

# 淺談馬鈴薯塊莖 休眠與離層酸的關係

張勝智<sup>1</sup>、薛佑光<sup>1</sup>、劉明宗<sup>2</sup>、廖文偉<sup>3</sup>

## 一、前言

糧食作物為人類生存不可或缺的重要基石，其中馬鈴薯 (*Solanum Tuberosum* L.) 更扮演重要角色，相較於其他作物，具較佳的適應能力與產出，為全球第四大糧食作物。因馬鈴薯生育特性與塊莖形成等因素，臺灣多為秋冬季種植，103 年種植面積達 2,297 公頃，產量達 5.6 萬噸 (農糧署農情報告資源網)，但受栽培季節、鮮食、加工需求與產量等限制，仍需大量進口供應市場需求。馬鈴薯食用部分為塊莖，在形成同時，伴隨物質累積，當塊莖成熟收穫時，即使放置於最佳育芽條件下 (暗室、15~20°C 與相對濕度 90%)，塊莖仍存在一段穩定不萌芽狀態，此時生理生化活動極為微弱，此種狀態稱為休眠 (dormancy) (鄧，2010；Suttle, 2004；Mani *et al.*, 2014；Destefano-Beltrán *et al.*, 2006)。馬鈴薯塊莖具休眠性，對於糧食生產及儲藏，具有重大效益，當塊莖用來作為加工與食品原料時一般也需要有較長時間的儲藏，一旦休眠性解除或品種休眠期過短時，均會造成芽體的發育，除造成水分及養份的

快速消耗外；更有甚者，在有光的情形下，塊莖表面變成綠色時，更造成龍葵鹼 (Solanine) 等有毒物質的累積，致使無法食用，造成糧食及食品加工產業上重大的損失。

休眠與發芽均為馬鈴薯的生理現象，在採收後的塊莖經過儲藏，塊莖休眠會逐漸結束，並促成芽體發育，此現象的改變，由內源荷爾蒙 (endogenous hormones) 主導發生，其中又以離層酸 (Abscisic acid, ABA) 扮演關鍵角色 (Suttle, 2004)。透過對馬鈴薯品種特性、休眠、發芽生理與遺傳的研究，馬鈴薯的休眠與發芽機制已逐漸被瞭解，隨植物荷爾蒙的研究與生產調節劑的應用，可望對馬鈴薯塊莖的發芽進行調控，為產業的發展帶來契機。

## 二、塊莖休眠特性

休眠為細胞生理的一個特別且重要的時期，此時期細胞停止生長、缺乏複雜的蛋白質表現與活性，細胞內的轉錄、轉譯以及表現均被抑制。在分生組織上，細胞分化則被停滯於 G1 phase (DNA 合成期)。在塊莖生理生化作用如呼吸作用、蛋白質活性均呈現下降現象，在基因表現如轉錄及轉譯反應減低，且缺乏明顯的可見生長

<sup>1</sup> 種苗改良繁殖場品種改良保護課 助理研究員

<sup>2</sup> 種苗改良繁殖場品種改良保護課 副研究員兼課長

<sup>3</sup> 種苗改良繁殖場 研究員

及分生組織的活化，此時則為所謂的休眠期。反之，當休眠終止時，則會顯著出現代謝反應的增加 (Suttle,2004)。

馬鈴薯塊莖為一特化的營養物質儲藏器官，在採收後至儲藏期間，會經歷休眠與發芽過程，期間包含多種荷爾蒙含量變化、細胞分化與發育等多種重要生理作用。在遺傳方面，Van *et al.*(1996) 指出以數量性狀基因座 (QTL) 分析至少有 9 個不同基因座控制塊莖休眠，說明遺傳行為極為複雜，也造成後續應用上的困難。

當休眠終止時的芽體發育，常伴隨多種生理反應如 (1) 還原糖含量上升 (2) 呼吸作用增加 (3) 水分散失 (4) 配糖生物鹼 (如龍葵鹼等) 含量增加等現象改變，均為對塊莖品質造成劣化，嚴重影響商品與營養等價值。因此為延長塊莖儲藏時間，多位學者研究指出塊莖休眠除受品種特性控制外，儲藏條件如溫度及濕度等，均會影響儲藏時間長短與塊莖品質，儲藏環境的溫濕度劇烈變化與儲藏時間過長均會造成內源荷爾蒙水平的改變、休眠終止與芽體發育，張等 (2003) 說明生理休眠時間的長短受到遺傳與環境因素共同影響，低溫高濕的儲藏條件下可延長休眠期，高溫與乾燥則反之。Burton(1989) 的試驗說明在 3~25°C 間，儲藏時間與溫度其呈現負相關，因此馬鈴薯的儲藏，一般多保存於較低的溫度如 4~12°C。然而塊莖休眠與發芽為常見的生理反應，不同的產業需求亦不相同，如加工業多以如何延長塊莖休眠、降低儲藏期間的還原糖增幅為目標，在栽培者的種薯，則經需發芽一致的塊莖。因此如何有

效調控發芽與休眠，依不同產業所需求的目標而定。

### 三、離層酸對塊莖休眠的影響

植物荷爾蒙在馬鈴薯休眠調控扮演著重要的角色，休眠的維持或終止，均有荷爾蒙的參與。馬鈴薯經採收後，未經一段時間儲藏，無法有效發芽，多位學者推測可能是因塊莖內促進與抑制成長的荷爾蒙存在著一種動態平衡，這種平衡會隨著儲藏時間的改變及條件而發生變化 (張等，2003)。Cornforth *et al.*(1966) 證實此種抑制物質為離層酸。Suttle and Hultstrand (1994) 利用外加 Fluridone 抑制內源離層酸 (ABA) 的作用，結果促使塊莖早熟發芽，分析試管薯 (microtuber) 內源 ABA 含量變化與休眠進程，證實兩者間確實具有相關性。在儲藏時間與離層酸間的關係方面，Suttle (1995) 研究發現，離層酸在休眠薯的表皮被分離出來，但隨著儲藏時間的增加，含量會逐漸減低，尤其以在剛採收時含量最高，並隨儲藏時間增加而降低。然而，在分布方面，ABA 含量改變、合成與代謝的關鍵酵素均被報導存在於塊莖分生組織、周皮及皮層。

Hemberg (1985) 指出塊莖休眠現象可藉由外加激勃素 (Gibberellins) 或溴乙烷 (Bromoethane) 等物質打破休眠，並促使休眠終止與芽體發育。為能了解塊莖休眠至發芽的 ABA 合成與代謝作用，Destefano-Beltrán *et al.*(2006) 以 Bromoethane 進行處理，破壞塊莖休眠，分析 ABA 含量變化，於 Bromoethane 處理休眠塊莖 24 小時後調查，發現處理後第一天位於分生組織

的 ABA 含量大幅增加 2 倍，但在第 4 天後大幅降低 80%，休眠因為 Bromoethane 的處理被打破而造成芽體發育之現象，以及 ABA 含量大幅下降與 phaseic acid (PA) 與 dihydrophaseic acid (DPA) 形成，證實 ABA 89-hydroxylation 為塊莖內 ABA 降解主要路線，且休眠解除與 ABA 降解比率有關，此種現象與在自然儲藏期間塊莖的分生組織 ABA 代謝路徑相似。

在 ABA 含量的調控，主要可分為合成與降解，其中涉及多個酵素的作用，參與 ABA 合成限制酵素為 NCED，而 CYP707A 則為 ABA 降解的限制酵素，此兩種限制酵素均被發現受多個基因控制，Destefano-Beltrán *et al.*(2006) 為探討合成與分解 ABA 酵素的基因表現，利用 Bromoethane 處理休眠塊莖，分析 NCED gene family 表現，在整個休眠期至芽體發育，*stNCED-2* 的基因表現量與限制酵素 NCED、離層酸含量變化相似。*stCYP707A1* 及 *stCYP707A2* 的基因表現量變化，可能與反應產物 PA 及 DPA 增加有關，即為造成 ABA 降解的結果。因此多位學者指出，未來利用核醣核酸干擾 (RNAi) 或其他方法，或許更能清楚釐清，塊莖休眠過程中關鍵內源荷爾蒙 ABA 的含量變化與調控機制。

#### 四、結論

馬鈴薯儲藏受塊莖本身休眠與發芽影響，除涉品種特性及外部的儲藏條件 (如溫度與濕度) 外，內在因子如內源荷爾蒙彼此間的交互影響是更為重要的決定因素，綜合多位學者研究，目前塊莖休眠主流學說為荷爾蒙動態平衡影響塊莖休眠與

發芽結果如圖 1，在塊莖休眠期，同時有離層酸與乙烯 (Ethylene) 的存在，但離層酸為決定休眠長短與效果的關鍵荷爾蒙。當休眠後期，塊莖內離層酸濃度水平下降，內源細胞分裂素逐漸上升，並促使後續休眠終止與發芽。當芽體發育時，內源生長素 (Auxin) 與激勃素則伴隨增加。雖然整個塊莖休眠與發芽過程有多種不同內源荷爾蒙參與，但離層酸仍為主導休眠反應的調控荷爾蒙。

雖 ABA 為抑制馬鈴薯芽體發育的主要物質，但因 ABA 無法長時間維持足夠的濃度且會隨時間的增加逐漸減少，而最終依然會有芽體發育的情形，因此尚需更深入的研究休眠生理或應用 RNAi 等方法，探討如何促進 NCED 或抑制 CYP707A 基因作用等，以延長塊莖的儲藏時間，亦或於儲藏期間，利用多種生長調節劑配合環境 (溫度、濕度等) 調控，以期有利於未來改善馬鈴薯儲藏時間與塊莖品質等重要目標。

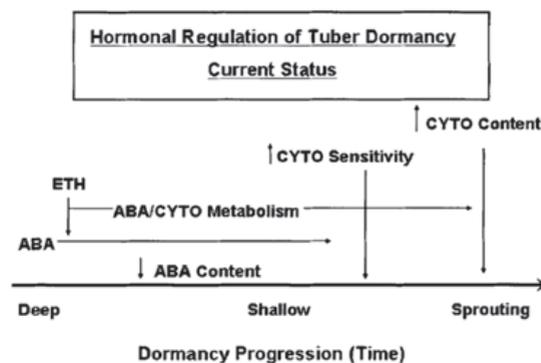


圖 1、在塊莖休眠過程內源荷爾蒙的作用  
Fig. 1. Schematic overview of the roles of endogenous hormones in tuber dormancy progression.