

# 欖李耐鹽性的探討

游仁正<sup>1</sup> 許博行<sup>2</sup>

【摘要】本試驗以台南縣七股鄉頂頭額汕地區之紅樹林植物 - 欖李(*Lumnitzera racemosa* Willd.)為材料，以探討欖李耐鹽分( $\text{Na}^+$ 及 $\text{Cl}^-$ )的機制及無機鹽類在植株的分佈情形。欖李體內累積的 $\text{Na}^+$ 及 $\text{Cl}^-$ 含量以葉部為最高，其次為根部；葉部又以冠層下部位及老葉含量最高。 $\text{Na}^+$ 含量隨葉齡的增加而增加， $\text{K}^+$ 則隨葉齡的增加而降低， $\text{Ca}^{2+}$ 及 $\text{Mg}^{2+}$ 等則變化不明顯，致使 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ ， $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$ 及 $\text{K}^+/\text{Na}^+$ 的比值隨葉齡增加而下降。欖李適應高鹽分環境方式之一是將鹽分累積於老葉，藉著葉片的脫落，使鹽分排除體外，以減低高鹽分對欖李之傷害。試驗結果亦顯示葉片 $\text{Na}^+$ 及 $\text{Cl}^-$ 含量與雨量間呈顯著相關。

## Salinity Tolerance of *Lumnitzera racemosa* Willd.

Ren-Jenq You<sup>1</sup> Bor-Hung Sheu<sup>2</sup>

【Abstract】The objectives of this study were to monitor allocation of  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Cl}^-$  and the other inorganic nutrients in *Lumnitzera racemosa* Willd. at Chiguu, Tainan county in order to understand the mechanism of this species survived in high salinity environment. A large amount of  $\text{Na}^+$  and  $\text{Cl}^-$  are accumulated in leaves and then in roots. The contents of  $\text{Na}^+$  and  $\text{Cl}^-$  in lower canopy and older leaves are higher than those in upper and younger leaves. The contents of  $\text{Na}^+$  increase and  $\text{K}^+$  decrease with increasing leaf age, however the contents of  $\text{Ca}^+$  and  $\text{Mg}^+$  are not different significantly. Thus, the ratio of  $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$ , and  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  decrease with increasing leaf age. It indicated brightly that *L. racemosa* could survive in high salinity by accumulating salt ions in older leaves and then the old leaves fell off.

### 一、前言

植物依其對鹽分反應及適應性的不同，可將植物分為二群，一為非鹽性植物(glycophytes)，另一為鹽性植物(halophytes) (Waisel and Neumann, 1972)。當同處於高鹽分的環境下時，則鹽性植物將會比非鹽性植物擁有更大的競爭能力，此因鹽性植物經長久的演化，已充分發展出許多為了適應鹽分的機制和構造，如紅樹林

(mangroves)是鹽濕地中主要的植物種類，其生育地的鹽度變化範圍可從 0.8 至 9.0 % (Tomlinson, 1986; Wakushima *et al.*, 1994; 章盛傑、邱文雅, 1998)。為適應鹽水濕地的環境，此類樹種具有支持根、氣根、斥鹽性、排出鹽分以及種子胎生繁殖等特性和構造 (章盛傑、邱文雅, 1998)。而因紅樹林植物具有此些特性和構造，故對於鹽分的適應範圍具有較廣的生態幅度

1 國立中興大學森林系研究生。

Graduate student, Department of forestry, NCHU.

2 國立中興大學森林系教授，通訊作者。

Professor, Corresponding author, Department of forestry, NCHU.

(ecological amplitude)。

高鹽分環境對植物產生之傷害，主要有滲透逆境、離子毒害及離子不平衡等(Stephen *et al.*, 1997)。當植物生長在低滲透潛勢的環境下時，植物根部蛋白質會降解(degradation)而且合成能力會下降(Robert *et al.*, 1979; Heuer and Arie, 1998)。並且過多的  $\text{Na}^+$  會破壞細胞膜的構造及生理機能，導致膜系無法發揮應有的選擇性透過功能(Perera *et al.*, 1994)，亦會影響植物酵素代謝能力(Ali, 1995; Wang *et al.*, 1997)。甚至過多的  $\text{Na}^+$  或  $\text{Cl}^-$  也會降低  $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 、 $\text{K}^+$  和  $\text{P}^{3+}$  等離子的吸收(Karin, 1997; Wang *et al.*, 1997)。因此有些生長在鹽分或缺水環境中的植物，在其根、莖及葉等器官中累積無機離子( $\text{Na}^+$ 或 $\text{Cl}^-$ )或有機物質(脯氨酸、蔗糖、果糖或葡萄糖等)以降低植株的水分潛勢，增加吸水的功能(Keiffer and Irwin, 1997; Rogers *et al.*, 1997)。有些鹽性植物將過多的  $\text{Na}^+$  或  $\text{Cl}^-$  區隔在葉部細胞之液胞中，藉以減輕鹽分的毒害(Maathuis *et al.*, 1992; Edward and Bisson, 1996)。而紅茄苳屬之植物 *Avicennia germinans* 具有特殊的表皮細胞構成的鹽腺(salt glands)，可將鹽分排出體外(Dschida *et al.*, 1992)。或者其根部內皮層(endodermis)具有較厚的卡氏帶，可在此限制鹽分離子進入地上部而減低傷害(Cheeseman, 1988)。也有些植物會將進入地上部的鹽分離子累積在下位老葉或其它較老的組織中，再以脫落的方式排除鹽分(Keiffer

and Irwin, 1997; Rogers *et al.*, 1997)。欖李(*Lumnitzera racemosa* Willd.)在組織構造上並不具有分泌排出鹽分的鹽腺(Irwin, 1991)，然其可適應於鹽分地生長，必然有其適應機制，本研究的主要目的即探討本樹種是以何種方式適應高鹽分的生長環境。

## 二、材料與方法

### (一) 樣區的位置

以台南縣七股鄉曾文溪口北岸頂頭額汕之天然欖李純林為試驗地。根據薛美莉(1995)報導指出：試驗區內年均溫為  $23.9^\circ\text{C}$ ，最低月均溫為  $16^\circ\text{C}$ ，年雨量  $1,495\text{ mm}$ ，雨季集中在 5 至 9 月間，屬西部溫暖冬季少雨氣候型，土壤質地屬於砂土，土壤鹽分為  $1.58\%$ 。

### (二) 樣本收集及分析

#### 1. 落葉

於上述樣區內逢機配置 10 個以白色細格子尼龍網袋作成之收集網收集落葉。收集期間自 1997 年 12 月初起至 1998 年 11 月底止，收集間隔大約為一個月一次，總計收集 12 次。

#### 2. 生葉

取樣時依樣木高度分成上、中、下三層採集枝條約 8 至 9 枝，長度約  $20\text{ cm}$ ，帶回實驗室並將其上之葉片編號，圖 1 為枝條上編號葉片之標示圖，最靠近枝條頂端第一片葉片完全展開者為編號葉 1，第三、五片葉片編號為葉 2 及葉 3，最靠近枝條基部之第一片綠葉者編號葉 6，往枝

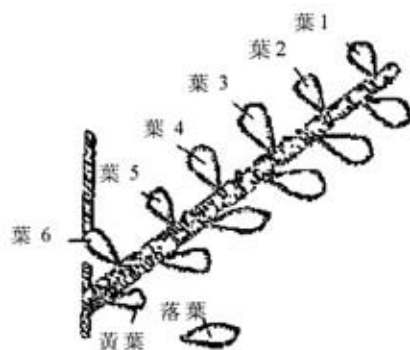


圖 1. 枝條上編號葉片之標示圖。

Fig. 1. The serial numbers of leaves on a branch.

條頂端方向第三、五片葉片者編號葉5及葉4，黃葉及先前收集之落葉則另外編號，爾後分析各編號之 $\text{Na}^+$ 、 $\text{Cl}^-$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 及 $\text{K}^+$ 濃度。

### 3. 樣株

逢機選取樣區內2株欖李，依樹高分成上、中、下三層，將各層葉部、枝條、樹幹、樹皮及植株根部分出，分析各種離子濃度。分析方法係參考Satti及Al-Yahyai(1995)，將植物組織先以70°C烘乾3天後，將其磨成粉末，秤取粉末樣品0.1 g放入50 ml Kjeldhal分解瓶中，加入5 ml三酸混合液( $\text{HNO}_3:\text{HClO}_4:\text{H}_2\text{SO}_4$ 為10:4:1)加熱分解，冷卻後定量並過濾，所得濾液以火焰分光光度計(flame photometer, Corning 410)測定鉀及鈉離子；鈣、鎂離子則以原子吸光儀(atomic absorption spectrophotometer, Buck Scientific, Model 200A)測定，波長分別為鈣422.7 nm，鎂285.2 nm。 $\text{Cl}^-$ 則參考Wang等(1997)的方法，以冷水萃取植物體氯離子。將植物組織乾燥磨粉後，秤0.2 g樣品置入錐形瓶中，加入5 ml的去離子水，在室溫下以120 rpm震盪1小時。將懸浮液以Whatman 2號濾紙過濾後，以氯離子分析儀(Jenway, Model PCLM3)測定濃度，測定時須加入自配的測定液及凝膠劑。自配測定液係以0.1 M冰醋酸(acetic acid)以0.5 M  $\text{HNO}_3$  滴定至pH值為1.3(接近原廠測定液的pH值)而成。此外，測定時所需要的凝膠劑溶液為1.5%之Gela-

tin type A (Sigma)溶液。

### 三、結果

植株根部及冠層各部位不同層次 $\text{Na}^+$ 及 $\text{Cl}^-$ 的含量顯示於表1，不同部位間之 $\text{Cl}^-$ 含量，以葉片最高，其次為根部，樹皮、枝條及樹幹則漸次減少； $\text{Na}^+$ 亦有相同之趨勢，惟 $\text{Na}^+$ 葉部與根部間含量之差異不若 $\text{Cl}^-$ 顯著。在冠層不同層次間的比較，則不論是 $\text{Na}^+$ 或 $\text{Cl}^-$ ，葉部皆以下層含量最高而上層最低， $\text{Cl}^-$ 在其它部位如樹幹、樹皮及枝條則反而以上層含量高而下層含量低。

圖2及圖3表示冠層不同層次之同一枝條上，葉片不同發育階段 $\text{Na}^+$ 和 $\text{Cl}^-$ 含量的變化，顯示 $\text{Na}^+$ 和 $\text{Cl}^-$ 之變化中均以葉1(最年幼)含量最低，然後依序逐漸增加，至黃葉(最年老)時含量最高，而脫落到尼龍網袋者則含量又顯著下降，尤其以 $\text{Cl}^-$ 含量更為顯著。

表2表示枝條上不同發育階段之葉片 $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 及 $\text{Na}^+$ 的含量(上中下層之平均值)，顯示葉片的發育愈至後期， $\text{K}^+$ 含量顯著的降低，相反地， $\text{Na}^+$ 含量顯著的升高，而 $\text{Ca}^{2+}$ 及 $\text{Mg}^{2+}$ 含量則較無明顯的變化。 $\text{K}^+/\text{Na}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 及 $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$ 等之比值則隨著葉齡增加而有下降的趨勢。

試驗期間每月採樣之葉片所分析之所有 $\text{Na}^+$ 及 $\text{Cl}^-$ 含量之資料(每種離子濃度每個月計18筆)與台南氣象站當月之雨量求迴歸關係，結果如圖

表1. 根部及冠層下、中、上層各部位之離子含量

Table 1. The content of ions in root and different portions of shoot.

單位: mg/g dry wt.

離子 ions	根部 roots	冠層(canopy)											
		樹幹(stem)			樹皮(bark)			枝條(branch)			葉部(leaf)		
		下層 lower	中層 middle	上層 upper	下層 lower	中層 middle	上層 upper	下層 lower	中層 middle	上層 upper	下層 lower	中層 middle	上層 upper
$\text{Na}^+$	13.13 ± 1.74	0.46b ± 0.10	0.52b ± 0.07	1.99a ± 0.03	6.64a ± 0.38	7.30a ± 0.79	7.88a ± 1.34	4.86b ± 0.41	5.78a ± 0.16	4.00c ± 0.12	18.69a ± 0.27	16.19b ± 0.31	13.32c ± 0.26
$\text{Cl}^-$	17.52 ± 1.00	1.07c ± 0.00	2.37b ± 0.12	5.33a ± 0.00	10.19c ± 0.12	12.78b ± 0.61	15.98a ± 0.36	5.39c ± 0.17	8.35b ± 0.47	13.97a ± 1.06	54.67a ± 1.08	50.71b ± 1.10	40.65c ± 0.65

註: 1.表中數值為平均值 ± 標準偏差(n = 6)。

2.英文字母表各部位不同層次經鄧肯氏差異性顯著分析(p < 0.05)。

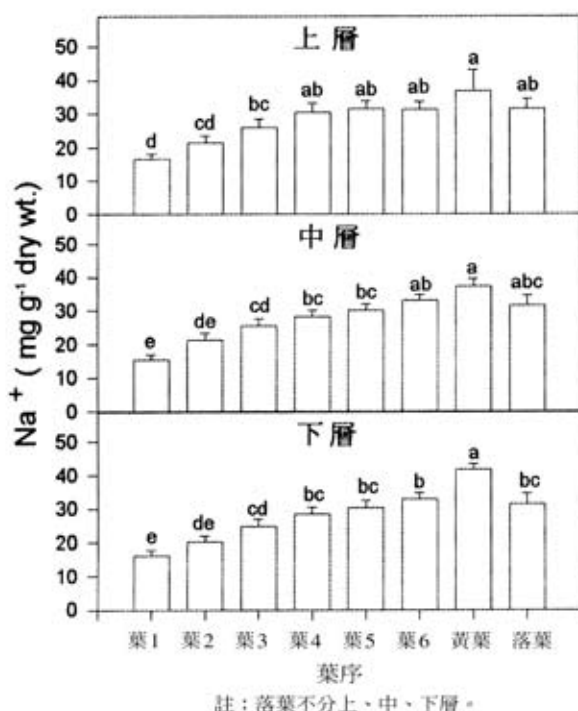


圖 2. 不同冠層同一枝條上葉片不同發育階段之 Na<sup>+</sup> 含量

Fig. 2. Na<sup>+</sup> contents of different serial leaves of a branch of different positions of canopy.

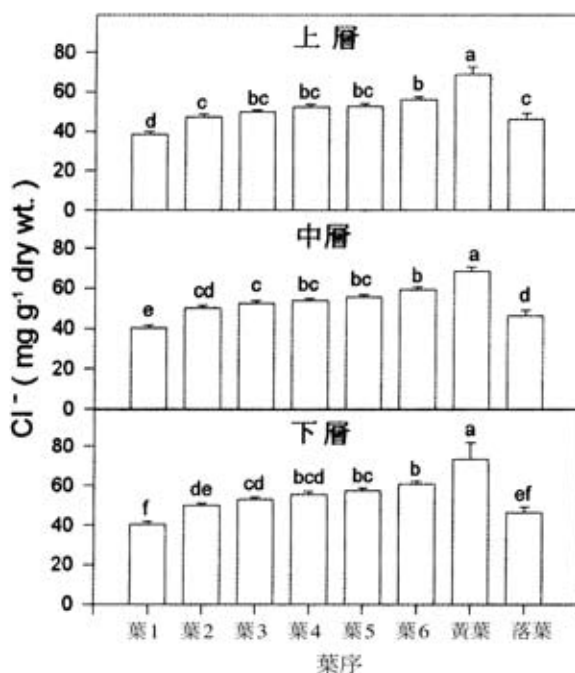


圖 3. 不同冠層同一枝條上葉片不同發育階段之 Cl<sup>-</sup> 含量

Fig. 3. Cl<sup>-</sup> contents of different serial leaves of a branch of different positions of canopy.

表 2. 枝條上葉片不同發育階段離子含量變化  
Table 2. Ion contents of different serial leaves of branches.

單位：mg/g-1 dry wt.

離子\葉序	葉 1	葉 2	葉 3	葉 4	葉 5	葉 6	黃葉	落葉
K <sup>+</sup>	21.73a ± 0.70	18.82b ± 0.81	16.64bc ± 0.80	15.05cd ± 0.70	13.86d ± 0.58	12.76de ± 0.41	10.63ef ± 0.62	9.77f ± 0.58
Ca <sup>2+</sup>	9.33b ± 0.39	8.89b ± 0.33	9.11b ± 0.33	8.86b ± 0.34	9.04b ± 0.31	9.35b ± 0.31	11.40a ± 0.72	12.24a ± 0.66
Mg <sup>2+</sup>	6.84ab ± 0.20	6.94a ± 0.17	6.69abc ± 0.16	6.18cd ± 0.14	5.96d ± 0.14	6.11cd ± 0.15	6.46bcd ± 0.28	6.26bcd ± 0.37
Na <sup>+</sup>	15.98e ± 0.92	20.98d ± 1.13	25.47c ± 1.24	29.06bc ± 1.27	30.65b ± 1.18	32.38b ± 1.12	38.74a ± 2.04	31.44b ± 3.10
K <sup>+</sup> /Na <sup>+</sup>	1.80a ± 0.14	1.39b ± 0.18	0.91c ± 0.01	0.67cd ± 0.06	0.53d ± 0.04	0.45d ± 0.03	0.29d ± 0.02	0.38d ± 0.04
Ca <sup>2+</sup> /Na <sup>+</sup>	0.71a ± 0.04	0.61a ± 0.07	0.46b ± 0.04	0.36b ± 0.02	0.34b ± 0.02	0.32b ± 0.02	0.33b ± 0.04	0.62a ± 0.14
Mg <sup>2+</sup> /Na <sup>+</sup>	0.51a ± 0.03	0.45a ± 0.04	0.32b ± 0.02	0.25bc ± 0.01	0.22c ± 0.10	0.20c ± 0.08	0.18c ± 0.01	0.24bc ± 0.02

註：1.表中數值為上、中、下三個冠層之平均值 ± 標準偏差(n = 12)。

2.英文字母表不同葉序經鄧肯氏差異性顯著分析(p<0.05)。

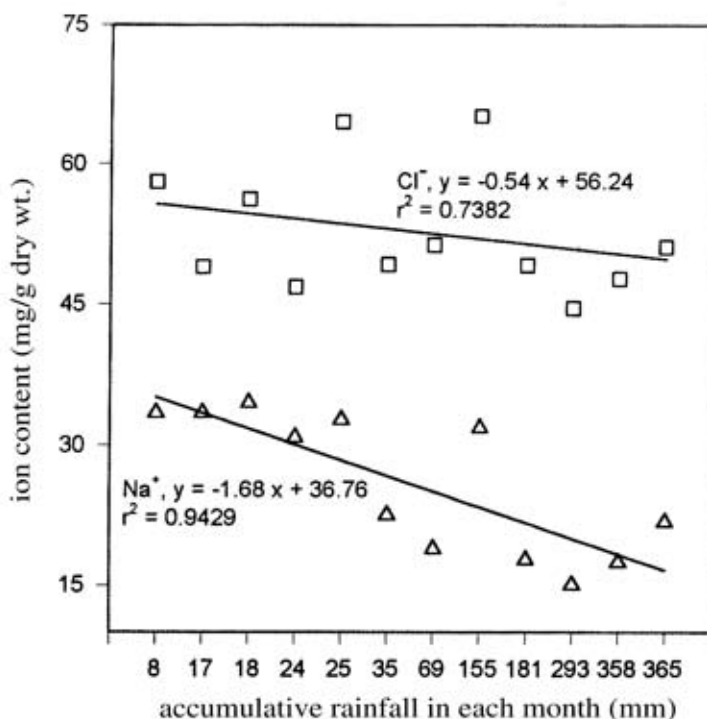


圖 4. 葉部之 Na<sup>+</sup> 及 Cl<sup>-</sup> 含量與 1995 年每月累積雨量之迴歸關係  
Fig. 4. The regressions between Na<sup>+</sup> or Cl<sup>-</sup> and rainfall of each month.

皆以葉部最高，根部次之，尤其是  $\text{Cl}^-$  更為顯著； $\text{Na}^+$  雖亦以葉部含量較高，惟與根部間之差異不若  $\text{Cl}^-$  顯著。此現象與 Karin (1997) 研究鹽性植物 *Armoire maritima* 在鹽分環境下生長時，體內會累積  $\text{Cl}^-$  和  $\text{Na}^+$ ，而  $\text{Cl}^-$  累積在葉部較多， $\text{Na}^+$  累積在根部較多之結果略有不同；欖李植株將  $\text{Cl}^-$  大量累積於葉片中，而  $\text{Na}^+$  除累積於葉片外亦累積於根部中。同屬葉片部位，則不論  $\text{Na}^+$  或  $\text{Cl}^-$  皆以冠層下方含量最高，此結果表示欖李植株吸收過量的鹽分後，大部分將鹽分累積於葉片中，且冠層愈下層累積量愈高。

$\text{Na}^+$  或  $\text{Cl}^-$  等鹽分離子在葉部的累積是以冠層下層含量高而上層含量低已如上述， $\text{Cl}^-$  在其他部位如樹皮、枝條及樹幹等之累積卻是在上層有較高的濃度，此種離子含量的分布原因應與維持欖李自身體內的水分潛勢之調節機能有關。植物輸導作用主要是藉由蒸散拉力以輸送水分及溶解於水中之溶質(例如無機鹽類)，尤其是高大的木本植物；而植株的上層部位也會因濃度梯度的關係呈現較低之水分潛勢，藉以產生水分張力，增加水分之運輸能力 (Taiz and Zeiger, 1991)。此現象由欖李鹽分含量在冠層間之變化亦可印證之，即在不產生離子毒害的情形下，藉由離子之累積以產生較大之水分潛勢梯度，以幫助輸導作用。此結果也顯示欖李植株在藉由葉片脫落以排鹽的同時，亦藉由無機鹽類在植株上之分布以達到幫助水分吸收的目的。

同一枝條上  $\text{Na}^+$  或  $\text{Cl}^-$  含量隨葉片之不同發育階段而不同，發育愈至後期者含量愈高，待葉片將要脫落時達到最高(圖 2、圖 3)，此結果顯示  $\text{Na}^+$  及  $\text{Cl}^-$  均有累積在老葉的趨勢。據 Rogers *et al.* (1997) 之研究，發現白花三葉草 (*Trifolium repens*) 在鹽分濃度 40 mM 處理下，老葉  $\text{Na}^+$  及  $\text{Cl}^-$  含量大於幼葉，認為可能與植物之耐鹽性有關。而依 Ashraf 及 O'Leary (1994) 之研究得知，幼葉之鹽分離子含量大約是老葉含量之 1/2 至 2/3，本研究亦有相同之結果，幼葉(葉 1) 含量約為老葉(黃葉) 之 2/5 至 3/5。此種幼葉含量較少的原

因，依 Winter (1982) 及 Rogers *et al.* (1997) 利用  $^{22}\text{Na}$  及  $^{36}\text{Cl}$  追蹤埃及三葉草 (*Trifolium alexandrinum*) 之葉部的研究結果，認為幼葉之所以維持低鹽分濃度，在於鹽分離子由木質部運輸至葉部後，會轉而再輸送至韌皮部以備再運輸 (retranslocation)。另有學者認為植物會將進入地上部的鹽分離子累積在下位老葉或其它較老的組織中，再以脫落的方式排除鹽分 (Keiffer and Irwin, 1997; Rogers *et al.*, 1997)。由本試驗之結果印證過去學者的研究，欖李之所以能適應生存於鹽分環境中，其適應方法之一是將鹽分累積於老葉中，藉著葉片的脫落而將鹽分排除於植株體外，以減輕高鹽分對植物生長的傷害。至於收集到之落葉，分析  $\text{Na}^+$  及  $\text{Cl}^-$  之含量較低於尚未脫落之黃葉，推測應是落葉後部份之鹽分離子被淋溶而流失所致。

不同離子在同一枝條上不同發育階段的葉片中，含量之所以會有變動或不影響(表 2)，有幾種可能原因，其一為如同 Ball (1996) 所認為，老葉細胞中之液胞， $\text{K}^+$  易被  $\text{Na}^+$  交換而出，因此老葉之  $\text{K}^+$  含量低而  $\text{Na}^+$  含量高；另一原因為不同離子的再運輸能力不同， $\text{K}^+$  及  $\text{Mg}^{2+}$  於韌皮部中屬易移動性之元素，必要時會從較老的組織經由輸導組織輸送至年輕組織，而  $\text{Ca}^{2+}$  則不易移動，因此在較老或較年輕的組織含量變化不大 (Jeschke and Pate, 1991)。由於不同離子在不同葉齡的含量變化不同，導致離子間的平衡發生改變，由表 2 中可發現隨著葉齡的增加，葉片之  $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 、 $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$  及  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  比值有下降的趨勢。此原因除上述離子之再運輸能力不同有關外，Wolf *et al.* (1991) 以草莓為材料，由木質部與韌皮部的抽出液分析中發現， $\text{K}^+$  在老葉韌皮部之輸出量大於木質部的輸入量，因而被運移至生長中的年輕組織，而  $\text{Na}^+$  則會被固定在老葉中，因此鹽性植物之葉片隨著葉齡的增加， $\text{K}^+/\text{Na}^+$  比會跟著下降。Ruiz *et al.* (1997) 則認為在高鹽分環境下生長的植物， $\text{Na}^+$  易造成  $\text{Ca}^{2+}$  的不足，而  $\text{Ca}^{2+}$  的不足會進一步降低  $\text{Mg}^{2+}$  的吸收量，而導

致 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^{+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^{+}$ 及 $\text{K}^{+}/\text{Na}^{+}$ 的比值下降。Wolf *et al.*(1991)認為 $\text{K}^{+}/\text{Na}^{+}$ 的比值是判定植物耐鹽能力高低的一種方式，比值愈高耐鹽能力愈強。

土壤鹽分濃度會受雨量多寡的影響，進而影響植物吸收鹽類的高低。從圖4之結果可得知，欖李葉部 $\text{Na}^{+}$ 及 $\text{Cl}^{-}$ 含量與外界環境雨量具有顯著的相關性。此現象可明顯的表示，在乾季時因土壤鹽分濃度增加，致使植物體內鹽分離子含量增加，造成葉部 $\text{Na}^{+}$ 及 $\text{Cl}^{-}$ 含量與雨量成反比的關係，此現象與Suarez *et al.*(1998)以*Avicennia germinans* 研究之結果相同。

植物種類的不同，對環境的需求也會有所不同，當一種植物能夠適應於某種特定環境下，而其它種植物卻不能生存在此特定環境下時，那麼前者對於此特定環境將擁有更大的生存優勢。欖李適應高鹽分環境方式之一，是將鹽分離子 $\text{Na}^{+}$ 和 $\text{Cl}^{-}$ 累積於老葉中，藉老葉之脫落而將鹽分排除，就如同其他紅樹林樹種各有其排鹽機制一樣，能適存於鹽分高的環境中。

【謝誌】本計畫蒙農委會經費補助謹致謝忱(87科技-1.7-林-06-2(2), 88科技-1.7-林-04-2(2))。試驗地之選擇承蒙國立中興大學植物系陳明義教授及國立屏東科技大學森林系范貴珠老師的指點，一併致謝。

## 五、參考文獻

章盛傑、邱文雅(1998)濕地。地景企業股份有限公司。259-292頁。

薛美莉(1995)消失中的濕地森林-記台灣的紅樹林。台灣省特有生物保育中心。

Ali, Q.(1995)Potassium and sodium contents of shoot and lamina of rice cultivars and their sodicity tolerance. *Journal of Plant Nutrition* 18:2281-2290.

Ashraf, M. and O'Leary, J.W.(1994)Ion distribution in leaves of varying age in salt-tolerant lines of alfalfa under salt stress. *Journal of Plant Nutrition* 17:1463-1476.

Ball, M.C.(1996)Comparative ecophysiology of mangrove forest and tropical lowland moist rainforest. p.461-496 In *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Mulkey, S.S., R.L. Chazdon and A.P. Smith eds. Chapman and Hall, New York. 675pp.

Cheeseman, J.M.(1988)Mechanisms of salinity tolerance in plants. *Plant Physiology* 87:547-550.

Dschida, W.J., Platt-Aloia, K.A. and Thomson, W. W.(1992)Epidermal peels of *Avicennia germinans* stearn : a useful system to study the function of salt glands. *Annals of Botany* 70: 501-509.

Edward, A. K. and Bisson, M. A.(1996)Plasma membrane  $\text{Na}^{+}$  transport in a salt-tolerant charophyte. *Plant Physiology* 111:1191-1197.

Heuer, B. and Arie, N.(1998)Physiological response of potato plants to soil salinity and water deficit. *Plant Science* 137:43-51.

Irwin, A.U.(1991)Ecophysiology of vascular halophytes. CRC Press, Inc. 199pp.

Jeschke, W.D. and Pate, J.S.(1991)Cation and chloride partitioning through xylem and phloem within the whole plant of *Ricinus communis* L. under conditions of salt stress. *Journal of Experimental Botany* 42:1105-1116.

Karin, I.K.(1997)The effect of NaCl on growth, dry matter allocation and ion uptake in salt marsh and inland populations of *Armeria maritima*. *New Phytologist* 135:213-225.

Keiffer, C.H. and Irwin, A.U.(1997)The effects of density and salinity on shoot biomass and ion accumulation in five inland halophytic species. *Canadian Journal of Botany* 75:96-107.

Maathuis, F.J.M., Flowers, T.J. and Yeo, A.R. (1992)Sodium chloride compartmentation in leaf vacuoles of the halophyte *Suaeda mar*

- itima and its relation to tonoplast permeability. *Journal of Experimental Botany* 43:1219-1223.
- Perera, L.K.R.R, Mansfield, T.A. and Malloch, A J.C.(1994)Stomatal responses to sodium ions in *Aster tripolium*: a new hypothesis to explain salinity regulation in above-ground tissues. *Plant, Cell and Environment* 17:335-340.
- Robert, L.J., Tony, R. and Dillon, E.M. (1979) Responses of halophytes to high salinities and low water potentials. *Plant Physiology* 64: 989-994.
- Rogers, M.E., Noble, C.L., Alloran, G.M.H. and Nicolas, M.E. (1997)Selecting for salt tolerance in white clover (*Trifolium repens*): chloride ion exclusion and its heritability. *New Phytologist* 135:645-654.
- Ruiz, D., Martinez, V. and Cerda, A.(1997)Citrus response to salinity: growth and nutrient uptake. *Tree Physiology* 17:141-150.
- Satti, S.M.E. and Al-Yahyai, R.A.(1995)Salinity tolerance in tomato: implications of potassium, calcium, and phosphorus. *Journal of Plant Nutrition* 26:2749-2761.
- Stephen, J.H., Leon, V.K. and Jonathan, P.L.(1997) Salinity stress inhibits calcium loading into the xylem of excised barley. *New Phytologist* 135:419-427.
- Suarez, N., Sobrado, M.A. and Medina, E. (1998) Salinity effects on the leaf water relations components and ion accumulation patterns in *Avicennia germinans* (L.) L. seedlings. *Oecologia* 114:299-304.
- Taiz, L. and Zeiger, E. (1991)*Plant Physiology*. The Benjamin /Cummings Publishing Company, Inc. 565pp.
- Tomlinson, P.B.(1986)*The botany of mangroves*. Cambridge University Press. 413pp.
- Waisel, Y. and Neumann, G.R.(1972)*Mechanisms of sodium and rubidium uptake by excised barley roots*. *Physiologia Plantarum* 27:398-406.
- Wakushima, S., Kuraishi, S. and Sakurai, N. (1994) Soil salinity and pH in Japanese mangrove forests and growth of cultivated mangrove plants in different soil condition. *Journal of Plant Research* 107:39-46.
- Wang, L.W., Allan, M.S. and Irwin, A.U. (1997) Effect of salinity on growth, ion content, and cell wall chemistry in *Atriplex prostrata*. *American Journal of Botany* 84:1247-1255.
- Wolf, O., Munns, R., Tonnet, M.L. and Jeschke, W.D.(1991)*The role of the stem in the partitioning of Na<sup>+</sup> and K<sup>+</sup> in salt-treated barley*. *Journal of Experimental Botany* 42: 697-704.
- Winter, E.(1982)*Salt tolerance of Trifolium alexandrinum* II. Ion balance in relation to its salt tolerance. *Australian Journal of Plant Physiology* 9:227-237.