

# 安朵仙水母生活史的实验观察

杨翠华 王 玮 王文章

(青岛海洋科技馆, 266003)

**摘 要** 安朵仙水母在固着的无性繁殖螅状体和浮游的有性繁殖水母体间交替, 其生活史中绝大多数环节并不是自发进行的, 而是受特定的物理、化学或生物因素的影响。静止水流和雌雄个体间的交互作用对于产卵和受精是非常重要的, 受精卵在 64h 内可经浮浪幼虫阶段变态为 4 触手螅状体。螅状体能通过单碟型横裂产生水母体, 但对温度和光照要求严格。出芽生殖是螅状体无性繁殖的唯一方式, 出芽率与温度关系最为密切。大多数碟状体在横裂的过程中生长出口腕, 并在脱离螅状体 12~24 h 内翻转为口腕向上、外伞向下的倒立形态。水母体可通过食物和体内的共生藻获得能量。人工条件下, 螅状体可长期保存, 水母体可以饲养两年以上。

**关键词** 安朵仙水母 螅状体 横裂 共生藻 浮浪幼虫 胞芽

**中图分类号** Q959.132.2 **文献识别码** A **文章编号** 1000-7075(2011)05-0135-06

## Laboratory observations on the life-cycle of upside down jellyfish *Cassiopeia andromeda*

YANG Cui-hua WANG Wei WANG Wen-zhang

(Marine Science and Technology Museum, Qingdao 266003)

**ABSTRACT** The life-cycle of the scyphozoan *Cassiopeia andromeda* was described. The tropical jellyfish alternates between a sessile, asexually propagating polyp form and a typically pelagic, sexually reproducing medusa. Major events in the metagenesis are not autonomous, but depend on the presence of and interaction with special physical, chemical or biological factors. The still water and interaction between mature individuals are important for spawning and fertilization. Scyphistoma is produced by metamorphism from oosperm and planulae. Medusa comes into being within a permissive temperature and light by monodisk strobilation. Budding increases the number of scyphistoma when the temperature is above 20 °C. Four arms have shaped in the course of strobilation. And the young jellyfish can stand upside down in 12~24 h. Zooxanthellae supplies much energy for scyphistoma and medusa besides feed such as *Artemia*. In our laboratory, scyphistoma has been kept for a long time and medusa may live for over 2 years.

**KEY WORDS** *Cassiopeia andromeda* Scyphistoma Strobilation Zooxanthellae Planulae Bud

仙水母是一种常见的水母, 广泛分布在热带和亚热带海域, 我国海南海域分布较多。仙水母与其他水母的生活方式不同, 生命中大部分时间外伞向下、触手向上贴附在物体表面。俗称倒立水母、朝天水母、车轮水母等。

安朵仙水母 *Cassiopeia andromeda* Major 1910(Holland *et al.* 2004)属腔肠动物门 Cnidaria、钵水母纲

Scyphozoa、根口水母目 Rhizostomae、仙水母科 Cassiopeidae、仙水母属 *Cassiopeia*。虽然仙水母中胶层薄,食用价值低,但是从外形上看,像在海底盛开的绿色的、蓝灰色的花朵,具有极高的观赏性,近年来被许多水族馆人工饲养、繁殖和展示。

关于仙水母的形态结构和部分生活习性,胞芽形成和变形过程中组织动力学和超显微结构、体内的共生藻、毒素作用机理及其特殊的蓝胶蛋白等都有人做过研究(Neumann 1979;Blanquet *et al.* 1987;Hofmann *et al.* 1990、1991、1996),而其有性和无性繁殖过程未见报道。本试验研究了安朵仙水母生活史(图1),介绍了各个时期的形态结构和生活习性,研究了有性生殖和无性生殖过程所需的各种条件。

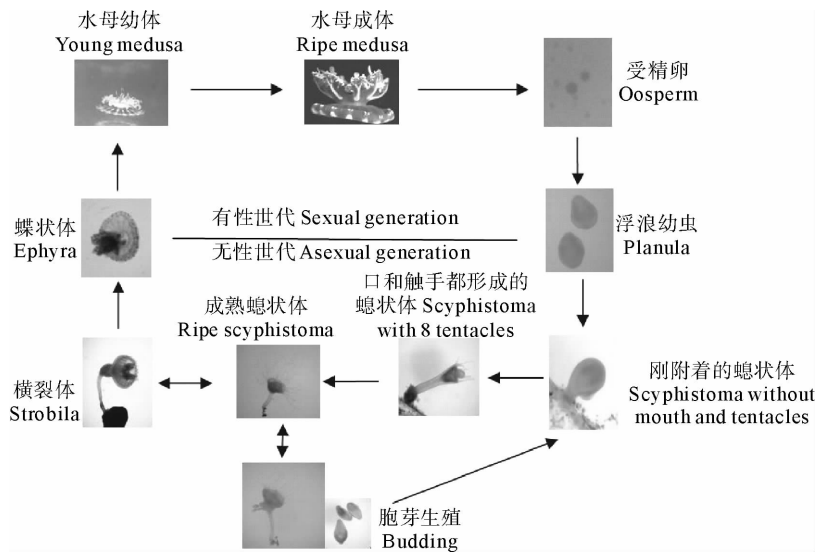


图1 安朵仙水母生活史

Fig. 1 Life-cycle of upside down jellyfish

## 1 材料与方 法

### 1.1 材 料

试验以2007年3月从海南购入的30只伞径15~25 cm性成熟安朵仙水母为试验材料,采集海域为109°18'E、17°23'N。饲养在青岛水族馆内,培养用水为经黑暗沉淀、砂滤、活性炭和臭氧消毒的自然海水,盐度32~33,pH 7.8~8.1, $\text{NO}_2^- \leq 0.01 \text{ ml/L}$ , $\text{NH}_4^+ \leq 0.1 \text{ ml/L}$ (下同)。整个过程用体视显微镜进行观察。

### 1.2 试验方法

#### 1.2.1 浮浪幼虫的培育

显微镜检查性成熟水母的生殖腺,20只雌性和10只雄性安朵仙水母混养在水体1 m×0.75 m×0.5 m的深色塑料桶内,室内自然光照,保持水温26℃左右,过夜。16 h后发现桶底有少量受精卵,并在水表面漂浮许多浮浪幼虫,分别收集受精卵和浮浪幼虫到新鲜的海水中,悬挂塑料片作为附着基。40 h即可见部分浮浪幼虫附着,但是有些并不牢固,用吸管轻轻一吹即与附着基分离。64 h大部分浮浪幼虫已经附着,部分已经发育为4个触手的螅状体。88 h时4触手螅状体越来越多,这时可以少量饲喂孵化24 h的卤虫 *Artemia* 无节幼体,并在饲喂3 h后换水。

#### 1.2.2 螅状体的培育

螅状体养殖在青岛水族馆内1 L烧杯中,分为5组:生化培养箱黑暗22、26℃两组、生化培养箱10 W白炽灯光照22、26℃两组、自然光照好的室内一组。每日于10:00饲喂孵化24 h的卤虫无节幼体,并在饲喂3 h后换水。经5~20 d培育,螅状体由4触手逐渐生长至24~32触手,成为成熟的螅状体。继续培

育 60 d,生化培养箱 10 W 白炽灯光照 26 °C 组和养殖在室内 26 °C 以上的螅状体大量横裂,较少出芽生殖,而在其他条件下的螅状体几乎未横裂,但是黑暗培养箱 26 °C 的螅状体大量出芽,进行无性繁殖。刚从亲体上分离的胞芽在静止的水中 2~3 d 即可附着生出口和 4 条触手,此后,饵料、饲喂方式和生长环境均与发育成熟的螅状体相同。

### 1.2.3 碟状体、水母幼体和水母体的培育

碟状体、水母幼体和水母体分别养殖在 130、130、1 300 L 水交换带动水流的圆形缸内,潜水泵功率 50 W,流量 3 400 L/h,水流平和,水母贴附在缸底或侧壁,冷热双向控温保持水温在 26 °C 左右。养殖缸的海水通过下水管回流到过滤箱,经过滤棉、陶瓷环、蛋白分离器、紫外消毒灯、制冷机和加热棒等处理,再由水泵泵入养殖缸内,不断循环。每日于 10:00、14:00 投喂孵化 24 h 的虫虫无节幼体,用 150 W 的白色金卤素灯光照:黑暗 12 h:12 h。

## 2 结果

### 2.1 受精和胚胎发育

安朵仙水母雌雄个体从外形不能区分,只有通过显微镜检查性腺才能确定。性成熟个体在静止的水体中,以水母体占满容器底面积的密度混养,在 24~27 °C 的水中过夜即可排精排卵。受精卵沉性、近球形,卵径 80~200 μm,由于短时间内便发育为浮浪幼虫飘浮在水中,容器底部见到的时间很短。

### 2.2 浮浪幼虫的形成、附着和螅状体形成

浮浪幼虫呈透明的乳白色,外胚层表面被有纤毛,大部分时间通过纤毛绕纵轴在水中逆时针(从球形结节端看)旋转运动。在此过程中,钝端延长,形状从滑板状到不规则长椭圆球形,长大约 90~180 μm,宽大约 60~95 μm。附着前,纵轴变短,游动速度减慢。在 26 °C 左右的水中自由游动 1~2 d 后,浮浪幼虫将逐渐找到合适的位置附着,一旦附着,终生将不再移动。安朵仙水母浮浪幼虫对附着位置非常敏感,90% 以上的附着在物体的下面。附着部位开始伸长,逐渐形成螅状体的柄,近口端发育为细瓶状,逐渐形成口和 4 个触手基囊,发育为螅状体形态。

### 2.3 螅状体

附着后 4 个主辐触手很快长出,触手上覆盖着刺细胞基囊。刚刚形成的螅状体从基部到口部的高度大约 90~200 μm,触手长 100~150 μm,为半透明状白色。大约 3 d 后,出现了 4 条间辐触手,这时触手长度与螅状体吻的高度几乎相当。随后形成 8 条从辐触手。这时螅状体高 170~400 μm,触手长 400~1 200 μm,杯状部呈锥形。虽然不同个体触手出现的次序和数量存在较大差异,但是最后触手数通常为 24~32。完全发育的螅状体高 4~10 mm,触手长 5~12 mm。柄状体长度略大于杯状部,可自由伸展。口呈圆形或四边形。触手锥形、细长,大约与螅状体长度相当。其中一半触手直立,另一半相间排列,几乎水平的向外伸展。螅状体中含有共生藻,仅需投喂少量饵料就能生存、生长及发育。螅状体呈乳白色,但饲喂后呈现饵料的颜色,即亮橙色(图 2)。虽然水母体都含有共生藻,但是共生藻并不遗传给后代,螅状体必须从海水或从食物中获得共生藻,进行横裂生殖和获取能量。

### 2.4 胞芽的形成、附着和变形生长

通过形成游离胞芽,进而直接发育变形为螅状体是安朵仙水母无性繁殖方式的唯一途径。

胞芽在螅状体离口端形成较多,而在近口端和侧面形成的几率较小。首先在胞芽形成部位的外皮层、中胶

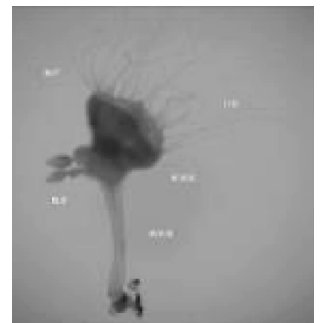
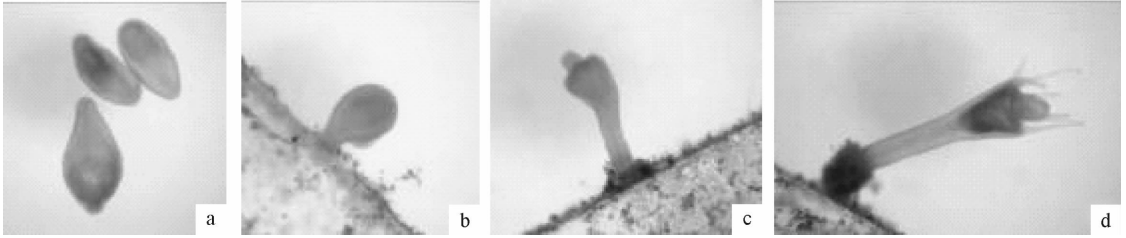


图 2 发育成熟的螅状体  
Fig. 2 Fully-grown polyp with bud

层和内皮层有一个小的隆起,进而形成一个圆形的初期胞芽,这时胞芽基部已经开始凹陷收缩,逐步变细长,最后胞芽和螅状体仅通过一层薄的外皮连接在一起。刚分离的胞芽没有触手和口,呈均匀的细长状,有明显的两极,被外皮细胞表面的纤毛驱使沿纵轴做缓慢的旋转运动。在运动过程中,球形结节也就是最初的末梢一直向前。胞芽一旦附着,就开始变形,随后形成附基盘。2~3 d后,近口端,即胞芽与亲体相连接的一端生出口,离口端,即最初的末梢端附着、伸长、形成柄,这时游离的胞芽牢固地附着在物体的表面(图3)。在水流平稳的情况下,每个芽胞都会附着,生成一个新的螅状体。



a. 刚与螅状体分离, b. 附着, c. 有口无触手, d. 8触手

a. Newly separated; b. Attaching; c. Having mouth without tentacle; D. 8 tentacles

图3 胞芽

Fig. 3 Bud

浮浪幼虫长成的螅状体在室温条件下40~50 d即可长出胞芽。胞芽生长时间变化很大,健壮螅状体生出的胞芽通常不超过3 d就与母体分离。刚分离的胞芽与螅状体大小成正比,一般较浮浪幼虫大3~5倍,长300~1 000  $\mu\text{m}$ ,宽200~500  $\mu\text{m}$ 。一个螅状体可以在2、3甚至4个部位同时产生胞芽。胞芽的形成与共生藻无关,而与螅状体的体质、饲喂方式和温度、水流、水质、饲养密度等环境因素有关。安朵仙水母螅状体繁殖力非常高,胞芽常常一串形成,在第一个胞芽分离前又可形成新的胞芽,但是正在横裂的螅状体胞芽生成较少。

## 2.5 横裂

与绝大多数水母相似,安朵仙水母螅状体通过横裂产生碟状体。但需要外界提供自然光照,使螅状体内共生藻达到一定的数量,并且当温度达到或超过26  $^{\circ}\text{C}$ 时,螅状体才开始横裂。该水母为单碟型横裂,很少产生畸形碟状体。首先,螅状体的杯状部伸长,在顶端出现一个小的边缘突起,随后,在靠近触手圈的部位出现一个细微的圆形缢口,缢口逐渐加深,慢慢形成明显的分割线,大约1~2 d后,螅状体触手开始退化,直到最后被完全吸收。同时,带有平衡石的感觉器开始出现,缘瓣变得更长,缢口更深,剩余螅状体的杯状部继续发育,新的口和触手开始形成。刚形成的碟状体在螅状体的顶端开始收缩和运动,并且逐渐变得强劲和有规律,最终,脱离螅状体,释放到水中(图4)。如果条件适宜,螅状体释放碟状体2~3 d后可进行下一次横裂。

## 2.6 水母幼体

碟状体脱离螅状体后在水中可以自由游动。在完全伸展状态下,刚释放的碟状体伞径3~5 mm。有4个简单的口唇和1个中央口,大缘瓣和边缘感觉器14~19个不等,以16个居多,小缘瓣数量多,为大缘瓣数量的4~5倍。12~24 h后,口唇的边缘向外延伸形成8个口腕。这时伞径长至5~8 mm,碟状体翻转过来,以伞部背面贴附在水的底部,口腕向上倒立生长,变形为水母幼体。

## 2.7 水母体

水母体是安朵仙水母最具观赏性的时期。伞部呈圆盘状,成体伞径15~25 cm,内外伞表面均光滑,刺细胞较少。伞中央最厚处0.8~1.5 cm,向伞缘逐渐变薄。边缘感觉器14~19个不等,以16个居多。边缘感觉器的数量与水母大小无关,而与螅状体的遗传物质、营养程度以及横裂过程中外界的影响等因素有关。感觉器

短,钝棒形,位于伞缘主、间辐部缺刻处。缘瓣裂口浅,钝形。在每个相邻的感觉器间有5个短的、钝圆形的缘瓣。与感觉器相连的缘瓣只有其他缘瓣宽度的一半左右。外伞退化,在中央形成明显的凹陷,直径大约与肩板直径相当,当轻微活动时,能保证水母牢固地吸附在物体的表面。凹陷的周围有一宽的、暗白色圈,圈内呈淡灰褐色。伞中胶层分布有奶白色斑点,两个斑点之间较暗,呈辐射条纹状(图5)。肩板互相愈合,在内伞中央形成平盘状,其直径大约占伞直径的一半。中央胃囊呈十字形,覆盖在4个生殖腺上。中央胃囊发出的辐射管数是感觉器数量的两倍,辐射管相间向感觉器方向延伸,而中间一条向伞缘延伸。所有辐射管彼此相连,但是安朵仙水母无明显的环管。无边缘触手。



图4 正在横裂的螅状体  
Fig. 4 Strobila

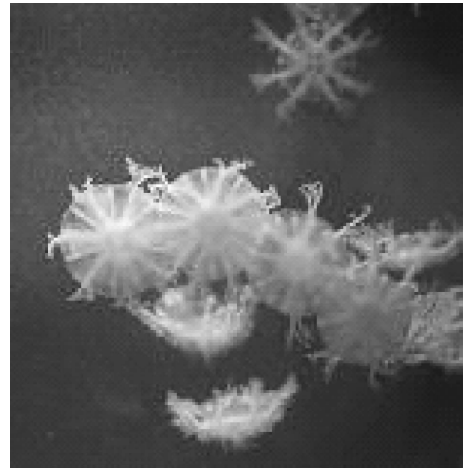


图5 安朵仙水母  
Fig. 5 *C. andromeda* in typical position

4 对口腕呈花边形状,橄榄绿色,上面分布有白色的斑点。辐射状伸出伞缘,每个长度大约是伞直径的1.25~1.5倍。口腕基部三翼状,腹侧宽、平,每个上面有5~10个分支,每个分支上还有许多次级分支。口腕上的初级分支和次级分支上都有许多刺细胞团和口道。8条口腕捕获的食物经口腕内管道排入相应的4个中央胃囊中。

整个身体,特别是口腕的中胶层分布有大量的共生藻。受地理分布、种属及共生藻等因素影响,不同个体颜色差别很大,但总体来说是褐色或蓝灰色。但是,如果将水母饲养在黑暗的环境中,大约1个月褐色就可消失,水母变为苍白色或透明的蓝灰色。

安朵仙水母喜欢静静地躺在缸底表面,靠身体轻轻地有节奏扇动带来食物和搅动水流带来氧气。如果水流加大,会贴附在缸壁。只有海水被剧烈搅动时,它们才随水流游动,但是仅在水中运动一会儿,就回到缸底表面。

### 3 讨论

与珊瑚和许多共生水母相似,安朵仙水母伞部中胶层和褶皱状口腕中含有大量虫黄藻 *Zooxanthella* 与之共生。为了接收到更多的阳光,该水母几乎总是口腕朝上。Estes等(2003)观察到,在新采集的仙水母 *Cassiopea xamachana* 中,虫黄藻的浓度较高,每克干组织中含  $2 \times 10^6$  个虫黄藻,在低温或黑暗处饲养7 d后,虫黄藻大约丧失71%,重新在光照下饲养7 d后,虫黄藻基本会恢复原来的水平。而在同一个体,伞部和口腕部组织中虫黄藻的密度较高,是伞边缘部位的2.8倍,伞的各部位虫黄藻密度无显著差异。偶尔也会在游泳胞芽内皮层基部或中胶层发现虫黄藻共生,并随后在螅状体的生长发育阶段大量繁殖(Hofmann *et al.* 1990)。正常情况下,虫黄藻通过光合作用为水母基础代谢提供了部分的氧气和碳,使安朵仙水母在氧气低、饵料不足的环境中也能存活。Verde等(1998)认为,虫黄藻光合作用合成的碳,供应了水母代谢所需量的16.9%,并且这一利用率不依赖于水母大小和季节变化。本实验发现,在人工饲养条件下,只有给予足够的光照,螅状体才能横

裂,水母体才能显示黄褐色并能较好的性成熟。但是,即使在黑暗的环境中,螅状体也能正常生长和出芽,水母体不含虫黄藻也能通过摄食很好生存,这也说明虫黄藻虽然在螅状体到水母体的变态过程中有重要作用,但对螅状体和水母体的生长来说并不是必不可少的。

由于安朵仙水母不能耐受氨氮离子和亚硝酸盐,水质对饲养是很重要的,尤其注意及时清除残余饵料和容器内的藻类和藪枝螅。突然的温度、盐度和 pH 变化都会造成机体不同程度的缩水。但是,如果在 24h 内及时纠正,精心饲养,大多数个体还能恢复健壮。

生长繁殖与水温、光照密切相关,仙水母在夏季或初秋季节横裂,在全年都可见水母体,这一特征与其他水母螅状体春季横裂,整个冬季水母体消失不同;其产卵繁殖的水温是 24~27 °C,可连续数天。此外,通过多次试验发现,安朵仙水母在水族馆展示缸内和养殖密度小时均很少产卵,只有在较小的容器内较多个体时才产卵繁殖。因此,成熟亲本的聚集和近距离接触对于精子和卵子的释放及其受精可能是至关重要的。作为一种热带水母,安朵仙水母对低温较敏感。虽然螅状体在较低的温度下也能生存,但是低温会影响它的生长和繁殖。当低于 18 °C 时,螅状体虽然能够捕获猎物,但不能将它们传输到口,更不能消化吸收(Fitt *et al.* 1998)。本实验中,水温低于 15 °C 时,螅状体很快死亡腐烂,20 °C 以下很少出芽生殖,只有在 26 °C 以上才能横裂。水母体在 20 °C 以下不能摄食,并很快萎缩死亡。但是螅状体和水母体均能长期耐受 29 °C 的水温。已知五卷须金水母 *Dactylometra quinquecirrha* 和海月水母 *Aurelia aurita* 均在每天特定时间产卵(Littleford 1939; Hamner *et al.* 1994),白色霞水母 *Cyanea nozakii* 在每天清晨太阳刚刚升起的时候产卵(Dong *et al.* 2006),其繁殖与光照相关。安朵仙水母每次产卵可能也与光照有关,弱光照时得到的受精卵较多。

与海月水母能通过多种方式无性繁殖(和振武 1993)不同,安朵仙水母仅仅通过产生胞芽这一种方式无性繁殖。在自然界,无性繁殖是水母扩大群体数量的主要方式。但是在人工条件下,应该注意及时更新螅状体,增大螅状体分裂生殖间隔,保证遗传多样性,从而能够产生健壮的水母体。

## 参 考 文 献

- 和振武. 1993. 海月水母的生殖. 生物学通报, 28(8): 14
- 董 婧,刘春洋,王燕青,王 彬. 2006. 白色霞水母生活史的实验室观察. 动物学报, 52(2): 389~395
- Blanquet, R. S., and Phelan, M. A. 1987. An unusual blue mesogleal protein from the mangrove jellyfish *Cassiopea xamachana*. Marine Biology, 94(3): 423~430
- Estes, A. M., Kempf, S. C., and Henry, R. P. 2003. Localization and quantification of carbonic anhydrase activity in the symbiotic scyphozoan *Cassiopea xamachana*. Biological Bulletin, 204: 278~289
- Fitt, W. K., and Costley, K. 1998. The role of temperature in survival of the polyp stage of the tropical Rhizostome jellyfish *Cassiopea xamachana*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 222(1-2): 79~91
- Hamner, W. M., Hamner, P. P., and Strand, S. W. 1994. Sun compass migration by *Aurelia aurita* (Scyphozoa): population retention and reproduction in Saanich Inlet. British Columbia Marine Biology, 119(3): 347~356
- Hofmann, D. K., Fitt, W. K., and Fleck, J. 1996. Checkpoints in the life-cycle of *Cassiopea* spp.: control of metagenesis and metamorphosis in a tropical jellyfish. The International Journal of Developmental Biology, 40(1): 331~338
- Hofmann, D. K., and Gottlieb, M. 1991. Bud formation in the scyphozoan *Cassiopea andromeda* epithelial dynamics and fate map. Hydrobiologia. 216-217(1): 53~59
- Hofmann, D. K., and Honegger, T. G. 1990. Bud formation and metamorphosis in *Cassiopea andromeda* (Cnidaria: Scyphozoa): a developmental and ultrastructural study. Marine Biology, 105(3): 509~518
- Holland, B. S., Dawson, M. N., Crow, G. L., and Hofmann, D. K. 2004. Global phylogeography of *Cassiopea* (Scyphozoa: Rhizostomeae): molecular evidence for cryptic species and multiple invasions of the Hawaiian Islands. Marine Biology, 145(6): 1 119~1 128
- Littleford, R. A. 1939. The life cycle of *Dactylometra quinquecirrha* L. Agassiz in the Chesapeake Bay. Biological Bulletin, 77: 368~381
- Mayor, A. G. 1910. Medusae of the world (III). Washington: Carnegie Institution of Washington, 631~650
- Neumann, R. 1979. Bacterial induction of settlement and metamorphosis in the planula larvae of *Cassiopea Andromeda* (Cnidaria: Scyphozoa, Rhizostomeae). Marine Ecology-Progress Series, 1: 21~28
- Verde, E. A., and McCloskey, L. R. 1998. Production, respiration, and photophysiology of the mangrove jellyfish *Cassiopea xamachana* symbiotic with zooxanthellae: effect of jellyfish size and season. Marine Ecology Progress Series, 168: 147~162