

文章编号: 1674 - 5566(2016)01 - 0097 - 09

黄海绿潮漂浮浒苔对高光强胁迫生态适应机制研究

吴青¹, 张建恒², 赵升³, 刘材材⁴, 张林慧¹, 季晓⁴, 宋文鹏³,
徐韧⁴, 何培民¹

(1. 上海海洋大学 水产与生命学院, 上海 201306; 2. 上海海洋大学 海洋科学学院, 上海 201306; 3. 国家海洋局北海环境监测中心, 山东 青岛 266033; 4. 国家海洋局东海监测中心, 上海 200137)

摘要: 研究了绿潮暴发过程漂浮浒苔藻体独特悬挂分枝现象, 及其对高光强逆境胁迫的生理生态适应性。2012 - 2014 年连续 3 年跟踪监测黄海绿潮漂浮浒苔漂移过程, 发现海面漂浮藻体多为气囊主枝, 因受高光强胁迫大部分逐渐变白死亡, 而水下悬挂分枝藻体可以躲避高光强逆境胁迫生存下来。进一步对青岛海域漂浮浒苔气囊主枝与悬挂分枝进行叶绿素荧光参数及显微细胞结构观察, 结果显示海面漂浮藻体气囊主枝多呈白绿色, F_v/F_m 平均约为 0.29, 叶绿素含量约为 0.32 mg/g, 细胞质多数发生偏移或萎缩变色, 且部分细胞形成生殖细胞囊或已放散出生殖细胞; 而悬挂分枝多呈绿色且 F_v/F_m 较高平均为 0.6, 叶绿素含量高达 0.87 mg/g, 细胞质充实, 仅少部分细胞萎缩。将气囊主枝与悬挂分枝放置于室内 25 °C、80 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 条件下培养 1 周, 发现气囊主枝的细胞均已形成生殖细胞囊或已放散成空细胞, 而悬挂分枝培养后则保持健康生长。该研究为进一步阐释黄海绿潮暴发机制提供了基础资料。

关键词: 绿潮; 漂浮浒苔; 悬挂分枝; 叶绿素荧光参数; 气囊藻体

中图分类号: Q 89 **文献标志码:** A

绿潮 (green tides) 是一种在世界各沿岸国家中频繁发生的有害藻华 (harmful algae blooms), 是一种可以产生次生环境危害的生态异常现象^[1-3]。绿潮一般由石莼属 (*Ulva*)、刚毛藻属 (*Cladophora*)、硬毛藻属 (*Chaetomorpha*) 等属的大型定生绿藻引起^[4]。绿潮主要发生在春夏两季, 一般在夏季高温时期结束, 少数绿潮可持续到秋季。河口内湾、泻湖以及富营养化程度相对较高的海域易发生绿潮^[5]。2000 - 2006 年期间, 我国东海、黄海以及渤海海域均无明显浒苔绿潮发生迹象^[6]。但自 2007 年至今, 我国黄海已连续 8 年发生超大规模绿潮。通过形态和分子鉴定, 黄海绿潮优势种已确定为浒苔 (*Ulva prolifera*)^[7]。

浒苔是一种潮间带藻类, 广泛分布于世界各地, 是一种生态幅较宽的广温、广盐性藻类, 对环境适应能力及繁殖能力较强^[8]。且浒苔具有无

性生殖 (包括营养生殖和孢子生殖)、有性生殖 (配子接合) 和单性生殖 (配子直接萌发) 等多种繁殖方式, 浒苔在生活史任何一个阶段都可以发育成完整植株, 这种多样繁殖方式使浒苔可以很好地适应环境胁迫, 并在恶劣环境中繁衍生息^[9-11]。

目前国内外主要对黄海绿潮优势种类鉴定、浒苔生活史、生长发育、繁殖特性、光合生理、暴发源头、暴发机制等方面进行了大量研究^[12-13, 27], 然而在漂浮机制方面尚未有研究报告。我们在 2012 - 2014 年连续 3 年对黄海绿潮暴发过程进行了船舶现场监测, 发现在江苏滨海至山东青岛海域漂浮的浒苔藻体具有悬挂分枝特性。本文则针对这种悬挂分枝现象进行了研究, 分析了海面漂浮及悬挂分枝这两种不同漂浮状态的浒苔藻体形态、细胞显微结构、叶绿素荧

收稿日期: 2015-03-31 修回日期: 2015-10-16

基金项目: 国家海洋局公益性科研专项 (201205012, 201105023); 海洋赤潮灾害立体监测技术与应用国家海洋局重点实验室开放课题基金 (MATHAB201502); 上海海洋大学博士科研启动基金 (A2 - 0302 - 14 - 300069)

作者简介: 吴青 (1988—), 女, 硕士研究生, 研究方向为藻类生理生态学。E-mail: robin5277@163.com

通信作者: 何培民, E-mail: pmhe@shou.edu.cn

光参数以及叶绿素含量的差异性,以揭示黄海绿潮漂浮浒苔长距离漂浮机制。

1 材料与方法

1.1 青岛海区漂浮绿潮监测与形态观察

2014年7月,对青岛海域漂浮绿潮藻进行监测,对绿潮藻漂浮藻体进行观测,观察到一种浒苔的气囊-分枝复合漂浮方式,即由主枝形成气囊暴露在空气中长期漂浮于海面上,其管状分枝悬挂其下完全浸泡在海水里。采集后用毛刷刷去杂物和杂藻后用干净的海水冲洗,阴至半干(含水40%~50%),用低温保种箱带回。将漂浮气囊与悬挂分枝各随机挑选5棵藻株,记录外部形态特征,包括藻体颜色、外形轮廓、主枝有无、分枝粗细及数目。随机取10棵新鲜藻株,在Olympus BX61显微镜下观察藻体的表面细胞排列、形状、大小及内含物情况并拍照记录。

1.2 不同漂浮状态浒苔藻体荧光参数测定

用德国 walz 公司生产的 PHYTO-PAM 浮游植物荧光仪完成浒苔叶绿素荧光各个参数的测定,并且利用 Phyto-Win 软件收集、分析和储存数据。测量前浒苔暗适应 8 min,先用检测光照射测得初始荧光 F_0 ,再用强饱和和脉冲光激发,测得最大荧光参数 F_m ,然后,光化光被打开,使样品开始进行光合作用,光照样品的最大荧光值(F_m')被记录,从而计算出浒苔 PS II 在不同处理条件下的最大光化学效率 F_v/F_m 和实际光化学效率 $Y(II)$ [14-16]:

$$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m \quad (1)$$

$$Y(II) = (F_m' - F)/F_m' \quad (2)$$

所有实验均进行5次重复。

1.3 不同漂浮状态浒苔藻体叶绿素含量测定

将绿潮藻样品漂浮气囊及悬挂分枝分离后,吸干表面水分后分别取每份0.2g藻体,每组3份测定藻体叶绿素含量。本实验中采取浸提法,浸提液为V(丙酮):V(无水乙醇)=1:1。每份样品置于10mL浸提液中,于室温黑暗中浸泡10h,再用滤纸过滤洗脱入25mL的定容量瓶中,定容至25mL。用分光光度计测量样品在645nm和663nm波长下的吸光度,并计算出叶绿素的含量 [16]:

$$Ca = 12.71 OD_{663} - 2.59 OD_{645} \quad (3)$$

$$Cb = 22.88 OD_{645} - 4.67 OD_{663} \quad (4)$$

$C_T = Ca + Cb = 8.04 OD_{663} + 20.29 OD_{645}$ (5)
式中:Ca为叶绿素a含量,Cb为叶绿素b含量, C_T 为总叶绿素含量。

1.4 不同漂浮状态绿潮藻恢复培养

将气囊主枝与管状分枝分离,分别置于VSE培养液中 [17],温度25℃,光照80 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,光暗比12h:12h,每3天更换一次培养液。培养10d后再次对两组不同状态绿潮藻细胞显微结构进行观察。

1.5 数据处理

所有数据采用Excel进行简单分析处理。采用SPSS 10数据分析软件进行统计分析,并对数据进行方差性分析,数据为平均值 \pm 方差。

2 结果

2.1 黄海绿潮藻漂移过程中的囊枝悬挂现象

2012-2014年监测结果显示黄海绿潮漂浮浒苔在江苏滨海至山东青岛海域漂移过程中呈现悬挂分枝现象。图1为2014年绿潮暴发过程海上漂浮浒苔现场照片,藻体主枝明显,基本都已形成气囊,且除基部较细以外,其余部位直径均相近,有较多细长分枝,分枝直径明显小于主枝,基部常缢缩。漂浮浒苔的分枝多呈管状,悬挂于气囊主枝下方。图2显示了不同海区漂浮浒苔悬挂分枝的长度,从图中可以看出,漂浮藻体在由南至北漂移过程中,其悬挂分枝的长度呈递减趋势。

2.2 漂浮气囊藻体与悬挂分枝藻体的叶绿素荧光参数比较

图3为同一株漂浮浒苔气囊与分枝的光合荧光参数的比较,悬挂分枝藻体的光合荧光参数



图1 漂浮浒苔悬挂分枝现象

Fig.1 Phenomenon of *Ulva prolifera* hanging branches

左:海区漂浮藻体;右:单株漂浮浒苔藻体。

Left: free-floating *Ulva* in the sea area; right: the individual *Ulva* algae floating thallus.

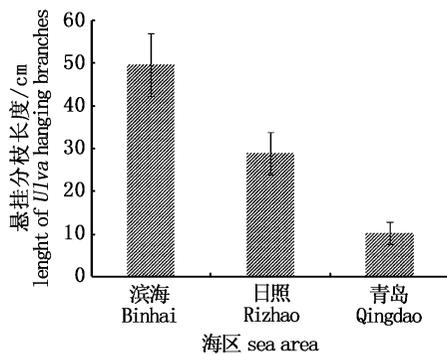


图2 不同海区漂浮浒苔悬挂分枝长度
Fig.2 Length of *Ulva prolifera* hanging branches in different sea areas

F_v/F_m 和 Y_{II} 均明显高于囊状主枝,其中,悬挂分枝藻体的最大光化学效率 (F_v/F_m) 平均值为 0.6 ± 0.017 , 是囊状主枝的 2.08 倍,悬挂分枝藻体的实际光化学效率 (Y_{II}) 平均值 0.445 ± 0.071 , 是囊状主枝的 2.42 倍。

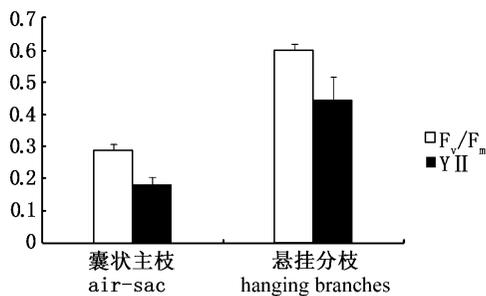


图3 漂浮浒苔气囊藻体与悬挂分枝藻体 F_v/F_m 值及 Y_{II} 值的比较
Fig.3 Floating air-sac of *Ulva prolifera* algae and hanging branches F_v/F_m and Y_{II} value comparison

2.3 漂浮浒苔气囊藻体与悬挂分枝藻体的叶绿素含量比较

将青岛海域采集的漂浮浒苔分成气囊主枝与悬挂分枝两组后分别测量叶绿素浓度并进行比较,由图4可见叶绿素含量的变化趋势与光合荧光参数变化趋势结果相同,气囊藻体主枝的叶绿素含量显著低于悬挂分枝藻体。其中,悬挂分枝藻体的叶绿素 a、叶绿素 b 及总叶绿素含量分别为 (0.523 ± 0.027) 、 (0.347 ± 0.011) 和 (0.871 ± 0.045) mg/g,分别是气囊藻体的 2.55、3.07 和 2.74 倍。

2.4 漂浮浒苔气囊藻体与悬挂分枝藻体的细胞显微结构比较

漂浮浒苔藻体主枝均已形成气囊,且气囊藻

体中发白面积比例较大并呈斑块状(图版 I - 1)。进一步通过细胞显微结构观察,发现发白藻体的细胞可以分为 3 种状态:(1)藻体细胞质向一边偏移或向中央萎缩变色(图版 I - 2,3);(2)藻体细胞质颗粒化后褪色变白,失去活性(图版 I - 4,5);(3)营养细胞形成生殖细胞囊后,放散出繁殖体成空细胞(图版 I - 6)。而悬挂分枝则多为管状,少部分为丝状,颜色较绿且无明显斑块(图版 I - 7),细胞内容物充盈,多呈营养细胞状态,仅少部分细胞细胞壁增厚、细胞质萎缩(图版 I - 8,9)。可见,悬挂分枝藻体的细胞多呈活跃生长状态,而气囊藻体的细胞处于逐渐死亡状态。

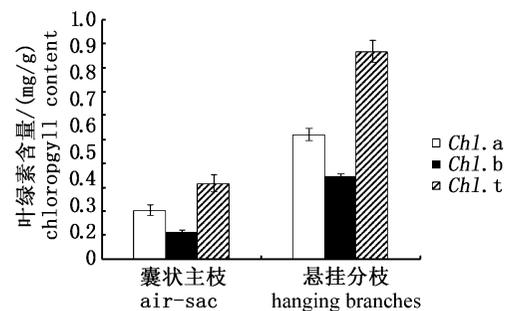


图4 漂浮浒苔气囊藻体与悬挂分枝藻体的叶绿素含量比较
Fig.4 Floating air-sac of *Ulva prolifera* algae and hanging branches chlorophyll content comparison

2.5 气囊与悬挂分枝生长潜力

将气囊与悬挂分枝分别培养一周后观察其细胞形态变化。气囊主枝经过最适条件培养后,藻体仍然呈白绿色且白色斑块范围进一步扩大(图版 II - 1),显微镜下观察到其细胞部分已死亡,细胞壁增厚,细胞间隙增大,藻体有解体分离趋势(图版 II - 2);未死亡的细胞都已形成生殖细胞囊,且多数细胞已经放散出繁殖体形成空细胞(图版 II - 3,4),在藻体周围的海水中也存在大量的活跃繁殖体(图版 II - 5,6)。悬挂分枝经培养后,藻体细胞仍处于营养细胞状态,且细胞质萎缩部分减少(图版 II - 7 - 9)。

3 讨论

3.1 漂浮浒苔藻体悬挂分枝现象

在海水潮流和风力的共同作用下,浒苔由黄海南部向北部漂移并大量聚集^[18-20]。我们在

2011 - 2014 年海上监视绿潮暴发时,在江苏滨海、日照、青岛等海域均发现漂浮浒苔存在悬挂分枝现象。

在实验室室内培养的绿海藻优势种浒苔的适应光强为 $20 \sim 400 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,最适生长条件为 $100 \sim 120 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,当光照强度大于 $400 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时藻体进入衰亡状态直至完全死亡^[21-22]。而在对绿潮的跟踪监测过程中测量所得野外自然光辐照强度平均在 $1\,000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 以上,在此条件下浒苔应皆处于衰亡状态甚至全部死亡。由于漂浮气囊的遮荫效果,悬挂分枝在海水中所承受的光照强度大大减弱。

由于苏北浅滩水深较浅,海底沉积物易受到风浪的搅动,南黄海海水透明度远低于北黄海(图 5),并且由于冬季海上风速较夏季更快,因而冬季黄海的透明度远高于夏季。绿海藻在夏季向北黄海漂移的过程中所接受的光照强度不断增强,经过日照海域的绿海藻颜色显著变浅,已处于衰亡状态。漂移在北黄海漂浮的绿海藻已开始进入衰亡期,藻体状态较差,生长率较低。绿海藻漂浮于海面上时,其囊状藻体直接接触阳光且部分暴露在空气中,而悬挂分枝完全浸没在海水中并有囊状藻体替其遮挡阳光。

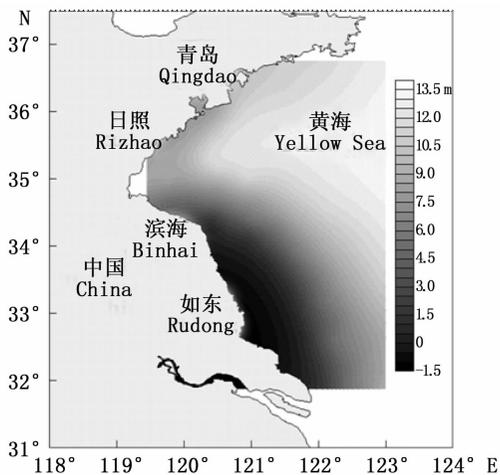


图 5 中国黄海海水透明度

Fig. 5 Seawater transparency in the Yellow Sea

3.2 漂浮浒苔藻体悬挂分枝的光合生理研究

叶绿素荧光参数与光合作用中各个反应过程都紧密相关,任何逆境对光合作用中各过程的影响都可以通过叶绿素荧光参数的变化反映出来。因此,叶绿素荧光参数可作为逆境条件下植

物抗逆反应的重要指标之一^[23]。当光照、温度、盐度等环境因子处于过高或者过低的极端水平时,会对浒苔产生不利的影响。叶绿素荧光技术的优点为:活体测定,在不损伤藻体的前提下进行迅速测定,且灵敏度高,操作简便^[24]。本研究利用叶绿素荧光仪 Phyto-PAM (德国 walz) 测定不同状态浒苔的叶绿素荧光参数, F_v/F_m 反映的是当所有 PS II 反应均处于开放状态时的量子产量^[25-26],反映了植物的潜在最大光合能力,是检测植物体生长状态最重要和最常用的参数。非环境胁迫条件下浒苔叶状体的荧光参数 F_v/F_m 变化极少,不受生长条件的影响,即在正常生理状态下, F_v/F_m 是一个很稳定的值,通常认为绿藻的 F_v/F_m 介于 $0.7 \sim 0.75$ 之间^[21,27]。 $Y(II)$ 反映了当前光照下 PS II 的实际量子产量,即植物的实际光合效率。当 F_v/F_m 和 $Y(II)$ 数值下降时,表明植物受到了胁迫。

在石莼属海藻体内,光系统 II (PS II) 对环境条件的胁迫极为敏感,因此它常被用于指示藻类对上述指标的响应程度。通过对叶绿素荧光参数变化的监测来间接观察光合作用的变化是一种非常简便、快捷、可靠的方法。浒苔产生气囊后可以长期漂浮于海面上,随着水流风浪向北方海域漂移。在强烈的日光下,漂浮的气囊主枝交缠在一起,可以替悬挂其下的分枝遮挡部分光照,从而保证了浒苔的生存。漂浮气囊光合作用较差,细胞开始衰亡,藻体处于胁迫状态。经过适宜条件培养后释放繁殖体或直接死亡解体;悬挂分枝生理状态较好,叶绿素含量显著高于漂浮气囊,光合效率也较高,细胞结构饱满,属于健康藻体。悬挂分枝呈管状或丝状藻体,藻龄较低,在适宜条件下能够保持健康状态,在漂浮分枝保护下可以悬浮在海水中避光并持续生长,若受到光照刺激也可以生成气囊,继续漂浮并保护其他分枝。

这种漂浮-悬挂的复合漂浮方式大大增加了浒苔的生存能力,是浒苔成为绿海藻优势种的原因之一。此外,本研究中还发现藻体叶绿素含量与藻体健康等级及光合活性 F_v/F_m 呈显著正相关,这一结论也与国外学者研究相一致^[28]。

3.3 漂浮藻体悬挂分枝藻体的显微结构研究

悬挂分枝在形态上与健康浒苔藻体相一致,呈深绿色或鲜绿色,由单层细胞组成中空管状

体,体长可达 1 m,直径可达 2~3 mm,主枝明显且高度分枝,有些藻体分枝密集呈羽毛状,细胞形状多为圆形或多角形,细胞直径 20~40 μm ,具有较多蛋白核^[29]。浒苔的截面观察具有典型的单层细胞管状结构,细胞位于单层藻体中央,管状叶状体被一层蛋白聚糖覆盖,厚度能够达到 5 μm ,且每个细胞都含有一个或多个蛋白核。然而浒苔为了适应环境的变化(营养、盐度等),会发生一些形态上的改变,从而更好地适应不断改变的生存环境,在形态上有较强的可塑性^[30]。

3.4 漂浮绿潮耐高光强适应性研究

研究发现,在基本稳定的环境条件下绿藻主要以营养生殖的方式增加其生物量,而环境因子的剧烈变化可造成其生殖方式的改变^[31]。1 cm^2 单层浒苔藻体叶片可以产生约 $6.62 \times 10^6 \sim 2.65 \times 10^7$ 个生殖细胞,且放散出的生殖细胞中 91.6%~96.4% 可以成功萌发形成新藻体^[32]。在绿潮暴发高峰期 1 g 浒苔藻体形成的生殖细胞囊完全放散生殖细胞后,可以产生至少 2.8×10^8 株新藻体。浒苔这种惊人的繁殖潜力是绿潮在海区中能够大规模暴发的重要原因之一。悬挂分枝在漂浮气囊的遮荫效果下可以大量聚集生长,为黄海绿潮暴发的巨大生物量提供了物质基础。而漂浮气囊在强烈光照下放散出的繁殖体可以附着在悬挂分枝上发育成新的藻株,同时也为下一次绿潮暴发提供了种源基础。

参考文献:

- [1] BLOMSTER J, BACK S, FEWER DP, et al. Novel morphology in *Enteromorpha* (Ulvophyceae) forming green tides [J]. *American Journal of Botany*, 2002, 89(11): 1756–1763.
- [2] ANDERSON D M, GLIBERT P M, BURKHOLDER J M. Harmful algal blooms and eutrophication: Nutrient sources, composition, and consequences [J]. *Estuaries*, 2002, 25(4): 704–726.
- [3] NELSON T A, LEE D J, SMITH B C. Are “greentides” harmful algal blooms Toxic properties of water-soluble extracts from two bloom-forming macroalgae, *Ulva fenestrata* and *Ulva riaobscura* (Ulvophyceae) [J]. *Journal of Phycology*, 2003, 39(5): 874–879.
- [4] ZHANG J H, HUO Y Z, YU K F, 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.
- [5] HODGKISS I J, LU S H. The effects of nutrients and their ratios on phytoplankton abundance in Junk Bay, Hong Kong [J]. *Hydrobiologia*, 2004, 512(1): 215–229.
- [6] 李大秋, 贺双颜, 杨倩, 等. 青岛海域浒苔来源与海外分布特征研究 [J]. *环境保护*, 2008(16): 45–46.
- [7] LI D Q, HE S Y, YANG Q, et al. Analysis on the impact factors of detecting green tides by remote sensing [J]. *Environmental Protection*, 2008(16): 45–46.
- [8] LELIAERT F, MALTA E J, ENGELEN A H, et al. Quindao algal bloom culprit identified [J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2008, 56(9): 1516.
- [9] FOYN B. Diploid gametes in *Ulva* [J]. *Nature*, 1962, 193(4812): 300–301.
- [10] LITTLER M M, LITTLER D S. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: Field and laboratory tests of a functional form model [J]. *The American Naturalist*, 1980, 116(1): 25–44.
- [11] KIIRIKKI M, LEHVO A. Life strategies of filamentous algae in the northern Baltic Proper [J]. *Sarsia*, 1997, 82(3): 259–267.
- [12] HIRAOKA M, ENOMOTO S. The induction of reproductive cell formation of *Ulva pertusa* Kjellman (Ulvales, Ulvophyceae) [J]. *Phycological Research*, 1998, 46(3): 199–203.
- [13] ZHANG J H, HUO Y Z, ZHANG Z L, et al. Variations of morphology and photosynthetic performances of *Ulva prolifera* during the whole green tide blooming process in the Yellow Sea [J]. *Marine Environmental Research*, 2013, 92: 35–42.
- [14] 姜红霞, 倪雪, 胡宝云, 等. 黄海海域漂浮浒苔的生理特性 [J]. *江苏农业科学*, 2015, 43(2): 355–357.
- [15] JIANG H X, NI X, HU B Y, et al. Photosynthetic characteristics of free-floating *Ulva prolifera* in Yellow Sea [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2015, 43(2): 355–357.
- [16] 苏正淑, 张宪政. 几种测定植物叶绿素含量的方法比较 [J]. *植物生理学通讯*, 1989(5): 77–78.
- [17] SU Z S, ZHANG X Z. A comparison of several methods of measurement of chlorophyll in plants [J]. *Plant Physiology Communications*, 1989(5): 77–78.
- [18] 湛素华, 王维民, 蔡清. 绿藻石莼叶绿素提取工艺的研究 [J]. *食品科技*, 2008(2): 172–175.
- [19] CHEN S H, WANG W M, CAI Q. Study on the optimum extraction condition of the chlorophyll from *Ulva pertusa* [J]. *Food Science and Technology*, 2008(2): 172–175.
- [20] 杨振德. 分光光度法测定叶绿素含量的探讨 [J]. *广西农业大学学报*, 1996, 15(2): 145–150.
- [21] YANG Z D. Studies on the determination of chlorophyll content by spectrophotometric method [J]. *Journal of Guangxi Agricultural University*, 1996, 15(2): 145–150.
- [22] 孙立娥. 绿潮遥感探测影响因素分析 [D]. 青岛: 青岛大学, 2012.
- [23] SUN L E. Analysis on the impact factors of detecting green tides by remote sensing [D]. Qingdao: Qingdao University,

- 2012.
- [18] SUN S, WANG F, LI CL, et al. Emerging challenges: massive green algae blooms in the Yellow Sea [J/OL]. Nature Proceedings, 2008, <http://precedings.nature.com/documents/2266/version/1>.
- [19] LIU D Y, KEESING J K, XING Q G, et al. World's largest macroalgal bloom caused by expansion of seaweed aquaculture in China [J]. Marine Pollution Bulletin, 2009, 58(6): 888 - 895.
- [20] JIANG P, WANG J F, CUI Y L, et al. Molecular phylogenetic analysis of attached Ulvaceae species and free-floating *Enteromorpha* from Qingdao coasts in 2007 [J]. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2008, 26(3): 276 - 279.
- [21] 崔建军, 朱文荣, 施建华, 等. 浒苔规模化人工育苗技术研究[J]. 上海海洋大学学报, 2014, 23(5): 697 - 705.
CUI J J, ZHU W R, SHI J H, et al. Studies on the technology of artificial breeding of *Ulva prolifera* on a largescale[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2014, 23(5): 697 - 705.
- [22] 王建伟. 浒苔生态因子研究及发育形态学观察[D]. 苏州: 苏州大学, 2007.
WANG J W. Effect of ecological impacts and morphological development in *Enteromorpha prolifera* (Chlorophyta) [D]. Suzhou: Soochow University, 2007.
- [23] 殷秀敏. 酸雨、UV-B 和光强胁迫对 5 种常绿阔叶树幼苗叶绿素荧光和生长特性的比较研究[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2010.
YIN X M. The comparing research on chlorophyll II fluorescence characteristics and growth of five evergreen broad-leaved seedlings under the stress of acid rain, UV-B and light stress [D]. Hangzhou: Zhejiang A&F University, 2010.
- [24] LOGAN B A. Chlorophyll a fluorescence: A signature of photosynthesis [J]. The Journal of the Torrey Botanical Society, 2005, 132(4): 650 - 652.
- [25] 王阳阳, 霍元子, 曹佳春, 等. 低温、低光照强度对扁浒苔生长的影响[J]. 中国水产科学, 2010, 17(3): 593 - 599.
WANG Y Y, HUO Y Z, CAO J C, et al. Influence of low temperature and low light intensity on growth of *Ulva compressa* [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(3): 593 - 599.
- [26] 汤文仲, 李信书, 黄海燕, 等. 不同光强和温度对长石莼(缘管浒苔)光合作用和叶绿素荧光参数的影响[J]. 水产学报, 2009, 33(5): 762 - 769.
TANG W Z, LI X S, HUANG H Y, et al. Effects of different light intensity and temperature treatment on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in *Ulvalinza* [J]. Journal of Fisheries of China, 2009, 33(5): 762 - 769.
- [27] GAO S, SHEN SD, WANG GC, et al. PSI-driven cyclic electron flow allows intertidal macro-algae *Ulva* sp. (Chlorophyta) to survive in desiccated conditions [J]. Plant & Cell Physiology, 2011, 52(5): 885 - 893.
- [28] ARNON D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris* [J]. Plant Physiology, 1949, 24(1): 1 - 15.
- [29] 王建伟, 林阿朋, 李艳燕, 等. 浒苔(*Enteromorpha prolifera*)藻体发育的显微观察[J]. 生态科学, 2006, 25(5): 400 - 404.
WANG J W, LIN A P, LI Y Y, et al. Microscopic observation on the development of *Enteromorpha prolifera* (Chlorophyta) [J]. Ecological Science, 2006, 25(5): 400 - 404.
- [30] MSHIGENI K E, KAJUMULO AA. Effects of the Environment on Polymorphism in *Ulva fasciata* Delile (Chlorophyta, Ulvaceae) [J]. Botanica Marina, 1979, 22(3): 145 - 148.
- [31] 王浩东. 浒苔(*Ulva prolifera*)生殖遗传学的初步研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2012.
WANG H D. Preliminary study on reproductive genetics of *Ulva prolifera* [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2012.
- [32] 陈群芳, 何培民, 冯子慧, 等. 漂浮绿潮藻浒苔孢子/配子的繁殖过程[J]. 中国水产科学, 2011, 18(5): 1069 - 1076.
CHEN Q F, HE P M, FENG Z H, et al. Reproduction of spores/gametes of floating green tide algae *Ulva prolifera* [J]. Journal of Fisheries Science of China, 2011, 18(5): 1069 - 1076.

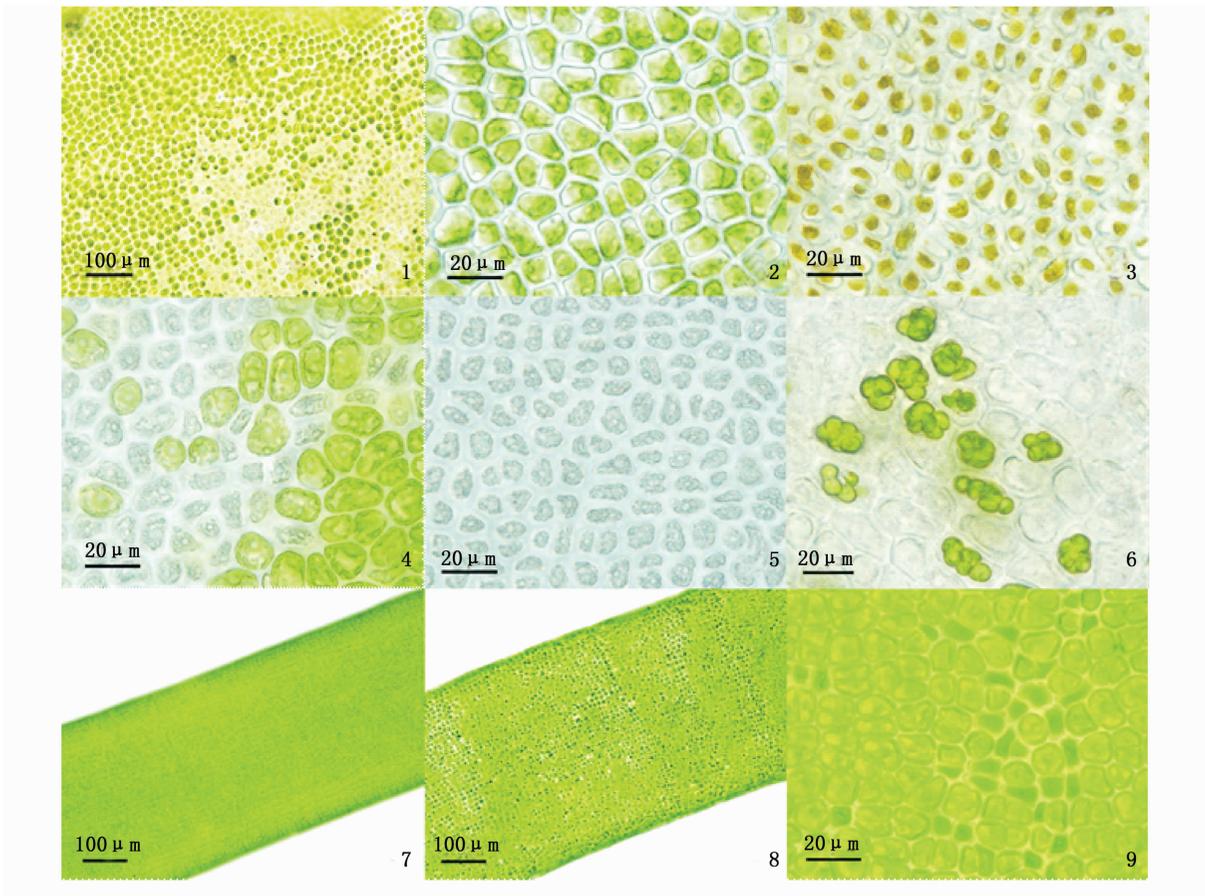
An adjustment mechanism to high light intensity for free-floating *Ulva* in the Yellow Sea

WU Qing¹, ZHANG Jianheng², ZHAO Sheng³, LIU Caicai⁴, ZHANG Linhui¹, JI Xiao⁴, SONG Wenpeng³, XU Ren⁴, HE Peimin¹

(1. College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 3. The State Oceanic Administration of the North Sea Environmental Monitoring Center, Qingdao 266033, Shandong, China; 4. East China Sea Branch of State Oceanic Administration, Shanghai 200137, China)

Abstract: In this paper, the phenomenon of filamentous branches hanging and their adjustment mechanism to the high light intensity for the free-floating green tide algae (*Ulva prolifera*) blooming in the Yellow Sea were studied. Yearly field surveys have been carried out throughout the occurring of green tide in the Yellow Sea during the past three years (2012 – 2014). The results showed that free-floating green algae can be divided into two parts—— floating air-sac and filamentous branches hanging under water. The floating air-sac bleached to death due to the stress of the high solar irradiance, whereas the filamentous branches could avoid specular adversity stress to survive. In July 2014, free-floating green algae were collected in the Qingdao Sea area, the air-sac and suspending filamentous branches were taken out for the measurement of chlorophyll fluorescence parameters, buoyancy and microscopic observation of cell structure. The floated air-sac *Ulva* thallus was white and green, and its F_v/F_m average value was about 0.29, concentration of chlorophyll was about 0.32 mg/g, with shrinking cytoplasm most skewed or discoloration. Suspending branches showed fresh green and its F_v/F_m value was relatively higher, the average was about 0.6, and the chlorophyll concentration was 0.87 mg/g, the thallus was filled with cell contents, and only a few cells began to shrink. Air-sac and suspending branches were separately cultivated at 25 °C under 80 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ for a second observation a week later. Air-sac formed germ cell capsule and further formed the empty cells; suspending branches grew healthily and its shrinking cytoplasm ratio decreased after being cultivated.

Key words: green tides; *Ulva prolifera*; hanging branches; chlorophyll fluorescence parameters; air-sac

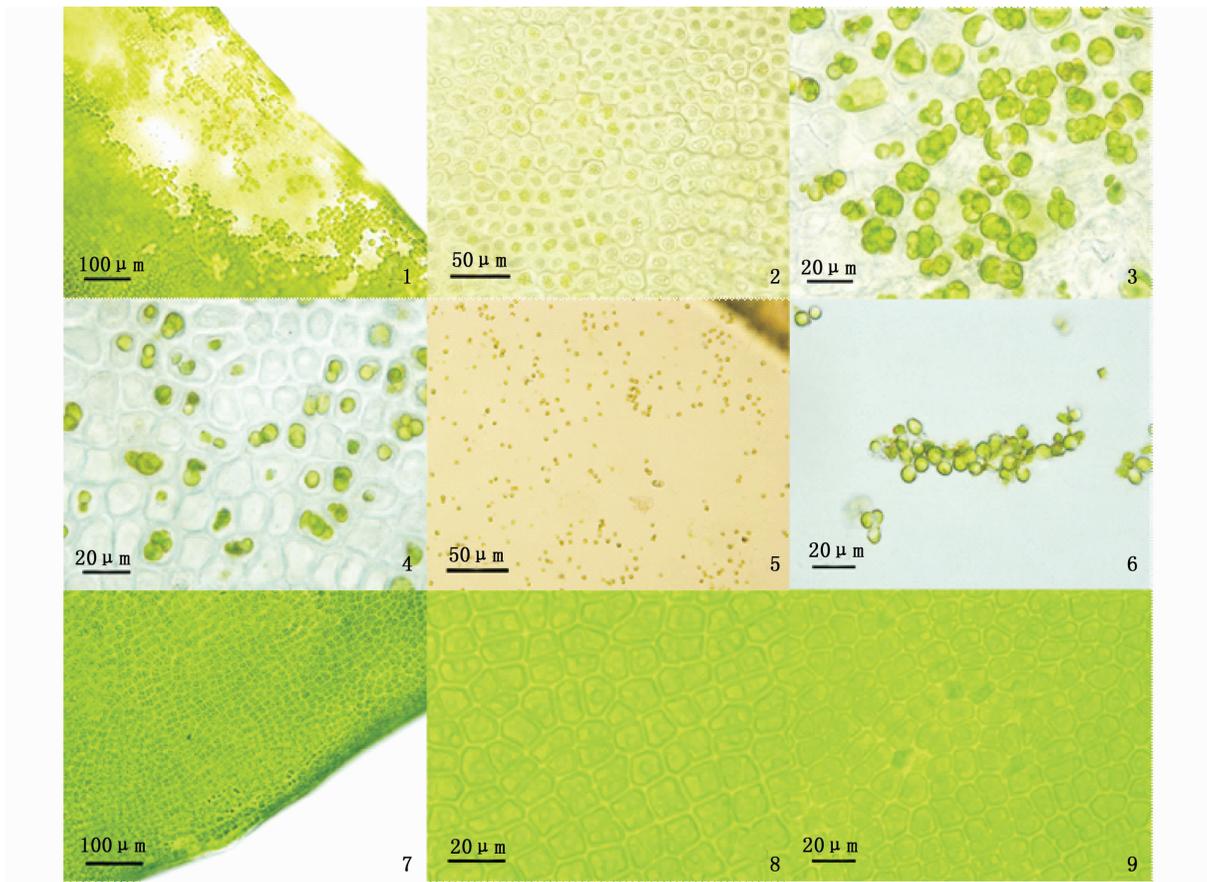


图版 I 漂浮浒苔细胞显微结构

Plate I Floating *Ulva prolifera* cell microstructure

1. 漂浮气囊藻体上的白色斑块; 2. 藻体细胞质向一边偏移; 3. 藻体细胞质萎缩变色; 4. 部分细胞质颗粒化后褪色; 5. 细胞质颗粒化后变白死亡; 6. 藻体形成生殖细胞囊; 7. 悬挂分枝藻体呈健康营养细胞状态; 8. 部分藻体细胞质萎缩发白; 9. 少部分细胞细胞质萎缩。

1. Floating air-sac white patches on the body; 2. Cell mass migration to one side; 3. Cell mass atrophy; 4. Part of the cytoplasm after graining fade; 5. White granular cytoplasm after death; 6. Algae body form germ cell capsule; 7. Hanging branches algae body health and nutrition cell state; 8. Part of the cell mass atrophy pale; 9. A small number of cell cytoplasm.



图版 II 培养 10 d 后漂浮气囊及悬挂主枝显微细胞结构

Plate II Cell microstructure of floating air-sac and major hanging branches after cultivation for ten days

1. 漂浮气囊藻体白色斑块面积较大; 2. 细胞壁增厚且间隙增大; 3. 形成生殖细胞囊; 4. 部分繁殖体未放散完全; 5. 漂浮气囊藻体周围海水中的繁殖体; 6. 繁殖体聚集固着; 7. 悬挂分枝藻体呈健康绿色; 8. 健康营养细胞; 9. 少部分细胞细胞质略萎缩。
1. Floating air-sac body white patch area is larger; 2. Cell wall thickening and clearance increases; 3. Capsule formation of reproductive cells; 4. Tossing in reproductive body not fully; 5. Balloon floating algae breeding in the surrounding water bodies; 6. Propagule gathered fixation; 7. A healthy green algae hanging branches; 8. Health and nutrition cells; 9. A small number of cell cytoplasm shrink slightly.