

气候变化对海洋鱼类群落结构的影响研究进展

李 森^{1,2}, 许友伟², 孙铭帅², 张 俊², 李佳俊², 陈作志², 张 魁²

(1. 上海海洋大学 海洋科学学院, 上海 201306; 2. 中国水产科学研究院 南海水产研究所, 农业农村部外海渔业可持续利用重点实验室, 广东 广州 510300)

摘要: 全球气候变化影响着海洋生态系统的多个方面, 而鱼类群落结构对气候变化的响应机制是探索海洋生态系统演变规律的关键点之一。本文结合国内外相关研究成果, 概述了气候变化引起的温度、盐度、CO₂ 浓度、海平面高度、溶解氧以及海流等的改变对鱼类群落结构的影响, 并以太平洋十年涛动(Pacific Decadal Oscillation, PDO)和厄尔尼诺-南方涛动(El Niño Southern Oscillation, ENSO)等典型气候现象为例, 探讨了鱼类群落对典型气候现象的响应, 讨论了需要解决的重点问题, 以期科学应对气候变化和制定海洋生物多样性保护策略提供依据。

关键词: 气候变化; 鱼类群落结构; 太平洋十年涛动; 厄尔尼诺-南方涛动; 环境因子

中图分类号: P735 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3096(2022)07-0120-10

DOI: 10.11759/hyxx20210807002

全球变化指地球系统随着自然环境变化或者人类活动而发生的改变。其中, 全球气候变化速度之快是空前的, 对海洋生物及生态系统的影响也是前所未有的^[1-2]。鱼类群落作为空间尺度的一个重要生态单元, 在物质循环和能量流动方面都反映着水生生态系统的特征。鱼类群落多样性以及稳定性对维持整个水生生态系统的健康具有至关重要的作用。鱼类群落生态学是海洋生态系统研究的重要内容, 而探究鱼类群落格局的形成过程和机制是其核心内容。海洋鱼类种类组成的改变是鱼类群落对环境变化的直接响应, 其结果对渔业资源评估和渔业管理有重要的影响。近年来, 气候变化对海洋生态系统中鱼类群落结构影响的研究正逐渐成为新的研究热点^[3-4]。本文综述了国内外有关气候变化对鱼类群落结构影响的研究进展, 阐述了气候变化引起的主要生态因子变化对鱼类群落种类组成和时空动态的影响, 分析了鱼类群落结构对太平洋十年涛动(Pacific Decadal Oscillation, PDO)、厄尔尼诺-南方涛动(El Niño Southern Oscillation, ENSO)等典型气候现象的响应, 讨论了需要解决的重点问题, 以期科学应对气候变化和制定海洋生物多样性保护策略提供依据。

1 环境因子改变对鱼类群落结构的影响

气候变化通过改变海水温度、盐度、海平面高

度、CO₂ 浓度、溶解氧(Dissolved Oxygen, DO)以及海流等直接对鱼类群落结构产生影响, 主要表现在生物量、丰度、分布以及物种组成等方面^[5-6]。这些不同的生态因子之间也会产生相互作用, 共同影响鱼类的生活史、种群动态、群落结构和分布。以珊瑚礁生态系统为例, 温度变化影响了鱼类的生理条件、发育速度、生长速度、游动能力、繁殖性能和行为; 海洋酸化通过改变碳酸盐离子平衡阻碍鱼类胚胎的发育或幼体阶段骨骼与耳石的生长; 气候变化导致洋流强度或方向的任何变化都可能影响幼体在珊瑚礁之间的移动, 同时影响作为饵料的浮游生物的繁殖和分布, 最终影响幼体的生长与生存和成鱼的生长与繁殖; 海平面上升和极端天气也造成了鱼类群落在生物量、丰度、分布以及物种组成等方面的波动, 这些因子的共同作用影响了整个珊瑚礁生态系统的鱼类群落结构(如图 1 所示)^[7-8]。

收稿日期: 2021-08-07; 修回日期: 2022-01-16

基金项目: 国家重点研发计划(2018YFD0900906); 国家自然科学基金(31602157)

[Foundation: National Key R&D Program of China, No. 2018YFD0900906; National Natural Science Foundation of China, No. 31602157]

作者简介: 李森(1996—), 男, 湖南岳阳人, 硕士研究生, 主要从事海洋生态学研究, 电话: 18274132802, E-mail: 1771568464@qq.com; 张魁(1987—), 通信作者, 男, 山东淄博人, 博士, 副研究员, 主要从事渔业资源评估和海洋生态学研究, 电话: 13326493779, E-mail: zhangkui@scsfri.ac.cn

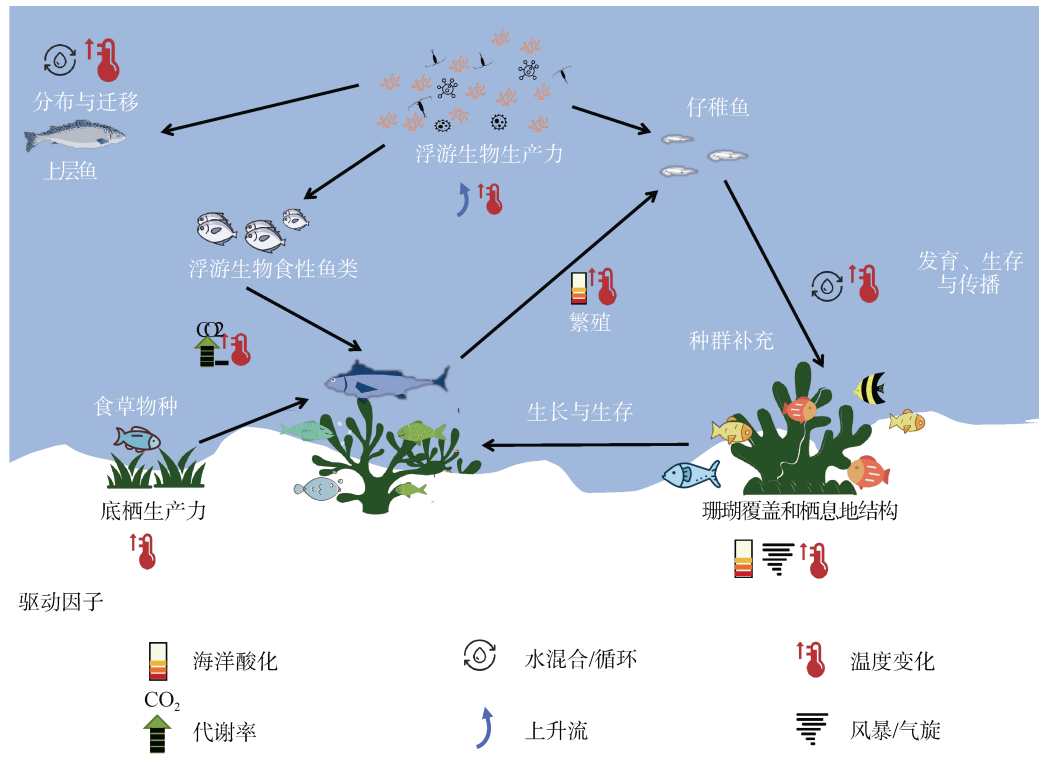


图1 气候变化影响鱼类群落不同生命阶段^[7]

Fig. 1 Climate change affects different life stages of fish communities^[7]

1.1 海水温度

联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)发布的评估报告指出,由于温室气体的增加,出现海洋表层变暖和区域海冰消失的趋势^[9]。再加上持续不断的自然气候变化,这将给生态系统带来巨大的压力。当平均温度升高 2.0~4.0 °C 时,全球将面临大量动植物灭绝的高风险和整个地球系统的紊乱^[5, 10]。研究表明,温度对鱼类的繁殖、补充、生长、生理和行为有直接的影响,具体表现为海水变暖引起鱼类个体对食物摄取率和新陈代谢率等速率的改变导致种群和食物网组成的变化,这些变化反过来影响个体的生长、生存和繁殖,影响种群的生物量和丰度(如图 2 所示)^[11]。此外,当温度上升超过物种耐受范围上限时,鱼类活动水平和栖息地的分布发生改变,影响不同区域鱼类种群生物量和群落结构,最终影响海洋渔业生产力^[12]。据统计,全球平均温度约以每 10 年 0.2 °C 的速度上升,而 20 世纪初期以来,上层海水的平均温度上升了 0.6 °C^[13]。全球气候变化对全球海域的影响同样不均匀,两极地区受影响更为明显,北极海冰分布区域呈现范围减少、厚度减薄的趋势,夏季海冰范围以每 10 年(12.8±2.3)%的速率

减少,北极海区升温显著^[14-15]。20 世纪 70 年代末以来,中国近海(包括渤海、黄海、东海和南海)及邻近海域的海表温度也有明显的年际和年代际变化特征,海表温度有显著上升的趋势,冬季部分海域最高升温达 2 °C 以上^[16-17]。

1.1.1 温度上升对海洋鱼类分布的影响

海水温度升高正在引起全球范围内海洋鱼类分布特征的改变。在温度变化迅速的东北大西洋等区域,鱼类群落和浮游生物的分布迅速向极地转移^[18]。同时,北极持续变暖和盐度降低,预计鱼类群落的分布和生产力将发生进一步变化。研究表明,比斯开湾东部大陆架的 56 个底栖鱼类中,有 20 个物种的丰度指数下降或波动,其中有超过三分之一的物种向纬度更高、范围狭窄的北方转移,北方海域物种的总生物量呈下降趋势;36 个物种的丰度指数增加,其中三分之一的物种分布在平均纬度低、范围广的地区,亚热带物种的生物量呈上升趋势^[19]。此外,因浮游生物群落在分布上也随着气候变化发生改变,以浮游生物为饵料的鱼类群落发生相应的变化。例如,在北大西洋东部和欧洲大陆架海域,桡足类生物发生了强烈的生物地理变化,暖水种向北扩张,冷水

罗的海部分收缩,淡水物种的栖息地可能会扩大^[28]。虽然由于海水温度的预期上升,一些新物种可能会迁移,但由于波罗的海的盐度较低,这些物种中只有少数能够成功地在此定居。盐度的变化会影响大西洋鳕鱼(*Gadus morhua*)鱼卵的存活率,盐度降低会导致其鱼卵下沉,而鱼卵在深层的缺氧环境中将无法存活^[28-29]。同时,处于生长发育早期阶段的幼体对盐度变化的耐受力相对较弱,当所处环境中盐度降低时,一般会迁移至盐度合适的环境中避免渗透压剧烈变化对生物体造成伤害^[30]。虽然融化的极地冰盖正在降低远洋的平均盐度,但海平面上升和干旱条件会通过洪水和海水入侵含水层,再加上淡水输入减少,部分沿海地区的盐度可能会提高,对其鱼类群落产生影响。例如,气候变化引起加利福尼亚地区盐度上升,导致美洲胡瓜鱼(*Osmerus mordax*)大量减少并处于濒危的状态^[31-32]。在食物充足时,部分鱼类可通过生理调整恢复体内平衡。因此现阶段盐度的变化不太可能导致物种灭绝,但这些环境变化将会进一步限制物种栖息地,使其迁移到盐度合适的区域,从而对鱼类群落结构造成改变^[33]。

1.3 海平面上升

海平面变化主要通过海洋上层的热膨胀和冰川或冰盖融化导致海平面上升来反映气候变化^[34]。根据模型对全球海平面的预测,1990年—2050年平均海平面可能上升30~53 cm,到2100年可能达到75~190 cm^[35]。研究表明,1993—2012年中国近海海平面平均上升速率为每年4.87 mm,其中南海上升速率为每年4.42 mm^[36]。南海海平面上升的重要原因是上层海水变暖,且该变暖趋势可能与附近的西太平洋暖池区的年代尺度变化有关^[5]。据预测2012年之后我国各海域海平面呈加速上升趋势,南海海平面平均上升速率为每年5.30 mm,预计到2030年,海平面将比2012年上升150~170 mm左右^[36]。海平面的上升会淹没一些低洼的沿海地区,可能导致沿海物种的浅水栖息地面积和近海物种幼体的保育区面积增加。与此同时,海平面上升预计将迫使咸水进一步向内陆和上游移动,进一步对海岸带生态系统产生影响^[5,37]。以红树林为例,红树林不仅是幼体保育栖息地,还能作为躲避捕食者的避难所,并可能作为大型鱼类的觅食场所。海平面上升使得红树林覆盖面积增加,促进了鱼类多样性,结合其他环境因子对鱼类群落产生重要影响^[38]。同时,海平面上升导致

生态系统迁移的活动,可能会因人类活动对沿海的开发而限制新栖息地的形成,造成海岸带生态系统的消亡或损失。

1.4 其他变化与鱼类群落

自工业革命以来,大气中CO₂含量逐年上升,同时大量CO₂被海水吸收,造成海洋酸化。预计到2100年,海洋酸碱度将下降0.4个单位,并直接和间接对海洋生态系统和鱼类多样性产生负面影响^[39]。在海洋生物中,鱼类具有良好的酸碱调节能力,因而被认为能够应对低酸环境^[40-41]。然而研究表明,低酸环境也会对鱼类生理、行为、耳石和鱼骨、繁殖、生存和生长产生多种直接影响,同时通过栖息地改变、食物供应和与其他物种的相互作用而对鱼类群落产生间接影响^[42-43]。海洋酸化对珊瑚礁鱼类影响的研究表明,海洋酸化对不同鱼类群落的影响存在差异。目前,海洋酸化能够促进海葵双锯鱼(*Amphiprion percula*)幼体的生长速率,但对黑双锯鱼(*Amphiprion melanopus*)幼体的生长有负面影响^[44-45]。研究表明,暗礁鱼类对低酸环境会发生显著的行为变化,但其生理表现不会受到影响^[46]。同时部分鱼类丰度的差异可能是由海洋酸化对珊瑚群落影响而间接造成的^[47]。此外,众多研究证据表明,一些物种可以通过较长时间去适应低酸环境,由此预测现阶段海洋酸化对海洋鱼类群落影响的能力仍然有限^[44]。然而未来海洋群落可能会受到海洋酸化的影响,当鱼类群落不能适应未来海洋持续酸化时,可能会对其群落造成重大变化。

DO作为溶解在水环境中的分子态氧,是水生生物获得氧气的主要来源^[46]。气候变化引起海洋变暖使得海洋中溶解氧减少。一方面,海洋变暖导致O₂的溶解度降低;另一方面是因为海洋变暖导致海洋上层的层结性增强,减少了O₂向海洋深处的输送^[48]。而氧气最能解释鱼类多样性和群落组成的变化,鱼类群落密度和多样性都随着海水氧气的减少而下降^[49]。溶解氧含量通过生理耐受限度影响鱼类活动水平和栖息地的改变,最终影响不同区域鱼类种群生物量和群落结构^[50]。研究表明,美国西海岸底层渔获量和物种丰富度与DO浓度呈现显著的正相关关系^[51]。随着DO含量的降低,部分鱼类因耐受范围发生迁移,致使群落组成发生改变和物种多样性降低^[52-53]。之后,这些区域可能成为食物丰富且能躲避捕食者的避难所,形成少数耐受物种的良好生境^[52,54]。此外,

鱼类可以通过降低代谢去适应环境^[54]。研究表明,加利福尼亚湾中上层鱼类群落的耐缺氧能力也有所提高,在严重缺氧地区,物种丰富度和幼体数量都较高^[52]。在对日本东京湾鱼类群落与环境因子的研究过程中发现,单丝鳊(*Callionymus filamentosus*)和口虾蛄(*Oratosquilla oratoria*)可能由于缺氧导致其幼体的栖息地发生迁移^[55]。

另外,温度、降水和盐度的变化以及风的综合作用将影响海洋环流。在对波罗的海环流对鱼类影响的研究表明,洋流对幼体行为活动以及通过沿海上升流的变化对幼体食物生产的作用均产生影响^[56]。这种变化可能改变鱼类和无脊椎动物的幼体输送到河口等育幼场的路径,严重威胁这些生物类群的生存,改变整个海岸带鱼类群落的种类组成^[57]。然而,对各地区未来环流的预测非常不确定,各种模型之间差异很大^[58],目前我们无法确定未来的环流对鱼类生态是有益还是有害。

2 典型气候现象对鱼类群落结构的影响

2.1 ENSO

随着全球气候的变化,极端天气和气候事件时常发生,呈现增多增强的趋势。其中,ENSO 是全球气候年际变化的主要来源。ENSO 起源于热带太平洋,由赤道太平洋中东部异常变暖阶段的厄尔尼诺和随后异常变冷阶段的拉尼娜组成。19 世纪末,厄尔尼诺开始引起人们的注意,整个赤道太平洋海水异常增暖现象开始被观测到。同时,ENSO 事件每 2~7 年不规则地发生,很难去预测^[59]。随着厄尔尼

诺事件的开始以及其加剧全球变暖的事实,未来几年里恶劣天气将会频发,对海洋鱼类群落的影响将会扩大。

ENSO 通过生态因子的变化影响鱼类的生长、死亡率、繁殖力、产卵分布和移动,对鱼类群落结构产生影响。研究表明,在厄尔尼诺事件期间,秘鲁和智利北部的海温逐渐升高,对北方鳀鱼群落产生普遍的负面影响,导致秘鲁和智利北部的秘鲁鳀(*Engraulis ringens*)大量死亡,但增加了如南美拟沙丁鱼(*Sardinops sagax*)或智利竹筴鱼(*Trachurus murphyi*)的中上层鱼类丰度^[60-61]。同时,受厄尔尼诺影响的中小型中上层鱼类,为避开秘鲁北部温暖的水域通常移至更靠近海岸的地方,以其为饵食的海洋捕食者如智利狐鲣(*Sarda chilensis*)、鲱鳅(*Coryphaena hippurus*)和黄鳍金枪鱼(*Thunnus albacores*)沿着靠近海岸的暖锋前进,最终影响整个区域的群落结构(如图 3 所示)^[60, 62-63]。厄尔尼诺(拉尼娜)期间海水温度、溶解氧浓度以及饵料密度发生改变,驱动金枪鱼的分布区域从其栖息地向东扩展(向西收缩)^[63]。日本渔业数据记录显示,ENSO 影响了长鳍金枪鱼(*Thunnus alalunga*)的洄游模式,在厄尔尼诺年期间其分布范围更广。鉴于所有金枪鱼类都在温暖的水域产卵,它们的产卵栖息地很可能与鲱鱼一样都受到 ENSO 事件的影响^[63-64]。此外,加利福尼亚湾底层鱼类在强厄尔尼诺期间降雨量急剧增加,提高了红树林河口生境中的氧气浓度,增加了纹眼笛鲷(*Lutjanus argentiventris*)的补充量^[64]。秘鲁无须鳕(*Merluccius gayiperuanus*)作为北太平洋丰富的底层经济鱼类,在强厄尔尼诺事件期间,受溶解氧和温度的影响,群落向外迁移^[61, 65]。

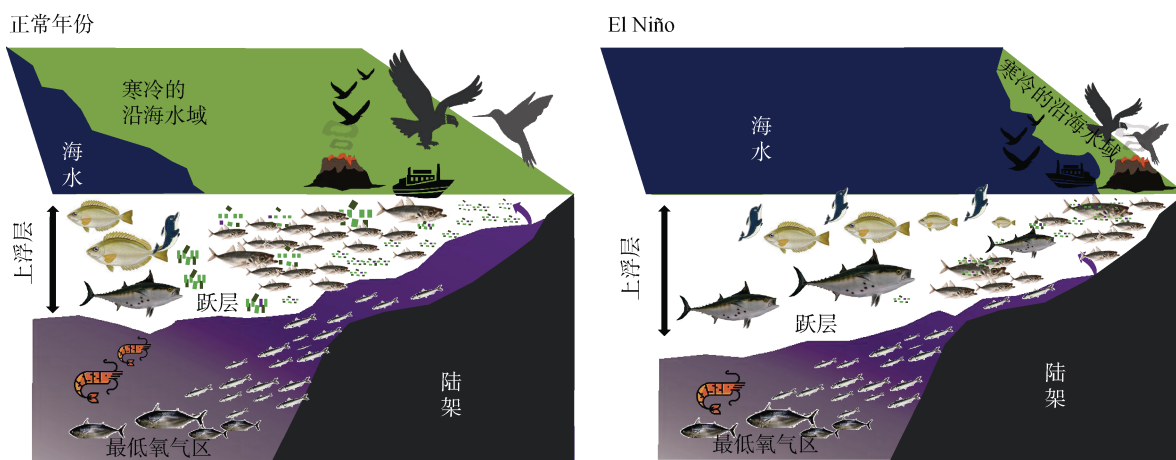


图 3 与厄尔尼诺现象相关的近岸-近海海洋生态系统变化的概念模型^[63]

Fig. 3 Conceptual model of inshore-offshore pelagic ecosystem changes associated with El Niño^[63]

ENSO 期间浮游生物群落在分布上发生改变,以浮游生物为饵料的鱼类发生相应的变化。在 ENSO 对东南太平洋智利竹筴鱼渔场空间分布影响的研究中指出,渔场空间分布产生移动的原因,除了鱼类进行适温洄游以外,气候变化导致其饵料结构产生变化也是其主要原因^[66]。例如,位于我国东南部的闽南——台湾浅滩渔场在厄尔尼诺爆发前,黑潮流量增大,有利于台湾浅滩出现强大的上升流,大量富含营养盐的海水从底层涌升,使得该海域浮游生物大量繁殖,给中上层鱼类带来丰富的饵料,致使中上层鱼类种群数量增加;而在厄尔尼诺盛期,黑潮流量减少,上升流减弱,中上层鱼类大量减少^[67]。然而,ENSO 似乎在中上层鱼类的长期种群动态中没有发挥主要作用,这种动态似乎受几十年至几千年时间尺度的海洋条件的因素的控制。ENSO 对海洋鱼类的影响也可能经历一段时间的滞后,因为生境的改变会影响到鱼类的补充,并最终在事件发生数月或数年后影响到种群规模和地理格局。

2.2 太平洋年代际振荡(PDO)与群落结构

PDO 是基于海水表面温度的太平洋长期气候变化模式,根据海表温度(SST)的偏高、偏低和年均 PDO 指数(PDOI)的正、负,PDO 被分为暖、冷期^[68]。PDO 被认为是东北太平洋鱼类种群波动的重要驱动力^[69]。东北太平洋海洋生态系统的重大变化与 PDO 的阶段变化相关:暖期提高阿拉斯加沿海海洋的生物生产力,抑制了美国西海岸的生产力,冷期出现相反的模式^[70-71]。例如,阿拉斯加鲑鱼种群数量随 PDO 模式的变化产生多年尺度的大幅波动。在 PDO 对北太平洋小型中上层鱼类栖息地影响的研究表明,PDO 影响秋刀鱼(*Coloabis saira*)冬季产卵场和索饵场,PDO 冷期秋刀鱼提前向生产力丰富的高纬度洄游,资源丰度与产卵场 SST 呈负相关,与索饵场 SST 呈正相关^[72]。同时,西北太平洋海温随 PDO 发生波动,黄海中部鳀鱼(*Engraulis japonicus*)种群可能受海温变化产生影响^[73-74]。在 PDO 暖期,西北太平洋海温降低,等温线向南移动,导致冬季鳀鱼南迁,黄海南部的鳀鱼数量会增加,而日本海会相应减少。此外,在较冷的时期,黄海中部的饵料丰富,为鳀鱼越冬提供了有利条件^[74]。研究证实了气候驱动因素在十年时间尺度上对沿海海洋生态系统变化的重要性^[69],通过数据分析,有可能利用 PDO 预测未来鱼类群落的变化,增强我们对气候变化影响海洋生态系统的认知。

3 结论与展望

气候变化通过多个方面对海洋鱼类群落结构产生影响:(1) 温度上升已经并继续改变着海洋鱼类的分布格局与物种组成;(2) 盐度的变化影响着鱼类浮游生物的生长、发育和繁殖,从而影响鱼类种类和数量的时空分布;(3) 海平面上升增加了沿海物种的浅水栖息地面积和近海物种幼体的保育区面积,对海岸生态系统的结构和功能产生巨大影响;(4) 海洋酸化直接或间接影响鱼类群落的分布、丰度和生物多样性,影响着海洋生态系统;(5) 溶解氧含量通过生理耐受限度影响鱼类活动水平和栖息地的改变,最终影响不同区域鱼类种群生物量和群落结构;(6) 以 PDO 和 ENSO 为例的时空尺度上的气候变化现象对鱼类群落造成多方面的影响,给海洋渔业资源的可持续开发与科学管理带来了挑战。

气候变化已经对海洋鱼类群落结构造成明显影响。由于海洋长期监测和研究资料的缺乏,我们对气候和环境因素在个体、种群和生态系统水平上影响鱼类群落结构变化过程的了解还远远不够,但我们已经能够观察到一些变化,而这些变化很大程度上归因于鱼类群落对气候变化的响应^[75]。因此,可以改进年际变化、十年(区域)变化和全球气候变化相关的模型,更好地对过去和当前观测的结果进行分析以及预测未来气候变化,以便在规划管理措施时更好地利用气候变化信息,加强对气候变化事实的认知和气候变化自然规律的认识。此外,鱼类群落对气候的响应会表现出一定的滞后性。例如,ENSO 事件引起生境的改变会影响到种群的补充,并最终在事件发生数月或数年后影响到种群规模和地理格局,因此对于气候变化对鱼类群落结构的影响需要进行长期的研究^[63]。

纵观历史,自然系统已经发展出了适应气候变化的自我调节能力,这将有助于它们减轻未来变化产生的影响。然而,渔业活动、栖息地破坏、污染等人为造成的压力以及气候变化速度的加快都将限制自然界的自我调节能力。其中,渔业活动与气候之间存在着强烈的相互作用,捕捞影响着海洋鱼类群落和海洋生物多样性,使两者对气候变化等额外的压力更加敏感^[18]。研究表明,海洋渔获物组成的变化与海洋温度变化显著相关,高纬度温暖水域鱼类渔获物的优势度上升,而热带亚热带鱼类渔获物的比例下降^[21]。渔获物构成的这种变化对我国部

分渔区有一定的影响, 这些区域在社会经济方面往往容易受到气候变化的影响。热带地区的持续升温超过热带物种的热耐受范围, 可能会大大降低该地区的渔获物。因此, 我们需要考虑制定适当的策略, 以尽量减少对热带和亚热带沿海地区经济和食物安全的影响^[21]。同时研究发现, 海洋开发历史也与温度变化相互作用, 经历过剧烈和长期过度捕捞的种群更可能受到气候变暖的负面影响^[12]。因此, 我们在制定管理措施时, 应当多加考虑过度捕捞放大环境变化引起的丰度波动。

渔业生产和气候变化作为改变海洋生态系统的主要驱动因素, 对鱼类群落产生相互关联的作用, 必须共同加以解决^[18]。鱼类是海洋生态系统的一个组成部分, 应当发展一种预防性的、基于生态系统的方法, 不仅仅是评估和管理几个具有商业重要性的物种, 最终为纳入气候引起的变化提供了更好的基础^[75]。为了适应变化的气候, 未来的监测和研究必须与反应灵敏、灵活和自反性的管理系统密切联系^[39]。由于海洋鱼类群落结构及其对气候变化响应的复杂性和区域可变性, 现阶段很难为渔业管理提供详细的管理和适应策略, 当前降低捕捞死亡率是减少气候变化影响的主要可行手段。因此, 世界各地的学者试图阐明鱼类群落和气候变化之间的联系, 以期为渔业资源的可持续利用和未来渔业管理策略提供相关的理论依据。

参考文献:

- [1] BRIERLEY A S, KINGSFORD M J. Impacts of climate change on marine organisms and ecosystems[J]. *Current Biology*, 2009, 19(14): 602-614.
- [2] CHEUNG W, LAM V, SARMIENTO J L, et al. Large-scale redistribution of maximum fisheries catch potential in the global ocean under climate change[J]. *Global Change Biology*, 2010, 16(1): 24-35.
- [3] MOLINOS J, HALPERN B, SCHOEMAN D, et al. Climate velocity and the future global redistribution of marine biodiversity[J]. *Nature Climate Change*, 2015, 6(1): 83-88.
- [4] OKEY T A, ALIDIND H M, LO V, et al. Effects of climate change on Canada's Pacific marine ecosystems: a summary of scientific knowledge[J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2014, 24(2): 519-559.
- [5] 陈宝红, 周秋麟, 杨圣云. 气候变化对海洋生物多样性的影响[J]. *台湾海峡*, 2009, 28(3): 437-444.
CHEN Baohong, ZHOU Qiulin, YANG Shengyun. Impacts of climate changes on marine biodiversity[J]. *Journal of Oceanography in Taiwan Strait*, 2009, 28(3): 437-444.
- [6] BEAUGRAND G. *Marine Biodiversity, Climatic Variability and Global Change*[M]. Oxford: Taylor and Francis: 2014.
- [7] MUNDAY P L, JONES G P, PRATCHETT M S, et al. Climate change and the future for coral reef fishes[J]. *Fish and Fisheries*, 2010, 9(3): 261-285.
- [8] WOLFF N H, MUMBY P J, DEVLIN M, et al. Vulnerability of the Great Barrier Reef to climate change and local pressures[J]. *Glob Chang Biol*, 2018, 24(5): 1978-1991.
- [9] OVERLAND J E, ALHEIT J, BAKUN A, et al. Climate controls on marine ecosystems and fish populations[J]. *Journal of Marine Systems*, 2008, 79(3): 305-315.
- [10] CARDINALE B J, DUFFY J E, GONZALEZ A, et al. Biodiversity loss and its impact on humanity[J]. *Nature*, 2012, 489(7401): 59-67.
- [11] GRDMARK A, HUSS M. Individual variation and interactions explain food web responses to global warming[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences*, 2020, 375(1814): 1-11.
- [12] FREE C M, THORSON J T, PINSKY M L, et al. Impacts of historical warming on marine fisheries production[J]. *Science*, 2019, 363(6430): 979-983.
- [13] HANSEN J, SATO M, RUEDY R, et al. Global temperature change[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2006, 103(39): 14288-14293.
- [14] 效存德, 苏勃, 窦挺峰, 等. 极地系统变化及其影响与适应新认识[J]. *气候变化研究进展*, 2020, 16(2): 153-162.
XIAO Cunde, SU Bo, DOU Tingfeng, et al. Interpretation of IPCC SROCC on polar system changes and their impacts and adaptations[J]. *Climate Change Research*, 2020, 16(2): 153-162.
- [15] MA L, WANG B, CAO J. Impacts of atmosphere-sea ice-ocean interaction on Southern Ocean deep convection in a climate system model[J]. *Climate Dynamics*, 2020, 54(3): 4075-4093.
- [16] 薄凡, 庄贵阳. 中国气候变化政策演进及阶段性特征[J]. *阅江学刊*, 2018, 10(6): 14-24.
BAO Fang, ZHUANG Guiyang. The evolution and periodic characteristics of China's climate change policies[J]. *Yuejiang Academic Journal*, 2018, 10(6): 14-24.
- [17] 刘喜惠. 我国近海 SST 低频变化的特征及其可能机制[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2012.
LIU Xihui. Characteristic and mechanisms of Sea Surface Temperature low frequency variability in the offshore sea of China[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2012.
- [18] BRANDER K M. Global fish production and climate

- change[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104(50): 19709-19714.
- [19] JEAN-CHARLES P, FABIAN B. The impact of climate change on the fish community structure of the eastern continental shelf of the Bay of Biscay[J]. ICES Journal of Marine Science, 2005, 62(7): 7225-7228.
- [20] QUERO J. Changes in the Euro-Atlantic fish species composition resulting from fishing and ocean warming[J]. Italian Journal of Zoology, 1998, 65(1): 493-499.
- [21] 曾嘉维. 雷州湾及邻近水域鱼类群落结构变化[D]. 湛江: 广东海洋大学, 2019.
ZENG Jiawei. Changes in fish community structure in Leizhou Bay and its adjacent waters[D]. Zhanjiang: Guangdong Ocean University, 2019.
- [22] 陈春亮, 张才学. 雷州湾浮游植物群落结构特征及其环境影响分析[J]. 应用海洋学学报, 2016, 32(2): 174-182.
CHEN Chunliang, ZHANG Caixue. Community structure of phytoplankton in the coastal waters of Leizhou Bay with its relationships to environmental factors[J]. Journal of Applied Oceanography 2016, 32(2): 174-182.
- [23] MCLEAN M, MOUILLOT D, LINDEGREN M. A Climate-Driven Functional Inversion of Connected Marine Ecosystems[J]. Current Biology, 2018, 28(22): 3654-3660.
- [24] 徐姗姗, 郭建忠, 范江涛, 等. 夏季大亚湾鱼类群落结构与多样性[J]. 生态学杂志, 2020, 39(4): 1254-1264.
XU Shannan, GUO Jianzhong, FAN Jiangtao, et al. Changes in fish community structure and diversity in Daya Bay in summer[J]. Chinese Journal of Ecology, 2020, 39(4): 1254-1264.
- [25] BAUDRON A R, NEEDLE C L, RIJNSDORP A, et al. Warming temperatures and smaller body sizes: synchronous changes in growth of North Sea fishes[J]. Global Change Biology, 2014, 20(4): 1023-1031.
- [26] COMTE L, OLDEN J D. Climatic vulnerability of the world's freshwater and marine fishes[J]. Nature Climate Change, 2017, 7(10): 718-722.
- [27] HWANG K, JUNG S. Decadal changes in fish assemblages in waters near the Ieodo ocean research station (East China Sea) in relation to climate change from 1984 to 2010[J]. Ocean Science Journal, 2012, 47(2): 83-94.
- [28] MACKENZIE B R, GISLASON H, MÖLLMANN C, et al. Impact of 21st century climate change on the Baltic Sea fish community and fisheries[J]. Global Change Biology, 2017, 13(7): 1348-1367.
- [29] Gerrodette T. Marine Conservation Biology: The science of maintaining the sea's biodiversity[J]. BioScience, 2007, 57(6): 536-537.
- [30] PAPERNO R, BRODIE R B. Effects of environmental variables upon the spatial and temporal structure of a fish community in a small, freshwater tributary of the Indian River Lagoon, Florida[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2004, 61(2): 229-241.
- [31] WIJK E, RINTOUL S R. Freshening drives contraction of Antarctic Bottom Water in the Australian Antarctic Basin[J]. Geophysical Research Letters, 2014, 41(5): 1657-1664.
- [32] DAVIS B E, COCHERELL D E, TED S, et al. Sensitivities of an endemic, endangered California smelt and two non-native fishes to serial increases in temperature and salinity: implications for shifting community structure with climate change[J]. Conservation Physiology, 2019, 7(1): 1-16.
- [33] DOWD W W, HARRIS B N, CECH J J, et al. Proteomic and physiological responses of leopard sharks (*Triakis semifasciata*) to salinity change[J]. Journal of Experimental Biology, 2009, 213(2): 210-224.
- [34] CAZENAVE A, LLOVEL W. Contemporary sea level rise[J]. Annual Review of Marine Science, 2010, 2(1): 145-173.
- [35] VERMEER M, RAHMSTORF S. Global sea level linked to global temperature[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2009, 106(51): 21527-21532.
- [36] 赵健. 中国南海及东海近海测高海平面变化监测与预测[J]. 测绘学报, 2020, 49(5): 138.
ZHAO Jian. Sea level change monitoring and prediction using satellite altimetry in south China Sea and East China Sea coastal ocean[J]. Acta Geodaetica et Cartographica Sinica, 2020, 49(5): 138.
- [37] FUJII T. Climate Change, Sea-Level Rise and Implications for Coastal and Estuarine Shoreline Management with Particular Reference to the Ecology of Intertidal Benthic Macrofauna in NW Europe[J]. Biology, 2012, 1(3): 597-616.
- [38] GUO H, WEAVER C, CHARLES S P, et al. Coastal regime shifts: rapid responses of coastal wetlands to changes in mangrove cover[J]. Ecology, 2017, 98(3): 762-772.
- [39] PACHAURI K, MEYER A. Climate change 2014. Synthesis report[J]. Environmental Policy Collection, 2014, 27(2): 408.
- [40] CATTANO C, CLAUDET J, DOMENICI P, et al. Living in a high CO₂ world: A global meta-analysis shows multiple trait-mediated fish responses to ocean acidification[J]. Ecological Monographs, 2018, 88(3): 320-335.
- [41] NAGELKERKEN I, GOLDENBERG S U, FERREIRA C M, et al. Species interactions drive fish biodiversity loss in a high-CO₂ world[J]. Current Biology, 2017, 27(14): 2177-2184.
- [42] MELZNER F, GUTOWSKA M A, LANGENBUCH M, et al. Physiological basis for high CO₂ tolerance in marine

- ectothermic animals: Pre-adaptation through lifestyle and ontogeny[J]. *Biogeosciences*, 2009, 6(3): 4693-4738.
- [43] NAGELKERKEN I, MUNDAY P L. Animal behaviour shapes the ecological effects of ocean acidification and warming: moving from individual to community-level responses[J]. *Global Change Biology*, 2016, 22(3): 974-989.
- [44] MUNDAY P L, GAGLIANO M, DONELSON J M, et al. Ocean acidification does not affect the early life history development of a tropical marine fish[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2011, 423(12): 211-221.
- [45] MILLER G M, WATSON S A, DONELSON J M, et al. Parental environment mediates impacts of elevated CO₂ on a coral reef fish[J]. *Nature Climate Change*, 2012, 2(12): 858-861.
- [46] MUNDAY P L, CHEAL A J, DIXSON D L, et al. Behavioural impairment in reef fishes caused by ocean acidification at CO₂ seeps[J]. *Nature Climate Change*, 2014, 4(6): 487-492.
- [47] CHIVERS D P, MCCORMICK M I, NILSSON G E, et al. Impaired learning of predators and lower prey survival under elevated CO₂: a consequence of neurotransmitter interference[J]. *Global Change Biology*, 2014, 20(2): 515-522.
- [48] 王双晶. 二氧化碳增加和气候变化对海洋碳储量、酸化及氧储量的影响[D]. 杭州: 浙江大学, 2015.
WANG Shuangjing. Response of the ocean carbon storage, acidification and oxygen storage to increasing atmospheric CO₂ and climate change[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2015.
- [49] SPERLING E A, FRIEDER C A, LEVIN L A. Biodiversity response to natural gradients of multiple stressors on continental margins[J]. *Proceedings of the Royal Society. Biological sciences*, 2016, 283(1829): 1-8.
- [50] KRAMER D L. Dissolved oxygen and fish behavior[J]. *Environmental Biology of Fishes*, 1987, 18(2): 81-92.
- [51] KELLER A A, CIANNELLI L, SIMON V, et al. Occurrence of demersal fishes in relation to near-bottom oxygen levels within the California current large marine ecosystem[J]. *Fisheries Oceanography*, 2015, 24(2): 162-176.
- [52] GALLO N D, BECKWITH M, WEI C L, et al. Dissolved oxygen and temperature best predict deep-sea fish community structure in the Gulf of California with implications for climate change[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2020, 637: 159-180.
- [53] KELLER A, CIANNELLI L, WAKEFIELD W W, et al. Species-specific responses of demersal fishes to near-bottom oxygen levels within the California Current large marine ecosystem[J]. *Marine Ecology Progress*, 2017, 568(24): 151-173.
- [54] GALLO N D, LEVIN L A. Fish ecology and evolution in the world's oxygen minimum zones and implications of ocean deoxygenation[J]. *Advances in Marine Biology*, 2016, 74: 117-198.
- [55] KODAMA K, OYAMA M, LEE J H, et al. Drastic and synchronous changes in megabenthic community structure concurrent with environmental variations in a eutrophic coastal bay[J]. *Progress in Oceanography*, 2010, 87: 157-167.
- [56] HINRICHSSEN H H, KRAUS G, VOSS R, et al. The general distribution pattern and mixing probability of Baltic sprat juvenile populations[J]. *Journal of Marine Systems*, 2005, 58: 52-66.
- [57] SPALDING M, RUFFO S, LACAMBRA C, et al. The role of ecosystems in coastal protection: Adapting to climate change and coastal hazards[J]. *Ocean and Coastal Management*, 2014, 90: 50-57.
- [58] MEIER H. Baltic Sea climate in the late twenty-first century: a dynamical downscaling approach using two global models and two emission scenarios[J]. *Climate Dynamics*, 2006, 27(1): 39-68.
- [59] BARNSTON A G, TIPPETT M K, DAVID G, et al. Skill of real-time seasonal ENSO model predictions during 2002-11: Is our capability increasing?[J]. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 2012, 93(5): 631-651.
- [60] ALBEIT J, NIQUEN M. Regime shifts in the Humboldt Current ecosystem[J]. *Progress in Oceanography*, 2004, 60: 201-222.
- [61] ARNTZ W E, GALLARDO V A, GUTIÉRREZ D, et al. El Niño and similar perturbation effects on the benthos of the Humboldt, California, and Benguela Current upwelling ecosystems[J]. *Advances in Geosciences*, 2006, 6(8): 243-265.
- [62] BARBER R T, CHÁVEZ F P. Ocean variability in relation to living resources during the 1982-1983 El Niño[J]. *Nature*, 1986, 319(6051): 279-285.
- [63] CHAVEZ F P, PENNINGTON J T, CASTRO C G, et al. Biological and chemical consequences of the 1997-1998 El Nio in central California waters[J]. *Progress In Oceanography*, 2002, 54: 205-232.
- [64] LEHODEY P, BERTRAND A, HOBDAV A J, et al. ENSO Impact on Marine Fisheries and Ecosystems[M]. Washington: American Geophysical Union, 2020.
- [65] GUEVARA-CARRASCO R, LLEONART J. Dynamics and fishery of the Peruvian hake: Between nature and man[J]. *Journal of Marine Systems*, 2008, 71(3): 249-259.
- [66] 杨香帅, 邹晓荣, 徐香香, 等. ENSO现象对东南太平洋智利竹荚鱼资源丰度及其渔场变动的影响[J]. *上海海洋大学学报*, 2019, 28(2): 133-140.
YANG Xiangshuai, ZOU Xiaorong, XU Xiangxiang, et al. Effects of ENSO on abundance index and spatial

- temporal change of Chilean jack mackerel in the southeast Pacific[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2019, 28(2): 133-140.
- [67] 周秋麟, 杨圣云. 气候变化与海洋生态(之一)[J]. 海洋开发与管理, 1998, 15(1): 45-49.
ZHOU Qiulin, YANG Shengyun. Climate Change and Marine Ecology[J]. Ocean Development and Management, 1998, 15(1): 45-49.
- [68] HARE S R, MANTUA N J. Empirical evidence for North Pacific regime shifts in 1977 and 1989[J]. Progress in Oceanography, 2000, 47: 103-145.
- [69] ZHOU X, SUN Y, HUANG W, et al. The Pacific decadal oscillation and changes in anchovy populations in the Northwest Pacific[J]. Journal of Asian Earth Sciences, 2015, 114(3): 504-511.
- [70] SALINGER M J. A brief introduction to the issue of climate and marine fisheries[J]. Climatic Change, 2013, 119(1): 23-35.
- [71] ALHEIT J, BAKUN A. Population synchronies within and between ocean basins: Apparent teleconnections and implications as to physical-biological linkage mechanisms[J]. Journal of Marine Systems, 2010, 79: 267-285.
- [72] 刘祝楠, 陈新军. 不同气候模态下西北太平洋秋刀鱼资源丰度预测模型建立[J]. 海洋学报, 2018, 40(6): 74-82.
LIU Zhunan, CHEN Xinjun. Forecasting model of abundance index of Cololabis saira in the Northwest Pacific under different climate condition[J]. Haiyang Xuebao, 2018, 40(6): 74-82.
- [73] BAO X, WAN X, GAO G, et al. The characteristics of the seasonal variability of the sea surface temperature field in the Bohai Sea, the Huanghai Sea and the East China Sea from AVHRR data[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2002: 125-133.
- [74] 孙珊, 刘素美, 任景玲, 等. 黄海鳀鱼产卵场和越冬场营养盐分布特征[J]. 海洋科学, 2008, 32(10): 45-50.
SUN Shan, LIU Sumei, REN Jingling. Distribution of nutrients on anchovy spawning ground and overwintering ground in the Yellow Sea[J]. Marine Sciences, 2008, 32(10): 45-50.
- [75] BRANDER K. Impacts of climate change on fisheries[J]. Journal of Marine Systems, 2010, 79(3/4): 389-402.

Effects of climate change on marine fish community structures

LI Miao^{1, 2}, XU You-wei², SUN Ming-shuai², ZHANG Jun², LI Jia-jun²,
CHEN Zuo-zhi², ZHANG Kui²

(1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2. South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Key Laboratory for Sustainable Utilization of Open-sea Fishery, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Guangzhou 510300, China)

Received: Aug. 7, 2021

Key words: climate change; fish community structure; Pacific decade oscillation; El Niño southern oscillation; environmental factors

Abstract: Global climate change affects several aspects of the marine ecosystem. The response mechanism of fish community structure to climate change is one of the key points in exploring the evolution law of the marine ecosystem. Combined with relevant research results of both local and overseas scholars, this study summarizes the impact of changes in temperature, salinity, CO₂ concentration, sea surface height, dissolved oxygen, and ocean current caused by climate change on fish community structure. Considering the typical climate phenomena, such as the Pacific Decade Oscillation and the El Niño Southern Oscillation, the response of fish communities and the key problems to be solved are discussed. This study provides a scientific basis for coping with climate change and formulating biodiversity conservation strategies.

(本文编辑: 康亦兼)