



## 海月水母螅状体无性繁殖方式观察及一种新发现报道

孙明<sup>1,2,3</sup>, 段妍<sup>1</sup>, 柴雨<sup>1</sup>, 董婧<sup>1\*</sup>,  
王一彤<sup>1,4</sup>, 邢勤旺<sup>5</sup>, 李楠<sup>6</sup>

1. 辽宁省海洋水产科学研究院辽宁省海洋生物资源与生态学重点实验室, 大连市渔业资源养护重点实验室, 辽宁大连 116023;
2. 中国科学院海洋研究所实验海洋生物学重点实验室, 山东青岛 266071;
3. 中国科学院大学, 北京 100049;
4. 大连海洋大学海洋科技与环境学院, 辽宁大连 116023;
5. 中国海洋大学水产学院, 山东青岛 266003;
6. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306)

**摘要:** 无性繁殖是水母螅状体有效补充种群数量及扩展栖息地的重要方式, 为正确掌握海月水母的无性繁殖方式进而深入了解其生活史, 在显微镜下常年观察并详细描述了海月水母螅状体进行匍匐茎生殖、芽体生殖、足囊生殖、繁殖体生殖、纵向分裂生殖和破裂生殖等复杂无性繁殖方式的过程, 发现繁殖体生殖可产生浮游态繁殖体芽, 在水中漂浮并生长发育成螅状体, 新发现一种破裂生殖方式, 仅发生在螅状体极度饱食的状态下。对6种无性繁殖方式的行为特征和功能作用进行了对比分析, 认为匍匐茎生殖和破裂生殖有利于螅状体种群快速增加个体数量, 芽体生殖和纵向分裂生殖有利于子代幼体生长, 足囊生殖有利于种群抵御不良的环境条件, 繁殖体生殖有利于种群随水流进行长距离迁移, 以扩展或转移栖息地。研究表明, 不同的繁殖方式是海月水母应对不同环境条件的适应性繁殖对策。

**关键词:** 海月水母; 水族观赏; 生活史; 匍匐茎生殖; 足囊生殖; 繁殖体生殖

**中图分类号:** S 917.4

**文献标志码:** A

大型水母在全球范围的高频率暴发现象不仅影响到海洋生态系统的健康发展, 甚至已成为国家政治、经济和社会问题<sup>[1]</sup>。海月水母(*Aurelia* spp.)作为全球致灾水母的“首犯”, 在全球许多海域出现了异常的高频度暴发现象<sup>[2-4]</sup>, 严重影响了诸如旅游业, 渔业和水产养殖业等重要经济产业的发展。海月水母也是我国近岸主要致灾水母种类之一, 近些年频繁在辽宁、

山东等地的浴场、码头等近岸水域暴发<sup>[5]</sup>, 也常在养殖池塘中泛滥成灾, 甚至影响核电站正常运行<sup>[6-8]</sup>。但此外, 海月水母也具有较高的观赏价值, 是国内外各大水族馆中常见的观赏性水母种类之一。相对于其他大型水母种类, 海月水母个体小, 易于进行人工繁育, 技术相对简单, 近些年随着人工繁殖技术的进步, 海月水母已成为水族饲养的时尚新宠, 经济价值可观<sup>[9]</sup>。

收稿日期: 2019-01-18 修回日期: 2019-04-15

资助项目: 国家重点研发计划(2017YFC1404400); 辽宁省“百千万人才工程”资助(2016921038); 辽宁省自然科学基金(2015020795); 辽宁省科学事业公益研究基金(20180053); 国家自然科学基金(41906138; 31770458; 31400406); 辽宁省海洋与渔业科研计划(201835)

通信作者: 董婧, E-mail: 1024470248@qq.com

目前,国外有关海月水母的研究比较全面,包括繁殖方式,横裂生殖,生活史周期,浮浪幼虫附着等<sup>[10-18]</sup>。而我国对这一物种的研究相对滞后,早期少数对海月水母的研究多以水族观赏为目的,近10年开始对暴发机理及灾害预警等内容开展了一系列研究。近年来,海月水母被鉴定出多个亚种<sup>[19]</sup>,不同海域的海月水母有着截然不同的生态习性,其生殖策略及适应机制明显不同<sup>[15, 20-23]</sup>,因此需要进一步的分类研究。本课题组对黄渤海分布的海月水母进行了分子鉴定,认为是 *Aurelia coerulea*, 这一亚种的地理分布范围较广,日本的东京湾和北部沿海,法国的地中海与大西洋沿海,美国从洛杉矶到圣地亚哥沿海以及澳大利亚均有分布<sup>[24]</sup>。

海月水母的生活史由浮游生活的水母体和底栖附着生活的螠状体组成,螠状体通过多种无性繁殖方式繁殖新的螠状体,通过横裂生殖释放碟状体,碟状体再发育成水母体。与其他钵水母种类相比海月水母的无性繁殖方式最为复杂,目前已报道的海月水母无性繁殖方式包括出芽生殖,匍匐茎生殖,足囊生殖,纵裂生殖,横裂生殖,浮浪繁殖体生殖等,这些无性繁殖行为的发生受温度、盐度、光照、食物水平等多种环境条件影响<sup>[20, 22, 25-28]</sup>。目前有关海月水母无性繁殖方式的系统报道不多,尤其针对在黄渤海分布的这一亚种的报道较少,正确掌握水母的无性繁殖方式是深入认知水母生活史的基础,也是我国开展水母研究的重点内容之一<sup>[29]</sup>。本研究对黄渤海海月水母螠状体无性繁殖方式进行了详细描述和系统归纳,对6种无性繁殖方式的行为特征和功能作用进行了对比分析。研究结果有利于深入了解海月水母生活史,并为进一步研究我国沿海海月水母种群动力学和探索大型水母暴发成因提供基础资料。

## 1 材料与方 法

观察用海月水母螠状体在辽宁省海洋生物资源与生态学重点实验室人工繁育获得,亲体采自大连星海湾。螠状体培养用海水经沙滤沉淀处理,盐度  $31 \pm 1$ , pH  $8.2 \pm 0.1$ , 溶解氧  $5 \text{ mg/L}$ , 水温随室温波动,范围在  $5 \sim 22 \text{ }^\circ\text{C}$ , 螠状体投喂饵料为刚孵化1d的优质卤虫无节幼体 (*Artemia nauplius*), 每周投喂2次,投喂2h后换水。螠

状体无性繁殖观察用 Olympus AX80TR-62E01 万能显微镜和 SZX12-3141 解剖镜,用 Nikon coolpix 4500 数码相机拍照。用于观察的螠状体总数超过1000个。

## 2 结 果

### 2.1 匍匐茎生殖

亲代螠状体在柄部或基部生长出一个或多个顶端稍尖的芽体,逐渐伸长后附着在周围基质上形成匍匐茎。大约需要3d左右的时间,匍匐茎逐渐发育成锥状螠状体雏形,而后逐渐发育成螠状体与亲体断开,形成独立子代螠状体。实验中观察到多数子代螠状体都会向远离亲体的方向移动,最长的匍匐茎可达2cm(图版I)。在长期实验观察中发现,匍匐茎生殖方式是螠状体无性繁殖子代螠状体的主要方式。

### 2.2 芽体生殖

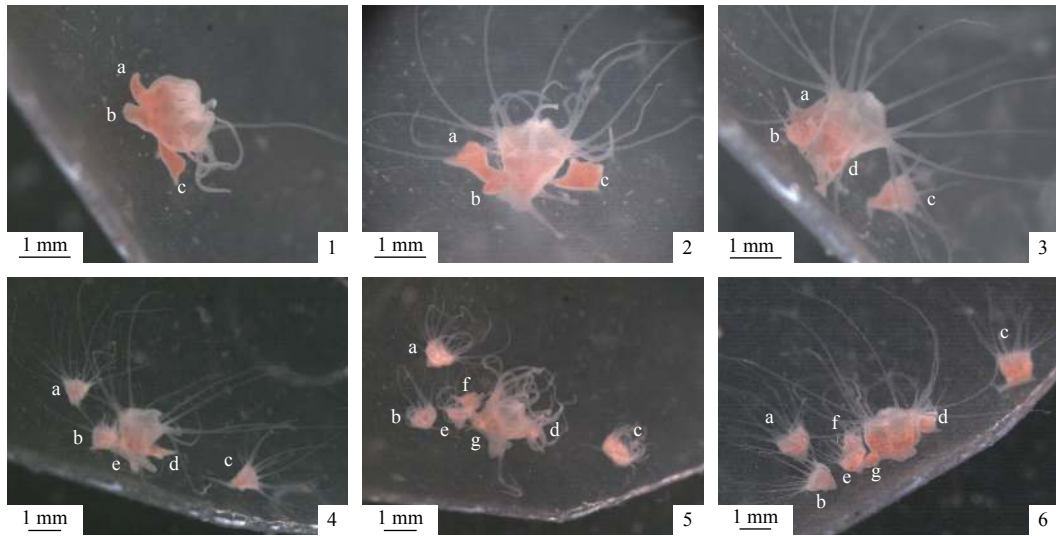
亲代螠状体在自身柄部先生长出一个顶部呈尖形的芽体,随芽体生长,顶部逐渐变成圆形,此后中心内凹变形成口柄,外缘逐渐长出触手,生长发育成完整的4~16触手的子代螠状体。之后,子代螠状体的柄部或根部伸出匍匐茎附着在基质上,慢慢向附着点移动重心,最终在原芽体根部与亲体断开,成为独立的螠状体(图版II)。芽体生殖的出现频率较低,曾观察到亲体以芽体生殖方式同时生成2个子代螠状体,未观察到3个以上的情况,所以行这种生殖方式的螠状体,其繁殖速度并不快。但芽体生殖也可以与匍匐茎生殖或足囊生殖同时进行。

### 2.3 足囊生殖

亲代螠状体足盘脱落附着基质时,在基部生成足囊。当足囊形成之后,亲代螠状体产生匍匐茎,然后位移到新的位置,留下足囊在原地。亲代螠状体产生新的足盘,在新的位置形成另一个足囊。足囊为典型的不规则圆盘,顶部中央凹陷,高约  $100 \text{ } \mu\text{m}$ , 直径约  $180 \sim 450 \text{ } \mu\text{m}$ 。经足囊萌发出的子代螠状体通常会先位移出足囊,再继续进行无性繁殖(图版III)。

### 2.4 繁殖体生殖

海月水母螠状体会从体腔内经口分离出一种繁殖体芽(细胞团),从口腔分离后呈现浮游态,

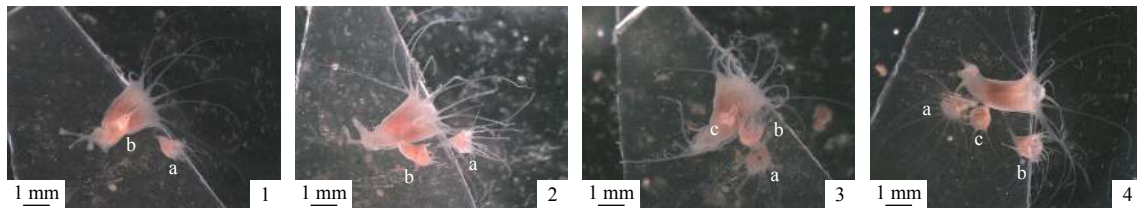


图版 I 海月水母螳状体的匍匐茎生殖过程

1. 成熟螳状体同时生长出 a、b、c 3 个匍匐茎; 2. 第 3 天 a、c 匍匐茎生长发育成螳状体雏形; 3. 第 6 天 a、b、c 发育成螳状体与亲体分离, 亲体又生长出 d 匍匐茎; 4. 第 10 天 a、c 螳状体向远离亲体方向移动, 亲体又生长出 e 匍匐茎; 5. 第 13 天 a、b、c 螳状体继续向远离亲体方向移动, e 匍匐茎发育成螳状体与亲体分离, 亲体又生长出 g 匍匐茎和 f 螳状体雏形; 6. 第 16 天 d、f 发育成螳状体与亲体分离

Plate I Process of stolon reproduction of *A. coerulea*

1. Three stolons marked 'a' 'b' 'c' respectively were reproduced by a mature polyp; 2. 'a' and 'c' grew up and developed to polyp rudiment on third day; 3. 'a' 'b' 'c' developed to new polyp and separated from the mother polyp respectively, and a new stolon marked 'd' was reproduced by the mother polyp on sixth day; 4. 'a' and 'c' moved away from the mother polyp and a new stolon marked 'e' was reproduced by the mother polyp on tenth day; 5. 'a' 'b' 'c' moved away from the mother polyp continually, 'e' developed to new polyp and separated from the mother polyp, and a new stolon marked 'g' and a new polyp rudiment marked 'f' formed on thirteenth day; 6. 'd' and 'f' developed to new polyps and separated from the mother polyp



图版 II 海月水母螳状体的芽体生殖过程

1. 成熟螳状体在柄部生长出芽体 b; 2. 第 4 天芽体 b 生长发育成螳状体雏形; 3. 第 8 天螳状体 b 生长出匍匐茎后移位附着于基质上, 基部与亲体分离开, 原芽体位置又长出新的芽体 c, 螳状体 a 移位至附着板背面; 4. 第 12 天 a、b 螳状体继续向远离亲体方向移动, 芽体 c 生长发育成螳状体后移位与亲体分离

Plate II Process of budding reproduction of *A. coerulea*

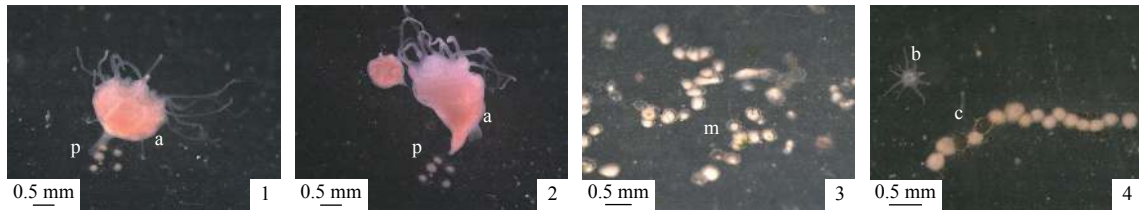
1. The budding 'b' was reproduced at the stalk of a mature polyp; 2. the budding 'b' grew up and developed to polyp rudiment on fourth day; 3. 'b' moved to the attachment through stolon and separated from the mother polyp, a new budding marked 'c' was reproduced at the same part of the stalk on eighth day, and the polyp 'a' moved to the reverse attachment; 4. 'a' and 'b' moved away from the mother polyp continually, the budding 'c' developed to polyp and separated from the mother polyp on the twelfth day

运动方式类似于浮浪幼虫的旋转运动。而后, 此繁殖体芽可固着在基质上发育成附着的螳状体, 也可呈浮游态, 在水中发育成浮游态螳状体。繁殖体芽形状不规则, 常见圆球形, 直径范围约 100~500 μm。螳状体可同时释放多个繁殖体芽, 通常芽体附着在距亲体 1~3 cm 处(无水

条件下), 因此经繁殖体生殖方式生成的小螳状体距离亲体较远(图版 IV)。

### 2.5 纵向分裂生殖

实验中观察到的纵向分裂生殖方式有 2 种: 一种是亲代螳状体自身生长成为 32 触手的大个

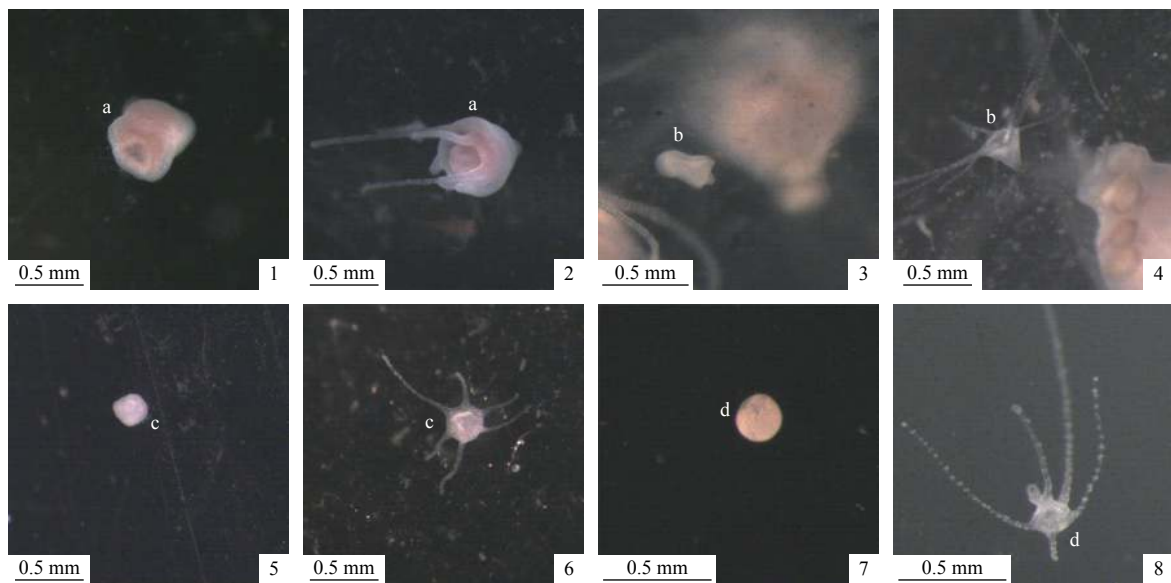


图版 III 海月水母螅状体的足囊生殖过程

1. 成熟螅状体 a 在基部生成足囊 p; 2. 第 5 天螅状体 a 移位留下足囊 p; 3. 足囊萌发出小螅状体 m; 4. 足囊萌发出的螅状体 b 移位后留下空囊 c

### Plate III Process of podocyst reproduction of *A. coerulea*

1. The podocyst 'p' was reproduced at the root of a mature polyp 'a'; 2. the polyp 'a' moved and left podocyst 'p'; 3. a young polyp 'm' was germinated by podocyst; 4. a polyp 'b' was germinated by podocyst, moved and left empty vesicle c



图版 IV 海月水母螅状体的繁殖体生殖

1. 附着态繁殖体芽 a 中心凹陷出现口柄雏形; 2. 第 4 天繁殖体芽 a 发育成四触手螅状体; 3. 不规则形状的附着态繁殖体芽 b; 4. 第 8 天繁殖体芽 b 发育成八触手螅状体; 5. 附着态繁殖体芽 c; 6. 第 8 天繁殖体芽 c 发育成六触手螅状体; 7. 浮游态繁殖体芽 d; 8. 第 4 天繁殖体芽 d 在浮游状态下发育成四触手螅状体

### Plate IV Propagule reproduction of *A. coerulea*

1. The centre of settling propagule 'a' caved in, and oral cavity already developed; 2. the propagule 'a' developed to polyp with four tentacles on fourth day; 3. the shape of settling propagule 'b' was anomalous; 4. the propagule 'b' developed to polyp with eight tentacles on eighth day; 5. a settling propagule 'c'; 6. the propagule 'c' developed to polyp with six tentacles on eighth day; 7. a free-swimming propagule 'd'; 8. the propagule 'd' developed to floating polyp with four tentacles on fourth day

体螅状体，而后在对称的柄部出现凹陷，随着凹陷程度逐渐加深，口柄部也开始出现分裂，凹陷处长出新的组织，形成 2 个口柄，触手根部向里融合，形成 2 个螅状体雏形，再慢慢纵向分裂为两个 16 触手螅状体；另一种是 16 触手的螅状体先以上述纵向分裂的方式形成 2 个 8 触手的子代螅状体，2 个子代螅状体相互分离后再各自成长为 16 触手的成熟螅状体(图版 V)。

## 2.6 破裂生殖

实验过程中新观察到一种与纵向分裂生殖相类似的无性繁殖方式，即破裂生殖(图版 VI)。在饵料充足条件下，亲代螅状体极度食饱，随着个体体积不断增大，最终将体腔撑破，分裂成若干个个体明显变小的螅状体，观察到的数量范围为 4~9 个。已观察到的 6 例破裂生殖的螅状体均是在极度饱食状态下发生的。

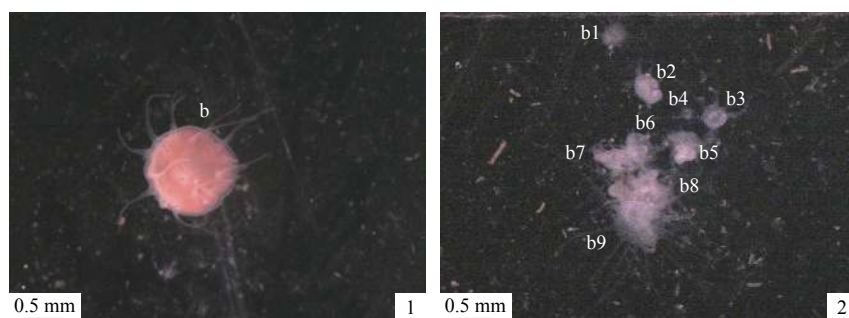


图版 V 海月水母螅状体的纵向分裂生殖

1. 32 触手成熟螅状体 a 对称部位凹陷; 2. 第 30 天螅状体 a 完全纵向分裂为两个成熟的螅状体 a1 和 a2

#### Plate V Longitudinal fission reproduction of *Aurelia coerulea*

1. The polyp 'a' with 32 tentacles caved in symmetrical part; 2. the polyp 'a' developed to two polyps 'a1' and 'a2' with 16 tentacles by longitudinal fission



图版 VI 海月水母螅状体的破裂生殖

1. 成熟螅状体 b; 2. 第 8 天螅状体破裂成 9 个螅状体 b1~b9

#### Plate VI Rupture reproduction of *Aurelia coerulea*

1. The mature polyp 'b'; 2. the polyp 'b' broke into 9 polyps from 'b1' to 'b9' by rupture reproduction

### 3 讨论

海月水母的无性繁殖方式在众多钵水母种类中最为复杂, 报道过的有匍匐茎生殖、出芽生殖、足囊生殖、纵裂生殖、横裂生殖、内繁殖体生殖、外繁殖体生殖<sup>[10-12, 14, 16-17]</sup>, 以及最新发现的成体水母直接退化成螅状体的无性繁殖方式<sup>[30]</sup>, 海月水母的多种无性繁殖方式为其适应不同的环境条件提供了多种生活史繁殖策略(图 1)。

室内共观察到了 6 种无性繁殖方式, 其中, 匍匐茎生殖是最常见的无性繁殖方式, 亲代螅状体在柄部或基部长出匍匐茎, 匍匐茎附着在基质上逐渐发育成子螅状体后与亲体断开。因亲体可通过匍匐茎生殖同时生成多个子螅状体, 子螅状体也可继续进行多个匍匐茎生殖, 这样一代代繁殖下去可使螅状体的种群数量在短时间内呈幂指数形式迅速倍增。实验中观察到同

一亲体同时进行多个匍匐茎生殖的现象较常见, 是使螅状体数量快速增加的主要方式, 并且多数子螅状体都会向远离亲体的方向作无痕移动或跨越移动, 以扩大螅状体种群的栖息面积。

与匍匐茎生殖方式类似的是芽体生殖, 这种生殖方式的优点是子螅状体在未与亲体完全分离之前可借助亲体的营养供应和保护作用度过幼体期, 有利于提高成活率。Berrill<sup>[31]</sup>曾将钵水母纲的出芽模式总结为 6 种形式, 其中一种为芽体从柄部体壁长出, 脱离母体, 在产生显著形态改变之前, 成游离状态, 类似于我们所观察到的繁殖体生殖方式; 另一种则与我们观察到的芽体生殖类似, 由体壁部生出芽体, 发育成完整的螅状体后与母体脱离。Adler 等<sup>[10]</sup>则将海月水母属的出芽生殖方式归为 3 种类型: ①由机体外表面直接产生芽体, 然后释放; ②借助于横向分裂过程直接释放芽体; ③通过匍匐茎

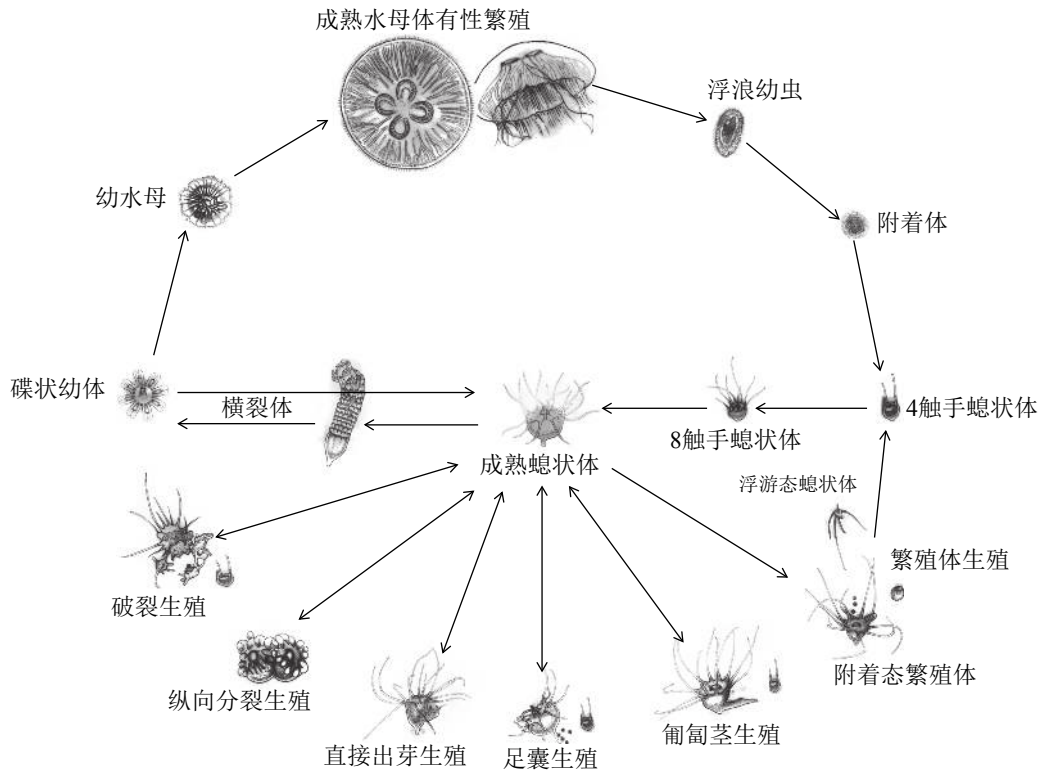


图 1 黄渤海海月水母生活史示意图

Fig. 1 Diagram of life cycle of *A. coerulea* in the Yellow Sea and Bohai Sea

产生芽体，有时释放，但大部分芽体在母体周围生长成成体。与游离态的芽体相比，本实验观察到的芽体生殖在脱离母体前发育成完整螅状体，有利于子螅状体的成活与生长。芽体生殖作为海月水母另一重要的无性繁殖方式，虽然其繁殖速度慢于匍匐茎生殖，但在某些海月水母亚种中仍占主要地位，如实验观察 *Aurelia aurita* s.l. 的 3 种无性繁殖方式中，芽体生殖占 94%，匍匐茎生殖占 5%，足囊繁殖占 1%<sup>[12]</sup>。

海月水母的另一无性繁殖方式为足囊生殖，螅状体可同时生成多个足囊，但与海蜇、沙蜇的足囊生殖不同，多数海月水母的足囊产生后都不会在短时间内萌发，原因可能是海月水母足囊生殖的机理是为抵御不良的环境条件。足囊由许多富含营养物质的细胞组成，外部覆盖起保护作用的角质层，相比螅状体，更易于躲避捕食者的掠食，抵御不良的环境条件<sup>[32]</sup>。通常情况下，海月水母螅状体在食物不足和高温条件下生长足囊<sup>[12]</sup>。然而，足囊生殖过程包括 2 个阶段，第一阶段是螅状体生成足囊，第二阶段是足囊萌发，只有当亲代螅状体形成的足囊萌发成子螅状体的过程完成后，足囊生殖才算

有效完成，如果仅形成足囊而不萌发，则没有达到螅状体繁殖的作用<sup>[33]</sup>。因此，螅状体形成足囊的数量、足囊在不良环境条件下存活的时间以及足囊萌发对于螅状体种群的繁衍都具有十分重要的意义。据报道，足囊中央存储区内的卵黄细胞含有糖、脂肪、蛋白质，整体代谢率和耗氧率较低，生存一年后的足囊消耗 1/2 DNA，1/3 蛋白质，1/5 脂肪<sup>[11]</sup>，海月水母足囊可存活 3.2 a<sup>[34]</sup>，五卷须金黄水母 (*Chrysaora quinquecirrha*) 足囊可存活 2 a<sup>[32]</sup>，足囊的存活和脱囊受温度、食物、盐度等影响显著<sup>[34-35]</sup>，目前关于足囊的寿命和存活时间仍存争议，应与足囊生存的环境条件密切相关。

Vagelli<sup>[17]</sup> 曾报道繁殖体生殖分内外两种，内繁殖体形成于胃腔体壁或匍匐茎里，慢慢移动到口部附近，再释放到水中，繁殖体的形状大小相近，直径约 200  $\mu\text{m}$ ，亲体通常可同时释放 3~6 个繁殖体，释放后经 2~3 周自由运动后附着定置；外繁殖体是在螅状体柄部底端外侧或匍匐茎上生长出一个较大的繁殖体芽，通常是半球形，大小为 200~800  $\mu\text{m}$ ，运动灵活性较差，与亲体分离后需要更长的时间附着发育成螅状

体。作者观察到的固着态繁殖体生殖与 Vagelli<sup>[17]</sup> 描述的内繁殖体生殖相似, 但未观察到同时释放多个繁殖体的情况。实验中观察到几例繁殖体芽在水中发育成浮游态螅状体, 具有正常的摄食能力, 在水中生长发育, 遇到适宜的基质后再附着, 这种繁殖体芽可在浮游状态下发育成螅状体的情况未见有相关报道, 仅知浮游幼虫可在不附着情况下于水-气界面变态成为浮游态螅状体<sup>[13]</sup>。在以往的观察研究中, 海月水母螅状体可依靠匍匐茎进行无痕移动, 也可以在足囊生殖和纵向分裂生殖时移动亲体的位置, 但亲体的移动速度较慢, 并且始终与附着基有连接点, 而新发现的浮游态繁殖体生殖释放出的繁殖体芽可在水中发育成螅状体, 螅状体随水漂浮直至遇到适宜附着的物体, 在新的环境下生长繁殖, 这种繁殖方式有利于子代螅状体在距离原种群较远的地方形成新的群体, 具有重要的生态学意义, 可使自然水域中的螅状体种群进行远距离的迁移, 在更广的范围寻找适宜生长的栖息地进行种群繁衍, 是螅状体扩大种群栖息地, 进行种群数量补充和减少种内竞争的重要手段之一。

实验观察中发现海月水母一种较少见的无性繁殖方式为纵向分裂生殖。Adler 等<sup>[10]</sup> 研究发现纵裂生殖有 2 种方式: 一种是螅状体先从触手部分裂, 逐渐形成杯状体, 此时亲代螅状体发育成双头螅状体, 而后其中一个螅状体生出匍匐茎, 附着在周围基质上, 最后 2 个子螅状体分

离; 另一种方式为从底部到顶部的分裂方式, 螅状体先伸出匍匐茎, 两侧匍匐茎分别给出作用力, 使得螅状体从柄部开始拉伸, 口柄部中央凹陷, 最终分裂为 2 个完整的子螅状体, 这与本实验观察到的纵向分裂生殖类似。Adler 等<sup>[10]</sup> 将从底部到顶部的分裂方式称为“破裂”生殖, 而本实验中也观察到的一种破裂生殖, 首先螅状体要有自身膨大的过程, 最终体腔撑破, 分离为多个子代螅状体。观察发现, 破裂生殖仅在螅状体极度饱食的情况下产生。目前, 还未见有此类破裂生殖的相关报道。作者认为将此类分裂生殖的方式归结为“破裂”生殖则更为恰当, 螅状体从体腔直接分裂, 身体缺失的部分会在分裂的过程中或分裂结束之后再生, 与 Adler 等<sup>[10]</sup> 描述的破裂生殖相比, 此种方式则具有较强的生态适应性。螅状体在极度饱食的状态下储存了较多的能量, 在能量充足的情况下, 用于繁殖的能量支出增加, 而破裂为多个子螅状体的繁殖方式则更为直接, 新形成的子螅状体虽然个体较小, 但均具有一定的摄食能力, 均可正常进行生长繁殖行为。

综上, 本实验对海月水母螅状体无性繁殖方式进行了详细描述和系统归纳, 报道了一种新发现的破裂生殖, 对匍匐茎生殖、足囊生殖、芽体生殖、纵向分裂生殖、繁殖体生殖和破裂生殖 6 种无性繁殖方式的行为过程和功能特征进行了对比分析(表 1)。研究认为匍匐茎生殖和破裂生殖有利于螅状体种群快速增加个体数量,

表 1 海月水母螅状体 6 种无性繁殖方式的行为过程和功能特征对比

Tab. 1 Comparison of the behavioral processes and function characteristics of six modes of asexual reproduction of *A. coerulea* polyps

无性繁殖方式 asexual reproduction	行为过程 behavioral processes	功能特征 function characteristics
匍匐茎生殖 stolon reproduction	亲体先伸出匍匐茎, 在附着点发育出子螅状体后再与亲体断开。	同一个亲体可同时生成多个匍匐茎, 是螅状体种群数量快速增加的主要方式。
芽体生殖 budding reproduction	亲体先在自身柄部生成子螅状体, 之后子螅状体伸出匍匐茎, 移位离开亲体。	可借助亲体的营养供应和保护作用度过幼体期, 有利于子代幼体存活生长。
足囊生殖 podocyst reproduction	螅状体先在基部生成足囊, 之后伸出匍匐茎, 再移到新的位置, 留下足囊在原地。	有利于螅状体种群抵御不良的环境条件。
繁殖体生殖 propagule reproduction	亲体从体腔内经口分离出繁殖体芽, 在水中漂浮, 可先固着在附着物上再发育成螅状体, 也可在水中发育成浮游态螅状体。	可随水流漂浮, 有利于螅状体种群长距离迁移栖息地。
纵向分裂生殖 longitudinal fission reproduction	在对称的柄部出现凹陷, 程度逐渐加深, 口柄部出现分裂后形成两个口柄, 触手根部向里融合, 形成两个螅状体雏形, 分再纵向分裂为两个螅状体。	直接生成 8 触手或 16 触手的成熟螅状体, 省去螅状幼体的生长过程, 直接获得成熟螅状体状态。
破裂生殖 rupture reproduction	亲体在极度饱食后体积增大, 撑破体腔分裂成若干个小螅状体。	速度快, 有利于螅状体种群在饵料丰富的条件下快速增殖。

但破裂生殖只发生在饵料丰富的条件下,芽体生殖和纵向分裂生殖有利于子代幼体生长,足囊生殖有利于种群抵御不良的环境条件,繁殖体生殖有利于种群随水流进行长距离迁移,以扩展或转移栖息地。海月水母在全球的分布范围较广,螅状体的这些无性繁殖方式为其种群在不同地理环境条件下生长繁殖提供了应对策略,也是水母这种低等生物能够在地球的历史长河中繁衍生息的重要保障手段。进一步深入研究海月水母的生活史繁殖策略及其生态响应机制既可从增殖的角度提高养殖技术,又可从减灾防控的角度为自然海区水母暴发的预警预报工作提供科学依据。

#### 参考文献 (References):

- [1] 孙松. 我国海洋资源的合理开发与保护[J]. *中国科学院院刊*, 2013, 28(2): 264-268.  
Sun S. Exploring marine resources and sustainable development[J]. *Bulletin of the Chinese Academy of Sciences*, 2013, 28(2): 264-268(in Chinese).
- [2] Mills C E. Jellyfish blooms: Are populations increasing globally in response to changing ocean conditions?[J]. *Hydrobiologia*, 2001, 451(1-3): 55-68.
- [3] Purcell J E, Brown E D, Stokesbury K D E, et al. Aggregations of the jellyfish *Aurelia labiata*: Abundance, distribution, association with age-0 walleye pollock, and behaviors promoting aggregation in Prince William Sound, Alaska, USA[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2000, 195: 145-158.
- [4] Shushkina E A, Musayeva E I. The role of jellyfish in the energy system of Black Sea plankton communities [J]. *Oceanology*, 1983, 23(1): 92-96.
- [5] 孙明, 柴雨, 董婧, 等. 环境因子对海月水母螅状体存活与繁殖的影响[J]. *生态学报*, 2017, 37(4): 1309-1317.  
Sun M, Chai Y, Dong J, et al. Effects of environmental factors on polyp survival and reproduction of *Aurelia* sp.1[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(4): 1309-1317(in Chinese).
- [6] 郑凤英, 陈四清, 倪佳. 海月水母的生物学特征及其爆发[J]. *海洋科学进展*, 2010, 28(1): 126-132.  
Zheng F Y, Chen S Q, Ni J. Biological characteristics of moon jellyfish(*Aurelia aurita* Linnaeus, 1758) and its bloom[J]. *Advances in Marine Science*, 2010, 28(1): 126-132(in Chinese).
- [7] 张芳, 孙松, 李超伦. 海洋水母类生态学研究进展[J]. *自然科学进展*, 2009, 19(2): 121-130.  
Zhang F, Sun S, Li C L. Progress on marine jellyfish ecology[J]. *Progress in Natural Science*, 2009, 19(2): 121-130(in Chinese).
- [8] 迟旭朋, 游奎, 马彩华, 等. 海月水母与海蜇不同幼体阶段的种间短期竞争研究[J]. *海洋学报*, 2013, 35(6): 140-146.  
Chi X P, You K, Ma C H, et al. Preliminary study on the competition in the larvae stage between *Aurelia aurita* and *Rhopilema esculentum* during a short term[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2013, 35(6): 140-146(in Chinese).
- [9] 杨为东, 赵文, 李多慧, 等. 饵料浮游动物种类和密度对海月水母摄食和生长的影响[J]. *大连海洋大学学报*, 2010, 25(3): 228-232.  
Yang W D, Zhao W, Li D H. Effect of zooplanktonter species and density on feeding and growth in jellyfish *Aurelia aurita*[J]. *Journal of Dalian Ocean University*, 2010, 25(3): 228-232(in Chinese).
- [10] Adler L, Jarms G. New insights into reproductive traits of scyphozoans: Special methods of propagation in *Sanderia malayensis* GOETTE, 1886 (Pelagiidae, Semaestomeae) enable establishing a new classification of asexual reproduction in the class Scyphozoa[J]. *Marine Biology*, 2009, 156(7): 1411-1420.
- [11] Arai M N. The potential importance of podocysts to the formation of scyphozoan blooms: A review[J]. *Hydrobiologia*, 2009, 616(1): 241-246.
- [12] 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]. *Plankton and Benthos Research*, 2010, 5(3): 98-105.
- [13] Holst S, Jarms G. Substrate choice and settlement preferences of planula larvae of five Scyphozoa (Cnidaria) from German Bight, North Sea[J]. *Marine Biology*, 2007, 151(3): 863-871.
- [14] 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 Tokyo University*, 1975, 15: 101-113.
- [15] 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): 229-246.



- [16] Pitt K A, Kingsford M J. Reproductive biology of the edible jellyfish *Catostylus mosaicus* (Rhizostomeae)[J]. *Marine Biology*, 2000, 137(5-6): 791-799.
- [17] 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*, 2008, 4(2): 111-127.
- [18] Yoon W D, Choi S H, Han C, *et al.* Rock preference of planulae of jellyfish *Aurelia aurita* (Linnaeus 1758) for settlement in the laboratory[J]. *Ocean Science Journal*, 2014, 49(2): 163-166.
- [19] Dawson M N, Gupta G S, England M H. Coupled biophysical global ocean model and molecular genetic analyses identify multiple introductions of cryptogenic species[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(34): 11968-11973.
- [20] Liu W C, Lo W T, Purcell J E, *et al.* Effects of temperature and light intensity on asexual reproduction of the scyphozoan, *Aurelia aurita* (L.) in Taiwan[J]. *Hydrobiologia*, 2009, 616(1): 247-258.
- [21] Purcell J E, Hoover R A, Schwarck N T. Interannual variation of strobilation by the scyphozoan *Aurelia labiata* in relation to polyp density, temperature, salinity, and light conditions in situ[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2009, 375: 139-149.
- [22] Willcox S, Moltschanivskyj 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.
- [23] 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.
- Fu Z L, Dong J, Sun M, *et al.* Effects of water temperature and salinity on growth of ephyrae in moon jellyfish *Aurelia* sp in North Yellow sea in China[J]. *Fisheries Science*, 2011, 30(4): 221-224(in Chinese).
- [24] Dawson M N. Macro-morphological variation among cryptic species of the moon jellyfish, *Aurelia* (Cnidaria: Scyphozoa)[J]. *Marine Biology*, 2003, 143(2): 369-379.
- [25] Coyne J A. An investigation of the dynamics of population growth and control in scyphistomae of the scyphozoan *Aurelia aurita*[J]. *Chesapeake Science*, 1973, 14(1): 55-58.
- [26] Ishii H, Watanabe T. Experimental study of growth and asexual reproduction in *Aurelia aurita* polyps[J]. *Sessile Organisms*, 2003, 20(2): 69-73.
- [27] Keen S L, Gong A J. Genotype and feeding frequency affect clone formation in a marine cnidarian (*Aurelia aurita* Lamarck 1816)[J]. *Functional Ecology*, 1989, 3(6): 735-745.
- [28] Purcell J E. Environmental effects on asexual reproduction rates of the scyphozoan *Aurelia labiata*[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2007, 348: 183-196.
- [29] 孙松, 于志刚, 李超伦, 等. 黄、东海水母暴发机理及其生态环境效应研究进展[J]. *海洋与湖沼*, 2012, 43(3): 401-405.
- Sun S, Yu Z G, Li C L, *et al.* Progress in the jellyfish bloom research in the Yellow Sea and East China Sea[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2012, 43(3): 401-405(in Chinese).
- [30] He J R, Zheng L M, Zhang W J, *et al.* Life cycle reversal in *Aurelia* sp.1 (Cnidaria, Scyphozoa)[J]. *PLoS One*, 2015, 10(12): e0145314.
- [31] Berrill N J. Developmental analysis of scyphomedusae [J]. *Biological Reviews*, 1949, 24(4): 393-409.
- [32] Ikeda H, Ohtsu K, Uye S I. Fine structure, histochemistry, and morphogenesis during excystment of the podocysts of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa, Rhizostomeae)[J]. *The Biological Bulletin*, 2011, 221(3): 248-260.
- [33] 游奎, 马彩华, 王绍军, 等. 增氧与投饵对海蜇足囊萌发的影响[J]. *中国水产科学*, 2010, 17(6): 1352-1357.
- You K, Ma C H, Wang S J, *et al.* Effects of aeration and feeding on podocyst germination of jellyfish, *Rhopilema esculentum* Kishinouye[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2010, 17(6): 1352-1357(in Chinese).
- [34] Thein H, Ikeda H, Uye S I. The potential role of podocysts in perpetuation of the common jellyfish *Aurelia aurita* s.l. (Cnidaria: Scyphozoa) in anthropogenically perturbed coastal waters[J]. *Hydrobiologia*, 2012, 690(1): 157-167.
- [35] Black R E, Enright R T, Sung L P. Activation of the dormant podocyst of *Chrysaora quinquecirrha* (Scyphozoa) by removal of the cyst covering[J]. *Journal of Experimental Zoology*, 1976, 197(3): 403-413.

## Laboratory observation and a new discovery report on the asexual reproduction of *Aurelia coerulea* polyp

SUN Ming<sup>1,2,3</sup>, DUAN Yan<sup>1</sup>, CHAI Yu<sup>1</sup>, DONG Jing<sup>1\*</sup>,  
WANG Yitong<sup>1,4</sup>, XING Qinwang<sup>5</sup>, LI Nan<sup>6</sup>

(1. Liaoning Ocean and Fisheries Science Research Institute, Liaoning Province Key Laboratory of Marine Biological Resources and Ecology, Dalian Key Laboratory of Conservation of Fishery Resources, Dalian 116023, China;

2. Key Laboratory of Experimental Marine Biology, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China;

3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

4. College of Marine Science and Environment, Dalian Ocean University, Dalian 116023, China;

5. Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao 266003, China;

6. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

**Abstract:** The moon jellyfish (*Aurelia* spp.) is a cosmopolitan species and often blooms to cause detrimental effects on human enterprises in many coastal waters. A population explosion of the sibling species *Aurelia coerulea* often occurred in the Yellow Sea and Bohai Sea in recent years. In addition, the moon jellyfish is one of the most common ornamental jellyfish in aquariums and holds great economic importance. Asexual reproduction is an important way for increasing the polyp population and expanding habitat. It is beneficial to understand the life history of the jellyfish deeply so as to grasp the asexual reproduction types and ways correctly. In this paper, we described the characteristics of asexual reproduction including stolon, budding, podocysts, longitudinal fission, and propagules reproduction by observation on more than 1 000 *A. coerulea* polyps with a microscope. It was found that propagule bud can float under the surface of water and develop to the young polyp without sinking and adhering. A new form of rupture reproduction has been discovered, which only occurs in good condition with ample food supply. The comparison of the behavioral processes and function characteristics of six modes of asexual reproduction showed that stolon reproduction and rupture reproduction were beneficial to the rapid increase of the number of individuals in the polyp population; budding reproduction and longitudinal fission reproduction were conducive to the growth of offspring, podocysts reproduction helped the population to resist adverse environmental conditions. Propagules reproduction facilitated the migration of populations over long distances with water currents to expand or transfer habitats. Various asexual reproductions are the adaptive strategies of polyp population in response to different environmental conditions. The results are helpful to improve the breeding techniques and provide basic data for the further study of the population dynamics of Chinese coastal sea jellyfish and the exploration of the causes of large jellyfish outbreaks.

**Key words:** *Aurelia* spp.; ornamental value; life cycle; stolon reproduction; podocyst reproduction; propagule reproduction

**Corresponding author:** DONG Jing. E-mail: 1024470248@qq.com

**Funding projects:** National Key R&D Program of China (2017YFC1404400); Liaoning BaiQianWan Talents Program (2016921038); Natural Science Foundation of Liaoning Province(2015020795); Scientific Research Public Foundation of Liaoning Province(20180053); National Natural Science Foundation of China(41906138; 31770458; 31400406); Liaoning Marine and Fishery Scientific Research Project (201835)