

文章编号:1000-0615(2012)12-1924-09

DOI:10.3724/SP.J.1231.2012.28045

· 综述 ·

鱼类肠道的碳酸盐结晶物:海水鱼类养殖在碳汇渔业中的地位和作用

吕为群^{1*}, 陈阿琴¹, 刘慧²

(1. 上海海洋大学水产与生命学院, 上海 201306;

2. 中国水产科学研究院黄海水产研究所, 山东 青岛 266071)

摘要: 鱼类是一个迄今尚未被认知的非常重要的微细碳酸盐沉积物的来源,对海洋固碳起着重要作用,这个发现直接影响到碳汇渔业的内涵。本研究介绍了海洋硬骨鱼类渗透压调节机制及鱼类肠道碳酸盐结晶形成与其肠细胞膜上物质转运之间的关系,着重阐述了鱼类肠道碳酸盐结晶的特征,并论述了通过对特定区域内鱼类生物量和碳酸盐排泄率数据的研究,估计出全球海洋鱼类每年可产生大约1.1亿t的碳酸钙,在海洋总碳酸盐岩泥中占14%以上。研究重点论述了海水鱼类固碳的独特优势潜力,同时,提出为了更好地确定海水鱼类养殖在碳汇渔业中的地位和作用,有必要对主要海水养殖鱼类肠道碳酸盐结晶物的形成量及其调控机制,碳收支动态模型进行研究,进而合理地估算和测定海水鱼类养殖的碳汇量。

关键词: 海水鱼类; 养殖; 碳酸盐; 碳汇

中图分类号: S 917.4

文献标志码: A

海洋生态系统中的各类生物在海洋碳汇功能中起着巨大的作用。目前已确定的拥有海洋碳汇功能的生物类群或生态系统主要包括浮游生物、大型藻类、贝类、红树林和珊瑚礁生态系统等^[1-2]。它们通过生物钙化活动,利用海水中的 Ca^{2+} 和碳酸氢根(HCO_3^-)生成 CaCO_3 (碳酸盐,主要以文石和方解石晶体的形式存在),其反应式为 $\text{Ca}^{2+} + 2\text{HCO}_3^- \leftrightarrow \text{CaCO}_3 \downarrow + \text{CO}_2 \uparrow + \text{H}_2\text{O}$,这一过程就是海洋中的碳酸盐反向泵^[1-2]。浅海的贝类和藻类养殖活动直接或间接地使用了大量的海洋碳,提高了浅海生态系统吸收大气 CO_2 的能力^[3-4]。

在海洋食物网处于较高营养层次的海洋硬骨鱼类也是海洋固碳系统中的重要一环。1991年, Walsh等^[5]在海湾豹蟾鱼(*Opsanus beta*)的肠道中观察到亚稳态的方解石,并推测如果所有鱼类都具有产生“肠道岩石”的功能,则鱼类在海洋无机碳

循环中将起到十分重要的作用。1996年, Wilson等^[6]通过虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)饥饿试验证实,由肠道分泌的碳酸盐晶体是海水鱼类自身渗透调节的副产物。最近, Wilson等^[2]根据全球海洋硬骨鱼类的生物量及碳酸盐排泄率,推算出了全球海洋鱼类碳酸盐岩的年产量,并指出海洋鱼类对海洋碳循环有着重要的影响。因此,本研究主要介绍海洋鱼类的渗透调节机理,阐述其渗透调节过程中产生的碳酸盐微晶体的特征,并对海水鱼类养殖在碳汇渔业中的作用和地位进行了讨论。

1 海洋硬骨鱼类渗透压调节及固碳机制

海洋硬骨鱼类体液渗透压低于海水渗透压,因此为了避免盐离子的不断渗入和水的流失,海洋硬骨鱼类必须吞饮大量海水维持机体渗透压^[7-8]。在吞饮海水的同时, Na^+ 、 Cl^- 、少量 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 等可通过肠的吸收作用进入鱼体内, Na^+ 和 Cl^- 通过鳃

收稿日期: 2012-03-20

修回日期: 2012-06-21

资助项目: 高等学校博士学科点专项科研基金(20113104110002); 国家自然科学基金项目(31072228); 欧盟FP7项目 ASEM (245020); 上海市科委项目(10JC1406200、11PJ1404500); 上海市教育委员会项目(10ZZ102)

通讯作者: 吕为群, E-mail: wqlv@shou.edu.cn

<http://www.scxuebao.cn>

内的氯细胞排出, 少量 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 经肾脏由尿液排出; 大部分 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 在肠道中与肠道分泌的 HCO_3^- 形成碳酸盐沉淀随粪便排出^[5,9-13]。海洋硬骨鱼类肠腔内碳酸盐沉积物的形成, 降低了肠腔内海水的渗透压, 进而为肠上皮细胞水分的吸收提供了重要的渗透梯度, 同时还可以减少肠道 Ca^{2+} 的吸收, 维持体内 Ca^{2+} 稳态, 防止肾结石的形成^[5,9-14]。肠道形成的碳酸盐经肠道粘液包被后由非结晶状态变为结晶状态, 然后随粪便排出体外, 而包裹碳酸盐晶体的有机粘液基质在海水中很快被降解, 碳酸盐晶体进入海水, 沉淀后成为碳酸盐岩泥^[2,15]。

海水硬骨鱼类肠道碳酸盐沉淀的形成与肠细胞膜上离子转运和水的吸收密切相关^[6,12]。肠细胞膜上存在多种离子转运体, 如 $\text{Na}^+/\text{K}^+/\text{ATPase}$ (钠泵, NKA)、 $\text{Na}^+/\text{K}^+/\text{2Cl}^-$ (NKCC)、 $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$ 、 Cl^-/Na^+ (NCC)、 Na^+/H^+ (NHE)、 $\text{Na}^+/\text{HCO}_3^-$ (NBC)和 H^+ -泵等^[16-20], 这些转运体调控肠细胞膜内、外的各种离子和水的进出, 进而维持机体酸碱平衡和鱼类肠道碳酸盐沉淀的形成(图 1)。海水硬骨鱼类肠道通过跨细胞途径或旁细胞途径吸收水, 水的吸收动力来源于 $\text{Na}^+/\text{K}^+/\text{ATPase}$ 提供的能量^[21-22]。除此之外还涉及 3 个转运过程: HCO_3^- 分泌、 CaCO_3 沉淀形成、 H^+ 的转运^[19]。与贝藻类等海洋生物的生物钙化相比, 海洋硬骨鱼类钙化反应中的 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 来源于海水, 但 HCO_3^- 由肠道分泌^[11,17]。肠道分泌的 HCO_3^- 主要来源于两个方面: 一是肠细胞外 HCO_3^- 通过肠细胞基底外侧膜上的 $\text{Na}^+/\text{HCO}_3^-$ 同向转运体(NBC1)进入肠上皮细胞^[23-24]。如: NBC1 在海湾豹蟾鱼肠道基底外侧膜上高水平表达, 且随着盐度的升高其表达量升高^[23]。二是肠细胞内 CO_2 水合形成 H_2CO_3 , H_2CO_3 在碳酸酐酶的作用下解离为 HCO_3^- 和 H^+ ^[19]。肠上皮细胞内的 HCO_3^- 进一步通过细胞侧膜上的 $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$ (SLC26a6)转运体分泌进入肠腔^[24]。海水鱼类肠道中 HCO_3^- 分泌量的来源因鱼的种类而异。日本鳗鲡 (*Anguilla japonica*) 肠道分泌的 HCO_3^- 主要来源于细胞外 HCO_3^- ^[25], 欧洲川鲈 (*Platichthys flesus*)^[26]、海湾豹蟾鱼^[27]、泥鰕虎鱼 (*Gillichthys mirabilis*)^[28] 和虹鳟^[29] 肠道分泌的 HCO_3^- 则主要来源于机体代谢的产生的 CO_2 。海鲈 (*Dicentrarchus labrax*) 肠道分泌的 HCO_3^- 中细胞内和细胞外的 HCO_3^- 所占比例相似, 均约 50%^[30]。肠细胞内 CO_2 水合解离后产生的 H^+ 通过肠细胞膜

上的 Na^+/H^+ 转运体(NHE2 或 NHE3)或 H^+/ATPase 进入肠腔。在肠细胞膜上膜结合碳酸酐酶(CAIV)的作用下, H^+ 可中和部分肠腔中的 HCO_3^- 形成 CO_2 , 这一过程可使肠腔中 pH 值升高和生成 CO_3^{2-} , 进而形成碳酸盐沉淀^[31]。

海水硬骨鱼类肠道 HCO_3^- 分泌和 NaCl 吸收的协同作用可有效地促进机体水的吸收和碳酸盐沉淀的形成^[32]。海洋硬骨鱼类体内 HCO_3^- 分泌、呼吸气体交换和消化道 Ca^{2+} 浓度之间相互影响^[14,33]。以广盐性的欧洲川鲈为研究对象, 通过体外肠道灌注实验, 发现增加肠道 Ca^{2+} 浓度, 可促进肠道内 HCO_3^- 分泌, 进而引起血液 pH 和血浆二氧化碳分压(p_{CO_2})发生变化^[33]。此外, Ca^{2+} 活动和 HCO_3^- 分泌还受甲状腺激素相关蛋白(PTHrP)、斯钙素(STC)、雌二醇等激素的调控, 进而影响肠道碳酸盐的产量^[34-35]。

2 海洋硬骨鱼类碳酸盐沉淀的特征及产量

碳酸盐岩泥是海洋碳酸盐沉积物和古石灰岩的主要组成部分之一, 从前寒武纪到现在均有产出, 可反映海洋化学和气候的变化。碳酸盐岩泥主要由文石、方解石、白云石等组成, 方解石可分为高镁方解石和低镁方解石。关于文石和方解石起源的争论已久。事实上, 在巴哈马和洪都拉斯咸水湖地区分别约有 40% 和 28%~36% 的碳酸盐沉积物未能确定其来源。近年来, 人们对海洋硬骨鱼类肠道碳酸盐沉淀物的研究, 使得这一问题的解决取得了突破性进展。

2.1 海洋硬骨鱼类肠道碳酸盐微晶体的特征

Wilson 等^[15]以巴哈马群岛伊鲁塞拉岛浅海区 (Eleuthera Bank, Bahamas, 24°50'N, 76°20'W) 的 11 种常见硬骨鱼类为研究对象, 发现不同鱼类肠道可分泌形态、大小各异的高镁碳酸盐微晶体。根据形态和长度大小, 可将这些碳酸盐晶体分为 4 种规则的形状(表 1)和 3 种不规则形状^[15]。人们还在重要养殖品种如海鲈^[36]、虹鳟^[37]、暗纹东方鲀 (*Takifugu obscurus*)^[17]、日本鳗鲡^[38] 等鱼类肠道中检测到碳酸盐沉积物。鱼类碳酸盐岩微晶体的形态十分独特, 与其他生物或细菌所形成的碳酸盐岩形态有很大的差异, 这一发现对确定海洋碳酸盐岩泥的来源具有重要意义^[39-40]。

海水硬骨鱼类肠道形成的碳酸盐晶体中含钙、镁和锰等物质所占的比例因鱼的种类或环境条件

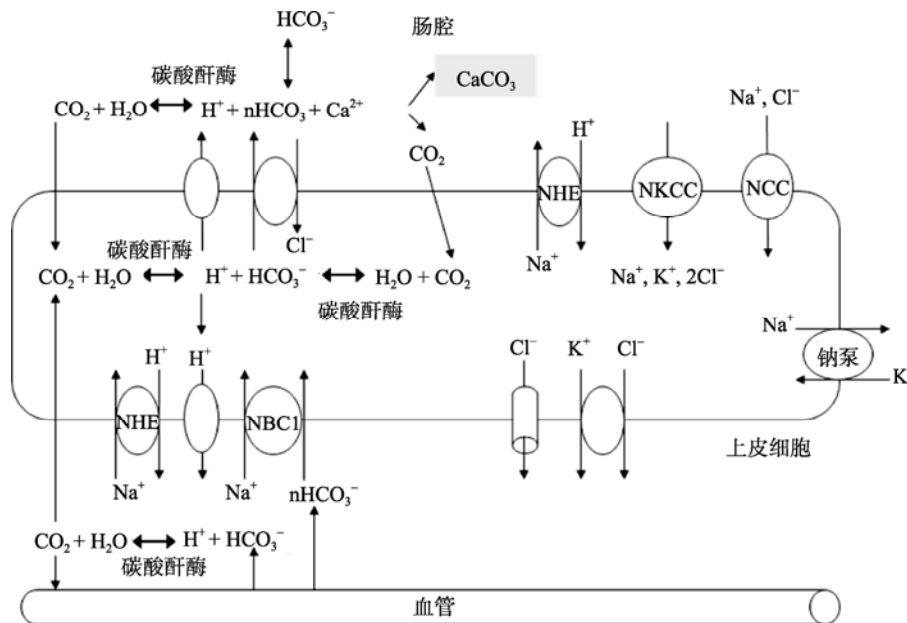


图 1 海水硬骨鱼类的肠上皮细胞离子转运示意图^[19-20]

Fig. 1 Ion transport pathways in the intestinal epithelium of marine teleost fish

表 1 海洋硬骨鱼类碳酸盐沉积物的主要特征^[15]

Tab.1 Common morphologies of tropical fish-produced carbonate precipitates

形态 morphology	椭圆形 ellipsoidal	杆状 straw bundle-shaped	哑铃形 dumbbell-shaped	球形 spheroidal
规格/ μm size	长度 $0.25\sim 3.00$ length	长度 $1.00\sim 3.00$ length	长度 $1.00\sim 3.00, 10.00\sim 15.00$ length	直径 <math>< 10.00\sim 30.00</math> diameter

不同而呈明显差异^[5,38]。用 X 射线衍射(XRD)和 X 射线微区(EDX)分析表明,伊鲁塞拉岛浅海区鱼类碳酸盐微晶体中碳酸镁的含量因鱼种类而异,为 18~39 mol%^[15]。这一水平大大高于相似纬度地区其他生物所产生的碳酸盐晶体中镁的含量,也高于热带海洋碳酸盐岩沉积物(13.5 mol% MgCO_3)和天然形成的海洋无机含镁碳酸盐岩泥(11.9 mol% MgCO_3)^[15]。鳗鲡肠道沉淀物中钙与镁的比例约为 7 : 2,而泥鳅鱼肠道沉淀物中除钙镁外,还含有少量的锰^[5,38]。

鱼类高镁碳酸盐晶体形态和晶体中 MgCO_3 的摩尔百分数间存在一定的相关性,但其原因目前还不清楚。小椭圆形和杆状(1~2 μm)的碳酸盐结晶颗粒中 MgCO_3 含量达 33.7~36.9 mol%,大结晶颗粒(10~20 μm)中 MgCO_3 含量仅为 18.6~23.1 mol%^[15]。由于鱼类碳酸盐结晶与微生物碳酸盐沉积物相似^[41-42],由此,人们对海洋硬骨鱼类肠道中的微生物的种类和数量是否影响鱼类碳酸盐岩的沉积和产生进行了研究。结果表明,抗菌处理后对鱼类碳酸盐岩的分泌(至少在数量上)无显著影响^[5]。然而,值得关注的是,海水鱼类肠液中的盐度约为海水

的 1/3, pH、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 HCO_3^- 和 CO_3^{2-} 的浓度也均存在差异^[9]。这表明,与其他海洋生物钙化相比,海水硬骨鱼类碳酸盐微结晶是在一个独特的化学条件下形成的。

2.2 海洋硬骨鱼类碳酸盐岩产量的估测

在确定海水硬骨鱼类碳酸盐沉积物的特征之后,人们根据鱼类生物量和碳酸盐排泄率数据对其碳酸盐结晶产量进行了估算。Wilson 等^[15]根据巴哈马地区 11 种鱼类的体质量计算了每种鱼的碳酸盐排泄率。结果表明,不同种类鱼的碳酸盐排泄率不同。硬骨鱼类体质量与代谢率密切相关,体质量降低 10 倍代谢率增加约 1.6 倍^[43]。由于这一特性,海洋硬骨鱼类体质量下降 10 倍,其碳酸盐产量可增加 2 倍^[2],这使得个体小的鱼可凭借个体总量的优势产出更多的碳酸盐。根据鱼类的碳酸盐排泄率、特定生境鱼类的生物量数据及其栖息地的面积,可计算出某一地区鱼类的碳酸盐产量。Wilson 等^[15]估算出巴哈马群岛地区(面积 111 557 km^2)海洋硬骨鱼类每年产生大约 6 000 t 的碳酸盐,约占该地区碳酸盐岩泥总量的 14%,且不同生境中鱼类的碳酸盐产量不同。但这一数据可能远远低于该

地区鱼类碳酸盐的实际产量。这主要由于 Wilson 等^[15]选用的栖息地图未画出独立生物礁, 而这些区域常具有较高鱼类生物量; 此外, 他们所采用的鱼类生物量数据来自鱼类非保护区, 未计入保护区内鱼类的数量, 使得生物量数据远远低于海洋鱼类的实际储量。Wilson 等^[2, 44]利用基于规模的宏观生态学方法(size-based macro-ecological approach)和 Ecopath 软件(Ecopath software), 获得全球海洋鱼类生物量为 8.1~20.5 亿 t, 并计算出全球海洋硬骨鱼类的碳酸盐的产量约为每年 0.4~1.1 亿 t, 约占全球浅海区新生成 CaCO_3 总量的 2.7%~15.4%, 这一预测也较为保守, 实际比例可达 9.0%~45.0%。这提示人们, 鱼类是未被人们认知的海洋碳酸盐岩的主要生产者, 在海洋无机碳循环中有着举足轻重的作用^[2]。

Wilson 等^[15]对大巴哈马海岸(Great Bahama Bank)群岛鱼类碳酸盐生产能力的估算表明, 鱼类可影响浅海区碳酸盐沉积物的数量。这一发现, 也为大巴哈马海岸的碳酸盐岩泥中 10.0%~32.0% 为高镁方解石提供了一个合理的解释^[15]。此外, 在其他地区碳酸盐岩泥中也存在高镁方解石, 如在伯利兹南部为 44%^[45], 佛罗里达为 50.0%~75.0%^[46], 伯利兹北部为 70.0%~90.0%^[47]。这说明, 鱼类碳酸盐分泌后没有立即溶解, 而是在现代沉积条件下堆积。研究表明, 鱼类分泌的沉积物晶体质量结晶后形成了亚稳定的高镁方解石(7~13 mol% MgCO_3)。重结晶后的鱼类碳酸盐化学成分与其他生物来源高镁方解石相似, 表明它们在相近的沉积环境中更易储存。Wilson 等^[15]在沿海红树林、海草床、海藻覆盖较少的开放海滩和海面以下 15 m 处的暗礁等不同生境中均检测到了鱼类碳酸盐沉淀。鱼类碳酸盐产量估算的数据表明, 在全新世(近 12 000 年)鱼类碳酸盐是高镁方解石碳酸岩泥的主要来源。此外, 在早奥陶系(488~444 万年前)至少在始新世(56~34 亿年)有关碳酸盐岩泥记录中就已出现了海洋硬骨鱼和“现代”生物礁的组合。

3 海水鱼类养殖在碳汇渔业中的地位与作用

近三十年来, 中国水产养殖业的迅猛发展, 水产养殖总量和养殖结构均发生了很大的变化。中国水产养殖总产量从 1980 年的 178 万 t 上升到 2010 年的 3828.8 万 t, 其中海水养殖产量占水产养殖总

量的比例由 1980 年的 30% 提高到 2010 年的 38.7%^[48]。同时, 海水养殖的种类生态学营养层次总体上在快速提高。1988—2007 年, 海水养殖中海水鱼类和甲壳动物产量从占海水养殖产量的 6.1% 升至 12.3%^[49]。2009 年, 海水鱼类养殖面积比上年增长 18.40%, 甲壳类仅增长 3.22%^[50]。2010 年, 海水鱼类养殖面积比 2009 年降低 5.65%, 但产量比上年增长 5.24%(表 2)^[48]。由于新品种的引进和相继开发及集约化养殖模式的确立, 使中国的水产鱼类养殖取得了举世瞩目的成就。据估计, 到 2030 年我国水产品的产量将增加到 7260 万 t, 且主要来自水产养殖^[49, 51]。因此, 在保障我国的食物安全的前提下, 充分利用各类水产资源, 实现我国 CO_2 减排目标, 高效低碳模式是中国水产业发展的必由之路, 积极发展碳汇渔业是实现水产业总体上走上高效低碳的关键举措^[52-53]。

表 2 2010 年中国海水养殖产品的产量和比例^[48]
Tab. 2 Composition of marine culture of China in 2010

类别 classification	产量/万 t production	比例/% percentage
鱼类 Fish	80.8	5.5
甲壳类 Crustacean	106.1	7.2
贝类 Mollusks	1108.2	74.8
藻类 Algae	154.1	10.4
其他 other	33.0	2.2

碳汇渔业是指通过渔业生产活动促进水生生物吸收水中的 CO_2 , 具有直接或间接降低大气 CO_2 浓度效果的渔业生产活动^[54]。目前, 在海水养殖中, 浅海贝、藻类养殖活动直接或间接地使用了大量的海洋碳, 在碳汇渔业中占主导地位^[3-4]。2002 年近海的贝藻养殖活动从水体中移出的碳约 120 万 t^[3]。在黄海海洋生态系统中, 大型海藻和养殖贝类固碳的贡献率达到 1.02%, 而野生贝类的固碳贡献率仅为 0.02%^[55]。贝类的骨骼或壳由 CaCO_3 组成, 其钙化作用依赖于海水碳酸盐系统的稳定性, 海洋酸化引起的化学环境变化会影响藻类的光合固碳过程和抑制贝类的钙化作用, 使得贝类作为海洋碳泵的作用有降低趋势^[56-57]。目前大气中 CO_2 浓度的上升导致全球海洋表层 pH 下降约 0.1 个单位, 如果人类减排 CO_2 的努力没有奏效, 21 世纪末全球表层海水 pH 将下降 0.3~0.4 个单位, 届时海水将变得更酸^[58-59]。越来越多的研究者认识到, 海洋酸化

的发生使贝藻类养殖在海洋碳循环及碳汇渔业中的地位正受到前所未有的威胁。

海洋硬骨鱼类在海洋生态系统食物网中占据着重要位置,通过摄食将有机颗粒一部分转化为自身成分,一部分通过呼吸和排泄将其转运到水体中,剩余一部分作为粪便进入腐屑。一直以来,由于海水养殖鱼类呼吸产生 CO_2 及在养殖水体中排放的代谢废物、残余饵料等导致水环境的污染,使人们主要关注其作为碳源对生态系统的影响^[60]。根据鱼类碳收支方程: $C=F+R+U+P$ (其中 C 为摄入碳, F 为粪便排出的碳量, R 为呼吸代谢消耗的碳量, U 为排泄消耗的碳量, P 为用于生长的碳量^[61-63]),海水鱼类摄入饵料中的碳即为摄入碳,鱼的产量近似于式中的 P 。研究表明,温度、体质量、摄食水平、饵料和季节变化可影响鱼类碳收支平衡^[60-62,64-66]。自由摄食状况下,生长碳与粪便碳相同,其余大部分通过呼吸过程消耗;鱼体每增长 1 g 体质量伴有 979.56 mg 碳流失^[53]。据估计,每生产 1 t 大西洋鲑约有 150~300 kg 的残饵及产生 250~300 kg 粪便^[67]。值得注意的是,在碳收支模式中,生长碳为直接测定计算得来,结果精确;由于难以获得实际排粪量,使得 F 值距真实值有差异;相应地,由摄食碳与生长碳、粪便碳的差值计算而来的代谢碳也存在一定误差^[68]。在不同养殖模式下,如高密度人工投喂的集约化养殖、低密度部分投喂的粗放养殖、以及不需要人工投喂的养殖、增殖渔业,(增)养殖鱼类的代谢和碳收支必然有所不同,从而导致不同的海水鱼类养殖系统在碳源汇的定量上存在差异。此外,在养殖或增殖条件下,海水鱼类是否形成碳酸盐沉积物、其中有多少随粪便排出,至今还未见报道。因此,在碳汇渔业理念指导下,海水养殖鱼类碳收支动态模型及其影响因素仍需进一步研究。

关于海洋硬骨鱼渗透压调节及鱼类肠道碳酸盐微晶体的研究结果,使人们认识到海洋鱼类的固碳作用,为碳汇渔业开拓了一个新的思路。欧洲川鲷肠道碳酸盐的排泄率约为每小时每公斤的鱼可分泌 18~40 μmol 的碳^[2]。伴随着海水硬骨鱼类大量吞饮富含钙、镁离子的海水,在机体渗透压调节过程中,大量的碳被从海水中移出,形成碳酸盐岩^[2]。因此,可以说海水鱼类肠道碳酸盐沉积物的形成促进了海洋的无机碳循环和碳汇作用。海水鱼

类肠道碳酸盐的排泄量受温度、饮水率和机体代谢率等因素影响^[2,69]。不过大洋鱼类固碳会受到溶跃层(lysocline)的影响:生活在上层的鱼类所产生的碳酸盐颗粒在下沉至-1 000 m 深度的时候,大部分(50%~71%)可能会溶解,这是因为鱼类产生的碳酸盐中含有大量高镁方解石,它在深海高压、低温的环境中较易溶解^[2]。而养殖鱼类基本上生活在 100 m 水深以内,它们产生的碳酸盐颗粒将沉积在海底,其溶解过程因此可能会比较缓慢。因此,除藻类和贝类的固碳功能外,碳汇渔业还应考虑到养殖鱼类通过机体生理活动和食物网机制所固定的碳。

与海洋贝藻类相比,海水硬骨鱼类的固碳具有其独特的优势潜力^[70-71]。首先, Wilson 等^[2]的研究表明,海洋硬骨鱼类具有较强的固碳能力。第二,海洋酸化仅损伤海水鱼类的嗅觉,对海洋硬骨鱼类的渗透压调节功能无影响;由于海水温度的上升和 CO_2 浓度的增加会加快鱼类碳酸盐沉淀的产生^[2],因此在海洋酸化的环境中,硬骨鱼类的“固碳”作用会增强,从而在海洋碳循环中的作用将变得更加重要。一方面,随海水温度上升鱼类代谢加强,使得代谢产生的 CO_2 增多,在个体水平会增加肠道碳酸盐的排泄^[2]。另一方面,环境中 CO_2 浓度的增加可导致鱼类血液中二氧化碳分压增加^[72-73],血液中 CO_2 浓度增加可刺激肠细胞分泌更多的 HCO_3^- ,因此可增加肠道碳酸盐的排泄^[26]。因此,海水鱼类的酸碱调节能力可使其成为未来海洋碳循环中的关键环节,海水鱼类养殖也将在碳汇渔业中起到举足轻重的作用。

4 结语

海水硬骨鱼类固碳作用已引起越来越多的关注,相关研究对探讨海水鱼类养殖环境甚至整个沿海的生态系统演化具有重要意义,研究结果还可为近岸海区经济活动提供决策支持。为充分认识海水鱼类养殖在碳汇渔业中的作用,还应着重研究以下几个方面的问题:(1)当前对海洋鱼类的碳酸盐沉积环境效应的研究,主要集中在鱼类渗透调节过程中肠道 CaCO_3 结晶的形成,但对其调控机制还不明确。(2)对主要养殖海水鱼品种的固碳能力还不确定,应研究不同放养模式下鱼类消耗的有机碳的量是否与其碳酸盐产量有关,以及鱼类肠道碳酸盐颗粒排出及沉积到海底以后的溶解

情况。(3)目前对生物在近海碳循环过程中的作用还了解不够,尤其是海水鱼类养殖在海水养殖中的比重逐年增加,大规模海水鱼类养殖在浅海碳循环过程中的具体作用不清楚。(4)建立主要海水养殖鱼类的碳收支动态模型,探讨温度、饮水率、摄食和活动等对鱼类渗透压调节、呼吸和代谢活动的影响,获得准确的海水养殖鱼类碳收支资料,精确量化海水养殖鱼类的固碳量。总之,揭示海水养殖鱼类的固碳作用及机制,将有助于我们解决海水鱼类养殖对环境造成的诸多不利影响,特别是高度集约化养殖模式下存在的能耗高、排污多等问题,让海水鱼类养殖在海洋碳循环中发挥积极作用,最终使我国的海水养殖业得到健康可持续发展。

参考文献:

- [1] Feely R A, Sabine C L, Lee K, *et al.* Impact of anthropogenic on the CaCO_3 system in the oceans [J]. *Science*, 2004, 305(5682): 362–366.
- [2] Wilson R W, Millero F J, Taylor R J, *et al.* Contribution of fish to the marine inorganic carbon cycle[J]. *Science*, 2009, 323(5912): 359–363.
- [3] 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.
- [4] 宋金明. 中国近海生态系统碳循环与生物固碳[J]. *中国水产科学*, 2011, 18(3): 703–711.
- [5] Walsh P J, Blackwelder P, Gill K A, *et al.* Carbonate deposits in marine fish intestines: a new source of biomineralization [J]. *Limnology Oceanography*, 1991, 36(6): 1227–1232.
- [6] Wilson R W, Gilmour K M, Henry R P, *et al.* Intestinal base excretion in the seawater-adapted rainbow trout a role in acid-base balance[J]. *Journal Experiment Biology*, 1996, 199(10): 2331–2343.
- [7] Smith H W. The absorption and excretion of water and salts by marine teleosts [J]. *American Journal of Physiology*, 1930, 93(2): 480–505.
- [8] Wood C M, Bucking C. The role of feeding in salt and water balance[M]//Grosell M, Ed. *The multifunctional gut of fish*. *Fish Physiology*. Burlington: Elsevier Inc, 2010, 30: 165–212.
- [9] Marshall WS, Grosell M. Ion transport and osmoregulation in fish[M]//Evans D H, Ed. *The physiology of fishes*. Boca Raton: CRC Press, 2005: 177–230.
- [10] Evans D H, Piermarini P M, Choe K P. The multifunctional fish gill: dominant site of gas exchange, osmoregulation, acid-base regulation, and excretion of nitrogenous waste [J]. *Physiology Reviews*, 2005, 85 (1): 97–177
- [11] Wilson R W, Wilson J M, Grosell M. Intestinal bicarbonate secretion by marine teleost fish-why and how? [J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2002, 1566(1–2): 182–193.
- [12] Wilson R W, Grosell M. Intestinal bicarbonate secretion in marine teleost fish-source of bicarbonate, pH sensitivity, and consequence for whole animal acid base and divalent cation homeostasis[J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2003, 1618 (2): 163–174.
- [13] Cooper C A, Bury N R, Grosell M. The effects of pH and the iron redox state on iron uptake in the intestine of a marine teleost fish, gulf toadfish (*Opsanus beta*) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 2006, 143 (3): 292–298.
- [14] Whittamore J M, Cooper C A, Wilson R W. HCO_3^- secretion and CaCO_3 precipitation play major roles in intestinal water absorption in marine teleost fish *in vivo* [J]. *American Journal of Physiology Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 2010, 298(4): R877–R886.
- [15] Perry C T, Salter M A, Harborne A R, *et al.* Fish as major carbonate mud producers and missing components of the tropical carbonate factory[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2011, 108(10): 3865–3869.
- [16] Cutler CP, Cramb G. Differential expression of absorptivecation-chloride-cotransporters in the intestinal and renal tissues of the European eel (*Anguilla anguilla*). *Comparative Biochemistry and Physiology-Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 2008, 149(1): 63–73.
- [17] Grosell M. Intestinal anion exchange in marine fish osmoregulation[J]. *The Journal of Experimental Biology*, 2006, 209(Pt 15): 281–2827.
- [18] Grosell M, Taylor J R. Intestinal anion exchange in teleost water balance[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2007, 148 (1): 14–22.
- [19] Grosell M. Intestinal anion exchange in marine teleosts is involved in osmoregulation and contributes to the oceanic inorganic carbon cycle[J]. *Acta Physiologica*, 2011, 202(3): 421–434.
- [20] Whitehorse J M. Osmoregulation and epithelial water transport: lessons from the intestine of marine teleost fish[J]. *Journal of Comparative Physiology-Part B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 2012, 182(1): 1–39.
- [21] Schultz S G. A century of (epithelial) transport physiology: from vitalism to molecular cloning [J]. *American Journal of Physiology Cell Physiology*, 1998, 274 (1 Pt 1): C13–C23.
- [22] Genz J, McDonald M D, Grosell M. Concentration of MgSO_4 in the intestinal lumen of *Opsanus beta* limits osmoregulation in response to acute hypersalinity stress [J]. *American Journal of Physiology Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 2012, 303(1): R105–R112.

- tive and Comparative Physiology, 2011, 300(4): R895–R909.
- [23] Taylor J R, Mager E M, Grosell M. Basolateral NBCe1 plays a rate-limiting role in transepithelial intestinal HCO_3^- secretion, contributing to marine fish osmoregulation [J]. The Journal of Experimental Biology, 2010, 213 (3): 459–468.
- [24] Kurita Y, Nakada T, Kato A, *et al.* Identification of intestinal bicarbonate transporters involved in formation of carbonate precipitates to stimulate water absorption in marine teleost fish[J]. American Journal of Physiology Regulatory, Integrative and Comparative Physiology, 2008, 294(4): R1402–R1412.
- [25] Ando M, Subramanyam M. Bicarbonate transport systems in the intestine of the seawater eel[J]. The Journal of Experimental Biology, 1990, 150: 381–394.
- [26] Grosell M, Wood C M, Wilson R W, *et al.* Bicarbonate secretion plays a role in chloride and water absorption of the European flounder intestine[J]. American Journal of Physiology Regulatory, Integrative and Comparative Physiology, 2005, 288(4): R936–R946.
- [27] Grosell M, Genz J. Ouabain-sensitive bicarbonate secretion and acid adsorption by the marine teleost fish intestine play a role in osmoregulation [J]. American Journal of Physiology Regulatory, Integrative and Comparative Physiology, 2006, 291(4): R1145–R1156.
- [28] Dixon J M, Loretz C A. Luminal alkalinization in the intestine of the goby [J]. Journal of Comparative Physiology-Part B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology, 1986, 156: 803–811.
- [29] Grosell M, Genz J, Taylor J R, *et al.* The involvement of H^+ -ATPase and carbonic anhydrase in intestinal HCO_3^- secretion in seawater-acclimated rainbow trout [J]. The Journal of Experimental Biology, 2009, 212(12): 1940–1948.
- [30] Fuentes J, Power D M, Canário A V. Parathyroid hormone-related protein-stanniocalcin antagonism in regulation of bicarbonate secretion and calcium precipitation in a marine fish intestine [J]. American Journal of Physiology Regulatory, Integrative and Comparative Physiology, 2010, 299(1): R150–R158.
- [31] Grosell M, Mager E M, Williams C, *et al.* High rates of HCO_3^- secretion and Cl^- absorption against adverse gradients in the marine teleost intestine: the involvement of an electrogenic anion exchanger and H^+ -pump metabolism? [J]. Journal of Experimental Biology, 2009, 212(Pt 11): 1684–1696.
- [32] Tresguerres M, Levin L R, Buck J, *et al.* Modulation of NaCl absorption by $[\text{HCO}_3^-]$ in the marine teleost intestine is mediated by soluble adenylyl cyclase [J]. American Journal of Physiology, Regulatory Integrative and Comparative Physiology, 2010, 299(1): R62–R71.
- [33] Cooper C A, Whittamore J M, Wilson R W. Ca^{2+} -driven intestinal HCO_3^- secretion and CaCO_3 precipitation in the European flounder in vivo: influences on acid-base regulation and blood gas transport[J]. American Journal of Physiology Regulatory, Integrative and Comparative Physiology, 2010, 298(4): R870–R876.
- [34] Fuentes J, Figueiredo J, Power D M, *et al.* Parathyroid hormone-related protein regulates intestinal calcium transport in sea bream (*Sparus auratus*) [J]. American Journal of Physiology Regulatory, Integrative and Comparative Physiology, 2006, 291(5): R1499–R1506.
- [35] Al-Jandal N J, Whittamore J M, Santos E M, *et al.* The influence of 17β -estradiol on intestinal calcium carbonate precipitation and osmoregulation in seawater-acclimated rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. Journal of Experimental Biology, 2011, 214(16): 2791–2798.
- [36] Faggio C, Torre A, Lando G, *et al.* Carbonate precipitates and bicarbonate secretion in the intestine of sea bass, *Dicentrarchus labrax* [J]. Journal of Comparative Physiology-Part B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology, 2011, 181(4): 517–525.
- [37] Shehadeh Z H, Gordon M S. The role of the intestine in salinity adaptation of the rainbow trout, *Salmo gairdneri* [J]. Comparative Biochemistry and Physiology, 1969, 30(3): 397–418.
- [38] Mekuchi M, Hatta T, Kaneko T. Mg-calcite, a carbonate mineral, constitutes Ca precipitates produced as a by-product of osmoregulation in the intestine of seawater-acclimated Japanese eel *Anguilla japonica* [J]. Fish Sciences, 2010, 76(2): 199–205.
- [39] Debenay J P, André J P, Lesourd M. Production of lime mud by breakdown of foraminiferal tests [J]. Marine Geology, 1999, 157(3): 159–170.
- [40] Reid R P, Macintyre I G. Carbonate recrystallization in shallow marine environments: a widespread diagenetic process forming micritized grains [J]. Journal Sedimentary Research, 1998, 68(5): 928–946.
- [41] González-Muñoz M T, Linares C D, Martínez-ruiz F, *et al.* Ca-Mg kutnahorite and struvite production by *Idiomarina* strains at modern seawater salinities [J]. Chemosphere, 2008, 72(3): 465–472.
- [42] Rivadeneya MA, Martín-Algarra A, Sánchez-Navas A, *et al.* Carbonate and phosphate precipitation by *Chromohalobacter marismortui* [J]. Geomicrobiology Journal, 2006, 23 (7): 89–101
- [43] Clarke A, Johnston N M. Scaling of metabolic rate with body mass and temperature in teleost fish [J]. Journal of Animal Ecology, 1999, 68(5): 893–905.
- [44] Jennings S, Mélin F, Blanchard J L, *et al.* Global-scale predictions of community and ecosystem properties from simple ecological theory [J]. Proceedings of the Royal Society B, 2008, 275 (1641): 1375–1383.
- [45] Matthews R K. Genesis of recent lime mud in southern British Honduras [J]. Journal of Sedimentary Research, 1966, 36(2): 428–454.

- [46] Andrews J E, Christidis S, Dennis P F. Assessing mineralogical and geochemical heterogeneity in the sub 63 micron size fraction of Holocene lime muds[J]. *Journal of Sedimentary Research*, 1997, 67(3): 531–535.
- [47] Reid R P, Macintyre I G, Post J E. Micritized skeletal grains in northern Belize lagoon: a major source of Mg-calcite mud[J]. *Journal of Sedimentary Research*, 1992, 62(1): 145–156.
- [48] 农业部渔业局. 2011 中国渔业统计年鉴[M]. 北京: 中国农业出版社, 2011.
- [49] 董双林. 系统功能视角下的水产养殖业可持续发展[J]. *中国水产科学*, 2009, 16(5): 798–805.
- [50] 农业部渔业局. 2010 中国渔业统计年鉴[M]. 北京: 中国农业出版社, 2010.
- [51] FAO. The state of world fisheries and aquaculture[R]. Rome: FAO. 2002.
- [52] 董双林. 高效低碳-中国水产养殖业发展的必由之路[J]. *水产学报*, 2011, 35(10): 1595–1600.
- [53] 章超桦, 曹文红, 吉宏武, 等. 水产资源低碳高效利用技术[J]. *水产学报*, 2011, 35(2): 315–320.
- [54] 唐启升. 碳汇渔业与又好又快的发展现代渔业[C]//北京: 中国工程院第 109 场工程科技论坛: “碳汇渔业与渔业低碳技术”论文集, 2010 :1–2.
- [55] 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.
- [56] 高坤山. 海洋酸化正负效应: 藻类的生理学响应[J]. *厦门大学学报: 自然科学版*, 2011, 50(2): 411–417.
- [57] 张明亮, 邹健, 方建光, 等. 海洋酸化对栉孔扇贝钙化、呼吸以及能量代谢的影响[J]. *渔业科学进展*, 2011, 32(4): 48–54.
- [58] Fabry V J, Seibel B A, Feely R A, *et al.* Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2008, 65(3): 414–432.
- [59] Caldeira K, Wickett M E. Oceanography: Anthropogenic carbon and ocean pH[J]. *Nature*, 2003, 425(6956): 365.
- [60] 徐皓, 张祝利, 张建华, 等. 我国渔业节能减排研究与发展建议[J]. *水产学报*, 2011, 35(3): 472–480.
- [61] Xian W W, Liu R Y, Zhu X H. Carbon budget of bastard halibut *Paralichthys Olivaceus* in relation to body weight and temperature [J]. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2003, 21(2): 134–140.
- [62] 康斌, 线薇薇, 武云飞. 不同摄食水平条件下鲮的碳收支研究[J]. *中国海洋大学学报*, 2007, 37(2): 247–250.
- [63] 陈中祥, 牟振波. 滤食性鱼类在淡水渔业中碳汇作用初探[J]. *水产学杂志*, 2011, 24(3): 65–68.
- [64] Kang B, Xian W W, Liu R Y. Transporting nutrients from sediments: nitrogen and carbon as indicators to measure scavenging ability of a detritivorous fish, *Liza haematocheila*[J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2005, 74(3–4): 283–290.
- [65] 康斌, 线薇薇, 武云飞. 两种饵料条件下鲮的碳收支研究[J]. *海洋科学*, 2010, 34(3): 11–14.
- [66] 李军, 徐长安, 徐世宏, 等. 真鲷能量收支和氮与碳收支的初步研究[J]. *海洋科学*, 1998(2): 46–48.
- [67] Phillios M J, Beveridge M C M, Ross L G. The environmental impact of salmonid cage culture on inland fisheries: Present status and future trends[J]. *Journal of Fish Biology*, 1985, 27(supp.A):123–137.
- [68] Kim J D, Breque J, Kaushik S J. Apparent digestibilities of feed components from fish meal or plant protein based diets in common carp as affected by water temperature[J]. *Aquatic Living Resources*, 1998, 11(4): 269–272.
- [69] Taylor J R, Grosell M. Feeding and osmoregulation: dual function of the marine teleost intestine[J]. *The Journal of Experimental Biology*, 2006, 209 (Pt 15): 2939–2951.
- [70] Dixon D L, Munday P L, Jones G P. Ocean acidification disrupts the innate ability of fish to detect predator olfactory cues [J]. *Ecology Letters*, 2010, 13(1): 68–75.
- [71] Munday P L, Dixon D L, Donelson J M, *et al.* Ocean acidification impairs olfactory discrimination and homing ability of marine fish[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2009, 106(6): 1848–1852.
- [72] Pörtner H O, Langenbuch M, Reipschläger A. Biological impact of elevated ocean CO₂ concentrations: lessons from animal physiology and earth history[J]. *Journal of Oceanography*, 2004, 60(4): 705–718.
- [73] Seibel B A, Walsh P J. Potential impacts of CO₂ injection on deep-sea biota[J]. *Science*, 2001, 294(5541): 319–320.

Carbonate deposits in marine fish intestines: contribution of marine fish cultures to carbon sink fisheries

LV Wei-qun^{1*}, CHEN A-qin¹, LIU Hui²

(1. College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

2. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China)

Abstract: A variety of marine ecosystems play an important role in the ocean biological carbon sink. More and more often, people are paying closer attention to impacts of marine fish on carbon cycle. Recent studies showed that marine fishes produce and excrete various forms of precipitated calcium carbonate with high magnesium content from their guts. Precipitation occurs as a by-product of the osmoregulatory requirement of teleosts to continuously drink Ca- and Mg-rich seawater. Using the Bahamian archipelago site specific fish biomass and carbonate excretion rate data, scientists estimated that marine fishes produce about 1.1×10^9 kg CaCO_3 /year as mud-grade carbonate, and it is potential sediment constituent. Marine fishes contribute over 14% to total estimated global carbonate mud production. Therefore, marine fishes represent a hitherto unrecognized but significant source of fine-grained carbonate sediment, and affect coastal carbon sink capacity. This directly affects connotation of carbon sink fisheries. The carbon budget of marine fishes culture may influence carbon source and carbon sink. Moreover, establishing the carbon budget model and their ability to trap carbon by cultured species is needed to produce realistic estimates for carbon sink value of marine fish culture.

Key words: marine fishes; culture; carbonate; carbon sink

Corresponding author: LV Wei-qun. E-mail: wqlv@shou.edu.cn