環境與稻作生產
第三章　稻種原演化與環境適應性
33- 51, 1999

第三章　稻種原演化與環境適應性

郭益全[1]　范明仁[2]
[1]臺灣省農業試驗所農藝系
[2]臺灣省農業試驗所作物種原室

摘要 ---------- 34
壹、前言 ---------- 34
貳、稻種原遺傳組成 ---------- 35
參、稻種原演化與變異 ---------- 38
肆、稻種原之適應性 ---------- 41
伍、稻種原之逆境抗性 ---------- 45
陸、結語 ---------- 47
柒、引用文獻 ---------- 48
英文摘要(ABSTRACT)---------- 51

第三章 稻種原演化與環境適應性

郭益全[1] 范明仁[2]
[1]臺灣省農業試驗所農藝系
[2]臺灣省農業試驗所作物種原室

摘 要

稻一般多被認爲是半水生的一年生作物，雖然稻在熱帶或亞熱帶可存活一如多年生。在分類學上，稻屬於稻屬(*Oryza*)，約 13 億年前在超級洲岡瓦納(Gondwana)出現，並隨著岡瓦納碎裂飄散而散佈各大洲。學術上，稻屬有 2 個栽培種及 20(或 21)個野生種。亞洲種栽培稻之栽培遍及世界各稻米產區，非洲種則僅在西非有小規模的栽培面積。兩栽培種源自一個共同祖先，而共同具有 AA 染色體組。多數重要形態及生理特性在長久之栽培與馴化下已發生變化，再加上人類在各區域多樣的氣象、土壤環境及生物逆境下之淘汰、無遠弗屆的散播、散播後對多樣環境之適應等因素，已使稻屬更多樣，品種更豐碩，適應北緯 53^0 至南緯 40^0 廣大區域之栽培。經由評估與鑑定，諸種有用性狀之稻種原已被釐出。

關鍵詞：稻、半水生的一年生作物、稻屬、岡瓦納、亞洲種栽培稻、非洲種栽培稻。

壹、前 言

稻是世界上極古老的農作物之一，是世界過半數人口之主食，但因爲超過 90%的世界稻作面積是在亞洲，且絕大多數的米食國家亦在亞洲，因之稻米之市場非常狹小，僅有不到世界稻米總產量 5%之稻米流入國際稻米市場(Efferson,1985)。如此，就世界整體言，與其他大宗貿易穀物小麥及玉米相比，稻米在國際商業上顯得相對地不重要。但就國家個別言，則自有其可觀者焉。以美國爲例，稻米之栽培面積雖未達美國總作物栽培面積之 2%，但產品總值卻高居重要農作物順位之第六位(Webb,1992)；而泰國，世界上最大的稻米輸出國，1989 年之稻米輸出額更高達 1,768,949,000 美元(IRRI,1991)；在我國，高額之庫存稻米則造成糧政當局之沈重負擔，由此可知，稻米市場雖狹小，但在產米國家經濟方面卻扮演相當重要之角色。

雖然稻在熱帶或亞熱帶能存活如多年生，但一般被認爲是半水生的一年生作物(sumiaquatic annual plant)。而稻由於其長約 5000 年之漫長栽培歷史、歷遭多樣的水-土-季節環境(hydro-edaphic-seasonal regimes) 及人類有意無意之選擇(人類主導之演化或可謂育種)，再加上人類無遠弗屆之散播，稻之各類生態遺傳歧異(ecogenetic diversification)極其豐富，適應性極廣，從北緯 53^0 到南緯 40^0；從水平面到海拔 3000 公尺；從深水到旱地皆可種植。目前稻作栽培遍布世界各大洲(南

極洲除外)，種植的國家更超過 100 個以上(Lu and Chang, 1980)。更稻米由於兼具易調理、營養及多樣化等特點，已由長久以來被視爲亞洲地區之局部主食一躍而爲目前廣受注目之禾穀類糧食。

多項數據顯示，世界性之糧食不足是未來不可避免的趨勢，而作物生產之增進不外乎經藉耕作面積之增加、病蟲及栽培管理等技術之精進及品種之推陳出新等等途徑。從宏觀角度思考，此作物增產三類途徑之操作均與作物種原妥善之運用有極密切之關係，本文之主要目的即在敘述稻種原之演化過程所衍生遺傳組成變異、各類遺傳組成變異導致種種差別之環境適應性與逆境抗(忍受)性，以爲稻作生產中遺傳育種改進、栽培技術靈活運用及耕作面積增加之基礎資訊。

貳、稻種原遺傳組成

在植物分類學上，稻屬於種子植物門(Phylum *Spermatophyta*)，被子植物綱(Class *Angiospermae*)，單子葉亞綱(Subclass *Monocotyledoneae*)，穎花目(Order *Glumiflorae*)，禾本科(Family *Gramineae* or *Poaceae*)，稻屬(Genus *Oryza*)。稻屬植物繁多，廣泛分布在非洲、馬拉加西、南亞、東南亞、東亞、含澳大利亞之大洋洲、中南美洲等地區。相關學者們(Chatterjee,1948; Tateoka,1964; Chang,1976c; Oka,1988)依 Mayr(1942)：種(biological species)是群體內之個體間可彼此交配且與其他這類之群有區隔之一個群體之定義；及形態與生理性狀之比較、兩群基因頻度差異之遺傳距離、由核型分析及染色體組分析(karyotype analysis and genome analysis)所呈現之染色體結構差異、雜交障礙與雜交後生殖障礙、分布特性、生態特性及天然雜交及雜交群存在之頻度與可能性等生物系統論證將稻屬歸納分類爲 22 種(或謂 23 種,Chatterjee,1964)，而因爲稻栽培種與其野生種原間之鑑別往往有肇因於：該等植物之變異極大(rich variation)及分類學家對種種型態-分布論證的武斷引用(the arbitrary use of various morphological-distributional treatment by taxonomist)等困擾(Oka,1988)，但無論如何，這歸類也確有其學理論據與使用方便之處。

目前的共識是：稻屬共含有兩個栽培種及約 20 個(或謂 21 個)野生種。這些種大部份(含兩個栽培種)爲二元體(2n=24)，少數爲四元體(2n=48)。而稻屬的兩個栽培種分別爲 *Oryza sativa* Linn. (亞洲種栽培稻, Asian cultigen)及 *Oryza glaberrima* Steud. (非洲種栽培稻, African cultigen)。其中，亞洲種栽培稻(又稱普通栽培稻, common cultigen)爲世界稻米產區之主要稻種。非洲種栽培稻僅在西非有若干的栽培面積，該面積正持續被亞洲種取代中。至於稻屬之野生種原，學者爲方便野生種原有用基因引入栽培種等考量，曾依 Halarn and De Wet(1971)之建議將作物之野生族群依：各該野生種與栽培種之隔離障礙(isolation barriers)與遺傳基因轉移之難易(ease of gene transfer)將該作物之野生族群規爲三類，即作物育種家習稱之初級基因庫(primary gene pool)、二級基因庫(secondary gene pool)及三級基因庫(tertiary gene pool)。然而，在 *Oryza* 屬內，雜交第一代(F_1)稔性與其他功能障礙與各稻種間之遺傳距離(genetic distance)並不一致，同時，此三類基因庫間之區隔並未涇渭分明，但無論如何，可將這約 22 個 *Oryza* 稻種經由數值分類學(numerical taxonomy)作成三個變異類型卻對育種利用頗有助益。經由 Morishima and Oka (1960)研究 16 個稻種 42 個形態性狀(morphological traits)之差異，建議將 *Oryza* 歸類成三群：(1) *Oryza sativa* 及其相關稻種；(2) *Oryza officinalis* 及其相關稻種；及(3)其他遠緣相關種，且分別依次分屬

稻種原利用之初級、二級及三級基因庫。表 1 列舉這三級基因庫之稻種名、倍數性、染色體組(genome)、地理分佈及可進一步適時利用之性狀。

Table 1a. Chromosome number, genomic composition and potentially useful traits of *Oryza sativa* complex (primary gene pool)

Species	2n	Gemone	Distribution	Useful or potentially useful traits[@]
O. sativa L.	24	AA	Worldwide	Cultigen
O. nivara Sharma et shastry	24	AA	Tropical and subtropical Asia	Resistance to grassy stunt virus, blast, drought avoidance
O. rufipogon Griff.	24	AA	Tropical and subtropical Asia, tropical Australia	Elongation ability, resistance to BB, soruce of CMS
O. breviligulata A Chev. Rochr.	24	A^gA^g	Africa	Resistance to GLH, BB, drought avoidance
O. glaberrima Steud.	24	A^gA^g	West Africa	Cultigen
O. longistaminata A. Chev. Rochr.	24	AgA^g	Africa	Resistance to BB, drought avoidance
O. meridionalis Ng	24	A^mA^m	Tropical Australia	Elongation ability, drought avoidance
O. glumaepatula Steud.	24	$A^{gp}A^{gp}$	South and Central America	Elongation ability, soruce of CMS

[@]:BPH = brown planthopper; GLH = green leafhopper; WBPH = white-backed planthopper; BB = bacterial blight; CMS= cytoplasmic male sterility. (Adapted from Khush, 1997)

Table 1b. Chromosome number, genomic composition and potentially useful traits of *Oryza officinalis* complex (secondary gene pool)

Species	2n	Gemone	Distribution	Useful or potentially useful traits[@]
O. punctata Kotschy ex Steud	24	BB BBCC	Africa	Resistance to BPH, zigzag leafhopper
O. minuta J.S. Pesl. Ex C.B. Presl	48	BBCC	Philippine and Papu New Guinea	Resistance to sheath blight, BB, BPH,GLH,
O. officinalis Wall ex Watt	24	CC	Tropical and subtropical Asia	Resistance to thrips, BPH, GLH, WBPH
O. rhizomatis Vaughan	24	CC	Sri Lanka	Drought avoidance
O.eichingeri A. Peter	24	CC	South Asia and East Africa	Resistance to yellow mottle virus, BPH. WBPH, GLH
O. latifolia Desv.	48	CCDD	South and Central America	Resistance to BPH, high biomass production
O. alta Swallen	48	CCDD	South and Central America	Resistance to striped stemborer, high biomass production
O. grandiglumis (Doell) Prod.	48	CCDD	South and Central America	high biomass production
O. australiensis Domin.	24	EE	Tropical Australia	Drought avoidance, resistance to BPH
O. brachyantha A Chev. et Rochr.	24	FF	Africa	Resistance to striped stemborer, leaf-folder, whorl maggot, tolerance to laterite soil

[@]:BPH = brown planthopper; GLH = green leafhopper; WBPH = white-backed planthopper; BB = bacterial blight; CMS= cytoplasmic male sterility. (Adapted from Khush, 1997)

Table 1c. Chromosome number, genomic composition and potentially useful traits of *Oryza species* (tertiary gene pool)

Species	2n	Gemone	Distribution	Useful or potentially useful traits[@]
***O. meyeriana* complex**				
O. granulata Nees et Am. ex Watt	24	GG	South and Southeast Asia	Shade tolerance, adaptation to aerobic soil
O. meyeriana (Zoll. Et Mor. ex Steud	24	GG	Southeast Asia	Shade tolerance, adaptation to aerobic soil
***O ridleyi* complex**				
O. longiglumis Jansen	48	HHJJ	Iran Jaya, Indonesia and Papua New Guinea	Resistance to blast, BB
O. ridlryi Hook. F.	48	HHJJ	South Asis	Resistance to stemborer, whorl maggot, blast, BB
Unknown genome				
O. schlechteri Pilger	48	unknown	Papua New Guinea	Stoloniferous

[@]:BPH = brown planthopper; GLH = green leafhopper; WBPH = white-backed planthopper; BB = bacterial blight; CMS= cytoplasmic male sterility. (Adapted from Khush, 1997)

Table 1d. Introgression of genes from wild oryza species into cultivated rice

Trait transferred to O sativa (AA genome)	Donor oryza species		
	wild species	Genome	Accession number
Grassy stunt resistance	*O. nivara*	AA	101508
Bacterial blight resistance	*O. longistaminata*	AA	-
	O. officinalis	CC	100896
	O. minuta	BBCC	101141
	O. latifolia	CCDD	100914
	O. australiensis	EE	100882
	O. brachyantha	FF	101232
Blast resistance	*O. minuta*	BBCC	101141
Brown planthopper resistance	*O. officinalis*	CC	100896
	O. minuta	BBCC	101141
	O. latifolia	CCDD	100914
	O. australiensis	EE	100882
	O. granulata	GG	100879
Whitebacked planthopper resistance	*O. officinalis*	CC	100896
Cytoplasmic male sterility	*O. sativa f. spontanea*	AA	-
	O. perennis	AA	104823
	O. glumaepatulla	AA	100969
Yellow stem borer resistance	*O. brachyantha*	FF	101232
	O. ridley	HHJJ	100821
Sheath blight resistance	*O. minuta*	BBCC	101141
Tungo tolerance	*O. rufipogon*	AA	105908
	O. rufipogon	AA	105909
	O. rufipogon	AA	105220
Increased elongation ability	*O. rufipogon*	AA	CB751
Tolerance to acid sulfate soils	*O. rufipogon*	AA	106412
	O. rufipogon	AA	106423

Adapted from Brar and Khush, 1997.

在此三級基因庫中，栽培稻 *O. sativa*、*O. glaberrima* 及野生稻 *O. nivara*、*O. rufipogon*、*O. breviligulata*、*O. longgistaminuta*、*O. meridionalis*、*O. glumaepatula* 等 8 個稻種(表 1a)屬於初級基因庫之種原，具 AA 染色體組，稻種原間基因之轉移僅經藉傳統之雜交與選拔即可達成。表 1b 列載構成二級基因庫 *O. officinalis* complex 的稻種原，*O. officinalis* complex 的稻種原與栽培稻 *O. sativa* 雜交時，基因之轉移雖得經由胚救援技術(embryo rescue technique)以達成，但因爲 AA 染色體組與 BB、CC、CCDD、EE 及 FF 染色體組之有限同源性(limited homology)，在傳統方式下僅有限的少數基因得以轉移至栽培種 *O. sativa*。三級基因庫包含 *O. meyeriana*、*O. ridleyi* 及 *O.schlechteri* complex 等 (表 1c)，三級基因庫的稻種與栽培種 *O. sativa* 雜交極度難於達成，基因之轉移絕對稀少，若萬一雜交成功的話。表 1d 是 Brar and Khush(1997)整理由稻野生種成功引入栽培種若干重要基因之情形。

參、稻種原演化與變異

稻屬 *Oryza*22 個(或 23 個)種零散的泛熱帶分佈 (非洲、馬拉加西、南亞、東南亞、東亞、含澳大利亞之大洋洲、中南美洲，如表 1)，致使稻植物學家與遺傳學家對這零散的地理圖譜十分困惑，進而引致對 *O. sativa* 祖先有不同之論證(有興趣進一步瞭解其中梗概者，可閱讀我國籍國際著名學者張德慈博士及日本人岡彥一之相關論著；又本節敘述主要採自張德慈博士論點與論文，執筆之際感佩張博士在國際上爲 *sinica* 正命不遺餘力之舉，特爲之記。按張德慈博士論點：國際上習以 *japonica* 來稱粳稻並不合宜)。Chang(1976b)經藉綜合地球科學 (尤其是板塊構造學)、考古學、人類學、生物地理學、演化生物學、農業歷史等所有可用資訊與證據，主張稻屬 *Oryza*22 個(或 23 個)種應在 13 億年前發生，再因岡瓦納(Gondwana land)超級洲碎裂飄散而分散(圖一)；而兩種栽培稻是在白堊紀初期岡瓦納超級洲碎裂飄散前的一個遠古共同祖先同步演化而成，這過程是一個包含三個初生種及每一栽培種高度異質雜草種原的平行過程(圖二)。演化之過程是：多年生野生種(wild perrennial)---一年生野生種(wild annual)---一年生栽培種(cultivated annual)---一年生馴化種 (domesticated annual)。

一、亞洲栽培種之演進

亞洲栽培種之一年生祖先於新熱紀(10,000-15,000 BP)開始出現在一年生野生祖先之週邊地帶--主要在喜馬拉雅山南麓週緣，少量在中國南與西南地帶。新熱紀時代之乾旱交錯與顯著溫度變異推想大大加速印度東及東北部、東南亞洲與中國南部地區一年生稻種原之發展。早期栽培種爲印度生態地理型(*indica* or Indica, 秈 *hsien* or Hsien)(Chang, 1976b; 1983)，這些種原一般較它們之野生祖先早熟。如此，它們能在更乾旱與變動的氣候下，長得更繁茂並產生更多之子實，這導至它們能比一年生野生種更北移。而喜馬拉雅山南麓週緣與其綿延東南亞大陸山脈之益趨乾旱也迫使這些在中國馴化者東移及南移至較潮濕地區，而人類之遷徙與稻株之散播更加速生態遺傳歧異之進行 (Chang, 1976a)。

在包含南亞板塊碎塊沿雅魯藏布江(Brahmaputra River, Hsiangchuan R.) 支流之中國現今領域，溫帶稻種，即中國型(*sinica* or Japonica,粳 *keng* or Keng)從原始熱帶印度型分化出來(Chang, 1976b; 1983)，而這個溫帶種因日本稻作學者的創用而成爲廣被沿用的日本型(*japonica*)(Kato *et al.*, 1928)，雖然日本人是在約 2,300-30,00 年前從中國初次取得這稻種(Morinaga, 1968)，並創用日本型亞種之說，其實乏完整的植物學命名規範(張, 1987)。

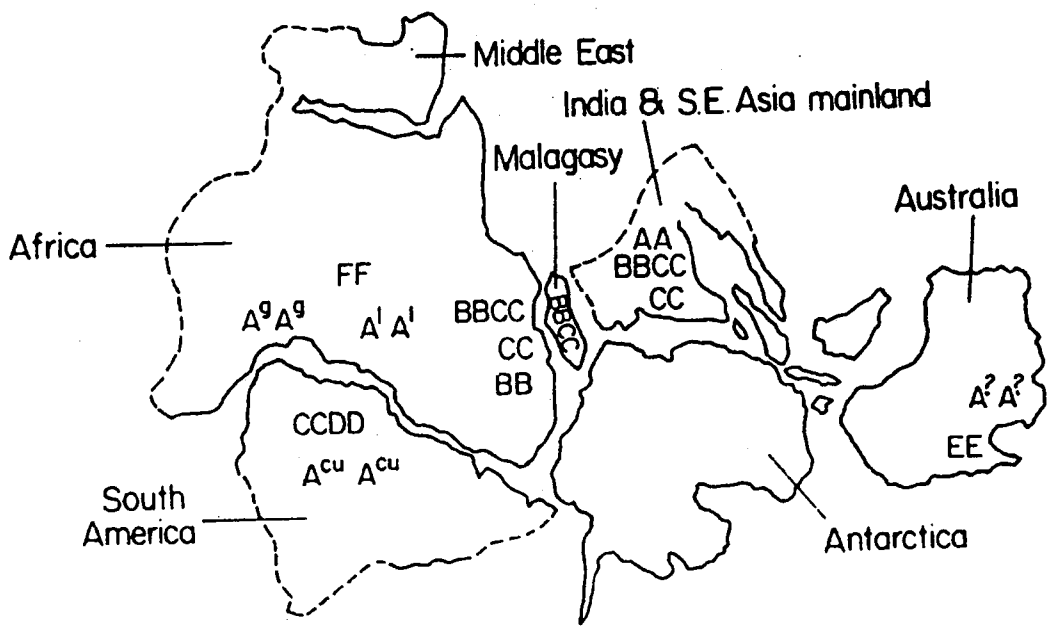


Figure 1. A reconstruction of the Gondwana components, showing the genomes of wild species found in different areas (adapted from Chang, 1985)

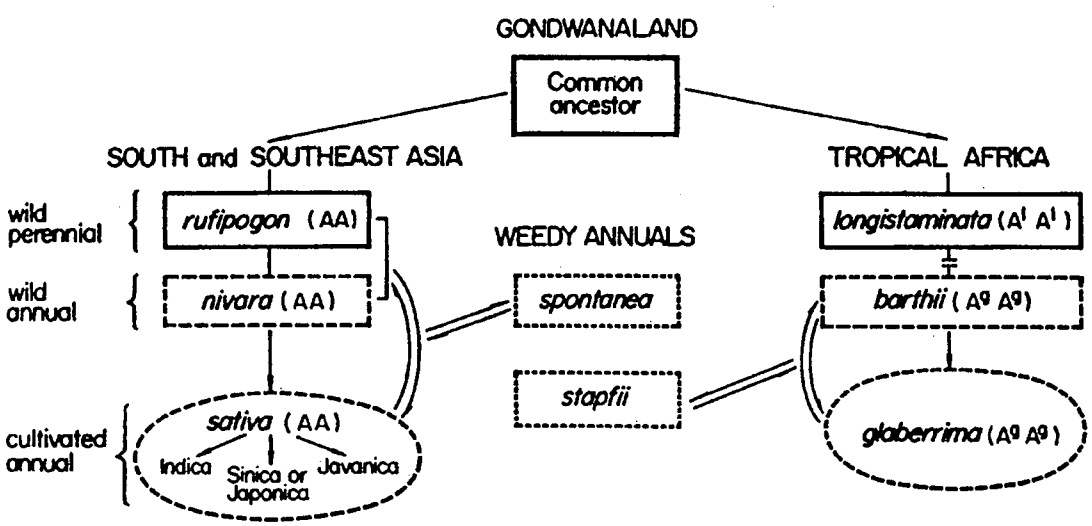


Figure 2. Evolutionary pathway of two cultigens. Taxa boxes by solid lines are wild perennials. Taxa boxed by broken lines are annuals. Arrow with solid line indicates direct descent. Arrow with broken line indicates indirect descent. Double arrow indicates introgressive hybridization (adapted from Chang, 1985).

另，由南亞及東南亞洲之東邊海濱，一種高莖且大穀粒的種原被攜至印度尼西亞島，這種稻種原終於分化成爪哇型(*javanica*)(Chang,1976c)。Morinaga(1954)曾建議將爪哇型進一步細分成有芒的 bulu 與無芒的 gundil 等兩類，惟 Morinaga 並未針對此兩類加於描述，也未持續撰文討論。

至於區分糯米與一般米的一個重要分類依據，即與直鏈澱粉含量有關之糯性基因(wx)，在何時何地演化出則至文獻似付之闕如。惟，在成書於我國先秦詩經中，已有糯米與非糯米之敘述。而臺灣先住民所種植的稻種概屬糯米且以陸稻(旱稻)爲主。

二、非洲栽培種之沿革

Porteres (1956)推論非洲栽培種(*O. glaberrima*)起源於尼日河三角洲。*O. glaberrima* 的原始變異中心是在尼日河上游沼澤盆地，兩個次級變異中心是該河在西南，靠近幾內亞海濱。而這個原始中心約在西元前 1,500 年形成，次級變異中心則於西元前 500 年發展成。非洲栽培種及它的一年生野生種 *O. barthii* 均較它的亞洲類似物種少變異。惟，Porteres (1956) 認爲在 *O. glaberrima* 內有兩個亞種，即 *vulgaris* 及 *humilis*；而 Oka 及其同僚(Chu and Oka, 1972; Oka, 1974)則相信 *barthii-glaberrima* 中間型可被分化成兩個生態型：深水與旱田兩型。但在深水地區，非洲栽培種節間之伸長能力較亞洲栽培種爲劣 (Chang *et al.*, 1977)。

就馴化之歷史與種內品種歧異程度而言，*O. sativa* 之分化較西非之 *O glaberrima* 爲早(Chang1976a)。與亞州種栽培稻相比較，非洲栽培稻在 30 天株齡呈現較高之相對生長速率(relative growth rate)、較低的劍葉光合能力、低結實率與產量、低收穫指數。而 O. sativa 之生態遺傳歧異較 *O glaberrima* 爲豐碩，即在於亞洲區有較廣之作物傳播與人類之遷徙(表 2)。此與南美多年生野生種(*O. glumeapatula*)與澳洲的多年生野生種(*O. meridionalis*)之未曾馴化成栽培種，就是因爲在各該地區無古農業行爲發端所致之緣由相似。

Table 2. Contrast in diversification: *Oryza sativa and glaberrima*

Factor	Asia	Africa
Latitudinal spread	10^0S-53^0N	5^0N-17^0N
Topography	hilly	flat
Population density	high	low
Movement of people	continous	little
Iron tools	many	none or few
Draft animal	waterbuffalo and oxen	?

Adapted from Chang, 1985.

由於亞洲種栽培稻印度型與日本型兩生態型(ecotype)用語之爭議，Cheng *et al.*(1986)及若干中國學者基於秈與粳早在中國之漢朝(Han dynasty，約 1,800BP)即於被使用之事實而建議：用秈與粳取代印度型與日本型(Indica and Japonica or *indica* and *japonica*)以杜絕爭端，此建議已獲日本學者 Oka(1988)之認同。另外，Glaszmann(1987)利用同功酶分析(isozyme analysis)，發現爪哇型稻與日本型稻相似，故以國際稻米研究所(International Rice Research Institute, IRRI)爲主之學者因認爲以熱帶日本型(tropical *japonica*)取代爪哇型；以溫帶日本型(temperate *japonica*)取代傳統日本型至爲恰當。故 Khush(1997)將 Chang(1976c)之稻栽培種進化途徑加以擴充，惟 Khsuh(1997)考量印度型與日本型用語之爭議，同時未將非洲種有深水與旱田兩型之事實，故將栽培稻之進化途徑作一整體性之擴充如圖三。

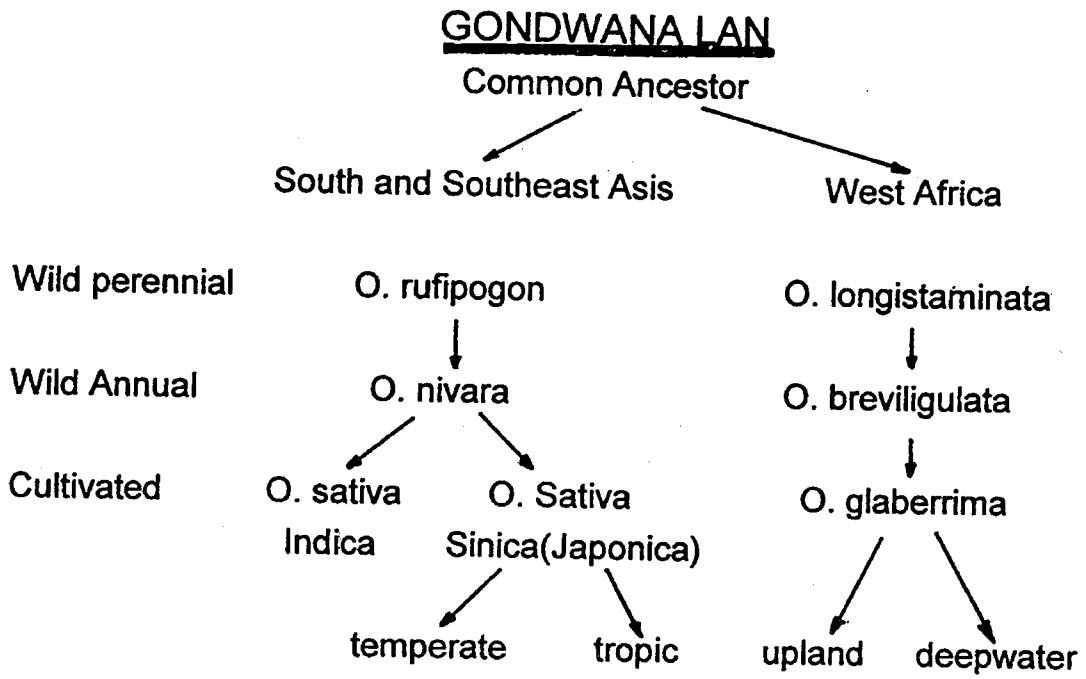


Figure 3. Evolutionary pathway of two cultivated species of rice(adapted from Khush, 1997).

肆、稻種原之適應性

作物在歷經長期之演化中，大量的遺傳歧異發生，進而導致作物對外在變動的生活環境產生種種的適應性(adaptation)。亦即適應性是作物之遺傳型與環境交互作用之表現，是作物生理及遺傳對環境之反應。一般分爲：經藉生理調適(physiosological homostasis)與表現型可塑(phenotypic plasticity)來對短期變動環境適應之個體適應性(individual adaptability)或生理適應性(physiological adaptability)；及經界遺傳組成改變以適應長程環境變動之群體適應性(population adaptability)或遺傳適應性(genetic adaptability)。而Oka(1967)則將適應性規類爲在變動環境下保持豐產能力之一般適應性(general adaptability)與特殊環境之特殊適應性(specific adaptability)。作物適應性之類別雖有如此之異同，但無論如何，咸認：作物在變動環境中之表現是各該作物在生長期間對氣候與土壤等因素之綜合反應。本節仿張德慈博士論點與論文略述稻在漫長演化下，因馴化與栽培過程中之變化。

亞洲種栽培稻公認之馴化是在：從喜馬拉雅山南麓平原、緬甸與泰國北部、寮國、越南及中國西南與南部所構成之亞洲弧的系列地區之獨立並同時發生(Chang,1976c; Nayar, 1973; Oka, 1988,)。早期稻可能是直播與旱作栽培(direct seeding and without standing water)，其後在發展出爛泥(puddling)及移植(transplanting)栽培後，稻才真正被馴化。整體言，*O. sativa* 在馴化與栽培過程中，多數重要形態與生理發生改變。較大的葉子、長且厚的莖桿及較長的稻穗使得稻株型體變大。其它如葉數與展開速度、二次枝梗數及粒重、幼苗生長速率、分蘗能力、分蘗發育與幼穗形成同步化、穗與分蘗比率等亦均有增加。另外，單葉淨光合率稍

有增強及穀粒充實期間增長等(Chang, 1976a)。劍葉之光合期間、收穫指數均有增加 (Cook and Evans,1983)。同時，葉距、紫或紅色素(或全失)、根系形成、深水漂浮能力、芒、散穗、穀粒休眠期間、光期反應、低溫敏感性等特性均降低 (Chang, 1976a; Cook and Evans,1983)。異花授粉頻度亦低降，致本作物較野生種原更趨自花授粉(Oka and Morishima, 1967)。而當稻株被栽植者從潮濕熱帶、亞熱帶而溫帶等序廣泛地散播後，稻株經歷更進一步之改變，若干形態與生理改變如：同步分蘖、整株齊一成熟、再生力降低、穀粒休眠性喪失等均隨著栽培技術之進步而改變。當稻更北移，綜合自然與人類淘汰壓力、多變氣象、土壤與季節及不同之耕作方式導致當今亞洲栽培稻 *O. sativa* 發現有廣大的生態歧異存在。這作物已在溫帶地區真正馴化(Chang, 1976b)。栽培者偏好、社會宗教習俗增添本栽培種更多之形態歧異性：穗之大小、穗長、穗著粒密度、穀粒大小與外形、穀粒厚度、穗枝梗軸顏色、芒之有無長度、護穎顏色、穀殼顏色、種皮色、直鏈澱粉含量、胚乳凝膠特性等(Chang, 1976a)。

一、深水與旱田新栽培型之演化

據 De Datta(1981)，稻之栽培按水供給之不同可區分成看天(rainfed)與灌溉(irrigated)兩大類[看天田又可分成旱田(upland)、看天水田(rainfed lowland)、深水田(deepwater)]，稻田因此水份管理之異同又可分爲濕田(wetland, lowland)與乾田(dryland, upland)等兩種，而依稻田之水分狀況(water regime)，稻田又可進一步區分爲：田間無滯存水(no standing water)的旱田、田間保有 5-50 公分滯存水的濕田及 50 公分至 5-6 公尺滯存水的深水田等三類。栽培之稻品種因之又可區分爲：株高半矮-中等-高(semidwarf to medium to tall, 100-200cm)的水稻(lowland rice)；株高中等-高(130-150cm)的陸稻(upland rice)；無水時株高中等-高(120-150cm)、因水漲而株高達 2-3 公尺(2-3m with rising water level)的深水稻(deepwater rice)；及無水時株高超過 150 公分、因水漲而株高達 5-6 公尺(5-6m with rising floodwater)的浮稻(floating rice) (可參閱第二章)。

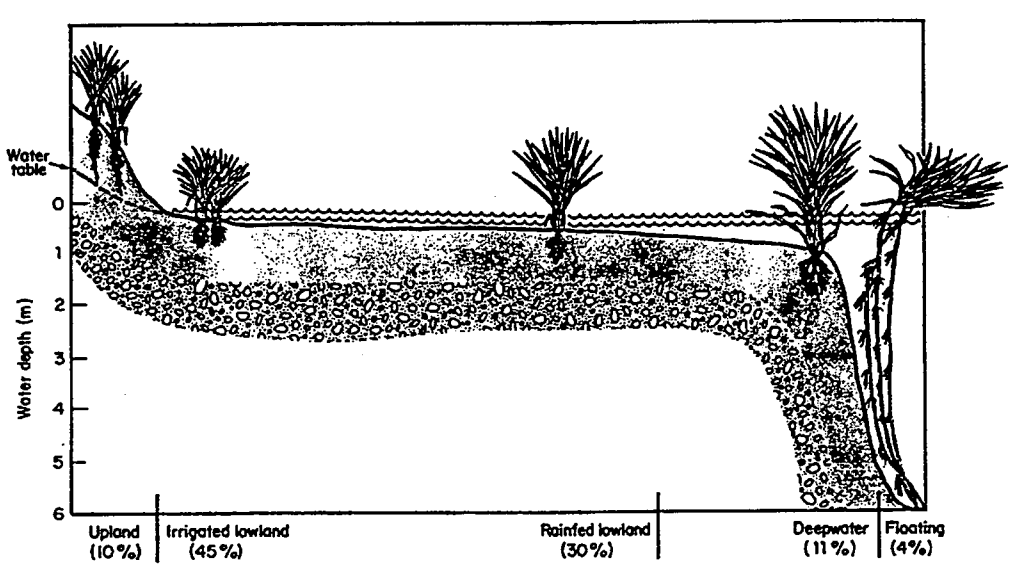


Figure 4. The world's rice lands classified by water regime and predominant rice types. Figures in parentheses are the percent of the world's rice-growing area that grows

that type of rice culture (adapted from De Datta, 1981).

深水稻主要分布在孟加拉、印度、泰國、越南及緬甸，面積估計約佔稻世界面積之 15%左右，傳統深水稻品種公頃產量在 1-2 噸之間，植株分蘗少、葉長而低垂、植株高大、生育早期之浸水忍受性及迅速伸長能力差。旱稻被栽種在丘陵與平原，田區不圍堤(bounded)，田區整備與播種均在乾田狀態進行，雨水爲惟一水份來源。旱稻根系深且廣。面積估計約佔稻世界面積之 10%左右，遍布世界貧困區域。亞洲地區公頃產量約 0.5-1.5 噸；非洲約 0.5 噸；拉丁美洲約 1-4 噸 (De Datta, 1975)。

此等具有特出節間伸長能力的亞洲深水稻，極可能是當栽培者遷徙至雨季末期的深水地區時，從多年生野生種 *O. rufipogon* 獲得其漂浮習性。當此種稻株在深水狀態下被栽植時，這種稻株在高節位分枝且節間伸長迅速，上位節著生不定根、具地點專一及成熟期專一等光期敏感性(Chang, 1976a)。深水稻種原之演化包含分化--雜交循環與農民淘汰等兩種力量(Harlan, 1970)。

當稻被引入土壤保濕力差暨地下水位極低等區域，演化出早熟、低分蘗能力、深且廣根系之陸稻(旱稻)。在東南亞大陸，此群稻就是人們熟知的高山稻。這陸稻已與其濕田型祖先有極顯著區別，它們通常在通氣良好土壤狀態下生長良佳(Chang *et al.*, 1972)。若干耐乾旱陸稻之根長可與小麥者相比(IRRI, 1975)。

二、季節--水--土壤型之演化

在恆河三角洲，爲適應本區變動之水量與氣溫，已演化出冬、夏、秋三季栽培的稻株。這些稻種原被孟加拉共和國及印度農民稱之爲 boro, aus, 及 aman。在其他大部份的亞洲季風區，演化出適乾季(main; kharif, maha)及濕季(off; rabi; yala)栽培之稻株。有計畫的間斷式人爲淘汰，伴隨野生種原的引入，已導致栽培稻種間存有龐大的遺傳歧異性，以適應各氣象因子(主爲溫度與光期)、水域(深、淺、乾旱及種種中間狀況)、土壤條件(鹽、鹼、酸、冷等等)等。當這些熱帶基準品種被北攜且被栽培在更嚴苛生長季節時，光期敏感與熱敏感之喪失伴隨株高低降、較有限的分蘗能力、與雜草競爭力低降、分蘗間抽穗更同步、較長的穀粒充實期、更弱的再生力等，更繁茂及高產的株型終於演化成，並建立它們在溫帶的生態地位。這個轉換已被發現在中國早熟印度型稻與東亞高產中國型稻等兩類種原(Chang, 1976a)。

在 *O. sativa* 栽培種內，這種氣象與水文適應性的變異量在熱帶半水生稻種原間是相當特殊的(Chang and Oka, 1976; O'Toole and Chang, 1979)，由此衍生出不同生態型與不可計數之當地品種群(或稱土種)，名稱十分混亂。舉例言之，以孟加拉爲例，稻周年可栽培，適各季栽培之當地品種有：

1. Boro：冬季稻(winter rice)、撒播、耐寒、生長期間 12 月至 5 月。
2. Aus：夏季稻(summer rice)、撒播、耐旱、生長期間 4 月至 7 月。
3. T. Aman (Transplanted Aman)：冬季稻(autumn rice)、移植、光期敏感、生長期間 7 月至 12 月。
4. B. Aman (broadcast Aman)：深水稻、撒播、光期敏感、生長期間 4 月至 11 月。
5. Rayada：深水稻、撒播、光期敏感、生長期間相當長，由 3 月至 12 月。
6. Ashina：深水的 Aus、撒播、生長期間 4 月至 8 月。
7. Hill rice：播於丘陵斜坡乾田、直播、生長期間 6 月至 9 月。

如上所述，主要稻品種歧異地區的生態遺傳分化過程是發生當稻被馴化與栽培在從喜馬拉雅山南麓至越南延伸的廣大地區、西南及南中國諸多山脈北邊區域等，經由雜交與分離，在不同環境之自然與人

類淘汰，或突變而產生(Chang, 1976b)。今天，人們可在雲南與貴州省山區發現：在那，中國型(粳型)被種在海拔 1,800 公尺以上區域；中海拔區域則是中國型與印度型混植區；而海拔低於 1,000 公尺地區則全爲印度型(Ting, 1961)。栽培方式代表另一種以它們的生態適應性來進行稻種分群的準則。深水與旱田等兩類稻種被發現存在最富歧異的印度型稻種原中，溫帶種原(中國型)也存有旱田型稻種，但無深水型稻種。爪哇型稻嚴格侷限生長在淺濕土壤，但它在遺傳上相近於東南亞洲大陸之高山稻及孟加拉共和國與印度之 Aus 群稻種原(IRRI, 1984)。耐冷品種可在三型種原中被發現，雖然它們之生育期專一性反應(growth stage-specific response)不同。Chang(1985)綜合考量稻在馴化與栽培下之改變，將亞洲種栽培稻按生態地理型、水-土壤-栽培法與季節分類如圖四。

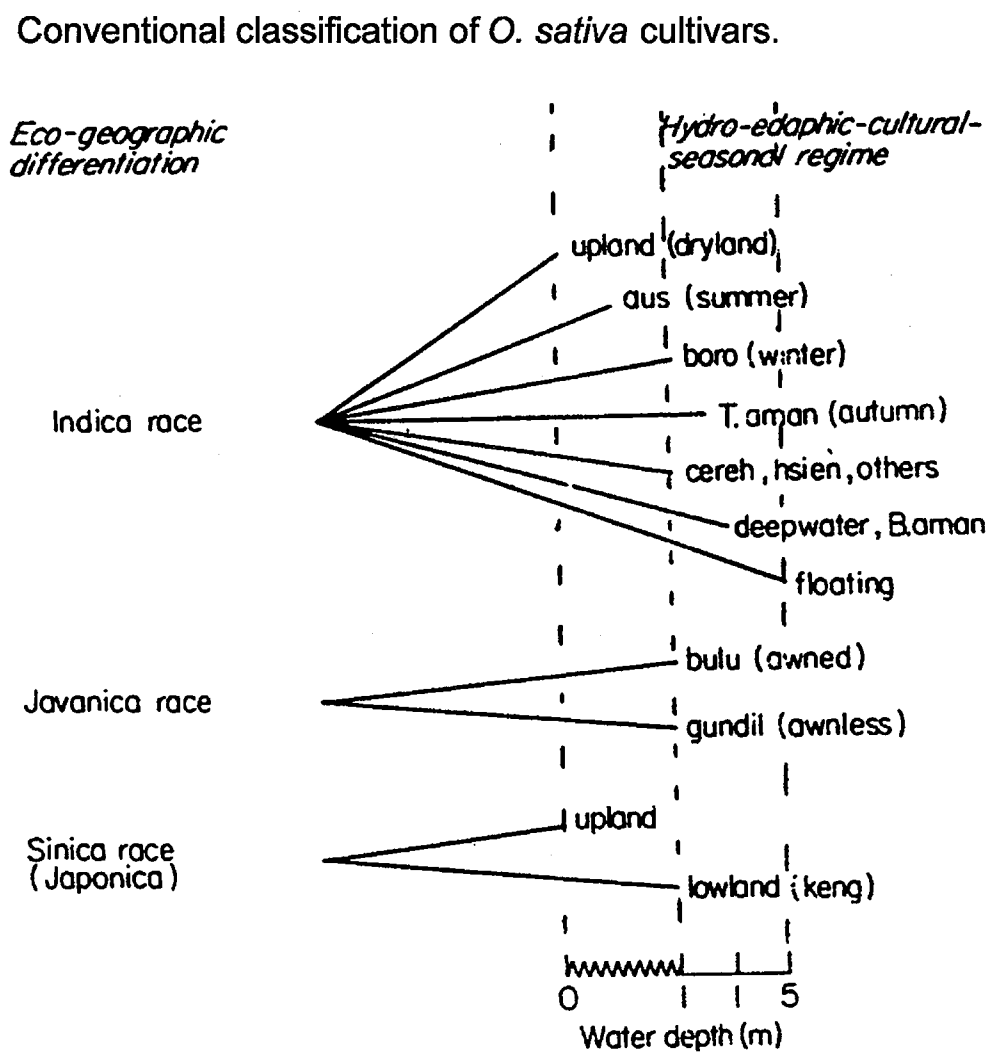


Figure 5. Grouping of Asian rice cultivars by ecogenetic race, hydrologic-edaphic-cultural regime and crop season. Cultivars grown in standing water belong to the lowland type. (Adapted from Chang, 1985).

伍、稻種原之逆境抗性

稻生長的極端緯度是在溫帶，按一般外國文獻記載：稻栽培之北邊極限是北緯 49^0 的捷克(Czechoslovakia)；南則爲南緯 35^0 之新南威爾斯(New South Wales)。事實上，北緯 50^0 的中國東北部曖琿現今即尙有稻之栽培，而 53^0 的漠河則存在曾有稻栽培之證據。同時，稻雖可生長在多樣的土壤與氣候環境下，但以溫暖潮濕的環境最適宜。而溫暖潮濕的環境最適合病蟲之滋生漫延。似此，稻之栽培遍布世界各大洲，再加上多樣的土壤與氣候環境，稻生長遭遇之生物性與非生物性逆境(biotic and abiotic stress)極多。非生物性逆境包含極廣，舉凡雨量、水份、風、溫度、土壤、農用藥劑施用、某些金屬及各類來源之污染物等等，非生物性逆境本書其他章節將有進一步之討論，本節以生物性逆境抗(忍受)性爲主要涵概範圍。

生物性逆境包含各類病蟲害、鼠害、草類、及羊齒類等其他生物。晚近雖有證據顯示某些稻品種對某類稻田雜草具排異性(allelopathy)(Moody,1996)，惟以下之敘述仍以稻種原對傳統病蟲害之論述爲主。稻之病害約 60 種，按病原 Ou(1972)將稻之病害分成真菌病害(fungal diseases)、細菌病害(bacterial diseases)、病毒病害(virus diseases)及線蟲病害(diseases caused by nematodes)等類別;稻之害蟲超過 100 種，一般歸類爲：螟蟲類(stem borer)、飛蝨類(plant hopper)、葉蟬類(leafhopper)及癭蠅類(gall midge)等四類。而在這諸多之病蟲害中，有些是國際性；有的則爲區域性。有些是風土病(endemic)；有些是傳染病(epidemic)。且各該病蟲害對稻作之爲害亦有不同，有興趣之讀者可進一步閱讀 Ou(1972)及 IRRI 系列相關出版品。

美國抗蟲育種之父 Painter(1951)定義作物對蟲害之抗性爲：作物具有影響相對害蟲最終危害程度的遺傳特質；並進一步將抗性等級分爲：免疫(immunity)、極抗(high resistance)、抗(low level of resistance)、感(susceptibility)及極感(high susceptibility)。另外，某些與抗性有關但非遺傳性，而由環境因子影響之現象稱爲僞抗性(pseudo-resistance)，此種僞抗性分爲逃避現象(host evasion)、誘導抗性(induced resistance)、及免除(escape)等三類。至於抗性機制(mechanism of resistance)則爲：非偏好性(nonperference)或抗棲性(antixenosis)--某昆蟲覓食棲習時對某作物品種呈負性或完全避開之現象；抗生性(antibiosis)--造成取食昆蟲存活率降低、發育不良、體形變小、繁殖率差等不良影響；忍受性(tolerance)--作物承受相當數量之昆蟲爲害，而不致引起作物重大之產量與品質損失。

至於抗病性方面，南非植物病理學家 Van de plank(1968)將作物之抗病性分爲：直式抗性(vertical resistance)；與橫式抗性(horizontal resistance)。直式抗性或稱特殊抗性(specific resistance)是作物對各菌系之某一些菌系具抗性，由單一或少數基因所控制，表現在外的是對某一或某些菌系具抗性則很抗該病，否則就呈感病。橫式抗性又稱一般抗性(general resistance)或田間抗性(field resistance)或部份抗性(partial resistance)，表現在外的是不論任何菌系均具相同之抗性，由數量(或多數)基因所控制。因爲作物之病原會產生新的生理小種(physiological race)，所以運用直式抗性之品種一旦新的菌系出現，原有之抗性即崩潰(breakdown)。亦即，直式抗性並不穩定。而橫式抗性則不會因菌系變化而改變其抗病能力。重要之作物病害以往概使用直式抗性，同時未能妥善運用：基因配置(gene deployment)--不同地理區域栽培攜有若干不同直式抗性基因之品種；基因累聚(pyramiding genes)--累積若干不同直式抗性基因於同一個品種；多品系品種(multilines)--混合分別攜有不同直式抗性

基因之若干品系行商業栽培，故不斷遭受新菌系出現之困擾。

表 3 列載已被確認的稻主要病原之變異性、抗性機制及抗性來原；表 4 則爲稻主要害蟲及抗性來源之相關數據(Jennings *et al.*, 1979)。

Table 3. Variability of major rice pathogens and sources of resistance

Diseases	Pathigen or vector	Variability	Type of resistance	Resistance genes	Donor varieties
Blast	*Pyricularia oryzae*	very high	vertical；horizontal suspected to exist	12 or more	many but Tetep, Carreon and Tadukan have provef quite stable
Sheath blight	*Rhizoctonia solani*	low	unknown；but probably horizontal	not defined	Ta-poo-cho-z
Bacterial blight	*Xanthomonas oryzae*	intermediate	vertical with modifying genes	Xa 1	
				Xa 2	
				Xa 3	
				Xa 4	TKM6,Sigadis, IR22, MTU15,PelitaI/1
				Xa 5	BJ1, DZ192, Kele, Chinsurah Boro II, Dular, Hashikalmi
				Xa 6	Zenith
				Xa 7	DV85
Tungo virus	*nephotettix virescens*	intermediate to low	vertical	not defined	many but Peta, Gam pai, and Sigadis have been widely used
Grassy stunt virus	*Nilaparvata legun*	low	vertical	GS	*O. nivana*

Adapted from Jennings *et al.*, 1979.

Table 4. Variability of major rice insects and sources of resistance

Insect	Scientific name	Variability	Type of resistance	Resistance genes	Donor varieties
Brown planthopper	Nilaparvata lugen	high	antibiosis	Bph 1	Mudego, TKM 6,
				bph 2	ASD 7, PTB 18
				Bph 3	Rathu Heenati
				bph 4	Babawee
Green leafhopper	Nephotettix virescens	low	antibiosis	Glh 1	Pankhari 203
				Glh 2	ASD 9
				Glh 3	IR 8
				glh 4	PTB 8
				Glh 5	ASD 8
rice planthopper	Sogatodes oryzicola	low	antibiosis		IR 8, CICA 4
Whitebacked planthopper	Sogatella furcifera	low	antibiosis		N 22
Gall midge	orseolia oryzeae	intermediate	antibiosis		PTB 18, PTB 21
Stem borer		low	antibiosis and antixenosis		
striped rice borer	Chilo suppressalis				TKM 6
yellow rice borer	Tryporyza incerttulas				IR1820-52

Adapted from Jennungs *et al.*, 1979.

另外，在國際稻米研究所遺傳資源評估利用計畫項下，經各國稻作科學家的戮力下，許多有用基因或細胞質等資源已經被鑑定出並被利用，雖然這些有用基因或細胞質有若干與逆境抗性不見得有關，但在現今稻作產業之貢獻則有目共睹，故一併列出供參考。據 Chang *et al.*(1982)的簡述，這些著名的資源如下：

1. 半矮性基因：低腳烏尖(Deo-geo-woo-gen) 來自中華民國臺灣(臺灣在西元 1949 年用此種原雜交育成臺中在來 1 號，低腳烏尖與臺中在來兩者在西元 1962 年被 IRRI 引入使用)；矮腳南特(Ai-jiao-nan-te)與矮仔占(Ai-zai-zhen)來自中華人民共和國廣東(在西元 1956 至 1958 年間被鑑定與雜交)。
2. 早熟：諸多資源獲自孟加拉共和國、中國、印度及其他國家。
3. 氮肥反應(部份以倒伏抵抗性表示)：中國半矮性基因、臺灣蓬萊(粳)品種及美國品種。
4. 低夜溫忍受性：來自印度尼西亞、尼泊爾、中國及日本；也有來自東南亞及南美陸稻品種。
5. 鹽份忍受性：來自斯里蘭卡與印度。
6. 浸水與淹水忍受性：來自孟加拉共和國與印度。
7. 細胞質雄不稔：中國野生稻(野稗型，Wild Abortive, WA)。

陸、結　　語

稻由於歷經長期之栽培、在各區域多樣之氣象、土壤環境與生物逆境下淘汰、及無遠弗屆之散播，稻之生態遺傳歧異(ecogenetic diversification)極其豐富。在早期各國學者及國際稻米研究所成立後積極計畫整合等的努力下，爲稻作產業之蓬勃發展奠立了堅實的根基，使稻之栽培遍及各大洲，栽培的國家更超過 100 個以上，供應 20 億以上人口之消費。現有數據顯示：稻米消費群之人口年增率爲 1.8%，則目前約 560 百萬噸的稻米年產量至 2025 年須增加至 850 百萬噸(Khush, 1997)。而作物增產之途徑不外乎栽培面積之增加與單位面積產量之提高等途徑。但事實上，隨著種稻國家都市化之世界潮流，稻整體栽培面積增加惟一途徑將是若干農業邊際地帶之開發，而這些地帶惟有經藉稻豐碩之生態遺傳歧異才可能有發展之空間。多年來，國際稻米研究所稻遺傳資源評估利用計畫之成果是可資運用之實用數據。而此稻遺傳資源評估利用計畫之持續推動將是稻作產業永續發展之主要原動力。

至於單位面積產量之增加，稻豐碩之生態遺傳型歧異亦扮演著重要角色(張，1997)。舉一例以言之，所謂「綠色革命」是在陳述國際稻米研究所育成半矮性秈稻品種 IR-8 後對世界稻米產業之沖擊與影響。而 IR-8 品種之育成乃由在臺灣的稻作育種人員首度成功運用半矮性基因於秈稻育種計畫中所誘發。在西元 1949 年二期作在臺灣的稻作育種人員用攜有半矮性基因的低腳烏尖與菜園種雜交，於 1957 年登記爲臺中在來 1 號，此品種後經際稻米研究所之引種在東南亞稻米產區大放異彩，因而引導國際稻米研究所半矮性秈稻 IR-8 之育成推出，終而改變世界秈稻育種之觀念(philosophy of breeding)，使稻米產業因而更上一層樓。而作物其他有用基因引用對該作物產業影響之例子比比皆是(大部份是正面影響，間有負面---不良副作用)，請自已去享受發現之樂趣。『一基因一世界』，偉哉。

包含兩個栽培種，稻屬約有 23 個不同之種，亞洲栽培種又有豐碩之生態遺傳歧異，此等確對稻作產業之蓬勃發展有極大之貢獻，但也因爲豐碩之遺傳歧異致使吾人在有用基因運用方面造成一些困擾，最常見的是雜交及雜種後裔生長等方面之障礙，目前雖然有所謂胚救援技術可資運

用，但稻方面成熟之整套胚救援技術迄未完善建立，無法全面實用化。同時引入特殊性狀往往因親本類緣關係，有希望系統之建立曠日費時，事倍工半。最近分子生物科技日新又新，在有用基因運用方面應有一定之助益，惟過猶不及。Paterson(1991)說得好：在達成育種目標上，生物科技---基因標識(genetic marker)應該是一個具有潛力的有利工具(a potentially valuable tool)，惟此等基因標識在沖擊作物育種過程中之影響因素有：(1)傑出品種間遺傳變異之狀況(genetic basis of variation among elite varieties)；(2)已知特性多樣種原之可用性(availability of diverse gerplasm, with known properties)；(3)農業生產力之生物物理鑑別方法(identifying biophyscial measures of agricultural productivity)；(4)判別栽培種原多態遺傳標識之能力(ability to identifying polymorphic genetic makers in cultivated germplasm)；(5)大染色體組高解析度分析器具與技術之開發(development of tools and technique for high-resolution analysis of large genome)；及(6)基因標識技術之簡化(simplification of DNA maker technology)。由知，基因標識在作物育種上之應用已不是單一學門關起門來自已幹所能達成。尤有進者，世界著名國籍學者張德慈博士在渠專著「植物遺傳資源---未來植物生產的關鍵」的尾語中感性的說：最近十多年許多農業科技人員在生物科技熱潮下，紛紛轉入時髦、少費力、易寫文章的生物科技行列，長此以往，下一代將缺少育種、病理、昆蟲、土壤、種原等學門之專才。而真正能增加糧食生產的仍得依賴所謂傳統性之工作(張，1997)，這可說是各國在積極發展生物科技下，農業生產的一個重大的、致命的隱憂。

柒、引用文獻

張德慈. 1997. 植物遺傳資源---未來植物生產的關鍵. 臺灣省農業試驗所特刊第 63 號.

Brar, D. S. and G. S. Khush. 1997. Alien introgression in rice. Plant Molecular Biology 35: 35-47.

Chang, T. T. 1976a. The rice culture. Phil. Trans. Royal Soc.(London) B275: 143-157.

Chang, T. T. 1976b. The origin, cultivation, dissemination, and diversification of Asian and African rice. Euphytica 25: 425-441.

Chang, T. T. 1976c. Paleogeographic origin of the wield taxa in the genus *Oryza* and their genomic relationship. Int. Rice Res. Newsletter 2,4.

Chang, T. T. 1983. The origin and early cultures of the cereal grains and food legumes. pp65-94. *In*: The Origins of Chinese Civilization. D. N. Keightley (ed.). University of California Press, Berkeley.

Chang, T. T. 1985. Crop history and genetic conservation: Rice---A case study. Iowa State J. Res.59(4): 425-455.

Chang, T. T. and H. I. Oka. 1976. Genetic variousness in the climatic adaptation of rice cultivars. pp. 87-146. *In*: Climate and Rice. Int. Rice Res. Inst., Los Banos, Philippines.

Chang, T. T., G. C. Loresto and O. Tagumpay. 1972. Agronomic and growth characteristics of upland and lowland rice varieties. pp. 645-661. *In:* Rice Breeding. Int. Rice Res. Inst. Los Banos, Philippines.

Chang, T. T., A. P. Marciano and G. C. Loresto. 1977. Morphoagronomic variousness and economic potential of *Oryza glaberrima* and wild species in

the genus *Oryza*. Paper presented at the IRAT-ORSTOM Meeting held at Paris, France, January 25-26, 22p.

Chang, T. T., C. R. Adair and T. H. Johnston. 1982. The conversation and use of rice genetic resources. Advances in Agronomy 35: 37-91.

Chatterjee, D. 1948. A modified key and enumeration of the species of *Oryza* L., Ind. J. Agr. Sci. 18: 185-192.

Cheng, K. S., X. K. Wang, Y. X. Lu, J. Luo and N. W. Huang. 1986. Classification of *Oryza sativa* L. into *hsien* and *keng*: A review of literature and findings. Momeor. Paper, Yunnan Acad. Agric. Kunming.

Chu, Y. E. and H. I. Oka. 1972. The distribution and effects of genes causing F_1 weakness in *Oryza breviligulata* and *O. glaberrima*. Genetics 70: 163-173.

Cook, M. G. and L. T. Evans. 1983. Some physiological aspects of the domestication and improvement of rice (*Oryza* spp.). Field Crop Res. 6: 219-238.

De Datta, S. K. 1075. Upland rice around the world. pp1-11. In: Major Research in Upland Rice. Int. Rice Res. Inst., Los Banos, Philippines.

De datta, S. K. 1981. Principles and Practices of Rice Production. 518P. John Wiley & Son, Inc., NY.

Efferson, J. N. 1985. Rice quality in world markets. pp. 1-13. *In*: Rice Grain Quality and Marketing. Int. Rice Res. Inst., Los Banos, Philippines.

Glaszmann, J. C. 1987. Isozymes and classification of Asian rice varieties. Theor. Appl. Genet. 74: 21-30.

Halan, J. R. 1970. Evolution of cultivated plants. pp. 19-32. *In*: Genetic Resources in Plant-Their Exploration and Conservation. Blackwell Scientific, London.

Harland J. R. and M. J. De Wet. 1971. Toward rational classification of cultivated plants. Taxon. 20: 509-517.

IRRI, 1975. Annual report for 1974. Int. Rice Res. Inst. Los Banos, Philippines.

IRRI, 1984. Annual report for 1983. Int. Rice Res. Inst. Los Banos, Philippines.

IRRI. 1991. World Rice Statistics 1990. Int. Rice Res, Inst., Los Banos, Philippines.

Jennings, P. R., W. R. Coffman and H. E. Kauffman. 1979. Breeding for pest resistance. pp121-166. *In*: Rice Improvement. Int. Rice Res. Inst., Los Banos, Philippines.

Kato, S., H. Kosaka and S Hara. 1928. On the affinity of rice varieties as shown by fertility of hybrid plants. Bull. Sci., Fac. Agric., Kyushu Univ., Fukuoka, Japon,3: 132-147(in Japanese with English summary).

Khush, G. S. 1997. Origin, dispersal, cultivation and variation of rice. Plant molecular Biology 35: 25-34.

Lu, J. J. and T. T. Chang. 1980. Rice in its temporal and spatial perspectives. pp. 1-74. *In*: Rice: Production and Utilization. B. S. Luh (ed.). AVI Publishing Company Inc. CN.

Mayr, E. 1942. Systematics and the Origin of Species. Columbia Univ. Press, NY.

Moody, K. 1996. Priorities for weed science research. pp. 277-290. *In*: Rice Research in Asia: Progress and Priorities. Int. Rice Res. Inst., Los Banos, Philippines.

Morinaga, T. 1954. Classification of rice varieties on the basis of affinity. pp1-

14. *In*: Report for 5th Meeting of International Rice Commission's Working Party on Rice Breeding. Ministry of Agric. And Forestry. Tokyo.

Morinaga, T. 1968. Origin and geographical distribution of Japanese rice. Jpn. Agric. Res. Quart. 3(2): 1-5.

Morishima, H. and H. I. Oka. 1960. The pattern of interspecific variation in the genus *Oryza*: Its quantitative representation by statistical method. Evolution 14: 153-165.

Nayar, N. M. 1973. Origin and cytogenetics of rice. Advanced in Genetics 17: 153-192.

Oka, H. I. 1967. Adaptability for seasons and locations and yield stability in crop varieties; its mechanism and selection. Ikushugaku Saikin no Shimpo (Recent Advances in Breeding) 8,42-47.

Oka, H. I. 1974. Experimental studies on the origin of cultivated rice. Genetics 78: 475-486.

Oka, H. I. 1988. Origin of Cultivated Rice. 254p. Japan Scientific Societies Press.

Oka, H. I. and H. Morishima. 1967. Variation in the breeding systems of wield rice, Oryza perennis. Evolution 21: 249-258.

O'Toole, J. C. and T. T. Chang. 1979. Drought resistance in cereal---rice: A case study. pp. 374-405. *In*: Stress Physiology in Crop Plants H. Mussell and R. Staples (ed.). John Wiley, NY.

Ou, S. H. 1972. Rice Deseases. 368p. Commonw. Myclo. Inst., Kew, England.

Painter, R. H. 1951. Insect Resistance in Crop Plants. 520p. Macmillan Company, NY.

Porters, R. 1956. Taxonomic agrobotanique des riz cultives *O. sativa* Linne. et *O. glaberrima* Steudel. J. Agric. Trop. Bot. Appl. 3: 341-452.

Tateoka, T. 1964. Taxonomic studies of the genus *Oryza*. pp. 15-21. *In* : Rice Genetics and Cytogenetics. Elsevier, Amsterdam, NY.

Ting, Y. 1961. Rice Crop Sciences in China. Agric. Press, Beijing (in Chinese).

Van de plank, J. E.1968. Disease Resistance in Plants. 194p. Academic Press, Inc., NY.

Webb, B. D. 1992. Quality trend in America rice (unpublished).

Environment and Rice Production
Chapter 3 Diversification and Environmental Adaptation of Rice
33 - 51, 1999

Chapter 3 Diversification and Environmental Adaptation of Rice

Yih-Chuan Kuo[1] and Ming-Jen Fan[2]
[1]Department of Agronomy, Taiwan Agricultural Research Institute,
Taichung Hsien, Taiwan 41301, ROC

[2]Plant Genetic Resources Center, Taiwan Agricultural Research Institute,
Taichung Hsien, Taiwan 41301, ROC

ABSTRACT

Rice is generally considered a semiaquatic annual plant, although it could survive as a perennial in the tropics or subtropics. Taxonomically, rice belongs to the genus *Oryza*. The genus *Oryza* was probably originated about 130 million year ago in Gondwanaland and different species were distributed into different continents with breakup of Gondwanaland. Academically, there are two cultivated and twenty (or twenty-one) wild species of the genus *Oryza*. The Asian cultivated rice, *O. sativa*, is grown all over the world. *O. glaberrima*, the African cultivated rice, is grown on a small scale in West Africa. The cultivated species originated from a common ancestor with AA genome. A number of important morphological and physiological changes took place during the long history of cultivation and domestication. Furthermore, selection under diverse climate, edaphic environments and biotic stress frequently in geographically separated areas, dispersal of human to many geographic areas and adaptation to diverse environments have further diversified the genus *Oryza* and resulted in numerous cultivars. Rice is now grown between 53^{0}N to 40^{0}S latitudes. Valuable sources of useful traits, evaluated and identified from various rice stock including culitvated and wild species, are enumerated.

Key words: Rice, Semiaquatic annual plant, *Oryza*, Gondwana, *O. sativa*, *O. glaberrima*.