

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2015.14504

大型海藻碳汇效应研究进展

何培民, 刘媛媛, 张建伟, 吴海龙, 于克锋, 霍元子, 张建恒

上海海洋大学 水产与生命学院, 上海 201306

摘要: 大型海藻光合作用是海域初级生产力的来源之一, 是海洋碳循环中关键的一环。大型海藻可通过光合作用有效地吸收海水中溶解的无机碳以及大气中的 CO_2 , 将其转化为有机碳并释放 O_2 。光合作用的产物除支持生态系统外, 还以有机物的形式埋藏在沉积物中, 进而形成碳的汇。大型海藻的养殖和增殖对 CO_2 的减排、减缓海洋酸化、扩增海洋碳汇效应以及缓解气候变化都有重要意义。本文就大型海藻碳汇机理、潜力以及大型海藻碳汇能力的扩增途径进行了综述, 为大型海藻碳汇效应研究的发展提供了依据。

关键词: 大型海藻; 碳汇; 固碳潜力

中图分类号: X171

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2015)03-0588-08

自工业革命以来, 人类生产、生活方式的剧变对全球生态系统产生了深远的影响, 全球温室气体排放总量急剧增加, 严重影响了全球各碳库之间的平衡, 继而引发了一系列生态、气候等问题, 直接影响着人类社会的持续稳定发展。世界气象组织最新数据显示, 大气中 CO_2 浓度已由工业化时代前的约 280 mg/L 增加至 2010 年的 390 mg/L^[1]。IPCC(Intergovernmental Panel on Climate Change)排放情景特别报告(SRES)对大气 CO_2 浓度做出预测, 2000—2030 年 30 年间全球大气 CO_2 浓度将增加 40%~110%, 21 世纪中期全球 CO_2 浓度将达到 550 mg/L^[2]。 CO_2 浓度升高不仅会直接导致温室效应, 还会加剧海洋酸化的程度, 进而对海洋生物以及整个海洋生态系统产生严重的影响。在过去的一百年里, 全球平均温度上升了 0.6℃, 海洋表层海水的 pH 下降了 0.1, 这意味着 H^+ 浓度增加了 30%, 海水环境明显呈现酸化趋势。专家进一步预测, 在目前能源使用结构不发生大变化的前提下, 如果不采取有效的 CO_2 减排措施, 未来 100 年全球平均气温还将上升 4℃, 大气 CO_2 的体积分数将升高至 800~1 000 mL/m³, 表层海洋 pH 将下降

0.3~0.4, 这意味着 H^+ 浓度将增加 100%~150%^[3-4]。届时依赖于海水化学环境的海洋生物将会受到严重影响, 海洋生态系统也会发生变化, 进而会导致世界各地出现频繁的洪水、干旱等极端天气现象^[5]。

海洋是全球碳循环系统重要的“碳汇”, 2007 年政府间气候变化专门委员会(IPCC)的科学评估报告认为, 海洋是较为稳定的碳库, 总稳定碳量约为 3.81 Gt, 其中海洋生物贡献量高达 3 Gt C, 海气界面碳循环净收支约为 1.6 Gt(C)/a^[6]。可见, 海洋系统对调节全球气候、降低空气中 CO_2 含量、加速全球碳循环等方面具有重要作用。大型藻类可通过光合作用将溶解无机碳和 CO_2 转化为有机碳, 促使空气中 CO_2 向海水中转移, 从而使海水中 CO_2 溶解量降低。研究表明地球上 90% 的光合作用是由海洋藻类完成, 而大型海藻的固碳能力比海洋浮游植物大得多。冯子慧等^[7]对浒苔固碳效应的研究表明, 高密度培养浒苔对海水无机碳的去除率可高达 96.98%, 2.5 g/L 浒苔连续培养 5 d, 培养水体 pH 可升高达到 9.7。李少香等^[8]研究发现, 在最佳组合条件下, 浒苔固碳速率高

收稿日期: 2014-12-05; 修订日期: 2015-02-09.

基金项目: 科技部支撑计划项目(2012BAC07B03); 国家海洋公益项目(201205010).

作者简介: 何培民, 博士生导师, 教授. E-mail: pmhe@shou.edu.cn

达 $53.10 \mu\text{mol (C)} \cdot \text{g}^{-1}(\text{FW}) \cdot \text{h}^{-1}$, 海水 pH 提升速率达到 $0.091 \text{ g}^{-1}(\text{FW}) \cdot \text{h}^{-1}$ 。Duarte 等^[9]的研究表明, 海洋大型植物每年为全球埋藏的碳量高达 120~329 Mt。而 Chung 等^[10]对于多年生褐藻 *Ecklonia* 试点海藻场实验结果表明, 该试点藻场利用中层水缆绳养殖模式每年可沉降近 10 t CO_2 。由此可见, 培养和增殖大型藻类对扩增海洋碳汇具有重要的意义和价值。

1 大型海藻生态系统碳汇机理

1.1 大型海藻无机碳利用方式

按照传统的界定观点, 植物光合碳代谢主要分为 C_3 、 C_4 和 CAM 3 种类型。目前已发表的资料显示, 大型海藻光合碳代谢方式除了 C_3 途径外, 有时还会存在不一定完整的 C_4 途径, 因而有些种类的光合碳代谢常呈现类似 C_4 类型的特点, 如一些大型海藻中具有相当高的 PEPCK(磷酸烯醇式丙酮酸羧基酶)活性^[11]。下面就目前大型海藻无机碳的利用方式进行总结。

CO_2 通过扩散作用可以直接进入藻体细胞, 早期的报道, 如胶石花菜(*Gelidium cartilagineum*)、*Desmarestia munda*、*Porphyra schizophylla* 以及 *Carpophyllum* 属的 4 种海藻都是只能以 CO_2 为光合作用碳源的藻类。近期的研究资料表明, 酵母状节荚藻(*Lomentaria articulata*)、刺酸藻(*Desmarestia aculeata*)、红叶藻(*Delesseria sanguinea*)^[12-13]以及 Maberly 等^[14]的研究成果中的 6 种红藻, 都是只能利用 CO_2 或者只具有较弱 HCO_3^- 利用能力的藻类。现有研究成果表明, 只能利用 CO_2 作为光合作用外在碳源的大型海藻多为潮下带的红藻, 但在种类和数量上都比具有 HCO_3^- 利用能力的大型海藻少的多^[15]。

胞外碳酸酐酶(CA)酶催化的 HCO_3^- 的利用是大型海藻无机碳利用的最普遍也是最基本的方式, 这种方式在大型绿藻、红藻以及褐藻中均普遍存在^[16]。相比 CO_2 的直接扩散, HCO_3^- 通过脂膜需要消耗 ATP, 其渗透速率要慢得多。 HCO_3^- 被大型海藻利用的方式主要包括: (1)消耗 ATP 主动吸收 HCO_3^- ; (2) $\text{H}^+/\text{HCO}_3^-$ 同向转运或 $\text{OH}^-/\text{HCO}_3^-$ 反向

转运; (3) HCO_3^- 脱氢后以 CO_2 的形式自由扩散进入细胞内^[17]。岳国锋等^[18]发现紫菜和浒苔都具有 HCO_3^- 形式的无机碳利用能力, 其中条斑紫菜(*Porphyra yezoensis*)利用 HCO_3^- 能力较强。而肠浒苔(*Ulva intestinalis*)既可以通过胞外 CA 催化 HCO_3^- 利用, 也可以直接吸收 HCO_3^- ^[19]。由此可见, 胞外 CA 催化的 HCO_3^- 利用方式因藻类不同而异。

一些海藻细胞外没有 CA, 其 HCO_3^- 的利用可以通过主动运输系统直接吸收, 比如可以通过通透蛋白完成正向或反向运输等^[18]。如 Beer 等^[20]的研究发现, 裂片石莼(*Ulva fasciata*)可能是通过一种 $\text{HCO}_3^-/\text{OH}^-$ 反向运输系统来完成 HCO_3^- 的直接吸收。有些大型海藻虽然具有胞外 CA 酶活性, 但 CA 活性与 HCO_3^- 利用没有相关性, 它们也可以直接从海水中吸收 HCO_3^- , 而直接从海水中吸收 HCO_3^- 比 CA 酶催化 HCO_3^- 的吸收更为直接和高效^[21]。大型海藻无机利用方式多样, 机制也较为复杂, 要真正清楚地认识无机碳利用方式还需进一步从代谢组学、酶学、气体交换等多重角度进行研究。

1.2 大型海藻无机碳利用特性的差异

大型海藻的无机碳利用方式复杂多样, 有时即使是同一类型的大型海藻也会存在不同的无机碳利用方式, 所以不能简单地以几种大型海藻的研究情况推及所有同类型海藻的无机碳利用方式。以下就 3 类主要的大型海藻无机碳利用特性进行总结。

大型绿藻有一种 pH 诱导 HCO_3^- 利用的机制, 即在较高 pH 条件下光合作用逐渐增强^[16]。Larsson 等^[16]和 Axelsson 等^[12]的研究表明, 这是一种由阴离子交换蛋白催化的 HCO_3^- 直接吸收机制。这一机制因种类不同而异, 如肠浒苔(*Enteromorpha intestinalis*)^[19]和礁膜类 *Monostroma* spp.^[16]在较高 pH 条件下表现出很强的直接吸收 HCO_3^- 的能力, 而线形硬毛藻(*Chaetomorpha linum*)和刺松藻(*Codium fragile*)^[22]则没有这种能力。这种在高 pH 下可诱导的光合作用机制在红藻和褐藻中还未发现。

研究表明, 许多褐藻种类存在一种特殊的蓝

光效应^[23], 这些藻类在蓝光下比在红光下具有更高的 pH 补偿点, 即褐藻在蓝光下无机碳利用能力更强。Schmid 等^[24-25]揭示了这种现象的效应机制, 即有些褐藻种类可以通过一种类似陆生植物 CAM 代谢的途径, 将蓝光作为一种刺激信号, 促进 CO₂ 从液泡 CO₂ 储藏库中释放, 提高向二磷酸核酮糖羧化酶(Rubisco)的 CO₂ 供应速率, 进而提高无机碳的利用效率。这种蓝光效应在大型红藻以及绿藻中均尚未发现。

大多数红藻只具有很弱的 HCO₃⁻ 利用能力^[13-14], 远不如褐藻和绿藻^[26]。潮间带分布的红藻中的许多种类具有胞外 CA 酶活性^[21, 27], 而分布于潮下带的许多红藻种类则不存在胞外 CA 酶活性^[13, 28-29]。已有的研究成果表明, 细基江蓠(*Gracilariatenuistipitata*)^[27]和紫菜属 *Porphyra leucosticta*^[30] HCO₃⁻ 的利用能力与胞外 CA 酶活性密切相关; 有些藻类如海门冬属刺海(*Asparagopsis armata*)^[21]、膜翼藻(*Membranoptera alata*)^[29]和紫菜属 *Porphyra lineatis*^[31], 以及蝎尾卷枝藻(*Bostrychia scopioides*)^[32], 均存在胞外 CA 酶活性, 但其利用 HCO₃⁻ 的能力较弱; 而 Cook 等^[29]发现另一种红藻 *Palmaria palmata*, 虽然缺乏胞外 CA 酶活性, 但其 HCO₃⁻ 的利用能力较强^[13], 并且藻体的光合作用不受 AZ (acetazolamide) 或 DIDS(4, 4-disothiocyanato stilbene-2, 2-disubphonae) 的抑制^[16]。另外 Andria 等^[33]对江蓠属 *Gracilaria gaditana* 的研究表明, 它既可通过胞外 CA 酶催化途径利用 HCO₃⁻, 也可以通过阴离子交换蛋白的催化完成 HCO₃⁻ 的直接吸收。

大型海藻无机碳的利用能力与其所在生态位相关, 一般认为 3 种基本大型海藻无机碳利用能力由高到低依次为绿藻、褐藻、红藻^[34]。绿藻一般生活在浅水中, 有些营漂浮生长, 水体中 CO₂ 浓度波动较大, 其利用 HCO₃⁻ 能力较强; 而红藻通常为沉水型, 生活在较深水中, 水体 CO₂ 浓度较稳定, 其利用 HCO₃⁻ 能力也就较弱。

1.3 生态因子对大型海藻无机碳利用的影响

大型海藻人工增殖既不与陆生植物争夺土地资源, 又可吸收 CO₂, 减缓温室效应, 缓解海洋酸化, 在海水富营养化治理过程中也起着非常

重要的作用。因此, 大力发展大型海藻产业并利用其固定 CO₂ 越来越受到各国的关注, 对于大型海藻生理、生化特性的研究也越来越深入, 以下总结了主要生态因子对大型海藻无机碳利用的影响。

1.3.1 影响大型海藻无机碳利用的主要物理因素

(1) 不同大型海藻对温度耐受性不同, 但存在最适温度, 温度过高或过低对大型海藻无机碳利用均具有抑制作用。研究表明, 温度变化对潮间带大型海藻光合固碳能力有显著影响^[35]。当温度平均值低于或等于最适温度时, 大型海藻光合速率增加, 无机碳固定效率增加; 当温度超出适温上限时, 大型海藻光合固碳速率下降。王巧晗^[36]的研究成果表明, 温度波动中白昼高温能促进真江蓠净光合速率, 使其生物量得以累积; 夜间低温能够抑制真江蓠呼吸作用, 使生物量的消耗减少, 从而促进其光合固碳。

(2) 光合作用作为大型海藻基础而复杂的生理代谢过程, 光强是影响光合固碳效率的最直接的因素。研究发现, 长石莼(*Ulva-linza*) 在 25℃ 时的饱和光强为 72 μmol/(m²·s), 在光饱和点以下, 增加光强可促进光合作用, 在光抑制之后, 光合固碳能力随之下降^[37]。冯子慧等^[38]的研究也发现了类似结论, 温度对浒苔光合净光合速率的影响十分明显, 5℃ 时, 净光合速率几乎为 0, 25℃ 附近为最适温度, 并且高温对浒苔光合有明显的限制。

(3) 分布于潮间带的大型海藻, 因其生态位较特殊, 要综合考虑高潮沉水和低潮干出交替状态对光合作用的影响。低潮干出状态下, 藻体直接暴露于空气中, 生境骤变导致藻体脱水, 进而对海藻细胞的光合作用产生巨大影响^[39-40]。研究发现, 有些潮间带海藻在干出状态下的光合固碳能力比在沉水条件下小, 如羽状凹顶藻(*Laurencia pinnatifida*)^[13], 而另一些潮间带海藻光合固碳能力在干出状态下比在沉水中更高, 如条斑紫菜^[41]。

(4) 阳光紫外辐射(UVR)会抑制大型海藻光合作用, 研究发现, UVR 会影响 PS Ⅱ 中蛋白质的合成, 进而影响 Rubisco 酶活性, 造成 DNA 损伤, 色素含量减少等^[42]。如紫外辐射能使脐形紫菜(*Porphyra umbilicalis*)^[43]光合作效率下降, 还

会降低条斑紫菜叶绿素和藻胆蛋白的含量。大型海藻不同部位对 UVR 的敏感性具有较大差异,如绿藻石莼边缘对 UVR 最敏感,而基部对 UVR 的敏感性则较差^[44]。另外,处于不同生活史阶段的同一种大型海藻对 UVR 的敏感性也会有较大的差异性,如有研究表明,3种海带(*Laminaria digitata*、*L. hyperborea* 和 *L. saccharina*)的配子体、幼孢子体和成熟孢子体对 UVR 的敏感性依次降低^[45]。

1.3.2 影响大型海藻无机碳利用的主要化学因素

(1) 大气 CO_2 浓度对大型海藻光合固碳能力有一定的影响, CO_2 浓度的增加对潮间带海藻光合固碳能力有促进作用^[46]。但是, CO_2 浓度过高时,许多大型海藻光合固碳能力下降,对海水中 HCO_3^- 利用能力降低^[47]。研究发现, CO_2 浓度升高对大型海藻的长期效应在不同藻类间存在较大差异,如细基江蓠(*Gracilaria tenuistipitata*)^[48]在高 CO_2 浓度条件下光合能力降低,江蓠属 *Gracilaria gaditana*^[49]的光合能力升高,而紫菜属 *Porphyra leucostica*^[50]的光合能力没有明显变化。

(2) 盐度是潮间带大型藻类所面临的又一重要环境因子,对大型海藻生理代谢过程有极其复杂的影响作用。已有研究表明,盐度对大型海藻光合速率有一定的影响,如近岸海水中的红藻 *Hypnea musciformis* 盐度耐受范围较广,冬季盐度为 20 时光合速率最高,而夏季盐度为 36 时最高^[51]。但是海区盐度相对比较稳定,所以一般情况下盐度波动对海藻光合固碳的影响不大。

(3) 不同大型藻类对 pH 的耐受能力也有差异,又因不同大型海藻对 CO_2 的亲合力不同,所以即使在相同 pH 条件下,不同种类大型海藻的光合固碳能力也会有较大差别。冯子慧等^[38]的研究结果表明,浒苔净光合速率随 pH 值的变化呈“钟形”变化,先随着 pH 升高而升高,后随 pH 升高而降低。pH7 和 8 时,浒苔净光合速率较高。

(4) 氮(N)、磷(P)等营养盐含量对大型海藻光合固碳特性有一定的影响^[52]。研究结果表明,高 N 高 P 处理条件下,龙须菜(*Gracilaria lemaneiformis*)的生长和光合无机碳利用能力比低 N 低 P、低 N 高 P、高 N 低 P 均高^[53];硝氮浓度增加能使

龙须菜藻体色素和可溶性蛋白含量得到显著提高^[54]。朱明等^[55]发现添加 N 和 P 培养缘管浒苔可以显著提高藻体的光合作用速率以及可溶性蛋白的含量,从而显著提高藻体的相对生长率,并且缘管浒苔对 N 和 P 的利用在一定范围内可以相互弥补。

2 大型海藻碳汇潜力分析

作为海洋碳汇重要的组成部分,大型海藻的增养殖对于扩增海洋碳汇效应具有重要意义,其固碳量和碳汇潜力都非常惊人。据文献显示,海洋植物的总量虽然只有陆生植物总量的 0.05%,但是其稳定碳总量却与陆生植物不相上下,主要是因为海洋特殊的环境使海洋植物捕集转化并储存碳的能力和效率增加^[56]。对大陆架海域大型藻类固碳潜力的预测研究显示,全球大型藻类每年可固碳 0.7 Gt, 占全球海洋年均净固碳总量的 35%左右^[57]。但大型海藻碳汇效应的研究近年才受到关注,对于碳汇量值的评估缺乏科学统一的评估方法和体系,这也是国际碳汇研究中普遍面临的问题,如对森林植被碳储存量的估算,国内外学者的估算结果有很大差异,针对中国森林植被碳贮量,方精云等^[58]的估算结果为 4.45 Gt(C),王效科^[59]的估算结果为 3.72 Gt(C),Winjum^[60]的研究结果则为 6.08 Gt(C),而 Dixon 等^[61]的估算结果高达 17 Gt(C)。这些差异主要来源于测算方法和数据来源,由此可知,要科学准确地估算大型海藻碳汇效应还需要大量的研究工作,根据全球碳循环分布推测,现有的海洋碳汇估算数据普遍偏低。

另据 FAO 统计结果表明,2006 年全球水生植物总量为 1 510 万 t,其中 93%来自养殖业,而我国海藻产业的贡献率达到了 72%^[62]。但由于目前无序、过度开发对海底造成的破坏,天然藻类大量减产,以中国北方沿海为例,曾经的一些优势大型海藻种类如鼠尾藻、大叶藻等资源量锐减甚至面临枯竭。针对这一严重状况,我国已经开始探索推进人工藻礁建设和天然海藻场修复研究,以期恢复和保护海底生态环境,达到扩增海藻碳汇效应的目的。莱州湾海区鼠尾藻场恢复研究结

果显示,藻场修复面积达 666.67 hm^2 ,亩产量达 1.334 t ,固碳量可达 $4\,000 \text{ t}^{[63]}$ 。根据主要养殖大型海藻种类的碳含量,可以对养殖大型海藻的总固碳量进行估算,统计资料显示,2000—2008年,除2001年外(约为84万t),我国海藻总产量基本保持在110万t以上,换算成固定有机碳的量约为每年26.6万~46.8万 $\text{t}^{[64]}$ 。另外,越来越多的研究者建议将大型海藻吸收 CO_2 的量计入人类 CO_2 排放量,并认为如果合理利用大型海藻巨大初级生产力的特点,大型海藻可以在全球碳循环以及改良温室气体排放方面发挥重要作用^[65]。由此可见,大型海藻在扩增海洋碳汇效应中具有很大的潜力,大力推动大型海藻场恢复建设,鼓励经济海藻增养殖产业具有重要的经济和社会效益。

3 大型海藻碳汇能力的扩增途径

通过对大型海藻固碳机理以及固碳潜力的分析,大型藻类养殖作为人类对河口和近海大陆架区开发的重要方式之一,人工增养殖大型海藻可极大地提升海区对 CO_2 的吸收量,进而将大量的生物碳移出水体,在陆缘海碳汇研究中具有重要的地位。因此,扩增人工大型海藻养殖固碳量具有重要意义,具体途径有:(1)增加人工藻场建设投入力度,扩大海藻养殖面积,综合治理恢复海区水域环境,控制入海污染物和海水富营养化,尽量修复近海海域生态系统,提高浮游生物的多样性,进而提高整个生态系统的初级生产力水平。(2)在大型海藻养殖区域推广贝、藻等混合生态养殖模式,在增加经济收入的同时,又能够充分利用海区养殖空间,通过贝类的养殖增加生物碳的固定量。对海州湾人工鱼礁区的调查数据表明,鱼礁区的浮游植物生物量和初级生产力明显高于对照区,根据海州湾海洋牧场初级生产力的调查结果,该海域海洋牧场面积为 666.67 hm^2 ,每年生成的有机碳总量为 1113.26 t(C) ,而对照海区仅为 $677.21 \text{ t(C)}^{[66]}$ 。由此可见,人工鱼礁的建设对海区生态环境具有明显的改善作用,可有效提高海区初级生产力,进而提高碳汇效应及增加综合经济价值。(3)针对沿海生态系统的特异性深入

研究生态系统的环境容量,开展混合养殖的最佳匹配模式研究,在发展经济物种增养殖产业的同时,维护、改善海区生态环境,提高区域养殖生物的生物量,进而增加养殖海区内生物碳的移除量。通过多方途径的综合开发,大型海藻增养殖的碳汇潜力能够被充分开发,对于增加全球海洋碳汇总量、减缓温室效应、防治海水酸化及富营养化等都具有深远意义。

4 结论及展望

据统计,沿海生态系统是所有生态系统中经济价值最高的,每年的生态服务价值已超过20亿美元,而这一值仅是一个偏低的估计值^[67]。但是由于开发过度、海水污染严重、富营养化以及大规模填海造陆和海岸带发展规划不合理等因素,大部分沿海自然的生态系统已经严重退化。人们对沿海生态系统大型海藻碳汇效应强度的认识尚不全面,也不够深入。针对这种现状,我们应该深化对海洋藻类养殖可以形成稳定碳汇的研究,此外在国际气候变化大背景下,许多国家已经开始推动大型藻类固碳效应的研究,该领域研究的深入对于维护国家权益也具有重要的意义。必须通过深入研究,逐步完善开发管理机制,全面协调地开发和恢复沿海地区的生态系统,只有这样才能维持海洋碳汇生态系统的存在与长远发展。

参考文献:

- [1] Yan G A, Liu Y D. Aquatic ecosystems: carbon cycle and as atmosphere CO_2 sink[J]. *Acta Ecol Sin*, 2001, 21(5): 827–833.
- [2] Houghton J T, Ding Y, Griggs D J, et al. Climate change 2001: The scientific basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change[J]. Cambridge: Cambridge University Press, 2001: 183–237.
- [3] Zeebe R E, Wolf-Gladrow D. CO_2 in seawater: equilibrium, kinetics, isotopes: equilibrium, kinetics, isotopes[M]. Elsevier, 2001.
- [4] Caldeira K, Wickett M E. Oceanography: Anthropogenic carbon and ocean pH[J]. *Nature*, 2003, 425(6956): 365.
- [5] Brierley A S, Kingsford M J. Impacts of climate change on marine organisms and ecosystems[J]. *Current Biology*, 2009,

- 19(14): 602–614.
- [6] IPCC. Climate Change 2007: The physical science basis contribution of working group 1 to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate change[M]. UK: Cambridge University Press, 2007.
- [7] Feng Z H, Meng Y, Lu W, et al. Studies on photosynthesis carbon fixation and ocean acidification prevention in *Ulva prolifera*. Rate of photosynthesis carbon fixation and seawater pH increase[J]. Acta Oceanol Sin, 2012, 34(2): 162–168.[冯子慧, 孟阳, 陆巍, 等. 绿潮藻浒苔光合固碳与防治海水酸化的作用 I. 光合固碳与海水 pH 值提高速率研究[J]. 海洋学报, 2012, 34(2): 162–168.]
- [8] Li S X, He P M. Studies on influencing factors of photosynthesis carbon fixation and evaluation of sea area by *Ulva prolifera*[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2014.[李少香, 何培民. 绿潮藻浒苔光合固碳影响因子及海区评估研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2014.]
- [9] Duarte C M, Chiscano C L. Seagrass biomass and production: A reassessment[J]. Aquat Bot, 1999, 65(1) 159–174.
- [10] Chung I K, Jung H O. Installing kelp forests/seaweed beds for mitigation and adaptation against global warming: Korean Project Overview[J]. ICES J Mar Sci, 2013, 1038–1044.
- [11] Kremer B P, Kupperts U. Carboxylating enzymes and pathway of photosynthetic carbon assimilation in different marine algae - evidence for the C4-pathway?[J]Planta, 1977, 133: 191–196.
- [12] Axelsson L, Uusitalo J. Carbon acquisition strategies for marine macroalgae.I. Utilization of proton exchanges visualized during photosynthesis in a closed system[J]. Mar Biol, 1988, 97: 295–300.
- [13] Johnston A M, Maberly S, Raven J A. The acquisition of inorganic carbon by four red macroalgae from different habitats[J]. Oecologia, 1992, 92: 317–326.
- [14] Maberly S C. Exogenous sources of inorganic carbon for photosynthesis by marine macroalgae[J]. J Phycol, 1990, 26(3): 439–449.
- [15] Zou D H, Gao K S. Progress in studies on photosynthetic inorganic carbon utilization in marine macroalgae[J]. Mar Sci Bull, 2001, 20(5): 83–90.[邹定辉. 大型海藻类光合无机碳利用研究进展[J]. 海洋通报, 2001, 20(5): 83–90.]
- [16] Larsson C, Axelsson L. Bicarbonate uptake and utilization in marine macroalgae[J]. Eur J Appl Phycol, 1999, 34: 79–86.
- [17] Lu D. Progress on photosynthetic carbon metabolism types in marine macroalgae[J]. Chinese Journal of Nature, 2013, 35(4): 264–273.[芦笛. 大型海藻光合碳代谢研究进展[J]. 自然杂志, 2013, 35(4): 264–273.]
- [18] Yue G F, Zhou B C. Inorganic carbon utilization by *Porphyra yezoensis* Ueba[J]. Oceanologia Et Limnologia Sinica, 2000, 31: 246–251.[岳国锋, 周百成. 条斑紫菜对无机碳的利用[J]. 海洋与湖沼, 2000, 31: 246–251.]
- [19] Larsson C, Axelsson L. Photosynthetic carbon utilization by *Enteromorpha intestinalis* (Chlorophyta) from a Swedish rockpool[J]. Eur J Appl Phycol, 1997, 32: 49–54.
- [20] Beer S, Israel A. Photosynthesis of *Ulva fasciata*. IV. pH, carbonic anhydrase and inorganic carbon conversions in the unstirred layer[J]. Plant Cell Environ, 1990, 13: 555–560.
- [21] Mercado J M, Gordillo F J L, Figueroa F L, et al. External carbonic anhydrase and affinity for inorganic carbon in intertidal macroalgae[J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1998, 221: 209–220.
- [22] Carlberg S, Axelsson L, Larsson C, et al. Inducible CO₂ concentrating mechanisms in green seaweeds. I. Taxonomical and physiological aspects[M]//Baltscheffsky M. Current Research in Photosynthesis. Dordrecht: Kluwer, 1990: 539–532.
- [23] Schmid R, Dring M J, Forster R M. Kinetics of blue-light stimulation and circadian rhythmicity of light-saturated photosynthesis in brown algae: a species comparison[J]. J Appl Phycol, 1994, 30: 612–621.
- [24] Schmid R, Dring M J. Influence of carbon supply on the circadian rhythmicity of photosynthesis and its stimulation by blue light in *Ectocarpus siliculosus*: clues to the mechanism of inorganic carbon acquisition in lower brown algae[J]. Plant Cell Environ, 1996, 19: 373–391.
- [25] Schmid R, Mills J A, Dring M J. Influence of carbon supply on the stimulation of light saturated photosynthesis by blue light in *Laminaria saccharina*: implications for the mechanism of carbon acquisition in higher brown algae[J]. Plant Cell Environ, 1996, 19: 383–391.
- [26] Maberly S C, Raven J A, Johnston A M. Discrimination between ¹²C and ¹³C by marine plants[J]. Oecologia, 1992, 91: 481–492.
- [27] Haglund K, Bjork M, Ramazanov Z, et al. Role of external carbonic anhydrase in photosynthesis and inorganic carbon assimilation in the red alga *Gracilaria tenuistipitata*[J]. Planta, 1992, 187: 275–281.
- [28] Giordano M, Maberly S C. Distribution of carbonic anhydrase in British marine macroalgae[J]. Oecologia, 1989, 81: 534–539.
- [29] Cook C M, Lanaras T, Colman B. Evidence for bicarbonate transport in species of red and brown macrophytic marine algae[J]. J Exp Bot, 1986, 37: 977–984.
- [30] Mercado J M, Niell F X, Figueroa F L. Regulation of the mechanism for HCO₃⁻ use by the inorganic carbon level in *Porphyra leucosticta* Thur. in Le Jolis (Rhodophyta)[J]. Planta, 1997, 20: 319–325.
- [31] Israel A, Katz S, Dubinsky Z, et al. Photosynthetic inorganic

- carbon utilization and growth of *Porphyra linearis* (Rhodophyta)[J]. J Appl Phycol, 1999, 11 (5): 447–453.
- [32] Mercado J M, Niell F X. Carbonic anhydrase activity and use of HCO_3^- in *Bostrychia scorpioides* (Ceramiales, Rhodophyceae)[J]. Eur J Phycol, 1999, 34: 13–19.
- [33] Andria J R, Pérez-Lloréns J L, Vergara J J. Mechanisms of inorganic carbon acquisition in *Gracilaria gaditana* nom. prov. (Rhodophyta)[J]. Planta, 1999, 208: 561–573.
- [34] Han B P, Han Z G, Fu X. The algae photosynthesis mechanism and model[M]. Peking: Science Press, 2003: 48–53.[韩博平, 韩志国, 付翔. 藻类光合作用机理与模型[M]. 北京: 科学出版社, 2003: 48–53.]
- [35] Guo G L, Dong S L, Dong Y W, et al. The influence of Temperature and its fluctuation on intertidal algae growth and photosynthesis[J]. Ocean Dev Manag, 2007, 24(5): 115–120.[郭赣林, 董双林, 董云伟, 等. 温度及其波动对潮间带海藻生长及光合作用的影响[J]. 海洋开发与管理, 2007, 24(5): 115–120.]
- [36] Wang Q H. Effects of diel fluctuating environmental factors on germination, growth of macroalgae and their ecophysiological mechanisms[D]. Qingdao: Ocean University of China. 2008.[王巧晗. 环境因子节律性变动对潮间带大型海藻孢子萌发、早期发育和生长的影响及其生理生态学机制[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2008.]
- [37] Tang W Z, Li X S, Huang H Y, et al. Effects of different light intensity and temperature treatment on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in *Ulva linza*[J]. J Fish China, 2009, 33: 762–769.[汤文仲, 李信书, 黄海燕, 等. 不同光强和温度对长石莼(缘管浒苔)光合作用和叶绿素荧光参数的影响[J]. 水产学报, 2009, 33: 762–769.]
- [38] Feng Z H, He P H. The photosynthetic character and carbon fixation ability of macroalgae[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2011.[冯子慧, 何培民. 大型海藻光合作用特性及其固碳能力的研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2011.]
- [39] Davison I R, Pearson G A. Stress tolerance in intertidal seaweeds[J]. J Phycol, 1996, 32: 197–211.
- [40] Kawamitsu Y, Driscoll T, Bowyer J S. Photosynthesis during desiccation in an intertidal alga and a land plant[J]. Plant Cell Physiol, 2000, 41(3): 344–353.
- [41] Gao K, Aruga Y. Preliminary studies on the photosynthesis and respiration of *Porphyra yezoensis* under emersed condition[J]. J Tokyo Univ Fish, 1987, 47(1): 51–65.
- [42] Gómez I, López-Figueroa F, Ulloa N, et al. Patterns of photosynthesis in 18 species of intertidal macroalgae from southern Chile[J]. Mar Ecol Prog Ser, 2004, 270: 103–116.
- [43] Aguilera J, Figueroa F L, Häder D, et al. Photoinhibition and photosynthetic pigment reorganisation dynamics in light/darkness cycles as photoprotective mechanisms of *Porphyra umbilicalis* against damaging effects of UV radiation[J]. Sci Mar, 2008, 71: 87–97.
- [44] Godínez-Ortega J L, Snoeijs P, Robledo D, et al. Growth and pigment composition in the red alga *Halymenia floresii* cultured under different light qualities[J]. J Appl Phycol, 2007, 20: 253–260.
- [45] Dring M J, Makarov V, Schoschina E, et al. Influence of ultraviolet-radiation on chlorophyll fluorescence and growth in different life-history stages of three species of *Laminaria* (Phaeophyta)[J]. Mar Biol, 1996, 126: 183–191.
- [46] Zou Dinghui. Studies on photosynthesis of intertidal macroalgae and its relationship with atmospheric CO_2 rise[D]. Wuhan: Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, 2001.[邹定辉. 潮间带海藻光合作用及其与大气 CO_2 浓度升高关系的研究[D]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所, 2001.]
- [47] Zou D H, Gao K S. Effects of elevated CO_2 concentration on the photosynthesis and related physiological processes in marine macroalgae[J]. Acta Ecol Sin, 2002, 22(10): 1750–1757.[邹定辉, 高坤山. 高 CO_2 浓度对大型海藻光合作用及有关过程的影响[J]. 生态学报, 2002, 22(10): 1750–1757.]
- [48] García-Sánchez M J, Fernández J A, Niell F X. Effect of inorganic carbon supply on the photosynthetic physiology of *Gracilaria tenuistipitata*[J]. Planta, 1994, 194: 55–61.
- [49] Andria J R, Vergara J J, Pérez-Lloréns J L. Biochemical responses and photosynthetic performance of *Gracilaria* sp. (Rhodophyta) from Cadiz, Spain. cultured under different inorganic carbon and nitrogen levels[J]. Eur J Phycol, 1999, 34: 497–504.
- [50] Mercado J M, Javier F, Gordillo L, et al. Effects of different levels of CO_2 on photosynthesis and cell components of the red alga *Porphyra leucosticta*[J]. Appl Phycol, 1999, 11: 455–461.
- [51] Dawes C J. Marine Botany[M]. New York: John Wiley & Sons, Inc., 1998: 71–91.
- [52] Menéndez M. Effect of nutrient pulses on photosynthesis of *Chaetomorpha linum* from a shallow Mediterranean coastal lagoon[J]. Aquat Bot, 2005, 82: 181–192.
- [53] Li F, Zou D H, Liu Z P, et al. Effects of nitrogen and phosphorous levels on growth and photosynthetic traits of *Gracilaria lemaneiformis* (Rhodophyta)[J]. Chinese Journal Ecology, 2009, 33(6): 1140–1147.[李枫, 邹定辉, 刘兆普, 等. 氮磷水平对龙须菜生长和光合特性的影响[J]. 植物生态学报, 2009, 33(6): 1140–1147.]
- [54] Xu Z, Zou D H, Zhang X, et al. Effects of increased atmospheric CO_2 and N supply on growth, biochemical

- compositions and uptake of nutrients in *Gracilaria lemaneiformis* (Rhodophyta)[J]. *Acta Ecol Sin*, 2008, 28(8): 3752–3759.[徐智广, 邹定辉, 张鑫, 等. CO₂和硝氮加富对龙须菜(*Gracilaria lemaneiformis*)生长、生化组分和营养盐吸收的影响[J]. *生态学报*, 2008, 28(8): 3752–3759.]
- [55] Zhu M, Liu Z P, Xu J T, et al. The effects of different levels of N and P on the growth and photosynthesis of *Enteromorpha Linza*[J]. *Transactions of Oceanology and Limnology*, 2011, (3): 57–61.[朱明, 刘兆普, 徐军田, 等. 不同氮磷水平对缘管浒苔生长及光合作用的影响[J]. *海洋湖沼通报*, 2011, (3): 57–61.]
- [56] Liu H, Tang Q S. Review on worldwide study of ocean biological carbon sink[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2011, 18(3): 695–702.[刘慧, 唐启升. 国际海洋生物碳汇研究进展[J]. *中国水产科学*, 2011, 18(3): 695–702.]
- [57] Alpert S B, Spencerdf H G.. Biospheric options for mitigating atmospheric carbon dioxide levels[J]. *Eng Convers Manag*, 1992, 33(5–8): 729–736.
- [58] Fang J Y, Liu G H, Xu S L. Terrestrial ecosystem carbon pool[M]. China Environmental Science press, 1996: 251–277. [方精云, 刘国华, 徐嵩龄. 中国陆地生态系统的碳库//王庚晨, 冶玉璞, 主编. 温室气体浓度和排放监测及相关过程. 1996 中国环境科学出版社. 北京: 中国环境科学出版社, 1996: 251–277.]
- [59] Wang X K. The forest ecosystem biomass, carbon deposits and biomass combustion releasing carbon gases of China[D]. Beijing: Chinese Academy of Sciences, 1997.[王效科. 中国森林生态系统的生物量、碳贮量和生物质燃烧释放的含碳气体.[D]. 北京: 中国科学院生态环境研究中心, 1997.]
- [60] Winjum J K. Forest management and Carbon Storage: an analysis of 12 key forest nations[J]. *Water Air Soil Poll*, 1993, 70(2): 239–257.
- [61] Dixon R K, Brown S, Houghton R A, et al. Carbon and flux of global forest ecosystems[J]. *Science*, 1994, 262(3): 185–195.
- [62] Food and Agriculture Organization. State of the World's Fisheries and Aquaculture (2008)[R]. Roman, 2009.[联合国粮食与农业组织渔业及水产养殖部(FAO). 世界渔业和水产养殖状况(2008)[R]. 罗马, 2009.]
- [63] Jiang H B, Tian X L, Dong S L, et al. The preliminary study on growth, chemical constituent and habitat of *Sargassum Thunbergii*[J]. *Transactions of Oceanology and Limnology*, 2009, (2): 59–66.[姜宏波, 田相利, 董双林, 等. 鼠尾藻生长、藻体成分及其生境的初步研究[J]. *海洋湖沼通报*, 2009, (2): 59–66.]
- [64] Chinese Agriculture Fisheries China Fisheries Yearbook[M] 2000–2008.[农业部渔业局. 中国渔业年鉴[M]. 2000–2008.]
- [65] Chung I K, Beardall J. Using marine macroalgae for carbon sequestration: a critical appraisal[J]. *J Appl Phycol*, 2011, 23: 877–886.
- [66] Li J, Guan C T. Preliminary analysis of carbon sink mechanism and potential reef ecosystem[J]. *Prog Fish Sci*, 2013, 34(1): 65–69.[李娇, 关长涛. 人工鱼礁生态系统碳汇机理及潜能分析[J]. *渔业科学进展*, 2013, 34(1): 65–69.]
- [67] Chen Z X, Zhang X S. Value of the ecosystem benefit in China[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2000, 45(1): 17–23.[陈仲新, 张新时. 中国生态系统效益的价值[J]. *科学通报*, 2000, 45(1): 17–23.]

Research progress on the effects of macroalgae on carbon sink

HE Peimin, LIU Yuanyuan, ZHANG Jianwei, WU Hailong, YU Kefeng, HUO Yuanzi, ZHANG Jianheng

College of Life and Fisheries, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

Abstract: Macroalgal photosynthesis is a major source of marine primary productivity and a crucial part of the ocean carbon cycle. Macroalgae effectively absorb inorganic carbon dissolved in the ocean and CO₂ in the air to produce organic carbon and release O₂ through photosynthesis. Besides supporting the ocean ecosystem, photosynthetically produced products are deposited in the sediment in the form of organics to complete the carbon sink. Proliferation of macroalgae results in a significant decrease in CO₂ concentration, mitigates ocean acidification, strengthens the effect of ocean carbon sequestration, and mitigates climate change. These results provide a general description of the mechanism and potential of macroalgae to contribute to the carbon sink and present ways to enhance ocean carbon sink capacity. The results provide a basis for developing a macroalgal carbon sink effects study.

Key words: macroalgae; carbon sink; carbon sequestration

Corresponding author: HE Peimin. E-mail: pmhe@shou.edu.cn