李瑞帆, 钟晨辉, 郑盛华, 等. 大型海藻碳汇: 固碳机理、评估方法与环境因子影响[J]. 渔业研究, xxxx, xx(x): 1 – 15. Li R F, Zhong C H, Zheng S H, *et al.* Mechanism, assessment methods and environmental factors influence in carbon sink of macroalgae: a review[J]. Journal of Fisheries Research, xxxx, xx(x): 1 – 15.

大型海藻碳汇:固碳机理、评估方法与 环境因子影响



李瑞帆^{1,2},钟晨辉^{1,3},郑盛华^{1,3},林 琪^{1,3*},席英玉^{1,3},郭辰涛^{1,3} (1. 福建省水产研究所,福建省海洋生物增养殖与高值化利用重点实验室,福建 厦门 361013; 2. 上海海洋大学,水产种质资源发掘与利用教育部重点实验室,上海 201306;

3. 海洋生物种业技术国家地方联合工程中心,福建厦门361013)

摘要:【目的】海洋是地球最大的"活跃"碳库,其大型海藻通过光合固碳、生理代谢释放溶解有机碳(DOC)和颗粒有机碳(POC)等途径形成碳汇。充分发挥大型海藻碳汇功能将是实现"碳中和"目标的重要实践途径之一。【进展】本文综述了大型海藻利用光合作用合成生物质碳、释放溶解有机碳和颗粒有机碳等固碳增汇途径,并归纳了以大型海藻养殖产量进行"短期碳汇"评估的方法,和以C/N比值法、稳定同位素分析技术、光谱分析技术、多组学技术和相关模型构建等进行"长期碳汇"评估的方法;同时分析了关键环境因子如温度、营养盐浓度、光照强度、盐度和干出的变化对大型海藻生长和光合固碳效率的影响。【展望】通过从不同角度阐述大型海藻碳汇功能、固碳机理、评估方法及影响碳汇产出的环境因子,有助于更全面地理解大型海藻在海洋碳汇中的重要作用,为开发固碳增汇技术提供思路和参考。 关键词:海洋碳汇;大型海藻;固碳机理;碳汇评估;环境因子

中图分类号: S917.3; P735 文献标识码: A 文章编号: 2096-9848(xxxx)x-0001-15

自工业革命以来,由于矿物化石燃料的大量燃烧,温室气体[如甲烷(CH₄)、二氧化碳(CO₂)和一氧化二氮(N₂O)等]大规模排放,造成全球 变暖日益严重。面对愈发明显的温室效应,中国提出"碳达峰"和"碳中和"的双碳政策,承诺力争在 2030年前实现碳达峰,在 2060年前实现碳中和^[1]。但仅依靠陆地碳汇来完成碳中和目标是远远不够的,人们已经意识到海洋碳汇的重要性。在全球的 碳循环过程中,海洋发挥着至关重要的碳汇功能,全球大约 93%的 CO₂ 循环和固定是由海洋完成的^[2]。海洋具备长期储存碳的功能,能够重新分配 CO₂,且海洋生态系统的储碳量是陆地生态系统的 20 倍,

是大气的 50 倍^[3]。海洋碳汇不但可以充当"缓冲 带",减缓气候变化产生的负面影响,还能在维持 海洋生态系统平衡、促进碳循环等方面发挥着不可 替代的作用。

陆地森林等植被通过光合作用从大气中捕获的 碳被称为"绿碳"^[4],而地球上超过一半生物碳 (或绿碳)由海洋生物捕获,这部分碳被称为"蓝 碳"^[5]。蓝碳在缓解海洋气候变化过程发挥着重要 作用,海洋蓝碳生态系统常以海草床、盐沼和红树 林3类生态系统为主,而在2019年大型海藻被列 为4类海岸带蓝碳之一^[6]。大型海藻的存在提高了 全球净初级生产力,加速了全球碳循环,具有减轻

收稿日期: 2025-03-31 修回日期: 2025-04-17

基金项目:国家现代农业产业技术体系(CARS-50);福建省海洋服务与渔业高质量发展专项资金项目(FJHY-YYKJ-2024-1-18-6) 第一作者:李瑞帆,男,硕士研究生,研究方向为藻类生理生态学。E-mail:13451430906@163.com 通信作者:林 琪,男,研究员,博士,研究方向为海洋生物技术。E-mail:xmqlin@sina.com

^{©《}渔业研究》编辑部。本文为使用 CC BY-NC-ND 4.0 许可协议的开放获取作品。

[©] Editorial Office of Journal of Fisheries Research. This is an open access article under the CC BY-NC-ND 4.0 license.

海洋富营养化和减少温室气体排放的功能^[7]。本文 较为系统地综述了大型海藻的碳汇功能、固碳机 理、碳汇评估方法及环境因子影响大型海藻固碳增 汇过程等方面的研究进展,旨在为今后开发大型海 藻固碳增汇技术提供思路和参考依据。

1 大型海藻碳汇概况

1.1 大型海藻资源

大型海藻是一类具有重要生态价值和经济价值 的光合自养生物, 广泛分布于全球沿海潮间带至浅 海区域^[8]。大型海藻不仅是海洋初级生产力的重要 贡献者,也是海岸带生态系统重要的组成部分。根 据来源,大型海藻可分为天然海藻和栽培海藻两大 类^[8]。天然海藻主要包括巨藻(Macrocystis spp.) 和马尾藻(Sargassum spp.)等种类,主要分布在 大西洋北部、太平洋北部以及南半球部分海域[9]; 在全球范围内形成重要的海藻场,其中在中国,从 海南至辽宁等沿海省份均有分布[10]。栽培海藻则 主要分为绿藻门(Chlorophyta)、褐藻门(Phaeophyta)和红藻门(Rhodophyta)三大类。中国作为 全球较大的海藻养殖国之一,主要栽培品种包括海 带 (Saccharina japonica)、裙带菜 (Undaria pinnatifida)、坛紫菜 (Pyropia haitanensis)、条斑紫菜 (Pyropia yezoensis)、龙须菜 (Gracilariopsis lemaneiformis)和羊栖菜 (Sargassum fusiforme)等, 这 些品种占中国海藻养殖总产量的 97% 以上。根据 《中国渔业统计年鉴》数据显示, 2023年中国海 水养殖海藻总产量达到 2.88×10⁶ t^[11]。

1.2 大型海藻碳汇作用

大型海藻作为海洋生态系统的重要组成部分, 是海洋中重要的初级生产者^[12]。全球海藻场的净 初级生产力为1521×10¹² g·C·a⁻¹,约是海草床、盐 沼和红树林3类蓝碳生态系统净初级生产力总和 的1.4倍,在海岸带生境初级生产力中的贡献率超 过了44%^[13]。大型海藻通过光合作用固定CO₂、 碳酸盐等无机碳,并将其转化为有机碳的过程称为 固碳;将参与全球碳循环的有机碳或无机碳长期封 存在海洋中,且不再参与碳循环的过程称为储碳。 大型海藻利用光合反应固定的有机碳主要以生物质 碳、溶解有机碳(Dissolved organic carbon, DOC) 和颗粒有机碳(Particulate organic carbon, POC) 等形式组成,且以52%DOC、48%POC形式输出。 经历再矿化和埋藏^[14],大型海藻每年的碳封存量 高达173×10¹² g·C·a⁻¹,其中约90% 被截留在深海 中,不再参与碳循环,实现永久的碳封存^[15]。而 且大型海藻的碳封存能力超过了以被子植物为基础 的海岸带生境的封存能力^[16],因此大型海藻碳汇 是实现海洋负排放的有效途径之一,认识、保护和 发展大型海藻资源对于应对气候变化具有重要意义。

近年来,大型海藻碳汇功能的研究取得了显著 进展。研究发现,大型海藻的碳汇过程可以分为短 期碳汇和长期碳汇 2 种机制^[17]。短期碳汇主要通 过收获藻类生物质来实现,这种方式可以直接从海 洋中移除 CO₂。据统计,全球大型海藻年产量已超 过 3.2×10⁷t(湿重)^[18],这些生物质可以作为生物 能源原料被进一步利用。长期碳汇主要通过 2 种途 径实现:一是藻类生长过程中释放的 DOC 在微型 生物碳泵(Microbial carbon pump, MCP)作用下 转化为惰性溶解有机碳(Recalcitrant dissolved organic carbon, RDOC),能够在海洋中保存上千年之 久,有研究表明海带栽培水体中有超过 58%的 DOC 属于此类^[19];二是 POC 利用沉积作用埋藏在 海底沉积物中,通过物理过程被输送到深海区域, 从而实现长期封存^[20]。

相关研究数据显示, 陆架区大型海藻的年固碳 潜力可达 0.7×10° t^[7],约占全球海洋年净固碳总量 的 35%。Erlania 等^[21] 采用 eDNA 元条形码和海底 沉积物采样相结合的方法,证实澳大利亚东南部近 岸海岸沉积物中大型藻类碳的存在,以及大型海藻 碎屑具有被输入到近岸沉积物的潜力。Canvin 等^[22] 量化英国英格兰康沃尔波特哈罗湾养殖海带的生 长、侵蚀和迁移率,估算出海带的碳封存能力。 2014年亚太地区的大型海藻栽培项目实现了 2.87× 10⁶ t CO₂ 的减排量^[23]。中国在该领域的研究也取 得了重要成果,中国海藻养殖的长期碳汇量从 2000年的 1.55×10⁵ t CO₂ 增长到 2022年的 4.10× 10⁵ t CO₂^[24],呈现出稳定增长的趋势。其中,海 带、江蓠(Gracilaria)等栽培品种具有显著的固 碳能力,可以有效地改善水体富营养化,具有多重 生态效益^[25]。这些研究成果为大型海藻在碳中和 领域的应用提供了科学依据。

2 大型海藻固碳机理

2.1 大型海藻合成生物质碳

在大型海藻的光合作用过程中,CO₂被转化为 多种有机物质,一部分可被微生物快速利用转换成 自身生物量,并通过食物链传递,最终成为可移出 碳汇的一部分^[15]。这些物质是海藻生长和繁殖的 基础,同时也为海洋生态系统中的生物提供了丰富 的食物来源。碳水化合物、蛋白质、脂类、色素、维 生素和次级代谢产物均是光合作用合成的有机物质, 其中碳水化合物主要包括单糖和多糖^[26];蛋白质在 藻类的生长发育中起着重要作用;脂类包括甘油三 酯、磷脂等,既是能量储存的物质,也是细胞膜结 构的重要组成部分;叶绿素 *a* 和类胡萝卜素含量影 响藻体对光的吸收能力^[27];藻胆蛋白可帮助藻类 细胞吸收光能,并将光能传递到光合作用反应中心。 2.1.1 大型海藻对无机碳的利用

大型海藻是光合自养生物,以溶解性无机碳 (Dissolved inorganic carbon, DIC)作为碳源,主 要包括 CO₂、HCO₃⁻、CO₃²⁻等,而在海洋环境中, 绝大多数无机碳以 HCO₃⁻的形式存在;以 CO₂形 式存在的无机碳占比不到 1%; CO₃²⁻一般不作为光 合作用的直接碳源。大型海藻对无机碳的利用有多 种方式,少部分潮下带红藻可直接通过 CO₂的扩 散作用进入细胞^[28],但相比于可以利用 HCO₃⁻的 大型海藻,其种类数量则很少。

绝大多数大型海藻具有利用 HCO₃⁻作为光合作 用所需外在无机碳源的能力^[29]。HCO₃⁻扩散进入细 胞需要消耗三磷酸腺苷(Adenosine triphosphate, ATP),扩散速率远远慢于 CO₂,而胞外的碳酸酐 酶(Carbonicanhyd-rase, CA)可催化 HCO₃⁻向 CO₂ 转化,CO₂通过扩散或被吸收穿过细胞膜,这种无 机碳利用方式普遍存在于大型绿藻、红藻和褐藻细 胞内^[30]。对于一些没有胞外 CA 的海藻,则主要依 靠不同形式存在的生物系统泵对 HCO₃⁻进行主动运 输,比如通透蛋白的正反向运输等^[31]。Beer 等^[32] 发现在裂片石莼(*Ulva fasciata*)中存在 HCO₃⁻/OH⁻ 反向运输系统来直接吸收 HCO₃⁻。

藻类光合固碳的关键限速酶核酮糖 1,5-二磷 酸羧化酶/加氧酶(Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, Rubisco)以 CO₂ 作为底物,对 CO₂ 亲和力比较低^[33],并且 CO₂ 在水中的扩散速 度仅是空气中的 1/8 000,在水中的溶解度低且扩 散慢,限制了藻类对 CO₂ 的吸收。藻类为应对碳 限制状况,在长期的进化中形成一种高效的固碳机 制——CO₂浓缩机制(CO₂ concentration mechanism, CCMs)^[34],因此藻类细胞可通过 CA 将高浓度的 HCO₃ 转化成可供吸收的 CO₂,由此完成大型海藻 对无机碳的利用(图1)^[35]。



图 1 大型海藻对无机碳的多种利用方式(A:无胞外 CA; B: 有胞外 CA)^[35]

Fig. 1 Multiple utilization modes of inorganic carbon in macroalgae (A: no extracellular CA; B: with extracellular CA)^[35]

注: CA_{cvto} 为胞质碳酸酐酶; CA_{ext} 为胞外碳酸酐酶。以下同此。

Notes: CA_{evto} is cytoplasm carbonic anhydrase; CA_{ext} is extracellular carbonic anhydrase. It's the same as below.

2.1.2 大型海藻的碳同化途径

根据光合作用碳同化途径最初产物的不同,高 等植物可分为 C₃ 植物、C₄ 植物和景天酸代谢途径 (Crassulacean acid metabolism, CAM)植物^[36]。 与 C₃ 植物相比,C₄ 植物有额外的 CCMs,CO₂ 在 叶肉细胞中被磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(Phosphoenolpyruvate carboxylase,PEPC)固定成 C₄ 化 合物,再被运输到维管束鞘细胞,释放 CO₂ 进入 卡尔文循环。与陆生植物碳同化方式有所不同,藻 类对 DIC 的吸收主要通过 C₃ 途径,光合碳固定主 要通过 Rubisco 的羧化作用生成光合产物 3-磷酸甘 油酸(3-PGA)。随着研究的深入,在某些藻类中 发现类似陆生植物的 C₄ 途径和光合关键酶,如在 条斑紫菜、大型底栖绿藻钙扇藻(Udotea flabellum)和浮游硅藻(Thalassiosira weissflogii)等中 发现 PEPC、磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶(Phosphoenolpyruvate carboxykinase, PEPCK)和苹果酸酶 (Malic enzyme, ME)的活性^[37]。绿潮物种的光 合固碳也存在 C_4 或类似 C_4 途径的参与,极大地提 高了光合效率^[38],如浒苔(*Ulva prolifera*)中存 在 C_4 途径相关基因及光合作用产物^[39]。这使得藻 类可以在较低的 CO₂浓度环境中提高胞内的 CO₂浓度,胞外 CO₂可通过简单扩散直接进入胞 内,或在胞外碳酸酐酶(CA_{ext})作用下转化成 HCO₃⁻而进入胞内,CO₂和 HCO₃⁻在胞质碳酸酐酶 (CA_{cyto})的作用下相互转化,CO₂转化成的 HCO₃⁻与磷酸烯醇式丙酮酸(Phosphoenolpyruvate, PEP)被 PEPC 羧化成 C_4 化合物,再次被运输到 叶绿体中进行脱羧,释放出 CO₂,进入卡尔文循环 (图 2)^[40]。





Fig. 2 A schematic model for inorganic carbon transport, accumulation and fixation in eukaryotic algal cells^[40]

大型海藻的光合固碳能力存在种间差异。相关 研究表明,浙江沿岸常见的11种大型海藻光合固 碳速率存在显著的种间差异^[41],其中海带固碳能 力最强,羊栖菜固碳能力最低,但羊栖菜巨大的生 物量和广泛的分布范围使其在对海洋碳汇的贡献中 仍不可被忽视。因此,科学地养殖大型海藻,保护 海藻场的完整性,以及维护大型海藻的多样性,对 增强海洋碳汇功能和提升 CO₂ 减排效果具有关键 的作用。

2.2 大型海藻溶解有机碳释放

DOC 是一类能够通过 0.22~0.70 µm (孔径) 过

滤器的有机碳。大型海藻通过光合作用和代谢活动 产生的 DOC 是近岸海洋生物地球化学碳循环的重 要组成部分。根据 DOC 的稳定性、生物降解性可 分为不稳定溶解有机碳(Labile DOC, LDOC)、 半不稳定溶解有机碳(Semi-labile DOC, SLDOC)、 RDOC、半难降解溶解有机碳(Semi-recalcitrant DOC, SRDOC)和超难降解溶解有机碳(Ultrarecalcitrant DOC, URDOC)^[42]。其中, LDOC 易 被微生物消耗代谢成 DIC。根据 MCP 理论,异养 微生物能够将海洋初级生产力产生的活跃有机碳进 一步转化为 RDOC,这一过程是重要的海洋碳汇机 制。此外,RDOC和URDOC不易被微生物利用,可通过颗粒的吸附、聚集和沉降迁移到深海,形成 永久的碳封存。

大型海藻 DOC 的释放途径有 3 种:细胞正常 新陈代谢过程中的释放、细胞解体后的释放和细胞 死亡后颗粒有机物的降解(图 3)。细胞生长环境 的剧烈变化可能导致细胞死亡,环境压力、生物侵 袭、自我消亡程序以及机械损伤等因素也都可能导 致细胞解体。关于大型海藻释放 DOC 机制有 2 种 假说:"扩散"和"溢出"^[43]。"扩散"是指以小分子 代谢产物的形式通过细胞膜的通透性被动释放到细 胞外的溶解有机物;"溢出"是指当大型海藻光合作 用的固碳量超过其本身和细胞合成所需的碳量时, 以 DOC 的形式主动释放到细胞外^[44]。"溢出"机 制在海藻生长旺盛、光照和营养盐充足的情况下尤 为显著,是海洋生态系统中 DOC 的一个重要来源。



图 3 大型海藻溶解有机碳的释放途径



2.3 大型海藻颗粒有机碳释放

POC 是海洋中悬浮或沉降的颗粒状物质中所 含有的有机碳,这些颗粒物来源于死亡的海洋生 物、陆地植物或微生物产生的有机物质。它们通过 光合作用将无机碳转化为颗粒有机物,并在生长过 程中不断脱落表皮细胞和叶片碎片,直接释放到水 体中。此外,当大型海藻死亡后,其残体会被微生 物分解,释放出 POC。这些 POC 的释放不仅为其 他海洋生物提供了食物和能量来源,还参与了碳储 存和碳循环过程。因此,大型海藻在 POC 的释放 机制中发挥着关键作用,对海洋生态系统和全球碳 循环产生重要的影响。

3 大型海藻碳汇评估方法

3.1 大型海藻生物质碳评估

海藻通过光合作用合成体内的生物质碳,但 这种碳可从水中移出,在海洋中的储存周期不足百 年,被称为"短期碳汇"^[17]。大型海藻"短期碳汇" 作为主要的"可移出碳汇",是其通过光合作用吸 收水中 DIC,并将其转化为自身的有机物,但该过 程易受海藻含碳量和渔业捕获活动的影响^[24]。根据 《中国渔业统计年鉴》数据显示^[11],2014年—2023 年中国养殖海藻的总产量从200.46×10⁴ t 增加到 287.19×10⁴ t,其中海带的年均养殖产量最高(图4)。 2014年—2023年中国主要养殖海藻的平均年产量 由高到低依次为:海带(154.71×10⁴ t·a⁻¹)>江蓠 (37.38×10⁴ t·a⁻¹)>裙带菜(19.42×10⁴ t·a⁻¹)>紫 菜(18.01×10⁴ t·a⁻¹)>羊栖菜(2.58×10⁴ t·a⁻¹)>麒 麟菜(0.28×10⁴ t·a⁻¹)。

大型海藻养殖短期碳汇(C_h)的计算公式^[45]:

$$C_h = \sum_{i}^{n} (P_i \times C_i) \tag{1}$$

式(1)中: *C_i*为海藻 *i*的碳含量,%;*P_i*为 海藻 *i*的产量,t。

表 1	不同种类海藻碳含量 ^[24]	
রহ ।	小叫仲尖泄深恢召里。	

Tab. 1 Carbon contents of different seaweeds^[24]

物种 Species	碳含量/% Carbon contents
海带 S. japonica	31.20
裙带菜 U. pinnatifida	26.40
紫菜 Pyropia	27.39
江蓠 Gracilaria	28.40
麒麟菜 Eucheuma	27.76
羊栖菜 S. fusifarme	36.70
苔菜 U. prolifera	32.60



图 4 2014 年—2023 年中国主要养殖海藻种类的产量 Fig. 4 Production of major cultured seaweed species in China from 2014 to 2023

采用短期碳汇评估方法,相关学者开展了大量的养殖海藻碳汇评估。张继红等^[46]评估了中国桑 沟湾主要大型藻类海带、石莼、裙带菜等的年碳生 产总量可达 9.75 ×10³ t,大型海藻养殖单位面积碳 固定效率是浮游植物的 7.5 倍。权伟等^[47]统计了 1999年—2012年中国近岸养殖海藻碳汇强度,其 全国年均固碳量可达 141.85×10⁴ t。王首吉等^[48]分 析了春季深澳湾龙须菜固碳量及环境因子的影响, 评估出其固碳总量达到 631.9 t。

3.2 大型海藻沉积碳评估

在近海养殖区,大型海藻通过生物沉积作用加 速地向沉积环境中输送水体的颗粒物质。碳沉积是 养殖碳汇的重要组成成分,在以往研究中很容易被 忽略,因此研究探索海水养殖区沉积物中有机质的 来源对深入了解大型海藻的碳汇作用具有重要意义。 海藻场的沉积有机物 (Sedimentary organic matter, SOM)来源多样化,包括大型海藻的残枝碎片、 浮游植物的沉降物,以及来自沿海陆地植被的残体 碎屑和人类活动排放的有机物质^[49]。碳和氮是生 命体的基本构成要素,对于生物体合成各种有机物 至关重要,通过分析沉积物中的总有机碳与总氮的 比率^[50],可以推测生物体中蛋白质的含量,这种 方法是鉴别沉积物中有机物来源的常见手段之一。 在沉积有机物迁移过程中,稳定碳氮同位素分析具 有技术稳定等特点且不易受影响^[51],常被用于鉴 别沉积有机物的来源以及信息。

海区底质的特殊性和海区沉积物采集的困难导 致国内外对海藻场 SOM 的研究较少。吴程宏等^[52] 以在海藻场埋藏聚氯乙烯管并定时取回的方法,对 枸杞岛北部海藻场的 SOM 完成采集,利用碳氮同 位素技术分析大型海藻对 SOM 的贡献。张健等^[53] 以贝叶斯稳定同位素混合模型结合沉积物样本的方 法,评估浙江省嵊山岛北部无人村沿岸的天然海藻 场,得出11.98%大型海藻产生的碎屑有机质可以 进入海藻场和沿岸海域的表层沉积物中。Queirós 等^[54] 通过测量天然海岸沉积物环境 DNA 并以区域 优势海藻为研究对象,结合颗粒跟踪模型,证实海 藻碎屑密度随时间的推移而变化,不同物种有所不 同,且扩散路径受水动力条件的影响。Moreda 等^[55] 通过稳定碳同位素和热解分析,研究了地中海浅海 海岸以叉枝藻(Gonolaria barbata)为主的大型海 藻的沉积碳储量,证实沉积物中存在大型海藻衍生 化合物,并进一步量化该区域大型海藻的碳埋藏速 率,为大型海藻的长期碳封存潜力及其纳入蓝碳框 架提供科学依据。

3.3 大型海藻惰性溶解有机碳评估

大型海藻在生长过程中通过光合作用固定了大量的有机碳。这些碳一部分被自身利用以生物质碳的形式存在体内;另一部分以 DOC 和 POC 的形式

释放到海水中,且在 MCP 作用下,转化为 RDOC 或埋藏于海底,形成长期碳汇^[56]。RDOC 是海洋 总有机碳的主要组分,其在大洋深层水体中可稳定 存在数千年,是海洋碳汇的重要组成部分,在调节 气候变化和海洋碳循环中具有重要作用。Jiao 等^[57] 借助大型生态模拟系统 Aquatron Tower Tank 证实 MCP 能将浮游植物生成的 DOC 高效转化成类似深 海的 RDOC。因此,建立 RDOC 的检测评估方法 已成为目前碳汇评估的重点方向。

大型藻类 RDOC 的检测评估技术主要包括光 谱分析、傅里叶交换离子回旋共振质谱(Fourier transform ion cyclotron resonance mass spectrometry, FT-ICR MS)和高场核磁共振(Nuclear magnetic resonance imaging, NMR)等。光谱分析技术可以 测定有机质的发光团、水体激发光谱和散射光谱等 参数,通过荧光光谱特征分析,定量表征类腐殖质 和类蛋白等有机物分子组分的浓度动态变化[58], 进一步结合温度、营养盐等环境因子的变化进行分 析,成为海洋碳循环研究的重要手段。但对于部分 没有光学特征的有机碳需要开发新型分子分析技 术。近年来, FT-ICR MS 和 NMR 技术得到了快速 发展^[59],其中FT-ICR MS 可以分析溶解有机质的 组成及其元素比例,测得的海洋分子惰性指数和惰 性分子边界等参数可以表征溶解有机质的分子特 征。在生物检测方面,多组学技术(扩增子测序、 宏基因组和转录组等)可以应用于检测栖息环境中 微生物群落基因和代谢功能的水平变化[60]。如卢 文芳等[61] 构建了物理-生态系统耦合海洋模型,并 评估了南海整体平均 MCP 储碳率与 RDOC 的产 率;马文涛等^[62]利用物理-生物地球化学耦合模型 评估出南海活性、半活性和 RDOC 的季节性生产 速率。多种检测技术的结合为探索海洋碳循环提供 了新的理论依据和技术支持。

4 环境因子对大型海藻固碳增汇的影响

4.1 温度对大型海藻固碳增汇的影响

温度作为影响藻类生长的关键环境因子,不同 藻类物种的最适生长温度不同。温度变化会改变中 国海藻场种群密度、群落结构和生物丰度,进而对 大型海藻的固碳能力造成影响。在藻类生物的生长 阶段,温度的波动可能会引起其蛋白质、脂类以及 碳水化合物等关键营养成分的浓度变化^[63]。温度 过低会引起藻类细胞中活性氧的产生与清除机制失 衡^[64],使其在细胞内积累,进而导致蛋白质变性 和膜结构损坏,降低叶绿素 a 含量,使光合速率降低。温度变化不仅会影响酶活性,也能调节光合作用和呼吸作用速率,其中适宜温度有助于提高藻类的生长和光合固碳效率^[65];温度升高会对部分大型海藻的光合器官造成损伤,降低其固碳能力^[66],也会提高大型海藻的呼吸速率,使得已固定的碳以 DIC 的形式排出体外,加速 DOC 和 POC 转化为 DIC 或 CO₂^[67]。

对海带进行不同温度梯度培养实验,结果表明 在最适温度范围内,海带的相对生长率较高,而温 度过高则会抑制海带幼孢子体的生长和光合活性^[68]。 以栽培龙须菜为研究对象,高温度处理组的藻红蛋 白和藻蓝蛋白含量高于低温度处理组,藻胆蛋白含 量的升高有助于吸收更多的光能^[65]。通过不同温 度处理,探讨其对大型海藻吸收氮磷的影响^[69], 结果显示过高或过低的温度均会限制大型海藻对营 养盐的吸收,并降低相对电子传递速率和光合速率。

4.2 营养盐对大型海藻固碳增汇的影响

对于大型海藻而言,营养盐是其维持基本生理 功能不可或缺的元素。在自然环境中,海水中营养 盐的含量较低,并且会随着季节的不同而发生变 化,营养盐缺乏往往限制海藻生长。氮磷营养盐是 藻类生长的必需养分,营养盐浓度的增加在一定范 围内可以促进藻类的生长和提高光合固碳速率^[70], 但过高的浓度可能导致水体富营养化,引发藻华, 形成大量的生物质碳。其次,营养盐组成比例会对 藻类生长产生影响。当营养盐供给量达到充足水平 时,藻类会按照其生长需求以特定的比例摄取营养 盐。研究发现,藻类对氮和磷的最适吸收比例通常 为 16:1, 符合 Redfield 比值^[71]。若氮磷营养盐浓 度比例超出或低于这一理想范围,藻类的营养状态 将受到限制而影响其正常的生长过程。在海洋环境 中,无机氮浓度和形态会对藻类的生长产生影响。 氮有多种存在形式,其中硝态氮(NO₃-N)和铵 态氮(NH₄⁺-N)是大型海藻利用氮的主要形式。 大型海藻对这2种形态的氮的利用存在不同的吸收 机制^[72]: 硝酸盐的吸收是通过主动运输完成的, 需要消耗能量;而铵盐的吸收则是通过被动扩散实 现的,不需要消耗额外的能量。在这2种氮源同时 存在的情况下,大型海藻往往会优先选择吸收 NH4+N,这一现象在某些海藻的研究中已经得到 了验证^[73],如孔石莼(U. pertusain)对铵态氮的 吸收远远大于硝态氮^[74]等。另外,不同浓度的 氮、磷营养盐供给可以影响大型海藻体内叶绿素 a 和类胡萝卜素的生成^[75],适宜的浓度会促进光合 色素的合成,而浓度过高则抑制光合色素的生成、 消耗谷氨酰胺合成酶和 ATP^[76],对光合固碳途径 产生不利的影响。

4.3 光照强度对大型海藻固碳增汇的影响

光照是决定藻类生长的关键环境因素之一,不 同藻类对于光照强度的需求各不相同,有着明显的 区别^[77]。过高的光照强度会分解藻类内部光合色 素和破坏光合作用的结构,进而抑制藻类的生长。 光照强度的变化还会影响藻类产生 O₂的速率、 酶的催化活性以及代谢产物的生成^[78]。缘管浒苔 (U. linza)细胞中叶绿素 a 和叶绿素 b 的含量会 随着光照强度的升高而降低,以减少高光胁迫^[79]; 皱紫菜 (P. crispata) 适宜生长的光照强度为 4000~ 7500 lx,如果光照强度不足,其光合作用效率会 下降^[80]; 龙须菜在低于 3000 lx 的光照强度下生长 较好,大于6000 lx则抑制生长^[81]。适宜的光照条 件可以促进海藻的生长和 CO2 固定, 而光照不足 或过强均可能限制其光合作用效率。光照强度过高 会抑制藻体的生长速度, 使藻体变软、光合速率下 降^[82]。在不同光照强度对莫氏马尾藻(S. maclurei) 幼苗生长影响的研究中也得出相同的结论,当光照 强度过高时,其藻体出现发白腐烂的现象^[83]。因 此,光能作为藻类进行光合作用的能量来源,其强 度的增加通常会提高光合作用的速率,增加海藻固 碳能力,但过强的光照可能引起光抑制,降低光合 作用效率,减少光合固碳作用。

4.4 盐度对大型海藻固碳增汇的影响

盐度是影响大型海藻生长与繁殖的重要环境因 子,易受季节和地理环境的影响。盐度变化可以改 变细胞的渗透压,从而影响大型海藻的生物群落组 成。在适宜条件下,盐度降低可以促进藻体光合色 素的合成,进而提高光合作用,但盐度过低时,藻 体生长、光合色素合成和光合速率会受到抑制^[84]。 处于潮间带的大型海藻, 它们经历周期性的潮起潮 落,在低潮失水时因盐度升高而遭受高盐胁迫,若 低潮失水同时遭受下雨,则会经历低盐胁迫[85]。 高盐、低盐都会影响大型海藻的生长和生理生化指 标,这是因为盐胁迫会打破其体内活性氧产生与清 除的平衡,加速藻体光合电子传递过程中活性氧的 积累,产生氧化胁迫,损伤细胞膜,而且海藻自身 也会激活相应的防御机制,以应对氧化胁迫^[86]。 在盐胁迫早期,大型海藻可通过体内蛋白质的合成 与降解缓解胁迫压力,而在盐胁迫后期,其会减少 自身能量代谢,调节自身可溶性物质含量的变化。 在正常盐度下,叶绿素 a 和藻红蛋白会随着盐度的 增加出现先升高后下降的趋势,这与藻类调整自身 色素含量来适应环境变化有关^[87]。大量研究表 明,大型海藻对盐度的响应机制存在种间差异,如 低盐(盐度为15)处理的龙须菜的呼吸速率会在 短期内上升,且盐度变化会导致龙须菜需要消耗更 多的能量来维持自身稳定,从而导致琼胶含量下 降;高盐会减少条斑紫菜的叶绿素 a 含量,从而降 低光合速率^[88];在盐度为 30.06 的培养条件下,半 叶马尾藻(S. hemiphyllum)幼苗质量增长率最大, 光合色素含量最高^[89];在盐度为 26.98 的培养条件 下,江蓠的光合色素、琼胶含量显著增加^[90]。

4.5 干出对大型海藻固碳增汇的影响

对于生长于潮间带的大型海藻而言,干出会对 其固碳效率产生影响。如紫菜种类多生长于中、高 潮带的岩石上^[91],周期性的潮起潮落使得紫菜长 期处于2种不同的环境,其中低潮时暴露于空气中 处于干出状态,某些藻体可借此利用空气中的 CO。 进行光合作用; 高潮复水时利用水中溶解的无机碳 进行光合作用。藻体失水率的增加会使得紫菜叶状 体中叶绿素 a 和类胡萝卜素的含量下降, 而藻胆蛋 白的含量会随着失水率的增加先降低后升高^[92]。 光合色素作为捕获光能并传递至 PSⅡ的重要元件, 其含量易受外界环境变化的影响。环境因子通过调 控光合色素的合成和光合酶的活性,改变光合活 性,进而影响固碳效率。也有研究表明,一定程度 的失水可增加藻体的耐热性^[93],并提高其对无机 氮的吸收利用,但若继续干出失水,则会导致藻体 对无机盐的吸收能力下降,造成藻体本身营养状态 的缺失^[94],不利于光合固碳和向外界释放有机碳。

5 结论与展望

大型海藻的高效固碳在缓解温室效应方面发挥 着至关重要的作用,因此发展大型海藻碳汇是缓解 全球变暖、实现碳中和目标的重要路径。本文综述 了大型海藻固碳机理、碳汇评估方法以及环境因子 影响大型海藻固碳机理、碳汇过程及固碳增汇潜力, 掌握现有碳汇评估技术方法,可为未来继续深入研 究大型海藻固碳机理,探索构建大型海藻负排放的 理论和技术,以及开发固碳增汇技术提供参考。结 合现有研究,未来还需要在以下几个方面进行深入 研究:

1)海洋碳汇在物理、化学、生物和地质等多 领域交叉,作用机制十分复杂。当前国内研究主要 集中在渔业碳汇和 POC 沉降等方面,但在定量化 阐明海洋固碳机制和建立标准化评估海洋碳汇体系 等方面存在不足。中国蓝碳生态系统调查与评估晚 于欧美发达国家, 迄今尚未构建全国性碳储量数据 库和碳汇参数模型,评估方法多依赖零散的文献数 据和区域调查结果,导致不确定性大旦技术方法缺 乏统一性^[95]。因此亟需强化海洋碳汇检测技术的 研究与开发,建立统一的碳汇检测体系。目前对 RDOC 的研究较少,建议深入开展 MCP 机制研 究,同时针对海洋微型生物是 RDOC 形成的主要 参与者和贡献者,建议加强海洋环境中微生物群落 功能分析,并结合组学分析技术,全面了解海洋微 生物的碳代谢活动,为海洋碳中和技术开发提供丰 富的理论基础。

2)海洋环境中,大型海藻固碳过程受到多种 环境因子(包括温度、光照、盐度、营养盐浓度 等)的协同影响,且不同环境因子之间存在复杂的 交互作用。现有研究工作多集中于单个或少数环境 因子对大型海藻固碳的影响,对多环境因子交互机 制的认识存在不足,未来应设计多环境因子控制实 验,系统地研究不同环境因子组合对大型海藻固碳 效率、生长速率和光合生理特性的影响,以及不同 海藻种类在不同生长海域的碳汇作用差异。在全球 气候变化下,未来海洋环境变化会越发频繁,如极 端温度和营养盐浓度等,模拟极端环境对光合生理 指标和固碳能力的影响,可为预测海洋碳循环提供 关键的参考依据。

参考文献 (References):

 [1] 宋蝶, 钱利炜, 胡秋成, 等. "双碳"背景下宁波市海洋碳汇发展路径研究 [J]. 自然资源情报, 2024 (2): 33-38.

> Song D, Qian L W, Hu Q C, *et al.* Research on the development path of Ningbo marine carbon sink under the background of carbon peak and carbon neutrality[J]. Natural Resources Information, 2024(2): 33 – 38.

[2]李静,温国义,杨晓飞,等.海洋碳汇作用机理与发展对策[J].海洋开发与管理,2018,35(12):11-15.

Li J, Wen G Y, Yang X F, *et al*. Mechanism and development countermeasures of marine carbon sinks[J]. Ocean Development and Management, 2018, 35(12): 11 – 15.

- [3] 陈小龙, 狄乾斌, 侯智文, 等. 海洋碳汇研究进展及 展望 [J]. 资源科学, 2023, 45 (8): 1619-1633. Chen X L, Di Q B, Hou Z W, *et al.* Research progress and prospect of marine carbon sink[J]. Resources Science, 2023, 45(8): 1619-1633.
- [4] Piao S, Wang X, Park T, et al. Characteristics, drivers and feedbacks of global greening[J]. Nature Reviews Earth & Environment, 2019, 1(1): 14 – 27.
- [5] 许冬兰. 蓝色碳汇: 海洋低碳经济新思路 [J]. 中国渔业经济, 2011, 29 (6): 44-49.
 Xu D L. New path of developing the ocean low-carbon economy based on the blue carbon sink [J]. Chinese Fisheries Economics, 2011, 29(6): 44-49.
- [6] 赵鹏,姜书,石建斌.《气候变化中的海洋与冰冻圈 特别报告》的蓝碳内容及其影响[J].海洋科学, 2021,45(2):137-143.
 Zhao P, Jiang S, Shi J B. Blue carbon in the "special report on the ocean and cryosphere in a changing climate" and its impacts[J]. Marine Sciences, 2021, 45(2):137 – 143.
- [7]杨宇峰,罗洪添,王庆,等.大型海藻规模栽培是增加海洋碳汇和解决近海环境问题的有效途径 [J].中国科学院院刊,2021,36 (3):259-269.
 Yang Y F, Luo H T, Wang Q, *et al.* Large-scale cultivation of seaweed is effective approach to increase marine carbon sequestration and solve coastal environmental problems[J]. Bulletin of Chinese Academy of Sciences, 2021, 36(3):259-269.
- [8] 吴祖立,崔雪森,唐峰华,等.大型底栖海藻种群生态学研究概述[J].渔业信息与战略,2018,33(1): 36-44.

Wu Z L, Cui X S, Tang F H, *et al.* Research on genecology of benthic macroalgae[J]. Fishery Information & Strategy, 2018, 33(1): 36 – 44.

- [9] Wernberg T, Krumhansl K, Filbee-Dexter K, *et al.* Status and trends for the world's kelp forests [M]//Sheppard C. World seas: an environmental evaluation. Amsterdam: Elsevier, 2019: 57 78.
- [10] Li X M, Wang K, Zhang S Y, et al. Distribution and flora of seaweed beds in the coastal waters of China[J]. Sustainability, 2021, 13(6): 3009.
- [11] 中华人民共和国农业农村部渔业渔政管理局,全国水 产技术推广总站,中国水产学会.中国渔业统计年鉴

[M]. 北京:中国农业出版社, 2015—2024.

Bureau of Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the People's Republic of China, National Aquaculture Technology Extension Station, China Society of Fisheries. China fishery statistical yearbook [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2015—2024.

- [12] Ould E, Caldwell G S. The potential of seaweed for carbon capture [J]. CABI Reviews, 2022, 17(9): 1 – 9.
- [13] Ortega A, Geraldi N R, Alam I, *et al.* Important contribution of macroalgae to oceanic carbon sequestration[J].
 Nature Geoscience, 2019, 12(9): 748 754.
- [14] Krause-Jensen D, Duarte C M. Substantial role of macroalgae in marine carbon sequestration[J]. Nature Geoscience, 2016, 9(10): 737 – 742.
- [15] 张永雨,张继红,梁彦韬,等.中国近海养殖环境碳
 汇形成过程与机制 [J].中国科学:地球科学, 2017,60(12):2097-2107.

Zhang Y Y, Zhang J H, Liang Y T, *et al.* Carbon sequestration processes and mechanisms in coastal mariculture environments in China[J]. Science China Earth Sciences, 2017, 60(12): 2097 – 2107.

[16]杨宇峰,邹立功,贺志理,等.大型海藻负排放理论 技术研究与应用展望[J].热带海洋学报,2024, 43(6):27-36.

Yang Y F, Zou L G, He Z L, *et al.* A prospectus for the theory, technology and application of seaweed negative emissions [J]. Journal of Tropical Oceanography, 2024, 43(6): 27 – 36.

- [17] Liu C, Liu G Y Casazza M, et al. Current status and potential assessment of China's ocean carbon sinks[J].
 Environmental Science & Technology, 2022, 56(10): 6584 – 6595.
- [18] 王文磊, 徐燕, 纪德华, 等. 大型海藻育种技术研究 进展及其应用 [J]. 水产学报, 2023, 47 (11): 44-57.

Wang W L, Xu Y, Ji D H, *et al.* Advances in seaweed breeding technology and its applications [J]. Journal of Fisheries of China, 2023, 47(11): 44 - 57.

- [19] Li H M, Zhang Z H, Xiong T Q, et al. Carbon sequestration in the form of recalcitrant dissolved organic carbon in a seaweed (kelp) farming environment.[J]. Environmental Science & Technology, 2022, 56(12): 9112 – 9122.
- [20] Longhurst A R, Glen Harrison W. The biological pump:

profiles of plankton production and consumption in the upper ocean[J]. Progress in Oceanography, 1989, 22(1): 47 – 123.

- [21] Erlania, Bellgrove A, Macreadie P I, et al. Patterns and drivers of macroalgal 'blue carbon' transport and deposition in near-shore coastal environments[J]. Science of the Total Environment, 2023, 890: 164430.
- [22] Canvin M C, Moore P J, Smale D A. Quantifying growth, erosion and dislodgement rates of farmed kelp (*Saccharina latissima*) to examine the carbon sequestration potential of temperate seaweed farming[J]. Journal of Applied Phycology, 2024, 36(5): 3091 – 3102.
- [23] Sondak C F A, Ang P O, Beardall J, et al. Carbon dioxide mitigation potential of seaweed aquaculture beds (SABs)[J]. Journal of Applied Phycology, 2017, 29(5): 2363 2373.
- [24] 刘志强,梁桂珠,王皓,等.中国海藻养殖的碳汇及 环境效益分析 [J].中国生态农业学报(中英文), 2024,32(9):1578-1591.
 Liu Z Q, Liang G Z, Wang H, *et al.* Carbon sink and environmental benefit analysis of seaweed cultivation in China[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2024, 32(9):1578-1591.
 [25] Accoroni S, Percopo I, Cerino F, *et al.* Allelopathic inter-
- [25] Accoroni S, Percopo I, Cerino F, et al. Allelopathic interactions between the HAB dinoflagellate Ostreopsis cf. ovata and macroalgae[J]. Harmful Algae, 2015, 49: 147 – 155.
- [26] 陈必链,林跃鑫,黄键.坛紫菜的营养评价 [J].中国 海洋药物,2001,20(2):51-53.
 Chen B L, Lin Y X, Huang J. Nutritional evaluation of *Porphyra haitanensis* [J]. Chinese Journal of Marine Drugs, 2001, 20(2):51-53.
- [27] 史修周, 徐燕, 梁艳, 等. 坛紫菜藻胆蛋白及叶绿 素 a 的测定与分析 [J]. 集美大学学报(自然科学 版), 2008, 13 (3): 221-226.
 Shi X Z, Xu Y, Liang Y, et al. Measurement and analysis of the contents of phycobiliprotein and chlorophyl a in Porphyra haitanensis[J]. Journal of Jimei University (Natural Science), 2008, 13(3): 221-226.
- [28] 邹定辉,高坤山.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.
 Zou D H, Gao K S. Progress in studies on photosynthetic inorganic carbon utilization in marine macroalgae[J].
 Marine Science Bulletin, 2001, 20(5):83-90.

- [29] Gao K S, McKinley K R. Use of macroalgae for marine biomass production and CO₂ remediation: a review[J]. Journal of Applied Phycology, 1994, 6(1): 45 - 60.
- [30] Larsson C, Axelsson L. Bicarbonate uptake and utilization in marine macroalgae[J]. European Journal of Phycology, 1999, 34(1): 79 – 86.
- [31] Raven J A. Inorganic carbon acquisition by marine autotrophs[J]. Advances in Botanical Research, 1997, 27: 85 - 209.
- [32] Beer S, Israel A. Photosynthesis of Ulva fasciata. W. pH, carbonic anhydrase and inorganic carbon conversions in the unstirred layer[J]. Plant, Cell & Environment, 1990, 13(6): 555 - 560.
- [33] Heureux A M C, Young J N, Whitney S M, et al. The role of *Rubisco kinetics* and pyrenoid morphology in shaping the CCM of haptophyte microalgae[J]. Journal of Experimental Botany, 2017, 68(14): 3959 – 3969.
- [34] Raven J A, Beardall J, Sánchez-Baracaldo P. The possible evolution and future of CO₂-concentrating mechanisms[J]. Journal of Experimental Botany, 2017, 68(14): 3701 3716.
- [35] 何培民,刘媛媛,张建伟,等.大型海藻碳汇效应研究进展[J].中国水产科学,2015,22(3):588-595.

He P M, Liu Y Y, Zhang J W, *et al.* Research progress on the effects of macroalgae on carbon sink[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2015, 22(3): 588 – 595.

- [36] 许建方. 浒苔中 C₃和 C₄ 途径关键酶的研究 [D]. 青岛: 国家海洋局第一海洋研究所, 2013.
 Xu J F. Study on the key enzyme of C₃ and C₄ pathway in *Ulva prolifera* [D]. Qingdao: First Institute of Oceanography, State Oceanic Administration, 2013.
- [37] Morel F M M, Cox E H, Kraepiel A M L, et al. Acquisition of inorganic carbon by the marine diatom *Thalassiosira weissflogii*[J]. Functional Plant Biology, 2002, 29(3): 301.
- [38] Xu J F, Fan X, Zhang X W, et al. Evidence of coexistence of C₃ and C₄ photosynthetic pathways in a greentide-forming alga, Ulva prolifera[J]. PLoS One, 2012, 7(5): e37438.
- [39] Valiela I, Liu D Y, Lloret J, et al. Stable isotopic evidence of nitrogen sources and C₄ metabolism driving the world's largest macroalgal green tides in the Yellow Sea[J]. Scientific Reports, 2018, 8(1): 17437.

- [40] Giordano M, Beardall J, Raven J A. CO₂ concentrating mechanism s in algae: mechanisms, environmental modulation, and evolution[J]. Annual Review of Plant Biology, 2005, 56(1): 99 – 131.
- [41] 欧官用, 王鑫杰,杨安强,等.大型海藻碳汇能力的种间差异[J].浙江农业科学,2017,58(8):1436-1439,1443.
 Ou G Y, Wang X J, Yang A Q, *et al.* Interspecific differences in carbon sequestration capacity of macroalgae[J]. Journal of Zhejiang Agricultural Sciences, 2017, 58(8): 1436-1439,1443.
- [42] Hansell D A. Recalcitrant dissolved organic carbon fractions [J]. Annual Review of Marine Science, 2013, 5(1): 421 – 445.
- [43] Paine E R, Schmid M, Boyd P W, et al. Rate and fate of dissolved organic carbon release by seaweeds: a missing link in the coastal ocean carbon cycle[J]. Journal of Phycology, 2021, 57(5): 1375 – 1391.
- [44] 尼志杰. 关键环境因子对海带幼苗释放可溶性有机碳的影响 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2022.
 Ni Z J. Effects of environmental factors on the release of dissolved organic carbon from juveniles of *Saccharina japonica*[D]. Shanghai: Shanghai Ocen University, 2022.
- [45] 李洁, 江志兵, 朱元励, 等. 中国近海养殖贝藻类"可 移出碳汇量"核算及潜力评估 [J/OL]. 应用海洋学学 报: 1 - 9[2025-04-18]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/ 35.1319.P.20231109.1724.002.html.

Li J, Jiang Z B, Zhu Y L, *et al.* Calculation and potential assessment of removable carbon sink of mariculture shellfish and macroalgae in China coastal water[J/OL]. Journal of Applied Oceanography: 1 – 9[2025-04-18]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/35.1319.P.20231109.1724. 002.html.

[46] 张继红,方建光,唐启升.中国浅海贝藻养殖对海洋碳循环的贡献[J].地球科学进展,2005,20(3): 359-365.

Zhang J H, Fang J G, Tang Q S. The contribution of shellfish and seaweed mariculture in China to the carbon cycle of coastal ecosystem[J]. Advances in Earth Science, 2005, 20(3): 359 – 365.

 [47] 权伟,应苗苗,康华靖,等.中国近海海藻养殖及碳汇 强度估算[J].水产学报,2014,38(4):509-514.
 Quan W, Ying M M, Kang H J, et al. Marine algae culture and the estimation of carbon sink capacity in the coastal areas of China[J]. Journal of Fisheries of China, 2014, 38(4): 509 - 514.

 [48] 王首吉,杜虹,梅志平,等.春季深澳湾龙须菜固碳
 量及其影响因素 [J].海洋环境科学,2016,35(3): 343-348.

Wang S J, Du H, Mei Z P, *et al.* Carbon fixation of *Gracilaria lemaneiformis* and its environmental regulation in Shen'ao Bay in spring[J]. Marine Environmental Science, 2016, 35(3): 343 – 348.

- [49] 赖建平. 鄱阳湖区悬浮颗粒物和表层沉积物有机质 碳、氮同位素研究 [D]. 南昌:南昌大学, 2012.
 Lai J P. Study on stable carbon and nitroogrn isotope on suspended particulate organic matter and surface sediment organic matter in Poyang Lake[D]. Nanchang: Nanchang University, 2012.
- [50] 于广磊,李斌,李凡,等.黄河口附近海域沉积物中碳氮元素地球化学特征及有机质来源研究[J].海洋环境科学,2019,38(6):862-867.
 Yu G L, Li B, Li F, *et al.* Carbon, nitrogen geochemical character and organic matter source study in the coastal

sediment of Yellow River Estuary[J]. Marine Environmental Science, 2019, 38(6): 862 – 867.

[51] 唐艳凌,章光新.基于稳定同位素示踪的流域颗粒有 机物质来源辨析 [J].中国环境科学,2010,30(9): 1257-1267.

Tang Y L, Zhang G X. Identifying sources of particles organic matter in surface water based on stable isotope tracing on basin scale [J]. China Environmental Science, 2010, 30(9): 1257 – 1267.

[52] 吴程宏,章守宇,周曦杰,等.岛礁海藻场沉积有机 物来源辨析[J].水产学报,2017,41(8):1246-1255.

Wu C H, Zhang S Y, Zhou X J, *et al.* Identifying sources of sedimentary organic matter in the rocky reef seaweed bed[J]. Journal of Fisheries of China, 2017, 41(8): 1246 – 1255.

[53] 张健,李训猛,程晓鹏,等.天然海藻场沿岸表层沉积物有机质的分布特征与来源[J].海洋科学,2023,47(12):21-29.

Zhang J, Li X M, Cheng X P, *et al.* Distribution characteristics and sources of organic matter in surface sediments along the coast of natural seaweed bed[J]. Marine Sciences, 2023, 47(12): 21 - 29.

- [54] Queirós A M, Tait K, Clark J R, *et al.* Identifying and protecting macroalgae detritus sinks toward climate change mitigation[J]. Ecological Applications, 2023, 33(3): e2798.
- [55] Moreda U, Mazarrasa I, Cebrian E, et al. Role of macroalgal forests within Mediterranean shallow bays in blue carbon storage[J]. Science of The Total Environment, 2024, 934: 173219.
- [56] Jiao N Z, Luo T W, Chen Q R, *et al.* The microbial carbon pump and climate change[J]. Nature Reviews Microbiology, 2024, 22(7): 408 – 419.
- [57] Jiao N Z, Cai R H, Zheng Q, et al. Unveiling the enigma of refractory carbon in the ocean[J]. National Science Review, 2018, 5(4): 459 – 463.
- [58] 景士杰,陈方帅,郭鑫,等.海洋碳汇高分辨率检测 技术综述和展望[J].海洋开发与管理,2022,39(2): 29-33.

Jing S J, Chen F S, Guo X, *et al.* Review and prospect of potential high-resolution detection technologies for ocean carbon sequestration[J]. Ocean Development and Management, 2022, 39(2): 29 – 33.

- [59] He C, Zhang Y H, Li Y Y, *et al.* In-house standard method for molecular characterization of dissolved organic matter by FT-ICR mass spectrometry[J]. ACS Omega, 2020, 5(20): 11730 – 11736.
- [60] Grossart H P, Massana R, McMahon K D, et al. Linking metagenomics to aquatic microbial ecology and biogeochemical cycles[J]. Limnology and Oceanography, 2020, 65(S1): S2 – S20.
- [61] 卢文芳,罗亚威,严晓海,等.模拟"微型生物碳泵" 对南海储碳的贡献 [J].中国科学:地球科学,2018, 61 (11):1594-1604.
 Lu W F, Luo Y W, Yan X H, *et al.* Modeling the contribution of the microbial carbon pump to carbon sequestration in the South China Sea[J]. Science China Earth Sciences, 2018, 61(11):1594-1604.
- [62] 马文涛,修鹏,于溢,等.南海溶解有机碳生产的定量评估[J].中国科学:地球科学,2022,65(2): 351-364.

Ma W T, Xiu P, Yu Y, *et al.* Production of dissolved organic carbon in the South China Sea: a modeling study[J]. Science China Earth Sciences, 2022, 65(2): 351 – 364.

[63] Claquin P, Probert I, Lefebvre S, et al. Effects of temper-

ature on photosynthetic parameters and TEP production in eight species of marine microalgae[J]. Aquatic Microbial Ecology, 2008, 51: 1 - 11.

[64] 李恬静薇, 邹潇潇, 鲍时翔. 藻类对温度胁迫响应机制的国内外研究进展 [J]. 渔业研究, 2021, 43 (2):
 221-230.

Li T J W, Zou X X, Bao S X. Research progress of response mechanism of algae to temperature stress at home and abroad[J]. Journal of Fisheries Research, 2021, 43(2): 221 – 230.

- [65] 陈泽宇,丁雨豪,王静文,等.温度和氮营养盐对龙须菜生长与光合生理的影响[J].湖北农业科学,2023,62(12):94-101.
 Chen Z Y, Ding Y H, Wang J W, *et al.* Effects of temperature and nitrogen nutrient on the growth and photophysiology of *Gracilariopsis lemaneiformis*[J]. Hubei Agricultural Sciences, 2023, 62(12):94-101.
- [66] Díaz-Acosta L, Barreiro R, Provera I, et al. Physiological response to warming in intertidal macroalgae with different thermal affinity [J]. Marine Environmental Research, 2021, 169: 105350.
- [67] 李刚,万明月,史晓寒,等.中沙大环礁四种大型海 藻的光生理特征比较及其对升温的响应 [J]. 热带海 洋学报,2022,41 (3):101-110.
 Li G, Wang M Y, Shi X H, *et al.* Comparative study on photophysiology of four macroalgae from the Zhongsha Atoll, with special reference to the effects of temperature rise[J]. Journal of Tropical Oceanography, 2022, 41(3):101-110.
- [68] 孙蓓蓓,韩龙江,潘玉龙,等.温度胁迫对海带孢子体生长的影响[J].现代农业科技,2018(20):177-178,183.

Sun B B, Han L J, Pan Y L, *et al*. Effects of temperature stress on growth of kelp sporophyte[J]. Modern Agricul-tural Science and Technology, 2018(20): 177 – 178, 183.

[69] 刘棋琴,羊芃,马明婕,等.温度对4种大型海藻氮 磷吸收效率及光合生理特性的影响[J].水生生物学 报,2018,42(5):1050-1056.

Liu Q Q, Yang P, Ma M J, *et al.* The effects of temperature on the absorption efficiency of nitrogen and phosphorus and photosynthetic physiological charateristics in four macroalgae species [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2018, 42(5): 1050 – 1056.

[70] Xu N N, Wang W L, Xu Y, et al. Effects of nutrient

availability on the release of dissolved and particulate organic carbon by *Pyropia haitanensis* and its implications [J]. Frontiers in Marine Science, 2021, 8: 696938.

- [71] Gruber N, Deutsch C A. Redfield's evolving legacy[J].Nature Geoscience, 2014, 7(12): 853 855.
- [72] 徐智广,吴海一,孙福新,等.不同氮源加富对海带 生长、光合固碳和氮吸收特性的影响[J].水产学 报,2016,40(4):577-584.
 Xu Z G, Wu H Y, Sun F X, *et al.* Effects of enrichment with different nitrogen sources on growth, photosynthetic carbon fixation and nitrogen uptake of *Saccharina japonica*[J]. Journal of Fisheries of China, 2016, 40(4): 577-584.
- [73] Pritchard D W, Hurd C L, Beardall J, et al. Restricted use of nitrate and a strong preference for ammonium reflects the nitrogen ecophysiology of a light-limited red alga[J]. Journal of Phycology, 2015, 51(2): 277 – 287.
- [74] 吕冬伟,刘欢,田鹏华,等.大型海藻孔石莼对海水中不同形态氮盐和磷酸盐的吸收研究[J].山东农业科学,2019,51(3):68-72,76.
 Lü D W, Liu H, Tian P H, *et al.* Study on absorption of different foms of nitrogen and phosphate by macroalgae *Ulva pertusain* seawater[J]. Shandong Agricultural Sciences, 2019, 51 (3): 68 72, 76.
- [75] 吕芳,王翔宇,辛美丽,等.不同氮磷营养条件对海
 黍子生长及抗氧化能力的影响[J].海洋渔业,2021,43(5):607-617.

Lü F, Wang X Y, Xin M L, *et al*. Effect of nitrogen and phosphorus nutrients on the growth and antioxidation capacity of *Sargassum muticum*[J]. Marine Fisheries, 2021, 43(5): 607 – 617.

- [76] 吕芳, 詹冬梅, 丁刚, 等. 氮磷加富对山东长岛养殖 坛紫菜的生长及营养成分的影响 [J]. 广西科学, 2022, 29 (1): 168 – 175.
 Lü F, Zhan D M, Ding G, *et al.* Effects of nitrogen and phosphorus enrichment on growth and nutritional components of *Pyropia haitanensis* in Changdao, Shandong Province [J]. Guangxi Sciences, 2022, 29(1): 168 – 175.
- [77] 曾蓓蓓,黄旭雄,危立坤,等.4株淡水微藻的适宜 温度、光照强度及其细胞组成[J].上海海洋大学学 报,2014,23(6):856-862.

Zeng B B, Huang X X, Wei L K, *et al.* The suitable culture temperature, light intensity for four freshwater microalgae and analysis on cellular biochemical compositions[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2014, 23(6): 856 - 862.

[78] 高静思,朱佳,董文艺.光照对我国常见藻类的影响 机制及其应用[J].环境工程,2019,37(5):111-116.

> Gao J S, Zhu J, Dong W Y. Influence mechanism of light on common algae and its application [J]. Environmental Engineering, 2019, 37(5): 111 – 116.

- [79] 付倩倩,李航霄,吴海龙,等.光强对缘管浒苔(Ulva linza)光合生理特性和短期温度效应的影响[J].海 洋与湖沼,2018,49(5):967-974.
 Fu Q Q, Li H X, Wu H L, et al. Effects of light intensity on photosynthetic physiology characteristic and shorttime temperature reaction of Ulva linza[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2018, 49(5): 967-974.
- [80] 陈伟洲,吴文婷,许俊宾,等.不同生态因子对皱紫 菜生长及生理组分的影响[J].南方水产科学, 2013,9(2):14-19.

Chen W Z, Wu W T, Xu J B, *et al*. Effects of different ecological factors on growth and physical components of *Porphyra crispata*[J]. South China Fisheries Science, 2013, 9(2): 14 – 19.

[81] 胡凡光,郭萍萍,王娟,等.水温、盐度、pH和光照 度对龙须菜生长的影响[J]. 渔业现代化,2013,40(4):23-27.

Hu F G, Guo P P, Wang J, *et al.* Studies on the influence of water temperature, salinity, pH and light intensity on the growth of *Gracilaria lemaneiformis*[J]. Fishery Modernization, 2013, 40(4): 23 – 27.

- [82] 徐孟杰,李青楠,姚丹丹,等.温度、光照强度和盐度对冬青叶马尾藻生长和光合生理的影响[J].南方水产科学,2023,19(6):127-133.
 Xu M J, Li Q N, Yao D D, *et al.* Effects of temperature, light intensity, salinity on growth and photosynthetic physiology of *Sargassum ilicifolium*[J]. South China Fisheries Science, 2023, 19(6):127-133.
- [83]杨彬,谢恩义,曲元凯.不同环境因子对莫氏马尾藻 幼苗生长和光合色素的影响[J].南方水产科学, 2013,9(4):39-44.

Yang B, Xie E Y, Qu Y K. Effects of different environment factors on the growth and photosynthetic pigments of seedlings of *Sargassum mcclurei*[J]. South China Fisheries Science, 2013, 9(4): 39 – 44.

[84] 王津果,陈泽宇,石梦琪,等.光强和盐度对龙须菜

生长及光合特性的影响 [J]. 应用海洋学学报, 2023, 42 (3): 382-391.

Wang J G, Chen Z Y, Shi M Q, *et al.* Effects of light intensity and salinity on the growth and photosynthetic performance of *Gracilariopsis lemaneiformis*[J]. Journal of Applied Oceanography, 2023, 42(3): 382 – 391.

[85] 徐严,王文磊,许凯,等.不同盐度胁迫对坛紫菜叶 状体生理指标的影响[J].应用海洋学学报,2018, 37(3):380-386.
Xu Y, Wang W L, Xu K, *et al.* Effect of different saline

stress on physiological indexes of *Pyropia haitanensis*[J]. Journal of Applied Oceanography, 2018, 37(3): 380 – 386.

- [86] Asada K. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1999, 50(1): 601 – 639.
- [87] Zhou W, Wu H, Huang J J, et al. Elevated-CO₂ and nutrient limitation synergistically reduce the growth and photosynthetic performances of a commercial macroalga *Gracilariopsis lemaneiformis*[J]. Aquaculture, 2022, 550: 737878.
- [88] 周向红,易乐飞,徐军田,等.高盐下条斑紫菜光合 特性和 S-腺苷甲硫氨酸合成酶基因表达的变化 [J]. 生态学报, 2013, 33 (20): 6730-6735. Zhou X H, Yi L F, Xu J T, *et al.* Photosynthetic characteristics and SAMS gene expression in the red alga *Porphyra yezoensis* Ueda under high salinity[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(20): 6730-6735.
- [89] 陈东杰,孙宗红,刘志刚,等.盐度对半叶马尾藻幼 苗生长及光合色素合成的影响 [J]. 广东海洋大学学 报, 2015, 35 (4): 32 - 36. Chen D J, Sun Z H, Liu Z G, *et al.* Effects of salinity on the growth and photosynthetic pigment synthesis of *Sargassum hemiphyllum* seedings[J]. Journal of Guangdong Ocean University, 2015, 35(4): 32 - 36.
- [90] Yudiati E, Nugroho A A, Sedjati S, et al. The agar production, pigment and nutrient content in *Gracilaria* sp. grown in two habitats with varying salinity and nutrient levels[J]. Jordan Journal of Biological Sciences, 2021, 14(4): 755 – 761.
- [91] 钱飞箭. 坛紫菜受高温和干出胁迫的机理及脂代谢关 键基因的研究 [D]. 宁波: 宁波大学, 2014.
 Qian F J. Study on the mechanism of *Pyropia haitanen*-

sis induced by stressed and lipid metabolism related gene[D]. Ningbo: Ningbo University, 2014.

[92] 李晓蕾,汪文俊,梁洲瑞,等.野生条斑紫菜 (Pyropia yezoensis)叶状体对干出胁迫的抗氧化生 理响应特征 [J]. 渔业科学进展,2017,38(5): 156-163.

Li X L, Wang W J, Liang Z R, *et al.* Antioxidant physiological characteristics of wild *Pyropia yezoensis* under desiccation stress[J]. Progress in Fishery Sciences, 2017, 38(5): 156 – 163.

[93] Schagerl M, Möstl M. Drought stress, rain and recovery

of the intertidal seaweed *Fucus spiralis*[J]. Marine Biology, 2011, 158(11): 2471 – 2479.

- [94] Hurd C L, Dring M J. Desiccation and phosphate uptake by intertidal fucoid algae in relation to zonation [J]. British Phycological Journal, 1991, 26(4): 327 – 333.
- [95] 杜明卉,李昌达,杨华蕾,等.海岸带蓝碳生态系统 碳库规模与投融资机制 [J].海洋环境科学,2023, 42 (2): 294-301.
 Du M H, Li C D, Yang H L, *et al.* Carbon pool and financing mechanism of coastal blue carbon ecosystems[J].
 Marine Environmental Science, 2023, 42(2): 294-301.

Mechanism, assessment methods and environmental factors influence in carbon sink of macroalgae: a review

LI Ruifan^{1,2}, ZHONG Chenhui^{1,3}, ZHENG Shenghua^{1,3}, LIN Qi^{1,3*}, XI Yingyu^{1,3}, GUO Chentao^{1,3}

(1. Key Laboratory of Cultivation and High-value Utilization of Marine Organisms in Fujian Province,

Fisheries Research Institute of Fujian, Xiamen 361013, China;

2. Key Laboratory for Exploitation and Utilization of Aquatic Germplasm Resources, Ministry of Education,

Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

3. National and Local Joint Engineering Research Center for Marine Biological Seed

Industry Technology, Xiamen 361013, China)

Abstract: [**Objective**] The ocean, as the largest "active" carbon reservoir on the Earth, plays a critical role in global carbon cycling. Macroalgae contribute to this process through photosynthetic carbon fixation and the release of dissolved organic carbon (DOC) and particulate organic carbon (POC) via physiological metabolism. Harnessing the carbon sequestration potential of macroalgae represents a vital pathway toward achieving the "carbon neutrality" goal. [**Progress**] This review comprehensively examines the mechanisms by which macroalgae enhance carbon sequestration, including the synthesis of biomass carbon through photosynthesis and the release of DOC and POC. The review summarizes methods for assessing "short-term carbon sinks" based on macroalgae cultivation yields, as well as techniques for evaluating "long-term carbon sinks", such as the C/N ratio, stable isotope analysis, spectral analysis, spectral analysis, multi-omics technologies, and relevant model construction, etc. Additionally, the review analyzes the impacts of key environmental factors including temperature, nutrient concentration, light intensity, salinity, and desiccation on the growth of macroalgae and their photosynthetic carbon fixation efficiency. [**Prospect**] By providing a multi-faceted perspective on the carbon sink function, carbon sequestration mechanisms, assessment methods, and environmental factors influencing macroalgae, this review aims to deepen the understanding of their critical role in marine carbon sinks and to offer foundational insights and references for developing carbon sequestration and enhancement technologies.

Key words: ocean carbon sink; macroalgae; carbon sequestration mechanism; carbon sink assessment; environmental factor