

文章编号: 1674 - 5566(2011)01 - 0121 - 05

浒苔对 $\text{NO}_3 - \text{N}$ 和 $\text{PO}_4 - \text{P}$ 吸收动力学特征

王阳阳^{1,2}, 霍元子^{1,2}, 田千桃¹, 何培民^{1,2}

(1. 上海海洋大学 水产与生命学院, 上海 201306; 2. 上海海洋大学 海洋科学研究院, 上海 201306)

摘要: 研究了浒苔 (*Ulva prolifera*) 对 $\text{NO}_3 - \text{N}$ 和 $\text{PO}_4 - \text{P}$ 吸收动力学特征。结果表明: (1) 浒苔藻体密度与 $\text{NO}_3 - \text{N}$ 和 $\text{PO}_4 - \text{P}$ 的去除率成正比; (2) 浒苔对氮、磷的吸收速率与介质中氮、磷含量可用 Michaelis-Menton 方程来描述 ($R^2 > 0.95$); (3) 浒苔对 $\text{NO}_3 - \text{N}$ 和 $\text{PO}_4 - \text{P}$ 吸收速率与时间均呈幂函数关系 ($R^2 > 0.96$), 并存在 3 个不同的生理阶段: 在 60 min 内呈快速吸收阶段, 最大吸收速率分别达到了 250.43 和 5.82 $\mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{h})$, 而在 60 ~ 320 min 内吸收速率变化相对缓慢, 最大吸收速率为 155.12 和 2.36 $\mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{h})$, 在 320 ~ 720 min 内吸收速率基本接近平衡, 此时浒苔对 $\text{NO}_3 - \text{N}$ 和 $\text{PO}_4 - \text{P}$ 的最大吸收速率为 36.72 和 1.32 $\mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{h})$ 。该研究结果为探究浒苔爆发机制及其海洋生态效应评估提供了理论依据。

研究亮点: 浒苔爆发是海洋富营养化问题的表象之一, 对近海海洋环境产生了巨大影响, 但人们对它爆发生理生态以及去富营养化生态修复功能认识相对不足。研究浒苔对氮磷的吸收动力学, 对理解其机制具有重要意义。利用酶促动力学米氏 (Michaelis-Menton) 方程建立了稳态时浒苔对 $\text{NO}_3 - \text{N}$ 、 $\text{PO}_4 - \text{P}$ 的吸收理论模型, 并提出浒苔在较短时间内对氮磷的吸收速率方程的半饱和参数及最大吸收速率, 对理解水体营养盐与浒苔爆发机制的关系提供了重要参考。

关键词: 浒苔; 氮磷吸收动力学; 爆发机制

中图分类号: X 503.225, X 55

文献标识码: A

绿潮主要指由浒苔、石莼、硬毛藻和刚毛藻等底栖绿藻过度生长导致的沿海绿带现象^[1]。从 1980 年开始, 世界上许多国家均相继爆发了石莼科 (Ulvaceae) 海藻引起的“绿潮”^[2]。2008 年中国沿海发生了绿潮大规模爆发的灾害性重大事件, 仅青岛沿岸就打捞鲜浒苔达 120 万吨之多^[3], 对海洋生态环境和海洋经济造成了一定的影响。与国外不同, 我国近两年来发生的绿潮生物则主要为浒苔类大型海藻^[2]。

浒苔 (*Ulva prolifera*) 也叫“苔条”、“苔菜”, 由单层细胞组成的中空管状体, 基部以固着器附着岩石, 藻体长可达 1 ~ 2 m, 直径可达 2 ~ 3 mm, 是我国海洋野生植物中极为丰富的大型经济藻类, 它广泛地分布于中、低潮区的砂砾、岩石、滩涂和

石沼海岸中^[4]。

沿海海域的富营养化是导致大型海藻大量繁殖的主要原因之一^[5]。海藻对营养盐的吸收特性早有研究。自 1967 年 Dugdale 提出用酶促动力学米氏 (Michaelis-Menton) 方程表示稳态时藻类对 $\text{NO}_3 - \text{N}$ 、 $\text{NH}_4 - \text{N}$ 的吸收理论模型以来, 许多学者开始了用模型来描述稳态时藻类或大型水生植物对营养盐的吸收特性^[6-8]。近年来的研究表明, 大型海藻在饥饿状态下有对营养盐高速吸收的特性: 刘静雯和董双林^[9]等研究了细基江蓠和孔石莼对氨氮的吸收特性; 温珊珊等^[10]比较了真江蓠在氮元素半饥饿和氮饱和状态下的氨氮的吸收动力学特征以及不同起始浓度氨氮对其吸收速率的影响; 何洁等^[11]对条浒苔的氮磷吸

收稿日期: 2010-06-28 修回日期: 2010-09-16

基金项目: 国家自然科学基金 (30371101); 国家海洋局绿潮灾害专项 (LC03 - 01); 海洋赤潮灾害监测重点实验室开放课题 (MATHAB200907、MATHAB200912); 上海市水生生物学重点学科资助项目 (S30701); 上海高校选拔培养优秀青年教师科研专项基金 (ssc08002)

作者简介: 王阳阳 (1985 -), 女, 硕士研究生, 专业方向为水域环境生态修复。E-mail: wangyang0121@ hotmail. com

通讯作者: 何培民, Tel: 15692165272; E-mail: pmhe@ shou. edu. cn

收动力学特征进行了研究。探讨藻类对各种营养元素的吸收情况以及吸收机理,可以了解藻类的生态习性、特点和生理特征,并通过获得有关参数可阐释藻类在生态系统中的功能^[7]。

本文以浒苔属的浒苔为实验材料,在室内静止水体条件下,对浒苔氮磷吸收动力学及营养盐在浒苔生长过程中的作用进行了初步研究,为探究浒苔的爆发条件、生长过程及去富营养化生态修复功能提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 实验材料与预培养

实验用浒苔采自青岛第一海水浴场。选择健康藻体,使用消毒海水清洗并去除表面附着物,将藻体培养于 VSE 培养液^[12]。预培养的温度为(25±0.5)℃、盐度为 26、60 μmol/(m²·s)、光照强度、光暗周期分别为 12 h:12 h,连续充气培养于 5 L 三角烧瓶中。每隔 3 d 添加 1 次 VSE 培养液,每 5 d 换一次消毒海水。

1.2 浒苔饥饿处理

将海藻分别置于氮限制(总的无机氮含量 < 3 μmol/L)和磷限制(无机磷含量 < 0.30 μmol/L)的海水介质中,连续饥饿培养 20 d,每隔 5 d 分别补充除氮和磷外的其他营养成分,其他培养条件和预培养条件相同。

1.3 实验方法

1.3.1 不同密度藻体氮、磷吸收速率实验

实验一组:设置海藻密度为 1、2、3、4、5、7.5 和 10 g/L 的 7 个梯度,每个梯度 3 个重复。NO₃-N 浓度为 200 μmol/L。实验二组:设置海藻密度为 1、2、3、4、5、7.5 和 10 g/L 的 7 个梯度,每个梯度 3 个重复。PO₄-P 浓度为 30 μmol/L。实验开始后每 2 h 测一次氮、磷含量,共取水样 4 次。实验结束后,将海藻于 60℃ 烘干至恒重后称其干重。

1.3.2 不同氮、磷浓度下浒苔吸收速率实验

实验一组:设置 PO₄-P 浓度为 1、3、6、10、15、20、30 和 40 μmol/L 共 8 个梯度,分别称取 0.5 g 鲜重的海藻进行培养,每个梯度设 3 个重复。实验二组:NO₃-N 浓度设置为 3、5、10、15、20、30、45 和 65 μmol/L 共 8 个梯度,分别称取 0.3 g 鲜重的海藻进行培养,每个梯度设 3 个重复。在实验开始后 1h、2h 和 4h 取水样测定氮、磷含量,实验结束后将海藻于 60℃ 烘干至恒重后称其干重。

1.3.3 特定氮磷浓度下浒苔吸收速率实验

实验一组:设置 PO₄-P 的初始浓度为 30 μmol/L,称取 0.5 g 鲜重的海藻进行培养。实验二组:设置 NO₃-N 的初始浓度为 200 μmol/L,称取 0.3 g 鲜重的海藻进行培养。两组实验分别于开始后的 15、30、45、60、120、200、320、480 和 720 min 共 9 个时间段取水样,测定氮磷含量,实验结束后将海藻于 60℃ 烘干至恒重后称其干重。

1.3.4 NO₃-N 和 PO₄-P 含量的测定方法

采用荷兰 SKALAR[®]连续流动分析仪对氮磷含量进行测定。

1.4 数据处理

1.4.1 吸收速率的计算

藻体氮、磷吸收速率即为单位藻体重量吸收氮、磷的速率,用下式计算:

$$v = \frac{(C_{t-1} - C_t) \cdot V}{t \cdot B} \quad (1)$$

式中: v 为吸收速率[μmol/(g·h)]; C_{t-1} , C_t 分别为每次取样时间间隔的起始和结束时介质中氮磷的浓度(μmol/L); V 为每次取样时间间隔起始的培养液体积(L); t 为每次取样的时间间隔(min); B 为海藻干重(g)。

Michaelis-Menten 方程:

$$V = V_{\max} \times \frac{C}{K_s + C} \quad (2)$$

式中: V 为吸收速率[μmol/(g·h)]; V_{\max} 为最大吸收速率[μmol/(g·h)]; C 为介质中营养盐浓度(μmol/L); K_s 为半饱和常数。

1.4.2 数据分析

海藻对氮、磷的吸收动力学参数利用 SPSS 13.0 软件进行 One-Way 方差分析(ANOVA)及 Duncan 多重比较,利用 Excel 及 OriginPro 7.5 作图。差异显著水平 $P < 0.05$,所得数据均以平均值 ± 标准差表示。

2 结果与分析

2.1 不同藻体密度对氮、磷去除效率的影响

从图 1 和 2 可知,在实验藻体密度范围内,藻体密度越大,PO₄-P 和 NO₃-N 浓度的降低速率越快,但随着实验时间延长,浒苔对 PO₄-P 和 NO₃-N 的吸收速率减慢。4 h 后氮、磷浓度达到平衡,藻体密度为 10 g/L,实验 6 h 后,浒苔培养介质中 PO₄-P 的浓度比起始时降低 94.27%。

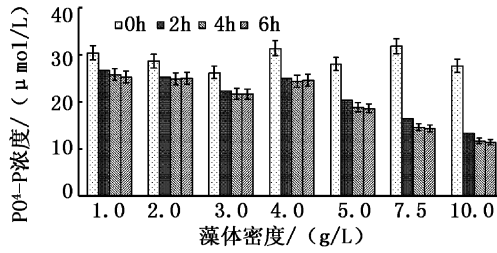


图1 不同藻体密度对培养介质中 PO₄-P 浓度的影响
Fig.1 Effects of algal densities on the concentration of PO₄-P in the culture medium

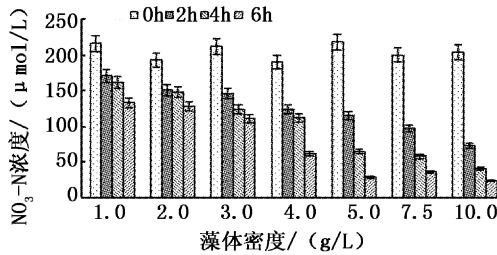


图2 不同藻体密度对培养介质中 NO₃-N 浓度的影响
Fig.2 Effects of algal densities on the concentration of NO₃-N in the culture medium

2.2 不同氮、磷浓度下浒苔吸收动力学特征

图3、4 表明,浒苔对 PO₄-P 和 NO₃-N 的吸收符合饱和吸收动力学特征。随着培养介质中氮、磷浓度的增加,浒苔对两种营养盐的吸收速率也随之增加,但增加的速率逐渐降低;随着时间的延长,浒苔对 PO₄-P 和 NO₃-N 的吸收速率逐渐降低。以实验的 4 h 为限,非线性回归分析得出浒苔吸收 PO₄-P 和 NO₃-N 的动力学 Michaelis-Menten 方程如下,由方程可知,浒苔对 PO₄-P 的最大吸收速率 V_{max} 为 3.345 μmol/(g·h),半饱和常数 K_s 为 5.24 μmol/L;对 NO₃-N 的最大吸收速率 V_{max} 为 84.811 μmol/(g·h),半饱和常数 K_s 为 8.39 μmol/L。

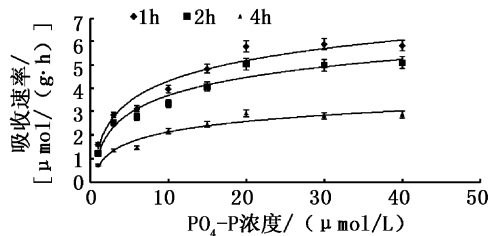


图3 不同浓度磷培养液中浒苔对 PO₄-P 的吸收动力学特征
Fig.3 Kinetics characteristics of nutrient uptake of PO₄-P for *U. prolifera* in the different phosphorus concentrations

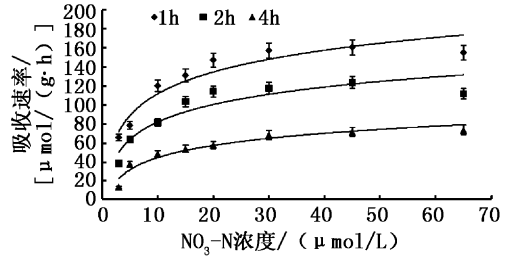


图4 不同浓度氮培养液中浒苔对 NO₃-N 的吸收动力学特征
Fig.4 Kinetics characteristics of nutrient uptake of NO₃-N for *U. prolifera* in the different nitrogen concentrations

$$V_p = 3.345 \times \frac{C_p}{5.24 + C_p} (R^2 = 0.951) \quad (3)$$

$$V_N = 84.811 \times \frac{C_N}{8.39 + C_N} (R^2 = 0.953) \quad (4)$$

式中: C_p 表示培养介质中 PO₄-P 浓度; C_N 表示培养介质中 NO₃-N 浓度。

2.3 特定氮、磷浓度下浒苔对 PO₄-P、NO₃-N 吸收动力学特征

由图5 可知,浒苔对 PO₄-P 和 NO₃-N 的吸收速率变化趋势相似,在 0 ~ 60 min 内, PO₄-P、NO₃-N 浓度快速下降,但吸收速率有快速降低的趋势,最大吸收速率分别达到了 5.82 和 250.43 μmol/(g·h),在 60 ~ 320 min 内,吸收速率逐渐降低,并趋于平缓,在 320 ~ 720 min 内,吸收速率基本不变并达到最低,分别为 1.32 和 36.72 μmol/(g·h)。统计分析得出浒苔对两种营养盐的吸收速率与时间符合幂函数分布,拟合方程为: PO₄-P: $y = 13.472x^{-0.3486} (R^2 = 0.9687)$; NO₃-N: $y = 1417.4x^{-0.5657} (R^2 = 0.9684)$

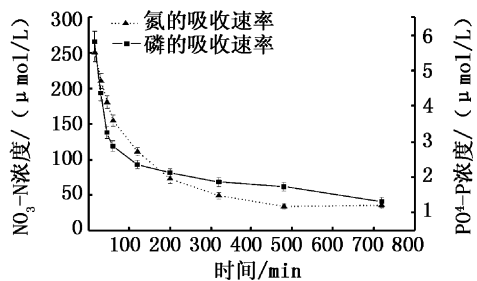


图5 浒苔对 PO₄-P 和 NO₃-N 的动态吸收速率
Fig.5 Dynamic uptake rates of PO₄-P and NO₃-N for *U. prolifera*

3 讨论

本实验表明,在不存在营养限制的条件下,浒苔藻体密度越高,对 $\text{NO}_3\text{-N}$ 和 $\text{PO}_4\text{-P}$ 的吸收速率越大,这与刘静雯和董双林^[9]对江蓠和石莼的研究结果规律一致。且在一定浓度范围内,随营养盐浓度升高,藻体对 N、P 的吸收速率也升高。钱鲁闽等^[13]的研究也表明海藻对 N、P 的吸收速率随环境中营养盐尤其是氮、磷浓度的升高而增加。这是因为营养盐浓度升高,藻体内利用 N、P 的底物浓度也随之升高,海藻的同化作用相应增加^[14],进而促进藻类对营养盐的吸收。

吸收动力学实验表明,随着 $\text{NO}_3\text{-N}$ 浓度升高,吸收率递增,实验 4 h 跨度内浒苔对硝酸盐氮的吸收符合酶促反应动力学 Michaelis-Menten 方程。其最大吸收速率 V_{\max} 为 $84.811 \mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{h})$,半饱和常数 K_s 为 $8.39 \mu\text{mol}/\text{L}$,远远高于史华明^[5]报道的浒苔在 12 h 内的 V_{\max} [$26.67 \mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{h})$] 并远远低于其 K_s ($376.32 \mu\text{mol}/\text{L}$),这说明饥饿浒苔在初始阶段表现出快速吸收营养盐的特性,其最大吸收速率远超过其它海藻,如徐永健等^[15]研究了菊花江蓠 (*Gracilaria licheoides*) 和龙须菜 (*Gracilaria lemaneiformis*) 对 $\text{NO}_3\text{-N}$ 的吸收动力学特征,实验 4 h 跨度内其 V_{\max} 分别为 $44.20 \mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{h})$ 和 $41.20 \mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{h})$,仅为浒苔的 1/2。从 V_{\max}/K_s 值来看,浒苔对 $\text{NO}_3\text{-N}$ 吸收的 V_{\max}/K_s 值为 10.109,而菊花江蓠和龙须菜分别为 8.328 和 7.682, V_{\max}/K_s 值常用来评价海藻的营养竞争能力,该值越大表示竞争越有优势^[16]。且浒苔在较低 $\text{NO}_3\text{-N}$ 浓度环境仍然可吸收 N,表明浒苔具有超强的吸收能力和生长速率。实验 6 h 后,浒苔培养介质中 $\text{NO}_3\text{-N}$ 的浓度降低 88%。说明浒苔与 HANISAK 和 HARLIN^[17]报道的刺松藻 (*Codium fragile*)、LAVERY 和 MCCOMB^[18]研究的硬毛藻 (*Chaetomorpha linum*) 和石莼 (*Ulva rigida*) 一样,均表现出饱和吸收动力学特征,即主动传递方式。

本实验中,当介质的 $\text{PO}_4\text{-P}$ 浓度为 $20 \mu\text{mol}/\text{L}$ 时,对 $\text{PO}_4\text{-P}$ 最大吸收速率为 $5.88 \mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{h})$ 。实验 6 h 后,浒苔培养介质中 $\text{PO}_4\text{-P}$ 的浓度降低 94.27%。徐永健等^[15]研究表明,龙须菜和菊花江蓠对 $\text{PO}_4\text{-P}$ 的最大吸收速率分别为 $3.05 \mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{h})$ 和 $3.10 \mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{h})$ 。说明浒苔

对 $\text{PO}_4\text{-P}$ 的吸收速率高于龙须菜和菊花江蓠。

研究表明:当介质中的氮浓度一定时, N / P 比对海藻 P 的吸收有着显著的影响,反之亦然^[13]。藻类对氮磷的吸收比例与多种因素有关。一般认为,海藻同化氮磷的比例为 30:1。浒苔对氮磷的同化比例可以远远高于 30:1,类似现象也在对江蓠属其他物种的研究中发现^[20]。极高的氮磷比对浒苔的氮吸收速率并无明显限制。这说明,浒苔吸收同化的氮磷受外界环境氮磷比的影响较小。李铁等^[19]在对中肋骨条藻的研究中发现,随着营养水平的升高,藻体的生长适宜氮磷比范围更广。富营养化海区和水产动物养殖场附近的海水营养盐浓度很高,氮磷比波动范围大,在 1 ~ 160 之间变动^[20],在这种环境中,浒苔同化氮磷的特点则具有极大的优势,可以有效地吸收水体中的氮磷,特别是对氮的吸收速率达到极高数值,几乎不受环境氮磷比变化的影响。故而,浒苔这种氮磷吸收优势及其特性是浒苔超速生长(日生长率可达 80% ~ 90%)的生理生态支撑条件,有可能是绿潮爆发的原因之一,并有待于浒苔基因组学诠释破译。同时也提示我们浒苔可能是海洋去富营养化生态修复最好的候选藻之一。

参考文献:

- [1] HIRAOKA M, OHNO M, KAWAGUCHI S, et al. Crossing test among floating *Ulva thalli* forming "green tide" in Japan[J]. *Hydrobiologia*, 2004, 512(3): 239 - 245.
- [2] 梁宗英,林祥志,马牧,等. 浒苔漂流聚集绿潮现象的初步分析[J]. *中国海洋大学学报*, 2008, 38(4): 601 - 604.
- [3] 张晓雯,毛玉泽,庄志猛,等. 黄海绿潮浒苔的形态学观察及分子鉴定[J]. *中国水产科学*, 2008, 15(5): 822 - 829.
- [4] 曾呈奎,张德瑞,张峻甫,等. *中国经济海藻志*[M]. 北京: 科学出版社, 1962.
- [5] 史华明. 浒苔对氮磷吸收和释放及与中肋骨条藻竞争关系的初步研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2009.
- [6] GEIDER R J, MACINTYRE H L, KANA T M. Dynamic model of phytoplankton growth and acclimation: response of the balanced growth rate and the chlorophyll a: carbon ratio to light, nutrient-limitation and temperature[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1997, 148: 187 - 200.
- [7] 朱小明,沈国英. 厦门港浮游生物对可溶性活性磷酸盐 (sRP) 吸收动力学的研究[J]. *厦门大学学报: 自然科学版*, 1998, 37(1): 131 - 136.
- [8] 沈根祥,姚芳,胡宏,等. 浮萍吸收不同形态氮的动力学特性研究[J]. *土壤通报*, 2006, 37(3): 505 - 508.

- [9] 刘静雯,董双林. 氮饥饿细基江篱繁枝变型和孔石药氮的吸收动力学特征[J]. 海洋学报,2004,26(2):95-103.
- [10] 温珊珊,张寒野,何文辉,等. 真江篱对氨氮去除效率与吸收动力学研究[J]. 水产学报,2008,32(5):794-803.
- [11] 何洁,刘禹,张立勇,等. 三种大型海藻吸收营养盐的动力学研究[J]. 渔业现代化,2010,37(1):1-5.
- [12] OTT F D. Synthetic media and techniques for the axenic cultivation of marine algae and flagellate[J]. Va J Sci,1965,16:205-218.
- [13] 钱鲁闽,徐永健,焦念志. 营养盐因子对两种海藻 N、P 吸收速率的影响[J]. 台湾海峡,2005,24(4):546-552.
- [14] DAWES C J, KOCH E W. Physiological responses of the red algae *Gracilaria verrucosa* and *G. tikvahiae* before and after nutrient enrichment [J]. Bull Mar Sci,1990,46(2):335-344.
- [15] 徐永健,钱鲁闽,韦玮,等. 两种大型海藻自然环境下的培养动力学研究[J]. 海洋环境科学,2007,26(2):161-165.
- [16] OKHYUN A, ROYANN J P, PAUL J H. Ammonium and nitrate uptake by *Laminaria saccharina* and *Nereocystis luetkeana* originating from a salmon sea cage farm[J]. J Appl Phycol, 1998, 10(4): 333-340.
- [17] HANISAK M D, HARLIN M M. Uptake of inorganic N by *Codium fragile*[J]. Phycol,1978,14(4):450-454.
- [18] LAVERY P S, MCCOMB A J. The nutritional ecophysiology of *Chaetomorpha linum* and *Ulva rigida* in peel znlet Western Aust[J]. Bot Mar, 1991, 34(2): 251-260.
- [19] 李铁,胡立阁,史致丽. 营养盐对中肋骨条藻和新月菱形藻生长及氮磷组成的影响[J]. 海洋与湖沼,2000,31(1):46-52.
- [20] 李秋芬,袁有宪. 海水养殖环境生物修复技术研究展望[J]. 中国水产科学,2000,7(2):90-92.

The kinetics of $\text{PO}_4\text{-P}$ and $\text{NO}_3\text{-N}$ uptake by *Ulva prolifera*

WANG Yang-yang^{1,2}, HUO Yuan-zi^{1,2}, TIAN Qian-tao¹, HE Pei-min^{1,2}

(1. College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2. Marine Scientific Research Institute, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

Abstract: This paper mainly studied the uptake kinetics of $\text{NO}_3\text{-N}$ and $\text{PO}_4\text{-P}$ by *Ulva prolifera* in laboratory. The results showed that: (1) The higher the density of algae, the higher removal efficiency on the $\text{NO}_3\text{-N}$ and $\text{PO}_4\text{-P}$ in *Ulva prolifera* is. When the algae density is 10g/L, the concentration of $\text{PO}_4\text{-P}$ in the culture medium are 94.27 percent lower than the starting time after 6 h; (2) The absorption rates of *U. prolifera* on nitrogen and phosphorus can be described by the Michaelis-Menton equation ($R^2 > 0.95$); The absorption rates of *U. prolifera* on nitrogen and phosphorus had a relationship with their contents in the medium. With increasing of $\text{NO}_3\text{-N}$ and $\text{PO}_4\text{-P}$ concentrations in the medium, the absorption rates are at higher levels and eventually leveling off balance. When the concentrations of $\text{PO}_4\text{-P}$ rise to 20 $\mu\text{mol/L}$, or $\text{NO}_3\text{-N}$ rise to 45 $\mu\text{mol/L}$ in the medium, the uptake rates both reached the maximum. (3) With the extension of time, there were three different stages for *U. prolifera* uptaking $\text{NO}_3\text{-N}$ and $\text{PO}_4\text{-P}$: the first 60 min, called rapid uptake stage, within the the maximum uptake rate of 250.43 and 5.82 $\mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{h})$, respectively, while in the subsequent 60-320 min the changes of uptake rates are relatively slow, and with the maximum absorption rate of 155.12 and 2.36 $\mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{h})$, respectively. After 320-720 min, the uptake rates are close to flat, the maximum absorption rates of *U. prolifera* are 36.72 and 1.32 $\mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{h})$, respectively. This study provided a theoretical basis for exploring the mechanism of *U. prolifera* outbreak and its marine ecological effects assessment.

Key words: *Ulva prolifera*; N and P uptake kinetics; outbreak mechanism