



## 滨海湿地合成微生物生态学与微生物组工程

杨新蕾<sup>1,2</sup>, 于晓莉<sup>2</sup>, 钱露<sup>2</sup>, 赵振锐<sup>2</sup>, 颜庆云<sup>2</sup>, 黄晓红<sup>1\*</sup>, 贺志理<sup>2\*</sup>

1 华南农业大学 海洋学院, 广东 广州 510642

2 南方海洋科学与工程广东省实验室(珠海), 海洋合成生态学研究中心, 广东 珠海 519082

杨新蕾, 于晓莉, 钱露, 赵振锐, 颜庆云, 黄晓红, 贺志理. 滨海湿地合成微生物生态学与微生物组工程[J]. 微生物学报, 2024, 64(12): 4473-4479.

YANG Xinlei, YU Xiaoli, QIAN Lu, ZHAO Zhenrui, YAN Qingyun, HUANG Xiaohong, HE Zhili. Perspectives: synthetic microbial ecology and microbiome engineering in coastal wetlands[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2024, 64(12): 4473-4479.

**摘要:** 滨海湿地是重要的蓝碳生态系统, 在调控气候变化、保护生物多样性等方面起着不可或缺的作用。微生物是生物地球化学循环的重要驱动者, 通过耦合碳、氮、硫等循环维持生态系统功能和稳定。合成微生物生态学旨在揭示微生物互作机制和环境应用。本文针对滨海湿地关键问题, 聚焦合成微生物生态学理论研究, 前瞻降低温室气体与增加碳汇微生物组工程在滨海湿地的应用, 为缓解全球气候变暖提供科技支撑。

**关键词:** 滨海湿地; 合成微生物生态学; 微生物组工程; 温室气体; 碳汇

## Synthetic microbial ecology and microbiome engineering in coastal wetlands

YANG Xinlei<sup>1,2</sup>, YU Xiaoli<sup>2</sup>, QIAN Lu<sup>2</sup>, ZHAO Zhenrui<sup>2</sup>, YAN Qingyun<sup>2</sup>,  
HUANG Xiaohong<sup>1\*</sup>, HE Zhili<sup>2\*</sup>

1 College of Marine Sciences, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, Guangdong, China

2 Marine Synthetic Ecology Research Center, Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Zhuhai), Zhuhai 519082, Guangdong, China

**Abstract:** Coastal wetlands are crucial blue carbon ecosystems and play an indispensable role in

资助项目: 国家自然科学基金(92251306, 42430707); 南方海洋科学与工程广东省实验室(珠海)项目(SML2023SP205)  
This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (92251306, 42430707) and the Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Zhuhai) Project (SML2023SP205).

\*Corresponding authors. E-mail: HUANG Xiaohong: huangxh@scau.edu.cn; HE Zhili: hezhili@sml-zhuhai.cn

Received: 2024-08-01; Accepted: 2024-11-08

regulating global climate change and preserving biodiversity. Microorganisms are key drivers of biogeochemical cycles, maintaining ecosystem functions and stability by coupling carbon, nitrogen, and sulfur cycles. Synthetic microbial ecology aims to understand microbial interaction mechanisms and environmental applications. In view of the critical issues in coastal wetlands, this paper focuses on the theoretical studies of synthetic microbial ecology and explores the applications of microbiome engineering in reducing greenhouse gas emissions and enhancing carbon sinks, providing scientific and technological support for mitigating global climate change.

**Keywords:** coastal wetlands; synthetic microbial ecology; microbiome engineering; greenhouse gas; carbon sink

湿地是人类生存所必需的，我国湿地总面积达 1 210 万 hm<sup>2</sup>，包括滨海湿地、河口湿地、湖泊湿地、河流湿地、沼泽湿地、泥炭地、人工湿地和复合湿地等<sup>[1]</sup>。滨海湿地是介于海洋和陆地生态系统之间的过渡区域，具有生物多样性高、好氧厌氧交替、有机质丰富等特色，是物质转换和能量流动的敏感带，在调节气候变化、维持水量平衡、净化水源、保护生物多样性和生态碳汇等方面发挥着关键作用<sup>[2-3]</sup>。滨海湿地是甲烷(CH<sub>4</sub>)和氧化亚氮(N<sub>2</sub>O)的重要来源之一，它们的相对全球变暖潜能值(global warming potentials, GWP)分别是二氧化碳的 28 倍和 265 倍，特别是工业革命以来，CH<sub>4</sub> 和 N<sub>2</sub>O 排放量不断增加，加剧了全球变暖<sup>[4]</sup>。滨海湿地也是二甲基磺酰基丙酸酯(dimethylsulfoniopropionate, DMSP)和二甲基硫醚(dimethyl sulfide, DMS)的代谢热点区域，DMSP 是 DMS 的前体。DMS 作为一种挥发性有机硫化合物，是云凝结核的主要前体，可影响气候变化，缓解温室效应<sup>[5]</sup>，被称为“冷室气体”，但其在滨海湿地的生态贡献不清。其次，滨海湿地碳汇潜力巨大，碳储存速率达陆地森林 10 倍以上，每年可埋藏碳达 116 Tg，占海洋碳埋藏量的 50%以上，而且随着海平面上升仍具有很强的碳封存能力<sup>[6]</sup>，但全球气候和环境变化对其影响认知不足。微生物参与了滨海湿地温(冷)室气体产生、碳汇形成

等关键生态环境过程，是碳、氮、硫等生物地球化学循环及其耦合的驱动者与生态系统功能的重要调控者<sup>[3]</sup>，可为应对上述挑战提供新的策略和方案。然而，微生物-微生物、微生物-环境之间的互作及其对生态系统功能的影响机制尚不清楚，阻碍了滨海湿地治理技术的发展和应用。因此，滨海湿地微生物生态学理论与方法研发具有重要的理论和实际意义。

最近，合成微生物生态学作为一门新兴且发展迅速的学科，旨在理解微生物互作的基本原理，并通过构建合成微生物群落，为滨海湿地治理提供科学与技术支撑<sup>[7]</sup>。一方面，合成微生物生态学通过构建低复杂性、高可控性和可重复性的合成群落，解析不同生物基因型之间动态相互作用原理和规律，揭示其互作机制，丰富滨海湿地微生物生态学理论<sup>[8]</sup>。另一方面，合成微生物生态学通过自下而上或自上而下的合理设计，构建高效、适应性强且稳定的合成群落，可为滨海湿地微生物组工程及应用提供技术支持<sup>[8]</sup>。由于滨海湿地具有好氧厌氧交替和盐度波动等特点，因此，在构建合成微生物群落时需要考虑其对滨海湿地环境的适应性和稳定性。微生物环境适应性机制主要包括生境适应性、代谢互补性、特异环境耐受性与遗传水平适应性(如基因突变和水平基因转移)等，而微生物稳定性机制主要包括群落多样性、功能

冗余性与微生物间的相互作用等<sup>[9-10]</sup>。研究发现从湖泊沉积物中分离到了适应高盐低氧的微生物 *Halanaerobium hydrogenoformans*, 同时在滨海湿地和内陆盐碱地中分离了 4 株嗜盐古菌<sup>[11-12]</sup>, 为进一步挖掘滨海湿地微生物资源(如兼性好/厌氧微生物、耐盐微生物)提供基础。前期研究表明, 多样性高的合成反硝化微生物群落具有较高生产力、反硝化速率和稳定性<sup>[13-14]</sup>; 合成微生物群落可通过增强养分循环、促进植物生长和增强盐碱土壤健康<sup>[15]</sup>、强化细菌群落功能和改善沙漠化土壤<sup>[16]</sup>。尽管合成微生物群落在滨海湿地的应用尚未见报道, 我们将来在滨海湿地合成群落构建中必须选择合适的微生物资源(如氧气和盐度适应范围广的菌株)、应用科学设计理念(如群落多样性和互作机制)、实验验证与优化组合(如不同环境条件下群落表现)及长期进化与分析(如基因表达与突变), 从而确保其在滨海湿地环境的适应性和稳定性。

前期研究通过人工构建的简单微生物群落进行时间序列分析, 开发了预测模型, 揭示了微生物互作是决定微生物群落稳定性与组装过程的主要驱动因素<sup>[17]</sup>; Xu 等设计使用阿特拉津降解微生物以及其他 4 种非阿特拉津降解微生物合成群落以增强阿特拉津的生物降解<sup>[18]</sup>; Hiis 等利用有机废物作为底物和载体, 筛选出能在土壤中生长的 N<sub>2</sub>O 呼吸细菌 *Cloacibacterium* sp. CB-01, 并减少 50%–95% 的 N<sub>2</sub>O 排放<sup>[19]</sup>; 产生 DMSP 的微藻和细菌之间的共培养表明, 靠近微藻表面的细菌裂解途径基因表达增加<sup>[20]</sup>。我们也通过构建合成硝化微生物群落, 揭示了不同类型的硝化菌的生态位分化和潜在互作机制<sup>[21]</sup>。因此, 合成微生物生态学在应对滨海湿地关键问题(如温/冷室气体排放、碳汇等)潜力巨大, 急需深入研究。

针对以上滨海湿地关键问题, 我们提出了

微生物资源-模型与群落构建-实验验证-长期进化与分析的总体研究思路, 滨海湿地合成微生物生态学的研究主要包括 4 个方面(图 1A)。(1) 微生物资源: 利用不同类型的生长培养基、选择性富集与稀释灭绝结合、诱饵法和培养组学等方法富集分离滨海湿地甲烷氧化菌、N<sub>2</sub>O 还原微生物、DMSP/DMS 产生微生物、固碳微生物等, 通过分子生物学和高通量测序等技术表征全基因组菌株或简单微生物群落, 构建微生物菌种资源库及其基因组数据库。(2) 模型与群落构建: 利用单菌基因组信息、生理生化特性及其与其他微生物的互作网络和时空动态等方法建立数学模型, 如基因组规模代谢模型 (genome-scale metabolic models, GEMs), 构建不同组成的合成微生物群落, 并模拟和预测其微生物组性能。(3) 实验验证: 通过优化培养条件、控制微生物丰度和代谢产物等技术, 在不同培养条件下测定合成群落的生长、基因丰度和表达, 揭示其互作机制, 从而选择优势组合群落, 进一步优化培养条件和强化群落功能。(4) 长期进化与分析: 通过分子生物学和多组学等方法监测长期进化的微生物群落的物种丰度、组成和动力学、群落生产力和功能、基因表达、蛋白/酶活性、代谢产物等, 揭示其对环境的适应性、稳定性和高效性, 并进一步通过实验室长期进化和评估获得高效且稳定的合成微生物群落。

通过实验室评估获得优化的合成微生物群落, 经过中试并在滨海湿地(如红树林、盐沼、海草床)进行示范应用。聚焦降低 CH<sub>4</sub> 和 N<sub>2</sub>O 排放、增加 DMS 产生和增强碳汇的合成微生物群落, 实现滨海湿地微生物组工程(图 1B), 具体策略包括降低 CH<sub>4</sub> 排放、降低 N<sub>2</sub>O 排放、增加 DMSP/DMS 产生和增加碳汇。(1) 降低 CH<sub>4</sub> 排放: (i) 抑制产甲烷微生物的生长或活性, 减缓有机质转化为 CH<sub>4</sub> 的过程<sup>[22]</sup>; (ii) 增加甲烷

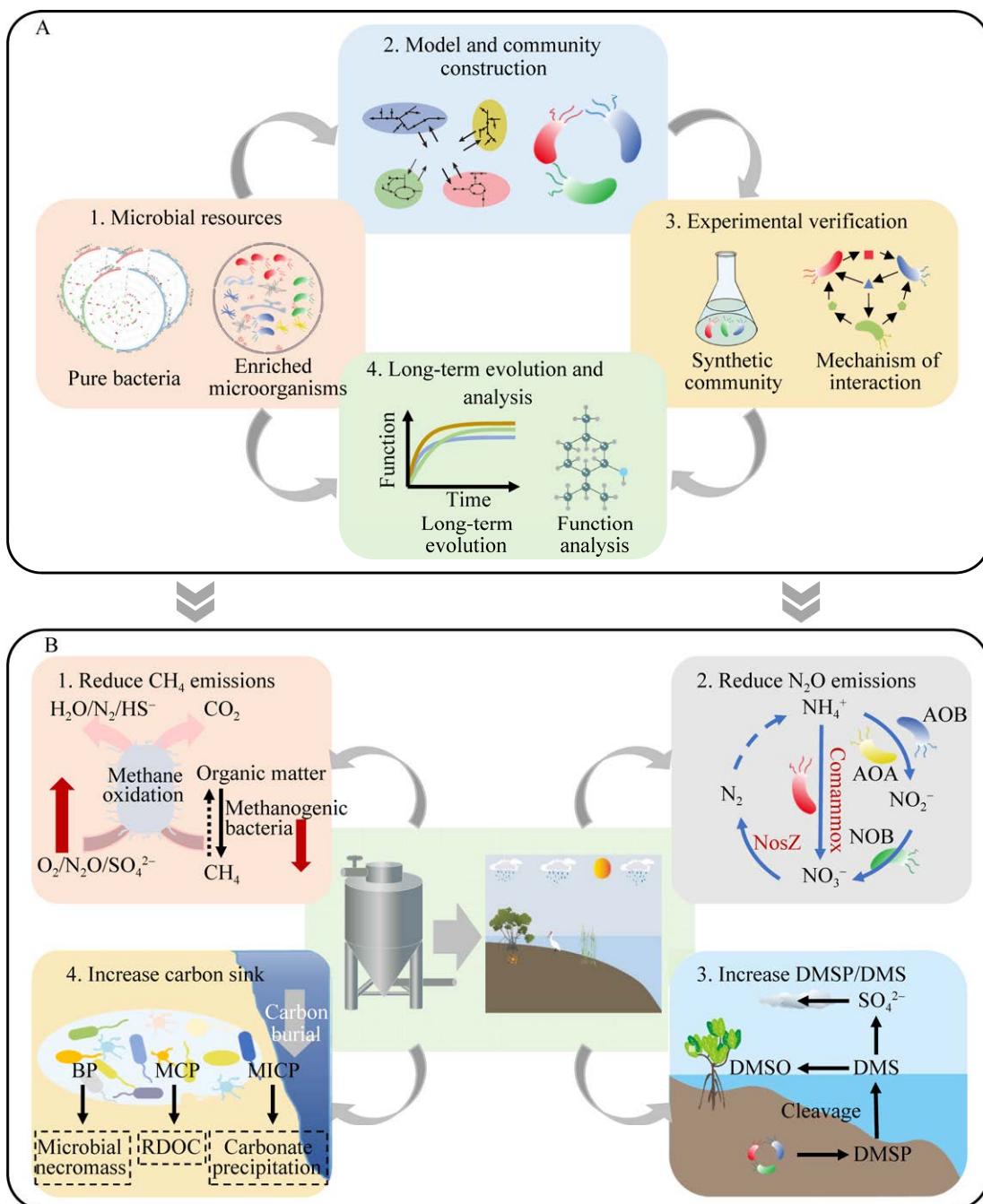


图 1 合成微生物生态学研究框架(A)与滨海湿地微生物组工程概念图(B)

Figure 1 A schematic framework of synthetic microbial ecology studies (A) and microbiome engineering (B) in coastal wetlands. AOA: Ammonia-oxidizing archaea; AOB: Ammonia-oxidizing bacteria; NOB: Nitrite-oxidizing bacteria; Comammox: Complete ammonia oxidization; NosZ: N<sub>2</sub>O reductase; DMSP: Dimethylsulfoniopropionate; DMS: Dimethyl sulfide; DMSO: Dimethylsulfoxide; BP: Biological pump; MCP: Microbial carbon pump; MICP: Microbially induced carbonate precipitation; RDOC: Recalcitrant dissolved organic carbon.

氧化的电子受体(如氧气、硝酸盐、亚硝酸盐、 $\text{N}_2\text{O}$ 、硫酸盐、金属离子等), 促进  $\text{CH}_4$  氧化, 从而降低  $\text{CH}_4$  排放<sup>[23]</sup>; (iii) 促进  $\text{CH}_4$  转化成有机质<sup>[24]</sup>。(2) 降低  $\text{N}_2\text{O}$  排放: (i) 促进全程氨氧化(complete ammonia oxidation, comammox)过程, 减少  $\text{N}_2\text{O}$  的产生<sup>[25]</sup>; (ii) 增强氧化亚氮还原酶( $\text{N}_2\text{O}$  reductase, NosZ)的活性, 促进  $\text{N}_2\text{O}$  还原为  $\text{N}_2$ <sup>[19]</sup>; (iii) 加入硝化抑制剂阻断硝化过程, 从而阻止  $\text{N}_2\text{O}$  的生成<sup>[26]</sup>; (iv) 富集分离快速消耗或不产、少产  $\text{N}_2\text{O}$  的微生物, 构建合成微生物群落, 并应用于滨海湿地, 从而降低  $\text{N}_2\text{O}$  的产生<sup>[19]</sup>。(3) 增加 DMSP/DMS 产生: (i) 增加滨海湿地产生 DMSP/DMS 微生物群落的丰度和活性<sup>[3]</sup>; (ii) 增加微生物 DMSP 裂解酶活性, 促进 DMSP 向 DMS 的转化<sup>[27]</sup>; (iii) 抑制 DMSP/DMS 转化为  $\text{CH}_4$  的过程<sup>[28]</sup>。(4) 增加碳汇: (i) 通过增强特异微生物类群丰度, 如伯克霍尔德氏菌目(*Burkholderiales*), 利用生物泵作用增加碳储存<sup>[29]</sup>; (ii) 通过微生物碳泵作用, 增加惰性有机碳(recalcitrant dissolved organic carbon, RDOC)形成<sup>[30]</sup>; (iii) 通过硫酸盐还原过程和碳酸盐泵作用, 形成碳酸盐沉淀, 从而增加碳汇<sup>[31]</sup>。

综上所述, 合成微生物生态学正在迅速发展, 滨海湿地对社会经济的可持续发展起着关键作用, 但面临着全球气候变化条件下的多种挑战, 如温室气体释放增加和碳储存降低等, 而合成微生物生态学与微生物组工程有望为应对这些挑战提供新的策略。首先, 我们可结合传统微生物富集分离技术与多组学技术(宏基因组学、宏转录组学、宏蛋白组学和宏代谢组学), 获取微生物资源。其次, 在基因、蛋白和代谢产物水平上阐明微生物群落多样性、组成、结构、功能、互作与进化特征, 从而精准设计与构建合成微生物群落, 并实验验证其在滨海

湿地环境中的适应性和稳定性。可以预期, 机器学习和人工智能将在滨海湿地合成微生物功能菌株筛选和识别、合成群落模拟与构建、微生物-微生物与微生物-环境互作机制和微生物组工程中应用潜力巨大, 可为降低温室气体排放和增加碳汇提供科学与技术支撑。

## 作者利益冲突公开声明

作者声明没有任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

## 参考文献

- [1] XU XB, CHEN MK, YANG GS, JIANG B, ZHANG J. Wetland ecosystem services research: a critical review[J]. Global Ecology and Conservation, 2020, 22: e01027.
- [2] JIANG TT, PAN JF, PU XM, WANG B, PAN JJ. Current status of coastal wetlands in China: degradation, restoration, and future management[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2015, 164: 265-275.
- [3] HE ZL. Microbially driven sulfur cycling in the river-wetland-ocean continuum[J]. Ocean-Land-Atmosphere Research, 2023, 2: 0027.
- [4] HU MJ, SARDANS J, YANG XY, PEÑUELAS J, TONG C. Patterns and environmental drivers of greenhouse gas fluxes in the coastal wetlands of China: a systematic review and synthesis[J]. Environmental Research, 2020, 186: 109576.
- [5] WILLIAMS BT, COWLES K, MARTÍNEZ AB, CURSON ARJ, ZHENG YF, LIU JL, NEWTON-PAYNE S, HIND AJ, LI CY, RIVERA PPL, CARRIÓN O, LIU J, SPURGIN LG, BREARLEY CA, MACKENZIE BW, PINCHBECK BJ, PENG M, PRATSCHER J, ZHANG XH, ZHANG YZ, et al. Bacteria are important dimethylsulfoniopropionate producers in coastal sediments[J]. Nature Microbiology, 2019, 4(11): 1815-1825.
- [6] WANG FM, LU XL, SANDERS CJ, TANG JW. Tidal wetland resilience to sea level rise increases their carbon sequestration capacity in United States[J]. Nature Communications, 2019, 10(1): 5434.

- [7] JOHNS NI, BLAZEJEWSKI T, GOMES AL, WANG HH. Principles for designing synthetic microbial communities[J]. Current Opinion in Microbiology, 2016, 31: 146-153.
- [8] RUAN ZP, CHEN K, CAO WM, MENG L, YANG BG, XU MJ, XING YW, LI PF, FREILICH S, CHEN C, GAO YZ, JIANG JD, XU XH. Engineering natural microbiomes toward enhanced bioremediation by microbiome modeling[J]. Nature Communications, 2024, 15(1): 4694.
- [9] MORENO-GÁMEZ S. How bacteria navigate varying environments[J]. Science, 2022, 378(6622): 845.
- [10] de ANDA V, ZAPATA-PEÑASCO I, BLAZ J, POOT-HERNÁNDEZ AC, CONTRERAS-MOREIRA B, GONZÁLEZ-LAFFITTE M, GÁMEZ-TAMARIZ N, HERNÁNDEZ-ROSALES M, EGUILARTE LE, SOUZA V. Understanding the mechanisms behind the response to environmental perturbation in microbial mats: a metagenomic-network based approach[J]. Frontiers in Microbiology, 2018, 9: 2606.
- [11] BROWN SD, BEGEMANN MB, MORMILE MR, WALL JD, HAN CS, GOODWIN LA, PITLUCK S, LAND ML, HAUSER LJ, ELIAS DA. Complete genome sequence of the haloalkaliphilic, hydrogen-producing bacterium *Halanaerobium hydrogeniformans*[J]. Journal of Bacteriology, 2011, 193(14): 3682-3683.
- [12] CHENG M, LI XX, HOU J, CUI HL. *Halomarina litorea* sp. nov., *Halomarina pelagica* sp. nov., *Halomarina halobia* sp. nov., and *Halomarina ordinaria* sp. nov., halophilic archaea isolated from coastal and inland saline soil[J]. Current Microbiology, 2024, 81(7): 194.
- [13] ZHOU M, GUAN XT, DENG T, HU RW, QIAN L, YANG XQ, WU B, LI J, HE Q, SHU LF, YAN QY, HE ZL. Synthetic phylogenetically diverse communities promote denitrification and stability[J]. Environmental Research, 2023, 231: 116184.
- [14] WU B, GUAN XT, DENG T, YANG XQ, LI J, ZHOU M, WANG C, WANG SQ, YAN QY, SHU LF, HE Q, HE ZL. Synthetic denitrifying communities reveal a positive and dynamic biodiversity-ecosystem functioning relationship during experimental evolution[J]. Microbiology Spectrum, 2023, 11(3): e0452822.
- [15] BU YY, GAO SY, LIU SK, SONG RS. Innovative strategies for soil health restoration in saline-alkali environments: leveraging engineered synthetic microbial communities (SynComs)[J]. Molecular Soil Biology, 2024: 17-27.
- [16] HAO XW, GU YZ, ZHANG HZ, WANG X, LIU XZ, CHEN CL, WANG CC, ZHANG XQ, LIU XY, SHEN XH. Synthetic microbial community promotes bacterial communities leading to soil multifunctionality in desertified land[J]. Microorganisms, 2024, 12(6): 1117.
- [17] VENTURELLI OS, CARR AC, FISHER G, HSU RH, LAU R, BOWEN BP, HROMADA S, NORTHEN T, ARKIN AP. Deciphering microbial interactions in synthetic human gut microbiome communities[J]. Molecular Systems Biology, 2018, 14(6): e8157.
- [18] XU XH, ZARECKI R, MEDINA S, OFAIM S, LIU XW, CHEN C, HU SL, BROM D, GAT D, POROB S, EIZENBERG H, RONEN Z, JIANG JD, FREILICH S. Modeling microbial communities from atrazine contaminated soils promotes the development of biostimulation solutions[J]. The ISME Journal, 2019, 13(2): 494-508.
- [19] HIIS EG, VICK SHW, MOLSTAD L, RØSDAL K, JONASSEN KR, WINIWARTER W, BAKKEN LR. Unlocking bacterial potential to reduce farmland N<sub>2</sub>O emissions[J]. Nature, 2024, 630(8016): 421-428.
- [20] GAO C, FERNANDEZ VI, LEE KS, FENIZIA S, POHNERT G, SEYMOUR JR, RAINA JB, STOCKER R. Single-cell bacterial transcription measurements reveal the importance of dimethylsulfoniopropionate (DMSP) hotspots in ocean sulfur cycling[J]. Nature Communications, 2020, 11(1): 1942.
- [21] YANG XQ, YU XL, HE Q, DENG T, GUAN XT, LIAN YL, XU K, SHU LF, WANG C, YAN QY, YANG YC, WU B, HE ZL. Niche differentiation among comammox (*Nitrospira inopinata*) and other metabolically distinct nitrifiers[J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 956860.
- [22] HU H, CHEN J, ZHOU F, NIE M, HOU DY, LIU H, DELGADO-BAQUERIZO M, NI HW, HUANG WG, ZHOU JZ, SONG XW, CAO XF, SUN B, ZHANG JB, CROWTHER TW, LIANG YT. Relative increases in CH<sub>4</sub> and CO<sub>2</sub> emissions from wetlands under global warming dependent on soil carbon substrates[J]. Nature Geoscience, 2024, 17: 26-31.
- [23] ZHAO YW, LIU YC, CAO SW, HAO QC, LIU CL, LI YS. Anaerobic oxidation of methane driven by

- different electron acceptors: a review[J]. *The Science of the Total Environment*, 2024, 946: 174287.
- [24] YANG SS, LV YX, LIU XP, WANG YZ, FAN QL, YANG ZF, BOON N, WANG FP, XIAO X, ZHANG Y. Genomic and enzymatic evidence of acetogenesis by anaerobic methanotrophic archaea[J]. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 3941.
- [25] REN ZC, LI DY, ZHANG Z, SUN WM, LIU GQ. Enhancing the relative abundance of comammox *Nitrospira* in ammonia oxidizer community decreases N<sub>2</sub>O emission in nitrification exponentially[J]. *Chemosphere*, 2024, 356: 141883.
- [26] STEIN LY, LIDSTROM ME. Greenhouse gas mitigation requires caution[J]. *Science*, 2024, 384(6700): 1068-1069.
- [27] LI CY, WANG XJ, CHEN XL, SHENG Q, ZHANG S, WANG P, QUARESHY M, RIHTMAN B, SHAO X, GAO C, LI FC, LI SY, ZHANG WP, ZHANG XH, YANG GP, TODD JD, CHEN Y, ZHANG YZ. A novel ATP dependent dimethylsulfoniopropionate lyase in bacteria that releases dimethyl sulfide and acryloyl-CoA[J]. *eLife*, 2021, 10: e64045.
- [28] DESCHASEAUX ESM, SWAN HB, MAHER DT, JONES GB, SCHULZ KG, KOKE KE EP, TODA K, EYRE BD. The interplay between dimethyl sulfide (DMS) and methane (CH<sub>4</sub>) in a coral reef ecosystem[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2022, 9: 910441.
- [29] YU XL, QIAN L, TU QC, PENG YS, WANG C, WU DM, HE ZY, SHU LF, HE Q, TIAN Y, YIN KD, WANG SQ, YAN QY, ZHONG QP, HE ZL. Chemoautotrophic sulphur oxidizers dominate microbial necromass carbon formation in coastal blue carbon ecosystems[J]. *Functional Ecology*, 2023, 37(10): 2634-2651.
- [30] JIAO NZ, HERNDL GJ, HANSELL DA, BENNER R, KATTNER G, WILHELM SW, KIRCHMAN DL, WEINBAUER MG, LUO TW, CHEN F, AZAM F. Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: long-term carbon storage in the global ocean[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2010, 8(8): 593-599.
- [31] ZHANG CL, SHI T, LIU JH, HE ZL, THOMAS H, DONG HL, RINKEVICH B, WANG YZ, HYUN JH, WEINBAUER M, LÓPEZ-ABBATE C, TU QC, XIE SC, YAMASHITA Y, TISHCHENKO P, CHEN QR, ZHANG R, JIAO NZ. Eco-engineering approaches for ocean negative carbon emission[J]. *Science Bulletin*, 2022, 67(24): 2564-2573.