

海月水母精巢发育及排精过程的观察

陈昭廷^{①②} 李 琪^① 陈四清^{②*} 庄志猛^② 刘春胜^②
刘长琳^② 赵 鹏^② 崔鹤腾^②

① 中国海洋大学 青岛 266003; ② 中国水产科学研究院黄海水产研究所 青岛 266071

摘要: 采用实验生态学及显微观察的方法研究了海月水母 (*Aurelia* sp.) 的精巢发育及其排精过程, 并对其精子活力进行了测定。结果表明: 在水温 20~22℃ 的条件下, 海月水母碟状体经过 40 d 生长, 达到伞径 (7.50 ± 0.71) cm、体重 (28.70 ± 6.60) g 时, 精巢出现并生长发育; 经过 60 d 生长, 达到伞径 (11.77 ± 0.51) cm、体重 (83.54 ± 10.36) g 时, 精巢发育成熟并开始排精; 生长 90 d 后, 精巢开始出现退化, 当生长 110 d 时, 精巢退化完全。在精巢发育过程中, 其宽度和长度分别伴随海月水母伞径的增长而增宽和伸长, 并出现折叠现象。海月水母的排精路线为: 精子先粘附于精子细丝上, 从精巢排出, 继而经过胃循环沟、胃口腕沟, 最后由口腕基沟排出体外。在水温 22℃、盐度 30、pH 8.0 的条件下, 海月水母精子活力随时间延长而降低, 其快速运动时间和寿命分别为 4 h 30 min 和 10 h。本研究结果显示, 在适宜的环境条件下, 海月水母精巢发育迅速, 排精路线与过程相对简单, 其精子活力强、寿命长, 这种高效的生殖策略为其暴发奠定了基础, 这或许也是海月水母能在地球上存活年代久远的原因之一。

关键词: 海月水母; 精巢发育; 排精; 精子活力

中图分类号: Q492 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2015) 01-131-10

The Testis Development and Spermiation Process in Moon Jellyfish

CHEN Zhao-Ting^{①②} LI Qi^① CHEN Si-Qing^{②*} ZHUANG Zhi-Meng^②
LIU Chun-Sheng^② LIU Chang-Lin^② ZHAO Peng^② CUI He-Teng^②

① *Ocean University of China, Qingdao 266003*; ② *The Yellow Sea Fisheries Research Institute Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China*

Abstract: The testis development and spermiation process of moon jellyfish (*Aurelia* sp.) were investigated by using experimental ecology approach and microscopy. All data were analyzed by SPSS 13.0 software. The process of testis development was shown in Table 1. The result showed that it needed about 40 days from ephyrae to medusae, when the bell diameter and weight of medusae reached 7.50 ± 0.71 cm and 28.70 ± 6.60 g.

基金项目 国家重点基础研究发展计划 (973) 项目 (No. 2011CB403605);

*通讯作者, E-mail: chensq@ysfri.ac.cn;

第一作者介绍 陈昭廷, 男, 硕士研究生; 研究方向: 水产苗种繁育与生产; E-mail: chenchaoting@163.com.

收稿日期: 2014-01-23, 修回日期: 2014-05-21 DOI: 10.13859/j.cjz.201501016

respectively, and the testis began to appear and develop. The testis became mature after 60 days' rearing, and its bell diameter and weight were 11.77 ± 0.51 cm and 83.54 ± 10.36 g, respectively, and the width of testis was about 1.05 ± 0.08 mm. The testis began to degenerate 90 days after the ephyra stage, and almost disappeared at 110 days. Both the width and length of testis grew with the increase in the bell diameter in the process of testis development. The process of testis maturation of *Aurelia* sp. was shown in Fig. 2, which showed the different growth stages of sperm follicles. The mature male gonads would release spermatozoa once the environment was suitable. The mature testis released sperm filament containing large amounts of spermatozoa (Fig. 3a), then the sperm filament (Fig. 3b) went through gastric circulation groove and gastric-oral arm groove successively, and left the body through oral arm groove finally (Fig. 3c). Furthermore, the sperm vitality with time extension was also tested (Table 4). It was shown that the highest moving time and life span were 4 h 30 min and 10 h, respectively, under the condition of temperature 22°C; salinity 30 and pH 8.0. In conclusion, the testis develops rapidly, the spermiation is simple, and the spermatozoa are of high motility and long life span in *Aurelia* sp. These reproductive strategies not only lay a solid foundation for *Aurelia* sp. outbreak but also well explain why this species may live for long on the earth.

Key words: Moon jellyfish (*Aurelia* sp.); Testis development; Spermiation; Sperm vitality

海月水母 (*Aurelia* sp.) 又称水水母、幽浮水母, 隶属腔肠动物门钵水母纲旗口水母目洋须水母科海月水母属, 在全世界范围内 70°N ~ 40°S 的浅海海域均有分布 (Kram 1961, Russell 1970)。其在我国大连、烟台、威海和青岛等地沿海也均有分布 (刘凌云等 2004)。近半个多世纪以来, 海月水母在全球许多海域出现了大规模暴发 (Lucas 2001), 在我国沿海也时有发生。如 2007 年烟台港及威海近海海面曾发生过海月水母大规模暴发 (苏丽敬等 2007), 2009 年海月水母大量发生, 入侵青岛发电厂, 粘附于水循环系统的过滤网上, 几乎导致发电机组停机 (宋新华 2009)。海月水母的暴发会对海洋生态系造成巨大的危害, 对海洋渔业经济等造成恶性影响。

到目前为止, 国外已对海月水母的生活史 (Miyake et al. 1997, Lucas 2001)、形态结构 (Greenberg et al. 1996, Dawson 2003)、无性繁殖 (Willcox et al. 2007)、环境因子对其生存与生长的影响 (Båmstedt 1999, Shoji et al. 2005)、捕食关系 (Purcell 1985, Strand et al. 1988)、种群动态 (Willcox et al. 2008) 及生态观察 (Yasuda 1971) 等内容进行了研究。关于生活史中有性

生殖阶段的研究报道却不多, 仅有海月水母卵巢形态和卵子发生的超显微结构观察 (Eckelbarger et al. 1988), 亚得里亚海北部的钵水母纲中的 4 种水母卵母细胞的发育研究 (Avian et al. 1991), 海月水母浮浪幼虫在口腕中发育时间的研究 (Ishii et al. 2003) 等几篇报道。Lucas (1996) 还报道了在英国 Horsea 湖中的海月水母在一年中的数量变动、生长及有性生殖; 海月水母有性生殖与温度及食物供给量的关系 (Lucas et al. 1998)。国内对海月水母的研究尚浅, 陈介康 (1986) 对海月水母的培育进行了初次研究, 和振武 (1993) 研究了海月水母的胃循环系统及海月水母的生殖。近年又有关于海月水母的捕食 (李宗飞等 2012)、饲料 (王文龙等 2009)、生物学特性 (郑凤英等 2010)、环境影响因子 (王建艳等 2012)、分子标签 (程方平等 2012) 等研究报道。海月水母有性繁殖阶段的报道极少, 作为生活史中重要的一部分, 有性繁殖的研究内容很有意义。本研究着重观察了海月水母的精巢发育过程及其性腺成熟后的排精过程, 并对精子活力及其寿命进行了研究, 以期了解雄性海月水母繁殖的特性。

1 材料与方 法

1.1 实验材料

海月水母碟状体于青岛金沙滩水产开发有限公司基地繁育, 经过 35 d 培育, 伞径达到 4 ~ 5 cm (未出现性腺) 时, 开始实验。

1.2 实验方法

1.2.1 海月水母精巢发育过程的观察 将伞径 4 ~ 5 cm 的海月水母蓄养在圆形旋转式水母缸 (直径 77 cm, 高度 30 cm) 中, 水母缸转速 2 r/min, 海水经过沙滤, 水温 20 ~ 22℃, 盐度 30, pH 7.8 ~ 8.4, 溶氧约为 6 mg/L。每天投喂足量的卤虫 (*Artemia*) 无节幼体 2 次, 换水一次, 换水量 50%。每天观察海月水母性腺发育情况, 每隔 3 d 取 8 只水母, 用精密度为 0.01 mm 的数显游标卡尺 (青海量具厂) 测量其伞径, 用精密度为 0.01 g 的电子天平 (LT1002B, 常熟市天量仪器有限责任公司) 测量其体重, 取与胃丝相连接的部分镜检观察是否出现生殖腺。出现性腺后, 取样, 显微观察鉴别雌雄。雄性海月水母的性腺 (精巢) 排列紧密, 呈不规则的梨形 (图 1a), 易于与卵巢 (图 1b) 区别。当全部海月水母出现性腺后, 镜检筛选出雄性海月水母继续培养观察。用精密度为 0.01 mm 的游标卡尺测量精巢宽度, 在 Olympus

SZX 体视镜中拍照保存。

1.2.2 性腺成熟的海月水母排精过程的观察

将伞径 14 ~ 21 cm 的 5 只性腺已成熟的雄性海月水母蓄养在 165 L 塑料箱中, 用 300 W 的加热棒从 17℃ 加热海水到 22℃, 保持 22℃ 水温恒定。观察海月水母排精过程, 并做好记录。

1.2.3 海月水母精子活力的测定

雄性海月水母排精后, 将排到海水中的精子细丝收集到干净的 25 ml 样品管中, 加入 1 ml 过滤海水 (温度 22℃、盐度 30、pH 8.0) 搅拌制成乳白色精液。取 0.1 ml 该精液于新样品管中, 用过滤海水 (温度 22℃、盐度 30、pH 8.0) 稀释 100 倍后激活精子, 将该样品管置于 22℃ 的恒温水浴缸中保温, 每隔 2 h 在显微镜下观察运动精子百分率, 并计量精子在 22℃ 水温下的寿命。测定时, 将样品管中精液摇匀, 用干燥洁净的玻璃吸管吸取少量精液于载玻片中, 在光学显微镜下进行快速观察计数, 重复 3 次取平均值。精子活力指标为精子快速运动时间和寿命。运动精子百分率指给定视野内运动精子数量占全部精子数量的百分比。精子快速运动时间是指精子自激活开始到约 90% 原处颤动前的激烈运动时间。精子寿命是指精子自激活开始到约 90% 停止原处颤动的时间。

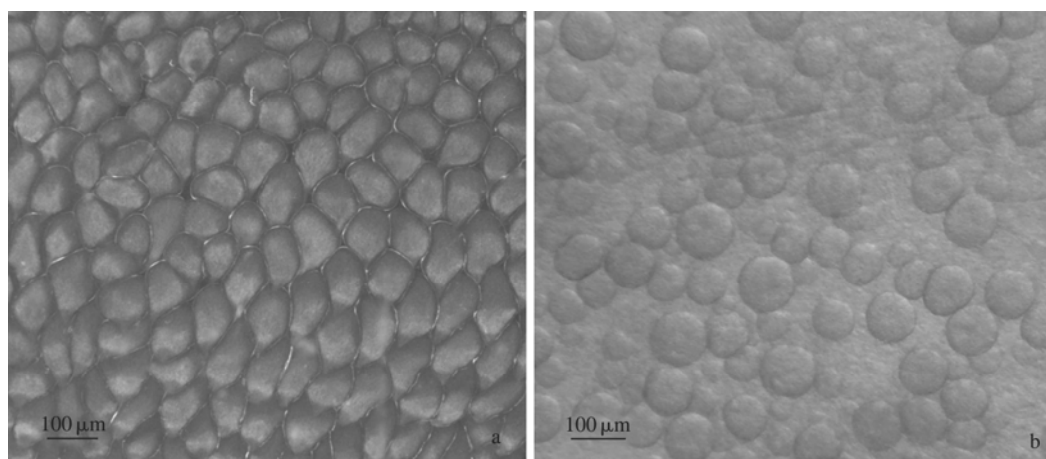


图 1 海月水母精巢 (a) 与卵巢 (b)

Fig. 1 Testis (a) and ovary (b) of moon jellyfish

1.2.4 统计分析 使用 SPSS 13.0 软件对海月水母伞径、体重、精巢宽度、精子活力等数据进行处理，数据由平均值 ± 标准误 (Mean ± SD) 表示。

2 结果与分析

2.1 海月水母精巢的发育

海月水母的性腺存在于胃囊底部与胃丝平行的位置 (图 2a)。本实验观察到，从碟状体经过 35 d 培育，伞径达到 4 ~ 5 cm，海月水母在

胃囊底部与胃丝位置平行的生殖上皮上尚未出现性腺 (图 2b)。挑选活力好的海月水母继续培养，第 6 天，发现仅有很少的几个精小囊出现 (图 2c)，并未形成成熟精巢，此时海月水母伞径 (7.50 ± 0.71) cm，体重 (28.70 ± 6.60) g (n = 8)。第 7 ~ 12 天，精小囊的个数和体积不断增加 (图 2d, e)，成行列排布，精小囊之间逐渐变得致密 (图 2f)。第 12 天时海月水母伞径 (9.64 ± 0.21) cm，体重 (48.63 ± 5.29) g (n = 8)。

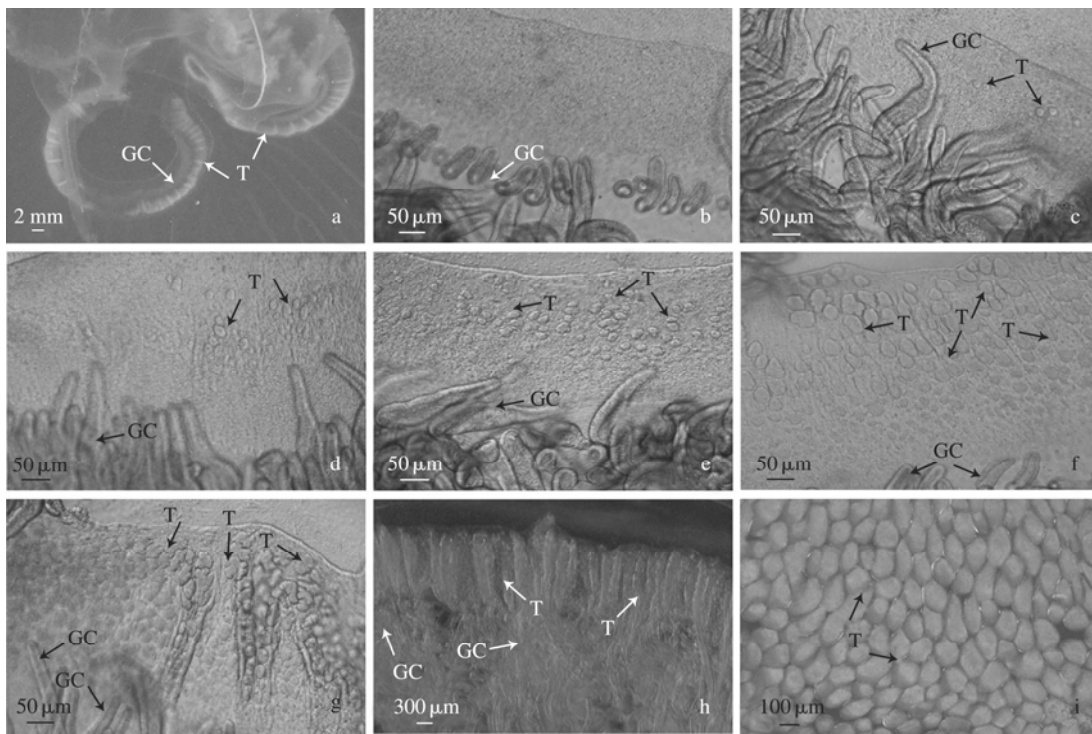


图 2 海月水母精巢成熟过程

Fig. 2 The process of testis maturation in moon jellyfish

a. 精巢在体位置; b. 水母体伞径 40 ~ 60 mm 时，精巢未出现; c. 水母体伞径 60 ~ 80 mm 时，出现精小囊，精巢未成熟; d ~ f. 水母体伞径 80 ~ 90 mm 时，精小囊数量增多，体积增大，精巢宽度增加但未成熟; g, h. 水母体伞径 90 ~ 110 mm 时，精巢长度增长并折叠; i. 成熟的精巢。

a. The location of testis; b. When bell diameter of *Aurelia* sp. medusae reached 40 - 60 mm, testis did not appear; c. When bell diameter of *Aurelia* sp. medusae reached 60 - 80 mm, sperm follicles appeared and testis immatured; d - f. When bell diameter of *Aurelia* sp. medusae reached 80 - 90 mm, the quantities and size of sperm follicles increased. The testis widened but immatured; g and h. When bell diameter of *Aurelia* sp. medusae reached 90 - 110 mm, testis elongated and folded; i. The mature testis of *Aurelia* sp. medusae.

GC. 胃丝; T. 精巢。GC. Gastric cirri; T. Testis.

第 12 ~ 21 天，随着精小囊的增多，生殖上皮开始发生折叠以便增大面积容纳更多的精小囊（图 2g），精巢逐渐发育成熟，折叠程度更深（图 2h）。第 21 天时海月水母伞径为 (11.77 ± 0.51) cm，

体重 (83.54 ± 10.36) g ($n = 8$)。第 21 天精巢发育成熟（图 2i），精巢颜色变为亮白色，精子细丝开始排出。在本实验条件下，海月水母的精巢发育情况见表 1，在精巢未成熟之前，其宽度

表 1 海月水母精巢发育观察（平均值 \pm 标准差， $n = 8$ ）

Table 1 The observation of testis development in moon jellyfish (Mean \pm SD, $n = 8$)

培养天数 (d) Rearing days	伞径 (cm) Bell diameter	体重 (g) Weight	出现精巢 Testis appearance	精巢宽度 (mm) Testis width	成熟排精 Spermiation
0	5.00 \pm 0.26	8.67 \pm 1.50	否 no	0.00 \pm 0.00	否 no
3	6.10 \pm 0.32	14.97 \pm 2.21	否 no	0.00 \pm 0.00	否 no
6	7.50 \pm 0.71	28.70 \pm 6.60	是 yes	0.04 \pm 0.09	否 no
9	8.53 \pm 0.27	35.40 \pm 3.32	是 yes	0.32 \pm 0.12	否 no
12	9.64 \pm 0.21	48.63 \pm 5.29	是 yes	0.41 \pm 0.05	否 no
15	10.20 \pm 0.29	58.89 \pm 2.97	是 yes	0.70 \pm 0.06	否 no
18	10.96 \pm 0.51	68.79 \pm 11.08	是 yes	0.91 \pm 0.15	否 no
21	11.77 \pm 0.51	83.54 \pm 10.36	是 yes	1.05 \pm 0.08	是 yes
24	11.71 \pm 0.34	80.18 \pm 6.17	是 yes	1.00 \pm 0.12	是 yes
27	12.31 \pm 0.39	96.44 \pm 9.19	是 yes	1.11 \pm 0.09	是 yes
30	12.84 \pm 0.43	106.67 \pm 10.67	是 yes	1.21 \pm 0.08	是 yes
33	12.93 \pm 0.52	115.57 \pm 13.08	是 yes	1.30 \pm 0.10	是 yes
36	12.91 \pm 0.46	116.50 \pm 11.26	是 yes	1.34 \pm 0.08	是 yes
39	12.98 \pm 0.73	124.62 \pm 12.87	是 yes	1.39 \pm 0.11	是 yes
42	13.36 \pm 0.35	129.33 \pm 14.25	是 yes	1.43 \pm 0.07	是 yes
45	13.79 \pm 0.61	132.39 \pm 15.33	是 yes	1.51 \pm 0.16	是 yes
48	14.32 \pm 0.54	139.67 \pm 14.85	是 yes	1.52 \pm 0.15	是 yes
51	13.42 \pm 0.98	128.66 \pm 8.94	是 yes	1.55 \pm 0.13	是 yes
54	13.05 \pm 0.67	117.84 \pm 14.14	是 yes	1.53 \pm 0.15	是 yes
57	12.66 \pm 0.79	105.42 \pm 13.21	是 yes	1.38 \pm 0.08	是 yes
60	12.11 \pm 0.77	99.10 \pm 15.31	是 yes	1.25 \pm 0.30	是 yes
63	11.43 \pm 0.92	81.46 \pm 5.77	是 yes	1.12 \pm 0.21	是 yes
66	10.89 \pm 0.96	78.32 \pm 15.90	是 yes	0.68 \pm 0.34	否 no
69	9.34 \pm 0.56	60.23 \pm 17.34	是 yes	0.65 \pm 0.05	否 no
72	8.95 \pm 1.11	51.16 \pm 12.18	是 yes	0.03 \pm 0.09	否 no
75	7.83 \pm 0.45	45.98 \pm 15.82	否 no	0.00 \pm 0.00	否 no
78	7.46 \pm 1.26	36.15 \pm 9.06	否 no	0.00 \pm 0.00	否 no
81	5.32 \pm 1.55	28.76 \pm 5.63	否 no	0.00 \pm 0.00	否 no
84	5.03 \pm 1.28	16.78 \pm 8.54	否 no	0.00 \pm 0.00	否 no

随着培养天数的增加而增加,从 0.00 mm 增长到 (1.05 ± 0.02) mm ($n = 8$), 增长率较高。精巢成熟排精后,宽度出现短暂的减小,降低到 (1.00 ± 0.12) mm ($n = 8$), 之后继续增宽,从 (1.00 ± 0.12) mm 增加到峰值 (1.55 ± 0.13) mm ($n = 8$)。但其增长率较未成熟之前低。精巢宽度达到峰值后维持一段时间,之后出现萎缩,精巢宽度降低到 (0.03 ± 0.09) mm ($n = 8$), 逐渐变窄。精巢衰退的速率很快,不久便完全退化。精巢消退后,

胃囊中仅保留胃丝,在同样实验条件下蓄养至衰老死亡,未见其精巢再次发育。

2.2 海月水母排精过程的观察

为了促进精子排放,升温至 22°C 3 天后的上午 9 时左右,雄性海月水母开始排精。成熟的蝌蚪状精子附着在精子细丝上(图 3a),精子细丝从成熟的精巢处开始排放,沿胃循环沟到达胃口腕沟,再沿口腕基沟排到体外。精子细丝为亮白色(图 3b),易断裂成片段状。在

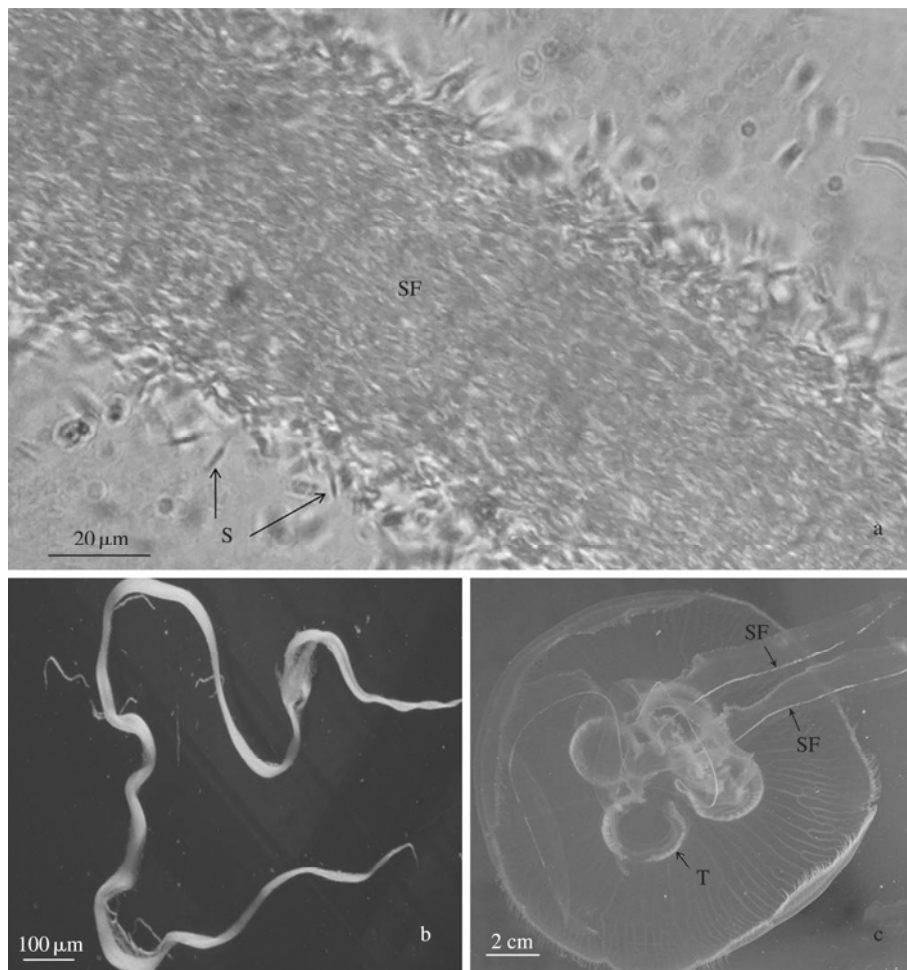


图 3 正在排精的海月水母及精子细丝

Fig. 3 Moon jellyfish spermiation and sperm filament

a. 精子细丝上的精子粘附状态; b. 精子细丝; c. 正在排精的海月水母, 箭头所示为口腕中的精子细丝。

a. Sperm on the sperm filament; b. Sperm filament; c. Aurelia sp. spermiation, arrows show the sperm filament of oral arm.

S. 精子; SF. 精子细丝; T. 精巢.

体内, 精子细丝是连续的, 而排出到体外后就断裂成小片段, 当雄性海月水母排精时, 周围海水中会有类似绒线状的大量精子细丝。海月水母通过伞径收缩而运动, 将精子细丝快速散布在海水中, 一次排精过程持续 30~40 min。图 3c 为正在排精的海月水母, 箭头处示口腕中的精子细丝。

2.3 海月水母精子活力的测定

水温 22℃、盐度 30、pH 8.0 的条件下, 海月水母运动精子百分率与时间的关系见图 4。精子激活 2 h 时, 运动精子百分率仍为 97% 左右, 精子头部摆动程度较激活时无明显变化。精子激活 4 h 时, 运动精子百分率仍为 94.5% 左右。精子快速运动时间约为 4 h 30 min 左右。精子激活 4~6 h 时, 这段时间精子死亡率高, 运动精子百分率从 94.5% 迅速降至 52.5%。精子激活 10 h 时, 运动精子百分率为 13% 左右。由此可知, 海月水母在水温 22℃、盐度 30、pH 8.0 时的精子寿命可达 10 h 左右。精子激活 12 h 时观察, 仍有部分运动的精子, 但精子头部的摆动程度已明显下降。精子激活 14 h 时进行镜

检观察, 未发现有运动的精子。

3 讨论

海月水母生活史复杂, 有明显的世代交替现象, 包括营固着生活的无性水螅体世代和营浮游生活的有性水母体世代。Lucas (2001) 认为由于海月水母无性生殖时期可以通过多种方式产生新的个体, 如直接出芽、产生足囊、横裂生殖和匍匐茎断裂进行生殖等, 因此海月水母无性生殖时期被认为是其种群暴发性增殖的关键阶段。笔者认为, 海月水母的有性生殖阶段与其暴发也有重要联系, 有性生殖阶段繁殖力的强弱直接影响无性生殖阶段水螅状体的数量多少, 从而会影响到其后期横裂形成碟状体的数量, 进而与水母体的暴发形成关联。

3.1 精巢发育

通过对海月水母的精巢发育过程的观察研究, 发现 20~22℃ 水温条件下, 海月水母从释放出碟状体到性腺成熟大约需要 2 个月左右的时间, 精巢成熟时间短, 发育迅速。发育成熟的精巢在适宜的条件下便会排精, 进行有性生

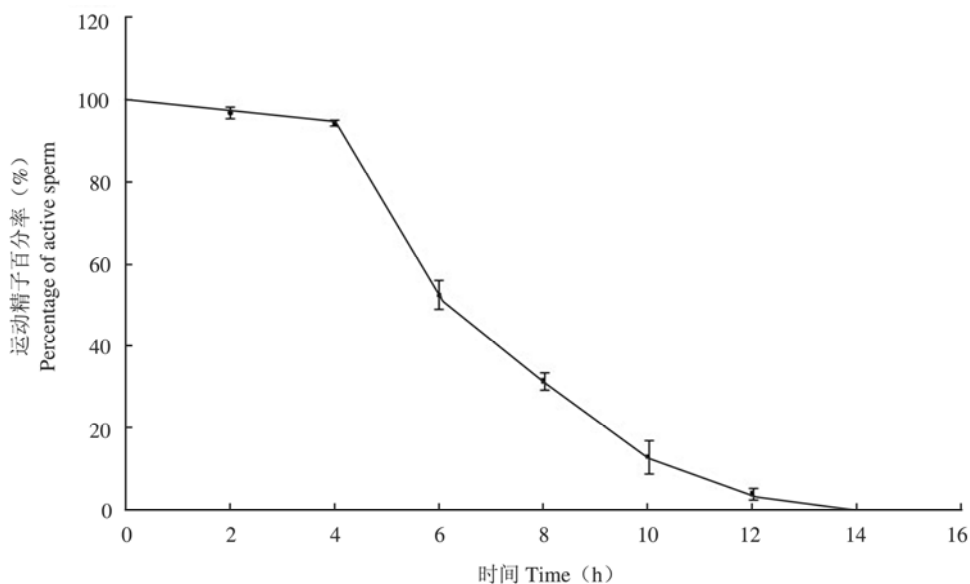


图 4 海月水母运动精子百分率与时间的关系

Fig. 4 Relationship between active sperm and time in moon jellyfish

殖。在实验过程中观察到海月水母同一个体的 4 个精巢发育并不同步, 有的精巢中精小囊数量很多, 而有的精巢中仅有个别精小囊出现。同时, 同一个精巢不同部位的发育情况也不相同。这种精巢发育方式保证了海月水母精巢发育的持续性, 从而保证了海月水母排精的持续性。性腺发育过程往往伴随着性腺颜色的变化。Ohtsu 等 (2007) 通过实验方法诱导沙海蜇 (*Nemopilema nomurai*) 性腺成熟, 发现雄性沙海蜇性腺颜色从奶白色变为深棕色即为性腺成熟, 本实验观察到的海月水母精巢颜色伴随着精巢的发育而变化。同时精巢宽度的增加和折叠程度的变化也是其发育的重要表现。为了方便掌握其精巢发育规律, 本文根据精巢发育进程中各发育阶段特征将其分为 5 个时期, I 期为精巢形成前期, 仅有精巢原基, II 期为精巢形成, 精巢宽度 (0.04 ± 0.09) ~ (0.70 ± 0.06) mm, 精巢未发生折叠, 灰白色; III 期, 精巢宽度 (0.70 ± 0.06) ~ (1.05 ± 0.08) mm, 精巢出现折叠且程度逐渐加深, 精巢颜色逐渐变成亮白色; IV 期, 精巢宽度 (1.05 ± 0.08) ~ (1.55 ± 0.13) mm, 精巢折叠程度达到峰值, 精巢呈现亮白色甚至奶白色, 发育成熟, 经过诱导即可排出精子; V 期, 精巢衰退消亡。本研究就海月水母精巢发育过程中的外部形态变化进行了初步观察, 对于精巢发育过程中的细胞学变化, 还需借助组织切片和电子显微镜进行进一步的研究。

3.2 精子活力

对海月水母精子活力的研究有利于进一步了解其繁殖生物学, 为揭示其暴发提供理论依据。精子活力的好坏直接影响受精率。对于鱼类及其他水产动物来说, 精子的活力评价标准主要有精子活动率、精子快速活动时间及精子寿命 (季相山等 2007)。大多数鱼类的精子寿命仅有短短几分钟时间, 如 19℃ 水温下的泥鳅

(*Misgurnus anguillicaudatus*) 精子的平均寿命为 284.4 s (徐如卫 1992)。在适宜的海水盐度 (19.61 ~ 24.87) 时, 大黄鱼 (*Pseudosciaena crocea*) 的精子寿命也只有 13.50 min (朱冬发等 2005)。在 pH 8.0 ~ 8.5、盐度 25 条件下, 黄姑鱼 (*Nibea albiflora*) 精子寿命为 (405.33 ± 12.22) s (闫家强等 2010)。海月水母精子快速运动时间和寿命分别为 4 h 30 min 和 10 h, 而且在精子激活后的 4 h 内, 精子头部摆动的频率和摆动幅度与精子刚激活时无太大差别, 仍保持旺盛的活力。说明海月水母精子具有强大的生命力。本研究在适宜条件下对海月水母精子活力进行了研究, 对于在不同环境条件下的精子活力还需进一步研究, 从而明确了解海月水母精子的耐受度。

海月水母精子寿命长, 可以为卵子受精提供充足的时间, 在自然环境下, 海月水母自主游动性差, 往往随波逐流, 雄性海月水母排出的精子可能不能立刻进入到雌性海月水母体内, 相对较长的精子寿命延长了受精时间、扩大了受精的海域范围。

综上所述, 海月水母在环境适宜、饵料充足时充分生长, 性腺成熟速度快, 同时, 海月水母的精子活力强, 精子寿命长, 精子细丝的排出方式进一步保障了精子与卵子结合受精。海月水母高效的生殖策略, 有力地保障了其种族延续, 使得这一古老而神秘的物种在地球上存活年代久远。

参 考 文 献

- Avian M, Rottini S L. 1991. Oocyte development in four species of scyphomedusa in the northern Adriatic Sea. *Hydrobiologia*, 216-217: 189-195.
- Båmstedt U, Lane J, Martinussen M B. 1999. Bioenergetics of ephyra larvae of the scyphozoan jellyfish *Aurelia aurita* in relation to temperature and salinity. *Marine Biology*, 135(1): 89-98.

- Dawson M N. 2003. Macro-morphological variation among cryptic species of the moon jellyfish, *Aurelia* (Cnidaria: Scyphozoa). *Marine Biology*, 143(2): 369–379.
- Eckelbarger K J, Larson R L. 1988. Ovarian morphology and oogenesis in *Aurelia aurita* (Scyphozoa: Semaestomae): ultrastructural evidence of heterosynthetic yolk formation in a primitive metazoan. *Marine Biology*, 100(1): 103–115.
- Greenberg N, Garthwaite R L, Potts D C. 1996. Allozyme and morphological evidence for a newly introduced species of *Aurelia* in San Francisco Bay, California. *Marine Biology*, 125(2): 401–410.
- Ishii H, Takagi A. 2003. Development time of planula larvae on the oral arms of the scyphomedusa *Aurelia aurita*. *Journal of Plankton Research*, 25(11): 1447–1450.
- Kramp P L. 1961. Synopsis of the Medusae of the World. London, United Kingdom: Cambridge University Press, 1469.
- Lucas C H. 1996. Population dynamics of *Aurelia aurita* (Scyphozoa) from an isolated brackish lake, with particular reference to sexual reproduction. *Journal of Plankton Research*, 18(6): 987–1007.
- Lucas C H. 2001. Reproduction and life history strategies of the common jellyfish, *Aurelia aurita*, in relation to its ambient environment. *Hydrobiologia*, 451(1/3): 229–246.
- Lucas C H, Lawes S. 1998. Sexual reproduction of the scyphomedusa *Aurelia aurita* in relation to temperature and variable food supply. *Marine Biology*, 131(4): 629–638.
- Miyake H, Iwao K, Kakinuma Y. 1997. Life history and environment of *Aurelia aurita*. *South Pacific Study*, 17(2): 273–285.
- Ohtsu K, Kawahara M, Ikeda H, et al. 2007. Experimental induction of gonadal maturation and spawning in the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Marine Biology*, 152(3): 667–676.
- Purcell J E. 1985. Predation on fish eggs and larvae by pelagic cnidarians and ctenophores. *Bulletin of Marine Science*, 37(2): 739–755.
- Russell F S. 1970. Medusae of the British Isles. II Pelagic Scyphozoa with a Supplement to the First Volume on Hyromedusae. London: Cambridge University Press, 284.
- Shoji J, Masuda R, Yamashita Y, et al. 2005. Effect of low dissolved oxygen concentrations on behavior and predation rates on red sea bream *Pagrus major* larvae by the jellyfish *Aurelia aurita* and by juvenile Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius*. *Marine Biology*, 147(4): 863–868.
- Strand S W, Hamner W M. 1988. Predatory behavior of *Phacellophora camtschatica* and size-selective predation upon *Aurelia aurita* (Scyphozoa: Cnidaria) in Saanich Inlet, British Columbia. *Marine Biology*, 99(3): 409–414.
- Willcox S, Moltschanivskyj N A, Crawford C. 2007. Asexual reproduction in scyphistomae of *Aurelia* sp.: Effects of temperature and salinity in an experimental study. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 353(1): 107–114.
- Willcox S, Moltschanivskyj N A, Crawford C M. 2008. Population dynamics of natural colonies of *Aurelia* sp. scyphistomae in Tasmania, Australia. *Marine Biology*, 154(4): 661–670.
- Yasuda T. 1971. Ecological studies on the jellyfish *Aurelia aurita* in Urazoko Bay, Fukui Prefecture IV monthly change in bell length composition and breeding season. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 37(5): 364–370.
- 陈介康. 1986. 海月水母培育初报. *水产科学*, 5(1): 37.
- 程方平, 王敏晓, 王彦涛, 等. 2012. 中国北方习见水母类的 DNA 条形码分析. *海洋与湖沼*, 43(3): 451–459.
- 和振武. 1993. 海月水母的生殖. *生物学通报*, 28(8): 14–15.
- 季相山, 陈松林, 赵燕, 等. 2007. 鱼类精子质量评价研究进展. *中国水产科学*, 14(6): 1048–1053.
- 李宗飞, 刘春胜, 庄志猛, 等. 2012. 生活史不同阶段的海月水母 (*Aurelia* sp. 1) 与海蜇 (*Rhopilema esculenta*) 的相互捕食关系. *海洋与湖沼*, 43(3): 539–544.
- 刘凌云, 郑光美. 2004. 普通动物学. 3 版. 北京: 高等教育出版社, 99–100.
- 宋新华. 2009. 入侵发电厂海蜇背黑锅 专家鉴定为海月水母. *青岛晚报*, 2009-07-12(3).
- 苏丽敬, 王轶. 2007. 破解烟台神秘水母爆发之谜. *北京科技报*, 2007-09-30(37): 16–17.

- 王建艳, 于志刚, 甄毓, 等. 2012. 环境因子对海月水母生长发育影响的研究进展. *应用生态学报*, 23(11): 3207-3217.
- 王文龙, 冷向军, 刘晔. 2009. 不同饲料对海月水母生长性能的影响. *大连水产学院学报*, 24(5): 412-416.
- 徐如卫. 1992. 泥鳅 *Misgurnus anguillicaudatus* Cantor 精子寿命的初步观察. *浙江水产学院学报*, 11(1): 70-71.
- 闫家强, 魏平, 姜建湖, 等. 2010. 环境因子及超低温冻存对黄姑鱼精子活力的影响. *生态科学*, 29(4): 339-344.
- 郑凤英, 陈四清, 倪佳. 2010. 海月水母的生物学特性及其爆发. *海洋科学进展*, 28(1): 126-132.
- 朱冬发, 成永旭, 王春琳, 等. 2005. 环境因子对大黄鱼精子活力的影响. *水产科学*, 24(12): 4-6.