

印度洋浮游生态系统的特点及其对 全球变暖的响应*

张武昌^{1, 2, 3} 赵苑^{1, 2, 3} 董逸^{1, 2, 3} 李海波^{1, 2, 3} 赵丽^{1, 2, 3} 肖天^{1, 2, 3}

(1. 中国科学院海洋研究所 中国科学院海洋生态与环境科学重点实验室 山东青岛 266071; 2. 青岛海洋科学与技术试点国家实验室 海洋生态与环境科学功能实验室 山东青岛 266237; 3. 中国科学院海洋大科学研究中心 山东青岛 266071)

摘要 与太平洋和大西洋相比, 印度洋有独特的季风和洋流系统和由此驱动的浮游生物分布及生产规律。在全球变暖的背景下, 印度洋的变暖趋势比太平洋和大西洋更为显著, 是研究变暖对海洋浮游生态系统影响的热点海区之一。文章结合国内外文献, 评述印度洋浮游生态系统的现状、特点及对全球变暖的响应, 包括印度洋的浮游生物地理分布、南北印度洋浮游生态系统的特点、印度洋特殊气候现象的生态学效应等内容。我国的印度洋浮游生态学研究正处于发展阶段, 建议将跨越 10°S 不同生物地理分布区中浮游生物的交汇格局、低盐水覆盖的孟加拉湾独特最小含氧带浮游生态研究和东印度洋暖池区漂浮生物对海洋变暖的响应作为切入点。

关键词 印度洋; 季风; 浮游生物; 最小含氧带; 全球变暖

中图分类号 Q958.8 **doi:** 10.11693/hyhz20210900201

与太平洋和大西洋相比, 印度洋拥有独特的水文物理过程: (1) 陆地限制了印度洋向北的延伸, 因此北印度洋主要位于热带, 海陆间热力差异引起季节性转向的季风, 并进一步驱动季节性转向的洋流 (Goes *et al.*, 2020); (2) 北印度洋 100~1 000 m 水层溶解氧浓度很低, 在此位置形成最小含氧带 (Sridevi *et al.*, 2020); (3) 太平洋海水通过印尼贯穿流进入印度洋, 由于印尼贯穿流流量巨大, 在澳洲西部形成南向的利文洋流, 这与南大西洋和南太平洋的东边界流方向相反 (Cannell *et al.*, 2012); (4) 赤道区域盛行西风, 因此赤道印度洋在东部形成暖池区, 这与太平洋和大西洋暖池位于西部不同, 东印度洋暖池与西太平洋暖池连接在一起形成印太暖池; (5) 印度洋缺少类似太平洋和大西洋的赤道上升流, 但在 50°~75°E、5°~10°S 区域有塞舌尔-查戈斯温跃层脊 (Hermes *et al.*, 2008, 2009); (6) 与太平洋的厄尔尼诺和拉尼娜现象类似, 赤道印度洋有偶极子现象 (Paul *et al.*, 2017) 和独特的季节内震荡 (Roxy *et al.*, 2019)。

目前全球海洋都面临温度升高的胁迫, 近年来对于热带海洋升温的研究越来越受到重视。印度洋在热带海洋中升温幅度最为显著, 其中西印度洋在 1901~2012 年间表层温度升高 1.2 °C (Roxy *et al.*, 2014), 印度洋暖池增温 0.7 °C (Roxy *et al.*, 2014), 印太暖池的面积已经扩大了一倍 (Roxy *et al.*, 2019)。南印度洋环流区域的表层水体升温速度为 0.05 °C/a (Jena *et al.*, 2013), 大大高于太平洋和大西洋亚热带环流区域 (0.014~0.036 °C/a) (Polovina *et al.*, 2008)。在全球变暖的背景下, 印度洋季风系统被认为是全球气候变化的“临界要素”之一 (Lenton *et al.*, 2008)。在全球海洋近一百年的叶绿素浓度变化中, 只有印度洋呈增加趋势, 其他大洋都在减少, 其中南印度洋增加速率高于北印度洋 (Boyce *et al.*, 2010)。

独特的水文物理过程驱动了印度洋与其他大洋不同的浮游生物地理分布模式、表层营养盐更新和浮游生物生产等生态过程。全球变暖将导致上述物理过程发生改变, 进而影响浮游生态过程, 这些变化可能

* 国家自然科学基金项目, 42076139 号, 41576164 号; 中国科学院战略性先导科技专项, XDB42030402 号。张武昌, 博士生导师, 研究员, E-mail: wuchangzhang@qdio.ac.cn; 并列第一作者: 赵苑, 副研究员, E-mail: yuanzhao@qdio.ac.cn

收稿日期: 2021-09-06, 收修改稿日期: 2021-10-29

引起生态灾害和渔业生产的波动,因此印度洋浮游生态系统对全球变暖的响应已成为近年来海洋科学研究的关注点之一。我国的海洋浮游生态学研究正在走向大洋,本文拟综述印度洋独特水文物理过程驱动的浮游生态过程及其对全球变暖的响应,分析目前的知识缺口,为我国在印度洋浮游生态学方面的研究提供切入点。

1 印度洋浮游生态学的调查历史

19 世纪末至 20 世纪初,澳大利亚和荷兰等国家在印度洋不同区域开展了零星的航次调查(Aleem *et al.*, 1984),但这些调查的规模都较小,研究内容有限。首个印度洋浮游生态学系统调查始于 1933~1934 年,英国和埃及科学家在阿拉伯海进行了 John Murray/Mabahiss 项目,共执行 10 个航次,采集了 209 个站点的浮游生物样品(Aleem *et al.*, 1984)。

此后,大规模的印度洋浮游生态系统国际合作调查主要包括三个比较密集的阶段。第一个阶段是 20 世纪 50~60 年代的国际印度洋科学考察计划(International Indian Ocean Expedition, IIOE)。联合国政府间海洋科学委员会(Intergovernmental Oceanographic Commission, IOC)认识到印度洋是全球四大洋中研究最少的区域,为加强印度洋海洋科学研究,IOC 与海洋研究科学委员会(Scientific Committee on Oceanic Research, SCOR)联合发起了 IIOE,执行期为 1960~1965 年,共有来自 14 个国家的 46 艘海洋考察船在印度洋全域进行了浮游生物分类和地理分布研究(Hood *et al.*, 2016)。IIOE 是迄今最为成功的海洋研究国际合作计划之一,其规模直到 21 世纪的国际海洋生物普查计划(Census of Marine Life, CoML)才被超越。

第二个密集调查阶段是 20 世纪 90 年代的全球海洋通量联合研究计划(Joint Global Ocean Flux Study, JGOFS),其调查主题是阿拉伯海的最小含氧带区域的碳通量,调查海区主要为阿拉伯海。JGOFS 计划主要由荷兰印度洋计划(1992~1993 年)、英国 Arabesque 计划(1994 年)、巴基斯坦 NASEER 计划(1992~1995 年)、印度 JGOFS(1994~1997 年)、美国 JGOFS(1994~1996 年)和德国 JGOFS(1995~1997 年)等组成(Smith *et al.*, 2005)。

第三阶段是正在进行的第二次国际印度洋科学考察计划(Second International Indian Ocean Expedition, IIOE-2)。鉴于对印度洋的现场调查仍然相对较少,SCOR、IOC 和全球海洋观测系统印度洋部分(Indian

Ocean Global Ocean Observing System, IOGOOS)于 2015 年共同发起了 IIOE-2,计划执行期为 2015~2025 年(<https://iioe-2.incois.gov.in/>)。

2 印度洋浮游生物地理分布及其对变暖的响应

2.1 印度洋的浮游生物地理分布

早期的印度洋浮游生态调查主要集中于浮游生物分类学和生物地理分布研究。在 IIOE 计划之前,印度洋仅在近岸海区如印度、澳大利亚和南非沿海有浮游动物种类分布的信息。IIOE 开展了印度洋大洋区域(水深>200 m)浮游动物分布调查,参与计划的各国统一使用印度洋标准采样网(Indian Ocean Standard Net, IOSN)(Currie, 1963),共在 924 个站位采集了 200 m 以浅的浮游生物。IIOE 的研究成果汇总出版了专著《印度洋生物学(The Biology of the Indian Ocean)》(Zeitzschel *et al.*, 1973),总结了很多浮游生物种类的分布区域,奠定了印度洋浮游生物地理分布的基础。

印度洋的大洋环流分为三个部分:印度洋北部的季风环流区、南半球的亚热带环流区和南大洋的南极绕极流印度洋扇区(Wyrtki, 1973)。印度洋大洋区域的生物地理学分区(Longhurst, 2001)和生态地理学分区(Longhurst, 2007)与这些环流大致对应。生物地理学分区主要分为:(1)赤道条带,包括北印度洋和赤道印度洋;(2)中心区条带,以南半球亚热带环流区为主;(3)过渡区条带,是印度洋和南大洋之间的过渡区域(Longhurst, 2001)。生态地理学分区主要包括:(1)印度洋季风环流省(Indian Monsoon Gyres Province, MONS),由北印度洋和赤道印度洋组成;(2)南印度洋亚热带环流省(Indian South Subtropical Gyre Province, ISSG),以南印度洋亚热带环流为中心;(3)南亚热带辐聚省(South Subtropical Convergence Province, SSTC)(Longhurst, 2007)。

10°S 是印度洋浮游生态学研究中的重要分界线,它分隔了生物地理学的赤道条带和中心区条带,及生态地理学的印度洋季风环流省和南印度洋亚热带环流省。同位于 10°S 以北的阿拉伯海和孟加拉湾虽然季风强度不同、盐度有差异,但其海洋上层(epipelagic layer)在生物地理分区上属于同一区域。浮游动物总丰度和主要类群(如桡足类、箭虫类、介形类)的丰度在 10°S 以北较高(Rao, 1979; Stephen *et al.*, 1992),这可能与南半球亚热带环流的寡营养状态有

关(Rao, 1979; Rao *et al.*, 1986)。翼足类和磷虾类在 10°S 南北两侧有不同的种类, 但是 10°S 并不是所有浮游动物类群的界限, 例如箭虫和介形类种类变化的界限在 28°~42°S 之间(Rao, 1979; Rao *et al.*, 1986)。

印度洋浮游生物的多样性分布格局也有一定研究。东印度洋大洋浮游生物种类数高于西印度洋, 红海和波斯湾的大洋种类最少(Rao, 1979)。印度洋磷虾类的种类数占全球的 2/3, 种丰富度在 0°~20°S 之间最大, 阿古拉斯洋流和利文洋流将种丰富度高值区向南推进, 而北印度洋低氧区的磷虾种丰富度较低(Sutton *et al.*, 2017)。印度洋箭虫的种丰富度在赤道两侧不对称, 赤道北侧的多样性高于南侧(Miyamoto *et al.*, 2014)。

在印度洋与大西洋、太平洋的浮游生物种类异同方面, 海洋上层与中深层的现象不同。大西洋深层水可以绕过非洲南部进入印度洋, 使得印度洋与大西洋的中深层浮游生物种类重叠度较高, 如北大西洋与阿拉伯海有 92% 的共有深水哲水蚤种类(Grice *et al.*, 1967)。在上层则为印度洋同太平洋重叠度较高, 例如印度洋与太平洋有 91% 的共有哲水蚤种类, 高于印度洋与大西洋的 60% 共有种类数(Grice *et al.*, 1967)。表层生活的箭虫也存在类似情况, 说明对于上层生活的浮游生物而言, 印度洋和太平洋之间的阻隔比印度洋和大西洋之间的阻隔要小(Rao *et al.*, 1986)。

上述生物地理分布区域属于时段分布区, 即根据多个航次里单种生物的分布情况叠加而获得, 因此不能体现特定时刻分布区相邻的两个种类或群落的过渡情况。目前对印度洋近岸海区浮游生物群落结构的研究相对较多(D'souza *et al.*, 2018; Ezhilarasan *et al.*, 2018), 但是大洋区浮游生物群落的资料仍十分缺乏, 还不清楚 10°S 南北两侧浮游生物群落的交汇情况。此外, 虽然大型浮游生物如磷虾、箭虫和水母有过渡区(40°~45°S)特有种类, 但是桡足类等中型浮游动物还没有类似的发现(Cedras *et al.*, 2020)。

2.2 全球变暖对印度洋浮游生物地理分布的影响

全球变暖会导致浮游生物分布区的向极移动, 从历史资料看, 印度洋还缺乏足以分析分布区变化的长期观测资料。变暖导致的分布区向极移动主要发生在高纬度海区, 北印度洋纬度较低且北方有陆地阻隔, 因此在北印度洋不存在浮游生物分布区北移的科学问题, 这是与北太平洋和北大西洋的重要不同之处。

南印度洋颗石藻分布区的南移正在受到关注。颗

石藻最佳生长温度为 8°C 或稍高, 在温度低于 2°C 的海区分布很少(Mohan *et al.*, 2008; Nissen *et al.*, 2018)。颗石藻具有 CaCO_3 颗粒, 可以用卫星遥感颗粒无机碳来观测其分布。大方解石带(great calcite belt, GCB)是由卫星遥感观测到的颗粒无机碳浓度升高的环形带, 每年南半球夏季在 30°~60°S 之间重复出现(Balch *et al.*, 2011)。GCB 主要由颗石藻占主导, GCB 南部则是硅藻占优势。全球变暖导致的西风带南移会造成亚热带海水向南扩散(Deppeler *et al.*, 2017), 颗石藻的分布区也随之呈现南移趋势(Cubillos *et al.*, 2007; Winter *et al.*, 2014; Patil *et al.*, 2017, 2020), 有时会分布到 60°S 以南(Mohan *et al.*, 2008)。

对于生活在热带的浮游生物, 目前对它们的高温耐受性了解较少, 因此暂无法使用模型方法预测其分布区的变化(Dueri *et al.*, 2014; Chaudhary *et al.*, 2021)。在东印度洋 110°E 断面的现场实验发现在温度高的海区浮游动物的摄食率得到促进, 这与以往认为的浮游动物摄食在温度高时减少不一致(Landry *et al.*, 2020), 热带浮游生物对升温的反应还需要深入研究。

热带亚热带海区有一些生活在表层 30 cm 的浮游生物被通称为漂浮生物(neuston)(Heinrich, 2010; Venkataramana *et al.*, 2017), 它们的幼体白天生活在较深的水层, 夜晚上升到表层, 其成体则进行逆向垂直迁移(reverse vertical migration), 即夜晚在深层, 白天上升到表层(Tester *et al.*, 2004)。垂直迁移行为使得这些漂浮生物不得不在白天面对高温和紫外线的胁迫, 因此可能受全球变暖的影响较大(Rahlf *et al.*, 2018)。有些漂浮生物具有蓝色素, 可能是用以抵挡紫外线的照射。以往调查中漂浮生物桡足类 *Pontella valida* 是无色的, 但是近年来在赤道印度洋发现了呈蓝色的 *P. valida* 个体, 这或许是暖池区浮游生物响应全球变暖的变化之一(Venkataramana *et al.*, 2017)。

3 北印度洋浮游生态系统

北印度洋包括阿拉伯海和孟加拉湾, 是受季风影响的主要区域, 方向相反的冬季风和夏季风造成洋流的转向, 决定了这一海区的生物地理分布和生物生产的季节节律。由季风带来的高生物生产力导致了最小含氧带, 影响着生物的垂直分布。

3.1 季风对浮游植物周年变化的影响

阿拉伯海和孟加拉湾处于相同的纬度且都受季风影响, 但是两个海区的叶绿素浓度和初级生产力水平有较大差异。阿拉伯海是全球海洋第五大上升流

区,也是唯一的由西边界流引起的上升流区域。夏季风在阿拉伯海引起很强的上升流,带来深层营养盐促进浮游植物生长,因此阿拉伯海叶绿素浓度和初级生产力较高,并且有明显的季节变化,是全球叶绿素浓度周年变化幅度最大的海区之一(Banse *et al.*, 1994),浮游植物生物量在西南季风前最低,西南季风期最高,冬季风期间有个较小的高值期(Smith, 1995)。孟加拉湾表层盐度较低,水体层化显著,季风和中尺度涡的混合作用所能达到的深度不足 20 m,无法将深层的营养盐输送到表层供浮游植物利用,因此孟加拉湾的叶绿素浓度和初级生产力水平相对较低(Prasanna Kumar *et al.*, 2002; Jyothibabu *et al.*, 2015),且没有明显的季节变化(Prasanna Kumar *et al.*, 2009)。孟加拉湾的叶绿素浓度大大低于阿拉伯海,夏季孟加拉湾的叶绿素浓度比阿拉伯海低 4~5 倍,而初级生产力要低 8 倍(Prasanna Kumar *et al.*, 2004)。

夏季阿拉伯海上升流区的叶绿素浓度大大低于秘鲁上升流区,硅藻的贡献也较小,类似于高营养盐低叶绿素海区。对这一现象的解释是阿拉伯海上升流把从深层休眠的浮游动物桡足类 *Calanoides natalis*(原种名 *C. carinatus*)(Höring *et al.*, 2017)带到表层,这些生物都是成体或亚成体而且丰度很大,到达表层后可直接进行摄食,而不是像其他上升流海区那样需要从产卵开始扩大种群,因此始终对浮游植物有很高的摄食压力(Barber *et al.*, 2001)。但是近年来也有人提出铁限制是阿拉伯海上升流区叶绿素浓度低于预期的原因之一(Moffett *et al.*, 2020)。

锚系观测资料显示在冬季风和夏季风期间,阿拉伯海的叶绿素浓度从季风开始到结束一直在逐渐升高,而上混合层深度逐渐变大。由于营养盐、温度和光照都没有对浮游植物生长形成限制,科学家提出了“稀释假说”来解释这一现象,即上混合层深度变大对浮游植物生长没有影响,但是微型浮游动物的丰度却因为上混合层深度变大而被稀释变小,导致其摄食影响减小,浮游植物叶绿素浓度在整个季风期间逐渐升高(Marra *et al.*, 2009)。

3.2 浮游植物对全球变暖的响应

全球变暖可改变印度洋季风的强度,进而影响浮游植物生物量和生产力。由于欧亚大陆冰雪覆盖减少,岩土层吸收光的能力大于冰雪层,因此陆地的升温较快。最初的预测是陆海温差加大将导致夏季风增强(Goes *et al.*, 2005),但是实际观测发现夏季风是减弱的,具体原因还不确定。Roxy 等(2015)推测由于气

溶胶的增加减少了辐照到陆地的光线,因此陆地升温速度低于预期,陆海温差变小,使得印度洋季风减弱。Annamalai 等(2013)则认为夏季风减弱是大气环流模式的改变引起的。除了强度减弱以外,印度洋夏季风持续的时间也在减少(Sabeerali *et al.*, 2018)。季风减弱和海洋升温导致印度洋水体层化加强,进入真光层的营养盐减少,浮游植物生物量降低。在过去 60 年间,印度洋西北部(50°~65°E, 5°~25°N)的浮游植物减少了 20%,其中叶绿素浓度在 1998~2005 年有短暂增加的趋势,可能是由于 1998~1999 年的强 El Niño 现象造成的(Goes *et al.*, 2005; Prasanna Kumar *et al.*, 2010; Roxy *et al.*, 2016)。根据 1998~2015 年遥感获得的初级生产力数据,北印度洋和赤道印度洋的初级生产力降低程度在全球海洋中最为明显(Gregg *et al.*, 2019)。

热带气旋对海洋上层有很强的混合作用,导致叶绿素浓度升高(Vidya *et al.*, 2017)。例如在 2013 年 12 月的热带气旋 Madi 发生期间,卫星遥感和 Argo 监测发现孟加拉湾叶绿素浓度从气旋发生前的 0.2~0.4 $\mu\text{g/L}$ 上升到气旋后的 2.7 $\mu\text{g/L}$,初级生产力也提高了 7~8 倍,从 320 $\text{mg C}/(\text{m}^2\cdot\text{d})$ 上升到 2 500 $\text{mg C}/(\text{m}^2\cdot\text{d})$ (Chowdhury *et al.*, 2020)。随着全球变暖海洋升温,北印度洋热带超强气旋(风速大于 64 节)的频次及其持续时间明显增加(Murakami *et al.*, 2017; Balaji *et al.*, 2018; Bhatia *et al.*, 2019),因此热带气旋可能对北印度洋初级生产力造成比以往更大的影响。但热带气旋导致叶绿素浓度增加的机制能否逆转层化加强导致叶绿素浓度长期减少的趋势还有待研究。

3.3 最小含氧带对浮游生物的影响

最小含氧带(oxygen minimum zone, OMZ)通常是指氧浓度低于 20 $\mu\text{mol/L}$ 的水体,主要位于大洋水深 200~1 000 m 之间(Paulmier *et al.*, 2009)。全球海洋中氧浓度<20 $\mu\text{mol/L}$ 的总水体约为 $15\times 10^{15} \text{ m}^3$,约 21% ($3.13\times 10^{15} \text{ m}^3$)位于北印度洋,其中阿拉伯海的缺氧水体($2.51\times 10^{15} \text{ m}^3$)远大于孟加拉湾($0.62\times 10^{15} \text{ m}^3$)(Garcia *et al.*, 2010; Acharya *et al.*, 2016)。阿拉伯海 OMZ 的平均溶解氧浓度为 $(10.45\pm 3) \mu\text{mol/L}$,其缺氧程度也高于孟加拉湾[平均溶解氧浓度 $(14.51\pm 4) \mu\text{mol/L}$](Acharya *et al.*, 2016)。

同其他海区一样,阿拉伯海和孟加拉湾的 OMZ 对浮游生物的分布产生很大影响,许多浮游动物的垂直分布格局与 OMZ 有关:(1)多数表层分布的浮游生物对氧浓度降低比较敏感,因此 OMZ 的上边界是它们分布深度的下限;(2)有的浮游生物对生存环境

有精确的氧浓度要求, 仅在分布在 OMZ 上边界和下边界内狭窄的水层中; (3) 有少数进行昼夜垂直迁移的浮游生物白天分布于 OMZ 内, 夜间则上升到表层; (4) 有的浮游生物专一分布在 OMZ 下边界(Morrison *et al.*, 1999)。

阿拉伯海 OMZ 的桡足类物种组成及分布与水体的氧含量特征有关, OMZ 下边界氧跃层的范围和强度, 及其年际时空变化, 是影响桡足类分布的重要因素。根据氧浓度可以将阿拉伯海 OMZ 的水体划分为 3 个生境: (1) 最小含氧带核心(OMZ Core), 水深约 300~500 m, 氧含量 <0.05 mL/L (即 <2.23 $\mu\text{mol/L}$); (2) 下氧跃层(Lower Oxycline), 水深约 500~800 m, 氧含量 $0.05\sim0.14$ mL/L (即 $2.23\sim6.25$ $\mu\text{mol/L}$); (3) 亚氧跃层(Sub-Oxycline), 水深约 800~1 000 m, 氧含量 >0.14 mL/L (即 >6.25 $\mu\text{mol/L}$)。不同生境具有不同的桡足类群落组成(Wishner *et al.*, 2008)。

部分桡足类在垂直分布上存在氧含量和年龄相关格局, 例如桡足类格氏光水蚤(*Lucicutia grandis*)。格氏光水蚤个体较大, 杂食性, 全年摄食和生殖, 没有休眠期, 但是在季风期有大量下沉的颗粒物时比较活跃。不同发育阶段的格氏光水蚤个体分布在不同的水层, 其垂直分布格局与 OMZ 底部(约 600~1 000 m)迅速变化的氧气梯度有关。成体格氏光水蚤生活在氧浓度相对最高的 OMZ 下边界, 可以作为 OMZ 下边界水层的指示种。处于较早发育阶段的 C2 和 C3 个体则在氧浓度最低的相对较浅水层分布。这一分布格局可能与格氏光水蚤不同发育阶段的生理和生态需求有关, 成体格氏光水蚤可能需要更高的氧气水平, 特别是在交配、卵子和精子生产, 以及卵的发育方面, 而 C3 个体在最低氧水层出现则可能是一种躲避捕食者的策略(Wishner *et al.*, 2000)。

除桡足类外, 阿拉伯海 OMZ 中还生活着一些特殊的生物, 如破囊壶菌(thrausochytrid)和细菌(Raghukumar *et al.*, 2001)、原绿球藻属蓝细菌(Goericke *et al.*, 2000), 它们可能偏好于这一水层的低氧环境, 因此在 OMZ 中有丰度高值。

全球变暖降低了氧气在海水中的溶解度, 同时通过加剧层化等过程减小表层氧浓度高的海水向深层海水输送氧的速度, 因此全球海洋的氧含量正在降低。与东太平洋和东大西洋 OMZ 正经历的体积扩大和氧浓度降低不同, 印度洋 OMZ 的体积和最低氧浓度变化并不显著(Stramma *et al.*, 2008; Naqvi, 2019; Rixen *et al.*, 2020)。由于 OMZ 厚度变大, 在东太平洋

已观察到对表层浮游生物的生境压缩效应, 但由于北印度洋 OMZ 厚度变化不明显, 因此该现象在印度洋可能并不显著(Wishner *et al.*, 2013)。

3.4 阿拉伯海冬季水华的物种转变

阿拉伯海冬季水华发生的原因是冬季风导致对流混合, 使得水体下层营养盐被提升到表层, 因此水体上混合层的深度决定了冬季水华的强度(Keerthi *et al.*, 2017)。此外, 大气飘尘的沉降(Banerjee *et al.*, 2014)和中尺度涡(Wang *et al.*, 2020)也对阿拉伯海冬季水华的发生有所贡献。

在 2000 年以前, 阿拉伯海的冬季水华主要是由硅藻造成。硅藻水华于 11 月出现在阿曼沿海并向东扩散, 2 月中旬遍布阿拉伯海北部。从 21 世纪初开始, 阿拉伯海的冬季水华生物变为甲藻类的夜光藻(*Noctiluca*)。自发现以来, 夜光藻水华每年都发生(Goes *et al.*, 2016), 程度逐年加强, 面积扩大, 使得阿拉伯海冬季叶绿素浓度的长期变化呈升高趋势(Goes *et al.*, 2016, 2020)。夜光藻水华改变了水体中的其他浮游生物组成, 例如发生夜光藻水华的水体中, 超微(pico)级浮游植物的生物量高出无水华水体十余倍, 水华区还存在大量呈蓝色的银币水母(*Porpita porpita*) (Baliarsingh *et al.*, 2018)。

硅藻水华被夜光藻水华取代的原因目前还没有定论, 可能的原因之一是冬季风变弱导致的硅缺乏。随着印度洋冬季风减弱(Parvathi *et al.*, 2017; Goes *et al.*, 2020), 阿拉伯海上混合层深度减少, 没有到达硅跃层, 减少了硅元素向表层的输入, 因此表层海水缺硅, 无法形成硅藻水华; 而水体的层化、氧浓度的降低和有机物浓度增加利于甲藻的生存, 从而导致夜光藻水华(Parvathi *et al.*, 2017; Sarma *et al.*, 2019; Xiang *et al.*, 2019; Goes *et al.*, 2020)。

冬季水体表层的夜光藻被混合作用运移到下层缺氧水体中后, 比在正常氧浓度下的固碳作用更强, 而硅藻等其他浮游植物在低氧时固碳作用降低 50%。do Rosário Gomes 等(2014)认为这是冬季阿拉伯海发生夜光藻水华的原因之一, 然而这一观点尚存在争议(Lotliker *et al.*, 2018)。

Xiang 等(2019)根据在巴基斯坦近岸海区冬季的调查资料, 提出了另外一种机制: 冬季风导致表层海水降温 and 盐度升高, 在表层水体和底层水体之间形成了低盐水层, 水温约 24 $^{\circ}\text{C}$, 光照较弱, 有机营养盐丰富而硅浓度较低, 利于夜光藻在与硅藻的竞争中获胜, 而中尺度涡将这些位于低盐水层的夜光藻

提升到表层,并进一步发展成水华。

3.5 阿拉伯海悖论

在阿拉伯海,尽管浮游植物的生物量 and 生产力随着季风转换呈现明显的季节变化,但是以浮游植物为食的浮游动物生物量却较为稳定,各个季节间差异不大,这一现象被称为阿拉伯海悖论(Arabian Sea Paradox)(Madhupratap *et al.*, 1992; Madhupratap *et al.*, 1996)。例如夏季风后期阿拉伯海中型浮游动物的生物量是春季季风间期的 1.3 倍,是冬季风期的 1.5 倍(Wishner *et al.*, 1998)。与阿拉伯海微弱的季节变化相比,世界其他海区浮游动物生物量的季节变化幅度更高,在热带海区约为 2~3 倍,在温带海区甚至高达 1~2 个数量级(Cushing, 1975)。浮游动物生物量季节差异较小的现象在东阿拉伯海(Madhupratap *et al.*, 1996)和西阿拉伯海(Baars, 1999)都有报道。

对阿拉伯海悖论出现的原因有多种分析。有学者认为浮游动物的生物量季节差异较小是相对于浮游植物初级生产季节差异较大而言的(Baars, 1999),遥感方法可能高估了夏季风期的浮游植物初级生产力,而冬季风期有混合作用使得底层营养盐进入表层,导致冬季风期的初级生产水平也较高。印度洋唯一的寡营养期在 5 月的季风间期,但此时浮游动物仍可以微食物网生物为食从而保持种群数量。因此 Baars (1999)认为浮游动物生物量季节差异小这一现象有合理的解释,并非悖论。

有些调查资料显示浮游动物季节变化足够大,并不支持这个悖论。例如 Luo 等(2000)的调查发现夏季风期间的浮游动物生物量是季风间期的 5 倍, Koppelman 等(2003)发现春季季风间期的阿拉伯海西部和中部的浮游动物生物量明显低于夏季风和冬季风期间。

还有学者认为是研究方法造成了浮游植物和浮游动物生物量不一致的周年变化规律。Smith 等(1998)认为调查站位的选取很重要,不同站位的浮游动物生物量是有季节波动的,但是其高值发生在不同的时间,因此如果把所有站位的资料进行平均,会掩盖阿拉伯海浮游动物生物量的季节差异。由于意识到以往研究在时间和空间覆盖度上存在偏差,可能人为导致阿拉伯海悖论的出现,因此近年来的研究在不断优化调查海区和时间选择,部分调查发现浮游动物生物量具有周年变化(Jyothibabu *et al.*, 2010; Karati *et al.*, 2018)。目前的调查资料依然较少,还需要更多

的资料对阿拉伯海悖论进行检视。

4 南印度洋浮游生态系统

4.1 利文洋流影响区域

利文洋流(Leeuwin Current)沿大洋洲陆架坡折流动,是全球唯一极向流动的东边界流。由于印尼贯穿流导致的大洋洲西部南北向海面高度差足以压制该区域的南风,使得利文洋流流向南极方向。利文洋流表层温暖低盐,硅酸盐和磷酸盐浓度较高,而硝酸盐浓度很低,导致该海区浮游植物的生长受氮盐限制(Thompson *et al.*, 2011)。利文洋流有明显的季节变化,冬季较强,离岸较近,影响的面积大。在 5~7 月(南半球的秋季到冬季早期)利文洋流影响区域开始出现叶绿素浓度升高的现象,并在冬季达到峰值(Feng *et al.*, 2007; Moore II *et al.*, 2007),夏季则与冬季相反。与大西洋和太平洋的东边界流在陆架海引起上升流不同,利文洋流引起的是下降流,导致大洋洲西部海区大陆架处于寡营养状态,其叶绿素浓度比其他东边界流低大约 1 个量级(Moore II *et al.*, 2007)。由于海区总体处于寡营养状态,此处不能形成其他东边界流区域的由小型远洋鱼类(如沙丁鱼、鲱鱼和秋刀鱼等)为主的捕捞渔业,相反,利文洋流海区的重要渔业生物是底栖生物岩龙虾。

利文洋流能产生气旋涡和反气旋涡,两者经常成对发生,向西移动进入南印度洋。通常来说,洋流产生的是富营养的气旋涡和寡营养的反气旋涡。由于流向独特,利文洋流的涡也有特殊性,它生成的反气旋涡虽然是暖涡,但夹带的是沿岸富营养水体,叶绿素浓度相对较高,因此为富营养反气旋涡;相应的,利文洋流产生的气旋涡则为寡营养(Moore II *et al.*, 2007; Gaube *et al.*, 2013; Dufois *et al.*, 2014)。在利文洋流最强的冬季,由于动能最大,反气旋涡的寿命可超过 5 个月(Moore II *et al.*, 2007; Mao *et al.*, 2019),甚至可以跨越南印度洋向西传播到达马达加斯加岛东部沿海。岩龙虾营浮游生活的幼体能被涡旋输送到大洋洲西部的大洋海域,最远可达 100°E,它们怎么回到近岸海区进入底栖生活阶段目前还没有确切答案(Griffin *et al.*, 2002)。

利文洋流的强度受到气候异常现象的影响,在厄尔尼诺期间减弱(Huang *et al.*, 2015),在拉尼娜期间增强(Cannell *et al.*, 2012; Feng *et al.*, 2013),并且在拉尼娜期间产生更多更强的反气旋涡(Moore II *et al.*,

2007)。模型研究表明, 随着全球变暖, 印尼贯穿流和利文洋流都会变弱(Stellema *et al*, 2019), 但这一变化对浮游生态系统的影响还未见报道。

4.2 塞舌尔-查戈斯温跃层脊影响区域

在 $50^{\circ}\sim 75^{\circ}\text{E}$ 、 $5^{\circ}\sim 10^{\circ}\text{S}$ 这一区域, 其北部的西风 and 南部的东风造成了两个相反流向的洋流: 南赤道流(South Equatorial Current, SEC)和南赤道逆流(South Equatorial Countercurrent, SECC)。在柯氏力的作用下, 在 SEC 和 SECC 中间出现温跃层上升现象, 但温跃层并未露出水面形成上升流, 称为塞舌尔-查戈斯温跃层脊(Seychelles-Chagos thermocline ridge, SCTR), 又称塞舌尔-查戈斯穹隆(dome)(Hermes *et al*, 2008, 2009)。SCTR 在 2008 年才被发现和命名, 它常年存在, 但在冬季最强, 其生态学效应的研究还比较初步。根据卫星遥感获得的叶绿素特征, SCTR 的叶绿素浓度高于周围海区。SCTR 西部(WSCTR, $50^{\circ}\sim 62^{\circ}\text{E}$)的叶绿素浓度高于 SCTR 东部(ESCTR, $63^{\circ}\sim 75^{\circ}\text{E}$)。两个区域的平均叶绿素浓度在 7~8 月出现一个主峰(WSCTR 约 $0.26\text{ }\mu\text{g/L}$, ESCTR 约 $0.16\text{ }\mu\text{g/L}$), 1 月出现次峰值(WSCTR 约 $0.14\text{ }\mu\text{g/L}$, ESCTR 约 $0.12\text{ }\mu\text{g/L}$), 最小值出现在 3~4 月(WSCTR 约 $0.12\text{ }\mu\text{g/L}$, ESCTR 约 $0.10\text{ }\mu\text{g/L}$)(George *et al*, 2018)。全球变化对 SCTR 的影响和浮游生物对 SCTR 的响应尚未见报道。

4.3 南印度洋环流影响区域

南印度洋环流(South Indian Ocean Gyre, SOG)是全球 5 个亚热带环流之一。周年变化的季风导致 SOG 也表现出明显的季节变化。冬季(6~9 月, 即北半球的夏季风期间), 从南大洋吹来的风增强, 带来大量低温高营养的海水, 此时 SOG 面积变小, 叶绿素浓度升高, 最高可达 $0.07\text{ }\mu\text{g/L}$; 而夏季(12~3 月, 即北半球的冬季风期间) SOG 温度升高, 面积变大, 但叶绿素浓度最低, 仅为 $0.037\text{ }\mu\text{g/L}$ (Jena *et al*, 2013)。

随着全球变暖, 80%的 SOG 的海水温度都有显著升高, 层化加剧, 与此同时季风风力减小, 导致对海水的混合作用变弱, 上述作用减少了向表层输送的营养盐, 使得叶绿素浓度降低(Jena *et al*, 2013)。以叶绿素浓度为指标来判断 SOG 面积的变化, SOG 影响区域在 1998~2010 年间面积每年增加 4.46%, 而叶绿素浓度以每年 1.36%的速度降低, 在 1998~2010 年间叶绿素浓度降低了 9%, SOG 北部叶绿素浓度降低的幅度最大(Jena *et al*, 2013)。

5 印度洋特殊气候现象的生态学效应

5.1 印度洋偶极子

印度洋偶极子(Indian Ocean Dipole, IOD)是指印度洋赤道带($10^{\circ}\text{N}\sim 10^{\circ}\text{S}$)的西部(西极, 主要是阿拉伯海)和东部(东极, 主要是印度尼西亚南部海区)海面温度之间的负相关关系: 西极温度偏高时, 东极温度偏低, 称为正偶极子, 反之则称为负偶极子。正、负偶极子现象分别类似太平洋的拉尼娜和厄尔尼诺现象, 并通过海洋-大气耦合与拉尼娜和厄尔尼诺现象关联。大多数情况下, 当正偶极子发生时, 太平洋发生厄尔尼诺现象, 而当负偶极子发生时, 太平洋发生拉尼娜现象(Paul *et al*, 2017)。

1997 年发射的 SeaWiFS 卫星使得研究浮游植物对 IOD 现象的响应成为可能, 1997/1998 和 2006/2007 有两次正 IOD 事件, 苏门答腊外海的叶绿素浓度升高, 高值区域向西到达 65°E , 向南到达 10°S , 而西印度洋的叶绿素浓度降低, 低值范围向东可达 60°E (Wiggert *et al*, 2009; Prasanna Kumar *et al*, 2012; Pandey *et al*, 2019; Sari *et al*, 2020)。而在 2016 年的较强的负偶极子事件中, 阿拉伯海的叶绿素浓度升高(Thushara *et al*, 2020)。随着全球变暖, 极端偶极子事件发生的频率会升高(Cai *et al*, 2014), 因此热带东、西印度洋浮游植物增加或减少的事件也可能将增加。

5.2 宁格罗尼诺/尼娜

宁格罗尼诺(Ningaloo Niño)是澳大利亚西北部宁格罗市(Ningaloo)外海温度异常升高的现象, 一般在南半球的春季发生, 在夏季达到顶峰, 并在秋季消失(Feng *et al*, 2013)。与之相反, 如果这一海区的水温异常降低, 则称为宁格罗尼娜(Ningaloo Niña)。宁格罗尼诺/尼娜与太平洋的厄尔尼诺和拉尼娜现象有关联, 每当拉尼娜现象出现时, 宁格罗尼诺现象随之发生, 并导致宁格罗外海叶绿素浓度降低。反之, 当宁格罗尼娜发生时, 该海区的叶绿素浓度升高(Narayanasetti *et al*, 2016)。由于宁格罗尼诺现象在 2013 年才被提出和命名, 对宁格罗尼诺/尼娜的发生频率和强度的长期变化趋势研究较少, 浮游生物对该现象的响应尚未见报道。

5.3 热带大气季节内震荡

热带大气季节内震荡(Madden-Julian Oscillation, MJO)是东印度洋和西太平洋热带海区独有的季节内变化, 大气中深层对流云和降雨带以平均 5 m/s 的速

度从东印度洋向西太平洋移动,引起海洋温度、盐度和上混合层深度的变化,进而影响表层营养盐浓度。与 MJO 伴随的低压和降水造成海面高度增加,水体叶绿素浓度降低。随着雨带逐渐移动远离,海面气压变高,海面高度降低,水体叶绿素浓度增加。因此 MJO 现象将导致赤道印度洋叶绿素浓度高值区自西向东相应移动(Waliser *et al.*, 2005; Liao *et al.*, 2017),且在冬季最为显著。目前暖池区面积扩大影响了 MJO 的周期,使其在印度洋停留的时间减少了 3~4 天(Roxy *et al.*, 2019),这将对赤道印度洋区域叶绿素浓度的变化造成响应影响。

6 展望

目前 IIOE-2 计划已执行过半,完成了 16 个调查航次。IIOE-2 航次大量使用自动采样和走航观测设备,每个航次只有 1~2 个南北方向的断面,主要分布在孟加拉湾和印度洋东侧。但在浮游生态学研究,除叶绿素浓度可以通过 Argo 浮标、卫星遥感获得以外,其他浮游生物都要靠现场采集样品和实验室分析来完成相关研究。因此 IIOE-2 对印度洋浮游生态学研究的促进可能有限,现场调查研究亟需加强。

我国在印度洋的现场调查主要集中在东印度洋。自 2010 年起国家自然科学基金委每年都组织东印度洋海洋学综合科学考察航次(梁湛林等, 2018),最初的站位局限于 75°E 以东、10°S 以北,近几年站位位置向南延伸到 10°S 以南。此外 2018 年初,我国和巴基斯坦组织了中巴首次北印度洋联合考察,在阿拉伯海北部巴基斯坦沿岸进行了现场调查。通过多年的调查和数据积累,我国学者报道了热带东北印度洋的毛颚类(李开枝等, 2014a)、管水母类(李开枝等, 2014b)、幼形类和桡足类(Li *et al.*, 2017b)的物种组成和群落结构,比较了孟加拉湾与南海浮游动物群落异同(Li *et al.*, 2017a),研究了小型浮游植物(王磊等, 2015; 薛冰等, 2016; Pujari *et al.*, 2019; Liu *et al.*, 2020; 孙萍等, 2020)、颗石藻(Liu *et al.*, 2018, 2021a, 2021b)、有孔虫(Munir *et al.*, 2018)、放射虫(Munir *et al.*, 2020, 2021)、微微型浮游植物(Wei *et al.*, 2020)和浮游细菌(Wang *et al.*, 2016; Qian *et al.*, 2018; Wu *et al.*, 2019)的生态分布,发现中尺度涡的水平垂直输送促进了阿拉伯海北部冬季水华的产生(Wang *et al.*, 2020),营养盐结构、上升流和气旋涡旋的综合效应引发了夜光藻水华(Xiang *et al.*, 2019),并利用 16 年卫星遥感叶绿素资料分析了赤道东印度洋及孟加拉湾表层、次表层

叶绿素的季节和年际变化(Xu *et al.*, 2021)。

尽管东印度洋和西太平洋毗连,两者之间有印尼贯穿流联通,厄尔尼诺现象对印度洋的偶极子和宁格罗尼诺都有关联,但是这两个海区的调查基本上没有协同和配合,因此在印太交互的影响研究方面很薄弱。2021 年 5 月,基金委重大项目“印太交汇区物质能量汇聚中心海洋环境与生物过程的耦合作用和生态效应”开始执行,将会大大促进印太交互和全球变暖对印度洋浮游生态影响的研究。

对我国未来的印度洋浮游生态学调查,笔者建议在以往自然科学基金共享航次东印度洋调查海域的基础上,向北延伸至孟加拉湾,向南延伸至 10°S 以南,可将以下几个科学问题作为切入点开展研究:(1) 浮游生物群落在 10°S 附近的交汇格局是生物地理学研究尚未解决的重要问题。10°S 是印度洋南部和北部水文环境的交界处,也是南北生物地理分布区的分界处,这是印度洋与大西洋和太平洋不同的特点之一。(2) 孟加拉湾浮游生物与最小含氧带的关系。孟加拉湾是表层盐度最低的最小含氧带海区,以往对浮游生物和最小含氧带的关系研究集中在最小含氧带最强的区域,在最小含氧带厚度逐渐变薄的区域,浮游生物的分布变化未见报道。(3) 东印度洋暖池区域漂浮生物的分布和高温适应性。漂浮生物对高温的适应性决定了印度洋暖池变暖后这些生物是停留在原处还是极向移动。

参 考 文 献

- 王磊, 冷晓云, 孙庆杨, 等, 2015. 春季季风间期巽他陆架和马六甲海峡表层海水浮游植物群落结构研究[J]. 海洋学报, 37(2): 120-129.
- 孙萍, 李艳, 潘玉龙, 等, 2020. 热带东印度洋春季浮游植物群落结构空间特征分析[J]. 海洋学报, 42(8): 76-88.
- 李开枝, 柯志新, 李刚, 等, 2014a. 热带东北印度洋海域毛颚类的群落结构特征[J]. 热带海洋学报, 33(4): 40-46.
- 李开枝, 柯志新, 李刚, 等, 2014b. 热带东北印度洋海域管水母类的群落结构特征[J]. 海洋学报, 36(8): 72-81.
- 梁湛林, 何云开, 李健, 等, 2018. 东印度洋海洋学综合科学考察航次概况[J]. 南京信息工程大学学报(自然科学版), 10(3): 257-263.
- 薛冰, 孙军, 丁昌玲, 等, 2016. 2014 年春季季风间期东印度洋赤道及其邻近海域硅藻群落[J]. 海洋学报, 38(2): 112-120.
- ACHARYA S S, PANIGRAHI M K, 2016. Eastward shift and maintenance of Arabian Sea oxygen minimum zone: understanding the paradox [J]. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 115: 240-252.
- ALEEM A A, MORCOS S A, 1984. John Murray / MABAHISS expedition versus the International Indian Ocean Expedition

- (IIOE) in retrospect [J]. Deep Sea Research Part A: Oceanographic Research Papers, 31(6/7/8): 583-588.
- ANNAMALAI H, HAFNER J, SOORAJ K P, *et al*, 2013. Global warming shifts the monsoon circulation, drying South Asia [J]. Journal of Climate, 26(9): 2701-2718.
- BAARS M A, 1999. On the paradox of high mesozooplankton biomass, throughout the year in the Western Arabian Sea: re-analysis of IIOE data and comparison with newer data [J]. Indian Journal of Marine Sciences, 28(2): 125-137.
- BALAJI M, CHAKRABORTY A, MANDAL M, 2018. Changes in tropical cyclone activity in North Indian Ocean during satellite era (1981–2014) [J]. International Journal of Climatology, 38(6): 2819-2837.
- BALCH W M, DRAPEAU D T, BOWLER B C, *et al*, 2011. The contribution of coccolithophores to the optical and inorganic carbon budgets during the Southern Ocean gas exchange experiment: new evidence in support of the “great calcite belt” hypothesis [J]. Journal of Geophysical Research: Oceans, 116(C4): C00F06.
- BALIARSINGH S K, LOTLIKER A A, SUDHEESH V, *et al*, 2018. Response of phytoplankton community and size classes to green *Noctiluca* bloom in the Northern Arabian Sea [J]. Marine Pollution Bulletin, 129(1): 222-230.
- BANERJEE P, PRASANNA KUMAR S, 2014. Dust-induced episodic phytoplankton blooms in the Arabian Sea during winter monsoon [J]. Journal of Geophysical Research: Oceans, 119(10): 7123-7138.
- BANSE K, ENGLISH D C, 1994. Seasonality of coastal zone color scanner phytoplankton pigment in the offshore oceans [J]. Journal of Geophysical Research: Oceans, 99(C4): 7323-7345.
- BARBER R T, MARRA J, BIDIGARE R C, *et al*, 2001. Primary productivity and its regulation in the Arabian Sea during 1995 [J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 48(6/7): 1127-1172.
- BHATIA K T, VECCHI G A, KNUTSON T R, *et al*, 2019. Recent increases in tropical cyclone intensification rates [J]. Nature Communications, 10(1): 635.
- BOYCE D G, LEWIS M R, WORM B, 2010. Global phytoplankton decline over the past century [J]. Nature, 466(7306): 591-596.
- CAI W J, SANTOSO A, WANG G J, *et al*, 2014. Increased frequency of extreme Indian Ocean dipole events due to greenhouse warming [J]. Nature, 510(7504): 254-258.
- CANNELL B L, CHAMBERS L E, WOOLLER R D, *et al*, 2012. Poorer breeding by little penguins near Perth, Western Australia is correlated with above average sea surface temperatures and a stronger Leeuwin Current [J]. Marine and Freshwater Research, 63(10): 914-925.
- CEDRAS R B, HALO I, GIBBONS M J, 2020. Biogeography of pelagic calanoid copepods in the Western Indian Ocean [J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 179: 104740.
- CHAUDHARY C, RICHARDSON A J, SCHOEMAN D S, *et al*, 2021. Global warming is causing a more pronounced dip in marine species richness around the equator [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 118(15): e2015094118.
- CHOWDHURY R R, PRASANNA KUMAR S, CHAKRABORTY A, 2020. A study on the physical and biogeochemical responses of the Bay of Bengal due to cyclone Madi [J]. Journal of Operational Oceanography: 1-22, doi: 10.1080/1755876X.2020.1817659.
- CUBILLOS J C, WRIGHT S W, NASH G, *et al*, 2007. Calcification morphotypes of the coccolithophorid *Emiliania huxleyi* in the Southern Ocean: changes in 2001 to 2006 compared to historical data [J]. Marine Ecology Progress Series, 348: 47-54.
- CURRIE R I, 1963. The Indian Ocean standard net [J]. Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts, 10(1/2): 27-30, IN5-IN6, 31-32.
- CUSHING D H, 1975. Marine Ecology and Fisheries[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 278.
- DEPPELER S L, DAVIDSON A T, 2017. Southern Ocean phytoplankton in a changing climate [J]. Frontiers in Marine Science, 4: 40.
- DO ROSÁRIO GOMES H, GOES J I, MATONDKAR S G P, *et al*, 2014. Massive outbreaks of *Noctiluca scintillans* blooms in the Arabian Sea due to spread of hypoxia [J]. Nature Communications, 5: 4862.
- D'SOUZA A M, GAUNS M, 2018. Spatial variability of copepod species distribution in the eastern Arabian Sea in pre-monsoon conditions [J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 156: 111-120.
- DUERI S, BOPP L, MAURY O, 2014. Projecting the impacts of climate change on skipjack tuna abundance and spatial distribution [J]. Global Change Biology, 20(3): 742-753.
- DUFOIS F, HARDMAN-MOUNTFORD N J, GREENWOOD J, *et al*, 2014. Impact of eddies on surface chlorophyll in the South Indian Ocean [J]. Journal of Geophysical Research: Oceans, 119(11): 8061-8077.
- EZHILARASAN P, KANURI V V, SIVASANKAR R, *et al*, 2018. Surface mesozooplankton assemblages in a tropical coastal upwelling ecosystem: Southeastern Arabian Sea [J]. Continental Shelf Research, 168: 28-38.
- FENG M, MAJEWSKI L J, FANDRY C B, *et al*, 2007. Characteristics of two counter-rotating eddies in the Leeuwin Current system off the Western Australian coast [J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 54(8/9/10): 961-980.
- FENG M, MCPHADEN M J, XIE S P, *et al*, 2013. *La Niña* forces unprecedented Leeuwin Current warming in 2011 [J]. Scientific Reports, 3: 1277.
- GARCIA H E, LOCARNINI R A, BOYER T P, *et al*, 2010. World ocean atlas 2009, volume 3: dissolved oxygen, apparent oxygen utilization, and oxygen saturation [M] // LEVITUS S. NOAA Atlas NESDIS 70. Washington, USA: U.S. Government Printing Office: 1-344.
- GAUBE P, CHELTON D B, STRUTTON P G, *et al*, 2013. Satellite observations of chlorophyll, phytoplankton biomass,

- and Ekman pumping in nonlinear mesoscale eddies [J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 118(12): 6349-6370.
- GEORGE J V, NUNCIO M, ANILKUMAR N, *et al*, 2018. Seasonal surface chlorophyll *a* variability in the Seychelles–Chagos thermocline ridge [J]. *Current Science*, 114(4): 868-878.
- GOERICKE R, OLSON R J, SHALAPYONOK A, 2000. A novel niche for *Prochlorococcus* sp. in low-light suboxic environments in the Arabian Sea and the Eastern Tropical North Pacific [J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 47(7): 1183-1205.
- GOES J I, GOMES H D R, 2016. An ecosystem in transition: the emergence of mixotrophy in the Arabian Sea [M] // GLIBERT P M, KANA T M. *Aquatic Microbial Ecology and Biogeochemistry: A Dual Perspective*. Cham, Switzerland: Springer International Publishing: 155-170.
- GOES J I, THOPPIL P G, GOMES H D R, *et al*, 2005. Warming of the Eurasian landmass is making the Arabian Sea more productive [J]. *Science*, 308(5721): 545-547.
- GOES J I, TIAN H Z, GOMES H D R, *et al*, 2020. Ecosystem state change in the Arabian Sea fuelled by the recent loss of snow over the Himalayan-Tibetan Plateau region [J]. *Scientific Reports*, 10(1): 7422.
- GREGG W W, ROUSSEAU C S, 2019. Global ocean primary production trends in the modern ocean color satellite record (1998–2015) [J]. *Environmental Research Letters*, 14(12): 124011.
- GRICE G D, HULSEMAN K, 1967. Bathypelagic calanoid copepods of the western Indian Ocean [J]. *Proceedings of the United States National Museum*, 122(3583): 1-67.
- GRIFFIN D A, WILKIN J L, CHUBB C F, *et al*, 2002. Ocean currents and the larval phase of Australian western rock lobster, *Panulirus cygnus* [J]. *Marine and Freshwater Research*, 52(8): 1187-1199.
- HEINRICH A K, 2010. Influence of the monsoon climate on the distribution of neuston copepods in the Northeastern Indian Ocean [J]. *Oceanology*, 50(4): 549-555.
- HERMES J C, REASON C J C, 2008. Annual cycle of the South Indian Ocean (Seychelles-Chagos) thermocline ridge in a regional ocean model [J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 113(C4): C04035.
- HERMES J C, REASON C J C, 2009. The sensitivity of the Seychelles–Chagos thermocline ridge to large-scale wind anomalies [J]. *ICES Journal of Marine Science*, 66(7): 1455-1466.
- HOOD R R, URBAN E R, MCPHADEN M J, *et al*, 2016. The 2nd International Indian Ocean Expedition (IIOE-2): motivating new exploration in a poorly understood basin [J]. *Limnology and Oceanography Bulletin*, 25(4): 117-124.
- HÖRING F, CORNILS A, AUEL H, *et al*, 2017. Population genetic structure of *Calanoides natalis* (Copepoda, Calanoida) in the Eastern Atlantic Ocean and Benguela upwelling system [J]. *Journal of Plankton Research*, 39(4): 618-630.
- HUANG Z, FENG M, 2015. Remotely sensed spatial and temporal variability of the Leeuwin Current using MODIS data [J]. *Remote Sensing of Environment*, 166: 214-232.
- JENA B, SAHU S, AVINASH K, *et al*, 2013. Observation of oligotrophic gyre variability in the South Indian Ocean: environmental forcing and biological response [J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 80: 1-10.
- JYOTHIBABU R, MADHU N V, HABEEBREHMAN H, *et al*, 2010. Re-evaluation of ‘paradox of mesozooplankton’ in the Eastern Arabian Sea based on ship and satellite observations [J]. *Journal of Marine Systems*, 81(3): 235-251.
- JYOTHIBABU R, VINAYACHANDRAN P N, MADHU N V, *et al*, 2015. Phytoplankton size structure in the southern Bay of Bengal modified by the summer monsoon current and associated eddies: implications on the vertical biogenic flux [J]. *Journal of Marine Systems*, 143: 98-119.
- KARATI K K, VINEETHA G, RAVEENDRAN T V, *et al*, 2018. Implications of a regional-scale process (the Lakshadweep low) on the mesozooplankton community structure of the Arabian Sea [J]. *Marine and Freshwater Research*, 70(3): 345-358.
- KEERTHI M G, LENGAIN M, LEVY M, *et al*, 2017. Physical control of interannual variations of the winter chlorophyll bloom in the Northern Arabian Sea [J]. *Biogeosciences*, 14(15): 3615-3632.
- KOPPELMANN R, FABIAN H, WEIKERT H, 2003. Temporal variability of deep-sea zooplankton in the Arabian Sea [J]. *Marine Biology*, 142(5): 959-970.
- LANDRY M R, HOOD R R, DAVIES C H, 2020. Mesozooplankton biomass and temperature-enhanced grazing along a 110°E transect in the Eastern Indian Ocean [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 649: 1-19.
- LENTON T M, HELD H, KRIEGLER E, *et al*, 2008. Tipping elements in the Earth's climate system [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(6): 1786-1793.
- LI K Z, YIN J Q, HUANG L M, *et al*, 2017a. A comparison of the zooplankton community in the Bay of Bengal and South China Sea during April–May, 2010 [J]. *Journal of Ocean University of China*, 16(6): 1206-1212.
- LI K Z, YIN J Q, TAN Y H, *et al*, 2017b. Diversity and abundance of epipelagic larvaceans and calanoid copepods in the eastern equatorial Indian ocean during the spring inter-monsoon [J]. *Indian Journal of Geo-Marine Sciences*, 46(7): 1371-1380.
- LIAO X M, DU Y, ZHAN H G, *et al*, 2017. Wintertime phytoplankton blooms in the western equatorial Indian Ocean associated with the Madden-Julian oscillation [J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 122(12): 9855-9869.
- LIU H J, SUN J, WANG D X, *et al*, 2018. Distribution of living coccolithophores in Eastern Indian Ocean during spring intermonsoon [J]. *Scientific Reports*, 8: 12488.
- LIU H J, SUN J, WANG D X, *et al*, 2021a. IOD-ENSO interaction with natural coccolithophore assemblages in the

- tropical Eastern Indian Ocean [J]. *Progress in Oceanography*, 193: 102545.
- LIU H J, WANG D X, YUN M S, *et al*, 2021b. Vertical biogeography and realized niche traits of living coccolithophore community in the Eastern Indian Ocean [J]. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 126(9): e2020JG005922.
- LIU H J, WU C, XU W Z, *et al*, 2020. Surface phytoplankton assemblages and controlling factors in the Strait of Malacca and Sunda Shelf [J]. *Frontiers in Marine Science*, 7: 33.
- LONGHURST A, 2001. Pelagic biogeography [M] // STEELE J H, THORPE S A, TUREKIAN K K. *Encyclopedia of Ocean Sciences*. San Diego, USA: Academic Press: 2114-2122.
- LONGHURST A R, 2007. *Ecological Geography of the Sea*[M]. 2nd ed. San Diego, USA: Academic Press: 542.
- LOTNIKER A A, BALIARSINGH S K, TRAINER V L, *et al*, 2018. Characterization of oceanic *Noctiluca* blooms not associated with hypoxia in the Northeastern Arabian Sea [J]. *Harmful Algae*, 74: 46-57.
- LUO J G, ORTNER P B, FORCUCCI D, *et al*, 2000. Diel vertical migration of zooplankton and mesopelagic fish in the Arabian Sea [J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 47(7/8): 1451-1473.
- MADHUPRATAP M, HARIDA'S P, RAMAIAH N, *et al*, 1992. Zooplankton of the southwest coast of India: abundance, composition, temporal and spatial variability in 1987 [M] // DESAI B N. *Oceanography of the Indian Ocean*. Rotterdam, Netherlands: A.A. Balkema: 99-112.
- MADHUPRATAP M, KUMAR S P, BHATTATHIRI P M A, *et al*, 1996. Mechanism of the biological response to winter cooling in the Northeastern Arabian Sea [J]. *Nature*, 384(6609): 549-552.
- MAO H B, FENG M, PHILLIPS H E, *et al*, 2019. Mesoscale eddy characteristics in the interior subtropical southeast Indian Ocean, tracked from the Leeuwin Current system [J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 161: 52-62.
- MARRA J, MOORE II T S, 2009. Monsoons, islands, and eddies: their effects on phytoplankton in the Indian Ocean [M] // WIGGERT J D, HOOD R R, NAQVI S W A, *et al*. *Indian Ocean Biogeochemical Processes and Ecological Variability*. Washington, USA: American Geophysical Union: 57-70.
- MIYAMOTO H, KOTORI M, ITOH H, *et al*, 2014. Species diversity of pelagic chaetognaths in the Indo-Pacific region [J]. *Journal of Plankton Research*, 36(3): 816-830.
- MOFFETT J W, LANDRY M R, 2020. Grazing control and iron limitation of primary production in the Arabian Sea: implications for anticipated shifts in southwest monsoon intensity [J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 179: 104687.
- MOHAN R, MERGULHAO L P, GUPTHA M V S, *et al*, 2008. Ecology of coccolithophores in the Indian sector of the Southern Ocean [J]. *Marine Micropaleontology*, 67(1/2): 30-45.
- MOORE II T S, MATEAR R J, MARRA J, *et al*, 2007. Phytoplankton variability off the Western Australian Coast: mesoscale eddies and their role in cross-shelf exchange [J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 54(8/9/10): 943-960.
- MORRISON J M, CODISPOTI L A, SMITH S L, *et al*, 1999. The oxygen minimum zone in the Arabian Sea during 1995 [J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 46(8/9): 1903-1931.
- MUNIR S, ROGERS J, ZHANG X D, *et al*, 2020. The horizontal distribution of siliceous planktonic radiolarian community in the Eastern Indian Ocean [J]. *Water*, 12(12): 3502.
- MUNIR S, SUN J, 2018. Modern planktonic foraminifera from the eastern Indian Ocean [J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 37(10): 46-63.
- MUNIR S, SUN J, MORTON S L, 2021. The first record and classification of planktonic radiolarian (*Phylum Retaria*) and Phaeodarian (*Phylum Cercozoa*) in the Eastern Indian Ocean [J]. *Biology*, 10(3): 202.
- MURAKAMI H, VECCHI G A, UNDERWOOD S, 2017. Increasing frequency of extremely severe cyclonic storms over the Arabian Sea [J]. *Nature Climate Change*, 7(12): 885-889.
- NAQVI S W A, 2019. Evidence for ocean deoxygenation and its patterns: Indian Ocean [M] // LAFFOLEY D, BAXTER J M. *Ocean Deoxygenation: Everyone's Problem-Causes, Impacts, Consequences and Solutions*. Gland, Switzerland: IUCN: 51-72.
- NARAYANASETTI S, SWAPNA P, ASHOK K, *et al*, 2016. Changes in biological productivity associated with Ningaloo Niño/Niña events in the southern subtropical Indian Ocean in recent decades [J]. *Scientific Reports*, 6: 27467.
- NISSEN C, VOGT M, MÜNNICH M, *et al*, 2018. Factors controlling coccolithophore biogeography in the Southern Ocean [J]. *Biogeosciences*, 15(22): 6997-7024.
- PANDEY S, BHAGAWATI C, DANDAPAT S, *et al*, 2019. Surface chlorophyll anomalies associated with Indian Ocean dipole and El Niño southern oscillation in North Indian Ocean: a case study of 2006–2007 event [J]. *Environmental Monitoring and Assessment*, 191(S3): 807.
- PARVATHI V, SURESH I, LENGAGNE M, *et al*, 2017. Robust projected weakening of winter monsoon winds over the Arabian Sea under climate change [J]. *Geophysical Research Letters*, 44(19): 9833-9843.
- PATIL S M, MOHAN R, SHETYE S S, *et al*, 2017. Biogeographic distribution of extant coccolithophores in the Indian sector of the Southern Ocean [J]. *Marine Micropaleontology*, 137: 16-30.
- PATIL S M, MOHAN R, SHETYE S S, *et al*, 2020. Interannual changes of austral summer coccolithophore assemblages and southward expanse in the Southern Indian Ocean [J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 178: 104765.
- PAUL B K, RASHID H, 2017. Chapter two - tropical cyclones and storm surges [M] // PAUL B K, RASHID H. *Climatic Hazards in Coastal Bangladesh*. Amsterdam, Netherlands:

- Butterworth-Heinemann: 35-81.
- PAULMIER A, RUIZ-PINO D, 2009. Oxygen minimum zones (OMZs) in the modern ocean [J]. *Progress in Oceanography*, 80(3/4): 113-128.
- POLOVINA J J, HOWELL E A, ABECASSIS M, 2008. Ocean's least productive waters are expanding [J]. *Geophysical Research Letters*, 35(3): L03618.
- PRASANNA KUMAR S, DIVYA DAVID T, BYJU P, *et al*, 2012. Bio-physical coupling and ocean dynamics in the central equatorial Indian Ocean during 2006 Indian Ocean dipole [J]. *Geophysical Research Letters*, 39(14): L14601.
- PRASANNA KUMAR S, MURALEEDHARAN P M, PRASAD T G, *et al*, 2002. Why is the Bay of Bengal less productive during summer monsoon compared to the Arabian Sea? [J]. *Geophysical Research Letters*, 29(24): 2235.
- PRASANNA KUMAR S, NARVEKAR J, NUNCIO M, *et al*, 2009. What drives the biological productivity of the Northern Indian Ocean? [M] // WIGGERT J D, HOOD R R, NAQVI S W A, *et al*. *Indian Ocean Biogeochemical Processes and Ecological Variability*. Washington, USA: American Geophysical Union: 33-56.
- PRASANNA KUMAR S, NUNCIO M, NARVEKAR J, *et al*, 2004. Are eddies nature's trigger to enhance biological productivity in the Bay of Bengal? [J]. *Geophysical Research Letters*, 31(7): L07309.
- PRASANNA KUMAR S, ROSHIN R P, NARVEKAR J, *et al*, 2010. What drives the increased phytoplankton biomass in the Arabian Sea [J]. *Current Science*, 99(1): 101-106.
- PUJARI L, WU C, KAN J J, *et al*, 2019. Diversity and spatial distribution of chromophytic phytoplankton in the Bay of Bengal revealed by RuBisCO genes (*rbcL*) [J]. *Frontiers in Microbiology*, 10: 1501.
- QIAN G, WANG J, KAN J J, *et al*, 2018. Diversity and distribution of anammox bacteria in water column and sediments of the Eastern Indian Ocean [J]. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 133: 52-62.
- RAGHUKUMAR S, RAMAIAH N, RAGHUKUMAR C, 2001. Dynamics of thraustochytrid protists in the water column of the Arabian Sea [J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 24(2): 175-186.
- RAHLFF J, RIBAS-RIBAS M, BROWN S M, *et al*, 2018. Blue pigmentation of neustonic copepods benefits exploitation of a prey-rich niche at the air-sea boundary [J]. *Scientific Reports*, 8(1): 11510.
- RAO T S S, 1979. *Zoogeography of the Indian Ocean* [M] // VAN DER SPOEL S, PIERROT-BULTS A C. *Zoogeography and Diversity of Plankton*. London, UK: Edward Arnold: 254-292.
- RAO T S S, MADHUPRATAP M, 1986. *Zoogeography of the Indian Ocean zooplankton: concepts and constraints* [C] // *Proceeding of the International Conference on Pelagic Biogeography*. Noordwijkerhout, Netherlands: UNESCO: 235-236.
- RIXEN T, COWIE G, GAYE B, *et al*, 2020. Reviews and syntheses: present, past, and future of the oxygen minimum zone in the Northern Indian Ocean [J]. *Biogeosciences*, 17(23): 6051-6080.
- ROXY M K, DASGUPTA P, MCPHADEN M J, *et al*, 2019. Twofold expansion of the Indo-Pacific warm pool warps the MJO life cycle [J]. *Nature*, 575(7784): 647-651.
- ROXY M K, MODI A, MURTUGUDDE R, *et al*, 2016. A reduction in marine primary productivity driven by rapid warming over the tropical Indian Ocean [J]. *Geophysical Research Letters*, 43(2): 826-833.
- ROXY M K, RITIKA K, TERRAY P, *et al*, 2014. The curious case of Indian Ocean warming [J]. *Journal of Climate*, 27(22): 8501-8509.
- ROXY M K, RITIKA K, TERRAY P, *et al*, 2015. Drying of Indian subcontinent by rapid Indian Ocean warming and a weakening land-sea thermal gradient [J]. *Nature Communications*, 6: 7423.
- SABEERALI C T, AJAYAMOHAN R S, 2018. On the shortening of Indian summer monsoon season in a warming scenario [J]. *Climate Dynamics*, 50(5): 1609-1624.
- SARI Q W, UTARI P A, SETIABUDIDAYA D, *et al*, 2020. Surface chlorophyll-a variations in the southeastern tropical Indian Ocean during various types of the positive Indian Ocean dipole events [J]. *International Journal of Remote Sensing*, 41(1): 171-184.
- SARMA V V S S, PATIL J S, SHANKAR D, *et al*, 2019. Shallow convective mixing promotes massive *Noctiluca scintillans* bloom in the Northeastern Arabian Sea [J]. *Marine Pollution Bulletin*, 138: 428-436.
- SMITH S L, 1995. The Arabian Sea: mesozooplankton response to seasonal climate in a tropical ocean: II. regional interactions of physics and population dynamics [J]. *ICES Journal of Marine Science*, 52(3/4): 427-438.
- SMITH S L, MADHUPRATAP M, 2005. Mesozooplankton of the Arabian Sea: patterns influenced by seasons, upwelling, and oxygen concentrations [J]. *Progress in Oceanography*, 65(2/3/4): 214-239.
- SMITH S, ROMAN M, PRUSOVA I, *et al*, 1998. Seasonal response of zooplankton to monsoonal reversals in the Arabian Sea [J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 45(10/11): 2369-2403.
- SRIDEVI B, SARMA V V S S, 2020. A revisit to the regulation of oxygen minimum zone in the Bay of Bengal [J]. *Journal of Earth System Science*, 129(1): 107.
- STELLEMA A, SEN GUPTA A, TASCHETTO A S, 2019. Projected slow down of South Indian Ocean circulation [J]. *Scientific Reports*, 9(1): 17705.
- STEPHEN R, SARALADEVI K, MEENAKSHIKUNJAMMA P P, *et al*, 1992. *Calanoid copepods of the International Indian Ocean Expedition collections* [M] // DESAI B N. *Oceanography of the Indian Ocean*. Rotterdam, Netherlands: A.A. Balkema: 143-156.
- STRAMMA L, JOHNSON G C, SPRINTALL J, *et al*, 2008. Expanding oxygen-minimum zones in the tropical oceans [J]. *Science*, 320(5876): 655-658.
- SUTTON A L, BECKLEY L E, 2017. Species richness,

- taxonomic distinctness and environmental influences on euphausiid zoogeography in the Indian Ocean [J]. *Diversity*, 9(2): 23.
- TESTER P A, COHEN J H, CERVETTO G, 2004. Reverse vertical migration and hydrographic distribution of *Anomalocera ornata* (Copepoda: Pontellidae) in the US South Atlantic Bight [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 268: 195-204.
- THOMPSON P A, WILD-ALLEN K, LOUREY M, *et al*, 2011. Nutrients in an oligotrophic boundary current: evidence of a new role for the Leeuwin Current [J]. *Progress in Oceanography*, 91(4): 345-359.
- THUSHARA V, VINAYACHANDRAN P N, 2020. Unprecedented surface chlorophyll blooms in the Southeastern Arabian Sea during an extreme negative Indian Ocean dipole [J]. *Geophysical Research Letters*, 47(13): e2019GL085026.
- VENKATARAMANA V, TRIPATHY S C, ANILKUMAR N P, 2017. The occurrence of blue-pigmented *Pontella valida* Dana, 1852 (Copepoda: Calanoida: Pontellidae) in the equatorial Indian Ocean [J]. *Journal of Crustacean Biology*, 37(4): 512-515.
- VIDYA P J, DAS S, MURALI R M, 2017. Contrasting Chl-*a* responses to the tropical cyclones Thane and Phailin in the Bay of Bengal [J]. *Journal of Marine Systems*, 165: 103-114.
- WALISER D E, MURTUGUDDE R, STRUTTON P, *et al*, 2005. Subseasonal organization of ocean chlorophyll: prospects for prediction based on the Madden-Julian oscillation [J]. *Geophysical Research Letters*, 32(23): L23602.
- WANG T Y, DU Y, LIAO X M, *et al*, 2020. Evidence of eddy-enhanced winter chlorophyll-*a* blooms in Northern Arabian Sea: 2017 cruise expedition [J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 125(4): e2019JC015582.
- WANG J, KAN J J, BORECKI L, *et al*, 2016. A snapshot on spatial and vertical distribution of bacterial communities in the Eastern Indian Ocean [J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 35(6): 85-93.
- WEI Y Q, HUANG D Y, ZHANG G C, *et al*, 2020. Biogeographic variations of picophytoplankton in three contrasting seas: the Bay of Bengal, South China Sea and Western Pacific Ocean [J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 84: 91-103.
- WIGGERT J D, VIALARD J, BEHRENFELD M J, 2009. Basin-wide modification of dynamical and biogeochemical processes by the positive phase of the Indian Ocean dipole during the SeaWiFS era [M] // WIGGERT J D, HOOD R R, NAQVI S W A, *et al*. *Indian Ocean Biogeochemical Processes and Ecological Variability*. Washington, USA: American Geophysical Union: 385-407.
- WINTER A, HENDERIKS J, BEAUFORT L, *et al*, 2014. Poleward expansion of the coccolithophore *Emiliania huxleyi* [J]. *Journal of Plankton Research*, 36(2): 316-325.
- WISHNER K F, GELFMAN C, GOWING M M, *et al*, 2008. Vertical zonation and distributions of calanoid copepods through the lower oxycline of the Arabian Sea oxygen minimum zone [J]. *Progress in Oceanography*, 78(2): 163-191.
- WISHNER K F, GOWING M M, CELIA G, 2000. Living in suboxia: ecology of an Arabian Sea oxygen minimum zone copepod [J]. *Limnology and Oceanography*, 45(7): 1576-1593.
- WISHNER K F, GOWING M M, GELFMAN C, 1998. Mesozooplankton biomass in the upper 1000 m in the Arabian Sea: overall seasonal and geographic patterns, and relationship to oxygen gradients [J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 45(10/11): 2405-2432.
- WISHNER K F, OUTRAM D M, SEIBEL B A, *et al*, 2013. Zooplankton in the eastern tropical North Pacific: boundary effects of oxygen minimum zone expansion [J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 79: 122-140.
- WU C, KAN J J, LIU H J, *et al*, 2019. Heterotrophic bacteria dominate the diazotrophic community in the Eastern Indian Ocean (EIO) during pre-southwest monsoon [J]. *Microbial Ecology*, 78(4): 804-819.
- WYRTKI K, 1973. *Physical oceanography of the Indian Ocean* [M] // ZEITZSCHEL B, GERLACH S A. *The Biology of the Indian Ocean*. Berlin, Heidelberg, Germany: Springer: 18-36.
- XIANG C H, TAN Y H, ZHANG H C, *et al*, 2019. The key to dinoflagellate (*Noctiluca scintillans*) blooming and outcompeting diatoms in winter off Pakistan, Northern Arabian Sea [J]. *Science of the Total Environment*, 694: 133396.
- XU Y, WU Y, WANG H W, *et al*, 2021. Seasonal and interannual variabilities of chlorophyll across the eastern equatorial Indian Ocean and Bay of Bengal [J]. *Progress in Oceanography*, 198: 102661.
- ZEITZSCHEL B, GERLACH S A, 1973. *The Biology of the Indian Ocean* [M]. Berlin, Heidelberg, Germany: Springer: 555.

REVIEW ON PLANKTONIC ECOSYSTEM OF INDIAN OCEAN AND ITS RESPONSE TO GLOBAL WARMING

ZHANG Wu-Chang^{1, 2, 3}, ZHAO Yuan^{1, 2, 3}, DONG Yi^{1, 2, 3}, LI Hai-Bo^{1, 2, 3}, ZHAO Li^{1, 2, 3}, XIAO Tian^{1, 2, 3}

(1. CAS Key Laboratory of Marine Ecology and Environmental Sciences, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 2. Laboratory for Marine Ecology and Environmental Science, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao), Qingdao 266237, China; 3. Center for Ocean Mega-Science, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China)

Abstract Compared with the Pacific and Atlantic Oceans, the Indian ocean has a unique system of monsoons and currents that drive the distribution and production of plankton. In the context of global warming, Indian Ocean has a more pronounced warming trend than that in the Pacific and Atlantic Oceans, making it one of the hotspots for studying the effects of warming on marine planktonic ecosystems. The status, characteristics and response to global warming of planktonic ecosystems in the Indian Ocean is reviewed. The main topics include the geographic distribution of plankton, the characteristics of planktonic ecosystems in the North and South Indian Ocean, and the ecological effects of special climatic phenomena. The study of plankton ecology in the Indian Ocean is in the development stage in China. The authors recommend the following research topics as entry points: the plankton convergence pattern across different biogeographic distribution areas spanning 10°S, the study of plankton ecology in the unique Oxygen Minimum Zone in the Bengal Bay covered by low salinity surface water, and the response of neuston to ocean warming in the Eastern Indian Ocean Warm Pool.

Key words Indian Ocean; monsoon; plankton; Oxygen Minimum Zone; global warming