

氣象資源於水稻利用效率之探討¹

II 水分利用效率

姚銘輝^{2,4} 陳守泓² 陳述³

摘 要

姚銘輝、陳守泓、陳述。2005。水稻對氣象資源利用效率之探討- II.水份利用效率。台灣農業研究 55:121-134。

水份利用效率有不同定義，本研究目的是利用不同量測尺度及方法，探討 27 種水稻品種之水份利用效率。結果顯示，由鮑溫比/能量平衡系統所量測田間二氧化碳通量和葉面積指數變化一致，此可利用於決定水稻田正常環境之水份利用效率。盆鉢試驗結果則說明水稻品種間植株用水量差異，和葉片之光合作用速率及蒸散作用速率的比值有密切關係。另經由葉片尺度比較 27 種水稻，結果顯示在乾旱環境下，秈稻及陸稻之水份利用效率較稈稻高，顯示目前的稈稻栽培品種應藉由育種加強耐旱性。另外，由乾旱葉片的葉綠素螢光參數之電子傳遞鏈，可快速及準確篩選高水份利用效率之水稻。

關鍵詞：水稻、蒸發散、通量、水分利用效率

前 言

我國在水資源分配上，雖然以農業用水為優先，但是工業用水的經濟產值高出農業用水甚多，因此農業未來將面臨逐步釋出水權的壓力。水稻田用水佔農業用水 75%以上，除避免長期湛水及防止土層滲漏外，水稻品種之耐旱性篩選也是節水栽培重要的一環。

比較作物需水量或耗水量的差異，常用水分利用效率 (water-use efficiency; WUE) 作為評估的標準。Viets (1962) 以農藝觀點對 WUE 作以下的定義：

$$WUE = \text{作物產量 (通常指經濟產量)} / \text{生產此產量之用水量。}$$

但就大批種原進行篩選，以產量做為指標則需耗費大量人物力，同時作物生育過程影響產量的因素極多，難以單獨量化水分的影響。因此，找尋快速且可信賴之偵測耐旱性的方法非常重要。過去相關研究指出，¹³C及¹²C同位素比值和水份利用利率呈負相關 (Dingkuhu *et al.* 1991)。但較簡易方法是以氣體交換效率 (gas exchange efficiency) 作探討，其定義為葉片光合作用速率和蒸散量的比值，可作為估算整個植冠的水份利用效率 (Fischer & Turner 1978)，此比值也用於探討小麥及高粱之田間栽培需水量估算 (Yordanov *et al.* 2001; Peng & Krieg 1992)。此外，利用葉綠素螢光也

1. 行政院農業委員會農業試驗所研究報告第 2258 號。接受日期：95 年 6 月 10 日。

2. 本所農工組副研究員、聘用人員。臺灣 臺中縣 霧峰鄉。

3. 本所作物種原組助理研究員。臺灣 臺中縣 霧峰鄉。

4. 通訊作者，電子郵件：mhyao@wufeng.tari.gov.tw；傳真機：(04)23331673。

可作為選拔的工具，如硬質或麵包小麥在乾旱逆境 (Flagella *et al.* 1994) 和高溫 (Moffatt *et al.* 1990) 的選拔。Araus 等人 (1998) 以 144 種小麥基因型在三種不同水份環境之田間進行葉綠素螢光測定，由結果說明，葉片螢光值具有高遺傳力，對水分逆境有一致表現，而對產量也具有極高相關性。因此，葉綠素螢光值應可作為品種產量表現或環境忍受性之選拔指標。

有關水稻栽培過程之節水研究相當多 (Bouman & Tuong 2001)。而在國內，Chen 等 (1998) 曾針對台梗 8 號不同生育時期的缺水反應作探討；Lai 等 (1998) 則比較水稻及陸稻對於土壤缺水在生長及產量上差異的比較，但目前缺少水分利用效率方面的探討，本研究選擇 27 種不同水稻種原，比較不同品種間之水分利用效率，同時比較水份利用效率在不同量測尺度或方法的差異，包括田間通量，盆鉢試驗之水稻品種用水量，及葉片光合作用速率和蒸散量的比值。至於水稻乾旱時之生理反應，則比較秈稻、梗稻及陸稻三種不同遺傳特性對乾旱的反應，希望藉由各種層面的探討，能對水稻水份利用效率有更深入的了解。

材料與方法

田間水分利用效率之評估

觀測地點為台中縣霧峰鄉農業試驗所農場之水稻試區，試區面積約為 0.5 ha，此塊田區已連續種植水稻 10 yr 以上，栽種品種為台農 67 號，行株距 15 × 30 cm，施肥及栽培管理依慣行方式進行。

將BREB系統 (023/CO₂ System, Campbell Scientific, Inc., Logan, UT, USA) 架設於農業試驗所農場。量測項目包括淨輻射量 (net radiation)、土壤熱流 (soil heat flux)、潛熱 (latent heat)、可感熱 (sensible heat)、鮑溫比 (Bowen ratio) 及二氧化碳通量 (CO₂ flux) 等。該系統將紅外線CO₂偵測器 (Li-6262, Licor, Inc. Lincoln, NE, USA) 設定為差分 (differential) 模式，偵測不同高度偵測點之CO₂ 及水汽量，作為計算垂直通量梯度之基礎，同時由 76 μm線徑之熱電偶線量測溫度通量。淨輻射計 (Q7, REBS, Seattle, WA, USA) 量測不同生育階段及氣象條件下之淨輻射量。土壤熱流板 (HFT3, Campbell Scientific, Inc., Logan, UT, USA) 則量測地面向下之能量項。風速及風向以二維風速計量測 (Model 03001, R. M. Young company, Traverse city, MI, USA)。大氣溫濕度變化由溫濕度計量測 (HMP45C, Vaisala Inc., Woburn, MA, USA)。所有感測器接於資料收集器 (23X datalogger, Campbell Scientific, Inc., Logan, UT, USA)。通量計算是利用Dugas *et al.* (1999) 所述之方法，詳細原理及架設情形請參考Yoo *et al.*等 (2005a) 所述。但實際田間之蒸發散量是由土壤蒸發量及作物葉片蒸散量所組成，一般將此稱為作物蒸發散量 (crop evapotranspiration; ET_c)。由BREB系統所量測之潛熱通量單位 (W m⁻²) 需經單位換算為水汽量，其公式如下：

$$ET_c = 3.6 \times 10^6 (\text{latent heat; W m}^{-2}) \times 1 / (\lambda = 2.45 \times 10^6 \text{ J kg}^{-1})$$

$$ET_c (\text{g H}_2\text{O m}^{-2} \text{ h}^{-1}) = 1.46 \times (\text{latent heat; W m}^{-2})$$

盆鉢水稻品種用水量之差異比較

盆鉢試驗主要在精確紀錄水稻營養生長期之用水量，試驗在具有溫控系統之精密溫室進行。將 27 種水稻種原種子經浸水消毒後，播種於含田間土壤之塑膠盆，待至三葉齡移至 1 / 2500 ha盆鉢 (表面積 0.06 m²，高度 28 cm)，每一品種種植三盆，每盆種植一株，填土深度 22 cm，再加水 3 cm，每日檢查水深度並加水至固定高度，紀錄用水量，待水稻抽穗即停止，以觀察水稻營養生長期之耗

水情形。另將地上部器官（葉及桿）裝入紙袋，置於 100°C 通風乾燥箱 1-2 hr 後，再以 80°C 處理至完成乾燥，秤量乾物重。

水稻 27 種品種包括我國目前栽培種，如粳稻之台粳 2、8、9 號，台農 67、71 號；秈稻如台中秈 10、11、17 號，台中再來 1 號，台農秈 12 號；陸稻如南陸 2 號，台農選 2 號及東陸 3 號。國外品種如 IR8、28、36、54、60、64、72、M2O2、Milyang 23、CICA 8、Koshihikari（越光）、Warisan mochiz, Lemont 及 kri24 等品種。

葉片水分利用效率之評估

光合作用速率及蒸散速率量測：利用光合作用分析儀 (Model 6400 Licor, Inc. Lincoln, NE, USA) 量測水稻葉片光合作用速率、蒸散速率、氣孔導度及氣孔內腔二氧化碳濃度 (Ci) 之數值。

水稻葉片之葉綠素螢光測定：將所欲測量葉片置於葉綠素螢光測定儀 (Chlorophyll fluorometer, MINI-PAM, Heinz Walz, Germany) 的偵測器 (sensor head) 上，同時儀器包括測定瞬間光強及葉溫，所得資料由儀器下載至電腦分析。螢光參數之定義依據 Schreiber *et al.* (1994) 所述，qP 及 qN 分別定義為 $(M-F)/(M-F_0)$ 及 $(F_m-M)/(F_m-F_0)$ ，M 包括 F_m 或 F_m' 。Yield 則定義為 $(M-F)/M = \Delta F/M = \Delta F/F_m'$ 。電子傳遞速率 (electron transfer rate; ETR) 是由螢光參數乘以光合作用光子密度 (photosynthetic active radiation; PAR) 及係數，其計算式如下：

$$ETR = F_m' - F_0 / F_m \times PAR \times 0.5 \times 0.84$$

其中 $F_m' - F_0 / F_m$ 為光化學產量 (photochemical yield)；PAR 單位為 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ；0.5 為傳遞一個電子需吸收 2 光子 (quanta)；0.84 是作物葉片吸收光子之係數。

水稻葉片水份狀態之測量：水稻葉片水分含量是以相對水分含量 (relative water content; RWC) 表示，該比值以 (葉鮮重-葉乾重) / (葉膨重-葉乾重) 作計算，其中葉膨重是指將葉片浸泡於蒸餾水中三小時，至葉片細胞完全吸水飽和時之重量。一般認為相對水分含量表示葉片乾燥程度較水潛勢 (water potential) 為佳，是因為 RWC 考慮到細胞體積大小，可反應葉片水分供應和蒸散速率間的平衡 (Schonfeld *et al.* 1988)。為方便說明葉片水份狀態，本試驗將水稻乾旱分為三種程度，分別為輕微缺水 (葉片顏色變暗，但不捲曲，RWC 大於 0.8)、中度缺水 (葉片有捲曲現象，但澆水後會葉片恢復膨脹，RWC = 0.7-0.8)，及嚴重乾旱 (澆水也無法恢復葉片捲曲現象，RWC 小於 0.7) 等三種乾旱程度。

結 果

水份利用效率可由不同尺度做探討，圖 1 是以田間大面積水稻田為尺度的量測結果。水份利用效率是以植冠上方 CO_2 通量和水汽通量的比值作表示，其中 CO_2 通量是指葉片吸收 CO_2 行固碳作用之量扣減葉片光呼吸 (photorespiration) 之排放量，另由於所取資料皆選擇土壤湛水環境，土壤呼吸可忽略不計 (Yao & Chen 2005a)。由量測結果顯示，葉面積指數高則固定 CO_2 的潛能即高，這可由在通量數值的差異上反應。而就日變化而言，太陽輻射量直接影響 CO_2 固定量，輻射強度高則植冠 CO_2 通量值高，但正午有時會受高溫或雲量而有所影響。若就取樣資料中，水稻植冠最高 CO_2 通量可達 $3 \text{ mg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。植冠水汽通量是由土壤水分蒸發及葉片蒸散量的總和，水稻生育初期湛水環境下，水汽通量主要為土壤水面之蒸發所致，隨水稻生育時期葉面積之增加，至葉面積指數 2.5-3.5 之間，葉片覆蓋整個土面，水汽通量則以葉片蒸散量為主 (Yao *et al.* 等人 2003)。因此

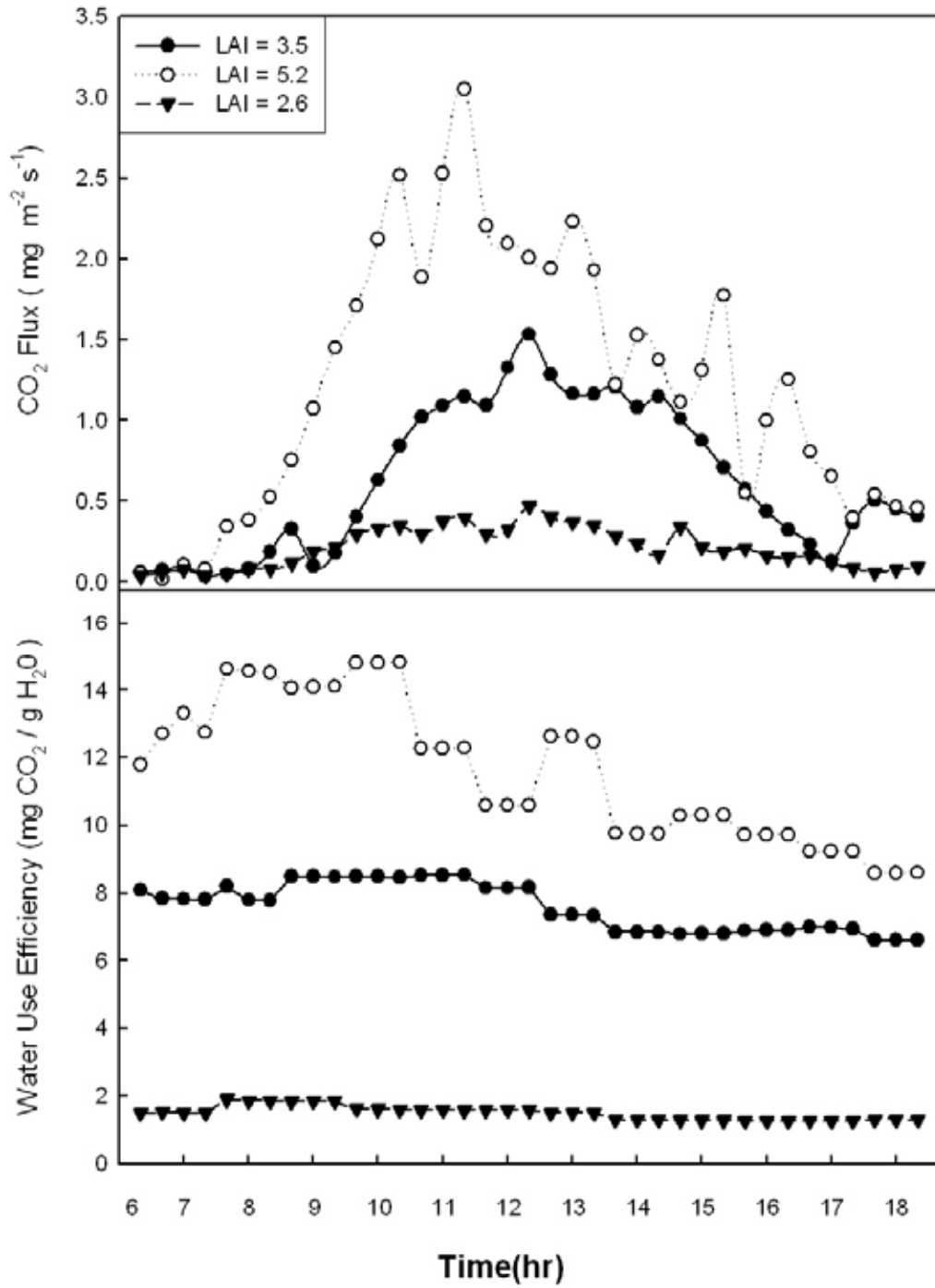


圖 1. 水稻生育期間不同葉面積指數之二氧化碳通量、水汽通量及水分利用效率之日變化。
Fig 1: Daily changes of the CO₂ flux, water vapour flux and water use efficiency in different leaf area indices during the growing stage of rice.

表 1. 比較 27 種水稻品種在乾旱處理下氣體交換特性及水份利用效率之差異

Table 1. Compare the gas exchange traits and water use efficiency among 27 rice cultivars with drought treatment.

Cultivar		Photosynthesis rate ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)			Transpiration ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)			WUE ^z ($\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$)	
		Control	Drought	% of control	Control	Drought	% of control	Control	Drought
Taichung sen 1	I ^y	10.90 ±0.67	4.11 ±1.26	37.74	2.57 ±0.27	0.80 ±0.15	31.12	4.23	5.11
Taichung sen 10	I	15.63 ±2.43	8.12 ±0.54	51.93	2.35 ±0.29	1.10 ±0.13	46.81	6.63	7.36
Taichung sen 11	I	11.30 ±1.23	4.32 ±0.28	38.30	3.19 ±0.50	0.81 ±0.14	25.39	3.53	5.31
Taichung sen 17	I	14.22 ±1.51	4.72 ±0.62	33.20	2.57 ±0.51	0.62 ±0.15	24.12	5.53	7.58
Tainung sen 12	I	14.14 ±1.36	3.35 ±0.39	23.72	2.55 ±0.49	0.55 ±0.10	21.57	5.54	6.07
Tainung select 2	I	13.62 ±2.96	7.67 ±0.82	56.34	2.36 ±0.47	1.16 ±0.26	49.15	5.76	6.57
Nan Lu 2	I	12.09 ±1.16	6.67 ±0.39	55.19	3.11 ±0.27	0.95 ±0.21	30.54	3.87	6.97
Tung Lu 3	I	12.18 ±1.57	7.82 ±0.83	64.22	2.00 ±0.27	1.09 ±0.25	54.50	6.08	7.14
IR 8	I	12.88 ±1.28	6.22 ±0.92	48.31	3.07 ±0.47	1.00 ±0.13	32.57	4.18	6.20
IR28	I	12.68 ±0.98	4.77 ±0.56	37.62	2.56 ±0.25	0.96 ±0.22	37.50	4.94	4.93
IR36	I	13.19 ±1.53	7.73 ±0.76	58.61	2.88 ±0.31	1.55 ±0.28	53.82	4.57	4.97
IR54	I	15.38 ±1.50	7.52 ±0.17	48.90	3.08 ±0.20	1.18 ±0.15	38.31	4.97	6.35
IR 60	I	12.96 ±1.18	8.17 ±0.87	63.07	2.60 ±0.25	1.13 ±0.13	43.46	4.97	7.17
IR 64	I	13.56 ±1.43	6.22 ±0.93	45.90	2.86 ±0.28	0.84 ±0.21	29.37	4.73	7.39
IR72	I	12.24 ±1.30	7.46 ±0.51	60.92	2.43 ±0.35	1.11 ±0.07	45.67	5.02	6.69
CICA 8	I	14.07 ±2.18	7.34 ±0.41	52.18	2.51 ±0.41	1.77 ±0.20	70.52	5.60	4.13
Taikeng 2	J ^x	13.40 ±0.96	7.33 ±0.89	54.71	2.67 ±0.25	1.37 ±0.15	51.31	5.00	5.32
Taikeng 8	J	12.97 ±1.50	4.29 ±0.31	33.12	2.79 ±0.32	0.79 ±0.22	28.31	4.64	5.43
Taikeng 9	J	13.17 ±1.18	4.79 ±0.79	36.39	3.32 ±0.21	1.92 ±0.42	57.83	3.96	2.49
Tainung 67	J	15.47 ±1.46	6.01 ±0.88	38.86	3.55 ±0.49	1.12 ±0.25	31.55	4.35	5.34
Tainung 71	J	11.03 ±0.70	6.39 ±0.27	57.95	2.82 ±0.44	1.49 ±0.23	52.83	3.90	4.27
KRI-24	J	13.52 ±2.11	2.75 ±0.45	20.40	2.02 ±0.26	0.82 ±0.18	40.59	6.67	3.35
Koshihikari	J	10.53 ±1.02	4.33 ±0.29	41.13	2.67 ±0.32	1.04 ±0.20	38.95	3.94	4.15
LEMONT	J	11.88 ±1.22	6.79 ±0.78	57.16	2.27 ±0.20	1.59 ±0.46	70.04	5.22	4.25
M202	J	16.62 ±1.64	4.53 ±0.47	27.28	2.50 ±0.32	0.74 ±0.13	29.60	6.64	6.05
Milyang 23	J	15.62 ±0.84	6.67 ±0.55	42.73	3.76 ±0.42	1.25 ±0.13	33.24	4.14	5.53
Warisan mochiz	J	9.95 ±1.18	4.09 ±0.20	41.13	2.59 ±0.37	1.21 ±0.24	46.71	3.84	3.38

^z water use efficiency ; ^y Indica rice; ^x Japonica rice

表 2. 27 種水稻品種在乾旱處理之氣體交換特性及葉綠素螢光參數之相關性

Table 2. Correlation coefficients for gas exchange traits and chlorophyll fluorescence parameters of 27 rice genotypes in drought treatment.

	A ^z	C	T	WUE	F'	FM'	Fo	Fm	q P	q N	ETR	Fv/Fm	Fv'/Fm'
A ⁺	1	0.835** ^y	0.837**	0.122	-0.048	0.007	-0.002	-0.067	0.067	-0.016	0.490**	-0.043	0.111
C		1	0.965**	-0.306**	-0.019	0.030	0.093	-0.048	0.043	-0.035	-0.212**	-0.127	0.083
T			1	-0.387**	-0.023	0.003	0.070	-0.028	0.020	-0.003	-0.285**	-0.091	0.047
WUE				1	0.045	0.083	-0.110	-0.071	0.014	-0.101	0.716**	0.070	0.054
F'					1	0.901**	0.131	0.144**	-0.783**	-0.885**	0.628**	-0.046	-0.650**
FM'						1	0.168*	0.182**	-0.500**	-0.975**	0.711**	-0.064	-0.275**
Fo							1	0.404**	-0.027	-0.057	-0.051	-0.804**	-0.023
Fm								1	-0.020	0.032	-0.049	0.218**	-0.009
q P									1	0.507**	-0.328**	0.013	0.932**
q N										1	-0.736**	0.084	0.280**
ETR											1	0.021	-0.163
Fv/Fm												1	0.014
Fv'/Fm'													1

^z Abbreviation, A: photosynthetic rate; C: stomatal conductance; T: transpiration rate; WUE: water use efficiency; qP: photochemical quenching; qN: non-photochemical quenching coefficient; ETR: electron transport rate; Fv/Fm: PSII maximum quantum yield; Fv'/Fm': PSII effective quantum yield.

^y *,** Significant at the 0.05 and 0.01 probability levels according to the analysis of two-tailed test.

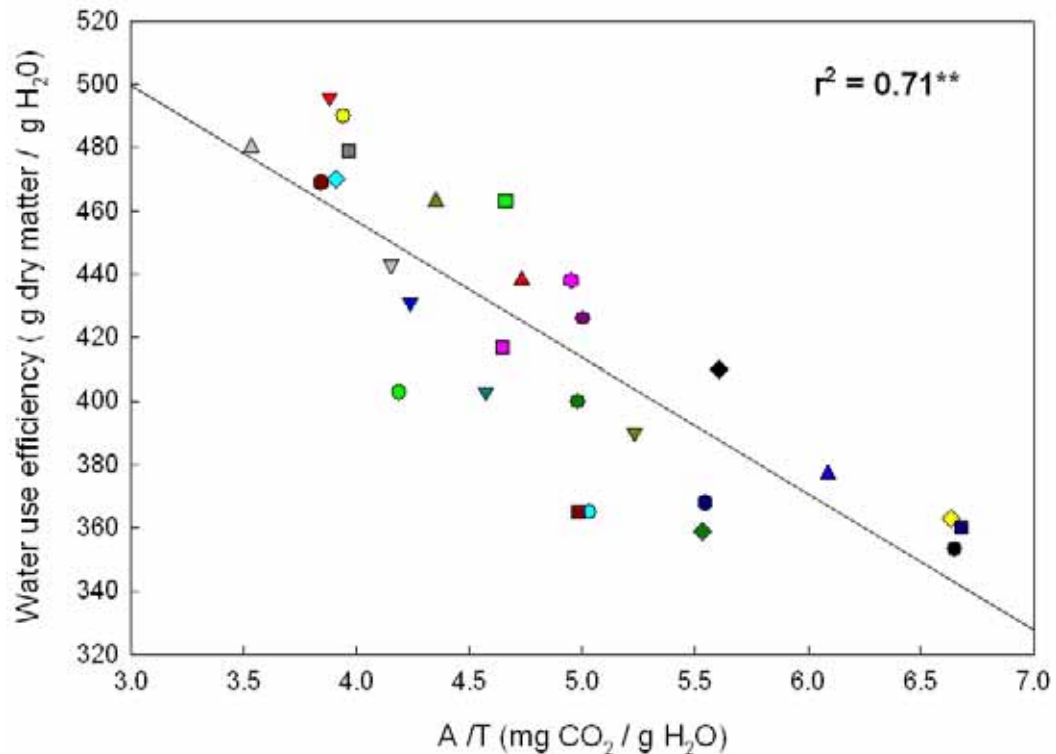


圖 2. 27 種水稻品種之水份利用效率和葉片光合作用及蒸散速率比值之相關性。(每一符號代表一品種之平均值)

Fig 2. Water use efficiencies of 27 rice cultivars vs their ratios of carbon assimilation rate (A) to transpiration rate (T) in pot-scale. Each symbol represent the mean for one cultivar. (** significant at the 0.01 probability level.)

本試驗所選取資料即以葉面積指數大於 2.5，水汽通量以葉片蒸散量為主的資料。但由圖 1 結果說明水汽通量較CO₂通量不受葉面積影響，因此，水份利用效率由固碳作用能力決定，葉面積指數高之植冠則水份利用效率高，同時水份利用效率之日變化也不受溫度及光強影響，而呈線性變化。

以田間CO₂及水汽通量探討水份利用效率雖然是最直接的方法，但需要有足夠大的吹風距離(fetch)，一般認為合適比值為 1:100，即株高 1 m 之水稻田，需在四周圍 100 m 皆相同作物及高度之植冠，這種量測限制對於探討品種間之水份利用效率試驗進行上有困難，同時乾旱處理在田間也不易控制。圖 2 是以盆鉢方式在塑膠布精密溫室種植 27 種水稻品種，由三葉齡苗至開花期前為止，記錄此段時期之給水量及最終作物乾物種，兩者的比值作為盆鉢水稻之水份利用效率，並探討葉片光合作用速率及蒸散作用速率之比值的相關性，兩者相關性高達 0.71，即以葉片所量測結果可作為評估整株水稻之水份利用效率。

表 1 是將 27 種水稻分別比較正常及乾旱葉片之光合作用速率、蒸散速率及水份利用效率。這裡乾旱葉片是指中度缺水程度。每一品種由於生理特性不同，在正常供水環境下之水份利用效率即不同，但在乾旱處理下，除少數外國種及台梗 9 號外，大部分品種葉片缺水後水份利用效率提高，

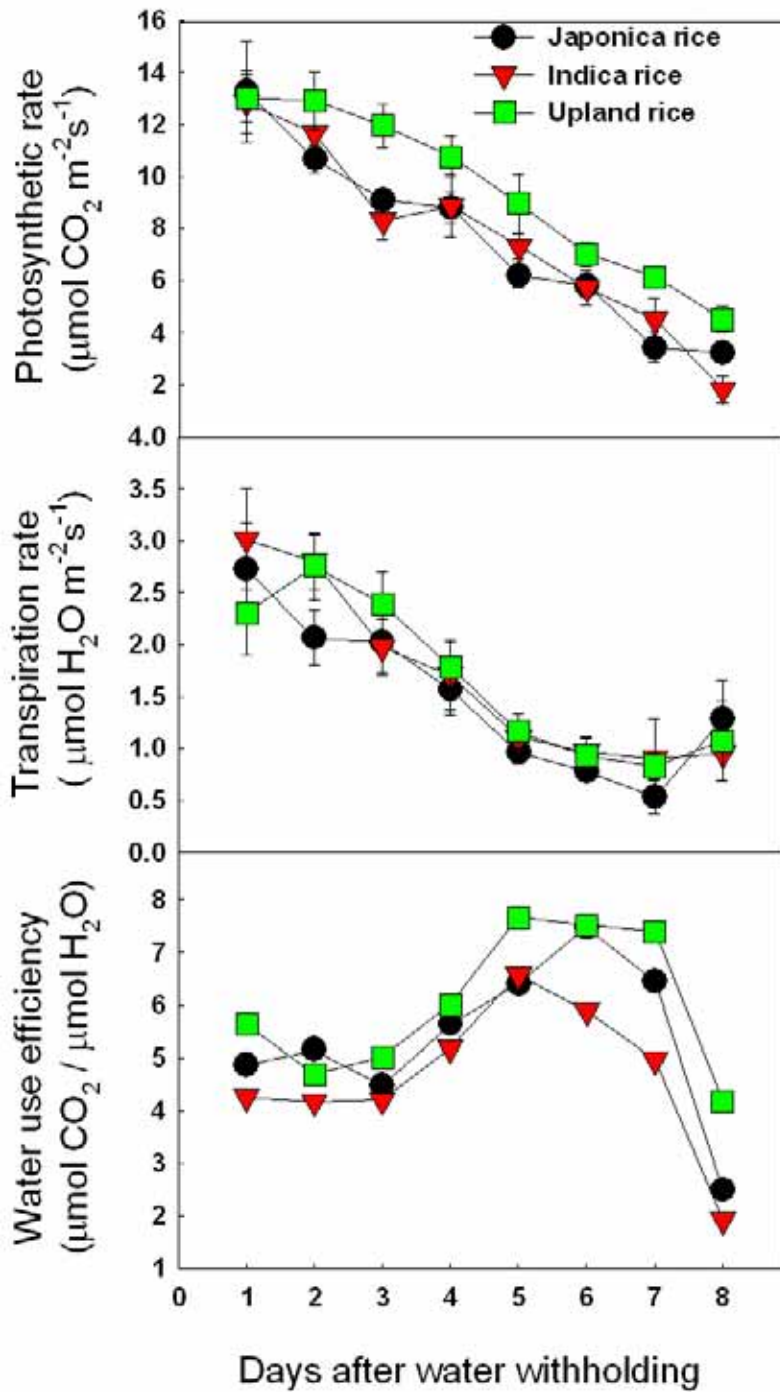


圖 3. 三種不同水稻基因型（粳稻、秈稻及陸稻）在乾旱過程之氣體交換反應。

Fig 3. Gas exchange response of three different rice genotypes (japonica, indica and upland rice) during an imposed water stress period.

其中台中秈 17 號可達 7.58，其次包括台中秈 10 號、東陸 3 號，IR64 及 IR60 皆可達 7.0 以上，這也說明陸稻及秈稻較粳稻之水份利用效率高。而粳稻中台粳 9 號在乾旱處理後，光合作用速率僅為對照組之 36.39%，但蒸散速率仍維持 57.83%，水份利用效率僅為 2.49，為所有參試品種中最低，但該品種目前仍為我國主要栽培品種，其他包括台粳 8 號及台農 71 號（益全香米）等良質米之水份利用效率皆不高，因此，就選擇耐旱品種作為節水栽培而言，目前栽培粳稻品種仍有極大改進空間。其他如 CICA 8 和 Lemont 兩種品種在乾旱狀態雖蒸散值高，即水分持續散失，但因光合作用速率仍維持在 50% 以上，因此水份利用效率雖低，但仍在 4.0 以上。台農 67 號則是另一例子，經乾旱後光合作用及蒸散作用皆低，因此乾旱之水份利用效率為 5.34。

圖 3 為比較粳稻（台農 67 號）、秈稻（台中秈 10 號）及陸稻（東陸 3 號）三種基因型水稻，在觀察乾旱處理過程中光合作用、蒸散作用及水份利用效率之變化。當乾旱處理第三天之相對水分含量約為 0.83 - 0.79，是由輕微轉為中度乾旱；第六天之相對水分含量為 0.72 - 0.68，是由中度轉為嚴重乾旱。三種水稻在乾旱初期之光合作用及蒸散作用皆直線下降，但蒸散作用在排水 4 days 後即維持不變，但光合作用速率仍持續下降，此時水份利用效率達高點，至第 7、8 天葉片呈嚴重捲曲，不適於量測。

當試驗目的需處理大量樣品時，利用葉綠素螢光釋放原理，作為探討乾旱葉片的反應及耐旱種源選拔上是值得嘗試的方法。主要原因為該偵測方式屬非破壞性及操作簡易，同時偵測時間極短，以近紅外線氣體分析儀（以 Licor 6400 為例）測定每一樣品約需 3-5 min，但螢光測定儀僅需 5-10 sec。因此，表 2 是將 27 種水稻之乾旱葉片氣體交換生理參數和葉綠素螢光參數做分析，其中與水份利用效率有關之螢光參數僅有電子傳遞速率 (ETR)，相關係數達 0.72，其餘則不顯著。

討 論

一般認為水稻種植期間若能保持田區 5-10 cm 湛水深度，最適於水稻生長 (Anburmozhi *et al* 1998)。但就氣候變遷或水資源調度管理而言，我國農業用水並不充裕，尤其是一期作水稻插秧期更為敏感。節水栽培是因應缺水的調整方式，雖然有許多文獻指出，降低水稻田湛水深度，即保持土壤水分飽和但不湛水，或乾濕狀態相互更換，可在不影響水稻產量下節省 30-75% 的用水 (Mishra *et al.* 1990)。但當乾旱發生時，增加灌溉頻率，需增加勞動成本，在目前農業用水仍不需付費，及仰賴政府政策救助的心態驅使下，在實際執行上恐怕不易達成。

以長期策略而言，選拔耐旱品種是可提高水資源之利用效率，而品種水份利用效率是乾旱環境栽培很重要的特性 (Friborg *et al.* 1997)。由表 1 盆鉢試驗測試不同種源水稻品種可說明，品種間的水分利用效率有差異。事實上，水份利用效率在作物不同基因型也有明顯差異，包括在水稻 (Dingkuhu *et al.* 1991)、落花生 (Wright *et al.* 1988) 及黎豆 (cowpea) (Ismail & Hall 1993)。但對缺水環境而言，乾旱時之水份利用效率提高是較具實際運用的指標，就本研究所選用 27 種水稻品種中，大部分在乾旱時水份利用效率提高，提高原因在於氣孔關閉同時影響 CO₂ 固定量及水汽蒸散量，兩者在氣孔內外通量的變動直接影響水份利用效率，如台粳 9 號光合作用速率低，但蒸散量高，水份利用效率低，也有兩項數值同時降低（如台農 67 號），但最理想為光合作用速率降低幅度小，但蒸散量降低幅度大，使水稻在乾旱過程中能保持葉片水分及乾物種持續累積。當然，品種間的差異直接受生理反應及代謝機制所控制，可簡易將此機制分為氣孔及非氣孔因素。氣孔關閉是缺水反應的第一步，較其他因缺水而導致生長趨緩的性狀為快，而許多品種的耐旱機制，也因氣孔敏感反應而

減少水分的散失。非氣孔因素是在乾旱時，葉綠體固定CO₂能力降低，包括羧化反應 (carboxylation) 減少 (Wise *et al.* 1991)，RuBP再生減少 (Tezara & Lawlor 1995)，或功能型Rubisco數目減少 (Kanechi *et al.* 1995)。葉片乾旱過程有一定生理及代謝上的發生順序，圖 3 為三種不同基因型水稻在逐漸乾旱過程的變化，乾旱初期氣孔關閉，光合作用及蒸散作用同時下降，水分利用效率因為是兩者比值，因此變動幅度不大。但當持續乾旱後，三種水稻蒸散作用迅速下降，但光合作用下降較平緩，雖然水稻間固碳代謝會因酵素活性、生化反應及光氧化代謝能力而有所差異，但此時屬於中度乾旱，三種水稻之水分利用效率反而較高。中度乾旱使水分利用效率提高的原因，除氣體交換特性之變化外，細胞內澱粉較醣類更易分解，因此在水稻葉鞘有更多的碳水化合物累積 (Cabuslay *et al.* 2002)。而當植株嚴重乾旱時，即使補充水分仍無法使植株恢復，蒸散作用在中度乾旱已達低點，但光合作用速率仍持續下降，水分利用效率當然明顯下降，同時乾旱也使水稻葉片捲曲而減少光線的穿透，造成輻射利用效率的下降 (Boonjung & Fukai 1996)。

水分利用效率的評估可由不同尺度及量測項目而有所差異，田間尺度是最能直接反應差異，本研究中CO₂及水汽通量量測是以氣象觀點探討水分利用效率的方式，此種方式雖然是田間實測值，但受到量測區域限制及田間水分難以控制影響，僅能觀察一種品種正常供水栽培之水分利用效率變化。圖 1 為不同生育時期之CO₂及水汽通量變化，就日變化而言，太陽輻射量直接影響葉片光合作用進行，而蒸散作用則受大氣中水汽壓差 (vapour pressure deficit) 的影響 (Tubiello *et al.* 1999)。Mahrt & Vicker (2002) 以通量方式探討CO₂及水汽通量和水份利用效率關係，發現氣孔關閉結果對CO₂通量影響較水汽通量明顯，雖然水汽壓差和水份利用效率呈負相關 (Baldocchi 1994)，但在正常環境蒸發散量較不受葉面積指數影響，因當葉面積指數低時 (包括生育初期或因乾旱葉片捲曲)，則土壤水分蒸發增加 (Kelliher *et al.* 1995)。也就因為田間蒸散作用對葉面積較不敏感，因此水分利用效率數值高低受CO₂通量影響。而正常供水環境，水稻受光後氣孔開啓，光合作用及蒸散速率同時進行，因此，日變化之水份利用效率呈線性。

Cabuslay *et al.* (2002) 以水稻為材料探討水分利用效率的結果，短期缺水對水稻最明顯在於葉片的伸展速率，而非乾物重累積。但長期乾旱使植冠光合作用減低，造成穀粒充實之同化物累積減少，而乾旱引起光合作用下降的原因，包括氣孔關閉，降低光合作用酵素，葉片碳代謝機制改變及降低光系統化學效率，這可由光系統 II (photosystem II; PSII) 的光量子產量偏低證明，同時非光化學 quenching 增加 (Pieters & El Souki 2005)。育種家在選拔品系過程中，每一雜交組合有龐大分離族群，選拔族群中產量表現若能透過生理特性以簡單、快速及經濟的特性達成，則有助於選拔效率，當然所選定生理特性需能反應產量或乾物重累積的潛力。當植物遭遇逆境時，不論經由代謝過程、水分平衡或是直接對葉片表層結構的破壞，會使葉綠體對照射在葉表面的輻射能有不同反應機制。因此當作物生長環境不佳時，螢光釋放量會大幅增加 (Lichtenthaler & Miede 1997)，學者認為螢光可作為逆境偵測的指標 (Chaerle & Seraeten 2000)。Pieters & El Souki (2005) 以兩種水稻品種探討乾旱葉片之螢光反應，結果顯示，乾旱使 PSII 光量子產量，Fv'/Fm'和 q P 下降，而 q N 則提高。就光合作用胞器內，光系統活性是提供還原力與 ATP (adenosine triphosphate) 的來源，如果 PSII 活性超過需求，過多的光合作用電子傳遞鏈產生刺激活化氧族 (reactive oxygen species) 的產生 (Asada 1992)。事實上，電子傳遞鏈和光合作用間有密切關係，有學者認為由 ETR 數值可反應光合作用速率 (Silva & Santos 2004)。而表二的結果說明，PSII 電子傳遞鏈除和光合作用成正相關外，和水分利用效率更具有顯著相關，由此結果可說明，日後對於水稻水分利用效率種源篩選，ETR 會是可供參考的指標。

就實際田間栽培而言，可經由多方面探討水分利用效率的提升。Wallace & Batchelor (1997) 認為在改進水稻水分利用效率可由四個方向加以思考。(i) 經由作物育種或栽培管理增加收穫指數。(ii) 經由品種選育及作物育種減少蒸散比例。(iii) 提高乾物重產量，經由施肥、病蟲害防治和適當行株距等管理措施。(IV) 由水分平衡中減少蒸散組成份，例如利用殘留物覆蓋以減少土壤水分蒸發及表面逕流。就上述四項增加水分利用效率的策略中，(i) 及 (ii) 屬於品種選育及改良部份，但除水分利用效率外，仍需有其他的考量（如品質），是屬於長期性的目標。(iii) 則有較多的研究，主要利用精準化農耕，詳細評估所需投入項（如肥料、農藥及水分等）的時機及在田間分布情形，以達到最大效率。(IV) 包括目前使用之節水技術，如增加降雨量截取，並改善灌溉技術以避免操作上之損失。目前當氣候乾旱發生時，常以休耕方式節省水資源而供給民生或工業用水之用，但水田並非僅具生產糧食的功能，包括生活及生態方面皆有其不可取代性之地位，如透過品種選育及灌溉技術的改良，可維持相同產量但大幅減少需水量，除能維持農田永續經營外，也能有效因應不良氣候所帶來的衝擊。

引用文獻 (Literature cited)

- Anbumozhi, V., E. Yamaji, and T. Tabhchi. 1998. Rice crop growth and yield as influenced by change in ponding water depth, water regime and fertigation level. *Agric. Water Manage.* 37:241-253.
- Araus, J. L., T. Amaro, J. Voltas, H. Nakkoul, and M. M. Nachit. 1998. Chlorophyll fluorescence as a selection criterion for grain yield in durum wheat under Mediterranean conditions. *Field Crops Res.* 55:209-233.
- Asada, K. 1992. Ascorbate peroxidase--a hydrogen peroxide scavenging enzyme in plant. *Physiol. Plant* 85:235-241.
- Baldocchi, D. D. 1994. A comparative study of mass and energy exchange rates over a closed C3 (wheat) and an open C4 (corn) crop. Part II. CO₂ exchange and water use efficiency. *Agric. For. Meteorol.* 67:291-321.
- Boonjung, H. and S. Fukai. 1996. Effects of soil water deficit at different growth stage on rice growth and yield under upland conditions. II. phenology, biomass production and yield. *Field Crops Res.* 48:47-55.
- Bouman, B. A. M. and T. P. Tuong. 2001. Field water management to save water and increase its productivity in irrigated lowland rice. *Agric. Water Manage.* 49:11-30.
- Cabuslay, G. S., O. Ito, and A. A. Alejar. 2002. Physiological evaluation of responses of rice (*Oryza sativa* L.) to water deficit. *Plant Sci.* 163:815-827.
- Chaerle, L. and D. V. D. Seraeten. 2000. Imaging technique and early detection of plant stress. *Trends Plant Sci.* 5:495-501.
- Chen, C. T., G. Y., Chen, Y. H. Wen, and C. P. Liu. 1998. A study on effects of saving water requirement irrigation on paddy rice growth and yield during drought period. *J. Chiayi Inc. Tec.* 56:39-50. (Inchinese with English abstract)
- Dingkuhu, M., G. D. Farquhar, S. K. De Datta, and J. C. O'Toole. 1991. Discrimination of ¹³C among upland rice having different water use efficiencies. *Aust. J. Agric. Res.* 42:1123-1131.

- Dugas, W. A., M. L. Heuer, and H. S. Mayeux. 1999. Carbon dioxide fluxes over bermuda grass, native prairie, and sorghum. *Agric. For. Meteorol.* 93:121-139.
- Fischer, R. A. and N. C. Turner. 1978. Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 29 : 277-317.
- Flagella, Z., D. Pastore., R. G. Campanile, and N. DiFonzo. 1994. Photochemical quenching of chlorophyll fluorescence and drought tolerance in different durum wheat (*Triticum durum*) cultivars. *J. Agric. Sci.* 122:183-192.
- Friborg, T., E. Boegh, and H. Soegaard. 1997. Carbon dioxide flux, transpiration and light response of millet in the Sahel. *J. Hydrol.* 189:633-650.
- Ismail, A. M. and A. E. Hall. 1993. Inheritance of carbon isotope discrimination and water-use efficiency in cowpea. *Crop Sci.* 33:498-503.
- Kanechi, M., E. Kunitomo, N. Inagaki, and S. Maekawa. 1995. Water stress effects on ribulose-1,5-biphosphate carboxylase and its relationship to photosynthesis in sunflower leaves. pp. 597-600. In : *Photosynthesis : from Light to Biosphere.* (Mathis, M. ed). Kluwer Acad. Pub., Dordrecht- Berlin-London.
- Kelliher, F. M., R. Leunig, M. R. Raupach, and E. D. Schulze. 1995. Maximum conductance for evaporation from global vegetation types. *Agric. For. Meteorol.* 73:1-16.
- Lai, M. H., C. M. Yang, and Y. C. Kuo. 1998. Production of lowland and upland rice to soil water deficits in different crops. I. Differences in growth and yield. *J. Agric. Res. China* 47: 95-107. (in Chinese with English abstract)
- Lichtenthaler, H. K. and J. A. Miehe. 1997. Fluorescence imaging as a diagnostic tool for plant stress. *Trends Plant Sci.* 2:316-320.
- Mahrt, L. and D. Vickers. 2002. Relationship of area averaged carbon dioxide and water vapour fluxes to atmospheric variables. *Agric. For. Meteorol.* 112:195-202.
- Mishra, H. S., T. R. Rathore, and R. C. Pant. 1990. Effects of intermittent irrigation on groundwater table contribution irrigation requirement and yield of rice in Mollisols of the Tarai region. *Agric. Water Manage.* 18:231-241.
- Moffatt, J. M., R. G. Sears, and G. M. Paulsen. 1990. Wheat high temperature tolerance during reproductive growth. I. Evaluation by chlorophyll fluorescence. *Crop Sci.* 30:881-885.
- Peng, S. and D. R. Krieg. 1992. Gas exchange traits and their relationship to water use efficiency of grain sorghum. *Crop Sci.* 32:386-391.
- Pieters, A. and S. El Souki. 2005. Effects drought during grain filling on PSII activity in rice. *J. Plant Physiol.* 162:903-911.
- Schonfeld, M. A., R. C. Johnson, B. F. Carver, and D. W. Mornhinweg. 1988. Water relations in winter wheat as drought resistance indicators. *Crop Sci.* 28:526-531.
- Schreiber, U., W. Bilger, and C. Neubauer. 1994. Chlorophyll fluorescence as a nonintrusive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis. p. 49-70. *in: Ecophysiology of Photosynthesis.* (Schulze, E. D. and M. M. Caldwell eds). Springer, Berlin.

- Silva, J. and R. Santos. 2004. Can chlorophyll fluorescence be used to estimate photosynthetic production in the seagrass *Zostera noltii*? *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 307 : 207-216.
- Tezara, W. and D. W. Lawlor. 1995. Effects of water stress on the biochemistry and physiology of photosynthesis in sunflower. pp. 625-628. *in* : Photosynthesis : from Light to Biosphere. (Mathis, M. ed.). Kluwer Acad. Pub., Dordrecht- Berlin-London.
- Tubiello, F. N., G. Lin, J. W. Druitt, and B. D. V. Marino. 1999. Ecosystem-level evapotranspiration and water use efficiency in the desert biome of biosphere 2. *Ecol. Eng.* 13:263-271.
- Viets, F. G. 1962. Fertilizer and efficient use of water. *Adv. Agron.* 14:223-264.
- Wallace, J. S. and C. H. Batchelor. 1997. Managing water resources for crop production. *Phil. Trans. R. Soc. Lon. B.* 352:937-947.
- Wise, R. R., D. H. Sparrow, A. Ortiz-Lopez, and D. R. Ort. 1991. Spatial distribution of photosynthesis during drought in field-growth and acclimated and non-acclimated growth chamber-growth cotton. *Plant Physiol.* 100:26-32.
- Wright, G. C., K. T. Hubick, and G. D. Farquhar. 1988. Discrimination in carbon isotope of leaves correlates with water-use efficiency of field-grown peanut cultivars. *Aust. J. Plant Physiol.* 15:815-825.
- Yao, M. H. & S.H. Chen. 2005 a. Studies on absorption and emission of carbon dioxide in paddy field. *J. Taiwan Agric. Res.* 54:150-161. (in Chinese with English abstract)
- Yao, M. H., S. H. Chen, and L. S. Liang. (2005 b.). Studies on meteorological resources use efficiency in rice. I. Radiation use efficiency. *J. Taiwan Agric. Res.* 54:123-134. (in Chinese with English abstract)
- Yao, M. H., J. C., Tsai, and L. S. Liang. 2003. Measurement of vertical profiles and fluctuation on agrometeorological factor within and above a rice canopy. *J. Agric. Res. China.* 52:50-61. (in Chinese with English abstract)
- Yordanov, I., T. Tsonev, V. Velikova, K. Georgieva, P. Ivanov, N. Tsenov, and T. Petrova. 2001. Changes in CO₂ assimilation, transpiration and stomatal resistance of different wheat cultivars experiencing drought under field conditions. *Bulg. J. Plant Physiol.* 27:20-33.

Studies on the Use Efficiency of Meteorological Resources for Rice. II. Water Use Efficiency.¹

Ming-Hwi Yao^{2,4}, Shou-Hung Chen² and Shu Chen³

Abstract

Yao, M. H., S. H. Chen and S. Chen. 2005. Studies on the use efficiency of meteorological resources for rice. II. Water use efficiency. *J. Agric. Res. Taiwan*: 55:121-134.

There are several definition for water use efficiency (WUE). The aim of this study is to evaluate the water use efficiency of 27 rice cultivars with different scale and measurement. The results showed the CO₂ flux measured by Bowen ratio / energy system in field were consistent with the change of leaf area index. It could be used to decide the water use efficiency in non-stress rice field. The experiment in pot indicated the different water requirement among rice cultivars were related to the ratio of photosynthesis rate to transpiration rate of leaves. By the comparison with the leaves of 27 rice cultivars, it showed the water use efficiency in indica and upland rice are higher than japonica rice under drought treatment. It indicated the current japonica cultivars ought to improve the drought tolerance by means of breeding. In addition, the PSII electron transfer chain (ETR) of the fluorescence parameter of drought leaves could be used to quickly select the rice with high water use efficiency.

Key words: Rice (*Oryza sativa* L.), Evapotranspiration, Flux, Water use efficiency.

1. Contribution No.2258 from Agricultural Research Institute, Council of Agriculture. Accepted: June 10, 2006.
2. Respectively, Associate Researcher and Assistance, Agricultural Engineering Division, ARI, Wufeng, Taichung, Taiwan, ROC.
3. Assistance Researcher, Crop Germplasm Division, ARI, Wufeng, Taichung, Taiwan, ROC.
4. Corresponding author, e-mail: mhyao@wufeng.tari.gov.tw ; Fax: (04)23331673.