

高溫環境對稻米產量與米質之影響

張芳瑜*、胡智傑、吳志文
行政院農業委員會高雄區農業改良場

摘要

近年氣候暖化下對水稻生產的衝擊不容小覷。高溫環境影響稻米的產量及品質表現，其中高夜溫降低水稻產量程度較白日溫嚴重。本篇除了簡要論述高溫在穀粒充實期對稻米外觀品質及食味品質影響的相關研究，更從水分生理角度探究高夜溫對胚乳細胞擴張影響加以論述。高溫逆境抑制穎果內參與澱粉合成相關酵素基因表現與 ABA 合成且使蛋白質二硫鍵異構酶功能異常；提升澱粉降解能力與過氧化氫含量並改變支鏈澱粉結構等，導致白垩質粒產生。本篇也針對高夜溫影響胚乳細胞擴張的最新研究進行描述。高夜溫環境降低植株水勢，且因滲透壓調節機制抑制細胞壁與澱粉的合成，最後因伴隨著誘導生長水勢下降，使夜晚的生長速度下降，最後導致胚乳細胞變小，影響穀粒體積和粒重。現今日本稻作因應高溫多以水分管理作為調適策略，利用飽水管理模式，確保穀粒充實度以維持食味品質。然而近年臺灣稻作環境往往是高溫環境伴隨缺水逆境，如何建立一套適合臺灣稻作生產環境的調適模式是未來迫切的課題。

關鍵字：水稻、高溫、白垩質、滲透壓調節、細胞擴張。

The Impact of High Temperature on Rice Yields and Quality

Fang-Yu Chang*, Chi-Chieh Hu, Chih-Wen Wu

Kaohsiung District Agricultural Research and Extension Station, Council of Agriculture, Executive Yuan, Pingtung County 908126, Taiwan R. O. C.

ABSTRACT

The impact of global warming on rice production became more serious. High temperature can affect both rice yields and quality. Especially, the impact of high night temperature (HNT) on rice yield is more serious than high day temperature. In this article, we

not only reviewed the current studies of high temperature on rice quality (chalky grains and palatability), but also introduced the study of the reduction of endosperm cell size under HNT from the viewpoint of plant water relation. The formation of chalky grains under high temperature was caused by inhibiting the gene expression related to starch and ABA biosynthesis; promoting the gene expression of amylase and the content of hydrogen peroxide in caryopses. It also caused the dysfunction of protein disulfide isomerase and declining the ratio of short chain/long chain of amylopectin. Also, the current study showed that the mild shoot water deficit was occurred under HNT. Osmotic adjustment in HNT treated endosperm cells lead to a partial

* 通訊作者，Corresponding email: fychang@mail.kdais.gov.tw

inhibition of the biosynthesis of starch and cell wall. Because the declining growth-induced water potential slowed down the cell expansion under HNT, the smaller endosperm cell size and grain weight was observed at maturity. Nowadays, the water management during rice grain filling stage is one of the strategies to cope with the high temperature stress in Japan. However, recently, the rice production in Taiwan encountered high temperature stress coupled with water deficit. It is an urgent issue to setup a new cultivation method for rice production in Taiwan in the near future.

Keywords: Rice, High temperature, Chalky grains, Osmotic adjustment, Cell expansion.

前言

許多研究報告指出高溫可影響水稻產量及品質 (Yamakawa *et al.* 2007; Lin *et al.* 2010; Dhatt *et al.* 2019; Wada *et al.* 2019; Sadok *et al.* 2020)。以水稻而言，生殖器官對高溫及水逆境較營養器官敏感 (O'Toole *et al.* 1984; Morita *et al.* 2004)。尤其水稻抽穗後 20 日內為對高溫環境敏感時期 (Tashiro and Wardlaw 1991)，當這期間日均溫高於 26°C、日高溫高於 28°C、日低溫高於 22°C，將提升白垩質粒比例 (Lur and Liu 2006)。以高屏地區 1987 年至 2017 年的一、二期稻作穀粒充實期溫氣象資料而言，一期作 1 月至 3 月低溫日數有增加趨勢，這將提升水稻延後抽穗的機率，間接提升穀粒充實期遭遇高溫的風險；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 (張與胡

2018)。早期國際水稻研究中心 (IRRI) 相關研究指出當日低溫每上升 1°C 將使水稻產量下降 10% (Peng *et al.* 2004)。高夜溫環境下，稻米糙米粒重下降、胚乳細胞變小且亦伴隨白垩質粒，其中高夜溫對粒重與細胞擴張的影響大於高日溫 (Morita *et al.* 2005)，然而當時對於影響細胞擴張機制仍不清楚，尤其從細胞層級探討該議題。本篇將從水稻穀粒充實期遭遇高溫逆境，對穀粒大小 (細胞擴張)、外觀品質 (白垩質粒形成) 及食味品質之層級進行論述。

高溫促使白垩質粒生成

水稻穀粒充實期間遭遇高溫逆境時，主要產生的白垩質類型為乳白粒、背白粒及基白粒 (Morita *et al.* 2016)。高溫伴隨低日照的環境容易促使生成乳白粒 (Kobata *et al.* 2004)。但當一穗粒數或穗數降低 (Kobata *et al.* 2004; Tsukaguchi and Iida 2008)，或是提高光合作用碳水化合物供給能力 (Tsukaguchi *et al.* 2011)，可降低乳白粒發生率，由此顯示乳白粒發生主要受供源 (Source) 積存 (Sink) 能力影響 (Morita *et al.* 2016)。背白粒及基白粒的生成則是因植株氮素不足所導致 (Morita *et al.* 2016)。

高溫下水稻穎果內蔗糖轉運蛋白 (Sucrose transporter)、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)、腺苷二磷酸葡萄糖轉運蛋白 (BT1) 基因與 ABA 合成相關表現量、澱粉合成相關酵素 (GBSSI, SSIIa, SSIIIa, BEIIb)、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) 表現

量降低，以及胚乳細胞偏好趨向糖解作用 (Glycolysis) 而非醣質新生 (Gluconeogenesis)，影響澱粉及 ATP 合成 (Yamakawa *et al.* 2007; Yanakawa and Hakata 2010; Hakata *et al.* 2012; Suriyasak *et al.* 2017)。另一方面，也有研究觀察到高溫下水稻穎果內過氧化氫含量提升 (Suriyasak *et al.* 2017)，且促進丙胺酸轉胺酶 (Alanine aminotransferase)、乙醯乳酸合成酶 (Acetolactate synthetase) 與天門冬胺酸轉胺酶 (Aspartate aminotransferase) 及澱粉水解酶 (α -amylase) 基因表現量 (Yanakawa and Hakata 2010; Hakata *et al.* 2012; Suriyasak *et al.* 2017) 及小分子熱休克蛋白 (Small heat shock proteins, sHSP) 的表現 (Lin *et al.* 2005)。此外，蛋白質二硫鍵異構酶 (Protein disulfide isomerase, PDI) 功能缺失 (Kim *et al.* 2012) 與 13-KD prolamins 表現量下降 (Yamakawa *et al.* 2007) 亦可導致高溫下生成白垩質粒。

因高溫下白垩質表現於穀粒特定部位，而過去的研究中甚少針對白垩質發生的特定區域，甚至是以胚乳細胞層級進行探討。2019 年的研究則以細胞層級進行高溫下背白粒相關研究 (Wada *et al.* 2019)。透過穿透式電子顯微鏡觀察水稻穎果背部的胚乳細胞，抽穗後 12 天時，高溫處理下胚乳細胞 Protein storage vacuoles (PSV) 型態與常溫處理無差異；但抽穗後 20 天起，高溫處理下背部胚乳細胞的 PSV 存在許多空隙，並未被蛋白質體 II 填滿，導致成熟期時，澱粉粒與蛋白質體占胚乳細胞的面積比例較常溫處理低。然而在高溫加氮處理下，可使胚乳細胞內澱粉粒與蛋白質體的面積比例恢復類似常溫處理。儘管在抽穗後 12 天，高溫處理下 PSV 型態與常溫無差異，但此時胚乳細胞內代謝反應在處理間已有所區別。利用 Picolitre pressure-

probe electrospray-ionization mass spectrometry (PicoPPESI-MS) 在環控生長室以 Cell pressure probe 取細胞液進行即時代謝體分析。代謝體分析結果顯示，高溫處理的胚乳細胞內累積較多的半胱氨酸 (Cysteine)、抗壞血酸 (Ascorbic acid) 及穀胱甘肽 (Glutathione)，而此時累積半胱氨酸目的應是參與滲透壓調節；相反地，高溫加氮處理組，半胱氨酸則走向蛋白質合成途徑而非滲透壓調節。過去相關研究也曾發現高溫下水稻穎果有累積胺基酸之現象，使胺基酸無法順利進入蛋白質合成途徑 (Yamakawa and Hakata 2010)。藉由高溫加氮處理可穩定生成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 正常發育，進而提高完整粒比例。此外，因 PSV 體積會隨發育階段擴大，而在成熟階段，高溫處理下的 PSV 體積甚至大於常溫及高溫加氮處理。反觀高溫處理下蛋白質體 II 體積在抽穗後 20 至 40 天期間卻無明顯增加。因此，作者推測高溫下 PSV 的體積增加可能與水有關。高溫下水分子可能進入 PSV 並被保留至成熟期，使得高溫逆境下穀粒含水量較常溫處理高，而這些未被蛋白質體 II 填滿的空間最終呈現為白垩質 (圖 1；Wada *et al.* 2019)。

高夜溫對粒重及胚乳細胞擴張之影響

前人研究已指出高夜溫對水稻產量的影響程度較高日溫嚴重 (Morita *et al.* 2002; Peng *et al.* 2004; Morita *et al.* 2004; Morita *et al.* 2005; Fahad *et al.* 2016b; Xu *et al.* 2020)，但也有部分研究認為高夜溫對粒重的影響有限 (Shi *et al.* 2017; Dhat *et al.* 2019)。營養器官的碳水化合物不足，並非高夜溫下粒重下降與白垩質粒生成的原因 (Morita *et al.* 2004)。部分研究則認為

高夜溫下低輸導能力 (Translocation) 及夜間高呼吸作用導致粒重變輕 (Chowdhury and Wardlaw 1987; Shi *et al.* 2013; Bahuguna *et al.* 2017)。在 2005 年已有學者觀察到高夜溫下水稻胚乳細胞變小的現象 (Morita *et al.* 2005)，但當時相關詳細機制尚不清楚。儘管後續有許多水稻高夜溫相關研究，針對食味品質、生理反應、轉錄體學、蛋白質體學及代謝體學等面向 (Shi *et al.* 2013; Liao *et al.* 2015; Fahad *et al.* 2016a; Bahuguna *et al.* 2017; Shi *et al.* 2017; Zhang *et al.* 2017; Lei *et al.* 2018)，但皆以組織或器官層級進行分析，更重要的是無任何一篇探討細胞擴張機制。長久以來，供源積存關係是探討水稻產量的重要理論 (Yoshida 1981)。實際上，水在植物生長過程亦扮演重要角色，其中以誘導生長水勢 (Growth-induced water potential, $\Delta\Psi_G$) 扮演影響生長速度的重要參數 (Nonami 2001)。直到 2021 年才從水分生理角度揭露高夜溫下胚乳細胞變小的原因 (Wada *et al.* 2021)。

如同先前高溫的研究 (Wada *et al.* 2019)，水稻穎果在高夜溫逆境下的反應具有區域性 (Site-specific)。為了排除白堊質的影響因子，僅針對高夜溫處理下細胞變小但沒白堊質產生之區塊探討細胞擴張機制。透過 Cell pressure probe 直接量測細胞膨壓 (Hüsken *et al.* 1978) 及 PicoPPESI-MS 在環控生長室進行代謝體分析，並搭配碳 13 標定及組織切片等試驗來探究高夜溫下抑制胚乳細胞擴張的原因 (Wada *et al.* 2021)。

從碳 13 標定試驗結果顯示，高夜溫處理下，白天和夜晚均加速碳水化合物從劍葉運送到稻穗及強勢穎果內 (Wada *et al.* 2021)，表示供源積存關係並非導致胚乳細胞變小之主因，而胚乳細胞擴張受阻

可能是受水分狀態影響。從水分狀態分析結果看來，高夜溫下，穗與穎果的水勢 (Water potential) 均明顯下降，滲透勢能 (Osmotic potential) 也下降，但膨壓 (Turgor) 卻維持 (Wada *et al.* 2021)，表示高夜溫下胚乳細胞啟動滲透壓調節 (Osmotic adjustment)。此外，高溫逆境下之誘導生長水勢 ($\Delta\Psi_G$) 也明顯下降 (Wada *et al.* 2021) 使生長速度變慢而影響胚乳細胞擴張。滲透壓調節為細胞因應缺水逆境所採取之策略，藉著累積物質，降低滲透勢能，驅使細胞的水勢下降以獲取更多水分並維持膨壓 (Kramer and Boyer 1995; Taiz and Zeiger 2002)。然而滲透壓調節過程導致物質累積現象往往會影響某些生理代謝合成途徑 (Kramer and Boyer 1995)。為了探究高夜溫影響哪些生理代謝途徑，透過 PicoPPESI-MS 的即時代謝體分析結果顯示，夜晚期間，高夜溫處理的胚乳細胞中累積參與細胞壁合成與澱粉合成的相關代謝物 (Wada *et al.* 2021)。在植物細胞擴張過程，細胞除了需要吸收水分，尚需要細胞壁的延展與新合成 (Kramer and Boyer 1995)。反觀白天期間高夜溫處理組的胚乳細胞累積物質較夜晚少，細胞壁合成途徑和對照組無明顯差異 (Wada *et al.* 2021)，表示高夜溫下細胞壁與澱粉合成受到短暫的影響，進而影響細胞擴張。綜合以上試驗結果，高夜溫逆境下，胚乳細胞為了進行透壓調節而暫時抑制細胞壁與澱粉的合成，並且加速了碳水化合物從劍葉運送到穀粒內，使滲透勢能下降並維持細胞膨壓，讓細胞的水勢下降，以避免水從細胞流失並從細胞外爭取水進入細胞內。此外，伴隨著誘導生長水勢下降，使夜晚的生長速度下降，最後導致細胞變小，影響穀粒體積和粒重 (圖 2; Wada *et al.* 2021)。

高溫對食味品質的影響

前人研究指出官能品評的食味值與抽穗後 35 日內的平均溫度成二次曲線關係，其中食味值表現最高值的溫度稱為「最適成熟溫度」，粳稻一般多介於 24°C-26°C (松江, 2012)。相關研究也指出當穀粒充實期平均溫高於 26°C 時，米飯的物理性質 H (硬度)/-H (黏度) 數值可作為高溫逆境下的食味指標 (Morita *et al.* 2016)，且 H/-H 數值與食味呈現負相關 (松江, 2012; 崔等, 2019)。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 (松江, 2012)。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，更應深入去探討澱粉結構的特性 (松江, 2012; 崔等, 2019)。當支鏈澱粉的短臂鏈/長臂鏈比例越高，食味值越好 (松江, 2012; 崔等, 2019)，然而在高溫下抑制 BEIIb 表現，間接影響支鏈澱粉結構，使長臂鏈支鏈澱粉在高溫逆境下增加，導致短臂鏈/長臂鏈比例下降 (Yamakawa *et al.* 2007)，此現象使 H/-H 數值數值上升，導致食味劣化 (松江, 2012; 崔等, 2019)。此外，上述高夜溫的環境導致糙米粒厚及粒寬變小 (Morita *et al.* 2005; Wada *et al.* 2021)，表面看似僅影響產量表現，實際上可能也影響食味品質。當糙米粒厚小於 1.9 mm，不僅提高糙米內的蛋白質含量與 H/-H 數值，也降低直鏈澱粉含量及澱粉糊化的最高黏度，最終使食味下降 (松江, 2012)。由於粒型變小與胚乳細胞擴張有關，且細胞擴張受植株水分狀態影響 (Morita *et al.* 2005; Wada *et al.* 2021)。如何透過水分管理維持高溫下食味品質已經成為日本因

應高溫對水稻穀粒充實期的調適作為。透過田間灌溉方式調整，在抽穗後 25 日內採取飽水管理的田區，不僅地溫相較時常湛水與間斷灌溉管理的田區低，飽水管理的田區所生產的糙米充實度最飽滿、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 (松江, 2018)。由此可見氣候暖化下，田間水管理對根活性及米質的影響亦不容小覷。

結語

水稻因應高溫逆境可以透過選擇耐熱品種、調整栽培期、肥培管理、田間水分管理及氣象對應型栽培法來應對 (森田, 2018)。其中，品種改良為因應高溫逆境最根本的解決之道，雖然某些現有的栽培品種耐熱性表現佳，但在持續暖化的環境下，終究會達到品種的極限。而新品種開發需耗費較多時間，加上近年臺灣高溫環境時常伴隨缺水逆境，雖然在日本的研究中透過飽水管理可以維持食味品質 (松江, 2018) 及透過深水管理可以降低乳白粒發生機率 (Morita *et al.* 2016)，如何在短期建立一套適合臺灣的栽培模式以減緩高溫對稻米產量及品質的影響是迫切的需求。

參考文獻

- 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: 8-9。
- 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。
- 松江勇次。2012。作物生産からみた米の食味学。養賢堂，東京。

- 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。p.383-392。米の外観品質、食味養賢堂、東京。
- 森田敏。2018。高温登熟障害の回避に向けた研究。p.297-322。米の外観品質、食味。養賢堂、東京。
- Bahuguna RN, CA Solis, W Shi, KS Jagadish (2017) Post-flowering night respiration and altered sink activity account for high night temperature-induced grain yield and quality loss in rice (*Oryza sativa* L.). **Physiol. Plant.** 159: 59-73.
- Chowdhury S, Wardlaw I (1978) The effect of temperature on kernel development in cereals. **Aust. J. Agric. Res.** 29: 205-223.
- Dhatt BK, N Abshire, P Paul, K Hasanthika, J Sandhu, Q Zhang, T Obata, H Walia (2019) Metabolic dynamics of developing rice seeds under high night-time temperature stress. **Front Plant Sci.** 10: 1443.
- Fahad S, S Hussain, S Saud, S Hassan, BS Chauhan, F Khan, MZ Ihsan, A Ullah, C Wu, AA Bajwa, H Alharby, Amanullah, W Nasim, B Shahzad, M Tanveer, J Huang (2016a) Responses of rapid viscoanalyzer profile and other rice grain qualities to exogenously applied plant growth regulators under high day and high night temperatures. **PLOS ONE** 11: e0159590.
- Fahad S, S Hussain, S Saud, S Hassan, Z Ihsan, AN Shah, C Wu, M Yousaf, W Nasim, H Alharby, F Alghabari, J Huang (2016b) Exogenously applied plant growth regulators enhance the morpho-physiological growth and yield of rice under high temperature. **Front Plant Sci.** 7: 1250.
- Hakata M, M Kuroda, T Miyashita, T Yamaguchi, M Kojima, H Sakakibara, T Mitsui, H Yamakawa (2012) Suppression of α -amylase genes improves quality of rice grain ripened under high temperature. **Plant Biotechnol. J.** 10: 1110-1117.
- Hüsken D, E Steudle, U Zimmermann (1978) Pressure probe technique for measuring water relations of cells in higher plants. **Plant Physiol.** 61: 158-163.
- Kim YJ, SY Yeu, BS Park, HJ Koh, JT Song, HS 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
- Kobata T, N Uemuki, T Inamura, H Kagata (2004) Shortage of assimilate supply to grain increases the proportion of milky white rice kernels under high temperatures. **Jpn. J. Crop Sci.** 73: 315-322.
- Kramer PJ, JS Boyer (1995) Water Relations of Plant and Soils. San Diego, USA. Academic Press, Inc. 512pp.
- Lei G, HY Zhang, ZH Wang, LX Wei, P Fu, JB Song, DH Fu, YJ Huang, JL Liao (2018) High nighttime temperature induces antioxidant molecule perturbations in heat-sensitive and heat-tolerant coisogenic rice (*Oryza sativa*) strains. **J. Agric. Food Chem.** 66: 12131-12140.
- Liao JL, Zhou HW, Peng Q, Zhong PA, Zhang HY, He C, Huang YJ (2015)

- Transcriptome changes in rice (*Oryza sativa* L.) in response to high night temperature stress at the early milky stage. **BMC Genom.** 16: 18.
- Lin CJ, Li CY, Lin SK, Yang FH, Huang JJ, Liu YH, Lur HS (2010) Influence of high temperature during grain filling on the accumulation of storage proteins and grain quality in rice (*Oryza sativa* L.). **J. Agric. Food Chem.** 58: 10545-10552.
- Lin SK, MC Chang, YG Tsai, HS Lur (2005) Proteomic analysis of the expression of proteins related to rice quality during caryopsis development and the effect of high temperature on expression. **Proteomics** 5: 2140-2156.
- Lur HS, YW Liu (2006) Environmental challenge and strategy for quality rice culture in Taiwan (in Chinese with English ABSTRACT). **Crop Environ. Bioinform.** 3: 297-306.
- Morita S, H Shiratsuchi, JI Takanashi, K Fujita (2002) Effect of high temperature on ripening in rice plants: comparison of the effects of high night temperatures and high day temperatures (In Japanese with English ABSTRACT). **Jpn. J. Crop Sci.** 71: 102-109.
- Morita S, H Shiratsuchi, JI Takahashi, K Fujita (2004) Effect of high temperature on grain ripening in rice plants: analysis of the effects of high night and high day temperatures applied to the panicle and other parts of the plant (In Japanese with English ABSTRACT). **Jpn. J. Crop Sci.** 73: 77-83.
- Morita S, H Wada, Y Matsue (2016) Countermeasures for heat damage in rice grain quality under climate change. **Plant Prod. Sci.** 19: 1-11.
- Morita S, J Yonemaru, J Takanashi (2005) Grain growth and endosperm cell size under high night temperatures in rice (*Oryza sativa* L.). **Ann. Bot.** 95: 695-701.
- Nonami H (2001) Water Relations in Plant Physiology. Yokendo. Tokyo. 263pp.
- O'Toole JC, Hsiao TC, Namuco OS (1984) Panicle water relations during water-stress. **Plant Sci. Lett.** 33: 137-143.
- Peng S, Huang JE, Sheehy JE, Laza RC, Visperas RM, Zhong X, Centeno GS, Khush GS, Cassman KG (2004) Rice yields decline with higher night temperature from global warming. **Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.** 101: 9971-9975.
- Sadok W, Jagadish SVK (2020) The hidden costs of nighttime warming on yields. **Trends Plant Sci.** 25: 644-651.
- Shi W, Muthurajan R, Rahman H, Selvam J, Peng S, Zou Y, Jagadish SVK (2013) Source-sink dynamics and proteomic reprogramming under elevated night temperature and their impact on rice yield and grain quality. **New Phytol.** 197: 825-837.
- Shi W, X Yin, PC Struik, C Solis, F Xie, RC Schmidt, M Huang, Y Zou, C Ye, SVK Jagadish (2017) High day- and nighttime temperatures affect grain growth dynamics in contrasting rice genotypes. **J. Exp. Bot.** 68: 5233-5245.
- Suriyasak C, K Harano, K Tanamachi, K Matsuo, A Tamada, M Iwaya-Inoue, Y Ishibashi (2017) Reactive oxygen species induced by heat stress during grain

- filling of rice (*Oryza sativa* L.) are involved in occurrence of grain chalkiness. **J. Plant Physiol.** 216: 52-57.
- Taiz L, E Zeiger (2002) Plant physiology; 3rd ed. Sinauer Associate. USA. 690pp.
- Tashiro T, 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.
- Tsukaguchi T, Y Iida (2008) Effects of assimilate supply and high temperature during grain-filling period on the occurrence of various types of chalky kernels in rice plants (*Oryza sativa* L.). **Plant Prod. Sci.** 11: 203-210.
- Tsukaguchi T, K Ohashi, H Sakai, T Hasegawa (2011) Varietal difference in the occurrence of milky white kernels in response to assimilate supply in rice plants (*Oryza sativa* L.). **Plant Prod. Sci.** 14: 111-117.
- Wada, H., FY Chang, Y Hatakeyama, R Erra-Balsells, T Araki, H Nakano, H Nonami (2021) Endosperm cell size reduction caused by osmotic adjustment during nighttime warming in rice. **Sci. Rep.** 11: 4447.
- Wada H., Hatakeyama Y, Onda Y, Nonami H, Nakashima T, Erra-Balsells R, Morita S, Hiraoka K, Tanaka F, Nakano H (2019) Multiple strategies for heat adaptation to prevent chalkiness in the rice endosperm. **J. Exp. Bot.** 70: 1299-1311.
- Xu J, A Henry, N Sreenivasulu (2020) Rice yield formation under high day and night temperatures-a prerequisite to ensure future food security. **Plant Cell Environ.** 43: 1595-1608.
- Yamakawa H, M Hakata (2010) Atlas of ice 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.
- Yamakawa H, T Hirose, M Kuroda, T Yamaguchi (2007) Comprehensive expression profiling of rice grain filling-related genes under high temperature using DNA microarray. **Plant Physiol.** 144: 258-277.
- Yoshida S (1981) Fundamentals of Rice Crop Science. The International Rice Research Institute. Manila, Philippines. 269pp.
- Zhang HY, G Lei, HW Zhou, C He, JL Liao, YJ Huang (2017) Quantitative iTRAQ-based proteomic analysis of rice grains to assess high night temperature stress. **Proteomics.** 17: 1600365.

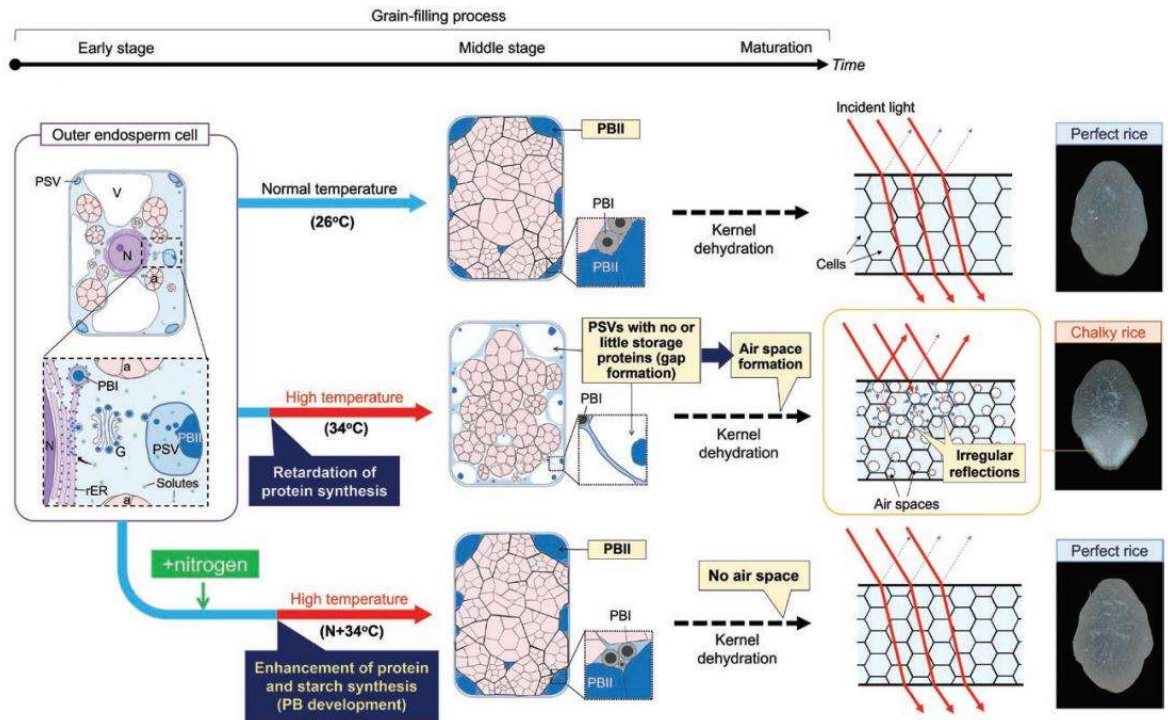


圖 1. 高溫下背白粒生成機制 (Wada *et al.* 2019)

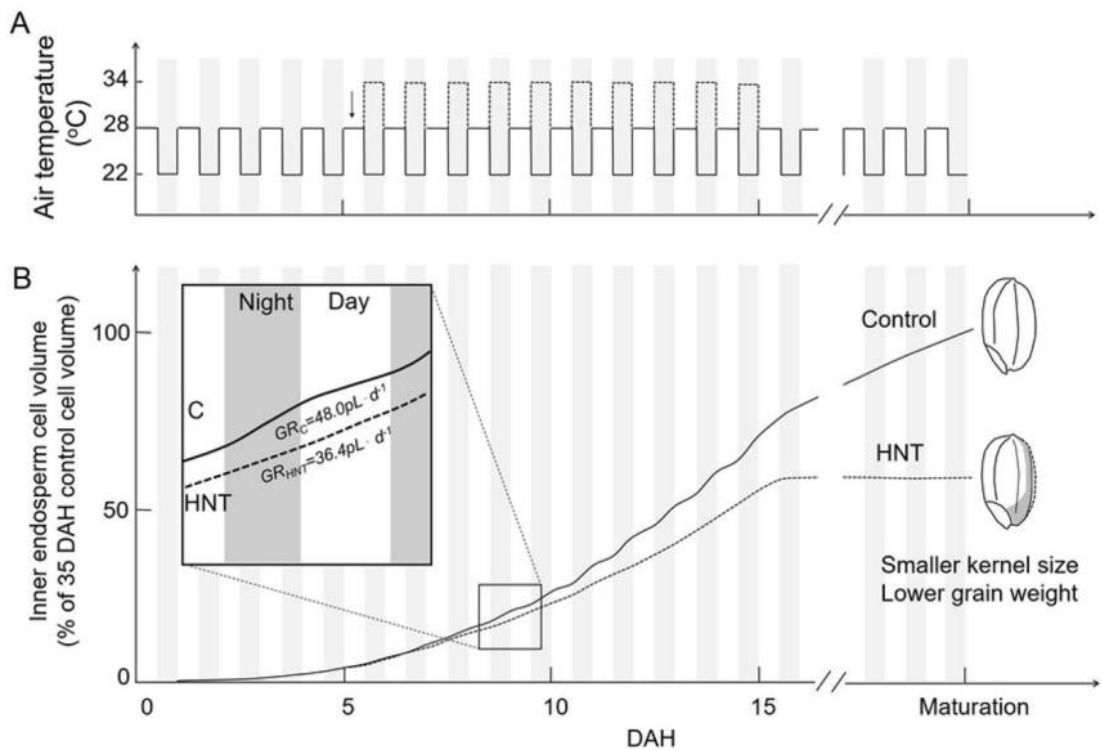


圖 2. 高夜溫影響胚乳細胞生長速度 (Wada *et al.* 2021)