



公開

密件、不公開

執行機關(計畫)識別碼：010302Z211

行政院農業委員會農糧署九十四年度科技計畫研究報告

資訊庫編號：941715

計畫名稱：**番茄淹水耐受性之生理研究(二)(第2年/全程3年)**

(英文名稱)**The physiological study on tomato flooding tolerance (II)**

計畫編號：**94農科-1.3.2-糧-Z2(11)**

全程計畫期間：**93年1月1日至95年12月30日**

本年計畫期間：**94年1月1日至94年12月31日**

計畫主持人：**羅筱鳳**

執行機關：**私立中國文化大學**

研究報告書

一、計畫名稱：番茄淹水耐受性之生理研究(二)

The physiological study on tomato flooding tolerance (II)

二、計畫編號

國科會審議編號 9421012101010302Z225

本年度編號(中文)：94 農科-1.3.2-糧-Z2(11)

本年度編號(英文)：94AS-1.3.2-FD-Z2(11)

三、執行機關：中國文化大學園藝學系

四、計畫主持人：羅筱鳳

番茄淹水耐受性之生理研究(二)

The physiological study on tomato flooding tolerance (II)

羅筱鳳 唐順元

by

Hsiao-Feng Lo and Shun-Yuan Tang

關鍵字：番茄、淹水耐受性

Key words : tomato, flooding tolerance.

摘要：以多毛番茄 L3683 (*Lycopersicon hirsutum* Humb & Bongl)、野生小果番茄 L4422 (*L. pimpinellifolium*)、秘魯番茄 L1947 (*L. peruvianum* Mill)與番茄台南亞蔬 6 號 (TNVEG6)為試驗材料，播種後兩個月於高溫炎夏淹水 0、12、48、96 與 120 小時。根據病徵以 L3683 最耐淹水，L1947 次之，TNVEG6 最不耐淹水。L1947 生質量最小，淹水後 Fv/Fm、QN 與 LDH 活性穩定，且 ADH 活性於淹水 48 hr 最高，而淹水 8 hr 之 ADH 活性及淹水 48~96 hr 之 α -tocopherol 含量亦皆為四試材中最高。L3683 淹水期間 ADH 與 LDH 活性穩定，且淹水 8 hr 之 LDH 活性高於 L4422，但淹水 72 與 96 hr 之 Fv/Fm 值比 24 hr 降低。淹水期間 L4422 之 ADH 活性穩定， α -tocopherol 含量於淹水 48 hr 增高，但 Fv/Fm、ETR 與 NPQ 在淹水 24~96 hr 降低，淹水 120 hr 之 LDH 活性比 48 hr 降低。TNVEG6 淹水 24~96 hr 期間 Fv/Fm 下降，淹水 24 小時 ADH 活性降至最低，淹水 24~120 hr 之 LDH 活性亦比 8 hr 降低。四種試材之 Fm'、ETR、NPQ 與 Qp 皆於淹水 24 小時後下降至試驗結束，而 TNVEG6 最不耐淹水，淹水期間 Fv/Fm 下降，L1947 耐淹水，Fv/Fm 值穩定，Fv/Fm 應為一便利之高溫淹水指標。

前 言

番茄屬於茄科番茄屬，一年或多年生，草本或半草本灌木，原產南美安地斯山區，由西班牙人傳入歐洲。番茄果實營養豐富，可生食、煮食及加工，是高經濟價值的世界性蔬菜，也是台灣的重要蔬果。番茄喜愛暖和、乾燥氣候，土壤過濕及高溫易發生青枯病；土壤水份過多時，根部處於缺氧(hypoxia)或無氧(anoxia)狀態，吸收礦物營養能力受抑制，根系易腐爛，影響地上部生長，下位葉易黃化，影響產量，嚴重時甚至植株死亡。台灣夏季高溫，颱風豪雨侵襲時常帶來過多的雨水，淹水逆境使夏季番茄生產遭受極大損失。

番茄屬有兩亞屬，著色果亞屬有三亞種，綠白色果亞屬有七物種，各具許多不同特性之種源，或許可以供作番茄嫁接根砧或育種利用。目前臺灣番茄夏作及秋作品種皆不耐淹水，本計畫繼上年度(93 年)比較番茄栽培品種台南亞蔬 6 號、耐水野生小果番茄 L4422 (*L. pimpinellifolium* Mill)、具多種抗病性種源之毛番茄 *L. hirsutum* Humb & Bongl、及具耐濕與多種抗病性種源之秘魯番茄 *L. peruvianum* Mill，在淹水逆境下生長

指標(根部與地上部之鮮重及乾重、花數、花芽數、始花節間長)、生理指標(葉片氣孔導度、葉綠素含量)、及生化指標(抗氧化酵素 ascorbate peroxidase 活性與抗氧化物 ascorbate 含量)差異之後,本年度(94年)比較這四種試驗材料,在淹水逆境下生長指標(株高、根部與地上部之鮮重及乾重、葉片數、節數)、生理指標(葉片相對含水量、葉綠素螢光反應)、及生化指標(根部抗氧化物維生素E含量、無氧呼吸酵素酒精去氫酶與乳酸去氫酶活性)之差異。擬藉淹水生理研究,了解淹水逆境下生長、生理及生化指標與耐高溫淹水機制間之關係,並期自野生種番茄找到耐淹水種源,期供做番茄嫁接根砧或耐淹水育種之材料。

前人研究

番茄屬有著色果與綠白色果兩亞屬,各有許多不同特性之種源,可供番茄育種時利用(陳, 1988)。1、著色果亞屬 *Eulycopersicon* 有三亞種,(1)栽培型番茄亞種(*L. esculentum* ssp. *Cultum*):包括普通栽培番茄(Var. *vulgare*)、直立番茄(Var. *validum*)與大葉番茄(Var. *grandifolium*)。(2)半栽培型番茄亞種(*L. esculentum* ssp. *Subspontaneum*):包括長圓形番茄(Var. *elongatum*)、多室番茄(Var. *succenturiatum*)、櫻桃形番茄(Var. *cerasiforme*)、梨形番茄(Var. *pyriforme*)與李形番茄(Var. *pruniforme*)。(3)野生型番茄亞種(*L. pimpinellifolium* Mill):包括總狀番茄(Var. *racemigerum*)乾物量及糖份高、抗旱;醋栗狀番茄(Var. *eupimpinellifolium*)抗萎凋病。2、綠白色果亞屬 *Eriopersicon* (1)秘魯番茄(*L. peruvianum* Mill):抗線虫、番茄嵌紋病毒、萎凋病、晚疫病、細菌斑點病、耐濕、高維生素C及高糖度(12~13%)。(2)智利番茄(*L. chilense* Dum):抗頂葉黃化捲曲病毒病、胡瓜嵌紋病毒病。(3)多毛番茄(*L. hirsutum* Humb & Bongl):抗胡瓜嵌紋病毒病、抗頂葉黃化捲曲病毒病、馬鈴薯Y型病毒病、番茄嵌紋病毒病,線虫、晚疫病、多果色。(4)潘內力番茄(*L. pennellii* Rick):抗番茄夜蛾、具高糖度。(5)契斯曼番茄(*L. cheesmanii* Riley)。(6) *L. chmielewski*。(7) *L. parviflorum*。

番茄地上莖葉茂盛,水分蒸散大,需要大量水分;但若土壤水分過多,根系易腐爛,下葉易黃化。結果期至盛果期為果實發育及肥大階段需水亦多,但土壤忽乾忽濕易致果頂腐爛及裂果。高溫下植株易罹患土壤病害青枯病,而淹水益加重青枯病害,產量嚴重損失(陳, 1998)。

淹水逆境造成土壤低氧或無氧狀態,植物氣孔關閉,葉片黃化(Webb and Fletcher, 1996)。淹水降低番茄氣孔導度,抑制根部與枝條的生長;氣孔關閉是向日葵淹水時光合效率降低的主要因素,氣孔關閉亦造成氧化逆境(Schwanz et al., 1996)。淹水使地下部器官如根、地下莖缺氧,有氧呼吸、電子傳遞降低,產生的能量減少,進而根部的導水力減弱,植物體內可利用的水分減少,根部對礦物營養的吸收能力亦受抑制,光合作用速率迅速降低,影響地上部生長,產量受影響。

番茄生長受淹水逆境的改變包括偏上生長、形成通氣組織與不定根、莖基部肥大、根部生長速率降低、地上部生長速率降低、凋萎、氣孔關閉、莖部生長受抑制、葉片黃

化變厚且小、葉片結構變緊密、角質層與細胞壁變厚、葉片壞疽、老化、脫落；常見的生理改變有：蒸散作用減少、氣孔傳導度下降、光合作用下降、呼吸作用下降、葉綠素分解、無機養分吸收能力下降、葉片澱粉累積、光合產物運移受阻等(朱, 1995; Kozlowski, 1984)。

當植物在逆境下，ROS 增加，造成細胞之氧化傷害(Zhang & Kirkham, 1996)。植物若能於逆境下加強 ROS 掃除系統，可有較強之逆境抗性，維持其生存、健康、生長及生產。抗氧化酵素活性及抗氧化物含量常被當做抗逆境指標(Tausz *et al*, 1997; Cho & Park, 2000)；高等植物之抗氧化系統(antioxidative system)可清除 ROS (Allen, 1995)，如抗氧化物如 α -tocopherol (Yu & Rengel, 1999)。Biemelt 等人(1998)對小麥實生苗進行部分缺氧或完全缺氧處理，亦造成小麥根部抗氧化系統的活化。植物在淹水逆境下，其未淹水部位之抗氧化酵素活性與其耐淹水的能力有關。植物在低氧或無氧狀態可進行無氧呼吸以獲得少量 ATP，酒精去氫酶與乳酸去氫酶的活性可以影響無氧呼吸與所得的能量。

農委會 90~92 年經費補助本計畫之主持人，以番茄台南亞蔬 6 號、L4422 (*L. pimpinellifolium* Mill.)、及茄子屏東長茄 EG117 和番茄根砧用品系 EG203 為試驗材料，播種後 60 天於炎夏高溫淹水 0~72 hr，抗氧化酵素抗壞血酸過氧化酶(ascorbate peroxidase, APX)活性與抗壞血酸之總、氧化與還原態含量皆以 EG117 最高，EG203 次之，台南亞蔬 6 號最低。淹水處理下，EG117 具最強抗氧化系統，EG203 次之，台南亞蔬 6 號最弱；此結果符合茄子比番茄較為耐高溫淹水、L4422 比台南亞蔬 6 號耐高溫淹水、及台南亞蔬 6 號不耐高溫淹水之特性(Lin *et al*, 2003)。

本計畫去年度以野生種番茄 L3683、L4422、L1947 與台南亞蔬 6 號為試驗材料，播種後兩個月於高溫下淹水 0~120 小時。L1947 淹水 48 hr 時 APX 活性顯著增高；淹水 12~120 hr 期間氣孔導度顯著降低，且淹水 24 hr 後為四種材料中氣孔導度最低者；淹水後 12 hr 氣孔導度降低與 48 hr 之 APX 活性增高應為 L1947 較台南亞蔬 6 號耐高溫淹水的兩種機制。L3683 淹水 120 hr 比 48 hr 之氣孔導度顯著較低；L3683 於淹水 120 hr 時總 ascorbate 含量比台南亞蔬 6 號及 L1947 顯著較高；淹水 120 hr 時總 ascorbate 含量增加與氣孔導度下降應為 L3683 較台南亞蔬 6 號耐高溫淹水的兩種機制。

材料與方法

本計畫 94 年度以番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill)經濟品種台南亞蔬 6 號 (TNVEG6)、野生小果番茄 L4422 (*L. pimpinellifolium* Mill)、毛番茄 *L. hirsutum* Humb & Bongl 及秘魯番茄 *L. peruvianum* Mill 為試驗材料，在網室栽種。種植第二批材料，94 年 6 月 22 日於 72 格穴盤播種育苗，以 1/1000 之獅馬葉肥每週施肥一次。四週後定植於直徑 12.5 cm 瓦盆，以台肥 43 號每週施肥一次。定植後四週將同一重複之盆栽放置於塑膠桶，在高溫炎夏 8 月 17 日進行淹水處理 0、8、24、48、96 和 120 小時，採裂區、完全逢機設計，品種為主區，淹水時間處理為副區，3 重複，測定生長指標、葉片相對含水量與生化指標。94 年 7 月 23 日種植第二批材料，於高溫炎夏 9 月 18 日淹水處理 0、

8、24、48 和 96 小時，測定葉綠素螢光。

於各淹水時間分別調查植株性狀，包括生長指標、生理指標與生化指標。

一、生長指標：株高、根部與地上部之鮮重與乾重、始花序節位與節間長。

二、生理指標：葉片相對含水量、葉綠素螢光反應 F_v/F_m 、 F_0 、 F_m' 、 qP 、 qN 、 NPQ 。

(一)葉片相對含水量測定：採第3片葉秤鮮重後，以一次水浸泡於水中24小時，使葉片充份吸水後秤重，再置於70°C烘箱烘乾，秤其乾重。

$$\text{相對含水量} = \frac{[(\text{鮮重}-\text{乾重})/(\text{飽水重}-\text{乾重})] \times 100 \%}{}$$

(二)葉綠素螢光測定：以 Mini-PAM Fluorometer (Walz, Germany) 測定，葉片先遮光30分鐘，進行暗適應(dark-adaption)，採 Slow fluorescence induction 方式，儀器與 WINCont 軟體連線，選擇儀器內建之 light curve 模式，給予 $<0.1 \mu\text{mole/m}^2\text{s}$ 的紅色閃爍光測得 F_0 ，隨即給予 0.8 秒 $6,000 \mu\text{mole/m}^2\text{s}$ 之飽和光(saturating pulse, SP)測得 F_m 值。再給予激發光(actinic radiation, AR) 1 次 15 秒，飽和光源 $6,000 \mu\text{mole/m}^2\text{s}$ 共 3 次，每次各 0.8 秒，紀錄 F_v/F_m 、ETR、 F_0 、 F_m 、 F_0' 、 F_m' 、 Q_n 及 Q_p 。

三、生化指標：根部 α -tocopherol 含量、酒精去氫酶(alcohol dehydrogenase, ADH)與乳酸去氫酶(lactose dehydrogenase, LDH)之活性。

淹水後洗去根部介質，秤重後保存於-80°C。以液態氮研磨成均質，保存於以5 g 塑膠瓶，置於-80°C 待測。

(一) α -tocopherol 含量測定：以甲醇萃取。取0.1 g 根粉，加1 mL 甲醇(HPLC級)均勻震盪30分鐘，以1,400 rpm 於4°C 離心15分鐘，取上層有機液，以真空抽氣機抽除甲醇，測定前加300 μL 之methanol充分溶解，萃取全程以氮氣保護之。樣品置入 Thermo HPLC Autosampler vials，以 Thermo P100、Autosampler AS100 與偵檢器 UV6000 測定。HPLC 以甲醇為 mobil phase，採用 column RPC-18，flow rate 為 0.5 mL/min，恆溫箱 35°C，Detector 波長 292 nm，以甲醇配成適當濃度制定檢量線。另以 α -tocopherol 為 internal standard，亦制定檢量線。

(二) 酵素萃取：取0.1 g 根粉，加萃取液 2.5 mL/g 及 PVPP，萃取液含 100 mM HEPES-NaOH (pH 7.4)、10 mM 2-mercaptoethanol、1 mM DTT 與 12.5% glycerol。ADH 萃取時另加 0.5 mM ZnCl_2 ，LDH 則另加 10 mM MgCl_2 ，均勻混合後以 10,000 x g 於 4°C 離心 20 分鐘，取上清液置於 -20°C 待測。

1. ADH 活性分析：取上清液 0.1 mL，加反應液 0.8 mL，內含 117 mM phosphate-citric acid buffer (pH 5.5)、0.32 mM NADH 與 21.5 mM acetaldehyde。反應自加入 acetaldehyde 開始。

2. LDH 活性分析：取上清液 0.2 mL，加反應液 0.8 mL，內含 100 mM T (TEA) buffer (pH 7.0)、0.15 mM NADH、3 mM 4-methylpyrazole 與 10 mM Na-pyruvate。反應自加入 Na-pyruvate 開始。

最後以分析軟體 PC SAS V8.1 對各調查項目進行統計分析。

結 果

番茄台南亞蔬 6 號、L4422、毛番茄及秘魯番茄四種試驗材料在淹水後，外表病徵依序為上偏生長、下位葉黃化、不定根生長、萎凋；根據病徵，以 L3683 最耐淹水，L1947 次之，台南亞蔬 6 號最不耐淹水。

表 1 顯示淹水時間對地上部鮮重、Fv/Fm、ETR、Fm'、Fo、NPQ、 α -tocopherol、ADH 與 LDH 具顯著主效應，試驗材料對地上部鮮重與乾重、根鮮重、葉片數、節數、Fo、NPQ、 α -tocopherol、ADH 與 LDH 亦具顯著主效應，而地上部鮮重、Fm'、NPQ、Qp 與 ADH 顯著受淹水時間與試驗材料間之交互效應。

各項生長指標之分析結果列於表 2 至表 7。植株高度(表 2)、地上部鮮重(表 3)與地上部乾重(表 5)皆以 L1947 最小。根部鮮重以 TNVEG6 與 L1947 (表 4)最小。L4422 之葉片數(表 6)與節數(表 7)最多，而 TNVEG6 節數最少。表 8 顯示，淹水期間 L1947 之葉片相對含水量穩定，其他三種材料淹水 48 小時之葉片相對含水量皆比 24 小時為低。

生理指標之葉綠素螢光各項分析結果列於表 9 至表 15。TNVEG6 與 L4422 之 Fv/Fm 值於淹水 24~96 小時皆下降，表現其遭受到逆境，在淹水 96 小時 Fv/Fm 值以 TNVEG6 為最低(表 9)，與其最不耐淹水逆境之外觀吻合；L3683 則至淹水 72~96 小時 Fv/Fm 值才下降；而 L1947 於淹水期間 Fv/Fm 值維持穩定，亦與其最耐淹水之外觀吻合。ETR 除了 L4422 自淹水 24 小時起，其他三種試材 ETR 皆自淹水 8 小時起至 96 小時，降至趨近於 0 (表 10)。表 11 為淹水期間 Fo' 值之變化，四種材料 Fo' 值皆在淹水 8 小時下降，其中以 L4422 較高。表 12 顯示 Fm' 值除 L3683 自淹水 8 小時起，其他三種試材 Fm' 值自淹水 24 至 96 小時皆比 0 小時為低。自淹水 24 至 96 小時處理期間，四種材料 NPQ 值皆下降；L4422 並隨著淹水處理時間增加，NPQ 值更減，但是於 24~48 小時期間 L4422 之 NPQ 值仍為四材料中最高值(表 13)。表 14 顯示 L1947 之 Qn 值於淹水 96 小時期間沒有差異；TNVEG6 淹水至 72~96 小時 Qn 值下降；L3683 在淹水期間 Qn 值以淹水 24 小時為最高；L4422 之 Qn 值則於淹水至 24 小時升高，之後一再下降至 96 小時；淹水 0~48 小時期間各試材 Qn 值以 L4422 之較高。由表 15 得知，Qp 值除了 TNVEG6 在淹水 72~96 小時才下降之外，其餘試材在淹水 24~96 小時期間 Qp 值皆降低，於淹水 48~96 小時期間，L1947 之 Qp 值為試材中最高。

三項生化指標分析結果列於表 16 至表 18。L4422 之 α -tocopherol 含量在淹水 48 小時增加；TNVEG6 及 L3683 之 α -tocopherol 含量在淹水 120 小時期間沒有差異；L1947 之 α -tocopherol 含量在淹水 24 與 120 小時比 8 小時下降；在淹水 0 與 8 小時，L1947 之 α -tocopherol 含量比 L4422 為高(表 16)。表 17 顯示，L1947 之 ADH 活性在淹水 48 小時顯著升高，在淹水 8 小時 L1947 之 ADH 活性為試材中最高，於淹水 120 小時 L1947 之 ADH 活性亦比 TNVEG6 高；TNVEG6 淹水 48 小時 ADH 活性比 24 小時增加；於淹水 120 小時期間，L4422 及 L3683 之 ADH 活性沒有差異。由表 18 得知，TNVEG6 之 LDH 活性在淹水 24 與 120 小時比淹水 8 小時減少，L4422 之 LDH 活性則在淹水 48 小時比 8 小時升高，L3683 與 L1947 之 LDH 活性於淹水 120 小時期間沒有差異，在淹水 8 小時 L3683 之 LDH 活性且高於 L4422。

討 論

番茄台南亞蔬 6 號、L4422、毛番茄及秘魯番茄在淹水後，外表病徵依序為上偏生長、下位葉黃化、不定根生長、萎凋；根據病徵以 L3683 最耐淹水，L1947 次之，TNVEG6 最不耐淹水。

L1947 生質量最小，淹水期間 Fv/Fm (表 9)、Qn (表 14) 與 LDH 活性 (表 18) 穩定，各處理時間 ADH 活性 (表 17) 於淹水 48 hr 為最高，且淹水 8 hr 之 ADH 活性 (表 17) 與淹水 48~96 小時期間之 Qp 值 (表 15) 為各試材中最高，淹水 120 小時 L1947 之 ADH 活性 (表 17) 亦比 TNVEG6 高。但淹水 24~96 小時期間 NPQ 值下降 (表 13)，L1947 之 α -tocopherol 含量在淹水 24 與 120 小時比 8 小時下降 (表 16)。淹水期間 Fv/Fm (表 9)、Qn (表 14)、LDH (表 18) 與 ADH 活性 (表 17) 之表現皆顯示 L1947 之高溫淹水耐受性。

L3683 淹水期間 ADH (表 17) 與 LDH 活性 (表 18) 穩定，淹水 8 hr 之 LDH 活性且高於 L4422，但淹水 8~96 小時期間 Fm' 值 (表 12) 降低，24~96 小時期間 NPQ 值下降，淹水 72 與 96 小時之 Fv/Fm 值比 24 hr 降低 (表 9)，淹水期間 Qn 值以淹水 24 小時為最高。L3683 淹水期間 ADH (表 17) 與 LDH 活性 (表 18) 維持穩定及比 L4422 較高的 LDH 活性 (表 18) 有利於其高溫淹水耐受性。

L4422 淹水 120 小時期間 ADH 活性 (表 17) 穩定；LDH 活性在淹水 48 小時比 8 小時升高，至淹水 120 hr 又降低 (表 18)； α -tocopherol 含量在淹水 48 小時增加 (表 16)；但淹水 24~96 小時期間 Fv/Fm (表 9)、ETR (表 10) 與 NPQ 值 (表 13) 皆下降，24~48 小時 NPQ 值 (表 13) 與淹水 0~48 小時 Qn 值 (表 14) 為四材料中較高，Qn 值於淹水至 24 小時升高，之後一再下降至 96 小時。淹水 48 小時 LDH 活性 (表 18) 與 α -tocopherol 含量 (表 16) 增高，24 小時 Fv/Fm (表 9)、ETR (表 10) 與 NPQ 值 (表 13) 下降，似乎 24~48 小時是 L4422 的高溫淹水耐受時間。

TNVEG6 之 α -tocopherol 含量在淹水 120 小時期間沒有差異 (表 16)；ADH 活性 (表 17) 於淹水 24 小時降至最低，淹水 24~96 hr 期間 Fv/Fm 下降，淹水 96 小時 Fv/Fm 值為四材料中最低 (表 9)，淹水 72~96 小時 Qn (表 14) 與 Qp 值 (表 15) 下降，LDH 活性在淹水 24 與 120 小時比淹水 8 小時減少 (表 18)。淹水期間 ADH (表 17) 與 LDH 活性、Fv/Fm (表 9)、Qn (表 14) 與 Qp 值 (表 15) 降低皆顯現 TNVEG6 不耐高溫淹水之特性。

結 論

四種試材之 Fm'、ETR、NPQ 與 Qp 皆於淹水 24 小時後下降至試驗結束，而 TNVEG6 最不耐淹水，淹水期間 Fv/Fm 下降，L1947 耐淹水，Fv/Fm 值穩定，Fv/Fm 應為一便利的高溫淹水指標。淹水期間 L1947 之 Fv/Fm、Qn、LDH 與 ADH 活性表現顯示其高溫淹水耐受性；L3683 之 ADH 與 LDH 活性穩定及較高的 LDH 活性有利於其高溫淹水耐受性；LDH 活性、 α -tocopherol 含量、Fv/Fm、ETR 與 NPQ 之變化似乎表示 24~48 小時是 L4422 的高溫淹水耐受時間；ADH 與 LDH 活性、Fv/Fm、Qn 與 Qp 值降低皆顯現 TNVEG6 不耐高溫淹水之特性。

Table 1. ANOVA of flooding time, entry and interaction effect for 17 parameters.

Parameters	Plant Ht.	Top FW	Top DW	Root FW	Leaf no.	Node no.	RWC	Fv/Fm	ETR
T	0.8152NS	0.0001***	0.6813NS	0.2182NS	0.7652NS	0.8367NS	0.1584NS	0.0001***	0.0001***
E	0.2203NS	0.0004***	0.0001***	0.0001***	0.0001***	0.0001***	0.4832NS	0.2318NS	0.0718NS
T x E	0.2691NS	0.0381*	0.4633NS	0.7314NS	0.6329NS	0.6596NS	0.8962NS	0.2654NS	0.0662NS

Parameters	Fm'	Fo	NPQ	QN	QP	α -tocopherol	ADH	LDH
T	0.0001***	0.0005***	0.0001***	0.3985NS	0.1235NS	0.0124*	0.0013*	0.0145*
E	0.5410NS	0.0006***	0.0391*	0.2019NS	0.0654NS	0.0077**	0.0006**	0.0420*
T x E	0.0377*	0.2039NS	0.0083**	0.5398NS	0.0418*	0.1212NS	0.0073*	0.7057NS

T: flooding time, E: entry, I: interaction.

*: $n \leq 0.05$, **: $0.001 \leq n \leq 0.01$, ***: $n \leq 0.001$, NS: non-significant difference.

Table 2. The effect of different flooding time on plant height of tomato (2004).

Entry	Plant height (cm)				
	0 hr	8 hr	24 hr	48 hr	120 hr
TNVEG 6	88.45abA	95.32aA	93.92aA	90.87aA	84.27aA
L4422	100.60aA	101.80aA	108.77aA	104.50aA	105.28aA
L3683	84.85abAB	89.13aAB	76.55aB	94.08aA	93.95aA
L1947	71.35bA	62.10bA	204.52aA	60.30bA	61.57bA

a, b, c: Means of each variety (column) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

A, B, C: Means of each flooding time (row) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

Table 3. The effect of different flooding time on top fresh weight of tomato.

Entry	Top fresh weight (g)				
	0 hr	8 hr	24 hr	48 hr	120 hr
TNVEG 6	14.58bcAB	24.11aA	22.55aAB	14.89aAB	12.96aB
L4422	16.41abB	22.62aAB	25.55aA	17.12aB	17.42aB
L3683	22.23aA	24.17aA	19.763aA	17.35aA	18.14aA
L1947	8.41cB	16.32aAB	27.748aA	6.63bB	9.76aB

a, b, c: Means of each variety (column) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

A, B, C: Means of each flooding time (row) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

Table 4. The effect of different flooding time on root fresh weight of tomato.

Entry	Root fresh weight (g)				
	0 hr	8 hr	24 hr	48 hr	120 hr
TNVEG 6	3.18bA	3.77cA	3.28bA	3.42bA	2.17bA
L4422	5.80bA	7.24bA	7.71aA	6.95aA	5.82aA
L3683	10.10aA	10.71aA	6.70aA	7.98aA	7.82aA
L1947	2.85bA	2.89cA	3.20bA	1.38cA	1.43bA

a, b, c: Means of each variety (column) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

A, B, C: Means of each flooding time (row) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

Table 5. The effect of different flooding time on top dry weight of tomato.

Entry	Top dry weight (g)				
	0 hr	8 hr	24 hr	48 hr	120 hr
TNVEG 6	1.69abA	1.80aA	1.85abA	1.74aA	1.46bA
L4422	2.14aA	2.35aA	2.45aA	2.15aA	2.29aA
L3683	2.63aA	2.21aAB	1.60abB	1.98aAB	2.02abAB
L1947	0.99bA	0.83bA	1.20bA	0.80bA	0.69cA

a, b, c: Means of each variety (column) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

A, B, C: Means of each flooding time (row) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

Table 6. The effect of different flooding time on leaf number of tomato (2004).

Entry	Leaf number				
	0 hr	8 hr	24 hr	48 hr	120 hr
TNVEG 6	9.5bA	10.5aA	9.7bA	9.7bA	8.8bA
L4422	11.7aA	12.5aA	13.3aA	11.8abA	12.8aA
L3683	11.2abA	10.8aA	10.2bA	10.7abA	10.5bA
L1947	10.7abA	10.8aA	10.7bA	12.7aA	10.0bA

a, b, c: Means of each variety (column) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

A, B, C: Means of each flooding time (row) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

Table 7. The effect of different flooding time on node number of tomato (2004).

Entry	Node number				
	0 hr	8 hr	24 hr	48 hr	120 hr
TNVEG 6	13.8bA	14.5cA	13.5cA	14.3cA	12.5bA
L4422	19.3aA	20.2aA	21.7aA	20.3aA	20.0aA
L3683	16.0abA	17.3bA	16.5bcA	17.5bA	18.0aA
L1947	18.0aA	18.7abA	17.8bA	17.7bA	19.8aA

a, b, c: Means of each variety (column) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

A, B, C: Means of each flooding time (row) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

Table 8. The effect of flooding time on relative water content of tomato in 2003.

Entry	Relative water content of leaves (%)				
	0 hr	12 hr	24 hr	48 hr	120 hr
TNVEG 6	86.84aAB	70.96aBC	88.60aA	66.01bC	93.41aA
L4422	89.42aA	81.37aAB	89.01aA	71.75abB	88.67abA
L3683	90.92aA	81.37aA	84.81aA	70.99abB	81.49bA
L1947	83.91aA	75.98aA	77.33aA	74.53aA	80.03bA

a, b, c: Means of each variety (column) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

A, B, C: Means of each flooding time (row) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

Table 9. The effect of flooding time on Fv/Fm of tomato leaves.

Entry	Fv/Fm					
	0 hr	8 hr	24 hr	48 hr	72 hr	96 hr
TNVEG 6	1.16aA	0.96aAB	0.63aBC	0.50aBC	0.51aBC	0.19bBC
L4422	0.93aA	0.84abAB	0.00aB	0.65aAB	0.34aAB	0.50aAB
L3683	0.96aAB	0.82bB	3.67aA	1.42aAB	0.48aB	0.48aB
L1947	0.91aA	0.83abA	0.64aA	0.50aA	0.66aA	0.46aA

a, b, c: Means of each variety (column) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

A, B, C: Means of each flooding time (row) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

Table 10. The effect of flooding time on ETR of tomato leaves.

Entry	ETR					
	0 hr	8 hr	24 hr	48 hr	72 hr	96 hr
TNVEG 6	29.80aA	28.83aB	0.03aC	0.08aC	0.00aC	0.03aC
L4422	27.37aA	28.00aA	0.00aB	0.00aB	0.03aB	0.03aB
L3683	29.90aA	24.73aB	0.00aC	0.00aC	0.03aC	0.05aC
L1947	31.55aA	28.00aB	0.00aC	0.03aC	0.05aC	0.10aC

a, b, c: Means of each variety (column) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

A, B, C: Means of each flooding time (row) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

Table 11. The effect of flooding time on Fo' of tomato leaves.

Entry	Fo'					
	0 hr	8 hr	24 hr	48 hr	72 hr	96 hr
TNVEG 6	212.0aA	161.3abB	194.8aA	195.0bA	219.3aA	205.5aA
L4422	232.0aAB	174.5aC	232.7aAB	245.5aA	197.7bBC	204.5aABC
L3683	198.5aA	138.7cB	213.8aA	196.7bA	190.0bA	194.8aA
L1947	193.0aA	156.0bB	190.5aA	177.3bAB	174.0cAB	200.3aA

a, b, c: Means of each variety (column) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

A, B, C: Means of each flooding time (row) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

Table 12. The effect of flooding time on Fm' of tomato leaves.

Entry	Fm'					
	0 hr	8 hr	24 hr	48 hr	72 hr	96 hr
TNVEG 6	505.0abB	567.3aA	192.7aC	195.3cC	229.5aC	244.3aC
L4422	383.5bB	437.0bA	219.5aC	242.3aC	218.3abC	234.3aC
L3683	582.0aA	359.5cB	220.5aC	214.7abC	204.3abC	222.3aC
L1947	525.7abA	481.5bA	194.0aB	201.3bcB	195.5bB	225.3aB

a, b, c: Means of each variety (column) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

A, B, C: Means of each flooding time (row) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

Table 13. The effect of flooding time on NPQ of tomato leaves.

Entry	NPQ					
	0 hr	8 hr	24 hr	48 hr	72 hr	96 hr
TNVEG 6	0.550bA	0.538cA	0.061bB	0.037bBC	0.012aC	0.008aC
L4422	0.826aA	0.815bA	0.310aB	0.154aC	0.001aD	0.0095aD
L3683	0.306cB	1.035aA	0.096bC	0.061bC	0.014aC	0.018aC
L1947	0.390cB	0.845bA	0.104bC	0.027bC	0.037aC	0.037aC

a, b, c: Means of each variety (column) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

A, B, C: Means of each flooding time (row) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

Table 14. The effect of flooding time on Qn of tomato leaves.

Entry	Qn					
	0 hr	8 hr	24 hr	48 hr	72 hr	96 hr
TNVEG 6	0.49bA	0.52aA	0.52bA	0.37bAB	0.12aBC	0.07aC
L4422	0.73aC	0.66aC	2.04aA	1.01aB	0.01aD	0.08aD
L3683	0.31cC	0.71aAB	0.94bA	0.53abBC	0.24aC	0.20aC
L1947	0.35cA	0.56aA	0.78bA	0.34bA	0.38aA	0.28aA

a, b, c: Means of each variety (column) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

A, B, C: Means of each flooding time (row) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

Table 15. The effect of flooding time on Qp of tomato leaves.

Entry	Qp					
	0 hr	8 hr	24 hr	48 hr	72 hr	96 hr
TNVEG 6	0.96aA	0.96aA	0.94aA	0.82aA	0.44abB	0.18bC
L4422	0.98aA	0.84abA	0.00bC	0.12bC	0.34bB	0.50aB
L3683	0.96aA	0.83bAB	0.21bC	0.62aB	0.34bC	0.15bC
L1947	0.91aA	0.83bA	0.44bC	0.50aBC	0.68aAB	0.46aBC

a, b, c: Means of each variety (column) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

A, B, C: Means of each flooding time (row) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

Table 16. The effect of flooding time on α -tocopherol content of tomato in 2003.

Entry	α -tocopherol ($\mu\text{g gFW}^{-1}$)				
	0 hr	8 hr	24 hr	48 hr	120 hr
TNVEG 6	2367.6abA	3020.0abA	2442.9aA	4243.0aA	2794.8aA
L4422	1648.8bB	1922.9bB	2462.9aAB	3551.5aA	2718.5aAB
L3683	2275.9abA	1975.9bA	1895.1aA	2042.6aA	2125.2aA
L1947	3270.3aABC	5432.0aA	2167.0aC	5127.0aAB	2366aBC

a, b, c: Means of each variety (column) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

A, B, C: Means of each flooding time (row) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

Table 17. The effect of flooding time on ADH activity of tomato roots

Entry	ADH ($\mu\text{mole gFW}^{-1} \text{min}^{-1}$)				
	0 hr	8 hr	24 hr	48 hr	120 hr
TNVEG 6	2.43aAB	2.25bAB	1.81aB	3.05aA	2.22bAB
L4422	2.49aA	1.95bA	2.85aA	2.56aA	2.66abA
L3683	3.30aA	2.11bA	2.54aA	3.12aA	2.53abA
L1947	2.67aB	3.29aB	1.94aB	6.47aA	3.71aB

a, b, c: Means of each variety (column) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

A, B, C: Means of each flooding time (row) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

Table 18. The effect of flooding time on LDH activity of tomato roots.

Entry	LDH ($\mu\text{mole gFW}^{-1} \text{min}^{-1}$)				
	0 hr	8 hr	24 hr	48 hr	120 hr
TNVEG 6	2.22aAB	3.33abA	1.75aB	2.81aAB	1.82aB
L4422	2.32AB	1.65bB	2.27aAB	3.92aA	1.57aB
L3683	2.20aA	4.24aA	3.14aA	3.74aA	2.34aA
L1947	2.71aA	3.62abA	3.05aA	4.14aA	2.68aA

a, b, c: Means of each variety (column) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

A, B, C: Means of each flooding time (row) with the same letters are not significantly different using least significant difference (LSD) test under completely randomized design.

參考文獻

1. 米莫爾、吳登琳、阮育奇. 1994. 番茄嫁接對淹水之影響. 科學農業 42(3, 4):57-64.
2. 陳正次. 1998. 番茄育種. 蔬菜育種技術研習會專刊 231-239. 台灣省農試所特刊第 73 號.
3. Ahmed, S., E. Nawata, M. Hosokawa, Y. Domae, and T. Sakuratani. 2002. Alterations in photosynthesis and some antioxidant enzymatic activities of mungbean subjected to waterlogging. *Plant Sci.* 163:117-123.
4. Allen, R.D. 1995. Dissection of oxidative stress tolerance using transgenic plants. *Plant Physiol.* 107:1049-1054.
5. Anderson, J.V., B.I. Chevone, and J.L. Hess. 1992. Seasonal variation in the antioxidant system of eastern white pine needles. *Plant Physiol.* 98:501-508.
6. Asada, K. 1992. Ascorbate peroxidase—a hydrogen peroxide-scavenging enzyme in plants. *Physiol. Plant.* 85:235-241.
7. Bruggemann, W., Beyel V., Brodka M., Poth H., Weil M., Stockhaus J. 1999. Antioxidants and antioxidative enzymes in wild-type and transgenic *Lycopersicon* genotypes of different chilling tolerance. *Plant Sci.* 140:145-154.
8. Cakmak, I. and H. Marschner. 1992. Magnesium deficiency and high light intensity enhance activities of superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, and glutathione reductase in bean leaves. *Plant Physiol.* 98:1222-1227.
9. Chaudiere, J. and Ferrari-Illious R. 1999. Intracellular antioxidants: from chemical to biochemical mechanisms. *Food and Che. Toxi.* 37:949-962.
10. Cho, U.H. and J.O. Park. 2000. Mercury-induced oxidative stress in tomato seedlings. *Plant Sci.* 156:1-9.
11. Cakmak, I. And H. Marschner. 1992. Magnesium deficiency and high light intensity enhance activities of superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, and glutathione reductase in bean leaves. *Plant Physiol.* 98:1222-1227.
12. Dell'Amico, J., A. Torrecillas, P. Rodri'guez, D. Morales, and M. J. Sa'nchez-Blanco. 2001. Differences in the effects of flooding the soil early and late in the photoperiod on the water relations of pot-grown tomato plants. *Plant Science* 160:481-487
13. Drazkiewicz, M., E. Skorzynska-Polit, and Z. Krupa. 2003. Response of the ascorbate-glutathione cycle to excess copper in *Arabidopsis thaliana* (L.). *Plant Sci.* 164:195-202.
14. Grichko V.P. and B.R. Glick. 2001. Ethylene and flooding stress in plants. *Plant Physiol. Biochem.* 39:1-9.
15. Gullner, G. and A.D. Dodge. 2000. Effect of singlet oxygen generating substances on the ascorbic acid and glutathione content in pea leaves. *Plant Sci.* 154:127-133.
16. Gupta, AS, R.P. Webb, A.S. Holaday, and R.D. Allen. 1993. Overexpression of superoxide dismutase protects plants from oxidative stress. *Plant Physiol.* 103:503-506.

17. Herbinger, K., M. Tausz, A. Wonisch, G. Soja, A. Sorger, and D. Grill. 2002. Complex interactive effects of drought and ozone stress on the antioxidant defence systems of two wheat cultivars. *Plant Physiol. Biochem.* 40:691-696.
18. Hodges, D.M., C.J. Andrews, D.A. Johnson, and R.I. Hamilton. 1997. Antioxidant enzyme and compound responses to chilling stress and their combining abilities in differentially sensitive maize hybrids. Published in *Crop Sci.* 37:857-863.
19. Jackson, M.B., L.R. Saker, C.M. Crisp, M.A. Else, and F. Janowiak. 2003. Ionic and pH signalling from roots to shoots of flooded tomato plants in relation to stomatal closure. *Plant and Soil* 253:103–113.
20. Kao, C.H. and P. H. Weei. 1994. Effect of flooding on the activities of some enzymes of activated oxygen metabolism, the levels of antioxidants, and lipid peroxidation in senescing tobacco leaves. *Plant Growth. Regul.* 14:37-44.
21. Kato, C., N. Ohshima, H. Kamada, S. Satoh. 2001. Enhancement of the inhibitory activity for greening in xylem sap of squash root with waterlogging. *Plant Physiol. Biochem.* 339:513-519.
22. Rodriguez-Rosales, M.P., L. Kerkeb, P. Bueno, and J.P. Donaire. 1999. Changes induced by NaCl in lipid content and composition, lipoxygenase, plasma membrane H⁺-ATPase and antioxidant enzyme activities of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill) calli. *Plant Sci.* 143:143-150.
23. Sairam, R.K., P.S. Deshmukh, and D.C. Saxena. 1998. Role of antioxidant systems in wheat genotypes tolerance to water stress. *Biologia Plantarum* 41(3):387-394.
24. Sairam, R.K. and G.C. Srivastava. 2002. Changes in antioxidant activity in sub-cellular fractions of tolerant and susceptible wheat genotypes in response to long term salt stress. *Plant Sci.* 162:897-900.
25. Schwanz, P., C. Picon, P. Vivin, E. Dreyer, J.M. Guehl, and A. Polle. 1996. Responses of antioxidative systems to drought stress in pendunculate oak and maritime pine as modulated by elevated CO₂. *Plant Physiol.* 110:393-402.
26. Sgherri, C.L.M., C. Pinzio, and F. Navari-Izzo. 1993. Chemical changes and O₂ production in thylakoid membranes under water stress. *Physiol. Plant.* 87:211-216.
27. Tausz, M, J. Peters, M.S. Jimenez, D. Morales, and D. Grill. 1998. Element contents and stress-physiological characterization of *Pinus canariensis* needles in Mediterranean type field stands in Tenerife. *Chemosphere* 36(4-5):1019-1023.
28. Tiekstra, A.E., M.A. Else and M.B. Jackson. 2000. External pressures based on leaf water potentials do not induce xylem sap to flow at rates of whole plant transpiration from roots of flooded or well-drained tomato and maize plants. Impact of shoot hydraulic resistances. *Annals of Botany* 86:665-674.
29. Webb, J.A. and R.A. Fletcher. 1996. Paclobutrazol protects wheat seedlings from injury due to waterlogging. *Plant Growth Regul.* 18:201-206.

30. Yu, Q. and Z. Rengel. 1999. Drought and salinity differentially influence activities of superoxide dismutases in narrow-leafed lupins. *Plant Sci.* 142:1-11.
31. Zhang, J. and M.B. Kirkham. 1996. Enzymatic responses of the ascorbate-glutathione cycle to drought in sorghum and sunflower plants. *Plant Sci.* 113:139-147.

Abstract

Tomato 'TNVEG 6', L4422 (*Lycopersicon pimpinellifolium* Mill.), L3683 (*L. hirsutum* Humb & Bongl) and L1947 (*L. peruvianum* Mill) were flooded for 0, 8, 24, 48, 96, and 120 hrs on 60 DAS in hot summer. L1947 has the lowest biomass. Fv/Fm, Qn and LDH activities of L1947 were stable during flooding period. ADH activity at flooding 48 hr was the highest among different treatment time. Among 4 entries, L1947 showed the highest ADH activity at flooding 8 hr and Qp at flooding 48~96 hr. L3683 exhibited stable ADH and LDH activities during flooding period. At flooding 8 hr, LDH activity of L3683 was higher than that of L4422. However Fv/Fm of L3683 at 72 and 96 hr decreased comparing to 24 hr. α -tocopherol content of L4422 increased at flooding 48 hr, while ADH activity was stable during whole flooding period. In L4422, Fv/Fm of decreased at flooding 24 hr, LDH activity at flooding 120 hr was lower than 48 hr. Fv/Fm, ETR and NPQ of 'TNVEG 6' decreased during 24~96 hr. At flooding 24 hr, 'TNVEG 6' showed the lowest ADH activity. LDH activity of 'TNVEG 6' at flooding 24 and 120 hr was lowered than 8 hr. Fm', ETR, NPQ and Qp of 4 entries decreased from flooding 24 hr till the end of the experiment. 'TNVEG 6' is the most flooding-sensitive with Fv/Fm decreased during flooding. L1947 is flooding-tolerant with Fv/Fm stable during flooding. Fv/Fm should be a convenient index of flooding under hot temperature.