

北京两个水库的桃花水母及其发生条件初探*

王东霞¹, 熊志明², 侯新觉², 郭伟¹, 黄振芳^{1**}, 王忠锁^{2**}

(1: 北京市水文总站, 北京 100048)

(2: 首都师范大学生命科学院, 北京 100048)

摘要: 为鉴定北京怀柔水库和黄松峪水库发生的桃花水母并检验其水环境质量相关性, 对 2022 年 9 月 9 日和 10 日采自 2 个水库的桃花水母进行形态学和遗传结构分析, 并结合常规水生态监测数据, 初步探究桃花水母发生的水环境条件。结果显示, 怀柔水库和黄松峪水库桃花水母形态结构较为相似, 依据其伞径、触手数目、主辐触手长于其它触手、管状平衡囊数、刺丝囊疣圆锥状环状排列及囊状性腺等形态特征初步鉴定为索氏桃花水母和嘉定桃花水母。ITS 序列分析结果显示怀柔水库样本与索氏桃花水母遗传相似性 100%, 黄松峪水库样本与嘉定桃花水母遗传相似性 100%, 佐证了形态学鉴定结果。2 个水库桃花水母发生前后库区 pH、溶解氧、总氮和总磷浓度以及生化需氧量等因子无明显差异, 而水温和食源浮游动物生物量变动明显, 水质处于中营养-轻度富营养状态。9 月上旬, 2 个水库水温快速下降到 25℃ 以下, 而适口食源浮游动物生物量增长至 1.2 mg/L 以上。推断: 1) 桃花水母环境耐受力较强, 偏爱食物丰富的中营养水体; 2) 水温骤变(骤升或骤降)和适口食物充裕可能是刺激桃花水母启动有性生殖的重要生态因子。据此分析了温变胁迫和营养限制对桃花水母发生的可能驱动效应, 以期对桃花水母发生机理的研究提供参考。

关键词: 桃花水母; 形态学特征; 环境指标; 环境胁迫; DNA 条形码; 怀柔水库; 黄松峪水库

Species identification and preliminary study on the driving factors to freshwater jellyfish (*Craspedacusta*) occurrence in two reservoirs, Beijing*

Wang Dongxia¹, Xiong Zhiming², Hou Xinjue², Guo Wei¹, Huang Zhenfang^{1**} & Wang Zhongshuo^{2**}

(1: Beijing Hydrologic Administration Center, Beijing 100048, P.R.China)

(2: College of Life Sciences, Capital Normal University, Beijing 100048, P.R.China)

Abstract: To identify the species of freshwater jellyfishes (*Craspedacusta*) occurred in Huangsongyu Reservoir and Huairou Reservoir of Beijing and to explore their water quality-indicating practicability, we analyzed the morphological and genetic features of the jellyfishes sampled from the two reservoirs on September 9 and 10, 2022, respectively. Combined with the data of physio-chemical factors and zooplankton biomass from routine aquatic ecosystem monitoring, we explored the conditions for the occurrence of jellyfishes. The results showed that the morphological characteristics of *Craspedacusta* samples from Huairou Reservoir and Huangsongyu Reservoir were very similar, with the mean umbrella diameters of (15.8±3.1) and (13.2±1.9) mm, (342±48) and (268±3.4) tentacles, and (140±27) and (134±2) statocysts, respectively. Four main tentacles were obviously longer than others, with trochiformis nematocyst warts arranged annularly on them. Meaningfully, their gonads were different in shape and color. Huairou specimen had large white cystiform gonads, and Huangsongyu specimen had smaller gonads in grey. These morphological characteristics confirmed the jellyfishes in Huairou Reservoir and Huangsongyu Reservoir were *C. sowerbyi* and *C. kiatingi*, respectively. ITS base sequence was amplified and sequenced by PCR and DNA sequencing, then finally compared with other *Craspedacustas* sequences in GenBank, which resulted in 100% genetic similarities between the Huairou samples and *C. sowerbyi*, and between the Huangsongyu samples and *C. kiatingi* and thus well verified the morphological identification results. In detecting the driving factors to the appearance of jellyfish medusa, seasonal variations of zooplankton biomass and six physiochemical factors were analyzed for chec-

* 2023-01-31 收稿; 2023-04-15 收修改稿。

北京市水生态监测与健康评价项目(SL2022-XM001)和北京市自然科学基金重点(B类)项目(KZ201510028033)联合资助。

** 通信作者; E-mail: huangzhenfang99@126.com, zhswang@cnu.edu.cn。

king the sudden changes just before and/or after the medusa occurrence in both reservoirs. Results showed that the pH, dissolved oxygen, total nitrogen and phosphorus concentrations, and biochemical oxygen demand kept relatively stable through the summer-autumn months without observable variation in both reservoirs, indicating a mesotrophic to mildly eutrophic state. In early September when jellyfish appeared, surface water temperature continued declining to lower than 25°C, and the biomass of zooplankton continued increasing to higher than 1.2 mg/L. Rich food might meet the energy needs of jellyfish for sexual reproduction, and temperature declining might have functioned as the driving factor. We concluded that *Craspedacusta* are highly tolerant to eutrophication and have a preference for mesotrophic waters, and that sudden changes of water temperature (sudden rise or fall) and abundance of palatable food are important factors that stimulate the sexual reproduction of jellyfishes. Accordingly, the driving effects of temperature shock stress and nutrient limitation were analyzed, with a view to providing a reference for the mechanism study of freshwater jellyfish occurrence in future.

Keywords: Freshwater jellyfish; morphologic characteristics; environmental indicator; environmental stress; DNA barcode; Huairou Reservoir; Huangsongyu Reservoir

桃花水母是温带广布的濒危淡水腔肠动物 (Coelenterata), 属笠水母科 (Olindiidae) 桃花水母属 (*Craspedacusta*), 为珍稀的古老水生物^[1]。其生活史包括漫长的无性世代 (螅状体, polyp) 和短暂的有性世代 (水母体, medusa)。螅状体体长不长于 3.0 mm, 着生于底质固形物或水生生物体表, 难以观察, 故了解较少^[2]。水母体发育期约 30 天, 性成熟阶段伞径可达 20 mm 左右, 易于观察研究^[3]。通常报道的桃花水母指的是其水母体^[1-3]。

目前公开发表的桃花水母共 12 种, 其中学界公认的仅 3 种, 即索氏桃花水母 (*C. sowerbyi*)、中华桃花水母 (*C. sinensis*) 和伊势桃花水母 (*C. iseanum*)^[1,4-5]。其余 9 种为中国学者先后发表, 但近年遗传学证据提示应存在一定的同物异名^[1,6]。分类体系不完善影响了相关物种的分布格局及环境相关性等进化适应机理的认知^[5]。2005 年后, 随着 DNA barcode 技术的应用, 18S rRNA、16S rRNA、ITS 和 COI 等标记基因相继用于桃花水母的物种鉴定和系统学研究, 对桃花水母系统学及生态学研究起到积极的促进作用, 其中 ITS 对桃花水母物种区分度较好^[6-7]。

桃花水母的传统研究多关注形态学或遗传学特征的描述和分类鉴定, 注重生物学特征描述而忽视环境条件调查, 注重水母体静态观察和实验而忽视其发育过程和形态变化, 注重水母体发生事件的报道而忽视其发生机理的探究^[5,7-8]。就水母发生发展的条件和驱动因子而言, 国外学者多认可桃花水母 (实为索氏桃花水母) 是广域性物种, 对水环境质量和生境类型敏感性低、入侵力强, 高度关注其种群动态、扩张趋势及入侵机制, 致力于桃花水母防范和管控技术研究^[9-12]。近年来, 桃花水母全球扩张呈加速趋势, 索氏桃花水母已扩布到英国、德国、法国、意大利、罗马尼亚、波兰、捷克、俄罗斯、丹麦、荷兰、比利时、瑞士、日本、菲律宾、加拿大、美国、巴拿马、智利、澳大利亚和新西兰等亚洲、欧洲、美洲和大洋洲等广大温带水域^[5,8-10]。相关入侵生物学和环境适应力的研究逐渐增多。诸如桃花水母与富营养化及水色的相关关系^[10-11]、对营养盐垂直迁移的影响^[12]、对大型浮游动物群落结构和生态系统弹性的扰动^[13], 以及全球变化背景下入侵扩张的风险防范等逐渐成为主流^[9]。

国内学者则从受威胁物种保护的角度探究桃花水母的发生与水环境质量优劣间的关联, 认可桃花水母为濒危物种, 依赖清洁水体生存并认同桃花水母为清洁水体指示物种^[1,5]。多数报道称相关水体桃花水母的发生应归因于水质改善, 而桃花水母发生频次的降低则是环境污染和人为扰动所致^[14]。问题在于, 这些报道多未涉及环境因子和生境特征的专业调查和分析, 清洁水指示种的提法缺乏数据支持和必要的论证。桃花水母与水环境质量相关性研究亟待加强。

2022 年 9 月上旬北京怀柔水库和黄松峪水库同时发现桃花水母, 课题组于 9 月 9 日和 10 日开展了实地调查和样本采集。基于有限样本的形态学和分子系统学分析, 本文首先完成 2 个水库样本的物种鉴定和相关物种核校, 进而结合水生生态常规监测中获取的理化指标和浮游动物数据, 探究桃花水母发生的潜在驱动因子, 并就激发桃花水母螅状体启动有性生殖的环境条件提出了温胁迫假说 (temperature stress hypothesis) 和营养限制假说 (nutrition limitation hypothesis), 以期为系统开展桃花水母生态学研究、揭示水母体发生发展规律提供借鉴。

1 材料和方法

1.1 研究区域

黄松峪水库(40°14'58.22"~40°15'46.04"N, 117°15'4.45"~117°15'55.68"E)是北京市平谷区东北部沟河上游的一座中型水库,位于黄松峪乡境内。黄松峪水库总库容 $0.1 \times 10^8 \text{ m}^3$,流域面积 49 km^2 (图1)。怀柔水库(40°18'40.89"~40°20'46.03"N, 116°35'28.44"~116°37'56.94"E)为北京市怀柔区境内的大型水库,为京密引水渠重要调蓄水体,南水北调中线通水后,该水库演变成向密云水库反向调水的重要调蓄水体。怀柔水库总库容 $1.4 \times 10^8 \text{ m}^3$,流域面积 540 km^2 (图1)。2个水库均位于温带半湿润季风气候带,年均气温 10.5°C ,年降雨量 640 mm 。夏季温热多雨,适宜水生生物生长,冬春寒冷少雨,水面冰封,水生生物活性降低或休眠。

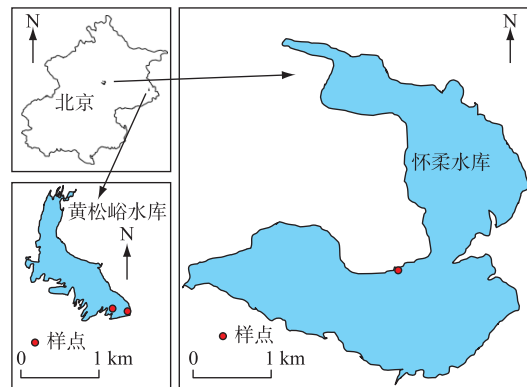


图1 北京桃花水母样本采集地

Fig.1 Sampling sites of *Caspedacustas* spp. in Beijing

1.2 样本采集、培养实验分析

桃花水母样本采集于2022年9月9—10日。以密眼手抄网拉近目标个体后连水舀起置入带盖容器内增氧运输回实验室。室内用5000 mL玻璃烧杯,见光常温培养观察水母活动节律、伞径大小和性腺形态。通过照片和视频计数水母触手数目。桃花水母平衡囊形态观察和数目计数采用装片显微观察并计数。触手上刺丝囊疣的分布状况同样通过显微观察并拍照记录^[5,8]。共观察计数桃花水母17只,其中怀柔水库8只,黄松峪水库9只。

桃花水母物种鉴定参考和振武(2005)的分类体系,主要依据刺丝囊疣形状和排列方式、缘膜内平衡囊形状及数目、生殖腺形状和触手数目及级数等特征^[1]。DNA条形码辅助鉴定采用核基因组ITS(ITS1-5.8S rDNA-ITS2)碱基序列片段^[6,15]。

水母DNA提取前,以匀浆缓冲液浸泡95%乙醇保存的桃花水母过夜,重复2次,以去除水母体内外夹带的其它生物及粘附的环境DNA。组织DNA提取采用磁珠法动物组织基因组DNA提取试剂盒(天根生化科技有限公司)。扩增ITS的引物为ITS-F1: GTCGTAACAAGGTTTCCGTAGG和ITS-R1: GGTAGTCTTGCCCTGATCTGAGG,扩增片段长度约750 bp。扩增反应体系总体积 $50 \mu\text{L}$,包括去离子水 $20 \mu\text{L}$, $2 \times \text{Taq MasterMix}$ (天根公司) $25 \mu\text{L}$,上下游引物各 $1 \mu\text{L}$ ($10 \mu\text{mol/L}$),模板DNA $3 \mu\text{L}$ (浓度 $100 \mu\text{g/L}$)。扩增反应条件为 94°C 变性4 min; 94°C 变性50 s, 55°C 退火50 s, 72°C 延伸90 s,35个循环; 72°C 延伸10 min, 4°C 保存^[15-16]。

反应产物于1.5%琼脂糖凝胶电泳检测后,送睿博兴科生物技术有限公司测序。经过双向测序获得校正拼接后的序列与GenBank数据库中收录的桃花水母ITS基因进行序列相似性比对;利用MEGA X软件计算序列间的相对遗传距离,构建邻接系统树(Neighbor joining tree),聚类分析北京桃花水母与已发表桃花水母的遗传关系,各分支的置信度经Bootstrap 1000次循环检验。

1.3 水环境因子采样和实验分析

浮游动物定量样品采自水面下0.5 m水层,以有机玻璃采水器采集5 L水样,置水样瓶中加75 mL鲁哥

试剂固定。室内静置 48 h 后虹吸去除上清,分三步沉淀浓缩后得 30 mL 置 50 mL 标本瓶中加 1.5 mL 甲醛液定容至 30 mL,4℃ 保存。浮游动物鉴定和计数时,先充分摇匀沉淀浓缩的样本保存液,快速吸取 1 mL 置 1 mL 浮游生物计数框中于 Leica DM2500 显微镜 100× 完成镜检计数。每样本重复两次镜检计数,取两次计数平均值计算各物种个体密度并依据个体生物量换算浮游动物总生物量密度。详细实验方法参考文献[17]。

水质理化指标同样测定水面以下 0.5 m 水层水样。水温(WT,℃)、溶解氧(DO,mg/L)、pH 等指标采用溶氧仪(YSI Pro ODO)和 pH 计现场测定。总氮(TN,mg/L)和总磷(TP,mg/L)取 1.5 L 水样调节 pH 至 2.0,带回实验室以多参数水质测定仪(6B-2000,盛奥华)24 h 内完成测定。生化需氧量(BOD,mg/L)采用 BOD 自动检测仪完成培养和测定。水环境理化指标测定详细方法参考文献[18]。数据的统计分析和制图均于 Microsoft Excel 2010 完成。

2 结果与分析

2.1 北京桃花水母形态学鉴定

怀柔水库产桃花水母伞体为扁半球形,伞径 13~21 mm 之间,平均(15.8±3.1) mm。伞缘触手数目变动于 266~398 之间,平均(342±48)个,其中 4 个主辐触手明显长于其它触手(图 2a)。触手上具刺丝囊疣,呈圆锥状,环状螺旋排列(图 2b)。胃大,垂管长,伸达缘膜孔之外,较生殖腺略长。垂管末端为口,具 4 片较大的唇。生殖腺 4 个,着生在主辐管与垂管联结处,呈大囊状,色浅近白色(图 2a、d)。缘膜内平衡囊管状,88~189 个,平均(140±27)个(图 2e)。综合以上重要形态特征,鉴定怀柔水库桃花水母为广布物种索氏桃花水母(*Craspedacusta sowerbyi*)。

黄松峪水库产桃花水母形态特征与怀柔水库非常相似,其伞径略小,变动于 11~18 mm 之间,平均(13.2±1.9) mm。伞缘触手数目变动于 260~281 之间,平均(268±5.4)个,其中 4 个主辐触手明显长于其它触手(图 2f)。刺丝囊疣圆锥状,环状螺旋排列触手上(图 2b)。缘膜内平衡囊管状,132~136 个,平均(134±2)个。生殖腺小囊状,口径较小,略呈细长带形,灰色或淡绿色(图 2c、f)。综合以上重要形态特征,鉴定黄松峪水库桃花水母为嘉定桃花水母(*C. kiatingi*)。

2.2 北京桃花水母分子系统学地位

ITS 基因测序结果显示北京怀柔水库 2 个样本间遗传距离小于 0.001(遗传相似性 100%),与已报道的索氏桃花水母和信阳桃花水母(*C. xinyangensis*)遗传相似性分别为 100% 和 99%(表 1,图 3)。黄松峪水库样本与怀柔水库样本间遗传距离为 0.210(遗传相似性 97.9%),与已报道的嘉定桃花水母(*C. kiatingi*)和秭归桃花水母(*C. ziguiensis*)遗传相似性分别为 100% 和 95%。黄松峪样本与嘉定桃花水母遗传距离介于 0~0.002 之间,与秭归样本距离为 0.037;怀柔水库样本与大连产索氏桃花水母以及鼋头渚和安吉产信阳桃花水母的遗传距离介于 0~0.008 之间(表 1)。

系统发育聚类分析显示秭归产短手桃花水母(*C. brevinema*)实为中华桃花水母同物异名,青城山产四川桃花水母为嘉定桃花水母同物异名,鼋头渚和安吉产信阳桃花水母是索氏桃花水母同物异名,而秭归产秭归桃花水母可能是不同于近缘种嘉定桃花水母的新的物种(图 3)。据此确定北京怀柔水库样本(BJ2 和 BJ3)与鼋头渚、安吉和大连产桃花水母同为索氏桃花水母(C 组),而黄松峪水库样本(BJ1)与郫县、云台山、虎峪、德阳和青城山产桃花水母同为嘉定桃花水母(B 组)。B 组和 C 组间遗传相似性高于 A 组中华桃花水母,表明索氏桃花水母和嘉定桃花水母亲缘关系较近,而与中华桃花水母进化分化较早(图 3)。

2.3 桃花水母发生的环境条件

怀柔水库和黄松峪水库属于中小型水库,库区环境较为稳定。2022 年度监测的水环境理化指标中 pH、DO、BOD、TP 和 TN 等因子年内稳定,桃花水母发生前后未显示明显的起伏变动,对桃花水母发生(启动有性生殖)的影响有限,但水温和饵料生物丰度呈快速变化,具有潜在驱动作用(图 4)。

2022 年怀柔水库表层水温峰值发生在 8 月上旬(29.8℃),其后快速下降,至 9 月上旬跌至 24.2℃。黄松峪水库表层水温峰值发生在 7 月底,8 月上旬水温开始下降,至 9 月初降至 25℃。2 个水库桃花水母发生时水温均处于快速下降进程,且跌破 25℃。一个月内降幅近 5℃。降温或成为桃花水母有性生殖的关键环境胁迫。

表 1 北京产桃花水母与其它地区桃花水母 ITS 基因遗传距离*

Tab.1 Genetic distances between *Craspedacusta* spp. from Beijing and other areas based on ITS gene sequence

种名	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1 <i>C. brevinema</i> ZG																				
2 <i>C. kiatingi</i> PX	0.381																			
3 <i>C. kiatingi</i> YTS	0.381	0																		
4 <i>C. sinensis</i> CQ	0.005	0.381	0.381																	
5 <i>C. sinensis</i> JA	0.014	0.388	0.388	0.015																
6 <i>C. sinensis</i> JWJ	0.002	0.382	0.382	0.006	0.012															
7 <i>C. sinensis</i> LZ	0.008	0.385	0.385	0.012	0.012	0.006														
8 <i>C. sinensis</i> MP	0	0.381	0.381	0.005	0.014	0.002	0.008													
9 <i>C. sinensis</i> WYH	0.002	0.382	0.382	0.006	0.015	0.003	0.009	0.002												
10 <i>C. sinensis</i> XX	0	0.381	0.381	0.005	0.014	0.002	0.008	0	0.002											
11 <i>C. sonerbyi</i> DL1	0.394	0.223	0.223	0.394	0.398	0.394	0.396	0.394	0.396	0.394										
12 <i>C. sonerbyi</i> DL2	0.399	0.228	0.228	0.399	0.402	0.399	0.401	0.399	0.401	0.399	0.401	0.399	0.006							
13 <i>C. kiatingi</i> DY	0.384	0.003	0.003	0.384	0.391	0.385	0.388	0.384	0.385	0.384	0.385	0.384	0.223	0.228						
14 <i>C. kiatingi</i> HY	0.381	0	0	0.381	0.388	0.382	0.385	0.381	0.382	0.381	0.382	0.381	0.223	0.228	0.003					
15 <i>C. kiatingi</i> BJ1◆	0.381	0	0	0.381	0.388	0.382	0.385	0.381	0.382	0.381	0.382	0.381	0.223	0.228	0.003	0				
16 <i>C. sonerbyi</i> BJ2◆	0.392	0.221	0.221	0.392	0.395	0.392	0.394	0.392	0.394	0.392	0.394	0.392	0.003	0.008	0.221	0.221	0.221			
17 <i>C. sonerbyi</i> BJ3◆	0.391	0.221	0.221	0.391	0.394	0.391	0.393	0.391	0.393	0.391	0.393	0.391	0.003	0.008	0.221	0.221	0.221	0		
18 <i>C. sichuanensis</i> QCS	0.381	0	0	0.381	0.388	0.382	0.385	0.381	0.382	0.381	0.382	0.381	0.223	0.228	0.003	0	0.221	0.221		
19 <i>C. xinyangensis</i> AJ	0.393	0.223	0.223	0.393	0.396	0.393	0.394	0.393	0.394	0.393	0.394	0.393	0.009	0.014	0.223	0.223	0.223	0.005	0.005	0.223
20 <i>C. xinyangensis</i> YTZ	0.393	0.222	0.222	0.393	0.396	0.393	0.394	0.393	0.394	0.393	0.394	0.393	0.005	0.009	0.222	0.222	0.222	0	0.222	0.006
21 <i>C. ziguiensis</i> ZG	0.385	0.037	0.037	0.385	0.391	0.387	0.388	0.385	0.387	0.385	0.387	0.385	0.219	0.223	0.040	0.037	0.216	0.216	0.037	0.219

* ZG-柘臼, PX-郫县, YTS-云台山, CQ-重庆, JA-江安, JWJ-九畹溪, LZ-泸州, MP-茅坪, WYH-舞阳河, XX-象溪, DL-大连, DY-德阳, HY-虎峪, QCS-青城山, AJ-安吉, YTZ-鼋头渚。

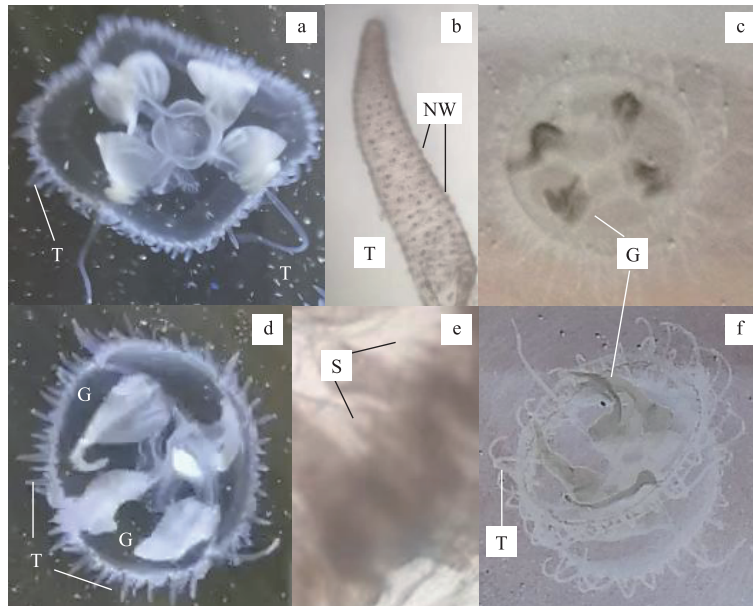


图2 北京怀柔水库和黄松峪水库桃花水母主要鉴别特征(a,d 示怀柔水库索氏桃花水母, c,f 示黄松峪水库嘉定桃花水母,b 示触手上刺丝囊疣排列方式,e 示平衡囊形态。 T-触手,NW-刺丝囊疣,G-性腺,S-平衡囊)

Fig.2 Taxonomic traits of the jellyfishes sampled from the Huairou and Huangsongyu Reservoirs of Beijing

桃花水母主食的轮虫、枝角类和桡足类等大型浮游动物的存量在夏秋季快速增长。怀柔水库和黄松峪水库浮游后生动物生物量在生长季之初(6月初)仅0.26和0.19 mg/L,至8月份分别增长到1.06和1.09 mg/L并保持增长趋势,至晚秋10月初分别达2.00和1.28 mg/L(图4)。由此推断9月上旬两库区浮游后生动物生物量分别高于1.50和1.20 mg/L。充足的食源或诱导桃花水母启动有性生殖。

3 讨论

3.1 桃花水母的分布格局

桃花水母全球分布集中在温带地区,但各物种的分布范围和环境适性存在明显的差异。受国内物种分类不确定性影响,桃花水母物种生物地理格局尚不明确^[5]。国外的桃花水母品种单一,物种分布情况比较明显。除日本有伊势桃花水母外,欧洲、美洲、大洋洲、非洲和亚洲其它国家记录的桃花水母均为单一的索氏桃花水母^[1,5,9]。国内发表的11个桃花水母中,得到ITS支持的除索氏桃花水母和中华桃花水母外,还有嘉定桃花水母^[15]。

本研究依据桃花水母形态学特征,辅以核基因ITS序列比对确认了怀柔水库索氏桃花水母和黄松峪

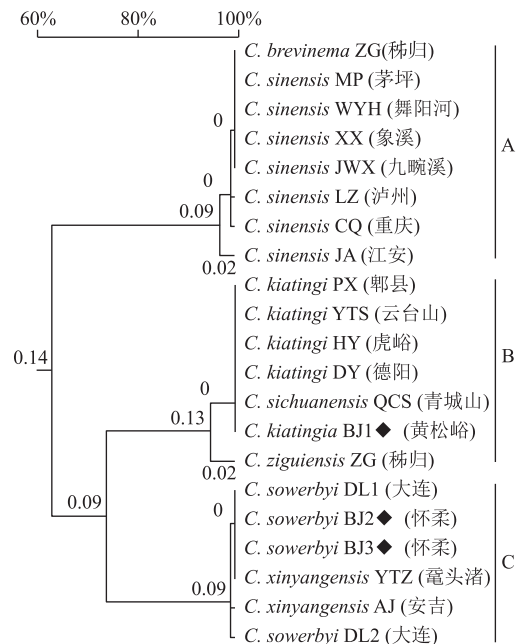


图3 北京与其它地区桃花水母 ITS 遗传关系邻接系统树(菱形标为北京样品)

Fig.3 Phylogenetic tree of *Craspedacusta* ITS in Beijing and other areas based on neighbor-joining method (The rhombus shows the Beijing sample)

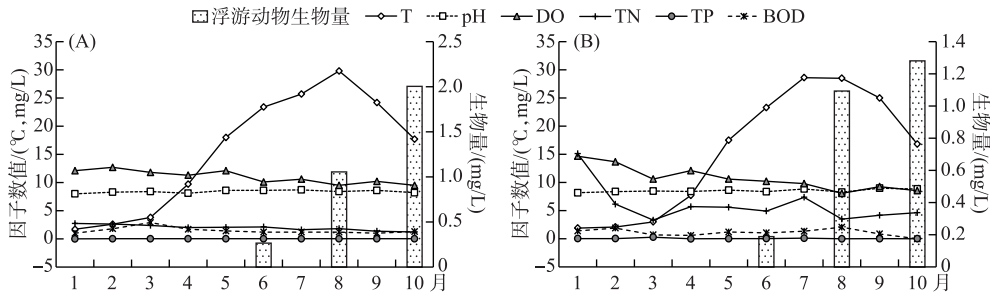


图4 怀柔水库(A)和黄松峪水库(B)主要环境因子和浮游动物生物量动态
Fig.4 Seasonal dynamics of major environmental factors and zooplankton biomass in
Huairou (A) and Huangsongyu (B) Reservoirs

水库嘉定桃花水母均为国内常见种^[1]。实验中发现桃花水母性腺特征多变,缺乏精确的量化参数,是导致形态学分类中物种误定的关键原因^[1,14,19]。有意义的是,基于 ITS 碱基序列多样性分析,为 2 个水库桃花水母物种鉴定提供了遗传学佐证^[15-16,20]。嘉定桃花水母和索氏桃花水母在北京分布的信息为桃花水母物种多样性格局研究提供了更丰富的生物地理特征数据。

ITS 分析结果在确认怀柔水库索氏桃花水母的同时,将原记录于无锡鼋头渚和湖州安吉等江浙地区的信阳桃花水母同样归入索氏桃花水母。这一结果揭示出国内索氏桃花水母可能广泛分布于东部浅山地带到广阔平原地带。其分布范围基本覆盖了浙江、江苏、安徽、贵州、湖南、湖北、河南、山东、北京直至辽宁等有桃花水母记录的大部分地区^[1,5,14-16]。适生生境既包括湖泊、水库、河流等自然水体,也包括公园水坑、水池甚至废弃铁锅等人工生境,表现出较高的环境耐受性^[1,5,21-22]。

嘉定桃花水母北京黄松峪种群无疑为该物种纬度最高的分布记录。黄松峪种群和长江上游诸多种群均发生在山区水库等自然水体,表明其适生生境比索氏桃花水母单一。国内学者发表的其它杭州桃花水母的地理分布格局有待进一步确定分类地位后加以分析^[1,5]。

3.2 桃花水母的环境适应力和环境指示价值

国内大多数报道都把桃花水母的发生与水质优良、水环境优越相联系,认为桃花水母是清洁水体的指示物种,但相关研究又很少描述和分析水域的水文和水质状况^[1,14-16]。桃花水母对水环境的耐受性及其发生的临界条件尚缺乏充分的了解。本研究中,北京 2 个水库的桃花水母同时发生于 2022 年 9 月上旬,但 2 个库区的主要水质因子在此前后并未呈现明显的“水质优化”的趋势。对照地表水环境质量标准(GB 3838-2002),怀柔水库常年处于地表 II 类水状态,而黄松峪水库则为地表 III 类水, TN 等指标甚至高于地表 IV 类水限值。常规水质指标 TN、TP、BOD 和 DO 等指标指示为中营养-轻度富营养水体。桃花水母对水质清洁的需求似乎并不明显。

Jankowski 等指明索氏桃花水母发生在富营养化水体^[23], Caputo 等揭示富营养化和大型浮游甲壳类丰度有利于水母生长和生境扩张^[11,13], Marchessaux 等认为富营养化和水色加深更有利于桃花水母的存活和扩张^[10]。这些研究和本文的结果一样支持桃花水母更偏爱食物丰富的富营养水体而非清洁水体^[22]。

上述的桃花水母生境类型多半也难以满足“清洁”水体的条件。诸如人工池塘、采石场、公园(社区)水池、屋顶水池甚至废弃铁锅等狭小水面、鱼类稀少、水流不畅的静水体在气温较高的夏秋季难保水质“清洁”^[1,5,21-23],而长江中下游的城市水体^[5],以及江浙一带地表水体能维持“清洁”状态也是小概率事件^[15]。因此,桃花水母生活水体的水环境条件差异巨大,既有清洁水体,也有富营养化水体,其中不乏劣于北京怀柔水库和黄松峪水库的生境。因此,桃花水母对水环境质量耐受范围较广,为广适性物种。相比于清洁水体,桃花水母更偏爱适口食物丰富的中营养水体。

3.3 桃花水母发生的环境驱动力

基于北京地区 2 个水库桃花水母发生条件和文献报道的桃花水母生境条件的总结,本研究结合动物种群调节及行为生态理论,提出桃花水母形成水母体行有性生殖的两个驱动力假说,借以探究桃花水母发生

的环境条件。

1) 温变胁迫效应(temperature shock effects)。不同于水质因子,水温和食源因素与桃花水母的发生相关明显。9月上旬,北京地表水体水温快速下降,黄松峪和怀柔水库表层水温降至 25℃ 以下,降温胁迫很可能是刺激桃花水母转行有性生殖以应对后续不利低温的适应性对策。有性生殖优越于无性生殖的一个重要表现就是可以借助合子度过不良季节以拓展自己的分布范围,提升自身的环境适应力^[24]。这种生殖方式的转换是低等水生生物应对环境变化的重要生活史对策(life history strategy)。当水温骤升或骤降时,无性世代的螅状体启动有性生殖形成水母体并进而形成合子以度过随之到来的干旱或严寒季节。桃花水母的地理分布范围表明其温度耐受范围较窄,对温度变化较为敏感。中国、日本、美洲、澳洲和中、西欧等温带水体是桃花水母的常见分布区,而近赤道的热带和南北极未见报道^[1-5,14-16,21-23]。狭窄的分布带揭示出桃花水母对温度条件具有较高的敏感性,难以耐受热带水体高温,也不能耐受寒带冬季低温。因此,纬度较低的南方水体(尤其是浅水小水面)春季快速升温 and 秋季快速降温都可能诱发桃花水母发生,而北京等较高纬度的水体不具备夏季高水温条件,则秋季降温可能是桃花水母发生的重要驱动因素。

2) 营养限制效应(nutrition limitation effects)。野生动物多在食源丰富的季节完成交配和生殖,从而提高生殖成功率^[24]。桃花水母启动有性生殖后,其水母体快速增大、加之运动耗能,其食物摄取显著高于水螅体^[22,25-27],且个体越大,食量越大^[3]。食源充足才启动有性生殖有利于其有性生殖成功^[23]。桃花水母以小型水生动物为食,其主食对象为 0.4~1.4 mm 的轮虫(Rotifera)、枝角类(Cladocera)和桡足类(Copepoda)等浮游动物,以及 0.1~3.0 mm 的底栖动物至鱼类幼体^[22,27]。在种群较大时,桃花水母的摄食会导致浮游甲壳类象鼻溞(*Bosmina* spp.)和网纹溞(*Ceriodaphnia* spp.)等密度的显著下降^[13,21,26]。水体生产力水平和喜食动物生物量高低对桃花水母有性生殖的时节应有决定性作用^[22]。

富营养化水体夏秋季初级生产力水平较高,具有维持高密度浮游动物的条件。低纬度地区的浅水水体,春季回温较快,浮游植物和浮游动物的快速增长可以满足桃花水母发生的营养需求^[21-23]。高纬度水体春季回温较慢,需到夏秋季方才具备食源丰富的营养条件^[18,22]。北京地区冬春低温,水生动物休眠,生长季从 5 月底开始。表层水温 18℃ 以上时大型浮游动物恢复生长并于夏秋季生物量达峰^[16-17]。北京记录的桃花水母发生时间都在 7 月底至 9 月初,符合浮游动物等饵料生物丰度变动的季节性规律,支持营养限制的理论推断。

致谢:本文的水质和水生物采样调查和实验分析得到水生态组李世国、冯璧钧、梁琪琪、杨晓颖和郝天赐的大力协助,库区调查得到怀柔和黄松峪水库管理处大力支持,一并表示感谢。

4 参考文献

- [1] He ZW. The studies of the genus *Craspedacusta* in China. *Journal of Henan Normal University: Natural Science*, 2005, **33**(1): 100-105. [和振武. 中国桃花水母属的研究. 河南师范大学学报: 自然科学版, 2005, **33**(1): 100-105.]
- [2] Zhang YW, Pan XF, Wang XA *et al.* Effects of osmotic pressure, temperature and stocking density on survival and sexual reproduction of *Craspedacusta sowerbii*. *Zoological Research*, 2016, **37**(2): 90-95. DOI: 10.13918/j.issn.2095-8137.2016.2.90.
- [3] Marchessaux G, Bejean M. Growth and ingestion rates of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii*. *Journal of Plankton Research*, 2020, **42**(6): 783-786. DOI: 10.1093/plankt/fbaa047.
- [4] Hu YB, Jiang NC, Wang Y *et al.* Morphological characters and their parameter analysis of *Craspedacusta sowerbii* from Zhejiang Province. *Journal of Zhejiang University: Science Edition*, 2006, **33**(6): 682-687. DOI: 10.3321/j.issn: 1008-9497.2006.06.019. [胡义波, 姜乃澄, 王玥等. 浙江产索氏桃花水母的形态学及参数分析. 浙江大学学报: 理学版, 2006, **33**(6): 682-687.]
- [5] Wan XR, Wu XP, Ouyang S *et al.* New materials for classification, distribution and morphological observation of *Craspedacusta* in Jiangxi Province. *Hubei Agricultural Science*, 2013, **52**(16): 3767-3771. [万辛如, 吴小平, 欧阳珊等. 桃花水母分类、分布及江西桃花水母形态观察. 湖北农业科学, 2013, **52**(16): 3767-3771.]
- [6] Zhang LQ, Wang GT, Yao WJ *et al.* Molecular systematics of medusae in the genus *Craspedacusta* (Cnidaria: Hydrozoa: Limnomedusae) in China with the reference to the identity of species. *Journal of Plankton Research*, 2009, **31**(5): 563-570. DOI: 10.1093/plankt/fbp005.
- [7] Oualid JA, Iazza B, Tamsouri NM *et al.* Hidden diversity under morphology-based identifications of widespread invasive species: The case of the well-known *Hydromedusa Craspedacusta sowerbii* Lankester 1880. *Animal Biodiversity and Conservation*, 2019, **42**(2): 301-316. DOI: 10.32800/abc.2019.42.0301.
- [8] Luskow F, López-González PJ, Pakhomov EA. Freshwater jellyfish in northern temperate lakes: *Craspedacusta sowerbii* in British Columbia,

- Canada. *Aquatic Biology*, 2021, **30**(1): 69-84. DOI: 10.3354/ab00742.
- [9] Marchessaux G, Lüsckow F, Sarà G *et al.* Predicting the current and future global distribution of the invasive freshwater hydrozoan *Craspedacusta sowerbii*. *Scientific Reports*, 2021, **11**: 23099. DOI: 10.1038/s41598-021-02525-3.
- [10] Marchessaux G, Lüsckow F, Bejean M *et al.* Increasing temperature facilitates polyp spreading and medusa appearance of the invasive hydrozoan *Craspedacusta sowerbii*. *Biology*, 2022, **11**(8): 1100. DOI: 10.3390/biology11081100.
- [11] Caputo L, Huovinen P, Sommaruga R *et al.* Water transparency affects the survival of the medusa stage of the invasive freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii*. *Hydrobiologia*, 2018, **817**(1): 179-191. DOI: 10.1007/s10750-018-3520-4.
- [12] Schachtl K, Gießler S, Stibor H *et al.* The invasive freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii*—A new vector for vertical nutrient transport within lakes? *Fundamental and Applied Limnology*, 2023. DOI: 10.1127/fal/2023/1470.
- [13] Caputo L, Fuentes R, Woelfl S *et al.* Phenotypic plasticity of clonal populations of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii* (Lankester, 1880) in Southern Hemispheric Lakes (Chile) and the potential role of the zooplankton diet. *Austral Ecology*, 2021, **46**(8): 1192-1197. DOI: 10.1111/aec.13087.
- [14] Tao S, Yao JJ, Tan H *et al.* Preliminary research on growth and testicle development of *Craspedacusta sowerbyi* inhibiting in Fuquan, Guizhou Province. *Chinese Journal of Zoology*, 2019, **54**(4): 581-588. DOI: 10.13859/j.cjz.201904015. [陶莎, 姚俊杰, 谭华等. 贵州福泉的索氏桃花水母生长及精巢发育初步研究. 动物学杂志, 2019, **54**(4): 581-588.]
- [15] Zou X, Wang DL, Xu SL *et al.* Sequences analysis of ribosomal DNA internal transcribed spacer of *Craspedacusta* from four regions in Zhejiang. *Journal of Biology*, 2012, **29**(3): 6-10. DOI: 10.3969/j.issn.2095-1736.2012.03.006. [邹秀, 王丹丽, 徐善良等. 浙江4地桃花水母的rDNA-ITS序列分析. 生物学杂志, 2012, **29**(3): 6-10.]
- [16] Yang XQ. Classification and identification of a freshwater jellyfish, *Craspedacusta sowerbyi*, found in Fuzhou. *Journal of Fujian Fisheries*, 2014, **36**(1): 1-6. [杨小强. 福州地区发现的一种桃花水母的分类鉴定. 福建水产, 2014, **36**(1): 1-6.]
- [17] Zhang CQ, Zhong R, Wang ZS *et al.* Intra-annual variation of zooplankton community structure and dynamics in response to the changing strength of bio-manipulation with two planktivorous fishes. *Ecological Indicators*, 2019, **101**(6): 670-678. DOI: 10.1016/j.ecolind.2019.01.058.
- [18] 王忠锁, 宋妍. 密云水库浮游植物: 分类, 分布及评估应用. 北京: 中国农业出版社, 2019.
- [19] Gao Q, Zhang LQ, Yao WJ *et al.* Establishment of two new morphometrical parameters of *Craspedacusta* (Limnomedusae: Olindiidae) with their application in the species validation. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2007, **33**(1): 78-82. DOI: 10.3321/j.issn:1000-3207.2007.01.012. [高谦, 张立强, 姚卫建等. 两个新的桃花水母形态度量学参数的建立及其在种类区分上的应用. 水生生物学报, 2007, **33**(1): 78-82.]
- [20] Fritz GB, Pfannkuchen M, Reuner A *et al.* *Craspedacusta sowerbii*, Lankester 1880-population dispersal analysis using COI and ITS sequences. *Journal of Limnology*, 2009, **68**(1): 46-52. DOI: 10.4081/jlimnol.2009.46.
- [21] McAlpine DF, Peard TL, Fletcher TJ *et al.* First reports of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbyi* (Hydrozoa: Olindiidae) from maritime Canada with a review of Canadian occurrences. *Journal of Freshwater Ecology*, 2002, **17**(2): 341-344. DOI: 10.1080/02705060.2002.9663904.
- [22] Boothroyd IKG, Etheredge MK, Green JD. Spatial distribution, size structure, and prey of *Craspedacusta sowerbyi* Lankester in a shallow New Zealand Lake. *Hydrobiologia*, 2002, **468**(1): 23-32. DOI: 10.1023/A: 1015206320300.
- [23] Jankowski T, Strauss T, Ratte HT. Trophic interactions of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii*. *Journal of Plankton Research*, 2005, **27**(8): 811-823. DOI: 10.1093/plankt/fbi055.
- [24] 张觉民, 何志辉. 内陆水域渔业自然资源调查手册. 北京: 农业出版社, 1991.
- [25] Xu SL, Wang DL, Su CF *et al.* The relationship between quantitative changes of plankton and population dynamics of *craspedacusta* in a small pool. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2010, **34**(1): 121-128. [徐善良, 王丹丽, 苏春分等. 一小型水池中浮游生物数量动态与桃花水母消长的关系. 水生生物学报, 2010, **34**(1): 121-128.]
- [26] Smith AS, Alexander JE. Potential effects of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii* on zooplankton community abundance. *Journal of Plankton Research*, 2008, **30**(12): 1323-1327. DOI: 10.1093/plankt/fbn093.
- [27] Spadinger R, Maier G. Prey selection and diel feeding of the freshwater jellyfish, *Craspedacusta sowerbyi*. *Freshwater Biology*, 1999, **41**(3): 567-573. DOI: 10.1046/j.1365-2427.1999.00408.x.