期作間水稻光合成物質供需平衡關係之比較*

陳建山　魏夢麗　劉大江

臺灣省農業試驗所農藝系

摘　要

於水稻分蘖盛期至完全成熟止，每週採取水稻分蘖，自上至下依節位區分葉片、葉鞘與莖，穗部爲另一單位，測定全氮與非構造性碳水化合物（TNC）之濃度與含量，以瞭解水稻之生產潛能與可能之限制因子。

稻株抽穗期之葉片與葉鞘乾重以二期作稍高，但全株乾重則較一期作略低；成熟期一期作之全株與穗乾物量分別較二期作高19.3%與23.0%，顯示較旺盛之光合成能力與有效之乾物質分配。

抽穗時與穀粒有效充實期間之葉片氮素濃度均以二期作爲高；就稻株含氮量而言，抽穗時二期作超過一期作達26.2%，成熟時則一期作反較二期作多27.3%，表示第二期作水稻生育後期根吸收活力降低，葉片快速老化；而且係氮素組成，而非濃度，爲影響二期作稻生理的重要原因。水稻抽穗前，葉鞘具有貯存多量碳水化合物功能，但抽穗後隨養份之再分配而喪失貯藏功能。一期作水稻屆成熟時，莖部仍含有30%以上之碳水化合物，二期作則濃度幾近於零。就量之變化而言，抽穗時一期作稻株內非構造性碳水化合物含量較二期作高24.5%，成熟時高44.6%，明顯表示生成量與分配效率差異。上述結果配合一期作較高之穗碳水化合物濃度，可推定一期作之貯蓄（sink）容積爲產量限制因子，二期作則貯蓄與供源(source)並爲限制因子。

緒　　言

本研究室以往的試驗報告顯示（Liu, 1979；Chen *et al.*, 1980），期作間水稻非構造性碳水化合物（total nonstructural carbohydrates, TNC）及氮素之分佈與累積的差異，可能是引起二期水稻低產的重要因子。水稻生殖生長期葉片的氮素濃度，二期作常高於一期作，然而許多與氮素有關的生理特性，如葉綠素濃度、光合作用能力及生長速率又以一期作較高（Lin and Chen, 1976；Lin and Su, 1976；Shieh, 1979）；因而提出假說，即對二期作水稻產量與生理表現而言，氮素的組成遠比濃度重要。

乾物質的累積與有效性碳水化合物的生成爲植物光合作用之直接結果；水稻將太陽能轉變成化學能的能力如何，近年來已受到學者的重視。Lin and Su (1976) 指出，二期作水稻因處於不良的環境下，所以光合作用活性較低；Lin and Tarn (1979) 更指出，二期作水稻的 ^{14}C 同化物質轉運效率較低且不完全。然而，二期作稻之光合成物質生成量是否足以供應植株的需求，則仍缺少瞭解。換言之，欲對臺灣水稻栽培做更進一步改良之前，必須探討積儲（sink）大小與供源（source）能力間的平衡關係。

Evans (1972) 認爲，限制穀類作物產量的原因可由三方面來分析：㈠植株開花後的同化作用能力可能限制產量，㈡產量可能爲穗部的儲蓄能力所限制，㈢轉運系統轉同化物質的能力，可能在積儲與供源之間受到某些限制。Muchow and Wilson (1976) 發現，有些高粱品種的產量完全受供源所

*行政院農業發展委員會補助計畫70農建—5.1—產—06（2—15）。

限制，而部份品種則受到積儲與供源兩者限制。此外，Murata (1965, 1969) 的試驗資料指出，由於期作的不同，限制水稻產量的因子可能是生產同化物質的能力，或是積儲的大小。

臺灣水稻在一、二期作不相同的環境下生長，其積儲與供源之間的關係如何，尚無資料可尋。本試驗目的在探討有關水稻產量的限制因子，即氮素和有效性碳水化合物的需求與供給間的關係。我們希望本試驗的結果，能提供將來水稻生理或育種研究的參考。

材料與方法

本試驗採用粳稻臺南5號與秈稻臺中秈5號爲材料，種植於臺灣省農業試驗所試驗田區。以200 g種子播種於 60×30×3 cm 之木製育苗箱內，至秧苗葉齡達3.5—4.5時以機插方式移植。本田係坋質壤土，行株距30×15 cm。試驗採完全逢機區集設計，每小區面積7×12 m，三重複。69年一期作於三月三日移植，二期作於八月五日移植。移植前本田 N-P-K 用量，一期作爲40-60-50 kg/ha，二期作30-60-50kg/ha，此外，每期作施追肥兩次，用量爲 30kg/ha 之氮素。

於水稻最高分蘖期至正常收穫期（抽穗後五週）後一週期間，每隔一星期取樣一次，每次在每小區內採取全株水稻四株，經水洗後選取約80個大分蘖，僅保留植株之地上部份。而後自穗部起，依次分爲第一、二、三與四節位，最上部的節屬於第一節位，第四節與以下的節屬於第四節位，每節位又區分爲葉片、葉鞘、稈三部位，抽穗期以後，穗與穗頸也依此方法區分。

樣品置於 100°C 通風乾燥箱二小時後，再以70°C 乾燥24小時，Raguse and Smith (1965) 指出，此種乾燥法處理後所測得的 TNC 含量與冷凍乾燥法所測得的結果相似。烘乾之水稻樣品經測定乾物重後，再使用40目篩以 Wiley mill 磨粉，供化學分析用。TNC之測定依照Smith (1969) 法進行，樣品磨粉後於40°C下以takadiastase（主要是 amylase，美國 Miles Laboratories. Inc. 出品）水解44小時，然後再依 Shaeffer-Somogyi 的 Copperiodometric 法測定還原醣。氮素依 Semi-micro Kjeldahl 法測定。

結　　果

第一、二期作臺南5號水稻生育期間，第一、三節位葉片與葉鞘內氮素濃度之變化列於圖1。一般而言，上節位葉片氮素濃度均高於下節位葉片，氮素濃度的最高峰，一期作出現於移植後（days after transplanting, DAT）15天（2.77—3.09%），即最高分蘖期前後，二期作出現於 49 DAT（2.81—3.45%），即減數分裂期。值得注意的是，二期作稻抽穗期葉片氮素濃度（2.18—3.00%）遠高於一期作（1.45—2.45%），唯當植株接近成熟時，葉片氮素濃度降低的速度也以二期作爲高。

由圖1得知，葉鞘氮素濃度顯著低於葉片之氮素濃度。在幼穗分化階段，第一節位葉鞘氮素濃度兩倍於下節位葉鞘，唯此種差異在抽穗期以後並不顯著。此外，二期作之葉鞘氮素濃度也較一期作爲高。

臺南5號水稻莖部氮素濃度變化（資料未列出）與葉鞘之結果相似，第一、二期作的最高濃度分別出現於 44 DAT 與 49 DAT。幼穗分化期以後莖部氮濃度急劇下降，在抽穗期時一期作顯著低於二期作；穀粒充實期間，第一、二期作之濃度分別介於0.2—0.4%與0.3—0.8%之間，在同一取樣時期，上節位莖部氮濃度高於下節位之濃度。

第一、二期作臺中秈5號水稻生育期間，第一、三節位葉片與葉鞘氮素濃度亦示於圖1。與臺南5號不同者爲臺中秈5號在抽穗期之葉片氮濃度未顯示出期作間之明顯差異，但在穀粒充實期間，葉片之氮素濃度則以二期作較高。

兩品種水稻穗部氮濃度之變化列於圖3。就臺南5號而言，除抽穗期以二期作（1.38%）顯著高於一期作（0.95%）外，在穀粒充實全期則均相近，介於0.8—1.0%之間，臺中秈5號之表現亦相似。自抽穗以後。穗部之氮濃度均有隨穀粒充實而降低之趨勢，唯變化並不明顯。

一期作臺南5號水稻葉片 TNC 濃度（資料未列出）在 44 DAT 至 65 DAT 之間變化極不規則，幅度介於5—13%，而於抽穗期出現最低值（3.5—3.8%），此後TNC濃度呈緩慢而穩定之趨勢上升，直至成熟期爲止，但若於正常收穫（抽穗後5週）後任植株留置田間一週，則 TNC 濃度又趨下降

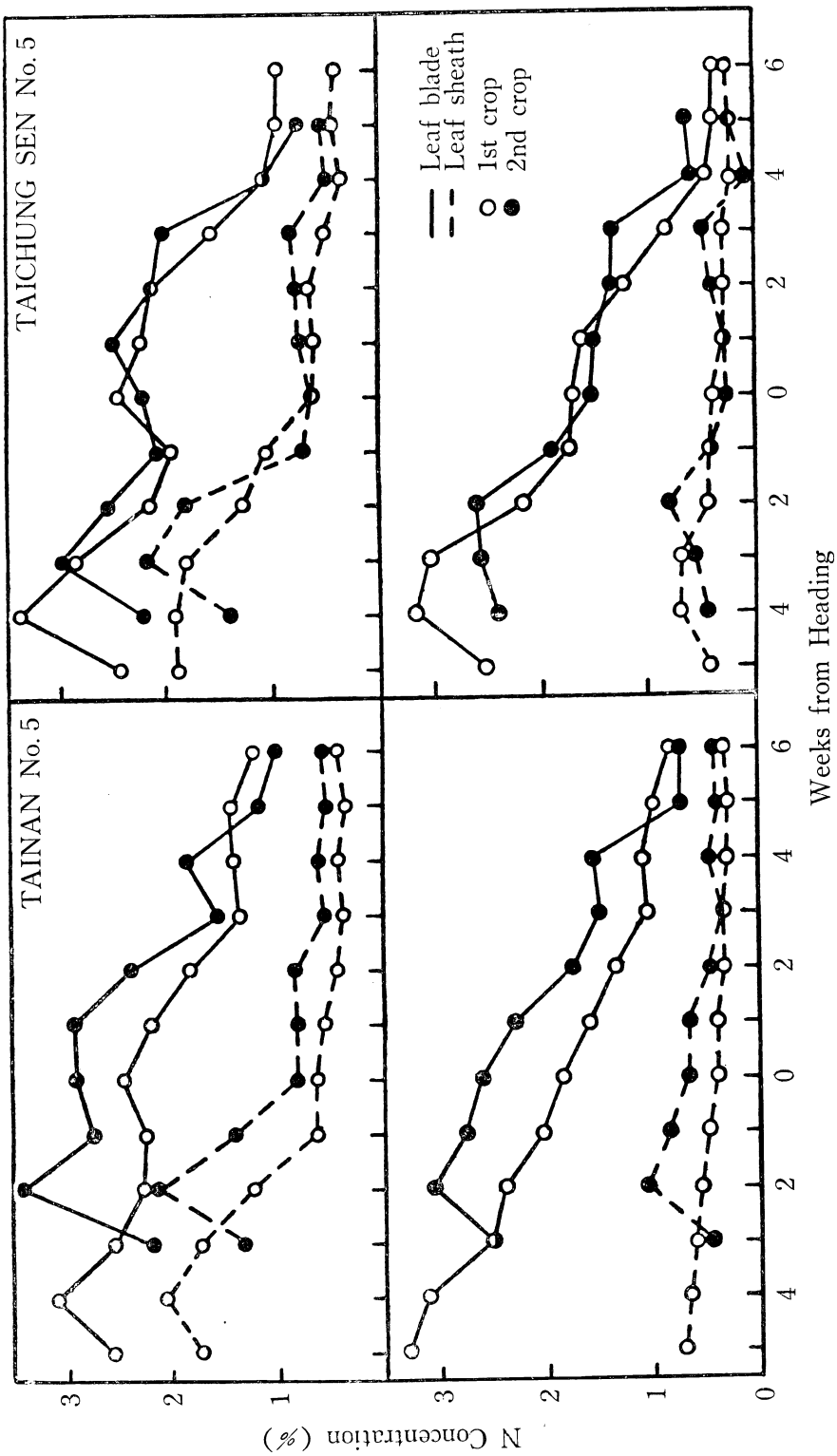


Fig. 1. Nitrogen concentration (%, dry basis) of the developing leaf blades and leaf sheaths from the first (upper figures) and third (lower figures) nodes of rice tillers

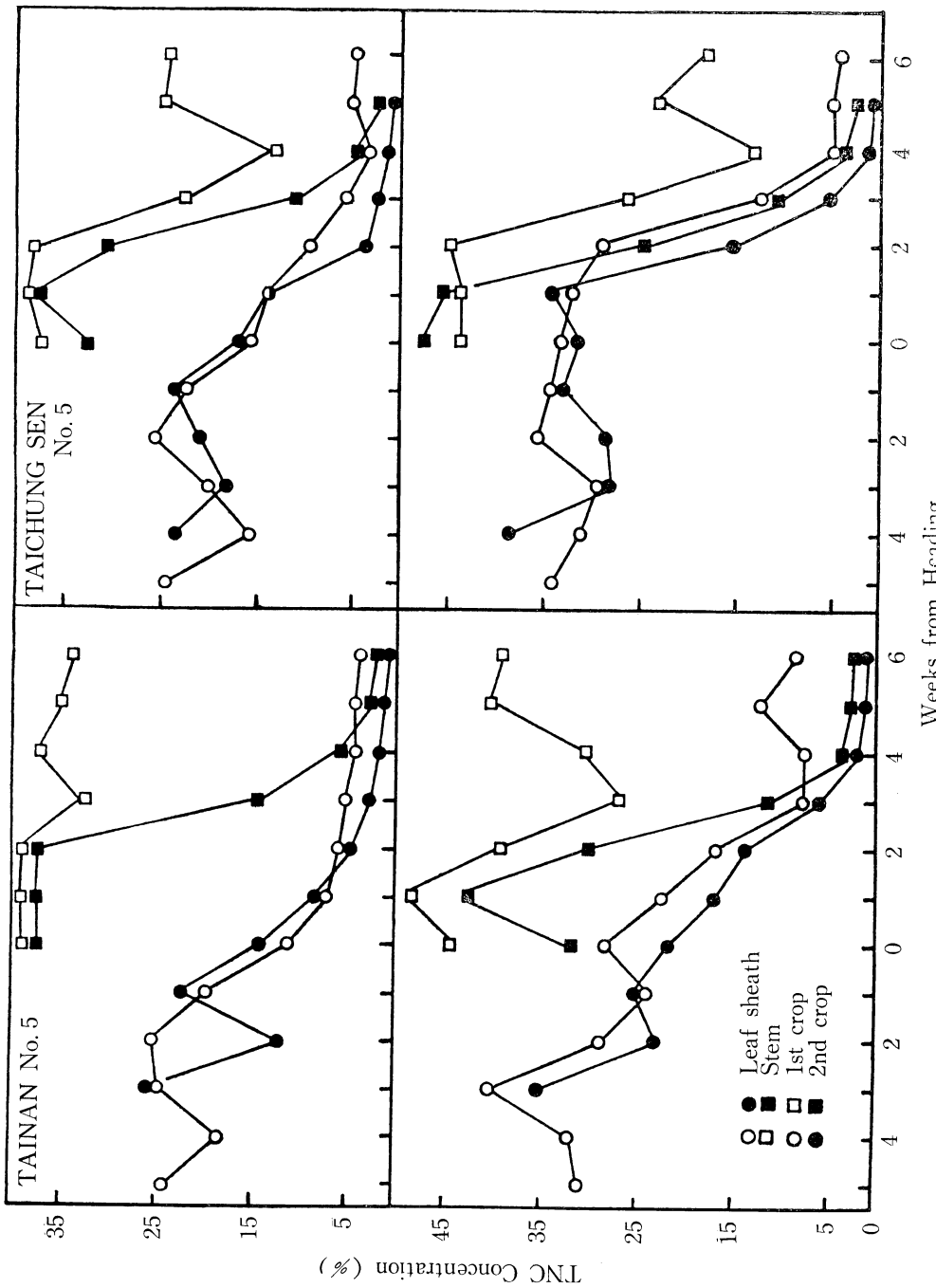


Fig. 2. Concentration (%, dry basis) of total nonstructural carbohydrates (TNC) of the developing leaf sheaths and stems from the first (upper figures) and third (lower figures) nodes of rice tillers

。二期作之變化情形不同，雖然幼穗形成期間亦呈大幅度之升降，但抽穗時第一節位葉片 TNC 濃度（5.1%）高於低節位葉片（2.6—3.0%），其後差異更形增大，至成熟期濃度最低。期作比較則以一期作之葉片 TNC 濃度較高。

第一、二期作臺南 5 號葉鞘內之最高 TNC 濃度相近，在二期作爲 42 DAT之 25.4—35.3%，一期作爲 58D AT 之35.2—39.7%(圖 2)，濃度隨後漸趨下降。除了第一節位葉鞘以外，低節位葉鞘 TNC 濃度在抽穗期以一期作爲高；穀粒充實期間，兩期作均呈下降趨勢，但程度差異頗大，降低之速度以一期作較緩，且成熟時仍高達 4.8—11.9%，二期作則降低甚速，成熟時僅含有0.9—1.5%之非構造性碳水化合物。

圖 2 同時顯示，一期作水稻莖部濃度逐漸上升，抽穗期並高達 42—48 %，其後之降低速度若與葉鞘比較，則甚爲緩和，抽穗後 29 至 35 日（108至114 DAT)之間，濃度並又上升。第一節位莖部之最後濃度爲8.3%，低節位高達 35.0—40.0%。就第二期作臺南 5 號水稻而言，莖部 TNC 濃度之降低在抽穗後二週內雖亦緩和，但其後則極爲快速，成熟時之濃度甚低，僅爲1.9—2.6%。

臺南 5 號穗部 TNC 之累積在抽穗後三週內即接近最高值，一期作成熟之穗部 TNC 濃度爲 65.6 %，二期作較低，爲 54.3%（圖 3）。

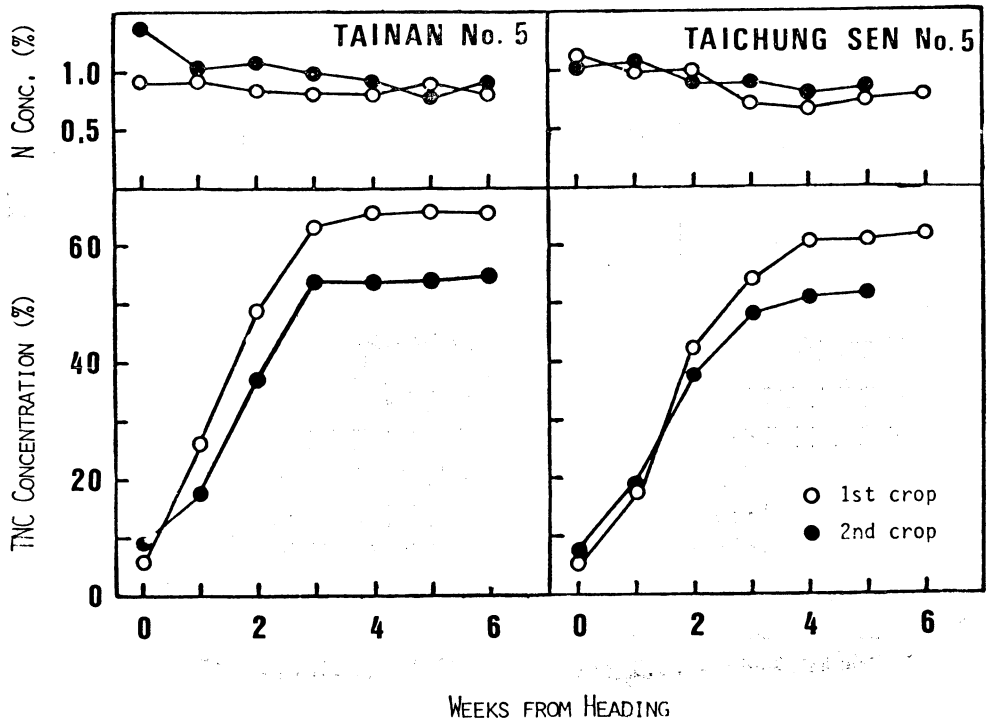


Fig. 3. Concentrations (% dry basis) of nitrogen and total nonstructural carbohydrates of the developing panicles of rice tillers

臺中秈 5 號各部位植株之 TNC 濃度示於圖 2 及圖 3，大致而言，其變化趨勢與臺南 5 號相似，但在生育初期，臺中秈 5 號在葉鞘與莖部可累積更多之 TNC，例如抽穗時第二至第四節位葉鞘在一期作之 TNC 濃度爲31.6—33.6%，二期作爲28.2—32.0%，均顯著高於臺南 5 號之25.3—27.9%與21.4—21.5%。莖部之表現亦相類似。但抽穗以後臺中秈 5 號水稻葉鞘與莖部 TNC 濃度之下降亦較快速，一期作成熟時約爲24%，較臺南 5 號低11—16%，二期作之品種間差異則較不顯著。

水稻分蘖不同部位組織之乾物重示於表1，就臺南5號而言，抽穗期每100個大分蘖（以下同）之乾物重在一期作爲244 g，二期作爲 233 g。一期作成熟時之乾重爲383 g，淨增加 139 g，而二期作之增加量僅爲 77g。臺中秈5號於一期作自抽穗時之318 g 增至成熟時之486 g，二期作自313 g 增爲 393 g。以上資料顯示穀粒充實階段，一期作之乾物質生成量遠超過二期作。

表1同時顯示抽穗時二期作稻葉片與葉鞘之乾物重較一期作爲高，但莖重則較低。當水稻逐漸接

Table 1. Changes in dry weight (g/100 large tillers) of rice tillers from heading to maturity

Crop Season	Plant Fraction	Tainan No. 5			Taichung sen No. 5		
		Heading	Maturity	Difference	Heading	Maturity	Difference
First	Leaf blade	54.1	33.4	− 20.7	65.6	41.4	− 24.2
	Leaf sheath	93.3	57.9	− 35.4	119.4	75.0	− 44.4
	Stem	67.3	70.1	+ 2.8	87.6	97.4	+ 9.8
	Panicle	29.7	221.4	+ 191.7	45.8	272.1	+ 226.3
	Total	244.4	382.8	+ 133.4	318.4	485.9	+ 167.5
Second	Leaf blade	59.2	37.9	− 21.3	71.4	42.5	− 28.9
	Leaf sheath	101.2	55.8	− 45.4	124.5	74.0	− 50.5
	Stem	44.7	44.9	+ 0.2	71.8	61.8	− 10.0
	Panicle	27.5	170.7	+ 143.2	44.9	215.1	+ 170.2
	Total	232.6	309.3	+ 76.7	312.6	393.4	+ 80.8

近成熟，葉片與葉鞘之乾重亦隨之降低，尤以二期作爲甚（臺南5號與臺中秈5號分別爲 66.7 g 與 74.9 g），一期作較少（二品種分別爲 56.1 g 與 68.9 g）。在穀粒充實時期，臺南5號之莖重變化甚小，而臺中秈5號在一期作增加 9.8 g，二期作則降低 10.0 g。此外，穗部乾重在此一階段急速上升，例如臺南5號一期作之增加爲 191.7 g，二期作爲143.2 g，臺中秈5號分別爲 226.3 g 與 170.2 g（表1）。

雖然抽穗時之全分蘖乾物重未顯示明顯的期作性差異，臺中秈5號却較臺南5號多累積23—26%之乾物質；唯穗部乾重增加之比較，臺中秈5號僅高15%，就兩品種而言，抽穗以後至成熟期間，一期作營養器官內乾物質之減少量佔穗乾重增加量之26.0—27.8%，二期作時則高達46.4—52.5%，顯示抽穗前預貯物質對二期作水稻較爲重要，如不考慮呼吸作用導致之損耗，預貯物質最高可貢獻50%之穗重。

表2顯示同一期間水稻分蘖氮含量的變化。不論期作或品種，抽穗時葉片內含氮最多，成熟時則主要集中於穗部。穀粒充實過程中，葉片、葉鞘與莖部之含氮量減少，二期作最爲顯著。一期作臺南5號營養器官內含氮量減少 1,040 mg(每100個大分蘖爲單位)，穗部之增加量爲1,710 mg，即淨增加670 mg，二期作之數值則分別爲減少1,750 mg，增加970 mg，淨損失780 mg。一個值得重視的現象爲臺南5號一期作抽穗時之含氮量較二期作少25.6%，成熟時反多36.0%。臺中秈5號之變化趨勢相似；如考慮乾物量之差異，則兩品種間之比較顯示臺中秈5號之含氮量較臺南5號爲少，尤以二期作爲然；此外。成熟時臺中秈5號水稻分蘖內含氮量之期作性差異較臺南5號爲小。

水稻分蘖生產非構造性碳水化合物之能力示於表3。雖然臺南5號一期作抽穗時之乾物重僅較二

Table 2. Changes in amount of nitrogen (mg/100 large tillers) in rice tillers from heading to maturity

Crop Season	Plant Fraction	Tainan No. 5			Taichung sen No. 5		
		Heading	Maturity	ifference	Heading	Maturity	Difference
First	Leaf blade	1,110	390	− 720	1,030	330	− 750
	Leaf sheath	440	190	− 250	540	240	− 300
	Stem	260	190	− 70	330	210	− 120
	Panicle	280	1,990	+ 1,710	510	2,150	+ 1,640
	Total	2,090	2,760	+ 670	2,460	2,930	+ 470
Second	Leaf blade	1,540	370	− 1,170	1,120	300	− 820
	Leaf sheath	630	240	− 410	530	240	− 320
	Stem	240	70	− 170	370	120	− 250
	Panicle	330	1,330	+ 970	490	1,740	+ 1,250
	Total	2,810	2,030	− 780	2,540	2,400	− 140

Table 3. Changes in amount of total nonstructural carbohydrates (g/100 large tillers) in rice tillers from heading to maturity

Crop Season	Plant Fraction	Tainan No. 5			Taichung sen No. 5		
		Heading	Maturity	Difference	Heading	Maturity	Difference
First	Leaf blade	2.0	2.0	− 0.0	4.3	2.6	− 1.7
	Leaf sheath	21.1	5.1	− 16.0	35.8	4.5	− 31.3
	Stem	28.1	22.6	− 5.5	37.4	22.4	− 15.0
	Panicle	1.9	145.3	+ 143.4	2.6	165.2	+ 162.6
	Total	53.1	175.0	+ 121.9	80.1	194.7	+ 114.6
Second	Leaf blaed	2.0	0.8	− 1.2	2.2	0.8	− 1.4
	Leaf sheath	19.9	0.7	− 19.2	24.9	1.5	− 23.4
	Stem	15.5	1.0	− 14.5	22.6	2.1	− 20.5
	Panicle	2.7	95.3	+ 92.6	4.4	116.8	+ 112.4
	Total	40.1	97.8	+ 56.7	54.1	121.2	+ 67.1

期作高 5 %，存於分蘗中的 TNC 却高出24%（分別爲 53.1與 40.1 g)。同樣的，每100個成熟的臺南 5 號分蘗在一期作含 175.0 g的 TNC，二期作只有97.8 g。進一步分析發現穀粒充實期間，一期作之營養器官共損失21.5 g 之 TNC，穗部增加量高達 143.4 g，此項數值顯示抽穗前貯之 TNC 最高可貢獻 15.0%之穗部 TNC，二期作則爲 38%，唯上項估計均未考慮呼吸作用之消耗。

臺中秈 5 號在任一期作均含有較臺南 5 號爲多之TNC，但雖然臺中秈 5 號穗部所增加的 TNC量 (162.9 g) 較臺南 5 號 (143.4 g) 爲高，全分蘗之 TNC 增加量 (114.6 g) 却略少於臺南 5 號之

211.9 g，表示此一時期之光合成能力較不能因應穗部發育的需要。臺中秈5號之預貯 TNC 對穗部 TNC 的貢獻百分比，在一期作之最高可能估計值爲29.5%，二期作爲40.3%。對兩品種而言，轉移至穗部之 TNC 在一期作主要來自葉鞘，二期作來自葉鞘與莖部。

臺南5號水稻分蘗不同器官內乾物質、氮與 TNC含量的區分列於表4。一期作抽穗時葉片佔有全乾物重之 22.1%，53.1 %之全氮，3.8%之 TNC；葉鞘與莖佔有 65.7%之全乾物重，但僅有 33.5%之全氮，却有92.6%之TNC。上述資料說明氮素主要存在於葉片，而葉鞘與莖爲貯藏 TNC 的主要所在。穀粒充實期間有大量物質轉移至穗部，表4顯示成熟時穗佔有57.9%之全乾物重，72.1%之全氮、83.1%之 TNC，與抽穗時之百分比比較，分別爲 4.8 倍、5.4 倍與 23.1 倍。

Table 4. Partition (% of total) of dry matter, nitrogen and total nonstructural carbohydrates among different plant fractions of Tainan No. 5 rice tillers at heading and maturity stages

Crop Season	Plant Fraction	Dry Matter		Nitrogen		TNC	
		Heading	Maturity	Heading	Maturity	Heading	Maturity
First	Leaf blade	22.1	8.7	53.1	14.1	3.8	1.1
	Leaf sheath	38.2	15.1	21.1	6.9	39.7	2.9
	Stem	27.5	18.3	12.4	6.9	52.9	12.9
	Panicle	12.2	57.9	13.4	72.1	3.6	83.1
	Total	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
Second	Leaf blade	25.5	12.3	54.8	18.2	5.0	0.8
	Leaf sheath	43.5	18.0	23.1	11.8	49.6	0.7
	Stem	19.2	14.5	8.6	3.5	38.7	1.0
	Panicle	11.8	53.2	13.5	63.5	6.7	97.5
	Total	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0

二期作時臺南5號葉鞘在抽穗期含有 50 %的 TNC，因此爲貯存 TNC的主要器官。莖部佔有全乾重的19.2%及 38.7%的TNC，係含有高濃度的 TNC 所致（圖2）。成熟時穗部之 TNC 含量高達全株之97.5%，唯含氮百分比僅爲66.5%，低於一期作之72.1%。

臺中秈5號的表現（表5）亦略同於臺南5號，若干差異爲臺南5號抽穗時之含氮百分比（53.1—54.8%）高於臺中秈5號（44%）；此外，臺中秈5號二期作之成熟穗內含有72.5%的全氮，較臺南5號的66.5%爲高。

討　論

氮素對作物生理活性極具重要性，臺南5號水稻分蘗葉片之氮濃度以二期作爲高（圖1），臺中秈5號亦然，唯較不明顯；Houng *et al.* (1970) 發現健康而乾物重較高的水稻葉片內，氮素濃度常較低，主要爲稀釋作用所致。本試驗結果指出，二期作水稻低產可能並非由於植株在抽穗以前吸收氮能力的低落。Lin and Su (1976) 證實二期稻之葉綠素濃度與光合作用性均不如一期作，Chen *et al.* (1980) 並提出假說，認爲稻株內之氮素組成（composition）對生理活性與產量潛能具有重要

Table 5. Partition (% of total) of dry matter, nitrogen and total nonstructural carbohydrates among different plant fractions of Taichung No. 5 rice tillres at heading and maturity stages

Crop Season	Plant Fraction	Dry Matter		Nitrogen		TNC	
		Heading	Maturity	Heading	Maturity	Heading	Maturity
First	Leaf blade	20.6	8.5	43.9	11.3	5.4	1.3
	Leaf sheath	37.5	15.4	22.0	8.2	44.7	2.3
	Stem	27.5	20.1	13.4	7.2	46.7	11.5
	Panicle	14.4	56.0	20.7	73.3	3.2	84.9
	Total	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
Second	Leaf blade	22.8	10.8	44.0	12.5	4.1	0.7
	Leaf sheath	39.8	18.8	22.1	10.0	46.0	21.
	Stem	23.0	15.7	14.6	5.0	41.8	1.7
	Panicle	14.4	54.7	19.3	72.5	8.1	96.4
	Total	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0

性；本試驗發現一期作水稻抽穗前，葉片或全分蘖之含氮量低於二期作，爲上述假說提供了另一佐證。

抽穗期以後，葉鞘與莖內之氮濃度甚低，最低之數值在0.2％以下（圖1），兩期作之表現類似，至目前爲止，尚無報告說明葉鞘與莖內氮素濃度高低與生理活性之間的關係；低濃度是否會影響正常之生長或轉運能力，與老化之間的相間如何，仍然有待研究。

期作間或品種間比較，均未能發現葉片內TNC濃度變化是否具有一定的趨向；葉片內碳水化合物含量對光合成能力的影響始終是一項重要而又未獲致結論的研究課題（Thorne and Koller, 1974；Silvius *et al.*, 1978），本試驗亦未能就此一問題提供說明，因爲並未測定光合作用能力，且未將澱粉與游離醣之含量分別分析。由於期作間的環境差異甚大，或有必要對葉片生理做深入的研究，以對水稻的生長與產量表現有進一步的瞭解。

葉鞘在抽穗以前有能力貯存多量的 TNC，但在抽穗以後，TNC 被轉移至穗部，此項貯存能力亦因而逐漸喪失。自葉鞘至穗的轉移約在抽穗後三週內完成，唯一期作成熟時葉鞘內的 TNC 濃度（4—12％）仍顯著高於二期作（0.5—1.5％），顯示二期作穗部的充實對營養器官內預貯 TNC 的依賴性較大。

莖部TNC濃度顯著的高於Perez *et al.* (1971) 的報告，最高數值達48％，出現於抽穗時莖基部。其濃度變化趨勢與葉鞘者相似，最明顯的降低現象是在抽穗後二至三週內發生，但其後一期作莖部的濃度再度上升，甚至在正常收穫期後一週內仍然如此，這一種繼續將 TNC 累積於莖部的現象清楚的表示，莖已取代穗部，成爲主要的積儲（sink），接受仍具光合活性葉片的生產物質。

相反的，在穗部停止充實之後，二期作水稻莖 TNC 部濃度仍然持續降低，兩品種之最終濃度均在2％以下，因此可以假設此一時期葉片光合成能力已不足以供應維持性呼吸（maintenance respiration）之需要。

作物乾物質生產量是整個生育期間生長速率的綜合表現，表1顯示在抽穗時，每100個大分蘖的乾物重並未表現出期作性的差異，Shieh (1979) 在南港地區試驗，則指出二期作的全株乾物重不如一期作，與本試驗之結果有異，可能是由於環境因子或不同供試品種所造成的結果。

自抽穗至成熟期間（約35日），一期作的乾物重增加量（138.4—167.5 g）較二期作（76.7—80.8 g）爲高，尤以穗部的差異更爲明顯（一期作爲 191.7—226.3 g，二期作爲143.2—170.2 g），這些結果均指示一期作水稻之光合成能力較爲優異。Shieh (1979) 發現水稻抽穗時之乾物重與產量有正相關存在，但同時指出淨合成速率（NAR）爲影響乾物質生產的主要因子，且以二期作爲低。Kiuchi (cf. Yoshida, 1972) 之試驗報告亦證明水稻產量與乾物質生產量有一定程度的正相關，此一關係直至稻穀產量達 10t /ha 爲止。因此對水稻生產而言，如何在抽穗時有最大的乾物質生產量，抽穗後並維持較高的生長速率，均至爲重要，對二期作水稻之增產尤具意義。

一期作稻自抽穗至成熟階段之含氮量持續增加（每100個大分蘗增加470—670 mg），二期作則顯著降低（140—780 mg）；賴 (1979) 指出一期作水稻根系的生理活性較高，本試驗進行期間的田間觀察發現二期作稻生育後期葉片易於凋萎脫落，可能由於氮素損失（depletion）所致，均表示二期作水稻穀粒充實過程根系的吸收能力受阻或低落。

表 2 中對氮素的分佈進行比較，葉片及葉鞘中有多量的氮轉移至發育中的穗。對大豆進行的研究 (Sinclair and de Wit, 1975；Huang *et al.*, 1980) 顯示，種子充實期葉片損失大量的氮素，並因而導致植株的快速老化；Thom *et al.* (1981) 也表示水稻某些生長階段中，養分自根、莖與葉向外轉移的現象與大豆相似。但是，在大豆中所發現的「自我毀滅」（self-destruction）是否也同樣存於水稻中，則仍未能確定。

表 3 中的資料經再予計算後可知抽穗前預貯於營養器官內的TNC對穗部TNC的貢獻百分比，如不考慮呼吸作用的消耗，一期作爲15.0—29.5%，二期作爲37.7—40.3%；如果假設轉移效率爲70%，則上項數值分別爲10.5—20.7%與26.4—28.2%。Cock 與 Yoshida (1972) 報告水稻預貯碳水化合物之轉移效率介於68—77%之間，對穀粒碳水化合物含量的貢獻爲24—27%，相當於每公頃 1.9—2.1 t 之稻穀產量（含水量14%）。在臺灣，Shieh (1979) 經由生長分析資料間接推算，認爲預貯物之貢獻百分率以一期作爲高，Wu *et al.* (1975) 亦經由間接估計，認爲抽穗前合成之碳水化合物對一、二期作產量的貢獻分別爲14%與21%，以後者爲高。本試驗提供較直接的證據，說明二期作水稻在較劣的生長環境下，對抽穗前的光合成物質之依賴性較大；Yoshida (1972) 亦曾綜合多人的報告，提出相似的結論。

Evans (1972) 曾對小麥與水稻的積儲（sink）與供源（source）間之平衡關係提出報告；本試驗中發現一期作水稻成熟時，仍有多量的 TNC 留存於營養器官內，其數值大約爲 100 個大分蘗中有 30 g之 TNC，就臺南 5 號而言，相當於全分蘗中TNC之16.9%，或穗部TNC之 20.4%；對臺中和 5 號而言，分別爲15.1%與17.9%。換言之，限制一期作水稻產量之因子爲積儲的容積，如能增加單位面積之穎花數或增大穀粒體積，則將產量再提高20%應有可能。相反的，二期作水稻成熟時，營養器官內幾乎已無TNC存留，此外，穗部TNC 濃度偏低（圖 3），結實率亦較差（資料未列出），均表示供源能力之大小與積儲之容積並爲產量的限制因子。Murata (1965, 1969) 也曾經提供資料，建議研究限制水產產量的因子爲供源或積儲時，應考慮期作與環境的影響。

本試驗之結論建議，導致二期作水稻低產的部份生理原因爲：抽穗後光合物質之生產不足，葉片及其他器官之快速老化，以及乾物質之分配效率不佳等。如欲提高一期作的產量，應由增加單位面積之結實粒數與穀粒重著手；對二期作水稻而言，則應著重加大積儲容積，尤其是結實率，以及供源之能力，例如維持較高的光合成活性。

引用文獻

1. Chen, C. S., D. D. Huang, M. C. Shen and D. J. Liu. 1980. Carbohydrates, N. P and K status of developing rice (*Oryza sativa* L.) plants grown in the first and second crop seasons in Taiwan. J. Agri. Res. China 29: 81-92.
2. Cock, J. H. and S. Yoshida. 1972. Accumulation of ^{14}C-labelled carbohydrate before flowering and its subsequent redistribution and respiration in the rice plant. Crop Sci. Soc. Japan 41: 226-234.

3. Evans, L. T. 1972. Storage capacity as a limitation on grain yield. *In* Rice breeding. International Rice Research Institute. Los Banos, Philippines.
4. Houng, K. H., T. P. Liu, C. T. Wei and T. T. Chen. 1970.Changes in distribution of macroelements among various tissues of rice plants with growth. J. Chinese Agri. Chem. Soc. 8 (3-4) : 55-61.
5. Huang, D. D., M. C. Shen, C. S. Chen and D. J. Liu. 1980. Nitrogen distribution and N_2-fixing activity of developing soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) plants. J. Agri. Res. China 29 : 93-102.
6. Lai, K. L. 1979. Studies on the formation and activity of root system of paddy rice plants (*Oryza sativa* L.) . *In* The causes of low yield of the second crop rice in Taiwan and the measures for improvement (S. C. Hsieh and D. J. Liu ed.). Natl. Sci. Council, R. O. C. Taipei .
7. Lin, A. C. and C. S. Chen. 1976. Studies on the causes of low yielding in the second crop of rice in Taiwan. I. Comparison of the characteristic of tillering between the first and second crop. Natl. Sci. Council Monthly 4 (10) : 53-70.
8. Lin, A. C. and H. Su. 1976. Studies on the cause of low yielding in the secon crop of rice in Taiwan. II. Comparison on the photosynthesis under community conditions between first and second crop of rice. Natl. Sci. Council Monthly 4 (11) : 5-21.
9. Lin, A. C. and J. J. Tarn. 1979. Studies on the causes of low yielding in the second crop of rice plant. V. Comparison of the translocation and partition of ^{14}C-assimilates between the first and second crops of rice in northern Taiwan. J. Agri. Asso. China 107 : 25-35.
10. Liu, D. J. 1979. Influence of temperature at various growth stages on the accumulation and translocation of carbohydrates in rice plant. *In* The causes of low yield of the second crop rice in Taiwan and the measures for improvement. (S. C. Hsieh and D. J. Liu ed.). Natl. Sci. Council, R. O. C. Taipei .
11. Muchow, R. C. and G. L. Wilson. 1976. Photosynthetic and storage limitations to yield in *Sorghum bicolor* (L. Moench). Aust. J. Agri. Res. 27 : 489-500.
12. Murata, Y. 1963. Photosynthesis, respiration and nitrogen response. *In* Mineral nutrition of the rice plant. John Hopkins Press. Baltimore.
13. Murata, Y. 1969. Physiological responses to nitrogen in plants. *In* Physiological aspects of crop yield (J. D. Eastin, F. A. Haskins, C. Y. Sullivan and C. H. M. Van Bavel ed.). Amer. Soc. Agron., Madison, Wisconsin.
14. Perez, C. M., E. P. Palmiano, L. C. Baun and B. O. Juliano. 1971. Starch metabolism in the leaf sheaths and culm of rice. Plant Physiol. 47 : 404-408.
15. Raguse, C. A. and D. Smith. 1965. Carbohydrate content in alfalfa herbage as influenced by methods of drying. J. Agri. Food Chem. 13 : 306-309.
16. Shieh, Y. J. 1979. Growth and community photosynthesis of rice plants in the first and second crop seasons. *In* The causes of low yield of the second crop rice in Taiwan the measures for improvement (S. C. Hsieh and D. J. Liu ed.), Natl. Sci. Council, R. O. C. Taipei .
17. Silvius, J. E., D. F. Kramer and D. R. Lee. 1978. Carbon assimilation and translocaton in soybean leaves at different stages of development. Plant Physiol. 62 : 54-58.
18. Sinclair, T. R. and C. T. de Wit. 1975. Comparative analysis of photosynthate and nitrogen requirements in the production of seeds by various crops. Sciene 189 : 565-567.
19. Smith, D. 1969. Removing and analyzlng total nonstructural carnohydrates from plant tissue. Wis. Agri. Exp. Sta. Rep. 41, 11pp.
20. Thorne, J. H. and H. R. Koller. 1974. Influence of assimilate demand, translocation and carbohydrate levels of soybean leaves. Plant

Physiol. 51 : 871-874.
21. Yoshida, S. 1972. Physiological aspects of grain yield. Ann. Rev. Plant Physiol. 23 : 437-464.

The Supply and Demand of Nitrogen and Total Nonstructural Carbohydrates of the First and Second Rice Crops*

C. S. Chen**, M. L. Wei and D. J. Liu

Department of Agronomy
Taiwan Agricultural Research Institute
Wufeng, Taichung, Taiwan 431
Republic of China

Summary

Rice plants were harvested at a week's interval from maximum tillering stage to one week after maturity. Amount of dry matter, total nitrogen and total nonstructural carbohydrates (TNC) in the leaf blade, leaf sheath, stem and panicle of rice tillers were analyzed. The purpose was to investigate the balance between supply and demand of N and TNC during grain-filling. At the time of heading, dry weights of leaf blade and leaf sheath were heavier for the second crop rice whereas that of the whole tiller was heavier for the first crop rice. At maturity, dry weights of whole tiller and panicle of the first crop were 19.3% and 23.0%, respectively, higher than those of the second crop, indicating active assimilation and efficient dry matter distribution of the former. Nitrogen concentration of the leaf blade was higher for the second crop during grain-filling. As for the amount of N present in the whole tiller, the second crop rice contained 26.2 % more N at heading but the first crop rice contained 27.3% more N at maturity. The results suggested low absorption ability of the root system and early leaf senescence of the second crop rice during this period. Furthermore, the composition, rather than concentration, of N was critical for the physiological activities of the second crop rice. Leaf sheath was able to store carbohydrate before heading. However, such ability was lost after heading with the redistribution of available carbohydrate to panicle. TNC concentration in the stem of the first crop rice was as high as 30% at harvest whereas that of the second crop rice was nil. In terms of TNC amount present in the rice tiller, the first crop rice was 24.5% and 44.6% higher than the second crop rice at heading and maturity, respectively. In other words, differences in the efficiency of photosynthate production and distribution between crops were observed. The above results, along with the higher TNC concentration in the panicle of the first crop rice, indicated that the limiting factor(s)for grain yield was sink size for the first crop and were sink size and source ability for the second crop rice.

*Supported by a grant 1981-5.1-06 (2—15) from Council for Agricutural Planning and Development, Executive Yuan, ROC.
**Present address : Bureau of Agriculture, Ministry of Economics, Taipei , Taiwan R. O. C.