環境與稻作生產



楊純明 主編

林俊義 林富雄 編審

臺灣省農業試驗所 中華農業氣象學會 出版

中華民國八十八年六月

環境與稻作生產

Environment and Rice Production

ISBN 957-02-3913-1

環境與稻作生產

楊純明 主編

林俊義 林富雄 編審

臺灣省政府農林廳經費補助

(臺灣省政府農林廳八十八年度『作物生產與環境關係之研討』計畫)

臺灣省農業試驗所 中華農業氣象學會 出版

中華民國八十八年六月

ISBN 957-02-3913-1

Environment and Rice Production

Editor

Chwen-Ming Yang, Ph.D.
Agronomist, Taiwan Agricultural Research Institute

Editorial Committee

Chien-Yih Lin, Ph.D.
Director
Taiwan Agricultural Research Institute

Fu-Hsiung Lin, Ph.D.
Director/President
Kaohsiung District Agricultural Improvement Station/Chinese Society of Agrometeorology

Financial Supported by

Taiwan Provincial Department of Agriculture and Forestry

Published by

Taiwan Agricultural Research Institute / Chinese Society of Agrometeorology

June, 1999

序

臺灣地區位於亞洲大陸邊緣，地處於熱帶與溫帶交集之副(亞)熱帶地域，屬於海島型氣候。然境內地形複雜，並分別受到東北季風及西南氣流影響，加上座落於太平洋西部熱帶氣旋(颱風)通道，致使局部地區氣象變化多端且氣象災害種類多而頻繁。根據「臺灣農業年報」記載，每年的氣象災害均造成臺灣地區龐大的農業災情，嚴重影響農民生計和國家經濟發展。又栽植環境與農作物的生產密切相關，除了氣象環境之外，栽培技術與土壤條件亦是左右作物生育良窳之重要一環。爲達到善用臺灣地區環境資源之目的，並期以降低氣象災害及逆境狀況對農作物之負面效應，殊有必要充分瞭解環境與農作物生產過程之因果關係，才能研擬適當因應對策。

水稻爲臺灣地區最主要的糧食作物，1997 年收穫面積廣達 36 萬 4 千公頃，糙米總產量 166 萬公噸(稻穀總產量 204 萬公噸)，產值高達新臺幣 377 億元。臺灣地區現行水稻栽培多採一、二期作方式，惟此兩期作的氣象環境互異，也因此影響灌溉水量、肥料、農藥等農業資材與資源的使用，以及土壤物理化學性質的改變與營養元素的供應，造成水稻生產潛力的限制。據此，針對環境影響及因應之研究探討確有需要與必要，結合新的科技與知識來不斷的改進稻作生產技術，使得水稻在量的增加及質的改良都能日益精進。

有關環境與水稻生產的文獻非常的多，且逐日在累增當中，爲了使國內試驗研究跟上世界潮流及未來發展趨勢，臺灣省農業試驗所和中華農業氣象學會乃聯合邀集相關學術專長之學者專家共同執筆，編纂成「環境與稻作生產」乙書，期能有助於關於水稻的新知匯集及研究方向參考。本書得以順利付梓，端賴所有參與撰稿及編輯人員的辛勞與使命感，同時獲得臺灣省政府農林廳的指導及經費支持，令人欣慰和感佩。深盼識者給予大力指正，更希望讀者不吝批評。

林俊義　　林富雄

1999 年 6 月　　臺灣省農業試驗所所長　　中華農業氣象學會理事長

作　者

林俊義，所長
臺灣省農業試驗所
臺中縣霧峰鄉萬豐村中正路 189 號
E-mail: cylin@wufeng.tari.gov.tw
美國普渡大學博士

Chien-Yih Lin, Director
Taiwan Agricultural Research Institute
189 Chung-Cheng Road, Wufeng, Taichung Hsien, Taiwan 41301, ROC
E-mail: cylin@wufeng.tari.gov.tw
Ph.D., Purdue University

林富雄，場長
臺灣省高雄區農業改良場
屏東縣屏東市民生路農事巷 1 號
E-mail: pdaf0502@mail.tpg.gov.tw
日本國立北海道大學博士

Fu-Hsiung Lin, Director
Kaohsiung District Agricultural Improvement Station
1 Nun-Si Lane, Ming-Sen Road, Pingtung, Pingtung Hsien, Taiwan 900, ROC
E-mail: pdaf0502@mail.tpg.gov.tw
Ph.D., Hokkaido University

楊純明，副研究員
臺灣省農業試驗所農藝系
臺中縣霧峰鄉萬豐村中正路 189 號
E-mail: cmyang@wufeng.tari.gov.tw
美國德州農工大學博士

Chwen-Ming Yang, Agronomist
Department of Agronomy
Taiwan Agricultural Research Institute
189 Chung-Cheng Road, Wufeng, Taichung Hsien, Taiwan 41301, ROC
E-mail: cmyang@wufeng.tari.gov.tw
Ph.D., Texas A&M University

郭益全，研究員
臺灣省農業試驗所農藝系
臺中縣霧峰鄉萬豐村中正路 189 號
E-mail: yukuo@wufeng.tari.gov.tw
美國德州農工大學博士

Yih-Chuan Kuo, Senior Rice Breeder
Department of Agronomy
Taiwan Agricultural Research Institute
189 Chung-Cheng Road, Wufeng, Taichung Hsien, Taiwan 41301, ROC
E-mail: yukuo@wufeng.tari.gov.tw
Ph.D., Texas A&M University

范明仁，研究員兼主任
臺灣省農業試驗所種原室
臺中縣霧峰鄉萬豐村中正路 189 號
E-mail: Mjfan@wufeng.tari.gov.tw
國立臺灣大學博士

Ming-Jen Fan, Research Fellow and Head
National Plant Genetic Resources Center
Taiwan Agricultural Research Institute
189 Chung-Cheng Road, Wufeng, Taichung Hsien, Taiwan 41301, ROC
E-mail: Mjfan@wufeng.tari.gov.tw
Ph.D., National Taiwan University

蔡金川，副研究員
臺灣省農業試驗所農工系
臺中縣霧峰鄉萬豐村中正路 189 號
E-mail: JCTsai@wufeng.tari.gov.tw
日本國立東京大學博士

Jin-Chuan Tsai, Agrometeorologist
Department of Agricultural Engineering
Taiwan Agricultural Research Institute
189 Chung-Cheng Road, Wufeng, Taichung Hsien, Taiwan 41301, ROC
E-mail: JCTsai@wufeng.tari.gov.tw
Ph.D., University of Tokyo

申雍，教授
土壤環境科學系
國立中興大學
臺中市南區國光路 250 號
E-mail: yshen@nchu.edu.tw
美國威斯康辛大學博士

Yuan Shen, Professor
Department of Soil & Environmental Sciences
National Chung Hsing University
250 Kuo-Kung Road, Taichung, Taiwan 402, ROC
E-mail: yshen@nchu.edu.tw
Ph.D., University of Wisconsin

劉麗飛，教授
農藝系
國立臺灣大學
臺北市羅斯福路 4 段 1 號
E-mail: lfliu@ccms.ntu.edu.tw
國立臺灣大學博士

Li-Fei Liu, Professor
Department of Agronomy
National Taiwan University
1, Section 4, Roosevelt Road, Taipei, Taiwan 106, ROC
E-mail: lfliu@ccms.ntu.edu.tw
Ph.D., National Taiwan University

盧虎生，教授
農藝系
國立臺灣大學
臺北市羅斯福路 4 段 1 號
E-mail: lurhs@ms.cc.ntu.edu.tw
美國康乃爾大學博士

Fu-Sen Lur, Professor
Department of Agronomy
National Taiwan University
1, Section 4, Roosevelt Road, Taipei, Taiwan 106, ROC
E-mail: lurhs@ms.cc.ntu.edu.tw
Ph.D., Cornel University

翁仁憲，教授
植物系
國立中興大學
臺中市南區國光路 250 號
E-mail: jhweng@dragon.nchu.edu.tw
日本國立九州大學博士

Jen-Hsien Weng, Professor
Department of Botany
National Chung Hsing University
250 Kuo-Kung Road, Taichung, Taiwan 402, ROC
E-mail: jhweng@dragon.nchu.edu.tw
Ph.D., Kushu University

陳世雄，教授
農藝系
國立中興大學
臺中市南區國光路 250 號
E-mail: sschen@dragon.nchu.edu.tw
國立中興大學博士

Shih Shiung Chen, Professor
Department of Agronomy
National Chung Hsing University
250 Kuo-Kung Road, Taichung, Taiwan 402, ROC
E-mail: sschen@dragon.nchu.edu.tw
Ph.D., National Chung Hsing Unisersity

李健摓，助理研究員
作物生產課
臺灣省臺中區農業改良場
彰化縣大村鄉田洋村茄苳路 1 段
361 巷 200 號
E-mail: lijiafen@pdais.gov.tw
國立中興大學碩士

Jiann-Feng Lee, Assistant Rice Breeder
Crop Production Division
Taichung District Agricultural Improvement Station
200, Lane 361, Sec. 1, Chia-Tung Road,
Tienyoung village, Tachun, Changhwa Hsien
Taiwain 515, ROC
E-mail: lijiafen@pdais.gov.tw
M.S., National Chung Hsing University

目　次

序		林俊義　林富雄	I
作者			II
目次			V
第一章	總論	林俊義　林富雄　楊純明	1
第二章	稻米生產與氣候環境	郭益全	7
第三章	稻種原演化與環境適應性	郭益全　范明仁	33
第四章	光環境對稻作生產之影響	蔡金川	53
第五章	臺灣地區農業氣象災害與稻作生產	申雍	69
第六章	缺水及鹽分對水稻生產之影響	劉麗飛	87
第七章	溫度對水稻穀粒充實發育及稻米品質的影響	盧虎生	105
第八章	高溫及低光對水稻同化作用之影響及其生理和形態之因應	翁仁憲	121
第九章	土壤環境逆境與水稻生產	陳世雄　李健搴	135
第十章	以遙測技術探討環境對水稻生產之影響	楊純明	161
附錄一	臺灣地區農業生產總值統計表		181
附錄二	臺灣地區農產品生產值統計表		182
附錄三	臺灣地區穀類作物業值統計表		183
附錄四	臺灣地區稻米生產統計表		184
名詞索引			185

CONTENTS

Foreword ---------- I

Contributors ---------- II

Contents ---------- V

Chapter 1 Introduction ------ Chien-Yih Lin, Fu-Hsiung Lin and Chwen-Ming Yang 1

Chapter 2 Climate Environment and Rice Production ----------
---------- Yih-Chuan Kuo 7

Chapter 3 Diversification and Environmental Adaptation of Rice ----------
---------- Yih-Chuan Kuo and Ming-Jen Fan 33

Chapter 4 The Effect of Light Environment on Rice Production ----- Jin-Chuan Tsai 53

Chapter 5 Agrometeorological Disasters and Rice Production in Taiwan ----------
---------- Yuan Shen 69

Chapter 6 Effects of Drought and Salt Stress on Rice Production ---------Li-Fei Liu 85

Chapter 7 Effects of Temperature on Rice Grain Filling and Grain Quality
----------Huu-Sheng Lur 105

Chapter 8 The Effects of High Temperature and Low Illumination on Assimilation of Rice Plants and Its Physiological and Morphological Strategies in Response----------Jen-Hsien Weng 121

Chapter 9 Stress in Soil Environment and Production of Rice----------
---------- Shih-Shiung Chen and Jiann-Feng Lee 135

Chapter 10 Study of Environmental Effects on Rice Production by Remote Sensing Technology---------- Chwen-Ming Yang 161

Appendix I ---------- 181

Appendix II ---------- 182

Appendix III ---------- 183

Appendix IV ---------- 184

Index ---------- 185

環境與稻作生產
第一章 總 論
1 - 5, 1999

第一章 總 論

林俊義[1] 林富雄[2] 楊純明[1]
[1]臺灣省農業試驗所 [2]臺灣省高雄區農業改良場

摘要 ---- 2
壹、前言 ---- 2
貳、本書內容綱要 ---- 3
參、水稻生產與環境之關係 ---- 3
肆、結語 ---- 4
英文摘要(ABSTRACT) ---- 5

第一章 總 論

林俊義[1] 林富雄[2] 楊純明[1]
[1]臺灣省農業試驗所 [2]臺灣省高雄區農業改良場

摘 要

稻米爲世界上名列前矛的重要糧食之一，尤以亞洲爲最主要生產與消費地區。稻的栽培種有亞洲地區的 *Oryza sativa* L.及非洲地區的 *Oryza glaberrima* Steud 等兩種，由於遺傳歧異度高加上人爲的馴化及傳播，目前稻之產區幾乎遍及全球(極地例外)，對環境適應性甚廣。惟稻株生育表現仍受到環境顯著影響，變化劇烈或極限環境均不利稻株生長，並限制生產潛力的發揮。因此，詳細而深入瞭解稻作生產與環境關係，乃維持稻米穩定生產之不二法門。本書計十章，吾人當可從書中截取許多有關稻作生產的專業知識，更重要的，也可以由描述水稻與環境之對應關係中學習到正確的「農法」。農業知識和科技皆隨時空大幅進步，然而環境卻走向難以預測的淵藪與作物競相抗衡，問題所在是探討的關鍵。如何能在環境保護、生態維護及經濟效益上獲得「三贏」，重點在於目標與決心。無論政府與民眾均應在理念與做法上抱持宏觀，從長遠的生存去謀求發展，切莫削足適履短視眼前利益。

關鍵詞：稻米、環境、生產潛力、精準農業、農法。

壹、前 言

小麥、稻米、玉米爲世界上排名前三位的重要糧食，其中稻米在熱量供應占居首位，以卡路里(calories)或蛋白質計算均是。稻的栽培種有亞洲地區的 *Oryza sativa* L.及非洲地區的 *Oryza glaberrima* Steud 等兩種，前者無論分佈或產量均遠高於後者。由於遺傳歧異度高加上人爲的馴化及傳播，目前稻之產區遍及全球(極地例外)，對環境適應性甚廣，尤以亞洲爲最主要生產與消費地區。惟稻株生育表現仍受到環境顯著影響，環境因子差異劇烈或極限環境將不利稻株生長，並將限制生產潛力的發揮。

稻米爲國人傳統的主食，稻作面積近百年來亦爲臺灣地區栽培面積最廣的糧食作物，因此有關稻的栽培與育種向爲農政機關重視。雖然自光復以來工商的蓬勃發展已使得農業由關鍵產業退化爲輔助產業，農業產值占有國民生產毛額比例也降低至僅 3.5%，然而從米食傳統感情、糧食供給、國防安全需要及生態機能等觀點，生產稻米仍有其不可替代的地位與價值。隨著二十一世紀的到來和加入國際貿易組織(World Trade Organization)的壓力，稻之生產方向勢必調整，生產技術務必提昇，才能因應市場經濟的競爭及國人

對品質的需求。有鑑於此，在臺灣省政府農林廳八十八年度『作物生產與環境關係之研討』計畫中，乃特別針對水稻生產與環境之關係訂定「環境與稻作生產」書籍出版項目，邀集國內相關領域學者專家撰稿，累聚重要與最新資訊提供識者參考。

貳、本書內容綱要

本書計十章，第一章總論，概略介紹書中內容及各章要點，使讀者瞭解全書輪廓。第二章稻米生產與氣候環境，首先簡述世界及臺灣稻米生產概況，且分別摘要指陳氣候(象)因子與稻米生產之密切關係。第三章稻種原演化與環境適應性，從稻種原之遺傳組成、演化與變異開始，再論及對環境之適應性及逆境之抗性，特別強調維護遺傳資源的重要與必要。第四章光環境對稻作生產之影響，先由光強度及光質和光合作用關係探討水稻生理性狀，再引伸至對乾物質生產之效應，以此證明理想株型與受光態勢相關性及對產量之影響。第五章臺灣地區農業氣象災害與稻作生產，介紹臺灣地區農業氣象災害及各局部區域之主要災害種類，並針對不同災害提出防護措施之見解，而以增強水稻田在「生態性機能」和「生活性機能」爲結語主軸。

第六章缺水及鹽分對水稻生產之影響，藉由水稻生育對缺水及鹽分之反應，進一步說明耐旱與耐鹽機制及品種差異，再衍生基因轉殖技術之應用策略。第七章溫度對水稻穀粒充實發育及稻米品質的影響，以溫度對水稻穎果受粉後之發育及穀粒充實爲敘述重點，再深入探討溫度對穀粒主要蓄積大分子合成之改變及與稻米品質之關連性，期以助益於國內水稻栽培和育種研究。第八章高溫及低光對水稻同化作用之影響及其生理和型態之因應，以同化作用觀點討論由提高光合成及減少呼吸消耗增進水稻生產力之可行性，並建議適合高溫及低光環境之水稻品種特性，可提供臺灣地區未來育種之參考。第九章土壤環境逆境與水稻生產，特別挑明臺灣稻田普遍存在之通氣逆境及土壤壓實問題詳加闡述，突顯以往對根系環境之忽略及品種選拔缺失，在土壤水分、溫度、鹽害、重金屬干擾及理化性質上亦有精彩討論。第十章以遙測技術探討環境對水稻生產之影響，文中詳述遙測科技的內涵與應用，文獻回顧光譜遙測及熱紅外線影像遙測在作物生產與逆境效應上利用和國內現況，且列舉此兩項遙測技術對水稻生產與環境探討實例，俾益於未來在「精準農業」體系上的研究發展。

參、環境與水稻生產之關係

水稻生產過程極爲繁複，國內栽培採移植方式，播種前必須整地、淹灌及育秧，插秧至收穫期間經歷施肥、噴藥及灌溉等作業，稻穀刈取後尚需脫殼調製。綜觀整個生育期程，除了投入的資材與資源，尚受到人爲經營管理良窳及環境變異影響。環境是瞬息萬變的，且環境因子的交感錯綜複雜，水稻靠著豐富的遺傳組成應對與因應，調整生理代謝及形態而繁衍後代延續種原。從空間來區分，地面以上者爲氣象環境，包括光照、氣溫、降水、濕度及風等因子的變化；地面上者爲栽培環境，從耕犛與栽植方法、雜草競爭、前作物的殘留效應至地上動植物的干擾與覓食等，關係著稻株對自然資源的獲取及利用；地面以下則爲土壤環境，隨著土壤組成、理化特性、地下水源及土壤生物而異，影響稻株的生活、支持與固定。

農業知識的累積和科技的進步，吾人隨時在改進栽培技術，改善水稻的生長環境。同時也發現大自然與人爲措施均無形中造成環境持續改變，尤其是諸種人爲經營管理措施長期以來竟製造出農地不當使用問題，致使環境遭受無以復加的污染與

破壞。環境的劣化將反饋於降低土壤的生產力及提高異常天候的發生頻率，於是包括水稻在內的農作物生產將更不穩定，產量潛能將無法發揮，品質將愈形低下。當這些負面的環境效應逐一爆發時，可能成爲糧食生產大災難，人類及萬物恐將淪陷劫難。

二十一世紀的農業將面臨環境關鍵期，氣象環境有快速的氣候變遷，栽培環境有人造化學品的過度使用，土壤環境則有土壤劣質化現象，均屬亟待解決的重大環境議題，是危機亦是轉機。其實無論是水稻或其他農作物的栽植，若能秉持『適地適時適量』原則給予相匹配的正確處理，當能解決過量與不足之取捨，避免對環境的負面衝擊。「精準農業(precision agriculture)」理念與體系的誕生提供一條可行途徑，不僅使農業得有機會以永續發展，且能夠在環境保護、生態維護及經濟效益上獲得「三贏」，重點在於目標與決心。無論政府與民眾均應在理念與做法上抱持宏觀，從長遠的生存去謀求發展，切莫削足適履短視眼前利益。

肆、結　　語

李登輝總統曾說：二十一世紀的農業將因尖端科技的發展與引用而產生重大變革，大大的改變農業固有形態，使農業再現新貌。地球孕育萬物，載舟亦可覆舟，科技與文明的發展不應該違逆自然天道陷地球於不義，造成生物滅絕、大地覆亡。如何於作物生產與環境保護之間維持平衡誠然匪易，但是有『大希望』的農業是永續的，生生不息造福人群。吾人當可從本書截取許多有關稻作生產的專業知識，更重要的，可以由描述水稻與環境之對應關係中學習到正確的「農法」，所謂「天人合一」是也，

Chapter 1 Introduction

Chien-Yih Lin[1], Fu-Hsiung Lin[2] and Chwen-Ming Yang[1]
[1]Taiwan Agricultural Research Institute
[2]Kaohsiung District Agricultural Improvement Station

ABSTRACT

Rice is one of the major food crops in the world, and Asia is the main production and consumption area among all. There are two types of rice varieties, *Oryza sativa* L. and *Oryza glaberrima* Steud. With highly genetic variability and diversity, rice adapts to variable environments and spreads widely to varied habitats. However, the growth and yield of rice are governed by environment and limited to stress conditions. This book has ten chapters describing rice-environment relations. The chapters tell professional knowledge about bettering rice production in dealing with environment. Moreover, one can learn further from the behind lecture about the appropriate manner of agriculture. Knowledge and technology in agriculture advance with time while environment goes worse and worse day by day to against crop production. The problem is there, how human being gains the profit without breaking the nature law. To sustain human life, first of all is to make agriculture sustainable. Short cut gives short view yet long head gets long price. The key is in your hand.

Key words: Rice, Environment, Production potential, Precision agriculture, Manner of agriculture.

環境與稻作生產
第二章　稻米生產與氣候環境
7 - 32, 1999

第二章　稻米生產與氣候環境

郭益全
臺灣省農業試驗所農藝系

摘要 ---------- 8
壹、前言 ---------- 8
貳、世界稻米產銷概況 ---------- 9
參、臺灣稻米生產概況 ---------- 14
肆、稻米生產之氣候環境 ---------- 18
伍、結語 ---------- 29
陸、引用文獻 ---------- 30
英文摘要(ABSTRACT)---------- 32

第二章　稻米生產與氣候環境

郭益全
臺灣省農業試驗所農藝系

摘　要

稻米是世界上最重要的糧食作物之一，產區遍及極地除外之世界各洲，種植的國家超過 100 個以上，但以亞洲爲主要之生產暨消費地區。白米年出口量約佔世界稻米生產總量之 4-5%，泰國爲最主要之出口國，美國居次。1990 年世界公頃平均稻米產量約爲 3.56 噸，溫帶爲高產區。臺灣 1998 年公頃平均稻米產量約爲 4.3 噸，一期作比二期作豐產。稻雖原生於熱帶，但因其漫長栽培歷史、人類在多樣之水-土-季節環境之選拔，再加上人類無遠弗屆之散播，稻之各類生態遺傳歧異極其豐富，適應性極廣，在各類氣候條件下均能生長，本文就稻作氣候因子如雨水、日射量、日長、溫度、相對濕度及風等與稻作生長之關係作一般性之討論，至於詳細之作物生理則由本書其它專章論述。

關鍵詞：稻米、糧食作物、水-土-季節環境、生態遺傳歧異、氣候。

壹、前　言

稻米是東方人的主食，中華文化精髓之一。但在供給世界人口熱量方面，則獨佔鰲頭。數據顯示：依總產量言，小麥、稻米、玉米依次分別爲世界最主要穀類作物之前 3 位。若以每人每日攝取 3200 卡路里(calories)熱量爲基準，一公頃(世界平均)稻可供養 5.63 人/年；而小麥與玉米則分別可供養 3.67 與 5.06 人/年。以蛋白質需求言，一公頃(世界平均)稻可供養 2132 人/天；另方面，小麥與燕麥(oats)則分別可供養 2090 與 2167 人/天(Lu and Chang, 1981)。而超過 90%稻米被種植暨被消費在人口佔世界總人口 60%的亞洲(Luh and Chang, 1980; De Datta, 1981; Khush, 1997)，真可謂：亞洲稻米足，則世界稻米足；亞洲糧食足，則世界糧食生產過半已自給，稻米在世界穀物之重要性由此可見一般。

稻的栽培種(cultivated species)有亞洲地區的 *Oryza sativa* Linn(或稱亞洲種)，及非洲地區的 *Oryza glaberrima* Steud(或稱非洲種)等兩種。而 *Oryza sativa* Linn 則是世界栽培稻之最主要稻種，其又可細分爲秈型(Indica)、粳型(Sinica or Japonica)及爪哇型(Javanica)等三型。而稻由於其長約 5000 年之漫長栽培歷史、歷經人類在多樣的水-土-季節環境(hydro-edaphic-seasonal regimes)下之選拔，再加上人類無遠弗屆之散播，稻之各類生態遺傳歧異(ecogenetic diversification)極其豐富，適應性極廣，從北緯 53^0 到南緯 40^0；從海平面到海拔 3000 公尺；從深水到旱地皆

可種植(Chang, 1976)。因此，作爲亞洲區人民主食的稻米，對供養持續穩定成長的世界人口，重要性與日俱增。亦即，企盼世界糧食明日要更充裕，稻米增產是可行的策略之一(Luh and Chang, 1980; Chang, 1985)。

稻各品種從發芽至成熟收穫所需之生育日數變異頗大，變域介於 100 至 210 天之間，一般約需 4-5 個月(Yoshida, 1981；Vergara, 1980)。在溫帶地區，從播種至收穫一般約需 130 至 150 天；而生育日數介於 150 至 210 天的稻品種通常爲感光性且被栽培於深水地區之品種；在熱帶地區，生育日數 120 天的品種則被認爲屬中熟品種。此即，稻之生育、栽培方式雖因地因時有所變異，而稻穀產量之豐歉經學者專家之研究論證認爲受：(1)人類可主導的因素如品種、栽培、管理、病蟲雜草控制等等；及(2)人類無法主導的因素如氣候因素等之綜合影響。而氣候是某一特定期間內之大氣環境狀態，因地因時而異，雨水、日射量、日長、溫度、相對濕度、風等是一般被認爲與作物生長有關之氣候因素。

本章由世界與臺灣稻米之產量變異、世界稻米生產區域歸納稻米生產與諸氣候狀態之關係。至於其他非生物性逆境則請參看本書其他章節之論述。

貳、世界稻米產銷概況

近年來由於耕種技術改進，病蟲害控制得宜及優秀改良品種育成，世界多數稻作國家大多由糧食不足等情況轉變成糧食勉可或已可自給自足或有餘糧可供輸出的國家。表 1 至 3 分別列出 1951 至 1990 年間世界稻米(本節內除特別說明外，均指糙米)產量、收穫面積及單位面積產量之變化。據表 1 就各洲稻米產量之分佈來看，稻作栽培雖遍佈世界各大洲，但，亞洲，稻之故鄉，一直是稻米之最主要產區。以 1990 年爲例，亞洲區之稻米產量高達世界稻穀產量之 92%，獨領風騷。其次爲美洲及非洲，兩洲產量總和約佔世界總產量 7%左右；而歐洲、大洋洲則產量極微，該兩洲之總產量僅約爲世界總產量之 0.6%而已；其次，再就四十年來世界稻米產量變遷而言，同表顯示，若以 1951 年之稻米產量爲基準時，則四十年來世界稻米產量之成長率爲 304%。其中，亞洲之成長率幾與世界同步，爲 302%；太洋洲、南美洲、中北美洲及非洲則高於世界，依次分別爲 903%、336%、331%及 331%；歐洲則低於世界稻米成長率，爲 163%。四十年來稻米產量之大幅成長，究係收穫面積之快速擴大？抑係單位面積產量之大幅提升？吾人可由表 2 收穫面積及表 3 單位面積產量之四十年來之變遷獲知端倪。首先，考慮近四十年來稻穀收穫面積之變遷，表 2 雖顯示太洋洲、南美及非洲等區域之收穫面積有相當之成長率，但因這些地區之稻穀收穫面積佔全世界收穫面積之比重不大，故整體而言，四十年來全世界稻穀收穫面積之成長率僅爲 140%，收穫面積之擴張與稻米產量之增加不成比例。因之，可推定全球稻穀收穫面積之增加應不是世界稻米產量大幅成長之主因。表 3 顯示世界稻米單位面積產量近四十年來大幅提高，由 1951 年之全球平均每公頃 1.64 噸，提升至 1990 年之 3.56 噸／公頃，成長率高達 217%。由知，四十年來世界稻米產量大幅成長之主要因素應屬單位面積產量之高幅成長；收穫面積增加之效應則較次。表 4 選列各洲若干國家稻米單位面積產量四十年來變遷(有興趣進一步瞭解者可參閱引用引用文獻：WORLD RICE STATISTICS, 1990, IRRI)。

綜覽表 4 可知，1991 年全球稻米單位面積產量最高的國家爲亞洲之北韓，達 8.21t ha^{-1}；最低者爲非洲之薩伊(Zaire)，僅 0.91t ha^{-1}。其他高產國家爲奧大利亞，平均 7.77 t ha^{-1}；埃及(6.43)；西班牙(6.35)；

Table 1. Rough rice production (1000 ton), by geographical region, 1951-1990[@]

Year	World	Asia	South America	N & C America	Africa	Europe	Oceania
1951	170532	158520	4246	2768	3218	1477	103
	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)
1952	183168	170719	4200	2872	3377	1715	83
1953	197906	184772	4388	3171	3450	1802	102
1954	194240	179870	4708	3637	3968	1732	103
1955	209786	195022	5057	3334	4253	1735	121
1956	219699	205477	4753	3163	4384	1560	113
1957	216542	201372	5498	2831	4943	1583	105
1958	224093	209608	5324	2898	4274	1649	126
1959	219896	203993	5565	3408	4858	1705	150
1960	218874	202021	6509	3532	4983	1485	158
1961	215813	198923	7136	3435	4318	1615	139
1962	226659	207518	7506	3973	5680	1552	158
1963	247119	227518	7534	4199	5834	1498	160
1964	262932	242052	8474	4263	5925	1586	162
1965	254303	232369	9865	4499	5495	1333	169
1966	261238	240221	8095	4932	5579	1501	198
1967	277766	253835	9212	5230	6697	1667	231
1968	289048	264245	8983	5936	7061	1517	242
1969	295603	270693	8983	5476	7206	1864	276
1970	316676	290304	10443	5263	7328	1787	271
1971	318108	292425	9364	5344	7413	1809	323
1972	308259	282568	9556	5297	7337	1586	268
1973	336405	308894	10260	5790	7406	1963	327
1974	333343	304007	10478	6893	7736	1886	429
1975	359124	326780	11929	7940	8184	1903	414
1976	350151	317438	13509	7076	8049	1635	443
1977	371805	339890	13229	6477	7962	1475	555
1978	387739	355541	11686	7942	8136	1807	515
1979	377372	343554	12269	8064	8350	2021	722
1980	399199	362269	14283	8747	8619	1845	646
1981	412012	374418	13380	10633	8559	1773	759
1982	423941	385230	15294	9200	8975	1886	885
1983	451490	418251	12425	6853	9079	1737	545
1984	469430	431903	14542	8678	8961	1967	664
1985	472118	433836	14308	8803	9525	2175	898
1986	471334	431978	15268	8390	10022	2300	743
1987	464420	424848	15848	8209	10017	2182	632
1988	492137	449252	17741	9509	9785	2211	773
1989	512727	469851	17077	9467	10705	2229	838
1990	518823	478573	14271	9174	10666	2408	930
	(304)	(302)	(336)	(331)	(331)	(163)	(903)

[@]: Adapted from World Rice Statistics 1990, IRRI.

Table 2. Harvested area of rough rice (1000 ha), by geographical region, 1951-1990@

Year	World	Asia	South America	N & C America	Africa	Europe	Oceania
1951	103725	96855	2444	1238	2683	340	30
	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)
1952	104958	98077	2395	1212	2736	375	29
1953	109025	101723	2614	1348	2792	382	29
1954	108841	101008	2971	1480	2813	403	30
1955	110868	103038	3106	1246	2904	402	30
1956	117322	109485	3113	1199	2984	362	30
1957	115497	107725	3085	1056	3036	347	34
1958	117017	109288	3119	1107	3015	350	33
1959	116325	108197	3316	1222	3093	368	33
1960	118483	110106	3668	1249	2987	344	33
1961	115484	106961	3911	1238	2894	330	32
1962	119561	110390	4174	1321	3209	314	34
1963	120218	110784	4484	1300	3151	317	35
1964	125206	114953	5090	1266	3335	336	35
1965	124996	114259	5593	1264	3299	331	34
1966	125860	115491	4990	1350	3413	332	35
1967	127712	116694	5234	1397	3722	345	39
1968	129450	117941	5272	1569	3852	364	41
1969	131375	119683	5540	1505	3882	392	45
1970	133130	120950	5961	1403	4016	397	52
1971	134802	122885	5681	1375	4134	396	52
1972	132583	120858	5412	1377	4064	399	50
1973	136863	124384	5737	1598	4226	402	54
1974	137156	124352	5745	1783	4307	397	77
1975	142202	128230	6489	2008	4514	374	87
1976	142536	127493	7761	1768	4530	374	86
1977	144312	129738	7208	1662	4660	395	104
1978	144001	129502	6871	1882	4665	397	103
1979	141285	126626	6761	1893	4889	383	123
1980	144414	128743	7528	2026	4952	368	129
1981	145274	129343	7498	2302	5034	347	116
1982	141919	126032	7511	2063	5163	362	140
1983	143213	129090	6393	1590	5060	340	89
1984	145294	130274	6820	1860	5137	383	132
1985	144318	129944	6194	1803	5177	393	136
1986	144809	129682	6929	1686	5355	420	121
1987	141754	125961	7485	1656	5478	417	110
1988	145913	129957	7499	1863	5373	430	120
1989	147459	132085	6833	1859	5497	415	113
1990	145861	131803	5717	1793	5352	455	131
	(140)	(136)	(240)	(145)	(199)	(134)	(437)

@: Adapted from World Rice Statistics 1990, IRRI.

Table 3. Rough rice yield (t ha^{-1}), by geographical region, 1951-1990@

Year	World	Asia	South America	N & C America	Africa	Europe	Oceania
1951	64	64	74	24	20	34	47
	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)
1952	1.75	1.74	1.75	2.37	1.23	4.57	2.90
1953	1.82	1.82	1.68	2.35	1.24	4.72	3.53
1954	1.78	1.78	1.58	2.46	1.41	4.29	3.44
1955	1.89	1.89	1.63	2.68	1.46	4.32	4.06
1956	1.87	1.88	1.53	2.64	1.47	4.31	3.73
1957	1.87	1.87	1.78	2.68	1.58	4.56	3.06
1958	1.92	1.92	1.71	2.62	1.42	4.72	3.81
1959	1.89	1.89	1.68	2.79	1.57	4.64	4.53
1960	1.85	1.83	1.78	2.83	1.67	4.31	4.82
1961	1.87	1.86	1.82	2.77	1.49	4.90	4.32
1962	1.90	1.88	1.80	3.01	1.77	4.94	4.71
1963	2.06	2.05	1.68	3.23	1.85	4.72	4.56
1964	2.10	2.11	1.66	3.37	1.78	4.73	4.65
1965	2.03	2.03	1.76	3.56	1.67	4.03	5.02
1966	2.08	2.08	1.62	3.65	1.63	4.53	5.64
1967	2.17	2.18	1.76	3.74	1.80	4.83	5.88
1968	2.23	2.24	1.67	3.78	1.83	4.17	5.89
1969	2.25	2.26	1.62	3.64	1.86	4.75	6.11
1970	2.38	2.40	1.75	3.75	1.82	4.50	5.18
1971	2.36	2.38	1.65	3.89	1.79	4.57	6.25
1972	2.33	2.34	1.77	3.85	1.81	3.97	5.33
1973	2.46	2348	1.79	3.62	1.75	4.88	6.07
1974	2.43	2.44	1.82	3.87	1.80	4.75	5.55
1975	2.53	2.55	1.84	3.95	1.81	5.08	4.76
1976	2.46	2.49	1.74	4.00	1.78	4.38	5.16
1977	2.58	2.62	1.84	3.90	1.71	3.74	5.35
1978	2.69	2.75	1.70	4.22	1.74	4.55	4.98
1979	2.67	2.71	1.81	4.26	1.71	5.27	5.87
1980	2.76	2.81	1.90	4.32	1.74	5.01	4.99
1981	2.84	2.89	1.78	4.62	1.70	5.11	6.52
1982	2.99	3.06	2.04	4.46	1.74	5.21	6.32
1983	3.15	3.24	1.94	4.31	1.79	5.10	6.14
1984	3.23	3.32	2.13	4.66	1.74	5.14	5.02
1985	3.27	3.34	2.31	4.88	1.84	5.54	6.60
1986	3.25	3.33	2.20	4.98	1.87	5.48	6.16
1987	3.28	3.37	2.12	4.96	1.83	5.24	5.76
1988	3.37	3.46	2.37	5.10	1.82	5.14	6.45
1989	3.48	3.56	2..50	5.09	1.95	5.35	7.40
1990	56	63	50	12	99	30	10
	(217)	(221)	(144)	(229)	(166)	(122)	(205)

@: Adapted from World Rice Statistics 1990, IRRI.

Table 4. Rough rice yield (t ha^{-1}), by country and geographical region, 1966-1990@

Year	Asia										South America			N&C America			Africa			Europe			Oceania
	Pakistan	China	Taiwan	India	Japan	Korea DPR	Korea REP	Philip-pines	Thailand	Turkey	Brazil	Colombia	Uruguay	Cuba	Mexico	USA	Egypt	Mada-gascar	Zaire	Italy	Portugal	Spain	Australia
1966	1.45	15	95	30	08	00	43	32	84	85	45	94	75	00	44	84	73	66	80	69	44	35	97
	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)
1967	1.58	3.10	4.02	1.55	5.75	4.20	4.06	1.38	1.75	3.89	1.58	2.28	3.40	1.62	2.48	5.09	5.04	1.74	0.80	5.18	4.53	6.12	7.18
1968	1.96	3.19	4.18	1.61	5.72	4.10	3.86	1.33	1.79	4.56	1.49	2.84	3.40	1.58	2.50	4.96	5.11	1.78	0.80	4.17	4.53	5.99	7.19
1969	2.22	3.15	3.87	1.61	5.65	3.96	4.66	1.71	1.85	3.74	1.38	2.77	3.92	1.75	2.58	4.84	5.10	1.88	0.80	5.10	4.68	6.45	7.57
1970	2.19	3.42	4.16	1.68	5.63	4.29	4.55	1.75	2.02	4.04	1.52	3.23	3.88	1.92	2.70	5.18	5.43	1.95	0.78	4.73	4.67	5.95	6.15
1971	2.33	3.32	4.02	1.71	5.24	4.46	4.67	1.60	1.94	4.49	1.38	3.57	3.89	2.10	2.40	5.29	5.30	1.90	0.74	5.10	3.83	5.91	7.37
1972	2.36	3.25	4.31	1.60	5.85	4.90	4.61	1.44	1.83	3.99	1.49	3.81	4.11	1.87	2.58	5.27	5.21	1.89	0.78	4.10	3.77	5.85	6.13
1973	2.44	3.49	4.10	1.73	6.02	5.07	4.95	1.66	1.92	4.45	1.49	4.04	3.96	1.49	3.00	4.79	5.43	1.82	0.77	5.41	4.28	6.29	6.85
1974	2.16	3.51	4.13	1.57	5.86	5.65	5.13	1.63	1.83	4.31	1.45	4.26	3.70	2.14	2.84	4.98	5.07	1.89	0.77	5.47	3.92	6.00	6.06
1975	2.30	3.58	4.13	1.86	6.19	5.95	5.32	1.75	1.83	4.57	1.47	4.25	3.95	2.51	2.79	5.11	5.48	1.83	0.78	5.70	4.39	6.10	5.13
1976	2.35	3.50	4.52	1.64	5.50	6.25	5.97	1.85	1.85	4.88	1.47	4.16	4.14	2.76	2.91	5.23	5.08	1.92	0.78	4.85	4.36	6.35	5.57
1977	2.33	3.64	4.46	1.96	6.17	6.98	6.79	2.00	1.59	4.75	1.50	4.16	4.02	3.00	3.14	4.95	5.20	1.76	0.77	3.67	2.77	5.58	5.76
1978	2.42	3.98	4.26	1.99	6.18	7.14	6.94	2.11	1.96	4.52	1.30	4.32	3.87	3.01	3.31	5.03	5.41	1.70	0.77	4.96	4.10	5.88	5.36
1979	2.37	4.25	4.45	1.61	5.99	7.30	6.39	2.15	1.82	5.00	1.39	4.25	4.13	2.88	3.27	5.15	5.72	1.76	0.80	6.03	4.19	6.22	6.28
1980	2.42	4.15	4.84	2.00	5.13	7.40	4.31	2.23	1.89	4.58	1.57	4.31	4.27	3.24	3.49	4.95	5.83	1.76	0.80	5.50	4.46	6.33	5.27
1981	2.60	4.33	4.63	1.96	5.63	7.66	5.84	2.36	1.95	4.54	1.35	4.28	5.31	3.19	3.58	5.40	5.57	1.70	0.82	5.29	4.44	6.43	7.00
1982	2.61	4.89	4.93	1.85	5.69	7.75	6.15	2.39	1.89	4.52	1.62	4.27	6.03	3.45	3.27	5.28	5.67	1.66	0.81	5.71	4.26	5.95	6.72
1983	2.51	5.09	5.01	2.18	5.70	7.85	6.19	2.50	2.04	4.50	1.52	4.26	4.61	3.47	3.12	5.15	5.77	1.81	0.85	5.60	4.12	5.49	6.74
1984	2.49	5.37	5.01	2.13	6.41	7.69	6.48	2.55	2.07	4.38	1.69	4.62	4.31	3.45	3.84	5.55	5.41	1.82	0.88	5.59	4.48	6.03	5.33
1985	2.35	5.25	5.05	2.33	6.22	7.79	6.35	2.67	2.06	4.52	1.90	4.70	4.95	3.29	3.73	6.07	5.95	1.84	0.89	6.05	4.84	6.20	7.08
1986	2.53	5.33	4.83	2.21	6.32	7.88	6.37	2.63	2.05	5.00	1.86	4.68	4.78	3.34	3.46	6.33	5.77	1.88	0.87	5.93	4.83	6.32	6.72
1987	2.48	5.41	5.06	2.20	6.19	7.97	6.02	2.62	2.02	5.19	1.74	4.27	4.23	2.75	3.82	6.23	5.52	1.89	0.87	5.61	4.48	6.33	6.27
1988	2.35	5.35	4.86	2.54	5.89	8.06	6.56	2.64	2.15	5.15	1.98	4.64	4.71	2.85	3.60	6.18	6.06	1.93	0.87	5.51	4.42	6.33	6.98
1989	2.29	5.50	4.81	2.56	6.17	8.21	6.52	2.78	2.08	5.00	2.10	4.38	5.64	3.20	3.42	6.44	6.49	2.08	0.91	6.05	4.46	5.78	8.30
1990	2.47	5.72	60	62	97	21	08	72	00	50	99	13	70	13	38	16	43	09	91	71	58	35	77
	(170)	(182)	(116)	(202)	(118)	(205)	(137)	(206)	(109)	(142)	(137)	(212)	(171)	(157)	(139)	(127)	(140)	(126)	(114)	(122)	(103)	(100)	(111)

@: Adapted from World Rice Statistics 1990, IRRI.

美國(6.16)；南韓(6.08)；日本(5.97)；意大利(5.71)；中國大陸(5.72)；土耳其(5.50)。意外的是世界上最大的稻米輸出國，泰國之單位公頃產量僅爲 2.00 ton ha^{-1}。世界上價格最俏稻米 Basmati 的故鄉，巴基斯坦，之公頃產量也僅達 2.47t ha^{-1}，而臺灣在此項統計上的單位面積產量則爲 4.60 t ha^{-1} (與下節臺灣之統計資料有少許落差)。詳細研究該項被統計國家之地理分布發現，除了埃及(緯度與臺灣相近)、南美洲各國外，凡緯度在南緯 30-40 及北緯 30-45 間之地區稻穀單位面積有較高之傾向。此即，稻雖爲熱帶及亞熱帶之作物，但最高產的地區則在溫帶(De Datta, 1981)。

表 5 爲 1970 年以來世界白米出口消長之情形。1970 年世界稻米總生產量爲 316,676,000 噸(表 1)，白米出口量爲 8,397,000 噸，白米出口量佔稻米總生產量之 3.8%(爲簡便計，總稻米產量換算成白米之係數以 0.7 計算)；而 1989 年之稻米世界年產量爲 512,727,000 噸(表 1)，白米出口量爲 14,897,000 噸，此即 1989 年之白米出口量佔總生產量之 4.2%。如此，由 1970 年至 1989 年間，世界白米出口量之成長率雖高達 177%，但各該年度之白米出口量佔各該年度稻米生產量比例之變化卻不大，顯示國際稻米市場之需求量似十分穩定且市場十分狹小。

就洲別言，亞洲是世界稻米之主要產區(表 1)，同時也是世界上最主要之白米輸出地區(表 5)，以 1989 年言，亞洲白米輸出量佔全球白米輸出量之 66.1%；其次爲中北美，佔 20.6%；再次爲歐洲佔 7.2%。其餘各洲白米出口量均少，計南美佔 3.2% ；大洋洲佔.3% ；非洲 0.2%。泰國爲世界上最主要的白米輸出國，以 1989 年爲例，其輸出量約佔世界白米輸出量之 42.3%(佔亞洲輸出量之 64.1%)；美國爲世界第二大的主要白米輸出國，其 1989 年之出口量佔全球總重之 20.5%(佔中北美洲輸出量之 99.9%)。其餘，亞洲地區之主要白米輸出國爲巴基斯坦；而越南在 1988 年以前之輸出口雖不多，但 1989 年之出口量則高達 1,383,000 噸，佔 1989 年全球白米輸出量之 9.2%；佔亞洲地區之 14.0%。臺灣則年年有餘糧供外銷。南美洲地區之主要白米輸出國爲烏拉奎，佔南美白米輸出量之 56.4%。歐洲之主要白米出口國家爲意大利，佔歐洲白米輸出量之 48.3%，而西班牙及比利時亦有相當量之白米輸出。大洋洲之白米輸出則由澳大利亞包辦。

比較表 6 所列亞洲各國零售米價可知，除日本、南韓及臺灣外，其他亞洲諸國之零售米價大致與世界米價(約 300-350 美元/噸)相去不遠，顯示這些國家之米價大致能與世界米價相呼應。特例之三國中，零售米價最貴的是日本，以 1989 年爲例，高達 3465 美元/噸，約爲世界米價之 11 倍；其次爲韓國，其 1989 年零售米價亦達 1775 美元/噸，約爲是年度日本零售米價之一半，國際米價之 5.5 倍；敬陪末座之臺灣的 1988 年零米價也達 959 美元/噸，其價格約爲 1988 年日本零售米價之四分之一，韓國之五分之三；國際米價之三倍。由以上特例三國零售米價之概略探討可知，美國及其他各國米商之垂涎日本、韓國及臺灣等稻米市場，其來確有自。(註：爲求簡便，本節之各項比較往往以某兩特定年度爲例，並未作進一步之分析舉證，論說其實並不嚴謹與周延，敬請學者專家諒察)。

參、臺灣稻米生產概況

稻作是臺灣過去暨可預見未來最重要之農業產業之一。而，臺灣稻作之起源，依已發現各種史前出土遺物考証，應可追溯到三、四千年前，但卻遲至十七世紀初業始有文獻可考。據「閩海贈言」書中"東番記"一文記載："東番夷人不知所自

Table 5.Export of milled rice (1000 ton), by country and geographical region, 1970-1989@

Year	World	Asia	China	Taiwan	India	Japan	Korea DPR	Pakistan	Thailand	South America	Brazil	Colombia	Uruguay	N & C America	USA	Africa	Egypt	Europe	France	Italy	Spain	Oceania	Australia
1970	8397	4847	1695	5	27	597	89	230	1064	376	95	5	37	1766	1741	745	654	508	19	345	70	121	121
1971	8664	5504	1508	38	16	912	103	182	1591	419	149	*	89	1490	1479	574	515	559	10	434	41	103	102
1972	8578	5051	1526	16	15	183	100	198	2113	171	2	2	44	2057	2037	509	456	522	5	363	56	181	181
1973	8437	5496	2639	49	18	540	102	789	849	305	33	20	63	1655	1630	348	298	393	3	228	48	159	158
1974	8298	5165	2539	5	41	309	266	597	1046	328	57	1	58	1745	1726	169	136	607	3	450	45	138	137
1975	7718	4223	1974	*	18	11	328	478	951	425	3	71	99	2144	2139	122	104	614	3	439	49	174	174
1976	8911	5120	1441	*	38	*	93	795	1964	519	76	78	108	2117	2107	267	211	660	4	389	9	218	218
1977	10824	6291	1183	150	19	19	270	960	2932	928	109	78	122	2329	2288	270	223	739	65	303	82	257	255
1978	9559	5287	1673	238	144	82	412	777	1607	594	180	*	100	2386	2279	159	145	839	56	439	49	279	277
1979	11634	7520	1462	409	333	603	234	1015	2797	496	-	30	167	2368	2301	108	95	877	35	525	55	244	241
1980	12956	7818	1377	262	483	689	227	1087	2797	487	1	41	142	3093	3054	121	98	959	15	577	58	461	457
1981	13061	7903	685	92	964	855	264	1244	3027	559	50	23	224	3179	3133	112	93	1008	4	579	78	284	281
1982	12047	7393	776	307	537	318	210	951	3783	491	12	-	246	2559	2540	37	23	941	7	532	62	598	596
1983	11502	7192	1113	533	230	329	120	905	3476	474	8	7	196	2423	2385	28	29	956	73	547	33	406	405
1984	12872	8815	1370	210	198	107	150	1265	4616	467	1	37	152	2204	2141	92	71	996	78	536	46	246	246
1985	11408	7297	1046	40	315	*	200	719	4062	558	4	33	242	1940	1940	31	16	1216	18	727	112	432	341
1986	13019	8546	1123	173	253	*	200	1316	4524	547	4	3	282	2415	2392	52	40	1206	51	676	72	178	178
1987	12946	8471	1262	240	350	*	225	1270	4443	479	4	*	212	2475	2472	105	101	1159	27	610	171	186	186
1988	12185	8099	802	104	350	*	200	1210	5267	467	26	*	273	2261	2260	87	71	950	31	510	119	298	297
1989	14897	9853	384	68	300	*	50	854	6311	472	10	34	266	3063	3061	42	33	1066	58	515	180	339	339

@: Adapted from World Rice Statistics 1990, IRRI.

*=less than 500ton

Table 6. Retail price (US $ ton^{-1}) of milled rice, selected Asian countries, 1970-1989@

Year	Bangladesh	India	Indonesia	Japan	Korea Rep.	Malaysia	Myanmar	Nepal	Pakistan*	Philippines	Sri Lanka	Taiwan	Thailand
1970	268	167	119	519	251	182	64	233	-	135	320	183	93
1971	198	169	102	540	267	186	9	221	210	168	312	190	104
1972	316	185	111	633	343	199	123	219	166	172	357	203	175
1973	436	221	172	762	340	284	254	251	205	223	462	239	198
1974	826	275	182	794	386	384	258	283	228	292	752	448	211
1975	361	258	225	1007	523	386	184	311	244	262	513	474	221
1076	245	193	262	1153	627	364	172	242	301	273	392	471	226
1977	306	210	278	1411	669	374	165	251	356	284	358	426	254
1978	335	214	271	1915	708	415	243	280	404	285	225	451	271
1979	442	226	214	1862	906	443	177	288	373	320	246	544	284
1980	400	273	297	1827	945	446	249	318	411	317	285	656	381
1981	421	262	336	1928	1191	430	177	319	505	337	325	674	362
1982	380	264	343	1766	1215	432	157	380	462	344	315	705	334
1083	359	-	289	1886	1115	431	186	403	416	276	309	636	318
1984	390	-	281	1954	1073	427	218	321	374	283	323	682	308
1985	345	-	256	2008	1067	403	238	296	358	345	310	603	261
1986	378	269	251	2865	997	388	289	309	354	290	295	659	270
1987	405	281	219	3339	1268	397	321	321	333	291	300	769	274
1988	403	296	287	3722	1561	382	-	328	-	313	-	959	339
1989	-	249	-	3465	1775	369	-	-	-	352	-	-	-

@: Adapted from World Rice Statistics 1990, IRRI.

*=Basmati milled rice

始...。無水田，治畬種禾，山花開則耕；禾熟，拔其穗，粒長比中華稍長，且甘香..."(西元 1602 年，明萬曆三十年)。可見，在西元 1602 年代臺灣先住民稻作栽培尚處於極原始之狀態(吳，1993)。此後，歷經：荷人治臺之招募大陸漢人農業移民及積極獎勵種植蔗、稻；明鄭以降大量漢人移居臺灣之陸續攜入稻種；大和民族據臺之有計畫引種暨改良；中華民國政府遷臺爲供應軍胥民食就稻作產業之一番作爲，臺灣之稻作於焉燦然。

臺灣地區栽培之稻種屬栽培稻的亞洲種(*Oryza sativa* Linn)。在日本人據臺之前，臺灣栽種之稻大致有兩個系統：即前已述及的先住民所耕種之陸稻(後魏農書「齊民要術」謂旱稻)和漢人移民所攜來之所謂臺灣在來稻(或稱本地種、土種，絕大部份屬籼稻)。而這些先住民耕稼之陸稻常植株高大，穗長而重(可能屬爪哇型？目前分別被稱爲臺灣山地陸稻及陸糯稻)，相信是先住民自南太平洋諸島移來時，爲因應主食暨釀酒之需而攜入。至於臺灣在來稻品種，概由漢人引入，而絕大部份是自明鄭時期暨後來，隨大量漢人移民之入臺，陸續由大陸閩粵各地所帶來。其種類甚爲繁雜，個別品種栽培面積概不廣，且品質粗劣。日本人據臺後，由於食味關係，乃於日軍佔領臺北城後五年(西元 1899 年)開始引進日本稻品種(在臺刊行之日本文獻稱內地種)(繆，1947)，此爲臺灣地區稻種原多樣化奠立初基。及至中華民國播遷來臺，國際種子(苗)交換中心、國家作物種原中心相繼成立，臺灣地區稻種原益趨多元。

截至目前爲止，臺灣地區曾經栽培暨擁有之稻種原種類繁多，正如我國古藥書「本草綱目」所記載"其穀有光、芒、長、短、大、細，其米有赤、白、烏、堅、鬆、香、否"等。亦即，臺灣地區栽培稻之種原若依米粒之糯性，可被區分爲糯米及一般米等兩類；而若依米粒之型態，則可分成長粒米、中粒米與短粒米等三類；而若依類緣與源起之差異則有印度型(或籼型)稻、中國型(或日本型、或粳型)稻及爪哇型稻等三型稻種原；若依對水份之需求亦有水稻及陸稻之分。至於臺灣地區習稱之"蓬萊米"與"在來米"，乃係日人據臺後，由於食味的關係，積極引入日本稻試栽，歷經失敗，終而建立日本稻在臺灣的生產制度，從而確立臺灣之"蓬萊稻"產業。而此習稱之"蓬萊稻" 一詞，即係民國 15 年 5 月 5 日在臺北鐵路旅館召開的"日本米穀會議第 19 次大會" 中，爲區別日本本土之日本稻與在臺灣栽培或選育出之日本稻，由當時總督伊澤多喜男從日籍稻作專家"蓬萊米之父" 磯永吉博士所建議的"蓬萊米"、"新臺米"及"新高米"等三用詞中所選出(磯，1944)。其後，凡在臺灣栽培或育成之日本稻均被稱爲"蓬萊米" (蓬萊兩字推測係取自臺灣別稱--"蓬萊仙島"之意蘊；又，按磯永吉博士原文，"在來米"及"蓬萊米"兩詞之第二個字分別爲"來"與"萊"，請注意其差異避免誤用，著者註)。

臺灣稻有系統之改良是於西元 1895 年中(清)日甲午戰爭，臺灣依馬關條約割讓給日本後才啓其端。而日人對臺灣稻米之改良工作，則於日軍佔領臺北城後五年(西元 1899 年)開始引進日本稻品種進行馴化試驗爲開端；而對於臺灣在來稻(或稱本地種、土種)的改良工作，則於佔領臺灣後大約十年，即於西元 1906 年才開始進行臺灣在來稻品種之整理；至於原住民栽植之陸稻，迄未加改良。民國 34 年臺灣光復，光復初期，百廢待舉，經濟建設方針是以農業培養工業，稻作增產乃成爲農業發展中紮根之基本工作，在當時決策領導單位之大力推動、稻作工作同仁之奮力不懈之下，臺灣水稻品種年年推陳出新、稻作栽培技術屢屢創新改進，稻米歲歲連登豐收。唯，此期間之改良重點概僅注重稻穀產量之提高。而時推世移，隨著經濟之快速發展，國民所得之迭有增加，

臺灣之稻米消費已不再是往昔的"吃得飽"，而是"吃得巧"、"吃得好"。而爲因應稻米消費由"量"的時代轉變成"質"的時代之須求，稻米品質改進之有關各項工作已成爲農林廳所屬各農業試驗場所最重要之工作目標之一。民國 70 年以來，在農委會與農林廳積極規畫與輔助下，各農業試驗場所及糧食局有關稻米品質改進各項工作次第展開，幾年來，省產稻米品質已大見改善。

表 7 爲臺灣自西元 1938 年至 1998 年稻作栽培面積、單位面積產量及稻米(糙米)總產量之變遷情形。由表 7 知，臺灣稻作栽培面積之高峰在臺灣光復後至 1979 年間，面積均約在 70 至 80 萬公頃之間。自 1980 年以後則年年遞降，至 1998 年僅存約 36 萬公頃，約爲稻作栽培高峰之一半，這代表臺灣在近半個多世紀來之經濟、政治、社會諸種層面之轉型，深具歷史意義。表 7 同時顯示，二期稻作之栽培面積向比一期作多，直至 1986 年起情況改變，呈：一期稻作之栽培面積比二期作多。至於單位面積產量方面，多年來一直是：一期作較二期作高產，而年平均單位面積產量均較國際稻米研就究所之數據低(表 3)。表 8 爲 1997 年各縣市一、二期作之稻作栽培面積，由表知，稻作面積最多的縣份爲雲林縣，桃園縣、臺中縣、彰化縣、嘉義縣及臺南縣爲栽培面積較多之縣市，而基隆市之稻作面積僅約 1 公頃，幾無稻田存在。

肆、稻米生產之氣候環境

所謂氣候(climate)是某一段特定期間內之大氣狀態，而天氣(weather)是某特定時間之大氣狀態，兩者之差異在時程之相對長短。此即，時程相對長者爲氣候；相對短者爲天氣。惟，不論氣候或天氣，人類只能預測，無法主導，且因地因期而異。雨水、日射量、日長、溫度、相對濕度、風等是一般被認爲與作物生長有關之氣候因素，茲通論式簡述稻作生產與各該氣候因素之關係如下，至於各因素對稻生育之生理作用與機制之深入論述，請詳本書以後相關各章。

一、雨水(rainfall)

植物必需有相當之水份，始能發芽生長。水對稻各生育期之生長更有不同的意義。水稻一生幾乎全期生長在田面湛水(flooding)之狀態下；陸稻則與水稻完全相反之，田面無水貯留，全賴雨水爲惟一之水份來源(De Datta, 1981)；深水稻及浮稻之主要生育期恰逢洪水期(flooding period)，此期間之雨量往往超過 1.1m(Catling *et al.*, 1988)。由於稻栽培之水份條件與來源有如此之變異，且就大多數稻生產區而言，雨水爲最主要之水份來源，因之 De Datta(1981)指出：稻之栽培往往依水供應之來源而被分成看天(rainfed)與灌溉(irrigated)栽培等兩大類。而看天栽培又可進一步區分成：看天水稻(rainfall lowland rice)、深水稻(deepwater rice)、浮稻(floating rice)及陸稻(upland rice)等四種主要之栽培體系。當然兩類栽培系統間之區分並不是絕對，但一般認爲灌溉栽培之水資源來源通常來自貯存水，並經藉充分之水利設施與機具行水分之灌溉與調控(當然並不排除雨水)。而看天栽培則雨水是惟一之水來源，在此體系下，稻之栽培要能與雨季配合得宜，農民才得勞而有穫焉(De Datta, 1981)。

所有稻品種生育均嗜濕水，適時適量之灌溉可穫豐產。除幼秧生長期外，稻之營養生長期、生殖生長期及穀粒充實期均須合宜之濕水，因之除了貯水與水利設施完善地區外，稻通常被種植在雨季，尤以未開發或開發中國家爲然，因此年雨量及雨量分布是關係稻栽培之極重要因素。一般公認水稻生長之最適區域年雨量需在 1000mm 以上，而在雨量不足區域，若有

Table 7a.Rough rice production in Taiwan, 1938-1998

Year	Harvested area (ha)			Rice yield (ton ha^{-1})			Rice production (ton)		
	total	1st crop	2nd crop	Mean	1st crop	2nd crop	total	1st crop	2nd crop
1938	625398	282462	342936	2263	2471	2054	1402414	697934	704480
1939	626126	267203	358923	2097	2155	2038	1307391	575877	731514
1940	638622	277811	360811	1814	2171	1456	1128784	603378	525406
1941	656927	292640	364287	1870	2042	1697	1281016	679652	601364
1942	616529	267800	348729	1917	2048	1786	1171182	548404	622778
1943	610051	271838	338213	1862	2010	1713	1125804	546350	579454
1944	580688	269330	311358	1804	2062	1547	1068121	555347	512774
1945	502018	231897	270121	1287	1475	1099	638832	342014	296818
1946	564016	204545	359471	1647	1872	1422	994021	382917	611104
1947	677557	287395	390162	1496	1640	1352	945012	417419	527593
1948	717744	311598	406146	1504	1649	1365	1068421	513880	554541
1949	747675	320152	427523	1647	1804	1490	1214523	577487	637036
1950	770262	336957	433305	1864	2012	1716	1421486	678004	743482
1951	789075	346518	442557	1902	2067	1736	1484792	716326	768466
1952	785729	348718	437011	2016	2172	1860	1570115	757289	812826
1953	778384	344264	434120	2113	2150	2076	1641557	740124	901433
1954	776660	535636	423024	2212	2365	2060	1695107	386452	858655
1955	750739	306185	444554	2176	2323	2033	1641953	711305	903648
1956	783629	339395	444234	2330	2672	1988	1789829	906724	833105
1957	783267	346454	436813	2383	2689	2077	1839009	931699	907310
1958	778189	344032	434157	2463	2715	2211	1894127	934027	960100
1959	776050	341432	344618	2426	2725	2131	1856316	930233	926083
1960	773983	339047	434936	2521	2719	2324	1912018	901393	1010625
1961	774936	331473	443463	2614	2896	2332	2016276	981966	1034310
1962	794228	343215	451013	2710	3081	2340	2112874	1057416	1055458
1963	749220	315019	434201	2871	3226	2516	2109037	1016395	1092642
1964	764935	332178	432757	2981	3317	2645	2246639	1101967	1144672
1965	761918	318683	443235	3086	3418	2755	2348041	1127041	1221000
1966	788635	339745	448890	3045	3248	2843	2379661	1103426	1276235
1967	787097	337376	449721	3110	3416	2804	2413790	1152556	1261234
1968	790186	340069	449817	3235	3583	2886	2518103	1220141	1297949
1969	786592	341877	444715	2530	2625	2434	2321633	1239141	1082492
1970	776139	341225	434914	3218	3715	2720	2462643	1279891	1182752

Table 7b.Rough rice production in Taiwan, 1938-1998

Year	Harvested area (ha)			Rice yield (ton ha^{-1})			Rice production (ton)		
	total	1st crop	2nd crop	Mean	1st crop	2nd crop	total	1st crop	2nd crop
1971	756451	336621	419830	3143	3773	2513	2131802	1258675	1055127
1972	741570	329610	411960	3330	3680	2980	2440329	1212801	1227528
1973	661164	321331	339833	3146	3460	2832	2254730	1122289	1132441
1974	777849	345275	432574	3212	3738	2686	2452417	1290707	1161710
1975	790248	358087	432161	3232	3694	277	2494183	1332602	1171581
1976	787516	361605	425911	3484	3895	3072	2712984	1407624	1305360
1977	779487	358723	420764	3440	3863	3017	2608870	1382400	1226470
1978	752791	352133	400658	3285	3851	2720	2444490	1356125	1088365
1979	722171	338889	383282	3421	3768	3073	2449817	1276539	1173278
1980	658445	327520	330925	3680	4133	3227	2353090	1352878	1000172
1981	668825	319099	349726	3575	3900	3250	2375096	1241951	1131145
1982	660292	316516	343776	3775	4001	3548	2442602	1226258	1216344
1983	645855	324449	321406	3845	4167	3531	2485197	1350396	1134801
1984	595920	285903	310017	3738	4073	3402	2843311	1163712	1709599
1985	564392	277533	286859	3861	4201	3521	2170536	1162778	1007758
1986	537723	268872	268851	3706	4351	3061	1973823	1169536	804287
1987	502081	255356	246725	3782	4202	3362	1900475	1072813	827662
1988	474460	240828	230632	3904	4467	3341	1844785	1075134	769651
1989	476552	243215	233337	3902	4566	3247	1864590	1110037	754553
1990	455418	242423	212995	3947	4389	3506	1797596	1063499	734097
1991	428938	227517	201421	4191	5016	3367	1818732	1140749	677983
1992	397252	209476	187776	4064	4698	3430	1627854	984158	643696
1993	391460	212088	179372	4628	4947	4310	1819775	1047762	772013
1994	366340	196331	170009	4546	5129	3963	1678776	1006962	671814
1995	363499	197591	165908	4605	5002	4209	1686536	988167	698368
1996	350957	182897	168060	4584	4973	4196	1613991	909188	704803
1997	369798	202039	167768	4541	5020	4062	1695404	1014078	681326
1998	367083	202829	164254	4290	4707	3873	1537000	915000	622000

source: Department of Agriculture and Forestry, Taiwan Provincial Government

Table 8. Harvested area of rough rice (ha) in Taiwan, by region, 1997.

Region	Sinica common rice			Indica common rice			Sinica waxy rice			Indica waxy rice		
	Total	1st crop	2nd crop	Total	1st crop	2nd crop	Total	1st crop	2nd crop	Total	1st crop	2nd crop
Taipei hsien	1051	924	127	6	6	-	11	11	-	-	-	-
Ilanhsien	11892	11206	686	895	882	13	191	169	22	53	53	-
Keelung	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Taoyuan hsien	35331	17943	17388	219	209	10	234	115	119	-	-	-
Hsinchu hsien	9687	7707	1980	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hsinchu	3309	1680	1629	-	-	-	15	8	7	-	-	-
Miaoli hsien	19354	9690	9745	315	240	75	138	91	47	-	-	-
Taichung hsien	33700	17000	16700	705	379	326	257	137	120	19	13	6
Taichung	3024	1540	1484	-	-	-	27	9	18	-	-	-
Mantu hsien	5860	3123	2737	266	205	61	95	48	47	12	6	6
Changhua hsien	38177	19717	18460	18911	9528	9383	827	430	397	4847	2556	2291
Yunlin hsien	46546	26705	19841	3067	2208	859	2232	1001	1231	1468	994	474
Chiayi hsien	34879	18066	16813	1840	1058	782	479	245	234	51	46	5
Chaiyi	1164	610	554	528	278	250	42	19	23	-	-	-
Taiana hsien	28460	17093	11367	3927	2450	1477	1023	556	467	1458	1092	366
Tainan	667	72	595	343	15	328	45	3	42	49	8	41
Kaohsiung hsien	10606	6137	4469	342	134	208	24	3	21	447	207	240
Pingtung hsien	9807	4835	4972	238	232	6	84	34	50	339	216	123
Taitung hsien	12351	6079	6272	53	8	45	515	301	214	-	-	-
Hualian Hsien	13995	6943	7052	220	109	111	494	244	250	9	9	-
Total	319861	176990	142871	31875	17941	13934	6733	3424	3309	8752	5200	3552

source: Department of Agriculture and Forestry, Taiwan Provincial Government

充分水份灌溉，也會有豐碩之收成，否則，產量通常趨低(汪，1966)。盧(1965)則稱：降雨氣溫下降、日照不足；而旱年夏季之氣溫與日射量概比平年高且多，如灌溉無礙，旱年自是豐收。因此在水利設施發達地區，稻作生產受多雨之害較受乾旱之害更顯著。

在看天水稻栽培體系下，理想的雨季模式是：能在整地、移植或播種(直播栽培)適時提供充沛之雨量；營養生長期雨量稍緩但能充分滿足蒸發 (evaporation)、蒸散 (transpiration)、滲透(percolation)及流失(runoff)之須；生殖生長與穀粒充實期之長期陰雨將導之低日照與低溫，既不利稻株正常之授粉於先，更不利此期間之光合作用與緊接而來穀粒充實。而深水稻與浮稻在生育初期之浸泡忍受性(tolerance of submergence)與伸長能力(ability of elongation)通常極差，豪雨導至之深水期提前到達時，將使深水稻與浮稻歉收。

陸稻栽培受雨量與分布之影響與水稻大大不同。孟加拉與印度若干地區之陸稻通長種在雨勢滂沱(heavy rainfall)之區，而印度的其他陸稻區如 Madhya Pradesh 則雨量極少。緬甸地區雨季在 5 月至 11 月之間，雨量則低時約 500 mm，高時可達 2000 mm。西非之陸稻區雨開始期變異極大，介於 3 月至 7 月間。雨季極短的區域雨季集中成單峰狀(unimodal)，雨季長的區域在 7-8 月間中斷而成雙峰(biomodal)。

整體言，多數稻生產區，一年通常可被明確地分成之乾(dry)與濕(wet)等兩季，乾季稻作所接受之之雨量通常不足而需由灌溉補充，但灌溉設施缺乏地區，稻之栽培往往需配合雨季，因此配合各型雨量分佈之不同成熟期稻品種與相關耕種制度之開發是極重要之稻作生產策略。更就大多數開發中及未開發中稻生產區而言，雨水爲最主要之水份來源，且稻本身僅能利用彼生育期間所降下之雨水，而無法將年雨量作全部之利用，因之，僅約年雨量之 70-90%與稻作之生產有關，而雨的強度與分佈、土壤之保水性、種種田間流失及貯水措施(water conserving cultural practices)均影響雨水之利用效率(Mikkelsen and De Datta, 1991)，進而影響稻作豐歉，影響國計民生。而稻由野生種進化爲糧食作物之過程基本上與雨水的量與分布有極其密切之關係，因之，Huke(1976)按雨水的量與分布將亞洲之稻栽培分成四個明確的區域(圖一)，此區分在稻作生產與野生種進化、雨量等關係方面確深具意義，四區特徵如下：

1. 稻之原生區(home area of rice)：該區並不是最適宜稻生長之地區，但在栽植一期作之情況下風險甚低。
2. 稻主要產區：平均年雨量爲該區之界限，且雨季始期、雨量及分佈變異極大。如此，若能有適時之灌溉，本區豐產可期。
3. 稻次要產區：本區爲一廣而零散分布之稻生產區，經藉完善之灌溉設施，可穫得穩定之稻穀收量。
4. 非商業生產區：本區稻之生產不具重要性。

二、日射量(solar radiation)

日光爲作物光合作用(photosynthesis)之主要能量來源。作物接收日光的量與日射量強度、日長、雲量、雨及作物本身互相遮蔽等等有關。日射量強度及日長與地理位置及季節變化有關，但也受雲量左右。作物之株型及葉的排列是作物關係光能吸收之重要生物因素。雲則遮蔽日光大大減少光能之吸收期間，尤於雨季爲甚。雨季則日射量大減，故熱帶看天稻田於豪雨期間日射量往往趨低。至於作物本身互相遮蔽的影響在熱帶地區尤期顯著，此因熱帶地區日照時數相對較短且中午強日射量之期間也相對短暫(Mikkeisen and De Datta, 1991)。

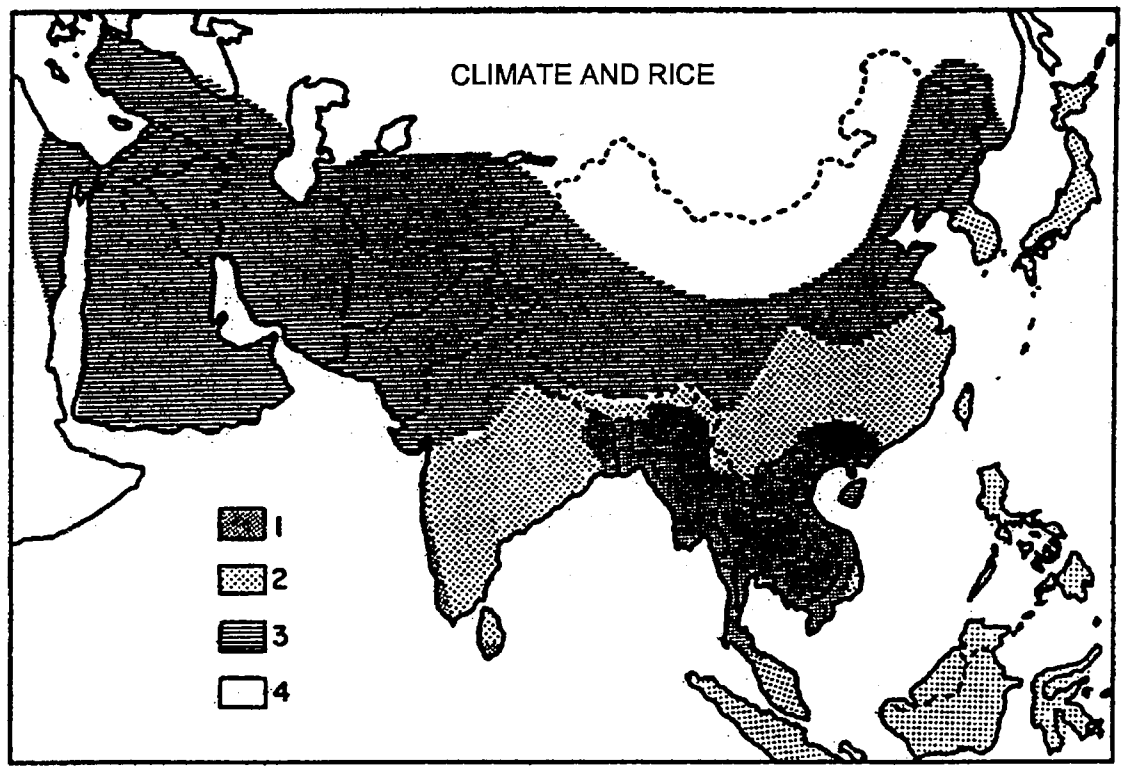


Fig. 1. Climate and rice. 1. Home areas of rice where the crop may be raised year after year with no climate modification by man. 2. Important rice-producing areas where at least one parameter of climate is frequently less than the ideal for successful crops. 3.Areas where rice production is widely scattered and where climate must be modified to produce a crop. 4.Areas with no important production of rice.(Adapted from De Datta, 1981).

據 De Datta(1981)之綜論：熱帶季風地區(monsoonal tropics)作物成熟期間，日平均日射量強度爲 1463 joule cm^{-2} day^{-1} (因應日射量單位已改成焦耳，本節數據係以 1 calories = 4.18 joule 換算所得)，與亞洲溫帶地區如日本、韓國等地相近。溫帶亞洲國家稻生育期間之日射量與潮濕熱帶地區雨季者類似，爲 1672 joule cm^{-2}·day^{-1}，但因爲溫帶亞洲地區在稻主要生育期之日照時間較熱帶地區相對較長，所以在熱帶乾季之稻作所接收單位小時之日射量較溫帶稻生產區者爲高。地中海國家、美國及南澳個各國種稻區域的日射量一般較亞洲溫帶及熱帶季風區之平均日射量高約 4180 joule cm^{-2}·day^{-1}。事實上，南澳稻穀成熟期之日射量約爲 2506 joule cm^{-2}·day^{-1}；美國及葡萄牙之日射量紀錄至少爲 2926 joule cm^{-2}·day^{-1}，圖二爲若干種稻地區日射量變化之紀錄。

Yoshida(1981)指出稻株各個生育期之日射量需求不同，營養生長期(vegetative growth stage)間遮光對產量構成要素與產量之影響甚微；生殖生長期(reproductive stage)間遮光則對一穗穎花數有極大之影

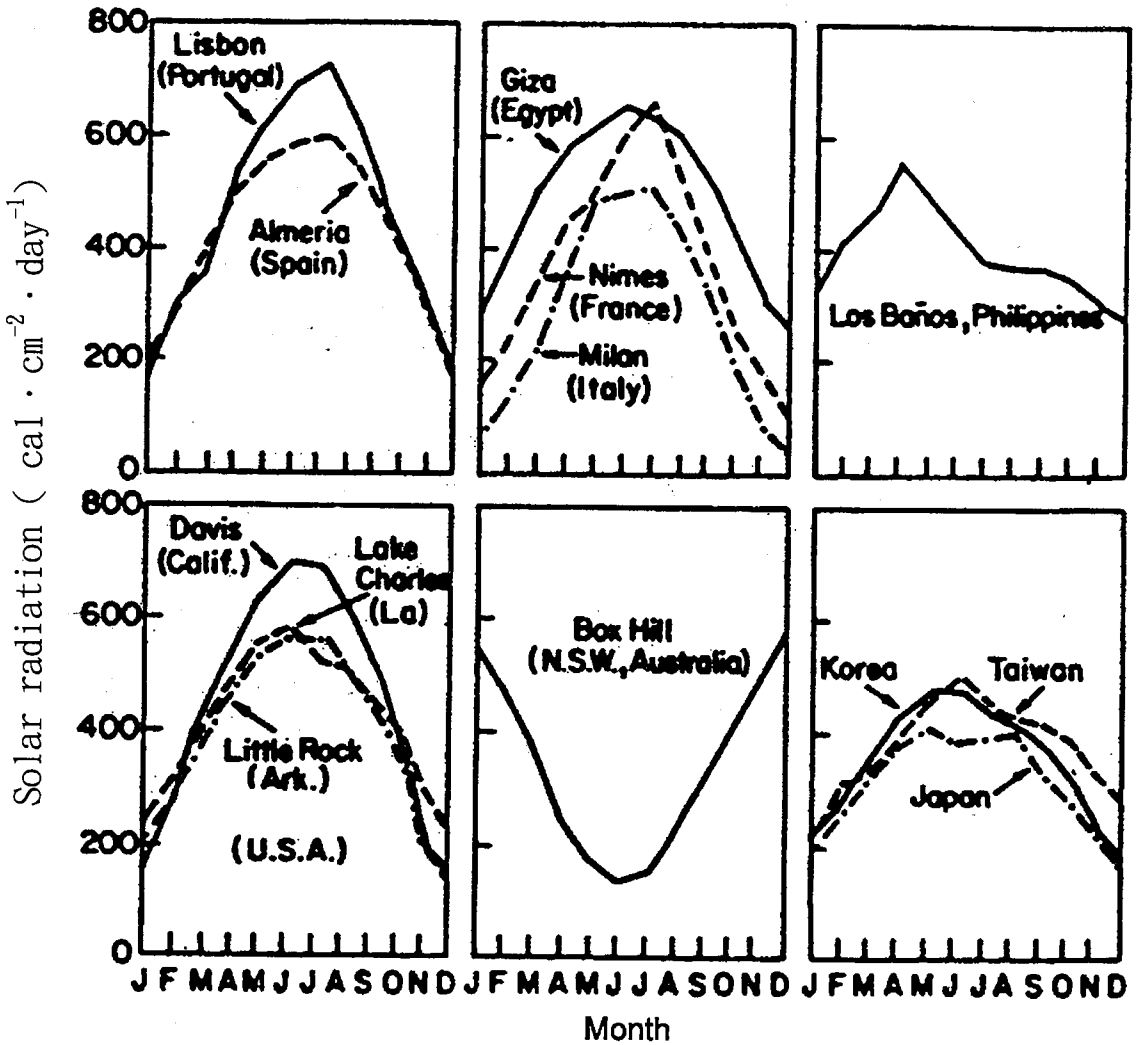


Fig. 2.Average daily solar radiation values by month in some rice-growing areas in temperate countries and in Los Banos Phillipines, in the tropics.(Adapted from De Datta, 1981).

響；穀粒成熟期(ripening stage)間遮光則因結實率低降而導至減產。亦即，生殖生長期之日射量對稻穀產量之影響最著；其次爲穀粒成熟期；而以營養生長期之影響最小。而汪(1966)認爲：日射量與日照時數(與日長有某種模糊空間)是稻作生產極重要之氣候因素，強光下稻之株高雖受抑制，但分蘗數增加，莖重、穗數、總粒數及結實率均因之加大，因而日射量對稻米之產量與品質影響甚鉅。Stansel(1975)亦證明日射量與植株生長及稻穀產量有密切之關係。幼株(young seedling)對日射量之需求相對低下，故生育初期遮光對絕對產量影響甚微；但在由營養生長轉入生殖生長過程中，日射量之重要性劇增，而在抽穗開花期達最高點，由幼穗分化期至成熟期前 10 天是最須強日射量之生育期間(Stansel, 1975)。國際際稻米研究所之結果顯示：穀產量與收穫前 30 至 45 天之總日射量成極顯著正相關。雖然抽穗後之日

射量是關係稻穀產量之一個關鍵氣候因素，但生育早期之日射量仍是相當的重要，甚或更重要，Yoshida(1973)的遮光研究證明此一開花前日射量之重要性。氏以抽穗開花之前與後的種種生育期稻株施與高 CO_2 與日射量處理，結果發現開花前 33 天處理者稻穀增產 33%，而開花後 30 天處理者，稻穀僅增產 10%，顯示早期日射量強度對乾物質累積(accumulation of dry matter)之重要性。另外，在若干可分成明確乾、濕兩栽培季之稻生產區，兩季之日射量亦有差異，De Datta(1981)指出：由於濕季稻穀充實與成熟期間之日射量明顯較乾季爲低，故而乾季之稻穀產量通常較濕季者爲高；同時，施予適當之灌溉，熱帶乾季稻穀之產量與溫帶地區相近。而 Mikkelsen and De Datta (1991)則認爲熱帶地區稻主要生育期間(應指濕季，著者註)之平均日射量通較溫帶地區者低，此應爲熱帶地區稻低產之部份原因之一。

三、日長(day length)

稻之生長一般被分成 3 個主要時期：1.營養生長期：從發芽至幼穗分化(panicle initiation)；2.生殖生長期：幼穗分化至開花；3.穀粒成熟期：從開花至穀粒完全發育，已如前述。在熱帶，一般生殖生長期約 35 天；而穀粒成熟期約在 30-35 天之間。溫帶如日本地區，穀粒成熟期約 45 天。稻株之生殖生長期與穀粒成熟期概十分穩定(當然低溫是有或多或少的正向或負向之影響)，而營養生長期之變化則相當大，並爲決定稻全生育期之最主要的內在因素。Vergara and Chang (1985)將營養生長期進一步區分爲：基本營養生長相(basic vegetative phase, BVP)與光期敏感相(photoperiod-sensitive phase, PSP)。基本營養生長相可謂稻株之幼年期，不受光期影響。僅僅在稻株完成基本營養生長相，進入光期敏感相後，光刺激開花之反應才得顯現。稻基本營養生長相介於 10-60 天之間，變異相當大；光期敏感相已紀錄最長者爲 10 天(Vergara and Chang, 1985)。

基於對光期極敏感稻品種對極弱之光(1-100lux)即可能有所反應(Vergara and Chang, 1985)，因之，影響稻株生長之日長(或稱光期, photoperiod)指白晝(daylight)及微曦(civil twilight)等兩期間之長度。白晝指日出與日沒之間隔期間；微曦指日出或日沒時太陽中心位於低於水平面 6^0 之時間，此時星光恍惚，室外活動已然爲暗夜中斷(Mikkelsen and De Datta, 1991)。對光敏感品種言，最適光期(optimum photoperiod)爲 10 小時；而臨界光期(critical photoperiod)爲 12-14 小時(Vergara and Chang, 1985)。稻株主要生育期間之日長(包含白晝及微曦)在高緯度地區如日本的 Sapporo 之變異較大，可達 5 小時；近赤道區印度尼西亞之 Bogor 的日長之變異則較小，往往小於 3 小時。若干國家陸稻種植區日長變異亦相當大，巴西 Uberaba 地區之日長變異就較奈及利亞的 Ibadan 地區爲大(De Datta, 1981; Mikkelsen and De Datta, 1991)。圖三爲若干地區之年日長變異情形。

稻一般被歸類爲短日作物，對光期非長敏感，長日將阻止或延遲開花(Vergera and Chang, 1976))，當日長降低至臨界點(critical point)，感光稻品種即開花，該稻品種之生育期間因之改變，改變之幅度視該品種對光期敏感度(photoperiod sensitivity)而定。此種因日長而改變之反應最主要是經由基本營養生長模式(basic vegetative growth pattern)之改變。現存稻品種間之日長敏感性差異極大，有些品種屬光期鈍感或中性；有些爲弱感光；有些感光性極強，而現行改良之商業品種幾已全呈光期鈍感。弱感光品種由種植至收穫之全生育期間因日長變異所引起之改變甚小；但強感光品種僅僅可在長日長環境下被栽培達一定期間，否則收成定成問題，

此因強感光品種在日長長過或短於最適日長時，將造成開花延遲。前已述及，雖然現存稻品種間之光期敏感性差異極大，但迄無長日稻品種發現(Chang, and Vergera, 1972; Vergara and Chang, 1985; Mikkelsen and De Datta, 1991)。

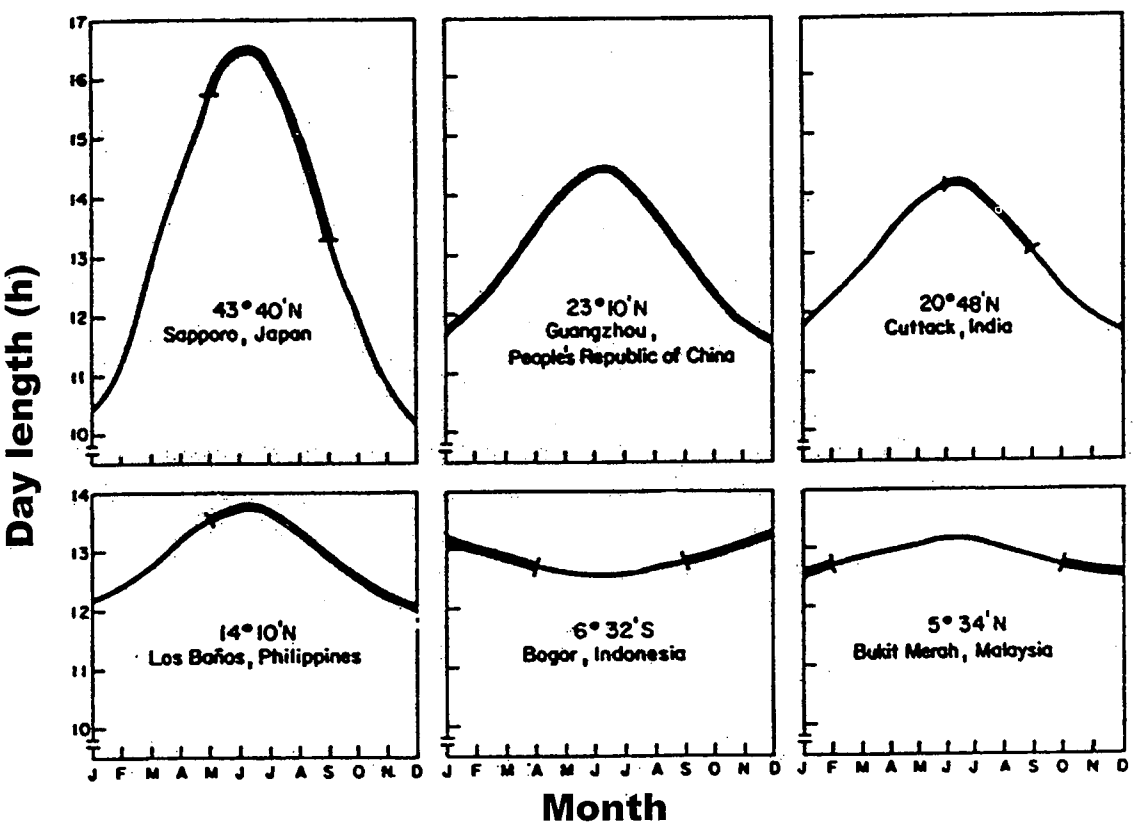


Fig. 3. Day length (including civil twilight) patterns during the main crop season in various rice-growing countries. Heavy lines indicate the main cropping season for lowland rice.(Adapted from De Datta, 1981).

四、溫度(temperature)

溫度爲稻栽培的重要限制因素。盧(1965)稱：凡一年內至少月平均氣溫在 10°C 以上之月有 5 個月，其期間之平均氣溫約爲 17-18°C，爲單季稻之臨界溫度；而凡一年內至少月平均氣溫在 10°C 以上之月有 7-8 個月，其期間之平均氣溫約爲 20°C，且年平均氣溫在 15°C 以上之地方，得認爲是可栽培兩季稻的可能區域。汪(1966)則指出水稻生育之總溫因品種與區域而異，在中國浙江 60 日之早稻其生育總溫 2000°C 已足，而 160 日之晚稻則需 4000°C。而由於水稻是被栽植於湛水及不同水深度之環境中，水稻的生育無疑也備受水溫之影響。據 Yoshida(1981)之綜述：稻株在穗原體(panicle primordia)出現之前，稻株葉、分蘗及穗的生長點位置均位於稻田水平之下，水溫無疑是影響此期間稻株生長與發育之主要因素，尤其像美國加州稻之生育初期係使用雪水爲灌溉水源，因此該地品種生育初期(幼株)耐冷性

需頗佳(Li, 1975)。稍後之葉與植株高度伸長期，稻株之生長則受氣溫與水溫之共同影響，假定它們是完全暴露在大氣中(排除深水稻與浮稻)。當成長的穗高出稻田水平面之後（約減數分裂期，reduction division stage)，水溫之影響降低，而氣溫就成爲控制穗生長與穀粒成熟的主要因素。如此，氣溫與水溫對產量及產量構成因素之影響隨生育期之不同而異。在生育初期，水溫經藉每株穗數、每穗粒數及結實率等要素影響產量；在生育後期，氣溫經藉千粒重及結實率影響產量(Yoshida, 1981)。而水溫對稻株生長發育之效應則視水溫之高低與水深而定，在一般狀態下，水溫概比氣溫高，增加水深可增長水溫控制幼穗生長之期間，此即，當氣溫下降至臨界溫度之下，在減數分裂期增加水深 15-20cm，是保護稻株對抗因低氣溫至引發低不稔性的有效方法(Yoshida, 1981)。

稻爲原生於熱帶之糧食作物，最適合被栽培於陽光充沛及平均溫度 20-38°C 之地區。極端溫度(extreme temperature)破壞稻株之生長，Yoshida(1981)專論指出：稻正常生長發育之臨界低與高溫度分別爲低於 20°C 及高於 30°C，視生育期之不同而改變；臨界溫度也視品種、臨界溫度期間、日變化及植株生理狀態而異。處於花粉母細胞正值減數分裂期的供試稻株，低於 20°C 溫度將導至較高的穎花不稔率，但品種間差異極大。如不耐低溫的農林 20 號 15°C 低溫處理 5 天，51%穎花不稔；耐低溫的 Hayayuki 在相同之處理條件下，穎花不稔率僅有 5%。而花粉母細胞正值減數分裂期之最後 2 天的 12°C 低溫處理，並不影響穎花稔實率；最後 6 天的 12°C 低溫處理，穎花稔 100%不稔。低溫誘至不稔係肇因於低夜溫，相對高日溫可減少低夜溫之傷害。花粉母細胞正值減數分裂期夜溫 14°C 處裡 9 天，日溫亦爲 14°C 時，穎花不稔率 41%；日溫 26°C 時，穎花不稔率爲 12%。旱田培育之稻秧有較高之澱粉與蛋白質含量，因而根系較水田培育之稻秧強大，因此，旱田秧苗可在日平均溫度 13-13.5°C 下來移植；水田秧苗則需在日平均溫度 15-15.5°C 條件下來移植。稻已被證實之生育各期的臨界低、高與最適溫度如表 9 (Yoshida, 1981)。

Table 9. Response of the rice plant to vary temperature at different growth stages.

Growth stage	Critical Temperature (°C)		
	Low	High	Optimum
Germination	10	45	20-35
Seedling emergence and establishment	12-13	35	25-30
Rooting	16	35	25-28
Leaf elongation	7-12	45	31
Tillering	9-16	33	25-31
Initiation of panicle primordia	15	-	-
Panicle differentiation	15-20	38	-
Anthesis	22	35	30-33
Ripening	12-18	30	20-25

1: Adapted from Yoshida (1981).

Yoshida (1981) 專論指出：雖因生育期之不同受害情形會有不同，但一般當日平均溫度低於 20°C 時，稻株即可能受害。稻株因低溫受害可發生在溫帶及亞熱帶與熱帶之山區與乾季。De Datta (1981)及Yoshida (1981)等專書指出：已證實如澳大利亞、孟加拉、哥倫比亞、印度尼西亞、印度、尼泊爾、秘魯、斯里蘭卡、中國及美國等約有 20 個國家有冷害問題。另在亞熱帶及熱帶山區稻，如印度 Kashmir 等山區之溫度與日本之北海道相近，溫度不僅低且多變，在加上生育季節短，冷害也是這些地區稻作生產的限制因子。而在高緯度之溫帶地區冷害則限制稻之栽培地區與生長季節，在中國北京溫度可能低至 5°C，稻秧不作保護即受冷害；在美國，於 18°C 或更低之水溫下的幼苗生長勢及抽穗前 10-14 天低於 15°C 的低夜溫是加州稻作產業自西元 1912 年以來一直必需面對之問題(Rutger and peterson, 1979; De Datta, 1981; Yoshida, 1981)。而當日平均溫度高於 35°C 時，稻株也將受害，惟受害情況視品種與生育期而異。稻作易遭受高溫之害的地區爲巴基斯坦及中東及熱帶非洲(De Datta, 1981; Yoshida, 1981)。而稻株生育各期遭低溫與高溫爲害之癥狀如表 10。

溫度與養份供給之交感作用也在稻作學者之相關研就中被證明，據Yoshida(1981)專論指出此種溫度與養份供應之交感作用大致歸成：單位面積穀粒數與氮肥吸收量、低溫誘致之不稔與氮肥及低溫誘致之不稔與磷肥等三類。在單位面積穀粒數與氮肥吸收量方面，目前之研究確認溫度是影響氮肥效率之主要氣候因子。較低的氣溫有利氮肥效率之提高，進而提高單位面積之充實穀粒數，終而增加稻穀產量；在低溫誘致之不稔與氮肥交感方面發現，在減數分裂期 16°C 低溫處理，低溫誘致之不稔率隨氮肥施用之增加而增加。在當溫度超出或遠低於臨界溫度時，增施行氮肥對增加低溫誘致不稔率之效應較不明顯；至於低溫誘致之不稔與磷肥交感方面發現，在減數分裂期高氮肥對低溫誘致不稔率增高之不好效應，因磷肥之施用而減低。

Table 10. Symptoms of low- and high-temperature stress of the rice plant.

Growth stage	Symptom	
	Low-temperature	High-temperature
Vegetative	Failure to germinate Delayed seedling emergence Stunting Leaf discoloration	White leaf tip Chlorotic bands and blotches White bands and specks Reducing tillering Reducing height
Reproductive	Panicle tip degeneration	White spikelets, White panicles Reduced spikelet number
Anthesis	Incomplete panicle exertion Delayed flowering Spikelet sterility	Sterility
Ripening	Irregular maturity	Reduced grain-filling

1: Adapted from Yoshida (1981).

五、相對濕度(relative humidity)

相對濕度指大氣中之水蒸氣含量。在熱帶，相對濕度對稻株之影響往往與日射量及溫度混淆不清(De Datta, 1981)。一般咸認相對濕度與稻穀產量無直接關，但因爲相對濕度與露水之形成有關，而長露期(long dew period)往往增加稻株罹患稻熱病(blast)之機會，在這種情況下，高相對濕度之效應往往與造成長露期的另一個因子--低夜溫混淆。

六、風(wind)

風乃空氣之流動。De Datta (1981)指出：稻之光合作用因風速度增加而提高，但風速超過 0.75-2.25cm sec^{-1} 則無此提高稻光合作用之效用。因此，稻株生育期間，和風徐徐增加稻株冠(canopy)氣流之流動，增補稻株周遭二氧化碳之含量而有助稻穀產量之提高。另方面，強風可導致葉片機械傷害；如發生在抽穗後，往往造成嚴重之倒伏(lodging)與損毀、稻穗脫水(desiccation of panicle)、穎花不稔等現像；強風往往也加速稻細菌性葉部病害(bacterial leaf diseases) 之傳播。而熱帶暴風如颱風或颶風等除風速超強外，往往尙挾帶大量雨水，對稻株之傷害更大。其它如鹽風與焚風概直接造成稻株葉片或穗之傷害，進而影響稻穀產量(De Datta, 1981; Mikkelsen and De Datta, 1991)。有關雨害、旱害及風害等農業企象災害，本書第五章農業氣象災害雨害、旱害及風害等有專論，請詳該專章。

伍、結　　語

隨著植稻區域經濟之改善，農村之都市化是不可避免之趨勢，都市化之結果是灌溉稻田面積之大量移出。而灌溉稻田概屬是高產稻田，這對因應世界人口持續成長所帶來糧食比例增產之壓力，與日具增(Mikkelsen and De Datta, 1991 Khush, 1997)。Mikkelsen and De Datta (1991)指出，因應世界人口持續成長的稻作增產策略是：現代新品種之育成及以稻爲主軸耕種制度之建立。在現代新品種育成方面，自引發綠色革命(Green revolution) IR 8 育成，秈稻育種與栽培哲學改變以來，國際稻米研究所又正蘊釀因應 21 世紀之稻的新株型(Khush, 1996)，惟據個人瞭解，負面看法極多，21 世紀稻新株型能否被肯定，尙待接受考驗；而與此新株型推出密不可分之栽培技術的確立也因之尙待努力。Mikkelsen and De Datta (1991)歸納已開發中國家增進稻米生產的兩個基本策略是：1.育成短稈、不倒伏、早熟、病蟲害抗(忍受)性強、優良環境適應性及穀粒品質適各消費層之高產新品種；2.開發包含病蟲及雜草控制、水資源管理、適當輪作等新耕作制度。此兩方向平實，但須相關遺傳(含分子遺傳)、育種、農藝、病蟲、生理、生態、農機、土壤、肥料及穀類品質等各學門專家之通力合作，達成之期程與效益端視各學門專家之敬業與專職、分工與集成、及投注之心力與坦誠之程度而定。

臺灣地處亞熱帶，地形狹長，中央山脈橫貫南北，雨水豐沛，高溫多濕，極適稻之生長。故而，長久以來稻米是臺灣最首要的糧食作物。以往，在各學術單位、農政主導單位及廳屬試驗場所之共同努力下，品種履履推陳出新；栽培技術日新月異，成果顯著。近年來，稻作相關人員新陳代謝，新進學有專精之稻研究人員蓄勢待發中。就跨世紀長程發展之整體言，目前臺灣從事實務的稻作各方面人員之訓練，在世界觀方面容或稍有不足，但已達一定之水準，欠缺的是適才適用，人盡其責。舉例言之：生理專長卻主導育種；育種人員兼辦栽培及(或)推廣；大專院校專精育種人員未能受邀諮詢、土壤、農機未被積極網羅等等，是公認耳熟能詳之積

弊。就因爲此種不能適才適用，不能人盡其才，導致專精學者專家之不能充分參與與積極建言，整體士氣幾無，此現像亟待解決。而在此等問題解決後，臺灣之稻作產業才有脫胎換骨之契機。

米食具多樣化，爲中華文化之一。在臺灣，稻作產業因兼具生態性、生活性及生產性，其重要性已因國內外農業主客觀環境之改變而更趨突顯。亦即，在臺灣，稻米並不僅僅是一種最重要的糧食作物，它對臺灣的生態環境，對臺灣經濟的安定更有重大之影響。而今，一個現代化的國家級作物種原庫已於 1993 年正式運作，而這軟硬體俱臻先進的國家作物種原庫的規劃、創設確已對臺灣植物生產之永續發展奠立了最堅實之基石；而國家作物種原庫之井然運作更對臺灣之作物生產改進提供了生生不息的運轉空間。而臺灣之稻種原在這樣一個專責機構之統籌保育下，相信對今後臺灣"稻米生產企業化；稻農生活現代化；稻田生態自然化"目標之實現，將更具影響力。

陸、引用文獻

汪呈因. 1966. 食用作物學. 正中書局. 臺北.

吳田泉. 1993. 臺灣農業史. 自立晚報社文化部. 臺北.

盧守耕. 1965. 稻作學. 正中書局. 臺北.

謬進三. 1947. 臺灣蓬萊稻改良之歷史與檢討. 農報 1(1):16-19.

磯永吉. 1944. 水稻耕種法講演. 臺灣農會.

Catling, H. D., D. W. Puckridge and D. H. Ris Lambers. 1988. The environment of Asian deepwater rice. pp 11-34. *In:* Proceedings of 1987 International Deepwater Rice Workshop. Int. Rice Res. Inst. Los Banos Philippines.

Chang, T. T. 1976. The origin, evolution, cultivation, dissemination, and diversification of Asian and Africa rice. Euphytica 25:425-441.

Chang, T. T. 1985. Crop history and genetic conservation: Rice--A Case study. Iowa State J. Res. 59(4):425-455.

Chang, T. T. and B. S. Vergara. 1972. Ecological and genetic information on adaptability and yield ability in tropic rice varieties. pp 431-451. *In*: Rice Breeding. Int. Rice Res. Inst. Los Banos, Philippines.

De Datta, S. K. 1981. Principles and Practices of Rice Production. 618p. John Wiley & Sons, NY.

IRRI. 1991. World Rice Statistics 1990. Int. Rice Res. Inst. Los Banos, Philippines.

Li, C. C. 1975. Inheritance of cool-temperature seedling vigor in rice (*Oryza sativa* L.) and its relationship with other agronomic characters. Ph. D. Dissertation. University of California, Davis.

Lu, J. J., and T. T. Chang, 1981. Rice in its temporal and spatial perspectives. pp 1-74. *In*: Rice: Production and Utilization. B. S. Luh (ed.). AVI. Westport, CN.

Khush, G. S. 1996. Prospect of and approaches to increasing the genetic yield potential of rice. pp 59-71. In: Rice Research in Asis: Progress and Priorities. Int. Rice Res. Inst. Los Banos, Philippines.

Mikkelson, D. S. and S. K. De Datta. 1991. Rice culture. pp 103-186. *In*: Rice Production. Vol. I. Bor S. Luh (ed.). AVI., Westport, CN.

Rugter, J. N. and M. L. Peterson. Cool tolerance of rice in California. pp 101-104. *In*: Report of a Rice Cold

Tolerance. Int. Rice Res. Inst. Los Banos, Philippines.

Stansel, J. W. 1975. Effective utilization of sunlight. pp 43-50. *In*: Six decades of Rice Research in Texas. Mono. 4, Texas Agric. Exp. Sta. TX.

Vergara, B. S. 1980. Rice plant growth and development. pp 75-86. *In*: Rice: Production and Utilization. B. S. Luh (ed.), AVI., Westport, CN.

Vergara, B. S. and T. T. Chang. 1976. The flowering response of the rice plant to photoperiod : A review of literature. 75p. Int. Rice Res. Inst. Tech. Bull. 8. Los Banos , Philippines.

Vergara, B. S. and T. T. Chang. 1985. The Flowering Response of the Rice Plant to Photoperiod. 61p. Int. Rice Res. Inst. Los Banos, Philippines.

Yoshida, S. 1973. Effect of CO_2 enrichment at different stages of panicle development on yield components and yield of rice (*Oryza sativa* L). Soil Sci. Plant Nutri. 19:311-316.

Yoshida, S. 1981. Fundamentals of Rice Crop Science. 269p. Int. Rice Res. Inst. Los Banos, Philippines.

Environment and Rice Production
Chapter 2 Climate Environment and Rice Production
7 - 32, 1999

Chapter 2 Climate Environment and Rice Production

Yih-Chuan Kuo
Department of Agronomy, Taiwan Agricultural Research Institute,
Taichung Hsien, Taiwan 41301, ROC

ABSTRACT

Rice is one of the most important food crops in the world and is grown in more than 100 countries on every continent of the world except Antarctica. However, rice is primarily grown and consumed in Asia. Only about 4-5% of the world's rice production is traded internationally. Thailand is the world's leading rice exporter and The United States is the second largest exporter. The world's average rough rice yield was 3.56 ton ha^{-1} in 1990. It was found that temperate areas have historically produced the highest average rice yield per hectare. In Taiwan, annual average rice yield was 4.3 ton ha^{-1} in 1998 and the first rice crop has higher average rice yield than the second rice crop. Although rice is originated in tropics, remarkable ecogenetic diversification and adaptability to adverse environment exists because of its long history of cultivation selection under diverse hydro-edaphic-seasonal regime. Therefore, rice can be grown in adverse climate environmental conditions. The climatic factors such as rainfall, solar radiation, day length, temperature, relative humidity, and wind were discussed in the Chapter on the standpoint of rice production. A detailed physiological discussion will be given in other chapters of the volume.

Key words: Rice, Food crop, Hydro-edaphic-seasonal regime, Ecogenetic diversification, Climate.

環境與稻作生產
第三章　稻種原演化與環境適應性
33- 51, 1999

第三章　稻種原演化與環境適應性

郭益全[1]　范明仁[2]
[1]臺灣省農業試驗所農藝系
[2]臺灣省農業試驗所作物種原室

摘要 ---------- 34
壹、前言 ---------- 34
貳、稻種原遺傳組成 ---------- 35
參、稻種原演化與變異 ---------- 38
肆、稻種原之適應性 ---------- 41
伍、稻種原之逆境抗性 ---------- 45
陸、結語 ---------- 47
柒、引用文獻 ---------- 48
英文摘要(ABSTRACT)---------- 51

第三章 稻種原演化與環境適應性

郭益全[1] 范明仁[2]
[1]臺灣省農業試驗所農藝系
[2]臺灣省農業試驗所作物種原室

摘 要

稻一般多被認爲是半水生的一年生作物，雖然稻在熱帶或亞熱帶可存活一如多年生。在分類學上，稻屬於稻屬(*Oryza*)，約 13 億年前在超級洲岡瓦納(Gondwana)出現，並隨著岡瓦納碎裂飄散而散佈各大洲。學術上，稻屬有 2 個栽培種及 20(或 21)個野生種。亞洲種栽培稻之栽培遍及世界各稻米產區，非洲種則僅在西非有小規模的栽培面積。兩栽培種源自一個共同祖先，而共同具有 AA 染色體組。多數重要形態及生理特性在長久之栽培與馴化下已發生變化，再加上人類在各區域多樣的氣象、土壤環境及生物逆境下之淘汰、無遠弗屆的散播、散播後對多樣環境之適應等因素，已使稻屬更多樣，品種更豐碩，適應北緯 53^0 至南緯 40^0 廣大區域之栽培。經由評估與鑑定，諸種有用性狀之稻種原已被釐出。

關鍵詞：稻、半水生的一年生作物、稻屬、岡瓦納、亞洲種栽培稻、非洲種栽培稻。

壹、前 言

稻是世界上極古老的農作物之一，是世界過半數人口之主食，但因爲超過 90% 的世界稻作面積是在亞洲，且絕大多數的米食國家亦在亞洲，因之稻米之市場非常狹小，僅有不到世界稻米總產量 5%之稻米流入國際稻米市場(Efferson,1985)。如此，就世界整體言，與其他大宗貿易穀物小麥及玉米相比，稻米在國際商業上顯得相對地不重要。但就國家個別言，則自有其可觀者焉。以美國爲例，稻米之栽培面積雖未達美國總作物栽培面積之 2%，但產品總值卻高居重要農作物順位之第六位(Webb,1992)；而泰國，世界上最大的稻米輸出國，1989 年之稻米輸出額更高達 1,768,949,000 美元(IRRI,1991)；在我國，高額之庫存稻米則造成糧政當局之沈重負擔，由此可知，稻米市場雖狹小，但在產米國家經濟方面卻扮演相當重要之角色。

雖然稻在熱帶或亞熱帶能存活如多年生，但一般被認爲是半水生的一年生作物(sumiaquatic annual plant)。而稻由於其長約 5000 年之漫長栽培歷史、歷遭多樣的水-土-季節環境(hydro-edaphic-seasonal regimes) 及人類有意無意之選擇(人類主導之演化或可謂育種)，再加上人類無遠弗屆之散播，稻之各類生態遺傳歧異(ecogenetic diversification)極其豐富，適應性極廣，從北緯 53^0 到南緯 40^0；從水平面到海拔 3000 公尺；從深水到旱地皆可種植。目前稻作栽培遍布世界各大洲(南

極洲除外)，種植的國家更超過 100 個以上(Lu and Chang, 1980)。更稻米由於兼具易調理、營養及多樣化等特點，已由長久以來被視爲亞洲地區之局部主食一躍而爲目前廣受注目之禾穀類糧食。

多項數據顯示，世界性之糧食不足是未來不可避免的趨勢，而作物生產之增進不外乎經藉耕作面積之增加、病蟲及栽培管理等技術之精進及品種之推陳出新等等途徑。從宏觀角度思考，此作物增產三類途徑之操作均與作物種原妥善之運用有極密切之關係，本文之主要目的即在敘述稻種原之演化過程所衍生遺傳組成變異、各類遺傳組成變異導致種種差別之環境適應性與逆境抗(忍受)性，以爲稻作生產中遺傳育種改進、栽培技術靈活運用及耕作面積增加之基礎資訊。

貳、稻種原遺傳組成

在植物分類學上，稻屬於種子植物門(Phylum *Spermatophyta*)，被子植物綱(Class *Angiospermae*)，單子葉亞綱(Subclass *Monocotyledoneae*)，穎花目(Order *Glumiflorae*)，禾本科(Family *Gramineae* or *Poaceae*)，稻屬(Genus *Oryza*)。稻屬植物繁多，廣泛分布在非洲、馬拉加西、南亞、東南亞、東亞、含澳大利亞之大洋洲、中南美洲等地區。相關學者們(Chatterjee,1948; Tateoka,1964; Chang,1976c; Oka,1988)依 Mayr(1942)：種(biological species)是群體內之個體間可彼此交配且與其他這類之群有區隔之一個群體之定義；及形態與生理性狀之比較、兩群基因頻度差異之遺傳距離、由核型分析及染色體組分析(karyotype analysis and genome analysis)所呈現之染色體結構差異、雜交障礙與雜交後生殖障礙、分布特性、生態特性及天然雜交及雜交群存在之頻度與可能性等生物系統論證將稻屬歸納分類爲 22 種(或謂 23 種,Chatterjee,1964)，而因爲稻栽培種與其野生種原間之鑑別往往有肇因於：該等植物之變異極大(rich variation)及分類學家對種種型態-分布論證的武斷引用(the arbitrary use of various morphological-distributional treatment by taxonomist)等困擾(Oka,1988)，但無論如何，這歸類也確有其學理論據與使用方便之處。

目前的共識是：稻屬共含有兩個栽培種及約 20 個(或謂 21 個)野生種。這些種大部份(含兩個栽培種)爲二元體(2n=24)，少數爲四元體(2n=48)。而稻屬的兩個栽培種分別爲 *Oryza sativa* Linn. (亞洲種栽培稻, Asian cultigen)及 *Oryza glaberrima* Steud. (非洲種栽培稻, African cultigen)。其中，亞洲種栽培稻(又稱普通栽培稻, common cultigen)爲世界稻米產區之主要稻種。非洲種栽培稻僅在西非有若干的栽培面積，該面積正持續被亞洲種取代中。至於稻屬之野生種原，學者爲方便野生種原有用基因引入栽培種等考量，曾依 Halarn and De Wet(1971)之建議將作物之野生族群依：各該野生種與栽培種之隔離障礙(isolation barriers)與遺傳基因轉移之難易(ease of gene transfer)將該作物之野生族群規爲三類，即作物育種家習稱之初級基因庫(primary gene pool)、二級基因庫(secondary gene pool)及三級基因庫(tertiary gene pool)。然而，在 *Oryza* 屬內，雜交第一代(F_1)稔性與其他功能障礙與各稻種間之遺傳距離(genetic distance)並不一致，同時，此三類基因庫間之區隔並未涇渭分明，但無論如何，可將這約 22 個 *Oryza* 稻種經由數值分類學(numerical taxonomy)作成三個變異類型卻對育種利用頗有助益。經由 Morishima and Oka (1960)研究 16 個稻種 42 個形態性狀(morphological traits)之差異，建議將 *Oryza* 歸類成三群：(1) *Oryza sativa* 及其相關稻種；(2) *Oryza officinalis* 及其相關稻種；及(3)其他遠緣相關種，且分別依次分屬

稻種原利用之初級、二級及三級基因庫。表 1 列舉這三級基因庫之稻種名、倍數性、染色體組(genome)、地理分佈及可進一步適時利用之性狀。

Table 1a. Chromosome number, genomic composition and potentially useful traits of *Oryza sativa* complex (primary gene pool)

Species	2n	Gemone	Distribution	Useful or potentially useful traits[@]
O. sativa L.	24	AA	Worldwide	Cultigen
O. nivara Sharma et shastry	24	AA	Tropical and subtropical Asia	Resistance to grassy stunt virus, blast, drought avoidance
O. rufipogon Griff.	24	AA	Tropical and subtropical Asia, tropical Australia	Elongation ability, resistance to BB, soruce of CMS
O. breviligulata A Chev. Rochr.	24	A^gA^g	Africa	Resistance to GLH, BB, drought avoidance
O. glaberrima Steud.	24	A^gA^g	West Africa	Cultigen
O. longistaminata A. Chev. Rochr.	24	AgA^g	Africa	Resistance to BB, drought avoidance
O. meridionalis Ng	24	A^mA^m	Tropical Australia	Elongation ability, drought avoidance
O. glumaepatula Steud.	24	$A^{gp}A^{gp}$	South and Central America	Elongation ability, soruce of CMS

[@]:BPH = brown planthopper; GLH = green leafhopper; WBPH = white-backed planthopper; BB = bacterial blight; CMS= cytoplasmic male sterility. (Adapted from Khush, 1997)

Table 1b. Chromosome number, genomic composition and potentially useful traits of *Oryza officinalis* complex (secondary gene pool)

Species	2n	Gemone	Distribution	Useful or potentially useful traits[@]
O. punctata Kotschy ex Steud	24	BB BBCC	Africa	Resistance to BPH, zigzag leafhopper
O. minuta J.S. Pesl. Ex C.B. Presl	48	BBCC	Philippine and Papu New Guinea	Resistance to sheath blight, BB, BPH,GLH,
O. officinalis Wall ex Watt	24	CC	Tropical and subtropical Asia	Resistance to thrips, BPH, GLH, WBPH
O. rhizomatis Vaughan	24	CC	Sri Lanka	Drought avoidance
O.eichingeri A. Peter	24	CC	South Asia and East Africa	Resistance to yellow mottle virus, BPH. WBPH, GLH
O. latifolia Desv.	48	CCDD	South and Central America	Resistance to BPH, high biomass production
O. alta Swallen	48	CCDD	South and Central America	Resistance to striped stemborer, high biomass production
O. grandiglumis (Doell) Prod.	48	CCDD	South and Central America	high biomass production
O. australiensis Domin.	24	EE	Tropical Australia	Drought avoidance, resistance to BPH
O. brachyantha A Chev. et Rochr.	24	FF	Africa	Resistance to striped stemborer, leaf-folder, whorl maggot, tolerance to laterite soil

[@]:BPH = brown planthopper; GLH = green leafhopper; WBPH = white-backed planthopper; BB = bacterial blight; CMS= cytoplasmic male sterility. (Adapted from Khush, 1997)

Table 1c. Chromosome number, genomic composition and potentially useful traits of *Oryza species* (tertiary gene pool)

Species	2n	Gemone	Distribution	Useful or potentially useful traits[a]
***O. meyeriana* complex**				
O. granulata Nees et Am. ex Watt	24	GG	South and Southeast Asia	Shade tolerance, adaptation to aerobic soil
O. meyeriana (Zoll. Et Mor. ex Steud	24	GG	Southeast Asia	Shade tolerance, adaptation to aerobic soil
***O ridleyi* complex**				
O. longiglumis Jansen	48	HHJJ	Iran Jaya, Indonesia and Papua New Guinea	Resistance to blast, BB
O. ridlryi Hook. F.	48	HHJJ	South Asis	Resistance to stemborer, whorl maggot, blast, BB
Unknown genome				
O. schlechteri Pilger	48	unknown	Papua New Guinea	Stoloniferous

[a]:BPH = brown planthopper; GLH = green leafhopper; WBPH = white-backed planthopper; BB = bacterial blight; CMS= cytoplasmic male sterility. (Adapted from Khush, 1997)

Table 1d. Introgression of genes from wild oryza species into cultivated rice

Trait transferred to O sativa (AA genome)	Donor oryza species		
	wild species	Genome	Accession number
Grassy stunt resistance	*O. nivara*	AA	101508
Bacterial blight resistance	*O. longistaminata*	AA	-
	O. officinalis	CC	100896
	O. minuta	BBCC	101141
	O. latifolia	CCDD	100914
	O. australiensis	EE	100882
	O. brachyantha	FF	101232
Blast resistance	*O. minuta*	BBCC	101141
Brown planthopper resistance	*O. officinalis*	CC	100896
	O. minuta	BBCC	101141
	O. latifolia	CCDD	100914
	O. australiensis	EE	100882
	O. granulata	GG	100879
Whitebacked planthopper resistance	*O. officinalis*	CC	100896
Cytoplasmic male sterility	*O. sativa f. spontanea*	AA	-
	O. perennis	AA	104823
	O. glumaepatulla	AA	100969
Yellow stem borer resistance	*O. brachyantha*	FF	101232
	O. ridley	HHJJ	100821
Sheath blight resistance	*O. minuta*	BBCC	101141
Tungo tolerance	*O. rufipogon*	AA	105908
	O. rufipogon	AA	105909
	O. rufipogon	AA	105220
Increased elongation ability	*O. rufipogon*	AA	CB751
Tolerance to acid sulfate soils	*O. rufipogon*	AA	106412
	O. rufipogon	AA	106423

Adapted from Brar and Khush, 1997.

在此三級基因庫中，栽培稻 *O. sativa*、*O. glaberrima* 及野生稻 *O. nivara*、*O. rufipogon*、*O. breviligulata*、*O. longgistaminuta*、*O. meridionalis*、*O. glumaepatula* 等 8 個稻種(表 1a)屬於初級基因庫之種原，具 AA 染色體組，稻種原間基因之轉移僅經藉傳統之雜交與選拔即可達成。表 1b 列載構成二級基因庫 *O. officinalis* complex 的稻種原，*O. officinalis* complex 的稻種原與栽培稻 *O. sativa* 雜交時，基因之轉移雖得經由胚救援技術(embryo rescue technique)以達成，但因爲 AA 染色體組與 BB、CC、CCDD、EE 及 FF 染色體組之有限同源性(limited homology)，在傳統方式下僅有限的少數基因得以轉移至栽培種 *O. sativa*。三級基因庫包含 *O. meyeriana*、*O. ridleyi* 及 *O.schlechteri* complex 等 (表 1c)，三級基因庫的稻種與栽培種 *O. sativa* 雜交極度難於達成，基因之轉移絕對稀少，若萬一雜交成功的話。表 1d 是 Brar and Khush(1997)整理由稻野生種成功引入栽培種若干重要基因之情形。

參、稻種原演化與變異

稻屬 *Oryza*22 個(或 23 個)種零散的泛熱帶分佈 (非洲、馬拉加西、南亞、東南亞、東亞、含澳大利亞之大洋洲、中南美洲，如表 1)，致使稻植物學家與遺傳學家對這零散的地理圖譜十分困惑，進而引致對 *O. sativa* 祖先有不同之論證(有興趣進一步瞭解其中梗概者，可閱讀我國籍國際著名學者張德慈博士及日本人岡彥一之相關論著；又本節敘述主要採自張德慈博士論點與論文，執筆之際感佩張博士在國際上爲 *sinica* 正命不遺餘力之舉，特爲之記。按張德慈博士論點：國際上習以 *japonica* 來稱粳稻並不合宜)。Chang(1976b)經藉綜合地球科學 (尤其是板塊構造學)、考古學、人類學、生物地理學、演化生物學、農業歷史等所有可用資訊與證據，主張稻屬 *Oryza*22 個(或 23 個)種應在 13 億年前發生，再因岡瓦納(Gondwana land)超級洲碎裂飄散而分散(圖一)；而兩種栽培稻是在白堊紀初期岡瓦納超級洲碎裂飄散前的一個遠古共同祖先同步演化而成，這過程是一個包含三個初生種及每一栽培種高度異質雜草種原的平行過程(圖二)。演化之過程是：多年生野生種(wild perrennial)---一年生野生種(wild annual)---一年生栽培種(cultivated annual)---一年生馴化種 (domesticated annual)。

一、亞洲栽培種之演進

亞洲栽培種之一年生祖先於新熱紀(10,000-15,000 BP)開始出現在一年生野生祖先之週邊地帶--主要在喜馬拉雅山南麓週緣，少量在中國南與西南地帶。新熱紀時代之乾旱交錯與顯著溫度變異推想大大加速印度東及東北部、東南亞洲與中國南部地區一年生稻種原之發展。早期栽培種爲印度生態地理型(*indica* or Indica, 秈 *hsien* or Hsien)(Chang, 1976b; 1983)，這些種原一般較它們之野生祖先早熟。如此，它們能在更乾旱與變動的氣候下，長得更繁茂並產生更多之子實，這導至它們能比一年生野生種更北移。而喜馬拉雅山南麓週緣與其綿延東南亞大陸山脈之益趨乾旱也迫使這些在中國馴化者東移及南移至較潮濕地區，而人類之遷徙與稻株之散播更加速生態遺傳歧異之進行 (Chang, 1976a)。

在包含南亞板塊碎塊沿雅魯藏布江(Brahmaputra River, Hsiangchuan R.) 支流之中國現今領域，溫帶稻種，即中國型(*sinica* or Japonica,粳 *keng* or Keng)從原始熱帶印度型分化出來(Chang, 1976b; 1983)，而這個溫帶種因日本稻作學者的創用而成爲廣被沿用的日本型(*japonica*)(Kato *et al.*, 1928)，雖然日本人是在約 2,300-30,00 年前從中國初次取得這稻種(Morinaga, 1968)，並創用日本型亞種之說，其實乏完整的植物學命名規範(張, 1987)。

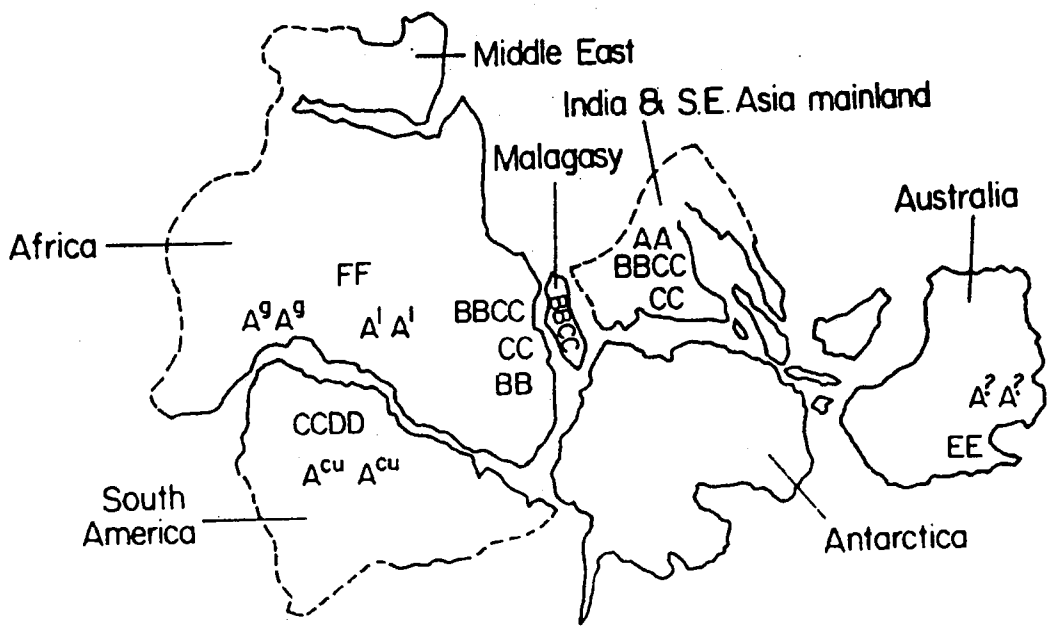


Figure 1. A reconstruction of the Gondwana components, showing the genomes of wild species found in different areas (adapted from Chang, 1985)

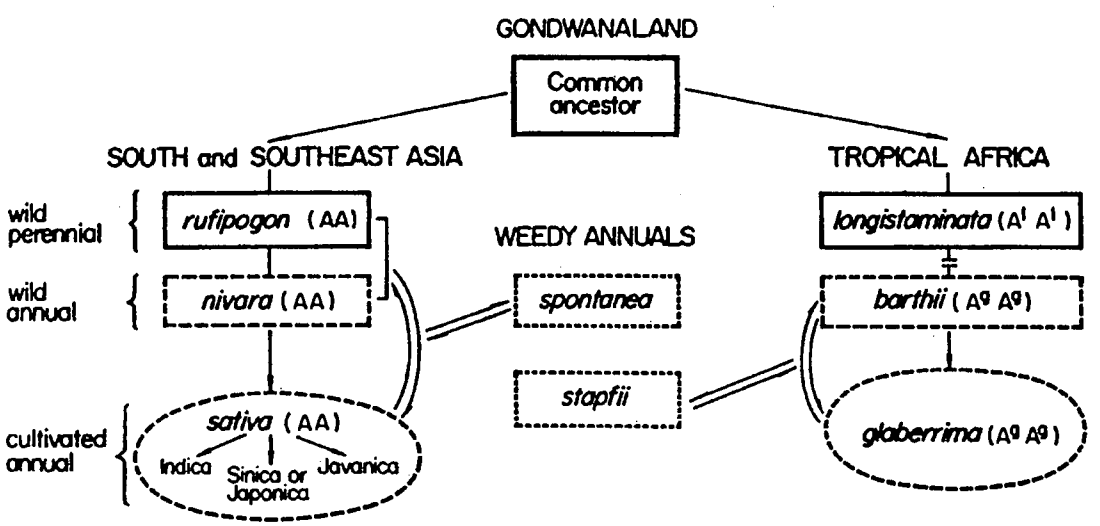


Figure 2. Evolutionary pathway of two cultigens. Taxa boxes by solid lines are wild perennials. Taxa boxed by broken lines are annuals. Arrow with solid line indicates direct descent. Arrow with broken line indicates indirect descent. Double arrow indicates introgressive hybridization (adapted from Chang, 1985).

另，由南亞及東南亞洲之東邊海濱，一種高莖且大穀粒的種原被攜至印度尼西亞島，這種稻種原終於分化成爪哇型(*javanica*)(Chang,1976c)。Morinaga(1954)曾建議將爪哇型進一步細分成有芒的 bulu 與無芒的 gundil 等兩類，惟 Morinaga 並未針對此兩類加於描述，也未持續撰文討論。

至於區分糯米與一般米的一個重要分類依據，即與直鏈澱粉含量有關之糯性基因(wx)，在何時何地演化出則至文獻似付之闕如。惟，在成書於我國先秦詩經中，已有糯米與非糯米之敘述。而臺灣先住民所種植的稻種概屬糯米且以陸稻(旱稻)爲主。

二、非洲栽培種之沿革

Porteres (1956)推論非洲栽培種(*O. glaberrima*)起源於尼日河三角洲。*O. glaberrima* 的原始變異中心是在尼日河上游沼澤盆地，兩個次級變異中心是該河在西南，靠近幾內亞海濱。而這個原始中心約在西元前 1,500 年形成，次級變異中心則於西元前 500 年發展成。非洲栽培種及它的一年生野生種 *O. barthii* 均較它的亞洲類似物種少變異。惟，Porteres (1956) 認爲在 *O. glaberrima* 內有兩個亞種，即 *vulgaris* 及 *humilis*；而 Oka 及其同僚(Chu and Oka, 1972; Oka, 1974)則相信 *barthii-glaberrima* 中間型可被分化成兩個生態型：深水與旱田兩型。但在深水地區，非洲栽培種節間之伸長能力較亞洲栽培種爲劣 (Chang *et al.*, 1977)。

就馴化之歷史與種內品種歧異程度而言，*O. sativa* 之分化較西非之 *O glaberrima* 爲早(Chang1976a)。與亞州種栽培稻相比較，非洲栽培稻在 30 天株齡呈現較高之相對生長速率(relative growth rate)、較低的劍葉光合能力、低結實率與產量、低收穫指數。而 O. sativa 之生態遺傳歧異較 *O glaberrima* 爲豐碩，即在於亞洲區有較廣之作物傳播與人類之遷徙(表 2)。此與南美多年生野生種(*O. glumeapatula*)與澳洲的多年生野生種(*O. meridionalis*)之未曾馴化成栽培種，就是因爲在各該地區無古農業行爲發端所致之緣由相似。

Table 2. Contrast in diversification: *Oryza sativa and glaberrima*

Factor	Asia	Africa
Latitudinal spread	10^0S-53^0N	5^0N-17^0N
Topography	hilly	flat
Population density	high	low
Movement of people	continous	little
Iron tools	many	none or few
Draft animal	waterbuffalo and oxen	?

Adapted from Chang, 1985.

由於亞洲種栽培稻印度型與日本型兩生態型(ecotype)用語之爭議，Cheng *et al.*(1986)及若干中國學者基於秈與粳早在中國之漢朝(Han dynasty，約 1,800BP)即於被使用之事實而建議：用秈與粳取代印度型與日本型(Indica and Japonica or *indica* and *japonica*)以杜絕爭端，此建議已獲日本學者 Oka(1988)之認同。另外，Glaszmann(1987)利用同功酶分析(isozyme analysis)，發現爪哇型稻與日本型稻相似，故以國際稻米研究所(International Rice Research Institute, IRRI)爲主之學者因認爲以熱帶日本型(tropical *japonica*)取代爪哇型；以溫帶日本型(temperate *japonica*)取代傳統日本型至爲恰當。故 Khush(1997)將 Chang(1976c)之稻栽培種進化途徑加以擴充，惟 Khsuh(1997)考量印度型與日本型用語之爭議，同時未將非洲種有深水與旱田兩型之事實，故將栽培稻之進化途徑作一整體性之擴充如圖三。

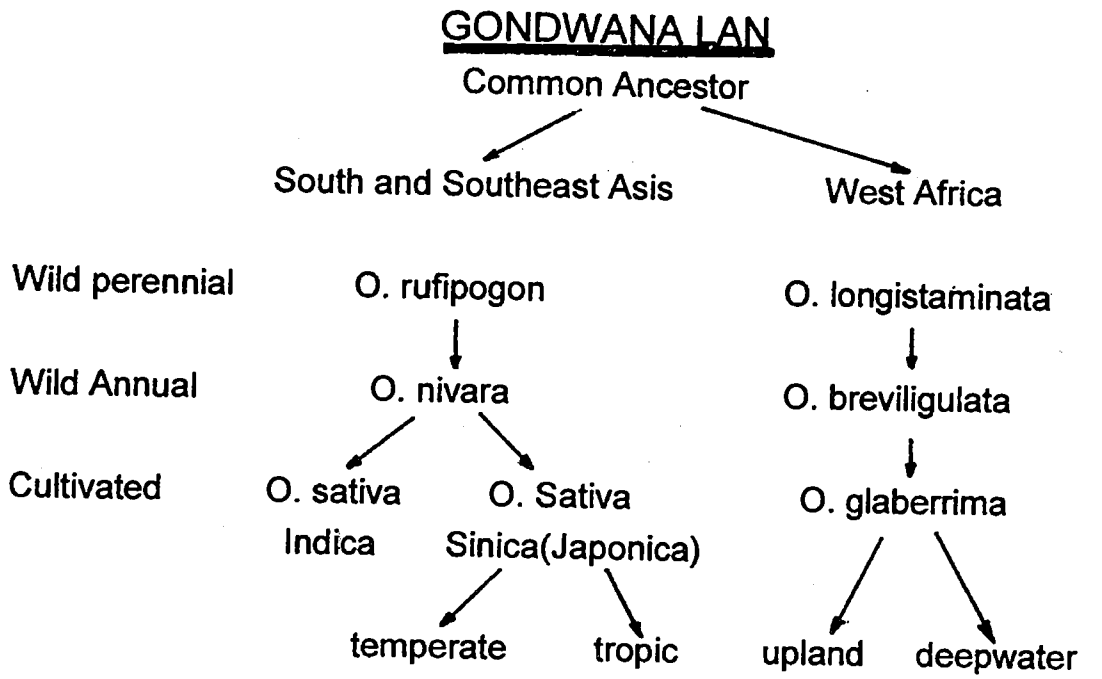


Figure 3. Evolutionary pathway of two cultivated species of rice(adapted from Khush, 1997).

肆、稻種原之適應性

作物在歷經長期之演化中，大量的遺傳歧異發生，進而導致作物對外在變動的生活環境產生種種的適應性(adaptation)。亦即適應性是作物之遺傳型與環境交互作用之表現，是作物生理及遺傳對環境之反應。一般分爲：經藉生理調適(physiosological homostasis)與表現型可塑(phenotypic plasticity)來對短期變動環境適應之個體適應性(individual adaptability)或生理適應性(physiological adaptability)；及經界遺傳組成改變以適應長程環境變動之群體適應性(population adaptability)或遺傳適應性(genetic adaptability)。而Oka(1967)則將適應性規類爲在變動環境下保持豐產能力之一般適應性(general adaptability)與特殊環境之特殊適應性(specific adaptability)。作物適應性之類別雖有如此之異同，但無論如何，咸認：作物在變動環境中之表現是各該作物在生長期間對氣候與土壤等因素之綜合反應。本節仿張德慈博士論點與論文略述稻在漫長演化下，因馴化與栽培過程中之變化。

亞洲種栽培稻公認之馴化是在：從喜馬拉雅山南麓平原、緬甸與泰國北部、寮國、越南及中國西南與南部所構成之亞洲弧的系列地區之獨立並同時發生(Chang,1976c; Nayar, 1973; Oka, 1988,)。早期稻可能是直播與旱作栽培(direct seeding and without standing water)，其後在發展出爛泥(puddling)及移植(transplanting)栽培後，稻才真正被馴化。整體言，*O. sativa* 在馴化與栽培過程中，多數重要形態與生理發生改變。較大的葉子、長且厚的莖桿及較長的稻穗使得稻株型體變大。其它如葉數與展開速度、二次枝梗數及粒重、幼苗生長速率、分蘗能力、分蘗發育與幼穗形成同步化、穗與分蘗比率等亦均有增加。另外，單葉淨光合率稍

有增強及穀粒充實期間增長等(Chang, 1976a)。劍葉之光合期間、收穫指數均有增加 (Cook and Evans,1983)。同時，葉距、紫或紅色素(或全失)、根系形成、深水漂浮能力、芒、散穗、穀粒休眠期間、光期反應、低溫敏感性等特性均降低 (Chang, 1976a; Cook and Evans,1983)。異花授粉頻度亦低降，致本作物較野生種原更趨自花授粉(Oka and Morishima, 1967)。而當稻株被栽植者從潮濕熱帶、亞熱帶而溫帶等序廣泛地散播後，稻株經歷更進一步之改變，若干形態與生理改變如：同步分蘖、整株齊一成熟、再生力降低、穀粒休眠性喪失等均隨著栽培技術之進步而改變。當稻更北移，綜合自然與人類淘汰壓力、多變氣象、土壤與季節及不同之耕作方式導致當今亞洲栽培稻 *O. sativa* 發現有廣大的生態歧異存在。這作物已在溫帶地區真正馴化(Chang, 1976b)。栽培者偏好、社會宗教習俗增添本栽培種更多之形態歧異性：穗之大小、穗長、穗著粒密度、穀粒大小與外形、穀粒厚度、穗枝梗軸顏色、芒之有無長度、護穎顏色、穀殼顏色、種皮色、直鏈澱粉含量、胚乳凝膠特性等(Chang, 1976a)。

一、深水與旱田新栽培型之演化

據 De Datta(1981)，稻之栽培按水供給之不同可區分成看天(rainfed)與灌溉(irrigated)兩大類[看天田又可分成旱田(upland)、看天水田(rainfed lowland)、深水田(deepwater)]，稻田因此水份管理之異同又可分爲濕田(wetland, lowland)與乾田(dryland, upland)等兩種，而依稻田之水分狀況(water regime)，稻田又可進一步區分爲：田間無滯存水(no standing water)的旱田、田間保有 5-50 公分滯存水的濕田及 50 公分至 5-6 公尺滯存水的深水田等三類。栽培之稻品種因之又可區分爲：株高半矮-中等-高(semidwarf to medium to tall, 100-200cm)的水稻(lowland rice)；株高中等-高(130-150cm)的陸稻(upland rice)；無水時株高中等-高(120-150cm)、因水漲而株高達 2-3 公尺(2-3m with rising water level)的深水稻(deepwater rice)；及無水時株高超過 150 公分、因水漲而株高達 5-6 公尺(5-6m with rising floodwater)的浮稻(floating rice) (可參閱第二章)。

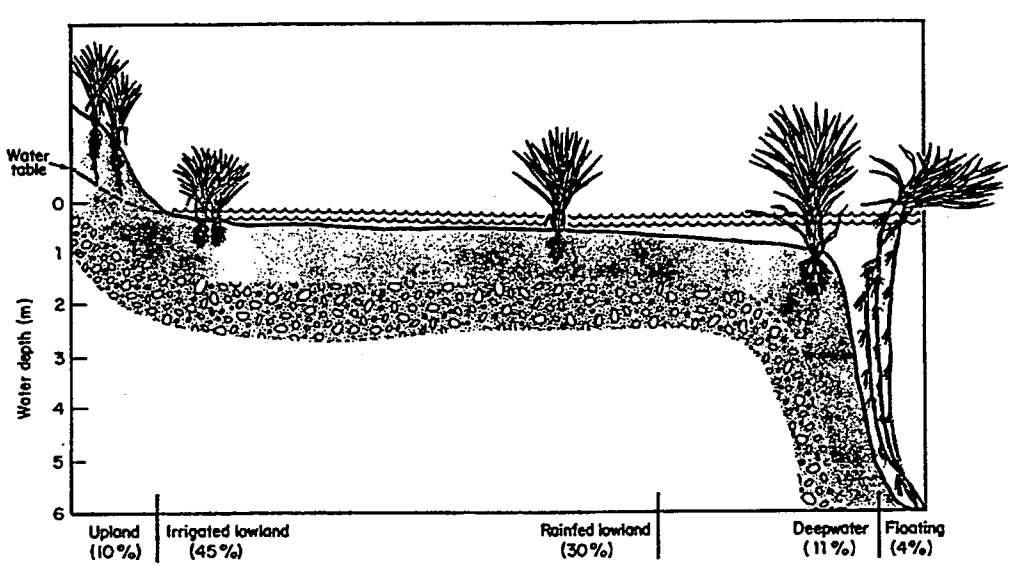


Figure 4. The world's rice lands classified by water regime and predominant rice types. Figures in parentheses are the percent of the world's rice-growing area that grows

that type of rice culture (adapted from De Datta, 1981).

深水稻主要分布在孟加拉、印度、泰國、越南及緬甸，面積估計約佔稻世界面積之 15%左右，傳統深水稻品種公頃產量在 1-2 噸之間，植株分蘗少、葉長而低垂、植株高大、生育早期之浸水忍受性及迅速伸長能力差。旱稻被栽種在丘陵與平原，田區不圍堤(bounded)，田區整備與播種均在乾田狀態進行，雨水爲惟一水份來源。旱稻根系深且廣。面積估計約佔稻世界面積之 10%左右，遍布世界貧困區域。亞洲地區公頃產量約 0.5-1.5 噸；非洲約 0.5 噸；拉丁美洲約 1-4 噸 (De Datta, 1975)。

此等具有特出節間伸長能力的亞洲深水稻，極可能是當栽培者遷徙至雨季末期的深水地區時，從多年生野生種 *O. rufipogon* 獲得其漂浮習性。當此種稻株在深水狀態下被栽植時，這種稻株在高節位分枝且節間伸長迅速，上位節著生不定根、具地點專一及成熟期專一等光期敏感性(Chang, 1976a)。深水稻種原之演化包含分化--雜交循環與農民淘汰等兩種力量(Harlan, 1970)。

當稻被引入土壤保濕力差暨地下水位極低等區域，演化出早熟、低分蘗能力、深且廣根系之陸稻(旱稻)。在東南亞大陸，此群稻就是人們熟知的高山稻。這陸稻已與其濕田型祖先有極顯著區別，它們通常在通氣良好土壤狀態下生長良佳(Chang *et al.*, 1972)。若干耐乾旱陸稻之根長可與小麥者相比(IRRI, 1975)。

二、季節--水--土壤型之演化

在恆河三角洲，爲適應本區變動之水量與氣溫，已演化出冬、夏、秋三季栽培的稻株。這些稻種原被孟加拉共和國及印度農民稱之爲 boro, aus, 及 aman。在其他大部份的亞洲季風區，演化出適乾季(main; kharif, maha)及濕季(off; rabi; yala)栽培之稻株。有計畫的間斷式人爲淘汰，伴隨野生種原的引入，已導致栽培稻種間存有龐大的遺傳歧異性，以適應各氣象因子(主爲溫度與光期)、水域(深、淺、乾旱及種種中間狀況)、土壤條件(鹽、鹼、酸、冷等等)等。當這些熱帶基準品種被北攜且被栽培在更嚴苛生長季節時，光期敏感與熱敏感之喪失伴隨株高低降、較有限的分蘗能力、與雜草競爭力低降、分蘗間抽穗更同步、較長的穀粒充實期、更弱的再生力等，更繁茂及高產的株型終於演化成，並建立它們在溫帶的生態地位。這個轉換已被發現在中國早熟印度型稻與東亞高產中國型稻等兩類種原(Chang, 1976a)。

在 *O. sativa* 栽培種內，這種氣象與水文適應性的變異量在熱帶半水生稻種原間是相當特殊的(Chang and Oka, 1976; O'Toole and Chang, 1979)，由此衍生出不同生態型與不可計數之當地品種群(或稱土種)，名稱十分混亂。舉例言之，以孟加拉爲例，稻周年可栽培，適各季栽培之當地品種有：

1. Boro：冬季稻(winter rice)、撒播、耐寒、生長期間 12 月至 5 月。
2. Aus：夏季稻(summer rice)、撒播、耐旱、生長期間 4 月至 7 月。
3. T. Aman (Transplanted Aman)：冬季稻(autumn rice)、移植、光期敏感、生長期間 7 月至 12 月。
4. B. Aman (broadcast Aman)：深水稻、撒播、光期敏感、生長期間 4 月至 11 月。
5. Rayada：深水稻、撒播、光期敏感、生長期間相當長，由 3 月至 12 月。
6. Ashina：深水的 Aus、撒播、生長期間 4 月至 8 月。
7. Hill rice：播於丘陵斜坡乾田、直播、生長期間 6 月至 9 月。

如上所述，主要稻品種歧異地區的生態遺傳分化過程是發生當稻被馴化與栽培在從喜馬拉雅山南麓至越南延伸的廣大地區、西南及南中國諸多山脈北邊區域等，經由雜交與分離，在不同環境之自然與人

類淘汰，或突變而產生(Chang, 1976b)。今天，人們可在雲南與貴州省山區發現：在那，中國型(粳型)被種在海拔 1,800 公尺以上區域；中海拔區域則是中國型與印度型混植區；而海拔低於 1,000 公尺地區則全爲印度型(Ting, 1961)。栽培方式代表另一種以它們的生態適應性來進行稻種分群的準則。深水與旱田等兩類稻種被發現存在最富歧異的印度型稻種原中，溫帶種原(中國型)也存有旱田型稻種，但無深水型稻種。爪哇型稻嚴格侷限生長在淺濕土壤，但它在遺傳上相近於東南亞洲大陸之高山稻及孟加拉共和國與印度之 Aus 群稻種原(IRRI, 1984)。耐冷品種可在三型種原中被發現，雖然它們之生育期專一性反應(growth stage-specific response)不同。Chang(1985)綜合考量稻在馴化與栽培下之改變，將亞洲種栽培稻按生態地理型、水-土壤-栽培法與季節分類如圖四。

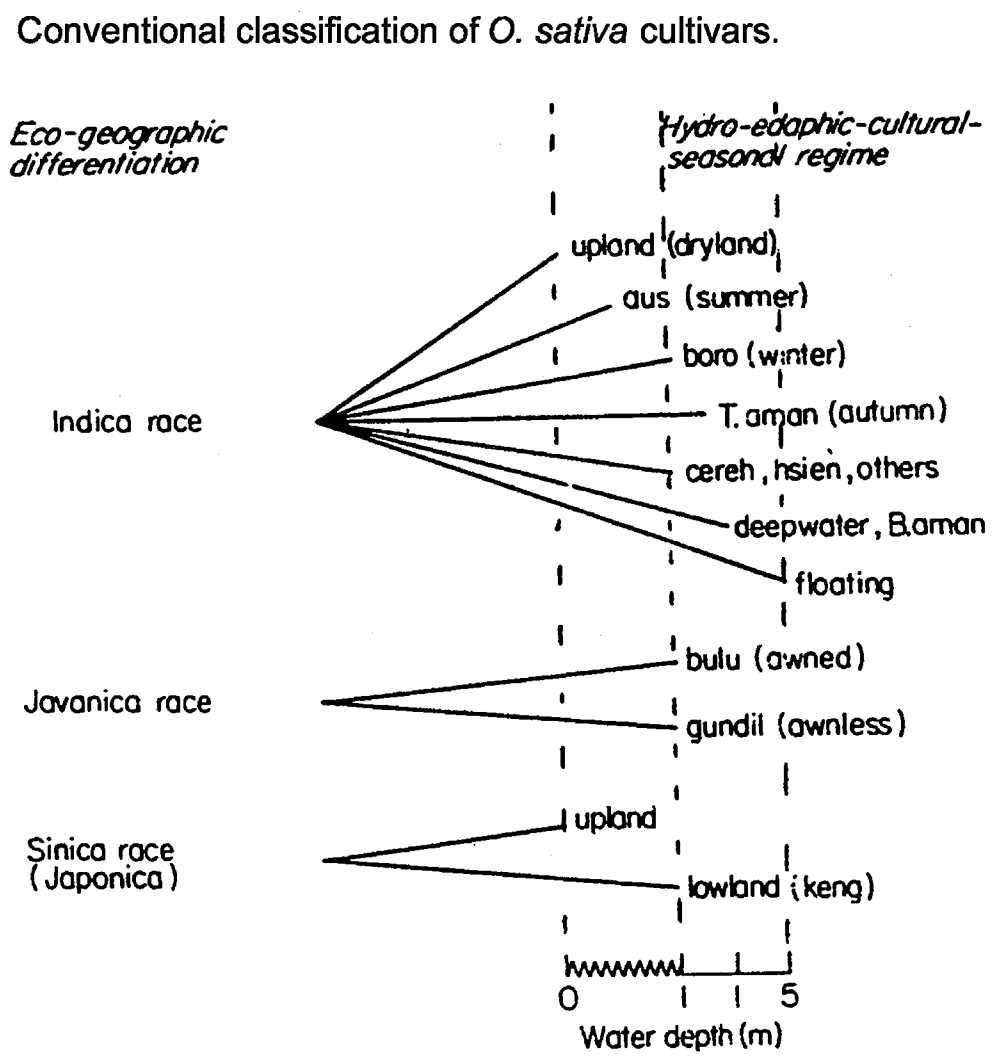


Figure 5. Grouping of Asian rice cultivars by ecogenetic race, hydrologic-edaphic-cultural regime and crop season. Cultivars grown in standing water belong to the lowland type. (Adapted from Chang, 1985).

伍、稻種原之逆境抗性

稻生長的極端緯度是在溫帶，按一般外國文獻記載：稻栽培之北邊極限是北緯 49^0 的捷克(Czechoslovakia)；南則爲南緯 35^0 之新南威爾斯(New South Wales)。事實上，北緯 50^0 的中國東北部曖琿現今即尚有稻之栽培，而 53^0 的漠河則存在曾有稻栽培之證據。同時，稻雖可生長在多樣的土壤與氣候環境下，但以溫暖潮濕的環境最適宜。而溫暖潮濕的環境最適合病蟲之滋生漫延。似此，稻之栽培遍布世界各大洲，再加上多樣的土壤與氣候環境，稻生長遭遇之生物性與非生物性逆境(biotic and abiotic stress)極多。非生物性逆境包含極廣，舉凡雨量、水份、風、溫度、土壤、農用藥劑施用、某些金屬及各類來源之污染物等等，非生物性逆境本書其他章節將有進一步之討論，本節以生物性逆境抗(忍受)性爲主要涵概範圍。

生物性逆境包含各類病蟲害、鼠害、草類、及羊齒類等其他生物。晚近雖有證據顯示某些稻品種對某類稻田雜草具排異性(allelopathy)(Moody,1996)，惟以下之敘述仍以稻種原對傳統病蟲害之論述爲主。稻之病害約 60 種，按病原 Ou(1972)將稻之病害分成真菌病害(fungal diseases)、細菌病害(bacterial diseases)、病毒病害(virus diseases)及線蟲病害(diseases caused by nematodes)等類別;稻之害蟲超過 100 種，一般歸類爲：螟蟲類(stem borer)、飛蝨類(plant hopper)、葉蟬類(leafhopper)及癭蠅類(gall midge)等四類。而在這諸多之病蟲害中，有些是國際性；有的則爲區域性。有些是風土病(endemic)；有些是傳染病(epidemic)。且各該病蟲害對稻作之爲害亦有不同，有興趣之讀者可進一步閱讀 Ou(1972)及 IRRI 系列相關出版品。

美國抗蟲育種之父 Painter(1951)定義作物對蟲害之抗性爲：作物具有影響相對害蟲最終危害程度的遺傳特質；並進一步將抗性等級分爲：免疫(immunity)、極抗(high resistance)、抗(low level of resistance)、感(susceptibility)及極感(high susceptibility)。另外，某些與抗性有關但非遺傳性，而由環境因子影響之現象稱爲僞抗性(pseudo-resistance)，此種僞抗性分爲逃避現象(host evasion)、誘導抗性(induced resistance)、及免除(escape)等三類。至於抗性機制(mechanism of resistance)則爲：非偏好性(nonperference)或抗棲性(antixenosis)--某昆蟲覓食棲習時對某作物品種呈負性或完全避開之現象；抗生性(antibiosis)--造成取食昆蟲存活率降低、發育不良、體形變小、繁殖率差等不良影響；忍受性(tolerance)--作物承受相當數量之昆蟲爲害，而不致引起作物重大之產量與品質損失。

至於抗病性方面，南非植物病理學家 Van de plank(1968)將作物之抗病性分爲：直式抗性(vertical resistance)；與橫式抗性(horizontal resistance)。直式抗性或稱特殊抗性(specific resistance)是作物對各菌系之某一些菌系具抗性，由單一或少數基因所控制，表現在外的是對某一或某些菌系具抗性則很抗該病，否則就呈感病。橫式抗性又稱一般抗性(general resistance)或田間抗性(field resistance)或部份抗性(partial resistance)，表現在外的是不論任何菌系均具相同之抗性，由數量(或多數)基因所控制。因爲作物之病原會產生新的生理小種(physiological race)，所以運用直式抗性之品種一旦新的菌系出現，原有之抗性即崩潰(breakdown)。亦即，直式抗性並不穩定。而橫式抗性則不會因菌系變化而改變其抗病能力。重要之作物病害以往概使用直式抗性，同時未能妥善運用：基因配置(gene deployment)--不同地理區域栽培攜有若干不同直式抗性基因之品種；基因累聚(pyramiding genes)--累積若干不同直式抗性基因於同一個品種；多品系品種(multilines)--混合分別攜有不同直式抗性

基因之若干品系行商業栽培，故不斷遭受新菌系出現之困擾。

表 3 列載已被確認的稻主要病原之變異性、抗性機制及抗性來原；表 4 則爲稻主要害蟲及抗性來源之相關數據(Jennings *et al.*, 1979)。

Table 3. Variability of major rice pathogens and sources of resistance

Diseases	Pathigen or vector	Variability	Type of resistance	Resistance genes	Donor varieties
Blast	*Pyricularia oryzae*	very high	vertical；horizontal suspected to exist	12 or more	many but Tetep, Carreon and Tadukan have provef quite stable
Sheath blight	*Rhizoctonia solani*	low	unknown；but probably horizontal	not defined	Ta-poo-cho-z
Bacterial blight	*Xanthomonas oryzae*	intermediate	vertical with modifying genes	Xa 1	
				Xa 2	
				Xa 3	
				Xa 4	TKM6,Sigadis, IR22, MTU15,PelitaI/1
				Xa 5	BJ1, DZ192, Kele, Chinsurah Boro II, Dular, Hashikalmi
				Xa 6	Zenith
				Xa 7	DV85
Tungo virus	*nephotettix virescens*	intermediate to low	vertical	not defined	many but Peta, Gam pai, and Sigadis have been widely used
Grassy stunt virus	*Nilaparvata legun*	low	vertical	GS	*O. nivana*

Adapted from Jennings *et al.*, 1979.

Table 4. Variability of major rice insects and sources of resistance

Insect	Scientific name	Variability	Type of resistance	Resistance genes	Donor varieties
Brown planthopper	Nilaparvata lugen	high	antibiosis	Bph 1	Mudego, TKM 6,
				bph 2	ASD 7, PTB 18
				Bph 3	Rathu Heenati
				bph 4	Babawee
Green leafhopper	Nephotettix virescens	low	antibiosis	Glh 1	Pankhari 203
				Glh 2	ASD 9
				Glh 3	IR 8
				glh 4	PTB 8
				Glh 5	ASD 8
rice planthopper	Sogatodes oryzicola	low	antibiosis		IR 8, CICA 4
Whitebacked planthopper	Sogatella furcifera	low	antibiosis		N 22
Gall midge	orseolia oryzeae	intermediate	antibiosis		PTB 18, PTB 21
Stem borer		low	antibiosis and antixenosis		
striped rice borer	Chilo suppressalis				TKM 6
yellow rice borer	Tryporyza incerttulas				IR1820-52

Adapted from Jennungs *et al.*, 1979.

另外，在國際稻米研究所遺傳資源評估利用計畫項下，經各國稻作科學家的戮力下，許多有用基因或細胞質等資源已經被鑑定出並被利用，雖然這些有用基因或細胞質有若干與逆境抗性不見得有關，但在現今稻作產業之貢獻則有目共睹，故一併列出供參考。據 Chang *et al.*(1982)的簡述，這些著名的資源如下：

1. 半矮性基因：低腳烏尖(Deo-geo-woo-gen) 來自中華民國臺灣(臺灣在西元 1949 年用此種原雜交育成臺中在來 1 號，低腳烏尖與臺中在來兩者在西元 1962 年被 IRRI 引入使用)；矮腳南特(Ai-jiao-nan-te)與矮仔占(Ai-zai-zhen)來自中華人民共和國廣東(在西元 1956 至 1958 年間被鑑定與雜交)。
2. 早熟：諸多資源獲自孟加拉共和國、中國、印度及其他國家。
3. 氮肥反應(部份以倒伏抵抗性表示)：中國半矮性基因、臺灣蓬萊(粳)品種及美國品種。
4. 低夜溫忍受性：來自印度尼西亞、尼泊爾、中國及日本；也有來自東南亞及南美陸稻品種。
5. 鹽份忍受性：來自斯里蘭卡與印度。
6. 浸水與淹水忍受性：來自孟加拉共和國與印度。
7. 細胞質雄不稔：中國野生稻(野稗型，Wild Abortive, WA)。

陸、結　　語

稻由於歷經長期之栽培、在各區域多樣之氣象、土壤環境與生物逆境下淘汰、及無遠弗屆之散播，稻之生態遺傳歧異(ecogenetic diversification)極其豐富。在早期各國學者及國際稻米研究所成立後積極計畫整合等的努力下，爲稻作產業之蓬勃發展奠立了堅實的根基，使稻之栽培遍及各大洲，栽培的國家更超過 100 個以上，供應 20 億以上人口之消費。現有數據顯示：稻米消費群之人口年增率爲 1.8%，則目前約 560 百萬噸的稻米年產量至 2025 年須增加至 850 百萬噸(Khush, 1997)。而作物增產之途徑不外乎栽培面積之增加與單位面積產量之提高等途徑。但事實上，隨著種稻國家都市化之世界潮流，稻整體栽培面積增加惟一途徑將是若干農業邊際地帶之開發，而這些地帶惟有經藉稻豐碩之生態遺傳歧異才可能有發展之空間。多年來，國際稻米研究所稻遺傳資源評估利用計畫之成果是可資運用之實用數據。而此稻遺傳資源評估利用計畫之持續推動將是稻作產業永續發展之主要原動力。

至於單位面積產量之增加，稻豐碩之生態遺傳型歧異亦扮演著重要角色(張，1997)。舉一例以言之，所謂「綠色革命」是在陳述國際稻米研究所育成半矮性秈稻品種 IR-8 後對世界稻米產業之沖擊與影響。而 IR-8 品種之育成乃由在臺灣的稻作育種人員首度成功運用半矮性基因於秈稻育種計畫中所誘發。在西元 1949 年二期作在臺灣的稻作育種人員用攜有半矮性基因的低腳烏尖與菜園種雜交，於 1957 年登記爲臺中在來 1 號，此品種後經際稻米研究所之引種在東南亞稻米產區大放異彩，因而引導國際稻米研究所半矮性秈稻 IR-8 之育成推出，終而改變世界秈稻育種之觀念(philosophy of breeding)，使稻米產業因而更上一層樓。而作物其他有用基因引用對該作物產業影響之例子比比皆是(大部份是正面影響，間有負面---不良副作用)，請自已去享受發現之樂趣。『一基因一世界』，偉哉。

包含兩個栽培種，稻屬約有 23 個不同之種，亞洲栽培種又有豐碩之生態遺傳歧異，此等確對稻作產業之蓬勃發展有極大之貢獻，但也因爲豐碩之遺傳歧異致使吾人在有用基因運用方面造成一些困擾，最常見的是雜交及雜種後裔生長等方面之障礙，目前雖然有所謂胚救援技術可資運

用，但稻方面成熟之整套胚救援技術迄未完善建立，無法全面實用化。同時引入特殊性狀往往因親本類緣關係，有希望系統之建立曠日費時，事倍工半。最近分子生物科技日新又新，在有用基因運用方面應有一定之助益，惟過猶不及。Paterson(1991)說得好：在達成育種目標上，生物科技---基因標識(genetic marker)應該是一個具有潛力的有利工具(a potentially valuable tool)，惟此等基因標識在沖擊作物育種過程中之影響因素有：(1)傑出品種間遺傳變異之狀況(genetic basis of variation among elite varieties)；(2)已知特性多樣種原之可用性(availability of diverse gerplasm, with known properties)；(3)農業生產力之生物物理鑑別方法(identifying biophyscial measures of agricultural productivity)；(4)判別栽培種原多態遺傳標識之能力(ability to identifying polymorphic genetic makers in cultivated germplasm)；(5)大染色體組高解析度分析器具與技術之開發(development of tools and technique for high-resolution analysis of large genome)；及(6)基因標識技術之簡化(simplification of DNA maker technology)。由知，基因標識在作物育種上之應用已不是單一學門關起門來自已幹所能達成。尤有進者，世界著名國籍學者張德慈博士在渠專著「植物遺傳資源---未來植物生產的關鍵」的尾語中感性的說：最近十多年許多農業科技人員在生物科技熱潮下，紛紛轉入時髦、少費力、易寫文章的生物科技行列，長此以往，下一代將缺少育種、病理、昆蟲、土壤、種原等學門之專才。而真正能增加糧食生產的仍得依賴所謂傳統性之工作(張，1997)，這可說是各國在積極發展生物科技下，農業生產的一個重大的、致命的隱憂。

柒、引用文獻

張德慈. 1997. 植物遺傳資源---未來植物生產的關鍵. 臺灣省農業試驗所特刊第 63 號.

Brar, D. S. and G. S. Khush. 1997. Alien introgression in rice. Plant Molecular Biology 35: 35-47.

Chang, T. T. 1976a. The rice culture. Phil. Trans. Royal Soc.(London) B275: 143-157.

Chang, T. T. 1976b. The origin, cultivation, dissemination, and diversification of Asian and African rice. Euphytica 25: 425-441.

Chang, T. T. 1976c. Paleogeographic origin of the wield taxa in the genus *Oryza* and their genomic relationship. Int. Rice Res. Newsletter 2,4.

Chang, T. T. 1983. The origin and early cultures of the cereal grains and food legumes. pp65-94. *In*: The Origins of Chinese Civilization. D. N. Keightley (ed.). University of California Press, Berkeley.

Chang, T. T. 1985. Crop history and genetic conservation: Rice---A case study. Iowa State J. Res.59(4): 425-455.

Chang, T. T. and H. I. Oka. 1976. Genetic variousness in the climatic adaptation of rice cultivars. pp. 87-146. *In*: Climate and Rice. Int. Rice Res. Inst., Los Banos, Philippines.

Chang, T. T., G. C. Loresto and O. Tagumpay. 1972. Agronomic and growth characteristics of upland and lowland rice varieties. pp. 645-661. *In:* Rice Breeding. Int. Rice Res. Inst. Los Banos, Philippines.

Chang, T. T., A. P. Marciano and G. C. Loresto. 1977. Morphoagronomic variousness and economic potential of *Oryza glaberrima* and wild species in

the genus *Oryza*. Paper presented at the IRAT-ORSTOM Meeting held at Paris, France, January 25-26, 22p.

Chang, T. T., C. R. Adair and T. H. Johnston. 1982. The conversation and use of rice genetic resources. Advances in Agronomy 35: 37-91.

Chatterjee, D. 1948. A modified key and enumeration of the species of *Oryza* L., Ind. J. Agr. Sci. 18: 185-192.

Cheng, K. S., X. K. Wang, Y. X. Lu, J. Luo and N. W. Huang. 1986. Classification of *Oryza sativa* L. into *hsien* and *keng*: A review of literature and findings. Momeor. Paper, Yunnan Acad. Agric. Kunming.

Chu, Y. E. and H. I. Oka. 1972. The distribution and effects of genes causing F_1 weakness in *Oryza breviligulata* and *O. glaberrima*. Genetics 70: 163-173.

Cook, M. G. and L. T. Evans. 1983. Some physiological aspects of the domestication and improvement of rice (*Oryza* spp.). Field Crop Res. 6: 219-238.

De Datta, S. K. 1075. Upland rice around the world. pp1-11. In: Major Research in Upland Rice. Int. Rice Res. Inst., Los Banos, Philippines.

De datta, S. K. 1981. Principles and Practices of Rice Production. 518P. John Wiley & Son, Inc., NY.

Efferson, J. N. 1985. Rice quality in world markets. pp. 1-13. *In*: Rice Grain Quality and Marketing. Int. Rice Res. Inst., Los Banos, Philippines.

Glaszmann, J. C. 1987. Isozymes and classification of Asian rice varieties. Theor. Appl. Genet. 74: 21-30.

Halan, J. R. 1970. Evolution of cultivated plants. pp. 19-32. *In*: Genetic Resources in Plant-Their Exploration and Conservation. Blackwell Scientific, London.

Harland J. R. and M. J. De Wet. 1971. Toward rational classification of cultivated plants. Taxon. 20: 509-517.

IRRI, 1975. Annual report for 1974. Int. Rice Res. Inst. Los Banos, Philippines.

IRRI, 1984. Annual report for 1983. Int. Rice Res. Inst. Los Banos, Philippines.

IRRI. 1991. World Rice Statistics 1990. Int. Rice Res, Inst., Los Banos, Philippines.

Jennings, P. R., W. R. Coffman and H. E. Kauffman. 1979. Breeding for pest resistance. pp121-166. *In*: Rice Improvement. Int. Rice Res. Inst., Los Banos, Philippines.

Kato, S., H. Kosaka and S Hara. 1928. On the affinity of rice varieties as shown by fertility of hybrid plants. Bull. Sci., Fac. Agric., Kyushu Univ., Fukuoka, Japon,3: 132-147(in Japanese with English summary).

Khush, G. S. 1997. Origin, dispersal, cultivation and variation of rice. Plant molecular Biology 35: 25-34.

Lu, J. J. and T. T. Chang. 1980. Rice in its temporal and spatial perspectives. pp. 1-74. *In*: Rice: Production and Utilization. B. S. Luh (ed.). AVI Publishing Company Inc. CN.

Mayr, E. 1942. Systematics and the Origin of Species. Columbia Univ. Press, NY.

Moody, K. 1996. Priorities for weed science research. pp. 277-290. *In*: Rice Research in Asia: Progress and Priorities. Int. Rice Res. Inst., Los Banos, Philippines.

Morinaga, T. 1954. Classification of rice varieties on the basis of affinity. pp1-

14. *In*: Report for 5th Meeting of International Rice Commission's Working Party on Rice Breeding. Ministry of Agric. And Forestry. Tokyo.

Morinaga, T. 1968. Origin and geographical distribution of Japanese rice. Jpn. Agric. Res. Quart. 3(2): 1-5.

Morishima, H. and H. I. Oka. 1960. The pattern of interspecific variation in the genus *Oryza*: Its quantitative representation by statistical method. Evolution 14: 153-165.

Nayar, N. M. 1973. Origin and cytogenetics of rice. Advanced in Genetics 17: 153-192.

Oka, H. I. 1967. Adaptability for seasons and locations and yield stability in crop varieties; its mechanism and selection. Ikushugaku Saikin no Shimpo (Recent Advances in Breeding) 8,42-47.

Oka, H. I. 1974. Experimental studies on the origin of cultivated rice. Genetics 78: 475-486.

Oka, H. I. 1988. Origin of Cultivated Rice. 254p. Japan Scientific Societies Press.

Oka, H. I. and H. Morishima. 1967. Variation in the breeding systems of wield rice, Oryza perennis. Evolution 21: 249-258.

O'Toole, J. C. and T. T. Chang. 1979. Drought resistance in cereal---rice: A case study. pp. 374-405. *In*: Stress Physiology in Crop Plants H. Mussell and R. Staples (ed.). John Wiley, NY.

Ou, S. H. 1972. Rice Deseases. 368p. Commonw. Myclo. Inst., Kew, England.

Painter, R. H. 1951. Insect Resistance in Crop Plants. 520p. Macmillan Company, NY.

Porters, R. 1956. Taxonomic agrobotanique des riz cultives *O. sativa* Linne. et *O. glaberrima* Steudel. J. Agric. Trop. Bot. Appl. 3: 341-452.

Tateoka, T. 1964. Taxonomic studies of the genus *Oryza*. pp. 15-21. *In* : Rice Genetics and Cytogenetics. Elsevier, Amsterdam, NY.

Ting, Y. 1961. Rice Crop Sciences in China. Agric. Press, Beijing (in Chinese).

Van de plank, J. E.1968. Disease Resistance in Plants. 194p. Academic Press, Inc., NY.

Webb, B. D. 1992. Quality trend in America rice (unpublished).

Environment and Rice Production
Chapter 3 Diversification and Environmental Adaptation of Rice
33 - 51, 1999

Chapter 3 Diversification and Environmental Adaptation of Rice

Yih-Chuan Kuo[1] and Ming-Jen Fan[2]
[1]Department of Agronomy, Taiwan Agricultural Research Institute, Taichung Hsien, Taiwan 41301, ROC

[2]Plant Genetic Resources Center, Taiwan Agricultural Research Institute, Taichung Hsien, Taiwan 41301, ROC

ABSTRACT

Rice is generally considered a semiaquatic annual plant, although it could survive as a perennial in the tropics or subtropics. Taxonomically, rice belongs to the genus *Oryza*. The genus *Oryza* was probably originated about 130 million year ago in Gondwanaland and different species were distributed into different continents with breakup of Gondwanaland. Academically, there are two cultivated and twenty (or twenty-one) wild species of the genus *Oryza*. The Asian cultivated rice, *O. sativa*, is grown all over the world. *O. glaberrima*, the African cultivated rice, is grown on a small scale in West Africa. The cultivated species originated from a common ancestor with AA genome. A number of important morphological and physiological changes took place during the long history of cultivation and domestication. Furthermore, selection under diverse climate, edaphic environments and biotic stress frequently in geographically separated areas, dispersal of human to many geographic areas and adaptation to diverse environments have further diversified the genus *Oryza* and resulted in numerous cultivars. Rice is now grown between 53^{0}N to 40^{0}S latitudes. Valuable sources of useful traits, evaluated and identified from various rice stock including culitvated and wild species, are enumerated.

Key words: Rice, Semiaquatic annual plant, *Oryza*, Gondwana, *O. sativa*, *O. glaberrima*.

環境與稻作生產
第四章　光環境對稻作生產之影響
53 - 67, 1999

第四章　光環境對稻作生產之影響

蔡金川
臺灣省農業試驗所農工系

摘要 ---------- 54
壹、前言 ---------- 54
貳、光強度、光質對水稻光合作用及其相關生理特性之影響 ---------- 55
參、光環境對水稻乾物質生產之影響 ---------- 61
肆、結語 ---------- 64
伍、引用文獻 ---------- 65
英文摘要(ABSTRACT)---------- 67

第四章　光環境對稻作生產之影響

蔡金川
臺灣省農業試驗所農工系

摘　要

本文主要探討兩部份：1.光強度、光質對水稻光合作用及其相關生理特性之影響。2.光環境（受光態勢、遮光）對乾物質生產之影響。第 1 部份在於說明光強度與水稻光合作用之關係，乃呈現雙曲線關係。水稻的氣孔抵抗因光能量的增加，出現指數函數減少的趨勢。水稻亦具有 Emerson 的增進效果現象，即光 I（大於約 685nm 長的波長）與光 II（小於約 685nm 的短波長）同時照射的光合作用速率，比這些光單獨照射的（光合作用速率）還大。第 2 部份是探討水稻株型會影響群落之受光能率，葉片直立，短等理想株型有利於群落之受光能率。另外，水稻生育過程中，減數分裂期及乳熟、糊熟期若遇寡日照（遮光），不利於乾物質生產與產量。

關鍵詞：光強度、光合作用速率、株型、遮光、乾物質生產、產量。

壹、前　言

太陽光是地球上生物生存及活動的能量來源，也是植物進行光合作用的能源。農業氣象資源中所指的光資源，包括了光合作用直接利用的可見光以及具有間接農業意義的紅外線、紫外線在內的全部太陽輻射能。太陽輻射對植物的作用，表現爲輻射的熱效應，輻射的光合作用效應和輻射的光形態效應。在農業氣候分析中，當前主要討論的是輻射的光合作用效應部份。作物的生長發育和產量形成，首先取決于太陽輻射。生物學產量（包括根、莖、葉、果實、種子等）的 90%以上，是在光合作用過程中形成的初級合成產物，即由光合作用從太陽光的物理能量轉爲化學能量（光能利用率）。土壤無機物形成的乾物質只占 5-10%，單位面積上產量的高低，取決于固定太陽能量。要提昇農業產量，最基本的一環就是研究如何提高光能的利用率。

農業光資源的分析，包括光強度（light intensity）、光質（light quality）及光時（light duration）。這是光對植物生長、生產起作用的三個基本要素。光分爲自然光（太陽光）與人工光（亦是太陽光的一類）。這裡要探討的是自然光與稻作生產之關係，主要論述光環境對水稻光合作用、乾物質生產的影響，及如何應用於提高稻作生產。

貳、光強度、光質對水稻光合作用及其相關生理特性之影響

1. 光強度對水稻的光合作用速率及光利用效率之影響

光強度與水稻的光合作用之關係，與其他作物同樣會出現雙曲線。全無光的條件下由於暗呼吸因有 CO_2 的放出，光合作用量呈現負值，隨著光能量的增加，CO_2 放出量則減少，由於呼吸與光合作用的吸收相同量，即 CO_2 的收支爲零，此情況下謂之光補償點（圖一）。由此光能量強則 CO_2 吸收量急速增加，不久對於光的增加，其吸收量的增加則緩慢，光再增加而 CO_2 吸收量則處於不增的狀態。這謂之光飽和現象。這樣的關係，如下式的雙曲線可作說明。

$$P=(bI/I+aI)-r$$

P---CO_2 吸收量

r ---呼吸量

I---光能量

a,b---常數

依據這種關係，CO_2 吸收量與給予的光能強度之比率，所表示的光能之利用效率，在光的弱條件下，表示高值，隨著光強度提高，則大幅度的降低（圖二）例如水稻葉片的表面與背面之間的光合作用能力相差不大，葉片的表背之單一面受全量的光照射，不如一半的光能量照射兩面所得的光合作用量（松島等, 1960）。這表示同量的光能，亦是弱光照射的效率爲優。如上所述爲光強與光能利用效率的關係。

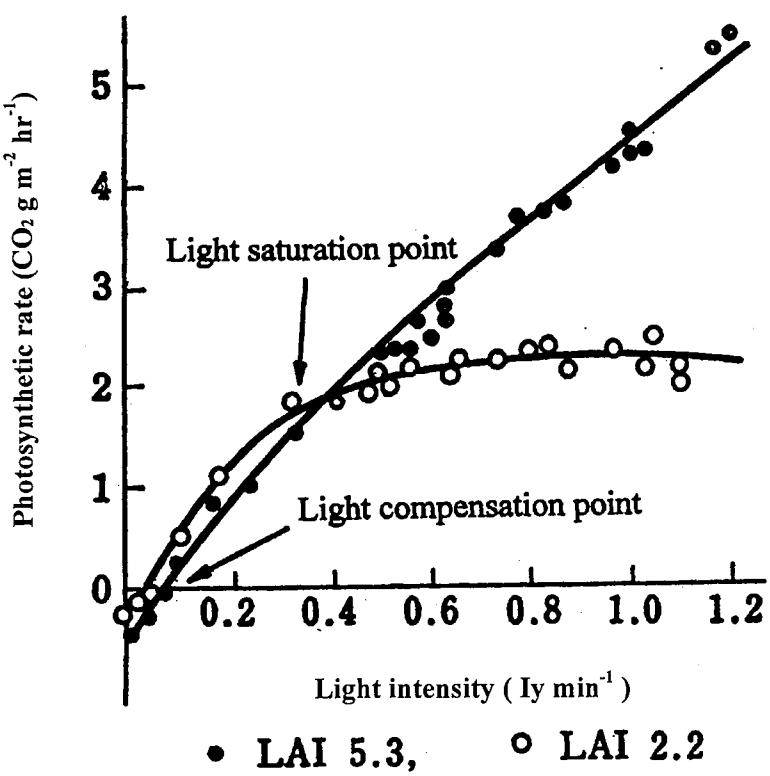


Fig. 1. Light intensity and photosynthetic rate in rice community underdifferent LAI. (Adapted from Tanaka, 1972)

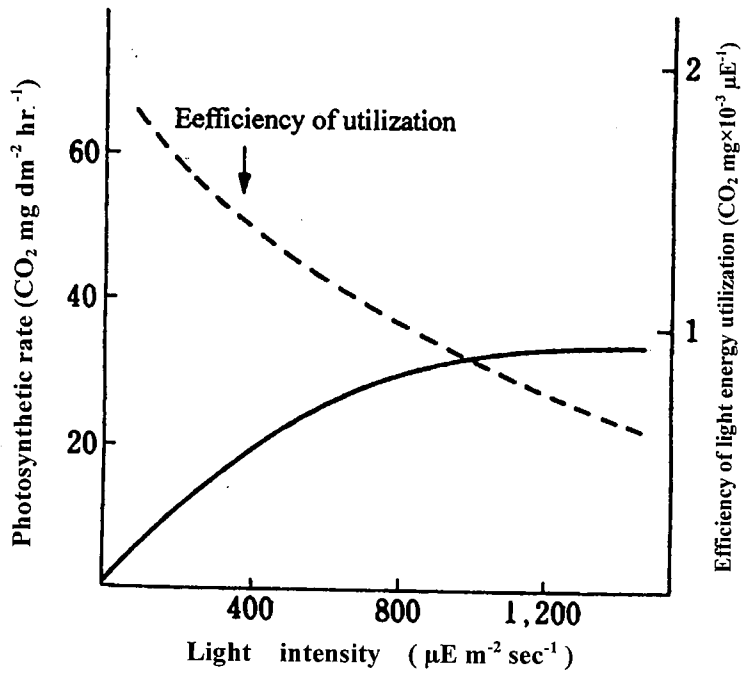


Fig. 2. Relationship between light intensity and photosynthetic rate and efficiency of light utilization in rice. (adapted from Ishihara, 1987)

2. 光強度對水稻的光合作用、蒸散及氣孔張閉之影響

有關 CO_2 的擴散過程裡，氣孔的開度是因光的強度而變化。大氣中通常的 CO_2 濃度之下，暗黑時氣孔閉，光強度提高時急速的開孔。一般露地條件下光能量與氣孔的開度之間，出現飽和曲線之關係(Dale, 1961；Totsuka, 1963)。水稻的情況亦是氣孔抵抗因光能量的增加，呈現指數函數減少趨勢，短波放射強度於 0.6 calcm^{-2}min^{-1} 附近成爲最小值，如再高的光強度幾乎不會有變化（圖三）。氣孔抵抗最小的話，這時光能量會比光合作用速率最大值時的光能量還小（戶塚, 1972）。因此濕度充分高時的適宜條件下，則 CO_2 擴散過程對於光－光合作用關係的影響，比光化學系或暗反應系小。而光合作用速率的變化情況與蒸散速率較爲類似。

光－光合作用之關係，因水稻的生理因素或其他環境因子而變化。弱光下的光能利用效率，關於光化學系的因子，例如生育時期（石原等, 1987）、葉位（Akita *et al.*, 1968：佐藤、金，1980），葉綠素含量的不同而有所差異，一般是高葉位或葉綠素含量高的葉，則光能利用效率亦高。另一方面，較強的光條件下，光合作用速率，亦與葉的氮素含有率有關連，特別是 Fraction I 蛋白質（含有 RuBP Carboxylase）的含有率之間具有高的相關關係（內田等, 1982）。CO_2 是光合作用暗反應系的基質，大氣中的 CO_2 濃度對於光－光合作用之關係具有強的影響。高 CO_2 濃度條件下，會提高光飽和點值，同時光飽和下的光合作用速率亦會升高（黑田, 1971）。關於溫度條件，低溫條件下的光合作用速率降低，而光－光合作用曲線會出現不飽和型的趨勢，比適溫更高的溫度條件下，由葉溫的上昇等之關係，可推測畫出最適值型的曲線。

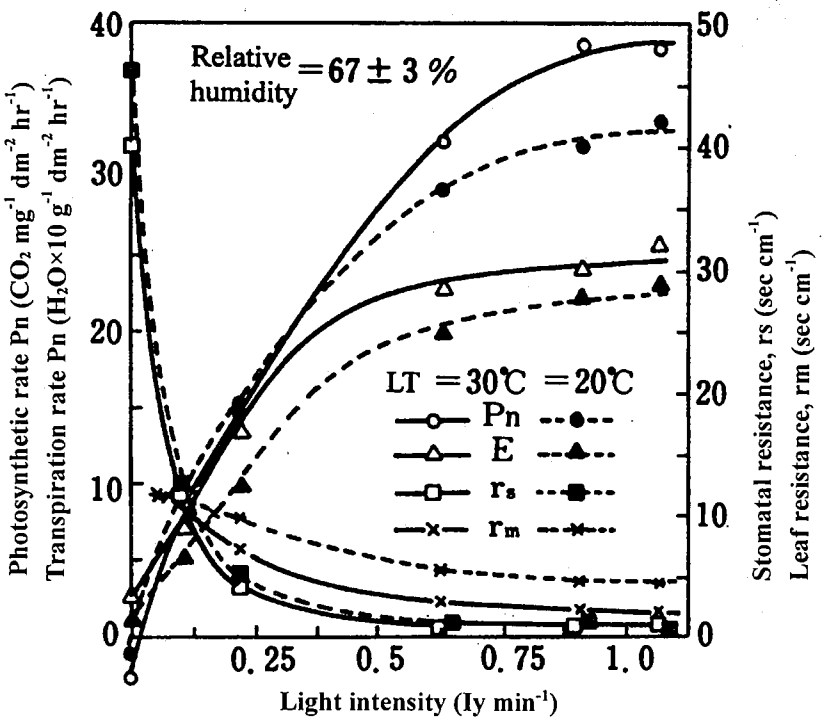


Fig.3. Effect of light intensity on photosynthesis, transpiration, stomatal resistance and leaf resistance in rice plants. (Adapted from Horie, 1978)
LT: leaf temperature

有關光－光合作用曲線的特性與作物生產力的關連之討論相當多，不同的光－光合作用曲線，要與作物的生長或生產力之差異，不易作直接關連的解釋。直接控制作物生產的個體群光合作用系，即葉面積的展開能力或受光態勢對於物質生產能力具有重要的影響。有關此現象移至另節探討。

3. 水稻生育各期遮光對產量及其構成要素之影響

光－光合作用曲線受水稻生育的環境所影響，乃預料中的事。水稻生育期間經遮光處理，每單位葉面積其光合作用速率會有降低的趨勢。這被認爲適應於光強度弱的條件下，葉片會變薄，而原生質的量亦會減少。

蔡（1978）以臺農 61 號（粳型）及嘉農型 11 號（籼型）品種。各於一、二期作，不同材料（10 批）又不同生育期即移植後約 20 天（成活期）第 1 批材料在 0%、90%遮光配合不同溫度（晝／夜：30℃／25℃，20℃／15℃）的環境下處理 10 天，第 2 至第 10 批（黃熟期）各接受如上述不同環境與時間的處理。並有戶外的自然環境下之對照區。於成熟期調查產量性狀（產量及其構成要素），如圖四所示，臺農 61 號一、二期作各於抽穗前約 15 天與 10 天，即減數分裂期之 90%遮光處理之產量降至約 4.6～8.8 克／叢。爲對照區 25.5～22.8 克／叢之 18.0～31.3%左右，其次是抽穗後 5～25 天（乳熟期～糊熟期）之遮光處理，產量爲對照區之 24～40%，其中是遮光配合高溫（30℃／25℃）處理，產量降爲最低。

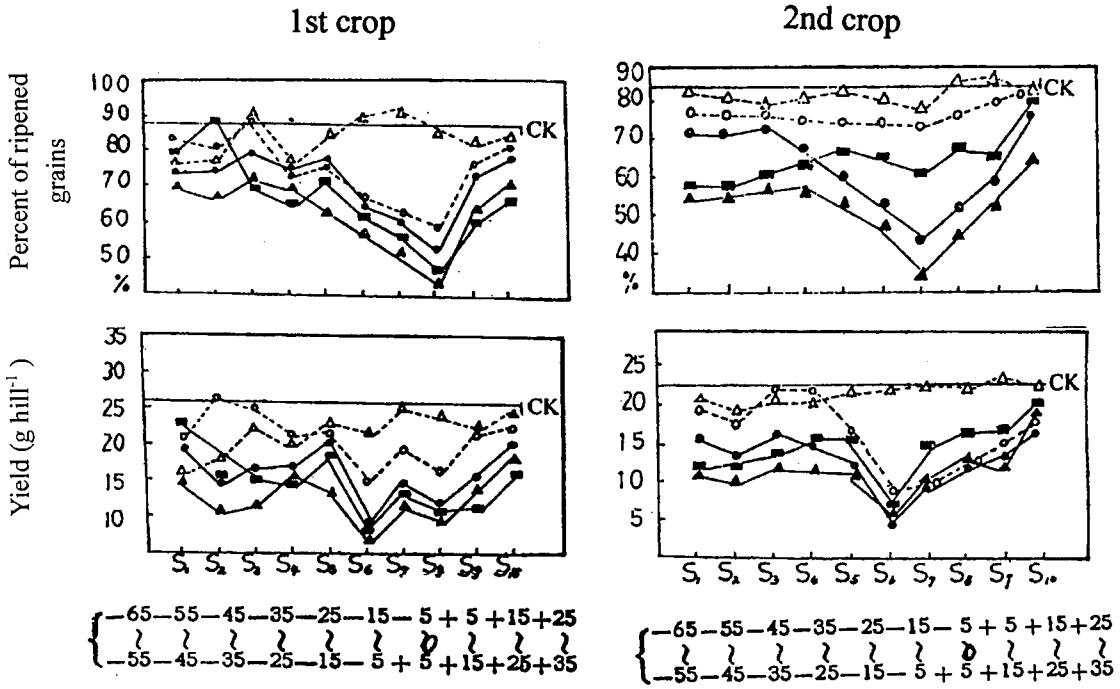


Fig. 4. Effect of shading and temperature on yield and percent of ripend grains in rice variety Tainung 61. (Tsai, 1978)

(○) heading
(−) days before heading
(+) days after heading
○−○ 0% shading in 20℃/15℃ (day/night)
●−● 90% shading in 20℃/15℃ (day/night)
■−■ 90% shading in outdoors
△−△ 0% shading in 30℃/25℃ (day/night)
▲−▲ 90% shading in 30℃/25℃ (day/night)

其他產量構成要素，一穗穎花數及千粒重受遮光配合溫度處理後的結果，與產量類似，亦是在減數分裂期及穀粒充實期（乳熟期、糊熟期）受處理之影響較大，謂之處理敏感期。每叢穗數之處理敏感期，則在移植後 45～55 天之最高分蘗期，爲處理敏感期，千粒重與充實粒百分率之處理敏感期於抽穗後 5～25 天之乳熟－糊熟期。嘉農秈 11 號處理後之結果亦大致如此。

值得一提的是臺農 61 號於二期作，自早期移植後第 1～4 批等受遮光配合高溫處理後之穀粒充實率（約 51～54%），亦大幅度降低，比對照區（84%）少 30～34%。與松島（1972）的試驗結果有很大的相異，這可能由於早期遮光處理延緩其生育，則抽穗延到 11 月 2 日左右（對照區的抽穗期爲 10 月 25 日左右），而抽穗後 14～21 天左右爲穀粒充實盛期遇低溫（臺北平均最高 18.6℃，平均最低 12.9℃），平均日射量爲 91.03 cal · cm^{-2} · day^{-1}。據松島（1972）指出，水稻抽穗後 14

～23 天爲穀粒充實盛期，若遇低溫或寡日照會顯著地降低穀粒充實率。而秈稻嘉農秈 11 號早期處理穀粒充實率降低比較少，可能由於抽穗期延遲較少，故抽穗後的穀粒充實盛期，即 11 月中旬的氣溫（平均最高氣溫 21.2℃，平均最低 15.2℃）日射量（156.2 cal · cm^{-2} · day^{-1}）較高，穀粒充實率受低溫寡日照的影響較少，這顯示品種間對遮光及溫度處理的反應差異。

4. 光質對水稻光合作用的增進效果

光環境對光合作用的影響，不僅是光強，光質即不同的波長亦會影響。

光合成的作用光譜，是很多的單色光作單獨照射所達成的，然而綠色植物在比約 685 nm 長的波長的光（光 I）與更短的短波長的光（光II），同時照射的光合作用速率，比這些光單獨照射的光合作用速率之和還大的現象。這種現象稱爲 Emerson 的增進效果。例如包括水稻在內的多種高等植物具有這種現象（Inada, 1978）。光 I 與光II的各波長同時照射時，光II的增進效果，具有正常的光合作用色素系之水稻，與缺少葉綠素 b 的 CMV44 的測定結果，如圖五所示，正常水稻增進效果的光譜高峰約 480nm 與 650nm，高峰的增進效果達到 1.6（增進率 60%）。但是，CMV44 在 650nm 無增進高峰，480nm 的高峰顯得較低。則光合作用之增進，與葉綠素 b 及一部份的 carotenoid 有關連（Inada, 1978）。

實際上，增進效果的光譜高峰，不如說是光 I 與光II的相互關係之全光作用的增進效果來得重要。不同種光質的混合光下的光合作用增進效果，以間接所求的結果，C_3、C_4 植物的增進率在 7%的範圍內（Mc Cree, 1971）。有關水稻的實測結果，光合作用速率最大值的 1/3～1/4 的光強度下，具有正常的色素系之葉片，增進率是 5%，缺乏葉綠素 b 的葉片是 0 %（稻田, 1978）。其他方面，在物質生產有效的光強度範圍內，增進率是幾個%，實際上，單色光的效果，可單獨的積算亦無妨。

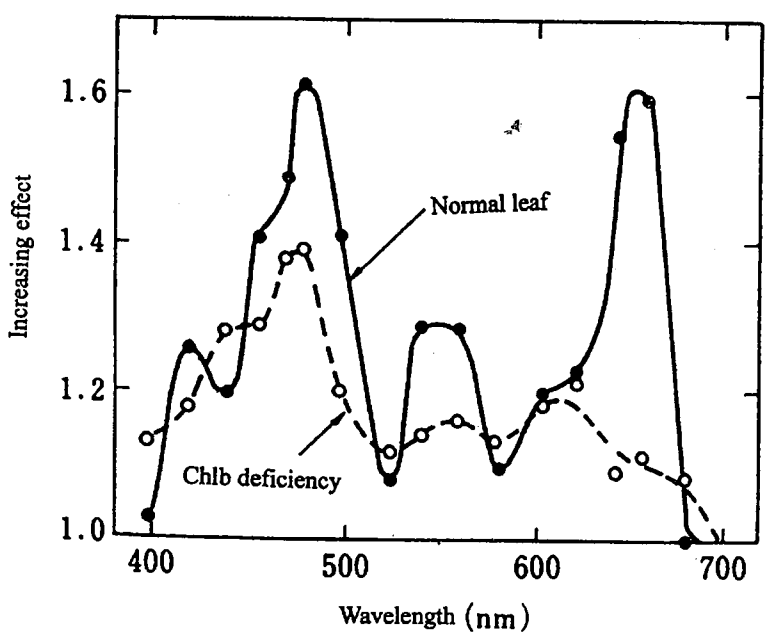


Fig. 5. The increased of photosynthesis with light spectrum in rice leaf. (Adapted from Inada, 1978)

5.光質對水稻碳素代謝之影響

眾所周知，光質會影響碳素的固定產物，幼苗水稻藍色光比紅色光對於全氮素，即能增加可溶性氮素含量，而紅色光比藍色光更會提高全碳水化合物含量及乾物重（圖六）。同樣的結果，在戶外以著色軟片（film）覆蓋的試驗結果（圖七）得知，藍色光能促進氮素代謝，又紅色光具有促進碳水化合物的代謝作用，由此可認爲光質可透過代謝調節作用，而控制水稻的生長與發育。

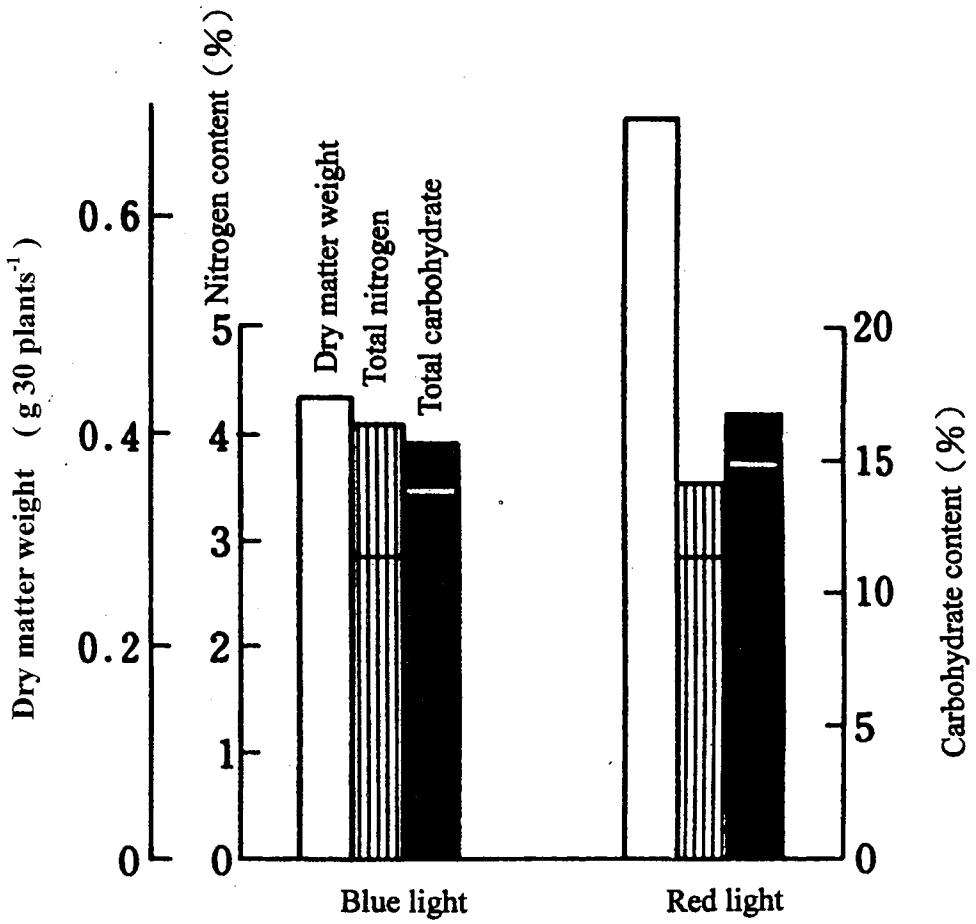


Fig. 6. Effect of light quality on nitrogen, carbohydrate content and dry matter weight in rice seedling stage. (adapted from Takahashi, 1964)

Cultivar: Fujisaka 5. Experiment was conducted under monochromatic light (6.5Wm^{-2}, 16 hrs day^{-1}) for 6 days starting at 14 days after germination. The upper part of columns showed soluble composition.

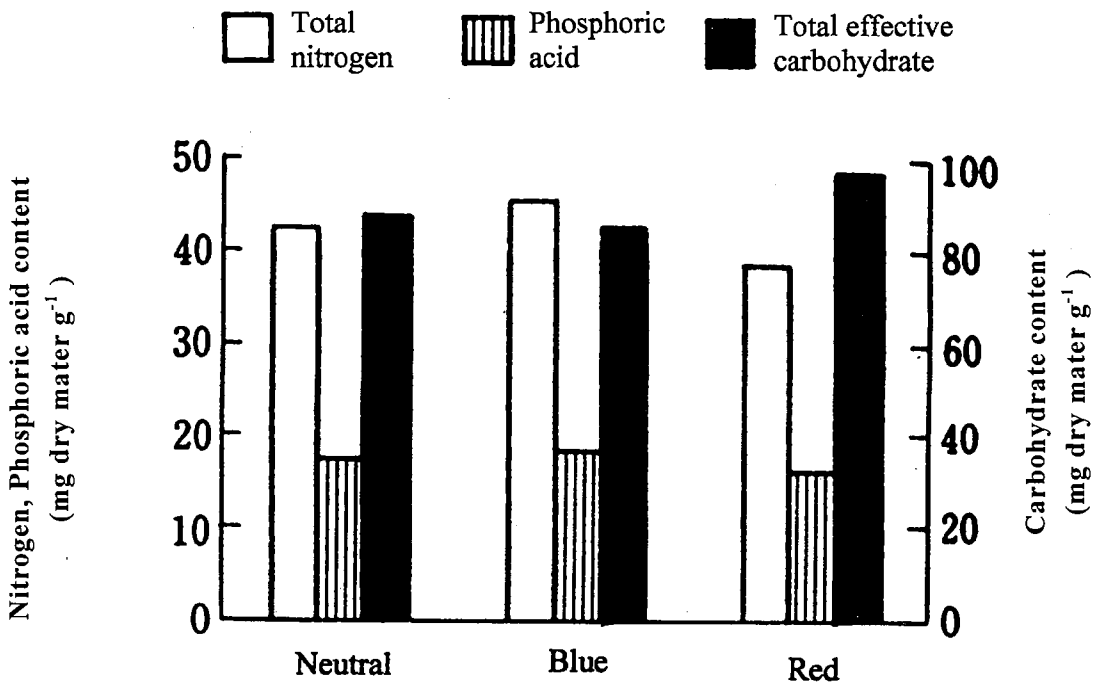


Fig. 7. Nitrogen, phosphoric acid and carbohydrate content in rice seedling stage under various colored Films. (adapted from Nishigawa *et al.*, 1976)

Cultivar: Reimei. Cultivate under different colored films for 13 days after sowing in the natural light room. The light (400-700nm) transmission rate for the films is approximately 26%.

參、光環境（受光態勢、遮光）對水稻乾物質生產之影響

1.受光態勢對水稻乾物質生產之影響

受光態勢是由葉面積或其指數，葉的傾斜角度，厚度等株型，構成空間的配置之綜合性的形態特性。不同的受光態勢則有不同的受光能率，受光能率大致由代表水稻的繁茂度葉面積所決定，其他還受到葉的角度、厚度、株高、株數的影響，其形態即株型，有良好的株型才能提高受光能率。乾物質生產之增加量，大致由乾物增加量＝群落光合作用量－呼吸量之近似式表示，而群落光合作用＝①葉面積 x ②光合作用能力 x ③受光能率－④葉片以外部份的呼吸。若要提高碳水化合物的生產，則需增加收入（光合作用量），減少支出（呼吸量）。而分解收入的群落光合作用之構成要素，並從中找出增加光合作用量的有效途徑。即由上式的②、③增大，儘可能縮小④。光合作用能力是指一定的葉面積，在一定的時間內所進行的光合作

用速率。若是增大①，雖會提高群落的光合作用能力，但受光能率的降低，乃得不償失。因此葉面積的增大，同時亦要提高受光能率，則可增加群落的光合作用量。

受光態勢的改善，則提高受光能率的途徑，其方法大致有 3：

1)葉片近於直立狀態爲優，葉的角度與葉層的光透過率有關，一般近於水平角度的水稻葉層的光透過率小（Monsi *et al.*,1953），因此葉片的角度爲影響受光能率的重要因子，亦會影響光合作用速率。田中（1972）指出，如圖八及圖九所示，有兩群不同水稻葉片傾斜角度相異的株型群落。兩者同樣的繁茂，而單位土地面積的葉面積相等，同時個個葉片的光合作用能力亦相同。只因兩群落葉片的傾斜角度不同，即 A、B 群落的葉片分別是直立與彎曲的。B 群的上層葉片受到強光的照

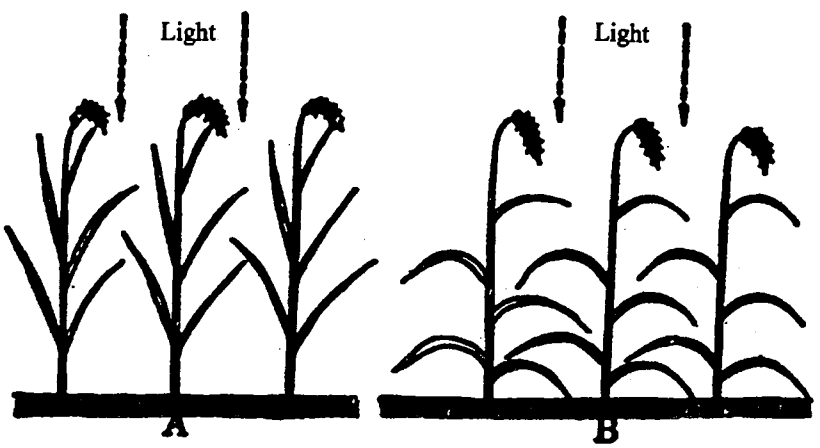


Fig. 8. The different inclined leaf angle in two rice communties. (adapted from Tanaka, 1972)

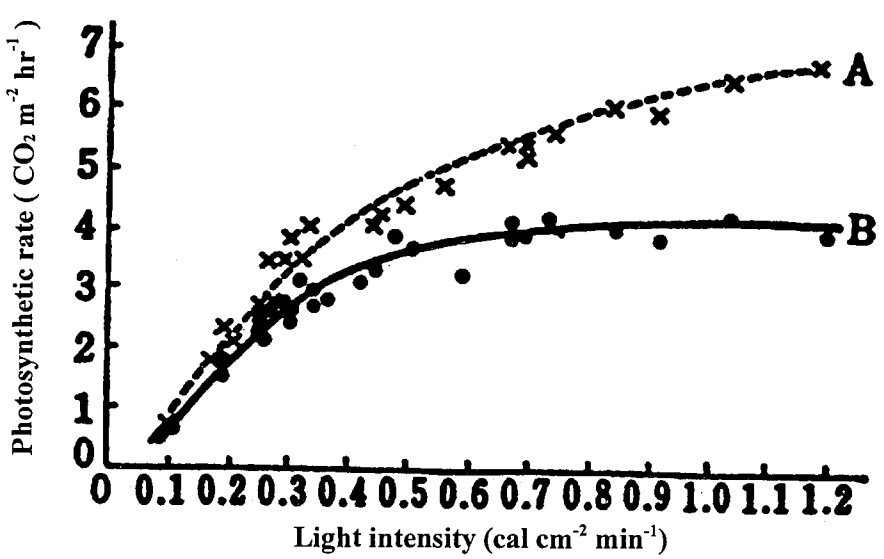


Fig. 9. The light-photosynthetic curves of two rice communities with different inclined leaf angle. (adapted from Tanaka, 1972)

A: Smaller leaf angle community. B: Larger leaf angle community

射，而照射到下層葉片的是弱光。另一方面 A 群落因上層的葉受到斜光照射，葉面的光強度雖比 B 弱。又因葉片直立，則光照射通過最上層的葉與葉之間的空隙，能進到群落的深部，上下層之間的受光量差異比 B 小。即葉片的受光量均一。

至於兩群落的光合作用量，因 B 的上層葉受到強光易引起光飽和。一旦進入光飽和，超過光飽和點的光能則無作用。下層葉只受到極弱光，則光合作用量就變小。A 的情況，葉受到的光強適當。因光飽和所浪費的光能很少，由於光不足而光合作用受到抑制的情況亦很少。

各層的葉所進行的光合作用結果，葉層全體的光合作用量，如圖九所示，與葉片彎曲的 B 相比，葉片直立的 A 較多。雖是葉的量與質相同，因葉的傾斜角不同，則光能的利用效率亦相異。葉的傾斜角度大致由於稻的品種所左右，似乎亦是由遺傳因子所控制。但是，即使同樣品種，還會因生育期的環境條件，其傾斜角度會發生變化。

如上述強調葉片近於直立狀態有利於光能的利用效率。但是，蔡（1990）指出，臺北地區二期作之秈稻品種嘉農秈 11 號，抽穗後之穀粒充實期葉片傾斜角度較一期作的同品種，或粳稻臺農 67 號大，近於水平，嘉農秈 11 號二期作之穀粒充實率反而較高。這可能是二期作嘉農秈 11 號營養生長期遇到高溫（平均 28.5℃）高日射量（340.7 cal · cm^{-2} · day^{-1}）葉片易於老化，至抽穗後之穀粒充實期下層葉片大部份枯萎，只剩上層一、二葉片，其空中配置較疏，間隙亦大，群落內互相遮蔭的狀況很少，近於水平角度的受光能率較大，傾斜角度小的反而受光能率較小，加以低日射量（180.3 cal · cm^{-2} · day^{-1}），亦就不會如上述之因光飽和而浪費大量的光能。則有利於提高光能的利用效率，穀粒充實良好，其充實粒百分率增大乃必然的現象。

2)葉片短，葉片間互相遮蔭較小，吸光係數會減低，則可改善受光態勢，提高受光態率，有利於穀粒充實率的提高。據松島（1975）的研究報告，水稻上層的劍葉至第三葉的葉長和愈小的，其穀粒充實率愈高，呈現高的負相關，並指出理想稻的條件是上位 2～3 葉短，厚又直立的植株。

3）勿密集插挾，立體的空間才有適當的間隙，群落的葉片才能作妥當的分佈。即有利於提高受光能率，同時通風通氣亦良好，可降低病蟲害。此 3 種方法，可從施肥、栽培及育種著手，育成葉片近於直立，又短等理想株型的水稻品種，亦育成光合作用能力高的品種，並配合合理的施肥與栽培方法。改變葉片的傾斜角度與大小，則可改善群落的受光態勢，增進受光能率，提高光能的利用率。

2. 水稻各生育期遮光對其各器官乾物重之影響

蔡等（1984）繼上述之遮光試驗，觀察水稻各生育期遮光對其各器官乾物重之影響，即二期作臺農 67 號水稻於不同生育期接受 10 天 80%的遮光處理後，各植株部位乾物重的經時變化資料列於表 1，於遮光處理結束時，葉片與桿（含葉鞘）之乾重均明顯低於對照組，但隨稻之發育，此項差距可能逐漸縮小。移植後 70 天（約相當於抽穗）之結果顯示，未經處理之水稻每株桿重爲 20.0g，51-60 天遮光者爲 18.7g，61-70 天（孕穗）處理者爲 12.9g，僅及對照組之 65%。嘉農秈 11 號之表現相似，孕穗時行遮光處理，至抽穗時桿部乾重爲對照之 75%（資料未列出）。

表 1 之資料，同時顯示抽穗以後桿部乾物重降低的程度以對照組最高，表示有多量的乾物質轉移至穗部，以供應穀粒充實的需要，而各生育期遮光處理或使乾物質生產不足，或使穎花發育不良，二期作

移植初期，及抽穗前（10 天）後（5～15 天）之遮光處理，致使 sink-source 之關係不良，導致穗部器官的乾物重量降低，如前述之敏感期（減數分裂期、乳熟及糊熟期）遮光處理致使產量降低在此得到證明。同時亦可認爲日射量的不足會導致乾物質生產的不良，終致產量降低。

Table 1. Influence of shading at various growth periods on the dry weight (g hill^{-1}) of different plant fractions of developing rice plants (Tainung 67; 2nd crop,1979). (Tsai *et al.*,1984)

Plant Fraction	Time of Treatment (Days after transplanting)	Days after Transplanting					
		50	60	70	80	90	100
Leaf blade	CK	11.8	10.5	8.5	8.0	6.4	4.0
	21-30	10.4	9.2	7.9	7.1	4.6	4.6
	31-40	9.9	8.1	6.8	5.9	4.1	3.4
	41-50	8.1	8.0	7.6	6.6	4.9	3.5
	51-60		8.5	9.1	7.7	5.5	5.6
	61-70			7.0	6.6	4.6	3.3
	71-80				5.7	3.7	3.6
	81-90					4.3	4.0
Culm + Leaf sheath	CK	11.9	18.2	20.0	20.3	13.6	7.9
	21-30	7.9	11.3	16.4	18.7	14.2	8.5
	31-40	8.4	12.8	17.1	18.2	13.4	9.1
	41-50	7.8	14.5	18.8	18.0	13.3	7.7
	51-60		12.1	18.7	17.6	14.5	8.3
	61-70			12.9	15.5	11.1	10.1
	71-80				16.1	10.8	11.3
	81-90					12.6	9.5
Panicle	CK			6.2	11.7	21.2	26.6
	21-30			-	3.8	10.5	21.5
	31-40			2.8	8.8	19.4	25.0
	41-50			4.3	8.7	16.6	24.9
	51-60			5.8	10.1	16.9	25.4
	61-70			5.4	10.4	16.2	22.1
	71-80				11.2	17.7	24.5
	81-90					15.2	21.9

肆、結　　語

作物栽培最大的目的是糧食生產，稻作生產亦不例外。如前述，生物學產量（包括根、莖、葉、果實、種子等）的 90% 以上，是在光合作用過程中形成的初級合成產物，則產量之形成與光合作用乃密不可分的關係。因此，產量的成立過程中，光合作用與乾物質生產爲決定產量多寡的重要因素。太陽光是植物進行光合作用的唯一能源，則本章探討的重點是光環境（太陽光或自然光）對此兩者（光合作用、乾

物質生產）的影響。內容大致分成兩大部份：1.光強度、光質對光合作用及乾物質生產之影響。2.光環境（受光態勢、遮光）對乾物質生產之影響。第 1 部份較爲理論性，不易與產量過程作直接關連性之解釋或應用，第 2 部份與稻作生產，較易應用於提高產量措施，如受光態勢即株型影響群落之受光能率，這可提供育種專家育成理想株型之優良品種的指標。另由遮光試驗的報告，可瞭解水稻生育過程那一段生育期（如減數分裂期、乳熟及糊熟期等）最需要日射量，否則不利於光合作用與乾物質生產，產量則不易提昇，這些現象能供給稻作生產栽培、施肥、灌排水等管理及人工照明設施之參考依據。

伍、引用文獻

戶塚績. 1972. 氣孔の開閉運動. “植物生理學講座 5. 物質の交換と輸送” 朝倉書店. 東京. 90-111.

內田直次、和田義春、村田吉男. 1982. 作物の葉における光合成機能の發達と哀退に關する研究. 第 2 報. イ　葉の老化過程に及ぼす窒素欠乏の影響. 日作紀 51: 577-583.

田中孝幸. 1972. 水稻の光－同化曲線に關する作物學的研究——特に受光態勢制御との關係——. 農技研究報告. 1-100.

石原邦、齊騰邦行. 1987. 湛水狀態の水田に生育する水稻の個葉光合成速度の日變化に影響する要因について. 日作紀 56: 8-17.

佐騰庚、金鐘萬. 1980. 水稻個体群における環境と個葉の生產. 消費活動との關係. 第 1 報. 圃場における個葉の光合成と暗呼吸. 日作紀 49: 243-250.

松島省三. 1972. “稻作の理論と技術” 養賢堂. 東京.

松島省三. 1975. “稻作の改善と技術” 養賢堂. 東京.

松島省三、田中孝幸、星野孝文. 1960. 水稻收量の成立原理とその應用に關する作物學的研究. 第 68 報. 稻の姿勢と同化能率（1）. 日作紀 33: 44-48.

原城隆 西川廣榮. 1976. 水稻苗生育の光質反應に關する研究. 第 1 報. 著色ィ下の稚苗生育と育苗條件によるその可變性. 日作紀 45: 409-415.

高橋成人. 1964. 稻における光成形反應－生長初期における葉の生長について. 東北大農研彙報. 15: 185-197.

黑田昭太郎. 1971. 光の強さと光合成. “作物の光合成と物質生產” 養賢堂. 東京. 34-39.

稻田勝美. 1978. 作物の光合成に對する遠赤光の增進效果. 日作紀 47(別 1): 239-240.

蔡金川. 1978. 水稻生育各期溫度及遮光對產量及其構成因素之影響. 科學農業. 26: 194-201.

蔡金川、沈美珍、陳建山、劉大江. 1984. 日射量對水稻抽穗期 營養要素濃度 乾物質生產與產量的影響. 臺灣省農業試驗所特刊第 16 號. 83-98.

蔡金川. 1990. 臺灣における水稻育種のための生態學的研究. 學位論文. 東京大學.

Akita, S., Y. Murata and A. Miyasaka. 1968. On light-photosynthesis curves of rice leaves. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 37: 680-684.

Dale, J. E. 1961. Investigations into the stomatal physiology of upland cotton. I. The effects of hour of day, solar radiation, temperature and leaf water-content on stomatal behavior. Ann. Bot. 25: 39-52.

Horie, T. 1978. Studies on photosynthesis and primary production of rice plants in

relation to meteorogical environments. I. Gaseous diffusive resistances, photosynthesis and transpiration in the leaves as influenced by radiation intensity and wind speed. J. Agric. Meteor. 34: 125-136.

Inada, K. 1978. Photosynthetic enhancement spectra in higher plants. Plant & Cell Physiol. 19: 1007-1017.

McCree, K. J. 1971. Significance of enhancement for calculations based on the action spectrum for photosynthesis. Plant Physiol. 49: 704-706.

Monsi, M. und T. Saeki. 1953. Uber den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Japan. J. Bot. 14: 22-52.

Totsuka, T. 1963. Theoretical analysis of the relationships between water supply and dry-matter production of plant communities J. Fac. Sci. Tokoy Univ. III B8: 341-375.

Environment and Rice Production
Chapter 4 The Effect of Light Environment on Rice Production
53 - 67, 1999

Chapter 4 The Effect of Light Environment on Rice Production

Jin-Chuan Tsai
Department of Agricultural Engineering, Taiwan Agricultural Research Institute,
Taichung Hsien, Taiwan 41301, ROC

ABSTRACT

This chapter reviews two parts. The first part discusses the effect of light intensity and light quality on photosynthesis and physiological characteristics in rice plants. The relationship between light intensity and photosynthesis is hyperbolic. The stomatal resistance decreases in an exponential function with increasing light intensity. The photosynthetic rate of rice plants shows the Emerson effect. It indicates that the combination of photosystem I (> 685nm) and photosystem II (< 685nm) makes higher photosynthetic rate than the single system. The second part discusses about the light reception of rice population. The ideal plant type of rice variety has the small leaf angle and the short leaf with lower light extinction coefficient. It appears that this type of rice plant has more light intensity among the varietal community. The period of shading is found to be critical to the decrease of dry matter production and yield. The first critical period is at the meiosis stage and the second is at the milky and dough stage.

Key words: Dry matter production, Light intensity, Photosynthetic rate, Plant type, Shading, Yield.

環境與稻作生產
第五章　臺灣地區農業氣象災害與稻作生產
69 - 85, 1999

第五章　臺灣地區農業氣象災害與稻作生產

申　　雍
國立中興大學土壤環境科學系

摘要 ---------- 70
壹、前言 ---------- 70
貳、風害及其防護措施 ---------- 71
參、雨害及其防護措施 ---------- 79
肆、旱害及其防護措施 ---------- 79
伍、寒害及其防護措施 ---------- 81
陸、結語 ---------- 82
柒、引用文獻 ---------- 83
英文摘要(ABSTRACT)---------- 85

第五章 臺灣地區農業氣象災害與稻作生產

申 雍
國立中興大學土壤環境科學系

摘 要

臺灣地區稻作生產中常發生的農業氣象災害有風害、雨害、旱害、及寒害等四種，近二十年中累積損失金額超過一百億元。惟受季風方向與地形的影響，臺灣各地區罹受此四種災害的機率並不完全相同，具有顯著的地域性及季節性差異。易遭受風害的區域有臺北、桃園、臺中、彰化、雲林、嘉義、高雄、宜蘭等地區；易遭受雨害的區域有彰化、雲林、嘉義、宜蘭等地區；易遭受旱害的區域有苗栗、雲林、宜蘭、臺東等地區；易遭受寒害的區域有臺中、雲林、宜蘭等地區。由於耕地面積有限，各地稻作栽培期間的選擇常無法顧及氣候上的安全性，因此需開發各式保護措施，改變農田局地微氣候環境，減少異常天氣對作物之影響程度。在各種有關稻作生產農業氣象災害的防護措施中，尤應加強有關防風林帶的規劃和設置，以及有關水田土壤滲漏速度之改良等長期性防護措施的研究與推廣工作，因爲這些措施不僅可提升水稻田的「生產性機能」，也可增加水稻田在「生態性機能」和「生活性機能」兩方面的貢獻。

關鍵詞：颱風、鹽風、焚風、梅雨、豪雨、乾旱、低溫、水稻、防護措施。

壹、前言

臺灣地處亞洲大陸與太平洋交接之低緯地帶，季風氣候特徵明顯，且有雪山山脈、中央山脈、阿里山山脈、東部海岸山脈等高大山系由北至南縱亙於島之中央，由於山系走向與盛行季風風向斜交，不僅形成多種氣候類型，且極易發生農業氣象災害。冬季受蒙古冷高壓影響，形成東北季風型氣候，強烈的東北風易使中北部沿海地區的水稻罹受風害，寒潮暴發時則易遭受寒害。春夏之交受滯留鋒徘徊影響，造成陰雨綿綿的梅雨氣候，使得各地水稻易遭受雨害。夏秋季節則有颱風不定期之侵襲，強風豪雨摧殘之下，水稻生產亦大受影響。西南部平原冬半年又有較長之旱季，常使沿海地區稻作產生旱害。因此臺灣地區雖具有高溫多雨的氣候特徵，非常適合稻作之生產，但是受各種異常天氣如颱風、東北季風、梅雨、乾旱、寒潮等之影響，農業氣象災害頻繁損失頗巨，惟受地形及地理位置的影響，各地罹受各種災害的機率並不相同，具有顯著的地域性及季節性差異。

臺灣地區農作常見的氣象災害可分爲風害、雨害、旱害、及寒害等四種(郭，1980；楊，1995)。依據臺灣農業年報自 1978 至 1997 二十年間有關農業氣象災害的統

計記錄(表 1、2、3、4)，風害對稻作栽培所造成的損失最爲嚴重，歷年總損失達 83 億元；其次爲雨害，歷年總損失約 24 億元；旱害造成之總損失約 3 億元，寒害所造成的總損失約 1 億元。由於各地區種植水稻的期作與面積不一，因此在推論各地遭受此四種農業氣象災害的機率時，以受災面積佔各地區全部種植面積的比例較僅依受災面積更爲合理。若風害和雨害依受災面積超過全部種植面積之 2%，旱害和寒害依受災面積超過全部種植面積之 0.5%進行區分，則可知易遭受風害的區域有臺北、桃園、臺中、彰化、雲林、嘉義、高雄、宜蘭等地區；易遭受雨害的區域有彰化、雲林、嘉義、宜蘭等地區；易遭受旱害的區域有苗栗、雲林、宜蘭、臺東等地區；易遭受寒害的區域有臺中、雲林、宜蘭等地區。不同年期間稻作生產遭受災害的受損比例變異大，應與災害的強度和發生的時期有關。但是，若由發生頻度最高，影響地區最廣的風害觀之，受害稻作面積佔全部稻作面積的比例，在臺灣西半部地區似乎有逐年下降的趨勢，在東半部卻沒有明顯下降的趨勢，此可能與近年西半部沿海地區水稻種植面積逐漸減少，轉爲養殖漁業有關。

臺灣地區目前稻作栽培制度種植兩期水稻。一般而言，一期作水稻的生育期間，南部地區爲一月上旬至六月中旬，中部地區爲二月中旬至六月下旬，北部地區爲三月上旬至七月中旬。二期作水稻的生育期間，南部地區爲七月上旬至九月下旬，中部地區爲七月中旬至十月中旬，北部地區爲七月下旬至十一月上旬。曾等(1984)依據 1961-1980 之氣候統計資料，以(1)每旬日絕對最低溫≦10℃之頻率≦10%，(2)每旬日平均風速＞3 ms^{-1} 之頻率≦50%，(3)每旬連續 3 日降雨(每日雨量≧10 mm)≧60 mm 之頻率≦5.5%等三項標準訂定臺灣地區各氣候分區農作的安全栽培期限如圖一。但是，由於耕地面積有限，各地區稻作栽培時期的選擇常無法顧及氣候上的安全性，因此需開發各式保護措施，改變農田局地微氣候環境，以減少異常天氣對作物之影響程度。以下乃分別就臺灣地區稻作遭受各種農業氣象災害的受損情形、敏感時期、受損率與受害徵狀，以及可能的防護措施分別予以說明。

貳、風害及其防護措施

容易導致臺灣地區稻作遭受風害的天氣型態有兩種，一爲冬季強烈的東北季風，一是夏秋季的颱風。東北季風常挾帶海水鹽沫對稻作產生危害，有季節性與地域性，且持續時間長。颱風則爲偶發性，但破壞力大，危害面積廣，並常導致焚風之生成。以下分別將稻作風害區分爲颱風害、鹽風害和焚風害等三類討論。

一、颱風害

颱風侵臺最早始於 4 月下旬，最晚終於 11 月下旬，但以 7、8、9 月間侵臺頻率最高。颱風侵臺期間適逢一期作的收穫期與二期作的生育全期，因此水稻受颱風爲害的機會很大。由於地形之影響，不同侵襲路徑的颱風對各地水稻爲害的程度也有差異。依據八十年來侵臺颱風記錄，中央氣象局將侵襲臺灣之颱風路徑分爲六大類(圖二)。郭(1980)指出第一類路徑的颱風使北部與東北部的稻作遭受雨害，若颱風發生於九、十月間，因受東北季風增強之影響，雨害最爲嚴重。第二類之颱風對登陸之東部地區帶來強風，但西部平原受中央山脈之屏障，風害並不嚴重；在登陸前雨量集中於東部、東北部和北部，颱風中心過山後，雨量則集中於西南部。第三類颱風在臺東、屏東、高雄等地產生強風，降雨則集中於東部、宜蘭和臺北等地。第四類颱風主要對東部地區產生風害與雨害。第五、六類颱風則在南部地區產生風害和雨害。因此，臺灣地區栽培水稻以東

Table 1. Damaged area, percent of damaged to cultivated field and total loss of paddy rice by wind (Typhoon, salt-spray and Foehn) in Taiwan from 1978 to 1997.

Prefecture	1978-1982			1983-1987			1988-1992			1993-1997		
	Area (ha)	Ratio (%)	Loss (M NT$)	Area (ha)	Ratio (%)	Loss (M NT$)	Area (ha)	Ratio (%)	Loss (M NT$)	Area (ha)	Ratio (%)	Loss (M NT$)
Taipei	10251	4.3	48.5	725	0.3	11.4	1242	0.6	10.7	759	0.4	17.5
Taoyuan	12585	5.1	177.7	2694	1.2	62.9	2	0.0	0.2	3196	1.5	37.7
Hsinchu	447	0.2	8.8	71	0.0	1.7	117	0.1	4.8	172	0.1	9.8
Miaoli	339	0.2	7.1	871	0.5	16.9	1024	0.5	52.3	1353	0.8	44.8
Taichung	142	0.0	4.0	24495	7.9	174.9	11900	3.7	282.3	2142	0.7	61.7
Nantou	1018	0.3	23.6	791	0.3	11.2	361	0.1	6.8	237	0.1	5.4
Changhwa	10576	2.9	117.7	44156	12.2	1292.3	29410	8.3	364.0	18875	5.6	467.7
Yunlin	14612	3.3	147.7	38735	8.8	769.9	17758	4.1	250.6	12622	2.9	97.8
Chiayi	10282	3.0	59.0	14301	4.1	219.9	17364	4.5	265.2	5920	1.5	82.6
Tainan	28452	5.4	164.4	21399	4.1	255.3	19829	3.7	219.3	11176	2.2	160.7
Kaohsiung	22966	7.7	158.4	3765	1.3	7.4	11711	4.0	96.0	7917	2.9	103.3
Pingtung	38621	9.3	243.7	7916	2.0	61.5	11769	3.0	265.0	4937	1.3	50.0
Yilan	21726	14.8	281.8	1843	1.2	23.0	9753	6.9	86.2	9736	7.0	428.5
Hwalien	1610	0.7	20.5	3249	1.5	45.5	4557	2.1	129.1	6097	2.8	209.0
Taitung	2650	1.1	19.5	3032	1.2	31.0	1607	0.7	36.3	1136	0.5	28.4
Total	176277	3.9	1482.5	168043	3.8	2985.1	138404	3.1	2068.9	86275	2.0	1805.0

Table 2. Damaged area, percent of damaged to cultivated field and total loss of paddy rice by rain (Mei-Yu and storm) in Taiwan from 1978 to 1997.

Prefecture	1978-1982			1983-1987			1988-1992			1993-1997		
	Area (ha)	Ratio (%)	Loss (M NT$)	Area (ha)	Ratio (%)	Loss (M NT$)	Area (ha)	Ratio (%)	Loss (M NT$)	Area (ha)	Ratio (%)	Loss (M NT$)
Taipei	1436	0.6	8.5	1560	0.7	25.4	82	0.0	2.3	0	0.0	0.0
Taoyuan	243	0.1	12.9	5	0.0	0.2	1064	0.5	10.2	4	0.0	0.1
Hsinchu	1030	0.5	22.8	447	0.3	19.0	320	0.2	15.2	42	0.0	1.3
Miaoli	712	0.4	8.6	0	0.0	0.0	20	0.0	1.3	337	0.2	23.4
Taichung	793	0.3	1.9	31	0.0	2.4	2538	0.8	44.9	1734	0.6	16.8
Nantou	597	0.2	11.6	266	0.1	18.6	5976	1.9	118.1	19	0.0	0.4
Changhwa	8073	2.2	52.9	26	0.0	0.3	21294	6.0	231.1	2166	0.6	32.7
Yunlin	13128	3.0	45.7	19750	4.5	193.9	30101	6.9	379.3	4665	1.1	42.3
Chiayi	7584	2.2	33.8	3552	1.0	31.4	14900	3.8	209.8	2571	0.6	38.3
Tainan	6147	1.2	42.9	539	0.1	10.3	5589	1.1	70.6	2778	0.5	36.7
Kaohsiung	9377	3.1	89.5	5980	2.1	75.0	2140	0.7	4.6	2456	0.9	9.2
Pingtung	5486	1.3	70.7	4838	1.2	59.6	1128	0.3	4.4	240	0.1	0.4
Yilan	1801	1.2	7.5	5920	4.0	60.8	9249	6.5	205.9	525	0.4	11.9
Hwalien	15	0.0	0.3	718	0.3	8.9	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0
Taitung	0	0.0	0.0	4	0.0	0.2	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0
Total	56422	1.2	409.6	43636	1.0	506.2	94401	2.1	1297.8	17537	0.4	213.6

Table 3. Damaged area, percent of damaged to cultivated field and total loss of paddy rice by drought in Taiwan from 1978 to 1997.

Prefecture	1978-1982			1983-1987			1988-1992			1993-1997		
	Area (ha)	Ratio (%)	Loss (M NT$)	Area (ha)	Ratio (%)	Loss (M NT$)	Area (ha)	Ratio (%)	Loss (M NT$)	Area (ha)	Ratio (%)	Loss (M NT$)
Taipei	0	0.0	0.0	297	0.1	1.8	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0
Taoyuan	625	0.3	20.8	100	0.0	1.4	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0
Hsinchu	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	14	0.0	0.4
Miaoli	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	6	0.0	0.2	2923	1.6	41.2
Taichung	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	349	0.1	9.9
Nantou	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0
Changhwa	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0
Yunlin	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	2311	0.5	35.5	0	0.0	0.0
Chiayi	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	662	0.2	15.9	0	0.0	0.0
Tainan	1117	0.2	30.1	0	0.0	0.0	2239	0.4	32.1	0	0.0	0.0
Kaohsiung	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0
Pingtung	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0
Yilan	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	1073	0.8	26.0	0	0.0	0.0
Hwalien	80	0.0	3.0	9	0.0	0.1	0	0.0	0.0	80	0.0	2.1
Taitung	2406	1.0	66.6	0	0.0	0.0	291	0.1	8.1	0	0.0	0.0
Total	4228	0.1	120.4	406	0.0	3.4	6582	0.1	117.8	3366	0.1	53.7

Table 4. Damaged area, percent of damaged to cultivated field and total loss of paddy rice by cold temperature in Taiwan from 1978 to 1997.

Prefecture	1978-1982			1983-1987			1988-1992			1993-1997		
	Area (ha)	Ratio (%)	Loss (M NT$)	Area (ha)	Ratio (%)	Loss (M NT$)	Area (ha)	Ratio (%)	Loss (M NT$)	Area (ha)	Ratio (%)	Loss (M NT$)
Taipei	0	0.0	0.0	157	0.1	3.0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0
Taoyuan	0	0.0	0.0	58	0.0	1.6	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0
Hsinchu	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0
Miaoli	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0
Taichung	0	0.0	0.0	2300	0.7	22.5	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0
Nantou	0	0.0	0.0	86	0.0	0.5	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0
Changhwa	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0
Yunlin	0	0.0	0.0	7014	1.6	12.4	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0
Chiayi	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0
Tainan	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0
Kaohsiung	0	0.0	0.0	46	0.0	0.6	0	0.0	0.0	411	0.1	17.0
Pingtung	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	86	0.0	0.3
Yilan	0	0.0	0.0	2170	1.5	9.7	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0
Hwalien	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0
Taitung	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	536	0.2	8.4
Total	0	0.0	0.0	11831	0.3	50.2	0	0.0	0.0	1033	0.0	25.7

Climatic Zone	Jan			Feb			Mar			Apr			May			Jun			Jul			Aug			Sep			Oct			Nov			Dec		
	F	S	T	F	S	T	F	S	T	F	S	T	F	S	T	F	S	T	F	S	T	F	S	T	F	S	T	F	S	T	F	S	T	F	S	T
I							◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎															
II(N end)									◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎									
II(S end)								◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎			◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎								
III(Inland)								◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎			◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	
III(Sea shore)																			◎	◎		◎														
IV								◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎			◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎		
V(N end)						◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎			◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	
V(S end)	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎			◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎
VI										◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎			◎		◎	◎	◎										
VII(N end)	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎		◎	◎	◎		◎	◎	◎
VII(S end)		◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎		◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎								

Figure 1. Safety cultivation period for various agroclimatic zone in Taiwan. (Adapted from Tseng, *et al.*, 1984)

Note 1: Letters F, S and T represent first, second and third 10 days of each month, respectively.

Note 2: Climatic zone I: north eastern region, II: north western region, III: Taichung - Changhwa region, IV: Yunlin - Chiayi region, V: south western region, VI: southern region, VII: east shore region.

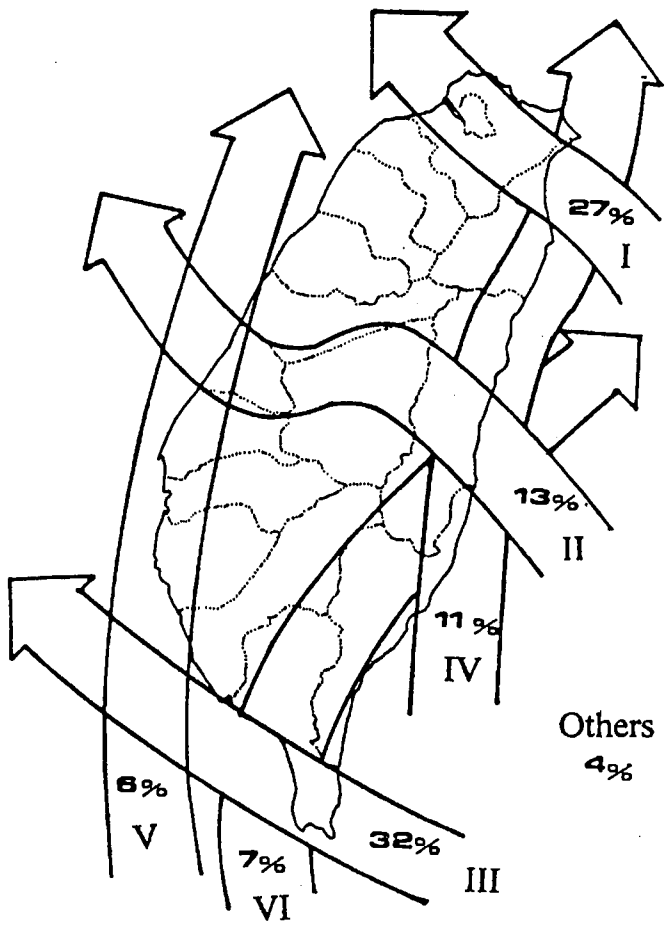


Figure 2. Probabilities of typhoon passing through Taiwan from the six major pathways. (Adapted from Kuo, 1980).

北角之宜蘭沿海的頭城、狀圍、五結等地及屏東縣南端沿海的枋寮、枋山、恒春等地區歷年受害頻率最高。

颱風對稻作的危害程度與風速和所挾帶的豪雨量成正比，造成災害的原因分別有因排水不及使稻株浸水或淹沒、遭洪水沖刷流失或被土石埋沒、因強風使穎花或稻穗脫落或稻株倒伏折斷、以及沿海地區因海水倒灌所產生之災害等。此外，稻株於強風中因激烈之搖擺與磨擦作用可導致葉片受損，以致白葉枯病、稻熱病等病原菌易於侵入發生二次危害(李，1995；真木，1995)。當風速達 20-25 ms^{-1} 時稻作減收 10%，達 25-30 ms^{-1} 時減收 15%，達 30-40 ms^{-1} 時減收 20%(汪，1974)。

二、鹽風害

Boyce(1954)指出當風速高於 5.5 m s^{-1}，海風中即可挾帶大量鹽沫。臺灣冬季期間之東北季風因與全球大氣環流之東北信風同向，故風力特別大，每年自 10 月至翌年 3 月間，北桃沿海地區的平均風速多在

8 m s^{-1} 以上，最高風速可達 17 m s^{-1} 以上(郭，1978)，加上所夾帶的海水鹽沫合併造成鹽風害，可嚴重爲害到沿海地區的二期稻作。北桃沿海地區因與東北季風呈正交，是臺灣西部沿海地區空氣中所含鹽沫量最高者，鹽沫主要沉降於海邊 350 m 內，但細微滴可隨風深入內陸(陳，1984)。鹽風害主要爲害由桃園至雲林間之臺灣西北部及西部沿海地區(郭，1991)。

鹽風害可導致葉片破損、穀粒變黑、株高受抑制，且造成水稻成熟期延遲、稔實率降低、每穗粒數降低與千粒重減少等現象，進而影響水稻產量(林等，1994；謝等，1996)，在米質方面則導致碾米品質及米粒中直鍊澱粉含量、粗蛋白質含量和膠體展延性的降低(林及張，1995)。陳及鄭(1993)指出北桃沿海地區木麻黃防風林受颱風損毀後，颱風及東北季風導致大量鹽沫隨風侵入造成稻作減產。謝等(1996)指出中部濱海地區二期作受東北季風帶來之含鹽冷風影響，使抽穗期的水稻無法正常受孕而成空粒，或充實不完全，導致產量降低。

三、焚風害

郭及楊(1982)指出侵臺颱風在臺灣地區誘發焚風之頻率高達七成。當颱風中心通過臺灣南部陸地或南方及西南方海面時，能在中央山脈西側如淡水、新竹、臺中、日月潭、臺南、永康等地誘發焚風，當颱風中心通過臺灣中部、北部、東北部陸地或東方及東北方海面時，能在新港、大武、臺東、花蓮、宜蘭等地誘發焚風。由焚風所導致的溫度昇高多在 5℃以內，最高可達 11.7℃；相對濕度降低多在 25% 以內，最低可達 49%；持續時間多在 6 小時以內，但亦有長達 16 小時者。

焚風發生時，因氣溫升高，濕度降低，導致葉片蒸發作用旺盛，水分損失過多，根部吸水不及，致穗葉枯萎。由於水稻在營養生長期間，尤其是生長初期，因水稻多處於湛水狀態，因此焚風影響較小(李，1995)；但若焚風發生於水稻的抽穗、開花期間，將導致稔實率降低，嚴重影響產量(真木，1995)；若發生在成熟後期，將使穀粒外表變黑並降低飽滿度。以民國七十年六月十三日艾克颱風在宜蘭地區誘發焚風爲例(農業氣象旬報，1981)，因正值當地一期作水稻之孕穗至抽穗期，僅 5-6 小時的乾熱風，使得數千公頃的稻田發生白穗無法收穫，損失近億元(臺灣農業年報，1981)。

爲防護風害必須設置防風措施，於桃園和彰化沿海的防風、防鹽效果試驗指出防風林的防護效果約可達 5H，距離木麻黃防風林在 100 m 內可增收精穀 45%，在 50 m 內可增收精穀 62%，米質也顯著提高(林等，1994；Chang, 1987)。臺灣沿海地區的防風設施以種植防風林最普遍，西北部以木麻黃、竹林(不耐鹽風害)爲主，南部以木麻黃最多，其次爲黃槿、相思樹和大葉合歡等(黃及楊，1987)，近年則認爲檉柳的防風防鹽效果不錯(周，1999)。防風林帶的寬度最好能有 1 km 深，最窄也應有 20-30 m(真木，1995)。江及李(1985)指出 10 行木麻黃(行株距 3/7 H)的防風林帶是最經濟有效的海岸防風林的佈置方式。防風林不僅可降低風速使葉片蒸散減少，且因有林木的蒸散作用可加濕並降低氣溫，因此亦可相當程度的減輕焚風傷害(真木，1995；Rosenberg *et al.*, 1983)。防風林易有遭受颱風損害、遮陰、降低土地利用率、林帶更新等問題，若改用化纖防風網，不僅架設方便，且可架設於田埂上不會佔用土地，也不需等待防風林之長成，但防風網防鹽與降低焚風傷害的效果不如防風林。在無鹽害之虞的嘉義內陸平原地區，曾等(1984)利用防風網減緩強勁的冬季季風對一期作水稻的傷害，除可降低風速外，也可增加水稻植叢內的溫度，可以加速株高生長、提早抽穗、增加穗數及產量。

除採用防風林或防風網等防風措施外，可以選擇具有短稈、粗稈、葉面積小等特徵之抗風性強的品種，但其單位面積生產力通常不及一般品種。密植、多氮會使水稻徒長不耐風，多施鉀肥、矽酸肥料可加強稻稈的機械強度增加抗風性(Yoshida, 1981)。颱風或豪雨後，將倒伏或傾斜的稻株捆成一束避免泡水，可減少穗上發芽之損害。北桃地區第二期作應改種生育日數較短的早熟稻，如臺粳 1 號及高雄 142 號，以減少東北季風所引起之鹽風害(林等，1994)。利用清水於一日內洗去稻株上之鹽沫，亦可減輕鹽風傷害(真木，1995)，但可能並不符合經濟效益。爲預防焚風傷害也可於田間適度灌水，以降低氣溫並提高空氣濕度。

參、雨害及其防護措施

易導致水稻發生雨害的降雨類型可分爲(1)東北季風雨：九月下旬起，東北季風逐漸增強，臺灣地區東北部爲迎風面，因地形抬升作用造成霪雨，主要危害東北部與北部地區。(2)鋒面雨：臺灣地區由五月中旬起至六月中旬止的梅雨期間，位於太平洋副熱帶高壓北緣的滯留鋒面，常爲臺灣地區帶來持續性或間歇性的降雨，全臺灣地區水稻均可能受害。(3)對流雨：夏季地面受熱產生旺盛的對流作用，配合由西南或東南季風所引入之高溫多溼的海洋性氣團，產生降雨強度大之對流雨，主要危害西南部地區。(4)颱風雨：由颱風所引入之豪雨，對臺灣各地危害程度依颱風路徑而異，已述於颱風害一節中。

稻作遭受的雨害包括如開花期影響授粉及稔實、穎花遭受雨打受損、大雨後排水不及以致禾苗淹沒、以及成熟期連續陰雨導致稻穗發芽，病害發生等。雨害發生頻率亦與地區的排水能力有關，如地勢高或排水良好，可於短期內排洩積水，則受害機會少；反之如地勢低窪，縱然降雨少，亦可能因雨水匯集而受災；在河溪中下游沿岸，或山坡地附近之農田，則可能遭洪水沖毀或土石埋沒。

稻作雨害的受害程度與降雨時間和雨量有密切關係。梅雨期間的間歇性豪雨常可使水稻倒伏發芽，因此臺南、嘉義地區一期作水稻產量與梅雨期間的雨量呈顯著負相關(楊，1980)。淹水對水稻生育之影響則隨水溫、水質、淹水高度而有不同，一般而言，水溫越高、水質越濁、淹水高度越深者爲害越大。在各生育期淹水爲害程度列於表 5。由表可知淹水時期以孕穗期爲害最嚴重。

在雨害防制方面，除應繼續加強現有各式治山防洪的措施外，尤應妥善規劃農田之灌排水系統，並保持排水道的暢通，目前之灌排水系統多合而爲一，在平日雖無大礙，但當大雨發生時，位於灌排系統中下游之農田中的水多無法順利排出。吳等(1976)改善排水不良之低濕地區的排水系統，栽培矮性品種(高雄 140 號)並改進施肥技術後，產量可提高約 50%。梅雨期間陰雨綿綿，日照減少甚多，需減少氮肥之施用量，以免因徒長使稻株軟弱而倒伏。雨後並應適時實施葉稻熱病、白葉枯病等之預防性施藥。

肆、旱害及其防護措施

臺灣地區平原部份年雨量多超過 1500 mm，山地年雨量則多達 4000 mm 以上；年蒸發量南部地區約在 2000 mm 以下，北部地區多在 1500 mm 以下(戚，1988)，因此臺灣地區之稻作栽培理論上不易發生旱害。但是由於橫亙全島南北高大山系之阻擋，東北季風中所含的水氣幾乎全部落於東北部與北部，翻山後的氣流水氣減少，加上下沉增溫作用，使西南部地區在冬春季有長達半年的乾季；不僅如此，夏季期間因受太平洋副熱帶高壓下沉氣流之影響，降雨機會亦少，因而臺灣西

南部地區的稻作栽培主要依靠水庫存蓄梅雨和颱風所帶來之降水。若五、六月間之梅雨鋒面因太平洋副熱帶高壓之發展而提早北移，以致梅雨減少，將影響二期作稻田之整地與插秧。夏秋間颱風減少，將導致二期作水稻在抽穗至成熟期間，發生缺水造成旱害，並間接影響翌年一期作稻田之整地與插秧。通常上述任一種因素所造成的短期乾旱，對稻作的影響小，但是若兩種因素同時發生，則乾旱時間增長。沿海地區因處於灌溉系統末端，且蒸發散量大，極易發生旱害。以民國八十二年爲例，五、六月間梅雨量較平年爲少，七至九月間又無颱風帶來大量雨水(農業氣象旬報，1993)，因此十月間新竹、苗栗、臺中沿海地區二期稻作發生嚴重旱害，受害面積達二千公頃，損失金額超過五千萬元(臺灣農業年報，1993)。

Table 5. Percent damage of paddy rice by various conditions of flooding. (Adapted from Wang, 1974; and Hayakawa,1991)

Stage	Condition	Number of Days Flooded			
		1-2	3-4	5-7	>7
Transplanting	CW/tip flooded	—	—	5	20
Tillering	CW/tip flooded	10	20	30	35
	MW/tip exposed	20	50	85	85
Booting	CW/tip exposed	10	30	65	>90
	CW/tip flooded	25	45	80	>90
	MW/tip exposed	20	50	85	>90
	MW/tip flooded	70	80	85	>90
Heading	CW/tip flooded	15	25	50	70
	MW/tip flooded	30	80	90	>90
Ripening	CW/tip flooded	—	15	20	20
	MW/tip flooded	20	20	30	30

Note: CW means clear water, MW means muddy water.

民國五、六十年代間，由於石門、曾文、德基等大型水庫與灌溉系統之興築，解決了水稻的供水問題，僅餘缺乏灌溉設施之中南部沿海地區、北部山坡地及東部沿海地區仍有較多旱害。近年因環保意識提高，不易設置新水庫，舊有之水庫因泥沙瘀塞蓄水量漸減，加以民生和工業用水急速增加，因此中南部地區的旱害問題將日趨嚴重。旱害之發生與降雨、蒸發散量及土壤儲存水分能力有密切之關係，申及黃(1996)曾利用日射量和氣溫推估臺灣西南部地區的潛在蒸發散量，並配合各地土壤中可利用水分和有效降雨量的資料，指出區內發生乾旱的機率以嘉南平原最高，其次爲雲林地區與臺中盆地，彰化地區再次之。

水稻較旱作糧食作物有更高的水分需求，在旱季水稻蒸散量每月約爲 160 mm，在雨季約爲 110 mm (Doorenbos and Pruitt, 1977)，水稻蒸發散量在營養生長期和成熟後期約爲 4 mm day^{-1}，在生殖生長期與成熟前期約爲 6 mm day^{-1} (Robertson, 1975；Yoshida, 1977)，因此極易受到缺水影響。缺水所造成的問題則視缺水時期的長短，以及水稻的生育階段而異。抽穗前缺水可干擾稻穗抽出，開花期缺水將抑制受粉，增加稻穗的不稔率(Cruz and O'Toole, 1984)。缺水若發生於穀粒充實期，將加速葉片老化，影響穀粒充實率及千粒重(Rahman and Yoshida, 1985)。不同

生育期水稻之抗旱性列於表 6，可知稻之每日平均需水量以幼穗形成至出穗期間最多，成熟期次之，分蘗期再次之。故稻田灌水以抽穗期最重要，稍有不足則產量減少(Yang, 1994)。

Table 6. Drought tolerance of paddy rice at different growth stages. (Adapted from Wang, 1974)

Stage	Tolerance
Transplanting	Weak
Tillering	Less Weak
Panicle primodia	Medium
Panicle Initiation	Weak
Booting	Weakest
Heading	Weak
Anthesis	Weak
Milky	Less Weak
Dough	Strong

有關旱害的防護措施，可分爲開源與節流兩方面。在開源方面，除新設水庫外，亦可考慮以埤、水塘、攔河堰等方式截存梅雨和颱風時所帶來之雨水；也可設法提高水田土壤的滲漏速率，平日可增加地下水的補注，旱季時則可抽用地下水進行灌溉。土壤滲漏速度對水稻初期之生長影響不大，但至幼穗形成期後若有適宜之滲漏，可因單位面積之穗數、每穗粒數及稔實率之提高而增加產量(張等，1976)。黃(1982)指出滲漏速率高有利於水稻生產，若滲漏速率大於 1 mm day^{-1} 則稻穀產量可達 5 t ha^{-1} 以上，若滲漏速率小於 1 mmday^{-1} 則稻穀產量偏低且變異大。日本高產稻田每日之滲漏速率約爲 15-20 mm day^{-1} (Yahata, 1976)。在節流方面，可行節水栽培，在成活期、幼穗形成期、抽穗開花期間需保持適度水深，其餘各生育期間則可使用淺水輪灌或不必灌溉(李等，1993；李及陳，1994；李等，1996；久保，1995)，或以水分利用效率較高的早熟品種取代晚熟品種(Matsushima, 1962)。將現有灌溉措施由明溝改爲管線，可以減少輸水路程中的蒸發損失，提高輸水效率。利用防風措施減緩風速，以減少葉片之蒸散消耗，則早已成爲乾旱地區普遍設置的節水措施(Rosenberg *et al.*, 1983)。遮陰、改變植被反射率、使用蒸散抑制劑等也方法也都被用於減緩作物所遭受的水分逆境與熱逆境(Blad and Lemeur, 1979)。

伍、寒害及其防護措施

水稻原爲熱帶植物，因此需有高溫方能生長成熟。水稻生長之適溫依品種、生育期、及地區而異，一般而言，粳稻適溫低於秈稻，生育後期高於生育前期，熱帶地區高於溫帶地區。表 7 爲水稻在不同生育階段的臨界溫度。由表可知在抽穗與開

Table 7. Critical temperatures to paddy rice at different growth stages. (Adapted from Yoshida, 1977)

Stage	Low Temp.(℃)	High Temp.(℃)
Germination	10	45
Seedling emergence and establishment	12-13	35
Rooting	16	35
Leaf elongation	7-12	45
Tillering	9-16	33
Panicle initiation and differentiation	15-20	38
Anthesis	22	35
Ripening	12-18	30

花期間水稻對低溫最爲敏感，若逢低溫則不稔度顯著提高。Satake (1976)亦指出水稻寒害不稔的臨界溫度約爲 20℃。

臺灣地區位於歐亞大陸之東緣，自秋末至翌年初春易受極地冷氣團南下之影響，各地的旬平均氣溫自 12 月中旬起至翌年 3 月上旬均低於 20℃，而中北部地區氣溫明顯較南部地區低。臺灣地區水稻罹受寒害有兩個時期，一爲中南部地區一期水稻的生育初期，由於中南部地區冬季平均溫度較高，一期作水稻播種較早，而強烈寒流入侵時間多在一、二月間，秧苗易遭受寒害。此外，臺中地區因屬盆地地形，冷空氣可沿雪山山脈由盆地東北方流入，而雲嘉南地區因輻射冷卻強烈，夜間低溫下降甚多，也是導致這些地區易遭受寒害的原因之一。另一易受害的時期爲北部地區二期水稻的的抽穗期，中北部地區二期水稻如插秧晚，於九月下旬或十月上旬始抽穗，則易受寒流低溫影響，導致花粉母細胞畸形分裂，形成空穎、結實率降低或充實不良。但是，臺灣北部地區冬季氣溫雖低，卻因東北季風盛行之故，天空雲量較多，地面輻射冷卻弱，所以二期稻作遭受寒害的機率反而較少。因此，臺灣地區水稻寒害多發生於中南部之一期作生育初期。

在寒害預防措施方面，中南部地區一期作育苗期如遇寒流預報，可以利用透明 PE 塑膠布或不織布覆蓋做爲育苗田保溫措施(曾等，1984)，其中透明 PE 塑膠布因透光率高，因此秧苗生長會較以不織布覆蓋者爲快，但日出後因溫室效應之故，覆蓋內的溫度急遽上升，以致影響秧苗生育，因此需於清晨掀開覆蓋兩端使其通風。不織布因具有透氣孔隙，因此不需做通風的措施。此外，也應避免在寒流通過前後插秧，已插秧的田區可以灌水保護，但水深不應超過心葉。在秧苗期亦可少量施用鉀肥以防寒害。至於北部平地二期作安全插秧的晚限不應遲於八月中旬，且應選擇早熟品種；山區海拔高度每增加 100m 需提早 4 日(楊，1979)。在抽穗開花期間如遇寒流來襲，則可以灌入 20℃以上水溫的水(如地下水)15-20 cm 深，以保護低溫所可能導致的不稔。岩切(1991)指出日本北方利用防風措施可防護水稻冷害，但此法通常無法防護臺灣地區水稻遭受之寒害，因爲臺灣地區的寒害多數係由於強烈之輻射冷卻所引起，若使用防風措施則將使原本已相當微弱的風速更加減緩，導致由較高處之暖空氣向下輸送的感熱減少，反而可能造成傷害(真木，1995；申等，1997)。曾等(1984)在嘉義內陸空曠平原地帶進行的防風效能試驗，亦指出僅當北風系統強盛時，才能顯出防風的效果，而防寒的效果並不顯著。

陸、結　語

水稻是臺灣地區主要的糧食作物，栽培面積約佔全部耕地面積的一半。基於對稻米生產的需求，臺灣地區之稻作栽培分爲一、二期作，各期作的栽培時序雖已儘可能避開主要的氣象災害，但因氣象環境多變，因而氣象災害之發生仍時有所聞，所以仍需加強相關防護措施的研發，並將研發的成果予以推廣提供農民採行，以儘量減少損失。

對於臺灣地區常見的四大農業氣象災害而言，依目前天氣預報技術和傳播媒體發達的程度，農民已能充份掌握其動態，唯由於稻米的售價不高，同一地區連續發生災害的頻率也不高，因此農民對於氣象災害造成之損失，多停留於對災害的認知和情感上的惋惜而已，能主動採行防護措施的農民不多(李及董，1998)。因此擬推廣的長期性防護措施應能有多種用途，除可分攤設置防護措施的投資費用外，並能使防護措施得以永續維護。

水稻田除具有「生產性機能」外，亦具有「生態性機能」和「生活性機能」(蔡，

1995)。在各種稻作生產農業氣象災害的防護措施中，如能加強有關防風林帶的規劃和設置，以及有關水田土壤滲漏速度之改良等方面的研究與推廣工作，不僅可減輕風害與旱害對稻作的傷害，提升水稻田的「生產性機能」，也可因涵養地下水源防止地層下陷、調節環境氣候、生態保育、以及環境美化等功能，加增水稻田在「生態性機能」和「生活性機能」兩方面的貢獻。

柒、引用文獻

申雍、黃學文. 1996. 臺灣西南部地區潛在蒸發散量之估算與應用. 中華農業氣象 3: 141-149.

申雍、詹文揚、郭同慶. 1998. 屏東地區蓮霧園寒害防護措施之評估. 中華農業氣象 5: 7-13.

江永哲、李遠欽. 1985. 海岸防風林不同林帶寬度消減風力之效果. 農林學報 34: 37-50.

汪呈因. 1974. 稻作學與米. 徐氏基金會.

李炳和、董時叡. 1998. 嘉義地區農漁民農業氣象災害預防態度之探討. 中華農業氣象 5: 49-57.

李超運. 1995. 氣候因素對花蓮地區八十三年二期作水稻生育與產量之影響. 中華農業氣象 2: 129-134.

李健搴、陳世雄、許愛娜、宋勳. 1993. 穀粒充實期土壤水分境況對水稻生育及米質之影響. 臺中區農業改良場研究彙報 39: 41-50.

李健搴、陳世雄. 1994. 營養生長期土壤水分境況對水稻生育之影響－對產量及產量構成要素之影響. 臺中區農業改良場研究彙報 42: 29-40.

李健搴、宋勳、陳世雄. 1996. 營養生長期提早斷水對水稻生育之影響. 臺中區農業改良場研究彙報 50: 1-9.

周國隆. 1999. 澎湖農林混植之研究(1)檉柳防風林對落花生與甘薯生產之影響. 中華農學會報 新 174(印刷中).

吳育郎、鍾德月、周德雄. 1976. 高屏地區二期作水稻的綜合改進. 科學農業 25(1,2): 36-41.

林孟輝、陳素娥、張學琨、林文龍. 1994. 東北季風對水稻生育之影響及防風林之防護效果. 中華農業氣象 1: 107-114.

林孟輝、張學琨. 1995. 東北季風對早晚熟粳稻稻米品質之影響. 中華農業氣象 2: 23-30.

陳錦煌、鄭福田. 1993. 北桃沿海地區防風林及稻作損害之文獻回顧及系統分析方法. 臺灣地區空氣污染與農業氣象對作物生產影響研討會專輯. p.49-69. 中華農業氣象學會.

陳昌秀(譯). 1984. 臺灣海岸附近空中鹽分附著量調查報告. 臺灣林業 10(10): 11-35.

郭文鑠. 1978. 臺灣農業氣候區域研究. 中央氣象局.

郭文鑠. 1980. 臺灣農業氣候區域規劃. 中央氣象局.

郭文鑠、楊之遠. 1982. 颱風誘發焚風現象及其對農作物之影響. 氣象學報 28(3,4): 1-12.

郭鴻裕. 1991. 稻田生產力及坡地果樹適栽調查之回顧. 土壤及農業氣象資源應用研討會專刊. p.15-30. 臺灣省茶葉改良場.

戚啓勳. 1988. 氣象與工程. 中國工程師學會.

黃大宏、楊之遠. 1987. 臺灣之季風及其對作物栽培影響之研究. 氣象學報 33(2): 91-31.

黃明輝. 1982. 影響水稻生產之土壤物理性檢定. 中華農業研究 31: 347-352.

曾文柄、朱鈞、郭文鑠、楊之遠. 1984. 臺灣地區農業氣候資源應用之研究. 中央氣象局.

曾文柄、朱鈞、楊之遠. 1986. 氣象因素

對臺灣地區農作安全栽培期限影響之研究. 氣象學報 32: 44-48.

張學琨、宋勳、胡燦、侯福分、曾勝雄、洪增秋. 1976. 臺灣中南部二期水稻綜合改進成果報告. (1)彰化縣排水不良及沿海地區二期稻作增產方法之研究. 臺灣農業 12(3): 90-97.

楊之遠. 1979. 臺灣地區溫度年變化與水稻安全栽培期限之關係. 氣象學報 25(4): 21-28.

楊純明. 1995. 臺灣地區農業氣象災害(1945-1993)及因應之研究方向. 中華農業氣象 2: 31-35.

蔡明華. 1995. 水稻田生態環境維護對策之推行. 中日農業水利生態研討會論文集. p.67-86.

謝慶芳、劉金錢、徐國男. 1996. 中部濱海地區空氣中氯、鈉及火力發電廠排放物對作物生長之影響. 中華農業氣象 3: 159-168.

久保祐雄. 1995. 農業氣象災害 8.干害. 農業氣象學. 坪井八十二(編著). p.96. 養賢堂.

早川誠而. 1991. 各種の農業氣象災害と對策 7.水害. 農業氣象災害と對策. 真木太一、鈴木義則、鴨田福也、早川誠而、泊功(編著). p.165-180.

岩切敏. 1991. 各種の農業氣象災害と對策 1.冷害. 農業氣象災害と對策. 真木太一、鈴木義則、鴨田福也、早川誠而、泊功(編著). p.28-61.

真木太一. 1995. 農業氣象災害特別是風害及其防止法. 中日農業氣象研討會專集. p.191-208. 中華農業氣象學會.

Blad, B. L. and R. Lemeur. 1979. Miscellaneous techniques for alleviating heat and moisture stress. *In*: Modification of the Aerial Environment of Crops. Barfield, B.J. and J.F. Gerber (eds.). p.409-425. ASAE.

Boyce, S.G. 1954. The salt spray community. Ecol. Monogr. 24(1): 29-67.

Chang, S.K. 1987. The cause of low yield of the second crop rice in relation to the measures of increasing its productivity in central Taiwan. Spec. Publ. No.9 Taichung DAIS.

Cruz, R.T. and J.C. O'Toole. 1984. Dryland rice response to an irrigation gradient at flowering stage. Agron. J. 76: 178-183.

Doorenbos, J. and W.O. Pruitt. 1977. Crop water requirements. FAO irrigation and drainage paper no. 24.

Rahman, M.S. and S. Yoshida. 1985. Effect of water stress on grain filling in rice. Soil Sci. Plant Nutr. 31: 497-511.

Robertson, G.H. 1975. Rice and Weather. WMO Tech. Note 144.

Rosenberg, N.J., B.L. Blad and S.B. Verma. 1983. Microclimate. The Biological Environment. 2nd ed. John Wiley & Sons.

Yahata,T. 1976. The fertility of paddy soils and fertilizer application for rice. *In*: Physical Properties of Paddy Soils in Relation to their Fertility. ASPAC.

Yang, C.M. 1994. Response of rice yield in relation to solar radiation and air temperature under soil water deficits. Chinese J. Agromet. 1: 27-34.

Yoshida, S. 1977. Rice. *In*: Ecophysiology of Tropical Crops. P. de T. Alvim and T.T. Kozlowski (eds.). Academic Press.

Yoshida, S. 1981. Fundamentals of Rice Crop Science. IRRI.

Environment and Rice Production
Chapter 5 Agrometeorological Disasters and Rice Production in Taiwan
69 - 85, 1999

Chapter 5 Agrometeorological Disasters and Rice Production in Taiwan

Yuan Shen
Department of Soil and Environmental Sciences, National Chung-Hsing University, Taichung, Taiwan 402, ROC

ABSTRACT

Wind (typhoon, salt-spray, and foehn), rain (Mei-Yu and storm), drought, and cold Temperature are four major agrometeorological disasters to rice production in Taiwan. Accumulated total loss during the past twenty years exceeded ten billion NT dollars. As the results of topography and changing direction of monsoon, the probabilities of experiencing damages showed significant differences among locations and seasons. Taipei, Taoyuan, Taichung, Changhwa, Yunlin, Chiayi, Kaohsiung, and Yilan were prefectures experiencing wind damages most. Changhwa, Yunlin, Chiayi, and Yilan were prefectures experiencing rain damages most. Miaoli, Yunlin, Yilan, and Taitung were prefectures experiencing drought damages most. Taichung, Yunlin, and Yilan were prefectures experiencing cold damages most. Due to the extensive use of land, the rice-cropping period in Taiwan usually do not in accordance with the climatically safe period. Therefore, various preventive techniques to modify microenvironment of rice field are needed to reduce the damages by those agrometeorological disasters. Among all the possible measures, establishing windshelters and increasing soil percolation rate worth more emphases because these two measures will make significant contribution not only from the perspective of increasing production but also from the perspective of ecological preservation and living environment improvement.

Key words: Typhoon, Salt-spray, Foehn, Mei-Yu, Storm, Drought, Cold, Paddy rice, Preventive techniques.

環境與稻作生產
第六章　缺水及鹽分對水稻生產之影響
87 - 103, 1999

第六章　缺水及鹽分對水稻生產之影響

劉麗飛
國立台灣大學農藝系

摘要 ---------- 88
壹、前言 ---------- 88
貳、缺水及鹽分對水稻生育的影響 ---------- 89
參、水稻耐旱與耐鹽的機制 ---------- 92
肆、水稻耐旱及耐鹽有關的分子記號 ---------- 95
伍、利用基因轉殖技術增進水稻耐旱及耐鹽能力 ---------- 95
陸、結語 ---------- 97
柒、引用文獻 ---------- 98
英文摘要(ABSTRACT)---------- 103

第六章　缺水及鹽分對水稻生產之影響

劉麗飛
國立台灣大學農藝系

摘　要

影響水稻產量的關鍵大致可歸納於：提高單位面積產量與擴展栽培面積。自綠色革命以來，水稻單位面積產量的變化已逐漸達到平峰，短期內難以突破，而地表仍有大面積土地，具有乾旱與鹽害問題。若能改進水稻耐旱耐鹽能力，則可利用這些土地生產，以增加水稻產量。缺水下水稻植株易表現出葉片捲曲、氣孔關閉等現象，而長期的鹽分處理則會造成 Na 在葉片中累積，抑制光合作用，並加速葉片老化。水稻在生殖生長期對乾旱與鹽分最爲敏感，這些逆境均會傷害穗的發育，進而影響到開花與稔實率，降低總產量。水稻各品種耐鹽耐旱能力不同，抵抗這些逆境的機制可歸納爲：(一)調整生育時期以逃避乾旱。(二)改變植物體結構，提高用水效率。(三)調節細胞內滲透壓。(四)有效解除離子毒害。這些抗性的機制是透過多基因的作用，並參與複雜的生理反應，故以過去的育種方法所得成果有限。現在可以利用分子生物技術，建立基因輿圖，定位出與耐旱耐鹽有關的量性狀基因座，則可望突破這些限制。近年來也有不少研究，以粒子槍射擊法或農桿菌法等基因轉殖技術，獲得高效率的轉植水稻。期望能將陸續發現的耐旱耐鹽基因轉入水稻中，以增強水稻的抗逆境能力。

關鍵詞：水稻、缺水、鹽害、滲透壓調節、轉殖水稻。

壹、前言

根據聯合國糧農組織的資料顯示，目前世界人口已將近 56 億，其中約有 27 億以上依賴稻米爲主要糧食，由人口成長趨勢來看，在公元 2050 年以後，人口總數可能達到 100 億，食用稻米人口數勢必也會持續增加，因此如何增加稻米的產量是未來將面臨的最大挑戰。

影響產量的因素很多，主要可歸納於兩個方向：提高單位面積產量及擴展栽培面積。回顧 1960 年代發生的綠色革命，其中水稻是主要改良作物之一，經由育種及栽培技術的改進，大量地施用農藥、肥料、機械化等，非常顯著地提高了水稻單位面積產量，成功地達到增產目的，但是經過三十餘年以來，單位面積產量的變化已逐漸達到平峰的階段，短期內恐怕難有顯著的突破，而且農藥、肥料等的長期施用，卻使土壤、水質等環境惡化，不利於農業的永續經營。反之，如果能夠積極擴展栽培面積，則仍可達到增產的目的。

地球上的土地有限，最適合於農耕的土地幾乎都已經開發，而其他約 5.2%有

乾旱問題，19%有鹽害問題，仍佔有相當大面積，成爲作物生產的兩個最大限制因子。水稻方面也不例外，在全世界 1.46 億公頃水稻栽培面積中，卻有一半面積缺乏充足的灌溉，所生產的稻米只能提供全世界稻米產量的四分之一 (Hanson *et al.*, 1990)，因此努力改進水稻耐旱及耐鹽能力，將是擴展水稻栽培面積、提高產量的有效方法。本文係探討水稻在乾旱及鹽分逆境下的生長表現及其抗性機制，並討論如何應用分子生物新技術進行水稻耐旱及耐鹽性之改良。

貳、缺水及鹽分對水稻生育的影響

在田間栽培的環境中，乾旱和鹽分逆境間常發生相互的作用。鹽逆境的影響主要有兩個因子：滲透壓逆境及離子毒害，而乾旱地區除了有滲透壓逆境外，往往因爲抽取地下水源灌溉，當水分蒸發後，使鹽分在土壤中累積，同樣產生離子毒害的問題，因此，缺水及鹽逆境對水稻生育的影響在某些方面具有相似性，而水稻也發展出相似的生理機制增加其抗性。

(一)水稻對缺水的反應

水分是限制作物生產的重要因子，在作物的栽培管理上，常必須考慮作物的需水量，一般的計算方法爲：作物需水量 = 水分消耗量 / 乾物產量。

水稻是需水量較高的作物，各品種間有相當大的差異，而且受到環境的影響，在不同光照、溫度、土壤結構、施肥狀態下，水稻的需水量不同。表一是針對不同類群稻在缺水狀況下的需水量，包括較耐旱的陸稻 (upland rice, strong)、較不耐旱的陸稻 (upland rice, weak)、水稻及印度型稻等，分別施以不同程度的缺水處理

Table 1. Varietal differences in water requirement per total dry matter production and per grain yield, and effects of water stresses on the water requirement

	Cultivar	Water requirement per total day matter production (g g^{-1})					Water requirement per grain yield (g g^{-1})				
		pF			Average		pF			Average	
		1.0	1.4	1.8	Cultiva	Group	1.0	1.4	1.8	Cultiva	Group
Upland rice (Strong)	Urasan 1	384	356	345	362a	402a	1,261	1,178	1,079	1,173a	1,253a
	Sensho	476	361	410	416a		1,347	937	1,288	1,191a	
	Kuni Ichi	509	435	402	449a		1,333	1,160	1,360	1,284a	
	Hidenshirazu	379	389	383	384a		869	952	2,272	1,364a	
Upland rice (Week)	Tokyo Shina Mochi	422	418	365	402a	439a	1,335	1,234	1,672	1,414a	1,604ab
	Akayakan	449	358	352	386a		1,751	1,697	985	1,478a	
	Norin 12	651	401	381	478a		2,102	1,147	1,745	1,665ab	
	Norin 21	613	528	335	492a		2,196	1,774	1,608	1,859ab	
Paddy rice	Reimei	359	377	412	383a	412a	806	955	1,104	955a	1,812ab
	Toyominori	403	373	409	395a		1,334	1,278	1,616	1,409	
	Nipponbare	494	383	394	424a		1,673	1,597	1,941	1,737ab	
	Nakate Shinsenbon	497	411	437	448a		1,802	2,353	5,283	3,146bc	
Indica rice	Sankanka	368	456	352	392a	390a	873	1,178	1,230	1,194a	2,469b
	Kinandang-puti	404	376	324	368a		1,077	2,032	2,913	2,007ab	
	Hakkokunen	437	404	340	394a		2,516	2,071	2,933	2,507ab	
	Boushitou	405	413	399	406a		2,585	2,543	7,678	4,269c	
Mean		453b	402a	378a			1,554a	1,506a	2,294b		

(Adapted from Jodo, 1986)

(pF=1.0, 1.4, 1.8)，結果顯示，若以生產總乾物重的需水量計算，不同類群稻之間沒有明顯差異，而缺水處理，則會降低需水量；但若以生產稻穀的需水量計算，則不同類群稻間有差異存在，以印度型稻需水量最高，值得注意的是，在這種計算下，缺水處理反而會使需水量增加，可能是因爲成熟穀粒減少所導致 (Jodo, 1986)。

此外，水稻各生育期的需水量不同，表二是比較 Matsubayashi *et al.*，(1955)與 Kato *et al.*，(1965)的試驗結果，雖然不太一致，但都顯示在抽穗期前後的需水量最低，在穀粒充實後，需水量反而增加，此可能因爲在分蘗後期到抽穗期之間，葉片增加提高乾物重，而穀粒充實後期葉片枯萎，減少乾物重，因而影響需水量。

缺水對水稻生育有嚴重的影響，其影響的程度則決定於 (1)在那一個生育期缺水，(2)缺水時間長短，及 (3)缺水的程度等。圖一是剖析缺水對水稻各生育性狀的影響，可以看出各性狀與最終產量的關係。

Table 2. Water requirements at various growth stages of the rice plant

Growth stage	Matsubayashi *et al.* (1955)	Kato *et al.* (1965)
Beginning of tillering	1046 g g^{-1}	274 g g^{-1}
Panicle formation	464	326
Beginning of heading	410	264
End of heading	232	329
Early period of grain ripening	315	331
Late period of grain ripening	1081	354

整體而言，在缺水環境下，水稻植株最明顯的表現是葉片捲曲 (leaf rolling)，同時氣孔關閉以減少水分的蒸散，老葉會提早枯萎死亡 (O'Toole and Cruz, 1980)。水稻生殖生長期是對缺水最爲敏感的時期，在減數分裂時遭遇乾旱，將影響花粉發育，無法累積澱粉，造成雄不稔 (Namuco and O'Toole, 1986; Sheoran and Saini, 1996)，其後嚴重抑制穗由劍葉抽出 (Cruz and O'Toole, 1984; O'Toole and Namuco, 1983)，由於水稻穗的構造不同於葉片，沒有機動性調節水分蒸散的功能，因此即使穗抽出後，亦容易發生脫水及白化現象 (Ekanayake *et al.*, 1989, 1993)，並抑制花藥開裂，及花粉發芽，減低花粉稔實力 (Ekanayake *et al.*, 1990; O'Toole and Namuco, 1983)，最後導致產量降低。

(二)水稻對鹽分的反應

水稻是對鹽分敏感的作物，每一個階段的生長與發育都會受鹽分影響，最敏感的時期是幼苗期和開花期。水稻在幼苗期遭遇 NaCl 時，會抑制地上部及根生長，當 NaCl 濃度達 50mM 時，可導致幼苗死亡 (Yeo *et al.*, 1990)。NaCl 主要抑制種子中澱粉水解酵素 (α-amylase) 活性，使胚乳中澱粉無法分解提供幼苗生長所需，若以 GA_3 (gibberellic acid) 處理，可以減輕對地上部生長的抑制 (Lin and Kao, 1995a)，此外也干擾了幼根中氮素代謝，導致銨離子累積，抑制根之生長 (Lin and Kao, 1996a)。

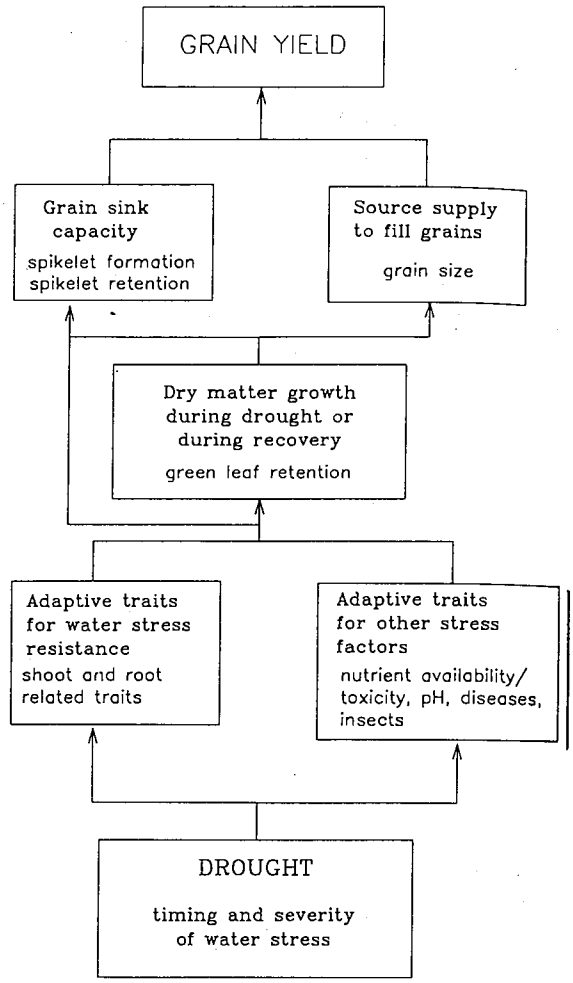


Fig. 1. A flow diagram showing processes of the effect of drought on grain yield, including possible influence of traits associated with drought resistance. (Adapted from Fukai and Cooper, 1995)

在營養生長期，短時間的鹽分處理對出葉速度、葉長、葉伸展速度、葉片氣體交換等，影響不大，但長時期鹽分處理，則 Na 會在葉片中累積，抑制光合作用，並加速葉片的老化 (Yeo *et al.*, 1990; 1991)。其出現的第一個症狀是細胞膜的通透性改變，造成電解質滲漏，只要經過 7 天的鹽處理，就可以在不同品種間看出其差異性。接著並加速葉綠素及蛋白質的降解，這些變化在老葉中比幼葉明顯 (Lutts *et al.*, 1996)。此外，在高鹽環境下，水稻老葉會累積較多 Na 及 Cl，幼葉則會累積較多 K (Khatun and Flowers, 1995; Yeo *et al.*, 1985)，造成這種分佈的機制尚不了解，不過幼葉中 Na 與 Cl 含量低，可以減輕對光合作用的損害，特別是劍葉中光合產物轉運到穀粒累積的過程所受影響較小 (Yeo and Flowers, 1985)，因此鹽分造成產量的減少不是因爲穀粒充實度的原因。

鹽分對水稻開花期的影響最爲顯著，在 50 mM NaCl 處理下，其中滲透壓的作

用會抑制抽穗 (Cruz and O'Toole, 1984; Ekanayake *et al.*, 1989)，而離子的毒害則會造成穗軸變短、花數減少 (Khan *et al.*, 1992; Singh and Sharma, 1993)、延緩開花、減少開花百分比、降低稔實率及穀粒總產量，但穀粒重量沒有明顯減少 (Khatun and Flowers, 1995 a, b; Lutts *et al.*, 1995)。進一步分析稔實率降低的原因，發現在花粉及柱頭上 Na 和 Cl 濃度增加，K 濃度減少，隨著 Na 和 Cl 濃度的提高，使花粉及柱頭活力下降，抑制花粉發芽，影響花粉稔實力 (Khatun and Flowers, 1995 a, b; Lutts *et al.*, 1995)。表三的結果顯示，水稻植株經 NaCl 處理後，不論作爲父本或母本，其雜交稔實率都明顯降低，因此 NaCl 對花粉及柱頭都有影響，而且有加成的效果 (Khatun and Flowers, 1995)，此種影響可能是造成產量減少最主要的原因。

Table 3. Frequency of seed set (percentage) in crosses between plants of the rice cultivar IR36 grown at 0, 10 and 25 mol m^{-3} NaCl in artificial sea water

Cross (female×male)	Frequency of seed set/panicle of each cross		Percent seed set comparing to 0×0 combination
0×0	41.5	(9.6)	100
0×10	37.2	(11.0)	89.6
0×25	33.1	(12.5)	80.3
10×0	25.7	(9.8)	62.0
10×10	23.4	(11.3)	56.3
10×25	22.4	(10.2)	54.0
25×0	11.3	(7.6)	28.1
25×10	10.0	(7.5)	23.0

The frequency of seed setting is calculated from and average for 20 panicles. Values within parenthesis are standard deviations.
(Adapted from Khatum and Flowers, 1995)

參、水稻耐旱與耐鹽的機制

水稻品種間對於缺水及鹽分逆境的反應有很大的差別，藉由不同品種間的比較，可以得知水稻耐旱與耐鹽的機制，大致可分爲以下幾個方向：

(一) 調整生育時期以逃避乾旱：

水稻對乾旱最敏感的時期是在生殖生長期，因此調整花期是最有效的方法。例如提早成熟，能在乾旱來臨之前完成開花結實，生長期縮短也可以減少水分的利用。相反的策略，則可以延遲花芽分化，待乾旱結束後再開花結實 (Blum, 1988; Fukai and Cooper, 1995)。

(二) 改變植物體結構，提高用水效率：

根部是負責水分及鹽分吸收最重要的器官，其型態及生理特性均會影響植株的用水效率及最終的產量 (Ekanayake *et al.*, 1985)。由表四中可以看出印度型稻及日本型稻有不同的根部特性，這些特性中，並非全部都與耐旱性有關，一般認爲，理想的根系必須具備以下的特徵：根數目較少但粗壯，可穿過緊密土壤深入土層，因此導管較粗，有利於水分吸收及運送 (Yambao *et al.*, 1992)，同時可形成較多較大的分枝根，增加根長密度 (RLD: root length density) (Fukai and Cooper, 1995;

Ingram *et al.*, 1994; Yu *et al.*, 1995)。在湛水栽培狀況下，耐旱性與 10-30cm 土層中，根的 RLD 呈正相關，但是在旱田栽培下，耐旱性則與根總長(TRL: total root length)呈正相關(Ingram *et al.*, 1994)。此外，具有耐旱根系的植株，其地上部的分蘖數亦較少(Blum and Ritchie, 1984)。

地上部的變化主要是減少葉片面積，以減少水分總蒸散量，因此耐旱品種的地下部／地上部乾重比值較大，這個比值也可以作爲耐旱的指標之一(Blum, 1988; Nguyen *et al.*; 1997)。與其他較耐旱的植物相比，水稻葉表面蠟質(epicuticular wax : EW)較少，因此即使氣孔關閉後，水分仍會由表皮層蒸散。水稻品種間 EW 的變異大，而 EW 高的品種，可以在乾旱下使葉片保持較長時間的膨壓，達到耐旱的效果(Haque *et al.*, 1992; Nguyen *et al.*, 1997)。

Table 4. Root tralts shewing genetic vartation in rice

Diameter/thickness	
Water extraction	Japonica>Indica
Maximum depth	
Deep root-shoot ratio	
Xytem vessel diameter	
Root dry weight	0-10 cm, Indica>Japonice
Thick root number	below 30 cm, Japonica>Indicea
Branching	Indical>Japonica
Number	

(Adapted from Ingram *et al.*, 1994)

(三) 調節細胞內滲透壓：

一般植物在缺水或鹽分逆境下，細胞會進行滲透壓調節 (osmotic adjustment : OA)，亦即累積滲透物質，例如各種糖類或糖醇 (mannitol, fructans, trehalose 等)，有機酸、胺基酸或其衍生物 (proline, glycine betaine 等)，可以作爲滲透壓保護或調節物質，維持細胞內 (Gupta and Berkowitz, 1987) 及葉綠體內 (Robinson, 1987) 的滲透勢及體積；進一步維持正常的生長及光合作用 (Downton, 1983; Seemann *et al.*, 1986)。關於這方面的探討，近年來有許多相當完整的綜合報告可以參考 (Bohnert and Jensen, 1996; Bray, 1997; Hare *et al.*, 1998; Ingram and Bartels, 1996; Zhu *et al.*, 1997)，這些愈來愈多的研究顯示：OA 是植物抵抗逆境的重要機制之一。

Lilley and Ludlow 曾分析 61 個水稻品種，發現不同品種間致死滲透勢 (lethal osmotic potential : $\psi_{\pi\,\mathrm{lethal}}$) 差異很大 (圖二)，其中 17 個品種耐旱力較差 ($\psi_{\pi\,\mathrm{lethal}} >$ -6 MPa)，幾乎都是日本型稻。不同品種間 OA 的差距亦很大，由 0.3 到 1.7 MPa (mega pascal)。水稻 OA 的正常範圍在 0.3 - 0.5 MPa，當 MPa 大時，表示有較強的滲透壓調節能力，可促使水分由細胞外進入細胞內，因此使植株較能耐旱。一般而言，印度型稻 OA 較高，耐旱力也較佳，日本型稻的 OA 則較低 (Lilley and Ludlow, 1996)。目前還沒有試驗針對 OA 與水稻穀粒產量間的關係進行分析，不過由少數品種的表現確實可以顯示二者關係密切，例如 IR52 有極低的致死滲透勢，其產量則最高，在各項乾旱處理試驗中的表現亦

最佳 (Garrity and O'Toole, 1994)，日本型稻中則以 IRAT13 爲最佳。未來仍迫切需要探討 OA 和產量間的關係，以了解此一性狀是否可作爲耐旱及耐鹽育種之參考指標 (Fukai and Cooper, 1995)。

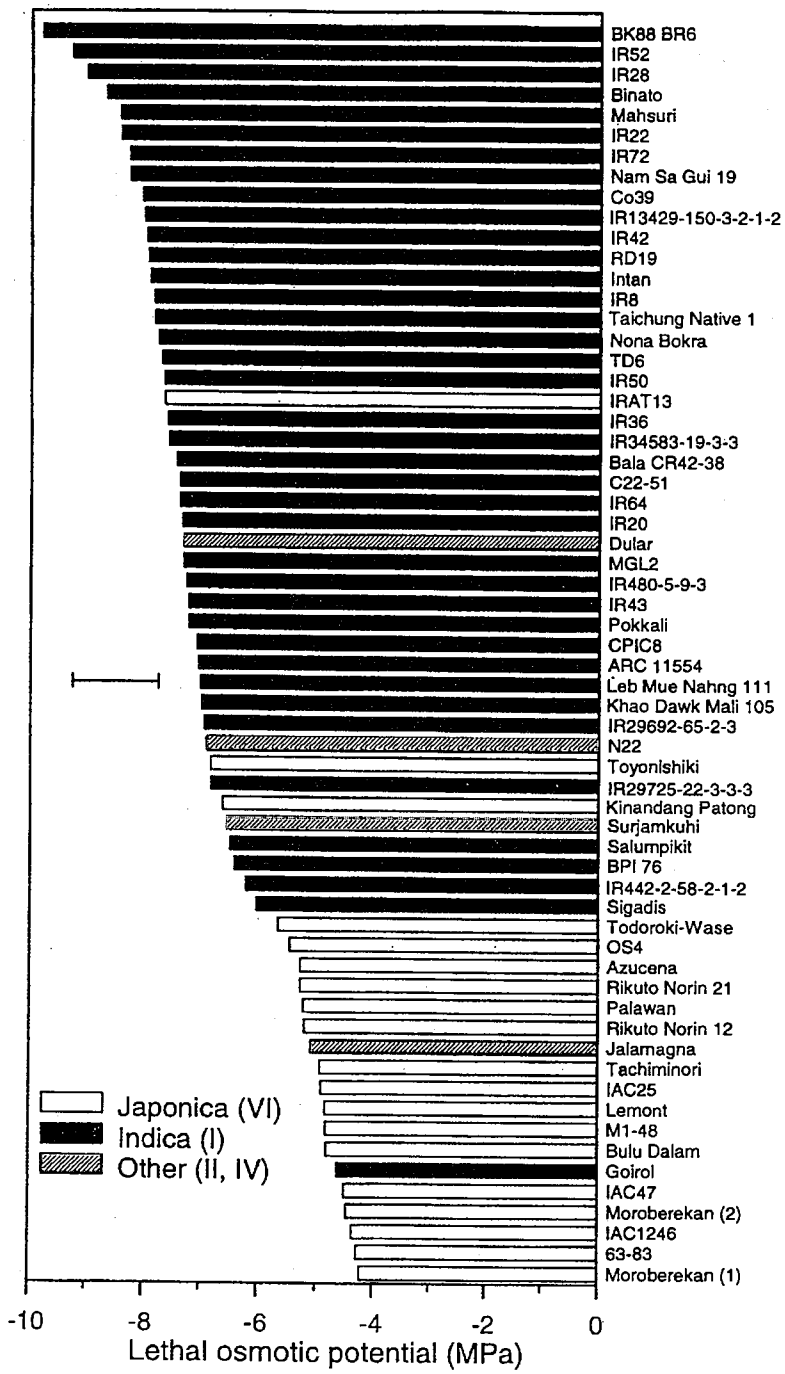


Fig. 2. Range in lethal osmotic potential (MPa) for 61 diverse rice lines. Isozyme grouping for each line is shown. Horizontal bar show LSD (p=0.05).
(Adapted from Lilley and Ludlow, 1996.)

水稻究竟累積哪些滲透壓物質提供OA？目前有關的研究尚不多，比較確定的是，缺水及鹽分均導致水稻葉片中累積proline (Dingkuhn *et al.*, 1991; Lin and Kao, 1996b; Roy *et al.*, 1992)，但是 proline 與耐旱及耐鹽力的關係仍未完全確定。外加proline 處理，雖然可以減輕鹽對水稻幼苗生長的抑制，但會更抑制根的生長 (Lin and Kao, 1995b)。另外已知水稻葉片不會累積 glycine betaine，早期認爲是因爲水稻沒有 cholcine monooxygenase (CMO)和betaine aldehyde dehydrogenase (BADH)酵素 (Rathinasabapathi *et al.*, 1993)。但後來發現水稻中是有 BADH 基因的，其蛋白質位於 peroxisome 內，因此可能只是因爲缺乏 CMO 基因 (Nakamura *et al.*, 1997)。至於水稻是否會累積其他的滲透壓物質，目前尚沒有相關的報告，甚值得進一步探討。

(四) 有效解除離子毒害：

乾旱地區及鹽分地均有離子毒害的問題，主要是 NaCl，若要解除其毒害，不是單一因素能夠達成，而是必須由多方面的因素共同作用，包括 (1) 限制 NaCl 的吸收及運轉：主要是降低 NaCl 通過根細胞膜及細胞間質的速度，並限制其轉運到地上部累積。(2) 有效控制 NaCl 在組織間的分佈，使 NaCl 主要集中在老葉部分，而不傷到幼葉。(3) 組織對 NaCl 的耐性不同，可以忍受不同程度 NaCl 的累積。以上這些特性會決定水稻是否可以耐鹽，同時地上部 Na 及/或 Cl 的累積可以作爲耐鹽篩選指標 (Ramani and Kannan, 1986; Yan *et al.*, 1992; Yeo *et al.*, 1986)。

上述的各個抗性機制，在水稻中的表現均非常複雜，不同生育期對缺水及鹽的反應亦不一致，在某一生育期可耐旱或耐鹽，並不意味其他生育期亦有相同耐性，不同品種間更有極大差異，因此各品種仍必須針對每一個生育期分別測試其耐性。

肆、水稻耐旱及耐鹽有關的分子記號

水稻耐旱及耐鹽的性狀都是由多基因控制，所參與的生理反應亦非常複雜，因此過去在耐旱及耐鹽的育種方面成果較爲有限。現在由於分子生物學的發展，有許多新的技術，將可突破這些限制。其中一項就是建立與耐旱耐鹽有關的量性狀基因座 (Quantitative trait loci : QTLs)，如果能找出有關的基因，並將基因定位，則將可有利於未來發展 MAS (marker-assisied selection) 育種。

目前水稻已經有很好的分子連鎖輿圖，平均大約 0.9 cM (centi Morgan) 就有一個標記 (McCouch and Doerge, 1995)，非常適合用來做基因的定位。這幾年研究進展迅速，特別是與耐旱有關的 QTLs，主要是利用 RFLP (restriction fragment length polymorphism) 定位，所涉及的植株性狀包括根的型態、根穿透力、根生長、葉片氣孔導度及滲透壓調節等(表五)。這些初步的成果相當引人注意。除了水稻以外，其實在其他作物，例如蕃茄、玉米、大麥、高粱等也都有類似的研究，可以互相印證結果的正確性，此外，未來更需要找出這些性狀與抽穗早晚、稔實力、產量等性狀的連鎖關係，以提供育種者利用。

伍、利用基因轉殖技術增進水稻耐旱及耐鹽能力

雖然水稻品種間耐旱與耐鹽能力差異很大，但是用來進行育種的成效不多，少數的試驗則嘗試以生理上的處理來調整水稻耐旱及耐鹽能力。例如在種子發芽時期，外加 putrescine 處理可以減輕 NaCl 對發芽的抑制 (Lin and Kao, 1994)。對於營養生長期中處於鹽逆境下的葉片噴施二元胺 putrescine，亦可以促進植株生長，增加穀粒產量 (Krishnamurthy, 1991)。對葉面噴施細菌 *Klebsiella* sp. 亦有助於在

乾旱下生長，此菌種可產生植物生長調節劑，因此噴施 IAA、Kinetin 與 GA 等植物生長調節劑亦可得到類似的結果 (Razi and Sen, 1996)，不過田間噴施處理極易受到環境的影響，效果並不穩定。

近年來，水稻基因轉殖技術有顯著的進步，不論以粒子槍射擊法 (Christou, 1997) 或農桿菌法 (Chan *et al.*, 1993) 都可以得到高效率的轉殖水稻再生，同時，分子生物學的發展也使得愈來愈多有用基因被分離出來。其中包括很多受缺水及鹽調控的基因。研究者有相當高度的興趣將這些基因轉殖到水稻中，期望了解是否能藉此增進水稻的耐旱及耐鹽能力。目前已經有報告發表的轉殖基因包括以下幾類 (表六)：

Table 5. Summary of QTLs rated to drought resistance in rice

Trait	No. of QTLs	Effects
Root morphology	18	Root thickness
	16	Root/shoot ratio
	12	Root dry wt per tiller
(Champoux *et al.*, 1995)		
Root penetration ability	4	No. of deep-penetrating root
	6	Root penetration index
	19	Total root no.
	10	Tiller no.
(Ray *et al.*, 1996)		
Root growth	1	Root length at 28 days of growth (DAG)
	vary	QTLs at 3,7,14 & 21DAG, QTLs vary with developmental stage.
	1	Root volumn
	2	Adventitious root thickness
(Price *et al.*,1997)		
Leaf & stomatal conductance	1	Leaf rolling
	2	Stomatal conductance
	2	Rate of stomatal closure
	3	Date of heading
(Price *et al.*,1997)		
Osmotic adjustment and dehydration tolerance	1(major locus)	Osmotic adjustment
	5	Dehydration tolerance
(Lilley *et al.*,1996)		

Table 6. Expression of novel genes conferring stress resistance in transgenic rice

Gene	Enzyme/protein	Source	Response	Reference
HVA1	LEA group	Barley	Drought/salt	Xu *et al.*, 1996
P5CS	Δ-pyrroline-5-carboxylate synthase	Mothbean	Drought/salt	Zhu *et al.*, 1998
CodA	Choline oxidase	*A. globiformis*	Drought/salt/ temperature	Sakamoto *et al.*, 1998
ADC	Arginine decarboxylase	Oat	Drought	Capell *et al.*, 1998

(1) *HVA1*：是在大麥糊粉層中表現，並受 ABA 誘導的基因，爲第三群 LEA (late embryogenesis aboudant) 蛋白質，可以保護種子免受缺水傷害，但是確實的功能尚未完全了解。經轉殖到水稻後，在葉片及根部累積，使水稻在 200 mM 高鹽份或缺水情況下，生長優於未轉殖的對照組水稻。

(2) *P5CS* (Δ-pyrroline-5-carboxylate synthase)：是控制 proline 合成的主要酵素。將 *P5CS* 接到 ABA 調控的基因啓動子後面，得到的轉殖水稻，可在缺水逆境下累積 proline，約爲對照植株的 167 – 252 %。

(3) *CodA* (choline oxidase)：是控制 glycine betaine 合成的主要酵素。水稻中沒有這個酵素，因此不會合成 glycine betaine。Sakamoto 等人將 *CodA* 基因轉入水稻，並且做了兩種設計，分別將基因產物在葉綠體或細胞質中表現，結果在細胞質中表現者累積較多 glycine betaine，約爲葉綠體中表現者之 5 倍，但是後者對於鹽、低溫等逆境所產生之光抑制有較佳的效果。

(4) *ADC* (arginine decarboxylase)：是多元胺合成過程中第一個反應的酵素，將 arginine 合成二元胺、putrecine。

此外，有更多基因已經轉殖到菸草、阿拉伯芥等植物中，其中部分基因主要參與滲透壓調節物質之合成，例如 trehalose, mannitol, fructan 等；部份基因參與 Na/K 離子轉運、表皮層腊質合成、及超氧逆境等生理作用，均証實能夠增加植物耐旱耐鹽能力 (Blum *et al.*, 1996; Holmberg and Bulow, 1998)。可以預期的是，這些基因必定也會用來轉殖水稻，對於水稻性狀的改良提供更多的選擇性。

轉殖基因的策略，並非解決耐旱耐鹽問題的萬靈丹，實際上仍有很多問題需要加以深思，並不斷地改進。首先這些轉殖基因在水稻中大量表現後，雖然可以幫助水稻抵抗乾旱及鹽逆境，但也可能干擾水稻之正常生長，因此現在已經開始改用誘導型啓動子(inducible promoter)，可以控制基因在適當的情況下表現。例如，將基因接在受缺水誘導的啓動子之後，轉殖到水稻中，則在正常生長狀況下基因不會表現，只有遇到缺水逆境時才會大量表現，以盡量避免對水稻的干擾 (Su *et al.*, 1998)。其次，有許多新的設計可以用來控制轉殖基因拷貝數及基因插入水稻染色體組內的位置，並且改進轉殖基因靜默 (gene silencing) 的問題，增加轉殖基因遺傳穩定性等 (Kohli *et al.*, 1998)。由於要改進的植物性狀非常複雜，是由多數基因共同控制，是否可以同時轉殖並調控數個基因的表現，也是非常具有挑戰性的問題。最近已經有報告指出可將 14 個基因同時進行轉殖，結果 85%的轉殖水稻可以有 2 個以上的轉殖基因，17%的轉殖水稻可以有 9 個以上的轉殖基因，相當具有突破性 (Chen *et al.*, 1998)。預期這些新的技術都將成爲水稻耐旱耐鹽的育種帶來創新的成果。

陸、結　語

缺水及鹽害是限制水稻栽培的兩個重要因子，對於水稻整個生育期間及各器官組織都有不同的影響，其抗性機制極爲複雜，而且牽涉到許多基因作用。過去傳統的育種方式，對於水稻耐旱及耐鹽性的改良效果有限，現在藉由分子生物技術發展，則可以將有關的基因定位，並選殖出來，了解基因的結構與其表現之調控，進一步轉殖到水稻中增強水稻的功能。與其他各種環境逆境的研究相比較，可以發現分子生物技術應用於耐旱及耐鹽性進展最爲迅速，主要因爲滲透壓調節作用比較容易透過基因操作而改變，並且效果顯著。未來的研究方向則會更擴展到多基因的操作，並嘗試調控更複雜的抗性機制，爲水

稻耐旱與耐鹽性改進帶來突破性的發展。

柒、引用文獻

Aslam, M., R. H. Qureshi and N. Ahmed. 1993. A rapid screening technique for salt tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). Plant and Soil 150: 99-107

Blum, A., 1988. Plant breeding for stress environments. CRC Press, Boca Raton, FL.

Blum, A. and J. T. Ritchie. 1984. Effect of soil surface water content on sorghum root distribution in the soil. Field Crops Res. 8: 169-176.

Blum, A., R. Munns, J. B. Passioura, N. C. Turner, R. E. Sharp, J. S. Boyer, H. T. Nguyen and T. C. Hsiao. 1996. Genetically engineered plants resistant to soil drying and salt stress: how to interpret osmotic relations ?. Plant Physiol. 110: 1051-1053.

Bohnert, H. J. and R. G. Jensen. 1996. Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. Trends in Biotech. 14: 89-97.

Bray, E. A. 1997. Plant responses to water deficit. Trends in Pl. Sci. 2: 48-54.

Capell, T., C. Escobar, H. Liu, D. Burtin, O. Lepri and P. Christou. 1998. Over-expression of the oat arginine decarboxylase cDNA in transgenic rice (*Oryza sativa* L.) affects normal development patterns in vitro and result in purtrescine accumulation in transgenic plants. Theor. Appl. Genet. 97: 246-254.

Champoux, M. C., G. Wang, S. Sarkarung, D. J. Mackill, J. C. O'Toole, N. Huang and S. R. McCough. 1995. Locating genes associated with root morphology and drought avoidance in rice via linkage to molecular markers. Theor. Appl. Genet. 90: 969-981.

Chan, M. T., H. H. Chang, S. L. Ho, W. F. Tong and S. M. Yu. 1993. *Agrobacterium*-mediated production of transgenic rice plants expressing a chimeric α-amylase promoter/β-glucuronidase gene. Plant Mol. Biol. 22: 491-506.

Chen, L., P. Marmey, N. J. Taylor, J. P. Brizard, C. Espinoza, P. D'Cruz, H. Huet, S. Zhang, A. Kochko, R. N. Beachy and C. M. Fauquet. 1998. Expression and inhibitance of multiple transgenes in rice plants. Nature Biotechnology 16: 1060-1064.

Christou, P. 1997. Rice transformation: bombardment. Plant Mol. Biol. 35: 197-203.

Cruz, R. T. and O'Toole J. C. 1984. Dryland rice response to an irrigation gradient at flowering stage. Agron. J. 76: 178-187.

De Datta, S. K., J. A. Malabuyoc and E. L. Aragon. 1988. A field screening technique for evaluating rice germplasm for drought tolerance during the vegetative stage. Field Crops Res. 19: 123-134.

Dingkuhn, M., R. T. Cruz, J. C. O'Toole, N. C. Turner and K. Doerffling. 1991. Responses of seven diverse rice cultivars to water deficits. III. Accumulation of abscisic acid and proline in relation to leaf water potential and osmotic adjustment. Filed Crops Res. 27: 103-117.

Downton, W. J. S. 1983. Osmotic adjustment during water stress protects the photosynthetic apparatus against photoinhibition. Plant Sci. Lett. 30:

137-143.

Ekanayake, I. J., J. C. O'Toole, D. P. Garrity and T. M. Masajo. 1985. Inheritance of root characters and their relations to drought resistance in rice. Crop Sci. 25: 927-933.

Ekanayake, I. J., S. K. De Datta and P. L. Steponkus. 1989. Spikelet sterility and flowering response of rice to water stress at anthesis. Annals of Botany 63: 257-264.

Ekanayake, I. J., S. K. De Datta and P. L. Steponkus. 1993. Effect of water deficit stress on diffusive resistance, transpriration, and spikelet desiccation of rice (*Oryza sativa* L.). Annals of Botany 72: 73-80.

Ekanayake, I. J., P. L. Steponkus and. S. K. De Datta 1990. Sensitivity of pollen to water deficits at anthesis in upland rice. Crop Sci. 30: 310-315.

Fukai, S. and M. Cooper. 1995. Review: Development of drought-resistant cultivars using physio-morphological traits in rice. Field Crops Res. 40: 67-86.

Garrity, D. P. and J. C. O'Toole. 1994. Screening rice for drought resistance at the reproductive stage. Filed Crops Res. 39: 99-110.

Gupta, A. S. and G. A. Berkowitz. 1987. Osmotic adjustment, symplast volume, and nonstomatally mediated water stress inhibition of photosynthesis in wheat. Plant Physiol. 85: 1040-1047.

Hanson, A. D., W. J. Peacock, L. T. Evans, C. J. Arntzen and G. S. Khush. 1990. Drought resistance in rice. Nature 345: 26-27.

Haque, M. M., D. J. Mackill and K. T. Ingram. 1992. Inheritance of leaf epicuticular wax content in rice. Crop Sci. 32: 865-868.

Hare, P. D., W. A. Cress and J. van Staden. 1998. Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress. Plant, Cell and Environment 21: 535-553.

Holmberg, N. and L. Bulow. 1998. Improving stress tolerance in plants by gene transfer. Trends in Pl. Sci. 3: 61-66.

Ingram, J and D. Bartels. 1996. The molecular basis of dehydration tolerance in plants. Annu. Rev. Pl. Physiol. Pl. Mol. Biol. 47: 377-403.

Ingram, K. T., F. D. Bueno, O. S. Namuco, E. B. Yambao and C. A. Beyrouty. 1994. Rice root traits for drought resistance and their genetic variation. p.67-77. *In* G. J. D. Kirk (ed) Rice roots: Nutrient and water use. IRRI, Manila, Philippines.

Jodo, S. 1986. Eco-physiological studies on crop water relations and stomatal characteristics. Memoirs College Agri. Ehime Univer. 31: 1-130. (Japanese)

Kato, I., Y. Naito, R. Taniguchi and F. Kamota. 1965. Studies on the amount of evapotranspiration of crops. 2. On the amount of transpiration of paddy rice plants grown in paddy field and upland field conditions. Bull. Tokai-Kinki Nat. Agri. Exp. Sta. 12: 39-63 (Japanese)

Khan, H. R., F. Y. Khwaja, A. Tadashi and A. Iajuddin. 1992. Effects of gypsum, Zn and intermittent saline irrigation on the growth, yield and nutrition of rice plants grown in a saline soil. Soil Science and Plant Nutrition 38: 421-431.

Khatun, S. and T. J. Flowers. 1995. Effects of salinity on seed set in rice. Plant,

Cell and Environment 18: 61-67.

Kohli, A., M. Leech, P. Vain, D. A. Laurie and P. Christou. 1998. Transgene organization in rice engineered through direct DNA transfer supports a two-phase integration mechanism mediated by the establishment of integration hot spots. National Academy of Sciences of USA 95: 7203-7208.

Krishnamurthy, R. 1991. Amelioration of salinity effect in salt tolerant rice (*Oryza sativa* L.) by foliar application of putrescine. Plant Cell Physiol. 32: 699-703.

Lilley, J. M. and M. M. Ludlow. 1996. Expression of osmotic adjustment and desiccation tolerance in diverse rice lines. Field Crops Res. 48: 185-197.

Lilley, J. M., M. M. Ludlow, S. R. McCouch, M. C. Champoux and J. C. O'Toole. 1996. Locating QTL for osmotic adjustment and dehydration tolerance in rice. J. Expt. Bot. 47: 1427-1436.

Lin, C. C. and C. H. Kao. 1994. NaCl stress in rice seedling: effect of exogenous polyamines on seedling growth. Chinese Agron. J. 4: 167-171.

Lin, C. C. and C. H. Kao. 1995a. NaCl stress in rice seedlings: Starch mobilization and the influence of gibberellic acid on seedling growth. Bot. Bull. Acad. Sin. 36: 169-173.

Lin, C. C. and C. H. Kao. 1995b. NaCl stress in rice seedlings: effects of L-proline, glycinebetaine, L- and D-asparagine on seedling growth. Biologia Plantarum 37: 305-308.

Lin, C. C. and C. H. Kao. 1996a. Disturbed ammonium assimilation is associated with growth inhibition of roots in rice seedlings caused by NaCl. Plant Growth Regulation 18: 233-238.

Lin, C. C. and C. H. Kao. 1996b. Proline accumulation is associated with inhibition of rice seedling root growth caused by NaCl. Plant Sci. 114: 121-128.

Ludlow, M. M and R. C. Muchow. 1990. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. Adv. Agron. 43: 107-153.

Lutts, S., J. M. Kinet and J. bouharmont. 1995. Changes in plant response to NaCl during development of rice (*Oryza sativa* L.) varieties differing in salinity resistance. Journal of Experimental Botany 46: 1843-1852.

Lutts, S., J. M. Kinet and J. Bouharmont. 1996. NaCl-induced senescence in leaves of rice (*Oryza sativa* L.) cultivars differing in salinity resistance. Annals of Botany 78: 389-398.

Matsubayashi, M., K. Kaminuma and S. Murakami. 1955. Studies of water economy in crop plants. 1. The relationship between temperature and water economy in oats and upland rice. Proc. Crop Sci. Soc. Japan. 23: 239-240. (Japanese)

McCouch, S. R. and R. W. Doerge. 1995. QTL mapping in rice. Trends in Genetics 11: 482-487.

Nakamura, T., S. Yokota, Y. Muramoto, K. Tsutsui, Y. Oguri, K. Fukui and T. Takabe. 1997. Expression of a betaine aldehyde dehydrogenase gene in rice, a glycinebetaine nonaccumulator, and possible localization of its protein in peroxisomes. The Plant Journal 11: 1115-1120.

Namuco, O. S. and J. C. O'Toole. 1986.

Reproductive stage water stress and sterility. I. Effect of stress during meiosis. Crop Sci. 26: 317-321.

Nguyen, H. T., R. C. Babu and A Blum. 1997. Breeding for drought resistance in rice: physiology and molecular genetics considerations. Crop Sci. 37: 1426-1434.

O'Toole, J. C. and R. T. Cruz. 1980. Response of leaf water potential, stomatal resistance, and leaf rolling to water stress. Plant Physiol. 65: 428-432.

Price, A. H. and A. D. Tomos. 1997. Genetic dissection of root growth in rice (*Oryza sativa* L.). II: mapping quantitative trait loci using molecular markers. Theor. Appl. Genet. 95: 143-152.

Quarrie, S. A., D. A. Laurie, J. Zhu, C. Lebreton, A. Semikhodskii, A. Steed, H. Witsenboer and C. Calestani. 1997. QTL analysis to study the association between leaf size and abscisic acid accumulation in droughted rice leaves and comparisons across cereals. Plant Molecular Biology 35: 155-165.

Ramani, S. and S. Kannan. 1986. Absorption and transport of Na and Cl in rice cultivars differing in their tolerance to salinity: An examination of the effects of ammonium and potassium salts. J. Plant Nutrition 9: 1153-1156.

Rathinasabapathi, B., D. A. Gage, D. J. Mackill and A. D. Hanson. 1993. Cultivated and wild rices do not accumulate glycinebetaine due to deficiencies in two biosynthetic steps. Crop Sci. 33: 534-538.

Ray, J. D., L. Yu, S. R. McCouch, M. C. Champoux, G. Wang and H. T. Nguyen. 1996. Mapping quantitative trait loci associated with root penetration ability in rice (*Oryza sativa* L.). Theor. Appl. Genet. 92: 627-636.

Razi, S. S. and S. P. Sen. 1996. Amelioration of water stress effects on wetland rice by urea-N, plant growth regulators, and foliar spray of a diazotrophic bacterium *Klebsiella* sp. Biol. Fertil. Soils. 23: 454-458.

Robinson, S. 1987. The role of osmotic adjustment in maintaining chloroplast volume during during stress. Curr. Topics Plant Biochem. Physiol. 6: 74-87.

Roy, D., A. Bhunia, N. Basu and S. K. Banerjee. 1992. Effect of NaCl-salinity on metabolism of proline in salt-sensitive and salt-resistance cultivars of rice. Biol. Plant 34: 159-162.

Sakamoto, A., P. Alia, P. Deshnium, H. Hayashi and N. Murata. 1996. Genetic engineering of salt tolerance in rice. Plant Cell Physiol. 37: 71.

Sakamoto, A., Alia and N. Murata. 1998. Metabolic engineering of rice leading to biosynthesis of glycinebetaine and tolerance to salt and cold. Plant Molecular Biology 38: 1011-1019.

Seemann, T. R., W. J. S. Downton and J. A. Berry. 1986. Temperature and leaf osmotic potential as factors in the acclimation of photosynthesis to high temperature in desert plants. Plant Physiol. 80: 926-930.

Sheoran, I. S. and H. S. Saini. 1996. Drought-induced male sterility in rice: changes in carbohydrate levels and enzyme activities associated with the inhibition of starch accumulation in pollen. Sex Plant Report 9: 161-169.

Singh, K. N. and D. K. Sharma. 1993. Effect

of seedling age and nitrogen levels on yield of rice on a sodic soil. Field Crop Res. 31: 307-317.

Su, J., Q. Shen, T. H. D. Ho and R. Wu. 1998. Dehydration-stress-regulated transgene expression in stably transformed rice plants. Plant Physiol. 117: 913-922.

Turner, N. C., J. C. O'Toole, R. T. Cruz, E.B. Yambao, S. Ahmad, O. S. Namuco and M. Dingkhun. 1986. Response of seven diverse rice cultivars to water deficits. II.

Osmotic adjustment, leaf elasticity, leaf extension, leaf death, stomatal condustance, and photosynthesis. Field Crops Res. 13: 273-286.

Xu, D., X. Duan, B. Wang, B. Hong, T. H. D. Ho and R. Wu. 1996. Expression of a late embryogenesis abundant protein gene HVA 1 from barley confers tolerance to water deficit and salt stress in transgenic rice. Plant Physiol. 110: 249-257.

Yambao, E. B., K. T. Ingram and J. G. Real. 1992. Root xylem influence on the water relations and drought resistance of rice. Journal of Experimental Botany 43: 925-932.

Yan, X., S. Zheng and Y. Kuang. 1992. Rice genotypes differing in salt tolerance II. Short-term kinetics of NaCl absorption and translocation in intact plants. Journal of Plant Nutrition 15: 2667-2678.

Yeo, A. R. and T. J. Flowers. 1985. The absence of an effect of the Na/Ca ration on NaCl uptake by rice. New Phytol. 99: 81-90.

Yeo, A. R. and T. J. Flowers. 1986. Salinity resisrance in rice (*Oryza sativa* L.) and a pyramiding approach to breeding varieties for saline soils. Aust. J. Plant Physiol. 13: 161-173.

Yeo, A. R., K. S. Lee, P. Izard, P. J. Bousier and T. J. Flowers. 1991. Short- and long-term effects of salinity on leaf growth in rice (*Oryza sativa* L.). Journal of Experimental Botany 42: 881-889.

Yeo, A. R., M. E. Yeo, S. A. Flowers and T. J. Flowers. 1990. Screening of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes for physiological characters contributing to salinity resistance, and their relationship to overall performance. Theor. Appl. Genet. 79: 377-384.

Yu, L. X., J. D. Ray, J. C. O'Toole and H. T. Nguyen. 1995. Use of wax-petrolatum layers for screening rice root penetration. Crop Sci. 35: 684-687.

Zhu, B., J. Su, M. Chang, D. P. S. Verma, Y. L. Fan and R. Wu. 1998. Overexpression of a Δ-pyrroline-5-carboxylate synthetase gene and analysis of tolerance to water- and salt-stress in transgenic rice. Plant Sci. 139: 41-48.

Zhu, J. K., P. M. Hasegawa and R. A. Bressan. 1997. Molecular aspects of osmotic stress in plants. Critical Rev. in Pl. Sci. 16: 253-277.

Environment and Rice Production
Chapter 6 Effects of Drought and Salt Stress on Rice Production
87 - 103, 1999

Chapter 6 Effects of Drought and Salt Stress on Rice Production

Li-Fei Liu
Department of Agronomy, National Taiwan University,
Taipei, Taiwan 106, R.O.C.

ABSTRACT

Drought and salt stress are two major constraints to rice production and yield stability in many regions on earth. In general, rolled leaves and closed stomata were easily found under drought stress. Accumulation of Na, decreasing of photosynthesis and enhancing of senescence were also found when plants were subjected to salt stress. Rice plant is most sensitive to both stress during reproductive stage. Loss of grain set and yield is tightly associated with the failure of panicle to exsert from the flag leaf, the reduced floret number and the lower pollen fertility. Several drought / salt-resistance mechanisms have been identified for rice: (1) drought escape via appropriate phenology, (2) moderated water-use through morphological changes, (3) the capacity for osmotic adjustment, and (4) efficiently devoid the ion toxicity. In the past, the breeding for both stress tolerance was slowly progressed because the complexity and the involvement of multi genes in drought / salt-resistance. However, recent development of molecular linkage markers for root traits and osmotic adjustment as well as transgenic techniques offer new opportunities for drought / salt-resistance breeding.

Key words: Rice, Drought, Salt stress, Osmotic adjustment, Transgenic rice.

環境與稻作生產
第七章　溫度對水稻穀粒充實發育及稻米品質的影響
105 - 119, 1999

第七章　溫度對水稻穀粒充實發育及稻米品質的影響

盧虎生
國立臺灣大學農藝系

摘要 ---------- 106
壹、前言 ---------- 106
貳、臺灣地區水稻生育期間的溫度變異 ---------- 106
參、水稻穀粒的充實發育過程 ---------- 107
肆、溫度對穀粒充實發育的影響 ---------- 109
伍、溫度對稻米澱粉性質的影響 ---------- 109
陸、溫度對稻米蛋白質性質的影響 ---------- 109
柒、溫度對稻米口感性質的影響 ---------- 112
捌、結語 ---------- 113
玖、引用文獻 ---------- 114
英文摘要(ABSTRACT)---------- 119

第七章　溫度對水稻穀粒充實發育及稻米品質的影響

盧虎生
國立臺灣大學農藝系

摘　要

溫度是水稻生育的必要環境因子，由發芽至穀粒成熟都需受溫度的調節，瞭解水稻生育對溫度的反應機制與變異，將有助於水稻栽培規劃與品種選育。由於穀粒充實對溫度的反應可直接影響稻米的理化性質，而米質改良是目前臺灣水稻發展的主要目標，因此本章將討論溫度對水稻穀粒充實及稻米品質的影響。內容首先回顧臺灣一、二期水稻生育期及充實期間的溫度變化特性，溫度對穀粒生育與充實的一般影響；再較深入討論溫度對穀粒內主要蓄積大分子澱粉與蛋白質生合成的調控，其對稻米理化及口感性質的效應。文中也提出本研究室實際的試驗結果，最後並歸納出建議的因應措施作爲臺灣相關研究與栽培操作的參考。

關鍵詞： 水稻，溫度，穀粒充實，稻米品質，種子。

壹、前　言

溫度是水稻發育的必要物理環境因子，臺灣位處亞熱帶區，溫度的週年變化原本較溫帶地區小，但由於現行每年兩期稻作的栽培制度，再加上全島北、中、南區域的週年溫度差異，使得臺灣地區水稻栽培的溫度環境反而較國際其他地區複雜，因此在產量與品質改良上也面臨相當的挑戰。

臺灣稻米(*Oryza sative* L.)的生產隨著工商進步、農產品開放競爭，生產及消費習性已強調品質的提昇，栽培上亦著重於良質品種的生產區規劃，溫度即是規劃的重要考量因子之一。以溫度而言，稻米生產質與量皆受溫度影響，不適當栽培溫度常導致水稻低產外更因而降低米粒的品質，又前人的研究多指出水稻穀粒充實期間溫度對穀粒品質及產量關係最爲密切(稻津, 1990; Asaoka *et al.*, 1985a、b ; Tamaki *et al.*, 1989a、b、c; 和田, 1991a、b)，因此本篇文章一方面討論溫度對穎果基本發育過程的影響外，一方面將以水稻穎果授粉後發育之"充實期(grain filling stage)"爲討論重點，探討溫度對種子內主要蓄積大分子生合成的影響，及其對稻米品質的可能效應。期望本研究回顧與討論能對國內水稻栽培與育種的研究有所助益。

貳、臺灣水稻穀粒發育期間之溫度環境

臺灣地處亞洲大陸及海洋交接低緯地域(北緯 21 至 26°N)，屬熱帶、亞熱帶交接地域，秈、粳兩型稻皆可適應栽植且爲

兩期稻作制，南部甚至可達三期作。栽植期因著各地農作時序的不同而異，一期作約二月至六月，二期作則約七月至十一月；本省南北種植期差異可達一個月，穀粒充實期間氣候條件 (溫度及日照..) 即有差異，更因不同栽植地域及栽植日期延後而不同，影響稻米生產量及品質。圖一顯示出由 1961 至 1990 年，臺灣北部(以新竹爲例)、中部(臺中)、南部(高雄)地區之 30 年的月平均、最高、與最低溫度的週年變化。配合水稻在各區域的栽培期觀之，一期作水稻充實期間約由低溫趨向高溫，二期作充實期間則反之由高溫趨向低溫，兩期作的生育環境的截然不同，其中各區域的最高與最低溫甚至已超過穎果充實的適當溫度(如日本型稻之 25/20 ℃)，尤其以臺中以北地區爲甚。圖二再顯示臺北 1993 年一、二期水稻充實期間各月份之每旬平均最高與最低溫度變化，其中最高與最低溫已達"傷害(30℃以上、18℃以下)"穎果發育之程度了(Nagato and Chaudhry, 1969b；Tashiro and Wardlaw , 1991)。本島這些溫度變異性質均可明顯影響稻米的生產與品質，必須要加以重視，惟國內對溫度與水稻相關研究多著重於產量上 (朱等, 1984；魏及劉, 1983)，對溫度對穀粒品質的影響仍顯不足。

值得注意的是，在所謂氣候變遷的環境壓力下，預估未來(可能正在發生)異常溫度 (極高溫、極低溫)的出現頻度也將增加，溫度對本省稻米產量及品質之影響，更需積極的研究探討(盧等, 1998)。

參、水稻穀粒的充實發育過程

若欲提高水稻產量及品質，必須先對水稻之穎果的生長發育過程有所瞭解。在抽穗受粉後不久，水稻穎果內之胚囊細胞開始分裂，大約 10 天內，胚的型態已經完成，並且有足夠的發芽能力。胚乳在種子的早期發芽過程中爲一個重要的養分供源 (Okamoto *et al.*, 1980)。以玉米爲例，成熟的胚乳細胞起初爲三倍體，但是許多被子植物會有混數體(mixoploid)的現象，導致倍數和 DNA 含量的變化。以玉米及其他小麥、大麥等禾穀類作物而言，其胚乳細胞核 DNA 會發生 endoreduplication 的現象，在細胞學上的的研究指出造成胚乳細胞核 DNA 含量的增加和多倍性的原因很多，有細胞核內再複製(endoreduplication)、分散性的內有絲分裂(dispersion endomitosis)、C-mitosis 和核融合等 (Duncan and Ross, 1950; Vijayaraghavan and Prabhakar, 1984; Kowles and Philips, 1985; Chojechi, Bayliss and Gale, 1986)。最初的胚乳細胞核內受粉後數小時內開始分裂，產生許多游離狀態的核，核懸浮在細胞質鞘(cytoplasmic sheath)中，被許多液泡包圍著。接著在受粉後約 10 天，大部分的核會經由細胞分裂發育成細胞狀(cellular)。從受粉後 10 天至最後穀粒發育成熟，由於儲存物質的累積，所以細胞逐漸增大，胚乳的鮮重也隨之增加(Kuwada, 1909; Terada, 1928; Hoshikawa, 1967)。最近的研究指出水稻胚乳細胞核在受粉後爲游離的狀態，經過 4 天後，有細胞化的現象。胚乳的細胞數目在受粉後 10 天後趨於穩定。在胚乳發育期間，核與核仁的大小變化很大，其 DNA 含量並未保持原本預期的 3C-6C 狀態，在受粉後 8 天，達到 30C，在受粉後 10 天的胚乳細胞最高可以達到 74C (Ramachandran and Raghavan, 1989)。

在水稻穀粒的發育過程中，水分含量會逐漸降低，而澱粉和蛋白質的總量則會逐漸上升。胚乳爲穀粒最主要的構成物，乾重的增加主要歸因於澱粉的累積，其餘則爲蛋白質等 (Matsushita, 1958)。在受粉後 4~5 天時，胚乳內已經開始有澱粉粒的累積 (Sato, 1964)；而在受粉後 7 天的胚乳內可以明顯的觀察到 protein body，此時蛋白質與澱粉的比例約爲 1:7，惟蛋

白質的分布並不平均，在胚乳周圍細胞其 protein body 的含量較高。在受粉後 11 天時，澱粉粒的增加速度遠大於 protein。在 14 天時，澱粉的含量已達成熟胚乳的 80 %，在受粉後 21 天時的胚乳其 protein 的含量達到最大值 (Rosario *et al.*, 1968)，在大約 28 天時，乾重累積已達最大值，稻米之'產量'與品質已大至底定矣！

綜觀穎果的整個發育過程，各個生理階段依其時序'連續地'進行，而不同的生理過程，如胚乳細胞分裂期，對溫度的敏感性皆可能不同。尤其是一般穀粒發育時之環境溫度處於逐漸變溫情形(如圖一、圖二)，因此研究與討論上必須注意此發育時序與栽培溫度環境動態變異的特質，才能趨於實際。

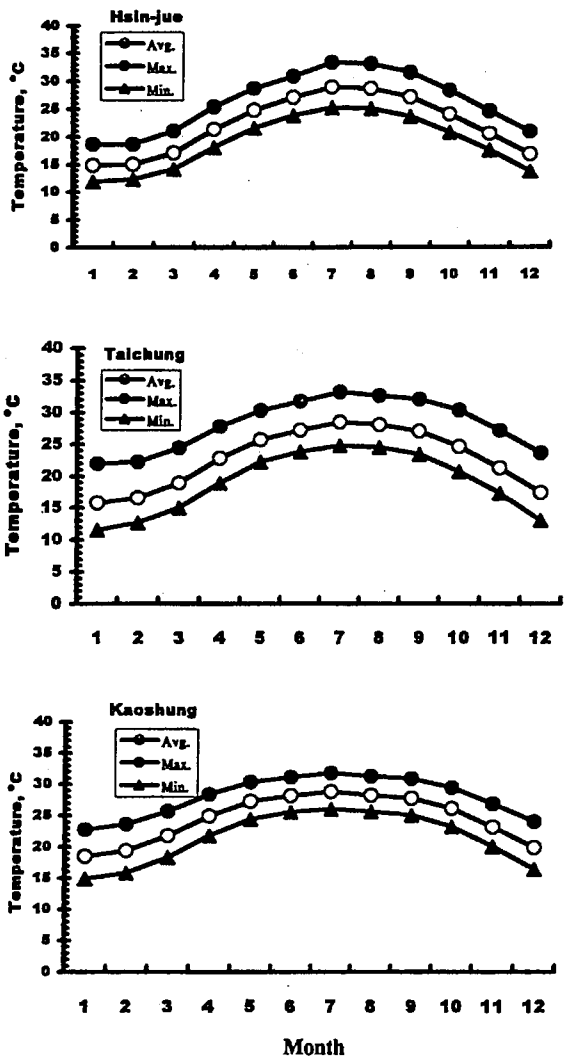


Fig. 1. Thirty year's averages on monthly mean, maxmun, and minimun temperatures for northen (Hsin-jue), central (Taichung) and southern (Kaoshiung) areas of Taiwan (1961 – 1990).

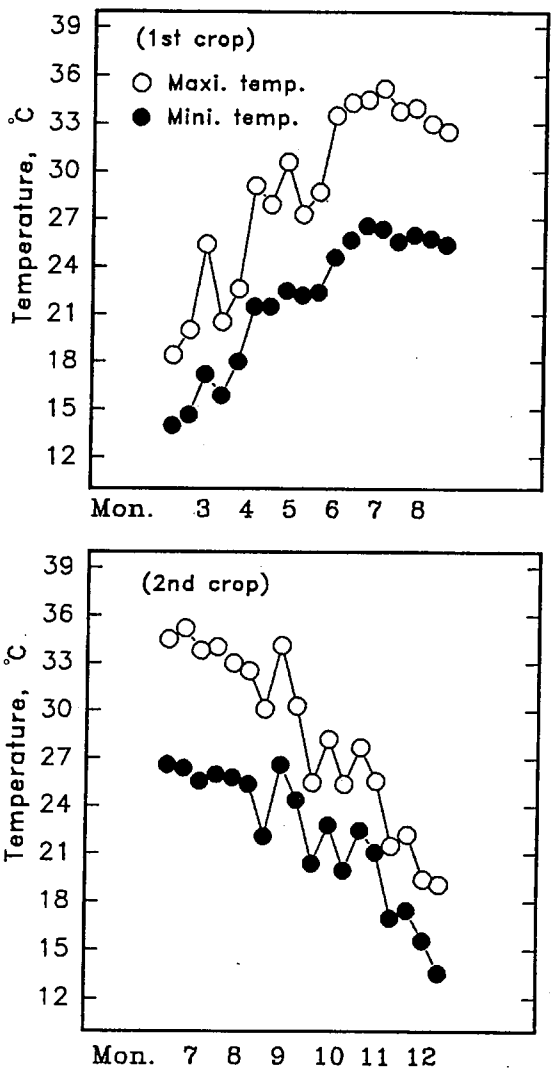


Fig. 2. The fluctuation of the maximum and minimun temperatures during the 1st and 2nd rice crop, in 1993 at Taipei.

肆、溫度對水稻穀粒發育之影響

以水稻全生育期而言，幼苗期、幼穗分化期、花粉母細胞減數分裂期與穎果充實期對溫度最爲敏感，尤其以後二生育期在溫度逆境下皆可直接的導致穎果不稔性(sterility)增加及乾物重下降，所謂高溫逆境大至可以 33-35℃爲界限，低溫則以17-15℃以下爲臨界，依品種的敏感性不同而略有變異(De Datta, 1981)。

高溫環境下，抽穗時的高溫會導致不稔、穀粒變小以及發育不良。其中不稔性是由於高溫(約36℃以上)阻礙花粉 sheding 至柱頭或減低花粉活性導致(Matsui *et al.*, 1997)。水稻對高溫的反應隨品種有所不同，以一般常見的水稻品種而言，秈稻比粳稻較適應高溫的環境，而粳稻品種之間也有明顯的差異(Yoshida and Hara, 1977; Sato *et al.*, 1973)。若在水稻授粉後予以高溫處理，則會導致穀粒乾重的減少，以在抽穗後 12 天之穀粒對高溫最爲敏感，乾重的下降幅度最大，因爲此時正當乾物質累積的直線期。高溫除了導致乾重的下降，對穎果氮與碳素的含量也會造成影響，高溫可明顯降低穀粒內碳素含量，增加氮素濃度，而碳素對溫度的反應則較氮素明顯 (Tashiro and Wardlaw, 1991)。根據學者研究指出，水稻穀粒在高溫下的敏感反應可能與胚乳內澱粉合成有關 (Inaba and Sato, 1976; Sato and Inaba, 1976)。

在低溫下，不稔性顯著增加 (Nagato and Chaudhry, 1969) 。不稔性是由於花粉母細胞減數分裂受低溫阻礙，花粉不孕而無法成功授精所至(楊及朱, 1994)。以穗位而言，位於穗頂端分枝或是一次分枝的穀粒較位於基部或是二次分枝的穀粒對低溫敏感 (Nishiyama, 1983)，且在幼穗分化時給予低溫處理會造成異常小穗(abnormal spikelet)的增加，在穀粒發育早期給予低溫處理比在發育末期給予低溫處理的情況較爲嚴重，此最敏感時期約相當於胚乳細胞旺盛分裂期(授粉後 6-9 天)。

本研究室曾以臺農 67 號與臺中秈 10 號爲材料，於授粉後不同充實期給予不同溫度處理，結果以臺農 67 號爲例列於表一，由結果顯示低溫對稔實率的影響大於高溫，以乳熟期對溫度處理最敏感，低於20/15℃(日/夜溫)、或高於 30/25℃的環境已可造成產量的下降(黃，1995)。

種子外觀上，高、低溫皆可造成種子乾重降低。高溫可導致心、腹白米增加；低溫造成青、死、腹切米增加；這些不良外觀多與穀粒充實期間碳水化合物供應失衡、不足，種子內澱粉、蛋白質等大分子蓄積改變所致(Nagato and Chaudhry, 1969；Tashiro and Wardlaw, 1991；黃, 1995)。Nagato *et al.* (1966)及 He *et al.* (1989a、b)指出低溫環境常造成穀粒充實期延長、充實速率減緩，極端低溫更常造成腹切粒、乳白粒及未熟粒形成。

有關澱粉、蛋白質等大分子蓄積與溫度的關係於後序段落中說明。

伍、溫度對稻米澱粉性質之影響

米粒食用部份以胚乳爲主，以澱粉、蛋白質及游離脂肪酸爲組成分，這些組成分於開花受精至第 10 天大量累積，至 21 天成熟爲止(Hoshikawa, 1962；Del Rosario *et al.*, 1968；Yamagata *et al.*, 1982)。Asaoka *et al.* (1985b)的報告顯示澱粉中之直鏈性澱粉 (amylose) 與非直鏈性澱粉 (amylopectin)大致於授粉後 20-25 天已累積完成，而直鏈性澱粉較非直鏈性澱粉早完成累積。Hoshikawa (1962) 及 Wardlaw (1970) 指出環境因子對穀粒品質之影響，約在穀粒細胞大小及細胞擴大(enlargement)時期最敏感；推測此與同化物質進入穀粒有關(Jenner *et al.*, 1991；Tashiro and Wardla, 1991；Shi *et al.* 1994)。Shi *et al.* (1994) 研究報告發現溫度影響

米粒發育及品質可歸因於植體供給穀粒發育的同化物質受限：葡萄糖、蔗糖及胺基酸含量及其轉化爲澱粉、蛋白質利用率上受到限制，影響穀粒的發育進而降低產量及品質(Jenner *et al.*, 1991)。 稻津 (1990)及 Juliano (1985)均指出穀粒充實期間溫度環境將改變米粒中的組成份，因而改變米飯物理性質如硬度(hardness)、黏性(stickiness)及均衡性(balance)；化學性質：膠化溫度 (gelinizational temperature；G.T)、膠體展流性(gel consistency) 等與澱粉相關的理化性質因而影響米質，此點將再於後段中說明之。

Table 1. The effects of temperature on spikelet fertility and yield of a japonica rice, Tainung 67. The temperature treatments were performed at milky, dough and mature stages.

Treat. Stage	Temp.(℃) (Day/Night)	Fertility kernel (%)	Yield (g plant^{-1})
1st crop, 1994			
Milky	15/13	58.7±1.67@	9.0±1.59
	20/15	76.0±4.92	7.2±2.19
	25/20	87.6±7.13	17.4±1.83
	30/25	86.2±4.89	7.2±1.09
Dough	15/13	73.2±6.90	10.7±1.35
	20/15	83.4±8.90	9.8±1.90
	30/25	93.2±4.80	17.6±1.54
2nd crop, 1993			
Milky	15/13	30.0±5.00	6.93±1.67
	20/15	46.1±6.70	14.12±2.22
	25/20	56.4±6.31	16.84±2.25
	30/25	58.2±4.15	16.37±1.32
	35/30	53.1±5.07	14.75±1.85
Dough	15/13	60.3±3.43	14.34±1.18
	20/15	62.5±3.58	15.34±1.08
	25/20	56.0±2.00	16.85±1.65
	30/25	57.5±2.48	17.73±1.35
	35/30	58.3±2.72	12.63±1.74
Mature	15/13	45.9±3.97	11.64±2.79
	20/15	47.0±4.16	12.16±1.65
	25/20	51.4±4.71	11.41±1.67
	30/25	51.0±4.93	16.08±1.54
	35/30	48.0±2.57	11.17±1.52

Mean ± S.E. (n=4)

Singh and Juliano (1977)以 IR28 及 IR29 爲材料，發現穀粒自開花後 3 天澱粉粒開始累積，5-9 天累積速率直線化，而至開花後 18-21 天才維持穩定；因而於此時期間受外界環境因子影響最顯著。溫度環境藉由改變米粒中的直鏈性澱粉含量而影響米質。稻津 (1990)、Asaoka *et al.* (1985a、b)發現穀粒充實期低溫處理，米粒品質因直鏈性澱粉含量明顯增加，導致米飯硬度或咀嚼性增加、黏性降低,米飯食味(palatability)因而降低(稻津, 1990；Tamaki *et al.*, 1989b；He *et al.*, 1989a、b , Asaoka *et al.*, 1991)。高溫處理則可降低米粒直鏈性澱粉含量、但增加粗蛋白質含量，改變米粒各成分比例降低食用品質(Tamaki *et al.*, 1989a,b)。

Tamaki *et al.* (1989a) 以糯米 (waxy rice) 及非糯米 (non-waxy rice)品種於穀粒充實期間以溫度處理探討對米質的影響，發現低溫(＜17℃)可提高非糯米直鏈性澱粉含量但對糯米品種則效應不顯著；又高溫(＞29℃)處理將使得直鏈性澱粉含量降低，因而推測高低溫對米質的影響應可能由不同機制所調。

溫度敏感期方面，Asaoka *et al.*(1985b)以穀粒充實期間依開花期以不同溫度處理探討溫度對米質的影響，並指出開花後 5-15 天處理最爲顯著，低溫可提高米粒中的直鏈性澱粉含量，高溫則降低米粒中的直鏈性澱粉含量。據 Bajaj (1991)指出米粒中直鏈性澱粉含量與支鏈性澱粉含量比值(AC/APC)的改變將影響米質，低溫環境可因增加米粒中的直鏈性澱粉而改變此比值。

至於溫度影響米粒中的直鏈性澱粉含量之生理原因，Asaoka *et al.* (1985b)推測溫度可調節胚乳中複雜的澱粉合成酵素系統因而改變其組成。高溫下合成澱粉之酵素受影響，amylose 含量較低(Sano *et al.*, 1985；Tamaki *et al.*, 1989a)。低溫下支鏈性澱粉的合成酵素將受限制，以增加直鏈性澱粉含量 (Tamaki *et al.*, 1989a)爲主；而 Sato *et al.*(1985)以水稻爲材料,發現低溫下將導致穀粒中的 Wax 蛋白質大量合成，而此一蛋白質與直鏈性澱粉合成酵素有關，因而低溫環境下直鏈性澱粉增加。Umemoto *et al.* (1995)證明 15℃低溫可顯著提高 granule-bound starch synthase (3 倍)，因而增加 amylose 的含量；此類溫度對胚乳基因之差異性 (differential regulation)調控機制也是目前種子發育及大分子累積的研究重點。

溫度改變米粒化學組成份比例的效應，宜由溫度與穎果(糙米，rough rice)米粒內部構造及發育之關係加以探討。He *et al.* (1989a、b)以 ^{14}C 放射線標定，發現穀粒澱粉的累積由內層至外層發展，蛋白質則反之，說明了水稻穀粒發育具有內向外逐步發育的生理梯度(physical gradity)，也證實穀粒內層的直鏈性澱粉累積受早期溫度所影響，穀粒外層則受後期溫度所影響，穀粒內外層直鏈性澱粉含量具有 5% 差異；且發現穀粒充實後期具較高的直鏈性澱粉合成效率。稻津(1990)發現日本型稻米，直鏈性澱粉含量隨著穀粒充實期溫度而改變，每降低 2-3℃可增加直鏈性澱粉約 1%，因而可選擇栽植地點及調整水稻插秧期，使穀粒充實期間處於較適的溫度環境，調節穀粒中的直鏈性澱粉含量，生產食味較佳的稻米。

臺灣水稻品種之成份對溫度的反應如何? 本研究室亦曾以臺農 67 號與臺中秈 10 號爲材料，於開花後充實期間施與溫度處理，其對米粒化學性質的影響以臺農 67 號爲例列於表二，由表中顯示 amylose 含量也隨處理溫度之提高而下降，早期(乳熟期)低溫處理之 amylose 含量最高；低溫處理也造成膠體硬度或 consistency 的增加。粗蛋白質的反應則呈現與 amylose 相反的趨勢。臺中秈 10 號也有相似的反應。這些結果顯示臺灣推廣品種之理化性質對溫度也有相當的敏感性，在良質米品種選育與栽培制度規劃上必須加以考慮。

Table 2. The effects of temperature on grain chemical quality of a japonica rice, Tainung 67. The temperature treatments were performed at milky, dough and mature stages of 2nd crop, 1994.

Treatment stage	Temperature (℃) (Day/Night)	Alkali test		Amylose (%)	Crude Protein (%)	Gel consistency (mm)#
		Spr@	Gel. Temp.			
Milky	15/13	7	L	21.35±0.30§	10.10±0.04	M
	20/15	7	L	20.00±0.06	10.82±0.00	M/S
	25/20	6	L	17.10±0.10	11.78±0.05	S
	30/25	6	L	15.35±0.15	11.25±0.02	S
	35/30	5.6	I	12.12±0.61	12.03±0.02	M
Dough	15/13	7	L	21.70±0.40	9.62±0.04	M
	20/15	7	L	18.45±0.28	11.15±0.04	M
	25/20	6.5	L	16.75±0.32	11.16±0.01	S
	30/25	6	L	14.80±0.00	12.04±0.02	S
	35/30	5.5	I	12.50±0.00	12.13±0.03	S
Mature	15/13	7	L	18.32±0.29	10.84±0.01	M
	20/15	7	L	17.62±0.41	11.15±0.03	M
	25/20	7	L	17.85±0.08	11.45±0.00	S
	30/25	6.5	L	14.97±0.04	11.61±0.03	S
	35/30	7	L	16.50±0.00	11.15±0.00	S

@ : Spreading value.

: M: medium gel, 36-49 mm; S: soft gel, more than 50 mm.

§ : Mean±S. E. (n=4)

陸、溫度對稻米中蛋白質性質的影響

水稻蛋白質爲穀粒內主成份之一，約佔總乾重 10%，但因品種、栽培環境及管理不同變域甚大。穀粒蛋白質含量雖少，但在水稻米粒外觀品質、食用價值及營養價值上，卻扮演一重要指標。高蛋白質含量米粒煮過後米飯（cooked rice）較泛黃不透明且具有較差的外觀品質（Taimaki *et al.*, 1989c），食用價值因澱粉粒吸水及膨脹受干擾而米飯質地變差（Litte and Dawon, 1958），並增加烹煮時間及需水量因而降低烹調品質（許及宋, 1989）。稻米一般比其它禾穀類具有較均衡的胺基酸種類及含量（尤其高蛋白質含量者），故具較佳營養品質（Souza *et al.*, 1993）。因而稻米蛋白質與栽培溫度的關係值得再討論。

穀粒中的蛋白質累積發育方向，模式與澱粉相反，由穀粒外層向內層發育（Tamaki *et al.*, 1989b ; Lu and Luh, 1991 ; Juliano, 1989）。據 Harris and Juliano（1977）指出澱粉顆粒於開花後 4 天出現，而蛋白顆粒則於開花後 7-8 天出現。穀粒中的貯藏性蛋白質依溶解性分爲四

種：(1) 水溶性的 albumin：0-10%；(2) 鹽溶性的 globulin：1-20% (3) 醇溶性的 prolamine：2-20% (4) 鹼或酸溶性 glutelin (oryzenin)：60-90%。鹼溶性蛋白質貯存於蛋白質體(PBII) 中，而醇溶性蛋白質則貯存於蛋白質體 (PBI) (Tanaka *et al.*, 1980)。而此四種蛋白質比例因品種、栽植環境、管理、碾米程度、抽取方法等變異甚大(Li and Okita, 1993)。穀粒中蛋白質各組成分與米質之相關研究，以鹼溶性及醇溶性蛋白質研究居多。

雖然蛋白質對稻米營養與理化性質影響很大，在稻米蛋白質分子生物上的瞭解也有相當基礎，但在環境影響上文獻中的研究多僅集中於環境對粗蛋白質(Kjeldhal protein)含量的影響，對儲藏性蛋白質表現的研究卻相當有限。高溫(高於 30°C)環境下發育之穀粒具有較高含量的粗蛋白質，可能使米粒經烹煮後質地較硬且較泛黃、不透明 (Nagato *et al.*, 1972；Tashiro and Warldaw, 1991)，此外澱粉粒因外圍糊粉層蛋白質增加而吸水及膨脹受干擾，進而延長米飯烹煮時間，最後導致食味值之降低 (Little *et al.*, 1958; Webb, 1985)。在低溫環境下 prolamines 及 glutelins 合成量皆會增加，其中 prolamines 的相對增加量又高於 glutelins，因而可能造成粗蛋白質含量增加，惟其調節機制尚不明瞭 (Souza *et al.*, 1993)。

本研究室對稻米蛋白質與環境溫度與關係的研究顯示(表二)，粗蛋白質含量與環境溫度呈現正相關，高溫下稻米粗蛋白質含量較低。再進一步追蹤五個推廣品種之週年栽培環境中四種儲藏性蛋白質的變異，發現 prolamines 與 glutelins 含量皆表現相當的變動，品種間反應也具有差異性(簡等, 1997)。此點也值得本省良質米栽培規劃與品種選育者參考。

此外，在全球環境變遷中，平均氣溫升高與及異常溫度發生頻率增加似乎是短期間難以避免的趨勢(盧 等, 1998),但值得注意的是相關文獻中高溫環境對儲藏性蛋白質效應的研究最少。

柒、溫度對稻米口感品質之影響

稻津(1990)研究報告指出穀粒充實期時溫度可改變米粒中的化學組成份，進而影響米粒的利用價值，類似報告亦見於 Asaoka *et al.*, 1985a,b；Tamaki *et al.*, 1989a,b；He *et al.*, 1989b。Tamaki *et al.* (1989a) 指出低溫環境將使穀粒中的直鏈性澱粉增加，但卻因而提高米飯咀嚼性降低黏性及米質；相似的結果亦見於稻津(1990)、Asaoka *et al.* (1985a,b)、及 He *et al.* (1989b)。Juliano (1985)指出低溫可降低膠化溫度，膠化溫度低者適口性佳較受歡迎。Shi *et al.*(1994)以小麥爲例，進行穀粒充實期間溫度處理，發現高溫下直鏈性澱粉含量降低但支鏈性澱粉含量則增加，造成穀粒的膠化溫度提高，水稻亦有相同的溫度效應(Fuwa, 1991)。此外，脂質含量也可因處理溫度提升而增加，此米粒中的脂質將限制澱粉粒吸水的膨脹性，因而造成烹煮品質降低(Tamaki *et al.*, 1989a)。高溫下發育的米粒具較高蛋白質含量(Tashiro and Warlaw, 1991)，因而具有較硬質地(Nagato *et al.*, 1972)，且蛋白質也將干擾煮飯時米粒的吸水量(water-uptake ratio)，因而延長煮飯時所需時間且米粒容易碎裂(Webb, 1985)。溫度除影響米粒中的內容物外，尚可改變米粒的發育因而影響米粒外觀品質(大小、形狀、透明度..)降低外觀及碾米品質，此點已在前述第'參'節中說明。

捌、結　　語

溫度是水稻生育中必需的環境因子，也是難以人爲操作的因子，在栽培上對溫度的操控皆可能增加成本而不符經濟效應。經由上述的討論可知溫度與穎果發育

充實間存在複雜的關係。以稻作栽培及品種改進的觀點而言，謹提出下列的因應方向供參考:

1、現有品種的適種、適地、適時栽培。這也是目前的栽培措施，但對各現有品種對溫度的敏感性(尤其是稻米理化性質)仍需有更精確的評估。現行育種過程對低溫適應性已有基本的評估程序，但對未來可能增高的高溫頻率更需加以評估。

2、評估水稻分期與分區育種的可能性。基於環境溫度對發育之複雜卻精細的調控性，宜思考在特定栽培期或栽培區域進行育種的可行性，此點對品質改良可能尤其重要。

3、評估現有遺傳材料對高、低溫適應的變異性。瞭解遺傳育種材料對溫度反應的變異範圍，方能提供育種與分子標幟操作的材料。

4、分子標幟的應用。環境溫度對發育的調控理論上應屬於數量性狀，雖然生理過程複雜，但近年來分子生物在Quantitative Trait Locus (QTL)的研究進步快速，此方法也可應用於對複雜生理作用的遺傳分析，歸納出相關的基因位置供育種使用 (Saito *et al.*, 1995; Prioul *et al.*, 1997)。

5、團隊工作。這點是最重要但也可能是最難的。無論如何還是必須如此方能達成上述的各項目標。

玖、引用文獻

朱鈞、盧虎生. 1984. 一、二期作水稻穀粒充實與產量構成要素之關係. 臺灣省農業試驗所特刊第 16 號. pp.73-82.

和田定. 1991a. 北海道における良質米生產の現狀と生產技術. 農業および園藝. 66: 1275-1278.

和田定. 1991b. 北海道における良質米生產の現狀と生產技術. 農業および園藝. 66: 1378-1380.

許愛娜、宋勳. 1989. 稻米理化性與食味關係因子分析. 臺中區農業改良場研究彙報 25: 43-53.

黃基倬. 1995. 水稻穀粒充實期間溫度對稻米品質及貯藏性蛋白質累積之影響 國立臺灣大學農藝學研究所碩士論文.

楊素絲、朱鈞. 1994. 水稻(*Oryza sativa* L.)花粉發育過程中對低溫敏感時期之檢定. 中華農藝 4: 157-166.

稻津脩. 1990. 米 品質の作物學. 良食味品種の特性の栽培. 日作紀. 59: 611-615.

盧虎生、朱 鈞、王慶裕、朱德民. 1998. 災害性天氣與氣候對臺灣地區農作物生產影響及因應策略. 林俊義、楊純明編" 氣候變遷對農作物生產之影響"p. 97-109,臺灣省農業試驗所出版.

盧訓、宋勳、吳淑靜. 1988. 栽培環境及品種對稻米碾米品質與理化性質影響之研究. 稻米品質研討會專集. 臺中區農業改良場. 員林 , 臺灣. pp. 189-198.

簡珮如、盧虎生、朱鈞. 1997. 栽培時期對稻米貯存性蛋白質之影響. 中華農藝 7: 333-342.

魏夢麗、劉大江. 1983. 期作間水稻光合成物質之生產、分配及產量間的關係. 中華農業研究. 32: 209-218.

Asaoka, M., K. Okuno and H. Fuwa. 1985a . Genetic and environmental control of starch properties in rice seeds. *In*: New Approaches to Research on Cereal Carbohydrates. R. D. Hill and L. Munck,eds. Elsevier: Amsterdam.

Asaoka, M., K. Okuno, K. Hara, M. Oba and H. Fuwa. 1985b . Effects of environmental temperature at the milky stage on amylose content and fine structure of amylopectin of waxy and nonwaxy

endosperm starchs of rice (*Oryza sativa* L.). Agric. Biol. Chem. 49: 373-379.

Asaoka, M., K. Okuno, K. Hara, M. Oba and H. Fuwa. 1991. Effects of environmental temperature at the early developmental stage of seed on the characteristics of endosperm starches of rice (*Oryza sativa* L.). Starch/Starke. 1 : 1-8.

Bajaj, S. 1991. VI. 7. Biotechnology in the nutritional improvement of rice. Biotechnology in Agriculture and Forestry.14: Rice. pp : 508-527.

Chojechi, A. J. S., M. W. Bayliss and M. G. Gale. 1986. Cell production and DNA accumulation in the wheat endosperm, and their association with grain weight. Ann. Bot. 58: 809-817.

De Datta, S. K. 1981. Principles and practices of rice production. John Wiley & Sons, Inc. published, U. S. A.

Del Rosario A.R., V.P. Briones, A.J. Vidal and B.O. Juliano. 1968. Composition and endosperm structure of developing and mature rice kernel. Cereal Chem. 45: 225-234.

Duncan, R. E. and J. G. Ross. 1950. The nucleus in differentiation and development. 3. Nuclei of maize endosperm. J. Heredity 41: 259-268.

Fuwa, H., M. Yamamotø, M. Tsujie, A. Ueda, N. Inouchi, M. Aasaoka, Y. Konishi, T. Hasuo and T. Niwayama. 1991. Effects of environment temperature during development of rice plants on characteristics of endosperm starch for sake brewing. Denpun Kagaku. 38: 369-373.

Harris, N. and B.O. Juliano. 1977. Ultrastructure of endosperm protein bodies in developing rice grains differing in protein content. Ann. Bot. 45: 1-5.

He, G.C., K. Kogure and H. Suzuki. 1989a. Development of endosperm and synthesis of starch in rice grain. I、Synthesis of starch. Jpn. J. Crop Sci. 58: 253-259.

He, G.C., K. Kogure and H. Suzuki. 1989b. Development of endosperm and synthesis of starch in rice grain. II、Starch property as effected by the temperature during grain development.Jpn. J. Crop Sci. 59: 340-345.

Hoshikawa, K. 1962. Studies on the ripening of wheat grain. 4. Influence of temperature upon the development of the endosperm. Jpn. J. Crop Sci. 30: 228-231.

Hoshikawa, K. 1967. Studies on the development of endosperm in rice. 1. Process of endosperm tissue formation. Jpn. J. Crop Sci. 36: 151-161.

Inaba, K. and K. Sato. 1976. High temperature injury of ripening in rice plant. VI. Enzyme activities of kernel as influenced by high temperature. Jpn. J. Crop Sci. 45(1): 162-167.

Jenner, C. F., T. D. Ugalde and D. Aspinall. 1991. The physiology of starch and protein deposition in the endosperm of wheat. Aust. J. Plant Physiol. 18:211-226.

Juliano, B. O. 1985. Biochemical properties of rice. *In* B. O. Juliano, ed, Rice: Chemistry and technology. American Assoc. of Cereal Chemists. USA, pp 175-197.

Kowles, R. V. and R. L. Philips. 1985. DNA amplification patterns in maize endosperm nuclei during kernel development. Proc Natl Acad Sci USA 82: 7010-7014.

Kuwada, Y. 1909. On the development of pollen and the embryo sac, and the

formation of the endosperm, etc. of *Oryza sativa* L. Botanical Magazine (Toyko) 23: 334-343.

Li, X. X. and T. W. Okita. 1993. Accumulation of prolamines and glutelins during rice seed development: a quantitative evaluation. Plant Cell Physiol. 34: 385-390.

Little, R. R., G. B. Hilder and E. H. Dawson. 1958. Differential effect of alkali on 25 varieties of milled rice. Cereal Chem. 35: 111-126.

Lu, S. and B. S. Luh. 1991. Properties of the rice caryopsis. *In* Rice: Production. B.S. Luh, ed, Van Nostrand Reinhold.New York. USA, pp:389-419.

Matsui, T., K. Omasa and T. Horie. 1997. High temperature-induced spikelet sterility of japonica rice at flowering in relation to air temperature, humidity and wind velocity conditions. Jpn. J. Crop Sci. 66: 449-455.

Matsushita, S. 1958. Studies on the nucleic acids in plants. II. Variation of the ribonucleic acid contents of wheat and rice grains during ripening processes. Mem. Res. Inst. Food Sci. Kyoto Univ. 14: 24-29.

Nagato, K. and F. M. Chaudhry. 1969a. A comparative study of ripening process and kernel development in japonica and indica rice. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 38: 425-433.

Nagato, K. and F. M. Chaudhry. 1969b. Ripening of japonica and indica type rice as influenced by temperature during ripening period. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 38: 657-667.

Nagato, K. and M. Ebata .1966. Effects of high temperature during ripening period on the development and the quality of rice kernels. Jpn. J. Crop Sci. 34: 59-66.

Nagato, K. M. Ebata and M. Ishikawa. 1972. Protein content of developing and mature rice grain. Jpn. J. Crop Sci. 41: 472-479.

Nishiyama, I. 1983. Male sterility caused by cooling treatment at the young microspore stage in rice plant. XXIV. Small vascular bundles in pedicel and the difference in susceptibility to coolness among spikelets in the panicle. Jpn. J. Crop Sci. 52(1): 43-38.

Okamoto, K., H. Kitano and T. Akazawa. 1980. Biosynthesis and excretion of hydrolases in germinating cereal seeds. Plant and Cell Physiol 21(1): 201-204.

Prioul, J. L., S. Quarrie, M. Causse and D. de Vienne. 1997. Dissecting complex physiological functions through the use of molecular quantitative genetics. J. Exp. Bot. 48: 1151-1163.

Ramachandran, C. and V. Raghavan. 1989. Changes in nuclear DNA content of endosperm cells during grain development in rice (*Oryza sativa*). Ann. Bot. 64: 459-468.

Rosario, A. R., V. P. Briones, A. J. Vidal and B. O. Juliano. 1968. Composition and endosperm structure of development and mature rice kernel. 45: 225-235.

Sano, Y., M. Maekawa and H. Kikuchi. 1985. Temperature effects on the Wx protein level and amylose content in the endosperm of rice. J. Here. 76 : 221-222.

Saito, K., K. Miura, K. Nagano, Y. Hayano-Saito, A. Saito, H. Araki and A. Kato. 1995. Chromosomal location of quantitative trait loci for cool tolerance at the booting stage in rice variety

'Norin-PL8'. Breeding Sci. 45: 337-340.

Sato, K. 1964. Studies on starch contained in the tissues of rice plant. 10. Starch distribution in the tissues of flower and caryopsis with their development of growth. Nippon Sakumotsu Gakkai Kiji 33:29-34.

Sato, K. and K. Inaba. 1976. High temperature injury of ripening in rice plant. V. On the early decline of assimilate storing ability of grains at high temperature. Jpn. J. Crop Sci. 45(1): 156-161.

Sato, K., K. Inaba and M.Tozawa. 1973. High temperature injury of ripening in rice plant. I. The effects of high temperature treatment at different stages. Jpn. J. Crop Sci. 42(2): 207-231.

Shi, Y. C., P. A. Seib and J. E. Bernardin. 1994. Effects of temperature during grain filling on starches from six wheat cultivars. Cereal Chem. 71:369-383.

Singh, R. and B. O. Juliano. 1977. Free sugars in relation to starch accumulation in developing rice grain. Plant Physiol. 59: 417-421.

Souza, S. R., E. M. L. M. Stark and M. S. Fernandes. 1993. Effects of supplememntal-nitrogen on the quality of rice proteins. J. Plant Nutr. 16: 1739-1751.

Tamaki, M., M. Ebata, T. Tashiro and M. Ishikawa. 1989a. Physoco-ecological studies on quality formation of rice kernel. I Effects of nitrogen top-dressed at full heading time and air temperature during ripening period on quality of rice kernel. Jpn. J. Crop Sci. 58:653-658.

Tamaki, M., M. Ebata, T. Tashiro and M. Ishikawa. 1989b. Physico-ecological studies on quality formation of rice kernel. II. Changes in quality of rice kernel during grain development. Jpn. J. Crop Sci. 58(4):659-663

Tamaki, M., M. Ebata, T. Tashiro and M. Ishikawa. 1989c. Physico-ecological studies on quality formation of rice kernel. III. Effects of ripening stage and some ripening condition on free amino acids in milled rice kernel and in the exterior of cooked rice. Jpn. J. Crop Sci. 58:695-703.

Tanaka, K. Sugimoto, T., M. Ogawa and Z. Kasai. 1980. Isolation and characterization of two types of protein bodies in the rice endosperm. Agric. Biol. Chem. 44: 1633-1639.

Tashiro, T. and I. F. Wardlaw. 1991. The effect of high temperature on the accumulation of dry matter, carbon and nitrogen in the kernal of rice. Aust J Plant Physiol. 18(3): 259-265.

Terada, S. 1928. Embryological studies in *Oryza sativa* L. Journal of the College of Agriculture, Hokkaido Imperial University 19: 245-260.

Umemoto, T., Nakamura, Y. and Ishikura, N. 1995. Activity of starch synthase and the amylose content in rice endosperm. Phytochemistry 40: 1613-1616.

Vijayaraghavan, M.R. and K. Prabhakar. 1984. The endosperm, pp. 319-376. *In*: Embryology of angiosperms. B. M. Johri, ed. Springer-Verlag, Berlin.

Wardlaw, I. F. 1970 The early stage of grain development in wheat: response to light and temperature in a single variety. Aust. J. Biol. Sci. 23: 765-774.

Webb, B.D. 1985 Criteria of rice quality in

the United States. *In* Rice: Chemistry and Technology. B. O. Juliano, ed, American Assoc. of Cereal Chemists. USA, pp. 403-427.

Yamagata, H., T. Sugimoata, K. Tanaka and Z. Kasai. 1982. Biosynthesis of storage proteins in developing rice seeds. 70: 1094-1100.

Yoshida, S. and T. Hara. 1977. Effects of air temperature and light on grain filling of an indica and a japonica rice (*Oryza sativa* L.) under controlled environmental conditions. Soil Sci. Plant Nutr. 23(1): 93-107.

105 - 119, 1999

Chapter 7 Effects of Temperature on Rice Grain Filling and Grain Quality

Huu-sheng Lur
Department of Agronomy, National Taiwan University,
Taipei, Taiwan, ROC

ABSTRACT

Temperature is an essential environmental factor for rice development and culture. Taiwan is located in subtropical area with two rice crops a year. The fluctuation of temperature during each crop is differed from other temperate countries where japonica rice is cultivated. Therefore, knowledge of the relationship between rice development and temperature should benefit the design of culture manipulation and breeding strategy. Improvement of grain quality has been the major objective of rice program in Taiwan. Temperature effects on grain filling may directly influence grain physical-chemical properties. The present chapter, thus, would focus the review and discussion on the temperature effects on grain development and filling, starch and protein accumulation, and palatability. Comments and suggestions for current and future researches to improve grain quality under Taiwan's temperature environment are also proposed in the context.

Key words: Rice, Temperature, Grain Filling, Grain quality.

環境與稻作生產
第八章　高溫及低光對水稻同化作用之影響及其生理和型態之因應
121- 134, 1999

第八章　高溫及低光對水稻同化作用之影響及其生理和型態之因應

翁仁憲
國立中興大學植物系

摘要 ---------- 122
壹、前言 ---------- 122
貳、高溫對水稻同化作用之影響及其因應 ---------- 123
參、低光照對水稻同化作用之影響及其因應 ---------- 127
肆、適合臺灣高溫低光照環境之水稻株型雛議 ---------- 129
伍、結語 ---------- 130
陸、引用文獻 ---------- 130
英文摘要(ABSTRACT)---------- 134

第八章　高溫及低光對水稻同化作用之影響及其生理和型態之因應

翁 仁 憲
國立中興大學植物系

摘　要

水稻爲熱帶原產之作物，雖然性喜高溫，但在臺灣之氣候條件下仍然會因溫度過高而影響其產量，況且在第二期作還有日照不足的問題。以同化作用之觀點視之，提高水稻之生產能力可以從提高光合作用及減少呼吸消耗兩方面著手。葉片較厚的水稻品種，在強光下其單葉光合速率雖然較高，但在弱光下之光合能力卻較差，而且因光線較不易透過厚葉，厚葉之單位葉面積呼吸消耗量又較多，故隨著葉面積指數(LAI)之增加，其純同化率(NAR)降低之幅度較大，導致其在繁茂狀態下之乾物累積能力降低。氣孔密度較高及氣孔開度較大之品種，會使氣體容易進出葉片，同時促進光合作用及蒸散作用，而蒸散作用又可冷卻葉片，使光合作用不易受到高溫之抑制，呼吸消耗又不因高溫而增加。而蒸散作用需消耗水分，故需注重根的吸水力及稻體之水份通導能力。此外，由於葉片較長者只要不下垂，其冠層(canopy)會較高，故單位葉面積分布的空間會較大，使其葉面積密度降低，有利於冠層內空氣之流通及光合作用之進行，而且長而直立之上位葉也較不易被穗遮光。綜合生理及型態方面的考量，較適合於高溫及低光之環境下栽培的水稻品種，可以考慮選育具備高光合作用及低呼吸消耗，氣孔密度較高、氣孔開度較大，根發達，水分吸收、輸導能力強，高溫稔實佳，以及具有長、薄且不易下垂葉的短稈穗重型品種著手。

關鍵詞：高溫、低光照、水稻、同化作用、株型。

壹、前言

水稻爲熱帶原產之作物，雖然性喜高溫，但在臺灣之氣候條件下仍然會因溫度過高而影響其產量，如第二期作低產的主要原因便是高溫及低光照所造成（張及吳，1986)。由於作物產量是由生物產量乘以收穫指數而得，其中生物產量與作物之乾物質累積能力，也就是同化能力有關，而收穫指數則與同化產物之分配有關。由於溫度及光照對作物影響之層面很廣，對其討論難以面面俱到，本文僅就高溫及低光照對水稻之同化作用之重要影響，及其生理和型態之因應方面加以介紹。

貳、高溫對水稻同化作用之影響及其因應

植物體乾物質之中，約有 90%以上爲直接或間接來自光合作用(Zelitch, 1975)，此外，植物也進行呼吸作用，分解光合產物，以獲得植物本身代謝及生長所需之能量。影響植物耐熱性之因子很多，如在高溫下能維持其膜之穩定及蛋白質之安定是耐熱之必要條件(Taiz and Zeiger, 1991)。在高溫下呼吸速率較小者，可以減少呼吸消耗，有利於其乾物質之累積 (翁，1989; Taiz and Zeiger, 1991; Wilson and Jones, 1982)。較小的葉片較有利於散熱 (Taiz and Zeiger, 1991)，而氣孔阻抗較小 (氣孔較密或開度較大) 者，不但有利於光合作用，也有利於以葉面蒸散來降溫 (角田，1984; Taiz and Zeiger, 1991)。

一般言之，溫度對植物光合作用及呼吸作用之影響大致如圖一所示，葉片光合速率與溫度之間係屬拋物線關係，即在溫度較低時，葉片之光合速率隨溫度之升高而上升，但超過其光合最適溫後，光合速率即開始下降。而呼吸速率則是隨溫度之升高呈等比級數增加，所以在高溫下呼吸消耗會大幅侵蝕光合生產終至超越，故生長適溫通常低於光合適溫。作者之研究結果(Weng and Chen, 1987)亦顯示，當溫度從 20℃升高至 30℃時，5 種粳稻及 4 種秈稻光合速率之增加幅度分別爲 26%-42%及 18%-39%，呼吸速率之增加幅度則分別爲 116%-149%及 105%-127%。一般植物呼吸作用大致會消耗其光合產物的 30-60%，但在高溫下，由於呼吸作用旺盛，每日呼吸之消耗量會提高至其光合產物之 70-80%(Taiz and Zeiger, 1991)。在水稻方面，田中及山口(引自村田及山口，1979)亦謂熱帶水稻之呼吸消耗佔其光合作用之 40%(生育初期)至 73%(乳熟期~完熟期)。由以上結果可知，在高溫地區呼吸作用之消耗實在不容忽視，而溫度升高對秈稻呼吸之促進程度稍低於粳稻，此點可能爲其較適應高溫之一原因。

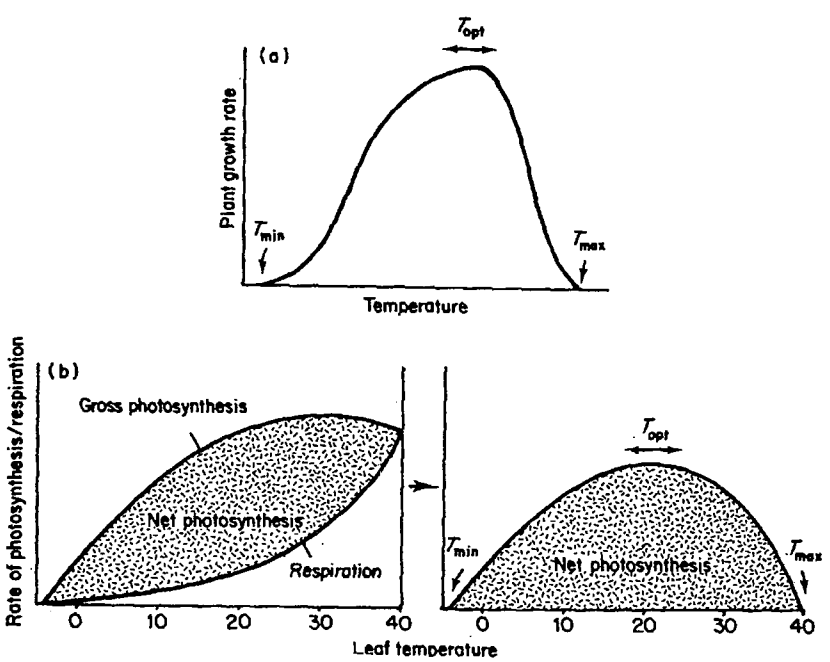


Fig. 1. The relationships of photosynthetic rate, respiration rate and growth rate to the temperature. (From Fitter and. Hay,1981)

提昇高溫地區水稻之生產能力當然可以從開源(提高光合作用)及節流(減少呼吸消耗)兩方面著手。在提高光合能力方面，作者(Weng *et al.*, 1982b,c)曾比較不同水稻品種之單葉光合速率與其生長速率(CGR)之關係，結果發現，單葉光合速率愈高之品種，在葉面積指數(LAI)較低時，其純同化率(NAR)的確較高，但隨著 LAI 之增加，其 NAR 降低之幅度卻較大，導致其在繁茂狀態下之乾物累積能力降低(圖二)。究其原因乃因單葉之光合速率較高之水稻品種，其葉片大多較厚(圖二所示之各品種，其單葉光合速率與比葉面積(specific leaf area，即葉面積 / 葉乾重)之相關係數爲 -0.74($P<0.01$))，單位葉面積呼吸消耗量較多。而且光較不易透過厚葉，在 LAI 較小時，因爲葉片所受到的光量較多，可以維持較高的光合速率，光合作用之收入足以凌駕呼吸消耗。但是在 LAI 較大時，因爲葉片互相遮蔽，使葉片處在低光照之環境當中，此時葉片較厚之品種不但不能發揮其高光合作用之特性，反而因爲高呼吸消耗及不易透光的特性，不利於乾物質之累積。

作者(翁及陳，1988)在臺中之試驗結果亦顯示，水稻在第一期作之營養生長期，其 CGR 係隨 LAI 之增加而直線上升，而在第二期作則其 CGR-LAI 間之斜率係隨 LAI 之增加而逐漸變緩(圖三)，其原因可能爲第二期作營養生長期之溫度較高，在 LAI 較小，冠層內之光環境尚佳時，由於光合作用旺盛，尚可彌補由高溫導致之呼吸消耗，而 LAI 增大，冠層(canopy)內之光環境變劣時，呼吸消耗之影響即逐

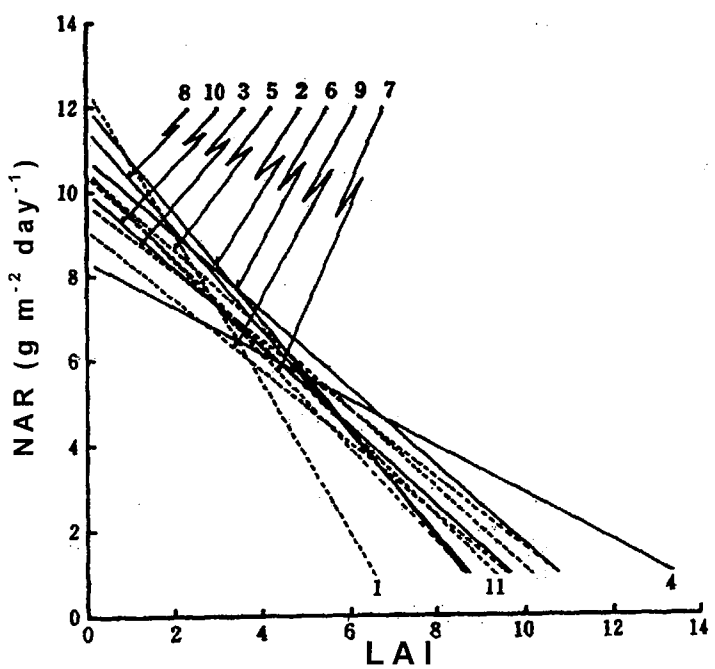


Fig. 2. Varietal differences in the relationship between leaf area index (LAI) and net assimilation (NAR). (From Weng *et al.*, 1982b).
1: CP231 dwarf (38.6); 2: CP231 (35.2); 3: Dee-geo-woo-gen (27.2); 4: Woo-gen (25.0); 5: I-kung-bau 4-2 (32.1); 6: I-kung-bau (33.9); 7: Tanginbozu (36.4); 8: Ginbozu (33.9); 9: Tsukushibare (30.4); 10: Omachi (32.0); 11: Nishihomare (31.4)。
In ( ) are the photosynthetic rate of leaf (mg CO_2 dm^{-2} hr^{-1})。

漸加大所致。此外，在同試驗中也發現，單葉之光合速率對第一期作 CGR 之影響很大，而第二期作則否。此點可能是光合速率與呼吸速率之間常呈正相關(Sato and Kim, 1980; Weng and Chen, 1988)，而且前已述及，當溫度升高時，呼吸速率之增加幅度遠較光合速率爲大，故在第二期作之高溫下，高光合速率之優點容易被高呼吸速率之缺點所抵銷。

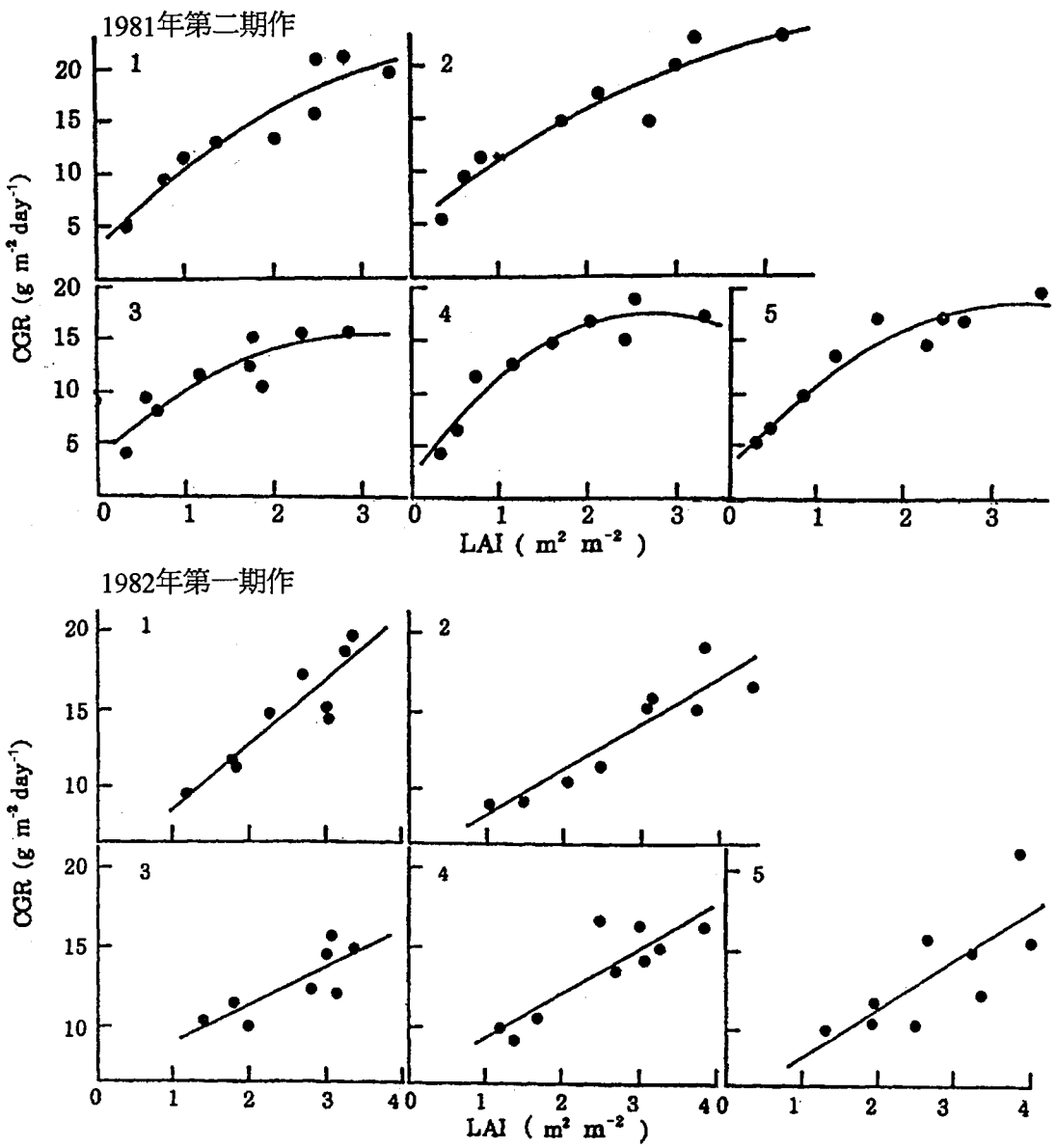


Fig. 3. The relationships between crop growth rate (CGR) and leaf area index (LAI) of rice varieties in the first (down) and second (up) crop seasons. (From 翁及陳, 1988).
1: Woo-gen; 2: Kinandan patong; 3: Taichung 65; 4: Tainan 5: 5: Tainung 67.

在另一方面，作者(Weng and Chen, 1987)又發現，當氮肥施用量增加時，水稻葉片之含氮量及光合速率均會上升，但是也會增加呼吸速率。不過卻發現若在相同的光合速率之下比較時，秈稻之呼吸速率卻較粳稻爲低(圖四)，造成此等差異之原因，可能是因爲秈稻之氣孔密度較高，以及氣孔開度較大(角田，1984; Maruyama and Tajima, 1990; Weng and Chen, 1988; Yoshida and Ono, 1978)，導致其葉片氣體通導阻力降低，使氣體容易進出葉片，同時促進光合作用及蒸散作用，而旺盛的蒸散作用又可冷卻葉片(角田，1984)，使光合作用不易受到高溫之抑制，呼吸消耗又不因高溫而增加。所以在高溫下，秈稻之光合/呼吸比較粳稻爲高(圖四)，有利於其高溫適應性。

從圖四中又可看出，臺農 67 號雖然是粳稻，但其光合作用特性卻接近秈稻。作者進一部探討又發現，秈稻之高光合作用特性與一酯酶同功酶呈遺傳聯鎖，而且可經由雜交導入粳稻之中，使之表現出高光合成能力及高產量 (Weng and Chen, 1989)。唯從臺灣栽培粳稻之酯酶同功酶之變遷中可看出，在 1972 年以前所育成之粳稻品種並不具有上述的同功酶，此同功酶在 1973 年始出現在臺灣粳稻栽培品種（臺東 27 號）中，其後在短時間內即陸續出現在臺中 187 號（1975 年），臺農 67 號（1978 年），新竹 64 號（1981 年）等著名品種中。這些品種育成後，立即席捲了全臺，至 1986 年，短短 13 年間，臺灣粳稻栽培面積之 92%已爲具有上述同功酶之品種所佔有，而且至 1991 年爲止，上述同功酶係分成四個路徑進入粳稻之中，並非經由單一路徑，此現象類似生物學上的平行進化，所以上述同功酶進入粳稻之中，係有其生理、生態學之意義，故在育種過程中，可利用酯酶同功酶（只需一粒稻穀即可檢出）當作高產之選拔指標(翁，1992)。

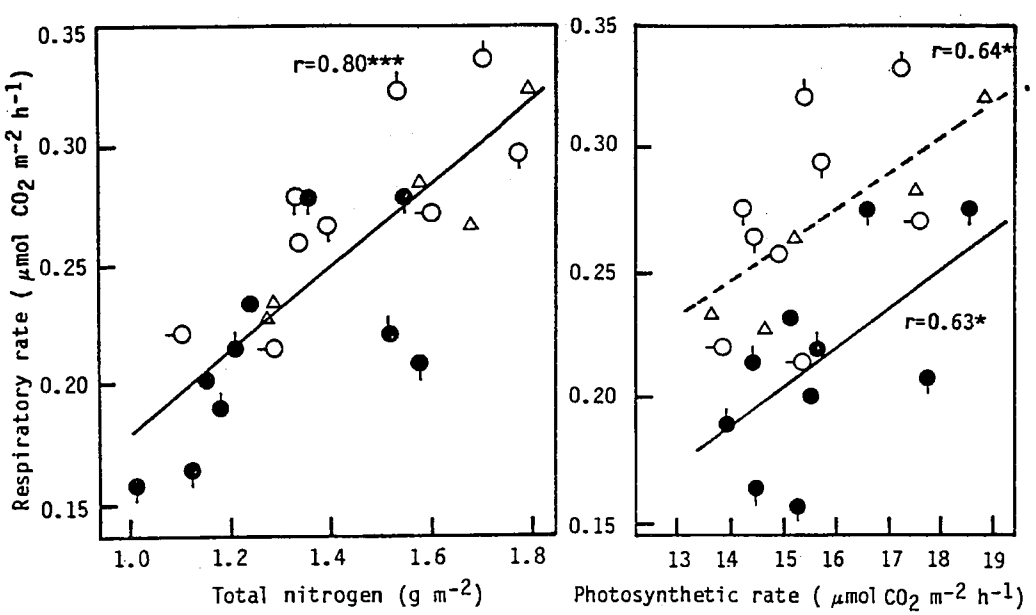


Fig. 4. The relationships of respiration rate between leaf total nitrogen content and photosynthetic rate of rice varieties. (From Weng and Chen, 1987).
Solid symbols: Indica; Open symbols: Japonica; △: Tainung 67.

此外，Tsuno and Yamaguchi (1987)指出，在高溫下，根部發達或健全與否也會影響到葉片的光合能力。理由是在高溫下蒸散作用旺盛，若根部來不及吸水，葉片缺水會引起氣孔關閉，不但抑制光合作用，同時也因蒸散作用受阻，使葉溫上升，此結果又造成光合作用之抑制及呼吸作用之增進。另外，Kurota and Kumura (1990a, 1990b)亦指出，日本新舊水稻品種在抽穗前的單葉光合成能力並無大差別，但在稔實期則發現其光合成能力之低下程度是以舊品種較大，新品種較小，其原因亦是新品種在生育後期亦能維持較高的根活力，能充分供應葉部水分，以維持氣孔開放所致。

許多報告指出，水稻葉片的光合成能力與其氣孔導度之間成正相關 (Ishihara *et al.*, 1979; Kawamitsu and Agata,1987; Kurota and Kumura, 1990a)，氣孔導度增大不但有利於光合作用，而且也會促進蒸散作用降低葉片溫度。但是要維持高蒸散作用必須使根部健全，以及使輸導組織發達，前已述及，秈稻通常較粳稻具有較高的氣孔密度及開度，而且秈稻也有較發達的維管束 (Kishitani and Tsunoda, 1985)，所以秈稻對高溫之適應性除了與呼吸作用有關外，也與氣孔、根活性及水分輸導間有很大的關係。

另一值得注意的就是，葉面積的大小也是左右同化量之重要因子。通常溫度升高會促進葉之生長(Ishii and Kumura, 1986; Morokuma *et al.*, 1996)，但是也會抑制分蘗引起 LAI 之減少，這也是造成臺灣第二期水稻減產之重要原因 (張及吳，1986)。

近年來，由於溫室氣體排放量之增加，造成地球溫暖化，也有多位學者針對高溫及高 CO_2 對水稻之影響加以探討。Morokuma *et al.* (1996)以 400 ppm 及 660 ppm CO_2 處理粳稻群落，在溫度方面，400 ppm CO_2 區係控制在與外氣相同之溫度(全生育期之平均溫度爲 26℃)；600 ppm CO_2 區則較外氣高 2℃，結果發現到最高分蘗期爲止。高 CO_2、高溫區之葉面積與株高均較高，但到抽穗期則無差異，抽穗日期也無差異。在乾物質累積方面，到抽穗期爲止，高 CO_2、高溫可高出 30%，到收穫期全乾物量與產量則分別只高出 6%及 7%，尚未達顯著水準。產量構成要素之中，高 CO_2、高溫區之稔實率降低了 17%，其他則無差異。此外，Kim *et al.* (1996)在日本以粳稻爲材料，Ziska *et al.* (1997)在菲律賓以秈稻 IR72 爲材料，均發現溫度增加時，CO_2 倍增對水稻產量之促進效果會漸減，其原因亦爲高溫造成不稔所致。

參、低光對水稻之同化作用之影響及其因應

光線是植物行光合作用的唯一能源，故光線的強弱會左右光合速率，況且由於葉片的互相遮蔽，即使植物冠層外部光線很強，但冠層內部許多葉片仍處於低光照之狀態，如圖五所示，在 LAI=7.5 的水稻臺農 67 號群落中，便有一半以上的葉片所處的光線強度只有外面的 25%以下。如果在高溫下，由於呼吸消耗較大，會使水稻更不耐遮陰。

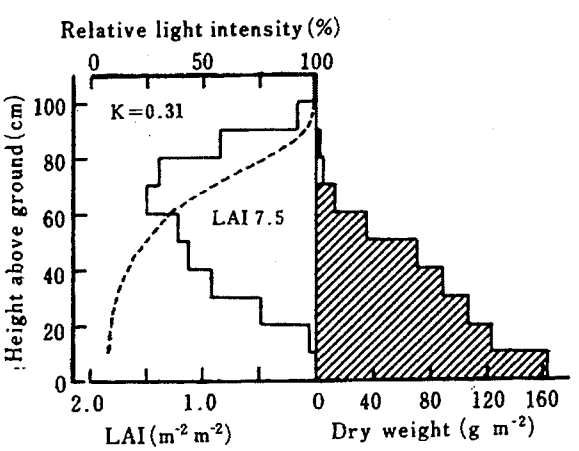


Fig. 5. The canopy structure and light attenuation of Tainung 67 at the heading stage. (From Kuroda *et al.*, 1989).

由於群落之乾物累積是其純同化率(NAR)與 LAI 的乘積，LAI 過小時固然無法提昇其生產效率，若 LAI 太大時，又會使群落內部的光環境惡化。過多的葉片好像冗員，不但生產效率低落，還會因呼吸作用消耗資源，故群落有最適葉面積指數之存在。一般而言，最適 LAI 會隨著光線強度增加而上升。乾物累積能力(CGR)也隨之增大(如圖六)。

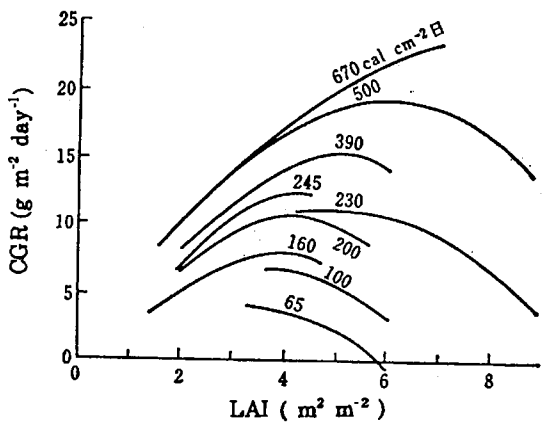


Fig. 6. The relationships between crop growth rate (CGR) and leaf area index (LAI) in various light intensity. (From Black, 1963).

植物葉片對低光度的適應，在生理方面主要是增加光合系統的光線捕捉能力，包括使光合色素含量增加及使天線系統發達，在型態方面則是使葉片變薄等(Taiz and Zeiger, 1991)。此外，如果是群落狀態時，更需考慮葉片著生角度及葉片空間排列等問題，使光線容易到達下層葉，以及使冠層中空氣容易流通，有助於 CO_2 到達葉片。

自 Donald(1968)提出作物理想型(crop ideotypes)之說法以來，短稈，具有厚、短而直立葉片的作物品種能夠獲得高產的概念即風靡全球。在水稻方面，角田(1964)之結果亦支持此種觀念。惟在現今，這些觀念有些已需要修正。在葉片著生角度方面，迄今尚大致認爲直立葉片會使光線容易進入冠層內部，有利於群落狀態作物之乾物質累積。唯作者(Weng *et al.*, 1982)以冠層上半部之葉片平均傾斜角在 68°-81°(與水平面之夾角)範圍內的 11 種水稻品種供試結果，發現葉片愈接近直立者，則當葉面積增加時，其 NAR 下降之程度愈大，造成其最適 LAI 及最大 CGR 降低之現象。此原因爲水稻係叢狀移植，若葉片完全直立，則葉片之分布空間會不平均，造成叢內葉片互相遮光之現象，反而是有某個程度傾斜，但葉片不下垂的品種，其群落內的葉片空間分布較均勻，有光線透過。此外，Wilson (1981)亦指出直立葉片是在 LAI 4 到 5 時，即很茂密的時候才有利。

在葉片厚度方面，在許多作物的確是葉片較厚者具有較高的單葉光合速率，在水稻亦是如此(Hayashi *et al.*, 1977; Weng *et al.*, 1982)。但是如前面所述，在植物生理的觀點上，較薄的葉片是有利於弱光下的光合作用。林(1972)即指出，厚葉的有利性是隨著光度的降低而減少。前已述及，作者(Weng *et al.*, 1982) 亦發現，葉片較厚的水稻品種，在強光下其單葉光合速率的確較高，在 LAI 較低時是能維持較高的 NAR，但因光線較不易透過厚葉，而且厚葉之單位葉面積呼吸消耗量較多，故隨著 LAI 之增加，其 NAR 之降低幅度卻較大，導致其在繁茂狀態下之乾物累積能力降低(圖二)。

此外，由於葉片較長者，其冠層會較高，故單位葉面積分布的空間會較大，使其葉面積密度 (leaf area density, LAD)降低，有利於冠層內空氣之流通(武田等，1979)。Takeda *et al.* (1983)比較了 12 個水稻品種在抽穗前 20 日間之乾物質累積能力時，發現其與 LAD 成顯著之負相關。Kuroda *et al.* (1989)以短稈的水稻品種－

日本晴與臺農 67 號比較結果也發現，臺農 67 號之稈較長，葉面積分布空間較大，有利於氣體擴散，可維持較高的光合速率，其冠層內又可維持較高的 CO_2 濃度。此外由於水稻的穗部對光合作用的貢獻很少，如果上位葉太短，則其葉片容易遭受到稻穗之遮光不利於光合作用。

由以上結果可知，長而薄的葉片有利於弱光下的光合作用，但是其缺點就是容易使葉片下垂，但是從實際上觀察得知，長而薄的葉片也並非一定是容易下垂(圖七)，所以選拔葉片長而薄但不易下垂的品種是有利於生產。

稈的長度也是左右水稻株高及葉片空間分布之重要因子，Kurota *et al.* (1989)即指出，在抽穗前臺農 67 號與日本晴之株高並無大差異，但在抽穗後，由於臺農 67 號之稈較長而使葉面積密度較低，有利於乾物質累積。但是長稈品種之最大缺點即是容易倒伏，而且稈之伸長會與穗競爭光合產物，不利於穀實生產，所以如何取得平衡點是值得考慮的問題。

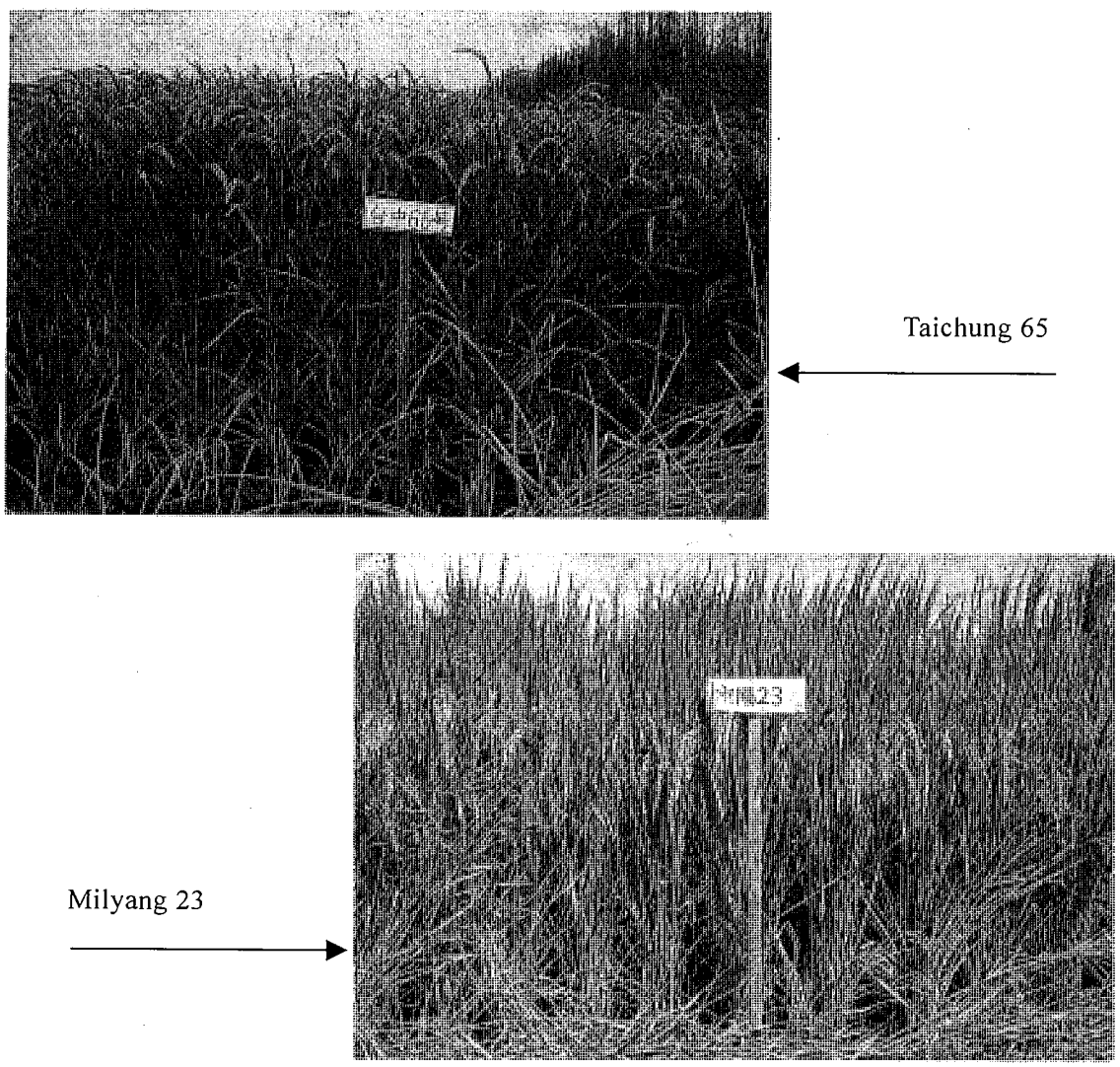


Fig. 7. Comparison of plant height, leaf length and panicle position of new (Milyang 23, right) and old (Taichung 65, left) rice varieties.

肆、適合臺灣高溫低光照的水稻株型雛議

前面已對適合低光照之株型加以介紹，臺灣二期作的高溫抑制水稻分蘖，導致 LAI 低下亦爲其低產之重要原因，此點已有很多學者加以探討。但若從另一個角度去思考，葉面積不足的問題是否可以從選拔葉片較長但不易下垂的品種著手，穗數不足的的問題是否可以選拔穗重型品種來解決。有關葉片長度的問題在前面已加以探討，在此則針對穗重品種加以探討。

穗重型品種之分蘖較少，容易發生葉面積不足的問題，解決之道前段已有說明。穗重型品種另一個問題就是稔實率較差的問題，穗重型品種之特徵就是每穗的粒數較多，每穗的粒數愈多就愈容易發生爭奪養分的問題。在授粉後穎花發育初期，若無法獲得充分養份，則穎果很容易退化，造成空穎或死米。爲了避免此種情形，在抽穗期就已儲存在葉鞘及及稈內的非構造性碳水化合物(TNC)就扮演了重要的角色，可以在短時間內供應大量養分至穗部，使穎果之初期發育較完全，受容(sink)能力增加(Tsukaguchi *et al.*1996; Weng, 1982a)，提高穗實率(Sumi *et al*, 1996; Weng *et al.*, 1982a; 翁及陳，1984)。有多位學者(林及戴，1979; 翁及陳，1984; 鄭，1972; 魏及劉，1984)指出，臺灣二期作抽穗期 TNC 含量較低也是造成減產的重要原因。

增加抽穗期 TNC 含量之方法，可由增進抽穗前之乾物質累積能力及減少稈之競爭著手。作者(Weng *et al.*, 1986)曾比較九個不同的水稻品種之稈長及 TNC 含量，發現兩者之間呈顯著之負相關，再以 GA3 處理抽穗前的水稻也發現稈增長、TNC 降低之現象，所以，進入生殖生長期時，節間伸長程度較低之短稈品種有利於 TNC 的累積。不過短稈品種是否會因爲株高過低使葉片分布空間變小，影響其同化作用?答案是否定的，作者曾比較日本的水稻品種，在供試的八個品種中，其在最高分蘖期之株高與抽穗後稈長的比，可從 0.9 至 1.35，由於抽穗前的株高大致取決於葉片長度，所以可以選育葉較長但不易下垂之品種，如此就可以使冠層高度提昇。上述株高/稈長比較高的品種，由於有利於同化作用又可減少因稈伸長而耗費之養分，所以在抽穗期的確能累積較多的 TNC (Weng *et al.*, 1984)。

Kurota *et al.* (1989)曾指出，臺農 67 號之稈較長，使其葉片之分布空間較大，有利於氣體擴散，可維持較高的光合速率，但是長稈品種容易倒伏，而且稈之伸長會與穗競爭光合產物，不利於穀實生產。但如圖七所示，以韓國之近代高產品種－密陽 23 號與臺中 65 號比較結果，其稈雖較短，但是具有長而直立的葉片，故其葉片分布之空間與臺中 65 號相近。但是因爲稈的縮短，不但節省材料，可將剩下的光合產物分配至穗部，使收穫指數增加，而且臺中 65 號之穗與上位葉高度相同，造成葉片被遮光，影響光合作用，而密陽 23 號則無此現象。

穗重型品種之另一個問題就是因爲穗較大，容易倒伏，需要增加稈的支撐力。但是依物理學之楊氏係數，圓柱的支撐力係與其直徑的三次方成正比，故當圓柱的材質相同時，若直徑增加一倍，其材料係以半徑倍數的平方在增加，故增加了四倍，但是支撐力則增加了直徑倍數的三次方是爲八倍。所以若單純從力學上來考量，粗稈而少穗的品種其支撐力會比細稈而多穗的品種來得大。況且，稻稈爲空心柱，直徑增加時其材料的增加會較實心柱少，故當兩支穗合併成一穗時，若稻稈直徑增加，其支撐力倍增所需之材料應該是小於兩支稈合併之材料，多餘的同化產物便可分配至穗部，使收穫指數增加。

伍、結　　語

水稻爲熱帶原產之作物，雖然性喜高溫，但在臺灣之氣候條件下仍然會因溫度過高而影響其產量，以同化作用之觀點視之，提高水稻之生產能力可以從開源提高光合作用及減少呼吸消耗兩方面著手。若從生理及型態方面綜合考量，具備高光合作用及低呼吸消耗，氣孔密度較高、氣孔開度較大，根機能，水分吸收、輸導能力強，高溫稔實佳，以及具有長、薄且不易下垂葉的短稈穗重型品種可能是較適合於高溫及低光之環境。

陸、引用文獻

村田吉男、山口淳一. 1979. 光合成と物質生產. 光合成の機作. pp. 203-213. 共立出版社，東京.

林健一. 1972. 水稻品種の日射エネルギ－利用效率. 農技研報 D23: 1-66.

林美麟、戴國興. 1979. 屏東地區一、二期稻作光合成物質聚積之變化及其稻穗成長過程之比較研究. 科學發展月刊 7(4): 394-400.

角田重三郎. 1964. 作物の多收性の研究. 日本學術振興會.

角田重三郎. 1984.イネの生物學. 化學と生物 22: 688-694.

武田友四郎、廣田修、岡三德. 1979. 水稻個體群の草高の違いが群落光合成に及およぼす影響，數值試驗. 日作紀 48(別 2): 101-102.

翁仁憲、陳清義. 1984. 臺灣水稻之光合成作用、物質生產及穀實生產特性. 第 1 報 1, 2 期作水稻之物質生產與穀實生產特性. 中華農學會報 新 125: 4-14.

翁仁憲、陳清義. 1988. 臺灣水稻光合作用. 物質生產及穀實生產特性. 第 4 報 生長率與葉面積指數之關係. 中華農學會新報 143: 38-47.

翁仁憲. 1989. 溫度對蔬菜光合作用及呼吸作用之影響. 第二屆設施園藝研討會專集. 209-217.

翁仁憲. 1992. 臺灣粳稻栽培品種脂酶同功酶之變遷. 中華農學會報 新 160: 63-72.

張學琨、吳育郎. 1986. 臺灣第二期水稻低產原因及改進措施. 四十年來臺灣地區稻作生產改進專輯. pp. 55-64. 黃正華獎學金基金會.

鄭雙福. 1972. 高雄地區第一、二期水稻生育過程碳水化合物聚積與分佈之比較研究. 屏東農專學報 13: 1-16.

魏夢麗、劉大江. 1984. 期作間水稻光合成物質生產、分配及產量之比較. 稻作區域與期作性低產及增產措施之研究. pp. 143-152. 臺灣省農業試驗所特刊第 16 號.

Black, J. N. 1963. The interrelationship of solar radiation and leaf area index in determining the rate of dry matter production of swards of subterranean clover (*Trifolium subterranean* L.). Aust. J. Agr. Res. 14: 20-38.

Bouhache, M., and D. E. Bayer. 1993. Photosynthetic response of flooded rice (*Oryza sativa*) and three Echinochloa species to changes in environmental factors. Weed Sci. 41: 611-614.

Donald, C. M. 1968. The breeding of crop idotypes. Euphytica 17: 385-403.

Fitter, A. H. and R. K. M. Hay. 1981. Environmental physiology of plants. pp. 171-178. Academic Press, New York.

Hayashi, K., T. Tamamoto and M. Nakagahra. 1977. Genetic control for leaf photosynthesis in rice, *Oryza sativa* L. Japan J. Breed. 27: 49-56.

Ishihara, K., O. Iida, T. Hirasawa and T. Ogara. 1979. Relationship between

nitrogen content in leaf blades and photosynthetic rate of rice plants with reference to stomatal aperture and conductance. Japan J. Crop Sci. 48: 543-550.

Kawamitsu K. and W. Agata. 1987. Varietal difference in photosynthetic rate, transpiration rate and leaf conductance for leaves of rice plants. Japan J. Crop Sci. 56: 563-570.

Ishii Y. and A. Kumura. 1986. The growing process of each part of rice plants as afflected by temperature in the period of young panicle development. Japan J. Crop Sci. 55: 420-426.

Kim, H. Y., T. Horie, H. Nakagawa and K. Wada. 1996. Effects of elevated CO_2 concentration and high temperature on growth and yield of rice. II. The effect on yield and its components of Akihikari rice. Jpn. J. Crop Sci. 65: 644-651.

Kishitani S. and S. Tsunoda. 1985. Differences in the photosynthetic response to air humidity among rice varieties with special reference to the xylem-vessel size. Jpn. J. Breed. 35: 268-274.

Kuroda E. and A. Kumura. 1990a. Difference in single leaf photosynthesis between old and new rice varities. I. Single-leaf photosynthesis and its dependence on stomatal conductance. Japan J. Crop Sci. 59: 283-292.

Kuroda E. and A. Kumura. 1990b. Difference in single leaf photosynthesis between old and new rice varities. II. A physiological basis for the difference in stomatal conductance between varieties. Japan J. Crop Sci. 59: 293-297.

Kuroda E., T. Ookawa and K. Ishihara. 1989. Analysis on difference of dry matter production between rice cultivars with different plant height in relation to gas diffusion inside stands. Japan J. Crop Sci. 58: 374-382.

Maruyama, S. and K. Tajima. 1990. Leaf conductance in japonica and indica rice varieties. I. Size, frequency and aperture of stomata. Japan J. Crop Sci. 59: 801-808.

Morokuma, M., M. Yajima and S. Yonemura. 1996. Effects of elevated CO_2 concentration and warming on growth and yield of rice. Jpn. J. Crop Sci. 65: 222-228.

Sato K. and J. M. Kim.1980. Relationships between environmental condition and production and consumption activities of individual leaves in the population of rice plant in a paddy field. IV. Leaf positional and seasonal changes in the rates of net photosynthesis and dark respiration in paddy field of different plant spacing and fertilization. Japan J. Crop Sci. 49: 263-269.

Sumi, A., S. Hakoyama, J. H. Weng, W. Agata and T. Takeda 1996. Analysis of plant characteristics determining ear weight increase during the ripening period in rice (*Oryza sativa* L.). II. The role of the reserved carbohydrate at heading stage upon the receptive efficiency of assimilation products in spikelet. Jpn. J. Crop Sci. 65: 214-221.

Takeda T. M. Oka and W. Agata. 1983. Characteristics of dry matter and grain production of rice cultivars in the warmer part of Japan. Japan J. Crop Sci. 52: 299-306.

Taiz, L. and E. Zeiger. 1991. Plant physiology. Benjamin/Cummings publishing Co. Inc. New York. pp.179-291, 354-355.

Tsukaguchi T., T. Horie and M. Ohnishi. 1996. Filling percentage of rice spikelets as affected by availability of non-structural carbohydrates at the initial phase of grain filling. Japan J. Crop Sci. 65: 445-452

Tsuno Y. and T. Yamaguchi. 1987. Relationships between respiratory rate of root and temperature modulated photosynthesis in rice plant and the factors concerning the respiratory rate of root. Japan J. Crop Sci. 56: 536-546.

Weng, J. H., T. Takeda, W. Agata and S. Hakoyama. 1982a. Studies on dry matter and grain production of rice. I. Influence of the reserved carbohydrate until heading stage and the assimilation products during the ripening period on grain production. Japan J. Crop Sci. 51: 500-509.

Weng, J. H., T. Takeda. W. Agata and S. Hakoyama. 1982b. Studies on dry matter and grain production of rice plants. II. Varietal differences in dry matter productivity before the heading stage. Japan J. Crop Sci. 51: 510-518.

Weng, J. H., T. Takeda, W. Agata and S. Hakoyama. 1982c. Studies on dry matter and grain production of rice plants. III. Analysis of dry matter productivity before heading stage. Japan J. Crop Sci. 51: 519-528.

Weng, J. H., W. Agata and T. Takeda. 1986. Studies on dry matter and grain production of rice plants. IV. Varietal difference of total carbohydrate content at heading stage. Japan J. Crop Sci. 55: 201-208.

Weng, J. H. and C. Y. Chen. 1987. Differences between Indica and Japonica rice varieties in CO_2 exchange rates in response to leaf nitrogen and temperature. Photosynthesis Res. 14: 171-178.

Weng, J. H. and C. Y. Chen. 1988. Stomatal frequency associated with an esterase band in rice genotypes. Rice Genetic Newsletter Vol.5: 63-65.

Weng, J. H. and C. Y. Chen. 1989. Photosynthetic ability, grain yield and an esterase band in rice genotypes. Euphytica 42: 265-268.

Wilson 1981. 引自 K. J. Fery 著，林富雄譯，提高作物產量之育種方法. 科學農業 33(7-8): 243-247.

Wilson, D. and J. G. Jones. 1982. Effect of selection for dark respiration rate of mature leaves on crop yields of *Lolium perenne* cv. S23. Ann. Bot. 49: 313-320.

Yoshida, T. and T. Ono. 1978. Environmental differences in leaf stomatal frequency of rice. Japan J. Crop Sci. 47: 506-514.

Zelitch, I. 1975. Improving the efficiency of photosynthesis. Science 188: 626-633.

Ziska, L. H., O. Namuco, T. Moya and J. Quilang. 1997. Growth and yield response of field-grown tropical rice to increasing carbon dioxide and air temperature. Agron. J. 89: 45-53.

Environment and Rice Production
Chapter 8 The Effects of High Temperature and Low Illumination on Assimilation of Rice Plants and Its Physiological and Morphological Strategies in Response
121 - 134, 1999

Chapter 8 The Effects of High Temperature and Low Illumination on Assimilation of Rice Plants and Its Physiological and Morphological Strategies in Response

Jen-Hsien Weng
Department of Botany, National Chung Hsing University, Taichung, Taiwan 402, ROC

ABSTRACT

High temperature and low solar radiation are the climatic characteristics of Taiwan. These environmental conditions would reduce the photosynthesis and increase the respiratory consumption, and are disadvantageous to the productivity of rice plants. It was reported that varieties with lower respiratory rate could decrease the respiratory consumption. Varieties with longer, thinner and erect leaves provides better light and air transmission to canopy. Varieties with higher stomatal density and opening and physiological activity in root system have advantages in photosynthesis and transpiration. For breeding purposes, it is suggested to select the varieties with the aftorementioned physiological and morphological characteristics. Characters such as lower sterility, short culm, and grester panicle weight are appropriate strategies for rice in response to conditions of high temperature and low illumination.

Key words: High temperature, Low illumination, Assimilation, Rice plants, Plant type.

環境與稻作生產
第九章　土壤環境逆境與水稻生產
135 - 159, 1999

第九章　土壤環境逆境與水稻生產

陳世雄[1]　李健摓[2]
[1]國立中興大學農藝學系
[2]臺灣省臺中區農業改良場

摘　要 ---------- 136
壹、前言 ---------- 136
貳、土壤水分與通氣逆境 ---------- 136
參、土壤溫度逆境 ---------- 143
肆、土壤鹽害逆境 ---------- 145
伍、土壤重金屬逆境 ---------- 146
陸、土壤壓實 ---------- 147
柒、結語 ---------- 149
捌、引用文獻 ---------- 150
英文摘要(ABSTRACT) ---------- 159

第九章 土壤環境逆境與水稻生產

陳世雄[1] 李健捧[2]
[1]國立中興大學農藝學系
[2]臺灣省臺中區農業改良場

摘 要

臺灣稻田根系環境普遍存在之障礙爲通氣逆境及土壤壓實。臺灣稻田歷經三百餘年的浸水耕犁，造成犁底層普遍壓實，最大總體密度曾發現高達 1.9 gcm^{-3} 者，形成人爲的淺土層，因而造成根系發育的障礙，並嚴重減緩滲漏速率，使得土壤氧化還原電位低落，對根系活性有不良的影響。過去育種者由於根系觀察困難，往往未及於根系性狀的選拔，加上整地良好，肥力充裕的根系選拔環境，使得育成之新品種不易適應根系逆境。未來育種若能適度考慮根系性狀，並配合消除土壤環境障礙等措施，當有助於水稻生產之進一步突破。

關鍵詞：根系環境、逆境、水分，通氣、土壤氧化還原電位、氧氣、溫度、鹽害、重金屬、壓實。

壹、前言

一般人看到的作物只是地上部，往往忽略了地下隱藏的根系。作物地下部的生質量，往往佔整體植株總乾物重將近一半的比例，所以根系可以說是作物隱藏的一半。容納並滋潤這隱藏的一半，就是土壤。土壤包含固相、液相和氣相，由於土壤三相的組成成分與差異，及其與作物根系的交感，造成土壤生產力的表現有極大的差異。此外，由於土壤與外界環境的交感，使得有些不利的土壤環境對作物根系生長形成逆境。整體而言，土壤環境中對作物生育影響較大之逆境，包括土壤通氣，水分、土壤溫度、鹽害、重金屬與機械阻力。

貳、土壤水分與通氣逆境

理想的土壤三相中，固相約佔 50%，其中礦物質佔 45%，有機質 5%；液相 25% 以及氣相 25%。水稻某些生長期，包括幼苗期、幼穗分化期及開花期，對於缺水極爲敏感。當稻田土壤長時間處於浸水，或水分飽和狀態，則在此一期間氣相不存在，根系的呼吸必需來自水稻特殊的通氣組織，及入滲水帶入之溶氧。若浸水時間太長，土壤滲漏太慢，或因施用新鮮有機質，常導致土壤通氣不良，可能形成通氣逆境。反之，水稻在某些生長期，如分蘗後期及穀粒成熟期，常爲抑制無效分蘗，或爲改善土壤通氣，而進行排水曬田，此時土壤的氣相可部份或全部恢復，若排水時間持續延長，由於土壤水分潛勢下降，則可能會對水稻根系形成水分逆境。

一、土壤水分逆境

一般旱作物根系對於土壤通氣的需求甚高，對根系環境通氣不良極爲敏感。在旱作土壤，土壤通氣狀況可以利用黃金電極測定土壤空氣中的含氧量來判定。在浸水土壤，則只能利用白金電極測定土壤氧化還原電位，來判定土壤通氣的情形。土壤氧化還原電位主要依據土壤溶液中氧化物質與還原物質濃度的比值來決定。

水稻在營養生長期間，主要進行分蘗的產生以及植體的生長。陳(1992) 指出水稻在分蘗期間，排水提高土壤水分張力至 0.08 MPa，分蘗將受到抑制，而顯著減少，同時株高也顯著降低，因爲分蘗數顯著降低，使得產量也顯著降低。大部分地區作物產量減少，與水分缺乏，作物根系發展受阻，而影響地上部之生育有關(IRRI，1983)。陸稻根粗且分佈深，且具有較高的地下部/地上部生質量之比值,大部分高產的水稻品種則具有短而細,分布較淺的根系(Chang *et al.*, 1972; Parao *et al.*, 1976)。Kawata *et al.*(1977)指出，水稻分別在長期湛水及間斷灌水下栽培，其冠根數目以長期湛水栽培較多，分支根則以間斷灌水栽培較多。Banba and Ohkubo(1981)將水稻及陸稻施以不同灌溉處理，維持不灌溉處理者，其根系分布在較深層土壤；當土壤水分到達 PF2.5 及 PF2.0 即行灌溉處理者，根系主要分布在表土層，此現象在一般淺根性之水稻表現尤爲明顯，同時也指出在相同土壤水分張力處理下，在土壤表層 14 cm 根之分布水稻約佔 87%，陸稻只有 79%，明顯表現出水稻之根系分布較淺，陸稻根系較深之特性。

水稻生殖生長期間可分爲幼穗分化期、孕穗期及抽穗期，幼穗分化期及抽穗期對水分逆境反應最爲敏感。稻之幼穗形成期是穎花分化及一穗粒數決定的時期，此一時期環境因素的改變，將影響產量構成要素之一穗粒數及稔實率。Ofelia and O'Toole(1986) 指出，在花粉形成期間因水分逆境引起稔實率降低，是導致產量降低的主要原因。在減數分裂期間以不同程度的水分逆境處理，稔實率隨劍葉水分潛勢降低而直線下降。葉片水分潛勢在-1.1 MPa(對照組)時，稔實率爲 80%，當葉片水分潛勢降低至-3.5 MPa 時，稔實率降低至 50%，對產量有顯著不利的影響。經進一步分析花粉母細胞減數分裂過程，在水分逆境下有較多不正常的染色體發生，以及未成熟、白色的小穗發生，萎縮小穗數目隨著葉片水分潛勢的降低而增加。稻之抽穗期包括穗軸抽出、外內穎開啓及授粉等過程，此時期與產量構成要素之稔實率有關。Cruz and O'Toole (1984)以最大蒸發散量做爲稻株需水的指標，在開花期間當蒸發散量低於最大蒸發散量 30%以上時，亦即土壤中水分不足最大蒸發散量 30%以上時，產量即呈直線遞減。產量降低的原因爲稔實率下降所致，在抽穗期間，葉片水分潛勢與穗軸抽出葉鞘的程度有顯著的直線關係，平均約有 30% 的不稔率是由於穗包覆在葉鞘中不能抽出所致。若在抽穗期水分供應不足植株所需，由於不稔實率增加以及穗抽出困難，造成稔實率的降低，對產量有鉅大的影響。

水稻之穀粒充實期是光合產物急速累積的時期，此期間缺水對於產量構成要素之稔實率及千粒重會有重要的影響。影響穀粒充實的重要因素爲光合產物累積速率及累積期間的長短。Rahman and Yoshida(1985)在開花後第三天起分別以田間容水量 100%、75% and 50%之土壤水分處理，維持至成熟期結束，結果當水分降至低於田間容水量 50% 時，產量明顯降低 16～20%。缺水造成產量降低的主要原因爲穀粒的充實速率降低所致，對穀粒充實期間的長短則沒有影響。此外，莖及葉鞘於開花前貯存的光合產物，在缺水而光合作用受限時，可提供爲穀粒充實的供源。在開花後第一天至第十天之間，以劍

葉相對水分含量 95～97% 處理，使得處理區由植株開花前所貯存的光合產物轉移至穀粒者佔穀粒乾物質重量 25.6%。但對照區則只有 14.6%，靠開花前儲存的光合作用轉移而來，有較多的光合產物靠葉片在開花後進行光合作用轉運至穀粒中（小葉及高見，1981）。上述結果顯示，水稻對缺水的反應極爲敏感。因爲水稻在不同的生長階段，根系的發展及植株的型態均有差異，對水分的需求及吸收水分的能力必然也不一樣。

一般作物常利用三種方式來抵抗乾旱的傷害，第一種爲避旱性，植物以縮短生育期的方式避免乾旱的侵襲。第二種爲耐旱性，植物以本身生理的改變，如進行滲透調節(osmotic adjustment)以維持膨壓，使傷害降低，達到存活目的。第三種爲提高水分利用效率，使收穫指數達到最高。傳統的陸稻品種，一般是屬於植株較高、分蘗能力較低，但是具有深根及耐旱的特性。水稻則屬於植株半矮或中高，在適當的水分栽培下，能表現較高的生產能力。基於水稻及陸稻栽培上水分需求的差異，育種選拔的目標也有所不同(Chang and Vergara, 1975)。水在植物組織或細胞內的流動，係受水分潛勢控制。O'Toole and Cruz (1980) 以傳統的陸稻栽培種 KP 及水稻栽培種 IR28，在營養生長期間，持續施以 29 天的水分逆境處理，從處理開始第 10 天後，葉片水分潛勢顯著降低，IR28 降低的速度較 KP 快，特別在中午時分，IR28 降低的幅度更大。測量參試兩品種的葉片氣孔阻力，則顯示在處理第 10 天後，葉片氣孔阻力明顯增加，特別是 IR28 的反應更爲激烈，比較其葉片向軸面(adaxial，即葉表)及背軸面(abaxial，指葉背)的氣孔阻力，發現背軸面的氣孔阻力比向軸面的氣孔阻力高，並且隨著水分逆境處理時間延長，其差距更大。水分逆境下葉片兩面氣孔阻力差異的原因，在於水分逆境處理第十天以後，葉片開始往向軸面捲曲，使得背軸面所暴露的逆境環境比向軸面劇烈,因此導致背軸面的氣孔阻力比向軸面的氣孔阻力爲高。Ding-kuhn *et al.*(1989a)以 Azucena(陸稻)和 IR20(水稻)二品種爲材料，進行三級水分逆境處理，分別每天供水 0.832、0.321 及 0.038 cm，結果顯示供水量愈少之處理，其淨光合作用速率、葉片氣孔導度及葉片水分潛勢下降愈低，特別在中午降低的幅度最大，兩個參試品種的反應類似，但是水稻 IR20 的葉片水分潛勢比陸稻 Azucena 低。IR20 葉片水分潛勢在水分逆境下，下降幅度較低,導因於葉片氣孔導度之反應比 Azucena 不敏感，因此氣孔關閉的反應較遲鈍，而有較高的蒸散速率所致。雖然 Azucena 在水分逆境下與 IR20 比較，具有較高的葉片水分潛勢，但 Azucena 在葉片水分潛勢下降到-0.75 MPa 光合作用即開始受到抑制，而 IR20 光合作用則在-1.0 MPa 才開始受到抑制，顯示陸稻在水分逆境下，表現出較水稻敏感的光合作用抑制，及較低的葉片氣孔導度。IR20 and Azuecna 對水分逆境的反應都是經由葉片捲曲，以降低暴露在不利環境中的葉面積，用以降低葉片的蒸散作用，但也因而使得光合作用隨著降低。由葉片捲曲與不捲曲之光合作用對蒸散作用的比值來看，葉片捲曲影響蒸散作用反應比光合作用更明顯，使得稻在水分逆境下，葉片捲曲可以有效改進水分利用效率。

Glaszman(1985)將稻依同功異構酶的多型性 (Isozyme polymorphism)分成六個遺傳族群，秈稻歸類於第 I 族群，大部分屬於植株半矮、高分蘗和適於水田栽培的；Aus 稻則歸類於第II族群，其植株型態和秈稻相似，但是具有較短的生長期；粳稻則歸類於第IV族群，大部分屬於植株高、葉長而寬、深根且耐旱。Dingkuhn *et al.*(1989b) 以 28 種不同遺傳型稻在種植後第 57 天至 81 天間施以中度的水分逆境處理，結果大部分的 Aus 稻具有較低的葉

片水分潛勢，粳稻則具有較高的葉片水分潛勢，籼稻居於中間。調查葉片的捲曲程度及氣孔導度與葉片水分潛勢的關係，顯示維持較高葉片水分潛勢的栽培種，具有較高的葉片捲曲程度以及較低的氣孔導度，亦即粳稻在水分逆境下，對葉片捲曲程度比籼稻反應更敏感。觀察葉片氣孔導度在水分逆境下的變化，顯示在輕微的水分逆境下，氣孔即具有高度的敏感性。Ludlow(1980)認爲，調整葉片氣孔的啓閉，是作物控制水分過度蒸散之有效方法之一。Henson（1982）指出，氣孔開始關閉的葉片水分潛勢約在-0.8 MPa 至-1.2 MPa 之間，依栽培種之不同而有差異。調查 28 個不同遺傳型稻在中等水分逆境下的淨二氧化碳同化速率，改良的籼稻具有較高的淨二氧化碳同化速率，Aus 稻則較低。

植物在缺水下進行滲透調節爲耐旱性重要機制，也是植物適應不良環境重要反應之一。滲透調節具有下列幾種重要的功能：1. 維持細胞生長，2. 維持氣孔張開，3. 維持光合作用， 4. 增加生產能力。Turner and Jones (1980)認爲在低葉片水分潛勢下，若能經由葉片滲透潛勢之調節作用，使得葉片能維持相當之膨壓，以保持氣孔適度開啓，應有利於作物在乾旱環境下之生長。滲透潛勢之調節，有兩種不同方式：(1)增加細胞內之溶質(Hsiao *et al.*, 1976; Fereres *et al.*, 1978; Culter and Rains, 1978; Ackerson, 1981) (2)縮小細胞之容積(Culter and Rains, 1977; Jones and Turner, 1978; Ackerson and Hebert, 1981)。 這兩種方式都能增加細胞內溶質之濃度，改變其滲透潛勢，而維持膨壓潛勢。Hsiao *et al.*(1984) 以水稻 IR26 爲材料，從停止灌溉後第 16 天開始，葉片水分潛勢開始顯著降低，從第 20 天開始，處理區比對照區滲透潛勢顯著降低，至處理結束，處理區比對照區高出 0.5 到 0.6 MPa 的滲透調節能力。Culter *et al.*(1980)的試驗也有相同的結果，並且發現在滲透潛勢降低的情況下，同時使得細胞的膨壓潛勢上升及細胞的彈性增加。因爲在水分逆境下，細胞具有較高的滲透調節能力，因此當遭遇嚴重乾旱脫水時，可以延遲葉片捲曲或稻株之死亡。水稻在缺水情況下，雖然滲透調節可以發揮適當之功能，使氣孔保持適度之開啓，但是當葉片水分潛勢降低，由於氣孔導度下降，使得光合作用受到抑制(李, 1993)。在營養生長期減少灌溉，維持土壤水分張力在 0.02 及 0.04 MPa 的範圍，使粳稻臺中 189 號光合作用速率及產量明顯降低，籼稻臺中籼 10 號則對較高之土壤水分張力明顯表現較強的忍受性，顯示不同水稻遺傳組成對土壤水分的利用效率及高水分張力的耐受性有其先天差異。Mario *et al.*(1985)指出水稻在水分逆境下光合作用速率降低，缺水使得氣孔關閉，參與光合作用酵素活性降低，葉綠體結構破壞及光合產物輸送速率降低，是造成光合作用降低主因。 Dingkuhn *et al.*(1989)指出水分逆境下氣孔關閉及葉片捲曲，雖可改善水稻之水分利用效率，但實際上水稻生育可能已受阻礙，或由於葉片水分潛勢下降，而使光合作用速率下降。

陳(1991)指出提早於 4 本分蘗期曬田至土壤水分張力達 0.8 bar 後，土壤氧化還原電位提高 380 mv 以上，土壤穿刺阻力由浸水區之 43 kg cm^{-2} 增加至 58 kg cm^{-2}，根的伸展受到抑制，根長減少 64～73%，但根徑加粗，分支根大量增加。曬田後土壤抽出液含氮量降低 50%，磷之有效性降低 90%，鉀則不受影響。抽穗期水稻劍葉氮及鉀的濃度並不因曬田而降低，但磷濃度則因曬田降低 33%，分蘗數亦由浸水之平均 18 株減少爲 12 株。曬田後增施磷肥，可以提高稻根活性，增加葉片磷濃度，分蘗數由 12 株增加至 15 株。推測曬田抑制水稻分蘗過程中，土壤穿刺阻力昇高造成根部發展及吸收受阻，以及土壤有效性磷濃度降低，造成水稻磷的吸收受抑制，都

是可能的重要機制。

二、土壤通氣逆境

對旱作物而言，灌溉過度即可能造成根部的氧氣逆境。水稻根部由於具有通氣組織，在滲漏正常的浸水土壤中，並不致產生氧氣逆境的問題。但在極度排水不良，滲漏太慢的土壤，則仍有對水稻發芽或根部不利的環境發生，這種情形特別容易發生在直播水稻的發芽過程。

水稻在生長期間，土壤長期處於浸水狀態，土壤浸水後，其物理、化學和生物性質皆隨之改變，而影響水稻根系環境。浸水使大氣和土壤間的氣體交換減緩，氧氣在水中的擴散速率爲空氣中的萬分之一，使得土壤從有氧狀態轉變爲無氧狀態，造成土壤氧化還原電位下降。水稻雖然因爲根部具有通氣組織，可以由地上部輸送氧氣擴散進入根圈土壤中，但通氣不良的土壤仍然足以嚴重妨礙水稻生育。浸水土壤最明顯的變化，是根的生長環境由氧化狀態轉變成還原狀態。Takai *et al.*(1956)觀察水田土壤於浸水一天後，氧幾乎全部消失。但王(1974)測定浸水的土壤氧氣濃度，三天後發現尚有 0.7%氧氣。地面水的溶氧，藉入滲與擴散作用進入土壤，使得浸水土壤分爲氧化層與還原層(Pearsall and Mortimer, 1939)，Alberda(1953)指出氧化層只有 2 mm 厚。洪等(1978)指出，土壤中氧化還原電位的分佈有一最低值，此一最低值在土層內的深度，受時間及滲漏速率影響，當氧的消耗速率爲 41.7 **μg**・day・ cm^{-3} 時，若滲漏速率爲 2.5 cm・day^{-1}，則氧化層可達 1 cm。王(1974)指出，當土壤入滲速率爲 2.1 cm・day^{-1} 時，入滲水攜帶氧氣到土壤中的速率，比擴散作用的供氧速率大 10 倍。土壤的氧化還原電位，主要受土壤消耗氧的速率，及氧氣供應速率的影響。

在無氧氣存在的情況下，Black(1968)指出氧化還原電位爲水田還原程度最好的指標，可提供土壤中化學和生物變化的訊息。水田在還原情況下，鐵和錳的氧化物因還原而溶解度增加，使土壤中 Fe^{2+}和 Mn^{2+}濃度提高(Gotoh and Yamashita, 1966; Ponnamperuma, 1972)。土壤中 Fe^{2+} 和 Mn^{2+} 的增加，對於水稻吸收這兩種元素是較爲有利(Clark *et al.*, 1957)，且 Fe^{2+} 和 Mn^{2+} 有助於將交換位置的 K^+ 和其他陽離子交換出來，增加這些陽離子的有效性(Ponnamperuma, 1967)。但是 Fe^{2+} 和 Mn^{2+} 濃度過高對水稻會造成毒害(Ponnamperuma, 1955)。Jugsujinda and Patrick (1977) 在水稻營養生長期間，以不同氧化還原電位及 pH 處理，觀察水稻對鐵、鋅、錳及磷之吸收。指出水稻在低氧化還原電位，鐵的吸收較好。鋅則在低氧化還原狀態下，溶解度及吸收皆降低，且隨著氧化還原電位的下降而減少吸收。錳的吸收則顯著受到鐵的影響，鐵吸收增加使得錳吸收減少。

土壤 pH 值對磷的吸收有顯著的影響，在 pH 較低的情況下，氧化還原電位高者較氧化還原電位低者磷吸收較好。當 pH 值提高，水稻對磷的吸收降低，可能由於在高 pH 情況下，鐵的溶解度降低，與磷形成不溶解性磷酸鐵有關。土壤在浸水後，酸性土的 pH 逐漸上升，鹹性土則下降，經過 2～3 週後達一穩定 pH 值，大約在 6.5～7.2 之間(Ponnamperuma, 1972)。土壤在浸水環境下，氧化還原電位逐漸降低，土壤中的氮素主要以 NH_4^+ 型態存在，和土壤粒子結合，不易淋洗，容易被水稻根系吸收，因此氮素的有效性較高。當排水提高土壤水分張力，使得氧化還原電位升高後，NH_4^+因爲硝化作用轉變成 NO_3^-，而 NO_3^-與土壤粒子表面的負電荷互相排斥，會因土壤再浸水，被淋洗；或經過還原層，因爲脫氮作用造成氮的損失(IRRI, 1966)。Patrick and Wyatt(1964)指出若浸水與排水交替，將造成 15～20%土壤全氮的損失，Reddy *et*

al.(1976)亦有相同的結果。Tolley *et al.*(1986)指出，在低氧化還原狀態下，氮的吸收量最多，當氧化還原電位爲-200 mv時，根對氮的吸收量最多，並且隨著氧化還原電位的提升，吸收量逐漸減少。對土壤之全氮含量則有相反的影響，當氧化還原電位爲-200 mv 時，其土壤的全氮含量最少，氧化還原電位提高至+500 mv，土壤全氮含量最高。土壤殘存全氮含量與植株內的含量呈相反的關係，當植株吸收減少時，土壤之全氮殘存量相對地提高。土壤中磷的有效性可因浸水而增加，這是因爲氧化還原電位下降，因鐵的還原而導致難溶的磷酸鐵溶解所致。在還原狀態下，鉀較易釋放，尤其在含有大量的 Fe^{2+}及Mn^{2+}的土壤，Fe^{2+}和 Mn^{2+}可以將土壤粒子內K^{+}交換釋放(IRRI, 1963; Ponnamperuma, 1976)。

土壤浸水後，氧化還原電位下降速度因土壤的不同而異(Aomine, 1962)，其理化性質的變化包括浸水土壤的化學變化(Ponnamperuma, 1972)，氧氣的消耗與供給(Grable, 1966；王，1974)，養份的有效性 (Ponnamperuma, 1972; Goton and Yamashita, 1966; Mikkelsen and Kuo, 1976)。Patrick and Mahapatra (1968)指出，通氣良好的旱田土壤，其氧化還原電位介於 400 mv~700 mv 之間，土壤持續浸水，其還原電位可低到-250 mv～-300 mv。土壤浸水後，許多氧化態的無機成份按其容易還原的程度，依次還原。土壤中氧化態的無機成份，其接受電子的先後次序爲O_2、NO_3^-、MnO_2、 $Fe(OH)_3$、 SO_4^{2-}、 CO_2 及 N_2 (Turner and Patrick, 1968)。因此，土壤中含多量氧化還原可逆的成份，對還原電位的變化扮演重要的角色。土壤中的鐵就是一例，如果土壤中含有較多的鐵，除非土壤浸水時間長到足以使土壤中的 Fe^{3+} 還原到完全消失，否則土壤氧化還原電位不會低到產生 H_2S 的程度。 Ponnamperuma (1965)指出若土壤中含豐富的三價鐵，則還原電位在-50 mv～-200 mv 的範圍內下降較緩慢。顯示鐵、錳在水田還原變化上具緩衝效果(Patrick and Mahapatra, 1968; Takahashi, 1960)。

浸水土壤氧化層的厚度和土壤的滲漏速率有關，滲漏速率則和土壤中粗孔隙的含量有關，土壤水飽和移動時，導水度依孔隙半徑的四次方增加。孔徑增加一倍，流量增加爲原來的十六倍。水田整地方式是先灌水再耕犁，粗孔隙被破壞殆盡(Bodman and Rubin, 1948; Ghildyal, 1969)，只剩下土粒間存在的水膜(Naphade and Ghildyal, 1971)，土壤打成泥漿後滲漏速率約爲未打成泥漿的三分之一 (IRRI, 1973; De Datta and Kerim, 1974)，因此隨入滲水帶入土中的氧減少，土壤氧化還原電位下降。對水稻生長初期根系的發育，常因氧化還原電位太低而受限制。曾(1981)指出，在土壤氧化還原電位-190 mv 下，水稻根系發育顯然較-154 mv 下差。土壤強烈還原對水稻生長有害，李和邱(1968)指出，冬山土壤因添加有機質，土壤氧化還原電位太低，水稻初期幾乎停止生長。

稻田土壤長期處於浸水狀態，導致土壤氧化還原電位太低(Patrick *et al.*, 1968; Ponnamperuma, 1972; Sah *et al.*, 1989)，對水稻發芽、生長及根系的發育有害(黃, 1984)，並容易造成養分之流失或不平衡(Malhi *et al.*, 1990; Ponnamperuma, 1972)。此外，由於浸水土壤累積過多的有毒物質，對水稻根系發展及活性有不利的影響(陳，1992)。尤其在水稻生育後期，根系活力衰退，適度排水，不僅促進土壤通氣，提高土壤氧化還原電位及根活性(陳，1992)，也有助於排除累積之毒害物質，改善土壤環境，有利於水稻的生長。但是過度提高土壤氧化還原電位，可能導致磷肥的有效性降低(Sah and Mikkelsen, 1986)，影響產量。陳等 (1991)曾指出二期稻作，排水不良土壤由於氧化還原電位

太低，水稻生育不良，改善二期稻作通氣，可以增加產量。適度減少灌溉，除可提昇氧化還原電位外，並可促進水稻根系活性，增產稻穀 18%(陳，1991a)。上述試驗結果顯示稻田適度減少灌溉，不但節省灌溉水源及灌溉勞力，且有提昇土壤氧化還原電位(陳等，1991)，及改善根系活性之好處，並可由於氧化還原電位提昇，收穫指數的增加而增加產量(陳, 1992b)；但也有磷肥有效性降低，及穿刺阻力增加之缺點(Thangaraj *et al.*, 1990; 陳，1991a)。此外，由於排水後硝化作用旺盛進行，也可能造成氮素損失(Ponnamperuma, 1985; De Data *et al.*, 1991; 陳，1992b)。

陳(1992)利用浸水及排水時間長短控制氧化還原電位。兩個水稻品種，臺農 67 號及臺農 70 號，分別以三個氧化還原電位範圍(-300～0，-200～+100，-10～+300 mv)處理。兩個品種對土壤氧化還原電位的反應不一致，臺農 67 號根活性較弱，在低氧化還原電位處理(-300～0 mv)每公克稻根只有 3.4 A(吸光度)，在較適中之氧化還原電位(-200～+100 mv)範圍，根系環境通氣良好，可以提高根活性至 17.7 A，因而得到較高之產量。臺農 70 號根活性較強，即使在較低之氧化還原電位，由於磷的有效性及銨態氮的濃度較高，生育較好，反而得到較高產量。兩個品種在較高之氧化還原電位(-100～+300 mv)處理，可能由於土壤溶液中氮及磷的有效性降低，影響養分的吸收，光合作用速率下降，產量因而低下，爲三個氧化還原電位處理產量最低者。臺農 70 號在低氧化還原電位處理，抽穗期光合作用速率爲 14 μmol $CO_2 \cdot m^{-2} \cdot S^{-1}$，較在高氧化還原電位之 8 μmol $CO_2 \cdot m^{-2} \cdot S^{-1}$ 高，可能與在低氧化還原電位下水稻吸收氮素較高有關。臺農 67 號在低氧化還原電位處理下，光合作用速率較高，爲 13 μmol $CO_2 \cdot m^{-2} \cdot S^{-1}$，但收穫指數只有 45%，產量較低，每株只有 12.5 g；在中度氧化還原電位處理者，光合作用速率爲 12 μmol $CO_2 \cdot m^{-2} \cdot S^{-1}$，由於收穫指數高達 51%，產量爲每株 20.6 g，顯示在不同土壤氧化還原電位下，可能造成水稻光合產物分配之差異，是影響其產量的一個重要因素。

發芽中的水稻種子胚芽及芽鞘對缺氧環境之忍受性，與強烈的酒精發酵有關(Bertani *et al.*, 1980; Richard *et al.*, 1986)，稻株幼苗的芽鞘及中胚軸則具有將酒精滲漏到外界土壤溶液的能力(Rumpho and Kennedy, 1981, 1983a)。此外，水稻在無氧情況下發芽，脂質代謝扮演一個特別的角色(Rumpho and Kennedy, 1983b; Everard and Kenndy, 1985)。芽鞘中，磷酸五碳糖之氧化路徑(OPP)，不管在無氧或有氧狀態下都具有活性，提供合成脂質之中間產物。同時，脂質生合成路徑將 OPP 產生之 NADPH 氧化，使得碳水化合物代謝得以繼續進行(Knowles and Kennedy, 1985)。在無氧狀態發芽過程中，脂質可以當做細胞膜成分，而維持發芽及細胞擴張之所需。雖然水稻幼苗在無氧狀態下，酒精發酵可以產生一些 ATP，但可能只是作爲補充仍繼續進行 TCA Cycle 之不足(Rumpho and Kennedy, 1983a)。若 NADH 可以在 cytochrome 利用氧分子以外的物質當最終電子接受者，再氧化成 NAD，則 TCA Cycle 中磷酸化反應的物質足夠供應所需的 ATP (Fox *et al.*, 1988)。耐無氧及不耐無氧植物組織間，能量代謝及發酵有很大的差異。突然暴露於無氧環境之下，一般不耐無氧的植物組織存活期間，主要依據氣溫變化(呼吸速率)以及呼吸物質的存量而定。

在無氧狀態下，糖類對促進糖解及發酵的角色，與高能量代謝有關(Saglio *et al.*, 1980)。發芽中水稻的芽鞘對無氧環境耐受力非常高，但突然置於無氧環境，仍會導致腺嘌呤核苷酸能價(AEC; adenylate energy charge)之徒降(由 0.9 降至 0.5)，以及總腺嘌呤核苷酸之降低。但在隨後 24

小時，AEC 可以回昇至相當高的水準(0.75)。但對無氧環境不耐性之玉米，AEC 只能回復到大約 0.6，遠低於水稻。

驟然置於無氧狀態，玉米根的最大存活期間大約是 15 至 24 小時(Roberts *et al.*, 1984a,b)，水稻根則是 5 小時(Webb and Armstrong, 1983)至 120 小時(Bertani *et al.*, 1980)。通常植物缺氧如果是漸進式的，植物可以慢慢改變代謝方式調適，則對植物造成的傷害較輕微，例如事先將植物置於四分之一氧氣濃度的空氣中 18 小時，則植物對無氧環境的忍受性將大大改進(Saglio *et al.*, 1988; Johnson *et al.*, 1989)，若根部存有大量 ATP，總腺嘌呤核苷酸及較高之 AEC，則對無氧環境的耐受性更大。

Hite and Cheng(1996)指出土壤中由於鐵的存在，具有緩衝作用，使土壤氧化還原電位得以維持在 100～200 mv，因而防止硫化氫及甲烷的產生，建議施用 $Fe(OH)_3$ 於稻田中以防止甲烷的產生。Jugsujinda and Patrich(1996)指出當土壤浸水後，鐵的還原及甲烷的產生是依據熱力學的理論依序發生，鐵的溶解與沉澱反映土壤 pH 及氧化還原電位的變化。甲烷氣體最大釋放量發生在 pH 中性以及氧化還原電位低於-250 mv 之情況下。當土壤 pH 降低，氧化還原電位提高至-250 mv 以上，甲烷的釋放量明顯下降。當 pH 降低，Fe^{2+}大量產生，pH 每降低一單位，Fe^{2+}濃度增加約一千倍。當土壤中大量Fe^{3+}還原成Fe^{2+}時，甲烷的形成受到抑制。

生長於浸水土壤下的水稻根系外常包覆一層紅褐色礦物質，其量與稻穀產量及根部釋放氧氣量有正相關，陳(1991)指出此紅褐色礦物質主要爲鐵，與稻根氧化能力有關，氧化能力愈強的稻根，將根皮層外聚積的 Fe^{2+}氧化成 Fe^{3+} 的量愈大。Ding and Musgrave(1995)期能瞭解此一物質是否與小麥生長有關，12 個小麥品種及 2 個品系在溫室盆栽進行浸水試驗，浸水後土壤氧化還原電位在-46 至-171 mv 之間，浸水小麥產量較正常排水良好者降低 28-49%，根系包覆之紅褐色礦物經分析主要是鐵。小麥產量與包覆之鐵、錳及磷量呈負相關。嚴重包覆鐵之浸水小麥根系形成之通氣組織顯示根部內部構造受損。與水稻不同的是，小麥根部在浸水情況下，包覆礦物之量與穀粒產量呈負相關，顯示小麥耐浸水的機制顯然劣於水稻。

Kludze *et al.*(1993)將水稻種植於坋質壤土，控制浸水土壤之氧化還原電位於 200，-200 及-300 mv。當土壤氧化還原電位下降，甲烷之產生及釋放增加。當土壤氧化還原電位由-200 mv 下降至-300 mv，甲烷產生量增加 10 倍，釋放量增加 17 倍。當土壤氧化還原電位下降，稻根地上部乾重，以及稻根長度隨之降低。土壤氧化還原電位以下列兩種方式來影響甲烷從稻株之流動(1)直接決定土壤產生甲烷的產生速率及產生量，(2)導致稻株形態上及生理上的改變，來影響土壤和大氣間氣體的交換。

Wang *et al.*(1993)指出甲烷開始形成的土壤氧化還原電位大約在-150 至-160 mv 之間。在-230 至-150 mv 之間，甲烷的產生與土壤氧化還原電位間是負指數關係，最適合甲烷形成大約在 pH7 附近。pH 輕微下降後，形成之酸性物質大幅降低甲烷的生成。土壤 pH 微幅下降 0.2 單位，使得控制在-250 及-200 mv 之土壤甲烷產生量分別下降 20 %及 25 %。顯示改變土壤之 pH 及改善土壤通氣狀況，都有助於減少甲烷之產生及排放。近年來米飯食味品質日益受到重視，各種栽培管理及育種均著眼於米質改善，改善稻田土壤通氣，提昇土壤氧化還原電位有助於提昇稻米米飯食味及均衡度(-H/H)，對提昇米質有顯著的效果(陳, 1993)。

參、土壤溫度逆境

土壤溫度是影響作物生產一個很重要的因素，但經常被忽視。地球上大部份的土壤缺乏氮和磷，可以幫助植物增加氮和磷吸收的微生物，通常與植物根共生(例如固氮菌及菌根菌)，作物需要依靠此種共生改善養分吸收，以獲得增產。因此，土壤溫度對於共生體系中之微生物極爲重要。

臺灣一期作早期地溫可能低至 10～15 ℃之間，二期作早期地溫則可能高至 35～40 ℃之間，此種逆境對水稻幼苗生育有其不利影響。溫度逆境直接影響根系及土壤微生物的各項生理作用。對一般作物而言，根系生長最低溫度大約 5 ℃，最高溫度則在 35～40 ℃，不同種類作物間差異甚大。通常在較高溫度下，禾本科作物根系之生長頃向根徑變細，根長增加，例如黑麥草在 13 ℃下根的直徑會比在 29℃下多出 60%(Garwood, 1968；Clarkson and Warner, 1979)。玉米在 25 ℃下根長比 18 ℃多一倍，主要是由於高溫下磷的吸收多出 60% 所造成(Mackay and Baraer, 1984)。通常低溫下木本植物根也容易木栓化，新根數目減少，長度降低(Nambiar *et al.*, 1979, 1982)，高溫則大量增加側根的數目(Gregory, 1983)。

洪(1978)指出二期作初期地溫甚高，有機物之分解快速，容易引起高度之還原狀態，除銨之供應速度可能提高之外，隨之而有硫化氫，重碳酸離子，亞鐵離子，低級脂肪酸如醋酸、丁酸等，以及酚酸等聚集之可能，使稻根受到傷害而減產。改進二期作首要之務在加強土壤排水，防止毒性物質之產生及聚集爲害。二期作/一期作之收量比率與各種土壤性質的相關獲知其與土壤 pH 值和田間滲漏率之關係最大，各呈顯著的負與正相關，而田間滲漏率與土壤 pH 值有顯著的負相關。連(1978)也指出二期稻作低產以排水性差之石灰性土壤爲顯著。此種水田在二期作水稻生育初期高溫多雨環境下，排水不良，前作遺留之水稻殘株在高溫下迅速分解，土壤溶液中集積高濃度的 Ca^{2+}，HCO_3^-，CO_2 以及其他有機化合物，阻礙稻根之養分吸收和水稻生長。

陳(1991)指出臺灣二期作插秧初期，土壤溫度較一期作高出 10～20 ℃，由於高溫下微生物活動旺盛，使得同一稻田二期作土壤氧化還原電位較一期作平均低 200 mv 以上。Yang and Chang(1997)以盆栽試驗，測試水稻在成熟期間，每日土壤溫度變化與甲烷釋放量的關係。指出甲烷的釋放速率，隨著土壤溫度上升而昇高，每日中午至下午三時之間，甲烷的釋放速率爲最高，每日上午三時至六時，甲烷的釋放速率爲最低。未種植水稻之土壤，其每日甲烷的釋放速率變異較栽種水稻者高。 Nene *et al.*(1997)引述 Wang(1995)的報告指出，土壤溫度的變化，是控制甲烷從土壤中釋放的主要因子。當土壤溫度低於 25 ℃，溫度對甲烷的釋放量影響極小，而當土壤溫度在 25～40 ℃之間，對甲烷的釋放量則有顯著影響。甲烷每天不同時間的釋放速率差異甚大，日間土壤溫度 31℃與夜間土壤溫度 20 ℃，甲烷釋放速率約有 7 倍的差異。高溫促進稻田甲烷的釋放，而低溫則有抑制甲烷的釋放效果。

水稻幼苗在高溫逆境下累積相當大量的 104 及 90kD 蛋白質。Pareek *et al.*(1995)指出水稻置於鹽害、水分、低溫之逆境及外加 ABA 的情況下，也都有不同程度的相似反應。此外，小麥、高粱、豌豆、玉米幼苗在高溫逆境下也會產生 104 及 90kD 蛋白質。Johnson *et al.*(1995)指出高地溫使得施用於田間殺草劑提早分解，在較低的土壤水分張力(飽和；0 KPa)下，2,4-D 的分解亦較 100 KPa 之高土壤水分張力下快。土壤中的磷常受到三價鐵的包裹，無法被作物吸收，長期浸水後，由於微生物的作用，三價鐵還原成二價鐵，包裹磷於是溶解成爲有效性。溫度直接影響此等微

生物的活動。土壤溫度由 20 ℃提高到 30 ℃，土壤有效性磷的含量明顯提高，尤以在連續浸水情況下。間斷性灌排水則使得土壤有效性磷降低(Saleque *et al.*, 1996)。

土壤溫度和水分狀態直接影響土壤中氮素的礦質化、硝化作用及脫氮作用。此種影響在有機質土更爲明顯。Zanner and Bloom (1995) 將兩種有機質土分別置於 4、7、10、16 及 22 ℃下孵育，當溫度由 4 ℃提高至 22 ℃，銨態氮含量由每公斤乾土 0.3 mg 增加至 2.0 mg，增加將近 7 倍。顯示礦質化過程微生物的活動受到土壤溫度的提昇，而有鉅幅的增進。有機質土保水力甚強，硝化作用和脫氮作用可以同時發生，脫氮作用速率低於硝化作用，當土壤溫度由 4 ℃提高至 22 ℃，硝化作用速率(由銨態氮的耗失估計)由每天每公斤乾土 17 mg 增加至 99 mg，提昇 5.8 倍。脫氮作用(由全無機氮，包括銨態及硝酸態氮的耗失估計)也由每天 9 mg 增加至 53 mg。由於有機質土的高保水力，使得硝化作用與脫氮作用同時發生，對普遍栽培於有機質土之野生稻及旱作物的氮素利用效率，均有影響。

肆、土壤鹽害逆境

鹽害對植物根系造成的逆境包括滲透逆境及離子逆境。前者由於高鹽分濃度造成土壤水分潛勢降低，而導致植物缺水(Mass and Nieman, 1977)。後者則由於鹽土中普遍存在的高濃度鈉、氯、鎂及硫酸根離子所造成的特殊作用，此一特殊作用指超越滲透逆境之外，任何對植物生長的限制(Roundy, 1985; Hassan and Oversdrest, 1952)，造成高濃度鹽害導致之離子不平衡(Roundy, 1985)。鹽害使得根的伸長停頓，導致靠擴散移動到根部的離子量不足供其吸收，另外某些靠整體流動到根表面的離子又可能累積過量，使得其他離子無法與其競爭。例如高濃度的氯離子，已證實會減少蕃茄對硝酸根離子的吸收(Guggenheim and waisel, 1977; Kafkafi *et al.*, 1982)，高濃度硝酸鹽也會降低酪梨對氮的吸收(Bar *et al.*, 1987)以及大麥對磷的吸收(Lamaze *et al.*, 1987)。

Lutts and Bourharmont(1995)指出營養生長期，秈型陸稻品種(None Bokra, Buhran Rata, Panwell 及 Pokkali)表現耐鹽性，但粳稻品種(蟻公包及臺農 67 號)及優良育成秈稻品種(IR4630, IR2153 and IR31785)之耐鹽性則相當歧異。秈稻 Panwell 在孕穗期，抽穗期及穀粒充實期均表現耐鹽性，其他品種則耐鹽性在生殖生長期(如同營養生長期一樣)表現歧異性。Raychaudhuri and Majumder(1996)則指出耐鹽水稻品種不管在幼苗期或成長植株，鹽分處理均使得葉綠體 L-myo-inositol 1-phosphat synthase 活性提高。

Xu *et al.*(1996)利用基因轉殖方式將大麥 HAVI 基因導入水稻細胞懸浮液，誘導出轉殖水稻，第二代基因轉殖稻株表現出對缺水及鹽類之耐受性，也比非轉殖之對照水稻在逆境下延遲出現症狀，同時在逆境消除後，也較快恢復生長。Lutts *et al.*(1996)指出耐鹽品種 Nona Bokra 及 IR4630，苗期處於鹽分環境下，根和莖對鹽分，氯、鎂和脯氨酸的累積均低於不耐鹽品種如蟻公包和 IR31785，但鉀的累積量則較多。對鹽害最敏感的品種 IR31785，磷由根部輸送到地上部明顯受到抑制。對耐鹽品種而言，地上部鈉、氯的累積顯著增加，鉀的累積降低只侷限在老葉，脯氨酸則所有品種都發現在新葉累積。耐鹽品種根部、最老、及最幼葉之滲透勢均低於不耐鹽品種。脯胺酸的累積則似乎並未涉及水稻鹽害的滲透調節。

Naqvi *et al.*(1995)指出發芽 10 天之水稻幼苗(Nona bokra, IR28)以 2%鹽處理 8 小時後，根部發現多出兩種新的蛋白質，其分子量分別對應於 27 及 25.5 KD，待停止處理恢復兩天後，此兩種蛋白質含量

降低，顯示水稻根部組織具有藉改變其大分子組成，來適應外界離子環境改變的能力。Rathinasabapathi *et al.*(1993)指出許多禾穀類作物在遭遇乾旱或鹽分逆境時，會累積沒有毒性之滲透調節物質Glycinebetaine，但水稻由於缺乏兩個合成生化合成途徑，所以無法形成Glycinebetaine，因此建議可以用導入glycinebetaine生化合成異種(heterologous)基因的方式，改進水稻抗旱及耐鹽性。Gregorio and Senadhira (1993) 利用不同耐鹽程度品種，從最敏感之 IR28，到最耐鹽之 Nona Bokra 和 Pokkali，共九個親本進行全互交，遺傳成分分析顯示抗鹽性狀之一的低 Na/K 比是由累加性及顯性基因共同控制。由於環境效應甚大，遺傳率甚低，建議耐鹽性選拔應在較晚世代進行，且需控制環境條件以減少環境效應。耐鹽性雜種優勢的存在，也使得育成雜交水稻以供鹽土栽培成爲可能。

Yeo *et al.*(1991)添加 50 mM 氯化鈉使水稻葉片提早老化死亡，葉片變短。鹽害造成水稻生長減緩，主要是由於水分供應受限制。Claes *et al.* (1990)指出對鹽害敏感之水稻品種臺中在來 1 號，其根部在鹽害逆境下誘導出 8 種蛋白質，其中之一分子量爲 15 kD，等電點爲 5.5。植物在遭受生理化學逆境下，較容易受到昆蟲侵襲。鹽害逆境使得稻株內氮素含量增加，鉀含量減少，忌避化學成分含量減少。鹽份在電導度 1.2 sm^{-1} 情況下，白背飛蝨的吸食、生長、成蟲的生命期、繁殖、以及族群數目，均較無鹽害之對照增加。不管鹽害程度多大，敏感的臺中在來 1 號均與抗鹽的 IR 2035 有明顯的區別(Salim *et al.* 1990)。鹽害逆境下，耐鹽品種可以維持較高濃度的亞精胺(spermidine)和精胺(spermine)，但丁二胺(putrescine)則整個生長期維持不變。鹽害敏感品種則地上部累積過量丁二胺，和低量的亞精胺和精胺。抗鹽機制中，耐鹽品種大量增加多元胺(polyamines)，相對只增加少量的二胺(diamines)。相反地，鹽害敏感的水稻品種則大量增加丁二胺，卻無法維持高含量的多元胺。Sharma and Swarup(1997)將農用級黃鐵礦(含硫 22%)施用於鹼性土壤，使得土壤 pH 及交換性鈉百分比(ESP)降低，作物產量提高，其效果則視其水溶性硫含量及施用時期而異，含有 5.5%及 8% 水溶性硫之黃鐵礦，其效果如同石膏。新開採的黃鐵礦(含水溶性硫僅 1%)則對鹼性土壤之改良沒有效果，必須儲藏於潮濕環境中一個月，借助於硫磺氧化細菌之作用，水溶性硫可以提昇至 5%。

伍、土壤重金屬逆境

早期地球表面一般生態體系下，活性重金屬只佔極少量，但因人類大量採礦，導致生物圈重金屬大量污染。例如鉛，原本生物圈含量很低，但由於 1923 年起加鉛汽油的大量使用，目前已成爲全世界普遍嚴重的污染，即使南極圈的冰層也不例外。自然界大約有三分之二的化學元素是重金屬，其中有些非常稀有，因此對生物不具重要性；有些則普通存在但並非生物的必需元素；有些重金屬則對生物爲必需元素。通常生物對此類元素的反應都是二次曲線型式，在某一點之下是正面的反應，但超過一定濃度後，就變成毒害，有些重金屬則在很低的濃度下已經呈現毒性。高等植物的根是接觸土壤及土壤溶液的第一個器官，也是最先接觸到重金屬的部位。重金屬元素濃度太高，根及植株遭受毒害，濃度太低，則顯現缺乏症狀。

Rubio *et al.*(1994)指出水稻生長於含鎘及鎳之重金屬培養基中 10 天，已累積大量的重金屬，伴隨著株高及根長的減少。重金屬處理也導致植株鉀、鈣及鎂含量降低，特別是地上部，顯示鎘及鎳的爲害不只是抑制水稻養分的吸收，也會影響植株不同部位養分的分配。添加 ABA 或

GA 並不能克服重金屬的爲害，反而導致鎳爲害植株鈣的含量降低。兩種生長素均顯著降低重金屬進入植株。此外，施用生長素抑制鎘及鎳轉運至地上部，導致重金屬累積在根部。 Ros *et al* .(1992) 將生長 6 天稻株分別置於含 0.5 mM 鎳及鎘培養基中 5 或 10 天，ATPase 水解酵素活性以鎘處理 5 天及 10 天者分別增加 37 及 34%，以鎳處理者則分別增加 60%。

Moya *et al.*(1995)探討外加 GA 及 ABA，對重金屬逆境處理水稻之影響，以 0.1 mM 鎘及 0.5 mM 鎳處理，顯著抑制水稻之生長，使得碳水化合物累積在莖及第一葉，特別在已發芽成幼苗的種子中。若同時添加 14 μM GA3 於含鎘及鎳之培養基中，可以改善重金屬的危害，促使已發芽種子內碳水化合物轉運至地上部，促進水稻幼苗生長。GA3 可以增加根及第二、第三業的糖含量，改善碳水化合物的分佈型態。相反地，施用 19 μM 之 ABA 則等同重金屬的危害，不但抑制幼葉的生長，也抑制供源器官儲藏物質轉運到積儲器官。此外，糖類也累積在根及第二葉，而非第三葉，鎘爲害之植株在添加生長素後淨光合作用速率可以恢復。

Greipsson(1995)指出有鐵沉積在稻根表面時，可以減輕鋅的毒害，稻株也因而較稻根沒有鐵沉積者有較大的根重和葉重，同時植體中含有較大量的鐵及較低量的鋅。在過量銅和鎳存在的土壤，稻根表面有鐵沉積者，葉片中磷的含量會較低，葉片中活性鐵含量增加，可以提昇水稻抗衡重金屬毒性的能力。顯示鐵在稻田中扮演相當重要的角色，鐵的存在不但抑制重金屬的毒害，也抑制甲烷和硫化氫的產生，特別在通氣逆境之土壤環境有其重要性。

陸、土壤壓實

土壤有天生的機械強度，使其可以支撐植物，維持孔隙以容納空氣、水分和養分的供應體系，且承載植生及其上的土壤，供動物以及機械的行走，而保持不崩解。當土體承受壓力，孔隙變小，阻力增加，總體密度變大，因而限制根系生長。機械阻力也表示土體對生長中根系抗拒變形之抗力，所以根的生長必須克服土壤機械阻力，根的生長壓力必須超過土壤機械阻力，根才能伸長 (Gill and Bolt, 1955)。Pfeffer(1983)是最早測定根生長壓力的人，他測定不同植物根的生長壓力大約介於 0.7～2.5 MPa 間。根縱向(向前推進)的生長壓力約在 0.24～1.45 MPa 間，橫向(根徑擴大)的壓力則在 0.51～0.90 MPa 之間 (Gill and Bolt, 1955; Taylor and Ratliff, 1969; Eavis *et al.*, 1969; Aggarwal and Prihar, 1975; Misra *et al.*, 1986a)，測定土壤機械阻力通常使用穿刺計(penetrometer)。

臺灣稻田土壤由於長期在浸水情況下耕犁，使得土壤密實，犁底層障礙極爲明顯，嚴重限制水稻根系之伸展與發育，限制養分吸收之有效土壤體積，必需施用大量肥料，因而造成肥料之浪費。

土壤壓實之程度一般以總體密度及穿刺阻力表示，耕地的犁底層常因總體密度過高而限制根系向下發展。構造良好土壤總體密度應在 1.2 g cm^{-3} 以下，超過 1.4 g cm^{-3} 就構成對根系的限制(楊，1986)。Bertrand and Kohnke(1957)也指出當底土總體密度超過 1.5 g cm^{-3}，玉米根系無法穿透，但在 1.2 g cm^{-3} 下，根系生長良好。Kar(1976)以三種質地土壤實驗，分別爲粘土、壤土及砂質壤土，根穿過土壤的深度隨總體密度增加而減低；在 37～25 ℃ 溫度下，總體密度愈低，根重愈大。土壤總體密度隨質地而異，粘土是 1.0 g cm^{-3}，壤土是 1.4 g cm^{-3}，砂質土是 1.6 g cm^{-3}。根系穿過土壤，不但與總孔隙量有關，與土壤大小孔隙之比例亦有關。細質地土壤，小孔隙多，因此需要更低之總體密度，根才能穿過。Taylor *et al.*(1966)比較不同

質地之四種土壤，土壤強度與總體密度及水分張力的關係均爲正相關。但在相同水分張力及總體密度下，質地愈細，土壤機械阻力愈高。同時不論何種土壤質地與總體密度，在 0.3 至 1.5 MPa(相當 3～15 kg cm^{-2})土壤機械阻力範圍，隨機械阻力增加，根穿透土壤的百分率直線下降，至土壤機械阻力爲 2.5 MPa 時，根即完全無法穿透。 Yahata(1976)指出以穿刺計測得土壤機械阻力大約在 10 kg cm^{-2} 時會限制稻根生長，超過這個數值，水稻根幾乎不能穿過土壤。土壤穿刺阻力與土壤水分有密切關聯，土壤愈乾，土壤粒子間接觸愈緊密，穿刺阻力愈大。 Thangaraj *et al.*(1990)以盆栽試驗持續排水 16 天後，0～20 cm 土層穿刺阻力增加至 2.5 MPa，使得稻根生長減少 47%。

IRRI(1978)報告指出，水稻在浸水環境下，當土壤總體密度超過 1.2 g cm^{-3}，根的伸長速率會受到抑制。當土壤水分減少時，在更低的總體密度下就會造成抑制。陳(1991)在不同分蘗期曬田，使 30 cm 深度土壤水分張力達到 0.03 MPa 時，土壤剖面最大穿刺阻力由湛水區之 10 kg cm^{-2} 以下劇昇到 42 kg cm^{-2}。俟 30 cm 處土壤水分張力達到 0.08 MPa 時，土壤 18 cm 深度穿刺阻力已達到 58 kg cm^{-2}。因爲穿刺阻力增加，使得提早於 4 本分蘗期曬田處理之水稻臺農 67 號，每株根乾重只有 2.92 g，較對照湛水區減少 8%。根長也由湛水區之每株 8018 cm 減少爲 2888 cm，減少 64%。磷的吸收量降低 33%。延至 10 本分蘗後才進行曬田處理者，其根重最重，但根長仍較湛水區減少 52%。曬田後，磷的有效性降低及土壤穿刺阻力增加，是抑制水稻分蘗的重要機制。Gerard *et al.*(1982)指出，土壤穿刺阻力隨著土壤質地不同而有差異，其以土壤中粘粒含量進行分析，發現根生長的臨界阻力（即根生長停止時之穿刺阻力值）隨著粘土含量的增加而降低。 Thanagarj *et al.*(1990)指出， 稻根的生長由於土壤穿刺阻力變化而有極大的差異，在表土下 0～25 cm 土壤中， 根長密度隨著土壤穿刺阻力的增加而逐漸減少， 當土壤穿刺阻力從 0.1 增加至 1.5 MPa時，其根長密度減少 40%。Lal (1985) 也指出，隨著總體密度由 1.0 g cm^{-3} 增加到 2.0 g cm^{-3} 時，水稻根乾重由 1.54 g 降低至 0.5 g，根的穿透深度也降低，由 19.8 cm 降低至 5.2 cm。黃(1982)指出，表土總體密度和有機質含量有極顯著負相關，富含有機質之土壤總體密度較低，根系穿透阻力較小，在晒田後較不易有過度密實的問題。

臺灣二期稻作低產的問題，許多學者提出不同的看法，二期作之早期高溫造成稻株生理及根系之不利環境，以及土壤因高溫產生有毒物質都是低產可能原因。吳等(1979)利用斷續灌溉改善排水，並施用大量鉀肥，二期作增產 20～40%。連(1979)指出二期作稻穀產量與土壤 pH 呈負相關，但與滲漏速度呈正相關。密實的土壤造成通氣不良，傳統浸水打漿耕犁方式使得土壤中之粗孔堵塞，滲漏速度約減慢三分之二。打漿雖可減少滲漏，節省灌溉用水，但滲漏太慢，帶入的溶氧減少，可能也是減產的原因。顏等(1983)指出施用稻穀可以疏鬆土壤。陳等(1991)則指出乾犁可以使得乾犁田由於滲漏速度加快，每天滲漏 13.8±3.3 mm，較傳統濕犁田之 5.0±2.0 mm 快 2.8 倍。插秧後生育初期土壤氧化還原電位較一般濕犁田高出 50～70 mv，土壤通氣獲得改善。分蘗期土壤總體密度降低 0.02～0.08 g cm^{-3}，孔隙率增加 1～3%，使根系容易發展。土壤 pH 由一般濕犁田之 5.5±0.2 提高至 6.1±0.2，原因可能在於滲漏加速，灌溉水含鈣量高達 10～48 ppm，使得土壤鈣含量增加所致。

氧氣擴散速率(ODR)亦因壓實而降低，當 ODR 降至 15 g cm^{-2} min^{-1} · 10^{-8} 以下，根長即受抑制(Letey *et al.*, 1996)，當

土壤氧氣擴散速率低於 20 至 30 g cm^{-2} min^{-1} · 10^{-8}時，對玉米根會造成傷害(Bertr and Kohnke, 1957)。Tackett and Pearson (1964)研究土壤氧氣濃度與土壤總體密度對根系發育之影響，發現當氧濃度低於10%時，根在土壤中之穿透力即急速下降，且其穿透所需之臨界氧濃度愈高。Stepniewski (1980)指出總體密度與土壤含水量對 ODR 有密切的關係，大約總體密度大於 1.5 g cm^{-3}，則在正常含水量下，其 ODR 已不足以供應根系正常的生長。

Ray *et al.*(1996)利用分析限制片段長度多型性(RFLPs)探討水稻根之穿透力，數量性狀基因座分析指出 8%變異爲根穿透數目，19%變異爲根數目，13%爲根穿透指數(水稻根穿透石油碡板的百分比)，14%爲分蘗數。

稻田土壤浸水耕犁整地雖有其優點，但是時間、能源、及資本投入都相當不經濟，Sharma *et al.*(1988)探討不同稻田整地技術之時間、能源、及資本效益。粘土以零整地直播者每天耗水量(包括滲漏及蒸發散)爲 37 mm，零整地插秧者每天耗水 35 mm，最少整地每天耗水 34 mm，傳統浸水耕犁耗水量最低，每天只有 30 mm。土壤質地較粗者，滲漏較快，粘質壤土則四種處理之耗水量分別爲 393、501、263 及 164 mm。在 0～10 cm 深度水稻根系密度與種植時土壤總密度呈負相關，但產量與根長密度呈正相關。即土壤越密實，水稻根長密度愈低，稻穀產量愈低。零整地之稻田土壤總體密度及土壤穿刺阻力均低於耕犁土壤。粘土以最少整地處理者，水稻兩期作平均穀粒產量較零整地高出26%。零整地及最少整地處理在收穫後土壤乾燥較快，表土的裂縫則以浸水耕犁區較多。粘土以最少整地處理，其穀粒產量與浸水耕犁相同，顯示粘土稻田如果雜草可以適當控制，則節省能源、勞力及時間之最少整地法，應可代替傳統的浸水耕犁方法。

Snipes *et al.*(1990)指出種植水稻 2 年後栽培棉花，其土壤壓實程度顯然大於連作棉花土壤，也使得土壤中鈣的含量減少，顯示稻田耕犁及浸水管理有使土壤加速密實的現象。深耕有助於改善土壤壓實，Kundu *et al.*(1996)指出深耕 40 cm，使得第一季水稻氮素吸收量較淺耕 15 至 25 cm 處理增加(土壤中礦物氮每公頃增加 20～25 kg，水稻吸收氮素每公頃增加 16～18.8 kg)，增加的氮素供應主要來自 15～30 cm 土層。隨後兩季水稻，深耕 40 cm 處理底土氮素含量最高，較之淺耕 15 cm 者，水稻吸收之氮素每公頃增加 12～14 kg。深耕主要的效應來自土壤之機械阻力被去除，連續三季水稻顯示深耕對土壤之氮素肥力並無不利影響。

柒、結　　語

水稻栽培過程中，根系與地上部同樣容易遭受逆境，根系環境事實上遠較地上部環境複雜，且較不受重視。長年以來，由於人類育種選拔過程，均栽培於整地良好，養分充裕的環境。加上選拔過程均著眼於地上部性狀，以致育成品種多爲較淺根系品種，對根系逆境之適應性顯然較野生稻或陸稻差。水分及氧氣逆境主要受土壤水分多寡，及土壤的生物、物理及化學性質綜合影響，通氣太好，銨態氮轉變爲硝酸態氮，容易因淋洗或再浸水後脫氮作用而損失。磷也容易受到 Fe^{3+}包裹形成無效性的磷酸鐵，對水稻氮和磷的吸收均有不利的影響。長期浸水可能是較有利的稻田土壤水分管理原則，而且也附帶有抑制雜草及預防一期作早期低地溫，及二期作早期高地溫的效果，似乎是最有利的選擇。但長期浸水一方面要考慮灌溉水的不經濟，特別在亞洲水稻栽培地區，逐漸工業化後，農業用水受工業用水及民生用水的雙重擠壓，水源日益缺乏。另一方面，稻田土壤長期浸水，土壤氧化還原電位下

降，鐵錳溶解度增加，在某些土壤可能造成毒害，或對水稻吸收氮素、鉀素形成抑制。氧化還原電位若持續下降，則還原物質大量產生，甲烷、硫化氫等物質形成，在較 pH 低的土壤，可以抑制甲烷的產生，pH 下降有助於鐵的溶解度增加，在不缺鐵的土壤也有助於抑制硫化氫的形成。

根系環境雖然複雜，但似乎遠較地上部環境易於控制管理，未來若能在育種過程，多考慮根系性狀之選拔，應可突破目前水稻栽培之限制。

捌、引用文獻

小葉田亨、高見普一. 1981.登熟初期の水ポテンの穀實生長，乾物分配および玄米收量に及ぼす影響.日作紀 50(4): 536-545.

王敏昭. 1974. 土壤通氣對水稻生長的影響. 中興大學碩士論文.

李健捧. 1993. 土壤水分境況對水稻生育及稻米品質之影響. 中興大學碩士論文.

李健捧、陳世雄、許愛娜、宋勳. 1993. 穀粒充實期土壤水分境況對水稻生育及米質之影響. 臺中區農業改良場研究彙報 39: 41-50.

李蘭帝、邱再發. 1968. 土壤氧化還原電位與水稻生育關係之研究. 臺灣省農業試驗所年報.

吳育郎、鍾德月、林富雄. 1979. 高屏地區二期作稻增產之措施及其成效 227-243.

洪崑煌. 1978. 一、二期作水稻氮肥吸收利用率與收量之關係. p. 133-140. 謝順景、劉大江(編)臺灣二期作稻低產原因及其解決方法研討會專集. 行政院國家科學委員會.

洪崑煌、張煥正、李達源. 1978. 滲濾速率與水田中 Eh 之深度分布關係. 土壤肥料通訊第 329 期.

連深. 1978. 第二期稻作數量低落之土壤地點及有關因子. p. 141-153. 謝順景、劉大江(編)臺灣二期作稻低產原因及其解決方法研討會專集. 行政院國家科學委員會.

陳世雄. 1991. 曬田對水稻磷之吸收及分蘖之影響. 中華農藝 1(3): 277-291.

陳世雄. 1992. 土壤還原電位對水稻根活性與光合作用之影響. 中華農藝 2: 169-181.

陳世雄、楊策群、朱德民、張英勝. 1991. 乾犁田改進二期稻作的土壤通氣. 中華農學會報新 155: 30-39.

陳世雄、蘇慕容. 1993. 土壤特性對稻米品質之影響(二)土壤母質對米飯食味之影響. 中華農藝. 4: 173-181.

黃明輝. 1982. 影響水稻生產之土壤物理性檢定. 中華農業研究 31: 347-352.

黃明輝. 1984. 稻田土壤還原電位之檢定及用於水分管理之研究. 中華農業研究 33(3): 265-275.

曾國珍. 1981. 還原電位和總體密度對水稻根系分佈與產量的影響. 國立中興大學碩士論文.

楊策群. 1973. 土壤氧氣濃度對水稻生長的直接影響. 國科會科學彙報 6: 163-168.

楊策群. 1986. 排水不良土壤之特性與管理. 國立中興大學土壤調查試驗中心. 土壤資料應用訓練班講義. p. 1-5.

謝佑立. 1978. 水分管理對土壤性質與水稻產量之影響. 國立中興大學碩士論文.

謝順景、劉大江(編). 1978. 臺灣二期作稻低產原因及其解決方法研討會專集. 行政院國家科學委員會.

顏吉甫、陳昇明、楊策群. 1983. 穀殼施用於水稻田之效果. I. 對農藝性狀之影響. 農藝彙報 6: 28-34.

Ackerson, R. C. 1981. Stomatal Osmoregulation in cotton in response to water stress. II.

Leaf carbohydrate status in relation to osmotic adjustment. Plant Physiol. 67: 489-493.

Ackerson, R. C. and R. R. Hebert. 1981. Osmoregulation in cotton in response to water stress. I. Alterations in photosynthesis, leaf conductance, transpiration, and ultrastructure. Plant Physiol. 67: 484-488.

Aggarwal, G. C. and S. S. Prihar. 1975. A simple technique to determine axial root growth force. Plant Soil. 42: 485-489.

Alberda, T. 1953. Growth and root development of lowland rice and its relation to oxygen supply. Plant and Soil(5): 1-28.

Aomine, S. 1962. A review of research on redox potential of paddy soils in Japan. Soil Sci. 94: 6-13.

Bar, Y., U. Kafkafi and E. Lahav 1987. Nitrate nutrition as a tool to reduce chloride toxicity in avocado. S. Afr. Avocado Growers' Assoc. Yearb. 10: 47-48.

Banba, H. and T. Ohkubo. 1981. Relation between root distribution of upland crops and their yield. Jap. Crop Sci. 50(1): 1-7.

Bertani, A., I. Brambilla and F. Menegus. 1980. Effect of anaerobiosis on rice seedling: growth, metabolic rate and fate of fermentation products. J. Exp. Bot. 31: 325-331.

Bertrand, A. R. and H. Kohnke. 1957. Subsoil condition and their effects on oxygen supply and the growth of corn roots. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 21: 135-140.

Black, C. A. 1968. Soil-plant relationship. John Wiley and Sons, Inc., New York, U. S. A.

Bodman, G. B. and J. Rubin. 1948. Soil puddling. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 13: 27-36.

Chang, T. T. and B. S. Vergara. 1975. Varietal diversity and morphoagronomic characteristics of upland rice. Manila, Philippines.

Chang, T. T., G. C. Loresto and O. Tagumpay. 1972. Agronomic and growth characteristics of upland and lowland rices. p. 645-661. In IRRI. (ed.) Rice Breeding.

Clarkson, D. T. and A. M. Warner. 1979. Relation between root and the transport of ammonium and nitrate ions by Italian and perennial rye grass. Plant Physiol. 64: 557-561.

Claes, B. R., R. Dekeyser., M. Villarroel., G. van der Bulcke., M. Bauw., Van. Montagu and A. Caplan. 1990. Characterization of a rice gene showing organ-specific expression in response to salt stress and drought. Plant Cell. 2(1): 19-27.

Clark, F., D. C. Nearpass and A. W. Specht. 1957. Influence of organic additions and flooding on iron and manganese uptake by rice. Agron. J. 48: 586-589.

Cruz, R. T. and J. C. O'Toole. 1984. Dryland rice response to an irrigation gradient at flowering stage. Agron. J. 76: 178-183.

Culter, J. M. and D. W. Rains. 1977. Effect of irrigation history on response of cotton to subsequent water stress. Crop Sci. 17: 329-335.

Culter, J. M. and D. W. Rains. 1978. Effects of water stress and hardening on the interanal water relations and osmotic constituents of cotton leaves. Plant

Physiol. 42: 261-268.

Culter, J. M., K. W. Shahan and P. L. Steponkus. 1980. Alteration of the internal water relations of rice in response to drought hardening. Crop Sci. 20: 307～310.

De Datta, S. K. and M. S. A. A. A. Kerim. 1974. Water and nitrogen economy of rainfed rice as affected by soil puddling. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 38(3): 515-518.

De Datta, S. K., R. J. Buresh, M. I. Samson, W. N. Obcemea and J. C. Real. 1991. Direct measurement of ammonia and denitrification fluxes from urea applied to rice. Soil Sci. Soc. Am. J. 55: 543-548.

Ding, N. and M. E. Musgrave. 1995. Relationship between mineral coating on roots and yield performance of wheat under waterlogging stress. Journal of Experimental Botany. 46: 939-945.

Dingkuhn, M., R. T. Cruz, J. C. O'Toole and K. Dorffing. 1989a. Net photosynthesis, water use efficiency, leaf water potential and leaf rolling as affected by water deficit in tropical upland rice. Aust. J. Agric. Res. 40: 1171～118.

Dingkuhn, M., S. K. De Datta, K. Dorffling and C. Javellana. 1989b. Varietal differences in leaf water potential, leaf net CO_2 assimilation, conductivity and water use efficiency in upland rice. Aust. J. Agric. Res. 40: 1183 -1192.

Eavis, B. W., L. F. Ratliff and H. M. Taylor. 1969. Use of a dead load technique to determine axial root growth pressure. Agron. J. 47: 166-168.

Everard, J. D. and R. A. Kennedy. 1985. Physiology of lipid metabolism during the anaerobic germination of *Echinochloa crus-galli* var oryzicola. Plant Physiol. 77: S-93.

Fereres, E., E. Acevedo, D. W. Henderson and T. C. Hsiao. 1978. Seasonal changes in water potential and turgor maintenance in sorghum and maize under water stress. Physiol. Plant. 44: 261-267.

Fox, Y. C., C. S. Bozarth and R. A. Kennedy. 1988. Modeling of energy requirements for growth of barnyard grass seedling under aerobic and anaerobic condition. Plant Physiol. 86: S-323.

Garwood, E. A. 1968. Some effects of soil water conditions and temperature on the roots of grasses and clovers. 2. Effect of variation in the soil water content and in soil temperature on root growh. J. Br. Grassl. Soc. 23: 117-128.

Gerard, C. J., P. Sezton and G. Shaw. 1982. Physical factors influencing soil strength and growth. Agron. J. 74: 875-879.

Gill, W. R. and G. H. Boil. 1955. Pheffer's studues on the root growth pressure exerted by plants. Agron. J. 47: 166-168.

Gotoh, S. and K. Yamashita. 1966. Oxidation reduction potential of a paddy soil *in situ* with special reference to the production of the ferrous iron, manganeous manganese and sulfide. Soil Sci. Plant Nutr. 12: 24-32.

Grable, A. R. 1966. Soil aeration and plant growth. Adv. Agron. 18: 57-106.

Gregorio, G. B. and D. Senadhira. 1993. Genetic analysis of salinity tolerance in rice (*Oryza sativa L.*). Theoretical & Applied Genetics. 86(2/3): 333-338.

Gregory, P. G. 1983. Response to

temperature in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S&H) : 3. Root development. J. Exp. Bot. 34: 744-756.

Greipsson, S. 1995. Effect of iron plaque on roots of rice on growth of plants in excess zinc and accumulation of phosphorus in plants in excess copper or nickel. J. Plant Nutri. 18(8): 1659-1665.

Guggenheim, J. and Waisel, Y. 1977. Effects of salinity, temperature and nitrogen fertilization on growth and composition of Rhodes grass (*Chloris gayana Kunth*). Plant Soil. 47: 431-440.

Hassan, M. N. and Overstreet, R. 1952. Elongation of seedlings as a biological test of alkali soils. 1. Effects of ions on elongation. Soil Sci. 73: 315-326.

Henson, I. E. 1982. Abscisic acid and water stress of rice (Oryza sativa L.): sequential responses to water stress in the leaf. Ann. Bot. 50: 9～24.

Hite, C. D. and S. Cheng. 1996. Spatial characterization of hydrogeochemistry within a constructed fen, Greene County, Ohio. Ground Water: 415-424.

Hsiao, T. C., E. Acevedo, E. Fereres and D. W. 1976. Stress metabolism, water stress, growth and osmotic adjustment. Phil. Trans. R. Soc. London. B. 273: 490-500.

Hsiao, T. C., J. C. O'Toole, E. B. Yambao and N. C. Turner. 1984. Influence of osmotic adjustment on leaf rolling and tissue death in rice (*Oryza sativa* L.) Plant Physiol. 75: 338～341.

International Rice Research Institute. 1963. Annual Report. Los Banos, Philippines.

International Rice Research Institute. 1964. Annual Report. Los Banos, Philippines.

International Rice Research Institute. 1966. Annual Report. Los Banos, Philippines.

International Rice Research Institute. 1967. Annual Report. Los Banos, Philippines.

International Rice Research Institute. 1969. Annual Report. Los Banos, Philippines.

International Rice Research Institute. 1972. Annual Report. Los Banos, Philippines.

International Rice Research Institute. 1973. Annual Report. Los Banos, Philippines.

International Rice Research Institute. 1978. Annual Report. Los Banos, Philippines.

International Rice Research Institute. 1983. Annual Report. Los Banos, Philippines.

Jones, M. M. and N. C. Turner. 1978. Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficit. Plant Physiol. 61: 122-126.

Johnson, J., B. G. Cobb and M. C. Drew. 1989. Hypoxic induction of anoxia tolerance in root of Zea Mays. Plant Physiol. 91: 837-841.

Johnson, W. G., T. L. Lavy and E. E. Gbur. 1995. Sorption, mobility and degradation of triclopyr and 2,4-D on four soils. Weed Sci. 43(4): 678-684.

Jugsujinda, A. and W. H. Patrick, Jr. 1977. Growth and nutrient uptake by rice in a flooded soil under controlled aerobic anaerobic and pH conditions. Agron. J. 69: 705-710.

Jugsujinda, A. and W. H. Jr. Patrick. 1996. Methane and water solute iron production under controlled soil pH and redox conditions. Comm. Soil Sci. Plant Analysis. 27: 2221-2227.

Kafkafi, U., N. Valoras and J. Letey. 1982. Chloride interaction with nitrate and phosphate in tomato. J. Plant Nutr. 5: 1369-1385.

Kar, S. and S. B. Varade. 1972. Influence of mechanical impedance on rice seedling

root growth. Agron. J. 64: 80-81.

Kar, S., S. B. Varade, T. K. Subramanyam and B. P. Ghildy. 1976. Soil physical conditions affecting rice root growth: Bulk analysis. In Sestak, Z., J. Catsky and P. G. Jarvis(ed.) Plant photosynthetic production manual of methods. IBP/DP Convenor, France. P. 343-360.

Kawata, S. I. and M. Katano. 1977. Effect of water management of paddy field on the direction of crown root growth and the lateral root formation of rice plants. Jap. J. Crop Sci. 46(4): 543-557.

Kludze, H. K., R. D. Delaune and W. H. Jr. Patrick. 1993. Aerenchyma formation and methane and oxygen exchange in rice. Soil Sci. Soc. Am. J. 57: 386-391.

Knowles, L. O. and R. A. Kennedy. 1985. Lipid biochemistry of *Echinochloa crus-galli* during anaerobic germination. Phytochemistry. 23: 529-532.

Kundu, D. K., J. K. Ladha, E. Lapitan-de Guzman. 1996. Tillage depth influence on soil nitrogen distribution and availability in a rice lowland. Soil Sci. Soc. Am. J. 60(4): 1153-1159.

Lamaze, T., H. Sentenac and C. Grignon. 1987. Orthophosphate relations of root: NO_3^- effects on orthophosphate influx, accumulation and secretion into the xylem. J. Exp. Bot. 38: 923-934.

Lal, R. 1985. Tillage in lowland rice-based cropping systems. Soil Physical and rice. p. 283-307.

Ludlow, M. M. 1980. Adaptive significance of stomatal response to water stress. In Turner N. C. and P. J. Kramer (ed.) Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress. A Wiley-Interscience publication. New York.

Lutts, S., J. M. Kinet and J. Bouharmont. 1995. Changes in plant response to NaCl during development of rice (*Oryza sativa* L.) varieties differing in salinity. J. Exp. Bot. 46(293): 1845-1852.

Lutts, S., J. M. Kinet and J. Bouharmont. 1996. Effects of salt stress on growth, mineral nutrition and proline accumulation in relation to osmotic adjustment in rice (*Oryxa sativa* L.) cultivars differing in salinity resistance. Plant Growth Regulation. 19(3): 207-218.

Mass, E. V. and R. H. Nieman. 1977. Physiology of plant tolerance to salinity. In crop tolerance to suboptimal land condition. American Society of Agronomy, Madison, Wis. p. 227-299.

Mackay, A. D. and S. A. Barber. 1984. Soil temperature effects on root growth and phosphorus uptake by corn. Soil Sci. Soc. Am. J. 48: 818-823.

Malhi, S. S., W. B. Mcgill and M. Nyborg. 1990. Nitrate losses in soils: effect of temperature, moisture and substrate concentration. Soil Biol. Biochem. 22(6): 733-737.

Mikkelsen, D. S. and S. Kuo. 1976. Zinc fertilizer and behavior in flooded soils. Food and fertilizer Technology Center for the Asian and Pacific Region. p. 170-196.

Moya, J. L., R. Ros and I. Picazo. 1995. Heavy metal-hormone interactions in rice plants: effects on growth, net photosynthesis and carbohydrate distribution. J. Plant Growth Regul. 14(2): 61-67.

Naphade, J. D. and B. P. Ghildyal. 1971.

Effect of puddling on physical properties of rice soil. Indian J. Agric. Sci. 41(12): 1965-1967.

Nambiar, E. K. S., G. D. Bowen and R. Sands. 1979. Root regeneration and plant water status of Pinus radiata at different soil temperatures. J. Exp. Bot. 30: 1119-1131.

Nambiar, E. K. S., P. P. Cotterill and G. D. Bowen. 1982. Genetic differences in root regeneration of radiata pine. J. Exp. Bot. 33: 170-177.

Naqvi, S. M. S., V. C. Ozalp, H. A. Oktem and M. Yucel. 1995. Salt induced synthesis of new proteins in the roots or rice varieties. J. of Plant Nutri. 18(6): 1121-1137.

Neue, H. K., R. Wassmann, H. K. Kludze, B. Wang and R. S. Latin. 1997. Factors and processes controlling methane emissions from rice fields. Nutri. Cycling Agroeco. 49: 111-117.

Ofelia, S. N. and J. C. O'Toole. 1986. Reproductive stage water stress and sterility. 1. Effect of stress during meiosis. Crop Sci. 26: 317-321.

O'Toole, J. C. and R. T. Cruz. 1980. Response of leaf water potential, stomatal resistance, and leaf rolling to water stress. Plant Physiol. 65: 428-432.

Parao, F. T., E. Paningbatan and S. Yoshida. 1976. Drought resistance of rice varieties in relation to their root growth. Phil. J. Crop Sci. 1: 50-55.

Patrick, W. H. Jr. and I. C. Mahapatra. 1968. Transformation and availability to rice of nitrogen hosphorus in water-logged soils. Adv. Agron. 20: 323-357.

Patrick, W H. Jr. and R. Wyatt. 1964. Soil nitrogen loss as a result of alternate submergence and drying. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 28: 647-653.

Pareek, A., S. L. Singla and A. Grover. 1995. Immunological evidence for accumulation of two high-mloecular-weight (104 and 90 Kda) HSPs in response to different stresses in rice and in response to high temperature stress in diverse plant genera. Plant Mol. Biol. 29(2): 293-301.

Persall, W. H. and C. H. Mortimer. 1939. Oxidation-Reduction potentials in waterlogged soils. Natural waters and muds. J. Ecol. 27: 483-501

Pfeffer, W. 1983. Druck and Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Abb. Kongiglich Sachsischen Ges. Wiss. 33: 235-474.

Ponnamperma, F. N. 1967. Dynamic aspects of flooded soil and the nutrient of the rice plant. p. 295-328. In IRRI (ed.) The Mineral Nutrition of the Rice Plant. Philippines.

Ponnamperuma, F. N. 1965. Mineral Nutrition of the Rice Plant. p. 295-328. Johns Hopkins press, Maryland, U. S. A.

Ponnamperuma, F. N. 1972. The chemistry of submerged soil. Adv. Agron. 24: 29-96.

Ponnamperuma, F. N. 1976. Physicochemical properties of submerged soils in relation to fertility. p.1-26. In ASPAC/FFTC (ed.) the Fertility of Paddy Soils and the Fertilizer. Applications for Rice. Taipei, Taiwan.

Ponnamperuma, F. N. 1985. Chemical kinetics of wetland rice soils relative to soil fertility. p. 71-80. In IRRI. (ed.) Wetland Soils: Characterization, Classification and Utilization. Los Banos, Laguna, Philippines.

Ponnamperuma, F. N., R. Bradfield and M. Peech. 1955. Physiological disease of rice attributable to iron toxicity. Nature. p. 175-265.

Rahman, M. S. and S. Yoshida. 1985. Effect of water stress on grain filling in rice. Soil Sci. Plant Nutr. 31(4): 497-511.

Rathinsabapathi, B., D. A. Gage, D. J. Mackill and A. D. Hanson. 1993. Cultivated and wild rices do not accumulate glycinebetaine due to deficiencies in two boisynthetic steps. Crop Sci. 33(3): 534-538.

Ray, J. D., L. Yu, S. R. McCouch, M. C. Champoux, G. Wang and H. T. Nguyen. 1996. Mapping quantitative trait loci asssociated with root penetration ability in rice(*Oryza sativa* L.). Theoretical & Applied Genetics. 92(6): 627-636.

Raychaudhuri, A. and A. L. Majumder. 1996. Salinity-induced enhancement of L-myo-inositol 1-phosphate synthase in rice (*Oryza sativa* L.). Plant Cell & Environment. 19(12): 1437-1442.

Reddy, K. R., W. H. Patrick, Jr. and R. E. Philips. 1976. Ammonium diffusion as a factor in nitrogen loss from flooded soils. Soil Sci. Soc. Am. J. 40: 528-533.

Richard, B., B. Mocquot, A. Fournier, M. Delseny and A. Pradet. 1986. Expression of alcohol dehydrogenase in rice embryos under anoxia. Plant Mol. Biol. 7: 321-329.

Robert, J. K. M., J. Callis, O. Jardetzky, V. Walbot and M. Freeling. 1984a. Cytoplasmic acidosis as a determinant of flooding intolerance in plants. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 81: 6029-6033.

Robert, J. K. M., J. Callis, D. Wemmer, V. Walbot and O. ardetzky. 1984b.: Mechanism of cytoplasmic pH regulation in hypoxic maize root tips and its role in survival under hypoxia. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A 81: 3379-3383.

Ros, R., D T. Cooke, C. Martinez-Cortina and I. Picazo. 1992. Nickel and cadmium-related changes in growth, plasma membrane lipid composition, ATPase hydrolytic activity and proton-pumping of rice (*Oryza sativa* L. cv. Bahia) shoots. J. Exp. Bot. 43(256): 1475-1481.

Roundy, B. A. 1985. Root penetration and root elongation of tall wheat-grass and basin wildrye in relation to salinity. Can. J. Plant Sci. 65: 335-343.

Rumpo, M. E., and R. A. Kennedy. 1981. Anaerobic metabolism in germinating seeds of *Echinochloa crus-galli*: metabolite and enzyme studies . Plant Physiol. 68: 165-168.

Rumpo, M. E. and R. A. Kennedy. 1983a. Anaerobic in *Echinochloa crus-galli* Seedling: intermediary metabolism and ethanol tolerance. Plant Physiol. 72: 44-49.

Rumpo, M. E. and R. A. Kennedy. 1983b. Activity of the pentose phosphate and glycolytic pathways during anaerobic germination of *Echinochloa crus-galli*. J. Exp. Bot. 34: 893-902.

Rubio, M. I., I. Escrig, C. Martinez-Cortina, F. J. Lopez-Benet and A. Sanz. 1994. Cadmium and nickel accumulation in rice plants. Effects on mineral nutrition and possible interactions of abscisic and gibberellic acids. Plant Growth Regulation. 14(2): 151-157.

Sagami, L. and K. Fujimaki. 1960. Methods

for measuring the root activity by TTC. Agric. Hort. 35: 1345-1346.

Saglio, P. H., P. Raymond and A. Pradet. 1980. Metabolic activity and energy charge of excised maize root tips under anoxia: control by soluble sugars. Plant Physiol. 66: 1053-1057.

Saglio, P. H., M. C. Drew and A. Pradet. 1988. Metabolic acclimation to anoxia induced by low (2-4 kPa partial pressure) oxygen pretreatment (hypoxia) in root tips of *Zea Mays*. Plant Physiol. 86: 61-66.

Sah, R. N. and D. S. Mikkelsen and A. A. Hafez. 1989. Phosphorus behavior in flooded-drained soils. 1. Effects on phosphorus sorption. Soil Sci. Soc. Am. J. 53: 1718-1722.

Sah, R. N. and D. S. Mikkelsen. 1986. Sorption and bioavailability of phosphorus during the drainage period of flooded-drained soils. Plant and Soil 92: 265-278.

Saleque, M. A., M. J. Abedin and N. I. Bhuiyan. 1996. Effect of moisture and temperature regimes on available phosphorus in wetland rice soils. Communications in Soil Science & Plant Analysis. 27(9/10): 2017-2023.

Salim, M., R. C. Saxena and M. Akbar. 1990. Salinity stress and varietal resistance in rice: Effects on whitebacked planthopper. Crop Sci. 30(3): 654-659.

Sharma. P. K., S. K. De Datta and C. A. Redulla. 1988. Tillage effects on soil physical and wetland rice yield. Agron. J. 80(1): 34-39.

Singh, B. P., M. Das, B. N. Singh and R. N. Prasad. 1990. Effect of flooding on availability of some nutrients and rice growth on wetland rice soils. J. Indian Soc. Soil Sci. 38: 77-81.

Snipes, C. E. M. E. Kurtz and J. E. Street. 1990. Productivity of cotton following rice. J. Proc. Agric. 3(2): 209-211.

Stepniewski, W. 1980. Oxygen diffusion and strength as related to soil compaction. 1. ODR. Pol. J. Soil Sci. 13: 3.

Tackett, J. L. and R. W. Person. 1964. Oxygen requirement of cotton seedling roots for penetration of compactied soil cores. Soil Sci. Soc. Am. J. 28: 600-605.

Takahashi, J. 1960. Review of investigations on physiological diseases of rice. Part I. IRC Newsletter. 9(1): 1-6.

Takai, Y., T. Koyama and T. Kamura. 1956. Microbial metabolism in reduction process of paddy soils. Part 1. Soil Plant Food 2: 63-66.

Tangaraj, M., J. C. O'Toole and S. K. De Datta. 1990. Root response to water stress in rainfed lowland rice. Expl. Agric. 26: 287-296.

Taylor, H. M. and L. F. Ratliff. 1969. Root growth pressure of cotton, peas and peanuts. Agron. J. 61: 398-402.

Taylor, H. M., G. M. Roberson and J. J. Jr. Parker. 1966. Soil strength root penetration relations for medium to coarse textured soil materials. Soil Sci. 102: 18-22.

Thangaraj, M., J. C. O'Toole and S. K. De Datta. 1990. Root response to water stress in rainfed lowland rice. Expl. Agric. 26: 287-296.

Tolley, M. D., R. D. Delaune and W. H. Patrick, Jr. 1986. The effect of sediment redox potential and soil acidity on nitrogen uptake, anaerobic root respiration and growth of rice. Plant Soil. 93: 323-331.

Turner, N. C. 1974. Stomatal behavior and water status of maize, sorghum and tobacco under field conditions. II. At low soil water potential. Plant Physiol. 53: 360-365.

Turner, N. C. and M. M. Jones. 1980. Turgor maintenance by osmotic adjustment: review and evaluation. *In* Turner, N. C. and P. J. Kramer (ed.) Adaptation of plants to water and high temperature stress. Wiley. Inc. New York.

Turner, N. C. and W. H. Patrick, Jr. 1968. Chemical changes in waterlogged soils as a result of oxygen depletion. In 9_{th} Inter. Congr. Soil Sci. 4: 53-65.

Wang, Z. P., R. D. Delaune, P. H. Masscheleyn and W. H. Jr. Patrick. 1993. Soil redox and pH effects on methane production in a flooded rice soil. Soil Sci. Soc. Am. J. 7: 382-385.

Webb, T. and W. Armstrong. 1983. The effect of anoxia and carbohydrates on the growth and viability of rice, pea and pumpkin roots. J. Exp. Bot. 34: 579-603.

Xu, D., X. Duan, B. Wang, B. Hong, T. H. D. Ho and R. Wu. 1996. Expression of a late embryogenesis abundant protein gene, HVA1, from barley confers tolerance to water deficit and salt stress in transgenic rice. Plant Physiol. 110(1): 249-257.

Yahata, T. 1976. Physical properties of paddy soils in relation to their fertility. p. 28-35. In FFTC/ASPAC (ed.) Fertility of Paddy Soils and Fertilizer Applications for Rice.

Yang, S. S. and E. H. Chang. 1997. Effect of fertilizer application on methane emission/production in the paddy soils of Taiwan. Biol. Fertil. Soils. 25: 245-251.

Yeo, A. R., K. S. Lee, P. Izard, P. J. Boursier and T. J. Flowers. 1991. Short- and long-term effects of salinity on leaf growth in rice (*Oryza sativa* L.). J. Exp. Bot. 42(240): 881-889.

Zanner, C. W. and P. R. Bloom. 1995. Mineralization, nitrification, and denitrification in histosols of northern Minnesota. Soil Sci. Soc. Am. J. 59(5): 1505-1511.

Environment and Rice Production
Chapter 9 Stress in Soil Environment and Production of Rice
135 - 159, 1999

Chapter 9 Stress in Soil Environment and Production of Rice

Shih-Shiung Chen[1] and Jiann-Feng Lee[2]
[1]National Chung Hsing University,
Taichung, Taiwan 402, ROC
[2]Taichung District Agricultur Improvement Station,
Changhwa Hsien, Taiwain 515, ROC

ABSTRACT

Aeration stress and soil compaction are serious constraints existed in rice rooting environment of Taiwan. After more than 300 years submergence tillage and puddle, plow-pan barrier is commonly existed in most paddy fields around the island. A high bulk density of 1. 9 g cm^{-3} in plow-pan existed in a latosol paddy fields was recorded. Plow-pan barrier formed paddy soils an artificial shallow soil layer, and thus restricted development of rice rooting system. Low percolation rates of compacted soils affect the aeration and form low soil redox potential regime. Root activity of rice then declined by poor soil aeration. Since the difficult of observation for rice root, and the selection been made rice progeny growing on well-prepared fertile soil environment, most of the new cultivars are lack of adaptability to root environmental stress. Production of rice may achieve some breakthrough if rooting characteristics have been considered in breeding selection, and the barrier of rooting envirenment been eliminated.

Key words: Rooting environment, Stress, Moisture, Aeration, Soil redox potential, Temperature, Salinity, Heavy metal, Soil compaction.

環境與稻作生產
第十章　以遙測技術探討環境對水稻生產之影響
161 - 179, 1999

第十章　以遙測技術探討環境對水稻生產之影響

楊純明
臺灣省農業試驗所農藝系

摘要 ---------- 162
壹、前言 ---------- 162
貳、遙感探測 ---------- 163
參、光譜遙測及熱紅外線影像遙測之應用 ---------- 165
肆、水稻植被光譜之特徵 ---------- 167
伍、水稻植被指數與生長之關係 ---------- 169
陸、以光譜遙測探討逆境效應 ---------- 170
柒、輻射溫度之特性及利用 ---------- 173
捌、由熱紅外線影像探討逆境效應 ---------- 174
玖、結語 ---------- 176
拾、引用文獻 ---------- 176
英文摘要(ABSTRACT)---------- 179

第十章　以遙測技術探討環境對水稻生產之影響

楊純明
臺灣省農業試驗所農藝系

摘　要

傳統的農耕措施與管理方式係以農戶所擁有的田區爲操作單位，採用一致性的栽培與管理作業，此一作法忽略了自然與人爲造成土壤及作物的持續性變異，容易引發耕作農地的不當使用及經濟與環境問題。此現象非但突顯出長期存在卻未被重視問題的嚴重性，亦顯示出不適當檢測方法未能及時發覺關鍵問題的致命缺失，遙感探測科技的興起與發展適時的提供了解決途徑，帶給二十一世紀的農業發展新契機和新風貌。「精準農業(precision agriculture)」緣起於農業永續理念，期能依照土壤性質及農作物生長需要，給予匹配的資源與資材投入及處理，避免造成對環境的外加污染與破壞。以差異性操作方式實施不等量肥料、農藥、灌溉等管理操作，冀求在環境保護、生態維護、及經濟效益上得到最佳平衡。遙測異於傳統方法者在於具備資料涵蓋範圍廣、時效佳、效率高之特性，且資料和技術爲多功性，適用於「精準農業」的需求。以遙測技術探討環境對水稻生產之影響符合科技的進展與未來農作物生產走向，其中光譜遙測可應用於諸如作物相分佈與栽植面積估測、生育階段追蹤、生長狀態監測、產量預測、及逆境效應與災害檢(偵)測等用途，同時也可延用於農地使用、產業動態、農業資源利用與管理及農地圖示更新等作業。熱紅外線影像遙測則可用來偵測農作物植被覆蓋之溫度影像、呈現全面的植被溫度分佈及異常溫度之局部位置，而彰顯逆境及災害徵狀。

關鍵詞：遙測技術、環境、水稻生產、光譜遙測、熱紅外線影像遙測。

壹、前　言

傳統的農耕措施與管理方式係以田區爲操作單位，採用一致性的耕犛、播種、施肥、噴藥及灌溉等作業。然而隨著農業知識的累積和科技的進步，發現此一作法忽略了自然與人爲造成土壤及作物的持續性變異，容易引發耕作農地的不當使用，而衍生許多經濟與環境問題(楊，1999)。諸如產量顯著降低、農藥成本劇增、毒害或溫室氣體釋放或滲漏、有毒物質長期殘留、及作物生長環境劣化等現象，均可能在傳統農耕制度中逐一引爆，成爲糧食生產大災難。此現象亦突顯出長期存在卻未被重視問題的嚴重性，或者不適當檢測方法未能及時發覺關鍵問題的致命缺失。遙感探測科技(remote sensing technology)的興起與發展，不但說明了上述問題的亟待

解決，也提供了適時的解決途徑，使得二十一世紀的農業發展得以展現新契機和新風貌。

又爲期人類長存於孕育萬物的地球，近年來有識之士已意識到科技與文明發展的衝突，是否履行於正途及常軌，是帶領人們朝向「永生」福祉，抑或引領走向「滅絕」末路。此一世界性覺醒意識的抬頭，掀起回歸自然、善待環境的認同熱潮，民眾也日益重視生態保育與環境保護議題，希望留給自已和後世子孫一個清淨的生存空間。在農業層面上，識者亦開始檢討人造化學品使用及資源過度開發利用的利弊得失，並衍生永續農業(sustaining agriculture)和農業永續(agriculture sustainable)觀念與期待。自此農業的永續性經營成爲時代的潮流與全球農業的發展趨勢，國內外有識之士共同努力的目標，亦成爲我國重要農業政策之一。

「精準農業(precision agriculture)」理念亦因此產生，期能依照土壤性質及農作物生長需要，給予匹配的資源與資材投入及處理，避免造成對環境的外加污染與破壞，使農業得以永續發展。在此一理念之下，同一耕作農地將可能有差異性的操作方式(differential treatment)，端視土壤肥力與含水量、農作物生長表現、病害與蟲害罹患程度、雜草蔓延與危害情形及逆境程度等實施不等量肥料、農藥、灌溉等作業。實施精準農業的結果，預期將正面的改進農作物生產系統的效率和不當環境污染，在環境保護、生態維護、及經濟效益上得到最佳平衡。

貳、遙感探測

一、遙測之定義與原理

遙測或稱遙感探測(remote sensing)，係一門利用感測儀器不與被測物接觸即能獲得被測物測量資料(特性)的技術(technique)與科學(science)，能蒐集與傳遞遠端事件即時資訊，同時完成觀測、判讀與決策等系列過程。因爲感測儀器設備與被測物之間存有距離，所以通常需要組成一遙感探測系統，包括感測元件、資訊傳遞媒介、資料處理分析軟體及資料作業與顯示硬體等(楊，1997)。遙感探測可以在不同的作業平臺操作，如地面觀測平臺(ground observation platform)、飛行器航空觀測平臺(airborne observation platform)及太空觀測平臺(spaceborne observation platform)，常用載具如飛機、熱氣球、衛星、太空梭等。其中地面遙測是航測及太空遙測的基本，旨在獲取地真資料(ground truth data)，作爲其他平臺遙測資料之參考基準(reference)。常見的地面遙測研究有兩大類，一是實驗室內的物體反射及放射光譜的測定，二是物體或環境事件在不同環境下的光譜特徵曲線檢(偵)測。通常在農作物的地面遙測光譜資料庫建立之後，才能更精確的判讀、解析航測及太空遙測收取的影像光譜(類比或數位資料)，獲得準確與精確的量(偵)測。地面遙測的重要與必要不言可喻，亦爲當前我國擬研發遙測應用之首先及優先工作。

在實務上遙測乃記錄地表地物之反射光譜，因爲不同地表地物對於不同波長的電磁(能)輻射(electromagnetic radiation)產生不同強度的反射及放射。遙測資料即在記錄地表地物之光譜反應，且在成像過程保持地表地物間之幾何關係，並排除大氣之干擾。所以，經由遙測光譜與形像的偵測與判讀，吾人可鑑別出特定的地表地物，且在短時間內獲取廣大面積資訊。除了在空間上迅速瞭解全面性問題及留下記錄，遙測亦可在時間序列上獲得連續性的偵測資料，對地表地物進行動態觀測與監測。此一空間與時間特性，即可應用於對農作物的長期精準經營管理，追蹤生長狀態及災害(或逆境)危害情形，並進一步予以預測未來演變趨勢。

遙測之感測儀器有類比式(analogous)

的航空照像機及數位式(digital)掃描儀，波段範圍及波段數依需求而定。類比式記錄方式爲直接顯像於底(軟)片上，如同一般照像機原理。數位式係以數字方式記錄被測物光譜反應於磁片(帶)、光碟片等，在保存與處理上較有彈性。科技的進展使透過影像記錄儀將數位資料轉至底片；反之，類比式資料可藉由影像數位儀轉換爲數位資料。如此一來，遙測之便利性與實用性大爲進步。

二、遙測之特色與應用

與一般量測方法比較，遙測位於較有利的觀測位置(空中或太空)，以超越傳統可見光波長之波段非接觸的探測地表地物，因此資料涵蓋範圍廣、時效佳、效率高，且資料和技術具多功性，應用層面幾由人爲自行設定。遙測資料可以電磁能(electromagnetic energy)、聲(音)波(acoustic waves)、及力場(force fields)等物理方法單獨或混合連接及傳達，再經適當轉換、整理與分析後呈現或還原。以電磁能傳遞遙測資訊是最普遍的方式，具有長距離、快速、正確及無須藉助傳導介質等特性與優點。

現代遙測科技肇始於二十世紀初，先後由於第一次及第二次世界大戰的需要，遙測科技逐漸蓬勃發展。目前遙測科技已被廣泛的應用，無論航空、太空、氣象、資源、軍事、醫學、交通乃至於各種產業及公共事業等，均可見遙測科技的多樣化利用。我國近年來亦大力推動遙測科技的研發與應用，且被列入國家重點科技之一，1999 年元月 27 日更發射升空我國有史以來第一枚人造衛星「中華一號」，分別從事於(1)電離層電漿電動效應研究，研析通訊環境干擾問題；(2)海洋水色儀照相觀測，以監測漁業資源環境；及(3)高頻率通訊實驗研究，以建立通訊系統能力(陳，1999)。由於衛星具有定期取得大面積空間分佈資料及可追溯過去時空資料的特殊優點，因此利用衛星光譜影像資料掌握農作物生產及進行氣象災害補助兩項，已被列爲國家太空科學研發優先度最高之工作任務(國家太空計劃室，1998)，且將於 2002 年預定升空的「中華二號」衛星上獲得體現，深具研發潛力和展望。

資源衛星(如 LANDSAT、SPOT、中華二號)影像每個像元(pixel)均含有數個特定反射光譜波段的強度值，分別代表單位面積內地表地物於該數個特定波段的綜合表徵，因此，在決定資源衛星時宜先考量其波段範圍、影像的空間解析力及波段解析力，才能適用現狀的需要。舉例來說，LANDSAT-TM 感測器的空間解析力爲 30 m ×30 m，SPOT-HRV 多頻譜感測器之空間解析力爲 20 m×20 m (Lillesand and Kiefer, 1994)，但此等解析力尚不足以區分臺灣農地每塊田區內作物之受害等級(申及李，1998)。我國中華二號衛星的空間解析力預期將優於 SPOT，多頻譜解析力可達 2 m×2 m，將可應用於拼盤式農業的臺灣地區，因爲臺灣地區農戶擁有農地面積平均每戶僅約 1 公頃，而這 1 公頃內可能種植多種農作物，空間解析力的提昇爲衛星應用第一要務。

另在波段解析力方面，常用資源衛星資料之載臺及感測器特性未必相同，如 LANDSAT-TM (4 號及 5 號)感測器提供 0.45-0.52、0.52-0.60、0.63-0.69、0.76-0.90、1.55-1.75 及 2.08-2.35 μm 等 6 個短波反射光譜波段及 1 個熱紅外線波段(10.4-12.5 μm)，LANDSAT-MSS 感測器承掛 0.50-0.60、0.60-0.70、0.70-0.80 及 0.80-1.10 μm 等 4 個光譜波段。SPOT-HRV(1 號至 3 號)感測器提供 0.5-0.59、0.61-0.69、0.79-0.90 及 0.50-0.90 μm 等 4 個波段，中華二號衛星預設波段將如 SPOT。

現行運轉之商用資源衛星基於酬載效率之考量，影像光譜波段數目和波段解析力有限，且空間解析力較粗，因此進行衛星影像分析必須綜合數個波段資料來判讀

作物生育與受害狀況。隨著科技的進展及商業需要，預期未來的資源衛星無論在光譜或空間解析力上將有驚人的進步，足以提供各方面多樣化的需求，將不輸給航空器載臺之遙測資料。爲了配合我國太空科學的推動及遙測科技的實務發展，並開創臺灣地區農業的新紀元與新願景，有關遙測技術在農業生產上的理論與應用研發工作應該加強。

三、遙測資料(訊)之處理

除了地面遙測資料之外，航測及太空遙測資料均須幾何校正與修正，甚至需要排除或減少大氣干擾。理想的遙測系統宜能整合各種探測系統: 地面-航空-太空(衛星)，具(1)有多重的空間與光譜解析力、(2)高時間解析力及(3)多頻譜(multi-spectral)或高頻譜(hyper-spectral)掃描等能力。經過初步處理後之遙測資料，即按需求繼續各種分析，諸如(A)點線面的定點影像(光譜)展示，鑑別出地表地物；(B)從影像中區分主題，歸納出各種類別；或(C)依照時間序列比較主題在不同時間的差異(變遷分析)，判別引起原因及事件前後異同。爲標示遙測資料所在地理位置，可在偵測同時註記座標方位及海拔高度，或依照影像地理特徵套疊地理資訊系統進行地理地形對位。經過繁複的分析程序處理後之遙測資料，即可以圖片、照片、表格、影像等形式顯示或展示，或再以磁片(帶)、光碟片等儲存候用。

參、 光譜遙測及熱紅外線影像遙測之應用

一、光譜遙測

在田間自然環境下，農作物植被光譜主要包括本身放射輻射(emitted radiation)及太陽光的反射輻射(reflected radiation)，可偵測之波長範圍以紫外線(ultraviolet, UV)至微波(microwave)爲主，涵蓋了紫外線(< 400 nm)、可見光(visible light, 400-700 nm)、近紅外線(near-infrared, 700-1300 nm)、中紅外線(middle-infrared, 1300-3000 nm)、熱紅外線(thermal infrared，多爲 3-40 μ m；或稱遠紅外線，far-infrared)及微波(1mm-1m)。光譜遙測(spectral remote sensing)及熱紅外線影像(thermal infrared imagery)爲常用的兩項遙測技術，一般前者多由紫外線至中紅外線(或至熱紅外線)，後者在熱紅外線範圍(高溫偵測以 3-5 μ m，低溫偵測以 8-12 μ m)。

光譜遙測所選用之波長範圍依需求而定，可見光影像(照片)遙測歷史遠溯至十九世紀，自第一次世界大戰起快速進展。如今航空攝影已十分普遍，其拍攝靈巧及高解像力特性優於衛星攝影，可提供各種黑白、彩色照片，也可攝取紅外線照片。國內以航空攝影從事資源與環境調查、地形測量及地圖繪製已數十年，昔日以類比式單波段相機爲主，隨著多波段數位相機的問世，航空攝影的應用前景及用途將更爲寬廣。

多頻譜掃描儀(multi-spectral scanner, MSS)是具有多波段的遙測工具，可於地面或掛載於飛機、熱氣球、衛星、太空梭、太空站等飛行器上，其波段數及波長範圍可依需求選擇。國內適用於農業應用層面之多頻譜掃描資料，以資源衛星及空載 DS-1260 MSS 爲主，尤以 LANDSAT-TM、LANDSAT-MSS、SPOT-HRV 資源衛星資料最常被使用。空載 DS-1260 MSS 自 1995 年起裝置於 Superking Air-350 飛機上，雖然掃描波段多達 11 個，受限於飛行時數、人員、費用及多方面多樣需求，能夠遙測於農作物生產應用上的機會甚少。國內若欲加強航空遙測之利用，應該強化測量操作單位之編制及位階，並定期汰舊換新機具及設備，

光譜遙測之應用層面甚廣，在環境遙測上如地貌地物景觀、植被分佈與植相鑑

別、水體分佈、河川溝渠、土地利用、交通與工程、地形與土質及水質與水源等。在農作物生產上，諸如作物分佈與面積、生育階段、生長狀態、產量預測、逆境效應及災害檢(偵)測等項目均是，同時也可應用於農地使用監測、產業動態追蹤、農業資源利用與管理及地圖更新等用途。展望新世紀的到來，光譜遙測的應用必將更爲多樣化，主事者當重視系統的研發及作業化工作。

二、熱紅外線影像遙測

地表地物體溫大於絕對零度者(-273℃)，在任何時間，無論白晝或黑夜，均放射出熱紅外線，放射能量爲其體溫的四次方函數($W= F(T^4)$)。高體溫者釋放出的能量人很容易感受到，低體溫者放射的能量必須近距離才感覺到，惟熱紅外線非人眼所能見，須透過熱紅外線輻射計(熱紅外線感測器或熱紅外線輻射影像儀)呈現。精密的熱像儀可在遠距離迅速感測廣大面積之熱紅外線輻射影像，顯示出影像之溫度分佈，並偵測出熱異常位置。

利用熱紅外線影像遙測來偵測農作物植被覆蓋之溫度影像，可以輕易的呈現全面的植被溫度分佈，顯示出異常溫度之局部位置(即逆境發生處所)。因爲通常逆境會造成作物植體產生異常之理化反應，外觀顯徵出不同的溫度差異。例如，局部地區的土壤缺水或乾旱，由於水分不足正常蒸散需求，將造成植體溫度上升而異於常態者。此一特性即可利用於乾旱檢測，也可作爲耐/抗旱品種之篩選手段。再者，當作物遭受病蟲感染時，異常的生理代謝及病蟲原活性均可使植體溫度異於平常，而外顯出病蟲害的感染。又不同生育期或不同作物種類處於相同環境下，可能出現不等的體溫，因此可利用於生育階段及作物種類區分，鑑別出主題。

國內較易取得之衛星熱紅外線影像有多個，如 NOAA、LANDSAT、MOS 等衛星；NOAA-AVHRR 感測器之地面解像力 1.1 km，溫度解析力 0.12℃；LANDSAT-TM 感測器之地面解像力 120 m，溫度解析力 0.5℃；MOS-VTIR 感測器之地面解像力 2.7 km，溫度解析力 0.5℃。行政院農業委員會所有之 DS-1260 MSS 多頻譜掃描儀亦含有熱紅外線波段，可偵測高解像力之熱紅外線影像(可達 0.2℃)，掛載於固定翼飛機上時其解析度隨高度而定。

三、國內光譜遙測在農作物生產上的應用現況

光譜遙測係利用農作物在各波段的顯示，辨別出不同的物種、監視生長狀態及偵測受災地區等。就作物生產力而言，常用的波段以綠光(0.52-0.60 μ m)、紅光(0.63-0.70 μ m)、近紅外光(0.74-0.90 μ m)及熱紅外光(10.4-12.5 μ m)爲主；在作物災害(逆境)偵測上，以藍光(0.45-0.52 μ m)、紅光及近紅外光最具特色；土壤與作物含水量評估，則以中紅外光(1.55-1.70 μ m)檢測。此外，利用不同波段數學化成轉換指標(index)來表示作物生長狀態的應用亦可見於文獻，稱爲植被指數或植被指標(vegetation index)，諸如標準差植被指數 (normalized difference vegetation index，NDVI)、土壤校正植被指數(soil-adjusted vegetation index，SAVI)、綠紅光比植被指數(green-red ratio vegetation index，GRVI)、綠度(greeness) 等等。

國內利用光譜遙測在農作物生產上之應用常受限於未建立作物地面光譜資料庫，多逕將從航測或太空遙測收取之光譜影像或光譜資料結合地面現況調查，綜結成相互關係。此種方式僅能以光譜解釋當時作物之現況，無法應用於不同環境條件之不同生長情況，亦難以進行生長量及產量之正確估測與預測。臺灣省政府糧食處長期以來即以可見光航空照片判讀水稻栽植面積及生長期，近年來更試圖推廣於主要雜糧作物上。黃等(1974，1982，1985)

曾對水稻和雜糧作物(大豆、花生、玉米、甘薯)進行植冠反射光譜測定，指出利用 0.6-0.7 μ m 和 0.7-0.8 μ m 波段的反射值可區別作物的生長期，利用 0.7-0.8 μ m 波段的反射值可區別粳稻、籼稻和糯稻，且感測器角度對光譜的效應呈現曲線特性。陳(1998)試以多時段衛星(SPOT)影像辨識水稻田，在稻田與非稻田分辨上達到約 80% 精度，惟無法區分水稻生長期。劉(1988)亦以 SPOT 衛星資料求取水稻不同生育期之動態植被光譜，然未能配合實際植體取樣模擬光譜與生長關係。此外，國立中央大學太空及遙測研究中心也曾嘗試以 SPOT 衛星多頻譜資料應用於估測臺灣地區水稻種植面積，雖證明結果之可行性，但仍因不明水稻全生育期植被光譜變化趨勢及特徵其精確度稍嫌不足。

臺灣省農業試驗所農藝系作物逆境研究室自 1996 年起即進行一系列作物光譜研究，期以建立作物地面遙測光譜資料庫。楊及蘇(1997)指出一、二期稻作全生育期間水稻植被光譜曲線隨生育進展而異，且由光譜曲線選擇多條特徵波長，以其中綠光、紅光及近紅外光波長計算植被指數。以 NDVI 和 SAVI 爲例，發現此兩指數全生育期變化呈現類似鐘型分佈曲線，若利用時間標準化的轉換技巧，可將一、二期作植被指數曲線予以整合，排除因期作間生長速率不同造成之差異。水稻是國內最主要的糧食作物，栽培面積最廣，但是有關台灣地區不同水稻品種間，以及土壤、氣候與管理方式的差異對水稻植冠(被)反射光譜影響的基礎研究很缺乏，對於應用衛星影像資料以評估水稻生產及受災程度造成嚴重限制。

Yang and Su (1998a)進一步分析水稻植被光譜特徵，發現紫外光及可見光波段全生育期呈凹行形二次曲線變化，近紅外光波段則爲凸形二次曲線，尙且所計算一、二期稻作之六種植被指數均呈近似鐘形之二次曲線。而由植被指數 NDVI 與生長性狀 LAI(leaf area index，葉面積指數)及 LDW(leaf dry weight，葉片乾重)之密切相關，亦發現利用植被指數以估測水稻植株生長之可行性。Yang and Su (1998b)比較以單波長特徵波長或衛星(SPOR-HRV 及 LADN-MSS)波段計算之水稻植被 NDVI 相關性，發現 R^2 值均大於 0.98，證明了依據地面遙測光譜特徵計算之植被指數及所建立與生長性狀相關之數學模式可連接目前衛星波段。因此，利用地面遙測光譜資料庫所建立之各種生長模式，應可適用於相對應波段之衛星光譜遙測資料，此結果突顯出地面遙測之重要性及模式化光譜特徵之必要性。

肆、水稻植被光譜之特徵

一、植被光譜

任何具有能量的物體或物質均可放射出輻射能，能量愈低輻射能涵蓋之波長範圍愈窄，能量愈高則波長範圍愈寬，甚且高能物體(質)的中心波長(即波長範圍中具有最大能量之波長)小於低能物體(質)。對於能量較低之物體如農作物，其輻射能主要來自於周遭高能量之入射輻能量(incident radiation)之反射，尤其是太陽輻射能(solar radiation)，自身的放射輻射能反而佔有較少之比例。因此，入射輻射能之強度及波長組成將影響低能物體反射輻射之強度及波長組成，又物體表面之化學成份、色澤、幾何構造及物理特性亦影響入射輻射能的吸收、穿透與反射。通常對於作物植被光譜的偵測多選擇於晴朗無雲的天氣，即爲了避免天氣對光譜質量的干擾，排除非必要之誤差。

爲了減少入射太陽光強度與波長組成的差異，農作物所在地理位置及環境造成的複雜影響，導致農作物植被反射光譜與反射輻射能因時空而異，通常並不以直接偵測之光譜與輻射能代表農作物，而是以反射比光譜及其光譜特徵顯徵作物之狀

態。如此，相對於入射光輻射之特徵，作物反射光譜亦彰顯出其獨有的特徵，故稱爲該作物之光譜特徵曲線(characteristics spectrum curve)，或稱爲光譜指紋(spectral signature)。事實上，作物全生育期當中光譜指紋並非一層不變，反倒是因時而異，隨著生育期及環境狀況改變。因爲活的生物有其生命循環，當生理代謝異動引起植體構造及顏色顯徵於外的變化時，不同的反射光譜當然會有不同的光譜特徵。針對作物植被光譜之偵測，切忌僅以點的量測結果代表時間線的常期變異，以管窺天的偏狹是無法落實於應用的。

二、水稻植被反射光譜剖析

典型的水稻族群植被反射光譜如圖一所示(350-1100 nm)，且隨著生育進展改變，全生育期光譜曲線在一變異區間內起伏；變異量高低不僅受到周遭環境影響，不同波長的變異程度也不一。在紫外光至近紅外光波段之間，可以明顯的觀察到多個醒目的轉折點(波帶)，特別是位於 554 nm 綠光、674 nm 紅光、754 nm 近紅外光及 960 nm 近紅外光等四個波長附近之轉變。其中 554 nm 代表綠光波段最大的反射，674 nm 係紅光波段的最小反射，754 則爲近紅外光波段高反射比的臨界波長。光合作用旺盛及生長活力充沛的作物植體，綠色化程度(greeness)自然較高，葉綠素光反應(photoreaction or light reaction)活性必然較大，其組織結構多緊密連結，理論上綠光與紅光反射比較低，近紅外光反射比則較高。

若欲分析光譜各波段與植體生理生化反應之關係，可更精細的觀察從紫外光、藍光、綠光、黃光、橙光、紅光至近紅外光等不同波段的全期變化，包括波段的動態分佈、反射比的高低落差及曲線轉折的傾斜率等。此種分析也常被利用來區分生育時期、比較環境效應及鑑別作物類別，由於參數眾多及相互交感，結果多流於數學定性上的陳述，定量的模式分析研究尚不多見。惟定量之模式分析應用性較廣，應該多朝此方面研究。

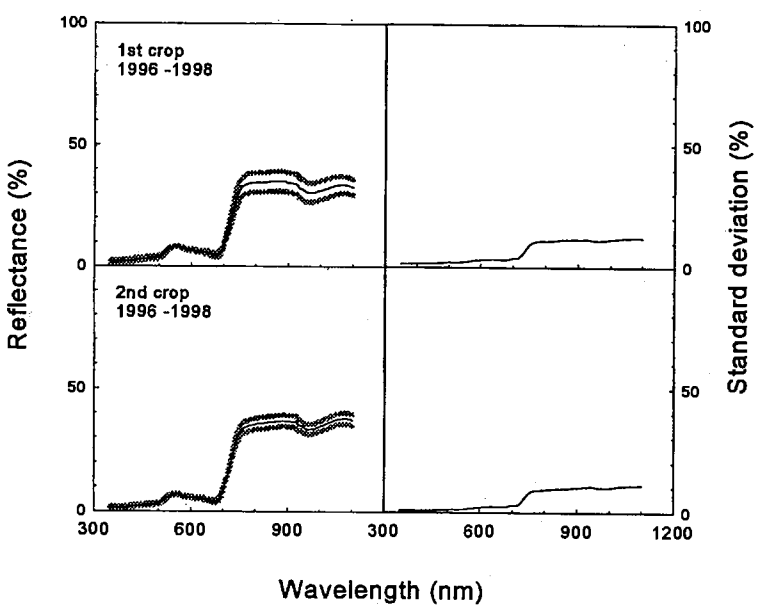


Fig. 1. Changes of reflectance spectra of rice (*Oryza sativa* L. cv. Tainung 67) vegetative cover in the cropping seasons of 1996-1998. Curves of standard deviation were plotted against wavelength range from 350 to 1100 nm.

伍、水稻植被指數與生長之關係

植被指數乃植被光譜特徵轉換成植被外觀物理徵狀之數學型式，具有理論基礎與意義。植被指數研究發展於 1970 年代，一開始係爲了估測光譜特徵對於植被覆蓋之貢獻。此種數學轉換具有環境標準化效果，降低不同環境造成光譜偵測之差異。

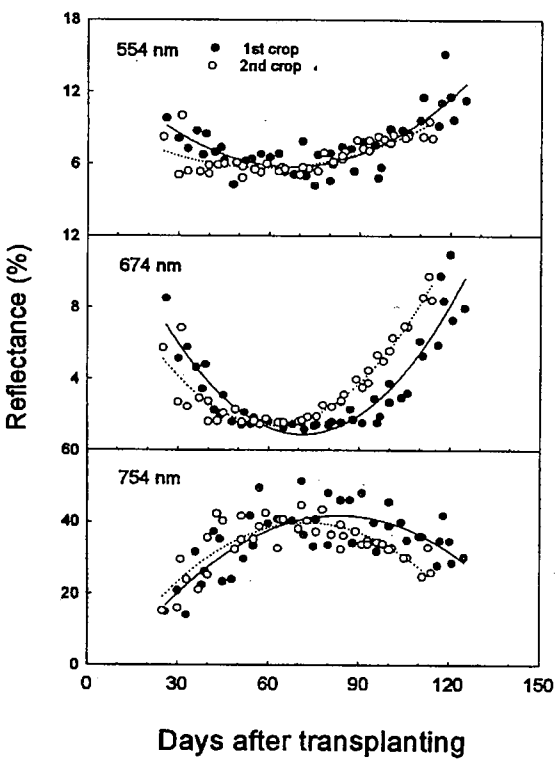


Fig. 2. Changes of reflectances at 554, 674, and 754 nm for rice (*Oryza sativa* L. cv. Tainung 67) during the cropping seasons of 1996-1998.

利用植被光譜突顯的特徵波長與水稻生長性狀建立關係(圖二)，就能顯現特徵波長與生長性狀之相關程度，評估是否可以其追蹤與估測生長表現。然單一特徵波長與生長性狀之單相關通常不如多特徵波長之複相關，因此發展出所謂的植被指數，利用來描繪或敘述作物的生長狀態。例如標準差植被指數 NDVI 即是結合前述最小反射紅光及臨界近紅外光代表的意義，用來說明植被的覆蓋率及其隱示的生長狀態。圖三爲一、二期稻作三年(1996-1998 年)的全生育期植被指數趨勢，呈現類似鐘形二次曲線，高原期兩端分別代表最高分蘖期(最大植被覆蓋)及穀粒的開始成熟(乳熟往糊熟)。因此，左側上升部分爲植株的建立與生長，右側的下降部分則爲植株的成熟與走向老化。由植被指數曲線的變化，即可概略解釋水稻生長的進展及植被覆蓋的密疏。若進一步連接植被指數與生長性狀，更能清楚的呈現兩者的曲線關係(圖四)。

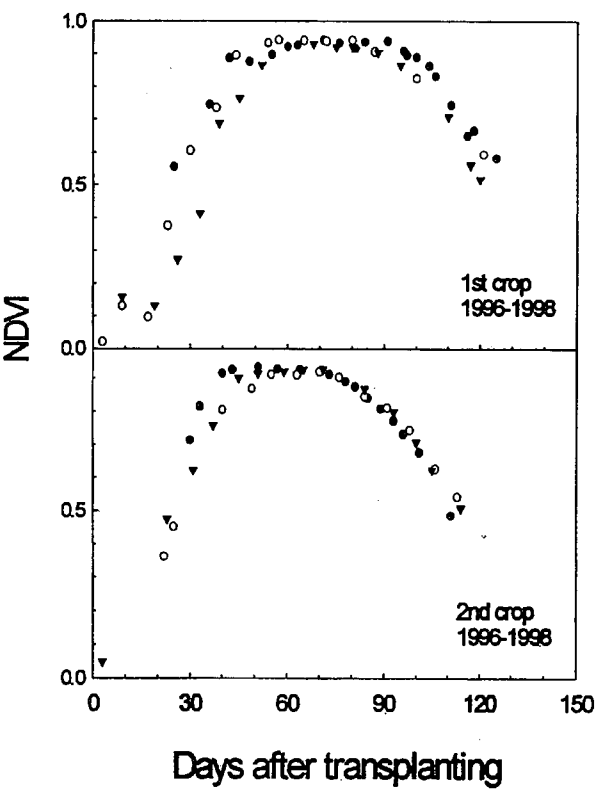


Fig. 3. Changes of normalized difference vegetation index (NDVI) for rice (*Oryza sativa* L. cv. Tainung 67) during the cropping seasons of 1996-1998.

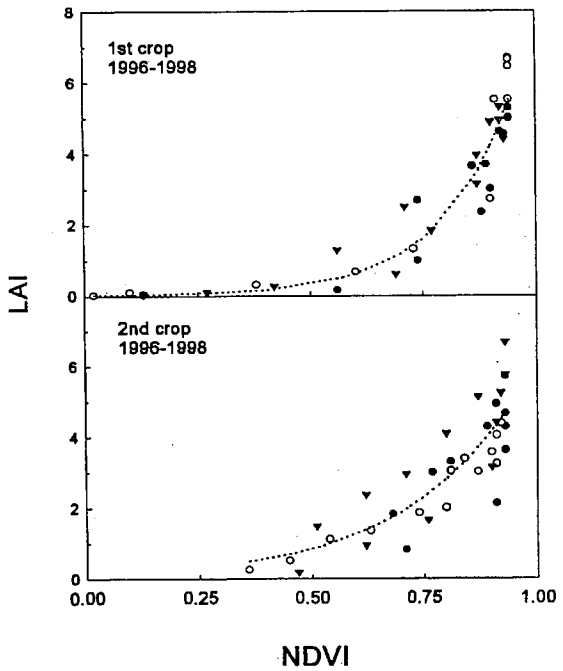


Fig. 4. Correlation between leaf area index (LAI) and the normalized difference vegetation index (NDVI) for rice (*Oryza sativa* L. cv. Tainung 67) grown in the cropping seasons of 1996-1998.

如圖四中葉面積指數(LAI)與標準差植被指數(NDVI)之曲線關係，可利用指數函數來進行動態模擬估算植被覆蓋，期作間的差異亦可藉由曲線程式估值相互比較。由於植被指數與生長性狀關係密切，是否能進一步利用植被指數來預測產量呢？理論上應該可行，因爲植被指數反應出生長的優劣及生長量的高低，除非環境的高度變異(如災害或嚴重逆境發生)或人爲疏失，才會出現不可預期的未知數，大幅降低植被指數與生長性狀之相關性。另外，光譜的取得必須真實，排除天然因素與人爲誤差，輸入符合現狀的植被指數，才能呈現真正植被指數與生長性狀的關係。此種資料庫模式分析至少需要五、六年以上的光譜與產量資料，藉由植被指數積分值與產量的回歸分析予以評估，找出環境的變異區間。

圖五係利用同一塊田於同一期作(1998 年一期作)進行九個水稻品種栽植，將全生育期 NDVI 累計值與小區(10 m^2)稻穀產量、單叢穗重及單叢結實粒重分別簡單直線回歸分析，發現具有頗高的相關係數(correlation coefficient)，分別爲 0.7701、0.8583 及 0.8752，證明了利用植被指數確有預測產量潛力。若增加作季，不僅可以綜合估算此一關係的精確度，更能區分與比較水稻品種間之差距，而得以落實於實務應用。爲了釐清各種環境條件之差異性影響，可另行分析各環境因子之權數(比重)。可以預期的，當逆境或災害發生時，由光譜差異立即可計算出植被指數與常態間落差而估測出生長受到之危害，量化受害程度。再由生長恢復情形，預測產量之損失及達到收獲之期限。

陸、以光譜遙測探討逆境效應

一、光譜遙測探討作物之逆境效應

輻射光譜遙測技術爲非破壞性的檢測方法之一，利用感測儀器蒐集與傳遞遠端事件資訊，即時又大面積的檢(偵)測作物狀態。光譜遙測在農業生產上的應用很廣，在農作物生產力估測上，可應用於栽培作物種類之區分與栽培面積之估算，各種作物生育狀況(態)之追蹤與管理，並予評估與預測大面積農作物產量。在農業天然或人爲災害與逆境之偵(檢)測上，不僅可以非破壞的遙測廣大受害面積，亦能系統化的快速判別與區分危害種類及等級，助益於救災賑災功能之發揮。諸如各種災害造成農作物的損失估計、氣象環境的影響、作物逆境的釐清、農田種類的區分及污染造成的地物外觀的改變等，均可因植被或土壤之顏色與結構、水分含量、理化活性表現及組成分等的變化導致反射光譜明顯改變予以鑑別(林等, 1994; Gausman *et al.*, 1969; Gausman, 1982; Hatfield *et al.*, 1984; Lapitan, 1986; Masoni *et al.*, 1996)。

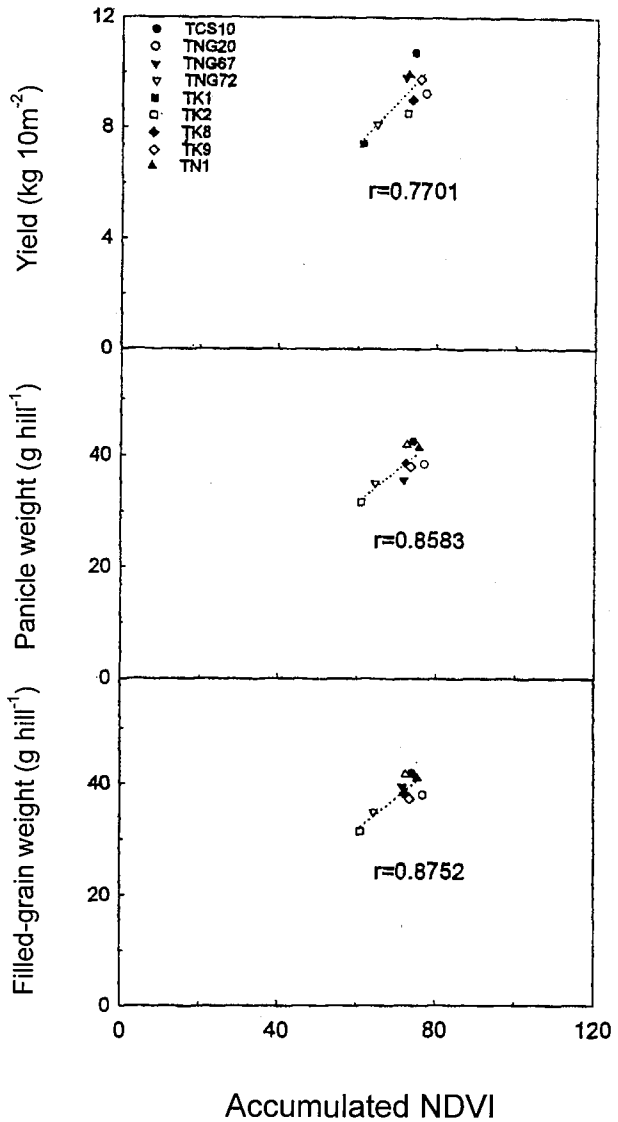


Fig. 5. Linear correlations between yield, panicle weight, and filled-grain weight and the accumulated normalized difference vegetation index (NDVI) for rice (*Oryza sativa* L. cv. Tainung 67) growin in the first crop of 1998.

欲以光譜遙追蹤與估測農作物之生育及逆境效應，必須建立所謂地真資料，瞭解常態與逆境下農作物之光譜特徵及差異，如此才能判別及區分農作物種類、生育期、生長狀態及逆境類別、程度、範圍(楊，1999；Huete and Jackson, 1987; Huete, 1988; Yang and Su, 1998a, 1998b)。國內以光譜遙測探討農作物之逆境效應研究並不多見，均因未瞭解作物之光譜特徵及逆境效應，僅屬初步之研究結果。申及李(1998)曾試以 SPOT 影像評估水稻旱害分級，惟其成果受限於地面土壤水分與產量資料的取得困難，無法建立直接相關證據。Chang *et al.*(1997)利用 SPOT 影像分析森林遭受寒害的影響，仍因未能鑑別樹種及林相分佈，難以確認林木植被光譜與寒害之直接

關係。

國外關於光譜遙測之應用研究較多，Leeman *et al.*(1971)早在七十年代即以輻射光譜特徵判別作物的種類。Sinclair *et al.*(1971)觀測多種旱作物植冠可見光及紅外光的變化趨勢，再配合葉片水分含量的測定以判斷缺水對光譜的影響。Thomas and Oerther(1972)由甜椒葉片反射率估測含氮量，發現與傳統的 Kjeldahl method 測值僅 0.7%差距。Blackmer *et al.*(1994)發現玉米葉片 550 nm 波長反射量與氮肥施用量成反比，建議可據以估算田間玉米植株含氮值。在缺乏 N、Mg、S、K、P、Ca 等營養元素下，Al-Abbas *et al.*(1974)觀察到玉米葉片出現不同的光學特性，Adams *et al.*(1993)亦指出缺 Mn 將使大豆葉片反射比升高，且使紅光波段偏移。由文獻資料顯示，當作物生育(Blair and Baumgardmer, 1977; Baret and Guyot, 1991; Jasinski, 1990; Kanemasu *et al.*, 1974; Inoue and Iwasaki, 1991; Price and Bausch, 1995; 楊及蘇，1997:Yang and Su, 1998a，1998b)、土壤管理狀況(Masoni *et al.*, 1996)、逆境發生(Inoue *et al.*, 1993; Chang *et al.*, 1997；Kanemasu *et al.*, 1974; Steven *et al.*, 1990)等外在環境導致作物植被覆蓋率及色澤變異時，均將改變植冠(被)反射光譜。

二、精準農業上之應用

美國國家研究委員會(National Research Council, NRC)於 1997 年曾組成一專門委員會(Committee on Assessing Crop Yield: site-specific farming, information systems, and research opportunities) 評估「精準農業(site-specific farming or precision agriculture)」過去發展沿革及未來發展前景，並將此一名詞如此定義: 精準農業乃一經營管理手段，採用資訊技術(information technology)分析各種資料來源，據以形成與農作物生產有關之決策，達到精準管理之目的。Robert(1997)將精準農業進一步定義爲一資訊與技術爲基礎的農業經營管理系統，用來鑑定、分析與管理特定農田或土壤的空間及時間變異性(variability)，期能獲得最佳收益，且兼顧環境保護及農業永續。楊(1999)謂精準農業又可稱精準農耕(precision farming)或特定地區農業(site-specific agriculture)，係爲了邁向環境的、生態的、與經濟的永續農業而衍生之農耕體系，以特定地區精準經營管理方式，配合農田地力分佈而有層次、有計畫的合理善用資源及運用栽培措施，來獲得最適的農作物生產與農產品質。

因此，精準農業異於傳統者在於以差異性處理方式調節土壤肥效、噴藥(除草劑、殺蟲劑、殺菌劑等)作業、與灌溉水量等等，而非傳統平頭式的一致性處理，妥善利用農業資源與資材，避免不必要的浪費及污染。實施精準農業的結果，將正面的改進農作物生產系統的效率和不當環境污染，在環境保護、生態維護、及經濟效益上得到最佳平衡。綜合來說，精準農業爲一融合農耕知識及多種應用技術組成之農作物經營管理體系，掌握時空即時資訊，藉著完整詳善的相關資料庫模擬及決策，連結自動化管理操作系統的作業配合，依照規劃循序達成新、速、實、簡的全套精準栽培與管理。換言之，精準農業的內涵在於『精準的管理』，以『因地置宜』及『適時適量』爲原則，因而節省資源與資材的投入並避免對環境與生態的污染及破壞，並因此減少逆境的發生與危害。

從即時、快速及大面積資訊獲得的觀點，遙測技術乃最合適「精準農業」現況資料蒐取與彙集之方法，其中光譜遙測資訊爲最主要之農田經營資料庫之一。此一資料庫綜合土壤、地理與地形、農作物、病蟲害、雜草、氣象及資材與資源(如水源、肥料、農藥)等之定性和定量數據，

並建立各項因子與光譜間之相關模式，得以經過即時資訊輸入、分析、決策及顯示等過程輸出決策措施與策略，達成精準管理目的(吳，1999)。因此，欲利用光譜遙測技術於「精準農業」之目標，首先必須完整而詳細的探討農田經營管理各種充分與必要條件，構建各項因子光譜特徵及其數學模式，再結合即時遙測系統、全球定位系統、地理資訊系統及自動化控制與作業系統等組合成實際操作體系。

逆境效應是光譜遙測資訊的重要一環，自然環境爲一不易預期的環境狀況，逆境隨時發生與交纏，唯有包含常態與逆境的完備光譜資料庫，才可能擁有廣泛而多樣的應用，具體落實於精準農業運轉。水稻爲國內目前最主要的糧食作物，以1997 年爲例收穫面積廣達 36.4 萬公頃，糙米總產量 166 萬公噸，產值高達新臺幣 377 億元。雖然從實務角度國內稻作生產已近似於精準農耕，然而無可諱言的，傳統平頭式的管理方式長期以來確實已對環境造成負面衝擊，應該儘速謀求改善。以水稻做爲推動「精準農業」的示範作物自有其意義及價值，因爲稻作的農耕知識非常豐富，栽培技術亦十分成熟，且稻田長期不當耕作之危害將最顯著。在光譜遙測研究上，當先求瞭解地面光譜遙測與水稻生育關係及逆境效應，建立光譜特徵與生長及產量之關係模式，再進一步結合航空器或衛星載台光譜遙測資訊、農田地力調查資料、地理資訊系統以及自動化栽培管理技術等，發展出水稻精準栽培管理系統。

柒、輻射溫度之特性及利用

一、輻射溫度

如前述，任何具有能量的物體或物質均可放射出輻射能，而且能量高低影響涵蓋之輻射能波長範圍寬窄，並左右中心波長的長短。農作物植體溫度一般介於 5-45 ℃區間內，屬於能量較低之物體，故其放射輻射能主要位於熱紅外線範圍。即如加上周遭高能量之入射輻能量之反射(太陽輻射能)，由於自身的溫度調節仍然可以維持在固定的溫度區間。偵測作物植體的輻射能(W)，再依 Stefan's Law 之灰體修正式($W = \varepsilon \times k \times T^4$)，即可計算出其輻射溫度(radiant temperature，T)。作物植體非理想之黑體(black body)，無法完全的吸收及釋放所有入射的輻射能波長，因此稱爲灰體(gray body)，有其獨特的放射率(emissivity，ε)。

量測作物植體之輻射溫度係以熱紅外線輻射計(thermal infrared radiometer)爲之，測計距離距作物愈遠則受大氣因子的干擾就愈大。大氣當中充滿許多可以吸收熱紅線輻射能的粒子(如水蒸汽分子、二氧化碳、懸浮塵粒)，因此輻射溫度通常低於植體的動態溫度(dynamic temperature)，減量幅度視大氣干擾而定。推廣來說，自航測及太空載臺遙測作物植被輻射溫度，可預期將有大氣干擾，故必需進行大氣校正。

以熱紅外線影像儀偵測作物植被輻射溫度，不僅可以顯示點、線、面的溫度，也可以統計線剖面及區域剖面的溫度分佈與變異，更重要的可據以突顯影像面之異常部位。這些功能提供了在作物生產上的多種用途，諸如植被溫度的動態追蹤、逆境效應的比較及生長狀態的監測等，亦可利用於能量平衡的探討。如土層間之熱能傳遞、植被與大氣間之熱能轉移、農田蒸發散熱之釋放及植被表層水蒸汽阻力等，均得以輻射溫度差異直接或間接的探究與釐清。

二、水稻植被溫度與周遭溫度之關係

在田間自然狀況下生長之水稻隨時都受到環境的影響，稻株必須具有機動式的調節機制作出因應以求自保。周遭溫度提供熱能暖化植體，卻也加諸於寒冷降低植

體溫度，因此稻株必須同時擁有散熱功能的蒸散作用(transpiration)及增溫功能的呼吸作用(respiration)，才能生存於瞬時萬變的自然環境。利用熱紅外線影像偵測稻株輻射溫度，配合同步氣溫(甚至土溫與水溫)的量測，可以比較兩者之關係。

如圖六，在 22.5-36℃氣溫範圍內，稻株植冠(被)輻射溫度與氣溫之間呈現高度直線相關，無論是一期作或二期作環境，植被溫度均隨著氣溫呈現正相關反應。此結果顯示出水稻具有敏銳的溫度調節機制，視氣溫的上升或下降調適體溫，以維持生理現象的正常運轉。另一方面，相對於氣溫的 13.5℃(22.5-36℃)變異範圍，水稻體溫則爲 9.5℃(22.5-32℃)的因應變溫區間，顯示稻株僅需以較小幅度的溫度調節即可忍受周遭較大氣溫變化。

再從圖七曲線關係顯示，氣溫與植被溫度差距(Δt)和氣溫呈指數相關，十個水稻品種均呈一置趨勢。由此圖示可進一步比較品種間之微細差異，反應出不同品種具有不等體溫調適能力，對於篩選特定區域合適栽種品種而言，此一量測方法效果頗佳。由此推知，在面對育種上龐大品系的篩選作業時，熱紅外線影像遙測有其執行上的適用價值。

捌、由熱紅外線影像探討逆境效應

熱紅外線影像技術(thermal infrared imagery)爲一已臻發展成熟之現代遙測技術，被廣泛應用於非接觸性溫度量測與追蹤，具有遙測技數慣有的即時、快速、非破壞、連續性與全面性及高準確度等特色。以熱紅外線影像技術遙測農作物植被溫度，能夠簡易而有效的同時偵測及追蹤植被測物時間序列的溫差，因而可被納入生產管理系統之中。凡農作物生育過程產生的溫差現象，均可以熱紅外線影像進行探索與探討，俾適時反應出缺失而得以在第一時間予以排除，避免或降低作物傷害。以水分管理爲例，可將熱像測值連結水分性狀來估測土壤有效水分、葉片水分潛勢及植體水分狀態，據此乾旱的發生與程度、灌溉時間與灌溉量及耐旱與抗旱品種之篩選等均爲實用項目。

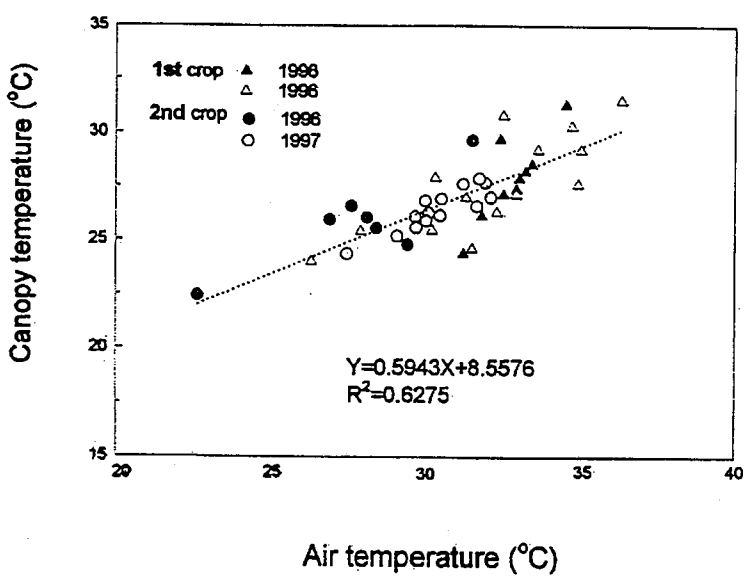


Fig. 6. Correlation between canopy temperature and ambient air temperature for rice (*Oryza sativa* L. cv. Tainung 67) grown in the cropping seasons of 1996-1998.

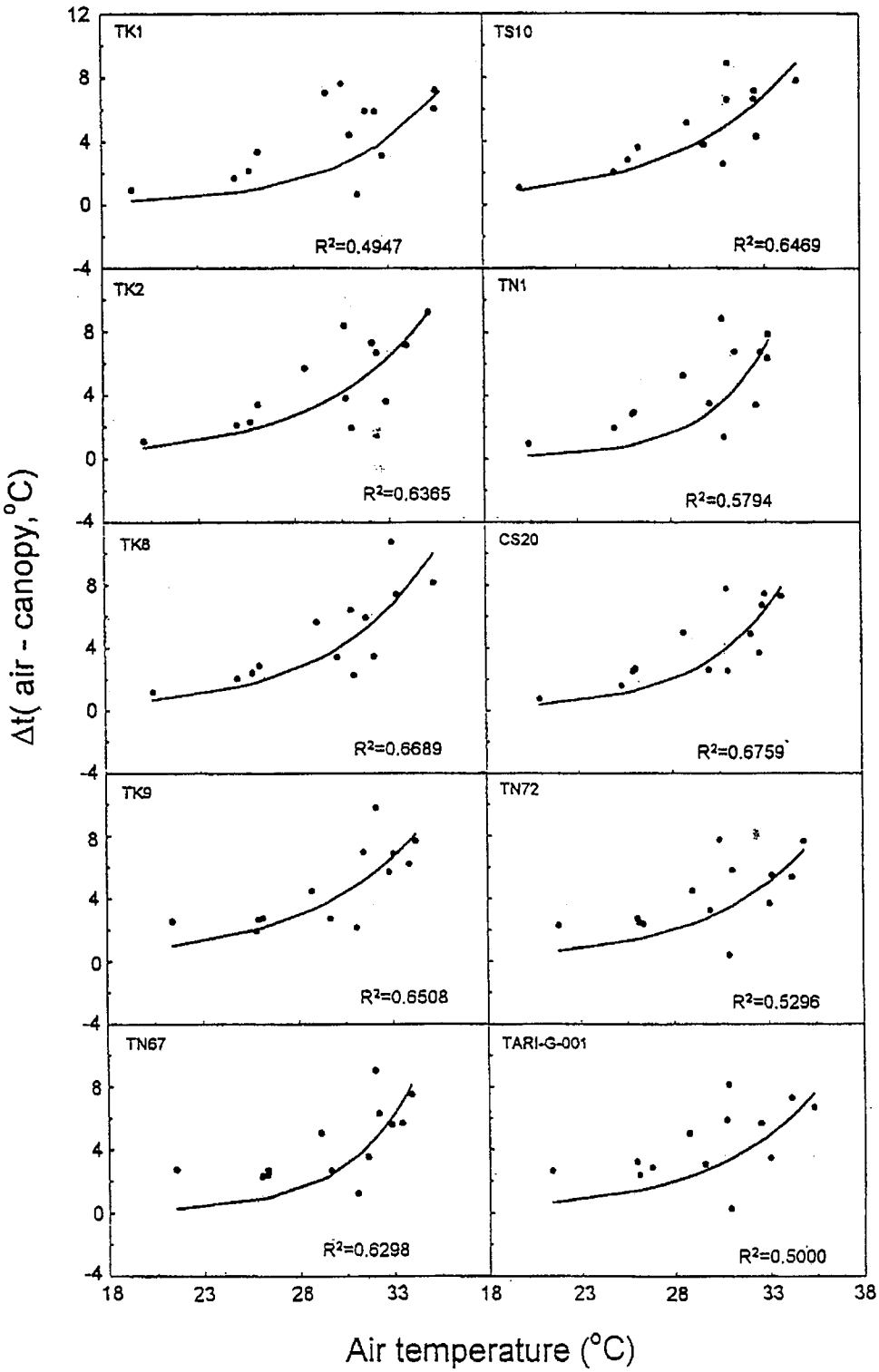


Fig. 7. Correlation between Δt (temperature difference between air temperature and canopy temperature) and ambient air temperature for different rice (*Oryza sativa* L.) genotypes grown in the first crop of 1998.

當作物遭受病蟲害時，病斑的發生與蔓延將改變植被顏色與光澤，同時可能引起組織結構及植體幾何分佈的異常，並使得生理代謝出現不尋常的增溫現象。經由熱像的辨別，可以概略區分農地發生病蟲害徵兆的位置及危害之大致等級。又作物受到周遭建物或高大植物遮陰時，將使得光輻射強度入射量減少，如此一來植被溫度勢將低於常態光照者。利用熱像的鑑別，可提供資訊來改善作物生長環境，避免長期遮陰引起生長不良等問題。

玖、結　　語

二十一世紀將因尖端科技的發展與引用，使得農業產生重大變革，預期因遙測科技、資訊科技及生物科技的引進及應用，大大的改變農業固有形態，使農業再現新貌。以往農業被視爲落後產業，若能結合先進科技於生產過程，將傳統農業制度提昇至「精準農業」層次，則農業必可轉型至科技化的經營管理，在效率及效益顯現成果，成爲有『大希望』的農業。

此外，我國加入世界貿易組織(World Trade Organization，WTO)後，政府和產業界將面臨更多的衝擊，在自由開放的市場經濟下接受各種挑戰。農業亦不例外，農地、人力、資源及生產要素等均需重新調整與配置，以更科技化與效率化的方式來經營管理是唯一之途。遙測科技扮演「化繁爲簡」及「因地置宜」的積極角色，亦爲將農業轉型成尖端產業的重要工具之一。本文藉由遙測技術探討環境對水稻生產影響範例說明，顯明了遙測技術的功能、內涵與做法。遙測技術近年來在國內蓬勃進展，爲使其應用於農作物生產相關作業系統，當前要務爲建立基礎光譜資料庫，而在推動「精準農業」的研發工作上，應該以確立發展目標爲優先，才能彙集人才分進合擊共同達成。

拾、引用文獻

申雍、李佩玲. 1998. 應用 SPOT 衛星影像區分水道旱害等級與受災範圍之初步研究. 中華農業氣象 5(4):203-208.

林浩潭、賴七仙、李國欽. 1994. 有機肥料中重金屬含量調查及對作物生長影響之評估. 植物保護學會會刊 36(3):201-207.

吳啓南. 1999. 精準農業之發展. 1999 年北美華人學術研討會論文集，美國.

陳益凰. 1998. 應用多時段衛星影像辨識水稻田之研究. 碩士論文，國立成功大學. 臺南市. 88pp.

陳國興. 1999. 中華衛星一號研發概況與成效. 科學發展月刊 27(5):511-519.

黃則林、廖閱郎、王賢杰. 1974. 台灣地區主要作物光譜特性之探討. 林務局農林航空測量所遙測報告第 7 號.

黃則林、廖閱郎、王賢杰. 1982. 水稻光譜特性之探討. 林務局農林航空測量所遙測報告第 7 號.

黃則林、廖閱郎、王賢杰. 1985. 水稻光譜特性之探討(不同感測角度之水稻光譜特性). 林務局農林航空測量所遙測報告第 12 號.

國家太空計畫室. 1998. 中華二號衛星計畫簡報. 國科會國家太空計畫室，臺北市.

楊純明. 1997. 輻射光譜及紅外線熱像技術在農作物生產上之應用. 中華農業氣象 4:1-10.

楊純明、蘇慕容. 1997. 水稻族群植冠反射光譜之分析. 中華農業氣象 4(2):87-95.

楊純明. 1999. 發展精準農業之淺見. 臺灣省農業試驗所技術服務季刊 (出版中)

劉建慧. 1988. 利用 SPOT 衛星資料求取動態植被光譜之研究. 碩士論文，國立中央大學大氣物理研究所. 中歷市.

Adams, M. L., W. A. Norvell, J. H. Peverly and W. D. Philpot. 1993. Fluorescence and reflectance characteristics of manganese deficient soybean leaves: effect of leaf age and choice of leaflet. Plant Soil 155/156:235-238.

Al-Abbas, A. H., R. Barr, J. D. Hall, F. L. Crane and M. F. Baumgardner. 1974. Spectra of normal and nutrient-deficient maize leaves. Agron. J. 66:16-20.

Blackmer, T. M. , J. S. Schepers and G. E. Varvel. 1994. Light reflectance compared with other nitrogen stress measurements in corn leaves. Agron. J. 86:934-938.

Blair, B. O. and M. F. Baumgardner. 1977. Detection of the green and brown wave in hardwood canopy covers using multidate multispectral data from LANDSAT-1. Agron. J. 69:808-811.

Baret, F. and G. Guyot. 1991. Potentials and limits of vegetation indices for LAI and APAR assessment. Remote Sens. Environ. 35:161-174.

Chang, K. W., C.M. Yang and Y. Shen. 1997. Analysis of climatic and terrain effects on vegetation in Yuenyang Lake nature preserve using SPOT image. In: Proceeding of 1997 International Long-Term Ecological · Research and Biodiversity Studies Conference. p.12-13. Taipei, Taiwan.

Gausman, H. W., W. A. Allen, V. I. Myers and R. Cardenas. 1969 Reflectance and internal structure of cotton leaves, Gossypium hissutum L. Agron. J. 61:374-376.

Gausman, H. W. 1982. Visible light reflectance and absorptance of differently pigmented cotton leaves. Remote Sens. Environ. 13:233-238.

Hatfield, J. L., G. Asrar and E. T. Kanemasu. 1984. Intercepted photosynthetically active radiation estimated by spectral reflectance. Remote Sens. Environ. 14:65-75.

Huete, A. R. and R. D. Jackson. 1987. The suitability of spectral indices for evaluation vegetation characteristics on arid rangelands. Remote Sens. Environ. 23:213-232.

Huete, A. R. 1988. A soil-adjusted vegetation index (SAVI). Remote Sens. Environ. 25: 295-309.

Inoue, Y., S. Morinaga and M. Shibayama. 1993. Non-destructive estimation of water status of intact crop leaves based on spectral reflectance measurements. Jpn. J. Crop Sci. 62:462-469.

Jasinski, M. F. 1990. Sensitivity of the normalized differences vegetation indes to subpixel canopy cover, soil albedo and pixel scale. Remote Sens. Environ. 32:169-187.

Kanemasu, E. T., C. L. Niblett, H. Manges, D. Lenhert and M. A. Newman. 1974. Wheat: Its growth and disease severity as deduced from ERTS-1. Remote Sens. Environ. 3:259-260 .

Kanemasu, E. T. 1974. Seasonal canopy reflectance patterns of wheat, sorghum and soybean. Remote Sens. Environ. 3:43-47.

Lapitan, R. 1986. Spectral estimates of absorbed light and leaf area index: Effects of canopy geometry and water stress. Ph. D. Dissertation, Dep. of Agronomy, Kansas State University, Manhattan, Kansas.

Leeman, V., D. Earing, R. K. Vincent and S. Ladd. 1971. The NASA Spectral Information System: a date compilation. NASA, Houston, Texas, USA.

Lillesand, T. M. and R. W. Kiefer. 1994.

Remote Sensing and Image Interpretation. 3rd ed. John Wiley & Sons.

Masoni, A., L. Ercoli and M. Mariotti. 1996. Spectral properties of leaves deficient in iron, sulfur, magnesium and Mangansw. Agron. J. 88:937-943.

Price, J. C. and W. C. Bausch. 1995. Leaf area index estimation from visible and near-infrared reflectance data. Remote Sens. Environ. 52:55-65.

Robert, P. C. 1997. Remote sensing: A potentially powerful technique for precision agriculture. Proc. of Symp. on Land Satellite Information in the Next Decade II. 4/12/97, Washinton D.C., USA.

Sinclair, T. R., R. M. Hoffer and M. M. Schreiber. 1971. Reflectance and internal structure of leaves from several crops during a growing season. Agron. J. 63:864-868.

Steven, M. D., T. J. Malthus, T. H. Demetriades-Shah, F. M. Danson and J. A. Clark. 1990. High-spectral resolution indices for crop stress. In: Application of Remote Sensing in Agricultlure. Steven, p.209-228. M. D. and J. A. Clark (eds.). Butterworths.

Thomas J. R. and G. F. Oerther. 1972. Estimation nitrogen content of sweet pepper leaves by reflectance measurements. Agron. J. 64:11-13.

Yang C.-M. and M. –R. Su. 1998a. Seasonal variations of reflectance of reflectance spectrum and vegetation index in rice vegetation cover. P.574-593. In: Proceed. 3rd Asian crop Science Conference. 27 April-2 May, 1998, Natl. Museum of Natural Science, Taiwan (ROC).

Yang C.-M. and M.–R. Su. 1998b. Correlation of spectral reflectance to growth in rice vegetation. Proceedings of the 19th Asian conference on remote sensing. P.A1-1-1-A1-1-6. 16-20 November, 1998. Manila, Philippines.

Yoder B. J. and R. E. Pettigrew-Crosby. 1995. Predicting nitrogen and chlorophyll content and concentration from reflectance spectra (400-2500nm) at leaf and anopy scales. Remote Sens. Environ. 53:199-211.

161 - 179, 1999

Chapter 10 Study of Environmental Effects on Rice Production by Remote Sensing Technology

Chwen-Ming Yang
Department of Agronomy, Taiwan Agricultural Research Institute,
Taichung Hsien, Taiwan 41301, ROC

ABSTRACT

In the traditional cultivation system, field management and practices are applied by an unique and consistent manner in common, which neglect the continuous variations caused by man-made exercise and natural impact. Problems such as land misuse, environmental pollution and economic failure will break forth in the long run one by one. In the near future important issues concerning with ecology conservation and environment protection will appear to their worst parts revealing the blindness and innocence of human being. Remote sensing technology provides a timely and properly resolution for twenty-first century agricultural development, leading toward a brand-new look and prosperous vision of agriculture. Precision agriculture, a currently emerged cultivation scheme, is originated from the sustaining agriculture concept for a dynamic balance between environment and economy. With an accurate and precise management approach, crops and soil are treated differentially according to site-specific conditions. Remote sensing plays a key role in the new system for its positive characteristics with efficiency and profitability. Spectral remote sensing and thermal infrared imagery are among techniques widely be used in precision farming. By these techniques, remotely sensed data taken either from aircrafts or satellites may be applied to crop growth and development under various conditions. Field practices such as fertilization, pesticide application, and irrigation can also be well-timed and well-planned easily and efficiently.

Key words: Remote sensing technology, Environment, Rice production, Spectral remote sensing, Thermal infrared imagery.

附錄一　臺灣地區農業生產總值統計表(摘自臺灣農業年報，1998)

單位：新臺幣百萬元(NT$1,000,000)

年份	農業 Crops	林業 Forestry products	漁業 Fishery products	畜產 Livestock products	總計 Total
1952	4,996	469	665	1,149	7,279 (100)
1953	7,471	525	768	1,626	10,390 (143)
1954	6,075	598	934	1,821	9,428 (130)
1955	7,721	561	1,100	2,282	11,664 (160)
1956	8,601	656	1,203	2,559	13,019 (179)
1957	9,963	914	1,383	3,172	15,432 (212)
1958	10,999	1,230	1,559	3,538	17,326 (238)
1959	12,130	1,404	2,122	4,489	20,145 (277)
1960	16,496	1,418	2,469	5,371	25,754 (354)
1961	18,343	1,431	2,524	6,084	28,382 (390)
1962	18,163	1,342	2,325	6,670	28,500 (392)
1963	19,070	1,400	2,609	6,986	30,065 (413)
1964	23,666	1,714	2,969	7,539	35,888 (493)
1965	24,225	2,041	3,277	7,932	37,475 (515)
1966	25,407	2,211	3,865	8,563	40,046 (550)
1967	27,570	2,445	4,146	9,640	43,801 (602)
1968	29,405	3,059	5,193	11,226	48,883 (672)
1969	28,150	2,413	5,839	11,329	47,731 (656)
1970	30,405	2,778	7,157	12,814	53,154 (730)
1971	30,048	3,171	8,350	14,240	55,809 (767)
1972	32,954	3,504	10,646	16,686	63,790 (876)
1973	42,191	5,217	14,231	22,504	84,143 (1156)
1974	62,356	4,946	15,298	29,485	112,085 (1540)
1975	70,906	3,694	17,378	30,519	122,497 (1685)
1976	70,842	4,382	21,563	36,783	133,471 (1834)
1977	72,029	3,733	28,286	45,012	149,060 (2048)
1978	73,778	4,586	31,808	48,584	158,756 (2181)
1979	87,111	5,287	38,974	50,548	181,920 (2499)
1980	100,667	4,882	46,086	61,840	213,475 (2933)
1981	110,235	4,623	50,351	73,237	238,446 (3276)
1982	127,001	3,955	56,102	80,396	267,454 (3674)
1983	130,571	4,685	62,012	83,598	280,866 (3859)
1984	131,105	3,564	64,276	82,331	281,276 (3864)
1985	126,809	2,786	66,893	73,583	270,071 (3710)
1986	119,927	3,182	75,280	88,333	286,722 (3939)
1987	126,167	3,561	85,955	88,975	304,658 (4185)
1988	135,172	3,276	88,136	86,918	313,502 (4307)
1989	138,078	2,066	89,110	99,829	329,083 (4521)
1990	138,389	1,488	89,154	84,513	313,544 (4308)
1991	147,735	1,306	83,518	90,770	323,329 (4442)
1992	142,313	1,375	81,683	106,270	331,641 (4556)
1993	157,524	1,125	93,175	116,792	368,616 (5064)
1994	160,263	1,058	89,201	124,559	375,081 (5153)
1995	168,518	943	100,566	141,113	411,140 (5648)
1996	172,781	756	97,265	149,319	420,121 (5772)
1997	173,744	778	97,718	107,312	379,552 (5214)

附錄二 臺灣地區農產品生產值統計表(摘自臺灣農業年報，1998)

單位：新臺幣百萬元(NT$1,000,000)

項　目	1994	1995	1996	1997
穀類作物	46,783 (100)	46,940 (100)	45,274 (100)	43,557 (100)
豆類作物	4,262 (9)	4,772 (10)	4,351 (10)	4,370 (10)
薯類作物	1,951 (4)	2,188 (5)	2,232 (5)	2,427 (6)
特用作物	17,888 (38)	15,347 (33)	15,880 (35)	15,264 (35)
蔬菜類	28,972 (62)	33,866 (72)	36,079 (80)	35,637 (82)
菇類	2,031 (4)	1,943 (4)	2,672 (6)	3,398 (8)
果品類	50,933 (109)	54,409 (116)	57,901 (128)	59,495 (137)
花卉	7,416 (16)	9,045 (19)	8,420 (19)	9,587 (22)
蠶	25 (0)	8 (0)	9 (0)	9 (0)

附錄三 臺灣地區穀類作物產值統計表(摘自臺灣農業年報，1998)

單位：新臺幣百萬元(NT$1,000,000)

項　　目	1994	1995	1996	1997
米 (糙米)	39,330 (100)	39,827 (100)	38,380 (100)	37,660 (100)
小麥	89 (0)	89 (0)	4 (0)	2 (0)
粟	11 (0)	11 (0)	13 (0)	16 (0)
玉蜀黍 (飼料用)	4,402 (11)	3,965 (10)	4,088 (11)	3,291 (9)
玉蜀黍 (食用)	1,472 (4)	1,668 (4)	1,843 (5)	1,774 (5)
高粱	147 (0)	1,366 (3)	935 (2)	800 (2)
其他	9 (0)	14 (0)	12 (0)	15 (0)

附錄四臺灣地區稻米生產統計表(摘自臺灣農業年報，1998)

年　份	收穫面積 (1000 ha)	每公頃產量 (kg)	稻穀總產量 (1000 ton)	糙米總產量 (1000 ton)
1988	471 (100)	4,950 (100)	2,331 (100)	1,845 (100)
1989	475 (101)	4,954 (100)	2,355 (101)	1,865 (101)
1990	454 (96)	5,027 (102)	2,284 (98)	1,807 (98)
1991	429 (91)	5,391 (109)	2,312 (99)	1,819 (99)
1992	397 (84)	5,212 (105)	2,070 (89)	1,628 (88)
1993	391 (83)	5,712 (115)	2,233 (96)	1,820 (99)
1994	366 (78)	5,635 (114)	2,061 (88)	1,679 (91)
1995	363 (77)	5,700 (115)	2,072 (89)	1,687 (91)
1996	348 (74)	5,552 (112)	1,931 (83)	1,577 (85)
1997	364 (77)	5,606 (113)	2,042 (88)	1,663 (90)

環境與稻作生產
名詞索引
185 - 191, 1999

名詞索引

CGR 124, 125, 128
DS-1260 MSS 165, 166
LAI 122, 124, 125, 127, 128, 129, 167, 170
LANDSAT 164, 165, 166
LDW 167
LEA 96, 97
NAR 122, 124, 128
Oryza glaberrima Steud 2, 6
Oryza sativa L. 2, 6
SPOT 164, 165, 167, 171
Stefan's Law 173
TNC 129
一般抗性 45
二元胺 95, 97
二級基因庫 35, 38
入射輻能量 167, 173
力場 164
三級基因庫 35, 36, 38
口感 106, 113
土種 17
土壤水分張力 137, 139, 140, 144, 148
土壤生物 4
土壤有效水分 174
土壤穿刺阻力 139, 148, 149
土壤壓實 3, 147, 149
土壤環境逆境 3
大氣干擾 165, 173
中心波長 167, 173
中紅外線 165
中國型 17, 38, 43, 44
中華二號衛星 164
內地種 17
分子標幟 114
化繁爲簡 176
反射比 167, 168, 172
反射光譜 163, 164, 167, 168, 170, 172
反射輻射 165, 167
太空梭 163, 165
太空觀測平臺 163
太陽輻射能 167, 173
日本型 17, 38, 40
日本稻 17
日射量 8, 9, 18, 22, 23, 24, 25, 29, 58, 59, 63, 64, 65
水-土-季節環境 8
水分逆境 136, 137, 138, 139
水分管理 174
水分潛勢 136, 137, 138, 139, 145
水稻 42, 43, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 95, 96, 97, 98, 162, 166, 167, 168, 169, 170, 171, 173, 174, 176
水稻基因轉殖 96
爪哇型 8, 17, 40, 44
世界貿易組織 176
半水生的一年生作物 34
半矮性基因 47
可見光 164, 165, 166, 167, 172
可見光航空照片 166
幼穗分化 24, 25
本地種 17
永續 4, 5
永續性經營 163
永續農業 163, 172
生育階段追蹤 162
生物逆境 34, 47

生長性狀 167, 169, 170
生長狀態 162, 163, 166, 169, 171, 173
生長狀態監測 162
生長速率 124
生長模式 167
生活性機能 3
生理小種 45
生理調適 41
生產潛力 2
生殖生長期 18, 23, 24, 25, 88, 90, 92, 137, 145
生態性機能 3
生態維護 2, 4, 162, 163, 172
生態遺傳歧異 8, 34, 38, 40, 47
生質量 136, 137
白金電極 137
禾本科 35
光反應 168
光合作用 3, 22, 29, 54, 56, 57, 59, 61, 63, 64, 65, 137, 138, 139, 142, 147, 168
光合作用速率 56, 57, 59, 62
光時 54
光能利用效率 55, 56
光強度 3, 54, 55, 56, 57, 59, 63, 65
光透過率 62
光期敏感相 25
光照 4
光補償點 55
光飽和點 56, 63
光質 3, 54, 59, 60, 65
光環境 54, 59, 64
光譜 59
光譜波段 164
光譜指紋 168
光譜特徵曲線 163, 168
光譜資料庫 163, 166, 167, 173, 176
光譜遙測 4, 162, 165, 166, 167, 170, 171, 172, 173
印度型 17, 38, 40, 43, 44, 89, 90, 92, 93
同化 122
同化作用 3
因地置宜 172, 176
地下水源 4
地表地物 163, 164, 165, 166
地面觀測平臺 163
地真資料 163, 171
地理地形對位 165
地理資訊系統 165, 173
在來米 17
在來稻 17
多品系品種 45
多時段衛星(SPOT)影像 167
多頻譜 164, 165, 166, 167
安全栽培期限 71
尖端科技 4
收穫指數 138, 142
有『大希望』的農業 5, 176
有毒物質 162
灰體 173
米飯物理性 110
米質 78
伸長能力 22
作物生產力 166, 170
作物生產與環境關係之研討 3
作物相分佈 162
作業平臺 163
低光 3
低光照 122, 124, 127, 129
低溫 71, 82
低腳烏尖 47
免疫 45
吸收 167, 173

含氮量 172
忍受性 43, 45, 47
抗生性 45
抗旱性 81
抗棲性 45
旱田 40, 42, 44
旱害 70, 71, 79, 80, 81, 83
旱稻 17, 40, 43
災害徵狀 162
災害檢(偵)測 162, 166
防風措施 78, 79, 81, 82
防護措施 3
乳熟期 57, 58
亞洲種 8, 17
亞洲種栽培稻 34, 35, 40, 41, 44
受光能率 61, 62, 63, 65
受光態勢 3, 57, 61, 62, 63, 65
呼吸 55, 61
呼吸作用 123, 127, 128, 174
季風 70, 71, 77, 78, 79, 82
岡瓦納 34, 38
抽穗期 90
放射光譜 163
放射率 173
放射輻射 165, 167, 173
東北季風 70, 71, 77, 78, 79, 82
波段解析力 164
直式抗性 45, 46
直鏈性澱粉 109, 111, 113
秈 8, 17, 29
空間解析力, 164, 165
花粉發芽 90, 92
花粉稔實力 90, 92
初級基因庫 35, 38
表現型可塑 41
近紅外線 165, 166, 167, 168, 169
雨害 70, 71, 79
非洲種 8
非洲種栽培稻 34, 35
非偏好性 45
非構造性碳水化合物 129
保溫措施 82
指數相關 174
染色體組 35
染色體組分析 35
流失 22
相對生長速率 40
相對濕度 8, 9, 18, 29
相關係數 170
看天 18, 22, 42
看天水田 42
看天水稻 18, 22
穿透 167
紅光 166, 167, 168, 169, 172
耐旱 88, 89, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 98
耐旱性 138, 139
耐鹽 88, 89, 92, 94, 95, 96, 97, 98
耐鹽機制 92
胚救援技術 38, 47, 48
致死滲透勢 93
重金屬干擾 4
重金屬逆境 147
降水 4
風 4
風土病 45
風害 70, 71
飛行器航空觀測平臺, 163
飛蝨類 45
倒伏 29
差異性操作方式 162
時間序列 163, 165. 174
時間標準化 167

核型分析 35
根系活性 142
根系環境 3, 137, 140, 142, 149, 150
根長密度 92
栽培種 8
栽培環境 4
栽植面積估測 162
株型 61, 63, 65, 122, 129
株高 127, 129, 130
氣孔 54, 56, 88, 90, 93, 95, 122, 123, 126, 127, 130
氣孔抵抗 54, 56
氣孔阻力 138
氣孔導度 138, 139
氣候 8, 9, 18, 24, 25, 28
氣候環境 3
氣象 18, 29
氣象環境 4
氣溫 4
氣溫與植被溫度差距 174
氧化層 140, 141
氧化還原電位 137, 139, 140, 141, 142, 143, 144, 148, 150
氧氣逆境 140, 149
氧氣擴散速率 148, 149
浸泡忍受性 22
浮稻 18, 22, 27
特定地區農業 172
病毒病害 45
病蟲害,166, 172, 176
真菌病害 45
純同化率 122, 124, 128
缺水 3, 88, 89, 90, 92, 93, 95, 96, 97, 166, 172
脂肪 109
能量平衡 173
航空照片 166
航空照像機 164
逆境 3, 4
逆境效應 162, 166, 170, 171, 173, 174
逃避現象 45
高溫 3, 122, 123, 124, 126, 127, 129, 130
高頻譜 165
乾田 42, 43
乾旱 166, 174
乾物重 60, 63
乾物質 3
乾物質生產 54, 61, 63, 64, 65
乾物質累積 25
僞抗性 45
動態溫度 173
區域剖面 173
參考基準 163
國際貿易組織 3
基本營養生長相 25
基因配置 45
基因標識 48
基因轉殖技術 3
排異性 45
梅雨 70, 79, 80, 81
深水稻 18, 22, 27, 42, 43
理想株型 3
產量 2, 3, 4, 57, 58, 64, 65, 78, 79, 81
產量預測 162, 166
產業動態 162, 166
異常溫度 162, 166
粗蛋白質 111, 113
細胞質 47
細胞質雄不稔 47
細菌性葉部病害 29
細菌病害 45
被子植物綱 35
通氣逆境 3, 136, 147

通氣組織 136, 140, 143
部份抗性 45
陸稻 17, 18, 22, 25, 40, 42, 43, 47, 89
單子葉亞綱 35
寒流 82
寒害 70, 71, 81, 82, 83
散熱功能 174
普通栽培稻 35
植被光譜 165, 167, 168, 169, 171, 176
植被指數 166, 167, 169, 170
植被指標 166
植被溫度分佈 162, 166
植被覆蓋 162, 166, 169, 170, 172
植體水分狀態 174
氮素代謝 90
減數分裂 27, 28
減數分裂期 54, 57, 58, 64, 65
湛水 18, 26
焚風害 71, 78
硝化作用 140, 142, 145
稈長 130
稃 8, 17
絕對零度者(-273℃) 166
紫外線 165
量性狀基因座 88, 95
雄不稔 90
黃金電極 137
黃熟期 57
黑體 173
傳染病 45
傳統農耕制度 162
傾斜角 128
微波 165
感測元件 163
新高米 17
新臺米 17
極抗 45
極端溫度 27
溫室氣體 162
溫度 3, 4
溫度逆境 144
溫度影像 162, 166
溫度調節機制 174
溫帶日本型 40
溫帶稻種 38
矮仔占 47
矮腳南特 47
稔實率 109
經濟效益 2, 4, 162, 163, 172
群落 54, 61, 62, 63, 65
葉片水分潛勢 174
葉片乾重 167
葉表面蠟質 93
葉面積 57, 61, 62
葉面積指數 122, 124, 128, 170
葉綠素 56, 59
葉蟬類 45
資料處理分析軟體 163
資訊技術 172
資訊傳遞媒介 163
資源衛星 164, 165
載具 163
農田地力 172, 173
農地使用 162, 166
農地圖示 162
農法 2, 5
農耕措施 162
農業永續 162, 163, 172
農業永續理念 162
農業氣象災害 3, 70, 71, 82, 83, 84
農業資源利用與管理 162, 166
農藥成本 162

酬載效率 164
電解質滲漏 91
電磁(能)輻射 163
電磁能 164
飽和曲線 56
像元 164
對流雨 79
演化 3
滲透 22
滲透調節 138, 139, 145, 146
滲透壓 88, 89, 91, 93, 95, 97
滲透壓調節 88, 93, 95, 97
滲漏 70, 81, 83
滲漏速度 148
碳水化合物 60, 61
種子植物門 35
精準的管理 172
精準農耕 172, 173
精準農業 2, 4, 162, 163, 172, 173, 176
綠光 166, 167, 168
綠色化程度 168
綠色革命 47
綠度 166
蒸散 22, 56
蒸散作用 122, 126, 127, 174
蒸散需求 166
蒸發 22
蒸發散 80, 83
蒸發散量 137, 173
誘導抗性 45
豪雨 22, 70, 77, 79
遠紅外線 165
遙測技術 4, 162, 165, 170, 172, 173, 174, 176
遙感探測系統 163
需水量 89, 90
颱風害 71, 79
噴藥 4
增溫功能 174
影像分析 164, 171
影像光譜 163, 164
影像數位儀轉 164
數位資料 163, 164
熱紅外線 165, 166
熱紅外線感測器 166
熱紅外線影像 162, 165, 166, 173, 174
熱紅外線影像遙測 4, 162, 165, 166, 174
熱紅外線輻射計 166, 173
熱紅外線輻射影像儀 166
熱氣球 163, 165
熱帶日本型 40
熱帶季風區 23
熱異常 166
熱量供應 2
穀粒充實 3, 106, 107, 109, 110, 111, 113, 114
穀粒充實率 58, 59, 63,139
穀粒成熟期 24, 25
稻米生產 3
稻米品質 3
稻作生產與環境 2
稻種原 3
稻熱病 29
稻穗脫水 29
稻屬 34, 35, 38, 47
糊熟期 54, 57, 58, 64, 65
線剖面 173
線蟲病害 45
蓬萊米 17
蓬萊稻 17, 30
衛星 163, 164, 165, 166, 167, 173
調整花期 92

適地適時適量 4
適時適量 172
適應 34, 35, 41, 43, 44
適應性 2, 3
遮光 54, 57, 58, 59, 61, 63, 64, 65
橫式抗性 45
機械阻力 136, 147, 148, 149
澱粉 106, 107, 108, 109, 110, 111, 112, 113
澱粉水解酵素 90
穎果 3
穎花目 35
螟蟲類 45
輻射溫度 173, 174
遺傳歧異度 2
遺傳組成 3, 4
儲藏性蛋白質 113
濕田 42, 43
濕度 4
營養生長期 18, 22, 23, 24, 25, 137, 138, 139, 140, 145
環境 162, 163, 164, 165, 166, 167, 168, 169, 170, 172, 173, 174, 176
環境保護 2, 4, 5
環境適應性 2, 3
穗原體 26
總體密度 147, 148, 149
聲(音)波 164
臨界光期 25
臨界波長 168
臨界溫度 26, 27, 28, 81, 82
臨界點 25
還原層 140
糧食 2, 3, 4
藍光 166, 168
離子毒害 88, 89, 95
雙曲線 54 ,55
霪雨 79
鐘型分佈曲線 167
灌溉 4, 18, 22, 25, 26, 29, 42
癭蠅類 45
變異 3, 4
變遷分析 165
鹽分 3, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 95
鹽風害 71, 77, 78, 79
鹽害 4
鹽害逆境 146

環境與稻作生產

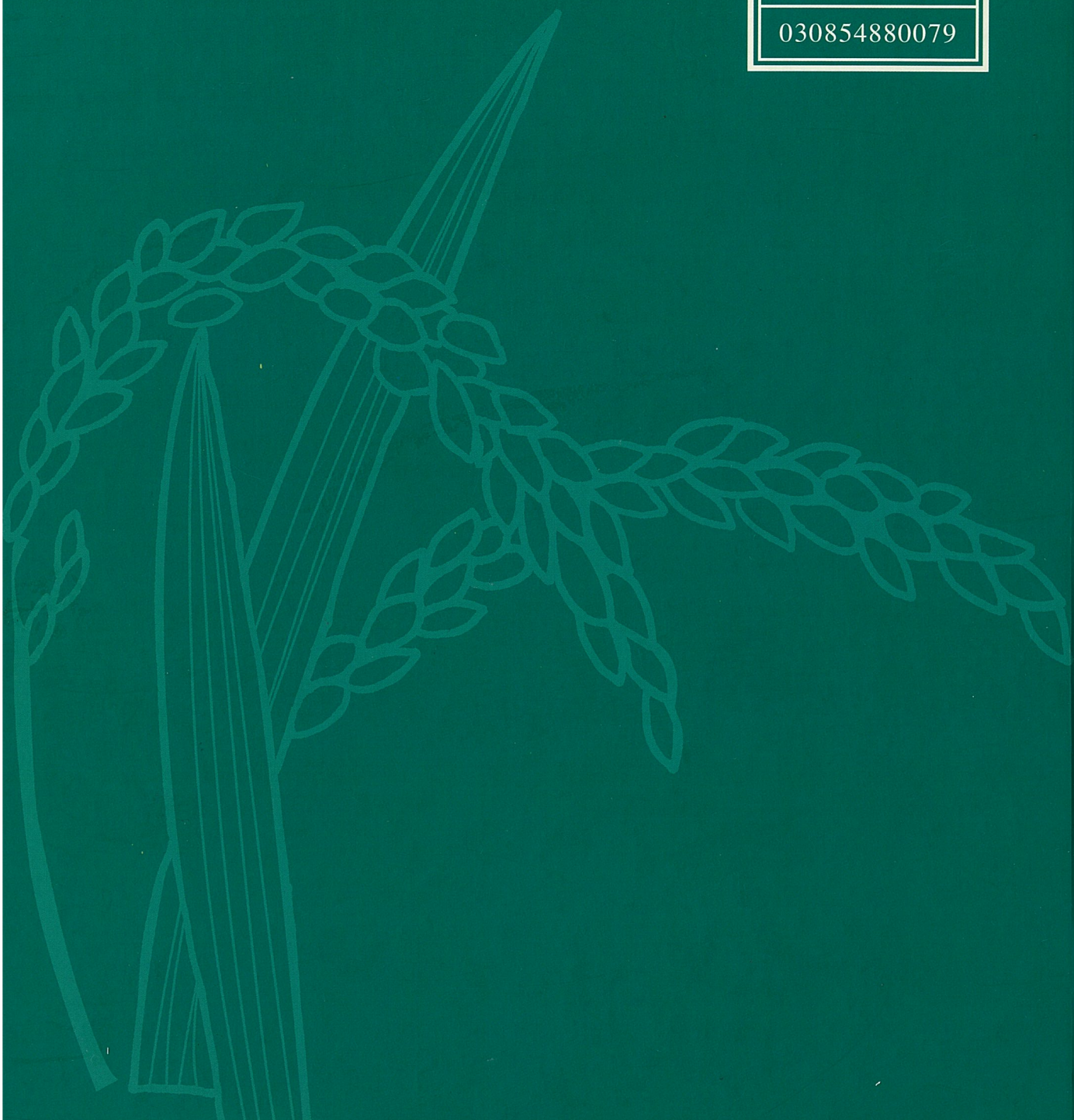
發 行 人：林俊義、林富雄
主 編：楊純明
出 版 者：臺灣省農業試驗所
地址/臺中縣霧峰鄉萬豐村中正路 189 號
電話/(04)330-2301，傳真/(04)333-8162
網址/http://tari.tpg.gov.tw
中華農業氣象學會
地址/屏東縣屏東市民生路農事巷 1 號
電話/(08)722-9462，傳真/(08)722-5547
文字編排：芃泰企業有限公司
地址/臺中市德富路 368 號 5 樓之 1
印 刷 廠：學藝印刷有限公司
地址/臺中市仁和二街 78 號，電話/(04)2861600

中華民國八十八年六月

ISBN 957-02-3913-1
統一編號: 030854880079



統一編號
030854880079



ISBN 957-02-3913-1
9 789570 239133