

落花生莢果網紋及每莢粒數之遺傳研究¹

余德發² 白 鎰³

摘要

莢果網紋及每莢粒數為落花生重要的農藝性狀，本研究之目的在了解落花生之莢果網紋及每莢粒數之遺傳，藉以提供雜交育種時之參考。本研究以台南 12 號及 EG PN-18 等 2 品種(系)為材料，進行莢果網紋及每莢粒數的遺傳分析，結果顯示以淺網紋的台南 12 號和深網紋的 EG PN-18 為親本進行正反交，其 F₁ 世代不論正反交莢果網紋均表現介於兩親之間的中網紋，而 F₂ 世代之表現型亦均呈現 1 淺網紋：2 中網紋：1 深網紋之分離比，由此推測，莢果網紋之遺傳係受單一不完全顯性基因之控制；再經後裔檢定及測交試驗均符合上述假定。每莢粒數的遺傳係以 2 粒莢的台南 12 號和 3-4 粒莢之 EG PN-18 為親本進行正反交，其 F₁ 世代的單株不論正反交，均以 2 粒莢為最多數，F₂ 世代的單株則均呈 15(2 粒莢)：1(3 粒莢)之分離比。再者，以正反交 F₂ 世代的 2 粒莢單株繁殖成之 F₃ 世代後裔系統，呈現 7 不分離：8 分離之分離比，而 F₂ 世代的 3 粒莢單株繁殖成之 F₃ 世代後裔系統則均無分離之表現。因此，推測每莢粒數係受非等位重複基因所控制。

(關鍵詞：落花生、莢果網紋、每莢粒數、遺傳)

¹花蓮區農業改良場研究報告第 168 號。

²花蓮區農業改良場作物改良課助理研究員。

³國立中興大學農藝學系教授。

前言

落花生 (*Arachis hypogaea* L., $2n=4x=40$) 之莢果網紋 (reticulation) 及每莢粒數 (number of kernels per pod) 為一重要的農藝性狀。莢果網紋之深淺為品種的特性，網紋明顯且深者，其外表較為粗糙，容易夾帶泥土 (Manoharan and Ramalingam, 1992；黃，1994)。落花生之每莢粒數依不同類型而略有差異，楊等 (1989) 以西班牙型 (Spanish type)、瓦倫西亞型 (Valencia type)、維吉尼亞半直立型 (Virginia bunch type) 及維吉尼亞匍匐型 (Virginia runner type) 等四種不同類型之種原進行調查，認為在四個類型中，多數品種均以二粒莢佔多數，其中只有瓦倫西亞型佔有較高比率之 3 粒及 4 粒莢品種。一般而言，瓦倫西亞型具有莢果較長、多粒及紅色種皮等特性 (Gibbons *et al.*, 1972；楊等，1989)。近年來由於消費型態逐漸改變，同時又為配合產品多樣化之需求，落花生之品種改良多偏重於鮮食及加工用途之大粒品種。然而，一莢多粒，種皮鮮紅色，適合鮮食及加工之瓦倫西亞型 (Valencia type) 品種之改良，在以往皆未受到重視；為增進落花生栽培之多樣化及特產化，加強瓦倫西亞型品種之生產及改良，亦不失為一良好之途徑 (黃，1987；1994)。但是，在落花生雜交育種中，若能先行了解各種性狀之遺傳特性，並適當地選擇親本，將可達到事半功倍之效果。本研究之目的即在分析落花生莢果網紋與每莢粒數之遺傳，以提供雜交育種時之參考。

材料與方法

一、供試品種（系）

本研究以花蓮區農業改良場保存種原中之菲律賓引進品系 EG PN-18 及台南區農業改良場育成之優良推廣品種台南 12 號（TN12）等 2 品種（系）做為試驗材料。其中台南 12 號屬於西班牙型，莢果屬於中筒形，網紋淺，多數莢果內著生 2 籽粒，籽粒大小中等（蔡等，1994）；而 EG PN-18 屬於瓦倫西亞型，莢果大，網紋深，籽粒較小，多數莢果內著生 3-4 籽粒。

二、試驗方法

（一）雜交組合

以台南 12 號和 EG PN-18 行正反交，並以（EG PN-18×台南 12 號）×台南 12 號為測交，以分析莢果網紋及每莢粒數。

（二）栽培及取樣

1. 本試驗自 1996 年至 1997 年於花蓮區農業改良場進行。1996 年春作於網室種植 F_1 雜交種子，其兩側種植父母本。採用平畦栽培，行株距為 50×15 公分， F_1 世代及親本均單株分別收穫及調查。
2. 1996 年秋作於田間種植 F_2 族群，其種子係逢機取自 F_1 世代。田間採用作畦栽培，畦寬 90 公分，一畦種植 2 行，行株距為 30×10 公分， F_2 世代及親本均單株分別收穫及調查，親本各採收 20 株。
3. 1997 年春作於田間種植 F_3 世代進行後裔檢定（progeny test）。 F_3 世代按 F_2 世代分離之不同性狀分群，每一 F_2 單株之種子種植一行，同時種植父、母本各二行。 F_3 世代亦採用作畦栽培，畦寬 90 公分，一畦種植 2 行，行株距為 30×10 公分， F_3 世代及親本每行分別收穫及調查。
4. 1997 年秋作於網室種植測交種子，其兩側種植親本。採用平畦栽培，行株距為 50×15 公分，測交世代及親本均單株分別收穫及調查。

（三）調查項目及方法

1. 莢果網紋：以網紋淺、中、深區分為三級。
2. 每莢粒數：單株分別記錄不同粒數之莢果，以相同每莢粒數最多者為單株莢果粒數。

結果

一、落花生莢果網紋的遺傳

（一） F_1 個體及 F_2 世代之表現

莢果網紋之表現，不論正反交其 F_1 世代之表現型均介於兩親本之間，屬於中網紋， F_2 世代顯示莢果網紋為不完全顯性（圖 1）。而 F_2 世代之表現，在台南 12 號×EG PN-18 雜交組合之 216 分離單株中，有 60 單株莢果表現淺網紋，有 107 單株表現中網紋，另有 49 單株表現深網紋，其分離比經適合度檢定符合 1 淺網紋：2 中網紋：1 深網紋之比值；而在反交之 EG PN-18×台南 12 號雜交組合之 196 分離單株中，呈現 48 淺網紋：100 中網紋：48 深網紋之分離比，經適合度檢定亦符合 1：2：1 的分離比值（表 1）。

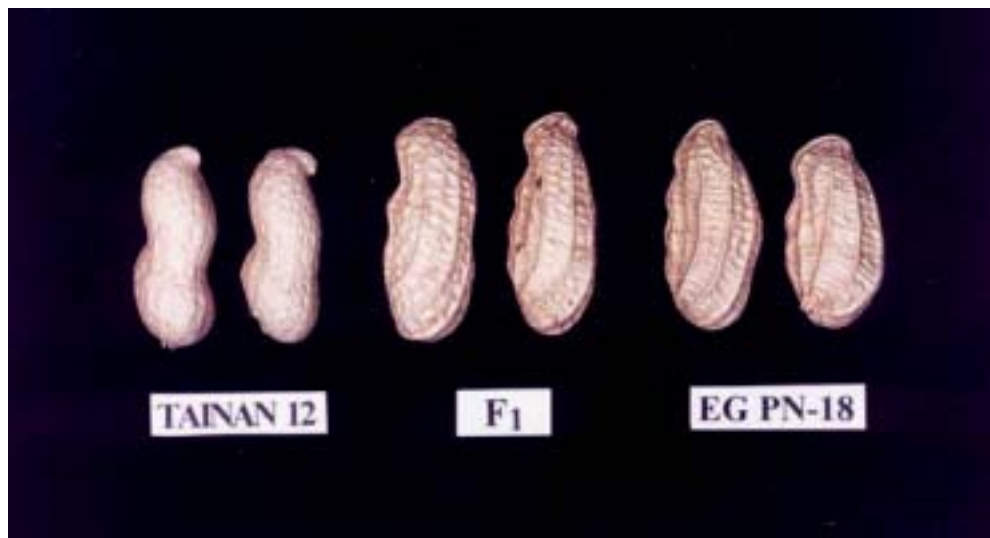


圖 1. 親本台南 12 號和 EG PN-18 及其雜種 F₁ 之莢果網紋

Figure 1. Pod reticulation of parents TN12,EG PN-18 and their F₁ hybrid.

表 1. 落花生台南 12 號和 EG PN-18 正反交的莢果網紋在 F₁ 的表現及其 F₂ 之分離情形

Table 1. Segregation on the reticulation of pod in F₁ and F₂ from reciprocal crosses between peanut TN12 and EG PN-18

Reciprocal cross	F ₁	F ₂				χ^2 (1:2:1)	P value
		Slight	Moderate	Prominent	Total		
TN12× EG PN-18	Moderate (54) ^a	60	107	49	216	1.14	0.5658
EG PN-18×TN1	Moderate (48)	48	100	48	196	0.08	0.9600
2							

^a:Brackets show the number of plants.

(二) F₃ 世代之後裔檢定及測交

為進一步檢測莢果網紋的遺傳控制，乃進行後裔檢定及測交試驗。F₃ 世代係依 F₂ 世代性狀之分離情形正反交各選取 90 株，共 180 株種植成系統（行），以作後裔檢定，由於 F₃ 世代有部份系統不發芽，故台南 12 號×EG PN-18 組合的 F₃ 世代共收穫 86 系統，而 EG PN-18×台南 12 號組合的 F₃ 世代則收穫 87 系統。在台南 12 號×EG PN-18 組合的 F₃ 世代後裔檢定中，其 F₂ 世代表現淺網紋的單株繁殖成 F₃ 世代之 18 系統均表現淺網紋，F₂ 世代表現深網紋的單株在 F₃ 世代之 19 系統皆表現出深網紋，而 F₂ 世代表現中網紋的單株繁殖成 F₃ 世代之 49 系統則分離為淺、中及深網紋；反交的 EG PN-18×台南 12 號組合的 F₃ 世代後裔檢定中，其 F₂ 世代表現淺網紋的 22 系統及深網紋的 24 系統，在 F₃ 世代分別表現淺網紋及深網紋，而 F₂ 世代表現為中網紋的 41 系統，在 F₃ 世代則分離為淺、中及深網紋（表 2）。

表 2. 落花生台南 12 號和 EG PN-18 正反交之 F_2 莢果網紋在 F_3 後裔之分離情形Table 2. Segregation on the reticulation of pod in the progenies of F_2 from reciprocal crosses between peanut TN12 and EG PN-18

Reciprocal cross	F_2 pod reticulation	Pod reticulation progeny segregation in F_3 line		
		Slight	Segregation	Prominent
TN12×	Slight			
EG PN-18	Moderate	18	49	19
	Prominent			
EG PN-18×TN12	Slight			
	Moderate	22	41	24
	Prominent			

在 (EG PN-18×台南 12 號) × 台南 12 號之測交組合共獲得 84 粒測交種子，其測交 F_1 世代莢果之表現型呈 44 淺網紋：40 中網紋之分離比（表 3）。

表 3. 落花生(EG PN-18×台南 12 號)×台南 12 號測交組合 F_1 之莢果網紋分離情形

Table 3. Progenies segregation on the reticulation of pod from test cross of peanut (EG PN-18×TN12) × TN12

Test cross	Pod reticulation		Total	χ^2 (1:1)	P value
	Slight	Moderate			
(EG PN-18×TN12)×TN12	44	40	84	0.19	0.6625

二、落花生每莢粒數的遺傳

(一) F_1 個體及 F_2 世代之表現

在 F_1 世代單株的每莢粒數不論正反交均以 2 粒莢最多，僅部份單株含有極少數的 3 粒莢，顯示 2 粒莢為顯性，3 粒莢為隱性（表 4）。而 F_2 世代之表現，在台南 12 號×EG PN-18 雜交組合之 210 分離單株中，有 202 的單株以含 2 粒莢者佔多數，只有 8 單株以含 3 粒莢者佔多數，其分離比經適合度檢定符合 15（2 粒莢）：1（3 粒莢）之比值；而在 EG PN-18×台南 12 號反交組合之 193 分離單株中，有 184 單株以含 2 粒莢者佔多數，只有 9 單株含 3 粒莢者佔多數，經適合度檢定亦符合 15（2 粒莢）：1（3 粒莢）的分離比值（表 4）。

表 4. 落花生台南 12 號和 EG PN-18 正反交的每莢粒數在 F_1 的表現及其 F_2 之分離情形Table 4. Segregation on the number of kernels per pod in F_1 and F_2 from reciprocal crosses between peanut TN12 and EG PN-18

Reciprocal	F_1	F_2
------------	-------	-------

cross		2-kernel	3-kernel	Total	χ^2 (15:1)	P value
TN12× EG PN-18	2-kernel (54) ^a	202	8	210	2.13	0.1440
EG PN-18×TN12	2-kernel (48)	184	9	193	0.83	0.3625

^a: Brackets show the number of plants.

(二) F₃ 世代之後裔檢定

為進一步驗證每莢粒數的遺傳控制，乃進行後裔檢定。在台南 12 號×EG PN-18 組合的 86 系統 F₃ 世代之後裔檢定中，由 F₂ 世代含 2 粒莢的單株繁殖成 F₃ 世代之 83 系統中，有 42 系統不分離，另有 41 系統呈分離現象，其分離比經適合度檢定符合 7 不分離：8 分離之分離比值，而在 F₂ 世代含 3 粒莢的單株繁殖成 F₃ 世代之 3 系統均表現不分離現象；再者，在 EG PN-18×台南 12 號反交組合的 87 系統 F₃ 世代，由 F₂ 世代含 2 粒莢的單株繁殖成 F₃ 世代之 79 系統中，有 34 系統不分離，另有 45 系統呈分離現象，其分離比亦符合 7 不分離：8 分離之分離比值，而在 F₂ 世代含 3 粒莢的單株繁殖成 F₃ 世代之 8 系統均表現不分離現象（表 5）。表 5. 落花生台南 12 號和 EG PN-18 正反交之 F₂ 每莢粒數在 F₃ 後裔之分離情形

Table 5. Segregation on the number of kernels per pod in the progenies of F₂ from reciprocal crosses between peanut TN12 and EG PN-18

Reciprocal cross	F ₂ number of kernels per pod	The number of kernels per pod progeny segregation in F ₃ line		χ^2 (7:8)	P value
		Non-segregation	Segregation		
TN12× EG PN-18	2-Kernel	42	41	0.52	0.4723
	3-Kernel	3			
EG PN-18× TN12	2-Kernel	34	45	0.42	0.5180
	3-Kernel	8			

討論

一、落花生莢果網紋的遺傳

落花生莢果外表具有 10 條或 10 條以上凸起之縱紋，縱紋間尚有較細凸起之橫紋，此即為落花生之網紋（黃，1994）。莢果網紋之深淺為品種的特性，與落花生收穫時莢果夾帶泥沙有密切關係（Manoharan and Ramalingam,1992；黃，1994）。

落花生之果莢及種皮皆為母體基因型之組織，因此，F₁ 世代之胚是包含於母體之果莢及種皮內，F₂ 世代之胚則包含於 F₁ 植株之果莢及種皮中（Wynne and Coffelt, 1982）。在台南 12 號×EG PN-18 正反交組合所收穫的莢果，其表現型均表現出其母體原有之網紋性狀，然由

正反交種子所繁殖的 F_1 世代，其莢果網紋均表現介於兩親之間的中網紋， F_1 世代之莢果網紋較台南 12 號深，略偏向深網紋的親本 EG PN-18，以 EG PN-18 的莢果網紋和 F_1 世代比較，EG PN-18 的莢果上之縱紋較 F_1 的莢果之縱紋凸起，且縱紋亦較尖細，而莢果縱紋間之橫紋，EG PN-18 亦明顯的較 F_1 之橫紋多，且橫紋間之間隔亦較窄。同時並不因正反交所使用母本之不同而有不同的表現型，由此可以推知該性狀並沒有母性效應 (maternal effect) 存在，並顯示此莢果網紋之表現為不完全顯性。進一步分析正反交組合之 F_2 世代，顯示不論正反交均分離為淺、中、深三類型的莢果網紋，其分離比經適合度檢定均符合 1 淺網紋：2 中網紋：1 深網紋之比值，因此推論莢果網紋是由單一不完全顯性 (incomplete dominance) 基因所控制的遺傳行為。此結果與前人研究之結果不同，Jadhav and Shinde (1979) 使用深網紋莢果的 Poona White 為母本和淺網紋的 Kopergaon No. 3 為父本進行雜交以分析莢果網紋之遺傳，認為莢果網紋為單一基因之控制，其中深網紋是顯性，淺網紋是隱性， F_2 世代表現型呈現 3 深網紋：1 淺網紋，為一完全顯性基因所控制。Manoharan and Ramalingam (1992) 以淺網紋的 Gangapuri 為母本和深網紋的 NcAc 17090 為父本，所進行之莢果網紋的遺傳分析，雖認為莢果深網紋為顯性，但卻是由二個顯性重複基因所控制，其 F_2 世代呈現 15 深網紋：1 淺網紋之分離比。而本試驗與前人研究之結果不同，可能是由於所使用之親本不同所致。

為進一步檢測莢果網紋深淺是由單一不完全顯性基因所控制之性狀的推論，乃進行後裔檢定及測交試驗。在後裔檢定上， F_3 世代是按 F_2 世代不同表現型之個體分別種植成系統（行），其中 F_2 世代表現型表現淺網紋及深網紋的單株，其基因型分別為一對顯性基因之同型結合體及一對隱性基因之同型結合體，因此，就這些個體 F_3 世代的後裔系統之表現型而言，其莢果網紋應不會產生分離。本研究由 F_2 世代表現深網紋及淺網紋所繁殖之 F_3 世代的後裔系統，不論正反交均無分離現象發生；而在 F_2 世代表現中網紋的單株，推測其基因型為異質結合體，所以此等中網紋的 F_2 個體繁殖的 F_3 世代後裔系統，其網紋應會產生分離現象。本研究由中網紋的 F_2 世代個體所繁殖之 F_3 世代的後裔系統，不論正反交均有分離現象發生。此結果可以驗證莢果網紋是為單一不完全顯性基因所控制之性狀。

在測交檢定上，是以 EG PN-18×台南 12 號組合之雜交 F_1 當母本，台南 12 號為父本進行測交。測交母本中網紋的基因型為異型結合，而淺網紋的父本台南 12 號之基因型為一對隱性基因之同型結合，故其測交 F_1 世代的分離比應為 1 淺網紋：1 中網紋，本研究之結果與此相符。從上述的後裔檢定及測交中，確實得以佐證莢果網紋為單一不完全顯性基因所控制的性狀。

二、落花生每莢粒數的遺傳

落花生莢果內所含的籽粒數變異甚大 (Swe and Branch, 1986)。一般而言，維吉尼亞型與西班牙型均為 2 粒莢，極少有 3 粒莢，而瓦倫西亞型以 2 粒莢最多，3 粒莢其次，4 粒莢最少 (Gibbons et al., 1972)。楊等 (1989) 從 1352 品種之調查中，發現西班牙型及維吉尼亞匍匐型以兩粒莢居多，瓦倫西亞型則有不少品種含 3 粒及 4 粒莢，而維吉尼亞半直立型亦有部分品種為 3 粒及 4 粒莢。本試驗所使用的品種台南 12 號為 2 粒莢，EG PN-18 為 3-4 粒莢。

由台南 12 號×EG PN-18 正反交組合所收穫的 F1 世代單株，不論正反交均以 2 粒莢為大多數，僅部份單株含有極少的 3 粒莢，同時並不因為雜交母本之不同而有不同的表現型，因此，可推知該性狀並沒有母性效應存在，並顯示 2 粒莢為顯性，3 粒以上者為隱性，此結果與 Seshadri(1962)所認為之 2 粒莢是顯性，3 粒以上者是隱性(cf. Wynne and Coffelt, 1982)相同。進一步分析正反交 F2 世代之單株每莢粒數，顯示均有 2 粒莢單株和 3 粒莢單株之出現，其分離比經適合度檢定均符合 15 (2 粒莢) : 1 (3 粒莢) 之比值，因此，推論每莢粒數為重複基因(duplicate genes)所控制之性狀。此結果與前人研究之結果略有不同。Tahir(1965)認為 3 粒莢是顯性，2 粒莢為隱性。Balaiah et al.(1977)則認為每莢粒數受單一基因控制，3 粒莢為顯性，2 粒莢為隱性，其 F2 世代表現型之分離比為 3 (3 粒莢) : 1 (2 粒莢)。Badami(1928)亦認為 3 粒莢(或多粒莢)是顯性，2 粒莢為隱性，是受三對基因所控制(cf. Hammons, 1973)。

為進一步檢測本試驗假設之每莢粒數為重複基因所控制，故進行後裔檢定。就 F2 世代表現 2 粒莢的單株而言，其基因型可分為兩種類型，第一種類型有：(1)兩對基因均為顯性同型結合體，(2)一對基因為顯性同型結合體，另一對基因為異型結合體，(3)一對基因為顯性同型結合體，另一對基因為隱性同型結合體，以上三種不同基因型在理論上，其 F3 世代之表現型均不應分離，即表現 2 粒莢，在 2 粒莢的後裔系統中佔十五分之七的比例；另一種類型有：(1)兩對基因均為異型結合體，此型在理論上，其 F3 世代之表現型會產生 15 (2 粒莢) : 1 (3 粒莢) 之分離比，在 2 粒莢的後裔系統中佔十五分之四的比例，(2)一對基因為異型結合體，另一對基因為隱性同型結合體，此型在理論上，其 F3 世代之表現型會產生 3 (2 粒莢) : 1 (3 粒莢) 之分離比，在 2 粒莢的後裔系統中佔十五分之四的比例。因此，以上述兩種類型後裔系統之總和作適合度檢定之結果，不論正反交的後裔系統均符合 7 不分離 : 8 分離之比值。另就 F2 世代表現 3 粒莢的單株而言，理論上其基因型為二對基因均為隱性同型結合體，在 F3 世代之表現型均不分離，即表現 3 粒莢。上述結果當可驗證每莢粒數為重複基因所控制之性狀。

至於在雜交後裔單株之每莢粒數中，部份表現為 2 粒莢的單株，有極少數的 3 粒莢出現，而表現為 3 粒莢的單株，亦有少數的 2 粒莢出現，此是否暗示每莢粒數除受重複基因之遺傳控制外，尚受有修飾基因(modify gene)的影響，則有待進一步之探討。而本試驗之結果與前人研究不盡相同之處，除所使用之親本有所不同外，胚珠發育環境之不同也有影響，因為一個性狀的表現型除受遺傳基因之控制外，尚受環境因子交感作用的影響。落花生子房內有一個至數個胚珠(山東省花生研究所, 1982)，此等胚珠是否因環境因子之影響而無法發育為籽粒，或由於籽粒著生部位之不同形成養份之競爭而造成胚珠退化，致使同一植株著生不同粒數之莢果，則有待進一步之研究。將來若有從事每莢粒數有關試驗，建議可利用切片法直接觀察未受精子房之胚珠數，以估算每莢粒數，如此或可降低每莢粒數所受環境因子之影響。

總之，本研究之目的是在究明落花生莢果網紋及每莢粒數之遺傳控制，綜合上述雜交試驗之結果，所使用落花生品種(系)之莢果網紋係受單一不完全顯性基因的控制，而每莢粒數則受重複基因之遺傳控制。本研究之結果，不但對落花生品種性狀的遺傳有進一步的了解，

同時對今後之雜交育種工作當可提供參考。

參考文獻

- 1.山東省花生研究所。1982。花生性狀的遺傳與變異。中國花生栽培學。pp.83-86。上海科學技術出版社。上海。
- 2.黃明得。1987。落花生之遺傳與育種。科學農業 35:233-246。
- 3.黃明得。1994。落花生。蔡文福(編)。雜糧作物各論 II 油料類及豆類。pp.1043-1154。台灣區雜糧發展基金會。台北。
- 4.楊金興、曹文隆、盧煌勝。1989。落花生種源之評估與利用。中華農業研究 38:179-190。
- 5.蔡承良、楊允聰、陳振義、林義恭、徐進生。1994。落花生新品種台南 12 號之育成。台南區農業改良場研究彙報 31：1-22。
- 6.Balaiah, C., P. S. Reddy and M. V. Reddi. 1977. Genic analysis in groundnut. I. Inheritance studies on 18 morphological characters in crosses with Gujarrat narrow leaf mutant. Proc. Indian Acad. Sci. 85B:340-350.
- 7.Gibbons, R. W., A. H. Bunting and J. Smartt. 1972. The classification of varieties of groundnut (*Arachis hypogaea* L.). Euphytica 21:78-85.
- 8.Hammons, R. O. 1973. Genetics of *Arachis hypogaea*. In: The American Peanut Research and Education Association. (eds.) Peanut--Culture and Use. pp.135-173. Inc., Okla., U. S. A..
- 9.Jadhav, G. D. and N. N. Shinde. 1979. Genetic studies in groundnut (*Arachis hypogaea*). Indian J. Agric. Res. 13:93-96.
- 10.Manoharan, V. and R. S. Ramalingam. 1992. Inheritance of testa colour and pod reticulation in groundnut. Madras Agric. J. 79:646-648.
- 11.Swe, S. T. and W. D. Branch. 1986. Estimates of combining and heterosis among peanut cultivars. Peanut Sci. 13:70-74.
- 12.Tahir, W. M. 1965. Groundnut improvement in the Sudan. Exp. Agric. 1:225-235.
- 13.Wynne, J. C. and T. A. Coffelt. 1982. Genetics of *Arachis hypogaea* L. In: Patteer, H. E. and C. T. Young.(eds.) Peanut Science and Technology. pp. 50-94. Amer.Peanut Res.& Ed. Soc., Inc., Texas, U. S. A.