

# 黄斑海蜇的生活史及几种钵水母类螅状体 形态特征的比较

刘春洋 王文波\* 董婧 王燕青 周泓 孙明 鹿志创 于旭光  
(辽宁省海洋水产科学研究院 辽宁省海洋水产分子生物学重点实验室, 大连 116023)

**摘要** 以北部湾采捕黄斑海蜇 *Rhopilema hispidum* vanhoffen, 1888 为亲体, 通过人工繁殖的方法获得浮浪幼虫。在实验室培育条件下, 对浮浪幼虫、螅状幼体、横裂幼体、碟状幼体和幼水母等多次变态发育过程进行了系统观察, 描述了各发育阶段形态变化。首次报告了这个种的生活史, 并比较了几种钵水母类螅状体的形态特征。

**关键词** 黄斑海蜇 胚胎发育 生活史 几种螅状体 形态特征

**中图分类号** Q959.1 **文献标识码** A **文章编号** 1000-7075(2009)04-0102-06

## The life history of *Rhopilema hispidum* and comparison of morphological characteristics among some scyphistomae

LIU Chun-yang WANG Wen-bo\* DONG Jing WANG Yan-qing  
ZHOU Hong SUN Ming LU Zhi-chuang YU Xu-guang

(Liaoning Ocean and Fisheries Science Research Institute, Liaoning Key Lab of Ocean and Fisheries Molecular Biology, Dalian 116023)

**ABSTRACT** The planulae were obtained with the method of artificial reproduction, using medusa *Rhopilema hispidum* broodstock caught in Beibu Bay. The developmental stages of, *R. hispidum* from planula, scyphistoma, strobila and ephyra to young medusa were observed in laboratory condition. The life history of *R. hispidum* was reported for the first time, and the comparison of morphological characteristics among some scyphistomae were carried out.

**KEY WORDS** *Rhopilema hispidum* Embryogenesis Life history Some scyphistomae Morphological characteristics

黄斑海蜇 *Rhopilema hispidum* vanhoffen 隶属于钵水母纲 Siphonozoa、根口水母目 Rhizostomeae、海蜇属 *Rhopilema*, 为大型食用水母, 有较高的经济价值。本种为亚热带近岸种类, 分布于日本、菲律宾、越南、泰国、马来西亚、印度尼西亚沿海、红海和印度洋等。在我国分布于福建南部、广东、香港和广西沿海一带(洪惠鑫等 1978), 为我国南部海域的重要渔业资源。

我国沿海有捕捞价值的大型食用水母有海蜇 *Rhopilema esculenta*、黄斑海蜇、沙海蜇 (*Stomolophus melea*—

辽宁省自然科学基金(20052150)资助

\* 通讯作者。E-mail: wangwenbo1963@hotmail.com, Tel: (0411)84691058

收稿日期: 2008-09-26; 接受日期: 2009-04-15

作者简介: 刘春洋(1951-), 男, 副研究员, 主要从事水母类和渔业资源研究。E-mail: cyliu51@126.com

gris L. Agassiz, 1860)、叶腕海蜇 *Lobonema smithi* 和拟叶腕海蜇 *Lobonemoides gracilis*。对其生活史进行研究的仅有海蜇(丁耕芜等 1981)和沙海蜇(Calder *et al.* 1982)。迄今为止,对黄斑海蜇研究的报道只限于形态结构(洪惠鑫等 1978)、药用价值(Othman *et al.* 1997)及生态习性(蒋双 2002)等方面。而关于黄斑海蜇的有性繁殖过程,包括无性世代的形态和发育、横裂生殖及碟状体的形成以及碟状体到幼水母的发育等,即黄斑海蜇的生活史尚未见报道。查明黄斑海蜇的生活史,对研究黄斑海蜇的生殖生物学、发育生物学、自然种群的数量变化以及这一物种资源的合理利用都具有重要意义。

通过对黄斑海蜇性成熟水母体的蓄养,获得了大量的受精卵。在实验室内开放的水体中培育,观察了黄斑海蜇生活史的发育变态过程(图 1),并对形态变化的整个过程进行了描述。

## 1 材料与方法

### 1.1 浮浪幼虫的培育

2006 年 4 月 21 日自北部湾(广西)沿海捕获伞径为 400~600 mm 的性成熟黄斑海蜇 10 头,其中雌性 6 头,雄性 4 头,蓄养在容积为 12 m<sup>3</sup> 的水泥池中。培养用水为沿岸经沙滤后的自然海水,水温 24~26 °C,盐度 23~25, pH 8.0~8.5。于当天 21:00 时将雌、雄各 1 头移至容积为 0.8 m<sup>3</sup> 的圆桶中;24:00 时桶底即见有大量受精卵,取受精卵置于玻璃培养皿中,用体视显微镜进行连续观察。次日 6:00 时大部分受精卵完成了卵裂过程,浮浪幼虫开始游动。在圆桶内悬挂 300 mm×400 mm 的附着片 10 个。约经 3 d 附着片上已见 4 触手的螅状体,数量约 2×10<sup>4</sup> 个。附着片空运到大连,于辽宁省海洋水产科学研究院实验室内进行培育。

### 1.2 螅状体的培育

螅状体在容积为 20 L 的水槽中培养,培育用水为大连黑石礁近岸的自然海水,经黑暗沉淀、砂滤后使用。盐度 31~32, pH 7.8~8.2,水温控制在 26 °C。间隔 1 d 后,将卤虫的无节幼体磨碎后投喂,喂后约 0.5 h 换水。经 10~20 d 的培育,螅状体由 4 触手逐渐生长至 16 触手,体长 1~2 mm。再经 10~15 d 的培育,螅状体开始横裂生殖,产生有性世代的碟状幼体,直径 2~3 mm,营浮游生活。

### 1.3 碟状体的培育

碟状幼体的培育是在容积为 1 L 的玻璃水槽中进行的,以空气压缩机充气,使之在水槽中分布均匀。以卤虫幼体为饵料。每天充分投喂 1 次,投喂 0.5 h 后换水。碟状幼体经 30 d 的培育,伞径达 15~20 mm,此时口腕和肩板已形成,中央口趋于封闭,变态为幼蜇。

## 2 结果

### 2.1 受精卵(Fertilized egg)的发育(图版 I-1、2)

受精卵球状,具梨形膜,第 1 极体和第 2 极体明显,乳白色,卵径 90~120 μm。在 24 °C 下经 0.5 h 受精卵发生凹陷,并开始分裂,卵裂为完全均等型。约经 5 h 逐步形成囊胚;囊胚形成后约 0.5 h,开始缓慢沿纵轴自左向右转动,并随之逐渐拉长,由圆形变为长圆形,开始游动。在 24~26 °C 条件下,由卵裂开始至孵化为浮浪幼虫约需 6 h(胚胎发育时间见表 1)。

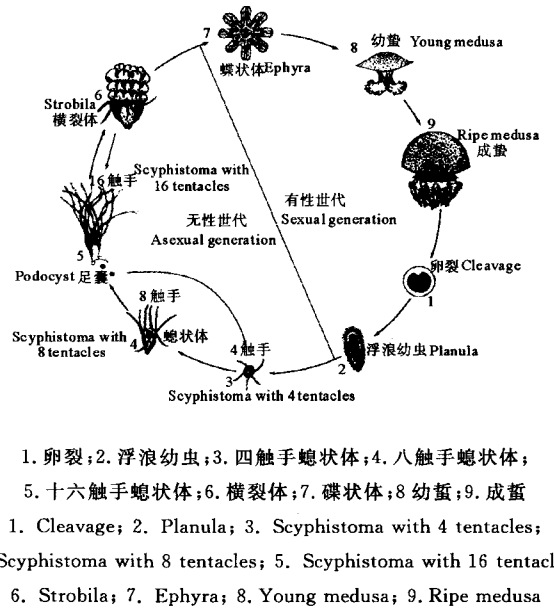


图 1 黄斑海蜇生活史  
Fig. 1 Schematic diagram of life cycle of *Rhopilema hispidum*

1. Cleavage; 2. Planula; 3. Scyphistoma with 4 tentacles;
4. Scyphistoma with 8 tentacles; 5. Scyphistoma with 16 tentacles;
6. Strobila; 7. Ephyra; 8. Young medusa; 9. Ripe medusa

表1 黄斑海蜇胚胎发育变化时间

Table 1 Embryonic development time table of *Rhopilema hispidum*

序号 No.	形态 Shape	起始时间 (h : min) Start time	间隔时间 (min) Time interval	累计时间 (min) Accumulated time	图 Figure
1	卵 Egg	23 : 10	0	0	
2	受精卵 Fertilized-egg	23 : 40	30	30	I-1、I-2
3	2细胞 2-cell stage	00 : 10	40	70	I-4
4	4细胞 4-cell stage	00 : 45	35	105	I-5
5	8细胞 8-cell stage	01 : 15	30	135	
6	16细胞 16-cell stage	01 : 45	30	165	I-6
7	32细胞 32-cell stage	02 : 30	45	210	
8	64细胞 64-cell stage	30 : 20	50	260	
9	囊胚期 Blastula	04 : 10	50	310	
10	原肠期 Gastrula	04 : 35	25	335	
11	浮浪幼虫 Planula	05 : 15	40	375	I-7

## 2.2 浮浪幼虫(Planula)(图版 I-7)

体视显微镜下观察,浮浪幼虫为长圆形、稍扁平,两端钝圆,前端比后端稍宽。长 100~150  $\mu\text{m}$ ,宽 60~80  $\mu\text{m}$ 。乳白色。浮浪幼虫以体表布满的纤毛游动,同时左旋自转。刚孵出的浮浪幼虫活泼地游动于水中,5~6 h 后至变态前游动渐缓。3~4 d 内大部分个体变态为螅状体。

## 2.3 螅状体(Scyphistoma)(图版 II-1、2、3)

浮浪幼虫以其前端附着于基质后即形成足盘(Pedol disk),后端形成口和口柄(Manubrium),并在口柄周围的口盘(Oral disk)边缘发生 4 条对称的主辐触手,成为早期螅状体。

早期螅状体(4 触手)由足盘至口盘的长度为 200~300  $\mu\text{m}$ ,柄(Stalk)和托(Calyx)之间的界限明显。柄狭长,外覆 1 层透明薄膜。托膨大,呈球形。托逐渐向下扩充生长。长成的 16 触手螅状体柄较粗,呈圆锥形。外观很难区分柄和托。螅状体的触手细长,长度为螅状体的 3~4 倍。触手在生长过程中偶而可观察到两分叉或三分叉的现象。口外圆内方,能扩张,口柄粗而长,能转动。经 7~10 d 的培养,在主辐触手之间发生 4 条间辐触手,柄部的透明膜逐渐退化。口盘至主辐触手之间出现 4 条凹陷。再经 7~15 d,在主辐触手和间辐触手之间再发生 8 条从辐触手。具 16 条触手,此时完成了螅状体的生长过程,其体长已达 1~2 mm。正常螅状体的触手是对称发生的,但也有 12 条至 20 多条触手不对称的现象,这种螅状体虽然也能进行横裂生殖,但其产生的碟状体多为畸形。

## 2.4 螅状体的足囊繁殖(图版 II-3)

螅状体在生长过程中和长成(16 触手)后,普遍能够形成足囊(Podocyst)。足囊的产生是螅状体产生新螅状体的唯一无性繁殖方式,是通过螅状体本身移位形成的。螅状体在移位前,柄部和托部的交界处伸出一条匍匐茎(Stolon),以其末端附着于基质上,形成新的足盘。原柄部末端逐渐脱离附着点,并收缩。匍匐茎变成螅状体的柄部,螅状体移位后在原附着点留下一团外被角质膜的细胞组织,即足囊。足囊矮柱状,底部较顶部稍宽,顶部中央微凹,白色或微黄色。形成后直径为 100~300  $\mu\text{m}$ ,足囊的大小不同,甚至同一个螅状体形成的足囊大小也略有差异。

足囊形成后一段时间,自顶端部萌发出 4 触手螅状体。但多数的足囊未见其萌发螅状体,也未见其有分解现象。这种无性繁殖的螅状体与有性繁殖的螅状体的区别是基部具有大而透明的囊,生长速度也有明显的差异。经 2~3 d 变态为 8 触手,再经 2~3 d 变为 16 触手。7 d 内可完成螅状体的生长过程,同样可移位再次形成足囊。螅状体的移位,通常是伸出的匍匐根均朝着一个方向,留下的足囊成直线排列。足囊形成的数量,个体间存在着差异,一般可形成 4~5 个,最多可形成 10 几个,最少 1~2 个。

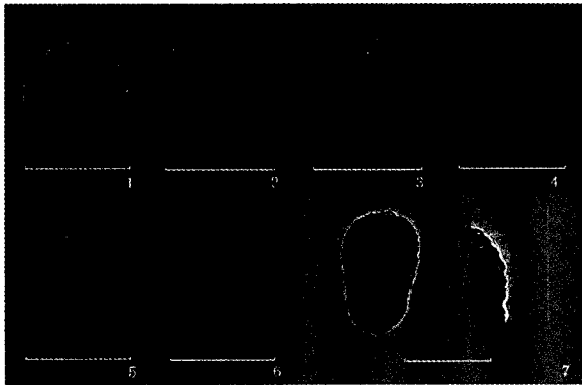
## 2.5 横裂生殖(Strobilation)过程(图版II-4)

横裂生殖阶段的外形特征是细条状的感觉触手(即主辐触手和间辐触手)基部膨大,发育出一个缘瓣(Lappets)的锥形。两锥形缘瓣之间的内侧中央,出现感觉棍。托部出现环绕的浅凹沟,随着裂节的增加,裂节之间的凹沟自上而下逐渐加深,在多碟型横裂体上,首次形成的凹沟之下依次出现裂节,每个裂节即是一个碟状体的锥形。随着横裂生殖的继续,感觉触手基部更加膨大,吻部伸长,缘瓣更加明显,感觉触手开始缩短,随后8条从辐触手开始缩短,继而被吸收。同时缘瓣及其基部的缘叶延伸、变薄。缘瓣尖端钝圆,其内的感觉棍(Rhopalium)清晰可见。横裂体顶端已形成的碟状体(Ephyra)开始悸动,并逐渐变得频繁而强烈,但仍附着于横裂体上。在顶端碟状体形成的过程中和形成以后,其下方的裂节依次变态为碟状体。随着碟状体的形成与释放,横裂体最后裂节的基部又生长出16条触手,回复为长成的螅状体的形态;只是与横裂生殖前的螅状体相比较其体长稍短。回复后的螅状体仍然可以重复进行横裂生殖;但随着重复横裂次数的增加,横裂生殖所产生的碟状体数量将逐渐减少。

## 2.6 碟状体(Ephyra)(图版II-5)

体视显微镜下观察,碟状体呈半透明,无色,直径2~3 mm。中胶层(Middle lamella)很薄,通常具8对感觉缘瓣和8个感觉棍。偶尔可见具有6对或12对感觉缘瓣的。感觉缘瓣末端呈钝圆形,感觉裂缝较深,呈U字形,一般不超过缘叶(Marginal lobes)的一半。外伞表面具25个由刺细胞组成的白色斑点(伞中央1个,每层辐位1个,共8个,每对缘瓣上两个共16个)。胃腔略呈八角形,腔中生有1~2条胃丝(Gastric filament)。口方形,具柄,位于内伞中央。

作者观察到大部分碟状体生长到3 mm后,中胶层从伞中央隆起(图版II-6),逐渐由从辐位向伞缘扩充,黄褐色斑点随之布满了扩充部,同时4对片状口腕锥形顺中央口垂下,形成8叶口腕。生长到5 mm已扩充至伞缘,形成一个圆形的伞部。伞径达到15~20 mm,口腕和肩板已形成,中央口趋于封闭,成为幼蜇(图版II-7,8)。



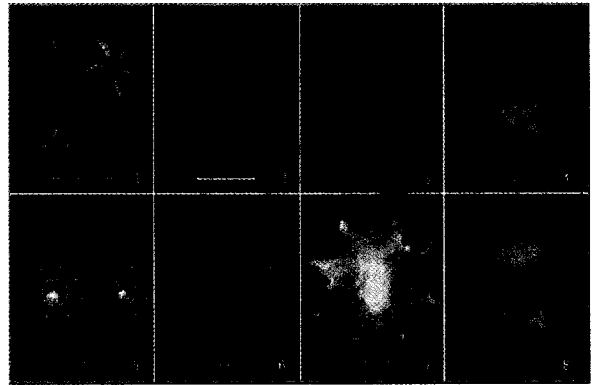
1. 受精卵;2. 梨形膜;3. 卵裂;4. 二细胞;5. 四细胞;  
6. 多细胞;7. 浮浪幼虫(局部放大:示纤毛) 标尺:100  $\mu\text{m}$

1. Fertilized egg; 2. Pear-shaped membrane;

3. Cleavage; 4. 2 cells stage; 5. 4 cells stage; 6. Multicellular;  
7. Planula (local enlarge: the cilia); Scale=100  $\mu\text{m}$

图版 I 黄斑海蜇的个体发育过程

Plate I Ontogenesis process of *Rhopilema hispidum*



1. 四触手螅状体;2. 八触手螅状体;3. 足囊形成;4. 横裂生殖;5. 碟状体;  
6. 碟状体成长过程;7. 水母体(顶面观);8. 水母体(侧面观);标尺:1 mm

1. Scyphistoma with 4 tentacles; 2. Scyphistoma with 8 tentacles;  
3. Formation of Podocyst; 4. Strobilation; 5. Ephyra; 6. Growth process of  
Ephyra; 7. Medusae (from top); 8. Side view of medusae; Scale=1 mm

图版 II 黄斑海蜇螅状体的繁殖过程

Plate II Reproduction process of scyphistoma of *Rhopilema hispidum*

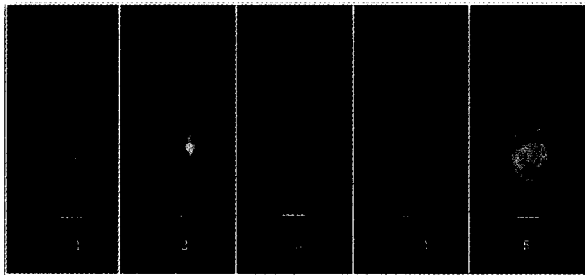
## 3 讨论

黄斑海蜇为雌雄异体,其生殖方式与海蜇相同。国外学者曾指出:沿岸性钵水母的早期发育,迄今所知均为体内受精,受精卵在母体内发育,一般至浮浪幼虫阶段离开母体(Berrill *et al.* 1949; Russell *et al.* 1970),与海蜇同属的 *Rhopilema uerrillid* 的浮浪幼虫的发育是在母体性腺内进行的(Calder *et al.* 1973)。

目前,作者观察了海蜇、黄斑海蜇甚至观察了白色霞水母 *Cyanea nozakii* Kishinouye 和沙海蜇 (*Nemopilema nomura* L. Agassiz 1860)的早期发育,都是由受精卵开始,包括卵裂过程、形成囊胚,直到孵化为浮浪幼虫均在体外进行。黄斑海蜇的早期发育不仅与同属的海蜇相同,而且与根口水母目、口冠水母科的沙海蜇、旗口水母目的霞水母相同。关于钵水母类的早期发育,将另文进行探讨。

作者观察到黄斑海蜇的浮浪幼虫,大部分在固着的状态下变为螅状体。也有很少部分在漂浮的状态下变为螅状体的,这与丁耕芜等(1981)描述海蜇浮浪幼虫变为螅状体的过程相同。漂浮状态下的螅状体,当柄末端的气泡结构消失后,仍可下沉以其末端固着在基质上。黄斑海蜇螅状体和钵水母类其他螅状体一样营固着生活,虽然无性生殖的方式与海蜇相同,与海月水母和白色霞水母有区别,但都是在固着的状态下进行的,尚未发现螅状体在漂浮的状态下能进行正常发育的现象。

钵水母类螅状体形态大致相同,从外观上难以区别不同的种类。笔者观察了本研究院水母实验室内培养的黄斑海蜇、海蜇、沙海蜇、海月水母和白色霞水母的螅状体形态,通过对每个种间螅状体形态观察比较,发现了不同种螅状体相同与相异的特征(表2)。黄斑海蜇螅状体呈高脚杯状(图版Ⅲ-1),与海蜇螅状体(图版Ⅲ-2)的形态相同,而不同于沙海蜇、海月水母和白色霞水母,呈圆锥形状(图版Ⅲ-3、4、5)。黄斑海蜇螅状体触手表面刺胞丛的大小排列方式(图ⅢⅣ-1),与其他几种相比有明显的区别,前者螅状体触手表面刺胞丛略凸起,均匀散布,而后者刺胞丛明显凸起,竹节式和互生式的排列(图版Ⅳ-2、3、4、5)。

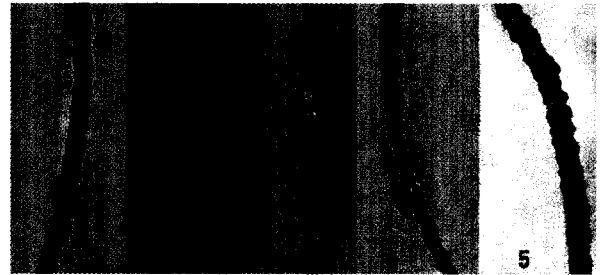


1. 黄斑海蜇螅状体;2. 海蜇螅状体;3. 沙海蜇螅状体;  
4. 海月水母螅状体;5. 白色霞水母螅状体;标尺:2 mm

1. Scyphistoma of *Rhopilemahispidum*; 2. Scyphistoma of *Rhopilema sculentum*; 3. Scyphistoma of *Nemopilema nomura*; 4. Scyphistoma of *Aurelia aurita*; 5. Scyphistoma of *Cyanea nozakii*; Scale=2 mm

图版Ⅲ 5种水母螅状体的形态

Plate III The morphology of scyphistoma in five jellyfish



1. 黄斑海蜇触手;2. 海蜇触手;3. 沙蜇触手;  
4. 海月水母触手;5. 白色霞水母触手

1. Tentacle of *Rhopilemahispidum*; 2. Tentacle of *Rhopilema sculentum*; 3. Tentacle of *Nemopilema nomura*; 4. Tentacle of *Aurelia aurita*; 5. Tentacle of *Cyanea nozakii*

图版Ⅳ 5种水母螅状体触手

Plate IV Scyphistoma tentacles of five jellyfish

表2 几种钵水母类螅状体形态特征

Table 2 Morphological characteristics of scyphistomae in several species of Scyphozoans

种名 Species	触手数量 Tentacle number	形态 Morphology	触手表面刺胞丛 Nematocysts on tentacle surface	无性生殖 Asexual reproduction	横裂生殖 Strobilation reproduction
黄斑海蜇 <i>Rhopilemahispidum</i>	16	高脚杯形、柄长和口柄长 Goblet-shaped, long stalk, long manubrium	均匀散布、具纤毛和刺胞丛凸起 Bulge and scatter uniformly with cilia	足囊 Podocyst	多碟 Polydisc
海蜇 <i>Rhopilemaesculenta</i>	16	高脚杯形、柄长和口柄长 Goblet-shaped, long stalk, long manubrium	分节、节上具纤毛和刺胞丛凸起 Nematocysts merogenesis, bulge with cilia in the segment	足囊 Podocyst	多碟 Polydisc
沙海蜇 <i>Nemopilema nomura</i>	16	圆锥形、柄长度中等和口柄长 Cone-shaped, medium length stalk, long manubrium	互生排列、具纤毛和刺胞丛凸起略明显 Alternation arrange and with cilia, nematocysts bulge slightly	足囊 Podocyst	多碟 Polydisc
海月水母 <i>Aurelia aurita</i>	16	圆锥形、柄短、口盘阔和口柄短 Cone-shaped, short stalk, broad oral disk, short manubrium	分节,具纤毛和刺胞丛凸起明显 Nematocyst merogenesis, bulge obviously and with cilia	匍匐茎芽 Stolonical-bud	多碟 Polydisc (偶见单碟 The monodisc appears occasionally)
白色霞水母 <i>Cyanea nozakii</i>	16	圆锥形、柄短、口盘阔和口柄短 Cone-shaped, short stalk, broad oral disk, short manubrium	分节、具纤毛和刺胞丛凸起明显 Nematocyst merogenesis, bulge obviously and with cilia	足囊 Podocyst 匍匐茎芽 Stolonical-bud	单碟 Monodisc

钵水母类的横裂生殖所产生的碟状体因数量不同而分为单碟型(1个碟状体)和多碟型(两个以上碟状体)。曾有作者认为单碟型为根口水母类横裂生殖的特征(Berrill *et al.* 1961; Sugiura *et al.* 1966; Spangenberg *et al.* 1968),然而黄斑海蜇的横裂生殖则仍然是典型的多碟型,这与根口水母类的海蜇和沙海蜇横裂体相类似。Berrill(1949)指出,横裂生殖类型依赖于螅状体的大小和形状,螅状体托部短者一般为单碟型,托部为长圆形者一般为多碟型。笔者在实验室内观察了根口水母类的海蜇和黄斑海蜇、沙海蜇和旗口水母类的海月水母、白色霞水母的横裂生殖,对此,笔者持有相同的观点,螅状体的发育与本种所需要的生态环境密切相关。如果生态环境满足这个种的需要,单碟型偶尔发生多碟型的现象并不少见。反之,多碟型螅状体变成单碟型,甚至不能进行横裂生殖。近几年我国海蜇渔业的衰落,辽东湾白色霞水母的暴发(辽宁省海洋水产科学研究院 2005),东、黄和渤海沙海蜇持续存在,从自然海域钵水母类的兴衰似乎佐证了这一观点。

黄斑海蜇的碟状体感觉缘瓣钝圆,与海蜇具有爪状的缘瓣不同,却与海月水母和白色霞水母的缘瓣类似。Russell(1970)曾叙述了钵水母碟状体的差异。与其他钵水母主要的不同特征是,黄斑海蜇碟状体的伞表面具有25个刺细胞团组成的白色斑点。

研究黄斑海蜇的繁殖和发育生物学,不仅是因为其具有一定的经济价值,而且对大型水母类的兴衰和海洋生态的影响有重要意义(仲霞铭 2004)。近几年,日本、韩国沿海以及我国东、黄和渤海大型水母灾害性暴发,给海洋渔业和沿海工业造成了很大的负面影响,已引起有关方面的高度重视。在查明黄斑海蜇生活史的基础上进一步开展实验生态学以及自然种群生态学的研究,将对这项工作有所帮助。

## 参 考 文 献

- 丁耕芜,陈介康. 1981. 海蜇的生活史. 水产学报, 5(2):93~102
- 辽宁省海洋水产科学研究院. 2005. 辽东湾暴发的大型灾害性水母经鉴定为白色霞水母. 水产科学, 24(2):封三
- 仲霞铭. 2004. 霞水母暴发与海洋生态之关联性. 现代渔业信息, 19(3):15~17
- 洪惠鑫,张士美,王景池. 1978. 海蜇. 北京:科学出版社
- 蒋 双. 2002. 黄斑海蜇的生态习性及其增殖放流的可行性探讨. 水产科学, 21(9):11~13
- Berrill, N. J. 1949. Developmental analysis of Scyphomedusae. Biol. Rev. 24(4):393~410
- Berrill, N. J. 1961. Growth, development and pattern. Freeman, W. H. and Company, San Francisco and London, 162~163, 332
- Calder, D. R. 1973. Laboratory observation on the life history of *Rhopilema verrilli* (Scyphza, Rhozostmeae). Mar. Biol. Berl. 21(2):109~114
- Calder, D., R. 1982. Life history of the Cannonball jellyfish, *Stomolophus meleagris* L. Agassiz, 1860 (Scyphozoa rhizostomida). Reference Biol. Bull. 162:149~162
- Othman, J., Fathilah, A. R., and Mustafa, M. R. 1997. Isolation and characterization of active components from the Jellyfish *Rhopilema hispidum* (Vanhoffen, 1988) Den Hartog, J. C., Van Ofwegen, L. P., Van der Spoel, S. Eds. Proceedings of the 6<sup>th</sup> International Conference on Coelenterate Biology. The Leeuwenhorst, Noordwijkerhout. The Netherlands 16-21 July 1995 C. National Natuurhistorisch Museum. Leiden. I-xviii, 379~384
- Russell, F. S. 1970. The Medusa of the British Isles. Vol. II, Pelagic scyphaza, with a supplement to the first volume on hydromedusae Cambridge. Univ. Press:1~284
- Sugiura, Y. 1966. On the life-history of Rhizostome medusae. 4. *Cephea cephea*. Embryologia, 9(2):105~122
- Spangenberg, D. B. 1968. Recent studies of strobilation in jellyfish. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 6:231~247