

乾旱下落花生品種間耐熱性之差異

黃 明 得

台灣省高雄區農業改良場研究員

摘 要

超過作物生育最適溫度之高溫常可導致作物之生育受阻、產量減少等，而作物耐熱性之大小可以葉片細胞膜熱安定性之大小來表示。本試驗以 Florunner、OK - FH - 13、OK - FH - 14、Comet 及 Pronto 等 5 品種參試，採用裂區設計，以灌溉及不灌溉（即乾旱狀態）為主區，以品種為副區，進行試驗。於播種後 54、75 及 96 天，分別選取落花生主莖上第一完全展開葉（分加熱處理與未加熱處理者），供測定其葉片電導度，以計算其葉片細胞膜受損率，藉以比較品種間耐熱性之差異。此外，也探討葉片細胞膜受損率與葉水份狀態介量、葉面溫度及葉溫差等關係。

由 1983 年試驗結果知，播種後 75 天時落花生葉細胞膜之受損率達最高。Virginia 型品種之受損率自播後 75 天即減低，而 Spanish 型品種則受損率仍相同；1984 年播種後 54 天時處理間之受損率即有顯著差異，且 Virginia 型品種在乾旱下之受損率較灌溉處理者為低，顯示 Virginia 型品種對於高溫具有適應之能力。在播後 75 天時 Pronto 品種在乾旱下，其受損率顯著較其他品種高。此種在乾旱下品種間葉細胞膜受損率之差異，及落花生經熱害後具有適應之情形，皆可供為改進落花生耐熱性之參考。此外，於 1983 年試驗中發現葉細胞膜受損率與播種後 54 天之葉面溫度、葉面與大氣溫度差；乾旱下播種後 54 及 75 天之氣孔阻抗、相對水份含量等皆有極顯著之迴歸關係，可供栽培上之參考。

前 言

在作物環境逆境（Stress）中，乾旱及高溫是顯著影響作物生長、發育及產量之二大主因。高溫及乾旱二者常伴隨而生，雖然高溫對作物為害之效果常與旱害效果相混雜，但是許多之研究已證實較作物生育最適溫為高之高溫，對作物之許多生理作用，如光合作用、光呼吸作用、暗呼吸作用、固氮作用、酵素反應、擴散作用及蒸散作用等皆有不良之影響（Levitt, 1980 a；MeDaniel, 1982；Eastin et al., 1983），因而影響到大豆（Mederki, 1983；Bouslama and Schapaugh, 1984）、玉米（Shaw, 1983）

、蜀黍 (Sullivan and Ross, 1977)、小麥 (Blum and Ebercon, 1981)、禾草類 (Minner et al., 1983) 及豇豆 (Warrag and Hall, 1983) 等主要作物之生育及產量。上述研究指出，高溫影響作物之許多生理反應，進而影響作物產量與品質，且品種間之耐熱性有差異存在。

在落花生方面，溫度對落花生之影響甚為複雜，此乃因落花生在營養生長及生殖分化 (開花、結莢、莢果形成、籽粒充實) 時期，其最適溫度不同所致。Ketring (1984) 指出落花生營養生長期之最適溫度為 25 ~ 30°C；生殖分化期最適溫度可能與營養生長期相近或低些 (約 20 ~ 25°C)。此外，其比較環境資料，尤其是溫度，指出 1980 年之平均溫度較之 1979 及 1981 年平均高出 5°C，加上落花生在 35°C 高溫之期間生長，可能是導致當年落花生減產 40 ~ 50 % 之主因之一。Ketring (1984) 也發現 35°C 之高溫對落花生之葉面積、莖伸長、每株莢數及成熟莢重之增加皆有抑制效果。

植株受高溫為害程度，可採用葉片細胞膜電解質漏出 (electrolyte leakage) 程度表示之 (Raison et al., 1980 ; Levitt, 1980 a ; McDaniel, 1982)。因此，以葉片細胞膜熱安定度之大小 (thermostability) 來表示作物耐熱性之大小的方法，曾被應用於蜀黍 (Sullivan and Ross, 1979) 及大豆 (Martineau et al., 1979 ; Bou-slama and Schapaugh, 1984) 方面，但在落花生方面之研究尚不多見。此外，有關落花生葉片水分狀態介量 (Water status Parameters)，如氣孔阻抗、相對水分含量、水分潛勢、滲透潛勢、膨壓、葉面溫度及葉面與大氣之溫差等，與葉片細胞膜熱安定度之關係研究也甚少，有待加以探討。

因此，本試驗之目的，旨在於灌溉與無灌溉 (即乾旱) 之情形下，在不同生育期中，探討落花生品種間葉片細胞膜熱安定性 (以葉細胞膜受損率表示) 之大小及其與葉片水分狀態介量、葉溫間之迴歸關係，以明瞭落花生品種在不同生育期及不同水份情形下耐熱性之差異，及其受葉片水分狀態介量、葉溫等影響之程度，供落花生品種改良及栽培上之參考。

材料與方法

本試驗以 Virginia 型之 Florunner、OK-FH-13、OK-FH-14 及 Spanish 型之 Comet、Pronto 共五落花生品種參試。試驗於 1983 及 1984 年在美国奧克拉荷馬州立大學之 Perkins 農藝試驗場進行。田間採用逢機完全區集之裂區設計法，重複四次。主區分為灌溉 (每週噴灌 5 cm) 及無灌溉 (即乾旱處理) 二種；副區則為五落花生品種。每小區行長為 6.1 M，行距為 0.91 M。

於播種後 54、75 及 96 天分別進行葉細胞膜受損率 (熱安定性) 測定。自第一完全展開葉所取得之葉片，先經水洗後，分別以三號打孔器打成每堆為 10 個之小圓片 (discs) 共二份。其中一份 (10 個小圓片) 經以蒸餾水清洗後，置於試管中，加入 6 ml 之去離子水並覆以鉛箔以防熱處理時損失水份。熱處理以 50°C 之熱水浸置一小時，而對照

組（無熱處理者）則置於室溫下（Ketring, 1985），經熱處理之小圓葉片則移置於 50ml 之試管中，並加入去離子水至 25 ml 後，與對照組同時放在 5°C 之冷藏櫃內，以使電解質自小圓葉片中滲透出供電導度測定用。電導度以 Markson 電導度計（Markson Science Inc.）於 27°C 常溫下先行測定電導度初值，其後，樣品再各以鉛箔覆蓋，置於 100°C 之高壓鍋中處理 10 分鐘，以便徹底破壞葉片組織。經此處理後之樣品待冷卻後，再置於 27°C 常溫下，測定最後之電導度。細胞膜受損率之計算以下列公式為之。

$$\text{細胞膜受損率} = \left[1 - \frac{1 - (T_i / T_f)}{1 - (C_i / C_f)} \right] \times 100 \%$$

其中， T_i 及 T_f 值為經熱處理之小圓葉片之最初及最後測定之電導度； C_i 及 C_f 則為對照之小圓葉片之最初及最後測定之電導度（Martineau et al., 1979）。

此外，本試驗也分別測定葉片之氣孔阻抗（Stomatal resistance, R_s ）、相對水份含量（Relative Water Content, RWC）、水份潛勢（Water Potential, TP）、滲透潛勢（Osmotic Potential, OP）、膨壓（Turgor Potential, TP），及葉面溫度（ T_c ）、葉面與大氣溫度差（ T_d ）（僅 1983 年），供探討葉細胞膜受損率與上述葉面水分狀態介量（Water status parameters）及葉溫之關係等。

結果與討論

本試驗試驗期間之氣候條件如表 1 所示。其中，七及八月之降雨量甚少，約在 0.05 與 2.44 及 0.13 與 3.91 mm，而最高月平均氣溫為 35.6 與 37.2 及 35.6 與 36.1°C，其月平均氣溫超出 35°C 之日數，分別為 47 及 40 天。因此，依據 Ketring（1984, 1985）之理論，本試驗之落花生有受高溫為害之環境，有利於試驗之進行。

由於作物之耐熱性大小可以以其細胞膜熱安定性之大小來評估，故本試驗以測定葉細胞膜受損率來做耐熱性之指標，凡細胞膜受損率大者，即表示耐熱性較低；細胞膜受損率小者，即表示耐熱性較高。

不同之落花生品種，在不同之灌溉處理及生育期間下之細胞膜受損率，示於表 2 及表 3。

表1 試驗期間試驗地之氣候條件

月 份 Month.	降 雨 量 Rainfall(mm)	平均氣溫(Mean Air Temperature)		氣溫高於 30°C 之 日數 (No of Days > 35°C)
		最 低 (min.C)	最 高(Max.C)	
1983				
6 月 (June)	13.77	16.7	28.9	0
7 月 (July)	0.05	20.6	35.6	19
8 月 (August)	2.44	21.7	37.2	28
9 月 (Sept.)	4.88	15.6	30.6	0
1984				
6 月 (June)	10.36	18.9	32.8	0
7 月 (July)	0.13	18.3	35.6	18
8 月 (August)	3.91	18.3	36.1	22
9 月 (Sept.)	3.68	12.6	28.9	0

由表2知播種後54天，葉細胞膜之受損率在品種間及處理間之差異並未達顯著水準，然而在播種後75及96天時，品種及處理間之差異顯著。在有灌溉之情形下，Virginia型之Florunner、OK-FH-13、OK-FH-14三品種，其葉細胞膜受損率皆顯著高於Spanish型之Comet及Pronto品種；在無灌溉之乾旱狀態下，則以Comet品種之葉細胞膜受損率為最高，達79.02%。在75DAP時，Pronto品種之葉細胞受損率並不因灌溉之有無而有所差異；而其餘四品種之葉細胞膜受損率則有差異。其中，Virginia型之三品種以灌溉處理較無灌溉處理者顯著為高，而Comet則相反。在96DAP時，Virginia型品種之葉細胞膜受損率，除OK-FH-13外，仍以灌溉處理為高，而Comet仍相反；Pronto則二處理間仍無明顯之差異存在。

表 2 灌溉處理對落花生葉細胞膜受損率之影響 (1983)

品 種 Genotype	處 理 Treatment	葉 細 胞 膜 受 損 率 (%Membrane Injury)		
		播後54天 (54 DAP)	播後75天(75 DAP)	播後96天(96 DAP)
Florunner	無 灌 溉 (Rainfed)	60.54 e-j*	65.82 b-f	49.00 h-j
	灌 溉 (Irrigated)	55.23 f-j	81.68 a	64.73 c-g
OK-FH-13	無 灌 溉 (Rainfed)	57.59 f-j	58.60 f-j	54.66 f-j
	灌 溉 (Irrigated)	55.65 f-j	75.73 a-d	56.35 f-j
OK-FH-14	無 灌 溉 (Rainfed)	58.37 f-j	61.34 d-j	49.95 g-j
	灌 溉 (Irrigated)	57.30 f-j	76.92 a-c	61.01 e-j
Comet	無 灌 溉 (Rainfed)	57.23 f-j	79.02 ab	75.26 a-e
	灌 溉 (Irrigated)	47.42 j	62.82 c-j	59.74 f-j
Pronto	無 灌 溉 (Rainfed)	48.93 h-j	63.63 c-h	60.65 e-j
	灌 溉 (Irrigated)	48.12 ij	60.42 e-j	60.75 e-j

* 表中字母不同者表示其差異達 5 % 之顯著水準。

Mean values followed by different letters were significant at 5 % level as determined by Duncan's Multiple Range Test.

在播種後日數對葉細胞膜受損率之影響方面，OK-FH-13、OK-FH-14 及 Pronto 三品種在乾旱下，其葉細胞膜受損率在不同之播種後日數間，並無顯著之差異。但是，乾旱下之 Comet 及 Florunner，在播後 54 及 96 天時，葉細胞膜受損率最低，

而以播後 75 天之葉細胞膜受損率最高。即在播種後 75 天時落花生品種之葉細胞膜受損率最高，尤其是乾旱下之 Virginia 型品種及有灌溉下之 Spanish 型品種更為明顯，顯示在播種後 75 天時，若遇高溫，其葉片細胞膜較易受損，故其耐熱性也較差。其後至播種後 96 天時，各品種之葉片受損率並未顯著較播種後 75 天增高，反而有些品種如 Florunner、OK-FH-14 等有減輕之趨勢，似乎落花生品種有適應 (Acclimation) 此種高溫環境之現象，致使熱害程度未加深。此一現象可能係植物在生長期高溫狀態下，合成新的蛋白質 (如 Heat-shock Protein) 及新脂肪酸 (較長鏈之飽和脂肪酸)，而能減低細胞膜受損程度所致 (Raison et al. 1980; Levitt, 1980; McDaniel, 1982)。

1984 年試驗之結果 (表 3) 顯示，品種與處理間之葉細胞膜受損率在播種後 54 天即已呈現顯著之差異。在 54 DAP 時，乾旱下之 Florunner 品種，其受損率最低；而有灌溉下之 Florunner 及 OK-FH-13，其受損率反較乾旱下者為高。在播種後 75 天，僅有 Pronto 品種之葉細胞膜受損率因處理之不同而有所差異，即乾旱時之受損率顯著高於灌溉者；在灌溉下，各品種間葉細胞膜受損率之差異不明顯。播後 96 天時，乾旱之下 Spanish 型品種，尤其是 Pronto，其葉細胞膜受損率皆較 Virginia 型品種為高，故耐熱性也較差；灌溉下，Comet 品種之受損率則較 OK-FH-13 為高。

表 3 灌溉處理對落花生葉細胞膜受損率之影響 (1984)

品 種 Genotype	處 理 Treatment	葉 細 胞 膜 受 損 率 (% Membrane Injury)		
		播後54天(54 DAP)	播後75天(75 DAP)	播後96天(96 DAP)
Florunner	無 灌 溉 (Rainfed)	54.20 ij*	59.75 d-j	49.89 j
	灌 溉 (Irrigated)	74.22 a-c	56.50 h-j	56.95 g-j
OK-FH-13	無 灌 溉 (Rainfed)	63.26 c-i	63.00 c-i	53.55 ij
	灌 溉 (Irrigated)	75.30 ab	61.75 d-j	49.87 j
OK-FH-14	無 灌 溉 (Rainfed)	70.43 a-e	61.75 d-j	53.49 ij
	灌 溉 (Irrigated)	78.54 a	62.50 c-i	58.89 e-j
Comet	無 灌 溉 (Rainfed)	69.56 a-f	65.25 b-i	64.65 b-i
	灌 溉 (Irrigated)	69.24 a-g	55.00 ijj	65.04 b-i
Pronto	無 灌 溉 (Rainfed)	67.70 a-h	71.50 a-d	68.99 a-g
	灌 溉 (Irrigated)	64.84 a-h	57.50 f-j	58.31 e-j

* 表中字母不同者表示其差異達 5% 之顯著水準 (same as in Table 2)。

就品種間差異言，灌溉下之 Virginia 型品種，在播種後 54 天之細胞膜受損率較後期者顯著為高，此一現象與 1983 年之結果相近，即品種在高溫之逆境下，已有馴化適應之現象，故後期之受損率並未顯著增加；Spanish 型之 Pronto，其受損率在三個時期間大多相似，無顯著差異。

上述葉細胞膜受高溫為害而受損之情形，顯示落花生品種間有差異存在，且不同之生育期間，不同水份灌溉處理下，受損率也有所不同，此與 Ketring (1984, 1985) 在落花生；Matineau et al. (1979)、Bousslama 及 Schapaugh (1984) 等在大豆；Sullivan 及 Ross (1979) 在蜀黍方面之研究結論一致，皆認為耐熱性為品種之特性，且不同生育期間受高溫為害程度不同。然而，本試驗結果更指出落花生受熱害後，品種具有馴化適應之現象，此點可供日後品種改良及栽培上之參考。

在乾旱無灌溉之情形下，僅有播種後 54 天之 Pronto，其 1984 年之葉細胞膜受損率顯著較 1983 年為高，其餘之品種則未有顯著之差異。在有灌溉之狀況下，播種後 54 天、75 天（除 Pronto 外）之落花生葉細胞膜受損率，因試驗年份之不同而有顯著之差異，而播種後 96 天則無。其中葉細胞膜受損率，在播種後 54 天者以 1984 年較高；播種後 75 天者以 1983 年較高，意即落花生受高溫為害的開始時期以 1984 年較早（播後 54 天即開始）；而 1983 年較晚（播後 75 天才開始），此種原因可能係由於 1983 年 7 及 8 月間降雨量較少，而超過 35°C 高溫日數較多所致。就落花生生育觀點言，播後 54 及 75 天是植株最易受逆境影響之時期，後期則影響較少。此外，本試驗結果發現落花生品種、播種後日數、灌溉三者間，在葉細胞膜受損率上有顯著之交互效應存在，此與 Ketring (1985) 在落花生方面之研究結論相近，而與 Bousslama 及 Schapaugh (1984) 在大豆上之結果不同。

經迴歸分析結果發現，1983 年播種後 54 天時，葉面溫度 (canopy temperature)、葉面與大氣溫度差 (Temperature difference between leaf and ambient air, Td) 與葉細胞膜受損率之迴歸關係存在 (表 4)。其中，在乾旱下 Td 之迴歸係數為正值，而在灌溉下為負值，二者不同，但是葉細胞膜受損率受葉面溫度及葉面與大氣溫度差之影響關係存在。此外，在 1983 年乾旱之情形下，播種後 54 及 75 天之葉細胞受損率與葉片氣孔阻抗，對水分含量間之迴歸關係也達極顯著，唯二者之相關係數因播種後日數之不同而異 (表 5)。此外，葉細胞膜受損率與其他水份狀態介量如水份潛勢、滲透潛勢、膨壓等之迴歸關係並未達顯著水準。

表4 葉細胞膜受損率葉面溫度之迴歸(播種後54天, 1983)

處埋 Treatment	常數 Constant	葉面溫度 Tc	葉溫差 Td	尺平方 R ²	復相關係數 Multiple R
無灌溉 Rainfed	737.43	-18.86	+ 5.37	0.974	0.987
灌溉 Irrigated	478.27	-11.32	- 4.04	0.970	0.985

表5 葉細胞膜受損率與葉氣孔阻抗及相對水份含量之迴歸(無灌溉, 1983)

播種後日數 D A P	常數 Constant	氣孔阻抗 Rs	相對水份含量 RWC	R平方 R ²	復相關係數 Multiple R
54	142.26	- 0.88	- 1.04	0.940	0.970
75	- 76.60	+ 0.59	+ 2.13	0.953	0.976

由以上試驗結果得知, 落花生在高溫下葉細胞膜受損率因品種、生長期間及灌溉處理之不同而異, 而高溫影響之早晚視氣候狀態影響而定。當落花生早期受高溫之高細胞膜受損率, 到生育後期時有減低之趨勢, 顯示落花生具有適應高溫熱害之能力。此外, 落花生生育初期(播種後54天), 其葉細胞膜因受高溫而受損之情況與葉面溫度及葉面溫度與大氣溫度差有極顯著之迴歸關係存在; 而乾旱下, 播種後54及75天之落花生葉細胞受損率也受氣孔阻抗、相對水份含量之影響。此等研究之結果, 可供落花生耐熱性品種改良及栽培上之參考。

參考文獻

1. Blum, A., and A. Ebercon. 1981. Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat. *Crop Sci.* 21: 43–47.
2. Bouslama, M., and W. T. Schapaugh, Jr. 1984. Stress tolerance in soybeans. I. Evaluation of three screening techniques for heat and drought tolerance. *Crop Sci.* 24: 933–937.
3. Eastin, J. D., R. M. Castleberry, T. J. Gerik, J. H. Hultquist, V. Mahalakshmi V. B. Ogunlela, and J. R. Rice. 1983. Physiological aspects of high temperature and water stress. pp. 91–112. In C.D. Raper and P. J. Kramer (eds.) *Crop reaction to water and temperature stress in humid, temperate climates.* Westview Press. CO, USA.
4. Ketring, D. L. 1984. Temperature effects on vegetative and reproductive development of peanut. *Crop Sci.* 24: 877–882.
5. Ketring, D. L. 1985. Evaluation of peanut genotypes for membrane thermostability. *Peanut Sci.* 12: 28–32.
6. Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. Vol. I. Academic Press. NY, USA.
7. Marshall, H. G. 1982. Breeding for tolerance to heat and cold. pp. 41–70. In M. N. Christiansen and C. F. Lewis (eds.) *Breeding plants for less favorable environments.* John Wiley and Sons. NY, USA.
8. Martineau, T. R., J. E. Specht, J. H. Williams, and C. Y. Sullivan. 1979. Temperature tolerance in soybean. I. Evaluation of a technique for assessing cellular membrane thermostability. *Crop Sci.* 19: 75–78.
9. McDaniel, R. G. 1982. The physiology of temperature effects on plants. pp. 13–46. In M. N. Christiansen and C. F. Lewis (eds.) *Breeding plants for less favorable environments.* John Wiley and Sons. NY, USA.
10. Mederki, H. J. 1983. Effects of water and temperature stress on soybean plant growth and yield in humid, temperate climates. pp. 35–48. In C. D. Raper and P. J. Kramer (eds.) *Crop reaction to water and temperate climates.* Westview Press. CO., USA.
11. Minner, D. D., P. H. Dernoden, D. J. Wehner, and M. S. McIntosh. 1983. Heat tolerance screening of field-grown cultivars of Kentucky bluegrass and perennial ryegrass. *Crop Sci.* 75: 772–775.
12. Raison, J. K., J. A. Berry, P. A. Armond, and C. S. Pike. 1980. Membrane properties in relation to the adaptation of plants to temperature stress. pp. 261–273. In N. C. Turner and P. J. Kramer (eds.) *Adaptation of plants to water and high temperature stress.* John Wiley and Sons. NY, USA.
13. Shaw, R. H. 1983. Estimates of yield reduction in corn caused by water and temperature stress. pp. 49–65. In C. D. Raper and P. J. Kramer (eds.) *Crop reactions to water and temperature stresses in humid, temperate climates.* Westview Press. CO, USA.
14. Sullivan, C. Y., and W. M. Ross. 1979. Selecting for drought and heat resistance in grain sorghum.

pp. 263–281. In H. Mussell and R. C. Staples (eds.) *Stress physiology in crop plants*. John Wiley and Sons. NY, USA.

15. Warrag, M. O. A., and A. E. Hall. 1983. Reproductive responses of cowpea to heat stress: Genotypic differences in tolerance to heat at flowering. *Crop. Sci.* 23: 1088–1092.

HEAT TOLERANCE OF PEANUT GENOTYPES UNDER RAINFED AND IRRIGATED CONDITIONS

Ming-Teh Huang

Senior Research Scientist, Kaohsiung District Agricultural Improvement
Station, Pingtung, Taiwan 90002, Republic of China.

ABSTRACT

Air temperature higher than optimum temperature during growth stages will result in the inhibition of crop growth, development and then cause yield and/or quality reduction. The ability of crop for tolerating heat stress can be measured by the membrane thermostability of leaves. Five peanut genotypes, including Florunner, OK-FH-13, OK-FH-14, Comet, and Pronto were tested by the split plot arrangement in randomized complete block design with four replications for evaluating their heat tolerance under rainfed and irrigated conditions during 1983 and 1984, respectively. Percent of leaf membrane injury, water status parameters, canopy temperature, temperature difference between leaf and ambient air were measured at 54, 75, and 96 days after planting (DAP) to study the regression relationship among them.

Results indicated that the highest membrane injury occurred at 75 DAP in 1983. After 75 DAP, the membrane injury was decreased especially for Virginia type peanut while Spanish type peanut remained the same. Significant differences in % membrane injury between irrigation treatments in 1984. Membrane injury in Virginia type peanut was lower under rainfed conditions. It appears that Virginia type peanut had high ability in heat tolerance during this stage. At 75 DAP, higher injury for Pronto under rainfed conditions was found. The acclimation of peanut genotypes for heat stress were also showed. Significant regression relationships were also showed between % membrane injury and canopy temperature and temperature difference in 1983. Under rainfed conditions, regressions between % leaf membrane injury and stomatal resistance and relative water contents at 54 and 75 DAP in 1983 were also significant. These findings might be useful in improving peanut for heat tolerance in the future.

