

氣候變遷下水稻氣象資源利用效率之研究¹

姚銘輝^{2,3} 陳守泓² 漆匡時²

摘 要

姚銘輝、陳守泓、漆匡時。2007。氣候變遷下水稻氣象資源利用效率之研究。台灣農業研究 56:31-44。

由於人類活動的結果，大氣二氧化碳濃度快速增加，已嚴重影響全球氣候系統。根據 IPCC 的報告，在 2100 年全球平均溫度將上升 1.4-5.8°C，同時並伴隨極端天氣事件發生頻率的增加。從農業氣象的觀點，作物對氣象資源的利用效率是評估氣候變遷下農業生產的重要指標。本研究利用光合作用儀器量測水稻之輻射利用效率及水分利用效率，以評估在高溫、乾旱及提高二氧化碳環境下，氣候因素、品種差異及葉片生理反應之間的交感。由試驗結果顯示，高溫造成輻射及水分利用效率下降，然而，提高二氧化碳則可大幅增加葉片光合作用效率，使輻射利用效率依品種特性提高約 10-70%之間。乾旱則因葉片缺水使氣孔關閉，而導致輻射利用效率下降，但因減少水分蒸散而使水分利用效率提高。至於同時處理三種氣候因素，則輻射利用效率下降約 30-40%，水分利用效率可達 29%。

關鍵詞：氣候變遷、輻射利用效率、水分利用效率、水稻。

前 言

人類大量使用石化原料，造成大氣二氧化碳濃度在過去二百年間增加 37%，而達到目前的 370 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ (Keeling & Whorf 2000)。二氧化碳因吸收來自地面的長波輻射而使全球暖化，同時也劇烈改變現今氣候型態 (Hitz & Smith 2004)。對於未來氣候的評估，雖然氣候本身具有很高的變異性，在預測上存在著不確定性，但由目前的研究顯示，基本上，科學界對於未來二氧化碳濃度持續增加及溫度升高具有共識，差別僅在上升速率估算的差異，而這也受全球各國對於京都議定書溫室氣體減量策略執行程度的影響。依據預測在 21 世紀結束前，全球平均溫度將昇溫達 1.4 - 5.8°C (IPCC 2001)。同時溫度升高則加速水文循環 (hydrological cycle)，依據模式評估降雨型態將朝向極端化，而雨量分布不平均也將使乾旱發生機率大增 (Arnell 1999)。

農業生產過程受氣候影響極大，面對未來氣候改變應如何評估及因應，是對於農業永續經營重要的一環。農業上所謂 "效率" 是指產出和投入的比值 (Spedding *et al.* 1981)。農作物產出部分，一般以光合作用速率、乾物重累積量或穀粒產量為衡量基準；但投入部分則較為複雜，除植體本身遺傳特性或生理反應外，包括不同資源的投入，如施肥、病蟲害管理及氣象環境等。而不同資源在複雜的農業生態體系內的利用效率是可作為環境改善或損失評估的指標 (Sinclair & Muchow 1999)。

-
1. 行政院農業委員會農業試驗所研究報告第 2278 號。接受日期：96 年 02 月 26 日。
 2. 本所農工組副研究員、聘用人員、助理研究員。台灣 台中縣 霧峰鄉。
 3. 通訊作者，電子郵件：mhyao@wufeng.tari.gov.tw；傳真機：(04)23338162。

針對未來氣候對於農作物氣象資源利用效率之探討已普遍受到重視，包括對輻射利用效率 (Manderscheid *et al.* 2003) 及水分利用效率 (Polly 2002)。Monteith (1977) 首先建立生質量累積和截取輻射量間之實測及理論基礎，並將兩者的比值稱為輻射利用效率 (radiation-use efficiency; RUE)，並認為大多數作物在良好環境生長之輻射利用效率是固定值。但由於農業生長環境是複雜且多變，後來資料證實輻射利用效率並非定值，受品種效應和不同肥料環境影響 (Cheng *et al.* 2000)。Yao *et al.* (2005) 以不同量測尺度也證明水稻之輻射利用效率是隨環境變化而成動態改變之數值。另有關於作物水分利用效率 (water use efficiency; WUE) 可依據量測尺度而有不同定義，在本研究中葉片之水分利用效率定義為光合作用和蒸散量 (A/E) 的比值。Yao *et al.* (2006) 研究指出水稻實際用水量和乾物重的比值，與葉片水分利用效率具有高相關性，說明在面對大量試驗材料或處理時，葉片水分利用效率數值可以代表水稻植株之用水效率。

水稻是我國主要農作物，過去針對該作物之氣象資源利用有初步探討 (Yao *et al.* 2005; Yao *et al.* 2006)，但缺少對氣候變遷影響，以及品種對不同氣象資源利用效率間交感之探討。本文即針對未來可能面臨之氣候條件 (高溫、高二氧化碳及缺水) 對水稻氣象資源利用效率之影響作探討。

材料與方法

水稻供試品種包括我國目前栽培種，如梗稻之台梗 8 號、台梗 9 號、台農 67 號及台農 71 號；秈稻如台中秈 10 號、台中秈 17 號及台中再來 1 號；陸稻如東陸 3 號；國外品種如 IR8、IR36、IR72、Milyang 23、CICA 8 及 Lemont 等 14 個品種。將水稻種原種子經浸水消毒後，播種於含田間土壤之塑膠盆，待至三葉齡移至 1 / 2500 ha 盆鉢 (表面積 0.06 m²，高度 28 cm)，每一品種種植五盆，每盆種植一株，填土深度 22 cm，再加水 3 cm，每日檢查水深度並加水至固定高度。試驗進行期間為 2005 年 4 月至 10 月間。試驗材料測定時期為最高分蘗期至抽穗期之前，為控制不同品種測定時期一致，依據預備試驗所觀察品種特性，逐批播種以能使於相同時間進行相關試驗。

水稻輻射利用效率是以葉片光合作用速率除以即時輻射量 ($\mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol PPF}$)；水分利用效率則是光合作用速率除以蒸散作用速率 ($\mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol H}_2\text{O}$)。其中光合作用速率及蒸散速率量測是由光合作用分析儀 (Model 6400 Licor, Inc., USA) 所量測，同時量測水稻葉片氣孔導度及氣孔內腔二氧化碳濃度 (Ci) 之數值。輻射量量測為光子流計 (quantum sensors) (Model Li-190SA, Licor, Inc., USA)，測定波長範圍 400-700 nm，感測器在使用前以光學輻射校正器 (optical radiation calibrator) (Model 1800-02, Licor, Inc., USA) 校正參數。所有資料儲存於資料收集器 (CR10x data logger, Campbell Scientific Inc., USA)。實驗每一數值為 5 次量測之平均，量測時之光度範圍控制在 800-1200 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ 之間。

水稻乾旱處理是以葉片之相對水分含量 (relative water content; RWC) 表示，該比值以 (葉鮮重-葉乾重) / (葉膨重-葉乾重) 作計算，其中葉膨重是指將葉片浸泡於蒸餾水中 3 hr，至葉片細胞完全吸水飽和時之重量。本文所述之乾旱處理是指葉片有捲曲現象，但澆水後葉片會恢復膨壓，即 RWC= 0.7- 0.8 時之水稻植株。

本研究各項模擬氣候是在具有氣候控制系統之密閉玻璃溫室進行，溫室之體積為 18 立方公尺 (3×2×3 m³)，可控制溫室內溫度及二氧化碳濃度；其中二氧化碳監測是由近紅外光分析儀 (Model WMA-4, PP System, Inc., U.K.) 量測，相對濕度和氣溫由溫度及濕度探針 (HMP35C, Vaisala Inc., USA)。溫室內光源為透過透明玻璃之太陽光。

結 果

高溫效應對水稻之影響

由表 1 比較 14 種水稻品種在 25°C 及 35°C 之輻射利用效率可發現，高溫將使輻射利用效率明顯下降，但水稻品種間對於高溫反應並不盡相同，其中以 CICA 8 較特殊，在高溫下仍能維持高輻射利用效率，稈稻之台梗 8 號也較高，但秈稻之台中在來 1 號則明顯較其他品種低。另高溫也使葉片水分利用效率降低，但下降幅度不若輻射利用效率明顯。

CO₂ 效應對水稻之影響

大氣二氧化碳濃度提高使進入氣孔內腔之氣體通量增加，有助提供葉片固碳作用之來源。由本研究結果可知，提供高二氧化碳環境可使水稻輻射利用效率明顯提高，其中以 CICA 8 增加 70% 最高，台梗 8 號最低，其餘品種介於中間（表 2）。另外高 CO₂ 濃度將使水分利用效率大幅增加，同時以不同水稻品種相比較，輻射利用效率和水分利用效率具有一致性，即輻射利用效率高則水分利用效率亦高。

表 1. 比較 14 種水稻品種在不同溫度處理下輻射利用效率及水分利用效率之差異

Table 1. Comparison of the radiation use efficiency (RUE) and water use efficiency (WUE) among 14 rice cultivars under different temperature treatments

Rice cultivar	RUE			WUE		
	35°C	25°C	35°C/25°C (%)	35°C	25°C	35°C/25°C (%)
IR8	10.16 ± 0.38 ^z	15.45±0.30	65.76	2.41±0.12	4.12±0.32	58.50
IR36	8.07 ± 0.40	16.04±0.35	50.31	3.30±0.32	4.13±0.19	79.90
IR72	8.42 ± 0.30	15.93±0.34	52.86	3.31±0.20	4.85±0.09	68.25
Taichung sen No.1	7.98 ± 0.46	17.65±0.25	45.21	2.39±0.25	4.38±0.31	54.56
Taichung sen No.10	9.51 ± 0.35	16.01±0.23	59.40	2.54±0.16	3.96±0.46	64.14
Taichung sen No.17	9.07 ± 0.41	16.35±0.23	55.47	2.80±0.31	4.43±0.47	63.21
Tung Lu No.3	9.87 ± 0.35	17.35±0.38	56.89	3.18±0.44	4.23±0.41	75.18
Taikeng No.8	11.99 ± 0.22	15.91±0.19	75.36	2.57±0.34	3.45±0.45	74.49
Taikeng No.9	10.11 ± 0.23	16.52±0.16	61.20	2.40±0.41	4.05±0.32	59.26
Tainung No.67	8.92 ± 0.36	15.10±0.12	59.07	2.54±0.10	3.90±0.29	65.13
Tainung No.71	8.31 ± 0.12	12.40±0.22	67.02	2.78±0.31	3.58±0.38	77.65
CICA8	13.60 ± 0.35	15.02±0.34	90.55	3.18±0.35	3.79±0.40	83.91
LEMONT	10.16 ± 0.40	17.92±0.35	56.70	2.98±0.43	4.17±0.31	71.46
Milyang 23	8.93 ± 0.27	13.88±0.32	64.34	2.43±0.18	3.75±0.39	64.80

^z Each value represents the mean±S.E.

表 2. 比較 14 種水稻品種在不同二氧化碳濃度處理下輻射利用效率及水分利用效率之差異

Table 2. Comparison of the radiation use efficiency (RUE) and water use efficiency (WUE) among 14 rice cultivars under different CO₂ concentration treatments

Rice cultivar	RUE			WUE		
	1000 ppm	400 ppm	1000 ppm/ 400 ppm (%)	1000 ppm	400 ppm	1000 ppm/ 400 ppm (%)
IR8	20.12±1.05	14.41±0.30	139.62	5.43±1.52	2.90±0.69	187.24
IR36	17.78±0.62	15.15±0.35	117.36	4.85±1.07	2.86±0.29	169.58
IR72	23.04±0.64	14.73±0.34	156.42	5.39±1.16	2.95±0.43	182.71
Taichung sen No.1	18.74±0.75	16.23±0.25	115.47	3.99±1.73	2.48±0.26	160.89
Taichung sen No.10	22.65±1.00	15.61±0.23	145.10	4.86±1.44	3.52±0.85	138.07
Taichung sen No.17	20.00±0.86	16.25±0.23	123.08	4.85±0.98	2.99±0.95	162.21
Tung Lu No.3	19.50±0.48	16.03±0.38	121.65	5.16±1.46	3.01±0.40	171.43
Taikeng No.8	17.46±0.82	15.72±0.19	111.07	6.00±1.72	3.88±0.32	154.64
Taikeng No.9	20.02±0.57	16.49±0.16	121.41	4.60±1.56	3.16±0.29	145.57
Tainung No.67	21.16±0.60	16.18±0.12	130.78	5.48±1.45	3.43±0.44	159.77
Tainung No.71	17.74±0.84	14.44±0.22	122.85	4.72±1.13	2.98±0.60	158.39
CICA8	26.85±1.08	15.78±0.34	170.15	5.85±1.36	3.33±0.33	175.68
LEMONT	23.61±0.90	16.92±0.35	139.54	5.48±1.35	3.86±0.33	141.97
Milyang 23	19.65±1.10	13.63±0.32	144.17	4.51±1.00	2.76±0.68	163.41

缺水效應對水稻之影響

水分提供對水稻極為重要，缺水將使光合作用速率下降，進而使輻射利用效率降低（表 3）。乾旱處理相較於高溫及高 CO₂ 環境有較明顯之品種差異，陸稻（東陸 3 號）雖然在正常環境光合作用不高，但乾旱環境仍能維持高輻射利用效率；稈稻系列品種則明顯偏低，尤其是台稈 8 號下降最為明顯；至於秈稻和 IR 系列品種則介於中間。

氣候變遷效應對水稻之影響

未來氣候變遷對農業生產而言，可能面臨之氣候條件包括高溫、高二氧化碳及缺水。而有關三種氣候變數之交感是以台農 67 號及台中秈 10 號為材料作探討，在溫度及 CO₂ 濃度組合中（圖 1），水稻在高 CO₂（1000 ppm）環境輻射利用效率較高，而對於溫度需求在 32°C 有一高點，但 400 ppm 處理之輻射利用效率則是在 28°C 時較高，顯然在不同 CO₂ 濃度下光合作用進行所需溫度並不相同，但超過此溫度則急遽下降，顯示高溫逆境已產生。水分利用效率和輻射利用效率一致，由於高溫及高 CO₂ 皆會刺激氣孔關閉，關閉之氣孔將使 CO₂ 及水汽在氣孔內腔的通透同時受阻，但因外界高 CO₂ 環境使進入氣孔之通量增加，使大量 CO₂ 與 Rubisco 結合而加速固碳作用進行。不同 CO₂ 濃度在溫度間的差異，在 30°C 與 25°C 以下 CO₂ 處理濃度和輻射利用效率及水分利用效率成近似直線關係（圖 2），但在 25°C 時 CO₂ 處理之高點在 800 ppm，CO₂ 濃度過高反而使輻射利用效率

表 3. 比較 14 種水稻品種在乾旱處理下輻射利用效率及水分利用效率之差異

Table 3. Comparison of the radiation use efficiency (RUE) and water use efficiency (WUE) among 14 rice cultivars under drought treatments

Rice cultivar	RUE			WUE		
	Drought	Control	% of control	Drought	Control	% of control
IR8	6.66±1.10	13.52±0.33	49.26	6.29±1.18	4.26±0.65	147.65
IR36	7.93±0.64	14.07±0.53	56.36	5.12±0.93	4.58±0.25	111.79
IR72	7.86±1.48	13.68±0.45	57.46	6.60±0.65	5.06±0.26	130.43
Taichung sen No.1	7.44±1.66	16.17±0.64	46.01	5.26±1.12	4.28±0.57	122.90
Taichung sen No.10	8.91±0.99	17.47±0.19	51.00	7.43±0.70	6.65±0.79	111.73
Taichung sen No.17	6.71±1.06	15.42±0.08	43.51	7.86±0.77	5.67±0.93	138.62
Tung Lu No.3	8.66±0.80	12.90±0.38	67.13	7.42±1.38	6.11±0.38	121.44
Taikeng No.8	4.41±1.46	13.54±0.61	32.57	5.89±0.80	4.66±0.44	126.39
Taikeng No.9	5.58±1.89	14.39±0.65	38.78	4.68±0.66	3.98±0.40	117.59
Tainung No.67	6.55±1.22	16.45±0.53	39.82	5.65±0.99	4.38±0.37	129.00
Tainung No.71	4.67±1.25	11.40±0.80	40.96	4.37±0.73	4.00±0.69	109.25
CICA8	8.02±1.61	15.89±0.04	50.47	5.17±0.30	5.68±0.81	91.02
LEMONT	7.49±1.37	12.63±0.13	59.30	5.80±1.53	5.24±0.42	110.69
Milyang 23	7.00±1.30	16.82±0.54	41.62	5.59±0.58	4.19±0.51	133.41

下降。CO₂濃度和乾旱之間的交感部份，由圖 3 可知乾旱環境高 CO₂ 仍使輻射利用效率增加，但不論 CO₂濃度差異的處理，水分利用效率的變化是一致的，在排水後第 1 天或第 2 天達最高，之後逐日降低。表 4 以模擬未來氣候環境，將三種可能之環境條件（高溫、高 CO₂ 及乾旱）同時處理水稻植株，以瞭解其輻射及水份利用效率之變化。由資料顯示，雖然高 CO₂ 使輻射利用效率提高，但高溫及乾旱則明顯將 CO₂ 效應減低，其中籼稻品種較粳稻更能適應未來環境，雖然兩基因型相差甚微。至於水分利用效率方面，14 個參試品種皆略為提高，但基因型間並無明顯差異存在。

討 論

本文中以輻射利用效率評估作物對未來氣候改變之反應指標，主要原因為該項指標以入射輻射量為除值，雖然本文中各項氣象資源利用效率之計算僅取在 800-1200 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ 之光度環境下之數值，但因光合作用在量測時，數值受輻射量影響極大，事實上，輻射量變化常是作物生理反應主要變異來源。Jong *et al.* (1982) 曾指出在夏威夷所種植玉米可由輻射量解釋 78.5%產量的變異。因此，以除值方式去除輻射量影響，較單獨比較光合作用更為穩定，也方便於不同模擬環境結果比較。同時輻射利用效率和種子產量及收穫指數 (harvest index) 皆有高相關性 (Tesfaya *et al.* 2006)，這對於應用於評估氣候變遷衝擊農業生產具有指標性意義。

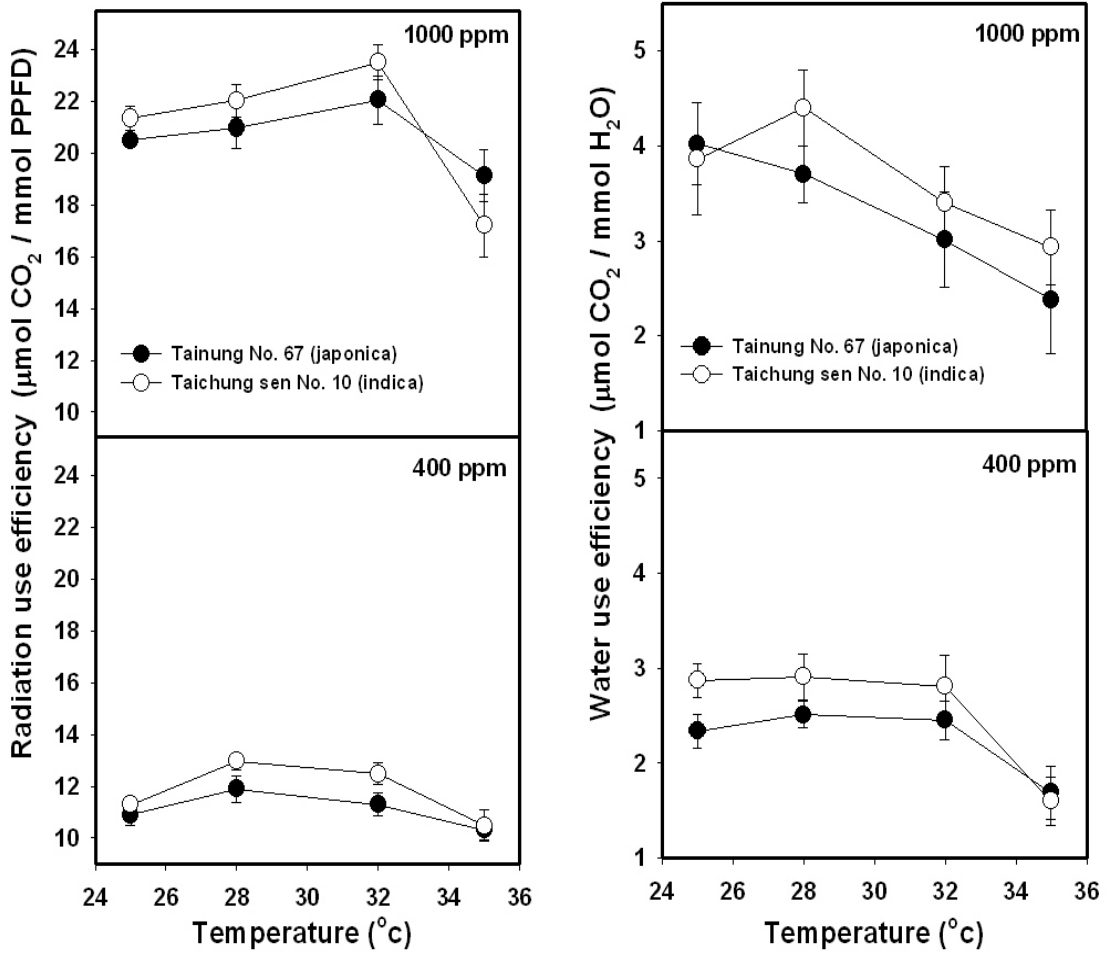


圖 1. 比較水稻台農 67 號及台中秈 10 號在不同溫度範圍及兩種二氧化碳濃度（400 及 1000 ppm）處理下輻射利用效率及水分利用效率之差異

Fig. 1. Comparison of the radiation- and water- use efficiency of two rice varieties Tainung No.67 and Taichung sen No. 10, among different temperature scales under 1000 ppm and 400 ppm CO₂ concentration treatments.

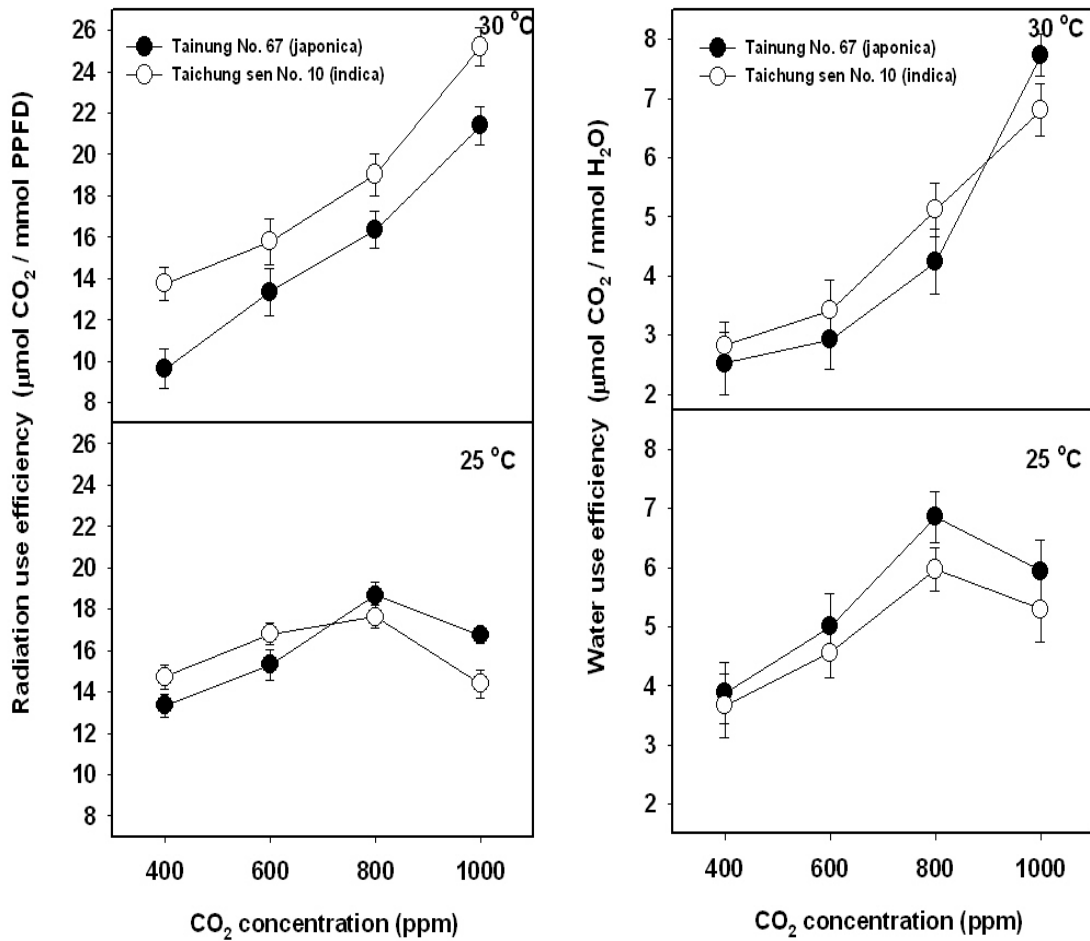


圖 2. 比較水稻台農 67 號及台中秈 10 號在不同二氧化碳濃度範圍及兩種溫度 (25°C 及 30°C) 處理下輻射利用效率及水分利用效率之差異

Fig. 2. Comparison of the radiation- and water- use efficiency of two rice varieties Tainung No.67 and Taichung sen No.10, among different CO₂ concentration scales under 25°C and 30°C treatments.

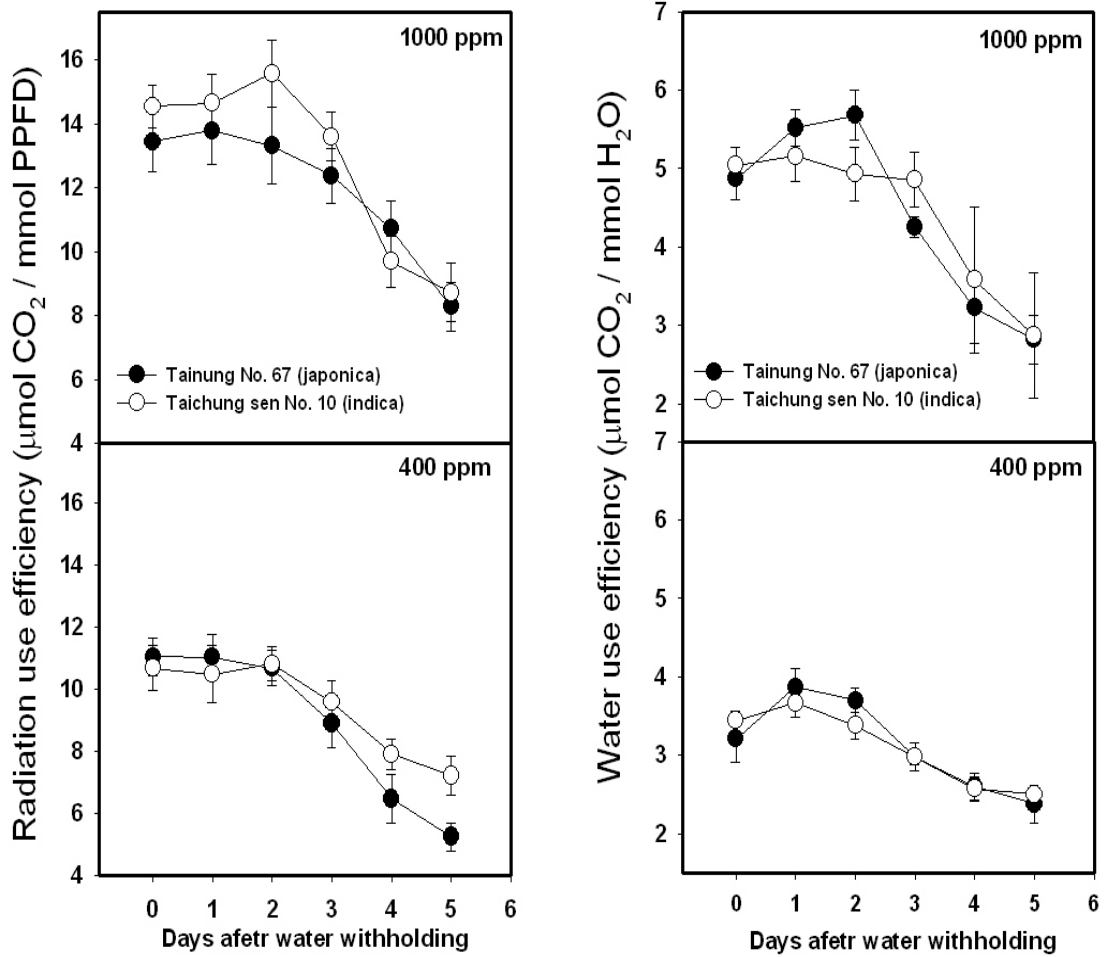


圖 3. 比較水稻台農 67 號及台中秈 10 號在不同排水日數及兩種二氧化碳濃度（400 及 1000 ppm）處理下輻射利用效率及水分利用效率之差異

Fig. 3. Comparison of the radiation- and water- use efficiency of two rice varieties Tainung No.67 and Taichung sen No.10, among the days after water withholding under 1000 ppm and 400 ppm CO₂ concentration treatments.

表 4. 比較 14 種水稻品種在逆境（高溫、高二氧化碳及乾旱）處理下輻射利用效率及水分利用效率之差異

Table 3. Comparison of the radiation use efficiency (RUE) and water use efficiency (WUE) among 14 rice cultivars under stress (high temperature, high CO₂ concentration and drought) treatments.

Rice cultivar	RUE			WUE		
	Stress	Control	% of control	Stress	Control	% of control
IR8	9.38±0.93	13.52±0.33	69.37	5.21±1.11	4.26±0.65	122.30
IR36	8.93±0.76	14.07±0.53	63.46	5.34±0.82	4.58±0.25	116.59
IR72	9.61±1.01	13.68±0.45	70.25	5.61±0.74	5.06±0.26	110.87
Taichung sen No.1	8.44±0.86	15.17±0.64	55.64	5.13±0.86	4.28±0.57	119.85
Taichung sen No.10	10.91±0.82	17.47±0.19	62.45	7.03±0.91	6.65±0.79	105.71
Taichung sen No.17	9.79±1.13	15.42±0.08	63.49	6.36±0.97	5.67±0.93	112.17
Tung Lu No.3	8.48±0.83	12.90±0.38	65.74	6.39±1.08	6.11±0.38	104.58
Taikeng No.8	8.45±1.16	15.54±0.61	54.38	4.99±0.96	4.66±0.44	107.08
Taikeng No.9	8.58±0.99	14.39±0.65	59.62	4.11±0.88	3.98±0.40	103.27
Tainung No.67	8.55±0.79	14.45±0.53	59.17	5.65±0.79	4.38±0.37	129.00
Tainung No.71	6.67±1.05	11.40±0.80	58.51	4.69±0.80	4.00±0.69	117.25
CICA8	10.02±1.22	15.89±0.04	63.05	5.71±0.75	5.68±0.81	100.53
LEMONT	8.49±1.07	12.63±0.13	67.22	5.80±0.75	5.24±0.42	110.69
Milyang 23	10.00±0.87	16.82±0.54	59.45	4.59±0.68	4.19±0.51	109.55

^z Stress mean the combination of three treatments, include the high temperature (35°C), high CO₂ concentration (1000 ppm) and drought.

當未來地球氣候成暖化現象，由表 1 結果可知，高溫將使輻射利用效率明顯下降。Kumar *et al.* (1996) 研究發現溫度和輻射利用效率呈負相關，而由豆科作物試驗結果也認為高溫使光合作用速率下降，而影響輻射利用效率數值 (Lambrevia *et al.* 2005)。但水稻品種間對於高溫反應並不盡相同，每一品種由於遺傳特性及植株型態的差異，對於高溫的反應不同（表 1）。水稻在我國已有相當長之栽培歷史，同時也培育多種適應本土氣候之品種或品系，但我國水稻品種育成過程對溫度檢定僅耐寒性一項，例如台中在來 1 號對低溫敏感，但耐熱部分則無相關資料。事實上，水稻品種對於高溫及低溫敏感性是否一致是值得探討的議題，其有助於對不同溫度逆境之抗性品種篩選效率。另高溫也使葉片水分利用效率降低（表 1），但下降幅度不若輻射利用效率明顯。Rouphael & Colla (2005) 比較溫室南瓜在不同季節之輻射及水分利用效率變化，發現兩項數值對溫度具有一致反應，但輻射利用效率較為敏感，與本研究結果相近。作物為適應高溫環境，關閉氣孔以減少水分散失，如此將造成進入氣孔內腔之二氧化碳濃度下降，同時高溫使作物呼吸作用增加，並抑制光合作用過程活性（包括電子傳遞及酵素活性），使整個固碳作用循環變慢，也是光合作用速率減緩原因之一 (Sands 1996)。

對 C3 型作物而言，提高大氣二氧化碳濃度使光合作用速率增加之原因，是經由細胞內 CO₂ 濃度增加、羧化 (carboxylation) 效率提高及減少光呼吸 (photorespiration) 等方式 (Centritto *et al.* 2004) 而達成。由本研究結果，提供高二氧化碳環境可使水稻輻射利用效率明顯提高 (表 2)。輻射利用效率提高雖有助於乾物重累積，但對於產量則較不明顯。Yang *et al.* (2006) 以 FACE (Free-air-CO₂ Enrichment) 方式評估水稻生育期乾物重累積，在田間每一生育期皆大幅增加，尤其在分蘗期增加達 41%，但穀粒形成後則降低至 22%。此現象在其他作物有類似結果，小麥在高 CO₂ 濃度環境也會使輻射利用效率提高，但僅限於營養生長期，穀粒充實期並不受影響 (Manderscheid *et al.* 2003)。葉片周圍 CO₂ 濃度提高會刺激氣孔關閉 (Huxman *et al.* 1998)，並減少蒸散速率及增加葉片溫度 (Lawlor & Mitchell 1991)。另由表 2 水分利用效率之結果可知，高 CO₂ 濃度環境對水稻葉片之輻射利用效率和水分利用效率具有一致性。Centritto *et al.* (2002) 研究桃樹苗在 CO₂ 濃度 700 μmol 環境下，葉片氣孔導度及蒸散作用並不受影響，水分利用效率提高主要來自於光合作用使乾物重大量累積的結果。此試驗結果說明 CO₂ 濃度使光合作用速率增加是造成水分利用效率增高的原因。

水稻栽培除曬田期間需排水外，其餘各生育期皆在湛水環境生長，但面臨未來水資源短缺，水稻栽培可能遭遇乾旱之威脅。土壤乾旱造成供應葉片蒸散之水分不足，葉片呈萎凋狀態則影響光合作用代謝過程，事實上，光合作用胞器對於缺水極為敏感，包括降低羧化效率 (Wise *et al.* 1991)，RuBPCO (ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase /oxygenase) 的數目和活性 (Shangguan *et al.* 1999) 及減少 RuBP (ribulose-bisphosphate) 再生 (Tezara & Lawlor 1995)。另外，高溫及高 CO₂ 處理僅影響葉片反應，但作物對乾旱的反應或適應則屬於整體性，包括根部水分吸收、莖部傳導及葉片蒸散每一環節皆會影響對於水分利用效率。也由於不同水稻品種之型態及生理特性不同，在正常供水環境對水份利用效率即不同 (表 3)，而由其他水稻試驗也說明此現象 (Dingkuhu *et al.* 1991)。對缺水環境而言，葉片水分利用效率提高是較具實際運用的指標，提高的原因在於氣孔關閉同時影響 CO₂ 固定量及水汽蒸散量，兩者在氣孔內外通量的變動直接影響水分利用效率。Peng & Krieger (1992) 比較 5 種基因型之高粱，在乾旱環境地上部生質量累積差異甚大，但在水分利用上差異不大，說明光合作用與水分利用效率有密切相關性，基因型間蒸散作用反而較不明顯。但 Yao *et al.* (2006) 試驗結果說明，缺水水稻葉片水分利用效率較高原因在於氣孔關閉使葉片蒸散量急速下降，排水後 3 天不再下降，但光合作用速率下降較為緩和，因此會出現中度乾旱時水分利用效率偏高情形，而葉片嚴重捲曲時光合作用達低點，則水分利用效率降至最低，說明不同乾旱程度影響水分利用效率。

由其他試驗結果可知，作物所謂「CO₂ 肥料效應」(CO₂ fertilization effect) 主要是輻射利用效率的增加所致 (Mulholland *et al.* 1998)。事實上，提高大氣 CO₂ 濃度雖可增加作物生質量累積，但仍受限於其他環境資源 (Campbell *et al.* 1997)，CO₂ 效應的限制因子可包括生物性因子 (如細菌、病毒及真菌等) 及非生物因子 (如水分利用、溫度、日射量及營養限制等) (Aranjuelo *et al.* 2006)。雖然提高溫度使 CO₂ 固定增加可由 Rubisco 的動力反應，及提高積存 (sink) 代謝使光合產物的利用效率提高 (Farrar & Williams 1991) 等因素作解釋，然而，有些研究結果並未發現高溫對提高 CO₂ 效應具有正面效果 (Sage *et al.* 1995)。而由本研究之圖 1 及圖 2 結果說明，溫度是會影響 CO₂ 效應之輻射利用效率及水分利用效率，但有其限制範圍。

由圖 3 可知不同乾旱程度影響水分利用效率 (Singh & Singh 2003; Yao *et al.* 2006)，而中度乾旱 (排水後 1 或 2 天，RWC=0.7-0.8) 使水分利用效率提高的原因，除氣體交換特性之變化外，細胞內澱粉較醣類更易分解，因此在水稻葉鞘有更多的碳水化合物累積 (Cabuslay *et al.* 2002)。同時，

除碳水化合物累積外，植株本身也會作適應措施，包括重新分配碳水化合物到根部 (DeLuis *et al.* 1999)，和誘導滲透壓調節 (osmotic adjustment) (Wullschleger *et al.* 2002)，這都有助於葉片對水分的利用效率。

結 論

大氣二氧化碳濃度的快速增加，造成全球暖化現象，已嚴重影響全球氣候系統，極端天氣事件發生頻率的增加，衝擊著地球生態系及糧食生產。雖然氣候本身不確定性及預測具有難度，但仍須對未來氣候變遷作合適的評估及因應。本研究評估水稻在高溫、乾旱及提高二氧化碳環境下，氣候因素、品種差異及葉片生理反應之間的交感。由試驗結果顯示，高溫造成輻射及水分利用效率下降，然而，提高二氧化碳則可大幅增加葉片光合作用效率，使輻射利用效率依品種特性提高約 10-70% 之間。乾旱則因葉片缺水使氣孔關閉，而導致輻射利用效率下降，但因減少水分蒸散而使水分利用效率提高。至於同時處理三種氣候因素，則輻射利用效率下降約 30-40%，水分利用效率則略為提高。

引用文獻 (Literature cited)

- Aranjuelo, I., J. J. Irigoyen, P. Perez, P. Martinez-Carrasco, and M. Sanchez-Diaz. 2006. Response of nodulated alfalfa to water supply, temperature and elevated CO₂: productivity and water relations. *Environ. Exp. Bot.* 55:130-141.
- Arnell, N. W. 1999. Climate change and global water resources. *Global Environ. Change* 9:S31-S49.
- Cabuslay, G. S., O. Ito, and A. A. Alejar. 2002. Physiological evaluation of responses of rice (*Oryza sativa L.*) to water deficit. *Plant Sci.* 163: 815-827.
- Campbell, B. D., D. M. Smith, and G. M. McKeon. 1997. Elevated CO₂ and water supply interactions in grasslands : a pasture and rangeland management perspective. *Global Change Biol.* 3:177-187.
- Centritto, M., M. E. Lucas, and P. G. Jarvis. 2002. Gas exchange, biomass, whole-plant water-use efficiency and water uptake of peach (*Prunus persica*) seedling in response to elevated carbon dioxide concentration and water availability. *Tree Physiol.* 22:699-706.
- Cheng, W., D. A. Sims, Y. Luo, J. S. Coleman, and D. W. Johnson. 2000. Photosynthesis, respiration and net primary production of sunflower stands in ambient and elevated atmospheric CO₂ concentrations: an invariant NPP GPP ratio *Global Change Biol.* 6:931-941.
- De Luis, I., J. J. Irigoyen, and M. Sanchez-Diaz. 1999. Elevated CO₂ enhances plant growth in drought N₂-fixing alfalfa without improving water status. *Physiol. Plant* 107:84-89.
- Dingkuhu, M., G. D. Farquhar, S. K. De Datta, and J.C. O'Toole. 1991. Discrimination of ¹³C among upland rice having different water use efficiencies. *Aust. J. Agric. Res.* 42: 1123-1131.
- Farrar, J. F., and M. L. Williams. 1991. The effects of increased atmospheric carbon dioxide and temperature on carbon partitioning, source-sink relations and respiration. *Plant Cell Environ.* 14:819-830.
- Hitz, S. and J. Smith. 2004. Estimating global impacts from climate change. *Global Environ. Change*

14:201-218.

- Houghton, J. T., and D. Yihui. 2001. The Scientific. Third Assessment Report of Working Group I. Cambridge University Press, Cambridge. 787 pp.
- Huxman, T. E., E. P. Hamerlynck, M. E. Loik, and S. D. Smith. 1998. Gas exchange and chlorophyll fluorescence responses of three south-western *Yucca species* to elevated CO₂ and high temperature. *Plant Cell Environ.* 21:1275-1283.
- Jong, S. K., J. L. Brewbaker, and C. H. Lee. 1982. Effects of solar radiation on the performance of maize in 41 successive monthly plantings in Hawaii. *Crop Sci.* 22:13-18.
- Keeling, C. D., and T. P. Whorf. 2000. Atmospheric CO₂ records from sites in the SIO air sampling network. *In Trends : A Compendium of Data on Global Change.* Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge Nat. Lab., Oak Ridge, TN.
- Kumar, P. V., N. N. Srivastava, U. S. Victor, D. G. Rao, D. G., A. V. M. S. Rao, Y. S. Luo. Y. D. A. Sims, R. B. Thomas, D. T. Tissue, and J. T. Ball. 1996. Sensitivity of leaf photosynthesis to CO₂ concentration is an invariant function for C3 plant : a test with experimental data and global application. *Global Biogeochem. Cyc.* 10:209-222.
- Lambreva, M., D. Stoyanova-Koleva, G. Baldjiev, and T. Tsonev. 2005. Early acclimation changes in the photosynthetic apparatus of bean plants during short-term exposure to elevated CO₂ concentration under high temperature and light intensity. *Agric. Ecosyst. Environ.* 106:219-232.
- Lawlor, D. W., and R. A. C. Mitchell. 1991. The effect of increasing CO₂ on crop photosynthesis and productivity : a review of field studies. *Plant Cell Physiol.* 14:807-818.
- Manderscheid, R., S. Burkart, B. Bramm, and W. Hans-Joachim. 2003. Effect of CO₂ enrichment on growth and daily radiation use efficiency of wheat in relation to temperature and growth stage. *Europ. J. Agron.* 19:411-425.
- Monteith, J. L. 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Biol. Sci.* 281:277-294.
- Mulholland, B. J., J. Craigon, C. R. Black, J. J. Colls, J. Atherton, and G. Landon. 1998. Effects of elevated CO₂ and O₃ on the rate and duration of grain growth and harvest index in spring wheat (*Triticum aestivum L.*). *Global Change Biol.* 4:627-635.
- Peng, S., and D. R. Krieg. 1992. Gas exchange traits and their relationship to water use efficiency of grain sorghum. *Crop Sci.* 32:386-391.
- Polly, H. W. 2002. Implication of atmospheric and climate change for crop yield and water use efficiency. *Crop Sci.* 42:131-140.
- Rouphael, Y., and G. Colla. 2005. Radiation and water use efficiencies of greenhouse *zucchini squash* in relation to different climate parameters. *Europ. J. Agron.* 23:183-194.
- Sage, R. F., J. Santrucek, and D. J. Grise. 1995. Temperature effects on the photosynthetic response of C3 plants to long-term CO₂ enrichment. *Vegetation* 121:27-77.
- Sands, P. J. 1996. Modeling canopy production. III. Canopy light-utilization efficiency and its sensitivity to physiological and environmental variables. *Aust. J. Plant Physiol.* 23:103-114.

- Shangguan, Z., M. Shao, and J. Dyckmans. 1999. Interaction of osmotic adjustment and photosynthesis in winter wheat under soil drought. *J. Plant Physiol.* 154:735-758.
- Sinclair, T. R. and R. C. Muchow. 1999. Radiation use efficiency. *Adv. Agron.* 65:215-265.
- Singh, B., and G. Singh. 2003. Biomass partitioning and gas exchange in *Dalbergia sissoo* seedlings under water stress. *Photosynthetica* 41:407-414.
- Spedding, C. R. W., J. M. Walshingham, and A. M. Hoxey. 1981. *Biological Efficiency in Agriculture*. Academic Press, London. 300 pp.
- Tesfaya, K., S. Walker, and M. Tsubo. 2006. Radiation interception and radiation use efficiency of three grain legumes under water deficit condition in a semi-arid environment. *Europ. J. Agron.* 25:60-70.
- Tezara, W., and D. W. Lawlor. 1995. Effects of water stress on the biochemistry and physiology of photosynthesis in sunflower. p.625-628. *In* : *Photosynthesis : from Light to Biosphere* (Mathis, M. ed.). Kluwer Acad. Pub., Dordrecht- Berlin-London.
- Wise, R. R., D. H. Sparrow, A. Ortiz-Lopez, and D. R. Ort. 1991. Spatial distribution of photosynthesis during drought in field-growth and acclimated and non-acclimated growth chamber-growth cotton. *Plant Physiol.* 100:26-32.
- Wullschleger, S. D., T. J. Tschaplinski, and R. J. Norby. 2002. Plant water relations at elevated CO₂-implications for water limited environment. *Plant Cell Environ.* 25:319-331.
- Yang, L., J. Huang, H. Yang, G. Dong, G. Liu, J. Zhu, and Y. Wang. 2006. Seasonal changes in the effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on dry matter production and distribution of rice (*Oryza sativa L.*). *Field Crops Res.* 98:12-19.
- Yao, M. H., S. H. Chen, and S. Chen. 2006. Studies on use efficiency of meteorological resources for rice. II. Water use efficiency. *J. Taiwan Agric. Res.* 55:43-56. (in Chinese with English abstract)
- Yao, M. H., S. H. Chen, and L. S. Lien. 2005. Studies on meteorological resources use efficiency in rice. I. Radiation use efficiency. *J. Taiwan Agric. Res.* 54:123-134. (in Chinese with English abstract)

Studies on the Meteorological Resources Use Efficiency of Rice for Climate Change¹

Ming-Hwi Yao^{2,3}, Shou-Hung Chen² and Kung-Shy Chi²

Abstract

Yao, M. H., S. H. Chen, and K. S. Chi. 2007. Studies on the meteorological resources use efficiency of rice for climate change. *J. Taiwan Agric. Res.* 56:31-44.

Anthropogenic emissions of carbon dioxide (CO₂) have serious impact on the global climate system. According to the report of IPCC, the change in global mean temperature of 1.4-5.8°C, accompanying with increased frequency of extreme weather events is likely to occur until 2100. From the view of agrometeorology, the use efficiency of meteorological resources for crop is one of important indices to evaluate the effects of climate change on agricultural production. In this study, radiation- and water-use efficiency for rice were measured using photosynthesis devices under high temperature, drought and enhanced carbon dioxide environment in order to assess the interactions among climate factors, different cultivars and physiological response of leaves. Experimental results showed that both the radiation- and water-use efficiency decreased under high temperature treatment. However, while elevated CO₂ concentration significantly increased the rate of leaf photosynthesis, the radiation use efficiency of tested rice raised by 10-70% depending on different cultivars. Because of the wilt of leaves, drought caused the drop of radiation use efficiency due to closed stomata. Nevertheless the fall in transpiration induced the increment of water use efficiency. In addition, for the combined treatment of three meteorological factors, the radiation use efficiency was lower by 30-40% than that of the normal environment while the water use efficiency was higher up to 29%.

Key word : Climate change, Radiation use efficiency, Water use efficiency, Rice.

1. Contribution No. 2278 from Agricultural Research Institute, Council of Agriculture. Accepted: February 26, 2007.
2. Respectively, Associate Researcher, Assistance and Assistant Researcher, Agricultural Engineering Division, ARI, Wufeng, Taichung, Taiwan, ROC.
3. Corresponding author, e-mail: mhyao@wufeng.tari.gov.tw; Fax: (04)23338162.