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。

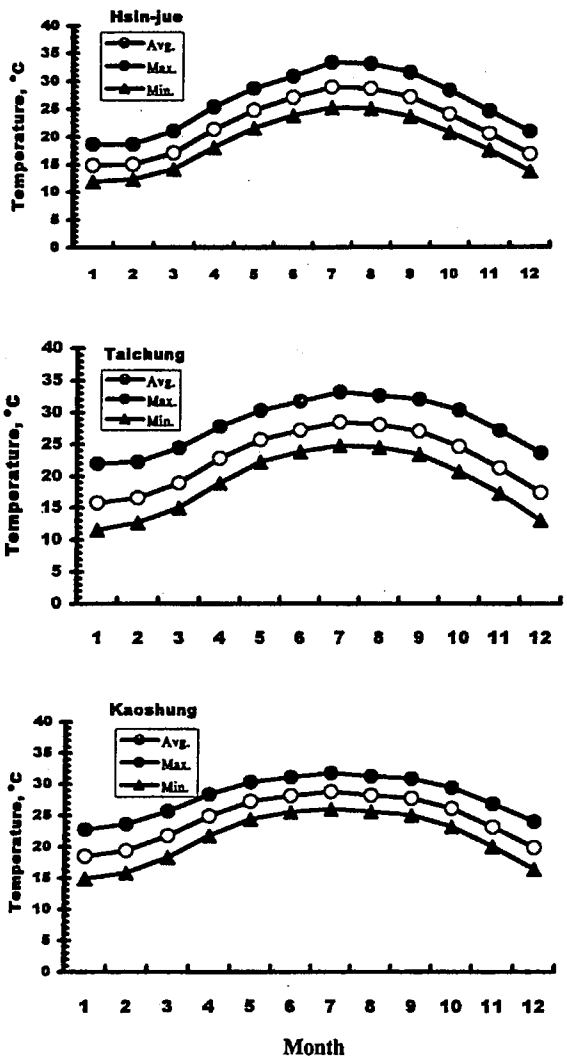


Fig. 1. Thirty year's averages on monthly mean, maxmun, and minimun temperatures for northen (Hsin-jue), central (Taichung) and southern (Kaoshiung) areas of Taiwan (1961 – 1990).

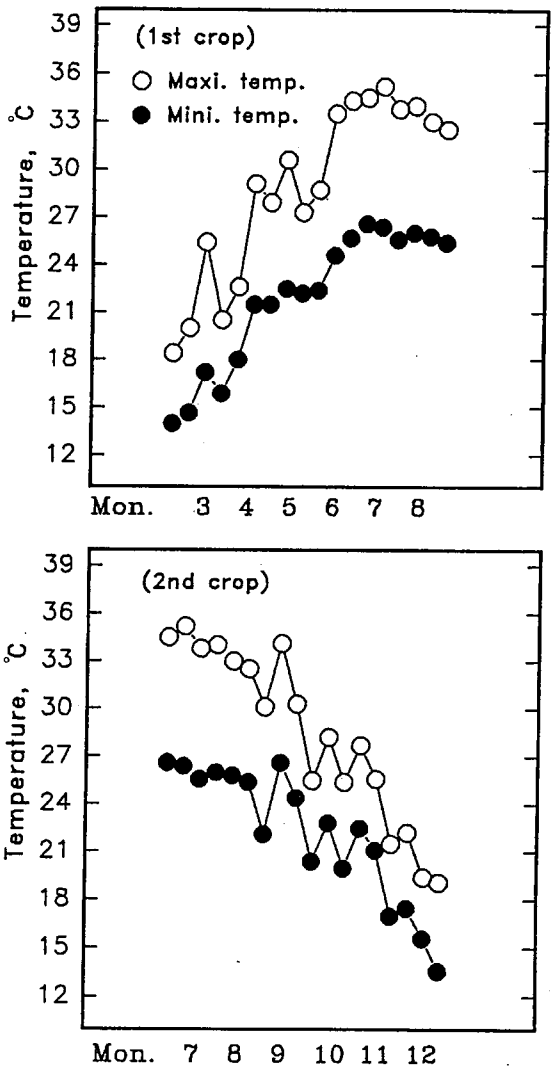


Fig. 2. The fluctuation of the maximum and minimun temperatures during the 1st and 2nd rice crop, in 1993 at Taipei.

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.

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.