

根溫處理對水耕小白菜地上部生理之影響¹

劉啟祥² 林深林³

摘要

本省夏季容易出現高溫、高光照的現象，並且近來由於農業操作型態的改變，因此容易有高根溫的發生。本實驗係利用小白菜 - 農試所 TVI4510 及亞蔬中心之 B.00049 品系為實驗材料，進行根溫 25、30 以及 35 處理二週的實驗。由結果顯示高根溫對地上部造成影響，包括有：增加過氧化酵素的活性與 MDA 的含量，並且改變可溶性蛋白質與游離胺基酸的含量。而地上部生理現象的改變，則可能與地上部發生老化有關。另外高根溫也對地上部的營養元素含量狀況造成影響，但是並不改變葉片水勢與氣孔導度。

(關鍵字：小白菜、高根溫、老化)

¹花蓮區農業改良場研究報告第 142 號。本文為第一作者碩士論文一部份。

²花蓮區農業改良場作物改良課約聘技師。

³國立中興大學園藝學系講師，美國加州大學戴維斯分校博士。

前言

臺灣地處亞熱帶地區，夏季豪雨及颱風常造成本省夏季蔬菜的短缺，因應對策之一即是利用塑膠布網室等設施結構；另外本省種苗事業正逐漸興起與受重視，因此軟質塑膠鉢、穴盤等容器亦被廣泛使用。由於夏季高溫，加以強烈太陽輻射的影響，容易使得設施下容器內的溫度提高，而發生高根溫現象。因此，由於本省設施農業、容器栽培等農業耕作型態逐漸被廣範利用，伴隨高氣溫出現之高根溫現象，無論在頻度或強度上，皆較往日傳統土耕耕作型態嚴重。而在農業耕作的目的上，高產量一直為農業操作者所追求的目標之一；以葉菜類而言，高產量意味著地上部的旺盛生長。在影響地上部生長的諸多因素中，根溫佔有著重要的地位，其影響遠較氣溫為大。所以，值得我們將其獨立於高氣溫之外，針對高根溫對葉菜類作物之影響作一探討，並為進一步研究本省夏季蔬菜高溫逆境之基礎。

材料及方法

參試小白菜品系為 TVI4510、B.00049，分別自農試所及亞蔬中心獲得。試驗材料以種子播種育苗養成，種子播種前先以霉敵 1000 倍浸種消毒十分鐘，再播於蛭石：珍珠石比 1:1 之介質中，置於生長箱內育苗。待種子萌發，子葉充分展開後，定植於生長箱內 110(L)×55(W)×50(H)cm 之水槽；溫度控制為日夜溫 25 / 20，並提供 230-250 $\mu\text{E}/\text{m}/\text{sec}^2$ 光照。水槽內置 140l 蒸餾水配製之養液，養液中大量元素係依據 Hoagland and Arnon (1950) 配方，微量元素則採用 Johnson(1957)修正配方(詳見附錄一)，鐵元素以每公升 50 μM 之 EDTA-Fe 供應。定植後第一週使用 1/2 強度養液，第二週添加為全量養液，試驗期間每隔兩天即添加

EDTA-Fe 一次。水耕液並予以強制通氣。材料定植後第三天開始根溫處理，利用水浴機控制三個養液槽養液溫度，分別為 25、30 及 35。植株生理影響之調查於第十四天進行，地上部葉片取樣則為新近成熟、完全展開之葉片，去除葉片中肋後，取葉片中段葉身。生理分析調查樣品均採四重複，營養分析則採三重複。採樣在當日光照開始後第六小時進行。

1. Malondialdehyde(MDA)含量之測定

Malondialdehyde，為一“多價不飽和脂肪酸”(polyunsaturated fatty acids)經“過氧化”(peroxidation)作用後分解的產物(Chevrier et al., 1988)。測定方法則採用 Heath and Packe (1968)的方法，並加以小部份修改。取植株地上部葉片樣品 0.25g，加入 5ml 0.1% TCA(trichloroacetic acid)及少許海砂研磨，再以 10000×g 離心 5 分鐘，取上層液 1ml 加 4ml 20% TCA(內含 0.5% thiobarbituric acid)，於 95℃ 水浴 30 分鐘，爾後置於冰浴中快速冷卻，再以 10000×g 離心 10 分鐘，再取其上層液利用光電比色計(Hitachi U-2000 Spectrophotometer)測定於波長 532nm、600nm 下之吸收值，以二吸收值之差值，乘以 coefficient($155 \text{ m M}^{-1} \text{ cm}^{-1}$)換算含量。

$$\text{MDA 含量} = (A_{532} - A_{600}) \times \text{coefficient}(155 \text{ m M}^{-1} \text{ cm}^{-1})$$

2. 過氧化酵素(peroxidase)活性之測定

取新鮮樣品 1g，放入 5ml 0.01M pH7.0 之磷酸緩衝液，加入海砂少許，於冰浴中研磨，此粗抽出液於 2℃ 下，20000×g 離心 20 分鐘，經 miracloth 過濾，此濾液即為組織萃取液。過氧化酵素之測定則採用 Guaiacol buffer 法(Johnson and Cunningham, 1972)，取組織萃取液 0.1ml 加入含 $3.6 \times 10^{-3} \text{ M}$ Guaiacol 之磷酸緩衝液(0.04ml Guaiacol 加入 100ml 0.1M pH=6.0 磷酸緩衝液) 2ml，0.2ml 0.0135M H_2O_2 ，以及 0.4 ml H_2O_2 ，迅速混合後放入光譜吸收儀(Shimadzu UV-200S Double Bean Spectrophotometer)測量其在波長 470nm 之下，反應初期吸收值之變化，並計算單位時間內之反應速率。

3. 可溶性蛋白質(soluble protein)之測定

採 Lowry 法(1951)，取組織萃取液 1ml，加入 1ml Alkaline Copper Solution[Stock A(0.03% $\text{CuSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ in 1% Na-K tartrate), Stock B(1% Na_2CO_3 in 0.5M NaOH); A:B=1:10v/v]，混合後靜置 10 分鐘，加入 3ml Folin-Ciocalteu Reagent(SIGMA, USA)12 倍稀釋液，放置於 50℃ 水浴中振盪加熱 10 分鐘，取出於冷水中冷卻，於 660nm 之吸收值。標準曲線以 bovine serum albumin (BSA) 0.5mg/ml 配製。

4. 游離胺基酸(free amino acid)之測定

測定方法採 Rosen 法(1957)，並加以小部份修改。取組織萃取液 0.2ml，加入 0.8ml 蒸餾水及 1ml ninhydrin reagent (5g ninhydrin, 95g KH_2PO_4 , 43g Na_2HPO_3 及 3g fructose 溶於 600ml 蒸餾水中，再稀釋至 1 升，存於 2℃ 黑暗中)，經沸水浴加熱 10 分鐘後迅速冷卻，再加入 5ml color diluent (2g KIO_3 溶解於 600ml 蒸餾水中，再以 95% 酒精稀釋至 1 升)，混合均勻後利用光電比色計測定在波長 570nm 之吸收值。標準曲線以 1mM α -alanine 配製。

5. 氣孔導度(stomata conductivity)之測定

光照第六小時後，以開放式紅外線分析儀(ADC-Model LCA2)外接 Parkinson 式同化槽 (PLCB)，同化槽面積為 6.25c m^2 ，利用空氣壓縮機(ADC-Model ASU)將乾燥空氣以 360 ml/min 流速通過同化槽，配合自動記錄處理儀(ADC-Model DL-2)記錄單位時間內 CO_2 之變化量，並同時記錄測定時之光量，相對溼度及氣溫，並且將這些資料自動利用 von Caemmerer and Farguhar (1981)的公式轉換成氣孔導度資料。

6. 葉片水勢(leaf water potential)之測定

以打孔器取直徑 6mm 之葉圓片，密閉靜置於樣品室中(Wescor C-52 sample chamber) 90 分鐘後，以露點微電壓計(Dew Point Microvol meter, Wescor HR-33T)測定露點之微電壓及樣品室內溫度。電壓計所測得之電壓值需經溫度校正，如下式：

$$\text{corrected V} = \text{V reading} / (0.325 + 0.027 \text{ T}) \quad \text{T: 樣品室溫度(} ^\circ\text{C)}$$

另外以 KCl 配製不同濃度標準液，作出微電壓與水分潛勢之標準曲線圖，用於實驗數值比對計算(Slavik, 1974)。

7. 無機元素營養分析

葉片樣品收集後，先以自來水沖洗表面灰塵，再浸入 $1\% \text{MHCl}$ 片刻，接著以蒸餾水快洗三次，前後時間不超過一分鐘。將沖洗過之樣品分別裝入紙袋，置於通風之烘箱內，先以 100°C 烘一小時，再以 70°C 烘乾 48 小時。烘乾之樣品用磨粉機(Willey mill)磨粉並過篩(40 mesh)，將粉末裝入硫酸紙袋，以供 N、P、K、Ca、Mg、Fe、Mn 與 Zn 等無機元素含量測定。

試驗設計採用完全隨機設計(Completely Randomized Design, C.R.D.)。試驗結果以鄧肯氏多變域顯著性測驗(Duncan's Multiple-Range Test)檢驗 5% 的差異顯著性。

結果

表一為高根溫對 MDA 含量與過氧化酵素活性之影響情形。試驗結果顯示，隨根溫的上升，葉片 MDA 含量亦隨之上升，而且呈顯著差異。而過氧化酵素的影響在 T 品系中， 35°C 高根溫處理會增加植株根部過氧化酵素的活性，並與 25°C 之間呈顯著差異。但 B 品系雖然在高根溫下過氧化酵素活性會提高，卻與 25°C 間沒有顯著差異。表二表示高根溫處理對植株全可溶性蛋白質含量與全游離胺基酸含量之影響。由表中可以發現高根溫增加小白菜 T、B 品系植株根部與葉片的可溶性蛋白質含量，並且有顯著差異；而 30°C 根溫處理則與 25°C 間差異不顯著。同樣類似情形亦存在於高根溫對植株游離胺基酸含量之影響。在水勢、氣孔導度的影響部份，根溫對小白菜葉片水勢的影響不大，在 T、B 品系中，各個根溫處理之間，葉片水勢差異都不顯著。葉片氣孔導度的變化亦相似(表三)。由表四可以發現，高根溫明顯的降低了小白菜 T、B 品系地上部的氮含量，以及磷的含量，但是對於鉀鈣鎂等營養元素含量卻沒有明顯的影響。而表五中可以發現，鐵、錳元素的含量不受高根溫的影響，鋅元素的含量在 35°C 根溫處理之下，於 B 品系有明顯的增加，T 品系卻沒有明顯的影響，另外在銅元素含量方面，高根溫降低了 T 品系中銅的含量，B 品系中則以 30°C 根溫處理者含量最高， 35°C 次之，而以 25°C 根溫處理者銅含量最低。

表一、高根溫對小白菜品系 TVI4510 及 B.0009 植株葉片 MDA 含量 過氧化酵素活性之影響。

Table 1. Effect of supraoptimal root temperatures on MDA content and peroxidase activity of Pak Choi TVI4510 and B.00049 leaves.

cv.	root temperature	MDA content n mole/g f.w.	peroxidase activity μmole H ₂ O ₂ /min g f.w.
T.	25	120 ^z c ^y	10 b
	30	163 b	9 b
	35	207 a	16 a
B.	25	117 c	9 b
	30	170 b	11 b
	35	202 a	21 a

z :four replications were tested for each treatment

y :Means with the same letter in a column are not significantly different by Duncan's multiple range test at 5% level.

表二、高根溫對小白菜品系 TVI4510 及 B.0009 植株葉片全可溶性蛋白質與游離胺基酸含量之影響。

Table 2. Effect of supraoptimal root temperatures on total soluble protein content and free amino acid of Pak Choi TVI4510 and B.00049 leaves.

cv.	root temperature	soluble protein conc. mg BSA /g d.w.	free amino acid content μmole ala./min g d.w.
T.	25	327 ^z a ^y	255 b
	30	287 ab	295 ab
	35	237 b	367 a
B.	25	301 a	230 c
	30	296 a	305 b
	35	271 a	399 a

z :four replications were tested for each treatment

y :Means with the same letter in a column are not significantly different by Duncan's multiple range test at 5% level.

表三、高根溫對小白菜品系 TVI4510 及 B.0009 植株葉片水勢及氣孔導度之影響。

Table 3. Effect of supraoptimal root temperatures on leaf water potential and stomata conductivity of Pak Choi TVI4510 and B.00049 leaves.

cv.	root temperature	leaf water potential -MPa	stomata conductivity mol/m ² sec
T.	25	0.26 ^z a ^y	0.67 a
	30	0.26 a	0.63 a
	35	0.31 a	0.91 a
B.	25	0.22 a	0.49 a
	30	0.25 a	0.60 a
	35	0.32 a	0.62 a

z :four replications were tested for each treatment

y :Means with the same letter in a column are not significantly different by Duncan's multiple range test at 5% level.

表四、高根溫對小白菜品系 TVI4510 及 B.0009 植株地上部大量元素含量之影響。

Table 4. Effect of supraoptimal root temperatures on macronutrient content of Pak Choi TVI4510 and B.00049.

cv.	root temp.	N	P	K	Ca	Mg (%)
T.	25	3.12 ^z a ^y	0.47 a	2.87 a	3.03 a	0.63 a
	30	3.01 a	0.44 ab	2.82 a	2.85 a	0.58 a
	35	2.41 b	0.38 b	2.61 a	2.66 a	0.56 a
B.	25	3.14 a	0.47 a	3.03 a	2.78 a	0.65 a
	30	3.04 a	0.44 ab	2.92 a	2.59 a	0.58 a
	35	2.46 b	0.41 b	2.68 a	2.43 a	0.56 a

z :three replications were tested for each treatment

y :Means with the same letter in a column are not significantly different by Duncan's multiple range test at 5% level.

表五、高根溫對小白菜品系 TVI4510 及 B.0009 植株地上部微量元素含量之影響。

Table 5. Effect of supraoptimal root temperatures on micronutrient content of Pak Choi TVI4510 and B.00049.

cv.	root temp.	Fe	Mn	Zn	Cu(ppm)
T.	25	154 ^z a ^y	99 a	130 a	12 ab
	30	142 a	123 a	164 a	16 a
	35	129 b	92 a	145 a	10 b
B.	25	160 a	123 a	111 b	7 b

30	147 a	140 a	145 ab	13 a
35	139 b	122 a	204 a	10 ab

z :three replications were tested for each treatment

y :Means with the same letter in a column are not significantly different by Duncan's multiple range test at 5% level.

討論

一、高根溫處理對小白菜地上部生理之影響

高根溫明顯的增加小白菜 T、B 品系葉片 MDA 含量、過氧化酵素活性(表一)，以及游離氨基酸含量(表二)，並降低葉片全可溶性蛋白質含量(表二)，而這些現象的發生，可能是由於高根溫誘導地上部老化機制發生的結果。小白菜植株老化型態屬單稔性老化(monocarpic senescence,指植株開花結實一次而死亡)。單稔性老化過程為一複雜機制，牽涉到組織、器官間的代謝，以及交互的調節作用(Nooden,1980;Thomas and Stoddart,1980)。其中根部和地上部之間，即存在有許多互有關連的影響(Kuroyanagi and Paulsen,1988)。由於老化過程是一由內在因子與環境因子所共同誘發的過程(Thompson,1988)。所以，小白菜老化現象的出現，有可能即為外界因子(高根溫)所誘發。

老化的過程中，膜上固醇類/磷質的比值上升，無疑的是膜流動性下降的主要原因之一(Shinitzky,1984)。而膜蛋白質(membrane proteins)的功能，被認為對膜上脂質的流動性敏感(Quinn and Williams,1978)。因此，老化時細胞膜脂質流動性的改變，可能就造成膜上酵素及受體(receptor)功能的退化。而 Thompson(1988)即認為膜的退化(deterioration)，為老化過程中的早期及基礎特徵。另外，細胞膜結構物脂質的改變和膜的退化關係密切，已有許多的證據證明老化期間，free radical 誘發的脂質過氧化作用，和膜的退化關係十分密切(Thompson,1988)。而此一連串的反應(chain reaction)所產生的複雜 reactive carbonyl compounds(Lillard and Day,1964)，其中之一即為 MDA。藉由測量 MDA，能估算不同系統中，脂質過氧化的相關程度(Bidlack and Tappel,1973)。Meir et al.(1992)，即認為 MDA 已被廣泛而且成功的利用，作為老化現象一個正相關標識(Pauls and Thompson, 1980; Dhindsa, 1982; Kar, 1986)。因此在表二中，MDA 含量的上升，應該就可作為是地上部可能呈現老化現象的輔證之一。

在葉片老化期間，有相當數量的蛋白質含量下降、改變，然而過氧化酵素並沒有因此轉換(turnover) (Kar and Mishra,1976)，並且活性在老化期間有所上升(Ford and Simon,1972;Kar and Mishra,1976;Patra and Mishra,1979)。而在正常老化的情形下，植物除過氧化酵素活性的提高之外，也會合成新的過氧化酵素(Lewington et al.,1967)。Abelesetal.(1988)也發現利用乙烯誘導胡瓜子葉的老化，子葉會合成新的 33-kD 及 60-kD 的過氧化酵素，甚至認為在乙烯誘導的

老化反應中，葫蘆科植物合成新的過氧化同功異構酵素(oxidase isoenzyme)是一種普遍的反應(Abeles et al.,1989)。

過氧化酵素(EC1.11.1.7)雖已被許多學者研究，但是其生理功能則仍只限於部份了解(Gaspar et al.,1982)。在老化期間，有學者認為過氧化酵素活性的上升，和葉綠素含量的下降有關，並且是過氧化酵素促進葉綠素的降解(Matile,1980;Yamauch and Minamide,1985;Yamauchi and Watada,1991)。另外也有其他學者認為老化期間，過氧化酵素可能是一種一般性的氧化酵素(general oxidase)，或是扮演一種掃除者(scavengers)的角色(Abeles et al.,1988)。Kuroda et al.(1991)即認為過氧化酵素在蘋果癒傷組織冷馴化中，參與過氧化物掃除系統(peroxide-scavenging system)，清除過氧化物，並使得癒傷組織得以在未馴化時致死的低溫下存活。同樣在老化期間，可以預期的是產生過氧化物質(Thompson,1988)，或許過氧化酵素活性的上升，即是為了掃除過多的過氧化物以避免毒害的發生。然而不論如何，在老化期間過氧化酵素活性的提升是毋庸置疑的。因此，在小白菜高根溫環境下，葉片過氧化酵素活性的上升，也可能是由於老化所誘導的。

植物對老化的反應中，可溶性蛋白質含量的下降已被證實(Feller et al., 1977; Feller, 1979; Friedrich and Huffaker, 1980; Cheng and Kao,1984)。其中可溶性蛋白質含量的下降，約有 80% 是來自於 Rubisco 蛋白質的分解(Friedrich and Huffaker,1980)。蛋白質含量減少的原因，可能是在於葉片本身老化時，合成蛋白質能力的下降(Hardwick et al.,1968)，或者是由於葉片蛋白質分解酵素作用的結果(Drivdahl and Thimann, 1978; Martin and Thimann, 1972; Dungey and Davies, 1982)，不過也有可能是以上二個原因共同作用的結果。Peoples and Dalling (1988)指出，老化過程中，蛋白質（可溶性與不可溶性）、核酸以及其他含氮化合物會被分解，產物向外運移出胞器。而 Kar and Feierabend (1984)也報告葉片老化時，有擔任分解主要大分子（如核酸、蛋白質、色素）工作的特殊酵素活性的上升，而分解的產物則運移到年輕葉片或儲藏器官之中(Thimann,1980;Thomas and Stoddard,1980)。

而伴隨蛋白質分解出現的，是胺基酸含量的增加，並且其中大部份的胺基酸會被進一步代謝轉換成為麩胺醯胺(glutamine)及天門冬胺醯胺(asparagine)，其原因在於麩胺醯胺以及天門冬胺醯胺為主要的運移型式(Barash et al., 1974; Maliki, 1982)。表四、表五中，可以發現高根溫降低了葉片全可溶性蛋白質的含量，以及增加游離胺基酸的含量，但在 B 品系中，全可溶性蛋白質含量雖有下降，但和 25℃，30℃ 根溫處理者差異不顯著。關於這點，可能是由於 B 品系在高根溫的長時間處理後，本身由於馴化能力較高，致使 B 品系已進入馴化後的階段，而開始有生理表現上的差異。張(1990)指出，高度耐熱品系菜豆在馴化後可溶性蛋白質含量增加最多，並認為馴化期間蛋白質在量的改變和耐熱性的增加有關。羅(1989)也指出新蛋白質於熱馴化後被誘導合成。雖然張、羅的實驗處理為氣溫，但由此亦可得知熱馴化能力對植物蛋白質合成能力的影響。而高根溫既能影響小白菜地上部蛋白質的合成能力，則小白菜對高根溫的熱馴化能力應亦可表現在蛋白質合成能力這一方面。35℃ 處理 T 品系，蛋白質合成量有明顯的降低，而 B 品系則沒有明顯變化，或許可視之為 B 品系在高根溫下擁有較良好的

蛋白質的合成能力，解釋為有較高的耐熱性，則和張氏的研究結果相符合。而再和游離胺基酸含量的變化相比較（表五），則可認為是 B 品系蛋白質含量的增加，應該是由於合成了新的蛋白質所致，此亦符合羅(1989)的結果。

高根溫降低了小白菜 T、B 品系的葉片水勢，但差異不明顯，同樣對氣孔導度的影響也不明顯（表七）。此結果和一些學者研究結果相類似，認為高根溫環境下，葉片水勢沒有變化(BassiriRad,1991;Radin,1990)，蒸散作用亦不受影響(Foster et al.,1991;Radin,1990)。但是在另一些學者的研究中，卻有相反的結果。如 Barr and Pellett(1972)即發現高根溫的處理會降低木樨科等木本植物的水份利用，Gur et al.(1972;1976)也發現蘋果樹的根溫處理會增加葉片對水蒸氣逸散的阻力。另外，Grave et al.(1989)指出根溫的增加和水勢的減少呈線性關係。Newman and Davies(1988)也有根溫處理後，蒸散量及氣孔導度有相較 25℃ 根溫者下降數倍的報告。

植物的水份利用，大抵是由根部吸水開始，而根部外界到木質部間的放射狀水份運送徑路，為水份吸收時最大的阻力來源，在徑路上的細胞膜，則可能是最主要的障礙(Kramer,1983;Markhart et al.,1979;Oosterhuis,1983)。在高溫下，細胞膜脂質變的較易流動(Quinn,1981)，因此，高根溫最直接而且立刻的反應是增加了根的通透性(Brouwer,1965)。而若高根溫持續的時間過久，則可能導致木質部的阻塞(Kramer,1933)，或是木質部組成細胞的數目與大小有所不同，使得地上部和根之間的水份縱向運輸阻力因此而改變(Oosterhuis,1983)。

高根溫對植物水份利用影響的報告，實屬不多，並且呈現分歧的現象。上述的假說，較能共通解釋部份的研究結果，如 Newman and Davies(1988)所觀察到的葉片在高根溫下出現的水浸狀(water-soaking)現象，以及 Newman and Davies(1988)、Bolger et al.(1992)發現的高水力導度(hydraulic conductivity)現象。然而值得注意的是，高根溫降低水份利用的報告中，研究材料皆以木本植物為對象，而以非木本植物研究的報告，則是高根溫對水份利用、甚至膨壓都沒有影響(BassiriRed et al.,1991)。因此，是否植物種類的不同，而引起上述研究結果的差異則不得而知。在小白菜的研究中所發現的結果（表三），則可能是因為小白菜本身屬葉菜類，外觀上並沒有明顯存在的莖部，而且植株地上部飽含水份，或許因之降低了高根溫對水份利用的影響，而使水勢的差異變的不明顯。至於氣孔導度的變化，則可能是因為高根溫處理者，葉溫平均皆較 25℃ 處理者高 1 至 1.5℃（數據未公布），為平衡葉溫因此出現氣孔較為開張的現象。

至於高根溫對小白菜無機營養之影響部份，在氮素含量方面，有學者指出高根溫會減少地上部氮素的含量(Yelle et al.,1987)，而也有學者認為高根溫會增加地上部氮的含量，並認為因此而刺激營養生長、抑制開花(Gosselin and Trudel,1986)。最近的報告則指出隨根溫的提高，海桐花植株地上部及地下部氮含量皆隨之下降，並且在高根溫環境下，多加施肥亦無多大的幫助，顯示出高根溫對植物生長的抑制應該不是由缺氮所引起的(Yeager et al.,1991)。在小白菜的實驗結果（表四、五）顯示，高根溫降低了地上部氮元素的含量，並且是隨根溫的上升

而下降，此部份和 Yeager et al. (1991)的結果相類似。另外，在磷、鉀等大量元素的含量方面，實驗結果皆顯示高根溫的處理，雖然不是差異顯著，但都是減少了地上部營養元素的含量。此結果和某些學者的報告相類似，但也和一些學者的觀察結果相反。

事實上，植株地上部營養元素含量的影響因子十分的廣泛，諸如根部的吸收能力、根部組織中對離子運移能力或阻力的大小、木質部的流速（此又牽涉到根壓的大小及植株不同組織間水勢的梯度）、地上部的生長量等等。而在高根溫對地上部營養狀況影響的諸多報告中，結果並不完全一致，而對其整體影響的原因探討亦付之闕如。而在小白菜的根溫實驗中，高根溫對地上部營養狀況的影響，則似乎有可能是老化情形發生後所表現出來的結果。Marschner 於 1986 年的專論中提到，植株的老化葉片會增加其向外運移的篩管中礦物元素的含量。Peoples and Dalling(1988)也指出在老葉中，含氮化合物會被分解並向外運移。而在實驗處理中觀察到在處理第二週後，T、B 品系的根部基部皆有開始生成對高溫馴化之新根的趨勢，因此，在根溫處理第二週進行採樣、並且地上部葉片有可能老化的情況之下，就有可能是地上部正將這些生成新根所需的大量元素，往根部運移，而出現有所減少或稍微減少的現象；而微量元素則有可能是根部自外界水耕液中即可獲得所需的數量，因此出現和大量元素有所歧異的現象。當然，此一推測必需要有進一步的研究與探討，方能獲得證明。

二、高根溫影響小白菜地上生長部可能原因之探討

在小白菜的實驗中，可以發現到地上部生理的改變中，高根溫並沒有造成地上部水勢及氣孔導度上的明顯改變，並且由水勢的結果亦可發現地上部並不在缺水逆境之下，氣孔導度的數據也顯示氣孔並非是大幅度關閉，達到會造成生理作用受影響的程度，因此水份所造成的影響可能性不大。而在營養狀況方面，雖然元素含量有所下降，但是大多都是差異不明顯，而且若考慮含量下降的程度，即可發現下降的程度似乎不足以引起地上部如此強烈的抑制作用，另外在實驗過程中也未發現植株地上部有元素缺乏的病症出現，因此，營養狀況的變化可能是高根溫影響地上部後表現的結果，而不是原因。而在前述的討論之中，提及地上部出現的老化現象，雖然實驗中缺乏直接有力的證據證明老化的存在，但是由以下的觀點推測，似乎老化的現象是存在的。因為實驗是利用生長箱及水浴機進行環境的控制，並且在過程中皆有人為的監控，另外各個根溫的處理皆是同一時間在同一環境之下進行，所以除高根溫外會對實驗結果有所影響的其它環境因素可能性已被降低。而在實驗結果方面，有 MDA 含量的上升、全可溶性蛋白質及游離胺基酸的改變、過氧化酵素活性的上升，等數據結果，這些都共同指向有老化發生存在。因此，錯誤發生的可能已經較利用單一結果來證明老化的情形降低許多。所以，老化是很有可能存在的，並且地上部生長受抑制的現象，是老化引起的各種生理改變所共同表現的結果。另外因為實驗環境的控制，我們可以認為此老化是因為高根溫所引起的。至於高根溫如何誘導地上部老化，很值得作進一步的探討。

參考文獻

- 1.張玉紅 1990 菜豆熱馴化與耐熱性之生理研究國立中興大學園藝學研究所碩士論文。

- 2.羅意珊 1989 熱馴化對菜豆耐熱性及蛋白質合成之影響國立中興大學園藝學研究所碩士論文。
- 3.Abeles, F.B., C.L. Biles, and L.J. Dunn. 1989 Hormonal regulation and distribution of peroxidases isoenzymes in the cucurbitaceae. *Plant Physiol.* 91:1609-1612.
- 4.Abeles, F.B., L.J. Dunn, P. Morgens, A. Callahan, R.E. Dinterman, and J. Schmidt. 1988. Induction of 33-kD and 60-kD peroxidases during ethylene-induced senescence of cucumber cotyledons. *Plant Physiol.* 87:609-615.
- 5.Barash, I., T. Sadon, and H. Mor. 1974. Relationship of glutamate dehydrogenase levels to free amino acids, amides and ammonia in excised oat leaves. *Plant Cell Physiol.* 15:563-566.
- 6.Barr, W. and H. Pellett. 1972. Effect of soil temperature on growth and development of some woody plants. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 97(5):632-635.
- 7.BassiriRad, H., J.W. Radin, and K. Matsuda. 1991. Temperature-dependent water and ion transport properties of barely and aorghum roots. I. Relationship to leaf growth. *Plant Physiol.* 97:426-432.
- 8.Bidlack, W.R. and A.L. Tappel. 1973. Fluorescent products of phospholipids during lipid peroxidation. *Lipids.* 8:203-206.
- 9.Bolger, T.P., D.R. Vpchurch, and B.L. McMichael. 1992. Temperature effects on cotton root hydraulic conductance. *Env. and Exp. Bot.* 32(1):49-54.
- 10.Brouwer, R. 1965. Water movement across the roots. In *The State and Movement of Water in Living Organisms*. S. E. B. Symposia XIX, pp.131-149. Cambridge Univ. Press. (Cited in Gur et al.,1972)
- 11.von Caemmerer, S. and R.S. Farguhar. 1981. Some relationship between the biochemistry of photosynthesis and gas exchange of leaves. *Planta.* 153:376-387.
- 12.Cheng, S.H. and C.H. Kao. 1984. The role of proteolytic enzyme in protein degradation during senescence of rice leaves. *Physiol. Plant.* 62:231-237.
- 13.Dhindsa, R.S. 1982. Inhibition of protein synthesis by products of lipid peroxidation. *Phytochemistry.* 21:309-313.
- 14.Drivdahl, R.H. and K.V. Thimann. 1978. Proteases of senescing oat leaves. II. Reaction to substrates and inhibitors. *Plant Physiol.* 61:501-505.
- 15.Dungey, N.O. and D.D. Davies. 1982. Protein turnover in isolated barley leaf segments and the effects of stress. *J. Exp. Bot.* 33(132):12-20.
- 16.Feller, U.K. 1979. Nitrogen mobilization and proteolytic activities in germinating and maturing bush bean (*Phaseolus vulgaris*L.) *Z. Pflanzenphysiol.* 95:413-422.
- 17.Feller, U.K., T.T. Soong, and R.H. Hageman. 1977. Leaf proteolytic activities and senescence during grain development of field-grown corn.(*Zea Mays*L.) *Plant Physiol.* 59:290-294.

18. Ford, T.W. and E.W. Simon. 1972. Peroxidase and glucose-6-phosphate dehydrogenase levels in cotyledons of *Cucumis sativa* L. *J. Exp. Bot.* 23:423-431.
19. Foster, W.J., D.L. Ingram, and T.A. Nell. 1991. Photosynthesis and root respiration in *Ilex crenata* 'Rotundifolia' at supraoptimal root-zone temperatures. *HortScience.* 26(5):535-537.
20. Friedrich, J.W. and R.C. Huffaker. 1980. Photosynthesis, leaf resistances and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase degradation in senescing barley leaves. *Plant Physiol.* 65:1103-1107.
21. Gaspar, T., C. Penel, T. Thrope, and H. Greppin. 1982. Peroxidase, a Survey of Their Biochemical and Physiological Roles in Higher Plants. University of Geneva Press, Geneva, Switzerland. (Cited in Abeles et al., 1988)
22. Gosselin, A. and M.J. Trudel. 1986. Root-zone temperature effects on pepper. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 111(2):220-224.
23. Graves, W.R., M.N. Dana, and R.J. Joly. 1989. Root-zone temperature affects water status and growth of red maple. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 114(3):406-410.
24. Gur, A., B. Bravdo, and J. Hepner. 1976. The influence of root temperature on apple tree. III. The effect on photosynthesis and water balance. *J. Hort. Sci.* 51:203-210.
25. Gur, A. B. Bravdo, and Y. Mizrahi. 1972. Physiological responses of apple trees to supraoptimal root temperature. *Physiol. Plant.* 27:130-138.
26. Hardwick, K., M. Wood, and H.W. Woolhouse. 1968. Photosynthesis and respiration in relation to leaf age in *Perilla frutescens* L. *Britt. New Phytol.* 67:79-86.
27. Heath, R.L. and L. Packer. 1968. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Arch. Biochem. Biophys.* 125:189-198.
28. Kar, M. 1986. The effect of photoperiod on chlorophyll loss and lipid peroxidation in excised senescing rice leaves. *J. Plant Physiol.* 123:389-393.
29. Kar, M. and J. Feierabend. 1984. Changes in the activities of enzymes involved in amino acid metabolism during the senescence of detached wheat leaves. *Physiol. Plant.* 62:39-44.
30. Kar, M. and D. Mishra. 1976. Catalase, peroxidase and polyphenoloxidase activities during rice leaf senescence. *Plant Physiol.* 57:315-319.
31. Kramer, P.J. 1933. The intake of water through dead root systems and its relation to the problem of absorption by transpiring plants. *Amer. J. Bot.* 20:481-492.
32. Kramer, P.J. 1983. *Water Relations of Plants.* Academic Press, New York.
33. Kuroda, H., S. Sagisaka, M. Asada, and K. Chiba. 1991. Peroxide-scavenging systems during cold acclimation of apple callus in culture. *Plant Cell Physiol.* 32(5):635-641.
34. Kuroyanagi, T. and G.M. Paulsen. 1988. Mediation of high-temperature injury by roots and shoots during reproductive growth of wheat. *Plant, Cell and Environment.* 11:517-523.

35. Lewington, R.J., M. Talbot, and E.W. Simon. 1967. The yellowing of attached and detached cucumber cotyledons. *J. Exp. Bot.* 56:526-534.
36. Lillard, D.A. and E.A. Day. 1964. Degradation of monocarbonyls from autoxidizing lipids. *J. Amer. Oil Chem. Soc.* 41:549-554.
37. Lowry, D.H., N.J. Rosebrough, A.L. Farr, and R.J. Randall. 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.* 193:265-275.
38. Maliki, N.S.A. 1982. Senescence in detached oat leaves. I. Changes in free amino acid levels. *Plant Cell Physiol.* 23:49-57.
39. Markhart, A.H., III, E.L. Fiscus, A.W. Naylor, and P.J. Kramer. 1979. Effect of temperature on water and ion transport in soybean and broccoli systems. *Plant Physiol.* 64:83-87.
40. Matile, P. 1980. Catabolism of chlorophyll: involvement of peroxidase? *Z. pflanzenphysiol.* 99:475-478.
41. Marschner, H. 1986. *Mineral Nutrition in Higher Plants*. Academic Press, Orlando, FL, USA.
42. Martin, C. and K.V. Thimann. 1972. The role of protein synthesis in the senescence of leaves. I. The formation of protease. *Plant Physiol.* 49:64-71.
43. Meir, S., S. Philosoph-Hadas, and N. Aharoni. 1992. Ethylene-increased accumulation of fluorescent lipid-peroxidation products detected during senescence of parsley by a newly developed method. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 117(1):128-132.
44. Newman, S.E. and F.T. Davies, Jr. 1988. High root-zone temperatures, mycorrhizal fungi, water relations, and root hydraulic conductivity of container-grown woody plants. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 113(1):138-146.
45. Nood'en, L.D. 1980. Senescence in the whole plant. In *Senescence in Plants*, ed, K.V. Thimann pp.220-258. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.
46. Oosterhuis, D.M. 1983. Resistances to water flow through the soil-plant system S. Afr. *J. Sci.* 79:459-465. (Cited in Graves et al., 1989)
47. Patra, H.K. and D. Mishra. 1979. Pyrophosphatase, peroxidase and polyphenoloxidase activities during leaf development and senescence. *Plant Physiol.* 63:318-323.
48. Pauls, K.P. and J.E. Thompson. 1980. In vitro simulation of senescence-related membrane damage by ozone-induced peroxidation. *Nature.* 283:504-506.
49. Peoples, M.B. and M.J. Dalling. 1988. The interplay between proteolysis and amino acid metabolism during senescence and nitrogen reallocation. In *Senescence and Aging in Plants*, ed, L.D. Nood'en and A.C. Leopold pp.181-217. Academic Press, USA.
50. Quinn, P.J. 1981. The fluidity of cell membranes and its regulation. *Prog. Biophys. Mol. Biol.* 38:1-104.

51. Quinn, P.J. and W.P. Williams. 1978. Plant lipids and their role in membrane function. *Prog. Biophys. Mol. Biol.* 24:109-173.
52. Radin, J.W. 1990. Responses of transpiration and hydraulic conductance to root temperature in nitrogen- and phosphorus- deficient cotton seedlings. *Plant Physiol.* 92:855-857.
53. Rosen, H. 1957. A modified ninhydrin colorimetric analysis for amino acids. *Arch. Biochem. Biophys.* 67:10-15.
54. Shinitzky, M. 1984. Membrane fluidity and cellular functions. In *Physiology of Membrane Fluidity*, ed. M. Shinitzky. vol 1, pp.1-52. CRC Press, Boca Raton, Florida.
55. Thimann, K.V. 1980. The senescence of leaves. In *Senescence in Plants*, ed. K.V. Thimann. pp.85-115. CRC Press, Boca Raton, Florida.
56. Thomas, H. and J.L. Stoddart. 1980. Leaf senescence. *Annu. Rev. Plant. Physiol.* 31:83-111.
57. Thompson, J.E. 1988. The molecular basis for membrane deterioration during senescence. In *Senescence and Aging in Plants*, ed. L.D. Nood'een and A.C. Leopold. pp.51-83. Academic Press, USA.
58. Yamauchi, N. and T. Minamide. 1985. Chlorophyll degradation by peroxidase in parsley leaves. *J. Japan Soc. Hort. Sci.* 54:265-271.
59. Yamauchi, N. and A.E. Watada. 1991. Regulated chlorophyll degradation in spinach leaves during storage. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 116(1):58-62.
60. Yeager, T.H., R.H. Harrison, and D.L. Ingram. 1991. 'Rotundifolia' holly growth and nitrogen accumulation influenced by supraoptimal root-zone temperatures. *HortScience.* 26(11):1387-1388.
61. Yelle, S., A. Gosselin, and M.J. Trudel. 1987. Effect of atmospheric CO₂ concentration and root-zone temperature on growth, mineral nutrition, and nitrate reductase activity of greenhouse tomato. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 112(6):1036-1040.