

巴布亚硝水母无性生殖过程及形态变化

杨文浩 王淑红* 林子路 张丽梅

集美大学水产学院, 观赏水族福建省高校工程研究中心 厦门 361021

摘要: 以巴布亚硝水母 (*Mastigias papua*) 为研究对象, 观察了水螅体无性生殖产生类浮浪幼虫胞芽、类浮浪幼虫胞芽变态发育为水螅体、水螅体横裂产生碟状体以及碟状体发育为水母体的过程和形态变化。25 °C时类浮浪幼虫胞芽经过 93 h 后变态发育为水螅体。换用带有虫黄藻的天然海水并将培养温度从 25 °C升至 27 °C后, 水螅体开始横裂, 萼部触手环下方产生缢痕。水螅体横裂开始 47 h 后, 缢痕更加明显, 其上方部分发育为碟状幼体, 后期碟状体搏动越来越频繁, 最后释放。释放后的碟状体在实验室培养条件下 21 d 后可发育为水母幼体。巴布亚硝水母虽然只有产生类浮浪幼虫胞芽一种无性生殖方式, 但繁殖速度较快, 27 °C时 1 个水螅体平均 1 d 可产生 1.7 个类浮浪幼虫胞芽, 类浮浪幼虫胞芽可在 3 或 4 d 的短时间内附着变态。

关键词: 巴布亚硝水母; 水螅体; 类浮浪幼虫胞芽; 横裂体; 碟状体

中图分类号: Q954 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2022) 03-321-15

Asexual Reproduction Process and Morphological Changes of *Mastigias papus*

YANG Wen-Hao WANG Shu-Hong* LIN Zi-Lu ZHANG Li-Mei

Fisheries College of Jimei University, Ornamental Aquarium Engineering Research

Centre in Universities of Fujian Province, Xiamen 361021, China

Abstract: [Objectives] Jellyfish have a complicated life history including the asexual generation of sessile life and the sexual generation of planktonic life. Scyphozoan species usually have an obvious sexual generation, which is commonly named as medusa. However, the asexual generation is the key to ensure the population survival. Almost all jellyfish blooms were related to the strobilation of a large number of polyps in field. Therefore, it is particularly important to understand the asexual reproduction of jellyfish and the development process of ephyrae after strobilation. Although *Mastigias papus* is a popular ornamental species in aquarium and a common species in warm waters, knowledge about the asexual reproduction of *M. papus* is still very limited. Therefore, we made a detailed observation of the asexual reproduction including the formation of planuloid, the attachment process and morphological changes from planuloid to polyp, as well as

基金项目 福建省自然科学基金项目 (No. 2018J01453), “十三五”厦门市海洋经济创新发展示范项目 (No. 16PZY002SF18);

* 通讯作者, E-mail: shwang@jmu.edu.cn;

第一作者简介 杨文浩, 男, 硕士研究生; 研究方向: 水母繁育; E-mail: 1017573974@qq.com。

收稿日期: 2021-10-11, 修回日期: 2022-01-30 DOI: 10.13859/j.cjz.202203001

the process of strobilation, and the morphological characteristics from ephyra to juvenile medusa. **[Methods]** Morphological changes were observed and recorded using stereoscopic microscope or inverted microscope. **[Results]** The results showed that, as a widely distributed species, *M. papus* only showed one style of asexual reproduction, producing planuloid at the base of the calyx (Fig. 3). Planuloids metamorphosed into polyps 93 hours after release at 25 °C (Fig. 4). When the temperature raised to 27 °C, constriction emerged on the calyx of the polyp and the polyp transformed into strobila, and then the ephyra larvae were formed at the top of the strobila. The ephyra would release 47 hours after strobilation with more and more frequently pulses. It took 21 days for ephyra to develop into young medusae. **[Conclusion]** Planuloid producing was the only asexual reproduction mode for *M. papus*, but the reproductive efficiency was relatively high: each polyp could produce one planuloid in an average of 2 days, and planuloid could metamorphose to polyp within 4 days. Ephyra in turn could develop into juvenile medusa within 21 days. The rapid asexual reproduction rate makes *M. papus* a popular species in aquarium and also make jellyfish blooms in nature.

Key words: *Mastigias papus*; Polyp; Planuloid; Strobila; Ephyra

巴布亚硝水母 (*Mastigias papua*) 伞体呈淡蓝或黄褐色且散布大小不一的白色斑点, 属刺胞动物门 (Cnidarian) 钵水母纲 (Scyphozoa) 根口水母目 (Rhizostomeae) 硝水母科 (Mastigiidae) 硝水母属, 主要分布于印度尼西亚、菲律宾、澳大利亚和中国南海等地 (Souza et al. 2018)。钵水母纲水母的生活史基本相同, 主要包括两个世代: 营浮游生活的水母体世代和营固着生活的水螅体世代。性成熟的水母体可释放雌雄配子, 两性配子结合后形成受精卵, 经胚胎发育后形成自由游动的浮浪幼虫, 遇到合适的附着基可附着变态为水螅体。水螅体可以通过底部形成足囊 (如大西洋海刺 *Chrysaora quinquecirrha*, Cargo et al. 1980)、基部形成匍匐茎 (如海月水母 *Aurelia aurita*, Thein et al. 2012) 或萼部释放类浮浪幼虫胞芽 (planuloid) (如安朵仙水母 *Cassiopea andromeda*, Heins et al. 2015) 等方式进行无性生殖, 形成更多的水螅体, 也会在外环境改变, 如温度升高 (Purcell et al. 1999) 或温度降低 (You et al. 2008)、光照改变 (Custance 1964) 和盐度变化 (孙明等 2012) 等情况下发生横裂, 释放碟状体, 经一系列变态发育后形成水母幼体。

与绝大多数根口水母目的水母形态类似,

巴布亚硝水母体胶质较厚, 外形酷似蘑菇, 具有较强的游动能力, 喜欢逆水流行进。与马来沙水母 (*Sanderia malayensis*) 和马赛克水母 (*Catostylus mosaicus*) 等种类相比, 巴布亚硝水母更易饲养, 毒性也比海刺类水母低, 是各大海洋馆常见的水母种类之一。目前关于巴布亚硝水母的研究主要集中在水螅体无性生殖和水母体养殖条件的探索等方面。王文章等 (2012) 研究了巴布亚硝水母的人工饲养条件, 提出养殖巴布亚硝水母的水流应适中, 白天提供充足光照, 晚上关灯以模拟自然状态。杨翠华等 (2011a) 研究了不同光照对巴布亚硝水母碟状体、水母幼体和成体存活时间及存活率的影响, 发现光照的性质和时间决定了巴布亚硝水母碟状体和幼体的存活率, 同时对成体的存活时间也有显著影响。高龙波等 (2015) 研究了巴布亚硝水母碟状体产生以及培育方法。Sugiura (1964, 1965) 认为, 虫黄藻 (zooxanthella) 是巴布亚硝水母水螅体横裂的必要条件, 还指出温度对巴布亚硝水母水螅体横裂有重要影响, 超过 22 °C 才会诱导水螅体横裂。

目前国内外关于海月水母 (和振武 1993) 生活史和形态的研究较多, 也有研究报道了白色霞水母 (*Cyanea nozaki*, 董婧等 2006)、海

蜇 (*Rhopilema esculentum*, 刘春洋等 2009) 和马赛克水母 (Pitt 2000) 等的生活史和形态变化。本研究对巴布亚硝水母水螅体无性生殖、类浮浪幼虫胞芽变态发育为水螅体、水螅体横裂产生碟状体以及碟状体发育为水母体的过程和形态变化进行了观察, 希望研究结果可为巴布亚硝水母的人工繁育提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验所用巴布亚硝水母水螅体来自于帝幽生物有限公司。在宁波江南 GXZ-160B 型智能光照培养箱中培养, 条件设置为 25 °C、全黑暗。采用盐度 31 ± 1 的人工海水 (青岛海大公司观赏鱼海水素和经 RO 膜过滤的纯水配制) 培养。水螅体日常投喂孵化 24 h 的丰年虫 (*Artemia* sp.) 无节幼体, 投喂密度为 10 000 ~ 15 000 个/L, 30 min 后吸出残饵并换水, 换水量为培养水体的 1/2。

1.2 实验方法

1.2.1 巴布亚硝水母横裂的诱导 选取 30 个巴布亚硝水母水螅体, 从 25 °C、全黑暗和人工海水的培养条件移至光照 1 000 lx、光周期 12L:12D (即 12 h 光照 12 h 黑暗)、温度 27 °C 的智能光照培养箱中, 培养水体换为经砂滤且带有虫黄藻的天然海水 (盐度为 31 ± 1)。待水螅体横裂后, 选取 12 个横裂体观察记录其横裂过程, 释放的碟状体仍采用上述条件饲养。

1.2.2 形态观察和发育参数测量 在 Leica M80 倒置显微镜和 Leica M125 C 体式显微镜下观察并采用 LAS v4.12 图形处理软件测量类浮浪幼虫胞芽长度 (total body length, TBL) 和宽度 (total body width, TBW), 水螅体口盘直径 (mouth disc diameter, MDD)、全长 (total body length, TBL)、萼部高度 (calyx height, CH) 和柄长 (stalk length, StL), 各阶段碟状体总直径 (total body diameter, TBD)、中心

口盘直径 (central disc diameter, CDD) 和缘瓣总长 (total marginal lappet length, TMLL) 及横裂体剩余部长度 (remaining length, RL), 以上各形态指标图示见图 1。记录水螅体类浮浪幼虫胞芽形成、水螅体横裂和碟状体发育至水母幼体的形态变化和发育时间。自由游动的碟状体和横裂体上即将释放的碟状幼体使用 MS-222 (0.04 g/L) 麻醉后观察测量。

2 结果

2.1 巴布亚硝水母类浮浪幼虫胞芽的形成

释放类浮浪幼虫胞芽是巴布亚硝水母水螅体无性增殖的唯一方式。巴布亚硝水母类浮浪幼虫胞芽仅在水螅体的萼部基部形成, 每次可形成 1 或 2 个胞芽, 若为 2 个胞芽, 二者呈对称分布 (图 2a)。胞芽形成时首先在水螅体萼部基部产生 1 或 2 个小的突起 (图 2b), 然后逐渐膨大形成卵圆形的胞芽 (图 2c~f), 最后脱落离开母体形成可自由游泳的类浮浪幼虫胞芽, 整个胞芽形成的过程持续 4~5 d。

2.2 巴布亚硝水母类浮浪幼虫胞芽形态

刚释放的巴布亚硝水母类浮浪幼虫胞芽外形椭圆, 呈乳白色, 极性不明显, 口部未分化, 仅反口部 (aboral knob, AK) 有一定程度的突出, 长度为 $(378.5 \pm 58.6) \mu\text{m}$, 宽度为 $(350.1 \pm 59.1) \mu\text{m}$ ($n = 12$)。倒置显微镜下可见类浮浪幼虫胞芽的表面布满大量纤毛 (cilium, 图 3)。类浮浪幼虫胞芽在受到刺激时会释放刺细胞 (nematocyst)。类浮浪幼虫胞芽具有较强的自主游动能力, 可通过纤毛摆动在容器底部围绕自身体轴逆时针旋转。释放后 2 h 22 min, 类浮浪幼虫胞芽极性明显, 口部有一定程度的突出并进一步发育成口唇 (hypostome), 反口部突出明显, 靠近反口部的区域变得通透, 未来将发育为水螅体的茎部 (stalk 图 4b)。释放后 12 h, 类浮浪幼虫胞芽在围绕体轴自转的同时在水层中上下穿梭, 寻找适合的附着基。

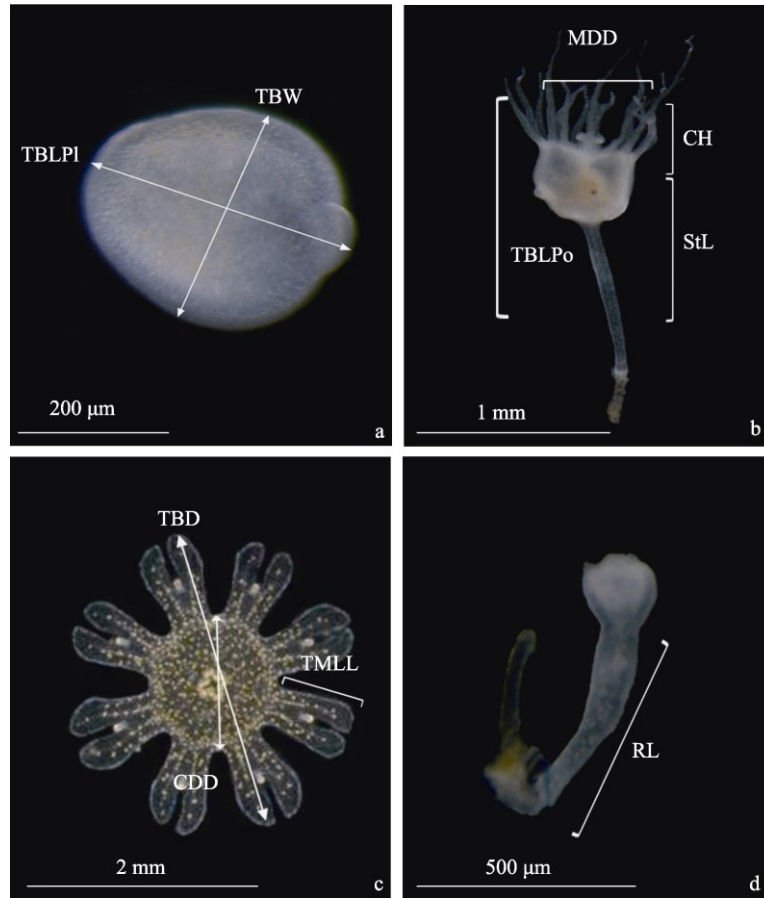


图 1 巴布亚硝水母形态指标测量

Fig. 1 Morphological parameters of *Mastigias papus*

a. 类浮浪幼虫胞芽; b. 水螅体; c. 碟状体; d. 横裂体剩余部。a. Planuloid; b. Polyp; c. Ephyra; d. Strobilation remaining.

CDD. 碟状体口盘直径; CH. 水螅体萼部高度; MDD. 水螅体口盘直径; RL. 横裂体剩余部长度; StL. 水螅体柄长; TBD. 碟状体总直径; TBLPI. 类浮浪幼虫胞芽长度; TBLPo. 水螅体全长; TBW. 类浮浪幼虫胞芽宽度; TMLL. 碟状体缘瓣总长

CDD. Central disc diameter; CH. Calyx height; MDD. Mouth disc diameter; RL. Remaining length. StL. Stalk length; TBD. Total body diameter; TBLPI. Total body length of planuloid; TBLPo. Total body length of polyp; TBW. Total body width; TMLL. Total marginal lappet length

2.3 巴布亚硝水母浮浪幼虫胞芽变态为水螅体的过程

图 4c 为刚刚附着的巴布亚硝水母类浮浪幼虫胞芽, 附着发生在释放后 22 h 44 min, 此时体形细长, 近似椭圆形或者梭形, 反口部更加突出。类浮浪幼虫胞芽附着后 13 h 48 min, 口唇明显突起发育为口柄 (manubrium), 触手环 (tentacle ring) 周围出现 4 个触手原基 (tentacle primordia), 此时的水螅体还不具备

捕食能力(图 4d)。类浮浪幼虫胞芽附着后 16 h 46 min, 触手环上的触手数量增加至 8 个, 触手长度也略微变长, 可捕获体积较小的轮虫(图 4e)。之后, 触手环上的触手长度进一步增加, 灵活性更强, 可捕食体积更大的丰年虫无节幼体, 口柄在进食时可朝向猎物的位置上下收缩运动。躯体中部伸长, 近口部底端膨大, 形成萼部 (calyx)。反口部分化成细长的柄部, 柄部基部发育形成足盘 (pedal disk), 与附着

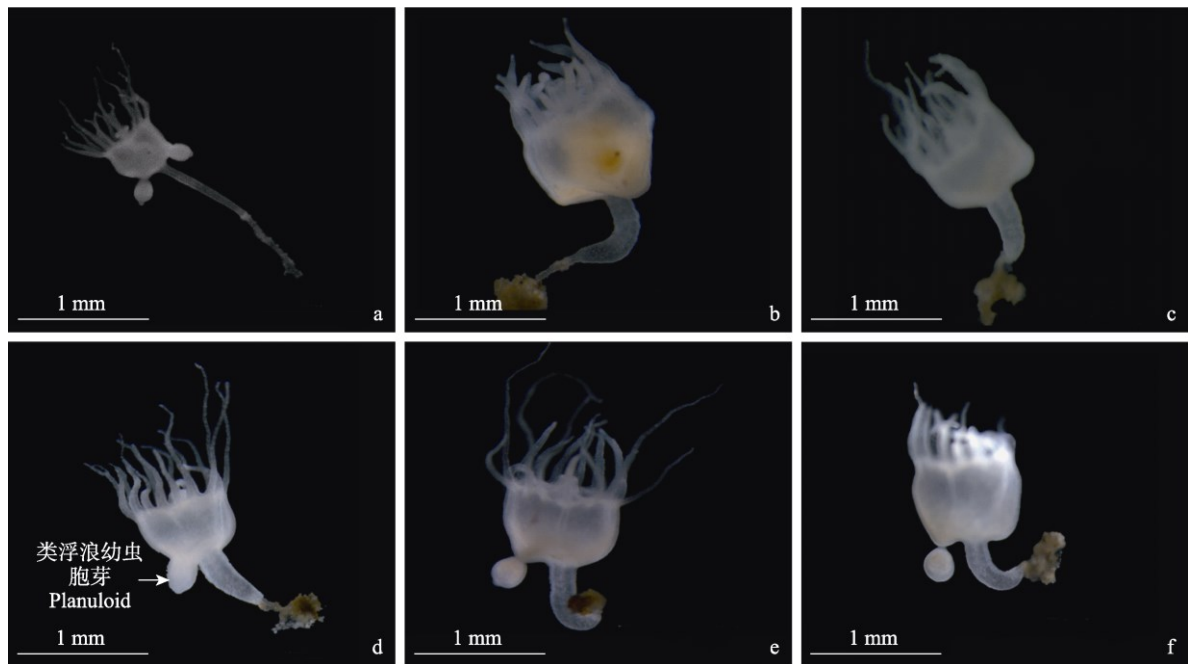


图 2 巴布亚硝水母类浮浪幼虫胞芽的形成

Fig. 2 Planuloid formation of *Mastigias papus*

a. 水螅体胞芽形成位置：2 个类浮浪幼虫胞芽；b. 突起开始出现；c. 突起逐渐膨大（1~2 d）；d. 突起明显（3 d）；e. 卵圆形类浮浪幼虫胞芽形成（4 d）；f. 类浮浪幼虫胞芽即将释放（4 d）。

a. The position on polyp from where the planuloids produced (2 planuloids); b. Protrusion begins to form c. Protrusion grows gradually (1 - 2 d); d. Protrusion t obviously (3 d); e. Forms an ovoid planuloid (4 d); f. Planuloid are about to release (4 d).

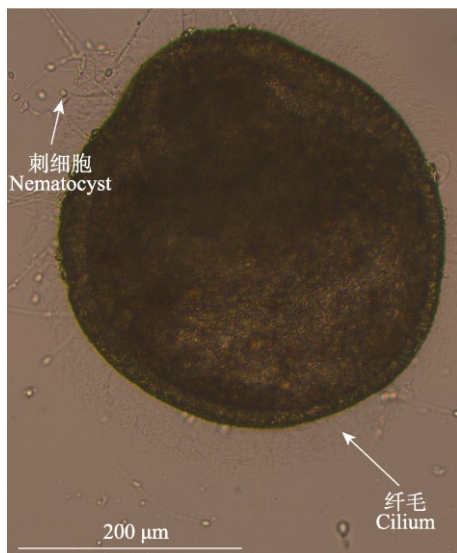


图 3 巴布亚硝水母类浮浪幼虫胞芽

Fig. 3 Planuloid of *Mastigias papus*

基紧密相连。此时的类浮浪幼虫胞芽已经基本完成变态，发育为水螅体幼体（图 4f）。类浮浪幼虫胞芽在附着后 70 h 21 min，触手环上的触手数量增加至 16 个，萼部进一步膨大以容纳更多的食物，柄部更加细长，形成成熟水螅体（图 4g）。

2.4 巴布亚硝水母水螅体的形态特征

巴布亚硝水母成熟水螅体的口盘直径为 $(772.0 \pm 218.6) \mu\text{m}$ ，水螅体全长为 $(1\ 380.1 \pm 375.0) \mu\text{m}$ ($n = 21$)，营固着生活，通过触手捕食水中的浮游动物（图 5）。水螅体通过足盘与附着基相连，足盘表面有环状增厚，形成杯状周皮（periderm beaker），可增加水螅体附着的稳定性。巴布亚硝水母水螅体属于长柄型，水螅体柄长为 $(759.7 \pm 252.1) \mu\text{m}$ ，正常状态

下柄部透明细长，饥饿状态下进一步延伸，以增加捕食机会；受到刺激时触手紧缩，进入应激状态（图 5b）。萼部与柄部前端相接，其外形和花萼相似，故称萼部，萼部高度为 $(198.2 \pm 15.3) \mu\text{m}$ 。触手环位于萼部顶端，成圆环状，

上面分布许多长短不一的触手，触手上分布大量刺细胞丛，用于捕获猎物。触手呈白色半透明状，不同个体触手数量不一，多数为 16 条，有的多达 20 余条（图 5a）。触手环中部的口柄突起，俯视可见呈交叉十字形，口柄可以小

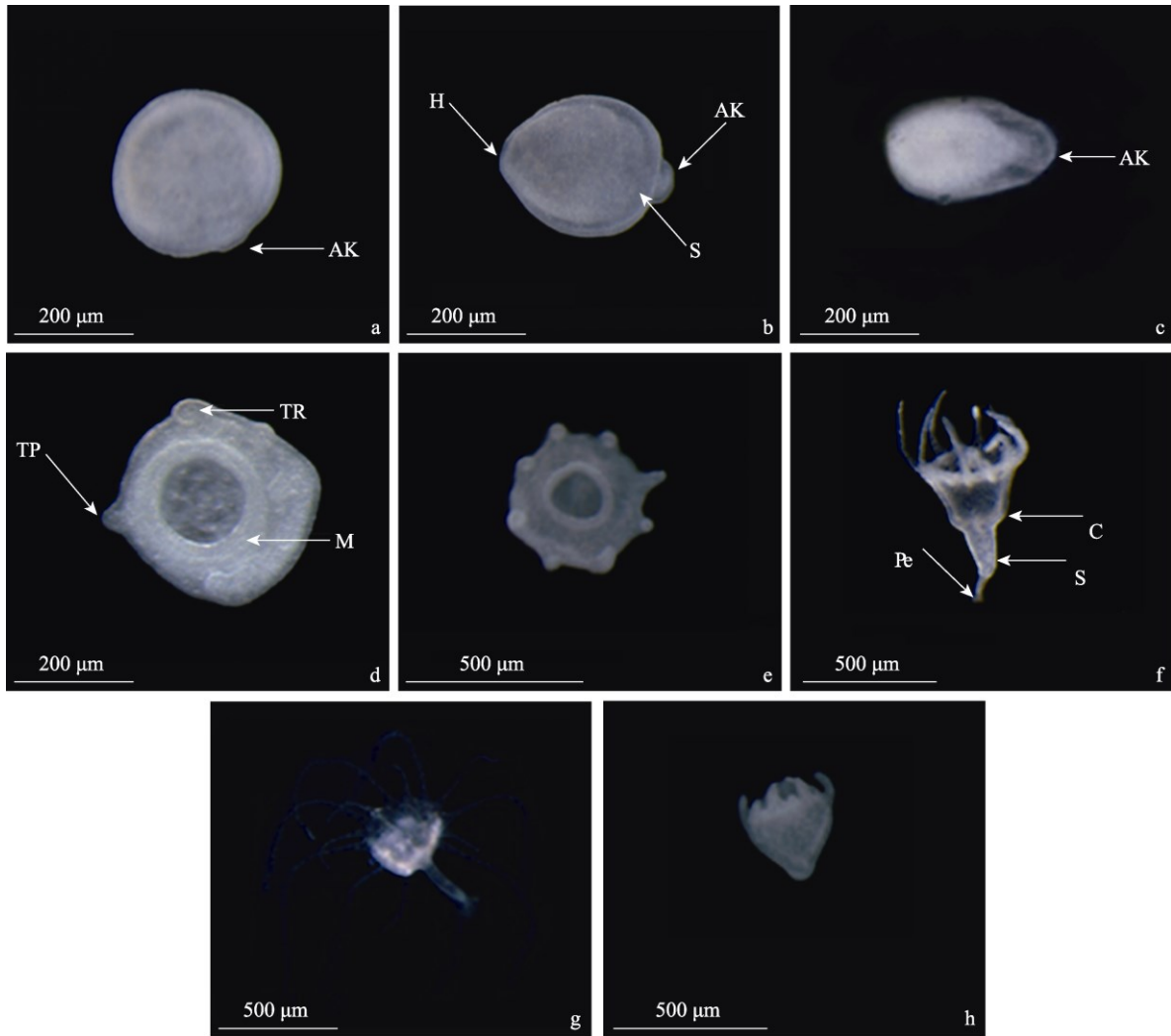


图 4 巴布亚硝水母类浮浪幼虫变态为水螅体的过程

Fig. 4 Metamorphosis from planuloid to polyp of *Mastigias papus*

a. 刚释放的类浮浪幼虫胞芽; b. 口端开始出现; c~e. 附着后的发育过程; f. 附着端伸长, 触手变长; g. 成熟水螅体; h. 水螅体幼体。
a. Newly released planuloid; b. The mouth end begins to appear; c - e. The development process after attachment; f. Attached endelongates, tentacles become longer; g. Mature polyp; h. Juvenile polyp.

AK. 反口部突出; C. 萼部; H. 口唇; M. 口柄; S. 茎; Pe. 足盘; TP. 触手原基; TR. 触手环

AK. Aboral knob; C. Calyx; H. Hypostome; M. Manubrium; S. Stalk; Pe. Pedal disk; TP. Tentacle primordia; TR. Tentacle ring

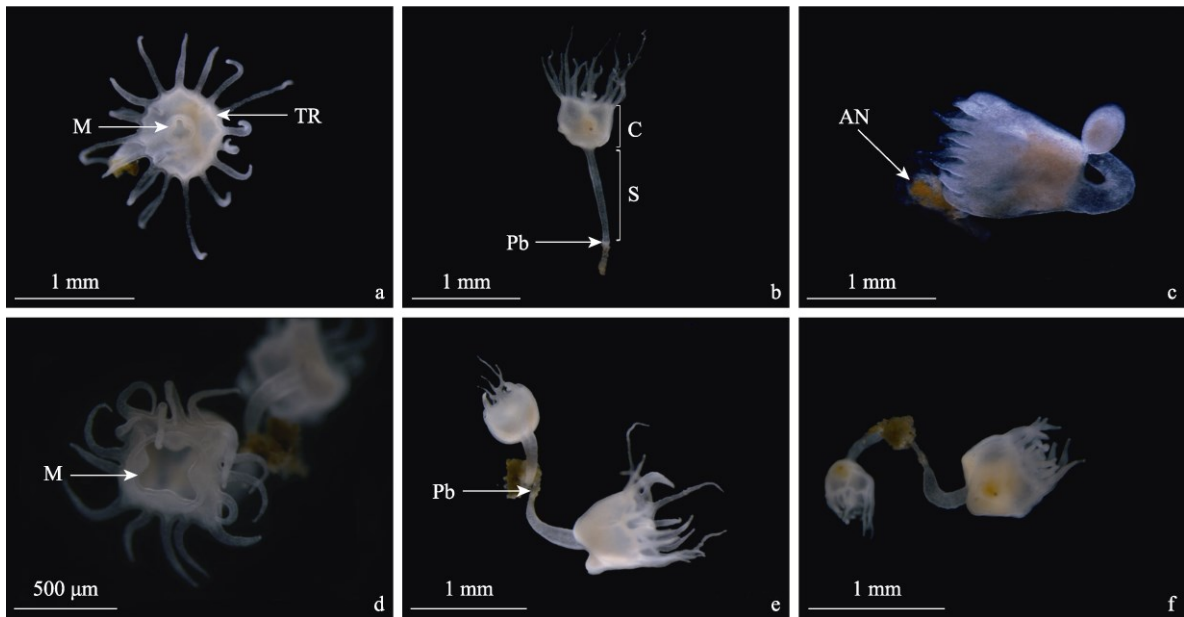


图 5 巴布亚硝水母水螅体形态

Fig. 5 Morphology of *Mastigias papus* polyps

a. 成熟水螅体俯视图; b. 成熟水螅体侧视图; c. 正在捕食的水螅体; d. 口唇突起; e. 进食前水螅体; f. 进食后水螅体。

a. Top view of mature polyp; b. Lateral view of mature polyp; c. A hunting polyp; d. Peristome protrusion; e. Polyp before eating; f. Polyp after eating.

AN. 丰年虫无节幼体; C. 萼部; M. 口柄; Pb. 杯状周皮; S. 茎; TR. 触手环

AN. *Artemia nauplii*; C. Calyx; M. Manubrium; Pb. Periderm beaker; S. Stalk; TR. Tentacle ring

幅度上下收缩，触手捕获食物后送至口部，口柄上下运动配合触手，接收食物输送到内部胃囊（图 5c 和 d）。营养供给直接影响水螅体的形态：饥饿的水螅体较小且身体偏乳白色，边缘略透明，柄部和触手伸至最长；饱食的水螅体较大，萼部尤其膨大，内部可见橙色的丰年虫无节幼体分布，此时触手缩短，柄部也偏短（图 5e 和 f）。

2.5 巴布亚硝水母的横裂过程

巴布亚硝水母水螅体开始横裂时水螅体萼部颜色变深，萼部顶端和触手环之间的部位略微凹陷出现缢痕（constriction）。参照 Hoist 等（2007）和董婧等（2006）的研究，本实验将“缢痕的出现”作为水螅体开始横裂的标志（图 6a）。横裂开始后约 12 h，缢痕明显，此时的水螅体称为横裂体。整个横裂体柄部以上

部分颜色逐渐加深为黄褐色，缢痕处颜色最深，和普通水螅体通透的白色形成明显差异。触手环上出现缘叶（marginal lobes），触手未脱落（图 6b）。横裂开始后 4 h 50 min，触手开始逐渐脱落，缢痕更加明显，可明显看出缢痕之上的碟状幼体开始收缩搏动，感觉棍（rhopalium）、感觉裂缝（rhopalial crack）出现，此时横裂体摄食较少或不摄食（图 6c）。横裂开始后 12 h 21 min，触手基本全部脱落，不摄食，感觉棍明显，感觉裂缝变大加深，口柄突出，碟状幼体收缩搏动频率加快（图 6d）；横裂开始后 47 h 24 min，缢痕之上的碟状幼体已经基本发育为碟状体，感觉裂缝加深，缘叶间的裂缝越来越明显，每个缘叶发育为两个缘瓣（lappet, L），整个碟状体收缩搏动快速有力，试图离开横裂体（图 6e）。随着收缩搏动

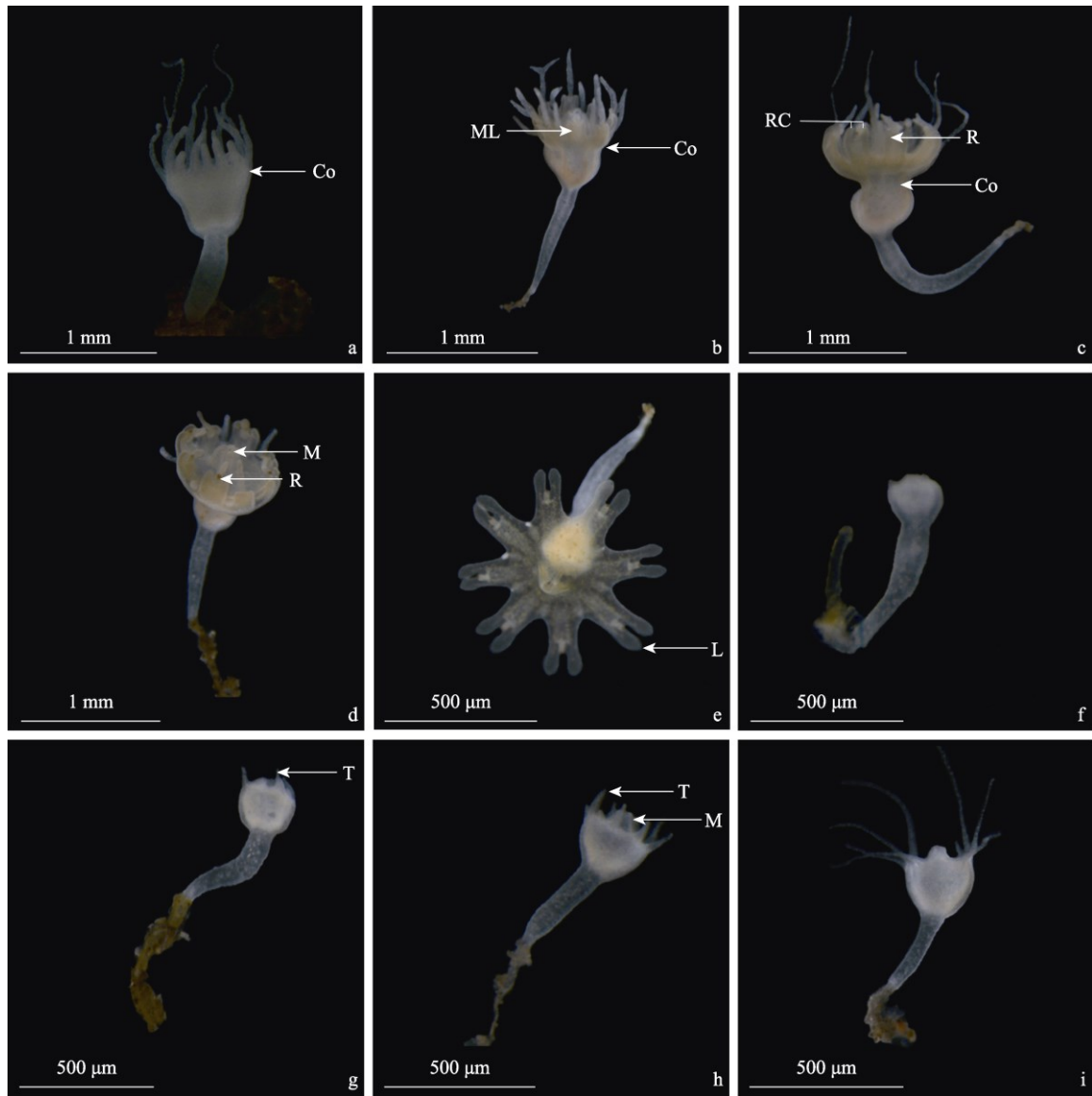


图 6 巴布亚硝水母水螅体横裂及横裂后的再生

Fig. 6 *Mastigias papus* polyps strobilation and recovery

a. 开始出现缢痕; b. 缢痕明显 (1~2 d); c. 缢痕加深, 触手脱落 (2~3 d); d. 触手基本全部脱落 (4~5 d); e. 碟状体即将释放 (5~6 d); f. 出碟后的水螅体 (7 d); g. 长出触手 (8 d); h. 触手长度增加 (9~10 d); i. 初步恢复至正常形态 (11~12 d)。

a. Constriction begin to appear; b. Constriction obvious (1 - 2 d); c. Deep constriction, tentacle fall off (2 - 3 d); d. tentacles almost fall off (4 - 5 d); e. Ephyra about to be released (5 - 6 d); f. Polyp after ephyra released (7 d); g. Tentacles appeared (8 d); h. Increased tentacles length (9 - 10 d); i. Polyp recovers to normal shape initially (11 - 12 d).

Co. 缢痕; L. 缘瓣; M. 口柄; ML. 缘叶; R. 感觉棍; RC. 感觉裂缝; T. 触手

Co. Constriction; L. Lappet; M. Manubrium; ML. Marginal lobes; R. Rhopalium; RC. Rhopalial crack; T. Tentacle

愈加强烈而频繁, 碟状体在横裂开始约 50 h 后释放。横裂体底端残余部长为 $(1\ 241.8 \pm 226.0)\ \mu\text{m}$ ($n = 12$), 完成横裂后的水螅体触手完全消失, 仅能观察到原有触手基部略微突起 (图 6f)。碟状体释放 1 ~ 1.5 d 后, 水螅体长出 4 ~ 6 条触手, 此时触手较短不能捕食 (图 6g); 碟状体释放 2 ~ 3 d 后, 触手长度增加并可以捕食, 但由于触手数量较少, 捕食效率较低 (图 6h); 碟状体释放 3 ~ 4 d 后, 水螅体触手数量增加至 8 条, 可以灵活伸缩捕食, 初步恢复至正常形态 (图 6i)。

2.6 巴布亚硝水母碟状体的发育过程

刚释放的巴布亚硝水母碟状体呈黄褐色, 辐射对称, 可在水中游动, 直径为 $(2\ 880.0 \pm 172.2)\ \mu\text{m}$ ($n = 20$)。碟状体具 8 个缘叶, 8 个感觉器以及 8 对末端圆形钝状的缘瓣, 感觉器位于每对缘瓣之间; 身体中央为中心口盘, 口盘中心处有一个口柄, 口柄内有 4 个口唇 (oral lips)。碟状体胃部近似圆形, 仅有一个胃囊。口柄大小与横裂体体型呈正相关, 较大的横裂体释放的碟状体较大, 口柄也比较大, 可同时摄食 2 只丰年虫无节幼体; 口柄较小的碟状体仅能摄食体型更小的轮虫。刚释放的碟状体口柄不突出, 但仍可捕获食物, 并在胃囊中消化 (图 7a 和 b); 释放后 1 ~ 5 d, 碟状体直径、中心口盘直径和缘瓣长度都有所增加, 正辐缘瓣 (perradial lappet) 和间辐缘瓣 (interradial

lappet) 中间出现从辐缘瓣 (adradial lappet) 的缘瓣芽 (lappet bud), 随后逐渐发育为从辐缘瓣。此时碟状体口柄突出, 且可以自由活动捕食。胃部近于圆形, 分化为 4 瓣, 初期每个胃瓣着生 1 条胃丝 (gastric filament), 随后胃丝数量增加, 消化能力增强 (图 7c ~ e)。释放后 5 ~ 9 d, 碟状体黄褐色变浅, 伞体整体变厚, 从辐缘瓣进一步增长, 缘瓣间的缘膜快速发育, 将正辐缘瓣、间辐缘瓣和从辐缘瓣连接到一起, 形成完整的伞面 (图 7f 和 g)。释放后 10 ~ 14 d, 碟状体口柄下方发育出 4 条口腕 (oral arms), 每条口腕再延伸分叉, 共 8 条口腕。口腕末端着生短小的触手, 可捕获猎物 (图 7h)。释放后 15 ~ 21 d, 碟状体颜色进一步变淡, 中胶层增加, 伞体进一步增厚, 伞体内部辐管发育完全, 伞部直径增加。口腕末端触手数量增加, 捕食能力增强 (图 7i 和 j)。胃囊中胃丝数量增加, 消化能力进一步增强, 此时发育为水母幼体 (图 8)。碟状体发育过程中各部位的长度变化见表 1。

3 讨论

3.1 巴布亚硝水母类浮浪幼虫胞芽的形成

钵水母纲种类普遍存在水螅体无性生殖的现象。Schariti 等 (2014) 对 11 种水母水螅体进行了研究, 报道了 7 种水螅体无性生殖方式: 经典的侧面出芽 (typical lateral budding)、匍匐茎

表 1 巴布亚硝水母碟状体的生长过程

Table 1 The growth process of *Mastigias papus ephyrae*

发育时间 Development time (d)	碟状体直径 Total body diameter (μm)	中心口盘直径 Central disc diameter (μm)	缘瓣总长 total marginal lappet length (μm)	样本数量 Samples (n)
0	2 880 ± 170	1 180 ± 110	850 ± 40	20
1	3 170 ± 150	1 560 ± 100	870 ± 60	20
3	3 670 ± 160	1 870 ± 130	910 ± 50	18
5	4 330 ± 180	2 620 ± 140	860 ± 40	17
7	4 410 ± 140	2 730 ± 110	840 ± 50	15
9	4 630 ± 180	3 230 ± 150	700 ± 20	13
15	5 810 ± 140	4 760 ± 120	530 ± 30	12
21	6 750 ± 130	—	—	12

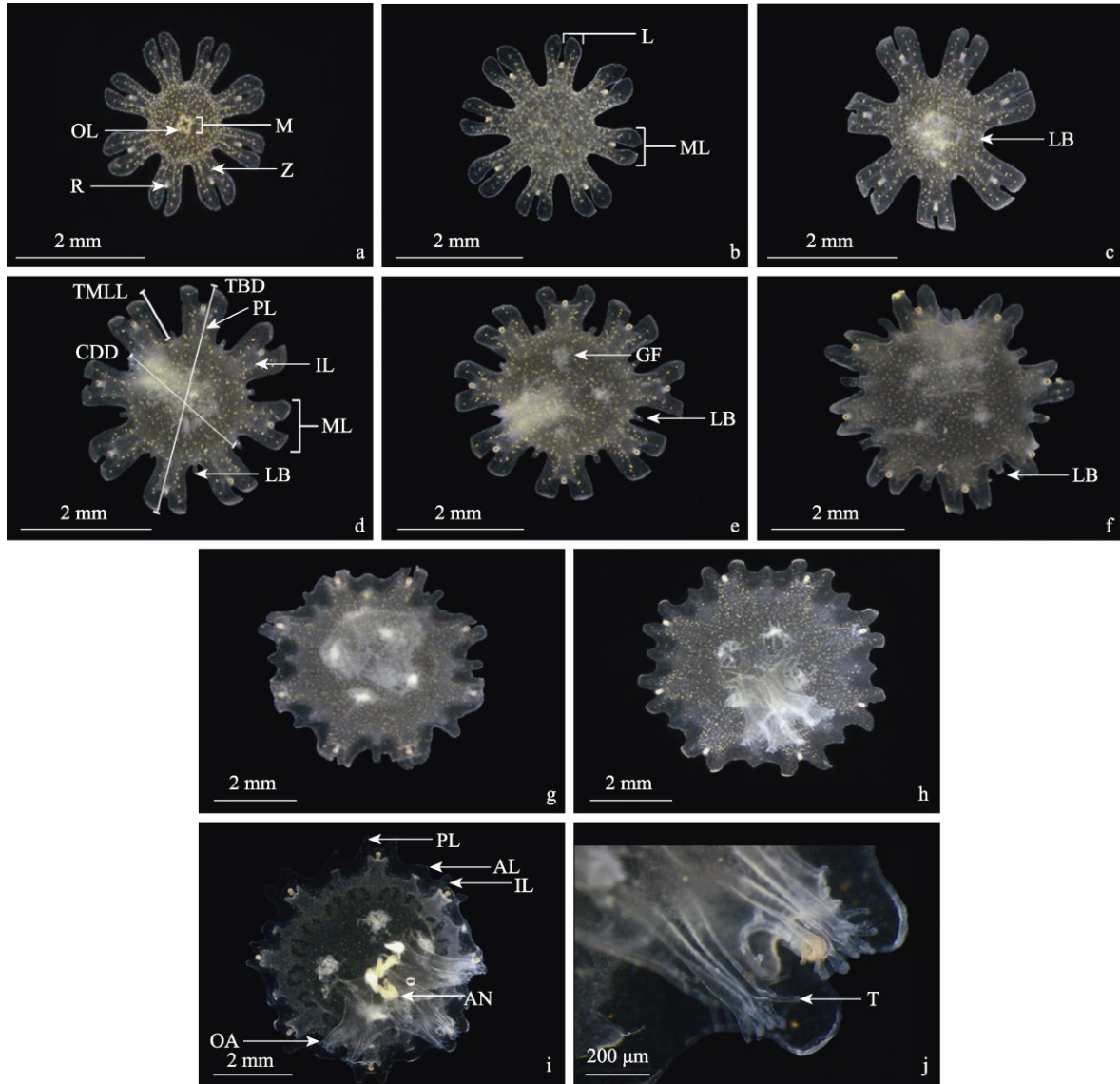


图 7 巴布亚硝水母碟状体发育过程

Fig. 7 Ephyras development process of *Mastigias papus*

a. 刚释放碟状体口面观; b. 刚释放碟状体反面观; c. 释放 1 d 后的碟状体; d. 释放 3 d 后的碟状体; e. 释放后 5 d; f. 释放后 7 天; g. 释放后 9 天; h. 释放后 12 天; i. 释放后 15 天; j. 释放后 21 天, 口腕末端分化出触手。

a. Oral view of newly released ephyra; b. Aboral view of newly released ephyra; c. The ephyra was released 1 days later; d. The ephyra was released 3 days later; e. The ephyra was released 5 days later; f. The ephyra was released 7 days later; g. The ephyra was released 9 days later; h. The ephyra was released 12 days later; i. The ephyra was released 15 days later; j. The ephyra was released 21 days later, the end of the oral arms differentiate to tentacles.

AL. 从幅缘瓣; AN. 丰年虫无节幼体; CDD. 中心口盘直径; GF. 胃丝; IL. 间幅缘瓣; L. 缘瓣; LB. 缘瓣芽; M. 口柄; ML. 缘叶; OA. 口腕; OL. 口唇; PL. 正幅缘瓣; R. 感觉棍; T. 触手; TBD. 碟状体直径; TMLL. 缘瓣总长; Z. 虫黄藻

AL. Adradial lappet; AN. *Artemia* nauplius; CDD. Central disc diameter; GF. Gastric filament; IL. Interradial lappet; L. Lappet; LB. Lappet bud; M. Manubrium; ML. Marginal lobes; OA. Oral arms; OL. Oral lips; PL. Perradial lappet; R. Rhopalium; T. Tentacle; TBD. Total body diameter; TMLL. Total marginal lappet length; Z. Zooxanthella

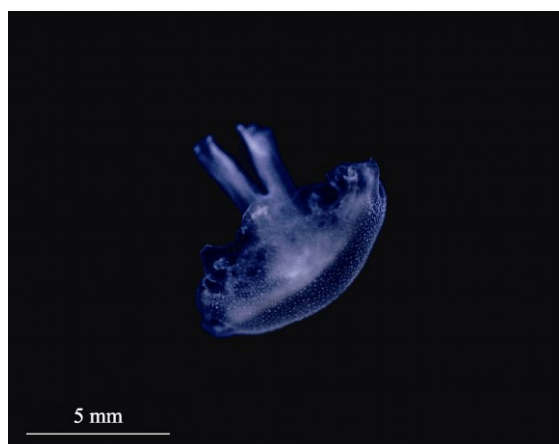


图 8 巴布亚硝水母幼体

Fig. 8 Juvenile medusa of *Mastigias papus*

侧面出芽 (lateral budding by means of stolons)、马来沙水母式出芽 ('Sanderia-type' budding)、柄/匍匐茎上生殖 (reproduction from parts of stolons/stalks)、自由游泳胞芽/类浮浪幼虫胞芽 (typical free-swimming bud/planuloid)、运动型似芽组织粒 (motile bud-like tissue particles) 和足囊生殖 (podocysts)。本研究发现, 巴布亚硝水母水螅体仅有一种产生类浮浪幼虫胞芽的无性生殖方式, 即水螅体萼部基部产生类浮浪幼虫胞芽。安朵仙水母、澳洲斑点水母 (*Phyllorhiza punctata*) 和皇冠水母 (*Cephea cephea*) 与巴布亚硝水母类似, 都仅有形成类浮浪幼虫胞芽这一种无性生殖方式 (Schiariti et al. 2014)。海月水母水螅体有 5 种无性生殖方式, 包括侧面出芽生殖、足囊生殖、匍匐茎断裂生殖、自由游泳繁殖体 (free-swimming propagules) 和分裂生殖 (fission) (付瑶等 2012)。Adler 等 (2009) 研究发现, 马来沙水母水螅体的无性生殖方式多达 9 种, 包括横裂产生碟状体、产生自由游泳胞芽/类浮浪幼虫胞芽、运动型似芽组织粒等。Feng 等 (2015a) 发现, 根口水母目的野村水母 (*Nemopilema nomurai*) 仅有形成足囊这一种无性生殖方式, 在高温 (27 °C) 和 5 d 一次的投喂频率条件下产生足囊最多, 实验期间 (117 d) 每个水螅体

最多可以产生 (2.3 ± 1.7) 个足囊。巴布亚硝水母在 27 °C 和每日投喂的情况下, 1 个水螅体平均 1 d 最多可以产生 1.7 个类浮浪幼虫胞芽。综上所述, 水母水螅体无性生殖方式与分类地位有一定的关系, 根口水母目多为产生类浮浪幼虫胞芽, 但也有野村水母产生足囊等不同的无性生殖方式。地理分布、温度、种属差异和营养情况等因素都可能影响无性生殖的方式和速度。

Khabibulina 等 (2019) 研究发现, 体型较大的安朵仙水母水螅体, 可在 2 或 3 个萼部不同位置, 同时产生数枚类浮浪幼虫胞芽; 同一位置产生的类浮浪幼虫胞芽还可呈链状排列, 依次脱离水螅体。本研究中巴布亚硝水母水螅体仅在萼部基部的一处或相对称的两处产生类浮浪幼虫胞芽, 同一位置一次仅产生一枚胞芽, 胞芽不成串生成。Adler 等 (2009) 发现, 马来沙水母水螅体产生类芽颗粒组织时, 只有在休息一段时间后会开始继续无性生殖, 间歇期间可能是组织重组的过程 (Adler et al. 2009)。与马来沙水母不同, 巴布亚硝水母水螅体产生类浮浪幼虫胞芽有一定的连续性, 研究中发现, 水螅体只要饱食, 便可连续产生类浮浪幼虫胞芽, 中间没有间歇。

实验中发现, 部分巴布亚硝水母类浮浪幼虫胞芽在脱离水螅体时就已经开始发育, 反口部和口唇部均有一定程度的分化。这与安朵仙水母类浮浪幼虫胞芽的发育情况类似, 在脱离水螅体前其类浮浪幼虫胞芽的极性已经形成。安朵仙水母类浮浪幼虫胞芽变态发育需要 4 d (Neumann 1977), 分为 5 个过程, 即形成期、自由游泳期、帽状期、触手形成期和水螅幼体期 (van Lieshout et al. 1992)。巴布亚硝水母类浮浪幼虫胞芽完成变态发育需要 3 ~ 4 d, 变态发育为水螅体的过程与安朵仙水母十分相似。Uchida (1926) 研究发现, 巴布亚硝水母有性生殖产生的受精卵直径为 100 μm。在 Sugiura (1965) 的研究中, 巴布亚硝水母有性生殖产生的浮浪幼虫长度为 120 ~ 140 μm。本

研究中巴布亚硝水母水螅体无性生殖产生的类浮浪幼虫胞芽全长为 $(378.5 \pm 58.6) \mu\text{m}$ ($n = 12$), 明显大于有性生殖产生的浮浪幼虫。有性生殖受精卵经胚胎发育的浮浪幼虫与无性生殖形成的类浮浪幼虫个体大小存在明显的差别, 这种现象在其他水母种类尚未见报道。

3.2 巴布亚硝水母水螅体的特征

钵水母纲水母水螅体外形大致相似, 但仍有许多不同。杨翠华等 (2011b) 发现, 根口水母目的安朵仙水母水螅体呈高脚杯状, 完全发育的个体体长可达 $4\ 000 \sim 10\ 000 \mu\text{m}$, 触手长 $5\ 000 \sim 12\ 000 \mu\text{m}$, 虽然不同个体触手出现的次序和数量存在较大差异, 但最后触手数通常为 $24 \sim 32$ 条。巴布亚硝水母水螅体形态也呈高脚杯状, 体长仅为 $(1\ 380.1 \pm 375.0) \mu\text{m}$ ($n = 21$), 体型较小, 触手数量多数为 16 条, 比安朵仙水母水螅体少。董婧等 (2012) 研究发现, 野村水母发育完全的水螅体柄部较粗壮, 与圆锥形萼部合并, 外观上不易区分。口圆形, 口柄粗而长, 可自由伸缩转动和外翻, 能吞食与它同等大小或比它稍大的饵料。巴布亚硝水母水螅体柄部细长, 与萼部有明显区别, 口柄可灵活运动与触手配合捕食。Morandini 等 (2004) 对 *Chrysaora lactea*、指南针水母 (*C. hysoscella*) 和咖啡金黄水母 (*C. melanaster*) 的水螅体柄部长度进行测量, 分别为 $250 \mu\text{m}$ 、 $460 \mu\text{m}$ 和 $200 \mu\text{m}$, 均小于巴布亚硝水母水螅体的柄长 $(760 \pm 250) \mu\text{m}$ ($n = 21$)。根据水螅体柄部和萼部形态不同, 可将钵水母纲的水螅体分为短柄型水螅体和长柄型水螅体 (Fuentes et al 2011)。海月水母、白色霞水母和马来沙水母等旗口水母目的种类多为短柄型水螅体, 水螅体柄部粗短, 与萼部没有明显的区分; 巴布亚硝水母、澳洲斑点水母和安朵仙水母等根口水母目水母多为长柄型水螅体, 水螅体柄部细长, 与萼部区分明显。

3.3 巴布亚硝水母的横裂

根据横裂产生碟状体数量的不同, 水母水螅体横裂方式可以分为单碟型和多碟型。单碟

型横裂每次横裂生殖只产生一个碟状体, 而多碟型横裂每次横裂时可产生多个碟状体, 碟状体重叠在一起呈宝塔状。巴布亚硝水母、蛋黄水母 (*Cotylorhiza tuberculata*) (Purcell et al. 2012)、白色霞水母 (董婧等 2006)、安朵仙水母 (Heins et al. 2015) 和澳洲斑点水母 (Rippingale et al. 1995) 等为单碟型横裂; 海月水母 (Winans et al. 2010)、海蜇 (陈介康等 1983)、指南针水母 (Holst 2012)、大西洋海刺 (Condon et al. 2001)、紫纹海刺 (*Chrysaora colorata*) (Gershwin et al. 2002) 和野村水母 (Feng et al. 2015b) 等为多碟型横裂。总体而言, 水螅体横裂方式和分类地位关系不大, 旗口水母目和根口水母目都有单碟横裂和多碟横裂的物种。Berrill (1949) 的研究发现, 横裂类型与水螅体的形状有一定关系, 如巴布亚硝水母水螅体等萼部粗短的水螅体一般为单碟型横裂, 而海月水母水螅体和大西洋海刺水螅体等萼部长圆的水螅体一般为多碟型横裂。此外, 有些水母横裂产生碟状体的数量和温度有关, 如拉马克水母 (*Cyanea lamarckii*) (Holst 2012) 从 $15\ ^\circ\text{C}$ 的环境降温至 $5\ ^\circ\text{C}$, 再升温至 $15\ ^\circ\text{C}$, 每个水螅体横裂最多产生 4 个碟状体; 从 $15\ ^\circ\text{C}$ 的环境降温至 $10\ ^\circ\text{C}$, 再升温至 $15\ ^\circ\text{C}$, 每个水螅体横裂最多产生 10 个碟状体; 如果一直维持 $15\ ^\circ\text{C}$, 每个水螅体最多横裂产生 12 个碟状体。

Calder (1982) 对多碟型横裂的炮弹水母 (*Stomolophus meleagris*) 横裂体研究发现, 横裂初期每个触手基部发育为瓣状, 之后在近触手端出现类似切口的环状部分, 环状部分增加至 $2 \sim 3$ 个, 这些环状部分随后会发育为碟状体。单碟型横裂的巴布亚硝水母横裂体仅形成一个环状部分, 且在横裂初期颜色加深呈棕褐色, 出现缢痕, 大多数个体不再进食。Hofmann 等 (1978) 对安朵仙水母横裂体的研究发现, 发育初期在萼部边缘也有瓣状的结构, 之后碟状幼体逐渐发育, 最后脱离水螅体成为碟状体。同为单碟型横裂的巴布亚硝水母横裂体发育过

程与安朵仙水母相似。

3.4 巴布亚硝水母碟状体的特征

不同种类水母的碟状体具有不同的颜色。海月水母碟状体因黑色素的存在而呈红褐色 (Hoffmann et al. 2005), 安朵仙水母碟状体因虫黄藻共生而呈黄绿色 (Straehler et al. 2010)。巴布亚硝水母碟状体呈黄褐色, 碟状体各部分可明显观察到虫黄藻的共生。碟状体颜色不仅与共生虫黄藻有关, 自身色素种类和含量的不同也会影响碟状体颜色。巴布亚硝水母碟状体较小, 直径仅为 $(2\ 880.0 \pm 172.2)\ \mu\text{m}$ ($n = 20$), 与同目的疣突海蜇 (*Rhopilema verrilli*, 碟状体直径为 $3\ 000\ \mu\text{m}$, Calder 1973)、野村水母 (碟状体直径为 $2\ 200 \sim 3\ 800\ \mu\text{m}$, Kawahara et al. 2006) 和海蜇 (碟状体直径为 $1\ 500 \sim 3\ 000\ \mu\text{m}$, 丁耕芜等 1981) 大小相似, 而与旗口水母目的煎蛋水母 (*Phacellophora camtschatica*, 碟状体直径为 $3\ 500 \sim 6\ 200\ \mu\text{m}$, Widmer 2006) 和拉马克水母 (碟状体直径为 $4\ 000\ \mu\text{m}$, Russell 1970) 相比较小。Kienberger 等 (2018) 对 *Rhizostoma luteum* 的碟状体发育进行观察, 发现从刚释放的碟状体发育到水母幼体大约需要 21 d。蛋黄水母碟状体释放 21 d 后, $20\ ^\circ\text{C}$ 培养的个体没有一个达到水母幼体阶段, $25\ ^\circ\text{C}$ 时有 80% 的个体达到水母幼体阶段, $30\ ^\circ\text{C}$ 时全部发育成水母幼体 (Astorga et al. 2012)。与以上根口水母目的碟状体发育时间相似, 巴布亚硝水母在 $26\ ^\circ\text{C}$ 的环境下, 碟状体释放 21 d 后发育成水母幼体。相比之下, 旗口水母目的太平洋海刺 (*Chrysaora fuscescens*, Widmer 2008) 发育较为缓慢, 碟状体需要 10 d 左右才能发育出伞缘触手, 9 ~ 12 个月发育成 $15 \sim 20\ \text{cm}$ 的成熟个体。

封面动物 巴布亚硝水母, 陈静斌 2020 年 1 月 20 日摄于集美大学观赏海洋生物协同创新中心。

参 考 文 献

Adler L, Jarms G. 2009. 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. *Marine Biology*, 156(7): 1411–1420.

Astorga D, Ruiz J, Prieto L. 2012. Ecological aspects of early life stages of *Cotylorhiza tuberculata* (Scyphozoa: Rhizostomeae) affecting its pelagic population success. *Hydrobiologia*, 690(1): 141–155.

Berrill N J. 1949. Developmental analysis of scyphomedusae. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 24(4): 393–410.

Calder D R. 1973. Laboratory observations on the life history of *Rhopilema verrilli* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Marine Biology*, 21(2): 109–114.

Calder D R. 1982. Life history of the cannonball jellyfish *Stomolophus meleagris* L. agassiz, 1860 (Scyphozoa: Rhizostomida). *The Biological Bulletin*, 162(2): 149–162.

Cargo D G, Rabenold G E. 1980. Observations on the asexual reproductive activities of the sessile stages of the sea nettle *Chrysaora quinquecirrha* (Scyphozoa). *Estuaries*. 3(1): 20–27.

Condon R H, Decker M B, Purcell J E. 2001. Effects of low dissolved oxygen on survival and asexual reproduction of scyphozoan polyps (*Chrysaora quinquecirrha*). *Hydrobiologia*, 451(1/3): 89–95.

Custance D R N. 1964. Light as an Inhibitor of Strobilation in *Aurelia aurita*. *Nature*, 204(4964): 1219–1220.

Feng S, Zhang G, Sun S, et al. 2015a. Effects of temperature regime and food supply on asexual reproduction in *Cyanea nozakii* and *Nemopilema nomurai*. *Hydrobiologia*, 754(1): 201–214.

Feng S, Zhang F, Sun S, et al. 2015b. Effects of duration at low temperature on asexual reproduction in polyps of the scyphozoan *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Hydrobiologia*, 754(1): 97–111.

Fuentes V, Straehler-Pohl I, Atienza D, et al. 2011. Life cycle of the jellyfish *Rhizostoma pulmo* (Scyphozoa: Rhizostomeae) and its distribution, seasonality and inter-annual variability along the Catalan coast and the Mar Menor (Spain, NW Mediterranean). *Marine Biology*, 158(10): 2247–2266.

Gershwin L, Collins A G. 2002. A preliminary phylogeny of Pelagiidae

- (Cnidaria, Scyphozoa), with new observations of *Chrysaora colorata* comb. nov. *Journal of natural history*, 36(2): 127–148.
- Heins A, Glatzel T, Holst S. 2015. Revised descriptions of the nematocysts and the asexual reproduction modes of the scyphozoan jellyfish *Cassiopea andromeda* (Forskål, 1775). *Zoomorphology*, 134(3): 351–366.
- Hofmann D K, Neumann R, Henne K. 1978. Strobilation, budding and initiation of scyphistoma morphogenesis in the rhizostome *Cassiopea andromeda* (Cnidaria: Scyphozoa). *Marine Biology*, 47(2): 161–176.
- Hoffmann U, Raifer H, Vedder F, et al. 2005. A newly discovered oxidant defence system and its involvement in the development of *Aurelia aurita* (Scyphozoa, Cnidaria): reactive oxygen species and elemental iodine control medusa formation. *International Journal of Developmental Biology*, 49(8): 969–976.
- Holst S. 2012. Effects of climate warming on strobilation and ephyra production of North Sea scyphozoan jellyfish. *Hydrobiologia*, 690(1): 127–140.
- Hoist S, Soetje I, Tiemann H, et al. 2007. Life cycle of the rhizostome jellyfish *Rhizostoma octopus* (L.) (Scyphozoa, Rhizostomeae), with studies on cnidocysts and statoliths. *Marine Biology*, 151(5): 1695–1710.
- Kawahara M, Uye S I, Ohtsu K, et al. 2006. Unusual population explosion of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae) in East Asian waters. *Marine Ecology Progress Series*, 307: 161–173.
- Khabibulina V, Starunov V. 2019. Musculature development in planuloids of *Cassiopeia xamachana* (Cnidaria: Scyphozoa). *Zoomorphology*, 138(3): 297–306.
- Kienberger K, Riera-Buch M, Schönemann A M, et al. 2018. First description of the life cycle of the jellyfish *Rhizostoma luteum* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *PLoS One*, 13(8): e202093.
- Neumann R. 1977. Polyp morphogenesis in a scyphozoan: Evidence for a head inhibitor from the presumptive foot end in vegetative buds of *Cassiopeia andromeda*. *Wilhelm Roux's Archives of Developmental Biology*, 183(1): 79–83.
- Morandini A C, Silveira F L D, Jarms G. 2004. The life cycle of *Chrysaora lactea* Eschscholtz, 1829 (Cnidaria, Scyphozoa) with notes on the scyphistoma stage of three other species. *Hydrobiologia*, 530(1): 347–354.
- Pitt K A. 2000. Life history and settlement preferences of the edible jellyfish *Catostylus mosaicus* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Marine Biology*, 136(2): 269–279.
- Purcell J E, Atienza D, Fuentes V, et al. 2012. Temperature Effects on Asexual Reproduction Rates of Scyphozoan Species from the Northwest Mediterranean Sea. Dordrecht: Springer, 169–180.
- Purcell J E, White J R, Nemazie D A, et al. 1999. Temperature, salinity and food effects on asexual reproduction and abundance of the scyphozoan *Chrysaora quinquecirrha*. *Marine Ecology Progress Series*, 180: 187–196.
- Rippingale R, Kelly S. 1995. Reproduction and survival of *Phyllorhiza punctata* (Cnidaria: Rhizostomeae) in a seasonally fluctuating salinity regime in Western Australia. *Marine & Freshwater Research*, 46(8): 1145–1151.
- Russell F S. 1970. Pelagic Scyphozoa with a Supplement to the First Volume on Hydromedusae. New York: Cambridge University Press: 1–283.
- Schiariti A, Morandini A C, Jarms G, et al. 2014. Asexual reproduction strategies and blooming potential in Scyphozoa. *Marine Ecology Progress Series*, 510: 241–253.
- Souza M R D, Dawson M N. 2018. Redescription of *Mastigias papua* (Scyphozoa, Rhizostomeae) with designation of a neotype and recognition of two additional species. *Zootaxa*, 4457(4): 520–536.
- Straehler P I, Jarms G. 2010. Identification key for young ephyrae: a first step for early detection of jellyfish blooms. *Hydrobiologia*, 645(1): 3–21.
- Sugiura Y. 1964. On the life-history of Rhizostome medusae: II. Indispensability of zooxanthellae for strobilation in *Mastigias papua*. *Embryologia*, 8(3): 223–233.
- Sugiura Y. 1965. On the Life-History of Rhizostome Medusae. III. On the Effects of Temperature on the Strobilation of *Mastigias papua*. *The Biological Bulletin*, 128(3): 493–496.
- Thein H, Ikeda H, Uye S. 2012. The potential role of podocysts in perpetuation of the common jellyfish *Aurelia aurita* s.l. (Cnidaria: Scyphozoa) in anthropogenically perturbed coastal waters. *Hydrobiologia*, 690(1): 157–167.
- Uchida T. 1926. The anatomy and development of a rhizostome

- medusa, *Mastigias papua* L. Aggasiz, with observations on the phylogeny Rhizostomae. Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo. Section IV, Zoology, 1(1): 45–95.
- van Lieshout, J S, Martin V J M. 1992. Development of Planuloid Buds of *Cassiopea xamachana* (Cnidaria: Scyphozoa). Transactions of the American Microscopical Society, 111(2): 89–110
- Widmer C L. 2008. Life cycle of *Chrysaora fuscescens* (Cnidaria: Scyphozoa) and a key to sympatric ephyrae1. Pacific Science, 62(1): 71–82.
- Widmer C L. 2006. Life cycle of *Phacellophora camtschatica* (Cnidaria: Scyphozoa). Invertebrate Biology, 125(2): 83–90.
- Winans A K, Purcell J E. 2010. Effects of pH on asexual reproduction and statolith formation of the scyphozoan, *Aurelia labiata*. Hydrobiologia, 645(1): 39–52.
- You K, Ma C, Gao H, et al. 2008. The effects of temperature decrease on the Scyphistomae strobilation of Jellyfish, *Rhopilema esculentum* Kishinouye. Journal of the World Aquaculture Society, 39(5): 706–711.
- 陈介康, 丁耕芜. 1983. 温度对海蜇横裂生殖的影响. 动物学报, 29(3): 195–206.
- 丁耕芜, 陈介康. 1981. 海蜇的生活史. 水产学报, 5(2): 93–102.
- 董婧, 孙明, 赵云, 等. 2012. 中国北部海域灾害水母沙蜇 (*Nemopilema nomurai*) 及其它钵水母繁殖生物学特征与形态比较. 海洋与湖沼, 43(3): 550–555.
- 董婧, 王彬, 刘春洋. 2006. 白色霞水母各发育阶段的形态. 水产学报, 30(6): 761–766.
- 付瑶, 董志军, 刘东艳. 2012. 海月水母无性生殖的影响因子. 生态科学, 31(3): 335–339.
- 高龙波, 杨翠华, 王玮, 等. 2015. 巴布亚硝水母碟状体的产生和培育方法. 青岛: 青岛海洋科技馆, 专利号公开号 CN105104246A.
- 和振武. 1993. 海月水母的生殖. 生物学通报, 28(8): 2.
- 刘春洋, 王文波, 董婧, 等. 2009. 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. 渔业科学进展, 30(4): 102–107.
- 孙明, 董婧, 王爱勇. 2012. 光照强度对白色霞水母 (*Cyanea nozakii* Kishinouye) 无性繁殖的影响. 海洋与湖沼, 43(3): 562–567.
- 王文章, 杨翠华, 王国栋. 2012. 巴布亚硝水母人工饲养试验. 河北渔业, (1): 60–61.
- 杨翠华, 王玮, 王文章. 2011a. 光照和水流对巴布亚硝水母存活时间及存活率的影响. 水产科学, 30(9): 555–558.
- 杨翠华, 王玮, 王文章. 2011b. 安朵仙水母生活史的实验观察. 渔业科学进展, 32(5): 135–140.