



pH、盐度和温度对海蜇耗氧率和排氨率的影响

张 硕^{1,2,3,4}, 陈 岱¹, 刘家林⁵, 孙 文¹, 张俊波^{1,3,4*}

(1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

2. 长江口水生生物监测与保护联合实验室, 上海 201306;

3. 上海海洋大学, 大洋渔业资源可持续开发省部共建教育部重点实验室, 上海 201306;

4. 上海海洋大学, 海洋牧场工程技术研究中心, 上海 201306;

5. 连云港市赣榆区宋庄镇农业技术服务中心, 江苏连云港 222144)

摘要: 为探究环境因子对海蜇耗氧率 (oxygen consumption rate, OCR) 和排氨率 (ammonia excretion rate, AER) 的影响, 实验通过室内培养, 测定了不同 pH 值、盐度和温度条件下, 海蜇幼蜇和成蜇的 OCR 和 AER 的变化特征。结果显示, 海蜇伞径与干重可用 $W=0.0022e^{0.1248D}$ 表示, $R^2=0.9724$ 。海蜇幼蜇和成蜇的 OCR 和 AER 受 pH 值、盐度和温度影响显著。海蜇幼蜇和成蜇的 AER 和 OCR 随 pH 值的升高呈现先增大后减小的趋势, 幼蜇和成蜇的 2 种代谢率分别在 pH 值为 7.0 和 7.5 时达到最大值, 同时收缩次数最多。海蜇幼蜇和成蜇的 AER 和 OCR 随盐度的升高呈现先增后减的趋势, 分别在盐度为 25 和 20 时达到峰值; 盐度为 20 时收缩力最强。不同规格海蜇的 OCR 随温度升高而增加; AER 则随温度升高呈先增大后减小的趋势, 25 °C 达到峰值。海蜇在 21 °C 时运动和进食最快, 温度低于 3 °C 或高于 35 °C 海蜇则停止运动。幼蜇的 AER Q_{10} 值为 0.767~4.362, OCR Q_{10} 值为 1.299~2.201; 成蜇 AER Q_{10} 值为 0.617~4.147, OCR Q_{10} 值为 0.714~2.519。不同条件下海蜇氧氮比 (O:N) 的平均值为 1.392 ± 0.424 , 表明其主要以蛋白质代谢为主。本研究通过对海蜇在不同条件下进行代谢实验, 探究了不同环境因子对海蜇的耗氧率和排氨率的影响, 为实现我国海蜇资源的科学管理和可持续性的开发利用提供了技术支撑。

关键词: 海蜇; pH 值; 盐度; 温度; 耗氧率; 排氨率

中图分类号: S 917.4

文献标志码: A

海蜇 (*Rhopilema esculentum*), 属刺胞动物门 (Cnidaria) 钵水母纲 (Scyphozoa) 根口水母目 (Rhizostomatidae), 是一种经济价值和营养价值都很高的可食用水母, 广泛分布于我国及其他多个亚洲国家的沿海地区。盛产海蜇的福建省闽江口历史上最高年渔获量曾高达 8 000 余 t^[1], 但从 1975 年起我国近海渔业资源就已出现了严重衰退, 自然水域中捕捞的海蜇难以满足市场的需求, 进而

推动了海蜇人工培育、增殖放流和池塘养殖的发展^[2]。因此, 开展不同条件下海蜇代谢的研究, 将有助于了解海蜇人工养殖中主要环境因子的作用机制, 从而掌握海蜇健康养殖过程中对环境参数进行合理有效的调整。

耗氧率 (oxygen consumption rate, OCR) 和排氨率 (ammonia excretion rate, AER) 是量化生物体能量代谢的重要指标, 可反映动物代谢的变化机

收稿日期: 2021-03-16 修回日期: 2021-04-22

资助项目: 上海市青年东方学者项目 (QD2017038); 海州湾国家级海洋牧场示范项目 (D8005-18-0188)

第一作者: 张硕 (照片), 从事海洋牧场、生态渔业工程研究, E-mail: s-zhang@shou.edu.cn

通信作者: 张俊波, 从事海洋生态系统数值模拟、渔业生态工程研究, E-mail: jb_zhang@shou.edu.cn



制和环境因素的影响^[3-4]。影响水生动物代谢的因素有很多, 内源性因素主要有质量、年龄、摄食以及健康情况等; 外源性因素有温度、盐度、光照等。关于海蜇呼吸和排泄的研究较少, 仅有陈炜等^[5]对海蜇的螵状体和碟状体进行了窒息点和耗氧量的测定。此外, 宋晶等^[6]发现海蜇在光照条件下的 OCR 和 AER 显著高于黑暗条件, 升温将加速海蜇代谢。海蜇对盐度适应能力较强^[7-8], 且在 pH 值为 6~9 的范围内均可正常生长^[8], 本实验拟就 pH 值、盐度和温度 3 种因子探讨海蜇正常生长状态下的代谢变化。通过测定海蜇的耗氧量、排氮量, 计算 OCR 和 AER 等指标来分析海蜇能量代谢的规律, 旨在了解不同环境因子对海蜇代谢的影响, 为海蜇生物学和生理学研究以及养殖管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验条件

实验于 2020 年 7 月进行, 实验海蜇为人工繁育苗, 来自于江苏省南通市通州湾新区某养殖场, 养殖温度为 21 °C, 盐度为 20, pH 值为 7.5, 溶解氧含量为 8.5~9.0 mg/L。选取表观健康的海蜇幼蜇 [伞径(D)(9.89±3.49) mm] 和成蜇 [伞径(26.52±16.52) mm] 个体各 250 只。实验开始前在恒温培养箱 (CIMO SPX-30085-II) 内暂养, 暂养过程中使用持续充氧, 每天测定温度、盐度、溶解氧和 pH 值, 保证实验因子维持在设定范围内。实验用水为经沉淀和过滤后的自然海水; 投喂饵料为人工孵化的卤虫无节幼体。pH 值实验组使用氢氧化钠溶液和盐酸溶液进行调节, 盐度实验组使用曝气过的自来水和海盐晶 (天津市滨海新区海生海水晶厂) 进行调节, 温度实验组通过培养箱直接调节。

1.2 pH 值、盐度和温度梯度的设定

pH 值梯度 按 pH 值分为 6.5、7.0、7.5、8.0、8.5 和 9.0 (±0.06) 6 个梯度, 采用 1 mol/L 的 NaOH 和 1 mol/L 的 HCl 调节海水的 pH 值, 使用梅特勒 S20K 精密 pH 仪测定海水 pH 值, 实验温度为 21 °C, 盐度为 20。

盐度梯度 按盐度分为 15、20、25 和 30 分为 4 个梯度, 采用曝气过的自来水和海盐晶配置调节海水盐度, 使用 Master-S 盐度计测定盐度, 实验温度为 21 °C, pH 值为 7.5。

温度梯度 按温度分为 5、10、15、20、25 和 30 °C 6 个梯度, 分别将不同实验组放入

CIMO SPX-30085-II 恒温培养箱, 调节实验温度, 实验盐度为 20, pH 值为 7.5。

1.3 实验方法

提前将实验对象放入相应的实验环境中, 驯化 24 h 后再进行实验。每个 pH 值、盐度和温度梯度实验组设置 3 个重复, 每个重复中分别放入 5 只消化腔排空、体态正常的海蜇, 另设置 1 个空白对照, 幼蜇和成蜇各进行 1 次实验。实验前使用 DOL1-MT01 溶氧仪测量水体中溶解氧的含量, 在用保鲜膜封闭瓶口的 500 mL 呼吸瓶中进行代谢, 2 h 后迅速测定水体溶解氧含量, 并给予空白对照以校正“水呼吸”以及测量时所造成的误差。按照 GB 17378.4—2007 次溴酸盐氧化法^[9]测得实验前后水体中氨氮的含量, 根据实验前后溶解氧和氨氮含量的变化计算 OCR 和 AER。测量海蜇伞径时, 将海蜇放入盛有少量海水的培养皿中, 待其伞部完全伸展开时, 用游标卡尺测量并记录伞径。测量海蜇干重时, 使用冷冻干燥机 (Christ Alpha 1-4) -54 °C 干燥 48 h 至其恒重, 后使用分析天平 (BS124S) 进行称重。

在 pH 值为 6~9、盐度为 15~35 和温度为 3~35 °C 的条件下, 各挑选体态健康的幼蜇和成蜇各 5 只, 分别进行培养, 记录不同实验组海蜇的收缩次数, 其余实验条件与养殖条件相同。

实验过程中操作人员严格遵守上海海洋大学实验动物伦理规范, 并按照上海海洋大学实验动物伦理委员会制定的规章制度执行。

1.4 数据处理与分析

海蜇代谢的指标采用 AER[mg/(g·h)]、OCR[mg/(g·h)]、 Q_{10} (温度系数) 和氧氮比 (O : N) 来表示。AER、OCR、 Q_{10} 和 O : N 比值的计算公式:

$$\text{AER} = \frac{(N_t - N_0) \times V}{m \times T} \quad (1)$$

$$\text{OCR} = \frac{(\text{DO}_t - \text{DO}_0) \times V}{m \times T} \quad (2)$$

$$Q_{10} = \left(\frac{R_2}{R_1} \right)^{\frac{10}{t_2 - t_1}} \quad (3)$$

$$\text{O} : \text{N} = \frac{\text{OCR}}{\text{AER}} \quad (4)$$

式中, N_0 (mg/L) 为实验前水中 NH_4^+ -N 含量, N_t (mg/L) 为实验结束时 NH_4^+ -N 含量, m (g) 为海蜇干重, T (h) 为实验时间, V (L) 为实验容器容积; DO_0 (mg/L) 为实验前水中溶解氧含量, DO_t (mg/L)

为实验结束时溶解氧含量; 温度系数 Q_{10} 为温度每升高 $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 海蜇 OCR 和 AER 的变化比率, R_2 和 R_1 分别为 t_2 和 t_1 温度下的代谢率; O : N 为海蜇耗氧和排氮的原子之比。

实验数据用 Excel 2019 和 SPSS 26.0 软件进行处理, 采用双因素方差分析, 邓肯法进行多重比较。

2 结果

2.1 海蜇伞径 (D) 和干重 (W) 的关系

对不同规格的海蜇分析其 OCR 和 AER, 结果显示, 海蜇的 D 和 W 存在明显的相关性, 可用 $W=0.0022e^{0.1248D}$ 表示, 相关系数 R^2 为 0.9724 (图 1)。

2.2 不同 pH 值下幼蜇和成蜇 OCR 和 AER 的变化

随着 pH 值的升高, 海蜇幼蜇和成蜇的 AER 和 OCR 均呈现先增加后减小的变化趋势, 不同 pH 值的 AER 和 OCR 差异显著 ($P<0.05$)。幼蜇的 AER 在 pH 值为 7.0~7.5 时显著大于其余组别, 最高为 $2.04\text{ mg}/(\text{g}\cdot\text{h})$; 成蜇的 AER 在 pH 值为 7.5 时最大, 为 $4.54\text{ mg}/(\text{g}\cdot\text{h})$, 该组与其余组别差异显著 ($P<0.05$)。当 pH 值为 8.5 时, 幼蜇 AER 值最小, 为 $0.44\text{ mg}/(\text{g}\cdot\text{h})$ 。pH 值为 7.0 和 7.5 的 2 组幼蜇的 AER 无显著性差异 ($P>0.05$); 当 pH 值大于 8.5 时幼蜇 AER 出现小幅度的增加, 但 2 组差异并不显著。二者关系式: $AER_{幼}=-0.0947pH^2+0.3862pH+1.3663$, 相关系数 R^2 为 0.7767。当 pH 值超过 7.5 后, 成蜇的 AER 逐渐减小; pH 值达到 9.0 时成蜇

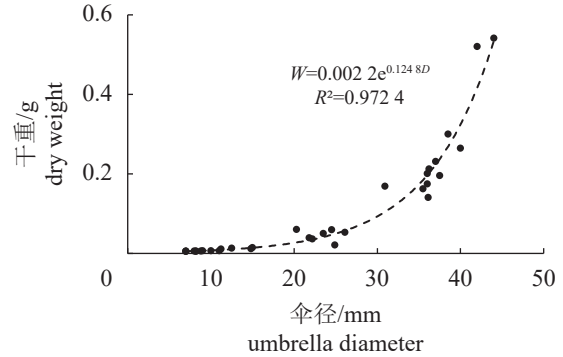


图 1 海蜇伞径和干重的关系

Fig. 1 The relationship between *R. esculenta* diameter of umbrella and dry weight

出现死亡。pH 值为 6.5、8.0、8.5 的 3 组成蜇 AER 无显著性差异 (图 2)。二者关系式: $AER_{成}=-0.3719pH^2+2.1074pH+0.1469$, 相关系数 R^2 为 0.6276。

幼蜇的 OCR 变化趋势类似, pH 值为 7.0 时其 OCR 最大, 为 $1.38\text{ mg}/(\text{g}\cdot\text{h})$, 该组与其他 5 组差异显著 ($P<0.05$)。当 pH 值超过 7.5 后, 幼蜇 OCR 无显著差异。二者关系式: $OCR_{幼}=0.0365pH^2-0.8722pH+4.6428$, 相关系数 R^2 为 0.5469。成蜇在 pH 值为 7.5 时 OCR 值最大, 为 $4.11\text{ mg}/(\text{g}\cdot\text{h})$, 且该组与其余组别差异显著 ($P<0.05$); pH 值超过 7.5 后, 成蜇的 OCR 逐渐减小; pH 值达到 9.0 时成蜇则出现死亡。pH 值为 6.5 和 8.0 的 2 组成蜇 OCR 无显著性差异, 其余几组均差异显著 ($P<0.05$) (图 2)。二者关系式: $OCR_{成}=-0.6502pH^2+3.5540pH+1.2669$, 相关系数 R^2 为 0.8620。

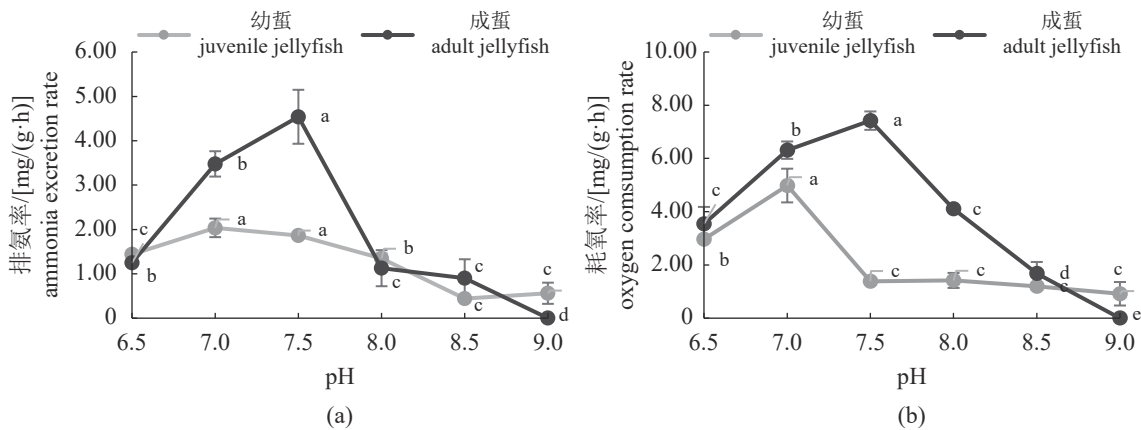


图 2 不同 pH 值条件下海蜇排氮率 (a) 和耗氧率 (b) 的变化

标有不同小写字母的组别表示有显著性差异 ($P<0.05$); 下同。

Fig. 2 Changes of ammonia excretion rate (a) and oxygen consumption rate (b) of *R. esculenta* under different pH conditions

Groups marked with different letters indicate significant differences ($P<0.05$); the same below.

2.3 不同盐度下幼蜇和成蜇 OCR 和 AER 的变化

随着盐度的升高, 幼蜇和成蜇的 AER 和 OCR 均呈先增大后减小的变化趋势。幼蜇在盐度为 25 时 AER 最大, 为 1.30 mg/(g·h), 且该组与其他 3 个盐度实验组幼蜇的 AER 差异极显著 ($P < 0.01$), 较其他 3 个盐度实验组增加了 142.46%; 而其他 3 个盐度实验组之间无显著差异 ($P > 0.05$)。盐度为 30 时 AER 最低, 为 0.50 mg/(g·h)。幼蜇

AER 与盐度 (S) 之间的关系式: $AER_{幼} = -0.2364S^2 + 1.2126S - 0.5332$, 相关系数 R^2 为 0.5015。成蜇在盐度为 20 时 AER 最大, 为 0.60 mg/(g·h), 且与其他 3 个盐度实验组差异极显著 ($P < 0.01$), 而这 3 组之间无显著差异; 盐度为 30 时 AER 值最小, 为 0.28 mg/(g·h)(图 3)。二者关系可用二项式表示: $AER_{成} = -0.1198S^2 + 0.5578S - 0.1810$, 相关系数 R^2 为 0.5725。

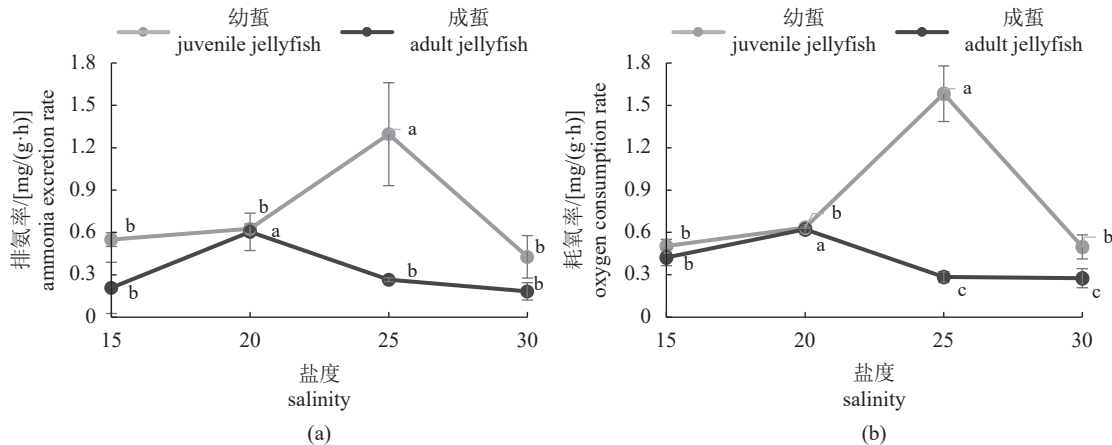


图 3 不同盐度海蜇排氨率 (a) 和耗氧率 (b) 的变化

Fig. 3 Changes of ammonia excretion rate (a) and oxygen consumption rate (b) of *R. esculenta* under different salinity conditions

幼蜇在盐度为 25 时 OCR 最大, 为 1.58 mg/(g·h), 且该组幼蜇 OCR 与其他 3 个盐度实验组差异极显著 ($P < 0.01$), OCR 较其他 3 个盐度实验组增加了 190.22%; 而其他 3 个盐度实验组之间无显著差异 ($P > 0.05$)。盐度为 30 时 OCR 值最低, 为 0.43 mg/(g·h)。二者关系式: $OCR_{幼} = -0.3041S^2 + 1.6136S - 0.9486$, 相关系数 R^2 为 0.5046。成蜇在盐度为 20 时 OCR 值最大, 为 0.62 mg/(g·h), 且与其他 3 个盐度实验组差异极显著 ($P < 0.01$); 盐度为 30 时 OCR 值最小, 为 0.18 mg/L。盐度为 15 时的 OCR 与其他 3 个盐度实验组差异极显著 ($P < 0.01$), 其余 2 个盐度实验组差异不显著 ($P > 0.05$) (图 3)。二者关系可用二项式表示: $OCR_{成} = -0.0522S^2 + 0.1838S + 0.3333$, 相关系数 R^2 为 0.5208。

2.4 不同温度下幼蜇和成蜇 OCR 和 AER 的变化

海蜇幼蜇和成蜇的 AER 随着温度的升高先增大后减小; OCR 整体随温度升高逐渐增大。

温度为 5 °C 的幼蜇实验组 AER 最小, 为 0.23 mg/(g·h); 温度为 25 °C 时 AER 最大, 为 1.31

mg/(g·h)。温度超过 25 °C 后幼蜇 AER 有所下降, 温度为 5 °C 和 10 °C 的 2 个幼蜇实验组与温度为 20 °C、25 °C 和 30 °C 的 3 个幼蜇实验组差异显著 ($P < 0.05$)。幼蜇 AER 与温度 (T) 之间的关系可用二项式表示: $AER_{幼} = -0.0241T^2 + 0.3778T - 0.1614$, 相关系数 R^2 为 0.9389。成蜇在 25 °C 时 AER 最大达到 1.31 mg/(g·h), 与 20 °C 的温度实验组之间无显著差异 ($P > 0.05$), 但与其他 4 个温度实验组差异显著 ($P < 0.05$); 温度为 5、10 和 15 °C 的 3 个成蜇实验组 AER 相差不大, 仅为 25 °C 成蜇实验组的 39%(图 4)。二者关系可用二项式表示: $AER_{成} = -0.0112T^2 + 0.2374T + 0.1634$, 相关系数 R^2 为 0.7173。

幼蜇的 OCR 与温度变化成正比, 30 °C 时 OCR 最大, 该组与其他 5 个温度实验组差异显著 ($P < 0.05$); 温度为 5、10 和 15 °C 的 3 个幼蜇实验组之间的 OCR 无显著差异 ($P > 0.05$); 其余实验组均差异极显著 ($P < 0.05$)。二者关系可用二项式表示: $OCR_{幼} = 0.0360T^2 - 0.0448T + 0.4697$, 相关系数 R^2 为 0.9847。30 °C 成蜇实验组的 OCR 最高为 1.32 mg/(g·h), 与其他 5 个温度实验组差异极

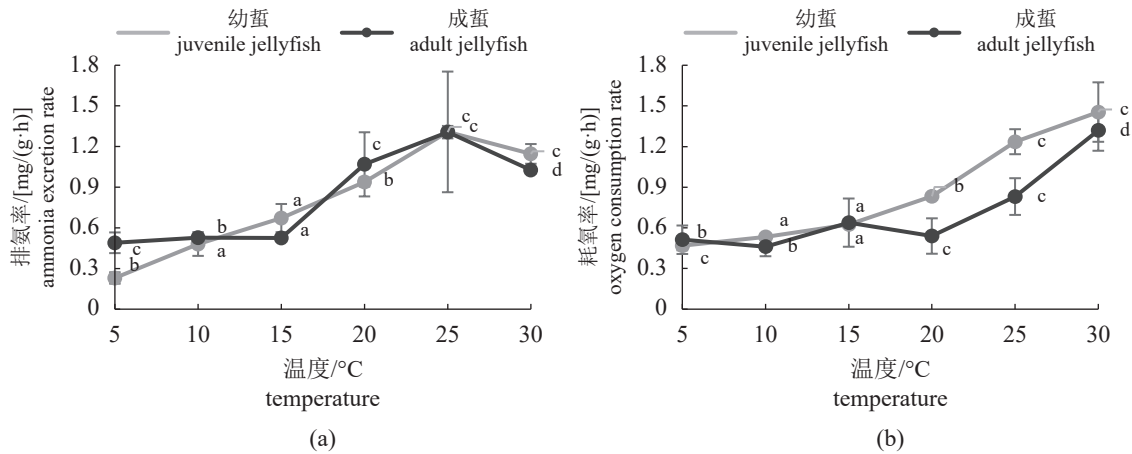


图 4 不同温度海蜇排氨率 (a) 和耗氧率 (b) 的变化

Fig. 4 Changes of ammonia excretion rate (a) and oxygen consumption rate (b) of *R. esculenta* under different temperature conditions

显著 ($P < 0.01$); 10 °C 时成蜇 OCR 最小, 为 0.46 mg/(g·h), 其余 4 个温度实验组之间无显著差异 ($P > 0.05$) (图 4)。二者关系可用二项式表示: $OCR_{成} = 0.0563T^2 - 0.2498T + 0.7375$, 相关系数 R^2 为 0.9258。

幼蜇的 AER Q_{10} 为 0.767~4.362, OCR Q_{10} 为 1.299~2.201; 成蜇 AER Q_{10} 为 -0.617~4.147, OCR Q_{10} 为 0.714~2.519。20~25 °C 时幼蜇的 OCR Q_{10} 最大, 幼蜇在 5~10 °C 时 AER Q_{10} 最大; 成蜇在 25~30 °C 时 OCR Q_{10} 最大, 成蜇的 AER Q_{10} 在 15~20 °C 时最大 (图 5)。

2.5 海蜇在不同 pH 值、盐度和温度条件下的收缩频率

实验观察到不同规格的海蜇随着 pH 值增加收缩频率先升高后降低。在 pH 值为 7.0~7.5 时,

收缩频率最高可达 154 次/min, 运动能力最强。当 pH 值小于 6.5 或者大于 8.5 时, 海蜇收缩次数大幅降低, 并出现停止进食的现象。海蜇随盐度的增加, 每分钟收缩次数先升高后降低。在盐度为 20~25 时收缩频率最快, 最高可达 141 次/min; 盐度超过 30 后海蜇运动能力明显下降, 当盐度达到 35 时停止进食, 收缩极其缓慢。海蜇幼蜇和成蜇的运动活力随温度升高先增强后降低: 3 °C 时海蜇成蜇和幼蜇运动极缓慢, 停止进食; 21 °C 最活跃, 收缩次数可达 147 次/min (成蜇和幼蜇无显著差异); 后随温度升高收缩次数逐渐减少, 35 °C 时几乎停止收缩和进食 (图 6)。

2.6 不同 pH 值、盐度和温度条件下海蜇的 O : N

不同 pH 值条件下海蜇 O : N 为 0.742~3.646,

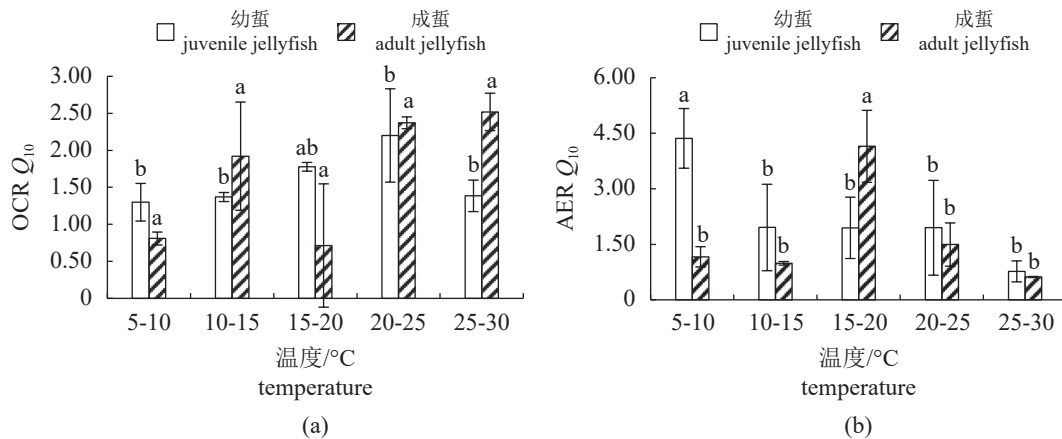


图 5 不同温度下海蜇呼吸 (a) 和排泄 (b) 的 Q_{10} 值

Fig. 5 Temperature coefficient Q_{10} values of respiration (a) and excretion (b) of *R. esculenta* under different temperature conditions

平均值为 1.871 ± 0.136 (图 7)。pH 值为 6.5~9.0 时, 随着 pH 值的增加, 幼蜚的 O : N 出现了 2 个峰值, 即当 pH 值为 7.0 时 O : N 达到 2.448; 当 pH 值为 8.5 时 O : N 达到 2.712。成蜚也出现了 2 个的峰值, 即当 pH 值为 6.5 时 O : N 达到 2.845, 当 pH 值为 8 时 O : N 达到 3.646。

4 个盐度梯度下海蜚的 O : N 为 0.916~2.032, 平均值为 1.245 ± 0.235 。随着盐度的增加, 幼蜚的 O : N 随之增加至盐度为 25 时达到最大值, 为 1.221; 之后随着盐度的增大, O : N 逐渐减小。成蜚在盐度为 15 时 O : N 值最大, 为 2.032; 后

随着盐度增加 O : N 先减小, 但当盐度大于 20 后有所增大。

温度为 5~30 °C 条件下, 海蜚的 O : N 在 0.505~2.035, 平均值为 1.062 ± 0.190 。幼蜚随温度升高先减小后增加, 5 °C 时幼蜚 O : N 值最大, 为 2.035; 20 °C 时 O : N 值最小, 为 0.888; 之后随着温度增加幼蜚 O : N 逐渐增加。成蜚 O : N 随温度变化的程度较为复杂, 5~10 °C 时, O : N 值随温度增加而减小; 10~15 °C 时, O : N 值随之增加; 15~20 °C 时随温度增加而减小; 20~30 °C 时随之增加而增大。在 30 °C 时成蜚 O : N 达到最大值 1.286。

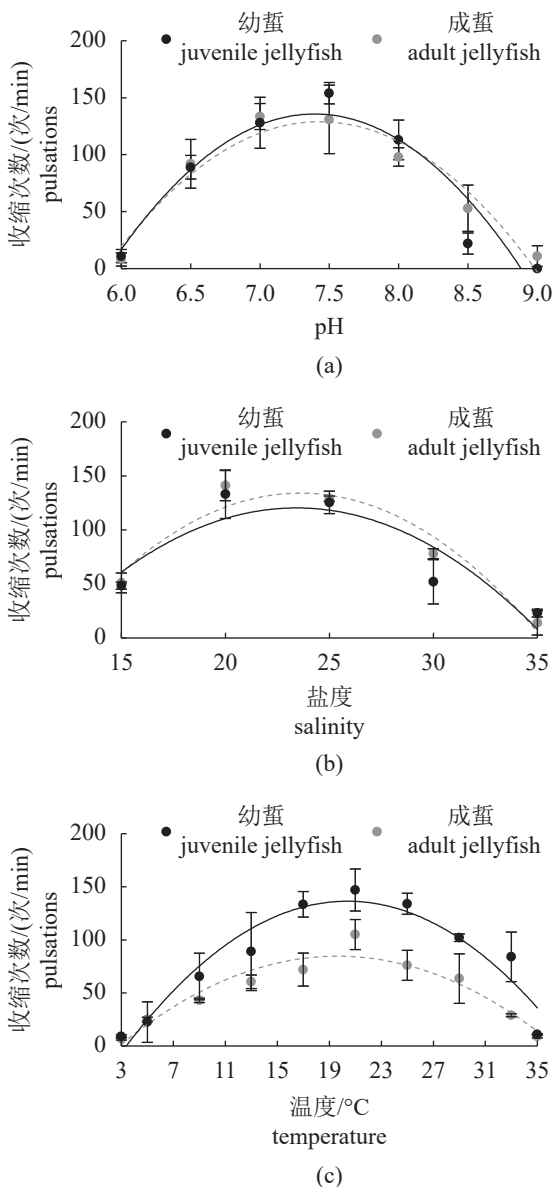


图 6 不同条件下海蜚的收缩次数

Fig. 6 The frequency of *R. esculenta* pulsations under different conditions

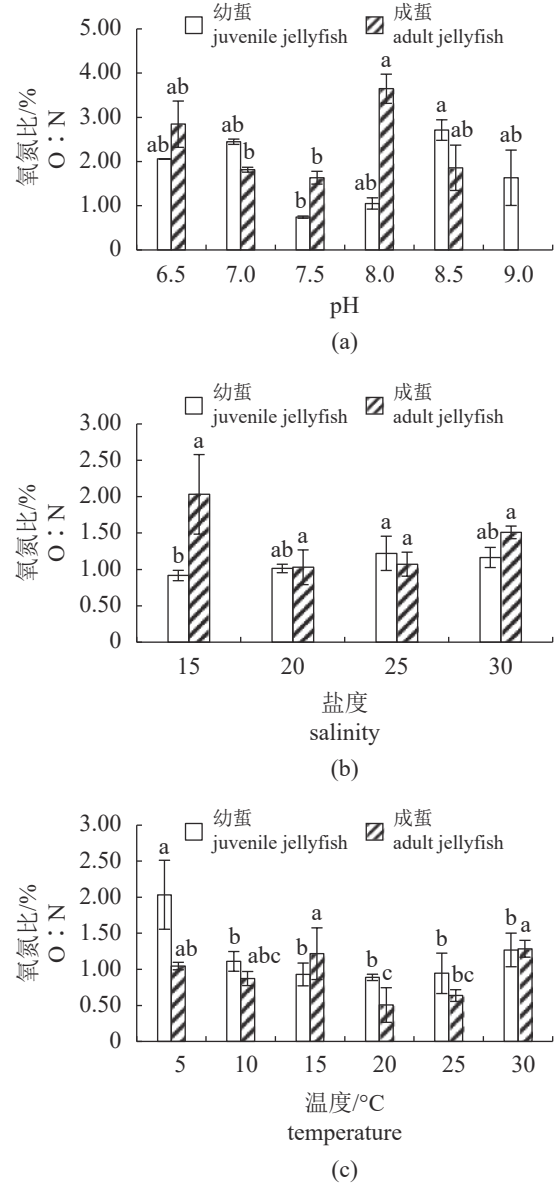


图 7 不同环境因子条件下海蜚的氧氮比

Fig. 7 O : N of *R. esculenta* under different conditions

3 讨论

3.1 pH 值、盐度和温度对海蜇 OCR 和 AER 的影响

不同水生动物对水体酸碱调节能力不同, 大多数鱼类、贝类和甲壳类的 OCR 和 AER 随水体 pH 值升高而升高, 但当 pH 值超过一定范围后, OCR 和 AER 将随之下降, 对斜带石斑鱼 (*Epinephelus coioides*)、马氏珠母贝 (*Pinctada fucata*)、尖紫蛤 (*Soletellina acuta*)、缢蛏 (*Sinonovacula constricta*) 和中华小长臂虾 (*Palaemonetes sinensis*) 等的研究结果与该观点相符^[10-14]。海蜇体表无覆盖物保护, 更易受水体 pH 值变化的影响。本研究中海蜇幼蜇和成蜇的 2 种代谢率与上述变化规律相同, 当 pH 值为 7.0~7.5 时, AER 和 OCR 2 种代谢率最大。当水体 pH 值超过动物可承受范围时, 鱼类会产生一种对不良环境有正向对抗效果的应激反应^[15], Bamber^[16] 研究发现, pH 值小于 7 时, *Venerupis decussata* 幼蛤壳长、组织干重会减小。实验观察到 pH 值为 7.0~7.5 时海蜇运动能力最强, 这是因为海蜇消化器官中起主要作用的蛋白酶在此条件下活性最大^[17], 海蜇的新陈代谢最快。当 pH 值为 7.5 时, 幼蜇和成蜇的 2 种代谢率出现较大的差异, 推测可能是不同生长阶段海蜇机体的各组织器官所占比重不同^[18], 发育程度不同从而影响了 OCR 和 AER 的比值大小, 具体原因仍需进一步的研究。本研究中 pH 值小于 7.0 时海蜇幼蜇和成蜇的 2 种代谢率均出现大幅减小, 其中幼蜇减少了 54.61%, 成蜇减少了 128.82%。成蜇在面对 pH 值改变时, 其代谢率随之改变的幅度更大。谷丽等^[7] 研究发现, 幼蜇在 pH 值小于 6.8 或高于 9.0 时运动和摄食速率开始减缓, 这与本实验结论相同。成蜇在 pH 值超过 9.0 的条件下全部死亡, 究其原因可能是成蜇含水量更大, 对 pH 值变化更敏感, 水体 pH 值的变化影响了海蜇的体液平衡, 破坏其生理机能而死亡。自然海洋对 pH 值的变化存在一定缓冲作用, 因此野外环境中的海蜇受水体 pH 值变化的可能性较小, 但在人工养殖中应注意对水环境进行适时的监控。

盐度是影响鱼类和浮游动物生命活动的重要因素之一。本实验中海蜇的 OCR 和 AER 随盐度的增加先增大后减小, 幼蜇在盐度为 25 时 OCR 和 AER 达到峰值, 成蜇的 2 个峰值出现在盐度为 20 时, 这与香螺 (*Neptunea cumingii*) 幼体、鲷

(*Mugil cephalus*)、浅色黄姑鱼 (*Nibea coibor*) 和尖紫蛤^[12, 19-21] 等动物的研究结果相同。海蜇渗透压调节能力较强, 对盐度有较高的耐受力, 可适应 20 个单位的盐度变化^[7]。当盐度过低或过高时, 多种贝类^[11, 21] 会关闭贝壳以抵御环境的变化而保护自身, 海蜇在不适宜的盐度条件下同样会自发的降低代谢, 减小能量的消耗, 且日龄越大的海蜇对盐度变化的耐受力更强。实验发现, 当盐度为 20~25 时, 不同规格的海蜇进食速率最快。在 15~20 的盐度范围内, 成蜇 OCR 和 AER 变化的速度更快; 20~30 的盐度范围内, 幼蜇变化的速度更快, 说明成蜇对盐度变化的适应性强于幼蜇。

水生动物的生长发育与温度变化密切相关, 温度对动物代谢的影响包括急性作用和慢性作用, 对无脊椎动物来说主要以急性作用为主^[22-23], 常用 Q_{10} 来表示生物体内反应速率和温度的关系。对海蜇来说, 一定程度的升温刺激其神经感官, 加快搏动, 耗氧变大, 胃腔消化加速, AER 和 OCR 随之增加。海蜇在一定温度范围内 AER 和 OCR 随温度升高而增大, 与硬壳蛤 (*Mercenaria mercenaria*)、香螺、虾夷扇贝 (*Patinopecten yessoensis*)、波纹龙虾 (*Panulirus homarus*) 和保罗美对虾 (*Farfantepenaeus paulensis*) 等动物的代谢规律相似^[24-27]。在可适应温度范围内, 随着温度升高, 酶活性增加, 组织代谢加速, 产生更多的氨和尿素, 代谢率随之增大; 当超过一定温度范围后, 组织代谢陷入麻痹逐渐停滞^[17, 28], 这也解释了本研究中幼蜇和成蜇在超过 25 °C 后, 其 AER 均出现不同程度减小。在 5~15 °C 的条件下, 幼蜇的 AER 和 OCR 随温度升高而缓慢增加, 但差异不显著; 在 20~25 °C 时幼蜇的 OCR 随温度升高而增加的速率最快, 且此时的 Q_{10} 最大, 说明幼蜇在这个范围内呼吸代谢更易受温度影响; 幼蜇在 5~10 °C 时的 AER Q_{10} 最大, 且此阶段 AER 增加的速率最快。成蜇在 25~30 °C 时的 OCR Q_{10} 最大, 且此时 OCR 增大的速率最大, 说明在这个范围内成蜇对温度变化更为敏感, 升温将使其呼吸加速; 成蜇的 AER Q_{10} 在 15~20 °C 时最大, 此阶段的 AER 与温度成反比关系。海蜇不同生长阶段所处的环境温度不同, 我国人工养殖海蜇通常在 5 月投放稚蜇幼苗^[29], 7—8 月幼体生长最为迅速^[30], 达到收获规格, 成蜇生长的环境温度较幼蜇来说更高, 因此温度变化对其代谢的调控作用也存在差异。

3.2 能量物质分析

O : N 比值表示动物代谢蛋白质与脂肪、碳水化合物化物的比率, 尽管有学者认为 O : N 的变化还不能表示动物体最终生长大小与生长速率的直接关系^[31], 但诸多研究表明 O : N 的变化与动物机体受环境影响密切相关^[12-13,25], 比值越大表示动物体内依靠脂肪和碳水化合物代谢产生的能量就越多^[32]。有研究表明 O : N 比值小于 7 时, 机体主要依赖于蛋白质的代谢^[33]。绝大多数水生动物是靠蛋白质代谢提供能量^[34], 海蜇亦是如此。海蜇身体构造独特, 身体约 70% 的成分由水构成, 碳水化合物和脂肪含量很少^[35], 这也解释了本研究中海蜇的 O : N 平均值较低的现象, 平均值仅为 1.392 ± 0.424 。幼蜇的平均 O : N 值小于成蜇, 表明幼蜇机体生长发育的能量主要来源于蛋白质的消耗, 而成蜇除此之外还有海油等其他能量来源。

pH 值超过鱼类可承受范围将直接影响生理机能, 紊乱代谢而致其死亡^[11]。幼蜇和成蜇在 pH 值为 7.5 时 O : N 值最小 (暂不考虑成蜇在 pH 值为 9.0 时发生死亡), 说明此时海蜇体内蛋白质的消耗程度最大。当 pH 值低于 7.5 或超过 8.0 时, 海蜇的 O : N 值均有所增大, 说明海蜇在水体 pH 值超过最适宜的范围时会减小蛋白质的消耗, 增大脂肪和碳水化合物的代谢。成蜇和幼蜇在盐度为 20~30 期间 O : N 差异不大, 也反映了海蜇对盐度的高耐受力; 幼蜇变化幅度小于成蜇, 说明海蜇对盐度变化的敏感性不高, 且幼蜇对盐度的耐受力高于成蜇。多项研究表明, 多种贝类在盐度过低时会出现迅速关闭贝壳等行为^[11, 13, 36], 海蜇同样会在盐度突变时作出应答反应。观察发现, 当盐度超过 35 时海蜇运动能力变差, 收缩次数减少, 慢慢停止进食; 当盐度较低时, 成蜇的 O : N 值大幅增加, 降低机体自身代谢。温度为 20 °C 时, 幼蜇和成蜇的 O : N 值最小, 降温或升温处理都将影响其 O : N 值的变化。仙女水母 (*Cassiopea* sp.) 在突然升温或降温时会做出增加湿重和改变搏动频率等应答行为^[37]。本实验中海蜇幼蜇在温度为 5 °C 时 O : N 值较大, 表明海蜇在极端条件下同样会做出应激反应, 改变代谢的方式以适应环境的变化。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

参考文献 (References):

- [1] 卢振彬, 颜尤明, 戴泉水. 闽江口海蜇渔业生态学研究[J]. *应用生态学报*, 1999, 10(3): 341-344.
Lu Z B, Yan Y M, Dai Q S. Fishery ecology of jellyfish at Minjiang River estuary[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1999, 10(3): 341-344 (in Chinese).
- [2] You K, Ma C H, Gao H W, et al. Research on the jellyfish (*Rhopilema esculentum* Kishinouye) and associated aquaculture techniques in China: current status[J]. *Aquaculture International*, 2007, 15(6): 479-488.
- [3] 吴斌, 廖思明, 兰国宝. 水生无脊椎动物氮排泄研究概述[J]. *广西科学*, 2008, 15(1): 92-96.
Wu B, Liao S M, Lan G B. General studies on the nitrogenous excretion of aquatic invertebrates[J]. *Guangxi Sciences*, 2008, 15(1): 92-96 (in Chinese).
- [4] 崔奕波. 鱼类生物能量学的理论与方法[J]. *水生生物学报*, 1989, 13(4): 369-383.
Cui Y B. Bioenergetics of fishes: theory and methods[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1989, 13(4): 369-383 (in Chinese).
- [5] 陈炜, 蒋双. 海蜇螅状幼体和碟状幼体窒息点和耗氧量的初步测定[J]. *水产科学*, 1995, 14(2): 14-16.
Chen W, Jiang S. Preliminary determination of the lethal DO concentration and oxygen consumption on scyphistoma and ephyra of jellyfish, *Rhopilema esculenta*[J]. *Fisheries Science*, 1995, 14(2): 14-16 (in Chinese).
- [6] 宋晶, 李晓东, 吴垠, 等. 不同光照、温度及不同规格海蜇耗氧率和排氮率的测定[J]. *水产科学*, 2010, 29(3): 147-151.
Song J, Li X D, Wu Y, et al. Oxygen consumption and ammonia excretion in jellyfish *Rhopilema esculenta* with various sizes under different illumination and temperature[J]. *Fisheries Science*, 2010, 29(3): 147-151 (in Chinese).
- [7] 谷丽, 郭敏, 刘宏艳, 等. pH、盐度和溶氧对海蜇幼蜇生长的影响[J]. *大连水产学院学报*, 2005, 20(1): 41-44.
Gu L, Guo M, Liu H Y, et al. The physical-chemical factors affecting jellyfish *Rhopilema esculenta* breeding[J]. *Journal of Dalian Fisheries University*, 2005, 20(1): 41-44 (in Chinese).
- [8] 黄鸣夏, 王永顺, 孙忠. 温度和盐度对海蜇碟状体生长及发育的影响[J]. *浙江水产学院学报*, 1987, 6(2): 105-110.
Huang W X, Wang Y S, Sun Z. The effects of temperature and salinity on the growth and development of the discoid stage of jellyfish *Rhopilema esculenta*[J]. *Journal of Zhejiang University of Fisheries*, 1987, 6(2): 105-110 (in Chinese).

- ure and salinity on the growth and development of the ephyrae of the jellyfish (*R. esculenta* K.)[J]. *Journal of Zhejiang College of Fisheries*, 1987, 6(2): 105-110 (in Chinese).
- [9] 中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会. GB 17378.4—2007 海洋监测规范 第4部分: 海水分析[S]. 北京: 中国标准出版社, 2007: 10.
General Administration of Quality Supervision, Inspection and Quarantine of the People's Republic of China, Standardization Administration. GB 17378.4—2007 The specification for marine monitoring—Part 4: seawater analysis[S]. Beijing: Standards Press of China, 2007: 10 (in Chinese).
- [10] 黄建盛, 陈刚, 张健东, 等. 温度、pH及体重对低盐水体下斜带石斑鱼幼鱼耗氧率与排氨率的影响[J]. *动物学杂志*, 2016, 51(6): 1038-1048.
Huang J S, Chen G, Zhang J D, *et al.* Effects of temperature, pH and body wet weigh on oxygen consumption rate and ammonia excretion rate of orange-spotted grouper *Epinephelus coioides* juveniles cultured in low-salt water[J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2016, 51(6): 1038-1048 (in Chinese).
- [11] 刘建业, 喻达辉, 李金碧. 盐度和pH对合浦珠母贝 (*Pinctada fucata*)耗氧率和排氨率的影响[J]. *海洋与湖沼*, 2011, 42(4): 603-607.
Liu J Y, Yu D H, Li J B. Effects of salinity and pH on oxygen consumption and ammonia excretion rates in *Pinctada fucata*[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2011, 42(4): 603-607 (in Chinese).
- [12] 黄洋, 黄海立, 林国游, 等. 盐度、pH和规格对尖紫蛤 (*Soletellina acuta*)耗氧率和排氨率的影响[J]. *海洋与湖沼*, 2013, 44(1): 120-125.
Huang Y, Huang H L, Lin G Y, *et al.* Effects of salinity, pH and sizes on oxygen consumption rate and ammonia excretion rate of *Soletellina acuta*[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2013, 44(1): 120-125 (in Chinese).
- [13] 范德朋, 潘鲁青, 马牲, 等. 盐度和pH对缢蛏耗氧率及排氨率的影响[J]. *中国水产科学*, 2002, 9(3): 234-238.
Fan D P, Pan L Q, Ma S, *et al.* Effects of salinity and pH on oxygen consumption rate and ammonia excretion rate in *Sinonovacula constricta*[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2002, 9(3): 234-238 (in Chinese).
- [14] 姜宏波, 包杰, 姜春玖, 等. pH对中华小长臂虾存活及呼吸代谢的影响[J]. *动物学杂志*, 2017, 52(2): 322-330.
Jiang H B, Bao J, Jiang C J, *et al.* Effects of pH on survival and respiratory metabolism of Chinese grass shrimp (*Palaemonetes sinensis*)[J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2017, 52(2): 322-330 (in Chinese).
- [15] 唐贤明, 隋翌, 田景波, 等. 盐度对大菱鲆幼鱼耗氧率和排氨率的影响[J]. *南方水产*, 2006, 2(4): 54-58.
Tang X M, Sui Z, Tian J B, *et al.* Effects of salinity on metabolic rate of juvenile turbot (*Scophamus maximus*)[J]. *South China Fisheries Science*, 2006, 2(4): 54-58 (in Chinese).
- [16] Bamber R N. The effects of acidic sea water on young carpet-shell clams *Venerupis decussata* (L.) (Mollusca: Veneracea)[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1987, 108(3): 241-260.
- [17] 宋晶, 李晓东, 吴垠. 温度、pH对海蜆(*Rhopilema esculenta*)主要消化酶活力的影响[J]. *山西农业大学学报(自然科学版)*, 2015, 35(1): 11-16.
Song J, Li X D, Wu Y. Effects of temperature and pH on the activities of digestive enzymes in *Rhopilema esculenta*[J]. *Journal of Shanxi Agricultural University (Natural Science Edition)*, 2015, 35(1): 11-16 (in Chinese).
- [18] 刘顶海, 张继红, 陈四清, 等. 海蜆浮游幼体形态特征和生长规律的研究[J]. *渔业科学进展*, 2011, 32(3): 51-56.
Liu D H, Zhang J H, Chen S Q, *et al.* Study on the morphological and growth characteristics of *Rhopilema esculenta*: from ephyra to juvenile jellyfish[J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2011, 32(3): 51-56 (in Chinese).
- [19] 李加儿, 刘士瑞, 区又君, 等. 浅色黄姑鱼幼鱼耗氧率、排氨率及窒息点的初步研究[J]. *海洋学报*, 2008, 30(5): 165-170.
Li J E, Liu S R, Ou Y J, *et al.* A preliminary study on oxygen consumption rate, ammonia excretion rate and asphyxiation point of fry of chu's croaker *Nibea coibor*[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2008, 30(5): 165-170 (in Chinese).
- [20] 李加儿, 曹守花, 区又君, 等. 温度、盐度和pH对鲷幼鱼耗氧率、排氨率以及窒息点的影响[J]. *中国水产科学*, 2014, 21(5): 954-962.
Li J E, Cao S H, Ou Y J, *et al.* Influence of temperature, salinity, and pH on oxygen consumption rate, ammonia excretion rate, and suffocation point in juvenile *Mugil cephalus*[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2014, 21(5): 954-962 (in Chinese).
- [21] 张旭峰, 杨大佐, 周一兵, 等. 温度、盐度对香螺幼螺耗氧率和排氨率的影响[J]. *大连海洋大学学报*, 2014, 29(3): 251-255.

- Zhang X F, Yang D Z, Zhou Y B, *et al.* Impacts of temperature and salinity on oxygen consumption rate and ammonia excretion rate in juvenile whelk *Neptunea cumingi*[J]. *Journal of Dalian Ocean University*, 2014, 29(3): 251-255 (in Chinese).
- [22] 蒲德永, 丁雨箫, 刘小红, 等. 温度和摄食率对鲈鲤幼鱼摄食代谢特征的影响[J]. *水产学报*, 2021, 45(10): 1634-1641.
- Pu D Y, Ding Y X, Liu X H, *et al.* Effects of temperature and feeding rate on postprandial metabolic response in juvenile *Percocypris pingi*[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2021, 45(10): 1634-1641 (in Chinese).
- [23] Cheung S G, Lam S W. Effect of salinity, temperature and acclimation on oxygen consumption of *Nassarius festivus* (Powys, 1835) (Gastropoda: Nassariidae)[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 1995, 111(4): 625-631.
- [24] 柴雪良, 方军, 林志华, 等. 温度对美国硬壳蛤滤食率、耗氧率和排氨率的影响[J]. *海洋科学*, 2005, 29(8): 33-36.
- Chai X L, Fang J, Lin Z H, *et al.* Effects of temperature on filtra, oxygtionen consumption and ammonia excretion of *Mercenaria mercenaria*[J]. *Marine Sciences*, 2005, 29(8): 33-36 (in Chinese).
- [25] 徐东, 张继红, 王文琪, 等. 温度变化对虾夷扇贝耗氧率和排氨率的影响[J]. *中国水产科学*, 2010, 17(5): 1101-1106.
- Xu D, Zhang J H, Wang W Q, *et al.* Effects of temperature elevation on oxygen consumption rate and ammonia excretion rate of *Patinopecten yessoensis*[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2010, 17(5): 1101-1106 (in Chinese).
- [26] 梁华芳, 赵运添, 黄东科. 波纹龙虾耗氧率和窒息点的研究[J]. *水产养殖*, 2012, 33(4): 1-4.
- Liang H F, Zhao Y T, Huang D K. Study on the oxygen consumption rate and the asphyxiated point of *Panulirus homarus*[J]. *Journal of Aquaculture*, 2012, 33(4): 1-4 (in Chinese).
- [27] Barbieri E, de Medeiros A M Z, Henriques M B. Oxygen consumption and ammonia excretion of juvenile pink shrimp (*Farfantepenaeus paulensis*) in culture: temperature effects[J]. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 2016, 49(1): 19-25.
- [28] 王瑁, 丘书院. 花尾胡椒鲷幼鱼内、外源性氮和总氮排泄率的研究[J]. *热带海洋学报*, 2001, 20(3): 87-92.
- Wang M, Qiu S Y. Studies on excretion rate of endogenous. exogenous and total nitrogen of juvenile *Plecto-rhynchus cinctus* temminck[J]. *Jouranal of Tropical Oceanography*, 2001, 20(3): 87-92 (in Chinese).
- [29] 李云峰, 李玉龙, 周遵春, 等. 我国北方地区海蜇池塘养殖技术研究进展[J]. *水产科学*, 2020, 39(2): 286-291.
- Li Y F, Li Y L, Zhou Z C, *et al.* Pond culture of edible jellyfish *Rhopilema esculentum* in north china coast: research progress[J]. *Fisheries Science*, 2020, 39(2): 286-291 (in Chinese).
- [30] Yasuda T. Ecological studies on the jelly-fish, *Aurelia aurita* in urazoko bay, fukui prefecture- IV: monthly change in the bell-length composition and breeding season[J]. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1971, 37(5): 364-370.
- [31] Widdows J. Physiological indices of stress in *Mytilus edulis*[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1978, 58(1): 125-142.
- [32] Bayne B L, Newell R C. 9-physiological energetics of marine molluscs[M]//Saleuddin A S M, Wilbur K M. *The Mollusca*. Cambridge: Academic Press, 1983: 407-515.
- [33] 刘鹏远, 张春霞, 赵本良, 等. 盐胁迫对福寿螺耗氧率和排氨率的影响[J]. *中国生态农业学报(中英文)*, 2020, 28(7): 1072-1078.
- Liu P Y, Zhang C X, Zhao B L, *et al.* Effects of salinity stress on the oxygen consumption and ammonia excretion rates of the invasive fresh snail *Pomacea canalicularata*[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2020, 28(7): 1072-1078 (in Chinese).
- [34] 吴文广, 张继红, 方建光, 等. 盐度对不同规格泥螺耗氧率和排氨率的影响[J]. *生态学杂志*, 2013, 32(9): 2457-2461.
- Wu W G, Zhang J H, Fang J G, *et al.* Effects of salinity on oxygen consumption and ammonia excretion rate of different sizes of *Bullacta exarata*[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2013, 32(9): 2457-2461 (in Chinese).
- [35] 刘希光. 海蜇的化学组成及其生物活性研究 [D]. 青岛: 中国科学院研究生院(海洋研究所), 2004.
- Liu X G. Studies on chemical components and biological activities of jellyfish (*Rhopilema esculentum* Kishinouye)[D]. Qingdao: The Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, 2004 (in Chinese).
- [36] Buckingham M J, Freed D E. Oxygen consumption in the prosobranch snail *Viviparus contectoides* (Mollusca: Gastropoda) —II. Effects of temperature and pH[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Chinese Water Culture Society* sponsored by China Society of Fisheries

- Physiology*, 1976, 53(3): 249-252.
- [37] Aljbour S M, Zimmer M, Kunzmann A. Cellular respiration, oxygen consumption, and trade-offs of the jellyfish *Cassiopea* sp. in response to temperature change[J]. *Journal of Sea Research*, 2017, 128: 92-97.

Effect of pH, salinity and temperature on the oxygen consumption rate and ammonia excretion rate of *Rhopilema esculenta*

ZHANG Shuo^{1,2,3,4}, CHEN Dai¹, LIU Jialin⁵, SUN Wen¹, ZHANG Junbo^{1,3,4*}

(1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

2. Joint Laboratory for Monitoring and Conservation of Aquatic Living Resources in the Yangtze Estuary, Shanghai 201306, China;

3. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

4. Engineering Technology Research Center of Marine Ranching, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

5. Agricultural Technology Service Center of Songzhuang Town, Ganyu District, Lianyungang 222144, China)

Abstract: *Rhopilema esculenta* is a common jellyfish with high economic value in the coastal areas of China. In order to explore the effects of changes in environmental factors on oxygen consumption rate (OCR) and ammonia excretion rate (AER), this study was conducted through indoor culture to analyze the change characteristics of OCR and AER of juvenile and adult *R. esculenta* under different pH, salinity and temperature conditions. The results showed that the diameter and dry weight of *R. esculenta* umbrella can be expressed by $W=0.0022e^{0.1248D}$ and $R^2=0.9724$. The changes of the AER and OCR of juvenile and adult *R. esculenta* were significantly affected by pH, salinity and temperature. The AER and OCR of juvenile and adult *R. esculenta* increased first and then decreased with the increase of pH. Juvenile and adult *R. esculenta* reached their two max metabolic rates at pH=7 and pH=7.5 respectively, while the frequency of pulsations was the highest. The AER and OCR of juvenile and adult *R. esculenta* showed a trend of increasing first and then decreasing with the increase in salinity, reaching their maximum when the salinity was 25 and 20 respectively, which had the strongest contraction force when the salinity was 20. The OCR of *R. esculenta* with different sizes increased with increasing temperature; while AER increased first and then decreased, reaching its maximum at 25 °C. *R. esculenta* moved and fed at the fastest speed when the temperature was 21 °C, and almost stopped moving when the temperature was lower than 3 °C or higher than 35 °C. The AER Q_{10} of juvenile *R. esculenta* was 0.767-4.362, while the OCR Q_{10} was 1.299-2.201; the AER Q_{10} of adult *R. esculenta* was 0.617-4.147, and the OCR Q_{10} was 0.714-2.519. In this study, the average value of O : N of *R. esculenta* under different conditions was 1.392±0.424, indicating that *R. esculenta* metabolized mainly by consuming protein. This research through the study of the metabolic experiment of *R. esculenta* under different conditions, explored the effects of different environmental factors on *R. esculenta* rate of oxygen consumption ammonia excretion rate, to achieve the scientific management of the *R. esculenta* resources in China and provides the technical support for sustainable development and utilization.

Key words: *Rhopilema esculenta*; pH; salinity; temperature; oxygen consumption rate (OCR); ammonia excretion rate (AER)

Corresponding author: ZHANG Junbo. E-mail: jb_zhang@shou.edu.cn

Funding projects: Shanghai Young Oriental Scholar Project (QD2017038); Haizhou Bay National Marine Ranch Demonstration Project (D8005-18-0188)