

DOI: 10.5846/stxb201803300698

孙明, 邢勤旺, 王佳哈, 段妍, 李楠, 柴雨, 董婧. 秋季降温期水温和饵料量对沙蜇无性繁殖的影响. 生态学报, 2018, 38(18): - .  
Sun M, Xing Q W, Wang J H, Duan Y, Li N, Chai Y, Dong J. Effect of temperature and food supply on the asexual reproduction of the scyphozoan *Nemopilema nomurai* in autumn. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(18): - .

## 秋季降温期水温和饵料量对沙蜇无性繁殖的影响\*

孙 明<sup>1</sup>, 邢勤旺<sup>1,2</sup>, 王佳哈<sup>1</sup>, 段 妍<sup>1</sup>, 李 楠<sup>1,3</sup>, 柴 雨<sup>1</sup>, 董 婧<sup>1,\*</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 116023

2 中国海洋大学水产学院, 青岛 266003

3 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306

**摘要:** 20 世纪末以来, 沙蜇在东亚水域频繁暴发, 不仅影响正常的渔业生产活动, 也给海洋生态系统健康带来极大危害。在室内模拟秋季降温条件, 研究了不同水温(4 种降温条件)与饵料量(0.42、1.25 和 4.2  $\mu\text{g C}$  螅状体<sup>-1</sup>d<sup>-1</sup>)对沙蜇螅状体足囊繁殖与横裂生殖的影响。结果显示: 1) 秋季降温速度快慢导致的积温差异对沙蜇螅状体生成足囊数有显著影响( $P < 0.001$ ), 积温越大, 螅状体生成的足囊数量越多, 发现两者具有较好的线性关系( $y = 142.59x + 208.39$ ;  $R^2 = 0.967$ ), 低积温条件下的足囊萌发也较少; 2) 饵料量对螅状体无性繁殖的影响是有一定阈值范围的, 在一定饵料量范围内, 螅状体生成的足囊数量随饵料量的增加而增加, 而超过一定阈值范围, 过剩的饵料影响水质对沙蜇螅状体反而产生负面影响。3) 秋季新繁育出来的当龄沙蜇螅状体可在越冬前发生横裂生殖, 但横裂生殖的螅状体比例和放碟数量均较少。试验结果说明, 全球变化背景下, 积温升高、饵料量小幅增加均可能导致沙蜇秋季有性繁殖的当龄螅状体在越冬前生成更多的足囊, 促进诱发翌年水母暴发。

**关键词:** 水母暴发; 积温; 生活史; 螅状体; 足囊繁殖; 横裂生殖

## Effect of temperature and food supply on the asexual reproduction of the scyphozoan *Nemopilema nomurai* in autumn

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

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

2 Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao 266003, China

3 College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

**Abstract:** Since the end of the 20th century, frequent outbreaks of jellyfish in eastern Asian waters have affected normal fishery production, and negatively impacted marine ecosystem health. This experiment simulated autumn cooling conditions, and analyzed the effect of different temperatures (four cooling conditions) and food supply (0.42, 1.25, and 4.2  $\mu\text{g C}$  polyp<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>) on podocyst reproduction and strobilation of *Nemopilema nomurai* polyps. The results showed that: 1, the cooling speed of autumn lead to differences of accumulated temperature, which had an extremely significant effect on the number of podocysts produced by *N. nomurai* polyps ( $P < 0.001$ ), the greater the accumulated temperature, the more podocysts were produced, They have a good linear relationship ( $y = 142.59x + 208.39$ ;  $R^2 = 0.967$ ). Less podocysts germinated under low accumulated temperature; 2, there was a threshold range in the effect of food supply on the asexual reproduction of *N. nomurai* polyps, within a certain food supply, the number of podocysts produced by *N. nomurai* polyps

**基金项目:** 国家自然科学基金(31400406; 003001011), 国家重点研发计划项目(2017YFC1404400), 辽宁省自然科学基金项目(2015020795), 辽宁省“百千万人才工程”资助项目(2016921038)资助。

收稿日期: 2018-03-30; 修订日期: 2018-07-04

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 1024470248@qq.com

increased with increasing food supply, but excess food supply may have a negative impact on the polyps above this threshold. 3, the newly breeding *N. nomurai* polyps in autumn can occur strobilation before wintering, but it is tiny that the proportion of the polyps occurring strobilation and the number of ephyra released from the polyps. The results of this experiment suggested that under the background of global climate change, the increase in accumulated temperature and food supply could result in the production of more podocysts before overwintering by *N. nomurai* polyps of the same generation originated from sexual propagation in autumn, which could potentially trigger the jellyfish outbreaks the following year.

**Key Words:** Jellyfish bloom; accumulated temperature; life cycle; polyps; podocyst reproduction; strobilation

全球变化背景下,继赤潮、绿潮等由植物快速繁殖引起的大型海洋生态灾害后,一种由海洋动物——水母的数量增多而导致的海洋生态灾害也受到全球的关注<sup>[1]</sup>。沙蜇(*Nemopilema nomurai*)是东亚水域大型灾害水母优势种之一,20世纪末以来,沙蜇频繁暴发给中国、日本和韩国沿海的渔业生产、海洋旅游业及人民健康安全带来极大地负面影响<sup>[2-5]</sup>。近年来,随着水母暴发机理研究的逐渐深入,人们越发意识到环境条件对底栖螅状体阶段无性繁殖的影响对水母暴发形成的重要作用<sup>[6-10]</sup>。众多研究表明,在各环境因子对大型水母生长发育的影响研究中,温度和饵料应为研究的重点,水温与饵料的综合变化情况对水母生活史的发育方向与数量增长起着非常重要的调控作用<sup>[6,11-12]</sup>。

本文作者曾在室内对沙蜇螅状体进行了不同恒定温度条件下不同饵料量对沙蜇螅状体生长与足囊繁殖的影响研究<sup>[13]</sup>,试验结果表明,沙蜇螅状体可在0—27.5℃范围内良好存活,7.5℃以下几乎没有足囊繁殖行为,螅状体可在低温不摄食的状态下成功越冬,在8—20℃范围内,螅状体生长、足囊形成及萌发均随水温和饵料量的增加而显著增加。由此可以分析出,沙蜇水母体在每年夏秋季经有性繁殖出的当龄螅状体,从出生到越冬前的无性繁殖量对于翌年春季横裂释放的碟状体数量有决定性影响,那么这一时期沙蜇螅状体足囊繁殖量受水温与饵料量的影响是否显著? 是否会有横裂生殖发生? 本文在实验室模拟条件研究了秋季降温期不同水温和饵料量条件对沙蜇无性繁殖的影响,探讨了不同降温速度和饵料环境下,沙蜇当龄螅状体足囊繁殖和横裂生殖的差异。研究结果对进一步揭示积温升高对沙蜇繁殖生活史特征的作用及探索沙蜇暴发机理有重要的学术价值。

## 1 实验材料与方法

### 1.1 试验材料

实验所用沙蜇螅状体为2016年9月22日在大连旅顺塔河湾采捕的沙蜇亲体在育苗室经自然繁育获得,螅状体附着在30 cm×40 cm的聚乙烯波纹板上,培养于1.8 m×1.2 m×0.8 m的水槽中,培养用水取自辽宁省大连市黑石礁近岸,经黑暗沉淀并沙滤后使用,盐度30—32,pH 8.1—8.3,溶解氧大于5 mg/L,前期暂养期间水温随室温自然波动,范围在20—24℃,试验开始前一周螅状体的培养水温约为20℃。前期暂养期间每周投喂一次人工孵化的卤虫(*Artemia salina*)无节幼体,体长约300 μm。

### 1.2 试验方法

将上述波纹板附着有沙蜇螅状体的区域剪切成约3 cm×10 cm的小片,使每片上螅状体个数为10个,剔除多余的螅状体与足囊。选取总数为30个螅状体的3个小片设为一个试验组的3个平行,置于15 cm×15 cm×3 cm的密封隔离盒中,用智能光照培养箱(GXZ—280B; GXZ—280C)控制试验水温。试验期间用画图兼拍照的方法将每盒中的螅状体按所处波纹板的位置进行编号,统计观察每个螅状体生成的足囊数、足囊萌发情况与横裂生殖过程。

根据2010—2016年课题组对自然水温的监测结果,模拟渤海与黄海北部海区秋季不同降温条件,设4个温度变化组(T1、T2、T3、T4),其中,T1为秋季高积温组、T2为黄海北部大连星海湾沿岸水域秋季平均降温曲线、T3为人为设置的对照组、T4为秋季低积温组(图1)。每个温度曲线下设置3种饵料量组,F1组中的每个

螳状体投喂 1 个卤虫, F2 组中的每个螳状体投喂 3 个卤虫, F3 组中的每个螳状体均为过量投喂(约每个螳状体投喂 10 个卤虫), 根据 Uye 等<sup>[14]</sup>对卤虫 C 值的测定结果(0.83  $\mu\text{g}$ ), 估算 F1、F2 和 F3 的饵料量分别为 0.42、1.25、4.2  $\mu\text{g C}$  螳状体<sup>-1</sup>d<sup>-1</sup>。

结合近岸自然海水盐度历年波动范围(28—33), 参考以往海水盐度对沙蜚螳状体影响的研究结果<sup>[15]</sup>, 用暴晒 24 h 的自来水将海水盐度调至 28 作为试验海水盐度, 盐度计型号为 PAL—06S。试验期间螳状体每 2 天投喂一次, 用吸有卤虫的吸管对准喂食, 保证每个螳状体摄食都达到饵料设置条件, 投喂 2—4 h 后换水。每天用解剖镜(Olympus SZX9)观察螳状体的无性繁殖行为, 连续观察 50 d。

### 1.3 指标测定与数据统计分析

形成足囊的螳状体比例

$$RP = N_p / N_0$$

平均每个螳状体形成的足囊数

$$NPP = P_0 / N_t$$

横裂率

$$STR / \% = 100 \times N_s / N_0$$

足囊萌发率

$$GRP / \% = 100 \times P_e / P_0$$

试验进行第 t d 的繁殖倍数

$$RM = P_t / N_0$$

式中,  $N_0$  为试验开始时螳状体亲体个数,  $N_p$  产生足囊的亲代螳状体个数,  $N_t$  为试验结束时螳状体的个数,  $N_s$  为发生横裂生殖的螳状体个数,  $P_0$  为试验期间形成的足囊个数的总和,  $P_e$  为试验结束时萌发的足囊个数,  $P_t$  为试验进行到第 t 天时实心足囊个数和萌发螳状体个数的总和。

试验数据用平均数 $\pm$ 标准差(Mean  $\pm$  SD)表示, 用 Excel 2016 和 SPSS 25.0 软件对数据进行统计分析, 采用 Duncan's 多重比较检验组间差异。

## 2 结果与分析

### 2.1 秋季降温期水温和饵料量对沙蜚足囊繁殖的影响

#### 2.1.1 水温对沙蜚足囊繁殖的影响

试验过程中, 各温度组均有螳状体发生了足囊繁殖行为, T1、T2 和 T3 组形成足囊的螳状体比例较多, 组间差异不显著, 最高比例出现在 T2 组, 为 84.44%, T4 组形成足囊的螳状体比例最少, 为 53.33%, 且与其他 3 组的差异显著。各温度组中每个螳状体形成的足囊数范围为 0—6 个, 形成足囊数最多的螳状体出现在 T1 组, 平均每个螳状体形成的足囊数为 2.71 个, T2 组次之, 平均为 2.22 个, T3 与 T4 组较少, 平均分别为 1.47 与 1.36 个。如表 4, 方差分析结果表明, 水温对沙蜚形成足囊的螳状体比例和平均每个螳状体形成的足囊数的影响极显著( $P < 0.001$ ), 2 指标均有随积温的减少而降低的趋势(表 1)。

各试验组中足囊萌发数量均较少, 范围为 0—3 个, 平均每个试验组足囊萌发数最多的组是 T1, 为 1.56 个, 其次为 T2 和 T3, 分别为 1.22 个和 1 个, T4 组最少为 0.33 个。平均每个试验组足囊萌发率最高的是 T3, 达 6.12%, 其次为 T1 和 T2, 分别为 5.93% 和 5.21%。T4 组的足囊萌发数和足囊萌发率均最少, 分别为 0.33 个和 1.18%, 与其他 3 组的差异显著( $P < 0.05$ )(表 1)。试验结果表明, 低积温条件下的足囊萌发也较低。

#### 2.1.2 饵料量对沙蜚足囊繁殖的影响

试验过程中, 各饵料组均有螳状体产生足囊, F1 和 F2 组形成足囊的螳状体比例较多, 分别为 84.17% 和

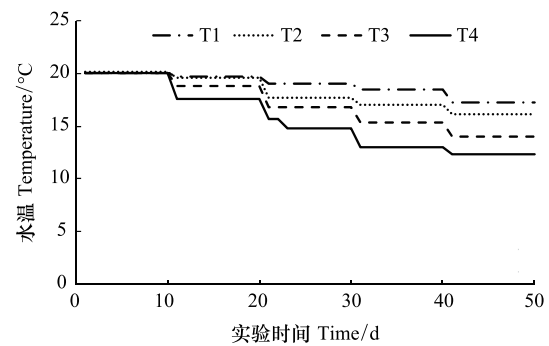


图 1 水温曲线图

Fig.1 Temperature curve

T1: 秋季高积温组, Autumn high accumulated temperature group;  
T2: 黄海北部大连星海湾沿岸水域秋季平均降温曲线, Average autumn cooling curve of xinghai coastal waters in north of yellow sea;  
T3: 人为设置的对照组, Artificial control group; T4: 秋季低积温组, Autumn low accumulated temperature group

80%, F3 最少, 为 48.33%, 与 F1 和 F2 组的差异显著。各饵料组中每个螅状体形成足囊数最多的螅状体出现在 F2 组, 平均每个螅状体形成的足囊数为 2.16 个, F1 组次之, 平均为 2.03 个, F3 组最少, 平均仅为 1.66 个。平均每个试验组足囊萌发数和萌发率均为 F2 组最多, 平均分别为 1.83 个和 7.93%, F1 次之, 平均分别为 1.08 个和 4.7%, F3 最少, 平均分别为 0.17 个和 1.2% (表 2)。方差分析结果表明, 饵料量对沙蜚螅状体足囊繁殖的影响显著 ( $P < 0.01$ ) (表 4)。

表 1 温度对沙蜚螅状体足囊繁殖的影响

Table 1 Effect of different temperature on podocyst reproduction of *Nemopilema nomurai*.

温度 Temperature/°C	足囊繁殖 Podocyst reproduction			
	形成足囊的 螅状体比例 Percentage of polyps that produced podocysts/%	平均每个螅状体 形成的足囊数 Number of podocysts produced by each polyp/个	平均每个试验组 的足囊萌发数 The germination number of the podocysts in each test group/个	平均每个试验组 的足囊萌发率 The germination rate of the podocysts in each test group/%
T1	76.67±5.77a	2.71±0.26a	1.56±0.77a	5.93±3.37a
T2	84.44±8.94a	2.22±0.26b	1.22±0.38a	5.21±2.14a
T3	68.89±14.64a	1.47±0.65c	1.00±0.72a	6.12±5.23a
T4	53.33±9.62b	1.36±0.34c	0.33±0.38b	1.18±2.05b

同列数据后不同字母表示处理间差异显著 ( $P < 0.05$ ), T1: 秋季高积温组, Autumn high accumulated temperature group; T2: 黄海北部大连星海湾沿岸水域秋季平均降温曲线, Average autumn cooling curve of Xinghai coastal waters in north of yellow sea; T3: 人为设置的对照组, Artificial control group; T4: 秋季低积温组, Autumn low accumulated temperature group

表 2 饵料量对沙蜚螅状体足囊繁殖的影响

Table 2 Effect of different food supply on podocyst reproduction of *Nemopilema nomurai*.

饵料量 Food supply	足囊繁殖 Podocyst reproduction			
	形成足囊的 螅状体比例 Percentage of polyps that produced podocysts/%	平均每个螅状体 形成的足囊数 Number of podocysts produced by each polyp/个	平均每个试验组 的足囊萌发数 The germination number of the podocysts in each test group/个	平均每个试验组 的足囊萌发率 The germination rate of the podocysts in each test group/%
F1	84.17±7.22a	2.03±0.34a	1.08±0.68a	4.70±3.37a
F2	80.00±10.98a	2.16±0.38a	1.83±0.72b	7.93±2.14b
F3	48.33±11.04b	1.66±0.23b	0.17±0.29c	1.20±2.14c

同列数据后不同字母表示处理间差异显著 ( $P < 0.05$ ), F1: 每次投喂的饵料量为  $0.42 \mu\text{g C 螅状体}^{-1} \text{d}^{-1}$ , The amount of food supply per feeding is  $0.42 \mu\text{g C polyp}^{-1} \text{d}^{-1}$ ; F2: 每次投喂的饵料量为  $1.25 \mu\text{g C 螅状体}^{-1} \text{d}^{-1}$ , The amount of food supply per feeding is  $1.25 \mu\text{g C polyp}^{-1} \text{d}^{-1}$ ; F3: 每次投喂的饵料量为  $4.2 \mu\text{g C 螅状体}^{-1} \text{d}^{-1}$ , The amount of food supply per feeding is  $4.2 \mu\text{g C polyp}^{-1} \text{d}^{-1}$

### 2.1.3 水温和饵料量交互作用对沙蜚足囊繁殖的影响

各试验组中生成足囊数最多的螅状体出现在 T1F1 和 T1F2 组, 最长达 6 个。平均每个螅状体产生足囊数最多的组为 T1F2 和 T1F3, 均为 2.83 个 (表 3)。形成足囊的螅状体比例最高的组为 T2F1 组, 为 100%。双因素方差分析结果表明, 尽管温度和饵料量对形成足囊的螅状体比例和平均每个螅状体形成的足囊数的影响达到极显著 ( $P < 0.001$ ) 或显著 ( $P < 0.01$ ) 水平, 但两者的交互作用对这 2 个指标影响均不显著 ( $P > 0.05$ ) (表 4)。

各试验组中足囊萌发数量最多的螅状体出现在 T1F2 组, 达 3 个, 平均每个试验组足囊萌发数最多的组也是 T1F2 组, 达 2.62 个, 平均每个试验组足囊萌发率最高的是 T2F2 组, 达 10.25% (表 3)。双因素方差分析结果表明, 尽管温度和饵料量对足囊萌发数和足囊萌发率达到极显著 ( $P < 0.001$ ) 或显著 ( $P < 0.01$ ) 水平, 但两者的交互作用对这 2 个指标影响均不显著 ( $P > 0.05$ ) (表 4)。

### 2.2 秋季降温期水温和饵料量对沙蜚横裂生殖的影响

试验期间, 只有 T2F1 组中的螅状体均未发生横裂生殖现象, 其他试验组中螅状体虽然有横裂生殖现象,



但横裂率均较低,范围在 0—23.33%,且每个螅状体放碟数量仅为 1—2 个,平均每组放碟量范围为 0—2.33 个(表 7)。

表 3 温度与饵料量交互对沙蜚螅状体足囊繁殖的影响

Table 3 Effect of temperature and food supply on podocyst reproduction of *Nemopilema nomurai*

指标 Indices	饵料量 Food supply	温度 Temperature/°C			
		T1	T2	T3	T4
形成足囊的螅状体比例	F1	93.33±5.77Aa	100.00±0Aa	76.67±11.55Ba	66.67±11.55Ba
Percentage of polyps that produced podocysts/%	F2	93.33±5.77Aa	86.67±11.55Aa	83.33±20.82Aa	56.67±5.77Ba
	F3	43.33±5.77Ab	66.67±15.28Bb	46.67±11.55Ab	36.67±11.55Ab
平均每个螅状体形成的足囊数	F1	2.47±0.21Aa	2.47±0.06Aa	1.80±0.62Ba	1.38±0.45Ca
Number of podocysts produced by each polyp/个	F2	2.83±0.29Aa	2.37±0.35Ba	1.83±0.45Ca	1.62±0.41Ca
	F3	2.83±0.29Aa	1.84±0.36Bb	0.89±0.11Cb	1.08±0.14Ca
平均每个试验组的足囊萌发数	F1	1.67±0.58Aa	1.33±0.58Aa	1.00±1.00Aa	0.33±0.58Ba
The germination number of the podocysts in each test group/个	F2	2.67±1.15Ab	2.33±0.57Ab	1.67±0.58Bb	0.67±0.58Ca
	F3	0.33±0.58Ac	0Ac	0.33±0.58Ac	0Ab
足囊萌发率	F1	6.91±2.78Aa	5.39±2.26As	4.75±4.21Aa	1.75±3.04Ba
Germination rate of podocysts/%	F2	9.78±5.39Ab	10.25±4.14Ab	9.91±5.08Ab	1.79±3.10Ba
	F3	1.11±1.92Ac	0Ac	3.70±6.42Ba	0Ab

同行数据后不同的大写字母和同列数据后不同的小写字母均表示处理间差异显著 ( $P < 0.05$ )

表 4 沙蜚螅状体足囊繁殖的方差分析

Table 4 Analysis results of podocyst reproduction of *Nemopilema nomurai*

源 Source	自由度 df	形成足囊的螅状体比例			平均每个螅状体形成的足囊数			平均每个试验组的足囊萌发数			平均每个试验组的足囊萌发率		
		Percentage of polyps that produced podocysts/%			Number of podocysts produced by each polyp/个			The germination number of the podocysts in each test group/个			The germination rate of the podocysts in each test group/%		
		均方 Mean square	F	显著性 P	均方 Mean square	F	显著性 P	均方 Mean square	F	显著性 P	均方 Mean square	F	显著性 P
温度 Temperature (T)	3	1587.963	12.992	0.0000	3.592	29.410	0.0000	2.889	6.933	0.0020	0.005	3.498	0.0310
饵料量 Food supply (F)	2	4608.333	37.705	0.0000	0.809	6.623	0.0050	7.583	18.200	0.0000	0.014	9.811	0.0010
温度×饵料量 (T×F)	6	193.519	1.583	0.1950	0.248	2.027	0.1010	0.694	1.667	0.1730	0.001	0.907	0.5060
误差 Error	24	122.222			0.122			0.417			0.001		

2.2.1 水温对沙蜚横裂生殖的影响

各温度组中,T3 组中的横裂率和放碟量最多,分别为 11.11%和 1.22 个,T1 和 T2 组次之,T4 组横裂率和放碟量最低,分别为 6.67%和 0.67 个(表 5),多重比较结果表明各温度组间横裂率和放碟量的差异均不显著 ( $P > 0.05$ ),方差分析结果表明水温对沙蜚横裂率和放碟量的影响不显著 ( $P > 0.05$ ) (表 8)。

表 5 温度对沙蜚螅状体横裂生殖的影响

Table 5 Effect of different temperature on polyps strobilation of *Nemopilema nomurai*.

温度 Temperature/°C	螅状体横裂生殖 Polyeps strobilation	
	横裂率 Strobilation rate/%	每个试验组放碟量 The number of ephyra released from per test groups/个
T1	10.00±10.79a	1.00±1.09a
T2	10.00±7.02a	1.11±0.84a
T3	11.11±9.62a	1.22±1.09a
T4	6.67±5.77a	0.67±0.58a

同列数据后不同字母表示处理间差异显著 ( $P < 0.05$ )

### 2.2.2 饵料量对沙蜚横裂生殖的影响

各饵料组中,沙蜚螅状体横裂率和每个试验组放碟数均较低,但是随着饵料量的增多,两个指标均有不断增加的趋势,在 F3 组达到最大,横裂率和每个试验组放碟数分别为 14.17% 和 1.42 个(表 6)。经组间多重分析结果表明 F1 和 F2 差异不显著( $P>0.05$ ),但与 F3 差异显著( $P<0.05$ )。方差分析结果表明饵料量对沙蜚横裂率和放碟量的影响不显著( $P>0.05$ )(表 8)。

表 6 饵料量对沙蜚螅状体横裂生殖的影响

Table 6 Effect of different food supply on polyps strobilation of *Nemopilema nomurai*.

饵料量 Food supply	螅状体横裂生殖 Polyps strobilation	
	横裂率 Strobilation rate/%	每个试验组放碟量 The number of ephyra released from per test groups/个
F1	5.00±4.33a	0.50±0.43a
F2	9.17±7.22a	1.08±0.92a
F3	14.17±13.35b	1.42±1.34b

同列数据后不同字母表示处理间差异显著( $P<0.05$ )

### 2.2.3 水温和饵料量交互作用对沙蜚横裂生殖的影响

试验期间,发生横裂生殖的螅状体中只有 T2F2 和 T3F2 两组中各有一个螅状体释放 2 个碟状体,其他仅释放一个碟状体。横裂率和每个试验组放碟量均为 T1F3 组最多,分别为 23.33% 和 2.33 个,但与其他组间的差异并不显著( $P>0.05$ )(表 7)。经过双因素方差分析结果表明,温度与饵料量的交互作用对沙蜚横裂率和放碟量的影响均不显著( $P>0.05$ )(表 8)。

表 7 温度与饵料量交互对沙蜚螅状体横裂生殖的影响

Table 7 Effect of temperature and food supply on polyps strobilation of *Nemopilema nomurai*

指标 Indices	饵料量 Food supply	温度 Temperature/°C			
		T1	T2	T3	T4
横裂率 Strobilation rate/%	F1	3.33±5.77Aa	0Aa	13.33±5.77Ba	3.33±5.77Aa
	F2	3.33±5.77Aa	16.67±5.77Aa	13.33±11.55Aa	3.33±5.77Aa
	F3	23.33±20.82Aa	13.33±15.28Aa	6.67±11.55Aa	13.33±5.77Aa
每个试验组放碟量 The number of ephyra released from per test groups/个	F1	0.33±0.58Aa	0Aa	1.33±0.58Ba	0.33±0.58Aa
	F2	0.33±0.58Aa	2.00±1.00Aa	1.67±1.53Aa	0.33±0.58Aa
	F3	2.33±2.08Aa	1.33±1.53Aa	0.67±1.15Aa	1.33±0.58Aa

同行数据后不同的大写字母和同列数据后不同的小写字母均表示处理间差异显著( $P<0.05$ )

表 8 沙蜚螅状体横裂生殖的方差分析

Table 8 Analysis results of polyps strobilation of *Nemopilema nomurai*

源 Source	自由度 df	横裂率 Strobilation rate/%			每个试验组放碟量 The number of ephyra released from per test groups/个		
		均方 Mean square	F	显著性 P	均方 Mean square	F	显著性 P
		温度 Temperature (T)	3	0.003	0.343	0.7950	2.583
饵料量 Food supply (F)	2	0.025	2.600	0.0950	0.519	0.467	0.7080
温度×投饵频次 (T×F)	6	0.018	1.800	0.1420	2.102	1.892	0.1240
误差 Error	24	0.010			1.111		

## 3 讨论

### 3.1 秋季降温期水温对沙蜚足囊繁殖的影响

沙蜚生活史由有性繁殖的浮游水母体和无性繁殖的底栖螅状体行世代交替组成<sup>[3,16]</sup>,足囊繁殖是沙蜚唯

一的螅状体无性繁殖方式<sup>[15-16]</sup>,在螅状体自身种群繁衍过程中起着非常重要的作用<sup>[17-18]</sup>。在众多影响水母足囊繁殖的环境条件中,温度被认为是最关键的调控因子<sup>[19]</sup>。我国学者鲁男最早报道了海蜇螅状体在 15—30℃ 范围内,随温度升高,海蜇足囊繁殖能力增强<sup>[20]</sup>。Kawahara 等<sup>[21]</sup>认为环境条件对足囊繁殖的调控作用是沙蜚暴发的重要原因,并用试验证明了环境异常波动下足囊的萌发量显著高于稳定环境中的。Feng 等<sup>[22]</sup>研究表明,沙蜚足囊繁殖的适宜温度范围为 18—25℃。本试验结果表明,水温对沙蜚足囊繁殖的影响极显著,T1 温度组足囊繁殖效率最高,且各足囊繁殖的指标均随积温的减少而下降,说明在秋季降温时期积温越高沙蜇螅状体足囊繁殖各指标越高,这与以往的研究结果相一致。

在本试验中,T1 温度组的温度下降最慢,T2、T3 次之,T4 温度下降最快,显然这四个温度组的积温也是由高到低的排列顺序。在图 2 中,在饵料量相同的情况下,可看出无论是 F1、F2 还是 F3 饵料量组,T4 温度组的繁殖倍数远低于其他组,同时 T3 温度组也是低于 T1 和 T2 温度组,而 T1 和 T2 温度组差距并不大。另一方面,各温度组随着温度的降低,积温增加的速率也逐渐变慢,各试验组繁殖倍数的增幅也是逐渐变慢。总之在秋季降温时,水温下降越慢,即积温越高,螅状体形成足囊的数量越多。

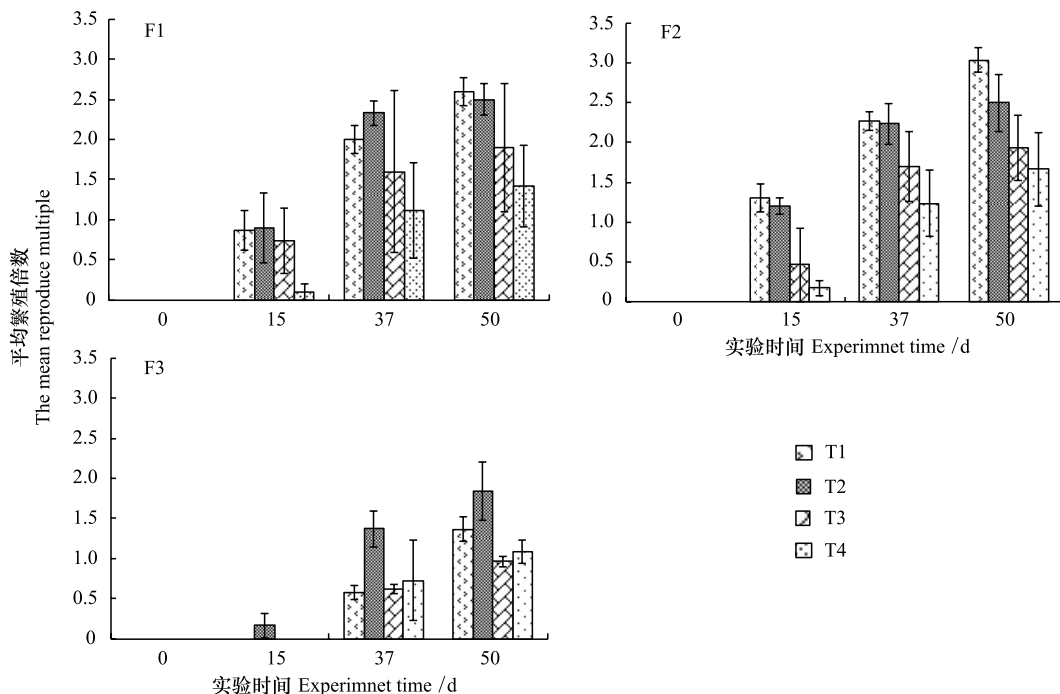


图 2 相同饵料量条件下,不同降温条件对沙蜇螅状体繁殖倍数的影响

Fig.2 Effect of temperature on the reproduction multiple of *N. nomurai* polyps in same food supplying

F1: 每次投喂的饵料量为 0.42 μg C 螅状体<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>, The amount of food supply per feeding is 0.42 μg C polyp<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>; F2: 每次投喂的饵料量为 1.25 μg C 螅状体<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>, The amount of food supply per feeding is 1.25 μg C polyp<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>; F3: 每次投喂的饵料量为 4.2 μg C 螅状体<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>, The amount of food supply per feeding is 4.2 μg C polyp<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>

### 3.2 饵料量对沙蜇足囊繁殖的影响

多数研究表明,饵料的营养供应是水母进行无性繁殖必不可少的基础条件,多数水母种类在饵料充足的条件下形成足囊,例如,白色霞水母的足囊繁殖随饵料量的增加而增加<sup>[23]</sup>;丰富的营养条件下,海蜇螅状体形成足囊活跃,个体大,易于萌发<sup>[24]</sup>。有些种类则相反,饵料匮乏是螅状体生成足囊的诱导条件,例如,海月水母(*Aurelia aurita* s.l.)螅状体在高温(26℃)和低饵料供应条件(3.3 μg C 螅状体<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>)下形成更多的足囊<sup>[11,25]</sup>。本文作者曾研究过不同饵料量条件(0.42、1.25、2.08 和 2.91 μg C 螅状体<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>)对沙蜇螅状体在不同恒定水温下足囊繁殖的影响<sup>[13]</sup>,研究表明,在 10—27.5℃ 范围,足囊繁殖速度随水温与饵料量的增加而增加,高温条件下,饵料量的影响作用明显,如饵料不足则螅状体死亡率增加。

本文试验结果中, F2 组( $1.25 \mu\text{g C 螅状体}^{-1} \text{d}^{-1}$ )的足囊繁殖指标好于 F1 组( $0.42 \mu\text{g C 螅状体}^{-1} \text{d}^{-1}$ ), 与以往研究结果一致, 但 F3 组( $4.2 \mu\text{g C 螅状体}^{-1} \text{d}^{-1}$ )中足囊繁殖的 4 个指标均明显低于 F1 和 F2 组(图 3), 可能与 F3 组中的饵料量超过螅状体所需有关, 说明饵料量并不是越多越好。在实验过程中也发现, 尽管 F3 组中投喂的卤虫可以都被沙蜚螅状体的触手抓满, 但一段时间后有部分卤虫尸体会沉积在附近的片子上, 螅状体并不能将所有的卤虫完全消化掉, 有些卤虫尸体会黏附在螅状体根部, 甚至有些和足囊以及新萌发的幼螅状体黏附在一起, 换水时不易清除, 这些卤虫尸体长期沉积在螅状体附近, 导致螅状体脱落、畸形以及死亡现象频发, 且足囊上黏附卤虫尸体也会导致足囊萌发出的螅状体死亡。综合以往研究认为, 饵料量对沙蜚螅状体生长及繁殖的影响也是有一定适宜范围的, 在适宜饵料量范围内, 螅状体足囊繁殖各指标随饵料量的增加而增加, 当饵料量超过螅状体所需, 沙蜚螅状体的摄食状态及足囊繁殖均受到负面影响, 主要原因可能与过量未被消化的饵料残尸有关, 过多的能量没有得到有效的转化, 导致不利于螅状体生存的水质条件, 促使螅状体厌食、脱板、甚至死亡等现象, 不利于螅状体种群的繁衍, 详细机理还需进一步研究。

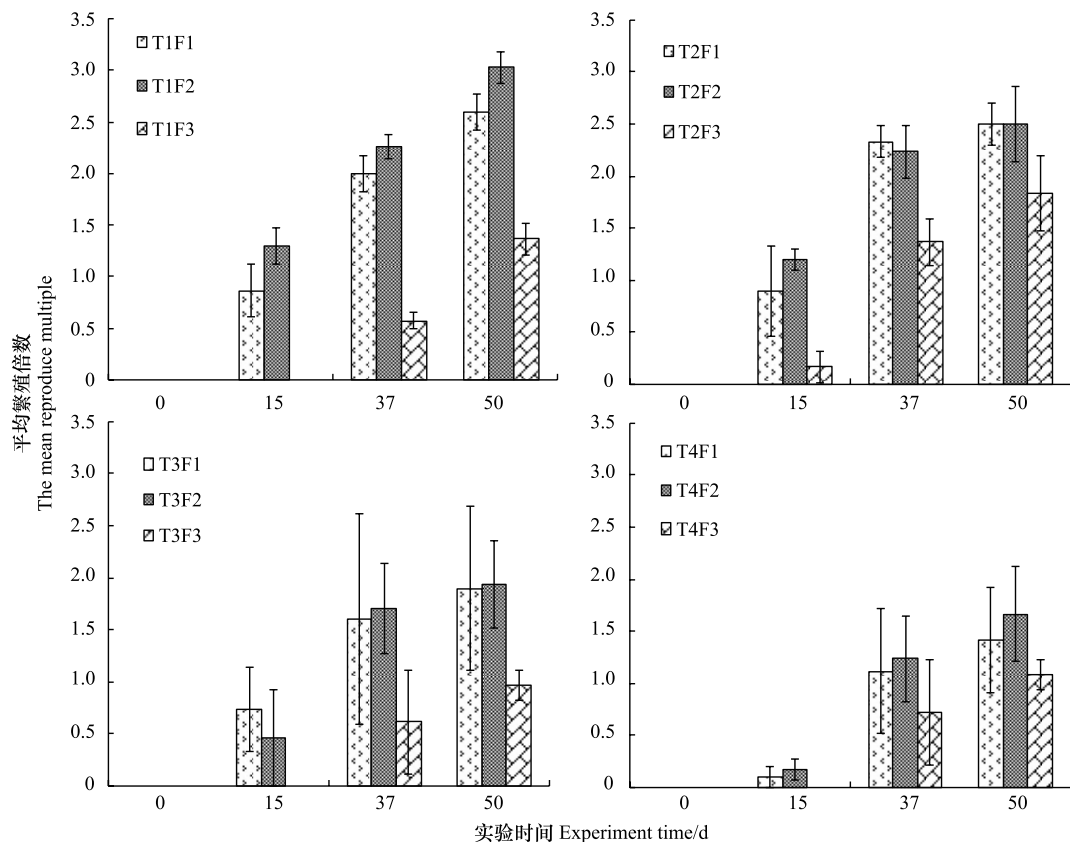


图 3 相同降温条件下, 不同饵料量对沙蜚螅状体平均繁殖倍数的影响

Fig.3 Effect of food supplying on the reproduction multiple of *N. nomurai* polyps in same temperature

### 3.3 有效积温与足囊数量的相关性分析

由于饵料量 F3 组受过量饵料影响, 螅状体有死亡脱板现象, 我们选取饵料量 F1 和 F2 组数据的平均值与有效积温进行了相关性分析, 根据前期研究结果, 选取螅状体形成足囊的生物学零度为  $7.5^{\circ}\text{C}$  [13], 经线性拟合, 发现二者具有较好的线性关系(图 4)。这表明, 沙蜚螅状体形成足囊的数量与有效积温密切相关, 螅状体形成足囊的数量随有效积温增加而增多, 这也进一步说明了全球变化背景下, 积温升高可能导致沙蜚螅状体在越冬前夏秋季的高温期生成更多的足囊, 促进诱发翌年水母暴发。

### 3.4 秋季降温期沙蜚的横裂生殖

横裂生殖是大多数钵水母从螅状体变态发育成水母体所必须经历的一个过程。以往试验研究表明, 适宜



沙蜚横裂生殖的水温范围在 10—18℃<sup>[26-28]</sup>, 但自然海域调查结果表明, 沙蜚仅在春季发生横裂生殖释放出水母体<sup>[29-32]</sup>, 未有相关报道发现自然海域中见到沙蜚水母体出现在秋季。本试验过程中, 除 T2F1 组, 其他各组中均有螅状体发生了横裂生殖现象, 实验结果证明了沙蜚螅状体秋季可发生横裂生殖, 但发生横裂生殖的螅状体比例和放碟数量均较少。值得注意的是, 本试验对象是沙蜚秋季新繁殖出的当龄螅状体, 而在自然海域中, 还有越冬存活或夏秋季通过足囊繁殖萌发出来的螅状体种群, 这部分螅状体因为比有性繁殖的当龄螅状体更早地在海底生长摄食, 相对会积攒更多的能量, 也许会发生更高的横裂率和释放更多的碟状体, 相关研究还有待进一步详细研究。Feng 等<sup>[27]</sup>报道了水温对沙蜚横裂生殖的影响是显著的, 本试验结果表明水温和饵料量对沙蜚横裂生殖的影响均不显著, 这主要与本试验中的横裂率和放碟数量非常少有关, 本试验对象为秋季新繁育出的当龄螅状体, 而 Feng 等进行的试验对象是越冬的螅状体, 比本试验对象中的螅状体有更多的生长发育时间, 进而可以积攒更多的能量用于横裂生殖, 这可能是造成差异的主要原因。本试验结果中, 积温较少组沙蜚螅状体的横裂率和每个试验组放碟量较少, 横裂率和每个试验组放碟量均随饵料量的增加而增大, 说明高积温和充足的饵料供应可使螅状体积攒更多能量用于进行横裂生殖。

综上, 本试验结果说明, 全球变化背景下, 积温升高、饵料量小幅增加均可能导致沙蜚秋季有性繁殖的当龄螅状体在越冬前生成更多的足囊, 促进诱发翌年水母暴发。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] 孙松. 对黄、东海水母暴发机理的新认知. 海洋与湖沼, 2012, 43(3): 406-410.
- [ 2 ] 程家骅, 李圣法, 丁峰元, 严利平. 东、黄海大型水母暴发现象及其可能成因浅析. 现代渔业信息, 2004, 19(5): 10-12.
- [ 3 ] Kawahara M, Uye S I, Kohzoh O, Iizumi H. Unusual population explosion of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae) in East Asian waters. Marine Ecology Progress Series, 2006, 307: 161-173.
- [ 4 ] Sun S, Sun X X, Jenkinson I R. Preface: giant jellyfish blooms in Chinese waters. Hydrobiologia, 2015, 754(1): 1-11.
- [ 5 ] Uye S. Blooms of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai*: a threat to the fisheries sustainability of the East Asian Marginal Seas. Plankton & Benthos Research, 2008, 3(S1): 125-131.
- [ 6 ] Lucas C H. Reproduction and life history strategies of the common jellyfish, *Aurelia aurita*, in relation to its ambient environment. Hydrobiologia, 2001, 451(1/3): 229-246.
- [ 7 ] Purcell J E. Environmental effects on asexual reproduction rates of the scyphozoan *Aurelia labiata*. Marine Ecology Progress Series, 2007, 348: 183-196.
- [ 8 ] 孙明, 柴雨, 董婧, 付志璐, 刘治更, 林建齐, 王佳晗. 环境因子对海月水母螅状体存活与繁殖的影响. 生态学报, 2017, 37(4): 1309-1317.
- [ 9 ] 孙松, 于志刚, 李超伦, 黄邦钦, 庄志猛, 魏皓, 孙晓霞. 黄、东海水母暴发机理及其生态环境效应研究进展. 海洋与湖沼, 2012, 43(3): 401-405.
- [ 10 ] 张芳, 孙松, 李超伦. 海洋水母类生态学研究进展. 自然科学进展, 2009, 19(2): 121-130.
- [ 11 ] Han C, Shinichi U. Combined effects of food supply and temperature on asexual reproduction and somatic growth of polyps of the common jellyfish *Aurelia aurita* s.l. Plankton & Benthos Research, 2010, 5(3): 98-105.
- [ 12 ] 孙松. 水母暴发研究所面临的挑战. 地球科学进展, 2012, 27(3): 257-261.
- [ 13 ] Sun M, Dong J, Purcell J E, Li Y L, Duan Y, Wang A Y, Wang B. Testing the influence of previous-year temperature and food supply on development of *Nemopilema nomurai* blooms. Hydrobiologia, 2015, 754(1): 85-96.
- [ 14 ] Uye S I, Kayano Y. Pradatory feeding of the planktonic copepod *Tortanus forcipatus* on three different prey. Bulletin of the Plankton Society of Japan, 1994, 40(2): 173-176.

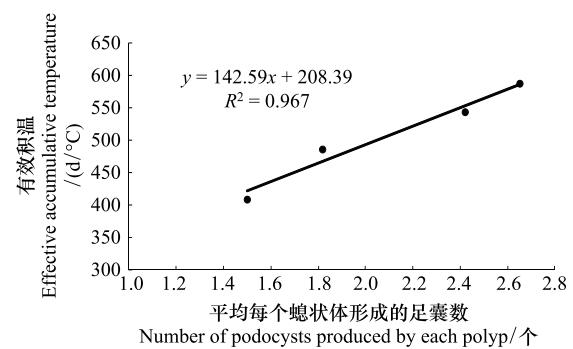


图 4 平均每个螅状体生成的足囊数和有效积温的关系

Fig. 4 Relationship between Number of podocysts produced by each polyp and effective accumulative temperature

- [15] Dong J, Sun M, Purcell J E, Chai Y, Zhao Y, Wang A Y. Effect of salinity and light intensity on somatic growth and podocyst production in polyps of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa; Rhizostomeae). *Hydrobiologia*, 2015, 754(1): 75-83.
- [16] 董婧, 孙明, 赵云, 王彬, 刘修泽, 于旭光, 刘春洋. 中国北部海域灾害水母沙蜆(*Nemopilema nomurai*)及其他钵水母繁殖生物学特征与形态比较. *海洋与湖沼*, 2012, 43(3): 550-555.
- [17] Arai M N. The potential importance of podocysts to the formation of scyphozoan blooms: a review. *Hydrobiologia*, 2009, 616: 241-246.
- [18] Thein H, Ikeda H, Uye S I. Ecophysiological characteristics of podocysts in *Chrysaora pacifica* (Goette) and *Cyanea nozakii* Kishinouye (Cnidaria: Scyphozoa; Semaestomeae): effects of environmental factors on their production, dormancy and excystment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2013, 446: 151-158.
- [19] Purcell J E, Atienza D, Fuentes V, Olariaga A, Tilves U, Colahan C, Gili J M. Temperature effects on asexual reproduction rates of scyphozoan species from the northwest Mediterranean Sea. *Hydrobiologia*, 2012, 690(1): 169-180.
- [20] 鲁男, 蒋双, 陈介康. 温度、盐度和光照对海蜆足囊繁殖的影响. *水产科学*, 1997, 16(1): 3-8.
- [21] Kawahara M, Ohtsu K, Uye S I. Bloom or non-bloom in the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa; Rhizostomeae): roles of dormant podocysts. *Journal of Plankton Research*, 2013, 35(1): 213-217.
- [22] Feng S, Zhang G T, Sun S, Zhang F, Wang S W, Liu M T. Effects of temperature regime and food supply on asexual reproduction in *Cyanea nozakii* and *Nemopilema nomurai*. *Hydrobiologia*, 2015, 754(1): 201-214.
- [23] 孙明, 董婧, 柴雨, 李玉龙. 温度、投饵频次对白色霞水母无性繁殖与螅状体生长的影响. *生态学报*, 2013, 33(10): 3222-3232.
- [24] 郭平. 营养条件对海蜆螅状体形成足囊及足囊萌发的影响. *水产学报*, 1990, 14(3): 206-211.
- [25] 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. *Hydrobiologia*, 2009, 616(1): 247-258.
- [26] 程家骅, 丁峰元, 李圣法, 严利平, 凌建忠, 李建生, 刘勇. 东海区大型水母数量分布特征及其与温盐度的关系. *生态学报*, 2005, 25(3): 440-445.
- [27] Feng S, Zhang F, Sun S, Wang S W, Li C L. Effects of duration at low temperature on asexual reproduction in polyps of the scyphozoan *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa; Rhizostomeae). *Hydrobiologia*, 2015, 754(1): 97-111.
- [28] 赵亮, 李夏, 张芳. 黄海水温与沙海蜆丰度年际变化的相关分析. *海洋与湖沼*, 2016, 47(3): 564-571.
- [29] Dong J, Wang B, Duan Y, Yoon W D, Wang A Y, Liu X Z, Li Y L, Sun M, Chai Y. Initial occurrence, ontogenic distribution-shifts and advection of *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa; Rhizostomeae) in Liaodong Bay, China, from 2005-2015. *Marine Ecology Progress Series*, 2018, 591: 185-197.
- [30] Kitajima S, Iguchi N, Honda N, Watanabe T, Katoh O. Distribution of *Nemopilema nomurai* in the southwestern Sea of Japan related to meandering of the Tsushima Warm Current. *Journal of Oceanography*, 2015, 71(3): 287-296.
- [31] Yoon W D, Lee H E, Han C, Chang S J, Lee K. Abundance and distribution of *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa, Rhizostomeae), in Korean waters in 2005-2013. *Ocean Science Journal*, 2014, 49(3): 183-192.
- [32] Sun S, Zhang F, Li C L, Wang S W, Wang M X, Tao Z C, Wang Y T, Zhang G T, Sun X X. Breeding places, population dynamics, and distribution of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa; Rhizostomeae) in the Yellow Sea and the East China Sea. *Hydrobiologia*, 2015, 754(1): 59-74.