



红树植物的盐分平衡机制

Salt balance mechanism in mangroves

张宜辉^{1,2}, 王文卿^{1,2}, 林 鹏^{1,2}

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

中图分类号: Q945.78

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2007)11-0086-05

热带、亚热带海岸潮间带的红树林生态系统处于海洋、陆地和大气的动态交界面, 作为独特的海陆边缘生态系统在维持海湾河口生态系统的稳定中起着特殊的作用。生长在潮间带高盐环境中的红树植物, 经长期的自然选择和进化适应, 在生理生化及形态方面形成了一系列适应机制^[1-3]。盐生植物体内盐分质量比的调节是植物生存的关键^[4], 红树植物维持体内盐分平衡的途径包括根系拒盐、叶片泌盐、叶片肉质化、脉内再循环、通过衰老器官的脱落排盐等 5 种。长期以来一直认为红树植物可分为两类, 具盐腺的泌盐红树植物 (secreters) 和不具盐腺的拒盐红树植物 (excluders)^[1,3]。老鼠簕属 (*Acanthus*)、桐花树属 (*Aegiceras*)、阿吉木属 (*Aegialitis*) 及白骨壤属 (*Avicennia*) 等属物种的叶片均具盐腺, 通过盐腺把过多的盐分排出体外, 使叶片得以保持盐分平衡^[3]; 而红树属 (*Rhizophora*)、秋茄属 (*Kandelia*)、木榄属 (*Bruguiera*) 及海桑属 (*Sonneratia*) 等主要是通过木质部的高负压, 从含盐基质中分离出淡水, 所以称之为拒盐红树植物^[1]。不具盐腺的拒盐红树植物通过叶片肉质化来维持体内盐分的平衡, 泌盐红树植物由于盐腺泌盐而有效地控制其体内的盐分含量, 所以其叶片肉质化程度变化不大^[5]。此外, 通过衰老器官 (尤其是叶片) 的脱落排盐是所有红树植物共有的一种排盐方式^[3,6-10]。上述就是目前对红树植物维持盐分平衡的主要观点, 作者在对红树植物抗盐生理生态进行长期研究的基础上, 对红树植物维持盐分平衡的途径进行综述。

1 根系拒盐

红树植物根系拒盐主要是通过根系内皮层中发

达的凯氏带起作用^[1], 它阻止盐分向地上部分的运输。拒盐红树植物如榄李属 (*Lumnitzera*)、红树属及海桑属等属根系滞留盐分效率达 99%, 其木质部液流中的含盐量还不到生长环境基质盐分质量浓度的 1%^[6]。对红海榄 (*Rhizophora stylosa*) 不同级别根 (分为 4 级, I: $d < 2$ mm, II: d 为 2~5 mm, III: d 为 5~15 mm, IV: $d > 15$ mm) 中盐分分布情况的测定结果表明, 红海榄根系中 I 级细根的 Na^+ 、 Cl^- 含量均低于土壤, 这是根内皮层作用的结果。进入 I 级根的分马上被 II、III 级根滞留, 其结果是 II、III 级根盐分含量很高, 甚至超过叶片, IV 级根的盐分含量已下降了很多^[11]。

尽管泌盐红树植物木质部液流中的盐分含量相对较高, 达到基质盐分质量浓度的 10%, 根系对盐分的进入仍具有一定的排斥作用^[3]。Waisel 等^[12]的研究表明, 根系对盐分的排斥作用是泌盐红树植物白骨壤 (*Avicennia marina*) 最重要的抗盐机制之一, 进入根系的盐分有 80% 被滞留于根系中, 叶片盐腺泌盐只能排除进入叶片的盐分的 40% 或进入根系的盐分的 8%; 而 Burchett 等^[13]和 Scholander^[6]的研究表明白骨壤的根系滞留盐分效率分别达 90% 和 95%。一般认为

收稿日期: 2005-10-08; 修回日期: 2006-04-09

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30200031); 福建省自然科学基金资助项目 (B0410001)

作者简介: 张宜辉 (1975-), 男, 福建屏南人, 博士, 讲师, 主要从事红树林生态学研究, 电话: 0592-2181431, E-mail:

zyh@xmu.edu.cn; 王文卿, 通讯作者, E-mail: wenqing2001@hotmail.com



泌盐红树植物的盐腺能有效地控制其体内盐分的平衡^[3,5,14],但对白骨壤的研究表明,尽管有盐腺的存在,叶片含盐量还是随基质盐分质量浓度的提高而提高^[13,15]。因此对泌盐红树植物来说,仅通过盐腺泌盐并不能维持叶片盐分的平衡。

由此可见,拒盐红树植物和泌盐红树植物在根系排盐效率上有所差别,前者比后者高 10 倍左右,但根系拒盐是它们最重要的排盐机制。

此外,对拒盐红树植物秋茄(*Kandelia candel*)、海莲(*Bruguiera sexangula*)、红海榄以及泌盐红树植物桐花树(*Aegiceras corniculatum*)、白骨壤的研究发现,除个别器官外,秋茄、桐花树、白骨壤、海莲和红海榄植物体所有器官的 Na^+ 、 Cl^- 含量均高于土壤,表现为元素富集率大于 1^[11]。因此,从这种意义上讲,秋茄、桐花树、白骨壤、海莲和红海榄均需要在体内保持一定的盐分质量比。*Medina* 和 *Francisco*^[16]对红树属、假红树(*Laguncularia racemosa*)和亮叶白骨壤(*A. germinas*)以及赵可夫等^[17]对秋茄和白骨壤渗透调节物质的研究结果与这一观点一致。研究发现,九龙江口秋茄和白骨壤 Na^+ 、 Cl^- 、 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 等无机离子对渗透调节的贡献率约占 88%,其中起主要作用的是 Na^+ 和 Cl^- ^[17]。拒盐红树植物如榄李属、红树属及海桑属等的木质部液流中的含盐量还不到基质盐分质量浓度的 1%,但这还是比典型的甜土植物高 10~50 倍^[3]。

以上事实说明,一方面,通过根系拒盐保持地上部分较低的盐分质量比是所有红树植物的共同特点。另一方面,在不发生因盐分过多积累而造成伤害的前提下,红树植物尽量多地吸收无机盐(主要是 Na^+ 和 Cl^-)来进行渗透调节,从能量角度来说,这是最经济的^[18,19]。

2 盐腺泌盐

生活在高盐环境中的泌盐红树植物,除了降低根对离子的吸收和阻止离子向地上部的运输外,还利用盐腺这一特殊的分泌结构将已吸收入植物体内的盐分排出体外,以维持体内盐分质量比低于产生生理毒害的浓度。

桐花树、白骨壤和老鼠簕(*Acanthus ilicifolius*)的上、下表皮均有盐腺分布,但前二种植物的盐腺分布于下表皮下陷处,而白骨壤的盐腺突出于表皮之上,而且下表皮上盐腺的数目多于上表皮^[20]。对泌盐红树

植物叶片盐腺的显微结构的研究表明,不同科的泌盐红树植物盐腺细胞数目和排列方式各不相同。紫金牛科(*Myrsinaceae*)桐花树的盐腺由 5 个部分组成,从叶肉向叶表面排列的次序是:收集细胞(由若干个细胞组成)、基细胞(仅 1 个扁平细胞)、分泌细胞(由 20 到 42 个细胞组成)、收集室(1 个气室)和盐腺盖(由角质层盖和角质层套构成,并有若干个泌盐孔组成)^[21,22]。马鞭草科(*Verbenaceae*)白骨壤的盐腺有 2 个或 4 个收集细胞和 8 个(有时有 12 个)分泌细胞^[23]。

泌盐作用可以去除叶片中由于蒸腾作用而积累的过剩盐分。*Atkinson* 等^[14]证明了红树植物随木质部汁液而达到叶片的氯化物的数量是通过分泌作用来平衡的,因而叶片内的氯化物含量在全天保持相对的数量。泌盐途径一般认为是先将盐腺周围的盐分集中到盐腺基部的收集细胞再到基细胞,然后再运进分泌细胞,再到收集室,然后从壁上的小孔将盐分挤出体外。*Ish-Shalom-Gordon* 和 *Dubinsky* 用扫描电镜观察白骨壤的盐腺的超微结构,发现其盐腺的泌盐过程是两种机制控制的:第 1 种是局泌型(*merocrine*),即先形成一个囊泡,此囊泡不断扩大直至破裂,盐溶液也随之释放,而后破裂的囊泡解体,并形成新的囊泡;第 2 种是全泌型(*holocrine*),即植物先在下表皮空间收集待分泌的盐溶液,最后导致表皮破裂,贮存的盐溶液呈小滴状往外流^[24]。

基质盐分含量影响泌盐红树植物盐腺的泌盐作用。随着土壤盐度的增加,桐花树叶片下表皮盐腺系统中的分泌细胞平均数和单位面积盐腺数目都有增加,每个盐腺系统分泌细胞由盐度为 3.5 的 19 个上升到盐度为 19.2 的 37 个,相应的下表皮盐腺数目由 7 个/ mm^2 上升到 10 个/ mm^2 ^[22]。*郑海雷*和*林鹏*^[25]对白骨壤和桐花树,*Sobrado*和*Greaves*^[26]对亮叶白骨壤,叶勇等^[27]对老鼠簕、桐花树和白骨壤的泌盐特性的研究都发现,叶片泌盐量均随着基质盐度的升高而增加。表明泌盐红树植物幼苗的体内只能容纳一定的盐分,当环境盐度增大,盐分吸收量增加后有将相应的盐分排出体外。

3 叶片肉质化

叶片肉质性是拒盐红树植物调节体内盐分平衡的途径之一^[3,6],但*林鹏*^[1]对桐花树、*Burchett* 等^[13]和赵可夫等^[17]对白骨壤的研究证实了泌盐红树植物也有肉质性叶片的发育。这说明它们在相同的环境条



件下具趋同适应性。叶片肉质化的结果是叶片盐分质量比受叶片年龄的影响不大。Smith 等^[5]对直立风车子(*Conocarpus erectus*)的研究表明,肉质化程度高的叶片细胞渗透压大且 NaCl 含量高。也有研究表明,盐胁迫导致的叶片肉质化增大了叶肉细胞表面积与叶片表面积比值^[28-30],也就是说相对增加了 CO₂ 吸收面积,这可能有利于光合碳同化。但是,叶片肉质化只能稀释叶片细胞的盐分,而不能影响叶片盐分含量^[7-10]。

肉质性的形成不是细胞分裂的结果,而是细胞体积增大的结果^[3,5,31],因为当叶片发育到最大叶面积一半的时候细胞分裂已停止。这种增大主要是栅栏组织细胞及海绵组织细胞增大的结果,但不同物种有不同的增大方式^[28,32]。红树植物直立风车子叶片的肉质化主要是垂直于叶面的细胞长度的增加,且起主要作用的是内层叶肉细胞^[5],假红树属(*Laguncularia*)、榄李属及海桑等属的物种的叶片的肉质化也属这一类;阿吉木属、白骨壤属及红树属等属则主要是内皮层细胞增大的结果;木果楝属(*Xylocarpus*)只有栅栏组织细胞增大,水荇花属(*Pemphis*)则是栅栏组织细胞及海绵组织细胞都增大^[3]。

影响盐生植物叶片肉质化程度的两个主要因素是:叶片年龄和基质盐分质量浓度。叶片肉质化程度随叶龄的提高而提高^[3,5],如假红树同一枝条上的老叶比新叶厚 4 倍;基质盐分质量浓度也影响叶片的肉质性程度,一般是叶片的肉质性随基质盐分质量浓度的提高而提高^[28,31,33]。但有例外, Burchett 等^[13]对白骨壤的研究表明,培养于 50%海水中的白骨壤叶片肉质化程度高于培养于 100%海水中的。

4 脉内再循环

Wignarajah 等^[34]发现盐渍条件下菜豆叶片 Na⁺可以通过韧皮部运出叶片。对甜菜、玉米和菜豆的研究也表明存在叶片 Na⁺、Cl⁻的向基性转移,如菜豆顶部的初生叶施加 ²²Na⁺ 1 d 后, ²²Na⁺几乎全部向基性地转移到根部,且有相当数量进入根外介质^[35]。对高粱、玉米及羽扁豆等的研究发现也存在这种情况。80 年代初,提出了一个“脉内再循环”(intraventional recycling)假说^[36]。这个假说的主要内容是植物地上部的木质传递细胞可将木质部导管中的 Na⁺重新吸收出来,通过韧皮部传递细胞进入筛管,下运到近根部分,其中一

部分还可以进入根外介质中。离子从叶片中被重新吸收出来的关键是从木质部到韧皮部的传递,其中传递细胞起了主要作用。其中吸收 Na⁺的机理是通过传递细胞中的 K⁺与导管中的 Na⁺交换进行的。

Waisel 等^[12]用放射性同位素 ²²Na⁺、³⁶Cl⁻详细研究了白骨壤叶片的盐分平衡,结果发现进入叶片的盐分只有 40%是通过盐腺排出体外的,而通过韧皮部运输的盐分进仅 27%,且这种运输主要在晚上发生。即使是拒盐红树植物,根系在吸收水分过程中也不能完全排除盐分,盐分必然随蒸腾液流逐渐在叶片中累积。但是,没有证据表明盐分在拒盐红树植物体内有逐步累积的趋势^[37]。作者对拒盐红树植物木榄(*Bruguiera gymnorrhiza*)叶片的研究发现,从叶片成熟至开始衰老这段时间里,叶片 Na⁺、Cl⁻质量比和含量保持不变^[7]。木榄叶片具较厚的角质层,通过角质蒸腾或淋溶方式排盐所起的作用不大。因此,必然存在一种将 Na⁺、Cl⁻重新运出叶片的机制。这也从侧面证明拒盐红树植物体内也存在“脉内再循环”。

5 衰老器官脱落排盐

多年来,一直认为通过衰老器官(尤其是叶片)的脱落排盐是所有红树植物尤其是拒盐红树植物共有的一种排盐方式,因为衰老叶片的盐分质量比远高于成熟叶片^[3,6,38]。通过衰老器官尤其是叶片的脱落确实使大量盐分得以离开植物体。

作者对木榄叶片发育及衰老过程中的盐分动态进行了跟踪研究,发现木榄叶片只有在发育过程中累积盐分,此时叶片盐分质量比和含量均升高,自叶片成熟到开始衰老这一段时间里盐分质量比和含量变化不大,在衰老过程中盐分质量比确实升高了很多,落叶 Na⁺和 Cl⁻质量比分别比成熟叶高 48.8%和 30.6%,含量只分别升高了 6.3%和 4.3%。由此可见,随着叶片的衰老,叶片中盐分质量比升高,但是这一过程并不伴随着盐分向衰老叶片的主动转移,而是由于叶片衰老过程中大量养分转移至植物体的其他器官而造成的一种浓缩效应^[7,39]。作者对红树植物秋茄、红海榄的研究也得出了类似结论^[8-10]。Tomlinson 也指出,没有证据表明盐分向衰老器官的转移是一种主动行为^[3]。因此,通过衰老器官的脱落排盐对维持红树植物的盐分平衡作用有限。



6 结论

Waisel 等^[12]通过对白骨壤叶片的盐分平衡的研究后指出,白骨壤通过3种不同的途径来适应潮间带高盐环境:(1)根系拒盐;(2)高盐环境下维持生理生化代谢活动的正常运行机制;(3)叶片排盐(这种排盐是通过盐腺泌盐和韧皮部的运输实现的)。许多研究表明,所有红树植物均通过以下一种或多种途径调节体内盐分含量:拒盐、泌盐、肉质化和衰老器官的脱落等^[6,38,40]。

作者认为,红树植物主要通过以下几种途径来调节体内盐分平衡:根系拒盐、叶片泌盐、叶片肉质化、脉内再循环和衰老器官的脱落,其中叶片泌盐为泌盐红树植物所特有,衰老器官的脱落的途径作用有限。所有红树植物既是拒盐植物又需要在体内维持一定的盐浓度,在保持细胞渗透调节能力的前提下,尽量减少盐分的吸收是所有红树植物的共性。在不发生因盐分过多积累而造成伤害的前提下,红树植物尽量多地吸收无机盐(主要是 Na 和 Cl)来进行渗透调节,从能量角度来说,这是最经济的。从形态解剖角度把红树植物划分为拒盐红树植物和泌盐红树植物有其合理的成份,但从生理角度来说还有必要对红树植物的盐分平衡机制开展进一步的研究工作。

目前,从细胞水平和分子水平上对红树植物的抗盐机制已开展较为深入的研究,渗透调节物质生物合成相关基因的克隆与转化、盐胁迫的信号传导途径、盐胁迫下离子通道行为等已成为研究的热点。作者从个体水平对红树植物的盐适应机制进行阐述,配合日益发展的生物技术及基因工程手段,将会更进一步了解红树植物抗盐机制的生理学本质,这必将为今后红树植物的引种、驯化以及红树林的生态恢复工程提供更充分的理论依据。

参考文献:

- [1] 林 鹏. 红树林[M]. 北京: 海洋出版社, 1984. 1-104.
- [2] Hutchings P, Saenger P. Ecology of mangroves[M]. St Lucia: University of Queensland Press, 1987. 1-388.
- [3] Tomlinson P B. The Botany of Mangroves[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. 1-419.
- [4] Omer L S, Horvath S M, Setaro F. Salt regulation and leaf senescence in aging leaves of *Jaumea carnosa* (Less.) gray (*Asteraceae*), a salt marsh species exposed NaCl stress[J].

- American Journal of Botany*, 1983, 70: 363-368.
- [5] Smith J A C, Popp M, Luttge U *et al.* Ecophysiology of xerophytic and halophytic vegetation of a coastal alluvial plain in northern Venezuela(Abstract) [J]. *New Phytologist*, 1989, 111: 293-307.
- [6] Scholander P F. How mangroves desalinate seawater[J]. *Physiologia Plantarum*, 1968, 21: 251-261.
- [7] Wang W, Lin P. Transfer of salt and nutrients in *Bruguiera gymnorrhiza* leaves during development and senescence[J]. *Mangroves and Salt Marshes*, 1999, 93: 1-7.
- [8] 王文卿, 林鹏. 红树植物秋茄和红梅榄叶片元素含量及季节动态的比较研究[J]. 生态学报, 2001, 21(8): 1 233-1 238.
- [9] Lin P, Wang W Q. Changes in the leaf composition, leaf mass and leaf area during leaf senescence in three species of mangroves[J]. *Ecological Engineering*, 2001, 16(3): 415-424.
- [10] Wang W Q, Wang M, Lin P. Seasonal changes in element contents in mangrove element retranslocation during leaf senescence[J]. *Plant and Soil*, 2003, 252: 187-193.
- [11] 王文卿, 林鹏. 红树植物体内元素分布特点及抗盐机理[J]. 林业科学, 2003, 39(4): 30-36.
- [12] Waisel Y, Eshel A, Agami M. Salt balance of leaves of the mangrove *Avicennia marina*[J]. *Physiologia Plantarum*, 1986, 67: 67-72.
- [13] Burchett M D, Field C D, Pulkownik A. Salinity, growth and root respiration in the gray mangrove, *Avicennia marina*[J]. *Physiologia Plantarum*, 1984, 60: 113-118.
- [14] Atkinson M R, Findlay C P, Hope A B, *et al.* Salt regulations in the mangroves *Rhizophora mucronata* Lamk. and *Aegialitis annulata* R. Br[J]. *Australian Journal of Biological Science*, 1967, 20: 589-599.
- [15] Downton W J S. Growth and osmotic relations of the mangrove *Avicennia marina* as influenced by salinity[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1982, 9: 519-528.
- [16] Medina E, Francisco M. Osmolality and $\delta^{13}\text{C}$ of leaf tissues of mangrove species from environments of contrasting rainfall and salinity[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 1997, 45: 337-344.
- [17] 赵可夫, 冯立田, 卢元芳, 等. 九龙江口秋茄和白骨壤的渗透调节剂及其贡献[J]. 海洋与湖沼, 1999,30(1):



- 58-61.
- [18] Flowers T J, Troke P F, Yeo A R. The mechanism of salt tolerance in halophytes[J]. **Annual review of plant physiology**, 1977, 28: 89-121.
- [19] Guerrier G. Fluxes of Na^+ , K^+ and Cl^- and osmotic adjustment on *Lycopersicon pimpinellifolium* and *L. esculentum* during short and long term exposures to NaCl[J]. **Physiologia Plantarum**, 1996, 97: 583-591.
- [20] 林鹏. 中国红树林生态系[M]. 北京: 科学出版社, 1997, 64-66.
- [21] Field C D, Hinwood B G, Stevenson I. Structural features of the salt gland of *Aegiceras*[A]. Teas H J. Physiology and management of mangroves[C]. The Hauge: Dr W. Junk Publishers, 1984, 37-42.
- [22] 叶庆华, 章菽, 林鹏. 福建九龙江口桐花树叶片的盐腺系统[J]. 台湾海峡, 1988, 7(3): 264-267.
- [23] Drennan P M, Berjak P, Lawton J R, et al. Ultrastructure of the salt glands of the mangrove, *Avicennia marina* (Forssk..) Vierh, as indicated by the use of selective membrane staining[J]. **Planta**, 1987, 172: 176-183.
- [24] Ish-Shalom-Gordon N, Dubinsky Z. Possible modes of salt secretion in *Avicennia marina* in the Sinai[J]. **Plant Cell Physiology**, 1990, 31: 27-32.
- [25] 郑海雷, 林鹏. 红树植物白骨壤对盐度的某些生理反应[J]. 厦门大学学报(自然科学版), 1997, 36(1): 135-139.
- [26] Sobrado M A, Greaves E D. Leaf secretion composition of the mangrove species *Avicennia germinans* (L.) in relation to salinity: a case study by using total-reflection X-ray fluorescence analysis[J]. **Plant Science**, 2000, 159: 1-5.
- [27] 叶勇, 卢昌义, 胡宏友, 等. 三种泌盐红树植物对盐胁迫的耐受性比较[J]. 生态学报, 2004, 24(1): 2 444-2 450.
- [28] Longstreth D J, Nobel P S. Salinity effects on leaf anatomy. Consequences for photosynthesis[J]. **Plant Physiology**, 1979, 63: 700-703.
- [29] Psaras G K, Rhizopoulou S. Mesophyll structure during leaf development in *Ballota acetabulosa*[J]. **New Phytologist**, 1995, 13(3): 303-309.
- [30] Jafri A Z, Ahmad R. Effect of soil salinity on leaf development, stomatal size and its distribution in cotton (*Gossypium hirsutum* L.)[J]. **Pakistan Journal of Botany**, 1995, 27(2): 297-303.
- [31] Camilleri J C, Ribi R. Leaf thickness of mangroves (*Rhizophora mangle*) growing in different salinities[J]. **Bitropfica**, 1983, 15: 139-141.
- [32] Seemann J R, Critchley C. Salinity and nitrogen effects on photosynthesis, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase and metabolite pool size in *Phaseolus vulgaris* L[J]. **Planta**, 1985, 164: 151-162.
- [33] Alpha C G, Drake D R, Goldstein G. Morphological and physiological responses of *Scaevola sericea* (Goodeniaceae) seedlings to salt spray and substrate salinity[J]. **American Journal of Botany**, 1996, 83(1): 86-92.
- [34] Wignarajak K, Jennings D H, Handley J F. The effect of salinity on growth of *Phaseolus vulgaris* L. II. Effects on internal solute concentration[J]. **Annals of Botany**, 1975, 39: 1 039-1 055.
- [35] 马斯纳 H. 曹一平, 陆景陵, 等译. 高等植物的矿质营养[M]. 北京: 北京农业大学出版社, 1991, 1-327.
- [36] 赵可夫, 王昭唐. 作物抗性生理[M]. 北京: 农业出版社, 1990, 1-342.
- [37] Field C D. Ions in mangroves[A]. Teas H J. Physiology and management of mangroves[C]. The Hauge: Dr W. Junk Publishers, 1984, 43-48.
- [38] Zheng W, Wang W, Lin P. Dynamics of element contents during the development of hypocotyles and leaves of certain mangrove species[J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 1999, 233: 247-257.
- [39] Cram W J, Torr P G, Rose D A. Salt allocation during leaf development and leaf fall in mangroves[J]. **Tree**, 2002, 16: 112-119.
- [40] Joshi G V, Jamale B B, Bhosale L J. Ion regulation in mangroves[A]. Walsh G, Snedaker S, Teas H J. Proceedings of International Symposium on Biology and Management of Mangroves[C]. University of Florida Press, 1975, 597-607.

(本文编辑: 谭雪静)