付瑶, 董志军, 刘东艳. 海月水母无性生殖的影响因子[J]. 生态科学, 2012, 31(3): 335-339.
FU Yao, DONG Zhi-jun, LIU Dong-yan. Factors influencing the asexual reproduction of moon jellyfish *Aurelia aurita*[J]. *Ecological Science*, 2012, 31(3): 335-339.

海月水母无性生殖的影响因子

付瑶[1,2]，董志军[1*]，刘东艳[1]

1. 中国科学院和山东省海岸带环境过程重点实验室，中国科学院烟台海岸带研究所，山东烟台 264003
2. 中国科学院研究生院，北京 100049

【摘要】海月水母是我国黄渤海近岸海域的常见水母种类，近年来海月水母的暴发性增殖已经成为一种近海生态灾害。论文综述了海月水母无性生殖过程的主要类型，其中出芽生殖和横裂生殖是海月水母无性生殖的主要方式。并对影响海月水母无性生殖的主要因子进行了分析和总结，指出现有研究中存在的问题，为进一步开展海月水母无性生殖机制研究提供参考。

关键词：海月水母；无性生殖；出芽生殖；横裂生殖；足囊

doi:10.3969/j.issn. 1008-8873.2012.03.019 **中图分类号：**Q958 **文献标识码：**A **文章编号：**1008-8873(2012)03-335-05

Factors influencing the asexual reproduction of moon jellyfish *Aurelia aurita*

FU Yao[1,2], DONG Zhi-jun[1*], LIU Dong-yan[1]

1. Key Laboratory of Coastal Environmental Processes, Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai 264003, Shandong, China
2. Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Moon jellyfish *Aurelia aurita* is widely distributed in coastal waters of the Yellow Sea and Bohai Sea. In recent years, the blooms of *A*. *aurita* have caused ecological disaster in coastal waters. In this paper, main types of asexual reproduction of *A*. *aurita* were reviewed, especially budding and strobilation. The present paper also reviewed the important environmental factors controlling the asexual proliferation of *A*. *aurita* based on literatures published in the past decades. Then the problems existing in the current research were analyzed. Therefore, understanding the effects of environmental factor on the asexual proliferation of *A*. *aurita* will be helpful for the further research.

Keywords: *Aurelia aurita*; asexual reproduction; podocyst; strobilation; budding

收稿日期: 2011-12-02 收稿，2012-04-18 接受
基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(XDA05130703); 中科院知识创新工程(KZCX2-YW-Q07-04); 山东省优秀中青年科学家科研奖励基金(BS2011HZ023).
作者简介: 付瑶 (1987—), 女, 硕士研究生, 专业方向: 海洋生态, Email: fy198789@163.com
***通讯作者:** 董志军，男，副研究员. Email: zjdong@yic.ac.cn

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

1 引言 (Introduction)

海月水母（*Aurelia aurita* Linnaeus, 1758）隶属钵水母纲（Scyphomedusae），旗口水母目（Semaeostomeae），洋须水母科（Ulmaridae），海月水母属（*Aurelia*）。海月水母为全球性广分布种，主要栖息于温带近岸浅水海域，在我国主要分布于黄渤海沿岸[1]。

近年来海月水母暴发已经成为一种近岸生态灾害事件。海月水母在局部海域群体大量出现时，不仅对渔业资源的恢复产生消极影响[2]，而且在富营养化水体中会增加赤潮发生的几率[3]。海月水母暴发同样对社会经济产生破坏性影响，在我国威海、青岛、秦皇岛近岸海域都曾发生海月水母大量暴发并堵塞发电厂冷却系统的事件[4]。

海月水母的生活史复杂，有明显的时代交替现象，包括营固着生活的无性水螅体世代和营浮游生活的有性水母体世代。水母体雌雄异体，精子或卵由生殖腺排出，排出的精子团随水流摄入雌性海月水母体内，进行体内受精；受精卵顺水流至口腕边缘，并在此发育成浮浪幼虫；浮浪幼虫离开雌性水母，以前端附着外物，发育成早期的螅状体；螅状体以出芽生殖不断形成新的螅状体，并经过一段较长的营养时期，一般在春季或冬季以横裂方式连续进行横分裂，形成横裂体；横裂体节盘脱落产生碟状体，进一步发育为幼水母体。其中从受精卵卵裂开始，经浮浪幼虫、螅状幼体、横裂体到碟状幼体的幼体发育阶段为无性生殖时期。由于海月水母无性生殖时期可以通过多种方式产生新的个体，如直接出芽、产生足囊、横裂生殖和匍匐茎断裂进行生殖等，因此海月水母无性生殖时期被认为是其种群爆发性增殖的关键阶段[2]。本文综述了已经报道过的海月水母无性生殖的主要类型，并对影响海月水母无性生殖方式的各种因子进行了总结和分析，指出现有研究中存在的问题，为进一步开展海月水母暴发机制研究提供参考。

2 海月水母无性生殖方式 (Types of asexual reproduction of *A. aurita*)

海月水母具有不同类型的无性生殖方式，根据 Adler 和 Jarms[5]提出的钵水母类无性生殖新分类方法，目前报道过的海月水母无性生殖类型包括有：出芽生殖（Lateral budding）、匍匐茎断裂生殖（Stolons）、足囊生殖（Podocysts）、自由游泳繁殖体（Free-swimming propagules）和分裂生殖（Fission），其中出芽生殖和横裂生殖是海月水母的主要无性繁殖方式。

出芽生殖是钵水母类最常见的无性生殖方式。根据出芽位置的不同，海月水母的出芽生殖可以分为两个类型：（1）直接出芽生殖，指直接从海月水母螅状幼体的柄部（Stalk）和托部（Calyx）结合部位出芽发育成新的螅状幼体，然后脱落附着于基质上；（2）在匍匐茎上直接出芽发育成新的螅状幼体，脱落后附着于基质上[5, 6]。

匍匐茎断裂生殖是指通过匍匐茎断裂后留下的组织直接发育成螅状幼体，因此其形状和大小具有很大的差异性[7, 8]。通过匍匐茎断裂进行生殖在海月水母无性生殖过程中并不常见。

足囊是指由螅状幼体足盘或者匍匐茎末端附着于基质，当螅状幼体移动到新的位置后，在原附着点形成的包被有几丁质蛋白鞘的组织[9]。海月水母螅状幼体移位并同时形成足囊的过程可以重复进行，因此每个螅状幼体可以产生数量不等的足囊。

产生自由游泳繁殖体是海月水母无性生殖过程中更为为罕见的生殖方式。Vagelli 在实验室观察到了 2 种新的无性生殖方式：一种是从口腔或者匍匐茎内产生类似浮浪幼虫形状的繁殖体，生成的繁殖体为卵球形，内胚层和外胚层界限明显，形状大小相似，直径约 200 μm；另外一种是从体外壁产生类似浮浪幼虫形状的繁殖体，产生的繁殖体形状大小不一致，直径约 200~800 μm。通过这两种繁殖方式产生的自由游泳繁殖体在沉降附着前均经历一段浮游时期，前者约 2~3 周，后者约 4~5 周，然后开始附着变态发育成螅状幼体，这是跟其它无性生殖方式的主要区别[10]。

分裂生殖是指由母体分裂成两个或多个大小形状相似的新个体的生殖方式，海月水母可以通过纵裂和横裂两种类型进行分裂生殖。纵裂生殖主要发生在海月水母螅状幼体的触手或柄部，在海月水母无性生殖过程中很少见[5, 11]。横裂生殖是海月水母以及大多数钵水母类的主要繁殖方式。横裂生殖是指成熟的螅状幼体经分节和变态

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

两个紧密联系的发育阶段产生碟状幼体的过程。钵水母类的横裂生殖可分为单碟形和多碟形，其中海月水母属于多碟形，即同一螅状幼体可多次重复进行横裂生殖。

3 海月水母无性生殖的影响因子 (Factors influencing the asexual reproduction of *A. aurita*)

3.1 出芽生殖的影响因子

温度是影响海月水母出芽生殖的重要环境因子。Willcox 等人研究了不同温度（10℃，13℃，16℃）对澳洲附近海域海月水母无性生殖的影响，研究结果表明较高的温度条件下出芽生殖产生的螅状幼体数量较多，实验开始后 14 天和 17 天 16℃条件下产生的螅状幼体的数量几乎是 10℃和 13℃的 2 倍[12]。Han 等人在实验室条件下研究了不同温度水平（18℃，22℃，26℃，28℃）对日本附近海域海月水母无性生殖的影响，发现海月水母通过出芽生殖产生螅状幼体的数量随着温度的升高而增加[6]。Liu 等人研究了不同温度（20℃，25℃，30℃）对台湾附近海域海月水母无性生殖的影响，研究结果与 Willcox 等人和 Han 等人的研究结果相反，他们发现较低的温度条件下出芽生殖产生的螅状幼体的数量较多，20℃条件下每天产生的螅状幼体的数量（0.09）明显高于 25℃（0.03）和 30℃（0.01）[13]。因此，不同地理种群的海月水母出芽生殖对于温度变化的响应情况并不一致，可能与其长期适应当地特殊的环境条件有关。

营养条件对于海月水母的出芽生殖具有重要影响。Han 等人在实验室条件下研究了不同食物水平对海月水母螅状幼体无性生殖的影响。研究结果发现海月水母螅状幼体出芽生殖产生螅状幼体的数量随着食物增加而显著增加[6]。

其它环境因子如盐度、溶氧同样会影响海月水母的出芽生殖。Holst 和 Jarms 的研究表明海月水母的螅状幼体能够耐受盐度范围（8-36‰）较宽[14]。Willcox 等人研究了不同盐度（25‰，30‰，35‰）对澳洲附近海域海月水母无性生殖的影响，研究结果表明较高的盐度条件下发生出芽生殖产生的螅状幼体数量较多[12]。Purcell 研究了温度和盐度对美国华盛顿地区 *A. labiata* 出芽生殖的影响，研究结果表明在温度 7℃、盐度 27‰的条件下出芽生殖产生的螅状幼体的数量最多，而温度 7℃、盐度 20‰的条件下出芽生殖产生的螅状幼体的数量最少[15]。Ishii 等人研究了不同溶氧水平（0.2, 2.0, 4.5 mlO_2/L）对海月水母螅状幼体的出芽生殖的影响，研究结果表明在 0.2 mlO_2/L 条件下海月水母螅状幼体不能进行出芽生殖，而 2.0 和 4.5 mlO_2/L 条件下海月水母螅状幼体能够进行出芽生殖[16]。

而较低的 pH 水平并未对海月水母螅状幼体的出芽生殖产生显著影响。如 Winans 和 Purcell 研究了不同 pH 水平（7.9、7.5、7.2）对海月水母螅状幼体无性生殖的影响，研究结果表明低 pH 水平（7.2）并未对海月水母的出芽生殖产生明显影响[17]。

3.2 横裂生殖的影响因子

横裂生殖是海月水母无性繁殖的主要方式，由于每个成熟的螅状幼体可以通过横裂生殖释放大量的碟状幼体，因此横裂生殖是导致海月水母种群数量增加的重要因素[2]。目前的研究结果表明温度、营养和光照等环境因子是影响海月水母横裂生殖的主要因素[18]。

温度变化是诱导钵水母类横裂生殖的重要原因，一般情况下温度下降会诱导海月水母进行横裂生殖，较高的温度条件下海月水母螅状幼体产生的碟状体更多。Liu 等人研究结果表明较高的温度条件会加速海月水母的横裂生殖速度并增加碟状幼体每天生成的数量[13]。Purcell 的研究表明较高的温度下发生横裂生殖的螅状幼体数量增加，横裂生殖的速度加快，每个螅状幼体释放的碟状体数量增加[15]。

营养条件对于海月水母的横裂生殖具有重要影响。Ishii 和 Shioi 的研究表明日本海域的海月水母在降温诱导和持续投喂的条件下，其螅状幼体横裂生殖率、产生的碟状体数量和碟状体大小与饥饿状态以及少量投喂条件相比，均有明显的增加[16]。

高强度的光照能抑制海月水母螅状幼体的横裂生殖，但在一定的光照强度范围内，较高的光照强度和光照时间反而促进海月水母螅状幼体开始进行横裂生殖[15]。Ishii 和 Shioi 的研究表明海月水母螅状幼体在黑暗条件下的横裂生殖率（94.8%）明显高于 150 Lux 光照强度下的横裂生

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

殖率（30%）[16]。Liu 等人的实验也表明海月水母螅状幼体的横裂生殖率受到光照强度的影响，中等光照强度下（56 Lux）的横裂生殖率明显高于高光照强度条件（372 Lux）[13]。

其它环境因子如盐度、溶氧对海月水母的横裂生殖同样有影响。海月水母的螅状幼体在较低盐度下产生螅状幼体的数量较少，如德国基尔峡湾在盐度 13-16‰的条件下海月水母每个横裂体产生 3-10 个碟状幼体，而基尔河口在盐度 12-13‰的条件下仅产生 1-4 个碟状幼体[14]。低溶氧水平会限制海月水母螅状幼体进行横裂生殖。Ishii 等人研究了不同溶氧水平（0.2, 2.0, 4.5 mlO_2/L）对海月水母螅状幼体的横裂生殖的影响，研究结果表明在 4.5 mlO_2/L 条件下海月水母螅状幼体才能够进行横裂生殖[16]。

低 pH 水平对海月水母螅状幼体的横裂生殖影响不大。Winans 和 Purcell 研究了不同 pH 水平（7.9、7.5、7.2）对海月水母螅状幼体无性生殖的影响，研究结果表明低 pH 水平（7.2）并未对海月水母的横裂生殖产生明显影响[17]。

3.3 足囊生殖的影响因子

足囊生殖是旗口水母目（Semaeostomae）和根口水母目（Rhizostomae）比较常见的无性生殖方式，而在根口水母目里仅指环水母亚目（Daktyliophore）被报道可以进行足囊生殖[19]。

目前对足囊生殖的研究主要集中在海蜇属、霞水母属（*Cyanea*）和金黄水母属（*Chrysaora*）[9]。不同种类的水母足囊生殖对于温度、盐度等环境因子的响应并不相同。鲁男等人的研究表明随着温度升高，海蜇足囊繁殖能力增强，温度低于 10℃或盐度低于 6（ppt）时不会产生足囊[20]。Host 等人发现海蜇（*Rhizostoma octopus*）在较高的温度（20℃）下产生的足囊数量明显高于较低温度[20]。而 Cargo 和 Schultz 发现金黄水母（*Chrysaora quinquecirrha*）在低温（2~4℃）时产生的足囊数量增多[21]。

足囊生殖并不是海月水母无性生殖过程中主要的繁殖方式，因此目前对于影响海月水母足囊的产生、生存和萌发的调控因子并不清楚。已有的研究表明海月水母在食物匮乏和高温（≥26℃）条件下可产生足囊[6]。而其它环境因子如盐度、光照等对于海月水母足囊生殖的影响并不清楚。

4 研究展望 (Research prospect)

世界各地不同地理种群的海月水母在生活史方面具有明显的差异性，其生殖策略也具有明显的差异性。例如某些种群的生殖策略是在条件适宜的时候（温度较高或食物充足时）通过出芽生殖以增加种群规模，而当条件不适宜的时候（温度较低或者食物匮乏时）出芽生殖减少但个体增大，导致横裂产生大量碟状体；而有些种群却在较低温度下出芽生殖加快。因此不同地理种群的海月水母无性生殖对于环境因子的响应也具有明显的差异性，这可能归因于海月水母的种群基因型差异，因此未来海月水母的无性生殖研究应该与海月水母的种群基因型研究相结合。

自然条件下，海月水母的无性生殖是多种因素共同作用的结果，因此开展多种环境因子协同作用模拟研究可以有助于对海月水母无性生殖机理的理解。同时，海月水母不同类型的无性生殖方式对于维持其种群数量的贡献并不一致，而调控海月水母螅状幼体进行不同类型无性生殖的影响因子目前也尚不清楚，未来可以加强这方面的研究。

参考文献 (References)

[1] 高尚武, 洪惠馨, 张士美. 2002. 中国动物志(第二十七卷): 水螅虫纲, 钵水母纲[M]. 北京: 科学出版社, 30-34.

[2] Lucas C H. Reproduction and life history strategies of the common jellyfish, *Aurelia aurita*, in relation to its ambient environment[J]. *Hydrobiologia*, 2001, 451(1-3): 229-246.

[3] Pitt K A, Kingsford M J, Rissik D, Koop K. Jellyfish modify the response of planktonic assemblages to nutrient pulses[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2007, 351: 1-13.

[4] Dong Z, Liu D, Keesing J K. Jellyfish blooms in China: Dominant species, causes and consequences[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2010, 60(7): 954-63.

[5] Adler L, Jarms G. New insights into reproductive traits of scyphozoans: special methods of propagation in *Sanderia malayensis* GOETTE, 1886 (Pelagiidae, Semaeostomeae) enable establishing a new classification of asexual reproduction in the class Scyphozoa[J]. *Marine Biology*, 2009, 156(7): 1411-1420.

[6] Han C H, Uye S I. Combined effects of food supply and temperature on asexual reproduction and somatic growth of polyps of the common jellyfish *Aurelia aurita* s.l.[J].

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

Plankton & Benthos Research, 2010, 5(3): 98-105.

[7] Kakinuma Y. An experimental study of the life cycle and organ differentiation of *Aurelia aurita* Lamarck[J]. *Bulletin of the Marine Biological Station of Asamushi*, 1975, 15: 101-113.

[8] Pitt K A, Kingsford M J. Reproductive biology of the edible jellyfish *Catostylus mosaicus* (Rhizostomeae)[J]. *Marine Biology*, 2000, 137(5-6): 791-799.

[9] Arai M N. The potential importance of podocysts to the formation of scyphozoan blooms: a review[J]. *Hydrobiologia*, 2009, 616: 241-246.

[10] Vagelli A A. New observations on the asexual reproduction of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphozoa) with comments on its life cycle and adaptive significance[J]. *Invertebrate Zoology*, 2007, 4: 111-127.

[11] Yasuda T. Studies on reproductive biology of harmful marine animals-the common jelly-fish, *Aurelia aurita*, along the coast of Wakasa, Japan Sea[A]. Proc 7th Japan-Soviet Joint Symp[C]. Aquaculture, Tokyo, 1979: 185-195.

[12] Willcox S, Moltschamwskyj 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.

[13] Liu W C, Lo W T, Purcell J E, Chang H H. Effects of temperature and light intensity on asexual reproduction of the scyphozoan, *Aurelia aurita*(L.) in Taiwan 2009[J]. *Hydrobiologia*, 2009, 616: 247-258.

[14] Holst S, Jarms G. Effects of low salinity on settlement and strobilation of scyphozoa (Cnidaria): Is the lion's mane *Cyanea capillata* (L.) able to reproduce in the brackish Baltic Sea?[J]. *Hydrobiologia*, 2010, 645(1): 53-68.

[15] Purcell J E. Environmental effects on asexual reproduction rates of the scyphozoan *Aurelia labiate*[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2007, 348: 183-196.

[16] Ishii H, Ohba T, Kobayasi T. Effects of low dissolved oxygen on planula settlement, polyp growth and asexual reproduction of *Aurelia aurita*[J]. *Plankton & Benthos Research*, 2008, 3(Suppl. 3): 107-113.

[17] 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.

[18] Ishii H, Watanabe T, Experimental study of growth and asexual reproduction in *Aurelia aurita* polyps[J]. *Sessile Organisms*, 2003, 20: 69-73.

[19] Holst S, Sotje I, Tiemann H, Jarms G. Life cycle of the rhizostome jellyfish *Rhizostoma octopus* (L.) (Scyphozoa, Rhizostomeae), with studies on cnidocysts and statoliths[J]. *Marine Biology*, 2007, 151(5): 1695-1710.

[20] 鲁南, 蒋双, 陈介康. 温度盐度和光照对海蜇足囊繁殖的影响[J]. 水产科学, 1997, 6(1): 3-8.

[21] Cargo D G, Schultz L P. Notes on the biology of the sea nettle, *Chrysaora quinquecirrha*, in Chesapeake Bay[J]. *Chesapeake Science*, 1966, 7: 95-100.

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net