

国外对藤壶幼体附着的研究进展*

ADVANCEMENTS IN RESEARCH ON SETTLEMENT OF BARNACLES LARVAE

黄 英 柯才焕 周时强

(厦门大学海洋与环境学院 361005)

藤壶的幼虫时期经历了一系列的变态:浮游,无节幼体,腺介幼体。腺介幼体是一种特殊的幼体形式,它无须摄食,此阶段仅仅是为了选择附着、变态的适宜地方。游泳着的腺介幼虫被流动的水流牵引附着到底质上,它们开始用其小触角运动。这种附着是可逆的。如果幼体不变态,它们能重新恢复游泳阶段,因为它们还保留着游泳的能力。一旦幼体附着,腺介幼虫便开始探查它所附着底质的各方面的理化性质。腺介幼虫以有规律的“步伐”在底质表面上运动,运动的距离一般较短,且每一步都很少改变方向或停止。当幼虫找到适宜的附着物后,从其第一触角第三节的附着吸盘的开口处分泌出胶体腺,第一触角被胶体包围,腺介幼虫开始了营固着生活,然后再变态为成体。因此对藤壶附着变态的研究关键是研究藤壶腺介幼虫的生理、生态学特性。国内对这方面的研究报告较为少见,据国外有关文献表明:在腺介幼虫阶段,藤壶附着变态主要受物理、化学及生物三方面因素的影响。了解藤壶附着机制将对防污工作有很大的帮助。

1 物理因素

影响藤壶附着变态的物理因素

过去倾向于研究幼虫对光照、重力及底质性质的反应,但近来的研究重点转向了研究水流及底质与幼虫附着方式之间的关系。

1.1 水体动力学

Wetthey 1986 年认为藤壶附着仅受水体动力学因素的影响。在除去生物、化学诱导因素的条件下,他以活体的藤壶幼体与藤壶幼体的塑料模型做对比。他发现当使塑料藤壶幼体以某一确定水流速度与流砂一起沿水槽槽从上冲下时,塑料藤壶幼体沉积的位置与活体藤壶幼体附着的位置相同。这似乎说明了藤壶的附着主要是一个被动的过程。但这并不表示幼体对附着地无选择,据观察幼体可重新恢复游泳状态,重新选择适宜的附着地。相反,腺介幼体甚至对流经底质表面的水流也有较严格的要求。Crisp 1955 年认为,用靠近底质边缘的水流速率倾斜度($1/s$)为单位来描述水流的状态较为合适。水流速率倾斜度 $(\frac{\partial v}{\partial z})_0 = \rho^{1/2} \eta^{1/2} \omega^{3/2} r g'$, 其中 ω 是角速度 (弧度/s); r 是半径 (cm); g' 是一常量,约等于 0.616, ρ 是密度 (g/cm^3), η 是水的黏度 ($g/cm \cdot s$)。 $[\frac{\partial v}{\partial z}]$ 的意义就是沿着物体一条轴线切线速率的倾斜度。只有当底质表面的水流速率倾斜度高于 50/s 时,腺介幼体受

水流刺激,有较高的游泳能力,并能立刻在此底质上附着。这个临界速率相当于 0.52 m/s ~ 1.04 cm/s 节的水流。腺介幼体的被动附着行为随底质表面的水流速率倾斜度的增大而提高,当水流速率倾斜度达到 60 ~ 80/s 时,藤壶 *Barnacle balanoides* 在底质上的附着率最高。腺介幼虫并不是被动地随流而下地任意附着,而是逆着水流以寻找附着之处。当附着率最大时,底质表面的水流速率倾斜度将与腺介幼虫的最大游动速度相当,这样可计算出幼体附着处离表面轴心的距离。当水流速率倾斜度超过 100/s 时,附着率将减小。当底质表面的水流速率倾斜度达到 400/s 时,已没有幼体能够附着其上。而且当底质表面的水流速率倾斜度介于 200/s ~ 400/s 之间时,腺介幼虫的附着仅是暂时的。只有在水流处于中等流速时,腺介幼虫的附着才是永久性附着,但当底质表面的水流速率倾斜度太小时,腺介幼虫有可能恢复游泳状态。藤壶的集群也与水流直接相关,但流速与附着并不呈线性关系^[1]。

* 国家自然科学基金资助项目
49976034 号。
收稿日期:2000-05-10;
修回日期:2000-06-25

1.2 底质特征

底质表面的粗糙程度也影响藤壶的附着。腺介幼虫更喜欢在有沟凹的表面上附着变态,而不喜欢平坦的表面上附着。当腺介幼体处在有沟纹的表面上时,幼虫可以靠触角来感知地形。幼体依靠刚毛来寻找底质,刚毛在底质上的运动就象留声机上的唱针在唱盘上的运动。不规则的底质引起的神经冲动有可能诱发影响幼体的附着及变态。

Rittsch 和 Costlow 1989 年, Yule 和 Walker 1984 年和 1987 年均提出了底质的表面能(与表面张力和潮湿度有关)对藤壶附着有很大的影响,他们认为藤壶易附着于有较高表面能及潮湿度的地方,而且存在着临界点问题。藤壶仅在高于此临界表面能的底质上附着。在自然水域中,湿度的变化很大,即表面能的变化也很大。表面能的迅速变化是因为表面吸附了生物大分子,但菌膜能改变幼体对表面能的敏感性^[2]。

1.3 其他物理因素

除上述原因外,光线、颜色、温度、盐度等其他物理因素都影响藤壶的附着变态。Burke 发现腺介幼体似乎喜欢在暗处附着,暗处与亮处的附着比率为 1:0.63,但它也能被微弱的红光所诱导。就颜色来说,白色与黑色对幼体的附着无影响,但腺介幼虫更倾向于在桔色与绿色的底质上附着,而不愿意在黄色的底质上附着。此外温度、盐度对藤壶附着变态也有影响,太高与太低的盐度都将降低幼体的附着;温盐因素还因种类及其生活的区域而异。Patel 与 Crisp 报道,在热那亚港,纹藤壶(*Balanus amphitrite*) 1 a 中最高附着率一般发生在温度

22~32℃之间,而在日本的 Ago 海湾却是 26~30℃。还很难确定上述的各种因素哪个更重要,Robert D. Burke 1983 年认为它们依次的关系是地形>光线>水流。但也有学者反对这种观点。

2 化学因素

与物理因素相比,化学因素可能对藤壶附着变态的影响更大,这方面的研究报告不胜枚举。目前,较受人们关注的是节肢蛋白(Arthropodin),它不仅可在甲壳动物中提取,而且其他许多动物体内均含有它。如:鱼体内肌动蛋白与原肌球蛋白中甲壳蛋白的含量尤为丰富。Larman 等 1982 年通过凝胶过滤、等电聚合等分析手段,得之其为具热稳定性,无渗透性,具多态氨基酸的蛋白质,其分子量约为 5 000 或 6 000~18 000 道尔顿亚单位(Dalton)。类似蛋白还可以从许多具有相似收缩肌动蛋白的动物组织中萃取获得。这些蛋白被动物组织释放到海水中,并被底质表面吸收,它能刺激藤壶腺介幼虫的表皮,使其倾向于在含有这类物质的表面上附着。但目前仍不能确定幼体是受节肢蛋白的诱导而在含有其的底质上附着,或是幼体接触到这些物质后,而决定在此附着。此外,节肢蛋白在幼体附着变态中的具体作用仍不清楚。最近发现,另一类蛋白——腺介幼虫主蛋白(Cypris major protein, CMP)与其附着也紧密相关,若腺介幼体体内缺少 CMP,藤壶将推迟附着,从而减低其附着率^[3,4]。

另一被广泛研究的领域是各种离子对幼体变态的影响。Rittschof, Miki 等 1986 年认为 K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} 均能抑制幼体的附着。其

中 K^+ 可影响早期幼体的变态,而其余阳离子则影响幼体晚期的变态。而且除了 Ca^{2+} , 当环境中一种阳离子被另一阳离子所代替时,也表现出抑制效应。低浓度的 Ca^{2+} 和高浓度的 Mg^{2+} 都将抑制幼体的附着。且 Ca^{2+} 还被认为是诱导腺介幼体变态的主要离子。大部分的这些离子只要在毫摩尔级就可影响幼体的附着。Morse 等认为藤壶腺介幼体对环境诱导化学因子的要求随幼体的生长时期而异,早期幼体对化学诱导因子的要求较高,而晚期幼体对化学因子的要求则较低。

海洋底栖动物幼体的附着变态与神经递质或生物活性物质有密切关系。但 Weiner 等认为外源性神经递质如 GABA, E 多巴胺等对藤壶的附着影响不大。Pazdes, Lee 等对 SITS-Sulfonyl isothiocyanate (SITS, 4-acetamidobenzylsulfonamide-4'-isothiocyanate-2,2'-disulfonic acid) (即磺酰基,异硫氰酸苄(4-乙酰胺-4'-异氰硫基-苄基-2,2'-二磺酸)) 研究表明, SITS 不仅是一种阴离子阻遏剂,还能阻碍 ATP 酶(腺苷三磷酸水解酶)活性,葡萄糖-6-磷酸酶的活性及 ATP 对 Ca^{2+} 的吸收力, Rittschof 认为它是 Ca^{2+} 通道的限遏剂,它通过降低 Ca^{2+} 浓度,及抑制其他诱导附着的因素从而抑制藤壶的附着变态。此外 Gallagner 认为印防己毒素:印防己毒素与印防己苦内酯的混合物可阻碍脊椎动物与无脊椎动物的 Cl^- 通道。Rittschof 等 1986 年发现仅 $10^{-6} \sim 10^{-5}$ mol/L 的印防己毒素就可强烈地抑制藤壶幼体的变态,而 db-CAMP 起第二信使作用,却可促进藤壶附着。

目前人们都致力于寻找无毒

的防污试剂。其主要方向就是提取某些藻类及海洋生物的活性物质或是一些激素的类似物。Dan Rittschof 等 1986 年从海三色紫罗兰: (*Reilla veniformis*) 中提取出的附着抑制剂是一些小分子量的物质, 此活性物质可被紫外线吸收。Standing 等 1984 年报道了八射珊瑚体内含有诱导及抑制藤壶幼体附着的物质。Rina Goto 等 1993 年从海绵 *Phyllospongia papymcea* 中提取出一种具有强防污性能的物质。Rittschof 等 1985 年从 *Leptogorgia argulata* 中分离出的低分子量物质也表现出抑制幼体附着的特性。这些物质都是几种化合物的混合物, 当把它们纯化时, 抑制特性便消失了。此外对激素类似物的研究也是一大热点。Anthony Clear 1992 年等对 RH5849(1, 2-二苯酰, 1-t-丁基胍) 这种蜕皮激素的类似物的研究表明, RH5849 能缩短幼体的蜕皮阶段与相应的生理变化时间, 并促使其附着。ZR512(乙基, 3, 7, 11-三甲基十二烷-2, 4-二烯) 和 ZR515(异丙基, 11-对甲氧基-3, 7, 11-三甲基十二烷-2, 4-二烯) 是另一类的蜕皮激素的类似物, 将幼体暴露在 100×10^{-12} mol/L 的 ZR512, 3 h 便可使幼体全部变态, 暴露 1 h 可导致 50% 幼体变态。而 ZR515 却表现出抑制变态的性质。了解这些合成的蜕皮激素的特性, 对防污试剂的研制有极为重要的意义。

3 生物因素

人们早就发现藤壶的附着与同种的生物有密切关系, 而且所表现出的关系是复杂多样的。藤壶 *Balanus balanoides* 喜欢附着于同类附近, 将 *B. balanoides* 组织提取物

涂在底质表面, 可诱导生物在此表面附着, 藤壶的这种群居特性可能与其繁衍有关。一些藤壶喜欢在特殊的食物源附近附着, 如 Nshihira 1968 年, Kato 等 1975 年报道, 某些藤壶喜欢附着于一些特殊的褐藻上。生物间竞争与捕食的关系也可影响藤壶的附着, 在热那亚港, Ceraoi 和 Romairone 1982 年发现, 龙介属幼虫附着的时间与藤壶腺介幼虫是相同的, 于是龙介属幼虫与腺介幼虫之间发生了竞争, 当龙介属幼虫附着的较多时, 藤壶附着率下降。此外, 被囊动物 *Diplosoma listerianum* 也为藤壶的竞争动物。而腹足类骨螺可摄食其附近的藤壶, 因此在骨螺附着的附近, 藤壶附着的数量较低。但是当周围的水质被污染时, 藤壶却表现出较高的附着率, 可见藤壶的抗污能力比它的竞争者及捕食者强。

细菌等微生物对藤壶的附着也有着重要的影响。Maki, Rittschof 等 1990 年认为: (1) 微生物膜可影响藤壶幼体的附着; (2) 单种细菌菌膜可诱导或抑制其附着, 且某些抑制性细菌的抑制作用随菌膜老化而抑制作用增强; (3) 同种菌膜被不同底质吸收时所表现出的作用是不相同的; (4) 细菌的胞外聚合物对幼体的附着也起抑制或诱导作用。(5) 藤壶对细菌菌膜的反应与幼体的年龄及菌落的年龄有关。总之, 底质、细菌与腺介幼虫三者之间的关系是复杂的。目前还有很多方面: 如胞外聚合物抑制成分的组分及所起的作用等都还不清楚。藤壶的附着变态是一个极其复杂的过程, 受多种因素的影响。物理、化学及生物这 3 方面因素不是单独起作用的, 而是相互影响的。

如: 细菌菌膜能改变藤壶幼体对表面能的敏感性^[2]。藤壶喜欢附着于潮间带藻类附近, 不仅因为这些藻类可能具有某种吸引藤壶附着的化学因子, 还因为藻叶摩擦底质, 可改变底质的物理特性, 并能改变水流与其他非生物特性, 同时它也影响了捕食性生物的密度^[5]。藤壶的附着不仅是个生态学问题, 同时也是生理、生化学问题。物理、化学因素都是它的外在原因, 最终都将通过生物体内的生理、生化变化而作出应答。如: 幼体对水流、光照或底质的反应就都是通过神经冲动引起一系列生理、生化反应而表现出抑制性或诱导性, 而各类化学因子则更直接地通过表皮或各感受器的吸收引起体内各种相应化学物质的变化而影响其附着。生物因素则较复杂, 有些可归结为间接的物、化因素, 而有些则是自然选择、演化的结果。3 种因素很难分清究竟是哪一种因素起的作用大, 因此对各种因子的综合性研究将是今后研究藤壶及各类污损生物附着生物学的方向。

主要参考文献

- 1 Mchael Judge, Sean F. Craig. J. *Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1997, 210: 209 ~ 222
- 2 Eric R. Holm, Cail Cannon. J. *Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1997, 215: 189 ~ 203
- 3 E. Hunter, K. Shimizu and N. Fusetani. *Mar. Biol.*, 1999, 133: 701
- 4 Shimizu K., Satuito CG. J. *Exp. Zool.* 1996, 276: 87 ~ 94
- 5 George H. Leonard. *Mar. Ecol. Prog Ser.*, 1999, 178: 241 ~ 249

(本文编辑: 李本川)