

稻米礦物元素含量的遺傳效應

楊嘉凌

臺中區農業改良場副研究員

摘 要

本試驗利用兩個水稻雜交組合的 5 個世代平均數，分析 8 個礦物元素含量的遺傳效應。結果顯示：(一) 大量元素 (Ca、Mg、K 及 P) 含量表現：Ca 及 Mg 含量受到累加性、顯性及上位性交感基因等作用；此 4 個元素含量的累加性基因效應小於顯性基因效應。基因交感作用以顯性×顯性基因的效應較大。非累加性效應在大量元素含量性狀的遺傳表現具較大比例，育種根據後代系統平均值進行選拔較單株選種有利。(二) 微量元素 (Fe、Zn、Cu 及 Mn) 含量表現：皆具有顯著的累加性、顯性及上位性交感基因等作用。累加性基因效應小於顯性基因效應。上位性基因作用以顯性×顯性基因效應的貢獻較大，Zn 及 Cu 含量有關累加性作用成分總和小於顯性作用總和，Fe 及 Mn 含量的累加性作用總和則大於顯性作用總和，表示 Fe、Mn 含量有關累加性的效應已具有較大比例。

中英文關鍵字：稻米 Rice、礦物元素 Mineral element、世代平均數 Generation mean。

前 言

米粒礦物元素含量性狀於水稻雜種 F_2 族群呈連續分布且具有超親分離現象，顯示礦物元素含量屬於數量性狀。對於植物數量性狀的育種而言，一般利用基因作用性質及遺傳效應大小，以決定改良性狀的育種策略。如果累加性基因作用占優勢，早期世代期間進行選拔便

具成效。然而，若存在非累加性基因作用，選拔強度不宜過大。因此，對於改進數量性狀而言，選擇適當的育種方法，絕大部分決定於基因作用 (Shashikumar *et al.*, 2010)。

影響數量性狀遺傳的基因作用，一般利用世代平均數分析加以評估 (Mather and Jinks, 1982)，以了解性狀之遺傳表現是否僅為簡單的累加性-顯性模式，或是另有非等位基因效應。Mgonja *et al.* (1994) 曾描述水稻中胚軸長度受到累加性、顯性及非等位基因交感的作用。Price *et al.* (1997) 報導稻根長度具有顯著累加性及顯性的主效應外，非等位基因的顯性×顯性交感作用亦有其重要性。一般以兩個親本及其若干雜交後代之世代平均數的組成部分，以尺度測驗或聯合尺度測驗兩種方式，檢測性狀的遺傳模式。測驗若顯著，表示加性-顯性模式在解釋遺傳效益上並不充分，另須加入非等位基因的交感作用，據以估計影響性狀的基因效應。郭與謝 (1982)、Price *et al.* (1997) 以及 Shashikumar *et al.* (2010) 等研究，都以上述尺度測驗顯示目標性狀存在非等位基因的交感作用，再以加性-顯性-上位性的全遺傳模式估計基因效應。另一方面，有些研究先以 3 介量遺傳模式進行聯合尺度測驗，若顯著表示 3 介量模式並不合適，再加入交感項之遺傳介量進行聯合尺度測驗的遺傳效應估計 (van Ginkel and Scharen, 1987; Zewdie and Bosland, 2003)。

本試驗利用兩個稻雜交組合的親本、 F_1 、 F_2 及 $F_{2:3}$ 系統等族群材料，以聯合尺度測驗方法，探討影響米粒礦物元素含量性狀的基因型式與作用大小，作為育種選拔目標礦物元素含量的參考。

內容

一、大量元素 (Ca、Mg、K 及 P) 含量的表現

由兩雜交組合的 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 及 F_3 等世代平均數可知，4 個大量元素含量於各組合的親本之間均分別具有顯著差異。兩組合 P_1 親本的 Ca 含量皆高於 P_2 親，而 Mg、K 及 P 含量皆低於 P_2 親。HF 組

合 F₁ 族群的 Ca 含量均值近於中親值，Mg、K 及 P 含量則明顯低於中親值；AT 組合 F₁ 世代的 Ca 含量平均值亦近於中親值，K 含量低於中親值，Mg 及 P 含量則高於中親值。兩組合的 F₂ 及 F₃ 世代均發現具有超親分離的個體，且各元素含量於雜種世代平均值的表現趨勢不盡相同，就 HF 組合而言，Ca 含量的 F₂ 世代平均值顯著高於 F₁ 及 F₃ 世代而近於較高含量親；Mg、K 及 P 含量分別於 F₂ 及 F₃ 世代之間的平均值差異不明顯，但皆顯著高於 F₁ 世代而近於高含量親。就 AT 組合而言，Ca 含量於 F₂ 及 F₃ 世代平均值的表現相近，且皆顯著高於 F₁ 族群平均而近於高含量親；Mg 含量於 F₁ 及 F₃ 世代的平均值差異不顯著，且皆高於 F₂ 族群平均而近於高含量親；K 含量於 F₁、F₂ 及 F₃ 世代間的平均值差異不明顯，且皆低於中親值；P 含量於 F₂ 及 F₃ 世代平均值表現相近，且皆顯著低於 F₁ 世代均值而近於中親值。

以兩個雜交組合的 5 個世代平均值，進行三介量聯合尺度測驗的結果（表一）顯示，就 HF 組合而言，4 個大量元素含量測驗的 χ^2 值皆達顯著水準，表示簡單加性-顯性模式不足以解釋 Ca、Mg、K 及 P 等含量於世代族群內的變異。就 AT 組合而言，Ca 及 Mg 含量的遺傳介量分析亦顯示不符合加性-顯性模式；K 及 P 含量經測驗的 χ^2 值不顯著，簡單加性-顯性模式可以解釋 K 及 P 含量於 5 世代族群的變異，且此 2 個元素含量的累加性（d）基因效應皆呈現顯著負值，而顯性（h）基因效應未達顯著水準。

兩雜交組合估算 5 個遺傳介量（m、d、h、i、l）效應的結果（表二）顯示，除了 HF 組合 Ca 含量及 AT 組合 Mg 含量的 5 個介量皆顯著外，其它元素含量之部分遺傳介量效應未顯著。兩組合的累加性（d）基因效應一般低於顯性（h）基因效應，兩組合 Ca 含量的累加性基因效應皆表現為顯著正值，HF 組合的 Mg 及 K 含量與 AT 組合的 Mg 含量皆具有顯著負值的累加性基因效應。此外，HF 組合 P 含量的累加性基因效應表現為負值但不顯著。大量元素含量性狀的顯性（h）

基因效應一般大於累加性 (d) 基因效應，除 HF 含量 Ca 含量表現顯著正值的顯性效應外，其它元素含量則表現為顯著負值。就非等位基因的加性×加性 (i) 交感效應而言，除 HF 組合 K 及 P 含量的表現未達顯著水準外，HF 含量 Ca 含量呈現顯著正值，HF 組合 Mg 含量以及 AT 組合 Ca 與 Mg 含量皆為顯著負值。顯性×顯性 (l) 交感效應一般大於加性×加性 (i) 交感作用，HF 組合 Ca、K 及 P 含量皆表現顯著負值的[l]效應，AT 組合的 Mg 含量表現為顯著正值，而 HF 組合 Mg 含量及 AT 組合 Ca 含量的[l]效應表現為不顯著負值。

有關遺傳上位性的型式，當顯性 (h) 基因效應及顯性×顯性 (l) 基因效應皆達顯著水準時，[h]及[l]效應的符號相同表示互補 (complementary) 型上位，符號相異則表示為重複 (duplicate) 型上位 (Mather and Jink, 1982)。本試驗 HF 組合 Ca 含量與 AT 組合 Mg 含量之[h]及[l]估值的符號相異 (一為正，另一為負)，而 HF 組合 K 及 P 含量的[h]及[l]效應符號相同 (皆為負值)。此外，累加性效應總和 (d+i) 屬於遺傳可固定的成分，而顯性效應總和 (h+l) 為非固定成分。本試驗結果，大量元素含量性狀的 (d+i) 效應都低於 (h+l) 效應。

二、微量元素 (Fe、Zn、Cu 及 Mn) 含量的表現

由兩組合的 P₁、P₂、F₁、F₂ 及 F₃ 等世代平均值可知，微量元素含量性狀於各組合親本之間均具有顯著差異。兩組合 P₁ 親的 Fe 及 Mn 含量皆高於 P₂ 親；HF 組合 P₁ 親的 Zn 及 Cu 含量低於 P₂ 親，而 AT 組合 P₁ 親的 Zn 及 Cu 含量高於 P₂ 親。兩組合 F₁ 世代的 Zn 及 Cu 含量均顯著高於中親值；兩組合 Cu 含量均值近於中親值；HF 組合 F₁ 世代 Mn 含量低於中親值，AT 組合 Mn 含量則大於中親值。兩組合 Fe 及 Mn 含量之 F₂ 及 F₃ 世代平均值皆介於兩親範圍；Zn 含量於 HF 組合之 F₂ 及 F₃ 世代平均值皆大於高含量親本，於 AT 組合的 F₂ 世代平均值大於高含量親，於 AT 組合的 F₂ 世代均值介於兩親之間；

Cu 含量於 HF 組合之 F₂ 及 F₃ 世代平均值皆大於高含量親，於 AT 組合的 F₂ 世代平均值近於高含量親。

以 Fe、Zn、Cu 及 Mn 等微量元素含量的 5 個世代平均值，進行三介量聯合尺度測驗的結果（表三）顯示，兩個組合的微量元素含量經 χ^2 測驗皆達極顯著水準，表示簡單的累加性-顯性遺傳模式不足以解釋 Fe、Zn、Cu 及 Mn 等元素含量於兩組合世代族群內變異，必須另外加入基因交感效應進行全遺傳模式的分析。

表一、兩雜交組合米粒礦物大量元素含量的 3 介量聯合尺度測驗估值
Table 1. Estimates with three parameters model by joint scaling test for major mineral contents of rice in two cross combinations

Parameter	Hoshiyutaka (P ₁) × FKR 19 (P ₂)				Aro. Lemont (P ₁) × TCS10 (P ₂)			
	Ca	Mg	K	P	Ca	Mg	K	P
m	122	1,054	2470	3008	135	1116	2,689**±22	3,208**±25
[d]	14	-101	-140	-91	18	-91	-290* ±47	-231* ±49
[h]	9	-87	-296	-358	-17	-13	-138 ±56	91 ±62
$\chi^2_{(2)}$	65.0	75.2	139.5	22.1	34.7	45.9	4.7	4.2
P value	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.095	0.124

*,**Significant at 0.05 and 0.01 levels, respectively.

表二、兩雜交組合米粒礦物大量元素含量的 5 個遺傳介量估值

Table 2. Estimates with five genetic parameters from the best-fit model for the major mineral contents of rice in two cross combinations

Parameter	Hoshiyutaka (P ₁) × FKR 19 (P ₂)				Aro. Lemont(P ₁)×TCS10(P ₂)	
	Ca	Mg	K	P	Ca	Mg
m	142**	1,027**	2,414**	2,926**	129**	1,078**
[d]	15**	-69**	-75**	-54	9**	-64**
[h]	34**	-189**	-387**	-247**	-18**	-101**
[i]	35**	-85**	-84	74	-13**	-200**
[l]	-160**	-144	-993**	-818**	-24	475**

*,**Significant at 0.05 and 0.01 levels, respectively.

表三、兩雜交組合米粒礦物微量元素含量的 3 介量聯合尺度測驗估值

Table 3. Estimates with three parameters model by joint scaling test for the minor mineral contents of rice in two cross combinations

Parameter	Hoshiyutaka (P ₁) × FKR 19 (P ₂)				Aro. Lemont (P ₁) × TCS10 (P ₂)			
	Fe	Zn	Cu	Mn	Fe	Zn	Cu	Mn
m	11.8	25.6	3.3	17.8	13.1	25.8	2.9	16.8
[d]	2.2	-1.1	-0.3	4.7	4.5	1.4	0.4	1.9
[h]	5.9	7.7	1.7	-2.6	7.5	4.9	1.4	5.9
$\chi^2_{(2)}$	33.4	58.5	236.6	14.8	105.1	40.1	143.0	120.4
P value	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

利用兩雜交組合之 5 個世代平均值，進行估算五個遺傳介量的結果（表四）顯示，除 HF 組合 Fe 含量的顯性×顯性 (1) 效應及 Zn 含

量的加性×加性 (i) 效應估值外，其它遺傳介量估值皆達顯著水準。兩組合的累加性 (d) 基因效應一般小於顯性 (h) 基因效應，除 HF 組合 Zn 及 Cu 含量的累加性效應表現為顯著負值外，其它元素含量的表現皆為顯著正值。影響微量元素含量表現的顯性 (h) 基因效應一般大於累加性基因效應，除 HF 組合 Mn 含量的顯性效應為顯著負值外，其它元素含量均表現顯著正值。由兩個非等位基因의 交感效應 (i 及 l) 估值顯示，顯性×顯性 (l) 基因交感效應一般大於加性×加性 (i) 基因效應，表示[l]效應貢獻較多的基因交感作用。就加性×加性 (i) 基因交感效應而言，僅 HF 組合 Zn 含量表現未達顯著水準，以 HF 組合 Mn 含量表現顯著負值，其它包括 HF 組合 Zn 及 Cu 含量與 AT 組合 4 個微量元素含量的[i]基因交感效應皆表現顯著正值。就顯性×顯性 (l) 基因交感效應而言，僅 HF 組合 Fe 含量表現未顯著，其中以 HF 組合 Mn 含量表現顯著正值，其它包括 HF 組合 Fe 及 Cu 含量與 AT 組合 4 個元素含量均表現顯著負值。此外，除 AT 組合 Mn 含量的[l]介量小於[i]介量外，一般發現[l]介量大於[i]介量。另一方面，本試驗大多發現顯性 (h) 基因效應與顯性×顯性 (l) 基因交感效應估值的符號相異 (一為正，另一為負)。除此之外，有關遺傳可固定成分的累加性效應總和 (d+i)，顯然小於非固定成分的顯性效應總和 (h+l)。

表四、兩雜交組合米粒礦物微量元素含量的 5 個遺傳介量估值

Table 4. Estimates with five genetic parameters from the best-fit model for the minor mineral contents of rice in two cross combinations

Parameter	Hoshiyutaka (P ₁) × FKR 19 (P ₂)				Aro. Lemont (P ₁) × TCS10 (P ₂)			
	Fe	Zn	Cu	Mn	Fe	Zn	Cu	Mn
m	15.8**	30.3**	4.48**	15.8**	18.5**	29.4**	3.98**	19.9**
[d]	2.2**	-1.2**	-0.34**	4.7**	5.2**	1.5**	0.63**	2.8**
[h]	10.1**	4.2**	1.06**	-5.1**	16.4**	9.3**	2.48**	9.7**
[i]	6.6**	-0.9	0.80**	-2.8**	11.7**	5.8**	2.24**	7.7**
[l]	-8.7	-11.9**	-7.79**	9.1**	-29.1**	-18.3**	-7.00**	-6.3*

*,**Significant at 0.05 and 0.01 levels, respectively.

結 語

對於不同目標性狀的育種計畫而言，一般利用基因作用性質及遺傳效應大小，以決定用來改良性狀的育種策略 (Gravois, 1992)。如果自交作物的累加性基因作用占優勢，那麼早期世代期間進行選拔便具有成效。然而，假若存在非累加性基因作用，進行選拔的強度不宜過大或是直到這些效應被固定在同質結合品系階段才進行 (Gregorio *et al.*, 2000)。

本試驗利用兩個雜交組合的 5 個世代平均數，進行 8 個礦物元素含量的遺傳效應研究。就 Ca、Mg、K 及 P 等大量元素含量表現而言，顯示 Ca 及 Mg 含量於兩組合表現皆受到累加性、顯性及上位性交感等基因的作用。K 及 P 含量於兩組合的表現不盡相同，K 含量於 HF 組合的遺傳效應仍具有累加性-顯性-上位性交感等基因作用，於 AT

組合表現僅具有累加性 (d) 基因效應。P 含量於 HF 組合表現則具有顯著的顯性 (h) 效應及顯性×顯性 (l) 交感等基因作用，具累加性的 [d] 及 [i] 效應皆不顯著；AT 組合 P 含量的表現則僅受到累加性基因的作用。換言之，僅 AT 組合 K 及 P 含量表現為簡單的累加性遺傳模式。

大量元素含量的累加性 (d) 基因效應一般小於顯性 (h) 基因效應。HF 組合 P 含量有關累加性表現的 [d] 及 [i] 成分皆不顯著，而有關顯性效應的 [h] 及 [l] 成分皆呈現顯著且相當大的估值，表示來自於兩親均值相近的關係，暗示具有優勢顯性效應的兩親存在分散 (dispersed) 基因 (Price *et al.*, 1997)。影響大量元素含量表現的顯性 (h) 基因效應皆達顯著水準，除 HF 組合 Ca 含量表現正值外，其它性狀的 [h] 效應皆為負值，顯示 Mg、K 及 P 等含量性狀即使至本試驗的 F₃ 世代仍無自交衰退的現象。

兩組合元素含量性狀的表現至少具有一個基因交感作用，多以顯性×顯性 (l) 基因的效應較大。HF 組合 Ca 含量及 AT 組合 Mg 含量的 [h] 及 [l] 介量的符號相異，表示基因交感作用主要是重複型式，HF 組合的 K 及 P 含量之 [h]、[l] 符號相同，表示其基因交感作用為互補型式，重複型式的交感作用通常降低雜種優勢 (Shashikumar *et al.*, 2010)，互補型式則出現雜種優勢。因此，世代平均值容易受到基因效應的內在解除作用。超過 2 個交感基因時，解除作用不僅由親本內的基因分散效應引起，還包含來自個別基因效應的方向 (即符號) 以及成對交感基因的相互作用 (Mather and Jinks, 1982)。然而，可固定成分的基因效應總和 (d+i) 明顯地小於非固定成分 (h+l) 的基因效應，表示非累加性效應在大量元素含量性狀的遺傳表現具較大的比例。此外，大量元素含量性狀的狹義遺傳率估值，暗示大量元素含量性狀的變異多為非固定，育種過程根據系統平均值進行選拔較單株選種有利。

另一方面，就 Fe、Zn、Cu 及 Mn 等微量元素含量表現而言，本試驗顯示這 4 個元素含量性狀皆受到顯著的累加性、顯性及上位性交感等基因作用。一般累加性 (d) 基因效應小於顯性 (h) 基因效應，顯性基因效應一般為正值。上位性基因作用以顯性×顯性 (l) 基因交感效應的貢獻較大 (除 AT 組合的 Mn 含量)，且與顯性 (h) 基因效應的符號相異，表示有關顯性基因交感作用型式為重複型，因此本試驗至 F₃ 世代的雜種優勢已有降低趨勢。然而，Zn 及 Cu 含量性狀有關可固定成分的累加性作用總和 (d+i)，仍小於非固定成分的顯性作用總和 (h+l)，表示非累加性效應在這兩個元素含量的遺傳仍具重要性。Fe 及 Mn 含量性狀的累加性作用總和 (d+i) 則大於顯性作用總和 (h+l)，表示 Fe、Mn 含量有關累加性的效應已具有較大比例。此外，各微量元素含量狹義遺傳率的估值顯示，Fe 及 Mn 含量的遺傳率較高，Zn 及 Cu 含量的遺傳率則較低。

參考文獻

1. 孔繁玲。2006。植物數量遺傳學。初版。北京：中國農業大學出版社。pp.86-112。
2. 李晨、涂從勇、潘大建、周漢欽、范芝蘭。2003。富鐵稻米遺傳育種研究現況與展望。植物遺傳資源學報 4：355-359。
3. 郭益全、謝順景。1982。稻穀粒性狀之遺傳研究。中華農業研究 31：177-186。
4. Cavalli, L. L. 1952. An analysis of linkage in quantitative inheritance. In "Quantitative Inheritance", eds. E. C. R. Reeve and C. H. Waddington, pp.135-144. London：HMSO.
5. Mather, K. and J. L. Jinks. 1982. Biometrical Genetics. 3rd ed. London：Chapman and Hall Ltd. pp. 65-133.
6. Gamble, E. E. 1962. Gene effects in corn (*Zea mays* L.) 1. Separation

- and relative importance of gene effects for yield. *Can. J. Plant Sci.* 42 : 339-348.
7. Gregorio, G. B., D. Senadhira, H. Htut and R. D. Graham. 2000. Breeding for trace mineral density in rice. *Food Nutr. Bull.* 21 : 382-386.
 8. Gravois, K. A. 1992. Genetic effects determining rice grain weight and grain density. *Euphytica* 64 : 161-165.
 9. Mgonja, M. A., T. A. O. Ladeinde and M. E. Aken'Ova. 1994. Genetic analysis of mesocotyl length and its relationship with other agronomic characters in rice (*Oryza sativa* L.) . *Euphytica* 72 : 189-195.
 10. Price, A. H., A. D. Tomos and D. S. Virk. 1997. Genetic dissection of root growth in rice (*Oryza sativa* L.) I : a hydroponic screen. *Theor. Appl. Genet.* 95 : 132-142.
 11. Rowe, K. E. and W. L. Alexander. 1980. Computations for estimating the genetic parameters in joint-scaling tests. *Crop Sci.* 20 : 109-110.
 12. Shashikumar, K. T., M. Pitchaimuthu and R. D. Rawal. 2010. Generation mean analysis of resistance to downy mildew in adult muskmelon plants. *Euphytica* 173 : 121-127.
 13. van Ginkel, M. and A. L. Scharen. 1987. Generation mean analysis and heritabilities of resistance to *Septoria tritici* in durum wheat. *Phytopathology* 77 : 1629-1633.
 14. Zewdie, Y. and P. W. Bosland. 2003. Inheritance of seed color in *Capsicum*. *J. Hered.* 94 : 355-357.