半矮稻遺傳之研究*

(Genetic study on Semi-dwarf Rice)

張　德　梅

一、緒　言

品種改良或作物育種，一般認爲是提高產量最有效之方法。爲適應本省氣候環境，水稻育種之目標側重於株型直立而矮，耐肥，豐產品種之各項條件上。目前台灣所育成之新品種，合乎上述條件者，有台中在來一號等。不過所有新品種中很難有超過現有標準品種產量5%以上者，其中原因固多，而對於親本遺傳組成之瞭解，以獲得所期待之遺傳型可能爲最有效途徑之一。

欲獲得適合於育種條件之雜交親本，本試驗乃就矮稻之特性，詳加研究，如耐肥性，外界因素對矮性因子之影響（植物生長素），正常稻與矮稻雜交F_2之分離情形及數量性狀之遺傳因子分析，遺傳率及相關等，俾供今後稻作育種之參考。

二、試驗材料與方法

以由放射線處理所得矮稻13種與其親本品種6種爲材料，其系統號及主要性狀列如表1：

Table 1. 試驗品種之來源及性狀

品種名種	來源	主要性狀
D-65-1	臺中65號	株高 51cm，密穗，谷粒中。
D-65-2	臺中65號	〃 55cm，短穗，穗軸扭曲。
D-65-3	臺中65號	D-65-1×D-65-2 後代中選出，株高 30cm。
M-65-5	臺中65號	株高 77cm，分蘖8～10支，細葉。
M-65-6	臺中65號	〃 81cm，分蘖10～20支，細葉。
D-8-1	嘉南8號	〃 30cm，分蘖較多，細葉。
D-8-7	嘉南8號	〃 60cm，中部節間2-3節特短。
D-27-9	高雄27號	〃 30cm，分蘖多，葉梢黃色。
D-155-5	臺中155號	〃 30cm，細葉。
D-155-8	臺中155號	〃 66cm，分蘖數多，谷粒大，穗較一般矮稻長。
D-155-43	臺中155號	〃 72cm，谷粒大，葉較穗長、葉直立。
C-2180	臺中155號	〃 60cm，細葉、分蘖多。
D-242-2	嘉農242號	〃 30cm，分蘖多，30～50支。
P-123	臺中65號代號	〃 104cm。
P126	臺中155號代號	〃 142cm。

* 本研究承國家科學委員會之補助，萬所長之指正，及謝主任順景多方面指教，謹此一併誌謝。

P128	臺中糯46號代號	〃 110cm。
P176	稗 稈 稻 代 號	正常株高，無葉舌。
7102	Nagao's 選 系	株高 112cm。
H106	稗稈稻 ×C2180	〃 54cm，分蘖多，細葉，無葉舌。

將以上所選用之材料，突變矮稻與未經處理之正常植株或親本雜交，或矮稻間相互雜交，經過F_1之 Screening test,選取適於此研究之組合爲F_2，F_2之田間同時種植雙親，單本植，行株距爲 25×25cm，雙親種植 100 株以上，F_2植株300株以上，田間管理依一般慣例進行。調查項目有株高、分蘖數、穗數、穗長、抽穗期、結實率等。

依據上述所調查之性狀，除採用 Mather 氏和 Powers氏之方法分析遺傳因子外，並用下列公式計算遺傳率及相關：

$$\text{Hertability}=\frac{V_{F_2}-V_E}{V_{F_2}}$$

V_{F_2}=Total F_2 Variance observed

$V_E=\frac{1}{2}(V_{P_1}+V_{P_2})$

r_P=Phenotypic correlation coefficient.

r_G=Genotypic correlation coefficient.

r_E=Environmental correlation coefficient.

$$r_P=\frac{\text{Cov. xy } F_2}{\sqrt{VxF_2 \cdot VyF_2}}$$

$$r_G=\frac{CovxyF_2-CovxyE}{\sqrt{(VxF_2-VxE)(VyF_2-VyE)}}$$

$$r_E=\frac{\text{Cov}\cdot xyE}{\sqrt{VxE \cdot VyE}}$$

三、試 驗 結 果

Ⅰ、水稻株高之遺傳因子分析

(1)突變矮稻與正常稻雜交後代之分離情形。

突變矮稻與正常稻雜交之後代，F_1植株高度正常，F_2爲 3 高：1 矮之分離比，因此可知支配矮稻之遺傳因子爲一對，且爲隱性因子。如表 2

(2)表 3 及圖 1 — 3 所示，係兩突變矮稻互交之結果，F_1 爲正常，F_2則分離爲 9 正常：3 矮-Ⅰ：3 矮-Ⅱ型：1 特矮型。故特矮型乃爲雙隱性矮稻（Double recessive dwarf），而D-65-1與D-65-2或D-65-3, D-65-2 與 D-8-5, D-8-7, D-8-8, D-8-16, La-8-25, D-155-5, D-242-2等所帶有的矮稻因子不同。假定-65-1 爲d_1則 D-65-2 及 D-65-3 爲d_2，而其餘各矮稻，因無彼此間的交配，故假定其亦爲d_2，但是否矮稻因子僅有d_1及d_2,則需作進一步之研究。

Table 2. Segregating ratios for dwarfness in F_2

Cross	Normal	Dwarf	Total	Expected ratio	X^2	P
P123 x D-65-1	201	72	273	3:1	0.202	0.5-0.7
P123 x D-65-2	122	43	165	3:1	0.009	0.7-0.8

P138 x C2180	238	62	300	3:1	3.004	0.05–0.10
P138 x D-242-2	242	65	307	3:1	2.199	0.10–0.20
P176 x D-155-5	236	61	297	3:1	3.153	0.05–0.10
P126 x C2180	241	74	315	3:1	0.382	0.5–0.7
P126 x M-155-5	220	80	300	3:1	0.444	0.5–0.7
7102 x D-155-5	228	70	298	3:1	0.362	0.5–0.7
7102 x D-8-9	297	101	398	3:1	0.030	0.8–0.9
7102 x M-8-7	217	78	295	3:1	0.327	0.5–0.7
D-65-2 x M-65-6	167	66	233	3:1	1.275	0.2–0.3
D-65-3 x D-65-1	179	60	239	3:1	0.002	0.9–0.95

Table 3. Segregating Ratios of Normal and Dwarf Types in F_2 Population of Crosses among Dwarf Mutants.

Crosses	Normal D_1–D_2–	Dwarf – I D_1–d_2d_2	Dwarf – II $d_1d_1D_2$–	Double dwarf $d_1d_1d_2d_2$	Total	Expected ratio	X^2	P
D-65-1 x D-65-2	166	42	50	24	282	9:3:3:1	5.042	0.1–0.2
D-65-1 x D-65-3	158	67	52	21	289	〃	3.338	0.3–0.5
D-65-2 x D-8-5	186	53	47	11	297	〃	6.713	0.05–0.10
D-65-2 x D-8-7	176	57	55	10	298	〃	4.446	0.2–0.3
D-65-2 x D-8-8	189	48	41	19	297	〃	7.920	0.02–0.03
D-65-2 x D-8-16	173	56	49	16	294	〃	1.353	0.7–0.8
D-65-2 x La-8-25	167	48	65	23	303	〃	3.457	0.3–0.5
D-65-2 x D-155-5	170	60	59	15	304	〃	1.076	0.7–0.8
D-8-1 x D-242-2	181	53	52	11	297	〃	4.617	0.2–0.3



Fig. 1. Two dwarf mutants derived from Taichung No. 65 and their F_1 plants. Left, D-65-1, middle F_1, right D-65-2

Fig. 2. Two grassy dwarf mutants and their F_1 plant. Left, D-8-1, middle F_1, right D-242-2.

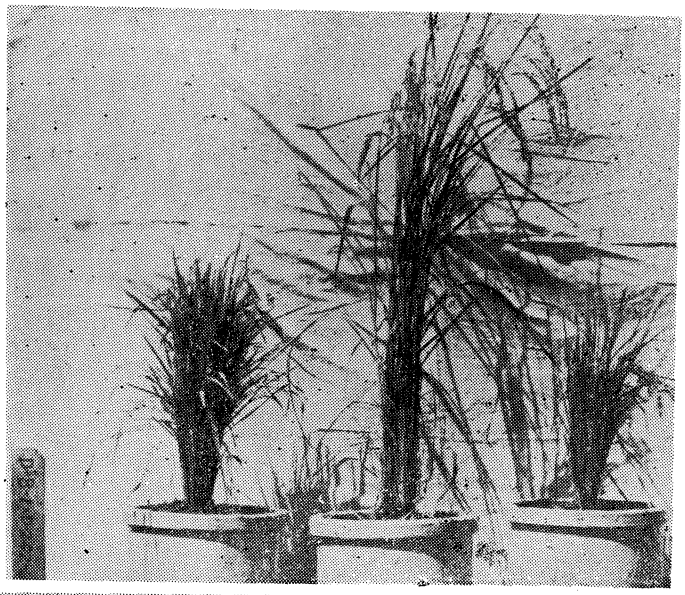




Fig. 3. Four segregates in F_2 from cross between two dwarf mutants. From left to right: Normal, D-65-1 type, D-65-2 type and new double recessive type.

Ⅱ、水稻數量性狀之遺傳因子分析

水稻之株高、分蘖數、穗長等農藝性狀，如何遺傳爲一有趣味的問題，爲明瞭此點，曾做不同之雜交組合，並觀察其在F_1及F_2之分離情形。玆將其結果示於表4—6。

表4．株高之遺傳因子分析

Table 4. Sgregation for plant height in F_2

Crosses	Variation of plant height in cm												Total	Segregation ratio	X^2	P
	140	130	120	110	100	90	80	70	60	50	40	30				
D-242-2										1	15	12	28			
D-27-9										2	15	3	20			
7102				4	12	11	3						30			
D-242-2 x 7102			1	4	30	105	64	8	7	5	32	29	3	298	3:1	0.441	0.5-0.7
						229 (223.5)						69 (74.5)				
D-242-2 x D-27-9					20	62	16	2	2	1	26	48	3	180	9:7	0.011	0.9-0.95
						102 (101.3)						78 (78.7)				

7102是正常系統，其高度爲100～110cm左右，當此系統與矮稻 D-242-2（約30～40cm高）雜交時，F_1爲正常高度（100～120cm）；F_2之株高分佈於40～140cm之間。株高之分佈成雙峯曲線，若將自雙峯之接聯處分爲高及矮二羣時，則適合於3：1之比例，表示 D-242-2受單一隱性矮性因子所控制，當 D-242-2與另一矮性系統 D-27-9 雜交時，在F_2 同樣表示雙峯曲線分佈，適合於9：7之分離比，株高值介於 70-110cm 之間，較雙親（介於30～50cm）爲高，表示由於兩個不同矮性互補因子之作用（Complementary effect）。今假定 D-242-2 之因子型爲 d_1 d_1 D_2 D_2，D-27-9 因子型爲D_1 D_1 d_2 d_2，則正常高度植株之因子型爲 D_1 D_1 D_2 D_2，矮株之遺傳型爲d_1 d_1 D_2，D_1 - d_2 d_2或 d_1 d_1 d_2 d_2，故造成分離比例爲9：7。

表5．分蘖數之遺傳因子分析

Table 5. Segregation for number of tillers in F_2

Crosses	Variation of number of tiller															Total	Segregation ratio	X^2	P
	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75 80				
D-242-2					2	1	4	3	2	1	1	2	3	2		21			
D-27-9						1	1	1	1	2	3	1	2	1		13			
D-8-1					1	2	1	3	3	4	5	1	1			20			
7102	29	1														30			
D-242-2 x 7102	142	86	5	11	22	12	9	6	2	3	1					299	3:1	1.363	0.2-0.2
		233 (224.25)					66 (74.75)												

D-242-2 x 2-27-9	14 65 23 10 (112, 96.75) 9 10 10 10 15 3 2 1 (60, 75.25)	172	9:7	5.495	0.01-0.2
D-8-1 x D-242-2	33 117 17 7 (174, 156.4) 8 20 24 19 14 8 5 3 1 1 1 (104, 121.6)	278	9:7	4.538	0.02-0.05

7102之分蘖僅5支左右，但 D-242-2, D-27-9 及 D-8-1等突變矮稻之分蘖數非常多，介於25—70支之間。當分蘖少的7102與分蘖多的 D-242-2雜交時，在 F_1 分蘖數少，但在 F_2 則分離爲 3 分蘖少：1 分蘖多之比例。雖然分蘖爲一數量性狀，但在本研究範圍內僅由一對遺傳因子所支配，分蘖少爲顯性因子，當二多分蘖之矮稻相互雜交時（如 D-242-2×D-27-9）及（D-8-1×D-242-2），F_1正常（圖 2）分蘖數10—14支間，其F_2則分離爲 9 少分蘖及 7 多分蘖之比例，表示支配各矮性系統分蘖數之遺傳因子不同，彼此之間有互補作用。

表 6． 穗長之遺傳因子分析

Table 6. Segregation for panicle length in F_2

Crosses	Variation of panicle length in cm (28 26 24 22 20 18 16 14 12 10 8 6 4 2)	Total	Segregation ratio	X^2	P
D-8-1	6 5 10 2 2 1	26			
D-242-2	1 15 6 4 2 1	29			
D-27-9	3 10 7	20			
D-8-1 x D-242-2	1 5 28 60 42 13 (149, 150.8) 6 3 9 51 38 10 2 (119, 117.2)	268	9:7	0.049	0.8-0.9
D-242-2 x D-27-9	1 13 24 32 16 6 (92, 91.1) 5 16 32 16 1 (70, 70.9)	162	9:7	0.020	0.9-0.95

穗長的情形在本研究中與株高相同，當二短穗之突變系統雜交時，F_1爲正常穗長，且有超越親本的現象（圖 2），F_2則分離爲正常穗長與短穗二羣，其比例爲 9 ： 7 ，表示同樣受兩對有互補作用之遺傳因子所支配。

Ⅲ、 矮稻與正常稻雜交，雜種第二代數量性狀遺傳及相關之研究

爲明瞭矮稻各數量性狀之遺傳率及遺傳相關，乃進行雜交，將双親，F_2之資料用上述方法求遺傳率（Heritabililty）及遺傳相關（genetic correlation）。茲將統計結果示於表 7 — 9 。

表 7． P_1, P_2, F_2 各農藝性狀之平均值

Table 7. Means of five agronomic characters of the parents and their coresponding F_2 populations in eight rice crosses.

Parents	P123	P176	H106	D-65-2	M-65-5	M-65-6	D-155-5	D-155-8	D-155-48
Heading date (days)	98	88	103	98	103	92	88	98	92
Plant of height (cm)	104	111.9	54.9	71.4	77.9	81.2	67.2	66.2	72.9

Number of tillers	12	9.2	19.7	13.8	11.9	16.5	16.3	22.2	13.6
Number of panicles	10.2	8.4	12.8	12.8	10.9	14.6	13.4	16.9	11.4
Length of panicle (cm)	19.5	23.1	14.2	12.9	17.2	14.9	14.3	15.2	13.2

Crosses (F_2)	P123 x D-65-2	H106 x D-65-2	D-65-2 x M-65-5	D-65-2 x M-65-6	P176 x D-155-5	D-155-5 x D-155-8	P126 x D-155-48	D-155-48 x D-155-5
Heading date (days)	88	80	82	88	88	86	84	82
Plant of height (cm)	94.8	81.3	81.2	83.6	80.5	89.5	82.9	83.3
Number of tillers	11.5	13.0	13.1	11.6	11.4	11.5	10.1	11.5
Number of panicles	10.0	10.9	11.7	10.3	8.9	9.6	9.1	10.9
Length of panicle (cm)	18.1	17.0	16.4	17.8	19.3	19.0	19.0	17.2

本試驗之親本各農藝性狀（如生育日數、株高、分蘖數、穗數、穗長等），隨品種之不同而變異很大，但雜交後各組合 F_2 之平均值變異較少。例如親本之生育日數介於 88～103 天，但在 F_2 則介於 82—86天，其他各性狀亦有相同的傾向。

表 8．各數量性狀之遺傳率

Table 8. Heritability estimates for five agronomic characters in various crosses

Crosses	D-65-2 x H106	D-65-2 x P123	D-65-2 x M-65-5	M-65-5 x M-65-6	P176 x D-155-5	P176 x D-155-8	P176 x D-155-48	D-155-48 x D-155-5
Heading date (days)	62.3	60.6	65.3	68.1	67.5	64.3	62.8	66.4
Plant height (cm)	85.0	78.0	48.0	95.8	86.3	80.5	84.0	89.0
Number of tillers	0	35.3	35.0	4.1	0	26.7	41.2	43.0
Number of panicles	48.0	0	55.0	0.8	13.1	40.1	0	0
Length of panicles (cm)	38.3	79.5	72.3	54.1	46.0	85.7	78.8	71.2

表 8 之八個雜交組合中，生育期間之遺傳率甚高，介於62.3～68%，株高則介於48～96%，分蘖數變異較大，介於4～43%，穗數則介於0.8～54%，穗長則介於38～86%可知除分蘖數，穗數較低外，其他各性狀之遺傳率均甚高。

表 9．各性狀間之遺傳相關與環境相關

Table 9. Phenotypic, genotypic, and environmental correlation coefficients between Characters of F_2 populations.

Characters correlated	Correlation coefficients								
	D-65-2x P123			P126 x D-155-5			P176 x D-155-8		
	r_P	r_G	r_E	r_P	r_G	r_E	r_P	r_G	r_E
Plant height and number of tillers	0.7191**	0.1017	0.0299	-0.4232	0.9586**	0.2467	-0.4177	-	-
number of panicles	0.0199	-	0.2813	0.3973*	-	0.1188	-0.1506	-	-

length of panicle	0.4139*	0.4719*	0.2007	0.9443**	0.7133**	0.0638	0.5001**	0.5456**	0.3342*
Number of tillers and number of panicles	0.8648**	-0.6405	0.8147**	0.7651**	- -	0.1241	0.4809*	-	-
length of panicle	0.0441	0.3422*	0.2079	-0.3680	-	0.2220	-0.2395	-	-
Number of panicles and length of panicle	-0.4478	-	0.2228	0.00298	-	0.2813	-0.0288	-0.1951	0.2002

* Significant at 5% level

** Significant at 1% level

D-65-2×P123組合內，株高與分蘖數之表現型相關（r_P）甚高，$r_P=0.79$，但遺傳相關（r_G）爲0.1017，與環境相關（r_E）爲0.0299甚低。但在 P176×D-155-5，則 $r_P=0.423$，$r_E=0.246$，而 $r_G=0.958$，增高甚多，可知三種相關係數因雜交組合不同及受環境之影響很大，分蘖數與穗數、穗長等之情形亦同。

四、討　　論

本研究中所用矮稻突變體，與正常親本雜交後，其F_1爲正常，在F_2則分離爲3正常：1矮之比例，若將此互交時則 F_2 呈9：3：3：1之比例，表示各矮稻由各不相同的一對隱性遺傳因子所支配。本研究中共有14種矮稻，除 H106 之矮性，遺傳因子爲 d_{12}（謝、嚴，1966）之外，其他各系統之遺傳因子（d）在染色體上之位置及其在遺傳因子間之關係尚不明瞭。H106 所帶 d_{12} 已知在第二連鎖羣（Linkage group），且已知與無葉舌因子lg與石炭酸反應因子 ph 等有連鎖關係，本研究中之其他矮性遺傳因子，假如與 d_{12}，lg 及 pi 之間未找到連鎖關係時，一定位在其他連鎖羣上。Nagao and Takahashi（1967）已報告水稻中存d_1……d_8等八個矮稻遺傳因子，其在 Linkage map的位置亦已明瞭。本研究中之各 d 遺傳因子應與日本的 gene marker 雜交，以檢定本試驗中之矮性遺傳因子是否與 Nagao and Takahashi（1967）的相同，關於此點正在研究中。

本研究中曾將二矮稻互交，觀察其 F_1 及 F_2 各數量性狀之分離情形，在兩個組合 D-242-2×D-27-9，與 D-8-1×D-242-2 內，F_2株高之分離爲9：7，其他性狀如分蘖數、穗長、結實率等均同樣呈9：7之分離比，此等分離比表示支配此等性狀之二對因子間有互補作用（Complementary effect）之影響。此等遺傳因子表現之情形與矮性因子完全相同，可能受了d因子之多種效果（Pleiotropic effect）影響所致。即矮稻株高變爲正常稻時，穗長、分蘖數、穗數等亦隨之受影響而表現相同的遺傳行爲。數量性狀是否如上述之假說，受d因子多種效果之影響或其他生理上之影響，尚待進一步的研究。

又株高、穗長之遺傳率甚高，介於40—95%，分蘖數及穗數之遺傳率較低（介於0—55%），分蘖數及穗數可能較容易受環境的影響。此與張（1964）之試驗結果相似。株高之遺傳率較高一事，表示對目前所提倡的矮性抗倒伏品種育種過程中選拔較容易，故在育種選拔上可善用此結果。又在本研究中注意到各性狀間之環境相關，因環境不同而變異很大，遺傳相關亦因雜交組合不同而有差異，因此在育種選拔上要特別注意。

五、摘　　要

爲分析半矮稻之遺傳因子及有關問題以作實際育種之依據，乃利用由放射線誘致的矮稻計14系統及未處理之新品種6種作爲雜交親本。14種矮稻品種與正常品種雜交後F_1均爲正常，F_2則顯示3正常

：1矮之比率，當兩種矮稻互交時，F_1爲正常，F_2則分離爲9正常：3矮—Ⅰ型：3矮—Ⅱ型：1特矮稻型」，故特矮稻型爲雙隱性矮稻（Double recessive dwarf）其遺傳因子型爲$d_1\ d_2$。各矮稻遺傳因子與其他因子間之連鎖關係，除 H106 爲 d_{42} 而外，其他 d 各系統之連鎖關係尚未明瞭。

當矮稻系統間（D-242-2×D-27-9, D-8-1×D-242-2）彼此雜交時，株高、穗數、分蘖數、穗長等數量性狀在 F_2 呈雙峯曲線（Bimodal Curve）之分離，若由二峯之間分開時，則呈9：7之分離比，表示由於兩對遺傳因子之互補作用之結果。就分離比及相關關係來看，認爲此等數量性狀之遺傳可能更受矮稻遺傳因子之多種效果之影響。

經計算結果，株高、穗長之遺傳率甚高，介於40～95%，但分蘖數及穗數則較低，介於0—55%，因雜交組合而不同；遺傳相關亦因雜交組合不同而異；環境相關受環境之影響很大。本研究所得環境及遺傳相關及各性狀之遺傳率資料，可作爲矮稻育種選拔時之依據。

六、參考文獻

1. 謝順景：X線對水稻農藝性狀之影響，農業研究 8(2)：1—5．1959.
2. 張萬來：移植法對水稻雜交第二代後裔，農藝性狀變異及相關之影響。農業研究，13(3)：1-13, 1964.
3. 湯文通：作物育種之原理與實施。大學用書，128～142. 1967。
4. 于景讓：遺傳學與進化。科學農業，16（9.10）：255-265. 1968。
5. HSIEH, S. C. and S. T. YEN: Linkage relations of an induced dwarfness gene d_{12} (Genic analysis in rice VII.) Botanical Bulletin of Academia Sinica7(1): 81-87. 1966.
6. NAGAO, S. and M. TAKAHASHI: On the nature of genes for the dwarf of rice plant, (Genetical studies on rice plant VI) seibutu, 1(1):27-35, 1946.
7. NAGAO, S. and M. TAKAHASHI: The order and distance of some genes, belong to P1-linkage group (Genetical studies on rice plant XIV Jour. Plant Breed 1(4):237-240, 1952.
8. S. T. YEN, M. H. LIN and S. C. HSIEH: Linkage relations of another induced dwarfness gene d_{31}. Bot. Bull. of Academica 9(1): 69-74, 1968.

GENETIC STUDIES ON SEMI-DWARF RICE

by

Te-mei Chang

Summary

Sixteen semi-dwarf mutants of rice induced by irradiation were analyzed regarding number and types of genes involved. It was found that each dwarf strain is controlled by a single recessive gene. When two dwarf strains were crossed, F_1 was normal, F_2 segregated into 9 normal: 3 dwarf-I: 3 dwarf-II: 1 new dwarf. It is suggested that different semi-dwarf strains carry different dwarf genes which have cumulative effect on plant height, so that the new dwarf is considered to be double recessive.

Agronomic characters such as plant height, panicle number, number of tiller, panicle length etc. were studied with the F_2 segregating populations. A 9:7 ratio regarding the above characters were found. Based on the segregation ratios and correlation coefficients between characters, it was assumed that dwarf gene d may have pleiotropic effect on above mentioned characters. Heritability of these characters was high ranging from 40 to 95%, indicating that selection for these characters is effective. Lower heritability value for tiller and panicle number ranging from 0-55% were estimated. Since the number of tiller and panicle are contributing factors to yielding ability selection must be very careful for these two characters in breeding high yielding rice varieties.