

生存之稻

文/圖 張芳瑜

前言

多年前一部熱門日劇名稱為「逃避雖然可恥但有用」（臺灣翻譯成「月薪嬌妻」），但作物與人不同。在氣候變遷下，極端氣候機率提升，作物在遭遇不良環境時無法像動物可藉由逃避來閃躲逆境，且對抗逆境能力依品種及逆境強度而異。水稻在高溫環境常見的現象為粒重下降及白垩質粒增加，尤其高夜溫的環境對粒重影響較高日溫嚴重。表面上，粒重下降看似是束手無策，但背後可能隱藏生存意志。本篇將介紹水稻在高溫下的生存策略之一—滲透壓調節機制。

滲透壓調節機制

滲透壓調節機制常見在缺水逆境下，細胞為了避免細胞內水分向外流失影響生理功能，藉由累積相容性溶質使細胞內滲透勢能下降，維持細胞膨壓，造成細胞內的水勢比外界低，促使外界水分流向細胞內（圖1）。簡單而言，滲透壓調節機制是種生存策略。一般而言，相容性溶質為低分子量有機物質，其中脯胺酸為最常見的滲透壓調節物質，反而大分子聚合物的貢獻度不大。但也因啟動滲透壓調節機制，會使這些累積的物質原本該進行的代謝途徑轉化速率變慢或暫緩，影響整體的生長發育。



圖1. 滲透壓調節機制

植物細胞擴張與誘導生長水勢

構成水稻穀粒粒重的主要因素有3項：(1)細胞數、(2)細胞擴張及(3)穀粒充實（圖2）。細胞數與細胞擴張決定穀粒容積大小，穀粒充實則影響密度。近年國際上水稻高夜溫相關研究指出，細胞擴張是影響粒重的關鍵，換言之是生長空間受到侷限。

植物細胞擴張的第一步是需要吸收水分，而吸收水分的驅動力則是藉由細胞內外的水勢差異。近年的水稻研究中，高夜溫環境下，空氣的水勢下降，導致穗的水勢下降。胚乳細胞為了避免水分流失而啟動滲透壓調節機制，使細胞內累積許多參與細胞壁與澱粉合成的前驅物，以致影響細胞壁及澱粉的合成。即使滲透壓調節機制已啟動，但因試驗材料為非耐熱品種，高夜溫下的誘導生長水勢 (Growth-induced water potential, $\Delta \Psi_c$) 仍是低於對照組。所謂的誘導生長水勢

是指供水處部位與生長處部位之間的水勢差異，以水稻穀粒充實為例，供水部位是穗的木質部，而生長部位為穀粒，兩者之間的水勢差異則稱為誘導生長水勢（圖3）。最終因胚乳細胞生長速度變緩，使得胚乳細胞變小，穀粒粒徑變小，穀粒粒重下降。可見粒重下降，是胚乳細胞在水分流失與細胞壁及澱粉合成兩者間，以犧牲後者來維持細胞基本的生存條件，目的在適應高夜溫環境。

缺水逆境下的因應之道

如何使水稻植株或胚乳細胞在高溫環境下可獲取較多水分，學術研究上可探討影響滲透壓調節的因素。首先，滲透壓調節最重要的環節在於細胞膜的完整性。正因細胞膜對物質的進出具有選擇性，物質無法自由進出細胞膜，得以留在細胞內，才能驅使細胞內滲透勢能下降，產生水進入細胞的驅動力—細胞內外水勢差。換言之，若外界逆境強度大到破壞細胞膜結構，水稻穀粒就無法啟動任何因應對策。其次，穀粒內的碳水化合物需仰賴外界供給，如何確保劍葉的光合作用產物順利運送到穀粒也是提升滲透壓調節的環節之一。

實務操作上，可利用栽培方式維持高溫下根的活性來增加吸水能力。在日本，水稻穀粒充實期間也有透過飽水管理（圖4）來維持根的活性。日本的研究指出，相較於長期湛水及間接灌水，保水管理的地溫最低，可降低高溫對根的活性的抑制，且保水管理下糙米粒厚最厚、整粒率最高及食味品質最佳。從糙米粒重及粒厚結果來推測，保水管理應該可避免高溫下胚乳細胞擴張受到阻礙。

結語

除了人為刻意調整栽培期或具早開花特性避免高溫不稔，作物面對非生物逆境時無法主動躲避，在正面迎戰的狀態下，抗性取決於品種本身採取的生存策略、韌性強度、逆境強度及時間長度。然而無論結果是抗性或是非抗性，其背後都藏著與生存奮鬥的過程。研究者與栽培者唯有掌握品種特性及栽培環境趨勢，搭配合適的栽培管理模式，才能應對氣候變遷對水稻生產的衝擊。

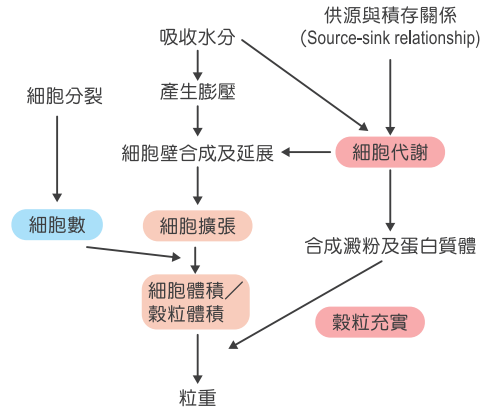


圖2. 影響穀粒重量因素

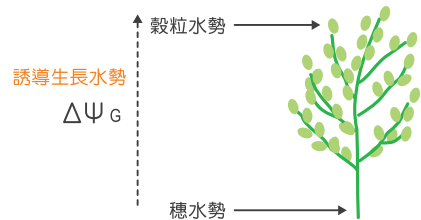


圖3. 誘導生長水勢(以水稻穀粒充實為例)。

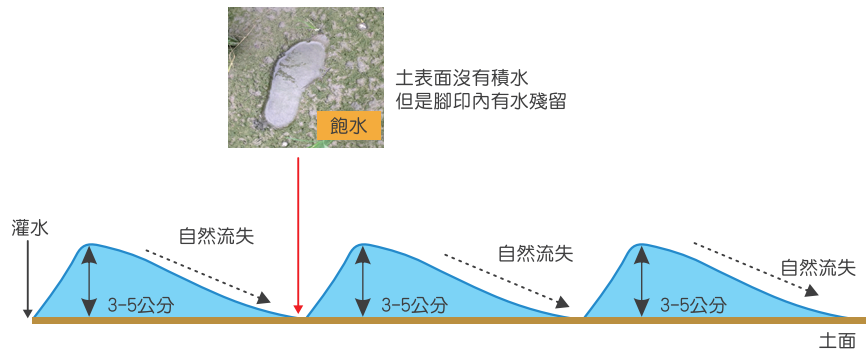


圖4. 飽水管理示意圖