

DOI: 10.19663/j.issn2095-9869.20220331002

http://www.yykyxjz.cn/

张晓雯, 唐启升. 浒苔碳汇功能评估及其扩增途径. 渔业科学进展, 2022, 43(5): 34–39

ZHANG X W, TANG Q S. Estimation of carbon sequestration by *Ulva prolifera* and potential ways to increase the carbon sink. Progress in Fishery Sciences, 2022, 43(5): 34–39

浒苔碳汇功能评估及其扩增途径*

张晓雯^{1,2} 唐启升^{1,2①}

(1. 中国水产科学研究院黄海水产研究所 农业农村部海洋渔业可持续发展重点实验室
中国水产科学研究院碳汇渔业重点实验室 山东 青岛 266071; 2. 青岛海洋科学与技术试点
国家实验室海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室 山东 青岛 266071)

摘要 浒苔(*Ulva prolifera*)不仅是绿潮暴发的主要生物种类,也是海洋中重要的碳汇生物。浒苔生长速度快、繁殖方式多样、抗逆能力强,能够在短时间内形成大规模生物量,本文在此基础上评述了中国近海浒苔生物在生长和漂移过程中的固碳特点:浒苔具有独特的高 pH 诱导 HCO₃⁻ 利用机制,可提高 HCO₃⁻ 的吸收效率,并促进漂浮浒苔对空气中 CO₂ 的吸收,同时, C4 固碳途径增强了漂浮浒苔在高光辐射时的碳固定效率,这种多样化的碳吸收和碳固定模式,使漂浮浒苔光合固碳能力增强,漂浮状态下可以快速积累生物量。以上特点使得浒苔的固碳效率显著高于主要养殖藻类,如海带、裙带菜和紫菜等。2007 年以来,黄海海域连续 15 年暴发世界上最大规模浒苔绿潮,最大分布面积年均在 3 万 km² 以上,最大覆盖面积年均超过 500 km²,浒苔生物量年均在 150 万 t 以上,据此估算,2008—2020 年净碳汇量为 2.5~27.5 万 t,年均超过 7.8 万 t,高于主要养殖藻类,如江蓠、紫菜和裙带菜的年均固碳量,仅次于海带的年均固碳量。浒苔巨大的生物量和强大的碳固定能力使其成为一个潜在的、不可忽视的海洋碳汇和碳储途径,建议浒苔绿潮暴发时,进一步加强浒苔打捞力度和资源化利用程度,实现碳利用和去富营养化的双赢,推动浒苔碳汇产业早日加入碳市场,使其成为一个新的低碳经济增长点。

关键词 浒苔; 固碳特点; 碳汇评估; 碳汇扩增途径

中图分类号 P76 **文献标识码** A **文章编号** 2095-9869(2022)05-0034-06

水生植物作为典型的碳汇生物,在繁殖生长过程中通过光合作用吸收水体中的无机碳元素,直接发挥碳汇功能,在海洋碳汇形成机制中发挥了至关重要的作用。目前已经明确,大型海藻是渔业碳汇的重要组成部分,也是海洋碳循环中关键的一环。部分海洋大型绿藻,伴随着海水的富营养化可以形成绿潮,即短时间内在自然海域生物量呈爆炸式增长的一种生态

现象(唐启升等, 2010)。2007 年以来,我国黄海海域已连续 15 年暴发世界最大规模的浒苔(*Ulva prolifera*)绿潮。除海水富营养化等环境因素外,黄海绿潮的持续暴发与浒苔生长速度快、繁殖方式多样、抗逆能力强等生物学特点密切相关。浒苔具有有性繁殖、单性繁殖、无性繁殖和营养繁殖等多样且快速的繁殖方式(唐启升等, 2010; 王广策等, 2020),在浒苔孢子体和

* 青岛海洋科学与技术试点国家实验室山东省专项经费(2021QNLM050103-1)和财政部和农业农村部: 国家现代农业产业技术体系共同资助 [This work was supported by the Marine S&T Fund of Shandong Province for the Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao) (2021QNLM050103-1), and China Agriculture Research System of MOF and MARA]. 张晓雯, E-mail: zhangxw@ysfri.ac.cn

① 通信作者: 唐启升, 中国工程院院士, E-mail: tangqs@ysfri.ac.cn

收稿日期: 2022-03-31, 收修改稿日期: 2022-04-22

配子体阶段还有中性游孢子和类孢子的自我补充机制, 有利于漂浮浒苔的快速繁殖(王广策等, 2020); 另外, 浒苔具有高效的光合能力以及耐受强光、高盐、失水等胁迫条件的抗逆能力, 使其在漂浮时能保持快速生长, 积累大量的生物量(王广策等, 2016、2020)。本文在此基础上评述浒苔生物在生长和漂移过程中的固碳特点, 评估绿潮浒苔的碳汇能力, 并建议将绿潮浒苔纳入碳汇体系, 通过加强打捞力度和资源化利用程度, 增加可移除碳的比例, 实现碳汇和环境修复的双赢, 发挥海洋碳汇增汇的重要作用。

1 浒苔固碳特点

大型海藻可通过光合固碳作用消耗海水中的溶解无机碳, 生成有机碳, 同时在藻类生长过程中吸收溶解在海水中的硝酸盐、磷酸盐等营养物质, 使海水碱度不断升高, 降低海水中 CO_2 分压, 促进大气 CO_2 向海水扩散, 最终形成大气 CO_2 的汇, 实现海洋碳汇功能(张继红等, 2005; Tang *et al.*, 2011)。

浒苔作为一种大型绿藻, 不仅具有大型藻类的碳汇功能, 还具有生物量巨大、固碳能力强的特点。海水中的溶解无机碳是海洋藻类光合固碳的主要碳源, 包括 CO_2 (0.014 mmol/L, 15°C)、 HCO_3^- (2.1 mmol/L, 15°C) 和 CO_3^{2-} (0.2 mmol/L, 15°C) 三种形式(邹定辉, 2001)。与大多数海藻类似, 生长在海水中的浒苔主要利用 HCO_3^- 形式的无机碳, HCO_3^- 通过离子交换或者碳酸酐酶催化由胞外进入胞内, 在胞内重新转换为 CO_2 分子之后进入光合固碳途径(何培民等, 2005; 徐军田等, 2013; 高秀秀等, 2015), 但是, 这种方式的 HCO_3^- 利用方式在高 pH (>9.4) 时不能很好地发挥作用。在绿潮暴发时, 浒苔在漂浮过程中会露出水面, 藻体表面海水中的溶解无机碳很快消耗殆尽, 并在藻体表面形成高 pH 的水膜。研究发现, 石莼目绿藻有一种特殊的高 pH 诱导的 HCO_3^- 利用机制, 可通过 $\text{HCO}_3^-/\text{OH}^-$ 反向运输系统及阴离子交换蛋白直接吸收 HCO_3^- , 提高 HCO_3^- 吸收效率, 增强浒苔的光合固碳能力(何培民等, 2015)。另外, 当浒苔藻体暴露在空气中时, 漂浮浒苔藻体表面的高 pH 微环境可促进空气中的 CO_2 进入水膜, CO_2 通过扩散作用直接进入细胞, 这种直接利用空气中 CO_2 的机制给漂浮绿潮浒苔带来了强大的固碳优势(何培民等, 2015; 王广策等, 2020)。研究表明, 暴露在空气中的漂浮浒苔的光合固碳速率约为 46.14 mg C/(g FW·d), 大约是海水中生长的浒苔的光合固碳速率的 4.2 倍(冯子慧等, 2012), 高于大型褐藻海带的 8.52 mg C/(g FW·d)、裙带菜的 5.66 mg C/(g FW·d) (秦松, 2017) 和坛紫菜的 32.83 mg C/(g FW·d)

(600 $\mu\text{mol C}/(\text{g DW}\cdot\text{h})$) (Zou *et al.*, 2014)。除了这些高效的碳吸收机制, 浒苔还同时具有 C3 和 C4 两种光合固碳途径。C4 植物光合效率高, 对 HCO_3^- 亲和力高且几乎没有光呼吸, 在胁迫条件下具有明显的生长优势。漂浮浒苔在受到高光辐射时以 C4 途径为主, 这也是浒苔实现高效固碳、快速生长、大面积暴发的重要原因之一(Liu *et al.*, 2020)。综上所述, 这些多样化的碳吸收和碳固定模式使漂浮浒苔比大多数海洋藻类具有更强的固碳能力, 实现了碳汇快速增加, 也使得浒苔能在短时间内积累大规模的生物量。

2 黄海浒苔碳汇能力评估

据《中国海洋灾害公报》(2008–2020)的统计数据显示, 2008—2020 年黄海浒苔年均最大分布面积在 3 万 km^2 以上, 年均最大覆盖面积超过 500 km^2 (图 1)。漂浮浒苔生物量按平均值 0.26 万 t 鲜重/ km^2 覆盖面积计算(Xing *et al.*, 2018), 暴发浒苔生物量为 50~540 万 t 鲜重, 年均在 150 万 t 鲜重以上(图 2)。据《中国渔业统计年鉴》(2009–2021)统计, 2008—2020 年我国养殖经济藻类年均产量为 196.89 万 t 干重, 其中, 海带、江蓠、裙带菜和紫菜的产量占总产量的 90%, 年均产量分别为 122.56、24.08、16.70 和 13.85 万 t 干重。浒苔干湿比(干重:湿重)按平均 0.13 计算(Li *et al.*, 2018; Wang *et al.*, 2021), 浒苔年均暴发生物量约合 20 万 t 干重, 高于紫菜和裙带菜的年均产量, 约占同期经济藻类年均产量的 10%。

海洋藻类通过光合固碳作用吸收大气中的 CO_2 , 并将其转化为生物有机碳。根据简化的生物能量收支分配模型(Warren *et al.*, 1967), 海洋藻类的总碳汇=净碳汇+释放碳, 其中, 总碳汇为藻类通过光合作用固定的碳, 这其中的一部分碳以呼吸作用释放掉(释放碳), 剩余的为最终被固定下来的海藻生物量碳, 即海藻净碳汇。大型海藻净碳汇量按照物质量评估法进行计算, 即净碳汇量=重量(F) \times 总碳含量(C_t)。总碳汇量按照呼吸作用(释放碳)与光合作用(总碳汇)的比值进行计算。浒苔等绿藻呼吸约占光合作用的 15% (Wang *et al.*, 2021), 海带等其他大型藻类呼吸约为光合速率的 25% (姚海芹等, 2016; Xu *et al.*, 2017)。据文献报道, 浒苔干重总碳含量为 31.1%~46.4%, 平均为 38.75% (Wang *et al.*, 2020; Guan *et al.*, 2022), 高于我国主要经济藻类海带、江蓠、紫菜和裙带菜的总碳含量(分别为干重的 31.2%、24.5%、27.4%和 27.4%)(权伟等, 2014)。2008—2020 年, 暴发浒苔的净碳汇量在 2.5~27.5 万 t 之间, 年均超过

7.8 万 t (CO₂ 为 28.6 万 t/年), 总碳汇量在 2.9~32.4 万 t 之间, 年均超过 9.2 万 t (CO₂ 为 33.7 万 t/年)。2008—2020 年, 海带、江蓠、裙带菜和紫菜 4 种主要经济养殖藻类的年均净碳汇量分别为 38.2、5.9、4.6 和 3.8 万 t, 总碳汇量分别为 51.0、7.9、6.1 和 5.1 万 t, 浒苔的年均净碳汇量和总碳汇量均高于江蓠、紫菜和裙带菜, 仅次于海带。自 2008 年大规模绿潮暴发以来, 截止到 2020 年, 浒苔累计净碳汇量超过 100 万 t (CO₂ 为 366.7 万 t), 总碳汇量超过 119 万 t (CO₂ 为 436 万 t)。由此可见, 富营养化伴随的大型海藻藻华因其巨大的生物量和强大的碳固定能力, 成为养殖经济海藻之外的另一个潜在的、不可忽视的重要海洋碳汇途径。

浒苔生物量碳主要进入 3 条碳途径: 一是通过打捞移出海水, 被称为可移出碳; 二是以颗粒有机碳和惰性无机碳的形式沉降到海底形成沉积碳 (Zhang *et al.*, 2017); 三是通过食物链重新进入碳循环或在微生物的作用下重新排放到大气中。浒苔的碳汇功能主要通过可移出碳和沉积碳实现。对于沉积碳汇量的计算, 研究表明, 野生及养殖大型海藻

输送到深海以及通过沉降作用储存下来的沉积碳量占海藻生物量碳的 11%~21% (Krause-Jensen *et al.*, 2016; 张永雨等, 2017), 按照浒苔的年均净碳汇量, 每年约有 0.5~1.1 万 t 的碳通过沉积作用被固定。沉积碳在微生物和其他生物、物理、化学等作用下发生降解, 从容易被降解的活性碳向极其稳定的惰性碳逐渐转变, 最终形成了可在海水中长久储存的惰性溶解有机碳 (RDOC)。最新的研究表明, 仅约 1.6% 的浒苔藻体生物量碳在微生物作用下能被转化为 RDOC 而长期封存于海水中 (Chen *et al.*, 2020), 按照浒苔的年均净碳汇量, 绿潮浒苔平均每年封存 0.12 万 t RDOC, 2008—2020 年累计封存 1.6 万 t 的 RDOC。可移出碳的碳汇量计算方法参照养殖大型藻类碳汇计算方法 (张继红等, 2021), 即浒苔可移出碳=打捞浒苔重量 (F) × 总碳含量 (C_t), 该部分碳汇量主要取决于打捞出的浒苔湿重。没有及时打捞的浒苔将会很快腐烂分解, 下沉的藻体除了少部分以 RDOC 的形式长期封存外, 大部分固定的碳在微生物的作用下又返回海水中及大气中。因此, 浒苔碳汇功能的发挥主要取决于可移出碳和沉积碳的量,

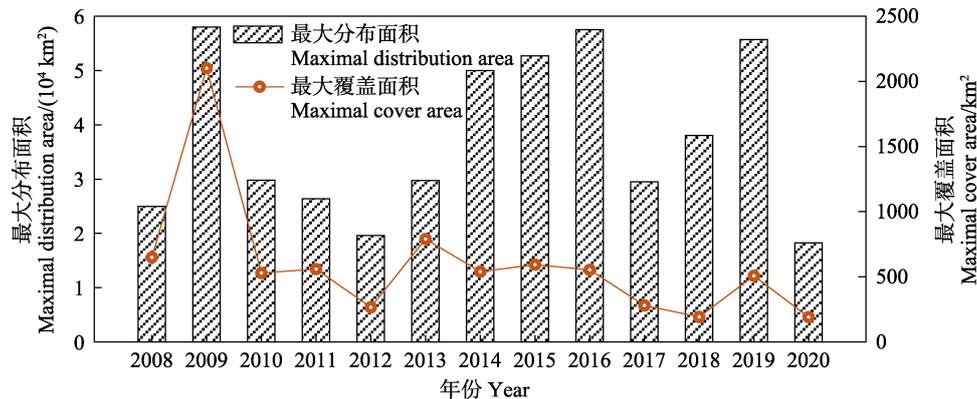


图 1 2008—2020 年浒苔绿潮最大分布面积和最大覆盖面积

Fig.1 The maximal distribution area and cover area of *U. prolifera* green tide from 2008 to 2020

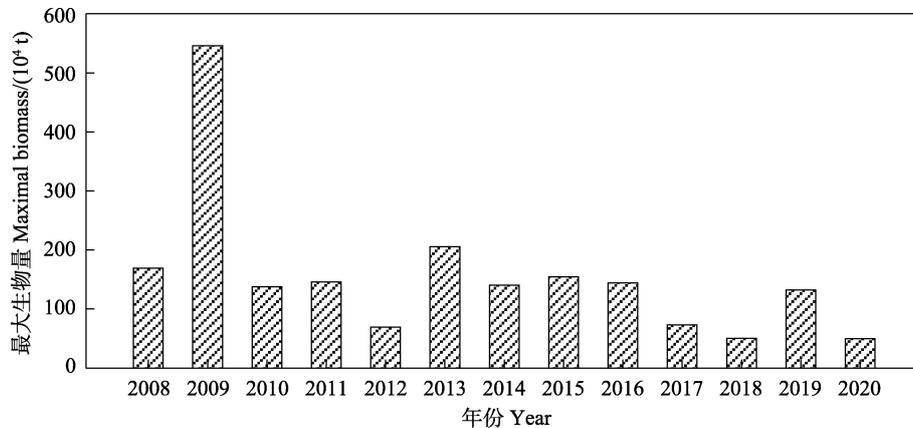


图 2 2008—2020 年暴发绿潮浒苔的生物量

Fig.2 Biomass of outbreak *U. prolifera* from 2008 to 2020

可通过加强打捞力度和探索改变浒苔沉积区的沉积环境理化条件将更多的浒苔藻体封存来实现,但后者目前尚处于探索阶段。因此,加强绿潮浒苔的打捞力度和资源化利用程度,是浒苔碳汇扩增的重要途径。

3 加强资源化利用,形成可移出碳,是增汇扩增的重要途径

发展绿潮浒苔资源化利用不仅是实现碳汇扩增的重要途径,也具有重要的作用和经济效益。根据《中国海洋生态环境状况公报》公布的调查结果,近海营养盐输入在短时期内难以改善,专家普遍认为,南黄海海区作为我国富营养化最严重的海区之一,加上受全球气候变暖等因素影响,黄海海域仍将持续受到浒苔绿潮的影响。绿潮浒苔在暴发和漂浮过程中吸收了水体中的氮、磷等营养物质,在改善近海海域富营养化的同时,还固定了大量的 CO₂。但是,如果打捞不及时,下沉的藻体将在微生物和其他生物、物理、化学等因素作用下发生降解,并对近海生态环境产生影响,如短期内引起近海微生物丰度的迅速升高,并出现海水低氧、酸化等现象(Zhang *et al.*, 2019)。虽然浒苔是环境富营养化的产物,但若充分利用也可以变废为宝,不仅可以将浒苔储存的碳移出海洋,还可以作为食品、饵料、饲料、工业原料及生物质能源,通过资源化利用,实现碳汇扩增。

浒苔作为一种非养殖来源的海藻资源化利用种类,具有良好的原料替代性和补充性(周伟等, 2021)。浒苔具有较高的营养价值,可开发制备食品、饲料、有机肥料和生物质能源。日本、爱尔兰、英国、南非、新西兰等国家已经建立了海藻饲料工厂,实现了海藻饲料的规模化发展。近年来,我国已开展了一系列有关浒苔作为饲料在动物及水产养殖中应用的相关研究,发现浒苔饲料不仅可以有效地促进机体生长,还可以提高其产量和品质(周伟等, 2021)。浒苔海藻肥的资源化利用已进入产业化阶段,通过建立浒苔无害化处理与资源化利用基地等措施进行技术研发,建立了浒苔处理技术和浒苔应用技术,累计加工生产 10 余种浒苔海藻肥产品,有机质含量可以达到 50%以上,富含氮磷钾等,产品畅销国内外 20 多个国家、地区(刘振宇等, 2016)。海藻肥不仅可以增加土壤有机质,还能激活土壤中的各种有益微生物,使土壤的生物效力增加,并提高作物的吸水保肥能力,增加植物的固碳能力,还可以减少化肥使用量,从而减少因使用化肥而导致的温室气体的排放,有助于实现陆海联合增汇减排的目的(马德源等, 2020)。

自 2008 年浒苔暴发以来,我国已基本形成了浒苔早期预测与发现、近海动态监测与打捞、集中压榨处置与储运、浒苔干燥与肥料加工利用的浒苔灾害处置工作体系(王宗灵等, 2020)。在浒苔碳的资源化利用方面,目前面临的主要问题是如何提高打捞的生物量,将更多的碳从海洋中移出,以及如何增加资源化利用途径和多样化产业链,实现碳利用和去富营养化的双赢。基于目前浒苔资源化利用存在的问题,我们提出以下建议。

首先,在提高打捞生物量方面,在目前可用的工程化打捞和资源处置技术基础上,优化提升漂浮浒苔卫星遥感实时动态监测系统的分辨率和定量准确性,提高打捞设备和压榨减容设备的机械化水平和自动化程度,开发利用太阳能等绿色能源的近岸小型化打捞船只和打捞设备,以及便携式大容量潮间带打捞装置,进一步降低打捞和运输成本。

其次,在浒苔资源化利用方面,加强顶层设计和政策引导,加强浒苔产品的技术评估与政策激励等,充分发挥浒苔作为养殖海藻的补充作用,通过延长产业链,延长固定碳的释放时间。具体措施包括制定浒苔生物质资源科技发展路线图,加强大型浒苔综合加工利用技术的研究,突破浒苔高效生物转化的技术瓶颈,开发浒苔多糖、浒苔蛋白等大分子功能成分产品,实现大型海藻的高值化综合利用。

通过以上措施的实施,浒苔资源化利用不仅可以变灾为宝,还可以推动大型海藻藻华碳汇产业早日加入碳市场,成为一个重要的低碳经济增长点。

参 考 文 献

- CHEN J, LI H, ZHANG Z, *et al.* DOC dynamics and bacterial community succession during long-term degradation of *Ulva prolifera* and their implications for the legacy effect of green tides on refractory DOC pool in seawater. *Water Research*, 2020, 185: 116268
- FENG Z H, MENG Y, LU W, *et al.* Studies on photosynthesis carbon fixation and ocean acidification prevention in *Ulva prolifera* I. Rate of photosynthesis carbon fixation and seawater pH increase. *Acta Oceanologica Sinica*, 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. *海洋学报*, 2012, 34(2): 162-168]
- GAO X X, LI Y H, DUAN W J, *et al.* The effects of light and increased CO₂ on the growth and physiological performances in marine green alga *Ulva prolifera* seedling. *Acta Oceanologica Sinica*, 2015, 37(10): 80-87 [高秀秀, 李亚鹤, 段维军, 等. 光强和二氧化碳浓度变化对浒苔幼苗生长及生理的影响. *海洋学报*, 2015, 37(10): 80-87]
- GUAN C, ZHAO X, QU T, *et al.* Physiological functional traits

- explain morphological variation of *Ulva prolifera* during the drifting of green tides. *Ecology and Evolution*, 2022, 12: e8478
- HE P M, LIU Y Y, ZHANG J W, *et al.* Research progress on the effects of macroalgae on carbon sink. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2015, 22(3): 588–595 [何培民, 刘媛媛, 张建伟, 等. 大型海藻碳汇效应研究进展. *中国水产科学*, 2015, 22(3): 588–595]
- HE P M, YIN S J, WU Q L, *et al.* Advancement in algal CCM molecular biology. *Marine Sciences*, 2005, 29(3): 71–75 [何培民, 尹顺吉, 吴庆磊, 等. 藻类 CCM 分子生物学研究进展. *海洋科学*, 2005, 29(3): 71–75]
- KRAUSE-JENSEN D, CARLOS M D. Substantial role of macroalgae in marine carbon sequestration. *Nature Geoscience*, 2016, 9: 737–742
- KONG F Z, JIANG P, WEI C J, *et al.* Co-occurrence of green tide, golden tide and red tides along the 35°N transect in the Yellow Sea during spring and summer in 2017. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2018, 49(5): 1021–1030 [孔凡洲, 姜鹏, 魏传杰, 等. 2017 年春、夏季黄海 35°N 共发的绿潮、金潮和赤潮. *海洋与湖沼*, 2018, 49(5): 1021–1030]
- LI J, YANG F, JIN L, *et al.* Safety and quality of the green tide algal species *Ulva prolifera* for option of human consumption: A nutrition and contamination study. *Chemosphere*, 2018, 210: 1021–1028
- LIU D, MA Q, VALIELA I, *et al.* Role of C4 carbon fixation in *Ulva prolifera*, the macroalga responsible for the world's largest green tides. *Communications Biology*, 2020, 3: 494
- LIU Z Y, TAN S M, LI H Q, *et al.* Research on innovative resources of *Ulva prolifera* in China. *China Science and Technology Information*, 2016(22): 108–112 [刘振宇, 谭思明, 李汉清, 等. 中国浒苔创新资源研究. *中国科技信息*, 2016(22): 108–112]
- MA D Y, MA Y F, YU J H, *et al.* Research progress of seaweed fertilizer in modern agricultural production. *Shandong Agricultural Sciences*, 2020, 52(8): 145–151 [马德源, 马云飞, 于金慧, 等. 海藻肥在现代农业生产中的研究进展. *山东农业科学*, 2020, 52(8): 145–151]
- QIN S. Preliminary study on photosynthetic carbon sequestration rate of *Saccharina japonica* and *Undaria pinnatifida*. Master's Thesis of Dalian Ocean University, 2017 [秦松. 海带、裙带菜光合固碳速率初步研究. 大连海洋大学硕士研究生学位论文, 2017]
- 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. *Journal of Fisheries of China*, 2014, 38(4): 509–514 [权伟, 应苗苗, 康华靖, 等. 中国近海海藻养殖及碳汇强度估算. *水产学报*, 2014, 38(4): 509–514]
- TANG Q S, ZHANG X W, YE N H, *et al.* Review on the research progress on marine green tide. *Bulletin of National Natural Science Foundation of China*, 2010, 24(1): 5–9 [唐启升, 张晓雯, 叶乃好, 等. 绿潮研究现状与问题. *中国科学基金*, 2010, 24(1): 5–9]
- TANG Q S, ZHANG J H, FANG J G. Shellfish and seaweed mariculture increase atmospheric CO₂ absorption by coastal ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 2011, 424: 97–104
- WANG G C, TANG X X, HE P M, *et al.* Progress of studies on the responses of the key physiological processes including photosynthesis in *Ulva prolifera* O. F. Müller to environmental factors. *Plant Physiology Journal*, 2016, 52(11): 1627–1636 [王广策, 唐学玺, 何培民, 等. 浒苔光合作用等关键生理过程对环境因子响应途径的研究进展. *植物生理学报*, 2016, 52(11): 1627–1636]
- WANG G C, WANG H, GAO S, *et al.* Study on the biological mechanism of green tide. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2020, 51(4): 789–808 [王广策, 王辉, 高山, 等. 绿潮生物学机制研究. *海洋与湖沼*, 2020, 51(4): 789–808]
- WANG Y T, XU D, MA J, *et al.* Elevated CO₂ accelerated the bloom of three *Ulva* species after one life cycle culture. *Journal of Applied Phycology*, 2021, 33(6): 3963–3973
- WANG Z L, FU M Z, ZHOU J, *et al.* Current situation of prevention and mitigation of the Yellow Sea green tide and proposing control measurements in the early stage. *Acta Oceanologica Sinica*, 2020, 42(8): 1–11 [王宗灵, 傅明珠, 周健, 等. 黄海浒苔绿潮防灾减灾现状与早期防控展望. *海洋学报*, 2020, 42(8): 1–11]
- WARREN C E, DAVIS G E. Laboratory studies on the feeding, bioenergetics and growth of fish. The biological basis of freshwater fish production (Gerking SD, ed). Oxford: Blackwell Scientific Publication, 1967, 175–214
- XING Q, WU L, TIAN L, *et al.* Remote sensing of early-stage green tide in the Yellow Sea for floating-macroalgae collecting campaign. *Marine Pollution Bulletin*, 2018, 133: 150–156
- XU D, SCHAUM C E, LIN F, *et al.* Acclimation of bloom-forming and perennial seaweeds to elevated pCO₂ conserved across levels of environmental complexity. *Global Change Biology*, 2017, 23: 4828–4839
- XU J T, WANG X W, ZHONG Z H, *et al.* The mechanism of the characters of inorganic carbon acquisition to temperature in two *Ulva* species. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(24): 7892–7897 [徐军田, 王学文, 钟志海, 等. 两种浒苔无机碳利用对温度响应的机制. *生态学报*, 2013, 33(24): 7892–7897]
- YAO H Q, LIANG Z R, LIU F L, *et al.* Preliminary studies on the photosynthetic and respiration rate of young sporophyte of a new *Saccharina* variety "Haitian No.1" using liquid-phase oxygen measurement system. *Progress in Fishery Science*, 2016, 37(1): 140–147 [姚海芹, 梁洲瑞, 刘福利, 等. 利用液相氧电极技术研究"海天 1 号"海带(*Saccharina japonica*)幼孢子体光合及呼吸速率. *渔业科学进展*, 2016, 37(1): 140–147]
- ZHANG J H, LIU Y, ZHANG Y, *et al.* Methods for measuring carbon sink of cultured macroalgae and bivalve mollusks - change of carbon storage. HY/T 0305-2021, National Technical Committee on Oceanography of Standardization of China, Published: 2021-02-09, Implemented: 2021-06-01 [张继红, 刘毅, 张岩, 等. 养殖大型藻类和双壳类碳汇计量方法碳储量变化法. HY/T 0305-2021, 全国海洋标准化技术委员会, 发布日期: 2021-02-09, 实施日期: 2021-06-01]
- 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. *Advances in Earth Science*, 2005,

- 20(3): 359–365 [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. 地球科学进展, 2005, 20(3): 359–365]
- ZHANG Y, HE P, LI H, *et al.* *Ulva prolifera* green-tide outbreaks and their environmental impact in the Yellow Sea, China. *National Science Review*, 2019, 6(4): 825–838
- ZHANG Y Y, ZHANG J H, LIANG Y T, *et al.* Carbon sequestration processes and mechanisms in coastal mariculture environments in China. *Science China Earth Sciences*, 2017, 47(12): 1414–1424 [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. 中国科学: 地球科学, 2017, 47(12): 1414–1424]
- ZHOU W, DENG Y Y, TIAN C C, *et al.* Industrial development and application of large green algae *Enteromorpha prolifera*. *Guangxi Sciences*, 2021, 28(2): 113–118 [周伟, 邓银银, 田翠翠, 等. 大型绿藻浒苔的产业化开发应用. 广西科学, 2021, 28(2): 113–118]
- ZOU D H, GAO K S. Progress in studies on photosynthetic inorganic carbon utilization in marine macroalgae. *Marine Science Bulletin*, 2001, 20(5): 83–90 [邹定辉, 高坤山. 大型海藻类光合无机碳利用研究进展. 海洋通报, 2001, 20(5): 83–90]
- ZOU D H, GAO K S. Exogenous carbon acquisition of photosynthesis in *Porphyra haitanensis* (Bangiales, Rhodophyta) under emersed state. *Progress in Natural Science*, 2004, 14(2): 34–40

(编辑 冯小花)

Estimation of Carbon Sequestration by *Ulva prolifera* and Potential Ways to Increase the Carbon Sink

ZHANG Xiaowen^{1,2}, TANG Qisheng^{1,2①}

(1. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences; Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; Key Laboratory of Carbon Sink Fisheries, Qingdao, Shandong 266071, China; 2. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao), Qingdao, Shandong 266071)

Abstract *Ulva prolifera* is the main species in green tides and also an important marine carbon sink organism. It is characterized by fast growth, diverse reproductive modes, and strong resistance to stress. It can form a large-scale biomass in a short time. We review the carbon fixation features in the growth and drift of *U. prolifera*. It possesses a unique high pH induced HCO₃⁻ assimilation mechanism, which can promote CO₂ absorption from the air by floating *U. prolifera*. Moreover, it utilizes the Hatch-Slack Cycle (C4) to enhance carbon fixation rate under high light irradiation conditions. The diverse carbon assimilation and sequestration mechanisms enhance photosynthetic carbon sequestration ability and help the quick accumulation of floating algal biomass. These abilities make the carbon sequestering efficiency of *U. prolifera* significantly higher than that of *Saccharina japonica*, *Undaria pinnatifida*, and *Porphyra haitanensis*. Since 2007, the largest green tide in the world occurred in the Yellow Sea and persisted over 15 years. The average annual distribution area of *U. prolifera* was greater than 30 000 square kilometers, with an average annual coverage area in excess of 500 square kilometers. The average annual outbreak of *U. prolifera* had a biomass greater than 1.5 million tons. The net carbon sequestration from 2008 to 2020 was estimated to be 25 000~275 000 tons, averaging over 78 000 tons. This figure is higher than that of *Gracilaria*, *P. haitanensis*, and *U. pinnatifida*, and only second to that of *S. japonica*. The great biomass and strong carbon sequestration ability of *U. prolifera* has made it a potential new and important marine carbon sink and carbon storage pathway. We suggest strengthening the salvage and resource utilization of *U. prolifera*. This approach is a win-win situation for carbon utilization and eutrophication removal. These measures will promote the green tide *U. prolifera* carbon sink in joining the carbon market as soon as possible, to become a new low-carbon economic resource.

Key words *Ulva prolifera*; Carbon fixing characteristics; Carbon sink assessment; Pathways to increase carbon sink

① Corresponding author: TANG Qisheng, E-mail: tangqs@ysfri.ac.cn