falkowski P G. Oceanic sinks for atmospheric CO₂. *Plant Cell Environ*, 1999, 22: 741–755
- 29 Ducklow H W, Steinberg D K, Buesseler K. Upper ocean carbon export and the biological pump. *Oceanography*, 2001, 14: 50–58
- 30 Stott L, Timmermann A, Thunell R. Southern hemisphere and deep-sea warming led deglacial atmospheric CO₂ rise and tropical warming. *Science*, 2007, 318: 435–438
- 31 Keeling R F, Kortzinger A, Gruber N. Ocean deoxygenation in a warming world. *Annu Rev Mar Sci*, 2010, 2: 199–229
- 32 Gruber N. Warming up, turning sour, losing breath: Ocean biogeochemistry under global change. *Philos Trans R Soc A-Math Phys Eng Sci*, 2011, 369: 1980–1996
- 33 Frölicher T L, Joos F, Plattner G K, et al. Natural variability and anthropogenic trends in oceanic oxygen in a coupled carbon cycle: Climate model ensemble. *Glob Biogeochem Cycle*, 2009, 23: 1003

- 34 Plattner G K, Joos F, Stocker T F. Revision of the global carbon budget due to changing air-sea oxygen fluxes. *Glob Biogeochem Cycle*, 2002, 16: 1096
- 35 Bopp L, Le Quéré C, Heimann M, et al. Climate-induced oceanic oxygen fluxes: Implications for the contemporary carbon budget. *Glob Biogeochem Cycle*, 2002, 16: 1022
- 36 Oschlies A, Schulz K G, Riebesell U, et al. Simulated 21st century's increase in oceanic suboxia by CO₂-enhanced biotic carbon export. *Glob Biogeochem Cycle*, 2008, 22: GB4008
- 37 Matear R J, Hirst A C, McNeil B I. Changes in dissolved oxygen in the Southern Ocean with climate change. *Geochem Geophys Geosyst*, 2000, 1: 1050
- 38 Schmittner A, Oschlies A, Matthews H D, et al. Future changes in climate, ocean circulation, ecosystems, and biogeochemical cycling simulated for a business-as-usual CO₂ emission scenario until year 4000 AD. *Glob Biogeochem Cycle*, 2008, 22: GB1013
- 39 Vaquer-Sunyer R, Duarte C M. Thresholds of hypoxia for marine biodiversity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 15452–15457
- 40 Costanza R, d'Arge R, de Groot R, et al. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 1997, 387: 253–260
- 41 Hogg O T, Barnes D K, Griffiths H J. Highly diverse, poorly studied and uniquely threatened by climate change: An assessment of marine biodiversity on South Georgia's continental shelf. *PLoS One*, 2011, 6: e19795
- 42 Clarke A. Temperature and extinction in the sea—A physiologist's view. *Paleobiology*, 1993, 19: 499–518
- 43 Wernberg T, Russell B D, Thomsen M S, et al. Seaweed communities in retreat from ocean warming. *Curr Biol*, 2011, 21: 1828–1832
- 44 Martínez B, Arenas F, Rubal M, et al. Physical factors driving intertidal macroalgae distribution: Physiological stress of a dominant furoid at its southern limit. *Oecologia*, 2012, 170: 341–353
- 45 Richardson A J, Schoeman D S. Climate impact on plankton ecosystems in the Northeast Atlantic. *Science*, 2004, 305: 1609–1612
- 46 Peter K H, Sommer U. Phytoplankton cell size: Intra- and interspecific effects of warming and grazing. *PLoS One*, 2012, 7: e49632
- 47 Sangil C, Sansón M, Afonso-Carrillo J, et al. Changes in subtidal assemblages in a scenario of warming: Proliferations of ephemeral benthic algae in the Canary Islands (eastern Atlantic Ocean). *Mar Environ Res*, 2012, 77: 120–128
- 48 Dove S G, Hoegh-Guldberg O. "Coral bleaching can be caused by stress: The cell physiology of coral bleaching". In: Hoegh-Guldberg O, Phinney J T, Skirving W, et al, eds. *Coral Reefs and Climate Change: Science and Management*. Washington: American Geophysical Union, 2006. 1–18
- 49 Carilli J, Donner S D, Hartmann A C. Historical temperature variability affects coral response to heat stress. *PLoS One*, 2012, 7: e34418
- 50 Cantin N E, Cohen A L, Karnauskas K B, et al. Ocean warming slows coral growth in the central Red Sea. *Science*, 2010, 329: 322–325
- 51 Pandolfi J M, Connolly S R, Marshall D J, et al. Projecting coral reef futures under global warming and ocean acidification. *Science*, 2011, 333: 418–422
- 52 Fagoonee I I, Wilson H B, Hassell M P, et al. The dynamics of zooxanthellae populations: A long-term study in the field. *Science*, 1999, 283: 843–845
- 53 Hoegh-Guldberg O, Mumby P J, Hooten A J, et al. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, 2007, 318: 1737–1742
- 54 Godinot C, Houlbrèque F, Grover R, et al. Coral uptake of inorganic phosphorus and nitrogen negatively affected by simultaneous changes in temperature and pH. *PLoS One*, 2011, 6: e25024
- 55 Hoeke R K, Jokiel P L, Buddemeier R W, et al. Projected changes to growth and mortality of Hawaiian corals over the next 100 years. *PLoS One*, 2011, 6: e18038
- 56 Rombouts I, Beaugrand G, Ibanez F, et al. Global latitudinal variations in marine copepod diversity and environmental factors. *Proc Biol Sci*, 2009, 276: 3053–3062
- 57 Beaugrand G, Edwards M, Legendre L. Marine biodiversity, ecosystem functioning, and carbon cycles. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 10120–10124
- 58 Murphy E J, Trathan P N, Watkins J L, et al. Climatically driven fluctuations in Southern Ocean ecosystems. *Proc Biol Sci*, 2007, 274: 3057–3067
- 59 Stillman J H, Somero G N. A comparative analysis of the upper thermal tolerance limits of eastern Pacific porcelain crabs, genus *Petrolisthes*: Influences of latitude, vertical zonation, acclimation, and phylogeny. *Physiol Biochem Zool*, 2000, 73: 200–208
- 60 Somero G N. The physiology of climate change: How potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine 'winners' and 'losers'. *J Exp Biol*, 2010, 213: 912–920
- 61 Smale D A, Wernberg T, Peck L S, et al. Turning on the heat: Ecological response to simulated warming in the sea. *PLoS One*, 2011, 6: e16050
- 62 Graham N A, McClanahan T R, MacNeil M A, et al. Climate warming, marine protected areas and the ocean-scale integrity of coral reef ecosystems. *PLoS One*, 2008, 3: e3039

- 63 MacNeil M A, Graham N A, Cinner J E, et al. Transitional states in marine fisheries: Adapting to predicted global change. *Philos Trans R Soc B-Biol Sci*, 2010, 365: 3753–3763
- 64 Munday P L, McCormick M I, Nilsson G E. Impact of global warming and rising CO₂ levels on coral reef fishes: What hope for the future? *J Exp Biol*, 2012, 215: 3865–3873
- 65 Patarnello T, Verde C, di Prisco G, et al. How will fish that evolved at constant sub-zero temperatures cope with global warming? *Notothenioids as a case study*. *Bioessays*, 2011, 33: 260–268
- 66 Perry A L, Low P J, Ellis J R, et al. Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science*, 2005, 308: 1912–1915
- 67 Dulvy N K, Rogers S I, Jennings S, et al. Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: A biotic indicator of warming seas. *J Appl Ecol*, 2008, 45: 1029–1039
- 68 Simpson S D, Jennings S, Johnson M P, et al. Continental shelf-wide response of a fish assemblage to rapid warming of the sea. *Curr Biol*, 2011, 21: 1565–1570
- 69 Kaschner K, Tittensor D P, Ready J, et al. Current and future patterns of global marine mammal biodiversity. *PLoS One*, 2011, 6: e19653
- 70 Whitehead H, McGill B, Worm B. Diversity of deep-water cetaceans in relation to temperature: Implications for ocean warming. *Ecol Lett*, 2008, 11: 1198–1207
- 71 Marx F G, Uhen M D. Climate, critters, and cetaceans: Cenozoic drivers of the evolution of modern whales. *Science*, 2010, 327: 993–996
- 72 Harlin-Cognato A D, Markowitz T, Würsig B. Multi-locus phylogeography of the dusky dolphin (*Lagenorhynchus obscurus*): Passive dispersal via the west-wind drift or response to prey species and climate change? *BMC Evol Biol*, 2007, 7: 131
- 73 Maccracken J G. Pacific Walrus and climate change: Observations and predictions. *Ecol Evol*, 2012, 2: 2072–2090
- 74 Kovacs K M, Lydersen C. Climate change impacts on seals and whales in the North Atlantic Arctic and adjacent shelf seas. *Sci Prog*, 2008, 91: 117–150
- 75 Le Boeuf B J, Crocker D E. Ocean climate and seal condition. *BMC Biol*, 2005, 3: 9
- 76 Harley C D, Randall Hughes A, Hultgren K M, et al. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecol Lett*, 2006, 9: 228–241
- 77 Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Ann Rev Ecol Evol System*, 2006, 37: 637–669
- 78 Hochachka P W, Somero G N. *Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution*. New York: Oxford University Press, 2002
- 79 Braby C E, Somero G N. Following the heart: Temperature and salinity effects on heart rate in native and invasive species of blue mussels (genus *Mytilus*). *J Exp Biol*, 2006, 209: 2554–2566
- 80 Lockwood B L, Somero G N. Functional determinants of temperature adaptation in enzymes of Cold- versus Warm-Adapted Mussels (Genus *Mytilus*). *Mol Biol Evol*, 2012, 29: 3061–3070
- 81 Somero G N. The physiology of global change: Linking patterns to mechanisms. *Ann Rev Mar Sci*, 2012, 4: 39–61
- 82 Lockwood B L, Sanders J G, Somero G N. Transcriptomic responses to heat stress in invasive and native blue mussels (genus *Mytilus*): Molecular correlates of invasive success. *J Exp Biol*, 2010, 213: 3548–3558
- 83 Tomanek L, Zuzov M J. The proteomic response of the mussel congeners *Mytilus galloprovincialis* and *M. trossulus* to acute heat stress: Implications for thermal tolerance limits and metabolic costs of thermal stress. *J Exp Biol*, 2010, 213: 3559–3574
- 84 Yao C L, Somero G N. The impact of acute temperature stress on hemocytes of invasive and native mussels (*Mytilus galloprovincialis* and *Mytilus californianus*): DNA damage, membrane integrity, apoptosis and signaling pathways. *J Exp Biol*, 2012, 215: 4267–4277
- 85 Yao C L, Somero G N. Thermal stress and cellular signaling processes in hemocytes of native (*Mytilus californianus*) and invasive (*M. galloprovincialis*) mussels: Cell cycle regulation and DNA repair. *Comp Biochem Phys A*, 2013, 165: 159–168
- 86 Morley S A, Hirse T, Pörtner H O, et al. Geographical variation in thermal tolerance within Southern Ocean marine ectotherms. *Comp Biochem Phys A*, 2009, 153: 154–161
- 87 Gardiner N M, Munday P L, Nilsson G E. Counter-gradient variation in respiratory performance of coral reef fishes at elevated temperatures. *PLoS One*, 2010, 5: e13299
- 88 Melatunan S, Calosi P, Rundle S D, et al. Exposure to elevated temperature and Pco(2) reduces respiration rate and energy status in the periwinkle *Littorina littorea*. *Physiol Biochem Zool*, 2011, 84: 583–594
- 89 Capossela K M, Brill R W, Fabrizio M C, et al. Metabolic and cardiorespiratory responses of summer flounder *paralichthys dentatus* to hypoxia at two temperatures. *J Fish Biol*, 2012, 81: 1043–1058
- 90 Anttila K, Dhillon R S, Boulding E G, et al. Variation in temperature tolerance among families of Atlantic salmon (*Salmo salar*) is associated with hypoxia tolerance, ventricle size and myoglobin level. *J Exp Biol*, 2013, 216: 1183–1190
- 91 Dong Y W, Yu S S, Wang Q L, et al. Physiological responses in a variable environment: Relationships between metabolism, hsp and thermotolerance in an intertidal-subtidal species. *PLoS One*, 2011, 6: e26446

- 92 Anestis A, Pörtner H O, Lazou A, et al. Metabolic and molecular stress responses of sublittoral bearded horse mussel *Modiolus barbatus* to warming sea water: Implications for vertical zonation. *J Exp Biol*, 2008, 211: 2889–2898
- 93 Windisch H S, Kathöver R, Pörtner H O, et al. Thermal acclimation in Antarctic fish: Transcriptomic profiling of metabolic pathways. *Am J Physiol-Reg I*, 2011, 301: 1453–1466
- 94 Otero J, Jensen A J, L'abée-Lund J H, et al. Contemporary ocean warming and freshwater conditions are related to later sea age at maturity in Atlantic salmon spawning in Norwegian rivers. *Ecol Evol*, 2012, 2: 2192–2203
- 95 Rosa R, Pimentel M S, Boavida-Portugal J, et al. Ocean warming enhances malformations, premature hatching, metabolic suppression and oxidative stress in the early life stages of a keystone squid. *PLoS One*, 2012, 7: e38282
- 96 Byrne M, Ho M, Selvakumaraswamy P, et al. Temperature, but not pH, compromises sea urchin fertilization and early development under near-future climate change scenarios. *Proc Biol Sci*, 2009, 276: 1883–1888
- 97 Webb J B, Eckert G L, Shirley T C, et al. Changes in embryonic development and hatching in *Chionoecetes opilio* (snow crab) with variation in incubation temperature. *Biol Bull*, 2007, 213: 67–75
- 98 Sheppard Brennand H, Soars N, Dworjanyn S A, et al. Impact of ocean warming and ocean acidification on larval development and calcification in the sea urchin *Tripneustes gratilla*. *PLoS One*, 2010, 5: e11372
- 99 Forster J, Hirst A G, Woodward G. Growth and development rates have different thermal responses. *Am Nat*, 2011, 178: 668–678
- 100 Harvell C D, Kim K, Burkholder J M, et al. Emerging marine diseases—Climate links and anthropogenic factors. *Science*, 1999, 285: 1505–1510
- 101 Harvell C D, Mitchell C E, Ward J R, et al. Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science*, 2002, 296: 2158–2162
- 102 Shiah F K, Ducklow H W. Temperature and substrate regulation of bacterial abundance, production and specific growth rate in Chesapeake Bay, USA. *Mar Ecol Prog Ser*, 1994, 103: 297–308
- 103 Vezzulli L, Brettar I, Pezzati E, et al. Long-term effects of ocean warming on the prokaryotic community: Evidence from the vibrios. *ISME J*, 2012, 6: 21–30
- 104 Holmquist G U, Walker H W, Stahr H M. Influence of temperature, pH, water activity and antifungal agents on growth of *Aspergillus flavus* and *A. parasiticus*. *J Food Sci*, 1983, 48: 778–782
- 105 Wilson W H, Francis I, Ryan K, et al. Temperature induction of viruses in symbiotic dinoflagellates. *Aquat Microb Ecol*, 2001, 25: 99–102
- 106 Withyachumnarnkul B, Boonsaeng V, Chomsoong R, et al. Seasonal variation in white spot syndrome virus-positive samples in broodstock and post-larvae of *Penaeus monodon* in Thailand. *Dis Aquat Organ*, 2003, 53: 167–171
- 107 Danovaro R, Corinaldesi C, Dell'anno A, et al. Marine viruses and global climate change. *FEMS Microbiol Rev*, 2011, 35: 993–1034
- 108 Adams M B, Nowak B F. Amoebic gill disease: Sequential pathology in cultured Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *J Fish Dis*, 2003, 26: 601–614
- 109 Khan R A. Influence of environmental changes in the north-western Atlantic Ocean on a parasite, *Echinorhynchus gadi* (Acanthocephala) of Atlantic cod (*Gadus morhua*) occurring off coastal Labrador, Canada. *J Helminthol*, 2008, 82: 203–209
- 110 Karvonen A, Rintamäki P, Jokela J, et al. Increasing water temperature and disease risks in aquatic systems: Climate change increases the risk of some, but not all, diseases. *Int J Parasitol*, 2010, 40: 1483–1488
- 111 Jun L J, Jeong J B, Kim J H, et al. Influence of temperature shifts on the onset and development of red sea bream iridoviral disease in rock bream *Oplegnathus fasciatus*. *Dis Aquat Organ*, 2009, 84: 201–208
- 112 Schmidt-Posthaus H, Bettge K, Forster U, et al. Kidney pathology and parasite intensity in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* surviving proliferative kidney disease: Time course and influence of temperature. *Dis Aquat Organ*, 2012, 97: 207–218
- 113 Porter J W, Dustan J P, Japp J W, et al. Patterns of spread of coral disease in the Florida Keys. *Hydrobiologia*, 2001, 460: 1–24
- 114 Colwell R R. Global climate and infectious disease: The cholera paradigm. *Science*, 1996, 274: 2025–2031
- 115 Ford S E. Range extension by the oyster parasite *Perkinsus marinus* into the northeastern United States: Response to climate change? *J Shellfish Res*, 1996, 15: 45–56
- 116 Cook T M, Folli J, Klinck S, et al. The relationship between increasing sea-surface temperature and the northward spread of *Perkinsus marinus* (DERMO) disease epizootics in oysters. *Est Coast Shelf Sci*, 1998, 46: 587–597
- 117 Sedas V T. Influence of environmental factors on the presence of *Vibrio cholerae* in the marine environment: A climate link. *J Infect Dev Ctries*, 2007, 1: 224–241
- 118 Pascual M, Rodo X, Ellner S P, et al. Cholera dynamics and El Niño-Southern Oscillation. *Science*, 2000, 289: 1766–1769
- 119 Anyamba A, Linthicum K J, Small J L, et al. Climate teleconnections and recent patterns of human and animal disease outbreaks. *PLoS Negl Trop Dis*, 2012, 6: e1465

- 120 Case R J, Longford S R, Campbell A H, et al. Temperature induced bacterial virulence and bleaching disease in a chemically defended marine macroalga. *Environ Microbiol*, 2011, 13: 529–537
- 121 Sokolow S. Effects of a changing climate on the dynamics of coral infectious disease: A review of the evidence. *Dis Aquat Organ*, 2009, 87: 5–18
- 122 El-Fadel M, Ghanimeh S, Maroun R, et al. Climate change and temperature rise: Implications on food- and water-borne diseases. *Sci Total Environ*, 2012, 437: 15–21
- 123 Reid P C, Fischer A C, Lewis-Brown E, et al. Chapter 1. Impacts of the oceans on climate change. *Adv Mar Biol*, 2009, 56: 1–150
- 124 Teck S J, Halpern B S, Kappel C V, et al. Using expert judgment to estimate marine ecosystem vulnerability in the California Current. *Ecol Appl*, 2010, 20: 1402–1416
- 125 Behrenfeld M J, O'Malley R T, Siegel D A, et al. Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature*, 2006, 444: 752–755
- 126 Wohlers J, Engel A, Zöllner E, et al. Changes in biogenic carbon flow in response to sea surface warming. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 7067–7072
- 127 Clarke A, Murphy E J, Meredith M P, et al. Climate change and the marine ecosystem of the western Antarctic Peninsula. *Philos Trans R Soc B-Biol Sci*, 2007, 362: 149–166
- 128 Burrows M T, Schoeman D S, Buckley L B, et al. The pace of shifting climate in marine and terrestrial ecosystems. *Science*, 2011, 334: 652–655
- 129 Smith K L Jr, Ruhl H A, Bett B J, et al. Climate, carbon cycling, and deep-ocean ecosystems. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 19211–19218
- 130 Cheung W W, Watson R, Pauly D. Signature of ocean warming in global fisheries catch 2013. *Nature*, 2013, 497: 365–368
- 131 Pörtner H O, Peck M A. Climate change effects on fishes and fisheries: Towards a cause-and-effect understanding. *J Fish Biol*, 2010, 77: 1745–1779
- 132 Sorte C J, Williams S L, Zerebecki R A. Ocean warming increases threat of invasive species in a marine fouling community. *Ecology*, 2010, 91: 2198–2204
- 133 Jackson J B. The future of the oceans past. *Philos Trans R Soc B-Biol Sci*, 2010, 365: 3765–3778
- 134 Funk C, Dettinger M D, Michaelsen J C, et al. Warming of the Indian Ocean threatens eastern and southern African food security but could be mitigated by agricultural development. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 11081–11086