

應用已知農藝基因 提升水稻逆境抗性

農試所作物組 吳東鴻 李長沛 賴明信 卓緯玄 顏信沐 曾東海

一、前言

水稻 (*Oryza sativa* L.) 是世界上最重要的糧食作物之一，提供21%全球人口的主要熱量來源，尤其是亞洲地區更為重要，在我國亦為栽培面積最大之主要糧食作物。過去因在來品種“低腳烏尖”提供半矮性基因，育成之半矮性品種具短而強韌莖稈，有利受光型態的直立葉片，且具有耐倒伏性，在多肥集約管理下也不易倒伏，因而施肥效果得以表現，單位面積產量大幅提高。

回顧台灣地區百餘年來的稻作生產歷程，由於優良品種選育及栽培技術改進，促使產量及品質獲致顯著提升。其中各優良品種栽培面積更替變化代表著育成單位之推廣成果，也意味著我國稻作育種目標之變遷；在經濟起飛後，因國民所得與生活水準逐年提高，消費型態轉變，各種速食餐飲逐漸取代傳統食品，使得米食消費量相形減低。因應消費者需求，水稻育種目標不再是一味追求高產量，更加著重在品質與功能性，使得育種家由僅注重高產轉變為良質米

品種，再逐漸趨向兩者兼具之品種。而近年來頻繁劇烈氣候大幅增加了糧食生產風險，使得農民對具有高逆境調適能力品種的需求性更為迫切，為穩定糧農產業發展，我國水稻育種家持續不斷創新能兼具各項優良性狀的品種，提供了我國稻作產業最佳生產基石與因應未來衝擊之能量。但是氣候變遷的速度似乎比預期中的快，所幸在水稻各農藝性狀上諸多遺傳研究皆有所斬獲，而要如何能有效應用這些已知遺傳研究，提高品種逆境耐受性以及育種效率，將是目前育種家將面臨的挑戰。

二、水稻領先品種之變遷

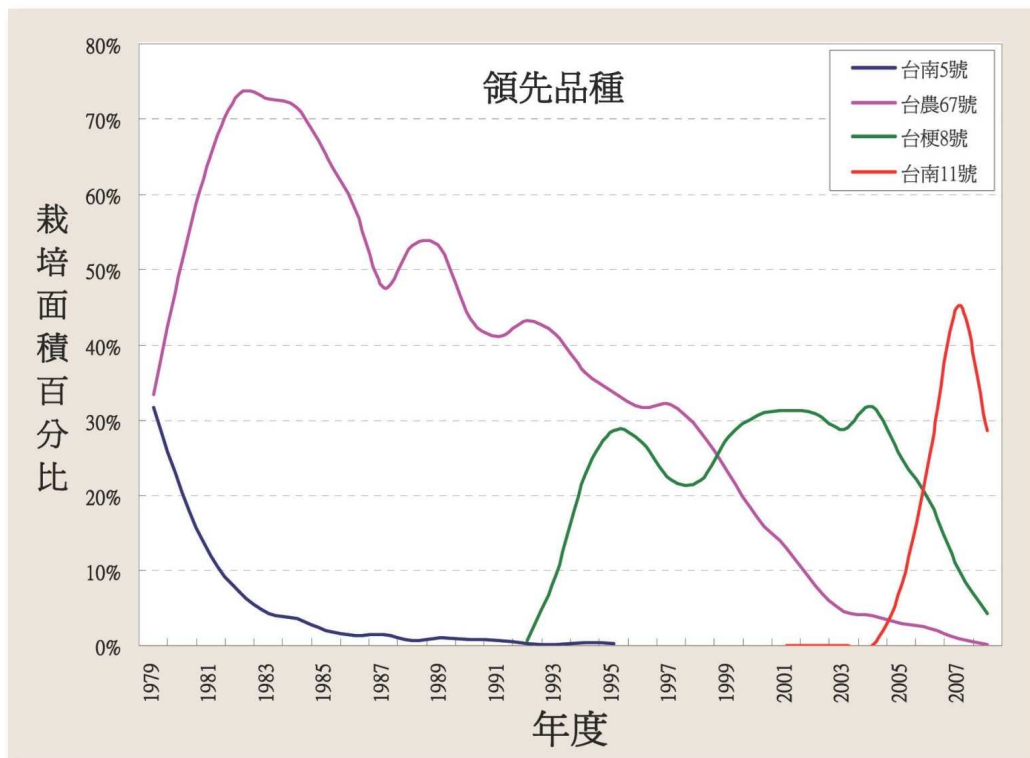
一個水稻品種能成為領先品種，必具備多地區適應性、耐多項逆境與穩定高產潛力等特性。自農業試驗所育成水稻台農67號後，便開始取代台南5號，一直處於領先品種之位長達19年之久(1979~1998)，如(圖一)，因具有強稈、不易倒伏、適合機械收穫，又具穩定高產潛力、適應性廣、對病蟲害忍耐性強等多項優良農藝性狀，廣受農民喜愛，鼎盛之巔更達全台73%稻作栽培面積。爾後，隨糧政單位推行提升國產稻米品質之政策，擴大推廣良質米品種栽培面積，於1992年由台南區農業改良場

作者：吳東鴻助理研究員
連絡電話：04-23317106

所提出命名之台梗8號，因米質優良食味佳、肥效反應佳、病蟲害抵抗性高且又抗倒伏，從1999年開始取代台農67號成為領先品種長達7年（1999～2005），栽培面積始終維持於全年稻作30%面積左右。優質水稻品種不斷推陳出新，直至2004年具有穩定豐產特質之台南11號命名通過後，因兼具米粒外觀良好、完整米率高、食味佳、產量高與適應性廣等特性，僅歷經一年推廣期便躍居領先品種之位（2006年～至今）。由此窺知我國稻作育種目標由僅注重高產轉變為良質米品種再逐漸趨向兩者兼具之品種，且顯示領先品種必具備多地區適應性與穩定高產潛力等特性。我國水稻育種家持續不斷創新各項優良性狀，從1988至今（2011）共育成56個品種，其中梗稻42品種，秈稻3品種，梗糯8品種及秈糯3品種，如（圖二），提供我國稻作產業最佳生產能量之基石。

三、提升水稻耐逆境之急迫性

據美國國家海洋暨大氣總署 (NOAA) 的資料顯示，過去1個世紀全球平均氣溫上升趨勢約為 $+0.05^{\circ}\text{C}/10\text{年}$ ，而最近25至30年為 $+0.16^{\circ}\text{C}/10$ ，上升趨勢約為百年的3倍，增暖速度更加明顯。台灣長期氣溫變化趨勢，也同樣存在暖化的特徵，近百年整體上升趨勢介於 $0.10^{\circ}\text{C}/10$ 至 $0.15^{\circ}\text{C}/10\text{年}$ 之間，而近30年升溫趨勢為 $+0.22^{\circ}\text{C}/10$ ，約為百年趨勢的1.3倍至3.1倍（2009三月份氣候監測報告，中央氣象局）。另據姚與陳（2009）氣候變遷下水稻生長及產量之衝擊評估報告，指出氣候暖化使得水稻生育日數縮短，影響穀粒充實而減產，但大氣二氧化碳濃度升高使水稻葉片輻射利用效率提高。且經由台灣氣候實測資料評估氣候變遷下台灣水稻產量變化，顯示北部水稻栽植區有明顯減產情形，中南部則有些微增產，惟台灣全區之平均值則仍



圖一、台灣近30年來稻作栽培領先品種之變遷圖（台灣稻作資訊系統，2011）。

然呈現減產，預估於2020年、2050年及2080年將分別減產3.5%、4.7%及7%。另外，聯合國氣候機構「世界氣象組織(WMO)」2008年12月指出全球許多地方的氣候極端異常，洪水、嚴重和持續乾旱、冰雪風暴、熱浪和寒潮等肆虐，顯示整體氣溫趨向暖化導致病蟲害大規模流行外，極端氣候的發生次數日益頻繁且加劇，對人類造成的威脅與農產損失亦日趨嚴重，因此提升水稻生產因應氣候變遷之調適能力 (climate change-ready rice variety) 刻不容緩，生物性逆境與非生物性逆境的耐受性成為近年來水稻重要育種目標。

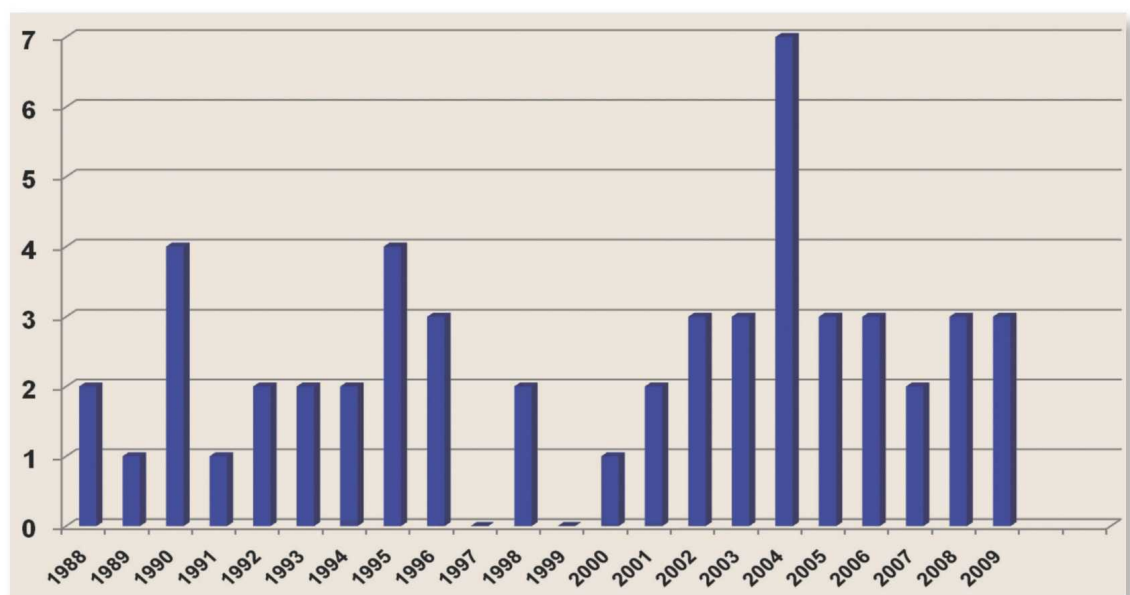
四、IRRI水稻分子輔助育種

國際稻米研究所 (IRRI) 於分子輔助育種領域上已有顯著研究成果，並針對氣候變遷所致各項非生物與生物性逆境，如水份逆境、溫度逆境、稻熱病與白葉枯病等抗病性及褐飛蟲抗性等重要農藝性狀已建立穩定評估系統，於慣行育種程序中導入分子標記技術，大幅縮短水稻育成年限，快速提升目標性狀之

遺傳增進，有效提升栽培品種耐逆境之調適能力。其中又以改良水稻品種耐淹性之研究成效最為顯著，因氣候變遷造成嚴重降雨不均，使得水分逆境嚴重影響水稻生育。對此，IRRI先透過耐淹性品種FR13A，找到第9號染色體上的主效 QTL Sub1 基因座，隨即利用分子輔助回交法 (marker assisted backcross, MAB) 改良Swarna、Samba Mahsuri、IR64、TDK1 與CR1009等東南亞地區主要稻優良栽培品種，育成IR82810-407 (Swarna)、IR84196-32 (Samba Mahsuri)、IR84197-88 (IR64)、IR85264-141 (TDK1) 與IR85262-85 (CR1009)等近同源品種，並推廣至印度、孟加拉共和國與菲律賓等國家中降低生產風險，成功地利用分子標誌輔助選種策略改進水稻品種耐淹性又不影響原先產量潛勢。

五、我國水稻主要潛在栽培逆境

在非生物逆境中，水資源短缺已成為全球面臨的嚴重危機。台灣的水資源在空間與時間都非常多變，邱與林 (2004) 利用測站資料推估台灣之氣溫



圖二、自1988年後稻作歷年水稻育成品種數 (台灣稻作資訊系統，2011)。

與降水之空間分布，結果顯示中南部降水量都集中於梅雨季及夏季，乾季長達半年之久，具有潛在性乾旱的特性，如果梅雨不顯著或侵台颱風太少，則隔年發生缺水的機率相當高。IRRI 地處東南亞地區，在稻作栽培上存有明顯乾溼季節差異，在乾季能對品種耐旱性進行大規模性狀評估，使得耐旱性育種選拔上效率甚高，已改良 Sahbhagi dhan (IR 74371-70-1-1- CRR-1)、5411 與 Sookha dhan等兼具耐旱與高產之優良品種，不僅能在慣行栽培中表現出高產潛勢，在嚴重缺水狀況下亦能維持約1噸/公頃的產出，已推廣於印度、菲律賓、尼泊爾等地區。並在為期2年的試驗評估中由 Vandana / Way Rarem 組合中定位到第12條染色體上具有一個約50%遺傳變異解釋量的耐旱QTL，有助於植株於缺水耐旱下吸收水分效率；也在 Apo / Swarna組合中發現第3條染色體上存有一個主效耐旱QTL，能直接應用於改良東南亞地區普遍種植的 IR64、Swarna與Vandana 秈稻品種。

而生物性逆境中，白葉枯病是水稻生產中主要的細菌性病害，由 *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* 所引起，嚴重時可造成水稻減產約20~60%；目前栽培管理上並無有效之防治措施，因此育成抗白葉枯病品種被視為當前唯一重要防治途徑。目前 (2011) 已發現34個水稻白葉枯病抗性基因($Xa1 \sim xa34(t)$)。其中，22個為顯性基因 Xa ，其餘為隱性基因 xa ；而已定位的抗性基因有22個，其中也有6個基因 ($Xa1, xa5, xa13, Xa21, Xa26, Xa27$) 已被成功選殖出來。IRRI 已將大部分白葉枯病 Xa 抗病基因導入或堆疊至秈稻IR24、梗稻豐錦 (Toyonishiki) 與秈梗雜交背景的密陽23 (Milyang 23)，育成一套IRBB抗白葉枯病近同源系。

另一項稻作病害即為稻熱病，在稻熱病抗病育種中，IRRI 與日本一同合作分別在秈稻CO39、梗稻麗江新團黑谷 Lijiangxintuanheigu (LTH) 及來自秈梗雜交後裔的新品種 US-2上，建立一套分別帶有24個抗病基因的近同源系 (near isogenic lines, NILs)，作為新國際判別品種 (differential varieties) 之用。而這些抗病近同源系不僅可作為各地區統一鑑別品種用以監控稻作病原羣之變化、亦可做為抗病親本並利用分子標誌輔助選種快速將抗病基因導入栽培品種。

六、應用已知重要農藝基因展望

台灣是梗稻栽種最南端，高溫潮濕，病蟲害等生物性逆境原本就嚴重，加上高山分隔，以及兩個期作的栽培模式，造成多元而差異懸殊的生育環境，提供國內的梗稻產業在發展抗耐逆境篩選評估上的利基，尤其是在全球暖化環境下，更凸顯出台灣栽培環境的重要性。而台灣跨亞熱帶與熱帶，擁有經過長期馴化的梗稻品種及原生的優良在來品種，這些在地的稻種原早已長時間適應台灣地區的氣候條件，極適合發展秈梗雜交選育的相關育種研究。

隨著越來越多重要性狀目標基因的被定位與選殖，功能性分子標記的發展，已育成諸多帶有已知重要農藝基因之導入系。為加速利用攜有目標基因之導入系 (Introgression lines)，可藉由分子標記輔助回交 (MAB)，快速將目標基因導入國內栽培品種，並搭配背景選拔監控輪迴親回復率，僅需4~5世代 (BC_2F_2, BC_3F_2) 便可完成優良基因轉移作業。根據過去諸多分子回交模擬研究探討最佳篩選策略，建議研究人員 (1) 先挑選具有目標對偶基因的植株；(2) 在 BC_1F_1 世代與 BC_2F_1 世代中，逐步篩選目標基因座兩

側的標記已發生重組者，以期目標基因座一側已置換成輪迴親的片段；(3) 最後考慮整個基因組恢復成輪迴親的比例最高者。若欲利用該目標性狀已能穩定判別但未知基因定位者進一步改良時，可藉由多次回交QTL分析的模式(advanced backcross QTL analysis, AB-QTL)，先在初期世代(BC_1F_1) 定位目標基因座，並利用 BC_1 世代所得的基因型資料，挑選帶有目標基因座之優良表性植株，或挑選輪迴親比例最高者進行反復回交，也可同時比對目標基因型與整體農藝性狀直接進行品系固定，改良現有栽培品種或育成新品種，可同時兼顧開發新穎基因 (QTL mapping) 與品種改良，如(圖三)。

因此在梗稻品種改良上，可先將已改良之秈稻栽培品種的優良基因，藉由分子輔助選拔快速導入現行梗稻推廣品種中；並利用已知功能性標誌探討種原

內目標基因之分布情形，落實數量性狀基因座定位研究之應用性，建置重要農藝性狀基因型與外表型關聯性之快速分析平台，依各目標性狀提供育種家優良親本候選清單，以提升逆境育種之育種效率，有效提高栽培品種因應氣候變遷之調適能力，穩定國內農業生產。

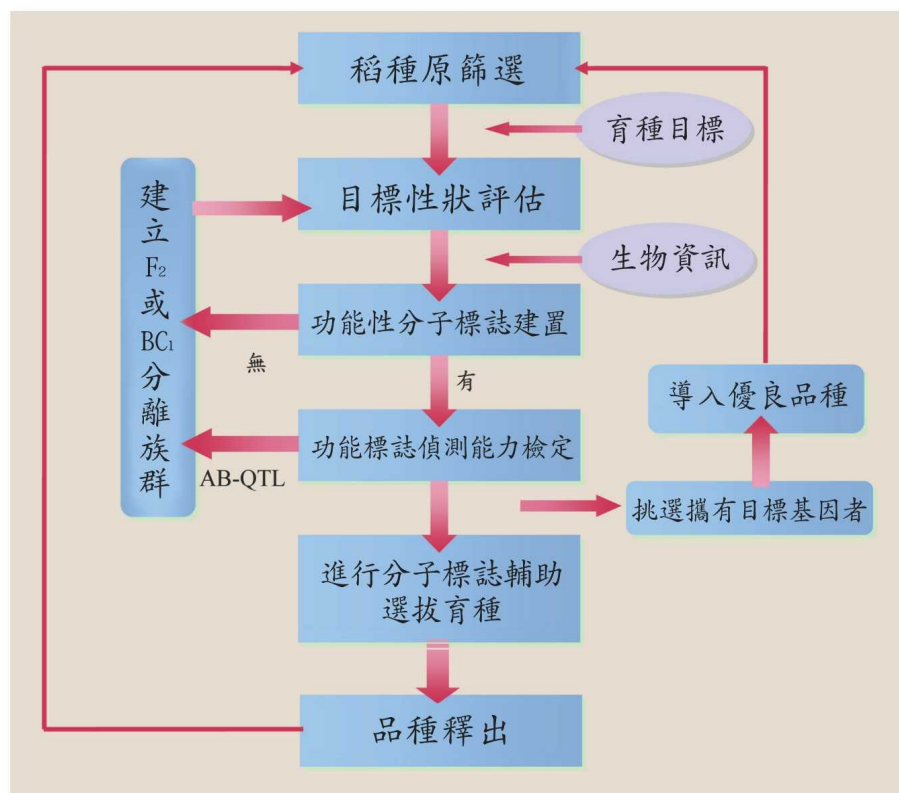
七、參考文獻

姚明輝、陳守泓，2009，氣候變遷下水稻生長及產量之衝擊評估報告，作物、環境與生物資訊 6: 141-156。

Septiningsih, E. M., A. M. Pamplona, D. L. Sanchez, C. N. Neeraja, G. V. Vergara, S. Heuer, A. M. Ismail, D. J. Mackill. 2009. Development of submergence tolerant rice cultivars: The Sub1 locus and beyond. Ann. Bot. 103:151-160.

Verulkar, S. B., N. P. Mandal, J. L. Dwivedi, B. N. Singh, P. K. Sinha, R. N. Mahato,

P. Dongre, O. N. Singh, L. K. Bose, P. Swain, S. Robin, R. Chandrababu, S. Senthil, A. Jain, H. E. Shashidhar, S. Hittalmani, C. Vera Cruz, T. Paris, A. Raman, S. Haefele, R. Serraj, G. Atlin and A. Kumar. 2010. Breeding resilient and productive genotypes adapted to drought-prone rainfed ecosystem of India. Field Crop Res. 117:197-208.



圖三、應用已知農藝基因之建議水稻育種流程圖。