

2017 年绿潮浒苔(*Ulva prolifera*)生理特征 及孢子囊形成情况分析*

郑阵兵^{1, 2, 3, 4} 高山^{1, 2, 4} 王广策^{1, 2, 4}①

(1. 中国科学院海洋研究所实验生物学重点实验室 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 266235; 3. 中国科学院大学 北京 100049; 4. 中国科学院海洋大科学研究中心 青岛 266071)

摘要 近几年来在我国青岛海域连续暴发的浒苔绿潮造成了巨大的经济损失并且破坏了近海海洋生态系统平衡。因此, 浒苔绿潮受到了越来越多的关注。本研究重点关注了绿潮暴发期间不同海域浒苔藻体生理特征和孢子囊形成情况。研究发现, 不同海域里浒苔藻体生理特征差异显著, 孢子囊比例显著不同, 并且观察到漂浮浒苔的原位萌发。2017 年 5 月中旬, 我们在苏北浅滩紫菜养殖区域(33.78°N, 121.29°E)对筏架绳上生长的绿藻, 退潮后滩涂散落的绿藻和涨潮时海面上漂浮的绿藻进行为期 5 天的野外采集。另外, 在 2017 年 6 月随科考船对浒苔暴发海域的浒苔样本进行采集。采集范围在(33.5°—36.5°N, 120°—124°E)。结果表明, 从低纬度到高纬度, 浒苔 F_v/F_m (光系统 II 最大光化学量子产量)值从 0.65 逐渐降低至 0.3 左右; YII(光系统 II 实时光化学量子产量)值也从最高 0.5 左右降低至最低 0.1。此外, 定生浒苔 F_v/F_m 值为 0.6—0.8 左右, 明显高于漂浮浒苔; YII 值也有类似趋势。在孢子囊形成比例方面, 定生浒苔约有 5%藻体形成了孢子囊, 而漂浮浒苔中孢子囊形成比例达到 20%。数据表明, 低纬度区域为浒苔来源地, 浒苔生理活性良好, 孢子囊形成比例低。随着浒苔往北漂移, 其生理活性降低。并且, 漂浮浒苔孢子囊形成比例显著性高于定生浒苔。本文认为, 浒苔脱离来源区后, 孢子囊的快速形成、成熟和孢子释放以及孢子的原位萌发是浒苔生物量激增的重要原因。

关键词 绿潮; 浒苔; F_v/F_m ; YII; 孢子囊

中图分类号 Q178.1; X171; X55 doi: 10.11693/hyhz20180200029

近几年来, 黄海海域持续暴发的绿潮对我国近海生态平衡造成了严重的破坏。对近海城市尤其是青岛的旅游以及水产养殖业等造成了巨大的经济损失。其中 2008 年暴发的绿潮被认为是世界范围内有记录的最大规模绿潮(Hu *et al.*, 2010), 严重影响了奥运会帆船比赛的顺利进行(Sun *et al.*, 2008, Gao *et al.*, 2011)。浒苔(*Ulva prolifera*)作为绿潮的主要成因种受到了越来越高的重视。

浒苔能适应广泛的环境条件, 在受到高光、高盐和干出胁迫时仍能维持一定的生理活性(Gao *et al.*, 2011, 2012, 2013; Huan *et al.*, 2014)。浒苔通过形成特

殊的类囊体膜蛋白复合体以及促进磷酸戊糖途径等多种方式来应对多种环境因子的胁迫(Huan *et al.*, 2014; Gao *et al.*, 2015)。在绿潮暴发期间浒苔生物量巨大并且生长迅速, 在环境条件合适的广阔海域能快速成为优势种。有报道称, 浒苔藻体在野外的平均日生长速率能达到 23.2%—23.6%, 甚至最高可达 56.2% (Zhang *et al.*, 2013)。这与浒苔暴发海域营养盐组成、溶解氧以及温度等多种因素密切相关(夏斌等, 2009)。此外, 浒苔的生物量多少以及生长速率快慢与藻体生理特征直接相关。最近的研究表明, 苏北浅滩的紫菜养殖区是黄海绿潮暴发的物种来源地。紫菜养

* 青岛海洋科学与技术国家实验室鳌山科技创新计划项目, 2016ASKJ02-01 号; 国家自然科学基金资助项目, 41606161 号。郑阵兵, 博士后, E-mail: zhenbingzheng@163.com

通讯作者: 王广策, 博士生导师, 研究员, E-mail: gcwang@qdio.ac.cn

收稿日期: 2018-02-05, 收修改稿日期: 2018-03-19

殖筏架脱落的绿藻随海流进入外海,其中浒苔在适宜的环境条件下迅速繁殖生长,成为优势种(刘材材等, 2017)。良好的生理状态是其快速增殖的前提。通过研究绿潮暴发期间浒苔在不同海域的生理状态可以有效地了解其暴发过程和暴发机理。那么不同海域浒苔的生理活性如何呢?关于这方面的研究鲜有报道。已有研究针对青岛海域浒苔藻体最大光化学量子产量(F_v/F_m)进行了定点测定(曹佳春等, 2013)。但并没有研究对浒苔暴发海域大范围内生理活性进行分析。我们首次跟随科考船进行走航测定,覆盖面积广,样品丰富,便于对绿潮暴发期间浒苔生理活性进行整体了解。此外,浒苔有多种增殖方式(Lin *et al.*, 2008),其生活史为同型世代交替。孢子生殖是浒苔快速繁殖的主要生殖方式(王广策等, 2016)。研究发现,高光、高盐等非生物因子胁迫能促使浒苔孢子囊的形成(王建伟等, 2007),形成的孢子能够在原有的浒苔藻体上原位萌发形成新的藻体(Gao *et al.*, 2010; Smetacek *et al.*, 2013)。此外,研究报道称浒苔孢子囊的形成和浒苔光合生理状态密切相关(Gao *et al.*, 2010)。绿潮暴发期间,浒苔能通过形成孢子囊产生孢子快速积累生物量。那么,浒苔从紫菜筏架脱落过程中以及在广阔海域的不同区域孢子囊形成情况如何?这方面的研究也鲜有报道。

本文研究了黄海海域浒苔暴发期间多个海区的藻体生理特征以及孢子囊形成情况,并在浒苔来源区进行了浒苔定点生理状态测定和孢子囊统计分析。以为绿潮暴发机制研究提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 野外实验的站位确定及浒苔样品采集

1.1.1 苏北浅滩紫菜养殖区的定点采集 2017年5月中旬,随科考船在苏北浅滩紫菜养殖区域(33.78°N, 121.29°E)对筏架绳上生长的绿藻,退潮后滩涂散落的绿藻和涨潮时海面上漂浮的绿藻进行为期5天的野外采集。绿藻采集后用干净海水清洗干净。根据藻体形态特征,仔细挑选出浒苔藻体。

1.1.2 浒苔暴发海域的藻体采集 2017年6月8—24日随科考船对浒苔暴发海域的浒苔样本进行采集。采集范围在(33.5°—36.5°N, 120°—124°E)。在该海域范围内每半个经度设定一个断面,每个断面设定一定数量的站位。对该海域不同经度断面浒苔暴发区进行绿藻藻体采集并用海水清洗干净,根据藻体形态特征,仔细挑选出浒苔藻体。本航次为方便浒苔观察,航次任务均在变

天进行。不同站位的藻体采集时间虽有不同,但所有藻体在测定之前均会在干实验室里黑暗适应10min,尽量保持藻体测定前环境条件相似。有浒苔采集的断面、站位名称和与其对应的经纬度信息如图1所示。

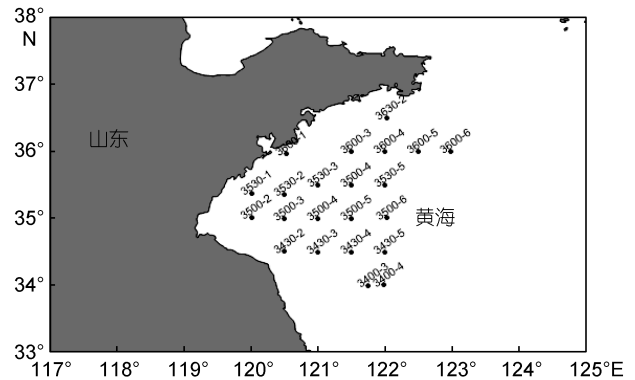


图1 浒苔采集站位图

Fig.1 Map of sample collecting stations

1.2 藻体生理特征测定

不同位置采集的浒苔藻体经清洗,挑选和实验室适应后放于黑暗处10min。对黑暗适应后的浒苔藻体用调制叶绿素荧光仪(Diving-PAM, Walz, 德国)测定其光合生理特征。光合作用是植物生理性状的一个重要指标,同时也是植物在遭受逆境时最为敏感和反映最为直接的方面(Davison *et al.*, 1996)。本实验测定的生理活性参数包括 F_v/F_m , 以及 PSII 的有效光合量子产量(YII)。其中 F_v/F_m 代表潜在的最大光化学量子产量,反映 PS II 最大的光能转化效率。在正常条件下该参数变化很小,但在胁迫条件下变化较大。因此它也是反映植物生长环境良好与否的一个非常重要的参数。YII 代表植物体光系统 II 实时的光化学量子产量。是反映植物体实际光合作用活性的重要指标。两组参数被广泛用来反映植物光合生理状态。每组实验设计三个生物学重复。

1.3 孢子囊形成及孢子放散的显微镜观察

为了研究不同海域浒苔孢子囊形成情况,作者使用光学显微镜观察了不同采样点浒苔的孢子囊形成、成熟以及孢子释放情况。本次实验为了观察浒苔孢子囊形成过程,选取了生长状态良好的浒苔藻体进行10天的连续培养和显微镜观察。

2 实验结果

2.1 浒苔暴发海域藻体生理特征测定

在研究海域范围内,共在6个断面上采集到了

浒苔。其中, 在 3400 断面和 3630 断面上的浒苔生物量较少, 分别只有 2 个和 1 个站位有浒苔分布。在 3430 断面上浒苔分布面积较广, 共在 4 个站位采集到浒苔。浒苔暴发面积最大的海域出现在 3500 和 3530 断面, 有 5 个站位发现浒苔。对采集的浒苔进行了原位生理状态测定。图 2a—f 和图 3a—e 列出了 6 个断面, 共 22 个站位分布的浒苔生理活性参数 F_v/F_m 和 YII 的变化情况。整体而言, 不同断面上浒苔的生理活性差异显著。断面 3400、3430 和 3500 分布的浒苔 F_v/F_m 值显著高于断面 3530、3600

和 3630 上的浒苔。在 3400-2 站位甚至达到 0.65 左右。断面 3430 上除 3400-3 站位外, 浒苔 F_v/F_m 也在 0.4—0.55 之间。断面 3500 上, 浒苔 F_v/F_m 略有降低 (0.35—0.55 左右)。表明在所研究海域 34°N 到 35°N 之间的浒苔生理活性良好。然而, 相比较而言在断面 3530、3600 和 3630 上, 浒苔的 F_v/F_m 值显著下降。此三个断面上, 多数站位浒苔 F_v/F_m 值都在 0.3—0.4 左右, 甚至在 3600-3 站位低至 0.2 左右。表明在所研究海域 35.5°N 到 36.5°N 之间的浒苔生理活性低, 状态不良。

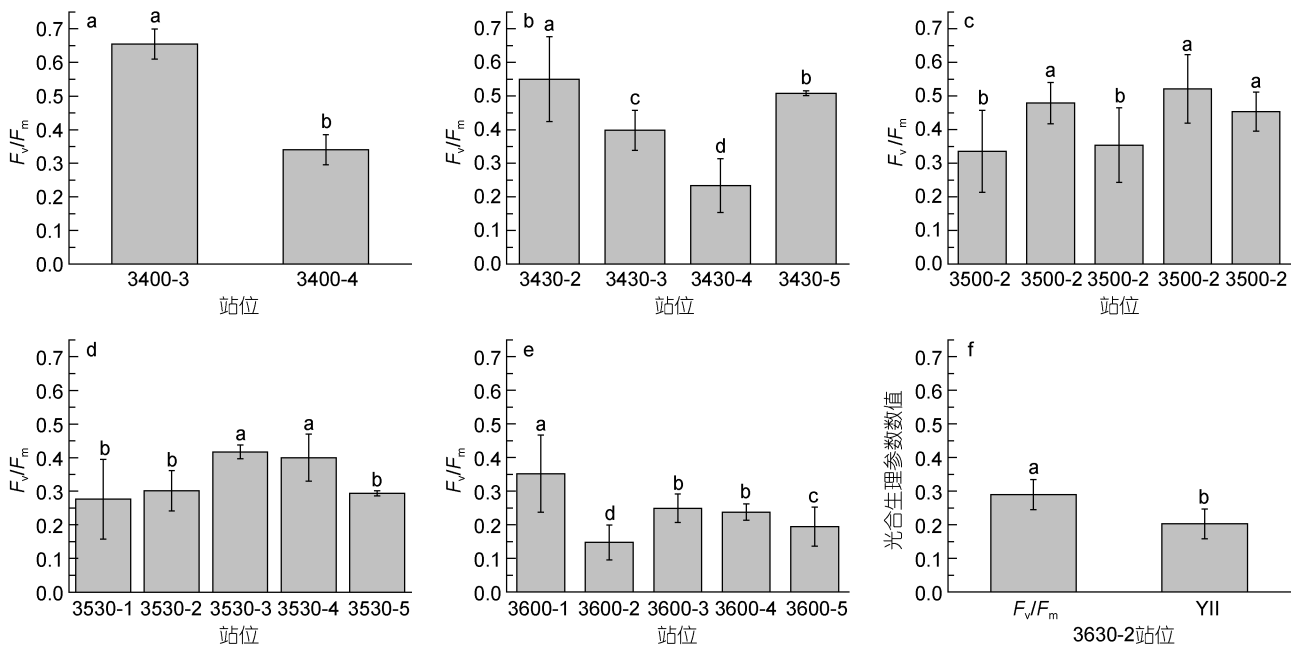


图 2 不同断面上浒苔 F_v/F_m 值和 YII 值

Fig.2 F_v/F_m and YII values of *U. prolifera* in different sections

注: a: 3400 断面; b: 3430 断面; c: 3500 断面; d: 3530 断面; e: 3600 断面; f: 3630 断面 3630-2 站位的 F_v/F_m 和 YII 值

生理活性参数 YII 反映了光合生物实时的生理状态。图 3 中的 YII 变化情况表明, 在断面 3400 以及 3430 的近岸两个站位(3430-2 和 3430-3), 浒苔 YII 较高(0.35—0.5 左右)然而在断面 3500、3530、3600 以及 3630, 包括断面 3430 部分远岸站位(3430-4 和 3430-5)上浒苔 YII 值显著降低(0.1—0.3 左右)。表明断面之间浒苔的实时生理活性差异显著。整体趋势与 F_v/F_m 趋势类似。

此外, 在同一断面上, 不同站位代表了不同的经度。图 2 中在同一断面上, 不同站位的 F_v/F_m 值差异显著, 尤其在 3400 和 3430 断面更为明显。图 3 中 YII 的值在不同站位之间也有明显差异。断面 3400、3430、3500 和 3600 上, 站位之间的浒苔 YII 值都有显

著变化。这表明, 即使是在同一纬度, 在距离海岸不同距离的海域浒苔的光合生理状态差异明显。

2.2 苏北浅滩浒苔生理活性测定

在我国苏北浅滩紫菜养殖海域浒苔主要以三种方式存在: 附着生长在紫菜养殖架的缆绳上的浒苔, 由于自然或者人为因素使其脱落并在退潮时遗落在浅滩上的浒苔和涨潮时从浅滩上漂浮起来的浒苔并对这三种浒苔生理状态进行了原位测定。图 4a 和 b 分别表示三种方式采集的浒苔 F_v/F_m 和 YII 值。可以看出, F_v/F_m 值都在 0.6—0.8 左右, YII 的值都在 0.5—0.6 左右。两个参数的值均明显高于漂浮浒苔。表明, 苏北浅滩的浒苔在进入外海和向北漂移之前的生理状态明显好于暴发海域的浒苔。此外, 漂浮

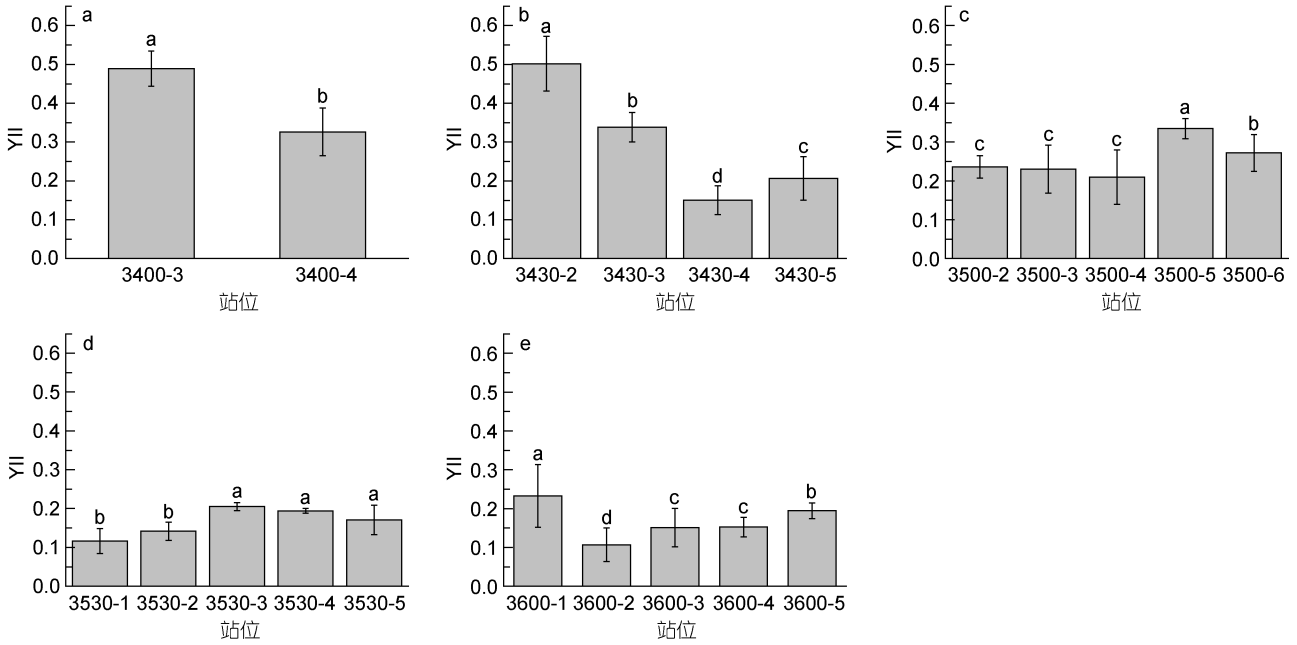


图 3 不同断面上浒苔 YII 值

Fig.3 YII values of *U. prolifera* in different sections
注: a: 3400 断面; b: 3430 断面; c: 3500 断面; d: 3530 断面; e: 3600 断面

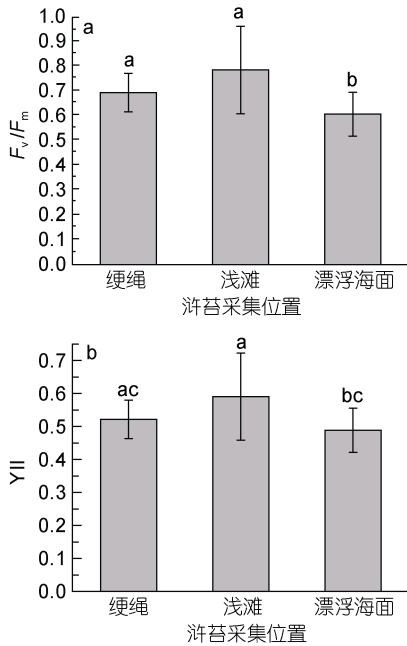


图 4 苏北紫菜养殖区三种存在方式的浒苔生理参数比较

Fig.4 The photosynthetic parameters of *U. prolifera* in *Porphyra yezoensis* culture area in the north shoal area of Jiangsu Province
注: a: F_v/F_m 值; b: YII 值

浒苔 F_v/F_m 值明显比定生在纜繩上的浒苔低。以上结果表明浒苔从纜繩上脱落后进入外海, 长时间受到高盐和高光的胁迫, 导致其生理活性受到较

大影响。

2.3 绿潮暴发海域浒苔孢子囊显微观察

通过浒苔藻体的连续培养和显微观察发现在浒苔暴发海域, 浒苔孢子囊能快速形成和成熟(图 5a, b)。在培养了 10 天后发现大部分浒苔孢子囊已经释放孢子(图 5c)。由此可见, 浒苔在暴发期间孢子囊形成迅速, 孢子释放快。这为浒苔生物量的快速积累提供了可能。

2.4 漂浮浒苔的原位萌发

通过对漂浮浒苔孢子囊形成的观察发现, 在浒苔暴发的海域部分成熟的孢子囊释放的孢子在原来的藻体上直接萌发, 形成了新的藻体(图 6)。原位萌发与正常状态下孢子囊释放的孢子萌发不同, 释放的孢子直接在原来藻体上萌发, 这加快了浒苔繁殖的速率。

2.5 苏北浅滩浒苔孢子囊形成统计

本次实验重点对纜繩上生长的浒苔和海面上的漂浮浒苔进行了孢子囊统计分析。分别对纜繩上和漂浮的浒苔进行了随机取样。对采集的浒苔进行了孢子囊显微观察并进行了统计分析。研究发现, 漂浮浒苔的孢子囊形成比例远高于纜繩上生长的浒苔。纜繩上的浒苔约有 5% 的浒苔形成了孢子囊, 然而海面上漂浮的浒苔约有 20% 形成了孢子囊。

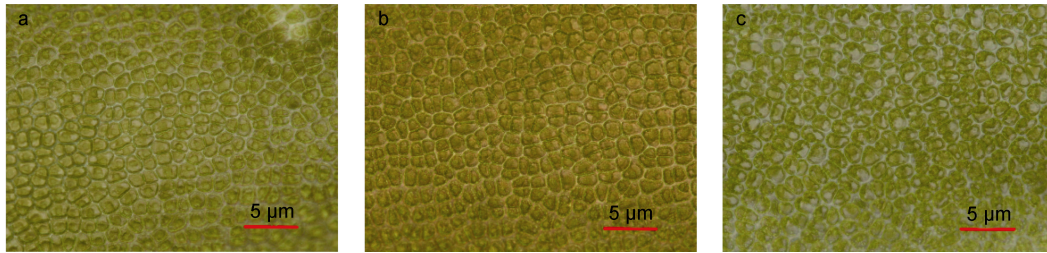


图 5 浒苔暴发海域藻体孢子囊形成

Fig.5 The formation of sporangium of *Ulva prolifera* in the green-tide outbreak area.

注: a: 新鲜采集的浒苔, 设定为观察第 0 天。b: 连续培养 4 天后的浒苔的显微观察。c: 培养 10 天后的浒苔显微观察。图中刻度尺为 5 μm

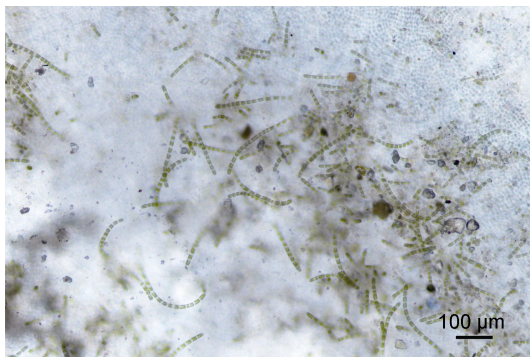


图 6 漂浮浒苔的原位萌发

Fig.6 The in-situ generation of the spores of floating *U. prolifera*

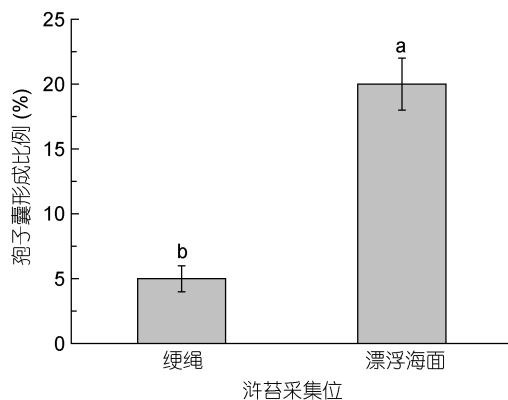


图 7 苏北浅滩海面漂浮浒苔和缆绳上附着生长的浒苔孢子囊形成比例统计

Fig.7 Comparison in sporangium formation of *U. prolifera* attached to *P. yezoensis* culture raft and floating thalli

3 讨论

3.1 绿潮暴发期间不同海域浒苔的生理状态显著不同

绿潮暴发期间, 浒苔生长迅速, 能在较短时间内大量积累生物量。浒苔的增殖, 生长以及死亡伴随着绿潮暴发的整个过程。现已报道苏北浅滩的紫菜养殖区是浒苔的来源。浒苔从紫菜筏架和网帘上脱落后随海流进入外海, 并逐渐向北漂移。漂移过程中浒苔在

适宜的环境下迅速增殖并最终形成绿潮, 影响青岛海岸。通过叶绿素荧光测定来反映大型海藻生理活性的方法方便而快速, 并且得到了广泛应用 (Figuerola *et al*, 2003, Schreiber, 2004, Prasil *et al*, 2008)。本研究中使用调制叶绿素荧光测定仪测定浒苔生理状态。发现不同海域, 包括不同经度及不同纬度上浒苔的生理状态显著不同(图 2, 图 3, 图 4)。总体规律为暴发海域低纬度浒苔生理活性较高, 高纬度位置浒苔活性较低; 在经度上, 外海浒苔生理活性较低, 近海浒苔活性较高。本文认为, 一方面, 浒苔从紫菜筏架和缆绳脱落后其生活环境由近海逐渐变为外海, 包括海水中营养盐组成和含量在内的多种非生物因子变化巨大; 另一方面, 浒苔由附着生长变为漂浮生长, 其生活方式发生了改变。在这两种因素共同作用下浒苔生理活性有所下降(图 4)。从紫菜养殖海域进入外海的浒苔虽然生理活性有所下降, 但是仍然保持较好的生理状态。较高的光合生理活性不仅为浒苔孢子囊的形成提供了能量来源, 更在孢子囊的形成以及孢子的释放方面起重要的调控作用(Rochaix, 2011)。在此期间, 浒苔迅速增殖并大量积累生物量(图 8)。



图 8 绿潮暴发期间 34°N, 121°E 海域的浒苔分布

Fig.8 Distribution of *U. prolifera* in the area of 34°N/121°E during a green-tide outbreak

随着浒苔逐渐向北漂移,到 3530 和 3600 断面浒苔的生理活性不断下降(图 2, 图 3)。虽然其生理活性低,但由于前期大量积累的浒苔生物量仍然在青岛海岸大量堆积,影响青岛海岸。

3.2 漂浮浒苔的孢子囊比例显著高于定生浒苔

浒苔有多种生殖方式,孢子生殖是其重要的增殖方式。浒苔孢子囊的形成受到多种因素的共同调控。Hui 等(2016)报道了浒苔孢子囊形成的过程及光合生理特征对孢子囊形成和孢子释放的影响。在绿潮暴发期间,浒苔通过孢子生殖快速生长,生物量快速增加。孢子囊的形成以及孢子的释放是浒苔得以快速积累的直接原因。在紫菜筏架和缆绳上定生的浒苔生理状态良好,但是孢子囊形成比例较低(图 7)。正常环境条件下,定生浒苔不易引起绿潮等生态灾害。一旦浒苔漂浮进入外海,在适宜的环境条件下浒苔孢子囊快速形成,成熟并释放孢子(图 5),释放的孢子又快速形成新的藻体。这与之前的研究报道(梁宗英等, 2008, 范士亮等, 2012, Zhang *et al.*, 2013)结果相符。良好的营养条件以及适合的光强和温度都能促进浒苔的快速繁殖(Schramm, 1999, Nelson *et al.*, 2008),此外浒苔由定生到漂浮状态后,会长时间受到高光、高盐胁迫。浒苔在这些胁迫下会快速形成大量的孢子囊,并且能快速成熟,释放孢子。此外,由于我们样品采集时间不同,我们不得不考虑在这段时间内,海水温度的改变以及光照强度的变化都可能是浒苔生理状态变化及孢子囊形成的重要原因。释放到海水中的孢子一方面由于环境条件适宜,能快速萌发形成新藻体。另一方面,浒苔的原位萌发对生物量的大量快速积累有重要贡献。释放的孢子没有随海流漂走而是在原来的藻体上直接萌发,这在一定程度上缩短了浒苔孢子萌发的时间。并且,萌发的新藻体和原始藻体会连在一起,形成大的绿潮斑块。浒苔在不同海域生理活性及孢子囊形成比例不同是多方面因素共同引起的。经纬度的不同背后是理化因素的不同,包括温度、光照、营养盐及溶解氧在内的多种理化因子的改变是导致浒苔快速增殖并至暴发的关键环境因子。作者认为这是一个多因素共同作用的结果。本研究只是从表观生理参数测定方面做了部分工作,并提出藻体良好的生理状态和孢子囊的快速形成以及孢子的大量释放在绿潮暴发过程中起到了至关重要的作用,但导致其生理活性变化及孢子囊形成的具体因子还有待于更多的研究。

4 结论

绿潮暴发期间,浒苔在暴发海域光合生理状态差异明显。总体而言,在绿潮暴发海域靠近浒苔来源地生理状态良好,但孢子囊形成比例较低。随着浒苔往北漂移其生理活性逐渐下降,但孢子囊形成比例升高。本文推测,较高的藻体生理活性和较高的孢子囊形成比例以及浒苔的原位萌发对漂浮浒苔生物量的快速积累有重要贡献。

参 考 文 献

- 王广策,唐学玺,何培民等, 2016. 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. 植物生理学报, 52(11): 1627—1636
- 王建伟,阎斌伦,林阿朋等, 2007. 浒苔(*Enteromorpha prolifera*)生长及孢子释放的生态因子研究. 海洋通报, 26(2): 60—65
- 刘材材,徐 韧,何培民等, 2017. 南黄海绿潮暴发与紫菜养殖的关系. 海洋科学, 41(2): 35—43
- 范士亮,傅明珠,李 艳等, 2012. 2009—2010 年黄海绿潮起源与发生过程调查研究. 海洋学报, 34(6): 187—194
- 夏 斌,马绍赛,崔 毅等, 2009. 黄海绿潮(浒苔)暴发区温盐、溶解氧和营养盐的分布特征及其与绿潮发生的关系. 渔业科学进展, 30(5): 94—101
- 曹佳春,吴 青,张建恒等, 2013. 青岛海域漂浮浒苔光合生理特性及藻体状态等级评价研究. 上海海洋大学学报, 22(6): 922—927
- 梁宗英,林祥志,马 牧等, 2008. 浒苔漂流聚集绿潮现象的初步分析. 中国海洋大学学报(自然科学版), 38(4): 601—604
- Davison I R, Pearson G A, 1996. Stress tolerance in intertidal seaweeds. *Journal of Phycology*, 32(2): 197—211
- Figueroa F L, Conde-Álvarez R, Gómez I, 2003. Relations between electron transport rates determined by pulse amplitude modulated chlorophyll fluorescence and oxygen evolution in macroalgae under different light conditions. *Photosynthesis Research*, 75(3): 259—275
- 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, Gu W H, Xiong Q *et al.*, 2015. Desiccation enhances phosphorylation of PSII and affects the distribution of protein complexes in the thylakoid membrane. *Physiologia Plantarum*, 153(3): 492—502
- Gao S, Niu J F, Chen W Z *et al.*, 2013. The physiological links of the increased photosystem II activity in moderately desiccated *Porphyra haitanensis* (Bangiales, Rhodophyta) to the cyclic electron flow during desiccation and re-hydration. *Photosynthesis Research*, 116(1): 45—54
- 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 and*

- Cell Physiology, 52(5): 885—893
- Gao S, Wang G C, 2012. The enhancement of cyclic electron flow around photosystem I improves the recovery of severely desiccated *Porphyra yezoensis* (Bangiales, Rhodophyta). *Journal of Experimental Botany*, 63(12): 4349—4358
- Hu C M, Li D Q, Chen C S *et al*, 2010. On the recurrent *Ulva prolifera* blooms in the Yellow Sea and East China Sea. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 115(C5): C05017
- Huan L, Xie X J, Zheng Z B *et al*, 2014. Positive correlation between PSI response and oxidative pentose phosphate pathway activity during salt stress in an intertidal Macroalga. *Plant and Cell Physiology*, 55(8): 1395—1403
- Hui W, Lin A P, Gu W H *et al*, 2016. The sporulation of the green alga *Ulva prolifera* is controlled by changes in photosynthetic electron transport chain. *Scientific Reports*, 6: 24923
- Lin A P, Shen S D, Wang J W *et al*, 2008. Reproduction diversity of *Enteromorpha prolifera*. *Journal of Integrative Plant Biology*, 50(5): 622—629
- Nelson T A, Haberin K, Nelson A V *et al*, 2008. Ecological and physiological controls of species composition in green macroalgal blooms. *Ecology*, 89(5): 1287—1298
- Prasil O, Suggest D J, Cullen J J *et al*, 2008. Aquafluor 2007: chlorophyll fluorescence in aquatic sciences, an international conference held in Nové Hradý. *Photosynthesis Research*, 95(1): 111—115
- Rochaix J D, 2011. Reprint of: Regulation of photosynthetic electron transport. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1807(8): 878—886
- Schramm W, 1999. Factors influencing seaweed responses to eutrophication: some results from EU-project EUMAC. *Journal of Applied Phycology*, 11(1): 69—78
- Schreiber U, 2004. Pulse-amplitude-modulation (PAM) fluorometry and saturation pulse method: An overview. In: Papageorgiou G C, Govindjee eds. *Chlorophyll a Fluorescence*. Netherlands: Springer, 279—319
- 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 Proceedings*, 2266: 1—5
- 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

PHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS AND SPORANGIUM FORMATION OF GREEN-TIDE SPECIES *ULVA PROLIFERA* IN 2017

ZHENG Zhen-Bing^{1,2,3,4}, GAO Shan^{1,2,4}, WANG Guang-Ce^{1,2,4}

(1. Key Laboratory of Experimental Marine Biology, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Science, Qingdao 266071, China; 2. Laboratory for Marine Biology and Biotechnology, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266235, China; 3. College of Earth Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 4. Center for Ocean Mega-Science, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China)

Abstract *Ulva prolifera* green tides occurred frequently in recent years along the coast of eastern China, especially in Qingdao, Shandong, which caused considerable damages to the local mariculture, oceanic ecology, and tourism. We studied the photosynthetic characteristics and sporangium formation of *U. prolifera* in different areas off the coast from northern Jiangsu to southern Shandong in mariculture raft and at sea before and during the green-tide occurrence in May-June 2017. We found that both the photosynthetic characteristics and the percentage of sporangium differed in the thalli of different samples. From 34°N—36.5°N, the F_v/F_m value decreased from around 0.65 to 0.3 and the YII value decreased from 0.5 to 0.1. Moreover, F_v/F_m values of the attached thalli at raft was 0.6—0.8, which is much higher than that of floating thalli, and the YII values presented a similar trend. The percentages of sporangium in attached thalli were 5% while that in floating thalli reached 20%. In general, the photosynthetic activities of the thalli in the south were better than that in the north. Moreover, the percentage of the mature sporangium of attached thalli was higher than that of floating thalli. Therefore, sporangium generation, spores releasing, and in-situ germination after *U. prolifera* floating away to the open sea are key factors of the green-tide boost.

Key words green tide; *Ulva prolifera*; F_v/F_m ; YII; sporangium