

赵志方, 秦松, 刘正一, 等. 鼠尾藻 (*Sargassum thunbergii*) 固碳能力对流速的响应[J]. 海洋学报, 2022, 44(2): 113–122, doi:10.12284/hyxb2022030

Zhao Zhifang, Qin Song, Liu Zhengyi, et al. Response of carbon sequestration capacity of *Sargassum thunbergii* to water flow speed[J]. Haiyang Xuebao, 2022, 44(2): 113–122, doi:10.12284/hyxb2022030

鼠尾藻 (*Sargassum thunbergii*) 固碳能力 对流速的响应

赵志方^{1,2,3}, 秦松^{1,2}, 刘正一^{1,2}, 唐君玮⁴, 肖圣志⁵, 钟志海^{1,2*}

(1. 中国科学院烟台海岸带研究所 海岸带生物学与生物资源利用重点实验室, 山东 烟台 264003; 2. 中国科学院海洋大
学研究中心, 山东 青岛 266071; 3. 中国科学院大学 资源与环境学院, 北京 101407; 4. 长岛综合试验区海洋经济促进中心,
山东 烟台 264003; 5. 长岛东源海产有限公司, 山东 烟台 264003)

摘要: 流动的海水可以为海藻的生长提供所需的营养物质, 对其生长和繁殖起到了非常重要的作用, 而当前的生理生态学模拟实验, 大多忽略了这一重要的环境因子。大型海藻虽然被认为是第 4 类“蓝碳”, 但关于其固碳能力的研究较少。本研究设计了一种可以调节流速的大型海藻固碳能力测量系统, 既可以测量大型海藻的净光合速率、呼吸速率和对无机氮、无机磷的吸收速率, 也可以测量可溶性有机碳的释放速率。结果显示, 与静止 (0 m/s) 相比, 中流速 (0.033 m/s) 和高流速 (0.094 m/s) 均能提高鼠尾藻的净光合速率、净初级生产力、可溶性有机碳释放速率以及对无机氮、无机磷的吸收速率, 且最大值均出现在高流速下。此外, 鼠尾藻的可溶性有机碳释放速率随净初级生产力的提高而提高。本测量系统可为大型海藻固碳能力的研究提供切实可行的参考。

关键词: 大型海藻; 鼠尾藻; 净光合速率; 净初级生产力; 可溶性有机碳; 可溶性无机氮; 可溶性无机磷

中图分类号: P917.3

文献标志码: A

文章编号: 0253-4193(2022)02-0113-10

1 引言

为了减缓全球变暖的趋势, 各国都在采取以“碳减排和碳吸收”为基础的碳中和策略^[1]。习近平总书记提出我国碳排放力争于 2030 年前达到峰值, 2060 年前实现碳中和的目标。自工业革命以来, 人类活动所释放的 CO₂ 大约有 48% 被海洋吸收^[2]。因此, 海洋是全球气候变化的一个巨大“缓冲带”^[3], 也是迄今为止最大的碳库^[4]。据报道^[5], 海洋碳库约是大气碳库的 50 倍, 陆地碳库的 20 倍。我国是同时拥有红树林、盐沼、海草床和海藻场的国家之一, 其中海藻场

是近海的主要初级生产力贡献者。全球海藻场面积高达 3.5×10⁶ km², 净初级生产力(以碳计, 下同)约 1.521×10⁶ t/a^[6]。全球陆架区大型海藻的固碳潜力为 0.7×10⁹ t/a, 约占全球海洋年均净固碳量的 35%^[7]。对于生长在松软沉积物上的大型海藻来说, 净初级生产力的 0.4%(6.2×10⁶ t/a)被直接埋藏在生境中^[8], 而 43% 则从海藻床中以颗粒有机碳(Particulate Organic Carbon, POC)和可溶性有机碳(Dissolved Organic Carbon, DOC)的形式输出^[9], 其全球通量(以碳计, 下同)约为 679×10⁶ t/a^[8]。综上, 大型海藻对于实现碳中和目标具有重要意义。

大型海藻的光合速率通常通过测定单位时间测

收稿日期: 2021-07-29; 修订日期: 2021-10-18。

基金项目: 国家自然科学基金青年基金(42006110); 烟台市科技计划(2020MSGY058); 山东省自然科学基金(ZR2019QD017); 山东省重点研发计划(国际科技合作)(2019GHZ026); 2020 年度山东省重点扶持区域引进急需紧缺人才项目。

作者简介: 赵志方(1996—), 男, 山东省烟台市人, 主要从事藻类的生理生态以及大型海藻碳汇机制的研究。E-mail: 18846767790@163.com

* **通信作者:** 钟志海, 工程师, 主要从事藻类的生理生态学研究。E-mail: zhzhong@yic.ac.cn

量瓶内 O_2 或无机碳 (Dissolved Inorganic Carbon, DIC) 浓度的变化来计算。在测量过程中, 由于藻体体积较大, 通常使用打孔器或者刀片获取藻体的一小部分来测量光合速率^[10-11]。然而, 大型海藻的不同部位常表现出不同的光合活性, 且切割会提高藻体的呼吸速率, 降低光合速率^[12]。另外, 研究发现, 藻体的创伤组织也会导致 DOC 的释放量在短时期内急剧增加^[13]。因此, 使用部分藻体代替整株藻体的方法不能准确地计算藻体的光合速率。此外, 光合速率的测定通常在封闭的狭小系统 (测量瓶) 内进行, 这种传统的方法常常忽略了流速的影响。Schumacher 和 Whitford^[14] 认为, 流速的增加能够刺激大型植物初级生产力的提高。进一步研究发现, 由驱动桨产生水流的测量系统^[15] 和流通式藻类固碳测量系统测得的光合速率^[16] 均比静置状态下要高, 且流速对 DIC 的摄取有显著影响^[17], 也对无机氮 (Dissolved Inorganic Nitrogen, DIN) 的吸收以及藻体的生长有显著影响^[18]。另外, 在测量过程中, 封闭的狭小系统内 O_2 在短时间内可迅速积累, 产生的光呼吸会降低其光合速率和固碳能力^[19]。Weigel 和 Pfister^[20] 在大型海藻光合固碳速率的测量过程中选择了体积较大的封闭透明圆柱体 (体积: 2.6 L), 利用同位素 ^{13}C 或 ^{14}C 测定细胞同化 DIC 的量, 推算光合速率, 但没有考虑流速的影响。另外, 同位素示踪法只能测定总光合速率, 不能测定呼吸速率, 所以具有一定局限性。测定单位时间内培养系统中 DIC 浓度的变化也可以推算出光合固碳速率, 基本方法是用 20% 的盐酸将水体酸化, 将所有形式的 DIC 转化成 CO_2 , 然后用 N_2 将其排出, 利用红外线气体分析法测定释放出的 CO_2 ^[21]。该方法比直接测量水体溶解 O_2 浓度的变化更加复杂, 而且 CO_2 易扩散, 导致结果准确性较低。Bao 等^[22] 根据海水 pH 和总碱度 (Total Alkalinity, TA), 利用 CO_2 SYS 计算总 DIC 变化量来计算海藻的光合固碳能力, 但 35 mL 的石英管并没有摆脱狭小系统的制约。

鼠尾藻 (*Sargassum thunbergii*) 是一种广泛分布于西北太平洋潮间带的大型褐藻, 具有重要的生态和经济价值^[23]。在海洋生态方面, 鼠尾藻是修复或者重建海藻场的建群种, 具有重要的生态功能^[24]。鼠尾藻不仅为海洋生物提供食物来源和栖息场所^[25], 也可通过吸收氮磷等净化水质, 对维持物种丰富度具有重要意义^[26]。在水产养殖方面, 鼠尾藻是海参、鲍鱼等的天然优质饵料。本研究设计了一种可调控流速的大型海藻固碳能力测量系统, 总体积为 3.5 L, 并选择完整的鼠尾藻藻体作为研究对象, 避免了创伤带来的负面

影响。研究了流速对鼠尾藻的净光合速率、呼吸速率、净初级生产力、DOC 释放以及对 DIN、无机磷 (Dissolved Inorganic Phosphorus, DIP) 吸收能力的影响, 为大型海藻固碳能力的研究提供切实可行的参考。

2 材料与方法

2.1 鼠尾藻的采集与培养

鼠尾藻于 2021 年 5 月 27 日采自山东省烟台市养马岛潮间带 (37°27'49"N, 121°35'54"E), 采集过程中保持藻体的完整性, 在 1 h 内运回实验室。挑选色泽发亮、大小均一的藻体作为实验材料。去除表面附着的小动物和泥土等, 按 1 g/L 的密度暂养于过滤、灭菌的天然海水 (pH 为 8.2, 盐度为 32) 中, 暂养温度为 19℃, 连续充气培养。暂养的时间为晚上, 黑暗恢复 12 h 进行后续实验。

2.2 装置介绍与实验设计

本研究设计了一种大型海藻固碳能力测量系统, 包括透明的圆柱管道 (材质为亚克力, 透光性好)、流量计、荧光光纤氧气测量仪 (Fiber-Optic Oxygen Meter) 和循环水泵 (图 1)。圆柱管道长为 40 cm, 直径为 10 cm, 连接的透明水管的直径为 19 mm。测量系统的总体积为 3.5 L, 圆柱管道内鼠尾藻质量 (g) 与测量系统内海水的体积 (L) 的比例约为 8.57。圆柱管道的进水口一端放置一个十字支架, 将鼠尾藻的分枝放在支架的 4 个空隙中, 使其随水流能自由舒展。通过圆柱管道两端的控制阀和循环水泵控制系统内水的流量和流向, 通过流量计进行流量的检测。本研究设计了 3 种流速, 分别是静止 (0 m/s)、中流速 (0.033 m/s) 和高流速 (0.094 m/s)。圆柱管道上方的两个带塞子的圆柱小孔 (高度为 2 cm, 直径为 1 cm) 可以进行水样

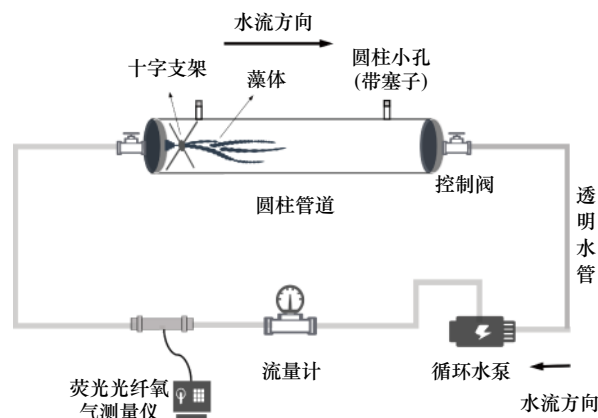


图 1 大型海藻固碳能力测量系统示意图

Fig. 1 Schematic diagram of carbon sequestration capacity measurement system of macroalgae

的注入和采集,进行 pH、DOC、DIN 和 DIP 等的测量。荧光光纤氧气测量仪可以实时测量系统内的温度和溶解氧浓度。

2.3 鼠尾藻净光合速率、呼吸速率的测量以及净初级生产力的计算

本实验所用材料均为长势健康的整株鼠尾藻,鲜重为(30±2)g。在图1装置内灌满过滤、灭菌的天然海水,并置于装有海水的透明帆布池中控温(19℃)。调整好控制阀后,打开循环水泵,使系统内的海水循环流动。在光强(以光子计,下同)为 150 μmol/(m²·s)(白天)和 0 μmol/(m²·s)(黑夜)条件下,用荧光光纤氧气测量仪分别测定 3 种流速下的净光合速率(P_n)和呼吸速率(R_d),测量时间为 20 min。按照光合作用熵(Photosynthetic Quotient, PQ)为 1,将 P_n (单位鲜重释放的 O₂ 量, μmol/(g·h))转化为光合固碳速率(C_n)(单位鲜重固定的 CO₂ 量, μmol/(g·h)),即 P_n 与 C_n 在数值上是相等的。 P_n 、 R_d 和净初级生产力的计算公式如下:

$$P_n = \frac{(C_f - C_0) V}{M_0 T}, \quad (1)$$

$$R_d = \frac{(C'_0 - C'_f) V}{M_0 T}, \quad (2)$$

$$\text{净初级生产力 (单位鲜重生产的碳量, mg/(g·d))} = 0.144 \times (P_n - R_d), \quad (3)$$

式中, C_0 和 C_f 分别是测量 P_n 时的初始和最终 O₂ 浓度(单位: μmol/L); C'_0 和 C'_f 分别是测量 R_d 时的初始和最终 O₂ 浓度; V 为系统的总体积(单位: L); M_0 为鼠尾藻的鲜重(单位: g); T 为测量时间(单位: h)。

2.4 鼠尾藻 DOC 释放速率的测量

用图1装置在 3 种流速和 2 种光强下分别培养鼠尾藻 20 min。培养前后,分别取 10 mL 水样,所取水样均在黑暗、4℃ 下保存。用总有机碳分析仪(TOC-VCPH)测量 DOC 的浓度,DOC 释放速率的计算公式为

$$\text{DOC 释放速率 (单位鲜重生产的碳量, mg/(g·h))} = \frac{(\text{DOC}_f - \text{DOC}_0) V}{M_0 T}, \quad (4)$$

式中, DOC_0 和 DOC_f 分别为初始和最终 DOC 浓度(以碳计,单位: mg/L); V 为系统的总体积(单位: L); M_0 为鼠尾藻的鲜重(单位: g); T 为培养时间(单位: h)。

2.5 鼠尾藻对 DIN 和 DIP 的吸收速率的测量

用图1装置在 3 种流速下分别培养鼠尾藻 20 min,培养光强为 150 μmol/(m²·s)。培养前后,分别取 15 mL 水样,所取水样均在 4℃ 下保存。用续流动分析仪

(Bran-Lubee AAA3) 测量 NO₃⁻、NO₂⁻、NH₄⁺ 和 PO₄³⁻ 的浓度。DIN 浓度为 NO₃⁻、NO₂⁻ 和 NH₄⁺ 浓度之和,其计算公式为

$$\text{DIN 吸收速率 (单位鲜重吸收的氮量, mg/(g·h))} = \frac{(\text{DIN}_0 - \text{DIN}_f) V}{M_0 T}, \quad (5)$$

式中, DIN_0 和 DIN_f 分别为初始和最终 DIN 浓度(以氮计,单位: mg/L); V 为系统的总体积(单位: L); M_0 为鼠尾藻的鲜重(单位: g); T 为培养时间(单位: h)。DIP 吸收速率计算公式与 DIN 相同。

2.6 大型海藻固碳能力测量系统准确性检测

将图1装置两端外接一个海水槽形成一个开放式大型海藻固碳能力测量系统(图2),测量系统内装 50 L 过滤、灭菌的人工海水,圆柱管道内鼠尾藻质量(g)与测量系统内海水的体积(L)的比例约为 0.6。调整好控制阀后,打开循环水泵,使系统内的海水循环流动。鼠尾藻在中流速(0.033 m/s)下培养 24 h,白天和黑夜各培养 12 h,培养温度为 19℃。测量培养 24 h 前后鼠尾藻的鲜重(培养前: 30.52 g、31.73 g 和 31.96 g; 培养后: 30.81 g、31.87 g 和 32.34 g),同时将培养后的鼠尾藻置于 80℃ 烘箱中 48 h,确认烘干后测量干重(4.91 g、5.25 g 和 5.21 g)并研磨,通过比例计算培养 24 h 后鼠尾藻增加的干重,记作 ΔW_1 。培养 24 h 后,收集整个系统中鼠尾藻的残枝碎屑,烘干(80℃, 48 h),记作 ΔW_2 (0.16 g、0.21 g 和 0.12 g)。用小进样量元素分析仪(Elementar Vario Micro)测量($\Delta W_1 + \Delta W_2$)中所含有的 POC 量(记作 POC₁)。培养 24 h 结束时,将测量系统中的 50 L 水样用孔径为 0.45 μm 的玻璃纤维膜过滤,测量膜上的 POC 量(记作 POC₂)。另外,培养前后分别取 10 mL 水样用总有机碳分析仪测量

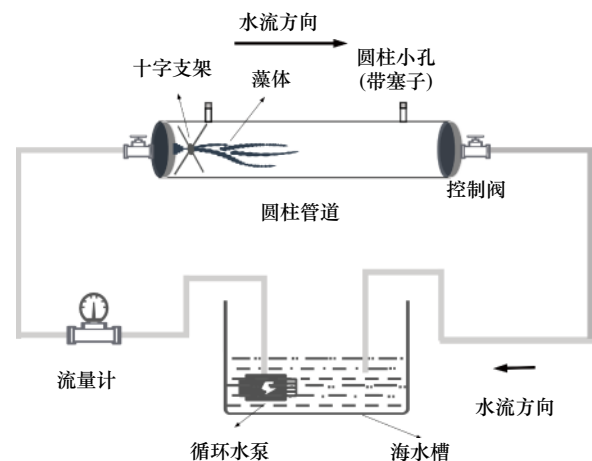


图2 开放式大型海藻固碳能力测量系统示意图
Fig. 2 Schematic diagram of open carbon sequestration capacity measurement system of macroalgae

C_{DOC} 浓度(单位: mg/L), 并计算培养前 DOC 量(记作 DOC_0)和培养后 DOC 量(记作 DOC_1), 则 DOC 量(24 h 释放)为二者之差。鼠尾藻 24 h 的净固碳量($C_{\text{净}}$)公式为

$$C_{\text{净}} = \text{净初级生产力} \times \text{藻体鲜重}, \quad (6)$$

$$C_{\text{净}} = \text{POC}_1 + \text{POC}_2 + \text{DOC}^{[27]}. \quad (7)$$

2.7 数据分析

使用 SPSS 24.0, Oringin 9.0 软件进行数据处理及

统计分析。用 One-Way ANOVA 进行显著性差异分析, 设置显著水平为 $p < 0.05$, 重复组 $n \geq 3$ 。

3 结果与分析

3.1 大型海藻固碳能力测量系统的准确性检测

如表 1 所示, 3 个平行系统内藻体的 $C_{\text{净}}$ 均大于 POC_1 、 POC_2 和 DOC 的总和, $C_{\text{差}}$ 分别为 1.01 mg、0.89 mg 和 1.39 mg, 平均值为 (1.10 ± 0.26) mg。3 个系统内 $C_{\text{差}}/C_{\text{净}}$ 分别为 2.08%、1.88% 和 2.18%。

表 1 鼠尾藻在中流速培养 24 h 的各项有机碳量

Table 1 The organic carbon content of *Sargassum thunbergii* cultured at a medium flow rate for 24 h

装置编号	$C_{\text{净}}/\text{mg}$	POC_1/mg	POC_2/mg	DOC/mg	$(\text{POC}_1 + \text{POC}_2 + \text{DOC})/\text{mg}$	$C_{\text{差}}/\text{mg}$	$C_{\text{差}}/C_{\text{净}}$
A	48.78	12.86	22.20	12.70	47.76	1.01	2.08%
B	47.16	10.92	23.55	11.80	46.27	0.89	1.88%
C	63.91	16.14	29.58	16.80	62.52	1.39	2.18%
平均值±标准差	53.28 ± 9.24	13.31 ± 2.64	25.11 ± 3.93	13.77 ± 2.67	52.19 ± 8.98	1.10 ± 0.26	$(2.05 \pm 0.15)\%$

注: 装置 A、B 和 C 是实验的 3 个重复组; $C_{\text{净}}$: 24 h 的净固碳量; POC_1 : 24 h 藻体增加的生物量和枯枝败叶中的有机碳量; POC_2 : 24 h 培养水体中的颗粒有机碳量; DOC: 24 h 藻体释放的溶解有机碳量; $C_{\text{差}} = C_{\text{净}} - (\text{POC}_1 + \text{POC}_2 + \text{DOC})$ 。

3.2 系统内 pH 的变化

如图 3 所示, 在中流速和高流速情况下, 装置内 pH 的变化幅度要大于静止下的变化幅度, 但是 3 种情况下的 pH 变化幅度均不明显。流速由低到高, 在 20 min 内 pH 分别仅增加了 0.007、0.017 和 0.020。

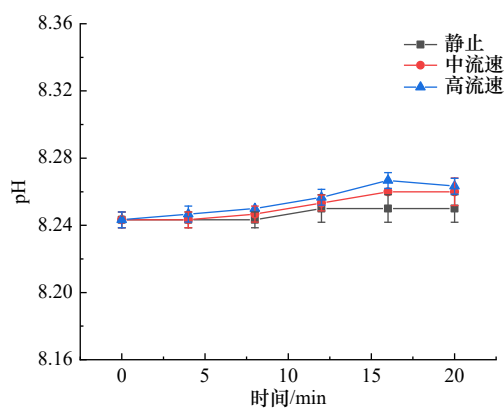


图 3 不同流速下测量系统内 pH 随时间的变化

Fig. 3 The change of pH in the measurement system with time under different flow rates

3.3 不同流速对鼠尾藻净光合速率和呼吸速率的影响

如图 4 所示, 随着流速的增加, 鼠尾藻的净光合速率逐步升高。在静止情况下, 鼠尾藻的净光合速率

仅为高流速下的 76.90% ($p < 0.05$)。在中流速和高流速情况下, 鼠尾藻的呼吸速率显著低于静止下的呼吸速率 ($p < 0.05$), 分别为静止的 43.08% 和 62.01%。

3.4 不同流速对鼠尾藻净初级生产力和 DOC 释放速率的影响

在中流速和高流速情况下, 鼠尾藻的净初级生产力分别为静止下的 1.87 倍和 2.12 倍(图 5)。鼠尾藻 DOC 的释放速率与昼夜变化有关(图 6), 白天 DOC 释放速率显著高于夜间的释放速率 ($p < 0.05$)。流速由低到高, 白天 DOC 的释放速率分别为夜间的 2.70 倍、2.68 倍和 2.63 倍。在静止情况下, 鼠尾藻的 DOC 释放速率显著低于中流速和高流速下的释放速率 ($p < 0.05$)。静止情况下, 白天 DOC 释放速率仅为高流速下的 43.64%, 而在黑夜这个比例则降至 42.44%。

3.5 不同流速对 DIN 和 DIP 吸收速率的影响

如图 7 所示, 鼠尾藻对 DIN 和 DIP 的吸收速率均随流速的升高而升高。在中流速和高流速情况下, 鼠尾藻 DIN 的吸收速率分别为静止下的 1.97 倍和 4.02 倍, DIP 的吸收速率分别为静止下的 1.61 倍和 2.14 倍。

4 讨论

在封闭系统内, 随着海藻光合作用的进行, 海水

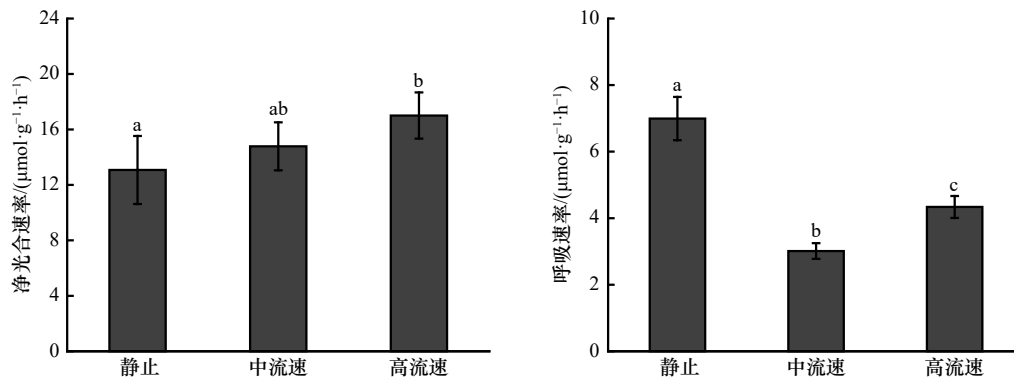


图4 不同流速下鼠尾藻的净光合速率和呼吸速率

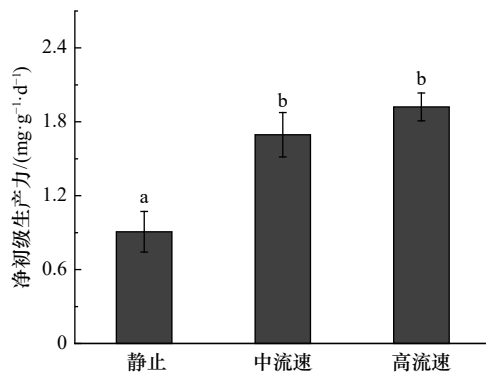
Fig. 4 The net photosynthetic rate and respiration rate of *Sargassum thunbergii* under different flow rates不同字母代表差异显著 ($p < 0.05$)Different letters indicate a significant difference ($p < 0.05$)

图5 不同流速下鼠尾藻的净初级生产力

Fig. 5 The net primary productivity of *Sargassum thunbergii* under different flow rates不同字母代表差异显著 ($p < 0.05$)Different letters indicate a significant difference ($p < 0.05$)

的碳酸盐系统会发生改变,如 pH 增加,而碳酸盐系统的稳定对于维持光合速率至关重要^[28]。本研究发现在 3 种流速下,装置内的 pH 在 20 min 内分别仅增加了 0.007(静止)、0.017(中流速)和 0.020(高流速),说明装置内的碳酸盐系统具有一定的稳定性,不会对光合作用造成负面影响。

在开放式大型海藻固碳能力测量系统中,中流速培养鼠尾藻 24 h 后, $C_{差}$ 分别为 1.01 mg、0.89 mg 和 1.39 mg, $C_{差}/C_{净}$ 分别为 2.08%、1.88% 和 2.18%(表 1)。 $C_{差}$ 的形成可能是由于 DOC 的性质不稳定造成的,在有光的条件下 DOC 容易降解^[29]。虽然在保存水样的时候,用锡箔纸对样品进行了遮光,但是在培养和取样过程中,还是会短时间暴露于光照下,部分 DOC 因此降解。研究表明,光化学反应产生的 DOC 中有 12%~48% 会被太阳光所降解^[30]。综上分析,公式(7)的左右两边基本成立,说明该测量系统是可靠的。

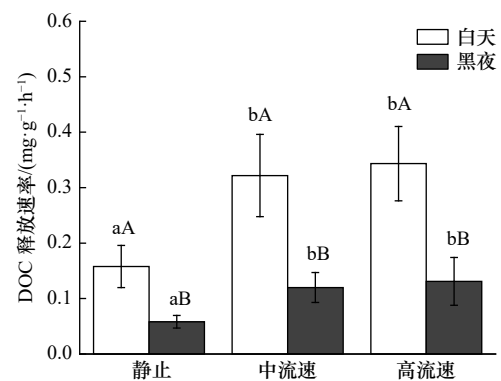


图6 不同流速下鼠尾藻的可溶性有机碳(DOC)释放速率

Fig. 6 The dissolved organic carbon (DOC) release rate of *Sargassum thunbergii* under different flow rates不同的小写字母表示不同流速下,DOC 释放速率的显著性差异 ($p < 0.05$); 不同的大写字母表示相同流速下,白天和黑夜 DOC 释放速率的显著性差异 ($p < 0.05$)Different lowercase letters indicate a significant difference in DOC release rate at different flow rates ($p < 0.05$); different capital letters indicate a significant difference in DOC release rate between day and night at the same flow rate ($p < 0.05$)

本研究发现,在设置的流速范围内,鼠尾藻的净光合速率随流速的增加而增加,这与 Carpenter 等^[31]的研究结果基本一致。他们发现红藻刺状鱼柄苔 (*Acanthophora spicifera*) 和不规则腔腺藻 (*Coelothrix irregularis*) 在 0~0.25 m/s 的流速范围内,净光合速率随着流速的增加而增加。水生植物的净光合速率与植物表面的边界层扩散有关,营养物质和气体通过边界层输送到植物表面的速率取决于该层的厚度和横跨该层的浓度梯度^[32],随着流速的增加,边界层厚度减小^[18],导致运输 CO_2 的量增加,从而提高净光合速率^[17]。

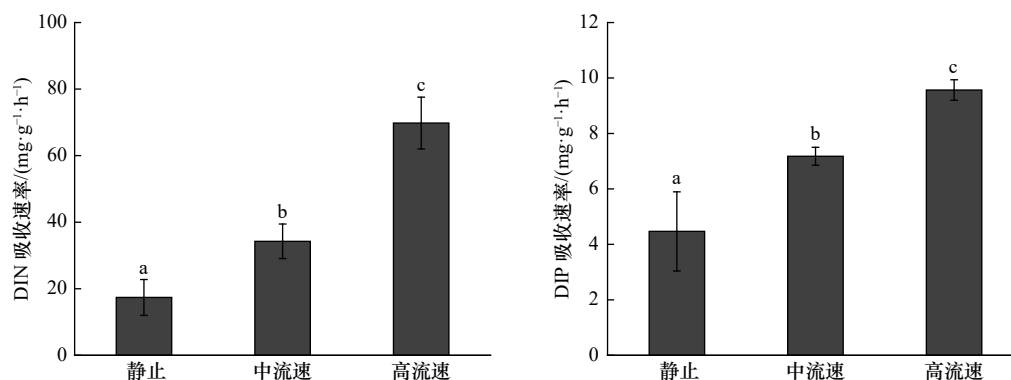


图7 不同流速下鼠尾藻对可溶性有机氮(DIN)和可溶性有机磷(DIP)的吸收速率

Fig. 7 The absorption rates of dissolved inorganic nitrogen (DIN) and dissolved inorganic (DIP) phosphorus by *Sargassum thunbergii* under different flow rates

不同字母代表差异显著($p < 0.05$)

Different letters indicate a significant difference ($p < 0.05$)

然而,净光合速率的升高是具有一定限度的,因为边界层的厚度不会一直降低^[33]。有研究发现,巨藻(*Macrocystis pyrifera*)在流速为 0.04 m/s 时,其净光合速率达到最大。与此同时,其边界层厚度达到最小(1 mm)^[34],超过该流速,比如碳酸酐酶的活性,会成为限制光合速率的因素^[35]。Gao^[36] 研究发现,在 960 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光强下,鼠尾藻的净光合速率随着水流速度(0.5~1.2 cm/s)的增加而增加,在流速为 1.2 cm/s 时,鼠尾藻的净光合速率为 38 $\mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{h})$,而本研究的最大净光合速率为 16 $\mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{h})$,仅为其 42.1%,差异的主要原因可能是单位水体体积含有的藻体接收的光强不同所致:Gao^[36] 研究中单位水体体积含有的藻体接收的平均光强是本研究的 2.3 倍。此外,随着流速增加导致的碳酸酐酶活性的降低也可能影响净光合速率^[35]。另外,大型海藻藻体表面微生物群落也与流速有关,大型海藻释放的 DOC 和 POC 可以促进附着在其表面的异养微生物的生长^[37],而静止的水流使微生物更容易附着或停留在海藻周围,更易摄取这些有机物质,促进其丰度的增加,从而可能导致呼吸速率的升高。本研究中,鼠尾藻在静止时的呼吸速率要高于中流速(0.033 m/s)和高流速(0.094 m/s)下的呼吸速率,这可能是藻体与微生物相互作用的结果。

在生长阶段,大型海藻会持续以 DOC 的形式释放出一定比例的光合产物^[38]。DOC 的释放可归因于细胞生长和裂解过程中小分子化合物的被动泄漏或光合产物的主动渗出^[39]。水生光合生物产生的 DOC 改变了全球海洋环境的碳动力学^[40-41],加速了微生物的分解转化过程^[42]。最近几年,科学家提倡把大型海藻列入“蓝碳”的范畴,使之成为继红树林、海草床和

盐沼之后的第 4 类“蓝碳”^[9]。虽然 DOC 的输出被认为是大型海藻进行碳储存的主要路径^[9],但关于光合固碳能力的计算并没有考虑生长过程中大型海藻 DOC 的释放^[43]。所以厘清光合固碳能力和 DOC 释放之间的关系对于计算大型海藻的固碳能力十分重要。本研究发现,随着流速的增加,鼠尾藻的净初级生产力和 DOC 释放速率均有所提高,支持了光合产物的扩散假说——DOC 的释放速率与净初级生产力呈正相关,即 DOC 的释放速率会随净初级生产力的增加而增加^[44]。光合产物以 DOC 的形式进行释放时,无论是被动的还是主动,在一定程度上均依赖于细胞内碳池的浓度^[45],碳池浓度越大,DOC 扩散速率就越快,目前已在淡水和海洋浮游植物中得到验证^[44,46]。另外,在静止、中流速和高流速下,白天鼠尾藻 DOC 的释放速率分别为夜间的 2.70 倍、2.68 倍和 2.63 倍。而 Weigel 和 Pfister^[20] 发现,两种褐藻 *Nereocystis luetkeana* 和巨藻白天 DOC 的释放速率分别是夜间的 3.5 倍和 4.7 倍。也有研究发现,有些大型褐藻白天 DOC 的释放速率一般为夜间的 1.3~2 倍^[47-48]。夜间 DOC 释放速率较白天明显减少,可能是大型海藻在夜间无法进行光合作用所导致,而释放的 DOC 只能来源于白天积累的光合产物。

N 和 P 是藻类生长的重要营养元素,是叶绿素、蛋白质、酶等的重要组成部分^[49],营养物质的可利用性直接影响藻体内物质的积累和元素的比例^[50]。本研究发现,鼠尾藻对 DIN 和 DIP 的吸收速率均随着流速的增加而增加。扩散边界层的厚度是影响营养盐吸收的关键因素,边界层厚度越厚,无机盐离子需要移动的距离就越大^[51]。有研究表明,巨藻对 DIN 和

DIP的吸收速率均随流速的增加而增加,在流速为0.025 m/s时达到最大值,随后呈下降趋势^[52]。营养盐吸收速率随着流速的增加是扩散边界层厚度下降引起的,直到接近最小边界层厚度0.3 mm^[34],达到这个厚度,其他因素,例如硝酸还原酶等的活性,将成为限制无机盐吸收的因素^[51,53]。与巨藻不同的是,*Macrocystis integrifolia*在流速为0.04~0.06 m/s之间才能达到最大值^[54]。所以,大型海藻在不同流速下对营养盐的吸收能力具有物种特异性,对于群落的形成至关重要。研究表明,流速影响了海草床的生态过程,包括光合作用和营养盐吸收等^[55]。在0.02~0.18 m/s的流速范围内,流速提高了泰来草(*Thalassia hemprichii*)对N、P等物质的吸收速率^[51]。此外,高流速下大型海藻净初级生产力的提高,也可能是DIN和DIP吸收速率提高的一个重要原因。在高流速情况下,初级生产力的提高会促进组织中的C积累,而在外界环境营养物质稳定的情况下,组织中的C、N和P含量会保持在一个稳定的比例^[56],比如著名的雷德菲尔德比例(C:N:P=106:16:1)^[57]。当组织内C含量升高时,

为了维持C、N和P的比例,便会提高对DIN和DIP的吸收速率。

5 结论

本大型海藻固碳能力测量系统对于评估流速对大型海藻净光合速率、净初级生产力、DOC的释放速率以及对营养盐吸收能力的影响是可行的。与静止(0 m/s)相比,中流速(0.033 m/s)和高流速(0.094 m/s)均能提高鼠尾藻的净光合速率、净初级生产力、DOC释放速率以及对DIN、DIP的吸收速率,且最大值均出现在高流速(0.094 m/s)状态下。此外,鼠尾藻DOC释放速率随净初级生产力的提高而提高。“蓝碳”植物的固碳能力评估一直是海洋碳汇研究的热点和难点之一,关于大型海藻固碳能力的评估并未有统一的标准。大型海藻作为“蓝碳”新成员,其固碳量的准确测定更具难度。基于上述结果,本测量系统对大型海藻固碳能力的测定有重要的参考意义。

参考文献:

- [1] 范振林. 开发蓝色碳汇助力实现碳中和[J]. 中国国土资源经济, 2021, 34(4): 12-18.
Fan Zhenlin. Developing blue carbon sink to implement carbon neutralization[J]. Natural Resource Economics of China, 2021, 34(4): 12-18.
- [2] Devries T. The oceanic anthropogenic CO₂ sink: storage, air-sea fluxes, and transports over the industrial era[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2014, 28(7): 631-647.
- [3] DeVries T, Holzer M, Primeau F. Recent increase in oceanic carbon uptake driven by weaker upper-ocean overturning[J]. *Nature*, 2017, 542(7640): 215-218.
- [4] Behrenfeld M J, Marañón E, Siegel D A, et al. Photoacclimation and nutrient-based model of light-saturated photosynthesis for quantifying oceanic primary production[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2002, 228: 103-117.
- [5] Homén K. The global carbon cycle[J]. *International Geophysics*, 2000, 72: 282-321.
- [6] Duarte C M, Middelburg J J, Caraco N. Major role of marine vegetation on the oceanic carbon cycle[J]. *Biogeosciences*, 2005, 2(1): 1-8.
- [7] Alpert S B, Spencer D F, Hidy G. Biospheric options for mitigating atmospheric carbon dioxide levels[J]. *Energy Conversion and Management*, 1992, 33(5/8): 729-736.
- [8] Duarte C M, Cebrián J. The fate of marine autotrophic production[J]. *Limnology and Oceanography*, 1996, 41(8): 1758-1766.
- [9] Krause-Jensen D, Duarte C M. Substantial role of macroalgae in marine carbon sequestration[J]. *Nature Geoscience*, 2016, 9(10): 737-742.
- [10] Han T, Han Y S, Kain J M, et al. Thallus differentiation of photosynthesis, growth, reproduction, and UV-B sensitivity in the green alga *Ulva pertusa* (Chlorophyceae)[J]. *Journal of Phycology*, 2003, 39(4): 712-721.
- [11] Wu Hailong, Feng Jingchi, Li Xinshu, et al. Effects of increased CO₂ and temperature on the physiological characteristics of the golden tide blooming macroalgae *Sargassum horneri* in the Yellow Sea, China[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2019, 146: 639-644.
- [12] Gao K, Umezaki I. Comparative photosynthetic capacities of the leaves of upper and lower parts of *sargassum* plants[J]. *Botanica Marina*, 1988, 31(3): 231-236.
- [13] Horner S M J, Smith D F. Distinguishing modes of dissolved organic carbon production in marine macrophytes by tracer kinetic analysis[J]. *Marine Biology*, 1984, 81(3): 231-236.
- [14] Schumacher G J, Whitford L A. Respiration and P³² uptake in various species of freshwater algae as affected by a current[J]. *Journal of Phycology*, 1965, 1(2): 78-80.
- [15] Carpenter R C. Relationships between primary production and irradiance in coral reef algal communities[J]. *Limnology and Oceanography*

- graphy, 1985, 30(4): 784–793.
- [16] Griffith P C, Cubit J D, Adey W H, et al. Computer-automated flow respirometry: metabolism measurements on a Caribbean reef flat and in a microcosm[J]. *Limnology and Oceanography*, 1987, 32(2): 442–451.
- [17] Cornwall C E, Hepburn C D, Pilditch C A, et al. Concentration boundary layers around complex assemblages of macroalgae: implications for the effects of ocean acidification on understory coralline algae[J]. *Limnology and Oceanography*, 2013, 58(1): 121–130.
- [18] Nishihara G N, Terada R. Spatial variations in nutrient supply to the red algae *Eucheuma serra* (J. Agardh) J. Agardh[J]. *Phycological Research*, 2010, 58(1): 29–34.
- [19] Wingler A, Lea P J, Quick W P, Leegood R C. Photorespiration: metabolic pathways and their role in stress protection[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2000, 355(1402): 1517–1529.
- [20] Weigel B L, Pfister C A. The dynamics and stoichiometry of dissolved organic carbon release by kelp[J]. *Ecology*, 2021, 102(2): e03221.
- [21] 高坤山. 藻类光合固碳的研究技术与解析方法[J]. *海洋科学*, 1999(6): 37–41.
Gao Kunshan. Research techniques and methods in characterizing photosynthetic carbon fixation by algae[J]. *Marine Sciences*, 1999(6): 37–41.
- [22] Bao Menglin, Hu Lili, Fu Qianqian, et al. Different photosynthetic responses of *Pyropia yezoensis* to ultraviolet radiation under changing temperature and photosynthetic active radiation regimes[J]. *Photochemistry and Photobiology*, 2019, 95(5): 1213–1218.
- [23] Liu Fuli, Sun Xiutao, Wang Wenjun, et al. Development of a female-specific RAPD marker for *Sargassum thunbergii* gender identification using bulked segregant analysis[J]. *Aquatic Botany*, 2012, 102: 79–81.
- [24] 刘玮, 辛美丽, 吕芳, 等. 关于鼠尾藻群体数量分布的三种统计模型比较[J]. *生态学报*, 2018, 38(6): 2031–2040.
Liu Wei, Xin Meili, Lü Fang, et al. Comparison of three statistical models for the quantitative distribution of *Sargassum thunbergii* populations[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(6): 2031–2040.
- [25] Zhang Quansheng, Li Wei, Liu Su, et al. Size-dependence of reproductive allocation of *Sargassum thunbergii* (Sargassaceae, Phaeophyta) in Bohai Bay, China[J]. *Aquatic Botany*, 2009, 91(3): 194–198.
- [26] 于永强, 张全胜, 唐永政, 等. 马尾藻种群生活史性状时空变化的研究进展[J]. *水产科学*, 2012, 31(7): 437–443.
Yu Yongqiang, Zhang Quansheng, Tang Yongzheng, et al. The advance in research on spatio-temporal variation in life cycle in sea weed *Sargassum*[J]. *Fisheries Science*, 2012, 31(7): 437–443.
- [27] Wada S, Aoki M N, Tsuchiya Y, et al. Quantitative and qualitative analyses of dissolved organic matter released from *Ecklonia cava* Kjellman, in Oura Bay, Shimoda, Izu Peninsula, Japan[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2007, 349(2): 344–358.
- [28] Gao Kunshan, Xu Juntian, Zheng Yangqiao, et al. Measurement of benthic photosynthesis and calcification in flowing-through seawater with stable carbonate chemistry[J]. *Limnology and Oceanography: Methods*, 2012, 10(7): 555–559.
- [29] Cory R M, Harrold K H, Neilson B T, et al. Controls on dissolved organic matter (DOM) degradation in a headwater stream: the influence of photochemical and hydrological conditions in determining light-limitation or substrate-limitation of photo-degradation[J]. *Biogeosciences*, 2015, 12(22): 6669–6685.
- [30] Mopper K, Zhou Xianliang, Kieber R J, et al. Photochemical degradation of dissolved organic carbon and its impact on the oceanic carbon cycle[J]. *Nature*, 1991, 353(6339): 60–62.
- [31] Carpenter R C, Hackney J M, Adey W H. Measurements of primary productivity and nitrogenase activity of coral reef algae in a chamber incorporating oscillatory flow[J]. *Limnology and Oceanography*, 1991, 36(1): 40–49.
- [32] Koehl M A R, Alberte R S. Flow, flapping, and photosynthesis of *Nereocystis leutkeana*: a functional comparison of undulate and flat blade morphologies[J]. *Marine Biology*, 1988, 99(3): 435–444.
- [33] Ghisalberti M, Nepf H M. Mixing layers and coherent structures in vegetated aquatic flows[J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2002, 107(C2): 3011.
- [34] Wheeler W N. Effect of boundary layer transport on the fixation of carbon by the giant kelp *Macrocystis pyrifera*[J]. *Marine Biology*, 1980, 56(2): 103–110.
- [35] Koch E W. Hydrodynamics, diffusion-boundary layers and photosynthesis of the seagrasses *Thalassia testudinum* and *Cymodocea nodosa*[J]. *Marine Biology*, 1994, 118(4): 767–776.
- [36] Gao K S. Effects of seawater current speed on the photosynthetic oxygen evolution of *Sargassum thunbergii* (Phaeophyta)[J]. *Japanese Journal of Phycology*, 1991, 39: 291–293.
- [37] Wyatt K H, Rober A R, Schmidt N, et al. Effects of desiccation and rewetting on the release and decomposition of dissolved organic carbon from benthic macroalgae[J]. *Freshwater Biology*, 2014, 59(2): 407–416.
- [38] Fogg G E, Nalewajko C, Watt W D. Extracellular products of phytoplankton photosynthesis[J]. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 1965, 162(989): 517–534.
- [39] Morán X A G, Estrada M. Phytoplanktonic DOC and POC production in the Bransfield and Gerlache Straits as derived from kinetic experiments of ¹⁴C incorporation[J]. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2002, 49(4/5): 769–786.
- [40] Aluwihare L I, Repeta D J, Chen R F. A major biopolymeric component to dissolved organic carbon in surface sea water[J]. *Nature*,

- 1997, 387(6629): 166–169.
- [41] 殷建平, 王友绍, 徐继荣, 等. 海洋碳循环研究进展[J]. *生态学报*, 2006, 26(2): 566–575.
Yin Jianping, Wang Youshao, Xu Jirong, et al. Advances of studies on marine carbon cycle[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(2): 566–575.
- [42] Carlson C A, Ducklow H W. Growth of bacterioplankton and consumption of dissolved organic carbon in the Sargasso Sea[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 1996, 10(1): 69–85.
- [43] Hill R, Bellgrove A, Macreadie P I, et al. Can macroalgae contribute to blue carbon? An Australian perspective[J]. *Limnology and Oceanography*, 2015, 60(5): 1689–1706.
- [44] Marañón E, Cermeño P, Fernández E, et al. Significance and mechanisms of photosynthetic production of dissolved organic carbon in a coastal eutrophic ecosystem[J]. *Limnology and Oceanography*, 2004, 49(5): 1652–1666.
- [45] Bjørrisen P K. Phytoplankton exudation of organic matter: why do healthy cells do it?[J]. *Limnology and Oceanography*, 1988, 33(1): 151–154.
- [46] Berman T. Release of dissolved organic matter by photosynthesizing algae in Lake Kinneret, Israel[J]. *Freshwater Biology*, 1976, 6(1): 13–18.
- [47] Abdullah M I, Fredriksen S. Production, respiration and exudation of dissolved organic matter by the kelp *Laminaria hyperborea* along the west coast of Norway[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2004, 84(5): 887–894.
- [48] Reed D C, Carlson C A, Halewood E R, et al. Patterns and controls of reef-scale production of dissolved organic carbon by giant kelp *Macrocystis pyrifera*[J]. *Limnology and Oceanography*, 2015, 60(6): 1996–2008.
- [49] 张林海, 曾从盛, 胡伟芳. 氮输入对植物光合固碳的影响研究进展[J]. *生态学报*, 2017, 37(1): 147–155.
Zhang Linhai, Zeng Congsheng, Hu Weifang. Reviews on effects of nitrogen addition on plant photosynthetic carbon fixation[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(1): 147–155.
- [50] Juneja A, Ceballos R M, Murthy G S. Effects of environmental factors and nutrient availability on the biochemical composition of algae for biofuels production: a review[J]. *Energies*, 2013, 6(9): 4607–4638.
- [51] Cornelisen C D, Thomas F I M. Water flow enhances ammonium and nitrate uptake in a seagrass community[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2006, 312: 1–13.
- [52] Gerard V A. *In situ* water motion and nutrient uptake by the giant kelp *Macrocystis pyrifera*[J]. *Marine Biology*, 1982, 69(1): 51–54.
- [53] Touchette B W, Burkholder J M. Review of nitrogen and phosphorus metabolism in seagrasses[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2000, 250(1/2): 133–167.
- [54] Hurd C L, Harrison P J, Druehl L D. Effect of seawater velocity on inorganic nitrogen uptake by morphologically distinct forms of *Macrocystis integrifolia* from wave-sheltered and exposed sites[J]. *Marine Biology*, 1996, 126(2): 205–214.
- [55] Thomas F I M, Cornelisen C D. Ammonium uptake by seagrass communities: effects of oscillatory versus unidirectional flow[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2003, 247: 51–57.
- [56] Atkinson M J, Smith S V. C : N : P ratios of benthic marine plants[J]. *Limnology and Oceanography*, 1983, 28(3): 568–574.
- [57] Falkowski P G. Rationalizing elemental ratios in unicellular algae[J]. *Journal of Phycology*, 2000, 36(1): 3–6.

Response of carbon sequestration capacity of *Sargassum thunbergii* to water flow speed

Zhao Zhifang^{1,2,3}, Qin Song^{1,2}, Liu Zhengyi^{1,2}, Tang Junwei⁴, Xiao Shengzhi⁵, Zhong Zhihai^{1,2}

(1. Key Laboratory of Coastal Biology and Bio-Resource Utilization, Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai 264003, China; 2. Center for Ocean Mega-Science, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 3. School of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 101407, China; 4. Long Island Comprehensive Experimental Zone Marine Economic Promotion Center, Yantai 264003, China; 5. Changdao Dongyuan Seafood Co. Ltd, Yantai 264003, China)

Abstract: The flowing seawater can provide the nutrients for the growth of marine plants, which plays a vital role in the growth and reproduction of marine plants. However, most of the current simulation physiological and ecological experiments ignored this important environmental factor. Although macroalgae is regarded as the emerging fourth category of “blue carbon”, there are few studies on its carbon sequestration. In this study, we design a car-

bon sequestration capacity measurement system of macroalgae that can adjust the flow speed, which can not only measure the photosynthetic rate, respiratory rate and the absorption rate of dissolved inorganic nitrogen (DIN) and dissolved inorganic phosphorus (DIP), but also measure the release rate of dissolved organic carbon (DOC) of macroalgae. The results show that the net photosynthetic rate, net primary productivity, DOC release rate and the absorption rate of DIN and DIP of *Sargassum thunbergii* are increased at medium (0.033 m/s) and high (0.094 m/s) flow speed compared with static status (0 m/s), and the highest values are obtained under high flow speed (0.094 m/s). In addition, the DOC release rate of *S. thunbergii* increased with the increase of the net primary productivity. This measurement system can provide a practical reference for the study of carbon sequestration capacity of macroalgae.

Key words: macroalgae; *Sargassum thunbergii*; net photosynthetic rate; net primary productivity; dissolved organic carbon; dissolved inorganic nitrogen; dissolved inorganic phosphorus