

氮氣對番木瓜(*Carica papaya* L.)種子及植株 缺氧耐受性之影響

邱健誠¹⁾ 林慧玲²⁾

關鍵字：氮氣、番木瓜、缺氧耐受性

摘要：本研究以番木瓜種子及葉片為試驗材料，以氮氣模擬低氧逆境2天，檢測其於氮氣處理下缺氧耐受力之表現，以利耐淹水番木瓜之選育。結果顯示，種子於播種後10天經缺氧逆境處理，其發芽率將大幅降低，發芽時間也隨之延長。於幼苗階段經缺氧逆境處理之個體，在無光照下之死亡情形較嚴重。以葉圓片進行氮氣處理36小時，其膜體穩定指數及葉綠素螢光(Fv/Fm)均顯著下降，兩者之變化呈顯著正相關。成熟葉對缺氧之敏感度高於新葉及老葉。‘PPI×ML-F2’可維持最高之葉綠素螢光比值(70.33%)，‘Exotica’則最低(7.31%)，顯示葉綠素螢光可作為各品種缺氧耐受力之篩選依據。

前 言

番木瓜為番木瓜科(Caricaceae)之半草菓樹，原生於熱帶美洲。因其可週年生產且產量高，並具高營養價值及低市場取代性之特性，是極具經濟價值之作物。依農委會於2010年之統計，番木瓜於臺灣之栽培面積達3293.9公頃，其中近90%分布於中南部縣市，而總產量亦達129322公噸，為臺灣重要經濟果樹之一。但臺灣位於歐亞大陸及太平洋交界處，每年夏秋之際，梅雨及颱風均會帶來豐沛的雨量。高強度而集中的降雨，易使低窪地區或排水不良處，長時間積水不退，對該地之作物造成淹水逆境。而番木瓜為肉質根系，對淹水之耐受力極差，僅淹水2天即可能造成根系腐爛(王和李，2006)，進而使植株缺水凋亡。對臺灣之番木瓜產業而言，淹水是除病毒病之外的另一個嚴峻挑戰。

1) 國立中興大學園藝學系碩士班研究生。

2) 國立中興大學園藝學系副教授，通訊作者。

探究根系死亡的原因，應是淹水造成的缺氧逆境所致。植物細胞於缺氧時，有氧呼吸會受到抑制，能量生成不足而造成細胞內各項耗能反應停止，不利細胞基本生理運作。故能於缺氧逆境下存活之個體，其淹水耐受力應較佳。本試驗即以種子及葉圓片為材料，以氮氣取代淹水處理，製造缺氧環境，建立適當之生理篩選指標，簡化篩選流程之操作，以加速番木瓜耐淹水品種之選育。

材料與方法

一、試驗材料

本試驗以‘臺農二號’番木瓜種子及不同品種之番木瓜葉片為材料。‘臺農二號’種子為農友種苗公司所售之商業種子，葉片品種分別為‘臺農二號’、‘日陞’、‘Exotica’、‘Maradoll’、‘PPI’、‘ML’、‘長條泰國種’、‘泰國種-Na’、‘Havay’、‘KAEG DAHM’、‘Diamond star’、‘PPI×ML’、‘PPI×ML-F2’、‘RL-2-2’、‘TN2-F2’、‘NTU×WL’、‘NTU-10’，樣本取自臺中市北屯區果園，採樣植株均為株齡1年以上之成株。

二、試驗方法

(一) 氮氣處理對播種後不同天數番木瓜種子發芽狀況之影響

取‘臺農二號’番木瓜種子播種於盛有培養土之128格穴盤中，置於30/25°C (8h/16h)之生長箱中。每處理3重複，每重複20粒種子。分別於播種後0、5、10、15及20天時，將穴盤封入通以氮氣之壓克力缸內，並抽取其中氣體以氧分析儀檢測，確認其達到低氧狀態(氧氣濃度<5%)。以銀黑色塑膠布覆蓋者為黑暗組(dark)，光照組(light)則不覆蓋，依循8h/16h之光照週期，處理時間為2天，對照組則不進行氮氣處理及遮光。處理結束後，將穴盤移出壓克力缸並恢復正常通氣及光照，每日記錄種子發芽情形至播種後22天為止。

(二) 氮氣處理不同時間對‘Exotica’番木瓜葉片葉綠素螢光及膜體穩定指數之影響

取‘Exotica’番木瓜成株之成熟葉，以直徑1.1cm鑽孔器鑽取葉圓片，置於覆有濕紙中之培養皿上，每處理3重複，每重複3片葉圓片。再將之封入通以氮氣之壓克力缸，使達到低氧狀態，對照組則以幫浦通以空氣，兩者均覆蓋銀黑色塑膠布，置於30/25°C (8h/16h)之生長箱中。於處理0、12、24、36及48小時後分別取出，測定葉綠素螢光及膜體穩定指數。

(三) 氮氣處理對不同葉位番木瓜葉片葉綠素螢光之影響

取‘Exotica’番木瓜成株之新葉(葉柄角度為鉛直至45°)、成熟葉(葉柄角度為45°至水平)及老葉(葉柄角度為水平以下)，分別鑽取葉圓片後，依前述(二)之方式試驗，於處理0及36小時後分別測定葉綠素螢光。

(四) 氮氣處理對不同品種番木瓜葉片葉綠素螢光之影響

取‘臺農二號’、‘日陞’、‘Exotica’、‘Maradoll’、‘PPI’、‘ML’、‘長條泰國種’、‘泰國種

-Na’、‘Havay’、‘KAEG DAHM’、‘Diamond star’、‘PPI×ML’、‘PPI×ML-F2’、‘RL-2-2’、‘TN2-F2’、‘NTU×WL’、‘NTU-10’之成熟葉圓片，依前述(三)之方式試驗及分析。

三、調查項目

(一) 種子發芽情形

於種子播入穴盤後 20 天內，每日記錄種子發芽數量。以子葉展開視為發芽，計算總發芽率(germination)、平均發芽時間(mean germination time; MGT)、50%種子發芽所需天數(days to 50% germination; T50)及 90%種子發芽天數減 10%種子發芽天數(days between 10% and 90% germination; T90-10)。

(二) 葉綠素螢光

先以銀黑色塑膠布覆蓋植株，進行暗適應(dark-adapted)處理 20 分鐘，再利用攜帶式葉綠素螢光分析儀(portable chlorophyll fluorometer, MiNi-PAM, Walz, Germany)測定。其探針可藉由特殊光纖(Special Fiberoptic 2010-F)提供測定光及飽和脈衝光，並計算光系統 II 之活性。Fo 為最小螢光量，Fm 為最大螢光量，Fv = Fm - Fo，以 Fv/Fm 表示之。

(三) 膜體穩定指數

以電導度計(electrical conductivity meter, SUNTEX, Taiwan)測定電導度。由於溶液中離子數量愈多，其電導度愈大，故電導度可反映葉圓片中滲漏出之離子多寡，即膜體完整程度。參考並修改 Sairam 等人(2009)之試驗及計算方法，將葉圓片投入試管中，並加入 10 mL 純水，以 70 rpm 震盪 2 小時後，測定其初始電導度(initial electrical conductivity; Eci)。再將試管置於-20℃下 1 天，以低溫破壞葉圓片之膜體系統，取出解凍後，再震盪 2 小時，測定其最大電導度(maximum electrical conductivity; ECm)。依下列公式計算膜體穩定指數： $MSI(\%) = (1 - Eci / ECm) \times 100\%$

四、統計分析

將試驗之結果以 Costat 軟體(Cohort software, Minneapolis, MN)計算平均值，並利用鄧肯氏多變域檢定(Duncan’s multiple range test)比較各處理間之差異顯著性。

結 果

一、氮氣處理對播種後不同天數番木瓜種子發芽狀況之影響

‘臺農二號’種子於播種後立即以氮氣處理，於正常光照週期下，其發芽率、平均發芽天數及 50%發芽時間均無顯著變化。但於播種後 5 天再處理氮氣，發芽率即顯著降低，平均發芽天數顯著增加，但 50%發芽時間無明顯變化。播種後 10 天再以氮氣處理時，其發芽率為最低，僅約對照組之 22%，且仍維持較高之平均發芽天數，唯 50%發芽時間並未隨之提升。於播種後 15 天以氮氣處理，其發芽率與 5 天之結果相似，平均發芽天數則明顯降低，與對照組之間無顯著差異，50%發芽時間亦低於 5 天之結果。至播種後 20 天才處理，

對其發芽率已無影響，平均發芽天數及 50%發芽時間均與對照組相似。若以遮蔭配合氮氣處理，發芽率之變化與光照時相似，兩者間並無顯著差異。而平均發芽天數之變化亦與光照時相似，以播種後 5 天處理組為最高，但播種後 10 天處理組即顯著下降。50%發芽天數之情況亦同，皆以播種後 5 天處理組為最高，隨後即下降，並於播種後 20 天處理組中回復至對照組之水平。在各處理時段中，除播種後 10 天遮蔭下處理外，90%發芽時間減 10%發芽時間均無顯著差異。氮氣處理對植株之致死率方面，因播種後 0 及 5 天時均尚未有種子萌發，故無法計算。而播種後 10 天處理組之植株致死率極低，光照與遮蔭並不影響其結果，但在播種後 15 及 20 天處理組中，植株致死率即顯著增加，特別是黑暗組可達 87%及 84%之致死率，顯著高於光照組，分別為光照組之 3.4 及 1.93 倍(表 1 及表 2)。受氮氣處理影響之幼苗，於處理結束後並未有明顯凋亡情形，僅有葉片下垂及輕微倒伏，光照組與黑暗組並無顯著不同。但在處理結束後 2 週，黑暗組之幼苗僅餘數株，光照組則有半數以上幼苗存活。儘管光照組幼苗之死亡率較低，但與對照組相比，其生長狀況明顯較差，植株大小及葉數均不及對照組(資料未呈現)。

表 1. 氮氣對‘臺農二號’番木瓜播種後不同天數之種子於光照或黑暗下處理之發芽率及平均發芽時間之影響。

Table 1. Effects of nitrogen gas on germination and mean germination time of ‘Tainung No. 2’ papaya seeds at different days after sowing with lighting or shading.

Treatments	Germination (%)		Mean germination time (days)	
	Light	Dark	Light	Dark
CK	60.00 a ^y	- ^x	14.99 cd	-
N ₂ 0 d ^z	65.00 aA	60.00 aA	16.23 bcA	15.80 bA
5 d	40.00 bA	28.33 bcA	18.71 aA	18.12 aA
10 d	13.33 cA	18.33 cA	17.42 abA	14.83 bcB
15 d	43.33 bA	45.00 abA	13.98 dA	14.15 cA
20 d	63.33 aA	56.67 aA	15.01 cdA	14.64 cA

^z Days after sowing.

^y Mean separation within columns (small letters) and within rows (capital letters) was by Duncan’s multiple range test at 5% level.

^x No shading and nitrogen gas treatment for CK.

表 2. 氮氣對‘臺農二號’番木瓜播種後不同天數之種子於光照或黑暗下處理之 50%發芽天數及幼苗死亡率之影響。

Table 2. Effects of nitrogen gas on days to 50% germination of seeds and on mortality of seedlings of ‘Tainung No. 2’ papaya at different days after sowing with lighting or shading.

Treatments	Days to 50% germination		Mortality of seedlings (%)	
	Light	Dark	Light	Dark
CK	14.33 ab ^y	- ^x	-	-
N ₂ 0 d ^z	15.94 abA	15.11 bA	- ^w	-
5 d	17.75 aA	18.00 aA	-	-
10 d	16.33 abA	11.17 dA	0.00 bA	11.11 bA
15 d	12.75 bA	12.96 cdA	25.60 abB	87.25 aA
20 d	14.67 abA	14.11 bcA	43.65 aB	84.15 aA

^z Days after sowing.

^y Mean separation within columns (small letters) and within rows (capital letters) was by Duncan’s multiple range test at 5% level.

^x No shading and nitrogen gas treatment for CK.

^w No seedling obtained when 0 or 5 days after sowing.

二、氮氣處理不同時間對‘Exotica’番木瓜葉片葉綠素螢光及膜體穩定指數之影響

取‘Exotica’成株之葉片，以氮氣進行低氧處理 12 小時後，葉綠素螢光即自 0.78 下降至 0.59，且膜體穩定指數亦由 88.84% 下降至 61.21%。當處理 24 小時後，葉綠素螢光進一步下降至 0.27，但膜體穩定指數並未再明顯下降。而在處理 36 小時後，葉綠素螢光減至 0.07，膜體穩定指數亦隨之減至 21.56%。處理 48 小時後，葉綠素螢光並無顯著變化，膜體穩定指數降至 12.75%，但與處理 36 小時後之結果無顯著差異。在 48 小時的試驗過程中，葉綠素螢光減少為試驗前之 3.8%，膜體穩定指數亦僅維持試驗前之 14%。而以空氣處理之對照試驗，其試驗前及處理 12 小時後之葉綠素螢光雖無顯著變化，但處理 24 小時後則有微幅下降之狀況，於處理 48 小時後更減少至 0.41，為試驗前之 50%。但膜體穩定指數並未隨之變化，於試驗過程中恆定於 90% 以上之水平，並無顯著之升降情形(表 3)。

以葉綠素螢光及膜體穩定指數作相關性分析，其結果如圖 1 所示。相關係數為 0.8643，兩者為顯著正相關，顯示葉綠素螢光可正確反映膜體系統損害之變化。

表 3. 氮氣對‘Exotica’番木瓜葉片葉綠素螢光及膜體穩定指數之影響。

Table 3. Effects of nitrogen gas on chlorophyll fluorescence and membrane stability index of leaves of ‘Exotica’ papaya plants.

Treatments	Time of treatment (hours)	Chlorophyll fluorescence (Fv/Fm)	Membrane stability index ^z (%)
N ₂	0	0.78 ab ^y	88.84 a
	12	0.59 c	61.21 b
	24	0.27 d	50.92 b
	36	0.07 e	21.56 c
	48	0.03 e	12.75 c
Air	0	0.82 a	91.28 a
	12	0.74 abc	92.17 a
	24	0.64 bc	94.76 a
	36	0.65 abc	94.81 a
	48	0.41 d	92.83 a

^z MSI(%) = $(1 - EC_i / EC_m) \times 100\%$, EC_i = initial electrical conductivity, EC_m = maximum electrical conductivity.

^y Mean within columns followed by the same letter are not significantly different by Duncan’s multiple range test at 5% level.

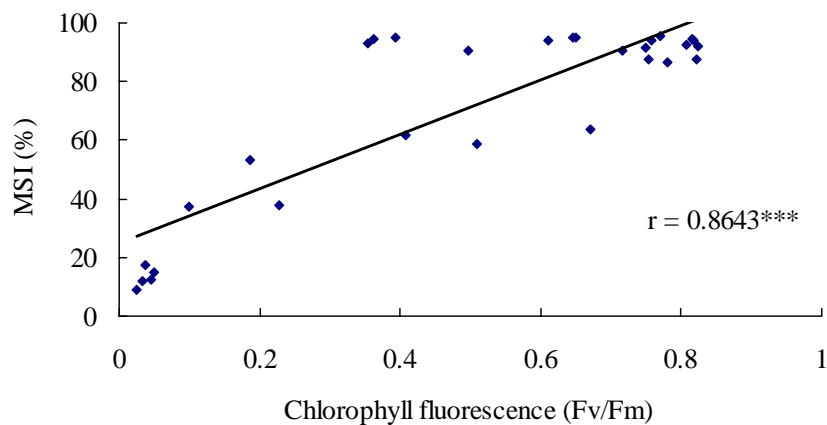


圖 1. ‘Exotica’番木瓜葉片葉綠素螢光及膜體穩定指數之關係。

Fig. 1. The relationship between chlorophyll fluorescence and membrane stability index (MSI) of leaves of ‘Exotica’ papaya.

三、氮氣處理對不同葉位番木瓜葉片葉綠素螢光之影響

以‘Exotica’之上、中及下位葉進行缺氧處理，其葉綠素螢光之變化如表 4 所示。於缺氧試驗前，上、中及下位葉之葉綠素螢光分別為 0.79、0.83 及 0.84，三者之間於統計上具顯著差異，但氮氣處理及空氣處理組之間之表現一致。以氮氣處理 36 小時後，三者之葉綠素螢光依序降為 0.43、0.06 及 0.39，其中上及下位葉之間並無顯著差異，中位葉則顯著低於其它兩者。空氣處理組於處理 36 小時後，葉綠素螢光均微幅下降 0.01，三者之間並無顯著差異。

表 4. 氮氣對‘Exotica’番木瓜不同葉位葉片葉綠素螢光之影響。

Table 4. Effects of nitrogen gas on chlorophyll fluorescence of leaves of ‘Exotica’ papaya at different leaf positions.

Treatments	Leaf position	Chlorophyll fluorescence (Fv/Fm)	
		0 ^v	36
N ₂	Up ^z	0.79 c ^w	0.43 b
	Medium ^y	0.83 b	0.06 c
	Down ^x	0.84 a	0.39 b
Air	Up	0.79 c	0.78 a
	Medium	0.83 b	0.82 a
	Down	0.84 a	0.83 a

^z Up = The 4th to 9th leaves which angle of leaf stalk is between 0° (vertical) and 45°.

^y Medium = The 10th to 14th leaves which angle of leaf stalk is between 45° and 90° (horizontal).

^x Down = The 15th to older leaves which angle of leaf stalk is greater than 90°.

^w Mean within columns followed by the same letter are not significantly different by Duncan’s multiple range test at 5% level.

^v Time of hypoxia (hours).

四、氮氣處理對不同品種番木瓜葉片葉綠素螢光之影響

以氮氣行低氧處理前，各品種葉片之葉綠素螢光大致相同，僅‘ML’、‘長條泰國種’、‘Diamond Star’及‘NTU-10’偏低，約為其它品種之 90% 上下。當進行低氧處理 36 小時後，以‘ML’、‘泰國種-Na’、‘KAEG DAHM’、‘PPI×ML’、‘PPI×ML-F2’、‘RL-2-2’及‘NTU-10’較高，平均約 0.44。‘日陞’、‘Maradoll’、‘Diamond Star’、‘TN2-F2’及‘NTU×WL’次之，平

均約為 0.347。‘臺農二號’、‘Exotica’、‘PPI’、‘長條泰國種’及‘Havay’最低，平均僅約 0.161，特別是‘Exotica’僅不到此平均之 40%，為所有品種中最低者。換算為(處理後/處理前)之百分比，以‘ML’、‘泰國種-Na’、‘KAEG DAHM’、‘Diamond Star’、‘PPI×ML’、‘PPI×ML-F2’、‘RL-2-2’、‘TN2-F2’及‘NTU-10’較高，平均可維持 54%的葉綠素螢光表現，其中又以‘PPI×ML-F2’之表現最佳，可維持達 70%。‘日陞’、‘Maradoll’及‘NTU×WL’次之，‘臺農二號’、‘Exotica’、‘PPI’及‘Havay’最低，僅能維持約 20%的葉綠素螢光表現，尤以‘Exotica’之表現最差，僅維持 7%(表 5)。

表 5. 氮氣對不同品種番木瓜葉片葉綠素螢光比值之影響。

Table 5. Effects of nitrogen gas on chlorophyll fluorescence ratio of leaves of different cultivars of papaya.

Cultivars	Chlorophyll fluorescence ratio ^z (%)	
	N ₂	Air
TN2	25.79 cdef ^y	96.88 c
Sunrise	43.05 bcde	102.00 ab
Exotica	7.31 f	100.76 abc
Maradoll	43.01 bcde	100.91 abc
PPI	23.58 def	101.03 abc
ML	49.51 abcd	101.52 abc
長條泰國種	27.28 cdef	90.34 d
泰國種-Na	48.72 abcd	100.26 bc
Havay	21.76 ef	100.91 abc
KAEG DAHM	54.86 ab	100.59 abc
Diamond Star	48.62 abcd	105.35 a
PPI×ML	59.81 ab	102.15 ab
PPI×ML-F2	70.33 a	102.27 ab
RL-2-2	54.89 ab	100.19 bc
TN2-F2	45.29 abcde	102.46 ab
NTU×WL	42.41 bcde	102.81 ab
NTU-10	51.61 abc	99.82 bc

^z Ratio (%) = [(Fv/Fm_{36h}) / (Fv/Fm_{0h})]*100

^y Mean within columns followed by the same letter are not significantly different by Duncan's multiple range test at 5% level.

在空氣處理組中，於處理前之螢光亦大致相似，僅‘長條泰國種’、‘Diamond Star’及‘NTU-10’較低。以空氣處理 36 小時後，‘臺農二號’、‘長條泰國種’、‘Diamond Star’及‘NTU-10’略低於其它品種，若換算為百分率，則僅‘臺農二號’及‘長條泰國種’較低，但整體而言處理前後之葉綠素螢光並無顯著變化(比例近 100%)(表 5)。

討 論

一、氮氣處理對播種後不同天數番木瓜種子發芽狀況之影響

播種後立即以氮氣處理，對其發芽狀況均無顯著影響，而於播種後 5 天進行處理，發芽率即有顯著降低，平均發芽天數亦增加，至播種後 10 天進行處理，發芽率最低。但於播種後 15 天再行處理，發芽率反而回升，平均發芽天數亦減少，及至播種後 20 天，氮氣對發芽之影響已不顯著(表 1)。

一般而言，種子於浸潤後即開始大量進行呼吸作用，故氧氣之供應相當重要。Ching 等人(1977)指出，大麥種子之 ATP 含量與其出土率呈正相關，ATP 含量愈高則出土率愈高。故於播種後遭遇缺氧逆境，發芽率應顯著下降，但本試驗中，播種後 0 天進行處理之發芽率並未降低。其可能原因是種子於浸潤結束後，因種皮之阻隔，胚不易與外界交換氣體，因此胚活化後大量進行呼吸作用，將迅速耗盡僅有的氧氣，轉而進行無氧呼吸，直至種皮開裂為止。故即使不以氮氣處理，種子內部亦會處於低氧環境，因此於此階段進行處理，對種子萌發之影響不明顯。然而無氧呼吸會造成酒精累積，當種子內含之酒精量愈高，種子之發芽率將隨之降低(唐和張，1990)，故當種皮開裂、與外界空氣接觸後，胚即需轉行有氧呼吸，以防酒精持續累積。而播種後 5 天，種皮即陸續開裂，故此時受到氮氣之影響較為嚴重。參考此試驗之種子發芽時程(資料未呈現)，播種後 10 天即陸續有幼苗出土，故此時應為能量需求之高峰，因此，氮氣可造成極顯著之發芽抑制效果，即能夠以無氧呼吸維持能量需求之個體方能順利萌發。而播種後 15 天時，已發芽數已超越總發芽數之一半($T_{50} < 15$)，故受氮氣影響之種子數量較少，發芽率因此得以回升，平均發芽天數亦較低。及至播種後 20 天，發芽試驗已接近尾聲，故幾乎無種子受到氮氣之影響，因此發芽率、平均發芽天數、50%發芽天數及 90%發芽天數減 10%發芽天數均與對照組無顯著差異。

在為期 2 天之氣體處理中，光照與否對發芽狀況之影響並不明顯，但對處理時已萌發之植株即可造成顯著的致死率差異(表 2)。於正常光照下處理之植株，其死亡率僅為 25.6% 及 43.65% (播種後 15 天及 20 天)，但於黑暗中處理之植株，死亡率則皆超過 80%。究其緣由，可能是光照引發光合作用，提供氧氣及碳水化合物，有利於有氧呼吸之維繫。依據此結果，光照可能是影響植株於缺氧環境下生存力之因素，故於篩檢缺氧耐受力時，應先排除光照之影響。

此外，氮氣處理之影響並不僅於種子發芽情形，其後續生長狀況亦受到明顯干擾(資

料未呈現)。於氮氣處理後，植株僅輕微倒伏，可能為部分組織損傷，致無法撐持植體之故。然而於處理後 2 週，光照與否之影響即明顯浮現，黑暗組有極高之死亡率，顯示植株於氮氣處理時，植體內充實度即已大幅下降，而光照組之死亡率雖顯著低於黑暗組，但其生長勢亦較對照組為差，可能是其植體內之碳水化合物等亦已大幅消耗，顯示處理時光照對其存活率影響極大。然而本試驗為全株進行低氧處理，且以人工加濕維持濕度，與一般淹水狀況較為不同，故無法以此結果推論至自然淹水逆境中，僅可用以評估低氧條件對植體組織之傷害程度。

二、氮氣處理對番木瓜葉片葉綠素螢光及膜體穩定指數之影響

‘Exotica’之葉片於低氧處理 12 小時後，葉綠素螢光值及膜體穩定指數即有顯著減少，減少幅度分別為 25% 及 31%。於處理 24 小時後進一步減少達 65% 及 43%，而於處理後 36 小時，葉綠素螢光值更下滑至原來的 10%，膜體穩定指數則減至原來的 25%(表 3)。

李(2009)提及：「番木瓜根部於浸水 24-48 小時即壞死腐敗」。但‘Exotica’之變化則提早至處理後 12 小時，其變化幅度亦較大。此現象顯示，‘Exotica’對缺氧之敏感度可能較高，造成此差異之可能原因為品種特性差異。依據劉(2009)之試驗結果，‘Exotica’屬於淹水耐受力較低之品種，可印證此現象。

一般而言，植株遭受淹水逆境直接傷害之部位多半為根部，乃肇因於氧氣缺乏所引發的能量匱乏及代謝產物累積所致。Lambers (1976)以兩種對淹水忍受能力不同的菊科植物進行淹水處理，結果顯示，較不耐淹者之根部呼吸能力幾乎完全喪失，但較耐淹者僅被抑制了 50%。故 Kennedy 等(1992)即認為，淹水植株根部的呼吸能力可作為根系存活能力的指標。如耐淹水的美國紅楓(*Acer rubrum*)在淹水 22 天後，其呼吸率為不耐淹水之糖楓(*Acer saccharum*)的 2-3 倍(Carpenter and Mitchell, 1980)。故在能量缺乏狀態下，如 H^+ -pump 等構造可能因此無法順利運作，導致細胞質內 H^+ 累積過量，破壞內外之離子梯度，造成細胞死亡。或者因有毒產物累積，令細胞之生理代謝難以為繼。

在此試驗中，葉片將直接遭受缺氧逆境，與一般植株遭受淹水逆境時不同。在淹水逆境下，植株地上部仍保持正常通氣狀態，因此葉片的氧氣供給是充足的，故地上部的傷害其實是因根部損傷，造成水分吸收不足所引起之缺水逆境，或者因此減少蒸散而造成之高葉溫及光能累積所致。而本試驗中，葉片處於人工加濕的環境下，並無失水之疑慮，故可推斷傷害應為氧氣缺乏之故。在缺氧環境中，細胞所執行之無氧呼吸將造成酒精等代謝產物累積，而酒精具有高度油脂溶解力(lipid solubility)，能破壞細胞膜及胞器的膜層(施，2003)，故包含葉綠體類囊體膜、粒線體膜、細胞膜及其它胞器等均有受損之可能。且 Ball 等人(1994)認為，植物的光合作用系統 II 是植物對環境逆境最敏感的場所，故在相同的傷害時間內，光系統 II 即可能呈現較顯著之傷害反應，因此葉綠素螢光值之變化亦較早且幅度較大。而膜體穩定指數係由電導度所計算，即細胞之離子滲漏情形，故需待膜體系統崩毀，伴隨細胞質液大量滲出，膜體穩定指數方有較顯著變化。以此二者作相關性分析(圖

1)，結果顯示兩者為正相關，即葉綠素螢光值之變化可一定程度反映細胞膜體損傷情形。故以反應時間較早、反應程度較顯著、測量簡便且為非破壞性測定之葉綠素螢光，作為細胞缺氧耐受力之評估準則應較為理想。

故耐受力之表現，可能源自兩個部分，即能量之供應及對代謝產物之耐受力。能量之供給需探究兩個層面，分別是醣類物質之積貯量及其分解能力。由於試驗以直徑 1.1 cm 之葉圓片進行，無法自它處取得糖分，僅能以自身所有為籌碼，故可能為品種特性或採樣時葉片健康狀況之影響。而醣類之分解仰賴酵素作用，酵素之活性與表現量則與基因密切相關。據 Perata 等人(1992; 1993)報告，水稻種子於缺氧時仍能正常合成 α -amylase，使呼吸基質單醣得以持續供應，此可能為水稻缺氧耐受力遠高於其它禾本科作物之原因。由此可知，醣類之分解與相關酵素之表現實與缺氧耐受力密不可分。此外，細胞對無氧呼吸代謝產物之耐受力亦為考量要件之一，各項差異有賴進一步分析。

在此試驗中，空氣處理組之葉綠素螢光值亦隨時間下降，其下降幅度雖不及氮氣處理組，但亦呈現顯著之傷害情形。相較之下，膜體穩定指數則持平，並未隨之變化，即細胞結構並無顯著損傷，顯示造成氮氣組與空氣組螢光變化之原因不同，需進一步探討。

而不同葉位葉片對缺氧之葉綠素螢光值變化如表 4 所示。在處理前之葉綠素螢光表現雖於統計上有顯著差異，但中位葉及下位葉均為 0.8 以上，顯示其為健康之狀態(Björkman and Demmig, 1987)。而上位葉略低於此值，可能是因其葉綠體尚未發育成熟，葉綠素含量相對較低所致。於處理後，上位葉及下位葉之葉綠素螢光值變化均較中位葉和緩，顯示中位葉(即成熟葉)對缺氧較為敏感，故以成熟葉為篩選基準應較為恰當。

三、氮氣處理對不同品種番木瓜葉片葉綠素螢光之影響

以氮氣處理 36 小時篩選 17 個番木瓜品種，其結果如表 5 所示。於氮氣處理前，除 'ML'、'長條泰國種'、'Diamond Star' 及 'NTU-10' 之外，其餘品種之葉綠素螢光值均趨近 0.8 或達以上，為健康狀態。而該 4 品種之葉綠素螢光值雖顯著較低，但可能與其葉片略微黃化有關，其根本原因需再進一步探討肥培管理等因素。而以氮氣處理後，各品種之葉綠素螢光值均有減少，其中 'Exotica' 之下降幅度最大，僅餘處理前之 7.31%，'PPI×ML-F2' 之改變相對最輕微，仍維持約 70%，顯示葉綠素螢光值能有效區分各品種間之差異。其中，上述 4 品種於處理前後之葉綠素螢光值比例依序為 49.51%、27.28%、48.62% 及 51.61%，或有高於 '臺農二號'、'日陞' 及 'Exotica' 等初始葉綠素螢光值達 0.8 以上之品種，故可推論氮氣處理前之葉綠素螢光值不致對後續處理結果造成重大影響。而在空氣組中，'長條泰國種'、'Diamond Star' 及 'NTU-10' 亦有此情形，但僅 '臺農二號' 及 '長條泰國種' 於試驗結束後，葉綠素螢光值比例下滑至 96.88% 及 90.34%，其餘品種均近似 100%，即試驗前後並無顯著變化，可排除試驗本身對葉綠素螢光值之影響。

依據此篩選結果，'PPI×ML-F2' 之缺氧耐受性最佳，其表現優於親本 'PPI×ML' 59.81%，而 PPI×ML 之表現亦優於親本 'PPI' 及 'ML'，此結果可能是因雜交優勢提高其對

逆境之耐受力。且於此例子中，F2 世代之表現更優於 F1，與一般認知中 F1 優勢較難維持至其後代之狀況略有不同。然而雜交優勢並未出現於所有品種中，如‘臺農二號’之表現僅為 25.79%，低於‘日陞’之 43.05%，但‘臺農二號’之後代為 45.29%，仍較其為高。以‘臺農二號’、‘日陞’及‘Exotica’作比較，三者之耐受性以‘Exotica’最差，此結果與劉(2009)之試驗結果相符。整體而言，各品種於處理後均可維持 40-60%之葉綠素螢光值，高於此值者僅有‘PPI×ML-F2’，而低於此範圍者有‘臺農二號’、‘Exotica’、‘PPI’、‘長條泰國種’及‘Havay’。考量‘PPI×ML-F2’為雜交後代，其性狀可能有較大之變異，雖可能獲得較佳之表現，但亦可能有性狀不穩定之問題，可利用單株無性繁殖保留其特性。

參考文獻

- 王德男、李文立。2006。木瓜栽培管理要點。園藝之友 114: 12-17。
- 李文立。2009。木瓜栽培管理手冊。行政院農業委員會農業試驗所特刊第 140 號。pp. 2-39。
- 施宏霖。2003。稻米在缺氧狀態下發芽所產生酒精分子的研究。國立成功大學化學研究所碩士論文。臺灣：臺南。46pp。
- 唐士禮、張新雄。1990。大豆種子發芽期間耐溼性之研究(2): ADH 活性、酒精累積量與耐溼性。中華農會學報 150 號。pp.22-33。
- 劉芳芸。2009。番木瓜果皮汗斑微細構造及酒精對種子萌芽與幼苗耐淹水之研究。國立中興大學園藝學系碩士論文。臺灣：臺中。165pp。
- Ball, M. C., J. A. Butterworth, J. S. Roden, R. Christian, and J. G. Egerton. 1994. Applications of chlorophyll fluorescence to forest ecology. *Aust. J. Plant Physiol.* 22: 311-319.
- Björkman, O. and B. Demmig. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170: 489-504.
- Carpenter, J. R. and C. A. Mitchell. 1980. Root respiration characteristics of flood-tolerant and intolerant tree species. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 105: 684-687.
- Ching, T. M., S. Hedtke, M. C. Boulger, and W. E. Kronstad. 1977. Correlation of field emergence rate and seed vigor criteria in barley cultivar. *Crop Sci.* 17: 312-314.
- Kennedy, R. A., M. E. Rumpho, and T. C. Fox. 1992. Anaerobic metabolism in plants. *Plant Physiol.* 100: 1-6.
- Lambers, H. 1976. Respiration and NADH-oxidation of the roots of flood-tolerant and flood-intolerant senecio species as affected by anaerobiosis. *Physiol. Plant.* 37: 117-122.
- Perata, P., J. Pozueta, -Romera, T. Akazawa, and J. Yamaguchi. 1992. Effect of anoxia on starch breakdown in rice and wheat seeds. *Planta* 188: 611-618.
- Perata, P., N. Geshi, J. Yamaguchi, and T. Akazawa. 1993. Effect of anoxia on the induction of

alpha-amylase in cereal seeds. *Planta* 191: 402-408.

Sairam, R. K., K. Dharmar, V. Chinnusamy, and R. C. Meena. 2009. Waterlogging-induced increase in sugar mobilization, fermentation, and related gene expression in the roots of mung bean (*Vigna radiata*). *J. Plant Physiol.* 166: 602-616.

Effects of Nitrogen Gas on Hypoxic Tolerance of Papaya Seeds and Plants

Jian-Cheng Ciou ¹⁾ Huey-Ling Lin ²⁾

Key words: Nitrogen gas, Papaya, Hypoxic tolerance

Summary

Seeds and leaves of papaya were exposed to nitrogen gas to simulate hypoxic stress in order to determine their waterlogging tolerance. Results showed that the germination of seeds decreased significantly while the mean germination time increased, especially in the seeds that were exposed to hypoxic stress on the 10th day after being sown. Seedlings that were exposed to hypoxic stress showed higher mortality when without lighting. In the nitrogen gas treatment of leaves, the membrane stability index and chlorophyll fluorescence of papaya leaf discs decreased significantly after 36 hours, more so in mature leaves than in new and old leaves. Changes in the membrane stability index and chlorophyll fluorescence showed a positive correlation. 'PPI×ML-F2' was found to maintain the highest chlorophyll fluorescence ratio (70.33%) and 'Exotica' showed the lowest chlorophyll fluorescence ratio (7.31%). Therefore chlorophyll fluorescence can be used as an indicator for hypoxic tolerance of different cultivars of papaya.

1) Graduate student in MS Program, Department of Horticulture, National Chung Hsing University.

2) Associate professor, Department of Horticulture, National Chung Hsing University.
Corresponding author.