

全球变化下的海藻学术和应用新趋势

李晶晶¹, 秦松^{2*}, 刘福利³, 丁兰平⁴, 刘正一²

1. 河海大学海洋学院, 南京 210098;

2. 中国科学院烟台海岸带研究所, 烟台 264003;

3. 中国水产科学研究院黄海水产研究所, 青岛 266071;

4. 天津师范大学生命科学学院, 天津 300387

* 联系人, E-mail: sqin@yic.ac.cn

New trends in the research and applications of seaweed in response to global change

Jingjing Li¹, Song Qin^{2*}, Fuli Liu³, Lanping Ding⁴ & Zhengyi Liu²

¹ College of Oceanography, Hohai University, Nanjing 210098, China;

² Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai 264003, China;

³ Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China;

⁴ College of Life Sciences, Tianjin Normal University, Tianjin 300387, China

* Corresponding author, E-mail: sqin@yic.ac.cn

doi: 10.1360/TB-2019-0151

第23届国际海藻学术讨论会于2019年4月28日~5月3日在韩国济州召开, 讨论会主题为“海藻: 从传统到创新”。国际海藻学术讨论会是国际上最有影响力的藻类学论坛。本次会议有41个国家的500多名海藻科研工作者参加。本次大会共提交了608个摘要, 其中349个口头报告、259个展报。5个大会报告内容涉及生物多样性及分布、海藻工业应用、海藻栽培及育种以及分子生态等方向。小型研讨会共22场, 其中海藻分类及多样性会场1个、海藻栽培及病害会场6个、海藻活性物质研究及应用(包括微藻)会场8个、气候变化与海藻会场7个。会议认为, 海藻学的研究与应用已经在全球变化背景下, 从传统分类和生物多样性研究、人工栽培、海藻工业应用, 全面走向了“生物固碳、藻类防控、高值产品和生态养殖”等系统创新。下面将分别介绍, 以吸收国际先进经验, 创新我国的海藻学研究和海藻产业。

1 气候变化与海洋固碳的研究日益受到重视

1.1 气候变化与海藻固碳

二氧化碳等温室气体浓度的增加是导致全球暖化的重要因素。植物光合作用可去除大气中二氧化碳并将之储存在生态系统中, 是减缓全球暖化的重要途径之一。此次大

会中近一半的口头报告都直接提及全球变化(主要是海洋暖化及酸化)对藻类生长、多样性及养殖等方面的影响。大型藻类具有高生物量、高破碎率及运输力的特点, 在固定大气和海洋二氧化碳方面发挥着重要作用。如Hill等人^[1]所估算的澳大利亚海藻场对碳的固定量约为2200 Mg C/km²。韩国学者Kitack Lee通过对韩国济州岛沿岸水域碳参数(CO₂分压、总碱度、总溶解无机碳、pH)连续4个月的测量表明, 海底森林中所产生的有机物可有效减轻海洋酸化和暖化带来的影响。此外, 植物组织所固定的碳会因动物及微生物的利用而被释放, 因此海藻长期碳封存的能力决定其对海洋固碳的贡献力。相对于沿岸维管植物, 海洋大型藻类中难降解的化合物(碳酸盐、长链脂质、海藻酸盐、木聚糖和硫酸多糖)有助于碳的长期沉积^[2]。因此大型藻类的固碳价值可能比我们之前考虑的要高。海藻会因风浪、牧食、腐烂等因素的影响而产生海藻碎屑, 而海藻碎屑在长期碳封存中所起的作用在此次会议中引起多名学者的关注。如英国学者Alasdair O'Dell报告中介绍, 可采用无人驾驶飞行器(unmanned aerial vehicles, UAV)并结合地面三维摄影测量, 评估英国奥班地区(Oban area)海藻碎屑成分的季节和空间变化, 进而探究影响碎屑产量及其向远海运输能力的因素。虽然本次研讨会多名学者都提出了海藻在海洋固碳中的重要意义, 但如何准确量化海藻对蓝碳的贡献, 以及准确评估海藻在近岸及深海沉降中对碳的长期封存能

力, 仍是一个研究难点。

1.2 海藻栽培与固碳

海藻栽培场(seaweed aquaculture beds, SABs)不仅支持海藻及多种海产品的生产, 还能改善水质、增加碳汇, 对气候调节和缓解具有重要作用^[3]。通过增加SABs的面积, 可提高物质积累、碳固定和减少二氧化碳排放。中国、印度、印度尼西亚、日本、马来西亚、菲律宾、韩国、泰国和越南等, 已提议将SABs纳入二氧化碳(CO₂)减排计划中^[4]。Hanbi Moon评估了2016年12月~2017年3月间韩国南部和西部紫菜栽培区海藻对CO₂的吸收能力。因每月光强的差异, 其吸收范围在103.86±6.16和272.42±1.76 g CO₂ m⁻² d⁻¹之间, 显示出栽培区巨大的碳汇潜力。Yang等人^[5]指出, 2015年在南澳岛海域, 龙须菜栽培量达到49729 t, 可清除海水N元素2212 t、P元素174 t、C元素1300 t。因此龙须菜的栽培在降低海水富营养化及加快碳沉降中具有很大的潜力。虽然SABs被认为是一个潜在的碳库, Put O. Ang, Jr认为, 评估海藻栽培中的固碳能力需要一个更详细的周期分析。这需要考虑到周期中所有的碳生产及利用: 碳生产包括海藻从幼苗到长成再到最终工业产品过程中碳的净存储; 碳利用涵盖生产此类作物和最终工业产品所需的所有碳补贴, 如使用渔船种植、维护和收获作物中所用汽油, 作物运输及生产过程中的人力及能源的碳补贴等。此外, 还需考虑此过程中牧食和腐烂等产生的海藻碎屑所造成的碳损失。我国是海藻栽培大国, 但是关于评估海藻栽培区中海藻固碳能力的研究十分欠缺, 多方数据的支持对于评估海藻栽培区在全球碳循环中的作用至关重要, 这也是未来需要重点关注的问题^[6]。

多营养层次生态立体养殖模式(integrated multi-trophic aquaculture, IMTA)可实现养殖水体多层利用, 通过将海藻与鱼类及其他海洋生物混养后, 不仅单元面积的水体得到综合利用, 还能增加单位面积产量和产值, 提高碳汇, 最重要的是这种养殖方式还可改善水体富营养化^[7,8]。从1990年开始, 关于IMTA的SCI文章越来越多, 在2018年已达到200篇。会议中, Alejandro Buschmann较为详细地介绍了大型海藻在IMTA中减缓水体酸化及富营养化中的作用。Cicilia Selviane Kambey则介绍了利用大型藻类降低IMTA养殖水体的富营养化, 进而达到生物修复的目的。John Bolton系统介绍了在南美混养石莼属(*Ulva*)海藻和鲍鱼的成功案例。石莼不仅可净化水质, 抑制有害弧菌生长, 还能为鲍鱼提供饵料。Cayne Laytonj介绍了在修复巨藻海底森林中, 也可利用鱼类水产养殖产生的含氮废物促进巨藻生长。Kati Michalek会议上详细介绍了IMTA的智能控制系统(intelligent management system for integrated multi-trophic aquaculture, IMPAQT), 该系统可对养殖系统进行实时监测与控制。Frode Hovland则介绍糖海带及三文鱼的

混养, 该模式可提高系统中的生物产量、降低生长周期、减少污损生物。但此次会议中, 未见中国学者的相关报道。这个方面, 我国的研究还十分欠缺, 相关研究及技术还需跟进。

2 气候变化下的海藻栽培面临挑战

2.1 全球海藻栽培概况

近年来, 全球藻类养殖产业呈现快速发展势头, 2016年水生植物养殖产量3000万吨, 占全球水产养殖总量的27.2%, 销售额171亿美元, 全球水生植物绝大部分为大型海藻(占比99%), 极少量为微藻(占比1%)。藻类产业现已成为全球最活跃的渔业产业, 主产地区高达50多个国家, 其平均产量增长率是渔业整体增幅的2倍以上。从栽培种类上来看, 海带、裙带等冷温性褐藻以及能食用的红藻紫菜是传统的主养种类, 而近年来, 随着琼胶、卡拉胶应用的日益广泛、市场需求量剧增, 热带的热带海藻种类如麒麟菜和江蓠栽培产业发展迅速, 其中麒麟菜类(包括卡帕藻等)的栽培产量已超过海带成为栽培量最大的海藻种类。当前, 80%以上的产量来自麒麟菜(*Eucheuma*)、海带(*Saccharina japonica*)、裙带菜(*Undaria pinnatifida*)、江蓠(*Gracilaria* spp.)、紫菜(*Pyropia* spp.)等大型海藻。从海藻应用领域来看, 除了传统上用作食品、化工原料、水产饲料、海藻肥等外, 海藻精细化工提取功能活性物质、海藻化纤、海藻能源等逐渐成为海藻应用的新型领域。从栽培区域分布来看, 海藻栽培产业大多集中在发展中国家, 中国、印度尼西亚、菲律宾等东南亚国家。南美、南非地区也开始产业化海藻栽培。欧美国家非常重视海藻栽培, 但是产业不大, 大多处于实验和摸索阶段, 其原因可能有两点: 一是市场驱动力不足, 二是担心对生态环境的影响。需要指出的是, 欧美已意识到海藻栽培的重要性, 开始开展繁育与栽培方面的科学研究和技术研发, 并且取得了很好的进展。

2.2 气候变化与海藻品种培育

全球气候变化背景下, 尤其是全球变暖和海洋酸化, 也深刻影响着海藻栽培产业, 胁迫栽培海藻生长、发育和生理生化过程, 进而影响栽培产量和效益。培育新的栽培品种以适应新的栽培环境, 是本次会议一个重要亮点。中国通过杂交和选育的方法来培育海带、紫菜新品种, 产量高、抗性强, 对支撑产业发展的作用巨大。韩国通过选育和杂交的方法, 培育耐高温的海带品种, 可延长海带在夏季的栽培时间, 一方面可提高产量, 另一方面可以满足夏季高温期间栽培鲍鱼对新鲜饵料的需求。日本尝试选育耐高温的裙带菜, 降低了育苗成本, 也可提高栽培产量。品种选育工作主要在中国、日本、韩国等传统海藻国家开展,

技术成熟,也有新品种的育成.菲律宾和印度尼西亚也有关于卡帕藻的选育工作,而欧美等其他国家主要栽培野生种,品种选育才刚刚起步.

2.3 海藻病害与生物安全

随着海藻栽培产业规模的快速扩增,海藻病害逐渐加重并成为影响海藻栽培产业发展的关键限制性因素.海藻病害的原因是多方面的,全球气候变化和外来病原传播是本次会议重点讨论的两个因素.海水温度上升和海洋酸化,对海藻正常的生长发育、生理生化过程产生严重的胁迫效应,导致海藻正常的抗性降低,病害随之爆发.另外,当前的水产养殖包括海藻栽培,很多国家的主养种类都不是本国家或地区的种类,而是外来的引进种.如大西洋鲑、南美白对虾的全球化养殖,中国养殖的源于日本的海带、裙带菜等,以及印度尼西亚、坦桑尼亚养殖的卡帕藻和麒麟菜,都不是本地种.外来种的广泛养殖在推动产业快速发展的同时,也给当地环境带来外来病原生物或有害生物,可能导致当地生态系统失衡,进而造成养殖海藻病害频发.仅卡帕藻和麒麟菜,每年因病害造成的减产高于15%,相当于每年损失3亿美元.以英国Elizabeth Cottier Cook为首的藻类学者提出海藻生物安保的概念,强调通过立法、养殖场管理、风险控制等方式,来减少栽培海藻病害的全球传播.

3 海藻分布格局研究依赖于多学科交叉

3.1 海藻分布区域的新变化

海藻森林是地球上最具生产力和多样性的沿海生态系统.海洋暖化被认为是全球变化因素中对于大型藻类分布及生物量最具威胁的因素.而在海水温度不断升高的背景下,暖温带和热带大型海藻的生物量损失最严重^[9,10].总体变动趋势为,大型藻类的分布沿其分布的赤道边缘损失,并向极地边界范围内扩展延伸以寻找更低水温的水域.这一趋势在本次研讨会多个报告中都有提及.对于海藻分布范围变动的研究,早期比较关注历史因素,如更新世气候震荡(冰期与间冰期的交替)引发的历史种群隔离及局部灭绝,对现今物种遗传多样性分布格局的塑造.但现在越来越多的学者开始利用种群遗传数据与气候、水文、物候等数据结合的方法,建立物种分布模型,进而对物种历史及未来的分布格局进行模拟预测.如美国学者Filipe Alberto介绍了美国西海岸巨藻*Nereocystis luekeana*的生物多样性分布、影响因素及未来分布.胡自民对西北太平洋沿岸鼠尾藻(*Sargassum thunbergii*)在冰期及未来气候下的分布模式进行了反演及预测.这些预测方法,在陆地研究生物入侵及稀有物种保护上有广泛应用,但在海洋生物,尤其是大型藻类中,相关研究及报道还较少.此外,在建

立模型预测过程中,大多耦合的是环境因子,而种间竞争、繁殖策略及物候等生物因素对预测模型的修正还很欠缺,也是未来提高预测模型准确度的一个方向^[11].

一些大型褐藻类不仅是重要的初级生产者,也是海底森林的建群种,可为其他海洋生物提供稳定的生存环境和栖息地,以及改善近岸富营养化和海岸线防侵蚀保护等重要的生态功能,支持着地球上最高产和多样的滨海生态系统^[12].研究热点区域,如澳大利亚沿岸的昆布属(*Ecklonia* spp.)/海藻属(*Nereocystis*)海底森林、日本沿岸的马尾藻属(*Sargassum*)/海带属(*Saccharina*)/昆布属(*Ecklonia*)海底森林、智利沿岸的巨藻属(*Macrocystis*)海底森林等^[12].澳大利亚学者Thomas Wernberg和日本学者Ryuta Terada报道了海洋灾害频发会导致这些冠层海藻被低矮机会型海藻或海胆荒地取代^[13,14].此外,澳大利亚学者Melinda Coleman的研究发现,在极端的气候事件(如风暴潮、热浪)后,即使海藻生物量在恢复后无明显变化,但其遗传多样性会明显降低并出现定向选择.现有的一些管理措施,如控制草食动物密度,在恢复冠层海藻方面是有效的,但是在许多情况下,未来海带森林面临的威胁远远超过了当地的保护策略.因此需要应用多方面的措施,以增强海底森林对未来环境的抵抗力和恢复力.

3.2 气候变化与海藻适应性

全球环境变化,如海洋变暖、酸化和臭氧层空洞,对海洋生物的生长及分布都产生了重要影响.海洋酸化及暖化对藻类生理生态的协同作用是本次会议报告较丰富的方向之一.此次报告的大多结果表明,海洋酸化及暖化会提高一些海藻的生长及光合速率,比如紫菜(*Gracilariopsis lemaneiformis*)、针叶蕨藻(*Caulerpa sertularioides*)、石莼(*Ulva lactuca*)、鼠尾藻(*Sargassum thunbergii*)等.而同生态位海藻,因其对环境变化适应能力的差别,将影响未来海藻种群结构变动,势必会影响沿岸生态功能.因此,除了单一物种的研究,类群间的比较研究也日益增多,如具有碳浓缩机制(carbon concentrating mechanisms, CCM)和无碳浓缩机制的海藻间.碳浓缩机制是海藻适应水中低CO₂浓度而演化出的可提高二磷酸核酮糖羧化酶-加氧酶(Rubisco)周边CO₂浓度,进而增加光合效率的能力.一般来讲,在提高水环境CO₂浓度条件下,具有CCM海藻的光合速率比无CCM的海藻低.除了描述性的研究气候变化(主要是海洋酸化)对藻类生产力的影响,也有学者开始建立相关模型来量化这种现象.如美国学者Janet Kübler以具有碳浓缩机制的海藻为研究对象,建立了一种可以分析以多种气候压力如何驱动海藻生长的模型.

不同地区限制海藻生长的环境因素多种多样(如历史环境、温度、光照等),因此海藻的适应性研究具有物种及地区特色^[15].例如,智利学者Pamela Fernandez报告中提

到,在复杂环境下(如潮间带、上升流区域)长成的海藻,因长期在pH/CO₂、温度及营养盐浓度的剧烈波动压力下,藻体的抗逆能力要优于平静水域的海藻,因此有更强的应对未来气候变化的能力。海洋暖化会影响大型海藻在纬度梯度上的分布变动。而大型海藻分布区出现由极地边缘区域向极地区域延伸的趋势,因此有些藻类除了要有适应极端环境温度的能力,还需具有适应极端极地特殊光环境的能力。例如生活高纬度海岸的海带*Saccharina latissima*和*Laminaria solidungula*,可通过消耗积累的碳水化合物来度过长达120多天的极夜。有意思的是,随着温度的升高,*L. solidungula*消耗碳水化合物的速率明显增快,但*S. latissima*并无明显变化,这表明*S. latissima*在未来环境下的生存竞争能力强于*L. solidungula*^[16]。此外,基因水平上的改变对于适应快速的环境变化显然过于缓慢,快速的生态适应性还可通过一些非遗传机制来实现,如相关共生功能性微生物群落的改变、基因组表观遗传修饰、基因表达调控及转座子活性的改变等^[12]。非遗传性的调控在陆地植物中已有详尽的研究,但是对于海洋植物,研究还比较落后,此次会议中也鲜有报道,这可能是今后的发展方向。

4 藻潮爆发机理及防治研究水平日趋深入

4.1 世界范围内藻潮频发

藻潮现象一般指庞大生物量的漂浮海藻在海面聚集并可跨海域运输。而后这些海藻有些沉入海底,有些藻海岸上搁浅、堆积并腐烂。近年来,全球藻潮的报告数量在不断增加^[17]。这些“藻潮”会损害以旅游业、水产养殖业及传统渔业为主导的海岸带经济。沿海富营养化,再加上来自海洋、海岸和河口生态系统的食草动物的减少,可能是导致全球藻潮的主要原因。但导致区域性藻潮爆发的因素是复杂的,需要因地制宜制定有效的预防及治理策略。

形成藻潮的关键种集中在特定几个属,其中石莼属和马尾藻属的海藻分别是引发绿潮和金潮关键种。2008~2018年,全球最大的跨海域绿潮发生在中国黄海^[18],对沿岸经济造成重巨大冲击。而后,对绿潮起源、成因及其与多种环境因子关系的研究突飞猛进^[19]。现已基本确定中国沿岸绿潮藻为单一种:浒苔(*Ulva prolifera*)。何培民教授在报告中综述了黄海绿潮发生发展过程、绿潮漂移路径的年际变化、绿潮藻生理生态及环境因子对绿潮爆发的影响等。根据卫星数据及实地调查,现接受最广的源起地为苏北浅滩,而后在风和海流的作用下向北漂浮至青岛海域。另外,Zhang等人^[20]利用分子标记界定了浒苔的漂浮生态型。浒苔的微观繁殖体在冬季就存在于黄海海域的水体及底泥中,且根据遗传分型发现,海岸固着的浒苔与黄海漂浮的浒苔是不同生态型,表明藻潮的藻源也许是海源而不是陆源来源。浒苔成为绿潮的关键种主要得益于其广温广

盐的耐受性、快速的营养生长能力及复杂多样的生活史等^[21]。因此,关于浒苔对气候及环境变化的适应性及耐受性,也一直是解析绿潮爆发机制的重点。

马尾藻类(*Sargassum*)主导的藻潮被称为金潮(golden tide)。最早指墨西哥湾中常年漂浮的马尾藻(*Sargassum nantans*和*Sargassum fluitans*),每年大概有1百万吨的马尾藻由墨西哥海岸漂向大西洋。这与2008年搁浅在青岛海岸的浒苔生物量基本相当。在2011年,墨西哥湾金潮的生物量达到过往8年平均生物量的200倍,如此庞大的生物量对邻近海岸的渔业和水产养殖业造成巨大冲击。2018年,漂浮铜藻(*Sargassum horneri*)在中国黄海海域大量聚集,缠绕在苏北紫菜养殖筏架上,造成近5亿元经济损失。不同于墨西哥湾的马尾藻,铜藻的原始生态位是海底礁石,但铜藻的底栖资源量及分布尚不清楚。相对于浒苔的研究,关于引发中国沿岸金潮的铜藻的生理生态、遗传学等的研究还较少。现关于西北太平洋沿岸金潮的研究内容主要为爆发起源地的追溯,底栖群体的遗传多样性及铜藻对环境压力适应性等^[22],而关于铜藻脱底栖及漂浮机制鲜有报道。

4.2 藻潮的监测与防治

在气候变化的背景下,藻潮在世界范围内频发,建立有效的监测、预报及防治技术十分迫切。各国研究机构都陆续启动了相关监测及预报项目。例如,Catherine Oliver介绍了英国于2018年9月实施的应对绿潮的项目,内容包括评估:(1)河口生物量;(2)受影响栖息地及物种;(3)营养固存量;(4)大型藻类组成;(5)公共物品和服务相关的社会经济成本。技术手段包括利用卫星和航空测绘生物量热点区域、DNA物种鉴定、藻类清除实验等,并结合无人驾驶飞行器收集初步数据,对藻潮爆发区进行2D及3D建模预测。自2015年,韩国济州岛和韩国西南海岸每年被大量漂浮马尾藻淹没。金潮极大地损害了当地养殖业、旅游业和沿岸生态环境。Sangil Kim介绍了韩国组织的漂浮铜藻监测系统,主要基于从卫星、无人机照片、航空和巡航测量、数字模型和观测站收集的各种数据,该监测系统可及时向决策者提供铜藻的漂浮位置及规模信息。根据预测,政府和与该监测系统相关的机构会采取适当的措施来处理漂浮铜藻。生态监测已纳入当地监测系统的长期规划。其他的一些项目实施的内容还包括利用监测数据研究藻潮时空分布的年际变化特征、局地和大尺度海洋大气环境因子对藻潮的影响,以及藻潮灾害的年、月尺度的中长期预测方法等。需要注意的是,管理藻潮藻,不仅需要了解其生物和生态特征,还需要评估它们对沿海生态系统和渔业生态的作用和影响,以及作为工业及食品原材料的经济价值,这些都可为制定漂浮海藻的管理政策提供有价值的信息。

5 建议与展望

本次会议反映出国外的海藻研究特点集中表现在:从研究者自身的科学兴趣出发,科学问题引导,注重多学科交叉。研究者同时主动掌握多个学科的知识和技术,针对一个海区,能够坚持多年的系统性研究,而且能够建立相关模型。针对一个研究课题,主动发布信息,广泛联合,用新的信息交流方式,形成一个个“众筹”式的研究计划。从本次会议看到了中国科学家的成长和中国企业的国际影响力,同时看到了差距,认识到了不足。今后一段时期

我国亟待加强的有关研究领域包括:(1)从生物地球化学循环的角度客观评价海藻固碳的潜力,建立有关科学基准;(2)对于海藻异地栽培/引种,需要建立种质监控机制,开展环境影响和生态效应的评估研究,并积极引导和参与有关国际计划;(3)突出海藻在IMTA中的生态作用,把海藻作为环境自净/海水养殖系统的一个生态功能单元,体现海藻的“双功能”,而不仅为了生产海藻生物量而栽培海藻;(4)培育海藻高附加值产品的品牌效应,树立海藻消费文化,拉动海藻产业向高端产业的转型。

致谢 感谢国家重点研发计划(2016YFC140106)、中央高校基本科研业务费专项(2017B04014)和海洋公益性行业科研专项(201505022-3)资助。

参考文献

- Hill R, Bellgrove A, Macreadie P I, et al. Can macroalgae contribute to blue carbon? An Australian perspective. *Limnol Oceanogr*, 2015, 60: 1689–1706
- Trevathan-Tackett S M, Macreadie P I, Sanderman J, et al. A global assessment of the chemical recalcitrance of seagrass tissues: Implications for long-term carbon sequestration. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 18
- Sondak C F A, Ang P O, Beardall J, et al. Erratum to: Carbon dioxide mitigation potential of seaweed aquaculture beds (SABs). *J Appl Phycol*, 2017, 29: 2375–2376
- Sondak C F A, Ang P O, Beardall J, et al. Carbon dioxide mitigation potential of seaweed aquaculture beds (SABs). *J Appl Phycol*, 2017, 29: 2363–2373
- Yang Y, Chai Z, Wang Q, et al. Cultivation of seaweed *Gracilaria* in Chinese coastal waters and its contribution to environmental improvements. *Algael Res*, 2015, 9: 236–244
- Chung I K, Sondak C F A, Beardall J. The future of seaweed aquaculture in a rapidly changing world. *Eur J Phycol*, 2017, 52: 495–505
- Troell M, Joyce A, Chopin T, et al. Ecological engineering in aquaculture—Potential for integrated multi-trophic aquaculture (IMTA) in marine offshore systems. *Aquaculture*, 2009, 297: 1–9
- Abreu M H, Pereira R, Yarish C, et al. IMTA with *Gracilaria vermiculophylla*: Productivity and nutrient removal performance of the seaweed in a land-based pilot scale system. *Aquaculture*, 2011, 312: 77–87
- Wernberg T, Bennett S, Babcock R C, et al. Climate-driven regime shift of a temperate marine ecosystem. *Science*, 2016, 353: 169–172
- Smale D A, Wernberg T. Extreme climatic event drives range contraction of a habitat-forming species. *Proc Roy Soc B*, 2013, 280: 20122829
- Chefaoui R M, Serebryakova A, Engelen A H, et al. Integrating reproductive phenology in ecological niche models changed the predicted future ranges of a marine invader. *Divers Distrib*, 2019, 25: 688–700
- Duarte B, Martins I, Rosa R, et al. Climate change impacts on seagrass meadows and macroalgal forests: An integrative perspective on acclimation and adaptation potential. *Front Mar Sci*, 2018, 5: 190
- Verges A, Wernberg T. Climate change: Underwater forest decline. *Austral Ecol*, 2019, 44: 941–946
- Terada R, Abe M, Abe T, et al. Japan's nationwide long-term monitoring survey of seaweed communities known as the “Monitoring Sites 1000”: Ten-year overview and future perspectives. *Phycol Res*, 2019, 38: pre.12395
- Pineiro-Corbeira C, Barreiro R, Cremades J, et al. Seaweed assemblages under a climate change scenario: Functional responses to temperature of eight intertidal seaweeds match recent abundance shifts. *Sci Rep*, 2018, 8: 9
- Scheschonk L, Becker S, Hehemann J, et al. Arctic kelp eco-physiology during the polar night in the face of global warming: A crucial role for *laminarin*. *Mar Ecol Prog Ser*, 2019, 611: 59–74
- Smetacek V, Zingone A. Green and golden seaweed tides on the rise. *Nature*, 2013, 504: 84–88
- Wei Q, Wang B, Yao Q, et al. Hydro-biogeochemical processes and their implications for *Ulva prolifera* blooms and expansion in the world's largest green tide occurrence region (Yellow Sea, China). *Sci Total Environ*, 2018, 645: 257–266
- Wang Z, Xiao J, Fan S, 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. *Limnol Oceanogr*, 2015, 60: 1105–1117
- Zhang Q C, Yu R C, Chen Z F, et al. Genetic evidence in tracking the origin of *Ulva prolifera* blooms in the Yellow Sea, China. *Harmful Algae*, 2018, 78: 86–94
- Zhang Y Y, He P M, Li H M, et al. *Ulva prolifera* green-tide outbreaks and their environmental impact in the Yellow Sea, China. *Natl Sci Rev*, 2019, 6: 825–838
- Liu F, Liu X, Wang Y, et al. Insights on the *Sargassum horneri* golden tides in the Yellow Sea inferred from morphological and molecular data. *Limnol Oceanogr*, 2018, 63: 1762–1773