

園藝作物之雜種優勢及其利用

李成章

國立中興大學農藝系

前 言

雜種優勢(heterosis 或 hybrid vigor) 可定義為不相似配子組合而成之異接合性在細胞分裂、生長，及其他生理活性之特殊表現；即兩種品種、種間，或屬間雜交，其 F_1 之生產力、大小、存活力(具高度適應力、選拔優勢)，對病蟲害，不良環境之抵抗力以及生殖優勢(reproductive advantage)等均增加且較任何一親本為大，此種現象謂之雜種優勢。自然他花受精植物行近親繁殖，減弱生長活力，與自然自花受精植物行雜交而增強生長活力，兩者為同一現象之表現。此種現象為異型接合現象(heterozygosis)。雜交產生兩親不同性狀之異型接合，近親繁殖則自動的引至同型接合。因此Shull指出 heterosis是由不同配子會合所發生之發育上之刺激，即異型接合刺激現象，而hybrid vigor係指heterosis之表現作用，此處之表現作用已指出雜種植物之部分增大或生理活動增加及類似現象，已包括於heterosis之內，因此heterosis與hybrid vigor不但為同義且可互用。雜種優勢依其方向可分為正雜種優勢(positive heterosis)，如百合(lily)之兩個不同物種交配，其 F_1 幼苗之ferulic acid含量較兩親物種為高；另一為負雜種優勢(negative heterosis)，指 F_1 雜種較兩親為小，如番茄之果實子房數(locules)較兩親為小，(P_1 為9.6， P_2 為11.7，而 F_1 則為7.3)。在魚類(platfish) F_1 雜種亦呈現負雜種優勢，且對某些不利環境(如osmotic stress)具有抗性。依其功能，雜種優勢可分為四類型：

第一為雜種旺勢(luxuriant heterosis)，指種、品種或品系間的雜交種，比原來的更大，生長更快或某些性狀(指生育早期植株莖葉等)超越親本型，當這種現象之形成，並非有害基因的庇護所造成之結果，也不是平衡基因組合而來，雜種旺勢係由親本型所含基因互補作用和雜交後基因組合而產生的。馴化(培育)種之雜種旺勢發生頻率，比野生種為高，但雜種與其親代互相比較下，並不具有適應優勢之現象。第二為適應優勢(adaptive heterosis)，指族群內有性繁殖和異花受粉作物，適應性優越之顯性等位基因將庇護有害的隱性突變型，因此雜種與其親代比較，具有雜種適應優勢現象。第三為選擇優勢(selective heterosis)，雜種優勢由於發生突變和基因組合，可使異質接合體較同質接合體具更高之適應值和更高度之農業利用性，此一族群內只允許一族群之基因型增殖的維持，這些可以適應處在族群內之不同小生境(niches)。第四為生殖優勢(reproductive heterosis)，指雜種有生長到生殖期的能力較同型接合體為高。一般雜種優勢可用下式表示之。

$$h = \frac{F_1 - MP}{MP} (\%) , \text{ MP 爲兩親中間值}$$

而純真雜種優勢(true heterosis, heterobeltiosis) 則用

$$h = \frac{F_1 - \text{高親本}}{\text{高親本}} (\%) \text{ 表示之。}$$

雜種優勢之遺傳基礎

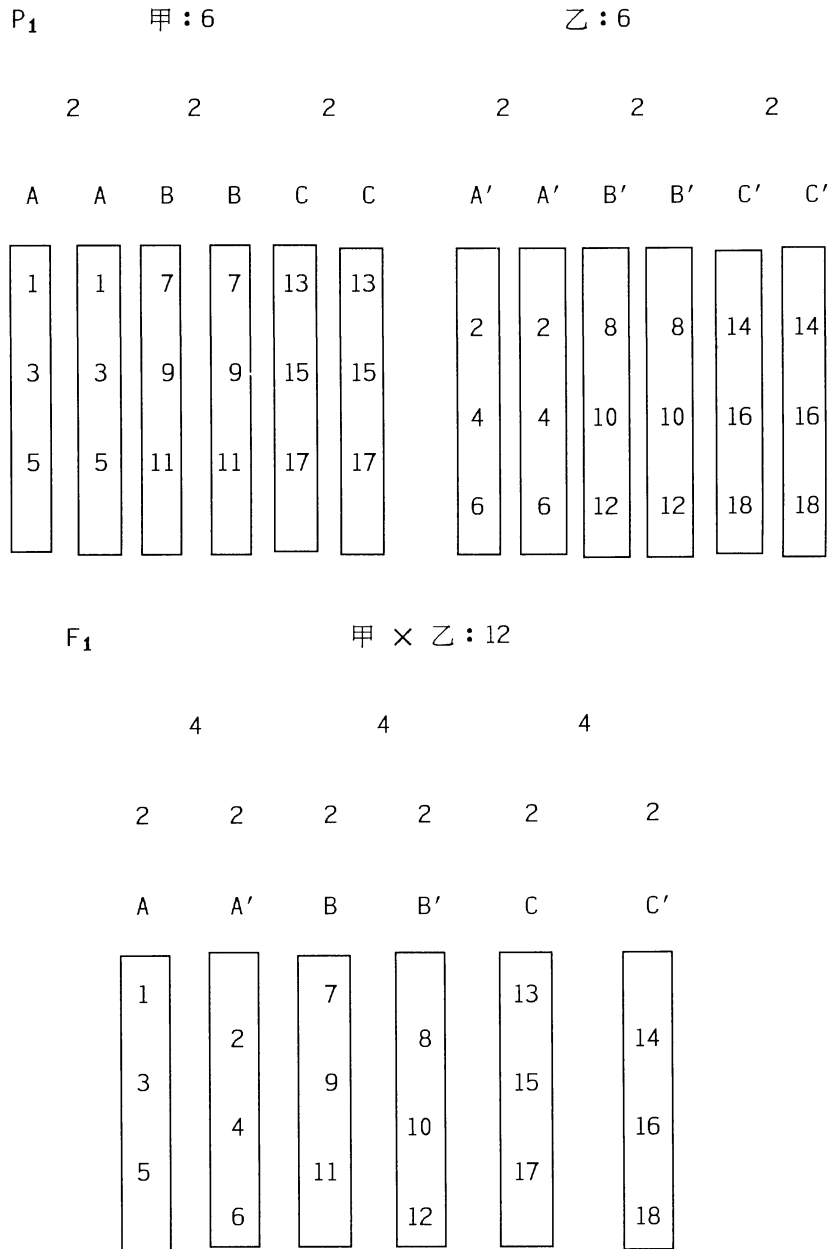
1. 超顯性或異接合性學說(Shull and East)

超顯性或顯性指異型接合狀態的 Aa 優於同型接合，不論他是 AA 或 aa，依此具有相當的異接合狀態之雜種，應優於任何同型接合個體。一般異交作物的隱性基因是以異型接合的狀態存在，此隱性基因缺少一些必要的基因功能，並且在同型接合的狀態下，對於植物的生長不利。如自交時，會導致這些隱性基因變成同型接合狀態，而使生活力減退，然再經由不同來源的自交系交配，可以重新獲得雜種優勢，此時存在於一自交系之隱性基因，可被另一自交系的顯性或部分顯性的等位基因所遮蓋，因此成功組合兩個（或更多的）自交系可以互補其缺失，此種情況可以經由下列簡單的雜交例子表示：aaBB X AAbb → AaBb。假設其親本由於缺失顯性的 A 或 B 而導致活力的減退，則雜種 AaBb 應較它們同型接合的雙親具有較強的生長勢，因為它的等位基因均為顯性或超顯性，超顯性的來源，可能由於某些基因對於生理活性是非常重要的，而此基因在異接合狀態時，由於基因產物的相互作用或生理活性之刺激作用，使得其生理表現優於同型接合者，表現出雜種優勢，當這些生理刺激作用連續自交，其後裔變為同型接合型，即迅速消失。另一個解釋是這個基因產物在同型接合個體產生的量不足或被抑制，而異型接合者可以適當的產生。

2. 顯性基因連鎖說(Jone and Bruce)

生物的數量性狀往往受發育力之影響，而支配任何性狀的因子皆可直接或間接地影響發育力。動物或植物之遺傳組成中，不正常或有害於發育之因子諸多，尤其在天然雜交作物，若干隱性之不良性狀可在雜結合狀態下，而不致受天然或人為之淘汰，因此不同品種或不同個體，其遺傳組成中常保有若干優良性狀因子，雜交以後父母雙方之顯性優良性狀得以集結，故在發育上能表現卓越之優勢。茲以圖解說明如次：

設有純接合之二品系，每品系有染色體三對，其發育能力同為 6 單位，即每對染色體之貢獻各為二單位，以此二系雜交，可使 F₁ 之發育能力增至 12 單位。現以甲代表一品系，該品系之發育乃由分布於其三對染色體上的各因子之作用而成。為便利說明起見，每染色體上之因子，只用三個數字，如 1, 3, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17 表明之。它一品系用乙代表，其發育能力適與甲品系相等，但其發育乃由別組顯性因子互相作用而成。此等因子亦分布於三對染色體上，茲以 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18 表示，用圖解說明如下：



至於顯性因子之對性，即隱性因子，在圖解中並未載出。今假定此九個因子在單元體時與在二元體時其效力相等，換言之，此九個因子對隱性基因為完全顯性，從圖解即知，甲乙兩品系交配後，其子代之顯性基因將倍於親代，蓋 F_1 代之個體各有18個不同之顯性因子，而其父母只各有9個而已。換言之，即 F_1 之發育程度為親種之兩倍。

- 前題：1. 有利於生物生活正常性狀之基因多為顯性。
 2. 關係生活力及生產力之遺傳因子為數甚多。

實際上，要區別一個雜種其生長優勢是來自超顯性或顯性基因連鎖是非常的困難，有時他

們甚至會同時作用而非互斥的，因此正確的解釋則需由影響雜種優勢的基因最初反應特性來決定。一般顯性基因連鎖說對於雜種優勢的解釋較為適合，但亦不能排除超顯性基因說，在許多雜種優勢例子中，超顯性基因說較為適合。

雜種優勢之生理表現

許多報告指出雜種與自交系間之生理發育有許多差異，茲簡述如下：

1. 雜種種子之胚在發育早期較自交系為優，雜種之胚及胚乳一般較兩親為大之相關亦有發現。
2. 幼苗2~3日後之發育，F₁雜種之澱粉消化及還原糖之堆積作用較自交系為優，尤其 α -amylase 活性更強。
3. 雜種體細胞及葉面表皮細胞之大小及數目均優於自交系。
4. 雜種之細胞核大小與雜種健旺性有密切關係。
5. 雜種根系之發育優良，故吸收能力高於自交系，尤其在養分供應量有限時為顯著。
6. 玉米雜交種吸收放射性磷素之能力優於自交系，雜種之所以有較速之早期發育，較早達於成熟以及較優良之導管組織有關。
7. 在胚開始活動初期酵素之活性，儲藏物質之移動，轉化與利用，以及活動性細胞質之合成作用等等，雜種均優於自交系。
8. 雜種之葉綠素含量，淨光合作用率均較自交系為高，其葉肉細胞亦較自交系為多。F₁之光合作用／呼吸作用比值較自交系為大，因此F₁有較大之乾物質累積量。
9. F₁ 植株之酵素活性諸如 ATPase, cytochrome, NAD glutamate dehydrogenase 等代謝活性較自交系為大，且穩定性較佳。
10. F₁之 RNA 含量較自交系為高，此可使細胞分裂，生長及代謝旺盛，因而F₁ 具有較多之細胞及代謝活性。
11. F₁之收穫指數較自交系為大，乃因乾物質運轉力大之故。
12. F₁之粒線體活力較自交系為高，因其粒線體內之氧化磷酸化反應之配合較完整，尤其互補作用之存在使粒線體內之 ATPase 活力提高，對於能量產生的效率大為提高。

雜種優勢在育種上之利用

雜種優勢於實際園藝作物之改良與利用，最近數年已極發達，如茄子、西瓜、番茄、番椒、胡瓜、南瓜、甜瓜、越瓜等果菜類，甘藍、結球白菜、蘿蔔、菠菜、洋蔥等蔬菜，一、二年生草花、球莖花卉等無性繁殖作物類，雜種優勢之利用均已臻實用化地步。其所以盛行實用者，有數種重要理由：(1)雜種生育旺盛，(2)產量極高，(3)抗倒伏性強，(4)成熟整齊，及(5)耐病性強，其他尚有若干有利之處。

選擇雜交組合之兩親品系，各保存其純度，每年繼續重複雜交以獲得同一F₁個體群。每年雜交雖需若干之人工費用，然 F₁個體群之種種優秀性足資補償。欲利用雜種優勢必需(1)選定優良之雜交組合，(2)比較容易獲得多量之雜種種子，及(3)維持兩親品系之純度及反覆雜交等之操作。其中F₁個體群為一生產業之基本植物，故(2)之操作最為重要。不能經濟有利獲得多量雜種種

子者，則雖雜種優勢顯著存在，實用性狀優越，亦難實用化。

雜種優勢雖在自交作物、部分異交作物及異交作物均可發生，然農業上實際利用有一限度，即必須能廉價大規模產生雜種種子。故得實際利用雜種優勢之作物必須具備下列條件之一：

1. 雜交一花可得多數種子之作物，例如茄子、西瓜、番茄、番椒、胡瓜、南瓜、甜瓜、矮牽牛、金魚草等。
2. 雌雄異花，雌雄異株之作物，雌雄異花植物如瓜類、玉米等欲行雜交僅需除去雄蕾；雌雄異株植物如菠菜僅需刪除雄株，如蘆筍僅需雌雄分別種植，均可省卻去雄之煩，得由自然雜交採收雜交種子，易使實用化。
3. 雖雜交一花所得種子數少，但有自交不親和性可資利用之植物，例如甘藍、白菜因具有自交不親和性，可利用之使雜交不需除雄。
4. 雖雜交一花所得種子數少，但有雄不稔性可資利用之植物，例如番茄、胡蘿蔔、南瓜、甜瓜、洋蔥、玉米等均先後發現雄不稔性，得利用之使一代雜種之利用有實際化之可能。
5. 以營養繁殖為主之作物，例如果樹類、甘蔗、甘藷、馬鈴薯、宿根性花卉類，雜種第一代植物即可視作優良品種以營養繁殖法簡單而永遠的利用雜種優勢。

目前美國玉米生產百分之百係栽培雜種，其他國家之發展亦甚迅速，其雜種之利用係利用單交及雙交雜種。甜玉米利用單交雜種，因其多利用作為罐頭原料，且單交 F_1 成熟期與雌穗性狀比較均一。貨運蔬菜作物 (truck crops) 如茄子、番茄、南瓜等之 F_1 健旺性，用作經濟栽培，為最適宜之利用。園藝作物單一植株之價值較高，更可有計畫的栽培雜種以增加收益。近年來洋蔥、番茄、玉米等雄不稔系統與十字花科作物自交不親和性之利用，對生產雜種種子更有莫大幫助。一般利用雜種優勢，得先解決雜交工作之困難，其法如下：

1. 雌雄異花作物—如玉米，可將父母本隔行種植，於開花前將母本之雄穗去除防止自交。
2. 雜交技術之利用—利用簡單之花器構造，且自花所結種子數較多之作物，並配合純熟雜交技巧，諸如菸草、番茄、茄子等每四日所雜交種子，足供一公頃播種之用。
3. 雄不稔性 (male sterility) 之利用—如洋蔥，在田間將母鱗莖 (雄不稔) 與雄可稔品種交互種植，藉昆蟲行受精作用。
4. 自交不親和性 (self-incompatibility) 之利用—如十字花科之葉菜類，可利用自交不親和性以節省人工去雄之浪費。在甘藍育成各有 S_1S_1 ， S_2S_2 ， S_3S_3 ， S_4S_4 基因型之四個同結合系，困難工作在育成不親和性等位基因同結合之自交系。一般自交系之雌親結種子少，故雙交雜種最可施行。
5. 細胞質雄不稔性 (cytoplasmic male sterility) 之利用—細胞質雄不稔性引入用於單交雌親之自交系中，不稔之細胞質與稔性恢復基因之各種組合可用於生產雙交品種種子，如圖一。

在育種上，利用雜種優勢之方法，可分為無性繁殖作物與有性繁殖作物兩種，前者之方法適用於果樹類及甘蔗、甘藷、馬鈴薯等營養繁殖作物，其育種法無異雜交育種，即舉行品種間各種組合之雜交，各養成多數之 F_1 雜種個體群。如果樹類多年生作物，將不良個體淘汰之，殘餘之個體中選擇有希望個體增殖之，養成檢定生產力必要之最小限度分體群。此等分體群行普遍栽培，詳細實施生產能力及其他諸特性之調查，決定實用的價值較原來高者為優良品種。已決定為優良

品種之分體群之基本F₁植物，稱為基本樹或原樹，為繁殖時之基本採穗個體。後者則每年必須大

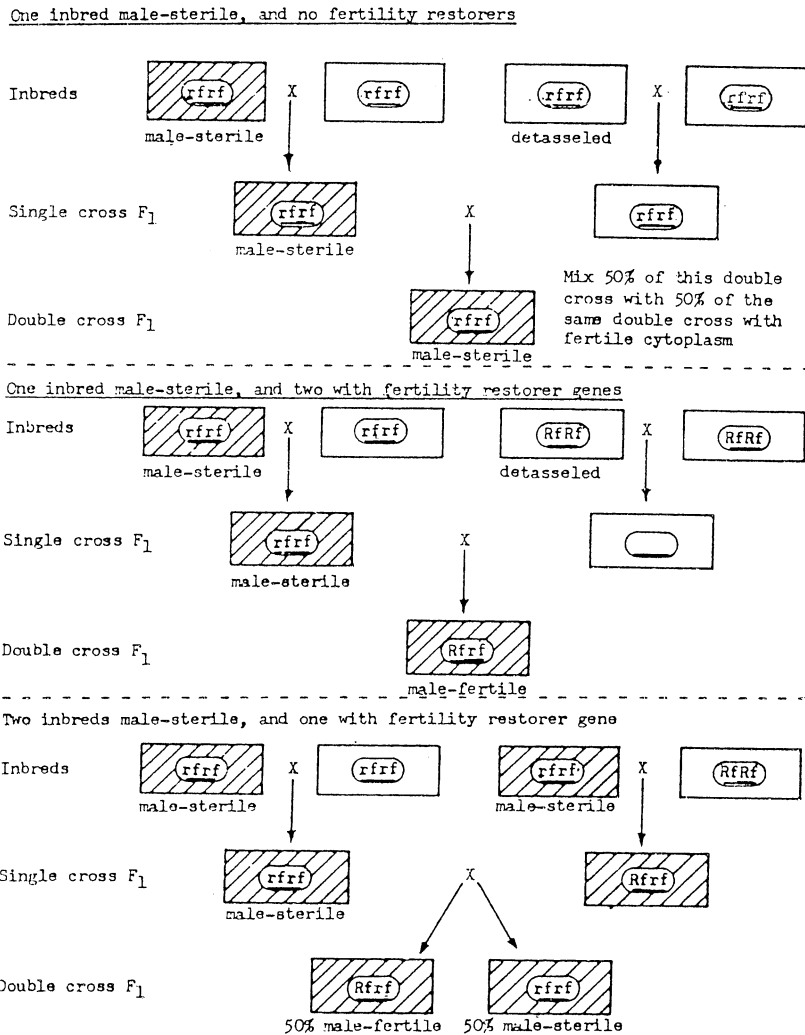


圖1. 應用細胞質雄不稔性產生雙交雜種種子之三種方法，雄不稔細胞以斜線表示。Rf為恢復基因，可使在不稔細胞質恢復其稔性

量生產雜交種子，供實際栽培之用，故手續較為複雜，其利用方法如下：

1. 品種間雜種—混植不同品種，使行自然雜交，以利用雜種優勢。一般用在常異交作物。
2. 品種與自交系間雜種(頂交雜種)—此種雜交用於組合力檢定，但亦可直接利用栽培。在檢定時應以自交系為母本，但在利用雜種優勢栽培時，則以品種為母本為宜。
3. 多交雜種 (polycross)—用於如苜蓿等多年生可行營養繁殖之作物。先育成多數選拔之營養系，種植於隔離田中，任其自由交互雜交，或與其他一定之營養系或品種自由雜交，收穫其雜交種子，以供實際栽培用。

4. 單交雜種(single cross)－兩自交系雜交，選組合力最高之系統，得育成最優之雜種。
5. 三系雜種 (three-way cross)－為單交雜種再與第三自交系雜交而成之雜種，以 F_1 為母本，採種量多為有利。
6. 雙交雜種(double cross)－為四自交系間之雜交，即 $(A \times B) \times (C \times D)$ ，所用之四自交系均必須選最優秀之自交系。一般生產雙交種，均採用細胞質雄不稔法進行。
7. 多系雜種(multiple cross)－為多數自交系之雜交，例如有 A, B, C, \dots, P ，16 個自交系時，多系雜種為 $\{ [(A \times B) \times (C \times D)] \times [(E \times F) \times (G \times H)] \} \times \{ [(I \times J) \times (K \times L)] \times [(M \times N) \times (O \times P)] \}$ 。欲育成多系雜種有兩個方法：一如普通之雙交雜種，第一年作數個單雜交，第二年與二個 F_1 間作複雜交，第三年每二個雙雜交間作第二次複雜交，年年重複雜交至盡包括所用之自交系。其他一法第二年作雙雜交，自第三年行同系繁殖，經過若干代，而後始在兩群之個體間行雜交。
8. 合成品種 (synthetic variety)－為選拔數個優良自交系混合而成之品種，或為多系雜種行同系繁殖，以集團選拔法而保存者，使用之系統有由同一品種而來者，有由異品種而來者，或其中間種。合成品種適用於比較粗放作物如禾草類或豆草類。合成品種之生產力視作物自交系而大異，在自交百分率較高之作物，雜種優勢之利用非常有利。

參 考 文 獻

1. 盧守耕譯 1976 作物育種學導論 pp. 324. 台大農學院印行.
2. IRRI. 1988. Hybrid rice. pp. 305. IRRI, Manila, Philippines.
3. Janossay, A. and F. G. H. Lupton. 1976. Heterosis in plant breeding. pp. 336. Elsevier Sci. Publishing Company, New York.
4. Simmonds, N. W. 1979. Principles of crop improvement. pp. 408. Great Britain by Richard Clay Ltd.