米飯物理特性之遺傳[1]

郭益全　劉　清[2]

摘要：以包括親本與正反交組合之6×6全互交 F_1 材料探討米飯物理特性之遺傳。數據經以Griffing及Jinks-Hayman等兩套不同方法分析，結果發現，硬度、凝危性、脆性、咀嚼性及黏著性等5種米飯物理特性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。除凝集性爲顯性效應大於累加性應外；餘4性狀皆呈累加性效應大於顯性效應。5個米飯物理特性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效應。5個米飯物理特性均存在有細胞質效應。除凝集性外，餘4個米飯物理特性之狹義遺傳率均很高。經由迴歸與變方分析估得5個米飯物理性之顯性程度爲硬度、脆性、咀嚼性及黏著性呈部份或不完全顯性；凝集性則呈超顯性。正負等位基因頻度在親本間之分布除黏著性者爲相等外；餘4性狀皆不等。硬度、脆性及黏著性等3性狀之顯性基因數少於隱性基因數；咀嚼性則顯性基因數多於隱性基因數；而凝集性則顯隱基因數約相等。經藉迴歸圖析及親本顯性次序判定，硬度、凝集性及脆性等3性狀之顯性方向爲雙方向；而咀嚼性與黏著性則呈單方向。

往昔，國內各場所新育成有希望水稻材料之品質檢定，係由臺中區農業改良場米質研究室統籌辦理。其檢定項目係綜合美國農部及國際稻米研究所之方法，一般分成碾米品質（milling quality）、米粒外貌（grain appearance）及烹調與食用品質（cooking and eating quality）等三部份。其關係食用品質之檢定，以往均以生米粒之直鏈澱粉含量（amylose content）及膠體硬度（gel consistency）爲判定之依據，此判定依據就秈稻言尚稱適用[13,14,19]。但就粳稻言則不適用[22]。故目前均輔以食味官能品嚐。而食味之官能品嚐雖較恰當，但所受供試品種數、基準品種及食味審查團組成員額與代表性等之頗多限制[5]，人爲主觀因素常左右正確之官能評價結果。

其實，米飯食用品質之決定，歸納而言可分成三方面：一爲米飯之外觀是否亮麗耀眼引人注目（即光澤）；二爲米飯之香味是否令人聞之涎垂，食指欲動（即香味）；三爲吾人咀嚼器官對米飯行咀嚼作用之感受是否適口（即所稱黏彈性或所謂Q）。據日人平野氏[4]之綜論，學者們對光澤、香味及黏彈性之與米飯食味關係之研究雖多且明確。唯至目前止，吾人對米飯之香味及光澤尚未能予以客觀數值化[4]，故此兩性狀可應用於育種選拔之客觀評估方法尚待開發。而黏彈性（或稱Q），其實爲米飯物理特性之概括，其客觀之評估一般可用米構造測定儀（Texturometer或Rheometer）測定之。此類儀器係模擬人類口腔運動方式而設計發展成之機器，可直接測定米飯之硬度（hardness）、附著性（adhesion）、凝集性（cohesiveness）、彈力性（elasticity）、脆性（brittleness）、咀嚼性（chewiness）及黏性（gumminess）等物理特性，是一種可將米飯物理特性客觀數值化之儀器，日本方面已有數篇報告描述其結果[5,6,7,18,21]。

米飯之食用品質雖受環境强烈之影響，但實爲品種特性之一，可藉育種手段來改良[5]。研究

1.臺灣省農業試驗所　研究報告第　1319　號。

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

[6,18] 顯示：日人所謂之良質米與非良質米間前述諸種米飯物理特性間有相當之變異存在。因之米飯物理特性遺傳行爲之探討，對本省良質米之選育自有必要性，故進行本項研究。

材料與方法

越光、豐錦、臺農67號、臺中65號、Pegonil及 Nakkhaongo 等 6 個水稻品種被選爲全互交親本。其包括正反交之30個 F_1 組合及 6 個親本於1984年 1 期作被培植於本所萬豐試驗農場。田區設計採逢機完全區集（RCBD），2 重覆。每小區插植 5 行，每行 12 株，行株距 25×25cm。肥料用量 N-P_2O_5-K_2O 依次爲 80—40—50kg/ha。成熟適期收穫時，每小區均去邊行及頭尾株，僅收穫中間 30株。日光曝曬至稻穀含水量爲14%。稻穀樣品以日本Satake脫殼機碾成糙米，再以美國 Seedburo McGill No. 2 Miller 碾白機，碾白30秒，磨光30秒。各該樣品以經去碎米（broken rice）後之完整米粒（head rice or perfect rice）備用。

米飯之製備仿 Okabe[18] 之方法進行。20g 之各該樣品之完整白米盛於150ml 之燒杯（Pyrex, No. 1000）中，加二次蒸餾水 25ml，後以鋁箔紙封口並浸泡 10 分鐘。後以移去內鍋之大同電鍋（TAC-6H）烹煮之，每次可同時煮 6 個樣品，外鍋加水 42ml。電鍋自動開關跳開後，燜飯15分鐘後起鍋。去鋁箔紙，覆白紗布，室溫熱平衡（thermal equilibration）1 個小時，挑取燒杯中間部份，米飯粒子完整，粒形一致之飯粒，以 Okabe 之單粒法（One-kernel technique）測試，每次測試進行 3 個循環（cycle），每個米飯樣品（每燒杯）測五個飯粒，每小區重覆煮兩次米飯，所得數據之均值爲該小區之米飯物理特性值，即每一米飯樣品之物理特性值爲各樣品米飯十個飯粒測定值之平均。6 個全互交親本1984年 1 期作各該米飯物理特性如表 1。

米飯物理性測試儀器是日本不動工業株式會社之Rheometer（NRM-2020J-CW），測試條件爲：偵測之範圍（sensory range）0—5000g，測試速度 30cm/m, 粘彈測試棒直徑 10.0mm。測試方式以上下（Up & Down）連續運動方式進行。

Table 1. The physical properties of cooked milled-rice of six varieties

Varieties	Hardness (g)	Cohcsiveness	Brittleness (g)	Chewiness (g)	Gumminess (g)
Koshihikari	380.0	1.5588	365.5	1,108.45	596.5
Toyonishiki	468.0	1.5167	448.0	1,217.70	698.8
Tainung No. 67	439.7	1.6743	423.0	1,358.20	736.4
Taichung No. 65	575.5	1.6616	542.5	1,776.35	970.2
Pegonil	795.6	1.5255	780.0	2,231.35	1,202.4
Nakkhaongo	741.3	1.5563	725.5	2,156.45	1,158.5

全互交各遺傳介值之分析與估算係按 Hayman[9,10] 及Jinks[11] 之理論進行；親本之顯性次序及方向則依 Johnson and Aksel[12] 之方法檢討；一般及特殊組合力之估算則按 Griffing[8] 氏之 Method I 進行；廣義及狹義遺傳率之估算則據 Mather and Jinks[16] 之公式計算。

結 果

供試水稻材料 5 個米飯物理特性之數據，經分別以 Griffing氏[8] 及 Jinks-Hayman[9,10,11] 氏兩種全互交表變方分析法進行分析，結果對照並列成表 2。由表 2 知，Griffing 氏與 Jinks-Hayman 氏之分析結果相當一致。5 個米飯物理特性之一般組合力（GCA）及特殊組合力（SCA）之均方

(Griffing氏) 與對應之 a 變因及 b 變因之均方 (Jinks-Hayman 氏) 皆極顯著，除凝集性

Table 2. Griffing's and Hayman's analyese of variance for the physical properties of cooked milled-rice in 6×6 diallel cross

Traits	Griffing			Hayman		
	Source	df	Mean square	Source	df	Mean square
Hardness	Block	1	—	Block	1	—
	Genotype	35	—	Genotype	35	—
	GCA	5	99744.064**	a	5	199488.128**
	SCA	15	775.797**	b	15	1551.595**
				b_1	1	76.360ns
				b_2	5	1299.225**
				b_3	9	1855.715**
	Reciprocal	15	1376.292**	c	5	4330.365**
				d	10	1965.693**
	Error	35	—	Error	35	—
Cohesivesess	Block	1	—	Block	1	—
	Genotype	35	—	Genotype	35	—
	GCA	5	0.009**	a	5	0.018**
	SCA	15	0.006**	b	15	0.012**
				b_1	1	0.000ns
				b_2	5	0.005*
				b_3	9	0.017**
	Reciprocal	15	0.005**	c	5	0.010**
				d	10	0.009**
	Error	35	—	Error	35	—
Brittleness	Block	1	—	Block	1	—
	Genotype	35	—	Genotype	35	—
	GCA	5	100327.681**	a	5	200655.361**
	SCA	15	865.467**	q	15	1730.934**
				b_1	1	362.003ns
				b_2	5	1731.672**
				b_3	9	1882.628**
	Reciprocal	15	1468.467**	c	5	4889.833**
				d	10	1960.483**
	Error	35	—	Error	35	—
Chewiness	Block	1	—	Block	1	—
	Genotype	35	—	Genotype	35	—
	GCA	5	678775.981**	a	5	1357547.962**
	SCA	15	8473.737**	b	15	16947.474**
				b_1	1	3414.454*
				b_2	5	9858.127**
				b_3	9	22731.114**
	Reciprocal	15	27056.105**	c	5	82132.504**
				d	10	40102.064**
	Error	35	—	Error	35	—
Gumminess	Block	1	—	Block	1	—
	Genotype	35	—	Genotype	35	—
	GCA	5	208329.127**	a	5	416658.254**
	SCA	15	1441.917**	b	15	2883.834**
				b_1	1	2107.256**
				b_2	5	890.188ns
				b_3	9	4299.923**
	Reciprocal	15	6291.270**	c	5	25741.575**
				d	10	6005.024**
	Error	35	—	Error	35	—

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

ns: Non-significant.

(cohesiveness) 外，餘 4 個米飯物理性之一般組合力與 a 變因之均方又分別遠大於特殊組合力與 b 變因之均方，此表示此米飯 5 個物理特性有關遺傳基因之累加性與顯性效應對這些性狀之表現均扮有極重要之角色，就中，米飯之硬度 (hardness)、脆性 (brittleness)、咀嚼性 (chewiness) 及黏性 (gumminess) 等 4 個特性之累加性效應又較顯性有較强之支配力。Griffing 氏之正反交效應之均方與 Jink-Hayman 氏之 c 及 d 變因之均方皆極顯著，一致表示雌親之細胞質可能影響到此 5 個米飯物理特性之表現，即 5 個米飯物理特性有母性效應 (maternal effect) 存在。另外，Jinks-Hayman氏變方分析結果尙顯示：除咀嚼性及黏性外，餘硬度、凝集性及脆性等 3 個米飯物理性之b_1變因皆不顯著，表示咀嚼性與黏性等 2 個特性之顯性方向係單方向 (unidirection)，而硬度、凝集性及脆性等 3 個米飯特性之顯性方向則不屬單方向顯性；除黏性外，餘硬度、凝集性、脆性及咀嚼性等 4 個特性之b_2變因皆極顯著，指出這 4 個特性有關基因之顯性效應，部份係由於正負效應等位基因 (the positive and negative alleles) 在諸親本間之分布不均分或不對稱所致；同時，5 個米飯物理特性之 b_3 變因皆極顯著，表示不歸諸於 b_1 及 b_2 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存在此 6 × 6 之全互交組合中。

Table 3. Estimates of Griffing's general combining ability and specific combining ability effects for the physical properties of cooked milled-rice of the six parental cultivars of rice

Traits	Parents	GCA effects	SCA effects				
			2	3	4	5	6
Hardness	Koshihikari	−101.094	−10.53	−1.63	9.43	−12.51	2.04
	Toyonishiki	− 66.398	—	7.93	3.34	− 9.31	−25.25
	Tainung No. 67	− 60.682		—	−37.80	14.30	25.11
	Taichung No. 65	15.451			—	31.00	18.45
	Pegonil	120.226				—	− 9.63
	Nakkhaongo	92.497					—
Cohesiveness	Koshihikari	0.002	0.04	0.03	0.04	− 0.03	− 0.05
	Toyonishiki	−0.001	—	0.04	− 0.01	− 0.01	− 0.01
	Tainung No. 67	0.024		—	0.03	− 0.06	− 0.08
	Taichung No. 65	0.035			—	− 0.05	− 0.02
	Pegonil	−0.034				—	0.13
	Nakkhaongo	−0.027					—
Brittleness	Koshihikari	−100.306	− 9.61	− 1.65	11.68	−17.19	2.76
	Toyonishiki	− 67.681	—	9.22	6.81	− 8.32	−29.36
	Tainung No. 67	− 58.889		—	−34.74	15.64	22.85
	Taichung No. 65	15.528			—	31.22	21.68
	Pegonil	121.653					− 3.94
	Nakkhaongo	92.694					—
Chewiness	Koshihikari	−275.072	− 4.42	11.10	79.48	−75.45	−32.74
	Toyonishiki	−200.926	—	82.65	20.61	19.30	−99.94
	Tainung No. 67	−141.272		—	−97.37	63.70	−64.27
	Taichung No. 65	104.974			—	−10.82	78.26
	Pegonil	304.028				—	16.53
	Nakkhaongo	208.269					—
Gumminess	Koshihikari	−154.917	−12.42	6.24	46.90	−31.48	−19.03
	Toyonishiki	−103.563	—	29.86	1.32	−11.64	−16.55
	Tainung No. 67	− 81.217		—	−56.00	27.82	−10.20
	Taichung No. 65	48.870			—	18.90	12.96
	Pegonil	165.479				—	21.50
	Nakkhaongo	125.346					—

每一親本 5 個米飯物理特性之一般組合力與特殊組合力列於表 3，概言之，除凝集性外，餘硬度

、脆性、咀嚼性及黏性等4個米飯物理性親本間之一般組合力有一致之變異趨勢，即越光、豐錦及臺農67號等3個親本此4個米飯物理性之一般組合力皆屬負值，就中，越光係此3負值親本中，4物理性一般組力值均最小者。臺中65號、Pegonil及Nakkhaongo等三個親本此4個米飯物理性之一般組合力皆係正值，其中，Pegonil係此3正值親本中，4米飯物理性一般組合力值均最大者。特殊組合力效應之變異趨勢則無一致之趨勢。

5個米飯物理特性經親本間W_r-V_r值之純質性測驗（homogeneity test）結果皆不顯著（值未列出），表示本試驗5個米飯物理特性之資料符合 Hayman[10] 氏[10]之遺傳假說，乃進一步估算此5個米飯物理特性之遺傳成分（表4）及遺傳系統（表5），並繪製此5米飯物理特性之每親本與後裔間之序列變積（W_r）對親本序列變方（V_r）而變之迴歸圖（圖1）及每序列之親本計量（Y_r）與顯性次序（W_r+V_r）間之標準偏差圖（圖2），以闡釋供試全互交親本諸米飯物理特性之遺傳行爲。

Table 4. Estimates of genetical components of variance and their standard deviations for physical properties of cooked middle-rice in 6×6 diallel cross of rice

Genetical component	Hardness	Cohesiveness	Brittleness	Chewiness	Gumminess
D	28710.64** ±159.89	0.00379** ±0.00151	28667.6** ±192.9	234178.40** ±1234.72	64164.5** ±233.8
H_1	1923.47** ±405.89	0.01086** ±0.00383	2178.8** ±489.6	17888.65** ±3134.44	2376.0** ±593.5
H_2	1505.70** ±362.60	0.00992** ±0.00342	1633.9** ±437.4	15188.82** ±2800.08	2280.4** ±530.2
h^2	8.46ns ±244.05	0.00051ns ±0.00230	73.6ns ±294.4	393.67ns ±1884.64	137.8ns ±356.8
F	− 4111.96** ±390.61	0.00208ns ±0.00369	− 4213.9** ±471.4	10913.35** ±3016.42	−5082.4** ±571.2
E	22.95ns ±60.43	0.00091ns ±0.00057	48.5ns ±72.9	879.32ns ±466.68	101.7ns ±88.4
$D-H_1$	26787.16** ±356.38	−0.00707* ±0.00336	26488.8** ±429.9	216289.75** ±2752.13	61788.5** ±521.1

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

表4顯示米飯硬度之累加性效應（D）與顯性效應（H_1 H_2）等遺傳成分均極顯著，因知累加性效應與顯性效應對米飯硬度之表現甚爲重要。$D-H_1$值爲極顯著之正值，指出支配米飯硬度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）不顯著，認爲本試驗進行中，由田區到米飯分析過程中，外界因子之局部控制尚佳，兩重覆間之差異微小而可忽略不計。F成分爲極顯著之負值，顯示參試6×6全互交親本米飯硬度之遺傳體系中，顯性等位基因之頻度可能遠低於隱性等位基因之

Table 5. Estimates of genetical systems for the physical properties of cooked milled-rice in 6×6 diallel cross of rice

Estimate	Hardness	Cohesiveness	Brittleness	Chewiness	Gumminess
$(H_1/D)^{1/2}$					
By graphic	0.26	1.68	0.28	0.29	0.22
By variance	0.26	1.69	0.28	0.28	0.19
$H_2/4H_1$	0.20	0.23	0.19	0.21	0.24
K_d/K_r	0.57	1.39	0.58	1.18	0.66
h^2/H_2	0.01	0.05	0.05	0.03	0.06
Heritability (%)					
Broad-sense	99.87	25.58	99.72	99.25	99.71
Narrow-sense	97.65	8.91	97.34	86.03	98.10
r of $(W_r+V_r)/Y_r$	0.32ns	0.56ns	0.27ns	0.77**	0.91**
Order of parent dominanec	261534[a]	654213	216534	132456	132456
Order parent performance	132465[a]	256143	123465	123465	123465

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

ns: Non-sgnificant.

a: 1-Koshihikari, 2-Toyonishiki, 3-TainungNo. 67, 4-Taichung No. 65, 5-Pegonil, 6-Nakkhaongo.

頻度，比較本性狀親本間顯隱性基因總數之比值（K_d/K_r）爲 0.57（表 5），遠小於 1。由此極顯著負值之 F成分及$K_d/K_r=0.57$之事實，可確定本研究供試親本間米飯硬度有關基因羣中，顯性基因羣數遠低於隱性基因羣數，且顯性基因羣數約爲隱性基因羣之一半左右。經由迴歸圖解法與變方分析，估得米飯硬度之平均顯性程度值〔$(H_1/D)^{1/2}$〕均爲0.26（表 5）；而本性狀 W_r依V_r 而變之迴歸直線，切 W_r 軸於原點上方（圖 1），指出諸全互交親本支配米飯硬度之顯性基因的顯性程度爲不完全或部份顯性。提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是否相等之 $H_2/4H_1$ 的比值爲 0.20（表 5），與正負等位基因平均頻度相等之極限值 0.25（即$u+v=1.0$, $u \cdot v=0.25$）不等，此結果配合全互交表變方分析結果本性狀極顯著之b_2值（表 2），因認定有關本性狀正與負等位基因之相對頻度在諸親本間之分布爲不均勻或不對稱分布。參試全互交親本米飯硬度之序列親本計量（Y_r）與對應之顯性次序（W_r+V_r）值之相關雖爲正值，但不顯著（表 5），表示本研究供試材料有關米飯硬度性狀之遺傳體係中，顯性方向爲雙方向（ambidirection），恰與全互交表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爲單方向之結果相印證。依 W_r+V_r 值判得本性狀之親本顯性次序爲261534，而與圖 1 及圖 2 之結果相一致。本性狀親本之表現次序則順次爲132465。本研究估得米飯硬度之廣義與狹義遺傳率值均很高，表示本性狀之表現型變異主由累加性效應控制。本性狀之具顯性效應基因羣數之估值$h^2/H_2=0.01\div0$，表示本性狀之具顯性效應的基因羣數無法偵出。按當有關基因僅具些許或無顯性（little or no dominance）時，此值不易檢出[20]；而當諸顯性基因效應符號正負相異時[20]，或有互補基因作用時[10]、或n個基因座之效應不等或非單方向顯性時[3]，此值易被低估。

米飯凝集性之累加性應（D）與顯性效應（H_1及H_2）均極顯著（表 4），表示累加性與顯性效應對米飯凝集性之表現至爲重要。而本性狀之$|D-H_1|$值爲顯著之負值，因知，控制米飯凝集性之有關基

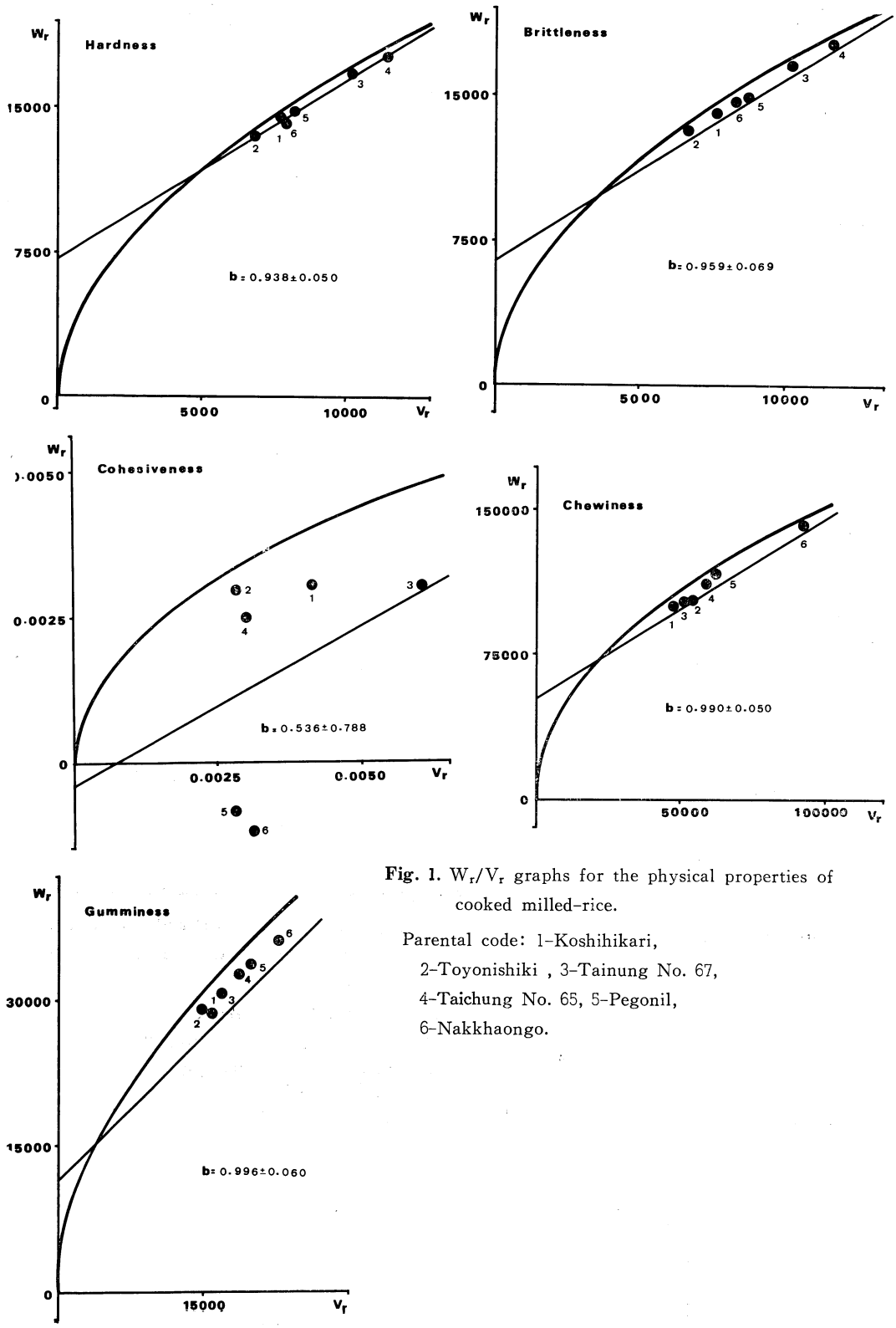


Fig. 1. W_r/V_r graphs for the physical properties of cooked milled-rice.

Parental code: 1-Koshihikari,
2-Toyonishiki , 3-Tainung No. 67,
4-Taichung No. 65, 5-Pegonil,
6-Nakkhaongo.

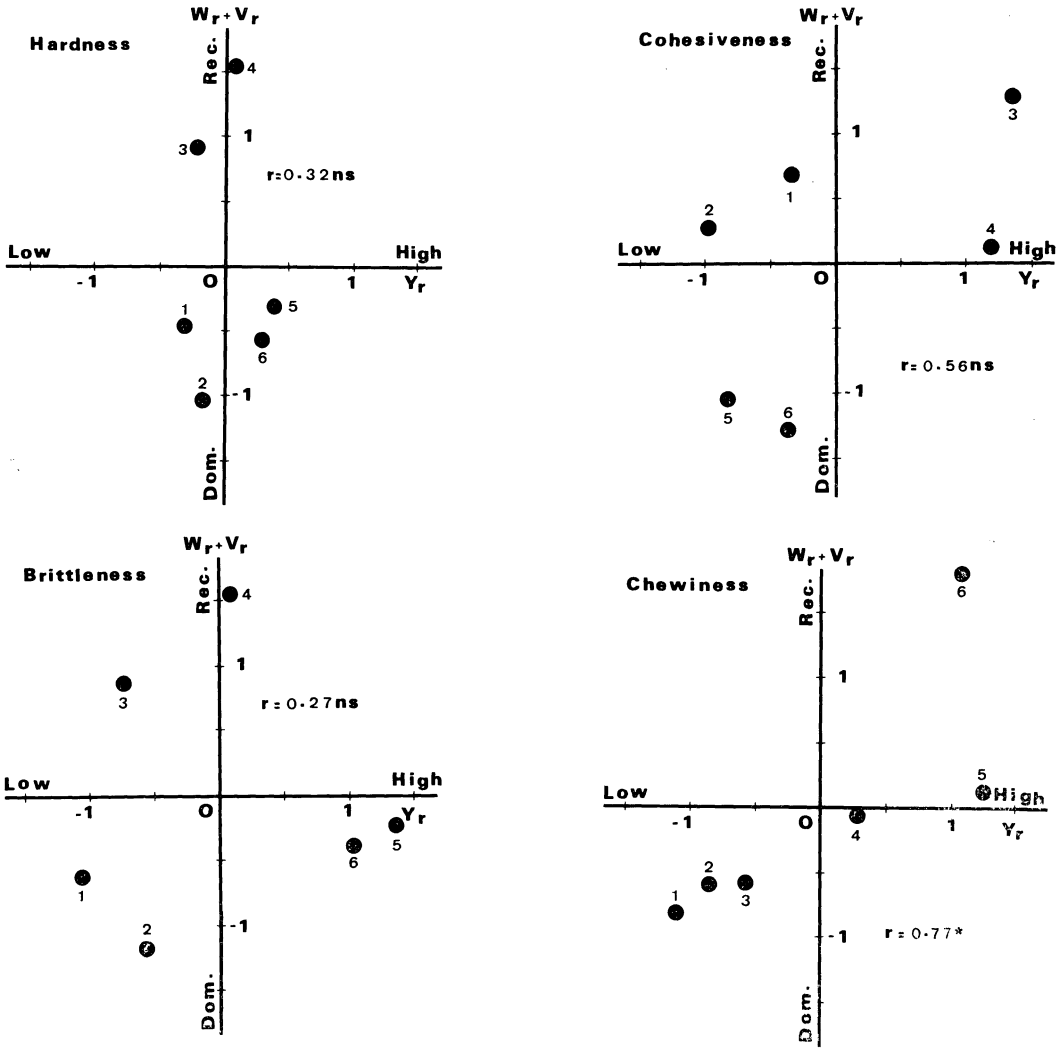


Fig. 2. Standardized deviation graphs between Y_r (parental performance) and W_r+V_r (order of dominance) for the physical properties of cooked milled-rice.

Parental code: 1-Koshihikari, 2-Toyonishiki , 3-Tainung No. 67, 4-Taichung No. 65, 5-Pegonil, 6-Nakkhaongo.

因效應中，顯性效應顯著地大於累加性效應。環境效應（E）不顯著，表示本研究供試材料所測得本米飯凝集性之重覆間之差異甚小，不足爲道。H_1 成分與H_2成分值近似，但由提供評估親本間有關支配米飯凝集性之正與負等位基因相對頻度分布是否對稱之估值 $H_2/4H_1=0.23$•（表5）。雖近於極限值$v=0.25$，但配合本性狀顯著之b_2變因（表2），故可明確地認定 H_1與H_2成分之值不等，此即表示有關米飯凝集性基因體系中，正與負等位基因之平均相對頻度在諸親本間之分布不均勻或不對稱。F成分不顯著（表4），表示在參試親本米飯凝集性之遺傳體系中，顯性基因之頻度可能與隱性基因之頻度相等，進一步印證本性狀諸親本顯隱基因總數之比值 $K_d/K_r=1.09\div1$（表5），故認定，參試親本關係米飯凝集性之基因羣中，顯隱性兩羣基因之總數應屬相等。本性狀之平均顯性程度值〔$(H_1/D)^{1/2}$〕，經迴歸圖析及變方分析等兩類方法估得之結果十分近似，約達 1.70 左右，遠大於1；W_r依V_r而變之迴歸直線切W_r軸於原點下方（圖1），獲知支配米飯凝集性之有關基因之顯性程度呈超顯性。參試全互交親本米飯凝集性之序列親本計量（Y_r）與對應之 W_r+V_r值之相關係數雖爲正值，但不顯著，指出本研究參試水稻有關米飯凝集性之遺傳體系中，顯性基因之顯性方向爲雙方向，而與全交表之分析結果不顯著之b_1變因（表2）所蘊含之顯性方向不爲單方向之結果相一致。本性狀之親本表現次序順次爲256143，而依顯性次序值（W_r+V_r）判得本性狀之親本顯性次序則爲 654213，恰能與圖1及圖2相呼應。本性狀之有關基因效應中，係顯性效應顯著地大於累加性效應（表4），故廣義及狹義遺傳率值均甚小（表5），因知本性狀表現型之變異主由顯性效應所控制。本性狀之具有顯性效應之基因羣數之估值$h^2/H_2=0.05\div0$，顯示本性狀似無具顯性效應的主效基因羣存在。按當有關基因僅具些許或無顯性時，此值不易估出[20]；而當諸顯性基因符號正負相異時[20]、或有互補基因作用時[10]、或 n 個基因座之效應不等或非單方向顯性時[3]，此值易被低估。

米飯脆性之累加性效應（D）與顯性效應（H_1及H_2）等遺傳成分均極顯著（表4），指出累加性與顯性效應對米飯脆性之表現相當重要。而本性狀之$D-H_1$爲極顯著的正值，故可知左右米飯脆性之有關基因效應中，累加性效應極顯著地大於顯性效應。環境效應（E）不顯著，認定本研究外界環境因子局部控制尚得當，重覆間之差異不顯著。由提供評估親本間有關控制米飯脆性之正與負等位基因平均相對頻度是否相等之估值$H_2/4H_1=0.19$，異於正負等位基因平均相對頻度相等時之極限值 0.25 及本性狀極顯著之b_2變因（表2）等數據，認定本性狀之H_1與H_2兩遺傳成分值不等，亦即由此推知有關米飯脆性之遺傳體系中，正與負等位基因之平均相對頻度在親本間之分布不相等或不對稱。F 成分爲極顯著之負值（表4），親本間顯隱性基因總數之比值 $K_d/K_r=0.58$（表5），遠低於1，此兩項數據一致指出參試親本支配米飯脆性之基因羣中，顯性基因之羣數約爲隱性基因羣數之一半之譜。經由迴歸圖析及變方分析兩法估得本性狀之平均顯程度值〔$(H_1/D)^{1/2}$〕，均介於0與 1 之間；親本與後裔間序列變積（W_r）依親本序列變方（V_r）而變之迴歸直線切W_r軸於原點之上方（圖1），獲知參試材料支配米飯脆性有關基因之顯性程度屬不完全顯性或部分顯性。參試全互交親本米飯脆性之序列親本計量（Y_r）與各該對應顯性次序（W_r+V_r）值之相關係數爲正值，但不顯著（表5），可知本研究參試水稻材料有關米飯凝集性之遺傳體系中，顯性單因之顯性方向爲雙方向，正與全互交表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爲單方向之結果相呼應。本性狀之親本表現次序依次爲 123465；按顯性次序（W_r+V_r）判得本性狀之親本顯性次序爲216534，恰能與圖1與圖2相符。本研究估得米飯脆性之廣義與狹義遺傳率值均很高，表示本性狀之表現型變異主由累加性效應所致，也與本性狀之有關基因效應中，累加性效應遠大於顯性效應之結果（表4）相印證。本性狀似無具顯性效應之主效基因羣存在（$h^2/H_2=0.05\div0$，表5），按當目標性狀之有關基因僅具些許或無顯性作用時，此值不易估出[20]；而當諸顯性基因符號正負相異時[20]、或有互補基因作用時[10]、或n 個基因座之效應不等或非單方向顯性時[3]，此值易被低估。

米飯咀嚼性之累加性效應（D）與顯性效應（H_1 及 H_2）等遺傳成分均極顯著（表 4），指出累加性與顯性效應對米飯咀嚼性之表現至爲重要。而本性狀之$D-H_1$爲極顯著之正值，故知控制米飯咀嚼性之有關基因效應中，累加性效應極顯著地大於顯性效應。環境效應E 不顯著，可知本性狀重覆間之差異不顯著。F 成分爲極顯著之正值，顯示參試 6 × 6 全互交親本米飯咀嚼性之遺傳體系中，顯性等位基因可能遠高於隱因等位基因之頻度，印證本性狀諸親本顯隱性基因總數之比值（K_d/K_r）爲 1.18（表 5），略大於 1 之事實，可知本研究參試親本間關係米飯咀嚼性之基因羣中，顯性基因之總數應略多於隱性基因之總數。經由迴歸圖解法與變方分析估得米飯咀嚼性之平均顯性程度值〔$(H_1/D)^{1/2}$〕介於零與 1 之間（表 5）；而本性狀親本與後裔間序列變積（W_r）依親本序列變方（V_r）而變之迴歸直線切 W_r 軸於原點之上方（圖 1），可肯定參試水稻材料支配米飯咀嚼性有關基因之顯性程度呈不完全或部分顯性。提供評估親本間目標性狀正與負等位基因平均相對頻度之比值（$H_2/4H_1$），本性狀爲0.21（表 5），異於正負等位基因平均頻度相等之極限值0.25，此結果與全互交表變方分析結果本性狀極顯著之b_2值（表 2），可確定有關米飯咀嚼性正與負等位基因之平均相對頻度在諸親本間之分布爲不相等或不對稱。供試全互交親本米飯咀嚼性之序列親本計量（Y_r）與其對應之顯性次序（W_r+V_r）值之相關值爲顯著之正值（表 5）。表示當親本序列計量（Y_r）增加時，對應之顯性次序（W_r+V_r）值亦相對增加，此即親本序列計量增加時，親本所含該性狀隱性基因之數目亦伴隨增加，亦即親本米飯咀嚼性值由低而高之變異係導因於支配本性狀隱性基因羣數增加之故。綜合本性狀Y_r與（W_r+V_r）間顯著之正相關及極顯著之 b_1 值（表 2），並印證圖 1 及圖 2 知，本全互交供試親本中米飯咀嚼性值低者對高者爲顯性，而諸親本有關米飯咀嚼性之顯性次序爲132456，而親本之表現次序爲123465。其第 1 親本（Koshihikari）之咀嚼性值最小，而其所攜帶之減量顯性基因之正純結合體數也最多。本性狀之之廣義及狹義遺傳率值均高，早期選拔有效。本研究估得米飯咀嚼性之具顯性效應的主效基因羣數估值$h^2/H_2=0.03\div0$，表示米飯咀嚼性似無主效基因羣存在。按當目標性狀之有關基因僅具些許或無顯性作用時，此值不易估出[20]。

米飯黏性之累加性效應（D）與顯性效應（H_1及H_2）等遺傳成分均極顯著（表 4），表示累加性與顯性效應對米飯黏性之表現極爲重要。又因本性狀之$D-H_1$值爲極顯著之正值，故知支配米飯黏性之有關基因效應中，累加性效應極顯著地大於顯性效應。環境效應E 不顯著，顯示本性狀重覆間之差異不大。F 遺傳成分極顯著之負值，顯示參試 6 × 6 全互交親本支配米飯黏性之遺傳體系中，顯性等位基因之頻度可能遠低於隱性等位基因之頻度，參照本性狀親本間顯隱基因總數之比值（K_d/K_r）爲 0.66（表 5），小於 1。故確定本研究供試親本間米飯黏性之有關基因羣中，顯性基因之羣數較隱性基因羣數爲少。經由迴歸圖析及變方分析兩法估得本性狀之平均顯性程度值〔$(H_1/D)^{1/2}$〕，均介於 0 與 1 之間（表 5）；W_r依V_r而變之迴歸直線切Wr 軸於原點上方（圖 1），因知參試材料支配米飯黏性有關基因之顯性程度屬不完全顯性或部分顯性。本性狀供評估親本間正與負等位基因平均相對頻度是否相等之比值（$H_2/4H_1$）爲0.24（表 5），與正負等位基因平均相對頻度相等之極限值 0.25 近似，此結果參照全互交表變方分析結果本性狀 b_2 值不顯著（表 2），因認定有關本性狀正與負等位基因之相對頻度在親本間之分布爲均勻或對稱分布，此亦即 H_1與H_2 兩遺傳成分相等。供試全互交親本米飯黏性之序列親本計量（Y_r）與其對應之顯性次序（W_r+V_r）值呈極顯著之正相關（表 5），按當高計量親本（即含最多增量基因）之（W_r+V_r）值最低（即具最多之顯性基因）時Y_r與（W_r+V_r）成負相關；而當高計量親本之W_r+V_r值爲最高時，Y_r與（W_r+V_r）成正相關；而當Y_r與（W_r+H_r）之相關不顯著時，顯性爲雙方向[16]。故綜合本性狀之Y_r與（W_r+V_r）間極顯著之正相關與極顯著之b_1變因（表 2），並印證圖 1 與圖 2 可推定，本研究供試材料米飯黏性值低者對高者爲顯性，而諸親本關係米飯黏性之顯性次序爲132456，而親本之表現次序爲123456，本性性狀之廣義及狹義遺傳率值均高。而本性狀具顯性效應之主效基因羣無法估出（$h^2/H_2=0.06\div0$）。按當有關基因僅具些許或無顯性時，此值不易估出[20]。

表6爲諸米飯物理性間之相關關係。由表知，米飯之硬度與脆性、咀嚼性及黏性成極顯著之正相關；脆性與咀嚼性及黏性成極顯著之正相關；咀嚼性與黏性成極顯著之正相關；凝集性與諸米飯物理性間之相間皆爲負值，但均未達顯著水準。

Table 6. Simple correlation coefficients among the physical properties of cooked milled-rice

	Hardness	Cohesiveness	Brittleness	Chewiness	Gumminess
Hardness	—	− 0.30ns	0.99**	0.96**	0.98**
Cohesiveness		—	−0.28ns	− 0.08ns	−0.12ns
Brittleness			—	0.96**	0.98**
Chewiness				—	0.98**
Gumminess					—

**: Statistically significant at 1% probability level.
ns : Non-significant.

討　論

堀末[5]謂，米飯之食味評定中，米飯構造（texture）之重要性不亞於與食味有關之化學性質及香氣等，而所謂米飯構造實係米飯之硬度、凝集性、彈力性、脆性、咀嚼性及粘性等等米飯物理性之謂。Okabe[18]指出：品種、米齡（age）、貯藏溫度、浸泡及烹煮之水基準（water level）及烹者器（cooker）等爲影響米飯構造之重要因素。米飯存放期間，米飯之硬度值有逐漸變高之頃向；若以糙米及白米狀態封存容器內 50 天（30°C）後，其米飯物理性無顯著差異；自動瓦斯鍋（automatic gas cooker）與自動電鍋（automatic electric cooker）所煮之米飯的米飯構造無顯著差異；白米在自然條件下經1年之貯藏，則硬度與粘性會增高[21]。穀粒之成熟度與米飯之硬度與咀嚼性有關，過熟硬度與咀嚼性增高，粘性等降低[7]。煮飯所加水量較少時，米飯硬度增高；浸泡時間較長，則硬度降低而粘性增高[18]。產自泥炭土（peaty soil）之米粒有較差之品質[21]。青米及銹米（rusty kernel）之硬度及咀嚼性值稍底；而粘性則略高[7]。秈稻較粳稻有較高之硬度及咀嚼性值[6]凡此可知米飯之物理性（或米飯構造）除受內在品種因素之配外，尙受外在諸種因素所左右。而本試驗進行中，舉凡生育管理、適期收穫、加工調製、米飯整備等均力求妥善，詳予挖制，故所得重覆間（變方分析表，表1，值未列出）或環境成分（表4）均不顯著，可知試驗進行前，有關之背景文獻之研讀歸納，進而擬具妥善備忘甚爲重要。

堀末[5]及Okabe[18]指出米飯之味與硬度及粘性之關係很密切，Okabe[18]則進一步指出粘性對硬度之比值是一重要的均衡介量（balancing parameter）。米飯之硬度若高，其粘性亦高，則食用品質仍佳；若粘性值低，則食味不被接受。凝集性對米飯之食用品質亦有影響，其值若高，食用品質趨低。著者（待發表）發現硬度、彈力性、脆性及咀嚼性對米飯之食用品質之迴歸係數有統計上之意義，堀末[5]綜合有關研究認爲在育種過程中，要在龐大初期育種材料中選拔食用品質良好之系統時，應使用米構造測定儀（Texturometer）或使用檢定米飯之粘性及光澤之替代方法。基此仍進行是項本項米飯物理性之遺傳研究，結果發現：硬度、脆性、咀嚼性及粘性等4個性狀之累加性效應遠大於顯性效應，遺傳率值均高，顯示這些性狀之表現型變異主由累加性效應控制，有利食用品質良佳選系選拔效率之保持，並知早期世代選拔有效。

據Mather and Poysa[17]指出，雖然 Griffing式[8]與 Jinks-Hayman氏[9,10,11]之全互交法雖各有其遺傳前提與解析方法，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；特殊組合力（SCA）成分與 b_1、b_2及b_3等三個顯性成分相當；正反交效應與c及d 等二個細胞質效應對應。按，Griffing 氏之分析實爲主效應（GCA）及交感效應（SCA）之嚴密地統計處理，僅作GCA與SCA效應之變方與估值解析之；而 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[17]。本研究經仿Mather and Poysa[17]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，由此實際數例正可支持 Mather and Poysa[17]及Liu[5]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。

雜種品種之利用在稻作生產上殊有潛力。秈稻方面之數據顯示，直鏈澱粉之含量有正的雜種優勢，膠體硬度有負的雜種優勢。亦即由此秈稻兩食用品質指標性狀之變異顯示秈稻雜種品種有食用品質趨劣之傾向[2]，本研究之數據則發現米飯之諸種物理性或米飯構造並無雜優勢存在（數據未列出），此可能與越光、豐錦及臺農67號等三個參試親本硬度等5個米飯物理性之一般組合力有關，而由於本省初步研究之資料顯示米飯之食用品質與米飯之硬度、凝集性、彈力性、脆性、咀嚼性及粘性皆成極顯著之負相關（未發表），故認爲使用越光、豐錦、臺農67號等三個品種爲粳型雜種品種之親本時，應可確保該雜種品種之食用品質不致變劣。

Hayman氏[10]之全互交法有①親本爲二元體分離；②正反交無差異；③非等位基等因間具有獨立作用；及全互交組合中④無複等位等基因；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。而據李[1]之綜論指出，由遺傳學之觀點言，Hayman 氏這六個遺傳假說常有未能符合，而導致若干遺傳變異成分偏估之缺點。但因爲本法爲唯一可將 F_1 世代同一雜交組合諸個體視爲單一樣品及僅利用 F_1 世代即可得諸數量性狀諸種遺傳訊息之遺傳分析法，爲最適用於樣品大小（sample size）較大之米飯物理性遺傳研究之分析方法，故本研究採用全互交法作遺傳分析。又米飯彈力性方面，因數據經Jinks-Hayman氏全互交表變方分析結果，各處理間之差異未達5%之統計意義，故是項彈力性有關數據均闕如。

引用文獻

1. 李成章・1984・統計在遺傳育種上之應用・（四）全互交分析在育種上之利用・科學農業 32（1—2）：1—20。
2. 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。
3. 湯文通・1967・全互交法・作物育種之原理與實施・pp162—168・臺大農學院。
4. 平野哲也・1981・高品質水稻品種之育成・臺灣農業17（5）58—62。
5. 堀末 登・1983・稻米之米質改良、檢定、分級及運銷・臺灣農業19（1）：24—40。
6. Ebata, M. and K. Hirasawa. 1982. Studies on the texture of cooked rice. I. Textural parameters in relation to palatability. Japan Jour. Crop Sci. 51(2) : 235-241.
7. Ebata, M., K. Hirasawa and Shibata. 1982. Studies on the texture of cooked rice. II. Effects of kernel size, apparent quality of brown rice and degree of kernel maturation. Japan Jour. Crop Sci. 51(2)··242-247.
8. Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system. Aust. J. Biol. Sci. 9 : 463-493.
9. Hayman, B. I. 1954. The analysis of variance of diallel table. Biometrics 10 : 235-244.
10. Hayman, B. I. 1954. The theory and analysis of diallel crosses. Genetics 39 : 789-809.
11. Jinks. J. L. 1954. The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana* rustica variaties. Genetics 39 ; 767-789.

12. Johnson, L. P. V. and R. Aksél. 1959. Inheritance of yielding capacity in a fiften-parent diallel cross of barley. Can. J. Gent. Cytol. 1 : 208-265.
13. Juliano, B. O. 1973. Quality of milled rice. Il Riso 22 : 171-184.
14. Juliano, B. O., L. U. Onate and A. M. Del Mundo. 1972. Amylose and protein content of milled rice as eating quality factors. Philippines Agriculturist 55 : 44-47.
15. Liu, C. 1986 Component analysis of heterozygous diallel crosses. Jour. Agric. Res. China 35(4) : 475—483.
16. Mather, K. and J. L. Jinks. 1971. Diallels *In* Biometerical genetics. pp. 249-284. Cornell Univ. Press, Ithaca USA.
17. Mather, D. E. and V. W. Popsa. 1983. Griffing and Hayman diallel analyses of protein and lysine content of spring triticale. Can. J. Genet. Cytol. 25 : 384-389.
18. Okabe, M. 1979. Texture measurment of cooked rice and its relationship to the eating quality. J. Texture Studies. 10··131-152.
19. Perez, C. M. and B. O. Juliano. 1979. Indicator of eating quality for non-waxy rice. Fd. Chem. 4 : 185-195.
20. Povilaitis, B. 1966. Diallel cross analysis of quantitative characters in tobacco. Can. J. Gent. Cytol. 8 : 336-346.
21. Suzuki, H. 1979. Use the texturometer for measuring the texture of cooked rice. *In* Proceedings of the workshop on chemical aspects of rice grain quality. pp. 327-341. IRRI.
22. Suzuki, H., H. Ikenhashi and K. Kushibuki. 1979. Rice grain quality evaluation in Japan. *In* Proceedings of the workshop on chemical aspects of rice grain quality. pp. 149-160. IRRI.

Inheritance of the Physical Properties of Cooked Milled-Rice[1]

Yih-chuan Kuo and Ching Liu[2]

Summary

The inheritance of 5 physical properties of cooked milled-rice, hardness, cohesiveness, brittleness, chewiness, and gumminess, were studies by means of a 6×6 diallel crosses including parents and reciprocal crosses. Data from the F_1 generation and parents were analyzed using the Griffing and the Jinke-Hayman methods of diallel analyses. The genetic variations of all these properties of cooked milled-rice were significant among the parents. Both additive and dominance effects were important for all these properties. Fruthermore, additive effects were significantly larger than dominace effects for all properties evaluated except for cohesiveness. Highly significant general combining ability (GCA) and specific combining ability (SCA) effects were observed for all these properties. It were also found that the effects of general combining ability were highly larger than those of specific combining ability. Maternal effects existed in all these physical properties. Estimated heritabilities for all properties except that for cohesiveness were very high incidating that a major portion of phenotypic variability was controlled by additive effects. Degrees of dominance for all 5 properties estimated by graphic and variance analyses showed partial or incomplete dominance except that cohesiveness was overdominance. The average frequency of positive and negative allels in parents was about equal for gumminess, but not equal for hardness, cohesiveness, brittleness, and chewiness. Number of recessive genes exceeded dominant genes for hardness, brittleness, and gumminess, number of dominant genes exceeded recessive genes for chewiness, and both number of dominance and recessive genes was equal for cohesiveness. Directions of dominance, evaluated by regression plotting and the order of parentla dominance, of chewiness and gumminess were unidirections, toward lower chewiness and gumminess, on the other hand, directions of dominance of hardness, cohesiveness, and brittleness were ambidirections.

1. Contribution No. 1319 from Taiwan Agrcultural Research Institute.
2. Assistant Agronomist and former Senior Statistician, respectively, Department of Agronomy, TARI. Wufeng, Taichung Hsien , Taiwan 41301, ROC.