

红树林的光合作用^{*}

杨盛昌 林 鹏

(厦门大学生物系, 厦门 361005)

中须贺常雄

(琉球大学农学部, 日本冲绳 903-01)

PHOTOSYNTHESIS OF MANGROVES

Yang Sheng-chang Lin Peng

(Biology Department Xiamen University, Xiamen 361005)

Nakasuga Tsuneo

(College of Agriculture University of Ryukyus Okinawa Japan 903-01)

红树林 (Mangrove Forest 或者 Mangal) 广泛分布于热带、亚热带海岸及河口潮间带, 是以红树科 (Rhizophoraceae)、海桑科 (Sonneratiaceae) 和 马鞭草科 (Verbenaceae) 等为主的多种高等木本植物的总称。由于红树林位于陆地和海洋边缘相接之处, 复杂、独特的生态环境使得红树林群落在结构与功能上有别于陆地和海洋群落, 成为自然界中海陆界地带上有代表性的群落类型。红树林的存在反映了自然界物种的多样性和生物适应的复杂性, 也是极为珍贵的基因库资源之一。

大量的红树林专著、综述性文章和学术论文 (林鹏, 1990; 林鹏, 1993; 吉良, 1967; 杉, 1990; 山田, 1986; Ball, 1988a; Chapman, 1976; Clough, 1992; Clough 等, 1982; Hutchings 和 Saenger, 1987; Joshi, 1984; Lugo 和 Snedaker, 1974; Millan, 1975; Tomlinson, 1986; Walsh, 1974) 表明对红树林已有了较为广泛和深入的研究, 但是有关红树林光合作用的研究并不多 (杉, 1990; Andrews 等., 1984; Clough 和 Sim, 1989; Hutchings 和 Saenger, 1987; Joshi, 1984; Tomlinson, 1986; Walsh, 1974)。这可能与这方面的工作起步较晚, 同时潮汐环境增加了光合作用的测定难度有关。本文主要综述了红树林群落的光合初级生产力, 红树植物的光合特性, 光合代谢途径, 红树植物对盐分和光环境的光合适应, 光合作用的季节变化, 红树植物根的光合作用及其它方面等红树林光合作用领域的研究结果, 希望能有助于了解复杂的环境因子对红树林生长和光合特性的影响, 以及红树植物对它们的光合适应机制及其生态学意义。

红树林群落的光合初级生产力

在红树林光合作用研究领域, 较早开展工作的多是美国学者 (Golley 等, 1962; Lugo 等, 1974; Miller, 1972; Moore 等, 1972, 1973), 他们对佛罗里达红树林进行了大量开创性的工作,

* 在本文资料收集过程中, 曾得到中科院植物所李凌浩博士的大力帮助, 谨表谢意!

最大的特色是从物质代谢和能量关系动态角度出发,研究了红树林群落的光合初级生产量。Golley等(1962)通过测定红树植物个体不同部分的光合或呼吸速率,并结合它们在一定空间内的生物量比例等推算出5月份波多黎各的大红树(*Rhizophora mangle* L.)林有着 $8.23\text{ gC/m}^2\text{d}$ 的总光合速率和 $9.16\text{ gC/m}^2\text{d}$ 的总呼吸速率。林冠上层叶的光合速率和呼吸速率最大,分别为 $7.33\text{ gC/m}^2\text{d}$ 和 $4.31\text{ gC/m}^2\text{d}$ 。阴叶则分别为 $0.40\text{ gC/m}^2\text{d}$ 和 $0.36\text{ gC/m}^2\text{d}$ 。土表支持根的呼吸速率为 $2.03\text{ gC/m}^2\text{d}$ 。表层和下层土壤的呼吸速率为 $1.64\text{ gC/m}^2\text{d}$ 。此外,Golley等还指出因潮汐作用损失的颗粒状物质量约为 $1.1\text{ gC/m}^2\text{d}$ 。后人的研究表明,这部分颗粒状物质或称为有机碎屑是许多河口有机物的主要食物来源,它们是红树林生态系统初级生产量的一个重要组成部分,构成食物链的一个重要环节(Walsh, 1974)。

1972年,Miller采用能量收支法,通过建立数学模型推算出佛罗里达南部Key Largo的大红树群落的总光合作用量、净光合作用量和呼吸作用量在6月份的晴天分别为 12.95 和 $7.3\text{ gC/m}^2\text{d}$,而1月份上述值分别为 9.41 和 $5.20\text{ gC/m}^2\text{d}$ 。同时还探讨了环境因子对红树林初级生产力的影响,认为气温和湿度是最主要的影响因素,气温或湿度升高都会降低群落初级生产力。叶面积指数等对群落树冠生产力也有很大影响。

1975年,Lugo等参照Golley等(1962)的方法研究了佛罗里达南部Rookery湾和Ten Thousand岛红树林的光合、呼吸作用等,并将其结果与Golley等(1962)和Miller(1972)所测的结果进行了比较,认为叶面积指数等的不同导致了不同地点的红树林群落有着不同的光合初级生产量。文中Lugo等强调指出了红树林树种的地带分布也包含了它们在光合作用、呼吸作用和蒸腾作用上的地带分布:远离内陆的外围地带红树植物的总光合作用和蒸腾作用最高,接近内陆区域时,光合作用和蒸腾作用呈降低趋势;在物质代谢的垂直分布分析中,Lugo等人还强调了附生生物生产力高达 $1.1\text{ gC/m}^2\text{d}$,占红树林的总光合生产力 $6.73\text{ gC/m}^2\text{d}$ 的 16.3% 。

继美国学者之后,日本学者仓石晋等(1987)测定了泰国Trat县红树林群落的光合作用(杉,1990);中须贺常雄等则对日本西表岛红树林群落进行了研究。前者的结果表明泰国Trat县红树林群落的光合速率随日辐射量的增加而剧增,温季(9~10月)日辐射量为 $1.5\text{ cal/cm}^2\text{min}$ 时,光合速率可达 $100\text{ mgCO}_2/\text{dm}^2\text{h}$,因此红树林群落有较高的光合能力;后者则认为,1993年11月日本西表岛后良川木榄(*Bruquiera gymnorhiza*)群落的平均光合速率约为 $12.93\text{ }\mu\text{molCO}_2/\text{m}^2\text{s}$ 。

红树植物的光合特性

最早进行红树植物叶片光合速率测定的研究者也是Golley等人(1962)。结果表明:波多黎各大红树叶片的净光合速率较低,并且波动性较大,但一般不超过 $5\text{ }\mu\text{molCO}_2/\text{m}^2\text{s}$ 。光饱和点约为 5000 fc (即 5380 Lx),相当于热带光照强度的一半左右。Moore等(1972, 1973)对佛罗里达三种红树植物大红树、亮叶白骨壤(*Avicennia germinans* L.)和假红树(*Laguncularia racemosa* Gaertn.)光合特性的研究也表明红树植物叶片光合速率易变化而且较低的特性,认为高于 35°C 的叶温对红树植物光合速率有抑制作用。

1980年,Attwill和Cough有关白骨壤光合和水分特性的研究标志着澳大利亚学者正式步入红树林光合作用领域。Attwill和Cough发现维克多利亞 Westport湾潮间带白骨壤(海榄雌,*A. marina*)的带叶枝条有着不大于 $0.233\text{ mgCO}_2/\text{m}^2\text{s}$ 的最大光合速率,林冠层最大

的光量子效率 (Quantum efficiency) 为 $0.0135 \text{ mol CO}_2 / \text{mol}$ 有效光辐射能。叶片蒸腾速率的最大值为 $30 \text{ mg H}_2\text{O} / \text{m}^2 \text{ s}$ 。他们还观察到早晨辐射能超过 $11.5 \text{ MJ} / \text{m}^2$ 时, 光合速率会大幅下降, 认为这可能是一种光化学抑制。澳大利亚海洋科学研究所的 Andrews 等 (1984, 1985) 则研究了昆士兰北部的红树 (*Rhizophora apiculata*) 和红海榄 (*R. stoisia*) 的光合特性, 发现红海榄成年树的净光合速率受叶温等影响很大, 在叶温 30°C 左右和光量子通量 $700 \mu\text{mol} / \text{m}^2 \text{ h}$ 以上的条件下, 最大净同化率可达 $8 \mu\text{mol CO}_2 / \text{m}^2 \text{ s}$ ($12.6 \text{ mg CO}_2 / \text{dm}^2 \text{ h}$), 净光合速率与气孔导度呈平衡变化, 因此胞间 CO_2 浓度维持在一定水平。1989年, C lough 和 Sim 测定了澳大利亚东南部和巴布亚新几内亚等 9 处 19 种红树植物的光合特性及水分利用率, 发现在自然状态下红树植物的净光合速率和气孔传导率随土壤盐度和叶片水蒸气压亏缺上升而下降, 但水分利用率却呈上升趋势, 说明在环境胁迫条件下, 红树植物能在减少水分丢失的同时进行最大的光合 CO_2 固定。C lough 和 Sim 实测的净光合速率较以往的研究高, 其中白骨壤等树种近两倍于以往的结果, 与陆生植物相比, 为其上端区限, 他们认为在适当条件下, 红树植物有着与其他植物相当的净光合速率。1991年, Cheeseman 等测定了野外自然条件下小花木榄 (*B ruguiera parviflora*) 和木榄 (*B. gymnorhiza*) 叶片的光合能力, 分析了净光合速率与光照、叶温、气孔导度和胞间 CO_2 浓度等的相互关系, 认为即使在恶劣的热带条件下, 红树植物的光合器官在低光照水平也能有效行使其功能, 红树植物具有高于 $13 \mu\text{mol CO}_2 / \text{m}^2 \text{ s}$ 的最大净光合速率。

红树植物的光合代谢途径

印度学者 Joshi 和他的同事们最早从生理生化角度对红树植物光合代谢途径进行了研究。他们分别于 1974 年、1975 年和 1984 年报道了印度 7 种红树植物光合产物的研究结果。同位素 ^{14}C 标志法表明天冬氨酸和丙氨酸是 7 种红树植物最初的光合产物, 不断地被利用来合成糖类和其它代谢产物。酶学研究表明, 磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶 (PEPCase) 的酶活性高于二磷酸核酮糖羧化酶 (RuBPCase), 调控光合初始产物天冬氨酸的合成; 丙酮酸经磷酸丙酮酸二激酶催化形成 PEP 用于碳同化的反应; 脱羧酶是以 NAD⁺ 苹果酸酶形式存在。光呼吸酶的研究表明红树植物的 CO_2 补偿点低于陆生的 C₃ 植物, 与 C₄ 植物相近。Joshi 等根据上述结果, 推断红树植物有着近似于 C₄ 植物的光合代谢途径。

但是 Andrews 等人 (1984) 对昆士兰 16 种红树植物的稳定性同位素分析, 结果表明红树植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值介于 -25‰ ~ -32‰ 范围间, 与 Smith 等 (1971) 测得的典型陆地 C₃ 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值 (-23‰ ~ -34‰) 一致, 较 C₄ 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值 (-11‰ ~ -18‰) 低。 $\delta^{13}\text{C}$ 值反映了光合作用初期的羧化反应, 是区别陆生高等植物 C₃ 和 C₄ 光合类型的一种可靠特征, 综合 16 种红树植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值及叶片对光、 CO_2 分压和温度的光合适应特性, Andrews 等认为红树植物是通过典型的 C₄ 光合途径来进行光合作用的。

1990年, Wemer 和 Stelzer 研究了大红树幼苗在有或缺少 NaCl 条件下的生理学反应, 认为红树植物大红树的光合作用是通过 CAM 代谢途径进行的。但是, Martin 和 Loescher (1992) 的重复实验却得出了不同的结论, 发现无明显证据表明红树植物进行 CAM 循环代谢, 相反却呈现出典型 C₃ 植物的 CO_2 交换模型, 与 Andrews 等 (1984, 1985) 的推断一致。植物材料来源、生长条件及测试分析手段的不同可能是导致两种相反结论的主要原因 (Martin 和 Loescher, 1992)。

红树植物对盐分环境的光合适应

盐度是影响红树植物生长的重要因子之一。澳大利亚学者较早进行了红树植物对盐度的光合适应研究 (Ball 1988b, Ball和 Andrews 1986, Ball等, 1987, 1988, Ball和 Farquhar 1984a, 1984b)。1984年, Ball和 Farquhar连续发表了两篇论文, 探讨了实验室条件下的桐花树 (*Aegiceras corniculatum*) 和白骨壤盐度培养的光合适应特性, 指出在长期培养条件下, NaCl 浓度由 50mmol/L 增加到 500mmol/L 时, 两种红树植物的净光合速率、气孔导度和蒸腾速率均随之下落。胞间 CO_2 浓度维持在一定水平, 前者是因为气孔导度的降低相对小于净光合速率的下降; 后者是因为气孔导度和净光合速率的降低呈正比关系 (Ball和 Farquhar, 1984a)。在短期盐度处理时, 白骨壤光合速率、气孔导度的变化类似于长期盐度的影响, 当处理盐度返回最初浓度时, 各指标也可逆地得以恢复 (Ball和 Farquhar, 1984b)。1986年, Ball等发现红树植物类囊体的膜透性与抗盐植物甜菜 (*Beta vulgaris*) 相似, 光系统II对 NaCl 的反应都很敏感, 因此, 叶绿体中离子的积累可以导致光系统II迅速损伤, 特别是在有光条件下。此后, Ball等 (1987)指出, 高盐度引起红树植物光合能力的降低是由于盐度诱导的 K^+ 缺乏, 而非叶片 NaCl 的毒性本身, 对 K^+ 缺乏敏感的一个位点是可结合阿特拉津的多肽 (Atrazine-binding polypeptide)。Critchley (1982)曾发现白骨壤和亮叶骨壤叶绿体中积累有氯离子, 并对氯离子在光系统II中的作用进行了探讨。

Crough和Sin (1989)的野外测定结果, Wemer和Stelzer (1992)的实验结果都表明了盐分可以降低红树植物的光合速率和气孔导度, 并且蒸腾速率也随盐度增加而下降, 但水分利用率却呈上升趋势。1988年, Ball还从植物个体水平研究了盐度条件下红树植物的生长与水分利用和光合碳生产的关系, 认为红树植物的生长率随生境中盐度的增加而降低, 主要原因是植物地上部在避免水分丢失的同时降低了光合碳生产, 以及根系在水分吸收过程中耗费了大量的光合碳产物。

红树植物对光环境的光合适应

在红树植物对光环境的光合适应研究方面, Golley等 (1962), Miller (1972), Lugo等 (1975)及Attwill和Crough (1980)等较为早期的工作中都涉及到阴阳叶的光合作用, 表明阳叶较阴叶有更大的光合能力或净光合生产。Attwill和Crough (1980)还指出了红树植物光合作用的光化学抑制现象, 认为白骨壤的光合机制并不十分有效, 但可以很好地适应荫蔽条件。与全日照条件下的白骨壤相比, 在荫蔽条件下, 白骨壤的光合效率降低了近90%, 其下降的幅度要比许多非红树植物大。Ball和Critchley (1982)的研究结果则表明, 红树林林内的白骨壤幼苗在形态学等方面呈现阴叶特征, 例如比叶重低、叶绿素含量高、叶绿素 b 比叶绿素 a 相对丰富等, 然而其光合特性和叶绿素荧光特性与林外幼苗无明显差异, 都呈现典型的阳叶特征。进一步对两类幼苗进行全日光和低日光照 (6%) 处理, 发现两类幼苗叶片特征趋于相似, 但低日光照处理的白骨壤幼苗的饱和净光合速率低于全日照处理的20%, 在较低光强下就能达到最大净光合速率, 然而光照处理对白骨壤幼苗的光补偿点没有影响, 不象其他植物那样, 低光照水平可以降低光合作用的光补偿点。根据上述结果, Ball等认为白骨壤幼苗有一定的耐阴性, 在林内可以高效率地利用光斑而得以存活, 但白骨壤并非典型的耐阴植物。1988年, Bjorkman等人对北昆士兰数种红树植物阴阳叶的光能转化率进行了研究, 发现红树植物阴

叶与非红树植物的阴叶一样有较高的量子产率, 光能转化率随辐射接受量增大而降低。遮荫可以提高阳叶的光能转化率, 但多数种需 70% 以上时间方能获得与阴叶一样的光能转化效率。叶绿素荧光特性的测定结果还表明: 阳叶光能转化率的降低起因于辅助叶绿素内非辐射能耗散的大幅度增加, 而不是因为对光系统II反应中心的损害。Björkman等认为这种非辐射能耗散的增加有利于保护光系统II反应中心免受强光过度激发的损害, 是红树植物对高辐射胁迫的光合适应。

红树植物阳叶叶面与水平面近垂直的角度可以避免接受更多的阳光辐射, 同时可以将叶温维持在能进行光合作用的范围之内 (Andrews等, 1984; Andrews和Muller, 1985; Ball, 1988b; Hutchings和Saenger, 1987)。通过叶片的叶黄素循环 (Xanthophyll Cycle) 也能提供一种有效的机制使红树植物得以避免过量可见辐射的伤害 (Lovelock和Cough, 1992)。

红树林光合作用的季节变化

红树植物的光合作用有季节性的变化 (Lin和Stemberg, 1992a; Miller, 1972; Moore, 1973; Smith等., 1989)。Moore等 (1973) 的研究表明, 佛罗里达南部三种红树植物大红树、亮叶白骨壤和假红树的净光合作用、暗呼吸作用和蒸腾作用的最高值均出现在夏季, 净光合作用最高值分别为: 大红树 $6.8 \text{ gC/m}^2 \text{ h}$, 亮叶白骨壤 $6.1 \text{ gC/m}^2 \text{ h}$, 假红树 $6.8 \text{ gC/m}^2 \text{ h}$ 。Smith等 (1989) 比较了委内瑞拉北部海岸亮叶白骨壤和直立风车子 (*Conocarpus erectus*) 光合速率的季节效应, 发现旱季时两种植物的净光合速率均比湿季低, 其中亮叶白骨壤的减少程度不如直立风车子, 近饱和光合速率和日净 CO_2 同化率在旱季分别减少至湿季的 69% 和 61%, 而直立风车子的旱季数值分别为湿季的 48% 和 30%。气孔导度和蒸腾速率也有相似的降低变化。Smith等认为红树植物的光合速率变化模式可由两者木质部压力的季节变化来说明, 而木质部压力的季节变化又是由土壤条件的季节变化引起的。Lin和Stemberg (1992b) 的研究结果表明佛罗里达两种生长型的大红树也呈现出净光合速率和气孔导度等湿季高、旱季低的倾向。群落的光合作用等也有这种季节动态变化 (Miller, 1972)。

红树植物根的光合作用及其它

1984年, 日本学者矢吹等首次发现泰国红树植物白海榄雌 (*Avicennia alba*) 的直立气根 (呼吸根) 和红海榄下垂气根 (支柱根) 存在着明显的光合作用现象, 在光辐射强度 $0.33 \text{ cal/cm}^2 \text{ min}$ 下, 红海榄下垂气根的总光合速率为 $1.08 \text{ mgCO}_2/\text{dm}^2 \text{ h}$, 呼吸速率为 $0.61 \text{ mgCO}_2/\text{dm}^2 \text{ h}$, 净光合速率为 $0.47 \text{ mgCO}_2/\text{dm}^2 \text{ h}$; 白海榄雌直立根的总光合速率为 $0.55 \text{ mgCO}_2/\text{dm}^2 \text{ min}$, 呼吸速率为 $0.26 \text{ mgCO}_2/\text{dm}^2 \text{ min}$, 也有着 $0.29 \text{ mgCO}_2/\text{dm}^2 \text{ min}$ 的净光合量 (矢吹, 1985)。随后, 他们对日本西表岛红树植物白骨壤和杯萼海桑 (*Sonneratia alba*) 直立根 (呼吸根) 进行了研究, 确认两种植物的直立根有着一定量的净光合量, 并有着极低的光补偿点 (杉, 1990)。

近年来, 有关红树林光合作用研究的报道还有 Goldstein 等人 (1989) 对红树林寄生植物光合特性的研究以及 Lin 和 Stemberg (1992a, 1992b) 对大红树两种生长型光合特性等的比较研究等。前者研究了委内瑞拉红树林中常见的半寄生植物 (*Phorusa maritima*) 和两种寄主植物直立风车子和海葡萄 (*Coccoloba uvifera*) 的光合特性以及相互的水分关系, 探讨了寄主和寄生者之间相互适应的生态生理机制; 后者的系列报道表明, 野外条件下乔木状和灌木状大

红树两种生长型之间有明显的生理学差异,灌木状大红树的净光合速率和气孔导度较乔木状大红树低,但却有着高水分利用率(Lin和Stemberg,1992b)。室内水培实验表明两种生长型却无明显的遗传上的差异。他们认为土壤盐度的高低是导致野外大红树两种生长型之间生理学差异的主要原因(Lin和Stemberg,1992a)。

综上所述,尽管对红树林光合作用的生理生态学研究在许多方面取得了进展,但并不充分,例如众多红树植物树种的光合特性未见报道;红树植物光合代谢途径尚未定论。这些都有待于今后更全面和更深入的研究。另外,从分子生物学角度开展红树林光合作用的研究也具有广阔的应用前景:例如可以克隆光合过程中与盐分适应相关的基因,并将其转移到农作物品种林业树种上以提高它们抗盐性,这对于某些农林作物的扩大栽培,提高生产和充分利用滩涂资源等有着重大意义。

参 考 文 献

- 林鹏,1990 红树林研究论文集,第一集,厦门:厦门大学出版社,第41~45页
- 林鹏,1993 红树林研究论文集,第二集,厦门:厦门大学出版社,第93~114页
- 吉良龙夫,1967 热带林业,5 1~16
- 杉二郎,1990 东南亚红树林的生态和生理.东京农业大学海外学术调查报告,东京,pp1~169
- 山田勇,1986 东南亚的低湿地II、红树林农林水产省热带农业研究中心编,东京 pp108~142
- 矢吹万寿,1985 植物动的环境,东京朝仓书店,pp80~83
- Andrews T. J. et al., 1984 In Physiology and Management of Mangroves Task for Vegetation Science Vol 9(Teas H. J. ed), Dr W. Junk Publishers The Hague pp5~23
- Andrews T. J. and G. J. Muller, 1985 *Oecologia*, **65** 449~455
- Attwill P. M. and B. F. Cough 1980 *Photosynthesis* **14** 40~47
- Ball M. C., 1988a *Trees* **2** 129~142
- Ball M. C., 1988b *Aust J. Plant Physiol.* **15** 447~464
- Ball M. C., and J. M. Anderson, 1986, *Aust J. Plant Physiol.* **13** 689~698
- Ball M. C. et al., 1987 *Aust J. Plant Physiol.* **15** 263~276
- Ball M. C. et al., 1988 *Aust J. Plant Physiol.* **15** 263~276
- Ball M. C. and C. C. Ritchley, 1992 *Plant Physiol.* **70** 1101~1106
- Ball M. C. and G. D. Faguhar, 1984a *Plant Physiol.* **74** 1~6
- Ball M. C. and G. D. Faguhar, 1984b *Plant Physiol.* **74** 7~11
- Bjorkman O. et al., 1988, *Aust J. Plant Physiol.* **15** 43~61
- Chapman V. J., 1976 Mangrove Vegetation, V aduz Cran er pp447
- Cheesman J. M. et al., 1991, *Photosynthesis Research*, **29** 11~12
- Cough, B. F. and R. G. Sim 1989 *Oecologia*, **79** 38~44
- Cough, B. F. 1984, *Aust J. Plant Physiol.* **11** 419~430
- Cough, B. F. 1992, In Tropical Mangrove Ecosystems. Coastal and Estuarine Studies 41 (Robertson, A. L. and Alongi K. M. eds), Washington American Geophysical Union DC, pp225~250
- Cough, B. F. et al., 1982, In Mangrove Ecosystem in Australia—structure, function and management (Cough, B. F. ed) Canberra ANU Press pp193~210
- Critchley, 1982 *Oecologia* **78** 176~183
- Goldstein, G. et al., 1989 *Oecologia*, **78** 176~183
- Golley, F. B. et al., 1962 *Ecology*, **43** 9~19
- Hutchings P. et al., 1986 Ecology of Mangroves ST Lucia New York, University of Queensland Press, pp1~388
- Joshi G. V. et al., 1974 *Photosynthesis*, **8** 51~52
- Joshi G. V. et al., 1984 In Physiology and Management of Mangroves Task for Vegetation Science Vol 9(Teas H. J. ed), Dr W. Junk Publishers The Hague pp1~14

(下转 45页)

- Meyer A et al., 1989 *Phytichenistry*, **28** 1007
- Meyer A et al., 1991a *B iichen PhylsilPflanzen* **187** 401
- Meyer A et al., 1991b *J Plant Grwth Regul* **10** 17
- Miersch O et al., 1986 *J Plant Grwth Regul* **5** 91
- Miersch O et al., 1987 *Phytochenistry* **26** 1037
- Miersch O et al., 1989 *Phytochenistry* **28** 339
- Miersch O et al., 1991 *Phytochenistry* **30** 4049
- Parthier B., 1988 *Endocytibiosis Cell Res* **5** 163
- Parthier B. *J Plant Grwth Regul* **9** 57
- Parthier B et al., 1992 In *Progress in Plant Growth Regulation* CM Karssen, LC Van Loon, DV reugdenhil eds., pp276
- Quinkert G et al., 1982 **94** 866
- Ryan CA., 1992 *Plant M il Biol* **19** 123
- Satler SO, and KV. Thinnann KV, 1981 *C R Acad Sci (Paris)*, Ser III **29**(3): 735
- Sambdner G et al 1990 In *Pharis RP, Rood SB* (ed), *Plant Growth Substances*, 1988 Berlin, Heidelberg New York London Paris Tokyo Hong Kong Barcelona Springerlag pp374
- Sambdner G, and C. Klose., 1985, *B iil Rdsch*, **23** 29
- Sambdner G, D. G ross 1986 In *opp M* (ed), *Plant Growth Substances*, 1985 Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo pp139
- Sambdner G, and B. Parthier B 1993 *Annu Rev P lant Phylsil P lant M il Biol* **44** 569
- Satawick PE et al 1991 *Plant Phylsil* **96** 130
- Ueda J and J Kato J 1980 *Plant Phylsil* **66** 246
- Ueda J and J Kato J 1981 *Z. Pflanz Phylsil* **103** 357
- Ueda J and J Kato 1982 *Phylsil Plant* **54** 249
- Ueda J and J Kato 1991a *Bull Univ Osaka Perject Ser B*, **23** 103
- Ueda J and J Kato 1991b *Agric Biol Chen*, **55** 275
- Ueda J and J Kato 1991c *ichan Phylsil* **187** 203
- Vick BA, and DC. Zimmernan, 1984 *Plant Phylsil* **75** 458
- Vick BA, and DC. Zimmernan 1986 In *The Biochemistry of Plant A Comprehensive Treatise* (ed. by PK Stumpf EE Conn). p53
- Vick BA, and DC. Zimmernan, 1987 *Plant Phylsil* **85** 1073
- Yamane H et al., 1981a *Plant Phylsil* **22** 689
- Yamane H et al., 1981b *Agric Biol Chen*, **45** 1709
- Yamane H et al 1982 *Plant Cell Phylsil* **23** 1125

(上接 38页)

- Lin G. and L. S. L. Sternberg, 1992a *Aust. J. Plant Phylsil*, **19** 509- 517
- Lin G. and L. S. L. Sternberg, 1992b *Oecologia* **90** 399- 403
- Lovebeck C. E. and B. F. Clough 1992 *Oecologia* **91** 518- 528
- Lugo, A. E. et al., 1975 In *Ecological Studies II Tropical System*, (Golley F. B. and E. Medina eds.), New York: Springer-Verlag pp335- 350
- Lugo A. E. and S. C. Snedaker, 1974 *A mu Rev. Ecol Syst.*, **5** 39- 64
- Martin C. E. and V. S. Loesch, 1993 *Phytosyntheica*, **28** 391- 400
- McMillan C., 1975 In *Proceedings of the International Symposium on the Biology and Management of Mangroves* (Walsh, G. E. et al., eds.), Gainesville: University of Florida pp561- 566
- Miller P. C., 1972 *Ecology*, **52** 23- 52
- Moore R. T. et al., 1972 *Phytosyntheica*, **6** 387- 393
- Moore R. T. et al., 1973 *Phytosyntheica*, **6** 387- 394
- Smith B. N. and S. Epstein, 1971 *Plant Phylsil*, **47** 380- 384
- Smith, J. A. C. et al., 1989 *New Phytologist*, **111** 293- 307
- Tomlinson, P. B., 1986 *The Botany of mangroves* Cambridge Cambridge University Press U. K., 1- 413pp
- Walsh, A., 1974 In *Ecology of Halophytes* (Reinold R. J. and Queen, W. H., eds.), New York: Academic Press pp51- 174
- Werner, A. and R., S. telzer, 1990 *Plant Cell Environ.* **13** 243- 255