

充實期高溫對水稻產量及白垩質的影響

鄭佳綺

摘要

現行臺灣地區水稻栽培90%以上屬於溫帶型的粳型品種(Temperate Japonica type)，但實際上台灣的各项環境條件卻常不適用於粳型水稻的栽培，尤其是台灣中南部的稻米栽培環境，在穀粒充實期間易遭遇高溫，導致稻米白垩質發生，使得稻米品質下降。加上近年來全球暖化的影響，高溫將是未來台灣稻米生產必須面對的挑戰。

稻米品質的形成牽涉到複雜的生理及生化反應過程，也與環境之間具有密切的關係，其中溫度是影響稻米品質形成主要的環境因子之一。水稻是全球前三大糧食作物之一，與其他主要的糧食作物不同，水稻是直接以穀粒的型態進行販售，因此，稻米的外觀品質直接影響商品價值。高溫環境下除了造成水稻結實率、成熟穗重以及糙米粒重下降，在稻米外觀方面則形成嚴重白垩質的產生，且降低完整米率及提高未熟粒與死米比率。

研究指出高溫環境，造成水稻主要供源葉片(劍葉)及穎果果(種)皮葉綠素快速降解，減少充實期間利用果(種)皮光合作用獲得之氧氣與能量的補充，降低穎果內的能量狀態，為了調節高溫下穎果內之能量的狀態，糖解作用與酒精發酵作用被提升，此兩作用的提升也增加了各類反應基質糖類的需求，因而可能導致澱粉的降解。另一方面，高溫促進了穎果內活化氧族中 H_2O_2 的大量生成，可能導致細胞膜脂質過氧化的發生及加速水稻穎果DNA分解及細胞死亡。這些生理反應過程干擾了澱粉及儲藏性蛋白質等大分子的合成與累積，最終導致穎果發育與充實不良，造成產量與品質的降低。

前言

全球氣候溫暖化(global warming)已經是一個不能否認的事實，根據「政府間氣候變化專家委員會(IPCC)」。2007年公布的評估報告指出，1850年以後全球平均溫度以每百年 $0.74^{\circ}C$ 的幅度增加，而夜溫增加是造成暖化的主因，最近50年溫度增幅幾乎是百年來的兩倍，顯然全球溫暖化還在加劇。近年來的分析指出，臺灣百年來溫度上升趨勢和全球溫度上升趨勢相似，但卻比全球高出約2倍，其趨勢值約為 $0.15^{\circ}C/10$ 年。而最低溫的上升趨勢值明顯高於最高溫，顯示日均溫的上升趨勢主要是受到最低溫明顯上升所導致(林，2005)。

臺灣現行栽培水稻以粳型稻(Japonica type)為主，粳型稻生理學上屬溫帶型稻，一年一作，全生育期140日以上，生育期間需日射量充足、日夜溫差大之環

境，其穀粒的有效充實期長，充實期平均氣溫 25°C 以下，但臺灣位處於亞熱帶地區，是國際上普遍栽培粳型水稻緯度最低的區域，每年兩季的稻作栽培生育環境迥然不同，一期作在種子充實期常遭遇高溫，導致白垩質的發生，二期作在營養生長期的高溫使得分蘗數減少、而充實期的低日照也會影響穀粒的充實度，以上皆影響稻米產量及品質。

Lur and Liu (2006)指出臺灣優質粳米生育之「安全環境」為：日均溫低於 26°C 、日高溫低於 30°C 、日低溫低於 22°C 、及日照量高於 $13\text{ MJ m}^{-2}\text{ day}^{-1}$ ，惟台灣稻作栽培環境在穀粒發育期間的日均溫多處於 $26\sim 28^{\circ}\text{C}$ 以上之高溫，且日夜溫差不大，日射量也不高，使得穀粒充實速率快而有效充實期相對縮短，對稻穀產量及品質影響極大(林，2008)。

內容

一、溫度與水稻的生產

稻穀的產量構成要素為穗數、一穗粒數、穎花稔實率及千粒重，其中除穗數在水稻生育早期形成外，其餘均在幼穗完成後形成。因此，在最高分蘗期前，其產量受單位面積穗數所支配，自最高分蘗期至抽穗前，則主要受一穗粒數所支配，抽穗後則受穎花稔實率和千粒重所支配，各項要素間具有互補效應且受到品種及栽培環境的影響。在環境因素中，以水稻穀粒充實期間的溫度對穀粒產量及米質關係最為密切(Asaoka *et al.*, 1985)。

水稻抽穗開花期高溫環境影響水稻穎花的受粉作用，包括水稻花藥開裂障礙、花粉管伸長受抑制等，進而導致穎花稔實率下降。另外，由於高溫造成呼吸作用增強或誘導活化氧族(ROS)的產生對細胞膜系造成傷害也導致穗部的同化作用降低導致而穀粒充實度下降(Mohammed and Tarpley, 2010)。

透過測定抽穗期不同溫度處理下水稻成熟穀粒的重量，發現當溫度處理超過 $27/22^{\circ}\text{C}$ (日/夜溫)時，水稻穀粒的重量將下降，且高夜溫處理下，穀粒的最終乾重較常溫及高日溫處理減少約9~10%的穀粒乾重；而在穀粒充實速度方面，無論高日溫或是高夜溫處理，穀粒的充實速度均高於常溫對照處理(Tashiro and Wardlaw, 1991; Morita *et al.*, 2005; 蕭，2009)。

Cock 與Yoshida(1972)藉由 ^{14}C 標定法來追蹤穀粒充實過程中水稻植體內碳水化合物的轉運，結果顯示約有30% 碳源是來自植株生長過中累積於葉鞘與莖桿以澱粉為主的非結構性碳水化合物(nonstructural carbohydrate, NSC)，蕭(2009)研究指出水稻抽穗前高溫處理($35/30^{\circ}\text{C}$)，葉鞘中澱粉的累積明顯降低，推論高溫下葉鞘中澱粉累積量無法上升，可能因同化物質大多因呼吸作用提高而流失，進而影響葉鞘中澱粉的累積。此外，非結構性碳水化合物(NSC)累積量與最終收穫量間有顯著正相關，顯示莖幹與葉鞘中暫存的碳水化合物越多，則收穫量就越高(Ishikawa *et al.*, 1993)。

二、高溫對稻米外觀品質的影響

稻米品質的形成牽涉到複雜的生理及生化反應過程，也與環境之間具有密切的關係，一般被歸納為碾米品質、外觀品質及烹調與食用品質等三大類。

高溫對稻米外觀品質的影響主要針對白垩質或心腹白方面，研究發現水稻充實期間穀粒白垩質產生對高溫敏感的時期，主要是在開花後20天以前，特別是充實中期(約開花後10~15天)，開花後20天以後則高溫的影響較不顯著(Tashiro and Wardlaw, 1991; Zakaria *et al.*, 2002)。由於在高溫環境下穀粒充實速度增快，導致穎果珠心及維管束等養分輸送組織提前衰化，使得養分供應不足，澱粉合成受阻，澱粉粒充實不緊密產生空隙，因而發生稻米外觀之白垩質現象(Morita *et al.*, 2004; Nagata *et al.*, 2004; Kondo *et al.*, 2005)。另一方面，研究指出高溫環境會導致水稻穎果中主要的直鏈型澱粉合成酵素(granule bound starch synthase, *GBSS*)活性下降，降低直鏈性澱粉的含量(Jiang *et al.*, 2003)，且高溫環境下胚乳中 α -amylase表現會被提升，造成胚乳中已堆疊的澱粉被分解，導致穀粒白垩質發生；學者進一步針對 α -amylase相關基因進行研究，發現當 α -amylase相關基因大量表現時，即使是在常溫環境下也會造成水稻穎果白垩質現象發生(Asatsuma *et al.*, 2006; Yamakawa *et al.*, 2007)；林(2008)研究指出，水稻穎果充實期間高溫處理加速了水稻劍葉的老化，降低了提供給穀粒發育的供源(source)來源，葡萄糖與蔗糖的供給減少導致穀粒中儲藏性澱粉的合成與累積堆疊，使得穀粒的粒重減輕、白垩質現象產生，影響產量及品質。由此可知，當水稻穎果內澱粉的合成量不足或胚乳細胞內已堆疊的澱粉被分解均會導致穀粒白垩質發生，且在碾米的過程中，具有白垩質的穀粒較易破碎，造成完整米率下降而降低了稻米的市場價值。

三、高溫對水稻穎果內部生理狀態的影響

近年來由於全球氣候暖化的趨勢，針對植物於高溫逆境下的研究逐漸受到重視。在水稻研究方面，學者除針對植株的生長勢、植體內碳水化合物的轉運與儲存、穎花稔實率與穎果內大分子儲存物質如澱粉、蛋白質的累積外，對於水稻穎果內部生理狀態的變化也有許多的研究與探討，包括：穀粒充實期間內部氧氣分布、能量狀態及代謝途徑等。

許多研究指出，種子生育期間內部的氧氣分布並非均勻，而是呈現由表面向中心逐漸遞減的趨勢，依種子的型態構造而言，並無特化的器官、通氣組織來加強氣體的運輸及分配，因此種子內部氣體的運輸主要是經由擴散作用來進行(Borisjuk and Rolletschek, 2009)。

Rolletschek等(2005)研究顯示，發育中的種子或穀粒內部是處於低氧的生理環境，且低氧的區域隨著充實期逐漸擴大，而在能量代謝上，氧氣的含量直接影響ATP的合成，在穀粒中氧氣含量的區域同樣也是ATP含量較低的區域，且當外界環境中氧氣含量提升時穀粒內部ATP含量低同樣也會增加，証實穀粒內部的能量狀態確實受到氧氣含量變化影響，進一步的研究更顯示，高溫環境會加劇種子內部的低氧狀態(Rolletschek *et al.*, 2007)。而穀粒內部的氧氣含量及能量狀態則會改變

代謝流(metabolic flux)的進行進而影響同化物的分配及儲存物質的合成種類，在種子發育的過程中外圍氧氣濃度及ATP含量均高的區域多為儲存性蛋白質及脂質累積，而內部區域則多為澱粉累積，顯示種子內部同化物質的分配及合成種類受到氧氣及能量的多寡的影響(Vigeolas, 2003)。

穀粒或種子中氧氣的來源主要可能有兩種：一是大氣中氧氣經由擴散作用進入種子，二是由穀粒與種子之葉綠素行光合作用提供給內部使用。前人研究證實種子葉綠素之光合作用不僅可以提供氧氣也能提供能量(ATP/NADPH)給充實中低氧的種子組織，高溫加速了穎果(種)皮葉綠素的降解，影響了氧氣的供給，導致水稻急速充實之穎果內低氧情況加劇，誘發種子內部之氧化逆境，同時也減少了自果(種)皮光合作用提供的能量來源，進而干擾大分子的合成與累積(Rolletschek *et al.*, 2004；Ruuska *et al.*, 2004，林，2008)。

植物組織在氧氣缺乏的情況下，會加速糖解作用的進行，並提升蔗糖合成酶(sucrose synthase)活性，增加碳水化合物的消耗，此外也會提升丙酮酸脫氫酶(pyruvate dehydrogenase)與乙醇脫氫酶(alcohol dehydrogenase)活性，啟動酒精發酵途徑；藉由糖解作用產生ATP 並透過酒精發酵途徑再生NAD⁺來調節低氧下的能量狀態(Takeshi *et al.*, 2004)。

植物組織中，在老化及遭遇一些非生物逆境，包括溫度逆境、滲透壓逆境、臭氧、UV及鹽害逆境，都會導致ROS產生，進而引發細胞死亡的發生，穀粒胚乳PCD的發生也推測與ROS有關(Liu *et al.*, 2007)。Drew(1997)研究中指出在高溫下穀粒傾向選擇非有機酸之發酵作用，以避免更多之有機酸產生造成穀粒更嚴重的酸化，而細胞的酸化也被發現是造成程序性細胞死亡(program cell death, PCD)的原因之一。林(2008)研究發現，高溫促進了水稻穎果內ROS中H₂O₂的大量生成，而SOD與catalase等抗氧化相關之酵素基因也在高溫下被提升，顯示穎果內部氧化逆境的加劇，導致細胞膜脂質過氧化的發生及加速水稻穎果DNA 分解及細胞死亡，干擾了充實過程中澱粉及儲藏性蛋白質等大分子的合成與累積，最終導致穎果發育與充實不良，因而產生白垩質現象。

結語

各項研究結果均指出，高溫的環境造成水稻各項生理及生化過程受到影響，包括穎花稔實率、澱粉等儲存性物質的合成及轉運、穎果內的能量狀態及氧化逆境下造成的細胞程序性死亡等現象等，以上均會造成稻穀產量及品質降低。

參考文獻

1. 林芹如。2008。充實期高溫影響稻米品質形成的生理途徑。國立臺灣大學農藝所碩士論文。臺灣。

2. 林彥蓉、郭素真、吳永培。2005。全球暖化下台灣耐逆境水稻之育種策略及發展。因應氣候變遷作物育種及生產環境管理研討會專刊。pp：65-78。
3. 蕭后廷。2009。溫度對於水稻抽穗期間葉鞘中澱粉代謝的影響。國立臺灣大學農藝所碩士論文。臺灣。
4. Asatuma S, Chihoko S, Aya K, Tsuyoshi A, Toshiaki M(2006) ALPHA.-Amylase affects starch accumulation in rice grains. *J Appl Glycosci.* 53:187-192
5. Asaoka M, Okuno K, Fuwa H (1985) Genetic and environmental control of starch properties in rice seeds. *In* R.D. Hill and L. Munck (eds.) *New approaches to research on cereal carbonhydrates.* Elsevier: Amsterdam.
6. Borisjuk L, Rolletschek H (2009) The oxygen status of the developing seed. *New Phytologist* 182: 17-30
7. Cock JH, Yoshida S (1972) Accumulation of ¹⁴C -labelled carbonydrate before flowering and its subsequent redistribution and respiration in the rice plant. *Japanese Journal of Crop Science* 41:226-234
9. Drew MC (1997) Oxygen deficiency and root metabolism: Injury and acclimation under hypoxia and anoxia. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 48: 223-250
10. Liu S, Fu B, Xu H, Zhu L, Zhai H, Li Z (2007) Cell death in response to osmotic and salt stresses in two rice (*Oryza sativa* L.) ecotypes. *Plant Sci.* 172:897-902
11. Lur HS, Liu YH (2006) Environmental challenge and strategy for quality rice culture in Taiwan. (in Chinese) *Crop Environ. Bioinfo.* 3: 297-306
13. Ishimaru T, Akemi KH, Masashi I, Norio I, Yumiko A, Mikio N, Naoko KN, Takehiro M, Motohiko K, Mitsuru Y (2009) Formation of grain chalkiness and changes in water distribution in developing rice caryopses grown under high-temperature stress. *J. cereal sci.* 50 :166-174
14. Jiang H, Dian W, Wu P (2003) Effect of high temperature on fine structure of amylopectin in rice endosperm by reducing the activity of the starch branching enzyme. *Phytochemistry* 63: 53-59
15. Kondo M, Ishimaru T, Sanoh Y, Umemoto T (2005) Research directions on grain ripening under high temperature in rice. (in Japanese) *Agric. Technol.* 60: 462-470
16. Mohammed AR, Tarpley L (2010) High night temperatures and plant growth regulator effects on spikelet sterility, grain characteristics and yield of rice (*Oryza sativa* L.) plant. *Can. J. Plant Sci.* 91:283-291
17. Morita S, Shiratsuchi H, Takahashi J, Fujima K (2004) Effect of high temperature on grain ripening in rice plants.-Analysis of the effect of high night and high day temperatures applied to the panicle and other parts of the plant. *Jpn. Crop Sci.* 73:77-83
18. Morita S, Yonemaru JI, Takahashi JI (2005) Grain growth and endosperm cell size

- under high night temperature in rice (*Oryza sativa* L.) *Annals of Boanty* 95: 695-701
19. Rolletschek H, Weschke W, Weber H, Wobus U, Borisjuk L (2004) Energy state and its control on seed development: starch accumulation is associated with high ATP and steep oxygen gradients within barley grains. *J. Exp. Bot.* 55: 1351-1359
 20. Rolletschek H, Koch K, Wobus U, Borisjuk L (2005) Positional cues for the starch/lipid balance in maize kernels and resource partitioning to the embryo. *The Plant J.* 42: 69-83
 21. Rolletschek H, Borisjuk L, Sa'nchez-Garc?'a A, Gotor C, Romero LC, Mart?'enez-Rivas JM, Mancha M (2007) Temperature-dependent endogenous oxygen concentration regulates microsomal oleate desaturase in developing sunflower seeds. *J. Exp. Bot.* 58: 3171-3181
 22. Ruuska SA, Schwender J, Ohlrogge JB (2004) The capacity of green oilseeds to utilize photosynthesis to drive biosynthetic processes. *Plant Physiol.* 136: 2700-2709
 23. Tashiro T, Wardlaw IF (1991) The effect of high temperature on kernel dimensions and type and occurrence of kernel damage in rice. *Aust. J. Agri. Res.* 42: 485-496
 24. Takeshi F, Bailey-Serres J (2004) Plant responses to hypoxia - is survival a balancing act? *Trends in Plant Sci.* 9: 449-456
 25. Vigeolas H, van Dongen JT, Waldeck P, Huhn D, Geigenberger P (2003) Lipid storage metabolism is limited by the prevailing low oxygen concentrations within developing seeds of oilseed rape. *Plant Physiol.* 133: 2048-2060
 26. Yamakawa H, Hirose T, Kuroda M, Yamaguchi T (2007) Comprehensive expression profiling of rice grain filling-related genes under high temperature using DNA microarray. *Plant Physiol.* 144: 258-277
 27. 24. Zakaria S, Matsuda T, Taijima S, Nitta Y (2002) Effect of high temperature at ripening stage on the reserve accumulation in seed in some rice cultivars. *Plant Prod. Sci.* 5: 160-168