中華農業研究（Jour. Agric. Res. China）34(3)：243～257（1985）

籼稻烹調與食用品質及穀粒性狀之遺傳[1]

郭益全　劉　清　張德梅　謝順景[2]

摘要：以包括親本與正反交組合之5×5籼稻全互交組合研究籼稻烹調與食用品質及穀粒大小等7個性狀之遺傳。被評估7個品質性狀之親本間的遺傳變異極大，此種變異係由累加性與顯性效應所引起。除膠體硬度外，各性狀之累加性效應均遠大於顯性效應。各性狀之遺傳率值均很高，强調表現型變異主由累加性效應控制。鹼質擴散度、顆粒澱粉含量、膠體硬度、粒寬及粒厚等性狀有細胞質效應。經由迴歸與變方分析估得7個被評估性狀之顯性程度除膠體硬度爲完全顯性外，餘均爲部分或不完全顯性。其經迴歸圖及親本顯性次序估算判定低鹼質擴散度、低蛋白質含量、高顆粒澱粉含量、高膠體硬度、長粒、寬粒及厚粒爲顯性。正負等位基因之頻度烹調與食用品質性狀相等，穀粒大小性狀不等。鹼質擴散度、蛋白質含量及顆粒澱粉含量之顯性因子總數與隱性因子總數相等，膠體硬度及穀粒大小等4性狀則隱性因子總數多於顯性因子數。

本省栽培之水稻品種可大別爲籼粳兩型，兩型對外界環境之反應，產量潛能及米質特性殊有不同。傳統之籼稻品種概爲粒形短圓及顆粒澱粉含量高之臺灣在來品種，其對主要病蟲害之抗性與產量潛能均差，煮成之米飯質地粗硬而乾鬆。及至長粒形半矮性籼稻推出，因此類品種對若干重要病蟲害具抵抗性，且半矮性之高產潛能又被肯定，致至1980年本省稻作面積有一半以上是栽種半矮性籼稻或有半矮性籼稻生殖質親緣的品種[9]。按此半矮性長粒籼稻比粳稻具有更優良的特性[8]，栽培面積理應大幅增加，然據黃[8,9]之綜論，籼稻之栽培面積却逐年急速下降，其重要性有落得與糯稻相近之慮[9]。諸多研究[2,5,10]與綜論[3,4,8,9]指出長籼稻之容重量與稻米品質未臻理想是籼稻產銷上兩個亟待克服之大問題。

稻穀容重量與穀粒長成極顯著之負相關[2,8,10]，穀粒長又與碾糙率[8,10]及白米率[8]成極顯著之負相關。亦即半矮性長粒形籼稻之穀粒長不僅導致長籼稻容重量之低下，亦影響到若干碾米品質。黃[8]爲文揭櫫晚近推廣籼稻之高產潛力似由於半矮性，而非長粒形之故，堀末[12]亦建議國內籼稻育種應縮短半矮性長籼稻之粒長。凡此種種顯示半矮性籼稻穀粒之長短實爲國內現階段籼稻育種方向上應確切加以檢討之目標性狀之一。

白米膠化溫度（gelatinization temperature）、蛋白質含量、顆粒澱粉含量及膠體硬度（gel consistence）之測定爲目前主要籼米產銷國家用爲烹調與食用品質合意與否的主要判定依據。膠化溫度與膠體硬度是米粒澱粉之兩種物理特性；蛋白質與顆粒澱粉兩者是爲米粒之重要內含成份。研究顯示米粒之顆粒澱粉含量爲影響飯粒黏著度（cohesiveness）、柔軟性（tenderness）、色澤及光澤度（gloss）等風味品評因子之最主要因素[24,26,27,28,29,30,35,38]，膠體硬度得將高顆粒澱粉（25%以上）等級米之食用品質加以進一步之區分[14,37,38]，亦即顆粒澱粉含量及膠體硬度爲關係籼米食用品質之兩個較主要之因素；而膠化溫度與蛋白質含量則爲決定烹調品質之指標。然由於膠化溫度或蛋白質含

1.臺灣省農業試驗所　研究報告第1228號。

2.本所農藝系助理研究員、研究員、助理研究員及臺中區農業改良場場長。臺灣省 臺中縣 霧峰鄉。

量高之生米煮成熟飯時較低者須更長的時間和更多之水[24,26,27,28,29]，且蛋白質含量與飯粒之色澤有關[29,30,36]，故在一般煮飯條件下，膠化溫度與蛋白質含量之高低可能多少會影響到食用品質[26,27]。綜合言之，白米之顆粒澱粉含量及膠體硬度雖爲決定籼米食用品質之兩個較重要的指標，但因爲膠化溫度及蛋白質含量等兩個支配白米烹調品質之性狀亦可能多少影響到食用品質，故考慮國內籼稻食用品質之育種問題時，膠化溫度、蛋白質與顆粒澱粉含量及膠體硬度等 4 性狀須一併檢討。

國際稻米市場以顆粒澱粉含量爲中至高之長籼稻爲主[2,3,5]，故引入抗重要病蟲害之有用育種材料，亦概屬粒形細長且顆粒澱粉含量較高之品系（種）。而國內之籼稻育種目標，則爲粒形短圓及顆粒澱粉含量低者（煮成之米飯較具黏彈性），因之就擴大遺傳變異利用國外種源以育成適合國內市場需要品種（系）之前提下，應先究明食用品質及穀粒長短皆互異之雜交後代各目標性狀的遺傳行爲。

綜合以上之考慮，本研究乃選用膠化溫度、蛋白質與顆粒澱粉含量及膠體硬度互異且穀粒性狀亦殊有不同之籼稻行全互交，全面探討籼米烹調與食用品質及穀粒大小之遺傳，藉供省內籼稻育種工作之參考。

材料與方法

臺中籼 3 號、臺中籼10號、新竹矮脚尖、臺中籼 2 號及嘉農籼11號等 5 個籼稻品種被用爲全互交親本，其包括正反交之20個 F_1 及 5 親本於1982年 1 期作被栽植於農試所萬豐試驗農場。逢機完全區集設計（RCBD），4 重覆。每小試區栽植 5 行，每行12株，行株距 25×25cm。肥料用量 N、P_2O_5 及 K_2O 依次爲 90、40及 60kg/ha。適期收穫時每小區去邊行及頭尾株，以單株爲收穫單位，每小區計各收穫30株。日光乾燥後，每株分別脫粒，再以日製 Satake 脫穀機碾成糙米，測定10個糙米之長、寬及厚，取平均值爲各單株穀粒性狀之數據。每單株糙米再以日製 Kett 小樣品精米機分別碾成白米。每白米樣品除取部分仿 Little *et al.*[31] 鹼質擴散 (alkali digestion) 法判定其膠化溫度外，餘以 Udy 公司之旋風磨粉機 (cyclone mill) 磨成米粉。於 60°C 經48小時烘乾後，按 Juliano[25] 簡化白米顆粒澱粉含量定量法、Cagampang *et al.*[14] 膠體硬度測定法及 Udy 公司之 DBC (dye binding capacity) 蛋白質含量定量法分別測定各單株白米之顆粒澱粉含量、膠體硬度及蛋白質含量。每小區之數據爲各該區內30單株之平均。

本研究中全互交法之變方分析是依據 Hayman[20] 及張[11] 修改前者所創對處理平方和劃分之公式進行各遺傳變因之平方和及均方之估算，各遺傳成分等之估算則按 Hayman[21] 之理論進行。廣義與狹義遺傳率及雜種優勢則均仿 Mather and Jinks[32] 之公式估計。

結 果

白米之膠化溫度、蛋白質與顆粒澱粉含量及膠體硬度等烹調與食用品質的評估性狀及穀粒性狀均爲稻米米粒之特性，而此米粒係由卵之兩個極核與一個精核融合成之一種 3n 組織(triploid tissue)。單株蛋白質及顆粒澱粉含量與膠體硬度之數據是下一世代種子混合樣品的測定值；而膠化溫度與穀粒性狀則是個別米粒之度量值。故由 F_1 稻株上 F_2 米粒目標性狀測定之後裔檢定可推論親本目標性狀之遺傳組成。

表 1 爲 5 個親本各該烹調與食用品質及穀粒性狀於1982年一期作之表現，此結果與宋[3] 之數據大致相符。綜覽表 1 可知調查各性狀有明顯之遺傳變異性（genetical diversity）存在。在烹調與食用品質方面，鹼質擴散度之變域由臺中籼10號之5.7到嘉農籼11號之2.8；蛋白質含量之變域由新竹矮脚尖之 6.64%到臺中籼 2 號之 5.51%；顆粒澱粉含量之變域由嘉農籼11號之 27.7 %到臺中籼 3 號之 19.0%；膠體硬度之變域由臺中籼11號之 55.4mm 到嘉農籼11號之 29.5mm。至於穀粒性狀方面，臺中籼10號及 3 號與嘉農籼11號爲長粒形，新竹矮脚尖及臺中籼 3 號則屬短圓形。

由親本與正反交 F_1 後裔估得各烹調與食用品質及穀粒性狀之雜種優勢列於表 2，受測 7 個性狀

中僅顆粒澱粉含量及膠體硬度等兩個主要評估性狀有雜種優勢現象，而由各該雜種優勢值之符號指出高顆粒澱粉含量者爲顯性，膠體硬度食用品質方面則短的膠體展流爲顯性，餘鹼質擴散度、蛋白質含量及穀粒性狀等均未發現有雜親優勢現象存在。

表 1.五個秈稻品種之品質與穀粒性狀

Table 1. Quality and grain characteristics of five *indica* rice varieties.

Variety	Cooking and eating quality				Grain dimensions of brown rice		
	Alakli spreading score	Protein content (%)	Amylose content (%)	Gel consistence (mm)	Kernel length (mm)	Kernel width (mm)	Kernel thickness (mm)
Taichung Sen No. 10	5.7	6.49	19.2	55.4	6.2	2.3	1.8
Taichung Sen No. 3	5.3	6.55	19.0	44.5	6.7	2.2	1.8
Hsinchu Ai Chuen Chien	3.1	6.64	26.7	30.3	4.9	2.9	1.9
Taichung Sen No. 2	3.0	5.51	27.2	30.1	4.8	2.9	1.9
Chianung Sen No. 11	2.8	5.68	27.7	29.5	6.3	2.2	1.7

表 2.親本及F_1品質與穀粒性狀之平均及雜種優勢

Table 2. Parental and F_1 means and heteroses for quality and grain characterisitios.

Population	Cooking and eating quality				Grain dimensions of brown rice		
	Alkali spreading score	Protein content (%)	Amylose content (%)	Gel consistence (mm)	Kernel length (mm)	Kernel width (mm)	Kernel thickness (mm)
Parental mean	4.0	6.17	23.9	38.0	5.8	2.5	1.8
F_1 mean	3.8	5.99	27.1	33.1	5.7	2.6	1.8
Heteroses[1]	− 0.2ns	− 0.16ns	3.2**	− 4.9**	− 0.1ns	0.1ns	0.0ns

[1] : $(\bar{X}_{F1}-\bar{X}_P)$.

**: Statistically significant at 1 % probability level.

ns : Nons-ignificant.

被調查 7 個品質性狀經藉 Hayman [20] 全互交表變方分析所得諸遺傳變因的初步描述如表 3 ，各品質性狀處理項下 a 變因皆極顯著，指出各參試親本間有相當大之遺傳變異存在； b 變因各性狀亦皆極顯著，表示本研究中親本各該有關性狀部分基因座上，顯性擔任相當重要之角色。7 個性狀中除穀粒長外，其餘之 b_1 變因均顯著，顯示這些性狀之顯性因子效應是單方向。7 個品質性狀中僅糙米粒長、寬及厚等 3 個穀粒性狀之 b_2 變因顯著，指出支配這些性狀之顯性基因在親本間之分布不均勻。各品質性狀 b_3 變因均極顯著，提示這些性狀具有顯性與累加性或顯性與顯性交感等特殊顯性效果。c 及 d 變因爲細胞質效應 (maternal effect) 之變異，由表 3 知 7 個品質性狀中有部分性狀存有細胞質效應。

表 3.籼稻品質與穀粒性狀之變方分析

Table 3. Analyses of variance for quality and grain characteristics in *indica* rice.

Source of variance	D. F.	Cooking and eating quality				Grain dimensions of brown rice		
		Alkali spreading score	Protein content	Amylose content	Gel consistence	Kernel length	Kernel width	Kernel thickness
Block	3	—	—	—	—	—	—	—
Treatment	24	**	**	**	**	**	**	**
a	4	**	**	**	**	**	**	**
b	10	**	**	**	**	**	**	**
b_1	1	**	**	**	**	ns	**	**
b_2	4	ns	ns	ns	ns	*	**	**
b_3	5	**	**	**	**	**	**	**
c	4	ns	ns	**	**	ns	*	ns
d	6	*	ns	**	*	ns	**	*
Error	72							
Total	99							

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

表 4.籼稻品質與穀粒性狀之遺傳變異成分及其標準偏差

Table 4. Estimates of genetic components of variance and their standard deviation for quality and grain characteristics in *indica* rice.

Genetical component	Cooking and eating quality				Grain dimensions of brown rice		
	Alkali spreading score	Protein content	Amylose content	Gel consistence	Kernel length	Kernel width	Kernel thickness
D	2.007** ± 0.018	0.272** ± 0.011	19.824** ± 0.463	134.753** ± 14.895	0.239** ± 0.005	0.123** ± 0.001	0.0070** ± 0.0008
H_1	0.195** ± 0.048	0.085** ± 0.030	11.661** ± 1.250	149.636** ± 40.227	0.022* ± 0.002	0.013** ± 0.003	0.0014** ± 0.0002
H_2	0.193** ± 0.044	0.080** ± 0.027	11.808** ± 1.134	144.379** ± 36.486	0.019** ± 0.001	0.012** ± 0.003	0.0013** ± 0.0002
h^2	0.090** ± 0.030	0.074** ± 0.019	26.648** ± 0.766	61.164** ± 24.633	0.024** ± 0.009	0.015** ± 0.002	0.0030** ± 0.0001
F	0.061ns ± 0.045	— 0.024ns ± 0.628	1.214ns ± 1.156	28.859ns ± 37.209	0.092** ± 0.013	0.011** ± 0.003	0.0007** ± 0.0002
E	0.006ns ± 0.007	0.015** ± 0.005	0.062ns ± 0.189	0.177ns ± 6.081	0.003ns ± 0.002	0.001ns ± 0.001	0.0002ns ± 0.0003
D-H_1	1.813** ± 0.043	0.187** ± 0.027	8.163** ± 1.111	— 14.883ns ± 35.749	0.217** ± 0.013	0.110** ± 0.003	0.0056** ± 0.0020

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

親本間（W_r-V_r）值之純質性測驗（homogeneous test）可測定試驗資料是否符合 Hayman [21] 之遺傳假說及是否可按其理論作目標性狀遺傳成分之進一步估計。當（W_r-V_r）純質時，則親本間（W_r-V_r）之差異不大，亦即各親本（V_r, W_r）點對序列變積依序列方而變異之迴歸直線之離差不大，亦即試驗資料能符合 Hayman [20] 之假說，能行各遺傳成分之進一步估算。本研究各品質性狀資料經是項純質性測驗均不顯著（數據未列出），故應用該理論估出7品質性狀之各該遺傳成分如表4，而藉諸遺傳成分估出之各品質性狀之遺傳系統值則列於表5。

表 5.秈稻品質與穀粒性狀之遺傳系統

Table 5. Estimates of genetic systems for quality and grain characteristics in *indica* rice.

Estimate	Cooking and eating quality				Grain dimensions of brown rice		
	Alkali spreading score	Protein content	Amylose content	Gel onsistence	Kernel length	Kernel width	Kernel thickness
$(H_1/D)^{1/2}$							
By graphic	0.3225	0.6561	0.7710	1.0547	0.3048	0.3292	0.4598
By variances	0.3115	0.5580	0.7670	1.0538	0.3037	0.3276	0.4518
$H_2/4H_1$ (uv)	0.2476	0.2361	0.2489	0.2412	0.2158	0.2329	0.2366
K_d/K_r	1.1031	0.8532	1.0832	1.2262	2.1220	1.3020	1.2515
h^2/H_2	0.4669	0.9223	2.2956	0.4236	1.250	1.2460	2.2464
Heritability (%)							
Broad-sense	99.45	91.94	99.50	99.81	99.03	99.92	99.44
Narrow-sense	94.76	81.15	75.89	60.51	97.60	94.78	88.76
r of $(W_r+V_r)/Y_r$	0.991**	0.934*	−0.995**	0.982**	−0.905*	−0.790ns	−0.846ns
Order of dominance of parent	35412[a]	45132	45321	53421	21543	43512	43152
Order of parental performance	12345[a]	32154	54312	12345	25134	43152	34215

*, **: Statistically significant at 5% and 1% probability levels, respectively.
ns: Non-significant.
[a]: Parent code: 1-Taichung Sen No. 10, 2-Taichung Sen No. 3, 3-Hsinchu Ai Chuen Chien, 4-Taichung Sen No. 2, 5-Chianung Sen No. 11.

稻米膠化溫度之測定方法有 Amylograph determination 及質擴散度等兩法，而鹼質擴散度測定爲毋須昂貴設備且操作簡易之測定方法。本研究發現米粒鹼質擴散度之 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）效應對控制米粒之膠化溫度很重要。$D-H_1$ 爲極顯著之正值，表示支配本性狀有關基因之累加性效應顯著地大於顯性效應，此可推論鹼質擴散度之遺傳率值很大，故與利用諸遺傳成份估得之高的廣狹義遺傳率值（表5）相對應。本性狀之 F 值與零之差異不顯著，指出有關基因或無顯性效應，或爲每一基因座之顯隱等位基因平均分布於諸親本間，此結果印證全互交表變方分析初步描述遺傳變因時，提示目標性狀顯性基因是否均勻分布諸親本間之 b_2 變因（表3）亦不顯著、$D-H_1$ 雖顯著異於零、顯性成分（H_1、H_2 及 h_2）顯著及平均顯性程度 $(H_1/D)^{1/2}$ 值介於0與1之間，故可綜合推定本性狀 F 與零差異不顯著應係有關每基因之諸顯隱等位基因平均分布於諸親本間，而非有關基因無顯性效應之故。

米粒鹼質擴散度之 H_1 與 H_2 值相當接近（表4），$H_2/4H_1=0.2476$，接近0.25極限值，指出親本間正與負等位基因頻度相等。平均顯性程度 $(H_1/D)^{1/2}$ 值介於0與1之間（表5及圖1），建

議控制米粒鹼質擴散度之基因呈部分或不完全顯性。親本中顯隱因子數比 (K_d/K_r) ≒ 1，因知供試 5 親本中有關本性狀之顯性因子數與隱性因子總數相等。控制本性狀顯性因子數之估值 $h^2/H_2=0.4669$ 顯示似無主效顯性因子存在。按當各顯性因子正負符號相異時，此值易低估，而當有關因子僅部分或無顯性時，此值則不易檢出[3]，有互補因子時也常低估[11]。

米粒鹼質擴散度親本均值 (Y_r) 與對應 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，隱性因子數相對增加，亦即鹼質擴散度值增加，伴隨隱性因子數之增加，故知米粒鹼質擴散度值小者（負方向）爲顯性（圖 2）。推得本研究 5 個供試親本中，本性狀之顯性次序爲 35412（圖 1 及圖 2），而親本表現之次序則12345。

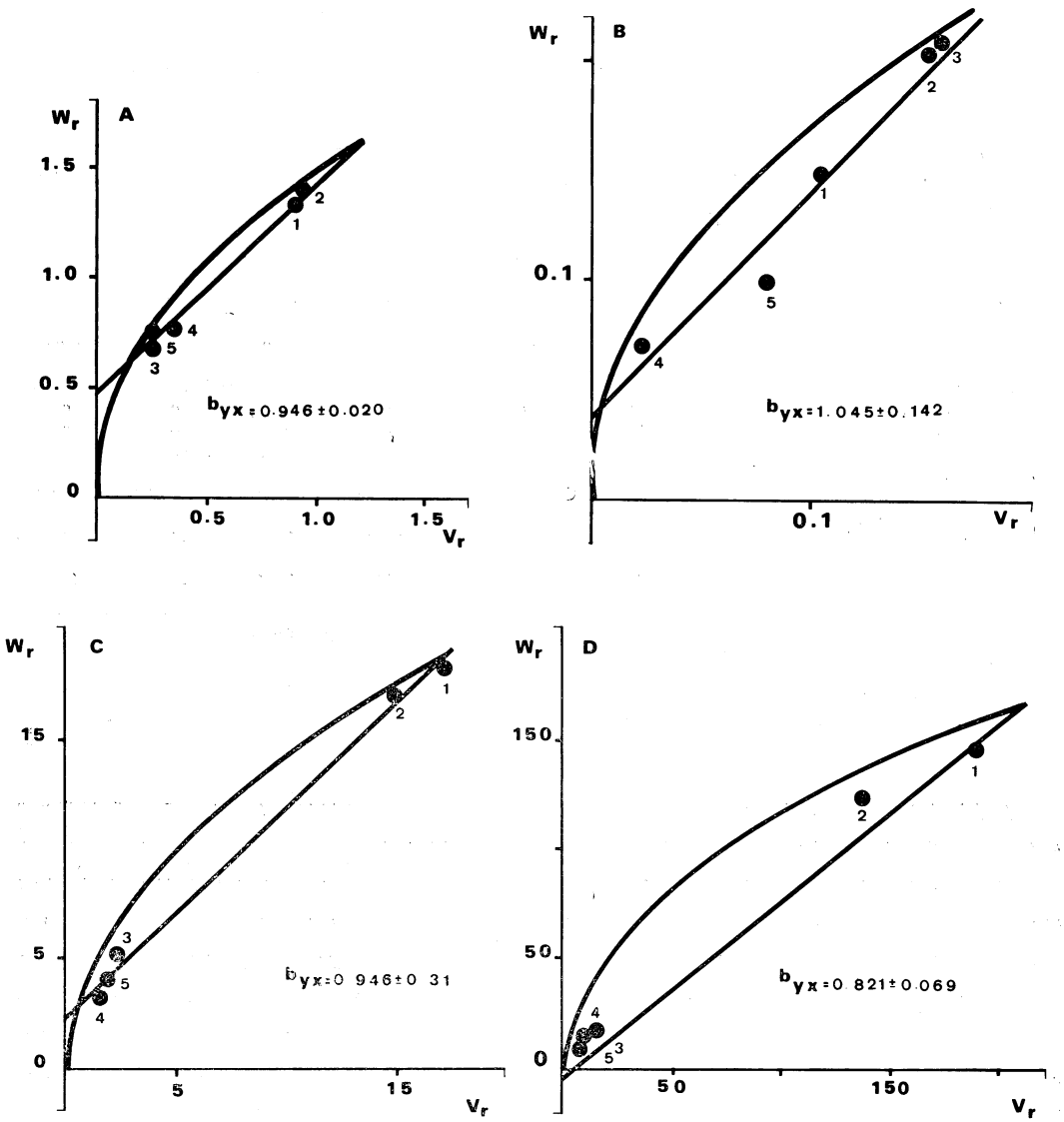


圖 1A-D. 鹼質擴散度、蛋白質含量、顆粒澱粉含量及膠體硬度之 W_r/V_r 圖，親本代號如表 5。

Figs. 1A-D. W_r/V_r graphs for alakli spreading score, protein content, amylose content and gel consistence, respectively.

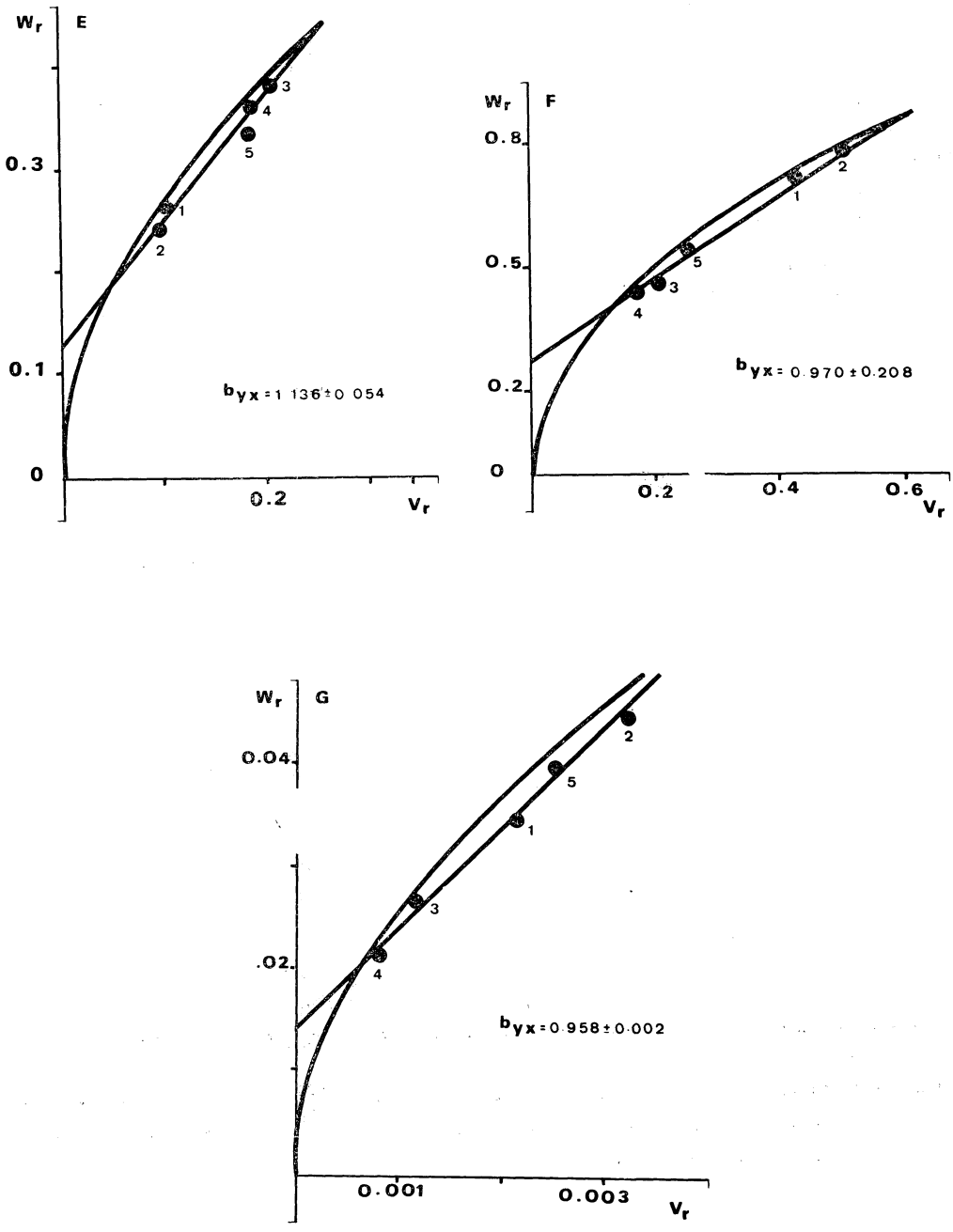


圖 1E-G. 穀粒長、寬及厚之 W_r/V_r 圖，親本代號如表5。

Figs. 1E-G. W_r/V_r graphs for grain length, grain width and grain thickness, respectively.

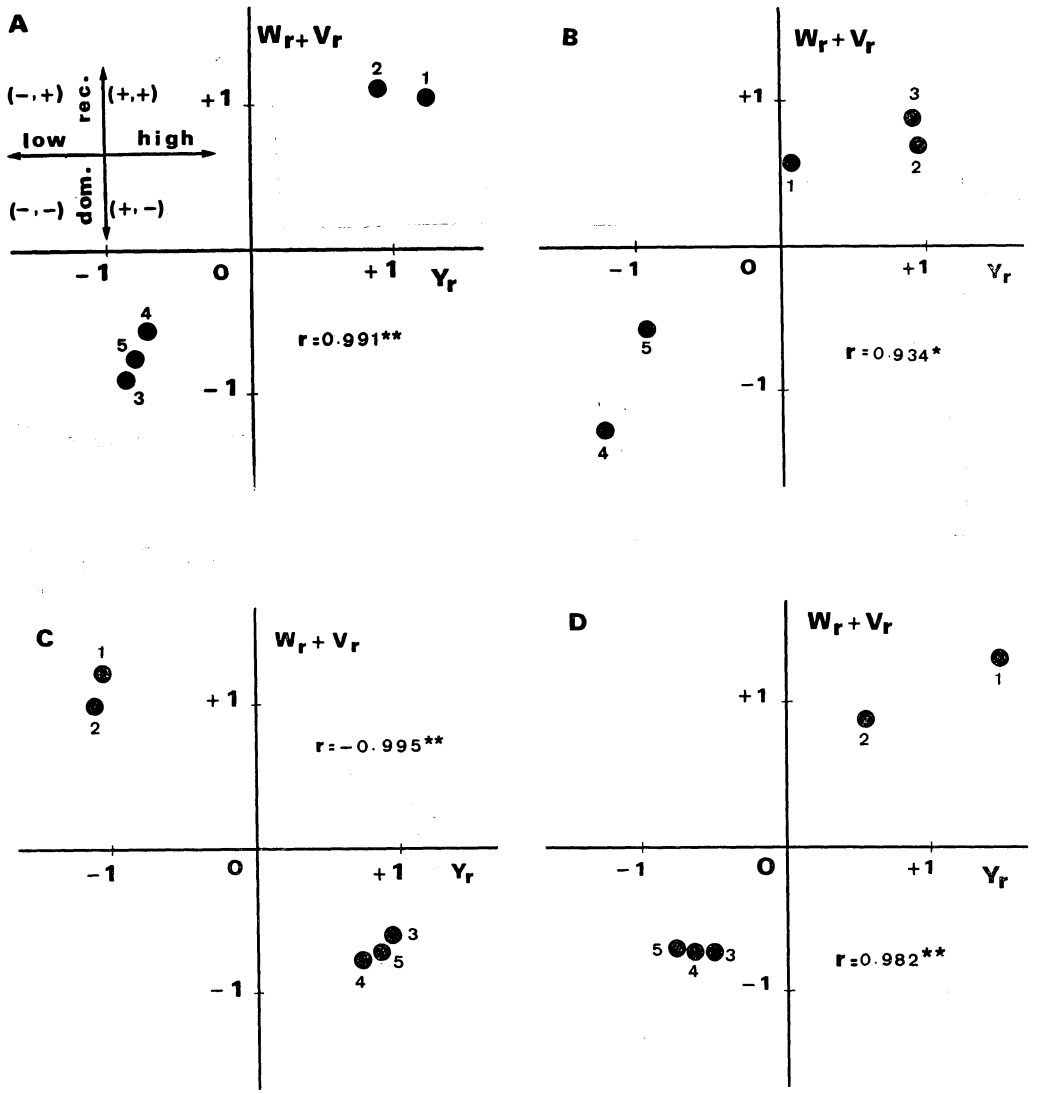


圖 2A–D. 鹼質擴散度、蛋白質含量、顆粒澱粉含量及膠體硬度 Y_r 與 W_r+V_r 之標準偏差圖，親本代號如表5。

Figs. 2A–D. Standardized deviation graphs between Y_r (parental performance) and W_r+V_r (order of dominance) for alkali spreading score, protein content, amylose content and gel consistence, respectively.

米粒蛋白質含量主爲白米營養品質，亦是稻米烹調品質性狀之一。研究數據顯示蛋白質含量與鹼質擴散度之遺傳成分模式極近似（表4），亦爲累加性與顯性效應皆顯著，且累加性效應顯著地大爲顯性效應。綜合有關數據推定蛋白質含量遺傳成份 F 值與零無差異，亦爲有關每基因之諸顯隱等位基因平均分布於諸親之故。H_1 與 H_2 成分亦相當近似（表4），$H_2/4H_1=0.2361\fallingdotseq0.25$（表5），即 $u=v=0.5$, $uv=0.25$，指出親本間正與負等位基因頻度相等。$1>(H_1/D)^{1/2}>0$，建議控制米粒蛋白質含量之基因呈部分或不完全顯性，參試親本之顯性因子與隱性因子數可能相等（$K_d/K_r=$

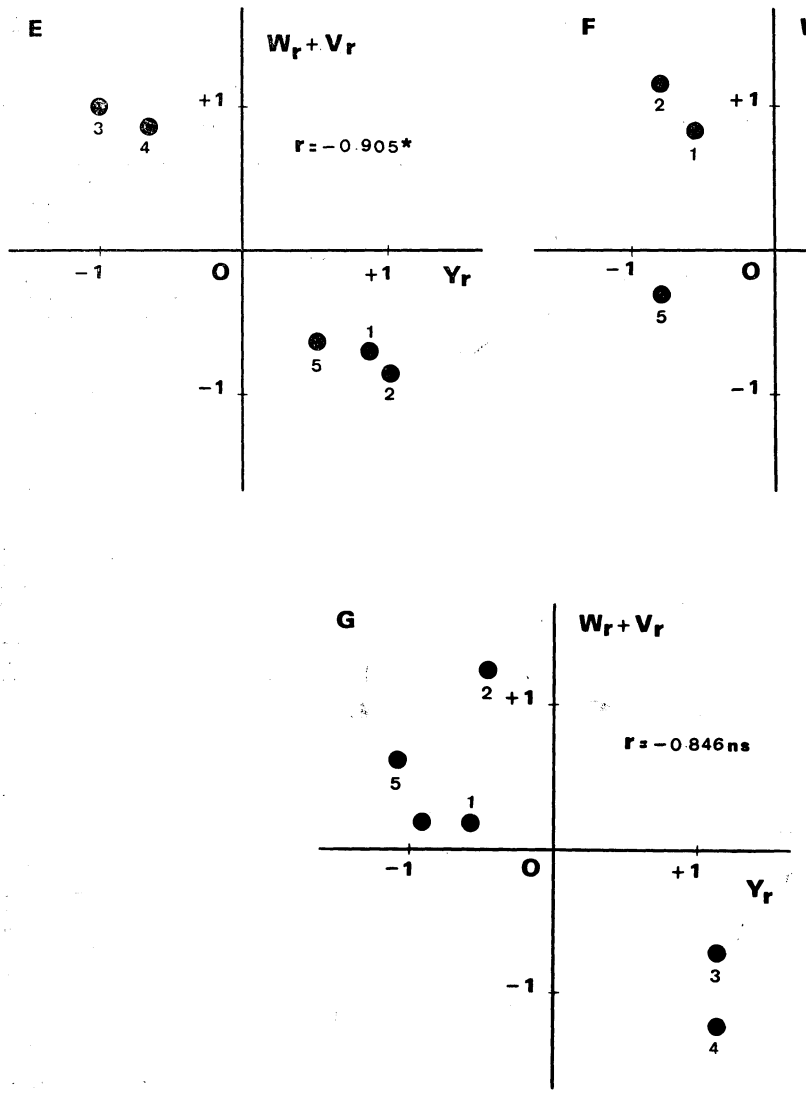


圖 2E-G. 穀粒長、寬及厚 Y_r 與 W_r+V_r 之標準偏差圖，親本代號如表 5。

Figs. 2E-G. Standardized deviation graphs between Y_r (parental performance) and W_r+V_r (order of dominance) for grain length, grain width and grainthickness, respectively.

0.8532≒1，表 5）。檢出之可能顯性主效因子爲一對（$h^2/H_2=0.9223\fallingdotseq1$），廣狹義遺傳率值均高，指出早世代選拔效果頗大。由蛋白質含量親本均值（Y_r）與對應 W_r+V_r 值成極顯著之正相關（表 5 及圖 2），及 W_r 依 V_r 之迴歸分析（圖 1），推得低蛋白質含量者爲顯性，親本顯性次序爲45132，親本表現次序爲32154。

長久以來米粒顆粒澱粉含量向被認爲係影響籼米食用品質最重要之因素，數據顯示顆粒澱粉含量之累加性效應（D）與顯性效應（H_1、H_2 及 h^2）均極顯著，指出兩者對米粒顆粒澱粉含量之表現至

爲重要，累加性效應似又較顯性效應爲大，此可由高的廣狹義遺傳率值及 $D-H_1$ 爲極顯著之正值來印證（表 4 及表 5）。H_1 成分與 H_2 成分相近，提供親本間正與負等位基因平均頻度是否相等之估值 $H_2/4H_1=0.2489\fallingdotseq0.25$，指出親本間有關顆粒澱粉含量正與負等位基因頻度相等。綜合 F 成分、b_2 變因及 $D-H_1$ 值及 h^2 成分，認爲顆粒澱粉含量有關每一基因之顯隱等位基因平均分布於諸親間。測定平均顯性程度之 $(H_1/D)^{1/2}$ 比值介於 0 與 1 之間，W_r 依 V_r 之迴歸線切 W_r 於原點上方，因認定參試材料有關米粒顆粒澱粉含量之基因呈部份或不完全顯粒。提供親本顯隱因子數比之 K_d/K_r 值爲1.0832，近於 1，顯示參試 5 親本支配顆粒澱粉含量之顯隱性因子數目相等，而與親本間有關顆粒澱粉含量正與負等位基因頻度相等（$H_2/4H_1$）之認定有異曲同工之處。

由 h^2/H_2 比檢出控制顆粒澱粉含量之部份顯性因子數爲 2 對，經藉親本均值（Y_r）與對應 W_r+V_r 值之相關分析與 W_r 依 V_r 之迴歸分析結果，建議高顆粒澱粉含量者爲顯性，親本之顯性次序爲 45321，親本表現之次序爲54312。

膠體硬度是 IRRI 在1973年左右發展出來進一步再細分高顆粒澱粉含量秈米食用品質之指標。數據顯示本試驗供試材料膠體硬度之遺傳成分中，累加性效應與顯性效應均極顯著，而 $D-H$ 爲負值，但不顯著，指出顯性效應對控制米粒膠體硬度變異之效應可能比累加性效應强，但支配力之差異有限。但無論如何，本性狀之狹義遺傳率較廣義遺傳率值低很多，暗示顯示效應對本性狀頗具效應。平均顯性程度估值近於 1，認定有關膠體硬度之基因爲完全顯性。綜合不顯著之 F 成分、b_2 變因及 $D-H_1$，認爲每一基因顯隱等位基因平均分布於諸親間。$H_2/4H_1=0.2412\fallingdotseq0.25$，建議親本間正與負等位基因頻度相等。親本顯隱因子總數比 $K_d/K_r=1.2262$，似有顯性因子數較隱性因子數爲多之傾向。而膠體硬度之顯性主效因子數則未能估出。經藉親本均值與對應 W_r+V_r 值之相關分析與 W_r 依 V_r 迴歸分析結果，建議短的膠體展流爲顯性，參試親本之顯性次序爲45132，表現次序爲12345。

穀粒之長寬厚（grain dimensions）是市場銷售若干重要性狀之部份。表 4 數據顯示糙米之粒長變異主要受累加性與顯性效應所支配，顯性效應遠小於累加性效應，而與糙米粒長有極高之狹義遺傳率值相對應（表 5），判定親本間顯隱等位基因相對頻度之 F 成分爲顯著之正值，指出顯性等位基因較隱性爲多，與提供估計親本總顯隱基因數比（K_d/K_r）亦指出顯性基因佔多數之結果相符。H_1、H_2 及 h^2 雖顯著，但 $(H_1/D)^{1/2}$ 值介於 0 與 1 之間，建議粒長性狀之有關基因爲部份或不完全之顯性。供試材料中估得 1 對具顯性效應之主效因子。親本平均與對應 W_r+V_r 之相應係數爲顯著之負相關，此建議長粒爲顯性，圖 1 及圖 2 可知參試親本之顯性次序爲 21543，但親本表現次序則爲 25134。而親本間正與負等位基因頻度則似不等（$H_2/4H_1=0.2158$）。

粒寬與粒厚之遺傳行爲與粒長很類似，一如粒長，累加性與顯性效應爲粒厚及粒寬遺傳變異之主要成分，且累加性效應對兩性狀之影響皆顯著地大於顯性效應。顯著之正 F 值及 K_d/K_r 值均大於 1，分別指出粒長與粒厚兩性狀之顯性等位基因遠多於隱性基因，及親本顯性基因總數較隱性者多。由迴歸圖解及變方分析估得之平均顯性程度建議兩性狀之各該有關基因呈部份或不完全顯性。估得呈部份顯性之主效基因分別爲粒寬 1 對，粒厚 2 對。諸親本正與負等位基因頻度亦不等。粒寬與粒厚兩性狀之親本平均與對應 W_r+V_r 呈不顯著之負相關，亦即由此 Y_r 與 W_r+V_r 之相關係數似無法判定粒之寬窄與粒之厚薄何者爲各該性狀之相對顯性，但無論如何，由 W_r 依 V_r 之迴歸分析(圖 1）可建議，粒寬之親本顯性次序爲43512，親本表現次序爲43152。粒寬者爲顯性；粒厚之親本顯性次序爲43152，親本之表現次序爲34215，粒厚者爲顯性。

米粒之顆粒澱粉含量與膠體硬度、蛋白質含量、鹼質擴散度及粒長成極顯著之負相關，與粒厚及粒寬兩性狀則成極顯著之正相關。其餘品質性狀間除蛋白質含量與粒寬之相關不顯著外均顯著，而各性狀之爲正相關或負相關，則詳如表 6 所列。

表 6、品質與穀粒性狀間之簡單相關係數

Table 6. Simple correlation coefficients among quality and grain characteristics.

Characteristics	Cooking and eatingquality				Grain dimensions of brown rice		
	Amylose content	Gel consistence	Protein content	Alkali spreading score	Kernel length	Kernel width	Kernel thickness
Amylose content	—	— 0.86**	— 0.55**	— 0.87**	0.37**	— 0.56**	0.52**
Gel consistence			0.48**	0.87**	— 0.35**	0.47**	— 0.51**
Protein content				0.54**	— 0.13ns	0.29**	— 0.22*
Alakli spreading score					— 0.35**	0.63**	— 0.54**
Kernel thickness						— 0.83**	0.94**
Kernel lenhgt							— 0.91**
Kernel width							—

*, **: Statistically significantat 1% and 5% probability levels, respectively.

ns: Non-significant.

討　論

本省秈稻之栽培面積逐年急速下降，雖晚近各場所投下了不少努力，但栽培面積尚在不斷減少中，黃[9]之綜論指出，秈稻之重要性有落得與糯稻相近之慮。諸多研究[2,5,10]與綜論[3,4,8,9]指出長粒秈稻之容重量與稻米品質未臻理想是產銷上的致命傷，多數建議是修改有關收購法令，降低收購標準[2,5,10]等，此類建議實非建設性之解決問題之方法。由於半矮性秈稻之高產潛力似來自半矮性，而非長粒型[8]，又已知長粒不利容重量與若干碾米品質，而秈米之烹調與食用品質得由膠化溫度、蛋白質含量、顆粒澱粉含量及膠體硬度判定之，因而認爲短粒及低顆粒澱粉含量秈米之育成應爲內銷秈稻之育種方向。因此於1981年起接受農發會輔助，針對秈米烹調與食用品質性狀及穀粒大小作全面之遺傳研究，此觀點與堀末[12]對本省秈稻育種應以縮短粒長並降低顆粒澱粉含量之建議不謀而合。研究中品質性狀之簡單相關係數估計發現，白米之顆粒澱粉含量與糙米粒長成極顯著負相關，似乎低顆粒澱粉含量與短穀粒似不可兼得，但國際上概以長粒而其顆粒澱粉含量爲中至高（20—25%爲中，25%以上爲高）之秈米爲主[24,26,27,29]，及研究中粒長與顆粒澱粉含量之相關係數是由自交之親本與顆粒澱粉含量有雜種優勢現象之 F_1 組合（表2）估得之事實，雖表6數據顯示白米之顆粒澱粉含量與粒長成極顯著之負相關，但並不因而認爲短粒且低顆粒澱粉含量秈稻品種之育成有困難。

膠化溫度是澱粉之一種物理特性，乃在熱水中的澱粉顆粒開始成不可逆之膨脹，並失去其極性（birefringence）及結晶構形（crystallinity）之臨界溫度。米粒之膠化溫度通常界於55至79°C之間，習慣上稱低於 70°C 者爲低膠化溫度（鹼質擴散測定6及7級者屬之），70-74°C 者爲中膠化溫度（鹼質擴散度3—4級者），74°C 以上爲高膠化溫度（鹼質擴散度1—2級者）。高膠化溫度之白米在通常標準煮飯法下常不能煮熟，烹煮過久（overcooked）則飯粒過軟而崩解[26,27]。飯食白米以中至低膠化溫度者爲宜，罐製食品等其他點心類以高膠化溫度者爲佳[3,24,27]。早期綜論認爲膠化溫度之遺傳雖不十分清楚，但一般相信其遺傳行爲相當簡單[23]，可能僅受1—2對主效基因所控制[7,16,17,22,23,33,34,43]，遺傳率頗高，高膠化溫度爲顯性[7,16,17,23]。晚近 Somrith *et al.*[42]及 Singh and Singh[41]分別以世代平均值法及全互交法檢出鹼質擴散度除了累加性效應外，尚有各類交感作用存在。陳[7]報告累加性與顯性效應俱顯著，且顯性作用大於累加性效應，Mckenzie and Rutger

[34]，及 Mckenzie [33] 則指出若干 F_2 組合無法歸納出其遺傳模式，有的組合則可能有 1 對主效因子，有的可能有具累加性效應之主效基因若干對，並發現有若干對之修飾因子存在。本研究數據則顯示累加性與顯性效應對控制鹼質擴散度很重要，累加性效應遠大於顯性效應，鹼質擴散度小者（高膠化溫度）爲部份顯性。此等結果印證已發表之報告可知，以鹼質擴散度爲質的性狀所作之研究概認爲本性狀之遺傳行爲較爲簡單 [7,16,17,22,23,34,43]，而將本性狀視爲量的性狀之報告則遺傳行爲頗爲複雜 [7,41,42]。唯異中有同的是所有報告均顯示米粒擴散度之遺傳率值均相當之高，故育種選拔效果之保持似無問題。

蛋白質含量雖與烹調品質有關，但亦常被視爲營養品質性狀。蛋白質含量之高低除與白米烹調所需時間與煮飯用水有關外，與煮成飯粒之色澤亦有關，通常高蛋白質含量之飯粒呈人們較不喜歡之黃褐色。米粒之蛋白質介於 5—16% 之間 [24,26,27]，有關蛋白質含量之遺傳行爲被認爲十分複雜 [23]，最近之研究指出低蛋白質含量對高者爲顯性，有細胞質效應 [15,16,17]。全互交之分析結果爲累加性與顯性效應均顯著，顯隱對立基因不平均分布，部份基因帶顯性，且其程度爲超顯性，遺傳率低 [15]；此等結果大致與本研究相似，但本研究中因累加性效應遠大於顯性效應，而得較高之遺傳率是所當然。就營養品質及烹調與食用品質言，兩者對蛋白質含量高低之要求顯然不同；蛋白質含量愈高，營養品質愈佳，但因之帶給烹調與食用品質不利之影響亦越大，然截至目前之研究報告均不曾建議不影響烹調與食用品質之臨界蛋白質含量。因之就米粒營養及烹調與食用品質等三方面來考量最適之米粒蛋白質含量，應是米質研究者之一重要工作。

米粒顆粒澱粉含量被認爲是影響秈米食用品質之最主要因素，非糯白米之含量介於 8—37% 之，習慣上分成低（20% 以下），中（20—25%）及高（25% 以上）等三級 [24,26,27]。高顆粒澱粉含量之飯粒質地粗糙不具黏性，低顆粒澱粉含量之飯粒濕潤而黏，中顆粒澱粉含量之飯粒則介於兩者之間。各類型米隨各地區人民之食性而各佔有其市場，在本省則以低顆粒澱粉含量之黏性米較受歡迎。質的性狀研究指出高顆粒澱粉含量對低顆粒澱粉含量爲不完全顯性，含量之高低除受 1 至 2 對主效基因控制外，尚受若干修飾基因左右 [6,13,16,17,18,19]。世代平均值法研究指出本性狀之遺傳變異除累加性與顯性外，各非對立因子之交感作用亦存在 [16,17,42]，4 × 4 全互交分析證實累加性效應遠大於顯性效應，親本間正負等位基因不等，顯隱因子數目亦不等，低含量對高含量爲不完全顯性 [41]，或高含量對低量爲不完全顯性 [7]，綜合前人研究印證本研究之累加性與顯性效應皆顯著，且累加性效應遠大於顯性效應，正負等位基因頻度相等，顯隱基因數目亦等，高含量對低含量爲顯性，而顯性程度不完全等之結果，可知目前有關顆粒澱粉含量之遺傳研究雖較多，以質的性狀爲前提之結果較一致，量的研究之結論則較不一致；考其原因或是目前秈米顆粒澱粉含量之遺傳變異性（genetic diversity）很大 [24,26,27]，而目前已發表報告所有供試親本數不大（包括本研究），所能涵蓋之遺傳背景不够廣泛，故所作推論之周延性不足故也。

四個烹調與食用品質性狀中，膠體硬度之測定是開發得較晚之品質檢定技術，以往質的性狀之研究指出米粉膠體展流度短之高硬度對低硬度爲顯性，有關因子數爲一對 [6,18]，膠體硬度與顆粒澱粉含量成負相關 [6]。而本研究中發現本性狀之累加性與顯性效應均顯著，基因之顯性程度完全，高硬度對低硬度爲顯性，遺傳率亦高。凡此似指出本性狀之早世代之單株選拔應屬有效。

穀粒大小之研究開始得很早，據 Chang and Li [16] 及 Chang and Somrith [17] 引述 Dave 對粒長顯性順序之觀察爲長粒＞中粒＞短粒＞極短粒，有累加性與顯性效應 [16,17,40]，粒寬與粒厚均受數量基因之控制。本研究發現粒長，粒寬及粒厚之遺傳變異模式很相近（表 4 及表 5），累加性效應均遠大於顯性效應，且長粒對短粒爲顯性，寬粒對窄粒爲顯性，厚粒對痛粒爲顯性。綜合前人與本研究之結果，認爲穀粒大小之遺傳模式雖亦如其他 4 性狀般之複雜，但因爲本性狀具一目瞭然之特性，且累加性效應又遠大於顯性，遺傳率值亦高，故實爲最容易掌握之性狀。

Hayman [21] 全互交法有①親本爲二元體分離，②正反交無差異，③非對立因子間獨立作用（無

基因交感作用），④無複等位基因，⑤同型結合體親本，⑥基因獨立分布親本間（無連鎖）等六個遺傳假說。據李[1]之綜論指出，由遺傳學之觀點而言 Hayman[20,21] 全互交假說中之基因獨立分布親本間及非對立因子間獨立作用等兩個前提不易被接受，且親本數超過10個以上時估值才正確，同文指出基因之上位性（即基因間之交感作用或非對立因子間之作用未獨立）會影響一般組合力與特定組合力變力之估值，親本數較少時如行全互交分析，則須用統計上之固定型模式爲妥當。而本研究是以 F_1 集團爲材料，自無連鎖干擾。未估算一般及特定組合力，故研究中 a 及 b_3 變因（表3）雖顯著，自無非對立因子間作用獨立與否，是否影響組合力之正確估計等問題。本研究遺傳變異成分之估計是按 Hayman[21] 1954年之全互交組合之解析與理論進行，理論上應屬固定型模式，其各估值若有偏估，無疑偏差（inflated）極微。

綜合本研究之結果認爲以譜系法進行籼米育種時，建議在初期龐大集團首行合適粒長之篩選，並伴隨膠化溫度及膠體硬度之進一步淘汰後，於較後期世代再進行定量費時耗工顆粒澱粉含量之定量選拔，應是一可行之方法。當然在品質性狀之決選進行中，農藝性狀之篩選是相伴而行。

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. 宋勳・1976・臺灣長籼稻品質之探討。臺灣農業 12（3）：98—105。
3. 宋勳・1979・稻米品質劃分之可行性。臺中區農業改良場研究彙報 新 2：26—31。
4. 林再發・林寶鑫・1974・本省籼稻品種改良之展望。臺灣農業 10(1)：83—97。
5. 胡承榮・楊嘉文・1978・長粒型籼稻品種容重量與碾糙率之調查報告。臺灣農業 14(2)：75—82。
6. 郭益全・謝順景・1983・稻米粒品質之改良，Ⅱ米粒膠體硬度及顆粒澱粉含量之遺傳。中華農業研究 32(1)：14—22。
7. 陳紹鉉・1979・水稻米粒澱粉醣含量及膠化溫度之遺傳研究。國立中興大學 糧食作物研究所碩士論文。
8. 黃眞生・1979・臺灣籼稻栽培面積之減少及其原因之探討。中華農學會報 新 105：52—61。
9. 黃眞生・1982・臺灣籼稻之展望。臺灣農業 18(4)：38—47。
10. 曾東海・鄧耀宗・1984・水稻粒型對稻米市場品質之影響。中華農業研究 33（2）：95—103。
11. 張恩雨・1963・菸草黃色種柏萊種及土耳其種品種間之完全組合互交。中華農學會報 新 44：18—27。
12. 堀末登・1983・稻米之米質改良、檢定、分級及運銷（下）。臺灣農業 19(2)：40—50。
13. Bollich, C. N. and B. D. Webb. 1973. Inheritance of amylose in two hybrid population of rice. Cereal Chem. 50(6)：631-636.
14. Cagampang, G. B., C. M. Perez and B. O, Juliano. 1973. A gel consistence test for eating quality of rice. J. Sci. Fd. Agric. 24：1589-1594.
15. Chang, T. T. 1979. Diallel analysis of protein content in rice. Rice Abstract 2(3)：38.
16. Chang, T. T. and C. C. Li. 1980. Genetic and breeding. *In* Rice：Production and utilization (B. S. Luh, ed.). AVI, Westport, Conn.
17. Chang, T. T. and B. Somrith, 1979. Genetic studies on grain quality of rice. *In* Proceedings of the workshop on chemical aspects of rice gra inquality. pp 49-58. IRRI. Los Banos, Philippines.
18. Chang, W. L. and W. Y. Li. 1981. Inheritance of amylose content and gel consistence in rice. Bot Bull. Academia Sinica 22：35-47.
19. Chauhan, J. S. 1982. Studies on correlation ant path analysis of some physical and chemical grain quality component on milling recovery and inheritance of amylose content in rice. Rice Abstract 5(7)：143.
20. Hayman, B. I. 1954a. The analysis of variance of diallel table. Biometric 10：235-244.
21. Heyman, B. I. 1954b. The theory and analysis of diallel crosses. Genetic 39：789-809.
22. International Rice Research Institue 1976. Annual report for 1975. pp83-90. Los Banos, Philippine.

23. Jennings, P. R., W. R. Coffman and H. E. Kauffman. 1979. Grain Quality. *In* Rice improvement, pp101-120. IRRI. Los Banos, Philippines.
24. Juliano, B. O. 1967. Physicochemical studies of rice starch and protein. Int. Ric Comm. Newslett. (Spec. issue) : 93-105.
25. Juliano, B. O. 1971. A simiplified assay for milled-rice amylose. Cereal Sci. Today 16 : 334-340.
26. Juliano, B. O. 1972. Physicochemical properties of starch and protein in relation to grain quelity and nutritional value of rice. *In* Rice breeding. pp. 389-405. IRRI. Los Banos, Philippines.
27. Juliano, B. O. 1973. Quality of milled rice. Il Riso 22 : 171-184.
28. Juliano. B. O. 1979. The chemical basis of rice grain quality. *In* Proceedings of the workshop on chemical aspects of rice grain quality. pp. 69-90. IRRI. Los Banos, Philippines.
29. Juliano, B. O., L. U. Onate and A. M. Del Mundo. 1965. Relation of starch composition, protein content and gelatinization temperature to cooking and eating qualities of milled rice. Food Technology 19 : 1006-1011.
30. Juliano, B. O., L. U. Onate and A. M. Del Mundo. 1972. Amylose and protein content of milled ric as eating quality factors. Philippines Agriculturist 56 : 44-47.
31. Little, R. R., G. B. Hilder and E. H. Dawson. 1958. Differential effect of dilute alkali on 25 varieties of milled rice. Cereal Chem. 35 : 111-126.
32. Mather, K. and J. L. Jinks. 1971. Diallels. *In* Biometrical genetics. pp. 249-284. Chapman and Hall, Lodon.
33. McKenzie, K. S. 1982. Genetic analysis of three quality characters of rice (*Oryza sativa* L.). Rice Abstract 5(3) : 52.
34. McKenzie, K. S. and J. N. Rutger. 1983. Genetic analysis of amylose content, alkali spreading score and grain dimensionsins rice. Crop Sic. 23 : 306-313.
35. Onate, L. U. and A. M. Del Mundo. 1963. Eating qality of seven varieties of lowlant rice. Philippines Agriculturist 47 : 208-216.
36. Onate, L. U., A. M. Del Mundo and B. O. Juliano. 1964. Relationship between protein content and eating quality of milled rice. Philippines Agriculturist 48 : 441-444.
37. Perez, C. M. and B. O. Juliano. 1977. Gel consistence as an indicator of eating quality of rice : A status report. IRRI. Saturday Seminar.
38. Perez, C. M. and B. O. Juliano. 1979. Indicator of eating quality for nonwaxy rice. Fd. Chem. 4 : 185-195.
39. Povilaitis, B. 1966. Diallel cross analysis of quantitative characters in tobacco. Can. J. Genet. Cytol. 8 : 336-346.
40. Rui, C. Q. and A. C. Zhao. 1984. Genetic analysis of F_1 grain weight and shape in a diallel cross of *indica* rice. Rice Abstract 7(5)39.
41. Singh, N. B. and H. G. Singh. 1982. Gene action for quality components in rice. Indian J. Agric. Sci. 52(8) : 485-488.
42. Somrith, B., T. T. Chang and B. R. Jackson. 1979. Genetic analysls of traits related to grain characteristics and quality in two crosses of rice. IRPS. No. 35. IRRI. Los Banos, Philippines.
43. Tomar, J. B. and J. S. Nanda. 1984. Genetics of gelatinization temperature and its association with protein content in rice. Z. Pflanzenzuchtg 92 : 84-87.

Inheritance of Quality and Grain Characteristics in *Indica* Rice[1]

Yih-Chuan Kuo, Ching Liu, Te-Mei Chang and Sung-Ching Hsieh[2]

Summary

The inheritance of 7 quality and grain characteristics related to cooking and eating qualities as well as grain dimensions in *indica* rice were studied by means of 5×5 diallel crosses including parents and reciprocal crosses.

The genetic variations of 7 quality characteristic evaluated were significant. Both additive and dominance effects were important for all-7 quality characteristics. Furthermore, additive effects were significantly larger than dominance effects for all quality characteristics evaluated except for gel consistence. Estimated heritabilities for all characteristics were very high, indicating that a major portion of phenotypic variability was controlled by additive effects. Maternal effects existed in alkali spreading score, amylose content, gel consistence, kernel width and kernel thickness.

Degrees of dominance for 7 quality characteristics estimated by graphic and variance analyses showed partial or incomplete dominance except that gel consistence was complete dominance. Directions of dominance, evaluated by regression plotting and the order of parental dominance, were toward low alkali spreading score, low proteint content, high amylose content, high gel consistence, long grain length, wide grain width and thick grain thickness.

The average frequency of positive and negetive alleles in parents were about equal for cooking and eating qualities, but not equal for grain dimensions. Number of dominant genes exceeded recessive genes for alkali spreading score, protein content and amylose content, however, recessive genes exceeded domianat genes for gel consistence and grain dimensions.

1. Contribution No. 1228 from Taiwan Agricultural Research Institute.

2. Assistant Agronomist, Senior Statistician, Assistant Agronomist and former Senior Agronomist, (now Director, Taichung District Agricultural Improvement Station, Tatsuen, Changhua Hsien, Taiwan 515, ROC) respectively, Department of Agronomy, TARI. Wufeng, Taichung Hsien, Taiwan 431, ROC.