

微生物膜对海洋无脊椎动物幼体附着变态的影响研究

A review on the role of marine biofilms on larval settlement and metamorphosis of marine invertebrates

杨金龙^{1,2}, 王 冲¹, 顾忠旗³, 李一峰¹, 包卫洋⁴, 沈和定¹

(1. 上海海洋大学 水产与生命学院, 上海 201306; 2. 上海海洋大学 海洋科学研究院, 上海 201306; 3. 浙江嵊泗县海洋科技开发服务中心, 浙江 舟山 202450; 4. 中国海洋大学 教育部海水养殖重点实验室, 山东 青岛 266003)

中图分类号: Q958

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2012)08-0116-06

一般来说,一旦把表面洁净的载玻片等附着基浸入海中,在数分钟到数小时内,该附着基的表面将迅速形成微生物膜^[1]。起初,各种有机物会吸附在附着基的表面,进而引起附着基表面的电荷变化。随后,海洋细菌开始在该基质上附着和繁殖,并分泌胞外多糖类等有机物,在附着基的表面上形成细菌黏膜^[1-2]。由于细菌分解有机物产生 CO₂、NH₃,附着硅藻、原生动物以及其他微细藻类开始在基质上附着,最终形成微生物膜^[1-3]。

微生物膜在许多海洋无脊椎动物幼体的附着和变态过程中起着极其重要的作用。研究表明微生物膜可以促进贻贝、海胆等海洋无脊椎动物幼体完成附着和变态^[4-6],同时也能抑制多毛类、藤壶、海鞘等海洋无脊椎动物幼体的附着和变态^[7-9]。不同种类的幼体对微生物膜的反应也不尽相同。此外,海洋无脊椎动物幼体对不同微生物膜的日龄、密度、群落结构、代谢活动及其代谢产物做出不同反应^[6, 10-12]。

迄今为止,从不同角度总结微生物膜与海洋无脊椎动物幼体附着和变态的相互关系的综述报道已有不少^[12-15]。作者主要对微生物膜的特性、其对海洋无脊椎动物幼体附着和变态的诱导以及抑制作用进行综述,并对今后该领域的研究前景进行展望。

1 微生物膜的生物学特性

1.1 微生物膜的日龄

野外研究表明,除部分种类外,许多海洋无脊椎动物幼体的附着明显与微生物膜的日龄相关;例

如,在1周内,随着微生物膜日龄的增加,幼体附着率随之上升^[16]。室内实验同样证明海洋无脊椎动物幼体能在微生物膜的诱导下完成附着和变态,且微生物膜诱导活性在30日内随日龄的增加而升高^[6]。一般来说,微生物膜的日龄与微生物膜厚度或细菌密度有关,且细菌密度是微生物膜形成过程是否已稳定的指示物之一^[15]。

1.2 主要构成生物——附着细菌和底栖硅藻

1.2.1 附着细菌

任何固体只要其表面与水接触,细菌便会迅速附着于其表面^[17],形成细菌黏膜,并最终形成微生物膜。因而,各种海洋附着细菌是微生物膜的重要构成生物之一。在不同微生物膜构成中,细菌的群落结构和生态功能已成为目前研究的热点之一^[18]。不同盐度、温度、潮汐以及溶氧等环境因素下,海洋微生物膜中的细菌群落结构也不尽相同^[19-21]。研究表明,海洋附着细菌的优势类群随取样海区生态环境的不同存在显著性差异。例如,在青岛崂山周边海域中,弧菌属为优势类群,其次为假单胞菌属、无色杆菌属、气单胞菌属和黄杆菌属等^[22]。在小麦岛试验海区研究发现,气单胞菌属为优势类群^[23]。在厦门西海域发现以假单胞菌属为优势类群,占细菌组成的

收稿日期: 2011-09-25; 修回日期: 2011-12-16

基金项目: 上海市教委创新项目(10YZ123); 上海市晨光计划项目(09CG54); 上海市科技启明星项目(10QA1403200); 上海市优秀项目基金(090002); 上海海洋大学博士启动基金项目

作者简介: 杨金龙(1980-), 男, 山东烟台人, 副教授, 博士, 主要从事海洋贝类幼体生物学、海洋化学生态学及分子微生物学等方面的研究, 电话: 021-61900440, E-mail: jlyang@shou.edu.cn

23%, 其次为棒状杆菌属、弧菌属、葡萄球菌属、微球菌属、肠杆菌属、气单胞菌属、无色杆菌属及乳杆菌属等^[24]。关于海洋细菌附着的机理的研究已有很大的进展。研究表明, 胞外聚合物和细菌鞭毛的有无和数量影响海洋细菌的附着^[25]。同时, 表面的物理化学特性, 如亲水性、电荷、极性基团的有无, 以及营养物的丰富度也影响到这一过程^[25]。

1.2.2 底栖硅藻

除了海洋附着细菌外, 底栖硅藻是海洋微生物膜极为重要构成生物之一。对于阳光可以辐射到的表面来说, 其表面底栖硅藻在微生物膜中占有相当大的覆盖率, 这可能与硅藻细胞比细菌大的缘故^[26]。研究发现, 舟形藻属中的半裸舟形藻(*Navicula seminulum*)、盔状舟形藻(*N. corymbosa*)及小型舟形藻(*N. parva*)具有很强的附着能力^[26-27]。此外, 卵形藻属、菱形藻属、新月藻属及双眉藻属等底栖硅藻也是经常从潮间带、动物表面及沉积物被分离和培养^[26-28]。关于硅藻在固相表面的附着机理的研究已取得一些进展。硅藻的胞外聚合物(extracellular polymeric substance, EPS)影响和调控硅藻细胞在固相表面附着和滑行行为^[29-30]。例如, 不同时期的舟形藻属细胞在石英、污损释放涂料表面上的脱附功能与固相的表面性质及细胞自身的生长状态没有关系, 表明细胞在固相表面的附着特性主要由细胞EPS决定。

1.3 胞外聚合物

胞外聚合物是由微生物中的细菌和硅藻等分泌于体外的一些高分子聚合物, 因而其在微生物的微观环境里, 作为一种结构媒介物, 调控微生物膜的物理特性^[15]。具体来说, 微生物膜是细菌、硅藻等微生物细胞构成的一个群落, EPS或覆盖于这些细胞的表面, 或在其周围, 起着调控微生物细胞活性以及保护细胞免受外界环境影响的作用^[15]。

1.4 群体感应

细菌通过产生和分泌小分子量化学信号分子相互交流, 并感知自身或其他细菌的细胞群体密度的变化, 当群体密度达到一定的阈值, 信号分子将启动菌体中特定基因的表达, 改变和协调细胞间的行为, 这一现象称为群体感应(Quorum Sensing, QS)^[31-32]。细菌的群体感应影响微生物膜的形成、群落结构的变化以及微型生物个体的分布等^[33]。

2 微生物膜对海洋无脊椎动物幼体附着变态的影响

微生物膜在许多海洋无脊椎动物幼体的附着变态过程中起着极其重要的作用^[12-14]。一方面, 由于微生物膜对鲍鱼等养殖经济品种幼体的附着变态有着良好诱导效果, 已被应用于生产。另一方面, 微生物的代谢产物或粗提物具有抑制海洋无脊椎动物幼体附着变态的作用, 被认为海洋天然防污产物的重要来源之一。通过海洋化学生态学实现海洋污损生物的防除的研究, 已经成为当前新的研究热点。

2.1 诱导作用

许多海洋无脊椎动物幼体能对各种微生物膜作出反应, 并被诱导完成附着变态。这些无脊椎动物的研究主要集中在具有重要经济价值的种类或是由于其大量附着而引起经济损失的物种。

自然微生物膜的日龄^[5-6, 34]、群落结构^[35]、胞外多糖^[20]以及其他的一些代谢产物^[36]等对这些海洋无脊椎动物幼体的附着变态有着不同程度的影响。此外, 微生物膜中的细菌和硅藻密度也与幼体的附着变态密切相关^[6, 37], 一些研究结果表明微生物膜中细菌的生死影响海洋无脊椎动物幼体附着变态的诱导活性^[5-6]。

细菌黏膜诱导多毛类、贻贝、牡蛎、藤壶、海鞘等幼体附着和变态的研究已有大量报道。例如, Unabia等^[38]研究发现华美盘管虫(*Hydroides elegans*)幼体喜欢附着于附有微生物膜的表面而非洁净的表面; 并且从微生物膜分离出34株细菌, 其中11株成功诱导了华美盘管虫幼体的附着变态。张朝霞等^[24]的研究表明无色杆菌属H-13明显促进冠瘤海鞘(*Styela canopus* Savigny)幼体的附着和变态。Huggett等^[39]从石灰藻表面分离出250株细菌并调查其对澳大利亚海胆(*Haliotis erythrogramma*)幼体附着变态的影响, 研究表明在众多具有诱导活性的细菌中, 假交替单胞菌属(*Pseudoalteromonas*)占主导地位。Bao等^[40]从具有诱导活性的自然微生物膜中分离出各株细菌, 并对其活性进行了调查, 发现仅交替单胞菌属(*Alteromonas* sp.1)具有诱导紫贻贝(*Mytilus galloprovincialis*)幼体附着变态的活性, 在细菌密度 $10^4 \sim 4.6 \times 10^7$ 个/cm²范围内, 其诱导活性随细菌密度的增高而上升。

关于硅藻黏膜对海洋无脊椎动物幼体附着变态的研究也有一些报道。Ito等^[41]对各种硅藻对刺参幼

体的附着变态影响进行了调查,结果表明舟形藻属(*Navicula*)、双眉藻属(*Amphora*)、曲壳藻属(*Achnanthes*)以及菱形藻属(*Nitzschia*)等硅藻能诱导刺参幼体附着变态,且可作为变态后稚参的良好饵料。Harder^[42]从具有诱导活性的自然微生物膜中分离出 32 种硅藻并对其活性进行了测试,研究结果发现 13 种硅藻对华美盘管虫的幼体表现出不同程度的附着诱导活性,其余的 19 种硅藻则对幼体的附着无任何影响。柯才煊等^[43]研究发现附着性硅藻特别是卵形藻能有效诱导盘鲍(*Haliotis discus discus*)幼体的附着。郭峰^[44]从自然微生物膜中分离出 7 株硅藻,发现爪哇曲壳藻亚缢变种(*Achnanthesjovanica* var. *subconstricta*)对杂色鲍(*Haliotis diversicolor*)幼体附着变态的诱导效果最佳。Jouuchi 等^[45]对微生物膜中的硅藻进行了分离和活性测定,结果表明多枝舟形藻(*Navicula ramosissima*)对纹藤壶(*Amphibalanus amphitrite*)幼体具有最为显著的附着诱导活性,且其活性随多枝舟形藻的密度增加而升高。

大量研究表明诱导海洋无脊椎动物幼体的附着变态的化学信号物质主要是来源于细菌或硅藻中的水溶性代谢产物、表面特征相关的物质以及易挥发性物质等。例如,太平洋牡蛎(*Crassostrea gigas*)幼体对 5 种细菌的代谢产物做出附着反应^[46]。多毛类右旋管虫(*Janua brasiliensis*)幼体的附着变态则被认为由细菌表面相关的胞外多糖引起,而与细菌的水溶性代谢产物并无关系^[47]。紫贻贝(*M. galloprovincialis*)幼体的附着变态的研究表明水溶性代谢产物仅能诱导幼体的附着,幼体却难以完成变态过程;只有在水溶性代谢产物和细菌表面特征的活性物质的共同作用下,幼体才能完成附着变态^[40]。到目前为止,从微生物膜所分离和鉴定天然诱导物还很少,如脂溶性物质、氨基酸类、寡肽、复合糖类、羟基糖等^[47-50]。因而,许多学者把目光转向了人工诱导物,通过模拟天然产物的作用机制,以加深其附着机理的研究^[51-55]。例如, Yang 等^[53, 55]发现肾上腺素受体可能存在紫贻贝幼体体内,并调控幼体附着变态行为。研究表明,海洋无脊椎动物幼体需通过外源性化学感受器才能感知外界环境因子,并将这些因子转化成神经或荷尔蒙调控的内源性过程,从而推动其附着变态过程的完成^[56]。

2.2 抑制作用

除了能诱导许多海洋无脊椎动物幼体的附着变

态外,微生物膜还能有效抑制许多海洋无脊椎动物、特别是污损生物幼体的附着变态。

微生物膜中的细菌明显抑制了许多海洋无脊椎动物幼体的附着变态。例如,海洋细菌 *Deleya marina* 能有效抑制纹藤壶^[57](*Balanus amphitrite*)幼体的附着。Holmström 等^[58]对假交替单胞菌属 *Pseudoalteromonas* 的 10 种细菌与华美盘管虫(*H. elegans*)和纹藤壶(*B. amphitrite*)的附着变态的相互关系进行了调查研究,结果表明海洋细菌 *P. citrea* 和 *P. ulvae* 均能有效抑制华美盘管虫(*H. elegans*)和纹藤壶(*B. amphitrite*)幼体的附着。尽管海洋细菌 *P. rubra* 能有效抑制华美盘管虫(*H. elegans*)幼体的附着,却对纹藤壶(*B. amphitrite*)幼体的附着无任何抑制效果^[58]。Dobretsov 和 Qian^[20]从不同水层的微生物膜中分离出多株海洋细菌,发现潮间带微生物膜中分离出来的海洋细菌中的大多数能有效抑制多室草台虫(*Bugula neritina*)幼体附着。徐怀恕等^[22]发现部分海洋细菌能明显抑制海湾扇贝(*A. irradians*)幼体的附着。张朝霞等^[24]的研究结果表明弧菌属的 H-4 海洋附着细菌能有效抑制海鞘幼体的附着和变态。到目前为止,尽管多种海洋细菌能有效抑制海洋无脊椎动物幼体的附着和变态,但海洋细菌分类与其抑制幼体附着变态活性关系尚未得知^[9]。最初,一些学者认为假交替单胞菌属抑制海洋无脊椎动物幼体的附着变态^[58]。后来,研究表明弧菌属、交替单胞菌属、黄杆菌属、假单胞菌属、微球菌属及卵菌属等许多菌属均对幼体的附着表现出显著地抑制性效果^[59-61]。

迄今为止,关于海洋微生物膜中的硅藻对海洋无脊椎动物幼体附着变态的抑制效果研究鲜有报道。Jouuchi 等^[45]从海洋微生物膜中分离出 23 种硅藻,并调查了其对纹藤壶(*A. amphitrite*)幼体的附着影响,发现来自 7 个不同属的 9 种硅藻均能有效抑制纹藤壶幼体的附着,该研究表明其抑制幼体附着活性与特定硅藻属无直接关系。

尽管海洋微生物膜或海洋细菌中的化学物质能有效抑制多室草台虫^[62](*B.neritina*)、华美盘管虫^[63](*H. elegans*)、纹藤壶^[64](*B. amphitrite*)等幼体的附着和变态,然而到目前为止,分离出具有抑制海洋无脊椎动物幼体附着的防污活性物质仍然很少^[64]。例如, Kon-Ya 等^[64]从交替单胞菌属(*Alteromonas* sp.)分离出的泛醌能有效抑制纹藤壶幼体附着。近来, Dobretsov 等^[62]从深海细菌依氏假交替单胞菌(*Pseudoalteromonas issachenkonii*)分离出一种蛋白酶,

这种蛋白酶在 1 $\mu\text{g/L}$ 的低浓度下能有效抑制多室草台虫(*B. neritina*)幼体的附着,且无任何毒性。因而,来源于海洋微生物膜中的蛋白酶,作为对环境友好、高效无毒的防污剂,在未来可能替代 TBT 等有毒防污试剂,具有巨大的潜在发展前景。关于酶类在生物附着或防污方面的作用机理已有一些报道^[65-66]。例如,酶类可能对生物的附着产生抗性,从而抑制其附着^[66]。同时,酶类可以降解微生物膜基质上的聚合物^[65],促进基质表面的防污涂料的释放,抑制基质表面附着过程中细胞间的交流^[66]。

群体感应抑制剂(Quorum Sensing Inhibitor)直接抑制细菌的生长以及微生物膜的形成,从而间接影响或抑制海洋无脊椎动物幼体的附着变态^[33]。例如,Dobretsov 等^[33]调查了三氯生等 3 种群体感应抑制剂对自然微生物膜的影响,同时探讨了这些微生物膜对华美盘管虫(*H. elegans*)和多室草台虫(*B. neritina*)幼体附着的影响,研究结果表明:在 10^{-3} mol/L,这些抑制剂明显影响细菌密度和群落结构,进而抑制了上述两种海洋无脊椎动物幼体的附着。到目前为止,尽管在其他领域大量的群体感应抑制剂已经被分离和纯化^[32],然而在海洋污损生物方面的研究工作仍然很少。

3 研究展望

海洋微生物膜是影响和控制海洋无脊椎动物幼体附着变态的重要因子之一。利用海洋微生物膜调控海洋无脊椎动物幼体的附着变态过程,对于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具有重要的现实意义,同时对于海洋化学生态学、幼体发育生物学、海洋底栖群落生态学等相关领域科学研究具有重要的理论意义。

迄今为止,关于海洋微生物膜与海洋无脊椎动物幼体附着变态的研究已有大量报道,但仍有一些领域的研究相对较少,应引起重视,建议今后开展:(1)海洋环境变化(如全球变暖和海洋酸化)、海洋微生物膜以及海洋无脊椎动物幼体附着变态的三者间相互关系研究;(2)从海洋微生物膜中进一步分离和纯化高效诱导物质和绿色环保防污剂,利用多种海洋无脊椎动物幼体同时进行诱导或抑制活性测试,最终在野外实验中验证可行性;(3)利用基因组学、蛋白质组学、代谢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原因;同时,利用神经发育生物学和电生理学手段,揭示控制海洋无脊椎动物幼体附着变态的神经信号传导过程。

参考文献:

- [1] Zobell C E, Allen E C. The significance of marine bacteria in the fouling of submerged surfaces [J]. J Bacteriol, 1935, 29: 239-251.
- [2] Bitton G. Encyclopedia of environmental microbiology[M]. New York: Wiley, 2002: 610-619.
- [3] 张晓华. 海洋微生物学 [M]. 青岛: 中国海洋大学出版社, 2007: 271-274.
- [4] Satuito C G, Natoyama K, Yamazaki M, et al. Induction of attachment and metamorphosis of laboratory cultured mussel *Mytilus edulis galloprovincialis* larvae by microbial film [J]. Fish Sci, 1995, 61: 223-227.
- [5] Rahim S A K A, LI J Y, Kitamura H. Larval metamorphosis of the sea urchins, *Pseudocentrotus depressus* and *Anthocidaris crassispina* in response to microbial film [J]. Mar Biol, 2004, 144:71-78.
- [6] 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.
- [7] Maki J S, Rittschof D, Costlow J D, et al. Inhibition of attachment of larval barnacles, *Balanus amphitrite*, by bacterial surface films [J]. Mar Biol, 1998, 97: 199-206.
- [8] Holmström C, Rittschof D, Kjelleberg S. Inhibition of settlement by larvae of *Balanus amphitrite* and *Ciona intestinalis* by a surface-colonizing marine bacterium [J]. Appl Environ Microbiol, 1992, 58:2111-2115.
- [9] Dobretsov S, Qian P Y. The role of epibiotic bacteria from the surface of the soft coral *Dendronephthya* sp. in the inhibition of larval settlement [J]. J Exp Mar Biol Ecol, 2004, 299: 50-55.
- [10] Huang S, Hadfield M G. Composition and density of bacterial biofilms determine larval settlement of the polychaete *Hydroides elegans* [J]. Mar Ecol Prog Ser, 2003, 260: 161-172.
- [11] Lam C, Harder T, Qian P Y. Induction of larval settlement in the polychaete *Hydroides elegans* by extracellular polymers of benthic diatoms [J]. Mar Ecol Prog Ser, 2005, 286: 145-154.
- [12] Wiecek S K, Todd C D. Inhibition and facilitation of settlement of epifaunal marine larvae by microbial films cues [J]. Biofouling, 1998, 12(1-3): 81-118.
- [13] Pawlik J R. Chemical ecology of the settlement benthic

- marine invertebrates [J]. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev*, 1992, 30: 273-335.
- [14] McClintock J B, Baker J B. *Marine chemical ecology* [M]. Boca Raton: CRC Press, 2001:431-461.
- [15] Flemming H C, Murthy P S, Venkatesan, et al. *Marine and industrial biofouling*[M]. Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 2010: 315-328.
- [16] Keough M J, Raimondi P T. Responses of settling invertebrate larvae to bioorganic films: effects of different types of films [J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 1995, 185: 235-253.
- [17] Dang H, Lovell C. Bacterial primary colonization and early succession on surfaces in marine waters as determined by amplified rRNA gene restriction analysis and sequence analysis of 16S rRNA genes [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2000, 66: 467-475.
- [18] Chung H C, Lee O O, Huang Y L, et al. Bacterial community succession and chemical profiles of subtidal biofilms in relation to larval settlement of the polychaete *Hydroides elegans* [J]. *The ISME Journal*, 2010, 4: 817-828.
- [19] Lau S C K, Thiyagarajan V, Cheung S C K, et al. Roles of bacterial community composition in biofilms as a mediator for larval settlement of three marine invertebrates [J]. *Aquat Microb Ecol*, 2005, 38:41-51.
- [20] Dobretsov S, Qian P Y. Facilitation and inhibition of larval attachment of the bryozoan *Bugula neritina* in association with mono-species and multi-species biofilms [J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 2006, 333: 263-274.
- [21] Nocker A, Lepo J E, Martin LL, et al. Response of estuarine biofilm microbial community development to changes in dissolved oxygen and nutrient concentrations [J]. *Microbial Ecol*, 2007, 54: 532-542.
- [22] 徐怀恕, 许兵, 纪伟尚. 扇贝幼虫附着基的细菌组成及其作用 [J]. *水产学报*, 1991, 15 (2):117-123.
- [23] 李会荣, 付玉斌, 李筠, 等. 海洋细菌在不同基质表面微生物粘膜中的组成 [J]. *青岛海洋大学学报*, 2001, 31(3): 401-406.
- [24] 张朝霞, 柯才焕, 冯丹青, 等. 海洋附着细菌对冠瘤海鞘幼体附着和变态的影响 [J]. *海洋学报*, 2005, 27(5): 96-102.
- [25] Lam C, Harder T, Qian P Y. Induction of larval settlement in the polychaete *Hydroides elegans* by extracellular polymers of benthic diatoms [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2005, 286:145-154.
- [26] 邢荣莲, 钱振明, 王长海, 等. 海洋底栖硅藻筛选及其生物学和营养成分分析 [J]. *哈尔滨工业大学学报*, 2008, 40(9): 1495-1500.
- [27] 赵玉明, 田相利. 底栖硅藻种类组成对皱纹盘鲍匍匐幼体和稚鲍生长、存活的影响 [J]. *水产科学*, 2011, 30(3): 144-147.
- [28] 吴瑞, 蓝东兆, 高亚辉, 等. 象山港潮间带底栖硅藻的分布及其与环境关系探讨 [J]. *台湾海峡*, 2008, 27(4): 445-451.
- [29] 李燕, 高亚辉, 李雪松, 等. 海洋硅藻附着研究进展 [J]. *生命科学*, 2008, 20(5): 768-772.
- [30] Molino P J, Wetherbee R. The biology of biofouling diatoms and their role in the development of microbial slimy [J]. *Biofouling*, 2008, 24: 365-379.
- [31] Decho A W, Norman R S, Visscher P T. Quorum sensing in natural environments: emerging views from microbial mats [J]. *Trends Microbiol*, 2010, 18: 73-80.
- [32] Dobretsov S, Teplitski M, Paul V. Mini-review: quorum sensing in the marine environment and its relationship to biofouling [J]. *Biofouling*, 2009, 25:413-427.
- [33] Dobretsov S, Dahms H U, Huang Y, et al. The effect of quorum-sensing blockers on the formation of marine microbial communities and larval attachment [J]. *FEMS Microbiol Ecol*, 2007, 60: 177-188.
- [34] Thompson M F, Nagabhushanam R, Sarojini R, et al. *Recent developments in biofouling control*[M]. New Delhi: Oxford and IBH, 1994: 65-74.
- [35] Qian P Y, Thiyagarajan V, Lau S C K, et al. Relationship between microbial community and the attachment of acorn barnacle *Balanus amphitrite* [J]. *Aquat Microb Ecol*, 2003, 33: 225-237.
- [36] Dobretsov S V. Effects of macroalgae and biofilm on settlement of blue mussel (*Mytilus edulis* L.) larvae [J]. *Biofouling*, 1999, 14: 153-165.
- [37] Wiecek S K, Clare A S, Todd C D. Inhibitory and facilitatory effects of microbial films on the settlement of *Balanus amphitrite amphitrite* larvae [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1995, 119: 221-228.
- [38] Unabia C R C, Hadfield M G. Role of bacteria in larval settlement and metamorphosis of the polychaete *Hydroides elegans* [J]. *Mar Biol*, 1999, 133: 55-64.
- [39] Huggett M J, Williamson J E, de-Nys R, et al. Larval settlement of the common Australian sea urchin *Helicidaris erythrogramma* in response to bacteria from the surface of coralline algae [J]. *Oecologia*, 2006, 149: 604-619.
- [40] Bao W Y, Yang J L, Satuito C G, et al. Larval metamorphosis of the mussel *Mytilus galloprovincialis* in response to *Alteromonas* sp. 1: evidence for two chemical cues? [J]. *Mar Biol*, 2007, 152: 657-666.
- [41] Ito S, Kitamura H. Induction of larval metamorphosis in the sea cucumber *Stichopus japonicus* by periphytic diatoms [J]. *Hydrobiologia*, 1997, 358: 281-284.

- [42] Harder T, Lam C, Qian P Y. Induction of larval settlement in the polychaete *Hydroides elegans* by marine biofilms: an investigation of monospecific diatom films as settlement cues [J]. Mar Ecol Prog Ser, 2002, 229: 105-112.
- [43] 柯才焕, 周时强, 田越, 等. 盘鲍幼体附着诱导的研究 [J]. 台湾海峡, 2001, 20(1): 9-14.
- [44] 郭峰. 生物黏膜与杂色鲍面盘幼体和早期稚贝生态关系的研究 [D]. 厦门: 厦门大学, 2005.
- [45] Jouuchi T, Satuito C G, Kitamura H. Sugar compound products of the periphytic diatom *Navicula ramosissima* induce larval settlement in the barnacle, *Amphibalanus amphitrite* [J]. Mar Biol, 2007, 152: 1065-1076.
- [46] Fitt W K, Labare M P, Fuqua W C, et al. Factors influencing bacterial production of inducers of settlement behavior of larvae of the oyster *Crassostrea gigas* [J]. Microb Ecol, 1989, 17: 287-298.
- [47] Kirchman D, Graham S, Reish D, et al. Bacteria induce settlement and metamorphosis of *Janua (Dexiospira) brasiliensis* Grube (Polychaeta: Spirorbidae) [J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1982, 56: 153-163.
- [48] Harder T, Lau S C K, Dahms H U, et al. Isolation of bacterial metabolites as natural inducers for larval settlement in the marine polychaete *Hydroides elegans* (Haswell) [J]. J Chem Ecol, 2002, 28 (10): 2029-2043.
- [49] Neumann R. Bacterial induction of settlement and metamorphosis in the planula larvae of *Cassiopea andromeda* (Cnidaria: Scyphozoa, Rhizostomeae) [J]. Mar Ecol Prog Ser, 1979, 1: 21-28.
- [50] Szewzyk U, Holmstrom C, Wrangstadh M, et al. Relevance of the exopolysaccharide of marine *Pseudomonas* sp. strain S9 for the attachment of *Ciona intestinalis* larvae [J]. Mar Ecol Prog Ser, 1991, 75: 259-265.
- [51] Coon S L, Bonar D B. Pharmacological evidence that alphas-adrenoceptors mediate metamorphosis of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*[J].Neuroscience,1987, 23: 1169-1174.
- [52] Dahms H U, Jin T, Qian P Y. Adrenoceptor compounds prevent the settlement of marine invertebrate larvae: *Balanus amphitrite* (Cirripedia), *Bugula neritina* (Bryozoa) and *Hydroides elegans* (Polychaeta) [J]. Biofouling, 2004, 20: 313-321.
- [53] 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, NH₄Cl and organic solvents [J]. Biofouling, 2008, 24: 461-470.
- [54] 李一峰, 杨金龙, 包卫洋, 等. 人工诱导物影响海洋无脊椎动物幼体附着变态的研究 [J]. 海洋科学, 2011, 35(10): 102-107.
- [55] Yang J L, Li Y F, Satuito C G, et al. Larval metamorphosis of the mussel *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 in response to neurotransmitter blockers and tetraethylammonium [J]. Biofouling, 2011, 27: 193-199.
- [56] Hadfield M G. Biofilms and marine invertebrate larvae: What bacteria produce that larvae use to choose settlement sites [J]. Annu Rev Mar Sci, 2011, 3: 453-470.
- [57] Maki J S, Rittschof D, Mitchell R. Inhibition of larval barnacle attachment to bacterial films: an investigation of physical properties [J]. Microb Ecol, 1992, 23: 97-106.
- [58] Holmström C, Egan S, Franks A, et al. Antifouling activities expressed by marine surface associated *Pseudoalteromonas* species [J]. FEMS Microbiol Ecol, 2002, 41: 47-58.
- [59] Burgess J G, Boyd K G, Armstrong E, et al. The development of a marine natural product-based antifouling paint [J]. Biofouling, 2003, 19: 197-205.
- [60] Dobretsov S, Dahms H U, Qian P Y. Inhibition of biofouling by marine microorganisms and their metabolites [J]. Biofouling, 2006, 22: 43-54.
- [61] Flemming H C, Murthy P S, Venkatesan R, et al. Marine and Industry Biofouling [M]. Berlin: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2010: 315-328.
- [62] Dobretsov S, Xiong H, Xu Y, et al. Novel antifoulants: Inhibition of larval attachment by proteases [J]. Mar Biotechnol, 2007, 9: 388-397.
- [63] Xu Y, Li H L, Li X C, et al. Inhibitory effects of a branched-chain fatty acid on larval settlement of the polychaete *Hydroides elegans* [J]. Mar Biotechnol, 2009, 11: 495-504.
- [64] Kon-ya K, Shimidzu N, Otaki N, et al. Inhibitory effect of bacterial ubiquinones on the settling of barnacle, *Balanus amphitrite* [J]. Experientia, 1995, 51: 153-155.
- [65] Lequettea Y, Boelsb G, Clarissea M, et al. Using enzymes to remove biofilms of bacterial isolates sampled in the food-industry [J]. Biofouling, 26: 421-431.
- [66] Kristensen J B, Meyer R L, Laursen B S, et al. Antifouling enzymes and the biochemistry of marine settlement [J]. Biotechnology, 2008, 26: 471-480.

(本文编辑: 梁德海)