

玉米成株抗葉枯病之全互交分析¹

謝光照² 盧煌勝²

摘要：六個玉米自交系親本及其十五個單交組合，於1991年秋作及1992年春作，利用田間自然感染，進行玉米開花後之成株對葉枯病 (*Helminthosporium maydis* race 0) 抗病性之遺傳分析。自交系發病等級在期作間相當一致，六個自交系中，Antigua-2D及Sw654對葉枯病具有極高的抗病性。組合力分析結果顯示，抗病性係由累加性及非累加性基因所共同控制，其中又以累加性佔極大之比例。本研究建議：利用譜系法或輪迴選種法，改良玉米成株葉枯病之抗病性，當可獲得較顯著之效果。

關鍵詞：葉枯病、全互交分析、一般組合力、特殊組合力、雜種優勢。

玉米葉枯病 (southern corn leaf blight) 係由真菌 *Helminthosporium maydis* Nisik. & Miy (= *Bipolaris maydis* (Nisik.) Shoemaker) 所引起，本病發生於玉米整個生育期，葉片上初期病斑亦呈針眼狀，繼續擴大後，中央成淡褐色，邊緣為深褐色。通常病斑受葉脈限制而呈散佈狀，若為極感病品種則病斑快速擴展相連而由葉尖往上蔓延使葉片枯死。本病主要分布於多濕且溫暖的氣候區 (Hyre, 1970)，葉枯病發生嚴重時，對玉米葉片生長及子粒產量皆有顯著影響 (Gregory *et al.*, 1979)。本省以春作後期及秋作均易發生此病，迄今尚無抗病品種可供栽培。

引起葉枯病之生理小種有O型及T型兩種，台灣葉枯病的發生均由 *Helminthosporium maydis* 的原始O型生理小種所引起 (吳與王, 1987)。抗 *H. maydis* O 型生理小種之遺傳研究，Pate and Harvey (1954) 曾報告許多遺傳基因與抗病性有關，雖然無法確實估得基因數目，唯抗性基因的作用屬於部份顯性 (partial dominance) 應不容置疑。Burnette and White (1985) 認為抗病性之累加性成份遠多於顯性成份。其後，兩對隱性基因 (Craig and Fajemisin, 1969; Faluyi and Olorods, 1984) 及單一隱性基因 (Smith and Hooker, 1973) 控制之抗病性相繼有所發現。對於單一隱性抗病基因 *rhm* 在幼苗期及成株之存在問題均曾被討論過 (Smith, 1975; Thompson and Bergquist, 1982)，一般而言，*rhm* 基因只於玉米生長早期具有抗病作用，而在吐絲期抗性則被抑制了。不過，最近自 *rhm* 基因由來種源 (奈及利亞) 選拔而來之自交系 NC250即表現非常優異之成株抗病性，相信係由二對具互補作用之隱性基因所控制 (Thompson and Bergquist, 1984)。Holley and Goodman (1989) 認為此種成株抗病性受許多遺傳機制所左右，其中包含一系列具累加作用之隱性基因。

不同玉米品種對葉枯病之抗病性有程度上的差異 (Warren, 1975; Bera and Giri, 1979; 吳與王, 1987)。一般沒有抗性之栽培品種，在葉枯病發生前，使用適當的藥劑即可有效預防病害之發生。然而最根本之解決方法，乃育成抗病品種。本研究係在田間自然感染情況下，對玉米成株之葉枯病抵抗力作一分析，以供玉米葉枯病抗病育種之參考。

1. 台灣省農業試驗所 研究報告第 1651 號

2. 本所農藝系助理研究員及研究員。台灣省 台中縣 霧峰鄉。

材料與方法

本試驗使用六個自交系，其名稱、系譜、來源、粒型及成熟期早晚等特性詳列於表1。六個自交系親本及其進行全互交（不包括反交）之十五個 F_1 ，分別於1991年秋作（9月19日播種）及1992年春作（1月22日播種）進行田間試驗。秋作及春作試驗均採逢機完全區集設計，二行區，行長5m，行株距75×25cm；秋作十二重複，春作三重複。肥料施用量分基肥及追肥兩次施用，基肥以台肥39號複合肥料（N：P₂O₅：K₂O=12：18：12）每公頃施500kg，播種前施入播種溝內。澆水後，每穴兩粒播，出土後長至4—5葉齡時間拔，每穴僅留一株。追肥以硫酸銨（N=21%）於齊膝期培土時施用，每公頃施450kg。其餘田間管理包括除草、中耕、培土及灌溉等項，依照一般玉米栽培法進行。葉枯病源係利用田間自然發生，於玉米吐絲後28天以小區為單位調查發病等級，等級之劃分依Miller *et al.* (1970) 之方法分0.5至5等六級，0.5為極抗；1為抗；2為中抗；3為中感；4為感；5為極感。調查數據先進行變方分析及平均值顯著性測驗，並以 Griffing (1956) 方法二之第一種模式進行一般（general combining ability, GCA）及特殊（specific combining ability, SCA）組合力分析，同時依Frankel (1983) 提議之方法估算並比較雜種優勢率（heterosis, H_1 ）及雜種潛勢率（heterobeltiosis, H_2 ），以瞭解抗病性有關之顯性程度。 $H_1 = (F_1 - MP) / MP \times 100$ ， $H_2 = (F_1 - HP) / HP \times 100$ ， $MP = (HP + LP) / 2$ ，HP為發病等級較高之親本，LP為發病等級較低之親本。

表1. 六個參試自交系之背景資料
Table 1. Backgrounds of the six inbred lines evaluated.

Inbed	Pedigree	Origin	Kernel type	Relative maturity
Hi25	(B14A×MV source)BC ₄	Hawaii,USA	Dent	Early
Hi31	(B68×MV source)BC ₅	Hawaii,USA	Dent	Late
Hi33	(Mo17×MV source)BC ₅	Hawaii,USA	Dent	Early
Antigua-2D	Antigua	Caribbean	Flint	Late
Sw654	Suwan-1 derivative	Thailand	Flint	Intermediate
TA80-2598-44	(TA80-2598×Suwan-1)BC ₃	TARI,Taiwan	Flint	Early

結果與討論

高溫多濕為玉米葉枯病發病的良好條件，不論生理小種為O型或T型，一般溫度越高，葉片損傷的斑點越多，擴散也越快速（Warren, 1975）。台灣葉枯病之發生，主要是由*Helminthosporium maydis* race O型所引起（吳與王, 1987），秋作及春作玉米成株葉枯病之田間自然發病情況均可能極為嚴重。本試驗調查所得之平均發病等級（表2），在秋作，參試自交系中以Antigua-2D及Sw654之等級最輕，（均為0.50），其次為Hi31，感病較嚴重者有TA80-2598-44、Hi33及Hi25；雜交種中以Antigua-2D×Sw654及Hi31×Sw654之發病等級最輕，而以Hi25×Hi31、Hi25×Hi33及Hi25×TA80-2598-44三者之病害最嚴重。在春作時，自交系發病等級的表現與秋作相類似，同樣以Antigua-2D及Sw654之等級最輕，其次為Hi31；而雜交種中仍然以Antigua-2D×Sw654最為抗病。兩期作的資料中，凡是較感病之自交系間之雜交組合，其發病等級必高；而凡是與Antigua-2D或Sw654為親本之雜交組合，其發病等級則均較輕微。多數雜交組合 F_1 之感病等級介於兩親本平均值與較感病親本之間，少數則介於其兩親本平均值與較抗病親本之間，推測玉米成株葉枯病之抗病性，因雜交組合而異，基因或為部份顯性，或為部份隱性。

表2. 六個玉米自交系（對角線上）及其雜交種（對角線右上方）之成株葉枯病發病等級

Table 2. Mature plant ratings for southern leaf blight of inbred lines (on diagonal) and single crosses (above diagonal*).

Crop season	Inbreds	Hi25	Hi31	Hi33	Antigua-2D	Sw654	TA80-2598-44
Fall	Hi25	3.37	3.08	3.12	2.87	1.91	3.29
	Hi31		1.50	2.33	1.37	0.79	2.66
	Hi33			3.00	2.08	2.08	2.91
	Antigua-2D				0.50	0.50	2.21
	Sw654					0.50	1.58
	TA80-2598-44						2.45
Spring	Hi25	3.33	3.16	3.00	2.00	2.00	3.00
	Hi31		2.00	2.50	2.00	1.33	1.66
	Hi33			3.50	1.33	2.00	2.83
	Antigua-2D				0.50	0.50	1.66
	Sw654					0.50	1.66
	TA80-2598-44						2.66

* Rating scale : 0.5 (resistance) to 5 (susceptible) ; LSD(0.05)=0.12 and 0.36 for fall and spring crop season, respectively.

經組合力分析結果（表3），不論在秋作或春作，一般組合力及特殊組合力均方皆達極顯著。GCA/SCA 比值，秋作為32.85，春作為28.38，顯示玉米成株對葉枯病之抗性係由累加性及非累加性基因所共同控制。其中累加性基因所扮演的角色尤其相對的重要。許多學者對葉枯病抗性之遺傳研究，因所使用的材料不同，其結果也頗有差異，一般可歸納為下列五種：(1)部份顯性因子控制，且沒有細胞質與核內之交感作用（Pate and Harvey, 1954；Lim, 1975；Lim and Hooker, 1976）；(2)單一隱性基因所控制（Smith and Hooker, 1973）；(3)兩個互補的隱性基因所控制（Thompson and Bergquist, 1984）；(4)由累加性及非累加性基因所共同控制，其中累加性基因佔大部份（Thompson and Bergquist, 1984；Burnette and White, 1985）；(5)一系列具累加作用之隱性基因及上位性（epistasis）所控制（Holley and Goodman, 1989）。本試驗無法估算抗病有關之基因對數，惟累加性基因較具重要性之結果與Thompson and Bergquist (1984)、Burnette and White (1985) 及Holley and Goodman (1989) 之結論頗為相近。

表3. 六個玉米自交系及其雜交種成株葉枯病發病等級之變方分析

Table 3. ANOVA of mature plant rating for southern leaf blight of six inbred lines and their single crosses.

Crop season	Source of variation	Degree of freedom	Mean squares
Fall	GCA	5	3.81**
	SCA	15	0.11**
	Error	220	0.02
	GCA/SCA		32.85
Spring	GCA	5	3.74**
	SCA	15	0.13**
	Error	40	0.04
	GCA/SCA		28.38

**Significant at 1% level of probability.

秋作環境下，一般組合力效應除Hi31外均顯著異於0（表4），自交系Antigua-2D及Sw654為負效應，而Hi25、Hi33及TA80-2598-44三者為正效應。Antigua-2D及Sw654應具有減少葉枯病發生之抗性基因存在。特殊組合力效應僅Hi25×Hi25、Antigua-2D×Antigua-2D、TA80-2598-44×TA80-2598-44、Hi25×Antigua-2D、Hi33×Sw654及Hi31×TA80-2598-44為顯著異於0，其中前三個為負效應，後三個為正效應。春作環境下，自交系之一般組合力效應與秋作相類似（表5），特殊組合力效應方面，則僅有Hi31×Antigua-2D及Hi31×TA80-2598-44二個雜交組合顯著異於0，其中前者為正效應，後者為負效應。春作與秋作之特殊組合力效應並不很一致。

表4. 秋作玉米成株葉枯病之一般（GCA）及特殊（SCA）組合力效應

Table 4. Estimates of general (GCA) and specific (SCA) combining ability effect of mature plant rating for southern leaf blight measured in fall crop season.

Effect	Inbreds	Hi25	Hi31	Hi33	Antigua-2D	Sw654	TA80-2598-44
SCA	Hi25	0.338	0.344	-0.275	0.631	0.046	0.022
	Hi31		-0.265	-0.093	0.105	-0.197	0.371
	Hi33			-0.088	0.152	0.433	-0.041
	Antigua-2D				-0.525	-0.161	0.324
	Sw654					-0.046	0.063
	TA80-2598-44						-0.369
GCA		0.825	-0.149	0.512	-0.644	-0.925	0.382

$SE(S_{ii}-S_{jj})=0.152$; $SE(S_{ij}-S_{ki})=0.184$; $SE(S_{ij}-S_{jk})=0.200$; $SE(g_i-g_j)=0.077$.

表5. 春作玉米成株葉枯病之一般（GCA）及特殊（SCA）組合力效應

Table 5. Estimates of general (GCA) and specific (SCA) combining ability effect of mature plant rating for southern leaf blight measured in spring crop season.

Effect	Inbreds	Hi25	Hi31	Hi33	Antigua-2D	Sw654	TA80-2598-44
SCA	Hi25	-0.125	0.354	-0.313	0.125	0.083	0.000
	Hi31		-0.167	-0.167	0.771	0.063	-0.688
	Hi33			0.334	-0.396	0.229	-0.021
	Antigua-2D				-0.292	-0.167	0.250
	Sw654					-0.208	0.208
	TA80-2598-44						0.125
GCA		0.729	0.083	0.583	-0.854	-0.813	0.271

$SE(S_{ii}-S_{jj})=0.219$; $SE(S_{ij}-S_{ki})=0.268$; $SE(S_{ij}-S_{jk})=0.289$; $SE(g_i-g_j)=0.109$.

比較各F₁基因型之雜種優勢率與雜種潛勢率，可瞭解非累加性基因之顯性作用程度（Frankel，1983）。本試驗中之葉枯病感病性，在秋作除了Hi25×Hi33、Hi25×Sw654、Hi31×Sw654、Hi31×TA80-2598-44為超顯性，Antigua-2D×Sw654為顯性外，大部份組合均呈現部分顯性因子效應。在春作除Hi25×Hi33、Hi31×Hi33、Hi31×TA80-2598-44、Hi33×Antigua-2D及Hi33×TA80-2598-44為超顯性，及Hi31×Antigua-2D及Antigua-2D×Sw654為顯性外，其餘組合則均為部份顯性（表6）。上述結果亦顯示，與玉米葉枯病有關之基因，其顯性度的表現易受期作所影響。

表6. 十五個F₁雜種成株葉枯病之雜種優勢率(上)及雜種潛勢率(下)Table 6. Heterosis (upper) and heterobeltiosis (lower) of mature plant rating for southern leaf blight of 15 F₁ hybrids.

Crop season	Inbreds	Hi25	Hi31	Hi33	Antigua-2D	Sw654	TA80-2598-44
Fall	Hi25		26.49	- 1.96	48.32	- 1.29	12.86
			- 8.61	- 7.42	- 14.83	- 43.32	- 2.37
	Hi31			3.70	37.00	- 21.00	34.74
				- 22.33	- 8.66	- 47.33	8.57
	Hi33				18.86	18.86	6.87
					- 30.66	- 30.66	- 3.00
Antigua-2D					0.00	49.83	
					0.00	- 9.79	
Sw654						7.12	
						- 35.51	
Spring	Hi25		18.75	- 12.20	14.61	8.50	10.00
			- 5.10	- 14.28	- 39.94	- 39.94	- 9.91
	Hi31			- 9.09	85.18	6.40	- 28.57
				- 28.57	0.00	- 33.50	- 37.59
	Hi33				- 27.32	0.00	- 8.11
					- 62.00	- 42.86	- 19.14
Antigua-2D					0.00	17.73	
					0.00	- 39.59	
Sw654						5.06	
						- 37.59	

過去關於玉米葉枯病抗病性之遺傳研究，大多偏重在苗期或未成熟植株之抗病性。Thompson and Bergquist (1984)，Burnette and White (1985) 及 Holley and Goodman (1989) 則特別強調田間成株之抗病性(開花後1-4星期調查發病等級)。Thompson and Bergquist (1984) 研究中多項試驗係利用田間自然接種方式進行，得到的結果認為自交系NC250苗期與成株之抗病性屬於二獨立之遺傳控制系統。根據本研究結果，葉枯病之成株抗病性因雜交組合之不同而略有差異，其中某些或為部分隱性，某些或為部分顯性；由於累加性及非累加性基因共同控制此抗病性，其中又以累加性佔了極大之比例，因此，建議利用譜系法或輪迴選種改良玉米成株葉枯病之抵抗力，將可獲得較顯著效果。

參考文獻

1. 吳文希、王伯微。1987。玉米葉枯病原小種、交配型與病原性及栽培品種抗病性的測定。植保會刊29: 13—24。
2. Bera, A. K., and D. N. Giri. 1979. Occurrence of southern corn leaf blight in India. Plant Dis. Repr. 63 (5): 419.
3. Burnette, D. C., and D. G. White. 1985. Inheritance of resistance to *Bipolaris maydis* race O in crosses derived from nine inbred lines of maize. Phytopathology 75: 1195—1200.
4. Craig, Jeweus, and J. M. Fajemisin. 1969. Inheritance of chlorotic lesion resistance to *Helminthosporium maydis* in maize. Plant Dis. Repr. 53: 742—743.
5. Faluyi, J. O., and O. Olorode. 1984. Inheritance of resistance to *Helminthosporium maydis* blight in maize (*Zea mays* L.). Theor. Appl. Genet. 67: 341—344.

6. Frankel, R. 1983. Monographs on theoretical and applied genetics, Vol.6 Heterosis. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
7. Gregory, L. V., J. E. Ayers, and R. R. Nelson. 1979. The influence of cultivar and location on yield loss in corn due to southern corn leaf blight. *Plant Dis. Repr.* 63(10) : 891—895.
8. Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system. *Aust. J. Biol. Sci.* 9 : 463—493.
9. Holley, R. N., and M. M. Goodman. 1989. New sources of resistance to southern corn leaf blight from tropical hybrid maize derivatives. *Plant Dis.* 73 : 562—564.
10. Hyre, R. A. 1970. Epidemiology of southern corn leaf blight-exploratory experiments. *Plant Dis. Repr.* 54(12) : 1131—1133.
11. Lim, S. M. 1975. Diallel analysis for reaction of eight corn inbreds to *Helminthosporium maydis* race T. *Phytopathology* 65 : 10—15.
12. Lim, S. M., and A. L. Hooker. 1976. Estimates of combining ability for resistance to *Helminthosporium maydis* race O in maize population. *Maydica* 21 : 121—128.
13. Miller, P. B., J. R. Wallin, and R. A. Hyre. 1970. Plans for forecasting corn blight epidemics. *Plant Dis. Repr.* 54(12) : 1134—1136.
14. Pate, J. B., and P. H. Harvey. 1954. Studies on the inheritance of resistance in corn to *Helminthosporium maydis* leaf spot. *Agron. J.* 46 : 442—445.
15. Smith, D. R. 1975. Expression of monogenic chlorotic lesion resistance to *Helminthosporium maydis* in corn. *Phytopathology* 65 : 1160—1165.
16. Smith, D. R. and A. L. Hooker. 1973. Monogenic chlorotic-lesion resistance in corn to *Helminthosporium maydis*. *Crop Sci.* 13 : 330—331.
17. Thompson, D. L., and R. R. Bergquist. 1982. A source of resistance to *Helminthosporium maydis* race O that prolongs monogenic chlorotic lesion resistance in corn (Abstract) . *Phytopathology* 72 : 1140.
18. Thompson, D. L., and R. R. Bergquist. 1984. Inheritance of mature plant resistance to *Helminthosporium maydis* race O in maize. *Crop Sci.* 24 : 807—811.
19. Warren, H. L. 1975. Temperature effects on lesion development and sporulation after infection by race O and T of *Bipolaris maydis*. *Phytopathology* 65 : 623—626.

Diallel Analysis of Mature Plant Resistance to *Helminthosporium maydis* in Maize¹

G. J. Shieh² and H. S. Lu²

Summary

Six inbreds and their fifteen single cross hybrids were evaluated in fall of 1991 and spring of 1992 under natural epiphytotics for mature plant resistance to southern corn leaf blight (*Helminthosporium maydis*=*Bipolaris maydis*) race O. Inbred line Antigua-2D and Sw654 showed the highest level of resistance. Resistance of the inbred lines to *H. maydis* was consistent between crop seasons. Both general (GCA) and specific (SCA) combining ability were highly significant for resistance in fall and spring crop seasons. Additive effects were accounted for major part of the total variation. This result indicated that pedigree or recurrent selection methods should be effective in breeding for improved resistance to southern corn leaf blight.

Key words : Southern corn leaf blight, Diallel analysis, General combining ability, Specific combining ability, Heterosis.

1. Contribution No. 1651 from Taiwan Agricultural Research Institute.

2. Respectively, Assistant Agronomist and Senior Agronomist, Department of Agronomy, TARI, Wufeng, Taichung, Taiwan 413, ROC.