黄海绿潮浒苔漂浮生态型的发现与启示*

姜　鹏[1, 2, 3]　赵　瑾[1, 2, 3]

(1. 中国科学院海洋研究所　实验海洋生物学重点实验室　青岛　266071; 2. 青岛海洋科学与技术国家实验室　海洋生物学与生物技术功能实验室　青岛　266237; 3. 中国科学院海洋大科学研究中心　青岛　266071)

摘要　黄海绿潮已经成为常态化发生的海洋生态灾害。遗传分析结果表明，黄海绿潮藻主体由浒苔(*Ulva prolifera*)的单一群体构成。基于其特殊的基因型、表型，及其占据的独特生态位与生活方式，将其命名为“漂浮生态型”(floating ecotype)。浒苔漂浮生态型的发现，为黄海绿潮关键生态学过程的量化表征提供了重要抓手。基于 SCAR 特异分子标记的示踪研究表明，在绿潮早期浒苔入海阶段，苏北浅滩紫菜筏架发挥了重要作用；在海上暴发漂移阶段，漂浮生态型在漂浮藻中具有极高的优势度。上述发现提示，黄海绿潮存在重要的生物学成因，应加强针对漂浮生态型适应性特征及其遗传基础的比较研究。鉴于漂浮生态型在山东半岛南岸已零星定殖，提出应关注由于种源北侵和紫菜栽培产业北移带来的潜在风险。上述科学认识对于深刻理解黄海绿潮的成因与发生机制、建立可行的灾害防控措施、科学预测黄海绿潮的演变趋势具有重要意义。

关键词　浒苔；黄海；绿潮；漂浮生态型

中图分类号　S917.3　　doi: 10.11693/hyhz20180800199

绿潮(green tide)是大型海洋绿藻生物量暴发增殖的海洋生态现象，形成绿潮的海藻主要来自绿藻门(Chlorophyta)的石莼属(*Ulva*)、刚毛藻属(*Cladophora*)或硬毛藻属(*Chaetomorpha*)。从 20 世纪七十年代起，北美、欧洲、日本、大洋洲、南亚沿岸都曾多次发生绿潮。暴发期间，大面积的漂浮藻体会遮挡光线的透射，阻断本地初级生产者的光合作用，在绿潮消亡期，高生物量藻体的集中腐败又会导致严重缺氧，并释放大量硫化氢，给近岸生态环境和旅游经济造成严重负面影响(Fletcher, 1996)，因此，绿潮是一种典型的海洋生态灾害。

受全球变暖和人类活动加剧的双重影响，绿潮在世界范围内的发生呈现明显的上升趋势(Smetacek and Zingone, 2013)，在我国表现得尤为明显。2007 年以来，我国黄海海域每年春夏季连续暴发大规模浒苔(*Ulva prolifera*)绿潮，与国际上以往记录相比，黄海绿潮具有以下显著特征: (1)规模巨大。每年绿潮藻聚集带影响海域最高可达 580000 平方公里(Wang *et al*, 2015)，漂浮藻生物量达几百万吨鲜重(Sun *et al*, 2008)，与我国栽培海藻年总产量相当，暴发规模史无前例; (2)长距离漂移。卫星资料显示，黄海绿潮每年从江苏外海酝酿，并随表层风生流漂移(Keesing *et al*, 2011)，最远距离超过 500 公里，具有异地成灾的突出特点; (3)经济损失极其严重，仅 2009 年损失就超过 6 亿元(于仁成等, 2016)。因此，自暴发以来，黄海绿潮引发了世界范围的广泛关注。

黄海绿潮连年发生，应急与跟踪研究涵盖了分子鉴定与遗传分析(张晓雯等, 2008; Jiang *et al*, 2008; Leliaert *et al*, 2009; Liu *et al*, 2010b; Wang *et al*, 2010; Duan *et al*, 2012)、物种演替、地理溯源与过程发生(Liu *et al*, 2009, 2013b; Pang *et al*, 2010; Keesing *et al*, 2011; Zhang *et al*, 2011; Han *et al*, 2013; Wang *et al*, 2015)、化学、水文等环境背景解析(Lin *et al*, 2011; Li *et al*, 2015)以及生态后效(Sun *et al*, 2018)等许多领域。取得的基本共识在于: 黄海绿潮每年源自如东外海苏北浅滩的辐射沙洲，养殖紫菜的筏架对绿潮藻起始生物量起到了“放大器”的作用，在风场与表层

* 青岛海洋科学与技术国家实验室鳌山科技创新计划项目，2016ASKJ02-1 号；国家自然科学基金，41776153 号；中国科学院战略性先导科技专项(A 类), XDA11020304 号。姜　鹏，博士生导师，研究员, E-mail: jiangpeng@qdio.ac.cn

收稿日期: 2018-08-17，收修改稿日期: 2018-08-23

流场共同作用下，漂浮藻体由南向北漂移并大量增殖，最终冲击山东半岛南岸形成灾害。普遍认为，近岸水体富营养化、人类海洋生产活动等外部环境因素是导致黄海绿潮暴发的主因。总体上，相关研究较多偏向于绿潮的生态学过程，而对绿潮藻的生物学特性与关键生物学机制关注不够。

那么，除了环境外因，黄海绿潮是否还存在基于暴发优势种的生物学内因？回答这一问题，需要深入揭示优势种的群体遗传特征，并重新反溯其暴发的关键过程，这对于深刻理解黄海绿潮的成因与发生机制、建立可行的灾害防控措施、科学预测黄海绿潮的演变趋势均十分必要。本文回顾了优势种浒苔漂浮生态型的发现过程，阐述了其对黄海绿潮研究的重要启示。

1 黄海绿潮浒苔漂浮生态型的发现

1.1 优势种鉴定

国际上已报道的绿潮事件中，绝大多数是由石莼属(*Ulva*)绿藻引发。石莼属隶属绿藻门(Chlorophyta)、石莼目(Ulvales)、石莼科(Ulvaceae)，该属物种按形态特征可大体分为两类，一类是双层细胞片状(石莼类)，另一类是单层细胞管状(浒苔类)。浒苔类之前单独列为浒苔属(*Enteromorpha*)，后合并入石莼属(*Ulva*)(Hayden *et al*, 2003)。石莼属可用于物种鉴定的形态学与解剖学特征较为有限，且多为数量性状。即便如此，上述特征还往往因藻体的成熟情况、生态类型、盐度、营养水平、光强、曝晒程度和潮汐等诸多因素而改变(丁兰平等，2009)，甚至在培养条件下，可观察到片状与管状藻体之间的形态转换(Bonneau, 1977)。因此，单纯依靠形态指标进行物种鉴定具有很大不确定性。直到九十年代，分子标记技术逐渐应用于该属物种的分子鉴定与系统发育分析，其中，位于细胞核 rDNA 的 ITS 序列以及叶绿体编码的 *rbc* L 序列使用最为广泛(Leskinen *et al*, 1997; Blomster *et al*, 1999; Tan *et al*, 1999; Hayden *et al*, 2003)。

2007 年 7 月，黄海绿潮首次小规模暴发，并在青岛沿海受到关注。由于来源不清，暴发期间，Jiang 等(2008)在青岛沿海 10 个站位采集了漂浮绿藻样本，在 15 个站位广泛采集了本地定生的石莼属样本，利用 ITS 分子标记进行了系统发育分析，发现漂浮绿藻样本在物种水平遗传均一，与缘管浒苔 *U. linza* 和浒苔 *U. prolifera* 同在一簇，系由单一物种构成，但与所有本地种存在明显聚类区别。这一发现表明，暴发的优势种并非源自青岛当季本地的定生物种，而是来自外源性输入。2008 年春夏之交，黄海绿潮大规模暴发并再次影响青岛,经卫星遥感和航次监测，证明漂浮藻体经历了自南向北漂移的过程，对于山东半岛南岸来说，的确属于外源性输入。结合形态与分子鉴定结果，最终明确暴发的优势种是石莼属浒苔 *U. prolifera*(张晓雯等, 2008; Sun *et al*, 2008; 丁兰平等, 2009)。

研究显示，世界各地绿潮事件的暴发藻种可以是单一物种，也可以是多个物种。黄海沿岸除了有浒苔广泛分布(Ding *et al*, 2009)，石莼属其他绿藻同样具有较高多样性与生物量(Zhao *et al*, 2013)，而且，多个课题组曾报导漂浮绿藻中存在物种混杂与演替的现象(田晓玲等, 2011; Duan *et al*, 2012; Han *et al*, 2013; Huo *et al*, 2013)。为了明确黄海绿潮优势种的组成与变动规律, Zhao 等(2013)综合分析了 2007—2011 年间黄海漂浮绿藻样本的 ITS 序列以及同期 NCBI(National Center for Biotechnology Information)所有相关同源序列，提出浒苔是历年黄海绿潮的唯一优势种。

1.2 浒苔群体遗传分析

浒苔为世界性分布的温带性种类(曾呈奎等, 1962a)，在西太平洋海区，从俄罗斯远东、日本海、到中国沿海、菲律宾都有分布记录。浒苔在我国福建、浙江沿海为优势种(Tseng, 1983)，在黄海西部海域为习见种(曾呈奎等, 1962b)，广泛存在不同的地理群体。因此，仅在物种水平开展分子鉴定是不够的，进一步遗传溯源有赖于种下水平的遗传分析。

细胞核编码的 5S rDNA 在基因组中以串联重复形式排列，虽然其间区序列能够在浒苔种下水平反映一定水平的多态性(Shimada *et al*, 2008)，但针对漂浮浒苔，该标记基因的分型结果在所有报道中却并不一致(Lin *et al*, 2011; Zhang *et al*, 2011; Duan *et al*, 2012; Liu *et al*, 2012; Wang *et al*, 2018)。由于该标记在个体内不同拷贝间广泛存在多态性(Sajdak *et al*, 1998; Baum *et al*, 2001)，我们推测这可能是导致扩增结果出现差异的原因。

相比单一序列标记，微卫星(SSR)标记可覆盖整个基因组，能够更加准确反映群体间的遗传差异，但石莼属绿藻中开发的微卫星标记非常有限(Kostamo *et al*, 2008)，在浒苔中的跨种适用性也不够理想(未发表资料)。我们尝试了基于 SSR 的 ISSR (Inter-Simple

Sequence Repeat)方法, 证明可用于孔石莼(*U. pertusa*)不同地理居群的聚类分析(Zhao *et al*, 2010), 因此同样采用 ISSR 方法, Zhao 等(2011, 2015)选择不同年度的 14 个浒苔漂浮群体以及采自中国沿海的 9 个岸基定生群体, 开展了群体遗传多样性分析。结果表明, 漂浮浒苔无论群体内还是年际间均具有高度的遗传均一性, 提示很可能来自单一的群体; 而定生样本在群体间有着不同水平的遗传距离, 表现出不同程度的遗传隔离; 尤其重要的是, 漂浮群体与所有定生群体间存在明显差异, 说明岸基定生的浒苔群体并非漂浮群体的直接来源。漂浮群体的遗传一致性后来也得到新开发的 SSR 标记的验证(Li *et al*, 2016b)。

为了实现对漂浮群体进行快速准确地分子鉴定, 选择漂浮群体特异的 ISSR 扩增条带, 经测序、设计开发了特异性扩增引物, 发展了 SCAR (Sequence Characterized Amplified Region)分子标记, 该标记仅在漂浮群体样本中呈现一条特征性扩增条带, 而在浒苔定生群体和近缘种中则表现阴性结果, 其实际应用表现也非常稳定, 在历年漂浮群体样本中均表现较高的扩增效率, 这为黄海浒苔绿潮的早期监测提供了可靠的方法(Zhao *et al*, 2015)。

1.3　浒苔漂浮生态型的提出

上述研究首次揭示, 漂浮浒苔存在独特而均一的遗传特征, 说明与定生群体相比, 具有特殊的基因型。实际上, 漂浮浒苔的独特表型更加明显, 并得到广泛的关注与描述。例如, 漂浮浒苔具有更多级的分支, 末级分枝甚至大部分由单列细胞组成, 这是与定生浒苔间的显著区别(丁兰平等, 2009), 这种形态特征会显著增加藻体比表面积, 利于漂浮生活, 并且可以在代际间稳定遗传(Hiraoka *et al*, 2011)。另外, 漂浮浒苔的部分管状藻体常膨大形成饱胀的气囊结构, 同样利于藻体在水面漂浮(张晓雯等, 2008; Wang *et al*, 2010)。除了形态表型, 还发现在广泛海域采集的漂浮群体样本, 具有一致的脂肪酸组成和繁殖特征, 并与定生群体显著不同(杨佰娟等, 2009; 田琪琳等, 2011)。

除了具有特殊的基因型与表型特征, 尤其值得重视的是, 与定生浒苔群体相比, 漂浮浒苔群体已经占据了独特的生态位。

首先, 二者分布范围与生活方式显著不同。黄海西岸潮间带是定生浒苔的重要分布区(丁兰平等, 2009), 其固着定生的典型环境包括养殖池塘、防波堤坝、滩涂与河口, 定生基质包括泥沙等软底基质、以及水泥、石块等硬底基质。成体阶段依靠假根定生生活, 因此分布范围是固定不变的。与之相反, 基于 SCAR 标记的检测结果表明, 漂浮浒苔之前从未在岸基定生样本中发现(Zhao *et al*, 2015), 而仅在紫菜筏架定生样本中检出(Zhang *et al*, 2018)。在漂浮阶段, 受风场和流场影响, 漂浮浒苔的分布范围不断变化, 边漂移边生长扩散, 拓展并单独占据了全新的生态位。

其次, 二者适应的理化环境显著不同。定生浒苔或生活在潮间带, 受潮汐影响而周期性干出, 或定生于人工养殖池塘, 生活环境相对稳定。漂浮浒苔却不同, 在个体发育的早期阶段, 生活环境与潮间带定生浒苔非常类似, 但在后期漂浮生长阶段, 则始终漂浮在海水表面。漂浮藻体分为水上与水下两部分, 水上部分需要应对强光、干出、高温的持续胁迫, 与水下部分有不同的光合作用表现(Zhao *et al*, 2016)。虽然不再受潮汐的周期性影响, 但漂浮藻体受风场和表层流场驱动, 向北漂移超过几百公里, 会经历较大幅度的温度、盐度、营养盐水平以及水文条件的变化。

综上所述, 基于明显的种下基因型差异以及形态、生理等表型差异, 尤其结合漂浮生态型占据的独特生态位, 我们提出, 黄海绿潮藻的主体是由浒苔一个新的“漂浮生态型”(floating ecotype)构成(Zhao *et al*, 2015)。与亚种相同, 生态型也是种下水平的分类单位, 但后者尤其强调生态适应的特征, 是“一个物种对某一特定生境发生基因型反应的产物”(Turesson, 1922)。

2　黄海绿潮浒苔漂浮生态型的启示

2.1　为黄海绿潮溯源与关键过程的量化表征提供了抓手

黄海绿潮规模居世界首位, 受海洋学自然条件和人类生产活动的双重影响, 其巨大生物量需经历长时间、远距离的海上漂移, 是一个复杂的海洋生态学现象, 包含了源头发生、暴发扩散、沉降消散等多个重要过程, 虽然其基本规律已初步掌握, 但很多关键过程的动力学特征仍不清楚, 漂浮生态型的发现及其特异 SCAR 标记的开发为量化表征上述过程提供了重要抓手。

其中, 早期的源头发生过程最为关注。遥感资料表明, 绿潮每年暴发起始区域与苏北浅滩紫菜栽培区高度重合, 不同研究者的现场调查均发现, 栽培设施上附生了大量石莼属绿藻, 而且绿潮暴发的孕育

阶段与收获紫菜、同时清理附生绿藻集中入海在时间上相吻合(Liu *et al*, 2010a; Huo *et al*, 2015; Zhang *et al*, 2015)。目前, 已取得的广泛共识是: 苏北辐射沙洲紫菜养殖区附近海域是每年漂浮浒苔最先出现的重要源头, 紫菜筏架为漂浮浒苔的集中入海起到了“放大器”的作用(Liu *et al*, 2013a, b; Wang *et al*, 2015; Zhou *et al*, 2015)。

筏架定生绿藻的物种组成与变化规律受到普遍重视, 但受制于样本采集方法、数量、采集时间、物种鉴定方法、以及具体分子标记的选择等差异, 研究结果相互之间难以印证。例如, 有调查发现浒苔在筏架区未被检出(Pang *et al*, 2010)或极为罕见(Shen *et al*, 2012), 也有研究发现浒苔在紫菜筏架上可被大量检出, 且在整个栽培区广泛分布(Han *et al*, 2013; Huo *et al*, 2015; Zhang *et al*, 2015; Liu *et al*, 2016)。在开发漂浮生态型特异的 SCAR 分子标记之后, Zhang 等(2018)利用 SCAR 标记对筏架区定生绿藻进行了分子鉴定, 同时比对了收获紫菜时集中入海的绿藻样本、海上漂浮样本、以及分别采自中国沿海不同海区的岸基定生浒苔群体, 发现岸基定生浒苔扩增结果为阴性, 海上漂浮样本扩增结果为阳性, 而筏架区也能够检出大量阳性样本, 认为紫菜筏架的确在浒苔漂浮生态型的早期孕育和集中入海形成初始生物量方面发挥了重要作用。

除了源头发生过程, 海上暴发扩散全过程中漂浮生态型优势度的变化特征也同样值得关注。2016 年, 通过四个航次, 我们跟踪了自苏北浅滩至山东半岛南岸暴发扩散的全过程, 利用 SCAR 分子标记共分子鉴定约 200 号浒苔单株样本, 发现漂浮生态型占比接近 100%, 占据绝对优势。

2.2 提示黄海绿潮暴发具有重要的生物学内因

任何一种海洋生态现象, 均有其发生的内因和外因, 内因来自生物本身的生物学特性, 外因则主要来自环境条件及物种间相互作用。世界范围内, 绿潮的发生已有近 50 年的时间, 研究表明, 其本质往往是“机会主义”绿藻对海洋水体富营养化的一种生态响应。由于来自石莼属的很多物种均可主导形成绿潮(Fletcher, 1996), 因此, 相对而言, 环境外因更受关注, 针对黄海绿潮暴发成因的探讨同样如此, 多是围绕外部的环境因素展开, 例如, 紫菜筏架、人工池塘等海水养殖方式对浒苔种源可能的放大机制(Liu *et al*, 2009, 2010a, 2013a; Pang *et al*, 2010), 海区营养盐组成、水平及长期的变化趋势(Li *et al*, 2015), 海流、冷涡等特殊水文条件对绿潮发生、发展的促进作用(Lü *et al*, 2008; Lin *et al*, 2011)。

需要注意的是, 虽然黄海沿岸定生的 *Ulva* 属绿藻具有较高的物种多样性(Zhao *et al*, 2013), 包括在紫菜筏架区, 混杂了缘管浒苔、曲浒苔、扁浒苔等多个物种, 在春季甚至占据显著的生物量优势(Han *et al*, 2013; Shen *et al*, 2012)。即使在浒苔种内, 黄海沿岸在池塘、河口、堤坝等不同生态位, 也分布了多个定生生活的地理群体, 在沿海密布的人工养殖池塘中, 定生浒苔也具有很高的生物量水平(Pang *et al*, 2010), 但是, 定生群体却并不参与绿潮的暴发。因此可以认为, 黄海绿潮是浒苔漂浮生态型在共同的环境背景下, 于众多竞争者中“脱颖而出、一枝独秀”。上述重要发现提示我们, 除了外部环境因素, 黄海绿潮暴发很可能存在重要的生物学成因, 漂浮生态型的漂浮适应性表型特征及其遗传基础值得高度关注。

目前, 围绕浒苔的光合作用(Wang *et al*, 2012; Xu *et al*, 2012; Huan *et al*, 2016; Zhao *et al*, 2016)、营养代谢(Luo *et al*, 2012; Li *et al*, 2016a; Guo *et al*, 2017)、快速生长(Zhang *et al*, 2013)、应对逆境胁迫(Gao *et al*, 2011; Xu *et al*, 2016)、繁殖方式(Gao *et al*, 2010; Zhang *et al*, 2013)等涉及绿潮发生的生物学特性, 已开展相关研究, 发现浒苔光合固碳、营养吸收、快速生长与大量繁殖的能力均非常突出, 但大部分工作并未涉及不同物种之间的比较, 因此, 仍然无法圆满解释漂浮生态型浒苔究竟如何自竞争中胜出。研究表明, 有害藻华(harmful algae bloom, HAB)往往由特殊藻类生态型引发(Fredrickson *et al*, 2011), 基于形态、遗传、生长、光合生理、耐性等方面的种内差异, 赋予优势藻株重要的竞争优势(Hallegraeff *et al*, 2012)。遗传变异是生态型形成的基础, 而特殊环境因子的选择是生态型分化的条件。将来的研究工作, 重点应选择占据相同或相似生态位的不同物种甚至不同群体, 开展比较研究, 以揭示漂浮生态型获得竞争优势最关键的生物学基础。

2.3 有必要及早评估浒苔漂浮生态型的北侵风险

针对黄海绿潮开展的长期调查与研究告诉我们, 大规模绿潮的形成需要同时具备多个条件, 包括稳定存在的特定种源、有利的人类活动干预、较高的营养盐水平、以及风场、流场等适合的理化环境。自 2008 年以来, 大规模黄海绿潮常态化发生, 虽然生物量存在不同程度的年际变异(Keesing *et al*, 2011), 但其暴发优势种始终能够保持单一, 同时, 其早期源头

海区、漂移扩散的路径与范围、消亡沉降等关键过程在年际间也基本稳定，说明多年来黄海海域始终存在利于浒苔绿潮发生的所有条件，漂浮生态型也极为适应这里的海区环境、适于漂浮生活与长距离漂移。那么，这是否意味着，黄海绿潮难以发生大的变异呢？

事实上, 2008 年黄海绿潮首次大规模暴发本身就是一个突发的现象，这提示我们，有利黄海绿潮发生的各方面条件，前期一定存在从量变到质变的积累过程。同样，我们也需要关注这些条件的变化趋势，为将来绿潮演变的科学预测提供必要的依据。

种源是绿潮暴发的首要前提。随着全球变暖，中国近海升温明显(Wang *et al*, 2013)，物种北移已较为常见。在山东半岛南岸，尽管定生生活的浒苔是罕见种(梁成伟等，2010)，漂浮生态型之前从未在岸基定生样本中检出(Zhao *et al*, 2015)，但是，每年经长距离漂移，大量漂浮藻体在这里集中搁浅堆积并释放生殖细胞(Miao *et al*, 2018)，为种群向北扩散提供了重要的种源基础。同时，山东沿岸普遍具有较高的营养盐水平，同样具有大量海上渔业设施，可为浒苔生殖细胞的附着提供额外空间和特殊生态位，因此，有必要及早评估漂浮生态型北侵并在岸基定生分布、扩大种群的风险。

Zhao 等(2018)选择青岛沿海设置了 10 个调查站位，针对定生的石莼属绿藻、水样与沉积物样本开展了周期性采集、培养与分子鉴定，通过分析不同类型样本中的物种组成与季节演替规律，发现在绿潮暴发期，水体和沉积物中存在大量浒苔漂浮生态型微繁体，对当地构成了巨大的繁殖体压力。同时，在冬季检出了定生的漂浮生态型样本，说明在山东半岛南岸已零星定殖。

生物入侵新栖息地的过程一般分为四个阶段，包括引入(arrival)、定殖(establishment)、扩散(spread)和建群(persistence)，其中，定殖是成功入侵的关键步骤(Valentine *et al*, 2007)。尽管目前只是小规模定殖，但反映了漂浮生态型浒苔在生态位选择上的变异，尤其需要警惕的是，随着中国近海海温升高，紫菜栽培业也在不断从江苏向山东进行产业转移，由种源北侵导致浒苔绿潮在山东半岛本地发生的风险不可完全忽视。

3　结语

全球大型海藻藻华的发生呈明显上升趋势，黄海浒苔绿潮受到环境变化与人类活动的双重影响，暴发规模居世界首位，为大型海藻藻华的发生机制、预警防控及演变趋势研究提供了重要范例。提出黄海绿潮由浒苔的单一“漂浮生态型”构成，是重要的科学发现，为绿潮关键生态学过程的量化表征提供了具体抓手，提示黄海绿潮存在重要生物学成因，并应关注北侵风险。上述科学认识对于深刻理解黄海绿潮的成因与发生机制、建立可行的灾害防控措施、科学预测黄海绿潮的演变趋势具有重要意义。

参　考　文　献

丁兰平，栾日孝, 2009. 浒苔(*Enteromorpha prolifera*)的分类鉴定、生境习性及分布. 海洋与湖沼, 40(1): 68—71

于仁成，刘东艳，2016. 我国近海藻华灾害现状、演变趋势与应对策略. 中国科学院院刊, 31(10): 1167—1174

田晓玲，霍元子，陈丽平等，2011. 江苏如东近海绿潮藻分子检测与类群演替分析. 科学通报, 56(4—5): 309—317

田琪琳，任冬梅，穆新武等，2011. 黄海南部海域绿潮浒苔不同种群繁殖特性比较. 江苏农业科学，39(6): 606—608, 671

杨佰娟，郑　立，陈军辉等，2009. 黄、渤海漂移浒苔(*Enteromorpha prolifera*)脂肪酸组成及聚类分析的研究. 海洋与湖沼, 40(5): 627—632

张晓雯，毛玉泽，庄志猛等，2008. 黄海绿潮浒苔的形态学观察及分子鉴定. 中国水产科学, 15(5): 822—829

梁成伟，张晓雯，宿　烽等，2010. 绿潮爆发后青岛海域石莼属绿藻的多样性分析. 海洋通报, 29(5): 540—545

曾呈奎，张德瑞，张峻甫等，1962a. 中国经济海藻志. 北京: 科学出版社

曾呈奎，张峻甫, 1962b. 黄海西部沿岸海藻区系的分析研究 I. 区系的温度性质. 海洋与湖沼, 4(1—2): 49—59

Baum B R, Johnson D A, Bailey L G, 2001. Defining orthologous groups among multicopy genes prior to inferring phylogeny, with special emphasis on the Triticeae (Poaceae). Hereditas, 135(2—3): 123—138

Blomster J, Maggs C A, Stanhope M J, 1999. Extensive intraspecific morphological variation in *Enteromorpha muscoides* (Chlorophyta) revealed by molecular analysis. Journal of Phycology, 35(3): 575—586

Bonneau E R, 1977. Polymorphic behavior of *Ulva lactuca* (Chlorophyta) in axenic culture. I. Occurrence of *Enteromorpha*-like plants in haploid clones. Journal of Phycology, 13(2): 133—140

Ding L P, Fei X G, Lu Q Q *et al*, 2009. The possibility analysis of habitats, origin and reappearance of bloom green alga (*Enteromorpha prolifera*) on inshore of western Yellow Sea. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 27(3): 421—424

Duan W J, Guo L X, Sun D *et al*, 2012. Morphological and molecular characterization of free-floating and attached green macroalgae *Ulva* spp. in the Yellow Sea of China. Journal of Applied Phycology, 24(1): 97—108

Fletcher R L, 1996. The occurrence of “Green Tides”—a review.

In: Schramm W, Nienhuis P H eds. Marine Benthic Vegetation: Recent Changes and the Effects of Eutrophication. Berlin, Heidelberg: Springer, 7—43

Fredrickson K A, Strom S L, Crim R *et al*, 2011. Interstrain variability in physiology and genetics of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) from the west coast of North America. Journal of Phycology, 47(1): 25—35

Gao S, Chen X Y, Yi Q Q *et al*, 2010. A strategy for the proliferation of *Ulva prolifera*, main causative species of green tides, with formation of sporangia by fragmentation. PLoS One, 5(1): e8571

Gao S, Shen S D, Wang G C *et al*, 2011. PSI-driven cyclic electron flow allows intertidal macro-algae *Ulva* sp. (Chlorophyta) to survive in desiccated conditions. Plant & Cell Physiology, 52(5): 885—893

Guo Y, Wang H Z, Wu C H *et al*, 2017. Cloning and characterization of nitrate reductase gene in *Ulva prolifera* (Ulvophyceae, Chlorophyta). Journal of Phycology, 53(5): 1035—1043

Hallegraeff G M, Blackburn S I, Doblin M A *et al*, 2012. Global toxicology, ecophysiology and population relationships of the chainforming PST dinoflagellate *Gymnodinium catenatum*. Harmful Algae, 14: 130—143

Han W, Chen L P, Zhang J H *et al*, 2013. Seasonal variation of dominant free-floating and attached *Ulva* species in Rudong coastal area, China. Harmful Algae, 28: 46—54

Hayden H S, Blomster J, Maggs C A *et al*, 2003. Linnaeus was right all along: *Ulva* and *Enteromorpha* are not distinct genera. European Journal of Phycology, 38(3): 277—294

Hiraoka M, Ichihara K, Zhu W R *et al*, 2011. Culture and hybridization experiments on an *Ulva* clade including the Qingdao strain blooming in the Yellow Sea. PLoS One, 6(5): e19371

Huan L, Gu W H, Gao S *et al*, 2016. Photosynthetic activity and proteomic analysis highlights the utilization of atmospheric CO_2 by *Ulva prolifera* (Chlorophyta) for rapid growth. Journal of Phycology, 52(6): 1103—1113

Huo Y Z, Han H B, Shi H H *et al*, 2015. Changes to the biomass and species composition of *Ulva* sp. on *Porphyra* aquaculture rafts, along the coastal radial sandbank of the Southern Yellow Sea. Marine Pollution Bulletin, 93(1—2): 210—216

Huo Y Z, Zhang J H, Chen L P *et al*, 2013. Green algae blooms caused by *Ulva prolifera* in the southern Yellow Sea: Identification of the original bloom location and evaluation of biological processes occurring during the early northward floating period. Limnology and Oceanography, 58(6): 2206—2218

Jiang P, Wang J F, Cui Y L *et al*, 2008. Molecular phylogenetic analysis of attached Ulvaceae species and free-floating *Enteromorpha* from Qingdao coasts in 2007. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 26(3): 276—279

Keesing J K, Liu D Y, Fearns P *et al*, 2011. 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. Marine Pollution Bulletin, 62(6): 1169—1182

Kostamo K, Blomster J, Korpelainen H *et al*, 2008. New microsatellite markers for *Ulva intestinalis* (Chlorophyta) and the transferability of markers across species of Ulvaceae. Phycologia, 47(6): 580—587

Leliaert F, Zhang X W, Ye N H *et al*, 2009. Identity of the Qingdao algal bloom. Phycological Research, 57(2): 147—151

Leskinen E, Pamilo P, 1997. Evolution of the ITS sequences of ribosomal DNA in *Enteromorpha* (Chlorophyceae). Hereditas, 126(1): 17—23

Li H M, Zhang C S, Han X R *et al*, 2015. Changes in concentrations of oxygen, dissolved nitrogen, phosphate, and silicate in the southern Yellow Sea, 1980–2012: Sources and seaward gradients. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 163: 44—55

Li H M, Zhang Y Y, Han X R *et al*, 2016a. Growth responses of *Ulva prolifera* to inorganic and organic nutrients: Implications for macroalgal blooms in the southern Yellow Sea, China. Scientific Reports, 6: 26498

Li Y, Huang H J, Li H Y *et al*, 2016b. Genetic diversity of *Ulva prolifera* population in Qingdao coastal water during the green algal blooms revealed by microsatellite. Marine Pollution Bulletin, 111(1—2): 237—246

Lin H Z, Jiang P, Zhang J X *et al*, 2011. Genetic and marine cyclonic eddy analyses on the largest macroalgal bloom in the world. Environmental Science & Technology, 45(14): 5996—6002

Liu D Y, Keesing J K, Dong Z J *et al*, 2010a. Recurrence of the world's largest green-tide in 2009 in Yellow Sea, China: *Porphyra yezoensis* aquaculture rafts confirmed as nursery for macroalgal blooms. Marine Pollution Bulletin, 60(9): 1423—1432

Liu D Y, Keesing J K, He P M *et al*, 2013a. The world's largest macroalgal bloom in the Yellow Sea, China: Formation and implications. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 129: 2—10

Liu D Y, Keesing J K, Xing Q G *et al*, 2009. World's largest macroalgal bloom caused by expansion of seaweed aquaculture in China. Marine Pollution Bulletin, 58(6): 888—895

Liu F, Pang S J, Chopin T *et al*, 2013b. Understanding the recurrent large-scale green tide in the Yellow Sea: Temporal and spatial correlations between multiple geographical, aquacultural and biological factors. Marine Environmental Research, 83: 38—47

Liu F, Pang S J, Xu N *et al*, 2010b. *Ulva* diversity in the Yellow Sea during the large-scale green algal blooms in 2008—2009. Phycological Research, 58(4): 270—279

Liu F, Pang S J, Zhao X B *et al*, 2012. Quantitative, molecular and growth analyses of *Ulva* microscopic propagules in the coastal sediment of Jiangsu province where green tides initially occurred. Marine Environmental Research, 74: 56—63

Liu X Q, Wang Z L, Zhang X L, 2016. A review of the green tides in the Yellow Sea, China. Marine Environmental Research, 119: 189—196

Luo M B, Liu F, Xu Z L, 2012. Growth and nutrient uptake capacity of two co-occurring species, *Ulva prolifera* and *Ulva linza*. Aquatic Botany, 100: 18—24

Lü X G, Qiao F L, 2008. Distribution of sunken macroalgae against the background of tidal circulation in the coastal waters of Qingdao, China, in summer 2008. Geophysical Research Letters, 35(23): L23614

Miao X X, Xiao J, Pang M *et al*, 2018. Effect of the large-scale green tide on the species succession of green macroalgal micro-propagules in the coastal waters of Qingdao, China. Marine Pollution Bulletin, 126: 549—556

Pang S J, Liu F, Shan T F *et al*, 2010. Tracking the algal origin of the *Ulva* bloom in the Yellow Sea by a combination of molecular, morphological and physiological analyses. Marine Environmental Research, 69(4): 207—215

Sajdak S L, Reed K M, Phillips R B *et al*, 1998. Intraindividual and interspecies variation in the 5S rDNA of coregonid fish. Journal of Molecular Evolution, 46(6): 680—688

Shen Q, Li H Y, Li Y *et al*, 2012. Molecular identification of green algae from the rafts based infrastructure of *Porphyra yezoensis*. Marine Pollution Bulletin, 64(10): 2077—2082

Shimada S, Yokoyama N, Arai S *et al*, 2008. Phylogeography of the genus *Ulva* (Ulvophyceae, Chlorophyta), with special reference to the Japanese freshwater and brackish taxa. Journal of Applied Phycology, 20(5): 979—989

Smetacek V, Zingone A, 2013. Green and golden seaweed tides on the rise. Nature, 504(7478): 84—88

Sun S, Wang F, Li C L *et al*, 2008. Emerging challenges: massive green algae blooms in the Yellow Sea. Nature Precedings, http://precedings.nature.com/documents/2266/version/1

Sun X, Wu M Q, Xing Q G *et al*, 2018. Spatio-temporal patterns of *Ulva prolifera* blooms and the corresponding influence on chlorophyll-a concentration in the Southern Yellow Sea, China. Science of the Total Environment, 640—641: 807—820

Tan I H, Blomster J, Hansen G *et al*, 1999. Molecular phylogenetic evidence for a reversible morphogenetic switch controlling the gross morphology of two common genera of green seaweeds, *Ulva* and *Enteromorpha*. Molecular Biology and Evolution, 16(8): 1011—1018

Tseng C K, 1983. Common Seaweeds of China. Beijing: Science Press

Turesson G, 1922. The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas, 3(3): 211—350.

Valentine J P, Magierowski R H, Johnson C R, 2007. Mechanisms of invasion: establishment, spread and persistence of introduced seaweed populations. Botanica Marina, 50(5—6): 351—360

Wang F, Meng Q J, Tang X H *et al*, 2013. The long-term variability of sea surface temperature in the seas east of China in the past 40 a. Acta Oceanologica Sinica, 32(3): 48—53

Wang J F, Jiang P, Cui Y L *et al*, 2010. Molecular analysis of green-tide-forming macroalgae in the Yellow Sea. Aquatic Botany, 93(1): 25—31

Wang S Y, Huo Y Z, Zhang J H *et al*, 2018. Variations of dominant free-floating *Ulva* species in the source area for the world's largest macroalgal blooms, China: Differences of ecological tolerance. Harmful Algae, 74: 58—66

Wang Y, Wang Y, Zhu L *et al*, 2012. Comparative studies on the ecophysiological differences of two green tide macroalgae under controlled laboratory conditions. PLoS One, 7(8): e38245

Wang Z L, Xiao J, Fan S L *et al*, 2015. 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. Limnology and Oceanography, 60(4): 1105—1117

Xu D, Zhang X W, Wang Y T *et al*, 2016. Responses of photosynthesis and nitrogen assimilation in the green-tide macroalga *Ulva prolifera* to desiccation. Marine Biology, 163(1): 9

Xu J F, Fan X, Zhang X W *et al*, 2012. Evidence of coexistence of C_3 and C_4 photosynthetic pathways in a green-tide-forming alga, *Ulva prolifera*. PLoS One, 7(5): e37438

Zhang J H, Huo Y Z, Yu K F *et al*, 2013. Growth characteristics and reproductive capability of green tide algae in Rudong coast, China. Journal of Applied Phycology, 25(3): 795—803

Zhang Q C, Liu Q, Yu R C *et al*, 2015. Application of a fluorescence *in situ* hybridization (FISH) method to study green tides in the Yellow Sea. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 163: 112—119

Zhang Q C, Yu R C, Chen Z F *et al*, 2018. Genetic evidence in tracking the origin of *Ulva prolifera* blooms in the Yellow Sea, China. Harmful Algae, 78: 86—94

Zhang X W, Xu D, Mao Y Z *et al*, 2011. Settlement of vegetative fragments of *Ulva prolifera* confirmed as an important seed source for succession of a large-scale green tide bloom. Limnology and Oceanography, 56(1): 233—242

Zhao J, Jiang P, Li N *et al*, 2010. Analysis of genetic variation within and among *Ulva pertusa* (Ulvaceae, Chlorophyta) populations using ISSR markers. Chinese Science Bulletin, 55(8): 705—711

Zhao J, Jiang P, Liu Z Y *et al*, 2011. Genetic variation of *Ulva* (*Enteromorpha*) *prolifera* (Ulvales, Chlorophyta) - the causative species of the green tides in the Yellow Sea, China. Journal of Applied Phycology, 23(2): 227—233

Zhao J, Jiang P, Liu Z Y *et al*, 2013. The Yellow Sea green tides were dominated by one species, *Ulva* (*Enteromorpha*) *prolifera*, from 2007 to 2011. Chinese Science Bulletin, 58(19): 2298—2302

Zhao J, Jiang P, Qin S *et al*, 2015. Genetic analyses of floating *Ulva prolifera* in the Yellow Sea suggest a unique ecotype. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 163: 96—102

Zhao J, Jiang P, Qiu R *et al*, 2018. The Yellow Sea green tide: a risk of macroalgae invasion. Harmful Algae, 77: 11—17

Zhao X Y, Tang X X, Zhang H X *et al*, 2016. Photosynthetic

adaptation strategy of *Ulva prolifera* floating on the sea surface to environmental changes. Plant Physiology and Biochemistry, 107: 116—125

Zhou M J, Liu D Y, Anderson D M *et al*, 2015. Introduction to the special issue on green tides in the Yellow Sea. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2015, 163: 3—8

IDENTIFICATION OF FLOATING ECOTYPE OF *ULVA PROLIFERA*: IMPLICATION FOR THE GREEN TIDE IN THE YELLOW SEA

JIANG Peng[1, 2, 3], ZHAO Jin[1, 2, 3]

(1. *CAS Key Laboratory of Experimental Marine Biology*, *Institute of Oceanology*, *Chinese Academy of Sciences*, *Qingdao* 266071, *China*; 2. *Laboratory for Marine Biology and Biotechnology*, *Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology*, *Qingdao* 266237, *China*; 3. *Center for Ocean Mega-Science*, *Chinese Academy of Sciences*, *Qingdao* 266071, *China*)

Abstract As a kind of oceanic ecological disaster that occurs normally, the Yellow Sea green tides has been proved to be triggered by one unique population of *Ulva prolifera*. Based on its distinctive genotype, phenotype, ecological niche and lifestyle, this population was named after the “floating ecotype”. With the identification of floating ecotype and tracing of specific genetic marker, the quantitative characterization for some crucial ecological processes of the Yellow Sea green tides has been improved. It was revealed that at the beginning stage of green tides, the aquaculture rafts for nori in Subei Shoal played an important role. In addition, at the drifting stage on the sea, the floating ecotype exhibited an extremely high dominance. The biotic cause for the seaweed blooming was highly inspired, and the risk of northward bio-invasion by this ecotype was suggested, since small-scale establishment of this floating ecotype has been detected along the southern coast of Shandong peninsula. These new findings and implications would be of great importance in understanding the cause and mechanism of seaweed blooming, establishing feasible measures for disaster management, and forecasting the evolution trends of the Yellow Sea green tides.

Key words *Ulva prolifera*; the Yellow Sea; green tide; floating ecotype