

人工诱导物影响海洋无脊椎动物幼体附着变态的研究

A review on artificial inducers influencing larval settlement and metamorphosis of marine invertebrates

李一峰¹, 杨金龙¹, 包卫洋², 沈和定¹

(1. 上海海洋大学 水产与生命学院, 上海201306; 2. 中国海洋大学 水产学院, 山东 青岛, 266003)

中图分类号: Q958

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2011)08-0102-06

许多海洋无脊椎动物在变成附着成体之前, 有一个浮游幼体阶段。幼体的浮游生活短则几分钟, 长达数月。一般来说, 海洋无脊椎动物幼体的附着变态主要由外界环境因子和内源性因子控制^[1-2], 特别是外界环境因子对许多海洋无脊椎动物的幼体附着和变态起着极为重要的作用^[3-4]。理解影响和控制海洋无脊椎动物幼体附着变态的诱导因子, 可促进发育生物学、海洋底栖群落生态学等相关领域研究的开展, 具有重要的理论意义; 同时, 对于改善水产养殖苗种生产技术和发展新型海洋防污技术具有重要的实际应用价值^[4-7]。

大量研究表明化学诱因对于海洋无脊椎动物幼体附着基的选择极为关键^[4]。在自然界中, 化学诱因主要来源于海洋中的同种生物成体^[8]、微生物膜^[9-10]、海藻^[11-12]等各种自然附着基。迄今, 所分离和鉴定天然诱导物还只有很少几种, 如 jacaranone、 δ -tocotrienol、游离脂肪酸等^[11, 13-14]。因而, 许多学者转而利用所熟悉的神经递质、离子等各种人工诱导物进行研究, 尝试解释幼体附着变态的机制^[15-17]。同时, 一些学者对部分人工诱导物的有效浓度进行了相关实验, 其目的是探讨这些化合物在海洋防污技术研究和水产养殖等应用的可能性^[5, 18-20]。

在过去的几十年里, 国内外已有一些优秀的关于人工诱导物对海洋无脊椎动物幼体附着变态的影响研究的综述报道^[3, 16, 21-22]。目前, 关于人工诱导物研究的最新综述报道已是 7 年前^[22]。作者主要在前人研究的基础上, 结合最近的一些研究结果, 从以下几个方面对迄今国内外在人工诱导物研究的发展状况进行了较为系统的总结, 并展望了本领域的今后研究前景。

1 人工诱导物对海洋无脊椎动物幼体附着变态的影响

1.1 神经递质

神经递质按其化学性质可分为胆碱类、单胺类、氨基酸类、多肽类、嘌呤类和脂类等。

1.1.1 胆碱类

研究表明乙酰胆碱能诱导太平洋牡蛎 (*Crassostera gigas*) 幼体变态, 而相同浓度下的氯醋甲胆碱和琥珀酰胆碱却对幼体的变态无任何影响^[23]。Hirata 等^[24]研究发现氯化胆碱能诱导诗博加衰海牛 (*Phestilla sibogae*) 幼体的变态, 且其变态率随浓度上升而增加。尽管胆碱和琥珀酰胆碱对管栖多毛类加州篱帚毛虫 (*Phragmatopoma lapidosa californica*) 的变态有诱导效果, 但幼体变态表现为非正常变态, 且难以完成最终变态及附着过程^[23]。Satuito 等^[25]研究结果表明: 氨甲酰胆碱显著诱导紫贻贝 (*Mytilus galloprovincialis*) 幼体变态, 乙酰胆碱则无任何诱导效果。张涛等^[26]检测了氯化胆碱对墨西哥湾扇贝 (*Argopecten irradians concentricus*) 幼体的诱导效果, 其研究结果表明该幼体在氯化胆碱的诱导作用完成变态, 且当处理时间为 12 ~ 48 h 时, 适宜浓度为 $10 \times 10^{-6} \sim 100 \times 10^{-6}$ mol/L。

收稿日期: 2010-07-13; 修回日期: 2010-08-11

基金项目: 上海市晨光计划项目(09CG54); 上海市科技启明星项目(10QA1403200); 上海市优青基金资助项目(SSC09002); 上海市教委创新项目(10YZ123); 上海海洋大学博士启动基金项目

作者简介: 李一峰(1986-), 男, 浙江温州人, 硕士研究生, 主要从事海洋贝类生态学、海洋化学生态学研究。电话: 021-61900440, E-mail: m090105239@st.shou.edu.cn; 杨金龙, 通信作者, E-mail: jlyang@shou.edu.cn

1.1.2 单胺类

单胺类神经递质主要包括儿茶酚胺类的肾上腺素、去甲肾上腺素和多巴胺,还有5-羟色胺(5-HT)、组胺等。

肾上腺素已成功诱导许多海洋无脊椎动物幼体的附着和变态。Okamoto 等^[27]发现肾上腺素能诱导多毛类肉刺盘管虫(*Hydroides ezoensis*)幼体变态,但却不能促使其完成附着。双壳贝类如紫贻贝^[5]、翡翠贻贝(*Perna viridis*)^[28]、太平洋牡蛎^[23]、食用牡蛎(*Ostrea edulis*)^[19]、金星斑纹蛤(*Venerupis pullastra*)^[19]、墨西哥湾扇贝(*Argopecten irradians concentricus*)^[26]等均能在肾上腺素的作用下完成变态。Matsuura 等^[29]检验了肾上腺素对刺参(*Apostichopus japonicus*)幼体的诱导效果,结果表明 $20 \times 10^{-6} \sim 50 \times 10^{-6}$ mol/L 的肾上腺素成功诱导了该幼体变态,且在 50×10^{-6} mol/L 浓度下,诱导效果最佳。

去甲肾上腺素诱导多毛类、贻贝、牡蛎、扇贝、海鞘以及海参等幼体附着和变态的研究已有大量报道。例如,多毛类的克氏无襟毛虫(*Pomatoleios kraussii*)和肉刺盘管虫经 $1 \times 10^{-4} \sim 3 \times 10^{-4}$ mol/L 浓度的去甲肾上腺素处理后完成了变态^[27]。Satuito 等^[25]证实去甲肾上腺素在 $10 \times 10^{-6} \sim 100 \times 10^{-6}$ mol/L 对紫贻贝幼体具有显著诱导效果。在同样浓度下,尽管去甲肾上腺素也成功地诱导了太平洋牡蛎幼体变态,但却无法诱导幼体完成附着^[23]。Feng 等^[30]研究发现冠瘤海鞘(*Styela canopus*)能在去甲肾上腺素的诱导下完成附着和变态。

多巴胺在浓度范围 $5 \times 10^{-6} \sim 130 \times 10^{-6}$ mol/L 内,诱导诗博加衰海牛^[31]和刺参^[29]等幼体的变态。相对比而言,即使在同样浓度范围内,却无法诱导紫贻贝^[25]和太平洋牡蛎幼体完成变态^[23]。

5-HT 能促进珠母贝^[32](*Pinctada maxima*)、纹藤壶^[33](*Balanus amphitrite*)幼体的附着或变态。尽管5-HT 能诱导管栖多毛类加州篱帚毛虫幼体变态,其变态却表现为非正常的变态^[16]。此外,研究发现5-HT 对于太平洋牡蛎和诗博加衰海牛幼体变态无任何诱导效果^[23, 31]。

迄今,关于组胺对海洋无脊椎动物幼体附着变态的研究还很少,如澳大利亚海胆(*Holopneustes purpurascens*)幼体能够在组胺的诱导下完成附着这一过程^[34]。

1.1.3 氨基酸类

氨基酸类神经递质包括 γ -氨基丁酸(GABA)、谷

氨酸(Glu)、天冬氨酸、甘氨酸等。

关于 GABA 诱导海洋无脊椎动物幼体附着和变态的研究已有很多报道。70 年代末期, Morse 等^[35]发现红鲍幼体在 GABA 的作用下,能完成附着和变态。随后,许多学者的研究表明 GABA 能促进诗博加衰海牛、贻贝、牡蛎及苔藓虫等幼体的附着和变态^[19-20, 31]。

除 GABA 外,其他一些氨基酸类已被报道能诱导纹藤壶和多毛类的华美盘管虫等海洋无脊椎动物幼体附着和变态^[36-38]。

1.1.4 其他神经递质

Rittschof 等^[39]研究发现二丁酰环磷腺苷(db-cAMP)能促进纹藤壶幼体附着。然而,db-cAMP 对管栖多毛类加州篱帚毛虫和诗博加衰海牛幼体的变态无任何诱导效果^[16, 31]。Kitamura 等^[11]的研究结果表明主要由二十碳五烯酸(20:4)、棕榈酸(16:0)、花生四烯酸(20:4)和棕榈油酸(16:1)构成的游离脂肪酸诱导了两种海胆的附着和变态。NO 被发现具有抑制大西洋舟螺(*Crepidula fornicata*)幼体变态的功能^[40]。

1.2 离子

自 20 世纪 70 年代初期 Spindler 等^[41]发现 Li^+ 能诱导水螅类(*Hydractinia echinata*)幼体变态以来,很多学者尝试利用 K^+ 、 Cs^+ 、 NH_4^+ 等各种离子调查其对海洋无脊椎动物幼体附着变态的影响。

K^+ 在 $1 \times 10^{-3} \sim 75 \times 10^{-3}$ mol/L 浓度范围内能诱导多毛类加州篱帚毛虫、软体动物门的紫贻贝(*M. galloprovincialis*)、翡翠贻贝(*P. viridis*)、诗博加衰海牛、红鲍(*Haliotis rufescens*)、苔藓虫门(bryozoan)中的多室草台虫(*Bugula neritina*)以及棘皮动物门(Echinodermata)的绿海胆(*Lytechinus variegatus*)等许多海洋无脊椎动物幼体的附着和变态^[5, 20, 42-44]。然而, K^+ 对贻贝(*M. edulis*)幼体附着和变态无任何诱导效果^[18],且能有效地抑制纹藤壶幼体的附着^[39]。

也有许多关于 Cs^+ 诱导海洋无脊椎动物幼体附着和变态研究的报道。Müller 等^[45]发现在 $2 \times 10^{-3} \sim 300 \times 10^{-3}$ mol/L 浓度 Cs^+ 作用下,水螅类 *H. echinata* 幼体的变态率随浓度升高而增加。Woollacott 等^[46]研究结果表明 30×10^{-3} mol/L Cs^+ 均诱导海绵类 *Aplysilla* sp. 幼体变态。此外, Cs^+ 能诱导多毛类的华美盘管虫(*Hydroides elegans*)、繆氏帚虫(*Phoronis mülleri*)以及贝类的诗博加衰海牛等幼体变态^[47-48]。

许多学者的研究表明 NH_4^+ 能诱导紫贻贝^[5]、太平洋牡蛎(*C. gigas*)和美洲牡蛎(*C. virginica*)^[49]等幼体的附着变态。然而, Zhao 等^[32]发现 NH_4^+ 对大珠母贝(*Pinctada maxima*)幼体附着无任何诱导效果, 表明不同种类对 NH_4^+ 的反应也不相同。

1.3 其他

以往的研究显示除上述人工诱导物能诱导海洋无脊椎动物幼体的附着和变态外, 硫化氢(H_2S)、乙醇(EtOH)、甲醇(MeOH)等有机溶剂也能诱导部分海洋无脊椎动物幼体的变态。Cuomo^[50]证明在多毛类 *Capitella* sp. 幼体对 H_2S 做出附着反应, 且在 $1 \times 10^{-4} \sim 10 \times 10^{-4}$ mol/L 浓度范围, 幼体的附着率最高。Pennington 等^[51]调查发现 EtOH 、 MeOH 等 10 种有机溶剂均能诱导贝类的诗博加衰海牛幼体的变态。Yang 等^[5]的研究结果表明, EtOH 、 MeOH 等 8 种有机溶剂也能诱导紫贻贝幼体的变态, 除正己烷外, 其他 7 种有机溶剂的半数效应浓度范围 $0.04 \sim 0.82$ mol/L。

2 人工诱导物的作用机理

2.1 神经递质

2.1.1 胆碱类

自 20 世纪 70 年代, Bonar^[52]首次发现琥珀酰胆碱能诱导软体动物的诗博加衰海牛幼体变态以来, 已有大量文献针对胆碱及其衍生物对海洋无脊椎动物幼体变态的影响进行了报道^[16, 23-26]。以往的研究表明胆碱的作用机理与自然诱导物不同, 其可能参与神经活动最终刺激诗博加衰海牛幼体变态^[24]。相比之下, 胆碱的衍生物可能并非作用于加州篱帚毛虫的受体, 而作用于幼体的神经系统, 从而刺激幼体完成变态^[16]。Faimali 等^[53]通过生物化学、组织化学及免疫组织化学等方法对藤壶幼体体内的类乙酰胆碱化合物的存在和分布进行了检测, 发现乙酰胆碱酯酶抑制剂能有效与胆碱酯酶(AChE)结合, 且结合比较牢固, 水解较慢, 使 AChE 不能再与 ACh 结合, 从而导致胆碱能神经末梢释放的 ACh 不能及时被 AChE 分解, 造成堆积, 产生拟胆碱作用, 从而刺激藤壶幼体的变态。

2.1.2 单胺类

Coon 等^[15]调查发现肾上腺素能诱导太平洋牡蛎幼体的变态, 且氯丙嗪、哌啶嗪等 α_1 -肾上腺素拮抗剂能明显抑制肾上腺素的诱导活性, 由此认为 α_1 -肾

上腺素受体(AR)可能在太平洋牡蛎幼体的变态过程中起着极为关键的作用, 这也是 α_1 -AR 首次被发现存在于软体动物。Bonar 等^[54]进一步的研究表明肾上腺素存在于太平洋牡蛎幼体的组织中, 提出 Ca^{2+} /PIP 第二信使途径可能在肾上腺素信号转导过程中发挥作用的假说。

Satuito 等^[25]和 Yang 等^[5]研究发现肾上腺素同样能诱导紫贻贝幼体的变态, 且 α -AR 拮抗剂酚妥拉明能有效的抑制肾上腺素对幼体的诱导活性, 表明肾上腺素可能直接作用于幼虫的 AR, 从而控制幼体变态^[25]。柯才焕等^[28]对翡翠贻贝研究发现, 肾上腺素等儿茶酚胺类能明显诱导该种幼体的变态, 并根据其类似物的分子结构与诱导幼体变态的活性, 初步认为具备附着变态能力的翡翠贻贝幼体含有类似于脊椎动物 α_1 -AR, 这种受体可接受外界适宜的化学信号物质而引起幼体的附着行为反应。随后, 柯才焕等^[55]通过分子药理学试剂将控制僧帽牡蛎幼体变态的受体分子鉴定到 α_{1A} -AR。

2.1.3 氨基酸类

GABA 由 Glu 经谷氨酸脱羧酶催化脱羧基产生, 是一种广泛分布于中枢神经系统的重要的抑制性氨基酸类神经递质。GABA 的附着和变态诱导作用可能与幼体对 GABA 敏感细胞的去极化有关; 同时, 氯离子或其他阴离子的去极化外流可能参与 GABA 的信号传导过程^[36]。

Glu 是中枢神经系统内含量最高的一种氨基酸, 且是 GABA 的前体。研究表明, 极性带电氨基酸 Glu 能明显提高纹藤壶幼体附着率, 但其作用机理有待进一步研究^[37]。

2.2 离子

K^+ 能影响许多海洋无脊椎动物幼体的附着和变态。研究表明 K^+ 或通过使兴奋的细胞膜去极化或直接作用于幼体的神经系统, 从而促使幼体完成变态过程^[2, 36]。

Cs^+ 被认为是一种潜在 K^+ 通道阻滞剂, 可使质膜的去极化。一些海洋无脊椎动物幼体能在 Cs^+ 诱导下完成附着和变态, 但其诱导效果却能被四乙胺(TEA)所抑制^[48]。然而, TEA 同样作为一种 K^+ 通道阻滞剂, 却能抑制 Cs^+ 的诱导, 这似乎难以理解。研究表明 Cs^+ 的有效诱导浓度远低于 K^+ , 因而其不是作用于特定受体而是通过使兴奋细胞的细胞膜去极化来刺激幼体的变态^[17, 47]。

研究表明不同种类海洋无脊椎动物对 NH_4^+ 的反应也不相同,其作用机制有待进一步的研究。

3 人工诱导物的应用研究

3.1 神经递质

在水产养殖经济种类的苗种生产中,幼体附着变态的成功与否直接决定出苗量和育苗的成败。因而,通过各种化学物质提高幼体的附着变态率是解决这一问题的主要途径之一。

目前,肾上腺素已被投入贝类的苗种生产。例如,利用肾上腺素仅能诱导牡蛎幼体变态这一特性,可用来生产单体牡蛎,因而近些年来单体牡蛎的产业得到了迅速的发展。此外,肾上腺素也被用来诱导贻贝、珠母贝、扇贝、海参等幼体的变态^[23, 25-26, 28],其有效浓度范围为 $1 \times 10^{-6} \sim 100 \times 10^{-6} \text{ mol/L}$ 。

GABA 能诱导一些海洋无脊椎动物幼体的附着和变态^[19-20, 31],特别是其在鲍的苗种生产中有着广泛的应用。鲍因种类不同和育苗条件的差异,其变态发育时间有所差异。因而,确定成熟鲍幼体的日龄范围对提高其附着变态率极为关键。

3.2 离子

K^+ 价格远低于神经递质如肾上腺素,具有很大优势,故在生产上具有很大的应用前景。研究表明 K^+ 诱导变态后的稚贝和生长速度与海洋微生物膜诱导变态后的稚贝一样,无任何显著性差异,且其存活率达 100%,因而建议尝试其在育苗生产推广应用^[6]。

4 研究展望

许多海洋无脊椎动物具有浮游生活和附着生活两个阶段,而幼体的附着和变态是衔接这两个阶段的关键环节。理解和控制海洋无脊椎动物幼体附着变态的诱导因子不仅是海洋产业如海洋生态养殖业、海洋防污产业发展以及海洋资源的可持续发展的需求,也是海洋化学生态学、幼体发育生物学、海洋底栖群落生态学等相关领域研究开展的需要,因而具有重要的实际应用价值和理论意义。

迄今,关于海洋无脊椎动物个别种类的幼体附着变态机理的研究已经深入到蛋白质组学、转录组学、代谢物组学、受体分子生物学、神经发育生物学、电生理学以及免疫细胞化学等领域。然而,大多数的海洋无脊椎动物幼体附着变态机理的研究亟待

开展。化学诱因对于海洋无脊椎动物幼体附着基的选择具有重要影响,尽管目前已有大量的相关研究,仍有几个领域的研究相对较少,应引起重视。建议今后开展:(1)全球气候变化和海洋酸化对海洋无脊椎动物幼体附着变态的影响;(2)利用转录组学、蛋白质组学等现代分子生物学技术,从分子作用途径揭示海洋无脊椎动物幼体的对附着基的选择机理;(3)利用神经发育生物学和电生理学角度,揭示各种化学物质对海洋无脊椎动物幼体附着变态的诱导机制。

参考文献:

- [1] Crisp D J. Chemoreception in marine organisms[M]. London: Academic Press, 1974: 177-265.
- [2] Pawlik J R. Chemical ecology of the settlement benthic marine invertebrates[J]. Oceanogr Mar Biol Annu Rev, 1992, 30: 273-335.
- [3] Morse D E. Recent progress in larval settlement and metamorphosis: closing the gaps between molecular biology and ecology[J]. Bull Mar Sci, 1990, 46(2): 465-483.
- [4] McClintock J B, Baker J B. Marine chemical ecology[M]. Boca Raton: CRC Press, 2001: 431-461.
- [5] Yang J L, Satuito C G, Bao W Y, et al. Induction of metamorphosis of pediveliger larvae of the mussel *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 using neuro-active compounds, KCl, NH_4Cl and organic solvents [J]. Biofouling, 2008, 24: 461-470.
- [6] 杨金龙, 李一峰, 沈和定, 等. 化学物质诱导变态后紫贻贝稚贝的生长及存活[J]. 海洋科学, 2009, 33(10): 92-96.
- [7] 柯才焕, 冯丹青. 海洋底栖动物浮游幼体附着和变态的研究[J]. 厦门大学学报, 2006, 45(2): 77-82.
- [8] Kitamura H, Nakashima Y. Crude extracts of settlement factors from the barnacles *Balanus amphitrite* [J]. Oebalia, 1993, Suppl: 609-612.
- [9] Bao W Y, Satuito C G, Yang J L, et al. Larval settlement and metamorphosis of the mussel *Mytilus galloprovincialis* in response to biofilms[J]. Mar Biol, 2007, 150: 565-574.
- [10] Flemming H C, Murthy P S, Venkatesan R, et al. Marine and industry biofouling[M]. Berlin: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2010: 315-328.
- [11] Kitamura H, Kitahara S, Koh H B. The induction of

- larval settlement and metamorphosis of two sea urchins, *Pseudocentrotus depressus* and *Anthocardia crassispina*, by free fatty acids extracted from the coralline red alga *Corallina pilulifera* [J]. Mar Biol, 1993, 115: 387-392.
- [12] Yang J L, Satuito C G, Bao W Y, et al. Larval settlement and metamorphosis of the mussel *Mytilus galloprovincialis* on different macroalgae[J]. Mar Biol, 2007, 152: 1 121-1 132.
- [13] Yvin J C, Chevolot L, Chevolot-Magueur A M, et al. First isolation of jacaraone from an alga, *Delesseria sanguinea*. A metamorphosis inducer of pecten larvae[J]. J Nat Prod, 1985, 48: 814-816.
- [14] Pawlik J R. Chemical induction of larval settlement and metamorphosis in the reef-building tube worm *Phragmatopoma californica* (Sabellariidae: Polychaeta) [J]. Mar Biol, 1986, 91:59-68.
- [15] Coon S L, Bonar D B. Pharmacological evidence that alphas-adrenoceptors mediate metamorphosis of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*[J]. Neuroscience, 1987, 23: 1 169-1 174.
- [16] Pawlik J R. Natural and artificial induction of metamorphosis of *Phragmatopoma Lapidosa Californica* (Polychaeta: Sabellariidae), with a critical look at the effects of bioactive compounds on marine invertebrate larvae[J]. Bull Mar Sci, 1990, 46(2): 512-536.
- [17] Hadfield M G, Meleshkevitch E A, Boudko D Y. The apical sensory organ of a gastropod veliger is a receptor for settlement cues[J]. Biol Bull, 2000, 198: 67-76.
- [18] Dobretsov S V, Qian P Y. Pharmacological induction of larval settlement and metamorphosis in the blue mussel *Mytilus edulis* L.[J]. Biofouling, 2003, 19: 57-63.
- [19] García-Lavandeira M, Silva A, Abad M, et al. Effects of GABA and epinephrine on the settlement and metamorphosis of the larvae of four species of bivalve mollusks[J]. J Exp Mar Biol Ecol, 2005, 316: 149-156.
- [20] Yu X J, Yan Y, Gu J D. Attachment of the biofouling bryozoan *Bugula neritina* larvae affected by inorganic and organic chemical cues[J]. Int Biodeterior Biodegrad, 2007, 60: 81-89.
- [21] 柯才焕. 海产贝类幼体附着和变态的化学诱导研究进展[J]. 海洋通报, 1993, 12(3): 107-116.
- [22] 李成华, 李太武, 尤仲杰. 我国海产贝类附着变态的化学诱导研究进展[J]. 水产科学, 2003, 22(5): 47-49.
- [23] Coon S L, Bonar D B, Weiner R M. Induction of settlement and metamorphosis of the pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg), by L-DOPA and catecholamines [J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1985, 94: 211-221.
- [24] Hirata K Y, Hadfield M G. The role of choline in metamorphic induction of *Phestilla* (Gastropoda, Nudibranchia)[J]. Comp Biochem Physio, 1986, 84C: 15-21.
- [25] Satuito C G, Natoyama K, Yamazaki M, et al. Induction of mtamorphosis in the Pediveliger larvae of the mussel *Mytilus galloprovincialis* by neuroactive compounds[J]. Fish Sci, 1999, 65: 384-389.
- [26] 张涛, 阙华勇, 盖明礼, 等. 化学物质对墨西哥湾扇贝幼虫变态的诱导[J]. 动物学杂志, 2003, 38(4): 66-71.
- [27] Okamoto K, Watanebe A, Watanabe N, et al. Induction of larval metamorphosis in Serpulid Polychaetes by L-DOPA and catecholamines[J]. Fish Sci, 1995, 61: 69-74.
- [28] 柯才焕, 李少菁, 李复雪, 等. 儿茶酚胺对翡翠贻贝幼体附着和变态的诱导[J]. 厦门大学学报, 1995, 34(6): 975-981.
- [29] Matsuura H, Yazaki I, Okino T. Induction of larval metamorphosis in the sea cucumber *Apostichopus japonicus* by neurotransmitters[J]. Fish Sci, 2009, 75: 777-783.
- [30] Feng D Q, Huang Y, Ke C H, et al. Settlement and metamorphosis of *Styela canopus* Savigny larvae in response to some neurotransmitters and thyroxin[J]. Acta Oceanol Sin, 2006, 25: 90-97.
- [31] Hadfield M G. Settlement requirements of molluscan larvae: New data on chemical and genetic roles[J]. Aquaculture, 1984, 39: 283-298.
- [32] Zhao B, Zhang S, Qian P Y. Larval settlement of the silveror goldlip pearl oyster *Pinctada maxima* (Jameson) in response to natural biofilms and chemical cues[J]. Aquaculture, 2003, 220: 883-901.
- [33] Yamamoto H, Tachibana A, Kawaii S, et al. Serotonin involvement in larval settlement of the barnacle, *Balanus amphitrite* [J]. J Exp Zool, 1996, 275: 339-345.

- [34] Swanson R L, Williamson J E, de Nys R, et al. Induction of settlement of larvae of the sea urchin *Holopneustes purpurascens* by histamine from a host alga[J]. Biol Bull, 2004, 206: 161-172.
- [35] Morse D E, Hooker N, Duncan H. γ -aminobutyric acid, a neurotransmitter, induces planktonic abalone larvae to settle and begin metamorphosis[J]. Science, 1979, 20491: 407-410.
- [36] Baloun A J, Morse D E. Ionic control of settlement and metamorphosis in larval *Haliotis Rufescens* (Gastropoda) [J]. Biol Bull, 1984, 167: 124-138.
- [37] Mishra J K, Kitamura H. The effects of mono-amino acids on larval settlement of the barnacles, *Balanus amphitrite* Darwin[J]. Biofouling, 2000, 14: 299-303.
- [38] Jin T, Qian P Y. Effect of amino acids on larval metamorphosis of the polychaete *Hydroides elegans*[J]. Mar Ecol Prog Ser, 2004, 267: 209-218.
- [39] Rittschof D, Maki J, Mitchell R, et al. Ion and neuropharmacological studies of barnacle settlement[J]. Neth J Sea Res, 1986, 20: 269-275.
- [40] Pechenik J A, Cochrane D E, Li W, et al. Nitric oxide inhibits metamorphosis in larvae of *Crepidula fornicata*, the slippershell snail[J]. Biol Bull, 2007, 213: 160-171.
- [41] Spindler K D, Müller W A. Induction of metamorphosis by bacteria and by a lithium-pulse in the larvae of *Hydractinia echinata* (Hydrozoa)[J]. Wilhelm Rouxs' Arch, 1972, 169: 271-280.
- [42] Yool A J, Grau S M, Hadfield M G, et al. Excess potassium induces larval metamorphosis in four marine invertebrate species[J]. Biol Bull, 1986, 170: 255-266.
- [43] 柯才焕, 李少菁, 李复雪, 等. 翡翠贻贝幼体附着和变态的离子控制[J]. 海洋与湖沼, 1998, 29(2): 128-134.
- [44] Cameron R A, Tosteson T R, Hensley V. The control of sea urchin metamorphosis: ionic effects (potassium /calcium /magnesium /microbtal films) [J]. Develop Growth Differ, 1989, 31: 589-594.
- [45] Müller W A, Buchal G. Metamorphose-induktion bei planularlarven . Induction durch monovalente: die bedeutung des gibbs-donnan-verhältnisses und der Na^+/K^+ -ATPase[J]. Wilhelm Rouxs' Arch, 1973, 173: 122-135.
- [46] Woollacott R M, Hadfield M G. Induction of metamorphosis in larvae of a sponge[J]. Invertebr Biol, 1996, 115: 257-262.
- [47] Carpizo-Ituarte E, Hadfield M G. Stimulation of metamorphosis in the polychaete *Hydroides elegans* Haswell (Serpulidae)[J]. Biol Bull, 1998, 194: 14-24.
- [48] Hermann K. Induction and regulation of metamorphosis in planktonic larvae: *Phoronis mülleri* (Tentaculata) as archetype[J]. Helgol Wiss Meeresunters, 1995, 49: 255-281.
- [49] Fitt W K, Coon S L. Evidence for ammonia as a natural cue for recruitment of oyster larvae to oyster beds in a Georgia salt marsh[J]. Biol Bull, 1992, 182: 401-408.
- [50] Cuomo M C. Sulphide as a larval settlement cue for *Capitella* sp. I[J]. Biogeochemistry, 1985, 1: 169-181.
- [51] Pennington J T, Hadfield M G. Larvae of a nudibranch mollusc (*Phestilla sibogae*) metamorphose when exposed to common organic solvents[J]. Biol Bull, 1989, 177: 350-355.
- [52] Bonar D B. Molluscan metamorphosis: a study in tissue transformation[J]. Amer Zool, 1976, 16: 573-591.
- [53] Faimali M, Falugi C, Gallus L, et al. Involvement of acetyl choline in settlement of *Balanus amphitrite*[J]. Biofouling, 2003, 19: 213-220.
- [54] Bonar D B, Coon S L, Walch M, et al. Control of oyster settlement and metamorphosis by endogenous and exogenous chemical cues[J]. Bull Mar Sci, 1990, 46(2): 484-498.
- [55] 柯才焕, 李少菁, 李复雪, 等. 僧帽牡蛎幼体变态的受体实验研究[C]//首届厦门市青年学术讨论会论文集. 厦门: 厦门大学出版社, 1995: 62-66.

(本文编辑: 谭雪静)