

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

夏斌 马绍赛* 崔毅 陈碧鹃 陈聚法 宋云利 毛玉泽 蒋增杰

(农业部海洋渔业资源可持续利用重点开放实验室 山东省渔业资源与生态环境重点实验室
中国水产科学研究院黄海水产研究所, 青岛 266071)

摘要 根据2008年7月9~14日对黄海绿潮暴发区生态环境要素的调查数据,重点研究了调查海域温盐、溶解氧和营养盐的分布特征及其与绿潮发生的关系。结果表明,溶解氧的平均值为9.22 mg/L,整体处于过饱和状态,呈北高南低,西高东低的分布趋势。溶解无机氮的平均值为9.07 $\mu\text{mol/L}$,呈现出南高北低,苏北沿岸向离岸方向逐渐降低的趋势;活性磷酸盐的平均值为0.19 $\mu\text{mol/L}$,呈现出东高西低,自外海向海洲湾方向递减的趋势。在调查海域的东部出现营养盐高值区。通过分析温度、盐度、溶解氧、营养盐与绿潮发生的关系发现,温度、盐度和溶解氧均处于浒苔藻体生长和孢子释放的适应范围内。大面积浒苔聚集区的表层海水 DIN 和 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 的平均含量分别为14.89和0.27 $\mu\text{mol/L}$,营养盐含量要明显高于调查海域其他海区营养盐的含量,表明充足的营养盐是绿潮发生的物质基础。同时调查海区表层、10 m层和底层 N/P(摩尔比)比值的平均值分别为702、194和411,均远大于 Redfield 值,由此可见,该调查水域主要受到磷的潜在限制。

关键词 浒苔 绿潮 溶解氧 营养盐 黄海

中图分类号 X55 **文献标识码** A **文章编号** 1000-7075(2009)05-0094-08

Distribution of temperature, salinity, dissolved oxygen, nutrients and their relationships with green tide in *Enteromorpha prolifera* outbreak area of the Yellow Sea

XIA Bin MA Shao-sai* CUI Yi CHEN Bi-juan CHEN Ju-fa
SONG Yun-li MAO Yu-ze JIANG Zeng-jie

(Key Laboratory for Sustainable Utilization of Marine Fisheries Resource, Ministry of Agriculture,
Key Laboratory for Fishery Resources and Eco-environment, Shandong Province,
Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071)

ABSTRACT Based on the survey data in *Enteromorpha prolifera* outbreak area of the Yellow Sea during July 9~14, 2008, distribution patterns of temperature, salinity, dissolved oxygen (DO), nutrients and their relationships with green tide were studied. The results

青岛市科技计划项目(08-1-7-6-hy)、国家科技部项目“浒台大規模暴发应急处置关键技术研究与应用”和农业部黄渤海渔业资源环境重点野外科学观测试验站经费共同资助

* 通讯作者, E-mail: mass@ysfri.ac.cn, Tel: (0532)85813271

收稿日期: 2009-01-07; 接受日期: 2009-05-23

作者简介: 夏斌(1981-), 男, 研究实习生, 主要从事海洋生态环境研究, E-mail: xiabin@ysfri.ac.cn, Tel: (0532)85836341

showed that DO was oversaturated for nearly all the stations, averaged 9.22 mg/L. Generally, DO showed lower values in southern area and higher values in northern area, lower in eastern area and higher in western area. Average concentration of dissolved inorganic nitrogen (DIN) was 9.07 mol/L. The DIN values in northern area were lower than in southern area, and that in offshore area were lower than in northern Jiangsu coastal area. Average concentration of phosphate was 0.19 mol/L, with a decreasing trend from the east to the west and from the open sea to the Haizhou Bay. The higher nutrient values were found in the eastern survey area. It was observed that temperature, salinity, DO, nutrient values were suitable for the growth and spore release of *E. prolifera*. In a large accumulation area of *E. prolifera*, the average concentrations of DIN (14.89 mol/L) and phosphate (0.27 mol/L) were higher than the other areas. It was indicated that adequate nutrients were the material base for green tide. Meanwhile, the average N/P ratios at the surface layer, ten meters layer and bottom layer were 702, 194 and 411, respectively, higher than the Redfield value. Most investigated waters were subjected to potential phosphorus limitation.

KEY WORDS *Enteromorpha prolifera* Green tide Dissolved oxygen Nutrients
Yellow Sea

绿潮 Green tide 是世界沿海各国普遍发生的生态异常现象,在欧洲、亚洲、北美洲和澳大利亚均有记录,主要发生在河口、内湾、泻湖和城市密集的沿海(Morand *et al.* 2004)。造成绿潮的主要生物种类是石莼 *Ulva* sp. 和浒苔 *Enteromorpha* sp.,以石莼居多(Callow *et al.* 1997; Pihl *et al.* 1996)。绿潮暴发会带来一系列的次生环境危害,如藻体腐败散发难闻气味,污染空气;藻类堆积可能为有害昆虫提供繁殖条件,引起害虫暴发;藻类沉积在海底,会引起缺氧和底质腐败,改变沉积物的理化性质,导致水生生物缺氧死亡,对底栖生态系统产生重要影响等(Hiraoka *et al.* 2004)。

2008年6月初,黄海中南部海域暴发大面积绿潮。经鉴定认为,造成本次绿潮的种类均属于同一种浒苔属浒苔 *Enteromorpha prolifera*(张晓雯等 2008)。浒苔属于绿藻门、绿藻纲、石莼目、石莼科和浒苔属。浒苔属主要有条浒苔、肠浒苔、扁浒苔、浒苔和小管浒苔等5种,是海洋野生植物中极为丰富的大型经济藻类,它广泛地分布在世界范围的海洋中,有的分布在半咸水或江河中,常生长在潮间带岩石上或石砾中,或泥沙滩的石砾上,有时也可附生在大型海藻的藻体上(Tan *et al.* 1999)。全世界目前已经知道的浒苔种类约有80余种(Guiry *et al.* 2002),中国约有11种。

到目前为止,国内外对绿潮生物大规模增殖发生的环境机制尚无直接的证据。当前主要将其归结为海水富营养化、春夏季水温变化和增殖海域水动力交换缓慢导致局部种群密度增大等因素(Leskine *et al.* 2004)。本次黄海中南部暴发的浒苔绿潮是近年来持续时间最长,规模最大,蔓延海域最广的一次。本文通过2008年7月对黄海绿潮暴发区进行科研调查,研究了该海域的温、盐、溶解氧和营养盐的分布特征及其与绿潮发生的关系,以期对黄海中南部大面积绿潮发生机理及相关研究提供必要的科学基础,对于今后研究藻华灾害、控制绿潮暴发和保护海洋生态环境等都具有重要意义。

1 采样与分析方法

1.1 采样站位与时间

2008年7月9~14日正值绿藻暴发期,“北斗”号调查船在120°00'~122°00'E,33°30'~36°00'N之间海域开展了针对绿藻暴发成因的多学科综合调查,共布设9个断面,34个站位(图1)。图2为调查期间观察到的浒

苔绿潮的分布状况。

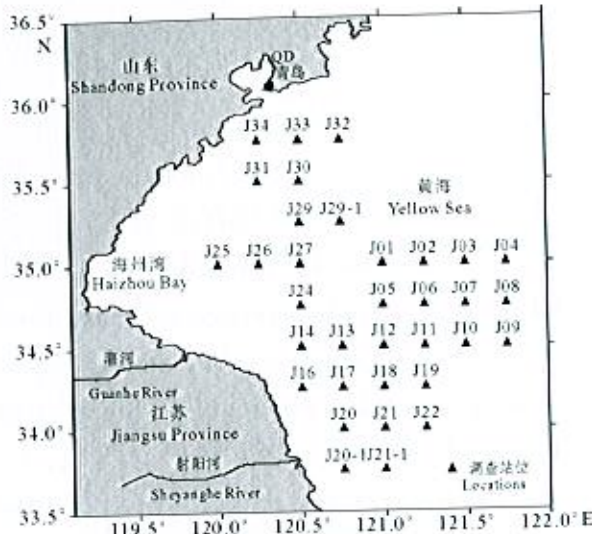


图1 黄海调查取样站

Fig. 1 Sampling stations in Yellow Sea

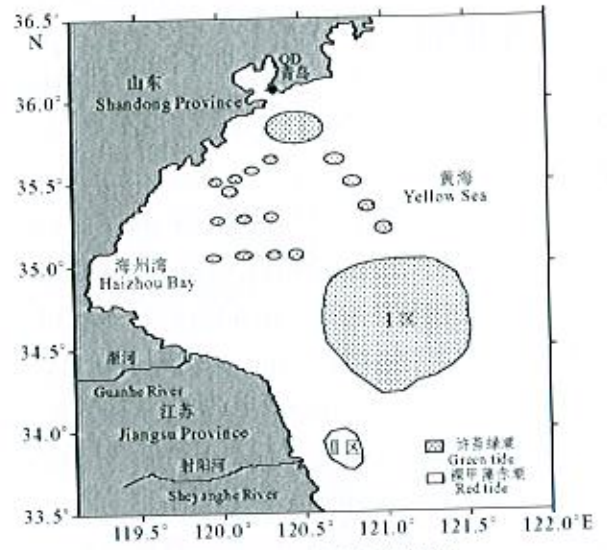


图2 绿潮浒苔的分布状况

Fig. 2 Distribution status of green tide (*Enteromorpha prolifera*)

1.2 测定参数与分析方法

水样用20L Niskin 采水器采集,采样层次为表层、10 m 层和底层。测定参数包括:温度、盐度、DO(溶解氧)、Chl-a(叶绿素 a)、 NO_3^- -N(硝酸盐)、 NO_2^- -N(亚硝酸盐)、 NH_4^+ -N(氨氮)和 PO_4^{3-} -P(活性磷酸盐)。温度、盐度为CTD 现场测定数据;DO 采用碘量法测定;营养盐和 Chl-a 水样采用 $0.45 \mu\text{m}$ 滤膜过滤,现场分析测定, NH_4^+ -N 采用次溴酸钠氧化法测定, NO_2^- -N 采用萘乙二胺分光光度法测定, NO_3^- -N 采用锌、镉还原法测定(水样通过镉还原柱,将硝酸盐定量地还原为亚硝酸盐,然后按萘乙二胺分光光度法测定 NO_2^- -N 的总量,扣除原有 NO_2^- -N,得的 NO_3^- -N 含量); PO_4^{3-} -P 采用磷钼蓝分光光度法测定;Chl-a 采用荧光分光光度法测定。样品的处理和测定的操作细节均按照《海洋监测规范》(GB17378.4-2007)中所规定的方法进行。

2 结果与讨论

2.1 温盐特征

调查海域表层和10 m 层温度的变化范围为 $15.13 \sim 25.05 \text{ }^\circ\text{C}$,平均值为 $23.22 \text{ }^\circ\text{C}$;表层和10 m 层盐度的变化范围为 $28.31 \sim 32.08$,平均值为 30.75 (表1)。温度和盐度均处于浒苔藻体生长和孢子释放的适应范围内(温度: $15 \sim 30 \text{ }^\circ\text{C}$;盐度: $16 \sim 40$)(王建伟等 2007)。适宜的温度和盐度是绿潮暴发的主要条件,也是本次绿潮持续时间较长,暴发规模大,蔓延海域广的原因之一。

从水平分布看(图3),温度呈近岸高,外海低的趋势,而盐度与之相反,这主要是由于具有低盐特性的苏北沿岸流和灌河、射阳河等陆源径流共同作用的结果。从垂直分布看,表底层温度相差较大,底层盐度大于表层,这主要是由于受到具有高盐、低温特性的黄海冷水团影响。黄海冷水团是出现在黄海中央底层的季节性冷水。南伸最远可到 33.5°N 附近(鲍献文等 2001)。黄海冷水团的物理海洋学特征主要表现为:随着春季上层水体增温,黄海冷水团由4月便开始发育,于5月随着温跃层的出现而在黄海海盆中形成,并很快达到其体积的极大值(5~6月)(苏育嵩 1986)。

表1 调查海域各项参数浓度
Table 1 Values of parameters in the investigating area of the Yellow Sea

项目 Item	表层 Surface layer		10m层 Ten meters layer		底层 Bottom layer		调查海域 Area	
	平均值 Average	范围 Range	平均值 Average	范围 Range	平均值 Average	范围 Range	平均值 Average	范围 Range
温度 Temperature	24.15	22.38~25.05	22.29	15.13~24.84	17.53	9.22~24.76	21.32	9.22~25.05
盐度 Salinity	30.84	28.50~32.05	30.65	28.31~32.08	33.09	29.42~32.08	31.52	28.31~32.08
Chl-a(mg/m ³)	3.03	0.27~33.95	1.41	0.45~3.24	1.14	0.42~2.49	1.85	0.27~33.95
DO(mg/L)	8.80	6.19~10.69	9.51	6.80~11.88	9.35	7.31~11.94	9.22	6.19~11.94
C' _{oe} %	125.07	87.80~153.60	129.99	94.80~159.00	118.06	86.30~148.40	124.37	86.30~159.00
AOU(mg/L)	-1.76	-3.73~0.86	-2.21	-4.41~0.37	-1.39	-3.58~1.27	-1.79	-4.41~1.27
DIN(μmol/L)	9.78	3.08~26.8	7.89	2.10~16.49	9.55	3.23~30.36	9.07	2.10~30.36
PO ₄ ³⁻ -P(μmol/L)	0.18	0.0035~0.57	0.19	0.0035~0.69	0.21	0.0035~0.69	0.19	0.0035~0.69

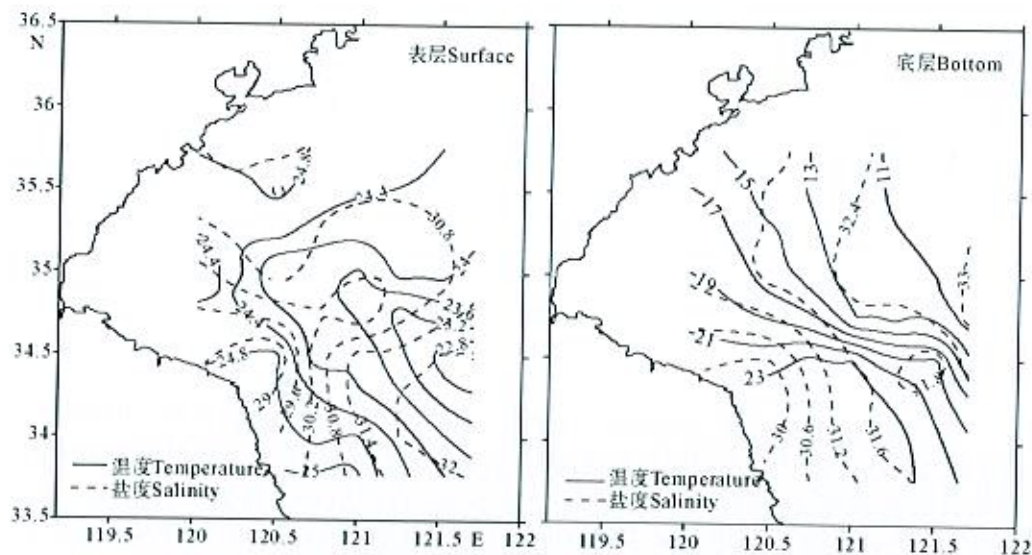


图3 黄海表层、底层温盐的平面分布(mg/L)

Fig. 3 Horizontal distribution of temperature and salinity at the surface and bottom layer in the Yellow Sea(mg/L)

2.2 DO

海水中溶解氧的含量变化是反映生物生长状况和污染状态的重要指标。一般海水中的溶解氧主要来源于大气中氧气的溶解及海洋浮游和底栖藻类的光合作用。而对于近岸海域而言,海水中溶解氧的分布变化除受生物活动、海水运动和温度影响外,径流和降雨等也会带入含有丰富氧气的水,对近岸海域海水中溶解氧的分布也有较大的影响(吴玉霖等 2004)。

调查水域的DO的变化范围为6.19~11.94 mg/L,平均值为9.22 mg/L,J30 站位最高,J03 站位最低。所有站位均符合一类海水水质标准(GB 3097-1997)(表1)。结合温度、盐度数据,应用 Weiss 方程(Riley *et al.* 1975)计算了溶解饱和度(C'_{oe})和表观耗氧量(AOU)(表1)。结果表明,大部分站位的C'_{oe}大于100%,AOU为负值,调查海区整体上处于富氧状态且变化幅度较大。其中位于灌河口附近的J14 站位表层C'_{oe}最高,为143%,AOU为-3.07。

DO的总体分布特征表现为:北高南低,西高东低。表层和10 m层DO在J05(34°75'N,121°00'E)附近水域出现一个小范围的高值区,表层大于9.8 mg/L,10 m层大于10.2 mg/L呈向四周扩散减少的趋势(图4)。而该海域表层Chl-a高达4.09 mg/m³,10 m层和底层也高于1.1 μg/L。根据现场观察,在该海域发现大片连

续分布的浒苔绿潮(图2),说明该水域生物活动较为旺盛。结合该海域温度(约23~24℃)和盐度(约29~31)分析,均处于浒苔生长及孢子释放的最适范围内(温度20~35℃;盐度28~40)(王建伟等2007)。该溶解氧高值区 AOU 均为负值,与 Chl-a 呈显著负相关($R = -0.73, P < 0.01, n = 21$),表明水体的溶解氧补充量高于消耗量,影响溶解氧的主要因素是浮游植物的光合作用。净光合放氧速率与净呼吸耗氧速率的比值 P/R 是衡量细胞内物质积累的一个重要参数(Humphrey 1975),它受众多因素影响,如细胞生长状态(Ryther 1953)、营养环境(McAllister *et al.* 1964)等。对于绿藻来讲,当细胞处于正常光合作用下,P/R 值大约在4左右(Melis *et al.* 2006),P/R 值越高,说明光合作用活性越强。此次漂浮浒苔的 P/R 值为6.33(王超等2008),日生长速率达到10%~37%(梁宗英等2008),说明海域漂浮浒苔保持良好的生理状态,光合作用较强,是该区域高溶解氧的主要因素。底层溶解氧呈自北向南递减的趋势,且分布较均匀。东南部水域(121°E 以东)有一高温、低氧水舌向西北方向伸展。

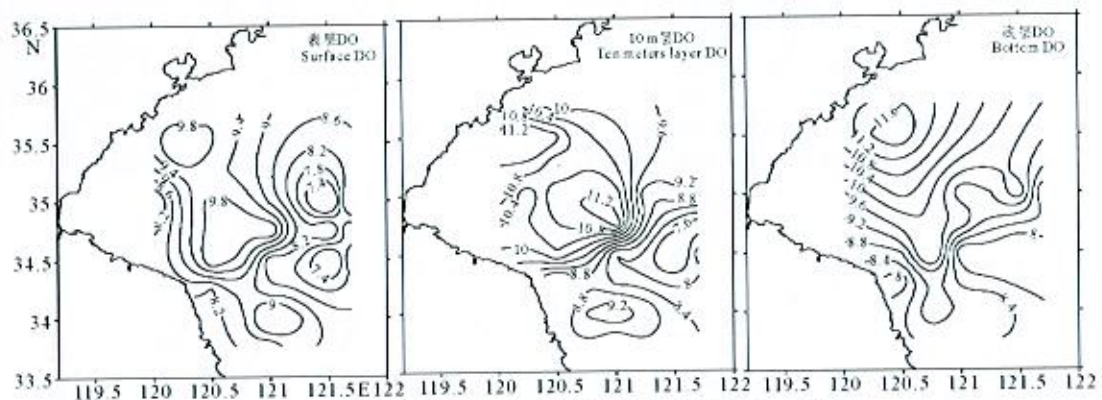


图4 黄海表层、10m层、底层 DO 的平面分布(mg/L)

Fig. 4 Horizontal distribution of dissolved oxygen at the surface, ten meters and bottom layer in the Yellow Sea(mg/L)

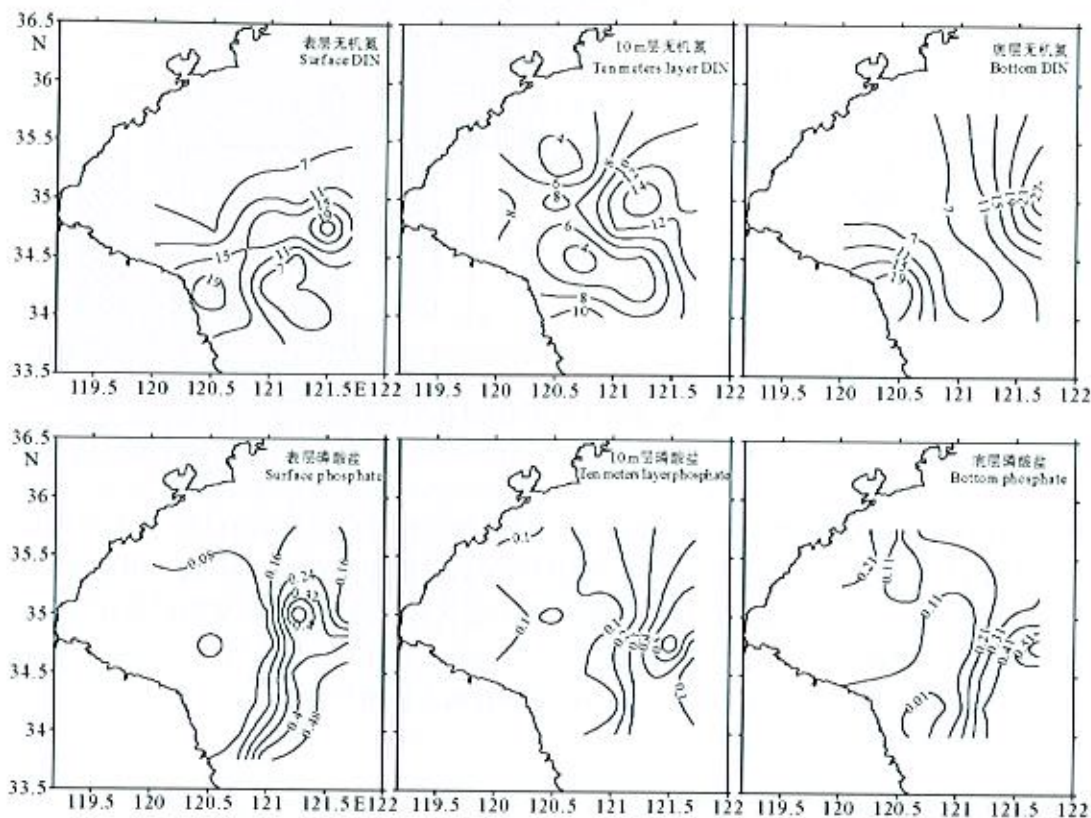
2.3 营养盐

2.3.1 营养盐分布特征

调查海区 DIN 的浓度范围为 2.10~30.36 $\mu\text{mol/L}$,平均值为 9.07 $\mu\text{mol/L}$,J04 站位最高,J13 站位最低(表1)。各种形态的 DIN 中, NO_3^- -N 所占的比例最高,占 81%左右, NH_4^+ -N 其次,占 14%左右, NO_2^- -N 最低,只占 5%左右,表明 NO_3^- -N 是 DIN 的主要存在形式。 PO_4^{3-} -P 的浓度范围为 0.0035~0.69 $\mu\text{mol/L}$,平均值为 0.19 $\mu\text{mol/L}$,J07 站位最高,J29 站位最低。经统计在所有站位中,DIN 和 PO_4^{3-} -P 含量超过一类海水水质标准的百分比分别达 35%和 19%,全部集中在 121°E 附近浒苔绿潮大面积爆发的 I 区,这为浒苔绿潮的生长提供了充足的营养物质基础。

在本次调查过程中 J20-1 站位(33°45'N,120°45'E)附近海域(II区)发生了小面积的裸甲藻 *Gymnodinium* 赤潮(图2)。该水域处于黄海沿岸流与射阳河径流的交汇区,温度在 24~25℃之间,盐度在 30 左右,Chl-a 高达 33.96 mg/m^3 ,海水 DIN 和 PO_4^{3-} -P 含量分别在 10.09 和 0.15 $\mu\text{mol/L}$ 左右,与临近未发生赤潮的水体相比,营养盐含量明显较低,可能是调查时赤潮生物裸甲藻正处于生长静止期,已消耗大量的营养盐。

各项营养盐浓度的平面分布特征为:整体上表层和 10 m 层 DIN 含量在东部海域都出现小范围高值区,同时底层 DIN 含量在东部海域(35°00'N,121°30'E)出现舌状峰向西延伸,呈南高北低,苏北沿岸向离岸方向逐渐降低的趋势。而 PO_4^{3-} -P 含量平面分布表现为东高西低,等值线在东部海域(35°00'N,121°30'E)形成舌状峰, PO_4^{3-} -P 浓度自外海向海洲湾方向呈递减的趋势(图5)。营养盐的平面分布特征主要与南黄海独特的水团性质密切相关。在南黄海中心,由于冷水团等压面自中心向边缘上倾,因而又形成了一个气旋式方向的环流,即黄海冷水团密度流,它维持了冷水团的存在,加强了整个南黄海环流系统,使其具有明显的局部封闭性;这对南黄海营养盐的分布和运输有明显影响,对深层影响尤其明显(王宝栋 2000)。所以东部海域底层营养盐高值区主要受控于具有高营养盐特性的黄海冷水团的作用。

图5 黄海表层、10m层和底层营养盐的平面分布($\mu\text{mol/L}$)Fig. 5 Horizontal distribution of nutrients at the surface, ten meters and bottom layer in the Yellow Sea($\mu\text{mol/L}$)

对苏北沿岸的 DIN 高值区进行分析,该水体表层 DIN 与盐度呈显著负相关($R = -0.93, P < 0.01, n = 8$),表明该水域 DIN 主要受到淮河、射阳河等陆源径流的影响,陆地径流的淡水中除了溶入土壤中的营养物质外,还接受了人类活动产生的大量氨氮等污染物,加上沿岸流的限制作用,使得营养物质在近岸积累,从而形成 DIN 的高值区。而该水域 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 与盐度无明显的相关性,平均含量为 $0.20 \mu\text{mol/L}$,表明 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 并非主要来自陆源径流输入,可能以海底表层沉积物的分解矿化为主。

2.3.2 大面积浒苔绿潮区营养盐分析

2008年7月11日在调查海区东南部发现了大面积的绿潮浒苔聚集区(I区)。为了了解营养盐在南黄海大面积浒苔绿潮形成过程中的作用,对I区与周边未形成大面积浒苔海区的营养盐进行比较(图6)。可以发现,调查海区绿潮的暴发主要集中在营养盐浓度相对较高、富营养化水平相对较重的区域。具体而言,在绿潮I区所有站位中,营养盐含量超过一类海水水质标准的百分比达83%,表层 DIN 和 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 的平均含量分别为 14.89 和 $0.27 \mu\text{mol/L}$,营养盐含量要明显高于调查海域其他海区营养盐的含量。经海上现场观察,绿潮I区的浒苔大多处于生长期,陆源径流输入和黄海暖流携带的营养盐补充量要大于浮游植物的消耗量,丰富的营养盐保证了该区域浒苔的生长需要。由此可见,充足的营养盐是绿潮发生的物质基础。

2.3.3 营养盐结构

氮、磷的含量分布是海洋浮游生物生长繁殖的控制性因素之一。同时,营养盐的组成结构对浮游植物的生长和群落结构变化也起着至关重要的影响作用。Tilman的资源竞争理论认为,浮游植物对限制性营养的竞争是决定浮游植物群落组成的重要因素;在营养限制条件下,那些对限制性资源需求最低或者利用能力最强的浮游植物种类会在竞争中胜出(Tilman 1977, 1982; Tilman *et al.* 1982)。即营养比率决定浮游植物群落的演替方向。说明营养盐结构的变化影响浮游植物群落的演变,必将导致生态系统的变化。

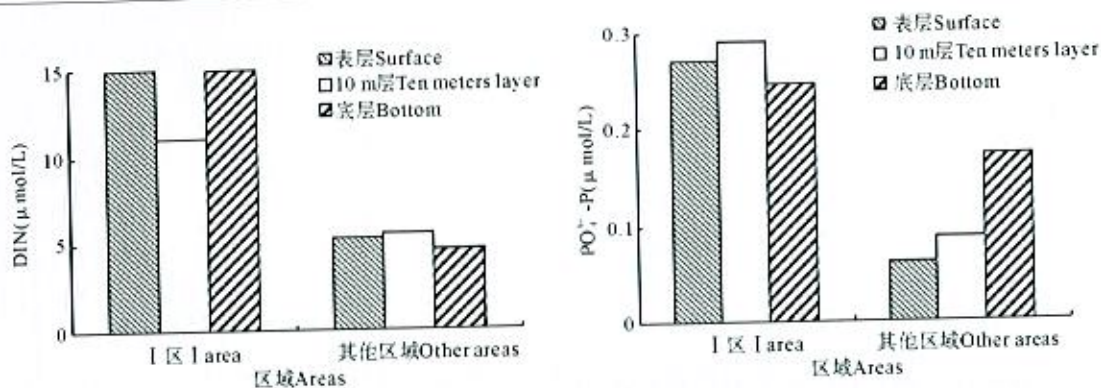


图6 大面积绿潮区与其他区域营养盐的比较

Fig. 6 Comparison of nutrients in mass green tide water and other areas

本次调查海域的表层、10m层和底层 N/P 比值(摩尔比)的平均值分别为 702, 194 和 411, 均远大于 Redfield 值(16)(Redfield 1958)。经统计,该海域氮为限制因子的出现几率为 5.88%,磷为限制因子的出现几率为 94.12%。由此可见,该调查水域受氮限制的可能性很小,绝大部分海域主要是受磷的潜在限制。结合绿藻在高 N/P 比值(摩尔比)时胜出(Smith 1983; Sommer 1996)以及浒苔对氮的需求高于对磷的需求(乔方利等 2008),初步认为该海域 N、P 比例的严重失调可能与浒苔的大规模暴发有一定联系,具体的关系还需要进一步探讨。

3 结论

(1) 2008年7月黄海调查海域 DO 的变化范围为 6.19~11.94 mg/L,平均值为 9.22 mg/L,溶解氧饱和度平均值为 124.37%,表观耗氧量(AOU)平均值为 -1.79,调查海区整体上处于富氧状态。DO 的平面分布呈北高南低,西高东低的趋势。表层和 10 m 层 DO 高值区是海域漂浮浒苔光合作用的结果。

(2) 调查海区 DIN 的浓度范围为 2.10~30.36 $\mu\text{mol/L}$,平均值为 8.07 $\mu\text{mol/L}$; $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 的浓度范围为 0.0035~0.69 $\mu\text{mol/L}$,平均值为 0.19 $\mu\text{mol/L}$ 。DIN 的平面分布呈现出南高北低,苏北沿岸向离岸方向逐渐降低的趋势; $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 的平面分布呈现出东高西低,自外海向海洲湾方向递减的趋势。东部海域底层营养盐高值区主要受控于具有高营养盐特性的黄海冷水团的作用,苏北沿岸 DIN 高值区主要受到淮河、射阳河等陆源径流的影响。

(3) 通过分析温度、盐度、溶解氧、营养盐与绿潮发生的关系发现,温度、盐度和 DO 均处于浒苔藻体生长和孢子释放的适应范围内。大面积浒苔绿潮聚集区的表层海水 DIN 和 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 的平均含量分别为 14.89 和 0.27 $\mu\text{mol/L}$,营养盐含量要明显高于调查海域其他海区营养盐的含量,表明充足的营养盐是绿潮发生的物质基础。同时调查海区表层、10 m 层和底层 N/P 比值的平均值分别为 702, 194 和 411,均远大于 Redfield 值,由此可见,该调查水域主要是受磷的潜在限制。

致谢:国家海洋局第一海洋研究所李瑞香研究员提供了叶绿素 a 数据,在此表示衷心的感谢。

参 考 文 献

- 王建伟,阎斌伦,林阿朋,胡静平,沈颂东. 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
- 王超,乔洪金,潘光华,张宝玉,牛建峰,王广策,孙松,周百成. 2008. 青岛奥帆基地海域漂浮浒苔光合生理特点研究. 海洋科学, 32(8): 13~15
- 王保栋,王桂云,刘峰. 1998. 南黄海春季海水化学要素的分布特征. 海洋环境科学, 17(3): 45~50
- 王保栋. 2000. 黄海冷水域生源要素的变化特征及相互关系. 海洋学报, 22(6): 47~54
- 乔方利,马德毅,朱明远,李瑞香,臧家业,于洪军. 2008. 2008年黄海浒苔暴发的基本情况与科学应对措施. 海洋科学进展, 26(3): 409~410
- 苏育嵩. 1986. 黄东海地理环境概况、环流系统与中心渔场. 山东海洋学院学报, 16(1): 12~27
- 吴玉霖,傅月娜,张永山,潘新明,周成旭. 2004. 长江口海域浮游植物分布及其与径流的关系. 海洋与湖沼, 35(3): 246~251

- 张晓雯,毛玉泽,庄志猛,柳淑芳,王清印,叶乃好. 2008. 黄海绿潮浒苔的形态学观察及分子鉴定. 中国水产科学, 15(5):830~836
- 梁宗英,林祥志,马 敏,张 静,闫晓波,刘 涛. 2008. 浒苔漂流聚集绿潮现象的初步分析. 中国海洋大学学报, 38(4):601~604
- 施献文,王赐震,高郭平,黄 磊. 2001. 渤海、黄海热结构分析. 海洋学报, 23(6):24~31
- Callow, M. E., Callow, J. A., Pickett-Heaps, J. D., and Wetherbee, R. 1997. Primary adhesion of *Enteromorpha* (Chlorophyta, Ulvales) propagules; Quantitative settlement studies and video microscopy. J Phycol. 33:938~947
- Guiry, M. D., and Nic. Dhonncha, E. AlgaeBase [DB/OL]. 2002. <http://www.algaebase.com/default.html>
- Hiraoka, M., Ohno, M., Kawaguchi, S., and Yoshida, G. 2004. Crossing test among floating *Ulva* thalli forming 'green tide' in Japan. Hydrobiologia, 512:239~245
- Humphrey, G. F. 1975. The photosynthesis: Respiration ratio of some unicellular marine algae. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 18:111~119
- Leskinen, E., Alstrom-rapaport, C., and Panilo, P. 2004. Phylogeographical structure, distribution and genetic variation of the green algae *Ulva intestinalis* and *U. compressa* (Chlorophyta) in the Baltic Sea area. Molecular Ecology, 13:2 257~2 265
- McCallister, C. D., Shaw, N., and Strickland, J. D. 1964. Marine phytoplankton photosynthesis as a function of light intensity; A comparison of methods. J. Fish Res. Bd. Can. 21:159~181
- Melis, A., and Melnicki, M. R. 2006. Integrated biological hydrogen production. Int. J. Hydrogen. Energ. 31:1 563~1 573
- Morand, P., and Merceron, M. 2004. Coastal eutrophication and excessive growth of macroalgae. In: Pandalai SG, editor. Recent research developments in environmental biology. Vol. 1(2). Research Signpost, Trivandrum, Kerala, India, 395~449
- Pihl, L., Magnusson, G., Isaksson, I., and Wallentinus, I. 1996. Distribution and growth dynamics of ephemeral macroalgae in shallow bays on the Swedish west coast. J. Sea. Res. 35:169~180
- Redfield, A. C. 1958. The biological control of chemical factors in the environment. Am. Sci. 46:561~600
- Riley, J. P., and Skirrow, G. 1975. Chemical Oceanography. Vol. 2, 2nd Edition. London, Academic Press, 1~705
- Ryther, J. H. 1954. The ratio of photosynthesis to respiration in marine algae and its effect on the measurement of productivity. Deep-Sea Res. 2:134~139
- Smith, V. H. 1983. Low nitrogen to phosphorus ratios favor dominance by blue-green algae in lake phytoplankton. Science, 221:669~671
- Sommer, U. 1996. Nutrient competition experiments with periphyton from the Baltic Sea. Marine Ecology Progress Series, 140(1-3):151~167
- Tan, I. H., Blomster, J., Hansen, G., Leskinen, E., Maggs, C. A., Mann, D. G., Sluiman, H. J., and Stanhope, M. J. 1999. Molecular phylogenetic evidence for a reversible morphogenetic switch controlling the gross morphology of two common genera of green seaweeds, *Ulva* and *Enteromorpha*. Mol. Biol. Evol. 16:1 011~1 018
- Tilman, D. 1977. Resource competition between phytoplanktonic algae; An experimental and theoretical approach. Ecology, 58:335~348
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton: Princeton Univ. Press
- Tilman, D., Kilham, S. S., and Kilham, P. 1982. Phytoplankton community ecology; The role of limiting nutrients. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13:349~372