

高溫對水稻品質之影響

張芳瑜¹、胡智傑¹、謝嘉如²、吳志文³

摘要

氣候變遷對作物生產的影響已是全球問題。水稻為臺灣主要的糧食作物，因臺灣位處的地理位置及以稈稻為主之特性，在氣候暖化下對水稻生產的衝擊不容小覷。本篇論述主要針對高溫對稻米外觀品質及食味品質影響的相關研究做簡要回顧。高溫逆境使光合作用產生的碳水化合物運送至穎果的能力下降、參與澱粉合成相關酵素表現受抑制、澱粉降解能力提高、碳與氮代謝的轉換、胺醯-tRNA 合成酶與蛋白質二硫鍵異構酶等環節受影響，使白垚質粒產生。此外，本篇也針對高溫下背白粒發生機制的最新研究進行描述。高溫影響支鏈澱粉結構改變、使粒厚變小及根活性下降等因素，進而影響食味品質。未來因應暖化對稻作生產衝擊，需要更多單位共同努力。

關鍵語：水稻、高溫、白垚質、食味品質

前言

臺灣位處的地理環境為稈稻適栽區之最南端，當水稻穀粒充實期的日均溫高於 26°C、日高溫高於 30°C、日低溫高於 22°C，則容易導致白垚質粒產生⁽³⁾，尤其以抽穗後 20 日內對高溫最為敏感⁽¹⁵⁾。過去筆者統計高屏地區 1987 年至 2017 年一期作與二期作水稻穀粒充實期溫度之變化，發現一期作 1 月至 3 月低溫日數有增加趨勢，增加水稻抽穗期延後的機率，如此一來，一期作水稻穀粒充實期遭遇高溫的風險及收穫期遭遇梅雨季的機率均提高；此外，無論一、二期作穀粒充實期間的日均溫、夜均溫皆有逐年上升趨勢，且超過良質米安全溫度臨界值，顯示高屏地區稻作生產環境受高溫逆境挑戰日益嚴峻⁽¹⁾。高溫逆境對水稻穀粒充實期的影響可針對產量、外觀品質及食味品質進行探討。雖說高溫對產量之影響亦頗為重要，研究指出，日低溫每上升 1°C 將使產量下降 10%⁽¹²⁾，惟本篇將先針對高溫對外觀品質及食味品質的層面進行論述。

高溫對水稻外觀品質影響

水稻穀粒中澱粉含量約占 80%，蛋白質含量約 7%-8%。白垚質粒產生主要原因是穀粒充實期間，澱粉粒與蛋白質粒堆疊不整齊，空隙間空氣反射導致白濁的現象。因此白垚質粒的產生初步可從澱粉合成與蛋白質合成進行探討。

¹ 行政院農業委員會高雄區農業改良場助理研究員

² 行政院農業委員會高雄區農業改良場聘用助理

³ 行政院農業委員會高雄區農業改良場研究員兼副場長

高溫影響澱粉合成的因素可歸納下列幾項：(1)高溫下蔗糖轉運蛋白(sucrose transporter)基因表現量下降，導致蔗糖運送進入胚乳細胞能力下降，降低澱粉合成^(19,20)。日本福岡縣水稻耐熱品種「Genkitsukushi」正是因高溫下有較高的蔗糖轉運蛋白表現，可維持澱粉合成的路徑，而有耐高溫的特性⁽¹⁰⁾；(2)高溫下澱粉合成前驅物質－腺苷二磷酸葡萄糖(ADP-glucose)的腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)基因表現量下降^(19,20)；(3)高溫下腺苷二磷酸葡萄糖轉運蛋白(BT1)表現受影響，導致 ADP-glucose 無法順利送入澱粉體(amyloplast)進行澱粉合成⁽²⁰⁾；(4)高溫抑制澱粉合成相關酵素(GBSSI, SSIIa, SSIIIa, BEIIb)表現，其中 BEIIb 影響支鏈澱粉結構，使長臂鏈支鏈澱粉在高溫逆境下增加產生白堊質粒並影響食味⁽²⁰⁾；(5)高溫下胚乳細胞偏好糖解作用(glycolysis)大於醣質新生(gluconeogenesis)⁽¹⁹⁾；(6)抑制呼吸傳遞鏈的細胞色素c氧化酶(cytochrome c oxidase)、細胞色素c還原酶(cytochrome c reductase)及F類三磷酸腺苷合酶(F-type H⁺ transporting ATPase)，導致ATP合成受影響⁽¹⁹⁾。研究顯示，對高溫鈍感的水稻品種「Kimmaze」在抽穗後15天內，高溫下穎果內ATP含量可維持在常溫的表現量⁽¹³⁾，可見維持穎果ATP含量為耐高溫的關鍵之一；(7)高溫下澱粉水解酶(α -amylase)基因表現量提高，使澱粉無法順利累積。利用RNAi抑制澱粉解酶的結果顯示，在高溫下可降低白堊質比例，顯示澱粉水解酶可能廣泛分布於胚乳細胞，影響白堊質產生⁽⁸⁾；(8)高溫使穎果內ABA含量下降⁽⁸⁾。然而在穀類作物胚乳細胞中，ABA扮演的角色為促使澱粉累積的訊號⁽¹⁴⁾。換言之，一旦高溫使穎果內ABA表現下降，澱粉合成將受影響。

高溫對水稻穎果蛋白質合成的影響方面，碳代謝途徑中的丙酮酸(pyruvate)與草醯乙酸(oxaloacetic acid)是碳氮代謝的轉換點，高溫下丙胺酸轉胺酶(alanine aminotransferase)、乙醯乳酸合成酶(acetolactate synthetase)與天門冬胺酸轉胺酶(aspartate aminotransferase)表現提高，使丙酮酸與草醯乙酸轉換為丙胺酸(alanine)、纈氨酸(Valine)、白胺酸(Leucine)與天門冬胺酸(aspartate)，但卻因胺醯-tRNA合成酶(aminoacyl tRNA synthetase)與轉譯作用表現受到抑制，胺基酸無法順利進入蛋白質合成途徑，導致高溫下水稻穎果有胺基酸累積之現象⁽¹⁹⁾。另外，水稻主要兩大儲藏性蛋白依序為酸鹼溶性蛋白(glutelins)及醇溶性蛋白(prolamins)。酸鹼溶性蛋白主要儲存於蛋白質體II(protein body II, PB II)，而醇溶性蛋白主要累積於蛋白質體I。蛋白質二硫鍵異構酶(Protein disulfide isomerase, PDI)主要在幫助雙硫鍵形成⁽¹⁸⁾，PDI功能缺失下會導致白堊質、不規則形狀之澱粉粒及蛋白質體I產生⁽⁹⁾，高溫逆境下也觀察到13-KD prolamin及PDI表現量下降的情況⁽²⁰⁾。

背白粒是高溫逆境下的白堊質粒形態之一，主要為氮素供應不足所導致，透過增施氮肥可以降低背白粒發生，但某些品種在超過 28°C 環境下之效果卻有限，顯示掌握各品種對溫度反應的特性的的重要性⁽¹⁷⁾。過去的研究中大多以整顆穎果進行白堊質研究，甚少針對特定區域的胚乳細胞層級進行探討。近年來，Wada 等人⁽¹⁶⁾觀察高溫下成熟穀粒背白發生區域的胚乳細胞，發現澱粉粒與蛋白質體占胚乳細胞的面積比例減少；而在高溫逆境前施加氮肥的情況下(以下稱高溫加氮)，澱粉粒與蛋白質體所占面積與常溫下類似。透過穿透式電子顯微鏡觀察，高溫下自抽穗後 20 天起，背部胚乳細胞的 protein storage vacuoles(PSV)並不像常溫下胚乳細胞充滿蛋白質體Ⅱ，存在許多空隙。而在高溫加氮情況下，空隙比例接近常溫下狀態。雖然高溫下 PSV 型態在抽穗後 12 天沒有差異，但胚乳細胞內代謝物質從此時便有差異，高溫下胚乳細胞累積半胱氨酸(cysteine)、抗壞血酸(ascorbic acid)及穀胱甘肽(glutathione)，而此時半胱氨酸累積目的應為調節滲透壓；相反地，高溫加氮下，半胱氨酸走向蛋白質合成途徑而非滲透壓調節。高溫加氮維持蛋白質合成，包含澱粉合成酵素及富含雙硫鍵的儲藏蛋白，使澱粉粒與蛋白質體Ⅱ正常合成，提高完整粒比例。PSV 體積在高溫下隨發育階段增大，但蛋白質體Ⅱ的體積卻無增加趨勢，推論高溫下 PSV 的體積增加與 PSV 內的介質增加有關，並指出 PSV 介質主要成分應為水。高溫下水分子進入 PSV 並保留至成熟期，導致高溫下穀粒含水量較常溫下高，而這些未被蛋白質體Ⅱ填滿的空間正是導致成熟期白堊質現象的原因(圖 1)。從 PSV 在高溫下不斷擴大的現象看來，可見液胞膜並無遭高溫破壞，所以水能送入 PSV，因此 Wada 等人⁽¹⁶⁾認為高溫已使細胞內氧化還原平衡狀態失調，抑制脂質過氧化現象，並與早期研究一致認為白堊質的形成，與其說是破壞胚乳發育的行為，不如解釋為一種「熱累積」(heat accumulation)的現象較為妥當。

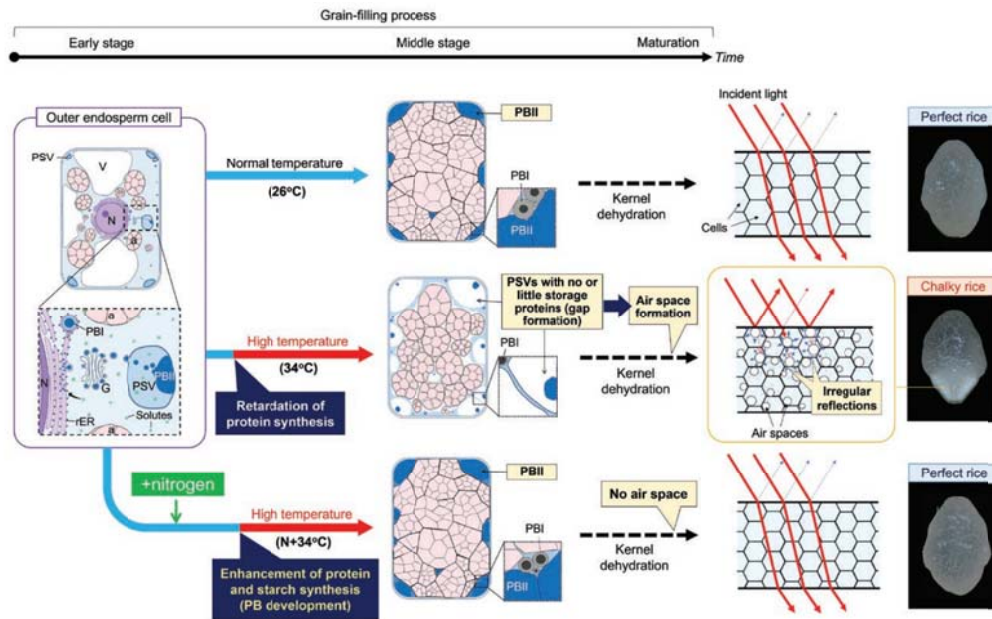


圖 1. 高溫下誘導白垩質粒發生機制及高溫加氮減緩白垩質粒發生機制

(Wada *et al.*, 2018)

高溫對水稻食味品質影響

稻米食味評鑑可歸納為以下幾種方式：(1)官能品評法^(2,5)：臺灣與日本在此法上所評估的項目幾乎雷同，透過專業品評員針對米飯外觀、口味、香味、黏度、硬度及綜合評價等面向與對照品種差異進行評鑑。日本多以越光為對照品種；臺灣則多以臺稉9號為對照品種。(2)米飯物理性評估：透過物理特性測定儀檢測硬度(H值)、黏度(-H值)與附著性(A3值)。通常當 $H/-H$ 或 $H/A3$ 數值越小，則食味越好^(2,5)。(3)直鏈澱粉與蛋白質含量：一般而言，直鏈澱粉與蛋白質含量越低，食味越好，但有些情況下，前述的直鏈澱粉含量與食味關係並不存在^(2,5)。(4)澱粉糊化特性：透過快速黏度分析儀(Rapid visco analyzer)測定最高黏度與最低黏度，此兩者之差值稱為崩解值。一般而言，最高黏度與崩解值越大，食味較佳^(2,5)。(5)游離脂肪酸含量：脂肪分解產生的游離脂肪酸使食味值降低^(2,5)。(6)食味計測量：不同廠牌的儀器參數可能不盡相同，若當未清楚該儀器食味值與官能品評關聯性的情況下，要避免過度依賴儀器的測量值^(2,5)。(7)食味相關的DNA分子標誌：透過Quantitative trait locus (QTL) mapping分析，在水稻12對染色體上找到與米飯食味綜合評價、外觀、口味、黏度與硬度相關的QTL，將這些標誌運用於選拔良好食味的水稻雜交後代^(2,5)。

官能品評的食味值與穀粒充實期間(抽穗後 35 日內)的平均溫度成二次曲線關係，在食味值最高值的溫度稱為「最適成熟溫度」，一般粳稻多落於 24°C-26°C⁽⁵⁾。松江於 2014 年指出，早期研究中認為直鏈澱粉含量降低將有利於食味的提升，然而在後續相關研究裡，發現有時直鏈澱粉與食味呈負相關的關係並不存在，且直鏈澱粉對溫度的變化率因品種而異⁽⁵⁾。因此，高溫逆境下對水稻食味影響，與其從直鏈澱粉含量著手，不如更深入去探討澱粉結構的特性^(2,5)。澱粉的組成除直鏈澱粉外，尚有支鏈澱粉。其中，支鏈澱粉的短臂鏈/長臂鏈比例越高，食味值越好^(2,5)，然而在高溫下卻使此比例下降⁽²⁰⁾，此特性進而影響米飯的物理性質 H/H 數值上升，導致食味降低^(2,5)。反之，成熟期溫度未必對穀粒中氮含量或蛋白質含量造成影響，因氮的吸收從根到穀粒的過程相當複雜，且牽扯到碳素與氮素之間的平衡⁽⁴⁾。另一方面，高夜溫的環境導致糙米粒厚及粒寬變小⁽¹¹⁾，表面看似僅影響產量，實際上與食味亦有關聯。隨著糙米的厚度下降，尤其當粒厚小於 1.9 mm 的情況下，不僅使糙米內的蛋白質含量提高、直鏈澱粉含量下降，且澱粉糊化的最高黏度下降，及米飯的物理性質 H/H 數值上升，導致食味下降⁽⁵⁾。另外，透過田間灌溉方式調整，在抽穗後 25 日內採取飽水管理(土壤 pF 值小於 1)的田區相較時常澆水(澆水深度約 5 公分)與間斷灌溉管理(每隔 3 至 4 天澆水一次，土壤 pF 值約 1.3 至 1.8)的田區，採取飽水管理田區的地溫較其他兩區低，且其生產的糙米粒厚最大、蛋白質含量最低、米飯物理性質 H/H 數值最低、米飯黏彈度最佳⁽⁶⁾，由此可見氣候暖化下，地溫升高對根活性及米質的影響亦不容小覷。

結論

森田曾提出以下幾點因應高溫逆境⁽⁷⁾:(1)選擇耐熱品種、(2)調整栽培期、(3)肥培管理、(4)田間水分管理、(5)氣象對應型栽培法，其中品種改良為因應高溫逆境最根本的解決之道。日本已陸續研發出耐高溫品種，在臺灣，過去曾觀察到本場研發之水稻「高雄 145 號」在高溫年的外觀品質表現上白垚質發生比例相對較低⁽¹⁾。雖然在高溫研究的起步較日本晚，但臺灣目前也陸續有相關農業試驗單位參與水稻高溫逆境研究，其中亦有透過國際合作計畫進行，期待未來研究成果能提出解決的因應對策，降低氣候暖化對稻作生產的衝擊。

參考文獻

1. 張芳瑜、胡智傑. 2018. 氣候變遷下水稻高雄 145 號之栽培調整. 高雄區農業專訊 105: 08-09

2. 崔晶、松江勇次、楠谷彰人. 2019. 優質食味米生產理論與技術. 中國農業出版社
3. 盧虎生、劉韻華、中央氣象局第三組農業氣象科. 2006. 台灣優質水稻栽培環境挑戰與因應措施. 作物、環境與生物資訊.3: 297-306
4. 近藤始彦. 2018. 米の食味、外觀品質と養分、氣象環境. 米の外觀品質、食味. 養賢堂. 東京. 271-283
5. 松江勇次. 2012. 作物生産からみた米の食味学. 養賢堂. 東京
6. 松江勇次. 2018. 高温登熟条件下における増収、品質向上対策—登熟期間中の水管理と玄米仕上がり水分および玄米形状の視点から. 米の外觀品質、食味. 養賢堂. 東京. 283-292
7. 森田敏. 2018. 高温登熟障害の回避に向けた研究. 米の外觀品質、食味. 養賢堂. 東京. 283-292.
8. Hakata, M., M. Kuroda, T. Miyashita, T. Yamaguchi, M. Kojima, H. Sakakibara, T. Mitsui, and H. Yamakawa. 2012. Suppression of α -amylase genes improves quality of rice grain ripened under high temperature. *Plant Biotechnol. J.* 10: 1110-1117.
9. Kim, Y. J., S. Y. Yeu, B. S. Park, H.-J. Koh, J. T. Song, and H. S. Seo. 2012. Protein disulfide Isomerase-Like Protein 1-1 controls endosperm development through regulation of the amount and composition of seed proteins in rice. *PLOS ONE* 7: e44493.
10. Miyazaki, M., M. Araki, K. Okamura, Y. Ishibashi, T. Yuasa, and M. Iwaya-Inoue. 2013. Assimilate translocation and expression of sucrose transporter, OsSUT1, contribute to high-performance ripening under heat stress in the heat-tolerant rice cultivar Genkitsukushi. *J. Plant Physiol.* 170: 1579-1584.
11. Morita, S., J.-I. Yonemaru, and J.-I. Takanashi. 2005. Grain growth and endosperm cell size under high night temperatures in rice (*Oryza sativa* L.). *Ann. Bot.* 95: 695-701.
12. Peng, S., J. Huang, J. E. Sheehy, R. C. Laza, R. M. Visperas, X. Zhong, G. S. Centeno, G. S. Khush, and K. G. Cassman. 2004. Rice yields decline with higher night temperature from global warming. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 9971-9975.
13. She, K.-C., H. Kusano, M. Yaeshima, T. Sasaki, H. Satoh, and H. Shimada. 2010. Reduced rice grain production under high-temperature stress closely

- correlates with ATP shortage during seed development. *Plant Biotechnol.* 27: 67-73.
14. Sreenivasulu, N., V. Radchuk, M. Strickert, O. Miersch, W. Weschke and U. Wobus. 2006. Gene expression patterns reveal tissue-specific signaling networks controlling programmed cell death and ABA- regulated maturation in developing barley seeds. *Plant J.* 47: 310-327.
 15. Tashiro, T. and I. Wardlaw. 1991. The effect of high temperature on the accumulation of dry matter, carbon and nitrogen in the kernel of rice. *Funct. Plant Biol.* 18: 259-265
 16. Wada, H., Y. Hatakeyama, Y. Onda, H. Nonami, T. Nakashima, R. Erra-Balsells, S. Morita, K. Hiraoka, F. Tanaka, and H. Nakano. 2018. Multiple strategies for heat adaptation to prevent chalkiness in the rice endosperm. *J. Exp. Bot.* 70: 1299-1311.
 17. Wakamatsu, K.-i., O. Sasaki, I. Uezono, and A. Tanaka. 2008. Effect of the amount of nitrogen application on occurrence of white-back kernels during ripening of rice under high-temperature conditions. *Japanese J. Crop Sci.* 77: 424-433.
 18. Wilkinson, B. and H.F. Gilbert. 2004. Protein disulfide isomerase. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Proteins and Proteomics* 1699: 35-44.
 19. Yamakawa, H. and M. Hakata. 2010. Atlas of rice grain filling-related metabolism under high temperature: Joint analysis of metabolome and transcriptome demonstrated inhibition of starch accumulation and induction of amino acid accumulation. *Plant Cell Physiol.* 51: 795-809.
 20. Yamakawa, H., T. Hirose, M. Kuroda, and T. Yamaguchi. 2007. Comprehensive expression profiling of rice grain filling-related genes under high temperature using DNA microarray. *Plant Physiol.* 144: 258-277.