

**共识申明**  
**科学家向人类社会发出的警示：微生物和气候变化**  
(自然综述：微生物学 <https://doi.org/10.1038/s41579-019-0222-5>; 2019)

翻译：万凌琳 刘媛媛

校验：任丽娟 吴庆龙

Ricardo Cavicchioli<sup>1\*</sup>, William J. Ripple<sup>2</sup>, Kenneth N. Timmis<sup>3</sup>, Farooq Azam<sup>4</sup>, Lars R. Bakken<sup>5</sup>, Matthew Baylis<sup>6</sup>, Michael J. Behrenfeld<sup>7</sup>, Antje Boetius<sup>8,9</sup>, Philip W. Boyd<sup>10</sup>, Aimée T. Classen<sup>11</sup>, Thomas W. Crowther<sup>12</sup>, Roberto Danovaro<sup>13,14</sup>, Christine M. Foreman<sup>15</sup>, Jef Huisman<sup>16</sup>, David A. Hutchins<sup>17</sup>, Janet K. Jansson<sup>18</sup>, David M. Karl<sup>19</sup>, Britt Koskella<sup>20</sup>, David B. Mark Welch<sup>21</sup>, Jennifer B. H. Martiny<sup>22</sup>, Mary Ann Moran<sup>23</sup>, Victoria J. Orphan<sup>24</sup>, David S. Reay<sup>25</sup>, Justin V. Remais<sup>26</sup>, Virginia I. Rich<sup>27</sup>, Brajesh K. Singh<sup>28</sup>, Lisa Y. Stein<sup>29</sup>, Frank J. Stewart<sup>30</sup>, Matthew B. Sullivan<sup>31</sup>, Madeleine J. H. van Oppen<sup>32,33</sup>, Scott C. Weaver<sup>34</sup>, Eric A. Webb<sup>17</sup> and Nicole S. Webster<sup>33,35</sup>

作者单位：

1. 澳大利亚新南威尔士州悉尼新南威尔士大学生物技术与生物分子科学学院。
2. 美国俄勒冈州立大学森林生态系统与社会学系。
3. 德国布劳恩斯威格工业大学微生物研究所。
4. 美国加州大学圣地亚哥分校斯科里普斯海洋研究所。
5. 挪威生命科学大学化学、生物技术和食品科学学院。
6. 英国利物浦大学感染与全球健康研究所。
7. 美国俄勒冈州立大学植物与植物病理学系。
8. 德国布累默黑文阿尔弗雷德韦格纳研究所，亥姆霍兹海洋和极地研究中心。
9. 马克斯·普朗克海洋微生物研究所，德国不来梅。
10. 澳大利亚霍巴特塔斯马尼亚大学海洋和南极研究所。
11. 美国佛蒙特州伯灵顿大学鲁宾斯坦环境与自然资源学院和冈德环境研究所。
12. 瑞士苏黎世联邦理工学院综合生物学研究所。
13. 意大利安科纳马尔凯理工大学生命与环境科学系。
14. 意大利那不勒斯动物研究所。
15. 美国蒙大拿州立大学生物膜工程中心及化学与生物工程系。
16. 荷兰阿姆斯特丹大学生物多样性和生态系统动力学研究所淡水和海洋生态系。
17. 美国南加州大学海洋与环境生物学系。
18. 美国西太平洋西北国家实验室地球与生物科学理事会生物科学部。
19. 丹尼尔·井上微生物海洋学研究中心:美国夏威夷大学海洋与地球科学技术学院研究与教育。

20. 美国加州大学伯克利分校综合生物学系。
  21. 美国马州伍兹霍尔海洋生物实验室。
  22. 美国加州大学欧文分校生态与进化生物学系。
  23. 美国乔治亚大学海洋科学系。
  24. 美国加州理工学院地质与行星科学系。
  25. 英国爱丁堡爱丁堡大学地球科学学院。
  26. 美国加州大学柏克莱分校公共卫生学院环境健康科学系。
  27. 美国俄亥俄州哥伦布俄亥俄州立大学微生物系，伯德极地和气候研究中心。
  28. 澳大利亚新南威尔士州，西悉尼大学霍克斯伯里环境研究所和全球陆地创新中心。
  29. 加拿大艾伯塔省埃德蒙顿大学生物科学系。
  30. 美国佐治亚亚特兰大市乔治亚理工学院生物科学学院。
  31. 美国俄亥俄州立大学微生物学系、土木、环境与大地工程学系、伯德极地与气候研究中心。
  32. 澳大利亚维多利亚州帕克维尔墨尔本大学生物科学学院。
  33. 澳大利亚昆士兰州汤斯维尔澳大利亚海洋科学研究所。
  34. 美国德克萨斯州加尔维斯顿市德克萨斯大学医学院微生物与免疫学系，人类感染与免疫研究所。
  35. 澳大利亚昆士兰州布里斯班澳大利亚昆士兰大学生态基因组学中心。
- \* 论文的通讯作者

**摘要：**在当下的人类纪，气候变化正在影响着大多数地球生命。微生物支持了所有更高营养级生命形式的存在，要了解地球上的人类和其他生命形式（包括我们尚未发现的那些）如何抵御气候变化所带来的影响，将微生物这一“看不见的大多数”纳入其中至关重要。我们不仅需要了解微生物如何影响气候变化，例如包括温室气体的产生和消除等，而且需要了解气候变化和其他人类活动如何影响微生物。这篇共识声明重点阐述了微生物在气候变化生物学中的核心作用及其全球尺度上的重要性，同时提醒人类，气候变化的效应很大程度上取决于微生物的反应，而这对人类社会实现环境可持续发展的未来至关重要。

人类活动及其对气候和环境的影响导致了前所未有的动植物灭绝和生物多样性丧失<sup>14</sup>，并危害地球上的动植物生命<sup>5</sup>。物种、群落和**栖息地**在气候变化中的损失已经得到了比较充分的研究、记录和发表<sup>6</sup>，相比较而言，这些研究较少涉及微生物，尤其缺乏研究气候变化对微生物的影响。虽然微生物肉眼看不见，因而多少有些难于度量<sup>7</sup>，但是微生物数量巨大（地球上有约 $10^{30}$ 个细菌和古菌）<sup>8</sup>、多样性极高，对维持着全球**生态系统**的健康至关重要，可以说微生物世界构成了生物圈的生命维持系统。虽然人类对微生物的影响不很明显，也的确缺少相关研究，但是我们必须意识到，微生物多样性和活性的变化将影响所有其他生物的适应与恢复能力，进而影响它们应对气候变化的能力<sup>9</sup>。

微生物在碳和营养循环、动植物与人类健康、农业以及全球**食物网**中发挥着关键作用。微生物在地球上广泛分布，它们不仅可在地球上所有被大型生物所占据的环境中生存，也是在例如**地下**深层环境和“极端”环境中唯一的生命形式。微生物是38亿年前地球上最早的生命形式，它们也可能在未来任何的生物灭绝事件中幸存下来。

尽管微生物在调节气候变化方面至关重要，但人们却较少将其作为气候变化研究的重点，在政策制定中也未考虑到微生物。但微生物的巨大多样性和其对环境变化的不同反应决定了它们在生态系统应对气候变化中的关键作用。在这篇声明中，我们阐明了微生物、宏观生物和气候变化之间的联系，希望让人们注意到，丰富多彩的微生物世界不再是“房间里看不见的大象”。我们必须认识到微生物作用的重要性，否则我们将无法很好地地球生物圈及其对气候变化的反应，从而使创造环保型可持续发展未来的努力付之东流<sup>6</sup> (框1)。

## 1、本声明的讨论范围

该声明中，我们讨论了微生物对气候变化的影响，包括微生物促进气候变化的过程及其驱动因素；还讨论了气候变化对微生物的影响，着重于气候变化对微生物群落组成、功能、生理反应和进化适应的影响。我们重点关注微生物和气候的联系，虽然人类活动（如：地方环境污染或**富营养化**）对两者的直接影响较少，但可能具有协同效应，因此这些内容也在我们的讨论范围内。

在本声明中，我们将“微生物”定义为肉眼看不见，以单细胞、多细胞（如区别种）、集聚体（如生物膜）或以病毒形式存在的微观生物或病毒（小于 $50\mu\text{m}$ ）。除了微观的细菌、古菌、真核生物和病毒外，我们还讨论了宏观的单细胞真核生物（如：相对较大的海洋**浮游植物**）和分解木材的真菌。我们的目的不在于全面覆盖所有环境或所有人为影响，而是提供全球主要**生物圈**（海洋和陆地）的例子，突出气候变化对微生物过程的影响及其后果。我们还强调了农业、传染性疾病以及微生物在减缓气候变化中的作用。本共识声明旨在提醒微生物学家和其他科学家们重视微生物在加速或减缓人为气候变化影响方面的作用(方框1)。

## 方框 1、科学家的警示

忧思科学家联盟的建立以及科学家对人类的警示的运动是为了提醒人们注意人类活动对全球气候和环境的影响。1992年，1700名科学家联名签署了“第一份警示”，旨在让人们意识到人类活动将会给我们的未来带来严重风险<sup>267</sup>。时隔25年的2017年，15000多位科学家联合发表了“第二份警示”<sup>5</sup>。目前该活动仍在持续，目前已有超过21000名科学家支持这项运动。这项运动的主旨在于呼吁各国政府和机构转变经济发展模式，从增长型经济转向保护型经济，以阻止环境破坏，实现人类可持续发展<sup>268</sup>。与“第二份警示”相关的是一系列聚焦不同主题的论文，其中第一篇描述了保护湿地的重要性<sup>269</sup>。另外有一部名为“第二份警示”的电影旨在记录科学家对人类的倡导，取代“一切照旧”的做法，采取行动，避免持续的环境和气候变化危机，使地球生命能够生生不息。

联合国的“可持续发展目标”是对“忧思科学家联盟”目标的补充，旨在实现人类和地球的现在和未来的尊严、和平与繁荣<sup>6</sup>。它的目标是围绕环境，经济和社会需求，并通过消除贫困，发展安全城市和教育人口，实施可再生能源（能源生产和消费）和气候变化的紧急行动，包括公平使用水生和陆地系统，以实现健康，污染较少的生物圈来解决可持续性问题。“可持续发展目标”认识到有必要对有限的自然资源进行负责任的管理，以发展有弹性的可持续社会。

我们的声明是从微生物学的角度对人类发出警示。作为微生物学家的警示，其意图是提高公众对微生物世界的认识，并呼吁微生物学家越来越多地参与到微生物的研究中去，越来越多地融入应对气候变化和实现联合国可持续发展目标的框架中去（专栏2）。以先前的科学和政策为基础，使人们关注微生物在气候变化中的作用<sup>7,126,270-272</sup>及其与社会的广泛关联<sup>7</sup>。微生物学家们可以通过签署这份“微生物学家的警示”来支持这项声明。

## 2、海洋生物群落

海洋生物群落覆盖了地球表面的70%，从海岸河口、红树林和珊瑚礁到开阔的海洋(图1)。“海洋表层水”（水柱上层200米）中的**光合营养型**微生物可直接利用太阳能，而较深区域的海洋生物则利用有机和无机化学物质获取能量<sup>10</sup>。除了太阳光之外，其他能源形式和海水温度（从冰盖海的大约-2°C到热液喷口的超过100°C）也会影响海洋群落的组成<sup>11</sup>。海水温度升高不仅会影响海洋生物的生理活动，还降低了水的密度，从而导致水体**分层**和循环变化，进一步影响生物体组织扩散和营养物质运输。此外，降水、盐度和风也会影响海水分层、混合和循环。来自大气、河流和河口流的营养物质的输入也影响海洋微生物群落的组成和功能，而气候变化则可以所有上述这些物理因素。

微生物与海洋生态系统的关联性可以从其在水体和海底中的数量和生物量来判断：微生物在海洋中的总细胞数量超过 $10^{29}$ （参考文献<sup>8,12-16</sup>），据“海洋生物普查计划”（Census of Marine Life）

统计，90%的海洋生物量是微生物。除了数量众多之外，海洋微生物还发挥着重要的生态系统功能。海洋微生物通过固定碳和氮，再矿化有机物，构成海洋食物网的基础，是全球碳循环和营养物质循环的重要组成部分<sup>13</sup>。在碳循环中，将颗粒有机物中的碳沉降、沉积和埋藏到海洋沉积物中是将二氧化碳从大气中去除的一个关键的长期机制。因此，二氧化碳和养分通过再矿化而再生，抑或是通过沉积输出埋藏到海床中，而它们之间的平衡对气候变化具有决定性的影响。

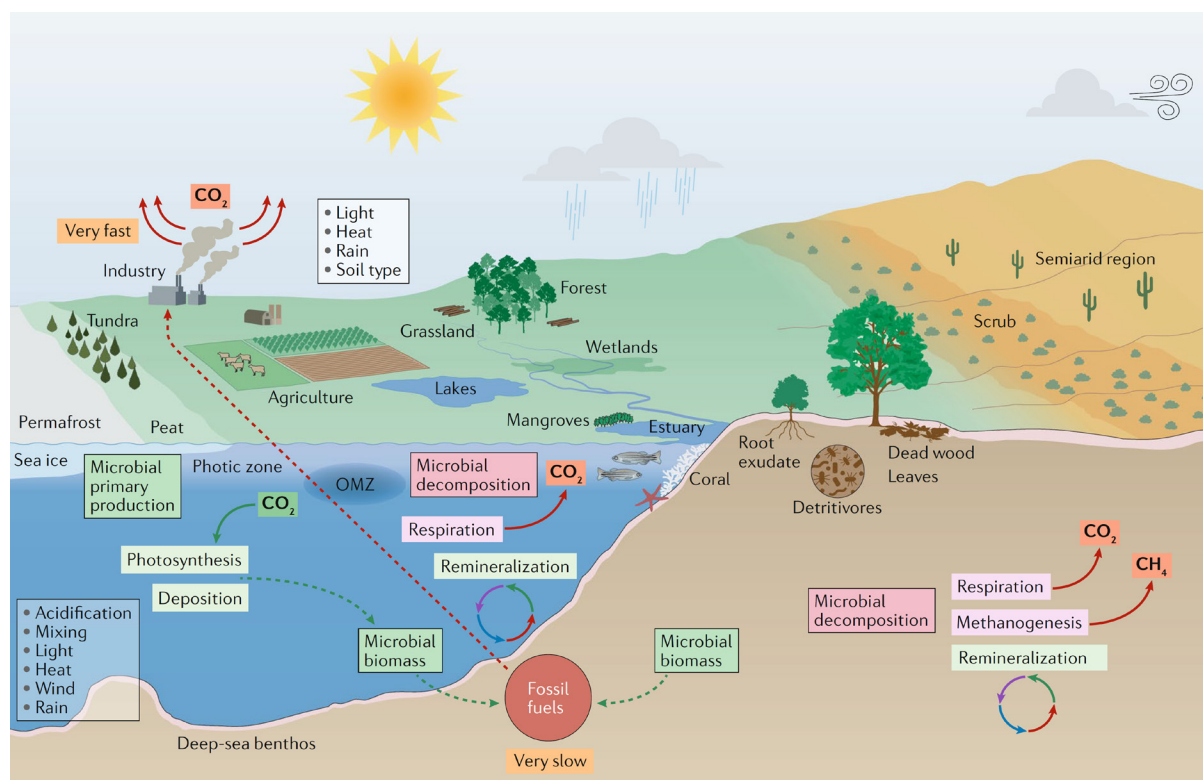


图1 海洋和陆地生物群落中的微生物和气候变化 海洋环境中，二氧化碳固定主要由微生物通过初级生产完成。海洋微生物还通过驱动营养盐再循环为海洋食物网提供营养盐，并在此过程中释放二氧化碳到大气中。陆地环境中，土壤中的微生物通过分解有机物释放营养元素供给植物生长，并向大气释放二氧化碳和甲烷。通过数百万年时间演化，土壤中的微生物和其他有机物（植物和动物的残余物）转化为化石燃料。相比之下，燃烧化石燃料会在很短的时间内释放出温室气体。因此，化石燃料的过度使用会导致碳循环极度失衡，只要化石燃料继续燃烧，大气中的二氧化碳水平将持续上升。许多人类活动，包括农业、工业、交通运输、人口增长、人类消费和地方的环境因素（包括土壤类型和光照）极大地影响了微生物与其他生物（其他微生物、动植物）互作的复杂网络。而这些互作决定了微生物如何应对和影响气候变化（例如，通过温室气体排放），以及气候变化（例如，较高的二氧化碳水平、增温和降水变化）如何反过来影响微生物。OMZ（低氧带，oxygen minimum zone）。

大气中二氧化碳浓度的增加，不仅增强了温室效应导致全球变暖，也使海水逐渐酸化。工业革命以来，海水pH值下降了约0.1个单位，到本世纪末，预计将进一步减少0.3-0.4个单位<sup>17-19</sup>。鉴于海水以空前的速率在酸化<sup>19-21</sup>，人们亟待了解海洋生物将如何应对<sup>22</sup>。温室气体浓度升高改变了海水温度、酸化、分层、混合、温盐环流、养分供应、辐射和极端天气事件。上述这些变化会进一步影响海洋微生物，进而产生重大的环境后果，主要改变的部分包括海洋生产力、食物网以及碳输出和海底埋藏能力等<sup>19,23-29</sup>。

## 2、1 微生物影响气候变化

海洋浮游植物的生物量仅占全球植物的约1%，但其通过光合作用所固定的二氧化碳占全球二

氧化碳固定量的一半（全球净**初级生产量**约为每年 50 Pg C），同时氧气产量也占一半<sup>30</sup>。与陆地植物相比，海洋浮游植物广泛分布于海洋表面区域，季节性变化较少，且周转率明显快于树木（相对于树木几十年的周转时间，海洋浮游植物仅有几天的时间）<sup>30</sup>。因此，浮游植物对全球气候变化应对更迅速。这些特性对于人们评估浮游植物在全球碳的固定中的贡献非常重要，并可利用这些特性预测其生产力在受到干扰时的变化。预测气候变化对初级生产力的影响很复杂，因为浮游植物**水华**周期同时受到上行控制（例如基本营养素的可用性和海水的垂直混合）和下行控制（例如捕食和病毒侵袭）的影响<sup>27,30-34</sup>。太阳辐射增强、温度升高和淡水输入量增加都加强了海洋分层，从而减少了营养物质从深层水向表层水的输送，进而降低了初级生产力<sup>30,34,35</sup>。相反地，当营养物质充足时，二氧化碳含量升高可提高浮游植物初级产量<sup>36-38</sup>。

一些研究表明，在过去的一个世纪里，全球海洋浮游植物总密度有所下降<sup>39</sup>，但由于长期浮游植物数据有限，以及不同研究中数据生成与浮游植物产量的年际和年代变化分析的方法差异性，使得这些结论备受质疑<sup>40-43</sup>。另一些研究表明，全球海洋浮游植物产量是增加的<sup>44</sup>，且在一些区域浮游植物群落特定种群有一定变化<sup>45,46</sup>。有研究表明，全球海冰（见 Ice Index）正在减少，导致海水透光率更高，从而增加初级生产量<sup>47</sup>；然而，关于极地地区生产力变化趋势的报道（从海水混合模式和营养供给变化的角度进行分析）却与之矛盾<sup>34</sup>。由此可见，收集关于浮游植物生产力和微生物群落组成的长期数据至关重要。依赖长期数据，能可靠地预测微生物在气候变化中的作用及其反馈机制，但这种数据屈指可数（例如夏威夷海洋和百慕大大西洋的长时序研究）<sup>48-50</sup>。在此背景下，“全球海洋采样考察队”<sup>51</sup>、南大洋横断面的分析数据<sup>52,53</sup>和“塔拉海洋联盟”<sup>11,54-59</sup>所提供的宏基因组数据是研究海洋微生物极其珍贵的基础资料。

当海洋浮游植物总生物量最大时，**硅藻**广泛存在于大片海域<sup>63</sup>，使其占据了海洋初级总产量的 25-45%<sup>60-62</sup>。与其他浮游植物相比，硅藻具有相对较高的沉降速度，因此它们贡献了沉降深海的颗粒碳的 40% 左右<sup>62,64</sup>。各物理因素所驱动的表面海水营养物质的季节性富集有利于硅藻水华的爆发。人为气候变化将直接影响硅藻的这种季节性周期，改变水华发生时间并减少其生物量，这将减少硅藻的初级生产量及其对二氧化碳的固定<sup>65</sup>。遥感数据表明，1998 年至 2012 年间，全球硅藻数量下降，特别是在北太平洋地区，研究发现这与海水表面混合层变浅和营养盐浓度降低有关<sup>46</sup>。

除了海洋浮游植物能够固定二氧化碳<sup>30,66-68</sup>，化能自养型古菌和细菌也能够深海水体<sup>69</sup>和极地冬夜的黑暗条件下固定二氧化碳<sup>70</sup>。海洋细菌和古菌在很大程度上也促进了表层海洋**呼吸作用**和许多元素的循环<sup>18</sup>。生活在海底的**产甲烷菌**和嗜甲烷菌分别是甲烷的重要生产者和消费者，但它们对大气中温室气体通量的贡献还不确定<sup>71</sup>。海洋病毒、嗜细菌的细菌和真核捕食者也是微生物食物网的重要组成部分；例如，海洋病毒影响碳的固定和沉积效率<sup>57</sup>。气候变化影响捕食者-被捕食者间的互动，包括病毒-宿主的互动，从而影响全球生物地球化学循环<sup>72</sup>。

在过去的 50 年中，由于海洋变暖降低了海水的氧气溶解度<sup>73-75</sup>，“低氧带”（OMZ）在不断扩大。“低氧带”是活性氮的全球汇，而海洋微生物所产生的氮气和氧化亚氮约占海洋向大气氮输送的 25-50%。此外，“低氧带”是海洋中最大的浮游甲烷库，对海洋甲烷循环有着重要贡献。因此，

“低氧带”的动态变化可能会对海水营养、温室气体排放以及依赖氧的生物体分布产生重大影响<sup>73-75</sup>。

深海沉积物的表层 50 cm 中约含有  $1 \times 10^{29}$  微生物<sup>8,16</sup>，这些沉积物中的古菌和细菌的总丰度随纬度（从 34°N 到 79°N）的增加而增加，而特定的分类群体（如海洋类群 I 奇古菌门）并不遵循这一规律<sup>76</sup>。底栖微生物表现出生物地理分布特征，并对沉入海底的颗粒物质的数量和质量变化做出响应<sup>77</sup>。因此，气候变化可能将特别影响深海底栖古菌的生物功能过程（如氨氧化作用）和相关的生物地球化学循环<sup>76</sup>。

气溶胶影响云的形成，从而影响太阳辐射和降水，但它们对气候的影响程度和方式仍不确定<sup>78</sup>。海洋气溶胶由海盐、非海盐硫酸盐和有机分子的复杂混合物组成，可以作为云凝结的核心，影响辐射平衡，从而影响气候<sup>79,80</sup>。例如，在远洋环境（如南大洋）中，生物气溶胶可以增加云滴的数量和大小，对气候的影响与高度污染地区的气溶胶相似<sup>80-83</sup>。具体来说，浮游植物释放二甲基硫化物，其衍生物硫酸盐促进云凝结<sup>79,84</sup>。了解海洋浮游植物对气溶胶的贡献方式将有助于更好地预测海洋条件的变化将如何影响云和对气候的反馈<sup>84</sup>。此外，大气本身含有约  $10^{22}$  个微生物细胞，测定大气微生物生长和形成聚集物的能力有利于评估它们对气候的影响<sup>8</sup>。

由包括捕食者、植食者、植物及其相关微生物群落组成海岸带植被栖息地对碳的固定至关重要<sup>85</sup>。在过去的 50 年里，人类活动（包括人为导致的气候变化）已使这些栖息地减少了 25-50%，海洋捕食者的数量也下降了 90%<sup>85-87</sup>。由于微生物活动决定了碳的再矿化量以及二氧化碳和甲烷的释放量，迫切需要评估这些大规模的扰动对微生物群落的影响。

## 2、2 气候变化影响微生物

气候变化能够影响物种间的互动，迫使物种去适应、迁移、或被其他物种取代或灭绝<sup>28,88</sup>。海洋变暖、酸化、富营养化和过度开发（如渔业、旅游业）都将导致珊瑚礁的减少，并可能使珊瑚礁生态系统转变为大型藻类<sup>89-93</sup>和底栖蓝藻垫<sup>94,95</sup>。微藻共生体和细菌等微生物对气候变化的响应会强烈影响珊瑚的适应能力<sup>96-98</sup>。珊瑚礁上生活着成百上千种微生物，它们对宿主的健康至关重要。例如某些微生物回收利用珊瑚礁产生的废弃物、一些为珊瑚礁提供必需的营养元素和维生素、还有一些协助珊瑚礁的免疫系统对抗病原体等<sup>99</sup>。然而环境扰动或珊瑚白化会迅速改变珊瑚虫。这种变化无疑会影响珊瑚-微生物生态系统的功能和稳定性，可能会影响珊瑚适应气候变化的能力和速度，以及珊瑚生态系统中珊瑚与其他组成部分之间的关系<sup>99,100</sup>。

一般来说，微生物比大型生物更容易在环境中扩散。尽管如此，许多微生物物种仍存在生物地理学上的分布特征，其分布、生活方式（例如与寄主的关系）和环境因素强烈影响着群落的组成和功能<sup>54,101-103</sup>。其中洋流、热梯度和纬度梯度对海洋群落尤为重要<sup>104,105</sup>。如果生物体不能迁移到更有利的环境中，那么对当前环境的适应性进化将是唯一的生存机会<sup>88</sup>。像细菌、古菌、微藻等种群规模大、无性繁殖快的微生物就具有很高的适应潜力<sup>22</sup>。但目前很少有针对微生物应对海洋酸化或其他气候变化的适应性进化研究<sup>22,28</sup>，针对微生物生理反应的分子机制以及其对生物地球化学循环影响的研究也极其有限<sup>18</sup>。

已有研究证实二氧化碳水平升高会影响浮游植物个体种，进而更广泛地破坏生态系统。例如，一项现场实验表明有毒微藻（*Vicicitus globosus*）在二氧化碳含量增加条件下具有选择性优势，从而破坏了有机物质在营养层级上的转移<sup>106</sup>。将海洋蓝藻属 *Trichodesmiu* 长期（4.5 年）暴露于高水平二氧化碳条件下会产生不可逆的遗传变化，即可促进其生长和提高固氮量<sup>107</sup>。二氧化碳水平的升高可促进光合绿藻 *Ostreococcus tauri* 的生长、细胞大小和碳氮比<sup>108</sup>。随着生态类型和生态位占用的变化，较高的二氧化碳水平也会影响 *O. tauri* 种群结构，从而影响更广泛的食物网和生物地球化学循环<sup>108</sup>。而钙化浮游植物 *Emiliania huxleyi* 是通过减少细胞体积和降低固碳量来应对气候变暖和二氧化碳水平升高以及与之相关的海洋酸化<sup>109</sup>。但是，由于 *Emiliania huxleyi* 对于较高二氧化碳水平的适应性进化，使其总生产率不会改变<sup>109</sup>。不同群落对二氧化碳水平的响应不同，如北极和南极的浮游植物有所不同<sup>110</sup>。一项海洋围隔实验发现，二氧化碳水平升高，使得感染 *E. huxleyi* 的病毒发生多样性变化。研究者认为需进一步探究二氧化碳水平的升高是否直接影响病毒、宿主或它们的相互作用<sup>111</sup>。上述这些例子表明，我们需要深入研究微生物对环境变化的适应和进化过程，并将这些认识应用于对气候变化影响的预测中。

目前海洋酸化程度已远超历史水平，海水 pH 值发生较大改变，从而影响海洋微生物细胞内的酸碱平衡<sup>18,112</sup>。不擅长调节内部 pH 值的物种将会受到更大的影响，而生物体大小、聚集状态、代谢活性和生长速率等因素会影响其调节能力<sup>112</sup>。

较低的 pH 值会导致细菌和古菌改变其基因表达来优先维持其细胞功能，而不是促进其生长<sup>18</sup>。与在有丰富营养物质、较高生物量的中宇宙实验系统中的细菌相比，生活于较低藻类生物量系统中的细菌为保持细胞内的酸碱度平衡需要付出更多。因此，人们预测海洋酸化会导致细胞**生长效率**、碳循环和能量通量发生改变，从而改变微生物食物网，尤其是在包括大部分海洋在内的**贫营养**区域，产生广泛影响<sup>18</sup>。有研究对比了 *Synechococcus* sp. 在当前和未来 pH 浓度下的生长模式，发现 pH 值的变化不仅影响**蓝细菌**，而且对感染它们的噬藻病毒也有影响<sup>113</sup>。

环境温度和纬度与生物多样性、部分海洋生物类群的分布及其“最适温度”（ $T_{opt}$ ）密切相关，模型预测温度升高将导致适应寒冷环境的群落向极地迁移<sup>52,114-118</sup>。然而，研究发现极地和温带水域浮游植物的“最适温度”（ $T_{opt}$ ）明显高于环境温度，并且一个生态进化模型预测热带浮游植物“最适温度”（ $T_{opt}$ ）远高于其实际测量值<sup>116</sup>。对研究寒冷环境中的微生物生理和生态适应性来说，“最适温度”（ $T_{opt}$ ）可能不是一个好的指标，需要更多的环境评估指标来分析微生物对环境温度的适应性和预测它们对气候变暖的响应<sup>119</sup>。

许多环境和生理因素影响微生物在其栖息地的适应性和整体竞争力。例如，高温增加了真核浮游植物的蛋白质合成，同时降低了细胞核糖体的浓度<sup>120</sup>。真核浮游植物的核糖体中富含磷酸盐，气候变化将导致其氮磷比发生变化。由于这些真核浮游生物生物量巨大（为~1 Gt C）<sup>13</sup>，因此上述改变将影响全球海洋的资源配置<sup>120</sup>。有学者认为相比于较大浮游生物，海洋变暖有利于较小类型的浮游生物，这一过程改变了生物地球化学通量，如颗粒输出<sup>121</sup>。海洋温度升高、酸化和养分供给减少会促进浮游植物溶解有机物的胞外释放、并改变海洋**微食物环**，这可能会以牺牲高营



养级生物生产力为代价来增加微生物生产力<sup>122</sup>。另一方面，气候变暖可能会缓解固氮蓝细菌铁的限制，预计在未来气候变暖的环境下，固氮蓝细菌可为海洋食物网提供更多的氮输入<sup>123</sup>。因此，我们必须认真了解环境微生物如何应对生态系统变化和由气候变化带来的压力，并弄清如何量化和解释这些反应<sup>124,125</sup>。这里面的关键问题仍是微生物群落改变后的功能效应，例如碳的再矿化与固定以及营养循环的改变。

### 3、陆地生物群落

陆地生物量约为海洋生物量的 100 倍，地球总生物量的很大比例是由陆地植物组成。在全球净初级生产量中陆地植物占了一半。土壤储存了约 2 万亿吨的有机碳，这超过了大气和植被中碳的总量。陆地环境中的微生物总数约为  $10^{29}$ ，与海洋环境中的微生物总数相似。土壤微生物调节土壤中储存的有机碳量，并将储存的部分有机碳释放回大气。微生物还可以通过提供调节生产力的常量营养元素（氮和磷）间接影响植物和土壤中的碳储存。植物为其菌根真菌共生体提供大量的碳源，菌根真菌在许多生态系统中也为植物提供大量氮和磷。

植物通过**光合作用**从大气中去除二氧化碳，并产生有机物质，为陆地生态系统提供燃料。相反，植物的**自养呼吸**（每年 60PgC）和微生物的**异养呼吸**（每年 60PgC）释放二氧化碳回到大气中<sup>126,129</sup>。温度影响这两个相反过程之间的平衡，从而影响陆地生物圈捕获和储存人为碳排放的能力（目前，储存大约四分之一的排放量）（图 1）。增温被认为促进了碳素向大气中的释放<sup>129</sup>。

森林覆盖了约 30% 的地球陆地表面，包含约 45% 的陆地碳，构成约 50% 的陆地初级生产，并吸收高达 25% 的人为排放的二氧化碳<sup>130,131</sup>。草原覆盖约 29% 的陆地表面<sup>132</sup>。对碳收支很重要的非森林，干旱和半干旱地区（47%）对人为气候变化的响应不同于森林地区<sup>132,133</sup>。湖泊占非冰川土地面积的约 4%<sup>134</sup>，浅水湖泊可排放大量的甲烷<sup>135,136</sup>。泥炭地（分解的植物凋落叶）覆盖约 3% 的陆地表面，由于其植物生产超过分解，未开发的泥炭地被作为典型的全球碳库，其碳储量约占有全球土壤碳储量的 30%<sup>137,138</sup>。在冻土中，有机碳（植物，动物和微生物的残余物）累积远远超过由呼吸作用带来的损失，形成最大的陆地碳库<sup>139-141</sup>。气候变暖 1.5 到 2°C（相对于 1850 - 1900 年的全球平均地表温度），预计冻土减少 28-53%（与 1960 - 1990 年的水平相比）<sup>142</sup>，这为微生物提供了巨大的碳源，微生物通过呼吸作用将它们转化成温室气体。

通过对顶层 10 厘米的土壤<sup>143</sup>和包含久远碳储存的深 100 厘米的土壤剖面的研究发现<sup>144</sup>，增温明显增加了土壤中碳的损失，不同位点间土壤碳的损失具有明显差异，这与不同点位之间的土壤有机质含量、温度、降水、pH 和粘土含量有关，但是除此之外还需要更多的预测变量进行解释<sup>145-146</sup>。对全球气候变暖响应评估的预测表明，气候变暖造成的陆地土壤（特别是在全球高碳储量的寒带和温带<sup>147</sup>）碳的损失引起正向反馈，促进了气候变化的速度<sup>143</sup>。

#### 3、1 微生物影响气候变化

大气中较高的二氧化碳含量会促进初级生产力，森林中植物叶片和根系凋落物相应增加<sup>148-150</sup>，微生物参与其中的碳降解，促进了更高的碳排放<sup>151</sup>。温度增加可以促进陆地有机质的分解速

率<sup>152</sup>，这不仅是因为增温促进了微生物反应速率动力学过程<sup>152</sup>，增温造成的更多的植物碳输入也是促进微生物生长的主要因素<sup>152-154</sup>。

一些本土的环境因素（如微生物群落组成、朽木密度、氮素可利用性和湿度）可以影响微生物活性（例如，真菌在树木上的定植过程），因此需要将本土的环境因素放到生态系统过程中去，并通过地球系统模型来预测气候变暖引起的土壤碳损失<sup>155</sup>。从这方面来说，植物可利用的养分会影响森林碳的净平衡，营养贫乏的森林比营养丰富的森林释放更多的碳<sup>156</sup>。在营养丰富的森林中，因为植物向**根际**微生物提供的碳较少（例如根系分泌物等），微生物的呼吸作用可能减弱<sup>157</sup>。

植物固定的碳有约50%释放到土壤中供微生物生长<sup>158-160</sup>。植物渗出物除了可作为微生物的能量来源外，还可破坏矿物-有机结合，从矿物中释放有机化合物，用于微生物的呼吸作用，增加碳释放<sup>159</sup>。这些植物-矿物间的相互作用说明，在评估气候变化的影响时除了生物相互作用（植物-微生物），生物-非生物间的相互作用也不容忽视<sup>159</sup>。热力学模型包含了微生物、胞外分泌酶、有机质和矿物间的相互作用，被用来预测增温背景下土壤碳库-气候变化间的反馈机制；已有研究发现，相比于静态模型，热力学模型预测土壤碳库-气候变化间的反馈作用较弱但可变性较高<sup>160</sup>。

土壤有机质是被微生物降解还是被长期封存取决于许多环境因素，这些环境因素包括土壤矿物特性、酸度和氧化还原状态；同时还包括土壤水分、气候以及土壤中存在的微生物类型<sup>161</sup>。有机物的性质，特别是结构的复杂性也是影响微生物的分解过程的主要因素。此外，土壤类型不同（例如粘土含量不同），微生物获取有机质的能力也不同<sup>162</sup>。如果将上述因素考虑在内，预计大气二氧化碳浓度增加将促进微生物分解、降低土壤中有机碳的滞留能力<sup>162</sup>。

二氧化碳浓度升高会加剧植物与微生物之间对氮素的竞争<sup>163</sup>。食草动物（包括无脊椎动物和哺乳动物）会影响返回到土壤中的有机质含量，进而影响微生物的生物量和活动<sup>164</sup>。例如，蚱蜢通过减少植物生物量和对氮素的需求从而增加微生物的活性<sup>163</sup>。气候变化会减少食草动物的数量，进而改变全球氮、碳循环，从而降低陆地碳库功能<sup>163</sup>。**腐食者**（例如蚯蚓）通过间接影响植物（例如通过提高土壤肥力）和土壤微生物来影响温室气体排放<sup>165</sup>。蚯蚓可以通过取食、挖洞和废弃物的沉积等过程来改变土壤环境。在蚯蚓厌氧的肠道里栖息有**反硝化功能**的微生物，可以产生温室气体氧化亚氮。尽管温度升高和降雨减少会影响腐食者的摄食和微生物呼吸，从而降低温室气体的排放<sup>166</sup>，但蚯蚓本身可提高土壤肥力，它们的存在会导致温室气体的净排放增加<sup>165</sup>。

在泥炭地，难降解的凋落物（例如来自泥炭藓的抗菌酚类和多糖）会抑制微生物分解，水分饱和 and 限制氧气交换，促进厌氧菌的生长，促进二氧化碳和甲烷的释放<sup>137,167</sup>。气候变化引起的增温和土壤水分降低会促进维管束植物（灌木含羞草）的生长，却降低了泥炭苔藓的生产力。植物凋落物组成及其微生物过程的变化（例如氮固定的减少和异养呼吸的增强）使得泥炭地从原来的碳汇转变为碳源<sup>137</sup>。

冻土融化促使微生物将先前冰封的碳分解成二氧化碳和甲烷，并释放到大气中<sup>139-141,168,169</sup>。沿海冻土被不断侵蚀，这将导致大量的碳流向海洋，通过微生物再矿化过程，将排放出大量二氧化碳<sup>170</sup>，这将对气候变化造成正反馈循环，加速气候变化进程<sup>139-141,168-171</sup>。冻土的融化将导致土壤

水分饱和度增加<sup>172</sup>，这促进了厌氧产甲烷菌产甲烷过程和一系列微生物产二氧化碳过程。在排水后的好氧土壤中，微生物异养呼吸排放的是二氧化碳而不是甲烷，相比于好氧土壤中的代谢过程，水分饱和度较高的冻土中，微生物生产速率缓慢。然而，一项为期 7 年的二氧化碳和甲烷排放实验室发现，一旦产甲烷菌群落在融化的冻土中变得活跃，在缺氧条件下会形成了等量的二氧化碳和甲烷，预计到本世纪末，缺氧环境中的碳排放对气候变化的推动作用将远大于有氧环境中的碳排放<sup>172</sup>。

模拟淡水湖泊环境的 15 年中宇宙实验表明，富营养化和变暖的联合作用可导致甲烷（气体聚集气泡）排放大幅增加<sup>135</sup>。由于小型湖泊易受富营养化影响，且是气候变化的敏感区域，因此需要进一步评估湖泊微生物在促进全球温室气体排放方面的作用<sup>135,136</sup>。

### 3、2 气候变化影响微生物

气候变化可以通过直接作用（例如季节性和温度）或间接作用（例如植物组成、植物凋落物和根系分泌物）来影响微生物群落的结构和多样性。土壤微生物多样性不仅影响植物多样性，而且对实现包括碳循环在内的生态系统功能至关重要<sup>173,174</sup>。

短期实验室增温和长期（超过 50 年）的自然地热增温最初都会增加土壤微生物的生长和呼吸，导致二氧化碳净释放增加和随后的底物耗竭，进而导致微生物生物量减少和微生物活性降低<sup>[175]</sup>，这意味着微生物群落并不容易适应高温环境，由此产生的对反应速率和底物消耗的影响会减少总体上的碳的损失<sup>175</sup>。与此相反，一项为期 10 年的研究发现，土壤微生物群落通过改变其组成和底物利用格局来适应增温，导致土壤碳流失量低于没有适应时的预期<sup>176</sup>。对年平均温度变化范围超过 20°C 的森林土壤的研究<sup>177</sup>和对高原草地土壤进行 9 年的研究均发现<sup>178</sup>，为应对气候变暖细菌和真菌群落发生了巨大变化。

有两项研究评估了增温对微生物呼吸速率和适应机制及其效果的影响<sup>[179,180]</sup>，通过分析来自较大环境温度范围（-2 至 28°C）内的旱地土壤（110 个样本）以及北方、温带和热带土壤（22 个样本）样本，该研究评估了微生物群落对三种不同的温度（大约 10-30 °C）的响应，研究发现，微生物的热适应与细胞膜和酶（反映活性 - 稳定性平衡<sup>180</sup>）的生物物理特性以及微生物的基因组潜力（在更温暖的环境中微生物群落的生活方式更加多样化<sup>179</sup>）密切相关。高温环境土壤中单位生物量的呼吸速率较低，表明微生物群落的热适应可能会降低对气候变化的正反馈作用。然而，由于呼吸作用取决于多个相互关联的因素（不仅仅是一个变量，例如温度），对微生物生理学的机理性探讨需要更好地体现在气候变化正向反馈的生物地球化学模型中。

微生物生长对温度变化的反应是复杂多变的<sup>[181]</sup>。微生物生长效率是衡量微生物如何有效地将有机物转化为生物量的一项指标，效率较低意味着更多的碳被释放到大气中<sup>182,183</sup>。一项为期一周的实验室研究发现，温度升高导致微生物周转率增加，但微生物生长效率没有变化，并预测变暖会促进土壤中的碳积累<sup>183</sup>。一项历时 18 年的野外研究发现，在较高的土壤温度下，微生物生长效率降低，在此期间，微生物持续分解顽固且复杂的底物，并伴随着土壤碳库的净损失<sup>182</sup>。

同样，一项为期 26 年的森林土壤增温实验发现，有机质分解过程和二氧化碳释放随着时间变

化而变化<sup>184</sup>，这导致了微生物群落组成和碳利用效率随之发生改变，降低微生物生物量并减少其可利用碳<sup>184</sup>。总体而言，该研究预测人为气候变化会导致碳排放长期持续增加<sup>184</sup>。模拟微生物生理反应的地球系统模型结果<sup>185</sup>和对寒冷气候带土壤进行冻融处理的研究也给出了类似预测结果<sup>186</sup>。

气候变化通过几个相互关联的因素（如温度、降水、土壤特性和植物输入）直接和间接地影响微生物群落和功能。生长在沙漠土壤中的微生物存在明显的碳限制，而气候变暖引起的植物碳输入增加，将促进微生物对含氮化合物的转化，增加其生物量、多样性（例如真菌）、酶活性及其利用难分解有机物质的能力<sup>[133]</sup>。这些变化可能会使得土壤中的呼吸作用增强、增加净的碳损失；但由于干旱和半干旱地区的特殊环境特征，气候变暖可能并不能改变它们的碳汇功能<sup>[133]</sup>。然而，对19个温带草原实验位点的研究发现，降雨的季节性差异限制了植物生物量的累积<sup>[132]</sup>。为了更好地了解二氧化碳排放和季节性降水的改变对地上植物生物量的影响，需要更多地研究微生物群落对气候变化的响应及其功能变化。

宏基因组数据，包括拼接宏基因组获得的基因组使得我们可以认识代谢有机质释放二氧化碳和甲烷的关键微生物类群，进一步可将这些类群与冻土融化区域的生物地球化学过程联系起来<sup>187-191</sup>。气候变暖使得冻土土壤层中苔原微生物群落发生变化<sup>192</sup>。在一项一年半的增温实验中，微生物群落的功能潜力发生显著变化，增温显著增加了有氧和厌氧碳分解以及营养盐循环中的相关基因丰度。虽然微生物代谢可以促进植物的初级生产，但对微生物呼吸和植物初级生产之间的平衡的研究发现，气候变暖的结果是更多的碳被释放到大气中<sup>192</sup>。当森林扩展到温暖的苔原区域时，植物生长却造成更多的净碳损失，这可能是由于植物的根系分泌物促进了微生物分解苔原长期存储的土壤碳的结果<sup>153,193</sup>。虽然有报道称变暖导致土壤碳积累<sup>183</sup>，但是大多数研究显示气候变化对微生物群落产生影响，并导致更多的碳损失。

气候变暖使得南极半岛及其相关岛屿的南极毛草（*Deschampsia antarctica*）的分布范围不断扩大，南极毛草的根部在获得肽类化合物方面具有特殊优势，使得它比其它本土生物（例如苔藓 *Sanionia uncinata*）更易获得氮资源。南极毛草的竞争能力还依赖于微生物，微生物通过消化胞外蛋白产生氨基酸、硝酸盐和铵盐供其生长<sup>194</sup>。由于该地区相对温暖，土壤中具有更高的真菌多样性，气候变化还可以通过改变真菌群落来影响土壤营养盐的循环和初级生产<sup>195</sup>。6个月的高生长温度实验表明增温显著增加了南极半岛和北极的底栖生物席中蓝藻多样性和蓝藻毒素产量<sup>196</sup>。蓝藻通常是底栖生境中的主要初级生产者，气候变暖使得蓝藻现有物种转变为产毒物种或使现有物种增加蓝藻毒素产量，这可能会对极地淡水湖泊产生影响<sup>196</sup>。

在许多富营养化的湖泊、水库和河口，气候变化可能会增加蓝藻水华发生的频率、强度和持续时间<sup>197,198</sup>。水华蓝藻会产生各种神经毒素、肝毒素和皮肤毒素，这些毒素对鸟类和哺乳动物（包括水禽，牛和狗）可能是致命的，并进一步威胁到娱乐用水、饮用水、农业灌溉和渔业用水<sup>198</sup>。在太湖（中国）、伊利湖（美国）、奥基乔比湖（美国）、维多利亚湖（非洲）和波罗的海等水域产毒蓝藻均导致了严重的水质问题<sup>198-200</sup>。

气候变化通过直接或间接作用促进蓝藻的繁殖<sup>198</sup>。很多水华蓝藻可以在相对较高的温度下生长<sup>201</sup>。增加的湖泊和水库的热分层，使浮力强的蓝藻向上漂浮并在水体表面形成密集的水华，这使它们更容易获得光照，因此比浮力弱的浮游植物更具有形成水华的优势<sup>202,203</sup>。另外，夏季持续干旱也会增加水库、河流和河口水体的停留时间，这些静滞的温暖水域为形成蓝藻水华提供了理想的环境<sup>204</sup>。

实验室和野外实验均表明有害蓝藻中的微囊藻属能适应高浓度二氧化碳<sup>205</sup>。微囊藻吸收二氧化碳和  $\text{HCO}_3^-$  并将无机碳累积在羧酶体中，具有生长优势的微囊藻菌株的竞争力与无机碳浓度密切相关。因此可以预期，气候变化和二氧化碳浓度升高甚至可以影响蓝藻水华的菌株组成<sup>205</sup>。

## 4、农业

世界银行（世界银行关于农业用地的数据）的报告显示近 40% 的陆地用于农业，该比例将持续增加，这将导致土壤中碳、氮和磷以及其它营养素的循环发生重大变化。这些变化与包括微生物在内的生物多样性丧失有关<sup>206, 207</sup>。人们越来越关注使用与植物和动物相关的微生物来提高农业生产的可持续性，并减轻气候变化对粮食生产的影响，但要真正要做到这一点，需要更好地了解气候变化与微生物群落之间的关系。

### 4.1 微生物影响气候变化

除了与化石燃料相关的由人类活动导致的甲烷排放<sup>208</sup>，甲烷还可以通过产甲烷菌在天然和人工厌氧环境（沉积物、稻田等淹水土壤、动物胃肠道（特别是反刍动物）、废水设施和沼气设施）中产生（图 2）。甲烷的主要消耗过程是在土壤、沉积物和水中的大气氧化和微生物氧化<sup>[208]</sup>。大气中甲烷浓度近年来急剧上升（2014 - 2017 年），但到目前为止原因尚不明确，由产甲烷菌和化石燃料燃烧导致的甲烷排放增加和大气的甲烷氧化能力降低都可能与之有关。大气甲烷浓度持续增加将成为调控气候变暖的重大挑战<sup>209</sup>。

稻田仅占可耕地面积的 10% 左右，水稻养活了全球人口的一半<sup>210</sup>，但是水稻田却排放了约 20% 的农业甲烷。预计到本世纪末，人为活动造成的气候变化将使水稻的甲烷排放量翻一番。反刍动物是与人类活动相关的甲烷排放的最大单一来源，反刍动物肉产量的碳足迹比植物源高蛋白食物高 19-48 倍<sup>211</sup>。即使是用非反刍动物（如猪、家禽和鱼类）生产肉类，其碳足迹也比植物源高蛋白食物高出 3-10 倍<sup>211</sup>。

化石燃料和化肥的使用极大地增加了环境中速效氮含量，扰乱了全球生物地球化学过程并威胁着生态系统的可持续性发展<sup>212,213</sup>。农业是强效温室气体氧化亚氮的最大排放源，其通过微生物氧化还原氮而生成<sup>214</sup>。根际细菌（根瘤）和其他土壤微生物中的氧化亚氮还原酶也可以将氧化亚氮转化为氮气（不是温室气体）。气候变化扰乱了微生物氮转化（分解、矿化、硝化、反硝化和固定）和释放氧化亚氮的速率<sup>213</sup>，目前迫切需要了解气候变化和其他人类活动对微生物氮转化的影响。

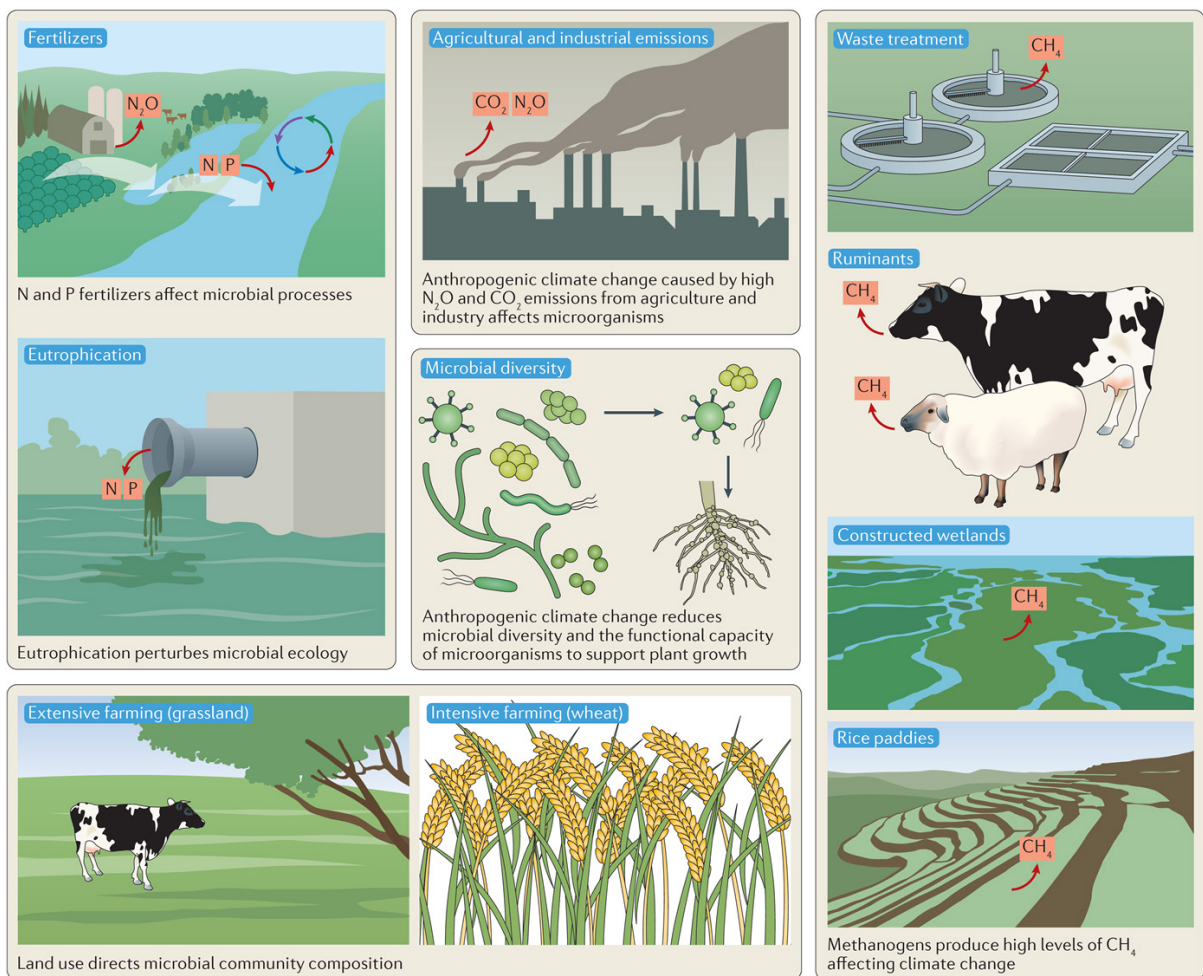


图 2、农业和其它影响微生物的人类活动。农业生产以特定方式影响微生物群落。土地使用（例如，植物类型）和污染源（例如，肥料）扰乱微生物群落组成和功能，从而改变碳、氮和磷转化的自然循环过程。产甲烷菌直接从反刍动物（例如牛，绵羊和山羊）和具有厌氧条件的淹水土壤（例如稻田和人工湿地）中产生大量甲烷。导致微生物多样性减少的人类活动也降低了微生物支持植物生长的能力。

#### 4、2 气候变化影响微生物

农作物种植包括粗放管理（劳动力、肥料和资本的小投入）和集约化管理（大投入）。温度和干旱的增加会严重影响农作物的生长<sup>215</sup>。基于真菌的土壤食物网在粗放管理的农业（例如草原）中很常见，并且比在集约管理系统中常见的细菌食物网更能适应干旱（例如小麦）<sup>216,217</sup>。对表土层进行全球评估发现，土壤真菌和细菌占据特定的生态位，对降水和土壤 pH 值的反应不同，这表明气候变化会对其丰度、多样性和功能产生不同的影响<sup>218</sup>。预计由于气候变化导致的干旱增加会减少全球旱地的细菌和真菌多样性和丰度<sup>219</sup>。土壤微生物多样性减少会降低微生物群落的整体功能潜力，从而限制了它们的支持植物生长的能力<sup>173</sup>。

气候变化和施肥引起的富营养化的联合效应可能对微生物竞争力产生重大的、潜在的、不可预测的影响。例如，营养物质富集通常有利于有害藻类的繁殖，但在相对较深的苏黎世湖中却发现了不同的结果<sup>220</sup>。磷输入的降低减少了真核浮游植物的繁殖。因此增加的氮磷比却使得非固氮的蓝藻 *Planktothrix rubescens* 成为水体优势种<sup>220</sup>。在缺乏有效捕食的情况下，周年水层混合在控

制蓝藻水华中发挥了重要作用。然而，气候变暖可以增加热分层减少了不同水层之间的混合，这促使了有毒蓝藻的长期存在。

## 5、传染性疾病

气候变化显著影响海洋和陆地生物群落中的疾病的发生和传播<sup>211</sup>（图3），这些影响与社会经济的多样化、环境和宿主病原体间特异性关系等因素密切相关<sup>222</sup>。了解疾病的传播和设计有效的控制策略需要了解病原体的生态学、媒介、宿主、扩散能力以及环境因素对它们的影响<sup>223</sup>（表1）。例如，海水表面温度升高与珊瑚疾病之间存在着密切的联系。尽管导致珊瑚的不同疾病的发生机制还不明确，但在珊瑚中均发现了与这些疾病有关的病原微生物<sup>224-226</sup>。疾病流行高峰与厄尔尼诺南方涛动（ENSO）<sup>227</sup>的周期性相吻合。特别是在一些珊瑚物种中，海洋变暖可以改变珊瑚微生物群落组成，破坏宿主-共生体间的平衡，改变珊瑚的防御机制和营养循环途径，最终导致珊瑚白化和疾病发生<sup>99</sup>。海洋酸化也可能直接导致鱼类等生物体的组织损伤，减弱免疫系统，从而为细菌入侵提供机会<sup>228</sup>。

北美西海岸约3000公里的海域范围内，海星物种多样性减少了80-100%，且海星物种数量的最大降幅出现在海面温度异常升高期间<sup>229</sup>。由于海星是海胆的重要捕食者，捕食者的丧失引起的营养级联效应会对大型海藻森林和相关的海洋生物多样性产生重要影响<sup>229,230</sup>。鉴于海洋变暖对疾病发生的影响，目前针对各类海洋生物（包括珊瑚、海绵、牡蛎、龙虾、其它甲壳类动物、海星、鱼和海草）已经开发了温度监测系统<sup>234</sup>。

病原体会进一步加剧由于干旱和热胁迫引起的森林消亡<sup>232</sup>。在作物响应病原菌侵袭的过程中，各种相互作用的因素（包括二氧化碳水平、气候变化、植物健康和物种特异性植物病原体相互作用）都很重要<sup>233</sup>。很多微生物（包括真菌、细菌、病毒、类病毒和卵菌）都会导致植物病害，影响作物生产，威胁粮食安全，导致饥荒（例如致病疫霉引起爱尔兰马铃薯饥荒）<sup>233</sup>。1960年至今，对600多种作物害虫（线虫和昆虫）和病原体的研究发现，气候变化已使其向极地扩展<sup>233</sup>。物种引进和运输促进了病原体传播和病害发生，并且天气条件的改变也会影响病原体扩散及其生长环境<sup>233</sup>。

气候变化可以改变宿主对寄主间的适应，进而增加宿主发生疾病的风险<sup>234</sup>。就冷血动物（如两栖动物）而言，温度可以通过干扰免疫反应来增加其易感性<sup>234,235</sup>。已有的研究发现，环境中变幻莫测的日、月温度波动使得古巴树蛙对致病性壶菌 *Batrachochytrium dendrobatidis* 的易感性增加。纯培养实验发现，温度升高虽然增强了真菌感染古巴树蛙的能力，但是真菌的而生长能力下降，这一研究说明，在评估气候变化相关性时需要考查宿主-病原体反应，不能只通过分离后的微生物的生长速率来评估气候变化的影响<sup>234</sup>。

气候变化可能会增加某些人类病原体的抗生素耐药性<sup>236</sup>。2013 - 2015年的数据表明，每日最低温度增加10°C（可以想象美国的某些地区到本世纪末的情形）将导致大肠埃希氏菌、肺炎克雷伯菌、金黄色葡萄球菌的抗生素耐药性增加2-4%（某些抗生素可高达10%）<sup>236</sup>。造成上述后果的

可能机制包括温度升高促进可移动遗传抗性元件的水平基因转移，延长其在环境中的持久性，以及温度升高可以增加携带和传播的病原体的生长速率<sup>236</sup>。人口增长放大了气候变化的影响，也是造成病原体抗生素耐药性持续增加的重要原因<sup>236</sup>。

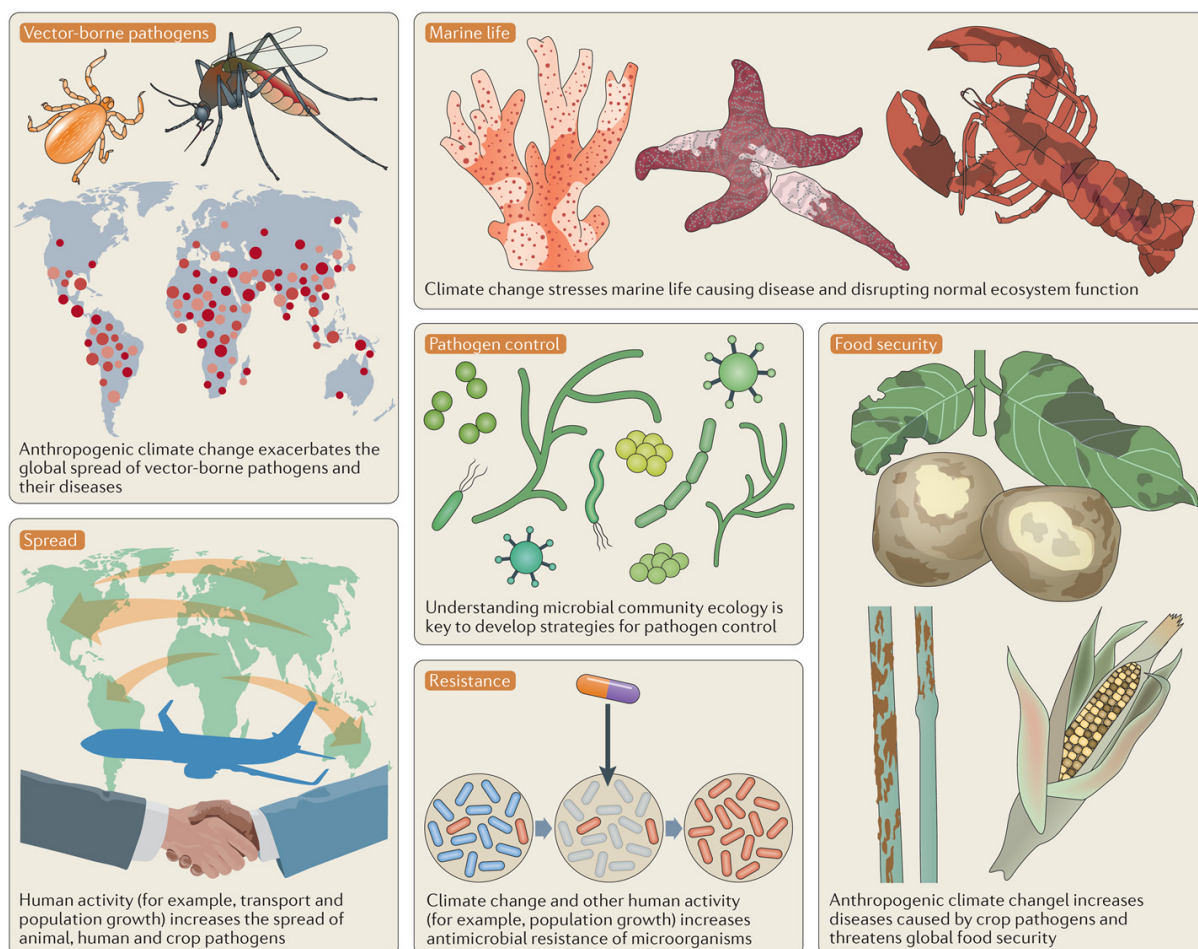


图 3、气候变化加剧了病原体的影响。人为气候变化威胁到现有生命，造成病原体越来越多地引起疾病。对水产养殖，食用动物和作物的影响威胁着全球粮食供应。人口活动，例如人口增长和迁移，与气候变化相结合，增加了病原体的抗生素耐药性，促进了通过水生和媒介传播的病原体的传播，造成人类，其他动物和植物疾病的发展。

通过媒介传播、食物传播、空气传播和水传播的病原体以及其它环境病原体可能特别容易受到气候变化的影响<sup>237-240</sup>（表 1）。对于媒介传播的疾病，气候变化将通过影响媒介的分布来影响疾病传播的范围和媒介传播病原体的效率。感染效率取决于以受感染宿主为食的媒介和该媒介变得具有感染性之间的时间。较温暖的温度可大大减少这个时间差，从而在媒介的生命周期内提供更多的传输机会。某些媒介传播的疾病，如蓝舌病（发生在经济家畜身上的病毒性疾病）已经在欧洲出现该疾病极易受气候变化影响，预计在未来该疾病会更大规模的频繁爆发<sup>241</sup>。全球变暖和因降雨增加引起的沿海区域（如河口）水环境盐度降低有利于弧菌的生长<sup>242</sup>，将导致某些由致病性弧菌引起的疾病向极地不断扩散<sup>242</sup>。孟加拉国不断增加的霍乱弧菌感染<sup>243</sup>、波罗的海地区几种人类致病性弧菌感染<sup>242</sup>、以及北大西洋和北海地区出现的大量弧菌（包括人类病原体）<sup>244</sup>均与气候变暖引起的海面温度的升高有关。



疟疾和登革热是两种对气候条件高度敏感的媒介传播疾病，因此预计它们的空间分布会因气候变化而转变<sup>4,141,245</sup>。气候变化可以通过延长传播季节、增加病媒中病原体的复制速度、增加蚊子的数量和地理分布范围来促进这些疾病的传播。埃及伊蚊就是其中一个典型例子，它是登革热、寨卡病、基孔肯雅病和黄热病病毒的主要病媒，因为埃及伊蚊无法在寒冷的冬季生存，目前它的分布仅限于热带和亚热带地区。其它由蚊子传播的疾病（如西尼罗河热和日本脑炎）和蜱传疾病（如莱姆病）均受到气候变化的影响，因此随着气候变化的进一步发展，预计未来数百万人将面临感染这些疾病的风险<sup>4,238,246-249</sup>。

表 1、病原体传播对气候和环境因素的响应

病原体或疾病的实例	气候和环境因素	传播参数
媒介传播		
西尼罗河病毒	降水，相对湿度，温度，厄尔尼诺南方涛动	载体丰度，寿命和叮咬率，病原体在载体中的复制率 [273-276]
疟疾		
登革热		
莱姆病		
水传播		
霍乱	温度，降水变率，盐度，厄尔尼诺南方涛动	病原体存活，病原体在环境中复制，病原体转运 <sup>[244,277-279]</sup>
非霍乱弧菌属		
隐孢子虫属		
轮状病毒		
空气传播		
流感	相对湿度，温度，风	病原体存活，病原体和/或宿主扩散 <sup>[280-284]</sup>
汉坦病毒		
球孢子菌病		
食物传播		
沙门氏菌	温度，降水	病原体复制，人类行为 [239,240]
弯曲杆菌属		

ENSO 等大规模气候现象所引起的气候变化将强烈影响许多传染病（包括几种媒介传播和水传播疾病）的传播。ENSO 扰乱了正常降雨模式，且每隔几年就会引起全球约三分之二地区的温度变化。据报道，ENSO 与疟疾、登革热、寨卡病毒病、霍乱、鼠疫、非洲马病以及其它许多重要的人类和动物疾病有关<sup>250-254</sup>。

尽管已对自然界和实验室的部分微生物种群进行了环境适应机制和响应的研究，但是人们对微生物的认识仍远低于动物（包括人类）和植物<sup>255</sup>。植物和动物（如作物，人类和牲畜）的病原

体（例如：病毒，细菌和真菌病）常常会以影响生态系统功能、人类健康和粮食安全为代价来适应环境里的非生物和生物因素（如温度，杀虫剂，微生物与宿主抗性之间的相互作用）<sup>255</sup>。农业病原性真菌的适应模式可以很好地说明微生物和人类活动之间的循环反馈过程<sup>256</sup>。由于农业生态系统具有全球共同特征（例如，灌溉，肥料使用和作物栽培），人类旅行和作物的运输很容易造成作物病原体扩散，因此，与天然菌株相比，“农业”病原体更可能引发全球性作物流行病，并对作物生产构成巨大威胁<sup>256</sup>。真菌病原体可通过进化获得耐高温的能力，这种能力使得其分布范围扩大，入侵新生境的能力增强，使得真菌病原体对自然和农业生态系统构成了巨大的威胁<sup>257</sup>。

## 6、微生物减缓气候变化

加深对微生物相互作用的认识有助于人们设计出缓解和控制气候变化的具体措施（另见参考文献 7）。例如，在了解蚊子如何应对细菌 *Wolbachia*（一种常见的节肢动物共生体）的基础上，可将 *Wolbachia* 移植到埃及伊蚊种群中，并将移植后的埃及伊蚊释放到环境中以减少寨卡病毒、登革热和基孔肯雅病毒的传播<sup>258</sup>。农业生产中，利用微生物生态生理学，将氧化亚氮还原为无害氮气，为温室气体减排提供了选择<sup>214,259</sup>；使用氧化亚氮还原酶活性较高的细菌菌株可降低大豆地的氧化亚氮排放；因此这类天然和转基因菌株的使用都为氧化亚氮减排提供了途径<sup>214</sup>。畜牧业中，调节反刍动物胃部微生物群落结构<sup>260</sup>和改变宿主遗传因子来选择其胃部微生物群落的育种计划<sup>261</sup>可减反刍动物的少甲烷排放。上述育种计划的目标是通过改变牛体内的微生物群落，来减少甲烷的排放，而这一过程并不影响动物的健康及其生产力<sup>261</sup>。另外，可以用真菌蛋白质取代肉类，通过降低膳食碳的传递途径来减少温室气体的排放<sup>262</sup>。

生物炭是农业领域一个可行范例，间接却广泛地减轻了气候变化所引起的微生物效应。厌氧条件下，通过生物有机质热化学转化过程产生的生物炭大大增强了富铁土壤中有机物质的稳定性和累积<sup>263</sup>。生物炭可降低微生物的矿化作用，同时可减少植物根系分泌物从矿物中释放的有机质，这不仅促进了植物的生长，也减少了碳的释放<sup>263</sup>。

人工湿地建设是一种潜在的、可大规模缓解温室气体排放的方法。人工湿地可利用废水处理系统中的废弃氮来生产纤维素生物燃料。如果中国所有的垃圾都被利用起来，可提供相当于中国 7% 的汽油消耗量<sup>264</sup>。而大力发展人工湿地的前提在于选育并优化能够减少温室气体排放、优化环境效益的核心微生物<sup>265</sup>。

微生物技术能为可持续发展提供解决方案<sup>266</sup>，其中包括供给功能（如人类、动植物食物供给）和调节功能（如：疾病调控、温室气体排放和捕获的调控）。为实现联合国 17 项“可持续发展目标”中的诸多目标，如解决贫困、饥饿、健康、清洁水、清洁能源、经济增长、工业创新、可持续城市、负责任消费、气候行动、水下生活和陆地生活等<sup>6</sup>（方框 1），微生物技术可提供切实可行的解决方案（化学品，材料，能源和补救措施）。毋庸置疑，提高公众对微生物在全球变暖中关键作用的认识，即在全社会普及微生物学知识，是对实现这些目标的最大支持<sup>7</sup>。

## 7、总结

微生物（尤其是海洋浮游植物）对碳的固定具有重大贡献，固定的净二氧化碳与陆地植物一样多。因此，影响海洋微生物光合作用和后续深海碳的固定的环境变化对全球碳循环至关重要。微生物还通过异养呼吸（二氧化碳），产甲烷（甲烷）和反硝化作用（氧化亚氮）对温室气体排放产生巨大影响。

许多因素会影响微生物对温室气体的固定与排放，这些因素包括生物群落组成、局地环境、食物网互作及响应等，而人为引起的气候变化和其它人类活动则是其中特别重要的影响因素（图 1-3）。

直接影响微生物的人类活动包括温室气体排放（特别是二氧化碳、甲烷和氧化亚氮）、污染（特别是富营养化）、农业（特别是土地使用）和人口增长，这些活动又进一步加剧气候变化、污染、农业生产和疾病传播。改变碳吸收与释放比例的人类活动将加速气候变化的速度。另一方面，微生物在改善农业产量、生产生物燃料和修复污染等方面发挥了巨大作用，为解决上述问题提供了补救措施。

涉及微生物的特定问题需要对模式微生物进行有针对性的实验室研究（方框 2）。实验需采用环境压力下的“微生物中心”观点，探索微生物对相关环境因子的响应，并进一步进行野外实地验证。中宇宙实验和原位现场实验对于深入了解微生物在群落水平上如何响应自然环境条件的变化尤为重要。有效率的实验需要综合多领域多学科的知识来设计，包括来自海洋（例如：物理海洋学）和陆地（例如：地球化学）生物群落的多个学科知识。

从个体到群落再到整个生态系统，需要对微生物进行分级研究，对于了解小规模互作的微生物多样性和活性与生态系统的物质通量变化的关系极其重要。地球系统建模者需要考虑微生物的作用，这包括微生物响应生物（包括其他微生物，植物和有机物基质）和非生物（包括矿物表面，海洋物理和化学）**胁迫**的生理和适应性变化。

我们必须提高对全球海洋和土壤微生物组的定量认识。为了解世界任何一个地方的生物地球化学循环及其对气候变化的反馈作用，我们需要定量地认知驱动元素循环的生物（包括人类、植物和微生物）以及调节这些生物活动的环境条件（包括气候、土壤理化特性、地形、海洋温度、光照和混合）。目前已有相关的定量模型的框架，但是在很大程度上这些模型缺乏对海洋和陆地系统中的微生物作用机理的内容。这种缺乏与如何数学建模关系不大，根源在于生理和进化数据的缺乏导致无法正确预测微生物对环境变化的响应。深入解析微生物响应环境变化的机理是生成全球模型的关键途径，这对于当前和未来气候的地球系统模型的基准化、规模化和参数化至关重要。

地球上的现存生物经过数十亿年进化，形成了巨大的生物多样性，与大型生物相比，微生物多样性实际上难于计数。受人类活动影响，大型生物的生物多样性正在迅速下降，意味着以动植物作为特异性宿主的微生物多样性也将减少。然而，与大型生物相比，我们对微生物与人为引发的气候变化之间的联系知之甚少。目前我们已认识到微生物与气候变化间存在着相互影响，但对

其所知极其有限，还存在很多难以解释的地方。因此，我们在确定人为引发的气候变化对生物系统产生影响的原因和结果方面仍存在着挑战。但毫无疑问，人类活动正在引起气候变化，这扰乱了全球正常的生态系统功能（框 1）。海洋和陆地生物群落中，微生物驱动的温室气体排放正在增加，并对气候变化起着正反馈作用。无论细节如何，微生物本身就指出人们需要采取行动（方框 2）。忽视微生物群落对气候变化的作用、影响和反馈可能将人类置于危险之中。全人类需要立即行动起来，明确将微生物纳入科学研究、技术开发以及政策和管理决策中。微生物不仅可加速气候变化进程，同时还可有效减缓气候变化，成为我们适应气候变化的强有力工具。

## 方框 2、呼吁采取的行动

微生物学家的警示：

- 深入认识包括人类在内的所有多细胞生物都依赖微生物来保持健康和功能；微生物是生物圈的支撑系统。
- 将微生物纳入主流气候变化研究，特别是碳和氮通量的研究。
- 设计可用于解释微生物生态系统响应气候变化相关的环境变量和胁迫（生物和非生物）的实验。
- 研究微生物在生理，群落和进化层面上对气候变化的响应和反馈作用。
- 重点关注微生物反馈机制，监测海洋和陆地生物群落以及农业、工业、废物和卫生部门的温室气体通量，并进行长期监测。
- 将微生物过程纳入生态系统和地球系统模型中，以改善气候变化情景下的预测。
- 开发创新的微生物技术，以最大限度地减少和减轻气候变化影响，减少污染并消除对化石燃料的依赖。
- 在基础教育（包括个人、社会、环境及可持续性课程）中引入微生物相关内容，并在高等教育中深化微生物学教育，为社会输送更多具备微生物学相关知识的人才（包括普通民众、科学家、劳动者）。
- 制定政策和管理决策时，将微生物纳入考虑范畴。
- 认识到所有关键的生物圈过程都依赖于微生物并受到人类行为的极大影响，因此必须将微生物学纳入管理和推进联合国可持续发展目标。

## 名词解释:

**栖息地 (Habitats):** 一种生物通常生活的环境。例如: 湖泊、森林、沉积物、极地环境等代表不同类型的栖息地。

**生态系统 (Ecosystem):** 特定环境中生物体与非生物因子(如矿物质、营养物质、水分、天气和地形特征等)的互动而形成的统一整体。

**食物网 (Food web):** 相互连接的成分, 描述生态系统中营养级(喂养)间的相互作用, 通常由多个食物链组成; 例如, 海洋微生物初级生产者、异养矿化微生物连接到最高营养级的食肉动物, 或者树木作为初级生产者、食草动物、固氮微生物和矿化微生物。

**地下 (Subsurface):** 地球表面以下的地区, 地下生态系统延伸数公里, 包括陆地深层含水层、碳氢化合物和矿井系统、海洋沉积物和海洋地壳。

**富营养化 (Eutrophication):** 增加水生系统的矿物质和营养物质的输入; 典型的氮磷输入来自化肥、污水和洗涤剂。

**浮游植物 (Phytoplankton):** 单细胞含叶绿素的微生物(真核生物和细菌), 能进行光合作用, 在海洋或湖泊中相对被动地随水流漂流。

**生物系 (Biomes):** 包含多个生态系统的系统, 这些生态系统具有共同的物理特性(如气候和地质); 这里的“生物系”用于指所有陆地环境(大陆)和所有海洋环境(海洋和海洋)。

**光合营养型 (Phototrophic):** 利用阳光产生能量进行生长。

**水柱 (Water column):** 湖泊或海洋中的水层。

**分层 (Stratification):** 由于表面和深水之间的水密度不同而形成水层; 由于地表水变暖和降水和冰融化产生的淡水输入, 分层正在增加。

**再矿化 (Remineralizing):** 将有机物转化为其无机成分; 海洋和陆地异养生物的再矿化涉及将二氧化碳释放到大气中的呼吸作用。

**沉积物 (Sediments):** 通过水柱沉淀并沉积在湖泊或海洋底部的物质。

**初级生产 (Primary production):** 通过光合自养生物(例如浮游植物或植物)生产生物量。

**水华 (Bloom):** 浓度很高的某些类型微生物, 如浮游植物; 通常以爆发和衰退周期的形式存在, 其中包括浮游植物的快速细胞分裂和生长, 以及病毒裂解细胞并导致水华衰退。

**硅藻 (Diatoms):** 一种具有含二氧化硅骨架的单细胞藻类 (Bacillariophyceae)。

**呼吸作用 (Respiration):** 微生物异养呼吸和植物自养呼吸产生二氧化碳, 植物, 微藻和蓝细菌的光合呼吸固定二氧化碳并产生 O<sub>2</sub>。

**产甲烷菌 (Methanogens):** 古菌中的厌氧生物, 通过产甲烷作用产生甲烷。它们还原二氧化碳、乙酸或各种碳化合物, 如甲胺或甲醇, 以产生生长所需的能量。

**生长效率 (Growth efficiency):** 衡量微生物如何有效地将有机物质转化为生物质, 效率较低意味着更多的碳释放到大气中。

**贫营养 (Oligotrophic):** 营养盐浓度低(尤其是碳、氮或磷浓度)或营养盐通量低的环境,

这限制了系统可支持的细胞浓度；除了海岸和上升流场外，大部分海洋都是贫营养的。

**蓝细菌 (Cyanobacteria):** 利用太阳光作为能源产生氧气进行光合合成的细菌。

**微食物环 (Microbial loop):** 食物网中的微生物成分组成；例如，由于细胞死亡、捕食和病毒裂解，海洋微生物中的有机物质被释放出来，作为营养盐供其它细胞生长，这些细胞又被较高营养级生物捕食。

**光合作用 (Photosynthesis):** 将太阳光转化成能量产生 ATP，并将二氧化碳固定（或转化）成有机质的过程；这个过程是光合自养的。

**自养 (Autotrophic):** 能够以二氧化碳为唯一碳源生长。

**异养 (Heterotrophic):** 使用有机化合物作为营养物质产生能量供其生长。

**地球系统模型 (Earth system model):** 模拟地球的物理（包括气候），化学和生物过程，这些过程将生物圈与大气，海洋，陆地和冰的相互作用联系起来。

**根际 (Rhizosphere):** 围绕植物根部并受其影响的土壤区域。

**腐食生物 (Detritivores):** 通过利用碎屑（动物和植物有机物）而生长的生物。

**反硝化作用 (Denitrification):** 将氧化形式的氮（如硝酸盐 (NO<sub>3</sub>) 或亚硝酸盐 (NO<sub>2</sub>)）转化为更多还原形式的过程，包括氧化亚氮和氮气。

**胁迫 (Forcing):** 气候（或辐射）胁迫是导致气候变化的气候系统本身（例如，海洋，陆地表面，冰冻圈，生物圈和大气）以外的因素（例如，人为温室气体，表面反射率（反照率），气溶胶）。当来自太阳的更多能量被地球吸收而不是辐射回太空时，就会发生正胁迫。

## 参考文献:

1. Barnosky, A. D. et al. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* **471**, 51–57 (2011).
2. Crist, E., Mora, C. & Engelman, R. The interaction of human population, food production, and biodiversity protection. *Science* **356**, 260–264 (2017).
3. Johnson, C. N. et al. Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. *Science* **356**, 270–275 (2017).
4. Pecl, G. T. et al. Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science* **355**, eaai9214 (2017).
5. Ripple, W. J. et al. World scientists' warning to humanity: a second notice. *BioScience* **67**, 1026–1028 (2017).
6. United Nations Department of Economic and Social Affairs. *The Sustainable Development Goals Report 2018* (United Nations, 2018).
7. Timmis, K. et al. The urgent need for microbiology literacy in society. *Environ. Microbiol.* **21**, 1513–1528 (2019).
8. Flemming, H. C. & Wuertz, S. Bacteria and archaea on Earth and their abundance in biofilms. *Nat. Rev. Microbiol.* **17**, 247–260 (2019).
9. Maloy, S., Moran, M. A., Mulholland, M. R., Sosik, H. M. & Spear, J. R. *Microbes and Climate Change: Report on an American Academy of Microbiology and American Geophysical Union Colloquium held in Washington, DC, in March 2016* (American Society for Microbiology, 2017).
10. Jørgensen, B. B. & Boetius, A. Feast and famine — microbial life in the deep-sea bed. *Nat. Microbiol. Rev.* **5**, 770–781 (2007).
11. Sunagawa, S. et al. Structure and function of the global ocean microbiome. *Science* **348**, 1261359 (2015).
12. Karner, M. B., DeLong, E. F. & Karl, D. M. Archaeal dominance in the mesopelagic zone of the Pacific Ocean. *Nature* **409**, 507–510 (2001).
13. Azam, F. & Malfatti, F. Microbial structuring of marine ecosystems. *Nat. Rev. Microbiol.* **5**, 782–791 (2007).
14. Kallmeyer, J., Pockalny, R., Adhikari, R. R., Smith, D. C. & D'Hondt, S. Global distribution of microbial abundance and biomass in subseafloor sediment. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **109**, 16213–16216 (2012).
15. Bar-On, Y. M., Phillips, R. & Milo, R. The biomass distribution on Earth. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **115**, 6506–6511 (2018).
16. Danovaro, R., Corinaldesi, C., Rastelli, E. & Dell'Anno, A. Towards a better quantitative assessment of the relevance of deep-sea viruses, Bacteria and Archaea in the functioning of the ocean seafloor. *Aquat. Microb. Ecol.* **75**, 81–90 (2015).
17. Caldeira, K. & Wickett, M. E. Oceanography: anthropogenic carbon and ocean pH. *Nature* **425**, 365 (2003).
18. Bunse, C. et al. Response of marine bacterioplankton pH homeostasis gene expression to elevated CO<sub>2</sub>. *Nat. Clim. Change* **5**, 483–491 (2016).
19. Hurd, C. L., Lenton, A., Tilbrook, B. & Boyd, P. W. Current understanding and challenges for oceans in a higher-CO<sub>2</sub> world. *Nat. Clim. Change* **8**, 686–694 (2018).
20. Hönisch, B. et al. The geological record of ocean acidification. *Science* **335**, 1058–1063 (2012).
21. Sosdian, S. M. et al. Constraining the evolution of Neogene ocean carbonate chemistry using the boron isotope pH proxy. *Earth Planet. Sci. Lett.* **248**, 362–376 (2018).
22. Riebesell, U. & Gattuso, J.-P. Lessons learned from ocean acidification research. *Nat. Clim. Change* **5**, 12–14 (2015).
23. Gao, K. et al. Rising CO<sub>2</sub> and increased light exposure synergistically reduce marine primary productivity. *Nat. Clim. Change* **2**, 519–523 (2012).
24. Boyd, P. W. Framing biological responses to a changing ocean. *Nat. Clim. Change* **3**, 530–533 (2013).
25. Pörtner, H.-O. et al. in *Climate Change 2014 — Impacts, Adaptation and Vulnerability: Part A: Global and Sectoral Aspects: Working Group II Contribution to the IPCC Fifth Assessment Report* (eds Field, C. B. et al.) 411–484 (Cambridge University Press, 2014).
26. Brennan, G. & Collins, S. Growth responses of a green alga to multiple environmental drivers. *Nat. Clim. Change* **5**, 892–897 (2015).
27. Hutchins, D. A. & Boyd, P. W. Marine phytoplankton and the changing ocean iron cycle. *Nat. Clim. Change* **6**, 1072–1079 (2016).
28. Hutchins, D. A. & Fu, F. X. Microorganisms and ocean global change. *Nat. Microbiol.* **2**, 17508 (2017).
29. Rintoul, S. R. et al. Choosing the future of Antarctica. *Nature* **558**, 233–241 (2018).
30. Behrenfeld, M. J. Climate-mediated dance of the plankton. *Nat. Clim. Change* **4**, 880–887 (2014).
31. De Baar, H. J. W. et al. Importance of iron for plankton blooms and carbon dioxide drawdown in the Southern Ocean. *Nature* **373**, 412–415 (1995).
32. Boyd, P. W. et al. Mesoscale iron enrichment experiments 1993–2005: synthesis and future directions. *Science* **315**, 612–617 (2007).
33. Behrenfeld, M. J. et al. Reevaluating ocean warming impacts on global phytoplankton. *Nat. Clim. Change* **6**, 323–330 (2016).
34. Behrenfeld, M. J. et al. Annual boom-bust cycles of polar phytoplankton biomass revealed by space-based lidar. *Nat. Geosci.* **10**, 118–122 (2017).
35. Behrenfeld, M. J. et al. Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature* **444**, 752–755 (2006).
36. Levitan, O. et al. Elevated CO<sub>2</sub> enhances nitrogen fixation and growth in the marine cyanobacterium *Trichodesmium*. *Glob. Change Biol.* **13**, 531–538 (2007).
37. Verspagen, J. M., Van de Waal, D. B., Finke, J. F., Visser, P. M. & Huisman, J. Contrasting effects of rising CO<sub>2</sub> on primary production and ecological stoichiometry at different nutrient levels. *Ecol. Lett.* **17**, 951–960 (2014).
38. Holding, J. M. et al. Temperature dependence of CO<sub>2</sub>-enhanced primary production in the European Arctic Ocean. *Nat. Clim. Change* **5**, 1079–1082 (2015).
39. Boyce, D. G., Lewis, M. R. & Worm, B. Global phytoplankton decline over the past century. *Nature* **466**, 591–596 (2010).
40. Mackas, D. L. Does blending of chlorophyll data bias temporal trend? *Nature* **472**, E4–E5 (2011).
41. Rykaczewski, R. R. & Dunne, J. P. A measured look at ocean chlorophyll trends. *Nature* **472**, E5–E6 (2011).
42. McQuatters-Gollop, A. et al. Is there a decline in marine phytoplankton? *Nature* **472**, E6–E7 (2011).
43. Boyce, D. G., Lewis, M. R. & Worm, B. Boyce et al. reply. *Nature* **472**, E8–E9 (2011).
44. Antoine, D., Morel, A., Gordon, H. R., Banzon, V. F. & Evans, R. H. Bridging ocean color observations of the 1980s and 2000s in search of long-term trends. *J. Geophys. Res. Oceans* **110**, C06009 (2005).

45. Wernand, M. R., vander Woerd, H. J. & Gieskes, W. W. Trends in ocean colour and chlorophyll concentration from 1889 to 2000, worldwide. *PLOS ONE* **8**, e63766 (2013).
46. Rousseaux, C. S. & Gregg, W. W. Recent decadal trends in global phytoplankton composition. *Global Biogeochem. Cycles* **29**, 1674–1688 (2015).
47. Kirchman, D. L., Morán, X. A. & Ducklow, H. Microbial growth in the polar oceans—role of temperature and potential impact of climate change. *Nat. Rev. Microbiol.* **7**, 451–459 (2009).
48. Dore, J. E., Lukas, R., Sadler, D. W., Church, M. J. & Karl, D. M. Physical and biogeochemical modulation of ocean acidification in the central North Pacific. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **106**, 12235–12240 (2009).
49. Saba, V. S. et al. Challenges of modeling depth-integrated marine primary productivity over multiple decades: a case study at BATS and HOT. *Global Biogeochem. Cycles* **24**, GB3020 (2010).
50. Buttigieg, P. L., Fadeev, E., Bienhold, C., Hehemann, L., Offre, P. & Boetius, A. Marine microbes in 4D—using time series observation to assess the dynamics of the ocean microbiome and its links to ocean health. *Curr. Opin. Microbiol.* **43**, 169–185 (2018).
51. Rusch, D. B. et al. The Sorcerer II Global Ocean Sampling expedition: northwest Atlantic through eastern tropical Pacific. *PLOS Biol.* **5**, e77 (2007).
52. Brown, M. V. et al. Global biogeography of SAR11 marine bacteria. *Mol. Syst. Biol.* **8**, 595 (2012).
53. Wilkins, D. et al. Biogeographic partitioning of Southern Ocean microorganisms revealed by metagenomics. *Environ. Microbiol.* **15**, 1318–1333 (2013).
54. Brum, J. R. et al. Patterns and ecological drivers of ocean viral communities. *Science* **348**, 1261498 (2015).
55. de Vargas, C. et al. Eukaryotic plankton diversity in the sunlit ocean. *Science* **348**, 1261605 (2015).
56. Lima-Mendez, G. et al. Determinants of community structure in the global plankton interactome. *Science* **348**, 1262073 (2015).
57. Guidi, L. et al. Plankton networks driving carbon export in the oligotrophic ocean. *Nature* **532**, 465–470 (2016).
58. Roux, S. et al. Ecogenomics and potential biogeochemical impacts of globally abundant ocean viruses. *Nature* **537**, 689–693 (2016).
59. Gregory, A. et al. Marine DNA viral macro and micro diversity from pole to pole. *Cell* **177**, 1109–1123.e14 (2019).
60. Nelson, D. M., Tréguer, P., Brzezinski, M. A., Leynaert, A. & Quéguiner, B. Production and dissolution of biogenic silica in the ocean: revised global estimates, comparison with regional data and relationship to biogenic sedimentation. *Global Biogeochem. Cycle* **9**, 359–372 (1995).
61. Malviya, S. et al. Insights into global diatom distribution and diversity in the world's ocean. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **113**, E1516–E1525 (2016).
62. Tréguer, P. et al. Influence of diatom diversity on the ocean biological carbon pump. *Nat. Geosci.* **11**, 27–37 (2018).
63. Mahadevan, A., D'Asaro, E., Lee, C. & Perry, M. J. Eddy-driven stratification initiates North Atlantic spring phytoplankton blooms. *Science* **337**, 54–58 (2012).
64. Boyd, P. W., Claustre, H., Levy, M., Siegel, D. A. & Weber, T. Multi-faceted particle pumps drive carbon sequestration in the ocean. *Nature* **568**, 327–335 (2019).
65. Behrenfeld, M. J., Doney, S. C., Lima, I., Boss, E. S. & Siegel, D. A. Annual cycles of ecological disturbance and recovery underlying the subarctic Atlantic spring plankton bloom. *Global Biogeochem. Cycles* **27**, 526–540 (2013).
66. Field, C. B., Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T. & Falkowski, P. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science* **281**, 237–240 (1998).
67. Behrenfeld, M. J. et al. Biospheric primary production during an ENSO transition. *Science* **291**, 2594–2597 (2001).
68. Boetius, A. et al. Massive export of algal biomass from the melting Arctic sea ice. *Science* **339**, 1430 (2013).
69. Pachiadaki, M. G. et al. Major role of nitrite-oxidizing bacteria in dark ocean carbon fixation. *Science* **358**, 1046–1051 (2017).
70. Grzymalski, J. J. et al. A metagenomic assessment of winter and summer bacterioplankton from Antarctic Peninsula coastal surface waters. *ISME J.* **6**, 1901–1915 (2012).
71. Boetius, A. & Wenzhöfer, F. Seafloor oxygen consumption fuelled by methane from cold seeps. *Nat. Geosci.* **6**, 725–734 (2013).
72. Danovaro, R. et al. Marine viruses and global climate change. *FEMS Microbiol. Rev.* **35**, 993–1034 (2011).
73. Schmidtko, S., Stramma, L. & Visbeck, M. Decline in global oceanic oxygen content during the past five decades. *Nature* **542**, 335–339 (2017).
74. Breitburg, D. et al. Declining oxygen in the global ocean and coastal waters. *Science* **359**, eaam7240 (2018).
75. Bertagnolli, A. D. & Stewart, F. J. Microbial niches in marine oxygen minimum zones. *Nat. Rev. Microbiol.* **16**, 723–729 (2018).
76. Danovaro, R., Molari, M., Corinaldesi, C. & Dell'Anno, A. Macroecological drivers of archaea and bacteria in benthic deep-sea ecosystems. *Sci. Adv.* **2**, e1500961 (2016).
77. Bienhold, C., Zinger, L., Boetius, A. & Ramette, A. Diversity and biogeography of bathyal and abyssal seafloor bacteria. *PLOS ONE* **11**, e0148016 (2016).
78. Rosenfeld, D. et al. Aerosol-driven droplet concentrations dominate coverage and water of oceanic low-level clouds. *Science* **363**, eaav0566 (2019).
79. Charlson, R. J., Lovelock, J. E., Andreae, M. O. & Warren, S. G. Oceanic phytoplankton, atmospheric sulphur, cloud albedo and climate. *Nature* **326**, 655–661 (1987).
80. Gantt, B. & Meskhidze, N. The physical and chemical characteristics of marine primary organic aerosol: a review. *Atmos. Chem. Phys.* **13**, 3979–3996 (2013).
81. Meskhidze, N. & Nenes, A. Phytoplankton and cloudiness in the Southern Ocean. *Ocean. Science* **314**, 1419–1423 (2006).
82. Andreae, M. O. & Rosenfeld, D. Aerosol–cloud–precipitation interactions. Part I. The nature and sources of cloud-active aerosols. *Earth Sci. Rev.* **89**, 13–41 (2008).
83. Moore, R. H. et al. Droplet number uncertainties associated with CCN: an assessment using observations and a global model adjoint. *Atmos. Chem. Phys.* **13**, 4235–4251 (2013).
84. Sanchez, K. J. et al. Substantial seasonal contribution of observed biogenic sulfate particles to cloud condensation nuclei. *Sci. Rep.*



- 8**, 3235 (2018).
85. Atwood, T. B. et al. Predators help protect carbon stocks in blue carbon ecosystems. *Nat. Clim. Change* **5**, 1038–1045 (2015).
  86. Myers, R. A. & Worm, B. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* **423**, 280–283 (2003).
  87. Duarte, C. M., Losada, I. J., Hendriks, I. E., Mazarrasa, I. & Marbà, N. The role of coastal plant communities for climate change mitigation and adaptation. *Nat. Clim. Change* **3**, 961–968 (2013).
  88. Hoffmann, A. A. & Sgrò, C. M. Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* **470**, 479–485 (2011).
  89. Hughes, T. P. Catastrophes, phase shifts, and large scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* **265**, 1547–1551 (1994).
  90. Bellwood, D. R., Hoey, A. S., Ackerman, J. L. & Depczynski, M. Coral bleaching, reef fish community phase shifts and the resilience of coral reefs. *Glob. Change Biol.* **12**, 1587–1594 (2006).
  91. Hoegh-Guldberg, O. et al. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* **318**, 1737–1742 (2007).
  92. Mumby, P. J., Hastings, A. & Edwards, H. J. Thresholds and the resilience of Caribbean coral reefs. *Nature* **450**, 98–101 (2007).
  93. Enochs, I. C. et al. Shift from coral to macroalgae dominance on a volcanically acidified reef. *Nat. Clim. Change* **5**, 1083–1088 (2015).
  94. De Bakker, D. M. et al. 40 years of benthic community change on the Caribbean reefs of Curaçao and Bonaire: the rise of slimy cyanobacterial mats. *Coral Reefs* **36**, 355–367 (2017).
  95. Ford, A. K. et al. Reefs under siege: the rise, putative drivers, and consequences of benthic cyanobacterial mats. *Front. Mar. Sci.* **5**, 18 (2018).
  96. Ziegler, M., Seneca, F. O., Yum, L. K., Palumbi, S. R. & Voolstra, C. R. Bacterial community dynamics are linked to patterns of coral heat tolerance. *Nat. Commun.* **8**, 14213 (2017).
  97. Torda, G. et al. Rapid adaptive responses to climate change in corals. *Nat. Clim. Change* **7**, 627–636 (2017).
  98. Quigley, K. M., Baker, A. C., Coffroth, M. A., Willis, B. L. & van Oppen, M. J. H. in *Coral Bleaching: Patterns, Processes, Causes and Consequences* Ch. 6 (eds van Oppen, M. J. H. & Lough, J. M.) (Springer, 2018).
  99. Bourne, D. G., Morrow, K. M. & Webster, N. S. Insights into the coral microbiome: Underpinning the health and resilience of reef ecosystems. *Annu. Rev. Microbiol.* **70**, 317–340 (2016).
  100. Webster, N. S. & Reusch, T. B. H. Microbial contributions to the persistence of coral reefs. *ISME J.* **11**, 2167–2174 (2017).
  101. Hanson, C. A., Fuhrman, J. A., Horner-Devine, M. C. & Martiny, J. B. H. Beyond biogeographic patterns: processes shaping the microbial landscape. *Nat. Rev. Microbiol.* **10**, 497–506 (2012).
  102. Zinger, L., Boetius, A. & Ramette, A. Bacterial taxa-area and distance-decay relationships in marine environments. *Mol. Ecol.* **23**, 954–964 (2014).
  103. Archer, S. D. J. et al. Airborne microbial transport limitation to isolated Antarctic soil habitats. *Nat. Microbiol.* **4**, 925–932 (2019).
  104. Wilkins, D., van Sebille, E., Rintoul, S. R., Lauro, F. M. & Cavicchioli, R. Advection shapes Southern Ocean microbial assemblages independent of distance and environment effects. *Nat. Commun.* **4**, 2457 (2013).
  105. Cavicchioli, R. Microbial ecology of Antarctic aquatic systems. *Nat. Rev. Microbiol.* **13**, 691–706 (2015).
  106. Riebesell, U. et al. Toxic algal bloom induced by ocean acidification disrupts the pelagic food web. *Nat. Clim. Change* **8**, 1082 (2018).
  107. Hutchins, D. A. et al. Irreversibly increased nitrogen fixation in *Trichodesmium* experimentally adapted to elevated carbon dioxide. *Nat. Commun.* **6**, 8155 (2015).
  108. Schaum, E., Rost, B., Millar, A. J. & Sinéad, C. Variation in plastic responses to ocean acidification in a globally distributed picoplankton species. *Nat. Clim. Change* **3**, 298–302 (2012).
  109. Schlüter, L. et al. Adaptation of a globally important coccolithophore to ocean warming and acidification. *Nat. Clim. Change* **4**, 1024–1030 (2014).
  110. Hoppe, C. J. M., Wolf, K., Schuback, N., Tortell, P. D. & Rost, B. Compensation of ocean acidification effects in Arctic phytoplankton assemblages. *Nat. Clim. Change* **8**, 529–533 (2018).
  111. Highfield, A., Joint, I., Gilbert, J. A., Crawford, K. J. & Schroeder, D. C. Change in *Emiliania huxleyi* virus assemblage diversity but not in host genetic composition during an ocean acidification mesocosm experiment. *Viruses* **9**, E41 (2017).
  112. Flynn, K. J. et al. Changes in pH at the exterior surface of plankton with ocean acidification. *Nat. Clim. Change* **2**, 510–513 (2012).
  113. Traving, S. J., Clokie, M. R. & Middelboe, M. Increased acidification has a profound effect on the interactions between the cyanobacterium *Synechococcus* sp. WH7803 and its viruses. *FEMS Microbiol. Ecol.* **87**, 133–141 (2014).
  114. Follows, M. J., Dutkiewicz, S., Grant, S. & Chisholm, S. W. Emergent biogeography of microbial communities in a model ocean. *Science* **315**, 1843–1846 (2007).
  115. Barton, A. D., Dutkiewicz, S., Flierl, G., Bragg, J. & Follows, M. J. Patterns of diversity in marine phytoplankton. *Science* **327**, 1509–1511 (2010).
  116. Thomas, M. K., Kremer, C. T., Klausmeier, C. A. & Litchman, E. A. Global pattern of thermal adaptation in marine phytoplankton. *Science* **338**, 1085–1088 (2012).
  117. Swan, B. K. et al. Prevalent genome streamlining and latitudinal divergence of surface ocean bacterioplankton. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **110**, 11463–11468 (2013).
  118. Barton, A. D., Irwin, A. J., Finkel, Z. V. & Stock, C. A. Anthropogenic climate change drives shift and shuffle in North Atlantic phytoplankton communities. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **113**, 2964–2969 (2016).
  119. Cavicchioli, R. On the concept of a psychrophile. *ISME J.* **10**, 793–795 (2016).
  120. Toseland, A. et al. The impact of temperature on marine phytoplankton resource allocation and metabolism. *Nat. Clim. Change* **3**, 979–984 (2013).
  121. Moran, X. A. G., Lopez-Urrutia, A., Calvo-Diaz, A. & Li, W. K. L. Increasing importance of small phytoplankton in a warmer ocean. *Glob. Change Biol.* **16**, 1137–1144 (2010).
  122. Thornton, D. C. O. Dissolved organic matter (DOM) release by phytoplankton in the contemporary and future ocean. *Eur. J. Phycol.* **49**, 20–46 (2014).

123. Jiang, H.-B. et al. Ocean warming alleviates iron limitation of marine nitrogen fixation. *Nat. Clim. Change* **8**, 709–712 (2018).
124. Webster, N. S., Wagner, M. & Negri, A. P. Microbial conservation in the Anthropocene. *Environ. Microbiol.* **20**, 1925–1928 (2018).
125. Cavicchioli, R. A vision for a ‘microbcentric’ future. *Microb. Biotechnol.* **12**, 26–29 (2019).
126. Singh, B. K., Bardgett, R. D., Smith, P. & Reay, D. S. Microorganisms and climate change: terrestrial feedbacks and mitigation options. *Nat. Rev. Microbiol.* **8**, 779–790 (2010).
127. Bardgett, R. D. & van der Putten, W. H. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature* **515**, 505–511 (2014).
128. Fellbaum, C. R., Mensah, J. A., Pfeiffer, P. E., Kiers, E. T. & Bücking, H. The role of carbon in fungal nutrient uptake and transport. Implications for resource exchange in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant Signal. Behav.* **7**, 1509–1512 (2012).
129. Ballantyne, A. et al. Accelerating net terrestrial carbon uptake during the warming hiatus due to reduced respiration. *Nat. Clim. Change* **7**, 148–152 (2017).
130. Bonan, G. B. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* **320**, 1444–1449 (2008).
131. Pan, Y. et al. A large and persistent carbon sink in the world’s forests. *Science* **333**, 988–993 (2011).
132. Hovenden, M. J. et al. Globally consistent influences of seasonal precipitation limit grassland biomass response to elevated CO<sub>2</sub>. *Nat. Plants* **5**, 167–173 (2019).
133. Evans, R. D. et al. Greater ecosystem carbon in the Mojave Desert after ten years exposure to elevated CO<sub>2</sub>. *Nat. Clim. Change* **4**, 394–397 (2014).
134. Verpoorter, C., Kutser, T., Seekell, D. A. & Tranvik, L. J. A global inventory of lakes based on high-resolution satellite imagery. *Geophys. Res. Lett.* **41**, 6396–6402 (2014).
135. Davidson, T. A. et al. Synergy between nutrients and warming enhances methane ebullition from experimental lakes. *Nat. Clim. Change* **8**, 156–160 (2018).
136. van Bergen, T. J. H. M. et al. Seasonal and diel variation in greenhouse gas emissions from an urban pond and its major drivers. *Limnol. Oceanogr.* <https://doi.org/10.1002/lno.11173> (2019).
137. Bragazza, L., Parisod, J., Buttler, A. & Bardgett, R. D. Biogeochemical plant-soil microbe feedback in response to climate warming in peatlands. *Nat. Clim. Change* **3**, 273–277 (2013).
138. Gallego-Sala, A. V. & Prentice, I. C. Blanket peat biome endangered by climate change. *Nat. Clim. Change* **3**, 152–155 (2013).
139. Lupascu, M. et al. High Arctic wetting reduces permafrost carbon feedbacks to climate warming. *Nat. Clim. Change* **4**, 51–55 (2014).
140. Hultman, J. et al. Multi-omics of permafrost, active layer and thermokarst bog soil microbiomes. *Nature* **521**, 208–212 (2015).
141. Schuur, E. A. G. et al. Climate change and the permafrost carbon feedback. *Nature* **520**, 171–179 (2015).
142. Hoegh-Guldberg, O. et al. in *Special Report: Global Warming of 1.5°C* (eds Masson-Delmotte, V. et al.) Ch. 3 (IPCC, 2018).
143. Crowther, T. W. et al. Quantifying global soil carbon losses in response to warming. *Nature* **540**, 104–108 (2016).
144. Hicks Pries, C. E., Castanha, C., Porras, R. C. & Torn, M. S. The whole-soil carbon flux in response to warming. *Science* **355**, 1420–1423 (2017).
145. van Gestel, N. et al. Predicting soil carbon loss with warming. *Nature* **554**, E4–E5 (2018).
146. Crowther, T. W. et al. Crowther et al. reply. *Nature* **554**, E7–E8 (2018).
147. Karhu, K. et al. Temperature sensitivity of soil respiration rates enhanced by microbial community response. *Nature* **513**, 81–84 (2014).
148. Norby, R. J., Ledford, J., Reilly, C. D., Miller, N. E. & O’Neill, E. G. Fine-root production dominates response of a deciduous forest to atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **101**, 9689–9693 (2004).
149. Lewis, S. L. et al. Increasing carbon storage in intact African tropical forests. *Nature* **457**, 1003–1006 (2009).
150. Schlesinger, W. H. & Lichter, J. Limited carbon storage in soil and litter of experimental forest plots under increased atmospheric CO<sub>2</sub>. *Nature* **411**, 466–469 (2001).
151. Sayer, E. J., Heard, M. S., Grant, H. K., Marthews, T. R. & Tanner, E. V. J. Soil carbon release enhanced by increased tropical forest litterfall. *Nat. Clim. Change* **1**, 304–307 (2011).
152. Bradford, M. A. et al. Managing uncertainty in soil carbon feedbacks to climate change. *Nat. Clim. Change* **6**, 751–758 (2016).
153. Hartley, I. P. et al. A potential loss of carbon associated with greater plant growth in the European Arctic. *Nat. Clim. Change* **2**, 875–879 (2012).
154. Giardina, C. P., Litton, C. M., Crow, S. E. & Asner, G. P. Warming-related increases in soil CO<sub>2</sub> efflux are explained by increased below-ground carbon flux. *Nat. Clim. Change* **4**, 822–827 (2014).
155. Bradford, M. A. et al. Climate fails to predict wood decomposition at regional scales. *Nat. Clim. Change* **4**, 625–630 (2014).
156. Fernández-Martínez, M. Nutrient availability as the key regulator of global forest carbon balance. *Nat. Clim. Change* **4**, 471–476 (2014).
157. Höglberg, P. et al. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature* **411**, 789–792 (2001).
158. Clemmensen, K. E. et al. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science* **339**, 1615–1618 (2013).
159. Keiluweit, M. et al. Mineral protection of soil carbon counteracted by root exudates. *Nat. Clim. Change* **5**, 588–595 (2015).
160. Tang, J. & Riley, W. J. Weaker soil carbon–climate feedbacks resulting from microbial and abiotic interactions. *Nat. Clim. Change* **5**, 56–60 (2015).
161. Schmidt, M. W. et al. Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature* **478**, 49–56 (2011).
162. Sulman, B. N., Phillips, R. P., Oishi, A. C., Shevliakova, E. & Pacala, S. W. Microbe-driven turnover offsets mineral-mediated storage of soil carbon under elevated CO<sub>2</sub>. *Nat. Clim. Change* **4**, 1099–1102 (2014).
163. Stevnbak, K. et al. Interactions between above and belowground organisms modified in climate change experiments. *Nat. Clim. Change* **2**, 805–808 (2012).
164. Bardgett, R. D. & Wardle, D. A. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology* **84**, 2258–2268 (2003).

165. Lubbers, I. M. et al. Greenhouse-gas emissions from soils increased by earthworms. *Nat. Clim. Change* **3**, 187–194 (2013).
166. Thakur, M. P. et al. Reduced feeding activity of soil detritivores under warmer and drier conditions. *Nat. Clim. Change* **8**, 75–78 (2018).
167. Hodgkins, S. B. et al. Tropical peatland carbon storage linked to global latitudinal trends in peat recalcitrance. *Nat. Commun.* **9**, 3640 (2018).
168. Jansson, J. K. & Tas, N. The microbial ecology of permafrost. *Nat. Rev. Microbiol.* **12**, 414–425 (2014).
169. McCalley, C. K. et al. Methane dynamics regulated by microbial community response to permafrost thaw. *Nature* **514**, 478–481 (2014).
170. Grosse, G., Goetz, S., McGuire, A. D., Romanovsky, V. E. & Schuur, E. A. G. Changing permafrost in a warming world and feedbacks to the Earth system. *Environ. Res. Lett.* **11**, 040201 (2016).
171. Hicks Pries, C. E., Schuur, E. A. G., Natali, S. M. & Crummer, K. G. Old soil carbon losses increase with ecosystem respiration in experimentally thawed tundra. *Nat. Clim. Change* **6**, 214–218 (2016).
172. Knoblauch, C., Beer, C., Liebner, S., Grigoriev, M. N. & Pfeiffer, E.-M. Methane production as key to the greenhouse gas budget of thawing permafrost. *Nat. Clim. Change* **8**, 309–312 (2018).
173. Jing, X. et al. The links between ecosystem multifunctionality and above and belowground biodiversity are mediated by climate. *Nat. Commun.* **6**, 8159 (2015).
174. Delgado-Baquerizo, M. et al. Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nat. Commun.* **7**, 10541 (2016).
175. Walker, T. W. N. et al. Microbial temperature sensitivity and biomass change explain soil carbon loss with warming. *Nat. Clim. Change* **8**, 885–889 (2018).
176. Zhou, J. Z. et al. Microbial mediation of carbon-cycle feedbacks to climate warming. *Nat. Clim. Change* **2**, 106–110 (2012).
177. Zhou, J. et al. Temperature mediates continental-scale diversity of microbes in forest soils. *Nat. Commun.* **7**, 12083 (2016).
178. Guo, X. et al. Climate warming leads to divergent succession of grassland microbial communities. *Nat. Clim. Change* **8**, 813–818 (2018).
179. Bradford, M. A. et al. Cross-biome patterns in soil microbial respiration predictable from evolutionary theory on thermal adaptation. *Nat. Ecol. Evol.* **3**, 223–231 (2019).
180. Dacal, M., Bradford, M. A., Plaza, C., Maestre, F. T. & García-Palacios, P. Soil microbial respiration adapts to ambient temperature in global drylands. *Nat. Ecol. Evol.* **3**, 232–238 (2019).
181. Lipson, D. A. The complex relationship between microbial growth rate and yield and its implications for ecosystem processes. *Front. Microbiol.* **6**, 615 (2015).
182. Frey, S. D., Lee, J., Melillo, J. M. & Six, J. The temperature response of soil microbial efficiency and its feedback to climate. *Nat. Clim. Change* **3**, 395–398 (2013).
183. Hagerly, S. B. et al. Accelerated microbial turnover but constant growth efficiency with warming in soil. *Nat. Clim. Change* **4**, 903–906 (2014).
184. Melillo, J. et al. Long-term pattern and magnitude of soil carbon feedback to the climate system in a warming world. *Science* **358**, 101–105 (2017).
185. Wieder, W. R., Bonan, G. B. & Allison, S. D. Global soil carbon projections are improved by modelling microbial processes. *Nat. Clim. Change* **3**, 909–912 (2013).
186. Koven, C. D., Hugelius, G., Lawrence, D. M. & Wieder, W. R. Higher climatological temperature sensitivity of soil carbon in cold than warm climates. *Nat. Clim. Change* **7**, 817–822 (2017).
187. Mackelprang, R., Saleska, S. R., Jacobsen, C. S., Jansson, J. K. & Tas, N. Permafrost meta-omics and climate change. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* **44**, 439–462 (2016).
188. Tas, N. et al. Landscape topography structures the soil microbiome in arctic polygonal tundra. *Nat. Commun.* **9**, 777 (2018).
189. Woodcroft, B. J. Genome-centric view of carbon processing in thawing permafrost. *Nature* **560**, 49–54 (2018).
190. Emerson, J. B. et al. Host-linked soil viral ecology along a permafrost thaw gradient. *Nat. Microbiol.* **3**, 870–880 (2018).
191. Singleton, C. M. et al. Methanotrophy across a natural permafrost thaw environment. *ISME J.* **12**, 2544–2558 (2018).
192. Xue, K. et al. Tundra soil carbon is vulnerable to rapid microbial decomposition under climate warming. *Nat. Clim. Change* **6**, 595–600 (2016).
193. Kane, E. S. Squeezing the arctic carbon balloon. *Nat. Clim. Change* **2**, 841–842 (2012).
194. Hill, P. W. et al. Vascular plant success in a warming Antarctic may be due to efficient nitrogen acquisition. *Nat. Clim. Change* **1**, 50–53 (2011).
195. Newsham, K. K. et al. Relationship between soil fungal diversity and temperature in the maritime Antarctic. *Nat. Clim. Change* **6**, 182–186 (2016).
196. Kleinteich, J. et al. Temperature-related changes in polar cyanobacterial mat diversity and toxin production. *Nat. Clim. Change* **2**, 356–360 (2012).
197. Paerl, H. W. & Huisman, J. Blooms like it hot. *Science* **320**, 57–58 (2008).
198. Huisman, J. et al. Cyanobacterial blooms. *Nat. Rev. Microbiol.* **16**, 471–483 (2018).
199. Sitoki, L., Kurmayer, R. & Rott, E. Spatial variation of phytoplankton composition, biovolume, and resulting microcystin concentrations in the Nyanza Gulf (Lake Victoria, Kenya). *Hydrobiologia* **691**, 109–122 (2012).
200. Metcalf, J. S. et al. Public health responses to toxic cyanobacterial blooms: perspectives from the 2016 Florida event. *Water Policy* **20**, 919–932 (2018).
201. Visser, P. M. et al. How rising CO<sub>2</sub> and global warming may stimulate harmful cyanobacterial blooms. *Harmful Algae* **54**, 145–159 (2016).
202. Walsby, A. E., Hayes, P. K., Boje, R. & Stal, L. J. The selective advantage of buoyancy provided by gas vesicles for planktonic cyanobacteria in the Baltic Sea. *New Phytol.* **136**, 407–417 (1997).
203. Jöhnk, K. D. et al. Summer heatwaves promote blooms of harmful cyanobacteria. *Glob. Chang. Biol.* **14**, 495–512 (2008).

204. Lehman, P. W. et al. Impacts of the 2014 severe drought on the Microcystis bloom in San Francisco Estuary. *Harmful Algae* **63**, 94–108 (2017).
205. Sandrini, G. et al. Rapid adaptation of harmful cyanobacteria to rising CO<sub>2</sub>. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **113**, 9315–9320 (2016).
206. Lanz, B., Dietz, S. & Swanson, T. The expansion of modern agriculture and global biodiversity decline: an integrated assessment. *Ecol. Econ.* **144**, 260–277 (2018).
207. Dai, Z. et al. Long-term nitrogen fertilization decreases bacterial diversity and favors the growth of Actinobacteria and Proteobacteria in agro-ecosystems across the globe. *Glob. Change Biol.* **24**, 3452–3461 (2018).
208. Gålfalk, M., Olofsson, G., Crill, P. & Bastviken, D. Making methane visible. *Nat. Clim. Change* **6**, 426–430 (2016).
209. Nisbet, E. G. et al. Very strong atmospheric methane growth in the four years 2014–2017: implications for the Paris Agreement. *Global Biogeochem. Cycles* **33**, 318–342 (2019).
210. van Groenigen, K. S., van Kessel, C., Hungate, B. & A. Increased greenhouse-gas intensity of rice production under future atmospheric conditions. *Nat. Clim. Change* **3**, 288–291 (2013).
211. Ripple, W. J. et al. Ruminants, climate change and climate policy. *Nat. Clim. Change* **4**, 2–5 (2014).
212. Steffen, W. et al. Sustainability. Planetary boundaries: guiding human development on a changing planet. *Science* **347**, 1259855 (2015).
213. Greaver, T. L. et al. Key ecological responses to nitrogen are altered by climate change. *Nat. Clim. Change* **6**, 836–843 (2016).
214. Itakura, M. et al. Mitigation of nitrous oxide emissions from soils by Bradyrhizobium japonicum inoculation. *Nat. Clim. Change* **3**, 208–212 (2013).
215. Godfray, H. C. et al. Food security: the challenge of feeding 9 billion people. *Science* **327**, 812–818 (2010).
216. de Vries, F. T. et al. Land use alters the resistance and resilience of soil food webs to drought. *Nat. Clim. Change* **2**, 276–280 (2012).
217. de Vries, F. T. et al. Soil bacterial networks are less stable under drought than fungal networks. *Nat. Commun.* **9**, 3033 (2018).
218. Bahram, M. et al. Structure and function of the global topsoil microbiome. *Nature* **560**, 233–237 (2018).
219. Maestre, F. T. et al. Increasing aridity reduces soil microbial diversity and abundance in global drylands. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **112**, 15684–15689 (2015).
220. Posch, T., Köster, O., Salcher, M. M. & Pernthaler, J. Harmful filamentous cyanobacteria favoured by reduced water turnover with lake warming. *Nat. Clim. Change* **2**, 809–813 (2012).
221. Harvell, C. D. et al. Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science* **296**, 2158–2162 (2002).
222. Altizer, S., Ostfeld, R. S., Johnson, P. T., Kutz, S. & Harvell, C. D. Climate change and infectious diseases: from evidence to a predictive framework. *Science* **341**, 514–519 (2013).
223. Johnson, P. T. J., de Roode, J. C. & Fenton, A. Why infectious disease research needs community ecology. *Science* **349**, 1259504 (2015).
224. Bruno, J. F. et al. Thermal stress and coral cover as drivers of coral disease outbreaks. *PLOS Biol.* **5**, e124 (2007).
225. Randall, J. & van Woesik, R. Contemporary whiteband disease in Caribbean corals driven by climate change. *Nat. Clim. Change* **5**, 375–379 (2015).
226. Maynard, J. et al. Projections of climate conditions that increase coral disease susceptibility and pathogen abundance and virulence. *Nat. Clim. Change* **5**, 688–694 (2015).
227. Randall, C. J. & van Woesik, R. Some coral diseases track climate oscillations in the Caribbean. *Sci. Rep.* **7**, 5719 (2017).
228. Frommel, A. Y. et al. Severe tissue damage in Atlantic cod larvae under increasing ocean acidification. *Nat. Clim. Change* **2**, 42–46 (2012).
229. Harvell, C. D. et al. Disease epidemic and a marine heat wave are associated with the continental-scale collapse of a pivotal predator (*Pycnopodia helianthoides*). *Sci. Adv.* **5**, eaau7042 (2019).
230. Ling, S. D. et al. Global regime shift dynamics of catastrophic sea urchin overgrazing. *Phil. Trans. R. Soc. B* **370**, 20130269 (2015).
231. Maynard, J. et al. Improving marine disease surveillance through sea temperature monitoring, outlooks and projections. *Phil. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **371**, 20150208 (2016).
232. Anderegg, W. R. L., Kane, J. M. & Anderegg, L. D. L. Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. *Nat. Clim. Change* **3**, 30–36 (2013).
233. Bebb, D. P., Ramotowski, M. A. T. & Gurr, S. J. Crop pests and pathogens move polewards in a warming world. *Nat. Clim. Change* **3**, 985–988 (2013).
234. Raffel, T. R. et al. Disease and thermal acclimation in a more variable and unpredictable climate. *Nat. Clim. Change* **3**, 146–151 (2013).
235. Pounds, J. A. et al. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature* **439**, 161–167 (2006).
236. MacFadden, D. R., McGough, S. F., Fisman, D., Santillana, M. & Brownstein, J. S. Antibiotic resistance increases with local temperature. *Nat. Clim. Change* **8**, 510–514 (2018).
237. Patz, J. A., Campbell-Lendrum, D., Holloway, T. & Foley, J. A. Impact of regional climate change on human health. *Nature* **438**, 310–317 (2005).
238. Semenza, J. C. & Domanovic, D. Blood supply under threat. *Nat. Clim. Change* **3**, 432–435 (2013).
239. Semenza, J. C. et al. Climate change impact assessment of food and waterborne diseases. *Crit. Rev. Environ. Sci. Technol.* **42**, 857–890 (2012).
240. McIntyre, K. M. et al. Systematic assessment of the climate sensitivity of important human and domestic animal pathogens in Europe. *Sci. Rep.* **7**, 7134 (2017).
241. Jones, A. E. et al. Bluetongue risk under future climates. *Nat. Clim. Change* **9**, 153–157 (2019).
242. Baker-Austin, C. et al. Emerging Vibrio risk at high latitudes in response to ocean warming. *Nat. Clim. Change* **3**, 73–77 (2013).
243. Pascual, M., Rodó, X., Ellner, S. P., Colwell, R. & Bouma, M. J. Cholera dynamics and El Niño–Southern Oscillation. *Science* **289**, 1766–1769 (2000).
244. Vezzulli, L. et al. Climate influence on Vibrio and associated human diseases during the past half century in the coastal North Atlantic. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **113**, E5062–E5071 (2016).
245. Bhatt, S. et al. The global distribution and burden of dengue. *Nature* **496**, 504–507 (2013).
246. Powell, J. R. Mosquitoes on the move. *Science* **354**, 971–972 (2016).

247. Lessler, J. et al. Assessing the global threat from Zika virus. *Science* **353**, aaf8160 (2016).
248. Scheffers, B. R. et al. The broad footprint of climate change from genes to biomes to people. *Science* **354**, aaf7671 (2016).
249. Weaver, S. C. Prediction and prevention of urban arbovirus epidemics: a challenge for the global virology community. *Antiviral Res.* **156**, 80–84 (2018).
250. Bouma, M. J. & Dye, C. Cycles of malaria associated with El Niño in Venezuela. *JAMA* **278**, 1772–1774 (1997).
251. Baylis, M., Mellor, P. S. & Meiswinkel, R. Horse sickness and ENSO in South Africa. *Nature* **397**, 574 (1999).
252. Rohani, P. The link between dengue incidence and El Niño Southern Oscillation. *PLOS Med.* **6**, e1000185 (2009).
253. Kreppel, K. S. et al. A non-stationary relationship between global climate phenomena and human plague incidence in Madagascar. *PLOS Neglect. Trop. Dis.* **8**, e3155 (2014).
254. Caminade, C. et al. Global risk model for vector-borne transmission of Zika virus reveals the role of El Niño 2015. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **114**, 119–124 (2017).
255. Giraud, T., Koskella, B. & Laine, A.-L. Introduction: microbial local adaptation: insights from natural populations, genomics and experimental evolution. *Mol. Ecol.* **26**, 1703–1710 (2017).
256. Croll, D. & McDonald, B. A. The genetic basis of local adaptation for pathogenic fungi in agricultural ecosystems. *Mol. Ecol.* **26**, 2027–2040 (2017).
257. Robin, C., Andanson, A., Saint-Jean, G., Fabreguettes, O. & Dutech, C. What was old is new again: thermal adaptation within clonal lineages during range expansion in a fungal pathogen. *Mol. Ecol.* **26**, 1952–1963 (2017).
258. King, J. G., Souto-Maior, C., Sartori, L. M., Maciel-deFreitas, R. & Gomes, M. G. M. Variation in Wolbachia effects on Aedes mosquitoes as a determinant of invasiveness and vectorial capacity. *Nat. Commun.* **9**, 1483 (2018).
259. Bakken, L. R. & Frostegård, Å. Sources and sinks for N<sub>2</sub>O, can microbiologist help to mitigate N<sub>2</sub>O emissions? *Environ. Microbiol.* **19**, 4801–4805 (2017).
260. Henderson, G. et al. Rumen microbial community composition varies with diet and host, but a core microbiome is found across a wide geographical range. *Sci. Rep.* **5**, 14567 (2015).
261. Roehle, R. et al. Bovine host genetic variation influences rumen microbial methane production with best selection criterion for low methane emitting and efficiently feed converting hosts based on metagenomic gene abundance. *PLOS Genet.* **12**, e1005846 (2016).
262. Ritchie, H., Reay, D. S. & Higgins, P. Potential of meat substitutes for climate change mitigation and improved human health in high-income markets. *Front. Sustain. Food Syst.* **2**, 16 (2018).
263. Weng, Z. H. et al. Biochar built soil carbon over a decade by stabilizing rhizodeposits. *Nat. Clim. Change* **7**, 371–376 (2017).
264. Liu, D. et al. Constructed wetlands as biofuel production systems. *Nat. Clim. Change* **2**, 190–194 (2012).
265. Sánchez, O. Constructed wetlands revisited: microbial diversity in the –omics era. *Microb. Ecol.* **73**, 722–733 (2017).
266. Timmis, K. et al. The contribution of microbial biotechnology to sustainable development goals. *Microb. Biotechnol.* **10**, 984–987 (2017).
267. Union of Concerned Scientists. World scientists’ warning to humanity. UCSUSA <http://www.ucsusa.org/sites/default/files/attach/2017/11/World%20Scientists%27%20Warning%20to%20Humanity%201992.pdf> (1992).
268. Ripple, W. J. et al. The role of Scientists’ Warning in shifting policy from growth to conservation economy. *BioScience* **68**, 239–240 (2018).
269. Finlayson, C. M. et al. The Second Warning to Humanity —providing a context for wetland management and policy. *Wetlands* **39**, 1 (2019).
270. Colwell, R. R. & Patz, J. A. *Climate, Infectious Disease and Health: An Interdisciplinary Perspective* (American Academy of Microbiology, 1998).
271. Reid, A. *Incorporating Microbial Processes Into Climate Models* (American Academy of Microbiology, 2012).
272. Reid, A. & Greene, S. *How Microbes Can Help Feed The World* (American Academy of Microbiology, 2013).
273. Paull, S. H. et al. Drought and immunity determine the intensity of West Nile virus epidemics and climate change impacts. *Proc. R. Soc. B* **284**, 20162078 (2017).
274. Paaijmans, K. P. et al. Influence of climate on malaria transmission depends on daily temperature variation. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **107**, 15135–15139 (2010).
275. Colón-González, F. J. et al. Limiting global-mean temperature increase to 1.5–2°C could reduce the incidence and spatial spread of dengue fever in Latin America. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **115**, 6243–6248 (2018).
276. Ostfeld, R. S. & Brunner, J. L. Climate change and Ixodes tick-borne diseases of humans. *Philos. Trans. R. Soc. B* **370**, 20140051 (2015).
277. Moore, S. M. et al. El Niño and the shifting geography of cholera in Africa. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **114**, 4436–4441 (2017).
278. Peng, X., Murphy, T. & Holden, N. M. Evaluation of the effect of temperature on the die-off rate for Cryptosporidium parvum oocysts in water, soils, and feces. *Appl. Environ. Microbiol.* **74**, 7101–7107 (2008).
279. Atchison, C. J. et al. Temperature-dependent transmission of rotavirus in Great Britain and The Netherlands. *Proc. R. Soc. Biol. B* **277**, 933–942 (2010).
280. Shaman, J. & Lipsitch, M. The El Niño–Southern Oscillation (ENSO)–pandemic Influenza connection: coincident or causal? *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **110**, 3689–3691 (2013).
281. Shaman, J. & Karspeck, A. Forecasting seasonal outbreaks of influenza. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **109**, 20425–20430 (2012).
282. Nguyen, C. et al. Recent advances in our understanding of the environmental, epidemiological, immunological, and clinical dimensions of coccidioidomycosis. *Clin. Microbiol. Rev.* **26**, 505–525 (2013).
283. Tian, H. et al. Interannual cycles of Hantaan virus outbreaks at the human–animal interface in Central China are controlled by temperature and rainfall. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **114**, 8041–8046 (2017).
284. Glass, G. E. et al. Satellite imagery characterizes local animal reservoir populations of Sin Nombre virus in the southwestern United States. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **99**, 16817–16822 (2002).