

## 水稻分蘖之生理研究

### V. 穀粒充實期間氮含量變化與產量之關係<sup>1</sup>

張富洲 劉大江<sup>2</sup>

**摘要：**本試驗以大粒型水稻品種 Pegonil 與中粒型品種臺農67號，及以後者為輪迴親經回交5—6次並自交6—7次且具大粒特性（千粒重為32—34g）後代品系為材料，探討單一大分蘖在抽穗後之氮素累積與利用性狀，以瞭解對產量生理的影響。試驗結果顯示回交後代 BC—5之產量高於臺農67號，BC—6產量則與臺農67號相近，又以 Pegonil 產量最低。抽穗期葉面積及單位面積葉片氮素含量不能反應產量表現，如以抽穗期單位葉面積及單位面積葉片氮素含量為基準計算產量效率，則仍以 Pegonil 最低，其餘三個品種（系）間的差異較小。回交品系在抽穗後具有較高的相對累積氮素能力，顯示穀粒充實期間的氮素供需較為平衡，可能與高產潛能有關，建議為一值得利用的優良生理性狀。Pegonil 及 BC—6品系於抽穗期之葉片氮素、葉綠素及可溶性蛋白質濃度均高，但前者各項濃度在穀粒充實期間急速下降，後者則否，顯示不同之老化及氮素再轉移速率，應與產量表現有密切關係。二期作稻抽穗期葉片葉綠素濃度高於一期作，但可溶性蛋白質與葉綠素濃度比值則顯著以一期作為高，且產量與抽穗後18日之可溶性蛋白質與葉綠素濃度比值呈顯著之正相關，顯示穀粒充實後期之葉片供源能力對產量表現仍極重要，是在追求提高產量效率時應予注意的問題。

**關鍵詞：**水稻、粒重、氮素利用、產量效率

作物供源 (source) 與積儲 (sink) 能力平衡與否，與產量間的關係極為密切，兩者均可能為產量的限制因子 (Evans, 1975)。在水稻方面，Wei et al. (1984) 曾比較抽穗及成熟期間莖稈非構造成碳水化合物濃度的變化，推測本省中部地區第一期作水稻的產量受限於積儲容量：張等 (1989 a,b) 探討利用大粒種水稻種源謀求提高水稻產量的可行性，雖然證實臺農67號具大粒特性的近同源系具有較高的供源能力，但由於積儲容積因一穗粒數過低而無法大幅提升，未能顯著改進產量表現。

大粒型品種 Pegonil 具有短稈及分蘖稍多的特性 (郭與張, 1985)，在氮素代謝與利用方面有別於一般中粒型品種 (魏等, 1989)；由於 Pegonil 品種穀粒氮素濃度較高，抽穗後葉片氮素大量轉移至穀粒，可能為加速葉片老化的重要原因之一 (Feller, 1986)，以致限制產量。但利用臺農67號與 Pegonil 所育成之前者大粒型近同源系，在穀粒氮素濃度、氮素利用效率及葉片氮素代謝酵素活性的表現方面，具有相當大的變異，部份品系並顯現較高的產量潛能 (張等, 1989b；魏等, 1989)，顯示經由增大積儲容積以提高產量，在理論上仍具有可能性。

水稻葉片氮素含量與光能利用率 (radiation use efficiency) 間的關係因品種而異 (Sinclair and Horie, 1989)，而葉片中75%的蛋白質係位於葉綠體內 (Dalling, 1985)。由於 Pegonil、臺農67號及後者具大粒特性近同源系的葉片含氮量不同 (魏等, 1989)，在穀粒充實期的氮素供需平

1. 臺灣省農業試驗所 研究報告第1638號。水稻回交品系材料係本所農藝系稻作研究室郭益全博士提供，謹致謝意。

2. 本所農藝系助理與研究員。臺灣省 臺中縣 霧峰鄉。

衡關係亦有差異(張等, 1989a), 因此有必要對抽穗後葉片含氮化合物的變化加以探討, 藉以對各基因型的供源能力表現有更深入的瞭解。本試驗因而採用中粒型栽培品種臺農67號與 Pegonil, 及以臺農67號為輪迴親之回交多次並具大粒特性後代品系為材料, 比較抽穗期葉片面積及生理性狀與產量間的關係, 並對可溶性蛋白質與葉綠素的濃度變化加以分析, 以期瞭解水稻粒型與氮素利用性狀間的關係, 建立謀求提高水稻產量所需的生理資訊。

## 材料與方法

本試驗採用中粒型品種臺農67號與大粒型水稻品種 Pegonil, 及以前者為輪迴親經回交5次並自交7次(BC-5/F-7)及回交6次並自交6次(BC-6/F-6)且具大粒特性(千粒重為32-34g)品系為材料, 於民國79年第一期作於田間栽培, 收穫後將所得種子繼續於二期作試驗, 兩回交品系依序為 BC-5/F-8及 BC-6/F-7。田間水稻栽培依慣行法管理, 水稻進入抽穗期前並以烏網覆蓋, 以預防鳥害。試驗採用逢機完全區集設計, 重複四次。

於各水稻品種(系)抽穗時, 至田間標定同時抽穗之大分蘗, 每小區至少標定150穗, 在抽穗及成熟期自每小區逢機選取30個分蘗為樣品, 以LI-3100(LI-COR Co., USA)葉面積計測量葉面積, 再將分蘗各器官烘乾(80°C, 48-72hr), 秤量乾物重量, 磨粉後利用 semi-micro Kjeldahl 方法分析氮素濃度, 並以此濃度與乾物量之乘積為氮素累積量; 成熟期並計算稻穀產量。

又於水稻抽穗期及抽穗後18日各逢機選取5個分蘗為樣品, 分析自頂端計數第二葉片(劍葉下之葉片)之葉綠素與可溶性蛋白質濃度, 其方法係將葉片以0.1 M Tris (pH=7.5) 緩衝液萃取, 葉綠素依 Wintermans and de Mots (1965) 法分析, 萃取液經離心後, 以 BIO-RAD dye-binding 方法(BIO-RAD Chemical Div., 1989)分析可溶性蛋白質濃度。

各項試驗結果均經變方分析, 並以 Duncan's New Multiple Range Test 比較品種(系)間之差異顯著性。

## 結果與討論

回交品系 BC-5在第一、二期作栽培之千粒重分別為32.17及32.97g, BC-6之千粒重分別為34.08與34.55g, 顯示具有大粒特性, 表現亦極穩定, 與以往試驗所得結果相符(魏等, 1988); 大粒型品種 Pegonil 在第一、二期作之千粒重高達45.26及43.77g, 臺農67號則分別為25.56及26.44g(資料未列出)。

供試水稻品種(系)在穀粒充實期間一分蘗之乾物累積量與產量資料列於表1, 在第一期作以 BC-5/F-7之表現最優, 臺農67號及 BC-6/F-6居次, Pegonil 品種最低, 第二期作的表現相同, 且兩性狀間具有極顯著的相關, 即抽穗後單一分蘗總乾物累積量高者, 其產量亦高。單一分蘗在抽穗期之葉面積資料亦列於表1, 在一期作以 Pegonil 品種最高, 臺農67號及 BC-6/F-6較低, 但第二期作則以 BC-5/F-8之葉面積最大, 臺農67號最低, 第二期作之葉面積略低於第一期作; 張與劉(1991)曾以11個水稻栽培品種進行試驗, 指出基因型間的葉面積表現在期作間有異, 抽穗期單一分蘗之面積以第一期作為高, 且第一期作葉面積與產量間的關係不明確, 但第二期作之葉面積與產量呈極顯著的正相關, 因此建議第二期作產量可能受限於葉面積, 本試驗也獲致相似結果。

如以抽穗期葉面積為基準計算產量效率(單位為 mg/cm<sup>2</sup> leaf area), 則臺農67號及兩個回交品系之間於兩期作均無差異, 其值介於25.1-27.5之間, 但 Pegonil 品種之產量效率則較其他品種(系)低25-35%(表1), 顯示 Pegonil 單位面積葉片相對應的稻穀產量較低, 影響產量表現。如果由葉片光合成能力的觀點探討 Pegonil 品種產量效率較低的可能原因, Sinclair and Horie (1989)曾指出葉片氮素濃度或含量與光合能力及光能利用效率有關, 並認為在1.6g N/m<sup>2</sup> leaf area 以下的

範圍內，葉片氮素含量與光合能力呈正相關；由本試驗測定抽穗期葉片氮素含量所得結果，顯示單位面積葉片之氮素含量於第一、二期作均以臺農67號及 BC—6品系較高，Pegonil 與 BC—5品系較低，其值介於1.43—1.73g N/m<sup>2</sup> leaf area 之間；在單一分蘗所有葉片的總氮素含量方面，僅於一期作以 BC—6品系較高，其餘均無顯著差異（表1）。但如以抽穗葉片每一單位氮素含量為基準計算產量效率（單位為 mg/mg leaf N），兩個期作同以 BC—5品系臺農67號較高，Pegonil 品種最低。經由相關分析得知，稻穀產量與上述兩種基準計算而得之產量效率間，雖有極顯著的正相關，但與抽穗期葉片氮素總含量或單位面積葉片氮素含量則無一定關係存在，推測原因，一方面可能為各品種（系）抽穗期葉片氮素含量均已甚高，另一方面可能為水稻葉片氮素含量在抽穗後持續下降，其下降速率在基因型間亦有不同，因此不能以抽穗期之氮素含量代表整個穀粒充實期間的乾物質生產能力，而應注意穀粒充實過程中葉片生理活性的變化。

Table 1. Leaf area (LA), leaf N content (LN), dry matter accumulation (DMA) and grain yield of Tainung 67 and Pegonil rice varieties and their backcross offsprings grown in the first and second crop seasons

Crop Season	Genotype	DMA during Grain-fill (g/tiller)	Grain Yield (g/tiller)	Leaf Area at Heading (cm <sup>2</sup> /tiller)	Leaf N at Heading		Yield Efficiency	
					mg/tiller	g/m <sup>2</sup>	mg/cm <sup>2</sup> LA	mg/mg LN
First Crop	Tainung 67	3.58b	3.97b	144.2b*	24.7b	1.71a	27.5a	161a
	Pegonil	2.24c	2.77c	159.4a	24.2b	1.52b	17.4b	115c
	BC—5/F—7	4.10a	4.18a	152.1ab	22.7b	1.49b	27.5a	184a
	BC—6/F—6	3.79b	3.84b	146.3b	27.2a	1.86a	26.3a	141b
Second Crop	Tainung 67	3.08b	3.24b	126.8c	21.0a	1.66a	25.6a	154b
	Pegonil	2.15c	2.56c	135.6b	21.5a	1.59ab	18.9b	119c
	BC—5/F—8	3.77a	3.87a	147.2a	21.0a	1.43b	26.3a	184a
	BC—6/F—7	3.46a	3.35ab	133.3b	23.0a	1.73a	25.1a	146b

\*Means with the same letter within each column of a crop season are not significantly different at 5% level by Duncan's New Multiple Range Test.

對多數禾穀類作物而言，穀粒充實所需氮素的重要來源之一，是營養器官在抽穗期前所累積的氮素，而這種氮素再轉移是導致植株生理活性下降與老化的重要原因(Dalling, 1985; Feller, 1986)。本試驗結果顯示水稻分蘗營養器官在抽穗期已累積之氮素量，佔成熟期最終氮素含量之69—82%，以 Pegonil 品種最高，兩個回交品系最低，而抽穗後的氮素累積量與穀粒氮素含量比值，則以 Pegonil 最低，回交品系最高（表2），換言之，雖然供試水稻的氮素收穫指數（N harvest index）的變異幅度較小（表2），但是 Pegonil 品種因穀粒氮素濃度較高（資料未列出）及抽穗後葉片氮素同化能力低落（魏等，1989），氮素再轉移程度高於其他品種（系），致使葉片提早老化，影響產量表現。

Table 2. Characteristics of N assimilation during grain-filling by tillers of Tainung 67 and Pegonil rice varieties and their backcross offsprings grown in the first and second crop seasons

Crop Season	Genotype	N Content at Heading (mg/tiller) (A)	N Content at Maturity (mg/tiller) (B)	N Harvest Index	A/B	Ratio of N accumulation after Heading to Grain N
First Crop	Tainung 67	46.83ab*	63.40b	0.67a	0.742b	0.390b
	Pegonil	44.30b	55.80c	0.70a	0.797a	0.294c
	BC-5/F-7	41.36b	60.31b	0.70a	0.688c	0.449a
	BC-6/F-6	51.23a	70.80a	0.64b	0.724b	0.432a
Second Crop	Tainung 67	38.31b	49.00b	0.70a	0.782a	0.311b
	Pegonil	40.55ab	49.39b	0.71a	0.821a	0.252b
	BC-5/F-8	39.63b	53.84b	0.69a	0.736b	0.383a
	BC-6/F-7	43.14a	61.42a	0.66b	0.702b	0.451a

\*Means with the same letter within each column of a crop season are not significantly different at 5% level by Duncan's New Multiple Range Test.

前述推論可由表3資料獲得證明，經於抽穗期及抽穗後第18日分析第二葉片之葉綠素及可溶性蛋白質濃度，發現雖然各基因型間在抽穗期之濃度約略相近，但抽穗後第18日的表現則有極大差異 Pegonil 品種的葉綠素及蛋白質濃度極顯著低於其他品種（系）；計算可溶性蛋白質與葉綠素濃度比值，也有相同的結果（表3），顯示 Pegonil 品種在抽穗後第18日的生理活性已明顯下降。

表3資料同時顯示兩個值得注意的事實，其一為第二葉片可溶性蛋白質與葉綠素濃度的比值，經由相關分析得知，單一分蘗稻穀產量與抽穗期之比值並無顯著相關，但與抽穗後第18日葉片可溶性蛋白質與葉綠素濃度比值則有顯著之正相關，顯示充實後期葉片生理活性對產量具有明顯之影響；此外，此一比值，以一期作高於二期作，且臺農67號與兩個回交品系在抽穗後第18日之比值並未下降，亦

Table 3. Concentrations of chlorophyll and soluble protein the second leaf blade of Tainung 67 and Pegonil rice varieties and their backcross offsprings grown in the first and second crop seasons

Crop Season	Genotype	Chlorophyll (mg/gfw)		Sol. Protein (mg/gfw)		Sol. Protein/Chlor.	
		Heading	18 DAH*	Heading	18 DAH*	Heading	18 DAH*
First Crop	Tainung 67	2.37b**	1.24b	35.75b	21.25b	15.08a	17.14a
	Pegonil	2.59ab	0.82c	41.38a	10.30c	15.98a	12.56b
	BC-5/F-7	2.41b	1.13b	33.46b	18.28ab	13.88a	16.18a
	BC-6/F-6	2.73a	1.64a	42.44a	30.13a	15.55a	18.37a
Second Crop	Tainung 67	2.68ab	1.11b	33.26a	15.39b	12.41a	13.87a
	Pegonil	2.76ab	0.59c	36.54a	6.59c	13.24a	11.17b
	BC-5/F-8	2.52b	0.96bc	34.09a	12.14b	13.53a	12.65a
	BC-6/F-7	2.89a	1.75a	38.85a	23.58a	13.44a	13.47a

\*DAH : days after heading.

\*\*Means with the same letter within each column of a crop season are not significantly different at 5% level by Duncan's New Multiple Range Test.

即基因型間有變異性存在。由於葉片所含氮素的75%係於葉綠體內構成蛋白質，並與光合作用有密切的關係 (Dalling, 1985)，換言之，第二期作水稻抽穗期單位面積葉片的葉綠素濃度雖較一期作為高 (表3)，但至穀粒充實中後期，由於可溶性蛋白質與葉綠素濃度及兩者間的比值均顯著下降，除導致光合作用之光反應不能順利進行外，依賴 *ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase* 之暗反應速率更因蛋白質水解而降低，因此不一定具有較高的光合作用能力；此一現象在 *Pegonil* 品種最為明顯。

第二項特點為 BC-6回交品系抽穗期之葉片氮素含量 (表1) 及葉綠素與可溶性蛋白質濃度均為最高，在抽穗後第18日之葉綠素與可溶性蛋白質濃度及兩者間比值亦顯著優於其他品種 (系) (表3)，但穀粒充實期間的全分蘗乾物質生產能力及穀粒產量則低於另一回交品系，亦即其高葉片生理活性未能反應於產量，是否此一大粒型回交品系因一穗穎花數較少，以致產量受限於積儲容積，為一值得再予探討的問題。

### 引用文獻

1. 郭益全、張德梅。1985。水稻臺農67號大粒 isogenic 系統之育成初報。中華農業研究 34 : 402—409。
2. 張富洲、魏夢麗、劉大江。1989a。水稻臺農67號及其粒重型近同源系之光合物質與氮素供需關係比較。中華農業研究。38 : 157—160。
3. 張富洲、郭益全、劉大江。1989b。水稻粒種變異與植株氮素濃度、利用效率及產量之關係。中華農學會報 新 145 : 32—44。
4. 張富洲、劉大江。1991。水稻分蘗之生理研究 IV. 不同節位葉片形態性狀與稻穀產量間之相關。中華農藝 1 : 21—34。
5. 魏夢麗、郭益全、劉大江。1988。水稻粒種變異與產量及相關生理性狀間關係之研究。中華農學會報 新 142 : 26—41。
6. 魏夢麗、張富洲、劉大江。1989。不同粒重水稻品種葉片形態與氮素代謝性狀差異比較。中華農業研究 38 : 277—290。
7. BIO-RAD Chemical Division. 1989. Bio-Rad protein assay. The Division, Richmond, CA. 18p.
8. Dalling, M. J. 1985. The physiological basis of nitrogen redistribution during grain filling in cereals. In : *Exploitation of Physiological and Genetic Variability to Enhance Crop Productivity* (J. E. Harper, L. E. Schrader and R. W. Howess, eds.) . Amer. Soc. Plant Plant Physiol., Rockville, Maryland.
9. Evans, L. T. 1975. The physiological basis of crop yield. In : *Crop Physiology—Some Case Histories* (L. T. Evans, ed.) . Cambridge Univ. Press, London.
10. Fellet, U. 1986. Proteolytic enzymes in relation to leaf senescence. In : *Plant Proteolytic Enzymes* (M. J. Dalling, ed.) . Vol. II. CRC Press, Boca Raton, Florida.
11. Sinclair, R. R. and T. Horie. 1989. Leaf nitrogen, photosynthesis and crop radiation use efficiency : a review. *Crop Sci.* 29 : 90—98.
12. Wei, M. L., Y. C. Kuo and D. J. Liu. 1984. Physiological studies of rice tillers. II. Productivity of varieties differing in grain volume. *J. Agri. Res. China* 32 : 12—23.
13. Winternans, J. F. G. M. and A. Mots. 1965. Spectrophotometric characteristics of chlorophylls and their pheophytins in ethanol. *Biophys. Acta* 109 : 448—453.

## Physiological Studies of Rice Tillers.

### V. Changes in N Contents During Grain-Filling in Relation to Grain Yield<sup>1</sup>

F. C. Chang and D. J. Liu<sup>2</sup>

#### Summary

A medium-grain variety, Tainung No. 67, a large-grain variety, Pegonil, and one each of their BC-5 and BC-6 offsprings with grain weight of 32 and 34 mg were used in this experiment. Large tillers were sampled from heading to maturity to examine the characteristics of N accumulation and distribution, and changes in concentrations of chlorophyll and soluble protein, for elucidating the relationship between grain yield and leaf physiological characters during the period of grain-filling. Experimental results revealed that grain yield was highest for the backcross strain BC-5 followed by Tainung No. 67 · BC-6 strain, and Pegonil. N content per unit leaf area at heading was not correlated to grain yield at maturity. Yield efficiency, expressed as grain yield per unit leaf area at heading, was lowest for Pegonil, and no difference was observed among the other three genotypes. Backcross strains had higher N-accumulation ability during grain-filling as compared to the two varieties, indicating a more balanced supply and demand relationship of N, and hence higher yield potential. Pegonil and BC-6 strain had higher leaf N, chlorophyll and soluble protein concentrations at heading stage than Tainung No. 67 and BC-5 strain. However, decreases in concentrations of various N-containing compounds during grain-filling were also more pronounced for Pegonil. Chlorophyll concentration was higher for the second than for the first crop, but the ratio of soluble protein to chlorophyll concentrations were higher for the first crop rice. Grain yield was positively correlated with the ratio measured at 18 days after heading, indicating the importance of leaf photosynthetic ability during the later phase of grain-filling. Selection of genotypes possessing high soluble protein content is therefore suggested for improving the yield efficiency of rice.

Key words : Rice (*Oryza sativa* L.) , grain weight, N utilization, yield efficiency.

---

1. Contribution No. 1638 from Taiwan Agricultural Research Institute.

2. Research Assistant and Senior Agronomist, respectively, Department of Agronomy, TARI, Wufeng, Taichung, Taiwan 413, ROC.