

水母暴发的主要影响因素

The main causes of jellyfish blooms

丁峰元, 严利平, 李圣法, 程家骅

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

中图分类号: S968.9 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2006)09-0080-05

水母 (Jellyfish) 是一个泛称, 主要包括腔肠动物门 (Cnidaria) 的水螅虫纲 (Hydrozoa)、管水母亚纲 (Siphonophorae) 和钵水母纲 (Scyphomedusae) 等具固着水螅型和浮游水母型的水母, 以及终生营浮游性生活的栉水母门 (Ctenophora) 水母^[1-3]。

水母暴发是指水母在特定季节、特定海域内数量剧增的现象^[4]。水母暴发原本是一种自然现象, 水母生长具有季节性的特点, 即使在未受干扰的情况下也可能发生暴发^[1]。但是在过去几十年中, 由于人类活动的影响, 海洋生态系统正发生着变化, 一些海域出现了前所未有的水母暴发现象, 已在国际上引起了广泛的关注^[5]。东海近年来也出现了大型水母类暴发现象, 并有逐年加重的趋势^[6]。

对水母暴发成因研究已成为当前海洋生态学中的一个热点, 而中国在这方面的研究尚处在初始阶段^[2, 3]。作者总结了近年来有关水母暴发的影响因素研究的最新进展, 并对该研究的发展进行了预测, 以期为中国在水母的综合研究方面提供参考。

1 大气环境

海洋大气环境对水母暴发影响的研究主要集中在光照强度、温室效应和厄尔尼诺现象等 3 个方面。

1.1 光照强度

水螅水母纲、钵水母纲和管水母亚纲的水母普遍存在昼夜垂直迁移现象 (Diurnal Vertical Migration, DVM): 水母白天下沉到水体底层, 夜间上浮到水体表层。而栉水母纲中具有 DVM 现象的种类不多^[1]。

另外, 水母中还存在水平迁移的现象。在西太平洋帕劳群岛 Eil Malk 湖中的硝水母 (*Mastigias* sp.) 每天早上朝着东方游动, 一直游到岸边红树林的树影

下, 下午又往西转移, 其原因可能是硝水母为生物共生体, 需要利用其体内共生的藻类在光合作用下产生的营养物质^[7]。另外加拿大 Saanich 湾中的海月水母 (*Aurelia aurita*) 在早上晴天时会往日出方向迁移, 而阴天时却变得随机游动^[8]。

水母的 DVM 现象和水平迁移现象可能与水母的趋光性有关, 虽然有关趋光性的研究很多, 但其具体机理仍不很清楚^[10-12]。

1.2 温室效应

温室效应引起气温升高的同时, 还将引起海洋生态系统的一系列变化, 尤其是对极地附近的海-冰生态系统的影响更大^[1, 3]。

白令海峡的大气-海洋-冰系统对次级生产力的时空变化起着非常重要的作用, 并决定了更高营养层次上种类分布。白令海峡中水母数量在 1979~1989 年间逐渐增加, 并在 20 世纪 90 年代后迅速增加。Brodeur^[14]认为该变化可能由气候变化引起, 而气候变化的主要原因是全球温室效应^[1, 15, 16]。

1.3 厄尔尼诺现象

当厄尔尼诺 (El Niño) 现象发生时, 位于赤道周围太平洋海域的水温和盐度都发生了变化, 引起加利福尼亚附近海域表层水温的升高, 并导致上升流的减弱和初级生产力的降低^[17, 18], 从而影响到海洋生物的数量、分布、生长和繁殖等。引起 *Mitrocoma*

收稿日期: 2004-02-12; 修回日期: 2004-05-10

基金项目: 科技部公益性基础科研项目

作者简介: 丁峰元 (1978-), 男, 山东临朐人, 助理研究员, 硕士, 从事渔业资源生态学研究; 程家骅, 通讯作者, E-mail: ziyuan@public9.sta.net.cn

cellularia 数量增加, 并由海水表层逐渐扩展到中层; 而原先生活于海水中层的短手水母 (*Colobonema sericeum*) 的数量急剧减少。不同水母对厄尔尼诺现象的不同反应可能与其生理特征有关, *M. cellularia* 可以比短手水母耐受更宽的温度、盐度和溶解氧变化, 另外厄尔尼诺现象引起的海洋物理条件的变化还可能影响到水母的繁殖力和成活率, 从而影响了水母群落结构和数量的变化^[19]。

厄尔尼诺现象发生的当年或第二年的夏季东海水温往往将高于多年平均值^[20], 1997~1998年发生的厄尔尼诺现象可能导致1998~1999年东海水温的偏高, 而偏高的水温又可能导致同期东海海域霞水母 (*Cyanea* sp.) 和口冠水母 (*Stomolophus* sp.) 的暴发^[21]。

2 海洋环境

海洋生态系统的环境条件会发生变化, 这些变化可能是自然现象也可能是人类活动影响的结果, 变化了的海洋环境条件将影响水母的暴发。现在有关水母暴发成因的海洋环境因素研究主要集中在以下几个方面。

2.1 海水跃层

在海湾、河口和沿岸区域存在温度和盐度等跃层, 在海水跃层区常出现水母聚集现象^[22, 23]。

Arai^[24]认为水母对盐跃层的反应包括主动和被动反应两种。水母在盐跃层大量聚集现象是水母的被动反应: 由于水母一般生活在离子浓度相对稳定的水体, 这样在盐跃层水母将会被动地停留在等盐度线上。盐跃层上水母不连续性分布的现象又是水母的主动反应: 在盐跃层, 水母体内的渗透压会发生急剧变化, 水母对该变化非常敏感, 于是就主动游到在生理承受限度内的水体中。水母对盐跃层的主动反应是通过主动调节组织和中胶层内磷酸盐离子浓度来改变其游动方式和方向的^[25]。

有关水母分布与温跃层关系的研究很少, 因为实验室内很难模拟温跃层, 而现场温跃层又几乎总是伴随着盐跃层同时出现, 其作用很难评价。

2.2 表层流

在风力和潮汐等作用下, 海水可在水平方向上形成海流和潮流等表层流。海水的表层流可以影响和改变水母的分布范围和密度。

远洋水母 (*Chrysaora quinquecirrha*) 的生活史包括两个过程: 营固着生活的水螅体以及营浮游生活的

碟状幼体和水母体。在墨西哥湾北部, 远洋水母的水螅体主要生活在离岸较远、底质较硬的 DeSoto 海峡中, 而由水螅体发育形成的碟状幼体和水母体广泛分布在墨西哥湾北部海域。Johnson^[26]认为墨西哥湾中远洋水母不同生活型的分布范围不同的原因可以用海流解释, 而风力与大陆架的综合作用是产生墨西哥湾海流的主要原因。

在美国 Monterey 海湾, 双小水母 (*Nanomia bijuga*) 丰度变化与季节性的上升流变化有关。上升流可提高初级生产力, 而初级生产力的增加又为双小水母提供了食物来源^[27]。

2.3 富营养化

富营养化主要指特定水体由于营养物质的增加而导致的营养状况变化的过程^[28]。富营养化将导致水体尤其是底层水体中溶解氧浓度降低, 并改变水母的食物数量和食物种类等。

在一些主要受富营养化影响而受其它人为因素影响较低的沿岸小水体中, 可以较好地研究富营养化对水母的影响。在富营养化水体中, 水母的物种多样性降低, 但一些能适应这种水体的水母数量将会增加^[29-33]。大多数水母都可以通过避开缺氧层而得以生存, 因为即使在富营养化水体的表层溶解氧含量也很高, 因此表层的终生营浮游生活的钟水母 (*Aglantha digitale*)、四叶小舌水母 (*Liriope tetraphylla*) 等水螅水母, 五角水母 (*Muggiaea atlantica*)、浅室水母 (*Lensia* sp.) 等管水母以及一些栉水母都能在富营养化水体中很好地生存。而海月水母和远洋水母等钵水母的生活史中虽有底层固着生长阶段, 但因其固着在较浅水体中, 以及对低溶解氧的高耐受力, 也可在富营养化水体中生存。但至今仍没有具水螅型的花水母目 (*Anthomedusae*) 和软水母目 (*Leptomedusae*) 的水母在富营养化水体中暴发的记录。

3 捕食作用

3.1 浮游生物对水母的影响

通过对水母胃含物的分析, 发现水母主要以桡足类、枝角类、磷虾类、毛萼类和蔓足类、腹足类的幼体以及少量的鱼卵、仔鱼等为食^[2, 34, 35]。当食物丰富且其它生存条件适宜时, 水母可快速生长并发生暴发。

水母暴发时, 水母将捕食大量的浮游动物, 并引起植食性浮游动物的减少。植食性浮游动物的减少又



降低了藻类的被取食压力,并最终引起藻类暴发和浮游生物群落结构的变化。藻类暴发可降低水体的溶解氧含量,溶解氧含量的变化又将影响水母的数量及其群落结构的变化^[33,36]。

3.2 渔业对水母的影响

现在海洋生态系统正遭受着过度捕捞的影响,过度捕捞导致了渔获物组成从生长周期长、营养层次高、食肉性底层鱼类逐渐转变为生长周期短、营养层次低的无脊椎动物和食浮游性生物的中上层鱼类。在引起渔业资源衰退的同时,过度捕捞更引起了海洋生态系统结构和动力学过程等方面的变化^[37]。

渔业活动可改变海洋生态系统的营养结构,使顶级捕食者的生物量减少,过度捕捞尤其加剧了这一变化。根据生态系统下行控制理论,顶级捕食者的减少将导致被捕食者数量的增加^[38]。

通过对鱼类胃含物的分析,发现许多鱼类尤其是广食性鱼类可以水母为食^[39]。鱼类的减少,降低了水母的被捕食压力,使水母生物量逐渐增加。另外由于不同种类水母间存在着食物等方面的竞争压力,这种竞争将导致竞争能力弱的水母减少甚至灭亡,水母多样性降低,使生态系统进一步失衡^[38]。

水母还可通过捕食鱼卵和仔鱼、同以仔鱼和浮游动物为食的鱼类间竞争食物、作为鱼类寄生虫的中间宿主等作用,对鱼类的生存造成不利影响^[40,41]。因此水母生物量的增加又进一步导致鱼类数量的减少,使这种不良循环继续恶化下去^[42,43]。

4 生物入侵

随着人类活动的加剧,海洋生态系统正遭受外来入侵物种的影响,外来物种将影响和改变海洋生态系统的生物多样性。近几十年,部分水域中的具破坏性的水母大多数为外来入侵种的事实已引起了科学家和决策者们的广泛关注^[44]。有关水母入侵对海洋生态系统的影响研究最多的海域为黑海^[45-53]。

指瓣水母 (*Mnemiopsis leidyi*) 原生活于大西洋西北部,在 20 世纪 80 年代初可能伴随着压舱水进入黑海,并在 1989 年发生大暴发,随后生物量虽逐年减少,但仍达到 100~200 g/m² 的水平。Kideys^[45] 认为,缺少天敌、适宜的温度和充足的食物资源是指瓣水母暴发的主要原因。

指瓣水母通过竞争造成了当地海月水母数量降低的同时,通过大量吞食的浮游动物、鱼卵和仔鱼等,

加之日益严重的水体富营养化,造成了黑海浮游生物群落结构和渔业资源的恶性变化^[45-48]。联合国环境规划署海洋环境保护科学问题联合专家组 (GESAMP) 为了控制黑海中指瓣水母的数量,引进其天敌三刺低鳍鲳 (*Peprilus triacanthus*) 和卵形瓜水母 (*Beroe ovata*), 该措施已降低了黑海南部指瓣水母的数量。其中卵形瓜水母通过捕食-反馈系统 (Feed-Back System) 来直接影响指瓣水母的数量^[49-51]。但三刺低鳍鲳和卵形瓜水母等新物种的引进对黑海生态系统的影响将是长期的,很难在短时间内进行科学的评估^[52,53]。

5 研究展望

综上所述,水母暴发的成因非常复杂,既受环境因素的影响,又受人类活动的影响,加之水母自身生长速度快,再生能力强,并具有无性繁殖等快速繁殖方式,这些因素共同影响了水母的暴发^[36]。Graham^[1] 认为,水母暴发的表现形式有两种:水母数量的快速增长,即真正的水母暴发;现有种群的重新分布,即表面的水母暴发^[1]。以上光照强度、海水跃层、表层流等因素的直接效果主要是造成水母在局部水域内大量聚集,不是真正意义上的水母暴发;而人类活动造成的水母生存环境的变化是引起真正的水母暴发的主要原因。

随着人类对水母暴发危害程度认识的加深,对海洋生态系统研究的深入,以及新技术的产生与应用,水母暴发方面的研究必将进入一个崭新的发展阶段。今后水母暴发方面的研究重点将在掌握水母生活史的基础上,由实验室内的模拟研究逐渐转变到现场的试验生态研究上去,并在大海洋生态系统层次上对其发生机制进行综合研究,以全面认识水母暴发原因,并为水母的综合利用和防治以及海洋生态系统的可持续发展研究提供科学依据。

致谢: 东海水产研究所郑元甲研究员和沈金鳌研究员以及辽宁省海洋水产研究所董婧副研究员对本文提出了宝贵意见和修改建议,谨致谢忱。

参考文献:

- [1] Graham W M, Pagès F, Hamner W M. A physical context for gelatinous zooplankton aggregations: a review[J]. *Hydrobiologia*, 2001, 451: 199-212.

- [2] 高尚武, 洪惠馨, 张士美. 中国动物志(第 27 卷): 水媳虫纲钵水母纲[M]. 北京: 科学出版社, 2002. 1-8.
- [3] 马喜平, 凡守军. 水母类在海洋食物网中的作用[J]. 海洋科学, 1998, 22(2): 38-42.
- [4] Claudia E M. Medusae siphonophores and ctenophores as planktivorous predators in changing global ecosystems[J]. **ICES Journal of Marine Science**, 1995, 52: 575-581.
- [5] Purcell J E, Graham W M, Dumont H J. Jellyfish blooms: ecological and societal importance[M]. Hingham: Kluwer Academic Publishers, 2000. 1-333.
- [6] 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[J]. 海洋渔业, 2004, 26(1): 9-12.
- [7] Hamner W M, Hauri I R. Long-distance horizontal migrations of zooplankton (Scyphomedusae: *Mastigias*) [J]. **Limnology and Oceanography**, 1981, 26: 414-423.
- [8] Hamner W M, Hamner P P, Strand S W. Sun-compass migration by *Aurelia aurita* (Scyphozoa): population retention and reproduction in Saanich Inlet, British Columbia[J]. **Marine Biology**, 1994, 119: 347-356.
- [9] Hamner W M. Sensory ecology of Scyphomedusae[J]. **Marine & Freshwater Behaviour & Physiology**, 1995, 26 (2-4): 101-108.
- [10] Pages F, White M G, Rodhouse P G. Abundance of gelatinous carnivores in the nekton community of the Antarctic Polar Frontal Zone in summer 1994[J]. **Marine Ecology Progress Series**, 1996, 141(1-3): 139-147.
- [11] Schuyler Q, Sullivan B K. Light responses and diel migration of the Scyphomedusa *Chrysaora quinquecirrha* in mesocosms[J]. **Journal of Plankton Research**, 1997, 19: 1 417-1 428.
- [12] Eiane K, Aksnes D L, Bagoien E, *et al.* Fish or jellies- a question of visibility?[J]. **Limnology and Oceanography**, 1999, 44 (5): 1 352-1 357.
- [13] Barthelet P, Bony S, Braconnot P, *et al.* Global coupled simulations of climate change due to increased atmospheric CO₂ concentration[J]. **Earth and Planetary Science**, 1998, 326(10): 677-684.
- [14] Brodeur R D, Mills C E, Overland J E, *et al.* Evidence for a substantial increase in gelatinous zooplankton in the Bering Sea, with possible links to climate change[J]. **Fisheries Oceanography**, 1999, 8(4): 296-306.
- [15] Kellogg W W. Contaminants affecting the Arctic climate, and the role of the oceans[J]. **The Science of the Total Environment**, 1995, 160/161: 769-775.
- [16] Shindell D T, Miller R L, Schmidt G A, *et al.* Simulation of recent northern hemisphere winter climate trends by greenhouse-gas forcing[J]. **Nature**, 1999, 399: 452-455.
- [17] Chavez F P, Strutton P G, Friederich G E, *et al.* Biological and chemical response of the Equatorial Pacific Ocean to the 1997-1998 El Niño[J]. **Science**, 1999, 286(10): 2 126-2 131.
- [18] Pennington J T, Chavez F P. Seasonal fluctuations of temperature, salinity, nitrate, chlorophyll and primary production at station H3/M1 over 1989-1996 in Monterey Bay, California[J]. **Deep-Sea Research II**, 2000, 47: 947-973.
- [19] Raskoff K A. The impact of El Niño events on populations of mesopelagic hydromedusae[J]. **Hydrobiologia**, 2001, 451: 121-129.
- [20] 邢成军, 张启龙. 东海 G 断面平均温、盐度变化与厄尔尼诺关系的初步分析[J]. 海洋科学, 1992, 16(2): 67-69.
- [21] 沈金鳌. 防治能量污染 保护海洋生态[J]. 海洋开发与管理, 2000, 17(3): 50-53.
- [22] David M K, John L L, Sergio N, *et al.* Large diurnal temperature fluctuations in the nearshore water column[J]. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, 2003, 57:385-398.
- [23] Owen R W. Microscale and finescale variations of small plankton in coastal and pelagic environments[J]. **ICES Journal of Marine Science**, 1989, 47: 197-240.
- [24] Arai M N. Active and passive factors affecting aggregations of hydromedusae: a review[J]. **Marine Science**, 1992, 56: 99-108.
- [25] Arai M N. A functional biology of Scyphozoa[M]. New York: Chapman & Hall, 1997. 316.
- [26] Johnson D R, Perry H M, Burke W D. Developing jellyfish strategy hypotheses using circulation models[J]. **Hydrobiologia**, 2001, 451: 213-221.
- [27] Robison B H, Reisenbichler K R, Sherlock R E, *et al.* Seasonal abundance of the siphonophore, *Nanomia bijuga*, in Monterey Bay[J]. **Deep-Sea Research II**, 1998, 45: 1 741-1 751.
- [28] Richardson K, Jørgensen B B. Eutrophication: definition, history and effects[J]. **Coastal Estuar Stud**, 1996, 52: 1-19.
- [29] Omori M, Ishii H, Fujinaga A. Life history strategy of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphomedusae) and its impact on

- the zooplankton community of Tokyo Bay[J]. **ICES Journal of Marine Science**, 1995, 52: 597-603.
- [30] Lucas C H, Hirst A G, Williams J A. Plankton dynamics and *Aurelia aurita* production in two contrasting ecosystems: comparisons and consequences[J]. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, 1997, 45: 209-219.
- [31] Buecher E. Appearance of *Chelophyes appendiculata* and *Abylopsis tetragona* (Cnidaria, Siphonophora) in the Bay of Villefranche, northwestern Mediterranean[J]. **Journal of Sea Research**, 1999, 41: 295-307.
- [32] Keister J E, Houde E D, Breitburg D L. Effects of bottom-layer hypoxia on abundance and depth distributions of organisms in Patuxent River, Chesapeake Bay[J]. **Marine Ecology Progress Series**, 2000, 205: 43-59.
- [33] Condon R H, Decker M B, Purcell J E. Effects of low dissolved oxygen on survival and asexual reproduction of scyphozoan polyps (*Chrysaora quinquecirrha*) [J]. **Hydrobiologia**, 2001, 451: 89-95.
- [34] Ishii H, Tanaka F. Food and feeding of *Aurelia aurita* in Tokyo Bay with an analysis of stomach contents and a measurement of digestion times[J]. **Hydrobiologia**, 2001, 451: 311-320.
- [35] Youngbluth M J, Båmstedt U. Distribution, abundance, behavior and metabolism of *Periphylla periphylla*, a mesopelagic coronate medusa in a Norwegian fjord[J]. **Hydrobiologia**, 2001, 451: 321-333.
- [36] Lucas C H. Reproduction and life history strategies of the common jellyfish, *Aurelia aurita*, in relation to its ambient environment[J]. **Hydrobiologia**, 2001, 451: 229-246.
- [37] Pauly D, Christensen V, Dalsgaard J, *et al.* Fishing down marine food webs[J]. **Science**, 1998, **279**(6): 860-863.
- [38] Botsford L W, Castilla J C, Peterson C H. The management of fisheries and marine ecosystems[J]. **Science**, 1997, **277**(25): 509-515.
- [39] Mianzan H W, Mari N, Prenski B, *et al.* Fish predation on neritic ctenophores from the Argentine continental shelf: a neglected food resource?[J]. **Fisheries Research**, 1996, 27: 69-79.
- [40] Purcell J E, Arai M N. Interactions of pelagic cnidarians and ctenophores with fish: a review[J]. **Hydrobiologia**, 2001, 451: 27-44.
- [41] Martorelli S R. Digenea parasites of jellyfish and ctenophores of the southern Atlantic[J]. **Hydrobiologia**, 2001, 451: 305-310.
- [42] Sommer U, Stibor H, Katchakis A, *et al.* Pelagic food web configurations at different levels of nutrient richness and their implications for the ratio fish production: primary production[J]. **Hydrobiologia**, 2002, 484: 11-20.
- [43] Nagai T. Recovery of fish stocks in the Seto Inland Sea[J]. **Marine Pollution Bulletin**, 2003, 47: 126-131.
- [44] Bax N, Carlton J T, Mathews-Amos A, *et al.* The control of biological invasions in the world's oceans[J]. **Conservation Biology**, 2002, **15**(5): 1 234-1 246.
- [45] Kideys A E, Kovalev A V, Shulman G, *et al.* A review of zooplankton investigations of the Black Sea over the last decade[J]. **Journal of Marine Systems**, 2000,24:355-371.
- [46] Mutlu E. Distribution and abundance of ctenophores and their zooplankton food in the Black Sea. II. *Mnemiopsis leidyi*[J]. **Marine Biology**, 1999, 135: 603-613.
- [47] Shiganova T A. Invasion of the Black Sea by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and recent changes in pelagic community[J]. **Fisheries Oceanography**, 1998, 7: 305-310.
- [48] Shiganova T A, Yulia V B. Effects of gelatinous plankton on Black Sea and Sea of Azov fish and their food resources[J]. **ICES Journal of Marine Science**, 2000, 57: 641-648.
- [49] Shiganova T A, Bulgakova Y V, Sorokin P Y, *et al.* Investigations of new settler *Beroe ovata* in the Black Sea[J]. **Biology Bulletin**, 2000, **27**(2): 247-255.
- [50] Shiganova T A, Bulgakova Y V, Volovik S P, *et al.* The new invader *Beroe ovata* Mayer 1912 and its effect on the ecosystem in the northeastern Black Sea[J]. **Hydrobiologia**, 2001, 451: 187-197.
- [51] Finenko G A, Anninsky B E, Romanova Z A, *et al.* Chemical composition, respiration and feeding rates of the new alien ctenophore, *Beroe ovata*, in the Black Sea[J]. **Hydrobiologia**, 2001, 451: 177-186.
- [52] Secord D. Biological control of marine invasive species: cautionary tales and land-based lessons[J]. **Biological Invasions**, 2003, 5: 117-131.
- [53] Shiganova T A, Musaeva E I, Bulgakova Y V, *et al.* Invaders Ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* Mayer 1912, and their influence on the pelagic ecosystem of Northeastern Black Sea[J]. **Biology Bulletin**, 2003, **30**(2): 180-190.

(本文编辑: 张培新)