



# 铁施肥促进海洋浮游植物和生物碳泵的不确定性

孙涵晟<sup>1</sup>, 孙旭梅<sup>1</sup>, 王鑫威<sup>1</sup>, 姜海波<sup>1,2\*</sup>

1 宁波大学海洋学院, 浙江 宁波 315211

2 南方海洋科学与工程广东省实验室(珠海), 广东 珠海 519080

孙涵晟, 孙旭梅, 王鑫威, 姜海波. 铁施肥促进海洋浮游植物和生物碳泵的不确定性. 微生物学报, 2022, 62(12): 4592–4605.

Sun Hansheng, Sun Xumei, Wang Xinwei, Jiang Haibo. Uncertainties of ocean iron fertilization in improving the growth of marine phytoplankton and the efficiency of biological carbon pump. *Acta Microbiologica Sinica*, 2022, 62(12): 4592–4605.

**摘要:** 铁作为浮游植物所必需的微量元素, 限制了全球超过三分之一海域的初级生产力, 尤其是在高营养盐、低叶绿素海域(high nutrient low chlorophyll, HNLC)。长期以来海洋铁施肥被认为是一项可以降低大气二氧化碳含量的地球工程策略。然而通过 13 次海洋人工铁施肥(artificial ocean iron fertilization, aOIF)实验发现, 铁的额外添加对海洋深层碳输出量的促进作用要显著低于预期。本文简要地总结了碳在海洋和大气中的循环过程, 回顾了人工铁施肥实验对生物碳泵和碳通量等的影响, 分析了从海洋铁施肥到海洋碳汇关键生物地球化学过程的影响因素。综合分析发现, 科学界对生物碳泵过程及其调控机制的认识仍十分浅薄, 考虑到海洋铁施肥还会对海洋生态系统带来一定的负面作用, 铁施肥能否作为降低大气中 CO<sub>2</sub> 的有效手段, 以达到碳中和并缓解温室效应仍需进一步研究。

**关键词:** 碳循环; 海洋浮游植物; 海洋铁施肥; 生物碳泵

**基金项目:** 国家自然科学基金(91951111, 42188102, 32170108); 南方海洋科学与工程广东省实验室(珠海)自主科研项目(SML2021SP204)

Supported by the National Natural Science Foundation of China (91951111, 42188102, 32170108) and by the Independent Research Projects of Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Zhuhai, SML2021SP204)

\*Corresponding author. E-mail: [jianghaibo@nbu.edu.cn](mailto:jianghaibo@nbu.edu.cn)

Received: 23 July 2022; Revised: 8 October 2022; Published online: 13 October 2022

# Uncertainties of ocean iron fertilization in improving the growth of marine phytoplankton and the efficiency of biological carbon pump

SUN Hansheng<sup>1</sup>, SUN Xumei<sup>1</sup>, WANG Xinwei<sup>1</sup>, JIANG Haibo<sup>1,2\*</sup>

1 School of Marine Sciences, Ningbo University, Ningbo 315211, Zhejiang, China

2 Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Zhuhai), Zhuhai 519080, Guangdong, China

**Abstract:** Iron, an essential microelement for phytoplankton growth, limits primary productivity in more than one third of the global oceans, especially in the high-nutrient low-chlorophyll (HNLC) sea areas. Ocean iron fertilization has long been considered as a geoengineering strategy to reduce the atmospheric carbon dioxide level. However, 13 experiments of artificial ocean iron fertilization (aOIF) demonstrated that the promotion effect of iron addition on carbon output in the deep ocean was significantly lower than expected. This paper summarizes the cycle of carbon in the ocean and the atmosphere, reviews the effects of artificial iron fertilization experiments on biological carbon pump and carbon flux, and analyzes the factors influencing the marine biogeochemical process from ocean iron fertilization to ocean carbon sink. According to the review, we conclude that the scientific community has limited understanding of the process and regulation mechanism of biological carbon pump. Considering the certain negative effects of ocean iron fertilization on the marine ecosystem, further research needs to be conducted to reveal whether iron fertilization can be adopted to reduce the carbon dioxide in the atmosphere to achieve carbon neutrality and mitigate the current greenhouse effect.

**Keywords:** carbon cycle; marine phytoplankton; ocean iron fertilization; biological carbon bump

自工业革命以来,大量化石燃料的使用导致大气 CO<sub>2</sub> 的升高和气候变暖等一系列环境问题,严重威胁了全球可持续性发展。世界各国正在寻求“碳中和”策略,其目标是将全球平均气温较前工业化时期上升幅度控制在 2 °C 以内<sup>[1]</sup>。海洋负排放是实现“碳中和”目标的重要途径之一,海洋作为重要的碳汇,每年吸收人类活动产生温室气体的 30%,在地球碳循环中起着重要的作用<sup>[2]</sup>。海洋浮游植物通过光合作用在生物碳泵过程中具有驱动作用,它们的生长和繁殖在很多海域受到表层海水铁浓度不足的限制。长期以来,部分科学家认为海洋铁施肥是促进海洋吸收大

气多余 CO<sub>2</sub> 的重要策略,然而 13 次人工海洋铁施肥(artificial ocean iron fertilization, aOIF)实验对初级生产力和深海碳输出量的促进作用都远低于预期<sup>[3]</sup>。铁施肥并不一定促进海洋浮游植物生长,其效果还受到光照、温度和其他营养盐限制因素的影响。与此同时,海洋表层浮游植物生物量和初级生产力的增加并不一定直接导致深海碳输出量的增加,这种不确定性使得生物碳泵(biological carbon pump, BCP)的效率受到质疑<sup>[4]</sup>。因此,有必要从本质上对通过 aOIF 调控 BCP 进而解决气候变暖问题的基本原理、过程和影响因素进行深入细致地分析。

# 1 全球碳循环与海洋碳增汇

## 1.1 全球碳循环过程

全球碳循环主要是指碳元素在大气、海洋、陆地三大碳库间的循环,这3种碳库中碳储量由大到小依次为海洋、陆地、大气,其中无机化合物  $\text{CO}_2$  是碳循环过程中最关键的物质形态<sup>[5]</sup>。碳排放过程主要包括化石燃料燃烧和土地利用等人为活动导致的  $\text{CO}_2$  释放,其次各种生命有机体通过呼吸作用不断地排放  $\text{CO}_2$ 。 $\text{CO}_2$  的吸收过程主要通过植物的光合作用而实现,它们吸收固定大气中  $\text{CO}_2$  并完成  $\text{CO}_2$  在生物圈中的循环,同时海洋又通过物理、化学、生物过程从大气中吸收部分  $\text{CO}_2$ ,从而形成了一种“陆地—大气—海洋”的碳循环模式<sup>[5-8]</sup>。

## 1.2 海洋碳的存在形式与循环过程

作为储碳量最大的生态系统,海洋中碳的存在形式大致可分为无机碳和有机碳2大类。其中,无机碳又可以分为颗粒无机碳(particulate inorganic carbon, PIC)和溶解性无机碳(dissolved inorganic carbon, DIC)<sup>[9]</sup>。DIC是海水中碳的主要存在形式,在海洋中的储量约4万 Gt C,包括碳酸氢根( $\text{HCO}_3^-$ )、碳酸根( $\text{CO}_3^{2-}$ )及碳酸( $\text{H}_2\text{CO}_3$ )<sup>[6]</sup>。在海水中只有约10%的碳以有机态的形式存在,有机碳分为颗粒有机碳(particulate organic carbon, POC)和溶解性有机碳(dissolved organic carbon, DOC),其中95%的有机碳是DOC,而95%的DOC又是生物不可利用的惰性溶解有机碳(recalcitrant dissolved organic carbon, RDOC),其数量变动会影响全球气候变化<sup>[10]</sup>。穿越海—气界面  $\text{CO}_2$  通量的大小和方向是由海—气间  $\text{CO}_2$  分压( $p\text{CO}_2$ )决定的,而  $p\text{CO}_2$  又会受到物理、化学和生物等因素的影响<sup>[11]</sup>。海洋浮游植物通过固定水体中的无机碳,降低海洋表层水体的  $p\text{CO}_2$ ,进一步通过物理溶

解泵和碳酸盐泵(carbonate pump, CP)之间的平衡来介导大气中的  $\text{CO}_2$  溶解进入水体,从而使大气中  $\text{CO}_2$  含量降低<sup>[12-13]</sup>。因此,浮游植物调节海洋碳循环的过程不仅涉及到BCP过程(包括微生物碳泵),还与海洋物理和化学过程密切相关<sup>[14]</sup>。

BCP主要借助浮游植物的光合作用将大量无机碳转化成有机碳,再通过食物链使有机碳以排泄物、动植物残体等形式从上层海水中沉降下去<sup>[4]</sup>。在沉降的过程中,大部分有机物被细菌消耗并通过呼吸作用再次以  $\text{CO}_2$  的形式排放回海洋或大气中;另外一部分POC经过长期沉降过程进入沉积层<sup>[15]</sup>。 $\text{CO}_2$ 通过BCP这一过程从海水表层转移至海洋深层中储存起来,由此在较长时间内脱离了碳循环过程被封存下来,所以海洋深层的有机碳输出代表了海洋中真正的碳汇量<sup>[16]</sup>。此外,我国科学家焦念志院士还提出了“微型生物碳泵(microbial carbon pump, MCP)”的碳汇方式,浮游植物所产生的部分DOC会被部分异养浮游细菌转化为RDOC,这类RDOC可以在较长时间内(4 000–6 000年)保持稳定不被降解,因此被认为对海洋碳汇具有重要贡献<sup>[10,17]</sup>(图1)。

## 1.3 海洋碳增汇——实现碳中和的重要途径

习近平总书记在第75届联合国大会一般性辩论上提出“中国努力争取2060年前实现碳中和”的宏伟目标<sup>[18]</sup>。对于碳中和而言,减少向大气中排放  $\text{CO}_2$  和通过增加对大气  $\text{CO}_2$  的隔离和封存是2条根本途径<sup>[19]</sup>。占地球表面积约71%的海洋是地球最大的活跃碳库,每年吸收约30%由人类活动排放到大气中的  $\text{CO}_2$ ,并且海洋储碳周期可达数千年<sup>[20]</sup>。海洋作为极具潜力的碳汇生态系统,在气候变化中发挥着不可替代的作用<sup>[21-22]</sup>。BCP作为海洋碳循环的重要途径之一,如何通过

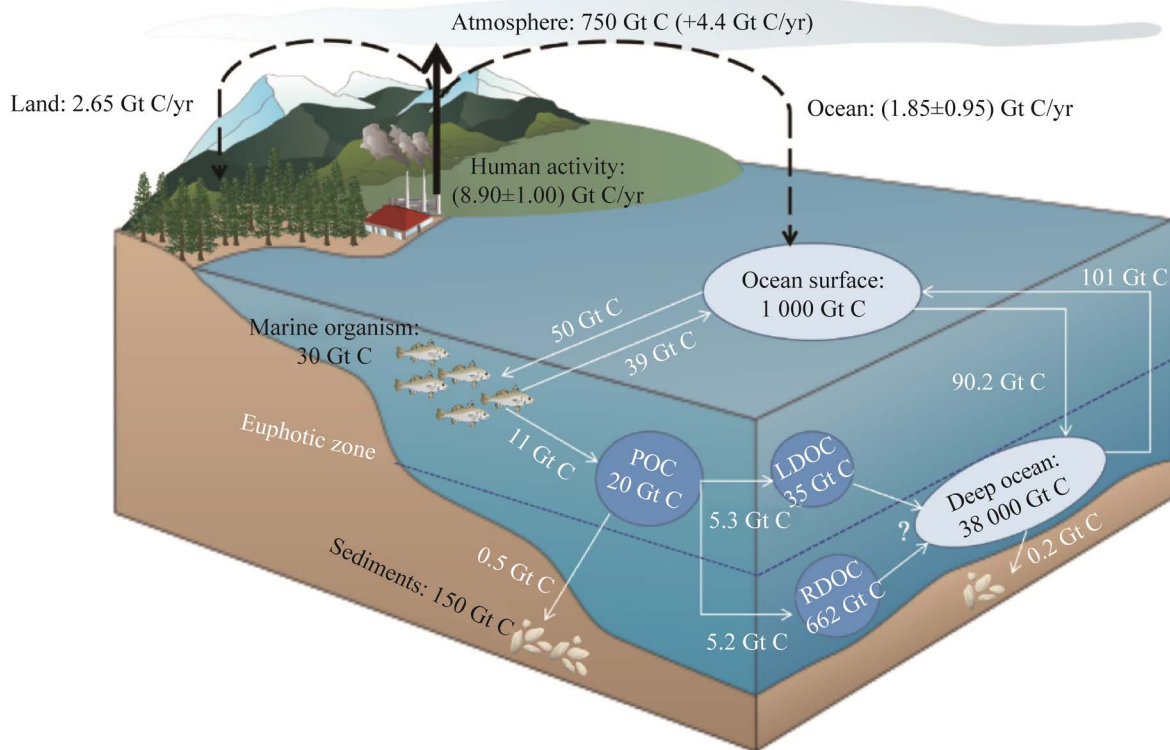


图 1 地球碳循环模式示意图及碳通量<sup>[17]</sup>

Figure 1 Schematic diagram of the Earth's carbon cycle model<sup>[17]</sup>.

提高海洋初级生产力来增加碳汇受到人们的广泛重视。然而，由于初级生产力和碳输出量之间的不一致性使得 BCP 效率大大降低，通常认为只有 1%–10% 初级生产力固定的有机碳能够到达深海 (>1 000 m) 形成碳汇<sup>[23]</sup>。尽管历史上海洋人工铁施肥实验对海洋碳汇促进作用不尽人意，但是为认识 BCP、海洋初级生产力和碳汇之间的关系提供了很好的案例。下文将重点回顾铁施肥实验，进一步分析初级生产力和碳汇之间的非线性关系，阐述铁施肥促进 BCP 不确定性的原因。

## 2 铁限制假说与铁施肥实验

铁作为海洋初级生产者必需的微量金属元素，参与很多关键的生命过程，包括光合作用、呼吸作用以及固氮作用等<sup>[24]</sup>。铁施肥的前提是铁的添加促进浮游植物的生长和碳固定，进而

促进生物碳泵。由于高营养盐、低叶绿素海域 (high nutrient low chlorophyll, HNLC) 受到了铁浓度的限制，因此海洋“铁施肥”尤其是在 HNLC 海域开展的铁施肥被认为是促进 BCP、减少大气 CO<sub>2</sub> 浓度的简单高效策略<sup>[25]</sup>。尽管在天然铁施肥海域，铁的生物可利用性对 BCP 的影响较为显著<sup>[3]</sup>，然而在 13 次 aOIF 实验中，铁的添加对初级生产力和有机碳输出量的促进作用都远不如预期<sup>[26–27]</sup>，一些影响海洋浮游植物生物量和生物碳泵的关键因素有待深入剖析<sup>[28]</sup>。

### 2.1 铁限制假说的理论基础

海洋浮游植物的生长除了受到温度、光照的限制之外，主要受表层海水硝酸盐、磷酸盐和硅酸盐等大量营养盐的限制以及一些微量营养元素的影响<sup>[29]</sup>。在 HNLC 海域，氮、磷等营养盐含量比较丰富，浮游植物的生物量和初级

生产力主要受到铁浓度的限制<sup>[3]</sup>。因此, 美国科学家 Martin 于 20 世纪 90 年代提出著名的“铁假说”理论, 即如果给 HNLC 海域进行人工“补铁”, 浮游植物的生物量和初级生产力将会显著提高, 并加速碳向深海的输出, 从而降低大气中 CO<sub>2</sub> 含量以缓解温室效应<sup>[30]</sup> (图 2)。

## 2.2 海洋人工铁施肥实验的总体效果

为验证“铁假说”理论, 自 1990 年以来科学家分别在赤道太平洋、南大洋和北太平洋的 HNLC 海区进行了 12 次中尺度规模的 aOIF (表 1), 在非 HNLC 海域进行了一次铁施肥<sup>[3]</sup>。在赤道太平洋和南大洋中, 铁是海洋初级生产力的关键限制因子已经被证明<sup>[26]</sup>。实验结果表明, 铁可以有效地提高浮游植物生物量和初级生产力, 此外还会改变浮游植物的群落结构<sup>[31]</sup>。例如在 EisenEx、SOIREE 等 7 次 aOIF 实验中均发现铁限制的减缓可以促进硅藻生长, 浮游植物群落由原先占主导地位的聚球藻和原绿球藻向硅藻发生了转变<sup>[32-33]</sup>。然而在部分海域, 硅藻的生物量还受到其他营养盐和环境捕食者压力的限制。例如在 SAGE 和 LOHAFEX 实验中, 铁的施加并未

导致硅藻群落爆发, 因为其生物量主要受到了硅酸盐限制的影响; 而在北太平洋 SEEDS-2 实验中, 来自环境中捕食者的压力成为了硅藻生物量的主要限制因子<sup>[34-35]</sup>。由此可见, 铁施肥只是促进初级生产力的条件之一, 但不是促进初级生产力的必然条件, 初级生产力的提高还受到其他营养盐、温度、光照等其他因素的共限制。

人工铁施肥的最终目的是为了改变气候, 因此仅仅促进初级生产力是远远不够的, 只有促进有机碳向深海的碳汇和封存, 促进 BCP 才能实现大气 CO<sub>2</sub> 的减少。因此, 碳汇通量的评估至关重要, 通常碳汇效率是根据混合层以下的碳输出量来反映的<sup>[36]</sup>。尽管多数 aOIF 实验在施加铁后, 对海洋初级生产力和海水表层叶绿素的含量有一定提升, 海—气之间  $p\text{CO}_2$  也有所降低, 但除 EIFEX 实验外, 其余几次 aOIF 实验中均未监测到碳输出量具有显著增加<sup>[37]</sup>, 让人们意识到 BCP 对大气 CO<sub>2</sub> 的调节与物理过程 (如溶解度泵等) 具有密切的联系, BCP 对碳汇的贡献具有长时间尺度的特点, 这让铁施肥的真正碳汇通量评估具有复杂性。

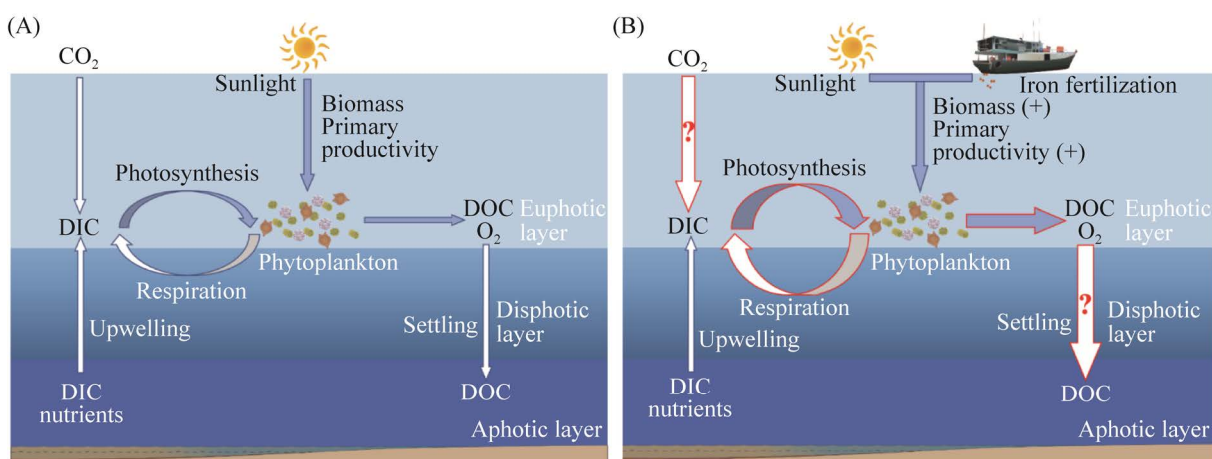


图 2 “铁假说”理论示意图(据文献[3]修改)

Figure 2 Schematic diagram of the “iron hypothesis” theory. A: the efficiency of biological pump dominated by phytoplankton under normal conditions; B: the efficiency of biological pump dominated by phytoplankton after iron fertilization, the red arrow indicates that this process will be promoted after iron fertilization (revised according to reference [3]).

表 1 历史上 13 次海洋人工铁施肥实验总结表<sup>[3]</sup>Table 1 Summary of artificial ocean iron fertilization (aOIF) experiments<sup>[3]</sup>

Experiment	Location, time & patch size	Initial iron/ (nmol/L)	After iron/ (nmol/L)	$\Delta p\text{CO}_2$ / ( $\mu\text{atm}$ )	$\Delta\text{DIC}$ / ( $\mu\text{mol/L}$ )	$\Delta\text{Chla}$ / ( $\text{mg/m}^3$ )	$\Delta\text{PP}$ / [ $\text{mg C}/(\text{m}^2 \text{ day})$ ]	$\Delta\text{Export flux}$ / [ $\text{mg C}/(\text{m}^2 \text{ day})$ ]*
IronEx-1	Equatorial Pacific Oct 1993 (64 km <sup>2</sup> )	0.06	3.60	-13.0	-6.0	0.41	505-880	N.D.
IronEx-2	Equatorial Pacific May 1995 (72 km <sup>2</sup> )	0.02	2.00	-73.0	-27.0	3.80-3.85	~1 800	516 (25 m)
SOIREE	Southern Ocean Feb 1999 (50 km <sup>2</sup> )	0.08	3.80	-(38.0- 32.0)	-(18.0- 15.0)	1.75	~1 180	N.D.
EisenEx	Southern Ocean Nov 2000 (50 km <sup>2</sup> )	0.06	2.00	-(20.0- 18.0)	-(15.0- 12.0)	2.00	570-660	N.D.
SOFeX-N	Southern Ocean Jan-Feb 2002 (225 km <sup>2</sup> )	N.D.	1.20	-26.0	-14.0	~2.45	~1 356	N.D.
SOFeX-S	Southern Ocean Jan-Feb 2002 (225 km <sup>2</sup> )	N.D.	0.70	-36.0	-21.0	~3.50	~756	76 (50 m) 123 (100 m)
EIFEX	Southern Ocean Feb-Mar 2004 (167 km <sup>2</sup> )	0.08-0.20	1.50	-30.0	-13.0	2.46	~750	~1 352 (100 m)*
SAGE	Southern Ocean Mar-Apr 2004 (36 km <sup>2</sup> )	0.09	3.03	8.0	25.0	0.70	360	N.D.
LOHAFEX	Southern Ocean Jan-Mar 2009 (300 km <sup>2</sup> )	N.D.	2.00	-(15.0- 7.0)	N.D.	0.75	>600	~32 (100 m)
SEEDS-1	Subarctic North Pacific Jul-Aug 2001 (80 km <sup>2</sup> )	0.05	2.90	-130.0	-58.0	20.9-21.0	1 250	323 (50 m) 17 (100 m)
SERIES	Subarctic North Pacific Jul-Aug 2002 (77 km <sup>2</sup> )	<0.10	>1.00	-85.0	-37.0	~4.65	>1 700	~342 (50 m) ~144 (100 m)
SEEDS-2	Subarctic North Pacific Jul-Aug 2004 (64 km <sup>2</sup> )	0.17	1.38	~-6.0	N.D.	2.20	>610	290 (40 m) 21 (100 m)
FeeP	Subtropical North Atlantic <sup>▲</sup> Apr-May 2004 (25 km <sup>2</sup> )	0.20-0.40	3.00	N.D.	~-1.0	0.01	N.D.	N.D.

N.D.: not detected; <sup>▲</sup>: LNLC region; \*: values of export flux (carbon output) in brackets correspond to the depth of measurement. The significant increase of  $\Delta\text{Export flux}$  was only found in experiment "EIFEX".

### 2.3 铁施肥实验存在的问题

评估 aOIF 能否作为用于缓解全球变暖的有效地球工程, 根本是要考虑其对碳输出量的影响<sup>[26]</sup>。然而早期的 aOIF 实验表明, 从铁施肥到初级生产力、深海的碳输出量以及海气  $\text{CO}_2$  交换通量过程都具有很大的不确定性<sup>[38]</sup>。例如, 浮游植物经光合作用形成的 POC 还可以通过浮游动物的粪便或尸体直接沉降, 在此过程中还可能进一步被摄食、降解和再矿化<sup>[4]</sup>。然

而, 深海浮游动物所参与的碳输出过程尚未被准确评估, 因此无法用初级生产力和食物网络结构来全面推测海域的碳输出量<sup>[39]</sup>。其次, 由于检测技术和设备的限制, BCP 对碳输出量的影响尚未被完全了解与量化, BCP 效率可能随着环境条件、检测技术等其他未知因素发生变化<sup>[36]</sup>。

此外, 铁施肥对有机物再矿化过程的促进还可能导致海水中氧气含量的降低<sup>[40-41]</sup>。厌氧环境会加速  $\text{N}_2\text{O}$ 、 $\text{CH}_4$  等温室气体的产生, 从

而抵消铁施肥的固碳效率<sup>[42]</sup>。同时有研究表明,铁施肥实验还会造成有害藻华的爆发,使得水体中藻毒素的含量增加,造成海洋生态的进一步恶化<sup>[43]</sup>。对于人工铁施肥的验证还会受到自然极端事件发生的影响,例如火山爆发、地质板块活动、海洋环流和热浪发生频率增加等。这些自然活动所造成海洋环境因素的改变都会增加人工铁施肥实验结果的不确定性。火山爆发、海洋热浪等问题的发生会导致海水温度的不断上升,而温度的改变会显著降低铁施肥的生态效益<sup>[44]</sup>。这主要是BCP对温度存在一定的敏感性所导致的,因为下沉有机物的再矿化速率受温度的影响进而导致BCP的效率会随着海洋变暖而降低<sup>[45]</sup>。因此要全面分析铁施肥的碳增汇效益,这些极端事件发生对其的影响也不容忽视。

### 3 影响人工铁施肥不确定性的主要因素

aOIF促进海洋初级生产力的前提是海水中生物可利用铁浓度是浮游植物生长的唯一限制因子,否则铁施肥的效果将会受到其他限制因子的制约<sup>[46]</sup>。即使铁是海洋初级生产力的唯一限制因子,人为添加的铁能否在较长时间内满足浮游植物的需求也具有不确定性<sup>[47]</sup>。想要探究人工铁施肥对碳汇的影响,我们需了解铁在水体中的存在形式以及浮游植物对铁的生物可利用性,同时需认识到不同浮游植物对铁限制的敏感性存在差异<sup>[48-49]</sup>。此外,浮游植物和初级生产力的增加并非一定会促进BCP,因为它们之间的关系并不是完全线性的<sup>[35-36]</sup>。这与水体中浮游动物的捕食效率、异养细菌的分解代谢以及再矿化速率、浮游植物本身的沉降速率、活性有机碳向惰性有机碳的转变及其在水体中的保留

时间等因素之间都存在着密切的关系<sup>[50-51]</sup>。

#### 3.1 铁施肥促进海洋浮游植物生物量的不确定性因素

##### 3.1.1 铁元素的可利用性

大洋真光层(euphotic zone, Ez)中铁的浓度为0.5–1.0 nmol/L,在HNLC海域甚至低于0.1 nmol/L,因此铁元素成为该海域初级生产力的重要限制因子<sup>[48]</sup>。海水中大部分铁主要以非溶解态形式存在,少量以溶解态铁自由游离(Fe<sup>2+</sup>)或以配体螯合物形式存在,其中Fe<sup>2+</sup>是浮游植物主要的铁利用形式<sup>[52-53]</sup>。上述的aOIF实验中,主要用到的是工业硫酸亚铁(Fe<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>·7H<sub>2</sub>O),由于海洋的整体环境偏碱性,二价铁离子很容易被氧化成三价,形成铁氧化物结晶从海水表层沉淀下去<sup>[54]</sup>。通常HNLC海域的本底溶解铁浓度不足0.1 nmol/L,在aOIF实验过程中,虽然监测到水体表层初始溶解的铁浓度增加到1.0–4.0 nmol/L,但在铁施肥后几天内又降低到本底浓度<sup>[55-56]</sup>。相较于硫酸亚铁等无机二价铁更容易受到环境中氧气的影响,由铁氧化细菌所产生的生物合成性铁可能更为有效,它们的存在形式是三价铁与有机络合物的结合,不易结晶,具有更强的稳定性,并且研究表明这类生物合成铁更容易被硅藻所利用<sup>[57]</sup>。

##### 3.1.2 浮游植物对铁元素的需求

海洋初级生产者主要包括蓝藻和硅藻,它们分别贡献了50%和40%的海洋碳固定<sup>[58-59]</sup>。但它们对铁生物可利用性的响应有所不同,主要表现在铁吸收机制上的差异。其中蓝藻对铁的转运主要依靠外膜孔蛋白的被动扩散,但是孔蛋白只能使较小的亲水分子和溶解性离子通过<sup>[60]</sup>。对于较大的螯合铁复合物,某些蓝藻(束毛藻,聚球藻 PCC 7002)通过外膜上存在的特殊跨膜转运蛋白(TonB-dependent transporters, TBDTs)复合物进行摄取<sup>[61]</sup>。在铁限制环境下,

聚球藻 PCC 7002 还可以通过分泌铁载体与环境中的铁离子螯合, 从而增加胞外的铁浓度<sup>[62]</sup>。相较于蓝藻而言, 硅藻比表面积更低, 导致其通过被动扩散获得铁的效率比蓝藻低, 因此硅藻更容易受到铁浓度的限制<sup>[31]</sup>。此外, 硅藻生物量还受到硅元素的限制<sup>[61]</sup>。

不同浮游植物沉降特性的差异也会影响到其细胞中 POC 向深海的输出效率。蓝藻等微型浮游植物的沉降速率较低, 通常小于 1–10 m/day<sup>[63]</sup>。相对而言, 硅藻具有更大的体积和沉降速率, 它们的硅质外壳不仅提供了重要的压载物, 同时在一定程度上降低了其被捕食的概率, 增加了它们沉降到海底的机率, 因此人们往往认为硅藻对于海洋碳汇具有更重要的作用<sup>[64]</sup>。

### 3.2 微型生物碳泵对海洋铁施肥效果的影响

以往的人工铁施肥实验, 尚未充分考虑微型生物碳泵(microbial carbon pump, MCP)对有机碳沉降和储存的作用。海洋中存在着数量巨大的微生物(microbes), 它们可以利用浮游植物产生活性溶解有机碳(labile dissolved organic carbon, LDOC)支持自身代谢同时产生新的 RDOC 组分, 例如多糖、脂蛋白和其他胞外多聚物。这些胞外多糖具有一定的生物惰性, 无法被深海细菌直接作为碳源所利用, 因此可以在深海中通过长期积累形成 RDOC 组分<sup>[65]</sup>。由于 RDOC 在海水中存在周期很长, 所以相当于将大气中的 CO<sub>2</sub> 封存在深海<sup>[66]</sup>。

作为丰富度最高的海洋生命粒子, 病毒可以通过感染和裂解原核生物来改变海洋微生物食物链中能量和物质的通量。病毒甚至可以使细菌和古细菌的生物量脱离主食物链从而形成“病毒回路”, 减少碳源向海洋上层营养级的输送<sup>[10]</sup>。同时, 在海洋变暖和层化速率加快的背景下, 所介导的碳输出量会增加<sup>[38]</sup>。由此预测 MCP 的固碳效率将比 BCP 更为显著, 并且对

缓解全球气候变化产生更有利的影响<sup>[38]</sup>。但是 MCP 对碳汇的影响表现在长时间尺度上, 将 RDOC 视为快速响应的碳储库, 会导致大气 CO<sub>2</sub> 封存海洋容量的模型计算出现偏差<sup>[51]</sup>, 但是 RDOC 的具体评估方法尚不完善, 因此铁施肥对 MCP 的具体影响还需要更进一步的研究。

### 3.3 海洋碳通量评估方法对铁施肥效果的影响

南大洋 SOFeX 实验结果表明, 向海洋中加入 1.3 t 铁源将导致 100 m 深处 POC 通量增加至 2 100 t, 相当于每摩尔 Fe<sub>施加</sub>:C<sub>固定</sub> 仅为  $1.3 \times 10^{-4}$ <sup>[26]</sup>。根据此结果推算, 通过 aOIF 以增加海洋碳汇达到碳中和目标将需要耗费至少 1.5 Gt 的工业硫酸亚铁! BCP 作为影响铁施肥效应的重要因素之一, 想要准确量化其所驱动的碳通量并不简单。BCP 本身并不是一个简单的生物过程, 不能单一地通过有机碳的沉降速率来反映<sup>[4]</sup>。除了 BCP 之外, 还存在其他几种有助于碳封存的方式, 包括中远洋动物昼夜迁移介导的碳运输, 浮游动物的季节性迁移和冬眠(仅在部分地区观察到)<sup>[67–68]</sup>。此外, 最近的研究表明, 采用固定的参考深度或选取相对于真光层的深度来评估 POC 输出量, 二者之间的结果差异可能高达一倍左右。当实际真光层深度小于固定深度时, 固定深度评估法会降低 BCP 的实际碳输出效率, 反之碳输出效率将会被高估<sup>[4]</sup>。

### 3.4 从“铁施肥”到“缓解温室效应”的关键步骤

想要通过铁施肥来实现缓解温室效应的目的, 需要考虑以下几个关键步骤。第一, 铁施肥能否促进海洋浮游植物生物量与初级生产力? 第二, 被浮游植物固定的无机碳通量能否增加? 第三, 浮游植物产生的有机碳能否长时间脱离海—气碳循环? 第四, 有机碳的封存能



否能否促进大气 CO<sub>2</sub> 向海洋中溶解, 以缓解温室效应? 针对这几点疑问, 只有第二点相对较为明确, 浮游植物生物量的增加通常促进 DIC 的吸收, 因为碳作为浮游植物生长繁殖的物质和能量基础, 浮游植物光合固碳量通常大于其呼吸所释放的碳量<sup>[69]</sup>。而第一、三、四点具有较大的不确定性, 需要谨慎评估。尽管在 HNLC 海域, 大多数铁施肥实验增加了浮游植物生物量和初级生产力, 但其效率显著低于 Martin 铁假说的预期。这些不确定因素包括铁在表层海水的保留时间和生物可利用性、不同浮游植物对铁の利用程度以及其他营养盐的共限制等<sup>[3]</sup>。其次, 从经济角度和有效性来看, 想要达到碳中和(人类活动每年释放碳量约 10 Gt)所施加的铁量是十分巨大的, 而且其时间持续性是远远不够的<sup>[70]</sup>。再次, 铁施肥促进大气 CO<sub>2</sub> 向海洋的封存, 不仅涉及到生物泵, 还涉及到物理溶解泵、微生物碳泵、碳酸盐反泵以及海洋动力学等一系列复杂的过程, 其中生物泵效率又受到浮游植物沉降速率与被捕食率、异养细菌代谢速率、有机碳再矿化速率和碳通量监测手段等因素的制约<sup>[16]</sup>。最后, 考虑到铁施肥可能对环境带来的负面影响, 想要简单地通过海洋铁施肥来达到碳中和目的并解决全球温室效应还需要对其进行更进一步的科学评估<sup>[71]</sup>。

综上所述, 影响大洋人工铁施肥效果的因素繁多, 机制复杂。按量化、归因、管理的 3 层逻辑梳理主要分为以下几点: (1) 直接因素, 包括铁生物可利用性等。海洋人工铁施肥最关键影响因素取决于水体中铁的维持时间与有效性, 只有保证这 2 点才会促进缺铁海域浮游植物的生物量和初级生产力, 这是生物泵碳汇过程的前提。然而铁施肥促进铁的生物可利用性具有不确定性, 体现在铁在表层海水中的存在形式、三价铁氧化态的溶解度、保留时间、浮

游植物群落对缺铁的敏感性等。(2) 间接因素, 其他环境因子的共同作用以及碳输出量评估技术等。由于温度、其他元素的共限制以及自然极端事件等因素的影响, 导致铁施肥促进浮游植物生物量具有不确定性。铁施肥促进碳输出量的评估方法往往较为复杂, 首先是对生物泵碳通量的测定方法是否精确, 其次是否有量化到其他通路对碳输出量评估(如是否量化了 RDOC 的碳储量)等等。(3) 最后, 针对未来指导海洋铁施肥工作还需要依靠更加科学、成熟和完善的海洋碳汇模型来帮助碳通量的精准测定, 需要量化不同过程(如物理溶解度碳泵等)对海洋碳源/汇通量的贡献, 这对量化铁施肥的直接贡献和科学评价与管理海洋铁施肥策略提出了更高的要求。

## 4 铁施肥在“碳中和”的应用策略

在很多开放海域, 铁不是海洋初级生产力唯一营养盐限制元素, 即使在 HNLC 海域铁施肥后, 也很快会转变为氮或者磷的限制。因此在寡营养海域内添加铁等营养盐, 可以考虑按照合适比例进行多种营养物质“共同施肥”的方案。同时可考虑通过人工上升流和下降流相结合的方法来促进海洋对 CO<sub>2</sub> 的吸收及其向深海的转移<sup>[72]</sup>。上升流可以将温度更低、营养盐和 CO<sub>2</sub> 浓度更丰富的深层海水带到表层, 促进浮游植物的生长繁殖; 而下降流可以将表层浮游植物固定的碳转移至深海<sup>[73]</sup>。

除了铁施肥策略之外, 可以结合实施多种综合手段促进海洋碳增汇。湿地生态系统的固碳速率是陆地森林系统的 10 倍甚至更多, 构建相关示范区以便科学地保护及管理滨海湿地生态系统可以作为策略之一<sup>[74]</sup>。与此同时, 还可以建立绿色健康的海洋牧场, 构建贝、藻和底栖生物共养的立体化生态养殖系统<sup>[2]</sup>。还应兼

顾 MCP 生态效率和富营养化等问题, 通过对 MCP 过程与异养微生物呼吸作用的综合分析, 结合营养盐利用效率研发相应高效且低成本碳汇策略<sup>[10]</sup>。最后, 可通过修复珊瑚礁和大型海藻或海草等生态群落以促进海洋碳汇过程, 从而更好地发挥海洋在“碳中和”中的作用。

## 5 总结与展望

本文通过总结和分析以往数次 aOIF 实验结果, 可以得出以下主要结论:

(1) 海洋碳汇涉及到物理溶解泵、碳酸盐泵和 BCP 等一系列复杂的过程, 其中生物泵扮演了极为重要的角色。但是 BCP 的效率受到浮游植物沉降速率与被捕食率、异养细菌代谢速率和有机碳再矿化速率等因素的制约, 导致铁施肥促进 BCP 和海洋碳汇的效率大打折扣。

(2) 尽管 HNLC 海域铁的施加可以促进浮游植物生物量和初级生产力的增加, 但铁的生物可利用性、不同浮游植物对铁限制的响应以及环境中营养盐共限制等因素的制约仍不可忽视。

(3) 评估铁施肥对碳汇的影响主要取决于 BCP 对深海碳输出量的贡献, 但由于目前监测手段的限制, 无法准确量化深海 POC 的输出量, 同时对 MCP 以及浮游动物等介导的长期有机碳的迁移和封存过程的忽视也会影响对碳输出量准确评估。

(4) 最后, 评估铁施肥能否作为一项有效的碳中和手段, 还需要对整个海洋碳汇过程进行更全面和深入的研究。海洋作为地球最大碳库的地位不容忽视, 通过综合多种手段的方式来促进海洋碳汇过程亟需更为全面的研究。

综上所述, aOIF 对海洋碳汇的影响不是简单的生物过程, 其中涉及到诸多复杂的影响因素, 目前科学家对 BCP 和全球碳循环的认知和调控能力尚存在很多不足, 阻碍了人们对海洋

生态系统的精准调控。尽管如此, 人工铁施肥表现出来的诸多问题, 对于人们认识海洋碳循环具有重要意义, 若想通过铁施肥或者其他形式施肥调控 BCP 变化气候, 需要对整个海洋碳汇过程, 包括生物过程(如 BCP、MCP)以及物理过程(如海洋环流、海洋通风和海气交换等)进行更深入的研究。

## 参考文献

- [1] 李嘉宝. 积极践行低碳排放深度参与国际合作中国为全球环境治理作贡献. 人民日报海外版, 2020, 11/24: 10.  
Li JB. Actively practice low carbon emissions and deeply participate in international cooperation China's contribution to global environmental governance. *People's Daily Overseas Edition*, 2020, 11/24: 10. (in Chinese)
- [2] 焦念志, 刘纪化, 石拓, 张传伦, 张永雨, 郑强, 陈泉睿, 汤凯, 王誉泽, 董海良. 实施海洋负排放践行碳中和战略. 中国科学: 地球科学, 2021, 51(4): 632–643.  
Jiao NZ, Liu JH, Shi T, Zhang CL, Zhang YY, Zheng Q, Chen QR, Tang K, Wang YZ, Dong HL. Implementing marine negative emissions and practicing carbon neutral strategy. *Scientia Sinica: Terrae*, 2021, 51(4): 632–643. (in Chinese)
- [3] Yoon JE, Yoo KC, MacDonald AM, Yoon HI, Park KT, Yang EJ, Kim HC, Lee JI, Lee MK, Jung J, Park J, Lee J, Kim S, Kim SS, Kim K, Kim IN. Reviews and syntheses: ocean iron fertilization experiments-past, present, and future looking to a future Korean Iron Fertilization Experiment in the Southern Ocean (KIFES) project. *Biogeosciences*, 2018, 15(19): 5847–5889.
- [4] Buesseler KO, Boyd PW, Black EE, Siegel DA. Metrics that matter for assessing the ocean biological carbon pump. *PNAS*, 2020, 117(18): 9679–9687.
- [5] Running SW, Coughlan JC. A general model of forest ecosystem processes for regional applications I. Hydrologic balance, canopy gas exchange and primary production processes. *Ecological Modelling*, 1988, 42(2): 125–154.
- [6] 潘德炉, 李腾, 白雁. 海洋: 地球最巨大的碳库. 海洋学研究, 2012, 30(3): 1–4.

- Pan DL, Li T, Bai Y. Ocean: the largest carbon pool on earth. *Journal of Marine Sciences*, 2012, 30(3): 1–4. (in Chinese)
- [7] Reich PB, Turner DP, Bolstad P. An approach to spatially distributed modeling of net primary production (NPP) at the landscape scale and its application in validation of EOS NPP products. *Remote Sensing of Environment*, 1999, 70(1): 69–81.
- [8] Gurney KR, Law RM, Denning AS, Rayner PJ, Baker D, Bousquet P, Bruhwiler L, Chen YH, Ciais P, Fan S. Towards robust regional estimates of CO<sub>2</sub> sources and sinks using atmospheric transport models. *Nature*, 2002, 415(6872): 626–630.
- [9] Holligan PM, Robertson JE. Significance of ocean carbonate budgets for the global carbon cycle. *Global Change Biology*, 1996, 2(2): 85–95.
- [10] 焦念志, 张传伦, 李超, 王晓雪, 党宏月, 曾庆璐, 张锐, 张瑶, 汤凯. 海洋微生物碳泵储碳机制及气候效应. *中国科学: 地球科学*, 2013, 43(1): 1–18.  
Jiao NZ, Zhang CL, Li C, Wang XX, Dang HY, Zeng QL, Zhang R, Zhang Y, Tang K. Carbon storage mechanism and climate effect of marine bio-carbon pump. *Scientia Sinica: Terrae*, 2013, 43(1): 1–18. (in Chinese)
- [11] Li XW, Strahler AH. Geometric-optical modeling of a conifer forest canopy. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 1985, 23(5): 705–721.
- [12] 焦念志. 海洋固碳与储碳: 并论微生物在其中的重要作用. *中国科学: 地球科学*, 2012, 42(10): 1473–1486.  
Jiao NZ. Carbon fixation and storage in the ocean-and the important role of micro-organisms in it. *Scientia Sinica: Terrae*, 2012, 42(10): 1473–1486. (in Chinese)
- [13] Bauer JE, Cai WJ, Raymond PA, Bianchi TS, Hopkinson CS, Regnier PAG. The changing carbon cycle of the coastal ocean. *Nature*, 2013, 504(7478): 61–70.
- [14] Jin D, Hoagland P, Buesseler KO. The value of scientific research on the ocean's biological carbon pump. *Science of the Total Environment*, 2020, 749: 141357.
- [15] Sanders R, Henson SA, Koski M, de la Rocha CL, Painter SC, Poulton AJ, Riley J, Salihoglu B, Visser A, Yool A, Bellerby R, Martin AP. The biological carbon pump in the North Atlantic. *Progress in Oceanography*, 2014, 129: 200–218.
- [16] Brewin RJW, Sathyendranath S, Platt T, Bouman H, Ciavatta S, Dall'Olmo G, Dingle J, Groom S, Jönsson B, Kostadinov TS, Kulk G, Laine M, Martínez-Vicente V, Psarra S, Raitos DE, Richardson K, Rio ME, Rousseaux CS, Salisbury J, Shutler JD, Walker P. Sensing the ocean biological carbon pump from space: a review of capabilities, concepts, research gaps and future developments. *Earth-Science Reviews*, 2021, 217: 103604.
- [17] Regnier P, Resplandy L, Najjar RG, Ciais P. The land-to-ocean loops of the global carbon cycle. *Nature*, 2022, 603(7901): 401–410.
- [18] 新华网. 习近平在第七十五届联合国大会一般性辩论上发表重要讲话. [http://www.xinhuanet.com/world/2020-09/22/c\\_1126527647.htm](http://www.xinhuanet.com/world/2020-09/22/c_1126527647.htm). 2020-09-23.
- [19] 焦念志. 研发海洋“负排放”技术支撑国家“碳中和”需求. *中国科学院院刊*, 2021, 36(2): 179–187.  
Jiao NZ. Developing ocean negative carbon emission technology to support national carbon neutralization. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 2021, 36(2): 179–187. (in Chinese)
- [20] Houghton JT. Climate change 2001: the scientific basis: contribution of Working Group I to the third assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. *Cambridge, UK: Cambridge University Press*, 2001.
- [21] Boyd PW, Claustre H, Levy M, Siegel DA, Weber T. Multi-faceted particle pumps drive carbon sequestration in the ocean. *Nature*, 2019, 568(7752): 327–335.
- [22] Friedlingstein P, Jones MW, O'Sullivan M, Andrew RM, Hauck J, Peters GP, Peters W, Pongratz J, Sitch S, Le Quéré C, Bakker DCE, Canadell JG, Ciais P, Jackson RB, Anthoni P, Barbero L, Bastos A, Bastrikov V, Becker M, Bopp L, Buitenhuis E, Chandra N, Chevallier F, Chini LP, Currie KI, Feely RA, Gehlen M, Gilfillan D, Gkritzalis T, Goll DS, Gruber N, Gutekunst S, Harris I, Haverd V, Houghton RA, Hurtt G, Ilyina T, Jain AK, Joetzjer E, Kaplan JO, Kato E, Klein Goldewijk K, Korsbakken JI, Landschützer P, Lauvset SK, Lefèvre N, Lenton A, Lienert S, Lombardozzi D, Marland G, McGuire PC, Melton JR, Metzl N, Munro DR, Nabel JEMS, Nakaoka SI, Neill C, Omar AM, Ono T, Peregón A, Pierrot D, Poulter B, Rehder G, Resplandy L, Robertson E, Rödenbeck C, Séférian R, Schwinger J, Smith N, Tans PP, Tian H, Tilbrook B, Tubiello FN, van der Werf GR, Wiltshire AJ, Zaehle S. Global carbon budget 2019. *Earth System Science Data*, 2019, 11(4): 1783–1838.

- [23] Buitenhuis ET, Hashioka T, Quéré CL. Combined constraints on global ocean primary production using observations and models. *Global Biogeochemical Cycles*, 2013, 27(3): 847–858.
- [24] Andrews SC, Robinson AK, Rodríguez-Quiñones F. Bacterial iron homeostasis. *FEMS Microbiology Reviews*, 2003, 27(2/3): 215–237.
- [25] Tagliabue A, Bowie AR, Boyd PW, Buck KN, Johnson KS, Saito MA. The integral role of iron in ocean biogeochemistry. *Nature*, 2017, 543(7643): 51–59.
- [26] Buesseler KO, Boyd PW. Climate change. Will ocean fertilization work? *Science*, 2003, 300(5616): 67–68.
- [27] Blain S, Quéguiner B, Armand L, Belviso S, Bombled B, Bopp L, Bowie A, Brunet C, Brussaard C, Carlotti F, Christaki U, Corbière A, Durand I, Ebersbach F, Fuda JL, Garcia N, Gerringa L, Griffiths B, Guigue C, Guillermin C, Jacquet S, Jeandel C, Laan P, Lefèvre D, Monaco CL, Malits A, Mosseri J, Obernosterer I, Park YH, Picheral M, Pondaven P, Remenyi T, Sandroni V, Sarthou G, Savoye N, Scouarnec L, Souhaut M, Thuiller D, Timmermans K, Trull T, Uitz J, Beek P, Veldhuis M, Vincent D, Viollier E, Vong L, Wagener T. Effect of natural iron fertilization on carbon sequestration in the Southern Ocean. *Nature*, 2007, 446(7139): 1070–1074.
- [28] A-Khavari A. Protocol to the convention on the prevention of marine pollution by dumping of wastes and other matter, 7 November 1996//Documents in International Environmental Law. *Cambridge: Cambridge University Press*, 2004: 252–274.
- [29] Martin JH, Fitzwater SE. Iron deficiency limits phytoplankton growth in the North-east Pacific subarctic. *Nature*, 1988, 331(6154): 341–343.
- [30] Martin JH. Glacial-interglacial CO<sub>2</sub> change: the iron hypothesis. *Paleoceanography*, 1990, 5(1): 1–13.
- [31] Boyd PW, Watson AJ, Law CS, Abraham ER, Trull T, Murdoch R, Bakker DC, Bowie AR, Buesseler KO, Chang H, Charette M, Croot P, Downing K, Frew R, Gall M, Hadfield M, Hall J, Harvey M, Jameson G, LaRoche J, Liddicoat M, Ling R, Maldonado MT, McKay RM, Nodder S, Pickmere S, Pridmore R, Rintoul S, Safi K, Sutton P, Strzpek R, Tanneberger K, Turner S, Waite A, Zeldis J. A mesoscale phytoplankton bloom in the polar Southern Ocean stimulated by iron fertilization. *Nature*, 2000, 407(6805): 695–702.
- [32] Cavender-Bares KK, Mann EL, Chisholm SW, Ondrusek ME, Bidigare RR. Differential response of equatorial Pacific phytoplankton to iron fertilization. *Limnology and Oceanography*, 1999, 44(2): 237–246.
- [33] Gervais F, Riebesell U, Gorbunov MY. Changes in primary productivity and chlorophyll a in response to iron fertilization in the Southern Polar Frontal Zone. *Limnology and Oceanography*, 2002, 47(5): 1324–1335.
- [34] Coale KH, Johnson KS, Chavez FP, Buesseler KO, Barber RT, Brzezinski MA, Cochlan WP, Millero FJ, Falkowski PG, Bauer JE, Wanninkhof RH, Kudela RM, Altabet MA, Hales BE, Takahashi T, Landry MR, Bidigare RR, Wang X, Chase Z, Strutton PG, Friederich GE, Gorbunov MY, Lance VP, Hilting AK, Hiscock MR, Demarest M, Hiscock WT, Sullivan KF, Tanner SJ, Gordon RM, Hunter CN, Elrod VA, Fitzwater SE, Jones JL, Tozzi S, Koblizek M, Roberts AE, Herndon J, Brewster J, Ladizinsky N, Smith G, Cooper D, Timothy D, Brown SL, Selph KE, Sheridan CC, Twining BS, Johnson ZI. Southern Ocean iron enrichment experiment: carbon cycling in high- and low-Si waters. *Science*, 2004, 304(5669): 408–414.
- [35] Sato M, Takeda S, Furuya K. Responses of pico- and nanophytoplankton to artificial iron infusions observed during the second iron enrichment experiment in the western subarctic Pacific (SEEDS II). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2009, 56(26): 2745–2754.
- [36] Smetacek V, Klaas C, Strass VH, Assmy P, Montresor M, Cisewski B, Savoye N, Webb A, D'Ovidio F, Arrieta JM, Bathmann U, Bellerby R, Berg GM, Croot P, Gonzalez S, Henjes J, Herndl GJ, Hoffmann LJ, Leach H, Losch M, Mills MM, Neill C, Peeken I, Röttgers R, Sachs O, Sauter E, Schmidt MM, Schwarz J, Terbrüggen A, Wolf-Gladrow D. Deep carbon export from a Southern Ocean iron-fertilized diatom bloom. *Nature*, 2012, 487(7407): 313–319.
- [37] Buesseler KO, Andrews JE, Pike SM, Charette MA, Goldson LE, Brzezinski MA, Lance VP. Particle export during the Southern Ocean iron experiment (SOFEX). *Limnology and Oceanography*, 2005, 50(1): 311–327.
- [38] Roshan S, DeVries T. Efficient dissolved organic carbon production and export in the oligotrophic ocean. *Nature Communications*, 2017, 8(1): 2036.
- [39] Hernández-León S, Koppelman R, Fraile-Nuez E, Bode A, Mompeán C, Irigoien X, Olivar MP, Echevarría F, Fernández de Puellas ML, González-Gordillo JI, Cózar A, Acuña JL, Agustí S, Duarte CM. Large deep-sea zooplankton biomass

- mirrors primary production in the global ocean. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 6048.
- [40] Keller DP, Feng EY, Oschlies A. Potential climate engineering effectiveness and side effects during a high carbon dioxide-emission scenario. *Nature Communications*, 2014, 5: 3304.
- [41] Bopp L, Resplandy L, Orr JC, Doney SC, Dunne JP, Gehlen M, Halloran P, Heinze C, Ilyina T, Séférian R, Tjiputra J, Vichi M. Multiple stressors of ocean ecosystems in the 21st century: projections with CMIP5 models. *Biogeosciences*, 2013, 10(10): 6225–6245.
- [42] Lawrence MG. Side effects of oceanic iron fertilization. *Science*, 2002, 297(5589): 1993.
- [43] Silver MW, Barga S, Coale SL, Benitez-Nelson CR, Garcia AC, Roberts KJ, Sekula-Wood E, Bruland KW, Coale KH. Toxic diatoms and domoic acid in natural and iron enriched waters of the oceanic Pacific. *PNAS*, 2010, 107(48): 20762–20767.
- [44] Frölicher TL, Fischer EM, Gruber N. Marine heatwaves under global warming. *Nature*, 2018, 560(7718): 360–364.
- [45] Boscolo-Galazzo F, Crichton KA, Ridgwell A, Mawbey EM, Wade BS, Pearson PN. Temperature controls carbon cycling and biological evolution in the ocean twilight zone. *Science*, 2021, 371(6534): 1148–1152.
- [46] Sunda WG. Feedback interactions between trace metal nutrients and phytoplankton in the ocean. *Frontiers in Microbiology*, 2012, 3: 204.
- [47] Boyd PW, Law CS, Wong CS, Nojiri Y, Tsuda A, Levasseur M, Takeda S, Rivkin R, Harrison PJ, Strzpek R, Gower J, McKay M, Abraham E, Arychuk M, Barwell-Clarke J, Crawford W, Crawford D, Hale M, Harada K, Johnson K, Kiyosawa H, Kudo I, Marchetti A, Miller W, Needoba J, Nishioka J, Ogawa H, Page J, Robert M, Saito H, Sastri A, Sherry N, Soutar T, Sutherland N, Taira Y, Whitney F, Wong SK, Yoshimura T. The decline and fate of an iron-induced subarctic phytoplankton bloom. *Nature*, 2004, 428(6982): 549–553.
- [48] Liu XW, Millero FJ. The solubility of iron in seawater. *Marine Chemistry*, 2002, 77(1): 43–54.
- [49] Morrissey J, Sutak R, Paz-Yepes J, Tanaka A, Moustafa A, Veluchamy A, Thomas Y, Botebol H, Bouget FY, McQuaid JB, Tirichine L, Allen AE, Lesuisse E, Bowler C. A novel protein, ubiquitous in marine phytoplankton, concentrates iron at the cell surface and facilitates uptake. *Current Biology*, 2015, 25(3): 364–371.
- [50] Richardson TL, Jackson GA. Small phytoplankton and carbon export from the surface ocean. *Science*, 2007, 315(5813): 838–840.
- [51] Dang HY. Grand challenges in microbe-driven marine carbon cycling research. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 1039.
- [52] Schlosser C, de la Rocha CL, Streu P, Croot PL. Solubility of iron in the southern ocean. *Limnology and Oceanography*, 2012, 57(3): 684–697.
- [53] Morel FMM, Kustka AB, Shaked Y. The role of unchelated Fe in the iron nutrition of phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 2008, 53(1): 400–404.
- [54] Shaked Y, LIS H. Disassembling iron availability to phytoplankton. *Frontiers in Microbiology*, 2012, 3: 123.
- [55] Bowie AR, Maldonado MT, Frew RD, Croot PL, Achterberg EP, Mantoura RFC, Worsfold PJ, Law CS, Boyd PW. The fate of added iron during a mesoscale fertilisation experiment in the Southern Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2001, 48(11/12): 2703–2743.
- [56] Coale KH, Johnson KS, Fitzwater SE, Blain SPG, Stanton TP, Coley TL. IronEx-I, an *in situ* iron-enrichment experiment: experimental design, implementation and results. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 1998, 45(6): 919–945.
- [57] Emerson D. Biogenic iron dust: a novel approach to ocean iron fertilization as a means of large scale removal of carbon dioxide from the atmosphere. *Frontiers in Marine Science*, 2019, 6: 22.
- [58] Flombaum P, Gallegos JL, Gordillo RA, Rincón J, Zabala LL, Jiao NZ, Karl DM, Li WKW, Lomas MW, Veneziano D, Vera CS, Vrugt JA, Martiny AC. Present and future global distributions of the marine cyanobacteria *Prochlorococcus* and *Synechococcus*. *PNAS*, 2013, 110(24): 9824–9829.
- [59] Marchetti A, Cassar N. Diatom elemental and morphological changes in response to iron limitation: a brief review with potential paleoceanographic applications. *Geobiology*, 2009, 7(4): 419–431.
- [60] Vergalli J, Bodrenko IV, Masi M, Moynié L, Acosta-Gutiérrez S, Naismith JH, Davin-Regli A, Ceccarelli M, van den Berg B, Winterhalter M, Pagès JM. Porins and small-molecule translocation across the outer membrane of Gram-negative bacteria. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18(3): 164–176.

- [61] Noinaj N, Guillier M, Barnard TJ, Buchanan SK. TonB-dependent transporters: regulation, structure, and function. *Annual Review of Microbiology*, 2010, 64: 43–60.
- [62] Hopkinson BM, Morel FMM. The role of siderophores in iron acquisition by photosynthetic marine microorganisms. *BioMetals*, 2009, 22(4): 659–669.
- [63] Bienfang PK. SETCOL—a technologically simple and reliable method for measuring phytoplankton sinking rates. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1981, 38(10): 1289–1294.
- [64] Assmy P, Smetacek V, Montresor M, Klaas C, Henjes J, Strass VH, Arrieta JM, Bathmann U, Berg GM, Breitbarth E, Cisewski B, Friedrichs L, Fuchs N, Herndl GJ, Jansen S, Krägensky S, Latasa M, Peeken I, Röttgers R, Scharek R, Schüller SE, Steigenberger S, Webb A, Wolf-Gladrow D. Thick-shelled, grazer-protected diatoms decouple ocean carbon and silicon cycles in the iron-limited Antarctic Circumpolar Current. *PNAS*, 2013, 110(51): 20633–20638.
- [65] Koch BP, Kattner G, Witt M, Passow U. Molecular insights into the microbial formation of marine dissolved organic matter: Recalcitrant or labile? *Biogeosciences*, 2014, 11(15): 4173–4190.
- [66] Jiao N, Robinson C, Azam F, Thomas H, Baltar F, Dang H, Hardman-Mountford NJ, Johnson M, Kirchman DL, Koch BP, Legendre L, Li C, Liu J, Luo T, Luo YW, Mitra A, Romanou A, Tang K, Wang X, Zhang C, Zhang R. Mechanisms of microbial carbon sequestration in the ocean-future research directions. *Biogeosciences*, 2014, 11(19): 5285–5306.
- [67] Bianchi D, Stock C, Galbraith ED, Sarmiento JL. Diel vertical migration: Ecological controls and impacts on the biological pump in a one-dimensional ocean model. *Global Biogeochemical Cycles*, 2013, 27(2): 478–491.
- [68] Jónasdóttir SH, Visser AW, Richardson K, Heath MR. Seasonal copepod lipid pump promotes carbon sequestration in the deep North Atlantic. *PNAS*, 2015, 112(39): 12122–12126.
- [69] Barton S, Jenkins J, Buckling A, Schaum CE, Smirnov N, Raven JA, Yvon-Durocher G. Evolutionary temperature compensation of carbon fixation in marine phytoplankton. *Ecology Letters*, 2020, 23(4): 722–733.
- [70] Hedin RS, Hedin BC. Increasing oceanic carbon fixation through Fe fertilization: opportunity for mine water? *Mine Water and the Environment*, 2015, 34(1): 105–111.
- [71] Powell H. Will ocean iron fertilization work. *Oceanus Magazine*, 2008, 46(1): 10–13.
- [72] Williamson N, Komiya A, Maruyama S, Behnia M, Armfield SW. Nutrient transport from an artificial upwelling of deep sea water. *Journal of Oceanography*, 2009, 65(3): 349–359.
- [73] Landschützer P, Gruber N, Haumann FA, Rödenbeck C, Bakker DCE, van Heuven S, Hoppema M, Metzl N, Sweeney C, Takahashi T, Tilbrook B, Wanninkhof R. The reinvigoration of the Southern Ocean carbon sink. *Science*, 2015, 349(6253): 1221–1224.
- [74] McLeod E, Chmura GL, Bouillon S, Salm R, Björk M, Duarte CM, Lovelock CE, Schlesinger WH, Silliman BR. A blueprint for blue carbon: toward an improved understanding of the role of vegetated coastal habitats in sequestering CO<sub>2</sub>. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2011, 9(10): 552–560.

**姜海波**, 宁波大学海洋学院教授、博导、学术领军人才。主要从事浮游植物分子生物学与生理生态学研究, 通过遗传学、生物信息学、生理和代谢分析以及大洋航次和数学模型等方法, 多层次研究浮游植物代谢机制及其海洋环境生态学效应, 在海洋铁施肥领域具有长期的工作积累。已主持完成国家自然科学基金 6 项(包括基金委“海洋碳汇与生物地球化学过程”基础科学中心开放课题 1 项), 相关研究成果在 *Nature Climate Change*、*The ISME Journal*、*Environmental Microbiology*、*Applied and Environmental Microbiology* 等经典期刊发表学术论文 30 余篇。

