

O papel do biofilme bacteriano no acoplamento bentopelágico, durante o processo de bioincrustação¹

Vanessa Ochi Agostini²
Alexandre José Macedo³
Erik Muxagata⁴

Resumo

A bioincrustação é um processo aquático que envolve a acumulação de bactérias, vírus, fungos, microalgas, protozoários, invertebrados e urocordados em substratos consolidados. A colonização desses organismos depende da interação entre os ambientes planctônico e bentônico. Apesar desses ambientes representarem compartimentos distintos, existe um fluxo vertical de energia, matéria e organismos acoplando os processos ocorridos na coluna d'água e no substrato. Dessa forma, a bioincrustação contribui com a diversidade e com a produtividade biológica local. Em contrapartida, também representa um problema econômico, devido aos danos causados a estruturas oceânicas construídas pelo homem (e.g., embarcações). Os fatores que influenciam a colonização de organismos em substratos consolidados não são bem entendidos, sendo sugerido o potencial planctônico, velocidade de fluxo, características do substrato e a composição da comunidade residente como fatores primordiais. Nessa revisão, são discutidos os fatores físicos, químicos e biológicos associados à bioincrustação marinha, com ênfase no papel do biofilme bacteriano para o desencadeamento da sucessão ecológica (sequência de colonização).

Palavras-chave: Ambiente marinho. Substrato consolidado. Plâncton.

Abstract

Biofouling is an aquatic process that involves the accumulation of bacteria, viruses, fungi, microalgae, protozoa, invertebrates and urochordates on hard substrates. The colonization of these organisms depends on the interaction between the planktonic and benthic environments. Although these environments represent distinct compartments, there is a vertical flow of energy, matter and organisms coupled to the processes occurring in water column and on substrate. In this way, biofouling contributes to diversity and local biological productivity. On the other hand, it also represents an economic problem due to damage to structures built by man (e.g., vessels). The factors that influence the organisms' colonization on hard substrates are not well understood, suggesting the planktonic potential, flow velocity, substrate characteristics, and the resident community composition as primordial factors. In this review, we discuss the physical, chemical and biological factors associated with marine biofouling, with emphasis on the role of bacterial biofilm in triggering ecological succession (colonization sequence).

Keywords: Marine environment. Hard substrate. Plankton.

¹ Esta pesquisa teve suporte da FAPERGS-PRONEM (16/2551-000244-4) e do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq-141217/2014-6).

² Doutora em Oceanografia Biológica pela Universidade Federal do Rio Grande (FURG), Rio Grande, RS, Brasil. Bolsista CNPq. Pós-doutoranda pelo Programa de Pós-Graduação em Oceanografia Física, Química e Geológica, FURG. Bolsista PNPd-CAPES. E-mail: nessaochi@gmail.com

³ Doutor em Microbiologia pela Helmholtz Centre for Infection Research, Braunschweig, Alemanha. Professor responsável pelo Laboratório de Biofilmes e Diversidade Microbiana da Faculdade de Farmácia e Centro de Biotecnologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre, RS. E-mail: alexandre.macedo@ufrgs.br

⁴ PhD pela University of Southampton, Southampton, Inglaterra. Professor responsável pelo Laboratório de Zooplâncton do Instituto de Oceanografia, FURG. E-mail: e.muxagata@mail.com

1 Introdução

A bioincrustação – *biofouling* – refere-se ao processo de acumulação de depósitos biológicos, associados diretamente (organismos incrustantes e sedentários) ou indiretamente (organismos vágeis) a substratos consolidados naturais, como rochas, conchas e organismos ou, ainda, a substratos consolidados artificiais como quebra-mares, embarcações e plataformas (SCHEER, 1945; WAHL, 1989) expostos ao ambiente aquático. A sequência dos depósitos biológicos no substrato caracteriza a sucessão ecológica, sendo dependente da interação entre o plâncton e o bentos (AGOSTINI, 2018).

O plâncton refere-se à comunidade de organismos flutuantes ou à deriva na coluna de água que possuem pouca ou nenhuma capacidade de locomoção, incluindo o bacterioplâncton (*i.e.*, bactérias), micoplâncton (*i.e.*, fungos), fitoplâncton (*i.e.*, microalgas), protozooplâncton (*i.e.*, protozoários e alveolados heterotróficos), metazooplâncton (*i.e.*, metazoários), até mesmo esporos de plantas e agentes infecciosos (*i.e.*, virioplâncton) (AGOSTINI *et al.*, 2017c; HAECKEL, 1893). Enquanto o bentos se refere à comunidade de organismos, associados a fundos inconsolidados (*e.g.*, lama, areia) ou consolidados (*e.g.*, rochas, calcário). Essa comunidade pode estar fixa ou móvel no substrato, incluindo bactérias, fungos, microalgas (*i.e.*, perífiton), protozoários, alveolados heterotróficos, macroalgas, plantas vasculares (*e.g.*, macrófitas, fanerógamas), metazoários (*i.e.*, invertebrados e vertebrados), além dos vírus (AGOSTINI *et al.*, 2017c; HAECKEL, 1893).

Apesar dos ambientes planctônico e bentônico representarem compartimentos distintos, existe um fluxo vertical de energia, matéria e organismos acoplando os processos ocorridos na coluna d'água e no substrato (PROVOOST *et al.*, 2013). Este fluxo, que pode ocorrer nas duas direções, é conhecido como acoplamento bento-pelágico (pelágico-bentônico, planctônico-bentônico, bentônico-planctônico). O

processo de bioincrustação é uma das formas de acoplamento, contribuindo para a diversidade e produtividade biológica local e fornecendo recursos valiosos explorados pela pesca e pelo turismo (SCHNACK-SCHIEL; ISLA, 2005).

Em contrapartida, a bioincrustação também representa um grande problema econômico devido aos danos causados a estruturas oceânicas construídas pelo homem. Em embarcações, aumentam o peso e diminuem a flutuabilidade e o hidrodinamismo, causando maior consumo de combustível e, conseqüentemente, maior poluição ambiental (CALLOW; CALLOW, 2011; YOUNGLOOD *et al.*, 2003). Essa comunidade pode ainda causar entupimento, maximização do desgaste pela erosão em tubulações marítimas e também deixar os cabos submarinos quebradiços, reduzindo sua durabilidade (LANDOULSI *et al.*, 2011; OZKAN; BERBEROGLU, 2013). Conforme Videla (2002) e Messano *et al.* (2008), o desenvolvimento da bioincrustação é um dos fatores que tornam a água do mar um meio mais corrosivo (*i.e.*, biocorrosão), promovendo a deterioração acelerada de estruturas. As instalações fixas como plataformas: píeres e docas, são grandemente prejudicadas por esse fenômeno (GAMA *et al.*, 2009). Estima-se que, em escala global, os prejuízos anuais com a bioincrustação sejam na ordem de quinze bilhões de dólares, incluindo gastos com a prevenção, manutenção e consumo de combustível (AZIS *et al.*, 2001). Como alternativa, atualmente, são aplicadas tintas anti-incrustantes às superfícies das estruturas oceânicas artificiais. No entanto, são seletivas, necessitam de manutenção periódica e são altamente tóxicas (AGOSTINI, 2018). Por esse motivo, trabalhos vêm sendo desenvolvidos, a fim de se encontrar alternativas à aplicação dessas tintas que evitem o estabelecimento, principalmente do meroplâncton em substratos consolidados artificiais. A seleção de um conjunto de fatores que afetem negativamente a colonização de organismos pode ser uma alternativa, embora alguns autores sugiram a inibição do biofilme bacteriano como o principal fator para

a interrupção do processo de bioincrustação (AGOSTINI *et al.*, 2017b, 2018; YU *et al.*, 2010; ZHAO *et al.*, 2003).

Devido à importância ecológica e econômica da bioincrustação e a falta de estratégias anti-incrustantes satisfatórias e seguras, a presente revisão tem como objetivo discutir diferentes fatores associados à colonização do meroplâncton no ambiente bentônico, as quais podem elucidar novas estratégias inibitórias eficientes e atóxicas.

2 O processo de bioincrustação

O processo de bioincrustação consiste na adsorção de moléculas orgânicas na superfície

submersa no ambiente aquático e na colonização dela por espécies pioneiras de micro-organismos que formam um biofilme e, com a progressão da sucessão, ocorre o estabelecimento dos macro-organismos (MARTÍN-RODRÍGUEZ *et al.*, 2015).

Esse processo é dinâmico e inicia com uma fina película (20-80 nm), logo após, a exposição do substrato ao meio, formada por meio da deposição de íons inorgânicos e compostos orgânicos de massa molecular, relativamente elevada. Esse filme altera as cargas eletrostáticas e a superfície do material, facilitando a sua colonização por organismos (figura 1a) (BEECH *et al.*, 2005).

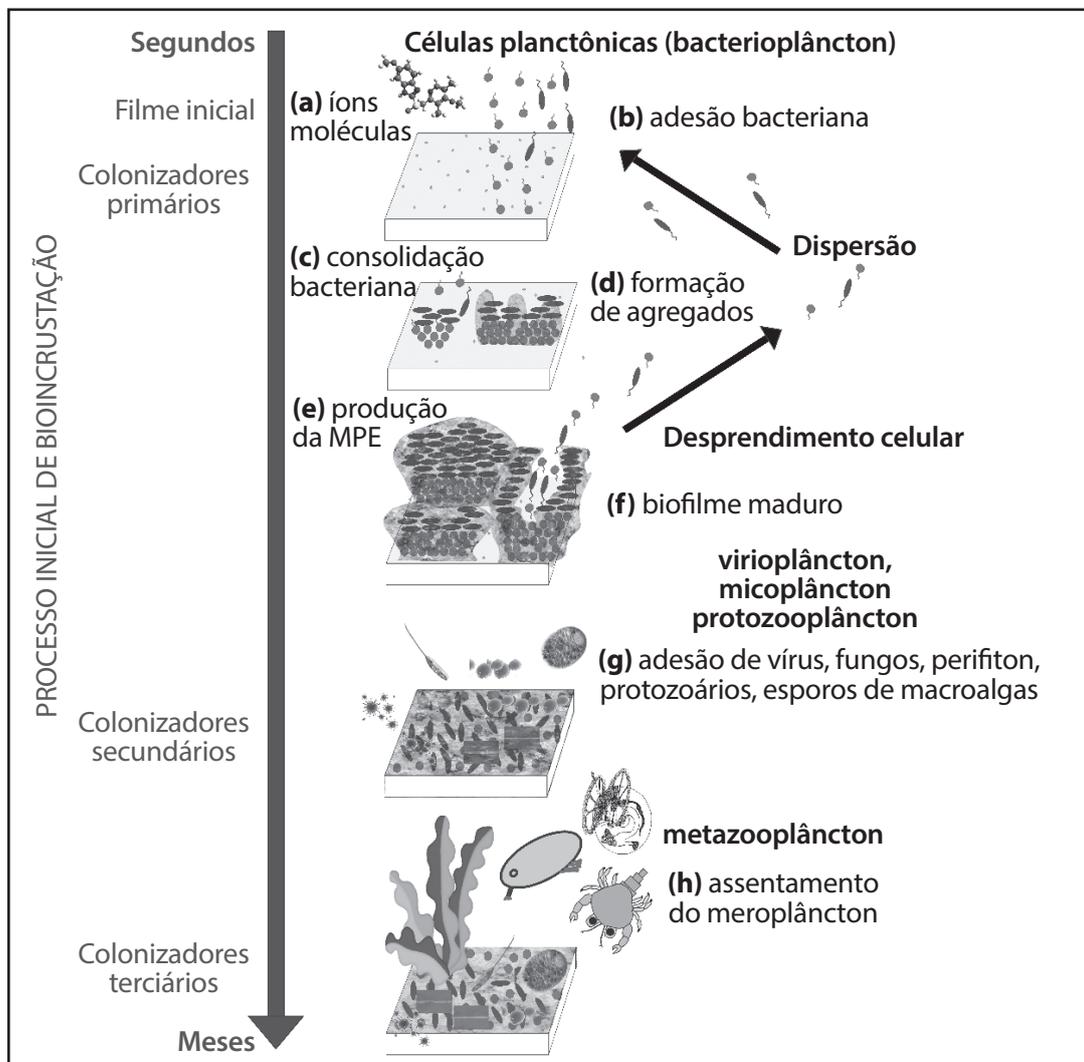


Figura 1 - Processo inicial de bioincrustação, a partir da acumulação química e adesão bacteriana ao assentamento do meroplâncton. MPE = Matriz Polimérica Extracelular
 Fonte: modificado de Agostini *et al.* (2017b).

A película inicial formada disponibiliza nutrientes e afeta a natureza da interação de proteínas e células com a superfície do substrato (MOLINO *et al.*, 2009). Dessa forma, por meio das interações físico-químicas ocorre a adesão das bactérias heterotróficas (*e.g.*, Proteobacteria) (figura 1b), as quais se agregam à superfície, através de filamentos de adesão (fimbrias) (figura 1c), consolidando a adesão (figura 1d). Posteriormente, ocorre a adesão de bactérias autotróficas (*e.g.*, Cyanobacteria). Essa alteração do estado planctônico para o bentônico induz uma mudança fenotípica e a secreção de uma matriz polimérica extracelular (MPE), composta por biomoléculas e água, que atua como revestimento (figura 1e) (AGOSTINI, 2018; MOLINO *et al.*, 2009; VIDELA, 2002).

Envolvidas pela MPE, as bactérias estão arrançadas sistematicamente, sendo reguladas por genes que resultam na formação, multiplicação e espalhamento do biofilme maduro, o qual, nesse estágio, inicia os processos de desprendimento e de dispersão (figura 1f) (BRIDIER *et al.*, 2014).

No ambiente marinho, após o desenvolvimento do biofilme inicial, vírus, fungos, microalgas, protozoários, alveolados heterotróficos e esporos de macroalgas começam a aderir-se à superfície (figura 1g), sendo caracterizados como colonizadores secundários. A associação de vírus no substrato pode ser associada à presença de hospedeiros em abundância, principalmente bactérias (RIEMANN; GROSSART, 2008). Já os fungos aderem-se à superfície, utilizando proteínas específicas (OBERBECKMANN *et al.*, 2016). Como a maioria das microalgas carece de flagelos, elas não podem se aproximar ativamente do substrato, sendo assim, a colonização se dá por meio de efeitos de gravidade (KIORBOE, 1993) e correntes (FINLAY *et al.*, 2002). As microalgas bentônicas mais abundantes são

as diatomáceas, as quais formam uma MPE (CHIOVITTI *et al.*, 2006). Os esporos móveis das macroalgas dispersos no plâncton assentam no substrato, perdem o flagelo e liberam uma glicoproteína adesiva para a fixação à superfície (MAGIN *et al.*, 2010; PATEL *et al.*, 2003). Posteriormente, ocorre o estabelecimento, por meio de diferentes estratégias de fixação, dos invertebrados e urocordados (meroplâncton), colonizadores terciários, acarretando a sobreposição dos estágios micro e macrobiológicos (figura 1h).

Os efeitos de bioincrustação mais problemáticos às estruturas artificiais estão associados à colonização de macro-organismos, como cirripédios, briozoários, moluscos, poliquetas, tunicados e cnidários, pois adicionam peso e causam desgaste do material das superfícies (ABARZUA; JAKUBOWSKI, 1995). A maior parte dos macro-organismos, associados a substratos consolidados, pertencem ao metazooplâncton. Em sua maioria, com ciclo de vida meroplânctônico, onde passam parte de suas vidas como larvas no ambiente planctônico, à deriva nas correntes oceânicas e, parte como adultos incrustantes, sedentários ou vágeis, no ambiente bentônico (LÓPEZ; COUTINHO, 2008; PINEDA *et al.*, 2010) (figura 2). Uma vez liberadas na coluna d'água, as larvas podem ser transportadas para regiões afastadas da costa e, quando competentes, devem encontrar um substrato com as condições ideais para realizar o assentamento (LÓPEZ; COUTINHO, 2008). Entende-se por assentamento o fenômeno biológico que compreende duas fases: a primeira inclui o comportamento de busca do local, e a segunda trata da ocupação permanente no substrato, envolvendo metamorfose (RODRIGUEZ *et al.*, 1993).

O holoplâncton e o ticoplâncton são organismos também metazooplânctônicos. No entanto, o primeiro grupo é caracterizado por

um ciclo de vida inteiramente no ambiente planctônico (e.g., copépodos Calanoida, eu-fausiáceos, apendiculárias, cladóceros), enquanto, o segundo compreende organismos que alternam periodicamente entre os ambientes planctônico e bentônico, de forma ativa (*i.e.*, nado) ou passiva (*i.e.*, suspensão por ondas e correntes) (e.g., misídeos, foraminíferos, ostracodes, anfípodos, copépodos harpacticoidas) (AGOSTINI *et al.*, 2017a,c). Alguns desses organismos, podem ser registrados associados a substratos consolidados e a organismos incrustantes, sendo classificados como fauna vágil ou acompanhante (AGOSTINI 2018; SARMENTO *et al.*, 2012), a qual contribui com a acumulação de depósitos biológicos em superfícies consolidadas, integrando o processo de bioincrustação. Essa contribuição pode ocorrer por meio de sedimentação passiva ou ativa de organismos, deposição de ovos, exúvias e pelotas fecais.

O plâncton e o bentos caracterizam dois modos de vida de organismos aquáticos. Sua separação espacial levou ao desenvolvimento de diferentes técnicas de amostragem e conceituações separadas. No entanto, conexões entre o plâncton (bacterioplâncton, esporos de microalgas, zooplâncton) e o bentos (biofilme bacteriano, perifíton, macrofauna bentônica) são muito fortes tanto do ponto de vista funcional (*i.e.*, fluxos de energia) quanto estrutural (*i.e.*, dinâmica do ciclo de vida). Dessa forma, uma apreciação completa desses *links* carece de uma abordagem integradora, através de estudos, envolvendo o acoplamento bento-pelágico (BOERO *et al.*, 1996).

O acoplamento entre os ambientes planctônico e bentônico, nas duas direções, e os fatores físicos, químicos e biológicos que interagem com o processo de bioincrustação estão representados na figura 3.

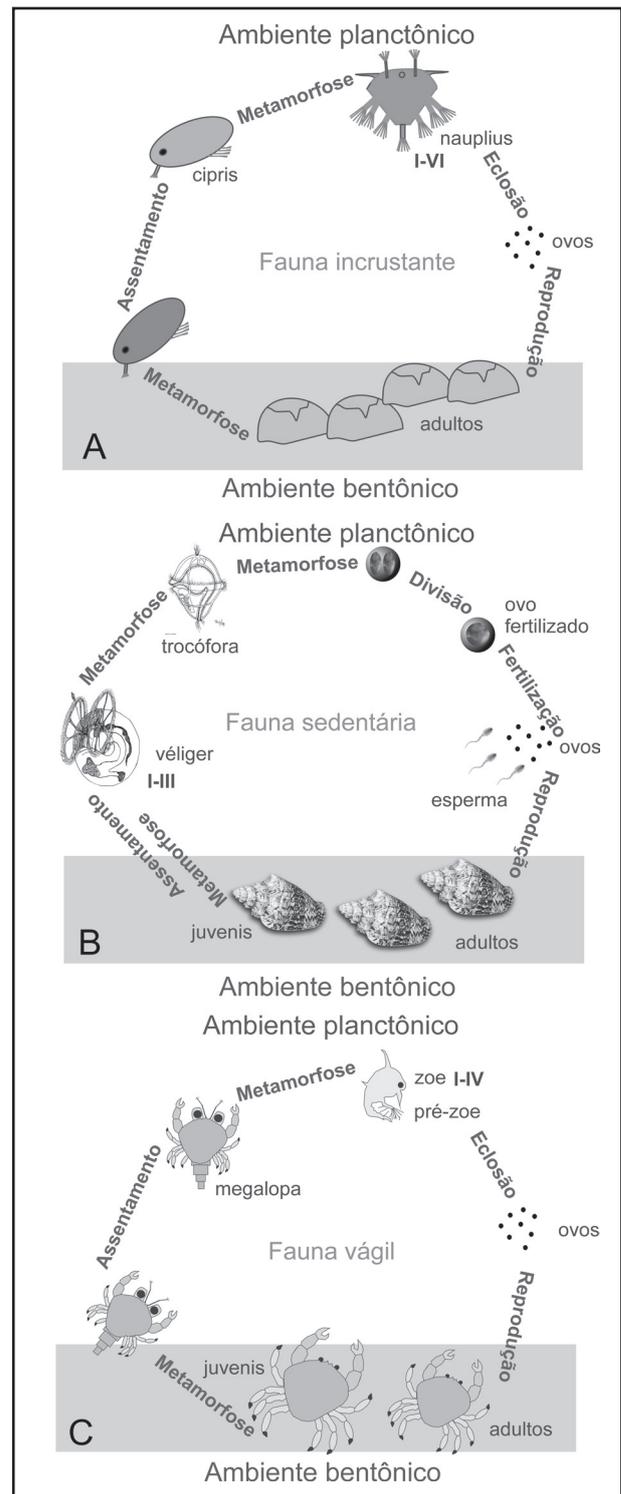


Figura 2 - Representação do ciclo de vida de diferentes invertebrados meroplânctônicos. A: fauna incrustante representada pelo cirripédio (Crustacea: Hexanauplia); B: fauna sedentária representada por gastropodes (Mollusca: Gastropoda); C: fauna vágil representada pelo caranguejo (Crustacea: Brachyura)
Fonte: Os autores (2018).

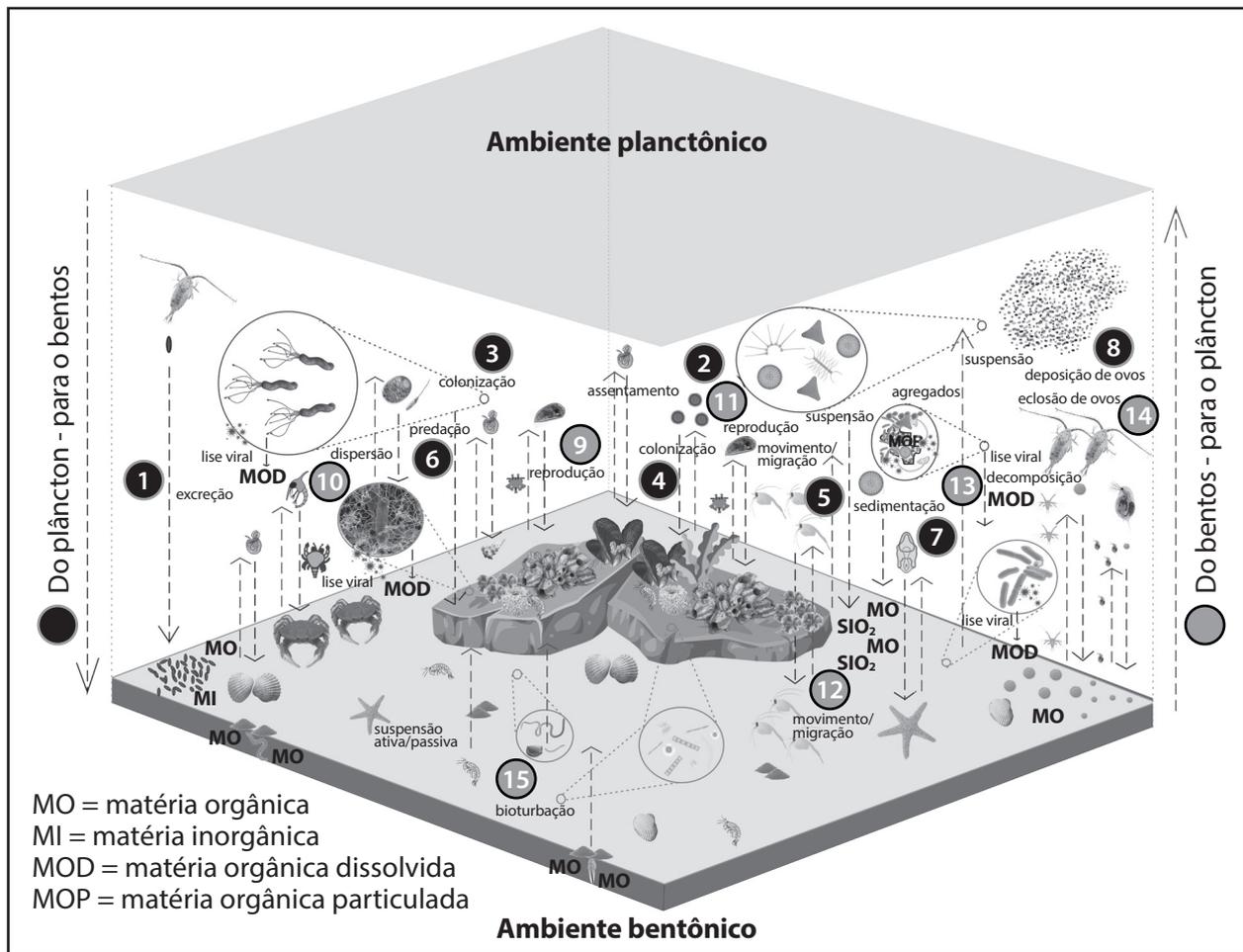


Figura 3 - Esquema representando o acoplamento do plâncton para o bentos: (1) excreção do plâncton, (2) assentamento do meroplâncton, (3) colonização do bacterioplâncton para formação do biofilme, (4) colonização de esporos de perifíton e macroalgas, (5) movimento vertical descendente do ticoplâncton (nerítico) ou migração vertical descendente do holoplâncton (oceânico), (6) predação do protozooplâncton, (7) sedimentação de organismos, exúvias, carapaças de sílica e carbonato de cálcio, agregados microbianos e matéria orgânica dissolvida por meio da decomposição e da lise viral, (8) deposição de ovos e acoplamento do bentos para o plâncton: (9) liberação de larvas meroplânctônicas pela reprodução dos adultos, (10) dispersão do bacterioplâncton do biofilme maduro, (11) liberação de esporos por meio da reprodução do perifíton e de macroalgas, (12) movimento vertical ascendente do ticoplâncton (nerítico) ou migração vertical ascendente do holoplâncton (oceânico), (13) suspensão de organismos, carapaças de sílica e carbonato de cálcio e agregados microbianos, (14) eclosão de ovos e liberação do estágio inicial de desenvolvimento, (15) suspensão de matéria orgânica por bioturbação bentônica
 Fonte: Os autores (2018).

3 Os fatores que influenciam no processo de colonização

Os fatores que influenciam a colonização de organismos em substratos consolidados ainda não são bem conhecidos. Alguns autores atribuem a capacidade de desenvolvimento da comunidade dependente das condições ambientais (salinidade, temperatura, luz, pH, disponibilidade de alimento) e da qualidade

fisiológica do organismo (idade, conteúdo energético, competência, adaptações fisiológicas, potencial larval) (GRIBBEN *et al.*, 2006; JARRET, 2003; PINEDA *et al.*, 2010; RODRIGUEZ *et al.*, 1993; TOONEN; PAWLIK, 2001), enquanto outros, ao comportamento frente a estímulos específicos (material, textura, tamanho e cor do substrato, fluxo d'água, sinais químicos, presença e idade do biofilme, composição da

comunidade residente, interações ecológicas, espaço no substrato) (CONNELL, 1999; DOBRETSOV *et al.*, 2013a,b; GLASBY, 2000; HILLS; THOMASON, 1998; STEINBERG *et al.*, 2002; THYJAGARRAN *et al.*, 2006; TODD, 2003). Dessa forma, o organismo reagiria de forma positiva (afinidade) ou negativa (inibição) a um ou mais fatores expostos acima (figura 4).

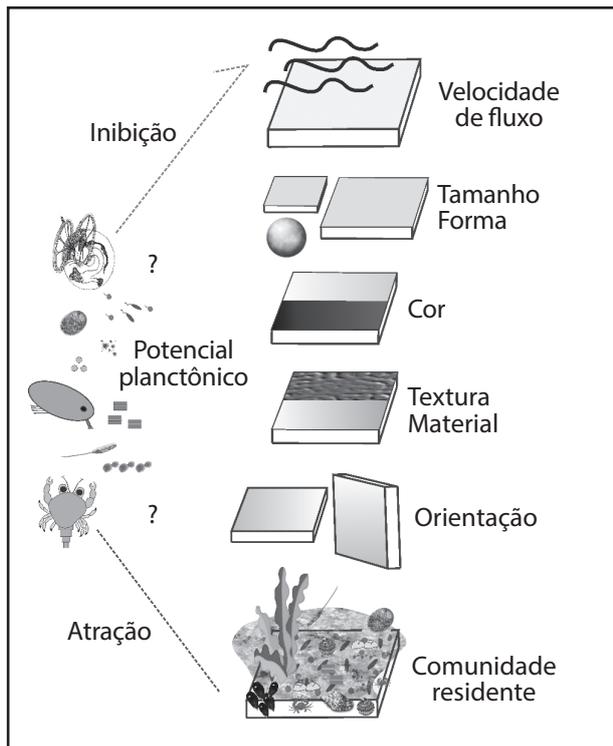


Figura 4 - Fatores físicos, químicos e biológicos com potencial de inibir ou propiciar o assentamento de organismos em substratos consolidados marinhos
Fonte: modificado de Agostini (2018).

A gama de fatores que afetarão um determinado organismo dependerá da espécie avaliada, a qual pode ser considerada especialista ou generalista (RAILKIN, 2004).

3.1 Potencial planctônico

O potencial planctônico na coluna d'água pode afetar o processo de bioincrustação (PINEDA, 1994; PINEDA, 2000), pois muitos organismos planctônicos apresentam ciclos de vida ou comportamento dependente do ambiente bentônico. No entanto, o potencial

meroplanctônico é o componente que sofre mais variação, pois se encontram em menor abundância que os demais grupos. O potencial meroplanctônico é importante, mas o assentamento das larvas não é proporcional, no tempo e no espaço, à disponibilidade dos organismos na coluna de água (AGOSTINI, 2011, 2018; AGOSTINI *et al.*, 2017b). De acordo com Agostini (2018), o potencial de colonização do meroplâncton, em termos de número de taxa, pode ou não refletir a colonização, embora a proporcionalidade (quantidade) não seja observada. Outros estudos (LÓPEZ; COUTINHO, 2008; OLIVIER *et al.*, 2000; PINEDA *et al.*, 2010; PORRI *et al.*, 2006; RILOV *et al.*, 2008) também não encontraram correlação entre o meroplâncton disponível na coluna d'água e a intensidade de assentamento, levando a crer que fatores extrínsecos (*i.e.*, velocidade de fluxo, características do substrato, comunidade residente) estejam atuando.

3.2 Velocidade do fluxo

O movimento da água e sua velocidade na superfície de um substrato podem impedir a adesão, fixação, crescimento e desenvolvimento de organismos. Observações de campo, realizadas em embarcações, sugerem que o tipo e a idade do revestimento anti-incrustante, o período de residência no porto, a duração e a velocidade de viagem sejam fatores-chave que afetam o processo de bioincrustação (COUTTS; TAYLOR, 2004). A maioria dos navios em movimento rápido (> 8 m/s) tendem a ter níveis relativamente baixos de bioincrustação que se limitam a áreas protegidas do casco (JAMES; HAYDEN, 2000). Em contraste, navios em movimento lento ($< 2,5$ m/s) estão mais suscetíveis à colonização de organismos, mesmo após várias semanas de viagem (APTE *et al.*, 2000). A velocidade de fluxo de água na superfície pode afetar o processo de bioincrustação, por meio do impedimento da adesão à superfície, do desprendimento da fauna vágil associada, e da redução da capacidade

de organismos incrustantes e sedentários em alimentar-se (KOEHL, 1984). Conforme Wildish e Saulnier (1992), vieiras da espécie *Placopecten magellanicus* (Gmelin, 1791) fecham suas conchas e param de se alimentar e crescer em velocidade de fluxo, a partir de 0,14 m/s. Ainda, a cobertura percentual de espécies também diminui com o aumento da velocidade de fluxo (COUTTS *et al.*, 2010).

3.3 Tamanho e forma do substrato

Estudos demonstram que tamanho e a forma do substrato afetam a eficiência de colonização de organismos em substratos consolidados (WONG, 2017). Conforme Braiko (1985), de uma forma geral, existe uma maior intensidade de colonização quanto menor a superfície. Entretanto, Braiko e Kucherova (1976) observaram que o poliqueta *Polydora ciliata* (Johnston, 1838), o cirripédio *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854) e o mexilhão *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) assentam igualmente em superfícies planas que variam de 50 a 1500 cm². Em contrapartida, Rodland *et al.* (2004) observaram que áreas maiores são mais suscetíveis à colonização. Agostini *et al.* (2017c) verificaram que o tamanho do substrato é um fator significativamente importante para a colonização (*i.e.*, incrustação e bioerosão) de organismos, apesar de não terem observado diferenças na taxa de colonização de invertebrados entre superfícies inferiores a 150 mm² e superiores a 1.351 mm². Em relação à forma dos substratos, Riggio e Di Pisa (1981) verificaram que diferentes geometrias (*i.e.*, plano, cilíndrico, ondulado, côncavo, convexo) afetam a colonização de organismos, com uma mesma área disponível (600 cm²). As superfícies convexas são as primeiras a serem colonizadas, enquanto as superfícies côncavas inibem a colonização por um longo período. Algas apresentam preferência por superfícies planas, enquanto cirripédios e ascídias preferem as superfícies convexas e onduladas. Superfícies côncavas inibem a colonização de esponjas

calcáreas e poliquetas tubículas. Mexilhões, macroalgas e hidróides preferem as superfícies cilíndricas, enquanto briozoários são atraídos por superfícies côncavas (RYLAND, 1959). Segundo Railkin (2004), essa preferência pode estar associada às características fototrópica e geotrópica dos organismos.

3.4 Cor do substrato

Poucos estudos enfatizaram a importância da cor do substrato na formação de comunidades de micro-organismos e macro-organismos, associadas a substratos consolidados. Dobretsov *et al.* (2013b) investigaram os efeitos da cor do substrato (preto e branco) na formação de comunidades de micro-organismos e macro-organismos e verificaram que as maiores densidades de colonização ocorreram em superfícies escuras. O mesmo padrão de preferência foi observado para assentamento de cirripédios (YULE; WALKER, 1984) e ostras (MONTEFORTE; GARCIA-GASCA, 1994). Já Agostini *et al.* (2017c) observaram uma maior quantidade de invertebrados em superfícies oxidadas (*i.e.*, cor ocre), quando comparadas a superfícies reduzidas (*i.e.*, cor branca). Essa preferência por superfícies escuras em detrimento das claras pode ser resultado da fototaxia negativa das larvas (VISSCHER; LUCE, 1928), ou da quantidade de energia (absorvida ou refletida), refletindo na temperatura do substrato (DOBRETISOV *et al.*, 2013b).

3.5 Textura e material do substrato

Muitos trabalhos observaram a importância da textura do substrato para a colonização de bactérias, microalgas e invertebrados (AGOSTINI *et al.*, 2017b; BERNTSSON *et al.*, 2000a, 2000b; BERS; WAHL, 2004; CARL *et al.*, 2012; HILLS; THOMASON, 1998; MUNROE *et al.*, 2010; SCARDINO *et al.*, 2008; SCHUMACHER *et al.*, 2007; SWEAT; JOHNSON, 2013). Alguns verificaram que a maior colonização estava associada a superfícies texturizadas, quando comparadas

a superfícies lisas (AGOSTINI *et al.*, 2017b; BERNTSSON *et al.*, 2000a, 2000b; SEKAR *et al.*, 2004), enquanto outros observaram que a adesão de organismos nos substratos diminuiu com o aumento da rugosidade superficial (SOUZA; FERRAGUT, 2006; SWEAT; JOHNSON, 2013). Embora Agostini (2018) tenha observado que texturas entre 0,2 e 20 μm não afetam a densidade de colonização de bactérias e de invertebrados. De acordo com Callow *et al.* (2002), Scardino *et al.* (2008) e Myan *et al.* (2013), as texturas ligeiramente maiores do que o tamanho das larvas/células/esporos induzem a colonização, proporcionando um local mais seguro para a adesão e refúgio contra as forças hidrodinâmicas. Dessa forma, uma mesma textura pode induzir ou repelir a colonização, dependendo do organismo. Em relação ao material, existe uma preferência por parte dos organismos por determinados tipos de substrato (BURT *et al.*, 2009; CANGUSSU *et al.*, 2010; CHUNG *et al.*, 2010; GLASBY, 2000; O'CONNOR; RICHARDSON, 1996; RAILKIN, 2004; SU *et al.*, 2007; VEDAPRAKASH *et al.*, 2013). O motivo das diferenças observadas entre materiais, geralmente, está associado à topografia, à cor e à molhabilidade das superfícies, sendo substratos heterogêneos e hidrofóbicos mais atrativos, como observado para a madeira (maior heterogeneidade) e a fibra de concreto (coloração mais escura). O acrílico normalmente apresenta baixa colonização, quando comparado à madeira, à fibra de concreto e ao aço (AGOSTINI, 2018). De acordo com Zevina (1994), a madeira também é mais atrativa à colonização de organismos que o concreto e pedras.

3.6 Orientação do substrato

A maior taxa de colonização de organismos é encontrada normalmente em superfícies horizontais do que em superfícies verticais, demonstrando que distintas orientações afetam a comunidade, associada a substratos consolidados (CONNELL, 1999; GLASBY, 2000;

GLASBY; CONNELL, 2001; KRALJ *et al.*, 2006; SOMSUEB, 2000). No entanto, essa preferência pode estar relacionada à sedimentação passiva de organismos, principalmente da fauna vágil e sedentária que permanece associada ao substrato devido à orientação (AGOSTINI, 2018). Embora, independentemente da forma como chegam ao substrato, esses organismos contribuem significativamente para o processo de bioincrustação, bem como para o acoplamento bento-pelágico.

3.7 Comunidade residente

O assentamento induzido por adultos co-específicos tem sido verificado para vários invertebrados marinhos bentônicos, incluindo poliquetas (JENSEN; MORSE, 1984; PAWLIK, 1986), sipulídeos (HADFIELD, 1986), equinóides (HIGHSMITH, 1982), moluscos (SEKI; KAN-NO, 1981; SLATTERY, 1992), cirripédios (RAIMONDI, 1991) e ostras (HIDU *et al.*, 1978). Esse é um mecanismo que aumentaria a probabilidade de reprodução (RODRÍGUEZ *et al.*, 1993). Por outro lado, biofilmes microbianos também são associados à indução da colonização larval e da metamorfose de muitas espécies de invertebrados (HADFIELD; PAUL, 2001; PAWLIK, 1986). Alguns autores constaram que a presença de perifíton e/ou protozooplâncton é o principal fator que induz à colonização de invertebrados no substrato (DAHMS *et al.*, 2004; DAUME *et al.*, 1999; GALLARDO; BUEN, 2003; HARDER *et al.*, 2002; KO; HUR, 2011; PATIL; ANIL, 2005; SHIMETA *et al.*, 2012; WATSON, 2015). Watson (2015) verificou a importância do comportamento, da morfologia e das preferências de predação do protozooplâncton à dinâmica de colonização dos invertebrados. A relação positiva, observada entre protozooplâncton e larvas meroplantônicas, podem estar associadas à alteração da densidade de bactérias no biofilme, causada pelo controle *top-down* exercido por ciliados, favorecendo o estabelecimento do perifíton por meio da disponibilidade do nicho.

Os flagelados e ciliados heterotróficos (protozooplâncton) são os principais predadores bacterianos na maioria dos sistemas aquáticos (HAHN; HÖFLE, 2001). Já Ko e Hur (2011) observaram que nove espécies de microalgas bentônicas, testadas individualmente, aumentaram a taxa de assentamento e metamorfose de larvas de abalone. Da mesma forma que Shimeta *et al.*, (2012) observaram o dobro de assentamento do serpulídeo *Spirobranchus taeniatus* (Lamarck, 1818) na presença de ciliados. No entanto, trabalhos atuais demonstram que, na verdade, seriam as bactérias, associadas ao biofilme que estariam mediando o estabelecimento de organismos (*i.e.*, perifiton, protozooplâncton e invertebrados) no substrato consolidado (AGOSTINI, 2018; AGOSTINI *et al.*, 2017b; FRECKELTON *et al.*, 2017; FUKAMI *et al.*, 1997; NEAL; YULE, 1994a, 1994b; SEKAR *et al.*, 2004; WANG *et al.*, 2012; YANG *et al.*, 2013).

4 O papel do biofilme bacteriano no processo de bioincrustação

O biofilme bacteriano, formado em superfícies expostas ao meio marinho, compreende uma comunidade tridimensional, altamente complexa, dinâmica e comunicativa (MOLINO *et al.*, 2009). O *quorum sensing* (QS) serve como uma rede de comunicação e regula uma gama de diferentes processos (*i.e.*, secreção, acumulação e reconhecimento de compostos), levando à expressão de fenótipos para melhor acesso a nutrientes, adesão às superfícies e maior resistência. Waters e Bassler (2005) e Salta *et al.* (2010)

sugerem que uma mudança no fenótipo bacteriano (*i.e.*, de planctônico para bentônico e vice-versa) ocorra de uma maneira dependente da densidade celular e consequentemente do QS.

E por que formar um biofilme? A formação de biofilme é um mecanismo importante para a sobrevivência de bactérias, em ambiente oligotrófico, proporcionando um ambiente mais favorável (JEFFERSON, 2004). Um biofilme bacteriano fornece vantagens importantes, incluindo: (i) maior acesso a nutrientes e eliminação de resíduos; (ii) proteção contra toxinas, antibióticos, estresse osmótico, dessecação; (iii) manutenção de atividades enzimáticas extracelulares e atividades metabólicas; (iv) abrigo contra a predação (DANG; LOVELL, 2000; FLEMMING; WINGENDER, 2010).

E como o biofilme bacteriano afeta o processo de bioincrustação? O modelo de facilitação supõe que apenas certas espécies de "sucessão precoce" são capazes de colonizar o substrato virgem, devido às suas características particulares. Esses colonizadores iniciais modificam o ambiente de modo a torná-lo mais adequado para outras espécies de "sucessão tardia" (JENKINS; MARTINS, 2010). A figura 5 apresenta um esquema, mostrando a sucessão ecológica, ao longo do tempo em substratos consolidados marinhos (figura 5a), bem como uma reflexão sobre a consequência da retirada dos colonizadores primários, bactérias formadoras de biofilme, para a colonização secundária e terciária do substrato (figura 5b).

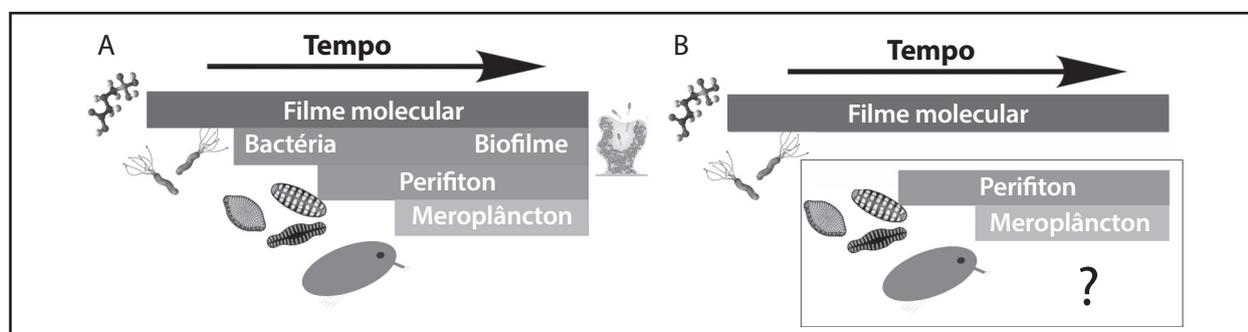


Figura 5 - Sucessão ecológica em substratos consolidados ao longo do tempo. A: sucessão ecológica esperada; B: remoção dos colonizados primários e reflexão sobre a possível influência no estabelecimento de outros colonizadores. Fonte: Agostini (2018).

Fukami *et al.* (1997) e Sekar *et al.* (2004) observaram que a colonização de diatomáceas no substrato é estimulada pelo biofilme bacteriano. Da mesma forma que estudos de Unabia e Hadfield (1999) e Dobretsov e Qian (2006) verificaram a importância do biofilme para o assentamento do poliqueta *Hydroides elegans* (Haswell, 1883) e do briozoário *Bugula neritina* (Linnaeus, 1758), respectivamente, enquanto que Bao *et al.* (2007) observaram que larvas de bivalves *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) assentam e realizam a sua metamorfose em resposta a um estímulo produzido por bactérias presentes no biofilme.

Da mesma forma que as larvas do mexilhão *M. edulis* Linnaeus, 1758 respondem a sinais químicos da comunidade bacteriana presente tanto na superfície do substrato quanto na coluna d'água circundante (GANESAN *et al.*, 2010; TOUPOINT *et al.*, 2012) e as larvas da espécie *M. coruscus* (Gould, 1861) têm o seu assentamento e metamorfose, aumentados em resposta à idade do biofilme (WANG *et al.*, 2012). Ainda, de acordo com Zhao *et al.* (2003) e Yu *et al.* (2010), o biofilme está associado positivamente ao assentamento e metamorfose das ostras *Pinctada maxima* (Jameson, 1901) e *Pinctada fucata* (Gould, 1850), respectivamente. Sendo o mesmo padrão observado para cirripédios (FRECKELTON *et al.*, 2017; O'CONNOR; RICHARDSON, 1996; THIYAGARAJAN *et al.*, 1999), copépodos Harpacticoida (DAHMS *et al.*, 2007), poríferos (WHALAN; WEBESTER, 2014) e corais (ERWIN *et al.*, 2008; SNEED *et al.*, 2014).

Alguns trabalhos utilizaram antimicrobianos com sucesso como procedimento para o teste da relação entre o biofilme bacteriano e o assentamento de invertebrados em superfícies consolidadas (AVELIN MARY *et al.*, 1993; BRAND, 1987; CHEN; RUN, 1989; FITT *et al.*, 1987; HOFMANN; MÜLLER, 1969; NEUMANN, 1979; ROBERTS *et al.*, 2007; WANG *et al.*, 2012; YANG *et al.*, 2013). No entanto, realizaram teste a nível individual e não de comunidade. Por

outro lado, Agostini (2018) utilizou essa mesma ferramenta, para testar o papel das bactérias na sucessão ecológica, durante o processo de bioincrustação, observando uma relação positiva entre a presença, densidade e idade do biofilme bacteriano, composto de bactérias heterotróficas e cianobactérias e a colonização de periffiton e de meroplâncton. Este trabalho também comprovou que dentre os fatores físicos (textura, orientação e tamanho do substrato), químicos (material, composição e cor do substrato) e biológicos (potencial planctônico e comunidade residente) testados, o biofilme bacteriano foi considerado o principal fator condicionante para o processo de bioincrustação.

A intensidade de colonização de invertebrados pode depender: (i) modificação das características do substrato (*e.g.*, hidrofobicidade) que, por sua vez, facilitam a fixação de larvas à superfície (BREWER, 1984); (ii) as larvas perceberiam os sinais derivados de bactérias (*e.g.*, QS, presença de compostos ativos, solventes orgânicos, produtos químicos) (UNABIA; HADFIELD, 1999; RODRIGUEZ; EPIFANIO, 2000); (iii) indução por compostos, associados à superfície celular das bactérias, como polímeros extracelulares (SZEWZYK *et al.*, 1991; YANG *et al.*, 2008); (iv) idade do biofilme, abundância e composição de bactérias (AGOSTINI, 2017b, 2018; CHUNG *et al.*, 2010; TOUPOINT *et al.*, 2012; WANG *et al.*, 2012).

5 Considerações finais

Uma grande preocupação tem sido a real eficiência das substâncias anti-incrustantes que vêm sendo descobertas, uma vez que elas atuam em organismos, em etapa sucessional avançada, mas não são ecologicamente seguras nem garantem a eficiência de todo o processo. Em outras palavras, se o estabelecimento de cirripédios for bloqueado, por exemplo, outro organismo pode colonizar o nicho disponibilizado. Por esse motivo, acredita-se que substâncias que impeçam a instalação de estágios sucessionais

iniciais, como o biofilme bacteriano, possam ser mais úteis, já que esta inibição poderia ser uma barreira para o estabelecimento de outros organismos no processo de sucessão ecológica. Segundo Hadfield (2011), apesar de anos de intensa investigação, ainda pouco se sabe sobre as características do biofilme que estimulam o assentamento larval, sendo a questão “*Por que as larvas optam por se instalar em biofilmes?*” um tópico a ser discutido. Dessa forma, trabalhos futuros devem focar em responder quais dos fatores apresentados seriam os responsáveis pela relação entre as bactérias associadas ao biofilme e o assentamento do meroplâncton, um tópico amplo para investigação, ainda mais quando interagido com diferentes características físicas e químicas dos substratos.

Além disso, a compreensão da dinâmica da bioincrustação marinha, envolvendo diferentes fatores, permite o desenvolvimento de técnicas e metodologias que possam inibir a colonização de organismos em substratos consolidados artificiais específicos. A combinação entre diferentes fatores pode resultar em propriedades anti-incrustantes atóxicas. No entanto, existem poucos estudos que avaliam a ação simultânea de diferentes fatores na superfície do substrato, para a adesão ou assentamento de organismos associados ao processo de bioincrustação, sendo um ponto-chave para pesquisas futuras, conjuntamente com técnicas atóxicas, para inibição dos colonizadores primários.

Referências

ABARZUA, S.; JAKUBOWSKI, S. Biotechnological investigation for the prevention of biofouling. I. Biofouling and biochemical principles for the prevention of biofouling. **Marine Ecology Progress Series**, v. 123, p. 301-312, 1995.

AGOSTINI, V. O. **Do plâncton ao bentos: influência de diferentes fatores físicos, químicos e biológicos no processo de bioincrustação**. 2018. 208 f. Tese (Doutorado em Oceanografia Biológica) - Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, 2018.

_____. **Levantamento dos macroinvertebrados de substratos consolidados naturais e artificiais do litoral norte do Rio Grande do Sul, Brasil e caracterização do processo de bioincrustação em substrato metálico sob condições marinhas costeiras subtropicais**. 2011. 108 f. Trabalho de Conclusão de Curso (Ciências Biológicas com ênfase em Biologia Marinha e Costeira) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Imbé, 2011.

AGOSTINI, V. O. *et al.* Invertebrados associados a substratos consolidados. In: MACHADO, C. P. (Org.). **Ensino de ciências: práticas e exercícios para a sala de aula**. Caxias do Sul: Educs, 2017a. p. 70-85.

_____. *et al.* What determines sclerobiont colonization on marine mollusk shells? **PLoS ONE**, v. 12, n. 9, 2017b.

_____. *et al.* Zooplâncton: comunidade-chave nos processos bióticos e abióticos dos oceanos. In: MACHADO, C. P. (Org.). **Ensino de Ciências: práticas e exercícios para a sala de aula**. Caxias do Sul: Educs, 2017c. p. 53-69.

APTE, S. *et al.* Jumping ship: a stepping stone event mediating transfer of non-indigenous species via a potentially unsuitable environment. **Biological Invasions**, v. 2, p. 75-79, 2000.

AVELIN MARY, S. R. *et al.* Bacterial-barnacle interaction: potential of using juncellins and antibiotics to alter structure of bacterial communities. **Journal of Chemical Ecology**, v. 19, p. 2155-2167, 1993.

AZIS, P. K. A. *et al.* Biofouling potential and environmental factors of seawater at a desalination plant intake. **Desalination**, v. 135, p. 69-82, 2001.

BAO, W. Y. *et al.* Larval settlement and metamorphosis of the mussel *Mytilus galloprovincialis* in response to biofilms. **Marine Biology**, v. 150, p. 565-574, 2007.

BEECH, I. B. *et al.* Microbe-surface interactions in biofouling and biocorrosion processes. **International Microbiology**, v. 8, n. 3, p. 157-168, 2005.

BERNTSSON, K. M. *et al.* Analysis of behavioural rejection of micro-textured surfaces

- and implications for recruitment by the barnacle *Balanus improvisus*. **Journal Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 251, p. 59-83, 2000a.
- _____. Reduction of barnacle recruitment on micro-textured surfaces: Analysis of effective topographic characteristics and evaluation of skin friction. **Biofouling**, v. 16, n. 2, p. 245-261, 2000b.
- BERS, A. V.; WAHL, M. The influence of natural surface microtopographies on fouling. **Biofouling**, v. 20, n. 1, p. 43-51, 2004.
- BOERO, F. *et al.* The continuity of living matter and the discontinuities of its constituents: do plankton and benthos really exist? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 11, p. 177-80, 1996.
- BRAIKO, V. D. **Obrastanie v Chernom more (fouling in the Black Sea)**. Kiev: Nauk. Dumka, 1985. 124 p.
- _____; KUCHEROVA, Z. S. On the effect of the size of an experimental surface on the development of the fouling cenosis, in 3 s"ezd Vsesoyuznogo gidrobiologicheskogo obshchestva. In: CONGRESS ALL-UNION HYDROBIOLOGICAL SOCIETY, 3., Riga, 1976. **Proceedings...** Riga, 1976. 111 p.
- BREWER, R. H. The influence of the orientation, roughness, and wettability of solid surfaces on the behavior and attachment of planulae of *Cyanea* (Cnidaria: Scyphozoa). **Biological Bulletin**, v. 166, p. 11-21, 1984.
- BRIDIER, A. *et al.* A model-based approach to detect interspecific interactions during biofilm development. **Biofouling**, v. 30, p. 761-771, 2014.
- BURT, J. *et al.* Coral recruitment and early benthic community development on several materials used in the construction of artificial reefs and breakwaters. **Journal Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 373, p. 72-78, 2009.
- CALLOW, J. A.; CALLOW, M. E. Trends in the development of environmentally friendly fouling-resistant marine coatings. **Nature Communications**, v. 2, p. 244, 2011.
- CALLOW, M. E. *et al.* Microtopographic cues for settlement of zoospores of the green fouling alga *Enteromorpha*. **Biofouling**, v. 18, p. 237-245, 2002.
- CANGUSSU, L. C. *et al.* Substrate type as a selective tool against colonization by non-native sessile invertebrates. **Brazilian Journal of Oceanography**, v. 58, n. 3, p. 219-231, 2010.
- CARL, C. *et al.* Enhancing the settlement and attachment strength of pediveligers of *Mytilus galloprovincialis* by changing surface wettability and microtopography. **Biofouling**, v. 28, n. 2, p. 175-186, 2012.
- CHEN, C. P.; RUN, J. Q. Larval growth and bacteria-induced metamorphosis of *Arachnoides placenta* (L.) (Echinodermata: Echinoidea). In: RYLAND, J. S.; TYLER, P. A. (Eds.) **Reproduction, Genetics and Distribution of Marine Organisms.**, Fredensborg: Olsen and Olsen, 1989. p. 55-59.
- CHIOVITTI, A. *et al.* Diatom adhesives: Molecular and mechanical properties. In: SMITH, A. M.; CALLOW, J. A. (Eds.) **Biological Adhesives**. Berlin: Springer-Verlag, 2006. p. 57-86.
- CHUNG, H. C. *et al.* Bacterial community succession and chemical profiles of subtidal biofilms in relation to larval settlement of the polychaete *Hydroides elegans*. **Multidisciplinary Journal of Microbial Ecologist**, p. 1-12, 2010.
- CONNELL, S. D. Effects of Surface Orientation on the Cover of Epibiota. **Biofouling**, v. 14, n. 3, p. 219-226, 1999.
- COUTTS, A. D. M. *et al.* Effect of vessel voyage speed on survival of biofouling organisms: implications for translocation of non-indigenous marine species. **Biofouling**, v. 26, n. 1, p. 1-13, 2010.
- _____; TAYLOR, M. D. A preliminary investigation of biosecurity risks associated with biofouling on merchant vessels in New Zealand. **New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research**, v. 38, p. 215-229, 2004.
- DAHMS, H. U. *et al.* Selective attraction and reproductive performance of a harpacticoid copepod in a response to biofilms. **Journal Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 341, p. 228-238, 2007.

- _____. The effect of bacterial and diatom biofilms on the attachment of the bryozoan *Bugula neritina*. **Journal Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 313, p. 191-209, 2004.
- DANG, H.; LOVELL, C. R. 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. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 66, p. 467-475, 2000.
- DAUME, S. *et al.* Preferential settlement of abalone larvae: diatom films vs. non-geniculate coralline red algae. **Aquaculture**, v. 174, p. 243-254, 1999.
- DOBRETSOV, S. *et al.* Mini-review: inhibition of biofouling by marine microorganisms. **Biofouling**, v. 29, n. 4, p. 423-441, 2013a.
- _____. The effect of surface colour on the formation of marine micro and macrofouling communities. **Biofouling**, v. 29, p. 617-627, 2013b.
- 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. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 333, p. 263-274, 2006.
- ERWIN, P. M. *et al.* Settlement behavior of *Acropora palmata* planulae: effects of biofilm age and crustose coralline algal cover. In: INTERNATIONAL CORAL REEF SYMPOSIUM, 11., 2008. **Proceedings...**, Davie: Nova Southeastern University National Coral Reef Institute, 2008, p. 1219-1223.
- FINLAY, J. A. *et al.* Adhesion strength of settled spores of the green alga enteromorpha and the diatom amphora. **Integrative and Comparative Biology**, v. 42, p. 1116-1122, 2002.
- FITT, W. K. *et al.* Requirement of exogenous inducers for metamorphosis of axenic larvae and buds of *Cassiopea andromeda* (Cnidaria Scyphozoa). **Marine Biology**, v. 94, p. 415-422, 1987.
- FLEMMING, H. C.; WINGENDER, J. The biofilm matrix. **Nature Reviews: Microbiology**, v. 8, p. 623-633, 2010.
- FRECKELTON, M. L. *et al.* Induction of invertebrate larval settlement: different bacteria, different mechanisms? **Scientific Reports**, v. 7, 2017.
- FUKAMI, K. *et al.* Stimulative and inhibitory effects of bacteria on the growth of microalgae. **Hydrobiologia**, v. 358, p. 185-191, 1997.
- GALLARDO, W. G.; BUEN, S. M. A. Evaluation of mucus, Navicula, and mixed diatoms as larval settlement inducers for the tropical abalone *Haliotis asinina*. **Aquaculture**, v. 221, n. 1-4, p. 357-364, 2003.
- GAMA, B. A. P. *et al.* A bioincrustação marinha. In: PEREIRA, R. C.; SOARES-GOMES, A. (Orgs.). **Biologia Marinha**. 2. ed. Rio de Janeiro: Interciência, 2009. p. 299-318.
- GANESAN, A. M. *et al.* The role of bacterial biofilms and exudates on the settlement of mussel (*Perna canaliculus*) larvae. **Aquaculture**, v. 306, p. 388-392, 2010.
- GLASBY, T. M. Surface composition and orientation interact to affect subtidal epibiota. **Journal Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 248, p. 177-190, 2000.
- _____; CONNELL, S. D. Orientation and position of substrata have large effects on epibiotic assemblages. **Marine Ecology Progress Series**, v. 214, p. 127-135, 2001.
- GRIBBEN, P. E. *et al.* Less inhibited with age? Larval age modifies responses to natural settlement inhibitors. **Biofouling**, v. 22, n. 2, p. 101-106, 2006.
- HADFIELD, M. G. Biofilms and marine invertebrate larvae: what bacteria produce that larvae use to choose settlement sites. **Annual Review of Marine Science**, v. 3, p. 453-470, 2011.
- HADFIELD, M. G. Settlement and recruitment of marine invertebrates: a perspective and some proposals. **Bulletin of Marine Science**, v. 39, p. 418-425, 1986.
- _____; PAUL V. J. Natural Chemical Cues for Settlement and Metamorphosis of Marine-Invertebrate Larvae. In: MCCLINTOCK, J. B.; BAKER, B. J. (Eds.). **Marine Chemical Ecology**. Boca Raton: CRC, 2001. p. 431-462.

- HAECKEL, E. **Planktonic studies: a comparative investigation of the importance and constitution of the pelagic fauna and flora.** Washington: Government Printing Office, 1893. p. 565-641.
- HAHN, M. W.; HÖFLE, M. G. Grazing of protozoa and its effect on populations of aquatic bacteria. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 35, p. 113-121, 2001.
- HARDER, T. *et al.* Induction of larval settlement in the polychaete *Hydroides elegans* by marine biofilms: an investigation of monospecific diatom films as settlement cues. **Marine Ecology Progress Series**, v. 229, p. 105-112, 2002.
- HIDU, H. *et al.* Gregarious setting in European and American oysters-response to surface chemistry versus waterborne pheromones. **Proceedings of the National Shellfisheries Association**, v. 68, p. 11-16, 1978.
- HIGHSMITH, R. C. Induced settlement and metamorphosis of sand dollar (*Dendraster excentricus*) larvae in predator-free sites: adult sand dollar beds. **Ecology**, v. 63, p. 329-337, 1982.
- HILLS, J. M.; THOMASON, J. C. The effect of scales of surface roughness on the settlement of barnacle (*Semibalanus balanoides*) cyprids. **Biofouling**, v. 12, n. 1-3, p. 57-69, 1998.
- HOFMANN, D. K.; BRAND, U. Induction of metamorphosis in the symbiotic scyphozoan *Cassiopea andromeda*: role of marine bacteria. **Symbiosis**, v. 4, p. 99-116, 1987.
- JAMES, P.; HAYDEN, B. The potential for the introduction of exotic species by vessel hull fouling: a preliminary study. **NIWA Technical Report**, n. 16, p. 15, 2000.
- JARRET, J. N. Seasonal variation in larval condition and post-settlement performance of the barnacle *Semibalanus balanoides*. **Ecology**, v. 84, n. 2, p. 384-390, 2003.
- JEFFERSON, K. K. What drives bacteria to produce a biofilm? **FEMS Microbiology Letters**, v. 236, p. 163-173, 2004.
- JENKINS, S. R.; MARTINS, G. M. Succession on Hard Substrata. In: DÜRR, S.; THOMASON, J. C. (Eds.). **Biofouling**. Oxford: John Wiley & Sons, 2010. p. 60-72.
- JENSEN, R. A.; MORSE, D. E. Intraspecific facilitation of larval recruitment: gregarious settlement of the polychaete *Phragmatopoma californica* (Fewkes). **Journal Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 83, p. 107-126, 1984.
- KIORBOE, T. Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs. **Advances in Marine Biology**, v. 29, p. 1-72, 1993.
- KO, S. K.; HUR, S. B. Effects of Microalgal Species on the Settlement and Survival of *Haliotis discus hannai* Larvae. **Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 14, n. 4, p. 339-345, 2011.
- KOEHL, M. A. R. How do benthic organisms withstand moving water? **American Zoologist**, v. 24, p. 57-70, 1984.
- KRALJ, K. *et al.* Structure of periphytic community on artificial substrata: influence of depth, slide orientation and colonization time in karstic Lake Visovačko, Croatia. **Hydrobiologia**, v. 560, p. 249-258, 2006.
- LANDOULSI, J. *et al.* Review: interactions between diatoms and stainless steel: focus on biofouling and biocorrosion. **Biofouling**, v. 27, p. 1105-1124, 2011.
- LÓPEZ, M. S.; COUTINHO, R. Acoplamento Plâncto-Bentos: o papel do suprimento larval na estrutura das comunidades bentônicas de costões rochosos. **Oecologia Brasiliensis**, v. 12, n. 4, p. 575-601, 2008.
- MAGIN, C. *et al.* Engineered antifouling microtopographies: the role of Reynolds number in a model that predicts attachment of zoospores of *Ulva* and cells of *Cobetia marina*. **Biofouling** v. 26, p. 719-727, 2010.
- MARTÍN-RODRÍGUEZ, A. J. *et al.* From broad-spectrum biocides to quorum sensing disruptors and mussel repellents: antifouling profile of alkyl triphenyl phosphonium salts. **PLoS ONE**, v. 10, n. 4, 2015.
- MESSANO, L. V. R. *et al.* Biocorrosão marinha: interface entre a bioincrustação, processos eletroquímicos e ciência dos materiais. **Revista Pesqueira Naval**, v. 21, p. 32-43, 2008.
- MOLINO, P. J. *et al.* Development of the primary bacterial microfouling layer on antifouling

and fouling release coatings in temperate and tropical environments in Eastern Australia. **Biofouling**, v. 25, p. 149-162, 2009.

MONTEFORTE, M.; GARCIA-GASCA, A. Spat collection studies on pearl oysters *Pinctada mazatlanica* and *Pteria sterna* (Bivalvia, Pteriidae) in Bahia de La Paz, South Baja California, Mexico. **Hydrobiologia**, v. 291, p. 21-24, 1994.

MUNROE, D. M. *et al.* Shore level differences in barnacle (*Chthamalus dalli*) recruitment relative to rock surface topography. **Journal Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 392, p. 188-192, 2010.

MÜLLER, W. A. Auslösung der Metamorphose durch Bakterien bei den Larven von *Hydractia echinata*. **Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere**, v. 86, p. 84-95, 1969.

MYAN, F. W. Y. *et al.* The interaction of marine fouling organisms with topography of varied scale and geometry: a review. **Biointerphases**, v. 8, p. 30, 2013.

NEAL, A. L.; YULE, A. B. The interaction between *Elminius modestus* Darwin cyprids and biofilms of *Deleya marina* NCMB 1877. **Journal Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 176, p. 123-139, 1994a.

_____. The tenacity of *Elminius modestus* and *Balanus perforatus* cyprids to bacterial films grown under different shear regimes. **Journal of Marine Biology Association**, v.74, 251-257, 1994b.

NEUMANN, R. Bacterial induction of settlement and metamorphosis in the planula larvae of *Cassiopea andromeda* (Cnidaria: Scyphozoa, Rhizostomeae). **Marine Ecology Progress Series**, v. 1, p. 21-28, 1979.

OBERBECKMANN, S. A. *et al.* Microbes on a bottle: substrate, season and geography influence community composition of microbes colonizing marine plastic debris. **PLoS One**, v. 11, n. 8, 2016.

O'CONNOR, N, L.; RICHARDSON, D. L. Effects of bacterial films on attachment of barnacle (*Balanus improvisus* Darwin) larvae: laboratory and field studies. **Journal Experimental Marine**

Biology and Ecology, v. 206, p. 69-81, 1996.

OLIVIER, F. *et al.* Barnacle settlement: field experiments on the influence of larval supply, tidal level, biofilm quality and age on *Balanus amphitrite* cyprids. **Marine Ecology Progress Series**, v. 199, p. 185-204, 2000.

OZKAN, A.; BERBEROGLU, H. Adhesion of algal cells to surfaces. **Biofouling**, v. 29, n. 4, p. 469-482, 2013.

PATEL, P. *et al.* Specificity in the settlement – modifying response of bacterial biofilms towards zoospores of marine alga Enteromorpha. **Environmental Microbiology**, v. 5, n. 3, p. 338-349, 2003.

PATIL, J.; ANIL, A. C. Influence of diatom exopolymers and biofilms on metamorphosis in the barnacle *Balanus amphitrite*. **Marine Ecology Progress Series**, v. 301, p. 231-245, 2005.

PAWLIK, J. R. Chemical induction of larval settlement and metamorphosis in the reef-building tube worm *Phragmatopoma californica* (Sabellariidae Polychaeta). **Marine Biology**, v. 91, p. 59, 1986.

PINEDA, J. Linking larval settlement to larval transport: assumptions, potentials, and pitfalls. **Oceanography of the Eastern Pacific**, v. 1, p. 84-105, 2000.

_____. Spatial and temporal patterns in barnacle settlement along a southern California rocky shore. **Marine Ecology Progress Series**, v. 107, p. 125-138, 1994.

_____. *et al.* Causes of decoupling between larval supply and settlement and consequences for understanding recruitment and population connectivity. **Journal Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 392, p. 9-21, 2010.

PORRI, F. *et al.* Spatio-temporal variability of larval abundance and settlement of *Perna perna*: differential delivery of mussels. **Marine Ecology Progress Series**, v. 315, p. 141-150, 2006.

PROVOOST, P. *et al.* Modelling benthic oxygen consumption and benthic-pelagic coupling at a shallow station in the southern North Sea. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 120, p. 1-11, 2013.

- RAILKIN, A. I. **Marine biofouling: colonization process and defenses**. Boca Raton: CRC, 2004. 316 p.
- RAIMONDI, P. T. Settlement behavior of *Chtharnalus anisopoma* larvae largely determines the adult distribution. **Oecologia**, v. 85, p. 34, 1991.
- RIEMANN, L.; GROSSART, H. P. Elevated lytic phage production as a consequence of particle colonization by a marine Flavobacterium (*Cellulophaga* sp.). **Microbial Ecology**, v. 56, p. 505-512, 2008.
- RIGGIO, S.; DI PISA, G. The patterns of settlement of benthic harbour communities in relation to substratum geometry. **Rapp. Proc. V. Reun. Commis. Int. Explor. Sci. Mer. Mediterr.** Monaco, v. 27, n. 2, p. 177, 1981.
- RILOV, G. *et al.* The surf zone: a semi-permeable barrier to onshore recruitment of invertebrate larvae? **Journal Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 361, p. 59-74, 2008.
- ROBERTS, R. D. *et al.* Factors affecting settlement of abalone (*Haliotis iris*) larvae on benthic diatom films. **Journal of Shellfish Research**, v. 26, p. 323-334, 2007.
- RODLAND, D. L. *et al.* Colonization of a "Lost World": encrustation patterns in modern subtropical brachiopod assemblages. **Palaios**, v. 19, n. 4, p. 381-395, 2004.
- RODRIGUEZ, R. A.; EPIFANIO, C. E. Multiple cues for induction of metamorphosis in larvae of the common mud crab *Panopeus herbstii*. **Marine Ecology Progress Series**, v. 195, p. 221-229, 2000.
- RODRIGUEZ, S. R. *et al.* Settlement of benthic marine invertebrates. **Marine Ecology Progress Series**, v. 97, p. 193-207, 1993.
- RYLAND, J. S. Experiments on the selection of algal substrates by polyzoan larvae, **Journal of Experimental Biology**, v. 36, n. 4, p. 613, 1959.
- SALTA, M. *et al.* Marine biofilms on artificial surfaces: structure and dynamics. **Environmental Microbiology**, v. 15, n. 11, p. 2879-2893, 2010.
- SARMENTO, V. C. *et al.* Copepoda Harpacticoida community of a rocky shore under the influence of upwelling (Arraial do Cabo, southeastern Brazil). **Journal of Marine Biology Association**, v. 92, n. 5, p. 1117-1126, 2012.
- SCARDINO, A. J. *et al.* Attachment point theory revisited: the fouling response to a microtextured matrix. **Biofouling**, v. 24, n. 1, p. 45-53, 2008.
- SCHNEER, B. T. The development of marine fouling communities. **Biological Bulletin**, v. 89, p. 103-112, 1945.
- SCHNACK-SCHIEL, S. B.; ISLA, E. The role of zooplankton in the pelagic-benthic coupling of the Southern Ocean. **Scientia Marina**, v. 69, n. 2, p. 39-55, 2005.
- SCHUMACHER, J. F. *et al.* Species-specific engineered antifouling topographies: correlations between the settlement of algal zoospores and barnacle cyprids. **Biofouling**, p. 1-11, 2007.
- SEKAR, R. *et al.* Laboratory studies on adhesion of microalgae to hard substrates. **Hydrobiologia**, v. 512, p. 109-116, 2004.
- SEKI, T.; KAN-NO, H. Induced settlement of the Japanese abalone, *Haliotis discus hannai*, veliger by the mucus of the juvenile and adult abalones. **Bulletin of Tohoku Regional Fisheries Research Laboratory**, v. 43, p. 29-36, 1981.
- SHIMETA, J. *et al.* Influences of biofilm-associated ciliates on the settlement of marine invertebrate larvae. **Marine Ecology Progress Series**, v. 449, p. 1-12, 2012.
- SLATTERY, M. Larval settlement and juvenile survival in the red abalone (*Haliotis rufescens*): an examination of inductive cues and substrate selection. **Aquaculture**, v. 102, p. 143-153, 1992.
- SNEED, J. M. *et al.* The chemical cue tetrabromopyrrole from a biofilm bacterium induces settlement of multiple Caribbean corals. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 281, 2014.
- SOMSUEB, S. *et al.* Colonization of fouling invertebrate community on suspended man-made structures of varying slope angles. **Bulletin of Marine Sciences and Fisheries**, v. 20, n. 20, p. 45-50, 2000.

- SOUZA, M. L.; FERRAGUT, C. Influence of substratum surface roughness on periphytic algal community structure in a shallow tropical reservoir. **Acta Brasiliana Limnologica**, v. 24, n. 4, p. 397-407, 2006.
- STEINBERG, P. D. *et al.* Chemical cues for surface colonization. **Journal of Chemical Ecology**, v. 28, n. 10, p. 1935-1951, 2002.
- SU, Z. *et al.* The effect of different substrates on pearl oyster *Pinctada martensii* (Dunker) larvae settlement. **Aquaculture**, v. 271, p. 377-383, 2007.
- SWEAT, L. H.; JOHNSON, K. B. The effects of fine-scale substratum roughness on diatom community structure in estuarine biofilms. **Biofouling**, v. 29, n. 8, p. 879-890, 2013.
- SZEWZYK, U. *et al.* Relevance of the exopolysaccharide of marine *Pseudomonas* sp. strain S9 for the attachment of *Ciona intestinalis* larvae. **Marine Ecology Progress Series**, v. 75, p. 259-265, 1991.
- THIYAGARAJAN, V. *et al.* Influence of biofilms on the larval settlement of *Balanus reticulatus* Utinomi (Cirripedia: Crustacea). **Biofilm**, v. 4, n. 1, 1999.
- THYJAGARRAN, V. *et al.* Cypris habitat selection facilitated by microbial films influences the vertical distribution of subtidal barnacle *Balanus trigonus*. **Microbial Ecology**, v. 51, p. 431-440, 2006.
- TODD, C. D. Assessment of a trap for measuring larval supply of intertidal barnacles on wave-swept, semi-exposed shores. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 290, n. 2, p. 247-269, 2003.
- TOUPOINT, N. *et al.* Effect of biofilm age on settlement of *Mytilus edulis*. **Biofouling**, v. 28, n. 9, p. 985-1001, 2012.
- TOONEN, R. J.; PAWLIK, J. R. Settlement of the gregarious tube worm *Hydroides dianthus* (Polychaeta: Serpulidae). Testing the desperate larva hypothesis. **Marine Ecology Progress Series**, v. 224, n. 4992, p. 115-131, 2001.
- UNABIA, C. R. C.; HADFIELD, M. G. Role of bacteria in larval settlement and metamorphosis of the polychaeta *Hydroides elegans*. **Marine Biology**, v. 133, p. 55-64, 1999.
- VEDAPRAKASH, L. *et al.* Experimental studies on the effect of different metallic substrates on marine biofouling. **Colloids and Surfaces B: Biointerfaces**, v. 106, p. 1-10, 2013.
- VIDELA, H. A. Prevention and control of biocorrosion. **International Biodeterioration and Biodegradation**, v. 49, p. 259-270, 2002.
- VISSCHER, J. P.; LUCE, R. H. Reactions of the cyprid larvae of barnacles to light with special reference to spectral colors. **Biological Bulletin**, v. 54, p. 336-350, 1928.
- WAHL, M. Marine Epibiosis: fouling and antifouling some basics aspects. **Marine Ecology Progress Series**, v. 58, p. 175-189, 1989.
- WANG, C. *et al.* Larval settlement and metamorphosis of the mussel *Mytilus coruscus* in response to natural biofilms. **Biofouling**, v. 28, n. 3, p. 249-256, 2012.
- WATERS, C. M.; BASSLER, B. L. Quorum sensing: cell-to-cell communication in bacteria. **Annual Review of Cell and Developmental Biology**, v. 21, p. 319-346, 2005.
- WATSON, M. G. **The role of ciliated protozoan in the dynamics of marine invertebrate settlement**. 2015. 170 p. Thesis (PhD in Philosophy) - RMIT University, Melbourne, 2015.
- WHALAN, S.; WEBSTER, N. S. Sponge larval settlement cues: the role of microbial biofilms in a warming ocean. **Scientific Reports**, v. 4, p. 4072, 2014.
- WILDISH, D. J.; SAULNIER A. M. The effect of velocity and flow direction on the growth of juvenile and adult giant scallops. **Journal Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 133, p. 133-143, 1992.
- WONG, F. W. Y. M. **The influence of physical attributes of surface topographies in relation to marine biofouling**. 2017. 177 p. Thesis (PhD in Philosophy) - University of Nottingham, Ningbo, 2017.
- YANG, J. L. *et al.* Larval settlement and metamorphosis of the mussel *Mytilus coruscus* in response to monospecific bacterial biofilms. **Biofouling**, v. 29, n. 3, p. 247-259, 2013.
- YANG, L. H. *et al.* Growth-inhibiting effects of

12 antibacterial agents and their mixtures on the freshwater microalga *Pseudokirchneriella subcapitata*. **Environmental Toxicology and Chemistry**, v. 27, p. 1201-1208, 2008.

YOUNQLOOD, J. P. *et al.* New materials for marine biofouling resistance and release: semifluorinated and pegylated block copolymer bilayer coatings. **Polymeric Materials: Science and Engineering**, v. 88, p. 608-609, 2003.

YU, X. J. *et al.* Larval settlement and metamorphosis of the pearl oyster *Pinctada fucata* in response to biofilms. **Aquaculture**, v. 306, p. 334-337, 2010.

YULE, A. B.; WALKER, G. The temporary adhesion of barnacle cyprids effects of some differing surface characteristics. **Journal of Marine Biology Association**, v. 64, p. 429-439, 1984.

ZEVINA, G. B. **Biology of marine biofouling**. Moscow: Moscow University, 1994. 135 p.

ZHAO, B. *et al.* Larval settlement of the silver or goldlip pearl oyster *Pinctada maxima* (Jameson) in response to natural biofilms and chemical cues. **Aquaculture**, v. 220, p. 883-901, 2003.

