

# 土壤鹽度對欖李苗木光合作用之影響

范貴珠<sup>1</sup> 許博行<sup>2</sup> 張峻德<sup>2</sup>

**【摘要】** 本研究探討不同土壤鹽分濃度對欖李 (*Lumnitzera racemosa*) 苗木光合作用及相關生理反應之影響，並探討本樹種是否具有景天酸代謝 (Crassulacean acid metabolism, CAM) 植物特性。欖李苗木以 0、0.75、1.5、3.0% NaCl 等四種鹽度處理七個月後，葉片光合作用速率、葉片導度、蒸散作用及細胞間隙 CO<sub>2</sub> 濃度 (C<sub>i</sub>) 均以 0.75% 處理者最高，鹽度高於 1.5% 處理時，這些參數明顯受抑制。苗木之水分利用效率 (water use efficiency, WUE) 以 0、0.75 及 1.5% 三處理較高，3.0% 高鹽度處理者則已降低。葉綠素 a 及葉綠素總濃度則以 0.75% 處理者最高，而葉綠素 b 及葉綠素 a/b 比值在不同處理間並無顯著差異。以 0、0.75 及 1.5% 等鹽度處理之苗木其光合作用光度反應曲線相似，光飽和點光度約在 540~600  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  時，光補償點約在 7~8.5  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ；而苗木以 3.0% 高鹽度處理 110 天後，在光度大於 600  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  以上時，光合作用速率較其他處理為高；光飽和點大約在 800  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  時，光補償點約在 18  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  之光照強度。SEM 觀察結果顯示，0% 處理之葉片保衛細胞較扁平，0、0.75 及 1.5% 等三種處理之氣孔數目並無顯著差異，但 3.0% 處理者氣孔數則明顯增加。而不同鹽度處理之苗木，其葉片日、夜間之可滴定酸濃度並無顯著差異，顯示欖李並不具有 CAM 植物之特性。

**【關鍵詞】** 紅樹林、欖李、鹽度、光合作用、光度反應曲線、可滴定酸

## Effects of Soil Salinity on the Photosynthetic Responses of the Mangrove *Lumnitzera racemosa* Seedlings

Kuei - Chu Fan<sup>1</sup> Bor - Hung Sheu<sup>2</sup> Chun - Te Chang<sup>2</sup>

**【Abstract】** This study investigated how different salinities affected the photosynthetic responses of mangrove *Lumnitzera racemosa* seedlings. An attempt was also made to elucidate the metabolism of the Crassulacean acid metabolism (CAM) cycling in this species. Seedlings were grown in different concentrations of salinity containing 0, 0.75, 1.5, 3.0% NaCl for 7 months, gas exchange characteristics were studied for seedlings grown under a variety of salinity conditions. According to experimental results, the CO<sub>2</sub> assimilation rate, leaf conductance, transpiration rate and intercellular CO<sub>2</sub> concentration were highest in 0.75% treatment. In addition, all photosynthetic characteristics decreased when salinities above 1.5% NaCl. Water-use efficiencies of seedlings were high in 0, 0.75 and 1.5% treatments and inhibited in

1. 國立屏東科技大學森林系副教授，通訊作者

Associate Professor, Department of Forestry, NPUST. Corresponding author.

2. 國立中興大學森林學系教授

Professors, Department of Forestry, NCHU.

3.0% NaCl treatment. Chlorophyll a concentrations and the total amount of chlorophylls were significantly stimulated in 0.75% NaCl treatment, salinity did not affect chlorophyll b concentrations and chlorophyll a/b ratio. Photosynthetic light response curves of seedlings grown in 0, 0.75 and 1.5% treatments resembled each other, the light saturation points were at 540 to 600  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  photosynthetic photon flux densities (PPFD), the light compensation points were at 7 to 8.5  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ . Seedlings grown in 3.0% high salinity condition, and CO<sub>2</sub> assimilation rate was higher than other treatments in higher PPFD (above 600  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ ). The light saturation point was at 800  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ , the light compensation point was at 18  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ . Electron microscopies revealed that the guard cells of leaves were thin and flat that grown in 0% treatment. Stomatal densities of seedlings cultured at 0 to 1.5% NaCl, although not significantly different, but increased in 3.0% NaCl treatment. In addition to diurnal fluctuations in titratable acidity of leaves not changing significantly, no evidence for CAM-cycling was found for *L. racemosa*.

**【Key words】** mangrove, *Lumnitzera racemosa*, salinity, photosynthesis, light response curve, titratable acid.

## 一、前言

紅樹林 (mangrove) 為熱帶至亞熱帶海岸最特殊之濕地生態系，為海岸地區氣候變遷影響之重要指標，因此，近年來學者極重視全球暖化造成海平面上升，所導致之淹水及鹽度增加等逆壓環境，對全球紅樹林分布及地區性紅樹林生態系所造成之影響 (Finn, 1996; Wolanski and Chappell, 1996)。地區性紅樹林分布主要受地形、淹水狀況、鹽分濃度、土壤組成及其他環境因子影響，其中鹽分被認為是影響紅樹林生長、成活及分布重要因子之一 (Tomlinson, 1994; Ball, 1996)。國內外學者對於海茄苳屬 (*Avicennia*) (Burchett *et al.*, 1984; Waisel *et al.*, 1986; Ball, 1988)、紅茄苳屬 (*Rhizophora*) (Lin and Sternberg, 1992; 1993; Smith and Snedaker, 1995) 及茄藤樹屬 (*Kandelia*) (翁建堯、林鴻淇, 1998; Hwang and Chen, 1995) 等紅樹林之鹽分生理已有較多研究論述。目前台灣有海茄苳 (*Avicennia marina*)、五梨跤 (或紅海欖 *Rhizophora stylosa*) (呂勝由等, 1999)、水筆仔 (*Kandelia candel*) 及欖李 (*Lumnitzera racemosa*) 等四種紅樹林，惟研究不同鹽度對紅樹林苗木光合特性之影響，則多以海茄苳屬 (Critchley, 1983; Ball

and Farquhar, 1984a; 1984b; Ball *et al.*, 1987; Sobrado, 1999)、紅茄苳屬 (Lin and Sternberg, 1992; 1993) 及紅樹屬 (*Bruguiera*) (Takemura *et al.*, 2000) 等為主。另外，由於紅樹林生育地具有高光照及高溫特性，因此有學者認為紅樹林植物若進行 C<sub>4</sub> 光合代謝路徑會較為有利 (Joshi *et al.*, 1980; Andrews and Muller, 1985)。Werner 和 Stelzer (1990) 之研究則指出大紅樹 (*Rhizophora mangle*) 在鹽分環境下，會呈景天酸代謝 (Crassulacean acid metabolism, CAM) 植物特性；然大部份學者之研究則認為紅樹林樹種屬於 C<sub>3</sub> 植物 (Martin and Loesch, 1993; Ball, 1996)。

欖李屬於較靠近內陸之紅樹林，因開花多且樹形優美，可為良好之鹽澤及海岸綠化樹種；惟生育地因經濟開發遭嚴重破壞，欖李已被列為台灣稀有植物 (林務局, 1993; 行政院農業委員會, 1996)。近年來國內雖有多位學者研究本樹種之鹽分生理及抗鹽機制 (陳慶芳, 1995; 游仁正、許博行, 1999; 郭幸榮等, 2000)，然鹽分對植物生長之影響為許多生理過程相互影響所致，至今對於生化或整體植物的抗鹽機制仍未能完全瞭解 (Munns, 1993; Bohnert *et al.*, 1995)，因此本研究目的在

探討土壤鹽度對欖李苗木生長及生理反應之影響；有關不同鹽度對苗木形質生長參數、苗木水分狀態、葉綠素螢光效應（chlorophyll fluorescence efficiency）及細胞還原性活性影響結果已發表（范貴珠等，1999a；1999b）。本篇係探討鹽分對苗木光合作用速率、葉片導度、葉綠素濃度及光照曲線之影響；並觀察比較各處理苗木之氣孔形態及密度差異，以做為影響苗木生長之重要依據；同時亦探究在高鹽分環境下，本樹種是否會具有 CAM 植物特性。

## 二、材料與方法

### （一）、苗木栽培及鹽分處理

#### 1. 第一批苗木栽培及鹽分處理

1997 年 7 月 3 日自台南市四草濕地採集欖李成熟果實，標準是呈淡黃色以手輕觸即掉落者，寬度為 0.8~1.2 cm，長度為 1.5~2.0 cm。將果肉洗淨後，先播種在蛭石與珍珠石混合之塑膠籃中發芽；7 月 13~15 日將子葉出土之小苗移入塑膠花盆中（直徑為 15 cm，容積為 1.3 L），栽培介質為砂：泥炭土：蛭石 = 2：1：2。每 12 盆放入一大型塑膠外盆（600 mm×480 mm×155 mm）中，將外盆加入 10 L 營養液，並在外盆中打入空氣。以 Hoagland's 營養液為基準（Hoagland and Arnon, 1950; Johnson *et al.*, 1957），並加入 0、0.75、1.5、3.0、4.5、6.0% NaCl 等 6 種不同濃度之鹽分處理。每種處理重複 4 次，每重複有 36 株，共計栽培 864 株苗木。每天以自來水維持鹽溶液在花盆底部積水約 3 cm 高度，每 30 天更換一次營養液。所有處理苗木係置於中興大學森林學系簡易遮雨棚之自然條件下，試驗期間日夜溫度範圍為 25±5°C，晴天早上 11 至 12 點之光合作用光量子密度（photosynthetic photon flux density, PPFD）約為 1000 ± 200 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>。惟 4.5 及 6.0% 二種高鹽度處理苗木，在翌年 1 月越冬期間已約

有 90% 植株死亡；其餘 0 至 3% 等四種鹽度處理之苗木，則於 1998 年 2 月以相同栽培介質換成較大之塑膠花盆（直徑為 25 cm，容積為 4.5 L），繼續栽培及進行鹽分處理。

#### 2. 第二批苗木栽培及鹽分處理

1998 年 7 月 17 日再次於台南市四草濕地採集欖李果實，於 7 月 28 日將子葉出土之小苗移入容積為 1.3 L 之塑膠花盆中，以同樣方法培育第二批試驗苗木。根據第一年試驗結果得知，4.5 及 6.0% NaCl 處理苗木生長完全停滯，因此第二年僅以 0、0.75、1.5、3.0% NaCl 等四種不同鹽分濃度處理苗木。每種處理重複 3 次，每重複有 12 株苗木，共計栽培 144 株苗木。所有栽培方法與第一批苗木相同，試驗期間溫度範圍為 26 ± 4°C，晴天早上 11 至 12 點之光合作用光量子密度（PPFD）約為 1000 ± 150 μ mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>。

### （二）測定項目及分析方法

欖李第一批試驗苗木經鹽分處理七個月後，各處理每重複選取 3 株樣木，每株測定 3 片葉片。同一葉片測定光合作用、葉片導度及蒸散作用後，剪下該葉片測定 Cl<sup>-</sup> 離子及葉綠素濃度，並測定葉片可滴定酸濃度，以瞭解欖李苗木是否具有 CAM 植物特性。另外，第二批試驗苗木處理 110 天後，取樣測定不同處理葉片之光合作用光度反應曲線差異；並於鹽分處理 130 天後，取樣葉片觀察氣孔形態及密度。各測定方法分述如下：

#### 1. 光合作用、葉片導度及蒸散作用測定

於早上 9 點至下午 3 點間，各處理每重複選取 3 株苗木，每株苗木選取二片完全展開成熟葉片，利用葉面積儀（Li - 3000A, Li - Cor, Inc., Lincoln, Neb., USA）測定葉面積；再將此葉片放置於密閉式光合作用測定系統（PACsys 9900, Data Design Group）之同化箱內，以三盞鹵素燈供給光源，光照強度約維持在 810 μ mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>（以 Li - 188B, LI - COR, Inc. 測定）。由電腦設定同化箱內相對濕

度維持在 60%，二氧化碳濃度設定於 350 ppm，溫度設定為 26°C。待葉片行光合作用之速率穩定後，由二氧化碳分析儀 (Li - 6252, infra - red gas analyzer, IRGA) 測得同化箱內二氧化碳濃度變化，即可測得並儲存二氧化碳固定速率、細胞間隙 CO<sub>2</sub> 濃度、葉片導度及蒸散作用等資料 (林敬凱, 1995)。

## 2. 葉綠素濃度測定

秤取植物葉片鮮重 0.05 g，加入少許海砂及液態氮研磨後，再加入 10 mL DMSO (Dimethyl Sulfoxide) 萃取葉綠素；過濾後取上層澄清液，以分光光度計 (Hitachi, U-2000) 在波長 664.9 nm 及 648.2 nm 測其吸光度，並利用下列公式計算葉綠素 a 及葉綠素 b 濃度 (Barnes *et al.*, 1992)。根據不同鹽度處理葉片之厚度及含水率不同 (范貴珠等, 1999a)，換算每單位乾重之葉綠素濃度。

$$\text{Chl a} = (14.85 \times A_{664.9} - 5.14 \times A_{648.2}) \times (V/1000W)$$

$$\text{Chl b} = (25.48 \times A_{648.2} - 7.36 \times A_{664.9}) \times (V/1000W)$$

$$\text{Chl a} + \text{b} = (7.49 \times A_{664.9} + 20.34 \times A_{648.2}) \times (V/1000W)$$

V: 萃取體積 (mL)      W: 葉片乾重 (g)  
單位: mg g<sup>-1</sup> 乾重

## 3. 氯離子濃度測定

依據 Ghosh 及 Drew (1991) 方法將組織乾燥磨粉後，秤 0.2 g 樣品放入玻璃瓶中，加入 5 mL 去離子水，在室溫下震盪 1 hr 以萃取 Cl 離子。將懸浮液過濾後，以氯離子分析儀 (Jenway, Model PCLM3, Essex, England) 測定濃度。

## 4. 光合作用光度反應曲線測定

於早上 9 點至下午 3 點間，在各處理選取 3 株苗木，每株苗木選取 3 片成熟葉片，利用上述光合作用測定系統，在固定光源與同化箱間覆蓋不同密度紗網；調整光照強度從 0 至 1,200 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> 間，測定同一葉片從

高光度至黑暗時，不同光度之二氧化碳固定速率，由此求得光合作用光度反應曲線圖 (林敬凱, 1995)。

## 5. 氣孔形態及密度之觀察

1998 年 12 月 16 日上午 10 點至 11 點間，選取各處理完全展開成熟葉片，於主脈二側靠中央部位剪取直徑 0.6 cm 之葉圓片，放置於 2.5% 戊二醛 (glutaraldehyde) 固定液中；抽氣一小時後，靜置一小時，再以磷酸緩衝液 (pH 7) 清洗。經 50%、70%、85%、95% 及 100% 酒精脫水後，浸泡於 100% 酒精中。將葉片進行臨界點乾燥 (Critical Point Dryer, Bio Rad E3100 JUMBO SERIES II CPD) 和真空噴射鍍膜後 (Sputter Coater, JBS E5150 Sputter Coater, 鍍膜材料為黃金)，以電子顯微鏡 (TOPCON ABT-150S) 觀察氣孔形態及密度。

## 6. 葉片可滴定酸濃度測定

每處理每重複選取 3~4 株苗木，供試材料之採樣時間分別為 6:00、9:00、12:00、15:00、18:00、21:00、24:00、3:00 等。剪取完全成熟展開葉片後，立即以液態氮急速冷凍，並將樣品儲存於 -70°C 冷凍櫃中。

根據 Chu 等 (1990) 之方法，秤約 0.5 g 葉片置於預冷研鉢中，以 10 mL 不含二氧化碳之蒸餾水研磨後，將抽出液倒入試管中，隔水煮沸 20 min 之後，冷卻至室溫；再以 10,000g 離心 10 min，取上清液 5 mL 測其 pH 值。將此 5 mL 上清液以 4 mM KOH (由不含二氧化碳之蒸餾水所新鮮配置) 滴定至 pH 8.3，記錄所消耗之 KOH 量，即可求出植物葉片之可滴定酸濃度。

## 三、結果

### (一) 光合作用相關之生理反應

欖李苗木以四種鹽分濃度處理七個月後，葉片光合作用速率以 0.75% 處理者最高 (圖 1A)，可達 15.86 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>，其次為無

鹽分之 0% 處理者；隨著處理鹽分濃度增加，光合作用速率明顯受抑制，3.0% 處理者僅有  $5.95 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。葉片之葉片導度（圖 1B）及蒸散速率（圖 1C）變化趨勢與光合作用速率相似，亦以 0.75% 處理者最高，分別為 221.5 及  $2.61 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，其次為 0% 處理者；1.5% NaCl 以上處理苗木之葉片導度、蒸散作用則明顯降低。至於細胞間隙  $\text{CO}_2$  濃度（ $C_i$ ）雖以 0.75% 處理者最高（圖 1D），但與 0% 處理間並無顯著差異；而 1.5% 及 3.0% 二種處理之細胞間隙  $\text{CO}_2$  濃度（ $C_i$ ）則明顯降低。苗木之水分利用效率（WUE）以 0、0.75 及 1.5% 三處理處理較高（圖 1E），大約在  $5.97 \sim 6.07 \mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol H}_2\text{O}$  間，3.0% 處理苗木之水分利用效率則已降低至  $5.69 \pm 0.33 \mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol H}_2\text{O}$ 。

將測定光合作用速率等反應之同一葉片剪下，測定 Cl 離子及光合色素濃度結果顯示，0% 處理之葉片 Cl 離子濃度為  $11.92 \text{ mg g}^{-1}$ （圖 1F），但以 0.75% 低鹽度處理者，Cl 離子濃度已增加約 3 倍；當鹽度增至 1.5 及 3.0% 時，葉片雖累積高濃度之 Cl 離子，但與 0.75% 處理者相較，此三處理之離子濃度差異較小。至於葉綠素 a 及葉綠素總濃度則以 0.75% 處理者最高（圖 2A、圖 2C），其他三種處理次之；葉綠素 b 及葉綠素 a/b 比值，則在各處理間並未有顯著差異（圖 2B、圖 2D）。

將上述光合作用速率、葉片導度、蒸散作用速率、水分利用效率及葉綠素濃度等參

數與 Cl 離子濃度進行相關分析，結果顯示各參數與 Cl 離子濃度間皆未呈顯著相關（表 1）。

### （二）光合作用光度反應曲線之變化

苗木以不同鹽分濃度處理 110 天後，其中 0、0.75 及 1.5% 等處理之光照曲線變化相當一致而無明顯差異（圖 3A）；三種處理苗木之光飽和點大約在光度為  $540 \sim 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  時，最大光合作用速率可達  $15.3 \sim 16.1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  左右。而 3.0% 高鹽度處理者，在光度為  $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  以下時，苗木之光合作用速率較其他三種處理低；惟當光度高於  $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  時，光合作用速率反而較其他三處理為高；此處理之苗木光飽和點大約在光度為  $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  時，而苗木最大光合作用速率可達  $16.4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  左右。由圖 3B 最初之光照變化曲線可知，0、0.75 及 1.5% 等三種處理之最初斜率及光補償點（light compensation point）並無明顯差異，光補償點光度約在  $7 \sim 8.5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  左右；3.0% 處理者之光照曲線最初斜率已降低，而光補償點光度約在  $18 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  左右，較其他三種處理為高。

### （三）氣孔形態及密度之觀察

經由 SEM 觀察苗木之下表皮氣孔密度可知，0、0.75 及 1.5% 等三種處理之氣孔數目差異不大（表 2），但 3.0% 處理者之氣孔數則明顯增加。至於氣孔形態如圖 4 所示，可知 0% 處理苗木葉片之保衛細胞無法維持一定膨壓。當鹽分濃度為 3.0% 時，可見保衛細胞下

表 1. 光合作用速率、葉片導度、蒸散作用速率、水分利用效率及葉綠素濃度與 Cl 離子濃度之相關係數（n = 48）

Table 1. Correlation coefficients between photosynthetic rate, leaf conductance, transpiration rate, water use efficiency and chloride concentration. (n = 48)

|         | 光合作用速率  | 葉片導度    | 蒸散作用速率  | 水分利用效率  | 葉綠素濃度 |
|---------|---------|---------|---------|---------|-------|
| Cl 離子濃度 | - 0.406 | - 0.403 | - 0.449 | - 0.309 | 0.468 |

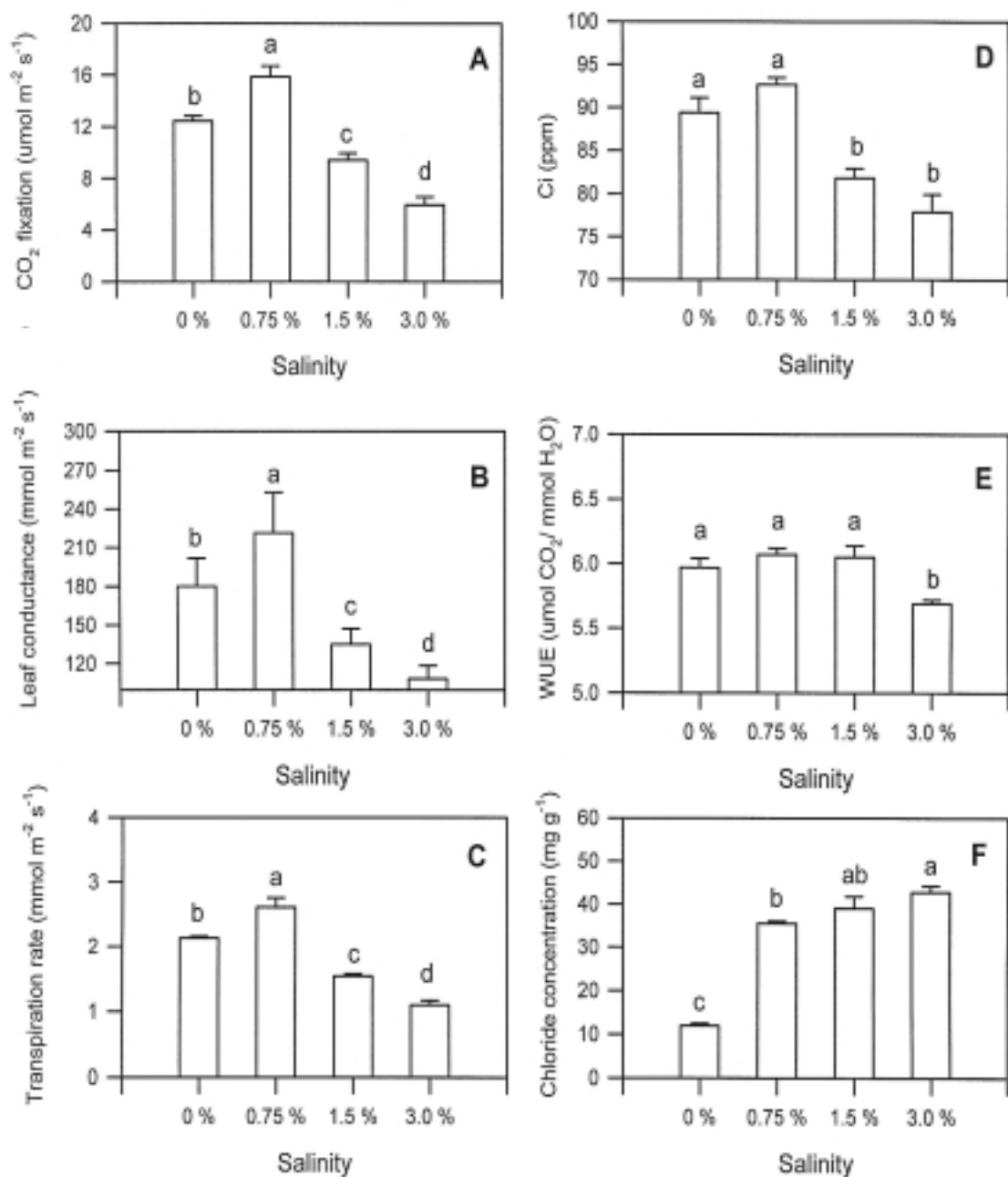


圖 1. 不同鹽度處理欖李苗木之變化 (n = 16)

A. 光合作用速率 B. 葉片導度 C. 蒸散作用速率

D. 細胞間隙 CO<sub>2</sub> 濃度 E. 水分利用效率 F. 氯離子濃度

Fig. 1. The *L. racemosa* seedlings grown in different salinities. (n = 16)

A. Photosynthetic rate B. leaf conductance C. transpiration rate

D. intercellular CO<sub>2</sub> concentration E. water use efficiency F. chloride concentration

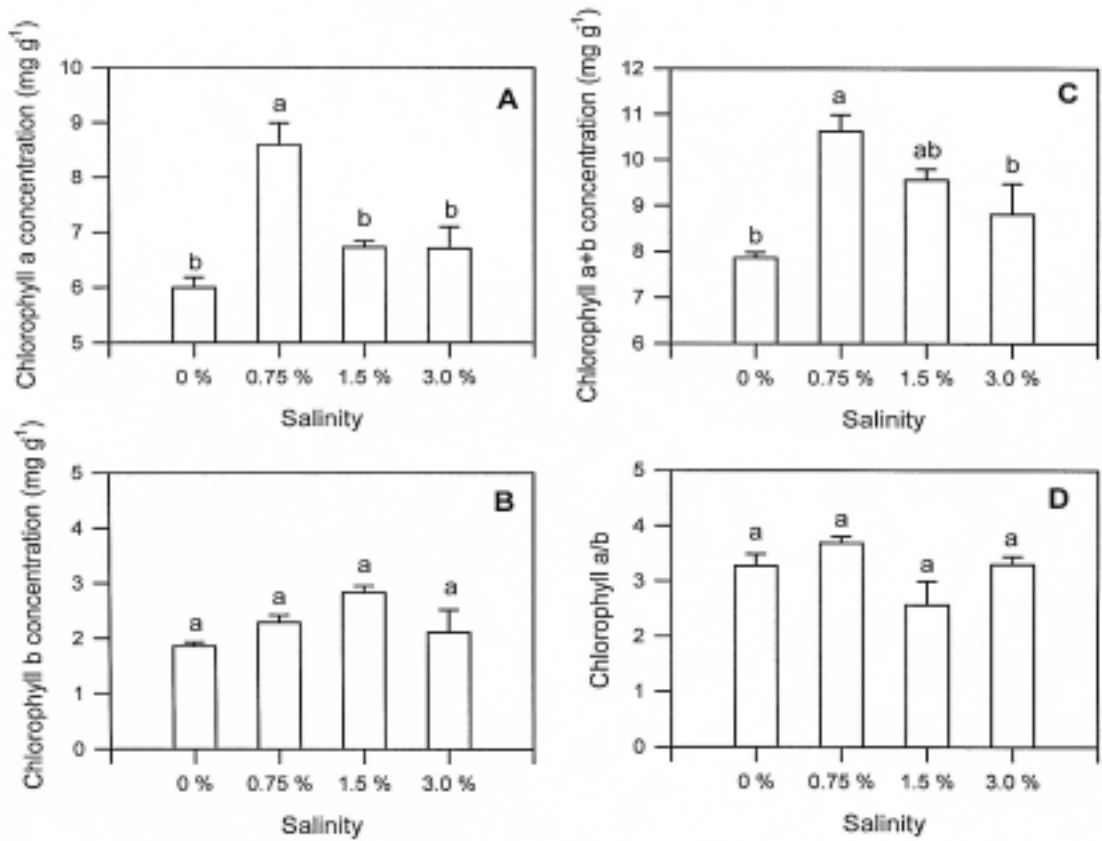


圖 2. 不同鹽度處理欖李苗木之變化 (n = 16)

A. 葉綠素 a B. 葉綠素 b C. 葉綠素總濃度 D. 葉綠素 a/b (n = 16)

Fig. 2. The leaves of *L. racemosa* seedlings grown in different salinities. (n = 16)

A. Chlorophyll a concentration B. chlorophyll b concentration  
 C. total concentration of chlorophylls D. chlorophyll a/b ratio

表 2. 不同鹽度處理欖李苗木下表皮之氣孔密度

Table 2. Stomatal density on lower epidermis of *L. racemosa* seedlings grown in different salinities.

| 測定項目                          | 鹽分濃度 |       |      |      |
|-------------------------------|------|-------|------|------|
|                               | 0%   | 0.75% | 1.5% | 3.0% |
| 氣孔密度<br>(個 mm <sup>-2</sup> ) | 73   | 71    | 68   | 114  |

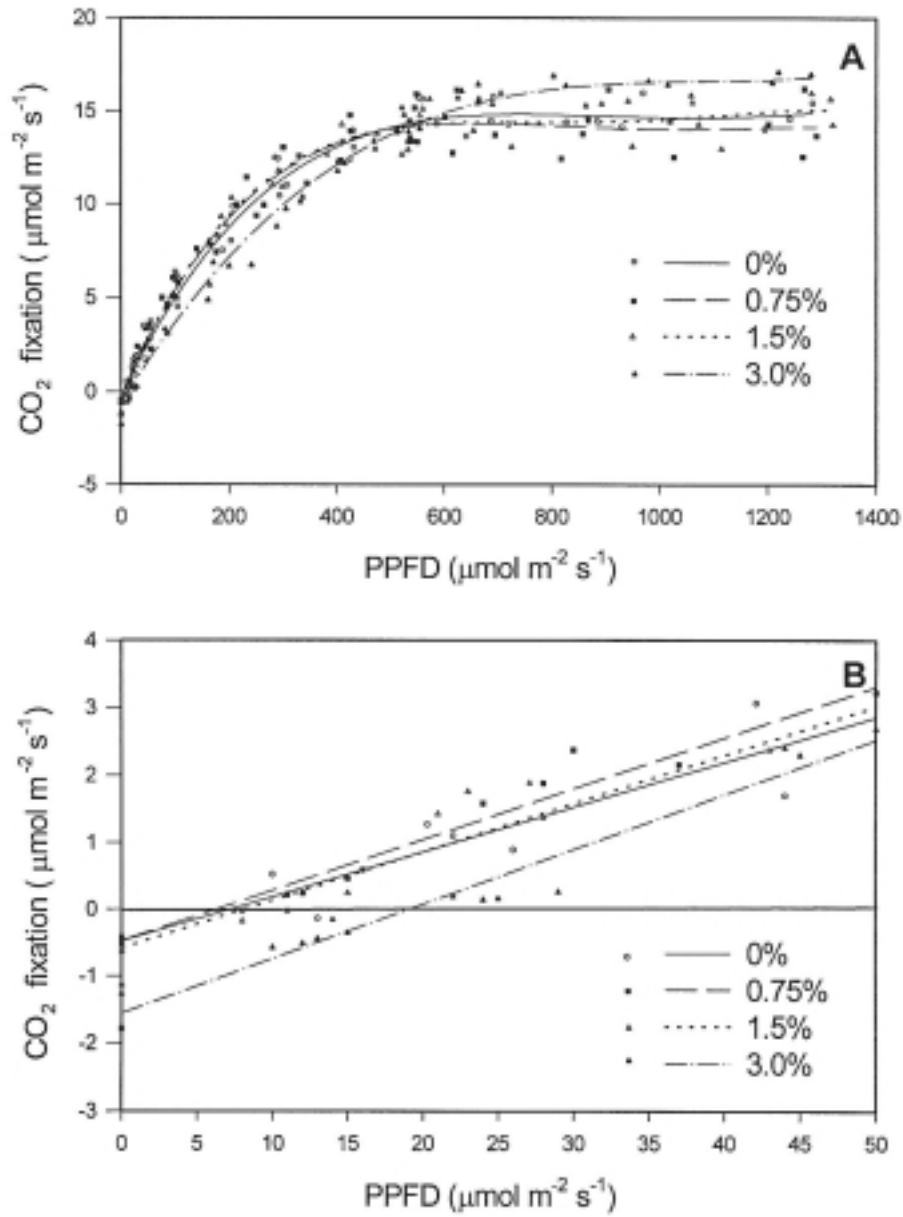


圖 3. 欖李苗木之光合作用光度反應曲線

A. 不同鹽分處理 B. 為光照低於  $50 \mu \text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$

Fig. 3. The light response curve of leaves of *L. racemosa* seedlings

A. In different salinities B. PPFD is lower than  $50 \mu \text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$



方似乎疑似未清除之鹽分顆粒累積。

#### (四) 苗木葉片可滴定酸濃度

欖李苗木以四種鹽分濃度處理後，每種處理苗木其日、夜間之可滴定酸濃度在不同時間上並無顯著差異（圖 4）。由變化趨勢可知 0% 處理苗木可滴定酸濃度最高，其變化範圍為 100.78 至 122.90  $\mu\text{eq g}^{-1}$ 。葉片可滴定酸濃度隨鹽度增加而降低，以 1.5 及 3.0% 二種高鹽度處理者較低，濃度變化範圍為 62.99 至 79.71  $\mu\text{eq g}^{-1}$ 。

### 四、討論

#### (一) 光合作用相關之生理反應

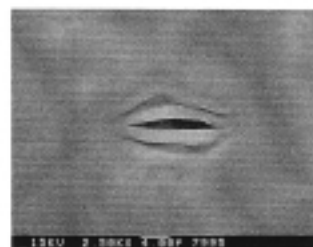
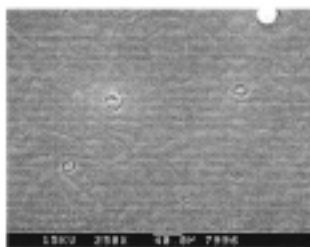
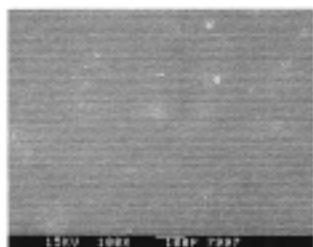
大部份紅樹林樹種在野外低鹽度環境下，光合作用速率約在 5.8 至 19.1  $\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  間，高鹽度環境中則約為 2.5 至 10.3  $\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  (Ball, 1996)。欖李生長在 0% 無鹽分處理中，葉片光合作用速率（圖 1A）與 Cl 離子濃度（圖 1F）均較低；惟生長在 0.75% 低鹽度處理之苗木，葉片 Cl 離子濃度雖已較 0% 處理者高約 3 倍，但苗木之光合作用速率最高，可達 15.86  $\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ ，相當於熱帶雨林樹木陽性葉之值 (Larcher, 1995)。然當鹽度在 1.5% 以上時，葉片 Cl 離子濃度雖增加，苗木光合作用速率即明顯受抑制（圖 1A）。羊角木屬 (*Aegiceras*) 及海茄苳屬等泌鹽種紅樹林，在高於 1.5% 鹽度環境中，葉片光合作用速率亦有明顯降低情形 (Ball and Farquhar, 1984a; 1984b; Ball *et al.*, 1987)。植物光合作用速率降低之原因可歸納為氣孔及非氣孔因子 (Ziska *et al.*, 1990; Heuer, 1996)，而欖李苗木之葉片導度（圖 1B）、蒸散作用速率（圖 1C）及細胞間隙  $\text{CO}_2$  濃度（圖 1D）等與光合作用速率（圖 1A）之變化趨勢一致。Ball 和 Farquhar (1984a; 1984b)、Lin 和 Sternberg (1992; 1993)、Sobrado (1999) 之研究亦呈相似結果；顯示高鹽度導致氣孔導度降低，細胞間隙內  $\text{CO}_2$  濃度因而減少，此為

欖李光合作用速率降低之主要原因。

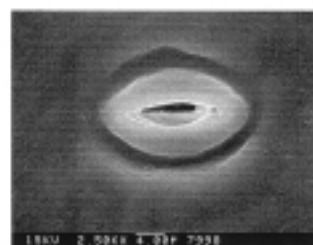
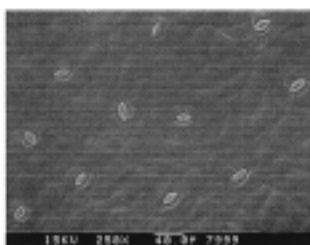
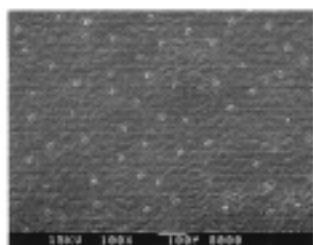
紅樹林在自然生育地之葉片氣孔導度及蒸散作用較低，非紅樹林樹種之氣孔導度一般超過 400  $\text{mmol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ ，而紅樹林樹種則不超過 200  $\text{mmol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  (Ball, 1996)，最大蒸散作用速率則在 0.6~1.8  $\text{mmol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  左右 (Larcher, 1995)。Becker 等 (1997) 測出野外白海欖 (*Avicennia alba*) 之氣孔導度為 400  $\text{mmol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ ，約為大部份紅樹林樹種之 2 倍。欖李苗木以 0.75% 低鹽度處理之葉片導度可達 221.5  $\text{mmol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  (圖 1B)，蒸散作用速率則為 2.61  $\text{mmol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  (圖 1C)，除了葉片導度較 Becker 等 (1997) 研究結果為低外，均較海茄苳屬、紅茄苳屬及假紅樹屬等之葉片導度及蒸散作用速率為高 (Pezeshki *et al.*, 1990; Martin and Loeschen, 1993; Youssef and Saenger, 1998)。紅樹林需維持較低之氣孔導度與蒸散作用速率，主要是因若蒸散作用太快，根部迅速吸水會導致根毛表面土壤水鹽度增加，而嚴重限制根系水分吸收 (Ball and Farquhar, 1984a)。另一方面，Becker 等 (1997) 認為紅樹林蒸散作用速度增加會降低葉片水勢，因此必須以低的氣孔導度來維持一定水勢；此外，紅樹林木質液中含有黏液 (viscous) 及聚合物質 (polymeric substances) 及導管直徑較小等特性 (Tomlinson, 1994)，亦可能為蒸散作用速率低的原因之一。

紅樹林植物氣孔導度低可以限制水分喪失，因此植物體之水分利用效率通常較非耐鹽性  $\text{C}_3$  植物為高 (Andrews and Muller, 1985; Ball, 1996; Heuer, 1996)。欖李苗木生長在 0、0.75 及 1.5% 三種鹽分處理中，水分利用效率大致維持在 5.97~6.07  $\mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol H}_2\text{O}$  (圖 1E)，惟 3.0% 高鹽度處理則導致苗木水分利用效率下降。Ball 和 Farquhar (1984a; 1984b) 及 Ball (1988; 1996) 等亦指出在一定鹽分濃度範圍內，紅樹林可維持或增加水分利用效率以維持植物生長活力，但鹽度過高則會使水分

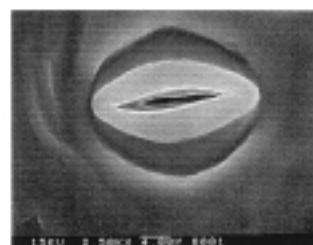
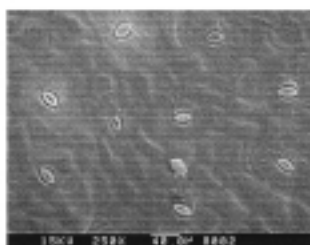
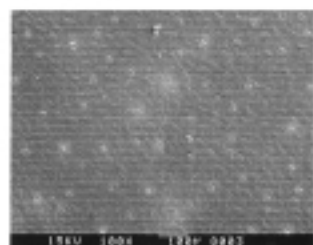
I. 0%



II. 0.75%



III. 1.5%



IV. 3.0%

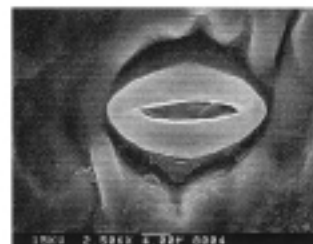
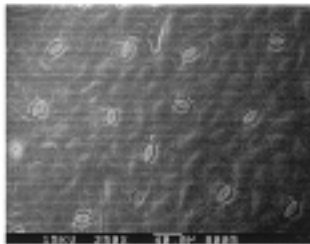
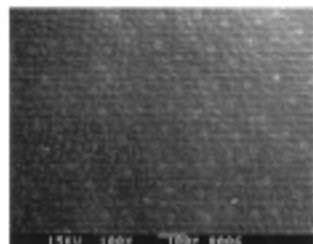


圖 4. SEM 觀察不同鹽度處理欖李苗木下表皮之氣孔形態及分布情形

Fig. 4. SEM photograph of stomatal appearance and density on lower epidermis of *L. racemosa* seedlings grown in different salinities.

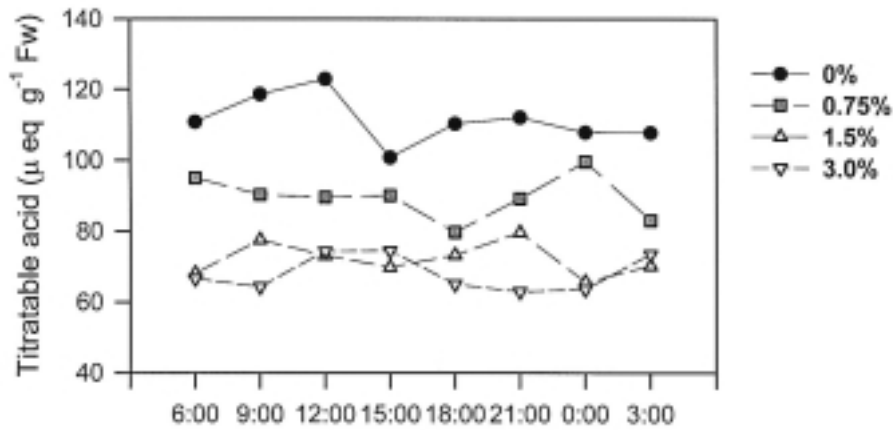


圖 5. 不同鹽分處理欖李苗木葉片一日間可滴定酸變化

Fig. 5. The diurnal titratable acid in leaves of *L. racemosa* seedlings grown in different salinities.

利用效率降低。此外，本研究結果顯示欖李之水分利用效率較熱帶闊葉林（ $1\sim 2\mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol H}_2\text{O}$ ）為高（Larcher, 1995），亦高於亮葉海茄苳（*Avicennia germinans*）之 4.2 及大紅樹之  $5.6\mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol H}_2\text{O}$ ，但較假紅樹（*Laguncularia racemosa*）之  $11.6\mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol H}_2\text{O}$ （Pezeshki *et al.*, 1990）為低。紅樹林植物水分利用效率較高，使其在鹽分環境下有較佳之競爭優勢，此為紅樹林抵抗高鹽分環境之重要適應策略之一（Andrews and Muller, 1985; Pezeshki *et al.*, 1990）。

由於 Cl 離子是植物生長之必要元素，當植物葉片缺乏 Cl 離子時，PS II 之 O<sub>2</sub> 釋放過程會受抑制，而加入適量之 Cl 離子，則 PS II 之 O<sub>2</sub> 釋放量可恢復至正常值（Marschner, 1997; Krieger *et al.*, 1998）。Critchley（1983）指出海茄苳之類囊體若缺乏足夠之 Cl 離子，則類囊體之 pH 增加，而 OH 離子取代 Cl 離子之作用而妨礙 O<sub>2</sub> 之釋放；因此認為紅樹林類囊體之電子傳遞需要高濃度 Cl 離子，而且 Cl 離子優先累積在葉綠體上是紅樹林適應鹽分環境之生理機制之一。欖李生長在 0% 無鹽分處理中，葉片 Cl 離子濃度（圖 1F）較低，導致光合作

用速率（圖 1A）亦較低，顯示欖李之光合作用電子傳遞亦需要適當濃度之 Cl 離子參與。另外，Robinson 等（1983）研究指出鹽分處理後，葉綠體之 Cl 離子濃度僅些微增加，但整個葉片之 Cl 離子濃度則明顯增加，而認為增加之 Cl 離子主要是被區隔在液胞中。本研究是測定整片葉子 Cl 離子濃度，而且由葉片養分分析結果得知，0.75 及 1.5% NaCl 並未造成欖李苗木大量元素缺乏（范貴珠，2000），因此整片葉子之 Cl 離子濃度與光合作用速率間並未呈顯著相關性（表 1）。

鹽分會造成敏感性植物葉綠體腫脹、變形、細微結構受損，亦或使葉綠素酵素（chlorophyllase）活性增加而使葉綠素崩解，導致葉綠素合成減少而影響光合作用速率（Robinson *et al.*, 1983; Hernandez *et al.*, 1995; Iyengar and Reddy, 1996）。林如森（1999）以葉綠素計（SPAD-502, Minota, Japan）測定欖李之葉綠素濃度，顯示苗木在沒有鹽分處理者葉綠素濃度最高。而本研究因各鹽度處理之葉片厚度及含水率不同，因此換算成每單位乾重之葉綠素濃度；結果顯示完全無鹽分處理者，葉綠素 a 及葉綠素總濃度最低，二種色素濃度

在 0.75% 低鹽分處理者則最高，鹽度增加則葉綠素濃度會明顯降低（圖 2A、2C），與光合作用速率變化趨勢吻合（圖 1A），顯示葉綠素濃度亦為影響欖李苗木光合作用之重要非氣孔因子之一。鹽性植物在鹽分環境下會增加葉綠素濃度，可能是細胞適應環境結果，亦可能因 Na 離子流出需要增加能量，而需增加葉綠素合成所致（Iyengar and Reddy, 1996）。然鹽度增加對欖李葉片葉綠素 b 濃度及葉綠素 a/b 比值並無影響（圖 2B、2D）。Ball 等（1987）及 Sobrado（1999）研究顯示海茄苳在鹽度增加時，葉綠素濃度會降低，但葉綠素 a、b 之比值並未改變之相似結果。Takemura 等（2000）亦指出木欖（*Bruguiera gymnorhiza*）之葉綠素 a 含量隨鹽度增加而增加，但每一鹽度處理之葉綠素 b 含量則未改變。Hernandez 等（1995）認為鹽分逆壓會導致葉綠體產生超氧化物（ $O_2^-$ ）及  $H_2O_2$ ，而影響葉綠體完整性及類囊體結構。郭幸榮、郭秀桃（1998）研究指出苗木之葉綠素濃度與 Na 及 Cl 離子濃度間呈極顯著負相關，因此認為葉部積聚高濃度鹽離子為造成葉綠素濃度下降之主要原因。惟欖李苗木同一葉片之 Cl 離子濃度與葉綠素濃度並未呈此種相關性（表 1），是否因 Cl 離子主要被區隔在液胞中，因此葉綠體之 Cl 離子累積量較少（Robinson *et al.*, 1983），則需進一步證實。

由 SEM 觀察可知，0% 處理欖李苗木之氣孔開張度較小（圖 4），此處理之葉片導度值的確較低（圖 1B）。由於 Cl 與 K 離子、蘋果酸（malate）及蔗糖為調節保衛細胞開閉之主要滲透劑（osmoticum）（Talbot and Zeiger, 1998），因此 0.75、1.5 及 3.0% 等處理由鹽分溶液所提供之 Cl 離子，可能扮演維持保衛細胞膨壓而使葉片氣孔張開之重要角色（圖 4）。然本試驗係測定整片葉子而非保衛細胞之 Cl 離子濃度，因此欖李葉片導度之降低與 Cl 離子濃度間並未呈明顯相關性（表 1）。

欖李苗木在 0、0.75 及 1.5% 等處理之氣孔密度差異不大，大約在 68~75 個  $mm^{-2}$ （表 2）；3.0% 高鹽分處理由於葉片伸展生長減少使葉片變小，而氣孔密度增加至 114 個  $mm^{-2}$ ，但光合作用速率及葉片導度則最低（圖 1A、1B）。此與 Hwang 和 Morris（1994）及 Botti 等（1998）指出高鹽度會使植物氣孔密度降低，導致氣孔導度及光合作用速率降低結果不一致。而 Curtis 和 Lauchli（1987）之研究指出鹽度增加會使洋麻（*Hibiscus cannabinus*）之氣孔密度增加，此結果與本研究較為接近。高鹽度雖使欖李葉片氣孔數增加，但每一個氣孔之氣體交換效率是否受到鹽分覆蓋的影響，則有待進一步探討。

## （二）光合作用光度反應曲線之變化

通常植物光合作用速率隨著光度增加而迅速上升，在低於光飽和點之光度下，光合作用速率主要受光化學反應所形成之 NADPH 及 ATP 所限制；而超過光飽和點後，最大光合作用能力則主要受二氧化碳濃度或酵素活性等因子所影響（Larcher, 1995）。欖李以不同鹽度處理 110 天後，0、0.75 及 1.5% 等三種處理苗木葉片之光照曲線、最大光合作用速率（圖 3A）、最初斜率及光補償點（圖 3B）等均十分相似，三種處理苗木達光補償點之光度約為 7 - 8.5  $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ ，達光飽和點之光度大約在 540 - 690  $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ ，近似熱帶森林樹種陽性葉達光飽和點時之光度（600~1500  $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ ）。通常在光照曲線中之最初線性斜率部份代表光化學效率（photosynthetic efficiency），斜率愈高表示植物對光量子之利用效率愈高，也表示光捕捉能力愈高（Larcher, 1995）。由本試驗可知 0、0.75 及 1.5% 等三種處理苗木之光捕捉能力較高。另由本研究測定葉片葉綠素螢光反應結果亦證實，三種處理之苗木會提高葉片 PSII 光化學活性，有利於葉綠體將所有捕獲之光能，以更高速度和效率轉化為化學能（范貴珠，

2000)。然而當欖李苗木以 3.0% 高鹽度處理 110 天時，可見當光度在  $600 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  以下時，苗木之光合作用速率較其他三種處理低，但光度高於  $600 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  時反而較高，達光飽和時之光度約為  $800 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (圖 3A)，呈現陽性葉之光照曲線特性 (Larcher, 1995)。此外，3.0% 處理苗木達光補償點之光度約為  $18 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (圖 3B)，相當於熱帶森林陽性葉之值；此處理最初之線性斜率較低，表示植物對光量子之利用效率較低，而由尚未發表之葉片光化學活性降低結果亦支持此論點。惟欖李苗木在溫室以 3.0% 高鹽度處理 4 個月以後，由於已產生離子毒害作用 (范貴珠, 2000)，因此初期之高光合作用速率無法促進苗木之形質生長。

### (三) 欖李 CAM 植物傾向之探討

Werner 及 Stelzer (1990) 以大紅樹胎生苗在溫室中進行試驗，結果顯示有鹽分處理之苗木，白天葉片之  $\text{CO}_2$  吸收速率很低，且有葉片呈肉質性及日夜間蘋果酸濃度差異大之 CAM-cycling 植物特性。欖李葉片之肉質程度雖隨著鹽度及處理時間增加而增厚 (范貴珠等, 1999a)，但不同鹽度處理苗木葉片之可滴定酸濃度，均未呈現日、夜間明顯差異變化 (圖 5)。另一方面，Olivares 和 Aguiar (1996) 指出 CAM 植物葉片產生肉質性主要因累積  $\text{SO}_4^{2-}$  為主，而非 CAM 植物葉片之肉質性則是以累積  $\text{Cl}^-$  離子為主。通常紅樹林葉部肉質性與組織內之氯離子含量呈正相關 (Popp *et al.*, 1993; Larcher, 1995)，欖李在鹽分處理 120 天後，苗木葉片肉質程度與  $\text{Cl}^-$  離子濃度亦呈顯著正相關 ( $r = 0.894$ )，顯示  $\text{Cl}^-$  離子濃度與 CAM 植物組織呈現肉質性之機制有所差異；因此欖李係屬於  $\text{C}_3$  植物，鹽度增加並不會使光合作用路徑由  $\text{C}_3$  轉往 CAM 路徑。

綜合上述結果顯示欖李與其他紅樹林樹種有相似特性，即在完全無鹽分環境下，因為氣孔缺乏鹽類離子維持保衛細胞膨壓以張開氣

孔，且葉綠素濃度較低而葉片呈黃化現象，導致苗木之光合作用速率及生長量降低。欖李苗木在 0.75% 低鹽度環境下，因為葉片光合作用速率、葉片導度、蒸散作用及細胞間隙  $\text{CO}_2$  濃度及水分利用效率均較高，因此與其他紅樹林相似，均在此鹽度環境下會有最佳生長量。但當鹽度增加至相當海水之 3.0% 時，所有光合作用相關反應均明顯降低，而明顯抑制苗木形質生長。此外，欖李苗木在高鹽分環境下，雖有增加葉片肉質程度，但葉片可滴定酸濃度並未呈現日、夜間明顯差異之變化；顯示欖李與五梨較屬紅樹林一樣為  $\text{C}_3$  植物，鹽度增加並不會造成光合作用路徑由  $\text{C}_3$  轉換到 CAM 路徑。綜觀本研究結果建議，若未來在台灣各地進行本樹種復育、海岸綠化及鹽澤保育工作時，因本樹種缺乏明顯之呼吸根，除需考慮生育地之淹水深度外，其次則需考慮土壤鹽度高低；若完全無鹽分或土壤鹽度高於 3.0% 以上之生育地，均會使苗木生長不良。

## 五、致謝

本研究感謝中興大學森林系研究助理李建邦先生、吳玫霏小姐，古君揚、王志仁、黃淑雍等同學協助育苗及管理，林芳立、張安璫、何冠琳等同學在光合作用測定儀器上之協助，使本文得以順利完成，在此謹致最誠摯之謝忱。

## 六、引用文獻

- 行政院農業委員會 (1996) 台灣稀有及瀕危植物之分級彩色圖鑑 (I)。行政院農業委員會。163頁。
- 呂勝由、薛美莉、許再文、陳添財 (1999) 台灣產五梨較 (紅海欖) 分類小誌。台灣林業科學 14(3):351-354。
- 林務局 (1993) 台灣稀有植物圖鑑 (I)。台灣省林務局。92頁。
- 林敬凱 (1995) 二氧化碳和溫度對木荷苗木生

- 長及生理反應之影響。中興大學森林學研究所碩士論文。64頁。
- 林如森（1999）供水模式和土壤鹽分對欖李生長之影響。台灣大學森林學研究所碩士論文。135頁。
- 范貴珠、許博行、張峻德（1999a）鹽分對欖李苗木生長之影響。中華林學季刊 32(3):299-312。
- 范貴珠、許博行、張峻德（1999b）鹽分對欖李苗木水分狀態、葉綠素螢光反應與細胞活性之影響。中華林學季刊 32(4):469-480。
- 范貴珠（2000）土壤鹽度對欖李苗木生長及生理反應之影響。中興大學森林學研究所博士論文。128頁
- 翁建堯、林鴻淇（1998）水筆仔（*Kandelia candel*）之無機營養。中國農業化學會誌 36(5):483-492。
- 郭幸榮、郭秀桃（1998）鹽分對四種台灣原生闊葉樹種之為害。中華林學季刊 31(4):361-376。
- 郭幸榮、林如森、許世宏、梁亞忠（2000）供水方式和土壤鹽分對欖李苗木生長及形態之影響。中華林學季刊 33(2):217-230。
- 陳慶芳（1995）不同鹽分濃度對欖李種子發芽及幼苗生長之影響。嘉義農專學報 42:29-38。
- 游仁正、許博行（1999）欖李耐鹽性的探討。林業研究季刊 21(4):9-16。
- Andrews, T. J. and Muller, G. J. (1985) Photosynthetic gas exchange of the mangrove, *Rhizophora stylosa* Griff., in its natural environment. *Oecologia* 64:449-455.
- Ball, M. C. and Farquhar, G. D. (1984a) Photosynthetic and stomatal responses of two mangroves species, *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*, to long term salinity and humidity conditions. *Plant Physiol.* 74:1-6.
- Ball, M. C. and Farquhar, G. D. (1984b) Photosynthetic and stomatal responses of the grey mangrove, *Avicennia marina*, to transient salinity conditions. *Plant Physiol.* 74:7-11.
- Ball, M. C., Chow, W. S. and Anderson, J. M. (1987) Salinity-induced potassium deficiency causes loss of functional photosystem II in leaves of the grey mangrove, *Avicennia marina*, through depletion of the atrazine-binding polypeptide. *Aust. J. Plant Physiol.* 14:351-361.
- Ball, M. C. (1988) Salinity tolerance in the mangroves *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*. I. Water use in relation to growth, carbon partitioning, and salt balance. *Aust. J. Plant Physiol.* 15:447-464.
- Ball, M. C. (1996) Comparative ecophysiology of mangrove forest and tropical lowland moist rainforest. P. 461-496. In Mulkey, S. S., Chazdon, R. L. and Smith, A. P. eds. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, New York. 675pp.
- Barnes, J. D., Balauger, L., Manrique, E., Elvirra, S. and Davison, A. W. (1992) A reappraisal of the use of DMSO for the extraction and determination chlorophyll a and b in lichens and higher plants. *Environ. Exp. Bot.* 32:85-100.
- Becker, P., Asmat, A. Mohamad, J., Moksini, M. and Tyree, M. T. (1997) Sap flow rates of mangrove are not unusually low. *Tree* 11:432-435.
- Bohnert, H. J., Nelson, D. E. and Jensen, R. G. (1995) Adaptations to environmental

- stresses. *Plant Cell* 7:1099-1111.
- Botti, C., Palzkill, D., Munoz, D. and Prat, L. (1998) Morphological anatomical characterization of six jojoba clones at saline and non-saline sites. *Industrial Crops and Products* 9:53-62.
- Burchett, M. D., Field, C. D. and Pulkownik, A. (1984) Salinity, growth and root respiration in the grey mangrove, *Avicennia marina*. *Physiol. Plant* 60 : 113-118.
- Chu, C., Dai, Z., Ku, M. S. B. and Edwards, G. E. (1990) Induction of crassulacean acid metabolism in the facultative halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* by abscisic acid. *Plant Physiol.* 11:419-430.
- Critchley, C. (1983) Stimulation of photosynthetic electron transport in a salt - tolerant plant by high chloride concentrations. *Nature* 298 : 483-485.
- Curtis, P. and Lauchli, A. (1987) The effects of moderate salt stress on leaf anatomy in *Hibiscus cannabinus* (kenaf) and its relation to leaf area. *Amer. J. Bot.* 74:538-542.
- Finn, M. (1996) The mangrove mesocosm of Biosphere 2: Design, establishment and preliminary results. *Ecol. Eng.* 6:21-56.
- Ghosh, G. and Drew, M. C. (1991) Comparison of analytical methods for extraction of chloride from plant tissue using  $^{36}\text{Cl}$  as tracer. *Plant and Soil* 136:265-268.
- Hernandez, J. A., Olmos, E., Corpas, F. J., Sevilla, F. and del Rio, L. A. (1995) Salt-induced oxidative stress in chloroplast of pea plants. *Plant Sci.* 105:151-167.
- Heuer, B. (1996) Photosynthetic carbon metabolism of crops under salt stress. P. 887-896. In Pessaraki, M. eds. *Handbook of Photosynthesis*. Marcel Dekker, Inc. New York.
- Hoagland, D. R. and Arnon, D. I. (1950) The Water - Culture Method for Growing Plants without Soil. *Calif. Agric. Expt. Sta. Circ.* 347 pp.
- Hwang, Y. H. and Morris, J. T. (1994) Whole-plant gas exchange responses of *Spartina alterniflora* (Poaceae) to a range of constant and transient salinities. *Amer. J. Bot.* 81:659-665.
- Hwang, Y. H. and Chen, S. C. (1995) Salt tolerance in seedlings of the mangrove *Kandelia candel* (L.) Druce, Rhizophoraceae. *Bot. Bull. Acad. Sin.* 36:25-31.
- Iyengar, E. R. R. and Reddy, M. P. (1996) Photosynthesis in highly salt - tolerant plants. P. 897-909. In Pessaraki, M. eds. *Handbook of Photosynthesis*. Marcel Dekker, Inc. New York.
- Johnson, C. M., Stout, P. R., Broyer, T. C. and Carlton, A. B. (1957) Comparative chlorine requirements of different plant species. *Plant and Soil* 8:337-353.
- Joshi, G. V., Sontakke, S. D. and Bhosale, L. J. (1980) Studies in photosynthetic enzyme from mangrove. *Bot. Mar.* 23:745-747.
- Krieger, A., Rutherford, A. W. and Jegerschold, C. (1998) Thermoluminescence measurements on chloride-depleted and calcium-depleted photosynthetic II. *Biochim. Biophys. Acta* 1364:46-54.
- Larcher, W. (1995) *Physiological Plant Ecology*. Springer - Verlag Berlin, 504 pp.
- Lin, G. and Sternberg, L. da S. L. (1992) Comparative study of water uptake and photosynthetic gas exchange between scrub and fringe red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). *Oecologia* 90:399-403.

- 
- Lin, G. and Sternberg, L. da S. L. (1993) Effects of salinity of fluctuation on photosynthetic gas exchange and plant growth of the red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). J. Exp. Bot. 44:9-13.
- Marschner, H. (1997) Mineral Nutrient of Higher Plants. Academic Press, London. 889 pp.
- Martin, C. E. and Loeschen, V. S. (1993) Photosynthesis in the mangrove species *Rhizophora mangle* L.: No evidence for CAM-cycling. Photosynthetica 28:391-400.
- Munns, R. (1993) Physiological processes limiting plant growth in saline soils: some dogmas and hypotheses. Plant Cell Environ. 16:15-24.
- Olivares, E. and Aguiar, G. (1996) Daily free sulphate fluctuations in tropical plants with crassulacean acid metabolism. J. Exp. Bot. 47:901-906.
- Pezeshki, S. R., Delaune, R. D. and Patrick, JR. W. H. (1990) Differential response of selected mangroves to soil flooding and salinity: gas exchange and biomass partitioning. Can. J. For. Res. 20:869-874.
- Popp, M., Polania, J. and Weiper, M. (1993) Physiological adaptations to different salinity levels in mangrove. P. 217-224. In Lieth, H. and Al Masoom, A. A. eds. Towards the Rational Use of High Salinity Tolerant Plants, Vol.1. Kluwer academic Publishers, Dordrecht, Netherlands. 521 pp.
- Robinson, S. P., John, W., Downton, S. and Millhouse, J. A. (1983) Photosynthesis and ion content of leaves and isolated chloroplasts of salt - stressed spinach. Plant Physiol. 73:238-242.
- Smith, S. M. and Snedaker, S. C. (1995) Salinity responses in two populations of viviparous *Rhizophora mangle* L. seedlings. Bioropica 27:435-440.
- Sobrado (1999) Leaf photosynthesis of the mangrove *Avicennia germinans* as affected by NaCl. Photosynthetica 36(4):547-555.
- Talbott, L. D. and Zeiger, E. (1998) The role of sucrose in guard cell osmoregulation. J. Exp. Bot. 49:329-337.
- Takemura, T., Hanagata, N., Sugihara, K., Baba, S., Karube, I. And Dubinsky, Z. (2000) Physiological and biochemical responses to salt stress in the mangrove, *Bruguiera gymnorrhiza*. Aquat. Bot. 68:15-28.
- Tomlinson, P. B. (1994) The Botany of Mangroves. Cambridge University Press. New York. 419 pp.
- Waisel, Y., Eshel, A. and Agami, M. (1986) Salt balance of leaves of the mangrove *Avicennia marina*. Physiol. Plant 67:67-72.
- Werner, A. and Stelzer, R. (1990) Physiological responses of the mangrove *Rhizophora mangle* grown in the absence and presence of NaCl. Plant Cell Environ. 13:243-255.
- Wolanski, E. and Chappell, J. (1996) The response of tropical Australian estuaries to a sea level rise. J. Mar. Syst. 7:267-279.
- Youssef, T. and Saenger, P. (1998) Photosynthetic gas exchange and accumulation of phytotoxins in mangrove seedlings in response to soil physico-chemical characteristics associated with waterlogging. Tree Physiol. 18:317-324.
- Ziska, L. H., Seemann, J. R. and DeJong, T. M. (1990) Salinity induced limitations on photosynthesis in *Prunus salicina*, a deciduous tree species. Plant Physiol. 93:864-870.