

臺灣水稻產量的一些生理問題

陳烈夫、魏夢麗、鄭統隆
廖大經、陳正昌、曾東海、劉大江
臺灣省農業試驗所

前 言

臺灣的稻作生產進步，在品種與栽培技術的改良方面都曾經有很好的成績，受到世界各國的重視；但是就稻作單位面積產量而言，如與高產國家比較，則台灣顯有不如。依據聯合國糧農組織1991年的統計資料，世界水稻稻穀單位面積產量排名前七位的國家是澳洲 (8.2 t/ha)、北韓 (7.5)、埃及 (7.3)、美國 (6.3)、南韓 (6.2)、日本 (5.9) 及中國大陸 (5.7)，而同年臺灣地區的稻穀單位面積產量僅為5.3 t/ha (台灣省政府農林廳，1992)，甚至低於中國大陸。1991年臺灣地區一期作稻的產量為6.3 t/ha，與美國的平均產量相當，略高於南韓、日本與中國大陸；二期作的產量為4.2 t/ha，僅為澳洲平均產量的一半左右。

作物的產量固然受品種、栽培技術與投入資材之左右，但是環境因子仍具決定性的影響；臺灣稻作產量以一期作高於二期作，即為氣象因子有異的結果 (劉與謝，1979)。衡諸上述稻作高產國家，多位於溫帶地區，至少在夏季具有較多的日照時數與較高的日射量，如能配以適度的積溫與人為條件，應為作物高產的理想環境。臺灣位於亞熱帶，就稻作生產而言，是否氣象因子的表現有欠理想，以及品種與栽培方式是否能予配合，值得予以檢討。本文介紹臺灣地區稻作生產的一些生理問題，但由於牽涉之因素太多，只能簡單敘述，謹供參考。

臺灣水稻的產量表現

依據歷年臺灣農業年報資料，臺灣地區的稻作糙米單位面積產量在1945年僅為1,163 kg/ha，1993年為4,665 kg/ha，增幅高達三倍。如比較第一、二期作之糙米產量 (圖1)，可發現持續以第一期作高於第二期作，而且自1945年以來，期作間之差異有逐年擴大的趨勢。1993年第二期作的糙米產量為4,310 kg/ha，一期作為4,949 kg/ha，期作間之差異為近十年來之最低者，雖然欠缺仔細的分析，但一般均同意是年第二期作水稻生育期間未遭遇颱風，降雨量低但不缺灌溉水，且日照充足，應為最主要之原因。

水稻育種過程中包含梗稻區域產量比較試驗，自1978年起均以臺農67號為對照品種，此一試驗在全省七個地區嚴謹執行，所得資料為評估水稻產量表現之最可靠依據。圖2為1978-1994年間區域試驗臺農67號水稻在各試區的平均產量表現，第一期作約為6,000 kg/ha左右，除1991-1994年外，變異較小；第二期作產量在年度間的變異較大，多介於4,000至5,000 kg/ha

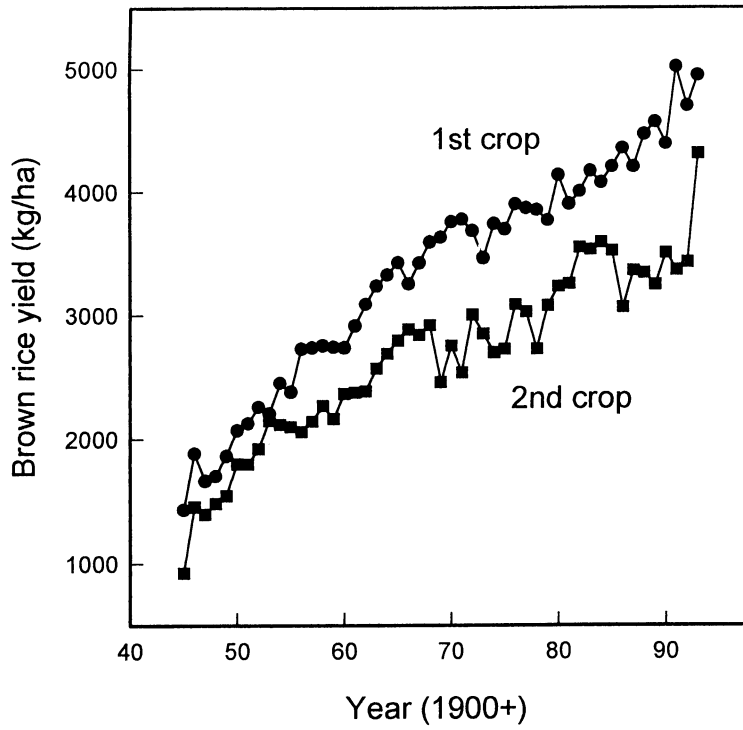


Fig. 1. Brown rice yield of the 1st and 2nd rice crops in Taiwan between 1945 and 1993

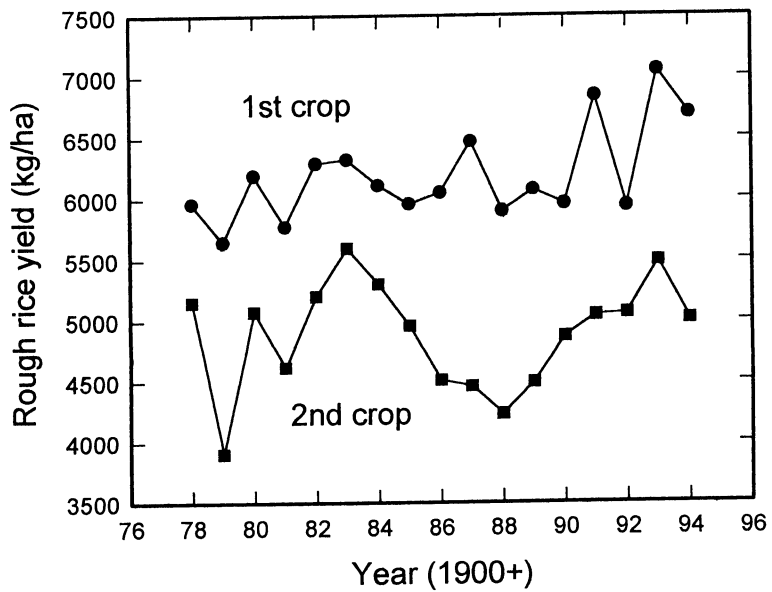


Fig. 2. Rough rice yield of Tainung 67 rice in regional yield trials

之間。

梗稻區域試驗中臺農67號產量與其他所有參試品系平均產量的比較列於圖3 (一期作) 與圖4 (二期作)。就第一期作而言, 各品系平均產量少有超越臺農67號者, 但差距在近十年間有減小的趨勢, 顯示新育成品系的產量表現有所改進。第二期作的表現除於年度間極不規律外, 各品系平均產量在部份年度超越臺農67號, 但在86、91與93年又明顯低於對照品種臺農67號, 顯示針對第二期作產量改進之育種成效並不顯著。在歷年試驗中, 間有個別品系之產量優於對照品種, 但整體而言, 臺農67號命名迄今雖已近二十年, 仍為臺灣之高產代表品種。

水稻的產量構成要素表現

水稻的四個產量構成要素為每株穗數 (或單位面積穗數)、一穗穎花數、結實率及平均粒重 (或平均千粒重); 對多數禾本科作物而言, 產量構成要素的組成相似, 且要素間有互補性 (Rasmusson, 1987; Dofing and Knight, 1994)。水稻在不同生育階段對各產量構成要素的形成有不同程度的影響, 如能瞭解這些要素成分的表現, 對於解析產量生理問題以及還境因子的作用, 具有很大的助益。

利用1989-1994年區域試驗彰化大村、嘉義鹿草與宜蘭三星試區之平均數值資料 (表1), 比較臺農67號水稻在第一、二期作的產量表現, 得知影響期作間產量差異的最主要因子為一株穗數, 其次為結實率; 雖然一、二期作的一穗穎花數差別不大 (以二期作稍高), 但是配合一株穗數, 仍然可以確定單位面積的穎花數目是決定產量的最主要因子。

表1. 臺農67號水稻在區域試驗的產量構成要素表現
(1989-1994年大村、鹿草及三星試區之總平均)

期作	一株穗數	一穗穎花數	結實率 (%)	千粒重 (g)	理論產量 (kg/ha)
1	16.2	90.7	83.9	24.59	6,736
2	13.1	94.9	78.9	24.65	5,372

如果想要獲得8 t/ha的稻穀產量, 假設結實率為90%, 千粒重為25 g, 則每平方公尺的穎花數應在35,000個左右, 後者也是較難達到的目標。經於1992-1993年執行水稻栽培密度試驗 (表2), 行距均為30 cm, 株距分為7.5 cm與15 cm (慣行株距) 兩種, 發現密度處理對結實率與千粒重並無顯著影響, 但是對一株穗數與一穗穎花數的作用則達到顯著水準, 並進而表現於產量。第一期作株距15 cm處理之每平方公尺穎花數約為28,500個, 密植處理約為37,100個; 第二期作的數值分別為27,000與35,300個。此一結果顯示在本項試驗的條件下, 以慣行之30×15 cm行株距栽培水稻, 並不能充份的利用環境 (空間) 資源; 如果以均勻之密植方式 (行株距30×7.5 cm) 栽培, 可以大幅提高單位面積的穎花數目與產量, 即使在供源能力可能不足的第二期作 (Wei et al., 1982), 此一現象仍然存在。由此推論, 如果以更小的株距 (如直播方式) 栽培水稻, 經由一株穗數與一穗穎花數的配合, 是否對空間資源有更充份的利用, 可以更進一

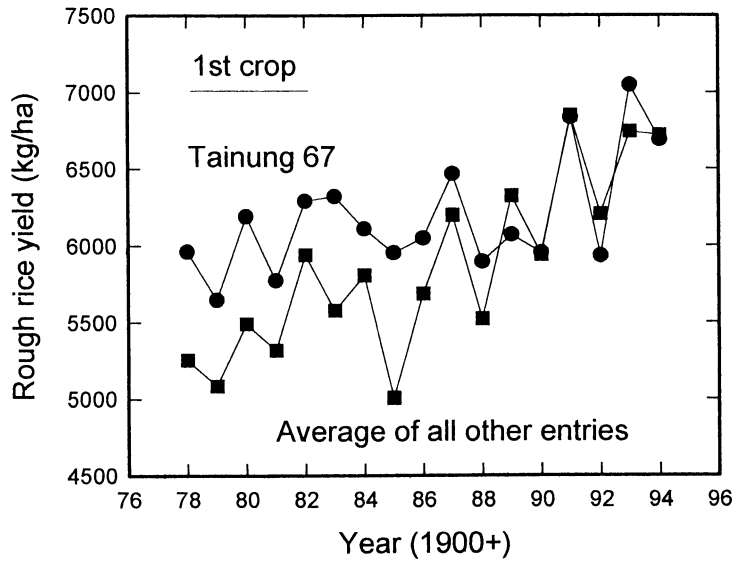


Fig. 3. Comparison in rough rice yield between Tainung 67 and the average of all other entries in regional yield trials (1st crop)

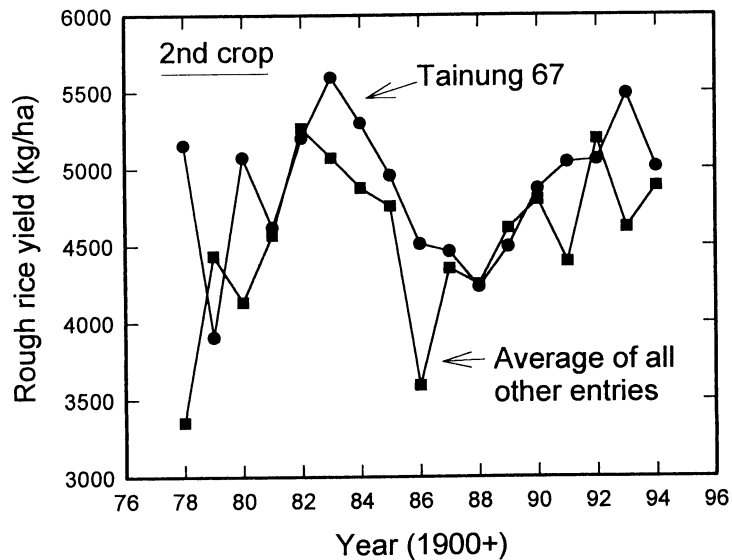


Fig. 4. Comparison in rough rice yield between Tainung 67 and the average of all other entries in regional yield trials (2nd crop)

步提高產量，似乎可以再予探究。

表2. 栽培密度對臺農67號水稻產量的影響 (1992-1993)

期作	株距 (cm)	一株 穗數	一穗 穎花數	結實率 (%)	千粒重 (g)	產量 (kg/ha)
1	15	14.1*	91.2*	87.3	23.93	5,969*
	7.5	7.9	105.8	89.4	23.67	7,860
2	15	12.2*	99.8*	78.9	23.13*	4,949*
	7.5	7.2	110.4	78.1	22.33	6,160

株距均為30 cm。

*表示同期作內兩處理間差異顯著。

水稻是具有分蘖能力的作物(賴與蔡, 1981; Miller et. al., 1991), 分蘖能力與栽培密度呈現負向關係。近年來農民栽培水稻時, 所使用的移植苗數有增多現象, 有別於試驗場所多年來的推薦苗數, 是否有益於產量表現, 值得懷疑。於1993-1994年進行試驗, 比較四種移植苗數(1、5、10、15)處理下的產量及其構成要素(部部資料列於表3), 得知苗數對稻穀產量完全沒有影響; 進一步分析產量構成要素的表現, 雖然單本植植株的每株穗數較15支苗處理的穗數為低, 一穗穎花數較多, 但每平方公尺的穎花數差異不大, 一期作兩處理分別為29,700與31,900個, 二期作分別為29,600與29,400個, 因此雖然一期作的結實率較高, 但並不能使產量有所差別。

表3. 移植苗數對臺農67號水稻產量的影響 (1993-1994)

期作	移植 苗數	一株 穗數	一穗 穎花數	結實率 (%)	千粒重 (g)	產量 (kg/ha)
1	1	11.8*	113.2*	89.8*	23.55	6,277
	15	20.6	69.8	85.1	23.07	6,273
2	1	11.2*	119.0*	83.5	23.35	5,774
	15	18.0	73.5	81.7	23.63	5,675

行株距為30×15 cm。

*表示同期作內兩處理間差異顯著。

比較上述栽培密度與移植苗數兩項試驗, 獲得不同的結果, 即均勻的密植(株距7.5 cm)可以提高產量, 株距為15 cm但定點式的增加苗數(穗數)則沒有提高產量的效果, 主要的決定因子為單位面積穎花數。另一個引伸的推論為即使單位面積的穗數相等, 但是如果這些穗

的平面排列方式不同，所導致的結果(單位面積穎花數)也不相同。換言之，分蘖(穗)在田間的分佈狀況經由影響對環境資源的利用程度而表現於一穗穎花數及產量。

日射量對水稻產量的影響

植物具有光合作用的能力，接受光能，將其轉變為化學能，並用以合成碳水化合物，是形成產量的基礎。就水稻而言，雖然屬於C₄型植物，對日射量仍然有極高的需求量(Matsushima, 1976；Sinclair and Horie, 1989)。依據Yoshida (1983)的報告，水稻在不同生育階段對日射量的需求也有差異，在營養生長期間，300 cal cm⁻² day⁻¹的日射量即可支持7 t/ha產量所需的營養生長；生直生長期間的受光量如為100-500 cal cm⁻² day⁻¹，與3-7 t/ha的產量表現呈正相關；在穀粒充實期間，日射量100-400 cal cm⁻² day⁻¹則與4-6.3 t/ha之產量呈正相關。在台中地區，Wei et al. (1982)分析水稻自抽穗至熟期間莖稈內非構造成碳水化合物含量的變化，推測第一期作水稻的供源充裕，積儲容積是產量的限制因子，亦即葉面積與日射量的配合超過產量構成要素乘積的需求量；反之，供源與積儲兩者可能並為第二期作水稻產量的限制因素。

在本省直接測定田間日射量多寡與水稻產量關係的報告並不多見，翁與陳(1984)探討第一、二期作水稻產量的差異，曾提出第二期作寡日照使稻單葉光合能力無法發揮，是減產的重要原因。本省宜蘭地區第二期作水稻在生育中、後期因受連續陰雨影響，產量甚低，推測亦為日射量不足之故。比較1992至1994年水稻區域試驗宜蘭試區第二期作的產量資料(表4)，得知1993年的產量最高，超過1992與1994年近25%，主要原因為單位面積穎花數顯著較高。前曾述及1993年第二期作產量為多年來之最高者，日射量充裕可能為最重要的決定因子。參考中央氣象局出版之氣象旬報，1993年蘭陽地區9月份日照時數為189小時，10月份為86小時，都明顯的低於其他地區的日照時數，但與往年之平均比較，則分別多出56.2%與20.0%(表5)，此一時段約涵蓋水稻營養生長後期至穗發育期，對於提高一穗穎花數目應有助益，也與產量表現有密切的關係。

作物利用光能的能力也受到葉片形態與立體結構的影響，對半矮性的水稻品種而言，一般認為葉片宜較短，角度宜小，對產量較有助益(Chandler, Jr., 1969)。經以十一個水稻品種的大分蘖為材料進行試驗，在抽穗期調查劍葉及第二、三葉的長度與面積，分析與產量的相關，發現第二期作時第二葉或第三葉與劍葉的長度或面積比值，均與產量呈極顯著的正相關，

表4. 區域試驗宜蘭三星試區臺農67號水稻產量性狀比較
(1992-1994；第二期作)

年次	一株 穗數	一穗 穎花數	結實率 (%)	千粒重 (g)	產量 (kg/ha)
1992	12.0	76.1	68.6	23.14	3,133
1993	13.9	85.8	64.7	22.84	3,900
1994	13.2	75.4	62.6	23.04	3,186

表5. 1993 年台灣部份地區月總計日照時數
(括弧內數字為與歷年比較之差異, %)

地 點	9月	10月
桃園場	215.2 (+58.2)	183.7 (+36.6)
菸試所	250.6 (+53.4)	263.0 (+20.8)
溪口農場	194.1 (+30.6)	141.6 (-10.1)
蘭陽分場	189.4 (+56.2)	86.0 (+20.0)

換言之，劍葉的相對長度(面積)較小，而第二、三葉的相對長度(面積)較大時，光線較易於穿透葉層，使低節位葉片的光合成量增加，有利於產量表現；在第一期作時，僅以第二葉與劍葉的長度比值與產量有正相關(表6)。此一結果顯示，在試驗所採行的各項條件下，第一期作低節位葉片是否能接受更多的光量，對產量的影響不大，亦即供源能力較為充裕；至於第二期作的產量，則對低節位葉片光合能力的依賴度較高。事實上，水稻生理學者亦多同意短小的劍葉有助於提高產量，Matsushima (1976) 即提議以第三葉長度為基準，認為劍葉與第二葉的長度應分別較第三葉短30-40% 與5-10%，方能具有最高的光能利用效率。

表6. 11個水稻品種抽穗期葉片形態性狀與稻穀產量的關係

性 狀	一期作	二期作
長度比值		
第二葉：劍葉	0.631**	0.823**
第三葉：劍葉	0.247	0.831**
面積比值		
第二葉：劍葉	0.311	0.809**
第三葉：劍葉	0.339	0.791**

經以十一個水稻品種大分蘖在第二期作的形態性狀表現，以及與產量的關係，大致而言，可以發現如與高產品種台農67號比較，早期的品種(台中65號、嘉農242號、台北309號)第三葉與劍葉的長度比值均較低，而更高產的秈稻品種(台中秈3號、台中秈10號)則具有較高的比值。這些資料顯示在第二期作的環境下，日射量充足與否，以及水稻植株所能利用的光能量，對產量有相當大的決定性。

Sinclair and Horie (1989) 曾經以水稻單位面積葉片內所含的氮素量為單位，計算光合能力的表現，以之定義為光能利用效率 (radiation use efficiency)。本研究室多年來分析水稻抽穗期葉片的氮素濃度，企圖解釋第一、二期作水稻產量差異的生理原因，但在大多數試驗中，二期作稻葉片氮素濃度並不低於一期作稻。但是在穀粒充實期間，二期作稻葉片氮素濃

度的降低速率與幅度卻較明顯，可能不利於右片生理活性的表現 (Feller, 1986)，換言之，葉片的產量效率表現具有差異。如定義稻穀產量與抽穗期葉面積或葉片所含氮素量的比值為產量效率 (表7)，在第二期作的試驗中發現高產品種台農67號有最高的產量效率，亦即具有較佳的光能利用效率。如結合光能利用效率與氮素利用效率 (N use efficiency; Moll et al., 1982) 兩項觀念，以育種為手段，是否可以選育具有優良、高效率生理活性的品種，從而提高產量，值得多予思考。

表7. 水稻品種間的產量效率比較 (第二期作)

品 種	產量效率*			
	mg/cm ² LA		mg/mg LN	
臺農67號	27.5	(100.0) a	161	(100.0) a
臺南5號	25.5	(92.7) b	143	(88.8) b
臺農70號	28.3	(102.9) a	148	(91.9) b
臺梗2號	26.1	(94.9) ab	156	(96.9) a
Pegoni 1	17.4	(63.3) c	115	(71.4) c

*抽穗期每單位葉面積 (LA) 或葉片氮素含量 (LN) 的對應稻穀產量。

水稻抽穗持續時間與產量表現

水稻具有分蘗能力，各分蘗發生的時序不同，抽穗的時間也可能有所差別。如果抽穗持續時間 (第一穗抽出至最後一穗抽出) 較長，在同時收穫的情況下，部份稻穗可能因過熟而易於脫粒，部份稻穗又可能因未至適當成熟期而使青米率提高，或使千粒重降低，不但影響產量，也可能不利於品質表現。

國內有關水稻抽穗持續時間的報告甚少，至於與產量間的關係，或因試驗規模龐雜，以往未見報告。本研究室最近曾連續進行兩年四個期作之試驗，以台農67號水稻為材料，採用不同苗數移植，於水稻抽穗時逐穗標幟，成熟期分穗收穫，詳細調查產量及其構成要素。水稻抽穗持續時間的資料列於圖5，第一期作約為10日左右，第二期作則可能長達三週以上，並且受到溫度與降雨的影響。如果以達到50%抽出穗數後30天收穫，則第二期作水稻早抽出之穗可能在抽穗後40天以上才到達收穫時間，而最晚抽出者尚不及20日，可見差異極為顯著。

經初步粗估產量構成要素的表現，早抽出穗的一穗穎花數有較多的趨勢，第一期作田間水稻約在第一穗抽出後4-7日形成75%之最終產量潛能，第二期作則長達10-12日，亦即第一期作水稻抽穗數目與產量形成均較為集中，就產量而言，應較為有利。本項試驗之數據尚未分析完畢，但就現有資料而言，水稻抽穗持續時間較一般瞭解者為長，是否與高次位分蘗之發生與抽穗時序有關，尚待證實。在國外曾有學者倡議使用不分蘗之單稈 (uniculm) 禾穀類作物品種，認為最有利於提高產量 (Rasmusson, 1987; Dofing and Knight, 1994)；在水稻方面，是否

可以育成分蘗能力低之品種，或以栽培方式控制分蘗數，使抽穗期更為集中，配合栽培技術，以期有利於產量與品質的表現，也是值得探究的問題。

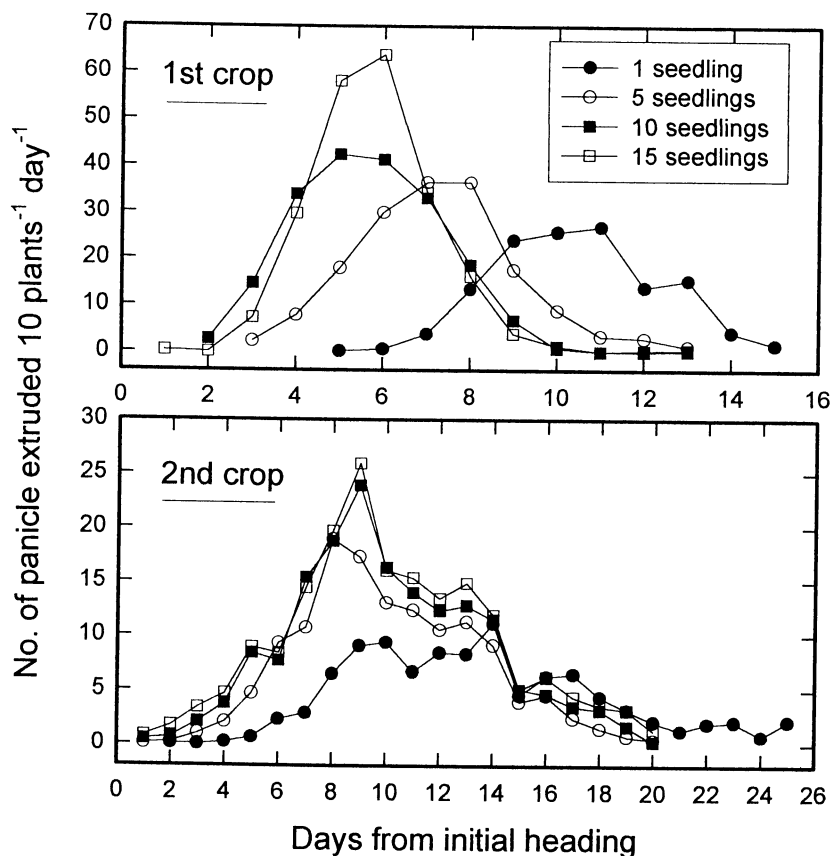


Fig. 5. Effect of seedling number for transplanting on the heading duration of Tainung 67 rice

參考文獻

1. 台灣省政府農林廳。1992。台灣農業年報 1991年版。中興新村。
2. 翁仁憲、陳清義。1984。期作間水稻光合作成物質生產、分蘗及產量之比較。刊載於「稻作區域性與期作性低產及增產措施之研究」(劉大江、謝順景編)。台灣省農業試驗所特刊第16號。臺中縣。
3. 賴光隆、蔡養正。1981。水稻分蘗形成過程之觀察。中華農學會報新115：14-18。
4. 劉大江、謝順景(編)。1979。台灣二期作稻低產原因及及解決方法研討會專集。國科會研討會專集第2集。國科會，台北市。
5. Chandler, Jr., R. F. 1969. Plant morphology and stand geometry in relation to nitrogen. In:

- Physiological Aspects of Crop Yield (J. D. Eastin, F. A. Haskins, C. Y. Sullivan, and C. H. M. Van Bavel, eds.). Ameri. Soc. Agron., Madison, WI.
6. Dofing, S. M. and C. W. Knight. 1994. Yield component compensation in unicum barley lines. *Agron. J.* 86:273-276.
 7. Feller, U. 1986. Proteolytic enzymes in relation to leaf senescence. In: *Plant Proteolytic Enzymes* (M. J. Dalling, ed.). Vol. II. CRC Press, Boca Raton, Florida.
 8. Matsushima, S. 1976. *High-yielding Rice Cultivation*. Univ. of Tokyo Press, Tokyo.
 9. Miller, B. C., J. E. Hill, and S. R. Roberts. 1991. Plant population effects on growth and yield in water-seeded rice. *Agron. J.* 83:291-297.
 10. Moll, R. H., E. J. Kamprath, and W. A. Jackson. 1982. Analysis and interpretation of factors which contribute to efficiency of nitrogen utilization. *Agron. J.* 74:562-564.
 11. Rasmusson, D. C. 1987. An evaluation of ideotype breeding. *Crop Sci.* 27:1140-1146.
 12. Sinclair, R. R. and T. Horie. 1989. Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: a review. *Crop Sci.* 29:90-98.
 13. Wei, M. L., M. C. Shen, C. S. Chen, and D. J. Liu. 1982. Physiological studies of rice tillers. I. Partition of dry matter, nitrogen, and total nonstructural carbohydrates during grain-filling. *Proc. Natl. Sci. Counc. ROC(A)* 6:190-196.
 14. Yoshida, S. 1983. Rice. In: *Potential Productivity of Field Crops under Different Environments*. Intl. Rice Res. Inst., Los Banos, Philippines.