

稻米多樣性之面面觀

文／董致韡

每年的 5 月 22 日，聯合國環境署將它制定為『國際生物多樣性日』，以呼籲保護及永續利用生物多樣性的重要性。而 2022 年的主題『共建地球生命共同體』(Building a shared future for all life) 更是強調：生物多樣性是一張巨大的網，將地球上的每個物種緊密的串連起來。那麼，稻米的多樣性與我們人類是如何串連的？人類的遺傳多樣性是否也因多元的米食文化而變得豐富呢？

約自 1950 年開始，植物學家們大規模且系統性的在世界各地採集稻種，並建立種原庫保存種子供科學研究及育種應用。1960 年代引領水稻『綠色革命』的奇蹟米 IR8，即為張德慈博士與國際稻米研究所 (IRRI) 的育種專家們 (圖 1)，將採集自台灣的半矮型地方栽培種『低腳烏尖』與來自印尼的高莖桿地方種『Peta』雜交，再經過多年繁殖、選拔、評估而育成的高產品種 (圖 2)。根據國際農業研究諮商組織 (CGIAR) 估計，目前超過 78 萬多種栽培稻與野生稻低溫保存在全球 40 多個國家的種原庫裡 (圖 3)，不得不令人好奇栽培稻是如何一步一步從野生稻演化出如此豐富的遺傳變異及多樣性？考古學家與遺傳學家分別從不同的角度收集證據，試圖解開這個謎團。



圖 1. 國際稻米研究所種原庫一景。圖中人物為張德慈博士，1962 年至 1991 年擔任國際稻米研究所遺傳資源中心主任。



圖 2. 國際稻米研究所示範田的綠色革命奇蹟米『IR8』及兩親本『低腳烏尖』與『Peta』

出處：IRRI Photo Flickr



圖 3. 在國際稻米研究所溫室內展示的野生稻

出處：IRRI Photo Flickr

馴化野生稻

時間拉回到一萬多年前的歐亞大陸，部分智人（Homo sapiens）逐漸放棄狩獵採集的遊牧行為，選擇耕種畜牧的定居生活，而後發展出『農業』聚落，開始『新石器時代』。那個時期，到處可見帶著長芒稻穗（圖 4）及一碰就落粒的各種野生稻族群。有些野生稻喜歡生長在潮濕多雨的陰涼河谷區，有些則比較適應乾燥的土壤及溫暖的氣候。部分野生稻發展出多年生的生長習性，依賴地下匍匐莖繁殖，種子則進入休眠，等環境條件對了才發芽。有些則是單年生，可以在風或蟲的幫忙下完成異花授粉（圖 5）。有趣的是，許多野生稻的表徵或特性，在現代廣泛種植的亞洲栽培稻幾乎都看不見了。但是，控制這些特性的遺傳因子仍有可能隱藏在古老的地方種（landraces）或野生近緣種的基因池（gene pool）內，等待我們去發掘！



圖 4. 具長芒的野生稻種子

出處：IRRI Photo Flickr



圖 5. 野生稻雄蕊花藥明顯外露，易促成異花授粉。

出處：IRRI Photo Flickr

考古學家、人類學家與遺傳學家非常好奇亞洲栽培稻（*Oryza sativa*）是在什麼時候出現，在哪裡出現？一萬多年前的野生稻，它是如何被人類『馴化』成適合耕種、容易收穫保存的稻種？考古學家四處挖掘遺址，藉由分析碳同位素或陶器殘骸內的稻矽酸體（phytolith）推估年代。從部分碳化米的外觀型態，可約略區分野生型或栽培型，但大多數出土的稻穀遺骸因年代久遠而不易鑑別粒型。科學家進一步利用高倍率顯微鏡觀察遺址出土的稻穀底部與穗柄軸之間的離層帶（abscission zone）構造，野生稻因為形成離層帶而容易落粒（圖 6E, 6H），馴化稻卻無明顯的離層帶（圖 6D, 6G），此特徵可被用來判定水稻馴化的程度。相較於不易管理的常落粒野生稻，馴化稻穀成熟後仍與穗柄軸相連，早期的農夫可用石器工具在適當的時間統一採收，大大的提高農作效率及收穫產量，也因此加速馴化稻的普及性。目前許多亞洲國家包括台灣的考古遺址都有馴化稻的蹤跡，然而只有少數如中國的河姆渡/田螺山遺址仍可發現不同比例的野生稻與馴化稻遺骸，推估 6600-6900 年前在長江中下游流域的水稻已完成馴化。位於長江下游的上山遺址，透過當地出土的稻穀遺骸矽酸體定年結果，更將栽培稻的馴化初期追溯至 9400 年前，是目前發現最早的馴化稻。那麼，長江流域是唯一的馴化稻起源地嗎？

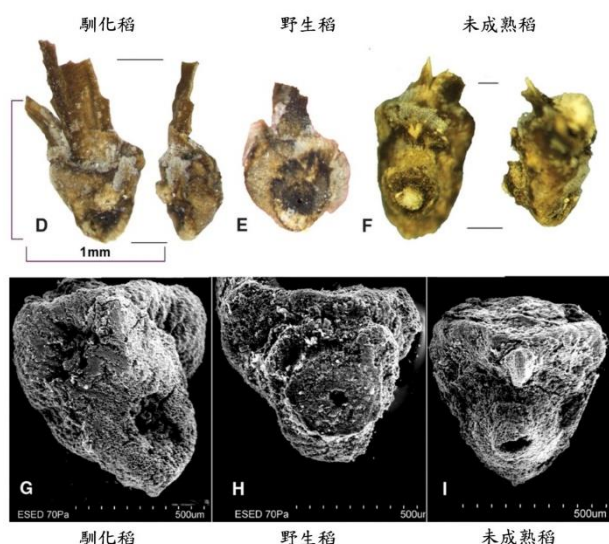


圖 6. 田螺山遺址出土的野生稻與馴化稻穀基部構造。野生稻因為形成離層帶而容易落粒 (圖 6E, 6H)。馴化稻則無明顯的離層帶 (圖 6D, 6G)。

改編自出處：Fig. 3 in Fuller et al (2009)
Science 323, 1607-1610

栽培稻是單一起源還是多重起源？

相較於非洲栽培稻 (*Oryza glaberrima*)，亞洲栽培稻 (*Oryza sativa*) 是當今全世界栽種面積最廣的稻種，可依據型態、分佈地理位置、遺傳背景等特性，分出黏度高、穀粒短圓、生長於溫帶及亞熱帶的粳稻 (*japonica rice*) 與黏度低、穀粒瘦長、多種植於熱帶及亞熱帶的秈稻 (*indica rice*)。有趣的是，當遺傳學家將粳稻與秈稻雜交後，發現有些後代會產生不稔實 (sterile) 的種子，因此推測在馴化及之後的傳播過程中，粳稻與秈稻的基因序列變得越來越不一樣而漸漸形成生殖隔離，故將其視為兩個亞種 (subspecies)。那麼，粳稻與秈稻是如何從一萬多年前的野生稻馴化而來的呢？哪一個先出現？或是兩者同時在不同的地方被馴化的？亦或還有其他的馴化路徑？考古研究雖能推測水稻馴化的時間及地點，但是較難從數千年前出土的稻穀遺骸型態判斷馴化稻是粳稻或秈稻，也不易從碳化稻萃取出完整的 DNA 分子進行分析比較。於是，遺傳學家從各地採集存活至今的野生稻、野生近緣種及地方栽培稻，試圖從它們的 DNA 序列變化，探索水稻早期的馴化足跡及傳播路徑。前段提到，失去落粒性是一個非常重要的馴化性狀，當科學家比較野生稻及栽培稻控制落粒程度的主要基因 (*sh4*) 序列，發現所分析的栽培稻，不論是秈稻或粳稻，都具有相同的遺傳訊息，跟野生稻完全不同，因此推論水稻馴化是單一起源。除了落粒性，還有一些馴化性狀如株型、分蘗程度的基因分析也得到類似的結果。然而，部分科學家認為以少數幾個馴化基因的序列變化來支持水稻馴化是單一起源的證據太薄弱，無法被完全說服。近年來，科學家藉由分析大量

野生稻及栽培稻的全基因體序列，推測一萬多年前的人類在廣西附近的珠江流域，開始將當地的野生稻族群馴化出粳稻。粳稻隨後往外漂移，有的往中國北方及韓國、日本移動，有的往南方傳播，進入東南亞地區，與當地原有的野生稻種雜交，開始第二次馴化，產生秈稻。雖然最新的 DNA 分子演化證據與考古稻穀遺骸證據對馴化稻起源地的推論有所出入，科學家們仍努力不懈的繼續應用新技術及新方法探索這個有趣的問題。

水稻多樣性

水稻馴化是一個漫長且複雜的過程，在這幾百年甚至幾千年的時間裡，從初期的野生族群與馴化中的族群共同存在，到後來半馴化或完全馴化的稻種隨著人類的遷徙傳播至各地，適應各種多元的地理環境，發展出今日豐富的多樣性（圖 7）。現今全世界栽培稻的耕種面積約有 1 億 6 千多公頃，90% 以上分佈在亞洲。我們可以在喜馬拉雅山腳下的不丹看到水稻梯田，也可以在濕熱的印度及孟加拉的恆河三角洲發現深水稻，北至蘇聯、日本北海道，南至中南美洲、澳洲，都可以種稻。栽培稻為了適應不同環境條件，有的對日照長度從敏感變鈍感；有的根系特別發達可於旱地生長；有的長期種植在高緯度或高海拔地區，因此特別耐低溫；有的則發展出耐熱生理機制，可抵抗高溫的衝擊。自從綠色革命以來，高產的商業品種或推廣品種深受多數農民的青睞，因此，傳統的地方種漸漸從農田消失，生物多樣性也隨之下降。幸運的是，至今還有些農夫仍種著他們的祖先世代代傳下來的稻種，這些被稱為傳家寶（heirloom）的地方栽培種，雖然耕種面積不大，產量也不出色，但是卻能豐富水稻的遺傳多樣性，也對當地的歷史、文化、風土民情的保存扮演重要的角色，因此，保種是一場迫在眉睫的全球行動。



圖 7. 自世界各地搜集的地方栽培稻種原

出處：IRRI Photo Flickr

國際稻米研究所的科學家們調查 3000 多個來自世界各地的栽培稻型態如株高及粒型、生長習性如開花時間、分蘗數以及稻米品質等多個性狀，豐富的多樣性也反映在稻種的基因序列裡面。科學家比較這 3000 多個栽培稻的全基因組資訊，發現超過三千多萬個 DNA 分子變化，包含單一鹼基差異、小片段的插入或缺失，大片段的結構變化等等。演化親緣關係分析除了鑑別出籼稻、粳稻兩大分支外，籼稻族群內可依地理位置分出東亞籼稻、南亞籼稻、東南亞籼稻及一小群來自於孟加拉的夏稻（aus）（圖 8）；粳稻族群內則可再區分出溫帶型（temperate）、熱帶型（tropical）、亞熱帶型（subtropical）及香米（aromatic）等數個次族群，溫帶型粳稻多分佈於東亞如日本、韓國，中國北方等地、熱帶及亞熱帶粳稻則分佈於東南亞地區。大家所熟悉的爪哇型稻（Javanica rice）則多屬於熱帶或亞熱帶粳稻。台灣地理位置特殊，育種家因應消費需求育成各種類型的米種，配合農民豐富的栽培管理經驗，不論是栽種面積最廣的粳稻如台南 11 號、媲美越光米的台粳 9 號、台南 16 號，或是香米如高雄 147 號、台中 194 號，以及籼米如台中秈 10 號，均能在這片土地上開花結果。

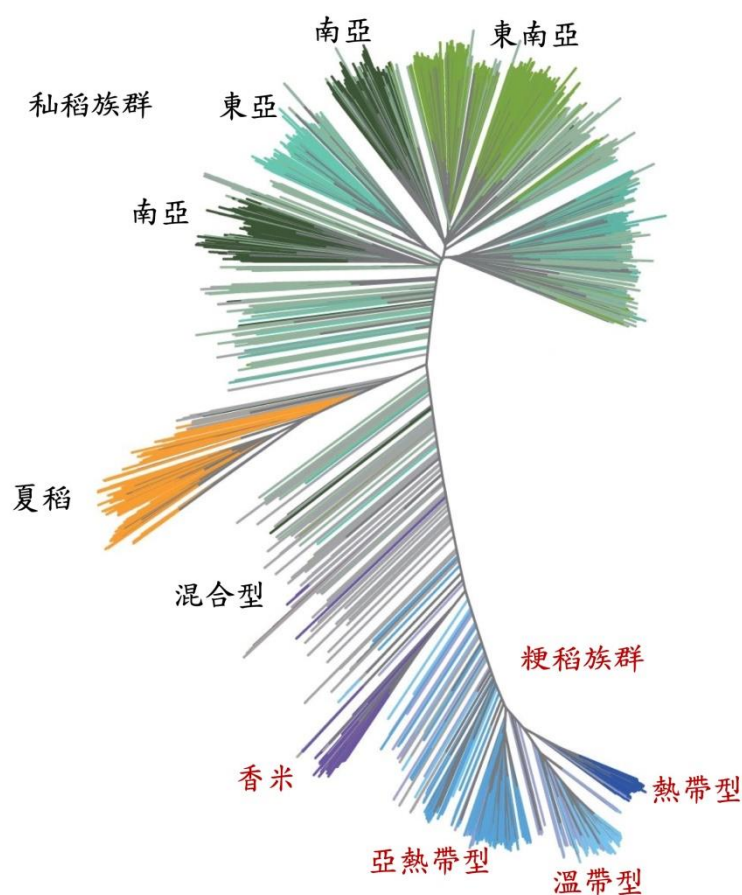


圖 8. 3010 個栽培稻的親緣關係樹

改編自出處：Fig.1 in Wang, W., Mauleon, R., Hu, Z. et al. (2018) *Nature* 557, 43-49

透過多年來的科學研究，我們可以清楚看見生態環境及人為選拔影響稻種遺傳多樣性的豐富度。近年來，育種家們大規模的探勘及評估水稻種原的遺傳歧異度及各種特性，孟加拉的夏稻就被發現特別適合在高溫多雨的季節生長，而且對多種逆境的抵抗能力也很好。育種學家已經開始利用夏稻的優良特性改良品種，最有名的例子即為國際稻米研究所從非常耐淹水的夏稻品種 FR13A 找到抗性基因 *Sub1*，再利用傳統雜交配合分子標誌輔助選育方法（非基因改造），將 FR13A 的耐淹基因 *Sub1* 導入原本不耐淹的地方適應品種使其獲得抗性（圖 9），目前已在東南亞國家大規模的推廣種植。

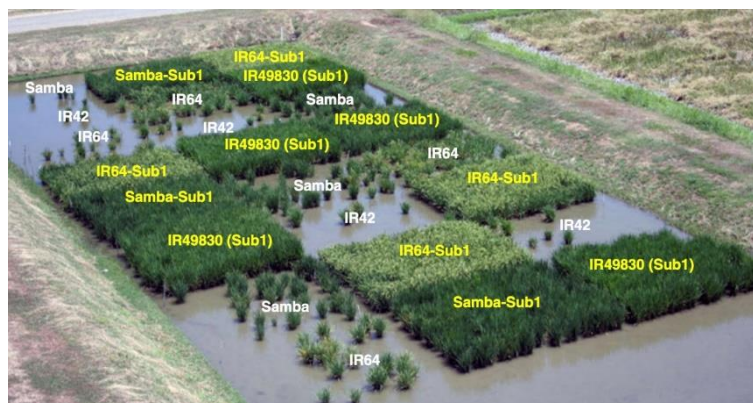


圖 9. 國際稻米研究所的田間試驗，顯示導入耐淹基因 *Sub1* 的品種如 Samba-Sub1 在淹水（1.25 公尺深）17 天後的表現遠優於原本沒有耐淹基因的親本 Samba。

出處：Bailey-Serres, J., Fukao, T., Ronald, P. et al. (2010) *Rice* 3, 138–147

稻米的營養成分以澱粉為主，粳米與秈米在烹煮後，低直鏈澱粉的粳米黏度高，反之，高直鏈澱粉的秈米較鬆散。秈粳直鏈澱粉含量的差異，影響米質及口感，因此，人類在不同的地理環境，發展出多元的米食文化。為了能有效率的將澱粉代謝成能量，人類在演化過程中，產生數目不等的澱粉酶基因（amylase, AMY）消化澱粉，遺傳學家發現人類族群間存在著澱粉酶基因數目的差異，而且基因數目的多寡與人類食用澱粉的偏好性有高度的相關性，但是否與粳米或秈米的選擇有關仍有待探索。

結語

經過時間洗禮而存活下來的每個物種就像是一顆顆時空膠囊，它們的 DNA 裡記錄著過去所發生的突變、天擇、人擇、移地適應及遺傳物質重組、互換、交流等等事件，這些事件也正是形塑生物多樣性的原動力。因此，不論是低溫保存在種原庫裡的稻種，或是正隨著不同季節在各種生態、地理環境下開花結穗的稻子，都需要我們好好的保護及珍惜它們，不只是為了我們人類的生存，也為了地球這一張巨大的網所串起的所有生物。

董致韡

國立臺灣大學農藝系副教授

參考文獻

- [1] 永遠的 DGWG <https://epaper.ntu.edu.tw/view.php?id=21775>
- [2] 尋回水稻生物多樣性 <https://sa.ylib.com/MagArticle.aspx?id=5183>
- [3] The Domestication Process and Domestication Rate in Rice: Spikelet Bases from the Lower Yangtze (2009)
<https://www.science.org/doi/full/10.1126/science.1166605>
- [4] Rice Domestication by Reducing Shattering (2006)
<https://www.science.org/doi/10.1126/science.1123604>
- [5] A map of rice genome variation reveals the origin of cultivated rice (2012)
<https://www.nature.com/articles/nature11532>
- [6] Genomic variation in 3,010 diverse accessions of Asian cultivated rice (2018) <https://www.nature.com/articles/s41586-018-0063-9>
- [7] Diet and the evolution of human amylase gene copy number variation (2007) <https://www.nature.com/articles/ng2123>