ACTA ECOLOGICA SINICA

DOI: 10.5846/stxb201606301323

孙明,柴雨,董婧,付志璐,刘治更,林建齐,王佳晗,环境因子对海月水母螅状体存活与繁殖的影响,生态学报,2017,37(4): Sun M, Chai Y, Dong J, Fu Z L, Liu Z G, Lin J Q, Wang J H. Effects of environmental factors on polyp survival and reproduction of Aurelia sp. 1. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(4): -

环境因子对海月水母螅状体存活与繁殖的影响

雨1,董婧1,*,付志璐2,刘治更1,3,林建齐1,3,王佳晗1,3 孙

- 1 辽宁省海洋水产科学研究院,辽宁省海洋生物资源与生态学重点实验室,大连 116023
- 2 广西民族大学海洋与生物技术学院,南宁 530008
- 3 大连海洋大学海洋科技与环境学院,大连 116023

摘要:以我国黄渤海主要致灾大型水母海月水母的螅状体为实验材料,采用实验生态学方法研究了温度、盐度、光照强度、饵料 量对其存活与繁殖的影响。结果表明,在 0—25 ℃范围内,螅状体 40 d 的成活率均为 100 %,螅状体相对繁殖速度随温度的升 高而增加;盐度在 15—40 范围内,螅状体 40 d 的成活率均为 100 %,盐度 22.5 组的螅状体相对繁殖速度最高,但盐度对螅状体 种群数量影响不显著;螅状体相对繁殖速度随光照强度的增加而下降,黑暗条件有利于海月水母螅状体个体数量增加;螅状体 相对繁殖速度随饵料量的增加而增加。研究结果说明海月水母螅状体对环境具有较强的适应性,水温升高、饵料量增加可导致 海月水母螅状体种群数量快速增加。

关键词:大型水母暴发;无性繁殖;温度;盐度;光照强度;饵料量

Effects of environmental factors on polyp survival and reproduction of Aurelia **sp.** 1

SUN Ming¹, CHAI Yu¹, DONG Jing¹, *, FU Zhilu², LIU Zhigeng^{1,3}, LIN Jianqi^{1,3}, WANG Jiahan^{1,3}

- 1 Key Laboratory of Marine Biological Resources and Ecology, Liaoning Province, Liaoning Ocean and Fisheries Science Research Institute, Dalian 116023, China
- 2 Guangxi University for Nationalities, School of Marine Science and Biotechnology, Guangxi 530008, China
- 3 Dalian Ocean University, School of Marine Sea-Technology and Environment, Dalian 116023, China

Abstract: Jellyfish blooms cause problems worldwide, and their outbreaks have been reported at unprecedented rates in the recent decades. The blooms of Aurelia spp. have become increasingly prominent worldwide since the end of the 20th century, causing serious damage to fisheries, marine ecosystems, and coastal power plants. Environmental factors that control the size of jellyfish populations are not well understood; however, many researchers suggest that global warming, water pollution, and overfishing may be the main factors. Many scyphozoan species, including Aurelia spp., have a benthic polyp stage. This stage is an important part of the life cycle of Aurelia spp., because polyp clones can increase their population size by asexual reproduction, providing the opportunity to increase the medusa population by the production of many ephyrae through strobilation. Environmental factors that affect the asexual reproduction rates include temperature, salinity, light, and food. In this study, polyps of Aurelia sp. 1, collected from Heishijiao, Dalian, China, were tested using various environmental factors: (1) 11 different temperatures $(0, 2.5, 5, 7.5, 10, 12.5, 15, 17.5, 20, 22.5, and 25 ^{\circ}C)$ at salinity 28; (2) 14 different salinities (7.5, 10, 12.5, 15, 17.5, 20, 22.5, 27.5, 30, 32.5, 35, 37.5, and 40) at ambient temperatures (15—25 ℃) and natural light conditions; (3) 5 different light intensities (0, 200, 400, 600, and

基金项目:

收稿日期:2016-06-30; 修订日期:2016-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail:

800 lx) at 20—25 °C and a 10-h light/14-h dark photoperiod; and (4) 5 feeding frequencies (1 time/1 day, 1 time/2 days, 1 time/8 days, 1 time/16 days, and no feeding, which represent 8.3, 4.2, 1.0, 0.5, and 0 μg C per polyp/day) at 15—25 °C. Asexual budding was strongly affected by temperature, feeding frequency, and light intensity, but it was not affected by salinity. The production of new buds increased dramatically with increasing temperatures, particularly in the range of 12.5—25 °C. The asexual reproduction rate was the highest at salinity 22.5, and it gradually decreased as the salinity increased or decreased; however, the statistical results did not show any significant influence. Dark or dim light conditions greatly favored asexual reproduction, while bright light inhibited it. Asexual budding significantly decreased with decreased feeding frequency; a total of 9—59 buds were produced by feeding 1 time per day, and the number of buds decreased to only 1—3 by feeding 1 time per 14 days during the 60-day experiment. No polyps died even under no feeding conditions, which demonstrated that *Aurelia* sp. 1 polyps have a strong resistance to starvation. Survival was high in all the treatments, except in the salinity range of 7.5—12.5; this indicated a wide tolerance to environmental conditions. All these results indicate that the environment of the Bohai Sea and Yellow Sea is suitable for the survival and reproduction of *Aurelia* sp. 1. We suggest that increased temperatures because of global warming, increased abundance of zooplankton prey because of eutrophication, and increased seawater turbidity caused by industrial pollution may be responsible for the prominent blooms of *Aurelia* sp. 1 medusae in the coastal waters of the Bohai Sea and Yellow Sea.

Key Words: jellyfish bloom; asexual reproduction; temperature; salinity; light intensity; feeding rate

全球变化背景下,海洋生态系统的结构与功能也发生了巨大变化,水母灾害已成为全球范围的一种新型海洋生态灾害^[1-2]。海月水母(Aurelia spp.)作为主要致灾水母种类之一,自 20 世纪末起,在全球许多海域出现了异常的高频度暴发现象,诸多关于海月水母暴发性增殖给海洋生态和渔业经济带来负面影响的研究被报道^[3-5]。2007年,海月水母在我国烟台、威海海域暴发,影响了沿岸旅游业,2009年,海月水母大量发生几乎导致青岛发电厂机组停机^[6]。近十年间,海月水母在辽东湾的地理分布范围越来越广,数量显著增加^[7],2016年7月,绥中沿岸止锚湾渔港码头海月水母暴发(图 1)。此外,海月水母频繁入侵沿海池塘养殖区,与养殖品种争食、争空间,破坏水质,影响养殖渔业生物的生长。海月水母暴发已给我国沿岸渔业、养殖业、工业和旅游业造成严重危害^[8]。





图 1 2016年7月止锚湾渔港码头海月水母暴发

Fig.1 Mass occurrence of Aurelia sp.1 in Zhimao Bay in July, 2016

海月水母对环境的适应能力较强,广泛分布于全球各沿海水域。Dawson 等报道了世界各地分布的海月水母存在多个亚种^[9-10]。基因型不同等原因使海月水母的众多报道中出现了种群生态特性差异,不同海域的海月水母有着截然不同的生态习性,例如:许多研究表明,盐度对海月水母螅状体种群数量的影响不显著,但芬兰海域的海月水母暴发却被归咎于盐度上升产生了更适合于螅状体繁殖的环境条件^[1-12]。Dong 等和李玉

龙等均报道了我国黄渤海分布的海月水母为 Aurelia sp.1,但目前针对我国这一亚种的室内生态学研究较少^[13-14],仅有的研究均为针对两种环境条件下的少量梯度展开的实验,且多侧重研究的是温度和饵料对横裂生殖的影响,例如王彦涛等、Wang 等和石岩等均研究了温度和饵料条件对其个体繁殖和横裂生殖的影响^[15-17],Wang 等研究了3种温度条件下食物种类对其无性繁殖的影响^[18],而有关各种单一环境因子对这一亚种螅状体存活与繁殖影响的系统研究未见报道。因为螅状体阶段的死亡率和繁殖量是决定水母体种群数量的关键因素,详细研究底栖螅状体阶段的生态习性对于准确预测水母暴发是十分重要的^[19]。本文以我国黄渤海分布的海月水母螅状体为实验对象,结合黄渤海自然水域各环境条件的实际范围设置实验梯度,详细研究了温度、盐度、光照强度和饵料量对其存活与繁殖的影响,旨在为进一步研究海月水母暴发机理、预测潜在分布范围以及预警预报模型的建立提供重要的基础数据。

1 材料与方法

1.1 材料

试验用螅状体由辽宁省海洋生物资源与生态学重点实验室人工培育,为同一批次。亲体采自大连沿岸黄海北部水域。常规培养螅状体的海水取自大连市黑石礁海岸,经黑暗沉淀并沙滤后使用,盐度 31 ± 1 ,pH 8.2 ± 0.1 ,溶解氧大于 $5\,\text{mg/L}$,水温随室温自然波动($5-25\,^{\circ}$ C)。暂养期间,投喂刚孵化出的优质卤虫无节幼体(Artemia nauplius)。

1.2 试验方法

各环境因素试验均为每个梯度分别设 3 个平行,每个平行 20 个螅状体,每组试验螅状体培养于 200 mL 玻璃皿中。

1.2.1 温度试验

根据黄渤海区海水全年温度范围将水温设 11 个梯度,即 0、2.5、5、7.5、10、12.5、15、17.5、20、22.5、25 $^{\circ}$ 。 螅状体起始培养温度均为 15 $^{\circ}$,试验前每隔 1 d 升温或降温 2 $^{\circ}$ 直至达到各试验组所需温度。试验在黑暗条件下进行 60 d,培养海水盐度为 28±0.5,用智能光照培养箱(型号:GXZ-280B;GXZ-280C) 控制试验水温。各试验组螅状体每隔 2 d 充分投喂一次,投饵 2 h 后换水。为减小横裂生殖对个体繁殖速度的影响,温度试验于春季多数螅状体(约 80 %)度过横裂生殖期后进行。

1.2.2 盐度试验

共设 14 个梯度,即 7.5、10、12.5、15、17.5、20、22.5、25、27.5、30、32.5、35、37.5、40。试验在室内自然温度条件下进行(15—25 $^{\circ}$ C),光照为室内自然光(0—1050 lx),共进行 30 d 试验。梯度海水用自然海水、粗盐和经 24 h 曝气后的自来水配制而成,用 PAL-06S 型盐度计标定海水盐度(范围 0—100,精度 0.1 %),并经 24 h 充氧,稳定 48 h 后使用。各试验组螅状体每隔 2 d 充分投喂一次,投饵 2 h 后换水。

1.2.3 光照强度试验

共设 5 组,即 0、200、400、600、800 lx。试验在智能光照培养箱(型号:GXZ-280B;GXZ-280C)中进行 60 d, 光周期 10 L:14 D,黑暗组用遮光布实现光照度为 0 的条件。海水盐度范围 30—31,水温随室温(20—25 $^{\circ}$ C)变化。各试验组螅状体每隔 3 d 充分投喂一次,投饵 2 h 后换水。

1.2.4 饵料量试验

共设 5 组,即 1 次/1 d、1 次/2 d、1 次/8 d、1 次/16 d、无投喂组。试验用新孵化出的卤虫无节幼体作饵料,每次投喂时用吸有卤虫的吸管瞄准螅状体投喂,用特制的拨针将未被螅状体触手捉住的卤虫拨至螅状体口柄处,保证每个螅状体摄食 10 个卤虫,按每个卤虫约 0.83 μ g C 计算^[20],每天的饵料投喂量分别为 8.3、4.2、1.0、0.5 μ g C d⁻¹和 0 μ g C d⁻¹。试验在黑暗条件、室内自然温度(15—25 $^{\circ}$ C)下进行 60 d,培养海水盐度为 28±0.5。各试验组螅状体每次充分投饵 2 h 后换水。

1.3 指标测定与数据统计分析

海月水母螅状体柄径增长值作为生长指标。螅状体柄径长指口面观圆周最大水平面的直径长,当螅状体

不为圆形时取直径最大值与最小值的平均值为螅状体柄径长。

成活率(SR, %)= $100 \times N_t / N_0$

螅状体繁殖倍数 $(RM, \%) = N_R / N_L$

螅状体相对繁殖速度(K, %)= $(\text{Ln } N_R$ - $\text{Ln } N_0)/T$

式中, N_0 为试验开始时的亲代螅状体个数, N_t 为存活的亲代螅状体个数, N_R 为试验结束时螅状体的总个数,T为试验时间(d)。试验数据用平均数±标准差($Mean\pm SD$)表示,用 Excel 2003 对数据进行处理,用 SPSS 19.0 软件对数据进行单因子方差分析。

2 结果与分析

2.1 温度对海月水母螅状体存活与种群数量繁殖的影响

温度试验期间,各试验组螅状体成活率均为 100%, 100% 和 100% 2.5 100% 2.6 100% 2.6 100% 2.7 100% 2.5 100%

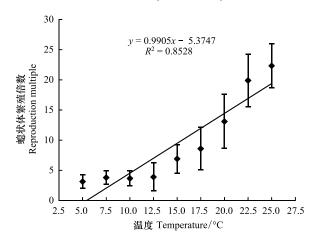


图 2 温度对海月水母螅状体繁殖倍数的影响

Fig.2 Effect of temperature on reproduction multiple of *Aurelia* sp.1 polyps

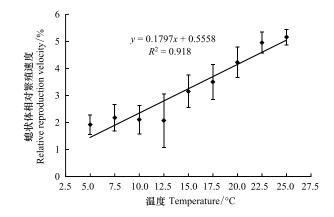


图 3 温度对海月水母螅状体相对繁殖速度的影响

Fig.3 Effect of temperature on relative reproduction velocity of Aurelia sp.1 polyps

2.2 盐度对海月水母螅状体存活与种群数量繁殖的影响

所有试验组螅状体均为一次性放入,盐度 7.5 组中的螅状体 1 h 内全部死亡,盐度 10 组中的螅状体 1 d 内全部死亡,盐度 12.5 组中的螅状体 3 d 内全部死亡。其余盐度组(15—40)中的螅状体成活率均为 100 %。试验期间,各盐度试验组的螅状体均有无性繁殖现象,由图 4 和图 5 可知,盐度 22.5 组的螅状体相对繁殖速度最高,随着盐度的递增或递减,螅状体相对繁殖速度呈现下降趋势。盐度 17.5—30 范围内螅状体相对繁殖速度度较高,但方差分析结果表明,盐度对螅状体繁殖率和相对繁殖速度的影响不显著(P>0.05)。试验结果表

明,海月水母螅状体的适盐范围较广,在盐度 15—40 范围均可存活并进行无性繁殖。

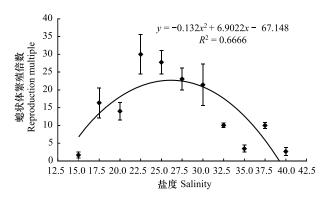


图 4 盐度对海月水母螅状体繁殖倍数的影响

Fig.4 Effect of salinity on reproduction multiple of *Aurelia* sp.1 polyps

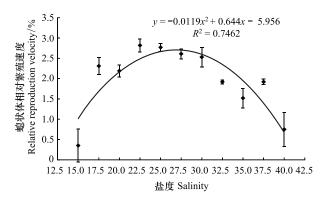


图 5 盐度对海月水母螅状体相对繁殖速度的影响 Fig. 5 Effect of salinity on relative reproduction velocity of Aurelia sp.1 polyps

2.3 光照强度对海月水母螅状体存活与种群数量繁殖的影响

试验结束时,800 lx 组中的螅状体成活率为 90 %,其余各组的成活率均为 100 %。螅状体繁殖倍数和相对繁殖速度随光照强度的增加而减少(图 6、图 7),0 lx 试验组的螅状体繁殖倍数和相对繁殖速度最高,分别为 11.8 %和 3.98 %。螅状体繁殖倍数和相对繁殖速度与光照强度呈线性相关,螅状体繁殖倍数与光照强度的关系为 y = -0.0151x+12.434 ($n=5,r^2=0.9299,P<0.01$),相对繁殖速度与光照强度的关系为 y = -0.0053x+4.398 ($n=5,r^2=0.8563,P<0.01$)。方差分析结果表明,光照强度对螅状体繁殖倍数和相对繁殖速度的影响极显著(P<0.01)。试验结果表明,黑暗条件有利于海月水母经无性繁殖新螅状体,增加光照强度可抑制海月水母螅状体种群数量繁殖。

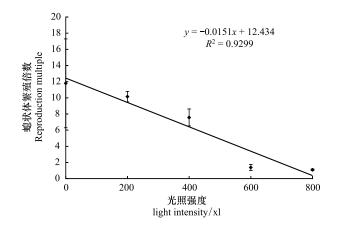


图 6 光照强度对海月水母螅状体繁殖倍数的影响

Fig. 6 Effect of light intensity on reproduction multiple of $\it Aurelia$ sp.1 polyps

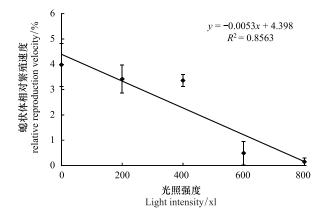


图 7 光照强度对海月水母螅状体相对繁殖速度的影响

Fig.7 Effect of light intensity on relative reproduction velocity of Aurelia sp.1 polyps

2.4 饵料量对海月水母螅状体存活与种群数量繁殖的影响

试验期间,各试验组的螅状体成活率均为 100 %,且均有无性繁殖现象。由图 8 和图 9 可知,螅状体繁殖倍数和相对繁殖速度随饵料量的增多呈现明显的上升趋势,组间差异显著(P<0.05)。亲代螅状体经 60 d 时间繁殖出的子代螅状体个数范围也随饵料量的减少而降低,8.3 μ g C d^{-1} 组最高,平均为 22.8 个,范围为 9—59 个;4.2 μ g C d^{-1} 组平均为 15.3 个,范围为 5—23 个,1.0 μ g C d^{-1} 组平均为 4.4 个,范围为 2—10 个,0.5 μ g C d^{-1}

组平均为1.7个,范围为1-3个。

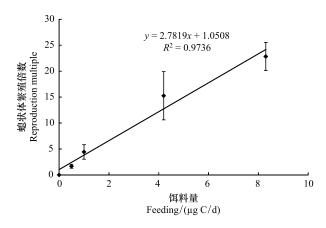


图 8 饵料量对海月水母螅状体繁殖倍数的影响 Fig.8 Effect of feeding on reproduction multiple of *Aurelia* sp.1 polyps

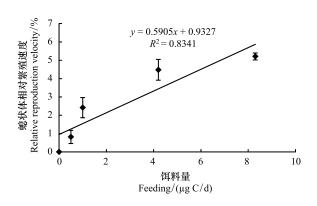


图 9 饵料量对海月水母螅状体相对繁殖速度的影响 Fig. 9 Effect of feeding on relative reproduction velocity of Aurelia sp.1 polyps

3 讨论

海月水母因广泛的地理分布和较强的繁殖能力而使人们易于获得实验材料,是目前全球被研究报道最多最详细的钵水母种类。20世纪初期, Mayer 最先提出了海月水母具有 12 个亚种^[21],之后, Dawson 等陆续对海月水母的亚种鉴定及地理分布进行了详细的研究,认为每一亚种都有其特定的生态习性,致使海月水母可跨越广泛的纬度和温度范围,在全球不同地理生态环境水域中生存^[9-10]。不同亚种不同地理种群的海月水母可能由于饵料和盐度的规律变化导致水母对某些基因片段的选择,致使它们对自己特殊的环境条件有了适应性。

3.1 水温

本试验结合黄渤海自然水域的水温范围,将水温实验范围设置为 0-25%,试验结果表明黄渤海海月水母螅状体在温度 0-25%下均可存活。*Kroiher* 等观察到海月水母(Aurelia aurita)螅状体在 4%时解体死亡^[22],本试验中,0%组中的螅状体尽管不摄食,但试验 60d 无死亡现象,试验结束后当水温升高到 5%以上时,螅状体恢复正常状态,说明其耐低温的存活能力较强,可以在黄渤海水域成功越冬。

海月水母的生活史十分复杂,螅状体可通过多种无性繁殖方式进行种群数量的补充 $[^{23-25}]$ 。已有大量研究结果表明,水温对海月水母螅状体无性繁殖有重要影响 $[^{26-27}]$,升温可加速螅状体繁殖速度 $[^{11,27-29}]$,Wang 等的研究表明黄海海月水母(Aurelia sp.1)螅状体的数量随水温的升高而增加 $[^{16,18}]$,与本研究结果一致。相反,美国华盛顿胡德运河的海月水母(Aurelia labiate)螅状体的出芽量随水温 $(7,10,15~\mathcal{C})$ 的升高而减少 $[^{30}]$;Liu等对台湾热带地区分布的海月水母(Aurelia aurita L.)的研究表明,低温组 $(20~\mathcal{C})$ 螅状体的出芽量比高温组 $(25~\mathcal{C}$ 和 $30~\mathcal{C})$ 的多 $[^{31}]$ 。本温度试验中,海月水母螅状体繁殖倍数和相对繁殖速度在 5—12.5 \mathcal{C} 范围内的增加不明显,当水温高于 12.5 \mathcal{C} 后,出现明显的上升趋势(图 2、图 3),这可能与螅状体的横裂生殖适宜温度有关,已有研究结果表明海月水母螅状体发生横裂生殖的最适水温为 13 $\mathcal{C}^{[16]}$,而春季横裂生殖期后的夏秋季高温期将是螅状体进行种群补充的高速繁殖期。黄渤海水域夏秋季的水温范围正处在 15—25 \mathcal{C} 之间,全球变暖导致的水温升高增加了螅状体高速繁殖期的时间,致使水母暴发事件越来越频繁,这也与许多全球变暖导致的温度升高可能使温带地区的水母种群数量增加的观点相印证 $[^{32-33}]$ 。本试验结果说明黄渤海海月水母螅状体与其他温带水域海月水母的生态习性一致,属于典型温水性水母种类。

3.2 盐度

本试验的盐度范围设置考虑到海湾河口盐度多变的情况,可达到自然海域环境可能遭遇到的所有盐度范

围,而盐度 15—40 范围内 40 d 的存活率均为 100 %的试验结果说明了海月水母螅状体有广泛的适盐性,完全可以适应盐度多变的河口等水域环境,这应该也是海月水母可以在海湾、近岸和河口附近存活的主要原因之一。与众多研究结果一致,盐度对螅状体繁殖的影响并不显著[11,27], Willcox 等研究表明塔斯马尼亚海月水母螅状体在盐度 35 中的出芽量最多,认为高盐会加快螅状体种群生长速度[11],本试验中,盐度 22.5 组的螅状体相对繁殖速度最高,低盐条件下的螅状体繁殖速度略快。

3.3 光照度

海月水母螅状体常被发现于船舶、养殖浮阀底部和桥墩的侧立面等避光处^[30,34],螅状体有向背阴处移动的行为^[35]。相比温度和饵料量,光照对螅状体无性繁殖的影响并不十分显著,往往需要与其他因素发生交互作用^[31,36],但光照也是调控水母螅状体种群数量不可缺少的环境因子之一^[37,38]。不同地理生态习性的螅状体所适宜的光照区间截然不同,台湾热带地区分布的海月水母(Aurelia aurita L.)螅状体的出芽量随光照度(375、56、0 lux)的减少而增加^[31]。美国华盛顿胡德运河的海月水母(Aurelia labiata)螅状体的出芽量随每天光照时间(12、8、4 h)的减少而减少,光照有利于加速螅状体发生横裂生殖、增加横裂生殖的次数并延长横裂生殖的时间^[30]。以往有关光照条件对海月水母横裂生殖的影响研究较多^[39],多数研究认为强光抑制横裂生殖,黑暗或弱光条件下横裂率较高^[31,40]。作者曾初步研究了光照强度对海月水母螅状体存活与生长的影响^[35],结果表明,螅状体成活率随光照度的增加而减少,本试验中各组螅状体的成活率较以往试验结果高,原因可能与饵料供应量的多少有关,螅状体的存活状态与多种环境因子有关,在相同的光照强度条件下,尤其是强光条件下,饵料供应充足的螅状体其成活率可能要高于饵料欠缺的螅状体。

3.4 饵料量

饵料对水母种群起着至关重要的调控作用 $^{[27,41]}$ 。在水温适宜的环境条件下,饵料充足的海月水母螅状体可迅速繁殖出大量螅状体,以增加其种群数量。与其他大型水母种类相比,海蜇、沙蜇和白色霞水母的螅状体进行足囊繁殖时一次通常仅能生成一个足囊,适宜条件下最多同时生成 2 个或 3 个足囊,与这些种类的螅状体繁殖速度相比,海月水母螅状体的繁殖速度最快,1 个螅状体可同时生成多个螅状体,一般为 2—5 个,试验中观察到最多为 8 个,子螅状体再繁殖的数量也多,食物是螅状体重复进行无性繁殖的能量来源。Han 等观察发现海月水母螅状体在 26 $^{\circ}$ 5 与饵料最多的交互组中的出芽量最多 $^{[28]}$,石岩等认为食物水平越高,海月水母螅状体繁殖子体的能力越强 $^{[17]}$,众多研究均海月水母的螅状体繁殖速度随饵料量的增加而增加 $^{[15,42]}$,本试验结果与之相符。本试验中,无投喂组螅状体 60 $^{\circ}$ 6 的成活率为 100 $^{\circ}$ 6,说明螅状体的饥饿耐受能力较强,但螅状体在无饵料条件下可存活的时间与水温有直接关系,高温加速新陈代谢会减少螅状体的存活时间。

4 小结

实验结果表明,海月水母螅状体在 0—25 ℃范围内的存活率均为 100 %,温度越高,螅状体的个体繁殖速度越快;尽管盐度对螅状体繁殖速度的影响不显著,但螅状体可适宜存活的盐度范围较广,15—40 范围内的成活率均为 100 %,其中低盐 22.5 条件下相对繁殖速度最高;黑暗条件有利于海月水母螅状体个体数量增加;螅状体相对繁殖速度随饵料量的增加而增加。研究结果说明海月水母螅状体对环境具有较强的适应性,水温升高、饵料量增加可导致海月水母螅状体种群数量快速增加。近些年,海月水母在黄渤海近岸水域爆发的事件越来越频繁,未来仍有继续蔓延和加重的可能,建议尽早采取有效措施加以控制和防范。

参考文献 (References):

- [1] Mills C.E. Jellyfish blooms; are populations increasing globally in response to changing ocean conditions?. Hydrobiologia, 2001, 451(1): 55-68.
- [2] 孙松. 对黄、东海水母暴发机理的新认知. 海洋与湖沼, 2012, 43(3): 406-410.
- [3] Ki J S, Hwang D S, Shin K, Yoon W D, Lim D, Kang Y S, Lee Y, Lee J S. Recent moon jelly (*Aurelia* sp.1) blooms in Korean coastal waters suggest global expansion; examples inferred from mitochondrial COI and nuclear ITS 5.8S rDNA sequences. ICES Journal of Marine Science, 2008,

- 65: 443-452.
- [4] Purcell J E, Uye S I, Lo W T. Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. Marine Ecology Progress Series, 2007, 350: 153-174.
- [5] Uye S I, Fujii N, Takeoka H. Unusual aggregations of the scyphomedusa *Aurelia aurita* in coastal waters along western Shikoku, Japan. Plankton Biology and Ecology, 2003, 50(1): 17-21.
- [6] Dong Z J, Liu D Y, Keesing J K. Jellyfish blooms in China: Dominant species, causes and consequences. Marine Pollution Bulletin, 2010, 60 (7): 954-963.
- [7] 王彬,董婧,王文波,李玉龙,李轶平,刘修泽,付杰.辽东湾北部近海大型水母数量分布和温度盐度特征.海洋与湖沼,2012,43(3):569-578.
- [8] 郑凤英, 陈四清, 倪佳. 海月水母的生物学特征及其爆发. 海洋科学进展, 2010, 28(1): 126-132.
- [9] Dawson M N, Hamner W M. Geographic variation and behavioral evolution in marine plankton; the case of *Mastigias* (Scyphozoa, Rhizostomeae).

 Marine Biology, 2003, 143(6): 1161-1174.
- [10] Dawson M N, Jacobs D K. Molecular evidence for cryptic species of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphozoa). The Biological Bulletin, 2001, 200 (1); 92-96.
- [11] Willcox S, Moltschaniwskyj N A, Crawford C. Asexual reproduction in scyphistomae of *Aurelia* sp.: Effects of temperature and salinity in an experimental study. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2007, 353(1): 107-114.
- [12] Palmen E. Seasonal occurrence of ephyrae and subsequent instars of *Aurelia aurita* (L.) in the shallow waters of Tvärminne, S Finland. Archivum Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae, 1953, 8: 122-131.
- [13] Dong Z J, Liu Z Y, Liu D Y. Genetic characterization of the scyphozoan jellyfish *Aurelia* spp. in Chinese coastal waters using mitochondrial markers. Biochemical Systematics and Ecology, 2015, 60: 15-23.
- [14] 李玉龙,董婧,孙明,王彬,王文波. 4 种大型水母类 ITS-5.8S rDNA 序列分析及其在钵水母类系统分析中的应用. 中国水产科学,2015,22(6): 1278-1288.
- [15] 王彦涛, 孙松, 李超伦, 张芳. 温度、投饵频次对海月水母(Aurelia sp.1)水螅体生长和繁殖的影响. 海洋与湖沼, 2012, 43(5): 900-904.
- [16] Wang N, Li C L, Liang Y, Shi Y Q, Lu J L. Prey concentration and temperature effect on budding and strobilation of *Aurelia* sp. 1 polyps. Hydrobiologia, 2015, 754(1): 125-134.
- [17] 石岩,米铁柱,王建艳,陈丽红,王国善,甄毓,于志刚.温度和食物水平对海月水母螅状体无性繁殖的影响.生态学报,2016,36(3):786-794.
- [18] Wang Y T, Zheng S, Sun S, Zhang F. Effect of temperature and food type on asexual reproduction in *Aurelia* sp.1 polyps. Hydrobiologia, 2015, 754(1): 169-178.
- [19] Lucas C H. Reproduction and life history strategies of the common jellyfish, *Aurelia aurita*, in relation to its ambient environment. Hydrobiologia, 2001, 451(1): 229-246.
- [20] Uye S, Kayano Y. Predatory feeding of the planktonic copepod tortanus forcipatus on three different prey. Bulletin of the Plankton Society of Japan, 1994, 40(2): 173-176.
- [21] Mayer A G. Medusae of the World. III. The Scyphomedusae. Washington, DC: Carnegie Institute of Washington, 1910: 499-735.
- [22] Kroiher M, Siefker B, Berking S. Induction of segmentation in polyps of *Aurelia aurita* (Scyphozoa, Cnidaria) into medusae and formation of mirror –image medusa anlagen. The International Journal of Development Biology, 2000, 44(5); 485-490.
- [23] Berrill N J. Developmental analysis of Scyphomedusae. Biological Reviews, 1949, 24(4): 393-409.
- [24] 孙松,于志刚,李超伦,黄邦钦,庄志猛,魏皓,孙晓霞.黄、东海水母暴发机理及其生态环境效应研究进展.海洋与湖沼,2012,43(3):401-405.
- [25] Vagelli A A. New observations on the asexual reproduction of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphozoa) with comments on its life cycle and adaptive significance. Invertebrate Zoology, 2007, 4: 111-127.
- [26] Holst S. Effects of climate warming on strobilation and ephyra production of North Sea scyphozoan jellyfish. Hydrobiologia, 2012, 690(1): 127-140.
- [27] Thein H, Ikeda H, Uye S I. The potential role of podocysts in perpetuation of the common jellyfish *Aurelia aurita* s.l. (Cnidaria; Scyphozoa) in anthropogenically perturbed coastal waters. Hydrobiologia, 2012, 690(1): 157-167.
- [28] Han C H, Uye S I. Combined effects of food supply and temperature on asexual reproduction and somatic growth of polyps of the common jellyfish *Aurelia aurita* s.l. Plankton and Benthos Research, 2010, 5(3): 98-105.
- [29] Purcell J E, Atienza D, Fuentes V, Olariaga A, Tilves U, Colahan C, Gili J M. Temperature effects on asexual reproduction rates of scyphozoan species from the northwest Mediterranean Sea. Hydrobiologia, 2012, 690(1): 169-180.

- [30] Purcell J E. Environmental effects on asexual reproduction rates of the scyphozoan *Aurelia labiata*. Marine Ecology Progress Series, 2007, 348: 183-196.
- [31] Liu W C, Lo W T, Purcell J E, Chang H H. Effects of temperature and light intensity on asexual reproduction of the scyphozoan, *Aurelia aurita* (L.) in Taiwan. Hydrobiologia, 2009, 616(1): 247-258.
- [32] Purcell J E. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: A review. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2005, 85(3): 461-476.
- [33] 张芳, 孙松, 李超伦. 海洋水母类生态学研究进展. 自然科学进展, 2009, 19(2): 121-130.
- [34] Brewer R H. Larval settlement behaviour in the jellyfish *Aurelia aurita* (Linnaeus) (Scyphozoa: Semaeostomae). Estuaries, 1978, 1(2): 120-122.
- [35] 孙明,董婧,付志璐,李玉龙.光照度对海月水母螅状体存活和生长的影响.水产科学,2012,31(4):212-215.
- [36] Kakinuma Y. An experimental study of the life cycle and organ differentiation of *Aurelia aurita* Lamarck. The Bulletin of the Marine Biological Station of Asamushi, 1975, 15: 101-113.
- [37] Dong J, Sun M, Purcell J E, Chai Y, Zhao Y, Wang A Y. Effect of salinity and light intensity on somatic growth and podocyst production in polyps of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae). Hydrobiologia, 2015, 754(1): 75-83.
- [38] 王建艳, 于志刚, 甄毓, 米铁柱, 姚庆祯, 王国善. 环境因子对海月水母生长发育影响的研究进展. 生态应用学报, 2012, 23(11): 3207-3217.
- [39] Custance D R N. Light as an inhibitor of strobilation in Aurelia aurita. Nature, 1964, 204(4964): 1219-1220.
- [40] Ishii H, Shioi H. The effects of environmental light condition on strobilation in Aurelia aurita polyps. Sessile Organisms, 2003, 20: 51-54.
- [41] Hamed A E, Khaled A A. Reproductive strategy of the jellyfish *Aurelia aurita* (Cnidaria Scyphomedusae) in the Suez Canal and its migration between the Red Sea and Mediterranean. Aquatic Ecosystem Health & Management, 2011, 14(3): 269-275.
- [42] Ishii H, Watanabe T. Experimental study of growth and asexual reproduction in Aurelia aurita polyps. Sessile Organisms, 2003, 20: 69-73.