

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2016.15181

三种大型钵水母幼体对牙鲆和许氏平鲉仔稚鱼的捕食选择性

刘春胜^{1,2}, 庄志猛¹, 陈四清¹, 燕敬平¹, 刘长琳¹, 陈昭廷¹

1. 农业部海洋渔业可持续发展重点实验室, 中国水产科学研究院 黄海水产研究所, 山东 青岛 266071;
2. 热带生物资源教育部重点实验室, 海南省热带水生生物技术重点实验室, 海南大学 海洋学院, 海南 海口 570228

摘要: 为探讨中国近海常见大型钵水母对鱼类资源补充的影响, 本实验利用清除率法比较研究了伞径 4 cm 的 3 种大型水母幼体—海月水母(*Aurelia aurita*)、海蜇(*Rhopilema esculentum*)和沙海蜇(*Nemopilema nomurai*), 对不同发育阶段的牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)和许氏平鲉(*Sebastes schlegeli*)仔稚鱼的捕食量。结果表明, 3 种水母均可捕食牙鲆和许氏平鲉仔稚鱼, 其捕食率随仔稚鱼生长而降低, 其中海月水母可捕食规格<15 mm 牙鲆和<20 mm 许氏平鲉, 海蜇能够捕食规格<20 mm 牙鲆和<30 mm 许氏平鲉, 沙海蜇可捕食<30 mm 许氏平鲉; 仔稚鱼密度对水母捕食率影响不显著, 牙鲆的变态和底栖生活是其逃避被水母捕食的有效手段; 不同水母物种对仔稚鱼的捕食效率主要与其活力相关, 水母结构和毒性也是重要因素, 相同规格 3 种水母对仔稚鱼捕食率由高到低为海蜇>沙海蜇>海月水母。本研究结果可为阐明水母与鱼类的动态关系, 研究海洋鱼类的自然资源补充机制提供参考。

关键词: 海月水母; 海蜇; 沙海蜇; 仔稚鱼; 清除率; 捕食选择性

中图分类号: S93

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2016)02-0436-11

作为胶质浮游动物的重要组成部分, 水母在海洋生态系统的物质循环和能量流动中起重要作用。近半个世纪来, 受过度捕捞、全球变暖、富营养化及生物入侵等因素影响, 在许多高生产力的海湾和海区出现了水母暴发现象, 如美洲的白令海及墨西哥湾^[1-3], 非洲的本格拉渔场及其南部海域^[4-5], 地中海沿岸^[6-7], 南大洋^[8], 欧洲的黑海、德国湾及挪威沿海^[9-11], 以及中国所在的东海洋域等^[12-13]。水母暴发对当地海洋渔业、沿海工业及滨海旅游业等造成重大损失, 已严重制约着人类的正常生产和生活, 成为继赤潮之后的又一海洋生态灾害。

大量证据表明水母种群数量增加与当前全球渔获量日益减少之间存在着必然的联系。以著名的纳米比亚本格拉渔场为例, 截至 2005 年该地区

的罗盘金水母(*Chrysaora hysoscella*)和多管水母(*Aequorea forskalea*)生物量增长至 12.2 万 t, 相应的沙丁鱼(*Sardinops sagax*)和凤尾鱼(*Engraulis encrasicolis*)的渔获量则由 1975 年的 1700 万 t 降至 2005 年的 100 万 t^[5]。此外, 美国 Cheapeake 湾的浅湾小鲷(*Anchoa mitchilli*)仔稚鱼大量死亡, 德国 Kiel 湾的大西洋鲱(*Clupea harengus*)仔鱼死亡及荷兰 Wadden 海的川鲽(*Pleuronectes platessa*)变态伏底率低等现象均与水母的暴发有关^[14-16]。很明显, 当鱼类早期发育与水母暴发时空分布相重合时, 水母种群数量就会直接影响鱼类的资源补充, 继而导致渔获量减少。

除海月水母等极少数世界性水母物种外, 水母分布具有很强的地域性, 如, 非洲海域灾害水母为罗盘金水母(*Chrysaora hysoscella*)和多管水

收稿日期: 2015-05-17; 修订日期: 2015-07-20.

基金项目: 国家 973 项目(2011CB403602); 中国水产科学研究院黄海水产研究所基本科研业务费项目(20603022015011); 农业部北方海水增养殖重点实验室开放课题项目(2014-MSENC-KF-01).

作者简介: 刘春胜(1984-), 男, 助理研究员, 从事水母与鱼类生态竞争关系研究. E-mail: liucs@ysfri.ac.cn

通信作者: 陈四清, 研究员. E-mail: chensq@ysfri.ac.cn

母(*Aequorea aequorea*)^[4], 地中海沿岸为夜光游水母(*Pelagia noctiluca*)^[7], 墨西哥湾的管水母类(*Nanomia cara*)^[11]、水螅类(*Clytia gracilis*, *Obelia*)、五卷须金黄水母(*Chrysaora quinquecirrha*)^[11]及南大洋的栉水母类(*Ctenophora*)^[8]等。不同水母物种受体型结构、游动速度、刺细胞毒性及摄食偏好等影响而存在摄食差异, 因而其对仔稚鱼的捕食也有所差别^[17]。据报道, 中国所处的东亚海域灾害水母种类以大型钵水母类为主, 主要包括海月水母、沙海蜇及白色霞水母^[13]。此外, 作为重要渔业资源的海蜇也是中国沿海常见的钵水母。截至目前, 国内外大量文献通过野生水母胃含物分析及室内受控实验开展了多种水母与鱼卵及仔稚鱼的生态竞争关系的研究, 但对于海蜇、沙海蜇等中国区域性特有水母物种与仔稚鱼的生态竞争关系研究较少。本研究以 4 cm 的海月水母、海蜇及沙海蜇幼体为研究对象, 以时空分布与水母吻合的牙鲆和许氏平鲉仔稚鱼为捕食对象, 通过室内受控实验, 研究中国常见水母对两种经济鱼类仔稚鱼的捕食关系, 量化水母对不同规格和种类仔稚鱼的捕食作用, 以期认知不同水母物种与仔稚鱼的捕食关系, 为解析中国沿海水母种群数量变动与鱼类自然资源量变化之间的关系提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

1.1.1 实验动物

海月水母: 利用本实验室保存的水螅体横裂后, 于特制的循环式水母缸中培养, 每天投喂适量卤虫无节幼体。待生长至 4 cm 后, 挑选活力强、大小均一的个体转移至指定实验容器, 饥饿 12 h 后开始实验。

海蜇: 海蜇水螅体购买自江苏某育苗场, 通过控制温度使其横裂后, 转移至 200 L 亚克力缸中, 每天投喂适量卤虫无节幼体。待生长至 4 cm 后, 操作与海月水母相同。

沙海蜇: 水螅体为本实验室 2013 年繁育获得, 水母体获得方法与海蜇相同。

牙鲆: 牙鲆卵取自山东烟台某育苗场, 放置于微充气的孵化池中孵化(10 m³), 孵化后的仔稚鱼依次投喂轮虫、卤虫无节幼体、卤虫成体及人工开口饵料, 待培养至指定规格后随机取出适量个体用于实验。

许氏平鲉: 许氏平鲉仔稚鱼为本实验所在育苗场培育。

1.1.2 实验器材 水温控制装置, 体视镜, 数码相机, 计数器, 充气泵, 5 L 聚乙烯塑料桶若干。

1.2 实验设计

水母捕食牙鲆和许氏平鲉仔稚鱼实验分别于 2013 年和 2014 年 4—6 月, 在青岛金沙滩水产开发有限公司养殖车间内进行。实验所用海水为经黑暗沉淀、砂滤处理过的自然海水, 海水盐度为 29±1, 水温控制在(15±1)℃。

1.2.1 3 种水母对牙鲆和许氏平鲉仔稚鱼捕食实验 海月水母和海蜇对牙鲆仔稚鱼捕食实验: 2013 年尚未获得沙海蜇水母幼体, 仅开展了海月水母和海蜇对牙鲆仔稚鱼捕食实验。如表 1 和表 2 所示, 实验均在 5 L 聚乙烯塑料桶中进行, 每桶放水母 1 ind, 微充气, 按照牙鲆不同的发育阶段, 将牙鲆仔稚鱼分为(3.3±0.3) mm(开口期), (5.2±0.4) mm(捕食卤虫无节幼体阶段), (11±0.5) mm(变态前期), (15±1.0) mm(变态、底栖初期), 及(20±1.2) mm(幼鱼期), 分别统计 2 种水母对 40 ind/L 和 20 ind/L 密度下的仔稚鱼(规格为 20 mm 幼鱼密度为 10 ind/L)的捕食量。相关数据统计时间间隔按照水母摄食仔稚鱼实际情况进行调整, 即相同时间内水母摄食仔稚鱼数量高的实验组统计时间间隔短, 反之时间间隔长。累计统计时间自实验开始至仔稚鱼被完全捕杀, 但最长为 24 h。为防止死亡仔稚鱼污染水体, 每次计数后, 及时捞出死亡个体。另外, 每组实验均设一对照组, 即仅放入相应密度和规格的牙鲆仔稚鱼。待实验结束后, 用同一水母重复实验, 每组实验重复 3~5 次。

海月水母、海蜇和沙海蜇对许氏平鲉仔稚鱼捕食实验: 如表 1、表 2 和表 3 所示, 实验在 5 L 聚乙烯塑料桶中进行, 每桶放水母 1 ind, 微充气。许氏平鲉繁殖方式为卵胎生, 且该鱼游泳能

力较强, 无变态现象, 因此本研究按照大小将许氏平鲉仔稚鱼分为(6±0.5) mm, (11.5±0.6) mm, (15±0.8) mm, (20±1.2) mm, (30±2.5) mm 5 种规格, 分别统计 3 种水母对 40 ind/L⁻¹ 和 20 ind/L⁻¹ 密度下许氏平鲉仔稚鱼的捕食量(规格为 20 mm 和 30 mm 幼鱼密度为 10 ind/L⁻¹)。捕食数据统计与水母捕食牙鲆仔稚鱼实验相同。待实验结束后, 用同一水母重复实验, 每组实验重复 3~6 次。

表 1 海月水母对牙鲆和许氏平鲉仔稚鱼的捕食
Tab. 1 Clearance rates of *Aurelia aurita* feeding on fish larvae

仔稚鱼种类 fish species	实验体积/L volume of water	实验次数 experimental times	仔稚鱼规格/mm fish size	初始密度/(ind·L ⁻¹) initial concentration	清除率/(L·h ⁻¹) clearance rate
牙鲆 <i>Paralichthys olivaceus</i>	5	4	3.3±0.3	40	1.038
	5	5		20	1.483
	5	3	5.2±0.4	40	0.262
	5	4		20	0.320
	5	3	11±0.5	40	0.056
	5	3		20	0.192
	5	3	15±1.0	40	0.017
	5	3		20	0.023
许氏平鲉 <i>Sebastes schlegeli</i>	5	5	6±0.5	40	1.380
	5	4		20	1.551
	5	3	11.5±0.6	40	0.093
	5	3		20	0.203
	5	3	15±0.8	40	0.027
	5	3		20	0.041
	5	3	20±1.2	10	0.030

表 2 海蜇对牙鲆和许氏平鲉仔稚鱼的捕食
Tab.2 Clearance rates of *Rhopilema esculentum* feeding on fish larvae

仔稚鱼种类 fish species	实验体积/L volume of water	实验次数 experimental times	仔稚鱼规格/mm fish size	初始密度/(ind·L ⁻¹) initial concentration	清除率/(L·h ⁻¹) clearance rate
牙鲆 <i>Paralichthys olivaceus</i>	5	4	3.3±0.3	40	3.830
	5	5		20	3.872
	5	5	5.2±0.4	40	3.168
	5	5		20	3.460
	5	3	11±0.5	40	1.512
	5	3		20	2.989
	5	3	15±1.0	40	0.489
	5	3		20	0.603
	5	3	20±1.5	10	0.255
许氏平鲉 <i>Sebastes schlegeli</i>	5	3	6±0.5	40	0.635
	5	3		20	0.763
	5	3	11.5±0.6	40	0.306
	5	3		20	0.355
	5	3	15±0.8	40	0.154
	5	3		20	0.188
	5	3	20±1.2	10	0.130
	5	5	30±2.5	10	0.016

表 3 沙海蜇对许氏平鲉仔稚鱼的捕食
Tab. 3 Clearance rates of *Nemopilema nomurai* feeding on *Sebastes schlegeli* larvae

仔稚鱼规格/mm fish size	实验体积/L volume of water	实验次数 experimental times	初始密度/(ind·L ⁻¹) initial concentration	清除率/(L·h ⁻¹) clearance rate
6±0.5	5	4	40	0.548
	5	5	20	0.687
11.5±0.6	5	3	40	0.248
	5	3	20	0.273
15±0.8	5	3	40	0.127
	5	3	20	0.131
20±1.2	5	3	10	0.089
30±2.5	5	6	10	0.010

1.2.2 水母对仔稚鱼清除率计算方法

海蜇及沙海蜇属钵口水母，其摄食是通过触手周围的细小吸口(直径~1 mm)，对于仔稚鱼等大个体饵料是不能直接摄食的(图 1)，因此本实验采用清除率(C_R , L/h)统计 3 种水母对牙鲆和许氏平鲉仔稚鱼的捕食强度，即单位时间内对一定水体内存仔稚鱼的清除速度。公式为： $C_{Ri} = -a \cdot V/n$

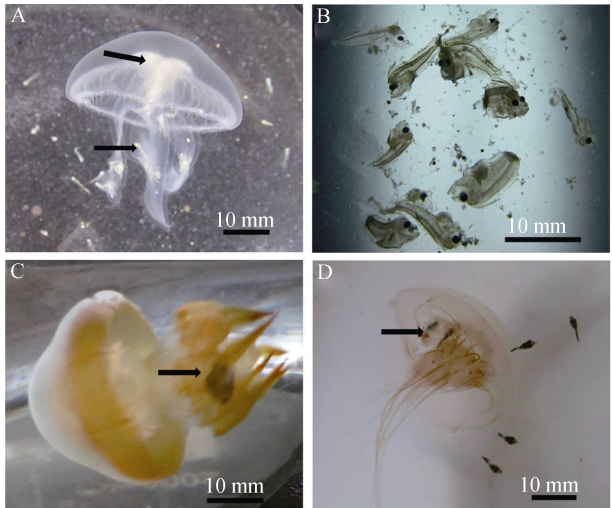


图 1 水母捕食仔稚鱼

A. 海月水母捕食牙鲆仔稚鱼; B. 被海月水母部分消化的牙鲆仔稚鱼; C. 海蜇捕食牙鲆; D. 沙海蜇捕食许氏平鲉。
Fig. 1 Predation of jellyfish to fish larvae
A. Predation of *Aurelia aurita* to *Paralichthys olivaceus* larvae;
B. Indested *P. olivaceus* larvae by *A. aurita*; C. Predation of *Rhopilema esculentum* to *P. olivaceus* larvae; D. Predation of *Nemopilema nomurai* to *Sebastes schlegeli* larvae.

公式中, i 指水母物种, a 指 $\ln C_t$ 与时间 t 的拟合回归直线的斜率, V 为实验容器体积, n 为实验容器中的水母数量, C_t 为水母与仔稚鱼混合 t 时存

活仔稚鱼的密度(ind/L)。

1.2.3 3 种水母活力检测

本研究以全部的收缩频率(freq/min)作为海月水母、海蜇及沙海蜇的活力指标，测量方法如下：挑取健康有活力的 4 cm 水母，放置于聚乙烯塑料桶中，待 5 min 适应环境后，统计水母在 5 min 内的收缩次数，每种水母观察 10 个个体以上。

1.3 统计方法

利用 Excel 和 SPSS15.0 统计分析软件对各项数据进行整理和分析。分别用 Kolmogorov-Smirnov 检验和 Levene 检验分析各组数据内的组内正态分布检验和组间方差齐性检验，剔除不合理数据。利用 One-Way ANOVA 分析不同实验组的差异显著性。统计学显著性差异水平设为 $P<0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 水母对不同规格、不同密度牙鲆及许氏平鲉仔稚鱼的清除率

海月水母对牙鲆和许氏平鲉仔稚鱼清除率见图 2。结果表明其对活动能力较差的初孵牙鲆仔鱼 3.3 mm 及许氏平鲉仔鱼 6 mm 具有很强的捕食能力(密度为 20 ind/L 实验组的清除率分别为 1.483 L/h 和 1.380 L/h)，随仔稚鱼个体生长，其适应环境能力变强，海月水母对其摄食能力迅速降低，对密度为 20 ind/L 的 5.2 mm 牙鲆的清除率降为 0.320 L/h，对 11.5 mm 许氏平鲉清除率也骤降为 0.203 L/h；当牙鲆底栖生活后(15 mm)，海月水母对其捕食能力降为 0.023 L/h，显著低

于($P<0.05$)同样规格的许氏平鲈仔鱼 0.041 L/h; 比较海月水母对不同密度仔稚鱼摄食量变化, 发现海月水母仅对不同密度(20 ind/L 和 40 ind/L)的 11 mm 牙鲆和 11.5 mm 许氏平鲈清除率差异较大, 分别为 3.4 倍和 2.2 倍, 而对不同密度条件下其他各规格牙鲆和许氏平鲈仔稚鱼的清除率差异并不显著。

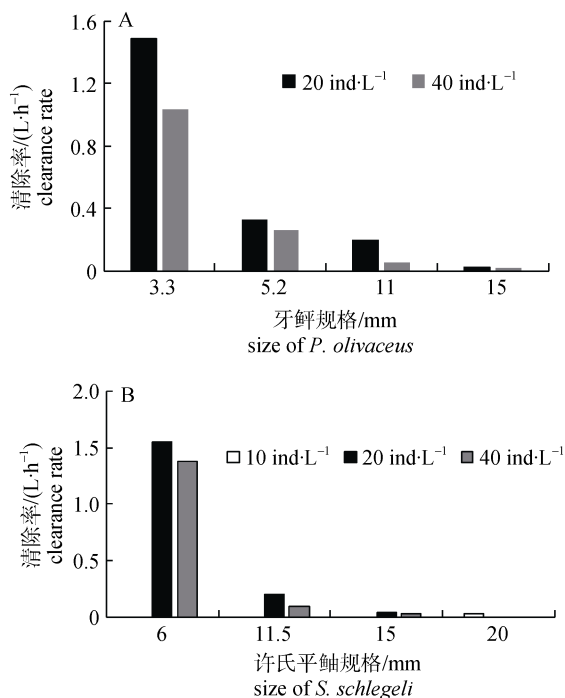


图 2 海月水母对仔稚鱼清除率

Fig. 2 Clearance rates of *Aurelia aurita* to fish larvae

如图 3 所示, 在海蜇对牙鲆和许氏平鲈仔稚鱼捕食实验中, 海蜇对密度为 20 ind/L, 规格为 3.3 mm、5.2 mm 及 11 mm 的牙鲆仔稚鱼清除率分别为 3.872 L/h、3.460 L/h 和 2.989 L/h, 无显著性差异, 当牙鲆变态底栖后(15 mm), 其清除率降为 0.603 L/h; 与牙鲆不同, 海蜇对许氏平鲈清除率随仔稚鱼生长逐渐减小, 当仔稚鱼生长至 30 mm, 海蜇几乎丧失了对许氏平鲈的捕食能力(10 ind/L 的清除率为 0.016 L/h); 同海月水母捕食行为相同, 不同仔稚鱼密度对海蜇清除率影响不显著。

如图 4 所示, 沙海蜇对许氏平鲈仔稚鱼的捕食率变化与海蜇相似。

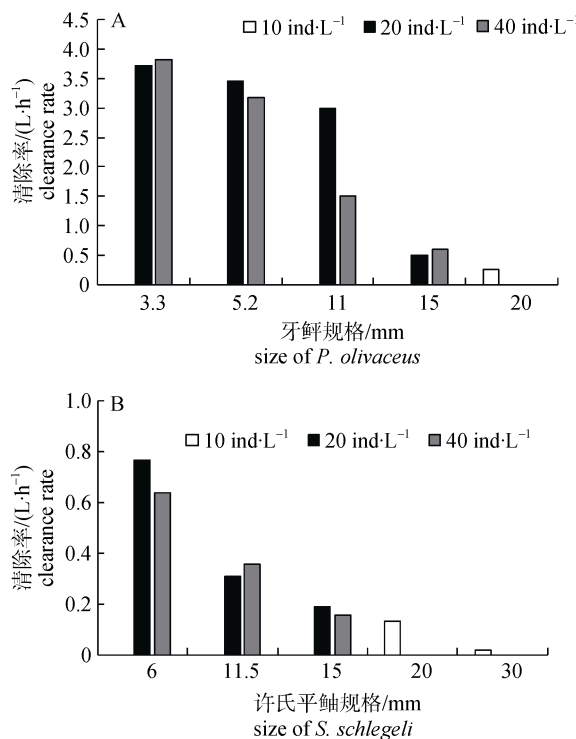


图 3 海蜇对仔稚鱼清除率

Fig. 3 Clearance rates of *Rhopilema esculentum* to fish larvae

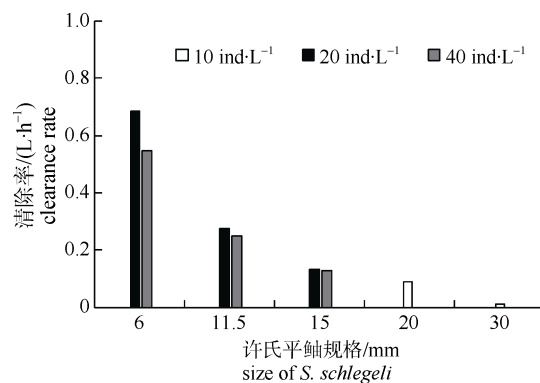


图 4 沙海蜇对许氏平鲈仔稚鱼清除率

Fig. 4 Clearance rates of *Nemopilema nomurai* to *Sebastes schlegeli* larvae

2.2 不同水母捕食仔稚鱼差异

图 5 显示了 4 cm 海月水母和海蜇对不同规格牙鲆仔稚鱼的清除率, 对比发现海蜇对各规格的牙鲆捕杀能力均大于海月水母, 如对 3.3 mm 牙鲆清除率海蜇为 3.872 L/h, 海月水母为 1.438 L/h, 相差 1.7 倍, 对 5.2 mm、11 mm、15 mm 的清除速率差别分别为 10.8 倍、15.6 倍和 26.2 倍, 差别逐渐增大。当牙鲆生长至 20 mm 时, 海蜇对其清

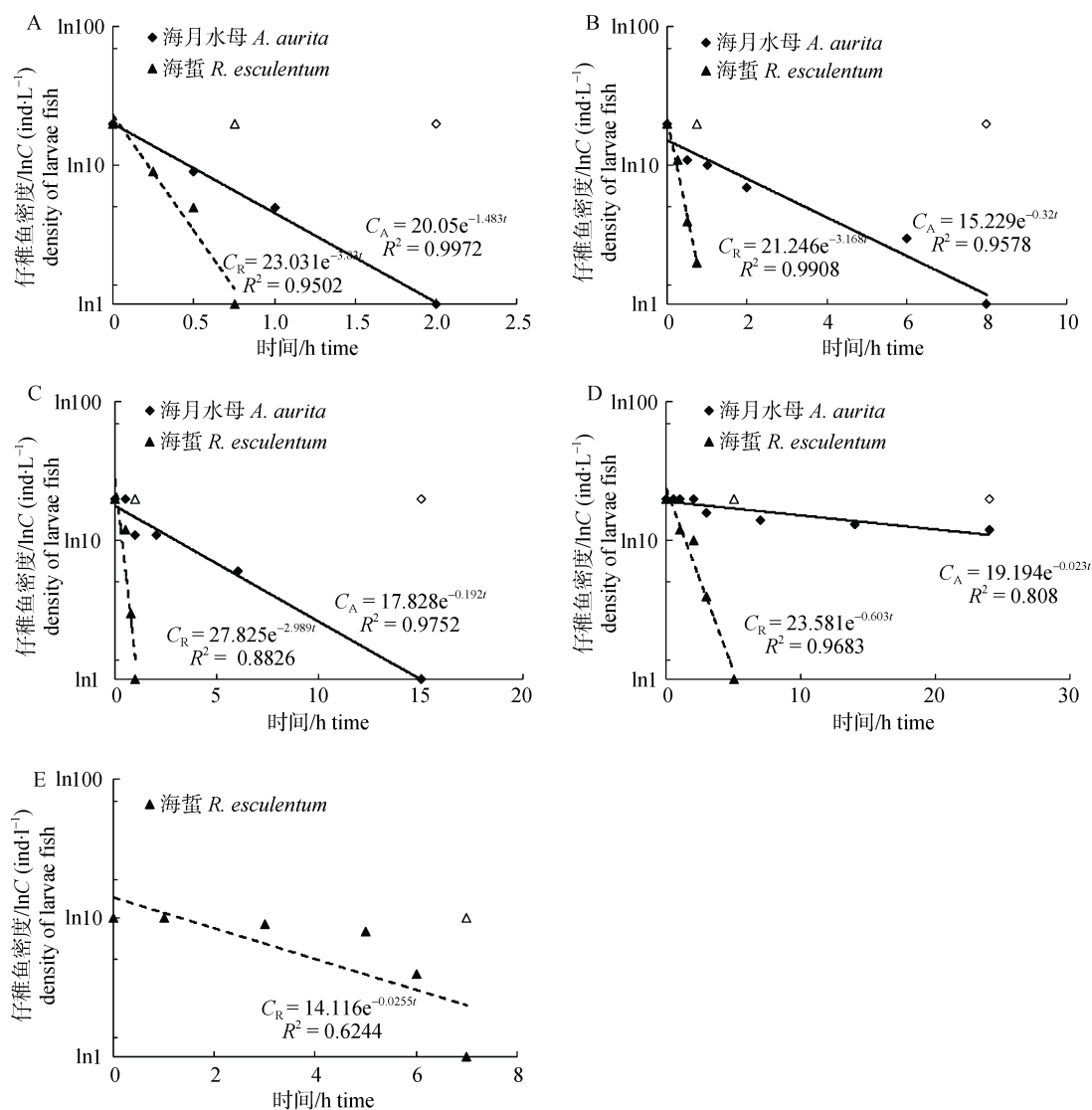


图 5 不同水母对牙鲆仔稚鱼的捕食差异

A、B、C、D 和 E 指牙鲆仔稚鱼规格分别为 3.3 mm、5.2 mm、11 mm、15 mm 和 20 mm; $\diamond$ 和 Δ 为无水母对照组。

Fig. 5 Predation differences of jellyfish to *Paralichthys olivaceus* larvae

A, B, C, D and E show different sizes of *P. olivaceus* larvae, which mean 3.3 mm, 5.2 mm, 11 mm, 15 mm and 20 mm respectively. $\diamond$ and Δ are control experiment without jellyfish.

除率为 0.255 L/h, 而海月水母则几乎不具备对牙鲆的捕食能力。

图 6 显示海月水母、海蜇及沙海蜇 3 种水母对许氏平鲉仔稚鱼的捕食率差异。结果表明, 3 种水母对 6 mm 许氏平鲉清除率分别为海月水母 1.551 L/h>海蜇 0.763 L/h>沙海蜇 0.687 L/h。但随着许氏平鲉仔稚鱼规格的不断增大, 水母对其清除率变为海蜇>沙海蜇>海月水母。以海月水母清除率为 1, 海蜇和沙海蜇对 11.5 mm、15 mm

和 20 mm 仔稚鱼清除率分别为 1.7 倍和 1.3 倍、4.6 倍和 3.2 倍、4.3 倍和 3.0 倍。海蜇和沙海蜇对许氏平鲉仔稚鱼捕食差异不大。

2.3 不同水母捕食仔稚鱼的摄食行为及活力

实验分别统计了 3 种水母对 6 mm 和 15 mm 许氏平鲉仔稚鱼在不同时间段内的捕食效率。如图 7A 所示, 当仔稚鱼为 6 mm 时, 0~1 h 时间段内, 海月水母对其捕杀率要显著高于海蜇和沙海蜇 ($P < 0.05$); 1~2 h, 3 种水母对仔稚鱼的捕杀率无显著差异;

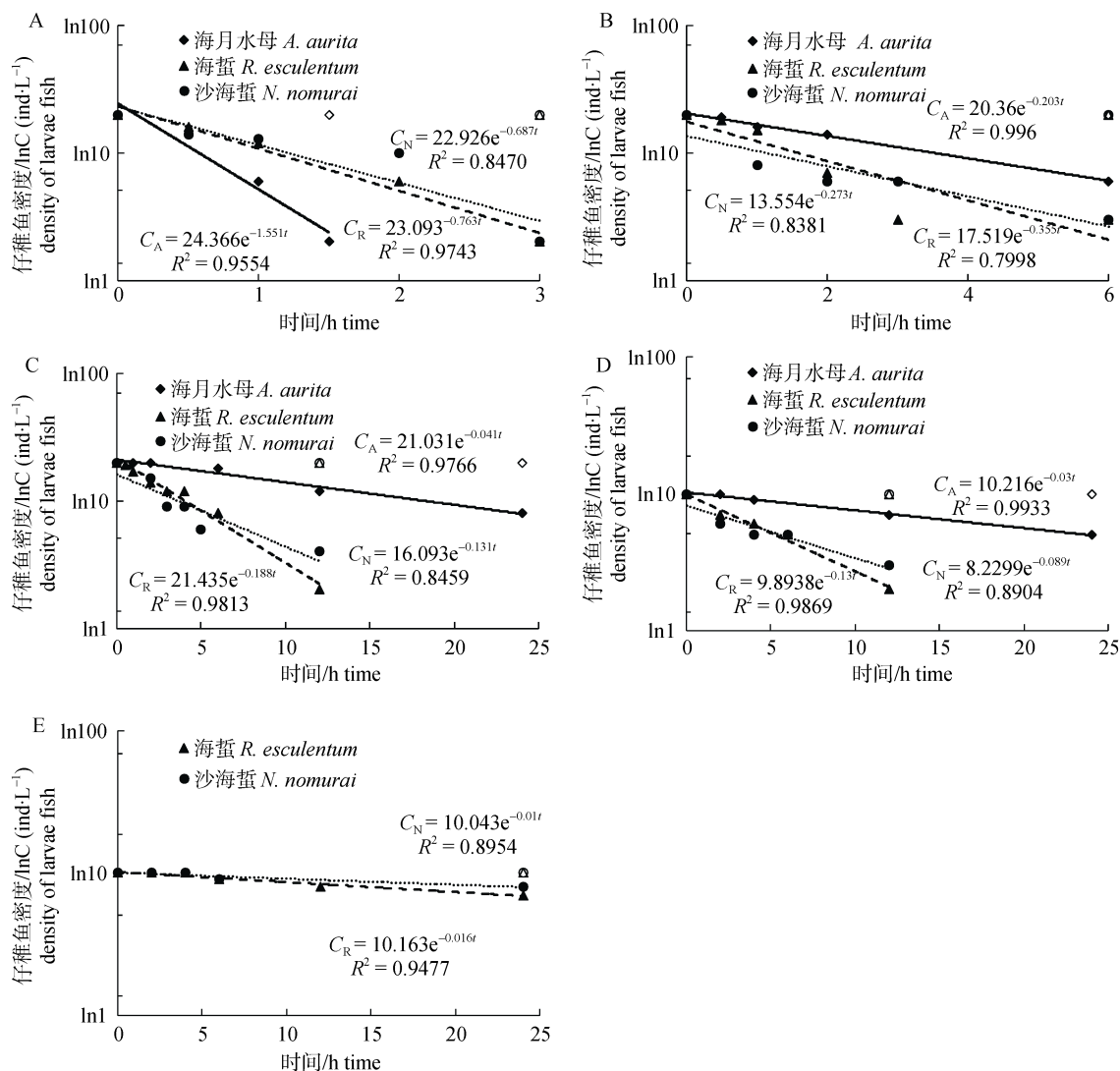


图 6 不同水母对许氏平鲈的捕食差异

A、B、C、D 和 E 指许氏平鲈仔稚鱼规格分别为 6 mm、11.5 mm、15 mm、20 mm 和 30 mm; ◇和△为无水母对照组.

Fig. 6 Predation differences of jellyfish to *Sebastes schlegeli*

A, B, C, D and E showed the different sizes of *S. schlegeli* larvae, which meant 6 mm, 11.5 mm, 15 mm, 20 mm and 30 mm respectively. ◇ and △ were control experiment without jellyfish.

2~3 h, 剩余许氏平鲈仔稚鱼几乎被 3 种水母全部杀死。如图 7B 所示, 当许氏平鲈生长至 15 mm 时, 0~2 h 内, 沙海蜇对其捕杀率最高为 31.5%, 海蜇次之 15.8%, 海月水母仅为 0.9%; 2~4 h 及 4~6 h, 海蜇对其捕杀率最高, 沙海蜇次之, 海月水母最小。

如图 8 所示, 3 种水母的活力大小依次为海蜇 150 freq/min>沙海蜇 78.4 freq/min>海月水母 30.8 freq/min。

3 讨论

捕食率是衡量水母捕食浮游动物、鱼卵及仔

稚鱼的重要指标。水母捕食效率的计算方法有摄食速率法(ingestion-rate methods)和清除率法(clearance methods), 其中前者是分析水母胃含物变化, 后者是统计水体中被捕食者数量变化^[18-20]。本研究发现, 尽管海月水母(属旗口水母, 具有中央口)可捕杀并摄食牙鲆和许氏平鲈仔稚鱼, 但当仔稚鱼规格较大时(牙鲆>11 mm; 许氏平鲈>11.5 mm), 部分被捕杀仔稚鱼不能被海月水母摄食, 或仅被部分消化后排出体外(图 1B)。与海月水母不同, 海蜇和沙海蜇属根口水母目, 其发育至约 20 mm 直径时, 中央口闭合, 此后摄食通道由中央口转变为

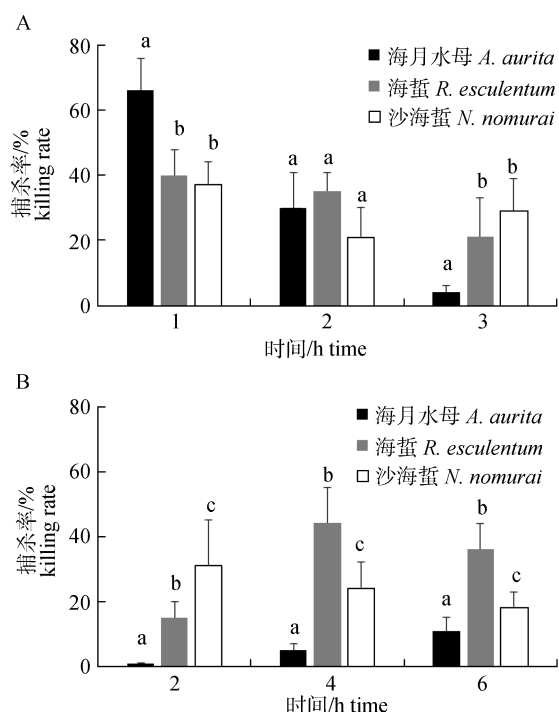


图7 3种水母对6 mm (A)和15 mm (B)许氏平鲉的捕食能力

同一时间组内柱上的字母不同表示差异显著($P<0.05$).

Fig. 7 Predation abilities of three jellyfish species to 6-mm (A) and 15-mm (B) *S. schlegelii*

Different letters in the same time mean significant differences ($P<0.05$).

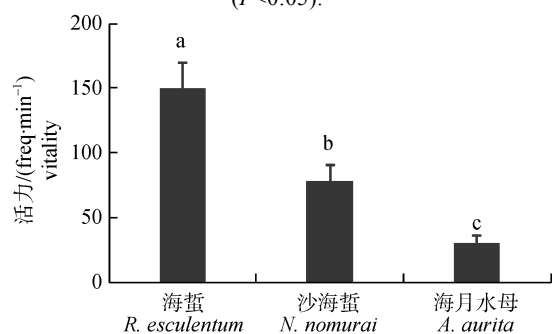


图8 水母游动能力

柱上不同字母表示差异显著($P<0.05$).

Fig. 8 Vitality of jellyfish

Values with different letters mean significant differences ($P<0.05$).

直径约1.0 mm的位于口腕和肩板表面的吸口,其摄食大规格仔稚鱼的能力显著下降。如曹亮等^[21]发现海蜇幼体中央口封闭后,其对褐牙鲆最大摄食规格为3.0 mm。丁耕芜等^[22]、王绪峨等^[23]在海蜇摄食实验中也证明了海蜇最大的摄食规格在3.0 mm左右。本研究发现,尽管海蜇和沙海蜇不

能直接捕食大于3.0 mm的仔稚鱼,但其对大规格仔稚鱼仍具有较强的捕杀能力,因此认为采用清除率法对海月水母、海蜇和沙海蜇的捕食率进行评估更为准确。

当被捕食者密度较高时,胶质化水母是一种贪婪的高效捕食者^[24]。从本实验结果看,在海月水母和海蜇捕食3.3 mm牙鲆仔稚鱼实验中,水母可在2 h左右捕杀水体中所有仔稚鱼,其清除率最高分别为1.483 L/h和3.872 L/h;在海月水母、海蜇及沙海蜇捕食6 mm许氏平鲉实验中,水母亦可在3~4 h清除水体中所有仔稚鱼。此外,当水体中仔稚鱼密度增加时(由20 ind/L上升至40 ind/L)水母对单位水体的清除率变化不大,如,海月水母对6 mm许氏平鲉在40 ind/L和20 ind/L的清除率分别为1.380 L/h和1.551 L/h,海蜇分别为0.635 ind/L和0.763 ind/L,沙海蜇分别为0.548 ind/L和0.687 ind/L。基于以上结果,可以初步推断水母对活力较差的仔稚鱼具有极高的捕食,且仔稚鱼在一定密度范围内,其清除率受仔稚鱼密度影响较小,即水母捕杀仔稚鱼的数量与其密度呈线性关系。这与其他已报道水母与仔稚鱼捕食关系结果相似。例如,Titelman等^[25]在研究海月水母捕食卵黄囊阶段大西洋鳕仔稚鱼中发现水母对密度为0.5~16 ind/L范围内的仔稚鱼的清除率均为9.7 L/h,并发现在仔稚鱼密度>200 ind/L条件下海月水母的清除率不会随时间发生变化。Monteleone等^[26]、Lafontaine等^[27]及Purcell^[28]在研究莱迪栉水母(*Mnemiopsis leidyi*)捕食浅湾小鳀、海月水母捕食大西洋鲱仔稚鱼及维多利亚多管水母(*Aequorea victoria*)捕食太平洋鲱仔稚鱼等中也得出类似的结果。

仔稚鱼的逃逸能力是影响水母捕食的另一重要因素。随着仔稚鱼发育,其与运动能力及视觉相关的器官不断完善,逃避敌害生物捕食的能力也随之提高^[29]。本研究在海月水母和海蜇对牙鲆仔稚鱼和海月水母、海蜇及沙海蜇对许氏平鲉仔稚鱼实验中均得出了相同结论。在本研究中,通过对变态底栖鱼类(牙鲆)和游泳性鱼类进一步比较发现,其生活习性亦是仔稚鱼逃避水母捕食的

重要方式。如海月水母对变态前(11 mm)和变态后(15 mm)的清除率(仔稚鱼密度为 20 ind/L)分别为 0.192 L/h 和 0.023 L/h, 相差 7.3 倍, 而其对 11.5 mm 和 15 mm 许氏平鲉清除率仅相差 4.0 倍, 小于对牙鲆的捕食率变化量; 在海蜇对 11 mm 和 15 mm 牙鲆及 11.5 mm 和 15 mm 许氏平鲉仔稚鱼捕食实验中也有类似结果, 分别相差 3.9 倍和 0.9 倍。因此, 我们推测鲆鲽类的变态、底栖生活也是仔稚鱼逃避水母捕食的重要方式。

目前已有大量文献通过野生水母胃含物分析和室内受控实验评估了水母对仔稚鱼的捕食能力, 但主要针对了海月水母、管水母、栉水母等其他非根口类水母开展研究^[20, 25, 30]。对于根口类水母也仅有 Uye^[31]和曹亮等^[21]分别关于沙海蜇捕食初孵真鲷仔稚鱼和海蜇捕食牙鲆初孵仔稚鱼(<3 mm)的相关报道。本研究首次比较了海月水母、海蜇和沙海蜇对大规格仔稚鱼(牙鲆 3.3~30 mm, 许氏平鲉 6~30 mm)的捕食能力, 证明了 3 种水母均可捕杀较大规格的仔稚鱼。因此, 可以初步推断水母暴发可直接捕食 30 mm 以下的仔稚鱼, 进而影响其资源补充。进一步分析结果发现, 除对 6 mm 许氏平鲉捕食能力小于海月水母外, 根口水母对各发育阶段仔稚鱼的清除率均高于相同规格的海月水母, 即根口类水母对仔稚鱼的直接捕食作用要显著大于海月水母。

有报道称水母可通过化学信号感知饵料生物进行捕食^[32], 但水母类生物摄食选择力差, 主要以巡航式捕食方式为主, 因此其与被捕食者的接触几率和接触后的捕食成功率是决定其捕食能力强弱的两个重要指标^[30]。其中前者与水母身体结构、大小及活力密切相关, 后者与水母毒性相关。通过对比 3 种水母对牙鲆和许氏平鲉仔稚鱼清除率发现, 捕食率由高到低顺序为海蜇>沙海蜇>海月水母, 与水母活力完全一致, 因此当伞径大小相同时, 活力大小是影响不同水母种类捕食仔稚鱼的最主要因素; 对 3 种水母不同时间对许氏平鲉仔稚鱼捕杀率分析中发现, 海月水母对于活力较差的 6 mm 仔稚鱼捕杀能力显著大于海蜇和沙海蜇。我们推测当仔稚鱼活力较低时, 水母的结构是影响其捕食的关键因素, 相对于根口类水母的“伞部+口腕”的梭形结构及伞部的快速收缩方式, 海月水母的“伞部+触手”的碗型结构及缓慢收缩模式具有更高的仔稚鱼捕杀能力; 当许氏平鲉仔稚鱼生长至 15 mm, 具有较强的逃逸能力时, 沙海蜇对仔稚鱼在 0~2 h 时, 捕杀率最高, 海蜇在 2~4 h 最高, 海月水母在 4~6 h 最高。我们推测这一现象主要与水母的毒性大小相关, 即沙海蜇>海蜇>海月水母。

综上所述, 本研究结果表明, 海月水母、海蜇和沙海蜇均能捕食牙鲆(3.3~15 mm)和许氏平鲉(6~20 mm)仔稚鱼, 并且对初伏仔稚鱼具有极高的捕食能力。统计结果表明, 海蜇对仔稚鱼的捕食能力最高, 沙海蜇次之, 海月水母最低。进一步研究发现, 水母捕食能力与水母活力、水母的结构和刺细胞毒性相关, 其中水母活力是影响水母捕食仔稚鱼的最主要因素。通过对比水母对不同发育阶段的牙鲆和许氏平鲉仔稚鱼的捕食率变化, 发现牙鲆的变态底栖生活是逃避水母捕食的有效方式。

参考文献:

- [1] Rogers C A, Biggs D C, Cooper R A. Aggregation of the siphonophore *Nanomia cara* in the Gulf of Maine: observations from a submersible[J]. Fish Bull, 1978, 76: 281-284.
- [2] Mills C E, Sommer F. Invertebrate introductions in marine habitats: two species of hydromedusae (Cnidaria) native to the Black Sea, *Maeotias inexpectata* and *Blackfordia virginica*, invade San Francisco Bay[J]. Mar Biol, 1995, 122: 279-288.
- [3] 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]. Fish Oceanogr, 1999, 8: 296-306.
- [4] Fearon J J, Boyd A J, Schülein F H. Views on the biomass and distribution of *Chrysaora hysoscella* (Linné, 1766) and *Aequorea aequorea* (Forskål, 1775) off Namibia, 1982-1989[J]. Sci Mar, 1992, 56(1): 75-85.
- [5] Lynam C P, Gibbons M J, Axelsen B E, et al. Jellyfish overtake fish in a heavily fished ecosystem[J]. Curr Biol, 2006, 16(13): R492-R493.
- [6] Boero F. Contribution to the understanding of blooms in the marine environment[C]//UNEP. Jellyfish blooms in the

- Mediterranean, Proceedings of the II Workshop on jellyfish in the Mediterranean Sea. Athens: MAP Technical Reports Series, 1991(47): 72–76.
- [7] Vúćetić T. Some causes of the blooms and unusual distribution of the jellyfish *Pelagia noctiluca* in the Mediterranean (Adriatic)[C]//UNEP. Proceedings of the Workshop on Jellyfish Blooms in the Mediterranean. Athens: MAP Technical Reports Series. 1984: 167–176.
- [8] Pagès F. The gelatinous zooplankton in the pelagic system of the Southern Ocean: a review[J]. Annales de l'Institut Océanographique (Monaco), 1997, 73(2): 139–158.
- [9] Yu Z, Mamaev V. Marine biological diversity in the Black Sea: a study of change and decline[M]. New York: United Nations Publications, 1997: 208.
- [10] Båmstedt U, Fosså J H, Martinussen M B, et al. Mass occurrence of the physonect siphonophore *Apolemia uvaria* (Lesueur) in Norwegian waters[J]. Sarsia, 1998, 83: 79–85.
- [11] Greve W. The 1989 German Bight invasion of *Muggiaea atlantica*[J]. ICES J Mar Sci, 1994, 51: 355–358.
- [12] Jiang H, Cheng H Q, Xu H G, et al. Trophic controls of jellyfish blooms and links with fisheries in the East China Sea[J]. Ecol Model, 2008, 212(3): 492–503.
- [13] Dong Z, Liu D, Keesing J K. Jellyfish blooms in China: dominant species, causes and consequences[J]. Mar Poll Bull, 2010, 60(7): 954–963.
- [14] Gamble J C. Predation mortality of bay anchovy *Anchoa mitchilli* eggs and larvae due to scyphomedusae and ctenophores in Chesapeake Bay[J]. Mar Ecol Prog Ser, 1994, 114: 47–58.
- [15] Möller H. Scyphomedusae as predators and food competitors of larval fish[J]. Meeresforschung, 1980, 28(2–3): 90–100.
- [16] Van der Veer H W. Impact of coelenterate predation on larval plaice *Pleuronectes platessa* and flounder *Platichthys flesus* stock in the Wadden Sea[J]. Mar Ecol Prog Ser, 1985, 25: 229–238.
- [17] Elliott J K, Leggett W C. The effect of temperature on predation rates of a fish (*Gasterosteus aculeatus*) and a jellyfish (*Aurelia aurita*) on larval capelin (*Mallotus villosus*)[J]. Can J Fish Aqu Sci, 1996, 53(6): 1393–1402.
- [18] Graham W M, Kroutil R M. Size-based prey selectivity and dietary shifts in the jellyfish, *Aurelia aurita*[J]. J Plankton Res, 2001, 23(1): 67–74.
- [19] Titelman J, Hansson L J. Feeding rates of the jellyfish *Aurelia aurita* on fish larvae[J]. Mar Biol, 2006, 149(2): 297–306.
- [20] Riisgård H U, Madsen C V. Clearance rates of ephyrae and small medusae of the common jellyfish *Aurelia aurita* offered different types of prey[J]. J Sea Res, 2011, 65(1): 51–57.
- [21] Cao L, Liu J H, Yu X, et al. Predation of juvenile jellyfish *Rhopilema esculentum* on flounder *Paralichthys olivaceus* eggs and newly-hatched larvae[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2012, 43(3): 513–519. [曹亮, 刘金虎, 于鑫, 等. 海蜇(*Rhopilema esculentum*)浮游幼体对褐牙鲆(*Paralichthys olivaceus*) 卵和初孵仔鱼捕食的比较研究[J]. 海洋与湖沼, 2012, 43(3): 513–519.]
- [22] Ding G W, Chen J K. The life history of *Rhopilema esculentum*[J]. Journal of Fisheries of China, 1981, 5(2): 93–102. [丁耕芜, 陈介康. 海蜇的生活史[J]. 水产学报, 1981, 5(2): 93–102.]
- [23] Wang X E, Jiang F J. Tests on the mutual predatory relationship between young medusa and prawn larvae[J]. Chinese Journal of Zoology, 1995, 30(6): 30–33. [王绪峨, 姜福君. 海蜇幼体与对虾幼体相食关系的实验观察[J]. 动物学杂志, 1995, 30(6): 30–33.]
- [24] Sørnes T A, Aksnes D L. Predation efficiency in visual and tactile zooplanktivores[J]. Limnol Oceanogr, 2004, 49(1): 69–75.
- [25] Titelman J, Hansson L J. Feeding rates of the jellyfish *Aurelia aurita* on fish larvae[J]. Mar Biol, 2006, 149(2): 297–306.
- [26] Monteleone D M, Duguay L E. Laboratory studies of predation by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* on the early stages in the life history of the bay anchovy, *Anchoa mitchilli*[J]. J Plankton Res, 1988, 10(3): 359–372.
- [27] Lafontaine Y, Leggett W C. Predation by jellyfish on larval fish: an experimental evaluation employing in situ enclosures[J]. Can J Fish Aqu Sci, 1988, 45(7): 1173–1190.
- [28] Purcell J E. Soft-bodied zooplankton predators and competitors of larval herring (*Clupea harengus pallasii*) at herring spawning grounds in British Columbia[J]. Can J Fish Aqu Sci, 1990, 47(3): 505–515.
- [29] Ohata R, Masuda R, Ueno M, et al. Effects of turbidity on survival of larval ayu and red sea bream exposed to predation by jack mackerel and moon jellyfish[J]. Fish Sci, 2011, 77(2): 207–215.
- [30] Graham W M, Kroutil R M. Size-based prey selectivity and dietary shifts in the jellyfish, *Aurelia aurita*[J]. J Plankton Res, 2001, 23(1): 67–74.
- [31] Uye S. Blooms of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai*: a threat to the fisheries sustainability of the East Asian Marginal Seas[J]. Plankton Benthos Res, 2008, 3(Supplement): 125–131.
- [32] Arai M N. Attraction of *Aurelia* and *Aequorea* to prey[C]//Coelenterate Biology: Recent Research on Cnidaria and Ctenophora. Amsterdam: Springer, 1991: 363–366.

Predation of three juvenile scyphomedusa species to *Paralichthys olivaceus* and *Sebastes schlegeli* larvae

LIU Chunsheng^{1,2}, ZHUANG Zhimeng¹, CHEN Siqing¹, YAN Jingping¹, LIU Changlin¹, CHEN Zhaoting¹

1. Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China;
2. Key Laboratory of Tropic Biological Resources, Ministry of Education; Hainan Key Laboratory of Tropical Hydrobiological Technology, Ocean College, Hainan University, Haikou 570228, China

Abstract: Jellyfish bloom has had numerous deleterious effects in the marine ecosystem worldwide in past decades. In particular, jellyfish bloom impedes the recovery of fish stocks by preying on fish eggs and larvae, and competing strongly for food with fish. Recently, studies have focused on the predatory relationship between fish and jellyfish. However, the species involved vary among different jellyfish-bloom areas. *Aurelia aurita*, *Rhopilema esculentum* and *Nemopilema nomurai*, the three common jellyfish species along Chinese coastal seas, of which *A. aurita* is a cosmopolitan jellyfish species, and the other two species were indigenous. To the best of our knowledge, the predatory ability of different jellyfish species has not been estimated, as well as the predation of jellyfish on larger fish larvae (more than 10 mm). In this study, the predation of three common jellyfish species (*A. aurita*, *R. esculentum* and *N. nomurai*), as 4-cm medusae, in Chinese coastal seas on fish larvae of *Paralichthys olivaceus* and *Sebastes schlegeli*, was studied using the clearance method. All three jellyfish species could prey on fish larvae, and their predatory abilities decreased as the fish grew. The ranges of *A. aurita* to *P. olivaceus* and *S. schlegeli* were not bigger than 15 mm and 20 mm, respectively; the ranges of *R. esculentum* to *P. olivaceus* and *S. schlegeli* were not bigger than 20 mm and 30 mm, respectively; and the ranges of *N. nomurai* to *S. schlegeli* were not bigger 30 mm (the experiment of *N. nomurai* to *P. olivaceus* was not done). Clearance rates were similar between the different prey concentrations, and metamorphosis of *P. olivaceus* helped to avoid predation. The clearance rates of different jellyfish species mainly depended on their vitality, though body structure and toxicity of jellyfish were also important factors. Accordingly, *R. esculentum* had the highest vitality and predatory ability toward fish larvae, followed by *N. nomurai* and *A. aurita*. The results provide theoretical evidence of the relationship between fish and jellyfish, and will further the study of the recruitment mechanisms of natural fish resources in Chinese seas.

Key words: *Aurelia aurita*; *Rhopilema esculentum*; *Nemopilema nomurai*; larvae; clearance rate; predacious selection

Corresponding author: CHEN Siqing. E-mail: chensq@ysfri.ac.cn