

人工红树林幼林藤壶危害及防治研究进展^{*}

向平¹ 杨志伟^{1,2} 林鹏^{1,2*}

(¹厦门大学生命科学学院, 厦门 361005; ²厦门大学湿地与生态工程研究中心, 厦门 361005)

【摘要】 随着近年来红树林恢复性造林面积的扩大, 海洋污损生物藤壶对红树林幼林的危害问题日益突出. 文中综述了藤壶附着的生物化学、藤壶在红树林附着的生态学、藤壶对人工红树林幼林的危害和国内所采用的化学药物防治措施等方面的研究进展, 以及今后的研究方向. 藤壶在红树林的附着和分布模式受海水盐度、浸淹深度、林分郁闭度、水文条件等环境因素和生物因素的影响. 而藤壶胶粘蛋白的氨基酸组成、一维结构, 胶粘蛋白在水下的交联、组装和胶粘的过程与机制, 以及藤壶危害红树幼苗的机制和危害权重尚需要深入探讨. 研究红树植物对藤壶附着的响应和长期适应机制将为藤壶的防治提供更多的启示.

关键词 红树林 藤壶 红树林恢复

文章编号 1001 - 9332(2006)08 - 1526 - 04 **中图分类号** Q948.1 **文献标识码** A

Barnacle damage and its control in young mangrove plantations: A research review. XIANG Ping¹, YANG Zhiwei^{1,2}, LIN Peng^{1,2} (¹School of Life Science, Xiamen University, Xiamen 361005, China; ²Research Center for Wetlands and Ecological Engineering, Xiamen University, Xiamen 361005, China). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2006, 17(8): 1526 ~ 1529.

With the increasing area of restored mangrove vegetation, marine-fouling organisms, barnacle in particular, are suggested to be an important factor affecting the survival and growth of mangrove seedlings. This paper reviewed the biochemical and ecological studies on the settlement of barnacle, its damage on mangrove seedlings, and its chemical control. The settlement and distribution model of barnacle on mangroves is significantly affected by the environmental factors such as seawater salinity, tide inundating depth, canopy density, hydrographical regime, and some biotic factors, but few are known about the amino acid composition and one-dimension structure of barnacle's adhesive proteins, especially their processes and mechanisms of cross-link, aggregation, and adhesion. More attention should be paid on understanding the damage mechanisms and its weight of barnacle on mangrove seedlings, and the study on the response and adaptation models of individual plant in nature mangrove ecosystem to barnacle disturbance should be strengthened, which are potentially valuable for the research of barnacle control.

Key words Mangrove, Barnacle, Restoration of mangrove vegetation

1 引言

红树林(mangroves)是自然分布于热带、亚热带海岸和河口潮间带的木本植物群落^[23,25],通常生长在港湾与河口地区的淤泥质滩涂上,是海滩上特有的森林类型.我国红树林自然分布在海南、广东、广西、台湾和福建等省,以及香港和澳门地区,浙江省有人工引种的红树林.红树林除了具有促淤保滩、巩固堤岸、抵抗风浪袭击、过滤有机物和污染物等功能外,还是鸟类、贝类、鱼、虾和蟹等海洋生物栖息繁衍的良好场所,在保护海滨湿地生态系统和生物多样性以及维护海湾、河口地区生态平衡等方面均有着不可替代的重要作用^[24].同时,红树林也是进行旅游和社会教育的自然和人文景观.2004年12月26日印度洋发生海啸后,当印度洋各国正讨论建立海啸预警机制时,各国环保科学家及其环保组织提出了一个业已存在并可以最大程度地降低自然灾害破坏力的天然武器——红树林.

多年来,由于围海造田、围塘养殖、填海造陆和修建公路码头等人为的因素,红树林的面积大幅度减少^[21],甚至处于濒危状态.因此,建立红树林自然保护区和对红树林进行恢

复性造林势在必行^[24].在红树林恢复性造林实践、残次林改造和优良树种驯化研究中,红树林幼苗受到多种海洋底栖生物的影响,藤壶是人工红树林幼林最为常见的危害生物,甚至在某些地方成为红树幼苗正常生长发育的关键胁迫因子,成为危害红树林面积最大、程度最高的污损生物^[22,37].本文主要介绍了藤壶附着的生物化学、藤壶在红树林附着的生态学、藤壶对人工红树林幼林的危害和国内所采用的化学药物防治措施等方面的研究进展,以及今后的研究方向.

2 藤壶附着的生物化学

藤壶属于节肢动物门甲壳纲,蔓足亚纲,完胸目,藤壶亚目,共记录有8科约559种^[17].藤壶的幼虫时期需要经历无节幼体和金星幼体(腺介幼体)的变态发育过程.金星幼体是一种特殊的幼体形态,无需摄食,仅是为了选择附着、变态的适宜基底^[16].金星幼虫被流动的海水牵引到底底上,进行

*国家自然科学基金项目(30270272)、厦门市海洋与渔业局、翔安农林水利局资助项目(2005-2008).

**通讯联系人. E-mail: linpeng@xmu.edu.cn
2005-07-25收稿, 2006-06-13接受.

暂时性附着并对所附着的基底进行探查。当幼虫找到合适的基底后,便从其第1触角第3节的附着吸盘开口处分泌胶体开始营固着生活。金星幼虫常选择粗糙不平或有凹陷及小沟的基底,特别是在有同种成体密集的基底表面附着^[46]。

藤壶通过分泌蛋白质类的藤壶胶在水下基底上附着营固着生活。根据收集方法和藤壶胶聚集的先后,藤壶胶分为初生胶和次生胶^[36,43],这两种胶在氨基酸组成上是相似的^[28]。藤壶胶在水下的交联、组装和有效粘附,其过程必须完成胶凝、转移基底表面的水分子、建立界面接触和与各种基底间的分子吸附等功能。对这一系列功能和胶粘机制的研究均有赖于对胶粘蛋白的充分研究。由于藤壶胶不溶于盐、稀酸、稀碱等溶液中,故对藤壶胶的研究是随着胶粘蛋白溶解方法的改进而逐渐深入的。近年来,Kamino等^[18,19]通过一种非水解的方法溶解出了90%以上的藤壶胶粘蛋白,并在此基础上,从*Megabalanus rosa*的胶粘蛋白中分离鉴别出3种主要的蛋白质M_{tcp}-100K、M_{tcp}-52K和M_{tcp}-68K。M_{tcp}-100K和M_{tcp}-52K具有高疏水性和分泌到附着位置后的难溶特性。而M_{tcp}-68K则含有独特的氨基酸组成,其中57%的组分是由丝氨酸(Ser, 16%)、苏氨酸(Thr, 14%)、甘氨酸(Gly, 15%)和丙氨酸(Ala, 12%)构成。同时,藤壶胶中另一种含量较少的蛋白M_{tcp}-20K则含有丰富的Cys等带电荷的氨基酸,它包括半胱氨酸(Cys 17.5%)、天门冬氨酸(Asp 11.5%)、谷氨酸(Glu 10.4%)和组氨酸(His 10.4%)等最主要的氨基酸^[17]。关于藤壶胶粘蛋白在水下的交联、组装和胶粘过程与机制的研究有赖于对胶粘蛋白的氨基酸组成和胶粘蛋白质-维结构的清楚认识。

藤壶附着在水下各种基底的表面,藤壶胶底板的形态、组分和胶粘蛋白的构成等均随着基质的结构和表面物化性质的不同而各异。Berglin等^[11]对附着在不同基底上的藤壶(*Balanus improvisus*)底板研究发现,附着在低表面能和低模数基底(PDMS)上的藤壶合成厚的、有弹性的粒状附着底板,而在较高表面能和较高模数的基底(PMMA)上的藤壶则合成硬的、连续的附着底板。在较高表面能基底上附着的底板中含有方解石形态的钙质,而在低表面能的基底上附着的底板则没有检测到钙质。而在低表面能基底上附着的底板中,用0.5M的DTI和7M的盐酸胍可以溶解出在较高表面能基底上附着的底板中没有的3种蛋白质和一些小肽。

3 藤壶在红树林附着的生态学

藤壶在红树林的附着及其分布模式受多种因素的影响^[14,20,22,38,39,42,47],主要包括以下几个方面:1) 盐度因素。盐度对藤壶的分布影响较大,从数量上基本成正相关,同时,盐度的改变还引起优势种的变化;2) 浸淹深度。随着浸淹深度的增加,在红树植物茎干和枝叶上附着的藤壶数量增加,对红树的危害程度增大,即便是同一样地中微地形的差异都会呈现这种相关性,同时,浸淹深度也引起优势种的变化;3) 郁闭度(林分密度)。在九龙江口红树林区,当林分郁闭度达到0.5时就基本没有藤壶附着,但李云等^[22]报道,在广东红

树林幼林的密度与藤壶附着没有正相关性,这可能与红树幼苗还没形成有效的郁闭度有关;4) 水文条件。水流畅通程度是影响藤壶纵深分布的主要因子,开阔的海域藤壶对红树植物的危害程度较封闭的港湾严重,向海林缘较林内和向陆林缘附着严重;5) 生物因素。影响藤壶附着和分布的生物因素包括同种其他个体的影响、特殊的食物源、细菌粘膜、其他生物如藻类和红树植物通过活性物质或通过改变微生境的改变而对藤壶附着产生的抑制或诱导的影响。

在开放生态系统中(如水生环境),繁殖体或幼体的丰度和分布模式对成体生物的丰度和分布模式有决定性的影响^[6,9,44],幼体在水层的运动和不同基底上的附着行为也产生较大影响^[32]。因此,研究引起幼体丰度和分布模式差异的原因是认识海洋动物种群动态的关键^[38]。特定区域幼体数量和分布模式受多种物理和生物因子制约,其中包括幼体的繁殖^[11]、幼体食物丰度^[29]、生理应力^[3]和捕食^[7]等都会影响浮游阶段的幼体的数量。与其他海洋幼体一样,藤壶的幼体在大尺度上的运动都是靠海水被动地牵引而完成的。因此,水动力因子如海流、潮汐和海浪都会影响幼体在特定位置的输送和丰度^[2,31]。这种被动的迁移有助于把幼体牵引到特定的附着位置,同时也可能通过水平的迁移使幼体远离合适的附着基质而导致死亡。在微观空间尺度上,幼体的行为对其附着模式起重要作用^[33]。如在水体平静的红树林区或者河口区域,幼体可能不再是作为被动的“颗粒”而受到上述水文动力因子的影响,其通过在水层的游动和垂直运动来改变在水体中的位置,从而影响幼体的附着和成体的分布^[12,39,41]。在微观尺度上,幼体的行为同样受到多种因子的影响,其中的物理因子包括光照、海水盐度、基底的物理特征(微地形)和微尺度的水流影响^[8,10,40,42],生物因子则主要有基底上的细菌粘膜和同种个体的诱导作用^[20,42]。

在澳大利亚东南部的红树林白骨壤(*Avicennia marina*)林区,藤壶*Eminus covertus*金星幼体的丰度和金星幼体的行为都是影响红树林中藤壶附着模式的重要因子^[34,37,39]。在包括红树林在内的潮间带,在时间上,藤壶金星幼体密度的高峰出现在夜间的高潮水层中;在空间分布上,水层中的藤壶金星幼体密度随向海林缘到向陆林缘的方向逐渐减少,在向海林缘密度最大、林内较少,而在向陆林缘则几乎没有或很少有金星幼体分布。同时,向海林缘较林内和向陆林缘有更长的淹水时间,这种淹水时间的差异扩大了幼体密度差异对红树林内不同潮带幼体丰度的影响,使幼体的丰度在向海林缘、林内和向陆林缘产生3倍的差异。而在紧邻红树林向海林缘没有红树植物的光滩上,幼体密度和淹水时间没有差异,导致金星幼体丰度也没有显著差异。金星幼体的行为对藤壶在向海林缘、林内和向陆林缘的附着及其在垂直方向上的分布模式产生较大影响。同时,生物因子如细菌粘膜和附着藻类对金星幼体在红树林区基底上的附着也产生了显著影响。在水平方向和垂直方向上,金星幼体的丰度、附着行为和附着后的死亡过程对红树林区藤壶分布模式的影响不同。在水平方向上,幼体丰度和包括细菌粘膜及附着藻类等产生

的诱导作用对藤壶的附着模式起主要作用;而在垂直方向上,藤壶附着后 1 个月内的附着后死亡过程决定了藤壶附着的模式。红树林区的藤壶金星幼体对藤壶附着模式的影响随着种类的不同而不同。藤壶 *Em inius covertus* 幼体在水层中的密度高峰在季节上出现在冬季,而藤壶 *Hexam inius popeiana* 的幼体密度高峰则出现在春夏季节。同时,附着密度所依赖的因素也存在差异, *E. covertus* 金星幼体的附着密度与其丰度成正相关,而 *H. popeiana* 幼体则没有这种相关性^[34]。

4 藤壶对红树林和人工红树林幼林的影响

在 20 世纪 80 年代初,林鹏等^[23]研究了藤壶对天然红树林的影响。生长于潮间带的红树植物茎干、小枝、叶片、支柱根和气生根都能成为在潮间带生长的藤壶附着的基底^[35,39,47]。因此,只要影响藤壶生长的条件合适,藤壶便大量附着于红树植株的各个部位上。藤壶的大量附着除了增加植株地上部分的重量和潮水对植株冲击的受力面积,增大了潮水对红树植物正常生长的干扰外,还通过藤壶在叶片上的附着堵塞叶片上的气孔和减少叶片的光合面积,进而影响植株的正常生长。在藤壶附着特别严重的地方,重重叠叠的藤壶附着使得整个群落中约 1/3 的植株死亡,并有约 1/3 的植株处于濒死状态^[23]。

近年来,红树林恢复性造林引起了各国、各种组织的广泛关注和积极投入。在红树林人工营造过程中,藤壶附着对红树林幼林植株的危害也日益得到重视^[5,15,22,30]。我国在红树林造林实践中,研究者先后在海南东寨港红树林自然保护区、广东湛江红树林自然保护区和深圳福田红树林自然保护区就藤壶对人工红树林的危害进行了较为系统的研究,发现在幼苗茎干和枝叶上附着的藤壶主要有网纹藤壶 (*Balanus reticulatus*) 和中华小藤壶 (*Chthamalus sinensis*) 两种,并进一步证实藤壶是严重地影响人工红树林幼林正常生长发育的关键胁迫因子之一,是危害红树林面积最大、程度最高的污染生物。幼林单一植株茎叶上的附着藤壶一般为数个至数百个不等,有的多达四层^[22]。何斌源等^[15,27]也发现,在较低潮位生长的幼苗上附着的潮间藤壶 (*Balanus littoralis*) 和白条小藤壶 (*Chthamalus wihersi*) 是严重影响红海榄、桐花树等幼苗正常生长发育的关键胁迫因子。大量藤壶固着于幼苗的茎叶上,造成幼苗呼吸作用和光合作用受阻,生长缓慢,过厚、过重的藤壶负载甚至造成幼苗折断而死亡^[15,27]。笔者在红树林生态恢复实践过程中观察到秋茄幼苗的生长也受到大量藤壶附着的影响,在藤壶危害严重的地方,植株倒伏率达到 30% 以上。通常认为藤壶在红树幼苗植株茎干和叶片上的附着会危害红树植物的正常生长,但 Satumanapan 等^[39]对去除附着在白骨壤幼苗茎干和叶片上的藤壶的对比实验发现,藤壶在植株上的附着对幼苗的存活和生长没有显著影响,而是其他胁迫因子如藻类和海草、沉积物的堵塞和哺乳动物的破坏、气候条件等严重地影响了幼苗的生长和存活。

红树幼苗的正常生长和存活率受到多种物理因子和生物因子的胁迫和制约。物理因子包括海水盐度、滩面潮位、温

度、沉积物土质、潮流速度、淤泥在植株上的沉积和光照强度等,均能导致幼苗生长不良甚至死亡^[4,24,26,45];生物因子如大型藻类和海草、哺乳动物和螃蟹等的干扰和啃食也会导致幼苗存活率降低^[30]。在上述因子中,海水盐度、滩面潮位和潮流速度等对红树植物生长有负影响的物理因子,同时对藤壶在红树林植株上的附着和藤壶的危害程度有正相关性。这种多因子的交互作用使得有关藤壶危害红树幼苗生长机制和危害权重的分析和研究较为困难和混乱。由此,清楚认识和精确评估藤壶危害方式和危害权重的实验设计和分析方法很有意义。目前,在天然的红树林中,红树植物对藤壶附着的响应模式和适应策略的研究尚未见报道。对此的深入研究,将为开展藤壶防治的研究提供更多的有用信息。

5 人工红树林幼林藤壶的防除措施

在红树林恢复性造林实践中,对幼林中过量附着的藤壶采取防治措施十分必要。韩维栋等^[113]研究发现,采用多种农药混合的防治效果较佳,藤壶的死亡率略大于 50%。李云等^[22]采用掺有农药的油漆对人工红树林幼苗茎干进行涂层,对藤壶的清除达 100%。其防治机理可能是:油漆紧紧地粘在藤壶上,使油漆中的农药不易流失,当潮水上涨,藤壶张开盖板摄取食物时易受药害;或者由于油漆的附着,藤壶难以打开盖板而饥饿致死。

采用化学药物对红树林幼林附着藤壶的防除措施,主要是由红树林幼林所处的特殊的潮间带环境和藤壶的生物学特性决定的。在红树林幼林上喷施的药物容易在每天周期性的海水浸淹过程中流失,降低了药物的局部浓度,从而减少了药物对藤壶的杀伤效果。同时,药物随着海水在海区的扩散,会造成整个海区的一定污染,特别是在城市边缘造林,较大剂量的药物可能有更大的潜在风险。藤壶的生物学特性也决定了对藤壶防除用药的困难,由于藤壶在退潮后盖板总是处于关闭状态,特别是在外界刺激的情况下,因此,化学药剂往往很难进入藤壶体内,使得对一般农业害虫有效的农药难以发挥作用,并会污染环境。同时,藤壶死亡后,其底板和盖板往往不会在短时间内脱落,并伴随有大量淤泥沉积和其他生物如黑芥麦蛤 (*Vignadula atrata*) 的侵填,减小药物防治的效果。因此,在恢复性造林实践中,建立一套经济、安全高效、系统的藤壶防治措施十分必要。

6 展 望

近年来,随着红树林恢复性造林面积的扩大,藤壶对红树林幼林的影响问题日益突出,并引起广泛的关注。为提高红树存活率和确保幼苗的正常生长,建立一套经济、安全高效的藤壶防治措施是当前造林实践中所急需的。对藤壶胶蛋白的氨基酸组成、一维结构,胶粘蛋白在水下的交联、组装和胶粘的过程与机制,多种环境因素和生物因素对藤壶在红树林中的附着和分布模式的影响等进行深入研究,必将为开发一套经济、安全高效的藤壶防治技术提供重要的理论依据。针对多种环境因子对红树植物幼苗生长和藤壶危害的影

响,开展多因子的交互作用实验设计和数据分析,以清楚地认识和精确评估藤壶危害方式和危害权重,是开发藤壶防治措施的重要前提。同时,积极开展天然红树林中红树植物对藤壶附着的影响和长期适应机制的研究,不仅具有重要的理论意义,还将为藤壶的防治提供更多的启示。

参考文献

- Berglin M, Gatenholm P. 2003. The binnacle adhesive plaque: Morphological and chemical differences as a response to substrate properties. *Colloid Surf B-Biointerfaces*, **28**: 107~117
- Bertness MD, Gaines SD, Wahle RA. 1996. Wind-driven settlement patterns in the acorn binnacle *Senibalanus balanoides*. *Mar Ecol Prog Ser*, **137**: 103~110
- Bhatnagar KM, Crisp DJ. 1965. The salinity tolerance of nauplius larvae of cirripedes. *J Anim Ecol*, **34**: 412~428
- Chen LZ, Wang WQ, Lin P. 2004. Influence of water logging time on the growth of *Kandelia candel* seedlings. *Acta Oceanol Sin*, **23**: 149~158
- Clarke PJ, Myerscough PJ. 1993. The intertidal distribution of the grey mangrove *Avicennia marina* in southeastern Australia: The effects of physical conditions, interspecific competition, and predation on propagule establishment and survival. *Aust J Ecol*, **18**: 307~315
- Connell JH. 1985. The consequences of variation in initial settlement vs post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *J Exp Mar Biol Ecol*, **93**: 11~46
- Cowden C, Young CM, Chia FS. 1984. Differential predation on marine invertebrate larvae by two benthic predators. *Mar Ecol Prog Ser*, **14**: 145~149
- Crisp DJ, Ritz DA. 1973. Responses of cirripede larvae to light I. Experiments with white light. *Mar Biol*, **23**: 327~335
- Denley EJ, Underwood AJ. 1979. Experiments on factors influencing settlement, survival and growth in two species of binnacles in New South Wales. *J Exp Mar Biol Ecol*, **36**: 269~294
- Dineen JF, Hines AH. 1994. Larval settlement of the polyhaline binnacle *Balanus ebumeus* (Gould): Cue interactions and comparisons with two estuarine congeners. *J Exp Mar Biol Ecol*, **179**: 223~234
- Geraci S, Romaine V. 1982. Binnacle larvae and their settlement in Genoa harbour (North Tyrrhenian Sea). *Mar Ecol*, **3**: 225~232
- Grosberg PK. 1982. Intertidal zonation of binnacles: The influence of planktonic zonation of larvae on vertical distribution of adults. *Ecology*, **63**: 894~899
- Hang W-D (韩维栋), Chen L (陈亮), Yuan M-J (袁梦婕). 2004. The binnacle control on the planted young mangrove trees. *J Fujian For Sci Technol* (福建林业科技), **31**(1): 57~62 (in Chinese)
- He B-Y (何滨源), Cai Y-H (赖廷和). 2001. Study on the distribution characteristic of *Euraphia wihersi* attached to the stems of different-aged *Aigicenus comiculatum*. *Mar Sci Bull* (海洋通报), **20**(1): 40~45 (in Chinese)
- He B-Y (何滨源), Mo Z-C (莫竹承). 1995. Study on the growth and damage factors during the afforestation with artificial seedlings of *Rhizophora stylosa* in a bare tidal flat in Guangxi. *J Guangxi Acad Sci* (广西科学院学报), **11**(3): 37~42 (in Chinese)
- Huang Y (黄英), Ke C-H (柯才焕), Zhou S-Q (周时强). 2001. Advancements in research on settlement of binnacles larvae. *Mar Sci* (海洋科学), **25**(3): 30~32 (in Chinese)
- Huang Z-G (黄宗国), Cai R-X (蔡如星). 1984. Marine Biofouling and Its Prevention. Beijing: Ocean Press (in Chinese)
- Kamino K. 2001. Novel binnacle underwater adhesive protein is a charged amino acid-rich protein constituted by a Cys-rich repetitive sequence. *Biochem J*, **356**: 503~507
- Kamino K, Inoue K, Maruyama T, et al. 2000. Binnacle cement proteins: Importance of disulfide bounds in their insolubility. *J Biol Chem*, **275**: 27360~27365
- Keough MJ, Raimondi PT. 1995. Responses of settling invertebrate larvae to bioorganic films: Effects of different types of films. *J Exp Mar Biol Ecol*, **185**: 235~253
- Li MS, Lee SY. 1997. Mangroves of China: A brief review. *For Ecol Manage*, **96**: 241~259
- Li Y (李云), Zheng D-Z (郑德璋), Zheng S-F (郑松发), et al. 1998. Binnacles harm to artificial mangroves and their chemical control. *For Res* (林业科学研究), **11**(4): 370~376 (in Chinese)
- Lin P (林鹏). 1997. Mangrove Ecosystem in China. Beijing: Science Press. 1~10 (in Chinese)
- Lin P (林鹏). 2001. A review on the mangrove research in China. *J Xiamen Univ* (Nat Sci) (厦门大学学报·自然科学版), **40**(2): 592~603 (in Chinese)
- Lin P (林鹏), Wei XM (韦信敏). 1981. The ecological studies of the subtropical mangroves in Fujian, China. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学与地植物学丛刊), **5**(3): 177~186 (in Chinese)
- Macnae W. 1966. Mangrove in eastern and southern Australia. *Aust J Bot*, **14**: 67~104
- Mo Z-C (莫竹承), Huang H-Q (范航清), He B-Y (何滨源). 2003. Distributional characters of binnacles on artificial *Rhizophora stylosa* seedlings. *J Trop Oceanol* (热带海洋学报), **22**(1): 50~54 (in Chinese)
- Naldrett MJ. 1993. The importance of sulphur cross-links and hydrophobic interactions in the polymerization of binnacle cement. *J Mar Biol Ass UK*, **73**: 689~702
- Olson RR, Olson MH. 1989. Food limitation of planktonic marine larvae: Does it control recruitment success? *Annu Rev Ecol Syst*, **20**: 225~247
- Perry MD. 1988. Effects of associated fauna on growth and productivity in the red mangrove. *Ecology*, **69**: 1064~1075
- Pinda J. 1991. Predictable upwelling and the shoreward transport of planktonic larvae by internal bores. *Science*, **253**: 548~551
- Raimondi PT. 1988. Settlement cues and determination of the vertical limit of an intertidal binnacle. *Ecology*, **69**: 400~407
- Raimondi PT. 1991. Settlement behaviour of *Chthamalus anisopoma* larvae largely determines the adult distribution. *Oecologia*, **85**: 349~360
- Ross FM. 2001. Larval supply, settlement and survival of binnacles in a temperate mangrove forest. *Mar Ecol Prog Ser*, **215**: 237~249
- Ross FM, Underwood AJ. 1997. The distribution and abundance of binnacles in a mangrove forest. *Aust J Ecol*, **22**: 37~47
- Sastry JR, Linder E, Dooley CA. 1970. Repair and reattachment in the balanidae as related to their cementing mechanism. *Biol Bull*, **139**: 333~350
- Satumanapan S, Keough MJ. 1999. Effect of binnacles on the survival and growth of temperate mangrove seedlings. *Mar Ecol Prog Ser*, **181**: 189~199
- Satumanapan S, Keough MJ. 2001. Roles of larval supply and behavior in determining settlement of binnacles in temperate mangrove forest. *J Exp Mar Biol Ecol*, **260**: 133~153
- Satumanapan S, Keough MJ, Watson GF. 1999. Role of settlement in determining the distribution and abundance of binnacles in a temperate mangrove forest. *J Exp Mar Biol Ecol*, **241**: 45~66
- Wetley DS. 1986. Ranking of settlement cues by binnacle larvae: influence of surface contour. *Bull Mar Sci*, **39**: 393~400
- Woodin SA. 1986. Settlement of infauna: Larval choice? *Bull Mar Sci*, **39**: 401~407
- Wright J, Boxshall AJ. 1999. The influence of small-scale flow and chemical cues on the settlement of two congeneric binnacle species. *Mar Ecol Prog Ser*, **183**: 179~187
- Yan W-X (严文侠), Dong Y (董钰), Yi F (尹芬). 1983. Comparison between the primary and secondary cements of *Balanus reticulatus* and *Urosalpinx*. *Trop Oceanol* (热带海洋学报), **2**(3): 231~239 (in Chinese)
- Yoshioka FM. 1982. Role of planktonic and benthic factors in the population dynamics of the bryozoan *Mambanipora mambanacea*. *Ecology*, **63**: 457~468
- Zhang Q-M (张齐民), Sui S-Z (隋淑珍), Zhang Y-C (张叶春), et al. 2001. Marine environment indexes related to mangrove growth. *Acta Ecol Sin* (生态学报), **21**(9): 1427~1437 (in Chinese)
- Zheng Z (郑重). 1993. Ecological study on attachment and metamorphosis of marine planktonic larvae. *Chin J Ecol* (生态学杂志), **12**(3): 36~38 (in Chinese)
- Zhou S-Q (周时强), Li F-X (李复雪), Hong R-F (洪荣发). 1993. Ecological studies on mangrove fouling animals in Jiulong River Estuary, Fujian. *J Oceanol Taiwan Strait* (台湾海峡), **12**(4): 335~341 (in Chinese)

作者简介 向平,男,1980年生,博士研究生,主要从事红树林湿地和植物单宁研究。Tel: 0592-8130931/2181430; E-mail: xiangping@163.com;

责任编辑 李凤琴