

同時進行族羣內與族羣間改良對玉米產量 雜種優勢之改變¹

盧煌勝²

摘要 在高產環境下，利用 BS10 及 RSSSC 兩個玉米族羣進行兼顧族羣內及族羣間改良之相互輪迴選拔。族羣內之改良包括多種葉病、莖腐病等抗病性之外表型混合選種及 S_1 系統在高產環境下之產量評估。族羣間之改良則包括測交系統在高產環境下之產量試驗及選拔。三個循環之選種效應評估，分別利用族羣、族羣雜種及族羣測交種等，於四個不同環境下進行產量試驗。本試驗結果顯示：族羣本身、族羣雜種以及族羣測交種之子實產量之改良效果頗為顯著。子實產量之雜種優勢估值以族羣雜種 (F_1) 與二親本族羣平均 (MP) 差表之，在 C_0 、 C_1 、 C_2 及 C_3 分別為 1.33、1.49、1.04 及 0.90 噸/公頃。子實產量雜種優勢以 $100 \times (F_1 - MP) / MP$ 表示，在 C_0 為 15.45%；在 C_1 僅少許變化 (15.69%)；在 C_2 及 C_3 則明顯降低為 10.06 及 8.13%。此種雜種優勢弱化之現象或許受族羣中顯性基因頻度減少所影響。為避免雜種優勢之繼續弱化，選拔方式宜作適當調整。在 S_1 系統及測交系統評估之同時，更加強調測交系統產量之重要性，對提高族羣雜種之選種效應與雜種優勢，應當有所助益。

改良玉米族羣及雜交種之方法甚多，在輪迴選拔方法 (Recurrent selection method) 之應用上，約可分成二類，一為強調於單一族羣之改良，如混合 (Mass)、異親兄妹 (Half-sib) 及同親兄妹 (Full-sib) 及自交後裔 (Selfed progeny) 等之輪迴選拔法皆為族羣內改良 (Intrapopulation improvement)；另一為強調於族羣雜種之改良，如異親兄妹相互輪迴選拔法 (Half-sib-reciprocal recurrent)、同親兄妹相互輪迴選拔法 (Full-sib-reciprocal recurrent) 等均為族羣間改良 (Interpopulation improvement)。Hallauer and Miranda⁽¹⁰⁾ 及 Sprague⁽²⁸⁾ 曾就各種不同型式之輪迴選拔方法、對象族羣及選種效應 (Selection response) 作了詳盡的討論。

Comstock, Robinson and Harvey⁽²⁾ 於 1949 年創立相互輪迴選拔法，此法意在改良族羣雜種的表現，對顯性 (Dominance)、超顯性 (Overdominance) 及上位性 (Epistasis) 作用基因之應用均能兼顧。其後，Russell and Eberhart⁽²⁵⁾ 加以修正，利用自交系取代族羣當測試親 (Tester)，因此可望同時改良育種族羣及發展優良單交組合。為進一步提高選種效率，Lambert⁽¹⁷⁾ 更將其法運用於高產環境下同時進行族羣內及族羣間之改良。各種相互輪迴選拔之效能，業經多位研究者所證實^(5,6,9,18,19,20,21,22,23,27)。選種效應視選拔方法、選拔強度、對象族羣以及測試親等之不同，而有相當不一致的結果^(2,22)。

輪迴選拔結果造成玉米雜種優勢 (Heterosis) 改變的報告時有發現^(5,6,13,14,20,23,26)。一般而言，特定組合力輪迴選拔 (Recurrent selection for specific combining ability) 或相互輪迴選拔，其改良目標為族羣雜種，故雜種優勢必明顯增加；另一方面，經由族羣內改良產生之二個族羣，其族

1. 臺灣省農業試驗所 研究報告第 1471 號。

2. 本所農藝系副研究員。臺灣省 臺中縣 霧峰鄉。

羣間雜種優勢往往下降。美國伊利諾大學利用 BS10 及 RSSSC 兩個玉米族羣，在高產環境下進行兼顧族羣內及族羣間改良之相互輪迴選拔，至目前已完成三個循環 (Cycle) 之選拔工作。這種方式之相互輪迴選拔對族羣本身、族羣雜種以及族羣測交種之子實產量、多種葉病、莖腐病及植株倒伏之抵抗力等之改良效果頗為顯著⁽¹⁸⁾。本研究將進一步就此三個循環中，有關子實產量之雜種優勢之改變情形作一探討，俾提供選拔方法改進之參考，以增進育種效率。

材料與方法

本研究執行中之相互輪迴選拔，在族羣內改良方面包括 S_0 植株抗病性混合選拔 (Mass selection for disease resistance) 及 S_1 系統產量選拔 (S_1 family selection for grain yield)。 S_0 植株抗病性混合選拔，係將每一族羣於每一循環之 5,000 株 S_0 玉米植株，在適當時期分別接種綜合葉病及綜合莖腐病原菌，葉病包括 *Exserochilum turcicum*，*Bipolaris maydis*，及 *Colletotrichum gramincola*；莖腐病包括 *Diplodia maydis*，*Gibberella zeae*，*Fusarium moniliforme*，及 *Colletotrichum gramincola*。依發病等級記錄資料，最後決選 200 株 S_0 植株，並分別收穫其自交果穗成 200 個 S_1 系統。此 200 個 S_1 系統利用高產環境進行產量試驗。族羣間改良方面即利用上述 200 個 S_1 系統與適當自交系雜交產生之測交系統在高產環境下進行之產量比較試驗 (族羣 RSSSC 及 BS10 分別以自交系 B79 及 B37 作為測交親，B79 及 B37 分別由 BS10 及 RSSSC 自交分離而來)。每年冬季利用夏威夷隔離圃生產所需要之族羣測交系統種子。一族羣之 200 個 S_1 系統及 200 個測交系統同時於鄰區進行試驗，二族羣分年交替舉行。根據 200 個 S_1 系統及 200 個測交系統之試驗成績，選拔 40 個最高產系統 (Replication within block 設計，每一區集包括十個系統，重複二次，20% 入選)，並將其上季留存之 S_1 系統種子進行隨機交配，以生產次一循環選拔所需種子。

本試驗使用之材料為 RSSSC 及 BS10 兩個玉米族羣經過三個循環之相互輪迴選拔所得之 $C_0 - C_3$ 之族羣本身及族羣雜種。試驗於 1985 年在美国伊利諾州之四個地點 (HYE1, HYE2, UNE1 及 UNE2) 進行。至於族羣 RSSSC 及 BS10 之由來、試驗地點、田間設計、栽培管理及取樣分析等之描述，請參考 Lu and Lambert⁽¹⁸⁾ 一文。本研究僅就子實產量部分加以討論。雜種優勢於每一循環中之改變情形，分別以 (1) $F_1 - MP$ 及 (2) $100 \times (F_1 - MP) / MP$ 表示。其中 F_1 為每一循環之族羣雜種在四個地區之平均值； MP 為每一循環二親本族羣 (P_1 及 P_2) 在四個地區總和之平均 ($MP = (P_1 + P_2) / 2$)。 $F_1 - MP$ 顯示族羣雜種與兩親本平均值間之實際差值 (Difference)，以 $Mg ha^{-1}$ 為單位； $100 \times (F_1 - MP) / MP$ 顯示族羣雜種與兩親本平均值間實際差值佔兩親本族羣平均值之百分比，以 % 為單位。

結果與討論

在高產環境下，利用 BS10 及 RSSSC 兩個玉米族羣進行兼顧族羣內及族羣間改良之相互輪迴選拔，結果不論 BS10 及 RSSSC 兩族羣本身或族羣雜種 $BS10 \times RSSSC$ ，在每一進階循環中 ($C_1 - C_3$) 之子實產量均為顯著之增加 (表 1)。自 C_0 至 C_3 ， $BS10 \times RSSSC$ 之子實產量均高於二親本族羣。雜種優勢以 $(F_1 - MP)$ 表示，自 C_0 至 C_3 ，所有數值均顯著異於 0， C_0 與 C_1 之間相差不大 (1.33 及 $1.49 Mg ha^{-1}$ ， $LSD(0.05) = 0.17$)， C_2 及 C_3 則顯著低減 (1.04 及 $0.90 Mg ha^{-1}$)。另外就 $100 \times (F_1 - MP) / MP$ 值比較，其趨勢仍然相當一致， C_0 及 C_1 分別為 15.45 及 15.69% ，二者之間改變不明顯，至 C_2 驟然下挫成 10.06% ， C_3 則僅為 8.13% 。

同時進行族羣內與族羣間之產量改良，在本試驗中或可視為一種最簡單之選拔指標 (Selection index) 運用，型式為 $I = b_1 X_1 + b_2 X_2$ ，其中 X_1 及 X_2 分別為 S_1 系統及測交系統在區集中其子實產量排名之得分 (如第一名 10 分，第二名 9 分，……等，依此類推)， b_1 及 b_2 分別為其相當之指標係數 (Index coefficient)。在此， S_1 系統及測交系統之產量並重 (即給予對等之重要性)，故

Table 1. Heterosis for grain yield before and after three cycles of combined intrapopulation and interpopulation selection.

Cycle of selection	BS10	RSSSC	BS10×RSSSC	Heterosis	
				F ₁ -MP	100× (F ₁ -MP)/MP
.....Mg ha ⁻¹					
C ₀	8.22	9.00	9.94	1.33	15.45
C ₁	9.21	9.78	10.98	1.49	15.69
C ₂	10.25	10.42	11.37	1.04	10.06
C ₃	11.06	11.08	11.97	0.90	8.13
Mean	9.69	10.07	11.07	1.19	12.33
LSD(0.05)	0.81	0.58	0.55	0.17	2.49

$b_1 = b_2$ 。在族羣內改良方面，Lonnquist 在1971年即創立一種同時進行異親兄妹及自交後裔評估之輪迴選拔法（Combined half-sib and selfed-progeny recurrent selection program）。此法兼顧一般組合力（General combining ability）之改進及自交系之表現^(7,10)。關於行異親兄妹選拔時使用之測試親，一般而言，利用廣義遺傳背景材料為測試親，主要在增進單一族羣之一般組合力；利用自交系為測試親對一族羣特定組合力之增加則較為明顯。Hull⁽¹⁴⁾認為使用遺傳背景較狹義之材料為輪迴選拔之測試親，對果積超顯性作用基因於一族羣及自此族羣發展出一優良自交系應十分有效。事實上，許多報告指出，對於族羣組合力之改良，自交系確實比許多廣義遺傳背景之測試親更有價值^(15,24,26,29)。另外，S₁系統選拔，即對S₀植株之一種產量潛力評估，由於其可免去測試親之干擾（如掩飾作用—masking effect），在超顯性並非十分重要的前提下，對族羣內之改良效率甚至高出異親兄妹選拔法⁽¹⁾。

目前玉米育種多以雜交種為主，自交系必須具備較高之組合力及合於雜交種子生產之產量潛力，因此，同時進行異親兄妹及自交後裔評估之輪迴選拔法當較單獨進行異親兄妹或自交後裔選拔更具實用價值^(17,25)。然而，Coors⁽³⁾估算累加性及顯性效應間之共變方（Covariance）時，却發現同時進行異親兄妹及自交後裔評估之輪迴選拔法對同時改良自交系及測交種表現仍然有困難。

一個基本族羣（Base population）經過選拔後，可形成許多分歧之次級族羣（Subpopulation）。這種分歧性（Divergence）可謂為一種遺傳多樣性（Genetic diversity），或為族羣間基因頻度差距增大之現象。在兩族羣內同時進行選拔，其二個次級族羣間可能因此減少基因頻度差距而趨相似（Converging），亦可能因此加大基因頻度差距而更背離（Diverging）。由於基因交互作用頗為複雜，遺傳多樣性與雜種優勢間之相關性，並非一成不變。Cress⁽⁴⁾即曾認為，雜種優勢或為遺傳多樣性之一種現象，但雜種優勢不明顯卻不見得是不具遺傳多樣性。輪迴選拔改變一性狀受顯性基因作用（Dominance-associated gene effect）或累加性基因作用（Additive-associated gene effect）之影響程度，同時亦改變了此性狀之雜種優勢。利用分歧性分析方法（Divergence analysis），Moll and Hanson⁽²¹⁾發現Jarvis及Indian Chief兩族羣不管是同親兄妹選拔（Full-sib family selection）或相互輪迴選拔，累加性基因作用對產量之影響在最初八個循環中均為主導力量，但至第十循環後，顯性基因作用之影響已超過累加性基因作用之重要性。Hanson and Moll⁽¹²⁾並推測，就玉米產量而言，增加有利顯性基因頻度應比增加累加同質結合基因座頻度（超顯性）更值得重視。

本研究所進行之相互輪迴選拔，兼採異親兄妹及自交後裔選拔之優點，根據測交系統及S₁系統之評估結果而行選拔，理論上，可兼顧一般組合力及特定組合力之改良，同時對未來自交系及雜交種

之產量與環境適應性均為有利^(1,8,18)。一般而言，以自交系為測試親之特定組合力輪迴選拔或相互輪迴選拔，其雜種優勢當顯著增加^(5,8,23,26)；而以自交系統評估進行之輪迴選拔，其雜種優勢往往下降。就此而論，兩法之間對雜種優勢之改變，互為矛盾。本試驗經過三個循環之選拔結果，族羣本身及族羣雜種間之產量均已顯著提昇，然而，族羣雜種之選種效應並不高於其二親本族羣⁽¹⁸⁾。就雜種優勢觀之，在 C_2 及 C_3 之雜種優勢確已明顯減弱，這或許是在族羣內及族羣間改良之同時，造成顯性基因頻度之降低所使然。既然相互輪迴選拔是一長期性之育種工作，且其改良之最終目標乃為族羣雜種之表現，為避免雜種優勢的繼續弱化，選拔上似乎應該有所調整。本研究建議：將原有之 S_1 系統與測交系統並重方式 ($b_1 = b_2$)，改變成較強調於測交系統之表現 ($b_1 < b_2$)。如此，對提高族羣雜種之選種效應與雜種優勢應當有所助益，同時將更能凸顯這項選拔方法之實用價值。

參考文獻

1. Comstock, R. E. 1964. Selection procedures in corn improvement. p. 87-94. *In Proc. Annu. Corn and Sorghum Res. Conf.*, Chicago, IL. 9-10 Dec. Amer. Seed Trade Assoc., Washington, D. C.
2. Comstock, R. E., H. F. Robinson, and P. H. Harvey. 1949. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. *Agron. J.* 41 : 360-367.
3. Coors, J. G. 1988. Response to four cycles of combined half-sib and S_1 family selection in maize. *Crop Sci.* 28 : 891-896.
4. Cress, P. E. 1966. Heterosis of the hybrid related to gene frequency difference between populations. *Genetics* 53 : 269-274.
5. Darrah, L. L., S. A. Eberhart, and L. H. Penny. 1972. Preliminary results from a maize breeding methods study in Kenya. *Crop Sci.* 12 : 605-608.
6. Eberhart, S. A., Seme Debela, and A. R. Hallauer. 1973. Reciprocal recurrent selection in the BSSS and BSCB1 maize populations and half-sib selection in BSSS. *Crop Sci.* 13 : 451-456.
7. Goulas, C. K., and J. H. Lonquist. 1976. Combined half-sib and S_1 family selection in a maize composite population. *Crop Sci.* 16 : 461-464.
8. Goulas, C. K., and J. H. Lonquist. 1977. Comparison of combined half-sib and S_1 family selection with half-sib, S_1 , and selection index procedures in maize. *Crop Sci.* 17 : 754-757.
9. Hallauer, A. R. 1984. Compendium of recurrent selection methods and their application. *CRC Critical Review in Plant Sciences.* 3(1) : 1-33.
10. Hallauer, A. R., and J. B. Miranda, FO. 1981. *Quantitative genetics in maize breeding.* Iowa State Univ. Press, Ames.
11. Hanson, W. D., and R. H. Moll. 1973. Experimental evaluations of relationships among populations resulting from intergradation among cultivars of *Zea mays* L. *Genetics* 74 : 133-138.
12. Hanson, W. D., and R. H. Moll. 1986. An analysis of changes in dominance-associated gene effects under intrapopulation and interpopulation selection in maize. *Crop Sci.* 26 : 268-273.
13. Hoard, K. G., and T. M. Crosbie. 1985. S_1 -line recurrent selection for cold tolerance in two maize populations. *Crop Sci.* 25 : 1041-1045.
14. Hoard, K. G., and T. M. Crosbie. 1986. Correlated changes in agronomic traits from S_1 -line recurrent selection for cold tolerance in two maize populations. *Crop Sci.* 26 : 519-522.
15. Horner, E. S., H. W. Lundy, M. C. Lutrick, and R. W. Wall. 1963. Relative effectiveness of recurrent selection for specific combining ability in corn. *Crop Sci.* 3 : 63-66.
16. Hull, Fred H. 1945. Recurrent selection for specific combining ability in corn. *J. Amer. Soc. Agron.* 37 : 134-145.

17. Lambert, R. J. 1978. Breeding corn in a non-limiting environment. p. 24-33. *In* Proc. Annu. Corn and Sorghum Res. Conf., Chicago, IL. 12-14 Dec. Amer. Seed Trade Assoc. Washington, D. C.
18. Lu, H. S., and R. J. Lambert. 1988. Response of two maize populations to reciprocal recurrent selection in a high-yield environment. *J. Agric. Res. China* 37(4) : 366-378.
19. Martin, J. M., and A. R. Hallauer. 1980. Seven cycles of reciprocal recurrent selection in BSSS and BSCBI maize populations. *Crop Sci.* 20 : 599-603.
20. Moll, R. H., C. C. Cockerham, C. W. Stuber, and W. P. Williams. 1978. Selection responses, genetic-environmental interactions, and heterosis with recurrent selection for yield in maize. *Crop Sci.* 18 : 641-645.
21. Moll, R. H., and W. D. Hanson. 1984. Comparison of effects of intrapopulation and interpopulation selection in maize (*Zea mays* L.). *Crop Sci.* 24 : 1047-1052.
22. Moll, R. H., and H. F. Robinson. 1966. Observed and expected response in four selection experiments in maize. *Crop Sci.* 6 : 319-324.
23. Moll, R. H., and C. W. Stuber. 1971. Comparisons of response to alternative selection procedures initiated with two populations of maize (*Zea mays* L.). *Crop Sci.* 11 : 706-711.
24. Penny, L. H., W. A. Russell, and G. F. Sprague. 1962. Types of gene action in yield heterosis in maize. *Crop Sci.* 2 : 341-344.
25. Russell, W. A., and S. A. Eberhart. 1975. Hybrid performance of selected maize lines from reciprocal recurrent selection testcross selection programs. *Crop Sci.* 15 : 1-4.
26. Russell, W. A., S. A. Eberhart, and Urbano A. Vega O. 1973. Recurrent selection for specific combining ability in two maize populations. *Crop Sci.* 13 : 256-261.
27. Smith, O. S. 1983. Evaluation of recurrent selection in BSSS, BSCBI, and BS13 maize populations. *Crop Sci.* 23 : 35-40.
28. Sprague, G. F. 1977. Corn and corn improvement. American Society of Agronomy, Inc. Madison, Wisconsin, U. S. A.
29. Sprague, G. F., W. A. Russell, and L. H. Penny. 1959. Recurrent selection for specific combining ability and type of gene action involved in yield heterosis in corn. *Agron. J.* 51 : 392-394.

Changes in Heterosis of Maize Populations as Affected by Three Cycles of Combined Intrapopulation and Interpopulation Improvement ¹

H. S. Lu²

Summary

A selection program using reciprocal recurrent selection procedures in maize (*Zea mays* L.) was developed. Intrapopulation and interpopulation selection procedures were used for two maize populations BS10 and RSSSC. Intrapopulation selection procedure included phenotypic mass selection for multiple leaf and multiple stalk-rot disease resistance and S_1 family selection for grain yield in a high-yield environment. Interpopulation improvement involved selection of testcrosses of S_1 family x inbred tester in a high-yield environment. Evaluation of populations *per se*, population crosses and populations x testers for response to three cycles of selection for grain yield were conducted at four environments. The results indicate that selection response was satisfactory in populations *per se*, population crosses and populations x testers for grain yield. Heterosis estimates for grain yield calculated as differences between population crosses (F_1) and midparents (MP) were 1.33, 1.49, 1.04 and 0.90 Mg ha⁻¹ for C_0 , C_1 , C_2 and C_3 , respectively. Heterosis calculated in $100 \times (F_1 - MP) / MP$ showed midparent heterosis in C_0 was 15.45%. Subsequently, only a small change in C_1 (15.69%), but a large reduction in C_2 and C_3 , which were 10.06 and 8.13%, respectively. This reduction may indicate a decrease in the frequencies of dominant genes. Greater emphasis on testcrosses than on S_1 families performance in this selection program is required to obtain better heterotic response.

1. Contribution No. 1471 from the Taiwan Agricultural Research Institute.

2. Corn Breeder, Department of Agronomy, Taiwan Agricultural Research Institute, Wufeng, Taichung, Taiwan 41301, ROC.