

# 暗玉米 (opaque-2) 蛋白質含量之遺傳<sup>1</sup>

萬 雄 呂宗佳 鄭心嫻<sup>2</sup>

**摘要：**本試驗以伊利諾高蛋白暗玉米與本省育成的暗玉米自交系什交，研究蛋白質含量的遺傳，結果顯示蛋白質含量之遺傳， $F_1$  為中間型，但有高蛋白為顯性的傾向。此一結果與過去研究普通玉米的結果稍異，可能係由於 opaque-2 基因常使玉米子粒的胚增大而增加玉米蛋白質含量的趨勢所造成。

所有三種什交組合均有極顯著的累加效應，故育成高蛋白的暗玉米，可以有效地應用選拔方法。但由於若干交配組合亦具有交感及顯性等非累加性效應，故高蛋白暗玉米的選拔可能不如其他性狀的選拔為易。

## 緒 言

玉米為本省家畜的主要飼料，其蛋白質含量一般為 9~10%，由於蛋白質中離胺酸含量偏低，常為玉米蛋白質利用上的限制因素。自 Mertz 等 (1964) 發現 opaque-2 基因可提高玉米蛋白質中的離胺酸含量後，此一限制乃獲解除。目前暗玉米 (opaque-2 corn) 蛋白質中離胺酸的含量雖獲得改善，可是其蛋白質的含量仍嫌不足。筆者鑑於本省由於受耕地面積的限制，增加玉米栽培面積頗為不易，除設法增加單位面積的產量外，如能提高玉米蛋白質的含量，以改善其飼料的利用率，實為另一增產途徑，因此乃從事改進暗玉米的蛋白質含量，希望能由 10%，提高為 15% 左右，以達成改善玉米飼料利用價值的目的。

欲改進玉米蛋白質的含量，必先明瞭蛋白質的遺傳。有關這方面的研究，過去均限於普通玉米，且各學者所得的結果亦不完全一致。故本研究乃針對暗玉米蛋白質含量之遺傳加以探討，藉以提供暗玉米高蛋白育種之參考。

## 前 人 研 究

玉米蛋白質含量遺傳的研究，始於 1896 年伊利諾試驗場進行的低蛋白質玉米選拔試驗。該場曾就 Burr White 品種，經連續穗行選拔，於 1946 年在原來蛋白質含量為 10.92% 的 Burr White 品種中，選得蛋白質含量達 17.2% 的高蛋白系統及 7.2% 的低蛋白系統。

對於普通玉米蛋白質含量的遺傳研究，報告甚多。East and Jones (1920) 研究許多  $F_1$  什種的結果，認為低蛋白含量為不完全顯性，並說明蛋白質含量是由許多基因所控制；其後 Hayes (1922) 也報告低蛋白為顯性；Lindstrom & Gerhardt (1927) 對 High Oil  $\times$  Evergreen Sweet Corn 的研究，以及 Lisunov (1971) 研究 Dent  $\times$  Flint 玉米，均獲得低蛋白為顯性的結論。

利用伊利諾高低蛋白系統 (簡稱 IHP 及 ILP) 研究蛋白質含量的遺傳，以 Hayes (1913) 為最早。當時的高蛋白系統含量僅為 14~15%。氏以 IHP  $\times$  ILP 進行研究也證實低蛋白為顯性。Frey (1949) 亦以 IHP  $\times$  ILP 及 I-198  $\times$  Hy 就  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $BC_1$  及  $BC_2$  等世代研究蛋白質的遺傳。發現  $F_1$  或  $BC_1$  的蛋白質均與低親本相近，而  $F_2$  的蛋白質平均值較  $F_1$  平均值為高，不過仍

1. 臺灣省農業試驗所研究報告 第 829 號。本研究承中正科學技術基金會之補助，謹此致謝。

2. 臺灣省農業試驗所所長，技士。

低於兩親中間值，故認為低蛋白為完全顯性。其後 Leng 氏等 (1951) 以 IHP × ILP 亦證實  $F_1$  玉米子粒均為低蛋白，故低蛋白含量為完全顯性。

可是 Aseeva (1972) 研究結果，則認為玉米蛋白質含量為中間型遺傳。Golod-kovoskii (1970) 研究雙什交玉米蛋白質遺傳的結果亦同，並認為母系有較大的影響。Ruskova (1974) 以九種什交組合的正反交  $F_1$  與  $F_2$  研究結果，發現蛋白質含量的遺傳受輕微的細胞質影響。

玉米什交種子蛋白質的含量，不受花粉當代的影響，經 Hayes 氏 (1919) 以四種高蛋白系統 (15%以上) 及兩個低蛋白系統 (12%)，並以高蛋白系統為母本之什交組合研究結果，證實不論父本蛋白質含量的高低，什交種子均為高蛋白，故玉米蛋白質含量是由植株基因型決定。East and Jones (1920) 及 Leng 等 (1951) 均獲得相同結果。

Cabulea 等 (1973) 以  $6 \times 6$  全互交  $F_1$  蛋白質含量分析的結果，發現全蛋白質含量及 Zein 含量均受累加基因及母系基因作用的影響，而非 Zein 部分的含量，僅受母系基因的影響。但父系的基因對  $F_1$  子粒蛋白質則有直接的影響。Brej (1970) 以 6 個玉米自交系 (蛋白質含量 9.2%~13.0%) 進行全互交，15 個  $F_1$  與  $F_2$  子粒蛋白質平均值相等，但蛋白質含量的變域則較兩親為小，而  $BC_1$  與  $BC_2$  蛋白質含量的變域更小，平均值則各別與 6 個親本系統相差僅 0.1%，不過由其中之一所選拔之系統，蛋白質含量則有超越其兩親者。

### 試驗材料與方法

(一) 材料：本研究所用之材料，高蛋白親本為伊利諾高蛋白暗玉米 (IHP<sub>02</sub>)，其蛋白質含量約在 17% 左右；低蛋白親本為農試所育成的三種暗玉米自交系，TA 604, TA 606, 及 TA 614。

(二) 方法：

1. 什交組合：就上述材料，進行下列三種什交組合之正交，反交及其  $F_1$

Cross I : IHP<sub>02</sub> × TA 604 及 TA 604 × IHP<sub>02</sub>

Cross II : IHP<sub>02</sub> × TA 606 及 TA 606 × IHP<sub>02</sub>

Cross III : IHP<sub>02</sub> × TA 614 及 TA 614 × IHP<sub>02</sub>

而  $F_2$ ,  $BC_1$  及  $BC_2$  則僅 Cross I 有正反交，即 (IHP<sub>02</sub> × TA 604) × IHP<sub>02</sub> 及 (TA604 × IHP<sub>02</sub>) × IHP<sub>02</sub> 以及 (IHP<sub>02</sub> × TA 604) × TA 604 及 (TA 604 × IHP<sub>02</sub>) × TA 604 其餘兩種交配組合，則僅有正交的  $F_2$  及  $BC_1$ ,  $BC_2$  而無反交之  $F_2$  及回交世代。

上述什交  $F_1$  種子於 63 年秋季完成什交，64 年春繁殖並自交獲得  $F_2$  種子，並以  $F_1$  與兩親回交得  $BC_1$  與  $BC_2$ ，同年同季節再種植各親本，並行什交而獲得  $F_1$  種子。因此各世代的種子均在同一季節生產，以避免不同季節或年份生產種子可能造成的差異。

2. 田間試驗：上列親本  $P_1$ ,  $P_2$  與  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $BC_1$ ,  $BC_2$  各世代種子，於 64 年秋作進行田間試驗。三種不同什交組合的各世代除親本為雙行區外，餘均為單行區，每行 25 株，兩重複，每重複包括親本  $P_1$ ,  $P_2$  各兩小區，正反交  $F_1$  各一小區， $F_2$  各 10 小區，BC 世代各 5 小區，小區採逢機完全區集設計。故全試驗二重複各世代種植株數為親本 100 株， $F_2$  500 株，回交世代各 250 株， $F_1$  50 株。

玉米成熟後採收，就穗形完整者，單穗各別脫粒，供分析蛋白質之用。

3. 蛋白質含量分析：本試驗玉米子粒，每果穗逢機採取 5—6gm 以 Udy Cyclone 粉碎，再秤取樣品 500mg 以 Udy 快速蛋白質分析儀分析蛋白質含量，總計分析樣品 1,329 個，各世代分析之樣品數列於表 1。

4. 資料分析：關於蛋白質含量資料之分析，係依據  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $BC_1$ ,  $BC_2$  各世代蛋白質含量的平均值及其變方 (Variance of generation mean) 就直接法 (Gamble, 1961) 與變方加權法 (Hayman, 1958) 之三介量型加以比較，並用  $X^2$  測定其符合性，如不符合則再以直接法六介量

分析之。Gamble 氏各世代平均值遺傳基因之效應 (gene effects) 如下：

$$P_1 = m + a - \frac{1}{2}d + aa - ad + \frac{1}{4}dd$$

$$P_2 = m - a - \frac{1}{2}d + aa + ad + \frac{1}{4}dd$$

$$F_1 = m + \frac{1}{2}d + \frac{1}{4}dd$$

$$F_2 = m$$

$$BC_1 = m + \frac{1}{2}a + \frac{1}{4}aa$$

$$BC_2 = m - \frac{1}{2}a + \frac{1}{4}aa$$

上列各式中， $m$  = 平均值； $a$  = 累加效應； $d$  = 顯性效應； $aa$  = (累加 × 累加) 效應； $ad$  = (累加 × 顯性) 效應； $dd$  = (顯性 × 顯性) 效應。

$\hat{m}$ ,  $\hat{a}$ ,  $\hat{d}$ , 三介量之估算法如 I 式，然後依 II 式估算各世代理論平均值。

$$\begin{pmatrix} \hat{m} \\ \hat{a} \\ \hat{d} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 \\ 1 & -1 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & -\frac{1}{2} \\ -\frac{1}{2} & -\frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}^{-1} \begin{pmatrix} P_1 \\ P_2 \\ F_1 \\ F_2 \\ BC_1 \\ BC_2 \end{pmatrix} \quad \text{.....(I)}$$

$$\begin{pmatrix} \hat{P}_1 \\ \hat{P}_2 \\ \hat{F}_1 \\ \hat{F}_2 \\ \hat{BC}_1 \\ \hat{BC}_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 1 & -\frac{1}{2} \\ 1 & -1 & -\frac{1}{2} \\ 1 & 0 & \frac{1}{2} \\ 1 & 0 & 0 \\ 1 & \frac{1}{2} & 0 \\ 1 & -\frac{1}{2} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \hat{m} \\ \hat{a} \\ \hat{d} \end{pmatrix} \quad \text{.....(II)}$$

各世代理論平均值求得後，再以  $X^2$  測定觀察值是否適合三介量型前提。 $X^2$  依 III 式估算之。

$$X^2 = \sum \left( \frac{O - E}{O} \right)^2 \quad \text{.....(III)}$$

$X^2$  顯著性，依  $d.f=3$  決定之，同時就 I 式之逆行列 (Inverse matrix) 係數估算  $\sigma m^2$ ,  $\sigma a^2$  與  $\sigma d^2$ 。

Hayman 氏變方加權法對  $\hat{m}$ ,  $\hat{a}$  與  $\hat{d}$  的估算公式如下：

$$\hat{m} = \{ 2V\bar{F}_2 \bar{V}\bar{B} (\bar{P}_1 + \bar{P}_2 + 2\bar{F}_1) + (V\bar{P} + 2V\bar{F}_1) [\bar{V}\bar{B} \bar{F}_2 + V\bar{F}_2 (\bar{B}_1 + \bar{B}_2)] \} / 2E^2$$

$$\hat{a} = \{ 2V\bar{B} (\bar{P}_1 - \bar{P}_2) + V\bar{P} (\bar{B}_1 - \bar{B}_2) \} / (V\bar{P} + 4V\bar{B})$$

$$\hat{d} = \{ 2V\bar{F}_2 \bar{V}\bar{B} (2\bar{F}_1 - \bar{P}_1 - \bar{P}_2) + V\bar{F}_1 \bar{V}\bar{B} (2\bar{F}_2 - \bar{P}_1 - \bar{P}_2) + 2V\bar{F}_1 V\bar{F}_2 (\bar{B}_1 + \bar{B}_2 - \bar{P}_1 \bar{P}_2) + V\bar{P}V\bar{B} (\bar{F}_1 - \bar{F}_2) + V\bar{P}V\bar{F}_2 (2\bar{F}_1 - \bar{B}_1 - \bar{B}_2) \} / E^2$$

上式中  $\bar{P}_1$ ,  $\bar{P}_2$ ,  $\bar{F}_1$ ,  $\bar{F}_2$ ,  $\bar{B}_1$  及  $\bar{B}_2$  均為平均值， $V\bar{P}$ ,  $V\bar{F}_1$  及  $V\bar{F}_2$  與  $V\bar{B}$  為平均值的機差變方 (Error variances of generation means)。 $2E^2 = (V\bar{P} + 2V\bar{F}_1) (2V\bar{F}_2 + V\bar{B}) + 8V\bar{F}_2 V\bar{B}$

各世代理論值與  $X^2$  測定亦以 II 與 III 式估算之。

上列兩法經  $X^2$  測定如不符合三介量型，則以直接法估算  $\hat{m}$ ,  $\hat{a}$ ,  $\hat{d}$ ,  $\hat{aa}$ ,  $\hat{ad}$ ,  $\hat{dd}$  六介量。如

下：

$$\hat{m} = \bar{F}_2$$

$$\hat{a} = \overline{BC}_1 + \overline{BC}_2$$

$$\hat{d} = -\frac{1}{2}\bar{P}_1 - \frac{1}{2}\bar{P}_2 + \bar{F}_1 - 4\bar{F}_2 + 2\overline{BC}_1 + 2\overline{BC}_2$$

$$\hat{aa} = -4\bar{F}_2 + 2\overline{BC}_1 + 2\overline{BC}_2$$

$$\hat{ad} = -\frac{1}{2}\bar{P}_1 + \frac{1}{2}\bar{P}_2 + \overline{BC}_1 + \overline{BC}_2$$

$$\hat{dd} = \bar{P}_1 + \bar{P}_2 + 2\bar{F}_1 + 4\bar{F}_2 - 4\overline{BC}_1 - 4\overline{BC}_2$$

其變方  $\sigma m^2$ ,  $\sigma a^2$ ,  $\sigma d^2$ ,  $\sigma^2 aa$ ,  $\sigma^2 ad$  及  $\sigma^2 dd$  可照一般方法估算, 例如:

$$\sigma d^2 = \frac{1}{4}\sigma^2\bar{P}_1 + \frac{1}{4}\sigma^2\bar{P}_2 + \sigma^2\bar{F}_1 + 16\sigma^2\bar{F}_2 + 4\sigma^2\overline{BC}_1 + 4\sigma^2\overline{BC}_2$$

### 試驗結果及討論

三種雜交組合各世代蛋白質含量的平均值與機差如表 1。三介量  $\hat{m}$ ,  $\hat{a}$  及  $\hat{d}$  之估值如表 2。經  $X^2$  測定, 自由度為 3 時,  $X^2 = 7.82$ 。因此各交配組合中除 Cross II 外,  $X^2$  值均大於 7.82, 表示 Cross I 的正交與反交, 以及 Cross III 均不符合三介量型, 而具有基因의 交感效應。直接法與變方加權法的結果則完全一致(見表 2)。

依據六介量型分析結果,  $\hat{m}$ ,  $\hat{a}$ ,  $\hat{d}$ ,  $\hat{aa}$ ,  $\hat{ad}$ ,  $\hat{dd}$  等估值如表 3。各交配組合均有極顯著的累加效應 (additive effect); 不過各交配組合累加效應的大小, 則無法相互比較。

關於顯性效應 (dominance effect), Cross II 及 Cross I 反交的顯性效應不顯著, 但 Cross I 正交與 Cross III 則均有顯性效應存在, 且均為正值, 表示顯性係屬高蛋白質。此一結果與過去對普通玉米蛋白質含量之遺傳研究, 認為低蛋白質含量為顯性的結果不相一致 (Hayes, 1913, 1922; Lindstrom and Gerhardt, 1927; Lisunov, 1971; Frey, 1949; Leng, 1951)。但與 East & Jones (1920) 的中間型遺傳結果相似, 不過他們所稱的中間型實為不完全顯性, 而仍以低蛋白質為顯性。此種不同的結果, 可能由於 opaque-2 基因的影響, 因  $O_2$  玉米與普通玉米在同一背景下, 常具有較大的胚而有提高蛋白質含量的傾向 (Bauman, 未發表; 見 Nelson, 1969; 萬雄, 未發表)。就本研究所用  $O_2$  玉米低蛋白親本而言, 蛋白質之含量, 亦較同一遺傳背景之普通玉米為高。因此可能造成與普通玉米不同的結果。不過  $O_2$  基因對玉米蛋白質含量影響的程度, 尤其對不同世代影響的差別, 本試驗無法分析, 值得今後繼續研究。

基因交感效應, 除 Cross II 外, Cross I 及 Cross III 均有顯著的累加  $\times$  累加, 累加  $\times$  顯性, 顯性  $\times$  顯性的交感效應。依本試驗結果, 可明瞭親本不同, 交感效應亦異。同時 Cross I 及 Cross III 的  $\hat{d}$  為正值, 而  $\hat{dd}$  為負值, 可知基因의 交感效應屬於重複基因, 即對蛋白質含量作用基因, 可能是許多類似重複基因 (duplicate gene) 的作用。

正反交  $F_1$  平均值的差異往往可用以表示細胞質的影響。Cross I 正反交的  $F_1$  蛋白質含量的平均值相差較大, 而顯性效應與交感效應亦不盡相同。因為 Cross II 及 Cross III 均僅有反交的  $F_1$  平均值, Cross II 正反交  $F_1$  平均值各為 15.41% 及 15.21% 兩者相差極微; Cross III 正反交  $F_1$  平均值各為 15.68% 及 15.35%, 相差亦不很大 (表 1), 都似乎很少有細胞質的影響。因此 Cross I 正反交間的差異, 尚不能斷言為細胞質的影響。是否與兩親蛋白質含量僅有微小的差異有關, 無法肯定。

基於以上的試驗結果, 暗玉米蛋白質含量的遺傳, 仍以累加效應為主, 而顯性及交感效應則視親本不同而異。所以高蛋白質玉米的育種, 仍可採用選拔方法。不過由於不同親本有時具有顯性及交感效應等非累加性效應, 故高蛋白質玉米育種上選拔較為不易的原因, 可能即在於此。

表 1. 各世代蛋白質含量之平均值 (%)

Table 1. Mean percent protein of parents and other populations.

| 世 代            | Cross I                                 |             |   |             | Cross II                                |             | Cross III                               |             |
|----------------|---|-------------|---|-------------|---|-------------|---|-------------|
|                | IHP <sub>02</sub> × TA604 <sub>02</sub> |             | TA604 <sub>02</sub> × IHP <sub>02</sub> |             | IHP <sub>02</sub> × TA606 <sub>02</sub> |             | IHP <sub>02</sub> × TA614 <sub>02</sub> |             |
|                | 株                                       | 平 均 數       | 株                                       | 平 均 數       | 株                                       | 平 均 數       | 株                                       | 平 均 數       |
| P <sub>1</sub> | 15                                      | 16.87±.1571 | 15                                      | 16.87±.1571 | 15                                      | 16.87±.1571 | 15                                      | 16.87±.1571 |
| P <sub>2</sub> | 10                                      | 14.74±.1678 | 10                                      | 14.74±.1687 | 9                                       | 12.58±.1645 | 9                                       | 12.81±.3287 |
| F <sub>1</sub> | 10                                      | 15.35±.2948 | 10                                      | 16.07±.1981 | 10                                      | 15.41±.2404 | 10                                      | 15.68±.2028 |
| F <sub>2</sub> | 148                                     | 15.83±.0799 | 154                                     | 16.20±.0868 | 152                                     | 15.01±.0775 | 150                                     | 15.29±.1133 |
| B <sub>1</sub> | 80                                      | 17.45±.0992 | 80                                      | 17.18±.0824 | 86                                      | 15.93±.0988 | 74                                      | 16.34±.1436 |
| B <sub>2</sub> | 80                                      | 15.25±.1113 | 80                                      | 15.26±.0983 | 80                                      | 13.73±.0949 | 82                                      | 14.90±.1324 |
| $\bar{P}$      |   | 15.81       |   | 15.81       |   | 14.73       |   | 14.84       |

反交 F<sub>1</sub> 平均值: Cross II 15.21%, Cross III 15.35%

表 2. 暗玉米蛋白質含量遺傳三介量型基因效應之估值

Table 2. The estimates of gene effects of protein content of opaque-2 corn based on three parameters model.

|                       |                | Cross I 正 交 | Cross I 反 交 | Cross II  | Cross III |
|-----------------------|----------------|-------------|-------------|-----------|-----------|
| 直<br>接<br>法           | $\hat{m}$      | 15.90±.08   | 16.08±.06   | 14.97±.07 | 15.39±.08 |
|                       | $\hat{a}$      | 1.29±.10    | 1.24±.10    | 2.16±.10  | 1.91±.15  |
|                       | $\hat{d}$      | 0.24±.28    | 0.36±.21    | 0.62±.24  | 0.93±.27  |
|                       | X <sup>2</sup> | 91.5851     | 43.9978     | 5.1791    | 14.5619   |
| 變<br>方<br>加<br>權<br>法 | $\hat{m}$      | 16.05       | 16.17       | 14.93     | 15.43     |
|                       | $\hat{a}$      | 1.49        | 1.44        | 2.17      | 1.76      |
|                       | $\hat{d}$      | 0.24        | 0.49        | 0.51      | 0.88      |
|                       | X <sup>2</sup> | 75.0289     | 30.8855     | 4.2233    | 11.6141   |

表 3. 暗玉米蛋白質含量遺傳基因效應六介量型之估值

Table 3. The estimates of gene effects of protein content of opaque-2 corn based on six parameters model.

| 交 配 組 合    | $\hat{m}$  | $\hat{a}$  | $\hat{d}$  | $\hat{aa}$ | $\hat{ad}$ | $\hat{dd}$   |
|------------|------------|------------|------------|------------|------------|--------------|
| Cross I 正交 | 15.83±.08  | 2.20**±.15 | 1.63**±.54 | 2.08**±.44 | 1.14**±.19 | -5.17**±.93  |
| Cross I 反交 | 16.20± 0.9 | 1.92**±.13 | .35±.49    | 0.08±.43   | 0.86**±.17 | - 1.21±.96   |
| Cross II   | 15.01±.08  | 2.20**±.14 | .04±.49    | - 0.72±.41 | - 0.06±.18 | 1.67*±.83    |
| Cross III  | 15.29±.11  | 1.44**±.20 | 2.16**±.66 | 1.32*±.60  | -0.59*±.27 | - 2.76*±1.06 |

## 參 考 文 獻

1. Aseeva, I. B. 1972. Protein metabolism in seeds of heterotic maize hybrids. *Selektsiya i Semenovodstvo* 22 : 51-57. (PBA 45 : 422, 1975)
2. Brej, S. 1970. Protein content and 1000-grain weight in maize interline hybrids. *Biuletyn Instytutu Hodowli i Aklinatyżacji Roslin (Poland)* No. 3-4 : 45-47. (PBA 43 : 294, 1973) .
3. Cabulea, I. & F. Zetea. 1973. Studies on the genetical control of the proteins, protein fractions and amino acids of the maize grain. *Probleme de Genetica Teoretica si Aplicata* 5 : 167-169.
4. Chapman, S. R. & F. H. McNeal. 1970. Gene effects for grain protein in five spring wheat crosses, *Crop Sci.* 10 : 45-46.
5. East, E. M. & D. F. Jones. 1920. Genetic studies on the protein content of maize. *Genetics* 5 : 543-610.
6. Frey, K. J. 1949. The inheritance of protein and certain of its components in maize. *Agron. Jour.* 41 : 113-117.
7. Gamble, E. E. 1961. Gene effects in corn (*Zea mays* L. ) I. Separation and relative importance of gene effects for yield. *Canadian Jour. Plant Sci.* 42 : 339-348.
8. Hayes, H. K. 1913. Corn improvement in Connecticut. *Conn. Agri. Expt. Sta. Rept.* 6 : 353-384.
9. Hayes, H. K. 1922. Production of high protein maize by Mendelian methods. *Genetics* 7 : 234-257.
10. Hayes, H. K. & R. J. Garber. 1919. Synthetic production of high protein corn in relation to breeding. *Jour. Amer. Soc. Agron.* 11 : 309-318.
11. Hayman, B. I. 1958. The separation of epistatic from additive and dominance variations in generation means. *Heredity* 12 : 371-390.
12. Leng, E. R., F. R. Earle & J. J. Curtis. 1951. Direct effect of pollen parent on protein content of the corn kernel. *Cereal Chem.* 28 : 479-482.
13. Lindstrom, E. W. & E. Gerhardt. 1927. Inheritance of chemical composition of maize. *Iowa State Coll. Jour. Sci.* 2 : 9-18.
14. Lisunov, I. K. 1971. Breeding maize for protein content and heterosis. (PBA 43 : 784, 1973) .
15. Mertz, E. T., L. S. Bates & O. E. Nelson. 1964. Mutant gene that changes protein composition and increases lysine content of maize endosperm. *Science* 415 : 279-280.
16. Nelson, O. E. 1969. The modification by mutation of protein quality in maize. *IAEA Pub.* 212 : 41-54.
17. Ruskova, K. 1974. The effect of the direction of the cross on oil, protein and lysine content in the grain of maize. *Genetika i Selekcija* 7 : 353-360.
18. Teplova, E. A., V. P. Dirksen & K. S. Sedoev. 1974. Some features of the inheritance of characters and properties of inbred lines and single hybrids of maize in double crosses. *Nauch. tr. Kirg. NII. zemledeliya* 12 : 86-96. (Russian) (PBA 46 : 30, 1976) .
19. 張恩雨。1975。菸草脈綠嵌紋病抗病性遺傳之研究。菸試彙報 3 : 1—7。

# THE GENE EFFECTS FOR GRAIN PROTEIN IN THREE CROSSES OF OPAQUE-2 CORN <sup>1</sup>

Hsiung Wan, T. C. Lee & H. H. Cheng <sup>2</sup>

## Summary

The inheritance of grain protein in ordinary corn has been reported by many workers, but not in opaque-2 corn. The purpose of this study is to investigate the gene effects for grain protein of opaque-2 corn in order to provide information for breeding high protein opaque-2 corn.

The high protein parent with protein content 17% was a selfing line of Illinois High Protein  $o_2$  corn (IHP $o_2$ ) and three low protein  $o_2$  parents, TA 604, TA 606 and TA 614 were inbreds developed by the Taiwan Agricultural Research Institute with protein content ranging from 12.6% to 14.7%.

Three crosses, IHP $o_2$   $\times$  TA 604, IHP $o_2$   $\times$  TA 606, and IHP $o_2$   $\times$  TA 614 and their reciprocals were made. The grains of  $F_1$ ,  $F_2$  and BCs' populations for protein analysis were obtained in the same crop season in order to avoid the climatic effect on grain protein. Only the reciprocal cross, TA 604  $\times$  IHP $o_2$  was used to obtain  $F_2$ ,  $BC_1$  and  $BC_2$  populations. The different populations from each cross were grown in the field using randomized complete block with two replications. The numbers of plant grown for various populations were  $P_1$  and  $P_2$ , 100 each;  $F_1$ , 50;  $F_2$ , 500;  $BC_1$  and  $BC_2$ , 250 each. The protein was analyzed by using Udy rapid Protein analyzer. The total number of samples analyzed in this study was 1,329 (shown in Table 1). Both Gamble (1961) and Hayman (1958) formula were used in analyzing protein data.

The results from both Gamble and Hayman formula showed quite in agreement (Table 2). Cross II fitted the additive-dominance model while crosses I and III did not. Based on Gamble's six-parameter model, it showed that there was highly significant additive effect for all crosses. There were also significant dominance effects for crosses I and III, but not for cross II. The positive dominance effects indicated that high protein was partially dominant. This result was contradictory to the previous report on ordinary corn (5, 6, 8, 9, 12, 13, & 14). We assume that this might be resulted from the effect of opaque-2 gene because the opaque-2 corn always has larger embryo and higher protein content (Nelson, 1969; Wan, unpublished data). The low protein parents used in this study also showed higher protein content as compared with their normal version inbreds. It was also shown that there were significant additive  $\times$  additive ( $\hat{aa}$ ), additive  $\times$  dominance

1. Contribution No. 829 from the Taiwan Agricultural Research Institute. This research was partially supported by the Chung-Cheng Science and Technology Foundation China.

2. Director, Corn Breeder and Chemist respectively, Taiwan Agricultural Research Institute.

( $\hat{ad}$ ) and dominance  $\times$  dominance ( $\hat{dd}$ ) effects in crosses I and III, but not in cross II indicating that the gene effects in cross II (parent TA 606) were different from that in crosses I and III (parents, TA 604 and TA 614). In crosses I and III, the dominance effects ( $\hat{d}$ ) were positive and dominance  $\times$  dominance effects ( $\hat{dd}$ ) were negative indicating that the interaction effects were resulted from the action of duplicate genes. No cytoplasmic effect was found in any of the three crosses studied.

Since there are highly significant additive effects in all crosses, it is suggested that selection for high protein in  $o_2$  corn is effective. However, rigid selection should be practiced if breeders are working on this character because significant dominance and interaction effects were also present in two of the three crosses.