

2010年臺灣國際科學展覽會
優勝作品專輯

編號：050018-10

作品名稱

共生性倒立水母(*Cassiopea Andromeda*)之光生物學研究

Study on the Photobiology of the Symbiotic

Scyphomedusae, *Cassiopea andromeda*

得獎獎項

動物學科大會獎三等獎

學校名稱：高雄市立高雄女子高級中學

作者姓名：沈芮莎

指導老師：劉崇文、王俊豪

關鍵詞：倒立水母、蟲黃藻、光環境

Brief Introduction of the Researcher



My name is Aricia Shen. I am an 11th grade student at Kaohsiung Girls' Senior High School. Growing up in a trilingual family, I learned the importance of adaptability. I have represented my school on numerous occasions, for example, to the Asian Student Exchange Program and to the World Youth Meeting in Japan. I am also captain of the school's Protocol Service, in charge of representing the student body to receive honored guests from abroad. I am determined yet sometimes headstrong, a trait that also means I can persevere through my experiments to solve problems, and I try approach all matters with analytical reasoning. I have a strong passion for the culinary arts, and although I do not pursue it as a profession, it is a rewarding hobby. My English is of notable standard, and I passed the advanced level of GEPT last year. I participate in a broad range of extracurricular activities; I am president of the swimming club, and have won my class numerous awards in school athletic competitions. Besides schoolwork, I take challenging long distance AP courses in calculus BC and biology. The sciences and math have always been my strongest subjects, and in the 9th grade I ranked top 1% worldwide in the American Mathematics Competition 10, and qualified to take the American Invitational Mathematics Examination (AIME) that same year. Since junior high school, I have done various science fair projects on the environmental sciences. I plan to pursue a career in environmental science and biology.

摘要

倒立水母 (*Cassiopea andromeda*) 為一種體內含有共生性蟲黃藻的鉢水母類，其傘部收縮運動可引發水流，為水母帶來獵物，同時也是與外界物質交換的重要途徑。共生藻則以自水母體獲得的物質與光能行光合作用，以供應自身與宿主水母之需。本實驗首先探究各種光環境因子（光強度、日週律、不同波長色光）與倒立水母個體大小、飢餓狀態及有無共生藻等因子，對其傘部收縮頻率的影響，進而研究倒立水母異營性攝食與個體耗氧率等基本能量代謝特徵。研究結果顯示：正常的碟狀體具有明顯的光趨性行為，倘無共生藻的個體則否。水母傘部收縮頻率隨體型的增大而降低，在自然光照與餵食的條件下，其收縮頻率則有明顯增加的趨勢；反之，黑暗與持續的飢餓狀態，會使其收縮頻率明顯下降。自然光照組的水母個體，其24小時內的收縮頻率呈明顯的日週律變化，倘黑暗組則未見此一現象。以不同色光照射的各組水母，其傘部收縮頻率未見明顯變化，倘各組無共生藻的個體則明顯低於正常的個體。此外，體型較大的個體，其水體過濾作用與清除率（異營性攝食能力）皆明顯高於小型個體，而且無共生藻個體的清除率高於相同體型的正常個體，暗示其異營性攝食能力的增加與能量獲得策略的改變。在黑暗中的耗氧率（基礎代謝率），則以正常的個體較高，而且無論正常的個體或無共生藻的個體，其個體單位體重耗氧率皆隨體型的增大而減少，呈現明顯的尺度效應。綜合上述結果可知：光環境因子能明顯影響倒立水母傘部收縮頻率，且可能係透過共生藻的光合作用等相關生理機制進行，進而影響其異營性攝食與光環境選擇能力。

Abstract

The symbiotic jellyfish, *Cassiopea Andromeda* often sit upside-down on the benthic of shallow water regions, with constant pulsation behavior of its umbrella which brings water currents flowing through its oral arms to enhance prey capture and material exchange with surrounding water, while its symbiotic algae obtains material from the host and provides photosynthetic products in return. However, little is known about how ambient photo-environment and endosymbiotic algae might affect the pulsation behavior of the jellyfish host. We studied the potential effects of animal size, illumination, diel cycle, prey availability and starvation on the pulsation rates of the jellyfish, to reveal the phototaxis, clearance rate and basic metabolic demand (oxygen consumption rate) of the jellyfish. We found that pulsation rates decreased at larger animal size, absence of prey, prolonged starvation and dark environment, and vice versa. Animals receiving natural light illumination showed significant diel cycle pattern in the 24 hr period, which is not observed in the dark treatment group. Meanwhile, only the normal ephyrae harboring endosymbiotic algae exhibited significant positive phototaxis, but not the aposymbiotic ones. Clearance rates increased with larger animal size and deprived of its endosymbiotic algae, indicating an enhanced heterotrophic behavior and the altered energy budget in the aposymbiotic individuals. We also found higher oxygen consumption rates on the normal individuals than the aposymbiotic ones, and higher mass-specific oxygen consumption rates in the smaller individuals, suggesting a scaling effect through its ontogenetic growth. Based on these findings, we concluded that the ambient photo-environment will affect the pulsation behavior of the upside-down jellyfish, probably mediated through photosynthesis and other related physiological mechanisms of the endosymbiotic algae, which might further impact on the heterotrophic behavior and phototaxis of the jellyfish host.

壹、前言

一、研究動機

倒立水母 (Cassiopea spp.) 在分類上屬於刺絲胞動物門 (Phylum Cnidaria)、鉢水母綱 (Class Scyphozoa)、根口水母目 (Order Rhizostomae)、倒立水母科 (Family Cassiopeidae)，廣泛分佈於全球熱帶地區的珊瑚礁泥沙地、潟湖、海草床、紅樹林等淺水海域。如同許多珊瑚、海葵一樣，倒立水母體內有蟲黃藻 (zooxanthellae) 共生 (圖1)。其大多數的時間以倒立狀態棲息於光線充足的淺水底層，利用觸手上的刺絲胞 (圖2) 獵捕水中的浮游動物，並靠體內共生藻的光合作用產物維生。由於生活習性特殊且人工飼養方便，故許多水族館常以倒立水母作為教育展示。

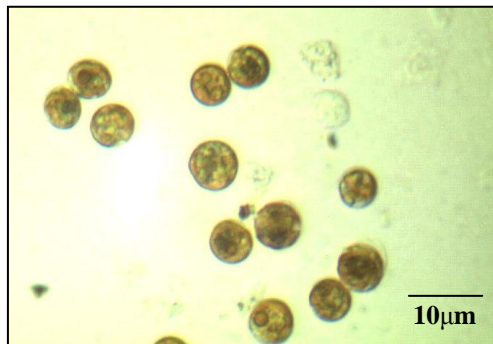


圖 1 共生於倒立水母體內的蟲黃藻



圖 2 已射出刺絲的刺絲胞

倒立水母停棲於水底層時，會持續收縮傘部，以產生水流來增加物質交換的速率或帶來獵物。當遭遇干擾時，傘部的收縮頻率會加快，以游離原棲息地。目前已知許多鉢水母類的傘部收縮頻率及活動方式，與日週律、溫度、光線、溶氧量及獵物多寡等因子有關；在組織學與生理學的相關研究，已發現倒立水母的棲地需有充足光線供共生藻行光合作用，且體內含有特殊的藍色蛋白質色素 (Cassio blue) 以吸收紫外線等短波長輻射，避免水母體的組織受到強光傷害。但有關倒立水母行為學方面的研究則非常有限，亟待進一步研究。

台灣地處熱帶、亞熱帶交會處，許多海岸環境適合倒立水母棲息，然而相關

的物種調查及基礎研究（如棲地環境的各項生態因子、族群的季節性變動情形）卻非常缺乏。民國88年才首次紀錄屏東縣墾丁國家公園海域、枋寮鄉非自然性沼澤地及澎湖縣的廢棄魚塭等三地有*Cassiopea andromeda*的分布。但我們發現，在高雄縣林園鄉靠近海邊的荒廢窪地，也有大量的倒立水母棲息（圖3）。



圖 3 林園海邊的荒廢窪地

水母體傘部的收縮頻率改變，將導致週邊水體流速與流量的變化，一方面會影響水母（及共生藻）與外界物質交換的速率，另一方面也會影響藉由刺絲胞捕食獵物的異營性行為。此外，由於水母體傘部的收縮行為直接牽涉神經傳導控制與肌肉收縮等一系列耗能反應，因此也會進一步影響水母個體之能量策略特徵。然而，水母體傘部收縮頻率與水母個體大小、環境光強度選擇及異營捕食效率等行為，是否會隨環境狀況的不同而改變，進而影響水母與共生藻的生理或行為表現，仍有待進一步研究釐清，故本研究擬以*C. andromeda*為材料，探討共生性倒立水母的光生物學行為，作為後續研究與應用的基礎。

二、研究目的

為瞭解各種內外環境因子對倒立水母傘部收縮行為的影響，以為後續研究的基礎，本研究擬先完成實驗室內倒立水母生活史各階段的飼養與觀察，再行探究不同條件狀況（如體型大小、光強度、日週律、飢餓效應及不同色光照射等），

對倒立水母生理、生態表現的影響（如環境光強度選擇、傘部收縮頻率、異營捕食效率與耗氧率等），並利用以DCMU（光合作用抑制劑）排除共生藻的個體進行對照實驗，以探討共生藻的存在與否，對上述倒立水母各項行為特徵與光生物學上的意義。

貳、研究器材與藥品

一、倒立水母的取得與飼養

(一)本研究所需的倒立水母個體與水螅體，皆來自國立海洋生物博物館的人工培育個體，以確定實驗物種及生理狀態的一致性。置於水族缸中的水母個體，以經過超微濾紙過濾後的乾淨海水培養，並以全波長鹵素燈為光源，間或飼以豐年蝦幼生。水螅體則連同附著板另置於塑膠桶中，以充分打氣的過濾海水培養，並以豐年蝦幼生餵食。在培養及實驗過程中，海水溫度控制於25~28℃，鹽度則控制於30‰左右。

(二)對照實驗所需的無共生藻水母個體，係先將正常的水母以含有10⁻⁵M DCMU的海水於黑暗中培養24小時後，再轉換至一般海水中繼續黑暗培養7天，以除去體內的共生藻（圖4）。



圖 4 正常水母(左)及經 DCMU 處理的無共生藻水母(右)

二、實驗器材與藥品

(一)實驗器材

顯微鏡 (Leica, CME)、解剖顯微鏡 (Leica, EZ4D)、照度計 (Lutron, LX-105)、微量溶氧測定儀 (Strathkelvin, 782)、恆溫水槽 (TKS, RCB411, $\pm 0.1^{\circ}\text{C}$)、抽氣過濾裝置、天平 (Precisa, BJ610C)、玻璃罐 (70 & 272.5ml)、超微濾紙 (Whatman, $0.45\ \mu\text{m}$)、相機、水族缸、抽氣馬達、透明壓克力水槽、透明塑膠桶、塑膠黑網、鹵素燈、研鉢、玻璃紙 (透明、紅色、黃色、綠色、藍色)、黑布、游標尺、量筒、燒杯、培養皿、鑷子、載玻片、蓋玻片

(二)實驗藥品

海水素、DCMU、抗生素 (紅黴素、鏈黴素)

參、研究方法

一、生活史的觀察

(一)以肉眼或顯微鏡觀察倒立水母生活史中各個不同階段的個體，並以相機拍照存證。

(二)配合參考文獻中的記載並請教專家教授，勾勒出倒立水母的生活史。

二、環境光強度的選擇

(一)光強度與水母棲息位置的關係

1.選定日照充分的教室頂樓，將過濾後的乾淨海水注入長形壓克力水槽 (150cm \times 20cm \times 20cm) 內，使水深約達10cm，並以水浴方式控制水溫 (圖5)。



圖 5 架設在教室頂樓的實驗裝置

2. 將水槽分成3個等長的區域，其中左側區域包覆3層塑膠黑網，中間區域包覆1層塑膠黑網，右側區域則不加處理，以形成長度各50cm之全遮光、半遮光與不遮光的三個連續性光照梯度。
3. 挑選60隻傘徑約3~4mm的碟狀體，分別在水槽第25cm、75cm及125cm處（各不同光照區的中央）各放入20隻。從08:00~16:00，每隔1小時觀察、記錄一次所有個體的分布位置，以瞭解水母對光線強度的偏好。
4. 第2天從08:00~16:00，每隔1小時觀察、記錄一次所有個體的分布位置，以瞭解水母選定棲息位置後，是否會再改變棲息位置。

(二)光強度的改變與水母棲息位置的關係

1. 同前項實驗1~3的裝置及處理。
2. 第2天上午將包覆在壓克力水槽左側區域的3層黑網拆除，改包覆於右側區域，中間區域則維持原狀。從08:00~16:00，每隔1小時觀察、記錄一次所有個體的分布位置，以瞭解水母選定棲息位置後，是否會因光強度的改變而重新選擇棲息位置。

(三)共生藻與水母棲息位置的關係

1. 同二-(一)-1 和2 的裝置及處理。
2. 挑選60隻傘徑約3~4mm且已去除共生藻的碟狀體，分別在水槽第25cm、75cm及125cm處各放入20隻。從08:00~16:00，每隔1小時觀察、記錄一次所有個體的分布位置，以瞭解共生藻是否會影響水母的棲息位置。

- 3.第2天上午將包覆在壓克力水槽左側區域的3層黑網拆除，改包覆於右側區域，中間區域則維持原狀。從08:00~16:00，每隔1小時觀察、記錄一次所有個體的分布位置，以瞭解缺乏共生藻的水母選定棲息位置後，是否會因光強度的改變而重新選擇棲息位置。

三、光照、日週律與飢餓狀態對水母傘部收縮頻率的影響

(一)環境光照與獵物存在與否對水母傘部收縮頻率的影響

- 1.挑選14隻傘徑不同的倒立水母，放置於黑暗中且不予餵食24小時後，分別置於裝有500 ml過濾海水的燒杯中。
- 2.在黑暗中計數水母每分鐘傘部收縮次數（以波長625nm的紅光LED燈、照度約1~3lux的極微光下觀測，以下相關黑暗中的觀察皆以同樣方式進行），然後加入豐年蝦幼生餵食（5~10prey/ml），10分鐘後再計數其每分鐘傘部收縮次數，以瞭解黑暗中獵物存在與否對水母傘部收縮頻率的影響。

(二)日週律對水母傘部收縮頻率的影響

- 1.挑選14隻傘徑不同的倒立水母，分別置於裝有500ml過濾海水的燒杯中，放置於可接受自然光照的窗邊。自21:00起，每隔3小時量測一次水母傘部收縮頻率，共量測24小時。
- 2.將相同的14隻倒立水母改置於黑暗中，每隔3小時量測一次水母傘部收縮頻率，共量測24小時，以瞭解日週律對水母傘部收縮頻率的影響。

(三)飢餓狀態下水母傘部收縮頻率的變化

- 1.挑選4隻傘徑不同（34、41、43、54mm）的倒立水母，不予餵食且置於黑暗中24小時後，分別置於裝有500ml過濾海水的燒杯中。
- 2.於黑暗中計數水母每分鐘傘部收縮次數，再以充足的豐年蝦幼生餵食。翌日移除剩餘獵物4小時後，每隔24小時計數其每分鐘傘部收縮次數，共實驗5天，

以瞭解在饑餓狀態下的水母，其傘部收縮頻率的變化。

四、不同色光對水母傘部收縮頻率的影響

- (一)挑選60隻傘徑約40mm的倒立水母，以10隻為一組，分置於不同的透明塑膠桶中，其中一組不作處理以為對照，其餘五組則分別以透明、紅色、藍色、黃色、綠色的玻璃紙包覆處理，然後置於無遮蔽的日照環境下，形成不同色光與全光照射的狀態。
- (二)從06:00~18:00，每隔3小時量測一次水母傘部收縮頻率，以瞭解不同色光對水母傘部收縮頻率的影響。
- (三)挑選60隻傘徑約40mm 且已去除共生藻的水母重複前述實驗步驟，以瞭解在不同色光下共生藻對水母傘部收縮頻率的影響。

五、水母的水體過濾作用

- (一)以過濾海水配製石墨粉懸浮溶液，然後分別注入600ml於5個容量1000ml燒杯中。
- (二)挑選4隻傘徑不同（25、40、55、70mm）的倒立水母，分別置入不同的燒杯中，然後在光強度30000lux的環境下，每隔1小時量測一次溶液的吸光值。
- (三)配製澱粉懸浮溶液與紅色食用色素真溶液，並重複前述實驗步驟，由水體透明度的變化，瞭解水母的過濾水體能力是否與體型相關。

六、水母體型與清除率的關係

- (一)挑選40隻傘徑不同（2~16mm）的倒立水母，放置於黑暗中且不予餵食24小時後，分別置於裝有450ml過濾海水的燒杯中。
- (二)在黑暗中分別餵食50隻豐年蝦幼生（50prey/450ml），並設置一僅有獵物但不含水母的對照組。

(三)培養6小時後，計算燒杯中仍存活的獵物數量，以估算水母的捕食清除率。

(四)挑選40隻已去除共生藻的水母重複前述實驗步驟，並估算無共生藻個體的清除率，以瞭解共生藻對倒立水母異營捕食效率的影響。

(五)清除率意指單位時間內個體所過濾的海水體積，以l /ind/hr表示，本實驗係透過觀察獵物的捕食率來換算清除率，其計算公式為： $F = \delta \times V$ ， $C_t = C_0 e^{-\delta \times t}$

其中F=清除率 δ =清除率係數 V=容器體積 (1)

C_t = 實驗結束時獵物密度 (# prey/l) C_0 = 實驗開始時獵物密度 (# prey/l)

e = 自然對數 t = 實驗時間 (hr)

七、水母體型與呼吸耗氧率的關係

(一)本實驗以化學電極測定法 (polarographic electrode method) 測量不同體型之水母個體的耗氧量 (圖6)。首先挑選10隻傘徑不同的倒立水母，放置於黑暗中且不予餵食24小時後，依個體大小分別置於70ml或272.5ml的密閉玻璃罐中，以飽和溶氧的過濾海水靜置培養，並加入抗生素 (紅黴素及鏈黴素各25mg/l) 以除去水中微生物的耗氧背景值。另外準備一相同環境條件但無水母的對照組，以檢測未能完全控制的微生物耗氧背景值。



圖6 呼吸耗氧率實驗裝置

(二)實驗全程在黑暗中以水浴方式進行，培養約4 小時後，以終點測量方式，記錄呼吸槽內海水最終溶氧值，再據以推算倒立水母個體的耗氧率。

(三)挑選10隻已去除共生藻的水母重複前述實驗步驟，估算無共生藻個體的耗氧率，以瞭解共生藻對倒立水母呼吸代謝率的影響。

(四)呼吸耗氧率計算公式為： $R=(C_e-C_c) \times (V_e-V_c)/[t \times W]$

其中 R =耗氧率 ($\mu\text{mol O}_2/\text{g} \times \text{hr}$) C_e =呼吸槽中溶氧變化 ($\mu\text{mol O}_2/\text{l}$)

C_c =對照組呼吸槽中溶氧變化 ($\mu\text{mol O}_2/\text{l}$) V_e =呼吸槽體積 (l)

V_c =水母體積 (l) t =實驗時間 (hr) W =水母重量 (g)

肆、研究結果與討論

一、生活史的觀察

倒立水母的水母體多為雌雄異體，雌性個體攝入雄性個體排出的精子後，將受精卵留置於體內，待孵化成浮浪幼蟲後釋出。當浮浪幼蟲選定適合的生長地點，便會固著在水底生長，並發育成水螅體。水螅體可行出芽生殖，產生浮浪幼蟲式芽體，或在頂端進行橫裂，形成碟狀體。碟狀體具有4個口葉，行自由生活，並繼續發育成具有8個口腕的水母體。碟狀體和水母體常倒立棲息於水底，利用刺絲胞獵食浮游動物，並靠共生於體內的蟲黃藻提供部分養分（圖7）。

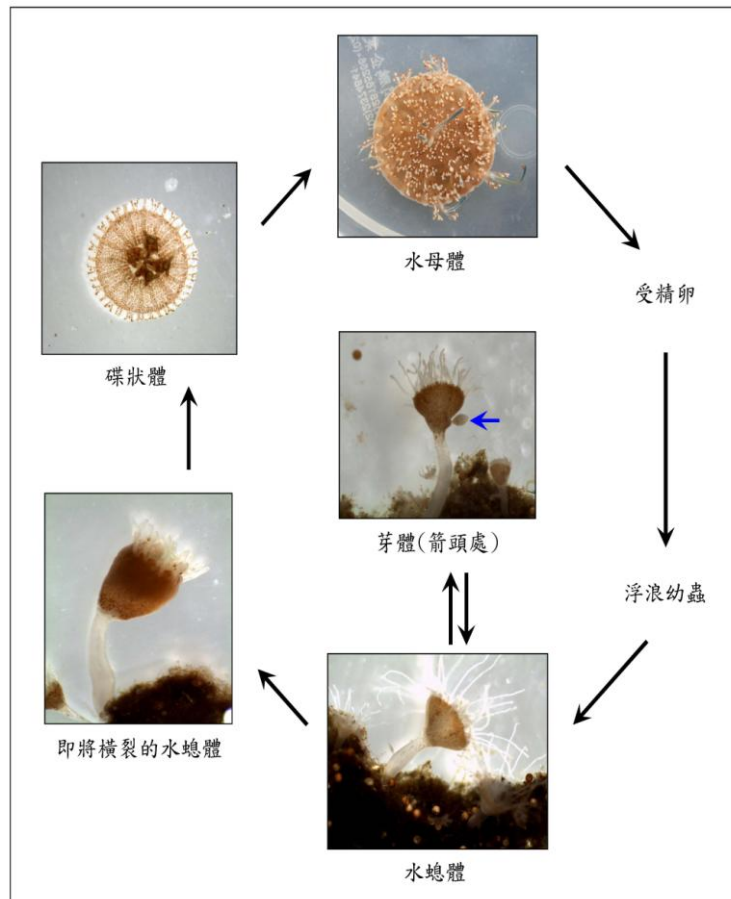


圖7 倒立水母的生活史

二、環境光強度的選擇

(一)光強度與水母棲息位置的關係

1. 碟狀體的群體位置平均值，由實驗第一天開始時(08:00)的75.0(± 41.2) cm，減少至第一天結束時(16:00)的53.8(± 29.1) cm，明顯朝向光強度較強的一端移動(t-test, p=0.0076)，顯示碟狀體確能表現明顯的光環境選擇行為，但其趨光性移動主要發生於實驗開始的前幾個小時，而非均勻性的移動。
2. 實驗第二天開始時(08:00)的群體位置平均值為54.1(± 29.2) cm，第二天結束時(16:00)的平均值為53.9(± 29.1) cm，顯示碟狀體整天的棲息位置幾乎沒有變動(t-test, p=0.1835)(圖8)。

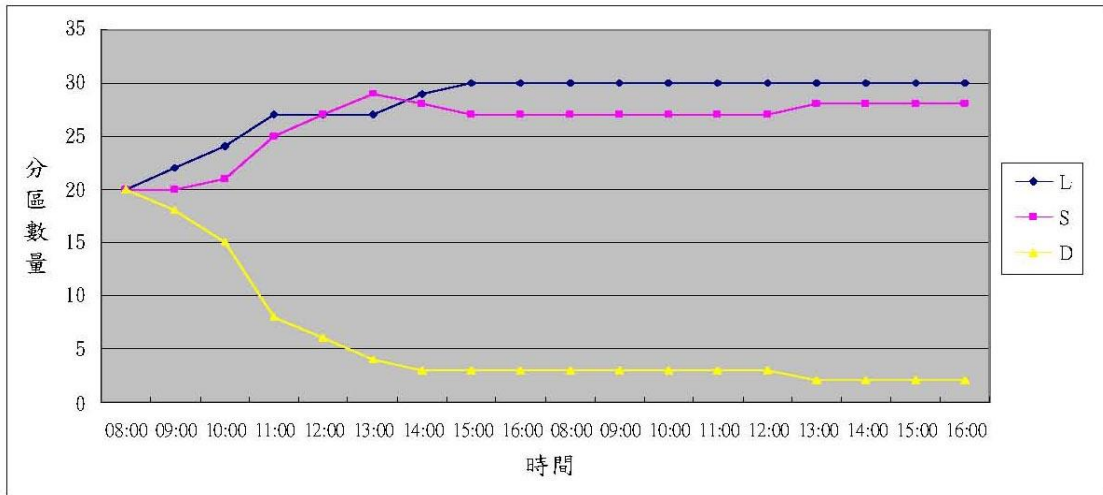


圖8 環境光強度對水母棲息位置的影響

(二)光強度的改變與水母棲息位置的關係

1. 碟狀體的群體位置平均值，由實驗第一天開始時的75.0 (± 41.2) cm，減少至第一天結束時的46.6 (± 45.5) cm，明顯朝向光強度較強的一端移動 (t-test, $p=0.001$)，一如前項實驗。
2. 實驗第二天開始時的群體位置平均值為52.5 (± 48.0) cm，第二天結束時的平均值為57.8 (± 49.8) cm，顯示碟狀體在第一天移動後，即使第二天光梯度發生巨大改變，其分布狀態也無明顯改變 (t-test, $p=0.067$) (圖9)。

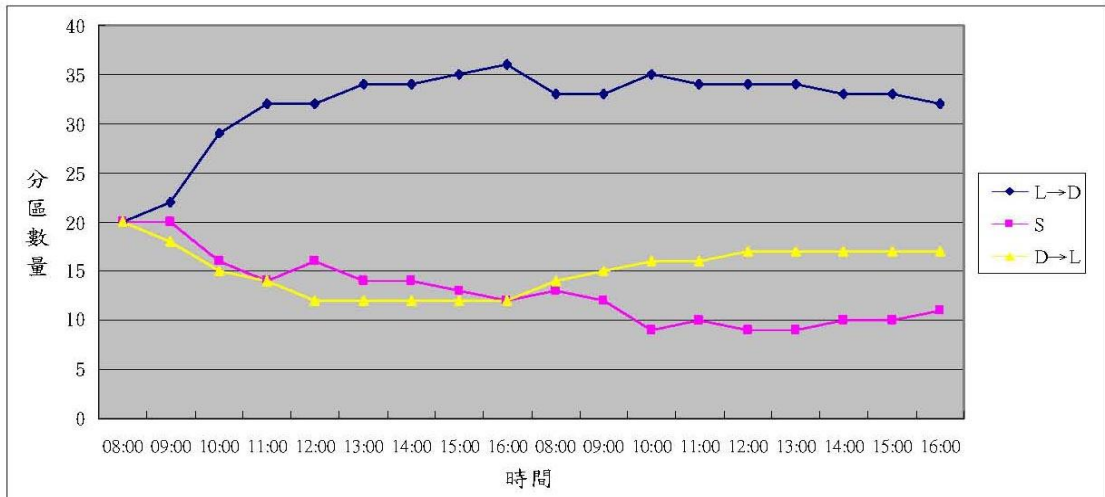


圖9 環境光強度改變對水母棲息位置的影響

(三) 共生藻與水母棲息位置的關係

1. 缺乏共生藻的碟狀體，其群體位置平均值由實驗第一天開始時的75.0 (± 41.2) cm，增加至第一天結束時的86.1 (± 41.3) cm，棲息位置似乎僅呈隨機分佈模式，與環境光梯度無關 (t-test, $p=0.127$)。
2. 實驗第二天開始時的群體位置平均值為86.1 (± 41.3) cm，第二天結束時的平均值為86.7 (± 41.0) cm，顯示缺乏共生藻的碟狀體和正常的碟狀體相似，選定棲息地點後，即使環境光梯度發生巨大改變，也不再移動 (t-test, $p=0.115$) (圖10)。

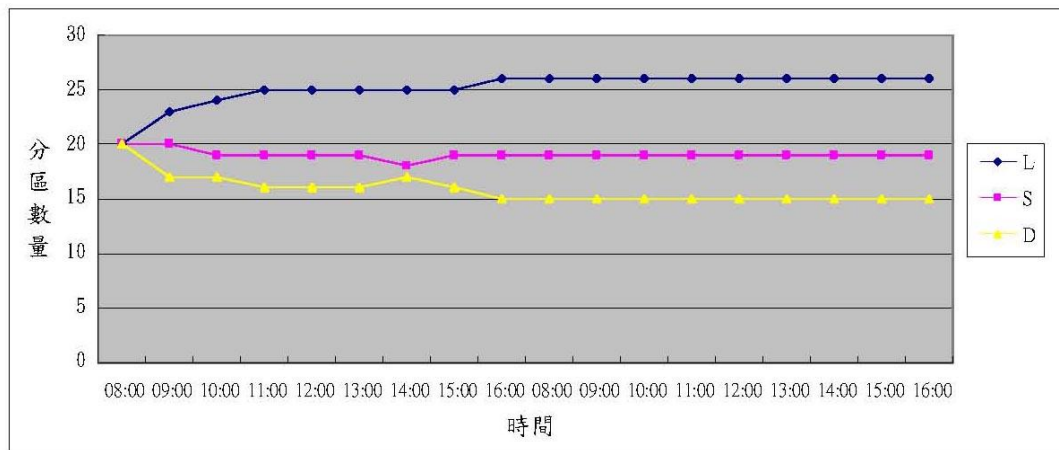


圖10 去除共生藻對水母棲息位置的影響

(四) 以上三項實驗結果顯示：倒立水母被移至新環境時，確能表現特定的光趨性行為，主動選擇具一定光強度的環境棲息，而避免光強度過弱的區域。此種行為為可有效選擇適當棲地，以提供體內共生藻較多的光能，從而獲取較多的光合作用產物，以利於個體生存。然而在水母個體停棲後，當翌日環境中的光梯度明顯改變時，水母個體並無明顯的移動行為，顯見短期內光環境的變化，並不足以引發水母的棲地再選擇行為。亦即在靜止水體中，單日或數日的日照自然變化，未必能促使水母表現光趨性行為而移動。此外，缺乏共生藻的個體無明顯的光趨性表現，意謂共生藻的存在與否，對水母個體光環境選擇

行為具有決定性的作用。

(五)因為長期的黑暗環境，必然不利於倒立水母的生存，故將來對於倒立水母在瞬間光環境變化與長期低光度之耐受反應的研究，或許能為其生存策略與光環境選擇，提供更多的證據。

三、光照、日週律與飢餓狀態對水母傘部收縮頻率的影響

(一)環境光照與獵物存在與否對水母傘部收縮頻率的影響

- 1.在黑暗且無獵物的環境下，最小實驗個體（傘徑8mm）的傘部收縮頻率為48~61（平均 55.4 ± 4.22 ）次/分鐘，最大實驗個體（傘徑34mm）則為18~22（平均 11.5 ± 2.37 ）次/分鐘；在黑暗且有獵物的環境下，最小實驗個體的傘部收縮頻率為52~64（平均 58.0 ± 4.9 ）次/分鐘，最大實驗個體則為14~19（平均 16.3 ± 2.21 ）次/分鐘；在有光且無獵物的環境下，最小實驗個體的傘部收縮頻率為67~85（平均 73.2 ± 5.18 ）次/分鐘，最大實驗個體則為32~45（平均 38.1 ± 3.90 ）次/分鐘。
- 2.當考量因獵物存在與否對倒立水母傘部收縮頻率的影響時，可發現在相同的黑暗狀態下，同一群倒立水母（ $n=14$ ）在有獵物存在時的收縮頻率（32.9次/分鐘）較無獵物狀態（29.7次/分鐘）為高（t-test, $p=0.0483$ ）。而在考量光照對倒立水母傘部收縮頻率的影響時，可發現在無獵物的相同狀態下，光照組的收縮頻率（44.9次/分鐘）明顯較黑暗組（29.7次/分鐘）為高（t-test, $p<0.001$ ）。亦即，光照環境與獵物存在皆能使水母之收縮頻率增加，對照 Mayer（1906）在野外自然環境下（光照且有獵物）的觀察，其結果明顯高於本研究的三種不同狀況，而與本研究推論結果一致，更說明上述二項因子的加成效果（圖11）。

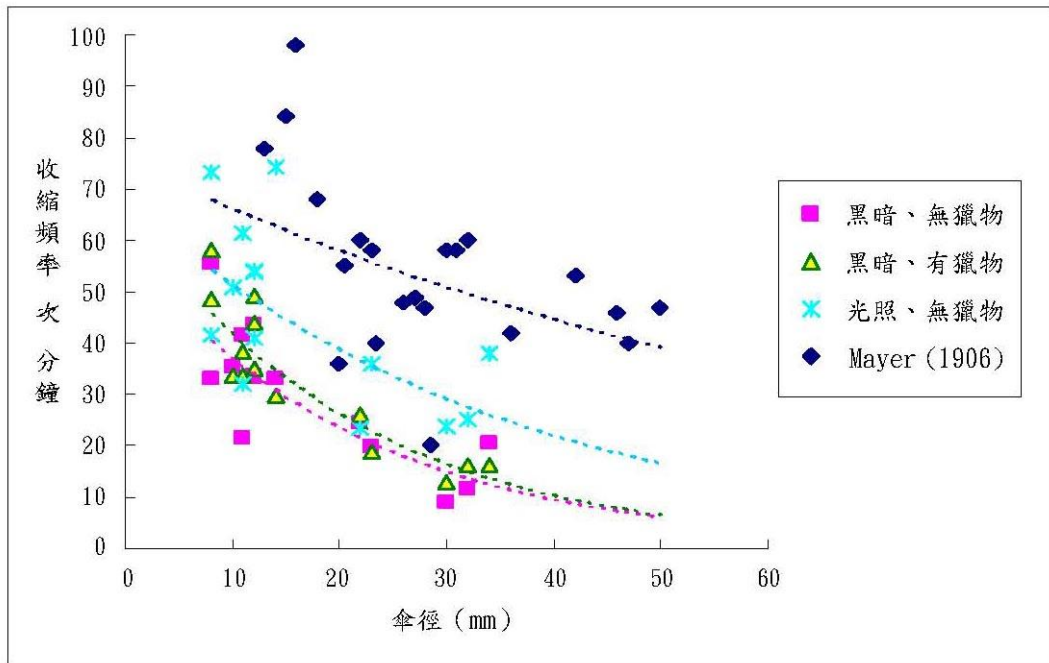


圖11 不同飼養條件下，倒立水母傘徑大小與傘部收縮次數的關係。

3.光照組的水母傘部收縮頻率明顯高於黑暗組，此現象將有利於加速與外界物質交換，提供共生藻更多的碳源與其他物質，以提高其光合作用效能。此外，獵物存在亦能引發水母較高的收縮頻率，製造水流擾動，而有利於增加水母與獵物接觸的機會，提高異營攝食成功率。相反地，在黑暗與無獵物存在的環境中，水母的較低收縮頻率則能有效減少能量消耗，有利於個體的生存。

(二)日週律對水母傘部收縮頻率的影響

- 1.倒立水母傘部收縮頻率明顯受光線的有無與自然光照變化的影響。在光照組，從06:00 天色開始轉亮後，傘部收縮速率明顯從39.6 次/分鐘上升至59.6 次/分鐘，且不同時間點的收縮頻率有明顯差異（one-way ANOVA, $p=0.019$ ）。
- 2.白晝階段的收縮頻率明顯高於黑夜階段（t-test, $p<0.001$ ），且一天中其收縮頻率的變化與環境照度改變情形類似。但黑暗組的實驗結果顯示，

06:00 以後（白晝階段）的收縮速率和06:00以前（黑夜階段）並無顯著差異（one-way ANOVA, $p=0.941$ ），未呈現明顯的日週律變化。

3.以時間序列比較，可發現在21:00 至翌日03:00 的無光時段（黑夜階段），自然光照組和黑暗組的倒立水母，其傘部收縮頻率並無明顯差異（paired t-test, $p = 0.14\sim 0.98 > 0.05$ ）。但從06:00 開始至18:00 的有光時段（白晝階段），自然光照組的傘部收縮頻率皆明顯高於全黑暗組（paired t-test, $p = 0.002\sim 0.02 < 0.05$ ）（圖12）。

4.本項實驗結果顯示：倒立水母的傘部收縮頻率似無明顯的內在日週律變化，主要是隨著環境光強度的改變而波動。

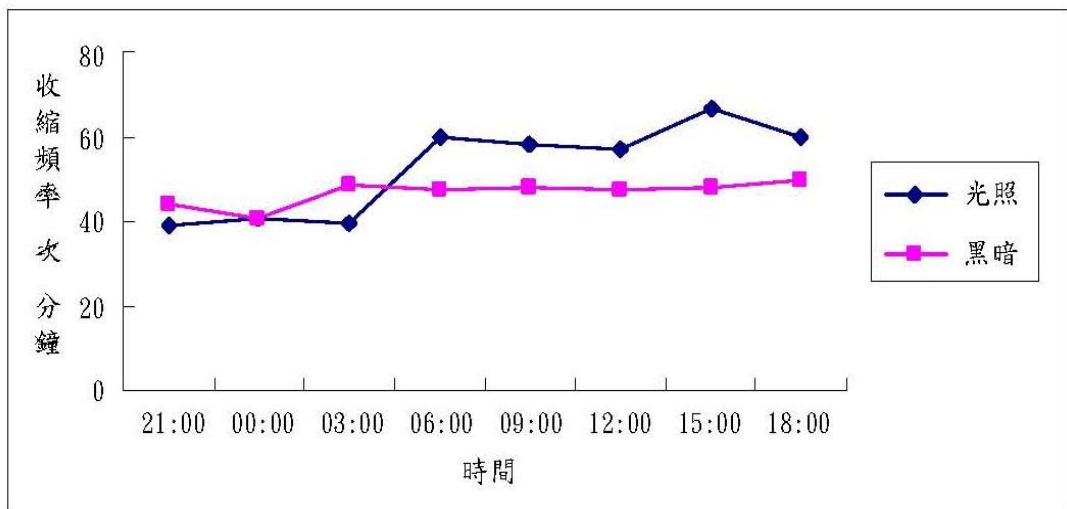


圖12 自然光線和黑暗中，倒立水母傘部收縮頻率變化的比較

(三) 飢餓狀態下水母傘部收縮頻率的變化

1.持續的黑暗與無獵物狀態，會導致倒立水母傘部收縮頻率下降，情形類似前述獵物存在與否的實驗結果。

2.加入豐年蝦幼生餵食後，水母傘部收縮頻率明顯在短時間內迅速增加；但在之後連續5 天的飢餓過程中，4 隻實驗個體的傘部收縮頻率多呈明顯下降的趨勢，且於2~4天內下降至接近實驗前的收縮頻率（圖13）。

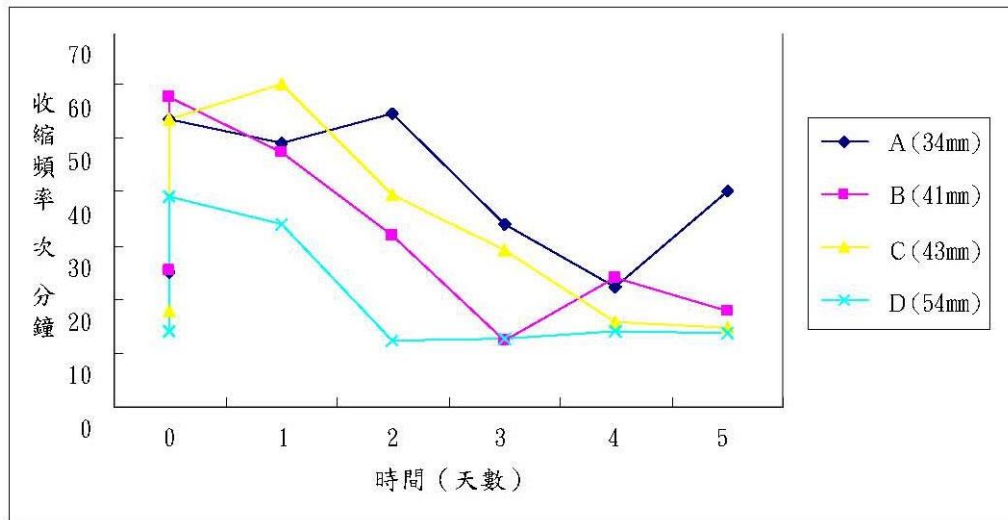


圖13 飢餓效應對倒立水母傘部收縮行為的影響

3.本項實驗結果再度驗證前述「獵物存在能引發較高的收縮頻率」的結果，但持續的飢餓狀態將導致收縮頻率降低。從能量策略的觀點而言，獵物存在時引發的較高收縮頻率能帶來更多食物，而持續的飢餓狀態所導致的收縮頻率降低，則能有效減少能量消耗，此種「開源節流」的能量策略，的確有利於個體渡過不確定的環境。

四、不同色光對水母傘部收縮頻率的影響

(一)在不同色光條件下，因各組透光率（光強度）之不同，故選擇以共變數分析方式（ANCOVA）統計處理，以排除光強度的變因，然則統計結果顯示：不同色光下的各組數據並無明顯差異（正常個體 $p=0.217$ ，DCMU 處理個體 $p=0.378$ ）（圖14、圖15）。

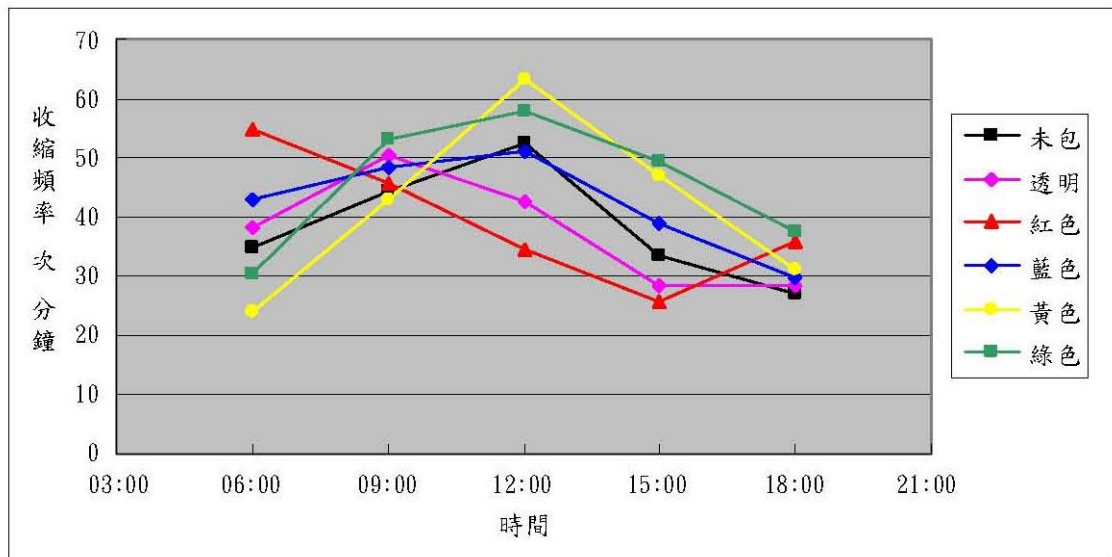


圖14 包覆不同色光玻璃紙，正常水母其收縮頻率隨日週律改變的情形。

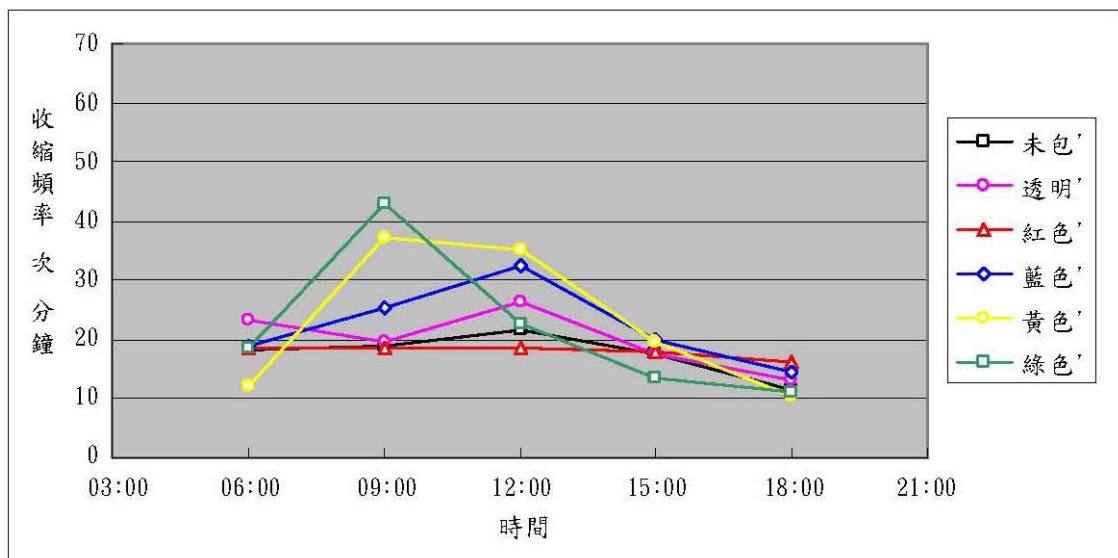


圖15 包覆不同色光玻璃紙，經 DCMU處理的水母其收縮頻率日週律改變的情形。

(二)去除共生藻的水母在不同色光照射下，其收縮頻率皆明顯低於正常個體(paired t-test, $p=0.0001\sim 0.007$)，顯示共生藻的存在與否(或光合作用的有無)與其傘部收縮頻率有關，且其直接的影響即為水母個體與外界物質交換的速率(圖16、圖17)。

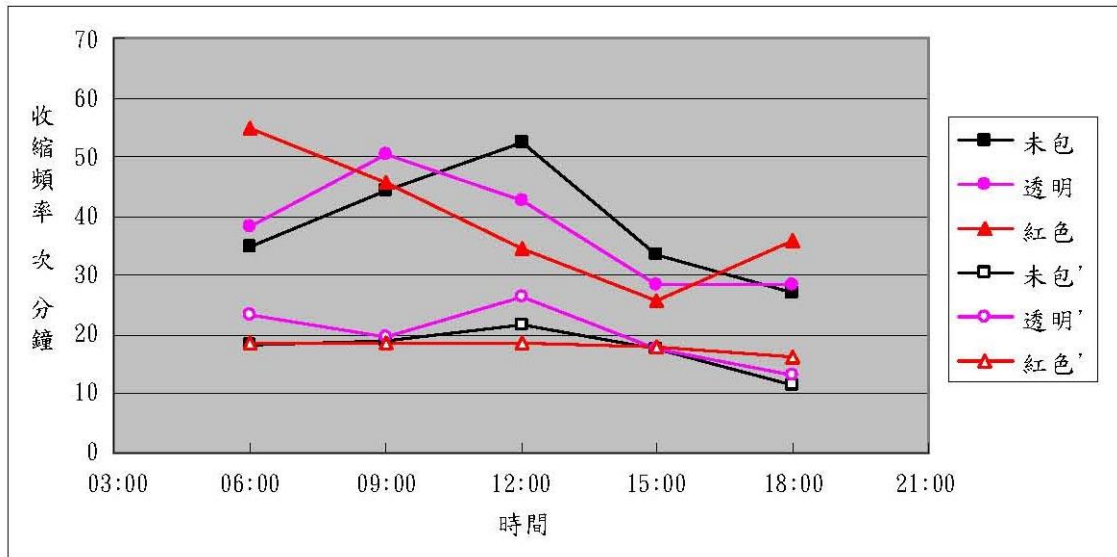


圖16 經DCMU處理前後的水母，在未處理、透明、紅色玻璃紙下，其收縮頻率隨日週律改變的情形。

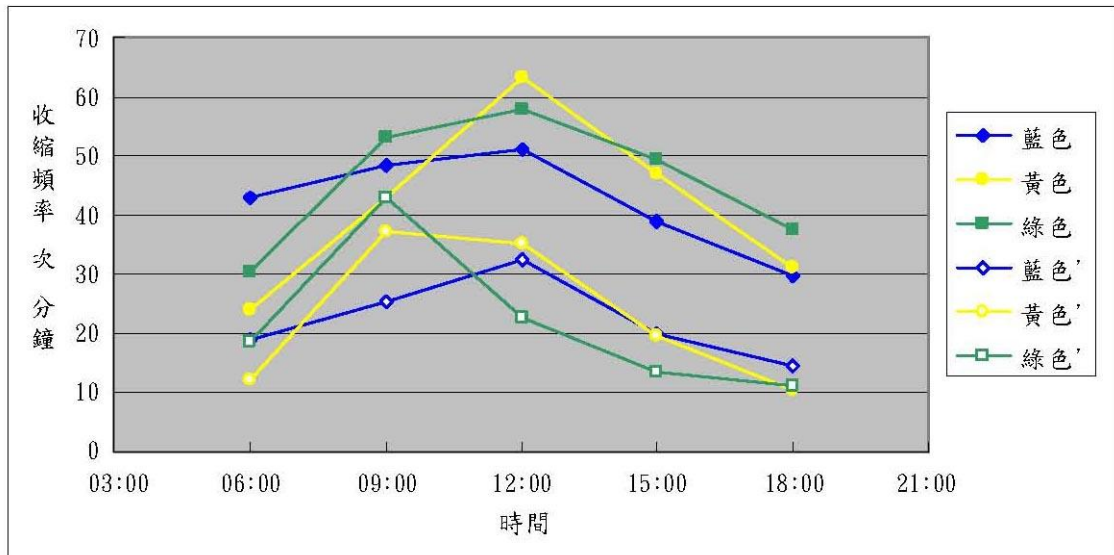


圖17 經DCMU處理前後的水母，在藍色、黃色、綠色玻璃紙下，其收縮頻率隨日週律改變的情形。

(三)本項實驗結果顯示：不同色光下正常水母的傘部收縮行為表現略有不同（尤以紅色為最），但統計結果仍不足以支持各組資料具有明顯差異之推論。然而不同色光下無共生藻的水母個體，其收縮頻率皆明顯低於正常個體，顯見共生藻的有無對其收縮表現具有明顯之生理或生態上的意義。但是不同色光是否分別影響水母體行為以及共生藻的光合作用效率，或光照條件如何先影響共生藻，隨後再改變水母體的行為表現，則皆需要再深入分析各項影響因子後，方能探究彼此間的相關性。

五、水母的水體過濾作用

(一)水母過濾水體的效果對石墨粉懸浮溶液最為明顯（實驗前後吸光值比較，t-test, $p < 0.001$ ），其次為澱粉懸浮溶液（t-test, $p = 0.02$ ）；紅色食用色素真溶液實驗前後的吸光值，差異則不顯著（t-test, $p = 0.5$ ），顯示水母的水體過濾作用，對懸浮的顆粒物質較為有效（圖18）。

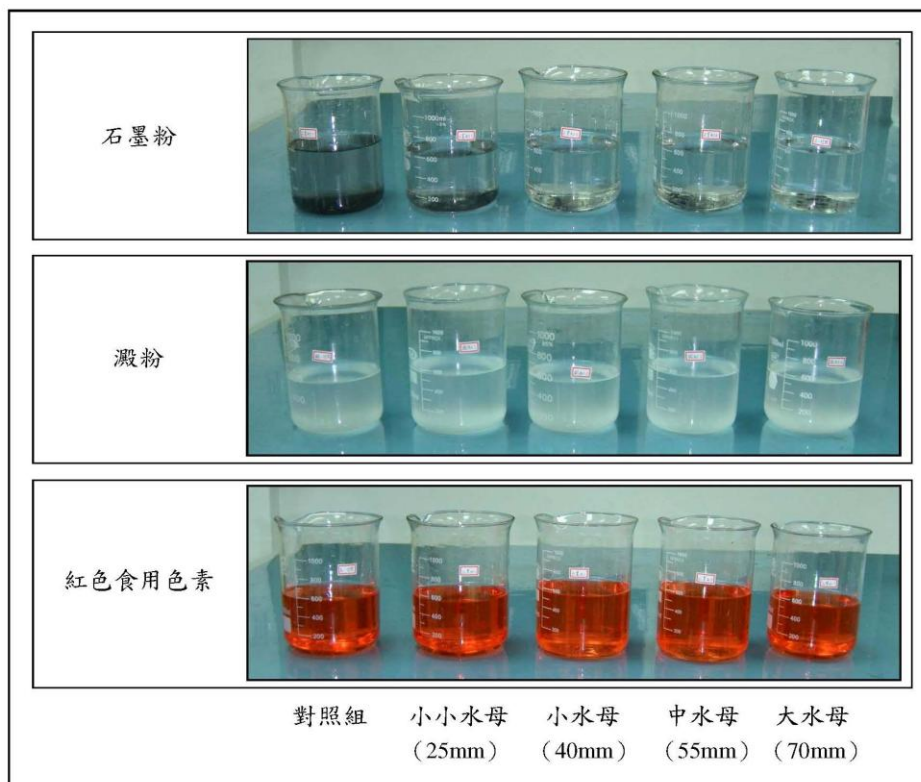


圖18 過濾水體4小時後的情形

(二)水母的水體過濾能力隨水母體型增大而更為明顯(圖19)，顯示水母體型增大時，可能因其較大的傘部收縮面積引發較強的水流，以及較大的口腕總表面積，而能更有效地藉由分泌的黏液濾除水中的遮光懸浮顆粒雜質或增加獵物的捕獲量。水體過濾能力強，可有效增加水體透明度，使共生藻獲得更多光能，同時也可加速與水體中各種物質的交換，以及異營性能量的獲得。

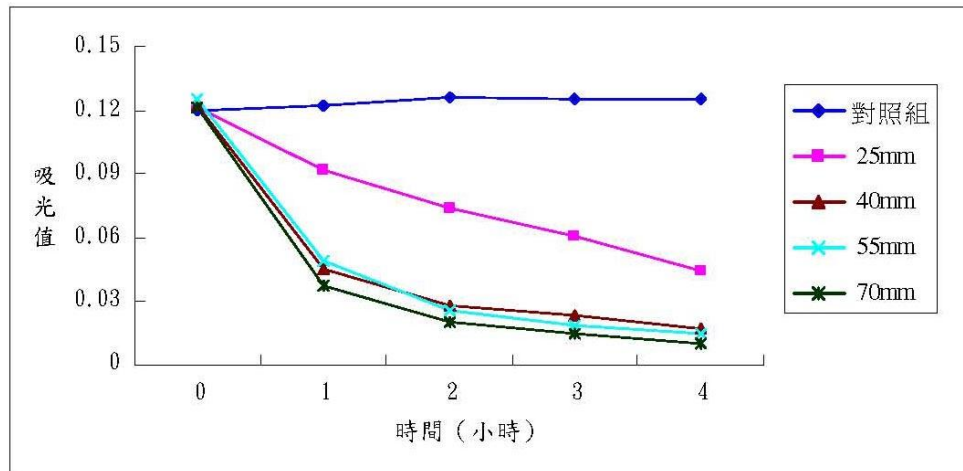


圖19 體型不同的水母對石墨粉懸浮溶液的水體過濾作用

六、水母體型與清除率的關係

(一)倒立水母的清除率(攝食能力)隨體型的增大而明顯增加，一如前述水體過濾作用的結果。主要原因可能是體型愈大的水母引發的水流愈強，帶來的獵物也就愈多，從而提高其個體的攝食能力(圖20)。

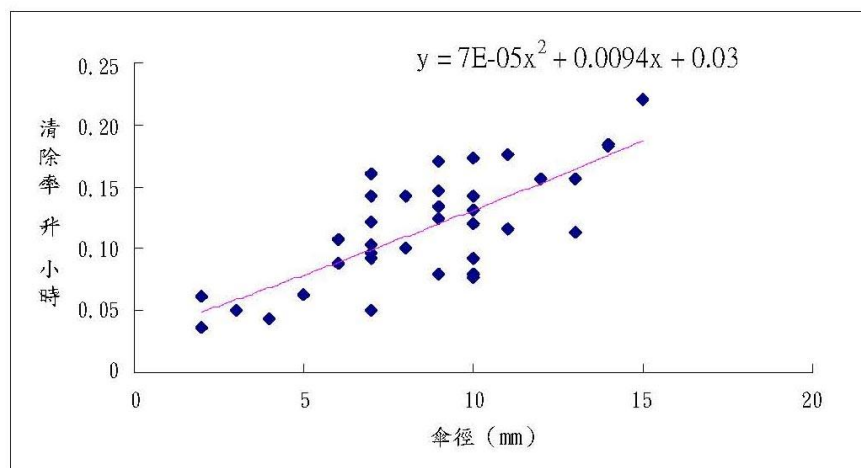


圖20 水母傘徑大小與清除率的關係

(二)無共生藻的水母，其清除率明顯高於具有共生藻的水母（t-test, $p=0.037$ ），推測缺乏共生藻提供光合作用產物的個體，其異營能力將有所提昇，以補償個體在生存的能量預算(energy budget)中，原藉由共生藻提供的部份（圖21）。

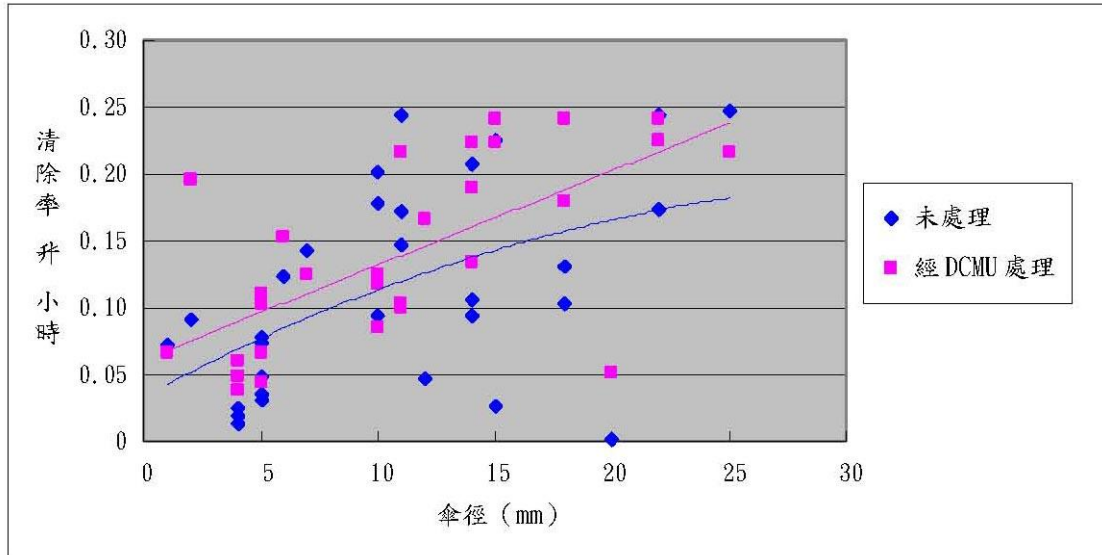


圖21 經 DCMU處理前後，水母傘徑大小與清除率的關係。

七、水母體型與呼吸耗氧率的關係

- (一)無共生藻的水母個體，其耗氧率（代謝率）似乎略低於體型相近的正常個體，但統計結果則不足以支持兩組資料具有明顯差異的推論（t-test, $p=0.475$ ）。
- (二)無論正常個體或是無共生藻的個體，其單位體重耗氧率皆會隨體型的增大而減少（乘冪回歸線指數分別為0.4861 與0.5783，皆明顯小於1），而呈現明顯的尺度效應(scaling effect)，與一般所知因較小個體的體表面積與體積比值較大，導致個體代謝的產熱易於散失，而具有較高的基礎代謝率，以維持基本生理運作的原則相符（圖22）。

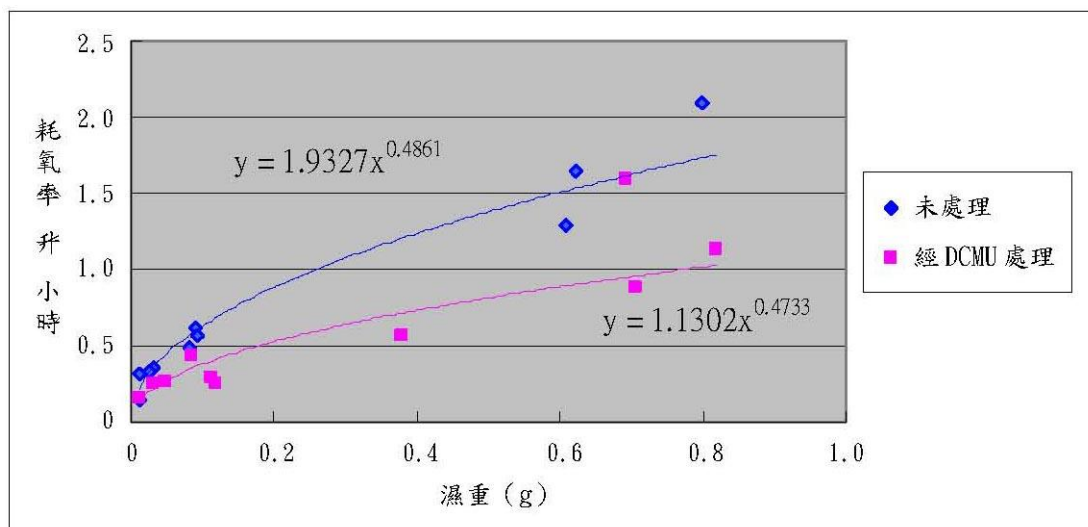


圖22 處理前後，水母傘徑大小與耗氧率的關係。

伍、結論

- 一、倒立水母的碟狀體確能表現明顯的光環境選擇行為，趨光性主要表現於實驗開始幾小時內，但選定後則不隨短期內的光環境變化而有所改變。缺乏共生藻的水母，其棲息地點則似乎僅呈隨機分佈，而與環境光梯度無關。
- 二、光照與獵物的存在皆能使水母傘部收縮頻率明顯增加，此現象有利於加速與外界物質交換與獵物的捕獲，提供共生藻更多的碳源與其他物質，以提高其光合作用效能，並增加水母的異營攝食成功率。此外，在相同條件下，較小個體的收縮頻率高於較大個體。
- 三、雖然持續的黑暗會導致倒立水母傘部收縮頻率下降，但在有餵食的情形下，傘部收縮頻率明顯在短時間內迅速增加，顯示獵物存在能引發較高的收縮頻率。持續的飢餓狀態也會導致水母的收縮頻率明顯降低，如此可減少能量消耗，而有利於個體因應不確定的環境變化。
- 四、不同色光照射下，水母的傘部收縮頻率似無明顯變化，而經DCMU去除共生藻的個體，其收縮頻率皆明顯低於正常個體，顯見共生藻的存在與否會影響宿主水母體的傘部收縮行為，進而可能影響水母體與外界物質交換的速率。

- 五、水母能有效過濾水體中的懸浮微粒（如石墨粉），但對真溶液中的溶質分子（如紅色食用色素）則無明顯作用。此一過濾水體的效果，隨水母體型的增大而更加明顯，意味著水母體型愈大，愈能更有效地維持水體透光度，使共生藻獲得更多的光能，而且其捕獲獵物的能力愈強。
- 六、倒立水母的攝食能力（清除率）隨體型的增大而明顯增加，而無共生藻的水母，其攝食能力明顯高於具有共生藻的水母，顯示缺乏共生藻提供光合作用產物的個體，其異營能力會有所提昇。
- 七、無論正常個體或無共生藻的個體，其個體單位體重耗氧率皆隨體型的增大而減少，呈現明顯的尺度效應。

陸、參考文獻

1. 呂明毅，張文炳，李展榮，方力行。1999年。仙女水母 (*Cassiopea andromeda*) 的棲地調查與人工飼養之研究。第七屆珊瑚礁生物研討會摘要。P.7。
2. 任淑仙。無脊椎動物學（上冊）。初版。臺北市。淑馨出版社。P.152-158。1995年。
3. Arai, M. N. A functional biology of Scyphozoa. London, UK. Chapman & Hall. 316pp. 1997.
4. Campbell, N. K. & J. B. Reece. Biology. 8th ed. San Francisco. Pearson/Benjamin Cummings. P.671-673. 2008.
5. Jantzen, C., Wild, C., Rasheed, M., El-Zibdah, M. & C. Richter, 2008. Pumping of pore water nutrients by the upside-down jellyfish *Cassiopea* sp. In coral reefs. 11th International Coral Reef Symposium, 7-11 July 2008, Ft. Lauderdale, USA.
6. Matthew, J. M. & J. Jason, 2003. The ontogenetic scaling of hydrodynamics and swimming performance in jellyfish (*Aurelia aurita*), *Journal of Experimental Biology* 206: 4125-4137.
7. Mayer, A. G., 1906. Rhythmical pulsation of scyphomedusae. *Yearbook, Carnegie Inst. Wash.* 4:120-123.