

倒卵葉水筆仔與紅海欖苗木於高鹽度和淹水處理
下光合作用之探討

Study on Photosynthesis of *Kandelia obovata* and *Rhizophora stylosa* Seedlings under High Salinity and Flooding Treatments

王經文^{1*} 廖天賜² 陳忠義³ 翁韶良¹ 陳明男⁴ 黃士元⁵

**Ching-Wen Wang^{1*}, Tien-Szu Liao², Chung-I Chen³,
Shau-Lian Wong¹, Ming-Nan Chen⁴ and Shin-Yuan Huang⁵**

¹⁵行政院農業委員特有生物研究保育中心 552南投縣集集鎮民生東路1號

²³國立中興大學森林學系 402台中市南區國光路250號

⁴行政院農業委員會林業試驗所 100台北市中正區南海路53號

¹ Assistant research fellow, Endemic Species Research Institute.No.1,
Minsheng E. Rd., Jiji Township, Nantou County 55244, Taiwan.

² Adjunct professor, Department of Forestry, National Chung Hsing University.No.145,
Xingda Rd.,South Dist.,Taichung City 40227, Taiwan.

³ Assistant professor, Department of Forestry, National Chung Hsing University.No.145,
Xingda Rd.,South Dist.,Taichung City 40227, Taiwan.

⁴ Assistant research fellow, Taiwan Forestry Research Institute.No.53,
Nanhai Rd., Zhongzheng Dist., Taipei City 10066, Taiwan.

⁵ Associate researcher, Endemic Species Research Institute. No.1,
Minsheng E. Rd., Jiji Township, Nantou County 55244, Taiwan

*Corresponding author: kilorsoul@gmail.com

*通訊作者：kilorsoul@gmail.com

摘要

本研究量測倒卵葉水筆仔 (*Kandelia obovata* Sheue, Liu & Yong) 與紅海欖 (*Rhizophora stylosa*, Griffith) 在10與40‰ 鹽度與淹水處理後其葉片之氣體交換與葉綠素螢光參數，探討其光合作用特性。結果顯示倒卵葉水筆仔光合作用速率受到光照時間影響，光照初期的30 分鐘內，光合作用速率幾乎未啟動，氣孔導度亦低，此時段吸收之能量以熱消散為主要路徑，光照持續30分鐘後，光合作用速率才逐漸增加，吸收之能量仍以熱消散為主，熱消散比例並沒有隨著光合作用速率上升而下降，呈現隨著光照時間延長而向上調節，這現象顯示倒卵葉水筆仔因應光環境動態變化所做的生理調節；倒卵葉水筆仔在淹水處理下光化學效能加強，且能減少照光後光抑制的比例與提高 $(qE+qT)/NPQ$ 比值，與未淹水處理者呈現顯著差異，顯示水筆仔在40‰ 鹽度下能適應淹水環境，相對調升光保護的能力，表示其能適應間歇性淹水、且具光保護機制。而紅海欖在40‰ 鹽度下栽植時，無論淹水或沒淹水，光合作用速率和光化學消散效率都很低，吸收之能量以熱消散為主要路徑，且有顯著之光抑制現象，顯示紅海欖不耐40‰ 之鹽度處理。

關鍵詞：葉綠素螢光、氣體交換、非光化學消散、光抑制、淹水。

Abstract

Kandelia obovata and *Rhizophora stylosa* were used as study materials in this study. The gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters were measured under salinity (10‰ and 40‰) and flooding treatments to explore the photosynthetic characteristics. The results show that the photosynthesis rate of the *Kandelia obovata* varied with the duration of irradiation. During the initial 30 minutes of irradiation, the photosynthetic rate was almost not activated, and the stomatal conductance was also low. The energy absorbed by its leaves during this period is processed mainly through heat dissipation. After 30 minutes of irradiation, the photosynthetic rate gradually increased, but most of absorbed energy was still dissipated through heat. This phenomenon suggests that *Kandelia obovata* adjusts the physiological behavior in response to the dynamic changes of the irradiation. In response to flooding, *K. obovate* develops positive energy utilization and photoprotection patterns. *Kandelia obovata* is more suitable for growing in environment with intermittent flooding. *Rhizophora stylosa* cultured at 40‰ of salinity under flooding or no flooding treatments had low photosynthetic rate, low photochemical quenching and the energy absorbed was dissipated mainly through heat. Severe photoinhibition was also

found in *Rhizophora stylosa* cultured at 40‰ of salinity. The results suggest that *R. stylosa* is not resistant to flooding under 40‰ of salinity.

Key words: chlorophyll fluorescence, gas exchange, non-photochemical quenching, photoinhibition, flooding.

收件日期：2020年04月06日

接受日期：2020年04月27日

Received: April 06, 2020

Accepted: April 27, 2020

前言

全球大約有70多種紅樹林 (mangrove forest) 樹種，分布在熱帶和亞熱帶海岸特殊之濕地生態系 (Akaji *et al.*, 2019)，為海岸地區受氣候變遷影響的重要指標物種 (Krauss *et al.*, 2006)。其生育地特徵為受持續潮汐及高頻度強風干擾，土壤鹽分高、缺氧且環境溫度高 (Kathiresan & Bingham, 2001; Hutchings & Saenger, 1987)。由於紅樹林位於潮間帶，環境中水分蒸發量很高且土壤水分鹽度變化大 (Ball, 1998)，在此生長的植物其生理機制面臨高度挑戰，因為土壤孔隙水的水勢低 (負值大)，使得水分的吸收比非鹽漬土更為困難。因此植物在高鹽環境下是否能保持水分的吸收與維持正常生理狀態，是其能否耐鹽性的關鍵 (Reef & Lovelock, 2014) 之一。而在加勒比海地區 (Caribbean) 受潮汐影響的溼地，其微環境的土壤鹽分依氣候模型預測會因季節性的光照與蒸散有劇烈變化的幅度(0-1,370 mM NaCl, 約60‰鹽度)，可能會影響

紅樹林幼苗的形態和生理，進而影響紅樹林的生長和物種組成 (Bompy *et al.*, 2014)。

紅樹林光合作用能力的差異和鹽度有相當的關連，因高鹽度逆境會影響光合生理表現，紅樹林光保護消散機制與能力可能會影響植物的表現和物種的分布 (Ball, 1988)。當植物光合作用色素捕捉之輻射能量超過固碳作用所需時，能量化學消散的利用率低，產生過剩能量若無其他途徑消散則可能對光合作用器官造成傷害，此過剩的能量常以葉黃素循環 (xanthophylls cycle) 為主的熱消散方式排除 (Tüffers *et al.*, 1998; Adams III *et al.*, 2004)；當類囊體內的 H^+ 濃度過高時，葉黃素循環是藉由紫黃質 (violaxanthin, V) 與 H^+ 結合而氧化成花藥黃質 (antheraxanthin, A) 與玉米黃質 (zeaxanthin, Z)，在此過程中將過多能量以熱的形式消散掉，使過剩能量在到達PSII反應中心前移除，因而保護PSII反應中心避免受到光氧化之傷害 (photo-oxidative damage) (Demmig-Adams and Adams, 1996; Gilmore, 1997; Taiz and Zeiger,

2002)。如Demmig-Adams等(1989)人針對大紅樹(*Rhizophora mangle*) 給予10%與100%鹽水試驗結果顯示，大紅樹不論在何鹽分條件下每天經照射12小時鹵素光源 $1,100 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 後，於第1天即開始調升VAZ的含量；又海茄苳不論其鹽分、水分條件為何，皆會因應正午高光而調升VAZ的含量，用以提升葉黃素循環的效率，加強過剩能量之消散 (Esteban et al., 2013)。

在東南亞，紅樹林通常出現在五個區域：(1)向海一側裸露有高度的灘地，在高潮期間被淹沒；(2)向海一側裸露較水平的灘地，在高潮期間被淹沒；(3)由正常高潮淹沒的中潮線中間區域，為發育良好的紅樹林；(4)位於紅樹林後方，會受春(雨)季潮汐淹沒陸地或淡水區域；(5)沿河口海水可以到達的地方和偶爾滿潮所到達的區域 (Giesen et al., 2007; Ulqodry, 2016)。紅樹科 (Rhizophoraceae) 的 (*Kandelia obovata* Sheue, Liu & Yong) (以下簡稱水筆仔) 分布於越南北部、海南島、香港、廣東、福建、臺灣及日本南部 (Sheue et al., 2003)，在臺灣主要分布於中北部之新竹新豐至台北淡水河、海交接的潮間帶，屬喬木狀、樹幹的基部長出向下裸露於地面的通氣根，具有海綿狀組織，能過濾鹽分，且支撐植物體，通常位於紅樹林前緣與無遮蔽區域，大致上位於前述 (2)-(3) 的區域，台南四草與雙春則有觀光用途的人工栽植，生態習性為耐淹水、對低溫較為適應的樹種 (何緣等，2008；Chen et al., 2017)。

同樣為紅樹科的紅海欖分布澳大利亞

南部、臺灣、中國廣州、上海至日本南部 (Chen et al., 2017; Akaji et al., 2019) 廣布種，喬木狀，莖及枝條具氣生根及明顯的支持根，通常生長在紅樹林後段與潮差較小的區域 (薛美莉，1995，大致上位於前述 (3)-(5) 的區域，生態習性為不耐淹水、對低溫較為敏感的樹種，其適合溫度為 25°C ，其在臺灣現存紅樹林樹種中之數量最少，僅分布於南部嘉義、台南、高雄沿海，以台南四草一帶為主要生育區。

筆者曾於試驗中發現水筆仔與紅海欖光合作用需要較長的光誘導 (photoinduction)，該現象和一般陸生植物在正常情況下，其光合作用速率隨著黎明太陽光量增強而增加 (Allen & Pearcy, 2000; Wong et al., 2012) 的現象明顯不同，而在其他紅樹林光合作用光誘導研究亦曾發現紅海欖光合作用不容易量測的情形 (陳明男與廖天賜，2006)，另紅海欖葉片於照射低光時有ETR (electron transport rate) 上升與PSII效能 (quantum yield of photosystem II, ΦPSII) 較高的狀態 (Cheeseman et al., 1997)，再者，紅樹林樹種葉片光合作用光飽和點 (light saturation point, LSP)，通常遠低於其棲息地所接收到的光量，表示紅樹林葉子常會接收大量的過剩光能，可能會受到光抑制 (photoinhibition) (Attiwill and Clough, 1980; Cheeseman, 1994)。

又經現場量測發現台南雙春濱海河口鹽度為22-25‰，部分低窪鹽漬區域，因處於潮間帶後段，潮汐循環時間長再加上日照曝曬，其積水鹽度可達30 ‰以上。隨著海平面上升以及土壤累積鹽度越高，紅樹林樹種是否能適應這些環境變遷？其對已

吸收之輻射量如何輸導及利用？這是本實驗之研究動機，因此針對水筆仔與紅海欖於40%鹽度與間歇性淹水的綜合逆境下，探討兩者之葉片是否有發展出光合作用光保護之機制。

材料與方法

一、試驗材料與處理

於2015年7月間自台南市政府七股苗圃取得經胎生苗培育之1年生水筆仔與紅海欖塑膠袋容器苗，選取生長均勻無病害之苗木數量每樹種各20盆，共40盆，放置在南投縣集集鎮行政院農業委員會特有生物保育中心苗圃培育，並於2016年12月移植至直徑20 cm、高20 cm之圓形Wagner pot，栽培介質為七股潮間帶砂質土壤，培育期間以淡水噴灌系統澆灌，每3個月施用10克翠筠長效肥1號(全氮14%、水溶性磷酐14%、水溶性氧化鉀14%、水溶性硼0.05%)10克。於2017年7月間苗齡2年、苗高50-60 cm、地徑為3-4cm時，開始進行下述處理：

(一)鹽度處理

分別調製鹽度為40%及10%為對照組，每個處理各10盆苗木。每週用40%及10%鹽水澆灌苗木，使苗盆鹽度持續維持在設定濃度，至2018年4-5月間，逢機選擇5盆開始淹水處理，另5盆未淹水處理為對照組。

(二)淹水處理

淹水處理7天為一週期，模擬潮汐每日上6時與下午16時各進行2 hrs全株直立間歇淹水處理，實行淹水容器為直徑56 cm、高度75 cm (同淹水高度)之塑膠水桶，淹水採

用40%及10%鹽度處理相同濃度之溶液進行處理，另未淹水處理為對照組。

二、試驗項目、儀器與方法

(一)測定儀器及設定

本試驗以氣體交換及螢光光合作用分析儀(portable gas exchange fluorescence system, GFS-3000FL, Walz, Germany)，採開放性系統透過緩衝瓶抽取外界CO₂ (濃度約400-410 ppm)，氣體流速設定750 $\mu\text{mol s}^{-1}$ ，氣體混均器風扇速度設定為7級，同化箱溫度設定25°C，相對溼度設定75%為基礎條件，再隨測定項目之需求調整儀器參數。

(二)固定光源光合作用及葉綠素螢光參數量測

將前述處理之水筆仔苗木，於2018年4-5月間，每一處理選定5株樣木的上層成熟葉片各3片，量測後先求單株平均值，再求5樣本平均，為5重複，設定光量 (PPFD, photosynthetic photon flux density) 為800 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，進行90 min光合作用及葉綠素螢光參數量測，照光前先測量未照光前之螢光值，照光後前30 min每1 min記錄1筆資料，後60 min每2 min記錄1筆資料，測定其光合與氣體交換參數，並記錄測定各項葉綠素螢光參數，再進行30 min暗期適應每2 min記錄1筆葉綠素螢光值，並計算出下列參數 (王經文等，2019；Demmig-Adams *et al.*, 1996；Johnson & Ruban, 2011)：

1. Fo (minimum fluorescence)，代表天線系統的最小放射量。

2. Fm (maximum fluorescence)，其放出的最

大螢光放射量，是代表天線系統及PSII反應中心放出的螢光總量。

3. F_v (variable fluorescence, $F_v = F_m - F_o$)，為暗適應後由PSII反應中心所放出之螢光放射量，可代表具活性之PSII反應中心的潛在量。
4. F_o' (minimum fluorescence in the light-adapted state)，照光下的最小螢光量。
5. F_s (the steady state fluorescence)，光照下PSII經由電子傳遞鏈將電子傳至PSI達到穩定階段的螢光放射量。
6. F_m' (maximum fluorescence in the light-adapted state)，光照下PSII關閉時最大螢光放射量。
7. $F_v / F_m = (F_m - F_o) / F_m$ ，代表光系統II最大光化學潛能
8. $ETR = \Phi_{PSII} \times 0.5 \times 0.84 \times PPFD$ ，電子傳遞速率 (electron transport rate)
9. $P = (F_m' - F_s) / F_m'$ ，為光化學消散占吸收能量的比例
10. $D = 1 - F_v' / F_m' = (F_m' - F_o') / F_m'$ ，為熱消散占吸收能量之比例
11. $E = 1 - P - D$ ，為過多能量占吸收能量之比例
12. $NPQ = (F_m / F_m') - 1$ ，為非光化學消散 (non-photochemical quenching)
13. $(qE + qT) = (F_mT - F_m') / F_m'$ ，為NPQ中光保護的部分，T為暗期時間
14. $photoinhibition = (F_{v_o} / F_{m_o} - F_{v_T} / F_{m_T}) / (F_{v_o} / F_{m_o})$ ，暗期回復後仍受光抑制之比例，T為照光後暗期適應時間，O為未照光前

(三)統計分析

以套裝軟體PASW Statistics 18與SigmaPlot 10.0進行統計分析。光量與氣體交換及葉綠素螢光參數間以迴歸進行相關性分析。

結果

一、光誘導之光合作用速率及螢光反應

本試驗以PPFD = 800 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光量進行水筆仔與紅海欖光合作用速率之光誘導，以探討其光合生理反應，因有反應延遲現象，將光合作用與氣孔導度 (GS) 分為照光30 min與90 min兩個區段，結果表1顯示，水筆仔與紅海欖苗木在光照30 min期間，各鹽度處理光合作用速率 (P_n) 與氣孔導度值都很低，而水筆仔無論鹽度或淹水處理，其光合作用速率與氣孔導度皆在光照90 min後，明顯提高，達到顯著差異 ($p < 0.05$)，又以10%顯著高於40%鹽度處理苗木 ($p < 0.05$)，且以淹水顯著高於未淹水苗木 ($p < 0.05$)；而紅海欖未淹水者在光照90 min後，光合作用速率與氣孔導度亦明顯提高，達到顯著差異 ($p < 0.05$)，又以10%顯著高於40%鹽度處理苗木 ($p < 0.05$)，而淹水處理苗木則在光照90 min後，數值仍很低、且顯著低於未淹水處理苗木 ($p < 0.05$)，顯示在高鹽度下淹水對於紅海欖有負面影響。

分別分析照光0-30 min與30-90 min其電子傳遞速率 (electron transport rate, ETR) 與光合作用速率 P_n 之迴歸關係 (圖1)，可以發現光照初期30 min (圖1A、B)，水筆仔與紅海欖的 P_n 並未隨著ETR的提升而提高，當光照時間延至30-90 min時，水筆仔各處理

其 P_n 皆明顯提高(圖1C)，且 P_n 和ETR呈現顯著正相關的線性關係 ($p < 0.0001$)，又以10‰高於40‰鹽度處理，顯示在40‰鹽度處理下對水筆仔造成負面影響，而淹水者 P_n 高於未淹水苗木，顯示在淹水處理對水筆仔 P_n 有促進的效果；而紅海欖除40‰鹽度處理淹水者外，餘者於光照30-90 min時，光合作用速率顯著提高(圖1D)，光合作用速率和ETR呈現顯著正相關的線性關係 ($p < 0.0001$)，惟紅海欖淹水苗木其ETR與光合作用速率值都很低，顯示在40‰鹽度處理下與淹水對紅海欖造成負面影響。葉綠素螢光能反應植物吸收能量後之分配狀態，而為分析光合系統的能量分配，將水筆仔與紅海欖能量吸收分為：P (光化學消散佔吸收能量的比例)、D (熱消散佔吸收能量之比例)、E (過多能量佔吸收能量之比例)，總和為 $P + D + E = 100\%$ ，結果顯示於圖2、3，水筆仔40‰鹽度未淹水者在光照90 min後，P由2%調升到8%、D由41%調升到68%、E由57%調降至24% (圖2A)，40‰鹽度淹水者在光照90 min後，P由2%調升到10%、D由45%調升到66%、E由57%調降至24% (圖2C)，水筆仔10‰鹽度未淹水者在光照90 min後，P由3%調升到18%、D由36%調升到58%、E由61%調降至24% (圖2B)，10‰鹽度淹水者在光照90 min後，P由2%調升到13%、D由52%調升到63%、E由46%調降至25% (圖2D)，顯示水筆仔在光照初期即維持相當高的熱消散的能力，而淹水處理會提升水筆仔光化學能力，以10‰表現高於40‰鹽度處理苗木；而圖3紅海欖40‰鹽

度未淹水者在光照90 min後，P由1%調升到7%、D由37%調升到68%、E由62%調降至25% (圖3A)，40‰鹽度淹水者在光照90 min後，P由1%調升到5%、D由46%調升到73%、E由53%調降至22% (圖3C)，10‰鹽度未淹水者在光照90 min後，P由1%調升到12%、D由35%調升到65%、E由64%調降至24% (圖3B)，10‰鹽度淹水者在光照90 min後，P由1%調升到10%、D由45%調升到66%、E由54%調降至25% (圖3D)，顯示紅海欖在光照初期亦維持相當高的熱消散的能力，而淹水處理對於紅海欖有負面影響，因光化學能力受到影響，因此提升非光化學消散的比例來應對過剩能量的產生，又以10‰鹽度處理之光化學能力表現高於40‰鹽度處理苗木。

二、光抑制與光保護

葉綠素螢光 F_v/F_m 能反應植物光合系統是否處於環境逆壓狀態，一般來說，植物 F_v/F_m 正常範圍在0.74~0.85之間，若植物長期低於 $F_v/F_m = 0.8$ 被認為係受環境逆壓而有慢性光抑制現象，如圖4A顯示，經過長期40‰鹽度處理，水筆仔未淹水者與淹水者受到高鹽度的負面影響，照光前其 F_v/F_m 分別為 0.76 ± 0.06 與 0.78 ± 0.05 ，當以光量 $800 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 照光90 min再暗期適應30 min後， F_v/F_m 皆下降至 0.61 ± 0.09 與 0.69 ± 0.04 ，呈現光抑制的現象，而未淹水者下降幅度較淹水者大。在10‰鹽度處理未淹水者與淹水者照光前 F_v/F_m 分別為 0.77 ± 0.01 與 0.73 ± 0.01 ，照光90 min再暗期適應30 min後，亦現光抑制的

表1. 水筆仔 (*Kandelia obovata*) 與紅海欖 (*Rhizophora stylosa*) 苗木在10與40‰鹽度處理下、進行未淹水 (no flooding) 與淹水處理 (flooding) 後，在照光800 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 30與90 min後，淨光合作用速率 (Pn, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 與氣孔導度 (GS, $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 之比較。

Table 1. Net photosynthesis rate (Pn) and stomatal conductance (GS) of leaves of *Kandelia obovata* and *Rhizophora stylosa* seedlings, subjected to no flooding and flooding treatment at 10‰ and 40‰ salinity, measured at PPFD of 800 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ after 30 and 90 minutes of irradiation.

	Treatment	
	no flooding	flooding
<i>Kandelia obovata</i>		
Pn in 30 min for 10‰	0.22±0.05 ^{d*}	1.83±0.25 ^{c*}
Pn in 90 min for 10‰	8.23±0.47 ^a	11.14±0.79 ^{a*}
Pn in 30 min for 40‰	0.84±0.12 ^c	1.07±0.42 ^d
Pn in 90 min for 40‰	6.50±0.49 ^b	7.75±1.48 ^{b*}
GS in 30 min for 10‰	13.58±0.72 ^c	18.99±2.11 ^{c*}
GS in 90 min for 10‰	84.27±5.28 ^a	82.03±6.03 ^a
GS in 30 min for 40‰	12.76±1.57 ^c	23.36±4.22 ^{c*}
GS in 90 min for 40‰	45.37±2.78 ^b	64.82±11.28 ^{b*}
	Treatment	
	no flooding	flooding
<i>Rhizophora stylosa</i>		
Pn in 30 min for 10‰	0.07±0.09 ^c	0.26±0.17 ^b
Pn in 90 min for 10‰	3.41±0.21 ^a	2.67±0.48 ^{a*}
Pn in 30 min for 40‰	0.60±0.43 ^c	-0.13±0.02 ^{c*}
Pn in 90 min for 40‰	2.84±0.46 ^b	-0.12±0.04 ^{c*}
GS in 30 min for 10‰	11.12±9.87 ^c	16.14±3.59 ^b
GS in 90 min for 10‰	43.66±6.77 ^a	50.10±4.70 ^a
GS in 30 min for 40‰	14.19±2.97 ^c	2.13±2.01 ^{d*}
GS in 90 min for 40‰	28.33±5.90 ^b	2.98±2.20 ^{c*}

*為不同字母表示為不同鹽度與光照時間以LSD分析達顯著差異 ($p < 0.05$)，★為未淹水 (no flooding) 與淹水處理 (flooding) T檢定呈現顯著差異 ($p < 0.05$)。± = SE。n = 5。

* Different letters indicate significant differences in the LSD analyses between treatments at different salinity and time ($P < 0.05$).

★ Significant differences in T-tests between no flooding and flooding treatments ($p < 0.05$); ± = SE; n = 5.

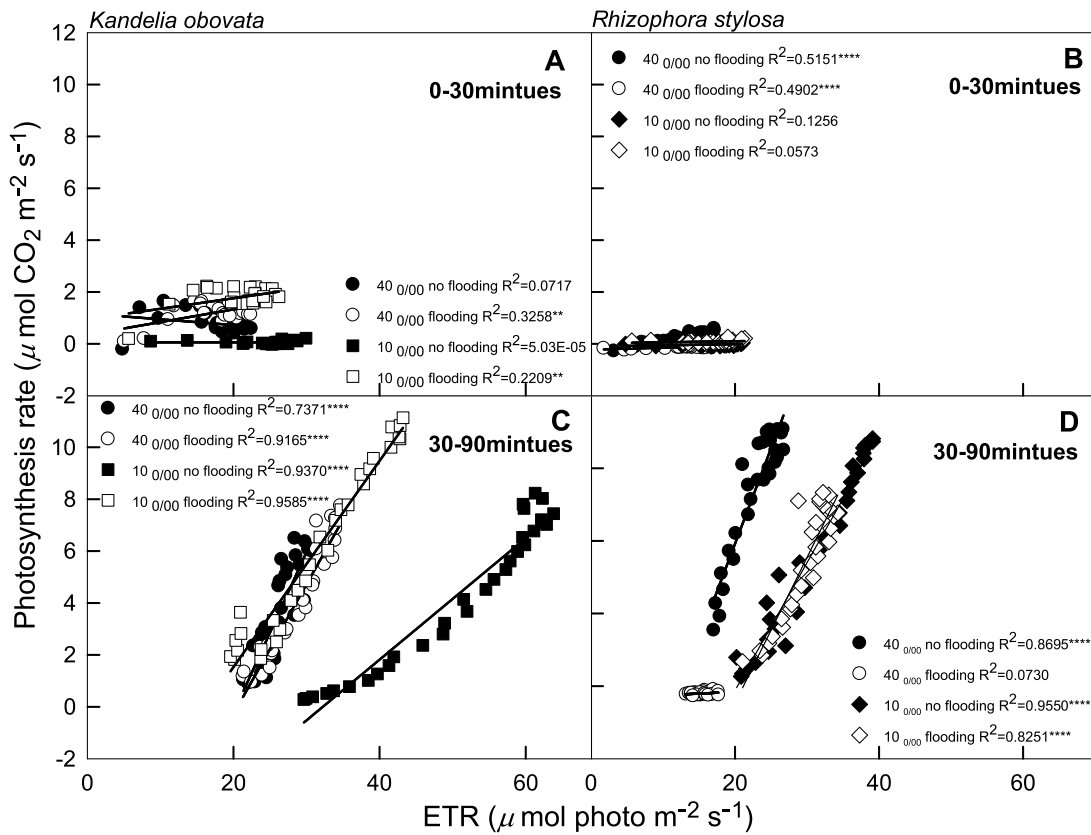


圖1. 水筆仔 (*Kandelia obovata*, A, C) 與紅海欖 (*Rhizophora stylosa*, B, D) 苗木在10與40‰鹽度培養，進行未淹水處理 (no flooding) 與淹水處理 (flooding) 1週後於光量800 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光照90 min後之電子傳遞速率 (ETR) 與光合作用速率之關係，A、B為照光30 min內每分鐘之紀錄值 (n=30)，C、D為照光30-90 min每2分鐘之紀錄值 (n = 30)。**表示 $p < 0.01$ 。****表示 $p < 0.0001$ 。

Fig. 1. The relationship between ETR and photosynthesis rate of *Kandelia obovata* (A, C) and *Rhizophora stylosa* (B, D) seedlings, cultivated at 10‰ and 40‰ salinity for no flooding and 1 week after flooding, measured at irradiation of 800 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for 0-30 minutes (A, B) and 30-90 minutes (C, D). n = 30, ** $p < 0.01$, **** $p < 0.0001$.

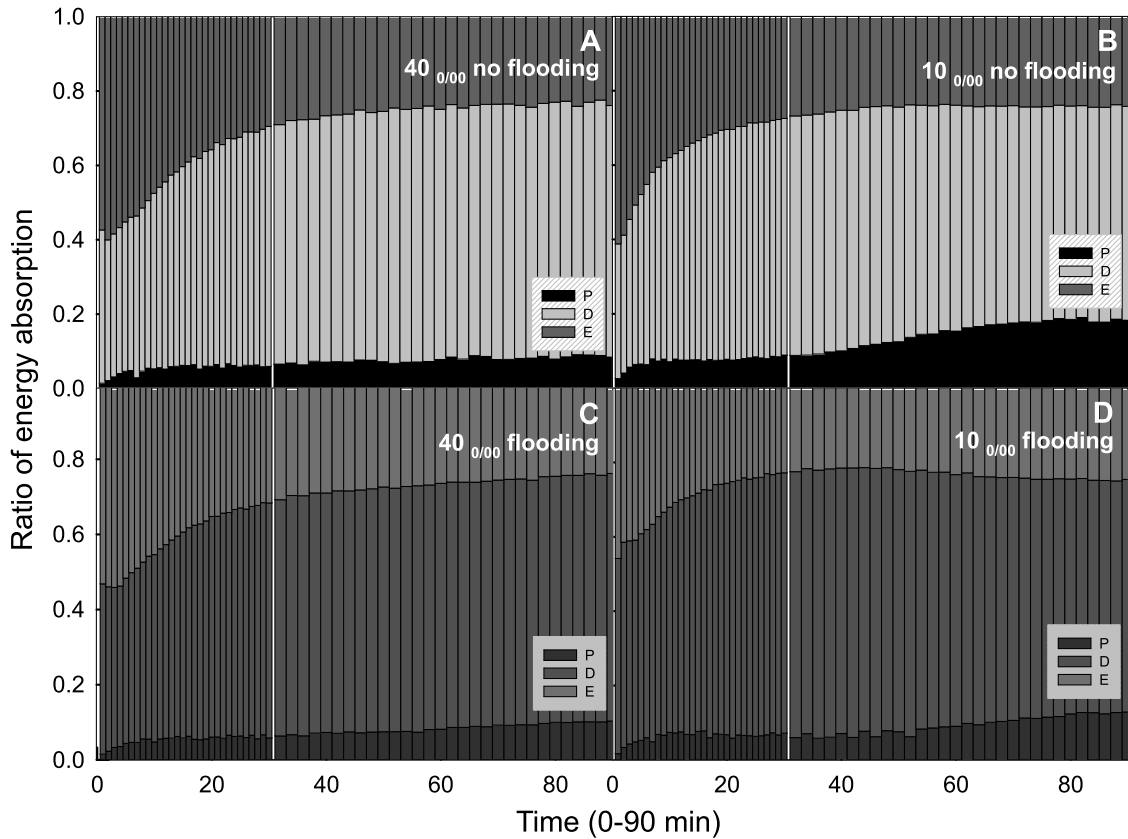


圖2. 水筆仔 (*Kandelia obovate*) 苗木經10與40‰鹽度培養後，進行未淹水處理 (no flooding) 與淹水處理 (flooding) 1週後，於PPFD = $800 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光照0-90 min之能量分配變化。P (光化學消散佔吸收能量的比例)、D (熱消散佔吸收能量之比例)、E (過多能量佔吸收能量之比例)。n = 5。

Fig. 2. Changes in fractions of the absorbed energy distribution during 0- 90 min of light illumination, P (photochemical quenching), D (thermal quenching accounted for the proportion of absorbed energy) and E (excessive energy), on leaves of *Kandelia obovate* seedlings, cultivated at 10‰ and 40‰ salinity under no flooding and 1 week of flooding treatments. n = 5.

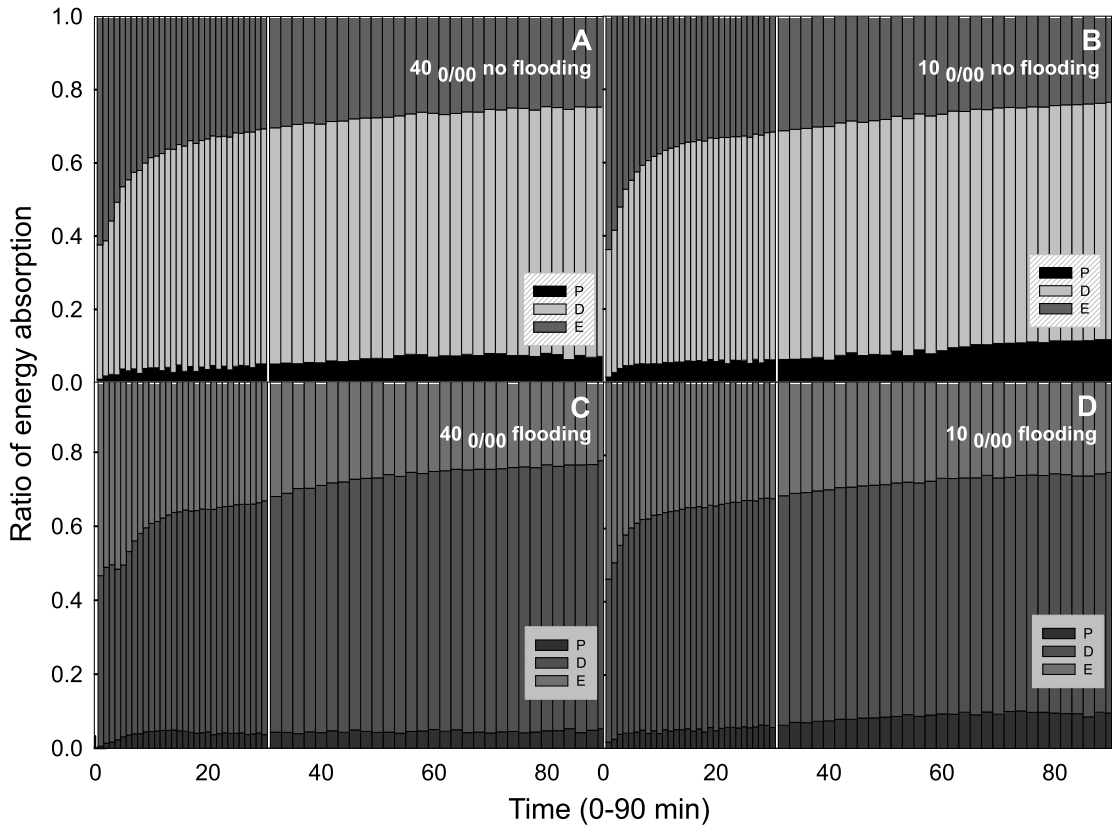


圖3. 紅海欖 (*Rhizophora stylosa*) 苗木經10與40%鹽度培養後，進行未淹水處理 (no flooding) 與淹水處理 (flooding) 1週後，於PPFD = 800 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光照0-90 min之能量分配變化。P (光化學消散佔吸收能量的比例)、D (熱消散佔吸收能量之比例)、E (過多能量佔吸收能量之比例)。n = 5。

Fig. 3. Changes in fractions of the absorbed energy distribution during 0- 90 min of light illumination, P (photochemical quenching), D (thermal quenching accounted for the proportion of absorbed energy) and E (excessive energy), on leaves of *Rhizophora stylosa* seedlings, cultivated at 10‰ and 40‰ salinity under no flooding and 1 week of flooding treatments. n = 5.

現象 F_v/F_m 皆下降至 0.73 ± 0.01 與 0.63 ± 0.01 ，顯示在10‰鹽度處理淹水者下降幅度較未淹水者大；圖4B，紅海欖未淹水者與淹水者照光前 F_v/F_m 分別為 0.73 ± 0.009 與 0.74 ± 0.02 ，顯示紅海欖在高鹽度的環境下，已受到逆境的影響，當照光再暗期適應後，其 F_v/F_m 皆下降至 0.60 ± 0.03 與 0.60 ± 0.03 ，亦呈現光抑制的現象，而10‰鹽度處理則照光後 F_v/F_m 下降幅度較小，且同樣淹水的負面影響較大。可知當水筆仔與紅海欖長期處於高鹽度環境時，對於兩個樹種有負面的影響，再加上以光量 $800 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光照時間超過 90 min 時，即產生顯著光抑制現象 ($p < 0.05$)。

葉綠素螢光中的非光化學消散NPQ參數，被視為植物光合系統的保護機制，能消散對於逆境所產生的過剩能量，進而保護光系統不受到光傷害。非光化學消散NPQ有三個組成部分，分別稱為qE (反應時間1–2 min)、qT (反應時間5–10 min)、qI (反應時間60 min)。qE值愈高代表光保護機制愈強，qE/NPQ比值可作為快速光保護指標 (王經文等，2019)，本研究進一步將 $(qE+qT)/NPQ$ 作為光保護的指標。由表2可知，當水筆仔於高鹽度間歇性淹水處理時，能減少照光後光抑制的比例與提高 $(qE+qT)/NPQ$ 比值，與未淹水者呈顯著差異，顯示水筆仔能因適應高鹽度淹水環境，相對調升光保護的能力；而紅海欖方面，各鹽度之淹水處理皆對紅海欖產生負面影響，使得淹水處理有較高的光抑制比例，再加上紅海欖光合作用值很低 (圖1B、

D)顯示其不耐淹水環境。

為明瞭光抑制與光保護的關係，將 $(qE+qT)/NPQ$ 比值與照光後再暗期適應後的光抑制作迴歸分析，可從圖5發現，不論水筆仔或紅海欖，或淹水處理於否，其 $(qE+qT)/NPQ$ 比值與暗期回復後仍受光抑制比例皆呈顯著負相關的線性關係 ($p < 0.0001$)，顯示 $(qE+qT)$ 所佔NPQ比例越大，越能降低光抑制比例。而斜率絕對值較大，代表著其非光化學消散的能力能對應較多的光抑制比例，也就是光保護能力較佳，從這方面來看，水筆仔40‰ ($m = -129.67$ 、 $m = -131.61$) 較10‰鹽度處理 ($m = -113.59$ 、 $m = -115.17$) 較好的光保護能力，高鹽度淹水者 ($m = -131.61$) 較未淹水者 ($m = -129.67$) 有較好的光保護能力，而紅海欖則是10‰ ($m = -133.20$ 、 $m = -123.36$) 較40‰鹽度處理 ($m = -105.31$ 、 $m = -107.21$) 較好的光保護能力，未淹水者較淹水者有較佳的光保護能力。

討論

一、光誘導之光合作用速率及螢光反應

一般來說，植物光合作用之碳固定是需要由光來誘導，而植物光合作用光誘導特性會隨著其生態區位而有所不同 (Wong *et al.*, 2012)，如在樹冠和林下底層等棲地，葉片通常接收到變化量大的日照，而當光量突然地增加時，光合作用的誘導需要幾分鐘後才能達到穩定性 (Allen & Pearcy, 2000; Wong *et al.*, 2012)，在光合誘導的初始階段，因為光合作用反應尚未完全活化開始，吸收的光子量大於CO₂固定所

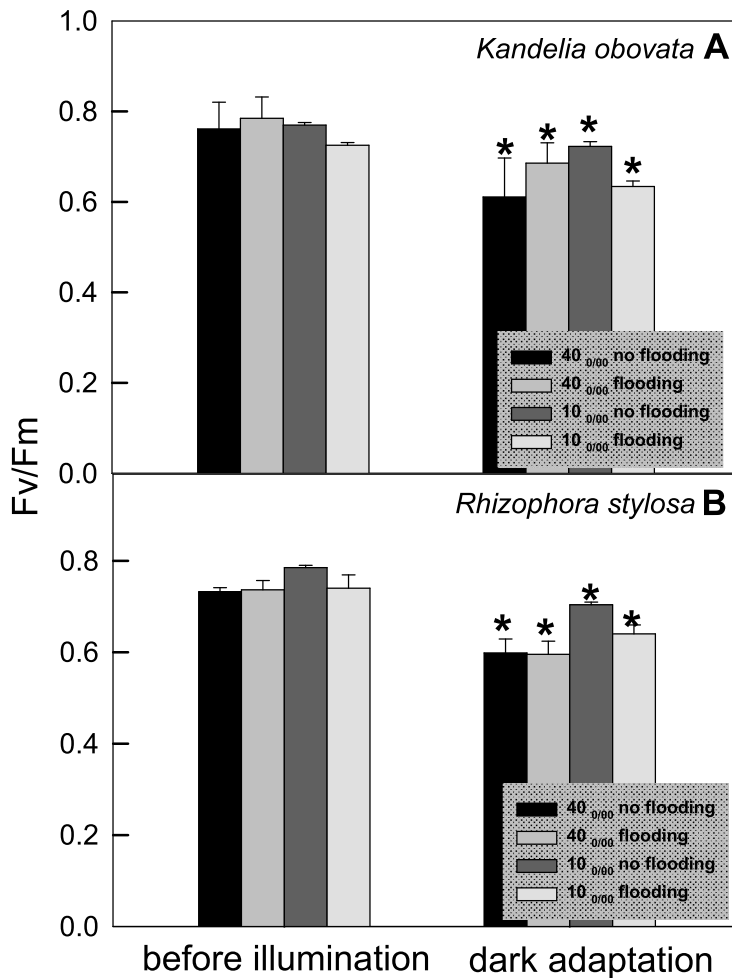


圖4. 水筆仔 (*Kandelia obovate*, A) 與紅海欖 (*Rhizophora stylosa*, B) 苗木經10與40‰鹽度培養後，進行未淹水處理 (no flooding) 與淹水處理 (flooding) 1週後，未照光前 (before illumination)及於光量 $800 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 90min後再暗期適應30min後 (after illumination)， F_v/F_m 之比較。n = 5。*表示照光前後達到T檢定顯著差異 ($p < 0.05$)。

Fig. 4. F_v / F_m ratio of *Kandelia obovate* (A) and *Rhizophora stylosa* (B) seedling cultivated in 10‰ and 40‰ salinity under no flooding and 1 week of flooding treatments. Leaves were measured before illumination and after illumination at $800 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for 90 minutes and then dark adapted for 30 minutes. n = 5, * Significant differences using T-tests for comparisons between-before illumination and after illumination ($p < 0.05$).

表2. 水筆仔 (*Kandelia obovata*) 與紅海欖 (*Rhizophora stylosa*) 於在40‰鹽度處理下進行未淹水 (no flooding) 與淹水處理 (flooding)，於照光800 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 90min、再暗適應30 min後，仍受到光抑制的程度 (%)、qE、與qE/NPQ (ratio) 之比較。

Table 2. *Kandelia obovata* and *Rhizophora stylosa* were subjected to no flooding and flooding treatments at 10‰ and 40‰ salinity, and comparison of photoinhibition (%), qE and qE/NPQ (ratio) measured after 90 minutes of 800 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ irradiation and dark adapted for 30 minutes

Species	salinity		photoinhibition (%)	qE	qE/NPQ (ratio)
<i>Kandelia obovata</i>	10‰	no			
		flooding	6.15 ± 0.73 ^{c*}	3.48 ± 0.26 ^a	0.94 ± 0.01 ^a
	40‰	flooding	12.67 ± 0.98 ^{b*}	2.75 ± 0.17 ^{b*}	0.85 ± 0.01 ^{c*}
		no			
		flooding	20.07 ± 5.81 ^a	4.19 ± 0.58 ^a	0.83 ± 0.03 ^c
		flooding	12.55 ± 4.04 ^b	4.52 ± 0.80 ^a	0.89 ± 0.04 ^{b*}
<i>Rhizophora stylosa</i>	10‰	no			
		flooding	10.35 ± 0.66 ^d	3.97 ± 0.13 ^a	0.90 ± 0.01 ^a
	40‰	flooding	13.47 ± 1.72 ^{c*}	3.28 ± 0.18 ^{c*}	0.87 ± 0.02 ^{b*}
		no			
		flooding	18.27 ± 3.47 ^b	3.63 ± 0.33 ^b	0.84 ± 0.02 ^c
		flooding	19.19 ± 12.36 ^{a*}	3.86 ± 0.14 ^b	0.83 ± 0.02 ^c

*為不同字母表示為不同鹽度與淹水處理以LSD分析達顯著差異 ($p < 0.05$)，★為未淹水 (no flooding) 與淹水處理 (flooding) T檢定呈現顯著差異 ($p < 0.05$)。± = SE。n = 5。

* Different letters indicate significant differences in the LSD analyses between treatments at different salinity and floodind treatments ($P < 0.05$). ★Significant differences in T-tests for no flooding and flooding treatment ($p < 0.05$); ± = SE; n = 5.

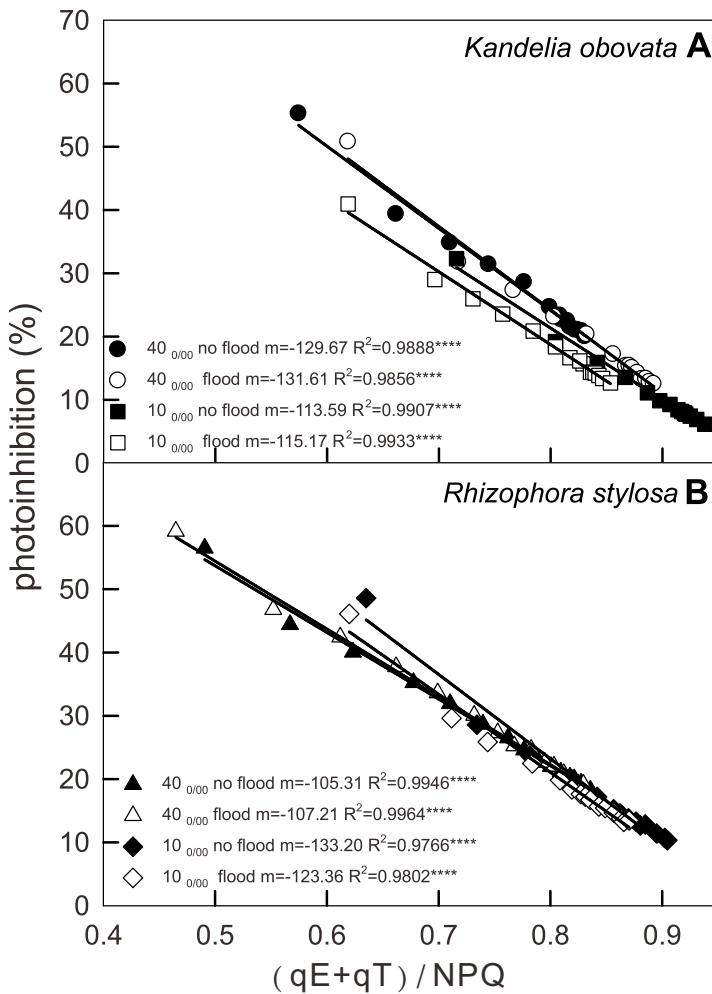


圖5. 水筆仔 (00*Kandelia obovate*, A) 與紅海欖 (*Rhizophora stylosa*, B) 苗木經10與40‰鹽度培養後，進行未淹水處理 (no flooding) 與淹水處理 (flooding) 1週後於光照光量 $800 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 90 min後、再暗適應30 min後，所測得之 $(qE+qT)/NPQ$ (ratio)和仍受光抑制比例 (%) 之關係。n = 30。****表示 $p < 0.0001$ 。

Fig. 5. *Kandelia obovata* (A) and *Rhizophora stylosa* (B) seedlings were cultivated at 10‰ and 40‰ salinity contents under no flooding and 1 week after flooding treatments. The figure shows the relationship between $(qE+qT)/NPQ$ and the extant of photoinhibition measured after 90 minutes of $800 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ irradiation and dark adapted for 30 minutes. n = 30, **** $p < 0.0001$.

使用量，因此光化學效率低 (Demmig-Adams *et al.*, 1996; Adams *et al.*, 2004)，再接續照光時，光化學效率可能會增加。再者，一般而言，光合作用速率與ETR (或 Φ PSII)會維持固定比例 (Sun *et al.*, 2007)，當光化學效能未活化時，可能有其他非光化學消散的路徑，也就是光保護機制如光呼吸或葉黃素循環，用以避免 Φ PSII受到光傷害 (王經文等, 2008; 王經文等, 2019; MacKenzie *et al.*, 2002; Kato *et al.*, 2003; Leakey *et al.*, 2003; Weng *et al.*, 2006; Weng *et al.*, 2010; Lambrev *et al.*, 2012)。

本試驗以非破壞性的測量其生理反應以探討其適應機制；從表1結果顯示水筆仔與紅海欖在高鹽分逆境下，會控制氣孔來調節光合速率以減少水分喪失 (Warren *et al.*, 2004)，這與范貴珠等 (2001) 針對欖李 (*Lumnitzera racemosa*) 苗木光合作用的土壤鹽度試驗的結果相似，其葉片氣孔導度與光合作用速率之變化趨勢是一致的，顯示水筆仔是以氣孔導度來控制光合作用，這與前人報告一致 (Cheeseman *et al.*, 1997; Reef & Lovelock, 2014)。而水筆仔與紅海欖如何調適在延遲階段可能產生的光抑制傷害？可由表1與圖1A可以發現照光之初的光誘導期這個階段，當光合作用速率尚未啟動，其葉片氣孔導度亦無同步開啟的狀態下，有其他代替碳固定的電子能量消散路徑 (Leakey *et al.*, 2003)，圖2的結果顯示熱消散比例(D)於短時間內 (0-30 min) 快速提升，對照表1與圖1A、B之光合作用速率的低下，顯示熱消散光照初期主要的能量流通途徑 (圖2)，也就是以光保護的葉黃素

循環 (La Porta *et al.*, 2005) 保護光合系統免於光抑制所造成之傷害，待光合系統被誘導啟動後，才將大部分能量轉移至固碳的卡爾文循環 (Calvin-Benson cycle)。這也是光照持續到30-90 min時，而ETR則持續上升與光合作用也同步提升 (圖1C、D)，紅海欖在高鹽度與淹水的綜合逆境下，無法提升光合作用 (表1、圖1D)，需依靠大量的熱消散 (圖3C) (達能量分配比例的73%)，顯示在40‰鹽度環境下紅海欖不耐間歇性淹水環境，在國外的研究方面，Krauss等 (2006) 針對三種紅樹林進行間歇性淹水試驗，結果顯示黑皮紅樹 (*Avicennia germinans*)、欖李與大紅樹 (*R. mangle*) 在經過11次淹水試驗，廣布型樹種的黑皮紅樹與大紅樹呈現光合作用速率增加的現象，分布較狹隘紅樹林後方或潮差較小區域的欖李，則呈現光合作用速率下降；和本研究有類似的結果。本研究探討在鹽度的影響則與Bompy等 (2014) 針對大紅樹的鹽度試驗有相似的結果，該實驗以1,025 mM NaCl (約60‰鹽度) 處理大紅樹苗木38周後，其總生物量與相對生長速度皆較685 mM為差，紅海欖與大紅樹同屬，皆不適應高鹽度環境。

二、光抑制與光保護

一般而言，健康植物葉片其Fv/Fm值在0.74~0.85之間 (Lichtenthaler *et al.*, 2005; Weng *et al.*, 2005; Goh *et al.*, 2012)，若該值低於Fv/Fm = 0.8則被認為係受環境逆壓而有慢性光抑制現象 (陳明男與廖天賜, 2016)，由圖4可知各鹽度環境對於水筆仔與

紅海欖有負面影響，使得其 F_v/F_m 低於0.8，以40‰鹽度環境影響較大，紅海欖受影響程度大於水筆仔，這與前人研究有相似的結果，如Chen等 (2017) 發現當冬季寒流造成紅海欖光合系統傷害及葉片損傷時，會使葉片光合作用最大潛能 F_v/F_m 下降低於0.8，而Ulqodry (2016) 指出冬季低溫高光會造成紅茄苳 (*R. mucronata*) 光能過剩的現象，使其 F_v/F_m 下降低於0.8，顯示低溫高光造成光抑制現象，這些結果都顯示當光合系統受到逆境影響時，會造成 F_v/F_m 下降。而水筆仔適應高鹽度淹水環境，在高鹽度間歇性淹水環境下可以同步提高光化學效能 (表1，圖1C) 與熱消散(圖2A、C) 的能力，因此耐淹水、常生長於紅樹林面對潮汐前緣，其他研究也有類似的發現：例如陳鷺真等 (2005) 針對水筆仔於不同潮汐淹水時間的生長試驗，發現水筆仔苗木能適應淹水環境，經每日循環淹水2-4小時至3個月後，其總生物量、成熟葉面積最大，現抗淹水的生長特性；另張宜輝等 (2006) 調查福建漳江口紅樹林區水筆仔幼苗生長動態時，發現水筆仔幼苗於林緣空地與林外灘塗地等無遮蔭區域生長最佳，能透過胎生苗迅速發展根部，具抵抗潮水沖刷的能力；而何斌源等 (2007) 也提到在低於海平面40 cm的廣西英羅灣造林地，水筆仔處於全日潮地帶，仍可以維持80%以上的存活率，顯示水筆仔的抗潮汐逆境能力。

熱消散比例 (D) 越高通常表示葉黃素循環中有更多的去環氧化態的色素以進行熱消散 (王經文等，2019；Weng *et al.*, 2006;

Nilkens *et al.*, 2010; Weng *et al.*, 2010)，透過光捕捉複合體之結構調整，讓原本光捕捉功能轉換為能量消散中心，PS II^o反應中心蛋白質磷酸化作用 (phosphorylation) 增加，使之能更迅速、可逆的維持能量消散 (Verhoeven *et al.*, 2009)。非光化學消散NPQ有三個組成部分，分別稱為qE (Johnson & Ruban, 2011) (反應時間1-2 min)、qT (Quick & Stitt, 1989) (反應時間5-10 min)、qI (Müller *et al.*, 2001) (反應時間60 min)，其中qE與下列三者有緊密關係：1. 類囊體膜質子梯度的變化 (ΔpH)、2. 參與葉黃素循環的色素總量及3. PSII中的副單位PsbS的存在 (Müller *et al.*, 2001; Nilkens *et al.*, 2010; Weng *et al.*, 2010; Lavaud & Lepetit, 2013)，一般而言，當PSII吸收過多能量的時候，會使類囊體膜內的氫離子大量累積，因而誘導qE機制運作，將天線系統所吸收之過剩光能以熱的形式消散，藉以保護PSII以避免光抑制發生(Weng *et al.*, 2006; Weng *et al.*, 2010)。qE值愈高代表光保護機制愈強，本試驗發現水筆仔在高鹽度逆境下能持續提高非光化學消散的能力 (表2、圖5)，類似Demmig-Adamse 等 (1989) 針對大紅樹給予10 % 與100 % 鹽水處理結果顯示大紅樹不論在何鹽分條件下每天經照射12小時 $1,100 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 後，於第1天即開始調升葉黃素含量；又海茄苳 (*A. marina*) 也會因應正午高光而調升葉黃素含量，用以提升葉黃素循環的效率，加強過剩能量之消散 (Esteban *et al.*, 2013)。而紅海欖則明顯不適應高鹽度與淹水環境，其受光抑制程度較高 (表2) 與光保

護能力較差，這或許是紅海欖多分布於高潮線後的原因，這與林務局 (2012) 於澎湖青螺地區進行紅樹林栽植試驗時有相似的結果，即紅海欖苗木不耐淹水環境，其在靠岸較高的生育地生長狀況較佳。

結論

綜合以上試驗結果，水筆仔在高鹽度下光合作用速率受到光照時間的影響，光照初期的30 min內，氣孔導度低，光合作用碳合成幾乎未啟動，此時段吸收之能量以非光化學熱消散為主要路徑，光照持續30分鐘後，此時氣孔導度提升、光合作用碳合成速率才逐漸增加，吸收之能量仍以熱消散為主，並呈現隨著光照時間延長而調節，這現象顯示水筆仔有因應光環境動態變化的生理調節，且在高鹽度淹水環境下光化學效能加強，顯示其能適應高鹽度間歇性淹水、且具光保護機制。而紅海欖不耐全株淹水與40‰鹽度綜合逆境，在此逆境下，在高光度照射時，其光化學消散效率低、以熱消散之光保護為主。

參考文獻

- 王經文、詹鈞皓、翁韶良、廖天賜 (2019) 溫度對台南市雙春地區欖李光合作用及螢光反應之影響。中華林學季刊51 (4) : 347-368。
- 王經文、廖天賜、陳忠義、楊凱愉、林睿思、陳宜敏、許立勳 (2008) 木賊葉木麻黃苗木對水分逆境之反應。林業研究季刊30 (2) : 31-44。
- 何緣、張宜輝、于俊義、黃冠閔、林鵬 (2008) 淹水脅迫對秋茄(*Kandelia obovata*)幼苗葉片C、N及單寧含量的影響。生態學報28 (10) : 4725-4731。
- 何斌源、賴廷和、王文卿、陳劍鋒、邱龐龍 (2007) 梯度淹水脅迫下全日潮海區秋茄幼苗生長和生理反應。海洋通報26 (2) : 42-49。
- 林務局 (2011) 澎湖青螺及菜園溼地紅樹林栽植之可行性研究。委託計畫，國立屏東科技大學執行。PP. 70-73。
- 張宜輝、王文卿、吳秋城、方柏州、林鵬 (2006) 福建漳江口紅樹林區秋茄幼苗生長動態。生態學報26 (6) : 1648-1656。
- 范貴珠、許博行、張峻德 (2001) 土壤鹽度對欖李苗木光合作用之影響。林業研究季刊23 (3) : 47-62。
- 陳明男、廖天賜 (2006) 光度掩P溫度裨鷺種紅樹林L苗木光合作用之影響。林業研究季刊28(2):1-14。
- 陳明男、廖天賜 (2016) 低光環境下培育的四種羅漢松屬苗木之光合作用反應。林業研究季刊38 (3) : 137-152。
- 陳鷺真、王文卿、林鵬 (2005) 潮汐淹水時間對於秋茄幼苗生長的影響。海洋學報27(2) : 141-147。
- 薛美莉 (1995) 消失中的溼地森林-記台灣的紅樹林。9頁、12頁。
- Adams III, W. W., C. R. Z., , V. Ebbert and B. Demmig-Adams (2004) Photoprotective strategies of overwintering evergreens. BioScience 54(1): 41-49.

- Akaji, Y., T. I., H. Tomimatsu and A. Kawanishi (2019) Photosynthesis, respiration, and growth patterns of *Rhizophora stylosa* seedlings in relation to growth temperature. *Trees* 33(4): 1041–1049.
- Allen, M. T. and R. W. Pearcy (2000) Stomatal behavior and photosynthetic performance under dynamic light regimes in a seasonally dry tropical rain forest. *Oecologia* 122(4): 470–478.
- Attiwill, P. M. and P. M. Clough (1980) Carbon dioxide and water vapour exchange in the white mangrove. *Photosynthetica* 14(1): 40-47.
- Ball, M. C. (1988) Ecophysiology of mangroves. *Trees* 2(3): 129-142.
- Bompy, F., G. L., D. Imbert and M. Dulormne (2014) Increasing fluctuations of soil salinity affect seedling growth performances and physiology in three Neotropical mangrove species. *Plant and Soil* 380(1-2): 399–413.
- Cheeseman, J. M. (1994) Depressions of photosynthesis in mangrove canopies. In: Baker, N. R & Bowyer, J. R (eds.). *Photoinhibition of photosynthesis - from molecular mechanisms to the field*. Bios Scientific Publishers, Oxford, UK, pp. 377-390.
- Cheeseman, J. M., L. B. H., A. T. Cheeseman and B. F. Clough (1997) Photosynthesis and photoprotection in mangroves under field conditions. *Plant, Cell and Environment* 20(5): 579-588.
- Chen, L., W. W., Q. Q. L., Y. Z., Y. S., M. J. O., J. Huang and C. Peng (2017) Mangrove species' responses to winter air temperature extremes in China. *Ecosphere* 8(6): 14p.
- Demmig-Adams, B. and W. W. Adams III (1996) The role of the xanthophyll cycle carotenoids in protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science* 1: 21-26.
- Esteban, R., F. B., A. H., E. T. J., A. L., S. G., C. D. S., J. R. D., C. M. D., M. J. M., N. N. G., M. I. L., P. Brito and J. I. Garcia-Plazaola (2013) Salt crystal deposition as a reversible mechanism to enhance photoprotection in black mangrove. *Trees* 27(1): 229–237.
- Giesen, W., S. W., M. Zieren and L. Scholten (2007) *Mangrove guidebook for southeast asia*. FAO and Wetlands International. pp. 198.
- Gilmore, A. M. (1997) Mechanistic aspects of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in higher plant chloroplasts and leaves. *Physiologia Plantarum* 99(1): 197-209.
- Goh, C. H., S. M. Ko, S. Koh, Y. J. Kim and H. J. Bae (2012) Photosynthesis and Environments: Photoinhibition and

- Repair Mechanisms in Plants. *Journal of Plant Biology* 55: 93-101.
- Hutchings, P. and P. Saenger (1987) *Ecology of Mangroves*. University of Queensland Press, St Lucia, Australia.
- Johnson, M. P. and A. V. Ruban (2011) Restoration of rapidly reversible photoprotective energy dissipation in the absence of PsbS protein by enhanced $\Delta\mu\text{pH}$. *Journal of Biological Chemistry* 286(22): 19973-19981.
- Kathiresan, K. and B. L. Bingham (2001) Biology of mangroves and mangrove ecosystems. *Advances in marine biology* 40: 81-251.
- Kato, M. C., K. H., N. H., A. Makino and T. Hirose (2003) The excess light energy that is neither utilized in photosynthesis nor dissipated by photoprotective mechanisms determines the rate of photoinactivation in photosystem II. *Plant Cell Physiology* 44(3): 318-325.
- Krauss, K. W., R. R. T., T. W. Doyle and E. S. Gardiner (2006) Leaf gas exchange characteristics of three neotropical mangrove species in response to varying hydroperiod. *Tree Physiology* 26(7): 959-968.
- La Porta, N., M. B., N. N., P. Raddi and K. Muthuchelian (2005) Photoinhibition of photosynthesis in needles of two cypress (*Cupressus sempervirens*) clones. *Tree Physiology* 25(8):1033-1039.
- Lambrev, P. H., Y. M., P. Jahns and A. R. Holzwarth (2012) On the relationship between non-photochemical quenching and photoprotection of Photosystem II. *Biochimica et Biophysica Acta* 1817(5): 760-769.
- Lavaud, J. and B. Lepetit (2013) An explanation for the inter-species variability of the photoprotective non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching in diatoms. *Biochimica et Biophysica Acta* 1827(3): 294-302.
- Leakey, A. D. B., M. C. Press and J. D. Scholes (2003) High-temperature inhibition of photosynthesis is greater under sunflecks than uniform irradiance in a tropical rain forest tree seedling. *Plant, Cell and Environment* 26: 1681-1690.
- Lichtenthaler, H.K., G. Langsdorf, S. Lenk and C. Buschmann (2005) Chlorophyll fluorescence imaging of photosynthetic activity with the flash-lamp fluorescence imaging system. *Photosynthetica* 43(3): 355-369
- MacKenzie, T. D. B., M. K., N. P. A. Huner and D. A. Campbell (2002) Seasonal changes in chlorophyll fluorescence quenching and the induction and capacity of the photoprotective xanthophyll cycle in *Lobaria*

- pulmonaria*. Canadian Journal of Botany 80(3): 255-261.
- Nilkens, M., E. Kress, P. Lambrev, Y. Miloslavina, M. Müller, A. R. Holzwarth and P. Jahns (2010) Identification of a slowly inducible zeaxanthin-dependent component of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence generated under steady-state conditions in Arabidopsis. Biochimica Biophysica Acta 1797(4): 466-475.
- Müller, P., X. P. Li and K. K. Niyogi (2001) Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. Plant Physiology 125(4): 1558-1566.
- Quick, W. P. and M. Stitt (1989) An examination of factors contributing to non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in barley leaves. Biochimica Biophysica Acta 977(3): 287-296.
- Reef, R. and C. E. Lovelock (2014) Regulation of water balance in mangroves. Annals of Botany 115(3): 327-331.
- Sheue, C. R., H. Y. Liu and J. W. H. Yong (2003) *Kandelia obovata* (Rhizophoraceae), a new mangrove species from Eastern Asia. Taxon 52(2): 87-294.
- Sun, G., X. P. Z., X. J. Liu and P. Zhao (2007) Effects of moderate high-temperature stress on photosynthesis in three saplings of the constructive tree species of subtropical forest. Acta Ecologica Sinica 27(4): 1283-1290.
- Taiz, L. and E. Zeiger (2002) Plant physiology. 3rd ed. Sinauer Associates, Sunderland. USA. pp. 234-236.
- Tüffers, A. V., G. Naid and D. J. von Willert (1999) The contribution of leaf angle to photoprotection in the mangroves *Avicennia marina* (FORSSK.) Vierh. and *Bruguiera gymnorrhiza* (L.) Lam. under field conditions in South Africa. Flora 194(3): 267-275.
- Ulfodry, T. Z. (2016) Studies on mangrove photosynthetic performances in relationship with zonation and productivity. The United Graduate School of Agricultural Sciences, Kagoshima University PhD thesis, Japan.
- Verhoeven, A., A. O., P. Morales and J. Crow (2009) Seasonal changes in abundance and phosphorylation status of photosynthetic proteins in eastern white pine and balsam fir. Tree Physiology 29(3): 361-374.
- Warren, C. R., N. J. Livingston and D. H. Turpin (2004) Water stress decreases the transfer conductance of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) seedlings. Tree

Physiology 24(9): 971-979.

Weng, J. H., Y. N. Chen and T. S. Liao (2006)

Relationships between chlorophyll fluorescence parameters and photochemical reflectance index of tree species adapted to different temperature regimes. *Funct. Plant Biology* 33(3): 241-246.

Weng, J. H., L. H. J., R. J. Lin and H. Y. Chen

(2010) Relationship between photochemical efficiency of photosystem II and the photochemical reflectance index of mango tree: merging data from different illuminations, seasons and leaf colors. *Tree Physiology* 30(4): 469-478.

Weng, J. H., T. S. L., K. H. S., J. C. C., C. P.

Lin and C. H. Chu (2005) Seasonal variations in photosynthesis of *Picea morrissonicola* growing in the subalpine region of subtropical Taiwan. *Tree Physiology* 25(8): 973-979.

Wong, S. H., C. W. C., H. W. Huang and J. H.

Weng (2012) Using combined measurements of gas exchange and chlorophyll fluorescence to investigate the photosynthetic light responses of plant species adapted to different light regimes. *Photosynthetica* 50(2): 206-214.