

# 共附生微生物对海月水母暴发的潜在指示作用

明红霞<sup>1</sup>, 任恺佳<sup>1,2</sup>, 刘军<sup>3</sup>, 陈勇强<sup>3</sup>,  
任新华<sup>3</sup>, 樊景凤<sup>1</sup>

(1.国家海洋环境监测中心, 辽宁 大连 116023; 2.上海海洋大学 海洋科学与生态环境学院, 上海 201306;  
3.辽宁红沿河核电有限公司, 辽宁 大连 116000)

**摘要:**海月水母暴发作为一种海洋生态灾害受到全球沿海国家高度重视,但是其防控较为被动。水母共附生微生物影响着水母的变态发育和繁殖,有望成为水母暴发的重要指示生物。本文从海月水母独特的生活史及其生活环境角度出发,分析了水母暴发的主要原因,综述了与水母相关的微生物群落,以及在水螅体时期微生物群落的特殊性,并探讨了微生物在水母生长、发育、繁殖、暴发过程中的潜在指示作用和生物技术潜力,未来期望通过开展水母暴发前后水域中微生物调查,揭示水母暴发与微生物群落结构的关联性,探寻水母灾害预警新途径,实现主动防控。

**关键词:**海月水母; 共生微生物; 水螅体; 海洋生态灾害; 防控

**中图分类号:**Q178.53 **文献标识码:**A **文章编号:**1007-6336(2025)04-0630-11

## The potential role of associated microorganisms as indicators of *Aurelia aurita* outbreaks

MING Hongxia<sup>1</sup>, REN Kaijia<sup>1,2</sup>, LIU Jun<sup>3</sup>, CHEN Yongqiang<sup>3</sup>,  
REN Xinhua<sup>3</sup>, FAN Jingfeng<sup>1</sup>

(1.National Marine Environmental Monitoring Center, Dalian 116023, China; 2.College of Marine Science and Ecological Environment, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 3.Liaoning Hongyanhe Nuclear Power Co., Ltd. Dalian 116000, China)

**Abstract:** The outbreak of *Aurelia aurita*, as a new marine ecological disaster, has received high attention from coastal countries around the world, but its prevention and control are relatively passive. The symbiotic microorganisms of jellyfish affect their metamorphosis and reproduction, showing potential as important biological indicators of jellyfish blooms. From the unique life cycle and living environment of *Aurelia aurita*, this paper analyzes the main causes of jellyfish outbreaks, summarizes the microbial communities related to jellyfish and the particularity of microbial communities in the polyp period, and discusses the potential indicative role and biotechnology potential of microorganisms in the growth, development, reproduction and outbreak of jellyfish. Besides, this paper explores the relationship between jellyfish-associated microorganisms and jellyfish, and in the future expects to find out the correlation between jellyfish outbreaks and the structure of the microbial community. It is expected to reveal the correlation between jellyfish outbreaks and microbial community structure by conducting surveys on population structure and abundance, explore new ways of preventing jellyfish outbreaks, and achieve early warning of jellyfish disasters.

收稿日期: 2024-10-26, 修订日期: 2024-12-01

基金项目: “全球变化及应对”重点专项(2020YFA0607600)

作者简介: 明红霞(1981—), 女, 山东德州人, 研究员, 博士, 研究方向为海洋微生物, E-mail: hxming@nmemc.org.cn

通信作者: 樊景凤, 研究员, 博士, 研究方向为海洋生态, E-mail: jingfengfan@126.com

**Key words:** *Aurelia aurita*; associated microorganisms; polyp; marine ecological disaster; prevention and control

海月水母(*Aurelia aurita*)隶属于刺胞动物门(Cnidaria)钵水母纲(Scyphozoa),是全球范围内分布最广的一类水母,也是黄渤海近岸海域的主要种类<sup>[1-2]</sup>,并作为最早被鉴定和最深入研究的种类广泛存在<sup>[3]</sup>。海月水母的生命周期包括漂浮的水母体和附着在海底的水螅体两个阶段,进行两相世代演化交替<sup>[4]</sup>。但目前国内外对海月水母的研究主要是针对季节周期性出现的成年水母体,而关于水螅体阶段的研究还很欠缺<sup>[5]</sup>。由于长期的进化,水螅体拥有很强的抗氧化体系,以及繁殖和自我修复的能力,可以在一定程度上抵御各种环境因子<sup>[6-7]</sup>,对其种群的发展起到了至关重要的作用<sup>[8-9]</sup>。水母的生长、繁殖、聚集本是一种由季节更替带来的自然现象,但由于人类活动的影响,海洋生态环境发生剧烈变化导致水母数量急剧增加,给人类生产、经济以及海洋生态系统带来了严重影响。近年来,水母频繁暴发,可冲出拦截网,阻塞发电站、核电站、海水淡化厂及化工厂循环水进水口,从而造成设施的停机,严重影响用电供应,引发核安全事故,导致核电冷源安全难以得到有效保障。比如,美国佛罗里达湾遭海月水母侵袭,核电站被迫关闭<sup>[10]</sup>,2014年、2020年、2023年中国红沿河核电站也曾发生过此类事件,导致2台机组停堆。因此,水母暴发作为一种新的致灾生物,已经受到全球沿海国家的高度重视。

海洋微生物是所有生物中个体最小、种类最丰富、最多样化的物种,在海洋环境中广泛存在<sup>[11]</sup>。在微生物作用下,与宿主形成寄生、共生、互利甚至致病的关系<sup>[12]</sup>,参与了宿主的物质循环、维生素合成和天然产物合成<sup>[13-14]</sup>,并最终形成由多细胞宿主和相关微生物群落组成的共生有机体<sup>[15]</sup>。水母和微生物的组成以及它们之间的联系深刻地影响着宿主的发育、成熟和几乎所有的生物学过程。与水母相关的微生物群落经历了宿主的形态和生化结构变化,再加上水母会随着洋流长距离漂移,其相关的微生物群可能受到不断变化的环境条件影响而发生响应,并

对新环境造成压力。

目前,对水母生态灾害的防控方法较为被动,主要是打捞或增设水母网等方法,这些方法虽然在短期内能够缓解问题,但难以从根本上解决水母暴发带来的生态威胁。未来我们期望通过利用水母与微生物的共附生关系,系统开展水母暴发前后水域中微生物种群结构、丰度调查,分析影响海月水母由繁殖高峰期向衰老期过渡时的特征微生物种类及其占比,建立微生物群落结构与水母生命周期阶段之间的关联性,识别出能够预示生态灾害风险的关键微生物指标,以指示可能出现的生态灾害风险,最终达到对水母暴发的预警目的,该项研究不仅能够为水母暴发提供早期预警机制,更为我们深入理解水母暴发的内在机制及其对海洋生态系统的影响提供了崭新的视角。

## 1 海月水母的生活史及其生活环境

### 1.1 海月水母的生活史概述

海月水母身体结构简单,生长速度快,存在于以极小型和微型浮游生物为基础的低能量食物链中,属于低能量密度种群<sup>[16]</sup>。水母捕食范围广、捕食资源丰富、天敌少、可耐受恶劣环境,拥有更快速的生命周期<sup>[17]</sup>,在缺乏食物的情况下,海月水母不会立刻死亡,而是可以通过缩小体型和减少特征来降低进食量,提高生存概率,在有食物的情况下再次进入生长状态。

在海月水母的早期发育阶段,数量的迅速增加是海月水母种群的普遍特点,是水母早期的进化特征<sup>[18]</sup>。海月水母的生命历程包括多个发育阶段,如浮浪幼体(Planula)、水螅体(Polyps)、横裂体(Strobila)、碟状幼体(Ephyra)和水母体(Medusae)<sup>[19]</sup>(图1)。成熟的海月水母在海洋中自由游动排放卵子或者精子,通过有性繁殖的方式产生受精卵,进一步发育成浮浪幼体,浮浪幼体附着在海底发育为水螅体<sup>[20]</sup>。海月水母生长发育的起始阶段——水螅体既可以通过出芽生殖等方式进行无性迅速增殖,也可以在季节性温

度变化的诱导下通过变态横裂增殖产生碟状体,进而发育为水母体来补充幼年阶段的种群数量,之后碟状体进一步成长并发育为成年水母<sup>[21-22]</sup>。以海月水母为例,在 5℃~30℃,单个海月水母水螅体每天能出芽生成 0.03~1.15 个新螅体<sup>[23]</sup>;水母暴发是水螅体对环境胁迫一种应激反应,是水母的生存策略之一<sup>[24]</sup>,水螅体在不良环境中可休眠,在环境恢复后可迅速繁殖。水螅体是水母暴发的关键阶段,水母种群的暴发情况取决于水螅体的数量及外界环境刺激,以及是否满足适合水螅体横裂生殖时间长度及充足饵料供给。多项研究已证实,无性生殖方式是短时间内增加水螅体数量、充实水母种群、引起暴发事件的关键途径<sup>[25-29]</sup>。

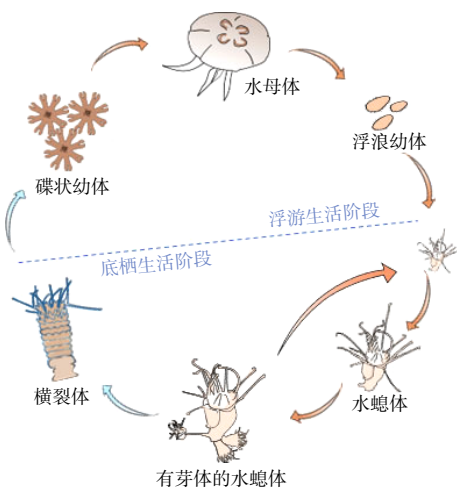


图1 海月水母(*Aurelia* spp.)生活史<sup>[30]</sup>

Fig. 1 Life cycle diagram of *A. aurelia*<sup>[30]</sup>

## 1.2 海月水母的生活环境特征

海月水母的生活史关键过程受温度影响显著。研究表明,当水螅体温度从 20℃ 降至 10℃~15℃ 时,会触发横裂过程并形成碟状体。在适宜的温度条件下,较高的温度水平与充足的饵料供应将提高碟状体的释放量<sup>[31]</sup>。海月水母浮浪幼体具有内源性营养特征,其浮游阶段持续时间通常为 1 h 至 14 d。刘青青等<sup>[32]</sup>的实验数据显示,当水温维持在 19℃~24℃ 时,浮浪幼体的浮游存活期可延长至 21 d~28 d。有实验以海月水母水螅状幼体为研究对象,通过测定无性繁殖率、摄食率和呼吸率等生理指标,发现海月水母水螅状幼体种群将从海水温度升高中受益。这可

能会进一步增加海月水母暴发的潜力和规模,尤其是在夏季<sup>[33]</sup>。

水温的变化会影响海月水母的分布区域和持续时间,在 10℃~25℃ 时,温度增加可以提高海月水母的摄食水平,促进海月水母的无性和有性繁殖<sup>[34]</sup>。对于分布广泛的暖水性水母来说,全球变暖或核电温排水等因素导致的海水升温会使其更易于大量繁殖和聚集<sup>[35]</sup>。根据 Kroiher 等<sup>[36]</sup>研究数据表明,海月水母水螅状体在 4℃ 环境下会发生解体死亡现象,在中国北方海域的观测结果显示,海月水母成体会因低温及个体衰老等因素在冬季期间死亡消失。随着科研工作的不断深入,研究人员发现,海月水母水螅状体具有越冬能力,并能在来年温度回升时恢复无性繁殖能力。成功越冬的水螅状体会在春季通过横裂生殖形成水母体,继而在夏秋季节进行有性繁殖产生浮浪幼体。这些幼虫经过附着变态后形成新的水螅状体,并与前一年越冬的水螅状体群体一起,在夏秋季高温时期呈现显著的繁殖活动<sup>[1,37]</sup>。

值得注意的是,环境条件的变化、运动能力的差异以及附着行为的特点都会对其浮游阶段的持续时间和随后的附着数量产生显著影响。水螅体通过无性繁殖能够在新的栖息环境中建立种群。研究表明,种群扩张过程呈现一定的密度限制:在低密度条件下,水螅体种群呈现加速增长态势;而当达到高密度时,增长速率则显著降低<sup>[31]</sup>。当环境中动物性饵料不足时,低温条件下,浮游植物能够为水螅体提供饵料来源;但是在高温条件下,高密度的浮游植物对水螅体存活不利。这些特征共同构成了海月水母的生活环境特征,影响其生活史的各个阶段,包括附着、分布、扩散等,进而影响海月水母的种群动态。

## 1.3 海月水母暴发的主要原因分析

海月水母的自然生命周期脉动会促使在某些特定海域或特定季节发生数量的急剧增加。海月水母的暴发现象在中、日、韩等东亚沿海水域均有报道<sup>[38-41]</sup>。近年来,我国辽东湾海月水母种群呈逐年增多之势,辽宁红沿河核电厂周边水域频繁出现海月水母,对核电厂的安全运行构成了极大的威胁,已经成为辽东湾海域影响核电站

冷源取水安全的高风险生物<sup>[42]</sup>。导致海月水母暴发的原因多种多样,除基本的季节因素推动生命周期的轮转所带来的种群数量的变化,外部环境因素的改变也可能带来水母暴发的风险。海洋环境因子的改变是导致海月水母暴发的直接诱因。

海月水母具有独特的生命周期适应性,能够根据环境变化灵活调整其繁殖机制。现有的实验数据证实,在各个生长发育阶段中,海月水母尤其在应对极端环境条件时,具备极强的耐受能力,这是造成其大规模暴发的一个主要因素。海月水母能够感知海洋环境如光照、重力、盐度、压力和湍流等物理因素的变化趋势,并能对海水化学环境的变化做出反应<sup>[18]</sup>。在过去的 250 a 里,海洋吸收了大约 30% 人类活动释放的二氧化碳,导致 pH 下降,海洋的酸化。然而研究数据显示,海月水母螅状幼体展现出显著的 pH 耐受能力,能够在 pH 为 7.5 和 7.2 的海水环境中维持正常生存。值得注意的是, pH 水平的变化并未对螅状幼体的出芽率产生明显影响,即便在 pH 降至 7.2 的条件下,其无性生殖能力仍然保持稳定<sup>[43]</sup>。进一步研究证实,海水酸化对海月水母螅状幼体的无性繁殖过程未造成显著影响<sup>[44]</sup>。

海月水母暴发的原因除自身的繁殖行为特点和对极端环境的高耐受性外,近年来人类活动的影响不断加剧,在一定程度上对海月水母数量的增加起到了促进作用,影响海月水母数量增加的人为因素主要包括:过度开发和捕捞<sup>[45]</sup>、海洋物流船舶船体附着于压舱水的传输导致的外来物种入侵<sup>[46-47]</sup>、大量使用工业化肥造成的海域富营养化<sup>[25]</sup>、沿海工程扩建带来更多的附着基质及海岸带改造<sup>[48]</sup>等。此外,近年来,水体富营养化加重,导致沿岸区域出现季节性的水体缺氧现象。研究发现,水母可以利用胶体部位储存氧气以达到代谢需求<sup>[49]</sup>,比捕食者和饵料生物更能适应低氧环境,在低氧水体中生存更好<sup>[50]</sup>。海月水母可在溶解氧浓度为 2.8 mg/L ~ 4.0 mg/L 的环境中维持正常生理活动<sup>[51]</sup>。人类活动打破了水母数量的正常平衡,可能是诱导海月水母暴发的因素之一。然而,海月水母的暴发并不仅仅由其中一种因素引起,而是多种因素共同作用的结果。

## 2 共附生微生物在海月水母中的作用

### 2.1 海月水母属微生物群落概述

在水母整个生命周期中,微生物都会与水母发生相互作用。水母的不同生命阶段都能成为微生物的宿主,不同种类水母以及水母不同身体部位都有特定的微生物群<sup>[52]</sup>。目前,相关微生物群落研究最多、最全面的水母之一是海月水母。尽管对海月水母属的研究已有 100 多年<sup>[27]</sup>,但该属的分类仍不清楚。截至 2018 年 12 月 17 日,世界海洋物种登记仅确认了 9 种海月水母属物种<sup>[2]</sup>。因此,很难确定其中哪一种的相关微生物群落已被研究过,在这一部分,我们将与论文作者所提供的种类的名字保持一致。

目前关于水母生命周期中相关微生物群落的系统性研究仍然相对有限,我们对海月水母相关的微生物组进行总结,包括采样地点、水母生命阶段以及用于分析相关微生物组的组成和/或结构的方法(表 1)。高通量测序技术是如今分析复杂微生物群落和相互作用的首选方法,它们能够识别被传统培养方法所遗漏的微生物,以更好地对整个生态环境进行更广泛的了解<sup>[53]</sup>。Weiland-Bräuer 等<sup>[6]</sup>首次对海月水母的微生物群进行了详细的研究,采用了 16S rRNA 基因扩增子测序比较了海月水母不同生命阶段、成年水母的不同部位(黏液与胃腔)及来自不同地理位置的水螅体阶段的相关微生物组。结果显示,在所有的生命阶段中,细菌群落的丰富度大致相同。变形菌门[ $\gamma$ -变形菌纲(Gammaproteobacteria)和  $\alpha$ -变形菌纲(Alphaproteobacteria)、放线菌门(Actinobacteria)和拟杆菌门(Bacteroidetes)]为 *A. aurita* 所有生命阶段中的优势菌群,各菌群的相对丰度随生命阶段的变化而变化。 $\gamma$ -变形菌与迄今为止所有经过全面研究的水母分类群都有关联,它在大多水母相关微生物群中占主导地位,放线菌门(Actinobacteria)在水母微生物群中并不常见,却是海月水母的共生菌群之一<sup>[6, 21]</sup>。Daley 等<sup>[54]</sup>和 Kramar 等<sup>[21]</sup>学者也使用 16S rRNA 基因测序方法分别对来自北大西洋和北亚得里亚海的 *A. aurita* 成年水母进行了研究,并得出了不同的结论。Daley 等学者<sup>[54]</sup>的研究结果显示,

*Aurelia* 与由支原体(软壁菌门 *Tenericutes*、柔膜细菌纲 *Mollicutes*)和许多未分类地位的细菌组成有关,这一结论与 Weiland-Brauer 等<sup>[6]</sup>的研究结果一致。而 Kramar 等学者<sup>[21]</sup>则未检测到任何与该分类群有关的细菌。在北大西洋的成年海月水母仅含有少量的  $\gamma$ -变形菌纲(如 *Psychrobacter*),而在北亚得里亚海采集到的成年水母相关微生物则以  $\gamma$  变形菌纲[主要是弧菌科(*Vibrionaceae*)、假交替单胞菌科(*Pseudoalteromonadaceae*)、黄单胞菌科

(*Xanthomonadaceae*)和假单胞菌科(*Pseudomonadaceae*)]为主。此外,北大西洋海月水母的  $\alpha$ -变形菌纲主要是 *Rickettsiales* 立克次氏体目,而在北亚得里亚海水母中是红细菌科(主要是暗棕色杆菌属 *Phaeobacter* 和鲁杰氏菌属)。蓝藻门(*Cyanobacteria*)细菌在北亚得里亚海和北大西洋的水母中均有发现,而  $\beta$ -变形菌纲和放线菌仅在北亚得里亚海采集的水母相关微生物中发现<sup>[21, 54]</sup>。

表 1 海月水母优势菌群总结  
Tab.1 Summary of dominant bacterial communities in *Aurelia aurita*

| 采样地点       | 生命阶段/部位 | 优势菌群                                                                                                                                                          | 测序方法                          | 参考文献 |
|------------|---------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------|------|
| 波罗的海       | 水螅体     | $\gamma$ -变形菌纲[主要是泉发菌属( <i>Crenothrix</i> )、拟杆菌门(特别是 <i>Lacinutrix</i> , 属于黄杆菌科)和甲型变形杆菌纲[属于暗棕色杆菌属( <i>Phaeobacter</i> )红细菌科( <i>Rhodobacteriaceae</i> )]      | 16S rRNA基因测序和FISH结合共聚焦激光扫描显微镜 | [6]  |
|            | 横裂体     | $\gamma$ -变形菌纲[泉发菌科( <i>Crenotrichaceae</i> )和弧菌科( <i>Vibrionaceae</i> )和放线菌门(诺卡氏菌科 <i>Nocardiaceae</i> )]                                                    |                               |      |
|            | 水母幼体    | 甲型变形杆菌纲(红杆菌科 <i>Rhodobacteraceae</i> )和 $\gamma$ -变形菌纲(弧菌科 <i>Vibrionaceae</i> )                                                                              |                               |      |
|            | 碟状体     | $\gamma$ -变形菌纲[泉发菌科和假交替单胞菌科( <i>Pseudoalteromonadaceae</i> )]、甲型变形杆菌纲[红杆菌科( <i>Rhodobacteraceae</i> )和放线菌门[微杆菌科( <i>Microbacteriaceae</i> )]                  |                               |      |
| 北大西洋       | 成年水母    | <i>Mycoplasmatales</i> 支原体目(软壁菌门 <i>Tenericutes</i> )和许多未分类的细菌。弧菌科、假交替单胞菌科、黄色单胞菌科( <i>Xanthomonadaceae</i> )和假单胞菌科( <i>Pseudomonadaceae</i> )等 $\gamma$ -变形菌纲 | 16S rRNA基因测序                  | [54] |
| 亚得里亚海北部    | 成年水母    | $\gamma$ -变形菌纲(弧菌科、假交替单胞菌科)等                                                                                                                                  | 16S rRNA基因测序、培养、DGGE          | [21] |
| 中国威海荣成沿海湖泊 | 成年水母    | 莫拉氏菌科( <i>Moraxellaceae</i> ), 假单胞菌科( <i>Pseudomonadaceae</i> ), 布鲁氏菌科( <i>Brucellaceae</i> )和弧菌科等 $\gamma$ -变形菌纲                                             | 16S rRNA基因测序                  | [55] |
| 中国上海       | 水螅体     | 软壁菌门、变形菌门( <i>Proteobacteria</i> )、厚壁菌门( <i>Firmicutes</i> )和拟杆菌门( <i>Bacteroidetes</i> )                                                                     | Biolog-ECO和宏基因组               | [56] |
| 中国上海       | 水母成体    | 变形菌门(主要为未分类的莫拉氏菌科和假单胞菌属), 软壁菌门和厚壁菌门                                                                                                                           |                               |      |
| 人工水产养殖场    | 水螅体     | 厚壁菌门[主要是葡萄球菌科( <i>Staphylococcaceae</i> )]、变形菌门(主要红杆菌科)和拟杆菌门(主要是黄杆菌科)                                                                                         | 16S rRNA基因测序                  | [57] |
| 中国青岛胶州湾    | 水母成体各部位 | <i>Mycoplasma</i> 、弧菌属、罗尔斯通菌属( <i>Ralstonia</i> )、 <i>Tenacibaculum</i> 、鞘氨醇单胞菌属( <i>Shingomonas</i> )和 <i>Phyllobacterium</i>                                | 16S rRNA基因测序                  | [58] |
| 地中海        | 水母暴发期   | $\gamma$ -变形菌纲, 尤其是弧菌科和假交错单胞菌科                                                                                                                                | 16S rRNA基因测序、DGGE             | [59] |
| 波罗的海       | 水母个体    | 弧菌属、黄杆菌属以及支原体属                                                                                                                                                | 16S rRNA基因测序                  | [60] |

注: FISH为荧光原位杂交; DGGE为变性梯度凝胶电泳

研究表明, 水母不同部位的细菌群落结构差异没有明确定论。Weiland-Bräuer 等<sup>[6]</sup>比较胃腔和伞盖黏液间细菌群落组成的差异, 发现两个部

位均以未分类的支原体(*Mycoplasma*)为主。然而, 胃腔和黏液间的细菌多样性存在差异, 胃腔和黏液中都存在少量红杆菌科的细菌。 $\beta$ -变形

菌纲主要分布在胃囊内,而 $\alpha$ -变形菌纲主要分布在体表部分, $\gamma$ -变形菌纲多在外伞盖黏液中。Chen等<sup>[57]</sup>对*A. coerulea*成体伞盖、胃囊、触手、口腕四个不同部位调查发现,水母不同部位的菌群没有显著差异。它们主要由三个门类组成:变形菌门(以未分类的莫拉氏菌科和假单胞菌属为主)、软壁菌门(Tenericutes)和厚壁菌门(Firmicutes)。Peng等<sup>[58]</sup>研究也发现,*A. coerulea*不同身体部位相关的细菌群落之间没有明显差异,核心细菌以Mycoplasma、弧菌属、罗尔斯通菌属(*Ralstonia*)、Tenacibaculum、鞘氨醇单胞菌属(*Shingomonas*)和Phyllobacterium为主,FAPROTAX功能预测显示,水母可影响微生物介导的生物地球化学循环、化合物降解,并在其繁殖区域传播病原体。水母的不同组织可能拥有不同的微生物模式,不同生态位可能支持特定的微生物类群。这种组织特异性的微生物分布可能导致整体微生物群落的差异。现有的少量研究表明,环境中微生物群落结构组成也对水母微生物群落非常重要,而且环境中微生物群有一定的特异性,对特定的水母类群、生命阶段和身体部位有一定的偏好<sup>[2, 21, 61]</sup>,从而导致不同环境中水母不同生长阶段的微生物群落组成上存在一定差异。

## 2.2 海月水母水螅体时期微生物群落的特殊性

由于水母生命周期中的生活方式(由底栖/附着变为中上层/游泳)、形态和化学特征(不同发育阶段中抗菌化合物的不同表达模式)会发生较大变化,因此相关的微生物群落具有极强的可塑性。每个生命阶段都可能代表一个独特的生态位,允许特定的细菌生长。从水母的角度来看,不同的生命阶段与不同的需求相关,从而驱动相关的微生物群落结构发生相应的变化。中国威海和中国上海对水母水螅体相关微生物群落的研究显示,厚壁菌门、变形菌门和拟杆菌门微生物占主导地位<sup>[55, 58]</sup>。早期Weiland-Bräuer等学者<sup>[6]</sup>对水螅体的研究结果显示,在水螅体横裂发育中,横裂体与水螅体的微生物群落构成基本一致,而水螅体的微生物群落组成情况则明显不同,在从底栖阶段向浮游阶段过渡时,与水螅体相关的微生物群发生了重大调整,多样性也有

所减少。水螅体表面全部被细菌所包裹,其中以 $\gamma$ -变形菌纲(主要是Crenothrix)为代表,而水螅体组织细胞内与细胞之间的细菌发现了一种新的支原体(Mollicutes),提示其内部存在着共生现象。水螅体内的其他优势菌门包括拟杆菌门(以Lacinutrix为代表)和甲型变形杆菌纲(Phaeobacter,隶属于红细菌科)。下一时期,该类群以 $\gamma$ -变形菌(泉发菌科、弧菌科)和放线菌门(诺卡氏菌科,Nocardiaceae)为主。碟状体时期以 $\gamma$ -变形菌科(泉发菌科和假交替单胞菌科)、甲型变形杆菌纲(红杆菌科)和放线菌门(微杆菌科)为主,水母幼体以甲型变形杆菌纲(红杆菌科)和 $\gamma$ -变形菌纲(弧菌科)为主。与特定水母物种的不同生命阶段相关的微生物群落很少被研究<sup>[5, 62]</sup>。目前与水母不同生命阶段相关的微生物多样性的数据仅仅提供了关于特定细菌群体的遗传潜力或潜在代谢的信息。因此,只能用于推测特定细菌在水母不同生命阶段的功能。

当温度或盐度升高到海月水母亚致死水平时,微生物群落的变化与水母宿主的适应性受损相关。水螅体对环境压力的适应性变化与微生物组的变化相吻合,主要是变形菌门和类菌门的变化,实验模拟了在温度和盐度共同缓慢上升的压力胁迫下,水螅体的适应性使其受到的损害较小,同时微生物的组成也发生了特定的变化。研究结果显示,海月水母对宿主适应性的影响与环境胁迫的强度有关<sup>[63]</sup>。此外,海月水母水螅体特定、平衡的微生物组有助于宿主适应环境。微生物组的灵活性是包括海月水母在内的海洋动物适应环境的一种基本策略。该研究确定了其微生物组对环境挑战的反应,这与水螅体的适应性变化相吻合。

从水母的食性分析,水母相关微生物与周围环境中的微生物可能存在密切的联系,水母以浮游生物为基础食物,而浮游生物是微生物重要的环境宿主<sup>[64]</sup>,通过附着于浮游生物的体表、口器和肠道等部位来增加其在环境中的存活率和持久性<sup>[65]</sup>。然而,目前有研究分析了水母与其周围环境中微生物群落结构的关系,结果表明,从实验水母中仅分离出一种与环境水体中相同的细菌,水螅体等多个发育阶段均体现出了不同于周

围环境海水的特定微生物群落特征,这表明即使共享相同的环境,它们也有各自宿主特有的微生物群落<sup>[66]</sup>。海月水母不同亚群的水螅体根据各自的遗传背景以及对不同的生活方式、新陈代谢、形态和生化特征的反应,而构成不同的微生物群,与周围环境水体无关<sup>[6, 21]</sup>。探究水母相关微生物与其周围环境微生物的关系,寻找水母暴发的环境信号将是一项重要的研究课题。

### 3 共附生微生物作为水母暴发的潜在指示生物

#### 3.1 微生物群落结构与水母暴发的关系

微生物群落结构与水母暴发密切相关。微生物在水母的营养摄取、免疫功能和生长发育过程中发挥关键作用,同时通过与环境因素的相互作用影响暴发的进程。以弧菌属细菌等特定共生微生物为例,已知水螅体弧菌属相关细菌能产生群体感应信号,并且它们的拮抗行为可以刺激其他生物的孢子沉降<sup>[67]</sup>。弧菌可以利用 *A. aurita* 提供营养丰富的生态位,在水母的不同阶段发挥不同的功能,能够促进水母在富营养化水域中的生长,提高其环境适应能力,进而加速种群暴发,并在水母暴发时期寻找共生机会直到水母即将死亡时成为水母碎屑的主要降解者<sup>[68-69, 65]</sup>。当水母暴发时,上调弧菌的运动能力、对抗微生物化合物的耐药性、溶血性和细胞毒性,使其成为 *A. aurita* 的优势群落以指示可能出现的生态灾害风险。

水母暴发与海洋环境变化密切相关,特别是海水酸化和富营养化等因素。这些环境变化直接影响水母共附生微生物群落的结构和功能,继而作用于水母的营养代谢和生长繁殖过程。微生物群落的变化会调节水母的营养获取和能量转换效率,从而影响其种群规模和分布范围。同时,水母的暴发现象也会反向影响微生物群落的组成,微生物群落结构与水母暴发之间存在相互影响和调节的关系,是海洋生态系统中一个复杂且重要的相互作用。对于底栖生命阶段而言,相关微生物群对水母产生维生素、氨基酸和次级代谢物以及可能诱导后续发育阶段尤为重要<sup>[6]</sup>。在与 *A. aurita* 水螅体相关的细菌中,已知暗棕色杆菌属的细菌能产生化合物,通过干扰无脊椎动

物幼虫的沉降,从而抑制宿主的附着生存<sup>[70-72]</sup>。Blanchet 等<sup>[68]</sup>评估了添加溶解有机物(Dissolved Organic Matter, DOM)后 *A. aurita* 细菌群落的反应发现,水母的 DOM 在实验初期极大地刺激了异养原核生物的生产和呼吸速率,海月水母代谢产物中的 DOM 能明显促进细菌的增殖<sup>[73]</sup>。Blanchet 等学者<sup>[68]</sup>发现在加入水母 DOM 后的收集物中分离的假交替单胞菌属和弧菌属细菌丰度明显增加。9 d 后,细菌群落以更适应代谢高分子量 DOM 的拟杆菌门为主。实验结束时,细菌群落中的  $\alpha$ -变形菌纲比例增加,细菌群落在代谢功能方面的恢复能力高于多样性。此外,Weiland-Bräuer 等学者<sup>[74]</sup>强调了微生物群对 *A. aurita* 的有性生殖、健康和适应性的重要性及功能。水母还能通过产生和释放 DOM 及无机营养物质,对周围水域的微生物群落产生自下而上的影响。最后,在生命周期结束时,水母的残骸可成为浮游生物和/或底栖生物群落的 DOM 来源<sup>[52]</sup>。这表明水母暴发可能会改变海洋中的营养物质循环和食物网结构,进而影响微生物群落的稳定性和多样性,引起细菌群落结构的持久变化。细菌群落的变化则可能反映出水母的丰度或生活阶段。

#### 3.2 微生物群落的生物技术潜力

与水母有关的细菌多以颗粒附着的生活方式存在,能够降解复杂的有机化合物,并且已知与其他海洋生物有关。这些细菌以共生和寄生著称,有些甚至是海洋生物的病原体<sup>[2]</sup>。它们经常能够产生群体感应信号分子、拮抗化合物和干扰其他微生物群体感应的因子。然而,迄今为止,对与水母相关的细菌的生物技术潜力还没有开展全面研究。据报道,  $\gamma$ -变形菌与迄今为止所有经过全面研究的水母分类群都有关联,它们在水母相关微生物群中占主导地位或至少占很大一部分<sup>[2]</sup>。  $\gamma$ -变形菌(尤其是弧菌科和交替单胞菌科)的数量增加是海月水母由繁殖高峰期向衰老期过渡时的特征之一<sup>[21]</sup>。这些细菌以前被认为是宿主防御周围海水中病原体和生物污垢的重要参与者<sup>[75-76]</sup>,因为当它们附着在表面时能够产生抗菌化合物<sup>[72, 77]</sup>。考虑到宿主会吸引有利于其发育或有助于其健康的微生物共生<sup>[67]</sup>,推测

黏液相关的微生物群是保护水母免受周围水中其他生物侵害的一种防御屏障。

因为水母几乎没有自然捕食者,它们在暴发结束时的碎屑可作为一种富含有机物的基质,支持细菌的快速生长,并可能对周围环境产生巨大影响<sup>[65]</sup>。Peng等学者<sup>[78]</sup>对海月水母在发育过程中的连续生命阶段(如水螅体、横裂体和碟状幼体)的相关微生物群进行了宏基因组分析,观察到微生物组在不同阶段的分类和功能多样性的变化,并确定了优势弧菌成员的营养潜力,发现在宿主丧失摄食能力的过程中,与氨基酸、维生素和辅助因子的生物合成以及碳固定有关的基因丰度增加,这表明 *A. aurita* 相关微生物群的功能潜力支持必需营养素的合成。弧菌是众所周知的群体感应信号的产生者,具有拮抗行为,而且还在刺激其他生物的孢子沉降方面发挥着重要作用<sup>[67,70,79]</sup>。最近有学者针对 *A. aurita* 所有生命阶段进行了基因组和转录组分析<sup>[80-81]</sup>,并特别关注控制水螅体到水母过渡的关键信号因子<sup>[82]</sup>,对其不同发育阶段的转录组分析显示,转录表达谱与每个特定生命阶段有关,而且不只是环境温度的变化,其他信号因子也可以启动并调控海月水母发育的蝶变和变态过程。有研究表明,与水母相关的蓝藻(Cyanobacteria)细菌在息肉阶段被抗生素消除,有可能提供视黄醛并触发视黄酸信号级联反应,从而驱动横裂过程,核激素受体(包括视黄酸信号级联)是海月水母生命周期调控机制的关键元素<sup>[83-84]</sup>。在与 *A. aurita* 水螅体相关的细菌中,已知暗棕色杆菌属(*Phaeobacter*)能产生一种化合物,通过干扰无脊椎动物幼虫和藻类孢子的沉降,从而抑制宿主和基质表面的污垢<sup>[71-72]</sup>。细菌本身或通过其细胞外囊泡诱导海洋无脊椎动物的变态<sup>[85]</sup>,并且目前还没有研究证明这些化合物完全由水母自身产生。因此研究人员认为还可能存在其他的调节因子,并推测可能与环境或相关微生物有关,这可能是控制水母暴发的一种途径。

#### 4 未来研究方向与展望

海月水母是全球范围内分布最广的一类水母,其生活史十分复杂,种类繁多。不同海月水

母属的共生微生物类群存在差异,究其原因,可能与其生活环境的差异和物种的特殊性有关。水母不同生命阶段的微生物组也各不相同。与水母暴发息息相关的水螅体阶段上皮表面均被细菌覆盖,微生物群落组成情况与其他生命时期明显不同。 $\gamma$ -变形菌纲、 $\alpha$ -变形菌纲、放线菌门和拟杆菌门为大多数海月水母所有生命阶段中的优势菌群。海月水母具有极高的适应能力,其丰富的生活史和共生微生物群使得它们能够在长期进化中保持强大的种群规模和生存能力。现有数据只能推测特定细菌在水母不同生命阶段的功能,对水母相关细菌的生物技术潜力尚未进行过全面研究,未来期望充分挖掘水母微生物群所蕴藏的生物技术潜力,开发控制水母暴发新途径,将水母暴发由被动防控变为主动预警。

#### 参考文献:

- [1] WANG Y T, SUN S. Population dynamics of *Aurelia* sp. 1 ephyrae and medusae in Jiaozhou Bay, China[J]. Hydrobiologia, 2015, 754(1): 147-155.
- [2] TINTA T, KOGOVŠEK T, KLUN K, et al. Jellyfish-associated microbiome in the marine environment: exploring its biotechnological potential[J]. Marine Drugs, 2019, 17(2): 94.
- [3] 陈学亮, 董少杰. 海月水母的人工饲养与繁殖技术[J]. 天津农业科学, 2007, 13(2): 5-6.
- [4] HELM R R. Evolution and development of scyphozoan jellyfish[J]. Biological Reviews, 2018, 93(2): 1228-1250.
- [5] LEE M D, KLING J D, ARAYA R, et al. Jellyfish life stages shape associated microbial communities, while a core microbiome is maintained across all[J]. Frontiers in Microbiology, 2018, 9: 1534.
- [6] WEILAND-BRÄUER N, NEULINGER S C, PINNOW N, et al. Composition of bacterial communities associated with *Aurelia aurita* changes with compartment, life stage, and population[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2015, 81(17): 6038-6052.
- [7] GIUSSANI V, COSTA E, PECORINO D, et al. Effects of the harmful dinoflagellate *Ostreopsis* cf. *ovata* on different life cycle stages of the common moon jellyfish *Aurelia* sp.[J]. Harmful Algae, 2016, 57: 49-58.
- [8] DONG Z J, SUN T T, WANG L. The biogenic reefs formed by the alien polychaete *Hydroides dianthus* (Serpulidae, Annelida) favor the polyp stage of *Aurelia coerulea* (Cnidaria, Scyphozoa) in a coastal artificial lake[J]. Marine Pollution Bulletin, 2018, 129(1): 86-91.

- [9] CEH J, GONZALEZ J, PACHECO A S, et al. The elusive life cycle of scyphozoan jellyfish – metagenesis revisited[J]. Scientific Reports, 2015, 5(1): 12037.
- [10] SCHROPE M. Marine ecology: attack of the blobs[J]. Nature, 2012, 482(7383): 20-21.
- [11] SHANMUGAM S G, MAGBANUA Z V, WILLIAMS M A, et al. Bacterial diversity patterns differ in soils developing in sub-tropical and cool-temperate ecosystems[J]. Microbial Ecology, 2017, 73(3): 556-569.
- [12] SEVELLEC M, DEROME N, BERNATCHEZ L. Holobionts and ecological speciation: the intestinal microbiota of lake whitefish species pairs[J]. Microbiome, 2018, 6(1): 47.
- [13] HENTSCHEL U, PIEL J, DEGNAN S M, et al. Genomic insights into the marine sponge microbiome[J]. Nature Reviews Microbiology, 2012, 10(9): 641-654.
- [14] WEBSTER N S, THOMAS T. The sponge hologenome[J]. mBio, 2016, 7(2): e00135-16.
- [15] BOSCH T C G. Cnidarian-microbe interactions and the origin of innate immunity in metazoans[J]. Annual Review of Microbiology, 2013, 67(1): 499-518.
- [16] DOYLE T K, HOUGHTON J D R, MCDEVITT R, et al. The energy density of jellyfish: estimates from bomb-calorimetry and proximate-composition[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2007, 343(2): 239-252.
- [17] PARSONS T R, LALLI C M. Jellyfish population explosions: revisiting a hypothesis of possible causes[J]. La Mer, 2002, 40(3): 111-121.
- [18] 曲长风, 宋金明, 李 宁. 水母旺发的诱因及对海洋环境的影响[J]. 应用生态学报, 2014, 25(12): 3701-3712.
- [19] 王建艳, 于志刚, 甄 毓, 等. 环境因子对海月水母生长发育影响的研究进展[J]. 应用生态学报, 2012, 23(11): 3207-3217.
- [20] MORANDINI A C, MARQUES A C. Revision of the genus *Chrysaora* Péron & Lesueur, 1810 (Cnidaria: Scyphozoa)[J]. Zootaxa, 2010, 2464(1): 1-97.
- [21] KRAMAR M K, TINTA T, LUČIĆ D, et al. Bacteria associated with moon jellyfish during bloom and post-bloom periods in the Gulf of Trieste (northern Adriatic)[J]. PLoS One, 2019, 14(1): e0198056.
- [22] LUCAS C H, GRAHAM W M, WIDMER C. Jellyfish life histories: role of polyps in forming and maintaining scyphomedusa populations[J]. Advances in Marine Biology, 2012, 63: 133-196.
- [23] PURCELL J E, ATIENZA D, FUENTES V, et al. Temperature effects on asexual reproduction rates of scyphozoan species from the northwest Mediterranean Sea[J]. Hydrobiologia, 2012, 690(1): 169-180.
- [24] 孙 松. 水母暴发研究所面临的挑战[J]. 地球科学进展, 2012, 27(03): 257-261.
- [25] PURCELL J E, UYE S I, LO W T. Anthropogenic cause of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review[J]. Marine Ecology Progress Series, 2007, 350: 153-174.
- [26] WILLCOX S, MOLTSCHANIWSKYJ N A, CRAWFORD C. Asexual reproduction in scyphistomae of *Aurelia* sp.: Effects of temperature and salinity in an experimental study[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2007, 353(1): 107-114.
- [27] LUCAS C H, DAWSON M N. What are jellyfishes and thaliaceans and why do they bloom?[M]//PITT K A, LUCAS C H. Jellyfish Blooms. Dordrecht: Springer, 2014.
- [28] DAWSON M N, HAMNER W M. A character-based analysis of the evolution of jellyfish blooms: adaptation and exaptation[J]. Hydrobiologia, 2009, 616(1): 193-215.
- [29] HOLST S. Effects of climate warming on strobilation and ephyra production of North Sea scyphozoan jellyfish[J]. Hydrobiologia, 2012, 690(1): 127-140.
- [30] CHI X P, ZHANG F, SUN S. Transgenerational effects and temperature variation alter life history traits of the moon jellyfish[J]. Frontiers in Marine Science, 2022, 9: 913654.
- [31] 王彦涛. 海月水母 (*Aurelia* sp. 1) 生活史关键过程研究[D]. 青岛: 中国科学院研究生院(海洋研究所), 2013.
- [32] 刘青青, 于 洋, 孙婷婷, 等. 温度对海月水母浮浪幼虫的影响[J]. 生态科学, 2018, 37(3): 169-175.
- [33] 孙婷婷. 海月水母早期生活史对海水酸化和升温的生理与分子响应机制研究[D]. 烟台: 中国科学院大学(中国科学院烟台海岸带研究所), 2023.
- [34] 付志璐, 董 婧, 孙 明, 等. 温度、盐度对黄海北部海月水母碟状幼体生长的影响[J]. 水产科学, 2011, 30(4): 221-224.
- [35] LYNAM C P, LILLEY M K S, BASTIAN T, et al. Have jellyfish in the Irish Sea benefited from climate change and overfishing?[J]. Global Change Biology, 2011, 17(2): 767-782.
- [36] KROIHER M, SIEFKER B, BERKING S. Induction of segmentation in polyps of *Aurelia aurita* (Scyphozoa, Cnidaria) into medusae and formation of mirror-image medusa anlagen[J]. The International Journal of Developmental Biology, 2000, 44(5): 485-490.
- [37] 孙 明, 柴 雨, 董 婧, 等. 环境因子对海月水母钵状体存活与繁殖的影响[J]. 生态学报, 2017, 37(4): 1309-1317.
- [38] DONG Z J, LIU D Y, KEESING J K. Jellyfish blooms in China: dominant species, causes and consequences[J]. Marine Pollution Bulletin, 2010, 60(7): 954-963.
- [39] LEE J H, CHOI H W, CHAE J H, et al. Performance analysis of intake screens in power plants on mass impingement of marine organisms[J]. Ocean and Polar Research, 2006, 28(4): 385-393.

- [40] ISHII H. The influence of environmental changes upon the coastal plankton ecosystems with special references to mass occurrence of jellyfish[J]. Bulletin of the Plankton Society of Japan, 2001, 48(1): 55-61.
- [41] PURCELL J E, BAXTER E J, FUENTES V L. Jellyfish as products and problems of aquaculture[M]//ALLAN G, BURNELL G. Advances in Aquaculture Hatchery Technology. Oxford: Woodhead Publishing, 2013: 404-430.
- [42] 张朝文, 关春江, 徐 鹏, 等. 辽东湾东部海域核电冷源取水区的风险生物分析[J]. 海洋环境科学, 2019, 38(1): 41-45.
- [43] WINANS A K, PURCELL J E. Effects of pH on asexual reproduction and statolith formation of the scyphozoan, *Aurelia labiata*[J]. Hydrobiologia, 2010, 645(1): 39-52.
- [44] TREIBLE L M., PITT K A, KLEIN S G, et al. Exposure to elevated  $p\text{CO}_2$  does not exacerbate reproductive suppression of *Aurelia aurita* jellyfish polyps in low oxygen environments[J]. Marine Ecology Progress Series, 2018, 591: 129-139.
- [45] LYNAM C P, ATTRILL M J, SKOGEN M D. Climatic and oceanic influences on the abundance of gelatinous zooplankton in the North Sea[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2010, 90(6): 1153-1159.
- [46] DRAKE J M, LODGE D M. Hull fouling is a risk factor for intercontinental species exchange in aquatic ecosystems[J]. Aquatic Invasions, 2007, 2(2): 121-131.
- [47] SIMKANIN C, DAVIDSON I, FALKNER M, et al. Intra-coastal ballast water flux and the potential for secondary spread of non-native species on the US West Coast[J]. Marine Pollution Bulletin, 2009, 58(3): 366-374.
- [48] DUARTE C, PITT K, LUCAS C, et al. Is global ocean sprawl a Trojan horse for jellyfish blooms?[J]. Frontiers in Ecology and the Environment, 2012, 10(7): 91-97.
- [49] ISHII H, OHBA T, KOBAYASHI T. Effects of low dissolved oxygen on planula settlement, polyp growth and asexual reproduction of *Aurelia aurita*[J]. Plankton and Benthos Research, 2008, 3(Suppl 1): 107-113.
- [50] DECKER M B, BREITBURG D L, PURCELL J E. Effects of low dissolved oxygen on zooplankton predation by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*[J]. Marine Ecology Progress Series, 2004, 280: 163-172.
- [51] SHOJI J, MASUDA R, YAMASHITA Y, et al. 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*[J]. Marine Biology, 2005, 147(4): 863-868.
- [52] TINTA T, KLUN K, HERNDL G J. The importance of jellyfish-microbe interactions for biogeochemical cycles in the ocean[J]. Limnology and Oceanography, 2021, 66(5): 2011-2032.
- [53] LAGKOUVARDOS I, OVERMANN J, CLAVEL T. Cultured microbes represent a substantial fraction of the human and mouse gut microbiota[J]. Gut Microbes, 2017, 8(5): 493-503.
- [54] DALEY M C, URBAN-RICH J, MOISANDER P H. Bacterial associations with the hydromedusa *Nemopsis bachei* and scyphomedusa *Aurelia aurita* from the North Atlantic Ocean[J]. Marine Biology Research, 2016, 12(10): 1088-1100.
- [55] LIU Q, CHEN X T, LI X Y, et al. The diversity of the endobiotic bacterial communities in the four jellyfish species[J]. Polish Journal of Microbiology, 2019, 68(4): 465-476.
- [56] 孙婷婷, 郝雯瑾, 徐鹏臻, 等. 海水酸化对海月水母钵状体共附生微生物的影响[J]. 热带海洋学报, 2023, 42(6): 111-119.
- [57] CHEN X T, LI X Y, XU Z, et al. The distinct microbial community in *Aurelia coerulea* polyps versus medusae and its dynamics after exposure to  $^{60}\text{Co-}\gamma$  radiation[J]. Environmental Research, 2020, 188: 109843.
- [58] PENG S J, HAO W J, LI Y X, et al. Bacterial communities associated with four blooming scyphozoan jellyfish: potential species-specific consequences for marine organisms and humans health[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 647089.
- [59] TINTA T, KOGOVŠEK T, MALEJ A, et al. Jellyfish modulate bacterial dynamic and community structure[J]. PLoS One, 2012, 7(6): e39274.
- [60] JASPERS C, WEILAND-BRÄUER N, RÜHLEMANN M C, et al. Differences in the microbiota of native and non-indigenous gelatinous zooplankton organisms in a low saline environment[J]. Science of the Total Environment, 2020, 734: 139471.
- [61] BASSO L, RIZZO L, MARZANO M, et al. Jellyfish summer outbreaks as bacterial vectors and potential hazards for marine animals and humans health? The case of *Rhizostoma pulmo* (Scyphozoa, Cnidaria)[J]. Science of the Total Environment, 2019, 692: 305-318.
- [62] HAO W J, GERDTS G, HOLST S, et al. Bacterial communities associated with scyphomedusae at Helgoland Roads[J]. Marine Biodiversity, 2019, 49(3): 1489-1503.
- [63] PINNOW N, CHIBANI C M, GÜLLERT S, et al. Microbial community changes correlate with impaired host fitness of *Aurelia aurita* after environmental challenge[J]. Animal Microbiome, 2023, 5(1): 45.
- [64] DONI L, OLIVERI C, LASA A, et al. Large-scale impact of the 2016 Marine Heatwave on the plankton-associated microbial communities of the Great Barrier Reef (Australia)[J]. Marine Pollution Bulletin, 2023, 188: 114685.
- [65] KING K, BRAMUCCI A R, LABBATE M, et al. Heterogeneous growth enhancement of *Vibrio cholerae* in the presence of different phytoplankton species[J]. Applied and Environ-

- mental Microbiology, 2022, 88(17): e0115822.
- [66] WEILAND-BRÄUER N, PRASSE D, BRAUER A, et al. Cultivable microbiota associated with *Aurelia aurita* and *Mnemiopsis leidyi*[J]. MicrobiologyOpen, 2020, 9(9): e1094.
- [67] SHNIT-ORLAND M, KUSHMARO A. Coral mucus-associated bacteria: a possible first line of defense[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2009, 67(3): 371-380.
- [68] BLANCHET M, PRINGAULT O, BOUVY M, et al. Changes in bacterial community metabolism and composition during the degradation of dissolved organic matter from the jellyfish *Aurelia aurita* in a Mediterranean coastal lagoon[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2015, 22(18): 13638-13653.
- [69] DINASQUET J, KRAUGH T, SCHRØTER M L, et al. Functional and compositional succession of bacterioplankton in response to a gradient in bioavailable dissolved organic carbon [J]. Environmental Microbiology, 2013, 15(9): 2616-2628.
- [70] DOBRETISOV S, QIAN P Y. The role of epibiotic bacteria from the surface of the soft coral *Dendronephthya* sp. in the inhibition of larval settlement[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2004, 299(1): 35-50.
- [71] DANG H Y, LI T G, CHEN M N, et al. Cross-ocean distribution of *Rhodobacterales* bacteria as primary surface colonizers in temperate coastal marine waters[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2008, 74(1): 52-60.
- [72] PORSEBY C H, NIELSEN K F, GRAM L. Phaeobacter and *Ruegeria* species of the *Roseobacter* clade colonize separate niches in a Danish Turbot (*Scophthalmus maximus*)-rearing farm and antagonize *Vibrio anguillarum* under different growth conditions[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2008, 74(23): 7356-7364.
- [73] 刘冰玉. 水母暴发衰退期的生态调查及水母代谢产物对细菌增殖影响的初步研究 [D]. 厦门: 厦门大学, 2018.
- [74] WEILAND-BRÄUER N, PINNOW N, LANGFELDT D, et al. The native microbiome is crucial for offspring generation and fitness of *Aurelia aurita*[J]. mBio, 2020, 11(6): e02336-20.
- [75] HARDER T, LAU S C K, DOBRETISOV S, et al. A distinctive epibiotic bacterial community on the soft coral *Dendronephthya* sp. and antibacterial activity of coral tissue extracts suggest a chemical mechanism against bacterial epibiosis[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2003, 43(3): 337-347.
- [76] HOLMSTRÖM C, EGAN S, FRANKS A, et al. Antifouling activities expressed by marine surface associated *Pseudomonas* species[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2002, 41(1): 47-58.
- [77] GRAM L, MELCHIORSEN J, BRUHN J B. Antibacterial activity of marine culturable bacteria collected from a global sampling of ocean surface waters and surface swabs of marine organisms[J]. Marine Biotechnology, 2010, 12(4): 439-451.
- [78] PENG S J, YE L J, LI Y X, et al. Metagenomic insights into jellyfish-associated microbiome dynamics during strobilation[J]. ISME Communications, 2024, 4(1): ycae036.
- [79] THOMPSON F L, IIDA T, SWINGS J. Biodiversity of vibrios[J]. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 2004, 68(3): 403-431.
- [80] BREKHMEN V, MALIK A, HAAS B, et al. Transcriptome profiling of the dynamic life cycle of the scyphozoan jellyfish *Aurelia aurita*[J]. BMC Genomics, 2015, 16(1): 74.
- [81] GOLD D A, KATSUKI T, LI Y, et al. The genome of the jellyfish *Aurelia* and the evolution of animal complexity[J]. Nature Ecology & Evolution, 2019, 3(1): 96-104.
- [82] YAMAMORI L, OKUIZUMI K, SATO C, et al. Comparison of the inducing effect of indole compounds on medusa formation in different classes of Medusozoa[J]. Zoological Science, 2017, 34(3): 173-178.
- [83] FUCHS B, WANG W, GRASPEUNTNER S, et al. Regulation of polyp-to-jellyfish transition in *Aurelia aurita*[J]. Current Biology, 2014, 24(3): 263-273.
- [84] PENG S J, YE L J, LI Y X, et al. Microbiota regulates life-cycle transition and nematocyte dynamics in jellyfish[J]. iScience, 2023, 26(12): 108444.
- [85] FRECKELTON M L, NEDVED B T, HADFIELD M G. Induction of invertebrate larval settlement; Different bacteria, different mechanisms?[J]. Scientific Reports, 2017, 7: 42557.

( 本文编辑: 曲丽梅 )