

2019 年南海北部近海水母暴发原因种的分子鉴定

杜崇^{1,2}, 贺君¹, 孙婷婷², 王雷², 王方晗², 董志军²

1. 生命科学学院, 烟台大学, 山东 烟台 264005;

2. 牟平海岸带环境综合试验站, 中国科学院烟台海岸带研究所, 山东 烟台 264003

摘要: 我国水母暴发主要发生在黄渤海和东海海域, 在南海海域较为少见。文章对 2019 年 5 月海南海口、文昌和广东茂名等南海北部多处海域的水母暴发原因种进行了形态学观察和分子鉴定。形态学观察结果显示, 海口与文昌附近海域的暴发水母为同一种水母, 其伞部为半球形, 生殖下穴呈梨形突起, 口腕布满丝状物并在末端有 1 条鞭状附属物, 与鞭腕水母(*Acromitus flagellatus*)形态相似; 而茂名附近海域暴发水母区别于海口和文昌, 该水母伞部呈较平的半球形, 生殖下穴乳状突起, 口腕无丝状物, 与端棍水母(*Catostylus townsendi*)形态相似。基于线粒体核糖体大亚基基因(16S rRNA)序列比对, 海口和文昌附近海域暴发水母与东太平洋鞭腕水母相似性为 97.5%和 97.7%, 茂名附近海域暴发水母与马六甲海峡端棍水母相似性为 93.5%。基于线粒体 COI 基因和 16S rRNA 基因构建的系统发育树结果表明, 海口和文昌附近海域水母为同一种水母, 与鞭腕水母聚在一支, 而茂名附近海域水母与端棍水母亲缘关系近。结合形态学观察和分子系统数据认为, 海口和文昌附近海域暴发水母为鞭腕水母(*Acromitus flagellatus*), 茂名附近海域暴发水母为端棍水母(*Catostylus* sp.)。

关键词: 水母暴发; 南海; 线粒体 COI 基因; 线粒体 16S rRNA 基因

中图分类号: P735.532

文献标识码: A

文章编号: 1009-5470(2022)02-0142-07

Molecular identification on the causative species jellyfish blooms in the northern South China Sea in 2019

DU Chong^{1,2}, HE Jun¹, SUN Tingting², WANG Lei², WANG Fanghan², DONG Zhijun²

1. College of Life Sciences, Yantai University, Yantai 264005, China;

2. Muping Coastal Environment Research Station, Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai 264003, China

Abstract: Jellyfish blooms mostly occur in the Bohai Sea and Yellow Sea as well as in the East China Sea, but rarely in the South China Sea. We conducted morphological observations and molecular identification of blooming jellyfish in many waters of the northern South China Sea, including Haikou, Wenchang and Maoming in May 2019. Morphological results showed that the jellyfish in Haikou and Wenchang were the same species with hemispherical umbrella, pear-shaped protrusion in the lower reproductive point, and the oral arms are covered with filaments and a whip appendage at the end, which are highly similar to the *Acromitus flagellatus*. The jellyfish in Maoming were different: the umbrella was relatively flat hemispherical, the subgenital pits were milky protrusions and the oral arms had no filaments, which were similar to *Catostylus townsendi*. Based on the comparison of mitochondrial ribosomal large subunit (16S rRNA) gene sequences, the blooming jellyfish of Haikou and

收稿日期: 2021-06-08; 修订日期: 2021-08-15。殷波编辑

基金项目: 国家重点研发计划(2018YFC1406501); 中国科学院战略性先导科技专项(XDA23050301); 国家自然科学基金(41876138)

作者简介: 杜崇(1993—), 男, 山东省菏泽市人, 硕士, 从事海洋生物学研究。email: 1069044097@qq.com

通信作者: 董志军。email: zjdong@yic.ac.cn

Received date: 2021-06-08; Revised date: 2021-08-15. Editor: YIN Bo

Foundation item: National Key Research and Development Program of China (2018YFC1406501); Strategic Priority Research Program of the Chinese Academy of Sciences (XDA23050301); National Natural Science Foundation of China (41876138)

Corresponding author: DONG Zhijun. email: zjdong@yic.ac.cn

Wenchang were 97.5% and 97.7% similar to *A. flagellatus* of the eastern Pacific Ocean, and jellyfish of Maoming was 93.5% similar to *C. townsendi* from the Strait of Malacca. The phylogenetic tree constructed based on mitochondrial COI gene and 16S rRNA gene suggested that the jellyfish of Haikou and Wenchang were the same and belong to the same branch with *A. flagellatus*; the jellyfish of Maoming were close to *C. townsendi*. Therefore, combined with morphological observations and molecular analyses, we considered *Acromitus flagellatus* to be the jellyfish in Haikou and Wenchang, and *Catostylus* sp. in Maoming.

Key words: Jellyfish bloom; South China Sea; Mitochondrial COI gene; Mitochondrial 16S rRNA gene

近年来,受全球气候变化和人类活动的影响,海洋环境不断变化并出现利于水母生长繁殖的趋势,全球多处海域出现大型水母暴发现象。水母暴发导致海洋生态系统发生变化,对沿海渔业生产和临海工业均造成诸多负面影响(Purcell et al, 2007; Richardson et al, 2009; Purcell, 2012)。例如,日本内海和欧洲海域水母暴发直接导致当地渔业产值大幅下降,而在巴西沿海海域仙后水母(*Cassiopea andromeda*)大量入侵直接导致当地本土鱼类大量减少(Brodeur et al, 2002; Nagai, 2003; Stampar et al, 2020)。在国内,白色霞水母(*Cyanea nozakii*)、海月水母(*Aurelia coerulea*)和沙海蜇(*Nemopilema nomurai*)是主要的灾害水母种类(Dong et al, 2010)。葛立军等(2004)、李建生等(2015)调查中表明,水母暴发海域游泳动物种类和数量明显少于非暴发海域,导致当地海域经济生物产量急剧下降,对当地捕捞和养殖业造成了严重的经济损失。

南海位于热带气候和亚热带气候交互作用区域,由于独特的气候特征和优越的地理位置,因此孕育了丰富的生物多样性(李纯厚等, 2005; 陈清潮, 2011)。南海大型水母物种丰富,常见大型水母主要为马来沙水母(*Sanderia malayensis*)、白色霞水母、紫色霞水母(*Cyanea purpurea*)、陈嘉庚水母(*Acromitus tankahkeei*)、鞭腕水母(*Acromitus flagellatus*)和黄斑海蜇(*Rhopilema hispidum*)等(陈小银, 2011; 岑竞仪等, 2012)。水母暴发多发生在黄渤海和东海海域,在南海海域较为少见(Dong et al, 2010)。其中,岑竞仪等(2012)曾报道在海南文昌海域出现水母暴发现象,黄斑海蜇作为原因种最大密度可达 $30 \text{ 只} \cdot \text{m}^{-3}$ 。2019 年 5 月在海南海口和广东茂名附近海域均出现了水母暴发现象(聂元剑, 2019),但原因种未知。

目前,分子生物技术的快速发展为生物物种的快速鉴定提供了新思路,并广泛用于水母物种的鉴定。例如,张姝等(2009)利用线粒体 COI 和 16S rRNA 基因序列对我国海区的海蜇(*Rhopilema*

esculentum)和沙海蜇进行了分子鉴定,发现黄海海域的沙海蜇与日本的越前水母(*Nemopilema nomurai*)为同一物种; Mutlu 等(2020)基于 COI 基因对地中海未知水母进行物种鉴定,并将该水母命名为 *Chrysaora pseudoocellata* sp. nov.; Seo 等(2021)基于线粒体 COI 和 16S rRNA 基因序列对海月水母水螅体的遗传多样性进行研究,结果表明韩国海月水母(*A. coerulea*)的不同地理群体存在明显的遗传分化。因此,本研究利用分子系统学鉴定技术,结合形态分类学对 2019 年南海北部近海暴发水母原因种进行鉴定,摸清南海海域水母暴发的物种种类,为深入研究南海海域灾害水母的暴发机制提供了基础信息。

1 材料与方法

1.1 样品采集

2019 年 6 月分别在海口($20^{\circ}2'37''\text{N}$, $110^{\circ}19'18''\text{E}$)、文昌($19^{\circ}34'11''\text{N}$, $110^{\circ}49'59''\text{E}$)和茂名($21^{\circ}23'35''\text{N}$, $111^{\circ}11'56''\text{E}$)附近海域采集暴发水母,每个海域各采集 1 个水母个体(图 1)。对暴发水母样品形态学鉴定和拍照记录后,取伞部部分组织保存在 95% 的乙醇中, -20°C 保存。

1.2 形态学鉴定方法

参考《中国动物志》(高尚武等, 2002)和《World Atlas of Jellyfish》(Jarms et al, 2019)中钵水母形态与结构的描述,对采集水母样品的伞部形状大小、缘瓣形状和数目、感受器位置数目、生殖下腔、口腕及附属物和整体特征等进行观察记录。

1.3 基因组 DNA 提取、扩增及测序

取出少量样品伞部组织,用双蒸水反复冲洗,采用海洋动物组织基因组 DNA 提取试剂盒(天根,北京天根生化科技有限公司)对水母样品 DNA 进行提取,基因组 DNA 保存在 -20°C 的洗脱缓冲液中。

线粒体 COI 基因片段扩增采用通用引物 LCO1490: 5'-GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG-3'; HCO2198: 5'-TAAACTTCAGGGTGACCA

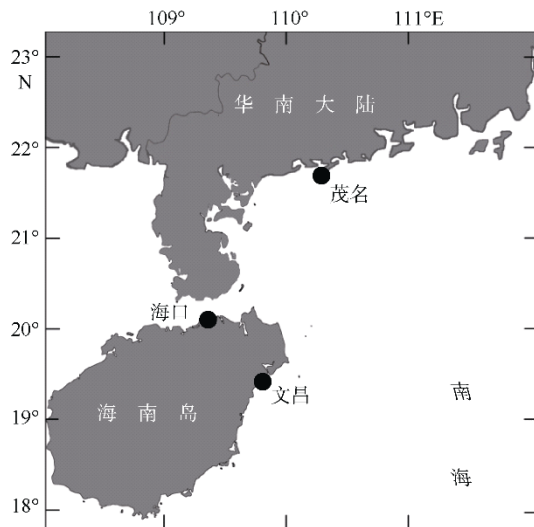


图1 南海采样地点分布图

该图基于国家测绘地理信息局标准地图服务网站下载的审图号为GS(2020)4632的标准地图制作,底图无修改

Fig. 1 Map of sampling sites in the South China Sea. The map is based on the standard map downloaded from the standard map service website of the National Bureau of Surveying, Mapping and Geographic Information with the review number GS(2020)4632

AAAAATCA-3' (Folmer et al, 1994)。反应体系为 25 μ L, 包括 12.5 μ L 2 \times Taq PCR StarMix, 10 μ mol \cdot L⁻¹ 引物各 1 μ L, 3 μ L DNA 模板, 其他以灭菌超纯水补足体系。扩增程序为: 94 $^{\circ}$ C 预变性 3min, 然后 35 个循环(包括 94 $^{\circ}$ C 变性 30s, 54 $^{\circ}$ C 退火 30s), 循环结束后 72 $^{\circ}$ C 延伸 7min, 4 $^{\circ}$ C 低温保存。线粒体 16S rRNA 基因片段扩增采用引物 16S-L: 5'-GACTGTTTACCAACATA-3'; 16S-H: 5'-CATAATTCAACATCGAGGT-3' (Ender et al, 2003)。反应体系为 25 μ L, 包括 12.5 μ L 2 \times Taq PCR StarMix, 10 μ mol \cdot L⁻¹ 引物各 1 μ L, 3 μ L DNA 模板, 其他以灭菌超纯水补足体系。16S rRNA 基因 PCR 扩增程序为: 先预处理 5 个循环(94 $^{\circ}$ C 预变性 1min, 45 $^{\circ}$ C 退火 50s, 72 $^{\circ}$ C 延伸 1min), 然后 30 个循环(包括 94 $^{\circ}$ C 变性 50s, 50 $^{\circ}$ C 退火 1min, 72 $^{\circ}$ C 延伸 1min), 循环结束后 72 $^{\circ}$ C 延伸 5min, 4 $^{\circ}$ C 低温保存。PCR 扩增在 Takara TP350 PCR 仪上进行。

取 PCR 扩增产物 5 μ L 进行 1%琼脂糖凝胶电泳, 电泳程序为: 电压 110V 运行 30min, 在凝胶电泳成像仪器系统拍照记录检测 PCR 扩增结果。将凝胶系统检测含有扩增片段的样品送上海生工生物工程技术服务有限公司进行纯化和测序, 测序使用 ABI 测序仪(3730xl DNA Analyser)双向测序。

1.4 数据分析

用软件 BioEdit 对 DNA 序列进行人工校正和编辑, 用 MEGA7 软件对测定的样品序列进行碱基含

量分析。在 GenBank 中收集根口水母目(Rhizostomeae)的 COI 基因序列和 16S rRNA 基因序列, 每个科选择一个代表种, 共收集到 11 个 COI 基因序列和 18 个 16S rRNA 基因序列。采用邻接法(Neighbor-joining)构建系统发育树, 用 Bootstrap 1000 检验分子系统树各分支置信度, 遗传距离采用 Kimura 双参数模型计算。

2 结果

2.1 形态学结果

海口和文昌附近海域暴发水母形态相同(图 2a), 主要形态特征为: 水母伞部呈半球状, 伞径约 130mm, 外伞部表面有细小颗粒。伞缘 8 个感觉器, 每 1/8 伞缘有 4 对长舌状缘瓣。生殖下穴呈梨形突起, 彼此相通。口腕 8 条, 为 3 翼型, 约与伞径等长, 布满短丝状物, 末端有 1 条鞭状附属物。生活时伞部有黑褐色斑点, 口腕乳白色。初步形态学鉴定, 该水母形态与鞭腕水母相似(高尚武 等, 2002; 洪惠馨, 2014; Jarms et al, 2019)。

茂名附近海域暴发水母(图 2b)不同于海口和文昌海域暴发水母, 主要形态特征为: 伞部呈扁平半球状, 伞径约 120mm, 外伞部表面光滑有颗粒状突起, 胶质层坚硬。伞缘 8 个感觉器, 缘瓣数目较多, 缘瓣之间的裂缝较深。生殖下穴呈乳状突起, 彼此相通。口腕 8 条, 为 3 翼型, 比伞部直径略长, 末端逐渐变钝, 没有附属物。生活时整个个体呈白色, 伞部布满深棕色斑点。初步形态学鉴定, 该水母形态与端棍水母(*Catostylus townsendi*)相似(洪惠馨, 2014; Jarms et al, 2019)。

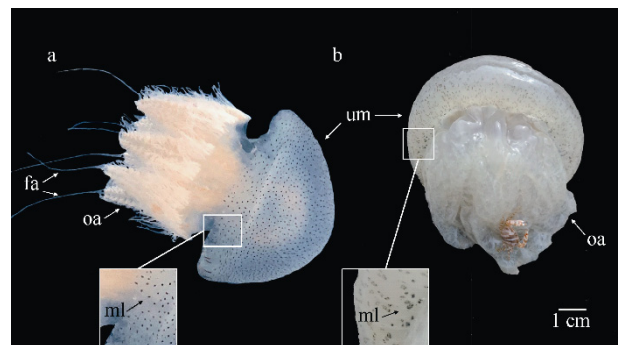


图2 南海北部近海暴发水母形态图

a. 海口和文昌附近海域暴发水母; b. 茂名附近海域暴发水母。um 表示水母伞部, fa 表示鞭状附属物, oa 表示水母口腕, ml 表示缘瓣

Fig. 2 Morphological character of jellyfish in the South China Sea. Jellyfish collected in Haikou and Wenchang offshore area (a), and in Maoming offshore area (b). um: umbrella; fa: flagelliform appendage; oa: oral arms; ml: marginal lappets

2.2 分子鉴定结果

海口、文昌和茂名附近海域水母样品 COI 基因序列扩增测序长度为 658bp, 上传至 GeneBank 获得序列号 MZ028018~MZ028020。海口和文昌附近海域暴发水母样品 16S rRNA 基因序列扩增测序长度为 527bp, 而

茂名海域暴发水母 16S rRNA 基因长度为 522bp, 上传至 GeneBank 获得序列号 MZ031038~MZ031040。暴发水母 COI 和 16S rRNA 基因片段碱基组成显示, 所有基因片段的 A+T 含量均明显高于 C+G 含量, 表现出明显的 A/T 偏好, 详细信息见表 1。

表 1 各地区暴发水母碱基组成及 GenBank 序列号
Tab. 1 Base composition and GenBank sequence number of jellyfish in different offshore areas

	采样地点	A/%	T/%	C/%	G/%	总长度/bp	GenBank 序列号
COI 基因序列	海口	31.5	28.3	17.9	22.3	658	MZ028018
	文昌	31.3	28.3	17.9	22.5	658	MZ028019
	茂名	35.4	27.5	18.1	19.0	658	MZ028020
16S rRNA 序列	海口	26.4	38.9	17.8	16.9	527	MZ031038
	文昌	26.2	38.9	17.8	17.1	527	MZ031039
	茂名	38.1	29.9	14.9	17.0	522	MZ031040

利用 NCBI 中的 BLAST (<http://www.ncbi.nlm.gov/BLAST/>)检索, 与 GenBank 中已记录水母 COI 和 16S rRNA 基因序列进行相似性比对。结果显示, COI 基因序列对比中, 海口和文昌两地附近海域暴发水母序列相似性高(>99.0%), 与印尼海域鞭腕水母序列(序列号: MN395685)相似性为 89.9%和 89.6%, 而茂名附近海域暴发水母序列与印尼海域端棍水母序列(序列号: MN395693)相似性为 85.9%。在 16S rRNA 基因序列对比中, 海口和文昌两地海域暴发水

母序列相似性高(>99.0%), 与东太平洋的鞭腕水母序列(序列号: KY610576)相似性达到 97.5%和 97.7%, 茂名附近海域暴发水母序列与马六甲海峡的端棍水母序列(序列号: KY610587)相似性为 93.5%。

基于 COI 基因序列系统发育树显示, 海口和文昌附近海域暴发水母首先聚为一支, 然后和鞭腕水母汇聚成一支, 自展支持率均为 100。而茂名附近海域暴发水母与端棍水母聚在一起, 自展支持率为 74 (图 3)。

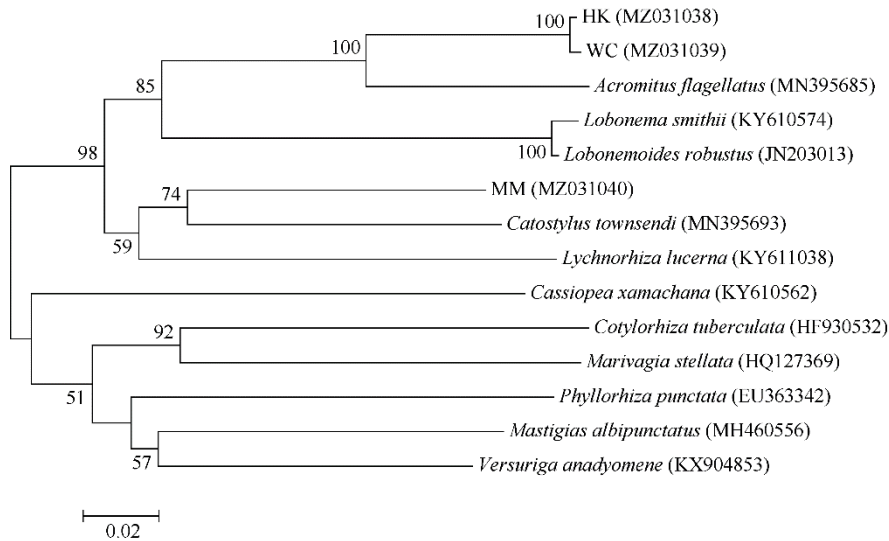


图 3 基于 COI 基因序列的根口水母目邻接系统发育树

图中 HK、WC 和 MM 分别代表海口、文昌和茂名附近海域暴发水母, 各支上数据为 Bootstrap 1000 给出自展支持值, 只显示大于 50 的自展值

Fig. 3 Neighbor joining phylogenetic tree built based on the COI sequences of Rhizostomeae. HK, WC and MM represent jellyfish in Haikou, Wenchang and Maoming offshore areas, respectively. The number on each branch is Bootstrap 1000 to give bootstrap values (only the one larger than 50 is shown)

基于 16S rRNA 基因序列系统发育树显示,海口和文昌附近海域暴发水母先聚为一支,又与鞭腕水母聚为一支,自展支持率均为 100。茂名海域暴发水母与端棍水母聚为一支,自展支持率为 97 (图 4)。

海口和文昌附近海域水母的遗传距离是 0.006,与东太平洋鞭腕水母的遗传距离分别为 0.025 和 0.023。而茂名附近海域水母与马六甲海峡端棍水母遗传距离为 0.048。

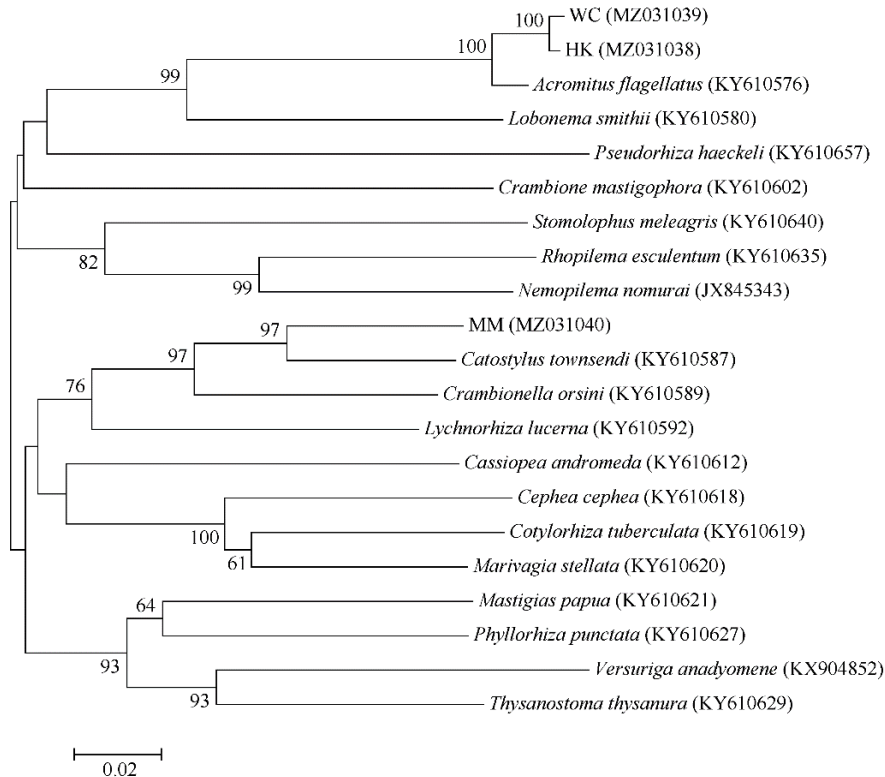


图 4 基于 16S rRNA 基因序列根口水母目邻接系统发育树

图中 HK、WC 和 MM 分别代表海口、文昌和茂名附近海域暴发水母,各支上数据为 Bootstrap 1000 给出自展支持值,只显示大于 50 的自展值

Fig. 4 Neighbor joining phylogenetic tree based on the 16S rRNA sequences of Rhizostomeae. HK, WC and MM represent jellyfish in Haikou, Wenchang and Maoming offshore areas, respectively. The number on each branch is Bootstrap 1000 to give bootstrap values (only the one larger than 50 is shown)

3 讨论

水母特征通常会受到生境变化的影响,环境的多样性和复杂性可能使水母的形态特征发生微小的变化,从而影响水母的鉴别和分类。所以从传统的基于几个最显著的形态特征来鉴别物种的方法,并不能有效解决现有物种鉴定的问题(Dawson et al, 2001; 郑连明 等, 2008)。近年来分子分类学快速发展,相比于核 DNA,线粒体基因由于具有结构简单、进化速率高和母系遗传等特点,适合物种进化分析研究(Brown et al, 1979)。线粒体中的 COI 基因和 16S rRNA 基因序列具有高效和成本低的优点,越来越多地被用于水母的分类研究(郑连明 等, 2008; 张姝 等, 2009; 王建艳 等, 2013; 张瑄妮 等, 2015)。本研究利用分子生物学技术,对南海北部近海海域的暴发水母线粒体 COI 基因序列和线粒体

16S rRNA 基因序列进行了测定。通过分析线粒体基因序列信息,构建系统发育树和计算遗传距离,为形态学观察结果提供分子水平的分类依据。

形态学观察显示,海口和文昌附近海域暴发种为同一种水母,该物种具有伞部表面有细小颗粒和黑褐色的斑点、生殖下穴呈梨形突起、口腕布满短丝状物和末端有鞭状附属物等明显特征,初步判定为鞭腕水母。鞭腕水母属于刺胞动物门(Cnidaria),钵水母纲(Scyphozoa),根口水母目(Rhizostomeae),鞭棍水母科(Catostylidae),端鞭水母属(*Acromitus*)。鞭腕水母内环网状管和感觉辐管相连,典型特征是口腕布满短丝状物并在末端有 1 条鞭状丝状附属物,主要分布在中国南海海域(高尚武 等, 2002; 洪惠馨, 2014; Jarms et al, 2019)。在我国南海近海海域有两种端鞭水母,陈嘉庚水母和鞭腕水母(高尚武 等, 2002; 洪惠馨, 2014)。海口和文昌海域水母不同于陈

嘉庚水母, 具有个体大(伞径约 130mm)和口腕长度略与伞径等长的特征。因此, 初步判定海口和文昌海域水母为鞭腕水母。而茂名附近海域暴发种具有外伞部表面光滑布满褐色斑点、伞缘缘瓣数目较多裂缝较深、生殖下穴呈乳状突起、口腕 8 条没有附属物等特征, 与端棍水母形态相似。端棍水母属于刺胞动物门(Cnidaria), 钵水母纲(Scyphozoa), 根口水母目(Rhizostomeae), 鞭棍水母科(Catostylidae), 端棍水母属(*Catostylus*)。端棍水母内网络系统宽网眼大, 内网络直接与感觉器和间辐管连接, 外网延伸到缘瓣, 网眼小, 口腕没有附属物(洪惠馨, 2014; Jarms et al, 2019)。

基于线粒体基因碱基组成显示, 两种水母两种线粒体基因均表现出较高的 A+T 的含量, 符合水母类线粒体基因组 A+T 含量普遍偏高的特点(程方平等, 2012; Dong et al, 2015; 刘青青等, 2018)。基于线粒体 COI 基因序列和线粒体 16S rRNA 基因序列构建的系统发育树结果显示, 海口、文昌和茂名附近海域暴发水母基因序列明显分为两支, 海口和文昌的水母先聚在一起后与鞭腕水母聚到一支, 说明海口和文昌海域水母与鞭腕水母关系十分接近。而茂名附近海域水母和端棍水母聚为一支, 说明茂名附近海域水母与端棍水母有较近的亲缘关系。基于线粒体 16S rRNA 基因序

列的遗传距离显示, 海口和文昌附近海域暴发水母间的遗传距离为 0.006, 基因序列差异很低属于种内遗传差异, 可以认为海口和文昌附近海域暴发水母为同一种。而海口和文昌海域水母与东太平洋鞭腕水母遗传距离为 0.025 和 0.023, 茂名海域水母与马六甲海峡端棍水母遗传距离是 0.048。基于线粒体 16S rRNA 基因的研究结果显示水螅水母的种内遗传距离为 0~0.047, 而立方水母和钵水母的种内遗传距离在 0~0.05 之间(张瑛妮等, 2015; 刘瑞娟等, 2016)。因此, 本研究中海口和文昌海域暴发水母与东太平洋鞭腕水母间的遗传分化可以认为是种内遗传分化。而茂名海域暴发水母与马六甲海峡端棍水母遗传分化程度较大, 推测茂名海域暴发水母可能为端棍水母隐存种。本研究还揭示水母线粒体 16S rRNA 基因比线粒体 COI 基因更保守, 适合水母分子系统分类的研究, 这和何劲儒(2014)的研究结论一致。

结合传统的形态学观察结果, 本研究从分子水平上证实海口和文昌附近海域暴发水母为鞭腕水母(*Acromitus flagellatus*), 而茂名附近海域暴发水母为端棍水母(*Catostylus* sp.)。本研究鉴定了 2019 年 5 月南海多地出现水母暴发的原因种, 摸清南海北部海域暴发水母物种种类, 为深入研究南海海域灾害水母的暴发机制提供了基础信息。

参考文献 References

- 岑竞仪, 欧林坚, 吕淑果, 等, 2012. 海南清澜港水母暴发期间浮游生物生态特征研究[J]. 海洋与湖沼, 43(3): 595–601. CEN JINGYI, OU LINJIAN, LÜ SHUGUO, et al, 2012. Studies on ecological characteristics of plankton during jellyfish bloom in Qinglan port[J]. Oceanologia Et Limnologia Sinica, 43(3): 595–601 (in Chinese with English abstract).
- 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[J]. 海洋与湖沼, 43(3): 451–459. CHENG FANGPING, WANG MEIXIAO, WANG YANTAO, et al, 2012. DNA barcoding of common medusozoa in northern China based on mtCOI sequence[J]. Oceanologia Et Limnologia Sinica, 43(3): 451–459 (in Chinese with English abstract).
- 陈清潮, 2011. 南海生物多样性的保护[J]. 生物多样性, 19(6): 834–836. CHEN QINGCHAO, 2011. The protection of biodiversity in the South China Sea[J]. Biodiversity Science, 19(6): 834–836 (in Chinese with English abstract).
- 陈小银, 2011. 台湾海峡和台湾东部海域水母类的物种多样性、丰度和分布研究[D]. 厦门: 国家海洋局第三海洋研究所: 1–103. CHEN XIAOYIN, 2011. Species diversity, abundance and distribution of Medusae in Taiwan Strait and the Waters off Eastern Taiwan[D]. Xiamen: Third Institute of Oceanography, Ministry of Natural Resources, P. R. C.: 1–103 (in Chinese with English abstract).
- 高尚武, 洪惠馨, 张士美, 2002. 中国动物志—第二十七卷—无脊椎动物, 刺胞动物门, 水螅虫纲, 管水母亚纲, 钵水母纲[M]. 北京: 科学出版社: 217–218. GAO SHAGNWU, HONG HUIXIN, ZHANG SHIMEI, 2002. Fauna Sinica – Vol.27 – Invertebrata, Phylum Cnidaria, Class Hydrozoa, Subclass Siphonophorae, Class Scyphomedusae[M]. Beijing: Science Press: 217–218 (in Chinese with English abstract).
- 葛立军, 何德民, 2004. 生态危机的标志性信号——霞水母旺发今年辽东湾海蜇大面积减产[J]. 中国水产, (9): 23–25. GE LIJUN, HE DEMIN, 2004. The iconic signal of the ecological crisis – *Cyanea nozakii* blooms Liaodong bay jellyfish production has been reduced this year[J]. China Fisheries, (9): 23–25 (in Chinese).
- 何劲儒, 2014. 中国近海水螅水母类 DNA 条形码研究及四叶小舌水母线粒体基因组分析[D]. 厦门: 厦门大学: 1–130. HE JINRU, 2014. Studies on DNA barcoding Hydromedusae of China coastal waters and analysis of *Liriope tetraphylla* mitochondrial genome[D]. Xiamen: Xiamen University: 1–130 (in Chinese with English abstract).
- 洪惠馨, 2014. 中国海域钵水母生物学及其人类的关系[M]. 北京: 海洋出版社: 66–71. HONG HUIXIN, 2014. The relationship between scyphomedusae biology and human beings in China Seas[M]. Beijing: Ocean Press: 66–71 (in Chinese with English abstract).

- 李纯厚, 贾晓平, 杜飞雁, 等, 2005. 南海北部生物多样性保护现状与研究进展[J]. 海洋水产研究, 26(3): 73–79. LI CHUNHOU, JIA XIAOPING, DU FEIYAN, et al, 2005. Current status and advances for the biodiversity protection in the Northern area of the South China Sea[J]. Marine Fisheries Research, 26(3): 73–79 (in Chinese with English abstract).
- 李建生, 凌建忠, 程家骅, 2015. 东、黄海沙海蜇暴发对游泳动物群落结构的影响[J]. 海洋渔业, 37(3): 208–214. LI JIANSHENG, LING JIANZHONG, CHENG JIAHUA, 2015. The effects of *Nemopilema nomurai* blooming on nekton community structure in the East China Sea and Yellow Sea[J]. Marine Fisheries, 37(3): 208–214 (in Chinese with English abstract).
- 刘青青, 董志军, 2018. 基于线粒体 COI 基因分析钩手水母的群体遗传结构[J]. 生物多样性, 26(11): 1204–1211. LIU QINGQING, DONG ZHIJUN, 2018. Population genetic structure of *Gonionemus vertens* based on the mitochondrial COI sequence[J]. Biodiversity Science, 26(11): 1204–1211 (in Chinese with English abstract).
- 刘瑞娟, 肖洁, 张学雷, 等, 2016. 泰国近海习见有毒立方水母和钵水母的遗传分析[J]. 海洋学报, 38(6): 51–61. LIU RUIJUAN, XIAO JIE, ZHANG XUELEI, et al, 2016. Genetic analysis of common venomous Cubozoa and Scyphozoa in Thailand waters[J]. Haiyang Xuebao, 38(6): 51–61 (in Chinese with English abstract).
- 聂元剑, (2019-05-27). 有毒不要随意触碰 海口新埠岛海边现大量水母 不少游客仍在把玩[EB/OL]. <http://www.hinews.cn/news/system/2019/05/27/032102002.shtml>. NIE YUANJIAN, (2019-05-27). Toxic do not touch! There are a lot of jellyfish on the coast of Haikou Xinbu Island, and many tourists are touching jellyfish[EB/OL]. <http://www.hinews.cn/news/system/2019/05/27/032102002.shtml> (in Chinese).
- 王建艳, 甄毓, 王国善, 等, 2013. 基于 mt-16S rDNA 和 mt-COI 基因的海月水母分子生物学鉴定方法和检测技术[J]. 应用生态学报, 24(3): 847–852. WANG JIANYAN, ZHEN YU, WANG GUOSHAN, et al, 2013. Molecular identification and detection of moon jellyfish (*Aurelia* sp.) based on partial sequencing of mitochondrial 16S rDNA and COI[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 24(3): 847–852 (in Chinese with English abstract).
- 张瑞妮, 郑连明, 何劲儒, 等, 2015. 基于线粒体 COI 和 16S 片段序列的北部湾北部水螅水母 DNA 条形码分析[J]. 生物多样性, 23(1): 50–60. ZHANG DANGNI, ZHENG LIANMING, HE JINRU, et al, 2015. DNA barcoding of hydromedusae in northern Beibu Gulf for species identification[J]. Biodiversity Science, 23(1): 50–60 (in Chinese with English abstract).
- 张姝, 张芳, 刘媛, 等, 2009. 我国海域两种大型水母的分子鉴定[J]. 海洋与湖泊, 40(1): 94–101. ZHANG SHU, ZHANG FANG, LIU YUAN, et al, 2009. Molecular identification of two macro-jellyfish in China[J]. Oceanologia Et Limnologia Sinica, 40(1): 94–101 (in Chinese with English abstract).
- 郑连明, 林元烧, 李少菁, 等, 2008. 台湾海峡多管水母属——新种及基于线粒体 COI 序列分析鉴定多管水母[J]. 海洋学报, 30(4): 139–146. ZHENG LIANMING, LIN YUANSHAO, LI SHAOQING, et al, 2008. Morphological and molecular evidences of *Aequorea taiwanensis* n. sp. from Taiwan Strait, with mtCOI sequence analysis for genus *Aequorea*[J]. Acta Oceanologica Sinica, 30(4): 139–146 (in Chinese with English abstract).
- BRODEUR R D, SUGISAKI H, HUNT G L J R, 2002. Increases in jellyfish biomass in the Bering Sea: implications for the ecosystem[J]. Marine Ecology Progress Series, 233: 89–103.
- BROWN W M, GEORGE M, WILSON A C, 1979. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 76(4): 1967–1971.
- DAWSON M N, JACOBS D K, 2001. Molecular evidence for cryptic species of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphozoa)[J]. Biological Bulletin, 200(1): 92–96.
- DONG ZHIJUN, LIU DONGYAN, KEESING J K, 2010. Jellyfish blooms in China: dominant species, causes and consequences[J]. Marine Pollution Bulletin, 60(7): 954–963.
- DONG ZHIJUN, LIU ZHONGYUAN, LIU DONGYAN, 2015. Genetic characterization of the scyphozoan jellyfish *Aurelia* spp. in Chinese coastal waters using mitochondrial markers[J]. Biochemical Systematics and Ecology, 60: 15–23.
- ENDER A, SCHIERWATER B, 2003. Placozoa are not derived cnidarians: evidence from molecular morphology[J]. Molecular Biology and Evolution, 20(1): 130–134.
- FOLMER O, BLACK M, HOEH W, et al, 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates[J]. Molecular Marine Biology and Biotechnology, 3(5): 294–299.
- JARMS G, MORANDINI A C, 2019. World atlas of jellyfish[M]. Hamburg, Germany: Dölling und Galitz Verlag: 1–815.
- MUTLU E, ÇAĞATAY I T, OLGUNER M T, et al, 2020. A new sea-nettle from the Eastern Mediterranean Sea: *Chrysaora pseudoocellata* sp. nov. (Scyphozoa: Pelagiidae)[J]. Zootaxa, 4790(2): 229–244.
- NAGAI T, 2003. Recovery of fish stocks in the Seto Inland Sea[J]. Marine Pollution Bulletin, 47(1–6): 126–131.
- PURCELL J E, UYE S I, LO W T, 2007. Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review[J]. Marine Ecology Progress Series, 350: 153–174.
- PURCELL J E, 2012. Jellyfish and ctenophore blooms coincide with human proliferations and environmental perturbations[J]. Annual Review of Marine Science, 4(1): 209–235.
- RICHARDSON A J, BAKUN A, HAYS G C, et al, 2009. The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future[J]. Trends in Ecology & Evolution, 24(6): 312–322.
- SEO Y, MUHAMMAD B L, CHAE J, et al, 2021. Genetic structure and diversity of the Moon Jellyfish *Aurelia coerulea* polyp population in Jaran Bay, Korea, revealed by mitochondrial COI and 16S rRNA genes[J]. Ocean Science Journal, 56(1): 99–105.
- STAMPAR S N, GAMERO-MORA E, MARONNA M M, et al, 2020. The puzzling occurrence of the upside-down jellyfish *Cassiopea* (Cnidaria: Scyphozoa) along the Brazilian coast: a result of several invasion events?[J]. Zoologia, 37: 1–10.