



水稻野生種的多樣性 與利用性

Diversity and Utilization of Wild Rice (*Oryza* spp.)

李長沛 農業試驗所作物組

Li, Chang-Pei Crop Science Division, Taiwan Agricultural Research Institute.

前言

水稻為世界上主要的糧食作物，稻米為全球1/2人口賴以為生的主要食物，目前農民栽種的、市面上看到的，像籼米(長米)、粳米(短米)、糯米、黑米、紅米或是香米等形形色色的米，幾乎都來自同一個物種 *Oryza sativa*，由於 *O. sativa* 原產於亞洲因此稱為亞洲栽培稻，而後傳播至世界各主要的稻作產區，所以也稱普通栽培稻，甚至泛稱為栽培稻。往往讓人忽略了稻屬還有另一個原產西非但栽培面積不大，且逐漸被亞洲栽培稻取代的非洲栽培稻種 *O. glaberrima*。正當亞洲栽培稻將臺灣地方品種低腳烏尖半矮及高產特性推上國際舞台，成就了水稻綠色革命之際，東南亞主要稻作產區對褐飛蝨所引起草狀矮化病束手無策的困境下，起源於印度的栽培稻近親一年生野生稻 *O. nivara* 是當時唯一抗草狀矮化病的種源；而原產中國的野生稻 *O. sativa* f. *spontanea* 細胞質雄不稔特性的應用，使得雜種水稻得以商業化生產，於是鮮少人注意的野生稻價值逐漸受到矚目。稻屬內除了兩栽培稻種外，還有20多個野生種，野生稻在栽培稻的馴化過程所扮演的角色，從古至今一直都未曾缺席過，只是有些遺傳物質早已融入栽培稻而未被注意過，有些則因栽培環境的惡化而受到重視。這些野生稻的分布從貧瘠的乾旱地至深水區，甚至在光照不足或高溫高濕的多樣性環境下，其適應自然環境的各類特性，成為改良栽培稻的重要遺傳資源，不論過去利用傳統育種方法或目前配合生物技術的研究，已從野生稻種獲得許多成果。野生稻在萬年前便是糧食方舟的基本成員，然而在其原生地逐漸被良田、廠房、高樓所取代後，是否還能安穩的在方舟上佔有

一席之地?希望經由本文對稻屬各物種的介紹及野生稻種在目前栽培稻改良上的應用成果,喚起更多人對作物野生種原保育的關懷和重視。

稻屬的特徵及其成員

稻屬(*Oryza*)自林奈氏1753年命名以來,隨後超過兩個世紀,各方學者命名至少100個稻種以上,也因原產地不同或鑑定者的不同,同名異種或同種異名頗多,對稻屬的歸類在5-25個稻種之間,期間俄國植物學家Roschewicz (1931)對稻屬植物進行全面及詳細的研究,將稻屬分為20個物種(species),雖然有些物種被重新歸類至稻族其他屬中,有些物種新增,但其分類法仍廣受各方重視與引用。

稻屬與其近緣屬植物最大的差別在於小穗(spikelet)型態上的差異(圖1),曾任國際稻米研究所(IRRI)遺傳資源中心主任張德慈博士(1985)和Vaughan (1989)定義稻屬主要特徵,其單一小穗上僅有一個可稔的穎花,穎花構造具有內、外穎、六枚花藥、雙叉的羽狀柱頭,屬兩性花;另有兩個退化不稔的穎花所形成的護穎,有別於不具護穎的假稻屬(*Leersia*)小穗;成熟的小穗稱為穎果,就是平常我們所看到水稻穀粒型態。除根據地理分布、型態之分類外,依各稻種染色體間彼此配對的情形,加上分子層次的分析將稻屬分為2個栽培稻種和23個野生稻種,並分為4個類群(complex),可分為10種染色體組,有2倍體和4倍體之分。這些野生稻種廣泛分布在非洲、南亞、東南亞、東亞、大洋洲與中、南美洲,生長的环境從旱地到深水區,具有適應多種地理與環境的廣大遺傳變異性。

就分類上的類群而言,以*O. sativa*類群也稱為栽培稻類群的分布最廣,其次為*O. officinalis*類群有最多的野生稻種和染色體組成,這兩個類群目前在栽培稻的改良利用上最為普遍。

栽培稻類群均屬二倍體且具有相似的染色體組(AA),普通野生稻*O. rufipogon*被公認為亞洲栽培稻*O. sativa*的祖先種,一年生的*O. rufipogon*又被稱為*O. nivara*。非洲栽培稻*O. glaberrima*是由多年生具有走莖的*O. longistaminata*演化為一年生*O. barthii*再進化而成。在形態特徵上,除非洲栽培稻及*O. barthii*的葉舌則呈片狀鈍三角形外,其他稻種都有長、尖且雙裂的薄膜狀葉舌;穎花與小枝梗連接的小穗軸為逗點狀(弧形),外穎的穎脊末端有凸狀物(mucro),尤其在*O. glaberrima*

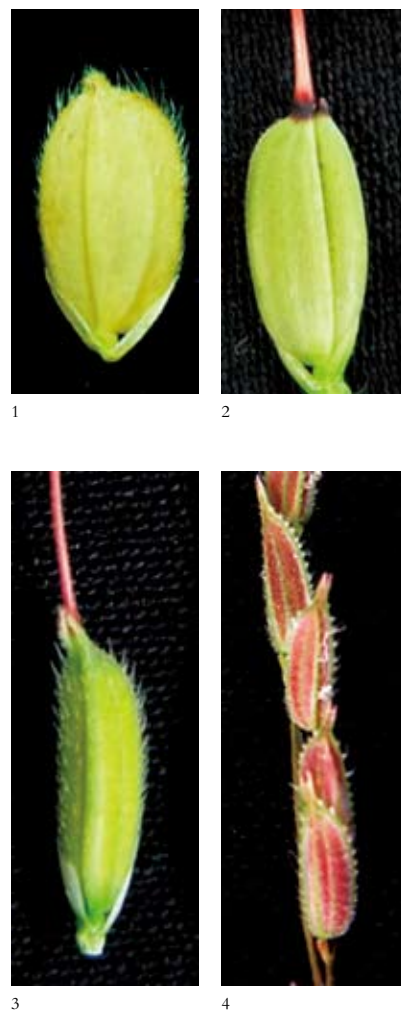


圖1 稻屬(*Oryza*)及假稻屬(*Leersia*)之小穗
1. 亞洲栽培稻(*O. sativa*);
2. 非洲栽培稻(*O. glaberrima*), 內外穎光滑;
3. 非洲多年生野生稻(*O. longistaminata*);
4. 假稻屬 *Leersia* (不具有護穎)。



最為明顯；這類群的所有野生稻和部分栽培品種上的穎花上有芒；主要棲息地為光線充足的低窪積水處，甚至2m以上的深水區。非洲栽培稻只有陸稻和浮稻類型之分；葉片和穀粒表面幾乎無毛，又稱光滑稻或光殼稻；有芒的品種，芒亦光滑(圖1)；種子具休眠性，但發芽快速，苗期生長勢旺盛，有利於和雜草競爭，有些品種抗旱性。

栽培稻類群中除了這兩栽培品種被廣為利用之外，在部分未開發的地區，栽培稻祖先種*O. rufipogon*及*O. barthii*野生族群仍有被當地原住民利用的情形(圖2)。另外，與栽培稻一樣帶有AA染色體組的野生稻，還有南美的多年生野生種(*O. glumaepatula*)與澳洲的一年生或多年生野生稻種(*O. meridionalis*)，但這兩野生稻種均未曾馴化成栽培種。

*O. officinalis*類群又稱為藥用野生稻類群，這類群型態上主要特徵為截平的葉舌，直立狀的小穗軸，穎花小、穎脈末端無凸狀物、有波浪狀的芒；有些稻種棲息在部分遮陰的潮濕土壤，有些則棲息在低窪或季節性水池及開闊地。主要分布在熱帶地區，由於這類群的野生稻種最多，染色體組成也有別於栽培稻類群，有2倍體及4倍體，但從植株大小無法分出其染色體的倍數性，為研究稻屬親緣及演化的重要類群，中研院在這方面的研究獲得許多重要的成就，早期界定出E、F染色體組，最近利用先進的分子標定技術探討不同染體組在演化上的關係。

栽培稻與野生稻栽培特性的差異

禾穀類由野生祖先種演化而來過程極為相似，包括落粒性和休眠性的降低，種子的成熟期一致，分蘗及莖桿數目的減少，穎花及種子的變大，這些改變，有利於種子的收穫、種植及人為栽培制度下產量的提升。栽培稻與野生稻在栽培上可以明顯區分的性狀，大概是那些被視為無用或不良的性狀，但對野生稻來說卻是用來維持完整生育過程、傳播種子擴充族群屬地、或逃避外來動物破壞的特性。

芒：大都數的野生稻種都具有芒，從短於5cm軟細短芒、至長15cm以上且挺直堅硬的長芒，除防止穀粒遭受鳥害外。當成熟落粒時，芒就像箭的尾端具有控制方向的作用，讓種子容易固定於泥土中，有利於種子的發芽。也可以依附在動物身上達到傳播的目的，而這類特性也保留在部分的栽培稻中，一般以陸稻居多，國內原生的山地陸稻大都具有芒。



圖2 非洲地區天然的野生稻族，最下圖原生的野生稻大族群中，部分稻穗被細綁以防止落粒及方便採收，顯示野生稻種有被當地居民利用的跡象。

休眠性:大都數野生稻種剛成熟的種子，要經過儲藏及破壞種皮等特殊處理才得以發芽，然而在自然界中，便具備了這樣條件。西非內陸地區，雨季過後，茂密叢生的野生稻莖桿逐漸乾燥、風化，土壤也逐漸乾裂，原本插入泥寧的野生稻種子受到擠壓，或連同龜裂的土表被迫將稻殼剝離，做好發芽前的準備，等待天降甘霖，再度開始它的一生。少數栽培稻仍保有休眠性，但並沒有原來野生稻那麼強烈。

落粒性:穀粒成熟或還沒完全成熟就容易掉落也是野生稻的重要栽培特性，可及早避開鳥雀的取食。但有些地區的原住民仍於野生稻未成熟時便將穗網綁(圖2)，待成熟時再加以收割利用。在栽培稻種的評估上，此一特性因人類收穫作業上的差異而有不同的需求，在利用人工打穀的原始作業上，自然需要容易脫粒的品種；而在注重米質的日本，收割後倒掛乾燥的作業上，難脫粒是必要的特性；中等脫粒性則有利於水稻聯合收穫機的作業。

另外，有些野生稻種為多年生且地下走莖的能力極強(圖3)，如亞洲的*O. rufipogon*和非洲的*O. longistaminata*，雖然地上部乾枯或被剷除，但其地下莖可以越過長期的乾旱或嚴冬，因此容易獲得再生，往



圖3 非洲多年生野生稻(*O. longistaminata*)具地下走莖、柱頭外露、花藥大等特性。



往成為水田裡雜草，文獻上還有因這類野生稻使得栽培稻減產30%的紀錄。

臺灣原生的野生稻種屬於 *O. rufipogon* 類型，當原本休眠的種子或殘留的走莖再度恣意生長，且成熟的種子又容易落粒，往往給人一種神出鬼沒的感覺，因此先民稱之為「鬼稻」，又具有紅色的芒，因此也稱「紅鬚稻」。遺憾的是國內已無原生的野生稻族群，幸而在1960年代收集的臺灣野生稻尚有多份材料保存在日本及國際稻米研究所的種原庫，農試所及改良場也在多處復育臺灣野生稻族群。

野生稻種的利用

在水稻品種改良上，為便於各類稻種原的應用，將容易與栽培稻雜交成功，透過傳統雜交或回交育種方法就可以獲得其後代進行選育的稻種，歸類為第一級基因庫，包含各類栽培稻及各種具有AA染色體組的野生稻，這類群彼此間雜交產生的雜種不稔性，是由基因所控制，容易透過回交的手段來克服。與栽培稻可以雜交，但雜交後胚乳容易退化，胚成活率低，必須借助胚拯救培養才能獲得雜種，雜種具有高度的不稔性，其不稔性是染色體在減數分裂時配對異常所造成，一般回交成功率也低，所獲得的後代則因染色體配對不正常容易產生異常株型(圖4)，歸類為第二級基因庫；*O. officinalis*類群的各野生稻種及帶有FF染色體組的野生稻 *O. brachyantha* 屬之。其他更遠緣的野生稻種或其他屬植物則被歸為第三級基因庫，很難獲得與栽培稻雜交後代，即使經由胚拯救培養獲得雜種植株，但仍無法或極困難獲得回交種子，通常必需藉由體胚的融合或基因轉殖才能成功。

野生稻的有利性狀在應用上，有些是栽培稻中所沒有或未發現的特性，有些則是栽培稻本來就有，但野生稻中有更好或不同的作用機制，具提升栽培稻某部分特性的潛力。綜合國內外野生稻有利性狀實際應用的情形，說明如下：

1. 野生稻在病蟲害抗性的利用

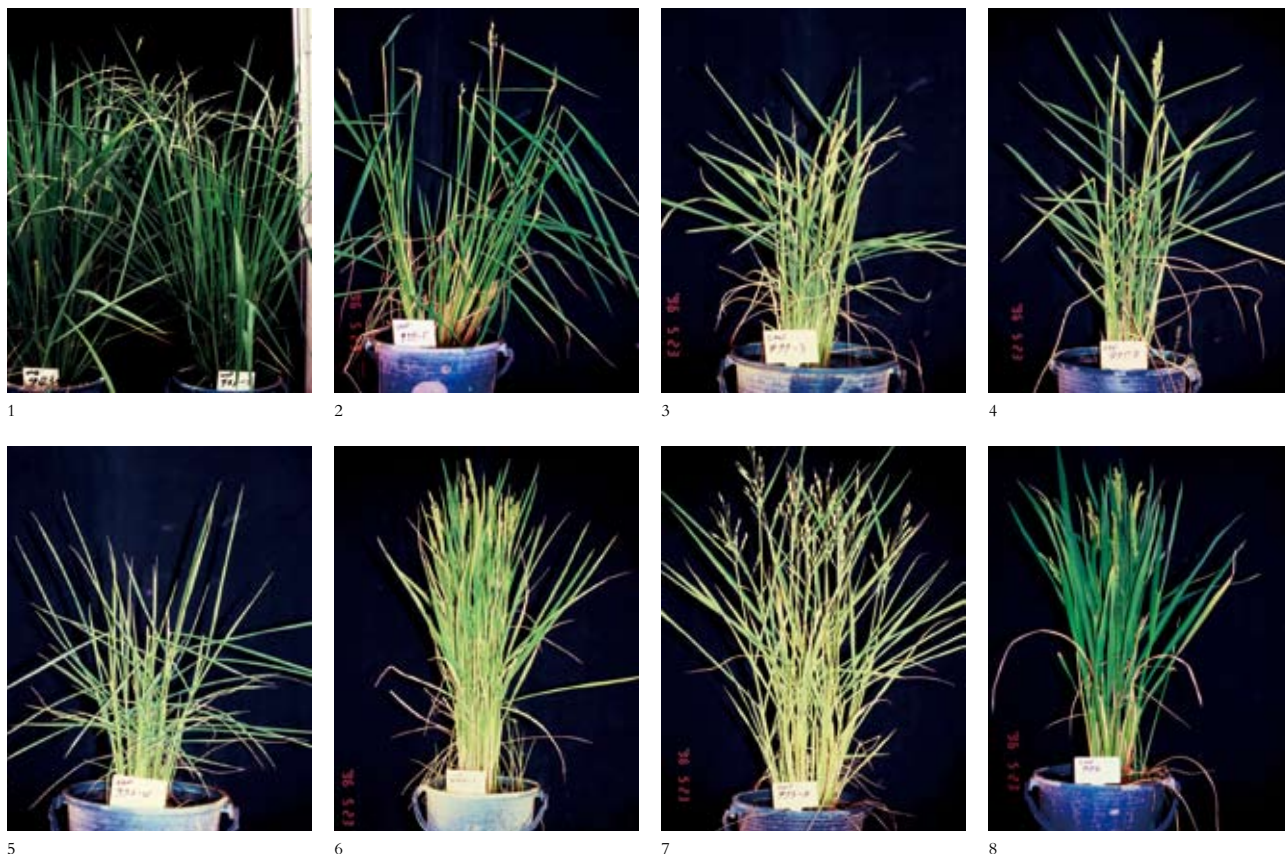
在1970年代東南亞的地區由褐飛蝨攜帶病毒所引起的草狀矮化病 (grassy stunt virus)，當時的推廣品種都不具抗病性，IRRI 篩選6,723種原對草狀矮化病抗性，僅有一個一年生野生稻 *O. nivara* 材料具有較低的感染率，是當時僅有的抗性種原。利用此抗性來源與栽培稻雜交，再經多次回交栽培稻後，先後育成許多抗性品種，開啟自野生種導入有利

基因成功的先例，也從 *O. rufipogon* 和 *O. officinalis* 中成功導入克服黑尾葉蟬引起的毒素病(tungro virus)的抗病基因。

白葉枯病是國內第二期稻作發生最為嚴重的病害，在各類稻種中已發現超過30個抗性基因。IRRI從非洲野生稻 *O. longistaminata* 發現的抗性基因(Xa-21)，具有廣幅的抗性，其育成品系已引進國內評估，對臺灣的白葉枯病的菌株具穩定抗性，正透過分子標誌的篩選導入至推廣品種。中國也於多年生的 *O. rufipogon* 發現抗病基因Xa23(t)，可抗多個白葉枯病菌株，同時對多個地區的褐飛蟲族群具有抗性。自其他野生稻種成功導入白葉枯病抗性的還有非AA染色體組的 *O. officinalis*、*O. eichingeri*、*O. australiensis*、*O. brachyantha*，甚至4倍體的 *O. latifolia*、*O. minuta*。也自 *O. minuta* 的導入系中發現抗稻熱病基因Pi9(t)，且獲得抗紋枯病的品系。由 *O. grandiglumis* 而來的導入系也可抗多個稻熱病菌株。

在蟲害抵抗力方面，褐飛蟲是東南亞國家及國內第二期作的主要害蟲，嚴重時稻株全株乾枯形成所謂的「蟲燒」，目前至少發現25個抗性基因，一半以上的抗性基因來自野生稻種，又以 *O. officinalis* 最多；另

圖4 栽培稻與不同染色體組野生稻雜交及回交後代，因染色體無法正常配對常出現異常株型。1. 栽培稻與野生稻 *O. australiensis* 之雜種F1植株(左)及回交栽培稻1次(BC1F1)之植株(右); 2-8: 回交2次(BC2F1)之植株。



外還有來自 *O. rufipogon*、*O. australiensis*、*O. latifolia*、*O. minuta*；其中 *O. officinalis* 的導入系也同時有抗白背飛蟲的能力。國內曾利用 *O. rufipogon* 育成可抗多個褐飛蟲小種的台農69號，近年來從台農67號與 *O. nivara* 導入系中發現褐飛蟲及白背飛蟲抗性基因，並從台農67號與 *O. officinalis* 的後代中評估出具有多個抗性基因的導入系(圖5)，正將這些抗性基因應用在良質米育種上。

2. 野生稻在水稻產量增進的利用

中國從野生稻種 *O. sativa* f. *spontanea* 中發現的水稻細胞質雄不稔特性，使三系法的雜種水稻得以商業化生產，中國籼型雜種品種高達90%具有這類型細胞質特性，其他AA染色體組的野生稻種也發現不同的細胞質雄不稔性的來源。野生稻種除雄不稔特性使得到稻作產量提升外，自 *O. rufipogon* 發現可以增加每穗粒數進而增進栽培稻產量基因 (*yld1.1*、*yld2.1*)，增產幅度最高可達30%。許多的研究也指出約有50%來自 *O. rufipogon* 中的數量性狀基因對栽培稻的農藝性狀具有增強的效應。而來自巴西的野生稻 *O. glumaepatula*(AA染色體組)中也發現分別可增產有15.7%和9.1%的基因。這些野生稻種增產的效應大都來自每株粒數、稔實率、千粒重等特性的增加進而使產量獲得提升，國內也從栽培稻與EE染色體組野生稻 *O. australiensis* 的組合中選育出大穗且每穗粒數多的品系，但整體的產量卻未超越原來的栽培稻輪迴親本。

3. 野生稻其他特性的開發與利用

野生稻有利的性狀常因水稻栽培環境變化而有不同的評價和結果，其中最明顯的例子是野生稻開花特性的應用。栽培稻通常在早上9-11點間開花，而野生稻種的開花習性，從清晨到午夜都有，其中 *O. officinalis* 在清晨太陽剛升起時穎花便開始綻放，這些開花習性被視為野生稻種的基本性狀，很少人注意到其利用性。近年來因全球暖化，普遍升溫的環境下，耐熱水稻品種的選育也逐漸受到重視，因此這類早晨開花的習性成為可避開上午或近中午時熱浪襲擊的有利性狀，可減少花粉因高溫所受到的危害。非洲一年生野生稻 *O. barthii* 比栽培稻早熟及早開花的習性則具備避旱、避熱的優勢，中國則從多年生的 *O. rufipogon* 發現耐寒及耐旱有關的基因；原產澳洲熱帶地區的野生稻 *O. meridionalis* 則早已具備有耐旱的特性；非洲的 *O. punctata* 在高濃度鹽份篩選下，耐鹽的栽培稻對照品種枯死後，還有60%的存活率，顯示野生稻種在環境逆境的應用上仍有很大的開發潛力。



圖5 由栽培稻與野生稻 *O. officinalis* 雜交選育出抗褐飛蟲品系，存活者表示帶有褐飛蟲抗性基因。

有些野生稻的特性原本被視為不良性狀，經過育種者的巧妙安排，變成可以利用的性狀，如野生稻 *O. rufipogon* 和 *O. longistaminata* 多年生走莖的型態原被認為不易去除的雜草，已被開發作為多年生栽培稻種，甚至可做為固定雜種優勢的永久稻種；其柱頭外露且花葯特長的這類異花授粉特性，則有利於生產雜種水稻時提高授粉成功率。而野生稻 *O. nivara* 被認為對米飯食味口感有不良影響的高蛋白質含量，在馬來西亞已選育出高蛋白質及高膳食纖維的品種進行商業化生產。除了這些明顯容易評估應用的性狀外，有許多學者從野生稻 *O. rufipogon*、*O. barthii* 和 *O. australiensis* 中發現可提高光合作用能力的構造或機制，具有提升稻作產量之潛力。

結語

栽培稻由野生稻馴化而來，在馴化的過程中不論是人類的選拔或自然的汰選，原有的遺傳物質逐漸丟失，丟失的有些是在栽培上有不良影響的性狀，如芒、落粒性、容易倒伏等特性，但從野生稻發掘出有利性狀加以應用的成功例子上，也足以說明馴化過程中確實丟失了許多野生稻原有的有利基因。值得慶幸的是透過育種上的各項手段，已可以有效的找回這些在栽培稻失落的特性加以應用。屬於栽培稻類群各類具有AA染色體組的野生稻種，經由雜交及回交，以及分子標誌的應用，來探討該野生稻種各染色體片段對栽培稻之影響，從而找出有利的基因加以應用。在不屬AA染色體組野生稻種的利用上，因為彼此的染色體於減數分裂時無法完全配對、雜種不稔、回交困難且在回交栽培稻的過程中，不是AA的染色體片段往往因無法配對而被排除，導入的染色體片段比理論上所獲得的要少很多，但從中所發現的有利基因通常是有別於AA染色體組，往往是嶄新的基因，目前分子標誌技術的進展快速，相信這類野生稻種的利用性將會更為有效率。

栽培稻的誕生對現代人來講顯得遙遠且模糊，各類野生稻種的研究與利用，讓人得以拼湊些演化的歷程，體認這些稻種存在的意義。自然演化留存至今的各類野生稻種，具多種病蟲害的抵抗性，對不良環境的適應性，猶如未被完全挖掘的寶藏，值得再深入的研究與利用。因此，當我們有機會看到這些雜草般的野生稻時，想想那些不起眼性狀的背後，尚潛藏著數千年來淬煉而成的精華，正等待著我們去發現。

