

## 水環境に対する植物の反応について

石原 邦\*

## Response of Plants to Water Environments

Kuni ISHIHARA\*

\* Faculty of Agriculture, Tokyo University of Agriculture and Technology

## Abstract

Plant organs contain large amounts of water. An essential role of water is in maintenance of their internal environmental conditions where cell growth and physiological functions proceed normally.

Plant water stress or water deficit develops when water loss exceeds water absorption due to excessive loss of water, inadequate absorption or a combination of the two. Water stress affects plant growth, modifying morphology, physiology and biochemistry. How much of the water stress are dependent on the degree of the decrease in water potentials, on the processes in physiology, on the growth stages and on the kinds of plants.

Osmotic adjustment contributes to the maintenance of turgor for keeping normal plant growth processes. Osmotic adjustment refers to a net increase in solute, as distinguished from the passive increase in the concentration caused by loss of water. We examined the degree of osmotic adjustment in the mangroves, *Rhizophora stylosa* Griff. and *Bruguiera gymnorrhiza* (L.) Lamk., in the area from sea water along the coast to brackish water in the mouth of the river. From these examinations we found that the mangrove trees growing in sea water and brackish water areas maintained high turgor potentials due to osmotic adjustment and that the mangrove trees growing in sea water area along the coast were probably absorbing water with higher water potential than that of sea water. However, the small and young tree directly absorbing sea water could not maintain high turgor potential due to insufficient osmotic adjustment. Therefore, we suggest that this tree would suffer from water stress under intense transpiration condition on fine day.

**Key words** : mangrove, osmotic adjustment, plant response, water environment, water potential

## 1. はじめに

植物は、生体重の70~80%は水である。水は代謝における溶媒、反応物質として、また代謝が行われる細胞、細胞器を正常な状態に保つために欠くことができない物質である。

植物の葉の含水量は通常は面積100 cm<sup>2</sup>当たり1.0~1.2 gであるが、植物は晴天の日の日中1時間当たり葉面積100 cm<sup>2</sup>で4~5 gの水を蒸散している。つまり、葉の中の水は1時間で4~5回置き換わっていることになり、

植物はこれに見合うだけの水を土壌から根を通して吸収している。このように多量の水が植物体内を通過しているが、代謝に使われる水はごくわずかである。植物の最も重要な生理過程の光合成を例にとると、1時間当たり葉面積100 cm<sup>2</sup>で44 mgの二酸化炭素を固定するのに使われる水は18 mgである。このようにC<sub>3</sub>植物の最大値に近い光合成を行っているときでも、1時間で代謝される水は葉の含水量の60~70分の1で、葉を通過する水の300分の1にすぎない。このように植物では代謝に使われる水は含水量などに比較して非常にわずかであるの

\* 東京農工大学農学部 〒183 東京都府中市幸町

キーワード: マングローブ, 浸透調整, 植物反応, 水循環, 水ポテンシャル

で、乾燥によって植物が水欠乏を起こしても、その影響は代謝物質としての水が不足するのではなく、代謝が行われる体内環境を通じて表れる。したがって、水欠乏などによって生じる体内の生理的变化は生態学的に検討される場合が多く、水分生理、水分代謝という言葉が使われることは少なく、植物の水関係 (Plant Water Relation) が使用される。

2. 体内水分と水ポテンシャル

従来、植物の体内水分状態は生体重当たり含水量、乾物重当たり含水量、葉面積当たり含水量、あるいはある器官が水で飽和したときの含水量を100として、それからどのくらいの割合で含水量が減少しているかを示す水欠差を用いて表示されてきた。これらは短時間の変化を表すには便利であるが、植物の種類、器官、生育条件が異なると、同じ値でも植物の生理的状态が違うため相互に比較できない (平沢・石原, 1978)。また、蒸散によって失われた水を、土壌から吸収することによって生ずる、土壌-植物-大気連続体 (頭文字をとってSPACという) の水の流れについて、上述した表示法では統一的にとらえることはできない。このような理由から、水ポテンシャルの概念が導入され、植物の水分状態は水ポテ

ンシャルで表されるようになった (Slatyer, 1967)。

水ポテンシャル ( $\psi$ ) は、 $(\mu - \mu_0)/V$  で表される。すなわち、水ポテンシャルは大気圧下の純水の化学ポテンシャル  $\mu_0$  を基準とし、任意の相あるいは系の水の化学ポテンシャル  $\mu$  との差を水の部分モル体積  $V$  で割った値である。水ポテンシャルの次元は体積割るエネルギーであるので、圧となりパスカルまたはバール (Pa または bar, 1 Mpa = 10 bar) で表される。水田で湛水状態で生育しているイネの葉の水ポテンシャルは、早朝 -0.1 MPa から日中 -0.3 ~ -0.5 MPa の間で変化する (Ishihara and Hirasawa, 1978)。土壌水分 pF 3 は約 -0.1 MPa、永久しおれ点 pF 4.2 は約 -1.5 MPa に相当し、空気の水ポテンシャルは 25°C、相対湿度 90% で -14.4 MPa、70% で -48 MPa となる。

植物の細胞の水ポテンシャルは次式のように表すことができる。

$$\text{細胞の水ポテンシャル} = \text{浸透ポテンシャル} + \text{圧ポテンシャル}$$

細胞における含水量と細胞の水ポテンシャル、浸透ポテンシャル、圧ポテンシャルとの関係を図-1 に示す。細胞の含水量が減少すると圧ポテンシャルの低下は浸透ポテンシャルの低下に比べて大きいので、細胞の水ポテンシャルは含水量の減少に伴って低下する。相対含水量が 15-20% 減少すると圧ポテンシャルは 0 となり、細胞の水ポテンシャルは浸透ポテンシャルと等しくなる。

なお詳しくは田島忠良監修訳、「水環境と植物」、養賢堂または Kramer and Boyer (1995) を参照されたい。

3. 水欠乏の発生

蒸散による水の損失に吸水が追いつかなければ、植物は水欠乏を生じる。水欠乏は、高温で日射量が多く、空気湿度が低く、風速が大きく、蒸散速度が大きい条件下で、土壌が乾燥したり、地温が低かったり、排水が悪く土壌中の酸素が不足し有害物質が発生して根の発達が悪かったりして、吸水が抑制されると大きくなる。水欠乏の状態を水ストレスといい、水ポテンシャルや圧ポテンシャルが減少し植物の正常な機能が妨げられている状態をいう。

土壌乾燥に伴う水ストレスの発生過程を光合成速度の日変化でみると (図-2)、土壌水分が充分あるときには、光合成の日変化はほぼ日射量の日変化と対応しているが、土壌が乾燥してくると、早朝の光合成速度はあまり違いがないものの、日中の光合成速度は徐々に小さくなり、土壌水分の相違は日中の光合成速度の違いとして顕著にあらわれる。このような水ストレスの発生過程を図-3 で説明すると次のようになる。

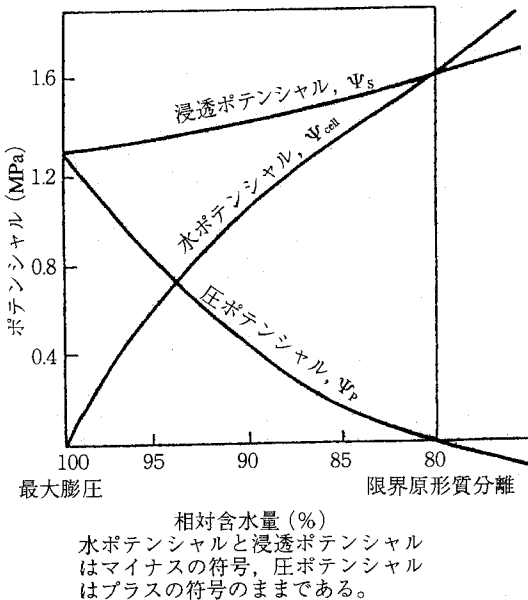
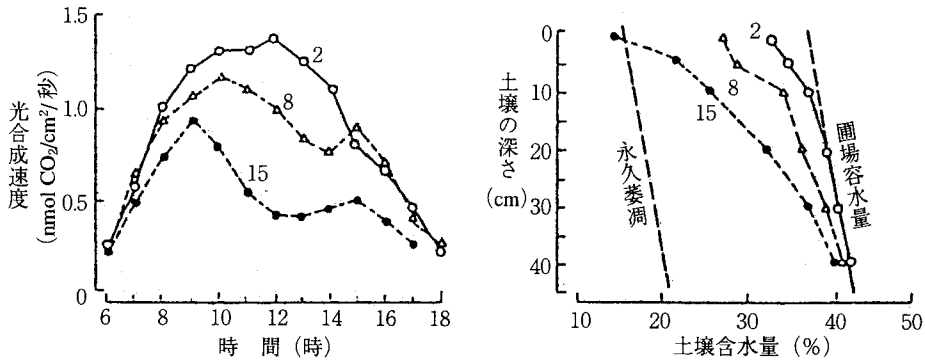


図-1 相対含水量、水ポテンシャル、浸透ポテンシャルおよび圧ポテンシャルの相互関係

Fig. 1 Interrelation among relative water content, cell water potential, osmotic potential and pressure potential.



図中の2, 8, 15は降雨後の日数を示す。

図-2 土壌水分の減少に伴うクワの光合成速度の日変化の推移 (Tazaki et al., 1980).

Fig. 2 Changes in diurnal course of leaf photosynthetic rates in mulberry tree with decreasing in soil water.

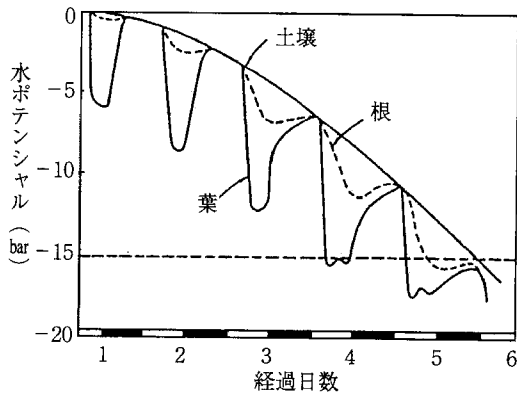


図-3 土壌中の有効水分の減少に伴う蒸散している植物の葉、根の表面、土壌全体の水ポテンシャルの変化の模式図 (Slatyer, 1967)

Fig. 3 Diagram showing changes in leaf and root water potentials of a transpiring plant rooted in soil decreasing in water potential.

土壌水分が充分あるときには、蒸散の盛んな日中葉の水ポテンシャルは低下するが、根の水ポテンシャルはほとんど変化しない。土壌水分が減少し土壌の水ポテンシャルが低下してくると、日中葉の水ポテンシャルの低下が大きくなるとともに、根の水ポテンシャルもかなり低下するようになる。このように日中根の水ポテンシャルが低下するのは、蒸散に伴って根の周辺の土壌の水が吸収され、根の周辺の土壌の水ポテンシャルが低下したからである。土壌水分が多い時には、吸収された根の周辺の水は、根から離れた部分の土壌からすぐに補われるが、土壌水分が減少すると、土壌中の水の移動速度が低下し、根が水を吸収する速度より小さくなり、日中根の

周辺の土壌の水ポテンシャルだけが低下することになる。したがって、根の水ポテンシャルは低下し、葉の水ポテンシャルの低下程度も大きくなり、葉がストレスを受け、しおれることもある。しかしこの段階では、蒸散が停止し吸水が非常に小さくなる夜間に根の周辺に水が移動して、根の周辺の土壌と土壌全体の水ポテンシャルが等しくなるので、早朝には葉の水ポテンシャルは高くなり、葉は水ストレスから回復する。

さらに乾燥が続く土壌の水ポテンシャルが低下すると、土壌中の水の移動速度は著しく遅くなり、根の周辺の土壌の乾燥は一層すすみ、根の水ポテンシャルの低下は大きくなる。このような状態では、根の周辺の土壌の乾燥は夜間になっても完全には元に戻らず、したがって早朝でも葉がストレスから回復せず、葉の水ポテンシャルが浸透ポテンシャルと等しくなる程度まで低くなり、圧ポテンシャルが0に近づくと、しおれた状態を示すようになる。このような過程を繰り返す、根の周辺の土壌の水ポテンシャルが永久しおれ点の $-1.5$  MPa以下になり、夜間でも回復しなくなり、圧ポテンシャルが負の値をとりつづけると、葉はしおれたままとなり、植物は枯死する。

このように植物が水欠乏を起こす過程には、蒸散、土壌水分に加えて、土壌中における根の周辺への水の移動速度が関係してくる。このことは、植物が蒸散の盛んな日中水ストレスを起こさないためには、土壌中に根がよく発達し、土壌中で水の移動距離が小さいことが重要であることを示しており、根の表面積とともに細根も含めた土壌体積当たりの根長が重視される理由もここにある。

ここで、以上述べた水欠乏の過程から2つのことを指摘しておきたい。その1つは、土壌水分が減少していく

過程で、夜明け前の早朝、葉の水ポテンシャルを測定することによって、その植物の根が接触している土壌の水ポテンシャルを推定できるということである(平沢, 1995)。もう1つは、ポットに生育する植物、特にポットの大きさに比較して植物体が大きい時の問題である。このような場合には、ポットの土壌中に根がいっぱい生育していて、上述した根の水吸収と根の周辺土壌への水移動との間にみられたダイナミックな関係はほとんどみられない。したがって、ポットに生育する植物の水環境に対する反応を検討する際には、生育がすすむに伴ってポットを秤量しながら灌水を調節することによって、ポット内の土壌水分が著しく不均一になり、土壌水分を一定に維持することはできないことも含めて、圃場に生育する植物との相違を十分に配慮する必要があるということである(マクシーモフ, 1952)。

土壌水分が充分ある湛水状態に生育するイネでも、すでに述べたように、蒸散の盛んな日中には葉の水ポテンシャルが低下する。この低下によって、炭酸ガスの取り入れ口である気孔が閉じ、午前9時ころ最大に達した光合成速度はその後日射量が増加しても徐々に低下した。この結果、日中充分な光条件のもとでも、最大値の20~30%減少することが知られている(石原・斎藤, 1987)。

#### 4. 水欠乏の影響

水欠乏が発生すると、植物は個体、器官、組織、細胞などいろいろなレベルで生理生化学的影響を受ける。この影響を受けはじめる水ポテンシャルは生理過程によって異なる。水ストレスに最も敏感なのは細胞の伸長で、葉の生長は、光合成が低下し始める水ポテンシャルよりかなり高い水ポテンシャルで抑制される(図-4)。従って、水ストレスによって、植物の生育が抑制されるのは、短期間では光合成速度や養分吸収速度などの低下が主な要因であり、長期間になると草丈の伸長や葉面積の拡大

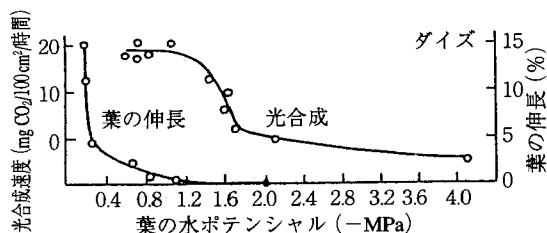


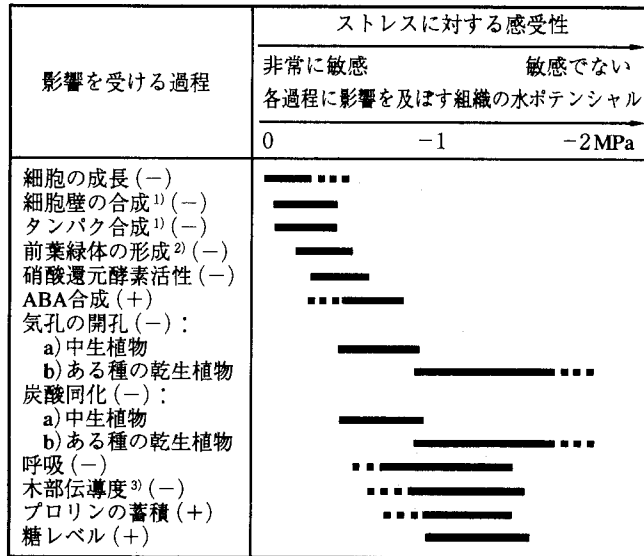
図-4 ダイズの葉の水ポテンシャルの低下に伴う葉の伸長、光合成速度の変化 (Boyer, 1970)

Fig. 4 The relationship between leaf water potential, leaf elongation and photosynthesis in soybean.

の低下が主な要因となる。種々の生理過程の水ストレスに対する感受性をまとめて比較した結果を図-5に示した。また同じ生理過程でも影響を受ける水ポテンシャルは植物の種類によって異なる。たとえば、光合成を例にとると、イネは水ポテンシャルの低下に最も敏感で、低下しはじめる水ポテンシャルは $-0.2 \sim -0.3$  MPa, 50%, 100%抑制される水ポテンシャルは、 $-0.7 \sim -0.8$  MPa,  $-1.2 \sim -1.3$  MPaである。同様にトウモロコシではそれぞれ $-0.8$ ,  $-1.7$ ,  $-2.0$  MPaであり、ヒマワリではそれぞれ $-0.7$ ,  $-1.4$ ,  $-2.2$  MPaであった(石原, 1981)。

水ストレスの影響の仕方は、植物の生育のどの段階で水欠乏に遭遇するかによって著しく異なる。冬季に雨量が多く、春から秋にかけて夏作物の生育期間中ほとんど雨が降らない、いわゆる地中海気候の下では、生育に伴って土壌乾燥がすすむので、地上部に比較して根が非常に良く伸長し、植物は深い土層まで発達した大きい根系をもつ。灌漑が行われなければ、生育がすすむにしたがって水ストレスの程度は徐々に大きくなり、草丈の伸長は抑制され、葉面積の拡大も抑えられ、乾物生産量は大きくなる。しかし、この土壌乾燥過程によく適応しながら生育しているので、すべての葉は緑色を保っていて、葉が小さく、草丈が低く、全体が小柄であることを除けば、外観状とくに異常とは認められない。それだけではなく、多くの場合、数は非常に少ないが、比較的良好な子実をつける。一方、わが国のように、夏作物の生育初期に当たる6月から7月前半に梅雨があって、降水量が多く土壌水分が十分あり、しかも空気湿度の高い条件では、地上部の茎葉の生育は著しく旺盛で、草丈は高く、葉面積は非常に大きくなる(平沢, 1995)。しかし、このような条件では根の生長は抑制され、茎葉に比べて根群は発達せず、しかも浅根性となる。このような生育を示した植物は、梅雨明けの7月中旬から台風の季節の前の8月下旬までの雨が少なく、高温晴天で湿度が比較的低い条件に遭遇する。このような条件では、土壌水分が充分あっても、根群の発達の悪い植物は蒸散と吸水の不均衡によって、水ストレスが生じる。蒸発散が盛んで、土壌の乾燥が急速にすすむと、植物は葉面積を少なくし、蒸散をへらすことによって適応する。すなわち、この時には、急激に下位葉の老化が進み、下の葉から枯れ上がるという反応を示し、乾物生産速度が低下する。したがって、わが国で通常みられる干ばつにあった植物は、比較的大きい下葉が枯れて、上位に数枚の緑の葉をつけているだけで、子実の粒数は悪く、1粒重は小さい。

このように、水ストレスに遭遇する仕方によって、植物の反応は著しく異なるので、水ストレスの植物につい



1) 急速に生長している組織  
 2) 黄化した葉  
 3) 木部の直径によって影響されるはずである  
 水平の棒は水ストレスの影響を受ける範囲を示し、点線の部分は影響を受けるかどうか十分証明されていないことを示す。左の欄の (+) は水ストレスによって増加することを、(-) は減少することを示す。

図-5 水ストレスに対する感受性が植物の諸過程によって異なることを示す図 (Hsiao *et al.*, 1976)

Fig. 5 Summary of sensitivity to water stresses of a number of plant processes.

ての研究の力点の置き方も地域によって違ってくる。すなわち、地中海気候の下では、水ポテンシャルの低下と伸長の関係が最も重要な課題であるので、細胞の伸長機構がその研究方法も含めて盛んに研究されている (Nonami and Boyer, 1993)。一方、わが国のような環境条件では、とくに土壤水分の多い条件下における根の伸長、根群の発達、および水ストレスと葉の老化との関係が重要な課題であると考えられる (Hirasawa and Ishihara, 1996)。

### 5. 浸透調整—汽水域と海水中に生息するマングローブでの検討

マングローブは熱帯、亜熱帯の海岸、入江、河口の海水および汽水の冠する泥土または土砂に生育する常緑の低木または高木の群落やそれを構成する植物の総称である。この植物は海水の影響を受けている地域に生育しているので、高い耐塩性をもっているが、同時に、かなり低い水ポテンシャルに対する適応能力をもっているとされている。河口などの汽水域と外海に面した海岸の海

水中に生育するマングローブでは、接している水の水ポテンシャルがかなり異なるので、海水に近い塩分濃度の水を吸収して生育しているマングローブは汽水域に比べて、より低い水ポテンシャルに対してよく反応しており、その機構として浸透調整が考えられる。

浸透調整 (Osmotic adjustment) とは、植物が細胞から水を失った時、代謝活性によって細胞の溶質が増加し、水が減少して受動的に浸透ポテンシャルが低下した以上に浸透ポテンシャルが低下することである (図-1 参照)。この浸透ポテンシャルの低下によって、水ポテンシャルが低下しても圧ポテンシャルが比較的高く維持され、水ポテンシャルが低下しても阻害の影響を受けにくくなる。たとえば、水ポテンシャルが低下しても、浸透調整によって、細胞の伸長や葉の生長は続くし、気孔の閉じる程度が少なく、高い光合成を維持することが知られている (Kramer and Boyer, 1995)。

そこで、汽水中と海水中に生育するマングローブでは、水ストレスの程度がかなり異なり、浸透調整の程度が異なる可能性が考えられるので、両者の浸透ポテン

シャルを比較し、水ポテンシャルの低い海水に対して浸透調整によって、どのように適応しているかについて、沖縄県西表島に生育するマングローブのオヒルギ、ヤエヤマヒルギを使って調査した。以下この結果について紹介する。

調査は12月初旬に行ったので、西表島は調査期間中日射量は $100\sim 150\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ の曇天で西北の季節風がやや強かったが、蒸散の非常に少ない条件であった。したがって、オヒルギ、ヤエヤマヒルギの葉の水ポテンシャルは根の周辺の水の水ポテンシャルとほぼ等しいと考えてよい状態であった。

まず、河口の塩分濃度の低い汽水域に生育しているオヒルギ、ヤエヤマヒルギの葉の水分状態を Thermo couple psychrometer で測定した。葉の水ポテンシャル、浸透ポテンシャル、圧ポテンシャルは、両植物でほぼ等しく、それぞれ $-1.58\sim -1.76\text{MPa}$ 、 $-2.59\sim -2.66\text{MPa}$ 、 $0.90\sim 1.01\text{MPa}$ であった。この植物の周辺の汽水の塩類濃度は海水の約 $1/2$ で、汽水の水ポテンシャルは $-1.35\sim -1.47\text{MPa}$ であったが、浸透ポテンシャルが低かった結果、圧ポテンシャルは約 $1.0\text{MPa}$ と高かった。この圧ポテンシャルの値は、土壌水分が充分ある条件、すなわち水ポテンシャル $-0.01\text{MPa}$ 以上の土壌に生育する植物の圧ポテンシャルとほぼ等しかった(平沢・石原, 1978)。このことは、水ポテンシャル $-1.35\sim -1.47\text{MPa}$ の汽水に生育しているオヒルギ、ヤエヤマヒルギでは充分な浸透調整が行われ、圧ポテンシャルがこのように高く維持されていることを示している。

一方、外海に面した海岸に生育しているオヒルギ、ヤ

エヤマヒルギの水分状態を測定したところ、生育している周辺の海水の水ポテンシャルは、汽水に比較して著しく低く、 $-2.7\text{MPa}$ であったにも拘らず、葉の水ポテンシャル、浸透ポテンシャル、圧ポテンシャルは、汽水域に生育する植物と変わらず、圧ポテンシャルはむしろ高かった。ここで、注目すべきことは、葉の水ポテンシャルが海水の水ポテンシャルより約 $1.0\text{MPa}$ 高いということである。土壌-植物-大気の水は、水ポテンシャルの勾配に沿って高い方から低い方へ流れる。植物が土壌から水を吸収できるのは、植物体の水ポテンシャルが土壌の水ポテンシャルより低いからである。したがって、葉の水ポテンシャルが海水の水ポテンシャルより高いということは、体内の水は海水中へ流れ出て植物は水ストレス状態になるはずである。しかるに、浸透ポテンシャルが低いことも関係して、圧ポテンシャルは約 $1.0\text{MPa}$ と高かった。このことは、オヒルギ、ヤエヤマヒルギともに海水よりかなり塩類濃度の低い、すなわち葉の水ポテンシャルより高い水ポテンシャルの水を吸収していることを推測させる。

この推測を検討するために、海中に生育している1~2年生で木の高さが約 $50\text{cm}$ の根があまり発達していないと考えられるヤエヤマヒルギの水分状態を測定したところ(写真-1)、葉の水ポテンシャルは著しく低く、海水の水ポテンシャルより $0.03\text{MPa}$ 低いので、辛うじて海水から直接水を吸える状態であった。しかし、浸透ポテンシャルは汽水域に生育する植物とほぼ等しく、水ポテンシャルが低下したほど低くなっていないので、曇天下にも拘らず、圧ポテンシャルは $0.2\text{MPa}$ と非常に低かつ

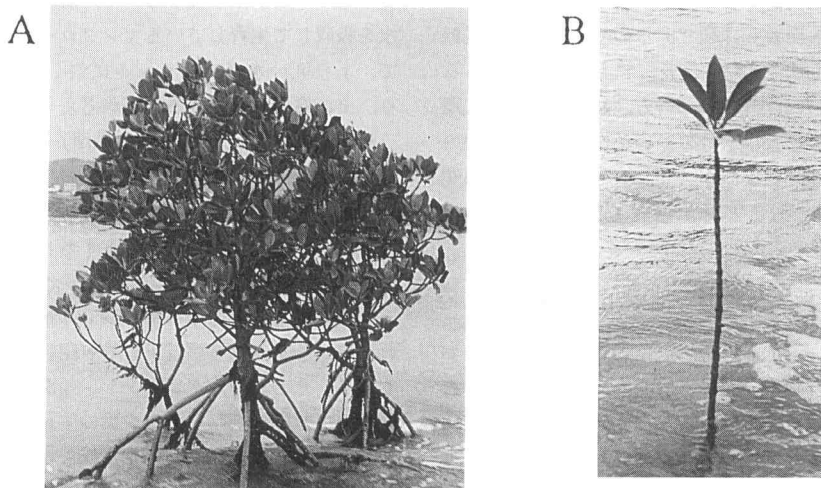


写真-1 外海に面した海水中に生育する大きいヤエヤマヒルギ (A) と小さいヤエヤマヒルギ (B)  
 Photo. 1 *Phizophora stylosa* growing in sea water along the coast. Large tree (A), Young seedling (B).

た。したがって、晴天で日射量が多く、蒸散の盛んな条件では、葉の水ポテンシャルはさらに低下するので、このヤエヤマヒルギは著しい水ストレスを受ける危険な状態であった。

以上のことから、オヒルギ、ヤエヤマヒルギは汽水域には適応して生育することはできるが、海水の低い水ポテンシャルに反応して、十分に浸透ポテンシャルを低下させることを通じて、海水から水を吸って生育する様な適応能力をもっていないのではないかと、いいかえるとオヒルギ、ヤエヤマヒルギは海水中に充分生育できる様な浸透調整能力をもっていないと推測した。外海に面して海水から水を吸収して生育しているように見えるオヒルギ、ヤエヤマヒルギは、実際には海水より水ポテンシャルの高い水を吸収しているのであって、海水より高い水ポテンシャルの水を吸収できる条件のあるところで繁茂していると考えられた。

なお、このマングローブの調査はソルト・サイエンス研究財団の研究プロジェクトの中で行われたものであって、加藤 茂（東京農業大学総合科学研究所）、平沢正、大川泰一郎（東京農工大学農学部）はじめ多くの方々のご協力を得ていることを申し添える。

### 引用文献

Boyer, J.S. (1970): Leaf enlargement and metabolic rate in corn, soybean and sunflower at various leaf water potentials *Plant Physiol.* **46**, 233-238.

平沢 正・石原 邦 (1978): 水稲の体内水分と環境条件との関係。第1報 葉身の水ポテンシャル・葉面積当たり含水量・水欠差について。日作紀 **47**, 655-663.

平沢 正 (1995): 水環境が作物の生理・生態に及ぼす影響。土壤の物理性 **72**, 39-46.

Hirasawa, T. and K. Ishihara. (1996): Crop response to seasonal soil water fluctuation in Japan. 2nd. *Asia Crop Sci. Conf.* 261-264.

Hsiao, T.C. (1973): Plant response to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **24**, 519-570.

石原 邦 (1981): 各種要因による光合成の制御, 土壤水分ならびに葉内水分. 光合成 I 宮地重遠編, 朝倉書店, 東京, 88-100.

Ishihara, K. and T. Hirasawa (1978): Relationship between leaf and xylem water potentials in plants. *Plant Cell Physiol.* **19**, 1289-1294.

石原 邦・斎藤邦行 (1987): 湛水状態の水田に生育する水稲の個葉光合成速度の日変化に影響する要因について。日作紀 **56**, 8-16.

Kramer, J.T. and J.S. Boyer (1995): *Water Relations of Plants and Soils.* Academic Press. New York, 71-74.

マクシーモフ, N.A. (1952): 植物と水 野口弥吉監修訳, 農文協, 東京.

Nonami, H. and J.S. Boyer (1993): Direct demonstration of a growth-induced water potential gradient. *Plant Physiol.* **102**, 13-19.

Slatyer, R.O. (1967): *Plant-Water Relation.* Academic Press, New York.

Tazaki, T., K. Ishihara and T. Ushijima (1980): Influence of water stress on the photosynthesis and productivity of plants in humid area. In *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress.* Eds. N.C. Turner and P.J. Kramer, John Wiley and Sons, New York, 309-322.

受稿年月日: 1997年1月7日  
受理年月日: 1997年4月15日