

# 大粒水稻之遺傳研究

## II. 穀粒性狀之遺傳<sup>1</sup>

郭益全 劉清<sup>2</sup>

**摘要：**以包括親本與正反交組合之 $9 \times 9$ 全互交 $F_1$ 材料探討大粒水稻穀粒性狀之遺傳。數據經以Griffing及Jinks-Hayman等兩套不同方法分析，結果發現糙米粒長、粒寬、長寬比及千粒重等4個穀粒性狀親本間之遺傳變異均極大，此變異係由累加性與顯性效應所引起，被評估之4個穀粒性狀之累加性效應均遠大於顯性效應。4個穀粒性狀之一般與特殊組合力均極顯著，且一般組合力效應又遠大於特殊組合力。4個穀粒性狀之狹義遺傳率均頗高，亦發現均存在有細胞質效應。經由回歸與變方分析估得4個性狀之顯性程度均屬部份或不完全顯性。正負等位基因之頻度在親本間之分布除粒長為相等外，餘3性狀均不等。粒長及粒寬之顯性基因數約等於隱性基因數，而長寬比及千粒重等兩性狀之顯性基因數則多於隱性基因數。經藉迴歸圖析及親本顯性次序之判定，粒長、長寬比及千粒重為單方向顯性，粒寬則為雙方向顯性。

臺灣近年來雖因稻穀生產過剩而積極進行稻田轉作，但一個個更豐產水稻品種之育成仍是稻作育種之最重要目標之一，也是水稻育種工作者最主要挑戰之一。要增加水稻之產量可經由提高4個產量構成要素中之任一個，但不影響其他要素之表現而達成。松尾<sup>(9)</sup>認為大粒為最可能的高產要素；國內外研究顯示<sup>(13,17,18,19,22,30)</sup>大粒水稻之穀粒充實速率、澱粉累積效率、積儲供源比及穗部主要成分絕對轉流量等生理特性均以大粒為優，而因為現行中粒品種成熟收穫後尚有全穗總量20%之非構造性碳水化合物 (total nonstructural carbohydrates, TNC) 殘留莖稈<sup>(29)</sup>，故認為經由增大穀粒體積謀求稻作增產有其生理理論基礎<sup>(29,30)</sup>；林<sup>(2)</sup>育成大粒豐產的臺中秈17號，由實際育種工作中證實大粒水稻品種確可提高稻作單位面積產量。

基此大粒種源之利用雖確為超高產水稻品種選育之最可能途徑之一，但現存大粒種源往往集團乾物質產量較少<sup>(29,30)</sup>。其或為一穗穎花數少<sup>(8,17,18,30)</sup>、或屬穗數少<sup>(29,30)</sup>、或係植株高大易倒伏<sup>(13,18)</sup>，很難直接利用。為提供大粒水稻品種選育之遺傳育種基礎知識乃進行本項研究。前報<sup>(5)</sup>已報導抽穗期、株高、每株穗數及一穗穎花數等重要農藝性狀之遺傳行為，本文則闡述穀粒性狀之遺傳，至於經濟產量、生物產量及收穫指數等3性狀之遺傳則於第3報論述之。

### 材料與方法

本研究全互交親本計有越光、豐錦、臺農67號、臺中65號、GP199、Pegonil、Khaokhaonio、Pb及 Nakkhaongo等9個水稻品種。其包括正反交之72個 $F_1$ 組合及9個親本於1984年一期作培植於

1. 臺灣省農業試驗所 研究報告第1298號。

2. 臺灣省農業試驗所農藝系助理研究員及前研究員（現任臺灣大學教授）。臺灣省 臺中縣 霧峰鄉。

本所萬豐試驗農場。田區排列採逢機完全區集設計 (RCBD)，2 重覆。每小區 5 行，每行 12 株，行株距為 25×25cm。單本植。肥料用量 N-P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>-K<sub>2</sub>O 為 80—40—50 kg/ha。詳細之收穫、調製及調查方法如前報<sup>(5)</sup>。9 個全互交親本於 1984 年一期作各穀粒性狀之表現如表 1。

Table 1. Mean values of grain dimensions of brown rice of nine parental cultivars of rice

Parents	Grain length (mm)	Grain width (mm)	Length/width ratio	1000-grain weight (g)
Koshihikari (P-1)	5.08	2.75	1.85	17.93
Toyonishiki (P-2)	5.15	2.66	1.94	18.84
Tainung No. 67 (P-3)	5.07	2.90	1.74	19.00
Taichung No. 65 (P-4)	5.22	2.95	1.77	21.35
GP 199 (P-5)	6.94	3.27	2.12	28.02
Pegonil (P-6)	7.46	3.24	2.30	35.25
Khaokhaonio (P-7)	8.25	2.91	2.84	34.09
Pb (P-8)	8.32	3.03	2.75	37.04
Nakkhaongo (P-9)	7.31	3.25	2.25	33.37

全互交各遺傳介值之分析與估算係按 Hayman<sup>(15,16)</sup> 及 Jinks<sup>(21)</sup> 理論進行；一般及特殊組合力則仿 Griffing<sup>(14)</sup> 之 Method I 估算之；廣義及狹義遺傳力之估算則照 Mather and Jinks<sup>(24)</sup> 之公式計算。

## 結 果

4 個被研究穀粒性狀數據，經分別以 Griffing<sup>(14)</sup> 及 Jinks-Hayman 氏<sup>(15,16,21)</sup> 兩類全互交表變方分析結果之變方成分對照表示於表 2。由表 2 知，Griffing 氏與 Jinks-Hayman 氏之分析結果頗為一致。4 個穀粒性狀均呈：Griffing 氏之一般及特殊組合力之均方與 Jinks-Hayman 氏之 a 變因及 b 變因之均方皆極顯著，且一般組合力與 a 變因之均方又分別遠大於特殊組合力與 b 變因之均方，此表示 4 個穀粒性狀有關遺傳基因之累加性與顯性效應對此 4 穀粒性狀之表現均扮有極重要之角色，且累加性效應又較顯性效應有更强之支配力。Griffing 氏之正反交均方與 Jinks-Hayman 氏之 c 及 d 變因均方之顯著性，4 個穀粒性狀中，除粒寬外亦均一致，一般而言，雌親之細胞質可能影響到此 4 個穀粒性狀之表現。另外，Jinks-Hayman 氏變方分析之結果還指出：除粒寬之顯性方向為雙方向外 (b<sub>2</sub> 變因不顯著)。餘粒長、長寬比及千粒重等 3 性狀則為單方向顯性 (b<sub>1</sub> 變因極顯著)；此 4 穀粒性狀性狀有關基因之顯性效應，部份係由於正負效應等位基因在親本間之分布不均勻或不對稱所致 (b<sub>2</sub> 變因極顯著)；同時，不歸諸於 b<sub>1</sub> 及 b<sub>2</sub> 變因之顯性效應，即累加性與累加性，累加性與顯性及顯性與顯性等三類遺傳基因之交感作用可能包含在此 9×9 之全互交組合中 (b<sub>3</sub> 變因極顯著)。

每一親本 4 個穀粒性狀之一般組合與特殊組合力列於表 3。概言之，大粒親本 (P5—9) 4 穀粒性狀之一般組合多為正值，反之，中粒親本 (P1—4) 4 穀粒性狀之一般組合力則為負值。唯僅就千粒重言，大粒親本 Pegonil (P-5) 之一般組合力為正值親本中之最大者，而中粒親本 Koshihikari (P-1) 之一般組合力則係負值親本中之最小者。

特殊組合力方面，粒長、長寬比及千粒重等 3 性狀，似呈：中粒親本 (P1—4) 間及大粒親本 (P5—9) 間之特殊組合力概為正值，而中粒與大粒雜交 F<sub>1</sub> 諸組合之特殊組合力則概為負值，尤以粒長及長寬比兩性狀為然。粒寬方面各類雜交組合特殊組合力之變異情形恰與前述另 3 個穀粒性狀者相反，呈

**Table 2.** Griffing and Hayman analysis of variance of grain dimensions of brown rice in 9×9 diallel crosses

Traits	Griffing			Hayman		
	Source	df	Mean square	Source	df	Mean square
Grain length	Block	1	—	Block	1	—
	Genotype	80	—	Genotype	80	—
	GCA	8	9.001**	a	8	18.001**
	SCA	36	0.111**	b	36	0.222**
				b <sub>1</sub>	1	1.091**
				b <sub>2</sub>	8	0.016**
				b <sub>3</sub>	27	0.250**
	Reciprocal	36	0.005**	c	8	0.016**
			d	28	0.009**	
Error	80	—	Error	80	—	
Grina width	Block	1	—	Block	1	—
	Genotype	80	—	Genotype	80	—
	GCA	8	0.232**	a	8	0.463**
	SCA	36	0.004**	b	36	0.008**
				b <sub>1</sub>	1	0.002ns
				b <sub>2</sub>	8	0.007**
				b <sub>3</sub>	27	0.008**
	Reciprocal	36	0.001ns	c	8	0.002*
			d	28	0.001ns	
Error	80	—	Error	80	—	
Length/width	Block	1	—	Block	1	—
	Genotype	80	—	Genotype	80	—
	GCA	8	0.628**	a	8	1.255**
	SCA	36	0.016**	b	36	0.032**
				b <sub>1</sub>	1	0.140**
				b <sub>2</sub>	8	0.010**
				b <sub>3</sub>	27	0.035**
	Reciprocal	36	0.001**	c	8	0.003**
			d	28	0.002**	
Error	80	—	Error	80	—	
1000-grain weight	Block	1	—	Block	1	—
	Genotype	80	—	Genotype	80	—
	GCA	8	225.367**	a	8	450.733**
	SCA	36	1.445**	b	36	2.889**
				b <sub>1</sub>	1	4.838**
				b <sub>2</sub>	8	5.585**
				b <sub>3</sub>	27	2.018**
	Reciprocal	36	1.758**	c	8	5.232**
			d	28	3.025**	
Error	80	—	Error	80	—	

\*, \*\*: Statistically significant at 5 and 1% probability levels, respectively.

**Table 3.** Estimates of Griffing's general combining ability and specific combining ability effects for grain dimensions of brown rice of the nine parental cultivars of rice

Traits	Parents	GCA effects	SCA								
			2	3	4	5	6	7	8	9	
Grain length	P1	-0.72	0.23	0.32	0.31	-0.13	-0.24	-0.29	-0.28	-0.15	
	P2	-0.68		0.31	0.20	-0.16	-0.21	-0.21	-0.24	-0.15	
	P3	-0.82			0.24	-0.29	-0.10	-0.31	-0.24	-0.16	
	P4	-0.66				-0.26	-0.19	-0.12	-0.33	-0.11	
	P5	0.31					0.12	0.29	0.34	0.03	
	P6	0.45						0.10	0.10	0.14	
	P7	0.85							0.21	0.06	
	P8	0.86								0.12	
	P9	0.41								-	
Grain width	P1	-0.16	-0.03	-0.03	-0.03	-0.01	-0.01	0.04	0.02	-0.01	
	P2	-0.16		-0.03	-0.05	0.04	-0.02	0.07	0.05	-0.01	
	P3	-0.05			0.02	-0.02	0.01	0.04	0.03	-0.03	
	P4	-0.03				0.07	-0.01	0.01	0.01	0.01	
	P5	0.11					0.03	-0.06	-0.10	-0.01	
	P6	0.13						0.01	0.05	-0.03	
	P7	-0.03							-0.04	-0.01	
	P8	0.07								0.09	
	P9	0.12								-	
Length/width ratio	P1	-0.13	0.08	0.11	0.11	-0.04	-0.07	-0.11	-0.10	-0.03	
	P2	-0.12		0.11	0.10	-0.08	-0.05	-0.11	-0.11	-0.04	
	P3	-0.24			0.06	-0.08	-0.02	-0.13	-0.09	-0.02	
	P4	-0.19				-0.11	-0.05	-0.05	-0.11	-0.02	
	P5	0.03					0.01	0.13	0.16	-0.02	
	P6	0.06						0.02	-0.01	-0.05	
	P7	0.31							0.10	0.02	
	P8	0.23								0.03	
	P9	0.05								-	
1000-grain weight	P1	-4.52	0.56	0.65	0.03	-0.10	-0.51	-0.31	-0.21	-0.24	
	P2	-4.13		0.46	0.18	-0.18	-0.16	-1.08	-0.68	0.63	
	P3	-3.43			-0.08	-0.15	0.39	-0.07	-0.25	0.02	
	P4	-2.34				-0.19	0.43	-1.40	-0.85	1.68	
	P5	1.37					1.74	0.47	0.09	-0.12	
	P6	3.77						-0.40	-1.03	-1.34	
	P7	2.37							0.41	-0.15	
	P8	3.61								-0.47	
	P9	3.28								-	

，中粒親本間及大粒親本間之特殊組合力多為負值，而中粒與大粒親本雜交諸 $F_1$ 諸組合之特殊組合力則概為正值。由此似可推定此 4 個穀粒性狀之遺傳機制中，粒長、長寬比及千粒重者較相近，而粒寬性狀則稍異於此 3 性狀。

4 個穀粒性狀之 $W_r-V_r$ 經純質性測驗 (homogeneity test) 結果，皆不顯著，表示本試驗 4 穀

粒性狀之資料符合 Hayman<sup>(16)</sup> 氏之遺傳假說，乃進一步估計 4 穀粒狀之遺傳成分 (表 4) 及遺傳系統 (表 5)，並繪製 4 穀粒性狀  $W_r$  依  $V_r$  而變之迴歸圖 (圖 1)，以描述供試全互交親本之遺傳機制。

**Table 4.** Estimates of genetic components of variance and their standard deviations for grain dimensions of brown rice in 9×9 diallel of rice

Genetic component	Grain length	Grain width	Length/width ratio	1000-grain weight
D	2.0362** ± 0.0139	0.0493** ± 0.0008	0.1689** ± 0.0029	61.73** ± 0.43
H <sub>1</sub>	0.2248** ± 0.0308	0.0089** ± 0.0017	0.0352** ± 0.0064	4.91** ± 0.94
H <sub>2</sub>	0.2195** ± 0.0264	0.0065** ± 0.0014	0.0316** ± 0.0055	2.78** ± 0.81
h <sup>2</sup>	0.2151** ± 0.0177	0.0003ns ± 0.0010	0.0275** ± 0.0037	0.93ns ± 0.54
F	0.0417ns ± 0.0325	0.0004ns ± 0.0018	0.0331** ± 0.0068	13.79** ± 1.00
E	0.0010ns ± 0.0044	0.0005ns ± 0.0002	0.0003ns ± 0.0009	0.05ns ± 0.14
D-H <sub>1</sub>	1.8114** ± 0.0261	0.0404** ± 0.0014	0.1337** ± 0.0055	56.82** ± 0.80

\*, \*\*Statistically significant at 5 and 1% probability levels, respectively.  
ns : Non-significant.

**Table 5.** Estimates of genetic systems for grain dimensions of brown rice in 9×9 diallel of rice

Estimates	Grain length	Grain width	Length/width ratio	1000-grain weight
(H <sub>1</sub> /D) <sup>1/2</sup>				
By graphic	0.3342	0.4534	0.4609	0.2862
By variance	0.3323	0.4249	0.4566	0.2812
H <sub>2</sub> /4H <sub>1</sub>	0.24	0.18	0.22	0.14
K <sub>d</sub> /K <sub>r</sub>	1.06	1.02	1.55	2.31
h <sup>2</sup> /H <sub>2</sub>	0.98	0.04	0.87	0.34
Heritabilities (%)				
Broad-sense	99.9	98.3	99.7	99.8
Narrow-sense	94.7	92.4	89.5	97.1
r of (W <sub>r</sub> +V <sub>r</sub> )/Y <sub>r</sub>	0.97**	-0.12ns	0.87**	0.68*
Order of parental dominance	134296578 <sup>a</sup>	718653924	213496578	92164387
Order of parental performance	876954321	596847321	786952143	867954321

\*, \*\* : Statistically significant at 5 and % probability levels, respectively.  
ns : Non-significant.

a : Parents codes : 1-Koshihikari, 2-Toyonishiki, 3-Tainung No. 67, 4-Taichung No. 65, 5-GP 199, 6-Pegonil, 7-Khaokhaonio, 8-Pb, 9-Nakkhaongo.

表 4 顯示粒長性狀之  $D$ 、 $H_1$ 、 $H_2$  及  $h^2$  等遺傳變異成分均極顯著，因知累加性效應 ( $D$ ) 與顯性效應 ( $H_1$ 、 $H_2$  及  $h^2$ ) 對水稻糙米粒長之表現甚為重要。 $D-H$  值為極顯著之正值，顯示支配糙米粒長之有關基因之累加性效應極顯著地大於顯性效應。而環境效應 ( $E$ ) 之影響則頗微小而不重要。 $F$  成分為不顯著之正值，顯示供試  $9 \times 9$  全互交親本粒長性狀之遺傳體系中，顯性等位基因之頻度可能等於隱性等位基因之頻度。經比較本性狀親本間顯隱性基因總數之比值 ( $K_d/K_r$ ，表 5) 為 1.06，雖略大於 1，而近於 1，由此不顯著之  $F$  成分及近於 1 之  $K_d/K_r$  值，可認定，供試親本間糙米粒長有關基因羣中，顯性基因總數應等於隱性基因總數。藉迴歸圖解法與變方分析，估得糙米粒長之平均顯性程度值  $[(H_1/D)^{1/2}]$  均在 0.33 左右 (表 5)；而糙米粒長  $W_r$  依  $V_r$  而變之迴歸直線，切  $W_r$  軸於原點上方 (圖 1)，指出諸全互交親本控制糙米粒長之顯性基因的顯性程度為不完全顯性或部份顯性。提

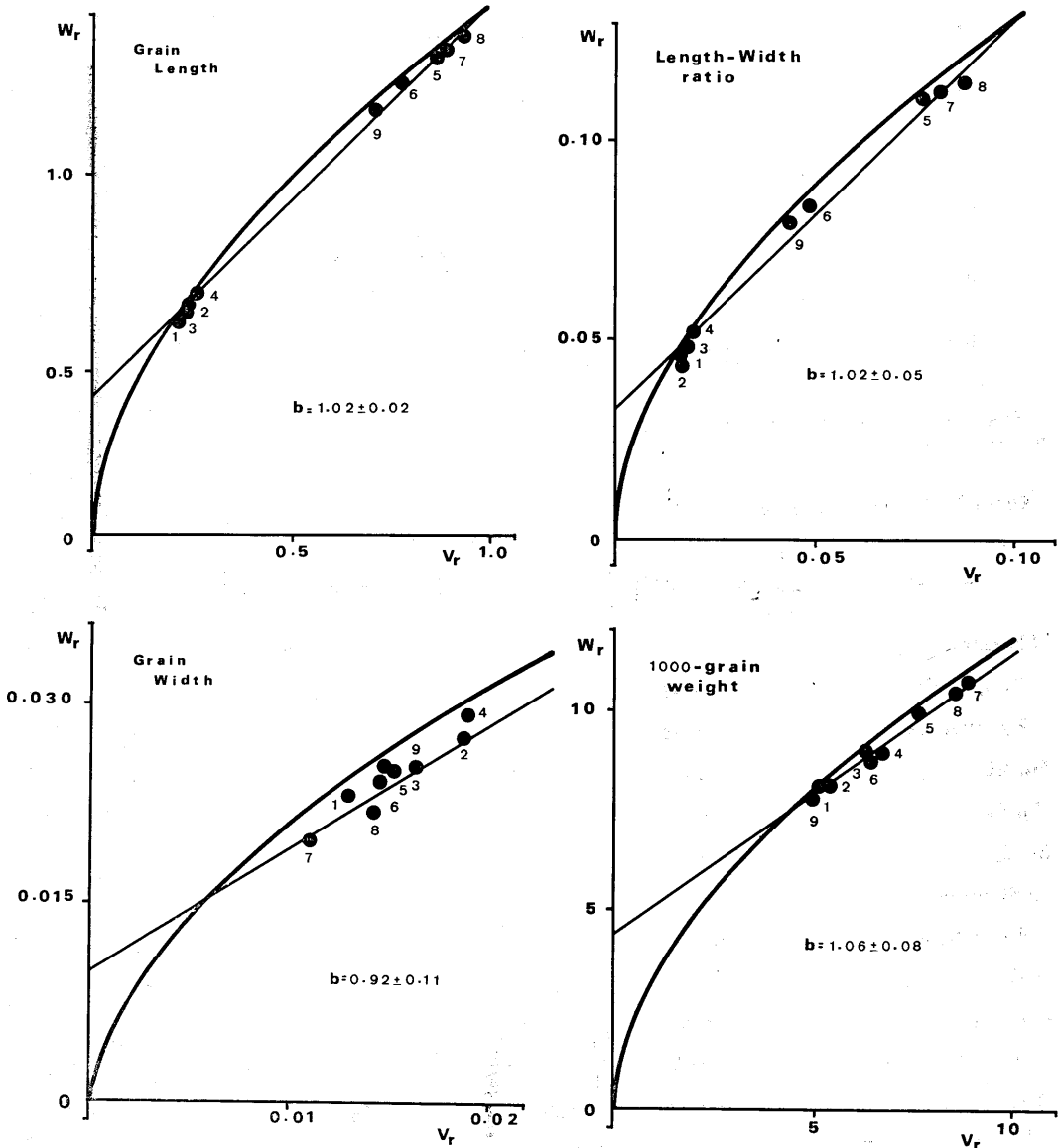


Fig. 1.  $W_r/V_r$  graph for grain dimensions of brown rice.

Parent codes : 1-Koshihikari, 2-Toyonishiki, 3-Tainung No. 67, 4-Taichung No. 65, 5-GP 199, 6-Pegonil, 7-Khaokaonio, 8-Pb, 9-Nakhaongo,

供評估親本間目標性狀正 (u) 與負 (v) 等位基因平均相對頻度之  $H_2/4H_1$  的比值為 0.24 (表 5)，接近於正負等位基因平均頻度相等之極限值 0.25 (按  $u+v=1.0$ ,  $uv=0.5 \times 0.5=0.25$ )，因認定親本間有關糙米粒長之正與負等位基因平均相對頻度分布相等或對稱。唯此推定與全互交表變方分析結果本性狀極顯著之  $b_2$  值，所指出本性狀正與負等位基因相對頻度在諸親本間分布不均或不對稱之結果未能一致。供試全互交親本糙米粒長均值 ( $Y_r$ ) 與相對應之  $W_r+V_r$  值成極顯著之正相關 ( $r=0.98$ , 表 5)，表示當  $W_r+V_r$  值增加時， $Y_r$  值亦相對增加，此即  $Y_r$  值增加時，隱性基因數相對增加，亦即糙米粒長之增長伴隨隱性基因數目之增加。綜合本性狀  $Y_r$  與  $W_r+V_r$  間極顯著之正相關及極顯著之  $b_1$  僅 (表 2)，再印證圖 1 知，本全互交供試親本中，糙米粒長短者為顯性，而諸親本有關糙米粒長之顯性次序為 134296578，而親本之表現次序則為 867954321。本研究估得糙米粒長之廣義及狹義遺傳率均極高，表示早期選拔有效。本性狀具顯性效應基因羣數估值  $h^2/H_2=0.98 \div 1.0$ ，表示粒長性狀可能有一對主效基因存在。按當有關基因僅具此許顯或無顯性 (little or on dominance) 時，此值不易檢出<sup>(27)</sup>；而當諸顯性基因效應符號正負相異時<sup>(27)</sup>、或有互補基因作用時<sup>(16)</sup>、或 n 個基因座之效應不等或非單方向顯性時<sup>(6)</sup>，此值易被低估。

粒寬性狀之累加性效應 (D) 與顯性效應 ( $H_1$  及  $H_2$ ) 均極顯著，表示累加性與顯性效應對糙米粒寬之表現至為重要。而粒寬之  $D-H_1$  值為極顯著之正值，因知，控制粒寬表現之有關基因效應中，累加性效應遠大於顯性效應。環境因素 (E) 之影響則不顯著 (表 4)。 $H_1$  成分與  $H_2$  成份值不等，此可由提供評估親本間有關粒寬基因之正與負等位基因平均相對頻度分布是否相等之估值  $H_2/4H_1=0.18$  (表 5)，異於極限值 0.25 窺出端倪，配合本性狀極顯著之  $b_2$  變因 (表 2)，故可明確地推定有關粒長性狀基因之正與負等位基因平均相對頻度在諸親本間之分布不均或不對稱。F 成分不顯著 (表 4)，表示在供試親本粒寬性狀之遺傳體系中，顯性基因之頻度可能等於隱性等位基因之頻度，經印證本性狀親本間顯隱基因總數之比值  $K_d/K_r=1.02 \div 1$  (表 5)，可肯定，供試親本間糙米粒寬有關基因羣中，顯性基因總數應等於隱性基因總數。經藉迴歸圖析及變方分析估得本性狀之平均顯性程度值  $[(H_1/D)^{1/2}]$ ，介於 1 與零之間； $W_r$  依  $V_r$  而變之迴歸直線切  $W_r$  軸於原點上方，獲知支配粒寬表現之有關基因呈部份或不完全顯性。供試全互交親本粒寬性狀之親本均值 ( $Y_r$ ) 與對應之  $W_r+V_r$  值之相關係數為負值，但不顯著，顯示本研究供試材料有關粒寬性狀遺傳體系中，顯性方向為雙方向，而與變方分析結果不顯著之  $b_1$  變因 (表 2) 所蘊含之顯性方向不為單方向者相印證。綜觀圖 1 及表 1 知粒寬中等者對較寬或較窄者為相對顯性，而諸親本粒寬性狀之顯性次序為 718653924，而親本之表現次序為 596847321。本性狀之廣義及狹義遺傳率均頗高，有利於選拔效果之確保。本研究粒寬性狀具主效基因羣數估值  $h^2/H_2=0.04 \div 0$ ，顯示粒寬性狀似無主效基因羣存在。按當有關基因僅具些許顯性或無顯性時，此值不易檢出<sup>(27)</sup>，而顯性方向為非單方向時，此值易被低估<sup>(6)</sup>。

長寬比即所謂粒形，其遺傳機制與粒長獨立<sup>(20)</sup>。本研究發現長寬比性狀之  $D$ 、 $H_1$ 、 $H_2$  及  $h^2$  等遺傳成分皆極顯著地異於零 (表 4)，指出累加性 (D) 與顯性 ( $H_1$ 、 $H_2$  及  $h^2$ ) 效應對控制糙米之長寬比很重要。 $D-H_1$  為極顯著之正值，表示支配糙米長寬比有關基因之累加性效應顯著地大於顯性效應，由此可推論長寬比之狹義遺傳率值應很大，而與利用諸遺傳成分估得之高的狹義及廣義遺傳率值相印證。環境成分 (E) 變方很小與零無顯著差異 (表 4)，肯定環境因子對本研究目標性狀表現之影響，效應幾無。本性狀之 F 成分與零之差異極顯著，因認定本研究供試親本長寬比性狀之遺傳體系中，顯性等位基因之頻度可能多於隱性等位基因之頻度。經印證本性狀親本間顯隱基因總數之比值 ( $K_d/K_r$ ) 為 1.55，遠大於 1，綜合此極顯著之正 F 值及遠大於 1 之  $K_d/K_r$  值，可認定本研究有關長寬比性狀之基因羣中，顯性基因羣數應遠多於隱性基因羣數。本性狀之  $H_1$  與  $H_2$  成分值似相差不大 (表 4)，但其測定親本間有關本性狀基因之正負等位基因之平均相對頻度分布是否相等之估值， $H_2/4H_1=0.22$  (表 5)，異於標準極限值 0.25，且其變方分析中  $b_2$  變因亦極顯著，故推定本長寬比性狀有關基因之正與負等位基因平均頻度在諸親本間之分不均或不對稱。平均顯性程度值  $[(H_1/D)^{1/2}]$  介於

零與 1 之間（表 5 及圖 1），指出支配長寬比性狀之基因呈部份或不完全顯性。供試材料糙米長寬比性狀之基因呈部份或不完全顯性。供試材料糙米長寬比性狀之親本的值（ $Y_r$ ）與對應之 $W_r+V_r$ 值成極顯著之正相關（表 5），表示 $W_r+V_r$ 值增加時， $Y_r$ 值相對增加，亦即親本長寬比增大時，隱性基因數目伴隨增加，配合全互交變方分析指出顯性方向為單方向之極顯著的 $b_1$ 變因（表 2），再印證表 1 及圖 1，推得本研究長寬比性狀值小者對值大者為相對顯性，供試親本本性狀之顯性次序為 2134 96578，表現次序則 786952143。控制本性狀具主效之基因羣數估值 $h^2/H_2=0.87 \div 1.0$ ，可知本性狀可能另有一羣主效顯性基因存在，按當諸顯性基因符號正負相異時<sup>(27)</sup>、或有互補基因作用時<sup>(16)</sup>、或  $n$  個基因座之效應不等及或非單方面顯性時<sup>(4)</sup>，此值易被低估。

千粒重是較穩定的品種特性之一，是水稻產量構成要素之一。表 4 數據顯示供試諸親本千粒重性狀之累加性效應（D）與顯性效應（ $H_1$ 、 $H_2$ 及 $h^2$ ）均極顯著，指出累加性與顯性效應對水稻千粒重之多寡至為重要。累加性效應與顯性效應之差異為正值，且極顯著地異於零（表 4），可知支配供試水稻材料千粒重多寡之有關基因效應中，累加性效應之支配力遠優於顯性效應。F 成分極顯著地異於零，且為正值，表示供試材料支配千粒重之遺傳體系中，顯性等位基因多於隱性等位基因，此印證估計控制本性狀顯隱基因總數之比值 $K_a/K_r=2.31$ ，故可肯定支配千粒重多寡之基因羣中，顯性基因羣數約為隱性基因羣數之 2 倍餘。用於評估親本目標性狀正負等位基因平均頻度是否相等之 $H_2/4H_1=0.14$ 遠低於極限標準值 0.25，表示親本間控制千粒重表現有關等位基因之正與負等位基因平均頻分布不對稱或不均勻。經藉迴歸圖析（圖 1）及變方分析（表 2）估得本性狀之平均顯性程度值 $[(H_1/D)^{1/2}]$ ，介於零與 1 之間，指出控制千粒重性狀之有關基因呈部份或不完全顯性。參試親本之千粒重的親本均值與對應之 $W_r+V_r$ 值呈顯著之正相關，此即與變方分析結果極顯著之 $b_1$ 值（表 2），同表研究中支配千粒重性狀之遺傳體系內，顯性方向實屬單方向性，而居於當親本千粒重增加時， $W_r+V_r$ 值增加（即伴隨隱性基因數目增加），再參照圖 1 諸親本千粒重性狀在 $W_r$ 對 $V_r$ 而變迴歸圖上之相對位置，確定參試材料中千粒重較輕者對重者應為相對顯性，而本性狀之親本顯性次序為 92164387，表現次序則為 867954321。本性狀具主效之基因羣數無法估出（ $h^2/H_2=0.34$ ），但本性狀之狹義率值則為 4 穀粒性狀中之最高者。

Table 6. Simple correlation coefficients among grain dimensions of brown rice

Traits	Grain length	Grain width	Length/width ratio	1000-grain weight
Grain length	—	0.64**	0.95**	0.90**
Grain width			0.36**	0.80**
Length/width ratio				0.77**
1000-grain weight				—

\*\* : Statistically significant at 1% probability level.

4 穀粒性狀間之相關關係列於表 6。由表知 4 個穀粒性狀間皆呈極顯著之正相關，此即，千粒重重者則米粒較長、較寬、長寬比大，反之粒子長則亦米粒較寬、長寬比大、千粒重較重。而由於長寬比是 4 個性狀中較難掌握之性狀，雖其屬導出性狀，會有較高之遺傳率，但在實際進行目標粒形（長寬比）選拔時，可能以其他較易掌握（與長寬比對照）之其他 3 穀粒性狀之一部或全部為指標作考慮，即可能滿足吾人之育種目標。



## 討 論

穀粒性狀雖可分為粒長、粒寬、長寬比（粒形）及千粒重等，且彼此間往往有相關關係，但它們的遺傳行為則被認為是獨立的，且能與米粒外貌、顆粒澱粉含量、株型、休眠性及成熟期等品質與農藝狀作種種隨意之組合，因之米食人口對穀粒性狀之喜好才存有區域間之差異<sup>(20)</sup>，也因之穀粒性狀乃成爲一重要之經濟性狀，直接間接影響稻米之市場商品價值<sup>(11,12)</sup>。

據Chang and Li<sup>(11)</sup>及Chang and Somrith<sup>(12)</sup>之綜述，有關粒長之遺傳假說由單基因、雙基因及三基因等質的性狀，到多基因數量性狀並皆有之。綜述中並引述早期學者Dave對粒長顯性順序之觀察，其次序依次爲長粒>中粒>短粒>極短粒。而本研究之結果則顯示短粒對長粒爲顯性，恰與早期學者Dave之觀察結果相反；與晚近短粒對長粒爲不完全顯性<sup>(3,7)</sup>或完全顯性<sup>(11,12)</sup>之遺傳假說近似或相同。Chang and Li<sup>(11)</sup>、Chang and smorith<sup>(12)</sup>，Somrith *et al.*<sup>(28)</sup>、郭與謝<sup>(3)</sup>及郭等<sup>(4)</sup>指出粒長受累加性與顯性效應支配，而顯性方向則組合間互有不同<sup>(4,11,12)</sup>，間有遺傳基因之各類交感作用存在<sup>(3,11,12,28)</sup>，與本研究之結果恰相符合。粒寬、長寬比（粒形）及粒重均受數量基因之控制<sup>(11,12,20,26)</sup>，粒重及粒寬並發現有細胞質效應<sup>(4,11,12)</sup>，長寬比及粒重並有若干程度之遺傳基因之交感作用存在<sup>(4,7,28)</sup>，此類結果大致與本研究之結果相符。唯本研究估得4穀粒性狀之廣義及狹義遺傳均極高（表5），遠高於Somrith *et al.*<sup>(28)</sup>及Chang and Li<sup>(11)</sup>，而與Jennings *et al.*<sup>(20)</sup>及McKenzie and Rutger<sup>(26)</sup>者相似。Jenning *et al.*<sup>(20)</sup>提出粒形與粒長雖是數量遺傳，但因這些性狀固定得極早，如果在F<sub>2</sub>集團選不到合意者，則在F<sub>3</sub>世代也不可能發現理想的單株，應放棄這些材料，及早另作打算。亦即Jennings *et al.*<sup>(20)</sup>之建議與本研究發現4穀粒性狀有極高之遺傳率有相應之處。

據Mather and Poysa<sup>(25)</sup>，雖然Griffing氏<sup>(14)</sup>與Jinks-Hayman氏<sup>(15,16,21)</sup>之全互交法雖各有其遺傳前提與解析，但數學上Griffing氏之一般組合力（GCA）成分與Jinks-Hayman氏之累加性成分a變因相等；特殊組力（SCA）成分及正反交效應（reciprocal）成分依次分別與b<sub>1</sub>、b<sub>2</sub>及b<sub>3</sub>等三個顯性成分與c及d等二個細胞質效應相當。考，Griffing氏之分析實爲主效應（GCA）及交成效應（SCA）之嚴密地統計處理，僅行GCA與SCA效應之變方與估值解析之，Jinks-Hayman氏之分析則在各遺傳前提下，行變方與共變方序列行統計與圖解法分析之，並作若干遺傳介量之估計。本研究經仿Mather and Poysa<sup>(25)</sup>之理念，將Griffing氏與Jinks-Hayman氏全互交表變方分析結果之變方成分對照併列之（表2），結果發現兩類分析方法所蘊含之遺傳訊息恰相合，由此實際數例支持Mather and Poysa<sup>(25)</sup>及Liu<sup>(23)</sup>由理論所推定Griffing氏與Jinks-Hayman氏兩類分析法基本上爲等義之論證。

Hayman氏<sup>(16)</sup>全互交法有①親本爲二元體分離，②正反交無差異，③在全互交法內非等位基因具有獨立作用（無上位性），④無複等位基因，⑤純質結合體親本及⑥基因獨立分布親本間（無連鎖）等六個遺傳假說。據李<sup>(1)</sup>之綜論指出，由遺傳學之觀點言，Hayman全互交假說中之基因獨立分布親本間（無連鎖）及非等位基因具有獨立作用（無上位性）等兩個前提不易被接受，Baker<sup>(10)</sup>認爲由全互交分析所得結果在遺傳上很難解釋上述兩前提，因此，Baker認爲由全互交分析用來說明等位基因之分布、顯性基因對數以及累加性和顯性遺傳變異等訊息，似僅具部分代表性，但Mather and Jinks<sup>(24)</sup>則認爲上述前提若在統計上無法偵出時，由全互交法分析所得之遺傳訊息雖然有微小之偏差，但在一般與特殊組合力方面仍具價值。同文<sup>(1)</sup>指出基因之上位性存在時（即非等位基因間之效應未獨立而有基因間之交感作用存在時）會影響一般組合力與特殊組合力變方之估值，同時在親本數超過10個以上時，才可得正確各類估值，若當用較少數親本行全互交法分析時，則須利用統計上之固定模式爲恰當。而本研究是以F<sub>1</sub>集團爲材料，自無連鎖之干擾。而遺傳變異成分之估計係按Hayman氏<sup>(15)</sup>1954年全互交組合之理論與解析進行，理論上應屬固定型模式，雖親本數爲9個而未超過10個

以上，其各估值若有偏估，無疑偏差 (inflated) 有限。同時本研究之純質性測驗不顯著， $W_r$  依  $V_r$  而變之迴歸圖顯示 4 穀性性狀符合 Hayman<sup>(16)</sup> 氏非等位基因無交感作用與基因獨立分布親本間之前提迴歸直線斜率近於單位斜率 1 而異於零，圖 1)，但因  $b_3$  變因顯著 (表 2)，故在闡釋等位基因之分布、顯性基因數以及累加性和顯性遺傳變方等訊息方面，可能須如 Baker<sup>(10)</sup> 所言，因其可能僅具部分代表性而須稍加保留。

Jinks-Hayman<sup>(15,16,21)</sup> 氏之全互交分析法，主要結果大致可分成三部分，①為全互交表變方分析部分，②為  $W_r$  依  $V_r$  而變之迴歸圖析部分及③各遺傳成分及系統之闡釋。往往由變方分析諸變因所顯示之訊息與由  $W_r$  對  $V_r$  而變之迴歸圖解，或由遺傳成分所蘊含之意義，常不能一致，本研究中亦有若干情況發生，如，4 個穀粒性狀之極顯著  $b_3$  變因顯示諸性狀應有各類交感作用存在 (即非等位基因之作用未獨立，或無上位性)，但  $W_r$  對  $V_r$  而變迴歸圖析，則認為本研究之材料尚符合 Jinks-Hayman 氏<sup>(15,16,21)</sup> 之非等位基因無交感作用與基因獨立分布親本間之前提等等，使下較肯定之結論頗費思量，唯因全互交法之分析僅須利用  $F_2$  世代材料，較少數之個體即可獲得相當多量之遺傳訊息，故本分析方法雖常有若干遺傳前提未能符合，若干遺傳訊息之闡釋過於抽象等缺點，但誠如 Mather and Poysa<sup>(25)</sup> 所說，本法仍為大多數育種家及遺傳學家所一致使用，乃因本法實為獲致大量數量性狀遺傳訊息之可資運用之極少數方法之一。

### 引用文獻

1. 李成章·1984·統計在遺傳育種上之應用。(4)全互交分析在育種上之利用·科學農業32(1—2):1—20。
2. 林再發·1984·水稻高產品種之選育特別論及臺中秈17號·臺中區農業改良場研究彙報 8:29—39。
3. 郭益全、謝順景·1982·稻穀粒性狀之遺傳·中華農業研究 31(3):177—186。
4. 郭益全、劉清、張德梅、謝順景·1985·秈稻烹調與食用品質及穀粒性狀之遺傳·中華農業研究 34(3):243—257。
5. 郭益全、劉清·1986·大粒水稻之遺傳研究·1.抽穗期、株高、每株穗數及一穗穎花數之遺傳·中華農業研究 35(1):1—10。
6. 湯文通·1967·全互交法，作物育種之原理與實施·P P 162—196·臺大農學院·臺北。
7. 曾美倉·1977·水稻粒重、粒型及其他數量性狀之全互交分析·國立臺灣大學農學院研究報告 17(2):78—90。
8. 魏夢麗、劉大江·1984·不同粒重水稻品種之農藝與生理性狀比較·中華農業研究33(4):363—371。
9. 松尾孝嶺·1982·稻作育種有關問題研討會記錄(油印本)·農試所。
10. Baker, R. J. 1978. Issues in diallel analysis. *Crop Sci.* 18: 533—536.
11. Chang, T. T. and C. C. Li. 1980. Genetics and breeding. *In Rice: Production and utilization* (B. S. Luh, ed.), pp. 87—146. AVI, Westport, Conn. USA.
12. Chang, T. T. and B. Somrith. 1979. Genetic studies on the grain quality of rice. *In Proceedings of the workshop on chemical aspects of rice grain.* pp. 49—68. IRRI, Los Banos, Philippines.
13. Fujita, K., V. P. Coronel, and S. Yoshida. 1984. Grain-filling characteristics of rice varieties (*Oryza sativa* L.) differing in grain size under controlled environmental conditions. *Soil Sci. Plant Nutr.* 30(3): 445—454.
14. Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Aust. J. Biol. Sci.* 9: 463—493.
15. Hayman, B. I. 1954. The analysis of variance of diallel tables. *Biometric* 10: 235—224.
16. Hayman, B. I. 1954. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics* 39: 789—809.
17. International Rice Research Institute. 1977. Annual report for 1976. pp. 1—26, Los Banos, Philippines.

18. International Rice Research Institute. 1978. Annual report for 1977. pp. 13-19, Los Baos, Philippines.
19. International Rice Research Institute. 1979. Annual report for 1978. pp. 15-21. Los Banos, Philippines.
20. Jennings, P. R., W. R. Coffman, and H. H. Kauffman. 1979. Grain quality. *In* Rice improvement. pp. 101-120. Los Banos, Philippines.
21. Jinks, J. L. 1954. The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. *Genetics* 39 : 767-788.
22. Jones, D. B., M. L. Peerson and S. Geng. 1979. Association between grain filling rate and duration and yield components in rice . *Crop Sci.* 19 : 641-644.
23. Liu, C. 1986. Component analysis of heterozygous diallel crosses. *Jour. Agric. Res. China.* (accepted).
24. Mather, K. and J. L. Jinks. 1971. Diallel . *In* Biometrical genetics. pp. 249-284. Cornell Univ. Press. Ithaca USA.
25. Mahter, D. E. and V. W. Poysa. 1983. Griffing and Hayman diallel analyses of protein and lysine content of spring triticale. *Can. J. Gen. J. Genet. Cytol.* 25 : 384-389.
26. McKenzie, K. S. and J. N. Rutger. 1983. Getic analysis of amylose content, alkali spreading score, and grain dimensions in rice. *Crop Sci.* 23 : 306-313.
27. Povilatis, B. 1966. Daillel cross analysis of quantitative characters in tobacco. *Can. J. Genet. Cytol.* 8 : 336-346.
28. Somrith, B., T. T. Chang and B. R. Jackson. 1979. Genetic analysis of traits related to grain characteristics and quality in two crosses of rice. IRPS No. 35. IRRI. Los Bonos, Philippines.
29. Wei, M. L., M. C. Shen, C. S. Chen and D. J. Liu. 1982. Physiological studies of rice tillers. I. Partition of dry matter, nitrogen and total nonstructural carbohydrates during grain filling. *Proc. Natl. Sci. Counc. ROC(A)*6 : 190-196.
30. Wei, M. L., Y. C. Kuo and D. J. Liu. 1984. Physiological studies of rice tillers. II. Productivity of varieties differing in grain volume. *Joun. Agric. Res. China.* 33(1) : 12-23.

# Genetic Studies on Larger Kernel Size of Rice

## II. Inheritance of Grain Dimensions of Brown Rice<sup>1</sup>

Yih-chuan Kuo and Ching Liu<sup>2</sup>

### Summary

The inheritance of grain dimensions of brown rice of larger kernel size of rice were studied by means of a 9×9 diallel crosses including parents and reciprocal crosses. Data from the F<sub>1</sub> generation and parents were analyzed using the Griffing and the Jinks-Hayman methods of diallel analyses. The genetic variations of four grain traits, grain length, grain width, length/width and 1000-grain weight, were significant among the parents. Both additive and dominance effects were important for all four grain traits. Furthermore additive effects were significantly larger than dominance effects for these grain traits studied. Highly significant general combining ability (GCA) and specific combining ability (SCA) effects were observed for these grain traits. The GCA effects were much more important than SCA effects. Estimated narrow-sense heritabilities for all these grain traits were very high indicating that a major portion of phenotypic variability was controlled by additive effects. Maternal effects existed in all four grain traits. Degrees of dominance of four grain traits estimated by graphic and variance analyses showed partial or incomplete dominance. The average frequency of positive and negative allele in parents were about equal for length/width, but not equal for the others. Number of dominant genes exceeded recessive genes for length/width and 1000/grain weight, however, both dominant genes and recessive genes were equal for grain length and grain width. Directions of dominance evaluated by regression plotting and the order of parental dominance were unidirection for grain length, length/width and 1000-grain weight and ambidirection for grain width.

---

1. Contribution No. 1298 from Taiwan Agricultural Research Institute.

2. Assistant Agronomist and Senior Statistician, respectively, Department of Agronomy, TARI, Wufeng, Taichung Hsien, Taiwan 41301, ROC.