

超甜玉米鮮果穗產量及其它農藝性狀之遺傳分析

劉紹國¹ 謝光照^{2,*}

摘要

劉紹國、謝光照。2014。超甜玉米鮮果穗產量及其它農藝性狀之遺傳分析。台灣農業研究 63(3):225–234。

以 9 個商業品種分離至 S_5 之自交系及半互交之 36 個 F_1 組合為材料，進行鮮果穗產量及其它農藝性狀之遺傳分析。親本自交系中 4 個屬熱帶型及 5 個為溫帶型品種。調查之性狀包括開花期、吐絲期、株高、稈徑、總葉數、葉面積、含苞葉果穗重、去苞葉果穗重、穗長、穗徑等。試驗之數據經以 Hayman (1954a, 1954b) 之全互交分析法進行性狀遺傳介量與基因作用效應分析結果：植株營養性狀共同受累加性及顯性所控制，顯性效果大於累加性效果。基因作用之平均顯性程度以超顯性居多，控制各性狀之顯性基因群數有 4–6 群，其顯性基因都屬增量基因。開花與吐絲期性狀共同受累加性及顯性所控制，而其累加性效果大於顯性效果；顯性作用大部分係正負效應基因頻度分布不均所造成，控制開花與吐絲期之顯性基因群數有 3–5 群，其顯性基因為減量基因，且屬不完全顯性。而含苞葉鮮穗重、穗長與去苞葉鮮穗重、穗徑之性狀共同受累加性及顯性所控制，顯性效果大於累加性效果，平均顯性程度為超顯性，控制之顯性基因群數分別有 5–6 與 3–4 群，其顯性基因均為增量基因。

關鍵詞：超甜玉米、全互交、遺傳介量、基因作用效應。

前言

超甜玉米鮮果穗產量與品質是育種之重要項目，而鮮果穗產量是受多基因影響的數量性狀，其它農藝性狀與產量關係也是國內外育種者關心的重要課題。Zeng *et al.* (2008) 以 6 個超甜玉米自交系組合，探討花期性狀的遺傳，指出超甜玉米花期性狀的遺傳符合加性-顯性模式，超甜玉米花期性狀的遺傳均方由加性效應和顯性效應共同組成，顯性效應比加性效應更為重要，而且存在超顯性現象，控制花期性狀的基因至少有 3 對以上。Cal *et al.* (2002) 認為穗位葉面積符合加性-上位性遺傳模型，Wun *et al.* (2002) 認為穗位葉面積加性變方大於顯性變方，一般組合力表現出比特殊配合力較大的遺傳份量。Zhou *et al.* (2008) 探討不同生長時期之葉面積，指出玉米葉面積主要受

到顯性遺傳效應的影響。上述結果皆說明穗位葉面積的遺傳基本上屬於數量遺傳。

Mariani & Desiderio (1975) 利用義大利硬粒種族群所分離自交系，行全互交組合分析發現，產量及相關性狀受累加性及顯性基因共同作用所控制。而馬齒型與硬粒型種源間之分析結果顯示顯性基因的作用大於累加性基因之作用 (Moreno-Gonzalez & Dudley 1981)。而 Lee *et al.* (1986) 指出一般硬粒種自交系具有較佳之一般組合力，而馬齒種自交系則具有較佳的特殊組合力。Malvar *et al.* (1996) 也指出產量主要受顯性變方所影響。Wang *et al.* (2005) 以 6 個鮮果穗產量表現差異顯著的超甜玉米自交系為材料，研究指出超甜玉米鮮果穗產量遺傳具有多樣性，而且存在非等位基因間的作用方向為正效應，即對鮮果穗產量有增加效

投稿日期：2014 年 6 月 11 日；接受日期：2014 年 8 月 4 日。

* 通訊作者：x486045@tari.gov.tw

¹ 農委會農糧署作物生產組雜糧特作科技正。台灣 南投縣。

² 農委會農業試驗所作物組研究員。台灣 台中市。

應，是顯性基因起主導作用，分佈位點上不對稱，即在參試親本中，正負基因分佈是不均勻的，同時親本帶有的顯性基因頻率大於隱性基因頻率，而控制鮮穗產量的顯性基因對數至少有 4 對，控制鮮穗產量的狹義遺傳力僅為 17.83%。而 Wu *et al.* (2006) 以黑甜玉米為材料，顯示鮮果穗重及穗徑主要係受累加性基因控制，穗長與粒數受加性及顯性基因共同控制。Liu *et al.* (2008) 以超甜玉米為材料研究結果顯示，果穗性狀受到了加性基因和非加性基因的控制。其中鮮穗重、穗行數、穗徑的一般配合力均方大於特殊配合力均方，表示這些性狀在雜交組合中的遺傳效應中以加性基因效應為主。穗長和行粒數的特殊配合力均方大於一般配合力均方，說明這兩個性狀在雜交組合中的遺傳效應中以顯性效應為主。並指出同一性狀不同材料間，同一材料不同性狀間其配合力效應表現複雜，存在不同效應大小和正負作用方向的差異。Shieh & Thseng (2002) 以栽培在台灣不同地區的台南白玉米族群自交分離之自交系及其相互雜交而成之半互交 F_1 組合為研究材料，以 Hayman (1954a, 1954b) 之方法分析結果顯示開花期、吐絲期、株高、穗位高、果穗乾重、籽粒乾重、穗長、穗徑等性狀皆呈現受累加性基因控制外，也受複雜的顯性基因控制，除穗長之外，其他性狀均呈現顯性效果大於累加性效果，並有 5 至 8 個顯性基因群控制其顯性效果之表現。其中穗長、穗徑、果穗乾重及籽粒乾重受 6 群基因控制，且顯性

基因具增量效果。對玉米產量及其它農藝性狀在基因效應與遺傳介量分析的結果，由於材料的不同而產生不同的結果。而國內甜玉米相關遺傳研究較缺乏，文獻也較少。針對甜玉米產量及其它農藝性狀之遺傳分析，實有加以探討的必要性。

材料與方法

本研究以 9 個商業品種分離至 S_5 之自交系及半互交之 36 個 F_1 組合為材料，進行鮮果穗產量及其它農藝性狀之遺傳分析。其中 4 個為熱帶型自交系 (PH5-5、BJ12、PH10-23、SH-1)，5 個為溫帶型自交系 (GH-8、Venus 8、Honey 236-1、HJ 2-7、SN 3-8) (表 1)。田間試驗於 2006 年 1 月於南投集集鎮農家田區進行。田間設計為逢機完全區集設計 (RCBD)，3 重覆，行長 4.5 m，3 行區，行株距為 80 cm × 30 cm。公頃三要素肥料量為 N-P₂O₅-K₂O = 180 : 90 : 60，基肥以台肥 39 號複合肥料 (N-P₂O₅-K₂O = 12 : 18 : 12) 每公頃施 500 kg，即基肥每公頃施氮素 60 kg，磷肥 90 kg 及鉀肥 60 kg。其餘之氮素 120 kg 以硫酸銨 (N = 21%) 於玉米長至齊膝期 (約 50-60 cm) 當追肥施用。其餘之田管理按實際需要進行之。

生育期間調查開花期、吐絲期、株高、稈徑、總葉數、葉面積、含苞葉果穗重、去苞葉果穗重、穗長、穗徑等。調查方法如下：開花期 (days to tasseling)：指播種日起至小區中 50% 植株達雄穗始花所需日數。吐絲期 (days

表 1. 試驗材料一覽表。

Table 1. Inbred lines of super sweet maize used in the study.

Inbred line	Type	Introduce company of original variety
PH 5-5	Tropical	TAIPEI NONG CI CO.
BJ 12	Tropical	KNOWN-YOU SEED CO., LTD.
PH10-23	Tropical	TAIPEI NONG CI CO.
SH-1	Tropical	Taiwan Agricultural Research Institute (TARI)
GH-8	Temperate	BO YOU CO., LTD
Venus-8	Temperate	BO YOU CO., LTD
Honey 236-1	Temperate	SINON CORPORATION
HJ2-7	Temperate	KNOWN-YOU SEED CO., LTD.
SN 3-8	Temperate	SINON CORPORATION

to silking)：指播種日起至小區中 50% 植株達雌穗開始吐絲所需日數。株高 (plant height)：於植株雄穗開花後，每小區逢機 5 株，由地面至雄穗頸節之平均高度，以 cm 表示。稈徑 (stalk diameter)：於植株雌穗吐絲後，每小區逢機 5 株，量取地面第一節中央的平均直徑，以 mm 表示。總葉數 (total leaf number)：於植株雄穗抽出後，選 5 株調查單株之總葉數，以 No. plant⁻¹ 表示。葉面積 (leaf area per plant)：由頂端往下數第 8 片葉的長度與最寬的乘積，再乘以 0.75 × 9.39 所獲得 cm² 數值 (Pearce *et al.* 1975)。含苞葉鮮果穗重 (ear fresh weight with husk)：逢機選取乳熟期之 5 個果穗，稱其含苞葉果穗鮮重，以 g ear⁻¹ 表示。鮮果穗重 (ear fresh weight)：上述乳熟期逢機之 5 個去苞葉後稱其果穗鮮重，以 g ear⁻¹ 表示。穗長 (ear length)：上述乳熟期之 5 個逢機果穗，量其整穗長度之平均值，以 cm 表示。穗徑 (ear diameter)：上述乳熟期之 5 個逢機果穗，量其果穗中間部位之平均值以 mm 表示。

所獲數據以 Hayman (1954a, 1954b) 方法進行遺傳介量估算及基因作用效用分析。各參數所代表的意義為：(1) a 累加性作用 (親本間的遺傳變異)。(2) b 顯性效果 (各雜交組合間的顯性效果)。(3) b₁ 為平均顯性效果 (平均顯性效果對 b 顯性效果的影響)。(4) b₂ 為顯性效果是否由親本所帶有之遺傳因子頻度不相等所造成。(5) b₃ 為顯性效果是否為 SCA 所造成 (特殊組合力對顯性效果的影響)。(6) D 為基因之累加性作用。(7) H₁ 為基因之顯性作用。(8) H₂ 為組合的顯性作用。(9) h² 值為所有雜交組合之顯性效果。(10) D-H₁, > 0, 累加性效果大於顯性效果；< 0, 顯性效果大於累加性效果。(11) E 為環境作用。(12) (H₁/D)^{1/2} 為平均顯性程度：> 1.3 (超顯性)、0.76–1.30 (顯性)、0.26–0.75 (不完全顯性)、< 0.25 (無顯性)。(13) H₂/4 H₁ 為親本正負效應之比值，偏離 0.25 表顯性作用大部分是正負效應基因頻度分布不均所造成。(14) Kd/Kr 為顯隱性基因之比值，= 1, 表示顯隱性基因數目約同；< 1, 隱性基因數目多；> 1, 顯性基因數目多。(15) h²/H₂ 為控制各性狀之顯性基因群數。(16) 親本間 Wr +

Vr 值為親本間的顯性順序。(17) Yr, 親本外表型觀測值。(18) Yr 與 (Wr + Vr) 之相關係數 (r)：r 為顯著負值，表示顯性基因為增量基因；r 顯著正值，表示顯性基因為減量基因；r 不顯著，表示顯性基因作用無一定方向。(19) Wr/Vr 之迴歸及拋物線：Wr/Vr 之迴歸線交於 Wr 軸原點以上，表示基因之顯性程度為不完全顯性作用；交於 Wr 軸原點上，表示基因之顯性程度為完全顯性作用；交於 Wr 軸原點以下，表示基因之顯性程度為超顯性作用。

結果

以 9 個品種之自交系及其半互交之 F₁ 雜交種為材料，進行 10 個農藝性狀調查，經刪除非均質之親本後 (具有互補基因)，利用 Hayman (1954a, 1954b) 之方法進行變方分析結果，全部性狀在組合間皆達極顯著差異。在累加性作用 (a) 上，全部性狀皆呈極顯著，表示各性狀親本間存在極大的遺傳變異。在顯性效果 (b) 上，全部性狀皆呈極顯著，表示各性狀其雜交組合存在顯性效果。於平均顯性效果 (b₁) 上，開花期、吐絲期、株高、稈徑、總葉數、葉面積、含苞葉果穗重、穗長、穗徑等達顯著，其餘性狀則皆達極顯著，表示平均顯性效果對顯性效果有明顯的影響。b₂ 變因，在總葉數、去苞葉果穗重、穗徑不顯著；而開花期、吐絲期、株高、稈徑、葉面積、含苞葉果穗重、穗長皆達極顯著，表示除總葉數、去苞葉果穗重、穗徑外，其他性狀顯性效果受到親本所帶有之遺傳因子頻度不相等所造成。b₃ 變因，在總葉數與穗徑達顯著；開花期、吐絲期、株高、稈徑、葉面積、含苞葉果穗重、去苞葉果穗重、穗長達極顯著，表示各性狀之顯性效果受到特殊組合力 (SCA) 的影響 (表 2)。

分析遺傳介量結果，顯示在 D 變因，除穗徑未顯著外，其餘皆達極顯著，表示除穗徑外，其餘性狀受基因之累加性作用控制性狀之表現 (additive effect of gene)。H₁、H₂ 及 h² 變因在各性狀皆極顯著，表示基因之顯性作用、組合的顯性作用及所有雜交組合之顯性效果都有顯著影響。而 D-H₁ 變因，除開花期、吐絲期 > 0, 表示其累加性效果大於顯性效果

表 2. 超甜玉米鮮果穗產量及其他農藝性狀全互交變方分析之均方值。

Table 2. Mean squares from the analysis of variance for plant and ear characters of the diallel cross set.

Variation	Days to tasseling	Days to silking	Plant height	Stalk diameter	Total leaf number	Leaf area per plant	Ear fresh weight with husk	Ear fresh weight	Ear length	Ear diameter
Block	200**	155**	55	21**	1.7	18	20	23	0.5	10.4
Genotype	114**	113**	426**	22**	4.3**	951**	263**	126**	21.8**	44.9**
a	729**	759**	1,545**	124**	22.5**	6,059**	1,089**	96**	82.5**	34.2**
b	91**	83**	572**	21**	4.6**	768**	343**	265**	30.1**	93.5**
b ₁	1,504*	1,560*	11,336**	368*	80.2**	19,165*	9,118*	2,522**	819.7*	1,233.3*
b ₂	68**	74**	221**	21**	3.2	304**	100**	7	12.6**	11.6
b ₃	46**	31**	157**	8**	2.2*	224**	90**	20**	6.0**	12.4*
Error	9	10	12	2	1.1	35	9	4	0.5	3.5
Code be cancelled	---	---	3	----	----	----	---	2, 4, 5, 8	----	1, 2, 3

*, ** Significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

外；其餘性狀皆 < 0 ，顯示其它性狀之顯性效果大於累加性效果。另受環境作用 (E) 上，在開花期、吐絲期及稈徑達顯著以上之差異，表示這 3 個性狀容易受環境影響；其餘株高、總葉數、葉面積、含苞葉果穗重、去苞葉果穗重、穗長及穗徑等不易受環境影響。各性狀之 $(H_1/D)^{1/2}$ 值 (平均顯性程度)，其中 > 1.3 者有株高、總葉數、葉面積、含苞葉果穗重、去苞葉果穗重、穗長及穗徑，表示基因作用程度為超顯性；介於 $0.76-1.3$ 者有開花期、吐絲期及稈徑，表示基因作用程度為顯性。 $H_2/4 H_1$ 值 (親本正負效應之比值)，除去苞葉果穗重 (0.249) 未偏離 0.25 外，其餘都偏離 0.25，顯示除去苞葉果穗重外，其餘性狀之顯性作用大部分是正負效應基因頻度分布不均造成的，即指顯隱性基因在親本的基因座上分布頻度不均對顯性作用產生明顯的作用。 Kd/Kr 為顯隱性基因之比值，穗徑 = 1，表示顯隱性基因數目約同；株高、葉面積、含苞葉果穗重及去苞葉果穗重等皆 < 1 ，表示其隱性基因數目多；開花期、吐絲期、稈徑、總葉數及穗長等皆 > 1 ，表示其顯性基因數目多。 h^2/H_2 值為控制各性狀之顯性基因群數，其中開花期、稈徑、去苞葉果穗重、穗徑為 5-6 及行數有 3-4 群基因控制性狀的表現；吐絲期、株高及總葉數有 4-5 群基因控制其性狀的表現；穗位高、葉面積、含苞葉果穗重及穗長有 5-6 群基因控制其性狀的表現。而各

性狀之狹義遺傳率分別為開花期與吐絲期約在 60% 上下，葉面積與稈徑之狹義遺傳率約為 50%，株高、總葉數及含苞葉果穗重狹義遺傳率約為 40% 上下，去苞葉果穗重與穗徑之狹義遺傳率約為 10% 上下。親本間的顯性順序 $(W_r + V)$ 與親本外表型觀測值 (Y_r) 之相關係數 r ，其中 r 為顯著負值者有株高、稈徑、總葉數、葉面積、含苞葉果穗重、去苞葉果穗重、穗長及穗徑，表示其顯性基因為增量基因。而開花期、吐絲期之 r 值為顯著正值，表示其顯性基因為減量基因 (表 3)。

開花期、吐絲期與總葉數等性狀之 W_r/V_r 迴歸及拋物線結果 (圖 1)，顯示其所有的點都在拋物線內，迴歸直線交於 W_r 軸原點以上，為不完全顯性作用。稈徑性狀之 W_r/V_r 迴歸及拋物線結果，顯示其所有的點都在拋物線內，迴歸直線交於 W_r 軸原點，為完全顯性作用。株高、葉面積、含苞葉果穗重、去苞葉果穗重、穗長及穗徑等性狀之 W_r/V_r 迴歸及拋物線結果，顯示其所有的點都在拋物線內，迴歸直線交於 W_r 軸以下，為超顯性作用。

依 Hayman (1954a, 1954b) 的全互交理論，親本之標準化偏差值與正同質體 (positive homozygote) 之數目有密切關係，且顯性次序 $(W_r + V_r)$ 也與隱性同質體 (recessive homozygote) 之數目相關。所以利用標準偏差法估算顯性次序與親本計量 (Y_r) 的相對位置。開花

表 3. 超甜玉米農藝性狀全互交分析之遺傳變方成分估値。

Table 3. Estimated value of the genetic variance components in the diallel crosses set.

Genetical component	Days to tasseling	Days to silking	Plant height	Stalk diameter	Total leaf number	Leaf area per plant	Ear fresh weight with husk	Ear fresh weight	Ear length	Ear diameter
D	91.1**	80.9**	47**	16.3**	1.46**	325**	34**	11**	9.8**	1.7
H ₁	70.1**	65.1**	426**	17.9**	2.87**	558**	246**	174**	22.9**	61.7**
H ₂	54.9**	48.5**	373**	12.9**	2.33**	488**	222**	174**	19.7**	59.9**
h ₂	196.8**	204.1**	1,651**	48.3**	10.41**	2,519**	1,199**	537**	107.8**	227.7**
F	53.0**	42.1**	-27	12.2**	0.41	-50	-21	-8.5	6.9*	0.1
E	3.1*	3.6*	4	0.6*	0.38**	11	30	1	0.1	1.1
D-H ₁	20.9**	15.8	-378**	-1.5	-1.41*	-233**	-212**	-163**	-13.0**	-60.0**
(H ₁ /D) ^{1/2}	0.8	0.8	2	1.0	1.40	1.3	2.68	3.88	1.52	5.98
H ₂ /4H ₁	0.1	0.2	0.2	0.2	0.20	0.2	0.22	0.24	0.21	0.24
Kd/kr	1.9	1.8	0.8	2.1	1.22	0.8	0.78	0.99	1.60	1.01
h ₂ /H ₂	3.584	4.203	4.42	3.718	4.45	5.1	5.38	3.0	5.45	3.79
h ² (N)	61.28	63.78	39.59	53.6	44.9	62.4	40.52	12.07	37.29	9.52
r	0.923*	0.865*	-0.90*	-0.801*	-0.74*	-0.9*	-0.91*	-0.99*	-0.95*	-0.97*

** Significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

期、吐絲期二性狀之 (Yr) 與 (Wr + Vr) 間關係為正值且顯著，表示控制這兩性狀的顯性為減量作用，即開花期與吐絲期愈早之品種，其顯性基因愈多，而開花期與吐絲期愈晚之品種，其隱性基因愈多。其它株高、稈徑、葉面積、含苞葉果穗重、去苞葉果穗重、穗長及穗徑等性狀之 (Yr) 與 (Wr + Vr) 間關係為負值且顯著，表示控制這兩性狀的顯性作用之方向為增量作用，即株高愈矮、稈徑愈小、葉面積愈小、含苞葉果穗重愈輕、去苞葉果穗重愈輕、穗長愈短、穗徑愈小之品種，其隱性基因愈多；反之，株高愈高、稈徑愈大、葉面積愈高、含苞葉果穗重愈重、去苞葉果穗重愈重、穗長愈長及穗徑愈大之品種，其顯性基因愈多。

討論

本試驗選 9 品種之自交系與其半互交之 F₁ 為材料，計 45 組合，經 Hayman (1954a, 1954b) 之方法進行變方分析，全部性狀在組合間皆達極顯著差異。所有性狀在累加性作用上，雜交組合的顯性效果，平均顯性效果對顯性效果之影響，及顯性效果同時受到特殊組合力 (SCA) 的影響均呈顯著。開花期、吐絲期、

株高、稈徑、葉面積、含苞葉果穗重及穗長等性狀之顯性效果同時受到親本所帶之遺傳因子頻度不相等所造成。

Zeng *et al.* (2008) 指出超甜玉米花期性狀的遺傳符合加性—顯性模式。超甜玉米花期性狀的遺傳方差由加性效應和顯性效應共同組成，顯性效應比加性效應更為重要，即顯性基因起主要作用。控制花期性狀的基因至少有 3 對以上。超甜玉米花期性狀既有顯性基因效應，又有加性基因效應，其遺傳力較高，顯性基因效應大於加性基因效應。而本試驗顯示開花期及吐絲期受基因之累加性作用、基因之顯性作用、組合的顯性作用及所有雜交組合之顯性效果共同控制，而其累加性效果大於顯性效果外，該性狀容易受環境影響。顯性作用大部分係受正負效應基因頻度分布不均造成的，其呈現顯性基因數目較多，控制著性狀之顯性基因群數有 3–5 群，其顯性基因為減量基因，且屬不完全顯性。本試驗結果與 Zeng *et al.* (2008) 之結論相似。

株高性狀受基因之累加性作用、顯性作用、組合的顯性作用及所有雜交組合之顯性效果共同控制，顯性效果大於累加性效果、不易受環境影響。平均顯性程度為超顯性。該性狀

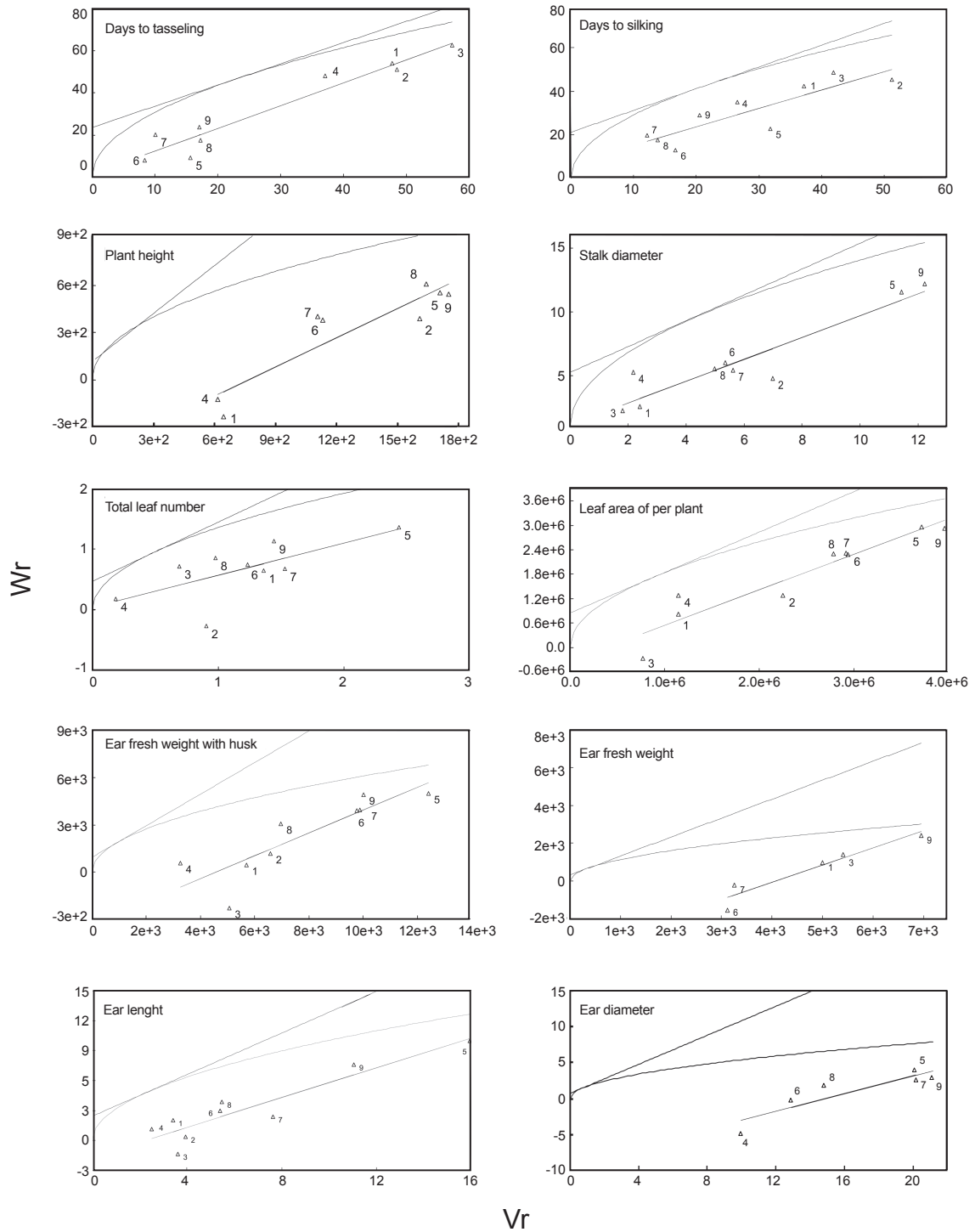


圖 1. 農藝性狀之 W_r/V_r 迴歸圖。1：PH 5-5、2：BJ12、3：PH10-23、4：SH-1、5：GH-8、6：Venus-8、7：Honey 236-1、8：HJ27、9：SN3-8。

Fig. 1. W_r/V_r graphs of agricultural characters. 1: PH 5-5, 2: BJ12, 3: PH10-23, 4: SH-1, 5: GH-8, 6: Venus-8, 7: Honey 236-1, 8: HJ27, 9: SN3-8.

之顯性作用大部分是正負效應基因頻度分布不均所造成，其隱性基因數目較多。控制該性狀之顯性基因群數有 5-6 群基因控制，其顯性基因為增量作用，呈超顯性作用。其與 Shieh & Thseng (2002) 在台南白為材料進行株高與穗位高之全互交分析之結果雷同。

Ho *et al.* (1994) 在全互交分析報告中指出玉米稈徑性狀之表現呈現顯性效果大於累加性效果。而本研究以超甜玉米為材料，結果顯示稈徑性狀受基因之累加性作用、顯性作用、組合的顯性作用及所有雜交組合之顯性效果共同控制。性狀之顯性效果大於累加性效果，容易受環境影響。平均顯性程度為完全顯性，顯性作用大部分是正負效應基因頻度分布不均所造成的，其顯性基因數目較多，有 3-4 群基因控制著性狀的表現，狹義遺傳率為 54%。其顯性基因為增量基因，呈完全顯性。

總葉數受基因之累加性作用、顯性作用、組合的顯性作用及所有雜交組合之顯性效果共同影響，顯性效果大於累加性效果，不易受環境影響。顯性作用大部分係由正負效應基因頻度分布不均所造成的，顯性基因數目較多。有 4-5 群控制該性狀之表現，其顯性基因為增量基因，呈完全顯性。此結果與 Bonaparte (1977)、Wu (1987) 認為玉米葉片數明顯受累加性基因所控制，增加葉片數為部份顯性基因效應之結果稍有差異，可能係因材料與栽培環境不同，致使顯性程度表現不同所致。

葉面積性狀受基因之累加性作用、顯性作用、組合的顯性作用及所有雜交組合之顯性效果共同影響，顯性效果大於累加性效果，不易受環境影響。顯性作用大部分是正負效應基因頻度分布不均所造成的，有 5-6 群基因控制該性狀之表現。其顯性基因為增量基因，呈超顯性作用。Zhou *et al.* (2008) 指出玉米葉面積主要受到顯性遺傳效應的影響。Wun *et al.* (2002)、Cal *et al.* (2002) 一致指出玉米葉面積的遺傳基本上屬於數量遺傳。發育遺傳學認為數量性狀的形成涉及眾多基因的調控和相互作用，其遺傳表達與發育時期和環境條件有著密切的關係，即除了受遺傳主效應和環境效應的影響外，還受到基因型 × 環境互作效應的影

響。本試驗顯示葉面積性狀受顯性影響效果大於累加性效果，與上述學者研究結果類似，易受環境影響。

本試驗顯示含苞葉果穗重與去苞葉果穗重受基因之累加性作用、顯性作用、組合的顯性作用及所有雜交組合之顯性效果共同影響。顯性效果大於累加性效果，顯性作用大部分是正負效應基因頻度分布不均造成的，含苞葉果穗重其隱性基因數目較多；而去苞葉果穗重其顯性基因在親本的基因座上分布頻度均勻，控制性狀之顯性基因群數分別有 5-6 群與 3-4 群，其顯性基因為增量基因，呈超顯性作用。Malvar *et al.* (1996) 指出產量主要受顯性變方所影響。Xie & He (2003)、Wang *et al.* (2005) 以超甜玉米為材料，指出鮮穗重主要受顯性基因作用，且存在超顯性現象，顯性作用基因頻度分布不均，控制親本之顯性基因頻率大於隱性基因，而控制鮮穗產量的顯性基因至少有 4 對，並認為存在非等位基因的互補效應，顯性效應比加性效應重要。Shieh & Thseng (2002) 以食用玉米台南白為材料發現去苞葉果穗鮮重係由累加性及顯性效果共同控制，其中顯性效果是由基因平均顯性效果，頻度分布不均及特殊組合等共同控制，呈現基因顯性效果大於累加性效果，而顯性作用由 6 群超顯性基因所控制，並具增量效應。本試驗結果與之相似。

穗長及穗徑受基因之累加性作用、顯性作用、組合的顯性作用及所有雜交組合之顯性效果共同影響，性狀之顯性效果大於累加性效果。顯性作用大部分是正負效應基因頻度分布不均所造成的，即指顯性基因在親本的基因座上分布頻度不均勻。穗長其顯性基因數目較多；而穗徑其顯性基因數目相近。穗長及穗徑分別受 5-6 群與 3-4 群顯性基因控制性狀之表現，其顯性基因為增量基因，呈超顯性。本試驗顯示超甜玉米之結果與 Shieh & Thseng (2002) 指出食用台南白玉米之穗徑與穗長則受 6 群顯性基因控制性狀之表現，其顯性基因為增量基因之結果相似。

超甜玉米重要農藝性狀之遺傳介量與基因效應之分析，以 Hayman (1954a, 1954b) 方法分析結果，發現超甜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。超甜玉米植株及果穗鮮重等性狀若以 $D-H_1$ 的正負值為指標，則呈現基因顯性效果大於累加性效果，同時亦顯示超甜玉米含苞葉果穗鮮重之顯性作用係由 6 群超顯性基因所控制，其顯性基因均為增量基因。本試驗之結果與食用白玉米之遺傳現象相類似 (Shieh & Thseng 2002)。品種間組合力分析之結果，超甜玉米分為熱帶型與溫帶型相比較，顯示熱帶型帶有正的 GCA 效應者居多 (增量作用)，而溫帶型則為負的 GCA 效應者居多 (Liu *et al.* 2009)。本試驗由含苞葉果穗鮮重及去苞葉果穗鮮重之 Wr/Vr 迴歸圖形，也可看出由熱帶型而來之自交系 PH10-23、BJ12、SH-1 呈現帶有較多的顯性基因 (增量基因)；而溫帶型之自交系 Venus 8、GH-8、Honey236-1、SN 3-8 則帶有較多的隱性基因 (減量基因，或可進一步說明熱帶型之自交系 PH10-23、BJ12、SH-1 帶有延遲開花及吐絲，增加株高、穗位高、稈徑、葉數、單株葉面積、含苞葉果穗鮮重、去苞葉果穗鮮重、穗長與穗徑之效應。

由狹義遺傳率的估算，顯示各性狀之狹義遺傳率均小，介於 0.09–0.63 之間，係屬於數量遺傳之微效基因所控制。因此未來在超甜玉米之育種中，要將熱帶型與溫帶型的有利基因組合在一起，短期目標可直接利用熱帶型與溫帶型之自交系相互雜交，選出優質且高產之雜交組合，創立新品種；長期目標或須採用可組合含有較多有利基因的育種方法較為有利，如輪迴選種法進行熱帶型族群改良增加有利品質提昇之有利基因，通過熱帶型與溫帶型間充分重組，不斷累積有利之累加性及非累加性基因，來創造更優異的熱帶型或溫帶型改良族群，或由此改良過的族群進行自交系之分離選拔，再經組合力檢定，選出具有組合熱帶型與溫帶型優點之 F_1 雜種供推廣栽培之用。

引用文獻

- Bonaparte, E. E. N. A. 1977. Diallel analysis of leaf number and duration to mid-silk in maize. *Can. J. Genet. Cytol.* 19:215–258.
- Cal, Y. L., J. G. Wang, H. Y. Sun, and G. Q. Wang. 2002. Genetic model of several plant-type characters and their canonical correlation with ear-kernel characters in maize. *Acta Agron. Sin.* 28:829–834. (in Chinese with English abstract)
- 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.
- Ho, C. L., G. J. Shieh, and H. S. Lu. 1994. Diallel analysis of stem and leaf characteristics and forage yield in maize. *J. Agric. Res. China* 43:17–28. (in Chinese with English abstract)
- Lee, T. C., G. J. Shieh, C. L. Ho, and J. R. Juang. 1986. Analysis of diallel sets of dent and flint maize inbreds for combining ability and heterosis. *J. Agric. Res. China* 35:145–164. (in Chinese with English abstract)
- Liu, P. F., C. S. Lin, X. M. Wang, H. N. Wang, M. H. Zeng, and W. Z. Wu. 2008. Combining ability and gene effects of main ear characters in super sweet corn. *Chinese Agric. Sci. Bull.* 24:173–176. (in Chinese with English abstract)
- Liu, S. K., G. J. Shieh, and F. S. Thseng. 2009. Studies on heterotic patterns of super sweet corn varieties in Taiwan. *J. Taiwan Agric. Res.* 58:31–44. (in Chinese with English abstract)
- Malvar, R. A., A. Ordas, P. Revilla, and M. E. Carrea. 1996. Estimated of genetic variance in two Spanish population of maize. *Crop Sci.* 36:291–295.
- Mariani, G. and E. Desiderio. 1975. Grain yield and prolificacy in maize. 2. A diallel analysis of eight inbred from the O.P. variety Nostrano Dell'isola at two densities. *Maydica* 20:95–110.
- Moreno-Gonzalez, J. and J. W. Dudley. 1981. Epistasis in related and unrelated maize hybrids. *Crop Sci.* 21:644–651.
- Pearce, R. B., J. J. Mock, and T. B. Baily. 1975. Rapid method for estimating leaf area per plant in maize. *Crop Sci.* 15:691–694.
- 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)
- Wang, X. M., M. H. Zeng, and S. J. Le. 2005. Analysis of combining ability and inheritance trait of fresh ear yield and sugar content in super sweet corn. *J. Northwest Sci-Tech Univ. Agric. For. (Nat. Sci. Ed.)*. 33:56–60. (in Chinese with English abstract)
- Wu, G. H. 1987. Analysis of gene effects for three quantitative characters at different development stages in maize. *Acta Genet. Sin.* 14:363–369.

- Wu, S. Y., R. Sun, and Y. B. Feng. 2006. Genetic effect analysis on mainly yield factors of fresh ear of black sweet corn germplasm innovation material in yunnan province. *J. Maize Sci.* 14:30–33. (in Chinese with English abstract)
- Wun, H. S., Y. L. Cai, and J. G. Wang. 2002. Analysis of combining ability on main plant traits in nine corn inbred lines. *Southwest Univ. Agric. Sci.* 24:223–225. (in Chinese with English abstract)
- Xie, D. S. and X. M. He. 2003. Genetic analysis of agronomical characters in super-sweet corn. *Southwest China Agric. Sci.* 16:117–119. (in Chinese with English abstract)
- Zeng, M. H., S. J. Le, and X. M. Wang. 2008. Inheritance analysis of foreshence characteristics of super sweet corn. *J. Anhui Agric. Sci.* 36:10812–10814. (in Chinese with English abstract)
- Zhou, D. S., Y. M. Zhao, M. Yan, S. S. Teng, D. Y. Liu, and C. Xi. 2008. Analysis of genetic effect and genotype by environment of leaf area of different leaf position in maize. *Chinese Agric. Sci. Bull.* 24:195–198. (in Chinese with English abstract)

Genetic Analysis on the Yield and Agronomic Characters of Super-Sweet Corn (*Zea mays* L.)

Shao-Kuo Liu¹ and Guang-Jauh Shieh^{2,*}

Abstract

Liu, S. K. and G. J. Shieh. 2014. Genetic analysis on the yield and agronomic characters of super-sweet corn (*Zea mays* L.). J. Taiwan Agric. Res. 63(3):225–234.

This study used 9 maize inbreds and 36 crossing combination (F_1) by half dialed to analyze the genetic background of yield and agronomic traits by the Hayman's method. The parents of 9 inbreds are 4 tropic and 5 temperate type. The agronomic traits included days to tassellings, days to silkings, plant height, ear height, stalk diameter, total leaf number, leaf area per plant, ear fresh weight with husk, ear fresh weight, ear length, and ear diameter. The results showed that vegetable characters were controlled by additive and dominant effects, and dominant effect was more important than additive effect. Average dominant effect of gene action was mostly overdominant, and there were 4–6 groups of dominant genes to control all the agronomic traits, and the dominant genes were the increasing effects. Days to tasseling and days to silking were co-controlled by additive and dominant effects, and additive effect was more important than dominant effect. Hence, those two traits were easily affected by environment, there were 3–5 dominant gene groups controlling the traits of days to tasseling and days to silking, and the dominant genes were the decreasing effect. Ear fresh weight with husk and ear fresh weight characters were controlled by additive-dominance gene, and dominant effect was more important than additive effect, which were controlled by 5–6 and 3–4 dominant gene groups, and they were overdominant. Ear length and ear diameter characters were controlled by additive-dominance gene, which were controlled by 5–6 and 3–4 dominant gene groups, and dominant effect was more important than additive effect, and they were overdominant, and the dominant genes were the increasing effects.

Key words: Super sweet corn, Diallel cross, Genetic components, Gene effects.

Received: June 11, 2014; Accepted: August 4, 2014.

* Corresponding author: x486045@tari.gov.tw

¹ Specialist, Grains and Speciality Section, Agricultural and Food Agency, Council of Agricultural Executive, Nantou, Taiwan, ROC.

² Research Fellow, Crop Science Division, Taiwan Agricultural Research Institute, Taichung, Taiwan, ROC.