

## 环境因子对海蜇生长发育影响的研究进展

The research progress of environmental factors on the growth and development in *Rhopilema esculenta*王国善<sup>1</sup>, 于志刚<sup>2</sup>, 米铁柱<sup>3</sup>, 姚庆祯<sup>2</sup>, 甄毓<sup>3</sup>, 陈四清<sup>4</sup>, 王建艳<sup>1</sup>

(1. 中国海洋大学 海洋生命学院, 山东 青岛 266003; 2. 中国海洋大学, 海洋化学理论与工程技术教育部重点实验室, 山东 青岛 266100; 3. 中国海洋大学, 海洋环境与生态教育部重点实验室, 山东 青岛 266100; 4. 中国水产科学研究院 黄海水产研究所, 海水养殖生态与容纳量实验室, 山东 青岛 266071)

中图分类号: S917.4 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2014)01-0085-06

doi: 10.11759/hyxx20121112002

海蜇(*Rhopilema esculenta* Kishinouye)隶属于刺胞动物门(Cnidaria), 钵水母纲(Scyphozoa), 根口水母目(Rhizostomeae), 根口水母科(Hizostomadae), 海蜇属(*Rhopilema*)<sup>[1]</sup>。

海蜇为进化比较保守的两胚层动物<sup>[2]</sup>。丁耕芜等<sup>[3]</sup>首次报告了海蜇的整个生活史。海蜇生活史具有刺胞动物门典型的世代交替特征, 分为两个世代: 水螅体世代和水母体世代。在水螅体世代整个过程中, 海蜇水螅体于海底基质上营固着生活, 以无性生殖方式繁殖个体; 而水母体世代于近岸海水中营浮游生活, 以有性生殖方式繁殖后代。海蜇生活史的基本

过程为: 性成熟水母体-受精卵-浮浪幼虫-螅状体-碟状幼体-水母体-性成熟水母体。

海蜇为暖水性沿岸种, 分布于我国北起辽宁、南至海南的沿岸海域, 尤以辽宁、山东、江苏、福建等地区的海蜇资源较为集中。20世纪80年代初开始, 为应对自然海域中海蜇资源量明显减少的状况, 辽宁、浙江和山东等地区开展了海蜇的放流增殖(表1)<sup>[4-10]</sup>、人工育苗和人工养殖研究<sup>[11-21]</sup>。自然海域中的海蜇资源日益匮乏、海蜇增殖放流回捕率不高和人工育苗技术的日益成熟等促进了海蜇池塘养殖技术的发展。

表1 1980~2004年各地海蜇人工放流情况及回捕率

放流省份	年度	放流地点	回捕率(%)	参考文献
辽宁省	1984~1986	大连黑石礁	1.24~2.56	[22]
	1988~1993	大洋河口至碧流河口	0.07~2.56	[22]
	1993	金普湾	0.76	[22]
	2002	辽东湾	-	[8-9]
	2004	海洋岛浴场	3.1~3.2	[8-9]
山东省	1992~1995	莱州湾	-	[22]
	1997~1999	莱州湾	1.02~3.02	[22]
	2003, 2004	塔岛湾	1.65~2.20	[10]
浙江省	1986~1989	杭州湾、象山港	0.88	[22]
	1992~1994	苍南县	1.29	[22]

海蜇药食皆可, 这带动了人工养殖和增殖放流技术的发展, 使得海蜇生活史各阶段得到了广泛研究, 是目前为数不多的得到系统性研究的大型水母种类。近些年来, 水母暴发成为一种新的海洋生态问题, 研究其形成的机制和关键控制因子成为海洋生态学的一个热点问题。海蜇与其他大型灾害性水母

同属于钵水母纲, 有相似的生活史。因此, 总结分析环境因子对海蜇生活史各阶段生长发育的影响, 不

收稿日期: 2013-02-12; 修改日期: 2013-06-22

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目(2011CB403602)

作者简介: 王国善(1981-), 男, 博士研究生, 研究方向为海洋生物学, E-mail: wangguoshan2013@126.com

仅可以为海蜇人工养殖和增殖放流提供参考,而且能够为研究影响我国近海海域水母暴发的关键控制因子提供有益的借鉴。

## 1 海蜇生活史和生理生态学的研究

自 1981 年以来,已有较多关于环境因子对海蜇生活史各阶段影响的研究。以下将以海蜇的生活史为主线,分别分析讨论营养水平、温度、盐度、光照等环境因素对海蜇生活史各个阶段生长发育的影响。

### 1.1 海蜇水母体的有性生殖

海蜇水母体在自然水体或人工养殖水体中,生长到伞径大约 30~50 cm 左右达到性成熟。北方的海蜇水母体一般在每年的 8~10 月份进行排卵<sup>[23-24]</sup>,而杭州湾的海蜇产卵时间在 9~11 月 3 个月内<sup>[25]</sup>。性成熟的海蜇水母体经过几次排精排卵后,逐渐萎缩死亡。精卵细胞在体外海水环境中结合,形成受精卵<sup>[26]</sup>。

对海蜇生殖腺的组织结构和发育过程以及精卵细胞在海蜇生殖腺内的发育过程的研究比较详尽<sup>[25-27]</sup>,而环境因子对海蜇有性生殖阶段影响的研究则相对比较匮乏。出于海蜇人工育苗的需要,围绕海蜇卵细胞进行了细致的人工授精实验,但是在体外海水中海蜇配子受精过程的观察和研究尚未见报道。王永顺等<sup>[28]</sup>研究认为,距离自然产卵时间越长,人工授精后,受精卵细胞的孵化率越低。游奎等<sup>[29]</sup>观察发现,亲蜇成熟产卵阶段非自然产卵时刻卵巢中的卵子不具有受精能力,并且海蜇自然排放的卵子 2 h 后亦失去受精能力。对比王永顺和游奎的实验结果可以发现,在人工授精试验中,人工解剖获取海蜇卵细胞的时间和海蜇自然产卵的时间之间的差异大小可能对卵细胞是否具有受精能力至关重要,也可能是导致两者实验结果差异的主要原因。诚然,海蜇精卵细胞在生殖腺内的发育过程是海蜇有性生殖的关键阶段,其活性亦是影响海蜇人工受精后卵孵化率的一个重要方面,但是海蜇配子的体外受精及发育过程可能更为直接地影响子代海蜇种群变化。因此,研究海蜇配子体外受精时的环境条件和诱导受精卵发育时的环境因子同样对海蜇受精卵孵化的成功与否具有举足轻重的作用,这对自然海域中海蜇种群变动的研究具有重要的意义。

### 1.2 海蜇受精卵的发育和浮浪幼虫的变态附着

海蜇的受精卵呈球形,具梨形膜,第一极体和

第二极体明显,乳白色,卵径在 95~120  $\mu\text{m}$ 。受精卵在 21~23  $^{\circ}\text{C}$  条件下,自卵裂开始,经细胞分裂期、囊胚期,孵化为浮浪幼虫,约需要 7~8 h<sup>[3]</sup>。浮浪幼虫呈椭圆形,具纤毛,乳白色,有一定的浮游能力,左旋自转,4 d 内可附着变态发育成早期螅状幼体<sup>[3]</sup>。

浮浪幼虫生存的盐度下限为 12<sup>[30]</sup>。浮浪幼虫变态发育成早期螅状体,是海蜇生活史中两次变态发育之一,目前环境因子对浮浪幼虫存活和变态影响的研究还很少。丁耕芜等<sup>[14]</sup>在研究海蜇生活史的过程中观察到,大部分浮浪幼虫并非在附着于基质后变态而是在浮游状态下变态,柄部向上具气泡结构,浮于水面<sup>[3]</sup>。而海蜇人工育苗池中的大部分浮浪幼虫则附着后变态。Sabine 等<sup>[31]</sup>观察 *Aurelia aurita* (L.)、*Cyanea capillata* (L.)、*Cyanea lamarckii* Peron and Leseur、*Chrysaora hysoscella* (L.)和 *Rhizostoma octopus* (L.)五种钵水母的浮浪幼虫对不同基质的附着喜好时也发现,只有少部分浮浪幼虫在附着下变态,大部分在浮游过程中变态。在浮游状态下变态的螅状体,柄部有发达的粘细胞,很容易附着于其他物体上,经摄食生长后或在外力冲击下,将下沉营附着生活<sup>[32]</sup>。浮浪幼虫的最终变态率在黑暗条件下最低,随着光强增大变态率逐渐提高,当光强达到一定程度后变态率不再上升,光强大约在 1500 lx 时变态率最高<sup>[32]</sup>。可见适当强度的光照是海蜇浮浪幼虫变态的一个重要刺激因素,过弱或者过强的光照都不利于海蜇浮浪幼虫变态。浮浪幼虫变态发育螅状体为是控制海蜇螅状体种群补充的关键环节,可能取决于浮浪幼虫变态时的环境条件,诸如光照的强弱,附着基质的有无和性质,以及水流的影响等。我们认为,通过对浮浪幼虫存活和发育过程的追踪研究,可以为研究螅状体栖息地在自然海域的分布状况、探明控制种群补充的关键环境因子提供支持。

### 1.3 螅状体阶段

海蜇螅状体的生长阶段一般分为早期螅状体、中期螅状体和晚期螅状体三个阶段。早期螅状体为具有 4 条主辐触手的螅状体,体长 0.2~0.3 mm。经过 7~10 d 的发育,早期螅状体转变为中期螅状体,4 条主辐触手间发出 4 条间辐触手,形成具有 8 触手的螅状体。晚期螅状体的触手数目不定,多数以 16 触手为主,具无性繁殖能力,体长 1~3.5 mm<sup>[3]</sup>。

有关海蜇螅状体生长发育影响因素的研究,主要涉及螅状体的食性、耗氧量、最适盐度、最适 pH

以及重金属的毒性等方面。早期海蜇螅状幼体的理想饵料是海蜇本种的浮浪幼虫<sup>[32-33]</sup>，而实验室或育苗池中培养的海蜇螅状体则以卤虫为饵料。在自然海域中，海蜇螅状体的食物来源可能比较复杂。营养条件对海蜇生长和繁殖极其重要，海蜇螅状体的食性鉴别就成为一个亟待研究的问题。海蜇螅状幼体具有很强的低氧耐受能力，且其个体耗氧量较低<sup>[34]</sup>。鲁男等<sup>[30]</sup>通过研究发现，在盐度12~31.42范围内，海蜇螅状幼体的成活率为100%；在盐度14~20范围内，海蜇螅状幼体横裂率为100%；海蜇螅状幼体的生存下限盐度为10。至于pH的影响，陈炜等<sup>[35]</sup>试验结果显示：适合海蜇螅状幼体的pH范围为7~9，最适pH范围为7.5~8.5。铜和汞对海蜇螅状幼体的毒性最大，而镉、锌和铅相对较弱<sup>[36]</sup>。刘春洋<sup>[37]</sup>的研究认为，海蜇螅状幼体短时间离水对其成活率影响不大，暴露时间长短对成活率的影响主要与空气湿度和环境温度有关。到目前为止，在实验室条件下，排除螅状体由于从附着基质上脱落导致死亡外，尚没有文献报道追踪某一特定螅状体从产生到自然衰老死亡的过程。海蜇螅状体是否可以长期存在？这对于海蜇螅状体种群的研究是至关重要的，需要进一步的实验来给出结果。与对于盐度的影响已有比较多的研究不同，目前对海蜇螅状体生长发育受温度和光照影响的研究还不多，需要加强，这对于分析研究其栖息地环境是十分必要的。

### 1.3.1 螅状体的无性生殖—足囊生殖

海蜇螅状体的足囊生殖包括足囊产生和足囊萌发两个阶段。海蜇螅状体足囊产生的基本过程是：在柄与托交界处伸出一条匍匐根，以其末端附着于基质形成新的足盘；螅状体原柄部末端逐渐脱离其固着点，并收缩，转移到新的位置，匍匐根变成柄部；该螅状体在原附着点留下一团被角质外膜包被的组织—足囊<sup>[3]</sup>。形成的足囊呈矮柱状，底较顶稍宽，顶中央微凹，白色或微黄色，直径0.1~0.3 mm<sup>[3]</sup>。而足囊萌发则是由足囊形成新螅状体的过程。

足囊生殖是海蜇螅状体种群补充的主要方式之一，因而研究者对影响海蜇螅状体足囊生殖的各个环境因子进行了详细的探讨。首先，营养条件的优劣不仅直接影响海蜇螅状体足囊的形成，而且间接影响到海蜇足囊的萌发。郭平<sup>[38]</sup>的研究发现：在营养水平较高的条件下，海蜇螅状体不仅产生足囊活跃，而且新形成的足囊个体大，易于萌发；而缺乏营养则抑制螅状体产生足囊，即使形成足囊，新形成的

足囊个体也小且不萌发或者萌发率很低。其次，在营养条件充足的情况下，不同的温度、盐度和光照对海蜇螅状体足囊生殖也具有明显的影响。蒋双、鲁男等的研究结果表明：螅状体在10℃以下不形成足囊；在15~30℃温度范围内，随温度升高，形成足囊的螅状体数和平均每个螅状体形成的足囊数均增大，足囊萌发率升高。在盐度高于26或低于16时，形成足囊的螅状体所占比例和平均每个螅状体形成的足囊数均有所降低。就海蜇足囊而言，其适盐范围为16~26，最适盐度为20；在盐度6以下为全部死亡，在盐度8~10范围内部分成活；在盐度12以上成活率为100%。而足囊萌发的最适盐度为20~22，高于22或低于20时，足囊萌发率均降低。值得注意的是，在盐度为28时，足囊萌发率出现第2次高峰。低光照相对于自然光有利于海蜇足囊的萌发<sup>[39-41]</sup>。游奎等观察发现，充气增氧可以显著提高海蜇足囊的萌发率，与不充气增氧存在显著差异<sup>[42]</sup>。由以上的研究可以看出，足囊形成的适盐范围比足囊萌发的适盐范围要大；充足的食物和适宜的温度应该是影响足囊形成和萌发的重要因素。尽管海蜇足囊不能摄食，但投喂饵料的体外分泌物或许会通过某种途径启动海蜇足囊的萌发<sup>[42]</sup>。

### 1.3.2 螅状体的无性生殖—横裂生殖

横裂生殖是大多数钵水母产生水母体特有的无性生殖方式，也是钵水母类生活史中两次无性生殖之一。其中海蜇横裂生殖是典型的多碟型横裂。海蜇横裂生殖过程的形态变化主要包括裂节出现、触手基部膨大及吸收、感觉棍发生、缘瓣形成、口和口柄变形、悸动和再生触手等。以上事件在不同个体略有差异<sup>[3]</sup>。

研究者就营养条件、温度及温度的动态变化对诱发海蜇横裂生殖的影响进行了详细的研究。海蜇横裂生殖的发生率和横裂所形成的碟状幼体数量明显受营养条件的影响，如长期饥饿的个体不能诱发横裂生殖<sup>[43]</sup>。海蜇螅状体的横裂生殖一般发生在4~10月份，与温度直接相关<sup>[44-45]</sup>。陈介康等研究发现，在自然海区、育苗室水泥池和实验室水槽三种生境中海蜇横裂幼体和碟状幼体的出现明显受温度的影响，且三种生境中海蜇横裂生殖时的温度又略有不同<sup>[44]</sup>。我们推测，可能是由于自然海区、育苗室水泥池和实验室水槽三种生境的营养水平不同导致海蜇横裂生殖时温度的细微差异。另外，游奎等发现<sup>[46, 47]</sup>，低温预处理过程不仅可以提高螅状体

的成活率,而且还可以促使旧螅状体大批发生横裂生殖。相对于实验室研究,在自然条件下海蜇螅状体的横裂生殖表现出一定节律性。此种节律性是由多种影响因素共同决定的,其中营养条件是海蜇螅状体进行横裂生殖的物质基础,温度及温度动态变化可能是影响海蜇横裂生殖的主要环境因子。

#### 1.4 海蜇的碟状体和水母体

经由横裂生殖释放的初生碟状体呈半透明,无色,伞径在 1.5~4 mm,约经 15 d 的培养可长成 20 mm 左右的水母幼体<sup>[4]</sup>。在海蜇由碟状体生长到性成熟的过程中,海蜇水母体的形态特征逐渐明显。随着海蜇水母体的生长,口系(丝状附属器)、水管系统、缘瓣、胃囊、肩板和生殖下穴等标志性器官也逐渐发育形成<sup>[3]</sup>。

营养水平、温度、pH、盐度、溶解氧和氨氮浓度等是影响海蜇碟状体和水母体生长发育的环境因素。在营养水平方面,海蜇水母体的生长率与投饵频次和投喂密度相关<sup>[48, 49]</sup>。海蜇碟状幼体适合在 15.0℃ 以上的水温中生长发育,同横裂生殖时产生碟状幼体时的温度契合<sup>[44]</sup>。海蜇碟状体和水母体生长发育的最适温度以及生存的上下限温度略有不同<sup>[48, 50]</sup>,推测可能是由海蜇所处不同的生长时期或海蜇来自不同地域造成的。投饵频次和温度的交互作用对海蜇碟状体的伞径生长和伞体收缩率的影响较为明显<sup>[51]</sup>。在适温范围内,随温度的升高,海蜇碟状体的新陈代谢加速致使其摄食量和活动量相应增加。在 pH 6~9 的海水中,海蜇碟状体可以正常生长<sup>[50]</sup>。海蜇碟状体不仅适盐范围较广,可适应 20 个单位的盐度突变,而且还具有较强的耐受低氧能力,窒息点为 0.102~0.251 mg/L<sup>[50, 52]</sup>。海蜇碟状幼体的个体耗氧量随伞径的增大而增加<sup>[34]</sup>,而幼蜇随个体的增大耗氧率和排氨率不断降低<sup>[53]</sup>。光照、温度亦显著影响幼蜇的耗氧率和排氨率<sup>[53]</sup>。虽然非离子氨和离子氨在高浓度时均对海蜇碟状幼体产生毒性,但是非离子氨的毒性远大于离子氨<sup>[35]</sup>。由此可见,盐度、pH 和低氧将不会成为影响海蜇水母体生长和分布的限制性条件。而足够的食物将是支撑海蜇水母体在适宜温度下快速生长的主导因素。

## 2 结语与展望

在实验室条件下,前人已经对影响海蜇各阶段生长发育的环境因子进行了比较广泛地研究,如营养水平、温度、盐度、光照、pH、溶解氧、离子氨、非离子氨和重金属等。总体看来,在实验室条件下,

海蜇螅状体、碟状体和水母体的生长与营养水平、温度和盐度密切相关,受到显著影响,而受 pH 和光照等因素的影响相对较小。这些结果表明:在自然海域条件下,pH 在最适范围内,基本不会对其生长和生殖产生影响;温度和营养条件对海蜇生活史各个阶段的生长和繁殖都是至关重要的;低盐水体和适度光照有利于海蜇螅状体和水母体的生长和繁殖;海蜇螅状体耐受低氧和黑暗条件,这使得其获得了与其他种类生物在不良环境中进行生长竞争的相对优势;低温诱导有利于海蜇螅状体的横裂生殖。实验室内的条件实验尽管为海蜇的人工育苗、养殖和生活史研究奠定了重要的理论基础,但也存在了相对片面和理想化的缺陷。在对海洋中海蜇或其他水母的生态学研究中,需要考虑更多综合因素的影响。因此,在前人研究工作的基础上,验证多个对海蜇生长发育具有显著性影响的环境因子的交互作用,并在近海自然环境中实施定点围隔实验(或挂片)与大面海洋调查相结合的方法,能够更好地反应环境因子对海蜇种群变化的影响。

自从 20 世纪 80 年代以来,钵水母和栉水母类的暴发已成为备受关注的生态学问题<sup>[54]</sup>。日益增多的证据表明<sup>[55]</sup>:海洋生态系统的结构可能正在从由鱼类主导向胶质生物为主导的方向转变,这个转变将会对海洋生态系统健康带来极为不利的影响,危及人类获取足量优质的渔业资源,严重影响沿海地区人类生产和生活。因此,查明控制水母种群消长的关键环境因子、揭示水母暴发的机理已成为一个亟待解决的科学问题。但目前有关环境因子对水母种群增长影响的研究相对匮乏<sup>[56]</sup>。鉴于营养水平对海蜇整个生长发育过程的重要性,海蜇和其他水母的食性研究迫在眉睫。在其食性研究的基础上进一步分析其食物种群在近海生态系统中的变动能够间接反应该类水母的种群变化。就水母类而言,有性生殖和无性生殖都是其种群的补充的重要方式。环境条件是否适合体外受精和浮浪幼虫的变态发育将是有性生殖能否成功的关键,而无性生殖更离不开物质和能量的积累。特定环境因子的刺激将是水母无性生殖开启的钥匙,如横裂生殖可能受温度的诱导而呈现出节律性。通过各环境条件下水母转录组的分析,可以揭示环境因子控制水母无性生殖的机制。尽管海蜇与其他大型灾害性水母有相似的生活史,但是不同种群之间还是会存在一定的差异。特别值得注意的是,20 世纪 90 年代以来,辽宁、浙江和山东均

进行过增殖放流,以期对海蜇种群资源进行补充,但实际上并没有显著改变海蜇资源日益匮乏的现状。在中国东部沿海、韩国和日本海域都频繁出现水母大范围暴发的背景下,却并未发现海蜇种群暴发式增长<sup>[57]</sup>,这一现象值得深思。为什么海蜇和其他几种成灾水母类在相同的自然环境中却有迥然不同的结果?不同水母种群变化受海洋环境因子影响的机制是什么?弄清楚这些,不仅可以揭示人工放流海蜇回捕率极低的原因,而且是阐明灾害水母暴发的关键控制因子和成灾机制所必需,需要从多学科视角、运用多种技术进行系统的研究。

参考文献:

- [1] 高尚武,洪惠馨,张士美. 中国动物志(第二十七卷):钵水母纲[M]. 北京:科学出版社,2002:30-34.
- [2] 洪惠馨. 水母和海蜇[J]. 生物学通报,2002,37(2):13-16.
- [3] 丁耕芜,陈介康. 海蜇生活史[J]. 水产学报,1981,5(2):93-104.
- [4] 陈介康,鲁男,刘春洋,等. 黄海北部沿岸海域海蜇放流增殖的实验研究[J]. 海洋水产研究,1994,15:103-113.
- [5] 王绪娥,宋向军,张云尚. 莱州湾海蜇资源消长原因及增殖措施[J]. 齐鲁渔业,1994,11(5):18-19.
- [6] 黄鸣夏,王永顺,周永东. 浙江近海海蜇增殖研究[J]. 海洋水产研究,1994,15:97-102.
- [7] 王永顺,黄鸣夏,张庆生. 海蜇标志放流试验[J]. 浙江水产学院学报,1994,13(3):201-204.
- [8] 梁维波,姜连新,于深礼. 辽宁近海渔场海蜇增殖放流的回顾与发展[J]. 水产科学,2007,26(7):423-424.
- [9] Dong J, Jiang L X, Tan K F, et al. Stock enhancement of the edible jellyfish (*Rhopilema esculentum* Kishinouye) in Liaodong Bay: a review[J]. Hydrobiologia, 2009, 616: 113-118.
- [10] 王云中,王熙杰,孙利元. 塔岛湾海蜇生产性增殖试验[J]. 齐鲁渔业,2007,24(3):33-34.
- [11] 陈介康. 海蜇的培育与利用[M]. 北京:海洋出版社,1985:6-32.
- [12] 王永顺,黄鸣夏,孙忠,等. 海蜇的人工工厂化育苗[J]. 水产科学,1991,15(4):322-327.
- [13] 王绪娥,宋向军,马建新,等. 莱州湾海蜇人工育苗技术的研究[J]. 齐鲁渔业,1995,12(6):19-23.
- [14] 陈四清,张岩,王印庚,等. 海蜇苗种培育技术的研究[J]. 海洋科学,2004,28(5):4-7.
- [15] 毕远溥,刘春洋. 海蜇池塘养殖技术的初步研究[J]. 水产科学,2004,23(5):23-25.
- [16] 王勇,王永强,李春猛,等. 海蜇池塘养殖技术研究[J]. 齐鲁渔业,2005,22(11):1-3.
- [17] 孙振兴,张明青. 海蜇的人工繁育与养殖技术[J]. 安徽农业科学,2006,34(3):493-494.
- [18] 陈茂辉. 海蜇池塘人工养殖及存在问题[J]. 福建水产,2008,9(3):82-84.
- [19] 宫一震. 黄河口地区海蜇养殖适宜条件的初步研究[J]. 河北渔业,2010,2:27-29.
- [20] 王广成,王权,曹建亭,等. 池塘海蜇高产养殖技术[J]. 齐鲁渔业,2005,22(2):27-28.
- [21] 张岩岩,王淼,杨辉,等. 池塘海蜇养殖高产试验[J]. 河北渔业,2009,8:27-28.
- [22] 李俊杰,郑宝太,刘吉明. 丹东沿海海蜇放流增殖效果初步分析[J]. 水产科学,2004,23(7):34-35.
- [23] 李进道,付成秋. 莱州湾海蜇资源的初步探讨[J]. 海洋湖沼通报,1996,1:58-63.
- [24] 王立超,孙德华. 海蜇人工育苗技术要点[J]. 中国水产,2004,8:58-59.
- [25] 黄鸣夏,胡杰,王永顺,等. 杭州湾海蜇生殖习性的研究[J]. 水产学报,1985,9(3):239-246.
- [26] 蒋双,鲁男,陈介康. 海蜇生殖腺的组织学及发育研究[J]. 水产科学,1996,15(2):3-6.
- [27] 孙明,董静,赵云等. 沙蜇与海蜇晚期碟状体的形态学研究[J]. 渔业科学进展,2010,31(1):48-53.
- [28] 王永顺,黄鸣夏,孙忠,等. 海蜇人工受精的研究[J]. 东海海洋,1992,10(3):77-80.
- [29] 游奎,马彩华,王绍军,等. 海蜇卵子卵径及其受精能力的初步探讨[J]. 海洋湖沼通报,2010,3:56-60.
- [30] 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[J]. 生态学报,1989,9(4):304-309.
- [31] Sabine H, Gerhard J. Substrate choice and settlement preferences of planula larvae of five Scyphozoa (Cnidaria) from German Bight, North Sea[J]. Marine Biology, 2007, 151: 863-871.
- [32] 陈介康,刘春洋. 光对浮浪幼虫变态率的影响[J]. 水产科学,1984,4:7-10.

- [33] 郭平, 刘春洋, 鲁男. 海蜇早期螅状体的饵料[J]. 水产科学, 1987, 6(3): 10-13.
- [34] 陈炜, 蒋双. 海蜇螅状幼体和碟状幼体窒息点和耗氧量的初步测定[J]. 水产科学, 1995, 14(2): 14-16.
- [35] 陈炜, 雷衍之, 蒋双. 离子铵和非离子氨对海蜇螅状幼体和碟状幼体的毒性研究[J]. 大连水产学院学报, 1997, 12(1): 8-14.
- [36] 郭平, 刘春洋, 鲁男. 重金属对海蜇螅状体的急性毒性试验[J]. 水产科学, 1986, 5(4): 10-12.
- [37] 刘春洋. 干露时间对海蜇螅状幼体成活率的影响[J]. 水产科学, 1983, 2: 23-24.
- [38] 郭平. 营养条件对海蜇螅状体形成足囊及足囊萌发的影响[J]. 水产学报, 1990, 14(3): 206-211.
- [39] 蒋双, 鲁男, 陈介康. 温度、盐度和光照对海蜇足囊萌发的影响[J]. 水产科学, 1993, 12(9): 1-4.
- [40] 鲁男, 蒋双, 陈介康. 温度、盐度和光照对海蜇足囊繁殖的影响[J]. 水产科学, 1997, 16(1): 3-8.
- [41] 吴颖, 李圣法, 严利平等. 温度·盐度对海蜇无性生殖的影响[J]. 安徽农业科学, 2009, 37(24): 11414-11418.
- [42] 游奎, 马彩华, 王绍军, 等. 增氧与投饵对海蜇足囊萌发的影响[J]. 中国水产科学, 2010, 17(6): 1352-1357.
- [43] 陈介康, 丁耕芜, 刘春洋. 营养条件对海蜇横裂生殖的影响[J]. 水产学报, 1985, 9(4): 321-329.
- [44] 陈介康, 丁耕芜. 海蜇横裂生殖的季节规律[J]. 水产学报, 1984, 8(1): 55-68.
- [45] 张鑫磊, 成永旭, 陈四清, 等. 温度对海蜇横裂生殖和早期生长的影响[J]. 上海水产大学学报, 2006, 15(2): 182-185.
- [46] You K, Ma C, Gao H, et al. The Effects of temperature decrease on the scyphistomae strobilation of jellyfish, *rhophilema esculentum kishinouye*[J]. The Journal of World Aquaculture Society, 2008, 39(5): 706-711.
- [47] 游奎, 马彩华, 王绍军, 等. 短期低温条件对海蜇横裂生殖的影响[J]. 水生生物学报, 2010, 34(6): 1223-1227.
- [48] 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[J]. 海洋与湖沼, 1995, 26(2): 186-190.
- [49] 李晓东, 刘铁钢, 张长新等. 几种生物饵料对海蜇幼蜇生长的影响[J]. 水产科学, 2003, 22(3): 4-6.
- [50] 黄鸣夏, 王永顺, 孙忠. 温度和盐度对海蜇碟状体生长及发育的影响[J]. 浙江水产学院学报, 1987, 6(2): 105-110.
- [51] 吴颖, 李圣法, 程家骅. 温度、投饵频次对海蜇碟状体生长的影响[J]. 海洋渔业, 2009, 31(4): 395-400.
- [52] 谷丽, 郭敏, 刘宏艳, 等. pH、盐度和溶氧对海蜇幼蜇生长的影响[J]. 大连水产学院学报, 2005, 20(1): 41-44.
- [53] 宋晶, 李晓东, 吴垠, 等. 不同光照、温度及不同规格海蜇耗氧率和排氮率的测定[J]. 水产科学, 2010, 29(3): 147-150.
- [54] Purcell J E. Extension of methods for jellyfish and ctenophore trophic ecology to large-scale research[J]. Hydrobiologia, 2009, 616: 23-50.
- [55] Richardson A J, Bakun A, Hays G C, et al. The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future[J]. Trends in Ecology and Evolution, 2009, 24(6): 312-322.
- [56] Purcell J E. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2005, 85: 461-476.
- [57] Dong Z J, Liu D Y, John K K. Jellyfish blooms in China: Dominant species, causes and consequences[J]. Marine Pollution Bulletin, 2010, 60: 954-963.

(本文编辑: 梁德海)