臺灣省農業試驗所特刊第16號第181—196頁（1984）

一、二期作水稻充實期之老化與轉流的差異性比較研究*

陳宗禮　宋濟民

國立中興大學糧食作物研究所

摘　要

本試驗選擇二水稻品種，分別於一、二期作培植於田間，在穀粒充實期間，分析分蘗各部位之器官乾重、蛋白質、以及非構造性碳水化合物之變化，以比較期作間物質之轉移與配置之情形，並分析葉片內水溶性蛋白質、蛋白質分解酵素、游離胺基酸及α-澱粉分解酵素，以比較期作間植株老化之程度。

試驗結果顯示，在穀粒充實期，二期作水稻合成乾物質與非構造性碳水化合物之能力較一期作爲高。在開花時，營養器官貯存之非構造性碳水化合物，一期作高於二期作，但收穫時，二期作高於一期作。非構造性碳水化合物之轉移百分比，一期作平均約爲20%，二期作平均爲8%。由於二期作具有較高之同化能力，故仰賴開花前貯存性物質之比例較低，且收穫時，殘留於營養器官內之非構造性碳水化合物也較多。此顯示，積儲容積是限制水稻產量之主要因素。二期作穀粒充實期間，氣象條件適宜，導致本試驗二期作產量優於一期作。

穀粒充實時，期作間蛋白質累積於穗部之量相似，但二期作殘留於營養器官之蛋白質較多，有利於植株代謝之平衡。劍葉中水溶性蛋白質含量較高，蛋白質分解酵素活性維持恒定，α-澱粉分解酵素活性較高，老化之現象也較其他葉片爲緩。這些資料，充分顯示穀粒充實期間，劍葉是主要之同化代謝器官。

不過，本試驗之結果顯示，期作對於水稻植株葉片老化程度之影響不顯著。控制葉片老化程度之因子，可能是植株內始源與積儲之間營養需求與供輸，尤其是蛋白質之供輸間之關係。

前　言

穀粒內最主要的成份爲澱粉和蛋白質，其中形成澱粉的碳水化合物有25%左右係由貯藏在營養器官中的碳水化合物所供應，另外75%左右來自於穀粒充實期的光合作用（Cock and Yoshida, 1972；IRRI, 1971），故穀粒充實期時植株碳同化代謝對以收穫稻粒產量爲目的之作物非常重要。

水稻由營養生長轉爲生殖生長，此時穀粒開始迅速發育。不過在穀粒發育之同時，植株葉片也同時開始老化（senescence）。植株葉片之老化不但直接降低其同化代謝能力，也提高其異化代謝機能。因此對於整株之充實可能有不利的影響。Howard & Stoddart (1980) 指出，植物葉片之老化受環境因素之影響極大，本省一、二期作水稻栽培環境迥異，產量亦因品種，生育環境與氣候條件而各異。環境因素所導致葉片老化程度上之差異，可能也是造成期作間產量差異之原因之一。本項研究之目的即在探討水稻不同期作下，稻粒充實期間植株老化的情形及植株內各器官碳水化合物和含氮

*行政院農業發展委員會補助計畫71農建—4.1—產—47（2—11）。

化合物的消長情形，了解植株本身的營養狀況及代謝機能，俾有助於解釋期作間產量之差異。

材料與方法

試驗選用粳稻品種臺農 67 號及籼稻品種嘉籼11號爲材料，以做爲二型水稻間之比較。試驗地點於臺中中興大學農場進行，栽培管理措施如施肥、灌水、除草及病蟲害防治，均依一般方式進行。

自開花起每隔七日取樣一次，每小區取30株爲一單位，採取地上部並分爲穗、葉片、葉鞘、莖桿等四部份。所有乾重係於 80°C 烘乾72小時而得。樣品經磨粉後用於測定其內碳水化合物，澱粉及總含醣量以Anthrone法分析(Yoshida *et al.*, 1976)，總蛋白質含量以 Kjeidohl 法定氮後再乘以5.95而得（Juliano, 1972）。

生殖生長期時植株葉片老化的測定係以開花期至收穫期的劍葉、第二葉、第三葉爲材料，每六天取樣一次，測定其中水溶性蛋白質、游離胺基酸含量的變化及蛋白質分解酶（Protease）、澱粉分解酶（α-amylase）活性的變化。蛋白質分解酶的測定係以 1 克鮮重葉片置於 10ml 之0.05M Tris-HCl 緩衝液（pH 7.5），在 4°C 磨碎，18,000g 離心所得的上層澄清液爲粗酵素萃取液，再以 0·6 ml之0.5%酪蛋白（casein）爲受質，加入0.1ml 之粗酵素萃取液，在45°C, pH7.5經 30min分解後，加入0.4ml之15% TCA (trichloroacetic acid)，再於 4°C 靜置 15min 後，用 1,500g 離心，取澄清液以 Ninhydrin 法測定其中所含胺基酸量而得（Feller *et al.*, 1977）。上述粗酵素萃取液亦用於測定其中的水溶性蛋白質（Lowry *et al.*, 1951）及游離胺基酸（Yemm and Cocking, 1955），水溶性蛋白質的標準圖係以不同濃度之 Albumin 所繪製而成，游離胺基酸的測定係以粗酵素萃取液加入15%之 Trichloroacetic Acid 沈澱後，取澄清液以 Ninhydrine 呈色而得。胺基酸標準圖係用不同濃度的 Glycine 溶液測吸光度，繪製而成。澱粉分解酶係以 0.1M, pH6.00 的醋酸鈣緩衝液在室溫萃取。經離心後，以 0.5ml 澄清液加入 1.5ml之0.01M pH4.8的醋酸鈣緩衝液及1ml澱粉(每ml 含 1mg starch)，在 30°C作用 1min 後，加入 1ml 之 5mM KI_3 終止反應並呈色。於 620nm 波長測吸光度，並以 corn starch 繪製標準圖（Ching 1977；Mitchell, 1972）。

結　果

本試驗二期作於70年 8 月 1 日移植，10月 5 日開花，至11月 9 日收穫。一期作於 3 月 3 日移植，5 月31日開花，至 7 月 3 日收穫。根據氣象資料（圖 1），在這兩期作間之溫度變化差異極大。二期作自移植日起，其日平均溫由 8 月之26.62°C 漸次下降至10月份之 22.26°C，11月份更下降至 17.96 °C。而一期作月平均溫由 3 月之19.79°C逐月上升至 6 月份之 26.91°C。日射量之變化與溫度變化大致類似（圖 1）。二期作 8 、 9 10、11月份之月平均日射量分別爲378、320、357.5及238Cal/cm²。而一期作 3 、 4 、 5 、 6 月份之月平均日射量分別爲293、297、378及366Cal/cm²。

不同期作對於供試兩品種單株分蘗乾重及穗重之影響，極爲顯著（圖 2）。兩品種單株分蘗乾重及穗重，，二期作皆較一期作高。臺農67號之差別尤其明顯。圖 2 亦顯示，二品種之乾物質累積在開花後第 4 週達到最高峰。乾物質之充實速率則以開花後第一週至第三週之間最快。

植株各部份蛋白質含量從開花至收穫之間有明顯之變化（表 1）。在開花時，40%以上之含氮化合物存於葉部，葉鞘次之，莖桿所含蛋白質最低。隨著穀粒發育，葉片、葉鞘及莖桿之蛋白質逐漸轉移至穗部。穗部蛋白質之累積造率以開花後二至三週最快，至第四週時穗部蛋白質含量已達最高峰。由開花至成熟收穫，自營養器官轉移至穗部之蛋白質、籼稻一、二期作分別爲 65.13mg 與 87.79mg，粳稻一、二期作分別爲 71.18mg 與 100mg。以植株地上部蛋白質總含量而言，由開花至收穫期間之含量陸續增加，不論品種與期作，其結果皆相似；開花期時，二品種植株所含之蛋白質以二期作較高，成熟期時亦然。但若以成熟時穗部所含蛋白質佔全株蛋白質之百分比來比較時，一期作反較二期作爲高。

植株內所含非構造性碳水化合物之含量變化，與乾物質之累積過程十分相似（表 2）。開花後一週內穀粒內非構造性碳水化合物累積較少，大部份仍蓄積在莖桿與葉鞘之內，尤其以莖桿之含量最高

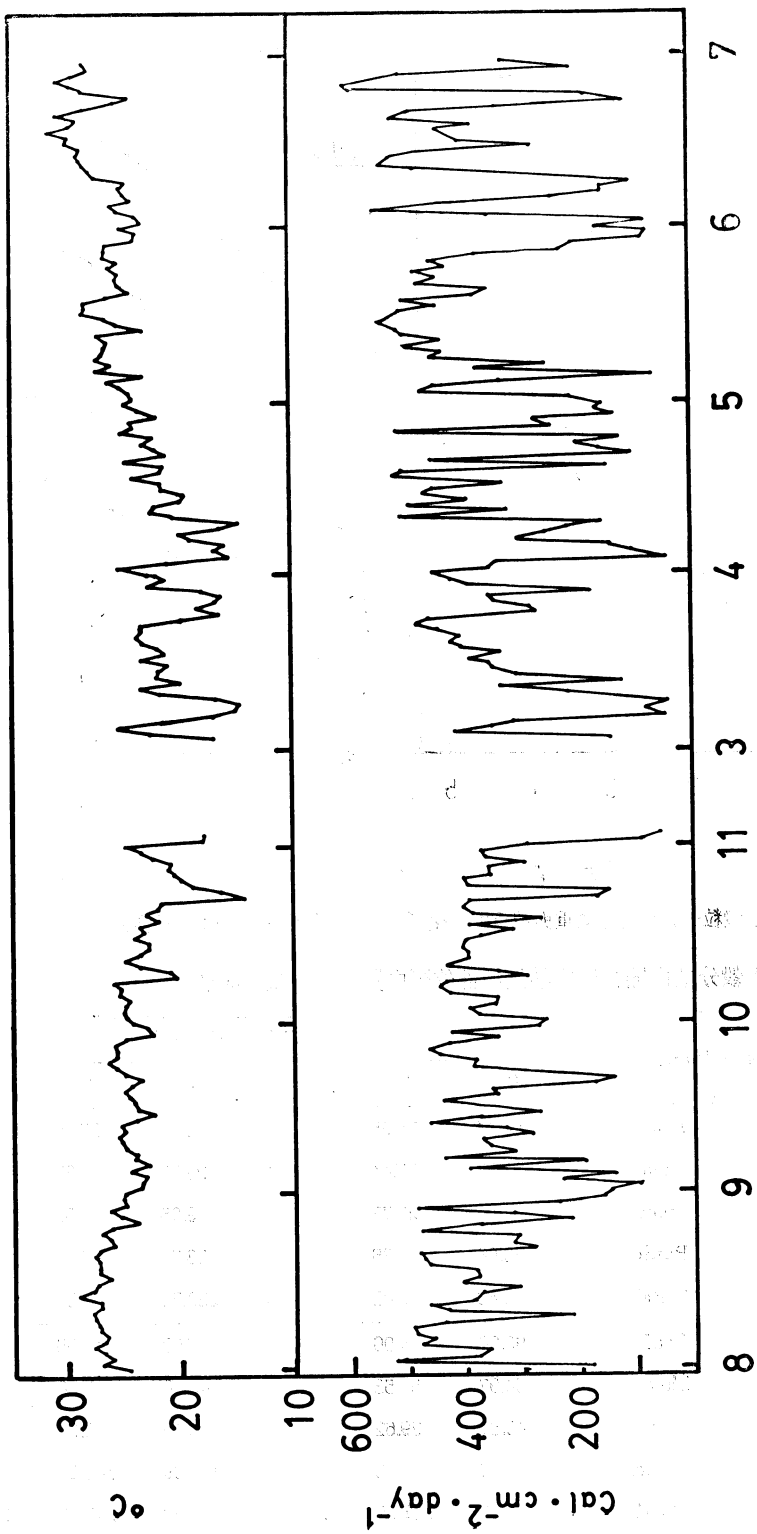


圖1 臺中稻作生產期間的氣溫及日射量變化（1981年8—11月：二期作，1982年3—7月：一期作）

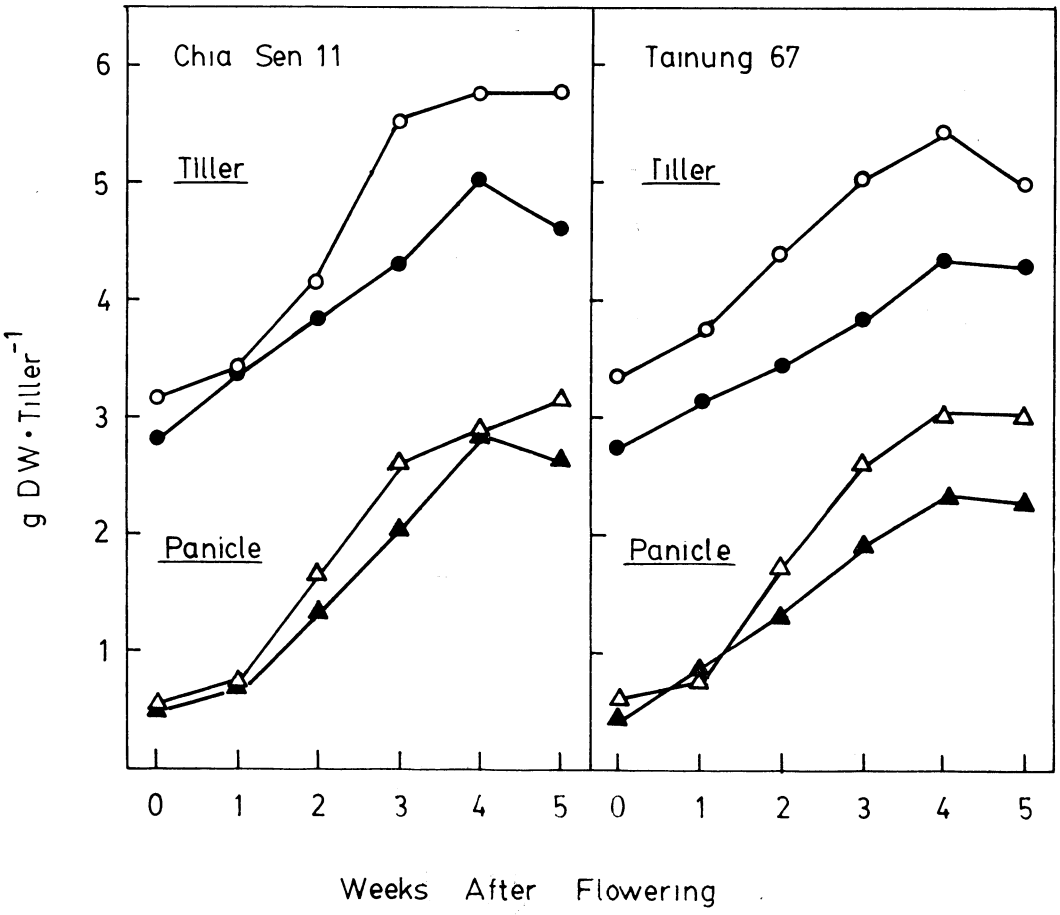


圖 2 水稻穀粒充實期時分蘗重與穗重的變化（▲●：一期作，△○：二期作）

表1. 水穀分蘗由開花至成熟期各部位蛋白質的變化量 (mg/tiller)

Genotype	Crop Season	Plant Fraction	Weeks After Flowering					
			0	1	2	3	4	5
Chia Sen 11	First	Leaf	68.44	76.25	73.64	49.57	37.56	24.72
		Sheath	31.87	37.44	35.54	29.50	28.87	24.37
		Stem	20.44	23.77	17.35	9.95	9.03	6.53
		Panicle	39.68	55.35	84.10	133.73	177.10	173.80
		Total	160.43	192.81	210.63	222.75	252.56	229.42
	Second	Leaf	93.98	86.96	78.81	67.68	49.95	44.94
		Sheath	54.97	51.53	43.88	49.18	47.08	40.71
		Stem	40.57	29.62	17.21	18.45	10.26	15.48
		Panicle	36.60	43.15	90.68	119.59	140.01	164.58
		Total	225.52	211.26	230.58	254.90	247.30	265.71

表 1 水稻分蘖由開花至成熟期各部位蛋白質的變化量（mg/tiller）（續）

Genotype	Crop Season	Plant Fraction	Weeks After Flowering					
			0	1	2	3	4	5
Tainung 67	First	Leaf	74.07	72.75	62.13	39.01	33.99	25.47
		Sheath	35.03	35.15	26.63	22.68	22.50	20.13
		Stem	18.10	19.10	13.65	10.20	8.28	10.42
		Panicle	27.83	67.45	76.40	134.15	144.65	142.47
		Total	155.03	194.45	178.81	206.04	209.42	198.49
	Second	Leaf	96.30	79.49	76.56	59.04	51.85	41.42
		Sheath	58.56	55.86	51.56	37.75	36.00	20.89
		Stem	24.92	21.53	16.54	11.84	11.74	8.47
		Panicle	38.41	44.20	89.25	125.38	146.02	151.00
		Total	18.19	201.08	233.91	234.01	245.61	230.78

。隨著穀粒充實，營養器官內之非構造性碳水化合物大部份轉移至發育中之穀粒內，開花後第四週，穀粒內之碳水化合物已達最高峰。此時莖桿內之非構造性碳水化合物又開始增加，至收穫時，營養器官內之碳水化合物又有累積之現象，期作與品種所得之結果頗爲相似。根據表 2 之資料，在種子充實期內，自營養器官轉移至穗部之非構造性碳水化合物，秈稻一、二期作分別爲247.76mg與144.79mg，粳稻一、二期作則分別爲332.88mg與221.79mg。但收穫時穗部非構造性碳水化合物之增加量，秈稻一、二期作分別爲1,464.15mg及，2,370.75mg粳稻一、二期作分別爲1,393.49mg及2,237.11mg

表2. 水稻分蘖由開花至成熟期各部位非構造性碳水化合物的變化量（mg/tiller）

Genotype	Crop Season	Plant Fraction	Weeks After Flowering					
			0	1	2	3	4	5
Chia Sen 11	First	Leaf	97.64	113.63	53.93	48.10	34.40	69.54
		Sheath	179.90	143.65	63.54	49.42	40.51	78.34
		Stem	207.82	341.94	138.19	53.49	53.41	89.72
		Panicle	46.62	143.69	564.64	930.78	1,652.73	1,510.77
		Total	531.98	742.91	820.30	1,081.79	1,781.05	1,748.37
	Second	Leaf	114.35	74.87	45.68	57.59	40.70	74.88
		Sheath	146.60	95.54	33.12	47.92	40.36	52.38
		Stem	190.82	215.77	110.25	66.45	153.90	179.72
		Panicle	30.29	157.29	989.41	1,592.01	2,155.73	2,401.04
		Total	482.06	543.47	1,178.46	1,763.97	2,390.69	2,708.02

表 2 水稻分蘖由開花至成熟期各部位非構造性碳水化合物的變化量（mg/tiller）（續）

Genotype	Crop Season	Plant Fraction	Weeeks After Flowering					
			0	1	2	3	4	5
Tainung 67	First	Leaf	110.75	87.53	26.49	31.18	43.38	49.58
		Sheath	145.12	115.44	24.00	46.77	46.14	45.14
		Stem	279.43	315.60	115.81	45.15	97.49	107.70
		Panicle	41.71	174.04	602.36	928.84	1,417.11	1,435.20
		Total	577.01	692.61	768.66	1,051.94	1,604.12	1,637.62
	Second	Leaf	82.66	85.32	48.48	50.61	30.64	70.26
		Sheath	103.15	110.55	40.14	33.57	23.60	50.04
		Stem	267.11	264.96	55.86	31.30	60.95	110.83
		Panicle	67.95	184.59	1,092.02	1,763.19	2,255.83	2,305.06
		Total	520.87	645.42	1,236.50	1,878.67	2,371.02	2,536.19

。

由表 1 及表 2 可知，植株在充實期內所進行之氮素與碳素同化代謝，對穀粒之生長與發育有極重大之影響，雖然由營養器官轉移至穗部之蛋白質與碳水化合物非常顯著，但究竟有限。不過，營養器官及穗部之間營養需求之轉變，已足以誘導植株，尤其是葉片開始老化。

圖 3 爲分蘖上部三個葉片水溶性蛋白質之變化情形。自開花以後，劍葉、第二葉與第三葉葉片內所含水溶性蛋白質逐漸降低，但葉片間可溶性蛋白質，含量略有差異。其含量以劍葉爲最高，第二葉次之，第三葉含量最低。品種間則以嘉秈11號較高（圖 3），開花後水溶性蛋白質含量減少之程度也較臺農67號爲緩和。期作對於水溶性蛋白質含量之影響，以臺農67號較爲顯著，其二期作葉片所測得之水溶性蛋白質含量高於一期作，嘉秈11號雖有類似之結果，但僅在劍葉部位達到 5 %顯著水準。

由圖 4 可知，水稻葉片之蛋白質分解酵素活性，在種子充實期內變異極大。不同葉片之酵素活性變化也不一致。第二葉與第三葉在開花時所測得之酵素活性平均較劍葉爲高，但隨生育期之改變而遞減，而劍葉所測得之酵素活性則無此現象。一期作之酵素活性在開花後即迅速下降，又略爲上升，二期作則幾乎維持一定之水平。

葉片內游離胺基酸之變化列於圖 5。在開花時游離胺基酸含量最高，開花後第二至三週時含量最低，隨後其含量又急劇增加。葉片間之差異也十分明顯，劍葉內所含之游離胺基酸較其他葉片爲高，品種間與期作間之差異也極顯著。

穀粒充實期間，葉片內 α- 澱粉分解酵素活性之變化列於圖 6。一期作水稻葉片內該酵素活性於開花後逐漸上升，至充實後期活性下降。二期作該酵素活性於開花後逐漸上升，而維持在一定之水平。比較葉片之間酵素活性之差異，可以發現劍葉之活性較其他葉片爲高，二品種均呈現相同之趨勢。

葉片內總醣含量之變化（圖 7）與游離胺基酸之變化情形頗爲一致。總醣含量之變化除了受生育期之影響外，葉片著生部位同樣有顯著之影響。品種與期作之效應雖然存在，但不如葉片部位之作用明顯。

討　論

二期稻作低產業經證實係肇因於生育期內氣象條件之不適（鄔等，1975），但本試驗二期作之單株分蘖乾量及單穗重皆高於一期作（圖 2），此與陳與蔡（1977）於1972—1973年間於臺中所獲得之

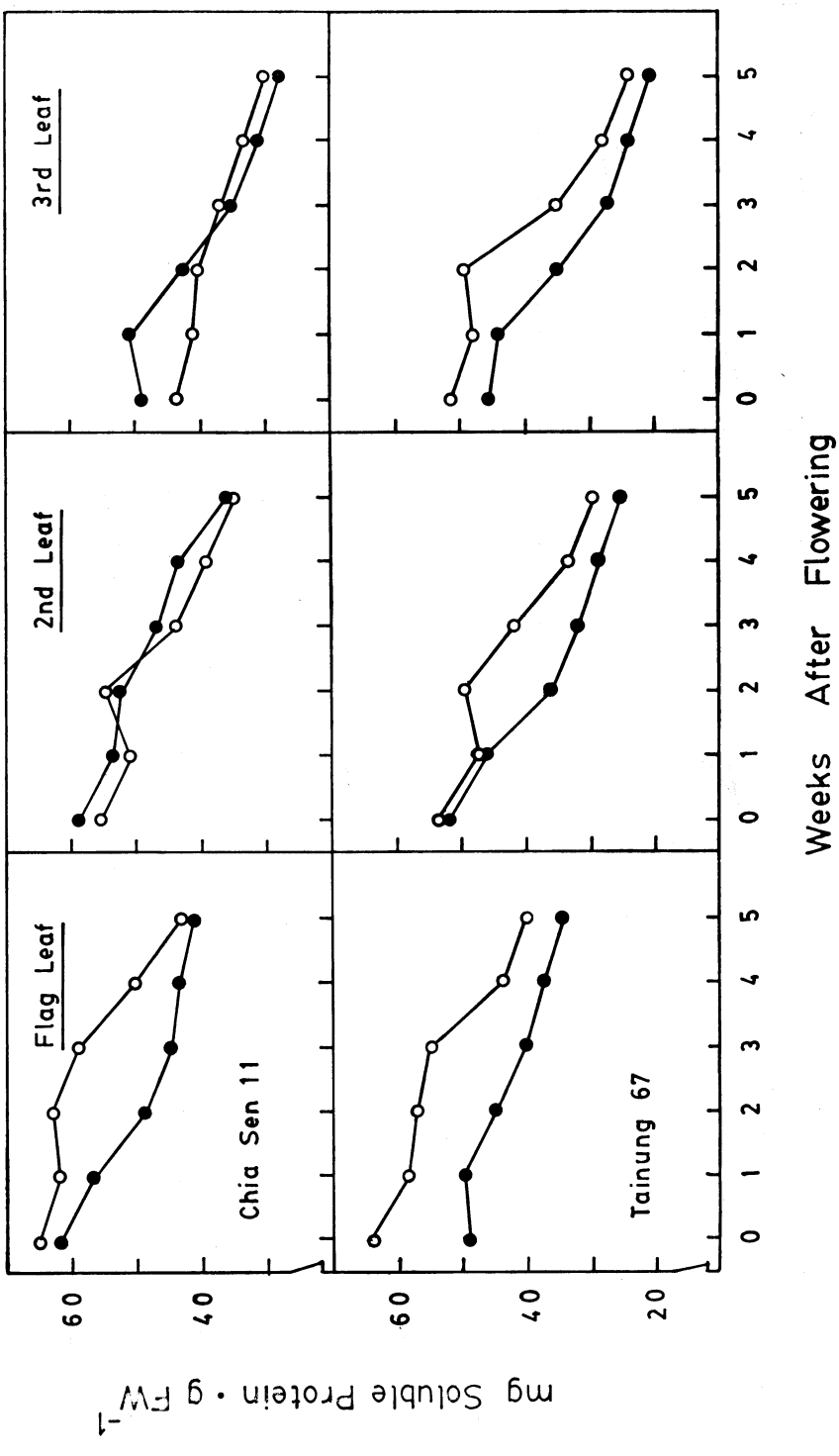


圖 3 水稻穀粒充實期時葉片水溶性蛋白質的變化（●：一期作，○：二期作）

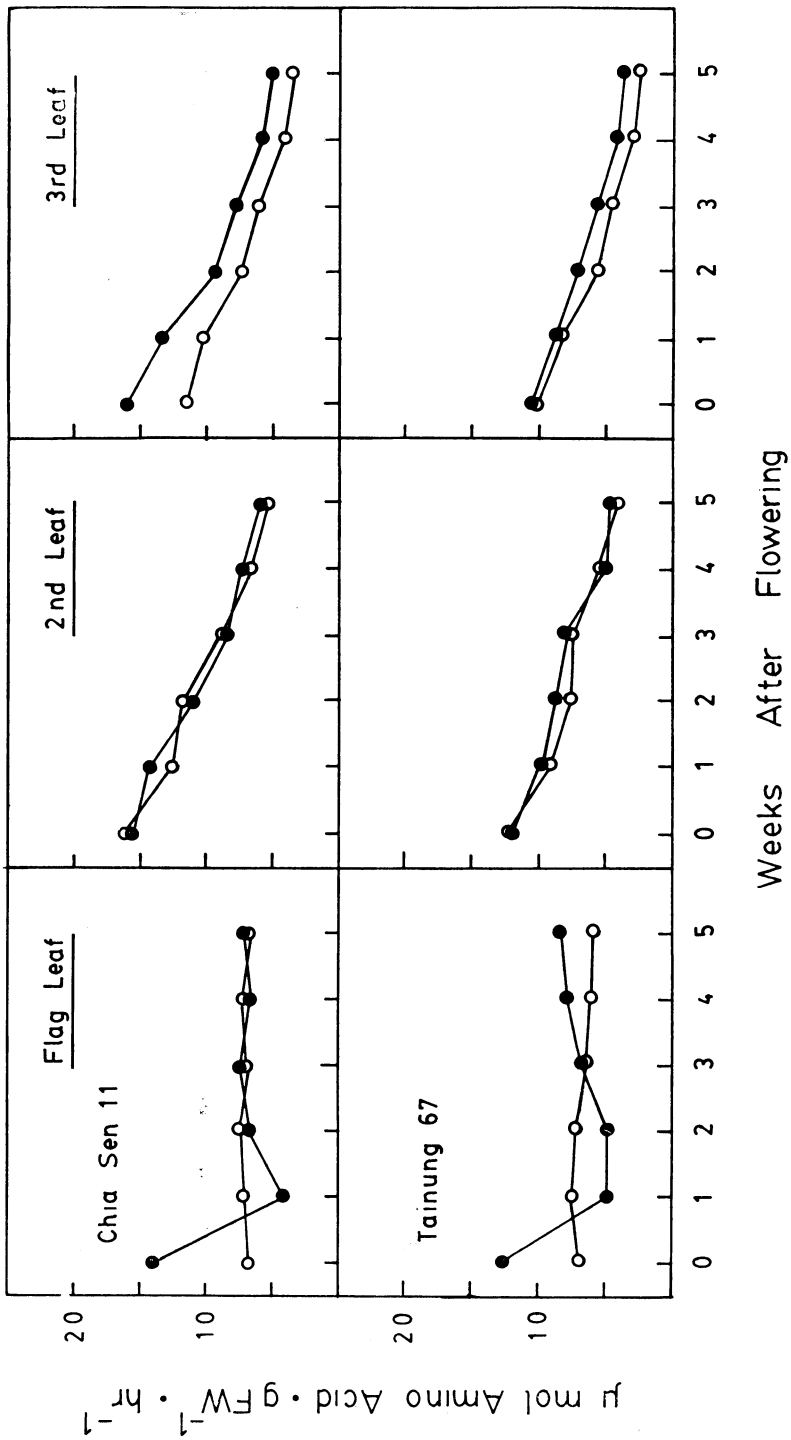


圖 4 水稻穀粒充實期時葉片蛋白質分解酵素活性的變化（●：一期作，○：二期作）

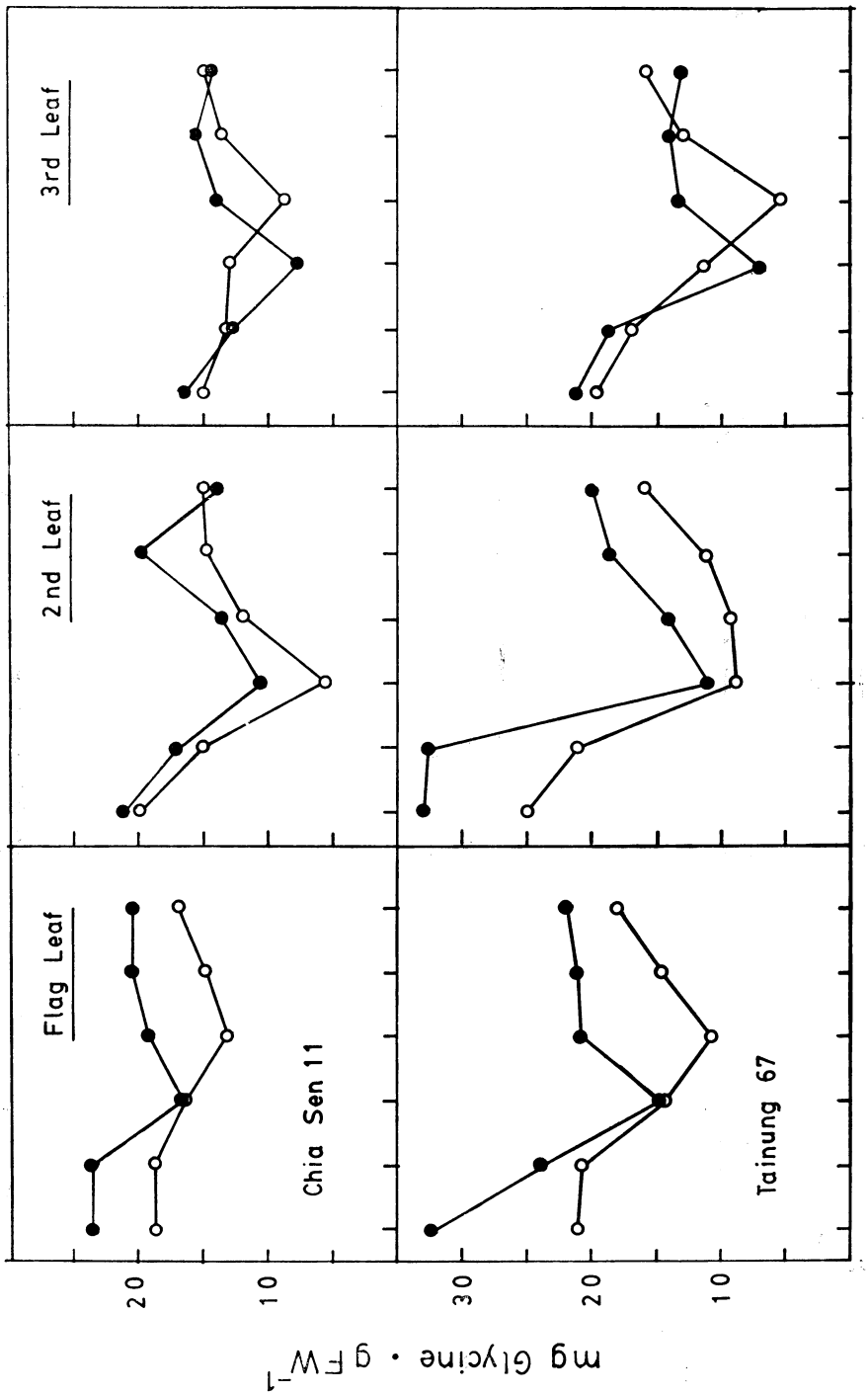


圖 5 水稻穀粒充實期時葉片游離胺基酸的變化（●：一期作，○：二期作）

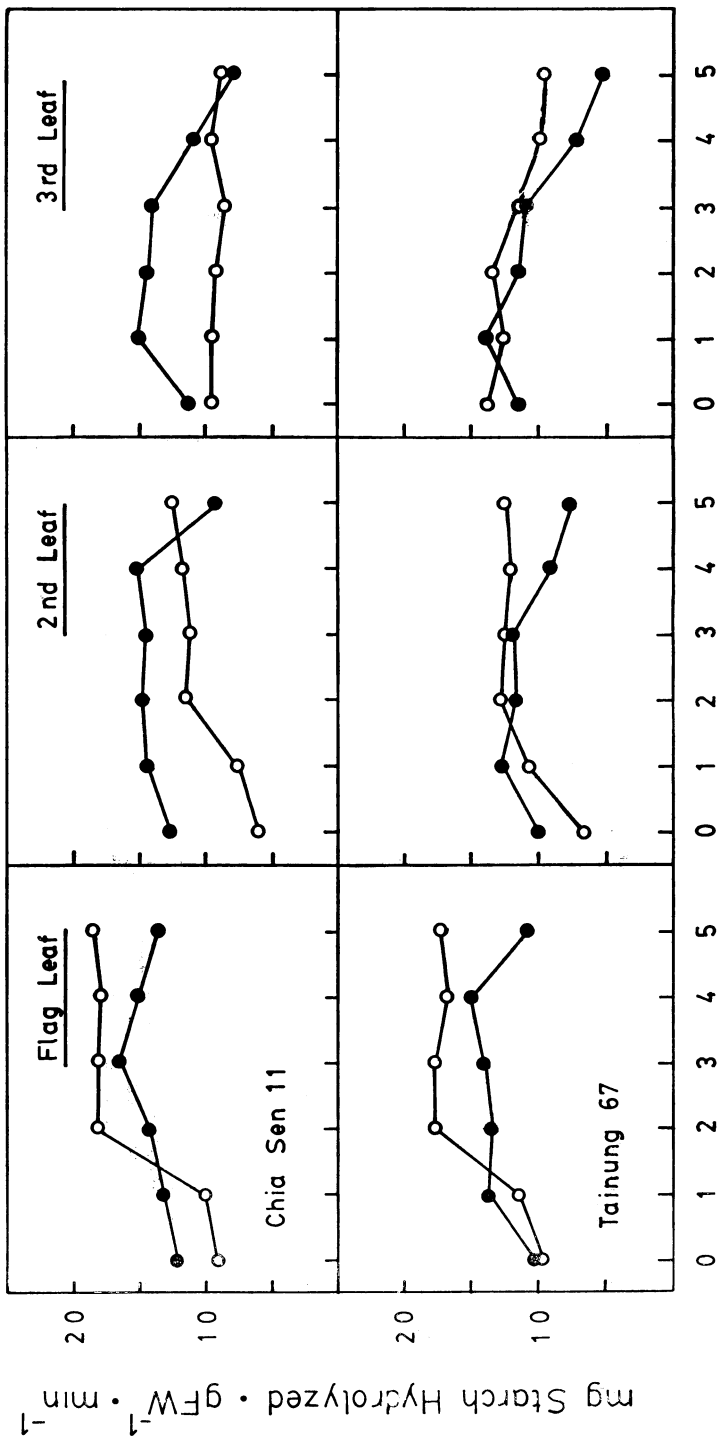


圖 6 水稻穀粒充實期時葉鞘α—澱粉分解酵素活性的變化（●：一期作，○：二期作）

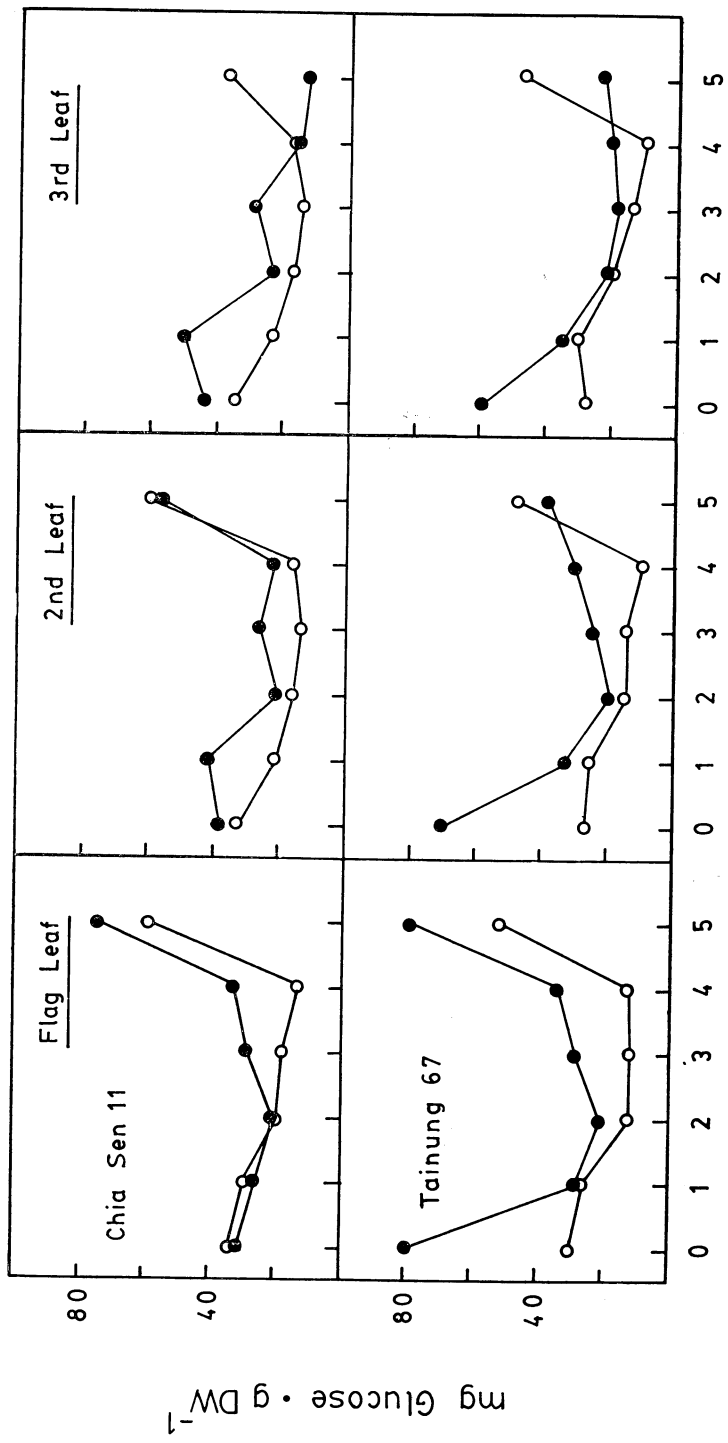


圖 7　水稻穀粒充實期時葉片總糖量的變化（●：一期作，○：二期作）

結果相同，但與其他之研究結果（朱等，1980；謝，1976；Wei *et al.*, 1982）相反。一般而言，粳稻穀粒充實期之最適溫度爲20—22°C（Munakata *et al.*, 1967; Murata, 1964; Yoshida and Hara, 1977），若低於 20°C以下，則會影響到光合產物之轉移，使得穀粒乾物累積減少（Aimi *et al.*, 1959）。溫度高，充實速率雖然較快，但充實期較短（朱等，1980），而且在高溫下呼吸作用旺盛，反而增加乾物質之消耗，致穀粒較小（朱等，1980）。本試驗二期作充實期間之氣溫約在20～25°C 之間，恰合乎其充實最適條件，而一期作之充實期月平均溫爲 27°C，略爲偏高。這種溫度差異可能是造成本試驗一、二期作產量不同之原因之一。

除了溫度之外，日射量同樣也是決定穀粒充實程度之主要氣象條件。本試驗中一期作之日射量係由低漸次升高，二期作則維持直 300 Cal/cm² 以上（圖1）。根據其他學者之研究（邱，1972；松島，1972），水稻抽穗後20天之內爲同化產物累積之重要時期，在此時期內之日射量，一期作平均爲 316 Cal/cm²，二期作平均爲 370 Cal/cm²；一期作穀粒充實期間，陰雨天較多，其中有七日之平均日射量低於 200 Cal cm²，且都集中於開花後14天之內，二期作則僅有一天日射量低於200 Cal/cm². Cock and Yoshida (1972) 指出，穀粒充實需要大量的碳水化合物，而其中約有75%係由抽穗後之光合作用提供。本試驗中一期作穀粒充實期日射量偏低，以致於乾物質產量反不如二期作；Yoshida and Hara (1977) 指出，高日射量與低氣溫對水稻穀粒重量與結實率有利，本試驗亦得相同之結果。因此，若有適當之氣象條件，二期作並非絕對低產。不過，以目前本省各水稻栽培地區而言，二期作期間氣象條件適合之處並不多見，對於改善二期作低產之課題，的確相當困難。

水稻穀粒累積之蛋白質，主要係由營養器官轉移而來（IRRI, 1972），抽穗前蛋白質主要係存在於葉部（表1），開花後葉片之蛋白質含量即逐漸減少；此外，葉片之水溶性蛋白質也有類似之變化（圖3）。不過，葉片內並未發現有游離胺基酸累積之現象，顯示所分解之蛋白質大都轉移至穀粒內貯存，蛋白質之轉移在充實末期（開花後第三與第四週）方才停止，此時才有胺基酸累積於葉片之現象產生（圖5）。

根據 Yoshida and Ahn (1968) 報告，開花時植株營養器官乾物質含量減去收獲時營養器官內乾物質含量，再除以穗部乾物質累積增加之量，可表示乾物質轉移入穗部之百分比；依此計算方式，秈稻一、二期作之轉移百分比分別爲 48.56 %與 68.60%，粳稻則爲 62.09%與 88.82%，粳稻之轉移百分比要高於秈稻。而二期作也較一期作爲高。換言之，穀粒對於營養器官蛋白質之需求，二期作要比一期作高20%以上，不過值得一提的是，二期作由營養器官轉移至穗部之蛋白質雖較一期作爲多，但其存留於葉片內之蛋白質在充實期內仍然高於一期作。由於葉片內各蛋白質之分解與轉移直接關係到參與碳素同化代謝之酵素含量，以及葉片之碳素同化能力，這種葉片蛋白質含量上的差異或許也是導致二期作有較高之乾物質累積的另一原因。

除了由地上部位營養器官轉移之外，自根部吸收或轉移可能是穗部蛋白質的另一主要來源，Yuan and Shien (1980) 指出，在水稻充實期間，其氮素同化代謝仍然繼續進行；本試驗雖然未進行任何與氮素同化代謝有關之酵素活性測定，但由表1可知總蛋白質含量在充實期間均能持續增加，亦可間接佐證蛋 Yuan and Shien (1980)之論點。

水稻非構造性碳水化合物主要貯存於葉鞘和莖桿，隨著穀粒發育而轉移至穗部，直成熟時穗部非構造碳水化合物佔植株總碳水化合物之百分之比，秈稻一、二期作分別爲86.41與88.67%，粳稻一、二期作分別爲87.64%，及90.89%（表2）。充實末期營養器官之非構造性碳水化合物有再累積現象。這種現象可能顯示水稻積儲（sink）受到限制（Wei *et al.*, 1982），小麥亦有類似情形（Jenner and Rathjen, 1972, 1975）。Wei *et al.* (1982) 指出，若能增加積儲容量（包括穀粒大小與稔實小穗之增加）則產量至少可增加20%以上。

根據非構造性碳水化合物之轉移百分比來計算預貯存物質對穀粒產量貢獻之百分比，可以發現秈稻一、二期作分別爲 16.92%與 6.11%，而粳稻一、二期作則分別爲 23.88%及 9.91%，雖然一期作非構造性碳水化合物自營養器官轉移至穀粒要較二期作多。此資料較謝（1976）與Wei *et al.* (1983)

所估計者爲低，但期作間之差則與謝（1976）類似，與 Wei *et al*（1982）及鄔等（1975）不同。Yoshida（1972）認爲水稻在不適環境下，其莖桿貯存物質對產量之貢獻較大，本試驗期間，一期作充實期內氣候惡劣，因此穗部乾物質累積情況較差，而莖桿內之貯存物質對穗部之貢獻較二期作高，足可佐證 Yoshida（1972）之論點。此外，二期作開花初期，植株非構造性碳水化合物含量雖低於一期作，但開花後二週，其含量即高於一期作，此可能係由於氣象條件合適之緣故。陳與蔡（1977）在臺中地區之研究報告亦指出，二期作光合能力高於一期作，與林與蘇（1976）在臺北地區所得資料相反，由此可見氣象因子對水稻之生產，實有決定性之影響。

水稻於開花後，其葉部蛋白質分解酵素活性即開始降低（Biswas and Choudhuri, 1980；IRRI, 1972），本試驗亦得相同的結果（圖4），但大麥（Friedrich and Huffaker, 1980）、小麥（Dalling *et al*., 1976；Witten bach, 1979）與燕麥（Martin and Thiamann, 1972）之葉片老化時，此酵素活性會增加，而水稻葉片於開花後即下降，這種現象可能是水稻的特性。穀粒充實初期，第二、三葉該酵素活性較高，可能係由於穗部發育需要所造成，至充實後期，該酵素活性很低，此時葉部中大多數酵素蛋白已破壞，其活性之降低是可預期的。劍葉中該酵素活性於穀粒充實期內維持一定水平，顯示劍葉之氮代謝尚維持平衡，老化的程度較二、三葉緩和。

本試驗中穀粒充實前期葉片內游離胺基酸於開花後即顯著下降（圖5），開花後二至三週葉片內游離胺基酸最低，此時正值穀粒發育最快的時期（圖2），葉片內的游離胺基酸大部份運移至穀粒中以供給穀粒累積蛋白質所需（朱等，1980）。在充實後期游離胺基酸皆有上升之現象，這種情形可能是由於穗部蛋白質需求已漸減少之緣故（表1）。

葉片行光合作用所生成的同化產物以澱粉累積或以各種糖類型態供代謝及轉移，累積的澱粉必須被分解後才能作進一步轉移，α- 澱粉分解酵素係澱粉分解之主要酵素之一。光合能力強的器官累積的澱粉較多，其 α- 澱粉分解酵素的活性較高（Rogers *et al*., 1977）在穀粒充實時穗部需要大量的碳水化合物，故葉片內該酵素的活性一直維持至充實後期才下降（圖6）。水稻抽穗開花後，劍葉具有最高的同化能力（笹原，1981），其 α- 澱粉分解酵素的活性亦較其它二葉高。葉片內總糖量的變化和游離胺基酸類似（圖7），在開花時葉片含有較多的糖類，開花後糖類含量下降（松島，1966；IRRI, 1971），至充實後期糖類含量又上升，本試驗亦有相同的結果。開花後葉片糖類含量降低係運送至發育中的穀粒，供澱粉的合成累積（Akazawa *et al*., 1964；Sigh and Juliano, 1977），貯存糖類和澱粉的主要器官——葉鞘和莖稈其糖類含量亦有類似的變化。充實後期糖類含量之上升也是由於穀粒澱粉的累積已停止之緣故。

結　　論

二期作前期高溫縮短營養生長期（一、二期作相差約20天），並導致植株中可供利用之非構造性碳水化合物減少。但二期作開花後之高日射量與適溫（20—25°C）促使其同化代謝旺盛，對乾物質之累積極有利。本試驗二期作充實期因逢此種有利之生育環境，故開花時營養器官之非構造性碳水化合物雖較一期作低，但因穀粒充實時，同化代謝旺盛，植株乾物重、非構造性碳水化合物以及穗重均較一期作高，而依賴抽穗前貯存於營養器官內之碳水化合物百分比較低。此外，成熟時殘留於營養器官內之碳水化合物與蛋白質也較多，由此可知氣象因子對稻作生產之重要性。

本試驗結果同時顯示，水稻產量之限制因子爲積儲容積（sink capacity）。由於穀粒發育受限於積儲容積，因此其穗部所累積之蛋白質有一定限量，植株葉片蛋白質分解與轉移所誘導之葉片自毀現象亦較緩和。此現象在劍葉尤其明顯，其葉片水溶性蛋白質雖受到老化之影響而降低，但與其他葉片相較，仍能維持較高之含量。此外，劍葉內蛋白質分解酵素活性維持恆定，α- 澱粉分解酵素活性較高，且其受光位置也最佳，這些資料充分證明，劍葉在種子充實期時，係主要之同化代謝器官。

期作間於穀粒發育時，植株葉片老化之程度並無太大差異，由此可知，控制植株老化程度之主要因子仍然在始源—積儲二者間，亦即養分供需之關係上。以收穫穀粒爲目的之立場而言，若此種養分

轉移所導致之老化現象不可避免，則選擇具有高收穫指數之品種栽培，似乎較能符合經濟效益。

引 用 文 獻

1. 朱鈞、郭華仁、邱淑芬。1980。一、二期水稻發育中穀粒乾物質之蓄積與充實特性。科學發展月刊8（5）：414—427
2. 邱再發。1972。植物營養之研究潮流及今後之研究方向。臺灣農業8（2）：160—182
3. 松島省三。1966。水稻多收原裡の探索。農業と園藝41：2—12
4. 松島省三。1972。稻作の理論と技術。養賢堂，東京。
5. 林安秋、蘇新。1976。二期水稻葉落光合作用之比較。科學發展月刊4（11）：5—20。
6. 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。
7. 笹原健夫。1981。水稻の穗の構造と機能に關する研究。1穗なよづ植物體による^{14}Cの同仕と分配。日作紀50（3）：253—261。
8. 陳清義、蔡承良。1977。臺灣水稻生理特性之一、二研究。中華農學會報新（98）：19—34。
9. 鄔宏潘、廖雲英、錢美華、林燦隆、陳一心、王銀波、蔡國海、吳來貴、張萬來、林富雄、美育郎。1975。第二期稻作低產原因之探討。科學發展月刊3（10）：5—39。
10. 謝昱暲。1976。第一、二期作水稻之生長及同化能力與生產量關係之比較研究。載於「總統蔣公逝世週年紀念論文集」，pp. 463-481。中央研究院，臺北。
11. Aimi, R., H. Sawamura and S. Konno. 1959. Physiological studies on the mechanism of ripening in crop plant: The effect of the temperature upon the behavior of carbohydrates and some related enzymes during the ripening of rice plant. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 27: 405-407.
12. Akazawa T., T. Minamikawa and T. Murata. 1964. Enzymatic mechanism of starch synthesis in ripening rice grain. Plant Physiol. 39: 371-378.
13. Biswas, A. K. and M. A. Choudhuri. 1980. Mechanism of monocarpic senescence in rice. Plant Physiol. 65: 340-345.
14. Ching, T. M. 1977. Correlation of field emergence rate and seed vigor criteria in barley cultivars. Crop Sci. 17: 312-314.
15. Cock, J. and S. Yoshida. 1972. Accumulation of ^{14}C-labelled carbohydrate before flowering and its subsequent redistribution and respiration in the rice plant. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 41, 226-234.
16. Dalling, M. J., G. Boland and J. H. Wilson. 1976. Relation between acid proteinase activity and redistribution of nitrogen during grain development in wheat. Aust. J. Plant Physiol. 3: 721-730.
17. Feller, U. K., T. S. T. Soong and R. H. Hageman. 1977. Protelytic activities and leaf senescence during grain development of field-grown corn (*Zea may* L.). Plant Physiol. 59: 290-294.
18. Friedrich, J. W. and R. C. Huffaker. 1980. Photosynthesis, leaf resistance, and ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase degradation in senescing barley leaves. Plant Physiol. 63: 1103-1107.
19. Howard, T. and J. L. Stoddart. 1980. Leaf senescence. Ann. Rev. Plant Physiol. 31: 83-111.
20. IRRI. 1971. Annual report 1970. Los Banos, Philippines. pp. 22-25.
21. IRRI. 1972. Annual report 1971. Los Banos, Philippines. pp. 12-18.
22. Jenner, C. F. and A. J. Rathjen. 1972. Factors limiting the supply of sucrose to the developing wheat grain. Ann. Bot. 36: 729-741.
23. Jenner, C. F. and A. J. Rathjen. 1975. Factors regulating the accumulation of starch in ripening grain. Aust. J. Plant Physiol. 2: 311-322.
24. Juliano, B. O. 1972. The rice caryopsis and its composition. *In* Rice Chemistry and Technology (D. F. Houston ed.), American Assoc. of Cereal Chemists, Minneapolis.
25. Lowry, O. H., N. J. Rosenbrough, A. L. Farr and R. J. Randall. 1951. Protein measurement

with the folin phenol reagent. J. Biol. Chem. 193 : 265-275.

26. Mitchell, E. D. 1972. Homogeneous alpha-amylase from malted barley. Phytochmistry 11 : 1673-1676.
27. Martin, C. and K. V. Thimann. 1972. The role of protein synthesis in the senescence of leaves. I. The formation of protease. Plant Physiol. 49 : 64-71.
28. Munakata, K. T. Kawasaki and K. Kariya. 1967. Quantitative studies on the effects of the climatic factors on the productivity of rice. Bull. Chugoku Agri. Exp. Sta. A. 14 : 59-29.
29. Murata, Y. 1964. On the influence of solar radiation and air temperature upon the local differences in productivity of paddy rice in Japan. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 33 : 59-63.
30. Rogers, R. A., J. H. Dunn and C. J. Nelson. 1977. Photosynthesis and cold hardening in Zaysia and Bermudagrass. Crop Sci. 17 : 727-732.
31. Sigh, R. and B. O. Juliano. 1977. Free sugar in relation to starch accumulation in developing rice grain. Plant physiol. 59 : 417-421.
32. Wei, M. L., M. C. Shen, C. S. Chen and D. J. Liu. 1982. Physiological stuies of rice tillers. I. Partition of dry matter, nitrogen and total nonstructural carbohydrates durin grain-filling. Proc. Natl. Counc. 6(3) : 190-166.
33. Wittenbach, V. A. 1979. Ribulose bishosphate carboxylase and proteolytic activity in wheat leaves from anthesis through senescence. Plant Physiol. 64 : 884-887.
34. Yemm, E. W. and E. C. Cocking. 1955. The determination of amino acids with ninhydrin. Analyst. 80 : 209-213.
35. Yoshida, S. and S. B. Ahn. 1968. The accumulation process of carbohydrate in rice varieties in relation to their response to nitrogen in the tropics. Soil Sci. and Plant Nutri. 14 : 153-162.
36. Yoshida, S. 1972. Physiological aspects of grain yield. Ann Rev Plant Physiol. 23 : 437-464.
37. Yoshida, S., D, A. Forno, J. H. Cock and K. A. Gonez. 1976. Laboratory manual for physiological studies of rice. IRRI, Philippines.
38. 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 Nutri. 23 : 93-107.
39. Yuan, H. F. and Y. S. Shien. 1980. Seasonal variation of nitrate reductase, glutamate dehydrogenase and the soluble nitrogenous compounds during rice growth. Bot. Bull. Academia Sinica. 21 : 35-52.

The Influence of Cropping Season on Dry Matter Partitioning and Leaf Senescence Patterns of Rice Tillers*

C. L. Chen and J. M. Sung

Research Institute of Food Crops
National Chung-Hsing University
Taichung, Taiwan 400, Republic of China

Summary

The effect of cropping seasons on the dry matter accumulation and the leaf senescence pattern of two field-grown rice (*Oryza sativa* L.) genotypes were investigated throughout the ripening period. The translocation of protein and nonstructural carbohydrate, protease and alpha-amylase activities, free amino acids and soluble sugars were determined in various leaves. The relation between the senescence pattern of leaves tissue and cropping seasons was also evaluated.

The results indicated that the total dry matter productivity in second cropping season was higher than that in first cropping season. This was attributed to the higher solar radiation and moderate air temperature in 1981 growing year. The contribution of pre-anthesis carbohydrate to final yield was 20% and 8% for first and second cropping seasons, respectively. The data also indicated that the nonstructural carbohydrate remaining in vegetative residue of second crop was higher than that of first crop, suggesting that the sink capacity was the major factor limiting rice yield. The partitioning of protein within rice tiller followed a pattern similar to that of the nonstructural carbohydrate. The higher protein content in leave tissue of second rice crops might delay the leaf senescence to some degree and thus, maintain higher assmilatory activities during ripening. Based on the results of this study, it was concluded that the major factor regulating the leaf senescence might be resided in the nutritional compound demand and supply (e. g., protein), between source and sink of rice plant.

*Suported by a grant 1982-4.1-47 (2—11) from Council for Agricultural Planning and Development, Executive Yuan, R. O. C.