

多元化調整抽穗期以 穩定稻作生產結構

農試所作物組 吳東鴻 林孟誼 卓緯玄 李長沛 顏信沐 賴明信

一、抽穗期對水稻栽培之影響

在穀類作物中從萌芽後營養生長轉化進入開花之生殖生長所需天數視為抽穗期，其中根據植株開花對光週期的反應不同，一般將作物分為三種主要類型：短日照作物、長日照作物、日中性作物。水稻屬於短日照作物，在短日照條件下抽穗期縮短，長日照條件下則延長，亦因種原與環境的多重組合造就抽穗期的多樣化，進而讓水稻種原具廣泛地理適應性和產量潛勢差異。抽穗期不僅受感光性影響，亦受感溫性和基本營養生長性共同調控，從移植至抽穗的生育期可視為品種對該地區或栽培季節之適應性，因此抽穗期一直是品種選育中重要農藝性狀，然為了穩定高稻作生產力，一直以來極為重視選育弱感光或非感光型優良品系，並將同時兼具中晚熟與豐產作為主要育種目標之一。

為提升國產稻米品質及競爭力，糧政單位公告103年優良水稻推廣品種28

個，如表一，103年起欲申報繳交公糧的農友須依公告品種才可繳交公糧稻穀，並宣導農友向育苗或代耕業者索取秧苗供應明細單，自103年起不受理再生稻及落粒栽培水稻田區申報繳交公糧，籲請農友轉作其他作物維護收益或種植綠肥以涵養地力，並藉由補助以誘導轉作或輪作硬質玉米、小麥等雜糧作物，其中小麥生產上所用的耕耘、收穫與調製農機具均可與水稻栽培混用，讓稻農在水旱輪作選擇上對於水稻-小麥輪作更便於水稻-玉米輪作方式，能更適應投入生產(如圖一)，且小麥適於冬季栽培與水稻夏日主要栽培季可以相互搭配，因此適當縮短水稻生育日數，在第二期作能搭配出更多稻麥栽培的品種組合，更有助於穩定輪作制度的滾動，然目前主要栽培品種均屬中晚熟品種，在早熟品種上的選擇仍不普及，如：早熟台 1、11號、台中190、191號、台南13號與高雄142號等。

水稻抽穗期基因的發現和應用研究，將有助於解決早熟與穩定生產難以兼顧的矛盾，以及突破籼粳雜交後裔極

作者：吳東鴻助理研究員
連絡電話：04-23317106

表一、2014年優良水稻推廣品種清單與其栽培資訊

一般食用 粳稻品種	收穫日數		102年第二期作		適栽期作及區域
	第1期作	第2期作	面積(ha)	百分比	
1 台粳2號	143	100	3,917	4.30%	全台第1、2期作。
2 台粳8號	134	108	227	0.25%	全台第1、2期作。
3 台粳9號	123	114	3,296	3.60%	全台第1、2期作。
4 台粳14號	140	107	6,533	7.10%	全台第1、2期作，另雲林以南第1期作易有梅雨地區不適合栽種。
5 台粳16號	133	116	2,489	2.70%	全台第1、2期作。
6 桃園3號	135	107			台中以北第1、2期作。
7 台農71號	124	92	1,026	1.10%	全台第1期作 (特別適合於台南(含)以南地區種植)及全台第2期作。
8 台農77號	132	115			西部地區第1、2期作。
9 台中192號	117	112	4,014	4.40%	全台第1、2期作。
10 台南11號	124	112	54,681	59.50%	適苗栗(含)以南及花東地區第1、2期作。
11 高雄139號	130	108	3,862	4.20%	花東地區第1、2期作。
12 高雄145號	119	110	440	0.48%	全台第1、2期作。
13 高雄146號	114	106			高屏地區 (早熟，植株遇雨易倒伏，應留意田間管理)。
14 高雄147號	128	115			台中以南第1、2期作。
15 花蓮21號	129	120	23	0.03%	全台第1、2期作。
16 台東30號	127	115			全台第1期作及嘉義、台南、花蓮、台東第2期作。
17 台東33號	129	111			全台第1、2期作。
18 越光	109	94			全台第1、2期作，惟屬早熟品種，需視適合區域種植。
一般食用秈稻品種					
1 台中秈10號	117	98			全台第1、2期作。
2 台農秈22號	123	112			全台第1期作。
加工用秈稻品種					
1 台農秈14號	126	107			雲林、嘉義、台南地區第1、2期作
2 台中秈17號	127	106			彰化、雲林、嘉義、台南地區第1、2期作。
3 高雄秈7號	121	96			南部地區第1、2期作。
糯稻品種					
1 台農糯73號	120	108			全台第1、2期作。
2 台粳糯1號	128	103			雲嘉南地區第1、2期作。
3 台粳糯3號	125	112			雲嘉南地區第1、2期作。
4 台東糯31號	123	111			花東地區第1、2期作。
5 台中秈糯2號	121	107			全台第1、2期作。
未列入					
1 台粳4號	128	114	1,712	1.90%	
2 台農84號	129	109	1,031	1.10%	

早熟的瓶頸，對於日後選育早晚熟抽穗期之優良品種以進行產期結構調整與佈局具正面效益。因此回顧水稻抽穗期相關調控QTL的定位、選殖及深入探討其分子作用機制等相關研究，可作為日後制訂育種選拔模式與雜交組合之重要參考依據，並期發揮這些抽穗期基因之應用價值。

二、抽穗期基因的種類

在尚未取得作物基因體中大量核酸或蛋白質多型性可作為分子標誌前，古典遺傳研究中藉由檢定雜交組合內的特定分離比，能推論出控制目標性狀之相關主效遺傳因子的數量，藉此可釐清各優良品種是否攜有相同遺傳因子。抽穗期遺傳因子依對光週期的敏感性可分為

感光與非感光型兩大類，其中各類型基因再依基因間相互顯隱性或交感關係可區分為顯性感光、隱性感光、感光修飾、顯性早熟、隱性早熟、隱性晚熟與非感光修飾等7種不同類型抽穗基因，可知水稻控制抽穗期遺傳因子高達29個，又以顯性感光基因多達9個為最，而控制水稻感光性的主要兩個基因為第六條染色體的*Se-1*及第七條染色體的*E1*。

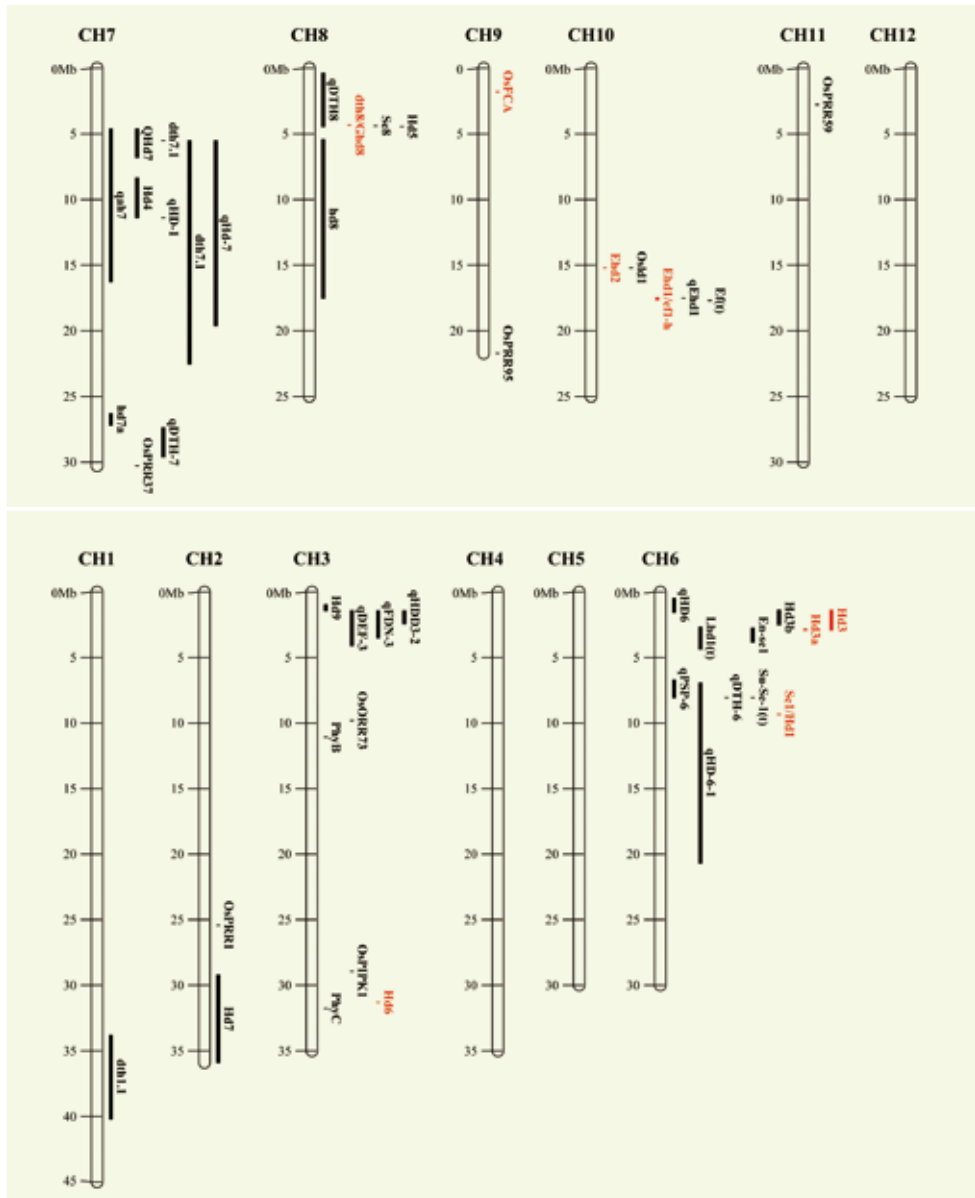
隨著水稻DNA分子標記和相關統計分析模式的開發與應用，以及高世代分離族群的構建，在日本水稻基因組計畫(Rice Genome Research Program, RGP)，曾大規模化對籼粳雜交組合Nipponbare/Kasalath衍生的F₂族群、回交族群和QTL近同源系族群分別進行遺傳分析，定位出*Hd1*至*Hd14*等14個抽穗期QTLs (如圖



圖一、2013年在中部地區第二期作水稻收穫後利用稻稈覆蓋灑播小麥之栽培現況。

二)，並對*Hd1*、*Hd2*、*Hd3*、*Hd6*、*Hd9*進行精細定位分析。根據這14個QTL近同源系 (QTL-NILs) 對光照週期的不同反應，可知*Hd1*、*Hd2*、*Hd3*、*Hd5*與*Hd6*係屬感光型QTL，而*Hd4*、*Hd7*、*Hd8*、*Hd9*、*Hd10*、*Hd11*、*Hd12*、*Hd13*及*Hd14*

為非感光型；而其中*Hd1*和*Hd2*為控制抽穗期的主效基因，進一步，更證實影響抽穗期的QTL與古典遺傳中主效基因間的等位關係，係*Hd1*與*Se-1*同為等位基因，而*Hd3*、*Hd3a*則與*En-Se-1*存有相互關係。



圖二、水稻抽穗期數量性狀基因座之全基因組分布 (整理自RICE TOGO Browser, 2012)。註：紅色者為已克隆基因、黑色者已定位QTL。

水稻抽穗期已選殖並確認功能的基因共有8個，分別為SE5、Hd1(Sel)、Hd6、Hd3a、OsGI、Ehd1(Ef(t))、Ghd7與RID1/Ehd2/OsId1，其功能詳列如表二，而這些抽穗期QTL在光周期上對水稻抽穗期的調控關係亦逐步明朗，Takano等對PH YA、PH YB、PH YC 單子葉植物水稻僅有的單突變以及雙突變體的研究，表明水稻中光敏色素的光信號在短日照條件下促進抽穗，而長日照條件下延遲抽穗，此3個光敏色素基因在感受到光周期信號後，通過多條路徑的調控，最終引起抽穗開花，Hd1、Ehd1、Hd5為轉錄調節因子，促進短日性植物開花及延遲長日性植物開花，而Hd3a、RFT1為開花激素調控因子，促進短日性植物開花，另Hd6為活性化因子，延遲長日性植物開花。

三、例釋輔助選育晚抽穗模式及其效應

日本粳型栽培稻種越光(*O. sativa* ssp. *japonica* cv. Koshihikari)，米粒透明度高、低心腹白、黏性強及食味佳等優點，為日本栽培面積最廣之品種，亦為新品種育成時主要親本。越光屬於光周期敏感性品種，同一時間種植於日本北、中、南等不同區域，可發現越光抽穗期由於地理位置不同從出現早抽穗四周、正常至晚抽穗兩周的情形，而在台灣短日環境下栽培時提早抽穗，造成生育期縮短而影響產量及米質。前人曾探討Hd1、Hd6與Ehd1抽穗期基因對水稻抽穗期之影響，利用分子標誌輔助選種將光週期不敏感的品種台農67號(TNG67)之hd1、Hd6和ehd1等三個抽穗期等位基因以回交育種導入越光(Hd1Hd1 hd6hd6 Ehd1Ehd1)，挑選異型結合子(Hd1hd1

表二、已選殖定位相關抽穗期基因與其功能(范守山, 2011)

基因座名稱	性狀功能簡介
SE5	感光性突變體se5是經過g射線處理粳稻品種Norin8獲得，具有極早抽穗和非感光的特性，該基因與阿拉伯芥HY1基因同源，具有編碼血紅素加氧酶的功能，可以恢復se5突變體的感光性，且認為水稻的感光性與光敏色素生色團有關。
Hd1(Sel)	與阿拉伯芥CO(CONSTANS)基因同源，感光性功能不同的品種，其Hd1等位基因核苷酸序列存在差異，主要表現在序列長度、轉錄片段大小的不同以及基本胺基酸基序(RRHQR)的存在與否，這些變化皆位於蛋白的鋅指域。
Hd6	編碼蛋白質激酶CK2a與阿拉伯芥和玉米的CK2a基因高度同源，在長日照條件下Kasalath的等位基因Hd6延遲抽穗，而Nipponbare的該基因中包含了一個提前終止密碼子TAG，導致該基因功能喪失。
Hd3a	通過精細定位在約20kb的區域內，包含4個預測基因，其中cds25與阿拉伯芥的成花基因FT的序列和功能相似性暗示Hd3a是FT的一個直系同源物，一樣促進開花轉變。
OsGI	為阿拉伯芥GI的直系同源基因，表達OsGI的轉基因植株在短日照以及長日照條件下都延遲抽穗，RNAi抑制表達OsGI的轉基因植株在長日照條件下抽穗提早，短日照條件下延遲。
Ehd1(Ef(t))	該基因編碼含341個胺基酸的B型RR蛋白，當植株中的Hd1缺乏時，短日照條件下Ehd1被誘導表達促進抽穗。
Ghd7	該基因編碼含257個胺基酸的CCT結構域蛋白，為多效性基因，同時控制單粒數、株高和抽穗期；在長日照條件下，Ghd7延遲抽穗期、增加株高和穗大小。
RID1/Ehd2/OsId1	這三個基因均編碼IDD蛋白，通過上調下游基因Ehd1和Hd3a/RFT1的表達而促進抽穗。

Hd6hd6 Ehd1ehd1) 之個體，並以數量不等之SSR和InDel標誌進行輪迴親選拔，挑選遺傳背景具有較多越光同型結合子基因型並含有較少TNG67染色體片段的子代，最後衍生三個BC₃F₂族群，以評估此三個抽穗期基因於台灣嘉義氣候環境條件下對抽穗期的影響，分析後發現三個基因對抽穗期影響並不一致。各基因座影響抽穗期效應依序為*Ehd1* > *Hd1* > *Hd6*，分別可解釋21.6-36.8%，2.5-6.5%，1.5-2.6%之抽穗期變異，*ehd1ehd1*與*hd1hd1*基因型最長可延遲天數為17.4天和6.8天，*Hd6*則是提早4.4天，推測基因型*Hd1Hd1 Hd6Hd6 Ehd1Ehd1*之抽穗期最長，另*hd1hd1 hd6hd6 ehd1ehd1*基因型之抽穗期最長。

四、未來展望

水稻抽穗期長短代表著作物栽培期的長短，雖栽培期較長往往能累積較多生物質亦反應在稻穀產量上，但隨著栽培期拉長將逐漸增加遭遇極端天氣的風險，一期稻作生產初期連續低溫容易延後各地栽培期使得收穫期集中化。過去藉由雜交育種、一二期作連續選拔與田間試驗設計選育出優良雜交後裔，並搭配多年度的區域產量試驗評估品種產量穩定性，已能有效聚合對光週期鈍感且具產量潛勢的優質品種，現在更能藉由分子標誌與QTL定位研究成果輔助加速選育水稻抽穗期，然儘管利用形態評估或基因輔助選拔等不同選拔模式，在同為晚熟且具高米質等相近育種目標下，

不論是藉由回交晚熟基因改良高米質品種(日本品種“越光”)，或於越光相同親本雜交組合中重新連續目視選育晚熟品系，在相近理念下將創造出一系列親緣接近且形態相似度高的實質衍生品種。應將分子輔助技術應用於突破目視選種的瓶頸，諸如建立早熟且穩定產能的多元化抽穗期品種，能減少機械栽培化後過度集中生產，有助稻作生產上的烘乾機械與倉儲效率的平衡，對於糧政管理具穩定風險之效，並提供在稻麥輪作制度更豐富組合，舒緩國內進口糧食的壓力。

五、參考文獻

- Chien, H. T., R. K. Chen, A. L. Hour, C. S. Chen and Y. R. Lin. 2011. *Crop Environ. Bioinform.* 8: 45-57.
- Ebana, K., T. Shibaya, J. Wu, K. Matsubara, H. Kanamori, H. Yamane, U. Yamanouchi, T. Mizubayashi, I. Kono, A. Shomura, S. Ito, T. Ando, K. Hori, T. Matsumoto, and M. Yano. 2010. *Theor Appl Genet.* 122: 1199-1210.
- Kinoshita, T. 1995. *Rice Genet. Newslett.* 12: 9-115.
- Yano, M., Y. Harushima, Y. Nagamura, N. Kurata, Y. Minobe and T. Sasaki. 1997. *Theor. Appl. Genet.* 95: 1025-1032.
- 范守山、鄒德堂，2011，黑龍江農業科學 2: 12-15。
- 鄭康樂，2005，中國水稻科學 19 (1) : 85-90。