

DOI: 10.20103/j.stxb.202403190568

赵振方, 陈新军, 刘必林, 郭方, 胡贯宇. 海洋硬骨鱼类对海洋碳循环的影响研究现状. 生态学报, 2024, 44(20): 8933-8943.

Zhao Z F, Chen X J, Liu B L, Guo F, Hu G Y. Research progress of the impact of marine osteichthyes on marine carbon sinks. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(20): 8933-8943.

海洋硬骨鱼类对海洋碳循环的影响研究现状

赵振方¹, 陈新军^{1,2,3,4}, 刘必林^{1,2,3,4}, 郭方¹, 胡贯宇^{1,2,3,4,*}

1 上海海洋大学海洋生物资源与管理学院, 上海 201306

2 上海海洋大学大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室, 上海 201306

3 上海海洋大学国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306

4 上海海洋大学农业农村部大洋渔业开发重点实验室, 上海 201306

摘要: 海洋硬骨鱼类在全球碳循环中扮演着重要角色, 其生理活动对海洋碳汇具有显著影响。研究回顾并总结了海洋硬骨鱼类对海洋碳汇影响的研究进展, 分析了鱼类通过主动和被动运输机制对海洋碳循环的贡献, 并整理了关于碳酸盐排泄的现有模型。研究认为, 海洋硬骨鱼类通过呼吸作用、垂直洄游和死亡沉降等过程, 对海洋深层的碳储存具有重要作用。这些过程不仅与鱼类的代谢活动紧密相关, 而且还受到水温、盐度、pH 值等环境因素的影响。然而, 当前对海洋硬骨鱼类碳汇的定量估算有限, 且缺乏系统性研究。研究强调了未来深入研究的必要性, 包括全球范围内的鱼类固碳潜力评估、环境因素对鱼类固碳效率的影响, 以及鱼类死亡沉降作为碳汇过程的评估。研究建议建立全球鱼类固碳数据库等基础平台, 以促进国际合作并提高对鱼类在海洋碳循环中作用的科学认识。

关键词: 海洋硬骨鱼类; 海洋碳汇; 生理活动; 环境因素; 全球数据库

Research progress of the impact of marine osteichthyes on marine carbon sinks

ZHAO Zhenfang¹, CHEN Xinjun^{1,2,3,4}, LIU Bilin^{1,2,3,4}, GUO Fang¹, HU Guanyu^{1,2,3,4,*}

1 College of Marine Living Resource Sciences and Management, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

2 Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

3 National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

4 Key Laboratory of Oceanic Fisheries Exploration, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

Abstract: Marine osteichthyes play an important role in the global carbon cycle, and their physiological activities have a significant impact on the oceanic carbon sink. This paper reviewed and summarized the progress of research on the impact of marine osteichthyes on the oceanic carbon sink, then analyzed the contribution of fishes to the oceanic carbon cycle through active and passive transport mechanisms, finally collated existing models on carbonate excretion. The research suggested that marine osteichthyes play an important role in the carbon storage of the deep ocean through processes such as respiration, vertical migration, and the sinking of dead organisms. These processes are not only closely related to the metabolic activities of the fishes but are also influenced by environmental factors such as water temperature, salinity, and pH levels. However, current quantitative estimates of the carbon sequestration by marine osteichthyes are limited, and there is a dearth of comprehensive research in this field. This paper emphasized the necessity for further in-depth research in the future, including the assessment of the global carbon fixation potential of fishes, the impact of environmental factors on the efficiency of fish carbon fixation, and the evaluation of the process of dead fish as a carbon sink. Additionally, the paper

基金项目: 国家重点研发计划(2023YFD2401305); 农业农村部公海渔业资源综合科学调查专项; 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室开放基金(A1-2006-23-200206); 上海海洋大学青年教师科研启动经费(A2-2006-23-200308)

收稿日期: 2024-03-19; **网络出版日期:** 2024-07-29

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gyhu@shou.edu.cn

suggested the establishment of a global database for fish carbon fixation to facilitate international cooperation and enhance the scientific understanding of the role of fishes in the marine carbon cycle.

Key Words: osteichthyes; marine carbon sinks; physiological activities; environmental factors; global database

碳循环是指碳元素在地球的生物圈、岩石圈、水圈及大气圈中交换,并随地球的运动循环不止的现象^[1]。从二氧化碳(CO₂)在大气和海洋表面之间的快速循环,到数百万年来储存在岩石、石油和沉积物中的化石碳,碳循环涵盖了碳在各种形式和环境中的传递过程^[2-3]。据统计,在2010—2020年间,化石燃料燃烧造成的全球人为碳排放量约为(96±5)Gt,土地利用变化造成的人为碳排放量约为(16±7)Gt,大气中的CO₂增加量约为(51±0.2)Gt^[4]。中国作为碳排放大国,在第七十五届联合国大会上,也郑重宣布CO₂排放力争于2030年前达到峰值,努力争取2060年前实现碳中和的目标。因此,加强碳汇的建设对于减缓温室效应和适应气候变化具有至关重要的作用^[5-6]。

海洋作为地球上最大的碳库,从2010年至2019年间海洋固定了约2.5Gt的人为碳排放,而陆地吸收了3.4Gt^[4]。海洋碳循环过程主要依赖生物泵和碳酸盐泵的驱动。生物泵主要涉及海洋初级生产者,如浮游植物,通过光合作用吸收溶解的CO₂,并将其转化为有机碳的形式。这些有机碳随后通过食物链传递,被更高营养级的生物消费和吸收^[7-8]。在这个过程中,一部分有机碳通过排泄物或尸体沉降的形式,从表层水域垂直转移到深海,从而实现碳的长期封存。在碳酸盐泵中海洋生物(如浮游动物、软体动物、珊瑚、鱼类等)通过其壳体、骨骼、粪便等形成过程,从海水中提取钙离子(Ca²⁺)和碳酸氢根离子(HCO₃⁻)来产生碳酸钙(CaCO₃)。这一过程不仅间接消耗了溶解的CO₂,而且当这些含有碳酸钙的生物死亡后,其壳体沉积到海底,进一步增加了海洋深层的碳储存和循环。碳酸盐泵在全球碳循环中扮演着重要角色,尤其是在碳酸盐沉积物丰富的区域,如珊瑚礁和某些大陆架区域^[8-10]。

传统来讲,影响海洋碳循环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^[11]。近年来,海洋硬骨鱼作为海洋生态系统中的重要组成部分,在碳循环中的作用逐渐受到关注^[12]。海洋硬骨鱼不仅参与海洋生物泵的过程,通过摄食、排泄等生理活动影响碳的传递和转化,而且其肠道特殊的碳酸酐酶还能特异性产生碳酸盐颗粒,对海洋碳循环产生显著影响^[12]。Ghilardi等^[13]进一步对382种珊瑚礁鱼类(35科)的碳酸盐排泄率和矿物组成进行分析,确定了影响排泄率的因素,认为体重和相对肠道长度是碳酸盐排泄的最强影响因子。

海洋硬骨鱼生物量庞大,从近海大陆架资源丰富的上升流海域到资源贫瘠的大洋海域都有分布^[14]。海洋硬骨鱼在海洋碳循环中的作用因其庞大的生物量显得尤为重要^[5,9,15]。然而,当前对海洋碳循环的研究主要集中在浮游生物、大型藻类、贝类、红树林和珊瑚礁生态系统等方面,对海洋硬骨鱼在碳循环中的作用研究相对较少。本文综合分析了现有研究成果,探讨了海洋硬骨鱼在碳循环中的作用机制、影响因素,为全面理解海洋碳循环提供新的视角。同时,文章也指明了未来研究的方向,旨在为海洋鱼类资源的合理利用、高效管理和科学保护提供理论支持。此外,文章还旨在吸引更多资源投入海洋碳汇建设,为中国实现“双碳”目标贡献科学依据。

1 海洋硬骨鱼类固碳方式

鱼类固碳是指鱼类通过各种生理和行为活动,将水体中的碳转化为生物碳,并将其从表层水域向深层水域或海底转移的过程^[14]。海洋硬骨鱼类在此过程中起到了双重作用,它们通过参与海洋生物泵和碳酸盐泵的机制,以主动和被动两种方式促进碳的固定。具体而言,鱼类通过呼吸作用和垂直洄游等行为,主动地将表层水域的有机碳和无机碳转移到深层水域,这一过程被称为主动运输。与此同时,鱼类通过排泄碳酸盐颗粒和鱼骨的自然沉降,使得碳从海洋表层被动地沉降至海底,构成了碳的被动运输^[16-17]。

1.1 主动运输

1.1.1 呼吸作用

鱼类通过呼吸作用,将体内的 CO_2 排放到水体中,这些 CO_2 随后与水分子结合,形成溶解无机碳 (Dissolved Inorganic Carbon, DIC) 的不同形式。鱼类排放的 CO_2 不仅直接参与了水体中的碳循环,还为浮游植物提供了进行光合作用所需的碳源。鱼类呼吸作用的碳排放量取决于鱼类的代谢率、体重和水温等因素。因此,鱼类在维持自身生命活动的同时,也间接地促进了水生生态系统中碳的转化和再利用^[18]。一般来说,鱼类的代谢率随着体重的增加而降低,随着水温的升高而增加^[19-20]。目前评估鱼类呼吸碳通量的主要方法是通过鱼类本身有关能量消耗方面的指标进行评估,包括体长、体重、代谢率、游动速度和生长速度等。计算鱼类能量消耗中的指标都因个体和物种而异,并受海域环境条件的影响^[13,21]。

呼吸速率通常根据耗氧率进行评估,目前研究中,一般使用三种方法对鱼类耗氧率进行估算。

第一种方法是传统的流水式呼吸测量系统^[22],在密闭的呼吸室中,水以一定的速度流经呼吸室,由于鱼的呼吸,消耗只流经呼吸室的水中溶解氧,通过测定进、出呼吸室水口的溶解氧和水流量,可以计算出实验鱼的耗氧率^[23-24]。例如,Guo 等^[25]使用流水式呼吸测量系统测量了西太平洋和东太平洋两个群体的鲭鱼的呼吸代谢率,并发现在游泳速度相同的条件下东北太平洋种群的耗氧率比西北太平洋种群具有更高的体质量依赖性。Ikeda 等^[26]也使用流水式呼吸测量系统测量了 90 种鱼类的标准代谢率,并利用多元回归模型,建立了鱼类耗氧率与温度、体重和水深等因子的关系,认为体重是影响耗氧速率的关键因素。尽管传统流水式呼吸测量系统因其稳定性、可操作性、准确性而被广泛应用,但是由于远洋鱼类采样和养殖问题,其耗氧率的测定很难实现^[14]。

第二种方法是测量鱼类细胞内电子传递系统 (Electron Transport System, ETS) 的酶活性间接估算呼吸率。ETS 是一个复杂的多酶体系^[27],由细胞色素、黄素蛋白、金属离子和有关的脱氢酶、氧化酶等组成^[18],ETS 的功能是把电子从待氧化的底物逐级传递给分子氧,并在电子传递过程中释放能量,经氧化磷酸化作用合成,供给生物生命活动的需要。然后据此计算 EST 活力,进而估算该种群的呼吸率^[28]。这种方法为研究远洋鱼类的呼吸率提供了一种有效的替代途径。例如,Ikeda 等^[29]利用电子转移系统,获得了银光鱼的体重和呼吸之间的关系。在近期的一项研究中,Belcher 等^[27]通过测量电子传递系统的酶活性来估计本格拉洋流和南大洋的不同环境中远洋鱼类呼吸速率,发现呼吸速率区域和种间的差异显著。自 ETS 测定法提出以来,该方法已迅速发展并得到完善,目前广泛应用于估算不同种群或群落的呼吸率。然而,这种方法仍存在一些局限性,例如 ETS 活性反映的是生物体在最适条件下的潜在最大呼吸速率,而非实际的生理耗氧率。这意味着 ETS 活性测量得到的是生物耗氧率的上限,而实际环境中的生理状态并不总是处于最适条件。理论上,呼吸率与 ETS 活性的比值应保持稳定,但实际上可能会有较大波动。因此,在对不同对象、不同时间和地点的样本进行研究时,需要重新测量并校正呼吸率,以确保数据的准确性^[28, 30]。

第三种方法则是通过分析鱼类耳石中的碳、氧同位素值 ($\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{18}\text{O}$),来重建鱼类的呼吸代谢。与流水式呼吸测量系统和电子传递系统酶活性测量相比,耳石碳、氧同位素分析提供了一种新的方法来评估鱼类的代谢率。流水式呼吸测量系统虽然能够提供精确的呼吸数据,但受限于实验条件和物种的可捕获性。ETS 方法虽然广泛用于远洋鱼类,但它更多地反映了最大潜在呼吸速率而非实际的代谢状态。耳石作为鱼类体内的一种稳定的硬组织,记录了鱼类生长过程中栖息地的环境变化信息,包括代谢过程中产生的碳和氧同位素比例。通过精确测量耳石中这些同位素的丰度变化,可以推断出鱼类生命周期中特定时期的代谢变化,包括呼吸速率和能量消耗^[31-32]。例如,Chung 等的研究^[31]揭示了耳石的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{18}\text{O}$ 值与大西洋鳕鱼 (*Gadus morhua*) 的代谢率之间的密切关联。通过精确测量耳石碳酸盐中的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{18}\text{O}$ 值,该研究提供了一种新颖的方法来推断鱼类的呼吸速率。这一发现不仅为耳石作为反映鱼类代谢活动的代理指标提供了实证支持,而且也未来研究提供了一种评估鱼类在自然栖息地中能量代谢的有力工具。进一步的研究通过分析冰岛和东北极鳕鱼耳石的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{18}\text{O}$ 值组成,证实了这两个不同地理区域种群在代谢率上的显著差异,揭示了

地理环境因素对鱼类特异性呼吸代谢形成中的作用^[33]。

1.1.2 垂直洄游

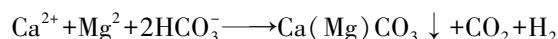
在海洋生物地球化学循环中,鱼类的垂直洄游行为扮演着关键角色,尤其是在调控碳循环方面。鱼类通过垂直迁移(Diel Vertical Migration, DVM),往返于海洋表层和深水区,在此过程中输出 CO₂、溶解有机碳(Dissolved Organic Carbon, DOC)、溶解无机碳(Dissolved Inorganic Carbon, DIC)、颗粒有机碳(Particulate Organic Carbon, POC)和颗粒无机碳(Particulate Inorganic Carbon, PIC)实现碳的垂直运输^[34-36]。通常情况下,垂直洄游包括昼夜垂直迁移和季节性垂直迁移,这些行为促进了碳在海洋不同水层之间的转移。

昼夜垂直迁移是鱼类响应光照周期的一种行为,通常在夜间上升至表层水域以觅食,而在日间下沉至深层水域以避免捕食者和减少能量消耗^[37]。这种日周期性的垂直移动对碳循环的影响主要体现在鱼类通过呼吸、排泄和摄食等生理过程在不同水层间的碳交换。Davison 等^[38]在东北太平洋的研究中发现,中层鱼类通过 DVM 行为,可以显著增加向下的碳通量,从而促进碳的深海封存,研究估计中层鱼类介导的碳输出占到了表层至深海的总碳输出的 15%—17%。在另一项研究中,Hudson 等^[39]对大西洋中脊生态系统中的三种灯笼鱼进行了详细研究,发现这些中层鱼类的 DVM 行为对有机碳的垂直运输产生了显著影响。此外,研究还指出,中层鱼类的 DVM 行为与海洋结构特性(如大洋中脊)有着密切关联,这可能会影响碳通量的模式和效率。近期,Aksnes 等^[40]使用深度解析的食物网模型进一步探讨了中层鱼类 DVM 对生物碳泵的影响。其模型研究结果表明,中层鱼类通过 DVM 不仅加强了碳的垂直运输,而且通过微生物食物网的级联效应,改变了主动和被动碳汇的比例。这项研究揭示了中层鱼类在海洋碳循环调节中的复杂作用。这些研究揭示了中层鱼类 DVM 行为在全球不同海域中对海洋碳循环的普遍影响。尽管不同海域的海洋结构和生物群落组成存在差异,但中层鱼类的 DVM 行为普遍被认为是连接表层生产力与深海碳封存的关键机制。

季节性垂直迁移则是鱼类为了适应季节性环境变化而进行的长距离移动,通常与水温变化密切相关,这种迁移在冬季导致鱼类下沉至深层水域,而在夏季上升至表层水域^[41-42]。尽管季节性垂直迁移对碳循环的具体影响尚不明确,但其潜在的长期性影响不容忽视。

1.2 被动运输

在海洋硬骨鱼类的生理机制中,由于其体液的渗透压低于周围海水,为了避免持续的盐分渗透和水分流失,这些鱼类必须定期摄入大量海水以维持其体内的渗透压平衡^[43-44]。在摄入海水的同时,Na⁺、Cl⁻、少量 Ca²⁺和 Mg²⁺等可通过肠的吸收作用进入鱼体内^[45-47],其中大部分 Ca²⁺、Mg²⁺在肠道中与肠道分泌的 HCO₃⁻形成碳酸盐沉淀随粪便排出^[48-50],其反应式为:



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,并自然沉降^[51]。这些碳酸盐颗粒可能会沉积到海底,形成碳酸盐沉积物,从而成为长期的碳汇。然而,这些颗粒也可能在水中溶解,尤其是在 pH 值较低或碳酸盐饱和度较低的环境,溶解后的碳酸盐离子可以再次参与到海洋的碳循环中。

1.2.1 排泄碳酸盐的化学组成与形态

海洋硬骨鱼类产生的碳酸盐沉淀物具有多种形态,这些形态的差异主要取决于碳酸盐的化学成分、沉积环境以及生物体内的生理过程。早期研究主要识别了以文石为主要成分的碳酸盐泥沉淀^[52-53],而进一步的研究不仅证实了高镁方解石在浅水热带环境中的广泛分布,而且指出高镁方解石在一些碳酸盐泥中的比例高达 70%至 90%^[54]。基于这些发现,学术界普遍认为,在大多数环境中碳酸盐泥实际上是文石和高镁方解石的混合物^[55-56]。后续研究中,Salter 等^[49]利用扫描电子显微镜(SEM)、能量色散 X 射线光谱(EDX)对巴哈马地区 21 种不同鱼类产生的晶体形态、矿物学和化学特性进行探究。研究发现,除了之前报道的高镁方解石外,还存在一定量的低镁方解石(Low-Mg Calcite, LMC)和无定形镁碳酸盐(Amorphous Mg-carbonates),且碳酸镁在碳酸钙和碳酸镁混合物中的摩尔百分比含量范围为 0.5%至 40%。这些发现对于理解海洋碳酸盐沉积物

的成因和演化具有重要意义。截至目前,关于海洋硬骨鱼类产生的碳酸盐沉淀的研究显示,其排泄主要类型包括高镁方解石(High-Mg Calcite, HMC)、低镁方解石(Low-Mg Calcite, LMC)、无定形碳酸钙(Amorphous Calcium Carbonate, ACC)、镁质方解石(Mg-rich Amorphous Calcium Carbonate, APMC)、单水碳酸钙(Monohydrocalcite, MHC)(表1、图1)。此外,海洋鱼类产生的这些碳酸盐具有多种形态,主要包括椭球体、哑铃形、球体、针状、菱面体、棒状、纤维状、多晶椭球体、多晶哑铃形、多晶球体、纳米球、放射状结构等。这些形态在不同鱼类物种间表现出特异性,且与已知的其它生物源和非生物源碳酸盐形态有显著差异。

表1 海洋硬骨鱼类肠道产生碳酸盐形态和特征

Table 1 Intestinal production of carbonate phases and features in osteichthyes

形态 Phases	特征 Features
低镁方解石 Low-magnesium calcite	含有较低比例镁的方解石,其晶体结构与 HMC 相似,但 $MgCO_3$ 含量较低,属于比较稳定的碳酸盐形态 ^[50] 。
文石 Aragonite	文石的晶体结构与方解石不同,它具有更紧密的原子排列,这使得文石在物理和化学性质上与方解石有所区别。文石晶体通常呈现出针状、柱状或板状的形态 ^[13] 。
高镁方解石 High-magnesium calcite	含有较高比例的镁($MgCO_3$)的方解石,通常呈现为菱形或六面体的晶体结构。HMC 在海水中的溶解度比 LMC 稍高,仍属于相对稳定的碳酸盐形态 ^[48,50] 。
镁质方解石 Amorphous calcium magnesium carbonate	一种富含镁($MgCO_3$)的无定形碳酸钙,其溶解度高于 HMC,在沉积物中有一定的保存潜力 ^[48, 50] 。
单水碳酸钙 Monohydrocalcite	含有水合物的碳酸钙矿物,其晶体结构与方解石相似,但含有水分子。MHC 在海水中的溶解度较高,因此在沉积物中的保存潜力较低 ^[49-50] 。

HMC:高镁方解石 High-magnesium calcite; LMC:低镁方解石 Low-magnesium calcite; MHC:单水碳酸钙 Monohydrocalcite

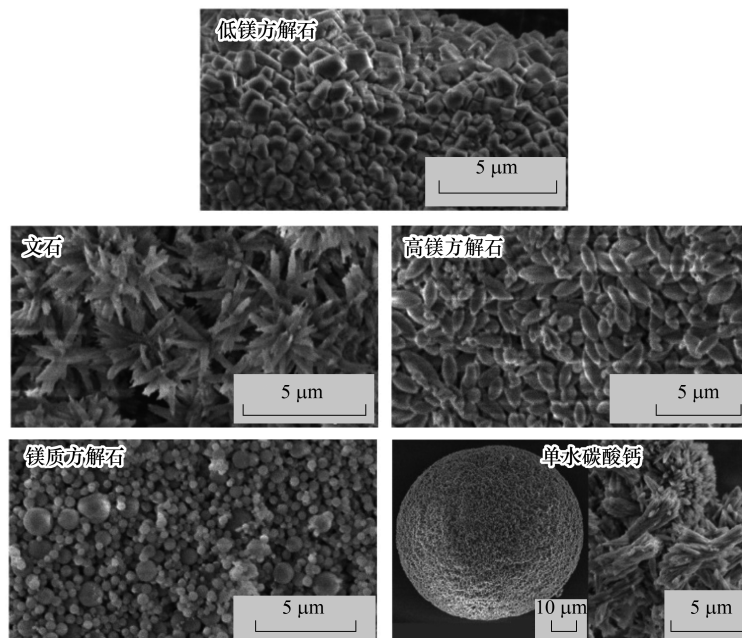


图1 海洋鱼类产生碳酸盐代表形态

Fig.1 Representative phases of carbonate production by marine fish

图中碳酸盐形态图片引自 Ghilardi 等^[13]

1.2.2 海洋硬骨鱼排泄碳酸盐影响因素

海洋鱼类通过其肠道排泄的碳酸盐颗粒对全球碳循环具有显著影响,但其固碳效率受到多种生物和环境因素的调控。近年来的研究揭示了多种因素对鱼类碳酸盐排泄的调控作用,这些因素包括鱼类的体重-代谢机制、相对肠道长度、鱼种、生态位以及其它环境条件等。

(1) 体重-代谢机制

在海洋硬骨鱼肠道碳酸盐排泄系统中,体重和代谢率是两个关键因素,它们之间存在密切的联系。体型较大的鱼类通常具有较低的代谢率,这一现象在生态学和生理学中被称为“体质量-代谢率关系”。这种关系直接关联到鱼类通过肠道排泄的碳酸盐量,进而影响海洋中的碳储存和分配。根据 Wilson 等^[12]的研究,鱼类通过肠道排泄的碳酸盐量与它们的代谢活动密切相关。大型鱼类由于其较低的代谢率,相对于小型鱼类而言,单位体重的碳酸盐排泄量较低。这一发现在 Perry 等^[50]的研究中得到了进一步的证实,他们发现小型鱼类按单位体重排泄的碳酸盐量显著高于大型鱼类。

Ghilardi 等^[13]的研究提供了更深入的见解,他们发现鱼的体型与碳酸盐排泄率之间存在显著的负相关关系。这一关系表明,随着鱼体重的增加,其碳酸盐排泄率会相应降低。这种相关关系可能与鱼类的生理结构和代谢需求有关。小型鱼类为了维持其较高的代谢率,需要更频繁地摄取和处理食物,这一过程会导致更多的碳酸盐通过肠道排泄。在生态学和生物地球化学的背景下,鱼类体型对碳酸盐排泄率的影响具有重要意义。小型鱼类通常在珊瑚礁和其他海洋生态系统中占据较高的丰度,因此它们对局部碳酸盐循环的贡献可能被低估。大型鱼类虽然单位体重的排泄率较低,但由于其在食物链中的位置和生物量的分布,它们在区域性或全球性碳循环中的作用不容忽视。

(2) 肠道长度

肠道作为鱼类消化系统的关键组成部分,不仅参与食物的消化与吸收,还与碳酸盐的生成和排泄过程密切相关^[5,57]。肠道长度是鱼类适应特定生态位的结果,反映了其演化过程中对食物处理和营养吸收的需求^[58-59]。Salter 等^[49]的研究表明,肠道长度与鱼类排泄的碳酸盐矿物组成存在显著相关性,较长的肠道可能延长食物在肠道内的停留时间,从而影响碳酸盐的排泄和沉淀。然而,Ghilardi 等研究^[13]进一步揭示了肠道长度与碳酸盐排泄率之间存在负相关关系,表明肠道较长的鱼类其碳酸盐排泄率相对较低。

肠道长度对碳酸盐排泄的影响可能与肠道内的化学环境有关。在肠道中,摄入的钙和镁离子与碱性物质(如碳酸氢盐)反应,形成碳酸盐^[46]。碳酸盐在肠道中的停留时间决定了它们与水体中其他物质的相互作用程度,进而影响其溶解性和最终的排泄形式^[60-61]。较长的肠道可能提供了更多的时间和空间,使得碳酸盐矿物有机会转化为更稳定的形态,从而减少其在海水中的溶解。

尽管短肠道鱼类展现出较高的碳酸盐排泄速率,但其排泄的碳酸盐通常具有较高的溶解度,这可能影响其在海洋碳循环中的固碳效率。鉴于此,短肠道和长肠道鱼类在海洋碳储存和循环中的相对贡献,以及它们对全球碳汇的潜在影响,仍需通过进一步的研究进行详细评估。这包括对不同肠道长度鱼类在自然条件下的碳酸盐排泄特性、矿物组成及其在水体中的溶解行为的深入分析,以便更准确地评价它们在海洋生态系统中的碳汇功能。

(3) 其它因素

鱼类的摄食生态位决定了其能量获取的途径和方式,进而影响其代谢活动和碳酸盐排泄。如 Smith 等^[62]所指出的,珊瑚礁鱼类因摄食富含钙的珊瑚和藻类,其体内碳酸盐的沉积与排泄显著增加。这一发现揭示了食物来源在碳酸盐产出中的关键作用,为理解鱼类如何通过摄食习性影响碳循环提供了理论基础。

在考虑环境因素对鱼类碳酸盐排泄影响的研究中,一系列研究揭示了不同环境变量的重要作用。Wilson 等^[12]研究表明,随着水温的升高,鱼类的代谢活动会加速,这导致碳酸盐排泄速率的增加。Genz 等^[63]研究指出,盐度的变化会干扰鱼类的渗透调节机制,这种干扰最终会间接作用于碳酸盐的排泄过程。进一步的研究深入探讨了 pH 值的变化如何影响鱼类的碳酸盐排泄,他强调海洋酸化可能通过改变碳酸盐的溶解度,从而对鱼类碳酸盐排泄产生影响^[64]。此外,Jandal 等^[65]研究表明性成熟的雌性鱼由于在雌激素水平的升高,通过肠道吸收了大量的 Ca^{2+} ,产生碳酸盐的速率可能明显低于雄性鱼。

鱼类碳酸盐排泄是一个由体重、代谢、肠道长度、摄食生态位和环境因素等共同塑造的动态过程。这些因素不仅独立作用于碳酸盐排泄,而且它们之间的相互作用在全球变化背景下对海洋碳循环的影响尤为关键。

因此,未来的研究需要在这些基础上,深入探索这些因素如何在不同海洋系统中共同影响鱼类碳酸盐排泄,以及这些过程如何响应气候变化和人类活动的挑战。

1.3 海洋硬骨鱼鱼类死亡沉降

鱼类死亡后,鱼体中的有机碳和骨骼中的无机碳通过沉降过程进入海洋深层,这是海洋碳循环中一个重要但常被忽视的环节。死亡鱼类的腐肉富含有机碳,这些有机碳在分解过程中会被微生物利用,部分转化为 CO_2 释放回海水中,而未被完全分解的有机物质则可能以颗粒形式沉降海底,形成长期碳汇^[59]。同时,鱼类骨骼主要由碳酸钙构成,这些无机碳在沉降过程中不易被分解,因此能够作为长期的碳汇存在于海底沉积物中^[14]。例如,Higgs 等^[66]采用沉积物陷阱在安哥拉大陆架边缘的特定区域进行鱼类尸体碳汇观测,结果发现该区域每天的碳沉积量平均为 $0.4\text{mg}/\text{m}^2$,这一数值相当于该地区颗粒有机碳总通量的4%。

鱼类通过死亡沉降的固碳方式受到多种因素的影响,包括鱼类的生物量、死亡速率、腐肉的分解速率以及骨骼的物理特性等。例如,鱼骨中的碳酸钙矿物类型(如方解石和文石)以及骨骼的孔隙度和密度都会影响其海水中的稳定性^[67]。其次,海水的温度、盐度和 pH 值等环境条件也会对鱼骨的溶解和沉降产生影响。在温度较低、盐度较高或 pH 值较低的海域,鱼骨的溶解度降低,从而增加了其沉降海底的可能性。此外,海洋环境中的微生物活动水平和气候变化也会影响尸体的分解速率和有机碳的转化效率^[68]。

尽管鱼类死亡沉降在全球碳循环中的作用逐渐受到重视,但目前对其定量评估和影响机制的理解仍然有限。未来的研究需要通过现场观测、实验室模拟和数值模型等方法,深入探讨鱼骨沉降的生物地球化学过程。这包括对不同海域鱼类骨骼的组成和沉降动态的研究,以及对海洋酸化、气候变化和人类活动对鱼骨沉降影响的评估。通过这些研究,可以更好地理解鱼骨沉降在全球碳循环中的作用,为海洋碳汇管理和气候变化适应策略提供科学依据。

2 海洋硬骨鱼排泄碳酸盐评估

目前,关于海洋硬骨鱼排泄碳酸盐的估算研究相对有限,仅有6项已发表的研究直接测量或估算了鱼类粪便颗粒的被动运输(表2)。这些研究为理解鱼类在海洋碳循环中的作用提供了基础数据。其中,Wilson 等^[12]的研究首次建立了一个基于鱼类体重和环境温度的碳酸盐排泄模型。这一模型不仅为后续研究奠定了重要的理论基础,也为理解和量化鱼类对海洋碳储存和运输贡献提供了科学方法。在近期的一项研究中,Ghilardi 等^[13]建立了体重、肠道长度、尾鳍长宽比等与碳酸盐排泄的关系,并指出体重和肠道长度是影响鱼类排泄碳酸盐的两个最关键的因素。这一发现揭示了鱼类如何通过其生理结构和功能对肠道碳酸盐生产影响具有重要意义。

3 总结与展望

研究探讨了鱼类在海洋碳循环中的作用,尤其是海洋硬骨鱼类通过其生理活动对海洋碳汇的贡献。海洋硬骨鱼类通过呼吸作用、垂直洄游以及死亡沉降等过程,影响着海洋中碳的生物地球化学循环。尽管已有研究提供了关于鱼类固碳方式的基础数据,但关于鱼类对海洋碳循环影响的全面理解仍有待深入。在此,本研究提出未来研究的方向和挑战,以期海洋碳汇管理和气候变化适应策略提供科学基础。

(1) 未来的研究需要更精确地量化海洋硬骨鱼类在全球碳循环中的贡献。目前,关于鱼类排泄碳酸盐的碳通量的研究仍然有限,且多数研究集中在特定区域和特定物种。为了全面评估鱼类固碳的潜力,后续需要在全全球范围内对不同海域、不同生态类型的鱼类进行系统的研究。这包括对鱼类种群的生物量、代谢率、排泄特性等参数的长期监测,以及对鱼类碳酸盐排泄的环境依赖性的深入分析。

(2) 需要关注鱼类固碳过程中的更多环境因素。水温、盐度、pH 值等环境条件对鱼类的代谢活动和碳酸盐排泄有显著影响。随着全球气候变化的加剧,这些环境因素的变化可能会改变鱼类固碳的效率和模式。因此,未来的研究应考虑气候变化对鱼类固碳作用的潜在影响,评估海洋酸化、温度升高等环境变化对鱼类碳酸

盐排泄的长期影响。

表 2 碳酸盐排泄评估研究

Table 2 Study of carbonate excretion assessment

研究 Study	鱼种 Species	地点 Location	采样温度 Temperature/°C	碳酸盐排泄速率 Rate of carbonate excretion/ (mg C m ⁻² d ⁻¹)	基于体重的碳 酸盐排泄公式 Body weight-based carbonate excretion formula	参考文献 References
1	斑鳍光鳃鱼 <i>Chromis punctipinnis</i>	南加利福尼亚海域	无	23	无	Bray 等 ^[69]
2	美洲鳀 <i>Engraulis mordax</i>	南加利福尼亚海域	10—14.5	31	无	Saba 等 ^[70]
3	蝴蝶鱼科、蟾鱼科 Chaetodontidae, Batrachoididae	西欧近海	25	无	$y = 22.4 x^{0.75}$	Wilson 等 ^[12]
4	11 种热带鱼种 (10 科) 11 tropical fish species (from 10 families)	巴哈马群岛	25.8±0.4	无	$y = 16.8 x^{0.71}$	Perry 等 ^[50]
5	44 种硬骨鱼 (26 科) 44 species of osteichthyes (from 26 families)	澳大利亚大堡礁、摩顿岛海域	23—25	无	$y = 15.5 x^{0.76}$	Salter 等 ^[21]
6	382 种珊瑚礁鱼类 (35 科) 382 species of coral reef fishes (from 35 families)	澳大利亚大堡礁、摩顿岛海域、 巴哈马群岛、卡罗林群岛	22—26	无	$y = 12.7 x^{0.78}$	Ghilardi 等 ^[13]

研究 4 采样 11 种鱼类隶属于 10 科: 鲷科、笛鲷科、仿石鲈科、大眼鲷科、仿石斑鱼科、银鲈科、鲆科、北梭鱼科、鲉科、虾虎鱼科; 研究 5 采样 44 种鱼类隶属于 26 科: 天竺鲷科、鲷科、乌尾鲷科、鲷科、虾虎鱼科、石鲈科、隆头鱼科、尖吻鲈科、龙占鱼科、笛鲷科、金线鱼科、拟鲈科、鳗鲡科、雀鲷科、准雀鲷科、鲷科、沙梭科、鲷科、二齿鲷科、四齿鲷科、海鲷科、鲷科、鲷科、真裸皮鲷科、海龙科; 研究 6 采样 382 种鱼类隶属于 35 科: 梅鲷科、隆头鱼科、裸颊鲷科、笛鲷科、肥足鲷科、拟雀鲷科、鲷科、鲷科、鲷科、天竺鲷科、刺鲷科、仿石鲈科、尖吻鲈科、鲷科、海龙科、鲷科、北梭鱼科、银鲈科、鲷科、鲆科、鲆科、刺尾鱼科、天竺鲷科、鳞鲷科、鲷科、蝴蝶鱼科、虾虎鱼科、鰕科、羊鱼科、海鲷科、金线鱼科、刺盖鱼科、雀鲷科、篮子鱼科、鲷科、镰鱼科。碳酸盐排泄公式中自变量 x 为体重 (kg); 因变量 y 为碳酸盐产出速率 ($\mu\text{mol/h}$)

(3) 鱼类死亡沉降作为碳汇的过程尚未得到充分重视。鱼类尸体的有机碳和无机碳通过沉降进入深海, 对海洋碳储存具有重要作用。未来的研究应关注鱼类死亡沉降的生物地球化学过程, 包括鱼类骨骼的组成、沉降动态以及在海底沉积物中的长期保存潜力。这将有助于更好地理解鱼类死亡沉降在全球碳循环中的作用, 并为海洋碳汇评估提供新的视角。

(4) 技术的进步为鱼类固碳研究提供了新的工具。例如, 同位素标记技术可以用来追踪鱼类碳酸盐在海洋环境中的转化和迁移路径, 而遥感技术和数值模型可以用于估算鱼类固碳的空间分布和时间变化。未来的研究应充分利用这些技术, 提高鱼类固碳过程的观测精度和模拟准确性。

(5) 跨学科合作对于深入理解鱼类固碳作用至关重要。海洋生物学、生态学、地球化学、气候变化等多个领域的专家需要共同努力, 整合不同学科的知识和方法, 构建综合性的研究框架。通过跨学科的合作, 可以更全面地评估鱼类固碳对海洋碳汇的贡献, 为制定科学的海洋碳汇管理策略提供支持。

(6) 建立一个全面的、开放获取的全球鱼类固碳数据库。数据库的建立旨在提供一个集中的平台, 用于存储、管理和分析鱼类固碳相关的数据, 以促进全球范围内的科学研究合作, 提高对鱼类在海洋碳循环中作用的认识。

总之, 鱼类在海洋碳循环中的作用是一个复杂且多面的研究领域。未来的研究需要在全球范围内对鱼类固碳过程进行系统评估, 考虑环境变化的影响, 利用先进技术提高研究精度, 并促进跨学科合作。这些努力将能够更准确地理解鱼类在全球碳循环中的作用, 为应对气候变化和保护海洋生态系统提供科学依据。

参考文献 (References):

- [1] Cox P M, Betts R A, Jones C D, Spall S A, Totterdell I J. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, 2000, 408: 184-187.

- [2] Falkowski P, Scholes R J, Boyle E, Canadell J, Canfield D, Elser J, Gruber N, Hibbard K, Höglberg P, Linder S, MacKenzie F T, Moore B 3rd, Pedersen T, Rosenthal Y, Seitzinger S, Smetacek V, Steffen W. The global carbon cycle: a test of our knowledge of earth as a system. *Science*, 2000, 290(5490): 291-296.
- [3] Cole J J, Prairie Y T, Caraco N F, McDowell W H, Tranvik L J, Striegl R G, Duarte C M, Kortelainen P, Downing J A, Middelburg J J, Melack J. Plumbing the global carbon cycle: integrating inland waters into the terrestrial carbon budget. *Ecosystems*, 2007, 10(1): 172-185.
- [4] 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.
- [5] Martin A H, Pearson H C, Saba G K, Olsen E M. Integral functions of marine vertebrates in the ocean carbon cycle and climate change mitigation. *One Earth*, 2021, 4(5): 680-693.
- [6] Zhong C M, Li T C, Bi R, Sanganyado E, Huang J H, Jiang S C, Zhang Z Z, Du H. A systematic overview, trends and global perspectives on blue carbon: a bibliometric study (2003-2021). *Ecological Indicators*, 2023, 148:110063.
- [7] 向爱, 揣小伟, 李家胜. 中国沿海省份蓝碳现状与能力评估. *资源科学*, 2022, 44(6): 1138-1154.
- [8] 陈小龙, 狄乾斌, 侯智文, 梁晨露. 海洋碳汇研究进展及展望. *资源科学*, 2023, 45(8): 1619-1633.
- [9] Emerson S, Mecking S, Abell J. The biological pump in the subtropical North Pacific Ocean: nutrient sources, Redfield ratios, and recent changes. *Global Biogeochemical Cycles*, 2001, 15(3): 535-554.
- [10] Liu J C, Gao W, Liu T Z, Dai L, Wu L J, Miao H Y, Yang C. A bibliometric analysis of the impact of ecological restoration on carbon sequestration in ecosystems. *Forests*, 2023, 14(7): 1442.
- [11] Feely R A, Sabine C L, Lee K, Berelson W, Kleypas J, Fabry V J, Millero F J. Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans. *Science*, 2004, 305(5682): 362-366.
- [12] Wilson R W, Millero F J, Taylor J R, Walsh P J, Christensen V, Jennings S, Grosell M. Contribution of fish to the marine inorganic carbon cycle. *Science*, 2009, 323(5912): 359-362.
- [13] Ghilardi M, Salter M A, Parravicini V, Ferse S C A, Rixen T, Wild C, Birkicht M, Perry C T, Berry A, Wilson R W, Mouillot D, Bejarano S. Temperature, species identity and morphological traits predict carbonate excretion and mineralogy in tropical reef fishes. *Nature Communications*, 2023, 14: 985.
- [14] Saba G K, Burd A B, Dunne J P, Hernández-León S, Martin A H, Rose K A, Salisbury J, Steinberg D K, Trueman C N, Wilson R W, Wilson S E. Toward a better understanding of fish-based contribution to ocean carbon flux. *Limnology and Oceanography*, 2021, 66(5): 1639-1664.
- [15] Honjo S, Eglinton T, Taylor C, Ulmer K, Sievert S, Bracher A, German C, Edgecomb V, Francois R, Iglesias-Rodriguez M D, Van Mooy B V, Rapeta D. Understanding the role of the biological pump in the global carbon cycle: an imperative for ocean science. *Oceanography*, 2014, 27(3): 10-16.
- [16] Zimmer K D, Herwig B R, Laurich L M. Nutrient excretion by fish in wetland ecosystems and its potential to support algal production. *Limnology and Oceanography*, 2006, 51(1): 197-207.
- [17] Steinberg D K, Landry M R. Zooplankton and the ocean carbon cycle. *Annual Review of Marine Science*, 2017, 9: 413-444.
- [18] Belcher A, Saunders R, Tarling G. Respiration rates and active carbon flux of mesopelagic fishes (Family Myctophidae) in the Scotia Sea, Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 2019, 610: 149-162.
- [19] Clarke A, Johnston N M. Scaling of metabolic rate with body mass and temperature in teleost fish. *Journal of Animal Ecology*, 1999, 68(5): 893-905.
- [20] Gillooly J F, Brown J H, West G B, Savage V M, Charnov E L. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, 2001, 293(5538): 2248-2251.
- [21] Salter M, Perry C, Stuart-Smith R, Edgar G, Wilson R, Harborne A. Reef fish carbonate production assessments highlight regional variation in sedimentary significance. *Geology*, 2018, 46(8): 699-702.
- [22] Rosewarne P J, Wilson J M, Svendsen J C. Measuring maximum and standard metabolic rates using intermittent-flow respirometry: a student laboratory investigation of aerobic metabolic scope and environmental hypoxia in aquatic breathers. *Journal of Fish Biology*, 2016, 88(1): 265-283.
- [23] Brijs J, Jutfelt F, Clark T D, Gräns A, Ekström A, Sandblom E. Experimental manipulations of tissue oxygen supply do not affect warming tolerance of European perch. *The Journal of Experimental Biology*, 2015, 218(Pt 15): 2448-2454.
- [24] Treberg J R, Killen S S, MacCormack T J, Lamarre S G, Enders E C. Estimates of metabolic rate and major constituents of metabolic demand in fishes under field conditions: methods, proxies, and new perspectives. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A, Molecular & Integrative Physiology*, 2016, 202: 10-22.
- [25] Guo C, Ito S-I, Yoneda M, Kitano H, Kaneko H, Enomoto M, Aono T, Nakamura M, Kitagawa T, Wegner N C, Dorval E. Fish Specialize Their Metabolic Performance to Maximize Bioenergetic Efficiency in Their Local Environment: Conspecific Comparison Between Two Stocks of Pacific Chub Mackerel (*Scomber japonicus*). *Frontiers in Marine Science*, 2021, 8: 613965.

- [26] Ikeda T. Routine metabolic rates of pelagic marine fishes and cephalopods as a function of body mass, habitat temperature and habitat depth. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2016, 480:74-86.
- [27] Belcher A, Cook K, Bondyale-Juez D, Stowasser G, Fielding S, Saunders R A, Mayor D J, Tarling G A. Respiration of mesopelagic fish: a comparison of respiratory electron transport system (ETS) measurements and allometrically calculated rates in the Southern Ocean and Benguela Current. *ICES Journal of Marine Science*, 2020, 77(5): 1672-1684.
- [28] Herná'ndez-Leó S, Gómez M. Factors affecting the respiration/ETS ratio in marine zooplankton. *Journal of Plankton Research*, 1996, 18(2): 239-255.
- [29] Ikeda T. Metabolism, body composition, and energy budget of the mesopelagic fish *Maurollicus muelleri* in the Sea of Japan. *Fishery Bulletin*, 1996, 94(1): 49-58.
- [30] Ariza A, Garijo J C, Landeira J M, Bordes F, Herná'ndez-León S. Migrant biomass and respiratory carbon flux by zooplankton and micronekton in the subtropical northeast Atlantic Ocean (Canary Islands). *Progress in Oceanography*, 2015, 134: 330-342.
- [31] Chung M T, Trueman C N, Godiksen J A, Holmstrup M E, GrønkJær P. Field metabolic rates of teleost fishes are recorded in otolith carbonate. *Communications Biology*, 2019, 2: 24.
- [32] Reis-Santos P, Gillanders B M, Sturrock A M, Izzo C, Oxman D S, Lueders-Dumont J A, Hüsey K, Tanner S E, Rogers T, Doubleday Z A, Andrews A H, Trueman C, Brophy D, Thiem J D, Baumgartner L J, Willmes M, Chung M T, Charapata P, Johnson R C, Trumble S, Heimbrand Y, Limburg K E, Walther B D. Reading the biomineralized book of life: expanding otolith biogeochemical research and applications for fisheries and ecosystem-based management. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2023, 33(2): 411-449.
- [33] Smoliński S, Denechaud C, von Leesen G, Geffen A J, GrønkJær P, Godiksen J A, Campana S E. Differences in metabolic rate between two Atlantic cod (*Gadus morhua*) populations estimated with carbon isotopic composition in otoliths. *PLoS One*, 2021, 16(4): e0248711.
- [34] Kwong Lian E, Bahl Alexis A, Pakhomov Evgeny A. Variability in micronekton active carbon transport estimates on the Southwest Coast of Oahu using three different sampling gears. *Frontiers in Marine Science*, 2022, 9: 948485.
- [35] Sarmiento-Lezcano Airam N, Geraldine B V, Uriel R R, Pilar Olivar M, Marian P, Ione M S, Eduardo G R, Jaime G G, Robinson Carlos J, Santiago H L. Active flux seasonality of the small dominant migratory crustaceans and mesopelagic fishes in the Gulf of California during June and October. *Progress in Oceanography*, 2022, 208:102894.
- [36] Sarmiento-Lezcano Airam N, Pilar Olivar M, Marian P, Landeira José M, Laia A, Ione M S, Arturo C, Santiago H L. Carbon remineralization by small mesopelagic and bathypelagic Stomiiforms in the Northeast Atlantic Ocean. *Progress in Oceanography*, 2022, 203:102787.
- [37] Chapman B B, Skov C, Hulthén K, Brodersen J, Nilsson P A, Hansson L A, Brönmark C. Partial migration in fishes: definitions, methodologies and taxonomic distribution. *Journal of Fish Biology*, 2012, 81(2): 479-499.
- [38] Davison P C. The export of carbon mediated by mesopelagic fishes in the northeast Pacific Ocean. University of California: San Diego, 2011
- [39] Hudson J M, Steinberg D K, Sutton T T, Graves J E, Latour R J. Myctophid feeding ecology and carbon transport along the northern Mid-Atlantic Ridge. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research*, 2014, 93: 104-116.
- [40] Aksnes D L, Løtvedt A S, Lindemann C, Calleja M L, Morán X a G, Kaarvedt S, Thingstad T F. Effects of migrating mesopelagic fishes on the biological carbon pump. *Marine Ecology Progress Series*, 2023, 717:107-126.
- [41] Ahrenstoff T D, Hrabik T R, Stockwell J D, Yule D L, Sass G G. Seasonally dynamic diel vertical migrations of *Mysis diluviana*, coregonine Fishes, and Siscowet Lake Trout in the *Pelagia* of Western Lake Superior. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2011, 140(6): 1504-1520.
- [42] Mehner T, Kasprzak P. Partial diel vertical migrations in pelagic fish. *The Journal of Animal Ecology*, 2011, 80(4): 761-770.
- [43] Kristensen K, Skadhauge E. Flow along the gut and intestinal absorption of salt and water in euryhaline teleosts: a theoretical analysis. *The Journal of Experimental Biology*, 1974, 60(2): 557-566.
- [44] Gonzalez R J. The physiology of hyper-salinity tolerance in teleost fish: a review. *Journal of Comparative Physiology B*, 2012, 182(3): 321-329.
- [45] 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. *Physiological Reviews*, 2005, 85(1): 97-177.
- [46] Wilson R W, Wilson J M, Grosell M. Intestinal bicarbonate secretion by marine teleost fish—why and how? *Biochimica et Biophysica Acta*, 2002, 1566(1/2): 182-193.
- [47] 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*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A, Molecular & Integrative Physiology*, 2006, 143(3): 292-298.
- [48] Salter M A, Harborne A R, Perry C T, Wilson R W. Phase heterogeneity in carbonate production by marine fish influences their roles in sediment generation and the inorganic carbon cycle. *Scientific Reports*, 2017, 7: 765.
- [49] Salter M A, Perry C T, Wilson R W. Production of mud-grade carbonates by marine fish: crystalline products and their sedimentary significance.

- Sedimentology, 2012, 59(7): 2172-2198.
- [50] Perry C T, Salter M A, Harborne A R, Crowley S F, Jelks H L, Wilson R W. Fish as major carbonate mud producers and missing components of the tropical carbonate factory. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011, 108(10): 3865-3869.
- [51] Whittamore J M, Cooper C A, Wilson R W. HCO₃⁻ secretion and CaCO₃ precipitation play major roles in intestinal water absorption in marine teleost fish *in vivo*. American Journal of Physiology Regulatory, Integrative and Comparative Physiology, 2010, 298(4): R877-R886.
- [52] Lowenstam H A, Epstein S. On the origin of sedimentary aragonite needles of the great bahama bank. The Journal of Geology, 1957, 65(4): 364-375.
- [53] O'Connell L G, James N P. Composition and genesis of temperate, shallow-marine carbonate muds: spencer gulf, South Australia. Journal of Sedimentary Research, 2015, 85(10): 1275-1291.
- [54] Chave K E. Factors influencing the mineralogy of carbonate sediments. Limnology and Oceanography, 1962, 7(2): 218-223.
- [55] Matthews R K. Genesis of recent lime mud in southern British Honduras. SEPM Journal of Sedimentary Research, 1966, 36(2): 428-454.
- [56] S I Husseini R K M. Distribution of high-magnesium calcite in lime muds of the great bahama bank: diagenetic implications. SEPM Journal of Sedimentary Research, 1972, 42(1): 179-182.
- [57] Elliott J P, Bellwood D R. Alimentary tract morphology and diet in three coral reef fish families. Journal of Fish Biology, 2003, 63(6): 1598-1609.
- [58] Davis A M, Unmack P J, Pusey B J, Pearson R G, Morgan D L. Ontogenetic development of intestinal length and relationships to diet in an Australasian fish family (Terapontidae). BMC Evolutionary Biology, 2013, 13: 53.
- [59] Ghilardi M, Schietekatte N M D, Casey J M, Brandl S J, Degregori S, Mercière A, Morat F, Letourneur Y, Bejarano S, Parravicini V. Phylogeny, body morphology, and trophic level shape intestinal traits in coral reef fishes. Ecology and Evolution, 2021, 11(19): 13218-13231.
- [60] Taylor J R, Grosell M. Evolutionary aspects of intestinal bicarbonate secretion in fish. Comparative Biochemistry and Physiology Part A, Molecular & Integrative Physiology, 2006, 143(4): 523-529.
- [61] Grosell M. Intestinal anion exchange in marine teleosts is involved in osmoregulation and contributes to the oceanic inorganic carbon cycle. Acta Physiologica, 2011, 202(3): 421-434.
- [62] Smith R L, Paulson A C. Carbonic anhydrase in some coral reef fishes: adaptation to carbonate ingestion? Comparative Biochemistry and Physiology A, Comparative Physiology, 1975, 50(1A): 131-134.
- [63] Genz J, Taylor J R, Grosell M. Effects of salinity on intestinal bicarbonate secretion and compensatory regulation of acid-base balance in *Opsanus beta*. The Journal of Experimental Biology, 2008, 211(Pt 14): 2327-2335.
- [64] Wilson R W, Grosell M. Intestinal bicarbonate secretion in marine teleost fish-source of bicarbonate, pH sensitivity, and consequences for whole animal acid-base and calcium homeostasis. Biochimica et Biophysica Acta, 2003, 1618(2): 163-174.
- [65] Al-Jandal N J, Whittamore J M, Santos E M, Wilson R W. The influence of 17 β -estradiol on intestinal calcium carbonate precipitation and osmoregulation in seawater-acclimated rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). The Journal of Experimental Biology, 2011, 214(Pt 16): 2791-2798.
- [66] Higgs N D, Gates A R, Jones D O B. Fish food in the deep sea: revisiting the role of large food-falls. PLoS One, 2014, 9(5): e96016.
- [67] Fiedler I A K, Zeveleva S, Duarte A, Zhao X, Depalle B, Cardoso L, Jin S, Berteau J P. Microstructure, mineral and mechanical properties of teleost intermuscular bones. Journal of Biomechanics, 2019, 94: 59-66.
- [68] Ruhl H A, Ellena J A, Jr Smith K L. Connections between climate, food limitation, and carbon cycling in abyssal sediment communities. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(44): 17006-17011.
- [69] Bray R N, Miller A C, Geesey G G. The fish connection: a trophic link between planktonic and rocky reef communities? Science, 1981, 214(4517): 204-205.
- [70] Saba G K, Steinberg D K. Abundance, composition and sinking rates of fish fecal pellets in the santa *Barbara* channel. Scientific Reports, 2012, 2: 716.