

【综 述】

黄海浒苔绿潮生态效应研究进展

蒋雪蕾¹, 周晓见¹, 林佳宁², 亢振军³, 刘青¹

(1.扬州大学 环境科学与工程学院海洋科学与技术研究所, 江苏 扬州 225127; 2.山东大学 生态环境损害鉴定研究院, 山东 青岛 266071; 3.北部湾大学 海洋灾害研究重点实验室, 广西 钦州 535011)

摘 要:自 2007 年至今, 黄海海域连续 14 年发生大规模浒苔绿潮, 这已成为我国一类常态化的海洋生态灾害。黄海浒苔绿潮暴发规模大, 持续时间长, 影响范围广, 可以产生不良的生态效应。本文分析了大规模绿潮暴发对近海旅游业、水产养殖业、生态系统的影响和作用机制, 总结了当前绿潮研究中存在的问题, 并对未来进行了展望。

关键词:绿潮; 黄海; 浒苔; 效应

中图分类号: Q14; X55 文献标识码: A 文章编号: 1007-6336(2021)04-0647-06

Research progress in the ecological consequences of *Ulva prolifera* green tides in the Yellow Sea

JIANG Xue-lei¹, ZHOU Xiao-jian¹, LIN Jia-ning², KANG Zhen-jun³, LIU Qing¹

(1. Marine Science and Technology Institute, College of Environmental Science and Engineering, Yangzhou University, Yangzhou 225127, China; 2. Institute of Eco-Environmental Forensics, Shandong University, Qingdao 266071, China; 3. Guangxi Key Laboratory of Marine Disaster in the Beibu Gulf, Beibu Gulf University, Qinzhou 535011, China)

Abstract: Since 2007, large-scale green tides of *Ulva prolifera* have successively occurred in the Yellow Sea for 14 years, which have been considered as a routine marine ecological disaster of China. The unique features of *U. Prolifera* green tides in the Yellow Sea, such as the wide-spread outbreak, long-lasting occurrence and large-area influence, could cause severe ecological consequences. This paper reviews the latest research progress in the effect and mechanism of *U. Prolifera* green tides on coastal tourism, mariculture industry and ecosystem. On the basis of current research work, the existing problems are analyzed and the future research direction are discussed.

Key words: green tide; Yellow Sea; *Ulva prolifera*; consequence

近年来, 由石莼属大型绿藻引发的绿潮现象频繁发生^[1]。自 20 世纪 70 年代以来, 绿潮已在美国、欧洲、东亚和东南亚沿海等地相继发生, 成为世界性的海洋环境问题^[2]。2007 年 6 月, 我国黄海海域首次暴发了以浒苔(*Ulva prolifera*)为

主要原因种的绿潮。此后, 绿潮每年春夏季都会在黄海海域大规模出现, 至今已连续 14 年^[3-5]。黄海绿潮已经成为我国一类常态化的海洋生态灾害^[6-9]。

与国外绿潮相比, 黄海绿潮有其独特之处。

收稿日期: 2020-02-18, 修订日期: 2020-06-05

基金项目: 江苏省自然科学基金项目(BK20180940); 江苏省高等学校自然科学基金项目(17KJB170019); 中国科学院海洋生态与环境科学重点实验室(中国科学院海洋研究所)开放基金项目(KLMEE201802, KLMEE201801); 广西北部湾海洋灾害研究重点实验室开放课题项目(2020KF03)

作者简介: 蒋雪蕾(1995-), 女, 山东聊城人, 硕士研究生, 主要研究方向为海洋环境科学, E-mail: Jiangxueleiyyqx@163.com

通讯作者: 刘青(1988-), 女, 河南濮阳人, 讲师, 研究方向为海洋生态环境, E-mail: 006492@yzu.edu.cn

首先,暴发规模更大^[3-4]。据《中国海洋环境质量公报》(2007—2020),每年黄海绿潮的覆盖面积超过上百平方公里,分布面积超过上万里,而其他沿海国家的绿潮一般发生在河口或内湾等局部海域,范围较小^[10]。其次,持续时间更长^[5-6, 11]。卫星图像显示,我国黄海海域每年 4 月开始出现小面积漂浮绿藻,随后绿藻逐渐聚集,覆盖面积不断增大,7 月快速消退,8 月完全消失,因此,我国黄海绿潮一般会持续整个夏季,而其他沿海国家绿潮一般仅发生在春夏之交,致灾时间较短。最后,影响范围更广^[4, 8, 12]。黄海绿潮发生期间,大量漂浮绿藻在季风和海流的作用下,从苏北浅滩开始由南往北长距离漂移,漂移距离数百公里,最终到达山东半岛附近海域,绿潮对沿途漂移海域均会产生影响,而国外绿潮一般没有漂移过程,往往是原地成灾,影响面积相对局限。

绿潮暴发会对沿岸海域的环境与经济造成严重影响,其引发的生态效应一直是研究的热点问题。而我国黄海绿潮独一无二的发生特点更是决定了其生态影响的特殊性,因此亟须密切关注。故本文在前期工作的基础上,总结了近年来黄海绿潮在生态效应研究方面的工作进展,分析了浒苔暴发对沿海旅游业、水产养殖业及生态系统的影响效应和机制,以期对绿潮灾害的评价和防控提供科学的依据。

1 黄海绿潮对沿海旅游业的影响

绿藻大规模漂浮形成的绿潮在短时间内如果无法有效处置和利用,可对沿海旅游业带来一系列的负面效应^[4]。每年夏季,都会有大量浒苔绿藻在黄海沿岸堆积,这些绿藻腐烂后污染空气,严重影响了沿海景观和旅游业的发展。当地政府要耗费大量人力、物力和财力处置堆积的绿藻,造成了巨大的经济损失。据估算,2008 年南黄海海域绿潮暴发后,超过 100 万吨的绿藻从海滩和沿海水域中被清除,其费用支出约 20 亿元^[2, 4]。目前,浒苔绿潮对沿海旅游业的具体影响仍未得到有效评估。

2 黄海绿潮对水产养殖业的影响

据不完全估算,2008 年黄海绿潮登陆山东半

岛后,大量堆积的浒苔腐烂使水质恶化,给山东沿海多地的海参鲍鱼围堰养殖、扇贝筏式养殖和滩涂贝类养殖等带来了巨大的损失,初步估算为 8 亿元,仅山东海阳一地的刺参养殖业就损失 3 亿~4 亿元^[2]。这主要是由于浒苔腐败分解过程中会释放大量有毒的氨氮和硫化氢,对海洋生物造成毒害。另外,大量堆积的浒苔还会造成水体缺氧,缺氧条件会加重硫化氢和氨氮的毒性,造成联合胁迫,在封闭的系统中可以导致养殖生物死亡^[13]。因此,海水中的有毒物质和缺氧是导致养殖生物死亡的主要原因。绿潮过后,水产养殖业还需要一定的资源恢复费用,包括维修损坏的生产设施,购买养殖生物以及饵料等,这些都会影响沿岸区域经济的发展。

3 黄海绿潮对生态系统的影响

3.1 生态环境

目前关于浒苔绿潮对生态环境影响的报道多集中于对水体理化指标的影响,主要包括绿潮暴发期大规模迁移的浒苔对营养盐的吸收利用,以及绿潮消亡期浒苔腐烂沉降过程中大量代谢产物的释放。绿潮暴发期沿岸水体中溶解态营养盐的浓度远低于非暴发期,主要源于浒苔的大量吸收^[6, 14-15]。浒苔迁移过程中会吸收大量营养盐,可以缓解沿岸营养盐过剩的局面。而绿潮消亡期则会释放出大量的营养盐和有机物到水体中,影响水体的理化性质甚至导致水体富营养化。丁月旻^[16]的室内模拟结果指出,浒苔的分解以有机态营养盐(在总营养盐中占 90% 以上)为主,其中释放的总氮浓度更是超过了水体富营养化的标准,达到 80 $\mu\text{mol/L}$ 。Zhang 等^[17]野外调查结果显示,浒苔暴发期间沿岸水体中 DOC 的浓度比非暴发期高 33%~87%,室内模拟的浒苔 DOM 的动态释放过程显示有大量碳、氮等元素释放到水体。张婷等^[18]通过调查浒苔绿潮消亡期间青岛海域有机营养盐的分布状况,发现浒苔分解过程中会释放大量 DOC 到周围海域水体中,POC 的浓度也较往年同期有所增加。Song 等^[19]的调查结果也表明,浒苔死亡、腐烂分解后,海区底层的活性磷酸盐浓度较表层偏高。

绿潮藻类在沉降分解过程中会释放有毒的氨氮和硫化物等代谢产物,并引发水体缺氧、酸化等状况。王超^[20]的室内研究结果表明,浒苔腐烂溢液(5 g/L)中含有大量的氨氮和硫化物,其中毒性最强的氨和硫化氢含量可达到 162 $\mu\text{g/L}$ 和 4.4 $\mu\text{g/L}$ 。韩露等^[21]也指出,浒苔沉降能够引发水体中硫化物含量的升高。另外,缺氧和海洋酸化也是浒苔绿潮产生威胁的重要因素。丁月旻^[16]指出,浒苔在腐烂分解过程中会消耗大量 DO,并使 pH 显著降低。2.5 g/L 浒苔分解 12 天后,DO 低于 4 mg/L,海水呈现低氧状态,pH 一直低于 7.5。Hu 等^[22]也认为,绿潮进入消亡期后,大量浒苔腐烂分解,将大量 CO_2 释放到水体,引起海水 pH 下降,加剧了沿岸的海洋酸化。Zhang 等^[5]调查发现,青岛沿岸被大量浒苔覆盖的海区,pH 和溶解氧的含量相比暴发前降低了 7% 和 68%,然而 COD 却增加了 22 倍,水体质量受到明显影响。尽管这些研究报道主要以室内实验模拟为主,缺乏对不同暴发时期系统全面的现场调查数据,但以上结果仍然可为绿潮灾害的预警提供参考。

3.2 浮游植物、海草、底栖植物等初级生产者

黄海绿潮的连年暴发可以改变黄海海域初级生产者的群落组成,影响初级生产力,甚至引发次生赤潮灾害。Song 等^[19]和秦玉涛等^[23]现场调查结果均表明,绿潮暴发会影响浮游植物的数量、种群构成并降低群落多样性。孔凡洲等^[24]更是在南黄海 35°N 断面发现罕见绿潮、赤潮等有害藻华共发的现象,并指出绿藻衰亡释放的氨氮有可能是引发现场赤潮的原因。Sun 等^[25]和 Xing 等^[26]都指出,黄海绿潮发生的不同阶段对海域中浮游植物的影响不同,表现为浮游微藻生物量与绿潮的发生呈负相关性。绿潮大量暴发阶段,海水 Chl *a* 的浓度有所降低;而绿潮衰退阶段,Chl *a* 浓度有所升高,但具体的相互影响效应目前仍不清楚。另外,关于浒苔绿潮对底栖植物以及大型海草影响的调查数据极度缺乏。而 Han and Liu^[27]和 Lyons 等^[28]明确指出,包括绿藻在内的大型海藻暴发会限制底栖植物和海草等的生长,甚至引起海草资源的枯竭。

目前报道的大型绿藻对其他初级生产者的

影响机制包括遮光、化感作用以及营养竞争。首先,大量漂浮绿藻会遮挡阳光,限制其他海洋植物包括海草、底栖植物、浮游植物的光合作用。Han 等^[27]指出,大型海藻暴发引发的光遮盖是引起海草衰退的一个重要原因,大量海藻遮蔽阳光降低了海草的光合作用和固碳能力,从而限制了它们的生长。华尔等^[29]调查发现,青岛沿岸的底栖微藻由于浒苔聚集遮光,光合作用受到抑制。Sun 等^[25]指出,绿潮暴发面积的大小影响了其他微藻的繁殖生长,绿潮覆盖面积越大,对浮游微藻的生态胁迫作用越大。其次,浒苔可以通过化感作用影响微藻等的生长,通常表现为抑制效应。霍元子等^[30]和 Wang 等^[31]发现,浒苔可以分泌一些化感物质并有效抑制赤潮微藻米氏凯伦藻和东海原甲藻的生长。韩秀荣等^[32]指出,这些化感物质具有较高的极性。孙颖颖等^[33]指出,具有抑藻活性的化感物质组分中含有内酯类等化合物。刘青等^[34-35]指出,浒苔在早期微观繁殖体的萌发期就可以通过化感效应对多种微藻的生长产生一定抑制作用,并且在随后的多个时期(幼苗期、成体期和死亡期)均可以显著抑制微藻生长。高红等^[36]进一步明确指出,浒苔产生化感物质的主要成分还包括一些脂肪酸类。这些研究结果均表明,黄海浒苔绿潮可以通过化感作用限制海域中其他植物的生长。最后,营养竞争也是浒苔影响其他植物尤其是微藻生长的重要途径。Xing 等^[26]指出,绿潮暴发过程中大量绿藻会与海水中的浮游植物竞争吸收营养盐,从而导致浮游植物生物量的下降。浒苔能够通过快速吸收营养盐来满足自身生长的需求,在营养盐吸收方面占据一定优势^[15, 37]。秦玉涛等^[23]指出,大型藻对氮的半饱和吸收常数是微藻的 10 倍,它们对营养盐强大的吸收和利用能力使微藻几乎难以共存。史华明等^[38]的研究表明,浒苔在与中肋骨条藻的营养竞争中占据绝对的优势,这可能与它具有较强的磷酸盐吸收特性有关。绿潮暴发后,浒苔对营养盐的大量吸收会造成海域营养盐限制的局面^[14, 39]。而浒苔可以利用有机营养盐如尿素、甘氨酸等,在海区无机营养盐缺乏的时候依然保持增长^[14-15],这种特性进一步加强了浒苔的竞争优势。

3.3 浮游动物

研究表明,绿潮会影响近海浮游动物群落结构,改变食物网的组成和功能,甚至导致水母暴发等次生灾害。刘光兴等^[40]通过调查浒苔暴发区浮游动物的生态特征,发现暴发区内浮游动物的平均丰度与同期历史数据相比有所降低,某些区域的均匀度和多样性指数也呈现出下降趋势。于洋等^[41]同样表明,绿潮暴发会导致浮游动物的平均丰度、湿重生物量下降。Wang等^[42]发现浒苔暴发后,胶州湾浮游动物的群落结构有明显的变化,平均丰度显著降低,阶段性浮游生物的优势种组成发生显著改变,主要表现为桡足类及无节肢幼体大量减少,而以水母为代表的胶质类动物比例增加,因此绿潮的发生有可能导致水母暴发等次生灾害问题。另外,浮游动物能通过影响浮游植物等下级被捕食者以及鱼类等上层捕食者的变动,改变海洋食物网的组成结构和功能。

浒苔暴发后,浮游动物丰度的下降可能与浒苔腐烂分解并释放有毒代谢产物,改变环境中的理化因子有关^[40]。王超^[20]也证实了浒苔腐烂分解会消耗水体中的溶解氧,产生有毒代谢产物,对浮游动物有急性致死作用。浮游动物群落结构的改变与食物组成的变动有关,浮游植物等饵料数量的改变直接影响了浮游动物的群落组成。浮游动物作为海洋食物网的枢纽环节,有承上启下的作用,其群落结构的改变能通过级联效应影响整个食物网^[41]。

3.4 底栖生物

绿潮消亡后,大量藻体会聚集、沉降到海底,对底栖环境及其生物产生持久影响。已有的研究表明,绿藻聚集对大型、小型以及微型底栖生物均会带来不利的影响^[28]。吴秀芹等^[43]发现,2008年浒苔暴发对黄海小型底栖动物的总现存量产生了明显的抑制作用,较2007年降低了1/3。王洪法等^[44]指出绿潮暴发期间,胶州湾附近海域大型底栖动物的物种数量、生物量、多样性以及群落结构均受到较大程度的改变。华尔等^[29]发现,浒苔绿潮首先会降低底栖植物的生产量,其次高、中潮带小型底栖动物的丰度也会受到显著影响。周百灵^[45]的研究表明,浒苔

暴发改变了微型和小型底栖生物的群落结构和分布格局。底栖生物由大个体向小个体转换,群落结构由自养型向异养型转变,小型底栖生物出现明显向表层迁移的现象,分布格局受到显著的影响。另外,底栖生物作为微食物网的重要组成部分,其群落组成的改变会影响海洋食物网结构,影响底栖生态系统的生产力向高营养级传递,从而影响物质循环和能量流动。

引起底栖生物群落组成变化的首要因素是浒苔聚集遮挡阳光,这会抑制底栖植物的光合作用,进而影响底栖动物的生物量。华尔等^[29]指出,大量浒苔的聚集会阻挡光线传播,从而抑制高潮带底栖微藻的光合作用。浒苔绿潮消退后,底栖微藻生产量恢复,小型底栖动物生物量也随之增加。其次,浒苔腐烂沉降过程中,会大量消耗底栖环境中的溶解氧,并积累有毒硫化物,对底栖生物产生威胁。华尔等^[29]和周百灵^[45]均指出,浒苔暴发后,大部分底栖生物无法长期在低氧环境中生长繁殖,最终死亡或向表层迁移。

3.5 细菌微生物

绿潮暴发会改变细菌微生物的组成结构,影响近海碳循环。周百灵^[45]指出,浒苔在近岸的堆积和降解对沉积物中微生物降解过程和碎屑食物网有促进作用,从而刺激了细菌的生长。Zhang等^[46]发现,浒苔绿潮改变了水体中微生物的群落结构组成,异养固氮细菌等特异性菌群的丰度在暴发水体中显著增加。Qu等^[47]调查指出,浒苔绿潮暴发改变了细菌的群落结构,降低了青岛沿岸细菌的丰度和多样性,但也增加了某些功能菌群如硫酸盐还原细菌等的丰度。Zhang等^[5]认为,浒苔分解过程中释放的DOC可以在微生物驱动的微型生物碳泵的作用下被部分转移为惰性DOC。目前已知这种惰性DOC很难被微生物利用或分解,从而在海水中长期累积和封存,对近海碳循环和水体惰性碳库产生一定的影响。

细菌群落结构的改变主要与浒苔绿潮腐烂分解过程有关。绿潮消亡过程中,浒苔藻体在微生物作用下降解,细菌丰度明显增加,尤其是浒苔降解释放的有机碎屑刺激了异养细菌的大量生长^[46-47]。另外,包括细菌在内的微生物驱动着

海洋生物泵的运转, 它们的变动会改变碳等生源要素的海洋生物地球化学循环过程, 从而改变生源要素通量, 对海洋生态系统造成巨大影响^[48]。

4 展 望

自2007年黄海海域首次暴发大规模浒苔绿潮以来, 大量学者围绕这一全球性海洋生态灾害开展了研究工作。浒苔绿潮不但给沿岸旅游业和养殖业带来巨大的经济损失, 还对近海生态系统的结构和功能构成潜在威胁。浒苔绿潮的暴发可以引起近海富营养化、水体酸化、缺氧外, 还会改变浮游植物等初级生产者、浮游动物、底栖生物、细菌微生物的群落结构, 影响生产力的产生和传递过程, 改变食物网的结构和功能, 影响近海碳循环, 甚至引发赤潮、水母等次生生态灾害。

由于黄海绿潮自身的独特性, 目前对其引发的生态效应现状仍然认识不足。首先, 黄海绿潮暴发时间长, 其发生发展的不同阶段造成的影响是不同的。目前已有的研究主要关注暴发前期的生态效应, 针对后期沉降藻体的研究关注度较低, 这在很大程度上限制了对于黄海绿潮生态效应的全面认识。其次, 浒苔绿潮影响效应深远, 其暴发会使黄海海域生态系统长期处于不稳定的状态。通过构建黄海海域生态监测网对相关影响进行长期数据监测及有效评估, 形成综合性生态影响评估报告, 从而得出黄海绿潮对生态系统结构和功能的长期影响。最后, 绿潮暴发的危害机制十分复杂, 但目前对于影响机制的认识还集中于室内实验室的微观研究, 缺乏宏观的定量数据。多数学者仅针对几个生态因子进行对照分析, 相关作用的机制仍然不够清晰。未来亟须开展更为广泛的综合性研究, 在宏观上完善绿潮暴发与生态系统相互响应机制的定量研究。另外, 近年来黄海海域生态灾害如赤潮、绿潮、水母等频发, 这些多样化的生态灾害并不是孤立的, 而是存在复杂的相互作用。已有的研究结果也表明, 绿潮容易诱发赤潮和水母灾害, 但没有证据支撑。因此, 需要从生态系统的水平上, 开展整体、系统的关键过程和相互作用研究, 阐明各种生态灾害暴发的驱动与关联机制。

参考文献:

- [1] 唐启升, 张晓雯, 叶乃好, 等. 绿潮研究现状与问题[J]. 中国科学基金, 2010, 24(1): 5-9.
- [2] YE N H, ZHANG X W, MAO Y Z, 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.
- [3] LIU D Y, KEESING J K, HE P M, 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.
- [4] 于仁成, 孙 松, 颜 天, 等. 黄海绿潮研究: 回顾与展望[J]. *海洋与湖沼*, 2018, 49(5): 942-949.
- [5] 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[J]. *National Science Review*, 2019, 6(4): 825-838.
- [6] ZHOU M J, LIU D Y, 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.
- [7] 颜 天, 于仁成, 周名江, 等. 黄海海域大规模绿潮成因与应对策略——“鳌山计划”研究进展[J]. *海洋与湖沼*, 2018, 49(5): 950-958.
- [8] 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.
- [9] LIU X Q, LI Y, WANG Z L, et al. Cruise observation of *Ulva prolifera* bloom in the southern Yellow Sea, China[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2015, 163: 17-22.
- [10] DION P, LE BOZEC S. The French Atlantic coasts[C]//SCHRAMM W, NIENHUIS P H. *Marine Benthic Vegetation*. Berlin: Springer, 1996: 251-264.
- [11] KEESING J K, LIU D Y, FEARNES 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] BAO M, GUAN W B, YANG Y, 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.
- [13] WANG C, YU R C, ZHOU M J. Acute toxicity of live and decomposing green alga *Ulva (Enteromorpha) prolifera* to abalone *Haliotis discus hannai*[J]. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2011, 29(3): 541-546.
- [14] SHI X Y, QI M Y, TANG H J, 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.
- [15] LI H M, ZHANG Y Y, HAN X R, et al. Growth responses of *Ulva prolifera* to inorganic and organic nutrients: implications for macroalgal blooms in the southern Yellow Sea, China[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 26498.

- [16] 丁月旻. 黄海洋苔绿潮中生源要素的迁移转化及对生态环境的影响[D]. 青岛: 中国科学院研究生院(海洋研究所), 2014.
- [17] ZHANG T, WANG X C. Release and microbial degradation of Dissolved Organic Matter (DOM) from the macroalgae *Ulva prolifera*[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2017, 125(1/2): 192-198.
- [18] 张 婷, 石晓勇, 张传松, 等. 2008年浒苔消亡末期有机碳分布情况的初步研究[J]. *海洋环境科学*, 2011, 30(3): 324-328.
- [19] SONG X K, SHI Y J, LIU A Y, et al. The impact of green tide on the phytoplankton community in Yellow Sea[J]. *Applied Mechanics and Materials*, 2013, 260/261: 1130-1137.
- [20] 王 超. 浒苔(*Ulva prolifera*)绿潮危害效应与机制的基础研究[D]. 青岛: 中国科学院研究生院(海洋研究所), 2010.
- [21] 韩 露, 邓 雪, 李培峰, 等. 海水温度对衰亡期浒苔释放生源硫影响的模拟研究[J]. *海洋学报*, 2018, 40(10): 110-118.
- [22] HU Y B, LIU C Y, YANG G P, et al. The response of the carbonate system to a green algal bloom during the post-bloom period in the southern Yellow Sea[J]. *Continental Shelf Research*, 2015, 94: 1-7.
- [23] 秦玉涛, 纪焕红, 宋晨瑶, 等. 南黄海绿潮分布区浮游植物的生态特征[J]. *海洋环境科学*, 2011, 30(3): 394-397.
- [24] 孔凡洲, 姜 鹏, 魏传杰, 等. 2017年春、夏季黄海35°N共发的绿潮、金潮和赤潮[J]. *海洋与湖沼*, 2018, 49(5): 1021-1030.
- [25] SUN X, WU M Q, XING Q G, et al. Spatio-temporal patterns of *Ulva prolifera* blooms and the corresponding influence on chlorophyll-a concentration in the Southern Yellow Sea, China[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 640/641: 807-820.
- [26] XING Q G, HU C M, TANG D L, et al. World's largest macroalgal blooms altered phytoplankton biomass in summer in the Yellow Sea: satellite observations[J]. *Remote Sensing*, 2015, 7(9): 12297-12313.
- [27] HAN Q Y, LIU D Y. Macroalgae blooms and their effects on seagrass ecosystems[J]. *Journal of Ocean University of China*, 2014, 13(5): 791-798.
- [28] LYONS D A, ARVANITIDIS C, BLIGHT A J, et al. Macroalgal blooms alter community structure and primary productivity in marine ecosystems[J]. *Global Change Biology*, 2014, 20(9): 2712-2724.
- [29] 华 尔, 阎鹏旭, 贺阳阳, 等. 大型绿藻暴发对砂质潮间带小型底栖动物群落的影响[J]. *海洋湖沼通报*, 2015, (3): 55-63.
- [30] 霍元子, 田千桃, 徐珊珊, 等. 浒苔对米氏凯伦藻生长的克生作用[J]. *海洋环境科学*, 2010, 29(4): 496-499, 508.
- [31] WANG R J, WANG Y, ZHOU J, et al. Algicidal activity of *Ulva pertusa* and *Ulva prolifera* on *Prorocentrum donghaiense* under laboratory conditions[J]. *African Journal of Microbiology Research*, 2013, 7(34): 4389-4396.
- [32] 韩秀荣, 高 嵩, 侯俊妮, 等. 浒苔干粉末提取物对东海原甲藻和中肋骨条藻的克生作用[J]. *生态学报*, 2013, 33(23): 7417-7429.
- [33] 孙颖颖, 董晓柯, 李光成, 等. 浒苔抑藻物质的分离及其对赤潮微藻的抑制作用[J]. *水产学报*, 2014, 38(6): 813-819.
- [34] 刘 青, 颜 天, 周名江, 等. 早期发育浒苔对2株常见赤潮藻的化感效应[J]. *海洋科学进展*, 2015, 33(4): 529-536.
- [35] LIU Q, YAN T, YU R C, et al. Interactions between selected microalgae and microscopic propagules of *Ulva prolifera*[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2018, 98(7): 1571-1580.
- [36] 高 红, 周飞飞, 唐洪杰, 等. 黄海绿潮浒苔提取物的化感效应及化感物质的分离鉴定[J]. *海洋学报*, 2018, 40(12): 11-20.
- [37] FAN X, XU D, WANG Y T, et al. The effect of nutrient concentrations, nutrient ratios and temperature on photosynthesis and nutrient uptake by *Ulva prolifera*: implications for the explosion in green tides[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2014, 26(1): 537-544.
- [38] 史华明, 石晓勇. 浒苔与中肋骨条藻竞争关系的初步研究[J]. *安徽农业科学*, 2013, 41(16): 7319-7321, 7325.
- [39] LI H M, ZHANG Y Y, TANG H J, et al. Spatiotemporal variations of inorganic nutrients along the Jiangsu coast, China, and the occurrence of macroalgal blooms (green tides) in the southern Yellow Sea[J]. *Harmful Algae*, 2017, 63: 164-172.
- [40] 刘光兴, 房 静, 陈洪举. 2009年春季南黄海洋浒苔暴发区浮游动物群落特征[J]. *中国海洋大学学报*, 2013, 43(7): 72-77.
- [41] 于 洋, 孟 娜, 王建勇, 等. 绿潮暴发对浮游动物群落结构影响研究[J]. *海洋开发与管理*, 2019, 36(3): 57-63.
- [42] WANG W C, ZHANG G T, SUN X X, et al. Temporal variability in zooplankton community in the western Yellow Sea and its possible links to green tides[J]. *PeerJ*, 2019, 7(6): e6641.
- [43] 吴秀芹, 徐奎栋, 于子山, 等. 2008年浒苔大暴发末期黄海小型底栖动物现存量及空间分布[J]. *应用生态学报*, 2010, 21(8): 2140-2147.
- [44] 王洪法, 李新正, 王金宝, 等. 青岛近海浒苔暴发期大型底栖动物群落的生态研究[J]. *海洋科学*, 2011, 35(5): 10-18.
- [45] 周百灵. 黄海微型和小型底栖生物群落结构与时空分布[D]. 青岛: 中国科学院研究生院(海洋研究所), 2015.
- [46] ZHANG X L, SONG Y J, LIU D Y, et al. Macroalgal blooms favor heterotrophic diazotrophic bacteria in nitrogen-rich and phosphorus-limited coastal surface waters in the Yellow Sea[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2015, 163: 75-81.
- [47] QU T F, ZHAO X Y, HAO Y, et al. Ecological effects of *Ulva prolifera* green tide on bacterial community structure in Qingdao offshore environment[J]. *Chemosphere*, 2020, 244: 125477.
- [48] JIAO N Z, HERNDL G J, HANSELL D A, et al. The microbial carbon pump and the oceanic recalcitrant dissolved organic matter pool[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2011, 9(7): 555.