

高溫對水稻澱粉生合成與白堊質的影響

鄭佳綺

摘 要

稻米品質的形成牽涉到複雜的生理及生化反應過程，也與環境之間具有密切的關係，其中溫度是影響稻米品質形成主要的環境因子之一。由於，水稻是直接以穀粒的型態進行販售，因此稻米的外觀品質直接影響商品價值。高溫環境下除了造成水稻結實率、成熟穗重以及糙米粒重下降，在稻米外觀方面則形成嚴重白堊質的產生，且降低完整米率及提高未熟粒與死米比率。

儲藏性澱粉可分為直鏈澱粉(amylose)及支鏈澱粉(amylopectin)。在穀類作物的種子胚乳中，直鏈澱粉主要是由 ADP-葡萄糖磷酸酶(ADP glucose pyrophosphorylase, AGPase)以及澱粉粒結合型澱粉合成酶(granule-bound starch synthase, GBSS)所合成，而支鏈澱粉的合成則需要多種酵素分工合作，包含 ADP-葡萄糖磷酸酶(AGPase)、可溶性澱粉合成酶(soluble starch synthase, SS)、澱粉分支酶(starch branching enzyme, SBE)、澱粉去分支酶(starch debranching enzyme, DBE)等。研究指出高溫會影響與澱粉合成相關的酵素表現，降低可溶性澱粉合成酶(SS)、澱粉粒結合型澱粉合成酶(GBSS)以及澱粉分支酶(SBE)的酵素活性與其基因的表現，使得穀粒中澱粉合成受到抑制，可能導致水稻白堊質的形成造成穀粒充實對下降而影響品質。

本文主要討論水稻胚乳中澱粉生合成的路徑，並針對澱粉生合成相關的四種酵素 AGPase、SS、SBE、DBE 進行介紹，以瞭解不同澱粉合成的關鍵酶對米粒外觀與米質之影響。

前 言

臺灣現行栽培水稻以粳型稻(Japonica type)為主，粳型稻生理學上屬溫帶型稻，一年一作，全生育期 140 日以上，生育期間需日射量充足、日夜溫差大之環境，其穀粒的有效充實期長，充實期平均氣溫 25°C 以下，但臺灣位處於亞熱帶地

區，是國際上普遍栽培粳型水稻緯度最低的區域，每年兩季的稻作栽培生育環境迥然不同，一期作在種子充實期常遭遇高溫，導致白堊質的發生，二期作在營養生長期的高溫使得分蘗數減少、而充實期的低日照也會影響穀粒的充實度，以上皆影響稻米產量及品質(盧，1999；盧等，2008)。

近年來的分析指出，臺灣百年來溫度上升趨勢值約為 $0.15^{\circ}\text{C}/10$ 年。而最低溫的上升趨勢值明顯高於最高溫，顯示日均溫的上升趨勢主要是受到最低溫明顯上升所導致(林等，2005)。Lur and Liu (2006)指出臺灣優質粳米生育之「安全環境」為：日均溫低於 26°C 、日高溫低於 30°C 、日低溫低於 22°C 、及日照量高於 $13 \text{ MJ m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ ，惟臺灣稻作栽培環境在穀粒發育期間的日均溫多處於 $26\sim 28^{\circ}\text{C}$ 以上之高溫，且日夜溫差不大，日射量也不高，使得穀粒充實速率快而有效充實期相對縮短，對稻穀產量及品質影響極大(林，2008)。

稻米品質一般被歸納為碾米品質、外觀品質及烹調與食用品質等三大類，其形成牽涉到複雜的生理及生化反應過程，也與環境之間具有密切的關係，溫度是影響稻米品質形成主要的環境因子之一。

內 容

高溫下水稻的生產與稻米外觀品質

稻穀的產量構成要素為穗數、一穗粒數、穎花稔實率及千粒重，其中除穗數在水稻生育早期形成外，其餘均在幼穗完成後形成。因此，在最高分蘗期前，其產量受單位面積穗數所支配，自最高分蘗期至抽穗前，則主要受一穗粒數所支配，抽穗後則受穎花稔實率和千粒重所支配，各項要素間具有互補效應且受到品種及栽培環境的影響。在環境因素中，以水稻穀粒充實期間的溫度對穀粒產量及米質關係最為密切(Asaoka *et al.*, 1985)。

高溫環境下影響水稻穎花的受粉作用，造成稔實率下降；同時影響穀粒充實速度縮短充實期，造成水稻穀粒的重量下降，此外，由於在高溫環境下穀粒充實速度增快，導致穎果珠心及維管束等養分輸送組織提前衰化，使得養分供應不足，澱粉合成受阻，澱粉粒充實不緊密產生空隙，因而發生稻米外觀之白堊質現象(Morita *et al.*, 2004; Kondo *et al.*, 2005)。

水稻的儲藏性澱粉澱粉與生合成途徑所需酵素

水稻穀粒中最主要的成分為澱粉，其理化特性與種類為影響米飯食為最主要的因子。根據結構的不同，可將澱粉分為直鏈澱粉(amylose)與支鏈澱粉(amylopectin)，直鏈澱粉是以 α -1,4 糖苷鍵將葡萄糖(ADP-glucose)鍵結成長鏈狀的結構，而支鏈澱粉則以 α -1,6 糖苷鍵將短鏈的直鏈澱粉鍵結形成支鏈，成為一具有許多分支的巨大分子。由於的鍵結方式不同，合成直鏈與支鏈澱粉的酵素也不完全相同；直鏈澱粉主要是由 ADP-葡萄糖磷酸酶(ADP glucose pyrophosphorylase, AGPase)以及澱粉粒結合型澱粉合成酶(granule-bound starch synthase, GBSS)所合成，而支鏈澱粉的合成則需要多種酵素分工合作，包含 ADP-葡萄糖磷酸酶(AGPase)、可溶性澱粉合成酶(soluble starch synthase, SS)、澱粉分支酶(starch branching enzyme, SBE)、澱粉去分支酶(starch debranching enzyme, DBE)等(吳，1988)。

澱粉生合成之關鍵酵素

由於在澱粉生合成途徑中所利用的酵素種類多且龐雜，而各種酵素又具有不同的同工型，因此，本篇只針對四種關鍵酵素，簡述其功能及其在合成途徑中的作用，探討澱粉合成的相關背景。

ADP-葡萄糖磷酸酶(AGPase)：AGPase 是澱粉生合成中第步驟，主要催化 Glc-1-P (葡萄糖-1-磷酸)與 ATP，合成葡萄糖(ADP-glucose)及無機磷酸(inorganic phosphate, Pi)。AGPase 為四聚體，由兩個較大的次單元(LSU)與兩個較小的次單元(SSU)所構成，其中 LSU 被認為是酵素活性調控區域，而 SSU 則被認為是酵素催化區域。前人研究中發現，AGPase 的活性與澱粉累積呈正相關，且其為澱粉生合成中的限速酶(Jeon *et al.*, 2010)。

澱粉合成酶(starch synthase, SS)：澱粉合成酶的作用是将澱粉的葡聚糖鏈延長，將葡萄糖(ADP-glucose)連接至葡聚糖鏈的非還原端，並催化 α -1,4 糖苷鍵的合成，形成直鏈澱粉或支鏈澱粉。澱粉合成酶依據其在澱粉體中的狀態不同可細分為顆粒結合型澱粉合成酶(granule-bound starch synthase, GBSS)以及可溶性澱粉合成酶(soluble starch synthase, SSS)。在水稻胚乳中，GBSS 是合成直鏈澱粉的關鍵酶，除此之外，GBSS 亦與支鏈澱粉的合成有關。可溶性澱粉合成酶(SSS)是另一

大類的澱粉合成酶，其包含除了 GBSS 外所有的澱粉合成酶，主要負責支鏈澱粉的合成與延長(Fujita *et al.*, 2006)。

澱粉分支酶(starch branching enzyme, SBE)：主要催化 α -1,6 糖苷鍵的合成在直鏈澱粉上形成分支，在支鏈澱粉的形成中具有極為重要的作用，與可溶性澱粉合成酶共同作用形成支鏈澱粉。

澱粉去分支酶(starch debranching enzyme, DBE)：其主要的功能是水解 α -1,6 糖苷鍵在支鏈澱粉的合成中亦扮演重要的角色，其可裁剪澱粉鏈分支，再藉由澱粉分支酶將裁剪下的澱粉鏈連結至正確的位置。因此，透過澱粉去分支酶與澱粉分支酶相互分工，移除葡聚糖鏈上位置不正確的葡萄糖，維持支鏈澱粉正確的結構(Kubo *et al.*, 2005)。

結 論

高溫環境下除造成水稻生理上的障礙而減少光合作用獲得之能量補充，並提高穎果內的糖解作用與酒精發酵作用，因而導致澱粉的降解(Asatsuma *et al.*, 2006；Yamakawa *et al.*, 2007；林, 2008)，亦影響澱粉合成相關酵素的活性與其基因表現，使得穀粒中澱粉合成受到抑制(Jiang *et al.*, 2003)。因而，導致穎果發育與充實不良，因而造成產量與品質的降低。

參考文獻

1. 林芹如 2008 充實期高溫影響稻米品質形成的生理途徑 國立臺灣大學農藝所碩士論文 臺灣。
2. 林彥蓉、郭素真、吳永培 2005 全球暖化下臺灣耐逆境水稻之育種策略及發展 因應氣候變遷作物育種及生產環境管理研討會專刊 pp.65-78。
3. 吳淑靜 1988 不同期作稻米之理化特性研究及米之新加工產品開發 國立中興大學食品科學研究所碩士論文 臺灣。
4. 盧虎生 1999 溫度對水稻穀粒充實發育及稻米品質的影響 環境與稻作生產 臺灣省農業試驗所中華農業氣象學會 pp.106-118。
5. 盧孟明、陳雲蘭、陳圭宏 2008 全球暖化趨勢對臺灣水稻栽培環境之影響 作物、環境與生物資訊 5: 60-72。

6. Asaoka M., K. Okuno, H. Fuwa. 1985. Genetic and environmental control of starch properties in rice seeds. *In* R. D. Hill and L. Munck (eds.) *New approaches to research on cereal carbonhydrates*. Elsevier: Amsterdam.
7. Asatuma S., S. Chihoko, K. Aya, A. Tsuyoshi and M. Toshiaki. 2006. ALPHA.-Amylase affects starch accumulation in rice grains. *J Appl Glycosci*. 53: 187-192
8. Fujita N., M. Yoshida, N. Asakura, T. Ohdan, A. Miyao, H. Hirochika and Y. Nakamura. 2006. Function and Characterization of Starch Synthase I Using Mutants in Rice. *Plant Physiol*. 140, 1070-1084.
9. Jeon J. S., N. Ryoo, T. R. Hahn, H. Walia and Y. Nakamura. 2010. Starch biosynthesis in cereal endosperm. *Plant Physiology and Biochemistry*. 48, 383-392.
10. Jiang H., W. Dian and P. Wu. 2003. Effect of high temperature on fine structure of amylopectin in rice endosperm by reducing the activity of the starch branching enzyme. *Phytochemistry* 63: 53-59.
11. Kondo M., T. Ishimaru, Y. Sanoh and T. Umemoto. 2005. Research directions on grain ripening under high temperature in rice. (in Japanese) *Agric. Technol*. 60: 462-470.
12. Kubo A., N. Fujita, K. Harada, T. Matsuda, H. Satoh and Y. Yakamura. 1999. The Starch-Debranching Enzymes Isoamylase and Pullulanase Are Both Involved in Amylopectin Biosynthesis in Rice Endosperm. *Plant Physiol*. 121, 399-409.
13. Morita S., H. Shiratsuchi, J. Takahashi and K. Fujima. 2004. Effect of high temperature on grain ripening in rice plants.-Analysis of the effect of high night and high day temperatures applied to the panicle and other parts of the plant. *Jpn. Crop Sci*. 73: 77-83.
14. 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.