

海蜇横裂生殖的季节规律*

陈介康 丁耕芫

(辽宁海洋水产研究所)

提 要

作者对自然海区、育苗室水泥池和实验室玻璃水槽三种生境中海蜇(*Rhopilema esculenta* Kishinouye)的横裂生殖规律进行了三年实验观察,首次对这种水母横裂生殖的发生季节、发育速度、重复次数、产生碟状幼体的数量、以及横裂幼体的畸形发育等提出了报告。

海蜇 *Rhopilema esculenta* Kishinouye 的性成熟水母是经济价值很高的食品。在自然海域,海蜇最初形态的幼水母——碟状幼体可在三个月内长到性成熟,体重由 3 毫克增至 10 公斤以上,生长异常迅速。海蜇主要分布在我国沿海,终生栖息于近岸水域。它不仅是我国近海的一种重要水产资源,而且也是发展增、养殖业中很有前途的经济动物。

横裂生殖(strobilation)是大多数钵水母(Scyphomedusae)特有的无性生殖方式,即螅状幼体经分节(segmentation)和变态(metamorphosis)两个紧密联系的发育阶段产生碟状幼体的整个过程(Hyman, 1940; Spangenberg, 1965)。是海蜇产生幼水母的唯一生殖方式。因此,阐明海蜇的横裂生殖规律,不仅具有生物学意义,而且是生产上大量培育与放流海蜇幼水母进行增、养殖实践必不可少的前提。

自 Sars (1841)⁽¹⁾ 和 Dalyell (1836)⁽¹⁾ 发现 *Aurelia* 和 *Cyanea* 的水母型是由固着生活的螅状幼体经横裂生殖产生,从而揭示了钵水母类世代交替的生活史以来,已发表许多涉及水母类横裂生殖的论文,Berrill (1949, 1961)、Spangenberg (1968) 和 Russell (1970) 等曾作过综合述评。大多数作者都以旗口水母目(Semaeostomeae)的 *Aurelia*、*Cyanea* 和 *Chrysaora* 等为研究对象,且着重于发育组织学和发育形态学的研究。在根口水母目(Rhizostomeae)中, Bigelow (1900) 和 Mayer (1910) 对 *Cassiopea xamachana*, Gohar 等(1961)和 Hofmann 等(1978)以及 Rohat 等 (1980) 对 *Cassiopea andromeda*, Claus (1892)对 *Cotylorhiza tuberculata*, Sugiura (1963, 1964, 1965, 1966) 先后对 *Mastigias papua* 和 *Cephea cephea* 以及 Calder (1973, 1982)对 *Rhopilema verrilli* 和 *Stomolophus meleagris* 等几个种的横裂生殖季节、历程或条件进行过一些研究,涉及种类不及已发现的根口水母(Kramp, 1961)的十分之一。关于海蜇 *Rhopilema esculenta* 的横裂

* 刘春洋同志参加了部份实验工作。自然海区的实验得到林祥辉、马志成、贺先钦和本所潜水作业组全体同志大力支持与帮助。谨此致谢。

(1) 未见原文,间接参考 Mayer (1910)、Berrill (1949)、Spangenberg (1968) 和 Russell (1970) 等的著作。文中以下引用而未列入参考文献者与此同。

生殖。除作者曾描述这一过程的形态变化(丁耕芫等,1981)、刺胞型增加(陈介康等,1981)和温度影响(陈介康等,1983)外,未见另有报告。

1979年10月至1982年6月期间,我们对常温条件下自然海区、育苗室水泥池和实验室水槽三种生境中海蜇横裂生殖的发生季节、经历时间、重复次数、产生蝶状幼体数量、发育速度,以及横裂幼体畸形发育等进行了实验研究。现将结果报告如下。

材料与方法

1979—1981年,每年8月末至9月初自渤海辽东湾捕获性成熟海蜇作亲体,用人工方法在一个月内培育出大量螅状幼体(丁耕芫、陈介康,1981)。使用附着于白色聚乙烯薄板、玻片和玻璃上的螅状幼体进行实验观察。

将螅状幼体连同附着器分别置于自然海区、育苗室水泥池和实验室玻璃水槽三种生境中培养。均不控温,让水温随自然气温变化。分期对实验动物抽样观察;为揭示横裂生殖进程全貌,还对部份标本进行了周年连续观察。三种生境的实验和观察方法如下:

自然海区: 实验区设在大连市黑石礁离岸1—2公里、水深约10米海区。将附着板固定在塑料筒内,垂吊于浮筏下4—5米水层。冬季最低水温1—2°C。盐度30—32‰。pH 8—8.3。不进行人工投饵。分期对实验动物抽样观察。

育苗室水泥池: 容积3.7立方米。冬季无加温设备,最低水温2°C左右。培养用水系取自黑石礁近海岸的天然海水,经黑暗沉淀并沙滤后使用。以卤虫 *Artemia* sp. 无节幼体为饵料,半月(冬季)或每周(其它季节)投喂一次。大约每两周换水1/2;但冬季(12—3月)不换水,经常添加适量淡水以补偿蒸发量。分期抽样观察。

实验室水槽: 容积分别采用1、30和130公升三种。室内冬季有暖气设备,最低水温8—10°C。培养用水同上。仍以卤虫无节幼体为饵料,冬季(12—3月)每周投饵一次,其它季节每周喂2次。大、中型水槽采用播式投饵,每半月部份或全部更换海水;分期抽样观察。小型水槽中的标本,一般在显微解剖镜下用细吸管瞄准投喂,喂后换水;对每一螅状幼体均编号,建立卡片,进行连续观察。

显微照片使用偏光暗视野拍摄。

结 果

(一) 正常横裂生殖过程的一般特征

1979年10—11月,先后从育苗室水池取33个螅状幼体置于两个容积为1000毫升的水槽中,在实验室常温下培养。其中有7个标本成活了一周年,各自横裂生殖达6—13次。以这7个标本为代表可以说明海蜇横裂生殖过程的一般特征。

如图1和表1所示,从1979年秋季开始至1980年3月,7个标本均保持螅状幼体形态。4月21日(12.6°C)有1个标本开始出现裂节;其余6个标本在5月3—15日(13—15°C)全部开始横裂生殖。各个体在完成第一次横裂生殖后,又相继发生多次重复横裂生殖,直到秋季为止。4—10月期间,同一个体发生横裂生殖6—13次,共产生16—34个蝶

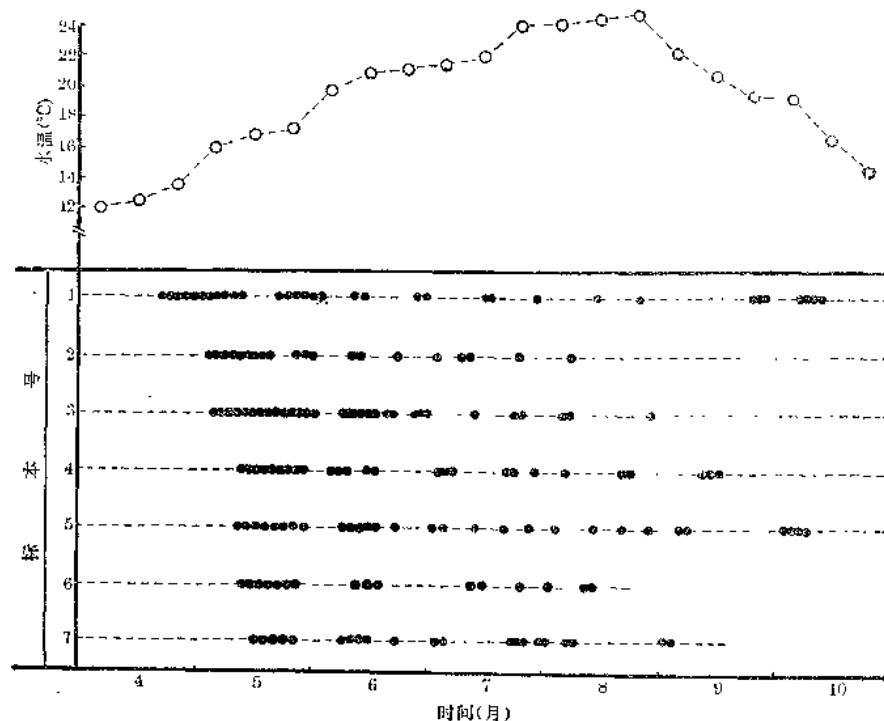


图1 实验室常温条件下海蜇横裂生殖过程示例(1979.10—1980.12)
(虚线示蝶状幼体阶段;圆点示横裂幼体阶段,每个点代表一个裂节)

表1 常温条件下各次横裂生殖产生的蝶状幼体数、发育速度和间隔时间
(实验时间:1979.10—1980.12)

内 容	横裂生殖次数及发生时间(次/月)								
	1/IV—V	2/VI	3/VI—VII	4/VI—VII	5/VII—VIII	6/VIII—VIII	7/VIII—I	8/VIII—IX	9—10/VIII—X
标本数(个)	7	7	7	7	7	7	6	6	3
蝶状幼体(个)	$\bar{x} \pm S_x$ 9.0±1.1	$\bar{x} \pm S_x$ 4.3±0.5	$\bar{x} \pm S_x$ 1.9±0.3	$\bar{x} \pm S_x$ 2.0±0.3	$\bar{x} \pm S_x$ 1.6±0.2	$\bar{x} \pm S_x$ 1.6±0.2	$\bar{x} \pm S_x$ 1.3±0.4	$\bar{x} \pm S_x$ 1.3±0.4	$\bar{x} \pm S_x$ 2.8±0.6
R	5—14	3—6	1—3	1—3	1—3	1—2	1—2	1—2	1—4
发育速度(日)	$\bar{x} \pm S_x$ 2.3±0.18	$\bar{x} \pm S_x$ 2.1±0.26	$\bar{x} \pm S_x$ 2.2±0.21	$\bar{x} \pm S_x$ 1.8±0.28	$\bar{x} \pm S_x$ 2.2±0.48	$\bar{x} \pm S_x$ 1.9±0.24	$\bar{x} \pm S_x$ 2.1±0.33	$\bar{x} \pm S_x$ 1.9±0.20	$\bar{x} \pm S_x$ 2.1±0.09
R	1.8—2.9	1—3.3	1.5—3	1—3	1—4	1—2	1—3	1—2.5	1—4
间隔时间(日)	$\bar{x} \pm S_x$ 212.7±21.6	$\bar{x} \pm S_x$ 7.9±0.9	$\bar{x} \pm S_x$ 7.3±2.4	$\bar{x} \pm S_x$ 8.7±1.2	$\bar{x} \pm S_x$ 10.4±1.7	$\bar{x} \pm S_x$ 5.9±1.1	$\bar{x} \pm S_x$ 8.7±1.3	$\bar{x} \pm S_x$ 13.3±2.7	$\bar{x} \pm S_x$ 12.5±3.1
R	197—221	5—11	3—21	5—15	6—16	3—10	4—13	5—23	4—28

注:发育速度以产生每蝶状幼体平均发育时间为表示; $\bar{x} \pm S_x$ =平均数±标准误差;R=数值范围。

状幼体。首次横裂生殖产生的蝶状幼体数为5—14个,随着横裂生殖重复进行,每次形成的裂节数递减。第二次横裂生殖产生蝶状幼体3—6个;夏季出现的横裂幼体一般仅具1—2个裂节;到9—10月水温开始下降时,横裂幼体裂节数稍有增加,可多至4个裂节。但随冬季来临水温进一步下降,横裂生殖停止。横裂生殖停止后蝶状幼体不一定死亡,有

的个体生活期可超过一年。

虽然螅状幼体可以进行多次重复横裂生殖，但就增养殖实践中获得碟状幼体数量而言，以首次横裂生殖最为重要，所产生的碟状幼体数占整个横裂生殖期间产生碟状幼体总数的三分之一以上(37%)。

横裂生殖中自裂节开始出现到碟状幼体释放完毕所需发育时间，因形成碟状幼体数量多少、发生横裂生殖季节，和个体不同而稍有差异。就整个横裂生殖期间来看，平均产生一个碟状幼体需时2.1(1—4)天。两次横裂生殖之间的间隔时间，短者3天，长者28天，一般为10天左右(表1)

(二) 不同生境中横裂生殖发生的季节

1. 自然海区(图2, 表2)

1981年1月8日，将于1980年9月育成的螅状幼体2000个从育苗池(2.2°C)取出，移到自然海区(4.6°C)吊养于浮筏下。至5月20日(10°C)止，先后抽样观察595个标本，

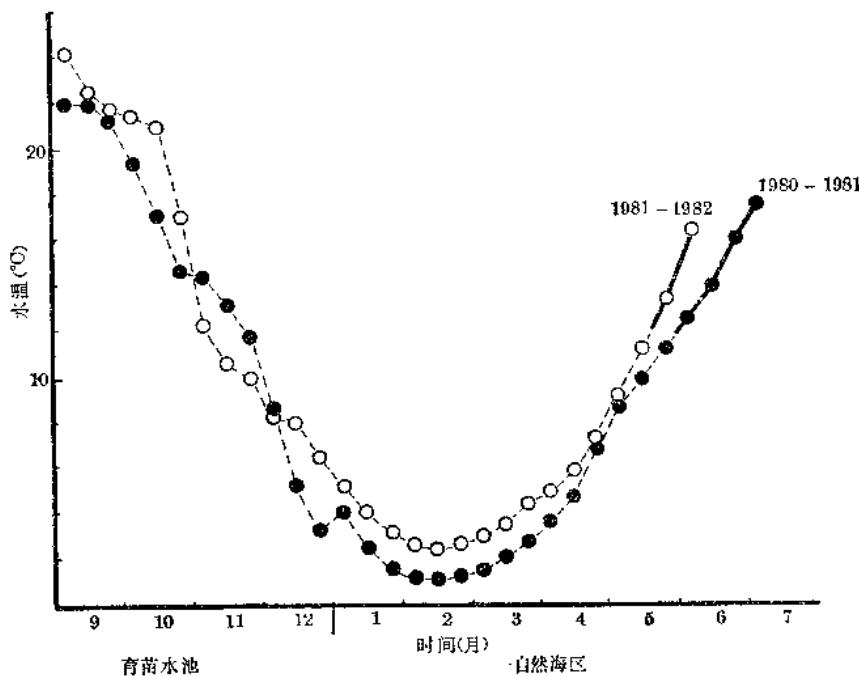


图2 自然海区水温变化(虚线)及横裂生殖发生的时间和水温(实线)

表2 自然海区生境横裂生殖发生的时间和比率

时 间		水温(°C)	标本数(个)	正常横裂生殖		畸形横裂幼体 (%)
年	月/日			发生率(%)	前期:后期*	
1981	1'8—5'20	4.6—1.1—10	595	0		
	6·6	12.9	95	6	100: 0	0
	6·25	15.8	107	78	77:23	4
1982	1'8—4'28	5.2—2.2—7	758	0		
	5/24	13.2	64	33	100: 0	3
	6/9	16.0	56	91	35:65	2

未见横裂幼体。6月6日(12.9°C)检查,横裂幼体占6%,顶节均存在,表明横裂生殖刚开始。6月25日(15.8°C),已发生横裂生殖的个体占78%,前期横裂幼体(顶节存在)和后期横裂幼体(顶节释放)的比率为77:23。表明正值释放碟状幼体时期。

次年进行了重复实验。1981年12月22日将9月培育出的螅状幼体自育苗池(7.4°C)取出3000个移到自然海区(7°C)。1982年1月8日(5.2°C)、2月12—26日(2.5—2.7°C)、3月11—31日(3.5—4.6°C)和4月7—28日(5—7°C)共检查758个标本,未出现横裂生殖。5月24日(13.2°C)横裂幼体占33%,均未释放碟状幼体。6月2日(16°C)横裂幼体占91%,前期与后期横裂幼体的比率为35:65。

两年的实验观察表明,在实验海区,每年5月末至6月初当水温达13°C左右时开始出现横裂幼体;随后水温上升至15°C以上时释放碟状幼体。

2. 育苗室水泥池(图3,表3)

将1979年9月培育出的螅状幼体保留数千个于育苗室水泥池中,每月抽样观察至少一次。至1980年4月19日(9.5°C)共观察810个标本,除在1979年12月5日(9.5°C)偶见1个具6裂节的横裂幼体外,其余个体均未有横裂生殖迹象。4月26日(11°C)开始出现横裂幼体,占2%;5月13日(14.4°C)占11%;5月22日(15.9°C)占32%,并开始释放碟状幼体;6月12日(17°C)占62%,前期和后期横裂幼体比率为87:13。此外,每次样品中均含有一些畸形横裂幼体(表3)。因育苗池另有它用,观察未能继续。

1980和1981两年的10月始,先后进行两次重复实验,保留在育苗池中的螅状幼体均在一万个以上。1980年10月至1981年6月实验期间,观察结果与上一年相似(表3)。1981年10月至1982年6月实验期间所获结果也和前两年大体一致,但有如下两点差异

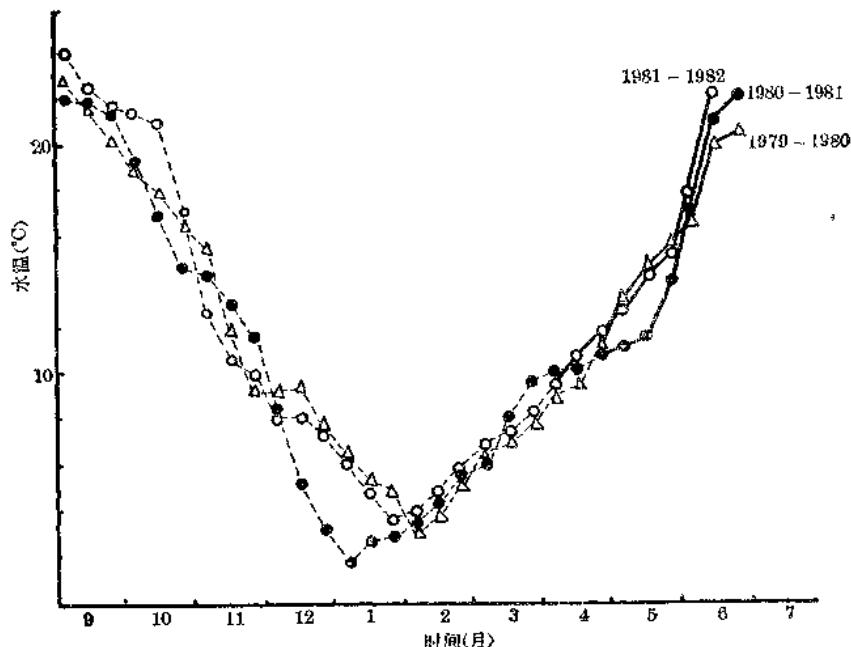


图3 育苗室水池水温变化(虚线)和横裂生殖发生时间及水温(实线)

表3 育苗室水泥池生境中横裂生殖发生的时间和比率

实验期(年/月)	观察时间 (月/日)	水温(℃)	标本数(个)	正常横裂幼体		畸形横裂幼体 (%)
				内尾长(%)	前附:后附	
1979/10— 1980/6	10/26—4/19	16.6—2.4—9.5	810	*		
	4/26	11.0	58	2	100:0	4
	5/13	14.4	62	11	100:0	11
	5/22	15.9	69	32	86:14	7
	6/12	17.0	156	62	87:13	9
1980/10— 1981/6	11/10—4/16	14.3—1.3—10.5	905	0		
	4/24	12.7	59	6	100:0	6
	5/12	13.8	40	8	100:0	10
	5/23	15.2	50	30	67:33	10
	6/4	16.5	170	53	88:12	7
1981/10— 1982/6	10/22	19.5	588	10	93:7	0
	11/10—3/16	10—3—7.6	1613	0		
	4/8	9.8	100	16	100:0	16
	4/21	12.0	260	52	98:2	25
	4/30	13.0	50	78	82:18	14
	5/12	13.9	50	66	58:42	26
	6/7	18.0	125	56	10:90	24

* 仅于 12/5(9.6℃) 见到 1 个具 6 个裂节的横裂幼体, 顶节存在。

(表3)。

(1) 当年秋季出现横裂生殖; 1981 年 9 月培育的蝶状幼体, 于 10 月 22 日检查, 出现 10% 横裂幼体。其中, 顶节存在者占 93%, 顶节已释放者占 7%, 同时在水池中也出现少量蝶状幼体(前两年同期未见这种现象)。但随自然温度下降, 横裂生殖没有继续发生, 已形成的横裂幼体在逐渐下降的温度下, 畸形发育个体较多; 已释放的蝶状幼体在逐渐下降的水温中生长缓慢, 一般至 15℃以下时活动力和摄食能力显著地减弱, 并以死亡告终(表 4)。

(2) 第二年春季发生横裂生殖的时间较早: 1982 年 4 月 8 日 (9.8℃) 出现横裂幼体; 4 月 30 日 (13℃) 释放蝶状幼体。较前两年提早 2—3 周。即出现横裂幼体和释放蝶

表4 蝶状幼体在降温下的生长与死亡
(1981年, 实验室常温)

时间(月/日)	水温(℃)	蝶状幼体(个)	直径(毫米)	累计死亡率(%)
10/22	18.5	40	2—4	0
10/30	14.5	36	4—8	10
11/13	9.5	31	5—10	23
11/27	10.0	22	5—10	45
12/4	8.5	15	5—10	63
12/14	11.0	10	5—10	75
12/19	9.5	6	5—10	85
12/20	11.5	5	5—10	88

状幼体时的水温较前两年偏低 2—3℃。

自 1981 年 9 月始，培养条件与前两年不同之处是：增设了一台无油气体压缩机（排气流量每小时 0.9 立方米）同时向 4 个容积 3.7 立方米的水池充气；1981 年 10 月池中水温较前两年同期偏高 2℃ 左右。以此推测，水池中溶氧量增加和水体被气流搅动对螅状幼体的刺激作用也可能是促使横裂生殖提早发生的原因；在此条件下，如果保持刚长成的螅状幼体在 20—22℃ 下达一个月左右，少数个体有可能发生横裂生殖（图 4）。这种推測是否正确，将有待进一步研究。

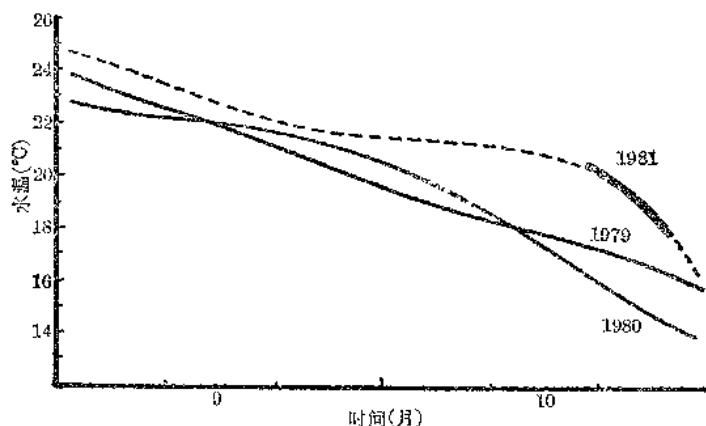


图 4 10 月水温与螅状幼体当年发生横殖生殖（粗实线）的关系。

3. 实验室水槽（图 5, 表 5）

1980 年 12 月，置 510 个新育成的螅状幼体于三个容积为 30 公升的玻璃水槽中在实

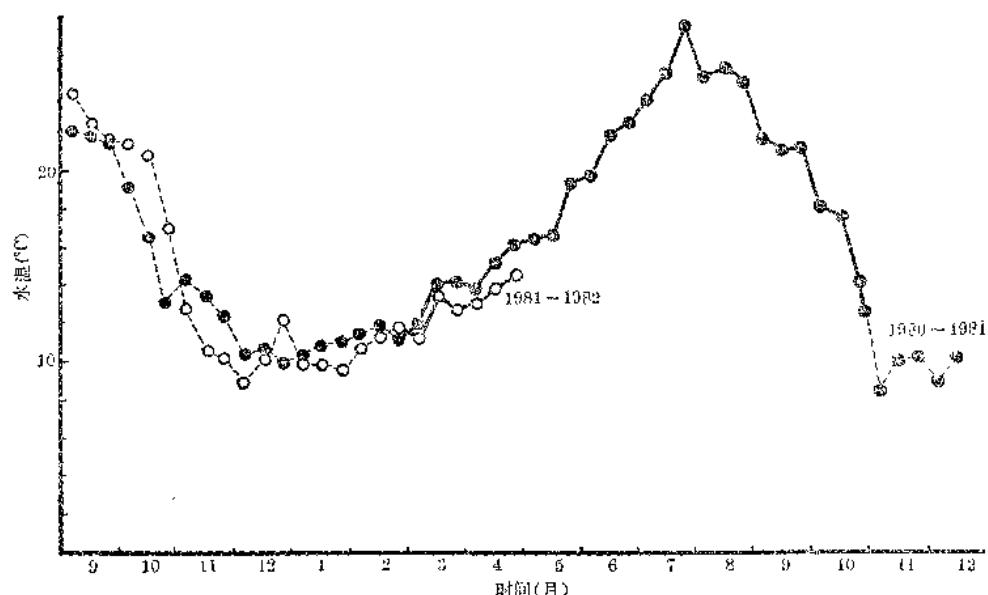


图 5 实验室水槽水温变化（虚线）和横裂生殖发生的时间及水温（实线）

表5 实验室水槽生境中横裂生殖发生的时间和比率

实验期(年/月)	观察时间 (月/日)	水温(℃)	标本数(个)	正常横裂幼体		畸形横裂幼体 (%)
				出现率(%)	前期:后期	
1980/12-- 1982/2	12/25—2/20	9.5—7.5—10.5	560	0		
	2/27	11.5	51	10	100:0	8
	3/20	13.8	180	18	84:16	4
	4/6	13.5	62	21	92:8	19
	4/16	15.1	51	47	42:58	29
	4/23	16.7	30	30	33:67	30
	5/5	16.5	30	43	54:46	23
	5/26	19.3	50	36	61:39	30
	6/12	21.8	30	50	67:33	17
	6/25	22.4	109	29	75:25	6
	7/1	22.4	109	1	1	1
	10/29	13.5	36	14	40:60	19
1981/12-- 1982/4	2/22—2/25	9.4—8—11	224	0		
	2/25	11.6	100	8	100:0	14
	3/10	11.3	30	50	100:0	30
	4/15	14.0	50	38	47:53	42
	4/19	14.0	54	33	34:66	35

实验室常温下培养。从实验开始到1981年2月20日,共观察560个(次)标本,未出现横裂生殖。2月27日(11.5℃)发现横裂幼体(10%);3月20日(13.8℃)横裂幼体占18%,开始释放碟状幼体;4—6月横裂幼体比率增高,并大量释放碟状幼体(表5)。之后,经过整个夏季直到10月末(13.5℃),横裂生殖不断重复发生,并不断产生碟状幼体。11月至次年2月,除12月17日(9℃)偶见1个横裂幼体外,未能另有所见。

1981年12月始进行了重复实验,置910个螅状幼体于容积130公升的玻璃水槽中在实验室常温下培养。观察结果与上一年相似(表5)。

(三) 崇形发育的横裂幼体

海蜇横裂幼体的正常发育过程,包括裂节出现,主、间辐触手基部膨大,感觉棍(rhopalium)发生,缘瓣形成,触手被吸收,口和口柄(manubrium)变形,卵圆异刺胞(ovate anisorhizic haplonemes)新生,碟状幼体悸动和被释放,及横裂幼体剩余的基部再生触手等一系列形态变化,作者已作过记述(丁耕羌等,1981;陈介康等,1981)。虽然这些结构的退化或发生过程在个体间略有差别,但其变化次序大体是循固有的规律进行的。崇形横裂幼体是随裂节出现发育进程在身体各部位呈现不均称、停滞甚至倒退的个体,其发育结果多半是萎缩死亡。海蜇的崇形发育横裂幼体大致可分为如下类型(见图版):

(1) 发育不全:特征是裂节在托部两侧不均称,凹沟在一侧较深而在另一侧浅或无;全部凹沟均很浅或仅个别部位较深,裂节之间不能发育出正常口和口柄;裂节紧密排列,间距很窄,各裂节形成碟状幼体缘瓣后口柄发育停滞或未发育。在一个崇形横裂幼体上可以部份或全部具有这些特征。发育结果一般是形成一串扭曲的旋形碟状幼体。这些碟状幼体往往成串地脱离,多数只具数目不等和形态不完整的缘瓣,具不完全的口柄或无口

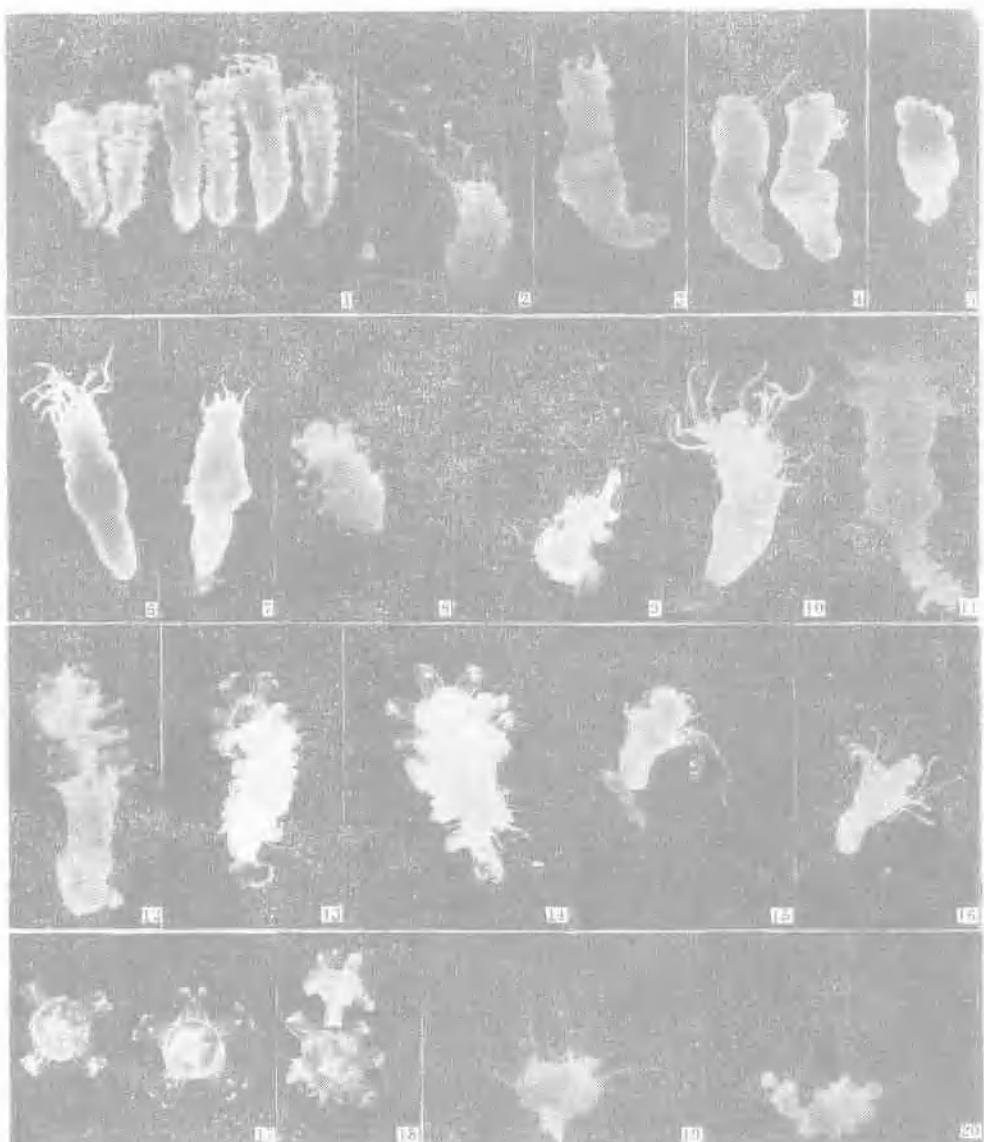


图 版

1. 正常横裂幼体($\times 7.3$)。2~18. 梯形横裂幼体($\times 10$):2~3. 发育不全;4~5. 发育停滞, 趋于理论;6. 周围逆转, 裂节出现后又趋于消失;7. 裂节复失后托部出现瘤状突起;8~10. 裂节复失后托部出现许多不规则的触手;11. 两端发育;12~14. 形成相互连接的螺旋形碟状幼体;15~16. 螺旋形碟状幼体脱离后尚余1个椭形碟状幼体, 逐渐萎缩, 其下的再生触手的蝶状幼体形成两个口柄(箭头指向);17~18. 分离成单个的椭形碟状幼体($\times 10$)。19~20. 联体幼体及联体横裂幼体($\times 10$)。

柄，一般不能生长为幼虫；个别单个或2—3个连接被释放的碟状幼体，具有近于正常的口和口柄，可以生长为幼虫。成串的碟状幼体脱离后，横裂幼体上往往尚余1—2个发育不全的碟状幼体，一般不会被释放，而是逐渐萎缩。横裂幼体余下的基部多数死亡，少部分能再生触手成为正常螅状幼体；在再生触手过程中有的个体可形成二个以上的口和口柄，成为二个“头”或多“头”连体螅状幼体。

再生触手的螅状幼体在重复发生横裂生殖中，可形成正常横裂幼体或继续出现畸形发育。连体螅状幼体在重复横裂生殖中，各自横裂生殖发生的时间、发育速度和形成的碟状幼体数量一般大体相同。但也见到过连体中各自发生横裂生殖时间不一致的标本。

这种发育不全类型在海蜇畸形横裂幼体中占多数。

(2) 发育停滞：特征是在横裂幼体发育中，至触手收缩后裂节发育停滞，呈现为丧失触手而只具裂节不具缘瓣的横裂幼体。其发育结果多半是死亡。

(3) 发育逆转：总的特征是裂节出现后再消失，呈现出几种形态：

① 恢复为正常形态的螅状幼体。裂节刚出现而复失的个体中有此种现象。

② 裂节复失过程中或复失后，托部出现许多不规则的瘤状突起。继续的发育多数个体死亡；少数个体的瘤状突起可再消失而恢复正常螅状幼体形态。

③ 裂节复失后在托部长出许多不规则的触手(可多达50条以上)。并可在托部出现二个以上的口，形成多“头”连体螅状幼体，它们可各自发生正常或畸形发育。

(4) 两端发育：柄端出现类似短匍匐茎状的突起，同时生长几条不规则的触手。口端和柄端同时出现裂节。口端可形成正常碟状幼体，或产生一串螺旋形连接的碟状幼体；柄端裂节发育不完全，形成的缘瓣一般不多于4对。此种类型的畸形横裂幼体是个别的。

除上述比较典型的畸形发育类型外，还可见到介于正常和畸形发育的中间形态。即在正常发育的横裂幼体上，少数裂节出现畸形。

讨 论

曾有报告提出，某些钵水母发生横裂生殖可能要求特殊的环境因素。Sugiura(1964)报告。*Matigias papua* 的螅状幼体必需有共生的虫黄藻(Zooxanthellae)，否则绝对不会发生横裂生殖；在有虫黄藻共生前提下温度的作用才是显著的(Sugiura, 1965)。Paspalev(1938)使用不同温度、盐度、pH、和营养影响等手段试图诱导*Rhizostoma octopus* 发生横裂生殖，但未获成功；他用2‰海水碘化钾溶液成功地诱导了*Aurelia aurita* 横裂生殖，但用同样的方法处理*Rhizostoma octopus* 时，螅状幼体出现了分节，形成12—18个环节，但始终未形成碟状幼体，而产生了圆盘状的自由游泳的螅状幼体。也就是说，只引起了分裂而未诱发变态，诱导横裂生殖的条件尚属未知。但大多数研究者指出，在影响钵水母类横裂生殖或发育的所有环境条件下，温度是最基本的因素(Berrill, 1949；郑重, 1964；Spangenberg, 1968；Loeb, 1972；Hofmann et al. 1978)。最近 Ralat 和 Adar(1980)报告，*Ouessia andromeda* 发生横裂生殖的温度，有共生虫黄藻者为20℃，无共生虫黄藻者为25℃。证明共生虫黄藻存在对横裂生殖发生有促进作用，但并非不可缺少的；温度是发生横裂生殖的基本条件。我们的实验观察表明，尽管自然海区、育苗室水池和实验室

水槽三种生境中的温度变化和食物供给等条件不完全相同，开始横裂生殖的时间也各异（分别为5—6月、4月和2月）。但大体一致的是，春季水温上升到13℃左右时开始出现裂节，15℃以上释放碟状幼体；此后横裂生殖多次重复发生，直到秋季水温下降到大约15℃以下时为止（图6）。显示温度对海蜇横裂生殖发生和发育阶段有重要作用。我们在控制温度条件下进行的实验证明，调节温度可以有效地诱导或抑制海蜇横裂生殖发生。

Lambert（1935）曾指出，充足的氧气是发生横裂生殖的重要条件之一。水流冲击作用可诱导海洋动物产卵已是普遍现象（Russell，1970）。我们在育苗室水池生境进行的第二次重复实验（1981年10月—1982年6月）中观察到，1982年春季发生横裂生殖的时间较往年提早2—3周，水温偏低2—3℃。这可能与增设充气设施使池中溶氧量增高，以及气流搅动水体后对实验动物的冲击作用有关。1981年10月下旬，当年9月末长成的螅状幼体约有10%出现横裂生殖。究其原因，除水温较往年同期偏高约2℃外，可能同样与溶氧增加和水体搅动的刺激作用有关。这种推测是否符合客观实际，还有待以实验手段检验。

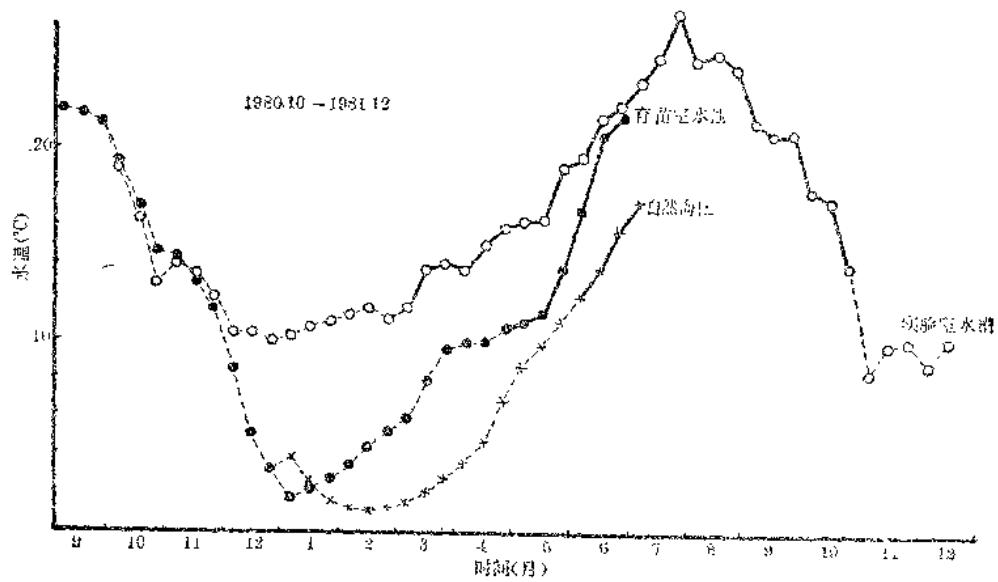


图6 三种生境水温变化(虚线)和横裂生殖发生时段(点线)。

如前所述，海蜇横裂生殖的发生和发育阶段有明季节规律；但某些环境因素的偶然变化也可能促使横裂生殖在其它时间发生，如象1981年10月当年育成的少量螅状幼体出现了横裂生殖那样。但并不能由此结论，海蜇在秋季发生横裂生殖是其发育规律，因为尔后的观察证明，随温度下降横裂生殖未能继续。由此我们可以得到启示，特别是水母类这样的低等动物，其发育比高等动物更易受环境影响。必须对其种群进行连续研究才能揭示它们的发育规律。

关于横裂幼体的畸形发育，一些作者曾对 *Aurelia* 和 *Chrysaora* 等作过研究。Spannengenber（1968）把畸形横裂幼体概括为四类：横裂幼体发育为旋形碟状幼体；颠倒形成裂节；横裂幼体回复为触手带有平衡石(statoliths)的螅状幼体；裂节转变为螅状幼体而不