

黑糯玉米農藝性狀之組合力分析¹

謝光照²

摘要

謝光照。2009。黑糯玉米農藝性狀之組合力分析。台灣農業研究 58:125-135。

以不同來源之黑糯玉米族群所選育之 11 個自交系及半互交 F_1 組合為材料進行組合力分析。所調查的農藝性狀包括開花期、吐絲期、株高、穗位高、果穗鮮重、穗長、穗徑及果穗行數等 8 個性狀。以 Griffing 之方法分析結果顯示黑糯玉米所調查的性狀，除受一般組合力效應 (GCA) 控制外，同時受特殊組合力效應 (SCA) 所控制，所有性狀之 GCA/SCA 均方比值均大於 1，均呈現一般組合力效應大於特殊組合力效應。親本 E14、J16、N4、K1-1 及 P12-1 等之果穗鮮重、穗長及穗徑具有較大之正效應值，表示自交系具有較多增加果穗鮮重、穗長及穗徑之累加性基因。雜交組合中，D1 × N4、E14 × J16、E14 × N4、H2 × N4、H2 × K1-1、J16 × N4、J16 × K1-1、J16 × O2、J16 × P12-1 及 N4 × K1-1 等組合具有較大的特殊組合力效應值，同時也有具較高的產量表現。以 Hayman 方法之分析結果顯示，果穗鮮重之 h^2/H_2 值為 5.79，表示有 6 個顯性基因群控制著其顯性效果的表現，而其相關係數為顯著負值 (-0.96)，此顯性基因為增量效應。

關鍵詞：黑糯玉米、組合力、鮮果穗重。

前言

黑糯為目前市場上流行的食用玉米之一，由於其胚乳所含的澱粉全部為支鏈性澱粉，煮熟後籽粒柔粘細膩，氣味清香，食之口感呈現香又 Q，故為許多消費者所喜歡。籽粒中含有天然黑色素，使其籽粒呈現紫黑色。黑色是由糊粉層所含的色素所決定。乳熟前期籽粒呈現正常的黃色 (或白色)，只有在乳熟後期黑色素逐漸形成，隨著成熟度的增加，籽粒色澤由淺變深，直至黑色。黑糯玉米除直接鮮食外，還可加工成營養粉、飲料及罐頭等食品，因此黑

糯玉米的開發利用前景廣闊。

一般自交系組合力的檢定親，可以選擇遺傳基礎較廣的天然授粉品種、合成品種、雙雜交種進行頂交，淘汰大部分一般組合力較差的自交系，再以單交或測交法選出較優之雜交組合。Horner *et al.* (1972) 以自交系、單交種及合成品種當花粉親 (檢定親)，進行自交系組合力檢定，結果顯示籽粒產量的表現在三種不同類型的檢定親間，並沒有差異存在。同時自交系也可用於檢測一般組合力的改良效果 (Horner *et al.* 1973; Zambezi *et al.* 1986)。Darrah *et al.* (1972)、Comstock (1979) 與 Charcosset *et al.*

1. 行政院農業委員會農業試驗所研究報告第 2358 號。接受日期：98 年 6 月 29 日。

2. 本所作物組研究員。台灣 台中縣 霧峰鄉。

3. 通訊作者，電子郵件：x486045@tari.gov.tw；傳真機：(04)23399544。

(1990) 的研究均認為以自交系當檢定親比族群當檢定親具有較大的遺傳變異，可有效的鑑別受檢自交系組合力的高低。Sprague (1983) 的研究指出玉米基因之累加性及顯性作用通常較其它型式之基因作用為重要，而超顯性或上位性作用，雖在部分組合中出現，但就整個族群而言，則後二者之作用並不重要。

Mariani & Desiderio (1975) 以義大利的硬粒種族群所分離自交系之全互交組合為材料進行研究，認為產量及有關性狀共同受累加性及顯性基因之作用；而 Moreno-Gonzalez & Dudley (1981) 分析馬齒型及硬粒型種源間之雜交，結果發現顯性作用顯著大於累加性作用。而株高、開花期、百粒重與籽實產量等性狀，主要由非累加性成分所控制 (Lin & Chen 1986)。Lee *et al.* (1986) 指出一般硬粒種自交系具有較佳之一般組合力；馬齒種自交系則具有較佳的特定組力效應。而玉米的開花期、吐絲期、株高、穗位高、百粒重等之 GCA 及 SCA 均方均達極顯著，且 GCA/SCA 均方比值均大於 1，表示累加性及非累加性基因共同控制這些性狀，但以累加性均方所佔的比例較大；而籽粒產量的 GCA 及 SCA 均方均達顯著，其 GCA/SCA 均方比值小於 1，顯示籽粒產量以非累加性均方佔總遺傳變方中之較大比例。

本研究目的在探討所培育之黑糯自交系其組合力之差異，以作為黑糯育種上自交系與雜交種選拔之依據。

材料與方法

本試驗以黑糯不同來源之族群分離所選之 11 個自交系及其半全互交 55 個 F_1 雜種 (不含反交)，共計有 66 個基因型為材料。 F_1 雜種與自交系分別種植於隔鄰之畦。田間試驗於 2005 年秋 (9 月 23 日播種) 在農試所進行。田間設計為逢機完全區集設計 (RCBD)，3 重複， F_1 為單行區，自交系為 3 行區，行長 4.5 m，行株距為 80 cm × 30 cm。三要素肥料量為 N:P₂O₅:K₂O = 200:90:60 kg/ha，基肥以台肥 39 號複

合肥料 (N:P₂O₅:K₂O = 12:18:12) 每公頃施 500 kg，即基肥施氮素 60 kg，磷肥 90 kg 及鉀肥 60 kg。其餘不足之氮素 140 kg 則以硫酸銨 (N = 21%) 於玉米長至齊膝期時當追肥施用。其餘之田間管理按實際需要進行之。

生育期間調查開花期、吐絲期、株高、穗位高、果穗鮮重、穗長、穗徑、果穗行數。其性狀之調查方法如下：(1) 開花期 (days to tasseling)：係指由播種日起至小區中 50% 植株達雄穗始花所需之日數。(2) 吐絲期 (days to silking)：係指由播種日起至小區中 50% 植株達雌穗開始吐絲所需之日數。(3) 株高 (plant height)：於植株雄穗開花後，每小區逢機 10 株，由地面至雄穗穗頸節之平均高度，以 cm 表示。(4) 穗位高 (ear height)：於雌穗吐絲後，每小區逢機 10 株，由地表至最上位雌穗著生節位之平均高度，以 cm 表示。(5) 果穗鮮重 (ear fresh weight)：逢機取出糊熟期之 5 個果穗，去苞葉稱其果穗鮮重，以 g/5 ears 表示。(6) 穗長 (ear length)：上述生理成熟期之 5 個烘乾果穗，量其整穗長度之平均值，以 cm 表示。(7) 穗徑 (ear diameter)：上述生理成熟期之 5 個逢機果穗中間部位寬度之平均值，以 mm 表示。(8) 果穗行數 (ear row number)：計數上述 5 個逢機果穗之行數，以 (No./ear) 表示。

所獲得之數據，以 Griffing (1965) 方法 3 模式 I 進行組合力分析，再以 Hayman (1954a, b) 進行去苞葉果穗鮮重遺傳介量之估算。各遺傳參數所代表意義如下：a (累加性作用) 顯著，表示親本間有極大之遺傳變異。b (顯性效果) 顯著，表示各雜交組合間有明顯之顯性效果。b₁ (平均顯性效果) 顯著，表示平均顯性效果對上述顯性效果有明顯影響，即遺傳因子為單向之作用。b₂ 顯著，表示顯性效果是由遺傳因子頻度 (genetic frequency) 不相等所造成的。b₃ 顯著，表示顯性效果係由特殊組合力 (specific combining ability) 所造成。D 為基因之累加性作用 (additive effect of gene)。H₁ 為基因之顯性作用。H₂ 為組合的顯性作用。D - H₁，正值表示性狀之因子作用為累加性效果大於顯性效

果；負值表示顯性效果大於累加性效果。E (環境作用) 顯著，表示性狀易受環境之影響。 $(H_1/D)^{1/2}$ (平均顯性程度)，當大於 1.3 表示超顯性；介於 0.76–1.3 表示顯性；介於 0.26–0.75 為不完全顯性；小於 0.25 為無顯性。 $H_2/4H_1$ ，表示親本正負效應基因之比值，當偏離 0.25 即表示其顯性作用大部分是正負效應基因頻度分布不均所造成。 K_d/K_r (顯隱性基因之比值)，等於 1，表示顯隱性基因數目大約相等；大於 1，表示顯性基因數目多於隱性基因數目；小於 1，表示隱性基因較多。 h^2/H_2 值，表示控制各性狀之顯性基因群數。親本間 $W_r + V_r$ 值大小，表示親本間之顯性順序。Y 表示親本之外表型觀測值，而 Y 與 $W_r + V_r$ 之相關係數 (r)，顯著負值表示顯性基因為增量基因；顯著正值表示顯性基因為減量基因；不顯著表示其顯性無一定作用方向。 W_r/V_r 之迴歸線交於 W 軸原點以上，表示控制性狀之基因為不完全顯性；交於 W_r 軸原點上，表示為完全顯性基因控制；交於 W 軸原點下方，表示有超顯性之作用。

結 果

本研究以黑糯不同來源之族群所選育之 11 個自交系及其半互交 (55 個 F_1 雜種) 為材

料，11 個自交系親本農藝性狀之平均值如表 1 所列，開花期之變異介於 55–62.6 天，吐絲期之變異介於 57–64.3 天，株高介於 110–166 cm，穗位高介於 32–83 cm，果穗鮮重介於 405–718 g/5 ear，穗長介於 12.0–18.0 cm，穗徑介於 32.6–40 mm，果穗行數介於 8–12 行，親本間性狀有明顯的變異存在。

F_1 雜交組合其開花期之變異介於 51.0 ($A1 \times O2$)–58.0 ($J16 \times P12-1$)，吐絲期之變異介於 57 ($A1 \times N4$)–64.3 ($B4 \times P12-1$ 、 $K1-1 \times P12-1$)，株高介於 155 cm ($D1 \times G5-1$)–205 cm ($J16 \times P12-1$)，穗位高介於 50 cm ($D1 \times G5-1$)–116 cm ($B4 \times P12-1$)。果穗鮮重之變異介於 579 g/5 ear ($D1 \times G5-1$)–1224 g/5 ear ($N4 \times K1-1$)，而雜交組合中， $D1 \times N4$ 、 $E14 \times J16$ 、 $E14 \times N4$ 、 $E14 \times K1-1$ 、 $H2 \times N4$ 、 $H2 \times K1-1$ 、 $J16 \times N4$ 、 $J16 \times K1-1$ 、 $J16 \times O2$ 、 $J16 \times P12-1$ 、 $N4 \times K1-1$ 、 $N4 \times P12-1$ 、 $K1-1 \times O2$ 、 $K1-1 \times O2$ 等組合具有較高的產量。穗長介於 14.9 cm ($D1 \times G5-1$)–22.2 cm ($N4 \times K1-1$)，穗徑介於 36.0 mm ($H2 \times O2$)–45 mm ($N4 \times K1-1$)，果穗行數介於 8 ($D1 \times P12-1$)–13 行 ($D1 \times N4$)，綜合各性狀顯示 F_1 雜交組合間存在明顯的差異 (表 2)。

表 1. 11 個親本農藝性狀之平均值

Table 1. Means of agronomic characters of 11 parental lines

Parental line	Days to tasseling (d)	Days to silking (d)	Plant height (cm)	Ear height (cm)	Ear fresh weight (g/5 ears)	Ear length (cm)	Ear diameter (mm)	Ear row number (No./ear)
A1	56.0	58.3	133	50	447	14.6	33.6	9.3
B4	58.3	60.0	166	83	405	12.0	34.6	9.7
D1	58.0	60.0	110	32	387	12.3	33.6	10.6
E14	58.6	60.0	145	48	591	18.0	33.6	8.6
G5-1	55.0	57.0	135	38	568	15.0	35.3	10.0
H2	59.3	62.6	146	50	478	17.0	32.6	9.6
J16	62.6	64.3	121	38	656	17.6	34.6	9.3
N4	57.0	59.3	120	43	718	17.6	40.0	12.1
K1-1	61.3	63.3	126	42	608	17.3	35.6	8.5
O2	62.0	62.3	138	40	394	14.0	33.0	8.8
P12-1	60.0	63.0	160	72	607	16.4	35.6	10.5
LSD _{0.05} ^z	2.6	2.6	19	22	167	1.5	2.8	2.5

^z Critical value of least significant difference at 5% level.

表 2. F₁ 單交組合農藝性狀之平均值Table 2. The F₁ hybrid means of agronomic characters

Hybrid	Days to tasseling (d)	Days to silking (d)	Plant height (cm)	Ear height (cm)	Ear fresh weight (g/5 ears)	Ear length (cm)	Ear diameter (mm)	Ear row number (No./ear)
A1 × B4	54.3	55.6	176	78	694	16.4	38.0	10.0
A1 × D1	51.3	52.6	161	68	673	15.1	38.0	11.2
A1 × E14	51.6	53.0	158	61	874	18.4	39.3	10.6
A1 × G5-1	52.6	54.0	168	60	813	16.8	39.0	10.6
A1 × H2	53.3	55.0	160	71	846	19.2	38.3	10.1
A1 × J16	54.0	54.6	168	75	910	19.5	39.0	9.4
A1 × N4	52.0	53.0	166	70	924	19.2	42.0	11.7
A1 × K1-1	54.3	55.3	168	70	933	18.9	40.0	9.2
A1 × O2	51.0	53.6	173	71	814	18.0	38.6	9.3
A1 × P12-1	54.0	55.6	171	83	816	18.4	38.3	10.1
B4 × D1	55.6	57.0	171	60	604	14.4	37.6	10.8
B4 × E14	56.3	57.6	201	100	862	19.0	39.0	8.9
B4 × G5-1	56.0	57.3	188	86	702	15.4	37.6	10.6
B4 × H2	56.6	58.6	201	100	777	17.7	37.6	10.0
B4 × J16	57.6	59.3	195	93	888	18.3	39.0	9.8
B4 × N4	55.3	55.6	185	93	913	19.1	42.3	12.2
B4 × K1-1	56.6	58.3	198	95	971	18.4	41.3	8.9
B4 × O2	55.5	55.3	195	95	772	17.4	39.0	8.2
B4 × P12-1	57.3	59.6	218	116	776	17.5	39.0	10.9
D1 × E14	52.6	53.6	160	65	821	17.6	38.3	10.0
D1 × G5-1	54.6	56.3	155	50	579	14.9	35.6	10.8
D1 × H2	55.0	56.0	161	61	809	17.9	38.3	10.8
D1 × J16	54.6	55.3	165	65	916	17.1	41.3	10.9
D1 × N4	53.3	54.6	161	66	1019	19.6	44.3	13.0
D1 × K1-1	54.6	55.6	158	56	911	18.5	40.0	9.2
D1 × O2	54.0	55.0	160	53	720	15.4	38.6	9.2
D1 × P12-1	54.6	55.6	165	70	810	16.8	40.3	8.0
E14 × G5-1	54.3	56.6	181	71	853	18.2	37.6	10.5
E14 × H2	55.3	55.6	183	80	955	21.8	39.0	10.4
E14 × J16	56.3	57.3	178	78	1127	21.6	41.0	9.8
E14 × N4	54.3	55.3	180	85	1168	21.9	43.3	12.1
E14 × K1-1	55.6	57.6	181	76	1009	21.6	40.6	8.9
E14 × O2	55.3	56.0	190	93	852	18.8	38.0	8.5
E14 × P12-1	55.6	57.3	201	100	985	20.7	39.3	9.6
G5-1 × H2	56.0	57.3	183	76	760	17.5	37.0	10.9
G5-1 × J16	55.0	56.6	175	68	911	18.4	38.6	9.9
G5-1 × N4	53.6	54.6	168	63	952	19.5	41.6	11.6
G5-1 × K1-1	55.0	56.3	176	68	873	18.9	39.0	8.8
G5-1 × O2	55.0	55.6	168	70	766	17.1	38.0	9.4
G5-1 × P12-1	55.0	58.0	191	85	804	17.6	38.6	11.3
H2 × J16	55.3	56.6	166	63	995	20.6	40.0	10.5
H2 × N4	54.0	55.3	168	70	1141	21.8	43.3	12.9
H2 × K1-1	55.6	58.0	176	73	1054	21.5	41.3	10.1
H2 × O2	54.6	56.3	180	73	683	18.3	36.0	8.1
H2 × P12-1	55.3	58.6	178	81	852	20.4	38.6	9.8
J16 × N4	55.3	56.0	180	81	1213	21.4	44.0	12.5
J16 × K1-1	56.6	58.0	175	76	1193	20.6	44.3	9.3
J16 × O2	57.6	57.6	195	83	1003	19.8	40.3	7.2
J16 × P12-1	58.0	59.0	205	95	1086	20.6	40.0	10.0
N4 × K1-1	54.0	55.3	170	70	1224	22.2	45.0	11.0
N4 × O2	54.6	55.0	178	73	877	19.8	40.3	10.2
N4 × P12-1	54.6	56.6	168	73	1009	21.0	43.0	12.6
K1-1 × O2	56.3	57.6	188	71	999	18.6	42.0	8.8
K1-1 × P12-1	57.0	59.6	175	78	1033	20.2	41.3	9.6
O2 × P12-1	56.0	57.3	193	86	816	17.1	40.0	9.6
LSD _{0.05} ^z	2.6	2.6	19	22	167	1.5	2.8	2.5

^z Critical value of least significant difference at 5% level.

經組合力分析顯示開花期、吐絲期、株高、穗位高、去苞葉果穗鮮重、穗長、穗徑、果穗行數等一般組合力 (GCA) 均達極顯著之差異，而開花期、吐絲期、株高、穗位高、去苞葉果穗鮮重、穗長、穗徑等特殊組合力亦達極顯著之差異；其 GCA/SCA 比值在所調查之性狀均大於 1，其值介於 2.51–16.20，顯示這些性狀的遺傳效應以一般組合力佔較大部份 (表 3)。

11 個親本之一般組合力之效應估值列於表 4，在開花期及吐絲期方面，親本 B4、H2、J16、K1-1 及 P12-1 等為正效應，表示自交系帶有較多延緩開花期及吐絲期之累加性基因，其餘親本則帶有提早開花期及吐絲期之累加性

基因。在株高及穗位高方面，親本 B4、E14、O2 及 P12-1 等為正效應，表示自交系帶有較多增高株高及穗位高之累加性基因，其餘親本則帶有降低株高及穗位高之累加性基因。在果穗鮮重方面，親本 E14、J16、N4、K1-1 及 P12-1 等為正效應，表示自交系帶有較多增加果穗鮮重之累加性基因，其餘親本則帶有減少果穗鮮重之累加性基因。在穗長及穗徑方面，親本 J16、N4、K1-1、P12-1 同時帶有增加穗長及穗徑之累加性基因；而親本 E14 及 H2 則帶有增加穗長及減少穗徑之累加性基因。在果穗行數方面，D1 及 N4 則帶有增加籽粒行數之累加性基因。

表 3. 黑糯玉米農藝性狀組合力之變方分析

Table 3. Analysis of variance for agronomy characters of the 11 × 11 diallel set

Source	df	Mean squares							
		Days to tasseling	Days to silking	Plant height	Ear height	Ear fresh weight	Ear length	Ear diameter	Ear row number
GCA	10	20.56**	15.66**	1041**	928**	1080**	22.67**	22.13**	7.29**
SCA	55	8.17**	4.48**	340**	176**	266**	2.08**	5.42**	0.45
Error	130	2.15	0.89	50	60	36	0.32	1.05	0.86
GCA/SCA		2.51	3.49	3.06	5.27	4.06	10.89	4.08	16.20

** Significant at 1% level.

表 4. 親本農藝性狀之一般組合力效應估值

Table 4. Estimated values of general combining ability effects for agronomy characters of 11 parental inbreds in the 11 × 11 diallel set

Parental line	Days to tasseling (d)	Days to silking (d)	Plant height (cm)	Ear height (cm)	Ear fresh weight (g/5 ear)	Ear length (cm)	Ear diameter (mm)	Ear row number (No./ear)
A1	-2.92	-1.97	-8.4	-4.0	-64.8	-0.75	-0.77	-0.01
B4	0.99	0.74	16.5	17.1	-97.7	-1.64	-0.62	-0.09
D1	-0.62	-0.99	-16.1	-14.0	-107.5	-2.07	-0.62	0.30
E14	0.02	-0.27	4.3	3.5	50.0	1.27	-0.39	-0.34
G5-1	-0.46	-0.61	-1.8	-6.5	-68.0	-1.12	-1.11	0.24
H2	0.40	0.69	0.2	-0.8	-15.8	0.90	-1.00	0.12
J16	1.63	1.10	-0.2	-0.4	116.0	1.09	0.68	-0.08
N4	0.72	-1.12	-6.4	-2.2	141.6	1.68	3.17	1.77
K1-1	1.07	1.05	-2.2	-3.2	106.1	1.15	1.40	-0.79
O2	0.39	-0.04	3.6	0.8	-72.7	-0.83	-0.85	-1.22
P12-1	0.99	1.43	10.6	11.6	12.8	0.32	0.14	0.10
SE (g-g) ^z	0.41	0.36	2.7	3.6	23.6	0.22	0.40	0.31

^z Standard error of GCA between i and j parental lines.

全互交分析之特定組合力效應值 (表 5)，可看出雜交組合中， $A1 \times G5-1$ 、 $A1 \times O2$ 、 $B4 \times K1-1$ 、 $B4 \times O2$ 、 $D1 \times N4$ 、 $E14 \times J16$ 、 $E14 \times N4$ 、 $H2 \times N4$ 、 $H2 \times K1-1$ 、 $J16 \times N4$ 、 $J16 \times K1-1$ 、 $J16 \times O2$ 、 $J16 \times P12-1$ 、 $N4 \times K1-1$ 及 $K1-1 \times O2$ 等在株高、穗位高、果穗鮮重、穗長及穗徑具有正且較大的特定組合力效應值，顯示這些雜交組合帶有較多增值之非累加性基因。

雜交組合的平均雜種優勢值 (表 6)，可看出開花期與吐絲期具有較小的平均雜種優勢值之變異範圍，其次為株高、穗長、穗徑則具有中等的平均雜種優勢值之變異範圍；而穗位高、果穗鮮重與籽行數則具有較大之平均雜種優勢值之變異範圍。針對果穗鮮重之表現，雜交組合 $A1 \times O2$ 、 $B4 \times K1-1$ 、 $B4 \times O2$ 、 $H2 \times N4$ 、 $H2 \times K1-1$ 、 $J16 \times O2$ 及 $K1-1 \times O2$ 等則具有 90% 以上之平均雜種優勢值。

黑糯玉米 11×11 半全互粒交之 F_1 雜交種及親本材料，去苞葉果穗鮮重經刪掉非均質的親本後 ($J16$ 、 $N4$)，利用 Hayman 之方法進行變方分析之結果 (表 7)，顯示果穗鮮重其 a (累加性作用)、 b (顯性效果)、 b_1 (平均顯性效果對顯性效果之影響)、 b_2 (基因頻度分布不均對顯性效果之影響) 及 b_3 (特殊組合力對顯性效果之影響) 皆達極顯著；而各性狀之 a 均方值大於 b 均方值約 3.5 倍。而變方的趨勢呈 $b_1 > b_3 > b_2$ 大小之順序，性狀一般存在顯性效果，但因自交系之不同而有異，並存在具有較大顯性效果之組合。

估計其遺傳成分之結果 (表 8)，發現果穗鮮重之 D (基因的累加性作用)、 H_1 (基因的顯性作用)、 H_2 (雜交組合造成的顯性作用)、 h^2 (所有雜交組合之顯性效應) 等遺傳組成分，均達極顯著。顯示這些性狀的表現，除受累加性基因控制外，同時受複雜的顯性基因所控制，而且其基因的顯性效果大於基因的累加性效果。由表 8 也可看出果穗鮮重的 $(H_1/D)^{1/2}$ 值為 2.77，大於 1.4 呈超顯性；果穗鮮重之 $H_2/4H_1$ 值均偏

離 0.25，表示正效應與負效應基因分布不均；其 K_d/K_r 接近於 0.8，表示以顯性基因居多。其 h^2/H_2 值介於 5.79，表示有 6 個顯性基因群來控果穗鮮重顯性效果之表現。果穗鮮重的狹義遺傳率 40.79%，而其 $(W_r + V_r)/Y_r$ 相關係數為 -0.96，即表示顯性基因為增量基因。

討 論

Griffing (1956) 之組合力分析法，將親本之組合力分為一般組合力 (GCA) 及特定組合力 (SCA) 二種。GCA 主要係受基因之累加性效應所作用，SCA 則受基因之顯性效應或非等位基因間之相互作用所影響 (Sprague & Tatum 1942)。而 Rojas & Sprague (1952) 則指出 GCA 變方與 SCA 變方的大小可用於決定基因作用的形式，GCA 變方通常包括累加性變方，而 SCA 變方則包括非累加性的作用。本研究以黑糯為材料進行組合力分析，顯示黑糯產量及其它農藝性狀同時受 GCA 及 SCA 共同控制，其 GCA/SCA 比值均大於 1，顯示這些性狀的遺傳效應以 GCA 為主導，主要以累加性效應為主，此結果與 Mariani & Desiderio (1975) 相類似；但去苞果穗鮮重的表現與 Lee *et al.* (1986) 飼料玉米籽粒產量之結果稍有不同，可能係因材料類型及取樣時期不同所致。

玉米自交系本身的產量與 SCA 及 GCA 間無顯著的相關存在 (Lin & Chen 1986)。因此自交系潛力的評估，根據外部形態之選拔，並不能確定其雜交種一定具有高產，必須經由測交的評估 (Gama & Hullauer 1977)。優良親本的選拔通常係採用組合力檢定法，最終目的在尋找具有最高雜種優勢之親本組合。本分析結果顯示，所使用的黑糯自交系中，以親本 $J16$ 、 $N4$ 、 $K1-1$ 及 $P12-1$ 在穗長、穗徑及果穗鮮重等為大且正效應，表示這幾個自交系帶有較多增加穗長、穗徑及果穗鮮重之累加性基因，為此批材料中較為優良之自交系，可作為黑糯育種中之重要材料。

表 5. 單交組合農藝性狀之特殊組合力效應

Table 5. Estimated values of specific combining ability effects for agronomy characters of 55 combinations in the 11 × 11 diallel set

Hybrid	Days to tasseling (d)	Days to silking (d)	Plant height (cm)	Ear height (cm)	Ear fresh weight (g/5 ears)	Ear length (cm)	Ear diameter (mm)	Eae row number (No./ear)
A1 × B4	0.87	-0.18	-2.22	-6.62	20.2	0.57	0.39	0.05
A1 × D1	-0.51	-1.44	-15.47	14.52	9.1	-0.32	0.39	0.79
A1 × E14	-0.82	-1.82	-8.37	-9.70	52.4	-0.40	1.49	0.90
A1 × G5-1	0.66	-0.49	7.77	-1.23	109.8	0.46	1.88	0.31
A1 × H2	0.46	-0.80	-2.60	4.65	90.7	0.82	1.11	-0.09
A1 × J16	-0.10	-1.54	6.23	7.60	22.4	0.90	0.08	-0.55
A1 × N4	0.25	-0.98	10.72	4.40	11.2	-0.01	0.59	-0.15
A1 × K1-1	0.79	-0.82	8.16	5.42	55.7	0.24	0.36	-0.11
A1 × O2	-1.50	-1.39	7.26	4.65	115.6	1.36	1.29	0.45
A1 × P12-1	0.53	-0.88	-1.32	3.88	31.6	0.60	-0.04	-0.08
B4 × D1	-0.10	0.17	0.47	-14.95	-27.0	-0.09	-0.09	0.47
B4 × E14	-0.07	0.11	9.95	7.47	73.6	1.15	1.00	-0.74
B4 × G5-1	0.07	0.11	2.77	4.27	31.7	-0.04	0.39	0.39
B4 × H2	-0.12	0.14	14.05	11.83	54.6	0.18	0.29	-0.15
B4 × J16	-0.35	0.40	7.90	4.78	28.0	0.60	-0.06	-0.06
B4 × N4	-0.33	-1.03	4.05	6.58	33.0	0.81	0.77	0.46
B4 × K1-1	-0.79	-0.54	13.16	9.27	125.9	0.61	1.54	-0.29
B4 × O2	-1.00	-2.44	3.93	6.83	105.8	1.59	1.47	-0.53
B4 × P12-1	-0.05	0.40	20.34	16.06	24.8	0.56	0.47	0.80
D1 × E14	-2.12	-2.13	0.98	3.63	41.8	0.18	0.34	-0.07
D1 × G5-1	0.35	0.86	2.13	-1.23	-81.7	-0.14	-1.60	0.13
D1 × H2	-0.17	-0.77	6.75	4.65	96.4	0.81	0.95	0.25
D1 × J16	-1.74	-1.85	10.59	7.60	70.8	-0.17	2.26	0.60
D1 × N4	-0.71	-0.29	13.41	11.06	148.9	1.77	2.77	0.86
D1 × K1-1	-1.17	-1.47	5.85	2.09	76.4	1.16	0.21	-0.42
D1 × O2	-0.38	-1.03	1.62	-3.67	64.3	0.08	1.13	0.00
D1 × P12-1	-1.10	-1.85	-0.29	0.55	68.4	0.32	1.80	-2.52
E14 × G5-1	-0.61	0.47	8.29	2.86	34.5	-0.15	0.16	0.51
E14 × H2	-0.48	-0.82	7.90	5.42	84.4	1.40	1.39	0.50
E14 × J16	-0.71	0.57	3.41	3.37	123.8	0.94	1.70	0.18
E14 × N4	-0.35	0.34	11.23	11.83	140.2	0.69	1.54	0.58
E14 × K1-1	-0.82	-0.18	8.67	4.52	16.4	0.89	0.64	-0.04
E14 × O2	0.30	-0.75	11.11	18.76	38.3	0.07	0.23	-0.01
E14 × P12-1	-0.74	-0.90	15.85	12.99	86.0	0.85	0.57	-0.28
G5-1 × H2	0.66	0.17	14.05	12.22	7.5	-0.52	0.11	0.43
G5-1 × J16	-1.56	-0.90	6.23	3.50	26.2	0.14	0.08	-0.41
G5-1 × N4	-0.53	-0.67	5.72	0.29	42.6	0.69	0.59	-0.54
G5-1 × K1-1	-1.00	-1.18	9.82	6.32	-1.1	0.62	-0.29	-0.77
G5-1 × O2	0.46	-0.75	-4.40	5.55	70.4	0.81	0.95	0.32
G5-1 × P12-1	-0.92	0.09	12.00	8.11	23.4	0.18	0.62	0.85
H2 × J16	-2.10	-2.21	-4.14	-7.26	58.4	0.37	1.31	0.37
H2 × N4	-1.07	-1.31	3.67	1.19	178.8	0.99	2.16	0.91
H2 × K1-1	-1.20	-0.82	7.77	5.55	127.7	1.18	1.93	0.68
H2 × O2	-0.74	-1.39	5.21	3.11	-65.0	-0.02	-1.14	-0.88
H2 × P12-1	-1.46	-0.54	-5.37	-0.98	18.6	0.94	0.52	-0.48
J16 × N4	-0.97	-1.05	15.85	12.47	118.6	0.40	1.13	0.72
J16 × K1-1	-1.43	-1.23	6.62	8.50	132.7	0.13	3.23	0.09
J16 × O2	1.02	-0.47	20.72	12.73	123.3	1.31	1.49	0.39
J16 × P12-1	-0.02	-0.62	23.80	11.96	120.7	0.95	0.16	-0.13
N4 × K1-1	-1.74	-1.67	7.77	3.63	140.1	1.14	1.41	-0.03
N4 × O2	0.38	-0.90	10.21	4.52	-27.8	0.66	-0.99	-0.40
N4 × P12-1	-1.00	-0.72	-6.70	-7.90	18.1	0.77	0.67	0.66
K1-1 × O2	0.25	-0.41	15.98	3.88	129.2	0.00	2.44	0.70
K1-1 × P12-1	-0.46	0.09	-4.27	-1.88	78.0	0.50	0.77	0.20
O2 × P12-1	0.00	-1.13	8.16	4.01	39.9	-0.64	1.70	0.60
SE (S _{ij} -S _{ik}) ^z	1.49	1.28	9.64	10.60	82.0	0.77	1.39	0.77
SE (S _{ij} -S _{kl}) ^y	1.43	1.22	9.23	10.10	78.5	0.74	1.33	1.21

^z Standard error of SCA in the *i*th female parent with the *j*th and *k*th male parents.^y Standard error of SCA in the *i* × *j* hybrid between *k* × *l* hybrids.

表 6. 玉米單交組合農藝性狀之平均雜種優勢值 (%)

Table 6. Heterosis value (%) for agronomic characters of maize

Hybrid	Days to tasseling	Days to silking	Plant height	Ear height	Ear fresh weight	Ear length	Ear diameter	Ear row number
A1 × B4	-4.9	-5.9	17.7	17.5	62.7	23.5	11.2	5.5
A1 × D1	-9.9	-10.9	32.8	67.3	61.2	12.0	12.8	12.0
A1 × E14	-9.8	-10.4	13.7	25.4	68.4	12.6	16.8	18.5
A1 × G5-1	-5.6	-6.3	25.4	35.8	60.1	13.7	13.0	10.3
A1 × H2	-7.5	-9.0	14.2	43.3	82.8	21.6	15.5	7.0
A1 × J16	-8.9	-10.8	32.0	69.8	64.9	20.8	14.1	1.4
A1 × N4	-7.9	-9.9	31.5	50.0	58.6	18.7	14.0	9.3
A1 × K1-1	-7.3	-9.0	29.4	52.7	76.8	18.3	15.3	2.9
A1 × O2	-7.2	-11.0	27.6	59.2	93.6	26.0	16.0	12.0
A1 × P12-1	-6.8	-8.2	17.0	36.9	54.8	18.8	10.5	2.0
B4 × D1	-4.2	-5.0	24.0	4.3	52.3	18.9	10.2	5.8
B4 × E14	-3.7	-3.8	29.4	51.8	73.1	27.1	14.1	-2.8
B4 × G5-1	-1.7	-1.9	24.8	42.4	44.2	14.5	7.6	8.1
B4 × H2	-3.6	-4.3	28.7	50.0	75.8	22.2	11.8	3.4
B4 × J16	-4.6	-4.5	35.2	53.4	66.3	23.5	12.4	3.4
B4 × N4	-4.0	-6.7	29.0	47.3	62.6	28.9	13.3	12.1
B4 × K1-1	-5.2	-5.4	35.2	52.0	91.5	25.4	17.5	-2.1
B4 × O2	-8.5	-9.5	27.8	54.0	93.0	33.8	15.2	-3.1
B4 × P12-1	-3.0	-2.9	33.6	50.5	53.3	23.4	10.9	7.8
D1 × E14	-9.7	-10.5	25.4	62.5	67.7	16.4	13.8	3.4
D1 × G5-1	-3.8	-3.7	26.5	42.8	21.1	9.2	3.3	4.5
D1 × H2	-6.2	-8.6	25.9	51.0	86.9	22.2	15.5	6.5
D1 × J16	-9.3	-10.9	42.4	85.7	75.4	14.2	20.9	9.3
D1 × N4	-7.2	-8.3	40.5	77.7	84.4	31.1	20.3	14.6
D1 × K1-1	-8.3	-9.7	33.8	54.5	83.0	24.9	15.3	-4.1
D1 × O2	-10.0	-10.0	28.8	48.8	84.3	17.4	16.0	2.2
D1 × P12-1	-7.3	-9.4	22.2	35.4	62.8	17.4	16.3	-24.5
E14 × G5-1	-4.9	-3.1	29.7	65.3	47.1	10.7	9.1	12.8
E14 × H2	-6.2	-7.6	25.7	62.7	78.6	24.9	17.5	13.8
E14 × J16	-7.1	-7.7	33.7	80.7	80.6	21.1	19.9	9.6
E14 × N4	-6.0	-7.2	35.8	85.4	78.5	22.9	17.6	16.6
E14 × K1-1	-7.2	-6.4	33.7	70.3	68.3	22.2	17.3	3.8
E14 × O2	-8.2	-8.4	34.1	111.3	73.0	17.5	13.9	6.6
E14 × P12-1	-6.1	-6.7	32.2	66.6	64.5	20.5	13.4	0.0
G5-1 × H2	-2.6	-4.1	30.1	73.5	45.1	9.5	8.8	11.5
G5-1 × J16	-7.0	-6.5	36.3	78.2	48.7	12.6	10.4	2.0
G5-1 × N4	-4.7	-6.0	32.0	55.1	48.7	19.5	10.6	4.8
G5-1 × K1-1	-5.9	-6.3	35.0	70.8	48.4	17.1	9.8	-5.0
G5-1 × O2	-6.5	-6.7	23.1	78.7	59.1	18.1	11.2	9.2
G5-1 × P12-1	-4.8	-3.3	29.9	54.5	36.8	12.5	8.9	10.3
H2 × J16	-9.2	-10.7	24.2	43.3	75.3	19.2	18.8	11.2
H2 × N4	-7.1	-9.2	26.2	50.0	90.7	26.1	19.2	19.0
H2 × K1-1	-7.7	-7.9	29.2	59.9	94.0	25.4	20.9	11.7
H2 × O2	-9.8	-9.8	26.3	62.9	56.5	18.2	9.6	-3.9
H2 × P12-1	-7.2	-6.6	16.3	34.2	56.9	22.5	13.1	-1.9
J16 × N4	-7.5	-9.4	48.9	100.0	76.5	21.5	17.8	16.7
J16 × K1-1	-8.6	-9.1	40.9	91.6	88.4	18.0	26.0	4.4
J16 × O2	-7.4	-8.9	50.0	112.7	91.0	25.4	19.2	10.4
J16 × P12-1	-5.3	-7.3	45.5	72.7	71.0	21.3	13.7	0.6
N4 × K1-1	-8.7	-9.7	37.8	64.7	84.6	27.2	18.9	7.0
N4 × O2	-8.1	-9.5	38.0	76.0	57.8	25.0	10.5	5.4
N4 × P12-1	-6.5	-7.3	20.2	27.5	52.3	23.6	13.6	11.7
K1-1 × O2	-8.6	-8.2	42.1	75.5	99.7	18.7	22.3	10.9
K1-1 × P12-1	-6.0	-5.5	22.0	38.2	70.0	20.1	15.8	1.0
O2 × P12-1	-8.1	-8.5	29.6	55.2	63.1	12.7	16.5	7.4
Minium	-10.0	-10.7	13.7	4.3	21.1	9.2	3.3	-24.5
Maximum	-1.7	-1.9	50.0	112.7	94.0	28.9	26.0	19.0

表 7. 去苞葉果穗重之變方分析

Table 7. Analysis of variance for ear fresh weight of the diallel cross set

Source	df	Mean squares
Block	2	3850
Treatment	80	68836**
a	8	286548**
b	36	89291**
b ₁	1	2551638*
b ₂	8	31323**
b ₃	27	15269**
Error	160	2363

*, ** Significant at 5% and 1% level, respectively.

表 8. 果穗性狀之遺傳成分估值

Table 8. Estimated values of the genetic variance components in the diallel crosses set

Genetical component	Estimated value
D	8482**
H ₁	65460**
H ₂	57952**
h ²	335706**
F	-5059
E	787
(H ₁ /D) ^{1/2}	2.77
H ₂ /4H ₁	0.22
K _d /K _r	0.80
h ² /H ₂	5.79
Heritability (%)	40.79
r of (W _r + V _r)/Y _r	-0.96

** Significant at 1% level of probability.
r: correlation coefficient.

經由平均值與 SCA 效應值兩者綜合比較，顯示雜交組合中，D1 × N4、E14 × J16、E14 × N4、H2 × N4、H2 × K1-1、J16 × N4、J16 × K1-1、J16 × O2、J16 × P12-1 及 N4 × K1-1 等雜交組合，在去苞葉果穗鮮重方面具有較大的 SCA 效應值，同時也具有較高的產量表現，為本研究中表現較佳之雜交組合。

黑糯玉米重要農藝性狀之遺傳介量與基因效應之分析，以 Hayman (1954a, b) 方法分析結果，發現果穗鮮重係由累加性與顯性效果共同

控制，其中顯性效果係由基因平均顯性效果，頻度分布不均及 SCA 等共同控制。果穗鮮重若以 D - H₁ 的正負值為指標，則呈現基因顯性效果大於累加性效果，本試驗之結果與飼料玉米 (Lee *et al.* 1989)，台南白果穗乾重及籽乾重之顯性作用係由 6 群超顯性基因所控制 (Shieh & Thseng 2002) 等結果相似，其顯性基因均為增量基因 (Juang 1989; Chen *et al.* 1996; Shieh & Thseng 2002)。

由狹義遺傳率的估算，顯示果穗鮮重之狹義遺傳率偏低 (0.408)，係屬於數量遺傳之微效基因所控制。因此未來在黑糯玉米之育種中，由這些性狀的基因效應分析與雜種優勢之表現，可知須採用組合較多有利基因的育種方法較為有利，如輪迴選種法進行族群改良，通過基因間充分重組，不斷累積有利之累加性及非累加性基因，來創造更優異的改良族群。此改良過的族群，或可直接推廣給農民栽培；或由此改良過的族群進行自交系之分離選拔，再經組合力檢定，選出較優之 F₁ 雜種供推廣栽培之用。

引用文獻 (Literature cited)

- Charcosset, A., M. Lefort-Buson, and A. Gallais. 1990. Use of top-cross designs for predicting performance of maize single cross hybrids. *Maydica* 35:23-27.
- Chen, L., S. P. Cui, and Y. B. Sun. 1996. Gene effect analysis of ear characters in corn. *Acta Agric. Boreali-Sinica* 11:28-32.
- Comstock, R. E. 1979. Inbred lines vs the population as tester in reciprocal recurrent selection. *Crop Sci.* 19:881-886.
- Darrah, L. L., S. A. Eberhart, and L. H. Penny. 1972. A maize breeding methods study in Kenya. *Crop Sci.* 12:605-608.
- Horner, E. S., H. W. Lundy, M. C. Lutrick, and W. H. Chopman. 1973. Comparison of the three method of recurrent selection in maize. *Crop Sci.* 13: 485-489.

- Horner, E. S., W. H. Chapman, H. W. Lundy, and M. C. Lutrick. 1972. Commercial utilization of the products of recurrent selection combining ability in maize. *Crop Sci.* 12:602–604.
- Gama, E. E. G. and A. R. Hallauer. 1977. Relation between inbred and hybrid traits in maize. *Crop Sci.* 17: 703–706.
- Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Aust. J. Biol. Sci.* 9:463–493.
- Hayman, B. I. 1954a. The analysis of variance of diallel table. *Biometrics* 10:235–244.
- Hayman, B. I. 1954b. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics* 39:789–809.
- Juang, J. R. 1989. Genetics and Growth Characteristics of Maize Hybrid Combinations from Flint and Dent Kernel Forms. Dr. Thesis, Graduate Institute of Food Crops, Natl. Chung-Hsing Univ. 130 pp.
- Lee, T. C., G. J. Shieh, C. L. Ho, and J. C. Juang. 1986. Analysis of diallel sets of dent and flint maize inbreds for combining ability and heterosis. *J. Agric. Res. China* 35:145–164.
- Lin, S. F. and C. Chen. 1986. Studies on combining ability of major agronomic characters in maize (*Zea mays* L.). *J. Agric. Assoc. China* 136:6–14.
- Mariani, G. and E. Desiderio. 1975. Grain yield and prolificacy. 2. A diallel analysis of eight inbred from the O. P. variety Nostrano Dell'isola at two densities. *Maydica* 20:95–110.
- Moreno-Gonzalez, J. and J. W. Dudley. 1981. Epistasis in related and unrelated maize hybrids. *Crop Sci.* 21:644–651.
- Rojas, B. A. and G. F. Sprague. 1952. A comparison of variance component in corn yield trials: III. General and specific combining ability and their interaction with locations and years. *Agron. J.* 44: 462–466.
- Shieh, G. J. and F. S. Thseng. 2002. Diallel analysis of yield and other agronomic characters in Tainan-white maize (*Zea mays* L.) population. *J. Agric. Assoc. China* 3:445–453.
- Sprague, G. F. 1983. Heterosis in maize: theory and practice. p.71–93. *in: Heterosis: Reappraisal of Theory and Practices.* (Frande, R., ed.). Springer-Verlage. Berlin.
- Sprague, G. E. and L. A. Tatum. 1942. General and specific combining ability in single crosses of corn. *J. Am. Soc. Agron.* 34:923–932.
- Zambezi, B. T., E. S. Horner, and F. G. Martin. 1986. Inbred lines as tester for general combining ability in maize. *Crop Sci.* 26:908–910.

Diallel Analysis on the Yield and Agronomic Characters of Purple-Glutinous Maize (*Zea mays* L.)¹

Guang-Jauh Shieh²

Abstract

Shieh, G. J. 2009. Diallel analysis on the yield and agronomic characters of purple-glutinous maize (*Zea mays* L.). J. Taiwan Agric. Res. 58:125–135.

This experiment was conducted for the purpose of investigating the quantitative inheritance of yield and other agronomic characters of purple-glutinous maize. A half set of diallel cross combined from eleven maize (*Zea mays* L.) inbred lines derived from different purple-waxy populations were used to investigate inheritance of yield and other agronomic characters for 11 × 11 diallel set. The investigated data were analyzed by means of Griffing's and Hayman's diallel analysis methods. Characters under analysis included days to tasseling, days to silking, plant height, ear height, ear fresh weight, ear length, ear diameter, and kernel number per ear, etc. The Griffing's combining ability analysis results indicated the additive gene effect and non-additive gene effects (dominance effect) were significantly for all the agronomic characters. Additive effect larger than dominance effects in was observed all of the agronomic characters. The inbred lines, E14, J16, N4, K1-1, and P12-1 had the positive general combining ability in the ear fresh weight, ear length, and ear diameter, and that can be used in hybrid breeding program in future. The hybrid crosses, D1 × N4, E14 × J16, E14 × N4, H2 × N4, H2 × K1-1, J16 × N4, J16 × K1-1, J16 × O2, J16 × P12-1, and N4 × K1-1 had larger average values, and positive specific combining ability in the ear fresh weight. The h^2/H_2 value of ear fresh weight was 5.79 indicating the traits was controlled by about 6 gene groups, and those dominant genes generally acted toward increasing the value.

Key words: Purple-glutinous maize, Combining ability, Ear fresh weight.

1. Contribution No.2358 from Taiwan Agricultural Research Institute (TARI), Council of Agriculture. Accepted: June 29, 2009.

2. Agronomist, Crop Science Division, TARI, Wufeng, Taichung, Taiwan, ROC.

3. Corresponding author, e-mail: x486045@tari.gov.tw; Fax: (04)23399544.