

出國報告（出國類別：其他--研習）

面對全球暖化的水稻新育種及栽培
技術研究計畫-----赴國際稻米研究
所（**IRRI**）研習育種技術報告

服務機關：行政院農業委員會臺中區農業改良場

姓名職稱：楊嘉凌助理研究員

派赴國家：菲律賓

出國期間：98 年 8 月 23 日至 98 年 9 月 9 日

報告日期：98 年 11 月 30 日

目次	頁次
一、摘要 -----	2
二、目的 -----	4
三、行程 -----	6
四、研習內容 -----	7
五、心得 -----	18
六、建議 -----	21
七、附錄 -----	22

一、摘要

為提升我國水稻育種技術，並與國際其他水稻研究單位接軌，國內各改良場所與台灣大學派員前往國際稻米研究重鎮－菲律賓國際稻米研究所，參加「2009 水稻育種課程：為第二次綠色革命奠定基石」研習，內容涵蓋育種計畫訂定、育種資料紀錄、生物性與非生物性逆境、稻米品質以及品種選拔等相關育種議題。

作物育種是一種藝術，也是一門改良作物遺傳因子的科學，以育成適應不同環境下生長的優良品種為目標。水稻品種改良的目的則在於研發具有高產、抗病蟲害、抗非生物性逆境、良好的米質與營養成分、及對環境優良適應性的品種。未來育種的目標以增加產量潛勢為主要的方向，水稻育種家認為水稻收穫指數（HI）可以從目前的 0.50 增加至 0.55。另外從野生稻對偶基因確認增產的 loci/QTLs，並引入作為品種或親本的材料。同時利用遺傳變異的有效性研究 2 系法，以發展雜交水稻。而增加產量潛勢的育種目標應著重於生理性狀與植物結構上的研究，以加速目標之達成。

國際稻米研究所（IRRI）設定的水稻育種目標包含：高產潛能、生長期縮短、優良米粒與營養品質以及抗多重病蟲害等項目。在增加產能方面，以重新設定理想株型（New Plant Type, NPT）的水稻植株以及雜交水稻為兩大重點。稻米品質分為物理品質和米飯品質兩部分，物理品質有心腹白、外觀顏色、產量以及形狀外觀，米飯品質分為直鏈性澱粉含量、膠體溫度、膠體流動性以及黏性等，直鏈性澱粉是品質的關鍵，過去的檢定方法有很大的誤差，IRRI 米質實驗室與 International Network for Quality Rice（INQR）建立一套可信的流程作為直鏈性澱粉含量估算。

科學家們對付營養不良有幾個策略，包括篩選具高營養價值的水稻育種、提昇米胚乳中營養元素的生物利用效率以及基因改造等。IRRI 經由傳統育種方法改善鐵、鋅元素含量已稍具成效，有幾個具潛力品系的稻米鐵、鋅元素含量已高於一般推廣品種 1 倍以上。另一方面，利用轉基因生物科技，將大豆乳鐵蛋白

轉到水稻之中，提高胚乳鐵元素的利用效能。2000 年發表的「黃金米」將不同物種基因轉入水稻之中，使米粒累積產生 β -胡蘿蔔素也就是維他命 A 的前驅物，更進一步提昇稻米在世界人類的貢獻度。

隨著核酸定序技術進展，新一代的水稻 SNP 標誌系統越來越普及，也衍生出相關定位（association mapping）或稱為族群定位（population mapping）的新策略，透過高密度的分子標誌，直接進行全基因組掃描（whole-genome scan）或候選基因（candidate genes）篩選，加速有用基因探索工作，是一項新的應用領域，但需要核心設施與育種人員分工發揮效益。數量基因座在育種上選擇應注重個別基因座效應、基因與環境交感、基因上位性以及考慮細部定位工作等，而堆砌多個有益數量基因座也需要利用分子標誌輔助選拔，是傳統育種上難以達成工作。

國際稻米研究所 Dr. Mackill 之研究團隊，經多年研究成功自印度水稻地方品種 FR13A 分離耐淹基因 *Sub1*，並且利用分子標誌輔助回交育種策略將抗性基因導入當地優良栽培品種（mega variety）Swarna 和 IR64，國際稻米研究所也將此改良品種釋出至各地，有助南亞地區千萬公頃受淹水威脅水稻種植地區，是目前顯著成功案例。充分顯示，利用分子標誌有助精準選拔傳統上難以評估性狀，和縮短 1-2 個回交世代，南亞多國也利用此資訊進行當地品種改良。

全球暖化所導致的長期氣候變遷和短期的氣候變化，已對全球許多國家的稻米生產造成不同的影響。因溫室效應所產生的氣候變化可分為長期與短期兩方面，長期的氣候變化是指溫度與雨量的變動，短期的氣候變化則以聖嬰現象區域的氣候變化為主。由於全球暖化使得高溫傷害變成一個主要的產量限制因子，未來耐熱育種的方向以建立 QTL-mapping 及利用分子標誌來改良育種工作、在現行的高產品種結合耐熱基因、探討基因型與環境的交感作用、藉由國際種原的交換與合作及育成適合氣候變遷的品種為主要的工作。

參與性育種（PVS）有利於水稻新品種的推廣與消費市場之接受度，試驗單位若有較具潛力的固定品系在命名之前，可以利用 PVS 的育種方式，邀請有經

驗農友至田間進行評估，可保證未來新品種潛在的推廣成效。

白葉枯病 (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*) 和稻熱病 (*Magnaporthe oryzae*) 是嚴重危害植株生長的水稻病害，在考慮育成持久性抗病品種時，有許多因素要考慮，首先要了解抗性的遺傳基礎，並找出抗性基因、選擇可用的抗性基因以及佈署抗性多個基因等方面。白背飛蝨、褐飛蝨以及斑飛蝨為台灣地區主要危害的飛蝨害蟲，但目前國內栽培品種半數以上所攜帶抗性基因，已無法有效提供褐飛蝨抗性保護，因此，新的抗性種原和抗性基因引入國內水稻育種計畫有迫切需要。除了利用和堆砌已知的抗性基因，也應重視害蟲與植物兩者間的交互作用，思索如何阻斷植株抗性崩壞和新生物小種 (biotype) 的影響，以培育持久且廣效抗性品種。

植物抗性篩選乃是利用昆蟲與植物間之作用，兩者放置在一起進行，以能存活或是被害較少者，即為所謂之抗性品種。但一味使用抗蟲品種對抗害蟲之為害，若是抗蟲品種特性崩潰或消失，兩者將陷入無止境的循環演化。現今許多抗蟲品種之育成，理論上可利用先進之分子輔助育種方式，堆疊各種抗性基因於優良品種之 **pyramiding**，抗性基因之累積，其抗性程度及持續性應可增加、延長，但事實並非如此順利，其可能為各抗性基因獨立之關係，詳細情況有待進一步研究探討。

透過本次之考察研習，可以清楚了解目前國際間水稻育種工作現況，以及各國面臨水資源缺乏和氣候變遷之因應措施。此外，各國已利用分子標誌輔助水稻品種選育改進現有品種對逆境之適應性，相較之下，國內應加速推動相關水稻育種計畫的執行，並派員至其它國家試驗機構研習新一代的育種與栽培技術，因應未來全球暖化產生的缺糧危機及改善國內育成品種對生物性逆境與非生物性逆境的抗性而預作準備。

二、 目的

過去20年間科學家已經積極投入全球暖化相關研究，如糧食生產力降低與價

格上揚，進而引發經濟蕭條的效應，此等現象在2008年全球暖化效應已明顯表現。在未來作物育種趨勢將以面對地球暖化之高溫、大雨等逆境造成生產問題為改進的目標。台灣自1980年代以來，水稻白葉枯病每年發生面積2萬公頃以上，佔全台栽培面積6~8 %左右，發病面積有逐年增加的趨勢。造成白葉枯病日益嚴重之原因是由於高產品種的推廣及高氮肥的施用，高氮素之施用有利病原菌在葉片增殖及葉片病斑擴展，且高氮肥導致營養生長期葉片濃生，造成田間微氣候適於病原菌的發展。除此之外，單一品種大面積的栽種，使得栽培稻遺傳變異變小，及連續栽種水稻無輪作制度，均是導致此病日益猖獗的原因。近年來，利用限制片段多型性標誌 (restriction fragment length polymorphism markers, RFLP)、簡單序列重複 (Simple Sequence Repeat, SSR) 及隨機擴增DNA多型性 (Random amplified polymorphic DNA, RAPD) 等技術，進行分子標誌輔助選拔 (Marker-assisted selection, MAS) 具良好抵抗白葉枯病之雜交後裔或是育成具有抵抗性之近同源系上卓有成效，有效累積對不同白葉枯病生理小種具有抵抗性的基因，由抗白葉枯病基因的聚合結果，發現可提高對白葉枯病的抗幅及抗性，使得育成具有持久及抗性良好的抗性品種具有可行性。由於我國非聯合國會員，所以可以參與合作之國際稻作研究機構較缺乏，新一代研究人員間的交流亦呈現斷層，本次研習課程訓練特別著重在全球暖化對水稻生產之影響，目前各項研究調查已清楚顯示暖化造成的危害及潛在威脅，許多作物生產面對其效應引起高溫、颶風、大雨或急速升或降溫等環境變遷的應變能力不足，本次行程主要目的除了加速引進國際水稻抗逆境、抗病蟲害種原，並且研習水稻育種新技術與策略。同時，也透過此次機會與該中心研究人員和各國參加人員進行交流，考察現行水稻育種策略規劃和實施技術，同時與國內其他試驗改良單位分享，藉以提昇國內稻米生產及稻作育種之水準，並期望有助我國稻作對氣候變遷的因應。

三、 行程

日期	起迄地點	工作行程
2009/08/23	台北 馬尼拉 Los Banos (IRRI)	一、搭乘09:30 長榮航空 BR271班機，11:40 抵達馬尼拉。 二、搭乘 IRRI 專車，13:30 抵達 IRRI。
08/24 to 08/27	Los Banos (IRRI)	開訓典禮，每日上午專家教授上課，每日下午 IRRI 田間試驗觀摩實習及記錄。
08/28 to 08/30	IRRI to PhilRice (菲律賓 稻米研究所) Ifugao 省 Banaue 地區	一、參訪菲律賓稻米研究所的育種設備、生物技術及種子製備實驗室。 二、參訪 Ifugao，Banaue 有名的稻作梯田，訪談傳統稻作生產及栽培現況。
08/31 to 09/04	Los Banos (IRRI)	每日上午專家教授上課，每日下午田間試驗觀摩及實驗室實習操作。
09/05 to 09/06	Los Banos (IRRI) Laguna 省	一、IRRI圖書館蒐集資料製作育種研習課程心得簡報。 二、參訪 Laguna 傳統文化及國家藝術中心。
09/07 to 09/08	Los Banos (IRRI)	一、上午米質教授上課，參訪米質實驗室。下午水稻耐熱育種上課及耐熱試驗室參訪。 二、訓練課程結束心得簡報、結訓典禮。
2009/09/09	馬尼拉 台北	搭乘 12:45 長榮航空 BR272 班機，14:55 抵達台北。

四、 研習內容

菲律賓國際稻米研究所的專家們發現，水稻增產的速度比不上人口增加的速率，並推估在西元 2025 年將發生全球缺糧的現象，而目前在各個國家的水稻育種者越來越少，未來將出現斷層，進而影響水稻育種及增產的計畫。IRRI 認為水稻育種者需要增加新技術與種原，必須因應環境變遷，育成農民需要的品種，更重要的是分享經驗技術與交換種原。因此，IRRI 在 2007-2015 年舉辦為期 9 年的水稻育種課程，希望未來在非洲地區每百萬人應該有 83 位水稻育種者，亞洲地區每百萬人須有 785 人育種家，已開發國家每百萬人則要有 1100 人水稻育種者，方能讓水稻的增產速度趕上糧食的需求量，以期為未來的第二次綠色革命奠定基礎。水稻育種課程在 2007 年共有 21 個國家，46 人參加；2008 年合計 11 個國家，23 人參加；2009 年則包括台灣、印度、越南、馬來西亞、菲律賓、孟加拉、模里西斯、尼泊爾與斯里蘭卡等 9 個國家，共 28 人參加。

菲律賓全名為菲律賓共和國（Republic of Philippines），國際旅客普遍認為菲律賓是西化最深的亞洲國家，在西班牙的影響和美國的遺風之下，仍舊有豐富的馬來文化做為支撐。菲律賓是由 7,107 個小島所組成的群島，從中國南方伸展到到婆羅洲的北端，圍繞在三個著名的海域：東邊有太平洋、西北為南海以及南方的西伯里海。這地點方位解釋了這國家在地理，氣候和植被資源上的多樣化。國土面積為 29.9 萬平方公里，約為台灣的 8 倍，而人口總數約為 8,461 萬人，為台灣的 3.5 倍。菲律賓地理位置上被分為三個地區：呂宋島、維薩亞斯群島及民答那峨島，有超過一百種的人種，並融合了外來影響，形成了獨一無二的菲律賓文化。首都為馬尼拉（Manila），主要語言有菲律賓語（Tagalog）及英語，境內大部分信仰天主教，少部分為基督教、回教及佛教。

研習地點在國際水稻研究所（International Rice Research Institute，IRRI），成立於 1960 年，總部位於菲律賓首都馬尼拉南方 50 公里處之 Los Banos。其成立最主要目標在藉由稻作試驗及品種改良以減少貧窮、飢餓、改善農民及消費者之

健康，並透過國際合作推展農業研究、確保稻米生產之穩定、提供相關訊息及稻米知識的入口平台協助稻米研究人員，並提供及保存相關之遺傳材料等。現有 7 大主要計畫：1.看天田環境支援，2.永續農業，3.終結非洲飢餓，4.人類營養改進，5.促進遺傳歧異，6.知識分享以及 7.政策支援。

爲了到達目標，國際稻米研究所已蒐集了超過 40,000 份包括地方品種和野生稻的種原，以及累計高達 18 萬份雜交組合，作爲水稻試驗改良之基礎。國際稻米研究所是非營利之農業研究單位，因此目前經費多由國際農業發展基金、世界銀行、會員國及私人基金會提供，如近期的比爾蓋茲與梅琳達基金會投入可觀資源，共同協助消滅飢餓。因此，本次研習課程內容簡述如下：

(一) 育種程序制定計畫

制定育種計畫首先必須瞭解目標族群環境 (Target population of environment, TPE)，TPE 是指改良品種要能適應的所有可能遇到的各種環境、田地與季節，並非是單一的環境條件，而包括降雨情形、土壤狀態、農民的耕作方式、稻米品質需求，天然災害的發生情況、病蟲管理等項目。環境改變會影響品種的表現，所以育種者培育品種需要在 TPE 範圍內的狀況，都能維持良好的表現。在育種計畫開始前必需劃定可能面臨的環境條件，例如當考慮將面臨全球暖化的氣候威脅，就要培育在逆境仍能維持表現者，育種家須與農友保持聯繫了解農民需求，深切了解目標環境及市場需求，將所有訊息考慮在育種計畫中，而地理資訊系統 (Geographical information system, GIS) 使用將有助了解環境條件。Pre-breeding (創新育種) 定義爲將有利的性狀特性導入貢獻親 (中間親本) 的過程，Pre-breeding 是連結各遺傳資源 (包括分子遺傳) 和育種工作，是傳統育種工作較少採用的方式，即便水稻已有許多基因被發現，依然很難從基因庫中找出真正對育種有用的基因，且有用基因的搜索是價貴且耗時，也必須考慮有無引入不良基因，而因爲使用少數表現優良的輪迴品種，將使栽培品種遺傳背景更狹隘。使用分子標誌進行選拔對產量、品質以及多重抗性等數量性狀和多基因控制性狀能突破外表型檢定限制，較傳統育種選拔方法有效率。而在實施上要先建立一個核

心族群作為遺傳變異的來源。

(二) 具高產潛能水稻品種之育種策略

IRRI 的水稻育種目標有幾個項目：高產潛能、生長期縮短、優良米粒與營養品質以及抗多重病蟲害等。在增加產能方面，以重新設定理想株型（New Plant Type，NPT）的稻植株以及雜種稻為兩大重點。1980 年代，IRRI 的育種家、農藝學家及生理學家認為秈稻高產品種的株型可能限制產量進一步改良。目前半矮性秈稻的特性有太多的無效分蘗、積貯（Sink）不夠大以及葉面積過多造成遮蔭及降低植冠的光合作用。新株型的修飾模式預測產量增加 25%，新株型的型態有以下幾點：分蘗較少、沒有無效分蘗、每穗 200~250 粒、株高 90-100cm、強健莖稈、深綠、厚且直立的葉片、旺盛的根系、生育期 100-130 天、抗多重病蟲害以及可接受的米粒品質。剛開始的新株型品系大多稔實率較低、穀粒短圓且缺乏病蟲害抵抗性，因此繼續與優良秈稻雜交或回交，以發展具有適應性較廣的新株型品種。目前有些秈梗雜交新株型的品系明顯較對照的 IR72 品種高產，如 IR72967-12- 2-3 於 2003 年乾季的公頃產量為 10.2 噸，明顯較對照品種的 9.2 噸高產。雖然秈梗雜交新株型品系已達 10 噸的門檻，然而，IR72158-16 -3-3-1 及 IR72967-12-2-3 可能未完全表現產量潛能，因為它們的收穫指數低於 50%，且稔實率未超過 80%。IRRI 的科學家認為灌溉稻要達到進一步增產，必須有幾個產量因素的目標特性，如每 1 m² 有 330 支穗、每穗有 150 粒穎花數、稔實率大於 80%、千粒重大於 25g、地上部全生物量達每公頃 22 噸以及收穫指數達 50%。有關增加水稻產能的育種方法包括傳統譜系選種、回交及單籽粒後裔法等方式，另外亦進行雙單元體（Double haploid，DH）及標誌輔助（回交）選拔（Marker-assisted backcross，MAS/MAB）的方法。近年在各主要產稻國家如火如荼進行的 MAS 方法，其選拔效率確實較傳統的雜交譜系方法高，甚至可進行數百個雜交組合的標誌輔助選拔，其中尤以抗白葉枯病及抗稻熱病基因的輔助選拔亟有成效，這種方法同時避免人們對基因改造（GM）作物的疑慮。

(三) 生物逆境選拔策略

白葉枯病 (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*) 和稻熱病 (*Magnaporthe oryzae*) 是危害水稻的嚴重病害，在考慮育成持久性抗病品種有許多因素要考慮，首先要了解抗性的遺傳基礎並找出抗性基因、選擇可用的抗性基因及佈署多個基因抗性等方面。植物抗性基因作用機制有兩種理論：直接的 gene-for-gene 或是間接的 Guard model，不同生理小種的白葉枯病病原已經有相當完整的分子鑑定，與不同抗性基因反應的結果也有良好紀錄，抗性基因大致分為幾個類型：(1) transmembrane protein / LRR, (2) transmembrane protein / LRR and serine-threonine kinase, (3) cytoplasmic serine-threonine kinase, (4) nucleotide binding site / LRR。目前已有 12 個抗性基因導入 IRRI 品種，其中 *Xa7* 基因提供廣效抗性適合導入感性品種中，且 IRRI 培育出堆砌多達 5 個抗性基因品系對所有生理小種呈現抗性，各抗性基因有對應的分子標誌可利用。

稻熱病病原基因組容易發生變異，韓國資料顯示新品種抗性平均在 3 年內就崩壞，所以培育抗性品種需使用不同的抗性種原，系統化評估規劃及合適接種評估環境。堆砌多個抗性的數量性狀基因座配合單一抗性基因會是較好的選擇。

蟲害在亞洲地區造成 30% 的產量損失，重要水稻害蟲包括癭蚊 (Gall midge)、稻心蠅 (Whorl-maggot)、飛蝨類 (Plant hopper) 及二化螟蟲 (Stem borer)。使用抗性品種應該是綜合防治的一個環節，以褐飛蝨為例，抗性是植株與害蟲在一定的環境中相互作用的結果，所以不能只研究單一方，傳統思維是導入新的抗性基因，但是單一抗性基因會在 10-15 個世代崩壞，所以不會有持久性抗性。目前多採用堆砌多個抗性基因策略，但換個角度思考，假若找出害蟲破壞抗性的機制並加以破壞干擾，或許能提供持久的抗蟲性。

(四) 數量性狀分析和分子標記輔助育種

基因定位有兩種策略是為連鎖定位 (linkage mapping) 和相關定位 (association mapping)，分別利用特定的雜交分離族群和自然族群。在定位複雜如多基因連續變化和基因與環境交感性狀或是數量性狀基因座，則需要透過 QTL 分析，用以找出隱藏的有用基因，像是從綠色、小果的野生種番茄，找出深紅色

果實和大果的基因座。重組自交系是一群遺傳背景幾乎相同的材料，也可說是姐妹系，彼此間只有少數基因座重組，其餘與輪迴親背景相同，可作為定位基因良好材料，相關基因透過初步定位後經過細部定位與候選基因分析有機會找出真正控制性狀的基因，用作為分子標誌輔助回交育種利用。分子標誌輔助回交育種在操作上分為三步驟：首先是前景選拔，重組標誌分析以及背景選拔，在雜交組合兩者親緣十分接近的情形下，有時重組標誌分析是可以省略的。數量基因座在育種上選擇應注重個別基因座效應、基因與環境交感、基因上位性以及考慮細部定位工作等，而堆砌多個有益數量基因座也需要利用分子標誌輔助選拔，是傳統育種上難以達成工作。隨著核酸定序技術進展，新一代的水稻 SNP 標誌系統越來越普及，IRRI 引進 Illumina Bead Xpress Goldengate 系統，可在兩小時內紀錄 96 樣品 384 SNP 位點結果，將大幅提升基因定位分析速度。另外，新的 SNP 基因型分析實現相關定位或稱為族群定位（population mapping）的新策略，透過高密度的分子標誌，直接進行全基因組掃描（whole-genome scan）或候選基因（candidate genes）篩選，加速有用基因探索工作，是一項新的應用領域，但需要核心設施與育種人員分工發揮效益。

(五) 耐熱育種

全球暖化導致長期氣候變遷和短期的氣候變化，已對全球許多國家的稻米生產造成不同的影響。因溫室效應所產生的氣候變化可分長期與短期兩方面，長期氣候變化是指溫度與雨量的變動，短期氣候變化則以聖嬰現象區域的氣候變化為主。而由於全球暖化使得高溫傷害變成一個主要的產量限制因子，主要是因為水稻對高溫（ $>35^{\circ}\text{C}$ ）非常敏感，開花期是最敏感時期，開花前 9 天是第二敏感時期；高溫傷害容易造成水稻發生不稔、穀粒變小、增加心腹白含量等影響稻穀產量的現象。IPCC 在 2007 年即預估下世紀地球溫度會上升 $1.1-6.4^{\circ}\text{C}$ ，印度及巴基斯坦的水稻區將會出現超過 40°C 的高溫傷害；其中高夜溫將會影響水稻發粉的發芽及小穗的稔實率，夜溫每增加 1°C ，產量將減少 1 成左右。

由於水稻的產量平均一年只增加 2.4% 左右，而影響水稻產量的因素很多，

在目前的全球暖化下，高溫傷害已成為一個重要的非生物逆境因子。雖然水稻耐熱育種的試驗並沒有引起很多人注意，而且控制水稻耐熱機制是由許多基因所控制，但經由其它作物試驗的證據顯示，育成一個耐熱水稻品種是有其必要性的。

耐熱品種的育種方法包括兩方面：1.耐熱性：育成一個耐 35°C 以上溫度且高產的品種。2.避熱性：改變開花期，縮短生育期，提早抽穗。其中提早抽穗是一個很重要的性狀，因為每延遲一天抽穗，會造成減產約 35-91kg/ha。除了積極的育種工作外，也可以選擇改變種植方式來適應氣候的變化，諸如：改變種植期、在不同期作選擇不同的品種、改變輪作系統等方法。未來耐熱育種的方向以建立 QTL-mapping 及利用分子標誌來改良育種工作、在現行的高產品種結合耐熱 gene、探討基因型與環境的交感作用、藉由國際種原的交換與合作及育成適合氣候變遷的品種為主要的工作。

(六) 耐淹水育種

全球超過一半的人口都是以稻米為主食，在亞洲 90% 都是以生產稻米為主，亞洲看天田低地和易淹水區 35% 都是栽種水稻。在南亞和東南亞，看天田和易淹水的農田主要還是以種植水稻為主要的糧食作物，然而，這些地區的洪水每年導致作物損失約 10 億美元，主因在於這些地區沒有耐淹且高產的品種，加上水文條件是特別的惡劣或出乎意料，例如週期性的淹水或缺水，造成移植水稻在不流動深水的狀態下，存活率較低，產量也較低。

看天田低地主要特色是缺水、乾旱和淹水，而易淹水區常常發生短暫的淹水，或長期淹水在 20-60 公分、或淹沒在超過 100 公分的深水裡，甚至水深至 3-4 公尺，例如浮稻區，導致這些地區的生產率都很低，看天田低地平均每公頃只有 2.5 噸，易淹水區更低，每公頃只有 1.5 噸；因此，增加水稻產量是解決這些地區的重要課題。國際稻米研究所 Dr. Mackill 團隊依他們的經驗、知識去推測有可能會發生的事，進行試驗以解決這些地區農民的需求，希望在有限的環境下，改善合適的種原，並提供完整的育種策略和適宜的栽培模式。

在主要生產稻米國家，有適宜的種子是有必要的，因為能減少勞力及栽培成本

的支出。由於水稻種子在萌芽期間對淹水有敏感度，看天田地區的水稻移植後，常會遭逢豪大雨或淹水現象，對水稻生長及後期的產量表現造成嚴重的影響，所以要避免移植水稻在生長初期所造成的損失。因此，Dr. Mackill 團隊希望能提高萌芽期和播種初期較高的耐淹性，這樣的灌溉淹水系統下，亦能有效地抑制雜草；研究結果發現：將乾燥的種子播種在土壤裡，其上再附上一層薄土，水灌溉至 10 公分深，21 天後發現在淹水的狀態下秧苗的存活率減少，莖部徒長，萌芽期種子的澱粉含量減少，蔗糖濃度增加；耐淹的表現型則有較高的澱粉酶和 RAmY3D，播種 2 天後，沒有發現乙烯的釋放，但播種三天後，乙烯含量則大量的增加。

利用發芽期淹水狀態下，有高度存活率的秧苗，篩選超過 8,000 基因，已知有少許的基因型具有耐淹性，Khao Hlan On 和 IR64 雜交，並用 IR64 當輪迴親所產生的回交族群進行定位耐淹水的 QTL，BC₂F₂ 存活的變異率介於 0-68%，平均約 28%，而親本 IR64 的變異率約 20%，Khao Hlan On 約 57%。利用 135 個 SSRs 多型性和 1 個 indel marker 所建立的連鎖圖譜有 1475.7 cM，距離大小平均約 11.9 cM。發芽期耐淹的 5 個 QTLs 分別位於第一條的 (*qAG-1-2*)、第三條的 (*qAG-3-1*)、第七條的 (*qAG-7-2*)、第九條的 (*qAG-9-1*) 和 (*qAG-9-2*)，可解釋外表型的變異度在 17.9-33.5%，LOD值 5.69-20.34。對於所有 QTL 而言，來自 Khao Hlan on 對偶基因可以當發芽時的耐淹性。淹水在 25-30 公分比 15-20 公分水深的產量減少許多，越增加淹水的高度，平均穀粒產量越少的程度越嚴重。在 2-5 公分的淺水裡 Swarna-Sub1 比 Swarna 產量每公頃多 1.4 噸，在 15-20 公分水深的 Swarna 穀粒每公頃產量只剩 0.3 噸，而 Swarna-Sub1 減少至每公頃 2.04 噸，但 FR13A 和 IR49830-7 每公頃只減少 0.3 和 1.5 噸。在 25-30 公分淹水下，Swarna 完全沒有產量，而 Swarna-Sub1 穀粒產量每公頃嚴重減少至 0.77 噸，FR13A 和 IR49830-7 每公頃只減少 0.6 和 2.5 噸，有此可知 FR13A 和 IR49830-7 具有耐淹水的基因型。

近年來的研究發現，印度傳統栽培品種 Flood Resistant 13A (FR13A)，其耐

淹水性主要是由第九對染色體上的 *Submergence 1* (*Sub1*) 基因座所調控，而 *Sub1* 基因座包含有兩或三個 ethylene-response-factor (ERF) domain，分別以 *Sub1A*、*Sub1B* 與 *Sub1C* 命名，*Sub1* 在播種期淹水的狀態下能使植株不受損傷，它有高度的耐淹性。*Sub1* 在南亞和東南亞的田間試驗顯示，能增加和穩定水稻的產量。從 FR 13AQTLs 所連鎖的圖譜中有新發現，淹水狀態下有迅速的恢復力，開花期及成熟期的延遲減至最低。未來可將具有 *Sub1* 之栽培品種 FR13A，透過回交育種，將 *Sub1* 基因漸滲 (introgress) 至當地的栽培品種，並透過分子標誌輔助選拔 (marker-assisted selection, MAS)，以育成兼具耐淹水及高產性狀的品種，不僅使農民收成穩定，更可確保全球糧食不虞匱乏。

(七) 增進稻營養品質的育種

稻米是全球 24 億人口的主要食物，近 60 年間食用稻米的人數增加了 70%。所有作物之中，稻米具有最高的食物產量及食物能量產量，所以即使是增加稻米中些微的營養價值，其代表的意義是較健康的人類。稻米在眾多第三世界國家可能是唯一的食物能量來源，因此這些國家面臨各種營養不良缺乏症的極大威脅，尤其明顯的是缺鐵 (Fe)、缺鋅 (Zn) 及 Beta 胡蘿蔔素等症狀。全球近 20 億人患有貧血症的最大原因就是缺鐵，孩童缺鐵會損害身體發育、智力發展及學習能力，成人缺鐵則增加婦女分娩時死亡的危險性。亞洲地區由於嚴重貧血，估計懷孕母親平均每年死亡人數，以印度的 22,000 人最多，孟加拉與印尼則分別為 2,800 及 2,700 人。

鋅在人體內超過 300 個酵素扮演著決定角色，譬如細胞分化、生育力、免疫系統、感官知覺的生物功能。缺鋅易造成兒童痢疾、肺炎及發育不全等症狀，幼童缺鋅引起認知功能損傷、行為問題、記憶受損及空間學習等障礙。維他命 A 對視力及細胞分化是相當重要的，缺維他命 A 易造成夜盲症 (甚至全盲)、生長遲緩以及生殖力損傷等。據 FAO 統計，目前約 1 億 3 千萬個學齡前兒童缺維他命 A，這些兒童會有 25 至 50 萬人變全盲且有 2/3 左右死亡。除此之外，發展中國家大約有 2 千萬個孕婦缺維他命 A，其中 50% 在印度。因此，科學家們對付

營養不良有幾個策略，包括篩選具高營養價值的稻育種、提昇米胚乳中營養元素的生物利用效率以及基因改造等。IRRI 經由傳統育種方法改善鐵、鋅元素含量已稍具成效，有幾個具潛力品系的稻米鐵、鋅元素含量已高於一般推廣品種的 1 倍以上。另一方面，利用轉基因生物科技，將大豆乳鐵蛋白轉到水稻之中，提高胚乳鐵元素的利用效能。2000 年發表的「黃金米」將不同物種基因轉入水稻之中，使米粒累積產生 β -胡蘿蔔素也就是維他命 A 的前趨物，更進一步提昇稻米在世界人類的貢獻度。

(八) 參與性品種選拔 (Participatory Varietal Selection, PVS) 之應用

一般而言，水稻育成品種幾乎是育種家們在田間辛苦揮汗的教科書品種，但是為什麼有些品種經過許多年才稍有推廣面積或是被農友淘汰而消聲匿跡了？IRRI 的社科經濟學家認為，育種家夥伴們在田間與室內進行選拔，在推出新品種之前的階段並無外界參與，因此稻農可能不熟悉新品種或是消費者並不滿意新品種的米飯口感，也就是說新品種可能缺少生產者與消費者的參與而失去推廣的機會。如果已有幾個具潛力的固定品系在被選擇命名之前，邀請有經驗農友至田間進行評估新品系的潛力，這一項就至少保證未來新品種潛在的推廣成效（因為生產稻農會想種植）。另一方面，應思考新品種可能的消費對象，譬如東南亞多為母性社會，母親及小孩就是稻米最大的消費群，新品系若未達母與子的口感接受程度，恐怕也不會有好的消費市場。因此，若在新品種命名之前，首先邀請稻農參加「選種投票」即所謂喜好分析 (Preference Analysis)，對稻農宣傳參與選種的意義，在田間稻株掛牌及進行 Yes 或 No 投票，此即具有稻農參與性、趣味性以及實驗性。另一方面，邀請潛在、隨機的消費者進行「感官評估」，同樣達到消費端的參與性與實驗性。因此，PVS 方法有利水稻新品種的推廣與消費市場接受度。

(九) 植物表現型 (phenotyping) 於抗蟲性之新概念

所謂表現型 (phenotype) 即是生物本身遺傳組成，與所處環境長期相互作用，加上個體本身之逢基變異 (random varieties)，最後演化出最適於此環境之

「表現型」結果。例如一種魚類 (*Biotodoma wavrini*) 分別生存於渠道 (channel) 及潟湖 (lagoon) 兩種不同環境中，其為適應此等生存環境，外表型態最後的演變結果，則有明顯差異。一般而言，植物抗性篩選乃是利用昆蟲與植物間之作用，兩者放置在一起進行，以能存活或是被害較少者，即為所謂之抗性品種。但一味使用抗蟲品種對抗害蟲為害，只會加速篩選出適於抗蟲品種之族群，即所謂生物小種，一旦抗蟲品種特性若崩潰或消失，兩者將陷入無止境的循環演化。

水稻飛蝨為水稻最重要之害蟲，其具有繁殖力強、世代短、單食性、對環境適應能力強等生物特性，在具主效基因 (major gene) 之抗蟲品種上，經過 10-15 世代後，即可適應於抗蟲品種上，即產生所謂「生物小種」。加上此類害蟲可進行長距離遷移，對於許多國家之糧食安全生產，構成一大威脅。在台灣，水稻飛蝨類害蟲(褐飛蝨及白背飛蝨)之猖獗為害，海外遷入蟲源為最主要之影響因子。1969 年在菲律賓的國際稻米研究所培育出半矮性且高產的水稻品種 IR8，此水稻品種(系)產量較一般水稻品種高出近一倍，但生產及栽培過程亦需要更多肥料及良好灌溉系統的配合，此舉亦創造適於飛蝨類害蟲生長及發育之高濕及遮蔽之環境，進而造就褐飛蝨族群大發生。國際稻米研究所早於 1973 年即培育出 IR26 (含抗褐飛蝨基因 *Bph1*) 來對抗褐飛蝨之為害，但於三年後，生物小種 2 型大量出現，IR26 遭受挫敗而失效。在 1976 年 IRRI 又推出抗性品種 IR36 (含抗褐飛蝨基因 *bph2*)，但於六年後，生物小種 3 型出現；又於 1982 年推出抗蟲品種 IR56 (含抗褐飛蝨基因 *Bph3*)，一般相信生物小種 4 型的發生是可被預期的。因此，以抗蟲品種作為水稻褐飛蝨等害蟲之蟲害防治基礎並不穩固，必須配合其他防治策略，才能達到良好蟲害管理 (Integrated Pest Management, IPM) 成效。

我們必須再檢視、面對新的研究工作及管理策略方向，除了偵監測田間目前生物小種之情況外，另外發展出一套對環境友善 (environmentally friendly)、永續 (sustainable) 之方法，為各國未來努力之目標。

現今許多抗蟲品種之育成，可利用先進之分子輔助育種方式，堆疊各種抗性

基因於優良品種之 pyramiding，就理論模式而言。抗性基因之累積，其抗性程度及持續性應可增加、延長，但似乎上，事實並非如此順利，其可能為各抗性基因，可能有各抗性基因獨立之關係，詳細情況有待進一步研究探討。另外，蟲害之發生與當地生存環境及其寄主植物有密切關係，未來我們更可以利用其他方式，諸如選育出更適於當地地理條件之水稻品種，而不是一味的引進外來所謂之優良品種，直接應用種植、生產。另外配合田間耕作制度、肥料及水分管理，減少人為過度干擾，諸如施用過量肥料及藥劑，以追求水稻產量的增加為目標之方式，緩和環境、寄主（抗性品種）等對害蟲之選汰壓力，達到環境友善、永續經營及安全生產的目標。

(十) 米質分析的新概念

目前在 IRRI 的米質實驗室有 5 個主要計畫，即檢測直鏈澱粉方法的改進、外觀物理品質的標準定義、深入探討 IR64、越光及 KDML105 這些老品種為何仍受農民歡迎、香米氣味化合物以及稻米粒的營養成分。有關直鏈澱粉含量的測定，IRRI 曾將 17 個米粉樣品送至 27 個不同實驗室檢測結果，顯示即使糯性材料檢定結果仍有 10% 以上的直鏈澱粉，且各國測定結果的變異相當大，表示不同實驗室的對照標準不一。這些變異的最大原因在於對照的馬鈴薯品種，實驗室之間使用的品種不同，測定出來的直鏈澱粉變異就相當大。

米粒外觀中的白垩質需要分多少等級呢？斷掉的白垩質米粒是斷裂米的還是白垩質米？白垩質米是整粒米嗎？3/4 斷裂還是整粒米嗎？其它非完整米的型態如何區分呢？對於工業用與育種計畫而言有無不同的定義嗎？香米也是 IRRI 米質實驗室的研究重點，有 2 個方向，（一）針對香味性狀的遺傳：分別再進行有關香味基因及香氣量的其它等位基因鑑定、篩檢 *Badh2* 其它等位基因的分子標誌、控制香味的第二基因鑑定、找尋帶有兩者（*Basmati* 及 *Jasmine*）香味基因的種原以及篩檢第二基因的分子標誌等課題；（二）代謝產物方面：了解 *jasmine* 及 *basmati* 獨特的香氣化合物、研究有關米質特性的代謝產物、了解香味第二路徑中的代謝產物以及研究可用來建立測定白米新鮮度的方法。

此外，有關稻米營養價值的研究重點，雖然基因定位有利了解糊化溫度性狀的基因控制，但也發現了新的問題。分支酶（Branching enzyme）移除 1 段大約 6DP 長度並產生一條新的分支，而澱粉合成酶 IIa（Starch Synthase IIa，SSIIa）延長這個剩餘殘基並產生 12-24 DP 長度的新分支，但在 SSIIa 鍵結位置發現帶有 SNPs 3 及 4 的某些品種就無法延長此殘基或新分支，也就是說 SSIIa 的活性會改變澱粉鍵結聚合的長度分布。因此在某些品種的糊化溫度表現上有兩個高峰時，其中一個可推測是 SSIIa 的作用，那麼另一個控制酵素是什麼呢？有待進一步研究來解開此項米質特性的問題。

五、心得

（一）了解國際當前及未來的水稻發展趨勢

育種是作物生產改進的基礎，國際稻米研究所（IRRI）採用譜系育種、分子標誌輔助選拔以及基因轉殖方法進行水稻品種改良，資深的育種專家 Dr. Brar 指出雖然分子生物技術進展日新月異，但在 IRRI 的育種資源分配上仍以譜系法佔最大宗，其次為分子標誌輔助育種，與小部分的基因轉殖操作。因為育種是在田間實施操作，田間觀察比較仍無可偏廢，而分子生物技術是最新且具精確性的工具，可提供不同以往的育種選拔視野，應善加利用。

（二）病蟲害抗性之研究

從白葉枯病、稻熱病以及褐飛蝨的防治上，講師們皆指出理解面對的病原是開發有效防治的根本，我國這三個主要危害病原的流行病學，並未受到應有重視或新認知，對於國內目前主要流行生理小種、生理小種分群與變遷資料缺乏，將直接影響育種選拔的正確性。即便國外已發現許多抗性基因可有效防禦特定生理小種，我育種家可能亦不清楚應該導入或組合哪些抗性基因。為了真正解決我國抗病蟲育種困境，應與植物流行病學專家合作建立病原基礎資料，與育種計畫做結合。

（三）傳統育種與分子育種必須結合（ $P=G+E+G \times E$ ）以相輔相成

傳統育種（外表型選拔）以雜交育種為主，每次雜交即將兩親本所有好、壞的基因型及性狀傳至子代，再經由世代選拔逐步去蕪存菁，選出包含所欲改良性狀的子代，品種改良主要決定於父本與母本。而分子育種（基因型選拔）則是直接進行基因型選拔取代傳統育種之外表型選種，以高準確度的方式，正確的偵測基因型，予以選拔或淘汰，可顯著提高育種效率，縮短育種年限，加速新品種的育成。因此，以傳統育種為主體，輔以分子輔助育種的技術，將有助於國內水稻育種工作的進行。

（四）分子育種

耐淹 *Sub1* 基因是水稻分子育種很明顯的成功案例，也是研究人員多年試驗成果，以地方品種利用傳統雜交育種方法將耐淹特性導入栽培品種，隨著生物技術方法日益更新，基因定位鑑定耐淹基因的染色體位置，經由雜交和轉基因的互補試驗驗證功能，最後以分子標誌輔助回交育種策略導入現有品種。分子標誌提供類似放大鏡的效果，使育種家可檢視分離族群，達到提高選拔效率的優點。白葉枯病抗性基因的篩選與導入亦有成功例子，可說是基因體研究對育種的助益。

（五）稻米品質：

稻米外觀品質以白垩質（心腹白）問題與品質分級相關，但是心腹白的發生受到環境條件影響，目前知道心白是與穀粒充實基因的表現量改變有關，益增添分析的困難度，且不同部位的白垩現象亦有不同成因，而正確的外表型紀錄方法仍須重新建立。稻米 90%的成分是澱粉，所以澱粉結構決定米飯的食味，目前基因體研究也僅能解釋部分的結構組成，香米品種間揮發成分的化學圖譜有明顯差異，目前僅知道一個香味基因，仍無法充分解釋 *Basmati* 與 *Jasmine* 之間的差異。因此，我輩開始由基因體對稻米品質成因，有進一步的明瞭還有很長的路。

（六）種原交換

育種改良仰賴現存的植物遺傳變異，無法無中生有，少部分可透過誘變方法進行擴大變異，多數是由現有栽培種與野生種發掘有用基因，所以種原的流通交換益顯重要，國際現有種原交換大多須簽署「標準材料交換協議（standard material

transfer agreement, SMTA)」，以保障種原提供者權益。日後種原的蒐集保存與交流將是重要議題。

（七）台灣環境

不同其他國家複雜的生態系統，我國雖亦開始進行陸稻選育，但仍以灌溉稻系統為主，我農民教育水準及農業技術亦屬先進，應針對我稻作栽培系統訂定目標族群環境（Target population of environment, TPE），以發展符合我需求的水稻品種。

（八）、與 IRRI 進一步合作

在本次於 IRRI 研習的過程中，IRRI 方面負責國際育種材料交換與評估之 Dr. E. D. Redoña 多次表示，過去我國與 IRRI 曾有過相當密切之合作，也曾進行雙邊育種材料交換與評估計畫，過去部份臺灣之優良品系或品種於 IRRI 試作表現優良後，後來也在東南亞一些國家成為重要栽培品種或育種親本，因此很希望能再重新建立雙方合作之關係，包括每年互相交換一些雙方有興趣特性之品系於兩地評估，甚至部份育種品系可以於 IRRI 進行分子評估，如耐淹、耐旱、耐病蟲害等。IRRI 所長 Dr. Robert S. Zeigler 也希望今後與我國能有更多合作，或研究生到 IRRI 作短期研究。本次研習後 IRRI 與我國稻作育種及研究人員有很好之接觸與互動，如能順勢建立起常態性之共同合作育種或研究計畫，對我國未來水稻育種發展將有很大之幫助。唯我國現階段育種材料交換與合作，在「行政院農業委員會動植物材料供學術用輸出管理要點」等規定下，我國尚未命名為品種之品系，與命名或取得品種權未滿 5 年之動植物繁殖材料除經農委會專案核准外，原則上不能輸出。因此我國與 IRRI 如要建立相關育種合作關係需取得農委會之支持。水稻育種為長期性之工作，小到關係民眾食的權益與福祉，大則事涉國家糧食安全，而我國稻作育種相關研究人員日漸稀少，如能與 IRRI 建立良好合作，運用 IRRI 充沛之研究資源，將可對我稻作研究有很好助益，也能使我國稻作研究與國際接軌。

六、 建議

(一) 透過本次研習，可以瞭解目前國際稻作研究發展趨勢，同時透過學員與講師相互討論與意見交換，可彼此建立國際水稻專家的聯繫管道及發現未來類似問題及因應之道。與 IRRI 研究人員交流互動中，不僅達到稻作資訊交流目的，亦將我國介紹給其他國家，是相當成功的國民外交，建議將來如有機會應繼續派員前往。

(二) 本次研習過程，發現研究機構之間與大學院校建立合作關係，作為試驗進行或是資源共享，因此，國內各稻作試驗研究單位間與大學院校應加深加強合作，擴大研發能量並互補不足。

(三) 全球暖化氣候變遷已顯現常態發生的趨勢，我國隨時可能面臨到極端氣候和作物病蟲害加劇的威脅，為及時因應重大變化，加強國際合作引進國外技術與成果，並利用生物技術方法提高稻作育種效率與縮短期程，因此建議主管單位應重視極端氣候和病蟲害的基礎與應用研究，整合團隊並給予必要的支援。

(四) 國內主管單位應主動提供與國際研究單位的聯繫或合作管道，並鼓勵國內研究人員出國研習以瞭解世界發展現況。

七、附錄：研習照片



圖一、國際稻米研究所水稻試驗田區



圖二、國際稻米研究所行政區域



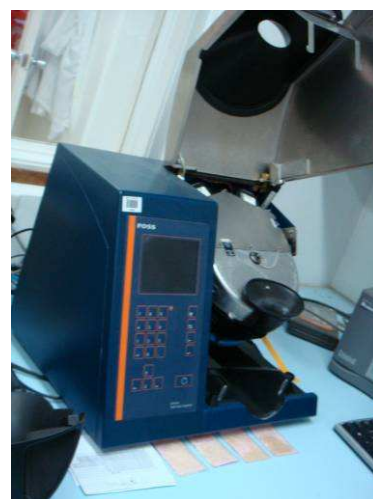
圖三、野生稻種原收集中心



圖四、水稻耐鹽性篩選試驗



圖五、稻米微量元素分析儀器



圖六、水稻米粒外觀分析儀器



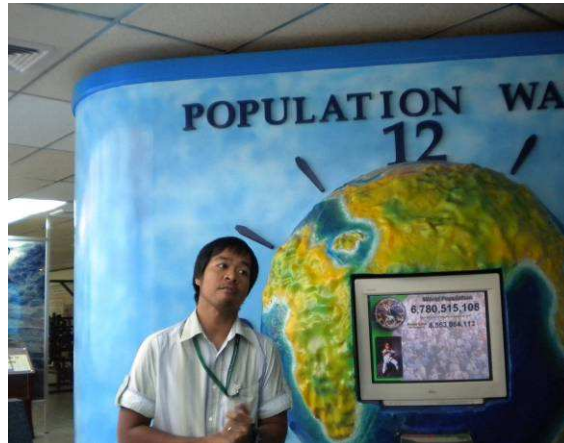
圖七、BeadXpress 分析儀



圖八、GAMMA 實驗中心之 PCR 儀器室



圖九、水稻耐淹試驗田區



圖十、水稻博物館之世界人口時鐘



圖十一、張德慈遺傳種原中心



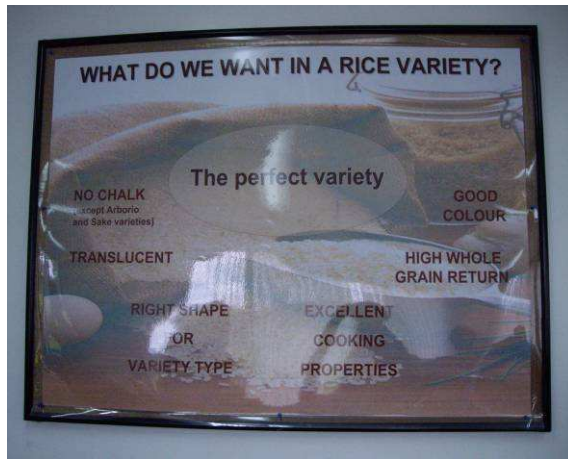
圖十二、水稻種原庫作業情形



圖十三、水稻秧苗期耐熱試驗



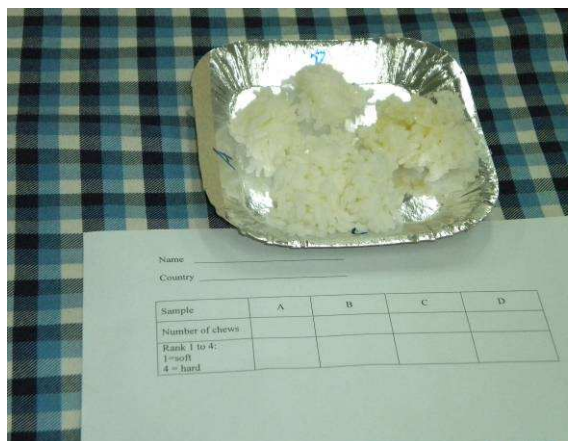
圖十四、人工氣候室之水稻耐熱試驗



圖十五、稻米品質目標



圖十六、稻米品質評估流程



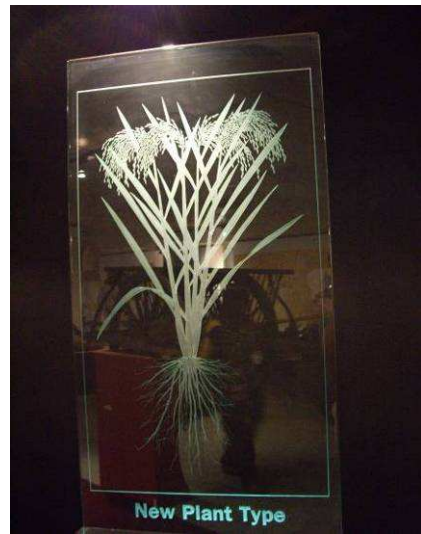
圖十七、米飯官能性評估



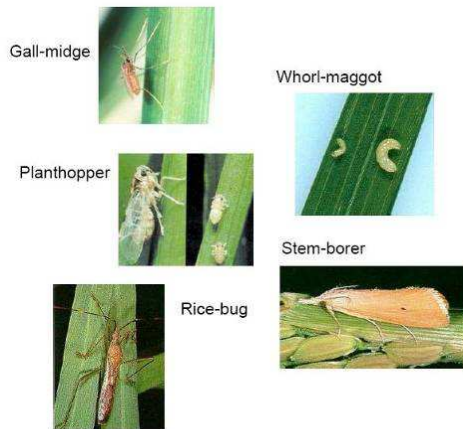
圖十八、耐熱試驗之室內人工光源室



圖十九、傳統水稻的 HI 為 0.3



圖二十、新水稻株型的 HI 為 0.5



圖二十一、水稻主要害蟲種類



圖二十二、利用水稻秧苗進行抗蟲性篩選



圖二十三、參與性育種田間選拔情形



圖二十四、參與性育種投票者心得分享



圖二十五、Ifugao 省的水稻梯田傳統文化



圖二十六、國際稻米研究所的米食加工品



圖二十七、IRRI 的稻熱病檢定圃



圖二十八、水稻育種課程結業式

表一、具有抗病蟲害特性的 IRRI 品種

品 種	稻熱病	白葉枯病	褐飛蝨 Biotype			螟 蟲
			1	2	3	
IR8	MR	S	S	S	S	MS
IR24	S	S	S	S	S	S
IR26	MR	R	R	S	R	MR
IR36	R	R	R	R	S	MR
IR64	MR	R	R	R	MR	R
IR72	MR	R	R	R	R	MR
IR74	R	S	R	R	R	MR

表二、利用分子標誌的水稻重要農藝性狀基因

性狀	基因
抗白葉枯病	<i>Xa1, Xa2, Xa4, Xa5, Xa10, Xa13, Xa21, Xa22</i>
抗稻熱病	<i>Pi1, Pi2, Pi4, Pita, Pi6, Pi7, Pi9, Pi10, Pi11, Pi12, Pib, Pikm, Pb1, Pi21, Pi36</i>
抗褐飛蝨	<i>Bph1, bph2, Bph9, Bph10, Bph18, Qbph1, Qbph2</i>
光週期敏感	<i>pms1, pms2, pms3</i>
缺 P	<i>Pup1</i>
耐淹	<i>Sub1</i>
耐鹽	<i>Soltol</i>

表三、南亞及東南亞的看天田低區和易淹水區主要的水稻產量

Country	Total area (m ha)	Rainfed lowland		Flood prone	
		Area (%)	Yield (t ha ⁻¹)	Area (%)	Yield (t ha ⁻¹)
India	42.64	30.1	2.4	11.4	1.5
China	33.01	5.6	3.0	0	-
Bangladesh	10.24	43.1	4.3	24.1	2.5
Indonesia	10.28	7.8	3.0	6.4	1.7
Thailand	9.27	72.2	1.8	10.4	2.0
Myanmar	4.57	52.8	3.0	14.3	1.5
Vietnam	6.30	23.4	2.0	16.3	1.5
Philippines	3.42	32.0	2.0	2.0	1.3
Cambodia	2.03	6.02	1.39	NA	NA
Nepal	1.41	60.6	2.2	13.3	0.8
Sri Lanka	0.79	14.9	2.5	1.1	1.0
Average yield			2.51		1.53

表四、2006 和 2007 年乾季在不同淹水狀態下之穀粒產量

Genotype	Grain yield (t ha ⁻¹)			Grain yield (t ha ⁻¹)		
	Control	Stagnant water after complete submergence		Control	Stagnant water	
	2-5 cm	15-20 cm	25-30cm	2-5 cm	30 cm	50 cm
IR42	3.42	0.22	0	5.04	4.99	2.36
Swarna	3.79	0.3	0	5.12	5.34	2.32
Swarna-Sub1	5.21	2.04	0.77	5.15	5.52	2.07
IR40931	4.25	1.72	0.7	-	-	-
IR49830-7	4.48	2.96	1.93	5.64	5.26	3.54
FR13A	1.95	1.57	1.34	-	-	-
Means	3.85	1.47	0.79	5.22	5.28	2.57
LSD 0.05 (G)	0.43***	0.49***	0.48***	n.s.	n.s.	0.36***
(E)	0.20***			0.27***		
(GXE)	0.44***			0.45***		

n.s.=not significant; *, **, *** = significant at P<0.05, 0.01, and 0.001, respectively.