

王宗灵,傅明珠,肖洁,等. 黄海浒苔绿潮研究进展[J]. 海洋学报, 2018, 40(2): 1—13, doi: 10.3969/j.issn.0253-4193.2018.02.001

Wang Zongling, Fu Mingzhu, Xiao Jie, et al. Progress on the study of the Yellow Sea green tides caused by *Ulva prolifera*[J]. Haiyang Xuebao, 2018, 40(2): 1—13, doi: 10.3969/j.issn.0253-4193.2018.02.001

## 黄海浒苔绿潮研究进展

王宗灵<sup>1,2</sup>,傅明珠<sup>1,2</sup>,肖洁<sup>1,2</sup>,张学雷<sup>1,2</sup>,宋伟<sup>1,2</sup>

(1. 国家海洋局第一海洋研究所 海洋生态环境科学与工程国家海洋局重点实验室, 山东 青岛 266061; 2. 青岛海洋科学与技术国家实验室 海洋生态与环境科学功能实验室, 山东 青岛 266071)

**摘要:** 绿潮是世界性的海洋生态环境问题。自2007年以来,浒苔绿潮已肆虐黄海近岸海域达10年之久,造成了巨大经济损失和严重社会影响,成为近年来我国海洋生态研究的焦点之一。目前,国内外学者围绕黄海绿潮起源与发生原因已经开展了一系列的研究,取得了一定的科学认知。本文综述了关于黄海绿潮起源与发生过程、浒苔的关键生物学特征以及绿潮暴发的环境驱动机制等方面的主要研究进展,分析了目前绿潮发生机制研究中未解决的科学问题和绿潮减灾防灾技术上的不足,并提出了研究展望。同时,对近期启动的国家重点研发计划重点专项“浒苔绿潮形成机理与综合防控技术研究及应用”的研究内容与预期目标进行了简要介绍。

**关键词:** 浒苔绿潮;起源与发生机理;环境驱动机制;监测预警;综合防治

中图分类号: X55

文献标志码: A

文章编号: 0253-4193(2018)02-0001-13

### 1 引言

绿潮(green tides)通常是指由于机会型大型绿藻的过度增殖和生长、聚集而形成的一种生态灾害<sup>[1-2]</sup>。20世纪六七十年代以来,绿潮在许多国家的近岸海域大规模频繁暴发,已成为世界性的海洋生态环境问题<sup>[3-4]</sup>。

自2007年以来,以浒苔(*Ulva prolifera*)为主要原因种的绿潮于每年的5—7月间在我国黄海海域周期性大规模暴发,已严重影响到该海域和沿海地区的生态环境,威胁到滨海景观、旅游和海水养殖业,造成了巨大的经济损失和严重的社会影响<sup>[3,5]</sup>。黄海浒苔绿潮被认为是世界最大规模的绿潮<sup>[5-6]</sup>,已经成为黄海最严重的生态灾害。

自2008年以来,国内外藻类学家、生态学家以及物理海洋学家等围绕绿潮开展了一系列研究,主要包括:黄海绿潮的起源与发生发展过程<sup>[7-16]</sup>、绿潮藻的种类组成及主要原因种的生理生态学特征<sup>[17-20]</sup>、绿潮的漂移路径与年际变化<sup>[21-25]</sup>以及环境因子对绿潮发生的驱动机制等<sup>[25-26]</sup>。通过这些研究,取得了一批重要成果,为进一步开展黄海绿潮的起源与发生机制研究奠定了基础。

本文在国家重点研发计划“海洋环境安全保障”重点专项“浒苔绿潮形成机理与综合防控技术研究及应用”项目启动之际,对黄海绿潮前期研究所取得的科学进展进行综述,并对研究中存在的问题和未来研究方向进行展望。

收稿日期: 2017-05-24; 修订日期: 2017-10-23。

基金项目: 国家重点研发计划重点专项(2016YFC1402104, 2016YFC1402106); 国家自然科学基金青年基金项目(41506185, 41606190); 山东省联合基金项目(U1606404); 青岛市民生科技计划项目(16-4-2-1-nsh, 15-8-2-2-HY)。

作者简介: 王宗灵(1966—),男,河南省商丘市人,博士,研究员,主要从事海洋生态学方面研究。E-mail: wangzlf@fio.org.cn

## 2 黄海绿潮起源与发生过程研究

黄海浒苔绿潮的起源与发生机制一直是国内外研究的焦点问题。与世界其他区域相比,黄海绿潮具有其独特性:世界其他区域绿潮灾害一般发生和消亡于同一富营养化程度较高的近岸水域<sup>[27-30]</sup>;而黄海浒苔绿潮起源与灾害形成在不同海域,是一种典型的跨区域海洋生态灾害,在其长距离的运移过程中,经历复杂的海洋过程<sup>[5,7,9,11,15,31-33]</sup>。

### 2.1 浒苔绿潮起源

2008 年黄海大规模浒苔绿潮形成后,国内外众多科学家开展了绿潮溯源与发生发展过程研究,提出了多个观点。

第一个观点认为黄海浒苔起源于黄海南部的绿藻微观繁殖体,并与沿岸海水动物养殖池塘有密切关系<sup>[10,12]</sup>。这个观点的主要依据是,作者采取形态学、分子生物学等分析手段,通过对黄海南部沿岸海水动物养殖池塘中的绿藻、浅滩紫菜养殖筏架定生绿藻、青岛近岸漂浮绿藻以及黄海南部水体和沉积物中的绿藻微观繁殖体等比较分析,认为沿岸动物养殖池塘中的绿藻和青岛漂浮绿藻同属于 1 个种(浒苔),黄海南部浅滩紫菜养殖筏架定生绿藻中没有发现青岛绿潮的优势种浒苔。同时,沿岸水产养殖(如河蟹育苗)过程中大量使用有机肥料,造成了江苏外海海水的富营养化,为绿潮的暴发提供了物质基础。

第二个观点认为黄海浒苔是多点起源的。这个观点主要是依据山东半岛南部至长江口北侧沿岸的盐池、养殖池塘、水渠及水道入海口、河口及排海闸口、滩涂及沙洲紫菜养殖区等的绿藻调查取样,通过分子生物学分析结果认为黄海大规模浒苔绿潮是大范围多点起源,且连云港东部至山东半岛南部海域的漂浮浒苔存在聚集后分散的现象。同时发现,不同栖息地浒苔群体以及不同年份漂浮浒苔群体间均存在遗传差异,并且漂浮群体遗传多样性低于非漂浮群体<sup>[34]</sup>。

第三个观点认为前一年绿潮沉降至海底成为第二年暴发的种源。这个观点的主要依据是通过对黄海绿潮暴发前后海底沉积绿藻样品的调查与分析,认为黄海浒苔绿潮不是来源于陆源岸基,而上一年绿潮的大生物藻体沉降到海底,可为第二年绿潮的暴发提供种源<sup>[35]</sup>。

第四个观点认为黄海浒苔起源于黄海南部浅滩筏式养殖区<sup>[7,9,11,15,31-33]</sup>。这是目前最为大家广泛接受的观点,也是最早提出的观点之一,早在 2008 年 6

月大规模浒苔绿潮在青岛沿岸聚集时,有专家根据漂浮绿藻中混有不少紫菜养殖用竹竿,就提出了此观点。后来,结合漂浮绿藻遥感观测资料<sup>[7,11,31]</sup>、青岛近岸漂浮绿藻与养殖筏架定生绿藻组成比较<sup>[7,36-39]</sup>以及绿潮早期发生发展过程的现场连续跟踪观测研究<sup>[14,39]</sup>,推断青岛大规模绿潮起源于黄海南部浅滩筏式养殖区。

黄海南部浅滩是指位于黄海南部、长江口以北的大面积浅滩,主要为淤泥质海岸,中部发育有成因复杂的大型辐射沙洲,是中国近海浊度最高的区域<sup>[40]</sup>。由于其独特的自然环境和气候条件适合紫菜生长,黄海南部浅滩宽阔的潮间带已成为我国最大的条斑紫菜(*Pyropia yezoensis*,曾用名 *Porphyra yezoensis*)养殖基地<sup>[9]</sup>。条斑紫菜一般在每年的 9 月份开始养殖,养殖周期 6~7 个月,于第二年 4 月养殖活动结束,并开始回收筏架<sup>[15]</sup>。养殖筏架的竹竿和梗绳上的附生绿藻不仅与紫菜竞争营养物质,而且会影响紫菜质量(图 1a、b),是困扰大型藻养殖业的一个世界性难题<sup>[41]</sup>。

针对养殖筏架定生绿藻组成和生物量周年变化,分别采用形态学与分子生物学相结合的分类方法进行了研究<sup>[17,20,42-43]</sup>,目前养殖筏架已鉴定出 6 种绿藻,分别为盘苔 *Blidingia* sp.、浒苔 *U. prolifera*、肠浒苔 *U. intestinalis*、缘管浒苔 *U. linza*、条浒苔 *U. clathrata* 和扁浒苔 *U. compressa*<sup>[35,42,44]</sup>。定生绿藻群落结构存在明显的时间演替:在养殖活动早期阶段的秋冬季节(9 月至翌年 2 月),筏架定生绿藻具有较高的物种多样性和较低的生物量,浒苔检出率极低<sup>[44]</sup>;在养殖活动后期(3—5 月),筏架附生绿藻生长旺盛,总生物量迅速增加,同时,绿藻群落结构也发生显著变化,浒苔占定生绿藻总生物量的比例快速增加到约 40%(图 2),与盘苔共同成为群落优势种<sup>[37,45]</sup>。由于筏架定生绿藻物种组成随时间差异显著,并具有明显的空间分布特征,因此不同采样时期或者较小的样品量均会造成调查结论的差异<sup>[38,46-49]</sup>。

养殖活动结束后,每年 4 月中旬开始回收养殖筏架的竹竿和梗绳,在此过程中,用于固定筏架的梗绳上的附生绿藻通过机械方式被清理下来而弃置滩涂(图 1c、d)。每年约有 16 000 t 附生绿藻被从养殖梗绳上清理下来并丢弃于滩涂,这其中约 40% 为浒苔<sup>[8,15,33,38,45-46]</sup>。由于浒苔具有漂浮能力,涨潮时被浮起并随潮水入海,成为大规模绿潮的最初来源<sup>[8,15,33,37,46]</sup>。



图1 养殖筏架定生绿藻与丢弃绿藻<sup>[15]</sup>

Fig. 1 Photographs of attached and disposed green macroalgae from the *Pyropia* aquaculture rafts<sup>[15]</sup>

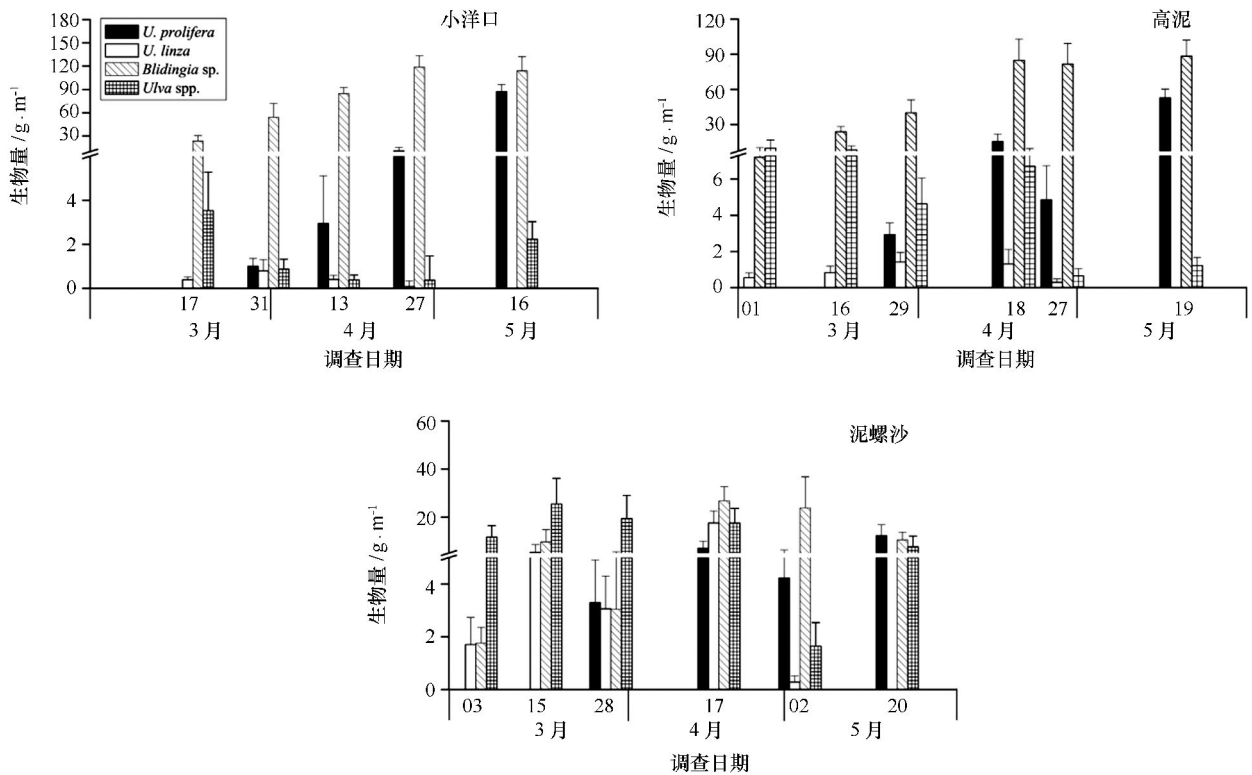


图2 养殖筏架附生绿藻生物量随时间变化<sup>[37]</sup>

Fig. 2 Temporal biomass variation of the fouling green macroalgae attached on the *Pyropia* aquaculture rafts<sup>[37]</sup>

*Ulva* spp. 是 *U. compressa*, *U. intestinalis* 和 *U. clathrata* 生物量的总和

The biomass of *Ulva* spp. is the total of *U. compressa*, *U. intestinalis* and *U. clathrata*

## 2.2 浒苔绿潮发生发展过程

黄海浒苔绿潮发生发展过程的研究,最早是通过遥感反演回溯的方法,查找其早期出现的海域,同时,数值模拟研究采用黄海南部流场和风场相结合的方法,模拟漂浮绿潮的漂移过程;之后,自 2009 年春天开始,浒苔绿潮发生发展过程的现场跟踪调查得以实施,验证了遥感反演和数值模拟结果。

2008 年青岛大规模浒苔绿潮暴发后,由于缺少其早期发生发展过程的观测数据和资料,遥感反演法成为溯源绿潮发生发展过程的重要手段。遥感溯源发现,2008 年大面积绿潮最早于 5 月 15 日可见于黄海中部(34.5°N,121.0°E)附近海域,随后逐渐向北漂移,并于 6 月 28 日到达青岛近岸形成大规模绿潮<sup>[7]</sup>。随后,遥感反演手段被用于绿潮调查和每年的业务化监测中,并把绿潮的最早发现区域逐渐移向黄海南部 33°N 附近海域<sup>[21]</sup>。

现场调查是研究浒苔绿潮发生发展过程最直接的手段。2009 年春天开始,国家海洋局第一海洋研究所即在黄海南部 3 个海域(连云港附近海域、黄海南部浅滩及附近海域以及 2008 年遥感反演回溯最早发现漂浮绿潮的黄海中部海域)同时开展了多航次海上连续跟踪现场调查<sup>[14]</sup>,发现绿潮早期发生发展过程主要可以分为由零星绿藻、小斑块逐渐生长聚集成条带状、大斑块的绿潮藻漂浮发生阶段,以及规模性绿潮形成阶段<sup>[14-15]</sup>(图 3)。首先,零星漂浮绿藻于 4 月中旬最早出现于黄海南部的太阳岛附近海域,该区域位于浅滩筏式养殖区外,时间和地点均与养殖筏架回收时间相吻合<sup>[15]</sup>;4 月下旬逐渐向北扩展到大丰和射阳河口海域附近<sup>[15,33]</sup>,漂浮绿藻聚集成较小条带;之后,漂浮绿藻在黄海夏季东南季风和北向表层流的驱动下向黄海北部漂移<sup>[23,25,31,50]</sup>,生物量和覆盖面积均快速扩大,漂浮绿藻聚集成大条带和大斑块,最后,6 月上旬漂浮绿藻进入山东海域,大规模绿潮形成。2008 年黄海绿潮卫星图片显示,黄海绿潮盛期主要呈条带状分布<sup>[51]</sup>,单个条带长度从几百米到几千米不等。2009 年现场跟踪调查研究与卫星遥感反演结果一致,说明大规模浒苔绿潮是一种典型的跨区域生态灾害,起源于黄海南部近岸海域,在夏季季风和表层流的驱动下,漂移至黄海北部海域,形成大规模绿潮灾害。

为了更为系统地掌握浒苔绿潮发生发展过程,“973”项目“我国近海藻华灾害演变机制与生态安全”组织研究队伍于 2012 年春季开展了更为细致的现

场调查研究<sup>[15,39]</sup>,本次调查研究进一步证实并刻画了黄海浒苔绿潮的起源与早期发生发展过程,还对漂浮绿藻生物量的时空分布进行了定量研究。

绿潮生物量是绿潮研究和减灾防灾的重要参数,虽然遥感反演技术可以成功应用于估算漂浮绿藻分布面积及其随时间的变化<sup>[11,24,31,52-56]</sup>,然而,作为评估绿潮灾害规模以及制定防灾减灾决策的一个重要参数——漂浮绿藻生物量,却无法通过现有的遥感方法进行估算<sup>[57]</sup>,仍需现场测量研究。2012 年春季对绿潮发生早期漂浮绿藻生物量时空分布的现场调查研究表明<sup>[15,39]</sup>(图 4),在连续观测的 4—6 月上旬期间,黄海南部浅滩一直是漂浮绿藻生物量的高密度区域(最高值大于 25 g/m<sup>2</sup>),随着时间推移,漂浮绿藻生物量和覆盖面积不断向开阔外海和北部海域扩散,但在 122.5°E 以东和 32.5°N 以南海域没有观测到漂浮绿藻<sup>[15,39]</sup>。在漂浮绿藻的物种组成中,浒苔始终占有极高的比例(95%~100%),仅在筏式养殖区及邻近海域出现漂浮缘管浒苔和盘苔,且占有较低比例<sup>[15]</sup>。

鉴于现场调查漂浮绿藻生物量费时费力,已有研究者尝试建立单位面积漂浮绿藻生物量与光谱反射率的关系,从而通过 MODIS 卫星图像来估算特定区域的漂浮绿藻生物量<sup>[57]</sup>。

## 3 绿藻微观繁殖体

绿藻微观繁殖体(micro-propagules)被认为在绿潮形成中具有重要作用,近年来对水体和沉积物中微观繁殖体的研究日渐增多<sup>[10,12-13,36,46,58-59]</sup>。绿藻微观繁殖体是指放散的孢子、配子、合子以及不同生长阶段显微个体的统称<sup>[12,60]</sup>。微观繁殖体不是绿藻生活史的一个阶段,而是一个类似高等植物种子库的生态学概念<sup>[60-61]</sup>。在适宜的环境条件下,微观繁殖体遇到适宜附着基就会萌发生长成绿藻幼苗。

关于绿潮起源区绿藻微观繁殖体的现场调查结合实验室培养研究表明,绿藻微观繁殖体全年广泛存在于黄海南部浅滩海域的水体和沉积物中<sup>[59]</sup>,个体密度表现出明显的时空变化(图 5):空间分布上,在春季绿潮暴发前,微观繁殖体密度从近岸筏式养殖区邻近海域向东部外海和北部海域逐渐降低<sup>[46,58-59]</sup>;时间变化上,微观繁殖体个体密度与筏式养殖周期密切相关,在养殖季节(每年 9 月至翌年 4 月)的数量比非养殖季节(6 月至 8 月)高<sup>[59]</sup>,并在 4 月份达到峰值(最大值大于 500 ind/dm<sup>3</sup>)<sup>[46,59]</sup>,表明绿藻微观繁殖

体的时空分布与筏架养殖有密切关系<sup>[36,46,58-59]</sup>。在5—6月的绿潮形成后,微观繁殖体的个体密度高值

区随着漂浮绿藻一起北移,且随着漂浮绿藻生物量的增加而增加,浒苔微观繁殖体占据优势<sup>[36]</sup>(图5)。

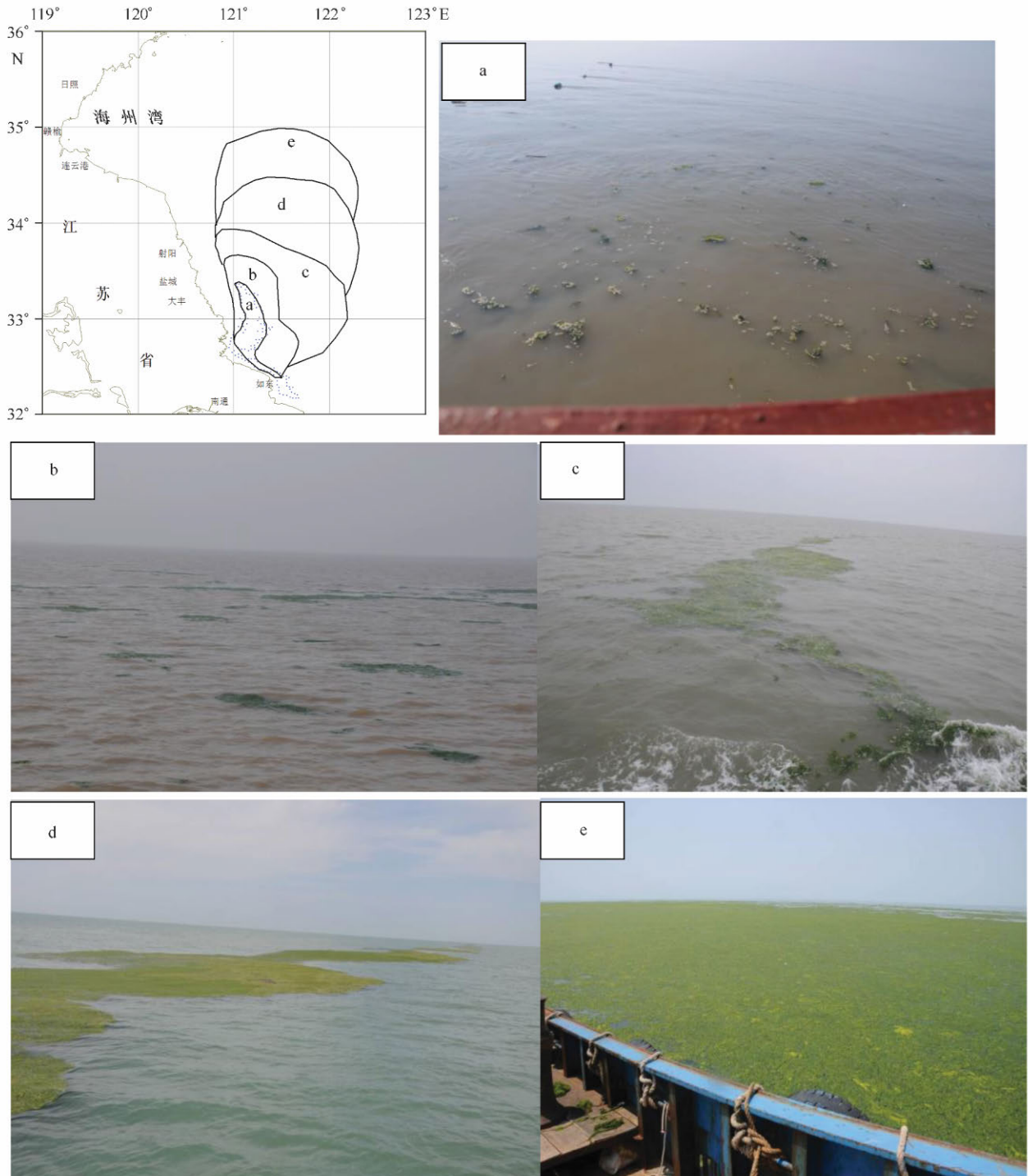


图3 黄海不同形态绿潮藻分布格局示意图<sup>[14]</sup>

Fig. 3 Illustration of floating green macroalgae in different shapes in the Yellow Sea<sup>[14]</sup>

a. 零星藻体; b. 小斑块; c和d. 条带状; e. 大斑块

a. Fragmentary algae; b. small patches; c and d linear bands; e. large floating mats

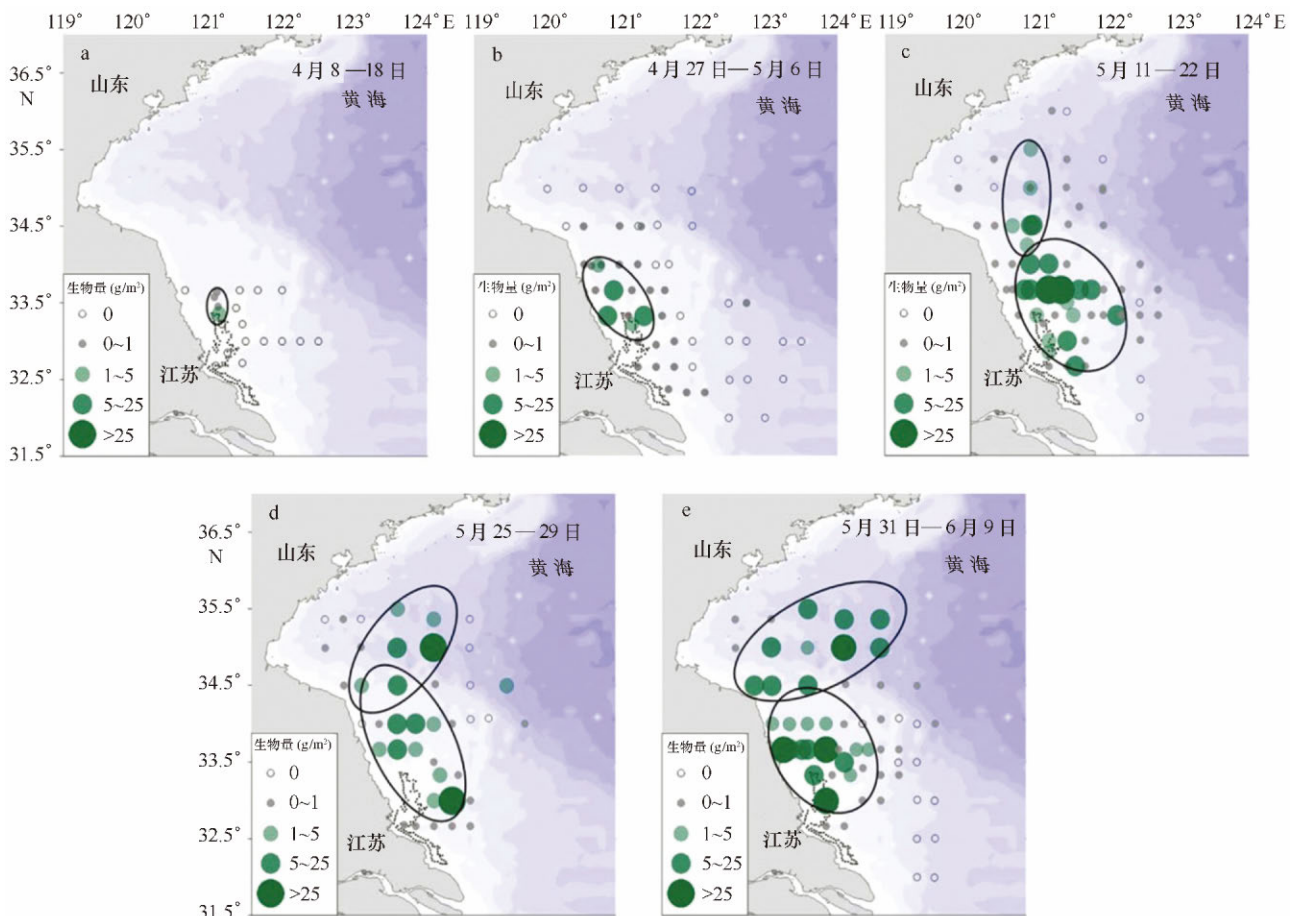


图 4 2012 年春季黄海漂浮绿藻生物量时空分布<sup>[15]</sup>

Fig. 4 Spatial and temporal development of floating green algal biomass in 2012<sup>[15]</sup>

目前的研究结果表明,绿藻微观繁殖体的个体密度与空间分布与筏架定生绿藻具有密切相关性,并可能直接影响到黄海绿潮形成与生物量,但是关于其对绿潮的直接贡献还缺乏现场的数据支持,这也是未来的研究重点。

#### 4 浒苔成为绿潮优势种的关键生物学与生态学特征

自黄海绿潮暴发以来,主要致灾原因种成为学者关注的主要问题之一并因此开展了大量相关研究。基于形态学的系统分类表明主要原因种为浒苔属(*Enteromorpha*)一种常见绿藻——浒苔<sup>[17]</sup>,后续大量的特征片段分子测序也支持其为浒苔,结合国际上对于浒苔属和石莼属分子系统分类的最新研究,将两属合并为石莼属<sup>[62]</sup>,最终黄海绿潮原因种统一为浒苔(*Ulva prolifera*)<sup>[18-20,63]</sup>。目前,对于浒苔的鉴定普遍采用形态学和分子生物学相结合的手

段<sup>[18-20,47-49]</sup>,Xiao 等<sup>[42]</sup>和 Zhang 等<sup>[43]</sup>分别建立了基于目标基因片段的限制性内切片段长度多态性(Restriction Fragment Length Polymorphism, RFLP)和荧光原位杂交(Fluorescence In Situ Hybridization, FISH)方法,并成功应用于定生、漂浮绿藻和微观繁殖体种类组成等研究<sup>[15,37,59]</sup>,为后续黄海绿潮生态学研究提供了有力的技术手段。

已有的研究表明,浒苔是一种在世界海洋和河口环境中广泛分布的绿藻,在营养盐丰富的水体中具有较高的生长速率,对温度、盐度、光照等环境胁迫具有较高的耐受性<sup>[62]</sup>。

如前所述,在绿潮起源区——黄海南部浅滩养殖筏架上附生有多种绿藻,即使在浒苔生物量占比最高的4—5月也只有约40%,其优势度仍然低于盘苔(图3)。然而在绿潮形成后浒苔占有绝对优势,早期的漂浮绿藻中浒苔占总生物量即达95%以上,绿潮暴发中后期达到几乎100%,其主要原因在于该物种所具

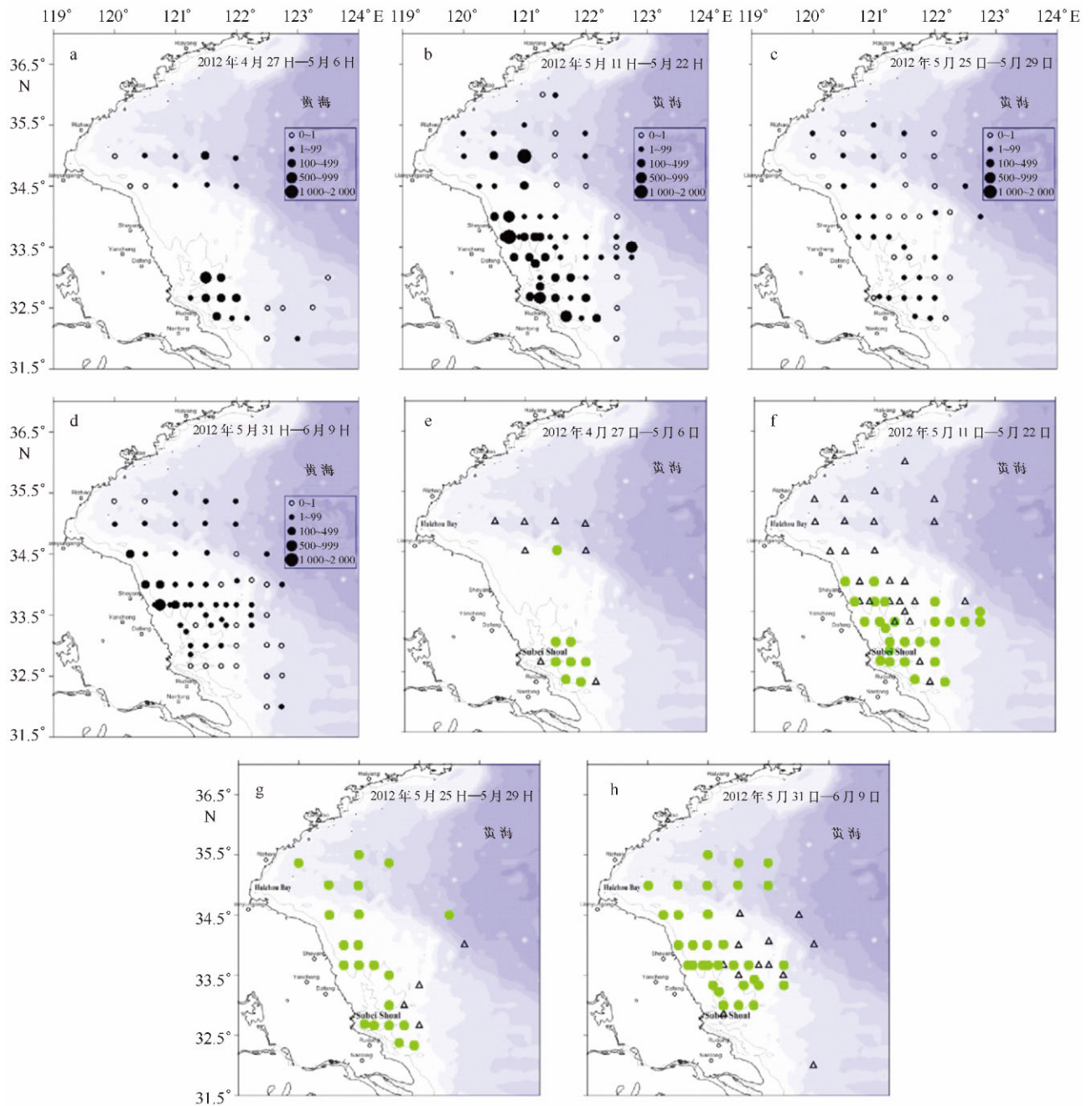


图5 绿藻微观繁殖体与浒苔微观繁殖体时空分布<sup>[36]</sup>

Fig. 5 Temporal and spatial distribution of the green algae micro-propagules, *U. Prolifera* micro-propagules<sup>[36]</sup>

a~d 绿藻微观繁殖体微观繁殖体总个体密度, e~h 浒苔微观繁殖体个体密度, 其中绿色表示浒苔微观繁殖体贡献超过 50% 的站点  
a~d showed the distribution tendency of green algae micro-propagules, e~h showed the distribution tendency of *U. Prolifera* and green dot indicated stations at which the proportions of *U. Prolifera* micro-propagules is over 50%

有的独特生物学特征。

首先, 浒苔具有复杂的生活史<sup>[63-65]</sup>和多样化的繁殖方式<sup>[66-68]</sup>。浒苔具有孢子体世代(二倍体)和配子体世代(单倍体), 二者形态相同, 均能独立生长发育, 为同型世代交替<sup>[61]</sup>。据报道浒苔有 7 种繁殖方

式, 包括有性繁殖、无性繁殖以及营养繁殖等<sup>[66]</sup>。尽管在绿潮早期形成过程中浒苔的何种繁殖方式占主导还没有定论<sup>[66, 68]</sup>, 但复杂的生活史和繁殖方式被认为赋予了浒苔对不同环境的适应能力, 是其形成绿潮的重要策略<sup>[61, 65]</sup>。

其次,浒苔在适宜的环境条件下具有较高的生长速率。相对于其他定生绿藻,浒苔具有更高的营养盐吸收速率和光合作用效率等优势<sup>[32,69-70]</sup>,从而具有高的种群增长率。在实验室培养条件下,浒苔种群增长率为  $16\% \sim 78.9\% \text{ d}^{-1}$ <sup>[8,71-73]</sup>;在现场培养条件下,浒苔种群增长率  $10\% \sim 56.2\% \text{ d}^{-1}$ <sup>[14-15,34,74]</sup>。高种群增长率是浒苔在漂浮过程中种群快速扩增并暴发形成绿潮的重要因素。

第三,相比于其他定生绿藻,浒苔具有强漂浮能力。在现场对采集于养殖筏架的定生绿藻进行自然海水和光照条件下的漂浮实验,结果表明,培养 1 h 后,浒苔占漂浮绿藻总生物量比例即达 60%,24 h 后达 91.3%,48 h 后浒苔占总漂浮绿藻生物量的比例高达 96%,而其他绿藻占漂浮绿藻的比例逐渐减少<sup>[15]</sup>。

这些研究结果从种群生物学和生态学的角度分析了是浒苔、而不是其他伴生绿藻在黄海形成了大规模绿潮,但浒苔复杂生活史在其暴发形成绿潮中的作用、浒苔种群快速增长的生理生化与分子生物学机理及漂浮机制等还有待于进一步深入研究。

## 5 绿潮暴发的环境驱动机制

绿潮暴发受多种环境因素的控制,水体富营养化通常被认为与绿潮形成有密切关系<sup>[2,28,30,75-76]</sup>。如前所述,漂浮浒苔出现初期其总生物量只有数千吨,而大规模绿潮后期,绿潮分布面积达数万平方千米,覆盖面积数百、上千平方千米,生物量达数百万吨,形成这样巨大的生物量,需要从海水中吸收大量的营养盐。

黄海南部近岸海域是我国近海主要富营养化海域之一<sup>[77]</sup>,近 30 年来,南黄海无机氮的年均浓度呈现逐步上升趋势,特别是 2008 年后出现急剧上升的趋势<sup>[78]</sup>。与 1985 年相比,2008—2012 年黄海南部近岸海域无机氮浓度升高了 3 倍<sup>[79]</sup>。入海河流输入、沿岸动物养殖池塘废水排放<sup>[13]</sup>以及工农业排污等是污染物的主要来源。早期曾有学者认为长江冲淡水为黄海浒苔的发生发展提供了营养物质来源<sup>[80]</sup>。关于 2012 年春季黄海绿潮暴发过程中水体营养盐的现场调查表明,绿潮暴发期表层海水无机氮浓度为  $10 \mu\text{mol/L}$ ,明显低于暴发前的  $18 \mu\text{mol/L}$ <sup>[26]</sup>,说明漂浮浒苔在绿潮发展过程中消耗了大量的营养盐。培养实验表明,浒苔比其他绿藻具有更高的硝酸盐吸收速率和种群增长率<sup>[47,81]</sup>,这与生长速率高的大型藻通常

具有更高的氮营养盐需求<sup>[2,78]</sup>相一致。黄海南部近岸海域充足的无机氮是支撑该海域浒苔生长的重要因素,由此可推断调查海区近年来明显增加的无机氮是浒苔绿潮在南黄海暴发、扩张及维持的主要因素之一<sup>[26,79]</sup>。

温度是影响大型藻生长和繁殖的重要环境因子。已有的研究表明,温度对绿藻生长速率<sup>[82]</sup>、微观繁殖体的萌发<sup>[83]</sup>以及附生绿藻群落演替<sup>[37]</sup>等均具有显著影响。浒苔微观繁殖体在  $5^\circ\text{C}$  以下不能萌发, $10 \sim 25^\circ\text{C}$ ,萌发率均比较高,超过  $30^\circ\text{C}$  时萌发率显著降低,这与筏架定生浒苔生物量在 3 月中下旬开始快速增加相吻合<sup>[37,83]</sup>。浒苔生长对温度的适应性较广<sup>[82]</sup>, $5 \sim 30^\circ\text{C}$  均具有明显的种群增长率,其最适宜生长的温度范围为  $14 \sim 26^\circ\text{C}$ <sup>[73]</sup>。近年来黄海绿潮早期发生过程的现场调查表明,大规模绿潮形成时的水温约为  $17^\circ\text{C}$ ,这表明温度是调控黄海绿潮大规模暴发的关键环境因子<sup>[14]</sup>。

夏季季风和表层流是浒苔绿潮由南向北运移的主要驱动力。黄海浒苔绿潮是一种典型的跨区域生态灾害,浒苔绿潮形成早期,漂浮绿藻首先出现于黄海南部浅滩及邻近海域,距离大规模绿潮发生的青岛近岸海域达近 200 km,其由南向北的运移驱动机制和漂浮路径成为关注的焦点。黄海浒苔绿潮为漂浮性绿潮,其运移同时受到表层流和风的作用。现场海流观测和数值模拟等方法为浒苔的北向漂移提供了动力学依据。黄海南部的潜标海流观测资料<sup>[84]</sup>和 Argo 漂浮浮标数据分析<sup>[85]</sup>,以及基于真实地形和气候态强迫场的数值模拟<sup>[23,86]</sup>研究均表明,黄海西部海域的表层流在春夏季是一致向北的,该北向流是研究区域春夏季最明显的流场特征,季风是驱动该北向流的主要机制<sup>[22]</sup>。多年来的卫星遥感监测资料显示,绿潮的分布面积与漂移路径具有明显的年际变化<sup>[21,24,53]</sup>,风场的年际变化所导致的海洋表层流场变化被认为是浒苔输运路径变异的主要原因。

筏式养殖区遗弃绿藻能否漂移出浅滩区或如何漂移出浅滩区,是黄海浒苔绿潮起源于浅滩区受到质疑的主要原因之一。对此,基于 FVCOM 模型的粒子追踪模拟实验结果表明,在南风和东南风驱动下,研究区域的漂浮浒苔能够通过沙脊之间的潮流通道离开浅滩区域进入外海,潮流和风海流是其主要驱动力<sup>[25]</sup>。另外,在黄海南部浅滩附近海域布放的浅水型卫星跟踪漂流浮标,其漂移轨迹亦证明夏季海水表层漂流浮标可以从黄海南部海域漂流到山东半岛南



部近岸海域,从而为从黄海南部浅滩出发的漂浮浒苔

可以被输送到青岛沿岸提供了现场实验依据(图6)。

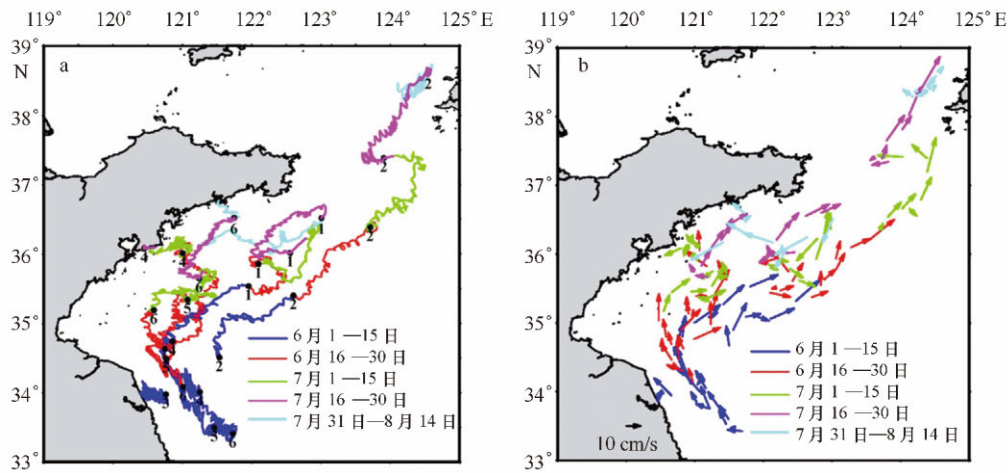


图6 浅水型卫星跟踪表面漂流浮标漂移轨迹(a)与去除潮流后的漂移速度(b)<sup>[25]</sup>

Fig. 6 Trajectories of six satellite-tracked surface-following drifters (a), and velocity vectors of tide-filtered surface-following drifter data (b)<sup>[25]</sup>

## 6 存在问题与研究展望

综上所述,我国在黄海浒苔绿潮发生发展过程与形成原因方面已经取得了一定进展,但在许多方面仍然存在诸多未知或缺少透彻的了解,如:关于浒苔绿潮起源海域,除黄海南部浅滩外,是否还有其他起源地,特别是浒苔绿潮由南向北运移过程中,是否存在其他来源的贡献;关于绿潮发生、发展过程及环境特征,还缺少详细了解,关于绿潮成因还缺少系统的科学认识;对于绿潮分布及其动态变化的监测精确度过低,生物量监测与评估还缺少有效技术,此外缺少高精度的漂移预报模型和生态动力学预测模型,制约着浒苔绿潮监测预警业务化运行;目前打捞处理量仅占绿潮总生物量的0.1%~1%,打捞处理方式和能力亟待提高,并且缺少高附加值的产品,影响浒苔资源化利用。

基于此,国家重点研发计划“海洋环境安全保障”重点专项设立了“浒苔绿潮形成机理与综合防控技术研究及应用”项目,拟针对黄海浒苔绿潮形成机理、减灾防灾关键技术、浒苔高效资源化利用技术与产品研发、区域联防联控机制等开展系统研究。该项目由国

家海洋局第一海洋研究所牵头,联合国家海洋局、教育部、中国科学院与地方科教机构的科学家及相关企业共18家单位共同承担。项目针对目前黄海浒苔绿潮存在的关键科学和技术问题,主要开展以下4部分内容的研究:浒苔绿潮起源、形成机制、暴发过程和迁移规律;浒苔绿潮立体监测和预警预报技术;浒苔绿潮应急处置和高效资源化利用技术;浒苔绿潮早期防控和综合治理对策。通过上述研究,期望能够精细刻画浒苔绿潮发生发展过程,阐明其形成的环境驱动机制与生物学和生态学机理,发展浒苔绿潮立体监测技术,建立长效预警预报技术,提升监测和预报业务化水平,研发高效、多功能海上浒苔绿潮应急打捞技术和设备,开发浒苔高效资源化利用技术,建立浒苔资源化利用规模化产业基地,研究浒苔绿潮早期综合防控技术,形成跨区域综合防控的系统性技术方案、政策措施以及联防联控机制等对策建议,为实现浒苔绿潮综合治理和减灾防灾的最终目标提供支撑。项目的实施,将为构建国家海洋环境安全平台提供技术和数据资料支撑,有助于提升我国重大海洋灾害应对和海洋环境安全保障能力。

### 参考文献:

- [1] Fletcher R L. The Occurrence of “Green Tide”—a review[M]//Schramm W, Nienhuis P H. Marine Benthic Vegetation. Berlin, Heidelberg: Springer, 1996: 7-43.
- [2] Valiela I, McClelland J, Hauxwell J, et al. Macroalgal blooms in shallow estuaries: controls and ecophysiological and ecosystem consequences[J].

- Limnology and Oceanography, 1997, 42(5): 1105–1118.
- [3] Ye Naihao, Zhang Xiaowen, Mao Yuze, et al. ‘Green tides’ are overwhelming the coastline of our blue planet; taking the world’s largest example [J]. Ecological Research, 2011, 26(3): 477–485.
- [4] Smetacek V, Zingone A. Green and golden seaweed tides on the rise[J]. Nature, 2013, 504(7478): 84–88, doi: 10.1038/nature12860.
- [5] Zhou Mingjiang, Liu Dongyan, Anderson D M, et al. Introduction to the special issue on green tides in the Yellow Sea[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2015, 163: 3–8.
- [6] 于仁成, 刘东艳. 我国近海藻华灾害现状、演变趋势与应对策略[J]. 中国科学院院刊, 2016, 31(10): 1167–1174.  
Yu Rencheng, Liu Dongyan. Harmful algal blooms in the coastal waters of China: current situation, long-term changes and prevention strategies [J]. Bulletin of Chinese Academy of Sciences, 2016, 31(10): 1167–1174.
- [7] Liu Dongyan, Keesing J K, Xing Qianguo, et al. World’s largest macroalgal bloom caused by expansion of seaweed aquaculture in China[J]. Marine Pollution Bulletin, 2009, 58(6): 888–895.
- [8] Liu Dongyan, Keesing J K, Dong Zhijun, et al. Recurrence of the world’s largest green-tide in 2009 in Yellow Sea, China: *Porphyra yezoensis* aquaculture rafts confirmed as nursery for macroalgal blooms[J]. Marine Pollution Bulletin, 2010, 60(9): 1423–1432.
- [9] Liu Dongyan, Keesing J K, He Peimin, et al. The world’s largest macroalgal bloom in the Yellow Sea, China: formation and implications[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2013, 129: 2–10.
- [10] Pang Shaojun, Liu Feng, Shan Tifeng, et al. Tracking the algal origin of the *Ulva* bloom in the Yellow Sea by a combination of molecular, morphological and physiological analyses[J]. Marine Environmental Research, 2010, 69(4): 207–215.
- [11] Keesing J K, Liu Dongyan, Fearn P, et al. Inter- and intra-annual patterns of *Ulva prolifera* green tides in the Yellow Sea during 2007–2009, their origin and relationship to the expansion of coastal seaweed aquaculture in China[J]. Marine Pollution Bulletin, 2011, 62(6): 1169–1182.
- [12] Liu Feng, Pang Shaojun, Zhao Xiaobo, et al. Quantitative, molecular and growth analyses of *Ulva* microscopic propagules in the coastal sediment of Jiangsu province where green tides initially occurred[J]. Marine Environmental Research, 2012, 74: 56–63.
- [13] Liu Feng, Pang Shaojun, Chopin T, et al. Understanding the recurrent large-scale green tide in the Yellow Sea: temporal and spatial correlations between multiple geographical, aquacultural and biological factors[J]. Marine Environmental Research, 2013, 83: 38–47.
- [14] 范士亮, 傅明珠, 李艳, 等. 2009–2010 年黄海绿潮起源与发生过程调查研究[J]. 海洋学报, 2012, 34(6): 187–194.  
Fan Shiliang, Fu Mingzhu, Li Yan, et al. Origin and development of Huanghai (Yellow) Sea green-tides in 2009 and 2010[J]. Haiyang Xuebao, 2012, 34(6): 187–194.
- [15] Wang Zongling, Xiao Jie, Fan Shiliang, et al. Who made the world’s largest green tide in China? —an integrated study on the initiation and early development of the green tide in Yellow Sea[J]. Limnology and Oceanography, 2015, 60(4): 1105–1117.
- [16] Huo Yuanzi, Han Hongbin, Hua Liang, et al. Tracing the origin of green macroalgal blooms based on the large scale spatio-temporal distribution of *Ulva* microscopic propagules and settled mature *Ulva* vegetative thalli in coastal regions of the Yellow Sea, China[J]. Harmful Algae, 2016, 59: 91–99.
- [17] 丁兰平, 栾日孝. 浒苔(*Enteromorpha prolifera*)的分类鉴定、生境习性及分布[J]. 海洋与湖沼, 2009, 40(1): 68–71.  
Ding Lanping, Luan Rixiao. The taxonomy, habit, and distribution of a green alga *Enteromorpha prolifera* (Ulvales, Chlorophyta)[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2009, 40(1): 68–71.
- [18] Leliaert F, Zhang Xiaowen, Ye Naihao, et al. Identity of the Qingdao algal bloom[J]. Phycological Research, 2009, 57(2): 147–151.
- [19] Liu Feng, Pang Shaojun, Xu Na, et al. *Ulva* diversity in the Yellow Sea during the large-scale green algal blooms in 2008–2009[J]. Phycological Research, 2010, 58(4): 270–279.
- [20] Duan Weijun, Guo Lixin, Sun Dong, et al. Morphological and molecular characterization of free-floating and attached green macroalgae *Ulva* spp. in the Yellow Sea of China[J]. Journal of Applied Phycology, 2012, 24(1): 97–108.
- [21] 黄娟, 吴玲娟, 高松, 等. 黄海绿潮分布年际变化分析[J]. 激光生物学报, 2014, 23(6): 572–578.  
Huang Juan, Wu Lingjuan, Gao Song, et al. Analysis on the interannual distribution variation of green tide in Yellow sea[J]. Acta Laser Biology Sinica, 2014, 23(6): 572–578.
- [22] Lee H J, Pang I C, Moon I J, et al. On physical factors that controlled the massive green tide occurrence along the southern coast of the Shandong Peninsula in 2008: a numerical study using a particle-tracking experiment[J]. Journal of Geophysical Research, 2011, 116(C12): C12036.
- [23] 乔方利, 王关锁, 吕新刚, 等. 2008 与 2010 年黄海浒苔漂移运输特征对比[J]. 科学通报, 2011, 56(18): 1470–1476.  
Qiao Fangli, Wang Guansuo, Lü Xingang, et al. Drift characteristics of green macroalgae in the Yellow Sea in 2008 and 2010[J]. Chinese Science Bulletin, 2011, 56(21): 2236–2242.
- [24] Xu Qing, Zhang Hongyan, Ju Lian, et al. Interannual variability of *Ulva prolifera* blooms in the Yellow Sea[J]. International Journal of Remote Sensing, 2014, 35(11/12): 4099–4113.
- [25] Bao Min, Guan Weibing, Yang Yang, et al. Drifting trajectories of green algae in the western Yellow Sea during the spring and summer of 2012 [J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2015, 163: 9–16.
- [26] Shi Xiaoyong, Qi Mingyan, Tang Hongjie, et al. Spatial and temporal nutrient variations in the Yellow Sea and their effects on *Ulva prolifera* blooms[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2015, 163: 36–43.
- [27] Kamer K, Boyle K A, Fong P. Macroalgal bloom dynamics in a highly eutrophic Southern California estuary[J]. Estuaries, 2001, 24(4): 623–

- 636.
- [28] Charlier R H, Morand P, Finkl C W, et al. Green tides on the Brittany coasts. *Environmental Research*[J]. Engineering and Management, 2007, 3(41): 52–59.
- [29] Yabe T, Ishii Y, Amano Y, et al. Green tide formed by free-floating *Ulva* spp. at Yatsu tidal flat, Japan[J]. *Limnology*, 2009, 10(3): 239–245.
- [30] Teichberg M, Fox S E, Olsen Y S, et al. Eutrophication and macroalgal blooms in temperate and tropical coastal waters: nutrient enrichment experiments with *Ulva* spp[J]. *Global Change Biology*, 2010, 16(9): 2624–2637.
- [31] Hu Chuanmin, Li Daqiu, Chen Changsheng, et al. On the recurrent *Ulva prolifera* blooms in the Yellow Sea and East China Sea[J]. *Journal of Geophysical Research*, 2010, 115(C5): C05017, doi: 10.1029/2009JC005561.
- [32] Huo Yuanzi, Zhang Jianheng, Chen Liping, et al. Green algae blooms caused by *Ulva prolifera* in the southern Yellow Sea: identification of the origin bloom location and evaluation of biological processes occurring during the early northward floating period[J]. *Limnology and Oceanography*, 2013, 58(6): 2206–2218.
- [33] Zhang Jianheng, Huo Yuanzi, Wu Hailong, et al. The origin of the *Ulva* macroalgal blooms in the Yellow Sea in 2013[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2014, 89(1/2): 276–283.
- [34] 梁宗英, 林祥志, 马牧, 等. 浒苔漂流聚集绿潮现象的初步分析[J]. *中国海洋大学学报*, 2008, 38(4): 601–604.  
Liang Zongying, Lin Xiangzhi, Ma Mu, et al. A preliminary study of the *Enteromorpha prolifera* drift gathering causing the green tide phenomenon[J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2008, 38(4): 601–604.
- [35] Zhang Xiaowen, Xu Dong, Mao Yuze, et al. Settlement of vegetative fragments of *Ulva prolifera* confirmed as an important seed source for succession of a large-scale green tide bloom[J]. *Limnology and Oceanography*, 2011, 56(1): 233–242.
- [36] Li Yan, Song Wei, Xiao Jie, et al. Tempo-spatial distribution and species diversity of green algae micro-propagules in the Yellow Sea during the large-scale green tide development[J]. *Harmful Algae*, 2014, 39: 40–47.
- [37] Fan Shiliang, Fu Mingzhu, Wang Zongling, et al. Temporal variation of green macroalgal assemblage on *Porphyra* aquaculture rafts in the Subei Shoal, China[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2015, 163: 23–28.
- [38] Huo Yuanzi, Han Hongbin, Shi Honghua, et al. Changes to the biomass and species composition of *Ulva* sp. on *Porphyra* aquaculture rafts, along the coastal radial sandbank of the Southern Yellow Sea[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2015, 93(1/2): 210–216.
- [39] Liu Xiangqing, Li Yan, Wang Zongling, et al. Cruise observation of *Ulva prolifera* bloom in the southern Yellow Sea, China[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2015, 163: 17–22.
- [40] Wang Xiaohua, Qiao Fangli, Lu Jing, et al. The turbidity maxima of the northern Jiangsu shoal-water in the Yellow Sea, China[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2011, 93(3): 202–211.
- [41] Fletcher R L. Epiphytism and fouling in *Gracilaria* cultivation: an overview[J]. *Journal of Applied Phycology*, 1995, 7(3): 325–333.
- [42] Xiao Jie, Li Yan, Song Wei, et al. Discrimination of the common macroalgae (*Ulva* and *Blidingia*) in coastal waters of Yellow Sea, northern China, based on restriction fragment-length polymorphism (RFLP) analysis[J]. *Harmful Algae*, 2013, 27: 130–137.
- [43] Zhang Qingchun, Liu Qing, Kang Zhenjun, et al. Development of a fluorescence *in situ* hybridization (FISH) method for rapid detection of *Ulva prolifera*[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2015, 163: 103–111.
- [44] Li Yan, Xiao Jie, Ding Lanping, et al. Community structure and controlled factor of attached green algae on the *Porphyra yezoensis* aquaculture rafts in the Subei Shoal, China[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2015, 34(8): 93–99.
- [45] Liu Xiangqing, Wang Zongling, Zhang Xuelei. A review of the green tides in the Yellow Sea, China[J]. *Marine Environmental Research*, 2016, 119: 189–196.
- [46] Zhang Jianheng, Zhao Peng, Huo Yuanzi, et al. The fast expansion of *Pyropia* aquaculture in “Sansha” regions should be mainly responsible for the *Ulva* blooms in Yellow Sea[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2017, 189: 58–65.
- [47] 田晓玲, 霍元子, 陈丽平, 等. 江苏如东近海绿海藻分子检测与类群演替分析[J]. *科学通报*, 2011, 56(4/5): 309–317.  
Tian Xiaoling, Huo Yuanzi, Chen Liping, et al. Molecular detection and analysis of green seaweeds from Rudong coasts in Jiangsu Province[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2011, 56(4/5): 309–317.
- [48] Shen Qi, Li Hongye, Li Yan, et al. Molecular identification of green algae from the rafts based infrastructure of *Porphyra yezoensis*[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2012, 64(10): 2077–2082.
- [49] Han Wei, Chen Liping, Zhang Jianheng, et al. Seasonal variation of dominant free-floating and attached *Ulva* species in Rudong coastal area, China[J]. *Harmful Algae*, 2013, 28: 46–54.
- [50] Xu Qing, Zhang Hongyuan, Cheng Yongcun, et al. Monitoring and tracking the green tide in the Yellow Sea with satellite imagery and trajectory model[J]. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing*, 2016, 9(11): 5172–5181.
- [51] Qiao Fengli, Dai Dejun, Simpson J, et al. Banded structure of drifting macroalgae[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2009, 58(12): 1792–1795.
- [52] Son Y B, Choi B J, Kim Y H, et al. Tracing floating green algae blooms in the Yellow Sea and the East China Sea using GOCI satellite data and Lagrangian transport simulations[J]. *Remote Sensing of Environment*, 2015, 156: 21–33.
- [53] Qi Lin, Hu Chuanmin, Xing Qianguo, et al. Long-term trend of *Ulva prolifera* blooms in the western Yellow Sea[J]. *Harmful Algae*, 2016, 58: 35–44.

- [54] Xing Qianguo, Hu Chuanmin. Mapping macroalgal blooms in the Yellow Sea and East China Sea using HJ-1 and Landsat data; application of a virtual baseline reflectance height technique[J]. *Remote Sensing of Environment*, 2016, 178: 113–126.
- [55] Cui Tingwei, Zhang Jie, Sun Li'e, et al. Satellite monitoring of massive green macroalgae bloom (GMB): imaging ability comparison of multi-source data and drifting velocity estimation[J]. *International Journal of Remote Sensing*, 2012, 33(17): 5513–5527.
- [56] Garcia R A, Fearn P, Keesing J K, et al. Quantification of floating macroalgae blooms using the scaled algae index[J]. *Journal of Geophysical Research*, 2013, 118(1): 26–42.
- [57] Hu Lianbo, Hu Chuanmin, He Mingxia. Remote estimation of biomass of *Ulva prolifera* macroalgae in the Yellow Sea[J]. *Remote Sensing of Environment*, 2017, 192: 217–227.
- [58] 方松, 王宗灵, 李艳, 等. 南黄海及长江口附近海域绿潮暴发前期微观繁殖体的动态变化[J]. *海洋学报*, 2012, 34(4): 147–154.  
Fang Song, Wang Zongling, Li Yan, et al. The dynamics of micro-propagules before the green tide (*Ulva prolifera*) outbreak in the Southern Huanghai Sea and Changjiang (Yangtze) river estuary area[J]. *Haiyang Xuebao*, 2012, 34(4): 147–154.
- [59] Song Wei, Li Yan, Fang Song, et al. Temporal and spatial distributions of green algae micro-propagules in the coastal waters of the Subei Shoal, China[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2015, 163: 29–35.
- [60] Hoffmann A J, Santelices B. Banks of algal microscopic forms: hypotheses on their functioning and comparisons with seed banks[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1991, 79: 185–194.
- [61] 王广策, 唐学玺, 何培民, 等. 浒苔光合作用等关键生理过程对环境因子响应途径的研究进展[J]. *植物生理学报*, 2016, 52(11): 1627–1636.  
Wang Guangce, Tang Xuexi, He Peimin, et al. Progress of studies on the responses of the key physiological processes including photosynthesis in *Ulva prolifera* O. F. Müller to environmental factors[J]. *Plant Physiology Journal*, 2016, 52(11): 1627–1636.
- [62] Tan I H, Blomster J, Hanse G, et al. Molecular phylogenetic evidence for a reversible morphogenetic switch controlling the gross morphology of two common genera of green seaweeds, *Ulva* and *Enteromorpha*[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 1999, 16(8): 1011–1018.
- [63] Hiraoka M, Ohno M, Kawaguchi S, et al. Crossing test among floating *Ulva* thalli forming “green tide” in Japan[J]. *Hydrobiologia*, 2004, 512(1/3): 239–245.
- [64] 叶乃好, 张晓雯, 毛玉泽, 等. 黄海绿潮浒苔(*Enteromorpha prolifera*)生活史的初步研究[J]. *中国水产科学*, 2008, 15(5): 853–859.  
Ye Naihao, Zhang Xiaowen, Mao Yuze, et al. Life history of *Enteromorpha prolifera* under laboratory conditions[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2008, 15(5): 853–859.
- [65] Liu Qing, Yu Rencheng, Yan Tian, et al. Laboratory study on the life history of bloom-forming *Ulva prolifera* in the Yellow Sea[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2015, 163: 82–88.
- [66] Lin Apeng, Shen Songdong, Wang Jianwei, et al. Reproduction diversity of *Enteromorpha prolifera*[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2008, 50(5): 622–629.
- [67] 张华伟, 马家海, 胡翔, 等. 绿潮漂浮浒苔繁殖特性的研究[J]. *上海海洋大学学报*, 2011, 20(4): 600–606.  
Zhang Huawei, Ma Jiahai, Hu Xiang, et al. Reproductive characteristics of the floating algae in green tide[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2011, 20(4): 600–606.
- [68] Zhang Jianheng, Kim K J, Yarish C, et al. The expansion of *Ulva prolifera* O. F. Müller macroalgal blooms in the Yellow Sea, PR China, through asexual reproduction[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2016, 104(1/2): 101–106.
- [69] Lin Apeng, Shen Songdong, Wang Guangce, et al. Comparison of chlorophyll and photosynthesis parameters of floating and attached *Ulva prolifera*[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2011, 53(1): 25–34.
- [70] Wang Ying, Wang You, Zhu Lin, et al. Comparative studies on the ecophysiological differences of two green tide macroalgae under controlled laboratory conditions[J]. *PLoS One*, 2012, 7(8): e38245.
- [71] Hiraoka M, Oka N. Tank cultivation of *Ulva prolifera* in deep seawater using a new “germling cluster” method[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2008, 20(1): 97–102.
- [72] 李瑞香, 吴晓文, 韦钦胜, 等. 不同营养盐条件下浒苔的生长[J]. *海洋科学进展*, 2009, 27(2): 211–216.  
Li Ruixiang, Wu Xiaowen, Wei Qinsheng, et al. Growth of *Enteromorpha prolifera* under different nutrient conditions[J]. *Advances in Marine Science*, 2009, 27(2): 211–216.
- [73] 张晓红, 王宗灵, 李瑞香, 等. 不同温度、盐度下浒苔(*Entromorphra prolifera*)群体增长和生殖的显微观测[J]. *海洋科学进展*, 2012, 30(2): 276–283.  
Zhang Xiaohong, Wang Zongling, Li Ruixiang, et al. Microscopic observation on population growth and reproduction of *Entromorphra prolifera* under different temperature and salinity[J]. *Advances in Marine Science*, 2012, 30(2): 276–283.
- [74] Zhang Jianheng, Huo Yuanzi, Yu Kefeng, et al. Growth characteristics and reproductive capability of green tide algae in Rudong coast, China[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2013, 25(3): 795–803.
- [75] Morand P, Merceron M. Coastal eutrophication and excessive growth of macroalgae[M]//Pandalai S G. *Recent Research Developments in Environmental Biology*. Trivandrum, Kerala, India; Research Signpost, 2004: 395–449.
- [76] Nelson T A, Haberlin K, Nelson A V, et al. Ecological and physiological controls of species composition in green macroalgal blooms[J]. *Ecology*, 2008, 89(5): 1287–1298.

- [77] 国家海洋局. 2010—2016年中国海洋环境状况公报[R]. 北京: 国家海洋局, 2010—2016.  
State Oceanic Administration. Bulletin of China's Marine Environment 2010—2016[R]. Beijing: State Oceanic Administration, 2010—2016.
- [78] Pedersen M F, Borum J. Nutrient control of estuarine macroalgae: growth strategy and the balance between nitrogen requirements and uptake[J]. Marine Ecology Progress Series, 1997, 161: 155—163.
- [79] Li Hongmei, Zhang Chuansong, Han Xiurong, et al. Changes in concentrations of oxygen, dissolved nitrogen, phosphate, and silicate in the southern Yellow Sea, 1980—2012: sources and seaward gradients[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2015, 163: 44—55.
- [80] 徐兆礼, 叶属峰, 徐韧. 2008年中国浒苔灾害成因条件和过程推测[J]. 水产学报, 2009, 33(3): 430—437.  
Xu Zhaoli, Ye Shufeng, Xu Ren. Possible conditions and process of the massive blooms of *Enteromorpha prolifera* in China during 2008[J]. Journal of Fisheries of China, 2009, 33(3): 430—437.
- [81] Luo Minbo, Liu Feng, Xu Zhaoli. Growth and nutrient uptake capacity of two co-occurring species, *Ulva prolifera* and *Ulva linza*[J]. Aquatic Botany, 2012, 100: 18—24.
- [82] Taylor R, Fletcher R L, Raven J A. Preliminary studies on the growth of selected 'green tide' algae in laboratory culture: effects of irradiance, temperature, salinity and nutrients on growth rate[J]. Botanica Marina, 2001, 44(4): 327—336.
- [83] Song Wei, Peng Keqin, Xiao Jie, et al. Effects of temperature on the germination of green algae micro-propagules in coastal waters of the Subei Shoal, China[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2015, 163: 63—68.
- [84] 刘志亮, 胡敦欣. 黄海夏季近岸海区环流的初步分析及其与风速的关系[J]. 海洋学报, 2009, 31(2): 1—7.  
Liu Zhiliang, Hu Dunxin. Preliminary study on the Huanghai Sea coastal current and its relationship with local wind in summer[J]. Haiyang Xuebao, 2009, 31(2): 1—7.
- [85] 李晓. 中国东部近海夏季环流特征及其动力机制[D]. 青岛: 中国科学院海洋研究所, 2010: 1—14.  
Li Yao. Structure and dynamics of ocean circulation off the East Coast of China[D]. Qingdao: Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, 2010: 1—14.
- [86] Xia Changshuai, Qiao Fangli, Yang Yongzeng, et al. Three-dimensional structure of the summertime circulation in the Yellow Sea from a wave-tide-circulation coupled model[J]. Journal of Geophysical Research, 2006, 111(C11): C11S03.

## Progress on the study of the Yellow Sea green tides caused by *Ulva prolifera*

Wang Zongling<sup>1,2</sup>, Fu Mingzhu<sup>1,2</sup>, Xiao Jie<sup>1,2</sup>, Zhang Xuelei<sup>1,2</sup>, Song Wei<sup>1,2</sup>

(1. Key Lab of Science and Engineering for Marine Ecological Environment, First Institute of Oceanography, State Oceanic Administration, Qingdao 266061, China; 2. Laboratory of Marine Ecology and Environmental Science, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266071, China)

**Abstract:** Green tides are ecological issues commonly observed in coastal waters world widely. Since 2007, the uni-algae large-scale green tides have pervaded the southern Yellow Sea of China every spring to summer, which caused significant economy losses and negative social impact. The Yellow Sea green tides soon became one hotspot of ecological research in China, and numerous research projects have been funded and conducted. In the present paper, we reviewed the recent progress on the origin and development process of Yellow Sea green tides, key biological features of the causative algae (*Ulva prolifera*) and the main environmental conditions favoring blooming and drifting of the green macroalgae, nonetheless, unknowns are still existing on the macroalgal dynamics, and more research is necessarily needed to develop the proper approaches to manage and prevent the Yellow Sea green tides. Consequently, the National Key Research and Development Program of China recently funded and initiated a new research project titled as “Ecological mechanism and the application on management and prevention of Yellow Sea green tides”. We outlined the major objectives and research contents of this project at the end.

**Key words:** *Ulva prolifera* green tide; origin and formation mechanisms; environmental driving forces; monitoring and precaution; integrated management