

出國報告（出國類別：進修）

# 農委會農業菁英培訓-原生作物對非 生物逆境耐受性及機能性潛力之遺 傳性分析

服務機關：行政院花蓮區農業改良場

姓名職稱：林泰佑 助理研究員

派赴國家：日本

出國期間：106年3月12日至109年3月11日

報告日期：109年7月6日

# 目次

摘要.....	1
壹、目的.....	2
貳、研究成果.....	3
參、心得與建議.....	15

## 摘要

在氣候變化下，最低溫度將比最高溫度升高得更快，而夜間溫度（night temperature, NT）的影響將大於白天溫度。但高溫（high night temperature, HNT）對作物生長和發育的影響仍不清楚。為了評估大豆對高夜間溫度的響應性能，在溫度梯度室（TGC）中於不同的夜間溫度下，在兩年內種植了以大豆品種 Fukuyutaka 進行試驗。2017 年和 2018 年的平均夜間溫度分別為 21.7°C 至 23.9°C 和 20.3°C 至 22.8°C。當合併兩年的結果時，夜溫提升每 1°C 造成產量下降 4.6%。在產量構成要素中，每花莢數受到高夜間溫度的負面影響（2017 年）和正面影響（2018 年），但這一趨勢被 100 粒重的相反趨勢所抵消；其他產量成分不受影響。因此，收穫指數對夜間溫度的變化沒有影響，高夜間溫度產量的下降是由於生物量的變化造成的。大豆分枝中的生物量變化程度大於主莖中的變化。合併兩年數據後，葉面積和葉重顯示出對夜間溫度的凸曲線回歸，表明高夜間溫度可能抑制了葉的生長。對於生理活性，在高夜間溫度下的植物與對照植物之間的  $P_n$  沒有顯著差異。然而，在營養生長期間，在另一個夜間溫度高達 28°C 和環境溫度 22°C 的光電子實驗中，在高夜間溫度下  $P_n$  趨於降低。估計由於夜間日常維持呼吸（ $R_m$ ）增加而造成的生物量損失，顯示高夜間溫度對生物量的影響，僅部分歸因於  $R_m$  的增加。結果顯示，由於多種因素對生物量生產的負面影響，夜間溫度的增加可能會影響大豆的生長和產量，因此有必要進一步研究這些因素。

## 壹、目的

大豆(*Glycine max* (L.) Merr)是世界上最重要的農作物之一。隨著氣候變化，到本世紀末，預計平均溫度將升高 1.0 至 3.7°C (IPCC, 2014)。與白天相比，夜間溫度受氣候變化的影響更大 (Peng 等, 2004)。自 1985 年開始進行國家溫度記錄以來，全球平均每日最低溫度每世紀增加了 0.8°C，而每日最高溫度每世紀增加了 0.4°C (NOAA, 2018)。

以前的研究表明，根據 15 年大豆田間數據的分析，用於種子數量和生物量生產的最佳溫度約為 25°C (Uchikawa 等, 2003)。該結果表明溫度升高可能導致大豆發育和產量下降。在水稻中，當夜間溫度從 22°C 升高到 34°C 時，產量下降 11% (Morita 等 2002)，但是當夜間溫度從 22°C 升高至 32°C 時水稻產量增加 12% (Cheng 等, 2009)。Mohammed and Tarpley (2009) 的研究結果表明，高夜間溫度 (27°C- $\rightarrow$  32°C) 對產量有負面影響。Gibson & Mullen (1996) 也發現，當夜間溫度從 20°C 增加到 30°C 時，大豆也有類似的結果。

從農藝學的觀點來看，極端高夜間溫度下的熱脅迫效應是顯而易見的，但不一定與本世紀環境條件的潛在變化相對應。因此有必要組織一項研究來評估夜間溫度的適度增加，以估計氣候變化以及短期極端事件的潛在影響，此結果可以為將來的大豆生產提供有用的資訊。因此，本研究目的在闡明適度的高夜間溫度對大豆產量和生理功能的影響。研究了大豆生殖生長階段產量及其組成與高夜間溫度之間的關係，並確定了代表植物反應的作物生理參數。因此在這項研究中，使用溫度梯度室 (TGC) 模仿田間條件，在適度提升夜溫處理研究大豆生長情形。

## 貳、研究成果

熱處理使溫度梯度室 (temperature gradient chamber, TGC) 末端的平均夜間溫度比 TGC 入口的平均夜間溫度高約 2.5°C，從而形成溫度梯度。但 2018 年處理期間的溫度完全低於 2017 年，並且太陽輻射在兩年之間有所不同。2017 年的空氣溫度梯度從 21.7°C 到 23.9°C，2018 年從 20.3°C 到 22.8°C。高夜間溫度處理期間的太陽輻射總和在 2017 年及 2018 年為 869.0 MJ·m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> 和 881.8 MJ·m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>。高夜間溫度與周圍環境之間的蒸氣壓赤字沒有顯著差異。作物週期分為三個階段：營養階段和生殖階段，包括 R1-R5 和 R5-R7。兩年之間的營養期長度沒有顯著差異。儘管如此，2017 年，大豆植物在 R1 階段後第 23 天達到 R5，而在 2018 年，它們在 R1 階段後第 31 天達到 R5 後期。

在這兩年中，高夜間溫度處理均影響產量。在高夜間溫度下，2017 年的產量完全呈線性趨勢下降 ( $R^2 = 0.77$ ,  $P = 0.02$ )，在 23.9°C 夜間溫度下的平均產量比 21.7°C (環境溫度) 低 38%。在 2018 年，在高夜間溫度下產量也有所下降，但相關性不顯著 ( $R^2 = 0.10$ ,  $P = 0.28$ )，在 22.8°C 夜間溫度下的平均產量比 20.3°C (環境下) 平均低 7%。高夜間溫度對地上生物量的影響與產量相似。與環境溫度相比，高夜間溫度下 2017 年地上生物量減少了 250 g·m<sup>-2</sup>。但是，在 2018 年未找到此結果 (圖 1)。

在產量組成部分中，結果顯示兩年中結點數量都有增加的趨勢 (2017 年和 2018 年分別增加 34.1% 和 8.8%，圖 3A)，而每疤痕數量的豆莢組受到與環境溫度相比損失 20.8% 的負面影響。在高夜間溫度下 2017 年沒有變化，2018 年也沒有變化。其他組件不受影響。隨著高夜間溫度的增加，每平方米的豆莢/種子數量趨於增加，但這種趨勢被 100 種種子重量的相反趨勢所抵消，僅 2018 年減少了 4.9% (圖 3B, 3C)。因此，收穫指數不響應變化的夜間溫度 (圖 3D)，高夜間溫度產量下降是由於生物量的變化而引起的。T/R 比率在這兩年中也呈下降趨勢 (圖 2)。

夜間溫度處理的增加顯著 ( $P < 0.05$ ) 在兩年中均降低了枝幹的生物量，但並未影響主莖的生物量 (圖 4)。在高夜間溫度下，夜間溫度每升高 1°C，分支生物量在 2017 年下降 9.0%，在 2018 年下降 0.4%。但是，在這兩年中，主莖生物量均未發現顯著差異。兩年內，主莖和枝條乾重 (dry weight, DW) 在最佳夜間溫度 (22°C) 下相對於回歸值的差異表明，枝條 DW 隨高夜間溫度而下降，但主莖 DW 卻沒有 (圖 4)。

通過評估高夜間溫度處理期間葉片，葉柄，莢果，種子和莖對分支生物量減

少的貢獻，進行了多元回歸分析。結果表明，僅葉片重量與分支生物量的減少顯著相關 ( $a = 91.7$ ,  $R^2 = 0.69$ ,  $P < 0.01$ )。因此，地上總生物量的變化可以用枝葉重量的減少來解釋。

在圖 5A 中顯示了這兩年中從 R1 到 R5 期間主莖和枝葉面積之間以及不同夜間溫度處的關聯。枝葉面積在凸曲線回歸中與夜間溫度相關 ( $R^2 = 0.404$ )，但主莖中沒有特別的趨勢。根據結果，R1 至 R5 期間的平均夜間溫度大約為  $26^\circ\text{C}$ ，似乎是產生高葉面積指數的最佳選擇。溫度低於或高於  $26^\circ\text{C}$  導致葉面積指數 (Leaf Area Index, LAI) 降低。相反，在 H5 處理之後，在 R5 階段後 3 週，枝乾和主莖的葉片乾重均顯示出不一致但下降的趨勢 ( $R^2 = 0.113$ ,  $0.054$ ) (圖 5B)。葉片乾重可能受到影響，並且在 R5 後期，在高夜間溫度下降低。

高夜間溫度在 R6.5 降低了地上部分中積累的氮量 (圖 6A)。結果表明，隨著夜間溫度升高  $1^\circ\text{C}$ ，氮積存量損失了  $3.87 \text{ g m}^{-2}$ 。高夜間溫度在 R6.5 時也會影響固氮率。固氮率與夜間溫度呈線性關係 ( $R^2 = 0.562$ ,  $P < 0.05$ )，表明固氮率受夜間溫度增加的不利影響。如圖 6B 所示，在夜間溫度 = 23.9 時，在環境條件 ( $21.7^\circ\text{C}$ ) 下損失了  $11.8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}\text{N}$ 。考慮到較高夜間溫度下 T/R 比率降低 (圖 2)，地上和地下總氮量的減少可能不如地上氮高。如圖 6C 所示，地上氮濃度也隨著夜間溫度的增加而呈現下降趨勢 ( $R^2 = 0.119$ )。

在營養期的光合作用分析中，與對照 (平均  $22^\circ\text{C}$ ) 相比，處理 4 週後高夜間溫度 (平均  $28^\circ\text{C}$ ) 使光合作用降低了 17.4% ( $p = 0.03$ ) (圖 7A)。在生殖階段應用高夜間溫度的 TGC 實驗中，結果有些分散。與環境溫度下的淨光合作用 (net photosynthetic rate, Pn) 相比，R1 在 30 天后 (第三次測量)，Pn 降低了高夜間溫度，但在 R1 後 (第五次測量) 則增加了 50 天 (圖 7B)。評估了熒光參數光合作用系統二最大光效能 (maximal quantum efficiency of PS II photochemistry, Fv/Fm) 和非光化學螢光猝熄 (non-photochemical quenching, NPQ)，但在人工氣候室或 TGC 研究中，高夜間溫度與對照 (周圍條件) 之間沒有顯著差異。

夜間 Rm 由 Q10 值為 2.0 的指數模型估算。兩年間觀察到了不同的貢獻量。由於生育期更長，2018 年估計 Rm 總和高於 2017 年。評估了每天的平均夜間 Rm 結果表明，夜間溫度中每升高  $1^\circ\text{C}$ ，Rm 就會增加 9.6% (圖 8)。如果僅考慮正值，則每地上生物量損失的 Rm 消耗比例為 5.4-61.4%。結果表明，碳水化合物的損失約佔夜間溫度升高導致生物量減少的 33.4%。

綜合以上結果顯示，在生育期將夜間溫度升高超過  $20.3^\circ\text{C}$  可以導致每  $^\circ\text{C}$  降低約 4.6% 的產量。產量下降的主要原因是生物量的變化，這主要是由於分支生物量的下降所致。高夜間溫度處理下固氮率下降，與氮素濃度下降有關。光合

速率分析表明，當平均夜間溫度超過 27°C 時，光合活性可能下降。較高的夜間溫度導致呼吸速率增加，據估計其對生物量下降的影響高達 43 g·m<sup>-2</sup>，佔下降量的不到 20%。這項研究表明，通過某些生理過程，高夜間溫度下大豆生產力可能會下降，但是要充分了解其機制，仍需要進一步研究。

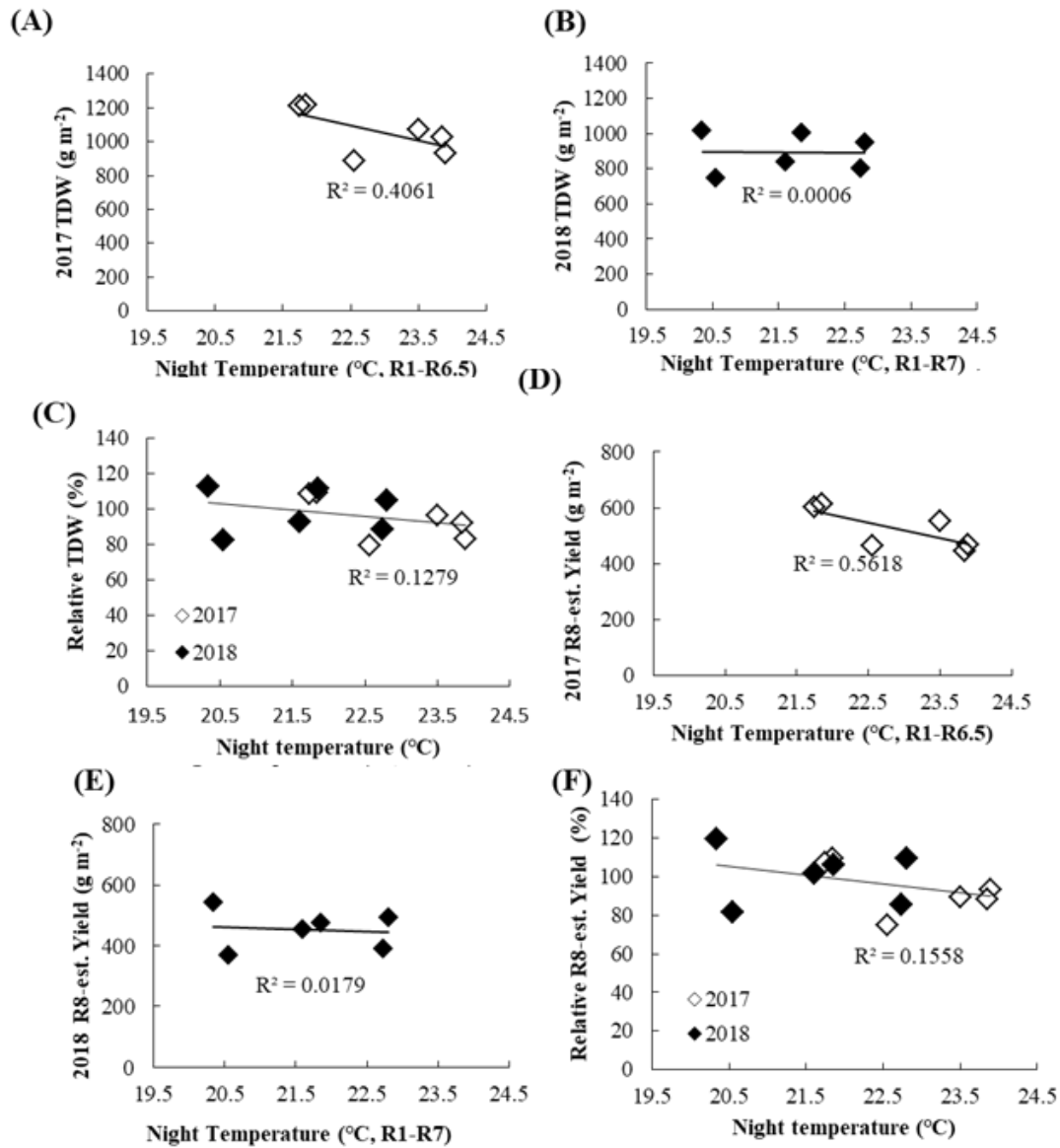


Figure 1. Biomass (TDW) and yield performances as affected by average NT from R1 to R6.5 (2017) or R7 (2018). (A) TDW in 2017, (B) TDW in 2018, (C) relative TDW in 2017 and 2018, (D) R8-estimated yield in 2017, (E) R8-estimated yield in 2019 and (F) relative estimated yield in 2017 and 2018. The relative TDW/yield is calculated with the value at a NT of 22°C as standard (100). The estimated yield at R8 was calculated by multiplying the complete seed number measured at R6.5 in 2017 or R7 in 2018 by the single seed weight at R8.



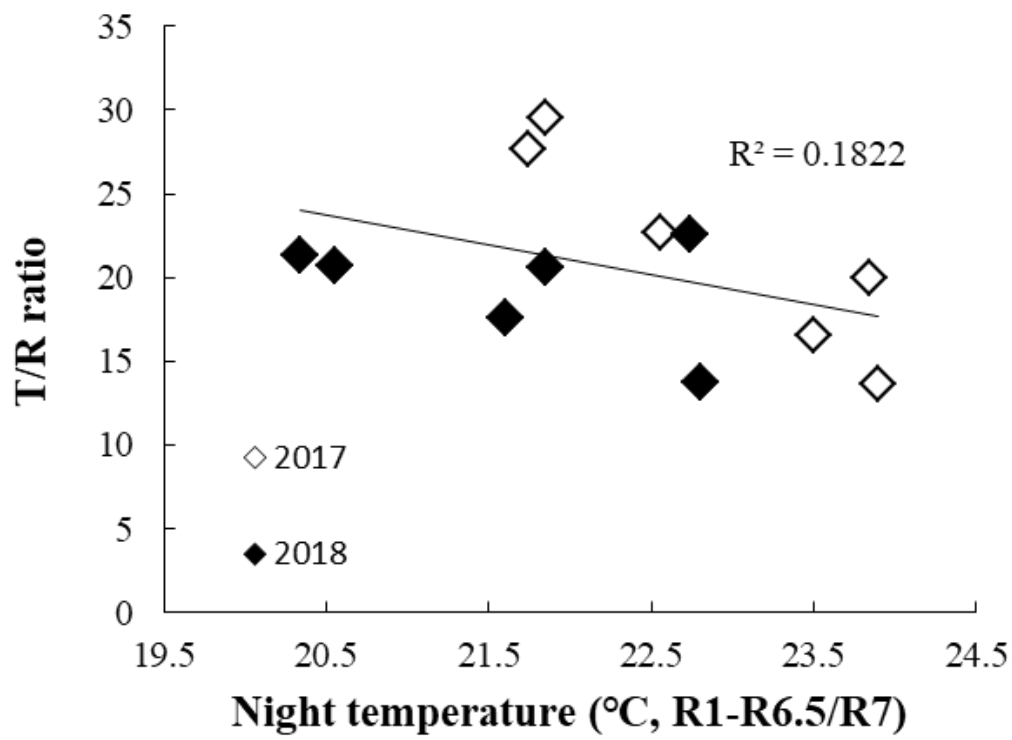


Figure 2. Relationship between the ratio of aboveground biomass per root biomass (T/R ratio) and average NT from R1 to R6.5 (2017) or R7(2018).

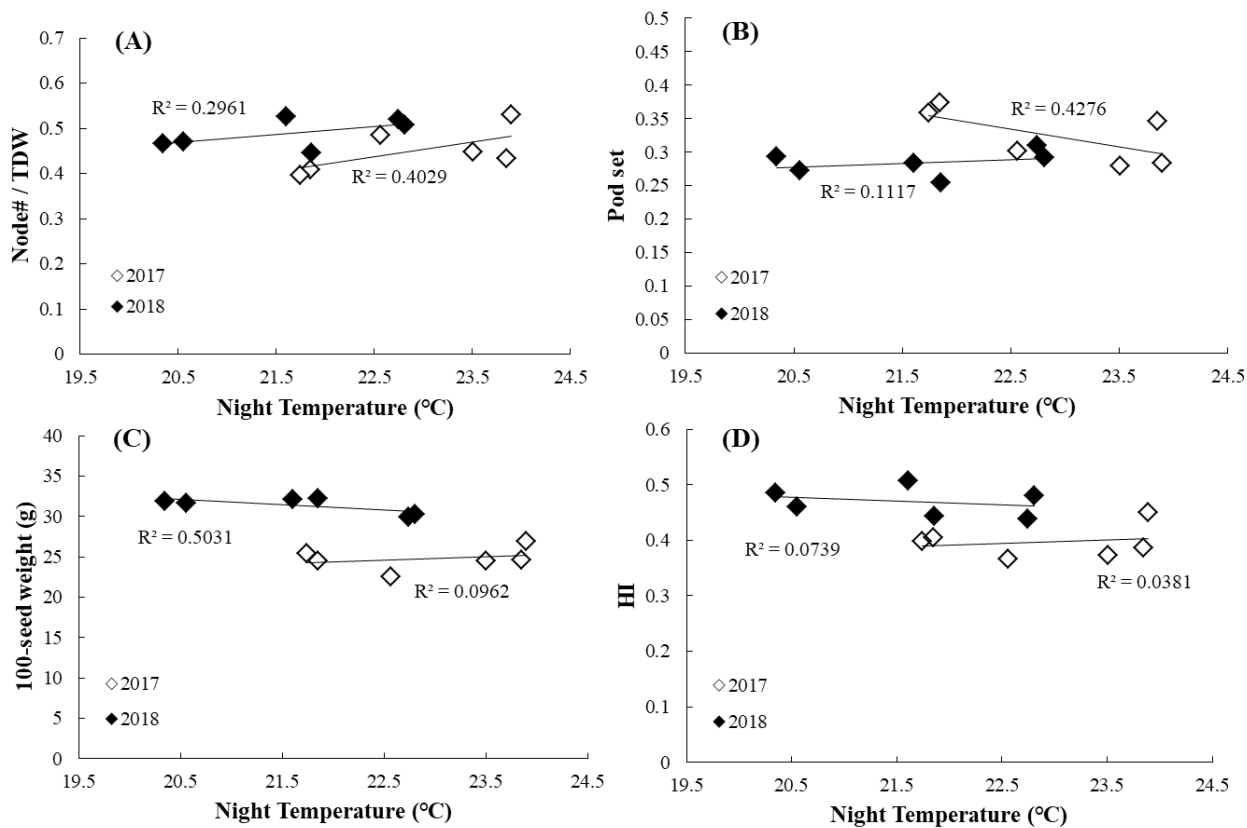


Figure 3. Relationship between change in yield components and average NT from R1 to R6.5 (2017) or R7 (2018); node number per total dry weight (A), pod set(Pod#/Scar#) (B) 100-seed weight (C), and harvest index (D).

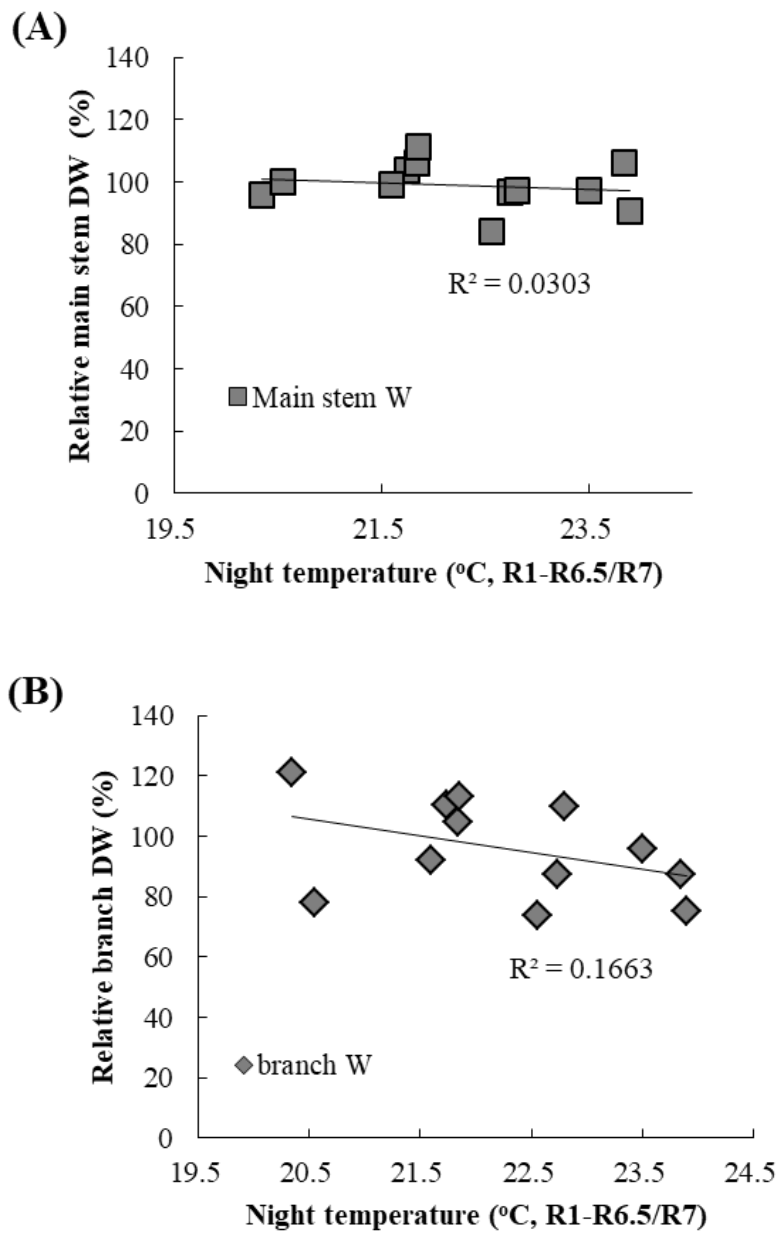


Figure 4. Effect of average NT on dry weight of main stem (A) and branch (B) in 2017 and 2018, in terms of relative value to those at standard NT (22°C).

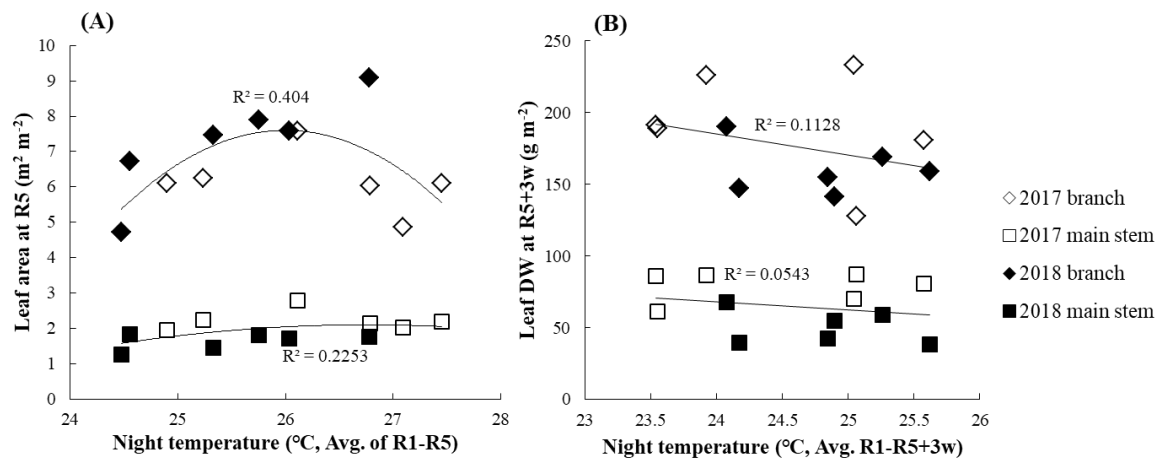


Figure 5. Main stem and branch leaf area index at R5 stage (A) and leaf dry weight (B) from 2017 and 2018 by increasing NT. The white diamond, black diamond, white square and black square represent branch leaf area in 2017, branch leaf area in 2018, main stem leaf area in 2017 and main stem leaf area in 2018, respectively.

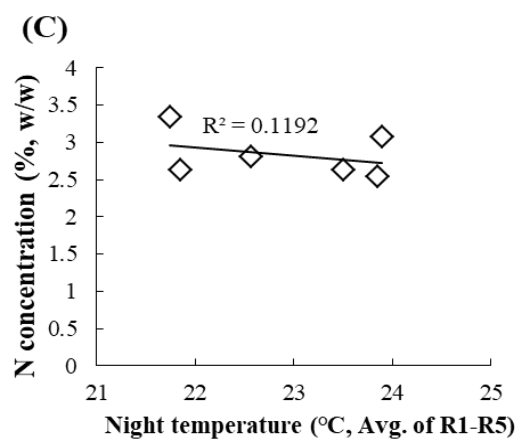
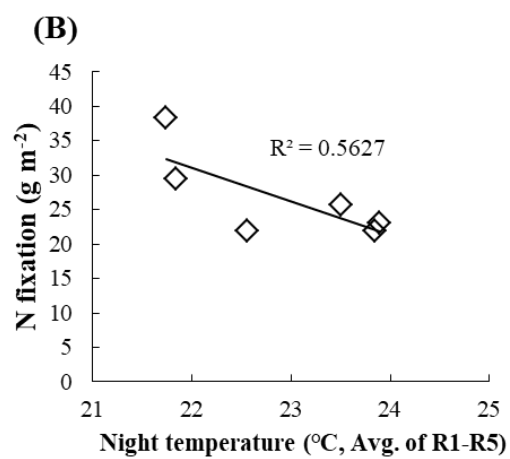
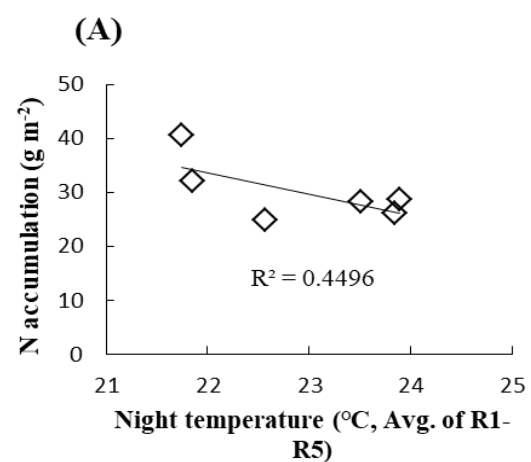


Figure 6. The amount of N accumulation (A), the amount of fixed N (B), and whole-plant N concentration (C) at R 6.5 by average NT in 2017.

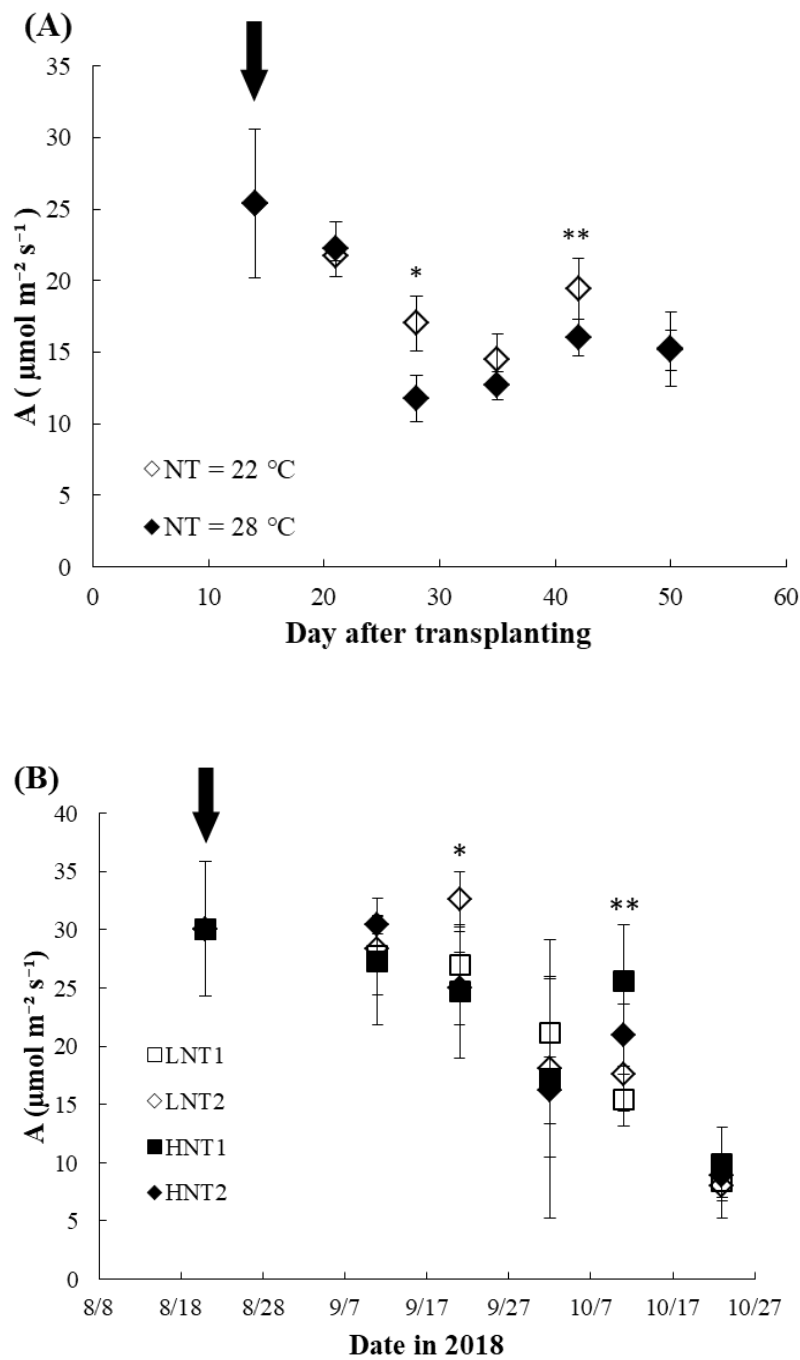


Figure 7. Time series data on leaf photosynthetic rate measured in (A) phytotron study during the vegetative stage under NT regimes of 22oC (white diamond) and 28oC (black diamond), and in (B) the TGC study in the reproductive stage at the ambient end (Low night temperature, LNT1, LNT2, white square and diamond) and the HNT end (HNT1, HNT2, black square and diamond) in the 2 TGCs. The black arrow represents the beginning of the HNT treatment.

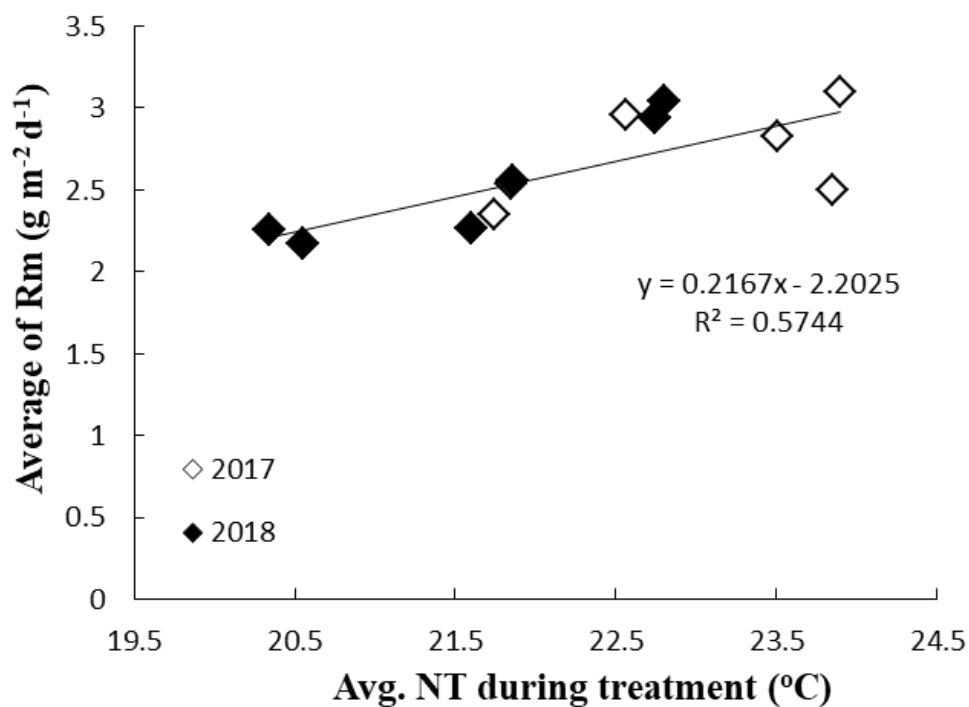


Figure 8. Average night-time maintenance respiration consumption per day estimated by an exponential model with Q10 of 2, a fixed maintenance coefficient, and daily biomass in 2017 and 2018 under varied average NT.

## 參、心得與建議

筆者本次進修內容包含大豆於逆境下之生長反應與生理代謝相關研究，透過生長反應顯示之結果，盤點各種可能參與的生理指標，歸納出主要影響因子，透過上述學習歸納出兩點建議如下：

### 1. 串聯不同領域知識的重要性

筆者於大學及研究所皆為遺傳育種專攻，於花蓮區農業改良場亦以水稻育種工作為主，本次於京都大學學習農藝學以及生理代謝相關知識，發現日本學生落實跨領域知識的學習，因此在自己研究主題以及專題討論，皆能多角度思考，學生的論文主題也不限縮於單一領域知識，而是目的性選擇各種領域內容，研究其合理性並突破問題，因此建議國內學術界各領域的橫向串聯並培育相關人才，此舉將可能成為突破研究困難的契機。

### 2. 確定研究主題的必要性

筆者於留學期間參與五次日本作物學會與一次台灣農藝學會，相較之下發現兩者的差異性，台灣農業學術圈發展其實不比日本落後，研究技術上甚至遠優於日本，但仍有一點值得國內參考，即日本相當重視研究主題的必要性，而非一味追求使用最先端的技術知識。國內一直有著使用最流行最新穎高端快速技術的風氣，而忽略研究的目標究竟是要解決什麼問題，礙於短時間的研究績效產出，輕易拋棄穩扎穩打的基礎研究方法與步驟，如此使用再多高端技術研究末端只是治標不治本，並未真正攻入問題核心，變相則是浪費研究資源。故建議能從研究議題根本上思考，技術畢竟只是解決問題的工具，而非顯擺研究能量的手段。