粳稻「台農 71 號」高產潛能近同源系產量特性及生產力提升評估

何佳勳#、吳東鴻#、楊純明*、蕭巧玲、賴明信
行政院農業委員會農業試驗所作物組

摘要

本研究於 2013–2014 年在行政院農業委員會農業試驗所農場(臺中市霧峰區)進行二年期間一、二期稻作之粳稻高產潛能近同源系之生長與產量特性評估試驗，期以未來有助於提升粳稻生產力。田間試驗以導入多粒數(*Gn1*)、半矮性株高(*sd1*)或高光合作用(*qCAR4* and *qCAR11*)等具有可能高產潛能特性之「台農 71 號(TNG71)」近同源系為試材，以釐清其基因特性表現在生長及產量貢獻之權重，並以評估未來應用於粳稻生產力提升之可行性。調查性狀包括株高、生質量及產量性狀等，另亦探討不同氮素施用量對其等影響。試驗結果在株高表現部分，發現帶有半矮性基因之「台農 71 號 *sd1*」在一、二期作及不同氮素施用量上，其株高表現均顯著地低於輪迴親「台農 71 號」，顯示 *sd1* 半矮性基因特性確有反映於田間試驗結果。在生質量(即乾物質)結果上，顯示帶有高光合作用基因之「台農 71 號 *qCAR11*」除了 2013 年二期作之 132 kg N ha^{-1} 及 2014 年一期作之 180 kg N ha^{-1} 處理表現低於「台農 71 號」之外，其餘處理乾物質表現均高於「台農 71 號」。在產量性狀方面，帶有多粒數基因之「台農 71 號 *Gn1*」每穗穎花數均高於「台農 71 號」，即 *Gn1* 多粒數基因於田間有明顯反映其特性。在稔實率部分，以「台農 71 號 *qCAR11*」之表現最佳，其次分別為「台農 71 號」、「台農 71 號 *qCAR4*」及「台農 71 號 *sd1*」，而以「台農 71 號 *Gn1*」表現最差。在 2013–2014 年一期作之千粒重部分，以「台農 71 號 *qCAR11*」及「台農 71 號 *qCAR4*」表現均優於「台農 71 號」。2013–2014 年一期作之「台農 71 號」近同源系穀粒產量比較結果，以「台農 71 號 *qCAR11*」產量表現最佳，其次則是「台農 71 號」及「台農 71 號 *qCAR4*」，而「台農 71 號 *Gn1*」及「台農 71 號 *sd1*」產量表現普遍較低。增加氮肥施用量，雖可些微提高部分「台農 71 號」近同源系之穀粒產量，惟其表現均未達顯著性差異。「台農 71 號」近同源系於 2013–2014 年一期作抽穗前 7–10 日及抽穗時期之淨光合作用速率，以「台農 71 號 *qCAR11*」較高，符合其高穀粒產量結果。綜合本研究試驗，顯示「台農 71 號 *Gn1*」雖可增加每穗穎花數，然而其光合作用速率表現不佳，導致光合產物供應不足而無法提升穀粒產量，未來若可進一步聚合高光合作用效率基因座(*qCAR11* 及 *qCAR4*)之供源特性，或可期待選育出供源與積儲平衡之高產潛能新品系。

關鍵詞：粳稻、近同源系、高產潛能、光合作用、穀粒產量。

#作者對本研究具同等貢獻
*通信作者, cmyang@tari.gov.tw
投稿日期：2015 年 11 月 5 日
接受日期：2015 年 12 月 13 日
作物、環境與生物資訊 12:166-182 (2015)
Crop, Environment & Bioinformatics 12:166-182 (2015)
189 Chung-Cheng Rd., Wufeng District, Taichung City 41362, Taiwan ROC

Studies on Yield Components of Rice ('TNG71') High Yielding Potential Near-isogenic Lines and Improvement of Their Productivity

Chia-Hsun Ho#, Dong-Hong Wu#, Chwen-Ming Yang*, Chiao-Ling Hsiao, and Ming-Hsin Lai

Crops Science Division, Taiwan Agricultural Research Institute, Wufeng District, Taichung City 41362, Taiwan ROC

ABSTRACT

Field experiments were conducted at Taiwan Agricultural Research Institute Experimental Farm (Wufeng District, Taichung City) in 2013–2014, with two cropping seasons for each year. The objectives are to assess the varietal differences in yield components among rice high yielding potential near-isogenic lines in aid of productivity improvement in japonica rice in the future. The introgressions of four yield-related loci, including high grain number gene (*Gn1*), semi-dwarf gene (*sd1*) and high photosynthetic efficiency genes (*qCAR11* and *qCAR4*), from variety 'Habataki' were transferred to cultivar 'Tainung 71' by marker-assisted backcross selection respectively to study their contribution to growth and yield. The characteristics of plant height, biomass, yield and yield components were investigated for assessment. Effect of different nitrogen application rates on grain yield was also examined. Results showed that plant height of the line 'TNG71-*sd1*' was lower than the recurrent parent 'TNG71' under differential nitrogen rates in both cropping seasons, suggesting that *sd1* gene has been successfully introduced. Except treatments of 132 kg N ha^{-1} in the second crop of 2013 and 180 kg N ha^{-1} in the first crop of 2014, the line 'TNG71-*qCAR11*' had larger biomass (dry weight) than 'TNG71'. For yield components, the line 'TNG71-*Gn1*' had higher spikelets per panicle than its recurrent parent and the line 'TNG71-*qCAR11*' had the highest percent filled grains among others while the line 'TNG71-*Gn1*' had the least. The 1000-grain weight in the lines 'TNG71-*qCAR11*' and 'TNG71-*qCAR4*' were superior to 'TNG71' in the first cropping season of both years. For First Crop, yield of the line 'TNG71-*qCAR11*' was the highest and 'TNG71-*sd1*' and 'TNG71-*Gn1*' were the poorest. Increases in nitrogen fertilizer application rate had only slightly improved grain yield of these near-isogenic lines but it did not reach statistical significance. The better yield of the line 'TNG71-*qCAR11*' in First Crop may be attributed to a higher photosynthetic rates in seven to ten days prior to heading and in the early stage of grain-filling. As a result, with the increase of spikelets per panicle plus an introduction of high photosynthetic efficiency loci (*qCAR11* and *qCAR4*) in future, the 'TNG71-*Gn1*' would be the potential line for a possible increase in rice productivity.

Key words: Japonica rice, Near-isogenic line, High yielding potential, photosynthetic rate, Grain yield.

前言

水稻(*Oryza sativa* L.)為全球重要糧食作物之一，其可提供近30億人口每日約35–60%之卡路里消耗(Fageria *et al.* 2003, Fageria 2007)。近年來全球暖化情境下已造成氣候異常現象加劇，諸如地表平均氣溫上升、降雨型態紊亂失序及極端天氣事件發生頻率升高等徵狀(IPCC 2013)，對於世界各地區的農業生產帶來嚴重的威脅。此外，近半世紀以來全球人口快速成長且經濟蓬勃發展，大幅提高了對糧食生產需求的壓力。根據聯合國糧農組織資料推估，2050年全球人口將突破90億人口，然而於2025年卻必須再增加約60%之作物生產量，否則將面臨嚴重的糧食短缺問題(Fageria 2007, DESA 2014)。

利用分子輔助選種技術(marker-assisted selection; MAS)協助提升稻穀產能已有諸多成功範例，主要以導入主效抗病蟲害、延後抽穗期或耐淹水等逆境基因為研究範圍(Chen *et al.* 2004, He *et al.* 2004, Joseph *et al.* 2004, Neeraja *et al.* 2007, Chen *et al.* 2010, Lin *et al.* 2014, Kumar *et al.* 2014)。然對於稻穀產量之複雜數量性狀，可能受到不同品種的遺傳背景、各緯度栽培環境、產量構成要素與供源能力之補償效應等多重原因影響，導致產能無法如預期提升，使得直接改良產量構成要素之研究相對較受到限制(Ashikari *et al.* 2006, Ando *et al.* 2008, Wang *et al.* 2012, Zong *et al.* 2012)。過去在產量性狀研究上，係由據圖選殖(map-based

cloning)所挖掘相關調控基因著手，諸如 *Gn1a* 基因座控制每穗粒數(Ashikari *et al.* 2005)，陸續發掘出之 *DEP1* (Huang *et al.* 2009)、*WFP* (Miura *et al.* 2010)、*APO1* (Ikeda *et al.* 2007, Terao *et al.* 2010)與 *OsSPS1* (Hashida *et al.* 2013)等基因提升每穗枝梗數，或有關穀粒長度 *GS3*、寬度 *GW5*、*GW2* 及充實能力 *GIF1* 等相關基因(Song *et al.* 2007, Shomura *et al.* 2008, Wang *et al.* 2008)。上述基因屬於提升積儲器官的庫存能力，惟通常無法兼顧光合作用等供源能力，使得產能潛力可能無法完全而有效展現。

在大氣二氧化碳濃度下，水稻葉片之光合作用速率表現會受到葉片的葉綠素含量、氣孔導度、Rubisco 含量與活性及葉片老化等因素影響，而每片葉的葉綠體及 Rubisco 含量又與葉片的氮素含量有高度相關性，其中約有 75%氮素與葉綠體結合並應用於光合作用運轉以生產乾物質(Evans 1989)。提升植株的光合作用效率有助於累積碳水化合物的供源能力。但穀粒產量除了受到品種的農藝性狀與適應性影響之外，肥培、灌溉與病蟲草害等栽培管理措施亦會影響該品種的產量潛能表現。其中，氮肥管理又為影響產量表現之重要因子，包含氮肥的種類、施用的數量、時間點及方法等若能予妥善作業，將可改善水稻產量構成要素之穗數、千粒重及降低穀粒不稔率，進而提高穀粒產量(Fageria 2007, Fageria *et al.* 2011)。水稻於營養生長時期，氮素可以促進植株生長與分蘗，並提高有效穗數的生產潛能。至於幼穗分化初期，氮素可誘導穎花形成以減少其衰敗數量，而增加積儲的表現能力(Mae 1997)。文獻研究亦指出綠色革命(Green Revolution)之前，水稻每公頃施用 60 kg 的氮素可生產約 3 Mg (噸)穀粒產量，第一次綠色革命後穀粒產量可達 8 Mg 左右，而氮素施用量則需提高至 160 kg ha^{-1}。第二次綠色革命被預期若增加氮素施用量至 240 kg ha^{-1}，則可生產約 12 Mg 穀粒產量(Ladha and Reddy 2003, Samonte *et al.* 2006)。綜合這些文獻資料，可知適當增加氮肥施用量配合品種，將可顯著改善水稻的生產表現與穀粒產量。

「台農 71 號 (Tainung No. 71; TNG71)」又稱為益全香米，係由行政院農業委員會農業試驗所育成並完成命名，其主要品種特性為糙米與白米具有芋頭香氣，在米粒外觀上透明度佳且少白堊質粒，而米飯烹調後則富有黏彈性。惟此品種生育期較短，產量略低於豐產品種，且抽穗後期老化速度快、易倒伏(Lai *et al.* 2001)。'Habataki'乃具有超高產特性之秈稻品種，其稻穗屬於極穗重型，稈長約 78 cm 耐倒伏並具中等穗上發芽耐受性，且其生育後期老化慢、光合作用效率強(Kobayashi *et al.* 1990)。根據文獻資料，多粒數基因(*Gn1*)乃利用'Habataki'/'Koshihikari'中 96 個 BC_1F_6 後裔進行每穗粒數 QTL 定位分析，發現第 1 號染色體短臂上帶有 *Gn1* 基因座之 44%變異解釋量(Ashikari *et al.* 2005)。半矮性基因(*semidwarf 1*; *sd1*)為秈稻低腳烏尖'Dee-geo-woo-gen' (DGWG)帶有 GA20 oxidase-2 (*GA20ox-2*)吉貝素氧化酶內生性缺陷，其位於第 1 號染色體長臂上 150 cM 處，因內顯子(exon)累計存有 383 bp 的刪除變異進而降低株高(Asano *et al.* 2007)。目前已知 *sd1* 基因座在'Habataki'/'Koshihikari'回交族群中具有 30%株高的變異解釋量，'Habataki'帶有 *sd1*-DGWG 對偶基因而可降低'Koshihikari'株高達 24 cm (Ashikari *et al.* 2005)。基因座 *qCAR4* 屬於氣孔之高水導度 (hydraulic conductance)能力基因座，且在'Habataki'/'Koshihikari'組合下的 BC_5F_2 分離後裔中，顯示主要顯著基因座 *qCAR4* 對於光合作用效率的變異解釋量可達 9.1%，藉由各片段置換系與'Koshihikari'比較，也可見導入'Habataki'的 *qCAR4* 區域片段能提升 14–16%的光合作用效率(Adachi *et al.* 2011b)。Adachi *et al.* (2011a)在 2005–2006 年間評估 38 個'Habataki'與'Sasanishiki'衍生的染色體片段置換系族群

之光合作用效率，發現在第 4、5 與 11 號染色體上各可貢獻 15–30%，其中帶有最高光合作用速率之基因座 (*qCAR11*) 可能座落於 RM7283 至 RM1341 之間。

依前人研究已知半矮性株高能夠有效提升水稻品種之抗倒伏性，又由 Ashikari *et al.* (2005)研究結果可知，導入秈稻 *sd1* 半矮性基因除可有效降低水稻株高之外，亦可減少每株總粒數約 9%之產量損失，若聚合秈稻 *sd1* 與 *Gn1* 多粒數基因至粳稻'Koshihikari'中可有效提升產量潛能，使得每株總粒數提升 23.3%。因此，在考量積儲相關性狀時，可優先聚合選育 *sd1* 基因與 *Gn1* 多粒數基因。惟單方面增加粒數等產量構成要素後，也可能因光合作用產物供應不足造成產能無法穩定提升的瓶頸。繼由 Adachi *et al.* (2011a)研究發現秈稻'Habataki'與粳稻'Koshihikari'相比，在整個抽穗期間及相同氮肥施用量下會有較高的葉片含氮量，且在各不同葉片含氮量標準下亦顯示具有較高的氣孔導度 (stomatal conductance)。再藉由'Habataki'與'Koshihikari'兩者的染色體片段置換系族群，定位到 2 個分別有助於提高光合作用速率(photosynthetic rate)的基因座，分別位於第 4 條染色體長臂位於 RM17459 與 RM17552 之間 2.1Mb 處，以及第 8 條染色體短臂上位於 RM6999 與 RM22529 之間 1.2 Mb 處。其中，'Habataki'第 4 條染色體上的基因座 *qCAR4*，亦顯示根系表面積增加會連帶提高葉片含氮量及輸水效率(hydraulic conductance)，而第 8 條染色體上的位置則與根系水導度能力(hydraulic conductivity)提升促進地上部輸水效率具有關聯性。研究另發現秈稻'Habataki'對粳稻'Sasanishiki'的乾物重表現差異不大，其乃'Habataki'植株之氮素累積速度較快，因而使其葉片含氮量較高，進一步定位到第 11 號染色體上 *qCAR11* 基因座，係有助氮素累積而促進光合作用效率提升。因此，在供源端相關性狀上可優先評估第 4 與 11 號染色體上光合作用效率基因座，期以有助於未來選育平衡積儲與供源同步提升高產能品系。

本研究擬透過分子輔助育種技術導入秈稻品種'Habataki'之高產潛能染色體片段，以改善國內粳稻品種「台農 71 號」之光合作用效率或每穗粒數、株高等性狀，進而有機會提升其高產潛能表現，並確認已知基因在國內栽培品種與低緯度栽培環境下之表現。其次，亦期藉由該系列遺傳背景均一的近同源系，瞭解供源與積儲等目標性狀對穀粒產量之影響權重，以有助於日後堆疊各產能性狀之參考依據。再者，本研究亦調整氮肥施用量，以評估增施肥處理是否可以改變高產潛能相關基因表現，未來或有助於建立合適的栽培管理措施以發揮生產潛能。

材料與方法

選育歷程

本試驗以帶有高產潛能特性之近同源系為試材，係以輪迴親「台農 71 號」為父本，提供親'Habataki'為母本，分別導入多粒數 (*Gn1*)、半矮性株高 (*sd1*)、高光合作用 (*qCAR4*、*qCAR11*)等基因片段，於 2008 年第 2 期作建立雜交組合，連續經過 3 次回交後固定選育品系，產生 BC_1F_1、BC_2F_1、BC_3F_1 與 BC_3F_2 後裔。每一世代均在溫室中先經過各基因座連鎖標幟進行選拔挑選目標基因型，與 153 至 152 個不等全基因組標幟作為背景選拔。2011 年第一期作先選育出帶有多粒數基因之「台農 71 號」近同源系「台農 71 號 *Gn1*」，其背景回復率已達 98%，選育歷程如 Lai *et al.* (2015)所描述。另 3 個近同源系，則分別帶有半矮性及高光合作用等基因片段，在 2010–2011 年分別保留目標完整染色體推進世代，於 2011 年第一期作分別獲得第 1、4 與 11 號染色體的導入系分離族群(BC_3F_2 品系)，並收集 *sd1*、*qCAR4* 與 *qCAR11* 等區域仍為異質結合體基因型植株的自交種子，於 2012 年第一期作從中選育出「台農 71 號

sd1」、「台農 71 號 *qCAR4*」及「台農 71 號 *qCAR11*」等近同源系，其背景回復率均達 96–98% (Fig. 1)。

田間栽植期及栽培管理

本研究於座落臺中市霧峰區之行政院農業委員會農業試驗所農場進行田間試驗，試驗期間自 2013 年 1 月起至 2014 年 8 月止。各栽植期田間栽培採行一致性管理作業，將各稻種 3–4 葉齡秧苗以南北向多本植插秧於試驗田區，各稻種(系)每田區面積為 20 m^2，栽植 20 行、每行 20 株，行株距 0.28 m × 0.18 m，二重覆。在肥料施用採慣行栽培用量及增施肥兩種處理，慣行栽培於栽植期間施予四次化學肥料。基肥施用於插秧前 1–2 d，以臺肥 39 號複合肥料(粒劑，12% N，臺灣肥料股份有限公司，高雄市)施用 200 kg ha^{-1}；第二次肥料施用於插秧後 1–2 wk (即水稻成活期)，以臺肥硫銨(粒劑，21% N)施用 200 kg ha^{-1}；第三次肥料施用於插秧後 4–5 wk (近水稻孕穗期)，以臺肥硫銨用量 200 kg ha^{-1}；第四次為穗肥，施用於抽穗前 1–2 wk，以臺肥 39 號複合肥料(粒劑，12% N)用量 200 kg ha^{-1}，合計 132 kg ha^{-1} 的氮肥。增施肥處理在第一、二次與慣行處理施用相同肥料量；第三次肥料則改以硫銨施用 264 kg ha^{-1}，第四次穗肥改以 39 號複合肥料施用 380 kg ha^{-1}，並於抽穗期增施第五次粒肥，以硫銨施用 64 kg ha^{-1}，合計 180 kg ha^{-1} 的氮肥。

光合作用量測及性狀調查

「台農 71 號」近同源系分別於抽穗前 7–10 d、抽穗、抽穗後 21 d 或 28 d 等時期量測其等最上位完全展開葉片之淨二氧化碳固定速率(視為光合作用速率，或稱淨光合成速率)，以攜帶式光合作用測定系統(portable photosynthesis system; LI-6400, LI-COR Inc., Lincoln, Nebraska, USA)為之。每次量測 110 s，取第 40、50 及 60 s 測值之平均值，量測時間介於上午 10:00 至 12:00 之間，大氣二氧化碳濃度波動為 378.0 ± 11.3 μmol mol^{-1}。又於收穫時期刈取試區產量，每個近同源系皆刈取 2 小區，每小區 5 m^2 (約 100 株水稻植株)，分別稱取乾重(40℃烘乾 72–96 h，穀粒水分含量 12–13%)，取小區平均值後再計算試區均值。穀粒產量以 Mg ha^{-1} 表示之。另各刈取 8 株調查產量性狀，包括每穗穎花數(spikelets per panicle)、有效分蘗百分比(percent effective tillers; PET)、稔實率(percent filled grains; PFG) 及千粒重(1000-grain weight; 1000-GW)等:

PET = (穗數/分蘗數) × 100%，單位%。

PFG = [稔實粒數/(稔實粒數 + 未稔實粒數)] × 100%，單位%。

1000-GW 為 1,000 粒稔實穀粒重，單位 g。

試驗統計分析

試驗資料分析以 SAS-EG 統計軟體(version 7.1)進行變方分析(analysis of variance; ANOVA)檢定，並使用最小顯著性差異測驗(least significance difference; LSD)以判定處理間的差異是否達到顯著性。統計繪圖，則使用 SPSS 公司之 SigmaPlot 軟體(version 13.0)。

結果與討論

本試驗係以輪迴親「台農 71 號」為父本，提供親'Habataki'為母本，分別導入具有高產潛能特性之多粒數(*Gn1*)、半矮性株高(*sd1*)、高光合作用(*qCAR4*、*qCAR11*)等基因片段，以作為初步選育聚合積儲端與供源端相關性狀之產能試驗，其標的基因特性說明如 Table 1。如文獻資料，*Gn1* 及 *sd1* 基因片段位於第 1 條染色體，*qCAR4* 基因片段位於第 4 條染色體，而 *qCAR11* 基因片段則位於第 11 條染色體，本試驗針對標的基因分別設計相關基因座連鎖標幟，以確保標的基因均導入「台農 71 號」(Fig. 1 及 Fig. 2)。

為釐清帶有高產潛能特性之「台農 71 號」近同源系之基因特性表現在植株生長及產量

Table 1. The information about high-yield potential lines selected for this study.

Genotype	Characteristics of target locus	Reference
Tainung No. 71 (TNG71)	TNG71 used as recurrent parent.	Lai *et al.* 2001
TNG71-*Gn1*	*Gn1* locus located at short arm of chromosome 1 and provided 44% PVE for grain number in main panicle.	Ashikari *et al.* 2005
TNG71-*sd1*	*sd1* locus possessed 30% PVE of plant height and would be beneficial for lodging resistance at long arm of chromosome 1.	Ashikari *et al.* 2005
TNG71-*qCAR11*	The genetic region on chromosome 11 was estimated to increase the leaf photosynthetic rate by 15 to 30% and associated with higher activity of mesophyll photosynthesis due to higher leaf nitrogen content and greater stomatal conductance.	Adachi *et al.* 2011a
TNG71-*qCAR4*	The genomic regions responsible for the rate of photosynthesis within a 2.1 Mb region on the long arm of chromosome 4. The T4-8 region was responsible for both the increase in the nitrogen content of leaves and hydraulic conductance in the plant by increasing the root surface area.	Adachi *et al.* 2011b

PVE, phenotypic variation explained by each QTL

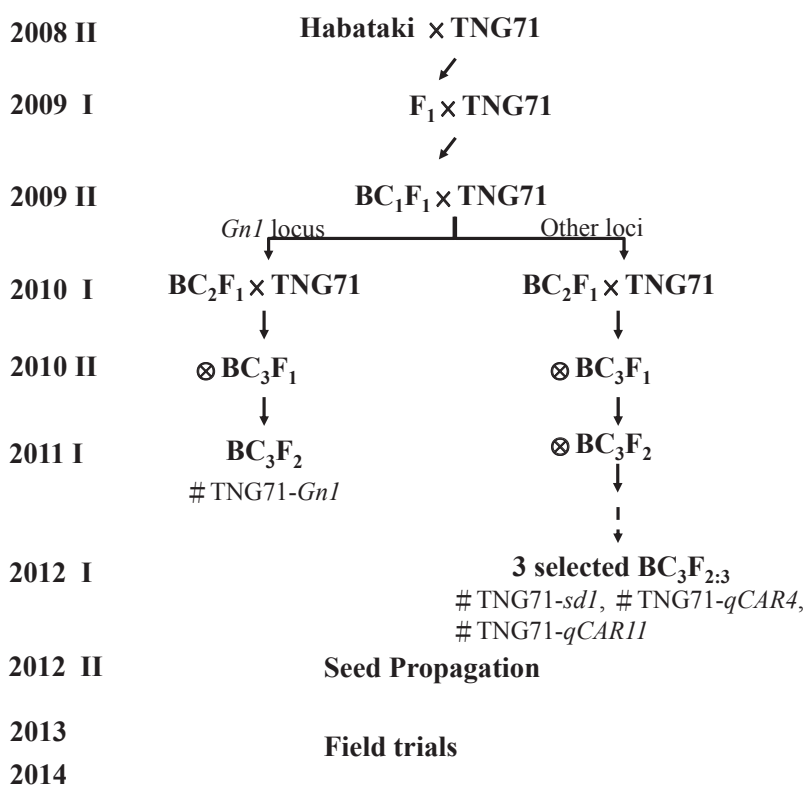


Fig. 1. The breeding scheme of introgression for four yield-related loci (*Gn1*, *sd1*, *qCAR11* and *qCAR4*) from 'Habataki' to 'Tainung 71' by marker-assisted backcross selection.

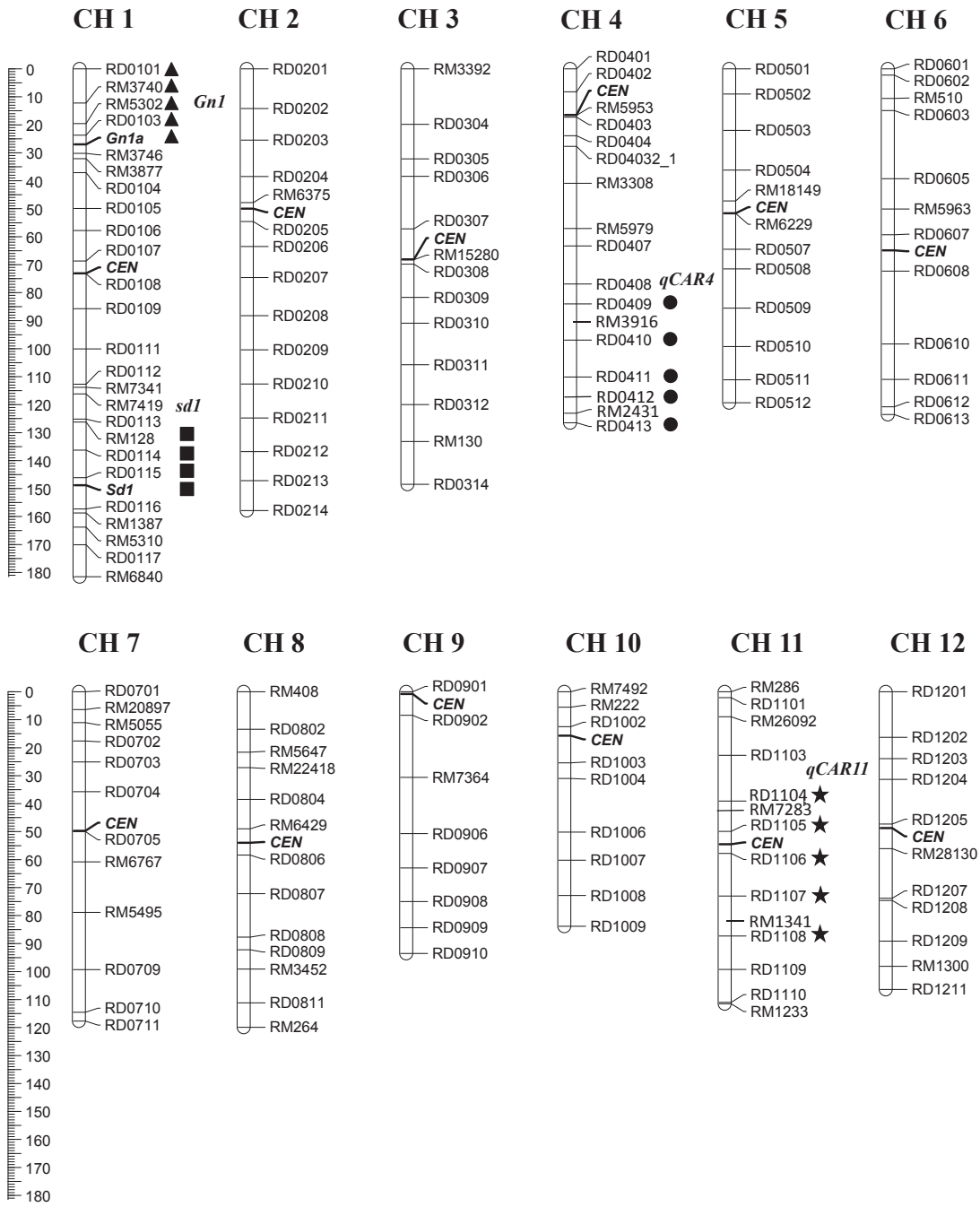


Fig. 2. Parental polymorphism survey identified 118 InDel and 39 SSR polymorphic markers between 'TNG71' and 'Habataki'. All markers were assigned to the linkage map of 'Nipponbare'/'Kasalath' based on the primer sequences of markers by blasting against PACs/BACs, which were integrated to the linkage map by IRGSP. The prefixes RD and RM indicated InDel and SSR markers, respectively. Different marker symbols indicated by triangles, squares, circles and stars were applied to *Gn1*, *sd1*, *qCAR11* and *qCAR4* of 'TNG71' near isogenic lines, respectively.

Table 2. Effects of different amounts of nitrogen fertilization on plant height and dry weight of 'TNG71' near isogenic lines ('TNG71', 'TNG71-*Gn1*', 'TNG71-*sd1*', 'TNG71-*qCAR11*' and 'TNG71-*qCAR4*') selected for this study, grown in the first crop and the second crop of 2013–2014.

	1st Crop						2nd Crop					
	2013			2014			2013			2014		
Genotype	132 kg	180 kg	$LSD_{0.05}$ [y]	132 kg	180 kg	$LSD_{0.05}$	132 kg	180 kg	$LSD_{0.05}$	132 kg	180 kg	$LSD_{0.05}$
Plant height (cm)												
TNG71	104.0±1.7aA	102.8±2.8bA	6.98	98.8±0.6aB	107.6±1.6aA	3.66	95.2±1.2aA	93.3±1.3aA	3.73	100.8±1.6aA	102.3±1.0aA	4.08
TNG71-*Gn1*	105.3±0.6aA	101.2±1.0bB	2.50	99.2±1.5aB	108.2±2.5aA	6.20	92.3±1.9abA	90.4±2.1abcA	6.10	97.7±1.9abcA	98.7±0.5bA	4.13
TNG71-*sd1*	92.0±0.8cA	90.8±1.0cA	2.67	90.1±1.3bB	94.4±1.5cA	3.88	87.3±2.7cA	85.9±1.9cA	6.99	94.0±1.4bcB	98.6±0.9bA	3.70
TNG71-*qCAR11*	100.1±0.6bA	101.9±1.2bA	2.78	97.5±0.9aA	100.5±2.4bA	5.49	91.5±0.8abA	91.3±0.9abA	2.57	98.7±1.7abA	103.1±1.4aA	4.66
TNG71-*qCAR4*	106.1±0.5aA	108.0±1.2aA	2.76	95.9±1.5aB	104.1±1.9abA	5.20	89.0±0.7bcA	88.5±1.6bcA	3.75	92.7±2.2cB	98.3±1.1bA	5.28
Mean	101.5±0.9	100.9±1.1		100.9±1.1	103.0±1.2		91.1±0.8	89.9±0.8		96.8±0.9	100.2±0.5	
$LSD_{0.05}$ [x]	2.77	4.48		3.35	5.77		4.70	4.59		5.12	2.93	
Dry weight (g)												
TNG71	61.4±2.6abA	60.8±3.5abA	9.44	62.3±3.1abB	88.4±2.2aA	8.05	47.7±2.2aA	44.9±3.1aA	8.13	52.7±1.8aB	63.9±1.5abA	5.02
TNG71-*Gn1*	57.0±2.1bcA	58.3±2.5bA	7.04	62.3±4.2abB	84.2±3.1abA	11.20	39.9±1.4bB	46.5±2.5aA	6.12	51.0±1.5abB	65.2±2.8abA	6.89
TNG71-*sd1*	52.9±2.8cA	53.0±2.7bA	8.31	62.9±1.5abB	72.6±3.4cA	7.86	37.7±1.8bA	43.5±2.2aA	6.14	50.4±2.9abB	66.2±1.8aA	7.26
TNG71-*qCAR11*	62.3±1.7abA	68.3±3.6aA	8.59	67.7±2.3aB	74.9±2.4bcA	7.12	40.0±1.1bB	49.6±2.4aA	5.73	53.4±2.9aB	70.3±3.7aA	10.16
TNG71-*qCAR4*	64.7±2.1aA	69.3±3.2aA	8.17	59.2±2.6bA	70.8±4.8cA	11.67	36.7±2.4bB	46.9±2.6aA	7.51	45.2±1.8bB	58.5±1.9bA	5.63
Mean	59.7±1.2	61.9±1.7		62.9±1.3	78.2±1.8		40.4±1.0	46.3±1.1		50.3±1.1	64.8±1.2	
$LSD_{0.05}$	6.62	9.00		8.24	9.46		5.30	7.38		6.48	7.16	

Values are expressed as mean ± standard error. (n = 8)

[x] At the same nitrogen fertilization levels, means with the same small letter, within a column, are not significantly different at 5% level by LSD test.

[y] At the same variety with different nitrogen fertilization levels, means with the same capital letter, are not significantly different at 5% level by LSD test.

Table 3A. Effects of different amounts of nitrogen fertilization on percent effective tillers (PET) and spikelets per panicle of 'TNG71' near isogenic lines ('TNG71', 'TNG71-*Gn1*', 'TNG71-*sd1*', 'TNG71-*qCAR11*' and 'TNG71-*qCAR4*') selected for this study, grown in the first and the second crops of 2013–2014.

	1st Crop						2nd Crop					
	2013			2014			2013			2014		
Genotype	132 kg	180 kg	$LSD_{0.05}$ [y]	132 kg	180 kg	$LSD_{0.05}$	132 kg	180 kg	$LSD_{0.05}$	132 kg	180 kg	$LSD_{0.05}$
PET (%)												
TNG71	90.4±2.1aA	83.3±4.2bA	9.96	93.2±2.5aA	96.2±1.8aA	6.55	88.8±3.4aA	84.3±4.9abA	12.88	88.8±4.5abA	100.2±3.8aA	12.62
TNG71-*Gn1*	81.2±3.3abA	91.0±4.3abA	11.57	89.7±2.8aA	96.6±3.1aA	9.04	82.8±2.1abA	85.1±2.0abA	6.12	93.5±4.0abA	88.9±3.4bA	11.22
TNG71-*sd1*	79.9±5.2cA	87.2±4.1abA	14.18	87.3±2.7aA	85.1±4.5bA	11.28	86.9±2.4abA	91.5±3.6aA	9.24	90.1±2.6abA	91.5±1.9abA	6.85
TNG71-*qCAR11*	86.0±2.7abB	96.7±0.9aA	6.15	88.4±2.1aA	90.6±2.3abA	6.58	79.1±3.7bcA	80.0±3.4bA	10.84	95.1±1.7aA	92.1±3.9abA	9.11
TNG71-*qCAR4*	86.9±2.0abA	89.2±3.2abA	8.15	91.2±3.2aA	89.9±2.4abA	8.55	77.1±1.9cA	79.9±4.4bA	10.29	85.3±3.3bA	83.8±4.8bA	12.56
Mean	84.9±1.5	89.5±1.7		89.9±1.2	91.7±1.4		82.9±1.4	84.2±1.8		90.6±1.5	91.3±1.8	
$LSD_{0.05}$ [x]	9.41	10.22		7.72	8.50		8.04	10.91		9.67	10.57	
Spikelets per panicle (no.)												
TNG71	78.1±2.7bcA	76.9±6.0bA	14.05	71.0±3.3bB	89.4±6.1bA	14.89	70.2±2.9abA	67.3±3.6aA	9.96	83.0±4.4aA	72.1±3.4cA	11.97
TNG71-*Gn1*	112.6±2.3aA	94.9±8.6aA	19.14	90.4±6.3aA	106.2±7.4aA	20.77	76.8±2.6aA	74.4±3.0aA	8.56	87.5±4.1aA	96.1±3.3aA	11.22
TNG71-*sd1*	82.5±2.2bA	65.3±2.9bcB	7.89	72.8±1.5bA	78.1±3.8bcA	8.85	64.7±3.1bcA	68.4±4.0aA	10.94	77.7±2.9aA	84.9±3.1bA	9.00
TNG71-*qCAR11*	74.5±2.6cA	64.6±3.3bcB	9.02	72.7±2.9bA	70.8±2.6cdA	8.46	61.1±3.1cA	65.6±3.2aA	9.58	78.1±3.2aA	80.8±3.9bcA	10.84
TNG71-*qCAR4*	63.5±2.6dA	55.5±2.7cB	7.94	55.3±4.3cA	63.7±2.9dA	11.02	50.0±2.0dA	48.5±1.5bA	5.38	53.3±2.1bA	60.0±3.3dA	8.38
Mean	82.3±2.8	71.4±3.1		72.4±2.5	81.6±3.2		64.5±1.9	64.8±1.9		75.9±2.4	78.8±2.4	
$LSD_{0.05}$	7.11	15.02		11.48	14.12		8.01	9.15		9.86	9.77	

Values are expressed as mean ± standard error. (n = 8)

[x] At the same nitrogen fertilization levels, means with the same small letter, within a column, are not significantly different at 5% level by LSD test.

[y] At the same variety with different nitrogen fertilization levels, means with the same capital letter, are not significantly different at 5% level by LSD test.

Table 3B. Effects of different amounts of nitrogen fertilization on percent filled grain (PFG) and 1000-grain weight of 'TNG71' near isogenic lines ('TNG71', 'TNG71-*Gn1*', 'TNG71-*sd1*', 'TNG71-*qCAR11*' and 'TNG71-*qCAR4*') selected for this study, grown in the first and the second crops of 2013–2014.

Genotype	1st Crop						2nd Crop					
	2013			2014			2013			2014		
	132 kg	180 kg	$LSD_{0.05}$ [y]	132 kg	180 kg	$LSD_{0.05}$	132 kg	180 kg	$LSD_{0.05}$	132 kg	180 kg	$LSD_{0.05}$
PFG (%)												
TNG71	75.7±2.5abA	70.8±3.2bA	8.82	86.7±0.9aA	85.5±1.7aA	4.10	84.0±2.4abA	86.3±1.8abA	6.31	88.8±0.9aA	86.4±1.4abA	3.58
TNG71-*Gn1*	67.5±3.1cA	70.4±1.7bA	7.51	78.7±2.1bA	76.5±2.5bA	6.92	81.6±1.3bA	84.8±1.4bA	4.19	82.1±1.9bA	82.9±1.9bA	5.71
TNG71-*sd1*	70.8±4.4bcA	56.7±3.8cB	12.44	76.5±2.3bA	79.6±1.8bA	6.13	84.9±2.9abA	87.3±2.0abA	7.66	85.6±1.3abA	84.2±1.1bA	3.56
TNG71-*qCAR11*	83.3±1.4aA	84.0±1.1aA	3.83	87.7±1.6aA	86.8±1.5aA	4.63	89.7±1.2aA	90.7±0.9aA	3.23	85.0±2.3abA	89.6±1.2aA	5.52
TNG71-*qCAR4*	79.7±1.5aA	82.3±2.4aA	6.04	85.5±1.2aA	82.3±2.5abA	5.87	85.1±1.5abA	86.1±2.2abA	5.73	86.3±2.0abA	85.5±1.7abA	5.68
Mean	75.4±1.5	72.9±1.9		83.0±1.0	82.2±1.1		85.0±0.9	87.0±0.8		85.6±0.8	85.7±0.7	
$LSD_{0.05}$ [x]	8.09	7.52		4.80	5.79		5.70	4.96		5.04	4.22	
1000-grain weight (g)												
TNG71	22.3±0.8bcA	22.6±0.9cA	2.52	24.6±0.2bcA	24.9±0.3bA	0.79	23.3±0.5bcA	25.0±0.9abA	2.19	24.3±0.2aA	25.1±0.3aA	0.78
TNG71-*Gn1*	21.1±0.3cB	23.1±0.1bcA	0.79	23.9±0.3cA	23.2±0.4cA	1.11	22.7±0.2cB	24.0±0.3bA	0.75	22.5±0.4bA	23.5±0.3aA	1.06
TNG71-*sd1*	23.2±0.7abA	23.7±0.7abA	2.03	26.0±0.3abA	26.2±0.5aA	1.32	24.7±0.3aB	25.9±0.2aA	0.87	24.4±0.5aA	25.5±0.3aA	1.26
TNG71-*qCAR11*	24.2±0.1aA	24.5±0.2abA	0.46	26.9±1.2aA	25.2±0.2abA	0.66	24.1±0.3abA	24.6±0.3abA	0.77	24.5±0.3aA	25.2±0.4aA	1.09
TNG71-*qCAR4*	24.5±0.2aA	25.2±0.4aA	0.92	25.3±0.4abA	25.7±0.4abA	1.13	23.9±0.3abA	24.7±0.2abA	0.85	24.3±0.2aB	25.1±0.3aA	0.75
Mean	23.0±0.3	23.8±0.3		25.3±0.3	25.0±0.2		23.7±0.2	24.8±0.2		24.0±0.2	24.9±0.2a	
$LSD_{0.05}$	1.43	1.52		1.71	1.12		0.99	1.31		1.01	0.89	

Values are expressed as mean ± standard error. (n = 8)

[x] At the same nitrogen fertilization levels, means with the same small letter, within a column, are not significantly different at 5% level by LSD test.

[y] At the same variety with different nitrogen fertilization levels, means with the same capital letter, are not significantly different at 5% level by LSD test.

貢獻之權重，乃整理 2013–2014 年試驗田間之株高、生質量及產量性狀等相關數據，亦探討不同氮素施用量對其影響。由於量測性狀於年度間具有顯著差異(data not shown)，續進行分年度試驗結果比較(Table 2、Table 3A 及 Table 3B)。依據 Table 2 資料，可見「台農 71 號 *sd1*」在一、二期作及不同氮素施用量上，其株高表現均顯著地低於輪迴親「台農 71 號」，下降幅度約 6–11%，顯示所導入之 *sd1* 半矮性基因特性均能穩定表現在株高結果上。結果亦顯示，提高光合作用增加的作用增加的碳水化合物累積反映於乾物質，可發現「台農 71 號」近同源系於 2013–2014 年一期作乾物質量均高於二期作，顯示一期稻作生育期及穀粒充實期間日照時數皆較長而可累積較多乾物質表現上。其中，高光合品系「台農 71 號 *qCAR11*」乾物質量在各期作與氮肥處理中穩定高於「台農 71 號」，除 2013 年二期作 132 kg ha^{-1} 及 2014 年一期作 180 kg ha^{-1} 的氮素處理之外，平均增加幅度達 7%。

由「台農 71 號」近同源系於 2013–2014 年第一、二期作及不同氮素施用量之產量性狀結果(Table 3A 及 Table 3B)，發現有效分蘖百分比(PET)於一期作以 2013 年 132 kg N ha^{-1} 及 2014 年 180 kg N ha^{-1} 之「台農 71 號 *sd1*」表現顯著低於「台農 71 號」，二期作則以「台農 71 號 *qCAR4*」達顯著性差異，當氮素施用量提高至 180 kg ha^{-1} 可促進 PET 表現。在每穗穎花數(spikelets per panicle)部分，前期試驗結果(Lai *et al.* 2015)顯示「台農 71 號 *Gn1*」品系可較輪迴親提高每穗粒數約 26%，本試驗則發現多粒數品系於一、二期稻作之平均產量僅達 4 Mg ha^{-1}，相較輪迴親「台農 71 號」(5 Mg ha^{-1})反而下降 20%，然其平均每穗粒數則仍增加 15–28%，即秈稻 *Gn1* 多粒數基因在每穗穎花數性狀表現可穩定反應於粳稻植株。至於「台農 71 號 *qCAR4*」與輪迴親相較之下則表現較差，減少約 26%。在稔實率(PFG)部分，以「台農 71 號 *qCAR11*」表現最佳，其相較於輪迴親可升高約 3–7%，其次分別為「台農 71 號」、「台農 71 號 *qCAR4*」及「台農 71 號 *sd1*」，以「台農 71 號 *Gn1*」表現最差。千粒重於一期作以「台農 71 號 *qCAR11*」(平均為 25.0 g)及「台農 71 號 *qCAR4*」(平均為 24.8 g)表現均優於輪迴親(約 24.0 g)，分別可提高約 4%與 3%，而「台農 71 號 *Gn1*」多粒數品系不論在 2013–2014 年一、二期作及不同施氮肥量表現上，其千粒重皆低於「台農 71 號」。由此可知，若僅單方面提升多粒數的積存能力且提高栽培投入，未必能貢獻至穀粒產量，故仍須藉由遺傳育種改良植株本身的供源轉換能力，才能有助於改進積存與供源之間的平衡關係。

在穀粒產量部分，各近同源系與其輪迴親於 2013–2014 年一、二期作及不同氮肥施用量之產量變化如 Table 4。在一期稻作方面，以「台農 71 號 *qCAR11*」產量最佳可達到 7 Mg ha^{-1}，相較於輪迴親(6 Mg ha^{-1})增加幅度達 17%，其次為「台農 71 號」及「台農 71 號 *qCAR4*」，而「台農 71 號 *Gn1*」及「台農 71 號 *sd1*」產量則普遍低於輪迴親。在二期稻作方面，「台農 71 號 *qCAR4*」產量平均值(3 Mg ha^{-1})顯著低於「台農 71 號」(4 Mg ha^{-1})，其減產幅度達 25%，其餘「台農 71 號」近同源系之穀粒產量則與輪迴親未達顯著差異。在不同氮肥施用量對產量影響之結果，若將氮肥施用量由 132 kg ha^{-1} 增加至 180 kg ha^{-1}，可些微提高部分「台農 71 號」近同源系之穀粒產量，惟皆未達顯著性差異。由此可知，若僅增加氮肥施用的栽培措施，對於提高產量的效果有限。

經由上述不同氮肥施用量對「台農 71 號」近同源系之產量性狀及產量的試驗結果，可見「台農 71 號」稻種穀粒產量與氮肥之間並非等比上升的曲線關係，驗證了「台農 71 號」在選育過程中並非以高產為其主要目標，而係以諸如糙米與白米具有芋頭香氣及高米質等為其品種特性(Lai *et al.* 2001)。由研究文獻

Table 4. Effects of different amounts of nitrogen fertilization on grain yield (Mg ha^{-1}) of 'TNG71' near isogenic lines ('TNG71', 'TNG71-*Gn1*', 'TNG71-*sd1*', 'TNG71-*qCAR11*' and 'TNG71-*qCAR4*') selected for this study, grown in the first and the second crops of 2013–2014.

	2013			2014		
Genotype	132 kg	180 kg	$LSD_{0.05}$[y]	132 kg	180 kg	$LSD_{0.05}$
1st Crop						
TNG71	6.79±0.03abA	7.27±0.48aA	2.07	4.59±0.08abA	5.05±0.82aA	3.55
TNG71-*Gn1*	3.26±0.30cA	3.36±0.34cA	1.95	4.35±0.54bA	5.53±0.14aA	2.32
TNG71-*sd1*	3.98±0.81cA	4.40±1.04bcA	5.69	4.29±0.38bA	4.05±0.44aA	2.51
TNG71-*qCAR11*	8.32±0.33aA	8.70±0.69aA	3.29	5.50±0.25aA	5.60±0.85aA	3.82
TNG71-*qCAR4*	6.53±0.38bA	6.34±0.70abA	3.42	4.05±0.02bB	5.66±0.25aA	1.07
Mean	5.78±0.64	6.01±0.68		4.58±0.20	5.18±0.28	
$LSD_{0.05}$[x]	1.63	2.52		1.13	2.11	
2nd Crop						
TNG71	4.02±0.45aA	3.96±0.26aA	2.25	4.28±0.37aA	5.36±0.44aA	2.50
TNG71-*Gn1*	3.42±0.12abA	3.83±0.08aA	0.62	4.34±0.25aA	5.03±0.05aA	1.09
TNG71-*sd1*	3.54±0.03abB	3.80±0.00aA	0.13	4.14±0.18aB	5.13±0.12aA	0.92
TNG71-*qCAR11*	3.84±0.13aA	3.62±0.28aA	1.32	3.67±0.40aA	5.19±0.16aA	1.87
TNG71-*qCAR4*	2.72±0.14bA	2.84±0.17bA	0.95	3.47±0.26aB	4.63±0.06aA	1.15
Mean	3.51±0.17	3.61±0.15		3.61±0.15	5.07±0.11	
$LSD_{0.05}$	0.83	0.69		1.11	0.80	

Values are expressed as mean ± standard error. (n = 8)

[x] At the same nitrogen fertilization levels, means with the same small letter, within a column, are not significantly different at 5% level by LSD test.

[y] At the same variety with different nitrogen fertilization levels, means with the same capital letter, are not significantly different at 5% level by LSD test.

資料顯示，氮肥管理乃影響水稻產量表現之重要栽培因子，但是氮肥種類、施用數量、時間點及方法等均會造成產量差異，進而影響產量潛能的發揮(Mae 1997, Fageria 2007, Fageria *et al.* 2011)。研究亦指出，雖然增加氮肥施用量可改善水稻的生產表現與穀粒產量，然此現象與水稻品種之間具有高度相關性，即氮肥對產量的促進會依照品種而異(Shukla *et al.* 2015)。此外，氮肥施用的時間點亦會影響氮素貢獻至穀粒產量之分配比例，營養生長時期的氮肥施用可增加有效分蘗百分比，生殖生長時期所施用的氮肥則可促進每穗穎花數及稔實率(Lampayan *et al.* 2010)。

進一步探討「台農 71 號」近同源系之產量性狀與穀粒產量之關聯性，可發現「台農 71 號 *Gn1*」雖有較高的每穗穎花數，然其稔實率及千粒重卻低於「台農 71 號」及其他近同源系，導致無法提升其產量潛能。因此，本研究乃於 2013–2014 年一、二期作與水稻產量相關的關鍵生育時期(如抽穗前 7–10 d、抽穗及抽穗後 21–28 d)，分別量測「台農 71 號」近同源系稻株最上位完全展開葉之光合作用速率，期以釐清光合產物對產量貢獻之權重與關聯性。由 Fig. 3 結果，一期稻作於抽穗前 7–10 天且氮肥施用量為 132 kg ha^{-1} 時，淨光合作用速率以「台農 71 號 *qCAR11*」及「台農 71 號」較高，當提高氮肥施用量至

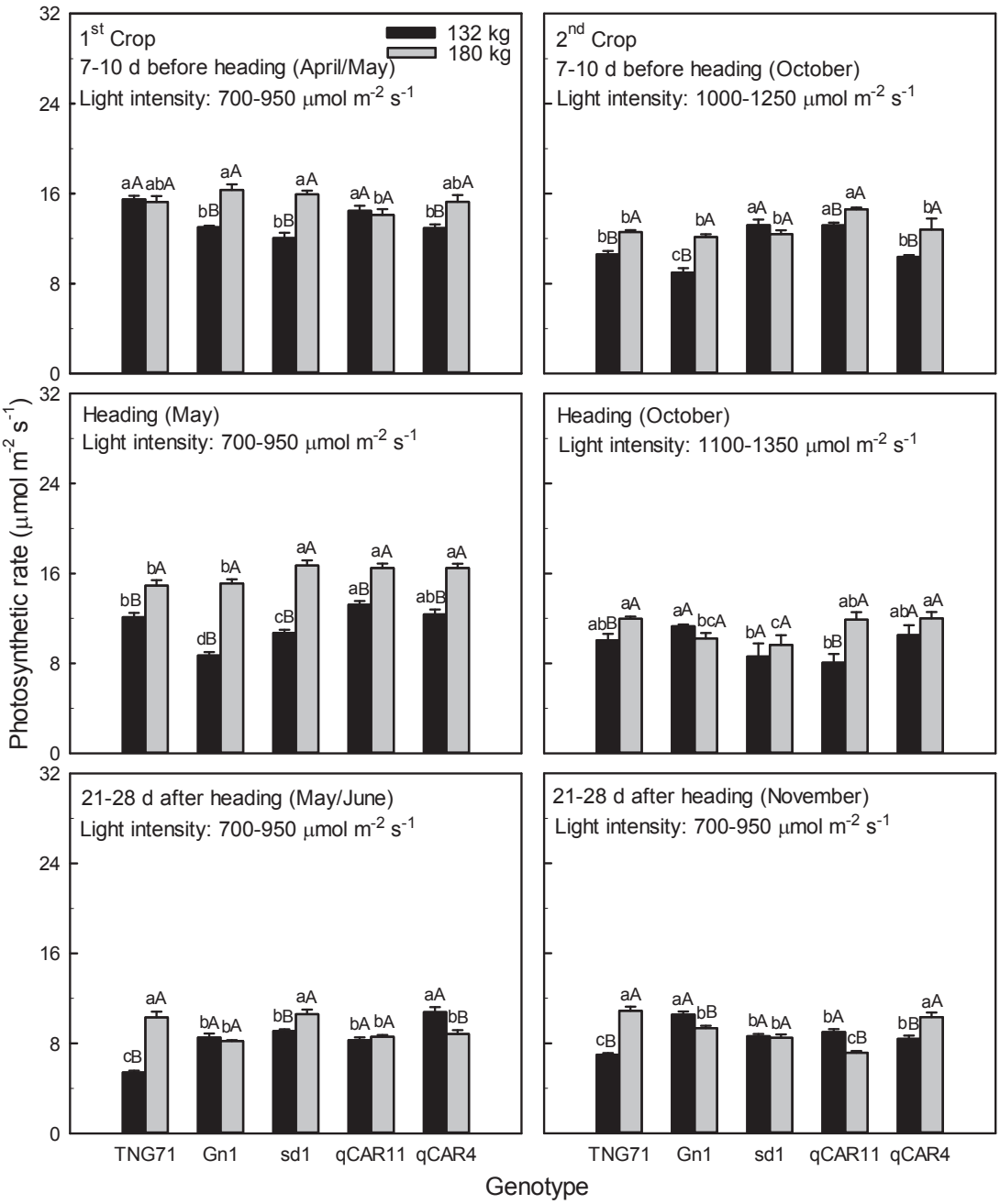


Fig. 3. Variations in photosynthetic rate of 'TNG71' near isogenic lines ('TNG71', 'TNG71-*Gn1*', 'TNG71-*sd1*', 'TNG71-*qCAR11*' and 'TNG71-*qCAR4*') in three periods, 7–10 days before heading, heading and 21–28 days after heading, grown in the first and the second crops of 2013–2014. Error bar is the standard error. (n = 8) At the same nitrogen fertilization levels, means with the same small letter, are not significantly different at 5% level by LSD test. At the same variety with different nitrogen fertilization levels, means with the same capital letter, are not significantly different at 5% level by LSD test.

180 kg ha^{-1}，則可顯著增加「台農 71 號 *Gn1*」、「台農 71 號 *sd1*」及「台農 71 號 *qCAR4*」之淨光合作用速率。當於抽穗且氮肥施用量為 132 kg ha^{-1} 時，「台農 71 號 *qCAR11*」顯著高於輪迴親「台農 71 號」約 9%，其光合速率達到 13.2 μmol m^{-2} s^{-1}，而「台農 71 號 *Gn1*」則最差。當氮肥施用量增加時，則可促進「台農 71 號」近同源系光合作用表現，其中又以「台農 71 號 *sd1*」、「台農 71 號 *qCAR11*」及「台農 71 號 *qCAR4*」較佳，分別達到 16.7、16.5 及 16.5 μmol m^{-2} s^{-1}，且較輪迴親高出約有較高的光合作用表現，較輪迴親高出 98%(達 10.8 μmol m^{-2} s^{-1})，另增施氮肥亦可促進「台農 71 號」及「台農 71 號 *sd1*」之淨光合作用速率。二期作時，「台農 71 號」近同源系於抽穗前 7–10 d 且 132 kg N ha^{-1} 施肥量下，淨光合作用速率以「台農 71 號 *sd1*」及「台農 71 號 *qCAR11*」優於「台農 71 號」，可增加光合作用速率達 25%，而提高氮肥施用量至 180 kg N ha^{-1}，除「台農 71 號 *sd1*」未達顯著差異之外，其餘均可顯著增加光合作用速率。當於抽穗及抽穗後 21–28 d 及 132 kg N ha^{-1} 時，淨光合作用速率以「台農 71 號 *Gn1*」較佳。若增加氮肥施用量於抽穗時期，可促進「台農 71 號」及「台農 71 號 *qCAR11*」表現，而於抽穗後 21–28 d，則可提高「台農 71 號」及「台農 71 號 *qCAR4*」之淨光合作用速率。

另由文獻資料，可知稻株淨光合作用速率與葉片氮素含量具有高度相關性，乃因葉片中氮素會大量分配至 Rubisco 酵素，而 Rubisco 係葉綠體重要酵素負責一連串光合作用反應之固碳作用，因此 Rubisco 及葉片氮素含量均會影響光合作用表現高低 (Makino *et al.* 1985, Makino *et al.* 1987, Evans 1989)。本研究於「台農 71 號」近同源系之淨光合作用速率結果(Fig. 3)，可發現在抽穗前 7–10 d 及抽穗時期若提高氮肥施用量，將普遍可促進水稻葉片之光合作用，可能係增施氮肥提高葉片葉綠素含量所致，相對於抽穗後 21–28 d 則因葉片老化等原因導致光合作用速率相較降低。

一般而言，植物生質量(biomass)大約有 90%源自光合作用產物，包括來自營養生長時期暫存在莖桿與葉鞘的碳水化合物及葉片行光合作用所產生，尤其以劍葉可提供 50%以上之光合產物至水稻穀粒中貯存(Cock and Yoshida 1972, Gladum and Karpov 1993)。劍葉為孕穗時期始出現的葉片，因此抽穗前 7–10 d 及抽穗時期為影響光合產物供應至穀粒產量之關鍵生育時期。本研究試驗亦發現，2013–2014 年一期作之「台農 71 號」近同源系於抽穗前 7–10 d 及抽穗時期之淨光合作用速率，以「台農 71 號 *qCAR11*」最佳，此結果與產量性狀之稔實率及千粒重表現相符合，也反應於穀粒產量結果。由此可知，抽穗期間光合作用表現乃為影響產量之關鍵時期，若能提高此時期之光合作用速率將可能提高穀粒產量。雖然在日本府中市栽培試驗田中評估 'Koshihikari' 近同源系 'Koshihikari-*qCAR4*' 與 'Koshihikari-*qCAR11*' 的光合作用效率時，顯示分別較 'Koshihikari' 增進 23%及 9%，且以 *qCAR4* 基因座優於 *qCAR11* 基因座(Adachi *et al.* 2014)。惟此結果與本研究恰巧相反，可能為日本地區與臺灣之栽培模式與氣象環境迥異，造成高光合作用基因座(*qCAR11* 及 *qCAR4*)的表現呈現地域上的差別效應。

綜合上述試驗結果，顯示「台農 71 號 *Gn1*」雖可增加每穗穎花數，然而其光合作用速率卻表現不佳，使得光合作用產物供應不足，進而降低稔實率及千粒重表現，另原本「台農 71 號」穗稻熱病抗性不足，可能在每穗粒數大幅增加下反而加劇產量損耗。未來可利用分子輔助育種方式，分別將帶有高光合作用效率基因座(*qCAR4* 及 *qCAR11*)之供源特性，結合多粒數基因(*Gn1*)之積儲特性，或許能有助於選育供源與積儲平衡之高產潛能且亦能維持稻米品質特性之水稻新品系，提高粳稻生產力。

引用文獻

Adachi S, N Nito, M Kondo, T Yamamoto, Y Arai-Sanoh, T Ando, T Ookawa, M Yano, T Hirasawa (2011a) Identification of chromosomal regions controlling the leaf photosynthetic rate in rice by using a progeny from japonica and high-yielding indica varieties. **Plant Prod. Sci.** 14:118–127.

Adachi S, Y Tsuru, N Nito, K Murata, T Yamamoto, T Ebitani, T Ookawa, T Hirasawa (2011b) Identification and characterization of genomic regions on chromosomes 4 and 8 that control the rate of photosynthesis in rice leaves. **J. Exp. Bot.** 62:1927–1938.

Adachi S, LZ Baptista, T Sueyoshi, K Murata, T Yamamoto, T Ebitani, T Ookawa, T Hirasawa. (2014) Introgression of two chromosome regions for leaf photosynthesis from an indica rice into the genetic background of a japonica rice. **J. Exp. Bot.** 65:2049–2056.

Ando T, T Yamamoto, T Shimizu, X Ma, A Shomura, Y Takeuchi, S Lin, M Yano (2008) Genetic dissection and pyramiding of quantitative traits for panicle architecture by using chromosomal segment substitution lines in rice. **Theor. Appl. Genet.** 116:881–890.

Asano K, T Takashi, K Miura, Q Qian, H Kitano, M Matsuoka, M Ashikari (2007) Genetic and Molecular Analysis of Utility of sd1 Alleles in Rice Breeding. **Breed. Sci.** 57:53–58.

Ashikari M, H Sakakibara, S Lin, T Yamamoto, T Takashi, A Nishimura, ER Angeles, Q Qian, H Kitano, M Matsuoka (2005) Cytokinin oxidase regulates rice grain production. **Science** 309:741–745.

Ashikari, M, M Matsuoka (2006) Identification, isolation and pyramiding of quantitative trait loci for rice breeding. **Trends Plant Sci.** 11:344–350.

Chen XW, SG Li, YQ Ma, HY Li, KD Zhou, LH Zhu (2004) Marker-assisted selection and pyramiding for three blast resistance genes, *Pi-d(t)1*, *Pi-b*, *Pi-ta2*, in rice. **Chinese J. Biotechnol.** 20:708–714.

Chen CS, RK Chen, HH Chin, YR Lin (2010) Introgression of three heading date genes, *hd1*, *Hd6*, and *ehd1*, to *Oryza sativa* L. japonica cv. Koshihikari by marker-assisted selection. (in Chinese with English abstract) **Crop Environ. Bioinform.** 7:1–20.

Cock JH, S Yoshida (1972) Accumulation of ^{14}C-labelled carbohydrate before flowering and its subsequent redistribution and respiration in the rice plant. **Proc. Crop Sci. Soc. Jpn.** 41:226–264.

DESA (2014) The world population situation in 2014: A concise report. *In*: Department of Economic and Social Affairs Population Division. United Nations, New York. 30pp.

Evans JR (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C_3 plants. **Oecologia** 79:9–19.

Fageria NK, NA Slaton, VC Baligar (2003) Nutrient management for improving lowland rice productivity and sustainability. **Adv. Agron.** 80:63–152.

Fageria NK (2007) Yield physiology of rice. **J. Plant Nutr.** 30:843–879.

Fageria NK, A Moreira, AM Coelho (2011) Yield and yield components of upland rice as influenced by nitrogen sources. **J. Plant Nutr.** 34:361–370.

Gladun IV, EA Karpov (1993) Distribution of assimilates from the flag leaf of rice during the reproductive period of development. **Russ. J. Plant Physiol.** 40:215–219.

Hashida Y, N Aoki, H Kawanishi, M Okamura, T Ebitani, T Hirose, T Yamagishi, R Ohsugi (2013) A near isogenic line of rice carrying chromosome segments containing *OsSPS1* of Kasalath in the genetic background of Koshihikari produces an increased spikelet number per panicle. **Field Crop Res.** 149:56–62.

He GM, CQ Sun, YC Fu, Q Fu, KJ Zhao, CL Wang, Q Zhang, ZZ Ling, XK Wang (2004) Pyramiding of senescence- inhibition *IPT* gene and *Xa23* for resistance to bacterial blight in rice (*Oryza sativa* L.). **Acta Genet. Sin.** 31:836–841.

Huang X, Q Qian, Z Liu, H Sun, S He, D Luo, G Xia, C Chu, J Li, X Fu (2009) Natural variation at the *DEP1* locus enhances grain yield in rice. **Nat. Genet.** 41:494–497.

Ikeda K, M Ito, N Nagasawa, J Kyozuka, Y Nagato (2007) Rice *ABERRANT PANICLE*

ORGANIZATION 1, encoding an F-box protein, regulates meristem fate. **Plant J.** 51:1030–1040.

IPCC (2013) Summary for policymakers and technical summary. p.3–73. *in*: Working Group I Contribution to the IPCC Fifth Assessment Report, Climate Change 2013: the Physical Science Basis. (Joussaume, S., J. Penner, and F. Tangang, eds.) Cambridge University Press. Cambridge. 2216 pp.

Joseph M, S Gopalakrishnan, RK Sharma, VP Singh, AK Singh, NK Singh, T Mohapatra (2004) Combining bacterial blight resistance and basmati quality characteristics by phenotypic and molecular marker-assisted selection in rice. **Mol. Breed.** 13:377–387.

Kobayashi A, Y Koga, H Uchiyamada, H Horiuchi, K Miura, K Okuno, Y Fujita, Y Uehara, S Ishizaka, M Nakagahra, T Yamada (1990) Breeding a new rice variety "Habataki". **Bull. Hokuriku Natl. Agric. Exp. Stn.** 32:65–84.

Kumar A, S Dixit, T Ram, RB Yadaw, KK Mishra, NP Mandal (2014) Breeding high-yielding drought-tolerant rice: genetic variations and conventional and molecular approaches. **J. Exp. Bot.** 65:6265–6278.

Ladha JK, RP Reddy (2003) Nitrogen fixation in rice systems: State of knowledge and future prospects. **Plant Soil** 252:151–167.

Lai MH, CP Li, CS Tseng, HJ Huang, CG Chern, YC Kuo (2001) Development of aromatic rice variety Tainung 71 (Yihchuan aromatic rice). (in Chinese with English abstract) **J. Agric. Res. China** 50(2):1–11.

Lai MH, CP Li, WS Jwo, HM Yen, KK Hwu, DH Wu (2015) Study on development of japonica breeding lines introgressed high grain number gene through marker-assisted backcross approach. (in Chinese with English abstract) **J. Taiwan Agric. Res.** (Accepted)

Lampayan RM, BAM Bouman, JLD Dios, AJ Espirity, JB Soriano, AT Lactaoen, JE Faronilo, KM Thant (2010) Yield of aerobic rice in rainfed lowlands of the Phillippines as affected by nitrogen management and row spacing. **Field Crops Res**. 116:165–174.

Lin KH, CW Kuo, YC Hsu, YR Lin, YP Wu (2014) Increasing drought tolerance of rice cultivar 'TK9' using marker-assisted selection. (in Chinese with English abstract) **Crop Environ. Bioinform.** 11:177–194.

Mae T (1997) Physiological nitrogen efficiency in rice: Nitrogen utilization, photosynthesis, and yield potential. **Plant Soil** 196:201–210.

Makino A, T Mae, K Ohira (1985) Photosynthesis and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in rice leaves from emergence through senescence. Quantative analysis by carboxylation/oxygenation and regeneration of ribulose-1,5-bisphosphate. **Planta** 166:414–420.

Makino A, T Mae, K Ohira (1987) Variation in the contents and kinetic properties of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase among rice species. **Plant Cell Physiol.** 28:799–804.

Miura K, M Ikeda, A Matsubara, X Song, M Ito, K Asano, M Matsuoka, H Kitano, M Ashikari (2010) *OsSPL14* promotes panicle branching and higher grain productivity in rice. **Nat. Genet.** 42:545–549.

Neeraja CN, R Maghirang-Rodriguez, A Pamplona, S Heuer, BC Collard, EM Septiningsih, GVergara, D Sanchez, K Xu, AM Ismail, DJ Mackill (2007) A marker assisted backcross approach for developing submergence tolerant rice cultivars. **Theor. Appl. Genet.** 115:767–776.

Samonte SOPB, LT Wilson, JC Medley, SRM Pinson, AM McClung, JS Lales (2006) Nitrogen utilization efficiency: Relationships with grain yield, grain protein, and yield-related traits in rice. **Agron. J.** 98:168–176.

Shomura A, T Izawa, K Ebana, T Ebitani, H Kanegae, S Konishi, M Yano (2008) Deletion in a gene associated with grain size increased yields during rice domestication. **Nat. Genet.** 40:1023–1028.

Shukla VK, RK Tiwari, DK Malviya, SK Singh, US Ram (2015) Performance of rice varieties in relation to nitrogen levels under irrigated condition. **Afr. J. Agric. Res.** 10:1517–1520.

Song X, W Huang, M Shi, M Zhu, H Lin (2007) A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase. **Nat. Genet.** 39:623–630.

Terao T, K Nagata, K Morino, T Hirose (2010) A gene controlling the number of primary rachis

branches also controls the vascular bundle formation and hence is responsible to increase the harvest index and grain yield in rice. **Theor. Appl. Genet.** 120:875–893.

Wang E, J Wang, X Zhu, W Hao, L Wang, Q Li, L Zhang, W He, B Lu, H Lin, H Ma, G Zhang, Z He (2008) Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication. **Nat. Genet.** 40:1370–1374.

Wang P, Y Xing, Z Li, S Yu (2012) Improving rice yield and quality by QTL pyramiding. **Mol. Breed.** 29:903–913.

Zong G, A Wang, L Wang, G Liang, M Gu, T Sang, B Han (2012) A pyramid breeding of eight grain-yield related quantitative trait loci based on marker-assistant and phenotype selection in rice (*Oryza sativa* L.). **J. Genet. Genomics.** 39:335–50.

－編輯：楊純明