

台南白玉米籽粒重及果皮性狀之遺傳分析¹

謝光照^{2,3}

摘 要

謝光照。2008。台南白玉米籽粒重及果皮性狀之遺傳分析。台灣農業研究 57:153-160。

以栽培於台灣不同地區玉米台南白族群自交分離之自交系 13 個 (其中 6 個來自台中族群, 其餘 7 個分別來自不同地區之族群) 及其相互雜交而成之半全互交 F₁ 組合為材料, 進行籽粒及果皮性狀之遺傳分析。所調查的性狀包括籽粒重、發芽面果皮厚度、非發芽面果皮厚度、果皮含量、平均果皮厚度等。以 Hayman's (1954a, b) 之方法分析, 結果顯示所有調查性狀, 除受累加性基因控制外, 同時受複雜的顯性基因所控制, 除了籽粒重以外, 其餘果皮性狀均呈現累加性效果大於顯性效果, 其 h^2/H_2 值介於 1.62-6.09, 表示有 2-7 個顯性基因群控制其顯性效果的表現。籽粒重之顯性效果受 7 群基因所控制, 而此顯性基因具有增量效應; 果皮性狀之顯性效果則受 2-5 群基因所控制, 而此顯性基因具有減量效應。調查性狀之狹義遺傳率介於 0.45-0.76。由農藝性狀的遺傳組成成分分析結果顯示, 具有較薄果皮之自交系 TNWB 及 TNW3 可望為獲選的對象。

關鍵詞：玉米、果皮、遺傳分析。

前 言

台南白玉米為一天然授粉品種, 馬齒型, 具有籽實大、植株及果穗性狀變異性極大之特性 (Shieh & Thseng 1998), 在台灣一年四季皆有種植。由於種子係由農民自行留種及推廣, 經由長期天然淘汰及農民有意或無意選種的結果, 使得台南白玉米成為適應性良好、病蟲害抗性強, 且具有特殊的咀嚼感及風味, 深受農民及消費者喜愛, 故種原一直流傳於市場上。

一般玉米果穗在未成熟前 (乳熟期) 採收而食用者, 統稱為鮮食用玉米 (green corn)。而在熱帶地區, 大部份鮮食用玉米係利用飼料玉米 (field corn) 在授粉後 20-25 天, 正處於乳熟期階段的鮮果穗 (Brewbaker 1982) 或糯質玉米 (waxy)、甜玉米 (sugary, sugary-2)、超甜玉米 (shrunken-2, brittle-1) 等類型之乳熟期果穗, 以水煮或碳烤當作休閒食品。目前已知爆裂種 (Richardson 1960)、馬齒種 (Helm & Zuber 1969; Ho *et al.* 1975)、飼料玉米 (Ito & Brewbaker 1991)、甜玉米 (Tracy & Galinat 1987) 等不同類型玉米之果皮厚度均有差異; 而爆裂種、馬齒種與超甜玉米之薄果皮對厚

1. 行政院農業委員會農業試驗所研究報告第 2323 號。接受日期: 97 年 5 月 26 號。

2. 本所作物組研究員。台灣 台中縣 霧峰鄉。

3. 通訊作者, 電子郵件: x486045@wufeng.tari.gov.tw; 傳真機: (04)23399544。

果皮呈部份顯性 (Richardson 1960; Ho *et al.* 1975; Ito & Brewbaker 1991)，可以利用選種法來改良果皮厚度。

果皮的柔軟性 (tenderness) 為影響鮮食玉米品質好壞的一個重要因子，且與果皮的厚度呈顯著負相關 (Bailey & Bailey 1938; Ito & Brewbaker 1981)。美國的地方品種極多，其中粉質種 (floury) 及食用白玉米一般具有較薄的果皮，而果皮厚度超過 75 μm 的地方品種，因食用時口感粗糙，果皮殘渣多，較不為消費者所接受 (Brewbaker *et al.* 1996)。

由前人的研究顯示爆裂種玉米一般具有較厚之果皮，介於 139–175 μm (Richardson 1960)，而經選拔的甜玉米和超甜玉米雜交種其果皮厚度介於 40–60 μm (Tracy & Schmidt 1987)；國內未改良的台南白族群其果皮厚度介於 57–240 μm ，具有明顯的遺傳變異存在，有極大的改良空間 (Shieh 2005)。本研究主要在探究台南白果皮性狀之遺傳行為，以做為台南白果皮改良上之依據。

材料與方法

本試驗以台南白台中族群分離所選之自交系 A、2、3、5、6、9 及其他七個不同地區台南白族群之自交系 (B、C、D、E、F、G、H) (Shieh & Thseng 1998)，及其半全互交之 78 個 F_1 雜種 (不含反交)，共計有 91 個基因型為材料。 F_1 雜種與自交系分別種植於隔鄰之畦。田間試驗於 1996 年秋 (9 月 23 日播種) 在農試所進行。田間設計為逢機完全區集設計 (RCBD)，四重複， F_1 為單行區，自交系為 4 行區，行長 4.5 m，行株距為 80 × 30 cm。公頃三要素肥料量為 N:P₂O₅:K₂O = 200:90:60 kg，基肥以台肥 39 號複合肥料 (N:P₂O₅:K₂O = 12:18:12) 每公頃施 500 kg，即基肥施氮素 60 kg，磷肥 90 kg 及鉀肥 60 kg。其餘不足之氮素 140 kg 則以硫酸銨 (N = 21%) 於玉米長至齊膝期時當追肥施用。其餘之田間管理按實際需要進行之。

每行均以人工兄弟妹交配授粉且套袋 4 穗，以防其它基因型之花粉污染，待果穗達生理成熟時採收，烘乾至 13.5%含水量，然後存於冰箱內。每基因型各重複取 10 粒生理成熟之飽滿籽粒進行果皮性狀檢測。

玉米籽粒果皮剝取之方法，參考 Helm & Zuber (1970) 之報告稍作修正，剝取和測定步驟如下：
1. 達生理成熟期之種子，烘乾後稱其籽粒重，然後存放 10°C 冷藏室內。
2. 剝皮時取出烘乾冷藏之種子，在室溫下浸水二天使質地變軟後，再以解剖刀剝取果皮。先切下頂蓋 (tip cap)，再沿著發芽面 (germinal) (胚所在之面) 切下發芽面之果皮，然後沿著非發芽面 (abgerminal) 切下非發芽面之果皮，最後取下冠蓋 (crown cap) 及兩邊 (sides) 之果皮。
3. 剝下之果皮放置於體積比為 1 份水：3 份甘油醇 (glycerol) 之溶液中，過夜。
4. 倒掉溶液，取出果皮，用吸水紙將果皮表面擦乾。
5. 利用厚薄計測量發芽面、非發芽面上中下三點之厚度 (μm)，以平均值記錄之。
6. 測完厚度後之果皮，再以清水清洗果皮，然後將果皮放置於 70°C 乾燥機中烘 4 hrs 後，秤量果皮重量，再以籽粒重換算成果皮含量。每粒籽粒調查的性狀包含有：籽粒重 (mg/kernel)、發芽面果皮厚度 (μm)、非發芽面果皮厚度 (μm)、果皮含量 (%) 及平均果皮厚度 (μm) 等五性狀。

所獲得之數據以 Hayman (1954a, b) 進行農藝性狀遺傳介量之估算。各遺傳參數所代表意義如下：
a. 變因 (累加性作用) 顯著，表示親本間有極大之遺傳變異。
b. 變因 (顯性效果) 顯著，表示各雜交組間有明顯之顯性效果。
 b_1 變因 (平均顯性效果) 顯著，表示平均顯性效果對上述顯性效

果有明顯影響，亦即遺傳因子為單向之作用。 b_2 變因顯著，表示顯性效果是由遺傳因子頻度 (genetic frequency) 不相等所造成的。 b_3 變因顯著，表示顯性效果係由特殊組合力 (specific combining ability) 所造成。D 值表示基因之累加性作用 (additive effect of gene)。H₁ 值表示基因之顯性作用。H₂ 值表示組合的顯性作用。D-H₁ 值為正值表示性狀之因子作用為累加性效果大於顯性效果，負值表示顯性效果大於累加性效果。E 值 (環境作用) 顯著，表示性狀易受環境之影響。(H₁/D)^{1/2} 值 (平均顯性程度) 大於 1.3 表示超顯性，等於 0.76–1.3 顯性，介於 0.26–0.75 為不完全顯性，小於 0.25 為無顯性。H₂/4H₁ 值表示親本正負效應基因之比值，當偏離 0.25 即表示其顯性作用大部分是正負效應基因頻度分布不均所造成；Kd/Kr 值 (顯隱性基因之比值) 等於 1 表示顯隱性基因數目大約相等，大於 1 表示顯性基因數目多於隱性基因數目，小於 1 表示隱性基因較多。 h^2/H_2 值表示控制各性狀之顯性基因群數。親本間 Wr + Vr 值大小，表示親本間之顯性順序。Y 表示親本之外表型觀測值，而 Y 與 Wr + Vr 之相關係數 (r) 為顯著負值表示顯性基因為增量基因，顯著正值表示顯性基因為減量基因，不顯著表示其顯性無一定作用方向。Wr/Vr 之迴歸線截於 Wr 軸原點以上，表示控制性狀之基因為不完全顯性；截於 Wr 軸原點上，表示為完全顯性基因控制；截於 Wr 軸原點下方，表示有超顯性之作用。

結 果

本試驗以台南白之台中族群分離所選之自交系 A、2、3、5、6、9 及其他七個不同地區台南白族群之自交系 (B、C、D、E、F、G、H) (表 1)，及其半全互交 78 個 F₁ 雜種 (不含反交)，共計有

表 1. 台南白分離培育親本自交系籽粒重和果皮性狀之平均值

Table 1. The mean values of kernel weight and pericarp characters of Tainan-white inbred line of maize

Genotype	Kernel weight (mg/kernel)	Germinal thickness (μm)	Abgerminal thickness (μm)	Pericarp content (%)	Average thickness (μm)
TNW A	382	125	125	5.95	125
TNW B	412	77	77	4.96	77
TNW C	316	135	114	6.00	125
TNW D	350	132	147	7.90	140
TNW E	535	159	197	7.60	178
TNW F	362	119	122	6.64	121
TNW G	352	190	202	10.95	196
TNW H	344	94	102	6.12	98
TNW 2	370	71	76	4.50	74
TNW 3	376	92	82	5.62	87
TNW 5	489	119	92	6.20	105
TNW 6	481	123	126	6.00	125
Range	316–535	71–190	76–202	4.50–10.95	77–196
Mean	398	120	112	6.54	112

91 個基因型為材料。經刪掉非均質的一個親本後 (具有互補基因) 的台南白 12 × 12 半全互交之 F₁ 雜交種, 利用 Hayman's 之方法進行變方分析之結果 (表 2), 顯示籽粒重 (mg/kernel)、發芽面果皮厚度 (μm)、非發芽面果皮厚度 (μm)、果皮含量 (%)、平均果皮厚度 (μm) 等性狀, 其 a (累加性作用)、b (顯性效果)、b₁ (平均顯性效果對顯性效果之影響)、b₂ (基因頻度分布不均對顯性效果之影響) 及 b₃ (特殊組合力對顯性效果之影響) 等變因皆達極顯著; 而各性狀之 a 均方值大於 b 均方值。b 變因之變方均呈 b₁ > b₂ > b₃ 大小之趨勢, 表示性狀一般存在顯性效果, 但因自交系之不同而有異, 並存在具有較大顯性效果之組合。

估計其遺傳成分之結果 (表 3), 發現所有性狀之 D (基因的累加性作用)、H₁ (基因的顯性作用)、H₂ (雜交組合造成的顯性作用)、h² (所有雜交組合之顯性效應) 與 D-H₁ (累加性作用與顯性作用之差) 等遺傳組成成分均達顯著, 顯示這些性狀的表現, 除受累加性基因控制外, 同時受複雜的顯性基因所控制, 其中籽粒重及發芽面果皮厚度之基因的顯性效果大於基因的累加性效果。由表 3 也可看出所調查的 5 個性狀中, 籽粒重之 (H₁/D)^{1/2} 值介於 0.76-1.3 呈顯性效果; 而發芽面果皮厚度、非發芽面果皮厚度、果皮含量及平均果皮厚度等性狀之 (H₁/D)^{1/2} 值均小於 0.75, 表示為部份顯性基因所控制。所有性狀之 H₂/4H₁ 值均偏離 0.25, 表示正效應與負效應基因分布不均。所有性狀之 Kd/Kr 大於 1, 表示以顯性基因居多。所調查性狀的 h²/H₂ 值介於 1.62-6.09, 表示約有 2-7 個顯性基因群左右這些性狀顯性效果之表現, 其中籽粒重之顯性效果約受 7 群基因所控制, 而果皮性狀則受 2-5 個顯性基因群所控制。狹義的遺傳率介於 0.45-0.76 間, 以果皮性狀具有較高的遺傳率, 而籽粒重之遺傳率最低為 0.45。籽粒重之顯性基因為增量基因; 對果皮性狀而言, 顯性基因則為減量基因。

由自交系的平均值可看出, 對果皮性狀而言, TNWA、B、D 及 TNW3 四個自交系則具有較多減量之顯性基因; 相對的 E 及 G 兩個自交系則具有較多增量之隱性基因。

表 2. 台南白玉米籽粒重與果皮性狀 12 × 12 全互交變方分析之均方值

Table 2. ANOVA from 12 × 12 diallel crosses for kernel weight and pericarp characters of Tainan-white maize

S.O.V.	DF	Kernel weight	Germinal thickness	Abgerminal thickness	Pericarp content	Average thickness
Block	3	6121	60	240	0.79	119
Genotype	143	10065** ^z	1565**	2176**	3.62**	1744**
a	11	61934**	15446**	21701**	33.45**	17557**
b	66	11078**	786**	1049**	2.16**	829**
b ₁	1	390195**	18996**	9508**	21.87**	13889**
b ₂	11	6664**	600**	989**	2.07**	737**
b ₃	54	4957**	487**	904**	1.82**	606**
c	11	344	30	28	0.11	14
d	55	420	29	53	0.10	26
Error	429	1293	99	168	0.49	104

^z **, Significant at 0.01 probability.

表 3. 台南白玉米籽粒重與果皮性狀 12 × 12 全互交分析之遺傳變方成分估值

Table 3. Estimates of genetic components of variance for kernel weight and pericarp characters in a 12 × 12 diallel crosses of Tainan-white maize

Genetic component	Kernel weight	Germinal thickness	Abgerminal thickness	Pericarp content	Average thickness
D	4288** z	1116**	1758**	2.71	1371**
H ₁	5987**	448**	611**	1.16**	494**
H ₂	4875**	343**	440**	0.84**	362**
h ²	29705**	1443**	713**	1.63**	1052**
F	2874**	581**	1031**	1.67**	776**
E	331**	24*	42*	0.12**	26*
D-H ₁	-1699**	667**	1146**	1.54**	877**
(H ₁ /D) ^{1/2}	1.18	0.63	0.59	0.65	0.60
H ₂ /4H ₁	0.20	0.19	0.18	0.18	0.18
Kd/Kr	1.79	2.39	2.98	2.76	2.78
h ² /H ₂	6.09	4.20	1.62	1.95	2.90
Heritability (%)					
Broad sense	0.88	0.94	0.93	0.88	0.95
Narrow sense	0.45	0.74	0.75	0.67	0.76
r of (Wr+Vr)/Yr	-0.44*	0.83**	0.57**	0.65**	0.74**

z*, ** Significant at 0.05 and 0.01 probability, respectively.

討 論

以 Hayman (1954a, b) 方法分析台南白玉米農藝性狀之遺傳介量與基因效應之分析結果，發現台南白玉米植株及果穗性狀係由累加性與顯性效果共同控制，其中顯性效果係由基因平均顯性效果、頻度分布不均及特殊組合力等共同控制。台南白玉米百粒籽粒重等性狀若以 D-H₁ 的正負值為指標，則呈現基因顯性效果大於累加性效果，同時亦顯示台南白百粒籽粒重之顯性作用係由 7 群顯性基因所控制，其顯性基因均為增量基因 (Shieh & Thseng 2002)。本試驗顯示其籽粒重顯性效果也受 7 群基因所控制，其顯性基因為增量基因與上述結果相符。

乾燥籽粒之胚乳約佔整粒的 82.9%，胚佔 11.1%，果皮佔 5.3%，頂蓋佔 0.8%。果皮的組成大部分由纖維素和半纖維素所組成，約佔 86.7%；澱粉佔 7.3%；粗脂肪佔 1.0%；蛋白質佔 3.7%；粗灰分佔 0.8%；糖分佔 0.34% (Earle *et al.* 1946)。玉米籽粒果皮係籽粒最外層的保護組織，果皮的厚度及比率一般會影響鮮食用玉米的品質 (Ito & Brewbaker 1981)，果皮厚時其柔嫩度會下降，咀嚼時口感粗糙，果皮殘渣多。

本試驗以台南白玉米果皮性狀進行遺傳分析，結果顯示係由累加性與顯性效果共同控制，以 D-H₁ 的正負值為指標，則呈現累加性效果大於顯性效果，同時顯示果皮性狀之顯性作用係由 2-5 群顯性基因所控制，其部份顯性基因均為減量基因 (減少果皮厚度)，與 Ho *et al.* (1975) 以馬齒種

自交系為材料，顯示果皮厚度以累加性效應佔較大部份，狹義遺傳率為 72%，薄果皮對厚果皮為部份顯性之研究結果相類似。本研究所使用的自交系 TNWA、B、D 及 3 等 4 個自交系帶有較多減量之部份顯性基因，為將來食用白玉米育成薄果皮之重要材料。

由狹義遺傳率的估算，顯示果皮性狀之狹義遺傳率介於 0.67–0.76 之間，因此在食用玉米台南白之育種中，由果皮性狀的基因效應分析結果，可知須採用可組合含有較多有利部份顯性基因的育種方法較為有利，如輪迴選種法進行果皮性狀的族群改良，通過基因間充分重組，不斷累積有利之累加性及非累加性基因，來創造具有薄果皮的優異改良族群，此改良過的族群或可直接推廣給農民栽培；或由此改良過的族群進行自交系之分離選拔，培育出薄果皮之自交系，再經組合力檢定，選出產量高且品質更優之 F₁ 雜種供推廣栽培之用。

引用文獻 (Literature cited)

- Bailey, D. M. and R. M. Bailey. 1938. The relationship of the pericarp to tenderness in sweet corn. *Proc. Am. Soc. Hortic. Sci.* 36:555–559.
- Brewbaker, J. L. 1982. Genetic improvement in green corn. p.63–68. *in* the Proceeding of Symposium on Plant Breeding. Agric. Assn. of China (Taiwan) and SABRAO. Taiwan Agricultural Research Institute. Taichung, Taiwan.
- Brewbaker, J. L., L. B. Larish, and G. H. Zan. 1996. Pericarp thickness of the indigenous american races of maize. *Maydica* 41:105–111.
- Earle, F. R., J. J. Curtis, and J. E. Hubbard. 1946. Composition of the component of the corn kernel. *Cereal Chem.* 44:601–606.
- Hayman, B. I. 1954a. The analysis of variance of diallel table. *Biometrics* 10:235–244.
- Hayman, B. I. 1954b. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics* 39:789–809.
- Helm, J. L., D. V. Glover, and M. S. Zuber. 1970. Effect of endosperm mutants on pericarp thickness in corn. *Crop Sci.* 10:105–106.
- Helm, J. L. and M. S. Zuber. 1969. Pericarp thickness of dent corn inbred lines. *Crop Sci.* 9:803–804.
- Ho, L. C., L. W. Kannenberg, and R. B. Hunter. 1975. Inheritance of pericarp thickness in short season maize inbreds. *Can. J. Genet. Cytol.* 17:621–629.
- Ito, G. M. and J. L. Brewbaker. 1981. Genetic advance through mass selection for tenderness in sweet corn. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 106:496–499.
- Ito, G. M. and J. L. Brewbaker. 1991. Genetic analysis of pericarp thickness in progenies of eight corn hybrids. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 116:1072–1077.
- Richardson, D. L. 1960. Pericarp thickness in popcorn. *Agron. J.* 52:77–80.
- Shieh, G. J. and F. S. Thseng. 1998. Variation of the agronomic characters of different Tainan-white maize populations in Taiwan. *J. Agric. Res. China* 47:204–219. (in Chinese with English abstract)

- Shieh, G. J. and F. S. Thseng. 2002. Diallel analysis of yield and other agronomic characters in Tainan-white maize (*Zea mays* L.) population. *J. Agric. Assoc. China* 3:445–453. (in Chinese with English abstract)
- Shieh, G. J. 2005. Pericarp characters variation of different Tainan-white maize population in Taiwan. *J. Taiwan Agric. Res.* 54:219–226. (in Chinese with English abstract)
- Tracy, W. F. and D. H. Schmidt. 1987. Effect of endosperm type on pericarp thickness in sweet corn inbred. *Crop Sci.* 27:692–694.
- Tracy, W. F. and W. C. Galinat. 1987. Thickness and cell layer number of the pericarp of sweet corn and some of its relatives. *HortScience* 22:645–647.
- Wolf, M. J., I. M. Cull, J. L. Helm, and M. S. Zuber. 1969. Measuring thickness of excised mature corn pericarp. *Agron. J.* 61:777–779.

Diallel Analysis of Kernel Weight and Pericarp Characters in Tainan-White Maize (*Zea mays* L.) Population¹

Guang-Jauh Shieh^{2,3}

Abstract

Shieh, G. J. 2008. Diallel analysis of kernel weight and pericarp characters in Tainan-white maize (*Zea mays* L.) population. J. Taiwan Agric. Res. 57:153–160.

A half-diallel crosses were made from 13 maize (*Zea mays* L.) inbred lines selected from 8 different Tainan-white (TNW) populations. They were used to investigate the kernel weight and pericarp characters. Results from Hayman's analysis indicated that the additive gene effect and non-additive gene effect (dominance effect) were significant for all the investigated pericarp characters. The additive effect was larger than the dominance effect for all the pericarp characters. The h^2/H_2 values were ranged from 1.62 to 6.09 for the pericarp characters indicating that the traits were controlled by 2–7 gene groups. The kernel weight controlled by seven groups of dominant gene, and the dominant gene expressed with increasing kernel weight, and their narrow-sense heritability were 0.45. The pericarp thickness characters controlled by 2–5 groups of dominant gene, and the dominant gene expressed with decreasing pericarp percentage, and their narrow-sense heritabilities were ranged from 0.67 to 0.76. The inbred lines of TNW-B and TNW-3 with more dominant genes for the pericarp characters will be selected.

Key words: Maize, Tainan-white, Pericarp thickness, Gene effect.

-
1. Contribution No.2323 from Agricultural Research Institute, Council of Agriculture. Accepted: May 26, 2008.
 2. Agronomist, Crop Science Division, ARI, Wufeng, Taichung, Taiwan, ROC.
 3. Corresponding author, e-mail: x486045@wufeng.tari.gov.tw; Fax: (04)23399544.