高粱基礎族群之遺傳研究

陳　成　江明樹　林志東
國立臺灣大學農藝學系

摘　要

爲了建立一套可供本省蜀黍育種改良的種源，本試驗以 9 個優良細胞質雄不稔品系爲母本及 11 個經過評估的優良 F_1 雜種爲花粉親，進行父母本雜交。然後，每一雜交組合分別取等量種子混合，並在臺中、臺北兩地進行初期族群之逢機交配。經逢機交配後之繼代逢機交配族群，種植於臺北以進行研究探討，並再進行一次逢機交配。最後，成功地建立一套具廣泛遺傳變異、適合本省栽植的基礎族群。由基礎族群各逢機取出 50 個 half-sib (HS) 及 S_1 families ，估算各農藝性狀的遺傳變異。各農藝性狀皆無自交弱勢存在，表示這些性狀爲遺傳可累加性基因的作用。而 GCV 則以株高最大。所有農藝性狀其累加性遺傳變方皆大於非累加性變方，因此族群有利於以輪迴選種進行改良。以親裔迴歸法及標準化值法，所估算出 HS 的遺傳率(狹義)皆小於 S_1 之遺傳率 (廣義)。開花期與葉數、綠葉數，莖徑與葉數，穗重與株高、綠葉數皆呈顯著的正相關；而株高與莖徑則呈顯著的負相關。在 5×5 公分密度之生育環境下，其存活率及 SSD 成功率爲 3.5×3.5 公分的兩倍，差異極爲顯著。以不同農藝性狀選出的 9 個次族群，在以 5×5 公分密植未施肥的環境下，以依株高選出的高株及中株族群，其存活率及 SSD 成功率較高。.以在無前作環境的區集下，其存活率及 SSD 成功率較高，表示蜀黍以 SSD 法行密植栽培增進世代，若能控制養分的供應則有助於提高其成功率。

關鍵語：蜀黍、基礎族群、細胞質雄不稔性、遺傳率、遺傳變方、表型相關、單籽後裔法。

前　言

蜀黍爲常異交作物，天然雜交率 5-10% (Jones and Sieglinger, 1951)，長久以來其育種方法多採用自交作物育種法，並且已經很成功的利用地方品種的直接選拔及傳統的譜系法和回交育種法，從有效的遺傳變異中育成相當多的優良品種 (Doggett, 1982)。但是此種自交作物的育種方法，經數量遺傳的分析發現其育種族群的基因庫 (gene pool) 很小，且在此種傳統的育種程序中，基因型會較快被固定，有利於連鎖塊 (linkage block) 的累積，而各基因型間未能相互交配 (intermating) 更使基因重組的機會減少

(Bhola Nath, 1982)，因此未能將蜀黍之遺傳資源完全利用，以致產量及品質之改良未臻完善 (Doggett, 1970)。所以，一個成功的作物改良計劃與其育種族群中可利用的遺傳變異量及其應用有密切的關聯。爲了廣泛地運用作物的遺傳變異及增加基因重組的機會，輪迴選種是族群改良最常被運用的方法 (Doggett, 1972; Hallauer et al., 1988)；而基礎族群的創建，實爲族群育種改良的首要條件。

輪迴選種 (recurrent selection) 是長期循環連續性改良族群遺傳質的育種方法，其可增進族群有利對偶基因 (favorable alleles) 間重組，並打破連鎖，同時也可維持族群內相當高的遺傳變異 (genetic variability)。所以，爲了廣泛地運用作物的遺傳變異及增加基因重組的機會，輪迴選種是族群改良最常被運用的方法 (Doggett, 1972; Hallauer et al., 1988)；而基礎族群的創建，實爲族群育種改良的首要條件。輪迴選種最早是利用於異交作物之族群改良，尤其在玉米的育種計劃中，更有相當卓越的成果 (Gracen, 1986; Lamkey, 1992)。由於需要做大量的人工雜交且雜交種子量有限，輪迴選種並不適用於自交作物中 (Comptom, 1968; Hanson et al., 1967)。直到雄不稔系統發現後，才使輪迴選種能被廣泛地應用於自交作物中 (Brim and Stuber, 1973; Gilmore, 1964)。而蜀黍的雄不稔性可分成二種，一爲基因雄不稔性 (genetic male sterility)，由隱性雄不稔基因 (ms) 所控制，其中以 ms3 及ms7 最穩定，且最常被育種家所採用 (Andrews and Webster, 1971; Stephens and Quinby, 1945)；另一爲細胞質雄不稔性 (cytoplasmic male sterility) 是由 kafir 的核基因與 milo 的細胞質交感所造成，現今蜀黍商業用雜交種子之生產即是利用此系統 (Stephens and Holland, 1954)。1960 年Webster 在 Nebraska 首先利用細胞質雄不稔性進行蜀黍族群的逢機交配創建基礎族群(Nordquist et al., 1973)，隨後的育種家依據不同的育種需要相繼建立許多基礎族群，以供育種選拔之用，在這些蜀黍族群中，大部分採用基因雄不稔性 (ms3 及 ms7) 做爲雄不稔材料的來源 (謝，1985; Atkins, 1982; Bhola Nath, 1982; Nordquist et al., 1973; Ross et al., 1977)。

蜀黍基礎族群之建立，首先需依育種目標選擇適當的親本。除了繼續尋找特殊可利用的種源外，Forsberg and Smith (1980) 認爲參試親本應在栽植當地做評估，他們指出，地方品種在育種當地常有較強的適應性且抗病蟲害，應是較好的育種材料。Ross et al. (1976) 指出當參試親本愈多時，族群的變異性則愈大，但常會導致族群平均表現的下降。故在族群變異性及族群平均表現的相互考量下，Doggett (1988) 認爲一般參試親本之數目約在 15 至 25 之間最爲恰當。

接著將所選挑的親本和具雄不稔性的材料雜交，即可將雄不稔基因導入族群中，而在異交作物建立基礎族群時並無此程序。Doggett (1988) 認爲雄不稔基因應來自具不同遺傳背景的優良材料中，以增加族群之遺傳歧異度，而育種家可依雄不稔性材料的優劣決定與選挑親本的回交次數。將雄不稔基因導入族群後，即可利用族群中的雄不稔植株進行多次的逢機交配，收穫雄不稔植株上的種子並將其混合，即成爲基礎族群。基礎族群建立後，即可依育種目標進行族群改良。

在國外許多蜀黍族群建立的計畫中，一般使用具 ms3 基因型雄不稔的品系做爲雄不稔植株的來源 (Atkins, 1982; Nordquist et al., 1973; Ross et al., 1977)；而本省臺南區農業改良場亦於 1988 年以 20 個抗葉斑病、蚜

蟲、散穗型、高組合力之 R 品系與SC100-14 ms 基因型雄不稔品系雜交導入 ms_3 基因，將其 F_2 種子以定量混合播於隔離區，於開花之際除去不良植株並標記雄不稔性植株，依此進行 3 次逢機交配，而後再進行穗行比較試驗，組成基礎族群 (曾等，1990)。所以本研究第一部分以細胞質雄不稔系統 (ms_c) 爲雄不稔植株的來源，建立一適合本省栽植的基礎族群，此有異於一般的育種計劃，可供日後利用細胞質雄不稔系統創建蜀黍基礎族群的參考。

蜀黍進行族群改良時，若能對族群內植株農藝性狀的平均表現、遺傳變異、遺傳變方、環境變方、遺傳率等有所了解，則對族群改良育種之實施將有所助益 (Bittinger et al., 1981 ; Eckebil et al., 1977)。有關於蜀黍數量性狀遺傳已有多位學者進行研究探討 (Ali-Khan and Weibel, 1969 ; Collins and Pickett, 1972 ; Lausuwan and Atkin, 1977 ; Liang et al., 1972 ; Mamdouh et al., 1971 ; Wilson et al., 1978)，綜合其結果可知在株高、葉數、穗長、穗重、百粒重、莖徑、HCN 含量等皆有極高的遺傳率，且遺傳累加性效應均較非累加性效應大。但其研究所用的材料，皆只有數個自交系或品種，且局限於狹窄的種質上，所以應用於族群改良之效果不彰。 Lorthrop et al. (1985a) 則認爲以廣泛遺傳背景的逢機交配族群來估算遺傳變異，將有助於在族群改良時，選擇最適當的選拔方法以進行輪迴選種。

在不同逢機交配蜀黍族群中，以親裔迴歸法或田間試驗的變方分析法，來估算蜀黍主要農藝性狀遺傳率，結果顯示株高、成熟期、子粒大小…等具有較高的遺傳率，所以這些性狀的改良若能利用混合選種法 (mass selection) 即可對族群的增進有所改善；而在子粒產量、每株粒數…等產量構成要素，即遺傳率較低之性狀，則應以 full- sib 、half-sib 、S_1 、S_2 family recurrent selection 等方法對族群增進較有效益 (Bittinger et al., 1981 ; Jan-orn et al., 1976 ; Ross et al., 1981 ; Ross and Hookstra, 1983 ; Secrist and Atkins, 1991)。

對作物育種學家而言，選育優良品種爲其育種工作的終極目標，但其選拔工作則必須透過田間植株外表性狀的表現方能達成，而且植株各農藝性狀間常有相關性存在。所以在進行育種計劃之前，作物育種家若能得知其育種材料各農藝性狀間的相關性，則不但可掌握對某一性狀進行選拔時其它性狀的反應程度，而且可藉此對產量進行間接選拔，達成育種目標。

有關蜀黍在不同逢機交配族群中各農藝性狀間相關性的研究頗多，以產量性狀而言，開花期、株高、莖徑、葉面積、穗長、穗重、每穗粒數、千粒重等皆與穀粒產量有正相關的效應存在 (Bittinger *et al.*, 1981 ; Eckebil et al., 1977 ; Jan-orn et al., 1976; Lorthrop et al., 1985b ; Secrist and Atkins, 1991)。但在開花期與穀粒蛋白質含量，百粒重與每株粒數，穀粒蛋白質含量與穀粒產量皆呈負相關的效應 (Eckebil et al., 1977; Ross et al., 1983; Secrist and Atkins, 1991)。另外，Eckebil et al. (1977) 在 Nebraska 的栽培環境下，卻發現開花期與穀粒產量呈負相關，此與上述學者之研究頗有出入，此種因不同環境而有性狀間相關不一致的現象，在陳等 (1977)、Ireland (1938) 及Lothrop et al. (1985 b) 的報告中亦皆有類似的結果；亦即在不同年度、季節或栽培環境下，遺傳組成相同之育種材料，其各農藝性狀間的相關性亦會有不一致的現象。所以育種家應在育種當地及其栽培條件下評估其育種材料，方能得知正確的資料以增進育種效率。

由上可知，探討族群內的遺傳變異對整個族群改良育種之程序、目標極爲重要，而估算族群內農藝性狀的介量、數量性狀之遺傳率及將遺傳變方的劃分爲累加性及非累加性變方…等遺傳訊息，將有助於後續進行族群改良時，在不同育種系統法中(如 mass selection 、 half-sib family selection 、 full-sib family selection 、 selfed progeny evaluation 、 reciprocal recurrent selection 等)，選擇較有效益之育種方法，並可利用公式預測採用不同育種方法之遺傳增進值。因此，本研究第二部分乃以 half-sib families 及 S_1 families 估算逢機交配蜀黍族群中，植株開花期、株高、穗長、穗重、莖徑等重要農藝性狀之平均、變方，並以親裔迴歸和田間試驗之變方分析法估算各農藝性狀之遺傳率及計算遺傳變方，並將其劃分爲累加性、非累加性變方成分，同時求得各農藝性狀間之外表型相關，以供爲後續族群改良之參考。

逢機交配族群除了能以輪迴選種進行族群改良外，尙能從族群中選育出優良自交系。而對於自交作物之異質族群而言，若能以單籽後裔法 (single seed descent method，SSD) 進行育種，則可在溫室或生長箱中種植，以增加每年繁殖之世代數，加速基因型達到同質結合型育成自交系，縮短育種年限提高效率 (Brim, 1966; Goulden, 1939)。SSD 法經許多育種家的研究探討，確證爲自交作物後裔繁殖選拔之有效方法，且因其在育種資源利用較爲節省，所以已普遍應用於自交作物的育種上。Brim (1966) 認爲 SSD 法有以下的特點：(1)因每株皆僅取單粒種子繁殖，所以在自交繁殖過程中，可維持廣泛的基因型變異直至達到同質結合體後，再進行選拔的工作。(2)連續自交後代中，裔系行間 (among line) 的累加性遺傳變方逐漸增加，而在系行內 (within line) 則逐漸減少。Brim and Stuber (1973) 認爲此法可應用在自交作物的輪迴選種過程中，以進行自交系的培育。而 Fehr and Qrtiz (1975) 首先在大豆產量輪迴選種中，配合在溫室中進行 SSD 法加速增進世代繁殖，以期在每輪迴 (per cycle) 獲得較大的遺傳增進 (genetic gain)。

基因型間的競爭常存於混植的品系、品種及異質族群中，且基因型間的競爭在天然選拔中極爲重要，因其最後之結果將影響到整個族群的基因頻度 (Khalifa and Qualset, 1975)。如矮性基因型的小麥、水稻與高株基因型混合種植幾代後，矮性的基因頻度明顯的下降，而遺失的基因型當中可能含具有高產能力的基因型 (Jennings and Aquino, 1968; Khalifa and Qualset, 1975)。Jensen and Federer (1965) 以小麥研究基因型間的競爭能力，結果認爲株高是影響競爭最大的因素。因此若以 SSD 法進行增進的過程中，其在高密度環境下栽種時應避免過度競爭，並應確保每株至少能結一粒種子且具有發芽能力，以維持族群的遺傳變異 (Brim, 1966; Roy, 1976; Snape and Riggs, 1975)。但此法僅限於小粒穀類 (small grains) 作物如小麥、水稻等及矮莖作物如大豆、花生等的應用，而對於高莖作物的蜀黍而言，其在異質逢機交配族群中，是否可以利用 SSD 法值得加以研究。所以本研究第三部分乃在探討蜀黍異質逢機交配族群是否能在有限的設施環境下，行密植繁殖增進世代及植株農藝性狀在密植下的反應，以探討 SSD 法應用在蜀黍是否能成功及可行性，以供育種家參考。

材料與方法

一、基礎族群的創建

在選擇母本方面，以具有 milo 細胞質之細胞質雄不稔品系爲母本材料的來源。經

本研究室長期的評估後，選擇具有特殊優良性狀的品系爲母本，包括臺灣大學農藝系作物育種研究室保存的 201、209、211、213、217、219、632A 等品系，以及由臺南區農業改良場提供的 TN1、TN2 品系，合計共九個細胞質雄不稔品系。父本的選擇係以具有稔性恢復基因的 F_1 雜交組合爲父本材料的來源。父本的選擇以 F_1 雜交組合的表現爲依據，經本研究室長期的評估後，選出 11 個雄可稔的 F_1 雜交組合爲父本，包括本研究自行雜交具有優良性狀且高產的 F_1 雜種 8 個及臺中 3 號，臺中 5 號，臺南 1 號等已推廣的栽培品種。

親本的詳細名稱及來源，詳列於表 1。

1991 年秋季於臺北市國立臺灣大學附設農業試驗場，使用 Stuber (1980) 所提出的 design II 雜交方法，進行父、母本的雜交，即每一父本均需和任一母本進行雜交，故可得 99 組雜交種子。爲了克服父、母本開花期不一致的問題，將母本每隔一星期種植一次，每品系種植一行 15 株，分四星期種植。而父本與第二、三星期的母本同時種植，每組合亦種植一行 15 株。母本於開花前應先套袋，以防外來花粉的污染。另將抽穗的父本套袋收集花粉，授於已開花母本的柱頭上完成雜交，並掛牌記錄雜交組合。爲避免柱頭受外來花粉的污染，授粉後的母本仍需套裝，直至柱頭無受精能力後 (約 7 天)，取下紙袋改用網袋保護母本上的雜交種子以防鳥害。於種子成熟後，收穫每一母本上的雜交種子；然後，將每一雜交組合取等量的種子混合即爲初期族群 (early population)。

爲建立基礎族群 (base population)，由於雄可稔父本基因型爲 Msms 者，可與雄不稔母本 (基因型皆爲 msms) 雜交產生具雄可稔與雄不稔性的子代，因此，可利用這些雄不稔的子代使族群進行逢機交配。由於考量品系 211 在基礎族群的遺傳貢獻量較高，因此，將母本 211 品系的 11 個雜交組合均取半量種子混入逢機交配族群中；另外，尚有 7 個雜交組合因種子量不足，並未加入族群中 (詳見表2)。

初期族群的逢機交配，於 1992 年春季同時於臺北、臺中兩地進行。在臺北每一雜交組合各取 30 粒種子混合後，進行育苗，然後逢機移植約 2,000 株至臺灣大學附設農業試驗場的隔離田區中，進行族群的逢機交配，其行距 0.8 公尺，株距爲 25 公分。同時，在臺中的逢機交配族群則是將每一雜交組合各取 70 粒種子混合後，點播於隔離田區中，以行距 1.2 公尺，株距 30 公分的密度種植約 5000 株。植株的栽培管理方法與一般蜀黍栽培管理方法相同。

由於要收穫雄不稔植株上逢機交配的雜交種子，因此，在植株開花時，需將田間的雄不稔植株標示清楚。在種子成熟後，於臺中收穫 711 株的雄不稔植株，每株取等量的種子混合即爲臺中繼代逢機交配族群 (filial random-mating population)，而臺北的繼代逢機交配族群則由 577 株的雄不稔植株，各取等量的種子混合而成。

於 1992 年秋作，將上述兩繼代族群隔行種植於臺灣大學農業試驗場隔離田區中，行距 0.8 公尺，株距 25 公分，共約植 2,500 株。於植株開花時，亦將雄不稔植株標示清楚，以便收穫再一次逢機交配的雜交種子，將雄不稔植株每株取等量的種子混合即爲基礎族群。植株的栽培管理和一般蜀黍栽培管理相同。

二、逢機交配族群遺傳變異之估算

從 1992 年秋作由逢機交配蜀黍族群中 (2,500株)，逢機雄可稔和雄不稔植株各 50 株，調查其開花期、株高、穗長…等農藝性狀，並於收穫時分別採收、乾燥、脫粒。

Table 1. Strain name or origin of parents and F_1 hybrids for base population.

Parent or F_1	Strain name or origin
CMS (for female)	
201	K-60 ms
209	4-dose ms
211	Edward white martin ms
213	Redline ms
217	Introduction
219	Introduction
632A	Taichung DAIS
TN1	Tx2219A (Tainan DAIS)
TN2	Ed. W. M. A (Tainan DAIS)
F_1 (for male)	
80A × 164-167	Elite hybrid
80A × 2R	Taichung hybrid No. 5
211 × 196-199	Elite hybrid
211 × 129-3A	Tainan hybrid No. 1
211 × SA6649	Elite hybrid
222E × 6	Tainan hybrid No. 3
221 × 145	Elite hybrid
40 × 70	Elite hybrid
97 × 160	Elite hybrid
100 × 161	Elite hybrid
129-3A × TAM428	Elite hybrid
Parent of F_1	
CMS	
80A	Taichung DAIS
222E	Taichung DAIS
MF	
6	Shallu (Taichung DAIS)
21	Yel End (Ip) Int type SA7526-4-11-3-14-3-1
40	C, Kafir wx 5809-4-2
70	Fet was Umn Benein 20/56 89
97	1150
100	1457
145	(P) 2816c
160	(P) I. S-8088c
161	(P) Other-6218b
164-167	Derived strain from 164, 165, 166, 167
196-199	Derived strain from 196, 197, 198, 199
2R	Taichung DAIS
129-3A	Tainan DAIS
TAM428	Introduction
SA6649	Introduction

Table 2. Cross combinations for base population and expected ratio of male fertile and male sterile plants.

	CMS (msms) --- for female									Total
F_1 --- for male	201	209	211	213	217	219	632A	TN1	TN2	(Ms ms:s ms)
80A × 164-167 (Msms)	1:1	1:1	1/2:1/2	1:1	*	*	1:1	1:1	*	5.5:5.5
80A × 2R (Msms)	1:1	1:1	1/2:1/2	1:1	1:1	1:1	1:1	1:1	1:1	8.5:8.5
211 × 196-199 (Msms)	1:1	1:1	1/2:1/2	1:1	1:1	1:1	1:1	1:1	1:1	8.5:8.5
211 × 129-3A (Msms)	1:1	1:1	1/2:1/2	1:1	1:1	1:1	1:1	1:1	1:1	8.5:8.5
211 × SA6649 (Msms)	1:1	1:1	1/2:1/2	1:1	1:1	1:1	1:1	1:1	1:1	8.5:8.5
222E × 6 (Msms)	1:1	1:1	1/2:1/2	1:1	1:1	1:1	1:1	1:1	1:1	8.5:8.5
21 × 145 (MsMs)	2:0	2:0	1:0	2:0	2:0	2:0	2:0	2:0	2:0	17:0
40 × 70 (MsMs)	2:0	2:0	1:0	2:0	2:0	2:0	2:0	2:0	2:0	17:0
97 × 160 (MsMs)	2:0	2:0	1:0	2:0	*	*	2:0	*	*	9:0
100 × 161 (MsMs)	2:0	2:0	1:0	2:0	2:0	2:0	2:0	2:0	2:0	17:0
129-3A × TAM428 (MsMs)	2:0	2:0	1:0	2:0	2:0	2:0	2:0	2:0	2:0	17:0
Total (Msms:msms)	16:6	16:6	8:3	16:6	13:5	13:5	16:6	14:6	13:5	125:48

* Unadopted for base population

1993 年秋作於台北市臺灣大學農業試驗場，將上述材料每株收穫種子及蜀黍台中 5 號 (CK) 分別種植成行 (line)，每行系 10 株，栽培密度爲行距 80 cm，株距 25 cm。其中雄可稔植株種子種植成的行系爲 S_1 families (自交)，而雄不稔植株種子種植成的行系爲 half-sib families (異交)。環境機差之估算係採用台中 5 號 (CK) 在試驗田區逢機種植 20 行。台中 5 號爲 F_2 雜交種，所有的植株間爲均質 (homogeneous)，所以其植株外表型的差異係由環境所造成的。

在性狀調查方面，自每行系逢機選取 5 株，調查下列農藝性狀：

1. 開花期 (days to flower)：自播種至開花所需天數。
2. 株高 (plant height)：成熟期主稈地上部基部至穗頂高度。
3. 莖徑 (stalk diameter)：植株成熟期，植株基部節間的直徑。
4. 葉數 (leaf number)：由主稈第一葉至劍葉之葉數。
5. 綠葉數 (number of green leaf)：種子充實期間尚保持綠色之葉片數。
6. 穗長 (panicle length)：穗頸至穗頂的長度。
7. 穗重 (panicle weight)：穗採收，烘乾後之乾重。

使用之分析方法包括：

1. 遺傳變異係數 (genetic coefficient of variation, GCV)，是採 Lothrop et al. (1985a)

所提出之估算法，其公式如下：

$$GCV=\frac{100\times\sqrt{\sigma_A^2}}{\overline{X}}$$

$\sigma^2 A$：爲四倍的 half-sib family 遺傳變方 (genetic variance) 。

$\overline{X}$：爲 Half-sib family 的性狀平均值。

2. 自交弱勢率 (inbreeding depression，%) 估算法，係採 Lothrop et al. (1985a) 提出的方法，若當 half-sib 和 S_1 families 某性狀的平均差異達顯著差異 ($p \leq 0.01$) 時，則可估算自交弱勢率。即從 S_0 至 S_∞ 之自交弱勢率 (%) 公式爲：

$$\frac{\overline{X}_{S1}-\overline{X}_{HS}}{\overline{X}_{HS}}\times 200$$

$\overline{X}S_1$：爲 S_1 famiily 的某性狀平均值。

$\overline{X}$HS：爲 half-sib family 某性狀的平均值。

3. 遺傳變方成分 (genetic components of variance) 的估算爲根據 Empig et al. (1972)提出的方法，假設若無上位效果 (epistasis)，則其遺傳變方成分爲下表所示：

Type of family	Family component of variance	Genetic expectation
Half-sib	$\sigma^2_{F(HS)}$	$\frac{1}{4}\sigma_A^2$
S11	$\sigma^2_{F(S1)}$	$\sigma_A^2+\frac{1}{4}\sigma_D^2$

所以累加性遺傳變方爲：

$$\sigma_A^2=4\sigma^2_{F(SH)}$$

而非累加性遺傳變方爲：

$$\sigma_D^2=4(\sigma^2_{F(S1)}-4\sigma^2_{F(HS)})$$

4. 遺傳率 的估算方法爲採用變方分析法和親裔迴歸 (parent-offspring regression) 兩種分析法。

廣義遺傳率爲：

$$h_B^2=\frac{\sigma_g^2}{\sigma_{Ph}^2}$$

狹義遺傳率爲：

$$h_N^2=\frac{\sigma_A^2}{\sigma_{Ph}^2}$$

σ^2_A：爲累加性遺傳變方 (additive genetic variance) 。

σ^2_g：爲基因型變方(genetic variance)

σ^2_{Ph}：爲外表型變方(phenotypic variance)

(1)變方分析法：

依本試驗設計之方法其 half-sib 及 S_1 的線型模式(linear model)爲：

$$Y_i=\mu+g_i+e_i \quad i=1\cdots\cdots 50$$

Y_i：爲某性狀外表型觀測值。

μ：爲某性狀平均表現值。

g_i：爲某性狀遺傳值。

e_i：爲環境效應即試驗機差項。

而 half-sib 及 S_1 外表型均方之估算爲：

$$MSL=\frac{1}{50-1}\sum_1^{50}(y_i-\bar{y})^2$$

$$=\frac{1}{49}\sum_1^{50}\left[\mu+g_i+e_i-(\mu+\bar{g}+\bar{e})\right]^2$$

$$=\frac{1}{49}\sum_1^{50}\left[(g_i-\bar{g})+(e_i-\bar{e})\right]^2$$

$$E(MSL)=\sigma_g^2+\sigma_e^2$$

式中 L 爲系行數。

以蜀黍台中 5 號來估算環境機差項其線性模式及均方之估算式爲：

$$Y_j^* = \mu + g_j^* + e_j^* \quad j = 1.....20 \quad e_j^* \sim (0, \sigma^2)$$

$$MSE = \frac{1}{19}\sum_{1}^{20}(y_j^* - \bar{y})^2$$

$$= \frac{1}{19}\sum_{1}^{20}\left[(\mu + g_j^* + e_j^*) - (\mu + g^* + \bar{e}^*)\right]^2$$

$$= \frac{1}{19}\sum_{1}^{20}(e_j^* - \bar{e}^*)^2$$

$$E(MSE) = \sigma_e^2$$

式中 y_i 爲每一 plot 性狀測量值平均，$\bar{y}$ 爲所有 plot 性狀測量值平均。外表型變方減去機差項等於基因型變方。

$$\therefore \sigma_g^2 = E(MSL) - E(MSE)$$

廣義遺傳率之計算方式爲：

$$h^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \sigma_e^2} = \frac{MSL - MSE}{MSL}$$

本試驗 half-sib 及 S_1 其變方分析的期望值爲下表所示：

The analysis of variance and expected mean squares for this model

SOV	df	MS	E(MS)
Half-sib	a-1	M_1	$\sigma_e^2 + \frac{\sum_{i=1}^{50}\tau_{1i}^2}{50-1}$
S_1	b-1	M_2	$\sigma_e^2 + \frac{\sum_{i=1}^{50}\tau_{2i}^2}{50-1}$
Error	c-1	M_3	σ_e^2

$MS_{g(HS)} = M_1 - M_3$

$MS_{g(S1)} = M_2 - M_3$

(2) 親裔迴歸分析法 (parent-offspring regression)：

爲根據 Falconer (1989) 和 Hallauer and Miranda (1981) 所提出之方法，其線型迴歸模式爲：

$$y_i = a + bx_i + e_i$$

y_i：爲子代性狀測量值之平均，爲依變數 (dependent variable)。

x_i：爲親代性狀的測量值，爲自變數 (independent variable)。

e_i：爲試驗機差項。

遺傳率爲：

$$h^2 = b = \frac{\sum(x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sum(x_i - \bar{x})^2} = \frac{\sigma_{xy}}{\sigma_x^2}$$

x：爲親代單株性狀測量值減去其平均值。

y：爲子代每一 plot 的性狀測量值減去所有 plot 的平均值。

以 S_0 和 S_1 兩代親裔迴歸估算出的爲廣義遺傳率。

其親裔之共變積爲

$$COV(PO)=\sigma_A^2+\frac{1}{2}\sigma_D^2+\sigma_{AA}^2+\cdots\cdots$$

$$h_B^2=\frac{COV(PO)}{\sigma_{Ph}^2}=\frac{\sigma_A^2+\frac{1}{2}\sigma_D^2+\sigma_{AA}^2+\cdots\cdots}{\sigma_{Ph}^2}=b$$

以 half-sib所估算的遺傳率爲狹義遺傳率。

其親裔之共變積爲

$$COV(PO)=\frac{1}{2}\sigma_A^2+\frac{1}{4}\sigma_{AA}^2+\frac{1}{8}\sigma_{AAA}^2+\cdots$$

$$h_N^2=\frac{2COV(PO)}{\sigma_{Ph}^2}=\frac{\sigma_A^2}{\sigma_{Ph}^2}=2b$$

以親裔迴歸法所求出的遺傳率等於親代與子代的迴歸係數，所以所得之遺傳率可以用迴歸係數作顯著性測驗，虛無擬說爲 Ho:h^2 = 0 若達顯著表迴歸係數不爲 0，遺傳率存在。其顯著測驗法如下表所示：

Source of variation	df	Sum of square	Mean of square	F
Regression	1	$SS_R = bS_{xy}$	MS_R	MS_R/MS_E
Error	n-2	$SS_E = S_{yy}-bS_{xy}$	MS_E	
Total	n-1	S_{yy}		

而當親代與子代種植在不同年度環境下，Frey and Horner (1957) 認爲應以標準化值計算較爲合理，設其標準化值爲 $b_{y'x'}$，則其計算式如下：

$$b'_{y'x'}=\frac{\sum(x'-\bar{x}')(y'-\bar{y}')}{\sum(x'-\bar{x}')^2}=\frac{\sum(x-\bar{x})(y-\bar{y})\Big/\sigma_x\sigma_y}{\sum(x-\bar{x})^2\Big/\sigma_x^2}$$

$$=\frac{\frac{1}{n-1}\sum(x-\bar{x})(y-\bar{y})}{SxSr}=\frac{\sum(x-\bar{x})(y-\bar{y})}{\sqrt{\sum(x-\bar{x})^2(y-\bar{y})^2}}$$

$$=rxr$$

即爲相關係數

$$S_X=\sqrt{S_X^2}=\sqrt{\frac{1}{n-1}\sum(x-\bar{x})^2}$$

$$S_Y=\sqrt{S_Y^2}=\sqrt{\frac{1}{n-1}\sum(y-\bar{y})^2}$$

由上式得知，以迴歸標準化求得遺傳率估值等於相關係數，所以其顯著性測驗可用相關係數顯著測驗法進行之。

5. 性狀相關性 (correlated characters)

外表型相關 (phenotypic correlations) 估算方法係採 Falconer (1989) 所提出之公式。

$$r_p=\frac{COV_p}{\sigma_{PX}\sigma_{PY}}$$

r_p ：爲 x, y 性狀外表型相關係數。

COV_p ：爲 x, y 性狀外表型值變積

σ_{PX} σ_{PY} ：分別爲 x, y 性狀外表型之標準偏差。

三、蜀黍以 SSD 法增進世代選拔自交系之探討

第一部份爲蜀黍基礎族群SSD法密植試驗，將 1992 年秋作蜀黍逢機交配之

基礎族群收穫雄可稔植株，每株取等量種子混合，儲存。於 1993 年四月種植國立臺灣大學四號館本系溫室，種植在 60×40×23 公分的塑膠盆內。行密植栽培行株距爲 3.5×3.5 cm 及 5×5 cm，各種植 10 盆，每盆分別爲 165 株及 88 株 (即約爲 676 株/mm^2 與 360 株/m^2) 施肥量以全生育期 N：P_2O_2：K_2O = 140：50：70 Kg/ha 的 3 倍，一次全施用，換算後每盆施以硫酸銨 46 公克，過磷酸鈣 34.6 公克，氯化鉀 8.6 公克。調查及分析方法如下：

1. 植株存活率 (plant survival rate)：收穫時每盆成活的植株數除以其栽培的株數 (%)。
2. SSD 成功率 (SSD succeed rate)：收穫時每盆可結一粒以上充實子粒的植株除以栽培的株數 (%)。

由於試驗資料爲百分率數據，故將其做開方根之資料轉換。

第二部份爲選拔族群在密植下其植株存活率、SSD 成功率及植株性狀之影響，將 1992 年秋作蜀黍逢機交配族群，將雄可稔植株依株高、開花期和穗長共選出九個選拔次族群，以進行 SSD 法行密植栽培試驗，此九個次族群爲：

1. 株高-高 [Plant height-height, Ph (h)]：植株高度爲 160 公分以上。
2. 株高-中 [Plant height-medium, Ph (m)]：植株高度爲 130-150 公分。
3. 株高-矮 [Plant height-dwarf, Ph (d)]：植株高度爲 100 公分以下。
4. 開花-早 [Flowering-early, Fl (e)]：開花所需爲 55 天以下。
5. 開花-中 [Flowering-medium, Fl (m)]：開花所需爲 60-65 天。
6. 開花-晚 [Flowering-late, Fl (l)]：開花所需爲 70 天以上。
7. 穗長-長 [Panicle-long, Pa (l)]：穗長爲 30 公分以上。
8. 穗長-中 [Panicle-medium, Pa (m)]：穗長爲 22-28 公分。
9. 穗長-短 [Panicle-short, Pa (s)]：穗長爲 20 公分以下。

在種植方法方面，爲提高種子的發芽率。先將種子以 1000 倍免賴得消毒，再放置於 30℃ 生長箱催芽 36 小時，再將已發芽種子移植於 5×5 cm 的 jiffy-pot 育苗杯中 (即行株距 5×5 cm)。1993 年 8 月於台北市國立臺灣大學農業試驗場內，以三個 1.5×3 m 種植水泥槽進行種植。採隨機完全區集設計 (RCBD)，因每一水槽分別有不同前作 (即無前作、前作玉米或前作高粱)，所以將水槽視爲不同環境處理之區集。將 9 個選拔次族群逢機種植於水槽內，每一選拔次族群種植 120 株。本項試驗之調查項目爲：

1. 開花期 (days to flower)：自播種至開花所需天數 (day)。
2. 株高 (plant height)：主桿地上部自基部至穗頂高度 (cm)。
3. 穗長 (panicle length)：穗頸至穗頂長度 (cm)。
4. 植株存活率 (plant survial rate)：在收穫時每一選拔次族群之植株成活數除以栽種株數 (%)。
5. SSD 成功率 (SSD succeed rate)：在收穫時每一選拔次族群可結一粒以上充實子粒的植株數除以栽種的株數 (%)。

結果與討論

一、基礎族群的創建

基礎族群各參試品系之遺傳貢獻量、百分比率及其計算方法詳列於表 3。基礎族群中遺傳貢獻量最高者爲雄不稔品系 211 (佔 10.549%)，最低者爲雄可稔品系 97 及 160 (各佔 1.301%)。大致上，雄不稔品系所佔的比例皆較雄可稔品系爲高，且雄不稔品系的總佔有率爲 63.87% ，約爲雄可稔品系的二倍。

爲了對基礎族群的組成及特性有更深入的瞭解，于 1992 年春天，在臺灣大學附設農業試驗場內種植各參試雜交品系，以調查其開花期、株高、莖徑、穗長、穗型、芒、中肋顏色，穀粒顏色及對蚜虫的抗性等性狀，其調查結果詳列於表 4。各品系的變異頗大，如開花期介於 72 天至 95 天之間；株高最高者達 250 公分，矮者只有 69 公分；莖徑分布在 13 公分至 24.5 公分之間；穗長的變域則在 21 至 34 公分之間，穗型有散穗型，亦有密穗型，而其他各項性狀亦有不同的表現。因此，基礎族群具有廣大的遺傳變異，是無庸致置疑的。雖然這些參試雜交品系有極大的差異，但整體而言，仍以早熟、矮株、粗桿、長密穗、白色子實的栽培型品系較多，因此，要從族群中選育出出優良的品系亦非難事。由上可知，所創建的基礎族群具有相當高的育種價值及潛力。

由於蜀黍雄不稔性的發現，才使得蜀黍也能像異交作物般，利用族群改良的方法進行長期的育種改良。蜀黍的雄不稔性可分爲基因雄不稔性及細胞質雄不稔性。在一般的育種計畫中，大部分皆採用 ms3 及 ms7 兩個穩定的雄不稔基因來建立基礎族群 (謝，1985；Bhola Nath, 1982)，但本試驗則是利用細胞質雄不稔性來建立族群。

在使用基因雄不稔性的計劃中 (曾等，1990; Atkins, 1982; Nordquist et al., 1973; Ross et al., 1977)，一般是採用一個雄不稔品系 (msms) 爲母本，與多個具有優良性狀的品系 (MsMs) 做雜交，產生 F_1 雜種 (Msms)。爲了降低雄不稔品系在族群的遺傳質 (germplasm) 比率，並維持父本的細胞質變異，故將每個父本以人工去雄後，再做爲母本與 F_1 做回交，得到 BC_1F_1 種子。然後將 BC_1F_1 的種子種下，使植株自交，選擇異質結合的植株 (Msms)，並混合其種子，因此在 B_1CF_2 子代中，即有雄不稔植株 (msms) 產生。此時若還要降低雄不稔母本在族群中的遺傳質，則可利用 BC_1F_2 的雄不稔植株再與父本回交。一般而言，若雄不稔母本爲優良的貢獻親，則只需做一次的回交即可 (Doggett, 1988)。將各組的 $BCnF_2$ 種子進行相互交配 (intercross)，收穫雄不稔植株上的種子，每組合取等量的種子混合後，種於隔離田區中進行數次逢機交配，每次均收穫雄不稔植株上的種子，最後即產生基礎族群。與一般基因型雄不稔性族群的計劃比較，本試驗由於選用多個具有優良性狀的雄不稔品系爲母本，因此不會造成單一母本在族群中佔有高遺傳質比率的現象，所以，不再進行與父本的回交，以縮短建立族群的時間。但由於本試驗採用細胞質雄不稔性來建立族群，因此，族群中每一植株的細胞質均具有 milo 細胞質雄不稔性，所以族群的細胞質變異會較爲狹隘。另外，在父本的選擇上，由於選用帶有雄不稔基因的 F_1 雜種 (Msms)，可與母本雜交產生雄不稔性的子代，不需經自交產生雄不稔植株，所以亦簡化了族群建立的程序。

Table 3. Amount and percentage of genetic contribution for entry strains of base population.

Entry strain	Calculation	Amount	Percentage
CMS			
201	11×1/2	5.500	6.358
209	11×1/2	5.500	6.358
211	1/2×(11×1/2)+3×(9×1/4)-3×(1/2×1/4)	9.125	10.549
213	11×1/2	5.500	6.358
217	9×1/2	4.500	5.202
219	9×1/2	4.500	5.202
632A	11×1/2	5.500	6.358
TN1	10×1/2	5.000	5.780
TN2	9×1/2	4.500	5.202
80A	6×1/4+9×1/4-2×(1/2×1/4)	3.500	4.046
222E	9×1/4-1/2×1/4	2.125	2.457
MF			
6	9×1/4-1/2×1/4	2.125	2.457
21	9×1/4-1/2×1/4	2.125	2.457
40	9×1/4-1/2×1/4	2.125	2.457
70	9×1/4-1/2×1/4	2.125	2.457
97	5×1/4-1/2×1/4	1.125	1.301
100	9×1/4-1/2×1/4	2.125	2.457
145	9×1/4-1/2×1/4	2.125	2.457
160	5×1/4-1/2×1/4	1.125	1.301
161	9×1/4-1/2×1/4	2.125	2.457
164-167	6×1/4-1/2×1/4	1.375	1.590
196-199	9×1/4-1/2×1/4	2.125	2.457
2R	9×1/4-1/2×1/4	2.125	2.457
129-3A	2×(9×1/4)-2×(1/2×1/4)	4.250	4.913
TAM428	9×1/4-1/2×1/4	2.125	2.457
SA6649	9×1/4-1/2×1/4	2.125	2.457
Total		86.500	100.002

Table 4. Performance of agronomic characters for entry strains of base population in spring of 1992.

Entry strain	Day to flower (day)	Plant height (cm)	Stalk diameter (cm)	Panicle length (cm)	Midrib color	Awn	Head type[a]	Resistance for shoot bug	Grain color
CMS									
80A	81.0	97.0	21.3	32.0	Green	Awnless	4	Mediate	White
201	96.4	98.5	16.5	21.0	Green	Awnless	6	Susceptible	White
209	78.0	69.2	19.5	25.6	White	Awnless	6	Susceptible	White
211	86.5	81.3	21.5	31.3	Green	Tip awn	6	Susceptible	White
213	74.5	96.0	20.0	28.3	Green	Strong awn	4	Resistant	Red
217	85.5	98.0	21.3	27.8	Green	Awnless	5	Resistant	Chalky whit
219	85.3	133.5	15.8	25.0	Green	Awnless	6	Susceptible	White
632A	89.0	94.3	18.0	28.3	Green	Awnless	5	Susceptible	White
TN1	78.5	89.0	19.5	29.3	Green	Awnless	5	Resistant	White
MF									
2R	81.3	82.6	22.8	26.2	White	Awnless	5	Resistant	White
6	87.5	127.0	19.3	34.3	Green	Strong awn	2	Susceptible	Chalky whit
21	85.5	89.0	17.3	21.5	White	Awnless	5	Susceptible	Chalky whit
40	72.0	105.0	17.0	30.3	White	Awnless	3	Resistant	Brown
70	72.3	110.5	13.0	29.3	Green	Awnless	2	Susceptible	White
80B	72.8	89.2	19.0	30.4	Green	Awnless	4	Mediate	White
97	83.8	250.3	16.8	23.3	White	Awnless	3	Resistant	Reddish bron
100	94.7	186.0	17.0	29.7	Green	Awnless	4	Susceptible	Brown
129-3A	72.0	78.5	21.0	32.5	Green	Awnless	4	Susceptible	White
145	75.0	86.7	20.7	22.5	Green	Awnless	6	Mediate	White
160	72.0	86.5	19.8	32.0	White	Awnless	5	Susceptible	Red
161	73.8	81.0	22.3	23.0	Green	Awnless	3	Susceptible	Brown
164-167	78.7	99.3	18.3	29.7	Green	Awnless	4	Mediate	Brown
196-199	80.0	75.0	24.5	25.0	White	Awnless	4	Mediate	Brown
TAM428	81.3	91.3	21.0	28.7	Green	Awnless	5	Resistant	White

a : I to 7 represent very loose panicle to very compact head. see Harlan and de Wet (1972).

參與基礎族群的品系共計 26 個，雖然 11 個雄不稔品系在族群中所佔的遺傳質比率約達 2/3 (表 3)，但經本研究室長期之評估，它們植株的表現亦不遜於雄可稔品系 (表 4)，而且品系 211、80A 及 222E 等更爲本省栽培品種 (F_1) 的母本，因此，可期望族群日後有優越的表現。Bhola Nath (1982) 認爲在建立族群的過程中，每世代的族群植株最少需要 2,000 株，而應收穫 300-500 株的雄不稔植株重組合成下一世代的族群。在本試驗中臺北種植 2,000 蜀黍，收穫 577 株雄不稔植株；在臺中則種植 5,000 株，混合 711 株雄不稔植株上的種子形成下一代，皆合乎一般族群創建的標準。

蜀黍逢機交配族群之創建除應考慮育種目標，以 (1) 組合親本的選擇，(2) 雄不稔性的參與。(3) 親本間的相互交配和逢機交配 (Bhola Nath, 1982) 三步驟進行之外；另外在「天然逢機交配」過程方面，雖其有利基因重組且操作方便，但蜀黍天然逢機交配易受開花期早晚、株高、穗型 (散穗較密穗有利於天然雜交)、日照、溫度、濕度、栽植密度、種植行向 (與風向垂直較易逢機交配)、氣流大小、花粉量多寡等影響 (Doggett, 1988)。因天然逢機交配的結果將影響繼代族群的遺傳組成，而族群改良的效益則取決於基礎族群的遺傳組成 (Bhola Nath,1982)。Bhola Nath (1982) 亦指出若在逢機交配的過程中，以極低的選拔壓力淘汰極端不良的植株，將會使基礎族群有較好的表現。

Doggett (1982) 認爲每一個生態區 (ecological zone)，應考慮本身的環境，以建立一個適應當地環境的族群。而本省過去所選育推廣的蜀黍品種，從最早的威士 (Westland) 至目前的臺中 5 號、臺南 6 號，其雜交親本無一不是由國外引進；此種育種的做法，一直無法眞正對可適應本省特殊栽培季候、環境及具優良性狀之育種材料有所認知，以做爲選育優良雜交品種的依據。因爲國外育種家必定選育適合當地栽培及需要之品系爲雜交親本，此材料在其他地區可能並不適用。因此，除了繼續由國外引進新的種質，以增加本省蜀黍育種材料間的遺傳歧異性外，還必須創建一套符合本地需要的變異種源，以供蜀黍育種家隨時取用，選育將來市場所需的雜交品種。是以，本試驗乃選挑本省現有的優良品種及臺灣大學農藝學系作物育種研究室現有的優良品系，利用細胞質雄不稔系統進行其間的相互交配，成功地創建一套具有廣泛遺傳變異、優良性狀且適合本省栽植的蜀黍基礎族群，其除可做爲本省日後進行蜀黍族群改良之材料外，尙可提供蜀黍變異種源之保存。

二、逢機交配族群遺傳變異之估算

HS (half-sib) 及 S_1 families 各農藝性狀的平均值，自交弱勢率和遺傳變異係數詳列於表 5。HS 及 S_1 families 各農藝性狀的平均值未達 1% 的差異顯著性水準，所以其無自交弱勢存在 (Lothrop et al., 1985a)。估算遺傳變異係數 (GCV) 可探討整個族群內的遺傳變異。本試驗 GCV 以株高最高 (38%)，其次是穗重 (26.42%)，最低是葉數 (18.22%)。至於莖徑因其環境變方 (σ^2_e) 大於表型變方 (σ^2_p)，故無法估算其 GCV，亦即此性狀極易受環境的影響。在族群中 GCV 值較大之性狀，表示該性狀之後續改良增進較具潛力及效益。結果顯示本基礎族群除莖徑外，其他有關重要農藝性狀皆具有很高的 GCV 值 (18.22-38%)，提供後續族群改良有效。

HS 及 S_1 families 之各農藝性狀表現型變方、遺傳變方與環境變方列於表 6，由結果得知 S_1 的株高、莖徑、葉數、綠葉數的 σ^2_g (分別爲 1,127、2.061、1.245、0.880) 大

於 HS 的 σ^2_g (分別爲 744.5 、0 、0.968 、0.652) ；但 S_1 其開花期、穗長、穗重的 σ^2_g(分別爲 20.80 、6.742 、21.20) 卻小於 HS 的 σ^2_g (分別爲 27.74 、11.09 、92.30) 。廣義遺傳率的估算爲 σ^2_g/σ^2_p ，在株高、開花期、葉數，HS 及 S_1 其皆大於 90% ，而穗長 HS 及 S_1 分別爲 78.9% 、69.4% ；穗重分別爲 38.5% 及12.6% 因其爲後期產量性狀爲微效基因 (polygene) 作用所控制，所以遺傳率較低，而在莖徑因參與親本之變異不大，再加上環境機差項大 (以台中 5 號作爲環境估算)，所以其遺傳率甚低或爲零。

Table 5. Significant tests of agronomic character means for half-sib and S_1 families inbreeding depression (%) and genetic coefficients of variation of sorghum population in fall of 1993.

Family type	Parameter	Days to flower	Plant height (cm)	Stalk diameter (mm)	Leaf number	Green leaf number	Panicle length (cm)	Panicle weight (g)
Half-sib	Mean	52.14	143.6	21.61	10.80	7.125	29.15	72.74
	Minimum	44.75	90.5	15.50	8.75	5.500	11.50	41.62
	Maximum	80.50	231.0	28.75	13.50	9.500	37.75	114.60
S_1	Mean	53.68	143.8	21.42	10.69	7.005	28.97	70.44
	Minimum	46.75	89.8	16.25	8.75	5.000	20.50	39.53
	Maximum	75.75	253.0	31.25	15.25	10.750	34.75	101.70
S_1 mean vs. HS mean		NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Inbreeding depression from S_0 to S_∞ (%)		--	--	--	--	--	--	--
GCV*		20.20	38.00	0	18.22	22.67	22.85	26.42

--: no inbreeding depression from S_0 to S_∞ (%).

*: genetic coefficient of variation = $100 \times \sigma_A/\underline{X}$

NS: Non-significant,

本試驗遺傳變方成分之劃分，其結果詳列於表 7。由試驗結果得知，所有調查農藝性狀的累加性變方 (σ^2_A) 皆爲正值，而顯性變方 (σ^2_D) 皆爲負值。按理論上變方的計算不可能出現負值，而 Hallauer and Miranda (1981) 指出以代數法統計之遺傳變方成分，其結果可能會有負值出現，若是負值可視爲零且不能評估 σ^2_D 與 σ^2_A 的比例。本試驗累加性變方的評估公式爲 $\sigma^2_A = 4\sigma^2_{HS}$ 其值皆大於 σ^2_{S1} 的遺傳變方 ($\sigma^2_A + \frac{1}{4}\sigma^2_D$) ，所以 σ^2_D 才會出現負值，或者是由於取樣機差所造成的。

Table 6. Estimates of components of variance and broad sense heritability of agronomic characters for half-sib and S_1 families of sorghum population in fall of 1993.

Agronomic character	Family type	Variance component			
		σ^2_e	σ^2_g	σ^2_{Ph}	h^2
Days to flower	Half-sib	1.433	27.74	29.17	0.951
	S_1	1.433	20.80	22.23	0.936
Plant height (cm)	Half-sib	11.45	744.5	755.9	0.985
	S_1	11.45	1127.0	1138.0	0.990
Stalk diameter (mm)	Half-sib	6.539	-0.669*	5.870	0.000
	S_1	6.539	2.061	8.659	0.239
Leaf number	Half-sib	0.078	0.968	1.046	0.925
	S_1	0.078	1.245	1.323	0.948
Green leaf number	Half-sib	0.045	0.652	0.697	0.935
	S_1	0.045	0.880	0.925	0.950
Panicle length (cm)	Half-sib	2.969	11.09	14.060	0.789
	S_1	2.969	6.742	9.711	0.694
Panicle weight (g)	Half-sib	147.4	92.30	239.7	0.385
	S_1	147.4	21.20	168.6	0.126

*: will be zero.

本試驗遺傳率之估算法採用 (1) 親裔回歸分析法，(2) Frey and Horner (1957) 所提出標準化值法，及 (3) 變方分析法，其結果列於表 8。以 HS 所計算出之遺傳率爲狹義，因其變方成分約爲½σ^2_A 而 S_1 其變方成分約爲 $\sigma^2_A + ½\sigma^2_D$，所以其計算遺傳率爲廣義之遺傳率。根據 (1)、(2) 法所算出 S_1 的遺傳率 (廣義) 皆大於 HS (狹義)，且所調查農藝性性狀之遺傳率除 HS之莖徑和穗長未達顯著外，其餘皆達顯著。以變方分析法估算出 HS、S_1 其開花期、株高、綠葉數的遺傳率皆相當高 (0.9350.990)，此乃因一般影響遺傳率高低因素包括環境與參試樣品大小，而本試驗是以台中 5 號做爲評估環境變方，其爲雜交種所以有雜種優勢，而造成對環境變方 (σ^2_e) 估算可能低估，所以田間試驗變方分析資料估算遺傳率 ($h^2 = \sigma^2_g / \sigma^2_p = \sigma^2_g / (\sigma^2_g + \sigma^2_e)$) 可能會高估。而以三種

方法估算 HS 及 S_1 穗重的遺傳率皆較低(0.014-0.385)，乃因穗重爲產量構成要素之一，是從種植至收穫爲整個生育期基因型與生長環境的綜合表現，其受微效基因所控制，故遺傳率較低。

Table 7. Estimated genetic variances for agronomic characters of sorghum population in fall of 1993.

Estimated genetic variance	Days to flower	Plant height	Leaf number	Green leaf number	Panicle length	Panicle weight
σ^2_A	111.0	2978	3.872	2.608	44.36	369.2
σ^2_D	-360.6	-7404	-10.510	-6.912	-150.50	-1392.0

σ^2_A : additive genetic variance.

σ^2_D : dominance genetic variance.

Table 8. Estimates of heritability for agronomic characters of sorghum determined from different formulas.

Agronomic character	b		b'		Plot basis[c]	
	Half-sib	S_1	Half-sib	S_1	Half-sib	S_1
Days to flower	0.348**	0.477**	0.466**	0.715**	0.951	0.936
Plant height (cm)	0.564**	0.748**	0.673**	0.767**	0.985	0.990
Stalk diameter (mm)	0.095	0.477**	0.125	0.538**	0	0.239
Green leaf number	0.149**	0.185**	0.395**	0.492**	0.935	0.950
Panicle length (cm)	0.051	0.271**	0.037	0.360**	0.789	0.694
Panicle weight (g)	-	0.094	-	0.014	0.385	0.126

b: parent-offspring regression method.

b': standardized parent-offspring regression method.

: analysis of variance method.

**: significant at 1% level.

--: male sterile parent, no data measured.

HS 及 S_1 之開花期、株高、莖徑、葉數、綠葉數等五個營養生長性狀及穗長、穗重等兩個產量性狀，其性狀間之外表型相關顯著測驗詳列於表 9。開花期與莖徑，株高

與綠葉數，葉數與穗重在 S_1 有極顯著的正相關，而在 HS 則無顯著性的相關存在。開花期與葉數、綠葉數，莖徑與葉數、綠葉數，穗重與株高、綠葉數，在 HS 和 S_1 皆呈顯著的正相關。開花期與葉數、綠葉數呈正相關亦即開花日數愈晚其葉數愈多。Doggett (1988) 在其著作中曾述蜀黍控制開花期的基因，也決定開花前生長期間 (duration of growth) 的葉數和節數。綠葉數與穗重有密切關係，亦即子粒充實期間其光合作用能力影響產量極大，而綠葉數是決定葉面積大小 (供源) 主要的因素。此外，在 HS 及 S_1 其株高與莖徑呈負相關，表示族群後裔選系間愈高的植株莖稈較細，易倒伏。而在本試驗中，穗長與穗重未有顯著的正相關，此因本族群內穗型之變異極大，有各種不同類型的散穗及密穗穗型。

Table 9. Significant tests of phenotypic correlation coefficients among agronomic characters of sorghum population in fall of 1993.

Agronomic character	Family type	Plant height	Stalk diameter	Leaf number	Green leaf number	Panicle length	Panicle wt. (g)
Days to flower	HS#	0.043	0.187	0.607**	0.435**	-0.051	-0.212
	S_1	0.182	0.417**	0.687**	0.706*	-0.135	0.090
Plant height (cm)	HS		-0.298*	0.140	0.229	0.152	0.473*
	S_1		-0.339*	0.238	0.283*	0.111	0.505*
Stalk diameter (mm)	HS			0.538**	0.501**	0.266	0.250
	S_1			0.550**	0.490**	-0.020	0.181
Leaf number	HS				0.835**	0.267	0.224
	S_1				0.816**	0.102	0.374*
Green leaf number	HS					0.271	0.416*
	S_1					-0.001	0.352*
Panicle length (cm)	HS						0.190
	S_1						0.202

HS: halfsib families; S: Sfamilies.

** and *: significant at 0.01 and 0.05 probability levels, respectively.

蜀黍進行族群改良其育種目標不外乎是早熟、矮性、抗倒伏、抗老化和高產，爲能在實際工作中，簡易的評估此性狀，本試驗所調查的性狀爲開花期、株高、莖徑、葉數、綠葉數及穗重。Robinson and Bernat (1963) 研究指出，穗重與產量有直線相關存在，穗重較重者其子粒產量也較高。Serist and Atkins (1991) 在進行蜀黍輪迴選種的產量評估時，也以穗重作爲評估，且其工作量較爲簡省，故本試驗以穗重來做產量之評

估。

估算自交弱勢可探討影響性狀的基因作用，若無自交弱勢則表示控制性狀的基因如達同質結合性 (homozygosity) 時，生長勢不會下降，所以此性狀爲可遺傳之累加性基因作用；而當有自交弱勢存在時，若其控制性狀之基因爲異質結合性 (heterozygosity)，則其生長勢較佳且有雜種優勢存在，所以影響其性狀的基因爲顯性基因作用。Poehlman (1979) 指出蜀黍雖爲常異交作物，其無自交弱勢存在，此爲顯著與異交作物玉米有別。而 Kambal and Webster (1965)、Rao et al. (1968)、Ross et al. (1983) 之研究亦指出，一般組合力效應在蜀黍農藝性狀極爲重要，而影響一般組合力的因子即是累加性作用的表現。

植株外表性狀的表現是受遺傳基因型及環境所影響，可用 P= G+E 表示，P 是外表型值 (phenotypic value)，G 是基因型值 (genotypic value)，E 是環境效應 (environment effect)，其變方可用 $V_P = V_G + V_E$ 表示 (Falconer, 1989)。外表型值的全變方可再細分爲 $V_P = V_G + V_E = V_A + V_D + V_I + V_E$，即遺傳基因型的變方可再劃分成由對偶基因內及對偶基因間的累加性效應及非累加性效應變方；而作物育種者最感興趣的是變方成分有多少是累加性效應，期能進行選拔的工作。

在逢機交配族群中雄可稔植株可自然自交形成 S_1 families。雄不稔植株爲天然逢機授粉而得 HS families。理論上 HS families 間之遺傳變方 (σ^2_g) 爲 $\frac{1}{4}\sigma^2_A$，而 S_1 families 間爲 $\sigma^2_A + \frac{1}{4}\sigma^2_D$，所以 S_1 的 σ^2_g 應大於 HS 的 σ^2_g，而由表 6 得知 S_1 其開花期、穗長、穗重的 σ^2_g，卻小於 HS 的 σ^2_g。另外，由表 7 得知，所有調查農藝性狀的顯性變方 (σ^2_D) 皆爲負值，而理論上變方的計算是不可能出現負值的。造成上述結果可能原因乃本試驗是在假設爲逢機交配前提下，估算各項遺傳變方；但蜀黍經天然演化成常異交作物，且雌雄花皆在穗頂，高株易授粉至矮株，而矮株花粉較難能授到高株的柱頭上，較難達完全逢機交配，因此其花粉飛散傳播與異交作物有別，如玉米其爲雌花在下雄花在上，因此極易達逢機交配，所以蜀黍估算各項遺傳變方時可能造成難以避免的誤差。若要精確的評估 σ^2_A 和 σ^2_D，則需要做匹配設計 (mating design)。Singh (1977) 研究指出蜀黍源起於熱帶，而在寒冷的天氣情況下雄可稔植株花粉飛散能力有限，導致雄不稔植株柱頭未達完全逢機授粉。而本試驗爲秋作，植株開花期間若遇低溫則可能造成上述情形。再者亦有可能是取樣機差 (sampling error) 所致。

在蜀黍的遺傳基因效應上，許多報告指出一般組合力效應大於特殊組合力效應，亦即累加性基因效應大於顯性基因效應 (Kambal and Webster,1965; Niehaus and Pickett, 1966)，而在不同蜀黍逢機交配族群研究指出在開花期、株高、穗長等重要農藝性狀，其 σ^2_A 皆大於 σ^2_D (Bittinger et al., 1981; Jan-orn et al., 1976；Lothrop et al., 1985a)。顯見累加性基因效應在蜀黍主要農藝性狀之遺傳上極爲重要，有利於育種者在進行族群改良時，早期行混合選拔 (mass selection) 即可達到成效。

遺傳率爲一數量性狀之變異性可以傳遞於後裔之程度。數量性狀遺傳率大小在育種上極爲重要，可作爲族群中性狀選拔價值之度量及傳遞力之指數。在族群改良法中選種法包括：mass selection、half-sib family selection、full-sib family selection、selfed progeny evaluation、reciprocal recurrent selection、reciprocal full-sib selection。估

算遺傳率可以決定選用適當的選種方法。Eckebil *et al.* (1977) 和 Jan-orn *et al.* (1976) 等人的試驗結果表示，對於開花期、株高等高遺傳率的性狀採用 mass selection 有極大的效果。而估算遺傳率亦可預測選拔後的遺傳增進 (genetic gain from selection)，其公式爲 $R=ih^2\sigma_p$，R爲對選拔增進反應(response)，i 爲選拔强度 (intensity of selection)，爲族群表現型值標準偏差，σ^2_p爲所選拔性狀的遺傳率 (heritability of the trait for which selection is practiced)。由公式得知遺傳率大小爲決定選拔之重要因素，當遺傳率高時選拔反應會較大。Bittinger et al. (1981)、Eckebil et al. (1977)、Jan-orn et al. (1976)、Lorthrop *et al.* (1985b) 皆表示在不同蜀黍族群內對於開花期、株高、百粒重等高遺傳率性狀具有較大的選拔增進反應。

產量性狀雖是育種家所關心的，但成熟期、抗倒伏、子粒品質等也是育種者所必須考慮的，所以育種家常以兩種以上具有經濟價值的數量性狀作爲選拔的對象，因此數量性狀間的相關程度在作物育種上極爲重要。性狀間的相關性在遺傳上可解釋由基因之多效性 (pleiotropic) 或連鎖 (linkage) 效應所造成。以致當進行選拔一性狀後另一相關性狀亦會反應。所以若性狀間有較高的相關性存在，則可進行間接選拔 (indirect selection)，亦即當進行選拔某一性狀，其遺傳率極低時，則可考慮進行選拔與此性狀有較高相關，且遺傳率高的另一性狀之間接選拔。

三、蜀黍以 SSD 法增進世代選拔自交系之探討

第一部份爲蜀黍基礎族群SSD法密植試驗，在不同密度下其植株平均存活率列於表 10，在 5×5 cm 密度下其存活率 (65.57%) 約爲 3.5×3.5cm (33.82%) 的兩倍，差異極爲顯著，而其變域 (range) 相一致，其變異係數 (CV) 分別爲 10.50% 及16.31% 。此兩種密度栽培其 SSD 的成功率詳列於表 11，在 5×5 cm 密度下其成功率 (34.09%) 亦約爲 3.5×3.5 cm (17.45%) 的兩倍，差異極爲顯著，變域和機差相一致，變異係數分別爲 13.70% 及 29.50% ，差異頗大。而由上述結果可知，在此二種栽培密度下，SSD 法之成功率僅約存活率之一半。

Table 10. Significant tests of means of plant survival rate (%) and coefficient of variation (%) in different planted density.

Density (cm)	Replication	Plant survival rate (%)				
		$\bar{X}\pm SE$	CV (%)	Min.	Max.	Range
3.5×3.5	10	33.82±1.74	16.31	22.42	42.42	20.00
5.0×5.0	10	65.57±2.18**	10.50	56.82	77.27	20.45

**: significant at 1% level.

Table 11. Significant tests of means of SSD succeed rate (%) and coefficient of variation (CV) in different planted density.

Density (cm)	Replication	SSD succeed rate (%)				
		$\bar{X}\pm SE$	CV (%)	Min.	Max.	Range
3.5×3.5	10	17.45±1.63	29.50	8.49	24.84	16.35
		**				
5.0×5.0	10	34.09±1.48	13.70	25.00	40.91	15.91

**: significant at 1% level, data analysis was transformated by square root.

本試驗材料爲取自逢機交配族群之雄可稔植株，族群之親本植株之外表型，如株高變異極大，葉著生部位不同，有分布疏密、上下不均一。因此，混合族群在密植下植株間將產生極大的競爭。且蜀黍具有側根和鬚根其根系極爲發達，而本試驗是在有限空間下施以肥料，植株間的根系未加以隔絕，所以其植株養分相互競爭加劇，將導致在有限供源環境下，競爭强者其營養正常，而競爭弱者生育受阻其養分水分吸收受到抑制，且又受到密植高株之遮蔽造成無法結實，以致死亡。所以，在密植下株間競爭過劇，將影響後裔族群的遺傳組成變異。

Roy (1976) 曾以混植及純植探討小麥在SSD 法下基因型內的競爭，結果發現某一基因型在混植時因植株間競爭其成活率明顯下降。而 Tee and Qualset (1975) 則認爲株高爲影響植株間競爭重要因子。此外Ciaser et al. (1982) 曾探討春燕麥 SSD 的栽培條件，其認爲限制土壤肥力及水分的供應將有助於降低不稔實的植株數。另外 Grafius (1965) 與 Tee and Qualset (1975) 皆曾表示在進行 SSD 法時，若能利用砂質及施少許肥料將使結實株數增加。而以 SSD 法增進世代，其族群的遺傳組成將受種子的發芽率，幼苗存活率及每株產生種子能力影響 (Haddad and Muehlbauer, 1981 ; Martin et al., 1978) 。所以本試驗再用不同選拔次族群於不同環境下栽培，以得知何種條件下可得較高之 SSD 法成功率。

第二部份爲選拔族群在密植下其植株存活率、SSD 成功率及植株性狀之影響，由基礎族群選出之 9 個次族群在密植下其植株存活率和 SSD 成功率的變方分析列於表 12。由變方分析表得知，在不同區集 (即不同前作) 之環境下，其存活率和成功率皆有極顯著的差異。且由於本試驗於種植前未施肥料，而種植三個區集間 (水泥槽) 其前作分別爲休閒、玉米、蜀黍以至於每一區集的土壤環境不同，而造成區集間存活率及成功率的顯著差異。此外，選出次族群間之比較其存活率及成功率兩者也皆達顯著差異；表示在基礎族群依不同的農藝性狀 (株高、開花期、穗長) 所選出的次族群，其後代在密植環境下，族群內植株間之競爭適應值 (fitness) 不同。

Table 12. ANOVA of plant survival rate (%) and SDD succeed rate (%) of 9 sorghum selected-populations at high planting density (5×5 cm)

SOV	df	MS	
		Survival rate[a]	SSD succeed rate[b]
Block	2	0.660*	468.21**
Subpopulation	8	0.459*	415.68**
Error	16	0.134	44.03

[a] Data tested by square root transformation.

[b] Tested by original data.

* and ** indicate significance at 5% and 1% levels, respectively.

不同選出次族群之平均存活率和成功率列於表 13，經 Duncan 氏多變域統計分析結果得知高株 Ph (h)，中株 Ph (m) 其存活率最高達 80%，與矮株 Ph (d) 族群爲 (65.50%) 和中穗 Pa (m) 族群 (57.89%) 有顯著性的差異，而其它族群之存活率則在 65-77% 之間。在 SSD 成功率方面則以 Ph (h) 族群 62.57% 最高，最低的則是 Ph (d) 26.90%。依穗長及開花期不同所選拔之後裔族群在密植下，其存活率及成功率並無顯著差異。依株高選出的族群，其族群內株高皆較一致，所以株間有緩衝，以致其存活率及成功率較高。此外，若依其它不同性狀選出之族群，因其植株高度變異大，株間的競爭劇烈，所以依開花期及穗長性狀選出之族群其存活率及成功率較低。

Table 13. Comparisons among means of plant survival rate (%) and SSD succeed rate (%) of 9 sorghum selected-populations at high planting density (5×5 cm)

Subpopulation	Survival rate (%)	Duncan grouping	Subpopulation	SSD succeed rate (%)	Duncan grouping
Ph (h)*	80.12	a	Ph (h)*	62.57	a
Ph (m)	79.82	a	Ph (m)	57.31	ab
Pa (l)	77.19	ab	Pa (l)	47.95	bc
Fl (m)	71.35	abc	Fl (e)	45.91	bc
Fl (l)	70.76	abc	Fl (l)	44.74	c
Fl (e)	67.84	abc	Fl (m)	44.44	c
Pa (s)	66.37	abc	Pa (s)	37.13	cd
Ph (d)	65.50	bc	Pa (m)	28.95	d
Pa (m)	57.89	c	Ph (d)	26.90	d

* Ph: plant height (h): high; (m): medium; (d): dwarf.
Pa: panicle (l): long; (m): medium; (s): short.
Fl: flowering date (l): late; (m): medium; (e): early.

依開花期選出次族群植株之SSD法存活率、成功率及開花期差異性比較，詳列於表14。就存活率而言，雖以前作是蜀黍的區集其Fl (m)較高(84.21%)，然在SSD成功率，則以前作是休閒地之區集其Fl(l)、Fl(e)(51.78% ，51.75%)較高，且其開花期(68.27日)也較其它區集爲早。開花期早、中、晚族群在各密植區集下也皆呈顯著性的差異，表現出其具有極高的遺傳率。由結果可知，蜀黍在密植下是否能結實，除了受植株間彼此競爭影響之外，尙受限於供源(地力)的影響。若能限制給予養分供應，則可減少其相互生長競爭所造成不結實植株的增加(Cisar et al., 1982)。而開花性狀係受生長積溫、光期影響甚大，且已知花期性狀爲重複基因(multiple gene)所控制，遺傳率較高且爲較穩定性狀，所以其變異係數較低，約在8-15% 左右，較穗長及株高之變異(參見表15、16)爲小。

Table 14. Survival rate (%), SSD succeed rate (%), and significant tests of flowering date of 3 sorghum selected-populations (depend on different flowering date) under different conditions of previous crops with high planting density (5×5 cm).

Parameters and characters		Envimoment								
		Block I			Block II			Block III		
		Fallow Previous : no			Continious cropping Previous : corn			Continious cropping Previous : sorghum		
		F1(e)	F1(m)	F1(1)	F1(e)	F1(m)	F1(e)	F1(e)	F1(m)	F1(e)
Survival rate(%)		70.18	68.42	70.18	56.14	61.40	67.54	77.18	84.21	74.56
SSD succeed rate(%)		51.75	48.25	51.78	38.60	43.86	42.98	43.86	41.23	42.98
Flowering	$\overline{X}$ (cm)	68.27	76.87	86.17	87.07	89.40	100.00	83.36	88.13	93.39
	CV(%)	12.72	9.49	15.82	11.09	8.57	7.71	12.73	12.96	11.79
	t-test	c	b	a	b	a	a	c	b	a

a, b, and c: means with the same letter are not significantly different.

Table 15. Survival rate (%), SSD succeed rate (%), and significant tests of flowering date of 3 sorghum selected-populations (depend on different plant height) under different conditions of previous crops with high planting density (5×5 cm).

Parameters and characters		Envimoment								
		Block I			Block II			Block III		
		Fallow Previous : no			Continious cropping Previous : corn			Continious cropping Previous : sorghum		
		Ph(h)	Ph(m)	Ph(d)	Ph(h)	Ph(m)	Ph(d)	Ph(h)	Ph(m)	Ph(d)
Survival rate(%)		85.09	94.74	64.04	83.33	71.05	61.04	71.93	73.68	71.05
SSD succeed rate(%)		69.30	76.32	27.19	64.04	57.02	33.30	54.39	38.60	20.18
Flowering height	$\overline{X}$ (cm)	99.43	84.00	57.42	77.59	73.74	47.71	70.57	66.75	51.83
	CV(%)	35.62	33.73	21.57	30.70	26.28	42.83	29.41	30.28	29.26
	t-test	a	b	c	a	a	b	a	b	c

a, b, and c: means with the same letter are not significantly different.

Table 16. Survival rate (%), SSD succeed rate (%), and significant tests of flowering date of 3 sorghum selected-populations (depend on different panicle length) under different conditions of previous crops with high planting density (5×5 cm).

Parameters and characters		Envimoment								
		Block I			Block II			Block III		
		Fallow Previous : no			Continious cropping Previous : corn			Continious cropping Previous : sorghum		
		Pa(1)	Pa(m)	Pa(s)	Pa(1)	Pa(m)	Pa(s)	Pa	Pa(m)	Pa(s)
Survival rate(%)		78.07	56.14	71.93	74.56	63.16	55.26	78.95	63.16	71.93
SSD succeed rate(%)		58.77	34.12	42.98	54.39	23.68	33.33	30.70	23.68	35.09
Flowering height	$\overline{X}$ (cm)	10.60	8.87	7.43	10.21	7.95	6.50	9.20	7.89	6.05
	CV(%)	35.92	42.43	30.35	37.31	50.49	53.14	39.91	39.20	38.53
	t-test	a	b	c	a	b	b	a	a	b

a, b, and c: means with the same letter are not significantly different.

依株高選出次族群植株之 SSD 法存活率、成功率及株高差異性比較，詳列於表 15。在無前作下 (區集I) 其地力較佳，以 Pl (m) 存活率最高達 94.74% ，而在前作是玉米 (區集 II) 以 Ph (d) 存活率最低僅 61.04% 。此外就 SSD 成功率而言，則以 Ph (m) 族群在無前作之區集下最高爲 76.32% ，而以 Ph (d) 族群在前作是蜀黍 (區集III) 的生育環境下其成功率最低爲 20.18% ，差異極大。而不同株高族群其在密植下，以Ph (h) 族群在無前作的區集下，生長較佳爲 99.43 公分，且不同(高、中、矮) 族群在不管有無前作的環境下，皆表現高遺傳率且一致性。

依穗長選出次族群植株之 SSD 法存活率、成功率及穗長差異性比較，詳列於表 16。在不同區集下，依穗長選出的族群皆以 Pa (l) (長穗) 其存活率最高，SSD 成功率除前作是蜀黍之區集 (Block III) 外，也以 Pa (l) 最高，其可能是長穗之植株其頂端生長點幼穗分化能力較强生長勢較佳之故。而穗長長度在無前作的區集下 (Block I, 地力較佳)，表現出穗長有差異顯著性，也顯現出高的遺傳率。而在變異係數方面，因穗長爲後期結實性狀所以變異頗大，其中以 Pa (s) 短穗及中穗Pa (m)，在前作是玉米 (Block II) 時 CV 值最大，分別爲 53.14% 及50.49% ；此可能由於地力較差，族群內植株競爭强者愈强弱者愈弱，致使族群內變異加劇 CV 值增大所致。

本試驗不同次族群間在區集內沒有分隔開，而導致族群間彼此會有邊際效應之影響。如 Ph (d) 因整族群皆是矮株 (高遺傳率性狀)，可能受鄰近族群植株的遮蔽以致於存活率及 SSD 成功率顯著降低。Kern and Atkins (1970) 曾指出株高爲影響蜀黍行內競爭的因素；此外 Pendleton and Seif (1962) 也描述矮性玉米其兩側若種植高株玉米則其生長和產量將受影響。Doggett (1972) 亦指出蜀黍種植密度若提高爲 200,000 株/ha，則高株之植株生長較矮株爲優勢。而由表 13 得知其族群間存活率差異不大，但 SSD 成功率差異較大，此可能是營養生長中期生育較快，植株間彼此競爭水分、養分、陽光而高株較高且根系發育較快的基因型較占優勢，爲後期生殖生長奠下基礎，而矮株競爭弱者在生育中期生長受阻，停滯以至於後期不能開花結實。

綜合上述的結果，蜀黍行 SSD 法密植栽培，在生長期間未加施肥的環境下，若依株高選出的族群可有較高的存活率達 95% ，且成功率亦達 76% ，而依穗長、開花期選出之族群其存活率及成功率則較低。而本試驗各次族群性狀之變域及變異可能是在生長期間次族群內植株間有競爭所致，且本試驗族群間根系未加分隔彼此間競爭，以至存活率下降影響成功結實率，若能將族群間根系隔絕種植則有助於提高存活率和結實率。因此，以 SSD 法在密植下，植株生長條件不正常以致造成植株不結實或死亡，而改變後代族群大小及遺傳組成是值得探討的問題。如 Martin et al. (1978) 曾在研究大豆雜交分離族群後代，以不同密度進行 SSD 法世代增進，結果發現以蓄意高密度栽植，經過四代後遺失 55% 植株，其質的性狀已不符合理論頻度，而量的性狀則是在高密度種植下，族群會有較多的高株及晚熟的頻度。陳 (1986) 以小麥雜交組合(F_2)族群用 SSD 法行世代增進至高世代(F_7)，其高遺失率族群 50% 與低遺失率族群 20% 之平均值、變方、峰度、歪度等與對照組比較均無差異，其認爲在小麥以 SSD 法行世代增進其淘汰無偏向。Cisar et al. (1982) 以燕麥進行 SSD 法，繁殖二代後則發現高密度下族群遺失雖爲 34.5% ，但在株高、含油量及子粒產量上與

低密度下，幾無淘汰族群比較無顯著性的差異，顯見以 SSD 法行密植種植，其遺失是屬於逢機與否？可能因作物種類淘汰高低而異。本試驗蜀黍在高密度下種植行 SSD 法世代增進，其淘汰是屬於逢機或挑選 (randomly or selectively elimated) 未加以探討。若爲逢機性則以 SSD 法密植栽培進行世代增進，利用於蜀黍育種工作中將是可行之方法，以減少栽培空間以降低人力，物力達到節約育種資源的目的。因此，蜀黍 SSD 法密植栽培是否爲逢機性淘汰，本研究室將於日後做更進一步之探討。

引用文獻

1. 陳成、黃懿秦、戴政。1977。不同生育環境下對雜交蜀黍育種之探討。國立臺灣大學農學院研究報告 17(1): 19-38.
2. 曾清田、楊靄華、謝明都、陳琮琨。1990。高粱品種改良。雜糧作物試驗研究年報(民國 79 年)：339-348.
3. 陳嘉昇。1986。小麥單籽後裔法中加速世代的應用於分離族群的表現。國立臺灣大學農藝學研究所碩士論文。臺北。
4. 謝兆樞。1985。世界蜀黍之研究現況。科學農業 33(5-6)：155-170.
5. Ali-Khan, S. T. and D. E. Weibel. 1969. Heritability and interrelationships of some agronomic characters in grain sorghum. Can. J. Plant Sci. 49:217-218.
6. Andrews, D. J. and O. J. Webster. 1971. A new factor for genetic male-sterility in *Sorghum bicolor* (L.) Moench. Crop Sci. 11:308
7. Atkins, R. E. 1982. Registration of IAP3BR (M)C3 sorghum germplasm. Crop Sci. 22: 165-166.
8. Bhola Nath. 1982. Population breeding techniques in sorghum. In: Sorghum in the Eighties (ed. by House, L. R., L. K. Mughogho, and J. M. Peacock). pp.421-434. ICRISAT, Patancheru PO, A. P., India.
9. Bittinger, T. S., R. P. Cantrell, J. D. Axtell and W. E. Nyquist. 1981. Analysis of quantitative traits in PP9 random-mating sorghum population. Crop sci. 21:664-669.
10. Brim, C. A. 1966. A modified pedigree method of selection in soybeans. Crop Sci. 6:220.
11. Brim, C. A., and C. W. Stuber. 1973. Application of genetic male sterility to recurrent selection schemes in soybeans. Crop Sci. 13: 528-530.
12. Cisar, G., A. E. Howey, and C. M. Brown. 1982. Optimal population density and random vs. selective elimination of genotypes under a modified single-seed-descent method with spring oats. Crop Sci. 22:576-579.
13. Collins, F. C. and R. C. Pickett. 1972. Combining ability for yield, protein, and lysine in incomplete diallel of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. Crop Sci. 12:5-6.
14. Compton, W. A. 1968. Recurrent selection in self-pollinated crops without extensive crossing. Crop Sci. 8:773.
15. Doggett, H. 1970. Sorghum. Longman, Harlow.
16. Doggett, H. 1972. Recurrent selection in sorghum populations. Heredity 28:9-29.
17. Doggett, H. 1982. A look back at the 70s. In: Sorghum in the Eighties (ed. by House, L. R., L. K. Mughogho, and J. M. Peacock). pp.15-24. ICRISAT, Patancheru PO, A. P., India.

18.Doggett, H. 1988. Sorghum. 2nd ed. Longman, Harrow.

19.Eckebil, J. P., W. M. Ross, C. O. Gardner, and J. W. Maranvill. 1977. Heritability estimates, genetic correlation, and predicted gains from S progeny tests in three grain sorghum random-mating populations. Crop Sci. 17:373-377.

20.Empig, L. T., C. O. Gardner, and W. A. Compton. 1972. Theoretical gains for different population improvement procedures. Neb. Agric. Exp. Sta. MP 26 rev.

21.Falconer, D. S. 1989. Introduction to quantitative genetics. 3nd ed. Longman Inc., New York.

22.Fehr, W. R. and L. B. Ortiz. 1975. Recurrent selection for yield in soybeans. J. Agric. Univ. P. R. 9:222-232.

23.Forsberg, R. A. and R. R. Smith. 1980. Sources, maintenance, and utilization of parental material. In: Hybridization of Corp Plants (ed. by Fehr, W. R., and H. H. Hadley). pp.65- 81. The American Society of Agronomy, Inc., Madison.

24.Frey, K. T. and T. Horner. 1957. Heritability in standard units. Agron. J. 49:59-62.

25.Gilmore, E. C., Jr. 1964. Suggested method of using reciprocal recurrent selction in some naturally self-pollinated species. Crop Sci. 4:323-325

26.Goulden, C. H. 1939. Proc. 7th International Genetics Congress, Edinburgh, pp. 132-133.

27.Gracen, V. E. 1986. Sources of temperate maize germplasm and potential usefulness in tropical and subtropical environments. Advances in Agronomy 39:127-172.

28.Grafius, J. E. 1965. Short cuts in plant breeding. Crop Sci. 5:377.

29.Haddad, N. I., and F. J. Muehlbauer. 1981. Comparison of random bulk population and single-seed-descent methods for lentil breeding. Euphytica 30:643-651.

30.Hallauer, A. R. and J. B. Miranda, Fo. 1981. Quantitative genetics in maize breeding. Iowa State Univ. press, Ames, IA..

31.Hallauer, A. R., W. A. Russell, and K. R. Lamkey. 1988. Corn breeding. In: Corn and Corn Improvement, 2nd ed. (ed. by Sprague, G. F., and J. W. Dudley). pp.463-564. American Society of Agronomy, Inc. Madison, Wisconsin, USA.

32.Hanson, W. D., A. H. Probst, and B. E. Caldwell. 1967. Evaluation of a population of soybean genotypes with implications for improving self-pollinated crops. Crop Sci. 7:99-103.

33.Harlan, J. R., and J. M. J. de Wet. 1972. A simplified classification of cultivated sorghum. Crop Sci. 12:172-176.

34.Ireland, J. C. 1938. Sorghum characters grouped by multiple correlations. J. Agric. Res. 56:707-710.

35.Jan-orn, J., C. O. Gardner, and W. M. Ross. 1976. Quantitative genetic studies of NP3R random-mating grain sorghum population. Crop Sci.16: 489-496.

36.Jennings, P. R. and R. C. Aquino. 1968. Studies on competition in rice . III .The mechanism of competition among genotypes. Evalutions 22:529-542.

37.Jensen, N. F., and W. T. Federer. 1965. Competition ability in wheat. Crop Sci. 5: 449-452. 38. Jones, M. D., and J. B.

Sieglinger. 1951. Effect of wind direction of natural crossing in sorghum, *Sorghum vulgare* Pers. Agron. J. 43:571-572.

39.Kambal, A. E. and O. J. Webster. 1965. Estimates of general and specific combining ablity in grain sorghum, *Sorghum vulgare* Pers. Crop Sci. 5:521-523.

40.Kern, J. J. and R. E. Atkins. 1970. Competition among among adjacent rows of grain sorghum of different height genotype. Agron. J. 62:83-86.

41.Khalifa, M. A. and C. O. Qualset. 1975. Intergenotypic competition between tall and dwarf wheat. II in hybrid bulks. Crop Sci. 15:640-644.

42.Lamkey, K. R. 1992. Fifty years of recurrent selecting in the Iowa Stiff Stalk Synthetic maize population. Maydica 37:19-28.

43.Lausuwan, P. and R. E. Atkins. 1977. Estimates of combining ability and heterosis in converted exotic sorghums. Crop Sci. 17:47-50.

44.Liang, G. H. L., C. R. Reddy, and A. D. Dayton. 1972. Heterosis, inbreeding depression, and heritability estimates in a systematic series of grain sorghum genotypes. Crop Sci. 12:409-411.

45.Lothrop, J. E., R. E. Atkins, and O. Smith. 1985a. Variability for yield and yield components in IAP1R grain sorghum random-mating population. I. Means, variance components, and heritabilities. Crop Sci. 25:235-240.

46.Lothrop, J. E., R. E. Atkins, and O. Smith. 1985b. Variability for yield and yield components in IAP1R grain sorghum random-mating population. II. correlations, estimated gains from selection, and correlated responses to selection. Crop Sci. 25:240-244.

47.Mamdouh, A. F., O. E. Weibel, and R. D. Morrison. 1971. Quantitative inheritance of some head and seed characteristics in sorghum, *Sorghum bicolor* (L.) Moench. Crop Sci. 11: 787-789.

48.Martin, R. J., J. R. Wilcox, and F. A. Laviolette. 1978. Variability in soybean progenies developed by single seed descent at two plant populations. Crop Sci. 18:359-363.

49.Niehaus, M. H. and R. C. Pickett. 1966. Heterosis and combining ability in diallel cross in *Sorghum vulgare* Pers. Crop Sci. 6:33-36.

50.Nordquist, P. T., O. J. Webster, C. O. Gardner, and W. M. Ross. 1973. Registration of three sorghum germplasm random-mating populations. Crop Sci. 13: 132.

51.Pendleton, J. W. and R. D. Seif. 1962. Role of height in corn competition. Crop Sci. 2: 154-156.

52.Poehlman, J. M. 1979. Breeding field crops. 2nd ed. AVI Westport, Conn. pp.321 -353.

53.Rao, N. G. P., V. K. S. Rana, and D. P. Tripathi. 1968. Line × tester analysis of combining ability in sorghum. Indian J. Genet. 28: 231-238.

54.Robinson, R. G. and L. A. Bernat. 1963. Dry weight of panicles as an estimate of yield in grain sorghum. Crop Sci. 3:22-23.

55.Ross, C. O., K. D. Kofoid, J. W. Maranville, and R. L. Voigt. 1981. Selecting for grain protein and yield in sorghum random-

mating populations. Crop Sci. 21: 774-777.

56.Ross, W. H., and G. H. Hookstra. 1983. Performance of S_1 progenies from a sorghum random-mating population sampled in different years. Crop Sci. 23:89-91.

57.Ross, W. M., J. P. Eckebil, K. D. Kofoid, and C. O. Gardner. 1976. Quantitative characteristics of five *Sorghum bicolor* (L.) Moench random-mating populations. Maydica 21:177-186.

58.Ross, W. M., H. J. Gorz, F. A. Haskins, G. H. Hookstra, J. K. Rutto, and R. Ritter. 1983. Combining ability effects for forage residue traits in grain sorghum hybrids. Crop Sci. 23: 97-101.

59.Ross, W. M., S. D. Kindler, H. L. Hackerott, T. L. Harvey, A. Sotomayor, O. J. Webster, and K. D. Kofoid. 1977. Registration of RP1R and RP2B sorghum germplasm. Crop Sci. 17:983.

60.Roy, N. N. 1976. Inter-genotypic plant competition in wheat under single seed descent breeding. Euphytica 25:219-223.

61.Secrist, R. E. and R. E. Atkins. 1991 Comparison of mass selection and S1 testing recurrent-selection methods in sorghum. Jour. Iowa Acad. Sci. 98(3):134-138.

62.Singh, S. P. 1977. Use of genetic male sterility for simultaneous conversion and alien sorghums. Crop Sci. 17:482-484.

63.Snape, J. W. and T. J. Riggs. 1975. Genetical consequences of single seed descent in the breeding of self-pollinating crops. Heredity 35:211-219.

64.Stephens, J. C. and J. R. Quinby. 1945. The MS2AV10 linkage group in sorghum. J. Agric. Res. 70:209.

65.Stephens, J. C. and R. F. Holland. 1954. Cytoplasmic male-sterility for hybrid sorghum seed production. Agron. J. 46:20-23.

66.Stuber, C. W. 1980. Mating designs, field nursery layouts, and breeding records. In : Hybridization of Crop Plants (ed. by Fehr, W. R., and H. H. Hadley). pp.83-104. The American Society of Agronomy, Inc. Madison.

67.Tee, T. S., and C. O. Qualset. 1975. Bulk population in wheat breeding comparison of single seed descent random bulk methods. Euphytica 24:393-405.

68.Wilson, N. D., D. E. Weibel., and R. W. Mcnew. 1978. Diallel analysis of grain yield, percent protein, and protein yield in grain sorghum. Crop Sci. 18:491-495.

Genetic Studies on Base Population of Sorghum

Cheng Chen, Ming-Shu Chiang and Chih-Dong Lin

Department of Agronomy, National Taiwan University

Taipei, Taiwan 106, ROC

To develop a set of germplasm in order to improve plants of sorghum, nine elite cytoplasmic male sterile lines as female parents and eleven superior F_1 hybrids as male parents were made cross in this experiment. Equal amount of seeds from each cross were bulked and carried out random- mating in Taipei (TP) and Taichung (TC). The filial random-mating populations derived from the random-mating were planted in Taipei for further experimental research and made random-mating once more. Finally, the base population was developed sucessfully and had broad genetic variation and suitable growth in Taiwan. Fifty half-sib (progeny of open-pollinated male -sterile plants) and S_1 (progeny of unbaggedmale- fertile plants) families were randomly chosen from the base population. Genetic variability of agronomic characters were estimated. All of the agronomic characters did not exit inbreeding depression in this experiment, indicating they were all due to additive genetic action. Plant height had the highest estimation of coefficient of variation value. The estimation of additive variance was greater than non-additive variance for all traits in the experiment, therefore it is better to use recurrent selection for population improvement. Heritabilities for S_1 families (broad sense) were slightly higher than for half-sib families (narrow sense) by using parent- offspring regression and standard unit methods. Positive correlation were found between days to flower and leaf number, stalk diameter and leaf or green leaf number, panicle weight and plant height or green leaf number, while that of between plant height and stalk diameter, was negative. Survival rate and SSD succeed rate for 5×5 cm density were two-fold larger than that of 3.5×3.5 cm. Nine sub-populations selected for different agronomic characters were planted under environment of 5×5 cm density without fertilizer application. Survival rate and SSD succeed rate were higher for high-plant and medium-high-plant sub-populations selected for plant height. Survival rate and SSD succeed rate in the block without previous crops were higher than that in the block with previous crops of sorghum or corn. This experiment indicated that the SSD succeedrate could be higher if one can control the supplement of nutrition.

Key words: Sorghum, Base population, Cytoplasmic male sterility, Heritability, Genetic variance, Phenotypic correlation, Single seed descent method.