

大型水母幼体生长的影响因子研究进展

李惠玉*, 凌建忠, 李建生

(农业部海洋与河口渔业重点开放实验室, 中国水产科学研究院东海水产研究所, 上海 200090)

摘要: 21世纪以来, 中国东、黄海, 韩国西海岸以及日本海连年发生大型水母暴发现象, 对海洋渔业的生产活动以及海洋生态系统带来巨大的影响。水母暴发形成机制非常复杂, 解释其发生机理并有效预报是目前急待解决的问题。大型水母的生活史中有明显的世代交替现象, 受精卵, 浮浪幼虫, 虹状体, 足囊, 横裂体到碟状体的幼体发育阶段属无性世代, 幼虫发育到成虫阶段属有性世代。在早期生活史中, 虹状体的足囊繁殖与横裂生殖是大型水母无性繁殖的重要方式, 对其成体的数量形成至关重要。综述了国内外有关温度、盐度、光以及营养条件对大型水母早期发育阶段的影响研究进展, 研究表明温度是影响虹状体发育以及足囊繁殖和横裂生殖的最主要的环境因子; 盐度、光和营养条件在适温范围内, 均对虹状体和横裂生殖有一定的影响, 其上下限随水母种类和发育阶段有所变化。展望了大型水母早期幼体研究的发展趋势, 如环境因子对不同种类的大型水母幼体生长机理的影响、多个环境因子对幼体的综合作用、动态的环境因子与大型水母幼体之间的关系等。

关键词: 暴发; 虹状体; 足囊; 横裂生殖; 环境因子

Research progress on the environmental factors on the larval growth of giant jellyfish

LI Huiyu*, LING Jianzhong, LI Jiansheng

Key and Open Laboratory of Marine and Estuarine Fisheries, Ministry of Agriculture of China, East China Sea Fisheries Research Institute, CAFS, Shanghai 200090, China

Abstract: Since the beginning of this century, the giant jellyfish blooms which seriously damaged local fisheries and marine ecosystem, appeared in the Northern part of the East China Sea and the Yellow Sea, Western coastline of Korea and the Sea of Japan in successive years. Yet the environmental factors that control the sizes of jellyfish populations are not well understood due to the complexity of the mechanism of the giant jellyfish blooms. The giant jellyfish (Cnidaria) exhibit two types of reproduction, one is asexual reproduction, including fertilized eggs, planula, scyphistoma, podocyst, strobila and ephyra; the other is sexual reproduction, including medusa or jellyfish, typically solitary, pelagic. In the early life history, podocyst generation and strobilation which determined the number of medusa ultimately, were two important modes of asexual reproduction. The effects of temperature, salinity, light and nutrition on the larva of giant jellyfish, were reviewed and indicated that temperature is one of the main factors influencing the asexual reproduction. Factors including salinity, light and nutrition had a certain effect on the larval growth at the optimal value range of temperature, and the adaptive range of factors changed with the species and larval development. At last the article prospected the future study about the effects of environmental factors on different species larvae of giant jellyfish; the combined effects of environmental factors on the larval growth of giant jellyfish; and relation between the dynamic environmental factors and the larval growth.

Key Words: bloom; scyphistoma; podocyst; strobilation; environmental factors

大型水母隶属腔肠动物门(Cnidaria)的钵水母纲(Scyphomedusae)。钵水母纲的种类一般个体较大, 大部

基金项目:国家科技部公益性研究资助项目; 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金资助项目(2007M17)

收稿日期:2008-09-27; 修订日期:2009-03-29

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lihy1007@yahoo.com

分在海洋中浮游生活,全球海域约有200多种,我国东、黄海常见的大型水母主要种类有海蜇(*Rhopilema esculentum*)、沙海蜇(*Nemopilema nomurai*)、白色霞水母(*Cyanea nozakii*)、海月水母(*Aurelia aurita*)、黄斑水母(*Rhopilema hispidum*)和多管水母类(*Aequoreidae* sp.)等^[1]。

自20世纪90年代中后期起,东海北部及黄海海域连年发生大型水母类的暴发现象,其中近几年,尤其是2003年的情况最为严重^[2-9]。根据东海区渔业资源动态常规监测结果,夏、秋季在东海中、北部与黄海南部海域可形成暴发的大型水母种类主要有沙海蜇、白色霞水母、多管水母和马来沙水母,其中主要优势种为沙海蜇^[5-6, 8, 10]。大型水母的大量暴发已对海洋渔业造成巨大的负面影响。一方面是大型水母可大量捕食浮游生物,影响鱼类的食物来源,还可通过捕食鱼卵和仔鱼而直接损害渔业资源;另一方面因大量水母涌入网中,堵塞渔具的网眼、破坏网具,严重影响正常的渔业生产活动。

大型水母雌雄异体,一般只有一年寿命,当产完卵后,伞径萎缩,逐渐死亡。在生活史中有明显的世代交替现象,从卵裂开始,经浮浪幼虫,螅状体,足囊,横裂体到碟状体的幼体发育阶段属无性世代,从幼虫发育到成虫阶段属有性世代。水母在无性世代发育过程中,螅状体以多种方式进行无性生殖。一是螅状体发育成足囊,足囊再发生螅状体;二是螅状体发生横裂生殖以后,由一个单独个体繁衍出多个个体,即产生1个或多个自由浮游的碟状幼体,并在碟状幼体释放之后遗留下一个小的螅状幼体,这个小螅状幼体迅速地恢复到正常大小,并能重复横裂生殖^[8, 11-20]。而环境因子在早期幼体的发育过程中起到及其重要的作用^[21-50],因此正确掌握螅状体发生所需的适宜环境及其它条件,对阐明水母的生长、发育规律以及暴发的形成机制具有重要的意义。影响大型水母早期幼体的环境因子很多^[51-53],本文根据以往的研究成果重点介绍温度、盐度、光和饵料等环境因子对大型水母早期发育影响的研究进展。

1 环境因子对早期幼体的影响

1.1 环境因子对受精卵及浮浪幼虫的影响

一般大型水母的受精卵在适宜条件下孵化为浮浪幼虫,典型的浮浪幼虫体表布满纤毛,可浮游,只要找到一个适合的附着点前端形成足盘盒柄部附着在物体的下面,后端形成口和触手,经几日发育成具有4条触手的早期螅状体。若变态时未碰到附着基,则在浮游状态下变态为螅状体,柄部向上倒悬浮于水面。浮浪幼虫变态为螅状体所经时间,快者为1d左右,慢者通常不会超过8d。8d后仍未变态的浮浪幼虫,因纤毛逐渐退化并失去浮游能力而最终死亡。浮浪幼虫至螅状体阶段的变态是大型水母生活史中多次变态过程中的一个重要环节。

1.1.1 温度对受精卵及浮浪幼虫的影响

温度是影响海洋生物,尤其是其幼体发育过程中至关重要的因子之一。

水母受精卵孵化的适宜温度随不同种类有一些差异。如海蜇受精卵孵化温度较广(18—32℃),在适宜的温度(20—26℃)条件下4—8h可孵化为浮浪幼虫,其孵化率可达到80%以上^[18, 54-55],若温度超过26℃,反而产生多方不利因素,导致高温坏死的卵使水质变坏,同时也不利于亲蟹产卵^[21]。海蜇浮浪幼虫在相同的温度条件下4d可变态为螅状体^[18, 54-55]。白色霞水母的受精卵在20.8—21.4℃条件下14h左右可孵化,浮浪幼虫自由游泳1.5d后,附着在物体的下面,经10h左右,形成早期螅状体^[19-20]。海月水母的受精卵则在23—25℃条件下6—8h可发育成长圆形或卵圆形的浮浪幼虫,再经2—5d可变态为早期螅状体^[17]。沙海蜇受精卵亦可在18—22℃温度下1d顺利孵化成浮浪幼虫,4—8d可发育为早期螅状体^[8]。

1.1.2 盐度对受精卵及浮浪幼虫的影响

海蜇的受精卵在20—30盐度条件下经5—6h可孵化为浮浪幼虫,若低于或高于此盐度范围,由于卵膜内外溶液浓度不同,相互渗透,导致卵细胞破裂等现象无法发育^[21]。孵化的浮浪幼虫再经1—5d即可变态为早期螅状体^[18, 54],一般浮浪幼虫生存的下限盐度为12,若低于此盐度,影响其存活以及变态^[22]。白色霞水母的受精卵在31—32盐度条件下,14h可形成浮浪幼虫,再经10h可形成早期螅状体^[19-20]。沙海蜇受精卵则在33盐度条件下1d可孵化为浮浪幼虫,再经4—8d可发育为早期螅状体^[8]。

1.1.3 光对受精卵及浮浪幼虫的影响

一般大型水母的受精卵及浮浪幼虫均在避免阳光直射的自然光下进行培养^[8, 11-14, 17-20], 相对其它环境因子, 有关光对大型水母浮浪幼虫影响的报道相对较少。海蜇的浮浪幼虫在黑暗条件下, 变态率最低, 而在弱光下变态率提高, 表明适当强度的弱光是海蜇浮浪幼虫变态的一个重要刺激因素^[23]。

1.1.4 营养条件对受精卵及浮浪幼虫的影响

大型水母的浮浪幼虫在适当环境条件下, 1d 之内可变态为早期螅状体, 在浮浪幼虫阶段一般不摄食^[54-55]。

1.2 环境因子对螅状体及足囊形成的影响

早期螅状体具有 4 条对称的主辐触手, 经 6—10d, 在主辐触手之间发生 4 条间辐触手, 称中期螅状体, 在 10d 左右, 在主辐触手和间辐触手之间发生 8 条从辐触手, 形成一个具有 16 条触手的典型螅状体^[8, 11-14, 17-20]。螅状体在生长过程中, 普遍形成足囊, 一般以螅状体移位的方式同时形成足囊, 这种形成过程可重复进行。足囊经 2—8d 可产生新的早期螅状体, 在适当条件下螅状体再以足囊产生方式相继产生 3 代新螅状体^[18]。因此, 足囊繁殖是大型水母无性繁殖的重要方式之一。起初, 足囊繁殖被认为是螅状体低于外界恶劣环境的一种生存方式, 但不少研究报道反驳了这一观点, 认为螅状体形成足囊是一种正常的无性繁殖方式, 尽管足囊可能抵制外界恶劣环境(如鼻螅状体更耐低盐度等), 但足囊形成必须以适宜的环境和足够的营养作为基础, 并而不需不良环境条件的诱导^[24-26]。

1.2.1 温度对螅状体及足囊繁殖的影响

温度是影响螅状体发育以及足囊繁殖的重要环境因子。早期螅状体在 18—22℃ 条件下经 20d 左右发育到后期螅状体^[8, 11-14, 17-20]。鲁男等的实验结果表明, 海蜇螅状体一般在 10℃ 以下不形成足囊, 在 15—30℃ 范围内, 随温度升高, 足囊形成率增大, 同时每个螅状体形成的足囊数也增大^[25]。丁耕芫等发现在 21—23℃ 条件下, 一个螅状体通过移位可形成 22 个足囊^[18]。沙海蜇螅状体则在 18℃ 下可产生 18 个足囊^[8]。足囊萌发率高时可达 80%^[18], 但多数足囊的萌发率(足囊产生新螅状体的发生率)不高, 如海蜇, 在 10℃ 以下无足囊萌发, 在 15—30℃ 范围内, 5—7d 后均出现萌发, 22d 时, 足囊成活率均为 100%, 但足囊萌发率仅为 13.33%—23.33%^[24-25]。随温度升高, 海月水母(*Aurelia aurita*)螅状体发育速度明显增加^[27]。另外, Purcell 等发现在较低盐度条件下(5—20), 温度(15、20、25℃)对金黄水母(*Chrysaora quinquecirrha*)的螅状体并没有显著影响^[28]。

1.2.2 盐度对螅状体及足囊繁殖的影响

盐度对螅状体及足囊繁殖有显著影响。早期螅状体在盐度 31—33 条件下经 20d 可生长到后期螅状体^[8, 11-14, 17-18]。若盐度小于 8, 海蜇螅状体将在 24h 内全部死亡, 盐度在 12—20, 蝌蚪表现出 100% 的成活率和较高的繁殖力, 因此, 蝌蚪生存的盐度下限为 10, 最适盐度范围为 14—20^[22]。而金黄水母(*C. quinquecirrha*)螅状体在低盐(<11)和高盐(≥25)下繁殖力明显降低^[28]。在 16—26 范围内, 海蜇螅状体形成足囊的比例均超过 80%, 同时每个螅状体均可形成 1 个以上的足囊, 20 时呈最大值(分别是 90%, 1.433 个); 若盐度高于 26 或低于 16, 蝌蚪形成足囊的比例和足囊数均小于 80% 和 1 个^[24-25]。盐度对足囊繁殖的影响主要表现在足囊萌发, 小于 10 时, 仅有部分足囊成活, 大于 12 时, 足囊成活率为 100%, 在 20—22 时, 足囊萌发率最高^[24-25]。

1.2.3 光对螅状体及足囊繁殖的影响

将双等和鲁男等认为光照是足囊繁殖的充分条件, 在自然光组(自然光周期, 10AM, 光强为 2000—3000lx)和黑暗组两种光度水平的实验显示, 黑暗组足囊萌发率明显高于自然光组, 说明黑暗有利于足囊萌发^[24-25]。因此, 在人工育苗和养殖时, 一般用黑布覆盖水池, 使其保持黑暗或弱光, 防止杂藻等在附苗器上大量繁殖生长, 提高螅状体成活率, 也有利于足囊繁殖^[54-57]。

1.2.4 营养条件对螅状体及足囊繁殖的影响

早期螅状体个体小, 体长约 200μm, 口盘直径仅 100μm 左右, 可吞食与它同等大小或比它稍大的饵

料^[8, 11-14, 17-20, 26, 29]。而水母人工培育中常用的卤虫(*Artemia*)无节幼体体长最小为300 μm, 即使投喂刚孵化的卤虫, 早期螅状体触手上的刺胞仅能够将卤虫刺死, 却不能将其吞入消化腔, 而卤虫尸体反而引起局部环境水质败坏, 也将引起机体大量死亡, 因此, 卤虫不适合海蜇早期螅状体的营养需要^[23, 26, 29]。没有适宜的饵料, 早期螅状体柄变细, 口扩张很大, 反映迟钝, 影响其生长发育, 最终将萎缩死亡, 若获适量饵料, 则可很快恢复正常状态, 但若给予过量的饵料, 也会引起死亡^[18, 26, 29]。郭平等的海蜇早期螅状幼体的饵料实验结果显示, 浮浪幼虫为早期螅状体的最佳饵料^[26, 29]。螅状体发育到中期以后, 其体长超过400 μm, 可吞食整个卤虫无节幼体^[8, 11-14, 17-20, 26]。营养条件不仅对螅状体形成足囊的数量及质量有直接影响, 而且对足囊的萌发也有明显的间接影响。形成足囊阶段, 若缺乏营养会抑制螅状体形成足囊, 即使形成, 个体也小, 降低萌发率; 当营养丰富, 蝗状体形成足囊活跃, 足囊易于萌发^[26]。饵料充足的条件下, 海月水母螅状体发育速度明显加快^[27]。

1.3 环境因子对横裂生殖的影响

横裂生殖是大型水母无性繁殖的另外一个重要方式, 是螅状体经分节和变态两个紧密联系的发育阶段产生碟状体的过程^[30-31]。横裂生殖开始的显示标志是感觉触手的基部膨大, 触手下方托部出现裂节, 随后感觉触手缩短, 继而被吸收, 各裂节依次变态形成碟状体并释放, 仅留下最后一个裂节下方的亲本螅状体^[8, 11-14, 17-20]。同一个螅状体可多次重复进行横裂生殖, 丁耕芫等观察到一周年的海蜇螅状体, 横裂生殖可重复进行11—18次, 最终共产生16—34个碟状体^[18]。首次横裂生殖产生的碟状体数约为5—14个, 随后每次形成的裂节数递减, 最终每次只形成1—2个碟状体^[18-19, 32]。因此, 就增养殖实践中获得碟状体数量而言, 首次横裂生殖最为重要, 所产生的碟状体数占整个横裂生殖期间产生碟状体总数的三分之一以上。产生每一碟状体的时间平均为2.1(1—4)d, 两次横裂生殖之间的间隔时间一般为10d左右^[32]。

1.3.1 温度对横裂生殖的影响

影响横裂生殖的环境条件中, 温度是最基本的因素。根据张鑫磊等人的报告, 在14℃时, 海蜇螅状体经过30d的培养始终没有进行横裂生殖, 当水温达到16℃, 10d后有碟状体分裂, 当温度达到20℃时, 第5天开始分裂, 温度达到23℃时, 第4d便开始分裂^[33]。陈介康和丁耕芫的研究也表明, 在14℃时海蜇螅状体经过100d的培养才开始有分裂^[34]。这与自然海水中海蜇螅状体的发育状况基本一致, 春季当水温上升到13℃左右时开始出现裂节, 15℃以上开始释放碟状体, 此后多次重复进行横裂生殖, 直到秋季水温下降到大约为15℃以下为止, 说明海蜇横裂生殖的发生和发育阶段具有明显的季节规律^[32]。螅状体可用升温来诱导其横裂生殖的发生, 相反, 若降低培养水温, 可抑制横裂生殖发生。*Stomolophus meleagris* 蝗状体在25—27℃下变态后9d可发生横裂生殖^[12]。24h内温度从13℃上升到23℃时, 沙海蜇螅状体进行横裂生殖, 每次横裂生殖产生的碟状体为3—7个^[8]。在自然海域中, 海月水母的螅状体通常在4—5月份当水温上升至11—14℃时开始横裂生殖, 产生的碟状体数量平均为15个, 最多达43个^[17]。金黄水母(*C. quinquecirrha*)横裂生殖在低盐下(5—20)不受温度的影响(15, 20, 25℃), 但在高盐下(20—35), 随着温度升高横裂生殖明显有增加趋势, 同时每降低5℃, 横裂生殖的发生推迟1周左右^[28]。

然而并不是所有大型水母螅状体都有同样的反应, 如霞水母类(*Cyanea* sp.)的螅状体可在降温诱导下发生横裂生殖, 在自然海域(Niantic River, Connecticut)中, 碟状体一般出现在秋季^[35]。Hernroth等认为温度并不是促进横裂生殖的环境因子, 因为春季的温度上升只是发生在海水表层, 而螅状体栖息在海底, 而且海月水母(*A. aurita*)的横裂生殖从秋季一直到春季发生^[36]。

此外, 经冬季低温处理和未经低温处理的螅状体横裂生殖时所需温度和时间不同。*Rhopilema verrilli* 蝗状体在10—12℃低温下生活4个月后移入20℃培养箱中可在35d内进行横裂生殖^[11]。经冬季低温的海蜇螅状体, 当温度升至18—27℃可在1—14d内诱发横裂生殖, 致死温度为33℃; 未经冬季低温处理的海蜇螅状体, 培养在18—22℃下诱发横裂生殖需2—3个月, 致死温度为28℃^[34]。Loeb的研究报告显示, 金黄水母(*C. quinquecirrha*)螅状体在20℃保存7周后, 升温至26℃, 也可诱发其横裂生殖^[37]。说明低温阶段生活既可使螅状体适应环境变化能力增强, 又可使其反应环境温度变化的敏感性提高, 因而升温能快速诱发横裂

生殖^[34, 37]。

1.3.2 盐度对横裂生殖的影响

通常,大型水母幼体对盐度的适应范围低于成体水母。鲁男等的研究报告显示,海蜇螅状体在14—20中横裂生殖率均为100%,就螅状体产生碟状体数量而言,在16—18中最多,均为9个以上,因此认为海蜇各时期幼体的最适盐度在16—20^[22]。同样金黄水母(*C. quinquecirrha*)螅状体在低盐(<11)和高盐(≥25)下繁殖力明显降低,可能与低盐下离子调节能力降低有关^[28]。

1.3.3 光对横裂生殖的影响

光因子对螅状体的横裂生殖有不同影响,而这种影响与温度条件紧密联系。Custance在室内观察到北欧产海月水母(*A. aurita*)在黑暗条件下横裂生殖发生率明显高于光照条件,这与在自然海域海中月水母横裂生殖发生于光照和温度渐低的晚秋发生的生态习性一致,因此认为光是横裂生殖的抑制因素,黑暗可诱导横裂发生^[38]。日本产海月水母在黑暗条件下,65d之内94.8%螅状体发生横裂生殖,而在光照条件下仅有30%发生横裂生殖,另外,黑暗条件下产生的碟状体的数量为光照条件的8倍多^[27]。一般螅状体先经低温处理后再升温诱导,可使其发生横裂生殖^[37]。Lobe的研究报告显示,金黄水母(*C. quinquecirrha*)螅状体在降温以及升温阶段若无光照,30d之内不发生横裂生殖;在降温无光和升温有光的条件下,24h内大部分螅状体均发生横裂生殖;在降温无光和升温自然光周期条件下,50%左右螅状体在30d后发生横裂生殖,因此光与温度一起可刺激横裂生殖的发生,相反,无光条件延迟横裂生殖的发生^[39]。陈介康等在室内进行的强光,弱光和黑暗对横裂生殖的影响实验中发现,在低温(20℃逐渐下降到7—12℃)下,2个月内3个光组条件均未发生横裂生殖,而升温诱导下,均发生横裂生殖,其发生率强光组最高,黑暗组最低^[40]。

1.3.4 营养条件对横裂生殖的影响

营养条件对横裂生殖的影响一般以适宜的温度条件为基础。海蜇在60d的低温处理阶段若投饵间隔小于5d,升温诱导阶段即使停止投饵也可诱发横裂生殖,但其横裂生殖率不高(16%—64%),并随投饵间隔时间延长,横裂生殖率下降,同时产生碟状幼体的数量减少和个体趋于变小;若低温处理阶段(60d)投喂次数大于1,升温阶段加强投饵的话(每2d投1次),同样可诱发横裂生殖,因此认为低温阶段螅状体的营养条件,对其在随后升温诱导期间发生横裂生殖具有潜在影响,即温度和营养条件对横裂生殖的作用是相互的,仅具备适宜的温度条件或良好的营养条件,均将抑制横裂生殖发生^[41]。金黄水母(*C. quinquecirrha*)在投喂少量(0.2ind/ml)桡足类幼体时,横裂生殖发生率很低;在投喂充分饵料时(4.3—4.4ind/ml),产生的碟状体数量明显增加,说明金黄水母的横裂生殖对周围环境的适应性相对灵活,可及时对变换的营养条件产生反应^[28]。日本产海月水母(*A. aurita*)在降温诱导和持续投喂的条件下,其横裂升值率、碟状体数量和碟状体大小与饥饿状态以及少量投喂条件相比,均有明显的增加^[27]。

1.4 环境因子对碟状体及幼蜇的影响

通过横裂生殖分离的初生碟状幼体,体色透明或半透明,直径约3mm,但其从辐缘瓣和网管尚未发育,浮游能力很弱,绝大多数沉降于底,必须搅动水体或微量充气方法推动其浮游、摄食和生长。随着生长,碟状体浮游生活,具8对末端呈爪状的感觉瓣和带柄的方形中央口,4条主辐管和4条间辐管相间呈辐射状排列,胃腔呈八角形,腔中每间辐部位均有一条胃丝。在18—22℃下,碟状幼体经7—10 d生长伞径达10mm左右,缘瓣变宽增厚,并向两侧和前方伸展,各缘瓣逐渐失去锯齿状边缘而形成光滑的波纹状缘瓣,处于同一圆周面上形成一个圆形的伞部,生长成平伞期,称稚蛰;再经7—10 d生长伞径达20 mm以上,此阶段海蜇幼体伞部伞缘逐渐下包,由草帽状变为半球状,口腕出现侧沟并开始汇合,口腕外端出现棒状附属器,发育成与成蛰体形一致的幼蛰^[8, 18-20, 30, 44]。

1.4.1 温度对碟状体及幼蛰的影响

黄鸣夏等的实验结果表明,海蜇碟状体的生长发育及生命活动最适温度为15—20℃;若低于10℃碟状体不仅生长慢,而且发育也差;若高于20℃,碟状体伞径生长率和收缩率随温度高而下降,而高于30℃时24h内

开始出现死亡个体^[45]。张鑫磊等的实验结果表明海蜇碟状体在适温条件下(17—23℃),其生长速度随温度的升高而升高^[33]。鲁男等报告海蜇幼蜇存活的上下限分别为34℃和8℃,适温范围为16—28℃,最适生长温度为24℃,高于或低于24℃,其生长速度递减^[46-47]。王燕青等在实验过程中发现在一定温度下(10—35℃)及时持续对高温条件降温,或对低温条件升温有助于改善幼蜇的生存状态,从而提高幼蜇的生长和成活率,可见温度和盐度相互调节可延长幼蜇在不良环境下的耐受时间^[48]。

1.4.2 盐度对碟状体及幼蜇的影响

鲁男等的研究结果显示,海蜇碟状体在14—20盐度条件下成活率为100%,平均生长率大于12,而在盐度小于8条件下,存活率仅为40%,盐度大于28,日生长率明显降低,故认为碟状体最适盐度范围为14—20^[22]。而黄鸣夏等在实验中观察到海蜇碟状体在20—26条件下生长迅速,发育整齐,成活率高,经22d培养伞径达到20mm,已发育至三翼口腕后期^[45]。另外,谷丽等报道稚蜇在20个盐度单位突变条件下,经短期适应后仍可以正常活动和摄食,可见稚蜇的渗透能力较强,适宜盐度范围为14—30^[58]。以上海蜇不同适盐范围结果可以说明分布在不同海区的海蜇其耐盐性有差异。

1.4.3 营养条件对碟状体及幼蜇的影响

碟状体以及幼蜇发育阶段仍以新鲜卤虫无节幼体为主。鲁男等报告海蜇幼蜇在投饵频率4—5次/d下生长最快,6次/d较5次/d生长不明显,小于0.315次/d(即投饵时间间隔为76h)呈负生长^[46-47]。张洪芬认为在海蜇水母体的培育过程中,各个阶段投饵频次有所不同,如碟状体以2—3次/d,稚蜇3—4次/d,幼蜇4—5次/d条件下生长较好^[57]。李晓东等报告海蜇幼蜇在几种饵料条件下,生长率为1.2%—3.2%,成活率为均为100%,而在不同密度下显示差异,说明其生长率与饵料的种类关系不大,而与投喂密度有关^[49]。王绪峨等在实验中观察到海蜇各期幼体摄食对虾各期幼体的能力不同,稚蜇阶段摄食对虾无节幼体和蚤状幼体的比率较高,摄食糠虾幼体和仔虾的比率较低,而幼蜇不能摄食仔虾,认为与海蜇的发育形态学变化有关,因为幼蜇阶段以后,海蜇的中央口封闭,仅能从口腕和肩板上的许多小西口捕食小星的浮游生物^[50]。

2 研究趋势与展望

综上所述,温度是影响大型水母早期幼体生长的最主要环境因子,在适温范围内,大多数大型水母在升温诱导下可发生螅状体发育以及足囊繁殖和横裂生殖;盐度、光和营养条件在适温范围内,均对螅状体和横裂生殖有一定的影响,其上下限随水母种类和发育阶段有所变化。

尽管有关环境因子对大型水母早期幼体的影响研究报道不少,但绝大部分研究相对集中于几个种类,如国外有关环境因子对海月水母(*Aurelia aurita*)和金黄水母(*Chrysaora quinquecirrha*)横裂生殖的影响研究报道较多^[14-17, 27-28, 30-31, 36-39, 42-43],国内则几乎所有的有关研究均围绕使用价值较高的海蜇(*Rhopilema esculenta*)进行^[21-26, 29, 32-34, 40-41, 52, 54-58],而近几年在中国东、黄海以及日本海形成大暴发的沙海蜇和霞水母的相关研究则不多^[8, 19-20,]。水母暴发对中日韩3国的海洋渔业生产活动以及生态系统带来巨大的影响,为此2003年中日韩3国专门设立水母研究小组展开研究,每年还通过“大型水母国际研讨会”相互交流各自的研究结果以及新发现,会议已在中日韩三国成功举办过5次。研究内容包括生物学和生态学,渔业除防技术和加工利用,数量分布特点以及群体移动规律模型等方面。目前,有关大型水母暴发的研究大多仅限于成体水母的生物学生态^[2-9, 59-61],均为暴发现象的表述而已,对其发生以及暴发机理仍有待于今后进一步调查研究。在自然海域中休眠着无数个螅状体,只要遇到合适的温度、盐度、饵料等环境因子,就会通过足囊繁殖以及横裂生殖的无性生殖方式大量繁殖,最终引起水母大暴发。而水母暴发形成机制非常复杂,为从根本上解释大型水母暴发原因,今后的研究方向为进行海上水母监测的同时,重点应放在大型水母的早期发生机理,尤其是螅状体的无性生殖更应为研究的核心。大型水母的螅状体一般附着在板上,在室内只要维持低温可长期保存,就可以进行各种环境因子实验。正确掌握环境因子对螅状体的足囊繁殖以及横裂生殖的作用,对于阐明暴发形成的机理具有重要的现实意义。

另外,有关环境因子对大型水母幼体生长的影响研究大多仅限于单因子的影响,未考虑到多个因子的相

互作用。而在复杂的海洋生态系统中影响大型水母幼体的环境因子并不是独立的,各种因子之间具有相互联系和制约。例如低温条件下,幼体的存活率在较低盐度下好,而高温下,幼体存活率却在较高盐度下好,如此温度和盐度可相互调节并延长幼体对环境因子的耐受性。因此,结合多个环境因子进行对大型水母幼体的影响研究,是今后研究的方向之一。

海洋生态系统中的环境条件瞬息万变,而这种变化的速率也各不相同,而目前的经验研究往往只考虑恒定的环境因子对大型水母幼体的影响。例如螅状体可用升温(或降温)来诱导其横裂生殖的发生,但尚未见升温(或降温)速率对横裂生殖的影响研究。根据近几年的监测调查以及移动习性分析,大型水母的发生地大多在中国沿海的近岸,而近岸具有温度变化较快的特点,因此该海域升温速度快慢可能会影响到横裂生殖的发生,进而影响整个海域大型水母的发生量。另外,一般大型水母10月份产卵以后死亡,而螅状体到翌年4—5月份释放出碟状体,其间经历半年多的越冬期。室内可观察低温处理和未经低温处理的螅状体在诱发横裂生殖的有效温度、致死温度以及横裂生殖的次数有无差异,解析自然海域中其长期越冬的生态特点。在今后研究中,应尽量考虑到环境的突变以及变化速率对幼体的影响,可以更客观、科学地反映大型水母幼体与动态环境因子之间的关系。

References:

- [1] Gao S W, Hong H X, Zhang S M. Fauna Sinica Invertebrata 27: Phylum Cnidaria, Class Hydrozoa, Subclass Siphonophorae, Class Scyphomedusae. Beijing: Science Press, 2002.
- [2] Yan L P, Li S F, Ding F Y. The preliminary studies on the dynamics of macro-jellyfish resources and their relationship with fisheries in the East China Sea and Yellow Sea. *Marine Fisheries*, 2004, 26(1):9-12.
- [3] Cheng J H, Li S F, Ding F Y, Yan L P. Primary analysis on the jellyfish blooms and its cause in the East China Sea and the Yellow Sea. *Modern Fisheries Information*, 2004, 19(5):10-12.
- [4] Cheng J H, Ding F Y, Li S F, Yan L P, Ling J Z, Li J S, Liu Y. A study on the quantity distribution of macro-jellyfish and its relationship to seawater temperature and salinity in the East China Sea Region. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(3): 440-445.
- [5] Ding F Y, Cheng J H. Dynamic distribution of *Stomolophus meleagris* in the East China Sea Region. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2007, 1: 83-89.
- [6] Zhong X M, Tang J H, Liu P T. A study on the relationship between *Cyanea nozakii* Kisninouye breaking out and ocean ecosystem. *Modern Fisheries Information*, 2004, 19(3):15-19.
- [7] Zhou Y D, Liu Z P, Bo Z L, Xue L J. Monitoring of macro-jellyfish in the East China Sea and Yellow Sea. *Fisheries Science and Technology Information*, 2004, 31(5):224-227.
- [8] Kawahara M, Uye S, Kohzoh O, Hitoshi I. Unusual population explosion of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae) in East Asian waters. *Marine Ecology Progress Series*, 2006, 307: 161-173.
- [9] Uye S, Ueta Y. Recent increase of jellyfish populations and their nuisance to fisheries in the Inland Sea of Japan. *Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography*, 2004, 68:9-19.
- [10] Omori M, Kitamura M. Taxonomic review of three Japanese species of edible jellyfish (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Plankton Biology and Ecology*, 2004, 51(1):36-51.
- [11] Calder D R. Laboratory observations on the life history of *Rhopilema verrilli* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Marine Biology*, 1973, 21:109-114.
- [12] Calder D R. Life history of the cannonball jellyfish, *Stomolophus meleagris* L. Agassiz, 1860 (Scyphozoa, Rhizostomida). *Biological Bulletin*, 1982, 162:149-162.
- [13] Lotan A, Ben-Hillel R, Loya Y. Life cycle of *Rhopilema nomadica*: a new immigrant Scyphomedusan in the Mediterranean. *Marine Biology*, 1992, 112:237-242.
- [14] Lucas C H. Reproduction and life history strategies of the common jellyfish, *Aurelia aurita*, in relation to its ambient environment. *Hydrobiologia*, 2001, 451:229-246.
- [15] Miyake H, Iwao K, Kakinuma Y. Life history and environment of *Aurelia aurita*. *Southern Pacific Study*, 1997, 17(2):273-285.
- [16] Omori M, Ishii H, Fujinaga A. A Life history strategy of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphomedusae) and its impact on the zooplankton community of Tokyo Bay. *ICES Journal of Marine Science*, 1995, 52:597-603.
- [17] Chen J K. Cultivation of *Aurelia aurita*. *Fisheries Science*, 1986, 5(1):37.

- [18] Ding G W, Chen J K. The life history of *Rhopilema esculenta* Kishinouye. Journal of Fisheries of China, 1981, 5(2): 93-102.
- [19] Dong J, Liu C Y, Wang Y Q, Wang B. Laboratory observation on the life cycle of *Cyanea nozakii* (Semeostomida, Scyphozoa). Acta Zoologica Sinica, 2006, 52(2): 389-395.
- [20] Dong J, Wang B, Liu C Y. Morphology of *Cyanea nozakii* in different developmental stages. Journal of Fisheries of China, 2006, 30(6): 761-766.
- [21] Huang M X, Wang Y S, Zhou Y D. The effect of temperature and salinity on fetaion of *Rhopilema esculenta* Kishinouye. Marine Fisheries Science and Technology, 1994, 2: 11-15.
- [22] Lu N, Liu C Y, Guo P. Effect of salinity on larva of edible medusae (*Rhopilema esculenta* Kishinouye) at different development phases and a review on the cause of jellyfish resources falling greatly in Liaodong Bay. Acta Ecologica Sinica, 1989, 9(4): 304-309.
- [23] Chen J K, Liu C Y. The effect of light on planula metamorphism in *Rhopilema esculenta*. Fisheries Science, 1984, 4: 7-10.
- [24] Jiang S, Lu N, Cheng J K. Effect of temperature, Salinity and light on the generation of the podocyst of *Rhopilema esculenta* Kishinouye. Fisheries Science, 1993, 12(9): 1-4.
- [25] Lu N, Jiang S, Chen J K. Effect of temperature, Salinity and light on the podocyst generation of *Rhopilema esculenta* Kishinouye. Fisheries Science, 1997, 16(1): 3-8.
- [26] Guo P. Effect of nutritional condition on the formation and germination of the podocyst of scyphistomae of *Rhopilema esculenta* Kishinouye. Journal of Fisheries of China, 1990, 14(3): 206-211.
- [27] Ishii H, Shioi H. The effects of environmental light condition on strobilation in *Aurelia aurita* polyps. Sessile Organisms, 2003, 20(2): 51-54.
- [28] Purcell J E, White J R, Nemazie D A, Wright D A. Temperature, Salinity and food effects on asexual reproduction and abundance of the scyphozoan *Chrysaora quinquecirrha*. Marine Ecology Progress Series, 1999, 180: 187-196.
- [29] Guo P, Liu C Y, Lu N. Food of early polyp stage in *Rhopilema esculenta*. Fisheries Science, 1987, 6(3): 10-13.
- [30] Spangenberg D B. A study of strobilation in *Aurelia aurita* under controlled conditions. Journal of Experimental Zoology, 1965, 160: 1-10.
- [31] Spangenberg D B. Recent studies of strobilation in jellyfish. Oceanography and Marine Biology: an Annual Review, 1968, 6: 231-247.
- [32] Cheng J K, Ding G W. On the seasonal regularity of strobilation of edible medusa. Journal of Fisheries of China, 1984, 8(1): 55-68.
- [33] Zhang X L, Cheng Y X, Chen S Q, Chen Y C, Zhang Y. The effect of temperature on strobilation and early stage growth of jellyfish, *Rhopilema esculenta*. Journal of Shanghai Fisheries University, 2006, 2: 182-185.
- [34] Cheng J K, Ding G W. Effect of temperature on the strobilation of jellyfish (*Rhopilema esculenta* Kishinouye-Scyphozoa, Rhizostomeae). Acta Zoologica Sinica, 1983, 29(3): 195-206.
- [35] Brewer R H, Feingold J S. The effect of temperature on the benthic stages of *Cyanea* (Cnidaria: Scyphozoa), and their seasonal distribution in the Niantic River estuary, Connecticut. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1991, 152: 49-60.
- [36] Hernroth L, Grondahl F. On the biology of *Aurelia aurita* (L.) II. Major factors regulating the occurrence of ehyrae and young medusae in the Gullmar Fjord, western Sweden. Bulletin of Marine Science, 1985, 37(2): 567-576.
- [37] Loeb M J. Strobilation in the Chesapeake Bay sea nettle *Chrysaora quinquecirrha* I. The effects of environmental temperature changes on strobilation and growth. Journal of Experimental Zoology, 1972, 180: 279-292.
- [38] Custance D R N. Light as an inhibitor of strobilation in *Aurelia aurita*. Nature, 1964, 204: 1219-1220.
- [39] Loeb M J. The effect of light on strobilation in the Chesapeake Bay sea nettle *Chrysaora quinquecirrha*. Marine Biology, 1973, 20: 144-147.
- [40] Chen J K, Ding G W, Liu C Y. Effect of light on the strobilation of edible medusae, *Rhopilema esculenta* Kishinouye (Cnidaria, Scyphozoa). Oceanologia Et Limnologia Sinica, 1984, 7: 310-316.
- [41] Chen J K, Ding G W, Liu C Y. Effect of nutritional conditions on the strobilation of edible medusa, *Rhopilema esculenta* Kishinouye. Journal of Fisheries of China, 1985, 9(4): 321-329.
- [42] Ishii H, Watanabe T. Experimental study of growth and asexual reproduction in *Aurelia aurita* polyps. Sessile Organisms, 2003, 20(2): 69-73.
- [43] Spangenberg D B. Cultivation of the life stages of *Aurelia aurita* under controlled conditions. Journal of Experimental Zoology, 1965, 159: 303-318.
- [44] Wang Y S, Huang M X. Developmental observation of ephyra in *Rhopilema esculenta*. Zhejiang Marine Fisheries Science and Technology, 1980, 1: 29-31.
- [45] Huang M X, Wang Y S, Sun Z. The effects of temperature and salinity on the growth and development of the ephyrae of the jellyfish (*Rhopilema esculenta* Kishinouye). Journal of Zhejiang College of Fisheries, 1987, 6(2): 105-109.
- [46] Lu N, Jiang S, Chen J K. Effects of temperature and relative food abundance on the growth of edible medusae (*Rhopilema esculenta* Kishinouye). Fisheries Science, 1993, 12(2): 1-5.
- [47] Lu N, Jiang S, Cheng J K. Effect of temperature and food abundance on the growth of jellyfish (*Rhopilema esculenta* Kishinouye). Oceanologia Et Limnologia Sinica, 1995, 26(2): 186-190.
- [48] Wang Y Q, Jiang L X, Dong J, Liu C Y, Sun M, Wang B. Effects of temperature and salinity changing suddenly on growth and survival rates of

- juveniles of *Rhopilema esculenta*. Journal of Shanghai Fisheries University, 2007, 16(3): 259-263.
- [49] Li X D, Liu T G, Zhang C X, Li Y, Wang H L. Influence of several natural foods on growth of juvenile medusa, *Rhopilema esculenta* Kishinouye. Fisheries Science, 2003, 22(3): 4-6.
- [50] Wang X E, Song X J, Ma J X, Wang B. Tests on the mutual predatory relationship between young medusae and prawn larvae. Chinese Journal of Zoology, 1995, 30(6): 30-33.
- [51] Ding F Y, Yan L P, Li S F, Cheng J H. The main causes of jellyfish blooms. Marine Sciences, 2006, 30(9): 79-83.
- [52] Zhao B, Zhang X M, Chen S Q, Cheng Y X, Zhang Y. Effect of different environmental factors on early development of jellyfish, *Rhopilema esculentum*. Marine Fisheries Research, 2006, 27(1): 87-92.
- [53] Wu Y, Li H Y, Li S F, Cheng J H. Review on the current situation of macro-jellyfish research and expectations. Marine Fisheries, 2008, 30(3): 80-87.
- [54] Sun Z X, Zhang M Q. Artificially hatching and culture of the *Rhopilema esculenta*. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2006, 34(3): 493-494.
- [55] Chen S Q, Zhang Y, Wang Y G, Yu D X. Breeding of jellyfish (*Rhopilema esculenta* Kishinouye). Marine Sciences, 2004, 28(5): 4-7.
- [56] Yang S Q, Zhang W C. The cultural technique of jellyfish. Fisheries Science, 2004, 23(1): 25-26.
- [57] Zhang H F. Artificial breeding and cultural technique of *Rhopilema esculenta*. Journal of Aquaculture, 2006, 27(2): 21-23.
- [58] Gu L, Guo M, Liu H Y, Liu J, Sun Z Z, Lei Y Z. The physical-chemical factors affecting jellyfish *Rhopilema esculenta* breeding. Journal of Dalian Fisheries University, 2005, 20(1): 41-44.
- [59] Li H Y, Li J S, Ding F Y, Cheng J H. Distribution characteristics of giant jellyfish, *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae) and zooplankton in the East China Sea Region. Chinese Journal of Ecology, 2007, 26(12): 1974-1980.
- [60] Yoon W D, Yang J Y, Shim M B, Kang H K. Physical processes influencing the occurrence of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae) around Jeju Island, Korea. Journal of Plankton Research, 2008, 30(3): 251-260.
- [61] Uye S. Blooms of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai*: a threat to the fisheries sustainability of the East Asian Marginal. Plankton and Benthos Research, 2008, 3 (Suppl.): 125-131.
- [62] Dong J, Sun M, Wang B, Liu H Y. Comparison of life cycles and morphology of *Cyanea nozakii* and other scyphozoans. Plankton and Benthos Research, 2008, 3 (Suppl.): 118-124.
- [63] Ohtsu K, Kawahara M, Ikeda H, Uye S. Experimental induction of gonadal maturation and spawning in the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae). Marine Biology, 2007, 152: 667-676.

参考文献:

- [1] 高尚武,洪惠馨,张士美.中国动物志(第二十七卷):水螅虫纲,钵水母纲.北京:科学出版社,2002.
- [2] 严利平,李圣法,丁峰元.东海、黄海大型水母类资源动态及其与渔业关系的初探.海洋渔业,2004, 26(1): 9-12.
- [3] 程家骅,李圣法,丁峰元,严利平.东、黄海大型水母暴发现象及其可能成因浅析.现代渔业信息,2004, 19(5): 10-12.
- [4] 程家骅,丁峰元,李圣法,严利平,凌建忠,李建生,刘勇.东海区大型水母数量分布特征及其温盐度的关系.生态学报,2005, 25(3): 440-445.
- [5] 丁峰元,程家骅.东海区沙海蜇的动态分布.中国水产科学,2007, 1: 83-89.
- [6] 仲霞铭,汤建华,刘培廷.霞水母暴发与海洋生态之关联性探讨.现代渔业分析,2004, 19(3): 15-19.
- [7] 周永东,刘子藩,薄治礼,薛利建.东、黄海大型水母及其调查监测.水产科技情报,2004, 31(5): 224-227.
- [17] 陈介康.1986.海月水母培育初报.水产科学,5(1): 37.
- [18] 丁耕芫,陈介康.海蜇的生活史.水产学报,1981, 5(2): 93-102.
- [19] 董婧,刘春洋,王燕青,王彬.白色霞水母生活史的实验室观察.动物学报,2006, 52(2): 389-395.
- [20] 董婧,王彬,刘春洋.白色霞水母各发育阶段的形态.水产学报,2006, 30(6): 761-766.
- [21] 黄鸣夏,王永顺,周永东.不同温度、盐度对海蜇胚胎发育的影响.海洋水产科技,1994, 2: 11-15.
- [22] 鲁男,刘春洋,郭平.盐度对海蜇各发育阶段幼体的影响——兼论辽东湾海蜇资源锐减的原因.生态学报,1989, 9(4): 304-309.
- [23] 陈介康,刘春洋.光对海蜇浮浪幼虫变态率的影响.水产科学,1984, 4: 7-10.
- [24] 将双,鲁男,陈介康.温度、盐度和光照对海蜇足囊萌发的影响.水产科学,1993, 12(9): 1-4.
- [25] 鲁男,蒋双,陈介康.温度、盐度和光照对海蜇足囊繁殖的影响.水产科学,1997, 16(1): 3-8.
- [26] 郭平.营养条件对海蜇螅状体形成足囊及足囊萌发的影响.水产学报,1990, 14(3): 206-211.
- [29] 郭平,刘春洋,鲁男.海蜇早期螅状幼体的饵料.水产科学,1987, 6(3): 10-13.
- [32] 陈介康,丁耕芫.海蜇横裂生殖的季节规律.水产学报,1984, 8(1): 55-68.
- [33] 张鑫磊,成永旭,陈四清,陈艳翠,张岩.温度对海蜇横裂生殖和早期生长的影响.上海水产大学学报,2006, 2: 182 - 185.

- [34] 陈介康,丁耕芫.温度对海蜇横裂生殖的影响.动物学报,1983,29(3):195-206.
- [40] 陈介康,丁耕芫,刘春洋.光对海蜇横裂生殖的影响.海洋与湖沼,1984,7:310-316.
- [41] 陈介康,丁耕芫,刘春洋.营养条件对海蜇横裂生殖的影响.水产学报,1985,9(4):321-329.
- [44] 王永顺,黄鸣夏.海蜇蝶状体发育、变态之观察.浙江海洋水产科技,1980,1:29-31.
- [45] 黄鸣夏,王永顺,孙忠.温度和盐度对海蜇蝶状体生长及发育的影响.浙江水产学院学报,1987,6(2):105-109.
- [46] 鲁男,蒋双,陈介康.温度和相对饵料丰度对海蜇水母体生长的影响.水产科学,1993,12(2):1-5.
- [47] 鲁男,蒋双,陈介康.温度和饵料丰度对海蜇水母体生长的影响.海洋与湖沼,1995,26(2):186-190.
- [48] 王燕青,姜连新,董婧,刘春洋,孙明,王彬.温盐环境突变对海蜇幼体生存的影响.上海水产大学学报,2007,16(3):259-263.
- [49] 李晓东,刘铁钢,张长新,李颖,王海兰.几种生物饵料对海蜇幼生长的影响.水产科学,2003,22(3):4-6.
- [50] 王绪峨,宋向军,马建新,王炳森.海蜇幼体与对虾幼体相食关系的实验观察.动物学杂志,1995,30(6):30-33.
- [51] 丁峰元,严利平,李圣法,程家骅.水母暴发的主要影响因素.海洋科学,2006,30(9):79-83.
- [52] 赵斌,张秀梅,陈四清,成永旭,张岩.环境因子对海蜇早期幼体发育影响的生态学研究进展.海洋水产研究,2006,27(1):87-92.
- [53] 吴颖,李惠玉,李圣法,程家骅.大型水母的研究现状及展望.海洋渔业,2008,30(3):80-87.
- [54] 孙振兴,张明青.海蜇的人工繁育与养殖技术.安徽农业科学,2006,34(3):493-494.
- [55] 陈四清,张岩,王印庚,于东祥.海蜇苗种培育技术的研究.海洋科学,2004,28(5):4-7.
- [56] 杨素芹,张万春.海蜇人工养殖技术.水产科学,2004,23(1):25-26.
- [57] 张洪芬.海蜇人工育苗及养殖技术.水产养殖,2006,27(2):21-23.
- [58] 谷丽,郭敏,刘宏艳,刘军,孙中正,雷衍之.pH、盐度和溶解氧对海蜇幼生长的影响.大连水产学院学报,2005,20(1):41-44.
- [59] 李惠玉,李建生,丁峰元,程家骅.东海区沙海蜇和浮游动物的分布特征.生态学杂志,2007,26(12):1974-1980.