水稻數量性狀遺傳之研究

I 半矮稻品種間之全互交[1]

張 德 梅[2]

一、緒 言

水稻具有經濟價值的性狀，大多爲數量性狀，應將這些數量性狀之遺傳法則加以研究，獲得充分瞭解，使水稻育種工作，有更明確之目標，對水稻品種改良有很大之助益。

利用全互交法研究親本細胞質對水稻數量性狀遺傳之關係，鄔（1968）研究水稻抽穗期及株高等性狀之遺傳，此兩性狀皆具有單向之顯性因子作用，抽穗期受細胞質之影響，而株高則可能微受影響，分析結果知至少有三羣因子各別支配抽穗期或株高之遺傳。

爲欲明瞭突變半矮稻品系間細胞質與若干數量性狀之遺傳間是否有關，數量性狀之遺傳是否完全由數量因子（Polygene）所支配，有精確研究之必要。

二、試驗材料及方法

（一）研究材料：P_1 爲臺南3號，屬穗數型品種，P_2 爲嘉農242號，屬穗重型品種，P_3爲突變半矮稻 D—155—8 ，屬多蘗型品系，P_4爲突變半矮稻 D—8—23 ，屬少蘗型品系。

（二）研究方法：將以上4品種全互交，共計獲得12種正反交組合之F_1及4種自交組合，利用F_1及親本之自交後代爲材料，依據 Hayman氏（1954, a. b）之統計分析原理及方法，研究水稻數量性狀之遺傳，利用全互交之變方分析法（The analysis of variance of diallel cross）及變方成分分析法，估計各種數量因子之遺傳變異量（Genetic variance）及顯性變異量（Dominant variance），探明數量性狀因子之頻度（Gene frequency）分佈情形，並測驗各種互交組合間是否有顯著差別，不同特性之4個品種間各種組合之F_1是否有優良之性狀超越兩親之現象，詳細分析數量因子之顯性程度及各性狀間是否有一致之趨勢，或因雜交親本之不同而有變化。

所研究之性狀以與經濟價值有密切關係者爲主，茲分述如下：

1.抽穗期（Heading date）：移植後至第一穗開花之日期。

2.株 高（Plant height）：成熟後之植株由地面至葉尖之高度（cm）。

3.分蘗數（Tiller numbers）：單本植一株之分蘗數。

4.穗 數（Panicle numbers）：單本植一株之有效分蘗數。

5.穗 長（Panicle length）：單本植六穗之平均（cm）。

6.穗 重（Weight of panicle）：單本植六穗之平均（gr）。

7.一穗粒數（Number of grains per panicle）：單本植六穗之平均。

8.結實率（Fertility）：單本植六穗平均之稔實率（%）。

9.百粒重（Weight of 100 grains）：精選種子100粒之重量（gr）。

本研究承行政院國家科學委員會之補助，萬所長雄之指正及張技正恩雨斧正，謹此一併誌謝。

1 試驗報告農試字第五〇八號

2 臺灣省農業試驗所技佐

10. 產　量（Yield）：平均一株穗數×平均一穗粒數×充實百分率×精谷千粒重（gr）。

分析方法以單株資料爲對象，重複9次（n=9），先由一般之變方分析，估計處理、重複、機差等各變因之平方和及均方，然後依據 Hayman氏（1954, a）及張技正恩雨（1963）修改前者所創對處理平方和劃分之公式，估算各種遺傳變因之平方和及均方。

其遺傳率及相關之求得，利用P_1、P_2、P_3、P_4 及 F_1，F_2 所調查之性狀，由下列公式計算之：

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

V_{F_2} = Total F_2 Variance observed

$V_E = \frac{1}{2}(Vp_1 + Vp_2)$

rp = Phenotypic correlation coefficient.

r_G = Genotypic correlation coefficient.

r_E = Environmental correlation coefficient

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

$$r_G = \sqrt{\frac{\text{Covxy } F_2 - \text{CovxyE}}{(VxF_2 - VxE)\ (VyF_2 - VyE)}}$$

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

三、試驗結果

（一）試驗資料之調查及整理：將所研究之各種數量性狀，均按照試驗計劃，以單株爲單位分別調查記錄之，並以試區爲單位求其每株之平均數。茲將全互交各組合之平均列於表 1

表 1.　水稻各種數量性狀之全互交各組合F_1平均數

Table 1. Mean values of quantitative characters of F_1 in diallel crosses of rice.

研究性狀 Characters	F_1				
	Parents	P_1	P_2	P_3	P_4
抽穗期 Heading date	P_1	95.0	96.2	92.0	97.0
	P_2	100.7	93.7	96.0	94.5
	P_3	95.3	98.1	100.5	99.5
	P_4	97.6	94.6	98.4	99.6
株高（公分） Plant height (cm)	P_1	90.7	99.8	88.1	80.8
	P_2	93.8	88.6	85.8	84.2
	P_3	89.4	85.4	55.7	58.7
	P_4	87.8	83.6	62.8	48.8

分蘖數 Tiller numbers	P_1	19.6	17.9	22.0	19.1
	P_2	15.1	14.3	15.7	26.9
	P_3	23.0	18.1	27.4	27.0
	P_4	19.0	26.7	27.7	14.8
穗數 Panicle numbers	P_1	17.0	16.3	19.9	18.4
	P_2	13.4	12.7	14.2	21.7
	P_3	20.6	16.2	19.7	20.8
	P_4	17.3	22.7	21.6	13.2
穗長（公分） Panicle length (cm)	P_1	22.8	21.8	21.3	20.3
	P_2	21.8	20.3	20.0	17.3
	P_3	21.2	20.0	14.7	14.7
	P_4	20.9	19.6	15.2	12.1
穗重（公克） Weight of panicle (gr)	P_1	7.9	12.3	6.6	8.1
	P_2	11.6	4.6	9.5	4.6
	P_3	7.9	9.3	3.2	7.9
	P_4	10.6	4.0	3.3	3.8
一穗粒數 Number of grains per panicle	P_1	723.0	739.6	581.4	797.6
	P_2	707.0	574.4	584.3	774.0
	P_3	743.9	590.9	218.7	356.2
	P_4	829.1	721.1	295.8	558.4
結實率（百分率） Fertility(%)	P_1	32.5	54.6	27.2	43.4
	P_2	55.4	17.7	51.4	40.8
	P_3	26.8	54.4	41.2	35.7
	P_4	43.3	41.5	13.1	9.9
百粒重（公克） Weight of 100 grains (gr)	P_1	2.2	2.4	2.3	2.2
	P_2	2.4	2.3	2.4	2.2
	P_3	2.4	2.3	2.3	2.2
	P_4	2.2	2.3	2.0	1.9
產量（公克） Yield (gr)	P_1	78.8	146.9	68.8	151.7
	P_2	122.4	44.0	84.4	138.1
	P_3	128.1	123.8	55.3	55.1
	P_4	129.7	163.4	13.6	7.6

（二）四個水稻品種各雜交組合間各種數量性狀之顯性效果測驗：各雜交組合之F_1平均數（以$\bar{F}_1$表示之）與親本中間值（MP）及高親本平均數（$\overline{HP}$）或低親本平均數（$\overline{LP}$）比較測量之。

其測驗公式如下：

$$t=\frac{\bar{F}_1-\overline{HP}\ (\text{or}\overline{P_L})}{\sqrt{\frac{2}{n}(MSE)}} \qquad \text{和 } t=\frac{\bar{F}_1-MP}{\sqrt{\frac{3}{2n}(MSE)}}\ (\text{因MP之重複爲2n})$$

MSE爲機差之變方，n=9（重複次數）

茲將測驗結果列於表 2

表 2. 雜交組合間各性狀之顯性效果測驗

Table 2. The dominant effects of various characters in all possible cross combinations.

研究性狀 Characters	雜交組合 Cross combination	$\bar{F}_1$	MP	$\overline{HP}$	$\overline{LP}$	$\bar{F}_1-MP$	$\bar{F}_1-\overline{HP}$	$\bar{F}_1-\overline{LP}$	差異顯著標準值 Level of significance
抽穗期 Heading date	$P_1\times P_2$	98.45	94.35	95.00	93.70	4.10**	3.45*	4.75*	$\bar{F}_1-MP$ 5%……2.7 1%……3.6
	$P_1\times P_3$	93.65	97.75	100.50	95.00	− 4.10**	− 6.85**	1.35	
	$P_1\times P_3$	97.30	96.70	98.40	95.00	1.30	− 1.10	2.30	$\bar{F}_1-\overline{HP}$ or $\overline{LP}$ 5%……3.1 1%……4.1
	$P_2\times P_3$	97.05	97.10	100.50	93.70	− 0.05	− 3.45	3.35*	
	$P_2\times P_4$	94.55	96.05	98.40	93.70	− 1.50	− 3.85	0.85*	
	$P_3\times P_4$	98.95	99.45	100.50	98.40	0.50	− 1.55	0.55*	
株高（公分） Plant height (cm)	$P_1\times P_2$	96.78	89.62	90.67	88.67	7.16**	6.11*	8.22**	$\bar{F}_1-MP$ 5%……4.2 1%……5.6
	$P_1\times P_3$	88.78	73.17	90.67	55.67	15.61**	− 1.89	33.11**	
	$P_1\times P_4$	84.28	69.73	90.67	48.78	14.55**	− 6.39*	33.50**	$\bar{F}_1-\overline{HP}$ or $\overline{LP}$ 5%……4.9 1%……6.4
	$P_2\times P_3$	85.61	72.12	88.56	55.67	13.49**	− 2.95	29.94**	
	$P_2\times P_4$	83.89	68.67	88.56	48.78	15.22**	− 4.67*	35.11**	
	$P_3\times P_4$	60.73	52.23	55.67	48.78	8.50**	5.06*	11.95**	
分蘖數 Tiller numbers	$P_1\times P_2$	16.50	16.95	19.56	14.33	− 0.45	− 3.06	2.17	$\bar{F}_1-MP$ 5%……3.0 1%……4.0
	$P_1\times P_3$	22.50	23.50	27.44	19.56	− 1.00	− 4.94**	2.94	
	$P_1\times P_4$	19.06	17.17	19.56	14.78	1.89	− 0.50	4.28*	$\bar{F}_1-\overline{HP}$ or $\overline{LP}$ 5%……3.6 1%……4.7
	$P_2\times P_3$	16.89	20.89	27.44	14.33	− 4.00**	− 10.55**	2.56	
	$P_2\times P_4$	26.78	14.56	14.78	14.33	12.22**	12.00**	12.45**	
	$P_3\times P_4$	27.34	21.11	27.44	14.78	6.23**	− 1.00	12.56**	

穗數 Panicle numbers	$P_1 \times P_2$	14.89	14.84	17.00	12.67	0.05	− 2.11	2.22	$\bar{F}_1$−MP 5%……3.0 1%……4.0
	$P_1 \times P_3$	20.23	18.34	19.67	17.00	1.89	0.56	3.23	
	$P_1 \times P_4$	17.89	15.11	17.00	13.22	2.78	0.89	4.67**	$\bar{F}_1$−$\overline{HP}$ or $\overline{Lp}$ 5%……3.5 1%……4.6
	$P_2 \times P_3$	15.22	16.17	19.67	12.67	− 0.95	− 4.45*	2.55	
	$P_2 \times P_4$	22.17	12.95	13.33	12.67	9.22**	8.84**	9.50**	
	$P_3 \times P_4$	21.17	16.45	19.67	13.22	4.72**	1.50	7.95**	
穗長（公分） Panicle length (cm)	$P_1 \times P_2$	21.73	21.56	22.78	20.33	0.17	− 1.05	1.40*	$\bar{F}_1$−MP 5%……1.2 1%……1.6
	$P_1 \times P_3$	21.28	18.73	22.78	14.67	2.55**	− 1.50*	6.61**	
	$P_1 \times P_4$	20.61	17.45	22.78	12.11	3.16	− 2.17**	8.50**	$\bar{F}_1$−$\overline{HP}$ or $\overline{LP}$ 5%……1.4 1%… : 1.8
	$P_2 \times P_3$	20.00	17.50	20.33	14.67	2.50**	− 0.33	5.33**	
	$P_2 \times P_4$	18.45	16.22	20.33	12.11	2.23**	− 1.88**	6.34**	
	$P_3 \times P_4$	14.95	13.39	14.67	12.11	1.56*	0.28	2.84**	
穗重（公克） Wight of panicle (gr)	$P_1 \times P_2$	11.99	6.25	7.90	4.60	5.74**	4.09**	7.39**	$\bar{F}_1$−MP 5%……1.8 1%……2.4
	$P_1 \times P_3$	7.27	5.55	7.90	3.20	1.72	− 0.63	4.07**	
	$P_1 \times P_4$	9.27	5.85	7.90	3.80	3.42**	1.37	5.47**	$\bar{F}_1$−$\overline{HP}$ or $\overline{LP}$ 5%……2.1 1%……2 7
	$P_2 \times P_3$	9.41	3.90	4.60	3.20	5.51**	4.81**	6.21**	
	$P_2 \times P_4$	4.31	4.20	4.60	3.80	0.11	− 0.29	0.51	
	$P_3 \times P_4$	5.59	3.80	3.80	3.09	2.09*	2.39*	2.39*	
一穗粒數 Number of grains per panicle	$P_1 \times P_2$	723.28	748.70	723.00	574.40	− 25.42	0.28	148.88**	$\bar{F}_1$−MP 5%……66.3 1%……87.0
	$P_1 \times P_3$	662.67	470.80	723.00	218.60	191.87**	− 60.33	444.07**	
	$P_1 \times P_4$	813.34	640.70	723.00	558.40	172.64**	90.34*	254.94**	$\bar{F}_1$−$\overline{HP}$ or $\overline{LP}$ 5%…… 76.5 1%……100.5
	$P_2 \times P_3$	587.61	396.50	574.40	218.60	191.11**	13.21	369.01**	
	$P_2 \times P_4$	747.56	516.40	574.40	558.40	231.16**	173.16**	189.16**	
	$P_3 \times P_4$	330.50	388.40	558.40	218.60	−57.90	− 227.90**	111.90**	
結實率（百分率） Fertility (%)	$P_1 \times P_2$	54.97	25.16	32.46	17.70	29.81**	22.51**	37.27**	$\bar{F}_1$−MP 5%……10.0 1%……13.2
	$P_1 \times P_3$	26.99	36.85	41.24	32.46	− 9.86	− 14.25*	− 5.47	
	$P_1 \times P_4$	43.35	21.12	32.46	9.96	22.14**	10.89	33.39**	$\bar{F}_1$−$\overline{HP}$ or $\overline{LP}$ 5% …11.6 1%……15.2
	$P_2 \times P_3$	52.89	29.47	41.24	17.70	23.42**	11.65*	35.19**	
	$P_2 \times P_4$	41.02	13.83	17.70	9.96	27.19**	23.32**	31.06**	
	$P_3 \times P_4$	24.36	20.60	41.24	9.96	3.76	− 16.88**	14.40**	

百粒重(公克) Weight of 100 grains (gr)	$P_1\times P_2$	2.40	1.25	2.30	2.20	1.15**	0.10	0.20*	$\bar{F}_1$－MP 5%……0.1 1%……0.2
	$P_1\times P_3$	2.35	2.30	2.30	2.30	0.05	0.05	0.05	
	$P_1\times P_4$	2.20	2.05	2.30	1.90	0.15*	－0.10	0.30*	$\bar{F}_1$－$\overline{HP}$ or $\overline{LP}$ 5%……0.2 1%……1.0
	$P_2\times P_3$	2.35	2.30	2.30	2.30	0.05	0.05	0.05	
	$P_2\times P_4$	2.20	2.10	2.30	1.90	0.10	－0.10	0.30*	
	$P_3\times P_4$	2.10	2.10	2.30	1.90	0.00	－0.20*	0.20	
產量(公克) Yield (gr)	$P_1\times P_2$	134.63	58.93	73.84	44.03	75.70**	60.79**	90.60**	$\bar{F}_1$－MP 5%……33.7 1%……44.2
	$P_1\times P_3$	98.47	64.56	73.84	55.28	33.91*	24.63	43.19*	
	$P_1\times P_4$	140.67	40.24	73.84	7.62	100.42	66.82**	133.04**	$\bar{F}_1$－$\overline{HP}$ or $\overline{LP}$ 5%……38.9 1%……51.1
	$P_2\times P_3$	104.22	49.66	55.28	44.03	54.57*	48.94*	60.19**	
	$P_2\times P_4$	150.75	25.34	44.03	7.62	125.41**	106.72**	143.13**	
	$P_3\times P_4$	34.34	31.45	55.28	7.62	2.98	－20.94	26.72	

*and**: Significant at 5% and 1% level, respectively.

$\bar{F}_1$＝各雜交組合 F_1 之平均數

MP＝親本中間數

$\overline{HP}$＝高親本數

$\overline{LP}$＝低親本數

（三）完全組合互交之變方分析：以單株資料爲對象，重複9次（n＝9），4個親本（p＝4），先由一般變方分析，估計重複、處理、機差、總和等各變因之平方和及均方，然後依據下列公式，估計遺傳變因之平方和及均方，各變因之計算公式，分別列如下：

$$a = \frac{\Sigma(Yr.+Y.r)^2}{2np} - \frac{2Y^2..}{np^2}$$

$$b = \frac{\Sigma(Yrs+Ysr)^2}{2n} + \frac{\Sigma Yr^2}{n} + \frac{Y^2..}{np^2} - \frac{\Sigma(Yr.+Y.r)^2}{2np}$$

$$b_1 = \frac{(Y..-pY.)^2}{np^2(p-1)}$$

$$b_2 = \frac{\Sigma(Yr.+Y.r-pYr)^2}{np\ (p-2)} - \frac{(2Y..-pY.)^2}{np^2\ (p-2)}$$

$$b_3 = \frac{\Sigma(Yrs+Ysr)^2}{2n} - \frac{\Sigma(Yr.+Y.r-2Yr)^2}{2n\ (p-2)} + \frac{(Y..-Y.)^2}{n(p-1)\ (p-2)}$$

$$c = \frac{\Sigma(Yr.-Y.r)^2}{2np}$$

$$d = \frac{\Sigma(Yrs-Ysr)^2}{2n} - \frac{\Sigma(Yr.-Y.r)^2}{2np}$$

上式中，以P爲親本數，n爲區集數，Yrs及Ysr代表 Diallel cross 表內之雜交及其互交各組合之變值（r≠s）共有 P（P—1）個變值，Yr（r＝1.2.3……P）代表P個親本之變值，Yr. 代表雄親

序列之合計，Y.r 代表雌親序列之合計，Y.. 爲 r 個序列之總和，Y. 爲 P 個親本之合計。

又 a 變因主要由於親本間之遺傳變異所造成（$D-F+H_1-H_2$），b 變因爲親本間之顯性效果所造成（H_2），此變因又可再分爲三變因，即 b_1 變因爲平均顯性效果（Mean dominance effect）所造成（h^2），b_2 變因爲遺傳因子頻度（Gene frequency）不相等時之顯性效果所造成（H_1-H_2），b_3 變因爲特殊顯性效果所造成之變異，一般稱爲特定結合力（Specific combining ability），c 變因係由 P 個親本作爲雄親與由 P 個親本作爲雌親時之差異所造成之變異，d 變因係剩餘之各互交組合差異所造成之變異，故 c 及 d 兩變因均屬互交間之差異（Reciprocal differences），亦即母本細胞質之影響（Maternal effect）所造成之變異。但各變因之計算結果，必須符合 $b=b_1+b_2+b_3$，而 a，b，c，d 等四個變因之平方和合計與處理平方和相等。茲將變方分析結果列於表 3

表 3. 全 互 交 之 變 方 分 析

Table 3. The analysis of variance of diallel crosses

研究性狀 Characters	變異原因 Source of variation	自由度 D.F.	平方和 Sum of square	均方 Mean square	F 值 F-value
抽穗期 Heading date	Block	8	53.3750	6.6719	0.5848
	a	3	175.1667	58.3800	5.1171**
	b_1	1	8.3000	8.3000	0.7275
	b_2	3	140.7000	46.9260	4.1131*
	b_3	2	396.200	188.1000	16.4871**
	b	6	545.3000	90.8890	7.9665**
	c	3	136.4000	45.4600	3.9846*
	d	3	34.1000	11.3600	0.9957
	Error	120	1369.0690	11.4089	
	Total	143	2314.0000		
株高（公分） Plant height (cm)	Block	8	436.8472	54.6059	1.9494
	a	3	24732.4166	8244.1389	294.3127**
	b_1	1	4168.9000	4168.9000	148.8282**
	b_2	3	13.6945	4.5648	0.1630
	b_3	2	1173.6852	586.8426	20.9501**
	b	6	5356.2778	892.7130	35.0825**
	c	3	167.8611	55.9537	1.9975
	d	3	300.1945	100.0648	3.5723*
	Error	120	3361.3750	28.0115	
	Total	143	34355.9722		

分蘖數 Tiller numbers	Block	8	172.4700	21.5588	1.4586
	a	3	1121.3800	373.7933	25.2905**
	b_1	1	166.2600	166.2600	11.2490**
	b	3	1142.7800	380.9267	25.7731**
	b_3	2	808.9700	404.4850	27.3671**
	b	6	2118.0100	353.0017	23.8837**
	c	3	40.9400	13.6467	0.9233
	d	3	27.4500	9.1500	0.6191
	Error	120	1773.9700	14.7800	
	Total	143	5254.2200		
穗數 Panicle numbers	Block	8	80.500	10.0625	0.7055
	a	3	345.1250	115.0417	8.0660**
	b_1	1	235.5579	235.5579	16.5159**
	b_2	3	402.3472	134.1157	9.4034**
	b_3	2	404.5741	202.2871	14.1831**
	b	6	1042.4791	173.7465	12.1821**
	c	3	56.0278	18.6759	1.3094
	d	3	14.3055	4.7685	0.3343
	Error	120	1711.5000	14.2625	
	Total	143	3249.9750		
穗長(公分) Panicle length (cm)	Block	8	39.0556	4.8820	2.2261*
	a	3	1134.4028	378.1343	172.4200**
	b_1	1	111.0208	111.0208	50.6228**
	b_2	3	11.1805	3.7268	1.6993
	b_3	2	77.0555	38.5278	17.5677**
	b	6	199.2569	33.2095	15.1427**
	c	3	19.2500	6.4167	2.9259*
	d	3	5.8611	1.9537	0.8908
	Error	120	263.1666	2.1931	
	Total	143	1660.9931		

穗重（公克） Weight of panicle (gr)	Block	8	33.5194	4.1899	0.8232
	a	3	472.1039	157.3680	30.9201**
	b_1	1	259.0052	259.0052	50.8901**
	b_2	3	90.7860	30.2620	5.9460*
	b_3	2	262.8600	41.4856	8.1512**
	b	6	612.6512	72.1271	14.1717**
	c	3	57.2321	19.0774	3.7484*
	d	3	83.9051	27.9684	5.4953**
	Error	120	505.9784	5.0895	
	Total	143	1765.3900		
一穗粒數 Number of grains per panicle	Block	8	58696.3889	7337.0486	1.0716
	a	3	3058705.1945	1019568.3982	148.9147**
	b_1	1	425382.2593	425382.2593	62.1299**
	b_2	3	81183.9167	27061.3056	3.9525*
	b_3	2	742990.2408	371495.1204	54.2593**
	b	6	1249556.4174	208259.4029	30.4177**
	c	3	102769.3056	34256.4352	5.0034**
	d	3	59710.1944	19903.3981	2.9070*
	Error	120	821599.3889	6846.6616	
	Total	143	5351036.8889		
結實率（百分率） Fertility (%)	Block	8	1693.7720	211.7215	1.3539
	a	3	5866.2651	1955.4217	12.5045**
	b_1	1	6283.3820	6283.3820	40.1810**
	b_2	3	10544.4576	3514.8192	22.4766**
	b_3	2	3633.9560	1211.2853	7.7459**
	b	6	20461.7954	3410.2992	21.8082**
	c	3	1254.5856	418.1952	2.6743*
	d	3	1092.7562	364.2521	2.3293*
	Error	120	18765.2344	156.3770	
	Total	143	49134.4086		

百粒重(公克) Weight of 100 grains (gr)	Block	8	0.2188	0.0274	1.0340
	a	3	2.0925	0.6975	26.3208**
	b_1	1	0.1200	0.1200	4.5283*
	b_2	3	0.1019	0.0340	1.2830
	b_3	2	0.0739	0.0370	1.3962
	b	6	0.2958	0.0493	1.8604
	c	3	0.5235	0.1742	6.5736**
	d	3	0.1575	0.0525	1.9811
	Error	120	3.1856	0.0265	
	Total	143	6.13		
產量(公克) Yield (gr)	Block	8	327415.6600	40926.9600	23.1279**
	a	3	23990.1500	7996.7167	4.519*
	b_1	1	35539.3400	35539.3400	20.0834**
	b_2	3	21739.0400	7246.3467	4.0949*
	b_3	2	11303.0500	5651.5250	3.1937*
	b	6	68581.4500	11430.2417	6.4593
	c	3	10153.2600	3384.4200	1.9125
	d	3	1674.9100	558.3033	0.3155
	Error	120	212350.6200	1769.5900	
	Total	143	644166.0400		

*and **: Significant at 5% and 1% level, respectively.

由表 3.各變因顯性測驗結果，得下列數點結論：

1.各種數量性狀之 a 變因，其 F值極大，均達顯著之程度，即表示四個親本有極大之遺傳變異存在。

2.各種數量性狀之 b 變因，F 值均達極顯著之程度，可知各種雜交組合間有極明顯之顯性效果存在。

3. b_1 變因之 F 值均極顯著，亦即否定 $b^2=0$ 擬說，表示具有平均顯性效果 (Mean dominance effect) 存在。b_2 變因之 F 值極顯著，表示具有遺傳因子頻度 (Gene frequency) 不相等時所造成之顯性變異差別。

4. c 及 d 兩變因，在穗重，每穗粒數及百粒重均達極顯著程度，即可能有 Maternal effect 存在。

(四) 各種變方及變積成分分析：由變方分析得知親本間各性狀間有極大之遺傳變異，各雜交組合間亦有極明顯之顯性效果。現應用變方成分 (Components of variance) 分析，分別估計變方內所含之各種成分，探明各種數量性狀之顯性程度 (Degree of dominance)，估計親本內之所有顯性因子與隱性因子 (Recessive genes) 之比率等，利用 F_1 資料分析各種變方及變積 (Covariance)

，以 Diallel cross 表內之總數估計之。

其計算公式如下，所得結果列於表 4

親本變方（VP）爲：

$$Vp = VoLo = \frac{1}{p-1}\left(\sum_{r=1}^{4} \frac{Y^2rr}{n} - \frac{Y^2.}{np}\right)$$

序列變方之平均值（$\overline{V}r$）爲：

$$\overline{V}_r = V_{ILI} \qquad \overline{V}r = \frac{1}{p}(V_{r1}+V_{r2}+V_{r3}+V_{r4}\cdots\cdots Vrp)$$

$$V_{r1} = \frac{1}{p-1}\left\{\sum_{S=1}^{4}\left(\frac{Y^2_{r1s}+Y^2_{rs1}}{2n}\right) - \left(\frac{Y^2_{1\cdot r}+Y^2_{\cdot r1}}{2np}\right)\right\}$$

$$V_{r2} = \frac{1}{p-1}\left\{\sum_{S=2}^{4}\left(\frac{Y^2_{r2s}+Y^2_{rs2}}{2n}\right) - \left(\frac{Y^2_{2\cdot r}+Y^2_{\cdot r2}}{2np}\right)\right\}$$

$$Y_{r3} = \frac{1}{p-1}\left\{\sum_{S=3}^{4}\left(\frac{Y^2_{r3s}+Y^2_{rs3}}{2n}\right) - \left(\frac{Y^2_{3\cdot r}+Y^{\cdot 2}_{r3}}{2np}\right)\right\}$$

$$V_{r4} = \frac{1}{p-1}\left\{\sum_{S=4}^{4}\left(\frac{Y^2_{r4s}+Y^2_{r}S_4}{2n}\right) - \left(\frac{Y^2_{4\cdot r}+Y^{\cdot 4}_{\cdot r}}{2np}\right)\right\}$$

序列平均值之變方（$V_{\overline{r}}$）爲：

$$V_{\overline{r}} = V_{oLI} = \frac{1}{p-1}\left(\sum_{r=1}^{4} \frac{Y_r{}^2_{\cdot}+Y^2_{\cdot r}}{2n} - \frac{Y^2_{\cdot\cdot}}{np^2}\right)$$

序列變積之平均值（$\overline{W}r$）爲：

$$\overline{W}_r = W_{oLoI} = \frac{1}{p-1}\left\{\sum_{r=1}^{4} \frac{Y_{rr}(Y_{r\cdot}+Y_{\cdot r})}{2np} - \frac{Y.Y_{\cdot\cdot}}{np^2}\right\}$$

$$(m_{LI}-m_{Lo})^2 = \left(\frac{1}{np}Y_{\cdot} - \frac{1}{np^2}Y_{\cdot\cdot}\right)$$

各種變方及變積所組合之成分：

$$Vp = V_{oLO} = D+E$$

$$\overline{W}_r = W_{oLo\,1} = \frac{1}{2}D - \frac{1}{4}F + E/p$$

$$\overline{V}_r = V_{lLI} = \frac{1}{4}D - \frac{1}{4}F + \frac{1}{4}H_1 + (p+1)E/2p$$

$$V_{\overline{r}} = V_{oLI} = \frac{1}{4}D - \frac{1}{4}F + \frac{1}{4}H_1 - \frac{1}{4}H_2 + E/2p$$

$$(\bar{F}_1-\bar{P})^2=(m_{LI}-m_{Lo})^2=\frac{1}{4}h^2+(p-1)E/p^2$$

$E=MSE$

表 4. 水稻各種數量性狀之變方及變積

Table 4. The variance and covariance of ten quantitative characters of rice

研究性狀 Characters	介值 Statistics					
	V_{oLo}	W_{oLol}	V_{ILI}	V_{oLl}	$(m_{T.I}-m_{Lo})^2$	E
抽穗期 Heading date	101.66	26.85	61.29	52.02	0.17	11.41
株高 Plant height	474.66	233.12	159.91	114.49	86.86	28.01
分蘖數 Tiller numbers	333.66	82.52	2871.21	193.72	3.46	14.78
穗數 Panicle numbers	98.25	22.18	104.78	66.86	4.91	14.26
穗長 Panicle length	218.84	101.51	65.16	192.27	2.31	2.19
穗重 Weight of panicle	38.80	25.59	100.33	88.04	5.40	5.10
一穗粒數 Number of grains per panicle	409336.06	226397.54	240833.66	526912.42	8862.13	6846.66
結實率(百分率) Fertility (%)	1795.86	254.04	2092.91	1186.91	130.90	156.27
產量(公克) Yield (gr.)	2162.35	634.38	24833.61	5690.57	740.38	1769.59
百粒重(公克) Weight of 100 grains (gr.)	0.36	0.17	0.13	0.38	0.01	0.02

各種變方之成分係依下列各式估計之：

$D=V_{oLo}-E$

$F=2V_{oLo}-4W_{oLol}-2(p-2)E/p$

$H_1=V_{oLo}-4W_{oLol}+4V_{ILI}-(3p-2)E/p$

$H^2=4V_{ILI}-4V_{oLI}-2E$

$h^2=4(m_{LI}-m_{Lo})^2-4(p-1)E/p^2$

K_D 及 K_R 分別表示顯性因子及隱性因子之總數，二者之比值估計公式如下：

$$\frac{K_D}{K_R}=\frac{(4DH_1)^{\frac{1}{2}}+F}{(4DH_1)^{\frac{1}{2}}-F}$$

$\overline{uv}$ 爲遺傳因子頻度 (Genes frequency) 乘積之平均值，依下列公式估計之：

$$\overline{uv}=\frac{H_2}{4H_1}$$

顯性程度（Degree of dominance）以下列比值估計之：

$$\frac{H_1}{D}\ ,\ \frac{V_{1L1}}{W_{oLol}}$$

茲將各種性狀之估計結果列於表 5

表 5. 水稻各種數量性狀之變方成分及各種估值

Table 5. The components of variance for ten quantitative characters of rice

介值 Statistic	抽穗期 Heading date	株高 Plant height	分蘖數 Tiller numbers	穗數 Panicle numbers	穗長 Panicle length	穗重 Weight of panicle	一穗粒 Number of grains per panicle	結實率 Fertility	百粒重 Weight of 100 grains	產量 Yield
D	90.24	446.65	318.8	83.98	216.64	33.71	402489.95	1639.48	0.3367	382.76
H_1	210.91	111.79	11451.5	393.02	67.96	325.07	449964.20	8760.41	0.1317	94535.29
H_2	14.27	125.66	10680.4	123.16	− 512.84	39.02	− 1158008.36	3311.67	− 0.9848	73032.98
F	84.51	− 11.17	322.5	93.52	29.45	− 29.84	30313.53	406.33	− 0.0099	1638.33
h^2	− 7.86	326.43	2.8	8.93	7.61	16.54	− 93763.58	2419.18	0.0047	− 350.34
$(H_1/D)^{\frac{1}{2}}$	1.52	0.50	5.9	2.16	0.56	3.10	1.05	2.31	1.5989	15.71
V_{1L1}/W_{oLol}	2.28	0.68	34.8	4.72	0.64	3.92	1.06	8.23	0.7624	39.15
$2(V_{1L1}/W_{oLo}{}^{1-\frac{1}{2}})$	3.56	0.74	68.5	8.45	− 0.35	6.84	1.12	15.47	0.5248	77.30
$\overline{u\ v}$	0.02	0.28	0.2	0.08	− 1.89	0.03	− 0.64	0.09	− 0.8694	0.19
K_D/K_R	1.88	0.99	1.2	0.99	1.64	0.56	0.80	− 1.11	1.0226	0.88

H_1 爲因子之顯性變方（Dominant variance）

D 爲因子累加遺傳變方（Additive genefic variance）

$D > H_1$ 表示累加性變方大於顯性變方。

$\frac{K_D}{K_R} \div 1$ 表示顯性因子數與隱性因子數相等。

$\frac{H_1}{D} > 1$ 表示顯性變方大於累加性變方。

$(\frac{H_1}{D})^{\frac{1}{2}}$ 表示全部因子座之平均顯性程度。

由表 5 可知除株高及穗重之D大於H_1外，其餘各種數量性狀之 H_1 均大於 D，表示水稻各種數量性狀之顯性變方大於累加性變方，因 H_1 與 H_2 對於各性狀間均有顯著之差別，故證實遺傳因子頻度不相等。

$\overline{uv}$，$\frac{K_D}{K_R}$兩項數值表示在株高，分蘖數及產量三個性狀方面，顯性及隱性因子之數目大約相等。又因第5. 表所列 $(\frac{H_1}{D})^{\frac{1}{2}}$ 項表示顯性之程度，在株高，穗長兩性狀間均小於 1，表示不完全顯性，每穗粒數爲完全顯性，其他性狀均爲超顯性。此處應注意者，$(\frac{H_1}{D})^{\frac{1}{2}}$ 數值表示 4×4雜交組合之平均顯性程度，至於各個雜交組合之顯性程度應由表2. 所列各項比較而得。

由表 2.可知 $\overline{F_1}$（平均值）超越高親本而達顯著水準者，分述如下：

抽穗期和穗重爲$P_1 \times P_2$，分蘖數和穗數爲 $P_2 \times P_4$，一穗粒數爲 $P_1 \times P_4$；$P_2 \times P_3$ 及 $P_2 \times P_4$，結實率爲 $P_1 \times P_2$；$P_1 \times P_4$ ；$P_2 \times P_3$及 $P_2 \times P_4$ 等均極顯著，產量除 $P_3 \times P_4$ 外，其他雜交組合均達極顯著水準。

（五）利用親本，F_1，F_2 所獲得之性狀，分別估算平均值，遺傳率，表現型相關，遺傳相關及環境相關，其結果列於表 6—8。

表 6. 水稻數量性狀 F_2 代及雙親之平均值

Table 6. Means of eight agronomic characters in the P_1, P_2, P_3, P_4 and F_2 populations of three rice crosses

Characters	Parents and F_2						
	P_1	$P_1 \times P_2$	P_2	$P_2 \times P_3$	P_3	$P_3 \times P_4$	P_4
Number of tillers	19.60	15.57	14.17	16.91	22.13	20.39	13.51
Number of panicle	17.04	14.54	13.35	16.07	17.17	18.61	13.67
Plant height	100.70	95.11	112.43	88.69	67.21	73.58	68.03
Length of panicle	21.80	17.93	23.35	18.88	14.17	15.18	13.90
Weight of panicle	7.62	7.76	9.00	7.40	2.91	6.09	4.16
Number of grains per panicle	711.81	733.17	508.61	676.36	228.30	564.24	520.87
Fertility	79.93	83.51	69.96	71.02	61.13	84.16	72.85
Weight of 100 grains	1.96	2.19	2.52	2.12	1.99	2.30	1.96

由表6. 可知各組合中，每穗粒數，結實率，百粒重等三性狀之平均數有超越雙親之現象。

表 7. 水稻三個雜交組合八個性狀F_2代之遺傳率值

Table 7. Heritability estimates for eight agronomic characters in F_2 populations

Characters	Heritability (%)		
	$P_1 \times P_4$	$P_2 \times P_3$	$P_4 \times P_3$
Number of tiller	0	0	0
Number of panicle	0	0	6.11
Plant height	86.13	93.67	63.67

Weight of panicle	69.48	89.19	51.49
Length of panicle	80.45	68.96	57.50
Number of grains per panicle	83.12	87.85	53.14
Fertility	0	0	0
Weight of 100 grains	0	0	97.13

水稻之株高、穗長、穗重、每穗粒數等在三個雜交組合中，其遺傳率相當高，介於 53.14～89.19 之間，其他四個性狀，如分蘖數、穗數、結實率、百粒重等之遺傳率均爲零，因此在 F_2 代中選種有困難，必須在以後之世代中選種，可獲得所需要之性狀。

表 8. 水稻三個雜交組合，八個性狀F_2代之表現型，遺傳型及環境等之相關係數

Table 8. Phenotypic, genotypic and environmental correlation coefficients of three crosses in F_2 populations.

Characters correlated	Correlation coefficients								
	$P_2 \times P_3$			$P_1 \times P_4$			$P_4 \times P_3$		
	r_P	r_G	r_E	r_P	r_G	r_E	r_E	r_G	r_F
Number of tillers									
Number of panicle	0.4809	—	—	0.4816	—	0.7490**	0.9718**	−0.7271	0.9103**
Plant height	−0.4177	—	—	−0.3631	—	0.0783	−0.0408	—	−0.1680
Length of panicle	−0.2395	—	—	0.1607	—	0.5966*	0.5790*	—	0.9070**
Weight of panicle	−0.4926	—	—	−0.2263	—	0.0638	−0.0691	—	−0.1834
Number of grains per panicle	−0.3095	—	—	0.0359	—	−0.1189	−0.0493	—	−0.1234
Fertility	−0.3195	−0.0694	0.3059	0.3623	− 0.9910	0.7543**	−0.1056	0.0003	−0.1735
Weight of 100 grains	−0.3033	0.0746	−0.2435	0.1622	—	0.1574	−0.1577	−0.0006	−0.0944
Number of panicle									
Plant height	−0.1506	—	—	0.5770*	0.4101	0.0725	−0.1498	—	−0.5614
Length of panicle	−0.0288	−0.1951	0.2002	0 .9910**	0.9900**	0.0295	0.2736	—	0.4730
Weight of panicle	−0.1189		0.0669	0.8808**	0.9900**	0.3359	0.0194	—	0.0570
Number of grains per panicle	−0.1055		0.2509	0.9900**	0.9910**	−0.1114	−0.0245	—	−0.0560
Fertility	−0.2482	−0.9500	0.0403	0.2422	—	0.5735*	−0.1879	0.5424*	−0.1124

Weight of 100 grains	−0.3884	−0.7355	−0.2823	0.1388	−0.9910	0.9900**	0.1468	0.1178	−0.1082
Plant height									
Length of panicle	0.5001*	0.5456*	0.3342	0.9910**	0.7809*	0.9910**	0.0479	0.0504	0.0526
Weight of panicle	0.6147*	0.7946**	0.2124	0.9910**	0.9900**	0.1234	0.0297	0.0581	0.2648
Number of grains per panicle	0.8272**	0.9777**	0.1302	0.9910**	0.9010**	0.0311	0.4871	0.5358*	0.0117
Fertility	0.2910	—	0.2103	0.1056	—	0.9801**	0.1652	—	−0.0402
Weight of 100 grains	0.2697	—	0.2677	0 2896	0.1493	0.9900**	0.2373	—	0.9501**
Length of panicle									
Weight of panicle	0.6791*	0.8548**	0.0483	0.6506	0.9910**	0.1646	0.6995*	0.9054**	0.3614
Number of grains per panicle	0.8792**	0.9501*	0.2288	0.9900**	0.9910**	−0.1689	0.4234	0.5671*	0.4170
Fertility	0.2984	—	0.1192	0.7544**	—	0.1138	0.1908	—	0.0757
Weight of 100 grains	0.9501**	—	0.9501**	0.1224	0.1493	0.0979	0.5668	—	−0.0190
Weight of panicle									
Number of grains per panicle	0.9516**	0.9501**	0.4635	0.9900**	0.9900**	—0.3019	0.8805**	0.9405**	0.4191
Fertility	0.5248*	—	0.3301	0.8219**	—	0.0735	0.5186*	—	0.5982*
Weight of 100 grains	0.4362	—	−0.0010	0.9900**	0.9100**	0.0910	0.9928**	—	0.3837
Number of grains per panicle									
Fertility	0.4652	—	−0.1357	0.9006**	—	0.0428	0.3609	—	−0.0790
Weight of 100 grains	0.4355	—	−0.2817	0.5906*	0.8152**	0.0357	0.7130	—	0.7870**
Fertility									
Weight of 100 grains	0.4252	0.9501**	0.2800	0.2353	—	0.8578**	0.4068	−0.4265	0.4166

* Correlations significant at 5% level.

** Correlations significant at 1% level.

由表8. 所得之結果，在 $P_2 \times P_3$ 組合內，顯示表現型相關及遺傳相關均極顯著者，有株高與穗長、穗重、每穗粒數；穗長與穗重及每穗粒數，其中穗長與百粒重之表現型及環境相關均極顯著，結實率與百粒重之遺傳相關極顯著，大致看來，環境相關，除穗長與百粒重外，其他各性狀之相關均極低

，而環境之影響不大，但隨雜交組合不同而稍有差異。在 $P_1 \times P_4$ 及 $P_4 \times P_3$ 兩組合內，亦有環境相關極顯著之性狀，如株高與穗長、穗重、每穗粒數、結實率、百粒重等，但分蘖數與其他各性狀之相關，在三個雜交組合中，除環境相關稍有影響外，與其他各性狀均不顯著，因此欲將矮稻之高分蘖力集聚於株型矮，穗長長，產量高之新品種非常困難。

四、摘　　要

本研究係利用四個水稻品種，穗數型品種（臺南3號），穗重型品種（嘉農242號），突變半矮稻品系（D—155—8）係高分蘖型及（D—8—23）係低分蘖型，利用以上各品種爲試驗材料，進行全互交（包括正逆雜交）以研究水稻重要數量性狀之遺傳現象。以雜種第一代及親本自交後代爲資料，依據 Hayman (1954,a.b) 之統計分析原理及方法，研究水稻之抽穗期、株高、分蘖數、穗數、穗長、穗重、每穗粒數、結實率、百粒重、產量等數量性狀之遺傳，其主要結果如下：

（一）各種數量性狀在四個親本間均有極大之遺傳變異量，雜交組合後代亦有極明顯之顯性效果（Dominant effect）存在。在穗重，每穗粒數，及百粒重等三個性狀中可能有母本細胞質之影響，（Maternal effect）存在。

（二）因子之累加性遺傳變方 D (Additive genetic Variance) 及顯性變方 H_1 (Dominant variance) 均極爲顯著，除株高及穗重之 D 大於 H_1 外，其餘各種數量性狀之 H_1 均大於 D，即表示水稻各種數量性狀之顯性變方大於累加性變方，因 H_1 與 H_2 對於各性狀間均有顯著之差別，足以證實遺傳因子頻度不相等。

（三）由表5中uv，$\frac{K_D}{K_R}$ 兩項數值表示在株高，分蘖數及產量三個性狀方面，顯性及隱性因子之數目大約相等。

（四）又表5所列 $(\frac{H_1}{D})^{\frac{1}{2}}$ 表示顯性之程度，在株高、穗長兩性狀方面均小於1，表示不完全顯性，每穗粒數爲完全顯性，其他均爲超顯性。

（五）分蘖數、穗數、每穗粒數，百粒重等四性狀之遺傳現象較株高，或穗長爲複雜，且此等性狀受生長環境之影響甚大。

（六）由 F_1，F_2 等之資料分析結果可知，若要從雜交組合中選拔出穗數多，穗長長及株型矮之後裔非常不易。

五、參 考 文 獻

Hayman, B.I.: The analysis of variance of diallel tables. Biometrics, 10: 235–244. 1954, a.

_____: The theory and analysis of diallel crosses. Genetics 39: 789–809. 1954, b.

_____: The theory and analysis of diallel crosses. (II) Ibid. 43: 63–85. 1958.

_____: The theory and analysis of diallel crosses. (III) Ibid 45:155–172. 1960, a.

Jinks, J.L., and B.I. Hayman: The analysis of diallel cross. Maize Genet. News Letter, 27: 48–54. 1953.

_____: The analysis of continuous variation in a diallel cross of Nicotiana rustica varieties. Genetics, 39: 767–788. 1954.

_____: A survey of the general basis of heterosis in a variety of diallel crosses. Heredity, 9: 223–238. 1955.

Jinks, J.L.: The F_2 and backcross generations from a set of diallel cross. Heredity, 10: 1–

30. 1956.

Kronstad, W.E., and W.H. Foots: General and specific combining ability estimates in winter wheat (Triticum aestivum Vill., Host.) Crop Sci., 4: 616-619. 1964.

Wu, H.P.: Studies on the quantitative inheritance of 0. sativa L. I. A diallel analysis of heading time and plant height in F_1 progeny. Bot. Bull. Acad. Sinica, 9: 1-9. 1968.

湯文通：作物育種之原理與實施 P162—197，1967

張恩雨：菸草數量性狀遺傳之研究，2，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—27，1963.

STUDIES ON THE QUANTITATIVE INHERITANCE OF ORYZA SATIVA L.

I. DIALLEL CROSS OF SEMI-DWARF RICE

by

Te-mei Chang

Summary

In this paper, an analysis of genetic variation of quantitative characters by means of a 4×4 diallel cross is presented. The 4 parental lines are Tainan 3, Chia-nung 242, D-155-8 and D-8-23. Tainan 3 is a variety of abundant tillering and Chia-nung 242 a variety of large panicle. The other two varieties are of dwarf erectoid type. The characters being studied are heading date, plant height, tiller number, panicle number, panicle length, panicle weight, number of grains per panicle, seed fertility, weight of 100 grains and yield.

From the results of analysis of variance (Table 3) it is indicated that there is significant genetic variation among parental varieties in all the 10 characters. Average dominance effects (b_1) are significant in all characters except in heading date. Symmetry of gene distribution in the character of plant height is indicated by the insignificant b_2 item in the analysis of variance. This agrees with its $\overline{uv}$ and K_D/K_R values shown in table 5. The b_2 items are also insignificant in the characters of panicle length and weight of 100 grains. While the $\overline{uv}$ and K_D/K_R values show approximately equal frequency of dominant and recessive genes for tiller number and yield. Highly significant maternal effects are seen in characters of panicle weight, grain number per panicle and weight of 100 grains.