臺灣省農業試驗所專刊第31號

園藝作物育種講習會專刊



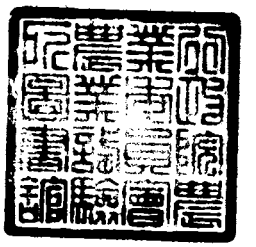
行政院農業委員會 補助
中國園藝學會 協助
臺灣省農業試驗所 編印

中華民國七十九年十二月

園藝作物育種講習會專刊

中華民國七十八年十月十六日
於台灣省農業試驗所舉行

杜　金　池
蕭　吉　雄　　主編
楊　偉　正



行政院農業委員會補助
中國園藝學會協助
台灣省農業試驗所編印

中華民國七十九年十二月



園藝作物育種講習會紀念

序　　言

由於國民生活水準日益提升，國人對於園產品的消費，不僅在「量」方面年有增加，而且對「質」的提昇，需求殷切。本省農地面積，隨著社會結構的變遷，已日漸減少，而自然環境又屬高溫多濕的氣候，病蟲害極易滋生。因此，如何提昇園產品的品質和增加產量，實有賴選育出抗病蟲害及品質優良的品種。

育種乃以改變作物的遺傳物質爲手段，其目標爲獲得利用價值較現有品種爲優、適應性更廣且較抗病蟲害符合農民及消費者需求之新品種。過去數十年來，不僅政府及種苗公司在園藝作物育種工作上投入鉅大的物力、財力，同時在育種人員的辛勤努力下，先後育成了許多豐產、質優、抗病之新品種，提供國內農民栽植，降低生產成本，減少農藥使用次數，使消費者與農民兩蒙其益。同時也開拓採種事業並生產優良種苗外銷，奠定了本省種苗生產事業。

過去利用傳統育種方法雖然也有輝煌的成果，但由於傳統育種法受限於植物之授粉及遺傳行爲，故所採用的親本材料僅局限於血緣較接近的栽培品種，不能滿足現代育種家創新品種的需求，尤其在抗病蟲性及對逆境之忍受性上，許多基因需由野生種或遠緣種中獲得，然而野生種或遠緣種常與栽培品種具不親和性，雜交不易，所以必需藉助新科技如胚培養、試管授精、原生質體融合、體細胞變異或基因轉移等技術來克服自交不親和性等問題，以擴大育種過程中遺傳變異性，並加速品種育成。

台灣園藝作物品種在改良上，雖然有相當輝煌的成果，但隨著時代的變遷及新科技的突飛猛進，爲使本省園藝育種人員能吸收育種新知識和新技術，本所承行政院農業委員會經費補助，辦理「園藝作物育種講習會」，敦聘目前從事作物育種研究之大學教授、改良場所專家，就有關最新園藝作物育種知識及技術，進行講解，並配合實習課供學員實際操作。本次參加學員除各改良場所推派人員參加外，另請中國種苗協會及中華種苗學會推荐種苗業者參加，收效豐碩。本次講習會各講師所講授之講義內容既豐富又精彩，彌足珍貴，特將彙編成冊，提供園藝作物育種及種苗生產者參考，冀有助本省園藝作物育種進一步之發展。

台灣省農業試驗所所長　杜金池　謹識

中華民國七十九年十二月

目　　錄

序　言 ..... 杜所長金池 I
園藝作物育種之方法 ..... 洪　立 1
園藝作物抗病育種之理論及實際 ..... 蕭吉雄 29
園藝作物抗蟲育種 ..... 陳炳輝 41
園藝作物之雜種優勢及其利用 ..... 李成章 53
全互交與組合力在育種上之應用 ..... 李成章 61
溫度逆境生理在園藝育種上之應用 ..... 曾夢蛟 69
植物組織培養在作物育種上的應用 ..... 何偉眞 81
組織培養在園藝育種上之應用 ..... 陳文輝 99
生物技術在園藝作物改良上之應用 ..... 許圳塗 113
電腦在育種上之利用 ..... 胡凱康 115
移位因子、遺傳變異與作物改良 ..... 黃懿秦 121
作物基因型與環境交感 ..... 呂秀英 141
數量遺傳在育種上之應用 ..... 胡凱康 151
蔬菜作物之族群改良實例 ..... 盧煌勝 165
十字花科蔬菜育種 ..... 沈再發 181
瓜類育種 ..... 蕭吉雄、楊偉正 203
Genetic Improvement of Tomato ..... Romeo T. Opeña 223
Genetics and Breeding of Potato with Special Reference to Some Breeding Problems in Developing Countries ..... Romeo T. Opeña 259
Breeding Leguminous Vegetable Crops ..... S. Shanmugasundaram 329
果樹育種概論 ..... 徐信次 359
果樹育種策略及台灣果樹育種常見之問題 ..... 顏昌瑞 381
花卉育種概論 ..... 黃敏展 395
作物遺傳資源的保存及其利用－概念與應用 ..... 鄭崇成、黃永光 399
植物種苗法介紹 ..... 陳世賢 419
綜合討論 ..... 杜金池等 423
附錄：1.園藝作物育種講習會講師名錄 428
　　2.園藝作物育種講習會學員名錄 429
　　3.園藝作物育種講習會上課時間表 430

園 藝 作 物 育 種 之 方 法

洪 立
國立台灣大學園藝系

綱 要(I)

一、緒言

(一)何謂作物育種及其重要性
(二)園藝作物育種與其他科學之關係
(三)園藝作物育種之地位
(四)農藝作物育種與園藝作物育種之不同
(五)園藝作物育種中果樹、蔬菜與花卉之不同
(六)作物表現之特性
(七)植物之二大特性 － 遺傳性與變異性
(八)變異之來源與獲得之方法

二、園藝作物育種之方法

(一)引言
(二)自然雜交率
(三)園藝作物中自花與異花授粉作物之種類與育種性狀
(部分包括無性繁殖作物)
1.作物種類
2.遺傳特性
3.育種目標
4.育種時處理之植株對象
5.育種依據之原理原則
6.育種行爲與特性
7.育種方法(見綱要II)
8.應用上之異同

三、設計 － 育種計畫時應考慮之事項

綱　要(II)

園藝作物育種之方法

一、自花授粉作物之育種方法

(一)引種

(二)選種

1.混合選種

2.單株或純系選種

(三)雜交

1.雜交後之選種

A.譜系育種法

B.混合育種法

C.單仔後裔育種法

2.回交

3.多系育種

4.雜交優勢之利用

二、異花授粉作物之育種方法

(一)引種

(二)選種

1.混合選種

2.單株選種

3.後裔選種與系統育種

4.輪迴選種

(三)雜交

1.品種間或種間雜交

2.雜交優勢之利用

3.合成品種

三、無性繁殖作物之育種方法

(一)引種

(二)營養系選種

(三)雜交

四、育種工具

(一)多倍體化育種

(二)誘變育種

(三)生物技術

緒　　言

一、何謂作物育種及其重要性

(一)定義：作物育種－爲改變及改良作物之遺傳質，育成利用價值較現有品種更高之新栽培型的農業技術[10]。

作物育種學－專門研究育成作物新栽培型之原理與方法的科學[10]。

Plant breeding is the genetic adjustment of plants to the service of man. Frankel, 1958[15].

Breeding ...is evolution directed by the will of man. Vavilov, 1935[15].

Plant breeding is a forced evolution of crop plants. Hogenboom, 1987[16].

(二)重要性：

作物之品種必需適應變動之社會經濟情形，滿足各方面之要求。在面積狹小，資源貧乏，人口衆多之國家如台灣，尤爲重要。作物育種之重要性[10.11]如下：

1.土地利用：對各種土地育成土地利用效率高之品種，地盡其利，極爲重要。

2.勞力分配：在人口衆多、土地有限之東南亞國家，農業經營多以自家勞動力爲主，以單位面積生產量爲重要。但目前台灣勞力缺乏，栽培需機械化，就需要有適合的機械化品種，以節省勞力。

3.作物收穫安全性：育成抗病蟲害及抗不良環境諸如乾旱、寒冷、强風、高溫、耐濕等之品種，以增加作物收穫之安全性。

4.農業報酬：農業爲生產事業，希望投入成本少而報酬要多，故需適合的品種。

(1)良質豐產：果品、蔬菜除產量外，更需要外觀美、食味佳、營養價值高、才可增加收益。

(2)利用價值高：作物品種除主要栽培目的外具有副產品，亦甚重要。

(3)栽培容易：育成栽培容易的品種，一方面可增加作物收穫安全性，另一方面可減低生產費用。

(三)技術性與科學性的作物育種[10]：

1.技術性的作物育種：在育種基礎科學發達以前，而育種實績已有很多成就，足以證明作物育種爲一技術。作物育種亦爲一創造性事業。僅以技術從事育種則用力多而成功少。例如

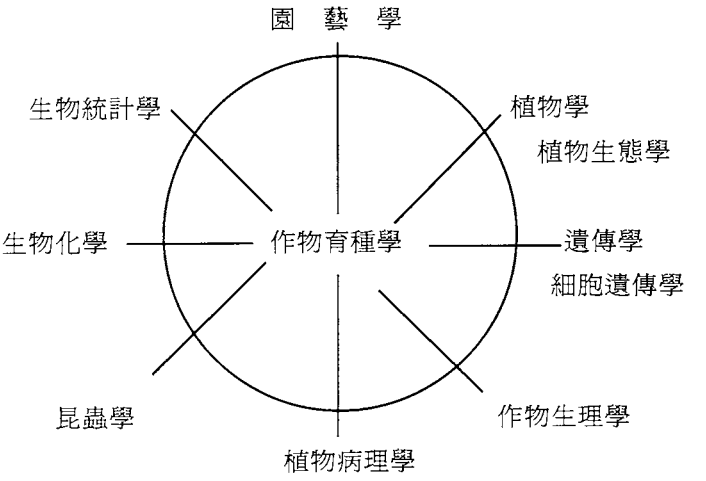
(1)我國水稻之秈、杭、糯及早、中、晚等品種，在唐代已有。

(2)玉米之許多品種，在1900年以前已由美洲印第安人育成。

(3)許多觀賞植物之品種，多由業餘愛好者育成。

2.科學性的作物育種：達爾文在1859年發表「種之原始」及1900年孟德爾的遺傳定律重新發現，始將變異與遺傳之知識建立成一科學的遺傳學。科學的作物育種可稱爲"實用遺傳學"。育種方法以遺傳原理爲基礎，以人類的意志爲導向而進化之育種科學。現代作物育種是瞭解及應用遺傳學原理與其他有關科學之知識，育種家已可多少隨其意願有計畫的創造新品種。

二、園藝作物育種與其他科學之關係



圖一、園藝作物育種與其他科學之相關關係

三、園藝作物育種之地位

作物育種 ｛ 作物育種 ｛ 果樹育種
園藝育種 ——
森林育種 ｝ 蔬菜育種
花卉育種 ｝

四、園藝作物育種與農藝作物育種之不同

表一、園藝作物育種與農藝作物育種特性之比較

項　　目	園　藝　作　物　育　種	農　藝　作　物　育　種
1.作物種類	園藝作物大致分爲果樹、蔬菜、花卉三大類，每類又分很多種類，品種更多	主要分五穀(糧食作物)、雜糧及特用作物種類，品種不及園藝者衆多
2.育種對象		
(1)授粉方面	以異花授粉作物爲主(7)	以自花授粉作物爲主
(2)植株方面	由高大樹木、灌木、草本；一年生、二年生、多年生；水生、野生及食用菌類等等	較少
(3)利用部分	根、莖、葉、花、果爲多，生產種子者較少	大多以生產種子爲主
(4)繁殖方法	繁殖方法繁多，且多無性繁殖，果樹又有嫁接繁殖	以種子繁殖爲主
3.育種目的	除產量外，更重視品質，除外觀品質外更需營養價值，耐貯運，加工（冷凍、製罐）與處理品質，花卉更有特異性	以產量爲主，較少注意其他品質

項　　目	園 藝 作 物 育 種	農 藝 作 物 育 種
4.作物栽培管理上	較集約，操作精細，需勞力多，栽培面積較小	較粗放，栽培面積較大
5.育種時期	果樹及木本觀賞植物時間長，蔬菜、花卉較短	一般較短
6.育種方法	因作物種類，繁殖方法，生長世代的長短，利用部分之不同，互異，育種方法非常複雜，例如花卉著重多倍體與誘變育種，蔬菜多利用一代雜種，果樹則可雜交後選優良者以無性繁殖固定	比較簡單
7.遺傳資料	較少	較多
8.育種研究發展	較少、發展慢	較多、發展快
9.育種人才與經費	人才少、經費亦不足	人才與經費比較多
10.與國民生活水準關係	開發國家、生活水準高者較重視	落後國家及生活水準低者重視
11.生物統計之應用	比較少	比較多
12.採種	較複雜，因作物種類而異	較簡單
13.育成品種之更換	花卉、蔬菜較快，果樹較慢	中等
14.種源庫	急迫需要，在增設中	已有國際及國家機構收集中
15.國際合作研究機構	僅有少數(亞洲蔬菜研究發展中心)	較多

五、園藝作物育種中果樹、蔬菜與花卉之不同

表二、果樹、蔬菜與花卉作物育種特性之比較表

項　目	果　　樹	蔬　　菜	花　　卉
1.育種時期	世代長、幼年期長、育種時期長	較短	草本花卉較短、木本花卉則長
2.育種與遺傳資料	缺或少	較多	少而分散、加上私人公司資料保密
3.育種目標	果實產量與品質	根、莖、葉、花、果食用部分產量與品質	觀賞部分之特異性，花大而切花壽命長
4.育種之難易	較困難	較易	中等

項　　目	果　　樹	蔬　　菜	花　　卉
5.繁殖方法	種子及嫁接繁殖	種子爲主、亦有用根、莖等無性繁殖	種子及木本觀賞植物嫁接繁殖
6.砧木育種	多	少	少
7.野生種利用	少	少	較多
8.育種佔地	較大	小	中等
9.親本資料	常不全	大多有親本資料	亦有來歷不明的
10.雜交優勢之利用	多，優良品種常由無性繁殖固定	常利用一代雜種	亦有，中等
11.誘變育種	多利用天然突變(芽條變異)	有，較少	應用較多
12.多倍體育種	有，中等	較少	較多
13.風土適應性	很注意	較少	中等注意
14.機械採收育種	較少	較多	亦少
15.自交不親和性	較多	較少	中等
16.單爲結果	較多	少	少
17.從事育種機構	公家機構	公家及私人種子公司	大多爲私人公司
18.育種人才與發展情形	人才少、不發達	人才多、最爲發達	尚發達，人才不多

六、作物表現之特性

作物特性之表現是由遺傳質與環境共同決定，所以作物育種爲在一定環境下，以尋求遺傳質的改良。可由下公式(10)表示：

$$C=f(G \times E)$$

C=作物表現之特性
G=遺傳質
E=環境
f=作用

七、植物之二大特性

遺傳性是自身之形質，按一定法則傳於後裔。

變異性卻與遺傳性相反，常發生岐異形質。

作物有變異性與遺傳性，才有作物育種之可能。

八、作物變異性之來源與獲得之方法

(一) 作物變異性之來源。

1.突變爲主要的變異來源。

(1) 基因突變。

(2) 染色體之部分變化。

a.缺失
b.重複
} 其影響與基因突變相似。

c.逆位
d.轉座
} 影響育種行爲，但很少影響表現型。

(3) 整條染色體之變化，爲非整倍多倍體。

(4) 全套染色體之變化。

a.單倍體(單元體)

b.多倍體(多元體)

2.天然雜交之基因重組。

(二) 天然突變頻率及其特性

1.平均突變頻率：在特定基因座上由十萬分之一到百萬分之一。

2.種與種間有不同。

3.同種中不同基因座有不同。

4.有害突變多於有益突變。

(三) 作物變異性之取得方法

1.引種：由外地、外國及作物原始中心搜集。

2.雜交：又分天然雜交與人爲雜交。

人爲雜交
- 品種間雜交：又分單雜交、三親雜交、雙雜交與多親雜交等。
- 回交：大多爲導入抗病蟲性或優良性狀。
- 遠緣雜交：又分種間雜交與屬間雜交。

3.突變：又分自發性突變與人爲誘變。

自發性突變爲體細胞突變，在園藝作物中如芽條變異利用最多。

人爲誘變方法很多如溫度、藥品、陳舊種子、離心力、老熟花粉、新梢切除、紫外光照射與 X 線、α線等照射誘發。

4.多倍體：利用秋水仙鹼誘致。又分同質多倍體與異質多倍體。

5.嫁接雜種。

6.生物技術：又包括細胞培養、體細胞營養系變異、原生質體融合、花藥培養及DNA重組(遺傳工程)等。

(四) 育種家如何取得育種材料

1.商業品種之品種比較試驗。

2.別的育種家的育種品系。

3.植物探察(plant exploration)：鄰近與國外。

4.材料來源之資訊。

(1) 作物委員會、協會、討論會等出版之油印摘要。

(2) 各種作物之育種家名錄(聯合國糧農總署育種家名錄及各專業學會收集的名錄)。

(3) 美國農部之各種育種計畫主持人。

(4) 聯合國國際植物種質資源委員會出版之刊物。

園藝作物育種之方法

一、引言

過去作物育種，並不著重自花授粉作物與異花授粉作物育種方法之區分。邇後學者逐漸注意到自花、異花授粉作物之明顯區分，各有不同的育種方法〔14·15〕。將來則可能趨向自花、異花授粉作物育種方法有相互重疊的情形。

農藝作物以食糧爲主，大多數爲自花授粉作物。作物育種研究開始早，發展快。所以在臺灣早期從事作物育種工作者，人數衆多。園藝作物分有果樹、蔬菜及花卉三大類，每一類又有很多種類，而以異交作物佔大多數。園藝作物育種者初期均受教於農藝育種專家，難免在思想上受農藝育種方法的影響〔7·8〕。農藝與園藝作物育種上有顯著的不同，就是在園藝作物中果樹、蔬菜與花卉亦有差異，進一步在果樹、蔬菜與花卉中不同種類作物間也有不同，也是園藝作物育種初學者應注意的地方。

二、自然雜交率

自花、異花授粉作物之區分，係依據其自然雜交率而分。作物育種方法也因其爲自花、異花授粉作物而有不同，故欲從事某一園藝作物之育種工作，應先測定其所在地之自然雜交率，而確知該作物爲自花授粉作物抑是異花授粉作物。

(一)自然雜交率之測定方法：

方法很簡單，先選一作物具有明顯的顯隱性標識，又能同時開花之二品種，以普通之栽培距離，間行或間株相互種植於同一田間，放任自然，待其開花結實後，只採收隱性品種之種子，次年播種此種子而調查顯性之株數，計算其佔總株數之百分率，再乘以二倍，即爲該作物在該環境(地與年)之自然雜交率。爲何要乘以二倍，因雜交是相互的原因。

$$\frac{\text{顯性株數}}{\text{總株數}} \times 100 = \text{單方向之自然雜交率}$$

單方向自然雜交率×2=該作物、該地、該年之自然雜交率，以上爲自交作物測定自然雜交率之方法，若應用於異交作物時，須注意：

1.供試品種必須用固定之同型接合品種或自交系。

2.須在隔離地區進行。

(二)有性繁殖作物依其自然授粉方式可分爲下列三類：

1.自花授粉作物簡稱自交作物：其自然雜交率在4%以下，在2～4%之間。

2.屢異花授粉作物：其自然雜交率通常在5～10%，亦有高達20～40%。

3.異花授粉作物簡稱異交作物：自然雜交率爲40～100%及雌雄異株作物。

三、園藝作物中自花與異花授粉作物之種類與育種特性(部分包括無性繁殖作物)

(一)作物種類

園藝作物中自花授粉作物與異花授粉作物種類，可由 Allard 氏1960年所著之「作物育種原理」與 Briggs 和 Knowles 氏1967 年所著「作物育種導論」，兩書中列有農藝、園藝作物之自花、異花授粉作物種類名錄，兩者大同小異。1982年蔣明南氏著「園藝育種之重要及其應循之方法」一文中，亦有列表說明(見表三)，轉載以供參考。

表三、作物授粉方法分類表

農藝作物		園藝作物		
(一) 自花授粉作物				
大麥	大豆	菜豆	杏	防風
小麥	蠶豆	豇豆	油桃	菊萵苣
燕麥	回鶻豆	萊豆	桃	香豌豆
稻	綠豆	豌豆	柑桔	
高粱	花生		茄子	
小米	吉豆		萵苣	
棉			黃秋葵	
亞麻			辣椒	
荞			番茄	
(二)異花授粉作物				
玉米		蘋果	齊墩果	朝鮮薊	胡瓜
黑麥		酪梨	木瓜	蘆筍	球莖甘藍
蓖麻		香蕉	梨	青花菜	甜瓜
大麻		櫻桃	李	抱子甘藍	洋蔥
甘藷		黑莓	扁桃	甘藍	洋芫荽
甜菜		海棗	粟	花椰菜	南瓜
紅花		越桔	榛	胡蘿蔔	蘿蔔
向日葵		無花果	美洲核桃	芹菜	食用大黃
		葡萄	阿月渾子	荼菜	瑞典蕪菁
		覆盆子	核桃	芥藍	菠菜
		檬果		菊苣	蕪菁
				白菜	西瓜

由表三可知園藝作物中自花授粉作物不多，而大多數重要農藝作物均爲自花授粉作物，相反的，農藝異花授粉作物重要的僅玉米一種，而園藝異花授粉作物則種類很多。所以園藝作物育種方法，亦著重於異交作物之育種方法的原因。

今參考各種資料及書籍，將園藝作物中自花、異花授粉作物與無性繁殖作物列表於下：

表四、園藝自花、異花授粉作物及無性繁殖作物部分名錄

	果　樹	蔬　菜	花　卉
自花授粉作物	杏 桃 油桃 柑桔	毛豆　番椒 菜豆　茄子 豌豆　馬鈴薯 豇豆　萵苣 萊豆　苦苣 鵲豆　黃秋葵 番茄	香豌豆 紫羅蘭 三色菫 康乃馨 金魚草
異花授粉作物	蘋果　草莓　麵包樹 梨　黑莓　波羅蜜 李　藍莓　榴連 梅　樹莓　可可 葡萄　香蕉　韶子 櫻桃　鳳梨　胡桃 無花果　木瓜　美洲胡桃 橄欖　酪梨　澳洲胡桃 海棠　番石榴　開心果 蛇麻　百香果　介壽果 柿　枇杷　龍眼 石榴　海棗　荔枝 扁桃　檬果　洛神葵 栗　印度棗　可可椰子 榛子　咖啡　鳳果	蘆筍　紅花菜豆　羽衣甘藍 菠菜　荼菜　細香蔥 甜玉米　根荼菜　冬瓜 甘藍　洋蔥　扁蒲 中國白菜　食用大黃　孝薺 芥藍　朝鮮薊　生薑 花椰菜　野苦苣　韭蔥 青花菜　南瓜　山葯 抱子甘藍　西瓜　蒲芹蘿蔔 蘿蔔　甜瓜　芫荽 蕪菁　胡瓜　洋芫荽 瑞典蕪菁　絲瓜　蘿菜 芹菜　苦瓜　莧菜 胡蘿蔔　黑胡椒　油菜 甘藷　金針菜	菊花　香雪球 大麗菊　火鶴花 除蟲菊　嘉德麗蘭 波斯菊　秋石斛 矢車菊　拖鞋蘭 萬壽菊　百慕達草 小蒼蘭　鴨茅 唐菖蒲　葉牡丹 鳶尾　金蓮花 百合　百日草 鬱金香 玫瑰 矮牽牛 金針花 彩葉草
無性繁殖作物	鳳梨 香蕉 草莓 黑莓 柑桔 荔枝	馬鈴薯　洋蔥 甘藷　大蒜 芋　蔥 慈菇　生薑 孝薺　韭菜 蓮藕　金針菜 茭白　竹筍	茶花　大麗菊 杜鵑　鳶尾 非洲菫　萬年青 秋海棠　孤挺花 球根海棠 菊花 百合

表四中園藝作物屬於自花、異花授粉或無性繁殖作物，因各學者、專家之認定標準不同，亦有大同小異，無法一致。

(二)遺傳特性

表五、園藝自花及異花授粉作物之遺傳特性(11)

遺傳特性	自花授粉作物	異花授粉作物
孢子體之基因型	純接合	異接合
單一植株配子之基因型	全相同	全不同
單一植株之後裔	純質	異質
自交不親和性	無	常有
自交弱勢	無	通常有

表六、園藝自花、異花授粉作物與無性繁殖作物在個別植株、品種與種之遺傳特性

	遺傳特性		
	自花授粉作物	異花授粉作物	無性繁殖作物
個別植株	近乎純接合	異接合	異接合
品種	純質	異質	一般爲純質
種	異質	異質	異質

(三)育種目標

自花授粉作物育種家的目標，爲尋求或育成最優良之單一基因型或基因組合。異花授粉作物育種家的目標爲育成最優良之基因庫。

(四)育種時處理之對象

自花授粉作物育種時處理對象爲個別單株，而異花授粉作物則爲族群或集團。

(五)育種依據之原理原則

1.自花授粉作物

(1)純系概念 — 係江漢生1903年發表純系論，將植物育種之單株選種法放置於堅固之科學基礎上。純系概念總括如下：

a.純系爲遺傳成分純質之單一個體，由自花受精繁殖之後裔。

b.普通族群如地方品種，均爲許多純系混合而成，由一族群可分離出許多純系。

c.屬於不同純系之個體間，不能憑觀察區分，僅能由後裔試驗區分。

d.在自然界族群較純系爲普通。

e.選種之作用如網篩，可將已存在之純系分離，但無累積作用。

f.純系內選種無效。

g.此觀念稍加修改，即可應用於異花授粉作物及無性繁殖作物。

異花授粉作物經人工自交育成自交系，亦可稱爲純系。無性繁殖作物以無性繁殖之後裔爲營養系，亦相當於純系。

(2)選種之眞諦 － 選種僅憑表現型，效果不確實。對自花授粉作物最適當之選種步驟，爲分離單株而比較其後代，選其中最優之單一基因型而繁殖之。故親株選拔之要點在於其後裔之行爲，而非其自身之外觀，爲自花授粉作物選種之眞諦。

2.異花授粉作物

(1)異花授粉作物之特性

a.異質性(Heterogeneity)。

b.異型接合性(Heterozygosity)。

c.近親繁殖減低活力(Inbreeding)。

d.强制雜交(Enforced hybridity)。

(a)雌雄花分離、雌雄同株及雌雄異株。

(b)自花不親和性。

(c)雄不稔性。

(2)基因庫(Gene pool)

基因庫爲考慮異花授粉作物一有用之觀念。一基因庫可認爲一穩定實體，由其產生之基因型平均行爲，每代均相似。

(3)哈台 － 懷恩勃定律(Hardy-Weinberg Law)

此定律假定

a.僅有二個對立基因。

b.對二個對立基因之選種壓力相同。

c.交配隨機。

d.族群內二對立基因之移入、移出無區別。

e.A 變爲 a 與 a 變爲 A 之突變率相同。

若對立基因 A 之頻度爲 q 及 a 之頻度爲 1-q，則其基因型之頻度爲：

$q^2AA + 2q(1-q)\ Aa + (1-q)^2aa = 1$

此定律能推定基因型之平衡之頻度，提供考慮異花授粉作物之族群一有用之基礎。

異花授粉作物之育種有二方向，一爲改變在庫中基因之頻度，以使組合而產生較高頻度之優良基因，另一爲育成自交系，組合以產生生長旺盛之雜種。

(六)育種行爲與特性

1.自交作物之育種行爲

(1)放任自然，亦能繼續自交。集團中每一個體之遺傳組成均爲同型接合體，每一單株之後代均可成爲一純系。

(2)許多品系同栽於一區中，如品系比較試驗，極少有雜交之機會。

(3)雖然當初爲異型接合個體，隨世代之增進，自然漸趨同型接合狀態，故其雜交育種，雜種後代之處理須應用混合育種法。

(4)同一集團中混雜之種種遺傳基因型，不易雜交。偶因自然雜交或基因突變所生之異型接合個體，經數世代漸成同型，因此久經栽培之地方品種，成爲種種同型接合個體之集合者。故地方品種爲分離純系之好材料。

(5)自交作物之選拔育種，僅第一次有效，就選拔個體之後裔中繼續選拔，則無效。

2.異交作物之育種行爲

(1)品種普通爲高度異型接合性，集團中之各個體基因型各不相同。

(2)產量、生長活力及適應性等，一般全靠雜種優勢，一經近親交配，生長活力即減退，產量亦大爲減低。

(3)選拔育種不能採用分離純系方式(瓜類除外)，應行混合或類似的選種法。選種不僅第一次有效，繼續選種仍然有效。

(4)用自然品種爲親本，行雜交育種，其效果不確實。

(5)維持優良品種必須隔離採種與適度選拔。

(6)最合理之育種方法，爲由優良地方品種或雜種集團，以人工自交法淘汰惡劣遺傳基因，育成優良自交系，再由優良自交系，育成雜種，利用其一代雜交優勢，或數優良自交系混合成爲合成品種，以恢復其生長活力。

3.無性繁殖作物之育種行爲

優點：

(1)雖有不稔性仍無礙繁殖。

(2)異型接合個體用無性繁殖，不起基因分離，而得固定。

(3)雜種優勢永遠存在。

劣點：

(1)不稔性多，行有性育種法時，雜交困難。

(2)一般爲異型接合體，遺傳行爲複雜。

(3)快速增殖困難。

(4)植物體含附病蟲，傳播快速。

(七)育種方法

園藝作物之育種方法，主要源自農藝作物之育種方法。中外各國亦多相似。今將國內外作物育種方法之重要參考書概述如下：

A.國內：一般學校均以盧守耕氏1960年[10]所著「現代作物育種學」爲教材，但書中對自交作物與異交作物之育種方法，並無明顯之區分，對園藝作物育種已有論及但尚嫌太少。其次爲湯文通氏1967年所著「作物育種之原理與實施」。園藝作物育種參考書，有李學勇氏[12]1959年所著之「園藝育種學」，1981年增訂再版，書中述及園藝育種之方法及多種蔬菜與果樹之育種， 爲國內唯一多年供園藝作物育種工作者之參考書。 近年來有李伯年氏1982年出版之「蔬菜育種與採種」一書，唯僅述及蔬菜一類而已。1987年亞太糧肥技術中心召開「The breeding of horticultural crops」[16]之研討會。園藝作物育種素不受重視，近年因生活水準提升很多，園藝作物也日益受重視，所以園藝育種工作之推展也有改善。

B.國外：日本方面引述中島哲夫等[13]1987年所著「新シイ植物育種技術」一書，對育種方法述及

(a).導入育種法(即引種)。

(b).分離育種法(即選種)，適用於自交及異交和無性繁殖作物。

(c).交雜育種法(即雜交育種)，以自交作物爲主。

(d).雜種優勢育種法(亦爲雜交育種)，以雜種優勢與異交作物爲主。

(e).突然變異育種法(即誘變育種)。

(f).倍數性育種法(即多倍體育種)，以作物本身染色體之改良爲主。

(g).種間交雜育種法(即種間雜交育種)，以他種優良遺傳質導入爲主。

荷蘭方面引述1979年 Sneep 和 Hendrikson[18]所著之「Plant breeding perspective」一書中育種方法論及現在之育種方法 (current breeding methods)，將來之育種方法(methods for the future)和將來應用之育種技術(breeding techniques applicable in the future)三方面，爲一本很好之育種課外參考書。

美國方面有Briggs和Knowles[15] 1967年所著「Introduction to plant breeding」爲美國各大學及台灣大學等選用之園藝作物育種之教科書，1976年盧守耕氏有譯本供作物育種學師生作教材或參考之用。書中述及自交與異交作物育種方法之比較，今轉錄以供參考。(見表七)

表七、自交作物及異交作物之育種技術[11·15]

育種技術	自交作物	異交作物
引種	用	用
純系選種	常用	僅爲雜種品種之親本用之
混合選種	偶用	常用
譜系育種	用	不用
混合族群育種	用	用
回交育種	用	用
雜種品種	偶用	用
輪迴選種	偶用	用
合成品種	偶用	用

Poehlman氏[17]所著「Breeding field crops」(1959年初版，1979年再版和1987年三版)，初版所述之作物育種方法較爲簡單，三版異交作物育種方法改變較多，又增加現代常用之基因重組和細胞與組織培養在育種上之應用等，較爲複雜，爲初學者著想，以二版中所述之育種方法較易瞭解與記憶，今略加更改述說如下(見表八)。

表八、自交、異交與無性繁殖作物之育種方法[17]

(一)自交作物之育種方法	(二)異交作物之育種方法	(三)無性繁殖作物之育種方法
1.引種	1.引種	1.引種
2.選種	2.選種	2.營養系選種
(1)混合選種	(1)混合選種	3.雜交
(2)單株或純系選種	(2)單株選種	
3.雜交	(3)後裔選種與系統育種	(四)其他的育種方法
(1)雜交後之選種	(4)輪迴選種	1.多倍體育種
a.譜系育種	3.雜交	2.誘變育種
b.混合選種	(1)品種內雜交或種間雜交	3.生物技術
c.單籽後裔選種	(2)雜種優勢之利用	
(2)回交	(3)合成品種	
(3)多系育種		
(4)雜種優勢之利用		

由表八可知對自交作物、異交作物與無性繁殖作物，因其作物本身遺傳組成之差異，可運用各種適合的育種方法，以求達成育種要求之目的，爲最高原則。現將各種育種方法略加解釋，希望使諸位能有一概念，迅速進入情況，以達成此次園藝作物育種講習會的目的。

1.引種(Plant introduction)

引種爲育種的第一步，以收集在世界各地有關之變異，即各種品種、變種及近緣栽培種或野生種，以供爲育種材料與防止遺傳種源之遺失。引種雖非育種方法，但對育種有無比之重要性。

(1)引種之重要性

a.樹立新作物(new crops) 之栽培生產事業，例如獼猴桃、草莓、洋菇、蘆筍、滿天星、康乃馨等生產事業。

b.引入改良品種(new varieties of established crops)

c.充實育種材料(new characteristic for established crops)

(2)引種之原理原則，即作物之主要原始中心，由俄人 Vavilov氏至世界各地廣泛之探討研究，確定世界最重要作物八大主要原始中心。有助新作物、新種、新品種之搜尋方向之指示。

a.中國中部西部(Chinese)有大豆、豇豆、白菜、蔥、茄、胡瓜、梨、柑桔、柿、竹等。

b.東南亞(Indian and Indo-Malayan)有綠豆、茄、胡瓜、檬果、香蕉、可可椰子等。

c.中亞(Central Asiatic) 有豌豆、蠶豆、甜瓜、胡蘿蔔、洋蔥、大蒜、開心果、杏、蘋果等。

d.近東(Near-Eastern)有甘藍、萵苣、石榴、胡桃、無花果等。

e.地中海(Mediterranean) 有蘆筍、蕪菁、菜菜、朝鮮薊、橄欖等。

f.阿比西尼亞(Abyssinia) 有黃秋葵、咖啡等。

g.南墨西哥及中美洲(South Mexican and Central American)有菜豆、萊豆、甘藷、番椒、及無數熱帶果樹可可、木瓜等。

h.南美〔South American (Peruvian-Ecuadorean-Bolivian)〕有馬鈴薯、番茄、鳳梨等。

(3)引種應注意事項

a.先由地方品種著手，地方品種(local varieties) 經長期自然淘汰與人爲選種，必具某種優點及生態適應性。

b.氣候相似性(climatic analogies)，引種須考慮本地與引種地之氣候相似性。

c.檢疫(quarantine)以避免新病菌與新害蟲之引入。

d.國外引種應由中央統一辦理，嚴格管制。不僅易於管制，且可提高引種之效率。

(4)引種之程序與方法

a.引種來源：有國外與國內引種。

b.記錄：引種之每一作物必需有各項記錄，以備查考。

c.觀察與評價：引入之品種，在第一年與第二年均以短行或小區栽培，以供觀察。經二年觀察可作適當之評價，顯然不能適應的予以淘汰，其餘可分爲二類，一爲適應之優良品種，有直接推廣利用者，繼續作精密試驗。二爲雖不適應但具某種優點者，可留作育種材料。

馴化(acclimatization)：即對新氣候逐漸適應之能力稱之。一作物品種之馴化，爲其族群中較適應新環境基因型之增加。馴化爲一作物之異質族群內進行之自然淘汰。在異交作物中遠較自交作物爲快。

臺灣曾先後(1967,1970及1986) 三次派遣園藝作物考察團到世界各國搜集園藝作物新品種或育種材料，貢獻良多。

2.選種(Selection)

選種爲一最早採用之育種法，亦爲育種之最基本操作，即在原有之族群中加以選拔合乎理想之個體。選種爲一技術，最能發揮育種家的能力。自交作物選種之眞諦，即親本之選拔不在其自身之外觀，而在於其後裔之表現。

(1)混合選種(Mass selection)[12]

混合選種爲改良地方品種之第一步，其方法爲在田間品種大族群中選拔外形相似，最優良之植株，數目約在 200 株左右，僅收此種植株之種子混合之，留爲次年種子。如此連續進行，可將品種之低劣型除去，優點保存。此法簡單易行，爲最常用之選種法，自交作物與異交作物均可應用。

混合選種用於自交作物，可作爲純化品種或維持品種純度之用。應用於異交作物效果較大：

a.能使不適應品種逐漸適應。

b.可使性狀逐漸向選種方向前進，育成優良新品種。

c.在異交作物自交弱勢强之作物中，爲最重要之育種方法。

(2)純系選種(Pure line selection)

純系選種爲自交作物最普通之選種法，自交作物每一個體之遺傳組成均爲純接合，每一個體均可成一純系。選系選種之方法可分三個步驟：

a.個體選拔範圍要廣，選株要多。

b.後裔鑑別。

c.純系選拔：在純系中選出最優的純系。

(3)後裔選種(Progeny selection)[17]

後裔選種爲依據選株後裔行爲所作之選拔。

(4)系統育種(Line breeding)

系統育種專用於異交作物。其方法在異交作物之族群中選出多數基因型，根據其性狀之後裔試驗，選出少數基因型，混合而成爲一品種。

(5)輪迴選種(Recurrent selection)[10·15]

輪迴選種爲異交作物最重要之選種法。其方法爲自交與雜交相交替，其間實施選種，輪迴重複之一種選種方法。自交可固定親本材料之變異性，選種又迅速使其失去有效性，故以雜交維持其變異性使基因重組，如此使其特性在選種下逐漸向育種目標推進。輪迴選種可分爲四種：

a.表現型之輪迴選種法 (Recurrent selection for phenotype)。

b.改進一般組合力之輪迴選種法 (Recurrent selection for general combining ability)。

c.改進特殊組合力之輪迴選種法(Recurrent selection for specific combining ability)。

d.交互輪迴選種法 (Reciprocal recurrent selection)。

3.雜交育種法(Hybridization method of breeding)

雜交育種法爲作物最重要之育種法，其方法爲選具有所需新品種優良性狀之二品種作爲親本，雜交，育成雜種。經多代選拔，最後選出產量、品質最佳之一品系爲育成之品種。雜交育種法在雜種後裔之處理，分爲三種，一爲譜系育種法，二爲混合育種法，三爲單籽後裔育種法。

(1)譜系育種法(Pedigree method)

譜系育種法在雜種分離代(F_2 代)即開始作個體選拔，然後以系統栽培繼續選拔之方法。每一世代全部個體或系統後裔之系統，均有記錄。此法亦爲雜交育種中，採用最廣、最普通之育種法。今以圖二簡單扼要圖解說明譜系育種法。

譜系育種法之優點：

1.很早除去不良基因型。

2.到達同型接合性快。

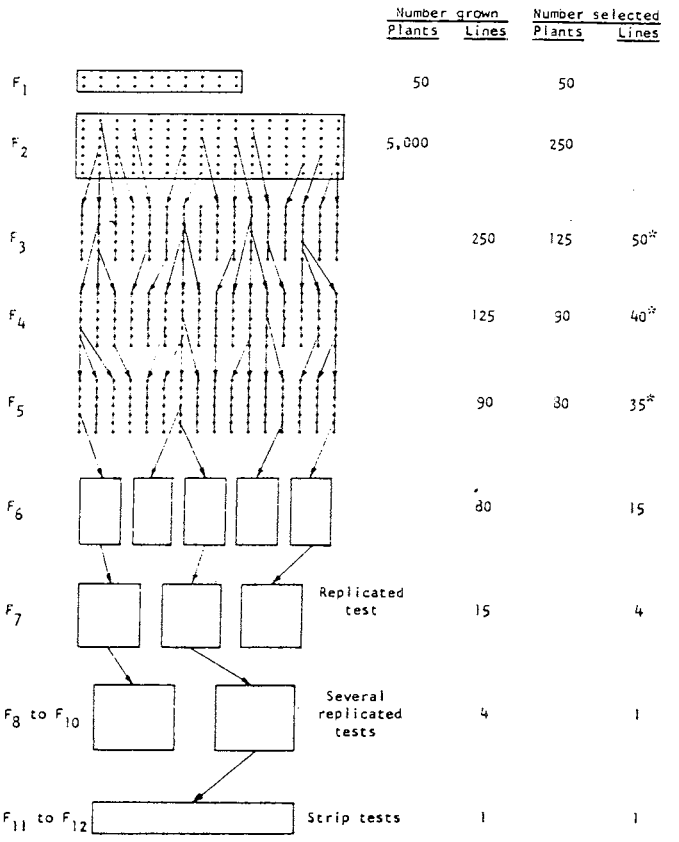
3.品系之資料很多。

4.可供遺傳研究。

譜系育種法之缺點：

1.耗時又費地。

2.雜交之數目有限。



圖二　處理雜種族群之譜系法之圖解

點指示單本植之族群；點以線連接者代表族或系，仍觀察如單株；
長方形爲混合栽植之選系；箭頭指示材料由一代至次代之路線；
星號爲有選株之系或族數。

(2)混合育種法(Bulk method)

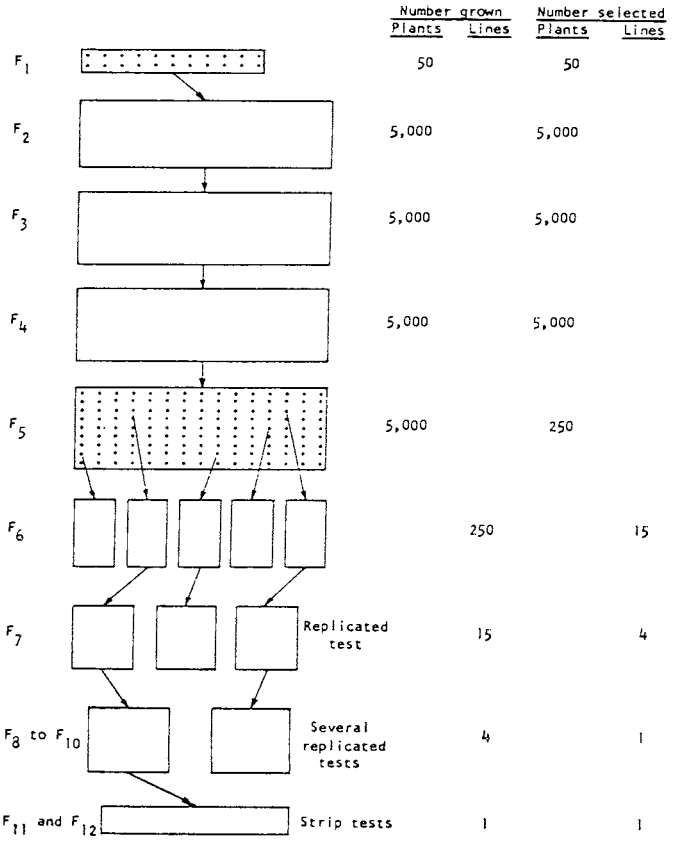
混合育種法爲自交作物雜交育種之一種雜種後裔處理法。其方法將雜種材料種植成一混合族群，即在分離世代或植株仍呈異型接合時，不加選拔，故無譜系記錄。混合栽培之代數隨作物育種家及雜交之性質而有不同。最後混合代，應行單株選拔，有單株種植之族群，如同譜系F_2，以後之處理，見圖三。

混合育種法之優點：

1.省時又省工。
2.可用於多數雜交。
3.可用於複雜之雜交。
4.利用天然或人爲選種淘汰不良基因型。

混合育種法之缺點：

1.不能供遺傳研究。
2.在F_6或F_7時，採用譜系法，但品系缺少以前的資料。



圖三　處理雜種族群混合法之圖式

點線指示以單株種植及觀察之族群，長方形表示混合種植之族群，直至F_5爲混合體，爾後則爲純系；箭頭表示材料由一年至次年之路徑。

譜系育種法與混合育種法之比較[10]

譜　系　育　種　法	混　合　育　種　法
1.自F_2世代開始選拔，可早得有希望之同型接合系統。	1.雜種初期世代，行普通放任栽培，手續簡便。
2.有遺漏優良組合遺傳型之可能。	2.遺漏優良組合遺傳型較少。
3.利用自然淘汰較差。	3.利用自然淘汰極有效。
4.可應用於三系雜交或多系雜交。	4.應用最爲便利。
5.育成新品種時間較短。	5.育成新品種時間較長。

(3)單籽後裔育種法(Single seed descent method,簡稱 SSD)[5]

單籽後裔育種法由 Goulden於1939年提出，應用於自交作物。其方法在雜交後代由F_2到達同質接合的過程，可快速完成，在此過程中每一世代由母株取一粒種子繁殖下一代，直至同質接合後再在田間進行選拔。此法除調和傳統育種法(譜系法和混和法)外，並兼具節省人力物力與縮短育種年限之育種法。其缺點與爭議之處：一爲高世代評選的爭議，一爲族群的遺傳偏移與競爭。今以熱帶番茄改良爲例，說明此法之步驟。

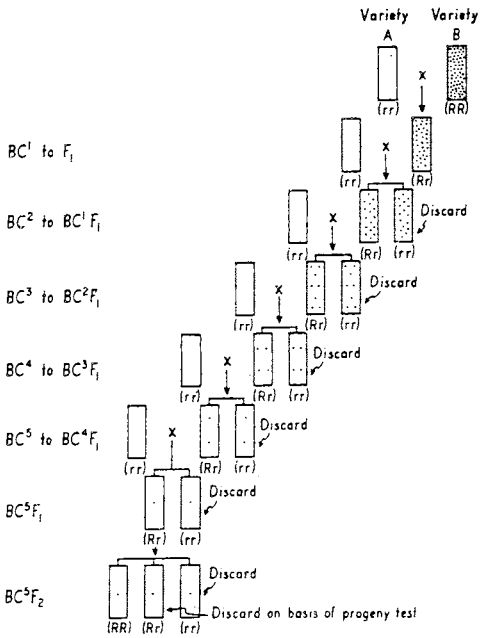
單籽後裔育種法運用於熱帶番茄改良之步驟：

1.栽培$F_1$10株，取得多量F_2種子。
2.栽培24株F_2植株，每一基因型取10粒F_3種子。
3.每一基因型培育2株F_3幼苗，僅讓一株結果。
4.每一基因型收集10粒F_4種子，同樣培養2株幼苗，只讓一株結果。
5.每一基因型收集所有F_5之種子，分送各地合作單位篩選。
6.合作單位對F_5植株，依各地所需之植株特性加以選拔。
7.選中基因型之種子，增殖至F_7世代。
8.每一地區合作單位，可開始選中品系之採種工作。

資料來源：Tee, Villareal, and Rejab. 1979. Single seed descent—A new approach to the improvement of Tomato in Tropics. pp. 225-232. In R. L. Villareal.(ed.) 1st International Symposium on Tropical Tomato. AVRDC.

4.回交育種法(Backcross breeding method)

回交育種法爲雜交育種法之一種。當一優良品種缺乏一、二重要性狀時，希由他品種引入所缺之優良性狀以彌補其缺點，以回交育種法最爲適用。回交法對轉移有高遺傳率之性狀最爲有用，亦常用於抗病性育種。回交育種法之圖解見圖四。回交之最後目標在恢復輪迴親之全部遺傳基因，並加入由非輪迴親轉移來之優良基因。



圖四　轉移在貢獻品種B之由基因R所產生之特性於輪迴親品種A之回交育種法之圖解。基因型示於括弧內。在雜種族群中B之平均比率(以小點數代表之)每次回交減少一半。因R對r爲顯性，基因型Rr之植株每次回交後能辨認之，乃用之於次代回交。基因型rr之植株棄去之。

回交育種法之優點：

1.已有的性狀不會遺失。
2.不受環境的影響。
3.不需要品種評價
4.所需植株不多。
5.可預測與重複。

回交育種法之缺點：

1.需有滿意的輪迴親。
2.亦需好的貢獻親。
3.只能一時選一個性狀。
4.不可能有不尋常之基因重組。

5.多系育種(Multiline breeding)

多系育種爲育成多系品種之育種法。作物品種爲使對不良環境及特別對病蟲爲害之穩定，有混合遺傳上形態與成熟期等相同，而對病蟲害與惡劣氣候有不同反應之多數系統，而成一品種者，稱之多系品種。混合之選系由回交育成爲同遺傳背境系。最重要爲多系品種之每一選系各具有一不同抗病基因或抗惡劣氣候之基因，則不論有任何病菌型或在任何氣候，此品種常有抵抗性而使作物生產穩定。

6.雜種優勢(Hybrid vigor)之利用

雜種優勢爲兩個不同之品種、種或屬雜交，所產生之第一代雜種(F_1)之生長活力、生產力、對病蟲害及不良環境之抵抗性均較任何一親本爲大，此種現象稱之。雜種優勢在目前多種遺傳學假說中較有力的解釋有二：

(1)顯性連鎖基因說(Dominance of linked gene hypothesis)。

(2)超顯性說(Over-dominance hypothesis)。

作物雜種優勢之利用始於美國，現亦盛行於歐洲，而日本在園藝作物之利用更盛極一時。其盛行廣用之原因有：

(1)雜種生育旺盛。

(2)產量極高。

(3)抗倒伏力强。

(4)成熟整齊。

(5)耐病性强。

(6)其他有利之點。

7.遠緣雜交(Distant hybridization)

遠緣雜交爲雜交所用之父母親本品種，來自不同物種或不同屬。遠緣雜交包括種間雜交(interspecific hybridization) 與屬間雜交(intergeneric hybridization)二種。在育種上利用遠緣雜交之目的有三種：

(1)由他種或他屬引入優良遺傳基因，以改良作物之某一性狀。

(2)組合異種或異屬之優良特性，以育成兼具兩親所有特性之品種。

(3)雜交後使染色體增倍，合併異種或異屬之染色體組，以創造一全新之作物。

故遠緣雜交常利用複二倍體(amphidiploid)。在園藝作物育種時，常應用遠緣雜交達到育種目標。遠緣雜交常有二種困難，一爲雜交不親和性 (cross incompatibility)，一爲雜種不稔性(hybrid sterility)。

8.合成品種(Synthetic variety)

合成品種爲全部可能雜交組合，都顯示優良組合力而選出之許多自交系，混合相互雜交，成爲一品種稱之。並可由自然授粉維持其品種。合成品種爲雜種高代雜種優勢之利用。合成品種之名詞曾用於多種情況，其一端用於僅爲混合選種之成果物，另一端則用於一成功雙雜交之高代。但最好限用於異花授粉作物中，由數種曾經檢定過組合力之營養系、自交系或其他族群所組合之品種。故未經後裔檢定之混合選種成果物，不能列入。合成品種亦可代表異花授粉作物育種之精製。育成高產量合成品種之要點爲：

(1)提高F_1之平均產量。

(2)提高自交系之平均產量。

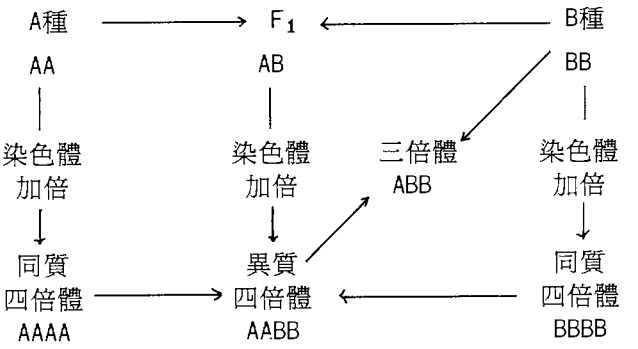
(3)增加混合之自交系數，以5或6自交系爲適宜。

9.多倍體化育種(Polyploidy in plant breeding)

多倍體化爲使一生物個體之體細胞，其染色體組較二倍體爲多者稱之。多倍體可由自然發生或人爲方法(用秋水仙鹼等處理)誘致。由同一物種染色體組增加而來的稱之同質多倍體（autopolyploid），由二不同物種雜交所得之多倍體爲異質多倍體(allopolyploid)。茲將多倍體之倍數體術語，列表如下：

表九、倍數體之術語[14]

名　　稱	公　式	全數體細胞染色體 A,B,C,爲異質染色體
非整倍體(Aneuploids)		
零染色體的(nullisomic)	2X-2	(AB)(AB)
單染色體的(monosomic)	2X-1	(ABC)(AB)
雙單染色體的(double monosomic)	2X-1-1	(AB)(AC)
三染色體的(trisomic)	2X+1	(ABC)(ABC)(C)
雙三染色體的(double trisomic)	2X+1+1	(ABC)(ABC)(A)(B)
四染色體的(tetrasomic)	2X+2	(ABC)(ABC)(A)(A)
單三染色體的(monosomic-trisomic)	2X-1+1	(ABC)(AB)(A)
眞整倍體(Euploids)		
單倍體(monoploid)	X	(ABC)
三倍體(triploid)	3X	(ABC)(ABC)(ABC)
同質四倍體(Autotetraploid)	4X	(ABC)(ABC)(ABC)(ABC)
異質四倍體(Allotetraploid)	2X+2X′	(ABC)(ABC)(A′B′C′)(A′B′C′) 或(ABC)(ABC)(DEF)(DEF)



圖五、同質四倍體、異質四倍體及三倍體之相互關係

多倍體可用秋水仙鹼處理誘致，其效應在痲痺細胞在減數分裂之紡錘線機構，阻止染色體向二極移動而致。利用多倍體化育種以得優良新種之主要障礙如下：

(1)種屬間雜交獲得雜種種子困難。

(2)多倍體多晚生。

(3)染色體加倍處理，多倍體之出現率太低。

(4)多倍體稔性低，種子充實不良。

(5)後代常出現異性狀個體。

多倍體與實用性有密切之關係，普通其性狀複雜進化者都爲染色體數多之多倍體。一般染色體數少的爲祖先型，染色體多者由此誘導而成。目前栽培者屬多倍體者多，例如菊花普通爲六倍體、唐菖蒲爲四倍體、香蕉爲三倍體、草莓爲八倍體等。

同質多倍體爲同一物種之染色體數增倍而來。由於遺傳質量增加，常隨伴發生實用上符合育種目的之重要性狀發生變化，諸如體型或器官增大，抗病性、抗旱性及耐寒之增强、特殊化學成分如糖、維生素等之增加，而有利於育種。一般應用於作物對誘致同質多倍體之選擇：

(1)普通染色體數少之作物較染色體數多者對染色體數增倍之反應良好。

(2)異交作物採用多倍體育種法較自交作物之成功希望大。

(3)作物栽培目的在其營養部分者，育成同質多倍體較栽培目的在種子者成功機會大。

同質多倍體重要的共同特徵有：

(1)核、細胞及器官之增大。

(2)作物營養器官發育之增進。

(3)著果性之減退。

(4)稔性降低與種子增大。

(5)抗病性、抗寒性與抗旱性等之增强。

(6)含有成分之增加。

同質多倍體在園藝作物中花卉上特別重要，尤其是花部增大、增美之觀賞價值，例如金

魚草、萬壽菊、矮牽牛與大波斯菊等。果樹中的四倍體有巨峰葡萄。

異質多倍體能組合各種屬之優良性狀，加入新的重要性狀或合成新的優良種。其方法可分爲二種：

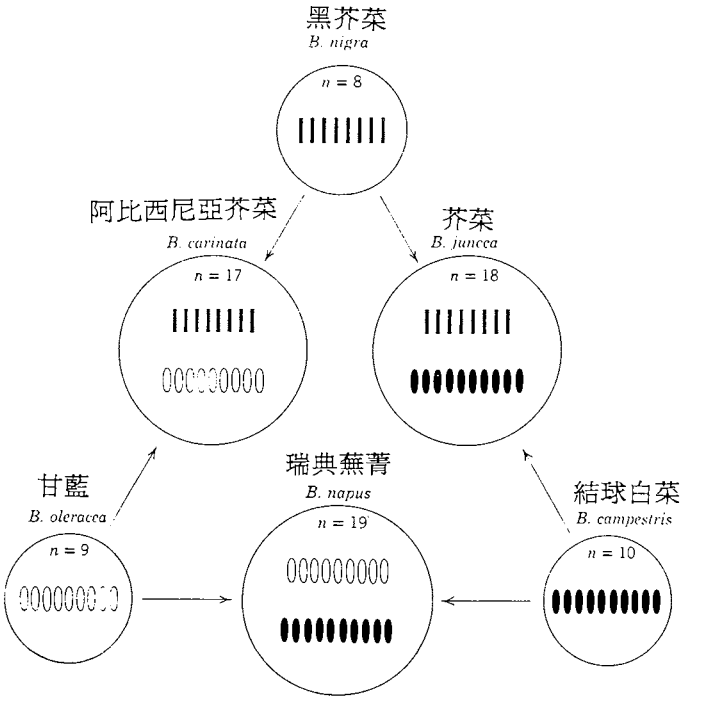
(1) AA X BB ⟶ AB $\xrightarrow[\text{加倍}]{\text{染色體}}$ AABB

(2) AA $\xrightarrow[\text{加倍}]{\text{染色體}}$ AAAA

X ⟶ AABB

BB $\xrightarrow[\text{加倍}]{\text{染色體}}$ BBBB

異質多倍體之育成與利用，蔬菜蕓苔屬各種間之關係，圖解於圖六。



圖六、蕓苔屬各種間之關係。

二倍體基本種之染色體數爲 8,9,10 ；雜交而成的複二倍體種爲17,18.19。

利用誘致異質多倍體育成新種，作爲近緣種或屬轉移抗病性及其他性狀導入作物栽培種之媒介。多倍體之作物栽培種與具有抗病性等性狀之二倍體或四倍體之近緣種之雜交常有不稔之現象，可由染色體數加倍，育成異質多倍體克服之。誘致複二倍體(amphidiploid)，由野生型轉移有用遺傳基因到栽培種，例如馬鈴薯由野生種(Solanum species)轉移抗

病性到栽培種(*S. tuberosum*)。

園藝作物中三倍體之育成與利用，有在臺灣大放異彩的三倍體無子西瓜。非整倍體異數性多倍體之利用，如栽培菊花中之大花品種，染色體數大多爲 2n=53～57，小花品種爲2n=53～55，菊屬之染色體數之基本數X=9，所以小花品種相當於6X±1，大花品種爲6X-1至7X+4，都爲異數性多倍體。愛好珍奇形態之觀賞植物，利用異數性多倍體育種之機會很大。

10.誘變育種(Mutation breeding)

突變爲細胞遺傳物質之突然變異，由其後代顯示大小、形狀及成分等之改變。突變可分爲：

(1)遺傳基因化學構造之變異。

(2)染色體物質之重新排列。

(3)染色體片段之損失或重複。

(4)染色體數之變異。

狹義之突變僅指遺傳基因之突變。基因突變有隱性變爲顯性與顯性變爲隱性，而以隱性突變較多。突變可自然發生或人工誘致，二者間產生之突變在性質上並無區別。

自發突變(spontaneous mutation)因其發生頻率過小，常感可遇而不可求，對育種上效用不大。利用自發突變爲一種消極的育種方法。園藝作物中果樹柑桔類有許多枝條突變，而成爲優良品系，其他有蘋果、桃、黑莓、鳳梨等亦是。蔬菜中有甘藷、馬鈴薯等亦有由自然體細胞突變而成的商業品種。花卉中鬱金香之許多現代品種是由突變而來的。

人工誘變亦可稱爲誘變(induction mutation)。誘致基因突變之方法有溫度、藥品、老種子、離心力、老花粉、新梢切除、紫外線與X線處理等，物理的、化學的及生物的各種方法。其中以放射線與化學藥品處理最爲重要。誘致突變之成功可能性，對某些作物較其他作物爲大。必須考慮所用之種類、染色體數之倍數、構成之雜種性及其生殖習性等。例如，自花授粉之二倍體豌豆，獲得很大的成功。營養繁殖作物誘變之機會很高。誘變作物後裔之選拔，均認爲突變體之發現、分離及試驗三項工作，爲誘變育種中最繁重之工作。今對誘致突變在作物育種上作評價，例舉其重要者如下：

(1)優點

a.改良優良品種之單一性狀極爲有效。

b.育成新品種所需之時間較任何其他育種法爲短。

c.在自然界任何曾發現之各種性狀，均可由誘變法發生，未發現之新性狀亦可由誘變得到。

d.可產生各種抗病性，使作物病害之防治容易。

e.可打破極緊密之連鎖基因。

f.遺傳質高度異型接合之營養繁殖作物，可用誘變改良其性狀，亦爲此類作物之最適育種法。

(2)劣點

a.目前適應誘變之作物種類有限。

b.一般需大量族群作選拔，費地費人力。

c.有利突變常伴隨染色體缺失及其他異常現象。

d.誘變之反應因作物種類與品種而不同。

e.作物誘變試驗經驗有限，尚未能證明有價值於育種。

f.僅有少數誘致突變能直接利用，通常不良性狀常與優良突變同在。

所以綜合上述優劣各點，誘致突變僅能認爲增加遺傳變異之一種工具，並不能直接產生優良新品種而取代傳統之育種方法。

11.生物技術

生物技術爲目前最新最進步之育種方法，尚在快速發展中，其對作物育種之貢獻，尚待日後評價。其內容由其他講師說明。

(八)應用上之異同

育種方法在應用上對自交作物與異交作物有其不同點。茲將重要者列表說明如下：

表十、育種方法應用於自花與異花授粉作物上之不同點

	自花授粉作物	異花授粉作物
馴化	慢	快
選拔次數	常一次選拔有效，數次選拔則在雜種初期選拔確實而迅速	因殘留惡劣基因爲異型形，必需永續選拔，選拔不確實也不迅速
混合選種效果	效果較小 僅作純化品種或維持品種純度之用	效果較大 能使不適應品種逐漸適應，亦可使性狀逐漸向選種方向進行，育成新優良品種
雜種優勢		
1.親本與其F_1雜種性狀間之關係	較密切	較不密切
2.利用方法上	先選拔具最優良性狀之現有品種，再育成最優組合遺傳基因之品種。雜交種子能經濟生產	1.先在自交系內、間選種，再用單交、三系或雙雜交雜種爲商業種子 2.選育多年生作物之優良營養系較困難
新品種特性維持上	較易，可用 1.個體集團選拔法 2.系統集團選拔法 3.原株保存栽培法 4.育成品種之二次選拔	1.自交弱勢不顯著者，在小規模時，每年人工授粉，大規模時隔離栽培 2.自交弱勢顯著者，小規模時，用網室雜交，大規模時，隔離栽培或孤島採種
採種上	比較簡單	需保持外型一致，又需維持遺傳組成相異性，較困難

設計－育種計畫時應考慮之事項

一、決定目標：應考慮生產者、處理者、加工者及消費者之需要。

1.良好的決定，係根據充實的園藝學識與作物的利用。目標常難確定由於各權威的意見常不同。

2.目標可能在育種過程中有所修改。

3.調查育種材料時，可能發現所需性狀已經存在。

二、調查計畫有關之過去工作

1.參閱有關參考文獻。

2.求教育種家、種子生產者及其他有關權威。

三、調查已有之育種材料

1.建立與試驗所收集的品種，原始種與近緣種。

2.若所需性狀未能在已有材料中發現，可考慮用人爲誘變。

四、考慮作物生殖的因素

在園藝作物種類中生殖情形相差甚大，諸如生活世代的長短，天然雜交的程度，天然授粉媒介等，均對交配方式影響甚大，也影響育種程序。

五、遺傳方面

1.性狀的遺傳特性應加考慮。

2.性狀的表現、有環境或遺傳的影響，及其測定的方法與選拔。

3.不同育種方法的效果。

考慮上述因素選擇適當的育種計畫。育種計畫並無十全十美的，只有依不同種類作物，找出最適合有效的育種方法，以求達到育種目標。

參 考 文 獻

1.汪呈因 1959 作物育種學 正中書局 405pp.

2.李學勇 1959 園藝育種學 時代出版社 371pp 增訂再版 1981 臺大植物系 425pp

3.洪 立 1988 蔬菜育種之過去、現在與未來 pp.13-27 陳榮五、李善忱編 蔬菜品種改良研討會專集 臺東區農業改良場

4.陳榮五、李善忱 1988 蔬菜品種改良研討會專集 臺東區農業改良場 349pp.

5.陳嘉昇、陳 成 1986 單籽後裔育種法概說 科學農業 34(1-2):1-9

6.湯文通 1967 作物育種之原理與實施 國立臺灣大學農藝學系 作物育種研究室 753pp.

7.蔣明南 1982 園藝育種之重要及其應循之方法 臺灣農業 18(1):6-15

8.蔣明南 1982 近代育種觀念在本省園藝上之應用 臺灣農業 18(2):1-16

9.蔣明南 1982 園藝作物的變異及其選拔 臺灣農業 18(6):18-32

10.盧守耕 1960 現代作物育種學 國立臺灣大學農學院叢書 第10號 420pp.

11.盧守耕譯 1976 作物育種學導論 國立臺灣大學農學院叢書 第16號 324pp.

12.顧元亮 1978 中正科學大辭典 農科 作物育種分科 臺灣商務印書館 169pp.

13.中島哲夫等 1987 新シイ植物育種技術 養賢堂 東京 pp.16-17

14.Allard, R. W. 1960 Principles of plant breeding. John Wiley & Sons, Inc., N.Y. 485 pp.

15.Briggs, F. N. and P. F. Knowles. 1967 Introduction to plant breeding. Reinhold Publishing Corporation, N. Y. 426 pp.

16.Chang, W. N. and R. T. Opena. 1987 The breeding of horticultural crops. Food and Fertilizer Technology Center for the Asian and Pacific Region, Taipei, ROC. 273 pp.

17.Poehlman, J. M. 1959 1st ed., 1979. 2nd ed., 1987. 3rd ed. Breeding field crops. Henry Halt & Co., N. Y.

18.Sneep, J. and A. J. T. Hendriksen. (eds.) 1979. Plant breeding perspective. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, Netherlands.

園藝作物抗病育種之理論及實際

蕭 吉 雄
台灣省農業試驗所園藝系

前 言

台灣屬高溫多濕的氣候，一年四季雖適合作物生長，惟病原菌及媒介昆蟲亦容易繁衍滋生，因此作物病害的發生相當普遍，常見的重要蔬菜病害如茄科之毒素病、晚疫病、青枯病、根瘤線蟲病、萎凋病及細菌性斑點病；十字花科蘿蔔的毒素病、黃葉病及軟腐病，芥菜的毒素病，甘藍類的黑腐病、軟腐病、黑斑病、露菌病、黑脚病、根瘤病，結球白菜的軟腐病、露菌病及根瘤病；瓜類的毒素病、白粉病、蔓枯病、蔓割病、露菌病、疫病、炭疽病、根瘤線蟲病；豆科豌豆之白粉病、根腐及萎凋病，豇豆之毒素病，菜豆之銹病，蔥之銹病，大蒜之毒素病，果樹如木瓜毒素病、疫病，百香果毒素病及褐腐病，柑桔類之立枯病。由眞菌引起的葉部病害尙可用藥劑來防治，但藥劑使用過多或不當，不僅容易引起環境汚染，且可影響農藥使用者或蔬菜消費者之健康，也增加生產成本。一些土壤傳播性之眞菌性病害如番茄萎凋病，十字花科根瘤病、根瘤線蟲病及細菌性病害如番茄青枯病等，以藥劑防治效果極爲有限，而毒素病更無藥可救。因此如果栽培抗病品種，農民不但不需付出防治費用，而且是最安全有效的防治措施，因此作物育種不但要求質量的提高外，對病蟲害的抵抗性育種也極爲重視。

作物之抗病性(disease resistance)是植物的一種可以遺傳的特性，此種性狀有減少植物被病原侵入而發病的能力。抗病性和感病性(susceptibility)是相對的，僅是程度上的差別，有極抗、中抗、弱抗或極感、中感、弱感之分。抗病性和免疫性(immunity)有極大的不同，免疫性是指植物有完全不受某種病原侵入而發病的能力，是絕對的，有時極抗病會被誤認爲是免疫，但若經過更詳細的檢視植物細胞的反應或作物抗性機制的研究，則會發現具有相當的差異。

作物抗病育種的歷史背景及成就

作物抗病育種究竟從何時開始並無詳細資料可查。大抵在一萬年前，人類開始進行作物馴化之同時，亦開始了抗病性的選拔。紀元前371～286年已記載栽培作物對病害有不同的反應。19世紀前葉英國的植物育種學家已注意到小麥黃銹病及白粉病之抵抗性。在1851年已經有馬鈴薯之抗晚疫病育種計畫，並受到達爾文的支持。1878年在法國，對葡萄露菌病抗病育種已有相當進展。除了上述幾個例子外，以育種方法來控治病害的例子尙少。

在1900年以前，抗病性不被認爲是一種穩定而足以用來控制病害的方法。例如在英國小麥抗黃銹病的品種在澳洲及印度並不呈抗病性。這對育種家是一種打擊，以致沒有將抗病育種計畫擴

大。在當時還沒有病原菌對抗病品種具有致病性(virulent)或無致病性 (avirulent)生理小種觀念。

到了1900年左右，有一系列抗病遺傳及育種成功的例子。英國劍橋研究人員最先證明抗病性是可以遺傳的性狀。1905年有人發表小麥抗黃銹病品種雜交的結果，在F_2及F_3很清楚證實抗病性爲隱性的基因所控制。美國有一些人研究對土壤傳播性病害萎凋病的控制並且相當成功，包括西瓜、亞麻、番茄、甘藍、棉花及豇豆等作物之抗萎凋病。這些產業原先受到萎凋病的威脅，最後因育成了抗病品種而挽回。其他如甜菜之捲頂病及苜蓿之南方炭疽病抗病育種亦屬少數幾個成功的例子。當時，其他抗病育種計畫尚沒有很成功，惟因抗萎凋病育種成功的例子才進一步刺激了其他作物的育種工作的進行。

抗 病 材 料 來 源

尋求抗病材料爲抗病育種的首要步驟，有了抗病材料才有可能進行抗病育種。抗病來源一般應先從地方栽培品種著手去尋找，因爲地方栽培品種比較沒有適應性的困難，需要改良的性狀也比較少，其次，再由國外引進抗病的栽培品種或育種品系。由國外引進之抗病材料引入後不一定就呈抗病性，其中病原菌的生理小種(physiological race)及病毒的 Strain 等問題必要加以考慮，引進之抗病材料必須再作抗病性檢定。在栽培種中沒發現抗病材料時，才從野生種或近緣種中去尋找。野生種或近緣種中所獲得之抗病性成功轉移的例子很多，但在利用時則有一些限制，譬如需克服種間雜交不親和或後代不稔性的問題。在轉移抗病性時往往也有可能從野生種和近緣種引入一些不需要但和抗病性有連鎖的性狀。另外從野生或近緣種轉移來的抗病性屬於過敏性 (hypersensitivity) 機制的例子很多，這種抗病性多由一對或少數幾對基因所控制，容易產生抗病生理小種，而導致抗病性消失， 換言之，這種抗病性較不具持久性，馬鈴薯抗晚疫病 R 基因的利用上已經有此種情形發生。上述的材料都找不到抗病種源時，最後才利用人工誘變的方法產生抗病基因，這種例子也有。

目前聯合國糧農組織所屬各國際農業機構及歐、美、日等國對於作物種源的蒐集及保存均很重視，育種家可以從下列種源庫得到所需之作物種源。

1.International Center for Tropical Agriculture (CIAT)
主要收集菜豆屬作物
地址：Cali, Colombia

2.International Institute of Tropical Agriculture (IITA)
主要收集豇豆屬、甘藷及山葯等作物
地址：Ibodan, Nigeria

3.International Potato Center (CIP)
收集馬鈴薯
地址：Lima, Peru

4.Asian Vegetable Research and Development Center (AVRDC)
主要收集番茄、結球白菜、番椒屬等作物
地址：台灣省台南縣善化鎮，亞洲蔬菜研究發展中心

5.N. I. Vavilou All Union Institute of Plant Industry (VIR)

收集各類作物種源

地址：Herzen Street 44, 190000 Leningrad, Union of Soviet Socialist Republics. (蘇聯)

6.National Vegetable Research Station (NVRS)

主要收集十字花科、傘形花科、蔥科等蔬菜

地址：Wellesbourne, Warwick CV35 9EF, U. K.

7.National Seed Storage Laboratory (NSSL)

收集各種作物種源

地址：USDA, Colorado State University, Fort Collins, Colorado 80523

8.Seed Storage Laboratory, National Institute of Agricultural Science, MAFF.

收集各種作物種源

地址：Ibaragi Prefecture, Japan.

接種方法及抗病性檢定

接種方法和病原菌的種類、傳播方式及侵入植物體的途徑等均有很密切的關係。病毒或類病毒 (MLO)通常經由植物傷口，細菌則由植物自然開口如氣孔、水孔、皮孔及傷口進入，眞菌通常可以分泌酵素直接經由表皮細胞入侵。眞菌一般以分生孢子或菌絲配成懸浮液爲接種源，以噴槍噴霧或澆灌懸浮液或拌種接種，細菌以注射、動力噴槍、針刺、剪葉、斷根、澆灌懸浮液、拌種等來接種。機械傳播之病毒，被篩選之植株先均勻灑金鋼砂或 celite 於葉片上，再用棉花球沾病毒接種液擦拭或將celite與病毒接種液混合，以動力噴霧器接種，由媒介昆蟲傳播之病毒的接種方法，需先以人工飼養清潔不帶毒的昆蟲獲毒，再用已帶毒的媒介昆蟲作爲接種源。以一定數量帶毒的媒介昆蟲放養在欲測試的植株上。一般土壤傳播性的眞菌、細菌或線蟲則可利用病圃來接種。環境條件如溫度、濕度、光線强弱及植株生理狀態，等都會影響接種成功與否，應該注意每一病害的理想發病環境，一般而言高溫高濕有助於細菌性病害的發生。

鑑定抗病性的强弱，通常在田間、溫室及實驗室來進行，其中尤以田間檢定（自然感染或利用人工病圃）及溫室檢定最爲實際。田間檢定時，病原之傳播方式及發病過程最爲自然，結果相當可靠，惟利用田間自然感染時要瞭解所檢定的病害在什麼地區、什麼時期最容易發生，必需加以掌握。其缺點是環境無法控制，不能預測該病害是否會在該地區或該年發生。溫室檢定在比較能夠掌握的環境下，可以利用幼苗大量而快速的進行篩選，以幼苗來作抗病篩選時可能把具有田間抗病性(field resistance)的遺傳基因淘汰爲其主要缺點。並且幼苗的抗病性與成株抗病性是否有相關，也是需要加以考慮。實驗室檢定是把病原菌接種到植物體的某些部位如葉片或果實上，或利用病原所產生之毒素作爲接種源，接種到組織培養材料中。在進行抗病檢定時應以抗病及感病品種或材料作爲對照。

在行抗病性篩選時要選用品質好、新鮮的接種源，所用接種源的濃度要能很恰當的分別抗病或感病性。另外，病原細菌經一段時間人工培養，容易發生變異，如番茄青枯病菌在 TC 培養基下培養，原來有致病力的菌株會突變產生紅色沒有致病力的菌落，這一點也必需特別注意，所以

應挑選具有致病力菌株作爲接種源。此外要篩選的育種材料必須保持在良好的生理狀態，避免抗病性的表現受到其他不必要的干擾。

抗病性之分級標準，視病害的種類而異，有以病斑的數目、被害面積、病徵型態、發病株數(死亡株數)或發病的快慢等作爲抗病或感病的依據。通常各種病害均各有不同的分級方法，國外若已有訂定的標準，應可以採用。

抗 病 性 遺 傳

作物抗病性一般由細胞核之遺傳因子所控制者較多，由細胞質控制之例子極少。瞭解作物的抗病性遺傳，如顯隱性或由多少對遺傳因子控制以及由細胞核或細胞質所控制等等，有助於育種計畫的擬定，如何選擇父母本，需種植多少株才能獲得抗病的後代及其出現的機率如何，以及抗病親本利用的方式。

抗病性通常由一對或少數對主效基因(major gene)控制者多屬於直式抗病性(vertical resistance)，而微效基因 (polygene) 所控制者多爲橫式抗病性(horizontal resistance)，但並非全然如此。直式抗病性對病原菌的不同生理小種會有不同之抗性，橫式抗病性則較不受病原菌生理小種的影響，也即這種抗病性對所有的生理小種均呈抗病性(圖 1)。由一對或少數對遺傳基因所控制的抗病性比較容易在分離世代如F_2，分辨出抗病株與感病株，因此容易加以選拔，一般育種家比較喜歡利用。惟此種由一對或少數對基因控制之抗病性，一般而言較不能持久。而由微效基因所控制的抗病性，其抗病或感病是一種連續性的差異，兩者比較不容易區別並加選拔，微效基因控制的抗病性，容易受到環境的影響，且每一微效基因的抗病效果較小，必需累積較多的微效基因才能表現較顯著的抗病效果，但其抗病性較能持久。直式抗病性與橫式抗病性請參考表1。

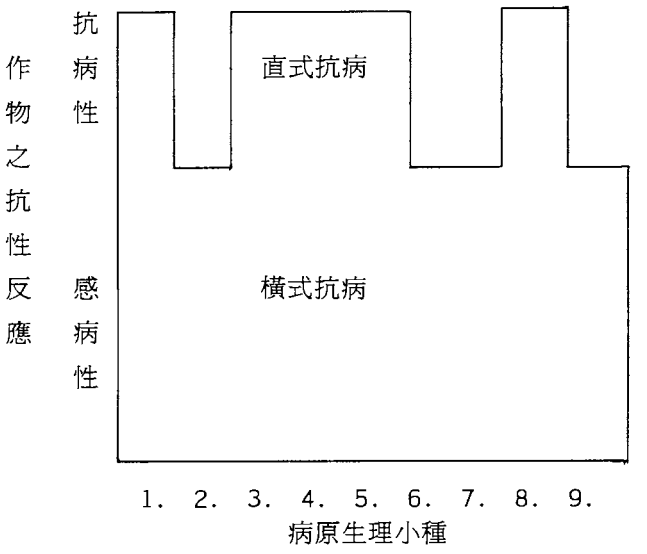


圖1. 直式 (Vertical)及橫式(Horizontal)的抗病性。橫式抗病性對所有的生理小種具有抗病，直式則只對1. 2. 3. 4. 5.及8.等生理小種有抗性。

表1. 直式抗病性(vertical resistance)與橫式抗病性(horizontal resistance)之差異

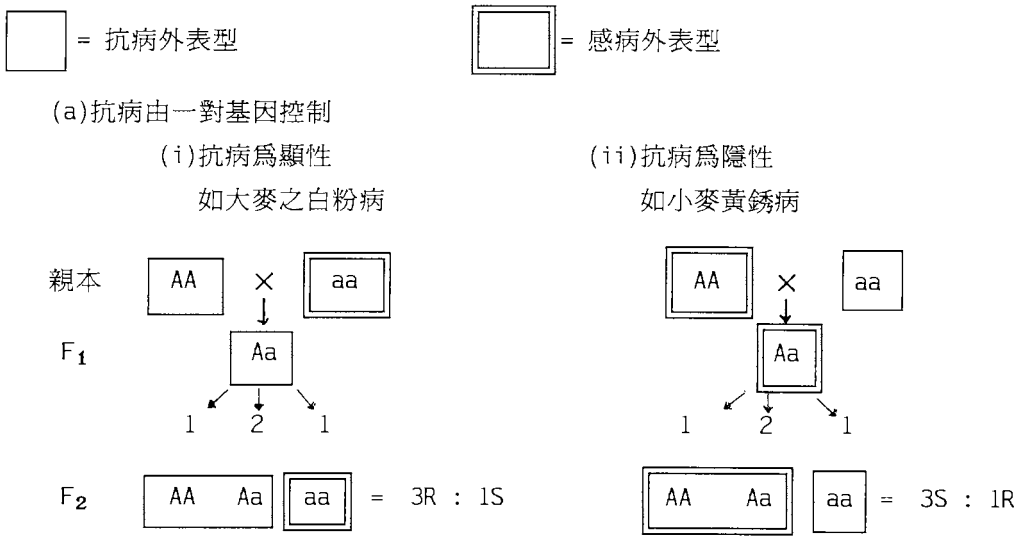
	直式抗性	橫式抗性
基因控制	由少數對效應較大的基因所控制，大部分符合基因對基因理論。	通常由微效基因所控制，具基因累加效果。
抗性表現	一般抗感病呈不連續變異，差別明顯。	抗感性呈連續性變異，差別不明顯。
抗性機制	通常呈過敏性反應。	減少病原侵入，阻礙病原生長，發育及繁殖。
對流行病的影響	減少原始接種源，延遲流行病開始發病時間。	降低病害發生的程度及速度。
抗性效果	抗病程度高，抗病完全但僅抗某種生理小種。	抗病程度較低，但對所有的病原生理小種均有抗性。
抗性發生時間	通常抗性發生在苗期或整個生長期，亦可能只在成株發生。	只在成株時有抗性。
對病原的影響	病原會改變，容易產生新的生理小種。	病原不會改變，不易產生新的生理小種。
持久性	抗性容易失去，抗性不持久。	不易失去抗性，抗性較持久。
穩定性	抗性較不受環境影響。	抗性易受環境影響。
抗性導入	抗性判別及導入均容易。	較不易。
類似同義字	race specific, major gene, specific, seedling, transient, complete, differential, qualitative	non-race-specific, polygene general, adult or field resistance, partial, durable, permanent, uniform, quantitative

具有一對或少數對顯性基因控制的抗病材料爲一代雜交種的親本時，F_1亦具有抗病性，此點在一代雜交種的利用上甚具意義。由一對抗病因子所控制的例子如菜豆抗炭疽病、銹病，胡瓜抗炭疽病，西瓜抗炭疽病，甜瓜抗白粉病，南瓜抗白粉病，西瓜抗蔓割病，結球白菜抗根腐病，豌豆抗白粉病，番茄抗萎凋病，番茄抗線蟲，番茄抗 TMV，番茄抗葉黴病，番茄抗晚疫病等，馬鈴薯抗 PVX，甜椒抗細菌性斑點病、TMV 和根瘤線蟲。多因子控制的例子如胡瓜抗炭疽病，胡瓜抗露菌病，西瓜抗蔓割病，番茄抗青枯病，番茄抗晚疫病，番茄抗瘡痂病，馬鈴薯抗 PVY及捲葉毒素病等。惟所用之抗病材料不同時，其抗病遺傳也可能不同。

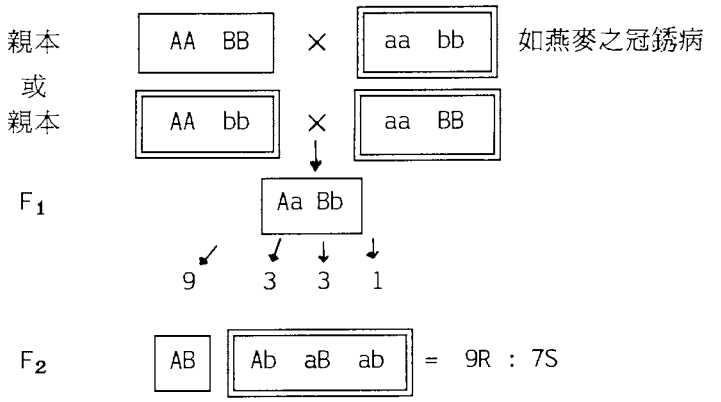
1.基因間的交互反應：對立基因(alleles) 間有顯性、隱性或不完全顯性之分，另外不同基因座之間亦有顯隱性即上位性 (epistasis)、連鎖 (linkage)、互補 (complementary)、重複(duplicate)及修飾 (modify)，有累加、抑制、促進及遮蓋等作用，在研究抗病性遺傳時亦應注意，請參見圖2。

2.基因對基因理論(gene-for-gene concept)：Flor (1942)在研究亞麻品種與銹病的關係，指出若有一對控制寄主植物抗病或感病性的基因存在，那麼，對應的亦有一對控制病原有無病原性的基因，此一觀念可利用來判別不同病原生理小種及寄主植物是否帶有不同抗病基因型。寄主是否具有抗病性決定於它與病原之間的相互反應，若反應是不親和性(incompatibility)，寄主植物即具抗病性。此一特殊確認 (recognization)能力取決於寄主與病原間的顯性因子並且決定不親和性反應的基因組合對所有其他親和性反應的基因組合都呈上位性(epistasis)，請參見表2 。

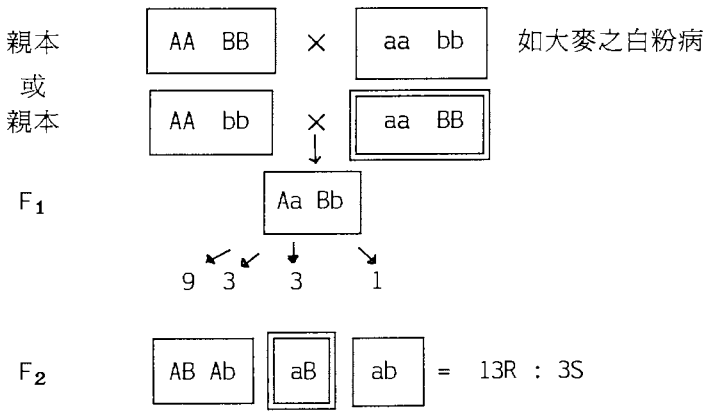
圖2. 一些不同的簡單遺傳比例的抗病例子



(ii)二對顯性抗病基因座具有互補作用



(iii)抗性在A基因座爲顯性而在B基因座爲隱性，兩者具重複作用



2. 基因對基因理論(The gene-for-gene concept)

A.寄主植物有一對抗感性基因且病原具一對致病性基因

寄主植物有一對抗感性基因

病原之基因		R	r
	A	A-R 抗病性	A-r 罹病性
	a	a-R 罹病性	a-r 罹病性

B.寄主植物與病原各具有二對對應的不同基因座(Loci)相互作用所產生的病害反應

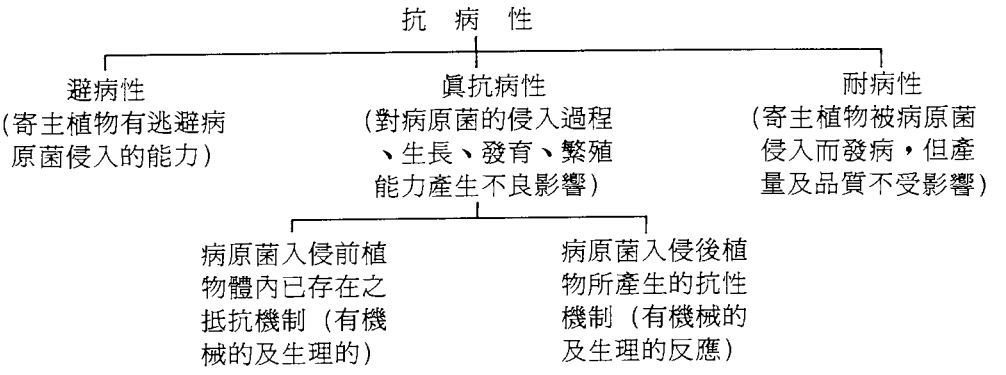
病原基因	寄主基因	抗感性反應
A_1 A_2	R_1 R_2	抗病
A_1 A_2	R_1 r_2	抗病
A_1 A_2	r_1 R_2	抗病
A_1 A_2	r_1 r_2	感病
A_1 a_2	R_1 R_2	抗病
A_1 a_2	R_1 r_2	抗病
A_1 a_2	r_1 R_2	感病
A_1 a_2	r_1 r_2	感病
a_1 A_2	R_1 R_2	抗病
a_1 A_2	R_1 r_2	感病
a_1 A_2	r_1 R_2	抗病
a_1 A_2	r_1 r_2	感病
a_1 a_2	R_1 R_2	感病
a_1 a_2	R_1 r_2	感病
a_1 a_2	r_1 R_2	感病
a_1 a_2	r_1 r_2	感病

抗病性種類及抗病機制

一、抗病性種類

廣義的抗病性可分成三類：(一)避病性 (disease escape)，即植物能夠逃避病原的感染，(二)耐病性(tolerance)，植物對病原的感病性一如罹病品種，惟其恢復及再生能力較强或產量不受影響，(三)眞正的抗病性(disease resistance)，亦即植物在病原侵入後阻止其建立據點，抑制其在植株上生長或對其繁殖及散佈有妨礙作用，見圖 3。

圖 3. 植物對眞菌產生的三種抗病類型及抗性機制



二、抗病機制

植物體本身對病原具有抵抗的能力，基本上源自於(1)形態或構造上的防禦能力，如植物表皮細胞的蠟質或角質含量較多，葉片上氣孔的數目、排列方式、或開閉時間，葉片上的絨毛的多寡長短、絨毛的分泌物、葉片的排列、角度等等， (2)化學的防禦能力，例如植物體的營養成分不符合病原需要、細胞滲透壓較高，產生木質、酚類化合物或其他抗生物質等等對病原菌的生長、發育及繁殖有不良的影響。植物的防禦能力有些是天生具來的，有些是在病原入侵後，植物才產生的反應。當病原入侵後，植物迅速產生一種防禦措施，使入侵部位的細胞或組織很快死亡，病原無法獲得營養或植物本身分泌有毒物質而殺死侵入之病原，這種反應稱爲過敏性反應(hypersensitivity)。

抗病機制可以嚴格劃分成兩個階段(一)抵抗入侵 (resistance to infection)，如寄主表現過敏性，以限制病原侵入。另外，抵抗媒介昆蟲傳播病毒也是一種抵抗毒素病入侵很重要的機制。(二)在病原入侵後，寄主對病原生長及繁殖的抵抗(resistance to subsequent colonization and reproduction)，如抑制病原生長的速度，或細菌和病毒在植物體內之運送速度，延遲眞菌產孢時間，或減少產孢量，抑制細菌及病毒的增殖等反應。

寄主植物在病原侵入後產生一些對病原菌有毒性的代謝產物或抗生物質，稱爲Phytoalexins，包括有茄科植物產生的 Lectins、Tomatine、Solanine，豆科的 Pisatin、Phaseollin，十字花科的 Raphanin，旋花科及繖形花科的 Chlorogenic acid等。其他的化合物質尙有 Tannins，Chaconie，Solasidine，Pipecolic acid，Capsidiol，Isoflvonone，Flavonoids，Terpenes，Coumarin，Eugenol，L-Pinene，Quencetin，Thymol，Vanillin，Catechol，Singrin，Gossypol，Juglone 及 Phorizidin 等。

抗病育種方法

抗病育種和一般育種方法並無差異，惟一般性育種目標比較單純，育種人員從事抗病育種時，則必需考慮到植物和病原間的相互反應。育種人員從事抗病育種時需對病原的種類、生態、生活史、接種方法、病徵、遺傳變異特性等有某種程度的瞭解，將有助抗病育種的執行，因此育種人員除需有作物病理的訓練外，若能與病理人員合作或獲得他們的協助，共同進行篩選及檢定等工作，對抗病品種育成將有很大的幫助。

由一對或少數對基因控制的抗病性，最常用的育種方法是回交或雜交。回交育種方法視轉移之抗病性爲顯性或隱性而有不同，雜交育種則視作物的種類究竟爲自交作物或異交作物或無性繁殖作物來決定後代的選拔方式及選拔時期。自交作物通常用譜系法 (pedigree method)較多。而由微效因子所控制的抗病性的導入，宜利用輪迴選種 (recurrent selection)的方法，經過幾次的循環選拔，將抗病基因逐漸集中於一體。爲適應實際的需要，進行抗病育種時，應將不同之抗病主效基因或主效基因和微效基因累積在同一品種中，以避免抗病品種容易失去抗病性。將來抗病育種應考慮逐漸進行抗多種病害的育種，並且在接種病原時應考慮混合不同的生理小種或菌株作爲接種源，或檢定特定病毒的不同 Strains 或在不同地區進行抗病篩選， 避免選育對特定生理小種或病毒 Strain 的抗病品種，以延長抗病品種的利用年限。

在從事抗病育種時，爲了延長抗病品種的應用年限，有一些育種策略已廣被討論或採用。

1.混合多品系品種 (multiline)：是將園藝性狀相同但各具有不同抗病基因的不同品系品種，混合種在一起。

2.基因累積 (gene pyramiding)：是將不同的直式抗病主效基因累積在同一品種上，以避免抗病性被病原新的生理小種所克服。

3.基因展佈 (gene deployment)：即將不同的抗病基因分別佈置在不同地區，以對付需要長途跨越及需在溫暖地區越冬的病原。

4.組合直式及橫式抗病性 (combination of vertical and horizontal resistance)將橫式抗病基因與不同的直式抗病基因組合在一個品種。

參 考 文 獻

1.Nelson, R. R. 1973. Breeding plants for disease resistance. Penn. State Univ. Press, University Park, Penn. U.S.A.

2.Van Der Plank, J. E. 1968.Disease resistance in plants. Acad. Press. N. Y. U.S.A.

3.Day, P. R. 1974. Genetics of host-parasite interaction. W. H. Freeman and Comp. San Francisco, U.S.A.

4.Russel, G. E. 1978. Plant breeding for pest and disease resistance. Butterworths, London, U. K.

5.Hooker, A. L. and K. M. S. Saxena 1971. Genetics of disease resistance in plants. Ann. Rev. of Genetics Vol 5:407-424.

6.Harris, M. K. 1980. Biology and breeding for resistance. Texas A & M University, Univ. Park, Texas, U.S.A.

7.Kiraly, Z. (ed.) 1974. Methods in plant pathology. Elsevier Scientific Publishing Comp., N. Y. U.S.A.

8.Fry, W. E. 1982. Principles of plant disease management. Chap. 10: Plant resistance; Chap. 11: Use of plant resistance.

9.Moore, J. N. and J. Janick. 1983. Methods in fruit breeding. Chap. 13: Disease resistance, Purdue University Press, West Lafayette, Indiana, U.S.A.

10.Flor, H. H. 1971. Current status of the gene-for-gene concept. Ann. Rev. Phytopath. 9:275-296.

11.Parlevliet, J. E. 1981. Disease resistance in plants and its consequence for plant breeding. In Plant Breeding II. (Frey, K. J. ed.) 309-364, Iowa State U. Press, Iowa, U.S.A.

12.Walker, J. C. 1966. The role of pest resistance in new varieties. In: Plant breeding (Frey, K. J. ed.) 219-242, Iowa State U. Press, Iowa, U.S.A.

13.Flor, H. H. 1947. Inheritance of reaction to rust in flax. J. Agri. Resc. 74:241-262.

14.Simons, M. D. 1972. Polygenic resistance to plant disease and its use in breeding

resistant cultivars. J. Environ. Quality 1(3):232-240.

15.Fraser, R. S. 1985. Mechanisms of resistance to plant diseases. Martinus Nijhoff/ DR W. Junk Publisher. Boston. U.S.A.

16.Bassett, M. J. 1986. Breeding vegetable crops. The AVI Publishing Company, INC. Westport, Connecticut. U.S.A.

17.Watts, L. 1980. Flower and vegetable plant breeding. Grower Books. London.

18.Gregory Shaner. 1981. Genetic resistance for control of plant disease D. Pimentel (edited), In: CRC Handbook of Pest Management in Agriculture. Vol. 1 P. 395-444. CRS Press, INC.

19.James V. Groth & W. R. Bushnell. 1989 (3th edition) Genetic basis of biohemical mechanisms of plant disease. APS Press. St. Paul, Minnesota.

20.IRRI 1982. Evolution of the gene rotation concept for rice blast control—A compilation of 10 research papers. IRRI, Los Banos, Philippines.

21.Hayes J. D. and T. D. Johenston. 1971. Breeding for disease resistance. In:J. H. Westtern (edited) Chapt. 6. Macmillon, N. Y.

22.Veech J. A. 1981. Plant resistance to nematodes. In: B. M. Zuckerman & R. A. Rohde (edited) plant parasitic nematodes. Vol. III. Chapt. 15. Academin Press, N. Y.

23.Dhingra, O. D. and J. B. Sinclair. 1985. Basic plant pathology methods. Chapt. 5. Establishment of disease and testing for resistance. CRS Press, Inc., Boca Paton, Florida.

24.Walker, J. C. 1941. Disease resistance in the vegetable crops I. Bot. Rev. 7: 458 -506.

25.Walker, J. C. 1965. Disease resistance in the vegetable crops II. Bot. Rev. 19: 606-643.

26.Walker, J. C. 1965. Disease resistance in the vegetable crops III. Bot. Rev. 31: 331-380.

27.Dr. Kalloo, 1988. Vegetable Breeding Vol. II. Chapt 1. Disease resistance in vegetable crops. CRS Press, Inc, Boca Raton, Florida.

28.Nelson, R. R. 1984. Strategy of breeding for disease resistance. In. Vose, P.B. & S. G. Blixt. Crop breeding, Chapt 2. Pergamon Press.

29.Nelson, R. R. 1972. Stabilizing racial populations of plant pathogens by use of resistance genes. J. Environ Quality, 1(3):220-231.

30.Curtis W. Roane. 1973. Trends in breeding for disease resistance in Crops. Ann. Rev. Phytopath. 11:463-485.

31.Holmes, F. O. 1954. Inheritance of resistance to viral diseases in plants. Advance in Virus Research 2:1-30.

32.Bell, A. A. 1981. Biochemical mechanisms of disease resistance. Ann. Rev. Pl. Physiol. 32:21-81.

園 藝 作 物 抗 蟲 育 種

陳 炳 輝
台灣省農業試驗所應用動物系

前 言

園藝作物是近年來本省推展精致農業之主力，其重要性至爲明顯，雖然種類繁雜，但以果蔬類提供人類營養所需之維他命與礦物質來源，而與日常民生息息相關。過去爲維持高產量、高品質之果蔬生產，一直依賴化學藥劑以防治病蟲害，但因此提高生產成本，且長久以來，造成害蟲產生抗藥性、農藥殘毒污染環境、危及人畜等問題。因此，園藝作物抗蟲研究發展便日趨受重視。欲發展抗蟲作物，必須瞭解作物與害蟲間之相互關係、抗性來源，從抗蟲作物之外部形態、內部生化及遺傳基礎上去探討。而瞭解抗性機制後，可引導正確之選育方法，以育成抗蟲品種。雖然園藝作物抗蟲研究工作，本省目前尚未萌芽，然而將來之發展亦屬必然之趨勢。本文討論抗蟲研究之基本理論與實例、目前在國外之發展概況，俾提供相關工作人員之參考。

作物抗蟲研究發展之歷史沿革

作物抗蟲(plant resistance)研究之發展，可溯自早期應用昆蟲學開始。最典型之例子是葡萄根瘤蚜(Grape phylloxera)之抵抗性研究，發現美國品種具極抗性，而歐洲品種則極感蟲，而根瘤蚜當時對法國之葡萄與釀酒業造成空前之威脅，自美國引進抗該蟲之品種後，終於挽救當時法國之製酒業。另一個早期(1831)的例子是，一種蘋果品種Winter Majetin，被發現對一種蚜蟲，Woolly apple aphid，具抗性。這些顯著之成功先例，使得對作物抗蟲方面之知識逐漸累積，而發展成爲應用昆蟲學上重要之一環。

作物抗蟲研究之發展大概可區分三個時期：二次世界大戰以前；二次大戰後至西元1960年初期；及目前環保意識覺醒時期。二次大戰以前之研究，著重於作物育種與昆蟲研究人員之合作，，來改進品種。二次大戰後則大多數蟲害防治工作者，明顯的自昆蟲生物學及昆蟲與寄主作物間交互作用之研究，轉移至有機化學藥劑之開發。此時期從事抗蟲研究陷入最低潮。到西元1960年代末期，由於害蟲抗藥性之產生，與施藥對環境污染等問題，造成研究方向轉至綜合防治體系(integrated system of pest control)。蟲害防治工作人員體認到過去偏重化學防治並不能解決問題，而重新加强對其他防治方法之研究，包括作物抗蟲性。我們可從此項研究報告之數量看出其發展過程。

時　期	報告篇數	每年篇數
1792～1920	37	0.3
1921～1930	57	5.7
1931～1940	163	16.3
1941～1950	>1000	100.0
1951～現在		至少100.0

抗蟲研究名詞與定義

1.抗蟲性(insect resistance)：

根據 Painter 博士之解釋，爲一種相對的，可遺傳的特性。 能影響害蟲爲害之最後程度。換句話說，抗蟲性係表示某一作物品種，在相同的爲害情形下，有能力比感性品種生產出質量更佳的產品來。

2.從抗蟲性程度(levels of resistance)可分爲下列數種情況：

(1)免疫(immunity)：在任何情況下，具此特性之作物永不受某特定害蟲取食爲害。

(2)極抗(high resistance)： 表示一種作物品種，在某種情況下，受某特定害蟲取食後，僅造成些微損失。

(3)中抗(moderate resistance)：介於極抗與稍抗之間。

(4)稍抗(low resistance)：表示一種作物品種，受某特定害蟲取食後，比該種作物之平均受害程度爲低。

(5)感蟲(susceptibility)：表示該品種受害程度比該作物之平均受害程度爲高。

(6)極感蟲(high susceptibility)：表示該品種受某特定害蟲取食爲害之程度， 遠高於該種作物之平均受害程度。

另外，環境因子的影響亦不可忽視，某些與抗性有關但並不具遺傳特性之現象，稱爲假抗性(pseudoresistance)。由於感蟲品種之某一特性發生移轉所造成而表現出抗性，一般分爲三型：

(1)逃避現象(host evasion)：某種環境下，作物可能很迅速的渡過其最易受害之生長期以避開受害，如早熟品種即是。如欲測定此早熟品種是否具眞抗性，則將之晚植即可得知。

(2)誘導抗性(induced resistance)：適用於當作物本身或環境情況有所改變時，所造成之暫時性抗蟲反應。

(3)免除現象(escape)：適用於當某品種之栽培環境缺少蟲害發生時。所以，當在感蟲品種之族群中，看到某些未受害之植株，未必表示其具抗性。

3.抗性機制(mechanisms of resistance)：可分爲三類：

(1)非偏好性(nonpreference)或抗棲性(antixenosis)：當蟲子在覓食、棲息時， 對某作物品種呈負性或完全避開之反應行爲。換句話說，蟲子不以該品種植株爲良好之寄主。

(2)抗生性(antibiosis)：可使取食之害蟲產生不良影響。如存活率、發育與繁殖等降低。

(3)忍受性(tolerance)：某作物品種在受相當數量害蟲取食、棲息時， 有能力去承受其爲害，而在相同之害蟲密度下，感蟲品種則造成嚴重之損失。

有時候，對某種抗性現象，很難武斷而明顯區分其抗性機制究屬那一種，因爲有可能同時存在並互相交感而强化其抗性現象。譬如某品種可能對某害蟲同時具有非偏好性與抗生機制。

此外，一些常見之抗性名詞有：

(1)垂直式抗性(vertical resistance)或專一抗性(specific resistance)：僅對某種害蟲之部分生理小種具抗性。

(2)水平式抗性(horizontal resistance)或一般抗性(general resistance)： 對某些害蟲所有生理小種均具抗性。

(3)過敏性抗性(hypersensitive resistance)：一種迅速反應表現在使受害部位壞死， 使感染源不活化，而僅局部受害。

(4)成株型抗性(adult plant resistance)：抗性不在幼期顯現，而在成株後才表現出來，具此型抗性者，常包含有水平抗性存在，但具水平抗性者並不均是成株抗性者。

(5)青春期抗性(juvenile resistance) 亦常稱爲苗期抗性(seedling resistance)： 顧名思義，抗蟲性表現在苗期， 此現象往往被用來分辨垂直與水平抗性間之不同。 如玉米植株DIMBOA 含量隨植株生長而遞減， 此正與玉米株在初生期比生長後期更抗玉米螟之現象相關。

(6)田間抗性(field resistance)：即在田間之抗性表現與在室內者截然不同。此種現象很可能與前述之幼期與成株型抗性有關，也可能與該地局部性的某種害蟲生物小種之發生有關，有可能也包含有抗生、抗棲及容忍性等三種抗性機制。

(7)多重抗性(multiple resistance)： 具此抗性之作物品種，可免於受多種病蟲害之爲害。亦即該品種集抗各種病蟲害之抗性基因於一身。 例如苜蓿 (alfalfa) 之一個合成品種，Kanza，具有抗一種細菌性萎凋 (bacterial wilt)、二種蚜蟲 (spotted alfalfa aphid與Pea aphid)之特性。

另外，從抗性基因之遺傳模式來分，作物抗蟲現象亦可分下述三類：

(1)單基因抗性(monogenic resistance)：抗性是由單一因子所控制。

(2)寡基因抗性(oligogenic resistance)：抗性由少數因子所控制。

(3)多基因抗性(polygenic resistance)：抗性是由許多因子所控制。

以上單基因及寡基因抗性，通常稱爲主效因子抗性(major gene resistance)，而微效因子抗性(minor gene resistance)，常被視爲多基因型抗性之同義詞。

4.生物小種(biotype)：

其定義爲，某種害蟲之個體或群體，其在外部型態上與同種之其他個體或群體無異，但能爲害抗後者之抗性品種，使之變成感蟲，此種個體或群體即爲該種害蟲之生物小種。易衍生生物小種之抗性品種，其抗蟲機制往往屬抗生機制者。

作物抗蟲研究之利用與在IPM之角色

作物抗蟲研究最主要之目的在育成作物品種非但抗蟲且又具高產量、高品質之特性，而欲利用抗蟲品種以前，首先須瞭解其優劣點，做爲決定蟲害防治方法之參考。

1.優點：

(1)經濟：對於農民來說，唯一之花費在購買種子，而栽種一般品種，除種子花費外，尚須施藥。

(2)無危險性(nonhazardness)： 與化學防治相比，並不會發生施藥時，常造成之中毒、污染環境等問題。

(3)可降低害蟲密度：即使是低抗品種，仍能對害蟲族群之增長有所抑制。

(4)對於棲息在該品種上之其他非標的生物個體之干擾較小：由於一般作物品種，其抗性均較專一性，故對其他益蟲之影響較小。

(5)易與其他防治法相容。

2.缺點：

(1)較耗時(time consuming)：由於與育種有關，因此往往需數年時間去育成抗蟲品種，等育成時其標的害蟲有可能已不具經濟重要性。

(2)因爲抗性係專一(specific)：而僅對某一種害蟲具抗性，對其他種害蟲可能極感。

(3)抗蟲品種之遺傳變異較窄：因爲抗性來源，可能僅來自單一品系而已。

(4)生物小種之問題：抗蟲品種推廣後，其抗性能持續多久？視作物害蟲之不同而異。

而抗蟲作物在蟲害管理體系(IPM)中之角色，可分爲下列數種情形：

1.當作主要之害蟲防治方法：

(1) 當沒有其他防治方法可用時。

(2) 不容許有任何農藥殘毒時。

(3) 當害蟲或其爲害性狀難予觀測評估時。

2.配合化學防治法：

3.配合生物防治法：

發展作物抗蟲研究之工作條件

1.團隊合作制度之建立(team approach)：

成員包括育種、昆蟲、遺傳、農藝及病理等有關人員，各職所司。成員間相互接觸、討論以達成目標。譬如，育種者負責收集不同種源，並將抗蟲因子導入農藝性狀佳、可被接受之品種中。而昆蟲人員則負責設計、執行種源之抗蟲檢定工作，並維持飼育害蟲族群隨時供應。

2.文獻資料之收集(literature survey)：

各成員儘可能從期刊及各種資料來源收集相關資料，並互通有無。

3.有完整的標的害蟲與作物之資料：

如對害蟲之分類地位、生活史(life cycle)、生理、形態、地理分佈、寄主範圍(host range)、遺傳、天敵種類及飼育技術(rearing technique)等。而對作物之外部形態、繁殖方式、生長習性、地理起源與分佈、遺傳分類地位及經濟重要性等均須充分瞭解。

4.檢定抗性種源之建立：

包括田間檢定圃之設立與室內檢定二種，各有其相對的必要性及優缺點，最好二者均備。一般來說，田間檢定圃之優點，在於自然發生之害蟲族群，不須檢定人員花時間做人工接

蟲工作，能檢定大量之品系材料，而且田間之害蟲族群最具代表性，檢定之結果正確性可靠，較能眞正反應害蟲與供試作物品種(系)間之交互作用。而其缺點，則爲每年害蟲發生之程度無法掌握預測，且田間害蟲之分佈亦難均勻，故結果之誤差變異較大，受外在因子影響較大。而且如果害蟲僅年生一代，則須在極短之時間，把握住衆多材料之檢定工作，執行上負荷恐過重。

相反的，室內檢定之優點，則是全年均可進行，不受時空之限制，害蟲族群可控制，減少供試材料發生免除(escape)，造成假抗性現象。而且害蟲與供試材料之最適期可相配合，可控制環境因子之影響至最小，而得到最正確之害蟲與作物間關係。缺點則是室內飼育之蟲子，因缺乏自然環境之選汰，較難代表田間之自然族群，而室內飼育之害蟲族群密度往往過高，易受病感染，維持族群不易。

目 前 研 究 現 況

1.抗蟲機制(mechanism of resistance) 之探討：

據 Kennedy 博士調查統計得知，研究人員至少對 23種蔬菜類進行抗蟲性相關研究。這些蔬菜種類有:豆類(Beans)、胡蘿蔔、十字花科類如甘藍、花椰菜等，瓜類(Curcurbits)、萵苣、豌豆、茄科蔬菜(Solanaceous vegetables)包括茄子、馬鈴薯、番茄等。部分之抗蟲機制也已做了探討，屬於抗生作用的有：茄子(*Solanum melongena*)對一種葉蟬(Leafhopper)，*Amrasca biguttula*；番茄(*Lycopersicon esculentum*)對番茄葉蛾(*Heliothis zea*)及一些葉蟎(Spider mites)；豌豆(*Pisum sativum*) 對豆蚜(*Acyrthosiphon pisum*)；豆類(*Phaseolus vulgaris*)對豆象(*Acanthoscelides obtectus*)；甘藍對甘藍擬尺蠖(*Trichoplusia ni*) 等。在番茄對葉蟎之抗生作用爲使後者之雌蟎生殖力大爲減低，其他抗生現象有的表現出使害蟲之幼蟲體重減輕，或使其發育期延長等。

屬於非偏好性(nonpreference)之抗性機制者有：甘藷(*Ipomoea batatas*)對地下害蟲如蟻象(*Cylas formicarius*)；黃秋葵(*Abelmoschus esculentus*)對一種葉蟬(*Empoasca devastans*)；豆類對一種葉蟬(*E. Kraemeri*)； 抱子甘藍(brussels sprouts)對一些鱗翅類害蟲，及蕪菁(turnip)對蕪菁蚜蟲等。而在某些蕪菁品系也對蚜蟲表現出忍受性(tolerance)。

果樹研究方面，葡萄抗根瘤蚜蟲係屬於非偏好性反應。而蘋果抗蚜蟲則爲抗生作用，因爲蚜蟲在極抗之蘋果上取食後，無法繁殖下一代。蘋果對蘋果蛾(Codling moth)之抗性機制未知，但梨對其抗性與抗生作用有關。屬於忍受抗性的有桃樹螟蟲(*Sanninoidea exitiosa*)。

2.抗性來源(sources of resistance)

欲抗蟲育種成功端視是否有效、簡單而可靠之方法以檢定測試抗蟲種源。一般來說，種源(germplasm)可在田間篩選或室內檢定。通常是先在田間篩選，將大量之感蟲材料淘汰，表現良好者，再於室內接受檢定，並進一步測試是否具抗生作用。進行室內測定必須注意以下各點：

(1)考慮到室內栽種之作物生育狀況。

(2)對於標的害蟲之生物學、生態行爲、取食、產卵、移動、存活率等，必須充分瞭解。

(3)供接種蟲源蟲期須一致均勻。

(4)受檢種源之生育期須一致且適期，並包括許多不同之來源。

接種後，按供試種源之反應或害蟲之族群變化等結果，以評定受檢各品系之抗性或感蟲等級。所收集之供試種源，通常應包括野生種、當地品系、新、舊栽培品種以及一些高級品系。下列將討論不同作物對抗蟲來源之研究現況：

A.茄科作物(Solanaceous crops)：

(1)*Solanum* 屬之種類：

馬鈴薯(*S. tuberosum*)之抗蟲性比較低，較少利用價值，大多數之抗性都源自野生種。從南美阿根廷與秘魯收集之種源，發現 *S. brachistotrichum* 對桃蚜具抗性。此外有六種具低度抗性。茄子(*S. melongena*)也是 *Solanum* 屬之重要作物，受螟蟲爲害至鉅。篩選抗蟲結果顯示，栽培品種當中無一具抗性者，但野生種，*S. Khasianum*，則具抗蟲性。

(2)番茄屬 *Lycopersicon* 種類：

番茄夜蛾(*Heliothis armigera* 與 *H. zea*)係最嚴重之害蟲，其初齡與二齡幼蟲嚙食番茄葉片，三齡以後則侵入果實爲害。篩選大量種源結果發現*L. hirsutum* f. *glabratum* 對 *H. armigera* 具高度抗性。而在篩選 1,030個所收集到之番茄(*L. esculentum*)種源中，一個品種(Ting Tim)對 *H. Zea*之感蟲性最小，取食具抗性品系之夜蛾幼蟲，其存活率與發育情形均受影響。

潛葉蠅類 (*Liriomyza* spp.)亦是番茄之重要害蟲。供試品系中， PI 126449 較具抗性，其葉片較少被潛蠅爲害。

對於粉蝨 (Whitefly) 之抗性檢定結果，發現 *L. hirsutum*、*L. hirsutum* f. *glabratum* 以及 *L. pennellii* 表現高度抗性，*L. hirsutum* f. *glabratum* 之抗性，已經由回交法轉至栽培品種，*L. esculentum*。有關 *Lycopersicon*屬之抗蟲來源請見表 2所示。

B.豌豆(Peas)與豆類(Beans)：

葉潛蠅、豆蚜 (*A. pisum*)及豆象鼻蟲 (*Sitona lineatus*) 係豌豆最重要之害蟲。對 *Pisum sativum* 的不同品系進行篩選發現 LMR4、LMR10 及 LMR20 對潛蠅之抗性較好，餘皆感蟲。 Peso 等人篩選品系對象鼻蟲之反應，發現一些 PI 品系如 PI 196027、244241及280612等具抗性。

而豆類 *P. vulgaris* 對豆莢象鼻蟲(*Thanatephorus cucumeris*)之抗性檢定結果，數個品系 'Bat 1235'、'S 6038'等具容忍性。在 1,075個 *P. vulgaris* 品系對普通豆象鼻蟲(*A. obtectus*)之反應時，發現大多數均爲感蟲，而多數之野生種品系則爲抗性。

C.瓜類(Cucurbits)：

抗蟲研究工作主要著重於甜瓜 *Cucumis melo*，胡瓜*C. sativus*及南瓜*Cucurbita moschata* 等作物種類。瓜實蠅 (*Dacus cucurbitae*)是主要之害蟲。幾乎所有的網紋甜瓜(muskmelon) 均爲感蟲，僅野生種 *Cucumis callosus* 發現抗性。對瓜蚜之抗性檢定，發現 " Home-garden" 甜瓜具抗蚜性，另一品系之蚜蟲棲息數目，在田間與室內均比標準品種爲少。在800個胡瓜(*C. sativus*)品系中，表現出抗二點葉蟎的品系有 PI 220860 等 9

個品系。

D.十字花科類(Cole crops)：

有關抗蟲之研究較多，如抱子甘藍、甘藍、花椰菜等抗蚜蟲(*Brevicoryne brassicae*)、擬尺蠖蛾(*Trichoplusia ni*)、甘藍螟蛾(*Mamestra brassicae*)及紋白蝶 (*Pieris rapae*)等。抱子甘藍的一種紅葉品種"Rubin" 比綠葉品種較抗紋白蝶與甘藍螟蛾。而某些品種對蚜蟲之忍受性較高，受害後有能力迅速復原。在甘藍方面紅色品種Storage red 4004抗紋白蝶，而 PI 296133 與 PI 302985 二品系則抗擬尺蠖。在花椰菜方面， PI 234599與 PI 343483 二個品系抗擬尺蠖與紋白蝶。

遺 傳 研 究

研究園藝作物抗蟲性之遺傳，通常亦將抗蟲品系(種)與感蟲者交配，所得之F_1、F_2與回交後代，進行接蟲檢定，計數分離後代之受害與健株之數目，以供估測其抗性係由幾個與何種基因所控制。儘管抗蟲之作物不少，但僅有部分能進行其抗性之遺傳研究，最主要的原因在於抗蟲性普遍低，因而較難分辨抗或感蟲。另外往往害蟲飼育不易，無法大量飼育，供應人工接蟲以檢定分離後代用，因此影響到抗性之遺傳分析。

在蔬菜類，作物抗性遺傳研究主要以番茄(*Lycopersicon* spp.)、瓜類(Cucurbits)、cowpea等。番茄的一種，*L. hirsutum* f. *glabratum*、已知對番茄夜蛾 *H. zea* 具抵抗性，對此種害蟲呈高度抗生性。經抗性遺傳分析，得知此抗生作用係由隱性因子(recessive factor)所控制，該種番茄對另一種夜蛾 *H. armigera*之抗性遺傳研究顯示，其分離後代並沒顯現清楚的遺傳比率，因此可証明其對 *H. armigera* 之抗性係由二個因子以上所控制。

甜瓜的一種育成品系 LJ 20234，對棉蚜(*Aphis gossypii*)表現容忍抗性(Tolerance)、遺傳分析結果，得知此抗性係由一個顯性之單一因子所控制，該因子經命名爲 Ag因子，而 LJ 90230品系對 *A. gossypii*之容忍抗性因子則較複雜。而甜瓜對瓜實蠅之感受性，已知係由二個互補之顯性因子所控制。在南瓜(summer squash)抗椿象(squashbug)之遺傳研究發現F_1呈感蟲反應，而F_2則表現出連續性變異，此顯示抗南瓜椿象係由數量因子(quantitative factors)所支配，這些因子之數目估計約在3～6個之間，而至少是 3 個以上。同樣的，南瓜抗黃條葉蚤 (Striped cucumber beetle)亦由數量因子所控制。蘋果抗蚜蟲(Woolly apple aphid)以及Raspberry 抗蚜蟲之抗性均由單一顯性基因所控制。而草莓抗二點葉蟎之抗性，則由許多因子所控制。

作物外部形態之抗性

作物之某些外部形態特徵能影響害蟲之發生，這些特徵可加以利用。現依作物種類分述如下：

1.茄科作物之茄屬(*Solanum*)種類：

S. berthaultii 之有腺細毛(Grandular trichomes)，密佈於葉片及枝幹上，可當作對桃蚜(Green peach aphid) 與馬鈴薯葉蟬(Potato leafhopper) 之防禦工具，此種特徵可轉移至一般馬鈴薯品種(*S. tuberosum*)，此種分佈在 *S. berthaultii*葉部之 B 型細毛，可干

擾桃蚜之取食，其分泌物可降低桃蚜之傳病率。而從此細毛分泌出之黏液，能捕捉蚜蟲，使之死亡。具此種能捕捉蚜蟲之細毛，能在 *S. tuberosum* 與 *S. berthaultii* 之雜交種出現。因此，利用此由單因子顯性之野生馬鈴薯抗蟲特性於一般馬鈴薯品種上，似乎可行。

2.番茄屬 (*Lycopersicon*)之種類：

野生 *Lycopersicon*種類之有腺細毛在抗蟲上佔很重要之角色。*L. hirsutum*之細毛長且密，抗許多種害蟲。其他*Lycopersicon*屬種類之有腺細毛對科羅拉多馬鈴薯甲蟲 (Colorado potato beetle) 、粉蝨(White fly)、煙草葉蚤(Tobacco flea beetle)、馬鈴薯蚜蟲及二點葉蟎等均具抗性。番茄抗夜蛾(*H. armigera*) 幼蟲之部位在果實外皮附近，根據觀察，夜蛾幼蟲之發生密度與果實外皮長度、花萼之質地及花數有關。一般而言，小果實加工用品種受害較輕，而大果實品種往往受害嚴重。

3.豌豆類：

細毛數及密度與抗蟲性成正比。在 *Vigna unguiculata* 豆莢之厚度與豆象鼻蟲之穿入呈負相關，而品種間之厚度差異頗大。鉤狀細毛 (hook trichomes) 對害蟲是一物理障礙。豆類之有鉤細毛對葉蟬等體質較軟之害蟲可造成穿刺等傷害。 Pillemer 和 Tingey 發現此有鉤細毛可穿刺馬鈴薯葉蟬近腿節處之腹部組織，而具抗性。

4.瓜類：

具光滑葉面之品種比具絨毛者對瓜類之一種害蟲 Pickleworm 較具抗性，原因是該害蟲成蟲在光滑品種產卵較少。此種非偏好性反應，可能與光滑葉面對害蟲產卵無法產生觸覺性刺激 (tacticle stimulus)有關。在南瓜屬 (*Cucurbita*)之種類，維管束硬者受南瓜螟蛾 (Squash vine borer)幼蟲食害減少而抗性較強。

5.十字花科類 (Cole crops)：

色澤、腊質或光滑葉面對害蟲之抗性反應因作物與害蟲之種類而異。如具腊質葉面之抱子甘藍品種較少受葉蚤 (Flea beetle) 之取食。相反的，具腊質之一種芥藍 (Marrow-stem kale)易受蚜蟲與粉蝨之爲害。

6.果樹類：

絨毛(pubescence)較疏之草莓品系比密生絨毛者，較少受二點葉蟎之棲息。但相反的，黑醋栗(blackcurrant)絨毛密生的品種，受蟎害較輕。因此，絨毛之多寡與抗性反應，隨作物與害蟲之不同而異。

抗性之生化原理

比較著名之例子是由野生番茄 *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum* (PI 134417) 所分離鑑定之二種成分， 是該野生品種抗多種害蟲之主因。從其有腺細胞分泌物所含之一種非生物鹼(Nonalkaloid) 物質，2-tridecanone，比普通番茄品種高出很多倍，對害蟲具毒害之抗生作用。另一種物質爲屬於生物鹼之α-番茄素(α-tomatine)。實驗證明，其對番茄夜蛾幼蟲及寄生天敵均具毒性，α-tomatine隨果實成熟而減少。分析發現，在野生之 PI 134417 番茄，每公斤生果含3390毫克之α-tomatine ，而栽培品種僅 5毫克。瓜類之 Cucurbitacin 含量與害蟲蟎之發生有關，因此，選擇該成分較低之品種，以育成對害蟲具非偏好性之抗性品種。此外，在十字花科

作物所含之 sinigrin ，證明對桃蚜有干擾取食之作用等，均是抗蟲性之生化分析研究結果。在果樹研究方面，草莓抗二點葉蟎與其所含一種醇類 farnesol 之低濃度有關。而抗木蝨梨苗之篩管細胞液之 pH 值比感蟲品種爲低。

育 種 方 法

抗蟲育種之方法有許多，與抗病育種法相近。普通以回交法將抗蟲基因從給體親(donor parent)轉移至栽培品種。有一些實例，如野生番茄 *L. hirsutum* f. *glabratum*抗粉蝨(Whitefly)之特性轉移至栽培品種上，第一次回交後代品系，除具許多番茄之園藝特性外，也同時有抗蟲性。萵苣(*Lactuca sativa*)抗葉蚜(*Nasonovia ribisnigri*)之育種，係以種間雜交(Interspecific hybridization)與回交法將抗蟲基因從野生萵苣(*L. virosa*)轉移而來。

Table 1. Sources of resistance to insect pests of potato

Insect pest	Source
1. Colorado potato beetle	*S. chacoense*
	1115 X and 1421 X
	'Culinary 19'
	S. chacoense ; *S. chacoense* f. *boergeri*;
	S. jamerii; *S. demissum*
	'L' vov White; 'Culinary 19'
	S. berthaultii
2. Aphid	*S. polyadenium*; *S. berthaultii*
	'Alpha A'
	S. canasense;
	S. multidissectum
	S. sanda roses
	Six clones
	S. bulbocastanum

Table 2 Sources of resistance to insects and mites in *Lycopersicon*

Common name	Scientific name	Sources of resistance
Colorado potato beetle	*Leptinotarsa decemlineata*	*L. hirsutum*
Fruit borer	*Heliothis armigera*	*L. hirsutum;*
		L. hirsutum f. *glabratum*
	H. zea	*L. hirsutum*
		L. hirsutum f. *glabratum*
Leaf miner	*Liriomyza munda*	*L. hirsutum;*
		L. hirsutum f. *glabratum*
	L. sativae	Pearson VF 6 *L. hirsutum* f. *glabratum* and *L. hirsutum*
Pinworm	*Kieferia lycpersicella*	*L. cheesmanii* f. *minor;*
		L. glandulosum;
		L. hirsutum
Potato aphid	*Macrosiphum euphorbiae*	*L. peruvuanum;*
		L. pennellii
Tobacco flea beetle	*Epitrix hirtipennis*	*L. hirsutum* f. *glabratum;*
		PI 126449 ;
		L. hirsutum
Tobacco hornworm	*Manduca sexta*	*L. hirsutum* f. *glabratum;*
		PI 134417, PILA 407
Greenhouse whitefly	*Trialeurodes vaporariorum*	*L. hirsutum;*
		L. hirsutum f. *glabratum*
		L. pennellii
Whitefly	*Bemisia tabaci*	'Red Cloud,' Strain B,
		L. hirsutum f. *glabratum*
Carmine spider mite	*Tetranychus cinnabarinum*	*L. hirsutum* PI 126449;
		L. hirsutum;
		L. hirsutum f. *glabratum;*
		S. pennellii
Two-spotted spider mite	*T. urticae*	*L. hirsutum* f. *glabratum;*
		S. pennellii

參 考 文 獻

1.Daubeny, H, A, 1983. Insect, mite, and nematode resistance. p.216～241. In : Methods in fruit breeding. Moore, J.N., & J. Janick (eds.), Purdue University Press, W. Lafayette, 464 pp.

2.Dickson, M. H., and C. J. Eckenrode. 1980. Breeding for resistance in Cabbage and Cauliflower to cabbage looper, Imported Cabbageworm, and diamondback moth. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 105 : 782～785.

3.Frey, R. L., and F. P. Cuthbert, Jr. 1975. Antibiosis in *Lycopersicon* to the tomato fruitworm (*Heliothis zea*). J. Amer. Soc. Hort. Sci. 100 : 276～278.

4.Kalloo. 1988. Insect resistance in vegetable crops. p. 95～140. In : Vegetable breeding Vol. Ⅱ. edited by Kalloo, CRC press, Boca Raton, 213 pp.

5.Kennedy, G. G. 1978. Recent advances in insect resistance of vegetable and fruit crops in North America : 1966～1977. Entomol. Soc. Amer. Bull. 24 : 375～384.

6.Maxwell, F. G. and P. R. Jennings. 1980. Breeding plants resistance to insects. Wiley & sons, New york, 683 pp.

7.Painter, R. H. 1951. Insect resistance in crop plants. The Macmillan, Co., New York, 520 pp.

8.Painter, R. H. 1958. Resistance of plants to insects. Ann. Rev. Entomol. 3 : 267～290.

9.Raman, K. V., W. M. Tingey, and P. Gregory. 1989. Potato glycoalkaloids : effect on survival and feeding behavior of the potato leafhopper. J. Econ. Entomol. 72 : 337～341.

10.Reinink, K. and F. L. Dieleman. 1989. Comparison of sources of resistance to leaf aphids in lettuce. Euphytica 40 : 21～29.

11.Rushell, G. E. 1978. Plant breeding for pest and disease resistance. Butterworth, London, 485 pp.

12.Tingey, W. M. 1980. Breeding for Arthropod resistance in vegetable. p.495～522. In : Biology and breeding for resistance to arthropods and pathogens in agricultural plants. edited by M. K. Harris, Texas A & M University, pp 605.

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) 可定義爲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爲大， 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强生長活力，兩者爲同一現象之表現。此種現象爲異型接合現象 (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不但爲同義且可互用。雜種優勢依其方向可分爲正雜種優勢(positive heterosis)，如百合(lily)之兩個不同物種交配，其F_1幼苗之ferulic acid含量較兩親物種爲高；另一爲負雜種優勢(negative heterosis)，指F_1雜種較兩親爲小，如番茄之果實子房數(locules) 較兩親爲小，(P_1爲9.6，P_2爲11.7，而F_1則爲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，雜種優勢可分爲四類型：

第一爲雜種旺勢 (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，比野生種爲高，但雜種與其親代互相比較下，並不具有適應優勢之現象。第二爲適應優勢(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。第三爲選擇優勢(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)。第四爲生殖優勢(reproductive heterosis)，指雜種有生長到生殖期的能力較同型接合體爲高。一般雜種優勢可用下式表示之。

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

而純眞雜種優勢(true heterosis，heterobeltiosis) 則用

$$h=\frac{F_1 - 高親本}{高親本}(\%)$$ 表示之。

雜種優勢之遺傳基礎

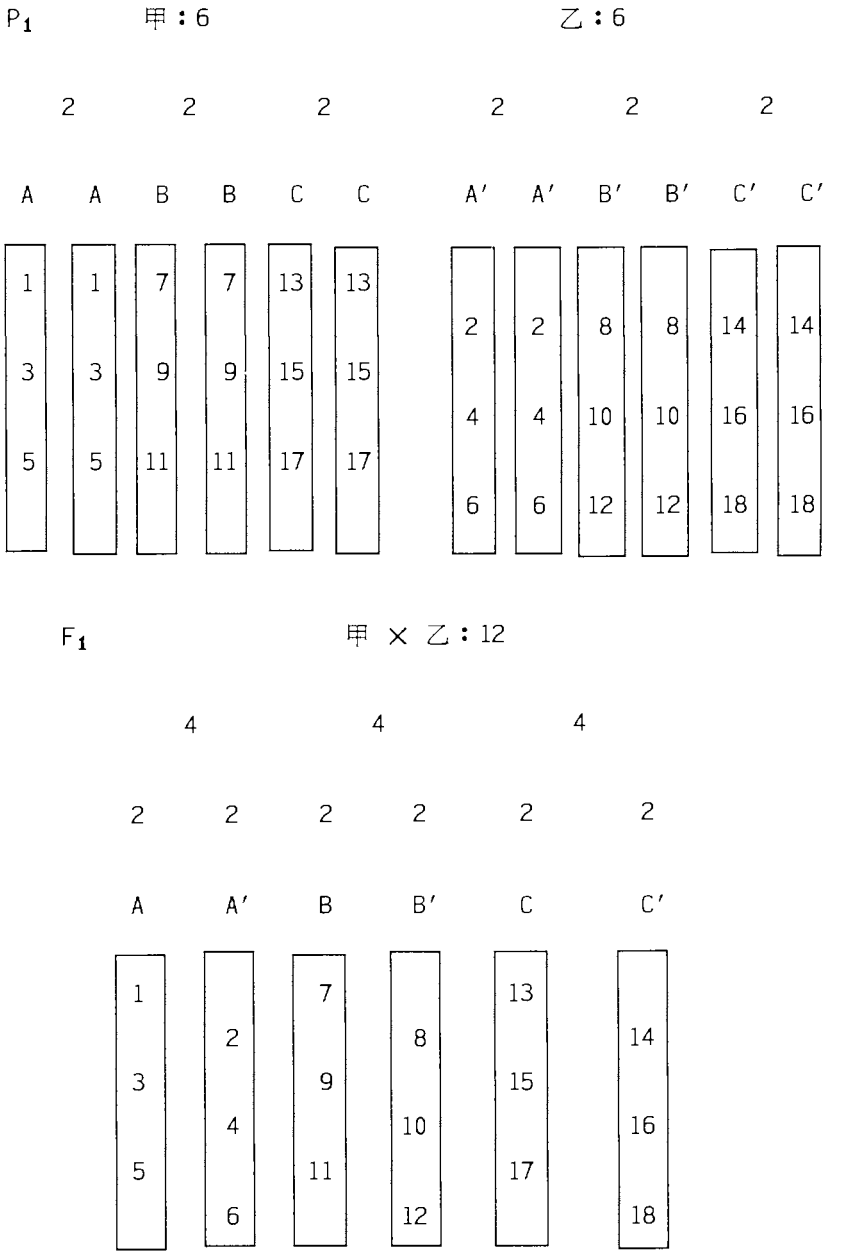
1. 超顯性或異接合性學說(Shull and East)

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型態存在，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强的生長勢，因爲它的等位基因均爲顯性或超顯性，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，其後裔變爲同型接合型，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，而不致受天然或人爲之淘汰，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，其發育能力同爲 6 單位， 即每對染色體之貢獻各爲二單位，以此二系雜交，可使F_1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。爲便利說明起見，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爲完全顯性，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之發育程度爲親種之兩倍。

前題：1.有利於生物生活正常性狀之基因多爲顯性。

2.關係生活力及生產力之遺傳因子爲數甚多。

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爲適合，但亦不能排除超顯性基因說，在許多雜種優勢例子中，超顯性基因說較爲適合。

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爲優，雜種之胚及胚乳一般較兩親爲大之相關亦有發現。
2. 幼苗2～3日後之發育，F_1雜種之澱粉消化及還原糖之堆積作用較自交系爲優，尤其α - amylase 活性更强。
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爲顯著。
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爲高，其葉肉細胞亦較自交系爲多。F_1之光合作用／呼吸作用比值較自交系爲大，因此F_1有較大之乾物質累積量。
9. F_1 植株之酵素活性諸如 ATPase, cytochrome, NAD glutamate dehydrogenase 等代謝活性較自交系爲大，且穩定性較佳。
10. F_1之 RNA 含量較自交系爲高，此可使細胞分裂，生長及代謝旺盛，因而F_1 具有較多之細胞及代謝活性。
11. F_1之收穫指數較自交系爲大，乃因乾物質運轉力大之故。
12. F_1之粒線體活力較自交系爲高，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爲提高。

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)抗倒伏性强，(4)成熟整齊，及(5) 耐病性强，其他尙有若干有利之處。

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F_1個體群。每年雜交雖需若干之人工費用，然 F_1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F_1個體群爲一生產業之基本植物，故 (2)之操作最爲重要。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.以營養繁殖爲主之作物，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，因其多利用作爲罐頭原料，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，爲最適宜之利用。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，可分爲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爲優良品種。已決定爲優良

品種之分體群之基本F_1植物，稱爲基本樹或原樹，爲繁殖時之基本採穗個體。後者則每年必須大

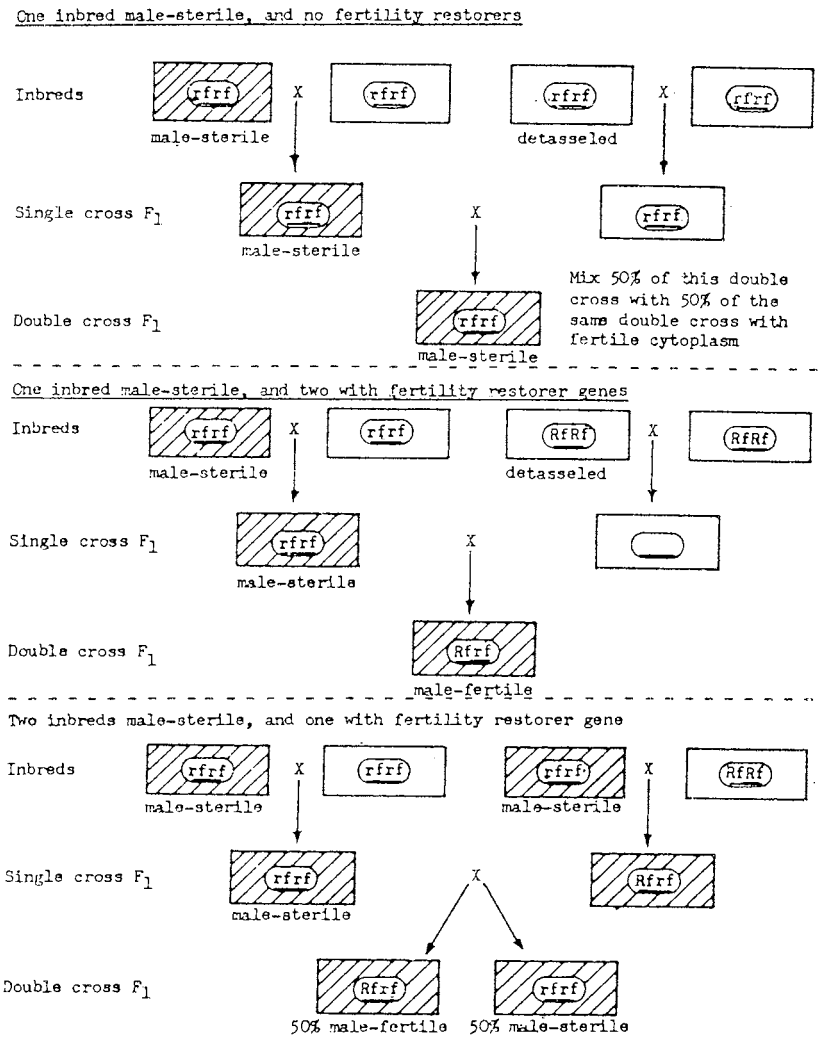


圖1. 應用細胞質雄不稔性產生雙交雜種種子之三種方法，雄不稔細胞以斜線表示。Rf爲恢復基因，可使在不稔細胞質恢復其稔性

量生產雜交種子，供實際栽培之用，故手續較爲複雜，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爲母本，但在利用雜種優勢栽培時，則以品種爲母本爲宜。
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)－爲單交雜種再與第三自交系雜交而成之雜種，以F_1爲母本，採種量多爲有利。

6.雙交雜種(double cross)－爲四自交系間之雜交，即 (A X B) X (C X 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)－爲多數自交系之雜交，例如有 A，B，C，……P，16 個自交系時，多系雜種爲 { [(A × B) × (C × D)] × [(E × F) × (G × H)] } × { [(I × J) × (K × L)] × [(M × N) × (O × 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)－爲選拔數個優良自交系混合而成之品種，或爲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.

全互交與組合力在育種上之應用

李 成 章
國立中興大學農藝系

前 言

數量性狀的遺傳通常都是連續變異現象。連續變異的遺傳乃受所謂「數量基因系統」(polygenetic system)的控制。 數量基因系統是由若干數量基因(polygene)所組成。各個數量基因的作用相似，效果微小，而彼此間在效果上來講，又有相加與相成的作用(additive and supplementary effect)。數量基因系統裡含有的數量基因的數目無法判定，所以數量基因的行爲雖也遵循孟氏遺傳的分離原則，但它們所控制的遺傳變異卻無法用簡單的孟氏遺傳法則來分析，若要分析數量性狀的變異，則必須另覓途徑。

一般數量性狀有三種方法：(1) 全互交法分析(diallel analysis)。(2)因子法之遺傳分析(factorial method of genetic analysis)和(3)變異成分法之遺傳分析(the variance component method of genetic analysis)。其中全互交法被公認是一種分析數量性狀變異的有效方法。此法最先僅應用於調查自交作物或自交系間數量性狀之變異，後來更推廣應用於調查遺傳成分複雜的異交作物，甚至血緣甚遠的種間的遺傳變異也同樣奏效 ，一般全套的全互交設計，包括 n 個親本的自交及各親本間彼此所有可能的正交及反交交配組合(共 n×n 個)。所謂親本，不論是個體、群體或集團均可。全互交法利用包含同型接合親本與F_1較分離世代 (如F_2,F_3)爲佳，因它們遺傳上不分離，少數個體即可，且他們沒有連鎖(linkage) 之干擾，此爲其他方法所未能分析者，唯一缺點乃雜交組合數需齊全。目前雖有部分互交法(partial diallel cross)可補救，但仍不是很好之方法(與其他方法比較時)。全互交法之遺傳假設有六：(1)親本爲同型接合體，(2)親本爲二元體分離，(3)無連鎖遺傳，(4)無複等位基因(multiple allele)存在，(5)無基因間之交感作用(即無上位性基因存在)與(6)無正反交之母體效應。這個全互交分析，不但可提供遺傳介量(parameter)之性質與數量，同時可用來探討一般與特殊組合力(general and specific combining ability)；爲達成這二個目標，可利用Hayman's (1954)與Griffing's (1956)方法加以得到。這個方法係在某個前提下，利用適當統計模式估算一般與特殊組合力 (general and specific combining ability)來轉換爲遺傳成分之加性變方(δ^2_A)與顯性變方(δ^2_D)。全互交分析中，親本、F_1組合與反交組合三組資料包括在內。Griffing(1956)依據所包含之材料，描述四種全互交分析法，及(1)親本(n)，n(n-1)/2F_1與反交F_1組合。(2)僅包括親本與F_1組合。(3)F_1與反交F_1組合。(4)僅包含F_1組合，Griffing 依據Eisenhart's 第一模式(固定型)與第二模式(逢機型)來說明組合力之分析。在植物育種試驗，僅考慮逢機型，因我們僅興趣於估算複雜集團變方中之遺傳

與環境成分。爲此目的，我們假設模式中之不同效應(μ例外)之分布爲常態；且以平均值爲零，變方爲δ_i^2之分布(此處之i爲 g, s, r 與 b)，若僅考慮第一模式時，亦可以分析一般組合力(general combining ability，以 gca 表示)，與特殊組合力(specific combining ability，以 sca 表示)。上述四個方法中，每一個方法包括兩個步驟；第一步驟爲擬說測驗，決定F_1，親本與反交F_1間之基因型有無差異性存在，若有差異時，則進一步進行第二步驟之組合力分析。四個方法之擬說測驗(以F_1測驗爲之) 均假定$\delta_g^2 = 0$，$\delta_s^2 = 0$與$\delta_r^2 = 0$。不同方法之自由度與平方和計算法亦異。

全互交分析法

全互交分析上，有兩個主要的統計數，即 Vr與 Wr。Vr是由全互交資料表中某一系列(array)裡所有的交配後代之平均數值所計算得之變方 (variance)，此處所謂系列，係指任一親本與其他親本雜交之各交配組合後代之平均數值而言， 是故有一親本即有一系列，有 n 個親本即有 n 個系列。而Wr則爲由一個系列所有各交配組合後代之平均值與非輪迴親本(non-recurrent parent) 自交後代之平均值所求得的共變方(covariance)。在含有 n 個親本的 n×n 全互交試驗資料共有 n 個系列，故可計算得 n 個 Vr 與 n 個 Wr。利用這些 Vr 及 Wr 數值，可求得 Vr及 Wr 間的回歸關係。這種回歸關係，普通是一條直線($Wr=\bar{W}r+b\ (Vr-\bar{V}r)$，即回歸線)來表示(如圖1)。Wr 決定該線的位置，而 b 即回歸係數， 則決定該線的坡度。根據 Jinks and Haymam 兩氏的理論，從此直線的位置、坡度以線上代表各親本系列的各點(Wr, Vr)的分佈情形，即可對許多有關控制數量性狀之變異的數量因子系統的作用和效果等特性有一個概括的認識。每一序列之親本計量(parental measurement，以 Yr 表示之)與顯性次序 (order of dominance，以Wr+Vr 表示之)間之標準偏差圖，採用最小自乘方法而得(如圖 2) 。由此來估計由親本所帶之顯性程度是否

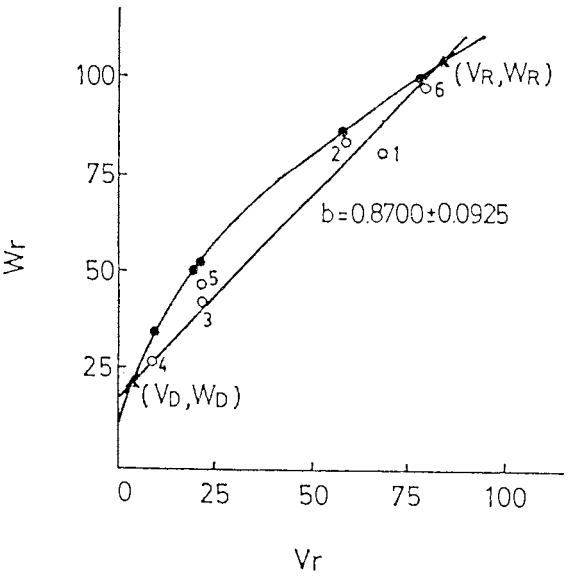


圖1. 小麥－穗粒數6×6全互交法之Wr/Vr(圖中之○點爲Wr,Vr之點，而●爲(Vr,Vr×V0L0)之點)

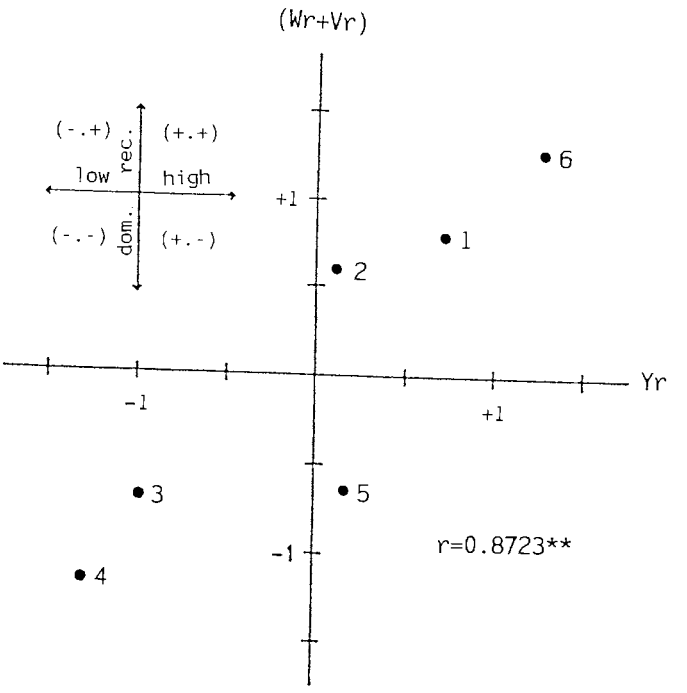


圖2. 小麥－穗粒數6×6全互交法之Yr與(Wr+Vr)間之標準偏差

受正與負基因方向所致。由圖1與圖2 爲小麥 6×6 全互交一穗粒數資料，得知親本4, 3, 5, 爲帶有顯性基因，而 2, 1與 6 親本則帶有隱性基因；在顯性基因中，第 4 與 3 親本爲一穗粒數少者，而第五親本則爲一穗粒數多者。圖 2 中之 r 爲 Yr 與 (Wr+Vr) 之相關係數，其值示出高度顯著效應，表明仍以一穗粒數少者爲顯性。一般 r值正時，表示顯性基因之作用，以一穗粒數少者(負方向)爲大，r 值負時，則以一穗粒數多者(正方向)爲大。

若所求得回歸線之坡度(b)等於 1 時，表示該項數量性狀之變異是純粹由數量基因間之顯性效應(dominant effect) 的作用，而該一回歸線之位置則表示一般顯性效應之作用的程度(見圖3)。在完全顯性時，回歸線穿過原點(圖3a)；不完全顯性時，回歸線截 Wr 軸於點之上方(正值)(圖3b)；超顯性時，回歸線截 Wr 軸於原點之下方(負值) (圖3c)。回歸線上代表各親本序列的各點(Vr,Wr) 的位置次序，則依其距離之遠近，顯示各親本之基因型中顯性基因與隱性基因之相對頻度。位置接近原點的(即 Wr 及 Vr 數值較小者)含有較多的顯性基因； 位置距原點較遠者(即 Wr 及 Vr 數值較大者)含有較多的隱性基因(圖3e) ，以上所寫的是在 b=1 時，亦即在僅有顯性效應之作用時之情形。若無顯性作用時，即無 Wr/Vr 之回歸，而代表各序列的各點(Wr,Vr)，則簇集在Wr/Vr=2的一點處(圖3d)。如果求得的回數線坡度小於 1 時，表示該一性狀之變異受非等位基因交感作用(non-allelic interaction) 之左右(圖3f)。這種交感作用可分爲兩種：即局部交感作用(localized interaction)與一般交感作用(generatized interaction)；前者存在某些特殊基因型間的交感作用，後者則爲普遍存在於各基因型間的交感作用。設基因 A 所控制的變異爲 a 單位，B 爲 b 單位，C 爲 c 單位等等，則在無交感作用 (亦即純顯性相加效應)時，基因

型 AB 所表現的性狀爲(a+b)單位，如果基因型 AB 所表現的性狀有異於(a+b)單位，則謂之 A與 B 間有交感作用。此種交感侷限於特殊的基因型間，其來源可用後文所述的方法測定，稱之局部交感作用。

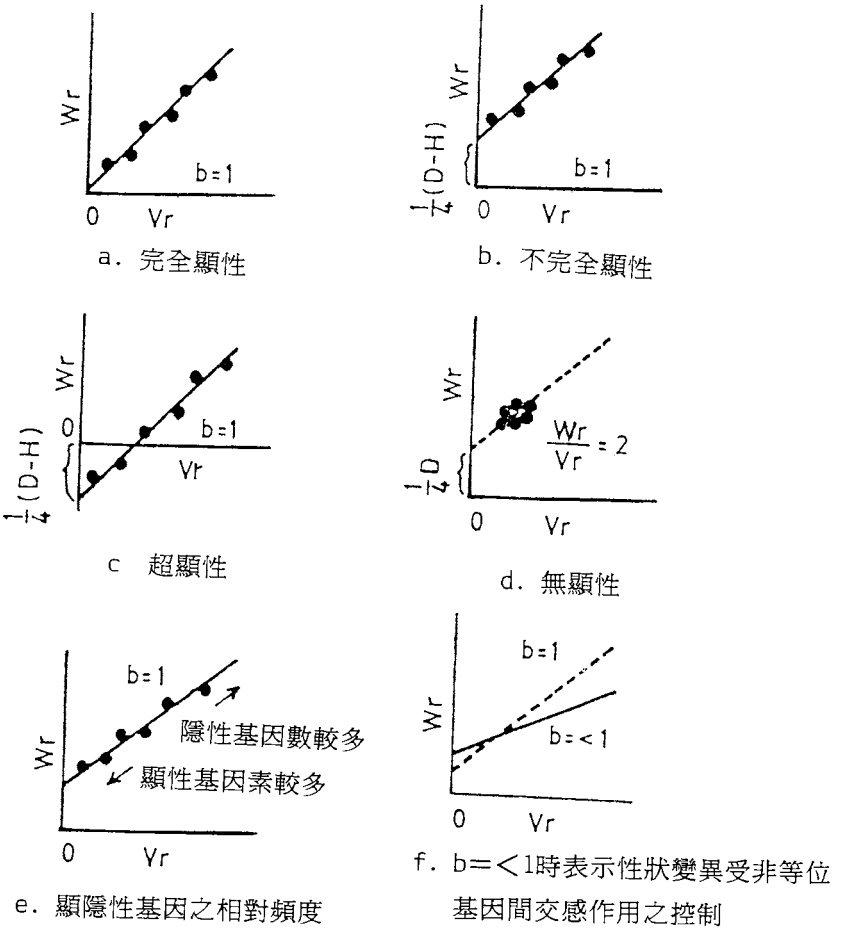


圖3.　不同顯性效應程度的Wr/Vr迴歸線

基因間交感作用的種類可用上述方法測定之。其法乃在計算 Wr， Vr 及 Wr/Vr 回歸時將各親本及其序列逐個刪除，不列入計算。如此，一個 n×n 的全互交組合可分成 n 個 (n-1)×(n -1)的新的全互交組合，由新的(n-1)全互交組合所求得的 Wr/Vr 回歸線的坡度有時小於1，表示交感作用仍然存在；有時 b=1，或與 b=1 的差別不顯著時，乃表示在這(n=1)基因型間已無交感作用存在，或謂交感作用已被刪除(removed)。 該一「移除」的基因型則顯然是原先 n×n 全互交組合中所發現的交感作用的來源，該一交感作用自然也就是所謂局部交感作用。交感作用移去後，這(n-1) 個親本間該項數量性狀之遺傳變異即無疑是只受顯性相加效應之控制了。有的時候，交感作用要在除去 r 個親本後才能除去；有的時候在除去 r 個親本後的 (n-r)×(n-r) 全互交組合中仍有交感作用的跡象，即(b<1) 。在除去任一個或數個親本後，Wr/Vr 回歸線的坡度仍小於 1，即表示交感作用的來源不明顯，不能用上述的方法移除。而這種交感作用，也就是普遍存於各基因間之一般交感作用。

全互交分析在育種方法上的應用

全互交分析在育種上有許多好處：1.依據顯性程度及次序選擇適當的雜交輪迴親本爲育種材料，2.研究物種有否分化，3.了解雜交親本是否有基因間的交感作用，4.瞭解親本間的遺傳變異性，5.瞭解準確的基因作用，據以決定採用何種育種方法。因此利用全互交資料進行實用性分析，將有助於作物育種家擬定育種計畫之參考。全互交分析技術利用較大尺度來研究連續性變異，尤其採用固定型數學模式來估算一般與特殊組合力變方與效應，對從事度量雜種潛力之利用俾益良大。許多異交作物均利用全互交法來估算具有高度一般組合力或合成品種之組合，以其所得之信息更有效的育成頂交(top cross)與多交(polycross)品系。因此全互交法爲一種較有系統之方法。一般全互交組合中，單交後裔以固定型統計模式進行分析，每一後裔平均可各別估算出一般組合力(主效應)與特殊組合力(交感效應) 兩個成分。若 sca 變方不顯著時，則易於選拔兩個親本均具有一般組合力高之單交組合。 若 sca 變方達到顯著時，則需視單交組合後裔之交感作用重要程度而定， Griffing (1956)認爲單交組合後裔之遺傳總變方等二倍於 gca 變方($\delta_g^2 \times 2$)加上 sca 變方(δ_s^2)，Backer 曾利用 $2\delta_g^2/(2\delta_g^2+\delta_s^2)$ 之比值來作爲選拔育種之依據，若其比值大於 1 時，雖然 sca 變方顯著，仍以選拔較大 gca 之兩親本之後裔組合爲佳。

全互交分析大部分學者均利用 F_1 組合即可得到正確之遺傳信息，因它較 F_2與 F_3世代爲簡便，僅需少數個體即可，且無連鎖之分離干擾。一般在產量及其在有關產量成分之性狀中，全互交分析可獲知那一個親本序列之顯性程度與顯性方向和秩序，作爲育種家選拔親本及組合之依據，同時可以瞭解有無基因間之交感作用，此可由刪除遠離 Wr/Vr回歸線之親本序列和組合顯示低度選拔潛力之親本序列來證實。Johnson (1963)曾利用 F_2及 F_3世代之全互交組合分析，一方面用上述方法來鑑定有無基因間之交感作用，並利用尺度試驗(scaling test)，即 $F_3-(1/2F_2+1/4P_2+1/4P_1)=0$來測定，結果不但發現在他的材料中，$F_1$、$F_2$及 F_3之全互交分析均未出現基因間之交感作用，同時可得到高產潛力單交組合之選拔效果。利用F_1及F_2全互交分析，發現其基因之作用在不同世代大致相似，且可瞭解 F_2或 F_3分離所造成之數量基因系統，因此 F_2或 F_3世代之全互交分析亦可進行。

一般在全互交組合力，可包含許多不同來源之種源 (germplasm)，可用來瞭解親本間之遺傳畸異性(genetic diversity)及其基因作用，以做爲從事釐定育種計畫之參考，其從估得之遺傳加性變方在該性狀爲很重要，且遺傳率很高時，混合選拔(mass selection)或譜系法來選均有效。若顯性成分在全互交組合中顯現很重要，尤其有超顯性出現時，應以輪迴選拔較爲有效，若在上位性成分出現時，則以採用系統育種(line breeding)較爲有效。

組合力之檢定方法

一品系(或自交系)與他品系雜交所起雜種優勢之力，謂之組合力(combining ability)。組合力之大小，一般以其雜種 F_1 之產量估計之。欲定其雜交系統之組合力，有以一定之自交系爲檢定親(tester)，與其他自交系雜交而比較其F_1產量而測定者，稱之爲單交檢定法(single crossing)；以某品種(商業優良品種)爲檢定親與自交系雜交，比較其雜種產量而測定者，稱之爲測

交檢定法(top crossing)；以二至三個自交系爲檢定親與受檢自交系進行測定者，稱之測交檢定法(test crossing) ；在多年生營養繁殖之作物，欲檢定之營養系，不自交與其他一定之營養系或品種(視爲檢定親)自由雜交，謂之多交檢定法(polycrossing)。以上檢定法中最正確者爲單交檢定法，因此手續較繁之單交用於正確之檢定，頂交用於初步檢定試驗爲宜。換言之，育成多系自交系後，先用頂交法淘汰大部分一般組合力較差之自交系，選留少數自交系，再以單交或測交法選出雜種優勢最高之雜交組合。產量預測檢定，如雙交雜種(A×B)×(C×D)產量可由單交雜種之產量預測之，其方法如下：

(1) 由四自交系 A, B, C, D 可能之單交雜種之平均產量爲此四自交系所成雙交雜種之預測產量，即 (AB + AC + AD + BC + BD + CD) / 6。

(2) 不用於做雙交之四個單交之平均產量，即 (AC+AD+BC+BD)/4。

(3) 四自交系各在有關各單交雜種之平均生產能力之平均，爲雙交雜種之預測產量。

$$\text{A自交系之平均生產能力} = \frac{AB + AC + AD + \cdots\cdots\cdots + AN}{N-1} = a$$

$$\text{B自交系之平均生產能力} = \frac{BA + BC + BD + \cdots\cdots\cdots + BN}{N-1} = b$$

$$\text{C自交系之平均生產能力} = \frac{CA + CB + CD + \cdots\cdots\cdots + CN}{N-1} = c$$

$$\text{D自交系之平均生產能力} = \frac{DA + DB + DC + \cdots\cdots\cdots + DN}{N-1} = d$$

則 $\frac{a + b + c + d}{4}$ 爲預測產量。

(4) 四種頂交雜種之平均產量，設 V 爲普通品種，V×A …… 爲頂交雜種之產量；則雙交雜種之頂交產量爲 (V×A + V×B + V×C + V×D)/4。

由此種預測法所得之預測產量均證明與事實產量相符合，尤以第二法爲最接近，故現一般雙交雜種產量之預測採用第二法。

以雜種優勢爲目的而育成F_1雜種，選拔自交系時，先由頂交選拔一般組合力 (general combining ability)高之自交系，再由單交選拔特殊組合力(specific combining ability)高之自交系，以爲雜交親本之自交系，殊爲重要。假如數個自交系與數個檢定系統相雜交，調查各F_1之雜種優勢，某一自交系在各種組合均示高度之組合力，則稱此自交系爲一般組合力高。一般組合力有效之測定方法，係利用自交系與品種之雜交或頂交，以淘汰大部分之自交系，選留之自交系再試驗其特殊組合力。檢定時以自交系爲母本，但在利用雜種優勢栽培推廣時，則以品種爲母本爲宜。一般頂交用品種之選拔或較困難，最好由雜種推廣地區選出一最優之自然授粉品種。某一自交系並不表現高度一般組合力，但某一個特定組合力的確很高時，選拔雜種推廣之組合，最好仍以具有一般組合力高之自交系爲宜。

組合力在育種上之應用

自交作物利用雜種優勢，係先選拔自身具有優良性狀組合之現有親品種，繼續育成具有最優組合之遺傳因子及近於同型結合之品種，頗爲重要。如雜種種子能經濟產生，或能尋出更易雜交之方法，則雜種優勢可利用之以獲得遠較同型結合狀態爲最高之產量。在異交作物利用雜種優勢，一般採用兩種方法：第一先在自交系內或自交系間選種，後用單交雜種、三系選種或雙交雜種以爲商業作物。第二方法爲選拔多年生作物之優良營養系，以頂交法或類似方法測定其組合力，而後由優良營養系以產生 F_1 雜種、雙交種或合成品種。行雜交優勢育種時，需考慮提高自交系組合力之育種，因此改良自交系之育種方法成爲重要急需解決之問題，其方法如下：

1. 由自交授粉之品種或合成品種育成多數之自交系，進行組合力之選拔育種。即由族群中選拔個體自交，由頂交與單交，測交檢定一般組合力，並利用自交系自身之性狀與組合間之相異，選拔最優之自交系用爲一新單交之親。
2. 輪迴選種法(recurrent selection)。爲族群之改良方法。在育種族群中選拔具有優異外表型之單株，進行雜交，產生重組合，形成族群，並循環進行。經由循環進行之育種程序，可逐漸增加族群中有利因子之頻度。輪迴選種可分爲二大類，其一爲族群內改良，其二爲族群間改良。族群內改良在於使族群本身及產生之自交系，獲得最大改良；而族群間改良則在於使兩族群間雜交種及兩族群產生之自交系雜交種，獲得最大改良。族群內改良方法，可採用(1)混合選種法(mass selection)，(2)異親兄妹選種法(half-sib seclection)，(3)同親兄妹選種法(full-sib selection)，(4)一代自交或二代自交選種法(S_1 or S_2 selection) 及(5)廣基檢定親或自交系檢定親之測交選種法。族群間改良方法，可採用(1)相互輪迴選種法，(2)自交系爲檢定親之相互輪迴選種法，(3)同親兄妹相互輪迴選種法，(4) 異親兄妹相互輪迴選種法 (5)異親兄妹族系測交之相互輪迴選種法。經過輪迴選種改良過之族群，分離自交系，育成雜交種或合成品種更可直接利用爲綜合品種。
3. 由自交系間之雜交雜種行系統育種法。一成功之單交親按雜交育種法進行至 F_2 及繼續各代連續自交，以育成優越自交系。所衍生自交系以頂交檢定其一般及特殊組合力。
4. 由回交法改良自交系，導入少數優良特性現有自交系。雜交雜種其親之一自交系有特殊弱點(諸如感病性)。可利用抗病性之另一自交系與之雜交，選抗病之後裔與原自交系回交多次，遂獲致抗病性之改良。近年來爲引入自交系基因型於細胞質雄不稔及轉移稔性恢復基因於相配自交系，已成爲必需之方法。
5. 聚合育種法(convergent improvement)以改良自交系。係以回交聚合顯性有利基因以育成生活力强之自交系之法。先選雜種優勢之二自交系 A、B，其 F_1 一方連續回交其 A 親自交系，他方連續回交 B親自交系，其途中選拔優勢之個體，其後由選拔與自交育成優勢同型接合之恢復系(recovered line)或再生系。一般回交三～四次。

參 考 文 獻

1.李成章 1984 統計在遺傳育種上之應用(四)全互交分析在育種上之應用 科學農業 32 (1-2):1-20.

2.盧守耕譯 1976 作物育種學導論 pp324. 台大農學院印行.

3.Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system. Aust. J. Bio. Sci. 9:463-493.

4.Hayman, B. I. 1954. The theory and analysis of diallel crosses. Genetics. 39:789-809.

5.Johnson, L. P. V. 1963. Statistical genetics and plant breeding:561-570.

溫度逆境生理在園藝育種上之應用

曾 夢 蛟
國立中興大學園藝系

前 言

增進糧食供應的品質與產量，一直是農業專家、學者努力研究的目標。估計約有 70% 的作物減產是因爲環境逆境所造成的(Boyer,1982)。此外，由於雨水沖蝕與新興都市的興起，造成農地的減少，亦是未來減少糧食供應的原因之一。解決此問題包括改進增加農作物產量與增加週邊農地的利用(marginal land)。此二者均與培育出適應次佳(suboptimal)之生長環境的品種有關。植物抗逆境的特性是很複雜的，通常是由複因子控制的性狀(polygenic trait) (Barton and Brill, 1983)。這可能是爲什麼作物種源收集很豐富，但抗逆境作物育種進展緩慢的最主要原因。此外，缺乏對抗逆境基因的認識與瞭解，及某些作物品種間狹窄的基本差異，亦都是阻礙我們培育出逆境品種的重要因素。雖然目前精巧的生物技術，藉基因轉移可突破種間雜交的障礙，但缺乏抗逆境基因，使育成抗逆境品種，困難重重。

在所有環境逆境中，溫度和乾旱逆境是影響植物在地球上分佈及作物產量之最關鍵的因子(Boyer, 1982)。過去幾世紀來植物生理學家致力於溫度逆境對植物影響的研究，已擴展我們對植物遭受到高溫、寒害及凍害時生理反應的瞭解。植物對逆境反應的不同，廣汎存在於基因的差異，已證實具有其生理的依據。很顯然植物抗環境逆境是由遺傳基因所控制的。通常作物育種學家均在田間篩選對環境適應之優良外表型的品系。靠田間經驗的方法來分離耐逆境植株有其不利條件。有時逆境沒有發生，或太嚴重，或者是受到其它環境因子之交互影響。此種田間測試通常需要較多族群、時間、勞力及土地。因此在植物組織、細胞或胞器的層次上，利用化學、物理等之方法快速測定對逆境的反應，可做爲基因篩選上的依據。重要的觀念是一個逆境的生理反應，如果沒有利用基因或栽培上的改進，將對經濟作物的生產是沒有幫助。因此，在育種計畫中爲了瞭解在龐大種源中可利用的基因變異度的範圍，利用作物對逆境之生理反應已被用來作爲基因篩選的準則。

耐逆境品系之篩選與評估方法

耐逆境植株的篩選通常可分爲以下三種(Lewis and christiansen, 1980)：

(1) 間接選拔－於田間自然環境情況變得較不適宜作物正常生長時進行篩選。在此種自然逆境條件下，例行篩選種源品系、生育良好之品系將選拔。

(2) 直接選拔－嚴格挑選可靠與一致性的逆境測試區域。供試材料生長於一致之逆境條件下

，作篩選。

(3) 控制逆境條件之選拔－此法利用溫室或人工生長室在有效控制逆境條件下，進行精確的篩選耐逆境品系。

評估植物耐逆境的程度，一般有下列幾種方式：

(1) 觀察法：最快速簡便的方法就是觀察法，但此法可能因人而有所偏差。植物組織受損通常會有水浸狀出現及失去膨壓、枝葉下垂的現象(Hudson,1961; Li *et al.*, 1979)。

(2) 植株再生長：雖然評估植株能否再生長是活力鑑定之最終目標，但通常需較長的時間，且受其它環境因子之交互影響，對一大的族群需要較大的空間與勞力(Larsen, 1978)。

(3) 電導度法：經過一逆境後，組織受損的程度可經由測定電解質自細胞滲漏到外界的程度，而加以評估。當組織受傷害時，細胞膜之通透性增加，電解質擴散到細胞外。細胞受傷害的程度愈大，電解質自由擴散的量也越多。電解質法適用於葉、花、冠芽等組織，但不適用於根部的測定。利用電導度法可測定某一逆境的致死溫度(LT50)，亦即達組織內50%電解質滲漏的溫度。其法為切取適宜大小的組織浸入10 ～15 ml的去離子水，經眞空抽氣10～15分鐘後，搖晃培育一小時，用電導度計測定水溶液的導電度(R1)。經超低溫冷凍殺傷組織後，回溫樣品再測定其導電度(R2)。R1/R2 的比值做為評估受傷害之相對值(Sukumaran and Weiser, 1972)。

(4) 三苯基四唑化氯(Triphenyl tetrazolium chloride, TTC)還原法：TTC分析法是利用細胞還原活力之原理。當細胞尚具有活力時，其粒線體內之 succinate dehydrogenas 將無色氧化態之 TTC還原成紅色之還原態。此法適用於癒傷組織、細胞懸浮培養、原生質體等組織培養材料及種子、根部、木本植物枝幹等組織。此法乃將組織浸於含 0.05% TTC 之 0.05 M 磷酸緩衝液(pH7.4)。樣品經眞空滲入 5 分鐘後，置於室溫暗處培育18至20小時。紅色之TTC以95%酒精萃取，再以光電比色計測定其在484 nm 之吸收值。受傷害之程度以其與對照組比較減少TTC還原之百分率為評估(Towill and Mazur, 1974)。

(5) 活性染色法：常用之活性染色劑為中性紅(neutral red)。當細胞具有活性，中性紅呈離子化且保存在細胞內，在顯微鏡下觀察呈紅色。若細胞死亡，則未見染色。其它活性染劑尚有 fluorescein diacetate, phenosafranin 及 trypan blue 等。(Levitt 1956, Widholm 1972, Hauptmann and Widholm 1982)。

(6) 質壁分離法：健康有活力的細胞在高張溶液，例如甘露醇、氯化鈣、PEG 等具有質壁分離的特性。當細胞受傷害，原生質膜之半透性能力消失，質壁分離的特性也未見。利用顯微鏡觀察可區別組織受傷害的程度及細胞的活力。植株再生長法及質壁分離法是眞正測定組織經逆境後其細胞活力(living activity)的二個方法。(Siminovitch and Briggs 1953; Tao *et al.*,1983)。

(7) 熱能分析法：由於許多環境逆境均與這些逆境誘導組織內水分逆境有關，因此測定組織內水的活性與特性也被利用來評估組織耐逆境的程度與活力。這些方法包括有 (a)differential thermal analysis (D.T.A.), (b)differential scanning calorimetry (D.S.C.), (c)nuclear magentic resonance (N.M.R.) (Burke *et al.* 1976)。此外，電阻法(electricalimpedance)亦被用來作為評估經某逆境後組織的活力。此法具有可偵測完整組織之優點。電阻法提供細胞膜完整性程度的資料。因為生物系統可視為一電場模式，而細胞膜提供電容的來源，當細胞膜受損就

如同電場中電容被破壞(Fejer and Schwarzbach, 1978; Hayden *et al.*,1972)。

植物耐高溫之生理與篩選耐熱品系

溫度影響生化反應速率，因此高溫逆境對植物之營養生長與生殖生長均有極大的影響。植物對高溫的反應依內在因子，例如植物種子、發育階段、組織部位及外在環境因子而有所不同。最佳的例子爲當葉片開始分化，擴展期，遭受高溫逆境將影響其最終的大小及形狀。高溫亦限制新梢的抽長，及造成葉片或枝幹的日燒。高溫對植物普遍的影響包括有：(a)抑制生長，(b)由於呼吸作用大於光合作用所導致的饑餓現象，(c)有毒物質累積導致的代謝失調，(d)重要代謝物質的不平衡導致生化反應受阻，(e) 核酸代謝之分解作用大於合成作用導致重要蛋白質、氨基酸及核酸匱乏，(f)脂質溶解，蛋白質變化，蛋白質與核酸交互作用失調導致細胞膜特性失常(Levitt, 1980)。

植物耐熱性是一種可遺傳與可馴化的反應，與其生理情況有密切關係。評估植物耐熱性，必須對其它環境因子，例如土壤水份有效控制。通常有兩種方式用來評估植物耐熱性，(1) 將植物或組織置於不同高溫，一定時間後再移到溫室觀察其受傷害程度－熱殺傷溫度(heat killing temperature)，(2)將植物或組織置於一設定高溫，不同時間後測定其受傷害程度－熱殺傷時間(heat killing time)。通常測定熱殺傷時間能在耐熱與敏感基因型間，提供一較大、較佳之篩選根據，同時設定一個固定溫度，比設定幾個微差溫度在操作上較方便。

植物在生長發育過程中對高溫最敏感的生理反應是光合作用 (Bjokman, 1980)。抑制光合作用的溫度比起不活化酵素(Bjokman *et al.*, 1976; Santarius, 1975)、降低呼吸作用(Bjorkman 1975)、減少葉綠體膜半透性(Krause and Santarius, 1975) 的溫度都來的低。高溫不活化光合作用可能與高溫破壞光磷酸化作用、光合作用系統 II 之結構(Santarius and Muller, 1979)、葉綠餅膜之完整與半透性(Bjokman *et al.*, 1980)有關。因此耐熱植物藉增加光合作用器官之熱穩定度，使維持光合作用代謝是可預見的。利用光合作用率做爲指標篩選耐高溫番茄品系已有報導(Hassan, 1985)。

高溫導致呼吸作用增加，光合作用淨產物減少。高溫同時危害粒線體膜，因此耐熱植物在高溫逆境時，維持有效率之呼吸作用，提供足夠的 ATP與代謝中間產物，使生理代謝得以正常進行是很重要的。McDaniel (1982)以不同光磷酸化作用及呼吸作用之苜蓿親本雜交，培育成高ADP:O及低吸收作用之品系，在高溫下有極高之產量。此爲一結合二個不同生理因子，培育成耐逆境、高產之作物的佳例。

升高溫度會增加細胞膜上疏水鍵間的交互作用及減少親水鍵間交互作用。因此，蛋白質與膜上之脂質區將更緊密結合，此可能造成膜上蛋白質間距離拉遠；例如，高溫增加類囊體膜疏水鍵間的交互作用，可能導致光補獲蛋白質自反應中心解離。此外高溫也會使膜上脂質產生非雙層之分離 (phase separation of non-bilayer lipid)，形成逆轉圓錐微粒 (cylindrical inverted micelles) (Quinn and Willians, 1985)。因此高溫影響植物細胞各種胞器膜的熱穩定性，曾被廣泛的深入研究。類囊體膜是被視爲對熱最敏感的膜，其次依序爲葉綠體膜，粒線體膜及細胞質膜。導電度法評估植物受高溫爲害的程度即是利用植物暴露到高溫逆境，其細胞膜的通透性增加電解質擴散到外界之原理。當細胞受到熱傷害程度越嚴重，電解質滲漏的量越多。利用導電度法評估菜豆(Lou, 1989)，馬鈴薯、大豆(Martinenu *et al.*, 1979)，番茄(Shen and Li, 1982)，

胡瓜 (Lester,1985)與柑橘 (Ingram, 1984) 等園藝作物之耐熱性已有報導。且利用導電度法所測定之菜豆、大豆、番茄之熱殺傷時間與其在高溫逆境之相對產量呈正相對關。Marsh *et al.* (1985)利用導電度法研究菜豆耐熱性遺傳行爲發現，耐熱性是由少數基因所控制，狹義遺傳率介於2.9～24%之間，由顯性加成基因之作用所控制。

自然界四季溫度之變化是呈漸近性，周期性的改變。而植物能感應自然環境的變化，進行生理上的調適，以維持其生長或生存稱爲馴化 (acclimation)。所以在田間選拔的耐熱品系，事實上是選拔對高溫具有快速調適生長能力之品系 — 具有熱馴化之品系。以熱馴化處理配合導電度測定熱殺傷溫度或熱殺傷之時間是一簡單、快速、精確篩選耐熱品系的方法。

長久以來植物內生荷爾蒙一直被認爲在植物對溫度馴化與反應上扮演一重要角色。噴灑植物生長調節劑，促進番茄在高溫時著果已有報導(Lewis 1953, Liverman and Johnson 1957, Moore and Thomas 1952)。高溫減少 auxin(Iwahori, 1967)與 cytokinine 的含量(Cole, 1969)，增加 ABA 含量。耐高溫之豌豆品系，也已證實具有較高之 cytokinine 含量(McDainel,1982)。因此高溫減少植物荷爾蒙之合成與轉移，加速植物離層老化與對高溫逆境之敏感，是培育耐熱品系不容忽視之生理上的考慮重要因素。高溫影響許多園藝作物嚴重落花、落果。雖然目前大多數高溫對園藝作物之影響大都集中在生殖器官構造畸型等之研究 (Ahmadi and stevens, 1979 ; Christinusen, 1978)，但到目前爲止尚無一致的結論(Ahmadi and Stevens, 1979 ; Warrag and Hall, 1983)。目前利用 ELISA 方法偵測植物荷爾蒙之技術的開發、篩選種源內之族群在高溫下之植物荷爾蒙，作爲耐熱性指標，可考慮併入育種工作。此外，Zee *et al.*(1978)利用蛋白質電泳凝膠的技術分離種子蛋白質，藉以區別耐熱與熱敏感之結球白菜品系。雖然蛋白質及基因的分析目前尚未達成熟利用在逆境育種技術上，但這方面的技術將爲未來的育種工作提供一便捷、有力、直接的工具。

植物耐寒生理與篩選耐寒品系

寒害(chilling injury)，一般溫度介於0℃～15℃之間使植物造成傷害的溫度。作物對低溫的敏感性，影響其種子萌芽、幼苗生長、成株發育、產量與品質。篩選耐低溫萌芽之番茄(Scott and Johnes, 1982)，胡瓜(Kalloo and Banerjee, 1986)，甜瓜(Hutton and Loy,1985)，大豆(Szyrmer and Sacaepanska, 1982) 及菜豆(Dickson, 1971)等品系均已有報導。當種子浸濕後，細胞膜從脫水、不規則狀況重組成選擇性半透性膜，若此時遭受低溫逆境，細胞內物質將加速滲出(Simon *et al.*, 1972)。因此電導度法可輔助篩選耐寒萌芽之作物品系，若能同時使用溫度梯度盤(thermogradient plate)更能節省篩選龐大種源之時間、空間與勞力。

植株遭受寒害時，呼吸作用率增加 (Lepold and Musgrare, 1979)。此種刺激呼吸作用速率增加是經由類似氰氨不敏感之電子轉移途徑，而並不是產生ATP。此種調適可能與回收還原態之核酸及產生熱能有關(Laties, 1982)。寒害抑制光合作用，在有光線及缺水情況下，更加速其爲害。低溫導致光合作用系統Ⅱ受損及碳固定酵素之活化能降低均與低溫降低光合作用率有關(McWilliam and Ferran, 1974; Smillie and Nott, 1979)。

低溫影響植物細胞膜的組成，結構及膜上有關酵素之活性、構造及機能曾被廣泛的深入研究，做爲探討造成低溫傷害與增加耐寒性的生理機制 (Markhart Ⅲ, 1986)。增加細胞膜脂肪酸的

不飽合程度，可降低"脂相轉變期"(lipid phase transition)的溫度。寒帶生長的植物有較高的不飽合脂肪酸，且耐寒植物較對低溫敏感的植物有較高的飽合脂肪酸／不飽合脂肪酸比值，(Lyons and Breidenbach, 1979)。明顯受到低溫影響的酵素，大多與細胞膜有關。Arrhenius 作圖，分析低溫敏感作物的與膜關聯的酵素活性，隨溫度的變化情形，顯示出一個斷折點(break point)。此斷折點的溫度與膜從液晶狀態到凝膠狀態之轉相點有相同的溫度。然而耐寒品種此斷折點不存在，或在較低的溫度。雖然目前對增加飽合脂肪酸在耐寒之重要性仍有爭議，但利用electron spin resonance (ESR)及differential spin resonance (DSR) 及differential scanning calorimetry (DSC)等技術瞭解種源中品系間Arrhenius plot 之斷折點，將可輔助在田間篩選耐寒品系之成果。此外，Patterson *et al.*, (1977)利用導電度法篩選西番蓮科的耐寒性，從雜交工作顯示耐寒性的程度是基因量(gene dose)的反應。patterson and Graham (1977)發現野生番茄中存在差異顯著的耐寒性，且對低溫的適應性與原生質流的速率相關。因此導電度法與原生質流法，可併入育種工作評估植物的耐寒性。此外利用同功異構酶做爲番茄種間雜交培育成耐寒植株之篩選標記，也有報導(Vallejos and Tanksley, 1983)。

許多報導指出將溫度逐漸下降；能增加植物耐寒性－冷馴化。冷馴化期間改變脂肪酸的組成(St. John and Christiansen, 1976)，調整根系對水份的通透性(Markhart Ⅲ, 1986)，均與其增加植物耐寒性有關係。考量耐寒育種的目的，評估作物冷馴化能力與耐寒性的關係，可考慮合併到育種計畫中。

植物抗凍性生理與篩選抗凍品系

在控制溫度下降速率的情況下，植物體內有二種冰結晶的方式－細胞間隙結冰 (extracellular)及細胞內結冰(intracellular)。當溫度快速下降，例如4℃/分鐘，或者更快，將會造成細胞內結冰。通常植物細胞發生細胞內結冰，既無法再成活。在自然界溫度下降是比較緩慢的，因此冰大都在細胞間隙或組織表面形成，造成細胞間隙結凍。如果讓細胞間隙結冰先發生，則可避免細胞內結冰發生。在實驗室操作時，通常在-1℃時，加上小片冰誘導細胞間隙結凍，以模擬在大自然情況下,冰在組織形成的模式。在大自然中則取決於植物形成冰核的能力(ice-nucleating ability)與外界環境中冰核形成物質，(例如，某些細菌、離子、灰塵等)將會影響是否形成細胞間隙結冰。

當細胞間隙冰結晶形成時，細胞內水分擴散到細胞間隙，冰結晶繼續增大，同時也促使細胞內失水 (dehydration)。此種細胞脫水雖然使細胞液濃度相對增加，降低細胞內凝固點，避免細胞內冰結晶的形成；但也加諸細胞內滲透逆境(osmotic stress)與機械逆境(mechanical stress) (由於冰結晶的形成與細胞的收縮)。能抵抗細胞間隙結晶所造成的逆境，可能是在大自然下許多植物抗凍害而成活的重要方法。儘管如此，細胞間隙結冰超過某一冷溫的極限也會誘導細胞內結冰使細胞死亡。

通常細胞液很少在水的凝固點結冰，通常會在其細胞液凝固點下才結冰。取決於植物種類，冰核形成的能力與環境因子，有些植物能達-40℃或-270℃還不結冰。此種現象稱爲超冷卻(supercooling)。冰核形成的能力依植物物種與不同器官、組織而不同。當溫度下降緩慢，超冷卻的程度降低。減少冰核子(ice nucleators)或增加細胞液的濃度可誘導一些超冷卻的程度、使細胞藉

避免冰晶形成而成活於低溫。但當細胞已處在超冷卻情況下，所冒的風險也相對提高，一旦有些微冰核子侵入，則不可避免的發生細胞內結冰而使細胞死亡。

通常草本植物經不起-10℃～-15℃的低溫。但在馴化環境下，某些植物抗凍性顯著增加，例如某些多年生草類能成活低溫達-40℃，而馬鈴薯(Chen and Li, 1976 ; 1980)。甘藍(Kohn and Levitt, 1965)，豌豆(Swenson and Murray, 1983)，菊花(Bannier and Stepokus,1976)，僅能增加些微抗凍性。儘管如此，增加幾度的抗凍性，往往可以決定此作物是否可渡過溫度逆境與栽培的緯度。冷馴化需要較長時間，但去冷馴化是非常快速的。通常低溫與短日提供最佳冷馴化的環境(Chen and Li, 1986)，光週期與光强度可加强低溫誘導某些植物增加抗凍性的效果 (Kohn and Levitt, 1965)。冷馴化期間醣類(Chen and Li, 1980)，澱粉(Levitt, 1980)，荷爾蒙(Carter and Brenner, 1985)，脂質飽合度(Chen and Li, 1980)，細胞壁厚度(Huner *et al.*,1981)，細胞膜流動性(Steponkus, 1979)，核酸及蛋白質(Tseng and Li, 1987)的改變均有報導，且與增加抗凍性有密切的關係。

植物冷馴化過程是一複雜的生理與生化反應，冷馴化誘導增加植物抗凍性的機制，目前尚無定論。然而，篩選種源中高冷馴化能力之品系，在菠菜、馬鈴薯、番茄、杜鵑、玫瑰、柑橘等園藝作物都有報導(Sakui, 1987)。所採用的方法除了田間觀察法外，導電度法及TTC法是最常採用之評估根據。此外，Ninhydrin法，電阻法，及DTA法也常用在果樹等木本植物測定經結凍後之活力(Stushnoff, 1972)。最近 Sundbom *et al.*, (1982)以葉綠體之螢光反應做爲馬鈴薯雜交工作，選拔高抗凍性品系的依據。Swaaij *et al.*, (1985;1987)以細胞內脯氨酸的含量做爲篩選高馴化能力之馬鈴薯品系。

結　　論

每一作物有其最適當之生長溫度。作物對溫度的反應，依其生長發育階段、基因型與栽培管理而有所差異。目前大多數抗逆境之育種工作，均在自然田間進行篩選，進一步在不同時間、區域進行後代測試。由於外表型或產量是由許多外在因子、內在因子相互影響的結果，因此選拔高產量之外表型植株，很可能喪失許多耐逆境之基因型。雖然許多生理、生化上的研究報導尚不能區別作物對溫度逆境反應的因果關係，但一些生理反應可做爲作物育種工作上選拔耐逆境品系的依據，且可加速育種工作的完成。

利用組織培養，以細胞的層次施以不同溫度逆境，篩選耐逆境的colone，亦有許多的研究報導(Marshall *et al.*,1982)。細胞培養的材料具有節省勞力、時間、便捷生理及生化上分析之優點。新的生物技術，例如原生質融合等操作，亦可合併到耐逆境作物之育種工作。耐逆境基因的分離，選殖與構築工作，目前世界各地也積極研究中。利用基因工程轉移耐逆境基因到園藝作物上，是將來可行之育種途徑。

參 考 文 獻

1.Banner, L. J. and P. L. Steponkus. 1976 Cold acclimation of chrysanthemum callus cultures. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 101:409-412

2.Barton, K. A. and W. J. Brill. 1983 Prospects in plant genetic engineering. Science 219:671-676.

3.Bjorkman, O., H. A. Mooney and J. Ehleringer. 1975 Photosynthetic responses of plants from habitats with contrasting environments. Carnegie Instit. Washington, Yearb. 74:743-759.

4.Bjorkman, O., J. Boynton and J. Berry. 1976 Comparison of the heat stability of photosynthesis, chloroplast membrane reactions, plotosynthetic enzymes, and soluble protein in leaves of heat-adapted C_4 species. Carnegie Inst.Washington Yearb. 75:400-407.

5.Bjorkman, O., M. R. Badger and P. A. Armond. 1980 Response and adaptation of photosynthesis to high temperature. p. 233-249. In:Turner and P. J. Kramer(eds.), Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress. John Wiley and Sons, New York.

6.Boyer, J. S. 1982 Plant productivity and environment. Science 218:443-448.

7.Burke, M. J., L. V. Gusta, H. A. Quamme, C. J. Weiser, and P. H. Li. 1976 Freezing and injury in plants. Annu. Rev. Plant Physiol. 27:507-528.

8.Carter J. V. and M. L. Brenner. 1985 Plant growth regulators and low temperature stress. p. 418-443. In: Pharis R, Read D (eds.), Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol 11, New York: Springer-verlag.

9.Chen., H. H. and P. H. Li. 1980a Characteristics of cold acclimation and deacclimation in tuber-bearing *Solanum* species. Plant Physiol. 65:1146-1148.

0.Chen, H. H. and P. H. Li. 1980b Biochemical changes in the tuber-bearing *Solanum* species in relation to frost hardiness during cold acclimation. Plant Physiol. 66:416-421.

1.Chen, P. M. and P. H. Li. 1976 Effect of photoperiod, temperature and certain growth regulators on frost hardiness of *Solanum* species. Bot. Gaz. 137:105-109.

2.Cole, F. D. 1969 Ph. D. Dissertation, Univ. of Arizona.

3.Dickson, M. H. 1971 Breeding bean (*Phaseolus vulgaris* L.) for improved germination under unfavorable low temperature conditions. Crop Sci 11:848-852.

4.El Admadi, A. B. and M. A. Stevens. 1979 Reproductive responses of heat tolerant tomatoes to high temperatures. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 104:686-691.

5.El Hassan, M. O. M. 1985 Selection strategies for high temperature tolerance in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.), Diss. Abstr. Int. B, 46, 1B.

6.Fezer, S. O. and E. Schwarzbach. 1978 Hardiness of North American barley and other cereals as measured by electrical impedance at the coleoptile stage. Z. Pflanzenzucht. 80:162-165.

7.Hauptmann, R. M. and J. M. Widholm. 1982 Cryostorage of cloned amino acid ana-

log-resistant carrot and tobacco suspension cultures. Plant Physiol. 70:30-34.

18.Hayden, R. E., L. Dionne, and D. S. Fenson. 1972 Electrical impedance studies of stem tissue of *Solanum* clones during cooling. Can. J. Bot. 50:1547-1554.

19.Hudson, M. A. 1961 The limitations of a cut leaf test for assessing the frost resistance of the tuber-bearing *Solanums*. Euphytica 10:169-179.

20.Huner, N. P. A., J. P. Palta, P. H. Li, and J. V. Carter. 1981 Anatomical changes in leaves of puma rye in response to growth at cold-hardening temperatures. Bot. Gaz. 142:55-62.

21.Hutton, M. G. and Loy, J. B. 1985 Evaluation of *Cucumis melo* plant introductions for cold germinability. HortScience. 20 (Abstr.) 190.

22.Ingram, D. L. and D. W. Buchanan. 1984 Lethal high temperatures for roots of three citrus rootstocks. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 109:189-193.

23.Kohn, H. and J. Levitt. 1965 Frost hardiness studies on cabbage grown under controlled conditions. Plant Physiol. 40:476-480.

24.Krause, G. H. and K. A. Santarius. 1975 Relative thermostability of the chloroplast envelope. Planta 127:285-299.

25.Laties, G. G. 1982 The cyanide-resistant, alternative path in higher plant respiration. Annu. Rev. Plant Physiol. 33:519-556.

26.Lepold, A. C., and M. E. Musgrave. 1979 Respiratory changes with chilling injury of soybeans. Plant Physiol. 64:702-705.

27.Lester, G. 1985 Leaf cell membrane thermostabilities of *Cucumis melo*. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 110:506-509.

28.Levitt, J. 1956 The hardiness of plants. Academic Press, New York.

29.Levitt, J. 1980 Response of plants to environmental stresses. 2nd ed, Vol 1, Academic Press, New York.

30.Lewis, C. F. and M. N. Christiansen. 1981 Breeding plant for stress environment. p. 151-177. In: K. J. Fray (ed.), Plant Breeding. Vol. 2. The Iowa State University Press, Ames.

31.Larsen, A. 1978 Freezing tolerance in grasses. Meldinger fra Norges landbrukshogskole. 57(23):1-56.

32.Li, P. H. 1984 Sub-zero temperature stress physiology of herbaceous plant. Hort. Rev. 6:337-417.

33.Li, P. H., J. P. Palta, and H. H. Chen. 1979 Freezing stress in potato. p. 291-303. In: J. M. Lyons, D. Graham and J. K. Raison (eds.), Low temperature stress in crop plant. Academic Press, New York.

34.Lou, Y. S. 1989 Effect of heat acclimation on heat tolerance and protein synthesis in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). M. S. Thesis, National Chung-

Hsing Univ.

35.Lyons, J. M. and R. W. Breidenbach. 1979 Strategies for altering chilling sensitivity as a limiting factor in crop production. p. 179-196. In: H. W. Mussell and C. Staples (eds.), Stress physiology in crop plants. John Wiley & Sons, New York.

36.Markhart III, A. H. 1986 Chilling injury : a review of possible causes. HortScience 21:1329-1333.

37.Marsh, L. E., D. W. Davis and P. H. Li. 1985 Selection and inheritance of heat tolerance in the common bean by use of conductivity. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 110 :680-683.

38.Marshall, H. G. 1982 Breeding for tolerance to heat and cold. p. 47-70. In: M. N. Christiansen and C. F. Lewis (eds.), Breeding plants for less favorable environments. John Willey & Sons, New York.

39.Martineau J. R., J. H. Williams and J. E. Specht. 1979 Temperature tolerance in soybeans.II. Evaluations of segregating populations for membrane thermostability. Crop Sci. 19:79-81.

40.McDaniel R. G. 1982 The physiology of temperature effects on plants. p.13-45. In : M. N. Christiansen and C. F. Lewis (eds.), Breeding plants for less favorable environments. John Willey & Sons, New York.

41.McWilliam, J. R. and P. J. Ferrar. 1974 Photosynthetic adaptation of high plants to thermal stress, p. 467-476. In: R. L. Bieleski, A. R. Ferguson, and M. M. Cresswell (eds.). Mechanisms of regulation of plant growth.Roy.Soc. New Zealand Bul. 12.

42.Quinn, P. J. and W. P. Williams. 1985 Environmentally induced changes in chloroplast membranes and their effects on photosynthetic function. p.1-47. In:J.Barber and N.R. Baker (eds.), Photosynthetic mechanisms and environment. lsevier Science Publishers, B. V., Amsterdam, The Netherlands.

43.Sakai, A. and W. Larcher. 1987 Frost survival of plants. Springer-Verlag, New York.

44.Santarius, K. A. and M. Muller. 1979 Investigations on heat resistance of spinach leaves. Planta 146:529-538.

45.Santarius, K. A. 1975 Sites of heat sensitivity in chloroplast and differential inactivation of cyclic and noncyclic photophosphorylation by heating. J. Thermal Biol. 1:101-107.

46.Scott, S. J. and R. A. Johns, 1982 Low temperature seed germination of *Lycopersicon* spp. evaluated by survival analysis. HortScience 17 (Abstr.) 477.

47.Shen, Z. Y. and P. H. Li. 1982 Heat adaptability of the tomato. HortScience 13: 924-925.

48.Siminovitch, D. and D. R. Briggs. 1953 The validity of plasmolysis and desiccation test for determining the frost hardiness of bark tissue. Plant Physiol. 28: 15-24.

49.Smillie, R. M. and R. Nott. 1979 Assay of chilling injury in wild and domestic tomatoes based on photosystem activity of chilled leaves. Plant Physiol. 63: 796-801.

50.St. John, J. B. and M. N. Christiansen. 1976 Inhibition of linolenic acid synthesis and modification of chilling resistance in cotton seedlings. Plant Physiol 57:257-259.

51.Steponkus, P. L. 1984 Role of the plasma membrane in freezing injury and cold acclimation. Ann. Rev. Plant Physiol. 35:543-584.

52.Stushnoff, C. 1972 Breeding and selection methods for cold hardiness in deciduous fruit crops. HortScience 7:10-13.

53.Sukumaran, N. P. and C. J. Weiser. 1972 An excised leaflet test for evaluating potato frost tolerance. HortScience 7:467-468.

54.Sundbom, E., M. Strand, and J. -E. Hallgren. 1982 Temperature-induced fluorescence changes. A screening method for frost tolerance of potato (*Solanum* sp.). Plant Physiol. 70:1299-1302.

55.Swaaij, A. C., E. Jacobsen and W. J. Feenstra. 1985 Effect of cold hardening, wilting and exogenously applied proline on leaf proline content and frost tolerance of several genotypes of *Solanum*. Physiol. Plant 84:477-483.

56.Swensen, J. B. and G. A. Murray. 1983 Cold acclimation of field peas in a controlled environment. Crop Sci. 23:27-30.

57.Szyrmer, J. and K. Sacaepanska. 1982 Screening of soybean genotypes for cold tolerance during germination. Z. Pflanzenphysiol. 88:255-258.

58.Tao, Dali, P. H. Li, and J. V. Carter. 1983 Role of cell wall in freezing tolerance of cultured potato cells and their protoplasts. Physiol. Plant. 58:527-532.

59.Towill, L. E. and P. Mazur. 1974 Studies on the reduction of 2,3, 5-triphenyl tetrazolium chloride as a viability assay for plant tissue culture. Can. J. Bot. 53:1097-1102.

60.Tseng, M. J. and P. H. Li. 1987 Changes in nucleic acid and proteins during induction of cold hardiness. In: P. H. Li. (ed.), Proceeding of cold hardiness. R. Lissa, New York.

61.Vallejos, C. E. and S. D. Tanksley. 1983 Segregation of isozyme markers and cold tolerance in an interspecific backcross of tomato. Theor. Appl. Genet. 66 : 241-247.

62.Warrag, M. O. A. and A. E. Hall. 1983 Reproductive responses of cowpea to heat

stress: genotypic differences in tolerances in tolerance to heat at flowering. Crop Sci. 23:1088-1092.

.Widholm, J. M. 1972 The use of fluorescein diacetate and phenosafranine for determing viability of cultured plant cells. Stain Technol. 47:189-194.

.Zee, S. -Y., M. -Y. Tso and W. -W. Tso. 1978 Electrophoretic analysis of seed proteins of heat-tolerant and heat-sensitive cultivars of chinese cabbage. HortScience. 13:547-548.

植物組織培養在作物育種上的應用

何 偉 眞
農林廳種苗改良繁殖場

植物細胞、組織、器官在無菌人工培養基上培養，最終目的在得到植株之再生，以便應用於作物繁殖和育種上。目前由於組織培養技術的進步，許多方法已逐漸實際應用於作物的品種改良上，其方法有下列數種：

一、胚培養技術之應用
二、單倍體培養技術
三、胚乳培養產生三元體植物
四、試管內授粉及受精技術之應用
五、誘變育種
六、原生質體培養、融合與遺傳工程

以上各點除最後一項已另文介紹外，分別詳細討論如下：

胚培養技術之應用

由於胚培養方法之進展，對不活性雜種之有效獲得植株，打開一條大路。這些雜種，在正常情況下，由於缺少活力發芽，故在傳統上均予捨棄。有些種子，必須貯藏一段時期，而一般用於克服種子休眠之處理方法，卻又無效者，可因切割及胚培養以克服休眠，始能發芽。另一類種子，必需特殊之光與溫度處理，以打破休眠，胚培養可調節內生之促進或抑制發芽之物質，此二種物質被認爲是調節種子在休眠及非休眠之狀態。對某些種子具有發育不全之胚，研究胚培養之結果，對其不同形態之發生能力，已見端倪。因此，胚培養對瞭解植物中形態發生及其他有關問題，提供了新穎而精確之方法。

一、胚培養技術

Sanders 及 Ziebur 、Raghavan 、Torrey 等，對維管植物胚之切取及培養所使用之一些方法，均有所闡述。在切取胚以及將之移轉於營養基中之過程，均需採用消毒方法。

利用種子，則需將種子剝開，並將胚移轉於培養基中，此爲最簡單之技術。但分離較小之胚，則需整個自胚珠取出，勿使受傷，最好於解剖顯微鏡下，進行此項操作。

最饒興趣者，爲蘭類種子，含有形態學上未分化之胚，相當於雙子葉植物之球形胚。且種子中不具貯藏組織如胚乳，致干擾營養上之研究；種皮則減至膜狀構造。因此，對於蘭類，須將含未分化胚之整個胚珠(種子)，如同胚培養一般培養及處理。

胚培養最重要之點，即爲如何選用必需之培養基，以維護胚之繼續生長。雖然，培養胚之營養基，依植物種類而不同，但一般爲愈幼嫩之胚，其營養需要愈複雜。因此，相當成熟之胚，可在添加有醣類如蔗糖之無機鹽類培養基中生長；而相當小之原胚，則另需添加不同量之維生素、氨基酸、生長激素、椰子乳等自然胚乳抽出物。由於原胚是在相當之滲透壓下，埋沒於胚珠之汁液中，故培養此種胚，應添加甘露蜜醇等滲透壓劑。當胚在試管中長成再生植物體後，則自原培養基移出，培育於消毒過之土壤或蛭石，於溫室中，生長至成熟。

二、不能成活雜種胚之培養

在討論利用胚培養方法以克服植物中不能成活之問題前，應先瞭解此種異常之原因。在園藝及育種實際工作中，胚發育不全爲雜交不成功所獲種子中常遇到之事情。在此種雜交中，雖然受精作用能正常進行，胚亦能以相當正常之方法發育，但終則有極多異常情形發生，最後造成胚死亡及種子萎縮。故這方面的問題，部分需瞭解所發生困擾之種類及其如何變更正常發育途徑，導致胚之發育不全。

1.胚及胚乳之發育

(1)胚之發育，在很多不能成活之雜交胚，發現與胚之發育方式，有密切關係。事實上，一般研究者都認爲在早的胚胎期，發育異常即已開始。胚開始生長之速率，並不顯著受影響，但以後，生長即減緩，在多數情形下，終至發育爲僅具數個細胞階段而不能成活。

在白松，其雜交能力之主要障礙，即爲胚不成活，但硬木松類雜交之失敗，卻爲花粉不親和性。觀察下列不孕性雜交：馬其頓松 X 石松、馬其頓松 X 海松、白松 X 軟木松、 白松 X 石松、白松 X 海松等，顯示受精作用雖正常發生，但胚在藏卵器中退化，或當胚柄伸長時擠入頂端組織及進入雌配子體中。總之，此類結果顯示不能成活之雜種胚，具有發育潛力，但被以某種方式防止其達到成長之大小，及達到完全多細胞及構造上之性狀。在某些雜交中，於成功之授粉及受精後，胚之解體係由於自交不孕及雜交不孕所致。

(2)胚乳之發育，提到胚依賴胚乳之營養問題，即知胚乳在不孕性雜種中能發育至何種程度及其持續，爲其重要問題。 Renner 首先在一項未能成功之雜交中指出胚乳發育有問題。他指出在月見草種間雜交中，胚之崩潰係緊接於受精後立即發生之胚乳分解，因而剝奪了胚之食物來源。此種在胚乳性狀上之基本發現，已在數種雜交中充分予以證明，胚之退化，可在胚乳仍健全時，即已開始；或隨著胚乳之消失，或於消失之後進行。至於不能成活雜交中之胚乳，究竟需擾亂至何種程度，始無法支持胚之生長，仍未能明白。雖然在很多植物中觀察到胚之不能成活，與胚乳崩潰之開始常爲一致性，因而指出此現象部分是由胚乳崩潰之作用。但是，仍不能排除胚乳異常是很多胚不成活因素之一，或是胚乳能對由其他原因所引起胚之不成活，提供刺激物質，而有助於此一過程。

2.胚乳異常之原因

(1)反足細胞及胚之功能：雜種中胚乳異常之基本原因及機制，仍未明瞭，但亦有若干提示。有些學者認爲：某些雜交中胚乳之失敗，當由於反足細胞性狀異常之結果，認爲其分泌作用改變了對胚乳之營養供給。亦有認爲發育中之胚，可削弱胚乳，使其發育異常。在包括 2X 及 4X 親本之柑橘類雜交中，常發現很多無胚種子，卻具正常之胚乳； 另外有些則具胚，但胚

乳退化。

(2)體細胞組織之功能：某些不孕雜種胚珠之細胞組織如珠被及珠心，在其發育中常有異常之情形。有些發育上之異常，因其關係胚之不能成活，而具有重要性。有些不孕雜交，顯示從珠被之表皮即內皮，可形成一種瘻瘤，爲密緻之細胞質層，圍繞胚乳，並擴展至胚盤，成一大團組織。包圍瘻瘤之胚乳細胞，乃漸次毀壞，終至使胚爲過度生長之內皮細胞所包圍。總之，營養不足之胚，其不能成活係由於體細胞向內生長及胚乳生長同時減低所致。

3.雜種胚之培養

由上所述，知胚在缺乏從胚乳連續供給食物，致不能完成其正常發育。由胚與胚乳間之此種唯一營養關係，推知雜種胚充分發育之潛力，必須具有類似胚乳組成之外來營養環境，方足以發揮。從不能成活種子中移出之胚，由其在培養中能成功生長，已可確定此一理論之正確。此節主要在探討從正常未成功雜交之第一代雜種，作胚培養以獲致幼苗之技術。

(1)種間雜種：早期利用胚培養作爲研究工具時， Laibach 曾指出宿根亞麻 × 澳洲亞麻之不成活種子胚，能夠培育至成長爲小苗。此項報告，對發芽前種子中胚不能成活，或種子不能支持胚發育至成長之植物，以研究克服雜交能力上之困難者，甚有幫助。

一些嚐試對成熟早但成活種子少之落葉果樹品種種間雜交胚之培養，開啓了果樹育種研究之路。一般言，蘋果、桃、梨、李等不能成活胚之種子，對平常低溫下之後熟處理，沒有反應。此種情形下，胚培養爲保存具園藝特徵之後代所具最好之方法。且在有些情形下，如開花提早及開花數目等特徵上，由胚培養所生長之植株，較層積法所生長者爲優。在櫻桃×野櫻桃及黑穗醋栗×圓醋栗之雜種，其種子原不能發芽，但在無菌情況下培養其不能成活之胚，可培育其第二代植株。因此，胚培養有助於農業上之果樹育種，及擴大遠緣果樹間之雜交，因其可提高種子之發芽百分率，及提供幼苗選種之途徑。

在作物育種上，利用胚培養以產生具有抗病性狀之雜種上，非常重要。栽培之番茄，通常可被濾過性毒素、黴菌及線蟲所侵害，但野生種之野生番茄則對這些病蟲呈現不同程度之抗力。雖然番茄 × 野生番茄雜種之果實發育正常，但含未發育胚之種子，則不易發芽，但這些種子，利用胚培養，則可培育成雜種幼苗及培育至開花時期。

大麥之育種工作中當普通大麥 × 球根大麥雜種之胚，於授粉後數日即無法在胚珠中生長，如將之移入培養基中，則可恢復正常生長，並形成幼苗。由胚培養，亦可獲得普通大麥、球根大麥、二稜野生大麥、松鼠尾草、短蕊大麥、扁平大麥等之種間雜種。

水稻亦利用胚培養，以繁殖雜交種，使能抵抗不良環境，以及抗病及高產。通常，屬內之種間雜交，在正常穀粒內，僅產生畸形胚。Niles 發現，由水稻栽培品種間雜交之種粒，以無菌方法種於固體之鹽類培養基，胚能生長成可移植之幼苗。如此獲得之植株，對產生雜種水稻理想品系，最具希望。

(2)屬間雜種：關於屬間雜種上應用胚培養技術者，亦於此予以簡述。當 Cooper 及 Brink 在松鼠尾草×黑麥之雜種種子中，雖然能形成具功能之胚，但在授粉後數日即停止生長，而不能達到發芽之地步。但是，從不能成活種子中解剖之胚，培養於 White培養基，可培育爲植株。又由類似技術，可由大麥與黑麥、大麥與海黑麥、小麥與海黑麥、小麥與黑麥、類玉蜀黍與玉蜀黍屬中不同種類間之雜交，而獲得屬間雜種。

三、胚培養及種子生物學

種子生物學爲範圍極廣之學問，包括生態學及生物化學等。此處，不在討論與胚培養有關之發育生理及生化問題，或控制其休眠與發芽之問題，而主要在於討論胚培養方法在某些種子生物學之利用，包括已經在實際應用者，及將來可發展之應用。

1.克服種子休眠

休眠種子爲雖在適當之濕度、氧及溫度下，除非給予適當之打破休眠處理，而無法發芽。依據處理之方法，休眠作用可分爲顯著之幾種類型。因爲在多數情況下，休眠作用機制是隨內藏胚之不能生長情形而定，故在克服此種發育上之障礙而言，胚培養方法之功效，自然值得引起注意。

(1)內生抑制物質：帶鬚鳶尾之種子，收獲後，可休眠數月至數年之久。 Bandolph 瞭解其需要有效方法，以打破其休眠，才能在較短期間內獲致開花，乃研究由胚培養以產生種子，他發現將胚移轉於適當培養基，則於 2 至 3 月後，可獲得根、葉發育良好即可移植於土壤之幼苗。利用胚培養，可使鳶尾由種子到開花之時間縮短至不到一年，而一般則需二、三年，而且，利用胚培養可在一年以內開花之情形，仍未完全發揮其潛力。之後對不同種類鳶尾之胚所作的研究，認爲種子之休眠，是在胚乳、胚或種皮中，存在有穩定性抑制胚生長之物質。在其他植物中，利用胚培養方法，也可克服種子之休眠，使內生抑制物質在這一過程中之主要作用，得以認識。

(2)光：很多種子所呈現之休眠現象，可因光而打破（好光性種子）；但有少數種子，則光可抑制其發芽（嫌光性種子）。好光性種子中，研究最多者，爲萵苣種子，知其完整種子，在黑暗中甚久，亦不能發芽；但裸露之胚，則在黑暗中生長良好。此認爲曝光可分泌分解細胞之酶，而分解胚乳及果皮，致克服胚擴張時之機械障礙。支持此種觀點者，認爲在黑暗中發芽之分離胚，如培育於甘露蜜醇等滲透物質中，可引起再休眠。由胚培養研究，得知光阻礙嫌光性種子如西瓜、水芹草、粉蝶花等胚之生長，及抑制其種子發芽，可能係一類似方法，控制種皮之機械障礙，或干擾氣體之交換。

(3)低溫：很多木本及草本植物之種子，所顯現之休眠，須暴露於低溫下（後熟作用）一段時期，始能打破。要確定冷藏處理效果之有效試驗，必須瞭解自後熟種子切取之胚，在培養時達到正常生長之能力。此類試驗之結果顯示，感應低溫處理之種子，其休眠問題在基本上是與胚生理上之生長有關，其胚在形態上已完全形成。通常，從未後熟種子切取之胚，在培養中不能生長，需要將種子或培養之胚，在最適溫度下，經適當時期之後熟處理後，方能充分生長。

(4)乾燥貯藏：一些普通禾穀類之種子，雖其胚已完全成熟，在收穫後之當時，仍休眠。若將這些種子貯於乾燥溫度下，則漸漸克服其休眠，可開始發芽。另外很多種子，直到貯藏數年之後，才能達到充分之發芽力。此種休眠，栽培者係一大困擾。在收穫後之不同時期，培養野燕麥休眠種子之胚，得知分離休眠胚所遭致之失敗，可於培養基中加添 GA ，而予以克服。因此，在適度添加激素之培養基中，培養休眠穀實之胚，對於在收穫後立即從禾穀類穀實培養新的一代幼苗，頗具利益。

(5)未成熟胚：蘭類種子內藏胚，在球形期後幾乎不發育，此種未熟胚遂引起一種休眠，致種子

脫落。胚在形態上之發育及以後在土壤中之發芽，與所謂菌根中之眞菌有關。Knudson 在缺乏共生眞菌之情況下，將蘭類之胚培養於含糖之洋菜培養基，能使之發芽爲植物體。缺乏糖時，胚不能發育超過芽球時期。目前在商業上，此種非共生蘭類之繁殖方法，已至實用階段。

2.縮短植物育種循環

在育種實際工作上，當種子因休眠及幼苗生長緩慢，需長期之育種季節，則對生產者言，胚培養可縮短新品種之育種循環，甚爲有利。薔薇的栽培品種，通常需要一年才能開花，2 至 3 個月結實。雖然從種子切取胚，爲一相當乏味之操作，但來自培養胚之幼苗，在 2 至 3 個月內即能開花。這些花又可作爲父本，再行雜交，因而使育種者在一年內產生二個世代，亦即縮短育種循環至 3 到 4 個月。此種胚培養勝過種子之緩緩發芽及幼苗之緩緩生長情形，在海棠中亦可看到。此種植物之胚培養，在 9 個月內可得到高約 4 呎之幼苗，約爲種子在土壤中發芽之時間。

另外有些資料，是關於某些早熟果樹種子之發芽，此種種子成活力低，雖在適當後熟處理後，仍不能發芽。通常，從此種種子切取之胚，在試管中可正常地發育爲健全之植株。因之，利用胚培養，可保存這些品種，以發揮更早熟果實之性狀，此性狀對育種者有實際應用價值。

3.克服種子之自交不孕

傳統上以營養方式繁殖之作物幼苗，希望以胚培養方法培育之，應有可能。在這類植物中最標準之例子，爲香蕉。香蕉中，有很多具種子之品種。短果香蕉爲與商業香蕉親緣極近之野生種，其種子本質上不發芽，但如將胚切下，培養於簡單之鹽類培養基，則可很快獲得幼苗。此種種子自然之不孕阻礙，可藉胚培養而予以克服。

4.專一性寄生種子之發芽

以傳統方法要使專一性之顯花植物根寄生及莖寄生，在不與寄主接觸之情況能夠發芽，已證實爲不可能。近年來，數種專一性寄生之種子及胚，可在無菌情況下生長，以研究其對寄生刺激物質之依賴性。由於某些寄生取食於經濟作物，並造成破壞，故對胚形態發生之瞭解，甚有價值。

專一性根寄生中研究最廣者，爲玄參科之一些種類（如熱帶玄參屬鬼羽箭、火燄草、獨脚全）、列當科（列當、肉從蓉）、檀香科（檀香）。當種子發芽時，胚之一端伸出芽管，外表上有似幼根。此管穿過寄主根部，因膨大及增殖而發育爲吸器。有些研究指出，在不與寄主植物實際接觸之情況下而於培養基中添加寄主根部之分泌物，爲似激動素之香豆精型化合物，以及添加 GA 、乳酪水解物及椰子乳，或是曝於光下，亦可誘致種子發芽。因之，一般認爲寄主似乎供給寄生種子一種激素類型或氨基酸之特殊物質，這些物質係控制著發芽。

專一性莖寄生主要屬於槲寄生科、兔絲子科及樟科。與根寄生之胚相比，莖寄生之胚成爲一團，而且，並不具一般根系，而在幼根之尖端具有吸器，與寄主植物形成嫁接。從下列數種莖寄生切取之胚，能在培養中生長到再生植物體階段：兔絲子、槲寄生、砂蔓、毛桑寄生、桑寄生、馬來桑寄生、矮槲寄生、野蔓。培養很多種類之胚，一般認爲培養基中，必須添加乳酪水解物，方可誘致其生長。雖然有時候，除乳酪水解物外，再添加生長素及其他成分，但 IAA 對矮槲寄生胚之生長，絕對有抑制作用；對砂蔓之胚有相當程度之抑制作用。

5.種子試驗

在種子試驗項目中，胚培養方法爲決定許多種子成活能力之快速工具。Tukey 在桃之未後熟種子切取胚之生長點，與後熟種子之發芽二者之間。找出密切關係，他推想隨機選出成熟或未後熟種子之胚培養作指標，以決定早幾週種子發芽之栽植價值。此工作包括後熟處理之正規發芽試驗，需爲時數月完成。從實際應用觀點言，育苗者能利用這個作爲快速測驗，以瞭解爲特別種植日期所供應種子之發芽能力，因而減少因種植低活力種子所造成之失敗，及瞭解已知發芽能力之種子其商業上的流動情形。在印度測驗當地原產玉蜀黍樣品時，發現來自皺縮種子之幼苗，在正常發芽過程下，以及由胚培養方法者，其生長情形均類似。此爲利用胚培養方法，測驗種子穀粒種子樣本之活力。利用胚培養方法，亦可知冰點時之冷藏，能保存玉蜀黍幼嫩未熟胚之活力。在種子實驗測驗上，以廣泛地利用胚切取方法，因爲已知數種松柏類、灌木、藤本及果樹等種子之活力，均由此法決定。

單倍體培養技術

單倍體在植物育種及遺傳學上有其特殊之重要性。單倍體植株的來源不外是天然發生及人爲方法誘導之。在人爲方法中，以組織培養技術，由花粉或未受精之胚珠培養而獲得，最具發展潛力。對於異交作物而言，如十字花科蔬菜、瓜類等，利用單倍體育種法，可大爲縮短自交系育成的年限。對於有害的隱性因子，也可儘早發現，加以剔除。另外在誘變育種之研究中，基因的變化則可立刻察覺。對於自交作物如豆類，在兩品種間之第一次雜交後，用單倍體育種法，可迅速經染色體倍加而育成超級的純系。因此，如何提高單倍體育成之頻率及如何倍加，以供育種上之利用極爲重要。

植物的單倍體於 1922 年首先在 *Datura stramonium* 被發現。到了 1960 年代之初期已有 71 種分別歸於 39 屬、14 科的植物中發現有單倍體存在。近二十年來，許多技術，尤其是植物組織培養技術的發展，使包含於 88 屬、34 科之 247 種植物中，有單倍體的報導。Guha 和Maheshwari (1964年) 是第一個利用花藥培養技術培育出單倍體的植株。此後，植物體具有單套染色體的細胞和器官，包括花粉 (花藥) 和胚囊細胞 (胚珠或子房)，即刻成爲從事單倍體育成者的培養材料。

一、單倍體的獲得與利用

爲了研究和實用上的需要，除了自發產生的單倍體之外，亦應用許多方法誘導單倍體植株產生，茲條列如下：

(一)In vivo 方法

1.延遲授粉，或除雄後隔離，使受精作用受阻。

2.用 X- 射線照射過的花粉或種間、屬間之遠緣花粉授粉，使產生僞受精 (pseudogamy) 作用。

3.半受精 (semigamy) 現象之利用。

4.染色體去除法。

5.由雙生苗中挑選單倍體植株。

6.用物理或化學方法處理花粉或植株，以阻礙正常受精行爲。

(二)In vitro 方法

1.花藥（花粉）或子房（胚珠）的培養法。

2.單倍體植株之器官、組織、細胞或原生質體培養法。

此 in vivo 方法爲應用植物組織培養技術，將含單套染色體細胞者行人工培養，以誘導單倍體植株之產生。其成功的例子不少，將來發展的潛力更大，爲目前獲得單倍體植物最常用的方法，亦爲本文探討的重點。

單倍體只含有一套染色體，作爲遺傳與育種上之研究和應用確有其便利之處。單套染色體組成，其基因的表現不受顯隱性之控制。因此，對於誘變的顯示、基因的作用與發展、進化和細胞遺傳方面的研究等，單倍體植物都爲最佳之供試材料。在實際育種工作上的利用，則具有下列優點，使育種者極欲採用。

1.快速育成自交系，避免自交劣勢，縮短育種時間。

許多異交作物自交系的育成，需經數年之自交，若再發生自交劣勢，例如十字花科，則植株生長極弱，自交系的育成費時又費力。單倍體植株經染色體倍加後，即刻成爲同質的二倍體，相當於極固定或純化的自交系。因此，爲育種者節省了不少的勞力和時間。

2.供誘變育種與選種之研究與應用

單套染色體使基因的表現不呈顯隱性關係。從事誘變工作時，隱性基因的突變很快就能被察覺到。同樣地，有害的隱性基因，亦能很快被偵測到而予以摒棄，使選種工作更易執行。

除此之外，在種間（inter varietal）或遠緣雜交育種工作中，利用花藥培養技術亦被認爲可加速選種效率及優良基因組合。傳統育種行多品系間之雜交時，其早期雜交後代性狀分離廣，且易偏向兩親，使選種效率不彰。運用新的育種程序，亦即每次雜交後，接著進行花藥培養，選出優良株系，並倍加其染色體，使之與第三親雜交。如此重複下去，可很快地把數個不同親本的優良性狀集合爲一，且避免雜交後代之性狀因偏向父、母兩親分離而降低選種效率。此亦能克服遠緣雜交所引起之後代不稔問題。

二、花藥和花粉培養

花粉爲含單套染色體之雄性細胞，數量多，分離培養容易，爲最受重視的單倍體來源。被子植物通常爲摘取含花粉之整個花藥進行培養，成功率較高。現就花藥培養時單倍體之發育及影響其成敗的條件分析於後：

I.培養條件

(一)生理因素

1.花藥來源母株（donor plant）之生理狀況

(1)母株之基因型：同種之中，不同的基因型或不同栽培種對花藥培養時，單倍體誘導的成功率不一。有些品種完全無反應，有些品種則極易誘致花粉產生單倍體。

(2)母株之生長環境：母株種在田間或溫室中，所採得的花藥，其培養之成功率常大不相同。不同的日照强度、溫度、日照長短等，在在影響母株的生育情況，因而影響了所摘取之花藥在培養基上的反應。此亦意味著季節能控制母株的生理和生長。如能以人工氣象室

，給予母株最適宜的生育環境，則能預期獲得較佳的結果。例如，油用油菜 (*Brassica napus*) 在 16 小時日長，10～15℃ 下生長的母株，最適於提供花藥作爲培養材料。而光照强度爲 3,000 燭光，則比 750 或 1,500 燭光更適於 *Brassica campestris* 母株之生育。

(3)母株之生育年齡：一般來說，在開花初期所採得的花藥比後期者更適於培養。

(4)花粉的發育時期：花藥或花粉採集時花粉的發育時期爲最重要的影響因子之一。以蕓苔屬蔬菜爲例，則培養單核期的花粉最好，如時期略晚，到進行第一次細胞分裂之花粉，則獲得單倍體的機率大爲降低。適合培養之花粉發育時期，各種作物不盡相同，需由實驗觀察判定之。

2.花藥的前處理

整個花序、整朵花或已切離母體之花藥，在正式培養前先經高溫或低溫處理，可以提高花藥培養的成功率。實驗指出低溫前處理，有助於小胞子進行均等之細胞分裂，導致癒合組織或擬胚的形成，進而誘導植株發生。處理方法爲在普通冰箱中放置數小時或數天，視作物別而異。例如 *B. juncea* 之花序在 10℃ 下放置 2～15 天後，才摘取花藥培養，對於小胞子的擬胚發生 (microspore embryogenesis) 有提高之現象。但是低溫前處理被認爲有礙於 *B. campestris* 之花藥培養。 對青花菜 (*B. oleracea* var. *italica*) 而言，花藥以45℃ 先前處理 1 小時，接著用 40℃ ，前處理 3 小時， 能有效促進小胞子之胚發生。此外，花藥之減壓 (500 mmHg 半小時) 前處理，亦能刺激 *B. hirata* 之小胞子發育爲植株。

(二)營養因素

培養基的組成分，對小胞子的分裂、生長和發育影響很大。培養基的鹽類成分不能太高。若使用 Murashige 和 Skoog (1962) 的配方，多半減爲半量，改良的 White (1963) 及 B_5 或 N_6 配方(1978)也都有相當良好效果。蔗糖的濃度亦爲重要的因子。三細胞花粉 (tricellular pollen) 例如十字花科及禾本科的植物，其花藥培養所需的蔗糖濃度在2～5%左右。至於茄科植物之花粉釋放時，只含營養核和生殖核爲典型的雙細胞花粉 (bicellular pollen) ，則花粉培養所需的蔗糖較多，大約在 6～15%之間。

其他的成分如高濃度的 inositol 和某些胺基酸如 glutamine serine 等，以及有機成分包括椰子汁、酵母抽出物或酪蛋白水解物等的添加，都對小胞子的分裂和發育有益。

花藥壁對花粉培養的成功與否亦扮演極爲重要的角色。一般推測，花藥壁內的 tapetum 細胞，提供了花粉早期生長與發育的重要物質，因此帶著藥囊的花藥培養，比單獨的花粉培養容易獲得植株的再生。

除此之外，培養基內 Auxin 和 Cytokinin 的濃度適度與否，亦有決定性的效果。

(三)物理因素

物理因素中影響花藥培養之結果的有培養瓶的大小、瓶內的空氣組成、花藥或花粉粒的密度、花藥放置的方式等。Sopory 和 Maheswari 發現花藥平放於培養基上效果最好。液體培養基比固體培養基效果好。培養瓶內二氧化碳和乙烯的濃度也可能有某種程度的影響。而培養條件中溫度和光線的效果則因作物而異。

II. 花藥培養所得植株之染色體情況

植物花藥內小胞子之染色體爲單套，但是由小胞子培養而得的植株除了單倍體外，常出現高比例的非單倍體植株，包括二倍體、多倍體、混合倍數體 (mixoploid)及非整倍體植株。Keller等人，培養 *Brassica campestris* 的花藥，所得的植株全爲二倍體和多倍體，並無單倍體。 究其原因可能爲核融合 (nuclear fusion) 或核內有絲分裂 (endomitosis) 所致。 某些作物可能來自未減數之小胞子發育而來。至於非整倍體植株，可能是由於有絲分裂或染色體行爲異常所導致。

三、子房和胚珠培養

單倍體植株的另一來源即爲子房和胚珠培養。在技術上言之，摘取子房和胚株比花藥和花粉難些，且數目亦少很多。目前研究和利用的情形並不普遍，在蔬菜上只有甜菜和萵苣已經有成功的報導。在禾本科方面的研究則指出由子房或胚珠培養所得的白苗植株數比花藥培養低很多，因而增加了研究的重要性。

子房或胚珠培養時，單倍體係發育自胚囊內含單套染色體的細胞。由目前累積的實驗數據顯示，多半爲輔助細胞 (synergid) 和未受精卵 (unfertilized egg) 行細胞分裂而來，中央細胞 (central cell) 和反足細胞 (antipodol) 則很少分裂，胚囊內細胞經有絲分裂形成癒合組織和胚狀物，最後發育爲植株。通常培養條件最適宜時，一個胚囊只會發育一植株，否則也會形成數個植株。

子房和胚珠培養所需注意的條件也與花藥培養相近。胚囊以接近發育成熟之時期培養效果最佳。萵苣乃成熟胚囊 (內含已融合之極核) 最適於培養。至於培養基的鹽類、生長素、蔗糖 (3～12%)、有機物等之添加，目前所知有限，多半比照花藥培養的條件再予改良。胚珠或子房之低溫前處理對某些作物亦證實有益，然在萵苣之實驗則得到相反的結果。

子房和胚珠培養的成功率，也受到品種特性的左右，通常介於3～19%之間， 而白化苗則較少發生。所得植株的染色體倍數亦有很大的變異，包括單倍體、二倍體、多倍體、混合倍數體等等，與花藥培養的結果類似。

四、單倍體植株之器官組織、細胞或原生質體培養

單倍體植株除了可由雄性部位之小胞子及雌性部位之胚囊內細胞誘得外，取已經存在的單倍體植株之器官、組織、細胞或原生質體進行培養，亦可以獲得大量單倍體植株。惟這些植株是由無性繁殖而得，理應具有相同的遺傳質。在育種上言之，這批營養系不具有選種價值，但可供作多方面的評估和利用。因此與子房和花藥培養誘得單倍體之意義不同。

五、單倍體植株染色體的倍加

單倍體植株具有不孕性，因此必須先將染色體倍加爲二倍體，才能生產種子，供育種者利用。當然，有些作物，例如某種花卉，單倍體小巧又不孕的特性，使花期延長，供人們觀賞之時間長，亦可直接利用。然而，大多數的情形下，所得的植株必須先經細胞學或植物學之方法判定是否爲單倍體。已確認的單倍體，再以適當的方法來倍加染色體。 可靠的方法應具備(1)安全、簡

單、快速之特性。(2)可以處理大量的植株。 (3)不產生生理障礙及基因型之選拔效應。(4)遺傳組成不受到傷害和改變。(5)處理後之植株全爲二倍體，無其他倍體出現。(6)適用的範圍很廣。(7)效率高且重複性(repeatability)亦高。

染色體倍加的方法有下列數種：

(一)自然倍加法

未經任何處理之單倍體植株，有時也會倍加染色體成爲二倍體。第一種情形爲單倍體植株生殖細胞之染色體自然倍加，亦即產生具單套染色體之正常配子，則自交可能得到少許二倍體種子。第二種情形爲單倍體植株（胞子體）上某一新芽生長點細胞發生染色體倍加，長出二倍體的新芽，此芽條成熟後正常開花產生二倍體種子，或用無性繁殖方法繁殖之。這二種情形發生比例很低，對育種者來說是可遇而不求的，不得視爲有效方法之一。

(二)人工誘導染色體倍加

用人工方法旨在有效提高染色體倍加之頻率，已開發出的方法有下列數種：

1.誘導癒合組織和植株再生

在單倍體植株上利用割傷或不斷去掉頂芽及側芽，刺激受傷部位產生癒合組織或新芽，可大爲提高二倍體植株之發生率。植物體割傷後若輔以生長素處理傷口，也有報告指出其效果更佳。最上乘者爲利用試管內培養技術，亦即切取單倍體植株上部分器官或組織，進行癒合組織或細胞懸浮培養以再生大量植株， 可獲高比例的二倍體植株。例如， 菸草葉肉細胞培養之再生株中有67% 爲二倍體；根部培養亦有 59% 爲二倍體。 培養基內添加秋水仙素，更可提高二倍體產生的機率。然試管內培養技術僅適用於有已開發之技術可資援用的植物種類。

2.化學藥劑處理法

化學藥劑處理之研究中以秋水仙鹼被研究得最多。秋水仙鹼有許多形式存在，每一種幾乎都有類似的效果。其衍生物如 N-carboxyethyl-deacetyl-thiocolchicine 效果更是顯著。秋水仙鹼爲細胞分裂時紡錘絲形成的抑制劑，它使染色體停在 metaphase，不向 anaphase 進行。所有同功用的抑制劑均與秋水仙鹼有相同的作用。 其有效之使用濃度介於 0.0006～3.0% 之間，配製於溶液或羊毛脂中使用。每次宜使用新鮮配製者，且其 pH 值也會影響藥效，一般爲 5.0 左右。配製水溶液時多半用 (1)稀釋酒精溶液。(2)10%之甘油水溶液。(3)3～4%之 dimethyl sulfoxide 作爲溶劑等。 固態則配製於洋菜，凡士林或羊毛脂中。

秋水仙鹼有引起誘變之副作用，因此使用後應詳細檢查每棵植株之染色體及性狀。此外，用秋水仙鹼之處理時亦常發生鑲嵌 (chimera) 現象。 然而秋水仙鹼之處理仍不失爲目前可靠而又實用的方法之一。

除了秋水仙鹼外，能使染色體倍加的藥劑尚有 podophyllin、acenaphthene、nitrous oxide 和某些植物生長素如 2,4-D 等。其中 N_2O 爲氣體，常用加壓方式處理， 處理後殘留量幾乎爲零。

對於染色體之倍加處理，尚需考慮品種遺傳之穩定性、處理時植株之生育期及環境等因子，才能掌握成功之契機。

六、單倍體誘導之限制

利用組織培養技術誘導單倍體產生雖爲目前最具實用潛力者，但仍存有許多瓶頸，極待克服。首先爲成功之植物種類不多，侷限於茄科、十字花科和禾本科植物。其次爲白化苗產生的比例仍偏高。有待生理及遺傳上之探討，謀求解決之道。而單倍體誘導的頻率低，且結果不穩定則爲共同的現象。這些限制因素尙需學者致力解決。

胚乳培養產生三元體植物

胚乳爲一奇特之組織，在多數被子植物中（超過 81% 科），爲三個單元核融合之產物，是爲三元體。胚乳爲胚之主要營養組織，亦爲影響胚發育之中心。胚乳之缺乏或其功能喪失，將造成胚之不能成活。胚乳可在胚發育過程中爲胚所消費掉，致成熟之種子無胚乳；或是以澱粉、脂肪或蛋白質形態，成爲豐富之貯藏食物而永存。在種子發芽時，這些物質乃被消化及利用，以供幼苗生長，直至幼苗發育葉綠素，能行光合作用，製造其食物爲止。

在過去十年中，試管內研究胚乳組織在器官發生及分化作用之潛力，即已建立。由於胚乳組織爲三元體，故由此所形成之再生植物體，亦爲三元體。三元體在植物改良上之價值，早已知悉。此可利用以研究果實之無子性質，尤其是像果肉中包藏無數種子之西瓜。在商品上，有些植物之三元體，較二元體及四元體爲優異。另外，也可利用以獲致遺傳圖上之單價體品系。就植物育種者言，胚乳培養技術提供了產生三元體之新方法。

首先將討論胚乳組織中之生長及分化，然後再討論利用胚乳培養技術以產生三元體之可能性，以及與植物改良之關係。

一、胚乳組織之癒合組織發生作用

在過去十餘年，已從數種雙子葉植物之成熟胚乳建立連續性生長之組織，至今，發現植物具良好反應者，係屬於大戟科、槲寄生科及檀香科。就前兩科言，發現要誘致增殖作用，胚之起始關係非常重要。在胚乳開始發生癒合組織後之短期內，可將胚移走，而不致影響組織之生長。當成熟胚乳及胚完整地植於適當營養基中，則胚呈現初期之發芽，如胚莖之伸長及子葉之擴張。如在此時期不移走，則胚亦可增殖，而形成胚、胚乳混合之癒合組織。因此，在胚乳細胞開始分裂之後，最好立即將胚移走。

二、器官發生

由 Johri 氏等研究報告之激勵，乃廣泛研究經由胚乳培養，以產生完全之三元體植株。目前，由胚乳培養所進行之器官分化作用，已在下列各植物中完成：日日櫻、水稻、香皮樹、假黃楊、槲寄生、松寄生、楔葉松寄生、澳洲檀香、桑寄生、毛桑寄生等。其中，前四種爲自營植物外，餘均爲半寄生植物。

在胚乳培養中顯示有器官分化作用之自營植物，有禾本科之水稻及大戟科之日日櫻、香皮樹、假黃楊，這些植物中，其器官之分化作用，係發生於已進行癒合組織作用之胚乳。日日櫻及香皮樹之癒合組織，在添加有 2,4-D 、激動素 (cytokinin) 及酵母抽出物之培養基中，生長最好

；但是，在此培養基中，組織仍不進行器官發生。如將之轉移至基本培養基，香皮樹之胚乳癒合組織，乃形成無數之根。假黃楊之胚乳癒合組織，以在添加有 IAA、激動素及乳酪水解物之培養基，生長最好，已如前述。且在同一培養基中，癒合組織呈現結節狀外貌，隨即進行器官發生作用。8週之後，約 80% 之培養形成芽。在次一 8週內，枝梢達 4 公分長，具 3 或 4 對葉。在約20%之培養基中，根、枝軸十分明顯。這些源自胚乳之再生植物體，仍須成功地移植於土壤。

有趣者爲由胚乳組織分化之器官及再生植物體，爲三元體。在形態上及解剖上，能與由接合胚形成之植株相匹對。

三、三元體在植物改良上之重要

三元體通常爲種子不孕性，對於在商業上種子很重要之植物，則很討厭。但是，在有些情形下，由三元體造成之無種子，並無重要關係，有時反而有利。對於這些植物，三元體可用作植物改良。如某些品種之蘋果、香蕉、桑、甜菜及西瓜。

三元體之美洲楊，較其二元體具更理想之木材性質。此植物之種子不孕性，並非嚴重之缺陷，因其易用營養方法繁殖。同樣，以生產營養部分之作物，三元體之缺乏種子，反倒優異。如果植物不能以營養方法繁殖，則產生困擾，而需重複生產三元體種子。生產三元體種子最普遍之方法，爲將四元體與二元體雜交。在不同情形下，此種雜交或許不成功，致不易產生三元體種子。若發生這種問題時，則需採用其他技術。

由上所述，知可由胚乳培養，大量產生三元體植株。現在，育種者正利用胚乳培養技術，對凡不能用傳統雜交四元體及二元體方法之經濟上重要作物，均由此產生三元體。

試管內授粉及受精技術之應用

授粉爲自花藥將花粉移轉至柱頭。在植物體上，此過程是由各種不同之媒介所完成。在正常方式下，因授粉而發生各種過程：花粉粒於柱頭上發芽；花粉管生長，並經由柱頭、花柱、胎座，終至將不動之雄配子帶至子房內所封閉之胚珠；二雄配子乃在胚囊內釋出，一與卵核結合，另一與次核結合；因此，受精作用完成。多數被子植物爲遠親繁殖，故不能自花授粉。同樣，自然之種間及屬間雜交，亦甚稀少。但是，在植物育種工作上，自交及雜交都是獲得理想結果最熟知之方法。因之，凡是能完成自交及雜交之技術，實際上極爲重要，試管中授粉及受精，即爲此技術之一。

此項技術，當爲育種上最有力之工具。

一、技術

達到試管授粉、受精及果實發育，基本上有二步驟：(1)在正確時期利用花粉粒及胚珠，(2)決定適當之營養基，以支持最好之花粉發芽及花粉管生長，並使種子發育至成熟。基本上，此包括對實驗材料花體生物學之各項植物體中之研究：(1)開花，(2)花藥之裂開，(3)授粉，(4)花粉發芽，(5)花粉管生長及進入胚珠，(6)受精，(7)種子成熟。

此處對花粉及胚珠之採集方法，與培養之做成，僅稍加討論。要在無菌情況下採集花粉，最好自早經選妥之花芽，以無菌方法切取正待裂開之花藥。若花藥需從花部切下，則切下之花藥，

應作表面消毒。不管在上述那種方式之下，均須使切取之花藥，在消毒容器內之適當基質(如濾紙)上裂開，容器可用培養皿。如此獲得之花粉，即可用於試管授粉。

爲防止可能在植物體上已授粉，在開花之前，花芽需去雄（在兩性種類），並套袋。在雌蕊之培養中進行柱頭授粉時，在開花前一日或當日，採集已去雄及套袋之花芽。而且，所有下述操作，均須在無菌箱中進行。首先，除雌蕊（包括花梗）外，需將花芽各部剪開，雌蕊宜用液劑作表面消毒，但勿濕及柱頭，並將雌蕊小心拭乾（花梗適度剪短），將已備妥之花粉於柱頭授粉。最後，將已授粉之雌蕊嵌植於消毒之洋菜營養基。開花前切取之雌蕊，維持在無菌培養中，直至授粉完成，並迅即放回培養瓶。然後將培養置於光線、溫度，甚至濕度之控制情況下，使之生長。

爲進行試管中胎座及胚珠授粉，通常在開花之日，以無菌方式將胎座及胚珠切取，將備妥之花粉，在無菌情況下置於胎座或胚珠之上。應用花粉之方法、用量及花粉種類，依實驗目的而定。

試管中受精作用一旦成功，通常即將受精之胚珠，即初發之種子，轉移至已證實適當之不同營養基，培育幼種子至成熟而能成活之境地。

二、結果及應用

當子房內授粉成功後，乃研究試管中切取胚珠之授粉，是否可成功。此種試管授粉及受精之技術，爲印度德里大學 Kanta 等提出。 氏等且認爲在植物育種及遺傳上，可能有應用價值。提出這一技術，對選用虞美人作材料，頗具意義，因爲虞美人缺乏花柱，如此，花粉管從柱頭生長到胚珠之距離甚短。甚至此種長度，但由於在無菌情況下切取胚珠，並將之與花粉粒在試管中培養一起，乃更形縮短。因此，對於試管中授粉、花粉發芽、花粉管生長、花粉管經珠孔進入胚珠、受精、胚發育、結有胚乳能成活之種子及種子發芽等，均在試管中進行，且如同在植物體中一樣正常。

試管授粉及受精技術應用之另一途徑，爲克服自交不親和性。關於自交不親和性之細節，將於次節討論，此處僅涉及必需之基礎。自交不親和性爲生理上之障礙，可阻礙性別上不同配子之融合，但此卻爲同一異型胞子種類個體所產生而在他處爲可孕性之配子。在同型有花植物中，自交之障礙通常爲柱頭上（在胞子體系）花粉發芽受到抑制，或在花柱中（配子體系）花粉管生長受到抑制。而試管授粉受精技術，卻在無菌情況下於人工營養基中，將花粉及胚珠帶到一起，而消除這些不親和之區域。但是，在某些供試之植物中，柱頭上試管自花授粉及試管培養切取胚珠之授粉，均無助於克服自交不親和性。故此種試管授粉之基本技術有待改進。已改進之技術，稱爲胎座授粉（有別於柱頭授粉及分離之胚珠授粉），已證實在自花矮牽牛中克服自交不親和性，有顯著成功。在胎座授粉中，並不對試管中分離之胚珠或胚珠群授粉，而是一個子房內全部胚珠在胎座上整個培養，將花粉粒散落在整個胚珠團。此技術有助於保持試管中之胚珠，與原來胚珠在胎座上之排列（在植物體中）相同，因之可防止手術上一些有礙花粉管進入胚珠之傷害。胎座授粉後，花粉粒在 3小時內發芽，花粉管在胎座上之裸露胚珠中充分生長，於培養一天後，花粉管已進入胚珠；二天後，很多胚珠已受精。七天後，幼的種子變爲粉白色，類似來自生物體中或試管中異花授粉之同齡種子。在胎座自花授粉後24小時，已形成具有雙子葉胚及正常胚乳之成熟種子。由胎座自花授粉在試管形成之種子，在田間亦已長出F_1植株，且如同親本一樣，其子代均爲

雙元體，可孕性，及自交不親和性。而且，經由同一胎座授粉技術，F_1中之自交不親和性亦已克服。在胎座授粉克服自交不親和性獲得成功後，對植物育種已開闢新的研究途徑。

試管授粉之第三種應用，爲誘致產生單元體植株。單元胞子體在育種上之重要性，是最大的，因爲只要加倍其染色體，即可獲得同質雙元體。雖然獲得單元體之技術很多，如延遲授粉、分開雜交、與死滅花粉或照射過花粉授粉、理化方法處理子房、及最近花藥培養等，但誘致單元胞子體之情形仍甚少，且難於控制。最近，Hess 及 Wagner 指出由花藥培養試行建立黃花溝酸漿(玄參科) 之單元體，未能成功，但是將其胚珠團塊在試管中以花公草(玄參科)花粉授粉，則培養中產生 1% 之單元體再生植物，並能成功地移植於土壤。這些再生植物並非溝酸漿 X花公草之雜種，就染色體之數目、花瓣中花青素之含量，及各部分(包括分離之原生質體)之大小上而言，均顯爲胚珠親本溝酸漿之單元體，所有這些性狀及大小，均爲正常雙元體溝酸漿之一半。

三、結論

雖然試管受精技術爲新近所採用，但其在應用及基本植物學上之用處，已引起注意，故知有極大之潛力及光明遠景。例如，胎座授粉方法，在自交或雜交尚未成功之體系中，應屬有效，此自交或雜交之不能成功，或爲柱頭上花粉發芽之抑制（尤其在處理過柱頭之後），或因花粉管無達到子房之能力。而且，在研究誘致單性生殖作用及突變之研究中，已知胎座授粉技術，提供好的控制方法及可僅僅處理雌方（胚珠）之工具，因爲此技術有助於在胚珠團塊之一定位置，直接撒置理想之花粉，或化學誘變劑。同樣，利用花粉管培養作試管授粉，對以物理或化學誘變劑僅僅處理雄方（花粉管內之配子），提供方便之方法。

在眞合生之雌蕊，花粉管通過之柱頭組織，在所有之心皮言，均爲相同。因此，由花粉粒生出之花粉管，不論置落於柱頭之任何一點，均能使生長在胎座上之任何胚珠受精。於是，在對雌蕊之實驗研究上，整個子房，主要是胚珠，須在處理之下。因此，對同一雌蕊內之胎座，作不同處理而能使樣品之變異有效地減低到最小者，在研究授粉及不親和性上，具特殊價值。在這方面，胎座授粉及隔膜間插入玻璃紙之技術，非常重要。同樣，試管受精技術應予鼓勵以取代精細之操作，如花柱嫁接、縱列嫁接、殘部授粉，這些總不易完成，或在田間無法完成。

由於 Hess 及 Wangner 最近由試管授粉技術上獲致單元體植物， 而非由花藥培養獲致，故試管授粉技術在那些花藥培養失敗之例子方面，其應用更值得鼓勵。由試管授粉，使得花粉粒及其所貯生長促進物質，較之其他授粉方法，更與胚囊密切接觸，有助於刺激卵細胞進行單雌生殖。事實上，在試管受精技術上，植物育種者具有有力之工具，以較過去爲容易之方法，實現其培育較遠之雜種及同質結合植株。此一技術，連同最近已證實在獲得種間雜種及誘致自交親和性能成功之認同花粉 (recognition pollen) 方法，對研究在植物體人工授粉不易成功之體系，具有加倍之價值。栽培作物以其推定之親本與野生近親植物雜交，爲研究作物改良上之基礎，試管授精在這方面已證實極有用處。

試管授粉及受精在基礎問題上如受精前、受精時及受精後之胚珠生理學方面，其技術價值，不宜過分重視，應用此一技術以培育裸子植物及被子植物間之雜種，爲一有趣之工作，且對有花植物之起源問題，或能給予解答。

植物組織培養在誘變育種上的應用

誘變育種爲創造作物新遺傳變異的有效方法。藉著植物組織培養技術，不但能增加突變個體發生的種類和發生頻率，亦能經由培養和培養環境的選擇而控制變異和選種的方向。利用生物技術和遺傳工程技術，則更能控制遺傳的變異行爲。此外，組織培養技術的選用也能相對提高誘變處理的效果，有利於獲得無鑲嵌現象的變種，供直接利用或當作育種材料，對作物之品種改良，助益頗大。

一、前　言

誘變育種的實用性，過去曾頗受爭議。隨著科技的進步，誘變育種的功用日漸被肯定，尤其對於行無性繁殖的作物，其染色體一般爲高度異質結合，常爲多倍體，有時伴隨不稔之性狀，使得傳統之育種行爲倍增困難，因此誘變育種乃成爲無性繁殖作物品種改良的利器，許多新品種都源自於體細胞的突變。

誘變育種可用以獲得同品種內自然界原先所不存在之新的變異，藉以增加育種者種源的遺傳因子。但誘變育種方法亦有其限制，諸如：變異的方向難以控制、不良變異的比例偏高、常出現無法經由有性世代遺傳的鑲嵌變異個體等等。但是，若配合植物組織培養技術，這些限制均得以減輕。

二、誘變育種的理論基礎

植物突變種的獲得主要有兩種途徑，一爲自發突變，一爲人爲誘變。在植物組織培養過程中，變異的產生也是經由此二方式。自發突變可能是植物體內所產生的代謝物引起基因的變化所致，此又稱爲自動突變 (automutagenesis)。人工誘變則包括以化學的、物理的及生物等方法導致植物遺傳物質的改變。化學藥劑如 EMS (ethyl methane sulfonic acid)，秋水仙素等；物理方法如 X射線、珈瑪射線、中子、放射性同位素等；生物方法如高溫處理、加齡種子、遠心力處理、老熟的花粉受精等，都可以誘致突變個體的產生。

植物組織培養技術應用於無性繁殖作物的營養系繁殖時，通常希望獲得遺傳物質與母株完全一致的後代。但是各種不同的變異株，卻由於自發突變而在所繁殖的後代植株中被尋獲。除此之外，配合人工誘變劑的處理，也可獲得許多突變個體。這些經由組織培養所獲得的變異， Larkin 和 Scowcroft (1981) 統稱之爲 "somaclonal variation"。

植物組織培養中自發突變之發生頻率較自然界中增加很多，對誘變育種之效用也無形中增加許多。造成此自發突變頻率大幅增加的原因可以歸納爲：

(一)繁殖倍率高 — 在試管內繁殖之植株若有變異株發生，這些變異株又剛好更適於試管內的培養條件，往往在不知不覺中被大量增殖。

(二)繼代繁殖次數多 — 在試管內繁殖代數增加時，變異株之比率則逐漸提高。

(三)培養基成分的影響 — 培養基的組成物質如鹽類、有機物、植物荷爾蒙等，如果濃度不恰當，都被認爲有促進遺傳變異發生的可能。尤其是人工合成的植物荷爾蒙如 2,4-D，BA 等，使用濃度愈高，則造成變異的機會愈大。

(四)培養條件之影響 — 有些植物細胞培養於液體和固體培養基上，其變異的比率不同。除此之

外，不同溫度或不同的繼代培養時間，亦會影響變異發生的頻率。

(五)培植體本身的影響 — 某些作物其體細胞之間的染色體數目都不盡相同，甘蔗即爲很好的例子。因此培養甘蔗嫩葉所得的衆多植株，也都有不同的染色體數目，提供了選種之好機會。另外，大部分作物之不同部位也可能含有不同數目的染色體。例如莖的髓部組織常含有多倍體的細胞，以髓部組織作爲培植體，則可能獲得多倍體的植株。

植物細胞或組織培養於試管內除了有較高頻率的自發突變外，用人工誘變處理之效果亦比試管外植株上的處理效果顯著。尤其是液體細胞懸浮培養，因細胞團小，用誘變劑或放射線等處理，效果均勻。如果用單倍體細胞進行誘變，則基因之變異由於無顯隱性之對立而能馬上被發覺，有利於突變個體之選拔。

三、植物組織培養技術在誘變育種上應用

誘變育種工作在試管外進行時，多半是以誘變劑處理植物的種子、幼苗、花序、花粉、莖頂或側芽等部位。此等技術之使用仍有許多不便及限制之處。例如處理效果不彰，有鑲嵌現象之植株產生等。若利用組織培養技術配合爲之，則可以具有下列優點：

(一)使少數突變細胞長成新的突變株，以增加突變個體的種類及發生頻率 — 植物細胞的突變均始於單細胞，此細胞經數次分裂，數目增加，則比較容易被發覺。有些變異的細胞生長速度比正常細胞慢。例如某些植物的多倍體細胞生長緩慢，極易被正常二倍體細胞所掩蓋。且對大多數變異細胞而言，其所在的部位及因植物種類的不同，亦不容許它們有機會長成一新的團體。例如葉子上的某些變異細胞，除非像秋海棠或落地生根等植物，其葉肉細胞可以在切離母體扦插時長成植株，則很難有機會長成新的變種。此外，通常變異細胞若存在生長點部位，比在其他部位容易表現或長成新個體。因此，對大多數的突變細胞而言，都需藉助外力，使之長成植株，以供利用。例如：某黃色菊花的花瓣上出現部分紅色花瓣，將此紅色花瓣置於試管內培養，誘導植株產生，即可迅速獲得一紅花之新品種，除了花色，其園藝性狀很可能頗接近其母株。因此，植物細胞和組織培養技術，大大提高了新品種育成的機會。

(二)變異和選種方向之引導 — 通常誘變育種均很難控制細胞突變的方向。但試管內培養基的選擇，可幫助人類達成選種的方向。試管內突變的細胞除了可供育成新品種外，也可供生理和生化上的研究。因此，如何選出所需的突變細胞，成爲科學家研究的重點。目前之研究及選種方向有下列數種。

1.抗病之篩選 — 以致病病原菌所產生的毒素加入培養基中，造成選種壓力，以選出抗病的細胞系和獲得抗病株。玉米抗胡麻葉枯病之抗病株的獲得即爲一成功的例子。

2.抗殺草劑植株之篩選 — 殺草劑之使用能使雜草防治之成本減至最低，但也時常對作物造成傷害。 因此選擇對 2,4-D, paraquat, picloram，glyphosate 等具有抗性的新作物品種，具有極大的經濟效益。

3.抗胺基酸異構物 (analogue) 之篩選 — 此種篩選工作可以獲得蛋白質組成改善之新品種，以增加食物的營養價值。此在糧食作物之研究最多。諸如利用 5-methyltryptophan 選出色胺酸製造量高的品系；利用對 amino ethyl-cysteine 之抵抗性則可以選出能合成較多離胺酸之新細胞系。

4.抗逆境之新品種的篩選 — 舉凡植物逆境因子如高鹽、重金屬、高溫、低溫、乾旱、淹水等不良條件，都可用來作爲細胞培養之選種壓力，而選出具耐鹽、耐重金屬、耐不良環境等之新品種。

5.高產因子之篩選 — 提高作物之光合作用能力或降低光呼吸作用都可以提高產量。在菸草已很成功的利用 isonicotinic acid hydrazide 選出光合作用能力高的品系。

6.篩選有用的生化突變種 — 許多生化上的突變種爲實驗室的寵兒，可供多項研究之用。以 chlorate 選出缺 nitrate reductase 之細胞系；以各種抗生素篩選抗藥之細胞系等，都極具研究價值。

(三)減少具鑲嵌現象之突變個體發生 — 以誘變劑處理試管外之植物體，常因誘變劑無法均勻穿透到深層細胞而導致鑲嵌現象發生。例如以化學藥劑處理植物莖頂時，生長點外層之tunica layer 有部分發生突變，此等變異或可用無性繁殖方法維持，但卻不能經由種子遺傳到下一代。此乃因植物的生殖生長是源自於生長點較深層的細胞所致。但是以誘變劑處理培養之癒合組織、懸浮細胞或未完全分化的芽原體時，因藥劑處理較容易，已突變之細胞可經由器官發生 (organogenesis) 或胚發生 (embryogenesis) 而形成植株。這些植株源自於 1～數個細胞，因始源細胞數目少，故所獲得的變異株少有鑲嵌現象發生。如果數個基因型不同的細胞共同發育形成體胚或不定芽，則會導致有鑲嵌現象的植物體。

(四)便於誘變劑之處理 — 誘變劑處理具有細胞全能性(totipotency)之植物癒合組織或懸浮培養的細胞，其誘變效果較均一，且處理一個培養瓶因其內所含之細胞數目很多，因此很容易獲得大量突變細胞，這些細胞再生爲許多變異株，則使得誘變育種之效果好，既經濟、又方便。

(五)利用原生質體培養、融合及遺傳工程技術創造新的作物品種。植物細胞去掉細胞壁後乃便於引入外來之物質例如 DNA，固氮細菌、粒線體、葉綠體等，或與其他原生質體融合，故有利於改變遺傳基因之操作。尤以遺傳工程技術，可以準確地改變某一遺傳因子，而快速育成性狀優良的新品種。此種技術也可用以引入同種、同屬內所沒有的基因，因此對變種的產生，更能滿足人類的需求，此乃可以說是誘變育種的延伸及精華所在。

四、植物組織培養技術的選擇

植物組織培養的技術依培養方式的不同，可以區分爲培植體組織或癒合組織培養、細胞懸浮培養和原生質體培養等。依培植體之不同則可以區分爲生殖細胞的培養，如花粉(花藥)、胚珠(子房)的培養，或體細胞之莖頂、側芽、根、莖、葉、花序、花芽、果實、種子(胚)等部分組織的培養等。不論那一種形式和培殖體，所培養的組織、細胞、或原生質體，都必須具有芽或胚(體胚)的發生能力，才能再生植株，供選種之用。

用化學或物理方法進行誘變處理時，以處理懸浮細胞和原生質體效果最均勻，處理癒合組織則藥劑不易達到內部細胞，幸好大多數不定芽或體胚之分化可由癒合組織表面的細胞分化而來，可以不必過分考慮之。若處理莖頂或側芽時，以處理尚未長出的芽體效果較好。例如，先去掉莖頂，而在側芽預定長出的部位處理誘變劑，因此時芽原細胞數目尚少，將來長出的植株則可有鑲嵌現象發生。若培植體本身不經癒合組織而直接發生不定芽或不定胚時，

亦以處理正要發生不定芽或不定胚之培植體爲宜。

五、植物組織培養在誘變育種上應用的問題

誘變育種之步驟中，若能配合植物組織培養技術，常能獲致突破性的結果。惟目前在應用上仍受到某些限制如：

(一)許多種類的植物和其不同部位的培植體，至今尚無法經由組織培養技術獲得植株的再生。缺少此植株再生技術，則不能誘致有用的突變種。尤其是欲利用較精準和繁雜的遺傳工程技術，則非加强原生質體培養、融合和分化能力的研究不可。

(二)組織培養內變異細胞的選拔技術不足。對於生長較正常細胞緩慢的突變細胞，必須有適當的方法加以選別與分開培養，才不致遭正常細胞所抑制而終致失落。有效、快速、且針對不同遺傳變異的選拔方法，仍有待極力研究和發展。

六、結論

誘變育種之重要性與日俱增，尤其對於無性繁殖作物品種的改良更是扮演重要的角色。由於組織培養技術的研究與開發，使得誘變育種的成效如虎添翼，更具潛力。對於能控制變異的選拔方向，及生物技術和遺傳工程的運用，當更能有效地控制遺傳行爲，以滿足人類的需求。因此，在可以預見的將來，新品種的育成時間將可大幅縮短，農業生產力也可迅速提高，生產出高營養、高品質、無病蟲及農藥污染，價廉物美的食物，造福全人類。

組織培養在園藝育種上之應用

陳 文 輝
台灣糖業研究所

前 言

傳統雜交育種是過去數十年來作物育種之主流，對改良作物產量及品質之貢獻極大。但雜交育種在年年重複地使用有限的親本下，使優良因子之組合能力達到最高極限。因此獲得優良後代之機會逐年減少。爲了繼續提高產量及改善品質，必須擴大引用遠緣遺傳材料。但遠緣親本多具有雜交不親和性，不易達成雜交目的。克服此不親和性，可藉助於新的生物技術，如試管內授粉、幼胚培養或原生質體融合等。

上述新育種技術中，以原生質體(protoplast)之融合，爲最有可能擴大遺傳質變異及克服遠緣植物雜交不親和性。原生質體係除掉細胞壁之單細胞。1970年後，許多種植物都能從幼嫩組織或培養細胞獲得大量活性原生質體，進而培養再生植株，成功的例子包括菸草雙倍體、菸草單倍體、雜種矮牽牛、胡蘿蔔、曼陀羅、油菜、蘆筍、番茄、珍珠粟等。因此這種技術已受到各國生物學家的重視，其研究範圍日漸擴大，方法亦日新月異，例如利用植物原生質體吸取固氮菌或具有固氮能力之藍綠藻，期使非豆科作物具有固氮功能；利用原生質體吸收已經分離出的 DNA、染色體、細胞核或葉綠體，達成器官轉移或遺傳轉形作用；利用原生質體融合與培養，培育菸草種間雜種植物。

最近幾年來，體細胞雜交育種在雙子葉植物已有一些突破性發展，兩種不能行有性雜交的遠緣植物，經原生質體融合、培養，已有數種能獲得雜種細胞，甚至育成雜種植物，如 *Lycopersicon esculentum* + *Solanum tuberosum*；*Arabidopsis* + *Brassica*； *Aezopodium* + *Daucus*；*Datura* + *Atropa*。遺憾地，在重要的單子葉作物，除少數原生質體可培養外（但培養成功率低），其餘未有進展，有待加强研究。

原生質體之分離

分離原生質體的方法一般有兩種：(一)機械法 － 將組織放於高張溶液使細胞發生原生質萎縮，再用刀切開細胞壁使原生質體釋出；(二)酵素法 －利用纖維酵素(cellulase)和半纖維酵素(hemicellulase) 在略高張溶液裡分解細胞壁，獲得原生質體。因爲酵素法分離原生質體量多，細胞活性受滲透壓收縮影響較少，而且不像機械法易損傷多數細胞。所以，目前普遍採用酵素法分離原生質體。但是機械法雖古老而分離量少，仍有其優點，例如能避免因添加酵素所招致之細

胞構造及代謝之傷害。因此偶而有些學者也聯合兩種方法以分離原生質體。

一、機械法分離原生質體

Klercker於1892年首先利用此法自絲狀藻(*Vaucheria*)和水戰士(*Stratistes aloides*) 獲得原生質體，可是一直未引起生物學家的注意。1931年，Chambers and Höfler 將洋蔥鱗片之上表皮浸在 1M 蔗糖溶液，當原生質體縮離細胞壁時，用銳刀割上表皮，分離少數原生質體。此法分離之原生質體所得之量雖少，但已用來研究一些細胞生理問題，如研究植物裸體細胞之擴張能力，黴菌毒素對原生質絲(plasmodesmata)之影響；植物生長素對原生質絲之影響及滲透壓與植物細胞活力之關係。

二、酵素法分離原生質體

1960年英國 Cocking以酵素分解高等植物根尖細胞之細胞壁而獲得多量活性原生質體，開創植物單細胞培養新紀元。迄今，原生質體可自多種植物之各種器官和組織獲得，如根部、莖頂、葉片、花瓣、花粉母細胞及花粉粒、果肉、芽鞘(coleoptile)、胚乳、種子糊粉層、體胚、腫瘤組織、根瘤、癒合組織及懸浮培養細胞等。

一般分離原生質體較好的材料是展開之嫩葉片，但葉齡及植物生長環境如光、溫度、土壤肥力及濕度等也常影響原生質體分離量、性質及活力。由於組織材料本身之生理狀態嚴重地影響原生質體之分離，一般都將植株培養於溫濕度控制良好的生長箱或溫室。較適當的光強度在 0.3～1.0 $W \cdot cm^{-2}$，每天給予16～18小時照光，6～8 小時黑暗之光週期最爲普遍。有時，在分離原生質體前，將材料經24～72小時暗處理，以減少組織裡澱粉粒含量，可增加原生質體分離量。溫濕度一般控制在能使植物迅速生長時爲最適當。多施肥料特別是氮肥，使組織更易分離原生質體。

癒合組織及懸浮培養細胞亦常被用來分離原生質體。癒合組織生長於固體培養基，一般生長較懸浮細胞慢，而且組織裡含有各種不同形狀及生理狀態的細胞，故較不適於分離原生質體。懸浮培養細胞一旦建立，生長迅速，每24～30小時分裂一次，若每隔3至4天移植一次，可維持細胞最高生長率及生長一致的細胞群。利用生長旺盛初期的懸浮細胞可分離多量活性原生質體。但是新建立的液體培養細胞，含有各種不同大小、年齡甚至死亡的細胞，所以也不容易分離到原生質體。

1.酵素液組成

分離原生質體的酵素有三大類：纖維酵素(cellulase)，半纖維酵素(hemicellulase)及果膠酵素(pectinase)。常用的商品酵素及其廠商簡略列於表一，其他尚有glusulase、pectolyase、y23 等。這些商品酵素並非完全純化，常含有蛋白酵素，磷酯分解酵素及核酸分解酵素等。這些不純物可能損傷原生質體。因此，一般常用 sephadex 凝脂柱純化，可除去酵素中的酚類及核酸分解酵素等不純物質，因而改善原生質體活性。

表 1.分離原生質體常用之酵素

Table 1. Enzymes commonly used for protoplast isolation

酵　　素 Enzyme	供 應 廠 商 Commercial source
Onozuka R10, cellulase	Kinki Yakult Biochemical, Nishinomiya, Japan
Cellulysin, cellulase	Calbiochem, San Diego, Ca., U. S. A.
Driselase, cellulase	Kyowa Hakko Kogyo Co., Tokyo, Japan
Macerozyme R10, pectinase	Kinki Yakult Biochemical Nishinomiya, Japan
Pectinase	Sigma Chemical Co., St. Louis, Mo., U. S. A.
Rhozyme HP-150, hemicellulase	Rohm and Haas Co., Philadelphia, Pa., U. S. A.

酵素液的組成及濃度皆可影響原生質體的分離量。一般酵素液除酵素外，尙含有滲透壓穩定劑(osmoticum)酸鹼度緩衝劑，一些鹽類或培養基。2～6 mM 鈣鹽是必須成分，0.5～2 mM磷酸鹽可保存原生質體的活力，最常使用之滲透壓穩定劑是甘露醇(mannitol)及花楸醇(sorbitol)，葡萄糖和蔗糖，後兩者可能作生長能源，較適當的滲透壓穩定劑的濃度約在 0.3～0.7 M。

酵素液之酸鹼度亦很重要，pH值在5～6間的微酸性液較適當，分離甘蔗懸浮培養細胞之原生質體以pH 4 最適當，一般用3 mM 磷酸鹽或 MES (2(n-morpholino) ethanesulfonic acid)作緩衝劑穩定酵素液的酸鹼度。

2.原生質體分離步驟

常用之原生質體分離步驟有兩種：間接法和直接法。間接法是先將組織放於果膠酵素液分離單細胞，再用纖維酵素液除去單細胞之細胞壁，便形成原生質體。直接法則將組織放在同時含有纖維酵素和果膠酵素的酵素液裡分離原生質體。直接法分離原生質體比較簡便，但鄰近原生質體在分離過程中易發生融合，因而產生一些多核原生質體。

植物組織常切成 1mm 大小再放在盛有酵素混合液的三角瓶(50 ml)或培養皿(5cm寬 X 1cm深)內。葉片組織切碎前最好去除下表皮或用刷子擦傷下表皮細胞，便利酵素液侵入組織內，最後將培養容器移在25～30℃定溫箱作慢速搖盪(30～60 rpm)，並利用倒立顯微鏡定時觀察原生質體之分出量。當原生質體分出量最多時(約經酵素處理2～18小時)，利用30～80 μm濾網除去未分離之組織片，再用低速離心法(50～100 X g，5～10分鐘)收集原生質體，並以培養液清洗三次後，再進一步作培養。由葉片分離之原生質體含有許多大小相若的雜質，可用離心配合濃稠蔗糖漂浮法或 Ficoll 400(pharmacia fine chemicals)溶液漂浮法等技術加以純化後，再作培養。

原生質體之培養

原生質體可懸浮培養於液體培養基或平板培養於洋菜培養基裡，假使原生質體分離量少，亦可作小量懸滴培養或小室培養，但微量培養之器皿必須放在有濕氣的容器裡，培養液才不致於乾涸。洋菜平板培養法最早用於培養菸草懸浮細胞。1971年 Nagata and Takebe仿照此法培養菸草原生質體獲得許多細胞系，以顯微鏡檢查有60%以上原生質體呈現分裂生長之跡象。液體培養之原生質體再生細胞壁，開始分裂後，需定期逐漸加入減滲透壓之培養基或移放在洋菜培養基上才易於繼續分裂生長。

一、培養基組成

原生質體生長所需之營養常與細胞培養之培養基相似，其培養基組成包括(1)無機鹽類，(2)碳源，(3)維他命，(4)有機氮源，(5)生長調節素和 (6)滲透壓穩定劑。pH 值則調在5.5～5.8間。前述五項組成大都以 Murashige and Skoog 培養基及 Gamborg 等人之 B_5 培養基稍加修改而成。鈣濃度常增加到 4～6 mM。碳源以葡萄糖較合適，偶而亦加入1～3 mM 戊醛醣(ribose)等五碳醣。加入 0.01～0.25% 水解酪蛋白(casein hydrolysate)；1～5 mM 麩胺酸(L-gluta-mine)或 1～5% (v/v)椰子汁有助原生質體之分裂生長。

原生質體缺乏植物細胞壁，故培養基需加 0.35～0.7M 滲透壓穩定劑，才能培養成功。甘露醇(mannitol)和花楸醇(sorbitol)是常用的穩定劑，可單獨使用或兩者混合使用。葡萄糖或無機鹽如氯化鈣亦被用作滲透壓穩定劑，兼供原生質體營養。

二、培養條件與環境

原生質體較適當培養溫度是22～28℃，依材料不同而異。照光並非絕對需要，但給予 2,000 lux 照光有害原生質體生長。另一影響原生質體生長的重要因素是開始培養之細胞密度，一般每毫升要有 10^4 到 10^6個細胞才易培養成功，但是利用適宜之培養基亦可使少數融合後之菸草原生質體分裂生長或利用細胞餵養技術(feeder-cell technique)可使每毫升5～50個菸草原生質體(每個6公分培養皿有60～100個原生質體) 分裂生長，甚至再生植株。

三、細胞壁之再生

原生質體培養於適當培養基數小時內即開始生成細胞壁，但生成完整細胞壁可能費時2～7天，新生細胞壁可用原生質萎縮法或 1% Calcofluor White 螢光染色法辨認，但是比較可靠的方法是冷凍蝕刻(freeze etching)和表面複製(surface replica)等電子顯微鏡技術。利用這些新技術證實原生質體培養數小時內，即有細胞壁構成物質堆積在原生質膜上。然後逐漸形成微纖維絲(microfibrils)。並知細胞壁生成特性因植物種類及材料部位不同而異，因而使原生質體成爲絕好材料去作細胞壁早期合成及瞭解何種細胞器控制細胞壁合成之生理研究。

四、分裂生長與再生植株

已有多種植物之原生質體可分裂生長，甚至再生植株。適當的培養基、培養環境及培養條件

皆是原生質體分裂生長之重要因子。一般認爲原生質體再生細胞壁後才進行分裂生長，但 Hellmann and Reinert 發現胡蘿蔔原生質體未再生細胞壁即可進行核分裂、甚至進行數次沒有細胞質分裂之核分裂，因而產生多核細胞。另外亦發現*Haplopappus*和*Convoloulus*屬原生質體再生細胞壁後，只進行一至二次核分裂而無細胞質分裂。這些現象可能是由於不純酵素或高滲透壓培養基所導致。

原生質體分裂1～3次後，若繼續維持在高滲透壓培養基裡，其生長將減慢或完全停止。若繼續加入遞減滲透壓之培養液，則可繼續分裂生長成懸浮培養細胞或癒合組織，然後利用一般組織培養方法誘發癒合組織再生植株。

迄今原生質體能再生植株者，只限於少數幾科植物，如茄科之菸草、別喇敦那(*Atropa belladonna*)、馬鈴薯、番茄、野生番茄(*Lycopersicon peruvianum*)、茄子、辣椒、曼陀羅及矮牽牛；菊科之萵苣；十字科之油菜、花椰菜、甘藍；瓜科之胡瓜；禾本科之珍珠粟及大黍；豆科之紫苜蓿；百合科之蘆筍；毛茛科之石龍芮；芸香科之橘子及甜橙；玄參科之毛地黃類；繖形花科之胡蘿蔔。綜合而言，茄科植物似乎較容易再生植株，但關係人類糧食的豆科和禾本科，仍舊很難再生植株，有待專家學者繼續努力探求最適當培養液及培養條件。

原生質體之突變誘導及再生植株之變異

原生質體經培養可再生植株，使微生物突變育種那套完整的技術，可應用於高等植物作品種改良，例如利用 N-Methyl-N-Nitro-N-Nitrosoquanidine 處理菲沃斯 (*Hyoscyamus muticus*)單倍體葉原生質體，因而獲得缺乏硝酸鹽還原酵素之突變體及需求 histidine和 tryptophan 之營養要求細胞系(auxotroph) 。另以BUdR 處理菲沃斯原生質體，亦獲得一個需求 histidine之營養要求細胞系，並已分化生成許多芽體。由菸草葉片原生質體選育抵抗 ρ - Fluorophenylalanine(PFP)植株亦獲成功。

從原生質體再生之植株，由於種類及再生的數量不多，很少注意其是否發生變異，初期一直認爲再生植物與原種沒有差異；1980年 Shepard 等人自馬鈴薯栽培種Russet Burbank葉片原生質體再生許多植株中，發現一些重要農藝性狀的突變體，如抗晚疫(late blight)病等，稱爲protoclones，目前正在田間做進一步觀察。最近Thomas等人亦自馬鈴薯栽培種 "Maris Bard"及"Majestic"葉片原生質體再生許多植株，調查10種形態特性，發現自" Maris Bard"來之 protoclone，每株皆與原種不同，相反地，自"Majestic"來之protoclone皆與原種相同，詳細追蹤分析植株變異之起因，認爲植株變異是由於原生質體生成之癒合組織在繼代培養時發生，此即類似一般癒合組織培養之變異現象。

Barbier and Dulieu 亦發現從異質體(hetrozygous)菸草之葉片或子葉原生質體培養分化之植株，有 9.6% 變異體，詳細研究原生質體培養期那一階段較易發生變異，獲知在原生質體分裂生長成細胞團的階段，最易發生變異。另外，Prat 調查172株由同質二倍體菸草之葉片原生質體再生植株間之變異，發現有 100 株是多倍體(一般是四倍體而未發現有非整數倍體植株)。二倍體植株之形態與原種雖然相若，但從其自交後裔又可發現外表型相異之突變體，如白苗、晚開花及雄不孕等特性。

原生質體之融合與體細胞雜交

一、原生質體融合

原生質體缺乏細胞壁，所以在自然狀況下，鄰近細胞由於原生質絲的連接，在細胞壁溶蝕過程中，亦會發生同種原生質體間自然融合的現象。這些多核原生質體的細胞核可能在細胞分裂前，分裂中或分裂後融合成一個核體細胞 (synkaryon)。

多種化學和物理方法已證實可促使同類或異類原生質體融合， 如鈣鹽高鹼法， polyethene glycol(PEG)法及電場激融法(electric field pulse)。PEG 配合鈣鹽高鹼清洗法可提高融合率，由於 PEG 分子量高而稠，一般原生質體融合不易在懸浮液裡操作。Power等人使用15% PEG 6,000及Schieder使用含有4.5% PEG 6,000之 0.2 mM $Ca(NO_3)_2$高鹼溶液解決此困難。很多種因素可影響 PEG和鈣鹽融合法。PEG分子量、濃度、處理時間、鈣離子濃度、pH 值大小、原生質體來源及使用分離原生質體的酵素，皆可影響原生質體融合率及雜種細胞之活力。最近發展之電場激融法，促融方式比較溫和，而且可提高兩核雜種細胞的比率及減少融合處理所造成之損傷，可能是未來很好的一種原生質體融合技術。

二、雜種細胞之選育

經由化學或物理方法促融之異核雜種細胞，在適當培養條件下（單一培養於複雜培養基或褓姆培養），能夠分裂生長，繼而再生雜種植物。但是目前使用之融合技術並未有特殊選擇性，兩種不同種源之原生質體經融合處理後，所獲得是非常複雜的原生質體融合群，除了眞正需要的異核融合體外，尚有同核融合體及未融合之原生質體。如何自混雜原生質體融合群中，選育眞正的異核融合體，並培養成雜種細胞群是達成體細胞雜交重要步驟之一。目前有三種選拔法，一爲顯微鏡機械挑選法，另一爲異類細胞生長特性及外表型之基因補償法，第三種爲電場分類法（cell sorting）。此法剛在發展中，設備昂貴、繁雜，尚難普遍化。

1.顯微鏡挑選法

Kao 首先成功地在顯微鏡下，用顯微吸管挑出大豆 + 菸草融合體(大豆原生質體爲無色，菸草原生質體有綠色葉綠體)，分別放在許多蜂巢室培養皿內小心培養，獲得 20 個雜種細胞系。最近，有些學者利用同法亦自 *Arabidopsis thaliana* + *Brassica campestris* 及*Nicotiana Knightiana* + *N. sylvestris*選育出雜種植物。此技術，只限應用於兩類有顏色差異的原生質體，而且必須已找到原生質體少數細胞的培養條件。最近 Patnaik等人利用此技術配合螢光染色辨認異類融合體，將是極有展望選育雜種細胞的技術。

2.異類細胞的基因補償法

基因補償法始於1972年，Carlson等人利用 *Nicotiana glauca*和 *N. langsdorffii*之細胞必須於含有荷爾蒙之培養基方能生長而其體細胞之雜種細胞可生長於缺乏荷爾蒙培養基之特性，首先成功地選育出體細胞雜種植物，往後採用此法，成功的例子很多，可綜合成下列 8 種方式：

(1) 白苗Ab + 白苗aB選育綠苗野生種 AaBb：成功者有*Nicotiana tabacum* + *N. tabacum*；*N. tabacum* + *N. sylvestris*；*N. tabacum* + *N. rustica*；*N. tabacum* + *N. glauca*；*Petunia parodii* + *P. hybrida*；*Dutura innoxia* + *Datura innnoxia* 雜種。

(2) 營養要求品系Ab + 營養要求品系aB 選育自營野生雜種AaBb：成功者有同種圓線蕨類雜種(*Sphaerocarpos donnellii* + *Sph. donnellii*)；*Physcomitrella patens* + *Phys.patens* 雜種；*Nicotiana tabacum* + *N. tabacum*雜種。

(3) 抗毒質品系R_1R_2 + 抗毒質品系r_1R_2，選育倍加抗毒質$R_1r_1R_2r_2$之雜種：成功者有*Nicotiana sylvestris* + *N. sylvestris*雜種及*Daucus carota* + *D. carota* 雜種。

(4) 能分化白苗品系 + 不能分化植株之正常品系，選育能分化並具綠苗的野生雜種：成功者有矮牽牛(*Petunia hybrida*) + *Petunia parodii*；不同種之矮牽牛(Petunia)雜種；不同種之曼陀羅(Datura)雜種；胡蘿蔔(*Daucus carota*) + *Aegopodium podagraria*；*Daucus carota* + *Petroselinum hortense*。

(5) 白苗品系 + 綠苗品系，選育綠苗而具有中間外表型特性的雜種：成功者有不同胡蘿蔔(*Daucus*)；番茄(*Lycopericon esculentum*) + 馬鈴薯(*Solanum tuberosum*)，*D.innoxia* + *Atropabelladonna*；不同種類菸草雜種。

(6) 細胞生長不良但抗藥劑(actinomycin D) + 細胞生長良好但不抗藥劑的品系，(兩品系皆不分化出幼苗)，選育抗藥劑又能分化幼苗的雜種：例如 *Petunia hybrida* + *P. parodii*；不同種類菸草雜種；*N. tabacum*(tumor) + *N. tabacum*。

(7) 利用選擇性培養基淘汰雙親細胞，只允許雜種細胞生長。

(8) 利用兩種野生型植物，選育中間外表型特性雜種或生長旺盛型雜種。

綜觀上述體細胞雜種植物，培養成功者多數屬於雙子葉植物，茄科和十字花科，相對地，關係人類重要食物的穀類及豆類，皆未有進展，需要學者專家繼續努力探討。

三、原生質體電融合之發展

1979年 Senda等首先利用微細玻璃電極使兩個鄰接原生質體融合成一個細胞，接著 Neumann等(1980)發現平行金屬電極也能使原生質體融和；Zimmermann及 Scheurich(1981)引用 Pohl 雙電泳原理 (dielectrophoresis)，先使原生質體在0.1～0.2毫米平行電極上移動排列成珠串，在施於短脈衝直流電，可提高原生質體電融合率，但粘在電極上的原生質體易因脈動受損，而且電極間隔太狹小，容納處理的原生質體量太少(<0.1 ml)。1984年 Watts及 King將電極放寬到5 mm，利用雙極－雙極相吸原理(dipole-dipole attraction)使原生質體在高頻率交流電排列成對，再施用短脈衝高壓直流電，即可使鄰接原生質體發生融合。電融合裝置發展至此，已能有效地處理大量原生質體，並有各式商業產品出售。目前，電融合除被用於植物原生質體外，亦被用於酵母和動物細胞去生成體細胞雜種。

目前市場銷售之電融合儀，皆由高頻率交流電函式波產生器，直流電脈衝產生器和電極室組成，電極室依需要可自行研製，欲利於在倒置顯微鏡觀察調查原生質體電融合率，吾人可剪取 1 mm(dia.)銅線，用 AB膠將兩條銅線平行粘於玻璃載玻片上(1～3 mm寬皆可)。為利於大量原生質體融合和觀察，我們亦可依 NuNC 6 X 4 圓孔 (2 cm dia.)透明膠盤製成圓形銅質電極，正負電極間隔 1～3 mm。無菌操作時，電極浸入95% 酒精 2～5 分鐘後，取出在無菌操作箱裡晾乾即可。臺糖研究所園藝系組織培養研究室，依據 Watts 和 King (1984) 電融合原理，亦自行組合一套電融合儀，只花費新臺幣 5,000元購一台臺製函式波產生器；一萬元研製電極室，一萬購買電

子零件組合脈衝控制器(0.25～3.00毫秒)配置於實驗室常備之直流供電器(0～500伏特)。此電融合儀可使60%以上鄰接原生質體在 5 分鐘裡完成融合過程。

經由電融合生成的雜種細胞已能分裂生長並再生植株，所有這些材料皆屬於茄科，包括五種菸草屬 (*Nicotiana* spp.)及兩種茄屬 (*Solanum* spp.)。Bates 等(1983)首先報導菸草與*N.plumbaginifolia* 電融合雜種細胞能生成癒合組織，並再生雜種植株。Puite等(1985)自*N. plumbaginifolia* 兩種缺硝酸還原酶突變種原生質體電融合雜種細胞培育出含有硝酸還原酶的雜種植株。在 *N. glauca*和*N. langsdorffii*電融合試驗裡，約可獲得0.2%體細胞雜種植物，類似實驗，Chapel等(1986)獲得0.14%雜種植物，這些雜種植物可生長到開花結果。

Puite等(1986)首先報導馬鈴薯與 *S. phureza* 電融合雜種細胞能再生植株，核型及DNA含量分析皆証實其爲雜種植株，進一步分析，Pigihacker等(1987)發現某些特殊染色體並不存在於雜種植株裡。此類現象與經由Polyethylene glycol (PEG)促融所得的體細胞雜種植物相似。

雖然Marikawa等(1986,1987)採用高密度多層(約50層)原生質體方式；Chapel 等(1984,1986)以添加 spermine 和 PEG 在電融合液方式使原生質體接觸，以利於原生質體電融合進行，但是多數人仍應用高頻率(0.6～1.5 MHZ)交流電(150～400 V/cm)使原生質體排列成對或成串，以提高原生質體電融合率。

不論電容器放電式或者方形波脈衝皆能促使鄰接原生質體發生融合，一般直流電場變化不大，電壓從1000到3000 V/cm；脈衝使用50到300微秒及單一脈衝即達融合目的。0.4～0.6M mannitol是常用電融合液。電融合液裡添加0.1～2.5 mM 鈣離子、鎂離子或0.75～1.0 mM Spermine皆可增加原生質體電融合率及穩定融合原生質體之活力。但電融合液裡含有陽離子，增加電導度而致延遲原生質體的排列。最近，Marikawa等(1988)及 Chen and Tsai(1988)進一步報導電融合液之水勢能及密度皆能影響原生質體電融合率。Ruzin 及 Mc-Carthy(1986)發現原生質體經蛋白酶如profease 或prohase處理後，亦可提高原生質體電融合率。以上這些報導顯示，改變原生質體細胞膜表面構造可影響細胞電融合過程。

體細胞雜種品系之遺傳變異

經由原生質體融合選育之雜種細胞可再生植株，已大大增加利用體細胞雜交改良作物的潛能。前段已述，不論種間或屬間植物皆可獲得體細胞雜種植物，調查分析這些雜種植株之遺傳變異，發現其外表型或基因型變異常大於有性雜交之雜種。其變異包括染色體數，植株形態特徵及基因的直接表現。

一、染色體之變異

由於原生質體融合沒有特異性，加上選育雜種細胞的方法不一，因此體細胞雜種之染色體數變異極大(表二)。早期的研究一直認爲經由原生質體融合培育之植物將爲複二元體(amphidiploid) ，1976年 Smith等再作 *Nicotiana glauca* (2n=24)與*N. langsdorffii* (2n=18)之原生質體融合實驗，培育23個雜種植株作細胞學分析，發現雜種之體細胞染色體數：56條者有 4株；57條者有 2株；58條者有 3株；60條者有10株；62條者有 1株；63條者有 2株；64條者有 1株。各株雜種花粉母細胞之染色體配對情形良好，皆有28對以上，所以各植株有60%以上之花粉稔實率。

往後在種間體細胞雜交所獲得的雜種植株，其染色體數之變異亦大如*Petunia hybrida* (2n=14)+ *P. parodii* (2n=14)雜種之染色體對是 24～28條；*Daucus carota* (2n=18)+ *D. capillifolius* (2n=18) 雜種之染色體數是34～54條。在屬間體細胞雜交所培育之雜種植株，其染色體數呈不規則變異，常因選用之親本種類不同而異。如 *Daucus carota* (2n=18)+ *Aegopodium podagraria*(2n=42)雜種之染色體數只有18條；*Arabidopsis thaliana* (2n=40) + *Brassica campestris* (2n=20)雜種是35～45條；*Datura innoxia*(2n=24) + *Atropa belladonna*(2n=72)雜種是84～175條；*Solanum tuberosum dihaploid cell lines*(2n=24)+ *Lycopersicon esculentum* (2n=24)雜種10株，染色體數2n=72者只有1株，其餘皆爲50～54條。1983年Shepard 等人(180)再以馬鈴薯"protoclone 774"(2n=48)與番茄"Rutgers"栽培種 (2n=24) 或"Nova"栽培種(2n=24)作體細胞雜交，馬鈴薯"protoclone 774"+ 番茄"Rutgers"雜種之染色體數爲72條，而馬鈴薯"protoclone 774"+ 番茄"Nova"雜種爲62～72條。

表 2. 體細胞雜種植株之染色體數變異

Table 2. Variations in chromosome numbers observed in somatic hybrid plants

親代品種及具體染色體數 Parental species and their chromosome no.(2n)	雜種植株染色體數 Hybrid plant of chromosome no.	引用文獻 Reference
Nicotiana glauca (24) + *N. langsdorffii* (18)	55 - 64	1之185
N. tabacum(48) + *N. sylvestris*(24)	76 - 80	1之217
Petunia hybrida(14) + *P. parodii*(14)	24 - 28	1之158
Datura innoxia(24) + *Atropa belladonna*(72)	84 -175	1之117
Daucus carota(18) + *D. capillifolius*(18)	34 - 54	1之 50
D. carota(18) + *Aegopodium podagraria*(42)	18	1之 49
Arabidopsis thaliana(40) + *Brassica compestris*(20)	35 - 45	1之 92
Solanum tuberosum(24) + *Lycopersicon esculentum*(24)	50 - 72	1之129

由上面數例體細胞雜種染色體數之變異情形，可推想經由原生質體融合培育出來的雜種，其染色體數並非兩親之染色體數之和，常常是丟失或增加數條染色體，甚至只保存其中一個親本的染色體，或者保有其中一個親本雙倍的染色體數，這些變化並無規則，受材料、雜種細胞選拔方法及培養方法等等影響甚大。

二、形態之變異

體細胞雜種大多數能定量的形態特徵都介於兩種親代之間，如*Nicotiana tabacum* + *N.glauca* 雜種之葉形、葉片大小、葉柄長度及葉面毛茸密度，甚至花形、花色、花冠大小和花構造都屬於兩親代之中間型。其他種間或屬間雜種亦可在植株高度、塊根形態、莖徑、葉面毛茸長度、小花柄長度，及株型等發現中間型特性。以上這些形態受多少遺傳基因控制，大都不明，但由於體細

胞雜種表現中間型特性來看，我們可推想這些形態特徵都由多基因控制。

除了上述中間型之形態表現外，我們亦可發現某些單一親本獨有的形態特徵表現於體細胞雜種，如*Nicotiana*種間雜種之莖花青素；*Datura*種間雜種之莖葉面軟毛和花萼形狀。

三、基因直接表現

體細胞雜種形態中間型表現雖可用來作鑑別雜種之依據，但由於未經融合之原生質體所再生植株亦有一些形態變異，因而降低此依據之可靠性。若能直接分析葉綠體DNA、粒腺體DNA或這些DNA與核DNA所表現之分子標記即可比較進一步了解兩種親代遺傳基因在體細胞雜種之組合情形。

利用膠體電泳分離解析經核酸限制酶分解之番茄 + 馬鈴薯雜種之葉綠體DNA，發現兩個雜種之核外DNA都屬於馬鈴薯，分析葉綠體DNA控制之 Ribulose-1，5-bisphosphate carboxylase (RuBPCase)酵素分子中分子量大之「次單位蛋白質」(large subunit)，亦顯示雜種只有馬鈴薯或番茄所專屬的大「次單位蛋白質」。分析核DNA所控制之 RuBPCase 酵素分子中分子量較小之「次單位蛋白質」(small subunit) ，則顯示雜種同時含有馬鈴薯和番茄之小「次單位蛋白質」。Kumar等亦利用核酸限制酶解析矮牽牛體細胞雜種之葉綠體 DNA；Uchimiya 等曾利用核醣體 RNA 探測菸草體細胞雜種核基因存在情形。

粒腺體DNA在體細胞雜種之表現，目前了解不多，Zelcer等人利用原生質體融合曾將菸草CMS line 92 之雄不孕性(粒腺體DNA控制)轉移給 *N. sylvestris*； Izhar and Tabib 亦將 *Petunia hybrida*雄不孕性轉移入*P. axillaris*，並分析兩個細胞質雜種(hybrids)雄不孕性在後代之遺傳行爲，發現其F_2及F_3後裔有雄不孕性及雄可孕性兩種，由此資料顯示細胞質雜種同時具有兩親代之細胞質。當雜種進行減數分裂時，細胞質自異質體分離成同質體，同質體配子若逢機組合即可恢復雄可孕性之植株。

體細胞雜種核DNA之表現，除間接影響到形態之改變外，分析雜種細胞之同功酵素(Isoenzyme) 色帶可直接偵測核 DNA的表現，一般體細胞雜種常是兩親同功酵素色帶的總數。曾被應用的有酶酵素 aspartate、氨基移轉酵素、澱粉酵素及過氧化酵素。雖然同功酵素色帶可用來檢定體細胞雜種，但同功酵素色帶常因組織或培養環境不同而變異。因此使用同功酵素色帶型解析雜種要格外小心。

體細胞雜種遺傳之傳遞

體細胞雜種要能與傳統雜交配合，才可在作物改良上發揮作用，例如經由原生質體融合，雖然可獲得抗病的雜種，但是一些減低品質或產量的性質亦一起存在於雜種植株，除去這些不良性狀的方法，需用雜種與栽培種不斷重複回交才可選育吾人所需的品種。

體細胞雜種要有可孕性，才能與優良親代回交。體細胞雜種之花粉稔實性常受親代彼此間血緣的遠近影響。遠緣植物之體細胞雜種之花粉稔實率低，甚至不孕，例如馬鈴薯 + 番茄雜種。種間體細胞雜種之花粉稔實率又比其親代低，Evan等人檢定 5種 *N. tabacum* + *N. nesophila*雜種之花粉萌芽率，最高爲46.7%，最低是12.2%，進一步作雜交試驗，發現只有最高萌芽率的一種可與親代回交，另一種可以自交，其餘 3種皆爲不孕種。

體細胞雜種而爲可孕性者不多，因此有關其遺傳分析的報導更少。經由葉綠體突變體互補所

選育的雜種，常被用來作此一研究。利用體細胞雜種自交或與親代回交，其後裔之葉片顏色或 fraction-1 蛋白質之分離情形，皆不能依孟德爾定律或固定的法則去估算。Schieder 自兩種曼陀羅白苗原生質體融合選育的 5株體細胞雜種(四倍體或六倍體)的花藥培育出 64 株二倍體，調查綠苗及白苗數，結果：由六倍體雜種培養出 2株皆綠苗，由四倍體雜種培養出的二倍體，有45株綠苗和17株白苗，這種綠苗與白苗的比例與孟德爾定律相異，並已顯示體細胞雜種花粉母細胞進行減數分裂時各種基因重組的現象。

原生質體直接基因轉移之發展

在1968年Sale及Hamilton報導細菌原生質體或紅血球細胞經直流電場脈衝處理時，他們的細胞膜會失去半滲透性，Auer等(1976)接著發現使用直流電場脈衝能將放射性標示DNA或RNA引入人類紅血球細胞裡，但到1982年，Neumann 等才報導外來基因可經由高壓電場方式移入老鼠 L 細胞，因而改造 L 細胞缺 TK 酶特性。

在植物遺傳工程領域，多數研究藉腫瘤菌(Agrobacterium tumefaciens)達成基因轉移目的。但多數單子葉植物及裸子植物皆非腫瘤菌的寄主，不易藉腫瘤菌將基因移入此類植物。經由原生質體直接吸取DNA方法成爲深具潛力的技術。Davey等(1980)和 Krens等(1982)首先利用化學藥劑如Poly-L-orhithine及PEG處理 Ti質體DNA和原生質體，獲得轉型的牽牛花及菸草植株。Paszkowski等(1984)依 Krens(1982)法亦能將構築於質體的外來基因移入菸草而獲得轉型植株，我們稱這種技術爲直接基因轉移法。利用此法在不易藉腫瘤菌達成基因轉移的禾草如意大利黑麥草、小麥屬、甘蔗及水稻皆能將外來基因移入原生質體，再生癒合組織並表現此基因。

Fromn等(1985,1986)首先報導藉直流電場脈衝法，即所謂電穿孔法(electoporation)亦能將外來基因直接移入原生質體，而獲得轉型癒合組織，Langridge 等(1985)指出胡蘿蔔原生質體藉電穿孔法獲得轉型之癒合組織，可再生植株並能表現Ti質體的基因。利用電穿孔法轉型之菸草植株也具有結實能力。藉電穿孔法所獲得轉型細胞之機遇率約千分之0.22至0.77，很接近利用 PEG 等化學方法的結果。Shillito等(1985)在原生質體電穿孔溶液添加 8～22.5% (W/v) PEG 後；再給予直流電場脈衝，可提高菸草轉型率。

最常使用於直接基因轉移技術的標示基因是來自 Tn 5 質體之抗生素如 Neomycin，Kanamycin或 G 418 基因 (NPT Ⅱ)，來自 Tn 9 質體之抗 chloramphenicol基因 (CAT) 及 β-glucuronidase 基因(GUS)。這些構造基因尾端常接著 Ti 質體 Opine 合成酶之轉錄停止信息(polyadenylation signal)，前端接著眞核細胞轉錄啓動子(promotor)，可來自 nopaline 合成酶基因，花椰菜嵌紋病毒35S或19S 基因，胡蘿蔔 phenylalanine ammonialyase酶基因，玉米乙醇去氫酶或 zein 基因，甚至果蠅 copia 啓動子。

用於原生質體直接基因轉移之質體 DNA 型式有線型、單環型、多環捲繞型，質體 DNA 型式對轉型率之影響仍舊說法不一。在以 NPT Ⅱ基因轉型植物的實驗裡，線型 DNA 之菸草轉型率是環型DNA 的2.5至10倍，但 Boston 等(1987)則報導環型 DNA 之胡蘿蔔轉型率卻高於線型 DNA。在以 CAT 基因轉型菸草的實驗裡，兩類型 DNA 所致使的菸草轉型率並無差異。一般認爲就 DNA 分子進入細胞而言，緊密的多環捲繞型 DNA較易通過細胞膜，但就外來基因在細胞內表現或嵌入寄主 DNA 之難易而言，線型 DNA 應該是較好的型式。Werr等 (1986)在以 NPT Ⅱ基因轉型小麥

的實驗裡，發現多環捲繞型 DNA 進入細胞內後，趨於轉變成單環型和線型 DNA，10 天後，在細胞裡只能發現線型 DNA。

一般質體 DNA 之使用濃度約在10到50 μg/ml，過高濃度(>100 μg/ml) 會毒害原生質體活力，質體 DNA常混合 50～100 μg/ml 載體 DNA(如小牛胸腺 DNA) 使用。這些載體 DNA 亦被發現會被嵌入寄主染色體 DNA 裡。

近年來，禾穀作物如水稻、玉米原生質體已能高效率再生植株，再加上原生質體直接基因轉移技術的發展已達成熟階段。因此，這兩種重要穀類作物，藉原生質體直接基因轉移技術，已能將外來基因轉入並再生植株。

原生質體培養在作物改良上之應用與展望

經由原生質體融合可使兩種植物之細胞質和細胞核基因混合並互相轉移，近年來，利用此技術已改造了一些傳統雜交不能育成的種源。目前可能應用於作物改良者有下列數項：

一、解決種間及屬間有性雜交不和的問題，如*Petunia parodii* + *P. parviflora*；番茄 + 馬鈴薯等。

二、利用體細胞雜交選育抗病品種，如抗菸草嵌紋病雜種及抗馬鈴薯X毒素病雜種。

三、利用細胞質雜交(hybrization)，即在原生質體融合前，先用x-ray照射停止單方細胞核活動，然後將其細胞質基因引入於另一種植物。細胞質基因控制的重要性狀包括殺草劑耐性、抗病性、雄不孕性、抗生素抗性及雜種優勢等特性都可利用。利用此技術已成功地將*Solanum nigrum* 抗 Atrazine(殺草劑)特性引入馬鈴薯；將*Nicotiana tabacum* 之雄不孕性引入*N. sylvestris*及*N. glutinosa*；將 *N. tabacunm*抗Tentoxin 性狀引入*N. glauca*及*N. sylvestris*；將*N.tabacum* 抗鏈黴素基因引入*N. knightiana*。

四、利用體細胞雜種做爲重組遠緣基因的橋樑，例如 *Nicotiana repanda* 是抗許多菸草病害的種源，但與栽培種菸草有不親和性，但栽培種菸草(*N. tabacum*)+ *N. nesophila* 雜種 (♀)可與 *N. repanda*有性雜交育成具有三種血統的雜種，做爲抗病種源。

五、經由原生質體融合再生的植株，彼此間有許多差異，顯示原生質體在培養階段，其細胞分裂過程發生染色體及其基因分離重組的現象，例如在馬鈴薯＋番茄雜種裡，發現有番茄染色體斷片轉座移入馬鈴薯之雜種，此現象有助於直接選育商業性栽培品種。

六、經由原生質體融合將細胞器或重組過的 DNA等有價值的基因導入栽培種，直接選育抗病或具有固氮能力的栽培種。此技術在眞核細胞遺傳工程發展成熟後，必大有作爲。

以上六項應用原生質體培養改良作物的技術，雖然言之振振有詞，但世界上迄今尚未經由此技術育成一個栽培種作物，主要原因在於農業應用有下面數項限制必須克服：

一、原生質體能再生植株者，大多屬於茄科植物，近年來，他科作物如甘藍、珍珠粟、紫苜蓿及甜橙的原生質體雖能再生植株，但供給人類食物最多的穀物及豆類作物，皆不能由原生質體再生植株，有待繼續努力。

二、原生質體經由化學或物理方法促使融合後，包含各種程度的融合體及未融合體，目前大都採用兩種融合細胞之基因補償法篩選雜種細胞，此法需要用突變種作材料，因而不能廣泛應用於所有作物。近三年來，推出電場分類法及顯微鏡挑選法，欲融合之原生質體材料雖可不必受限制

，但電場分類法設備繁雜昂貴，不適合一般使用，顯微鏡挑選法雖一般化，但獲選僅係少數雜種細胞，不易培養。考慮未來體細胞雜交的實用性，建立體細胞雜種普遍化篩選技術仍待努力。

三、體細胞雜種雖具有吾人所需的性狀，如抗病性等因子，但亦移入減低產量或壞品質的基因，所以需要配合回交育種才能選育新品種，但目前由屬間選育的體細胞雜種皆屬不孕性，因而限制這些雜種進一步的利用價值。可能需要採用回交融合(back fusion) 配合胚培養等技術去重組一些具有可孕性的體細胞雜種。

總之，原生質體融合及培養技術會繼續不斷發展成爲改良作物之一種工具。由於原生質體融合可以完成傳統有性雜交不能完成的基因重新組合，並再生植株，經由此技術培育成的新品種可能會展現於地球，讓我們大家共同努力。

參 考 文 獻

1. 陳文輝、劉明欽 1986 原生質體培養與其在作物改良上之應用 中華農學會報 新第134期 24-46。
2. 陳文輝 1988 園藝作物組織培養應用研討會專刊 (印刷中)。

生物技術在園藝作物改良上之應用

許 圳 塗
國立臺灣大學園藝系

植物資源經蒐集、馴化、雜交、選拔及培育便屬生物技術之操作。而新的生物技術爲依細胞生物學及分子生物學等之基礎，以精確而有效地操作植物資源種質，充實及改變作物之基因組(genome)以期提昇作物之產量、品質、抗耐性及應用之適合度。近年來從細胞學及分子遺傳之研究發展，衍生了兩大生物技術，即體外培養技術(in vitro technology)及重組DNA技術(recombinant DNA technology)，有助于克服傳統育種之瓶頸，加大種質利用之能限，促使作物改良開闢出新興之交替途徑。

植物科種間其基因組依核苷酸 DNA 含量，顯示其未定與演化呈絕對相關。除阿拉伯白芥菜(7×10^7bp)外大多數植物種爲大於10^9核苷鹼基對，此龐大基因組之結構以特定核苷酸順序(DNA sequence)可分爲四大群；高程度重複順序(highly repetitive sequence)、中程度重複順序、低程度重複順序及單一拷貝順序。各群所佔比例在植物種間變化大，高程度重複順序呈無轉錄作用居多。但基因產物需求量大者則趨向重複性，即一基因組內帶有二個以上之拷貝，呈連鎖關係或分佈在不同染色體上。演化上之基因重複(gene duplication)與突變、平行突變及自然選拔壓力成爲促成遺傳種質歧異化主要致因。自然所蘊存豐富的種質是爲育種選拔利用主要依據，但需配合新的科技突破現存瓶頸，如親緣關係或生殖障礙等問題。基因組內有作用基因其 DNA 順序，包括轉錄存碼區(coding sequence)及控制調節區，容許某些交替型存在，基因間之調節區亦可相互轉接調用。基因之歧異性及保守性特性，及導入受體範圍可超越一般親緣的界限，因此重組DNA技術在品種改良具很高價值性及發展潛力。

體外培養技術從植物賀爾蒙 cytokinin 等之被發現，証實植物由組織再生根及芽之作用受賀爾蒙之調節。帶有完整基因組之性細胞如花粉或卵，及體細胞經離體後給予適當培養基，能經胚形態發生程序，誘導成擬胚(embryoid)，並長成獨立個體。此細胞全能性(cell totipotence)之原理不但廣被應用於園藝作物加速增殖，保健育苗，並藉體細胞遺傳之操作，發展出作物微體繁殖及體外育種技術(in vitro breeding)，重要的有人工種子、細胞生合成轉型(cell biotransformation)、細胞重組、細胞雜交、細胞變異選拔、細胞種質保存等應用發展。體外培養技術與重組DNA技術相會合應用，使細胞遺傳轉型而建立基因轉移植物(transgenic plants)。

單一順序或數個順序如貯存蛋白質、色素體、抗蟲 B.t. toxin 及殺草劑等基因，業可轉移並在受體穩定表現。但理想作物型所指高農業生質量(agricultural biomass)或利用適合度(fitness of use)，此等園藝性狀有些屬多基因聯合作用之表現，除有待瞭解微效基因之屬性外，

並需建立載體之使用通泛性，如 Ti 載體在單子葉之轉移則受限制，及擴充載體DNA順序負載力與受體接受能限。細胞操作遺傳轉型（genetic transformation）應用，至少改良對象之栽培種應具有體胚再生能力，而基因轉移植株，同樣需經田間試驗與評估。

電腦在育種上之利用

胡 凱 康
國立台灣大學農藝系

一、電腦可以為我們做什麼

1.數據分析
2.資訊管理
3.測量與控制

二、電腦對人類的服務

1.早期：以運算為主
2.近期：以資訊之儲存與查詢為主，包括資料庫、資訊網路、辦公室自動化、決策輔助系統、專家系統等
3.未來：人工智慧？

三、簡介電腦

1.硬體：
(1)中央處理單位(CPU)
(2)記憶體 a.暫存記憶 — chips
b.永久記憶 — 軟、硬磁碟
(3)輸入、輸出裝置：鍵盤、滑鼠(入)、螢光幕、印表機(出)
2.軟體：
(1)作業系統：MS-DOS，PC-DOS，倚天中文
(2)編譯程式：BASIC，FORTRAN，PASCAL, C
(3)程式組套：SAS，DBASE IV，PE II，天蝎星

四、電腦在育種上利用實例

1.試驗資料分析

```
SAS (Statistical Analysis System)
title "RANDOMIZED COMPLETE BLOCK";
data rcb;
   input block trtment $ yield worth;
```

```
   cards;
1 A 32.6 112
1 B 36.4 130
1 C 29.5 106
2 A 42.7 139
2 B 47.1 143
2 C 32.9 112
3 A 35.3 124
3 B 40.1 134
3 C 33.6 116
;
proc anova;
   class block trtment;
   model yield worth = block trtment;
run;
```

RANDOMIZED COMPLETE BLOCK

Analysis of Variance Procedure

Class Level Information

Class	Levels	Values
BLOCK	3	1 2 3
TRTMENT	3	A B C

Number of observations in data set = 9

RANDOMIZED COMPLETE BLOCK

Analysis of Variance Procedure

Dependent Variable: YIELD

Source	DF	Sum of Squares	Mean Square	F Value	Pr > F
Model	4	225.27777778	56.31944444	8.94	0.0283
Error	4	25.19111111	6.29777778		
Corrected Total	8	250.46888889			

R-Square	C.V.	Root MSE	YIELD Mean
0.899424	6.84004700	2.50953736	36.68888889

Source	DF	Anova SS	Mean Square	F Value	Pr > F
BLOCK	2	98.17555556	49.08777778	7.79	0.0417
TRTMENT	2	127.10222222	63.55111111	10.09	0.0274

RANDOMIZED COMPLETE BLOCK

Analysis of Variance Procedure

Dependent Variable : WORTH

Source	DF	Sum of Squares	Mean Square	F Value	Pr > F
Model	4	1247.33333333	311.83333333	8.28	0.0323
Error	4	150.66666667	37.66666667		
Corrected Total	8	1398.00000000			

R-Square	C.V.	Root MSE	WORTH Mean
0.892227	4.94945000	6.13731755	124.00000000

Source	DF	Anova SS	Mean Square	F Value	Pr > F
BLOCK	2	354.66666667	177.33333333	4.71	0.0889
TRTMENT	2	892.66666667	446.33333333	11.85	0.0209

```
title "SPLIT PLOT DESIGN" ;
data split ;
   input block 1 a 2 b 3 response ;
   cards ;
142 40.0
141 39.5
112 37.9
111 35.4
121 36.7
122 38.2
132 36.4
131 34.8
221 42.7
222 41.6
212 40.3
211 41.6
241 44.5
242 47.6
231 43.6
232 42.8
 ;
proc anova ;
   class block a b ;
   model response=block a block*a b a*b ;
   test h=a e=block*a ;
run ;
```

SPLIT PLOT DESIGN

Analysis of Variance Procedure

Class Level Information

Class	Levels	Values
BLOCK	2	1 2
A	4	1 2 3 4
B	2	1 2

Number of observations in data set = 16

SPLIT PLOT DESIGN

Analysis of Variance Procedure

Dependent Variable : RESPONSE

Source	DF	Sum of Squares	Mean Square	F Value	Pr > F
Model	11	182.02000000	16.54727273	7.85	0.0306
Error	4	8.43000000	2.10750000		
Corrected Total	15	190.45000000			

R-Square	C.V.	Root MSE	RESPONSE Mean
0.955736	3.60900700	1.45172311	40.22500000

Source	DF	Anova SS	Mean Square	F Value	Pr > F
BLOCK	1	131.10250000	131.10250000	62.21	0.0014
A	3	40.19000000	13.39666667	6.36	0.0530
BLOCK*A	3	6.92750000	2.30916667	1.10	0.4476
B	1	2.25000000	2.25000000	1.07	0.3599
A*B	3	1.55000000	0.51666667	0.25	0.8612

Tests of hypotheses using the Anova MS for BLOCK*A as an error term

Source	DF	Anova SS	Mean Square	F Value	Pr > F
A	3	40.19000000	13.39666667	5.80	0.0914

2.種源資料庫：

記錄 vs. 欄位

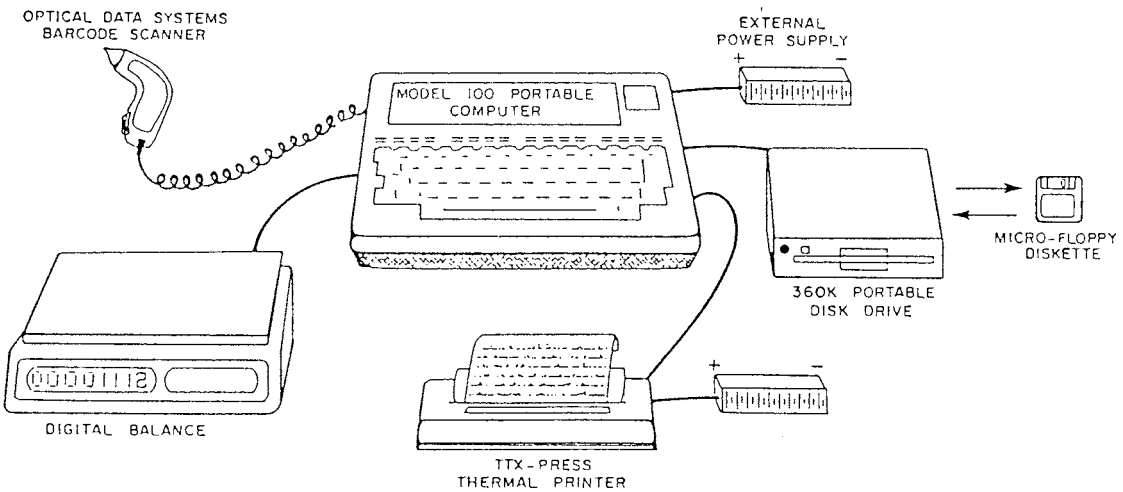
Record Field

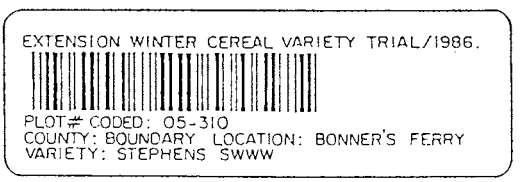
目錄編號	
品種或譜系名：	生產年份：
抗根腐病：	種子來源:
抗銹病：	種子生產地區：
⋮	保存年限：
株高：	儲藏地點：
平均產量：	種子存量：
生育期：	
花色：	
開花期：	

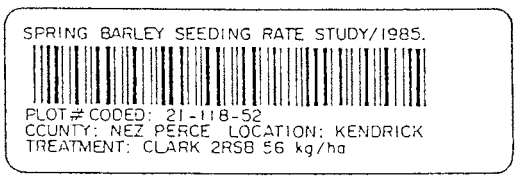
(抗根腐病≧3) .and. (株高＜100) .and. (生育期＜90)

(種子生產年份 ＋ 保存年限)≧ 現在年份

3.數據收集系統：







(1).特殊輸入裝置：

a.條碼閱讀機

b.數位式電子天平

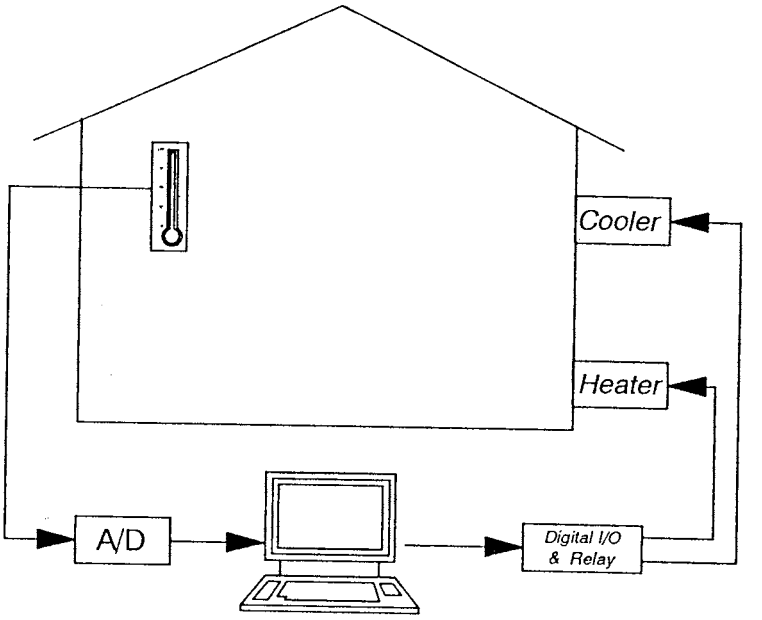
c.數位式水份測定儀

d.溫度、濕度自動測量記錄器

4.測量與控制系統：

(1)特殊輸入裝置：類比 － 數位訊號轉換介面
數位輸入輸出介面

(2)特殊輸出裝置：數位 － 類比訊號轉換介面
數位輸入輸出介面



五、電腦在農業生產上之應用

1.病蟲害判讀專家系統，品種選擇專家系統

2.農場管理輔助系統（乳牛飼育、田間肥料、水份處理）

3.農情資訊

六、結　　語

1."Garbage in，Garbage out"

2.電腦化，必需先系統化

3.細心規劃加上確實的執行，才能充分享受到科技進步所能給我們帶來的便利與能力

移位因子、遺傳變異與作物改良

黃 懿 秦
國立臺灣大學農藝系

引 言

作物族群內遺傳變異的大小，一直是育種家著重而感興趣的，因爲有了遺傳變異，選種才有效，過去50年的研究結果發現移位因子(transposable elements)是一個引起遺傳變異的重要原因，而在高等植物中以玉米內的移位因子(TE)被研究的最多，也最詳盡，故現舉玉米爲例來說明TE、遺傳變異與作物改良三者間可能的關聯。

玉米的移位因子

一個移位系統包含了一個自主性因子或稱調節因子(autonomous element 或 regulatory element)，及對自主性因子有反應的非自主性因子或稱接受因子(nonautonomous element 或 receptor)，它們之間的交感作用使得植物組織如葉片、種子外表產生斑點(spots)、條紋(stripe)等斑雜(variegation)的現象。

自主性因子與非自主性因子間若有專一性(specific)的交感作用，則它們就屬同一家族(family)，玉米的移位因子系統現今至少被發現有14個家族，如表1所列，其中有的接受因子沒有被賦予固定的名稱，爲了要瞭解玉米移位因子在遺傳上的基本特性，現以 Dr. Peterson 實驗室所發現的 Uq 系統爲例做一說明。

一、Uq 移位因子系統

這是一個新的 two-element controlling system，1967年 Sprague 和 Mckinney 在 Wheat Streak Mosaic Virus (WSMV) 感染的玉米中發現有籽粒表現出異常比例的斑雜，將此籽粒種植自交的後代交由 Peterson 做進一步的遺傳分析，而以 Ac538 爲這種子的代號。(見Fig.1)，這是關於 Uq 這個系統研究的開始。至於爲何命名爲 Uq system，乃是因爲在這系統中的 controlling element 可以在許多 inbred lines 及 testers 中被發現，故取其" 到處存在 " Ubiquitous(Uq) 之意，而稱之爲 Uq-system。下面我們將討論如何由遺傳分析的方法去探討 Uq ，及 Uq 在玉米不同族群中的分佈。

(一)確定Ac538的基因型

使用有斑雜的 Ac538 和不同的隱性同型結合之材料做相互雜交，這些材料分別爲 a^2/a^2，c/c 或者 r/r 的基因型，雜交的結果發現只產生有顏色的籽粒。這表示在子代當中 A^2、C或者R

基因座並非同質結合。把它拿來跟以 Ac538 和 a-o testers 雜交的結果做比對，由於後者雜交結果會引起斑雜籽粒的發生。因此可確定 Ac538 的基因型是 A^2/A^2、C/C、R/R ，而斑雜的控制

Table 1 The transposable element systems in maize listed as Regulatory-receptor combinations. Homologous elements are listed in parentheses (Peterson, in press). The receptor alleles (MERL) used in the BSSS series of crosses are identified with an asterisk*;--indicates no identifiable named receptor.

	Regulatory	Receptor		References
		element	allele	
1	Dt	Dt	a(rDt)*	Rhoades (1936)
2	Ac (Mp)	Ds	CDs*	McClintock (1947); Brink and Nilan (1952)
3	En (Spm)	I	a(mr)*	Peterson (1953); McClintock (1954)
4	Fcu (Spf)	rcu	rcu*	Gonella and Peterson (1977)
5	Uq	ruq	a-ruq* c-ruq*	Friedemann and Peterson (1982) Oberthur and Peterson (1984)
6	Bg	rBg	o2m(r)*	Salamini (1981)
7	Mrh	rMrh	a(rMch)*	Rhoades and Dempsey (1982)
8	Mut	rMut		Rhoades and Dempsey (1982)
9	c2-m3	—		Peterson (1984)
10	Cy	rcy		Schnable and Peterson (1984)
11	Mu1	—		Robertson (1978)
12	M-st	I-R		Kermicle (1984)
13	BS1	—		Johns *et al.* (1985)
14	Tz	—		Dellaporta *et al.* (1984)

(Peterson, P.A. 1986)

基因是在 A 基因座。不過在這個 Ac538 與 a-o tester 的雜交結果當中，除了斑雜籽粒以外，尚有二種原先不被期望的籽粒性狀，有顏色以及無 a-m/a-m × a-o/a-o → a-m/a-o (variega-

ted expected) <cross 1> 色籽粒。暫且推測可能是由於可以產生斑雜的 a-m 突變成 A 產生有色籽粒，或者由於控制斑雜的因子消失使 a-m 突變成 a 所以有無色籽粒產生。

(二)Regulatory element (Uq)，Receptor element (a-ruq)

爲了確定斑雜發生的原因，所以取前述 cross 1 所得到的斑雜籽粒種植，和 a-o sh2 做雜交 (cross 2)，產生不同比例的後代表型 (table 2)。

a-m Sh2/a-o sh2 × a-o sh2/a-o sh2 (from cross 1) <cross 2>

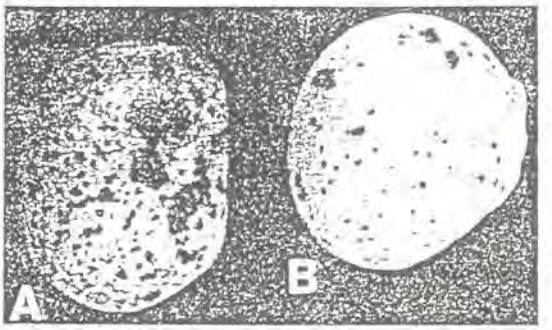


Fig.1 Patterns of spotting of kernels from Ac 538. Kernel A illustrates a coarse-high pattern of spotting. Kernel B illustrates a fine-low pattern of spotting (Friedemann and Peterson 1982).

Table 2 Phenotypic frequencies from the cross a-m[a] Sh2/a-o sh2 × a-o sh2/a-o sh2 (Friedemann & Peterson 1982)

Progeny ear (1977)	Kernel number(%)				χ^{2b}
	Round		Shrunken colorless	Total	
	Spotted	Colorless			
1. 2048-1	119 (39.7)	24 (8.0)	157 (52.3)	300	60.8**
2. 2048-2	75 (36.6)	33 (16.1)	97 (47.3)	205	17.8**
3. 2048-3	71 (26.0)	72 (26.4)[c]	130 (47.6)	273	0.6ns[d]
4. 2048-4t	80 (36.9)	16 (7.4)	121 (55.8)	217	40.6**
5. 2048-5	65 (41.9)	14 (9.0)	76 (49.0)	155	33.6**

a a-m refers to the a allele expressing mutability observed in Ac538 (Fig.2)

b χ^2 value for a segregation of 1 spotted-round: 1 colorless-round: 2 colorless-shrunken. *P($^b\chi^2$>5.99)<0.05, **P($^b\chi^2$>9.21)<0.01 (see cross 3)

c Source of colorless-round and colorless-shrunken kernels in crosses giving progeny listed in Table 2

d ns=χ^2 not significant at 0.05 level

** Significant at 0.01 level; t=tiller

如按照上述假設，則在 table 2 中理應只有斑雜圓形(a-m Sh2/a-o sh2)：無色皺縮(a-osh2/a-osh2)=1：1。然而在table 2 中顯示尚有無色圓形的外表型存在，是以相信應該另外有一個控制因子(regulatory elements)，其運作獨立於 A 基因座。假設基因型如下：(Uq:regulatory element)

$$\frac{\text{a-m}}{\text{a-o}}\ \frac{\text{Sh2}}{\text{sh2}}\ \frac{\text{Uq}}{+} \times \frac{\text{a-o}}{\text{a-o}}\ \frac{\text{sh2}}{\text{sh2}}\ \frac{+}{+} \quad \text{<cross 3A>}$$

$$\downarrow$$

$$\frac{\text{a-m}}{\text{a-o}}\ \frac{\text{Sh2}}{\text{sh2}}\ \frac{\text{Uq}}{+} : \frac{\text{a-m}}{\text{a-o}}\ \frac{\text{Sh2}}{\text{sh2}}\ \frac{+}{+} : \frac{\text{a-o}}{\text{a-o}}\ \frac{\text{sh2}}{\text{sh2}}\ \frac{+}{+} \text{ or } \frac{\text{Uq}}{+}$$

1 spotted round：1 colorless-round：2 colorless shrunken。

結果表 2 中只有 2048-3 符合這個比例。至於其它 4 個比例，有可能是 2 個以上的因子控制或者是這個因子很接近 A 基因座。爲了印證上述 cross 3A 的假設，取符合比例的 2048-3植株當中 colorless round 及 colorless-shrunken 籽粒種植，並且進行相互雜交 (cross 3B)。在這裡，可以把由 Uq 在 A 基因座引起的突變基因稱作 a-ruq，這是這二因子控制系統中的 receptor element。

$$\frac{\text{a-ruq}}{\text{a-o}}\ \frac{\text{Sh2}}{\text{sh2}}\ \frac{+}{+} \times \frac{\text{a-o}}{\text{a-o}}\ \frac{\text{sh2}}{\text{sh2}}\ \frac{\text{Uq}}{+} \text{ or } \frac{+}{+} \quad \text{<cross 3B>}$$

結果記錄在表 3，其中 line 4,8,9,11 符合 1:1:2 而 line 1,2,3,5,7,10，符合沒有 Uq 因子時 1 colorless round：1 colorless shrunken 的比例。不過 line 6 以及 12 的比例卻不相同。爲探討上述不合比例的原因，於是取 line 12 (1426-12) 的 colorless round 籽粒和colorless-shrunken。籽粒種植雜交 (cross 4) 結果顯示在表 4。

$$\frac{\text{a-ruq}}{\text{a-o}}\ \frac{\text{Sh2}}{\text{sh2}}\ \frac{+}{+} \times \frac{\text{a-o}}{\text{a-o}}\ \frac{\text{sh2}}{\text{sh2}}\ \frac{\text{Uq}}{+} \text{ or } \frac{+}{+} \quad \text{<cross 4>}$$

原本預期應會只有如 cross 3 中progeny爲 1:1:2 (line 2,4,5,7) 或者 1:1 的表型出現(line 1,3,8) 結果竟然還有 1 spotted round：1 colorless shrunken 的表型比出現，造成這種結果的可能原因是兩親均帶有 Uq，但是有 Uq 的 a-ruq Sh2，不可能被選爲 colorless round 因其應爲 spotted ，唯一的解釋可能是 a-ruq 會改變成對 Uq 沒有反應的基因座，因此被以爲是無色圓形籽粒，然而它也可能在下個世代中又恢復原狀。最後我們再取1214-5 及 1214-14兩個 line 的 colorless round 籽粒分別做兩種雜交，結果列在表 5。

由 line 1-4 結果有 spotted 的情形看來，是由於 tester 提供了 Uq 故使 1214-5 所帶之 a-ruq 因 uq 之作用而表現spotted。而line 5-7 結果無spotted 可證實1214-5不帶有 Uq，

line 8-9 無 spotted，表示 1214-14 的 a-ruq 可能對 Uq 沒有反應，而 line 12 中由 1214-14 與 a-ruq 雜交，由於有外來的 a-ruq ，則可表現出 spotted ，更能印證了先前所提出的在 colorless round 的親本中含有對 Uq 沒有反應之改變過的 a-ruq。

其實，有時候斑雜的改變不見得一定與 Uq 有關 ，有可能只是 a-ruq 自發性的改變對 A locus 及性狀造成影響，例如 one-spot 籽粒的形成就是一個很好的例子 (3)，這是由於 a-ruq 的不穩定，而在發育過程中在糊粉層形成一個包含 1-24 個細胞的單一斑點，其發生並無 Uq 的介入 (Peterson & Friedemann 1983)。

Table 3 Phenotypic frequencies in crosses of colorless-round kernels by colorless-shrunken kernels or ear 2048-3 (Table 1, line 3) (Friedemann & Peterson 1982)

Progeny ear (1978)	Kernel number(%)				χ^{2a}	χ^{2b}
	Round		Shrunken colorless	Total		
	Spotted	Colorless				
1. 1426-1	0	323 (49.8)	325 (50.2)	648	0.006[c]ns[e]	
2. 1426-2	0	233 (53.1)	206 (46.9)	439	1.7ns	
3. 1426-3	0	114 (53.8)	98 (46.2)	212	1.2ns	
4. 1426-4	112 (23.8)	138 (29.3)	221 (46.9)	471		4.6ns
5. 1426-5	0	127 (54.5)	106 (45.5)	233	1.9ns	
6. 1426-6	59 (37.3)	21 (13.3)[d]	78 (49.4)	158		18.3**(deviant)
7. 1426-7	0	105 (51.5)	99 (48.5)	204	0.2ns	
8. 1426-8	48 (21.0)	68 (29.8)	112 (49.1)	228		3.6ns
9. 1426-9	98 (24.9)	106 (27.0)	189 (48.1)	393		0.9ns
10. 1426-10	0	103 (52.6)	93 (47.4)	196	0.5ns	
11. 1426-11	90 (23.2)	105 (27.1)	192 (49.6)	387		1.2ns
12. 1426-12	22 (14.0)	44 (35.0)[c]	80 (51.0)	157		13.9**(deviant)

a χ^2 value for a segregation of 1 colorless-round : 1 colorless-shrunken. *P($^a\chi^2$>3.84)<0.05 **P($^a\chi^2$>6.63)<0.01

b χ^2 value for a segregation of 1 spotted-round : 1 colorless-round : 2 colorless-shrunken. *P($^b\chi^2$>5.99)<0.05, **P($^b\chi^2$>0.21)<0.01

c Source of colorless-round kernels in crosses with related colorless-shrunken kernels giving progeny listed in Table 3

d Source of colorless-round kernels in crosses with related colorless-shrunken kernels giving progeny listed in Table 8

e ns=χ^2 not significant at 0.05 level

(三) Uq 的劑量效應與性別的影響

我們用 2 個簡單的設計來看 Uq，a-ruq 以及性別對玉米籽粒外表型的影響。

1. a-ruq/a-ruq +/+ 和 a-ruq/a-ruq Uq/Uq 固定 progeny endosperm 中 a-ruq 的劑量均爲 3 個。A. 以(甲)爲♀親，B. 以(乙)爲♀親。結果見(表 6)。可以發現在以 a-ruq/a-ruq，Uq/Uq

爲♀親的後代中幾乎全爲 coarse-high 的表型。而反之則爲 Fine-low 表型 。這可能是由於在前者子代胚乳中有 3 個 Uq，而後者只有一個 Uq 之故。這表示 Uq 存在有劑量效應。

Table 4 Phenotypic frequencies of progeny from colorless-round kernels of ear 1426-12 (Table 2, line 12) crossed by plants from related colorless-shrunken kernels (Friedemann & Peterson 1982)

Progeny ear (1979)	Kernel number(%)				χ^{2a}	χ^{2b}	χ^{2c}
	Round		Shrunken colorless	Total			
	Spotted	Colorless					
1. 1214-5	0	102 (51.5)[d]	96 (48.5)	198	0.2ns[e]		
2. 1214-6	48 (28.1)	42 (24.6)	81 (47.4)	171			0.9ns
3. 1214-7	0	132 (51.8)	123 (48.2)	255	0.3ns		
4. 1214-8	13 (26.0)	8 (16.0)	29 (58.0)	50			2.3ns
5. 1214-10	56 (22.2)	70 (27.0)	126 (50.0)	252			1.6ns
6. 1214-11	355 (53.1)	0	313 (46.9)	668		2.1ns	
7. 1214-12	53 (20.7)	62 (24.2)	141 (55.1)	256			3.3ns
8. 1214-14	0	167 (52.8)[d]	149 (47.2)	316	0.1ns		
9. 1214-15	275 (51.0)	0	264 (49.0)	539		0.1ns	

a χ^2 value for a segregation of 1 colorless-round : 1 colorless-shrunken. *P($^a\chi^2$>3.84)<0.05, **P($^a\chi^2$>6.63)<0.01

b χ^2 value for a segregation of 1 spotted-round : 1 colorless-shrunken. *P($^b\chi^2$>3.84)<0.05, **P($^b\chi^2$>6.63)<0.01

c χ^2 value for a segregation of 1 spotted-round : 1 colorless-round : 2 colorless-shrunken. *P($^a\chi^2$>5.99)<0.05, **P($^c\chi^2$>9.21)<0.01

d Source of colorless-round kernels in crosses giving progeny listed in Table 4

e ns=χ^2 not significant at 0.05 level

2. a-ruq/a-ruq，Uq/Uq 和 a-o/a-o，Uq/Uq 固定 Uq 的劑量，均爲 2 個。結果見表 7 。很清楚的從表 7 可以看到不論是以何者爲♀親其結果都是產生coarse-high，雖然兩種情形所得到的 a-ruq 數目並不相同，但卻一定可以有 Uq/Uq/Uq。是故均呈現 coarse-high 表型 。由此可知此劑量效應是由 Uq 所決定的，與 a-ruq 無關。

另外，我們還可以在一些實驗當中發現有特殊的潛伏性不活化 Uq(latent inactive Uq) 存在。當它在雜交用作♂親時，無法被探測出來，而只有在用作♀親時方可表現探知，這彷彿在♀♂中也有不同的劑量表現。(Peterson & Friedemann 1983)。

(四)靜默的 Uq 在胚乳發育中的表現

最近，在將野生植株經由組織培養後所得到的後代當中，發現有原來不活動的 Uq 被活化了，這再度印證了在從前的報告中曾指出的，由於環境變異的刺激可以使不活動的因子活化 (Fri-

Table 5 Presence or absence of spotted kernels from crosses involving colorless-round kernels of ears 1214-5 and 1214-14 (Table 3. lines 1 and 8. respectively) and an a-o/a-o line containing Uq and a-ruq-testers (Friedemann & Peterson 1982)

Progeny ear (1979)	Cross	Presence[a] of spotted progeny	Total Kernel number
1. 34/35-2	Colorless-round[b] × a-o/a-o, Uq/+	+	107
2. 34/35-4	Colorless-round[b] × a-o/a-o, Uq/+	+	182
3. 34/30-1	Colorless-round[b] × a-o/a-o, Uq/+	+	91
4. 34/30-3	Colorless-round[b] × a-o/a-o, Uq/+	+	66
5. 33/34-1	a-ruq/a-ruq, round +/+ × colorless-round[b]	-	51
6. 33/34-2	a-ruq/a-ruq, round +/+ × colorless-round[b]	-	40
7. 33/34-5	a-ruq/a-ruq, round +/+ × colorless-round[b]	-	64
8. 32-2/35-2	Colorless-round[c] × a-o/a-o, Uq/+	-	78
9. 32-3/30-3	Colorless-round[c] × a-o/a-o, Uq/+	-	42
10. 32-4/30-1	Colorless-round[c] × a-o/a-o, Uq/+	-	28
11. 34-3/32-2	a-ruq/a-ruq, round +/+ × colorless-round[c]	-	250
12. 34-4/32-1	a-ruq/a-ruq, round +/+ × colorless-round[c]	+	139
13. 33/32-3	a-ruq/a-ruq, round +/+ × colorless-round[c]	-	122

a + = the presence of spotted kernels, indicating the simultaneous presence of both an a-ruq receptive allele and an Uq regulatory element. - = the absence of spotted kernels, indicating the absence of one or both a-ruq and Uq in the progeny genome

b Colorless-round selections from ear 1214-5 (Table 3, line 1)

c Colorless-round selections from ear 1214-14 (Table 3, line 8)

edemann & Peterson 1982, Pan & Peterson 1988, Peterson & Friedemann 1983)。Uq 存在很多的 inbred line 和 testers 中，也在 BSSS (Iowa Stiff Stalk Synthetic)玉米族群中發現，但是卻不能在由 BSSS 所育成的 inbred line 以及其它商業用的 inbred line 找到有活性的Uq。這可能是由於强大的淘汰斑雜籽粒，人爲的選種壓力所致。不過我們在前面曾提及即使在沒有具活性的 Uq 情況下，仍然以相當低的比例出現斑雜 (one-spot)。這是由於一種不會遺傳的 a-ruq 基因不穩定的關係。既然有這樣的情形，那麼是不是還有其它的因子，可以使得不具有活性 Vq 因子的 inbred line 出現斑點呢？在底下這個對 4 個 inbred line 所做的試驗中可以發現另一種形態的表現與控制。

在一些由 standard a-ruq tester 與 inbred line 的雜交籽粒中常會發現一種特殊的斑塊(sector)性狀，這與我們原先所知道的由 r/r/R 所造成的 mottled 性狀很類似，因此我們將此種籽粒的植株與 a-ruq tester 做回交 (見 Fig.2)，並且取其有斑塊性狀的籽粒種植 (BC_1)，有 25 棵長成，然後對 R-locus 做數次 test cross 之後，證明其爲 R/R 或者 r/R 的基因型

Table 6 Phenotypic frequencies from paired-plant reciprocal crosses of the genotypes a-ruq/a-ruq, +/+ and a-ruq/a-ruq, Uq/Uq (Friedemann & Peterson 1982)

Reciprocal crosses[a] (1980)	Kernel number				Total
	Colored	Colorless	Fine-low[b]	Coarse-high[c]	
1. A. 1027-1/1030-2	-	-	208	-	208
B. 1030-2/1027-1	1	-	-	252	253
2. A. 1027-3/1033-9	2	-	241	-	243
B. 1033-9/1027-2	1	-	-	182	183
3. A. 1028-1/1030-1	1	-	254	-	255
B. 1030-1/1028-1	-	-	-	202	202
4. A. 1028-6/1029-4	2	-	364	-	366
B. 1029-4/1028-6	5	-	1	250	256
5. A. 1028-7/1029-5	-	-	341	-	341
B. 1029-5/1028-7	-	-	2	192	194
6. A. 1028-11/1032-1	3	2	238	-	243
B. 1032-1/1028-11	-	-	-	110	110
7. A. 3110-9/3126-9	1	-	341	-	342
B. 3126-9/3110-9	5	-	-	358	363
8. A.[d] 3107-10/3127-6	3	-	372	-	375
B.[d] 3127-6/3107-10	-	-	-	338	338
9. A. 3107-11/3127-7	3	-	421	-	424
B. 3127-7/3107-11	2	-	-	224	226

a In each set of reciprocal crosses: line A is the cross a-ruq/a-ruq, +/+ x a-ruq/a-ruq, Uq/Uq line B is the cross a-ruq/a-ruq Uq/Uq × a-ruq/a-ruq +/+

b One of two spotting patterns distinguished by a lower frequency of spots and a smaller size to the spots, represented in Fig.2

c One of two spotting patterns distinguished by a higher frequency of spots and a larger size to the spots, represented in Fig.2

d Source of the picture in Fig.3

，故不可能形成 mottled ，而是另有因素造成這種斑雜。這可能仍是 a-ruq 與 Uq 之間的作用，但是在 Fig 1 的雜交 BC_1 籽粒中可以得到 colored and mottled 與 colorless 籽粒的比例爲接近 1：1 (見 table 9) 這符合了 table 8 所示的 case 1，這表示了在此並無有活性的 Uq 因子存在。而可能是由一種類似 Uq 的活化作用所造成的。因此，另外將 BC_1 對 a-ruq tester 再做一次回交得到 BC_2 (table 10)，會發現即使這是 Uq 的活化所致的現象，這被活化了的 Uq 也不會遺傳至下一代，因爲在 BC_2 中並沒有發現正常比例的 Uq 典型斑雜 。另外我們還可以在

Table 7 Phenotypic frequencies from paired-plant reciprocal crosses of the genotypes a-ruq/a-ruq, Uq/Uq and a-o/a-o, Uq/Uq (Friedemann & Peterson 1982)

Reciprocal[a] crosses (1980)	Kernel number				Total
	Col-ored	Color-less	Fine-[b] low	Coarse-[c] high	
1. A.	1	-	-	371	372
B.	-	-	-	276	276
2. A.	2	-	1	340	343
B.	-	-	-	46	46
3. A.	1	-	-	281	282
B.	1	-	-	82	83
4. A.	-	-	-	376	376
B.	-	-	-	78	78

a In each set of reciprocal crosses: line A is the cross a-ruq/a-ruq, Uq/Uq × a-o/a-o, Uq/Uq line B is the cross a-o/a-o, Uq/Uq × a-ruq/a-ruq, Uq/Uq

b One of two spotting patterns distinguished by a lower frequency of spots and a smaller size to the spots, represented in Fig.2

c One of two spotting patterns distinguished by a higher frequency of spots and a larger size to the spots, represented in Fig.2

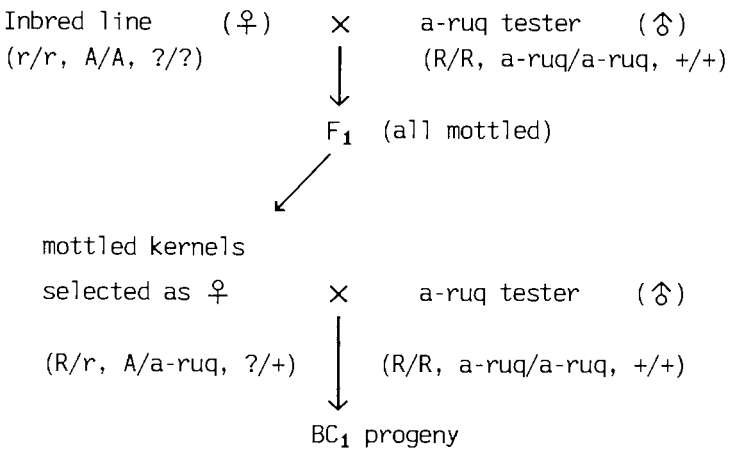


Figure 2 General crossing scheme to test the distribution of the Uq transposable element in maize inbred lines.The mottling is a characteristic feature of the r allele in the triploid endosperm when it is derived from the female in a cross yielding an R/r/r allelic condition while all the other color related genes are dominant. A question mark implies that the Uq content in each inbred line was not know at the time of test. a " + " indicates no active Uq is present. BC_1 is the first backcross generation. (Pan & Peterson 1988)

Table 8 Expected genotypic and phenotypic frequencies of BC_1 (Figure 1) progeny kernels under three possible cases[a] (Pan & Peterson 1988)

Genotype	Phenotype	Frequency[b]		
		Case I	Case II	Case III
A/a-ruq, +/+ or Uq/+	Colored and mottled	0.5	0.5	0.5
a-ruq/a-ruq, +/+	Colorless	0.5	0.25	0.125
a-ruq/a-ruq, +/Uq	Spotted	0	0.25	0.375

a All kernels carry at least one copy of R.

b Case I, when inbred line does not have any active Uq element; case II, when inbred line has one active Uq element; and case III, when inbred line has two nonallelic Uq elements.

Table 9 Phenotypic classification of the BC_1 progeny ears produced from the test-cross of the F_1 (inbred line X a-ruq tester) by a-ruq tester (Pan & Peterson 1988)

Inbred line	No.of ears	No.of kernels	Phenotypic classification (%)[a]					
			Colored and mottled	Colorless				
				No-spot	Few-spotted	Sectored	Total	χ^{2b}
B70	46	16,797	8,317	8,456	23	1	8,480	1.58(NS)
			(49.6)	(50.4)	(0.14)	(0.006)		
C103	63	24,734	12,265	12,380	86	3	12,469	1.68(NS)
			(49.5)	(50.1)	(0.35)	(0.01)		
C123	37	12,375	6,236	6,116	18	5	6,139	0.79(NS)
			(50.4)	(49.4)	(0.15)	(0.04)		
187-2	54	20,483	10,137	10,175	151	20	10,346	2.11(NS)
			(49.5)	(49.7)	(0.74)	(0.10)		
Grand total	200	74,389	36,955	37,127	278	29	37,434	

a Few-spotted indicates a colorless aleurone layer with 1 to 5 small color spots; sectored indicates a colorless aleurone layer with sector of color spots, size of sectors varies in different sectored kernels;

b A χ^2 value for case I in Table 1; NS=not significant at 0.05 level.

table 10 中看到只有在以 sectored BC_1 爲♀親的時候才會有較大的 mean frequency，至於其它的五組數據差別並不大，那也就是說在做這個回交時取的是 few-spot ，no-spot 籽粒做♀♂親或是以 sector 做爲♂親其所形成的斑塊籽粒並不會有差異，這暗示了這個 Uq 的活化可能是受某些與細胞質有關因素所影響，這在本實驗中可以從三個結果得到印證：

1.在由 sectored 籽粒在做爲♀親的時候所得到的 BC_2 具有較高比例的斑塊籽粒。

2.在 few-spot，no-spot 做爲♀♂以及 sectored 做爲♂親的 BC_2 中斑塊籽粒較少是因爲含有較少的促進因子的原故。

3.在將 standard a-ruq line 自交或近親交配的結果，常會有極低比例的 few-spot，而從來沒有斑塊性狀出現，但是當用它與其它的自交系或 tester 做雜交時才會有 sector (斑塊)的表現。

將此三點綜合，斑塊性狀的產生可能是在這些自交系或 tester 的基因組當中，可能是細胞質，具有促進靜默 Uq 活化的促進因子(enhancer)。

另外他們在此實驗中還分析這種斑塊的大小以及所在的位置，主要是以發生突變細胞的數目(斑塊大小)來推測 Uq 因子活化的時期，而利用其所在的位置來決定這個活化作用發生的位置。由 Fig 7 所得到的結果，我們可以看到多數的突變發生在極核受精後第 7 及第 13 次有絲分裂的時候，很少是在初期發生，這表示了這種使靜默 Uq 因子活化的促進作用是隨機發生的在細胞數目多時發生的機會就大，而在胚乳發育末期的突變，多半是不易被肉眼所察覺的。(Pan & peterson 1988)。

Table 10 Number and mean frequency of sectored kernels on colorless BC_2 progeny ears produced from the reciprocal backcrosses with a-ruq tester of plants grown from three types of BC_1 sib kernels (Pan & Peterson 1988)

BC_1 kernel type	No. of plants tested	Parental type[a]	No. of progeny ears	No. of colorless progeny kernels				Mean frequency of sectored kernels per individual BC_2 ear[b]
				Not sectored	Sectored	Spotted[c]	Total	
Sectored	25	M	15	3,382	16	0	3,398	0.00495±0.00088
		P	67	16,205	30	1	16,236	0.00167±0.00040
Few-spot	70	M	78	29,136	46	2	29,184	0.00152±0.00035
		P	107	32,137	62	0	32,199	0.00166±0.00032
No-spot	147	M	155	59,833	55	2	59,890	0.00102±0.00025
		P	102	27,084	23	1	27,108	0.00072±0.00035

a M. maternal; P. paternal.

b Estimated least squares mean frequency and standard error by a split plot analysis model of Cochran and Cox (1957).

c Confirmation of these events is in progress.

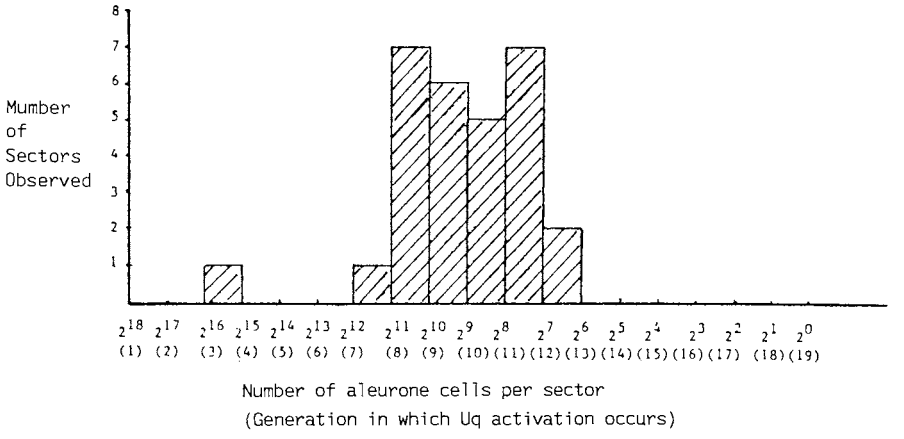


Figure 3: Histogram showing the activation of Uq leading to sectored kernels. This class occurs more frequently between 7th and 13th cell generation of endosperm growth. Even more frequently, activation events occur after generation 13. They,however, usually produce the few-spotted phenotype (Table 1) and, therefore, are not included here. This graph is based on a mature maize aleurone layer consisting of 160,000 cells (Stadler 1944). In order to produce an aleurone layer of this size, approximately 18 cycles of cell divisions are needed after fertilization. (Pan & Peterson 1988)

玉米 BSSS 族群與自交系

一、BSSS C0～C7 族群：

玉米 BSSS (Iowa Stiff Stalk Synthetic) C0 族群是由 16 個自交系相互交配而得。利用Ial3 爲檢定親，169 株的 C0 族群植株一面進行測交 (testcross 與檢定親交配)，一面進行自交，依測交結果選出最優良的 10 個 S_1 系統 ，再利用全互交方法產生 BSSS C1 的族群，依此程序分別產生 C2 至 C7 的族群，如圖 4 所示。

二、B13 族群：

因爲 Ial3 爲檢定親，故由 BSSS C7 起將族群改爲 BS13(S)C0 族群，依相同程序可得C2以後的族群。

三、自交系：

分別由不同 BSSS 輪迴族群中選育出來的 B14，B37，B84 ，每一個自交系自交約 6 個世代，亦請見圖 4。

四、BSSS 族群及自交系內移位因子的檢定：

利用下面圖示(圖 5)的步驟 (Peterson, 1986)，檢定 BSSS C0，C1，C3，C7 及 BS13(S)C2及 B14，B37，B73，B84 等自交系是否帶有移位因子。

檢定的結果如表11所示，在 7個系統中只發現了 Uq 和 Mrh二種具活性的因子，BSSS C3，C5

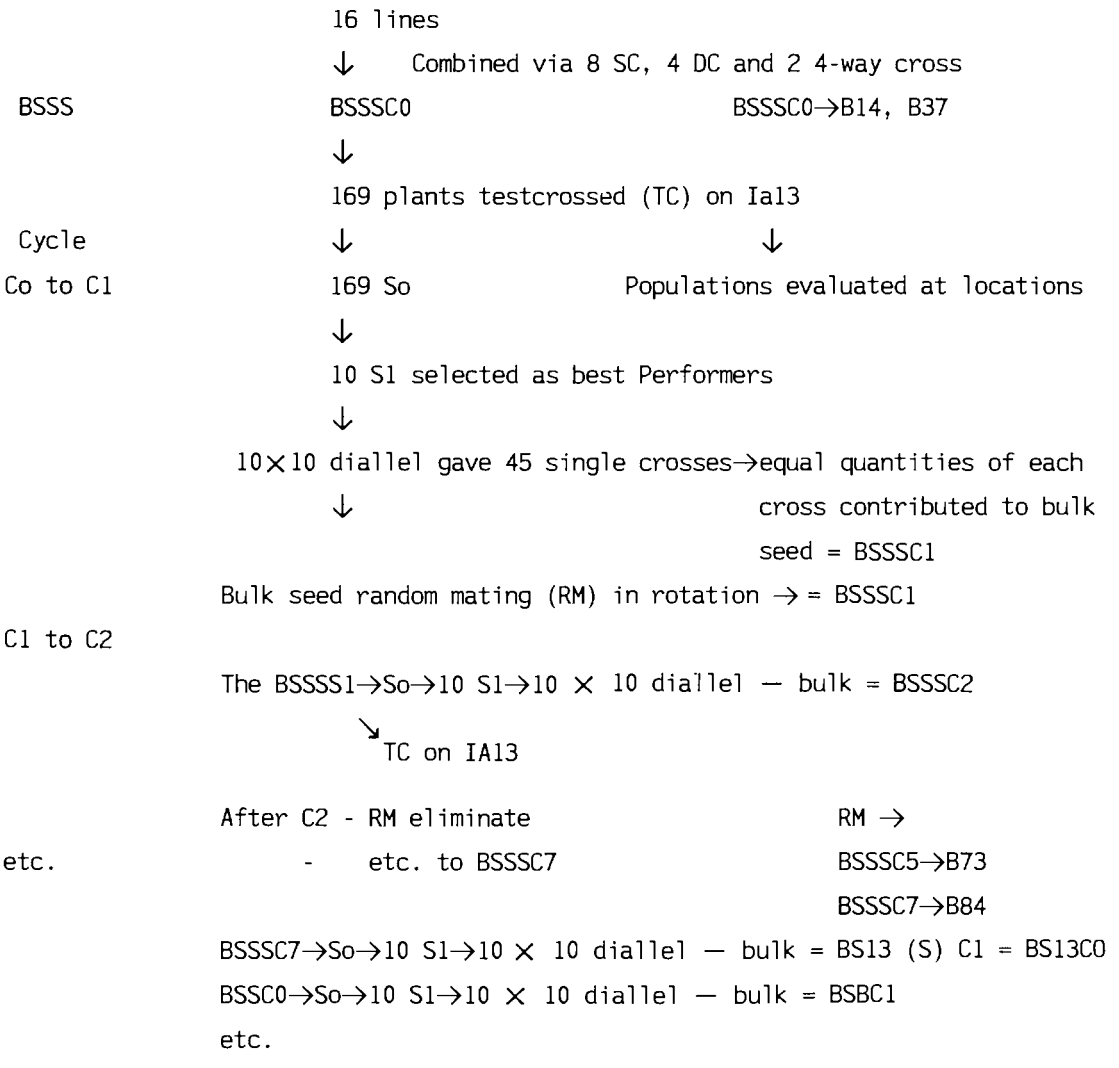


Figure 4. General diagram of the origin of the various derivatives of the Iowa Stiff Stalk Synthetic population (BSSS-) (Hallauer *et al.*, 1983; Penny and Eberhart, 1971; Eberhart, Debela and Hallauer, 1973).139, 108, 84, 91, 86, and 90 plants evaluated between C1 and C6, respectively. SC, DC-single cross, double cross; TC-Test Cross; So (self) yields S1; RM-random mating; C1, C2 etc. represent the various cycles. (Peterson 1986)

對 Uq 因子來說，它們都是異質性的族群，而 BS13(S)C2 族群雖然基因組(genome)，收縮 (shrinkage)的很大，但它還是帶有 Uq，而 Mrh 在 C1, C3 族群中存在。而由 BSSS 族群選出來的自交系中，都不含任何因子，這在前述已論及可能是由於强大的人爲淘汰所致。又由另一個試驗 (Cormack *et al*,1988) 利用下列方式測定 Uq 的存在與否(如圖 6)，其結果如表12所列。

由Cormack *et al.*(1988)的結果知 BSSS，Burrs white (Illinois 大學種實高低油分及高低蛋白質含量選種用的玉米族群)，Hays Golden, Iowa Long Ear, Lancaster, Kolmeier 和 BS11 的族群中都含有 Uq，這個結果更說明了 Uq 的含義 (普遍存在的 ubiquitous)，不過 Cormack 等人只測定了 Mq，其他移位因子系統是否存在尚須進一步的加以測試。

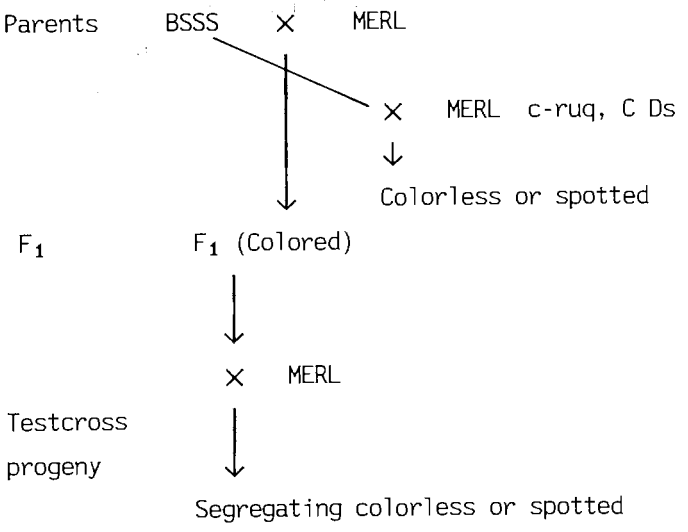
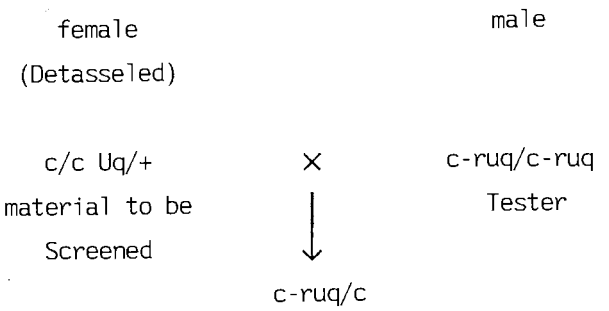


Figure 5. Crossing scheme used to uncover regulatory elements in BSSS lines in crosses to Mobile Element Receptor lines (MERL) (Peterson, 1986)

圖 6：



結　　論

1930～1970年代以美國的玉米每公頃的產量來看，它的產量還會呈直線的上升(圖 7)，而由美國 Illinois 大學玉米種實的油分及蛋白質含量的選種結果看來(圖 8)，在經過 76 個世代後正向、反向的選拔仍然繼續有效，對照前述的玉米 TE 系統的研究，及在玉米族群的分佈 (Peterson 1986, Cormack *et al*, 1988)，在玉米族群中遺傳變異的來源 TE 可能扮演了一個重要的角色。

Table 11. The distribution of active Regulatory Mobile Elements (Dt, Ac, En(Spm), Fcu, Uq, Mrh, Bg) as deduced from tests on receptor elements in source populations and derivative inbreds. Under F_2 progenies is shown the number of progenies with segregating spotted kernels over the total number of F_2 progenies. ++ = heavy mutability. Numbers refer to number of plants tested (Peterson 1986)

No. of plants tested and the distribution of F_2 progenies with elements is given for Uq and Mrh.

	Dt	Ac	En (Spm)	Fcu	Uq #	F_2 prog.	Mrh #	F_2 prog.	Bg
A. 2 to 4 gametes of BSSS series tested.									
BSSSC0	0	0	0	0	0 2		0 2		0
BSSSC1	0	0	0	0	0 2		++ 1	4/8	0
BSSSC3	0	0	0	0	++ 2	7/8, 7/11	++ 1	9/11	0
BSSSC5	0	0	0	0	++ 1	4/10	0 2		0
BSSSC7	0	0	0	0	0 1		0 2		0
BS13(S)C2	0	0	0	0	++ 2	2/12, 2/11	0 2		0
B14	0	0	0	0	0 2		0 2		0
B37	0	0	0	0	0 2		0 2		0
B84	0	0	0	0	0 2		0 2		0
B. 4-6 gametes, tested directly.									
BSSSC0	0				0 6				
BSSSC1	0				0 3				
BSSSC3	0				++ 3	1/3			
BSSSC5	0				0 3				
BSSSC7	0				0 3				
BS13(S)C2	0				++ 3	3/3			
B14	0				0 3				
B37	0				0 3				
B84	0				0 3				

C. Summary of no. of plants with elements among totals tested.

	Uq		Mrh	
	Total	With	Total	With
BSSSC1	5	0	1	1
BSSSC3	5	3	1	1
BSSSC5	4	1	2	0
BS13(S)C2	5	5	2	0

Table 12. Maize populations and inbred lines that were tested for Uq. (Cormack *et al* 1988)

MAT[a]	ID[b]	EW[c]	ET[d]	FR[e]	MAT[a]	ID[b]	EW[c]	ET[d]	FR[e]
				Populations					
BSSSCO	1	4	8		I15	3	0	1	0.78
BS13(HI)C1	1	4	13		I20	3	0	9	0.15
BS13(HI)C5	1	5	12		I25	3	1	8	
BS13(S)C1	1	3	13		I30	3	0	9	0.15
BS13(S)C4	1	10	15		JARVISCO	4	0	2	0.53
BSSS(R)C1	1	0	6	0.22	INDCHCO	4	0	2	0.53
BSSS(R)C5	1	3	14		BSLECO	5	0	9	0.15
BSS(R)C10	1	0	12	0.12	BSLE(MS)C1	5	0	12	0.12
IHOC65	2	0	11	0.13	BSLE(MS)C5	5	3	16	
IHOC75	2	0	5	0.26	BSLE(MS)C10	5	0	10	0.14
IHOC85	2	0	8	0.17	BSLE(MS)C15	5	1	4	
ILOC65	2	0	4	0.31	BSLE(MS)C20	5	0	5	0.26
ILOC75	2	0	1	0.78	BSLE(MS)C1	5	0	12	0.12
ILOC85	2	0	1	0.78	BSLE(MS)C5	5	0	12	0.12
IHPC65	2	0	6	0.22	BSLE(MS)C10	5	1	13	
IHPC75	2	0	8	0.17	BSLE(MS)C15	5	1	8	
IHPC85	2	0	3	0.39	BSLE(MS)C20	5	0	13	0.11
ILPC65	2	0	5	0.26	LCO	6	4	5	
ILPC85	2	0	2	0.53	LC1	6	0	14	0.10
RHPC21	2	3	8		LC5	6	0	13	0.11
RHPC27	2	0	2	0.53	KCO	6	2	5	
RHPC37	2	3	13		KC1	6	0	11	0.13
RLPC21	2	0	5	0.26	KC5	6	0	12	0.12
RLPC27	2	0	2	0.53	BS11CO	7	1	12	
RLPC37	2	1	4		BS11(FR)CS	7	2	11	
RHOC21	2	0	4	0.31	BS11XTEO	7	2	14	
RHOC27	2	0	17	0.08	BS16CO	8	0	17	0.08
RHOC7	2	0	11	0.13	BS16(S2)C4	8	0	15	0.09
RLOC21	2	0	6	0.22	PI213698	9	2	10	
RLOC27	2	0	5	0.26	PI213781	9	0	4	0.31
RLOC37	2	0	11	0.13	PI214195	9	0	3	0.39
SHOC14	2	1	3		PI214197	9	0	2	0.53
SHOC20	2	0	7	0.19	PI217473	9	0	6	0.22
SHOC30	2	0	8	0.17	PI217475	9	0	6	0.22
HGC15	3	0	6	0.22	PI218195	9	0	2	0.53
HGC	3	0	9	0.15	PI222470	9	1	8	
HGC25	3	2	7		PI222474	9	2	4	
HGC30	3	1	9		PI222635	9	0	3	0.39
HGOP1985	3	1	4		PI278713	9	1	5	
P10	3	0	9	0.15	PI278717	9	0	2	0.53
P15	3	0	7	0.19	PI278720	9	0	4	0.31
P20	3	0	12	0.12	PI280061	9	1	7	
P25	3	0	12	0.12	PI28053	9	1	7	
I10	3	0	1	0.78					

Tadle 12. Continued.

MAT[a]	ID[b]	EW[c]	ET[d]	FR[e]	MAT[a]	ID[b]	EW[c]	ET[d]	FR[e]
				Inbreds					
I159	10A	2	2		INDB2	10A	0	8	0.17
OS420	10A	0	10	0.14	A3G 3-1-3	10A	0	2	0.53
IND456A	10A	0	13	0.11	CI187-2	10A	0	7	0.19
IND461-3	10A	0	3	0.39	B14A	10B	0	1	0.78
ILL12E	10A	0	1	0.78	B73	10B	0	8	0.17
CI540	10A	0	4	0.31	B84	10B	0	11	0.13
ILLHY	10A	0	3	0.39	I205	11	0	2	0.53
OH3167B	10A	0	3	0.39	L289	11	0	14	0.10
LE23	10A	0	1	0.78	L317	11	0	5	0.26
TR-9-1-1-6	10A	0	9	0.15	N6G	12	0	5	0.26
FE2	10A	0	8	0.17					

a MAT = name and appropriate cycle (C20, C30, etc.)
b ID = reference.
c EW = number of ears with Uq.
d ET = total number of ears tested.
e FR = frequency that would have been detected (P=0.95) with the given number of ears (Sedcole. 1977)

ID Reference

1) Iowa Stiff Stalk Synthetic. Hallauer *et al*. (1983)
   BS(HI) = half sib selection : BS13(S) = S2 selection : BSSS(R) = reciprocal recurrent selection.
2) Burr's White. Dudley (1976)
   IHO = high oil selection : ILO = low oil selection : IHP = high protein selection : ILP = low protein selection : RHO = reverse high oil selection : RLO = reverse low oil selection : RHP = reverse high protein selection : RLP = reverse low protein selection : SHO = switch back high oil selection.
3) Hays Golden. Gardner (1976)
   HB = Hays Golden under mass selection : I = irridaited population : P = prolific population.
4) Jarvis and Indian Chief. Moil. Bari. and Stuber (1977)
5) Iowa Long Ear. Cortez-Mendoza and Hallauer (1979)
   BSLe(MS) = short ear selection : BSLE(ML) = long ear selection.
6) Kolmeier and Lancaster. Walejko and Russell (1977)
   L = Lancaster : K = Kolkmeier
7) Teosinte population. Hallauer (1986. personal communication)

BS11 tested as a control for the cross between BS11 and Teosinte.

8) Eto population. Hallauer (1986. personal communication).

9) Populations from the Plant Introduction Station. Smith (1986)
PI213698 = Reid's Yellow Dent : PI213781 = Falconer : PI214195 = Longfellow : PI214197 = Minnesota 13 : PI217473 = Early Butler : PI217475 = Northern Wonder : PI218195 = Bloody Butcher : PI222470 = Pickett-Dickerson : PI222474 = Polar Dent : PI222635 = Bowman's Cole Creek : PI278713 = Eichelburger Clarage : PI278717 = Leaming : PI278729 = Woocburn : PI280061 = Lancaster Surecrop : PI280853 = Silver King.

10) Iowa Stiff Stalk Synthetic. Hallauer *et al*. (1983)
A) = inbreds that were used to develop BSSS; B) = inbreds developed from BSSS.

11) Inbred lines. Jenkins (1986)
I205 = selected from Iodent : L289 = selected from Lancaster Surecrop;
L317 = selected from Lancaster Surecrop

12) Hays Golden. Gardner (1976)
N = inbreds developed from Hays Golden.

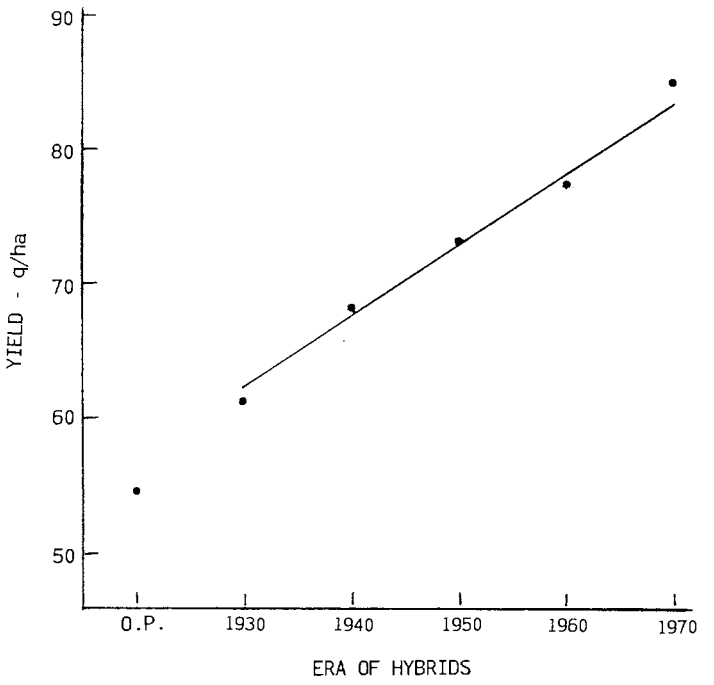


Figure 7. The predicted yields for hybrids at 10-year intervals, 1930 to 1970, based on the actual yields in Russell's study of maize hybrids representing different eras of maize breeding (after Russell, 1974). (Peterson 1986)

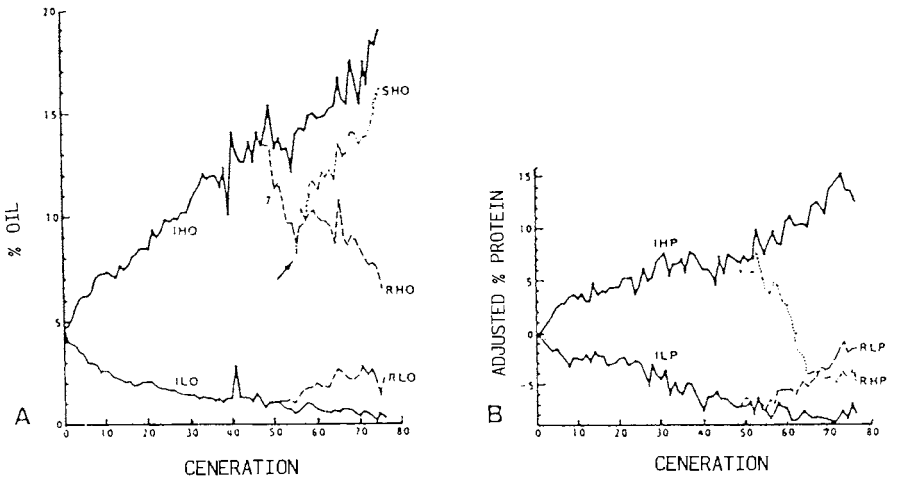


Figure 8. The manipulation of Illinois oil and protein inheritance after 76 generations of selection (Dudley, 1977). A High (IHO) and Low (ILO) Oil selection. RHO and RLO represent reverse high and low oil respectively. SHO is switchback high oil after 7 generations of RHO. (Peterson 1986)

參 考 文 獻

1. Cormack, J. B., D. F. Cox, & P. A. Peterson. 1988. Presence of the transposable element Uq in maize breeding material. Crop Sci. 28 : 941-944.
2. Doring, H. P.,& P. Starlinger. 1986. Molecular genetics of transposable elements in plants. Ann. Rev. Genet. 20 : 175-200.
3. Federoff, N. V. 1984. Controlling elements in maize. Sci. Amer. March, 1984.
4. Federoff, N. V. 1983. Controlling elements in maize. In Mobile genetic elements. J. A. Shapiro ed. pp.1-63.
5. Fincham, J. R. S., & G. R. K. Sastry. 1974. Controlling elements in maize. Ann. Rev. Genet. 8 : 15-50.
6. Friedeman, P., & P. A. Peterson. 1982. The Uq controlling element system in maize. MGG 187 : 19-29.
7. Pan, Y.B., & P. A. Peterson. 1988. Spontaneous activation of quiescent Uq transposable elements during endosperm development in Zea mays. Genetics 119 : 457-464
8. Peterson, P. A.,& P. Friedemann. 1983. The Ubiquitous controlling element system and its distribution to assorted maize testers. Maydica 28 : 213-249.
9. Peterson, P.A. 1986. Mobile elements in maize : a force in evolutionary and plant breeding process. In 17th Stadler Genetics Symposium. pp.47-78.

10. Peterson, P.A. 1986. Mobile elements in maize. Plant breeding Review. Vol.4, pp. 81-122.
11. Peterson, P. A., & F. Salamini. 1986. A search for active mobile elements in the Iowa Stiff Stalk Synthetic maize population and some derivatives. Maydica 31 : 163-172.
12. Freeling. M. 1984. Plant transposable elements and insertion sequences. Ann. Rev Plant Physiol. 35 : 277-298.

作物基因型與環境交感

呂 秀 英
台灣省農業試驗所農藝系

前 言

數量性狀之表現型值(P)，是由基因型值(G)、環境變異(E)，以及基因型與環境(G X E)交感效應累加而成，即：

$$P = G + E + G \times E$$

而檢驗 G×E 交感效應之存在性，可藉試驗設計(design experiments)之各種變方分析法，在逢機型假設前提下，利用期望均方 (expected mean squares) 以估算其變方大小。基因型之 G×E 交感效應小者，其對環境的適應能力較大。該適應性(adaptation) 中尙包括穩定性(stability)，競爭性(competition)，忍耐性(tolerance)，可塑性(plasticity)等性質。其定義之區分如下(鄔 1972)：

穩定性 — 指二種以上不同的基因型(品種)在二種以上不同的環境下生活時，因環境的不同，使不同基因型對環境變異的反應產生相對間的差異。

競爭性 — 二種以上的基因型，在同一有限的環境下共同生長時，各基因型間產生的干擾現象。

忍耐性 — 同一基因型在不同特殊環境生長時，在各環境下表現值變化的大小。

可塑性 — 某一基因型由原來環境移到極端相異的環境下生長某一時期後，表現型產生顯著變化後再到原來環境下繼續使其生長，而其恢復能力的大小。

這些現象全是基因型與環境間發生的交感現象。

就人類的經濟立場而言，作物品種改良目的在增進其經濟性狀的生產力，且所選育的高產量品種最好能適應於各種不同的地理環境，因此在育種研究上多著重於生產力的穩定性(stability)；因而，在探討作物基因型與環境交感效應時，亦多只限於討論穩定性的問題。

因表示穩定性的大小，係以 G×E 交感效應一項爲分析對象；自1938年迄今約五十年的時間，各方學者所提出的方法已不下數十種，依其發展時間的先後及著眼點之不同，大致可分爲以下五大類來加以說明(呂 1988)：

(一)直線迴歸分析法

(二)變方成份分析法

(三)分群方法

(四)多變量分析法

(五)非介量分析法

其中第(一)及第(二)類別內的統計量在基本上乃互爲等義，其所用以評估穩定品種所得結論大致相近；一般以直線迴歸分析法最爲常用而有效，而當直線式不存在時，則建議可採用與其相關的變方成份統計量，其中又以變異係數(CV, Francis and Kannenberg 1978)使用最爲頻繁。分群方法因偏重於衆多基因型或環境上的分類，故甚少單獨將之應用在基因型與環境交感之研究上，而多配合第(一)或第(二)類的統計量使用。至於近年來發展的多變量分析，由於計算繁雜且結果較不符合生物學上之解釋，雖有其應用上的場合，但實際引用於作物育種上者並不多，而多侷限在統計方法及理論方面的探討。 Nassar and Hühn (1987) 提出的非介量分析法，具有毋須考慮觀測值是否符合常態分布的優點，在基因型與環境數均甚少之情形下，爲評估基因型之穩定性提供了一個相當理想的方法，然其適用性及可靠性，猶待更多的試驗研究予以證實及肯定(呂 1989)。

迄今，大多數育種工作仍以迴歸係數作爲選拔的依據。不過，使用迴歸分析法仍不免有其統計上的限制與實用上的缺失，如何配合實際試驗資料之特性來適當運用，或當迴歸分析法不再適用時，應如何尋求合理的解決方法，都是吾人在探討作物基因型與環境交感效應時，極須要關切的課題。因此，本文即針對此問題，特別就迴歸分析法在闡釋交感效應上的應用情形，作一概要而全盤性的介紹，並就其統計上之前提及在實際應用場合中常常會碰到的問題及缺失，予以詳盡地探討，而提供其可能可以解決的方法，俾使吾人在研究作物基因型與環境交感之育種工作上能有所參考。

直線迴歸模式的建立

1938 年 Yates and Cochran 將每個大麥品種的平均產量，隨某環境(區域、季節)下之平均產量作迴歸，發現二者間具有高度的直線關係。

繼之， Finlay and Wilkinson 於 1963 年提出了一種在參試基因型甚多的前提下，以各環境之平均收量與整個試驗的總平均收量之偏差，作爲該一試驗的環境效應估值，稱之爲環境指標(environment index)，而將各基因型收量隨這些指標作迴歸的分析， 並以最小平方法 (least squares method)估計迴歸係數(b_i)，其迴歸係數平均值 ($\bar{b}$)爲 1； 利用這些迴歸係數和品種之平均表現可以評估基因型的穩定性及生產力。

Eberhart and Russell (1966) 認爲除了以迴歸係數 b_i代表穩定性外，應再求迴歸係數值之變異性(以迴歸剩餘機差項之均方 δ'^2_i 估計之)，如果變異性甚小，始可認定迴歸係數確足夠表示各基因型對環境之適應性。

Perkins and Jinks (1968a) 則在進行迴歸分析之前先對各基因型收量作一區域效應(location effects)的矯正，即以 G×E 交感成分隨環境指標的迴歸分析($\beta_i = b_i - 1$)來解釋之，其所有迴歸係數之平均值($\overline{\beta}$)爲0。

Tai (1971)認爲上述環境效應估值，乃由性狀觀測值估算而得，不滿足一般迴歸分析中自變數爲固定值的假設，必須在交感項及環境指標符合聯合常態分布 (joint normal distribution)之前提下，使用最大概度估計法(maximun likelihood method)估得最大概度估值$\hat{\alpha}_i$及$\hat{\lambda}_i$，α_i測量基因型 i 環境效應的直線反應，及λ_i爲以機差變方爲單位，測量離直線反應之距離大小。Tai 氏定義這兩種統計值爲基因型穩定性介量(genotypic stability parameters)的估值。此法

一般被認爲是 Eberhart and Russell 之方法在環境指標爲逢機型時的特殊型態。

以上方法之擬定均建立在直線關係成立的基礎上。其中迴歸機差均方 δ^2_i 主要是在說明模式滿意的程度，當 δ^2_i 太大時，表示迴歸模式不適合用以估計穩定性，須考慮其他的分析方法，故與基因型的穩定性無直接關係，不適合作穩定性之估值。而因直線迴歸模式係用以描述(descriptive)存在之 G×E 交感效應，其所代表之穩定性爲一種相對性的概念，無法將所得結果作任何的預測(prediction)，故就一有效預測模式而言，須首先採用獨立的環境變數後，才有必要再以剩餘均方 δ^2_i 之大小來探明其預測的可靠性 (Lin *et al.* 1986; Westcott 1986)。

直線迴歸模式的應用

利用直線迴歸分析法來解釋穩定性的問題，是目前最常用而有效的方法。由統計上之觀點，其雖有一些前提之限制，但與其他方法比較，在實際應用上確具有操作簡單與符合生物解釋的優點。

使用迴歸分析法須在基因型及環境個數夠多的情形下，滿足兩個統計前提：

1.直線關係成立(即複迴歸決定係數 R^2_i 值或直線比例值高)，

2.所有基因型之迴歸剩餘機差均方互爲均質(homogeneous)；

倘若直線式不存在，迴歸係數便不足以代表基因型對環境之適應性；而當均方異質(heterogeneous)時，因各迴歸係數估計值之可靠程度不一，進行迴歸係數間之差異性比較，亦殊不恰當。如這兩前提不能完全符合時，則建議可採用其他的統計方法(見下節說明)。

歸納起來，欲將直線迴歸分析法用以闡釋作物基因型與環境交感的一完整而正確的作法如下：

將 v 個基因型培育於 t 種不同的環境下，重覆 r 次試驗的資料，以下列數學模式表之：

$$Y_{ijk}=m+V_i+E_j+g_{ij}+e_{ijk} \quad \cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots \quad (1)$$

其中，

$i = 1 \ldots\ldots\ldots v$

$j = 1 \ldots\ldots\ldots t$

$k = 1 \ldots\ldots\ldots r$

而，

Y_{ijk}：基因型(品種) i 在環境 j 中第 k 個重覆的觀測值。

m ：總平均，$\hat{m} = \sum_{i=1}^{v}\sum_{j=1}^{t}\sum_{k=1}^{r} Y_{ijk}/vtr = \bar{y}...$。

V_i ：基因型 i 的遺傳效應，$\hat{V}_i=\bar{y}_{i..}-\bar{y}...$，而 $\bar{y}_{.i.}=\sum_{j=1}^{t}\sum_{k=1}^{r} Y_{ijk}/tr$ 。

E_j ：環境 j 的效應，$\hat{E}_j=\bar{y}_{.j.}-\bar{y}...$，而 $\bar{y}_{.j.}=\sum_{i=1}^{v}\sum_{k=1}^{r} Y_{ijk}/vr$ 。

g_{ij} ：基因型 i 與環境 j 之交感效應，$\hat{g}_{ij}=y_{ij.}-\bar{y}_{i..}-\bar{y}_{.j.}+\bar{y}...$，而

$$\bar{y}_{ij.} = \sum_{k=1}^{r} Y_{ijk}/r \ 。$$

e_{ijk}：試驗機差，而符合平均值爲 0，變方爲σ^2之常態分布。

並假定：

$\sum_{i=1}^{v} V_i = 0$，$\sum_{j=1}^{t} E_j = 0$，$\sum_{i=1}^{v} g_{ij} = \sum_{j=1}^{t} g_{ij} = 0$ ，亦即假定V_i，E_j 及 g_{ij}均爲固定型效應 (Wright 1976)。

由於交感效應多呈環境指標的直線函數，

$$g_{ij} = \beta_i E_j \quad \cdots\cdots (2)$$

b_i爲迴歸係數β_i之估值，根據最小平方法，

$$b_i = \sum_{j=1}^{t} \hat{g}_{ij}\hat{E}_j / \sum_{j=1}^{t} \hat{E}_j^2 \quad \cdots\cdots (3)$$

而

$\sum_{t=1}^{v} b_i = 0$， δ_{ij} 爲剩餘機差 ，$\sum_{i=1}^{v} \delta_{ij} = \sum_{j=1}^{t} \delta_{ij} = 0$，

故直線迴歸模式可寫成

$$Y_{ijk} = m + V_i + E_j + \beta_i E_j + \delta_{ij} + e_{ijk} \quad \cdots\cdots (4)$$

(Perkins and Jinks 1968a)

$$= m + V_i + (1+\beta_i)E_j + \delta_{ij} + e_{ijk} \quad \cdots\cdots (5)$$

(Finlay and Wilkinson 1963)

$$= \mu_i + \beta_i' E_j + \delta'_{ijk} \quad \cdots\cdots (6)$$

(Eberhart and Russell 1966)

並且變方分析表如表一所示。

顯著性測驗爲：

$F_{(1)} = MS_b / MS_\delta$

$F_{(2)} = MS_\delta / MS_e$

(1) $F_{(1)}$及 $F_{(2)}$均不顯著：交感效應不存在。

(2) $F_{(1)}$顯著而 $F_{(2)}$不顯著：所有基因型的交感效應都可以用直線迴歸模式解釋之。

(3) $F_{(1)}$ 及 $F_{(2)}$同時顯著：有些基因型呈直線關係，有些則否，可能是因爲各基因型對環境反應不一致。

(4) $F_{(1)}$不顯著但 $F_{(2)}$ 顯著：交感效應對環境反應呈非直線關係。

當迴歸間差項與剩餘機差項之檢定同時顯著時 (即上述第(3)種情形)，則可利用 Fripp and Caten(1971)之直線比例(linear proportion)來概估其中呈直線之基因型所佔的比例，其定義爲

表一、變方分析表

變因	自由度	平方和	均方	均方期望值
環境E	t-1	$SS_E=vr\sum_{j=1}^{t}(\bar{y}_{.j.}-\bar{y}_{...})^2$	MS_E	$\sigma_e^2+\frac{vr}{t-1}\sum_{j=1}^{t}E_j^2$
基因型v	v-1	$SS_v=tr\sum_{i=1}^{v}(\bar{y}_{i..}-\bar{y}_{...})^2$	MS_v	$\sigma_e^2+\frac{tr}{v-1}\sum_{i=1}^{v}V_i^2$
交感效應g	(v-1)(t-1)	$SS_g=r\sum_{i=1}^{v}\sum_{j=1}^{t}(\bar{y}_{ij.}-\bar{y}_{i..}-\bar{y}_{.j.}+\bar{y}_{...})^2$	MS_g	$\sigma_e^2+\frac{r}{(v-1)(t-1)}\sum_{i=1}^{v}\sum_{j=1}^{t}g_{ij}^2$
迴歸b	v-1	$SS_b=r\sum_{i=1}^{v}[\sum_{j=1}^{t}(\bar{y}_{.j.}+\bar{y}_{...})(\bar{y}_{ij.}-\bar{y}_{i..}-\bar{y}_{.j.}+\bar{y}_{...})]^2/\sum_{j=1}^{t}(\bar{y}_{.j.}+\bar{y}_{...})^2=r\sum_{i=1}^{v}b_i^2\sum_{j=1}^{t}E_j^2$	MS_b	$\sigma_e^2+\frac{r}{v-1}\sum_{i=1}^{v}\sigma\delta_i^2+\frac{r}{v-1}\sum_{i=1}^{v}b_i^2\sum_{j=1}^{t}E_j^2$
剩餘δ	(v-1)(t-2)	$SS_\delta=r\sum_{i=1}^{v}[\bar{y}_{ij.}-\bar{y}_{i..}-\bar{y}_{.j.}+\bar{y}_{...}-b_i(\bar{y}_{.j.}-\bar{y}_{...})]^2=SSg-SS_b$	MS_δ	$\sigma_e^2+\frac{r}{v-1}\sum_{i=1}^{v}\sigma\delta_i^2$
試驗機差e	vt(r-1)	$SS_e=\sum_{i=1}^{v}\sum_{j=1}^{t}\sum_{k=1}^{r}(y_{ijk}-\bar{y}_{ij.})^2=SS_T-SS_E-SS_v-SS_g$	MS_e	σ_e^2
總計T	vtr-1	$SS_T=\sum_{i=1}^{v}\sum_{j=1}^{t}\sum_{k=1}^{r}(y_{ijk}-\bar{y}_{...})^2$		

$$LP(\%) = [L/(L+NL)] \times 100 \qquad .....(7)$$

式中直線成份(linear component) $L = MS_b - MS_e$ ，

非直線成份(nonlinear component) $NL = MS_\delta - MS_e$ ，

若比例甚高，則所有基因型仍可適用直線迴歸分析法比較其迴歸係數大小；反之若比例不高，則須藉" 機差相關法 (error correlation) "將基因型分組，再就各組分別討論之 (Perkins and Jinks 1968b; Lin and Thompson 1975; Lu and Wu 1986)，其方法如下：

任取基因型 i 及 i'，則剩餘機差(δij)間的相關係數設爲

$$r=\sum_{j=1}^{t}\delta_{ij}\delta_{i'j}\ /\ (\sum_{j=1}^{t}\delta_{ij}\sum_{j=1}^{t}\delta_{i'j})^{1/2} \qquad .....(8)$$

組內基因型互爲正相關，δ_{ij}同向，大小相近；組間則爲負相關，δ_{ij} 反向，大小相近；又δ_{ij}大小若差異甚大，則互不相關。

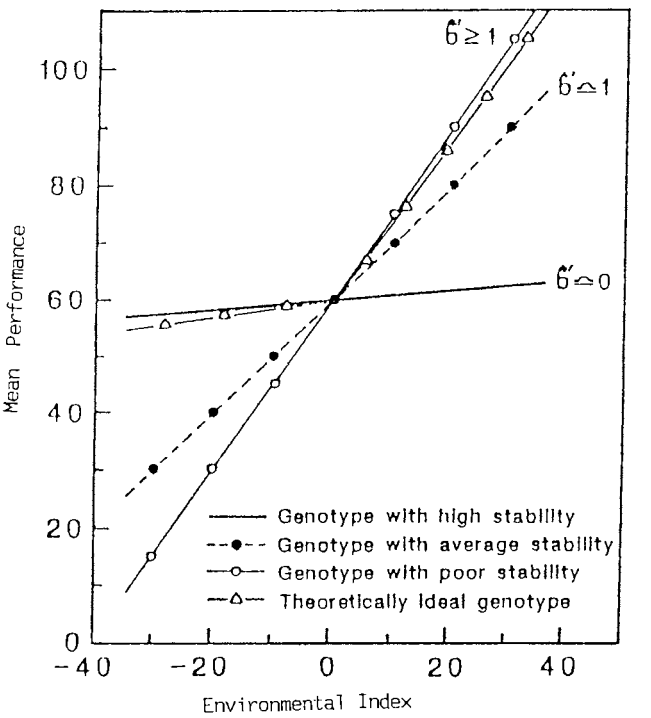
分組後，在進行以下變方分析，以檢定分組之效果，如表二所示。當組間與組內之均方比顯著時，表示分組有效。

表二、變方分析表

變　　因	自　　由　　度	組間均方 組內均方 V.R.[(i)/(ii)]
基因型	v-1	
(i)組間	g-1	
(ii)組內	v-g	
迴歸間差	v-1	
(i)組間	g-1	
(ii)組內	v-g	
剩餘機差	(v-1)(t-2)	
(i)組間	g-1	
(ii)組內	(v-1)(t-2)-(g-1)	

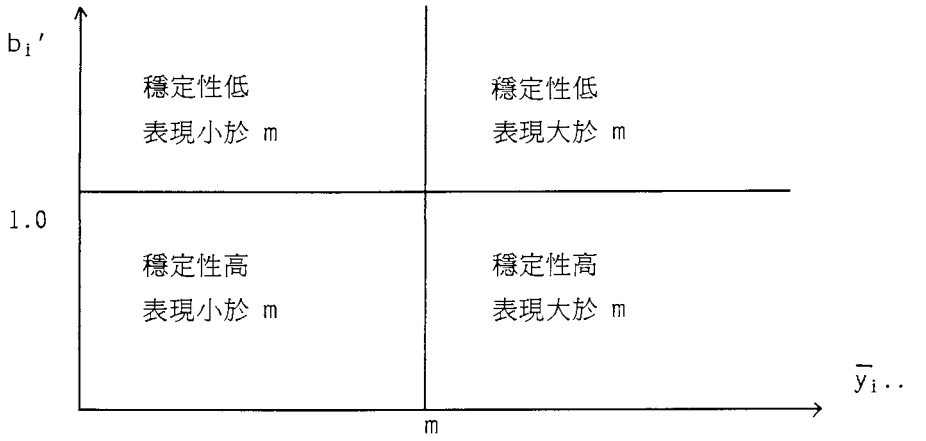
g : 組數　　V.R.: variance ratio

假設直線迴歸關係存在，利用 b_i 或 $b_i'(=1+b_i)$ 作爲穩定性係數(兩者結果相同，而以後者表示者較多)以評價各基因型對環境的適應能力，如圖一所示。



圖一、穩定性的類別 (Verma *et al.* 1978)

由於在育種研究上多著重於生產力的穩定性，因而，其實際應用上則配合平均表現值 (phenotypic mean)$\bar{y}_{i..}$ 來選拔穩定性高而表現良好的品種，如圖二所示。



圖二、 迴歸係數與平均表現值間之關係

直線迴歸模式使用上的限制及其解決方法

由於使用迴歸分析法必須在基因型及環境個數夠多的情形下，同時還要滿足兩個統計前提：(i) 直線關係成立，(ii) 所有基因型之迴歸剩餘機差均方互爲均質；但，並非所有試驗資料都能完全符合，因此在使用上仍須格外小心，否則計算過程雖然無誤，其評估結果也不一定正確。

一般常會碰到的問題及其可能解決方法如下：

(一)基因型及環境個數太少：

此易導致常態分布有所違離，剩餘機差項自由度太小等，以致迴歸係數之估算有偏差，而不足以代表基因型對環境之適應性。

最好的辦法是在試驗設計時，即應考慮清楚，盡量增加基因型及環境個數；一旦事前設計上未能周密，則在進行穩定性分析時已無法補救，而僅能以由平均值之變異或圖示來觀察參試基因型對參試環境的適應情形。

或者考慮非介量分析法，亦不失爲一理想的方法，但此法之適用性仍有待更多的試驗資料予以配合，始能獲得肯定。

(二)直線關係不成立：

建議採用變方成分統計量中最簡單的變異係數(coefficient of variability, CV)來評估各基因型之適應能力，

$$CVi = \frac{S_i}{\bar{X}_i} \times 100$$

，式中 S_i及 $\bar{X}_i$ 分別爲基因型i 之標準偏差及平均值。

至於其他非直線性的統計方法，只能用以描述某特定基因型對環境的變化趨勢，難以作不同基因型間之比較，或者計算過程較爲繁瑣，可能不利於實際運用。

(三)所有基因型之迴歸剩餘機差均方互爲異質：

事實上，該理論基礎係與 Eberhart and Russell之要求用迴歸剩餘機差項之均方 δ'^2_i 來評估迴歸係數值之變異性大小的主張，有相呼應之處， δ'^2_i 小(接近於 0)，則估得之迴歸係數才可靠，換言之，此時即滿足迴歸剩餘機差均方互爲均質(變方相等)之前提；但根據經驗，各基因型之迴歸剩餘機差均方能小至近於 0 的情形並不常發生 ，故原則上以剩餘機差均方須互爲均質的說法較爲合理。

當均方異質時，因各迴歸係數估計值之可靠程度不一，進行迴歸係數間之差異性比較，並不恰當。

但，這個前提多爲一般人所忽略。當均方爲異質時，統計上的解決方法是將資料予以適當轉換；不過轉換結果在生物學上往往很難解釋，而且資料轉換與否對穩定品種之選拔似乎影響也不大(呂及鄔 1989)，因此對該前提的重視程度猶待進一步地考榷研究。

參 考 文 獻

1. 呂秀英 1988 穩定性分析 科學農業 36:333-339.
2. 呂秀英 1989 非介量穩定性分析法之研究 I. 非介量與介量穩定性測量值間的比較 中華農業研究 38:208-215.
3. 鄔宏潘 1972 植物的適應性及其評價方法 科學農業 20:108-136.
4. 呂秀英、鄔宏潘 資料轉換對穩定性動態模式之影響研究 I. 時空介量之探討 中華農學會報 : 排版印刷中.
5. Eberhart, S. A. and W. A. Russell. 1966. Stability parameters for comparing varieties. Crop Sci. 6: 36-40.
6. Finlay, K. W. and G. N. Wilkinson. 1963. The analysis of adaptation in a plant-breeding programme. Aust. J. Agric. Res. 14: 742-754.
7. Fripp, Yvonne J. and C. E. Caten. 1971. Genotype-environmental interactions in *Schizophyllum commune*. I. Analysis and character. Heredity 27: 393-407.
8. Lin, C. S. and B. Thompson. 1975. An empirical method of grouping genotypes based on a linear function of the genotype-environment interaction. Heredity 34: 255-263.
9. Lin, C. S. ,M. R. Binns, and L. P. Lefkovitch. 1986. Stability analysis: Where do we stand? Crop Sci. 26: 894-900.
10. Lu, H. Y. and H. P. Wu. 1986. Studies on the genotype-environment interaction of *Arabidopsis thaliana*. Bot. Bull. Academia Sinica 27 : 187-207.
11. Nassar, R. and M. Hühn. 1987. Studies on estimation of phenotypic stability : Tests of significance for nonparametric measures of phenotypic stability. Biometrics 43: 45-53.
12. Perkins, J. M. and J. L. Jinks. 1968a. Environmental and genotype-environmental

components of variability. III. Multiple lines and crosses. Heredity 23: 339-356.

13. Perkins, J. M. and J. L. Jinks. 1968b. Environmental and genotype-environmental components of variability. IV. Non-linear interactions for multiple inbred lines Heredity 23: 525-535.
14. Tai, G. C. C. 1971. Genotypic stability analysis and lts' application to potato regional trials. Crop Sci. 11: 184-190.
15. Verma, M. M., G. S. Chahal and B. R. Murty. 1978. Limitations of conventional regression analysis: a proposed modification. Theor. Appl. Genet. 53:89-91.
16. Westcott, B. 1986. Some methods of analysing genotype-environment interaction. Heredity 56: 243-253.
17. Wright, A. J. 1976. Bias in the estimation of regression coefficients in the analysis of genotype-environmental interaction. Heredity 37: 299-303.
18. Yates, F. and W. G. Cochran. 1938. The analysis of groups of experiments. J. Agric. Sci. 28: 556-580.

數量遺傳在育種上之應用

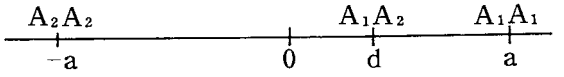
胡 凱 康
國立台灣大學農藝系

引 言

1.數量性狀：株高、產量、生育期、種子充實期、抗旱力、光合作用速率……。
(1)性狀調查以“測量”行之。
(2)基因型間無法明確分辨（連續變異）。
(3)受環境因子影響大。
＊於族群中常爲常態分布。
2.數量基因：
(1)數目多。
(2)各基因對外表型貢獻量小，易爲環境因子所掩飾。
(3)個別基因之遺傳行爲仍受孟德爾遺傳定律所支配。

平均值之劃分

1.基因型值：



累 加 性：d＝0
部分顯性：A_1 顯性：d＞0
A_2 顯性：d＜0
完全顯性：d＝+a or −a
2.單基因模式：
G＝A+D
A：兩個 alleles 個別效應之和。（育種值，Breeding value）
D：顯性效應，或兩個 alleles 之交感效應。
note：A⊥D

3.多基因模式：

$G = G_A + G_B + I_{AB}$

$= (A_A + D_A) + (A_B + D_B) + I_{AB}$

$= A + D + I$

I：上位效應，或基因間之交感作用。

note：$(A + D) \perp I$

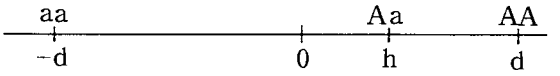
尺 度 測 驗

假設：1.各基因之效應相等。

2.基因之效應方向在兩親本皆有一致性。

3.各基因間相互獨立。

符號系統（mather & Jinks, 1971）：



$[d] = \Sigma di$

$[h] = \Sigma hi$

AA × aa

↓

F_1 Aa

↓

F_2 $\frac{1}{4}$ AA $\frac{1}{2}$ Aa $\frac{1}{4}$ aa

$\overline{P}_1 = m + [d]$

$\overline{P}_2 = m - [d]$

$\overline{F}_1 = m + [h]$

$\overline{F}_2 = m + \frac{1}{4}[d] + \frac{1}{2}[h] + \frac{1}{4}(-[d]) = m + \frac{1}{2}[h]$

⋮

$\overline{F}_n = m + (\frac{1}{2})^{n-1}[h]$

Aa × AA

↓

B_1 $\frac{1}{2}$ AA $\frac{1}{2}$ aa

$$B_1 = m + \frac{1}{2}[d] + \frac{1}{2}[h]$$

$$B_2 = m - \frac{1}{2}[d] + \frac{1}{2}[h]$$

$$\vdots$$

$$\bar{B}_{n1} = m + [1 - (\frac{1}{2})^n][d] + (\frac{1}{2})^n [h]$$

$$\bar{B}_{n2} = m - [1 - (\frac{1}{2})^n][d] + (\frac{1}{2})^n [h]$$

1.三介量模式：

$$\begin{matrix} m & [d] & [h] \end{matrix}$$

$$\begin{bmatrix} 1 & 1 & 0 \\ 1 & -1 & 0 \\ 1 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & \frac{1}{2} \\ 1 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \\ 1 & -\frac{1}{2} & \frac{1}{2} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} m \\ [d] \\ [h] \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \hat{\bar{P}}_1 \\ \hat{\bar{P}}_2 \\ \hat{\bar{F}}_1 \\ \hat{\bar{F}}_2 \\ \hat{\bar{B}}_1 \\ \hat{\bar{B}}_2 \end{bmatrix}$$

$$\chi \quad \cdot \quad \underline{\beta} \quad = \quad Y$$

$$P'P = P^2 = \begin{bmatrix} V_{\bar{P}_1} & & & & & \\ & V_{\bar{P}_2} & & \bigcirc & & \\ & & V_{\bar{F}_1} & & & \\ & & & V_{\bar{F}_2} & & \\ & \bigcirc & & & V_{\bar{B}_1} & \\ & & & & & V_{\bar{B}_2} \end{bmatrix}$$

$$P^{-1}\chi = P^{-1}\underline{\beta}\, Y$$

加權最小平方法（Weighted Least Square）

SAS 實例（所用數據列於Mather & Jinks, 1971, pp.74－75）

```
data a;
  input m d h y w;
  cards;
  1     1     0     9.125   120.7584
  1     0.5   0.5   7.500   100.0000
  1     0     1     5.500   135.2082
  1     0     0.5   6.595    71.8184
  1   −0.5    0.5   5.575   244.1406
  1   −1      0     5.475   307.7870
proc reg;
  model y=m d h/noint;
  weight w;
run;
```

Model: MODEL 1
NOTE: No intercept in model. R-square is redefined.
Dependent Variable: Y

Analysis of Variance

Source	DF	Sum of Squares	Mean Square	F Value	prob>F
Model	3	39703.52291	13234.50764	9085.060	0.0001
Error	3	4.37020	1.45673		
U Total	6	39707.89311			

Root MSE	1.20695	R-square	0.9999
Dep Mean	6.24206	Adj R-sq	0.9998
C.V.	19.33579		

Parameter Estimates

Variable	DF	Parameter Estimate	Standard Error	T for HO: Parameter=0	Prob>|T|
M	1	7.340768	0.06013413	122.073	0.0001
D	1	1.847047	0.05883114	31.396	0.0001
H	1	-1.742049	0.11391049	-15.293	0.0006

所得Error Sum of Square實爲 $\sim \chi^2_{6-3}$

2.六介量模式：

除 m，[d]，[h]外，定義

[i]：累加性×累加性交感

[j]：累加性×顯性交感

[l]：顯 性×顯性交感

$$\begin{array}{c} m \quad [d] \quad [h] \quad [i] \quad [j] \quad [l] \\ \begin{bmatrix} 1 & 1 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 1 & -1 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & \frac{1}{2} & 0 & 0 & \frac{1}{4} \\ 1 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} & \frac{1}{4} & \frac{1}{4} \\ 1 & -\frac{1}{2} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} & -\frac{1}{4} & \frac{1}{4} \end{bmatrix} \end{array} \times \begin{bmatrix} m \\ [d] \\ [h] \\ [i] \\ [j] \\ [l] \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \hat{\bar{P}}_1 \\ \hat{\bar{P}}_2 \\ \hat{\bar{F}}_1 \\ \hat{\bar{F}}_2 \\ \hat{\bar{B}}_1 \\ \hat{\bar{B}}_2 \end{bmatrix}$$

```
data a;
  input   m   d   h   y   w;
  i=d*d;
  j=d*h;
  l=h*h;
  cards;
   1     1     0     9.125     120.7584
   ⋮
proc reg;
  model y=m   d   h   i   j   l/noint;
  weight w;
run;
```

3.配合環境效應之尺度測驗法：

＊利用直交對比

(1) arbitrary（任意）

year	e_1	e_2	e_3
1	1	1	1
2	1	-1	-1
3	-1	1	-1
4	-1	-1	1

(2) factorial（複因子）

year	location	e_1	e_2	e_3
1	A	1	1	1
1	B	1	-1	-1
2	A	-1	1	-1
2	B	-1	-1	1

(3) hierarchical（階層分級）

location	blocks	e_1	e_2	e_3
A	Ⅰ	1	1	0
A	Ⅱ	1	-1	0
B	Ⅰ	-1	0	1
B	Ⅱ	-1	0	-1

變 方 之 劃 分

1.變方成份

外表型變方	Phenotypic Variance	V_P
基因型變方	Genotypic Variance	V_G
累加性變方	Additive Variance	V_A
顯性變方	Dominance Variance	V_D
上位性變方	Epistasis Variance	V_I
環境變方	Environmental Variance	V_E

$P=G+E$

$=A+D+I+E$

$V_P=V_G+V_E$ （$G \perp E$）

$=V_{(A+D)}+V_I+V_E$（$(A+D) \perp I$）

$=V_A+V_D+V_I+V_E$（$A \perp D$）

2.遺傳率之定義：

(1)廣義遺傳率

$h_B^2=\frac{V_G}{V_P}$ 表現型（外表型）變異中由遺傳（基因型）控制的比例。

(2)狹義遺傳率

$h_N^2=\frac{V_A}{V_P}$ 表示相關族群的相似性，著重於累加性基因變方。

3.遺傳率之估算方法：

(1)廣義遺傳率

(a)以自交系及其雜交後代之估算方法：

∵ P_1，P_2，F_1 皆爲均質族群

其變方 $\delta^2_{P_1}$ ，$\delta^2_{P_2}$ ，$\delta^2_{F_1}$ 可用來估算 δ^2_E

$$\delta^2_G = \delta^2_{F_2} - \sqrt{\delta^2_{P_1} \cdot \delta^2_{F_1}}$$
$$= \delta^2_{F_2} - (\delta^2_{P_1} + \delta^2_{P_2} + \delta^2_{F_1}) / 3$$
$$= \delta^2_{F_2} - \delta^2_{F_1}$$

$$h^2_B = \frac{V_{F_2} - V_{F_1}}{V_{F_2}} = 1 - \frac{V_{F_1}}{V_{F_2}} = 1 - \frac{1}{F}$$

$$F = \frac{V_{F_2}}{V_{F_1}}$$ ，若 $F > 1$ ，則 $\frac{1}{F} < 1$ ，且 $1 - \frac{1}{F} > 0$

因此若 $F > F_0 ({}^{m,n}_{\alpha})$ ，則 h^2_B 顯著地大於零

* $m =$ d.f. of $V_{F_2} = n_{F_2} - 1$
$n =$ d.f. of $V_{F_1} = n_{F_1} - 1$

(b)以綜合變方分析法估算：

變異來源	自 由 度	均方	均方期望值
Genotype	$g-1$	M_1	$\delta^2_e + \delta^2_{gly} + r1\delta^2_{gy} + ry\delta^2_{gl} + ry1\delta^2_g$
Genotype×Location	$(g-1)(\ell-1)$	M_2	$\delta^2_e + r\delta^2_{gly} + ry\delta^2_{gl}$
Genotype×Year	$(g-1)(y-1)$	M_3	$\delta^2_e + r\delta^2_{gly} + r1\delta^2_{gy}$
Genotype×Location×Year	$(g-1)(\ell-1)(y-1)$	M_4	$\delta^2_e + r\delta^2_{gly}$
Error	$(r-1)(gly-1)$	M_5	δ^2_e

$$\hat{\delta}^2_P = \frac{1}{ryl} M_1$$

$$= \delta^2_g + \frac{\delta^2_{gl}}{l} + \frac{\delta^2_{gy}}{y} + \frac{\delta^2_{gly}}{yl} + \frac{\delta^2_e}{rly}$$

$$\hat{\delta}^2_g = \frac{M_1 - M_2 - M_3 + M_4}{rgl} = \delta^2_g$$

$$h^2_B = \frac{M_1 - M_2 - M_3 + M_4}{M_1}$$

$$F' = \frac{M_1 + M_4}{M_2 + M_3} = \frac{2\delta^2_e + 2rg^2_{gly} + r1\delta^2_{gy} + ry\delta^2_{gl} + ry1\delta^2_g}{2\delta^2_e + 2rg^2_{gly} + r1\delta^2_{gy} + ry\delta^2_{gl}}$$

$$df_1 = \frac{(M_1 + M_4)^2}{\frac{M_1^2}{dfM_1} + \frac{M_4^2}{dfM_4}}$$

$$df_2 = \frac{(M_2 + M_3)^2}{\frac{M_2^2}{dfM_2} + \frac{M_3^2}{dfM_3}}$$

(2)狹義遺傳率

(a)以相關群族的變方劃分法估算：

• F_2 群族的變方劃分：

$$AA \times aa$$
$$\downarrow$$
$$Aa$$
$$\downarrow \otimes$$

基因型 $\frac{1}{4}AA \quad \frac{1}{2}Aa \quad \frac{1}{4}aa$

基因型值 $+da \quad ha \quad -da$

F_2 族群平均 $= \frac{1}{2}ha$

$$F_2 \text{族群變方} = V_{F_2} = \frac{1}{4}(+da)^2 + \frac{1}{2}(ha)^2 + \frac{1}{4}(-da)^2 - (\frac{1}{2}ha)^2$$
$$= \frac{1}{2}d_a^2 + \frac{1}{2}h_a^2 - \frac{1}{4}h_a^2$$
$$= \frac{1}{2}d_a^2 + \frac{1}{4}h_a^2$$

存在多個基因時，假設無上位性，亦無連鎖（即各基因間獨立），則

$$V_{F_2} = \frac{1}{2}\Sigma d_i^2 + \frac{1}{4}\Sigma h_i^2$$
$$= \frac{1}{2}D + \frac{1}{4}H$$

• 回交族群之變方劃分：

B_1 族群：

基因型 $\frac{1}{2}AA \quad \frac{1}{2}Aa$

基因型值 $+da \quad ha$

族群平均值 $= \frac{1}{2}da + \frac{1}{2}ha$

$$\text{族群變方} \quad V_{B_1} = \frac{1}{2}(da)^2 + \frac{1}{2}(ha)^2 - (\frac{1}{2}da + \frac{1}{2}ha)^2$$
$$= \frac{1}{4}d_a^2 + \frac{1}{2}daha + \frac{1}{4}h_a^2$$
$$= (\frac{1}{2}da + \frac{1}{4}ha)^2$$

B_2 族群：

基因型 $\frac{1}{2}Aa \quad \frac{1}{2}aa$

基因型值　ha　−da

族群平均值$=\frac{1}{2}$ ha$-\frac{1}{2}$ da

族群變方　$V_{B_2}=\frac{1}{2}(h_a^2)+\frac{1}{2}(-da)^2-(\frac{1}{2}ha-\frac{1}{2}da)^2$

$=\frac{1}{2}h_a^2+\frac{1}{2}hada+\frac{1}{4}d_a^2$

$=(\frac{1}{2}da+\frac{1}{2}ha)$

多個基因存在，依先前的假設，則

$V_{B_1}=\frac{1}{4}\Sigma(d_i-h_i)^2$

$V_{B_2}=\frac{1}{4}\Sigma(d_i+h_i)^2$

$V_{B_1}+V_{B_2}=\frac{1}{2}\Sigma d_i^2+\frac{1}{2}\Sigma h_i^2$

$=\frac{1}{2}D+\frac{1}{2}H$

計入環境變方：

$V_{F_2}=\frac{1}{2}D+\frac{1}{4}H+E$

$V_{B_1}+V_{B_2}=\frac{1}{2}D+\frac{1}{2}H+2E$

$\therefore 2V_{F_2}-(V_{B_1}+V_{B_2})=\frac{1}{2}D$

$$h_N^2=\frac{2V_{F_2}-(V_{B_1}+V_{B_2})}{V_{F_2}}=\frac{\frac{1}{2}D}{\frac{1}{2}D+\frac{1}{4}H+E}$$

$$h_N^2=\frac{2V_{F_2}-(V_{B_1}+V_{B_2})}{V_{F_2}}=2-\frac{V_{B_1}+V_{B_2}}{V_{F_2}}=2-\frac{2}{F}=2(1-\frac{1}{F})$$

$$F'=\frac{V_{F_2}}{V_{B_1}+V_{B_2}}$$

$df_1=df_{F_2}$

$$df_2=\frac{(V_{B_1}+V_{B_2})^2}{\frac{V_{B_1}^2}{df_{B_1}}+\frac{V_{B_2}^2}{df_{B_2}}}$$

(b)自交族群的親子迴歸法：

• F_3 品系平均值對 F_2 個體外表型值迴歸：

F_2 基因型	$\frac{1}{4}$ AA	$\frac{1}{2}$ Aa	$\frac{1}{4}$ aa
F_2 基因型值	d	h	−d

F_3 基因型	$\frac{1}{4}$ AA	$\frac{1}{8}$ AA	$\frac{1}{4}$ Aa	$\frac{1}{8}$ aa	$\frac{1}{4}$ aa
F_3 基因型值	d	d	h	−d	−d

$$F_2 \text{ 族群平均} = \bar{F}_2 = \frac{1}{2}h$$

$$F_3 \text{ 族群平均} = \bar{F}_3 = \frac{1}{4}h$$

$$b_{\bar{F}_3, F_2} = \frac{Cov(\bar{F}_3, F_2)}{V_{F_2}}$$

$$Cov(F_3, F_2) = \Sigma (F_{2i} - \bar{F}_2)(\bar{F}_{3i} - \bar{\bar{F}}_3)$$

$$= \frac{1}{4}(d - \frac{1}{2}h)(d - \frac{1}{4}h) + \frac{1}{8}(\frac{1}{2}h)(d - \frac{1}{4}h) + \frac{1}{4}(\frac{1}{2}h)$$

$$(\frac{3}{4}h) + \frac{1}{8}(\frac{1}{2}h)(-d - \frac{1}{4}h) + \frac{1}{4}(-d - \frac{1}{2}h)(-d - \frac{1}{4}h)$$

$$= \frac{1}{4}d^2 - \frac{1}{16}dh + \frac{1}{32}h^2 + \frac{1}{16}dh + \frac{1}{64}h^2 + \frac{3}{32}h^2 - \frac{1}{16}dh$$

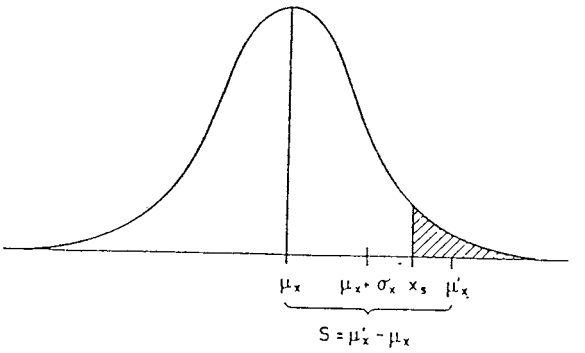
$$- \frac{1}{64}h^2 + \frac{1}{4}d^2 + \frac{1}{16}hd + \frac{1}{32}h^2$$

$$= \frac{1}{2}d^2 + \frac{1}{8}h^2$$

$$h_N^2 = \frac{\frac{1}{2}D + \frac{1}{8}H}{\frac{1}{2}D + \frac{1}{4}H + E} = \frac{Cov(\bar{F}_3, F_2)}{V_{F_2}} = b_{\bar{F}_3 F_2}$$

選 拔 理 論

1.基本定義：



X：外表型值

Y：基因型值

note：$(\mu'_Y - \mu_Y) = b(\mu'_X - \mu_X)$

δ_X^2：外表型變方

$S = \mu'_X - \mu_X$，選拔差（Selection differential）

X_s：選拔界限

α：選拔強度

$i = \frac{S}{\delta_X}$，選拔差之標準化值

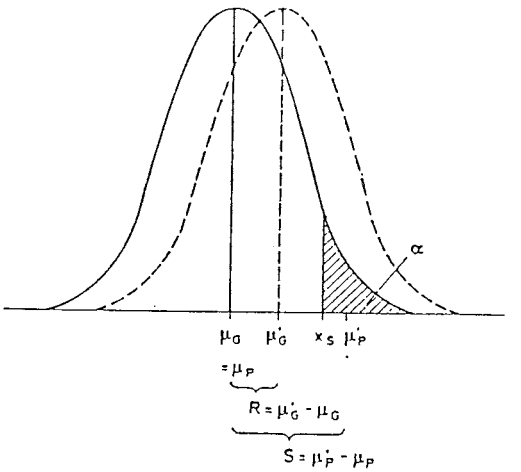
假設X，Y皆爲常態分佈，則

$$S = \frac{1}{\alpha}\left[\int_{x_s}^{\infty} \times f(x)\,dx - u_x\alpha\right]$$

$$= \frac{\delta_x}{\alpha} \cdot Z，Z爲 X_s 上之縱軸高度$$

$$i = \frac{S}{\delta_x} = \frac{Z}{\alpha}$$

∴決定選拔強度後，即可自常態分佈表中查得Z並求得i。



R＝選拔反應

$$= \mu'_Y - \mu_Y$$

$$= b \cdot (\mu'_X - \mu_X)$$

$$= \frac{Cov(X, Y)}{\delta_X^2} \cdot S$$

$$= i \cdot Cov(X, Y) / \delta_X$$

2.對純系或營養繁殖品系進行混合選拔：

$$X = P = G + E$$

$$Cov(X, Y) = Cov(P, G)$$

$$= Cov(G+E, G)$$

$$= Cov(G, G) = \delta_G^2$$

$$R = \mu'_G - \mu_G = i \cdot \frac{\delta_G^2}{\delta_P^2} \cdot \delta_P = i h_B^2 \cdot \delta_P$$

3.對異交作物親本外表型進行混合選拔：

在異交族群中，只有育種值（ breeding value ） 可以代代相傳，因此在族群改良時，著重於平均育種值之增進。

$\therefore Y = A$

$$Cov(X, Y) = Cov(A+D+I+E, A)$$

$$= Cov(A, A)$$

$$= \delta_A^2$$

(1)親本之選拔可於開花前進行：

$$R = \mu'_A - \mu_A = i \cdot \frac{Cov(X, Y)}{\delta_X}$$

$$= i \cdot \frac{\delta_A^2}{\delta_P^2} \cdot \delta_P$$

$$= i \cdot h_N^2 \cdot \delta_P$$

(2)親本之選拔必需於開花後進行：

花粉親不受選拔，單親選拔效果爲雙親選拔之半。

$$R = \frac{1}{2} i \cdot h_N^2 \cdot \delta_P$$

參 考 文 獻

1.湯文通 1967 作物育種之原理與實施

2. Falconer, D. S. 1981 Introduction to quantitative genetics. 2nd Ed. Longman.

3.Mather, K. and J. L. Jinks, 1971 Biometrical genetics. Cornell Univ. Press.

4.Wricke, G. and W.E. Weber, 1986 Quantitative genetics and selection in plant breeding. Walter de Gruyter.

蔬菜作物之族群改良實例

盧 煌 勝
台灣省農業試驗所農藝系

前 言

作物之改良方法甚多，在族群改良之應用上，約可分成二類，一爲强調於單一族群之改良，如混合(mass)、異親兄妹(half-sib)及同親兄妹(full-sib)及自交後裔(selfed progeny)等之輪迴選種法皆爲族群內改良(intrapopulation improvement)；另一爲强調於族群雜種之改良，如異親兄妹相互輪迴選種法 (half-sib-reciprocal recurrent)、同親兄妹相互輪迴選種法 (full-sib-reciprocal recurrent) 等均爲族群間改良(interpopulation improvement)。選種效應視選拔方法、選拔强度、對象族群以及測試親等之不同，而有相當不一致的結果。本文僅就蔬菜作物之族群改良實例加以說明，資料主要取自 Kalloo 所編之蔬菜育種書上[70]。另外，補充在文後之許多文獻，將提供有興趣從事族群改良工作的讀者作進一步的參考。

混 合 選 種

混合選種的方法可以應用在自交(self-fertilizing)及異交(cross-fertilizing) 之蔬菜作物。通常，根據外表型，從一品種之異結合族群(heterogeneous population)中選出優良植株，再將選株之種子混合在一起，此一族群就成爲近似純系之混合體 (mixture of almost similar pure lines)。具高遺傳性之性狀，不易受環境影響，混合選種的成效較大。 但當族群的變異性已經很小，混合選種的成效則相對地變小。

混合選種的過程，乃是將選獲之種子種植於隔離區中，並令其天然授粉(open pollination)。從族群中選出 5～10% 最高產量之植株， 再由每一選株取出等量之種子混合以爲下一世代所需之種子。每年重複這些相同之步驟。在每一循環選拔中可與原始品種進行產量比較試驗，以評估選拔效果。

由於作物近親交配劣勢 (inbreeding depression)的現象非常普遍，因此所選植株的最少量也必須有所限制。一般而言，如果所選植株數太少，產生的族群就容易很快地即有退化的可能。依作物種類、近親交配劣勢的程度以及自交不親和性(self-incompatibility)的反應而定，通常所選植株數最少不得低於20～25。一般實施混合選種並沒有作後裔檢定(progeny test)，自花授粉作物行後裔檢定，及由其衍生之各後裔繼續研究遺傳及育種行爲，可以評估出選株之基因型，以了解選株是同型結合性(homozygosity)或異型結合性(heterozygosity) 。

藉由混合選種來達到品種改良的目的蔬菜有：菠菜、甜菜、十字花科作物、根類作物、葫蘆

及甘藷等。對菠菜而言[120]，混合選種是育成新品種很常用的方法。 由於雌株比雄株具較大的生產力，因此選擇雌株即可增加雌雄比例。另外，於英國國立蔬菜試驗場(NVRS)，Wellesbourne地區，研究人員利用混合選種及後裔檢定，育成抗抽苔 (bolt-resistant)的甜菜新品種[29·52]。亦曾有人利用混合選種法增加花椰菜之外部苞葉數目，以提高花蕾(curd)的品質。McNaughton[96]及Johnston[65]也提出採用混合選種法來改良蕪菁(swede, *B. napus* ssp. *rapifera*)。洋蔥改良方面， Arka Kalyan ， Arka Niketan ，及 Arka Pragati等品種即是利用混合選種法分別自11HR145，11HR153，及 11HR149 等選育而成[25·97]。經由獲選植株之混合授粉，McCollum成功地育成韭蔥新品種[94]。

藉由混合選種，ajowan之族群平均產量由P_0 至P_1及P_2，均有明顯的提昇。其法乃自1,000植株之原始族群開始，選拔强度爲30%，Andrus and Bohn[1]也提出應用此法達成甜瓜之改良報告，這些結果均說明了作物藉混合選種法可達到相當程度的遺傳改良效果[117]。

混合選種也曾用在甘藷的改良工作上[66]，應用此法乃基於其對染色體間以及染色體內之重組合 (intra and interchromosomal recombination) 可作最大的利用。此育種方法乃從基礎族群的形成(formation of a base population)開始進行，首先選出4至20個親本，令其充分互交(intermate)。第一世代的種子等量混合之後，至第三世代均利用隔離區經由昆虫媒介作逢機交配。從F_4開始進行選拔，而選株的數目則視需要及改良目標而定。所選植株可進行評估、增殖或提出命名推廣栽培之用(如圖1)。

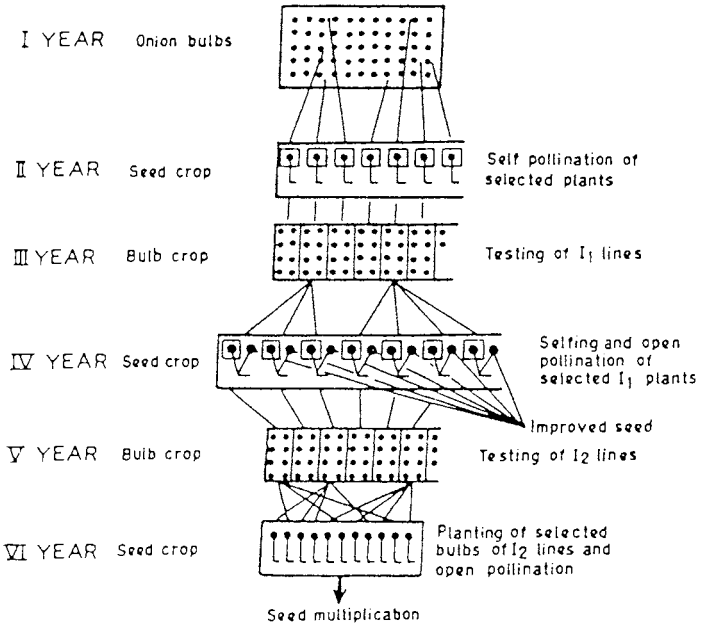


Fig. 1. Selfing and massing scheme for the improvement of *Allium cepa*.

甘藷混合選種族群或多邊雜交苗(polycross nurseries)，可種植於隔離區，任其天然授粉。每一循環之推進，由種子的種植至下一代的種子產生，並不進行選拔。當然，此過程中尙可就

篩選某些抗虫性、抗病性及貯存特性(storage characteristics)等作必要之修改，而成爲每兩年一循環[69]。混合選種已經被廣泛的應用來結合多種抗病、抗虫、抗線虫及其他重要園藝性狀[30,67]。對異花授粉作物而言，根據外表型選拔眞正優良的植株，再混合獲選植株之種子，當可維持作物之純度及優異性，而將不良植株不斷地剔除去。

後裔檢定及系統育種

對於異花授粉之蔬菜作物，尤其是十字花科、根類作物及甜玉米，由於這些作物大多數的植株都是異型結合體(heterozygous condation)，因此透過後裔檢定來選擇植株即很重要。於此情況下，將一植株之後裔種成一行，以檢定其育種行爲，植株之優異性不管是由於遺傳變異(genetic variation)所使然或者是環境效應 (environmental effects)，皆能經由後裔檢定予以洞悉。性狀優異且相似之後裔系統即可組合在一起。此法亦稱之爲系統育種法、或株行選拔法(plant to row selection)、或穗行選拔法(ear to row selection)。Horne在花椰菜之育種工作中，即依後裔檢定結果，進行選拔及混合授粉，終於育成優良新品種[54]。

族 系 育 種 法

族系育種法的程序，除了必須進行不只一個循環以上之選種外，都與系統或穗行或株行法相同。此法對改良胡蘿蔔、白蘿蔔、蕪菁均非常有效。偶爾，此法也用來改良花椰菜、甘藍、球莖甘藍、抱子甘藍、綠葉甘藍及青花菜等。此法包括：從一基礎族群選拔植株、生產選株之種子、後裔檢定而後組成合成品種(synthetics)。第一年由基礎族群挑選出優良植株，並藉由天然授粉、自交、配對雜交(pair cross)、全互交(diallel cross)及頂交(top cross)等方式生產種子。第二年針對選株之表現進行試驗，選出優良品系。第二年試驗結果，將獲選族系之根、花蕾、球(head)等，分爲二部分，一部分採用第一年相同的方法繁殖種子，另一部分則用以產生合成品種。同樣的過程重複進行，直到預定目標達成爲止[129]。利用後裔檢定以選出各別植株再加以混合，是族系育種法常見的特色。此法不需組合力檢定，但爲之亦無不可。某些修正之方法中，在較高世代，即將許多品系與一檢定親(tester)雜交，再進行評估、選拔。有些例子裡，也利用多邊雜交檢定選出優良系統，而此法或比前面所提方法爲佳。另外，亦有將所有選系種植在一起，任其逢機授粉。圖2 爲利用族系育種法改良白蘿蔔之過程。族系育種法可伴隨各種不同之後裔檢定，如天然雜交、自交、全互交、多邊雜交、頂交等等，進行年復一年的循環改良工作。

輪 迴 選 種

輪迴選種可促使族群內達到相當高程度的遺傳變異性(genetic variability)，增加有利基因間之重組(recombination)機會，並打破族群中不利之連鎖(undesirable linkage)現象。由於輪迴選種可以維持族群內頗高之遺傳變異性，增大族群內之改良空間，因此，輪迴選種應爲一頗具潛力之選拔方式。而輪迴選種的選拔效果則視基礎族群及其基因頻度、選拔强度、以及異質雜交(inter-crossing)情形而定。一般而言，其方法包括選擇具有較廣遺傳背景的族群(broad-based genetic populations)開始，同時於兩族群間作頻繁之交配。不管是行天然的逢機交配或人

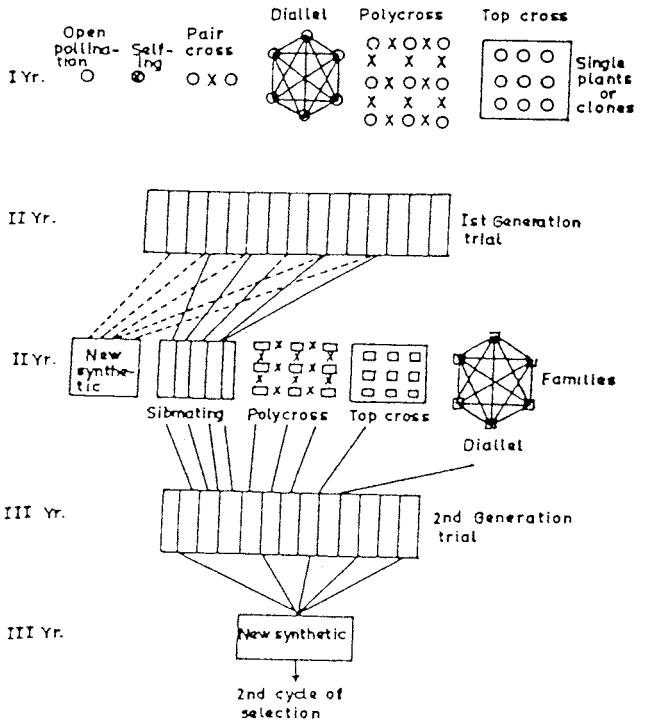


Fig. 2. Family breeding method (From Swarup. V., Indian Council of Agricultural Research, New Dethi, 1977. With permission.)

爲的雜交，均是自交作物採用輪迴選拔法之主要限制因素。

具較廣遺傳背景的族群，或爲F_2、或爲複交雜種(multiple hybrid)、或爲一已改良的族群。數種交配設計可以應用以產生多種不同型式之基礎族群。一般而言，基礎族群係經由一些特定的親本進行多重雜交來產生。譬如，假使想由八個親本來組成一個基礎族群，下列之交配方法可爲一種參考方式：

$$
\begin{array}{cccccccc}
A & \times & B & & C & \times & D & \\
\downarrow & & & & \downarrow & & & \\
F_1 & \times & & & F_1 & & & \\
\downarrow & & & & & & & \\
F_1 & & & \times & & & & \\
 & & & \downarrow & & & & \\
 & & & F_1 & & & & \\
 & & & \downarrow & & & & \\
 & & & F_2 & & & & \text{Base population}
\end{array}
\qquad
\begin{array}{cccccccc}
E & \times & F & & G & \times & H & \\
\downarrow & & & & \downarrow & & & \\
F_1 & \times & & & F_1 & & & \\
\downarrow & & & & & & & \\
F_1 & & & & & & &
\end{array}
$$

8個親本先兩兩雜交產生4個單交F_1組合(single cross F_1)。一個雜交組合的F_1又與另一個雜交組合的F_1再雜交，產生 2個雙雜交F_1族群(double cross F_1 population)，此2個雙雜交的F_1

族群再雜交，就產生具有所有親本遺傳質的族群。此一族群即可用來作爲基礎族群。

1.簡單輪選種(Simple Recurrent Selection)

簡單輪迴選種之第一年，選出許多優良植株並令其自交。獲選植株之自交種子於次年種植並使其任意互交。收穫互交植株上之種子，於次年栽種以進行第二個循環之選拔。第二個循環開始，復選出優良植株令其自交，再將自交種子於隔年栽種成行完成選株間之互交。這些步驟重複進行，直到基因頻度已達某一理想目標爲止。

在少數的例子裡，如果植株之優良性狀可在開花之前予以評估，那麼，可以逢機選定優良植株，並任其自由配對雜交。雜交種子於次年種植，並繼續進行選株間之互交。如此，即可完成一個循環之選株間的互交，而僅須經過數個循環的互交，即可達到一定程度的改良成果。

對於自花授粉作物而言，欲完成互交工作確是一大困難。爲了克服此一困難，一些植物之異花授粉機制，譬如，雄不稔性，即被拿來應用。在番茄、胡椒、大豆[12·13]及豇豆[116]等，均曾有成功之例証。此法對基礎族群之組成及促進選株間之互交皆有極大的用途。另外，Compton[15]建議大豆利用單籽後裔法(single seed descent SSD)可以減少過量的雜交工作。在此方法裡，藉由SSD法，每一品系是衍生自不同的F_2，而不是單一雜交之不同F_2植株，此過程只需要200至400個人工雜交授粉。

2.一般組合力及特殊組合力之輪迴選種法 (Recurrent Selection for General Combining Ability and Specific Combining Ability)

特殊組合力之輪迴選種法是由 Hull [56]所提出，其法乃爲了能夠產生具有良好的雜交組合品系而設計的，其步驟如下:

(1) 第一年，從一族群中進行選株，每一選株須行自交，同時與一同型結合的檢定親行雜交，以進行品系間之特殊組合力測試。

(2) 測交種子用以進行多重複之比較試驗。根據試驗結果，選拔特殊組合力强者。

(3) 測交種比較試驗中表現良好的選系，將其第一年的自交種子予以種植，並令其作最大可能之異交。

(4) 由上述各種異交組合產生的種子，混合而成新族群，即可進行次一循環選拔工作。依次，第一年中被選植株行自交並與一同型結合檢定親雜交，相同的步驟重複進行著。

一般組合力之輪迴選種係由 Jenkins [60]所提出，此法的優點是基因頻度將朝理想方向漂移。其進行步驟與特殊組合力之輪迴選種法相同。所不同的是，與獲選株進行雜交者爲一異型結合之檢定親。

3.相互輪迴選種(Reciprocal Recurrent Selection)

相互輪迴選種法提供同時改良一般組合力及特殊組合力之機會。若族群A及族群B被選爲進行此一選種法之材料，此兩族群則分別作爲另一相對族群被選植株之檢定親。第一年族群A及族群B分別種植，於族群A選出一些植株令其自交，同時與B族群選出之植株雜交。於族群B 進行相同之步驟。第二年，進行多重複之測交種比較試驗。第三年，將根據第二年測交種比較試驗結果，選拔優良植株並將其第一年之自交種子種植在二個隔離之雜交區，令其充分雜交。每一族群分別收穫混合，即完成第一次循環之選拔。第四年，兩個新混成的族群 A及

B 分別種植，再重複第一年之工作。第五年、第六年分別重複第二及第三年之步驟。同樣地，第六年即可完成第二循環之選拔。

由此選拔方法產生的兩族群，將較其原始族群(original population) 更爲高產；同時，亦能利用其作雜交，以進一步產生遺傳基礎更廣之優良族群。相互輪迴選拔的成效，亦受基礎族群之基因頻度所影響[18]。

採用輪迴選種法改良之蔬菜作物有菜豆、大豆、番茄、茄子、根類作物、十字花科作物及甘藷等。輪迴選拔中之基本遺傳材料關係著整個選拔過程的成敗。於番茄育種中，相互輪迴選拔的效率視所使用的品種間雜交種(intervarietal hybrids)而定。在Niger地區，1965～1975期間此法亦被用在洋蔥之改良。其過程包括簡單輪迴選種與選系間混合授粉及後裔檢定等之相互交替運用。於熱帶地區，此法亦是改良洋蔥的最有效方法之一。菜豆基礎族群於開花前進行選株，而後於選株間相互雜交，如此所進行之輪迴混合選種，在經過二個循環後，已使種子蛋白質含量由21.9 %升至24.6 %[128]。 大豆經過三個循環之選拔，其產量已顯著改善[72]。兩個胡瓜族群，一爲純雌株合成品種(gynoecious synthetic)及另一 HSE族群，進行特殊組合力之輪迴選種及同親兄妹族系選種 (full-sib family selection)。經過二個循環之後，單株果實數及產量均已明顯增加[76]。

Barnes and Cuthbert 運用輪迴選拔法育成抗蚜蟲之蕪菁品系[9]。產量高及質地優之 calabrese 新品種亦由 Dhankhar 以此法育成。在花椰菜方面，花蕾大小影響產量與品質至鉅，而此二性狀深受累加效應所左右，輪迴選種法適可發揮作用而達到改良之效果。在輪迴選拔過程中，高度自交不親和品系可以用來增加異結合的比率。輪迴選種及後裔檢定可進行相當多的世代，而自交不親和性適足以迫使異交之進行。自交不親和性的程度也可經由選拔而改變[23·41]。輪迴選種在玉米產量[83·95]、馬鈴薯抗熱性[37]、甘藷抗疫性[26]及茄子抗*Verticillium*[105]等均有相當成功的例子。利用輪迴選種法，結球白菜族群在球重、早熟性及植株重等已有顯著的改良。 Yoon and Opena 認爲一般組合力輪迴選種法對結球白菜族群之進一步改良亦見效益[137]。

二年生的十字花科作物及根類作物在選拔及授粉上提供了較爲有利的機會。不論花蕾、球、根部或植株均可在成熟期作必要的檢視，而後選出理想的植株栽種來進行雜交、互交及繁殖種子。

自花授粉與混合授粉

此法首先選出合於理想性狀之鱗莖，令其植株自交以增加性狀之整齊度及產生不分離系 (true breeding line)，然後再行混合授粉以恢復生長勢。 Jones 及 Mann[68]將改良洋蔥之程序說明於圖3。第一年：選出100個鱗莖作爲單獨系統之親本。第二年：每一植株之部分花序令其自交。第三年：檢定所有自交系統之後裔，收獲其自交種子(I_1 line)，並分別種植。再由每20～30個優良系統中選出15～20個最佳之鱗莖。第四年：種植第 3年所選之鱗莖，每一植株的一半花序進行自交，另一半則使其混合天然授粉。自交不得多於二次，否則會減少種子產量。混合天然授粉可保証種子之優良品質及避免自交弱勢之發生。第五年：種植第 4年自交植株(I_2 line)的種子，同時自25個最優良系統中選出15～20個鱗莖。第六年：選出之鱗莖種植於隔離田，任其

天然授粉，種子混合收穫，並繼續以天然雜交方式大量繁殖種子。

近親交配與選拔之同時運用，對花椰菜的整齊度及生長勢作了相當大的改良[38]。一般而言，選拔性狀及選拔方法乃由育種目標所決定。不同作物種類即有相當不一致之選拔性狀，如 calabrese 之整齊結球；花椰菜之整齊度、緊密性、色白及自動內捲性；甘藍之早熟性、緊密性、整齊球及球型指數；芹菜之抗幼苗抽苔及減少纖維成分；胡蘿蔔之整齊度、self colored core、少纖維、splitting 及高胡蘿蔔素；蘿蔔及蕪菁之高產量，及減少髓部組織；菠菜之延遲抽苔、葉質改良及暗綠色葉；洋蔥之高產、整齊、窄頸及良好的耐貯存性；甜菜根狀大小之整齊性、抗幼苗抽苔等等性狀。

對菠菜而言，早熟性是一重要特徵。而此特徵又與抽苔率及植株之生長有關。早熟性與產量極具關係，選拔某一性狀將附帶影響其他的性狀，早熟性同時易受環境因子所左右。因此，選拔或應根據葉原體(leaf initiation)爲標準，而不要根據易受光週性改變的抽苔性狀[109]。

American Seed Trade Association and Barnes 對美加地區藉各種不同育種方法育成的蔬菜品種有很詳細的報導[6·7·8·84·85]。此外，尚有許多有關蘆筍、十字花科、胡瓜、蘿蔔、朝鮮薊等之改良，亦可由 Corriols[21]，Honman[53]，Baggett[2]，Crisp *et al*[24]，Pyo[115]，Tulupova[113]，Yoon and Lee[137]，Nienhuis[106]，Lertrat and Lower[77·78]，Banga[3]，Watts[135]，Banga and Bennekom[5]，Ryder *et al*[121]等報告中參考。目前，蔬菜育種工作的問題、重要性及成就已受到相當的重視[4·57·58·113·114·136]。

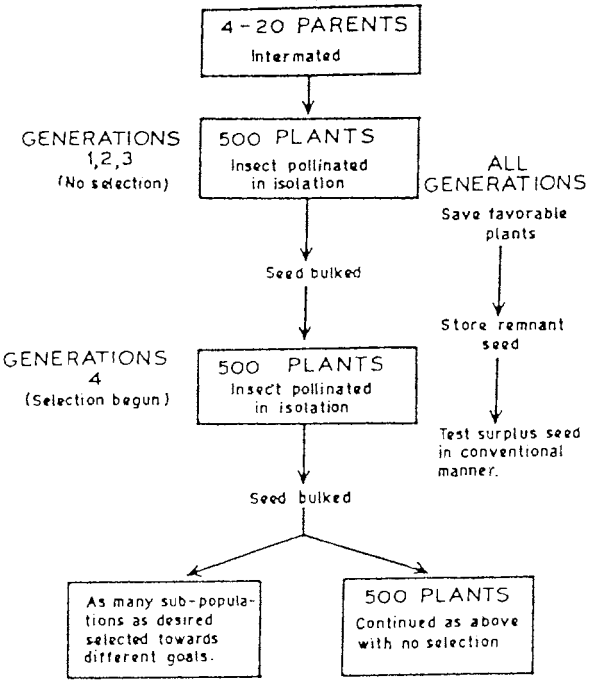


Fig. 3. Mass selection method in *ipomoea batatas* (From Jones, A., Crop Sci., 191, 1965. With permission.)

參 考 文 獻

1. Andrus, C. F., and G. W. Bohn. 1967. Cantaloup breeding : Shifts in population means and variability under mass selection. Amer. Soc. Hort. Sci. 90 : 209.
2. Baggett, J. R. 1976. Oregon CR-1 broccoli. HortScience 11 : 622.
3. Banga, O. 1954. Taproot problems in the breeding of root vegetables, Euphytica 3 : 20.
4. Banga, O. 1957. Horticultural plant breeding in the Netherlands. Euphytica 6: 11.
5. Banga, O., and J. L. Van Bennekom. 1962. Breeding radish for winter production under glass phytoron investigation for the development of a selection method. Euphytica 11 : 311.
6. Barnes, W. C. 1969. New vegetable varieties list XVI. HortScience 4 : 65.
7. Barnes, W. C. 1970. New vegetable varieties list XVII. HortScience 5 : 146.
8. Barnes, W. C. 1971. New vegetable varieties list XVIII. HortScience 6 : 124.
9. Barnes, W. C., and F. P. Cuthbert. 1975. Breeding turnips for resistance to the turnip aphid. HortScience 10 : 59.
10. Bohn, G. W., and C. F. Andrus. 1969. Cantaloup breeding : Correlations among fruit characters under mass selection. USDA Technical Bulletin 1403 : 1.
11. Brim, C. A. 1966. A modified pedigree method of selection in soybeans. Crop Sci 6 : 220.
12. Brim, C. A., and C. W. Stuber. 1973. Application of genetic male sterility to recurrent selection schemes in soybeans. Crop Sci. 13 : 528.
13. Brim, C. A., and M. F. Young. 1971. Inheritance of a male sterile character in soybeans. Crop Sci. 11 : 564.
14. Colbert, L. L., L. L. Darrah, and M. S. Zuber. 1984. Effect of recurrent selection for stalk crushing strength on agronomic characteristics and soluble stalk solids in maize. Crop Sci. 23 : 473.
15. Compton, W.A. 1968. Recurrent selection in self pollinated crops without extensive crossing. Crop Sci. 8 : 773.
16. Compton, W. A., and R.E. Comstock. 1976. More on modified ear-to-row selection. Crop Sci. 16 : 122.
17. 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.
18. Comstock, R. E. 1979. Inbred vs. the population as tester in reciprocal recurrent selection. Crop Sci. 19 (6): 881.

19. 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.
20. Coors, J. G. 1988. Response to four cycles of combined half-sib and S_1 family selection in maize. Crop Sci. 28 : 891.
21. Corriols, L. 1982. The different methods of breeding asparagus in France. Arch. Zuechtungsforsch 12 : 325.
22. Cress, P. E. 1966. Heterosis of the hybrid related to gene frequency difference between populations. Genetics 52 : 269.
23. Crisp, P. 1977. Breeding strategy for winter cauliflowers in South West Britain HortScience 52 : 347.
24. Crisp, P., A. R. Gray., H.James., J. M. Dudley, and S. Angell. 1981. Cauliflower and broccoli. Report National Vegetable Research Station 54.
25. Currah, L. 1985. Review of three onion improvement schemes in the tropics. Trop Agric. 62 : 131.
26. Cuthbert, F. P. J., and A. Jones. 1972. Resistance in sweet potatoes to *Coleoptera* increased by recurrent selection. J. Econ. Entomol. 65 : 1655.
27. 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.
28. Darrah, L. L., S. A. Eberhart, and L. H. Penny. 1978. Six years of maize selection in " Kitale Synthetic II ", " Ecuador 573 " and " Kitale Composite A " using methods of the comprehensive breeding systems. Euphytica 27 : 191.
29. Dowker, B. D., A. R. A. Bowman, and G. J. Faulkner. 1971. The effect of selection during multiplication on the bolting resistance and internal quality of Avonearly red beet. J. Hortic. Sci. 46 : 307.
30. Dukes, P. D., A. Jones. and F. P. Jr. Cuthbert. 1975. Mass evaluation of sweet potato seedlings for reaction to *Fusarium wilt* and rootknot nematodes. Proc.Am. Phytopathol. Soc. 2 (Abstr.), 133.
31. Eberhart, S. A. 1972. Techniques and methods for more efficient population improvement in sorghum. Oxford University Press, Oxford, England. 197.
32. Eberhart, S. A., Seme Debela, and A. R. Hallauer. 1973. Reciprocal recurrent selection in the BSSS and BSCBI maize populations and half-sib selection in BSSS. Crop Sci. 13 : 451.
33. Falconer, D. S. 1981. Introduction to quantitative genetics. Longman Inc., New York.
34. Fehr, W. R. 1983. Applied plant breeding. Iowa state Univ. Ames. Iowa.
35. Fehr, W. R., and L. B. Ortiz. 1975. Recurrent selection for yield in soybeans.

J. Agric. Univ. P. R. 9 : 222.

36. Gardner, C. O. 1978. Population improvement in maize. p. 207. In walden, D. B. (ed.). Maize breeding and genetics. John Wiley and Sons, Inc. USA.
37. Gautney, T. L., and F. L. Haynes. 1983. Recurrent selection for heat tolerance in diploid potatoes *Solanum tuberosum* subsp. *phureja* and *stenotomum*. Am. Potato J. 60 : 537.
38. Gilbert, J. C. 1955. Pua-kea-cauliflower for low elevations. Hawaii Farm Sci. 4 (2) : 1.
39. Goulas, C. K.,and J. H. Lonnquist. 1976. Combined half-sib and S_1 family selection in a maize composite population. Crop Sci. 16 : 461.
40. Goulas, C. K., and J. H. Lonnquist. 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.
41. Gray, A. R.,and P. Crisp. 1977. Breeding system, taxonomy and breeding strategy in cauliflower (*Brassica oleracea* var. *botrytis* L.). Euphytica 26 : 369.
42. Hallauer, A. R. 1967. Development of single-cross hybrids from twoeared maize populations. Crop Sci. 7 : 192.
43. Hallauer, A. R. 1984a. Reciprocal full-sib selection in maize. Crop Sci. 24 : 755.
44. Hallauer, A. R. 1984b. Compendium of recurrent selection methods and their application. CRC Critical Reviews in Plant Sci. 3 : 1.
45. Hallauer, A. R., and S. A. Eberhart. 1970. Reciprocal full-sib selection. Crop Sci. 12 : 315.
46. Hallauer, A. R., and J. B. Miranda. 1981. Quantitative genetics in maize breeding. Iowa state Univ. Press. Ames. Iowa.
47. Hayes, H. K., and R. J. Garber. 1919. Synthetic production of high protein corn in relation to breeding. J. Am. Soc. Agron. 11 : 308.
48. Hanson, W. D., and R. H. Moll. 1973. Experimental evaluations of relationships among populations resulting from intergradation among cultivars of *Zea mays* L. Genetics 73 : 133.
49. 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.
50. Hoard, K. G., and T. M. Crosbie. 1985. S_1-line recurrent selection for cold tolerance in two maize populations. Crop Sci. 25 : 1041.
51. 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.

52. Holland, H., and B. D. Dowker. 1969. The breeding of Avonearly, a red beet variety resistant to bolting. J. Hortic. Sci. 11 : 257.
53. Honma, S. 1965. Development and maintenance of uniformity in broccoli. J. Am. Soc. Hortic. Sci. 87 : 295.
54. Horne, F. R. 1954. Winter Cauliflower: history and breeding in the South West. Sci. Hortic. 11 : 128.
55. Horner, E. S., H. W. Lundy, M. C. Lutrick, and R. W. Wallane. 1963. Relative effectiveness of recurrent selection for specific combining ability in corn. Crop Sci. 3 : 63.
56. Hull, Fred H. 1945. Recurrent selection for specific combining ability in corn. J. Amer. Soc. Agron. 37 : 134.
57. Innes, N. L. 1982. The potential from plant breeding for vegetable crops. Sci. Hortic. 33 : 60.
58. Innes, N, L. 1983. Breeding field vegetables. Asian Vegetable Research and Development Center. Tainan. Taiwan. 34.
59. Jenkins, M.T. 1940. The segregation of genes affecting yield of grain in maize. J. Am. Soc. Agron. 32 : 55.
60. Jenkins, M. T. 1935. The effect of inbreeding and selection within inbred lines of maize upon the hybrids made after successive generations of selfing. Iowa State Coll. J. Sci. 9 : 429.
61. Jenkins, M. T., A. L. Robert, and W. R. Findley. 1954. Recurrent selection as a method for concentrating genes for resistance to *Helminthosporium turcicum* leaf blight in corn. Agron. Jour. 46 : 89.
62. Jinahyon, S., and W. A. Russell. 1969a. Evaluation of recurrent selection for stalk-rot resistance in an open-pollinated variety of maize. Iowa State Univ. J. Sci. 43 : 229.
63. Jinahyon, S., and W.A. Russell. 1969b. Effects of recurrent selection for stalk -rot resistance on other agronomic characters in an open-pollinated variety of maize. Iowa State Univ. J. Sci. 43 : 239.
64. Johnson, E. C., K. S. Fisher, G. O. Edmeades, and A. T. E. Palmer. 1986. Recurrent selection for reduced plant height in lowland tropical maize. Crop Sci. 26 : 253.
65. Johnston, T. D. 1981. Forage *Brassica* Breeding at the Welsh Plant Breeding Station. Welsh Plant Breeding Station Annu. Rep. 158.
66. Jones, A. 1965. A proposed breeding procedure for sweet potato. Crop Sci. 5 : 191.

67. Jones, A., D. P. Dukes, and F. P. Jr. Cuthbert. 1975. Mass selection in sweet potato : Breeding for resistance to insects and diseases and for horticultural characteristics. J. Am. Soc. Hortic. Sci. 101 : 701.

68. Jones, H. A., and L.K. Mann. 1963. Onions and their allies. Leonard Hill Books. Ltd., London.

69. Jones, A., J. M. Schalk, and D. P. Dukes. 1982. Progress in selection for resistance in sweet potato to soil insects of the WDS complex. In Proc. Ist. Int. Symp., Villareal, R. L. and Griggs, T. D., Eds., Asian Vegetable Research and Development Center, Tainan, Taiwan, 335.

70. Kalloo, Dr. 1988. Vegetable breeding. Volume I. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida.

71. Karffmann, K. D., and J. W. Dudley. 1979. Selection indices for corn grain yield, percent protein, and kernel weight. Crop Sci. 19 : 583.

72. Kenworthy, W. J., and C.A. Brim. 1979. Recurrent selection in soybeans. I. Seed yield. Crop Sci. 19 : 315.

73. Khotyleva, L. V., and A. V. Kil'chevskii. 1984. Efficacy of the first cycle of reciprocal recurrent selection based on an intervarietal tomato hybrid. Genetika 20 (9) : 1511.

74. Lambert, R.J. 1978. Breeding corn in a non-limiting environment. p.24. In Proc. Annu. Corn and Sorghum Res. Conf., Chicago. IL. 12-14 Dec. Amer. Seed Trade Assoc. Washington. D. C.

75. Lambert, R. J. 1984. Reciprocal recurrent selection of maize in a high-yield environment. Maydica 29 : 419.

76. Lertrat, K. 1985. Improving fruit yield in two pickling cucumber populations for a once-over mechanical harvesting system. Diss. Abstr. Int. B. 45(12), 3665 B.

77. Lertrat, K., and R. L. Lower. 1983. Pickling cucumber inbred line development by full-sib family selection(I). Rep. Cucurbit Genet. Coop. 6: 16.

78. Lertrat, K., and R.L. Lower. 1983. Pickling cucumber population improvement for increased fruit yields (I). Rep. Cucurbit Genet. Coop. 6 : 18.

79. Lertrat, K., and R. L. Lower. 1984. Pickling cucumber inbred line development by full-sib family selection (II). Rep. Cucurbit Genet. Coop. 7 : 8.

80. Lertrat, K., and R.L. Lower. 1984. Pickling cucumber population improvement for increased fruit yield (II). Rep. Cucurbit Genet. Coop. 7 : 9.

81. Li, C. C. 1978. First course in population genetics. Boxwood Press. Pacific Grove, California.

82. Lonnquist, J. H. 1964. Modification of the ear-to-row procedure for the impro-

vement of maize populations. Crop Sci. 4 : 227.

83. Lonquist, J. H., and D.P. McGill. 1956. Performance of corn synthetics in advanced generations of synthesis and after two cycles of recurrent selection. Agron. J. 48 : 249.
84. Lower, R. L. 1973. New vegetable varieties list XIX. HortScience 8 : 465.
85. Lower, R. L. 1975. New vegetable varieties list XX. HortScience 10 : 467.
86. Lower, R. L., and M. D. Edwards. 1986. Cucumber breeding p. 173. In Bassett, M. J. (ed.), Breeding vegetable crops. AVI Publishing Company, Inc. Westport, Connecticut, U. S. A.
87. Lower, R. L., and J. Nienhuis. 1985. Prospect for increasing yield in cucumber via *Cucumis sativus* var. *hardwickii* germplasm. In Biology and chemistry of the Cucurbitaceae. R. W. Robinson (ed.). Cornell Univ. Press, Ithaca, NY.
88. Lu, H. S., and R. J. Lambert. 1988. Response of two maize populations to recipr ocal recurrent selection in a high-yield environment. J. Agric. Res. China 37 (4) : 366.
89. Mareck, J. H., and C.O. Gardner. 1979. Responses to mass selection in maize and stability of resulting populations. Crop Sci. 19 : 779.
90. Marquez-Sanchez, F. 1982. Modifications to cyclic hybridization in maize with single-eared plants. Crop Sci. 22 : 314.
91. Martin, J. M., and A. R. Hallauer. 1980. Seven cycles of reciprocal recurrent selecion in BSSS and BSCBI maize populations. Crop Sci. 20 : 599.
92. Martin, M. J., and W. A. Russell. 1984a. Response of maize synthetic to recurrent selection for stalk quality. Crop Sci. 24 : 331.
93. Martin, M. J., and W. A. Russell. 1984b. Correlated response of yield and other agronomic traits to recurrent selection for stalk quality in maize synthetic. Crop Sci. 24 : 746.
94. McCollum, G. D. 1976. Onion and allies, in Evolution of Crop Plants. Simmonds, N. W., Ed., Longman. London. 186.
95. McGill, D. P., and J. H. Lonquist. 1955. Effect of two cycles of recurrent selection for combining ability in an open pollinated variety of corn. Agron. J. 47 : 319.
96. McNaughton, I. H. 1976. Swedes and rapes. In Evolution of Crop Plants, Simmonds, N. W., End. Longman. London. 53.
97. Melo, I. S., and C. P. Costa. 1983. Mass selection in a Pira Oura onion (*Allium cepa* L.) population for resistance to *Colletotrichum gloeosporioides*. Summa Phytopathol. 9 : 214.
98. Miles, J. W., J. W. Dudley, D. G. White, and R. J. Lambert.1980. Improving corn populations for grain yield and resistance to leaf blight and stalk rot. Crop

Sci. 20 : 247.

99. Miles, J. W., J. W. Dudley, D. G. White, and R. J. Lambert. 1981. Response to selection for resistance to four diseases in two corn populations. Crop Sci. 21 : 980.
100. Moll, R. H., C. C. Cockerham, C. W. Stuber, and W. P. Williams. 1978. Selection responses, genetic-environmental interaction, and heterosis with recurrent selection for yield in maize. Crop Sci. 18 : 641.
101. 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.
102. Moll, R. H., and H. F. Robinson. 1966. Observed and expected response in four selection experiments in maize. Crop Sci. 6 : 319.
103. 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.
104. National Academy of Science. 1972. Genetic vulnerability of major crops. NAS, Washington, DC.
105. Nicklow, C. W. 1983. The use of recurrent selection in efforts to achieve *Verticillium* resistance in eggplant. HortScience 18 (411) : 600.
106. Nienhuis, J. 1982. Response to different selection procedures for increased fruit yield in two pickling cucumber populations. Ph. D. Thesis. University of Wisconsin, Madison.
107. Opena, R. T., C. G. Kuo, and J. Y. Yoon. 1988. Breeding and seed production of Chinese cabbage in the tropics and subtropics. AVRDC Technical Bulletin 17: 35.
108. Opena, R. T., and S. H. Lo. 1979. Genetics of heat tolerance in heading Chinese cabbage . HortScience 14 : 33.
109. Parlevliet, J. E. 1968. Breeding for earliness in spinach (*Spinacia oleracea* L.) as based on environmental and genetic factors. Euphytica 17 : 21.
110. Paterniani, E. 1978. Reciprocal recurrent selection based on half-sib progenies and prolific plants in maize (*Zea mays* L.). Maydica 23 : 209.
111. Paterniani, E., and R. Vencovsky. 1977. Reciprocal recurrent selection in maize (*Zea mays* L.) based on testcrosses of half-sib families. Maydica 22 : 141.
112. Pecaut. P., H. Bannerot, and E. Berninger. 1983. Breeding varieties of vegetables and ornamental plants. C. R. Seances Acad. Agric. France 69 (15) : 1255.
113. Penny, L. H., W. A. Russell, and G. F. Sprague. 1962. Types of gene action in yield heterosis in maize. Crop Sci. 2 : 341.
114. Peterson, C. E. 1975. Plant introduction in the improvement of vegetable cultivars. HortScience 10 : 575.

115. Pyo, H. K. 1981. Historical observations on the cultivar development of Chinese cabbage in Korea. In Chinese cabbage Proc. Tainan, Taiwan, Asian Vegetable Research and Development Center. 41.

116. Rachie, K. O., K. Rawal, J. D. Pranckwiak, and M. A. Akinpeln. 1965. Two outcrossing mechanisms in cowpeas (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.). Euphytica 24 : 159.

117. Ramanujam, S., and K. L. Sethi. 1975. Yield improvement by mass selection in Ajowan. Indian J. Genet. Plant. Breed. 35 : 327.

118. 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.

119. 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.

120. Ryder, E. J. 1979. Lettuce in leafy salad vegetables. AVI Publishing, Westport, Conn. 13.

121. Ryder, E. J., N. E. de Vos, and M. A. Bari. 1983. The globe artichoke (*Cynara scolymus* L.). HortScience 18 : 646.

122. Smith, O. S. 1983. Evaluation of recurrent selection in BSSS, BSCBI, and BS 13 maize populations. Crop Sci. 23 : 35.

123. Smith, O. S., R. L. Lower, and R. H. Moll. 1978. Estimates of heritabilities and variance components in pickling cucumber. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 103:222.

124. Sprague, G. F. 1954. Breeding for resistance to stalk rot. p.33-43. In Proc. Annu. Hybrid Corn and Sorghum Ref. Conf., chicago, IL.1-2 Dec. Amer. Seed Trade Assoc., Washington, D. C.

125. Sprague, G. F. 1977. Corn and corn improvement. American Society Agronomists, Madison, Wisconsin.

126. 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.

127. Strefeler, M. S. and T. C. Wehner. 1985. Estimates of genetic variances and covariances of three fresh-market cucumber populations. Cucurbit Genetics Cooperative Report 8 : 26.

128. Sullivan, J. G., and F. A Bliss. 1983. Recurrent mass selection for increased seed yield and seed protein percentage in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) using a selection index. J. Am. Soc. Hortic. Sci. 108 : 42.

129. Swarup, V. 1977. Breeding procedures for cross-pollinated vegetable crops. Indian Council of Agricultural Research, New Delhi.

130. Thompson, D. L. 1969. Selection for stalk quality in corn. P. 7-14. In Proc. Annu. Corn and Sorghum Res. Conf., Chicago, IL. 9-11 Dec. Amer. Seed Trade Assoc., Washington, D. C.

131. Thompson, D. L. 1972. Recurrent selection for lodging susceptability and resistance in corn. Crop Sci. 12 : 631.

132. Thompson, D. L. 1982. Grain yield of two synthetics of corn after seven cycles of selection for lodging resistance. Crop Sci. 22 : 1207.

133. Tulupova, A. A. 1981. Method for the rapid breeding of cabbage. Kartofel Ovoshchi 12 : 18.

134. Walejko, R. N., and W. A. Russell. 1977. Evaluation of recurrent selection for specific combining ability in two open-pollinated maize cultivars. Crop Sci. 17 : 647.

135. Watts, L. E. 1960. The use of new technique in breeding for solidarity in radish. J. Hortic. Sci. 35 : 221.

136. Whitaker, T. W. 1979. The breeding of vegetable crops. Highlights of the past seventy-five years. HortScience 14 : 359.

137. Yoon, J. Y., and S. S. Lee. 1981. Considerations for breeding Chinese cabbage for summer conditions in Korea. In Chinese cabbage. Proc. 1st Int. Symp., Asian Vegetable Research and Development Center. Tainan. Taiwan. 443.

138. Yoon, J. Y., and R. T. Opena. 1977. Residual genetic variances on two Chinese cabbage populations after one cycle of recurrent selection. Korean J. Breeding 8 : 156.

十 字 花 科 蔬 菜 育 種

沈 再 發
台灣省農業試驗所鳳山分所

概 念

十字花科植物包括有51屬，計約218種，其中蕓苔屬 (*Brassica*)就有37種爲最多者。本科內包括許多重要之蔬菜、油菜、飼料及藥用作物。蔬菜上以蕓苔屬(*Brassica*)和蘿蔔屬(*Raphanus*)爲最重要。從育種的觀點看，主要十字花科蔬菜如甘藍、結球白菜、花椰菜、蘿蔔等有下列幾種共同特性:

1.大部分種類需經一段時間的低溫，才能形成花芽和開花。
2.屬異交作物，通常爲蟲媒，特別是蜜蜂。
3.大部分有自交弱勢現象，(芥菜、西洋油菜除外)。
4.主要收穫物在開花前，所以宜在可售產物時期行選拔或評價。

茲以甘藍爲例，育種上之主要過程說明如下:

生育階段		主要過程
營養生長	種子	
	↓	
	幼苗	
	↓	在一般生長條件下作田間試驗
	幼苗期(juvenile phase)	
	↓	
	可售產物←-------選拔	
	↓	
	營養生長之維持或繁殖越冬	
	(需一定期間的低溫，以促進花芽形成)	
	↓	
生殖生長	開花←----------授粉(蜜蜂或人工)	
	↓	
	種子之發育	
	↓	
	種子成熟←----------種子採收	

從以上之過程。可知選拔→營養繁殖之維持→開花授粉，爲很重要的步驟，茲分述如下：

選　　拔

育種工作的開始是行品種試作，結束也是行品種試作，從開始到結束的重要工作就是選拔。選拔時由於每一族群之變化有其遺傳上的背景，且在栽培時除了遺傳背景外，加上環境因素上的變化，因此很難能正確的行此工作。但是，在正常的季節行選拔是最重要的，選擇耐熱的品種就得在夏季栽培，選拔晚抽苔性的品種就得在冬季栽培。 例如：6、7、8月高溫季節的早生花椰菜、甘藍、結球白菜，就得需在此成熟時選拔，並將此選拔植物體維持到其開花季節。如果在開花季節才行選拔，也就失去耐熱性的意義。其他生態上的特性，除耐熱性、晚抽性外，如耐病性、耐寒性、高溫結球性、低溫結球性、早熟多收性、耐濕性、耐旱性、及貯藏性等，都需依所訂育種目標，來行選拔的。

營養繁殖及維持

一、目的

1. 繁殖子代用：所選拔之個體必需越多，才能誘起花芽分化和開花，繁殖下一代用。
2. 半永久性維持：爲評估所選拔植物與子代的遺傳關係，此植物必需維持數年。
3. 永久性的親本維持：爲維持遺傳上有不變的親本，保持其營養系之繼續維持繁殖。
4. 大規模之繁殖用：以同樣的營養系大量繁殖供交配檢定用，並可用於優良植物的大規模種子的生產。同時可用於同一營養系的不同條件下試驗用。

二、方法——通常以下列扦插法來維持

1. 芽尖扦插法：此爲可靠而簡單的一種方法，以甘藍爲例，經選拔後去掉球葉，於是從莖上長出許多的側芽，利用此側芽行扦插。爲增加扦插的成活率，扦插前插穗基部可塗發根生長素，如α-NAA或β-IAA等，同時爲抑制蒸散作用的過旺盛，扦插床最好能保持較高的空氣濕度，在荷蘭插於四份泥炭土和一份砂的混合土壤中，苗床用玻璃框蓋起來，使保持適當濕度。並使土壤能保持20～22℃，此種方法，在青花菜也很容易長出側芽，但是結球白菜，由於不易長側芽，因此，無法用此法繁殖維持。
2. 根莖插法：營養系也可以由根莖插來維持，如花椰菜雖然不容易長側芽，但是，於花球收穫後，在根莖部長不定芽，此不定芽就可用來保持所選的個體。
3. 莖葉插法：由芽尖扦插和根莖扦插法，從一株植物最多僅可繁殖10～20株而已，如以莖葉插法，甘藍於越冬開花後，溫度升高而又變成營養生長，此時具有很長的莖，將此莖剪成 2公分長，帶有葉和芽的插穗，不僅可使一單株在短時間內可得 100以上的插穗，同時又容易成活。
4. 其他：利用組織培養技術，持植株之根莖葉、花或芽等器官行培養以維持。例如：由花椰菜、青花菜之花蕾， 在20℃以上溫度，於 Linsmaire 與 Skoog (1965)培養基內，添加適當之 Kinetin 和 IAA，可誘成植物體以保持營養系。其他結球白菜之腋芽培養也已可能。

授 粉 技 術

一般自然授粉時，以蜜蜂、大黃蜂和蠅類爲媒，但是行人工授粉時，其技術如下：

1.用具：授粉夾、75%酒精、12×36 硫酸紙袋、標示牌、迴紋針、毛巾、鉛筆、紅白毛線、圓形培養皿、和授粉箱等。

2.授粉：套袋前將已開的花全部摘除。經3～4天後行授粉工作，自交授粉時，以紅毛線繫結分爲開花部分和蕾期部分，用授粉夾撥開蕾期花蕾使柱頭凸出，並以當日新鮮花粉，一次行開花和蕾期授粉。行雜交授粉時，一般將未開之花蕾剪掉，僅行開花授粉（須具備自交不親和條件者），授粉後於花瓣枯黃脫落時將硫酸紙袋打開。

育 種 方 法

一、選種

以個體或系統之族群爲對象，加以選拔的育種方法，依操作之差異分爲混合選拔法、系統混合選拔法和分群混合選拔法等。

1.混合選拔法(mass selection)

爲幾個世紀以來，最簡單的繁殖法，用於維持族群。起初種子播於田間，開花後自然採取種子，後來的人在種子生產時除去劣株(負集團選拔)，而近百年來，則以選出優良之植株作採種(正集團選拔)，選出之植株，在越冬後同時開花，收取種子，此種方法所需技術及費用都較少，且很快的可將所需特性選出，但是此法無法得到很整齊的一致性和完整不變的後代，而需有精練的經驗繼續選拔。對於那一類個體形態之選拔要能把握。且選拔時，常爲顧及其整齊性時，常把所選拔株數過少，而引起其後代生長勢減少或採種量減少現象。因此，選拔時儘量要株數多些，至少要在50株以上，同時對於各種形質上最好能選出各樣形態而混合爲宜。

方法：第一年將所搜集的在來種依品種別選出優良個體，行自然授粉採種，將種子混合。第二年仍依品種別將第一年所採種子播種後，再自其中選拔優良個體採種，種子混合後同樣行第三年之選拔工作。通常三年之選拔就對原品種之特性有所改良的。

值得注意的是對於已改進良好的品種，以此方法的效果不大，只可用爲該品種特性維持的方法。

2.系統混合選拔法(pedigree mass selection)

以系統之集團爲對象的選拔方法。原理與混合選拔相同，但是對於收量等之數量性狀選拔時，以個體爲單位行調查。所選個體作爲系統栽培，行系統之比較，以決定選拔系統和個體。

其方法於第一年自隔離栽培之在來品種中行個體選拔，以個體別採種，第二年以個體別行系統栽培，就其中系統選拔淘汰不良者。第三年所選之系統繼續以系統栽培與系統選拔。如此行系統選拔2～3代之優良系統，將其種子全部混合，於隔離地行混合採種。

本方法在數量性狀上或特定性狀之選拔較一般混合選拔效果大，適於本地種混雜時使用。

篠原(1958)爲避免混合選拔法之難達整齊性和系統混合選種法有遺失優良基因之虞，同時能在短期內達到選拔之效果，提出母系選拔法 (maternal line selection)。其方法爲自許多基因型之集團中，選拔具有生產力强的母株，以自然授粉方式行採種。此方法又叫多父育種法。自基本集團中選出 100株以上之母本種於原種圃，在其中央種植所選之特優母本20株，以自然授粉後行個體別採種。次年以所採單株種子行系統栽培選拔最優之2～3系統，再就2～3系統中選出20株爲優良母本種植於原種圃中間，於其周圍種植自其他系統所選之母本，並行天然授粉採種。繼續2～3年可得到較整齊之品種。其模式如圖1。

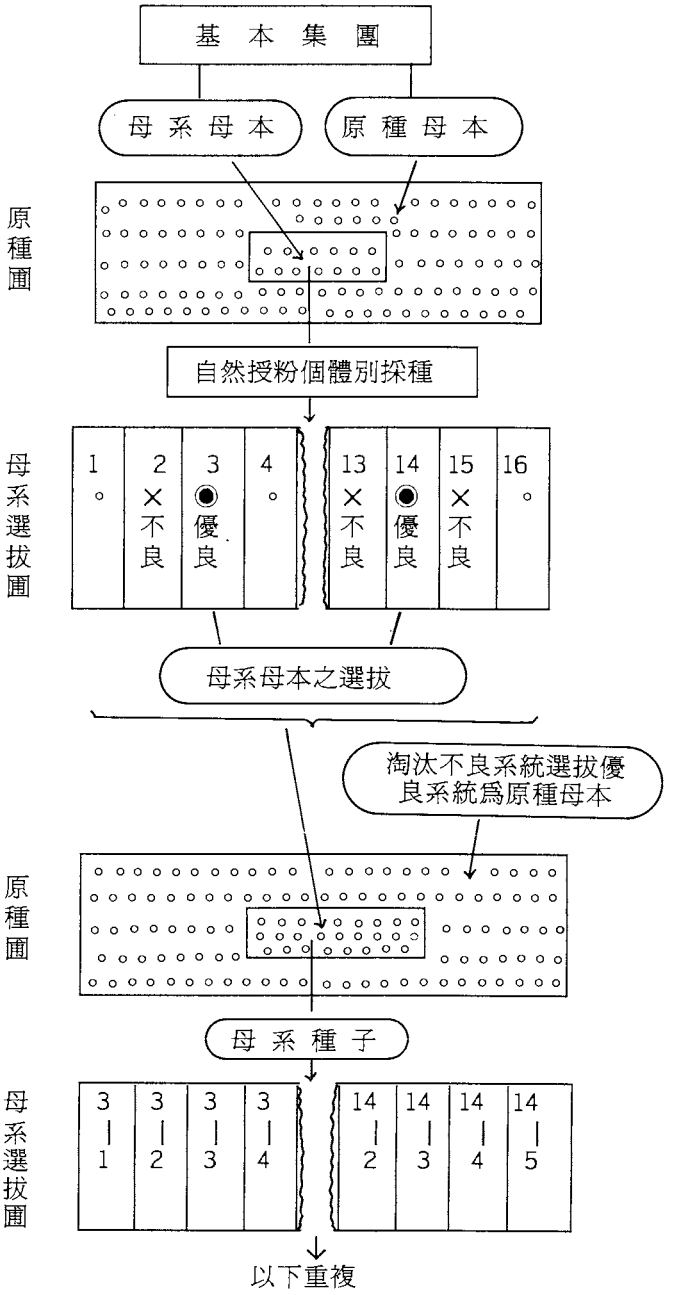


圖1. 母系選拔法之模式圖(篠原, 1958)

3.分群混合選拔法(group mass selection)

本地品種由於含有許多不同的基因型，外形差異甚大，可將性狀相似的植株選拔混合成爲一個群，性狀不同可爲不同的群，將這些不同的群隔離採種，然後進行各群之比較試驗並可繼續選拔優良群。各群中對於目標性狀仍以混合選拔方法行之。

此方法爲：本地品種→分群(群別中之選拔個體混合)→群間比較試驗→優良群之選拔及群內混合選拔→優良群之決定。其模式如圖2.

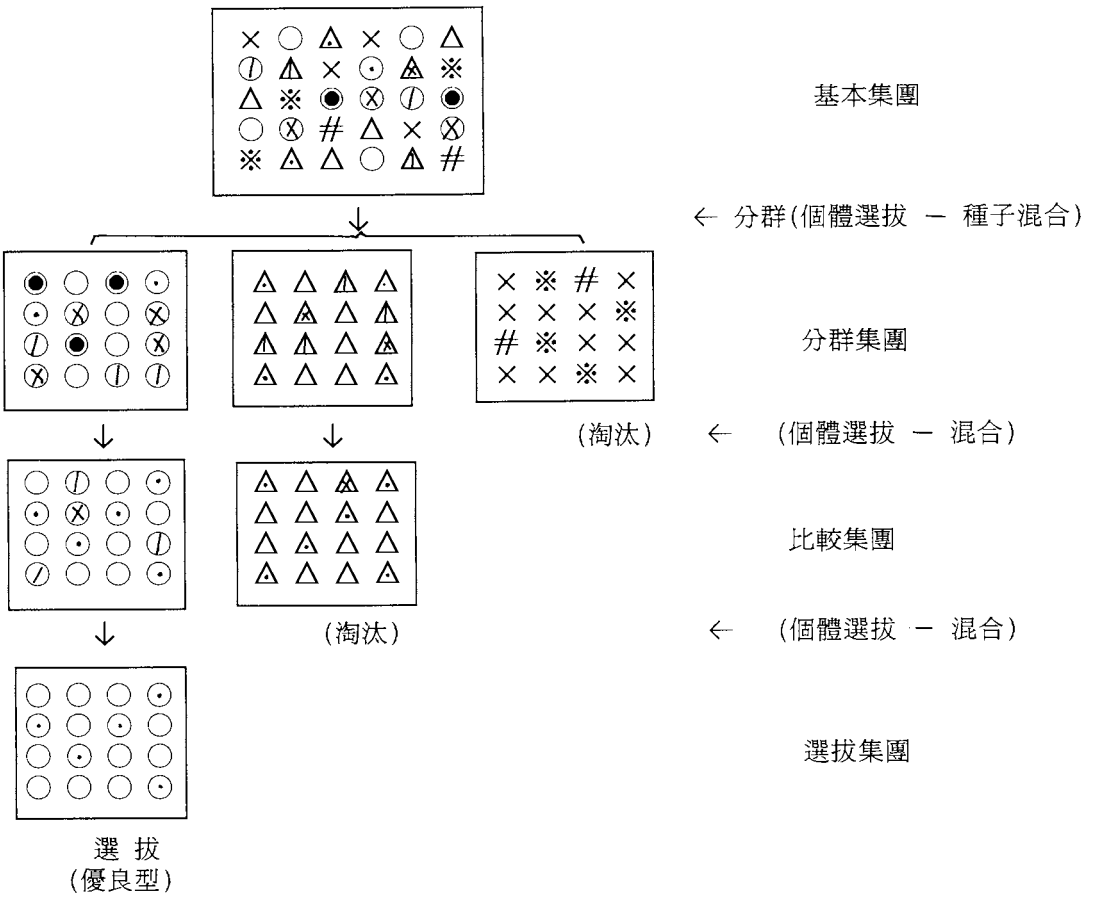


圖2. 分群混合選拔法之模式圖

二、利用自交不親和性以育成雜交一代品種

1.意義

健全之花於行自交或其特定系統間的授粉時，不產生結實之現象，此種不親和性僅由 S-alleles 存在所形成。在一個族群中行自交數代後可以分離出許多不親和性基因。這些同位於單基因座上的許多等位基因稱爲 S-alleles。

此種利用自交系內相互交配爲不親和性(sib-incompatibility)的兩個自交系，其雜交爲親和性者(cross-compatibility)，在自然條件下以媒介昆蟲行授粉，達到雜交一代品種的育種方法。此法育成之品種具備有下列優點:

(1).雜種優勢性。

(2).整齊性。

(3).永續性。

(4).種子易生產性。

許多之生態特性如耐病性、抗蟲性、耐熱性、耐寒性、高溫結球性、低溫結球性、晚抽性、早熟多收性、耐旱性、耐濕性等可利用二系統之雜交得到此特性。十字花科蔬菜爲異花授粉作物爲主，形質之整齊性難能一致。由集團選拔之品種，因個體間有不同基因之集團，如栽培地或時期不同時常因環境之變化，其遺傳基因之環境反應也發生變化，而不能達到整齊性。而該項之增殖時，也常因育種者或年限之不同，而產生品種之特性逐漸變異的情形。爲要提高此整齊度，自交後可行形質上相同者之選拔。可是自交若干代後，雖然形質上達固定，其生長勢卻發生衰弱，所謂自交弱勢現象，同時有採不到種子的自交不親和性發生。因此利用不同系統特性相互交配成一代雜種，不僅性狀之整齊(整齊性)，同時增加了雜種優勢性。由於兩親本皆爲純系，每年用同樣親本所採取之種子，皆爲相同之一代雜種(永續性)。此一代雜種爲隔行種植不同親本，利用蜜蜂授粉， 在種子生產上當是輕而易舉的(種子易生產性)。

2.不親和性之利用

在所選拔之品系行數代自交後，可以發現到S等位基因，我們可以列如: S_1、S_2、S_3 … Sn。而此自交系內之S_1S_2自交是沒有種子的，同樣的也有相同遺傳組成的，其S_1S_1之自交也是沒有種子的。當自交系內的個體間相互交配(或稱爲兄妹間交配)爲不親和性者，稱之爲兄妹不親和性(sib-incompatibility)。以兩個具有不同等位基因 S，其相互間雜交爲親和性(cross-compatibility)的系統，於自然條件下以蜜蜂爲媒介，則可採到雜交品種，如A系統(S_1S_1)×B系統(S_2S_2)→雜交種子(S_1S_2)。由此兩個系統所取的雜交種，叫單雜交。如果由此兩個單雜交再相互雜交，所產生的叫雙雜交。

十字花科蔬菜之自交不親和性是屬於胞子體型(sporophytic type)，決定於雌雄兩植物的胞子體之基因組成，與煙草、百合等決定於雌植物和雄植物體的配子體型 (gametophytic type)有所不同的。胞子體型的兩親本交配時，只要有一或二個相同的 S 基因存在時，則其交配不發生受精而沒有種子。例如:

$S_1\ S_2 \times S_1\ S_2$ (花粉: S_1 和 S_2)

↓

不稔(胞子體型)

$S_1\ S_2 \times S_1\ S_3$ (花粉: S_1 和 S_3)

↓

不稔(胞子體型)

如其爲配子體型時則爲親和性。如：

$S_1\ S_2 \times S_1\ S_3$

↓

$S_1\ S_3$ ，$S_2\ S_3$

如爲不同 S 基因相互交配時，則爲親和性並產生種子。如：

$S_1\ S_2 \times S_3\ S_4$

↓

稔性

$S_1\ S_3$ ，$S_2\ S_3$ ，$S_1\ S_4$ ，$S_2\ S_4$

然而許多十字花科蔬菜上的不親和性系統，發現有修飾基因之存在。除了等位基因 S之外，發現此 S 基因間具有顯隱性之分，並且相同 S 基因在柱頭和花粉上的顯隱性關係並不一致。因此，如S_1S_3 植物上產生的S_3花粉，由於S_3對S_1表顯性，以S_1S_2 爲母本時，雖具有共同之S_1基因，但其爲親和性。

$S_1\ S_2 \times S_1\ S_3$ （花粉：S_1 和S_3 ，而S_3 對S_1 表顯性）

↓

$S_1\ S_3$ ，$S_2\ S_3$ ，$S_1\ S_2$ ，$S_1\ S_1$

通常其顯性關係之表示法以

$S_x > S_y$　表S_x 對S_y 顯性。

$S_x : S_y$　表S_x 對S_y 等位性。

利用基因 S在柱頭上和花粉上的顯隱性關係，治田(1962)將多年之十字花科蔬菜育種分成下列四類型可達實際應用。列如表 1。

3. S基因顯隱性關係及其雜交之利用

(1).二對 S 基因

以兩個不同的 S 基因相互雜交而成，即爲單交(single cross)。如果兩對 S 基因具有顯隱性之分，依上述四類型之親和性，如爲第Ⅰ類型時，S_b 對S_a 表顯性，則可以三向雜交(three-way cross)之利用，如$S_aS_a \times S_aS_b$ 兩親皆爲親和。如爲第Ⅱ類型$S_aS_a \times S_aS_b$ → 親和，而$S_aS_b \times S_aS_a$→不親和，即一親不親和。第Ⅲ類型時 $S_aS_a \times S_aS_b$ →不親和，而 $S_aS_b \times S_aS_a$→親和，同樣爲一親不親和。如爲第Ⅳ類型時，則二對 S 基因不能作三雜交利用(如圖3)。

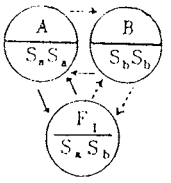
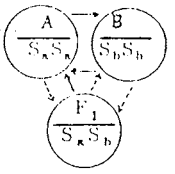
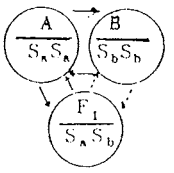
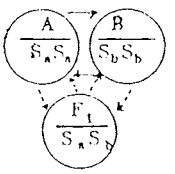
(2).三對 S 基因

以三對不同 S基因，則無論那一種類型皆可作三雜交利用，且其兩親皆爲親和性。如圖4。同樣的，三對 S 基因也可作雙雜交利用，如圖4。如$(S_aS_a \times S_bS_b) \times (S_aS_a \times S_cS_c)$，不論爲第Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ類型，兩親皆爲親和性。第Ⅳ類型則爲不親和性。而$(S_aS_a \times S_bS_b) \times (S_bS_b \times S_cS_c)$ ，其第Ⅰ類型時，兩親皆爲親和性，如爲第Ⅱ或第Ⅲ類型時，則一親爲親和性，另一親爲不親和性。第Ⅳ類型時，則不能利用爲雙雜交。餘此類推如圖4。

(3).四對 S 基因

四對不相同之 S 基因，依四種類型有不同的許多雙雜交組合利用(如圖5)。其無共

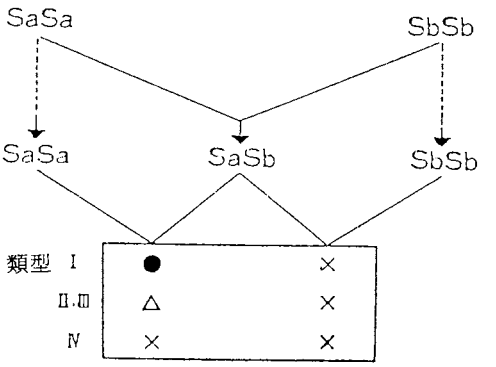
表 1. 十字花科蔬菜的自交及雜交不親和性之遺傳型分類表(治田 1962)

類型	遺傳基因型	基因之顯隱性關係		供試品種或系統名					
		♀	♂	孢子甘藍	結球甘藍	青花菜	結球白菜	蕪菁	蘿蔔
Ⅰ		$S_a < S_b$	$S_a < S_b$	泉州孢子甘藍 S_1K-1-7 泉州孢子甘藍 S_2K7-1-11	Alde Copenhagen Market S_1A_3-5-6-2 Slow Bolting Flat Dutch SoB_2 中野極早生S 271-3				
Ⅱ		$S_a : S_b$	$S_a < S_b$	Surehead SoSul Danish Ball Head So D_2 Copenhagen Ma S_2c1-13-3		Morses Medium E. S_1 Me6-4	京都白菜3號 S_4K26-5-9-2-3 松島純3號 SoM1 松島純3號 SoM7	聖護院大蕪菁 SoM_1	黑葉美濃早生 SoB_3 耐病美濃早生 SoMp11
Ⅲ		$S_a < S_b$	$S_a : S_b$		前田晚霜 S_1M4-4				
Ⅳ		$S_a : S_b$	$S_a : S_b$				京都白菜3號 S_3K20-3-8-2 野崎春蒔1號 SoN7 錦帶白菜 SoKT17	早生小蕪菁 S_1T_2-3	綠葉美濃早生SoY1 綠葉美濃早生SoY2 耐病美濃早生 SoMA12 耐病美濃早生 SoME11

-------- 雜交不親和性
———— 雜交親和性
⟶ 授粉之方向

同基因時，不論何種類型，兩親本皆爲親和性，如$(S_aS_a \times S_bS_b) \times (S_cS_c \times S_dS_d)$。共同基因爲顯性時，其第Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ類型兩親皆爲親和，而第Ⅳ型則爲兩親都不親和。共同基因在一親中爲顯性而另一親中爲隱性時，其第Ⅰ型爲兩親皆親和，第Ⅱ、Ⅲ型則一親

A．二對不同S等位基因之三向雜交利用



B．三對不同S等位基因之三向雜交利用

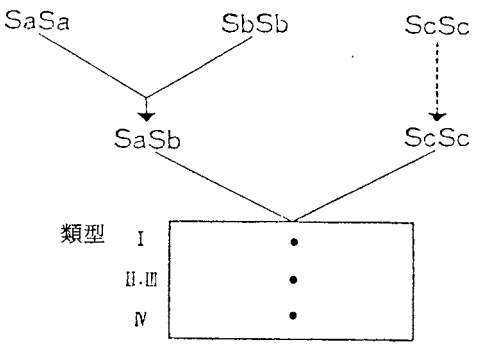
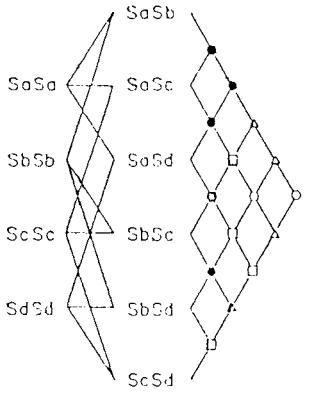


圖3．二或三對S等位基因之三向雜交利用。
（基因顯隱性關係：Ⅰ Ⅱ Ⅲ型爲a<b<c，Ⅳ型爲a:b:c；
●兩親都親和，△一親不親和，×兩親都不親和）

遺傳因子	F_1 遺傳因子	雙雜交時之稔性情形
S_aS_a	S_aS_b	遺傳類型 I II III IV
S_bS_b	S_aS_c	● ● ● ×
S_cS_c	S_bS_c	● △ △ ×
		× × × ×

圖4．三對S基因之雙雜交利用（治田 1962）
註：顯隱性關係……Ⅰ Ⅱ Ⅲ型爲a<b<c，Ⅳ型爲a:b:c
●……兩親皆親和
△……一親爲親和，片親爲不親和
×……兩親皆不親和



雜交F_1之基因型	類型 Ⅰ	Ⅱ	Ⅲ	Ⅳ
○無共同基因	+	+	+	+
●共同基因爲顯性	+	+	+	−
△共同基因在一親中爲顯性 另一親中爲隱性	+	±	±	−
□共同基因在兩親中皆爲顯性	−	−	−	−
可能之雙交組合數 基因數 3	2	1	1	0
4	11	7	7	3
5	35	25	25	15

圖5. 四對S基因之雙交利用 (治田 1962)
(基因顯隱性關係：Ⅰ.Ⅱ.Ⅲ型爲a<b<c<d；第Ⅳ型爲a:b:c:d；+：兩親皆親和；-：兩親都不親和；±：一親可親和)。

爲親和，另一親爲不親和。第Ⅳ型則兩親皆不親和。還有共同基因在兩親中皆爲顯性時，不論爲何種類型兩親都不親和。因此，四對 S基因可以作雙雜交的組合數，於第Ⅰ類型可能產生11個組合。第Ⅱ和第Ⅲ類型各有7種組合，而第Ⅳ類型僅有3種可能。

上述 S 基因之利用，係依據 S 基因成直線式顯性關係所做的模式圖，但是所育成的自交系，並不一定是如所述的$S_a<S_b<S_c<S_d$的理想順序。而且同一 S 基因在柱頭上和花粉上的顯隱性關係並不一致。Tompson 和 Taylor (1966)自芥藍分離許多之 S基因，列於圖6。不僅 S 基因在柱頭與花粉的顯隱性或等位性不同，其顯性之表現於柱頭上比花粉更沒有呈直線性的排列。因此，在實際利用上就有所限制的。

4.不親和性基因顯隱性關係之檢定

在育種過程中如何分辨自交之因子和顯隱性關係，是很重要的步驟。其檢定方法是，首先我們取一些親本，假如其含有因子型 S_aS_b($=I_0$ 世代)，將此植物行蕾期授粉，並同時行營養繁殖。從自交的後代(I_1 世代)，取至少13個個體行相互正反交配(因爲至少能找到一個植物具有三個基因型的機率)並也與營養繁殖的親本行相互正反交配。

假如親本(I_0 世代)因子型爲S_aS_b，其自交子代(I_1 世代)我們可以發現，有S_aS_a，S_aS_b，S_bS_b 約爲 1：2：1 比例。由雜交的結果，我們可以得到下列的可能性(假定 $S_a<S_b$)。

可能性A：有1/4的交配其相互正反交配皆爲親和性，其餘之交配 (3/4)爲不親和性。此雜交親和性之I_1植物就是持有S_aS_b基因，其餘I_1 植物的基因型可由其自交後代(I_2)來檢定。以所知的S_bS_b植物爲父本，與各爲13個體的I_2 爲母本，其雜交後有兩種可能出現：

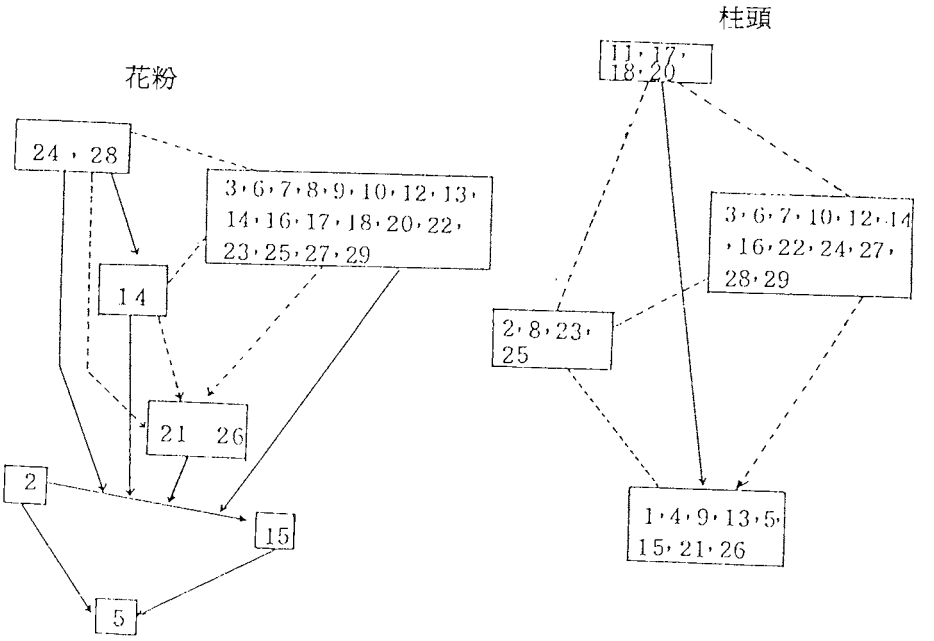


圖6. 芥藍之S基因的顯隱性或共顯性關係 (Tompson and Taylor 1966)
實線箭頭：上面群對下面群顯性。
虛線箭頭：兩群間的異型結合具共顯性或上面群對下面群顯性。
點線：相互共顯性。

(1).所有之雜交爲親和性者，此I_1親本即爲S_aS_a。

(2).部分爲雜交親和性(約爲3/4)其餘爲不親和性者，此I_1親本即爲S_aS_b。

此第 I 型之檢定三個基因型需要二世代。

可能性B：部分的雜交(約爲3/4)爲正反交不親和性，而其餘的雜交爲單方向的親和性(以I_0植物爲父本)。此單方向親和性I_1植物，就帶有基因型S_bS_b。因此，就可發現此爲第Ⅱ型，其餘之I_1植物，以S_bS_b爲父本行雜交，如雜交爲親和性者爲S_aS_a，不親和性者則爲S_aS_b。

可能性C：部分的雜交(約爲3/4)爲正反交皆爲不親和性，而其餘的雜交爲單方向的親和(以I_0植物爲母本)。此單方向親和性I_1植物，就帶有基因型S_bS_b。因此，就可發現此爲第Ⅲ型。其餘之I_1植物，以S_bS_b爲母本行雜交，如雜交爲親和性者爲S_aS_a，不親和性者則爲S_aS_b。

可能性D：其正反雜交皆爲不親和性，在此情況下行I_1 世代13個個體間行全互雜交，可能有下列之二種狀況出現：

(1).如全爲不親和性雜交，則此I_0親本即爲同型結合S_aS_a。

(2).如有親和性組合，則此I_0親本即爲異結合S_aS_b，因此我們就發現此爲第Ⅳ型。

此I_1正反雜交親和性植物即爲S_aS_a和S_bS_b，而其正反雜交皆不親和性者，即爲S_aS_b。有關此檢定之結果，列如下表可便於查對。

5.Sibs 和其他問題

表2. S基因顯隱性關係檢定表

類型		I		II		III		IV	
I_0 親本 / I_1世代	理論值	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
S_a S_a	¼	+	+	−	+	+	−	−	−
S_a S_b	½	−	−	−	−	−	−	−	−
S_b S_b	¼	−	−	−	−	−	−	−	−
可能性		A		B		C		D	

−：雜交不親和　　+：雜交親和

目前利用自交不親和性育成雜交一代品種，除了雜交優勢和有整齊性外，同時每年都具有同一性狀之品種栽培，因此爲農民之所歡迎。世界上進步的國家，其甘藍、孢子甘藍、結球白菜、花椰菜等幾乎都是雜交一代品種，此雜交F_1之育成，要能實用上到採種，最早也得7～8世代到完全育成也得要10世代以上，因此，育種目的之建立，育種材料之收集，以及形態上、生態上的選拔，都要事先就顧慮到，否則將浪費很多的時間和精力，且育種過程中，有些系統雖經歷年自交，永無法找到不親和性種子之存在，例如極早生花椰菜是個例子，同時，由於自交之不親和性機構，尚未完全明白，有些自交不親和性系統，其仍分離有自交親和和不親和之後代，而無法固定，此是否有所謂變更因子或平衡因子等之存在，尚不得而知。

其次此種F_1之雜交採種時，係由兩不相同的不親和因子相互雜交而成，此兩自交系之雜交得由昆蟲爲媒，昆蟲之帶花粉，不僅是行親本間的授粉，而且有同自交系內不同植物體間的兄妹授粉(sib-pollination)，和同一植物內的不同花朵的自花授粉 (self-pollination)此兩種授粉結果而產生非雜交性種子，稱之爲Sibs。因此，一個良好的雜交F_1品種，是不容許有過高的Sib的比例，此Sib之比例，除由不同的系統而有異外，同一系統也由不同採種地區或季節而有異，且同一植物的大小和花齡也有變化，尤其是花開時的溫度等條件而有改變，在超過25℃以上溫度時，自交系易轉變成弱的 sib-incompatibility，所以自交系的選拔，宜注意到對環境因子穩定的不親和性系統，其他採種時兩親本需有足夠的花粉供給，也即親本之種植比例能相近，花開時兩親本如不一致時，有一親本的早花和另一親本的晚花，都有Sibs之出現，將上述所說，可歸納下列幾樣事項，做成育自交系的參考:

(1).兩自交系親本，必需爲不同的S-allele 並爲雜交親和性。

(2).兩個自交親本的雜交F_1，必需具良好園藝性狀。

(3).每一自交系需具有穩定的自交和兄妹間交之不親和性。

(4).兩自交系的生育一致，尤其開花在同一時期。

三、種屬間雜交

1.意義

一個優良品種需有優良遺傳基因之蓄積。此遺傳因子在原有之品種系統內選拔時用分離

育種法，同一種內之數品種選拔時可用雜交育種法。但是一種內的遺傳基因之變異有所限制，欲育成品種的遺傳基因組合能力也有限。種屬間雜交係自異種屬導入有用之遺傳基因，爲種內雜交所無法得到的形質。此種屬間雜交除二種親本之特性均等的併合一起，以種屬間雜種直接利用外，也可以原作物品種之一或二缺點，利用他種屬所發現具有的有用形質（耐病蟲性等)之基因導入。

2.染色體組與人爲合成品種

Moringa與 U 根據染色體組與其相互種間交配後所得雜種，觀察染色體配對之結果，將 *Brassica* n=8(b)，9(c)及10(a)以一基種染色體組(monogenome)來表示。n=17，18及19爲二基種染色體組(digenomeor amphidiploid)複合而成，即bc，ab，ac所組成(圖7)。之後由染色體數不同之種間雜交，證明了*Brassica*屬內之異質倍數性之存在。而*Brassica*屬內種間及*Brassica*與*Raphanus*之屬間雜交也很早就有此研究。細胞學上觀察此等屬間雜種的染色體配對情形，證明*Raphanus*之染色體組 R與Brassica之a、b和c有部分相同的關係，也即可能R與a、b、c源自同一染色體組進化而來的。

有關人爲合成種屬間品種，除種屬間本身具交配親和性，在自然或人爲選拔下可形成許多新品種外，另以人爲異質倍數體之育成方面，也有許多之成就（如圖9)。但有關此種屬間雜交之親和性及稔性問題再分述於後。

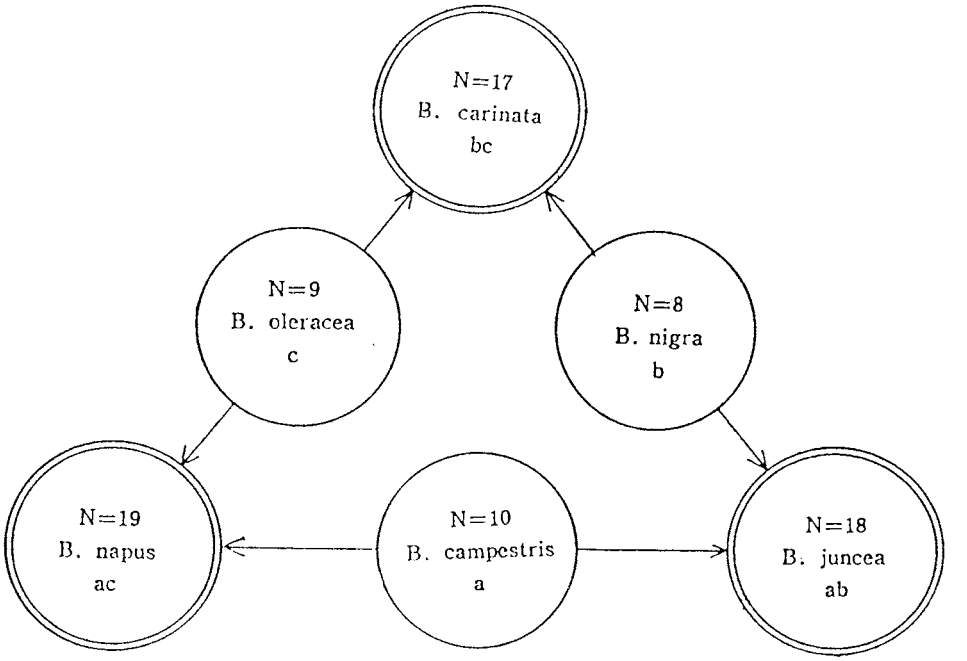


圖7. 蓑苔屬之 Genome 關係

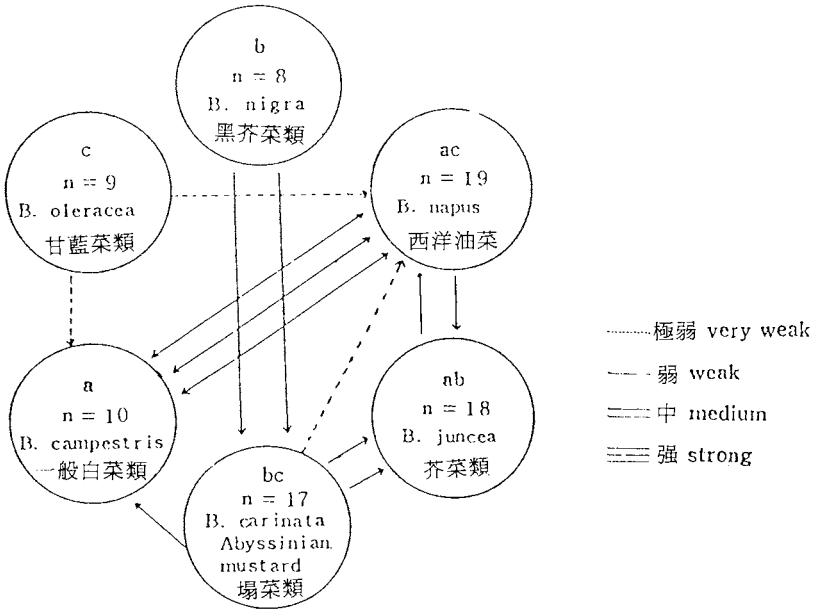


圖8.蕓苔屬之染色體組與交配親和性情形(柴田,1958)

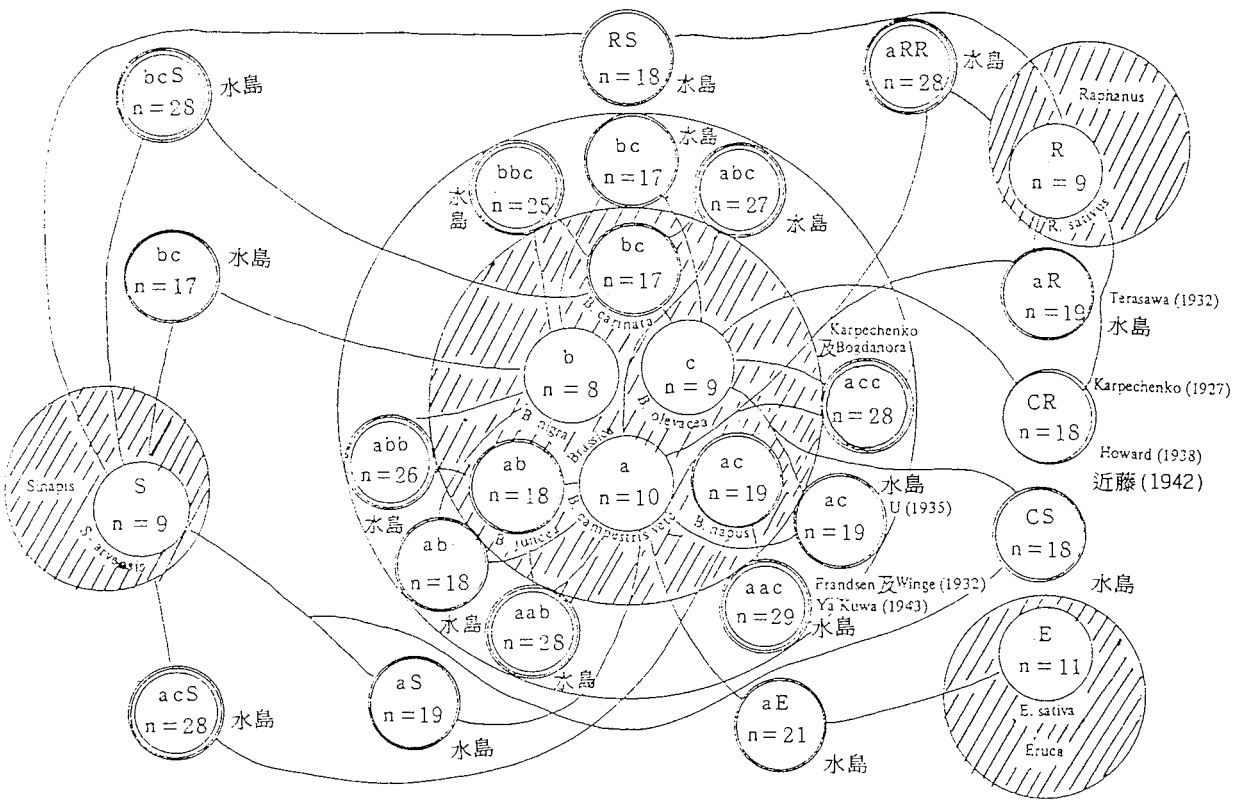


圖9.人爲異質倍數體之育成(水島,1952)

註: 染色體數以N表示。 斜線圓內係自然種。
異質倍數體係由人爲或自然形成,二元四倍體爲二重圓,二元及三元六倍體爲三重圓表示。

3.種屬間雜交法

種屬間雜交育種目前以*B. campestris*(2n=20)×*B. oleracea* (2n=18)合成*B. napus*(2n=38)，*R. sativus*×*B. oleracea* (2n=18)合成*Raphanobrassica*(2n=36)及*B. campestris*(2n=20)×*R. sativus* (2n=18)合成*Brassicoraphanus*(2n=38) 育種較多(圖10)。有關人爲合成法以*B. napus*爲例，Anderson 與Olsson(1959)推測有下列途徑：

(1).完全合成種之方法：

(A).二倍體個體間之正反交配：

a.以 2n=19(ac)之F_1形成非還元配偶子，而生成 2n=38(aacc)之F_2植物。

b.以秋水仙素處理誘成 2n=38(aacc)。

c.由endomitosis(核內分裂)使F_1形成 2n=38。

(B).四倍體個體之正反交配：通常之育種法。

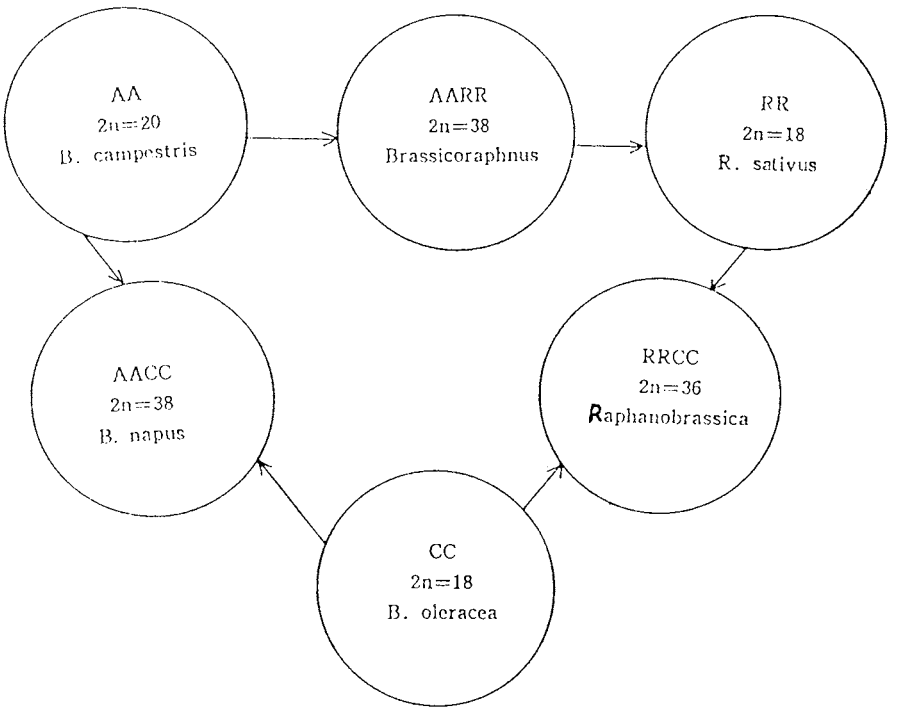


圖10.主要之人爲合成菜類之染色體組

(C).二倍體與四倍體之交配使形成acc，aac或aacc個體。

(2).半合成種之方法：

(A).2n=19(ac)之F_1形成非還元減數卵，以自然之*napus*花粉交配作成。

(B).自然之*napus*逐漸導入新的*campestris*或*oleracea*之Genome：

a.首先*napus*以其基本種的*campestris*或*oleracea*行交配作成aac或acc。

此種非減數配偶子以*oleracea*(c)交配或以*campestris*(a)交配作成aacc。

b.以前項之aac或acc植物，行秋水仙素處理倍加，此複合二倍體aaaacc或aaccccc植物，以*oleracea*(c)或*campestris*(a)交配以作成aacc。

4.種屬間親和性與稔性

Sinskaia(1927,1928)行廣泛的 *Brassica* 種間之雜交檢討交配親和性關係。水島(1952)以*Brassica*，*Sinapis*，*Eruca*及*Raphanus*四屬行廣泛之種及屬間交配，並將此屬間雜種行染色體倍加成複合二倍體行遺傳育種學之研究，並歸納交配之結果如下:

(1).種間之交配不一定全比屬間交配有較高之親和性，如:*R. sativus*和*B. oleracea*之屬間雜交比、*B. campestris*和*B. oleracea*之種間雜交具親和性。

(2).同一Genome之交配，其兩親本之品種或個體之差異，其雜交親和性有很大的差別。

(3).二基種與其所構成之Genome之一的一基種行雜交時，此一基種之Genome之異，其親和性有很大差別。

(4).親和性很低之種或屬間雜交得到很少的雜種外，常有與♀親本同樣的二倍性僞雜種(false hybrid)出現。

(5).雜種所得到之種子比僞雜種種子爲小，其長徑及短徑約爲僞雜種之70%以下。

(6).2N種屬間雜交時，常有父或母本之Genome重複而成三倍性雜種發生。

通常種屬間雜交親和性低，種子稔性也低或無。例如人爲合成 *napus*時，*campestris*和*oleracea*之交配其所獲得之雜種數很少，而需要行大量的交配。細田(1961)爲增加種間雜交率，經試驗結果認爲:

(1).接木法: 以cc爲砧木嫁接aa接穗，再以cc之花粉交配，無法得到雜種。而以aa爲砧木接上cc，再以aa之花粉交配可得到雜種。

(2).aa爲母本，交配前花柄注入硼酸水溶液100ppm，再以cc花粉交配，可得到雜種。

(3).2N之aa爲母本，以4N之cccc行受粉，也可得到雜種。

(4).cc爲母本，以aa花粉行交配，結莢良好者行胚培養。

其他也可利用中間雜交植物之利用，例如*R. sativus*與*B. oleracea*對*B. carinata*與*B. napus*之雜交很困難，以*R. sativus* 與*B. oleracea*之複合二倍體*Raphanobrassica*則很容易與 *B. carinata*，*B. napus*雜交(Karpechenko,1937)。

5.僞雜種之成因

有關僞雜種之可能引起之原因可列出如下數項:

(1).眞正雜種而母本之形質表現完全爲顯性。

(2).除雄作業未徹底而自交受精或由鄰花授粉所引起。

(3).雄核未受精，其中心細胞(極核合一而成)發達成之二倍性胚。

(4).母本個體之營養組織(珠心等)之異常胚所發生。

(5).正常之半數性卵的染色體倍加所形成之單爲生殖發達而成。

(6).異常分裂所形成之三倍性卵之單爲生殖發達而成。

十字花科之所發生之成因，以最後二者之可能性爲大。 U(1935)認爲*Brassica*之二倍性，並不是非還元性配偶子所形成。僞雜種之成因由異種花粉之刺激，半數性卵於卵細胞分開之初期染色體倍加，而形成的二倍性單爲生殖。由此染色體倍加之卵，再與雄核結合時，母

本則形成三倍性雜種。父本之 Genome 倍加之三倍性雜種則由卵核與二個雄核之triple fusion形成。Robbelen (1966)以*B. oleracea*，*B. campestris*及 *B. napus*相互雜交結果，親和性低之組合產生較多之僞雜種；親和性高之組合則母本之Genome重複之三倍性雜種出現頻度增加。

6.僞雜種之固定情形

有關十字花科蔬菜僞雜種固定的情形，如戶刈.菅野(1950)以*B. napus*(♀) × 聖護院蘿蔔(♂)結果：由同一母本所誘導之系統間，其形質差異性大。而行*B. napus*之自交授粉者則其系統無此變異性。伊藤、治田、光島(1949) 以芝罘白菜、京都白菜3號爲母本，分別以葉牡丹和聖護院蘿蔔爲父本交配結果，則發現僞雜種所繁殖個體間之變異少，所得系統具整齊性，而也有數系統後代形質，也有分離現象。另 Robbelen(1966)以*B. oleracea*之紅色莖葉系統(RR)與綠色系統(rr)的雜種(Rr)，用 *B. campestris*爲父本行授粉，在54個體的僞雜種中，紅:綠爲26:28(約1:1)，其後代之系統，未見有分離現象，皆爲 Homo。還有西貞夫等(1964)以 *R. sativus*之白色根品種與紫色根品種之F_1爲母本，以各種*Brassica*行授粉，在47個體僞雜種中紫色:白色爲23:24。白色根之次代全爲白色根。紫色根之次代則除有紫色外，尙有不完全著色個體出現。因此，在目前所得資料內有表示分離者，也有表固定者，育種上利用僞受精以達到固定的有效方法，似尙感不安定。

7.種屬間之實用化情形

在實際實用化者如結球白菜軟腐病抵抗品種 "Hiratsuka 1 號" 之育成(清水、金澤等，1962)，係利用由*B. campestris* ×*B. oleracea* 之雜種西洋油菜*(B. napus)*，將其抗病性導入結球白菜內。又如西貞夫(1980)之白藍菜之育成，係利用結球白菜與甘藍以人爲合成結球性之*B. napus*。此白藍菜具結球白菜之多汁、柔軟、纖維少，同時具有甘藍之甜味、耐熱，又對於軟腐病有較强的抵抗性。生井、細田 (1967)以蕪菁(a)× 球莖甘藍(c)人爲合成耐寒、高產之瑞典蕪菁(Rutabagas)。

最近日本之私人公司以甘藍類×白菜類之胚培養F_1爲材料，用雙雜交方法育成千寶菜一號和二號(圖11)。千寶菜一號之葉色濃綠色類似小白菜，具有甘藍類的甜味。千寶菜二號之葉色比一號爲淡，葉呈波狀。此二品種除對軟腐病有抵抗性外，耐熱和耐寒性强，並含高量維他命等，該品種已推廣深獲好評。

四、雄性不稔之利用

*B. oleracea*與*B. campestris*之主要十字花科蔬菜，因具有自交不親和性基因存在，而*B. napus*與*B. junceaa* 不存在自交不親和性基因，尙未有F_1品種育成，但是近年來利用雄不稔以育成F_1品種之研究已極積進行中。

雄性不稔之遺傳形式可分爲二類:

1.基因型雄性不稔(genic male sterity):係由核內之基因所控制 。

2.基因與細胞質雄性不稔(gene-cytoplasmic male sterity)：係由基因與細胞質之相互關係所控制。通常稱之爲細胞質雄性不稔。

目前F_1種子之生產仍以細胞質雄性不稔爲主。就其利用技術分別說明如下:

1.基因型雄性不稔

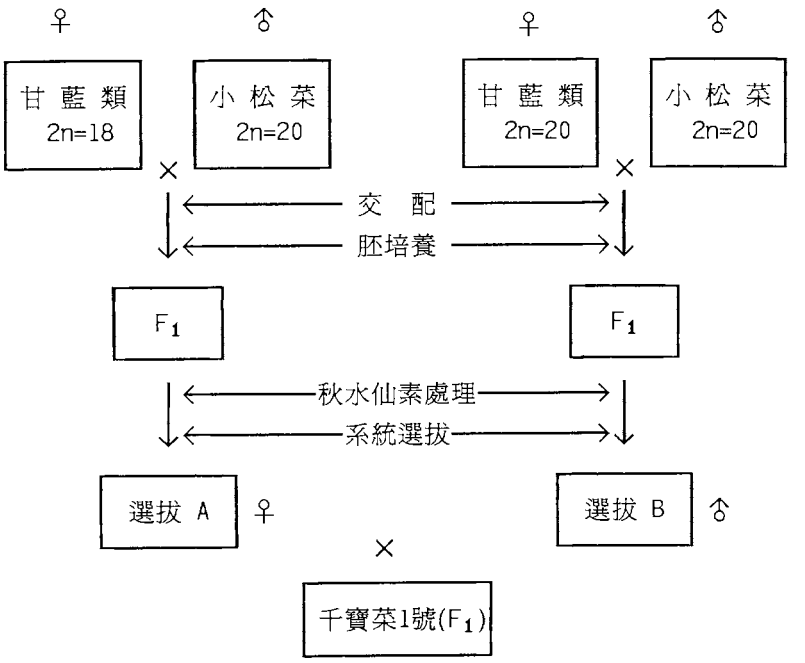


圖11. 千寶菜1號之育成模式圖

通常爲一對隱性基因所控制，爲維持雄性不稔系統 A-line(msms)，需要有基因 Msms 之維持系統B-line行雜交。而檢定出此異型結合體 (hetrozygous)時，需要個體別與A-line雜交，於次代選出雄性不稔與雄可稔爲1:1分離比的個體。然後F_1 之採種時，以A-line和C-line於隔離地栽培，從A-line採種(圖12)，而A-line之可稔個體，由雄性不稔基因之外表形狀或由其與連鎖之記號基因(marker gene)所形成之性狀識別，於開花前拔除。

最近由組織培養行A-line之雄性不稔個體於試管內大量繁殖。以此不稔個體群與C-line隔離採種，可免除間拔可稔株之困難和手續。

該基因型雄性不稔，目前以自交作物利用爲主，十字花科蔬菜之利用尚未見。

2.細胞質雄性不稔之利用

以雄性不稔的細胞質與雄性不稔基因，及稔性回復因子之關係來控制雄性不稔與可稔，其F_1種子生產之體系如圖13。

雄性不稔株可由偶然機會發現，或由種間屬間雜交之後代行連續回交而發現。由此雄性不稔系統與欲雜交之品種行個體間雜交，以F_1，F_2與親本行回交，由此F_1之雄性不稔與可稔個體之分離情形，以判定供試品種之維持系統和稔性回復系統之利用可行性。

其F_1全部爲雄性不稔者，即爲與雄性不稔系統持有不同細胞質 (N細胞質)而其核具有rf同型結合基因存在。以此行5～6次的B-line回交後，即可育成A-line。此A-line除特有細胞質外，皆與B-line具相同之遺傳組成。

最近，細胞融合技術之發達，在短時間內可育成持有異型細胞質而同型基因的系統。最初由相對細胞融合成體細胞雜種，由再分化的分離選出持有新細胞質的雄性不稔系統。

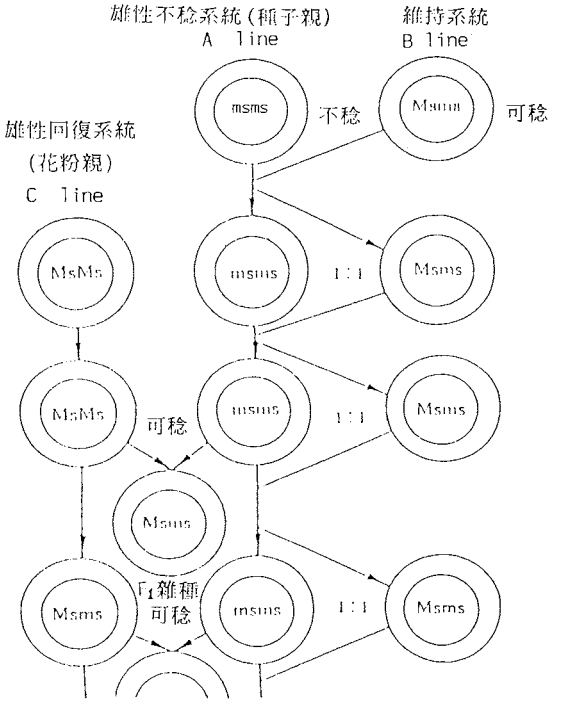


圖12. 利用基因性雄性不稔之F_1種子採種體系
ms：雄性不稔因子，Ms：稔性回復因子

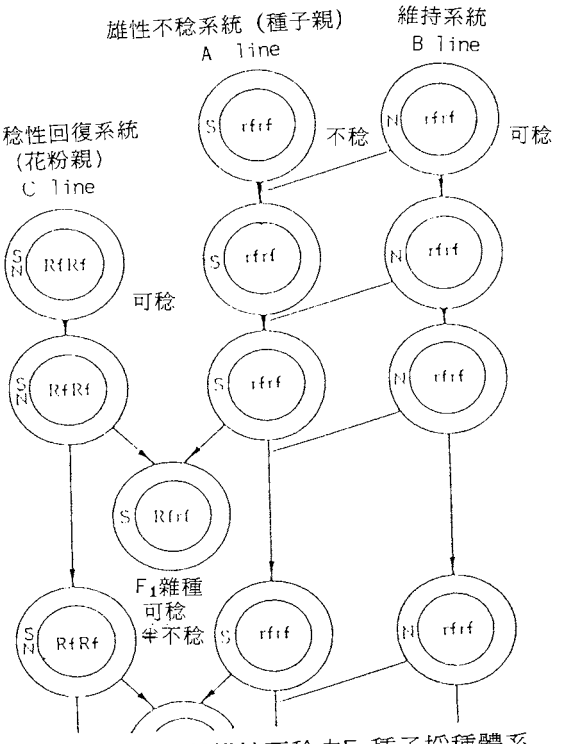


圖13. 利用細胞質雄性不稔之F_1種子採種體系
rf：雄性不稔性， Rf：稔性回復因子

以細胞質供給體之protoplast行 X光線照射處理使其核變成不活性化，另以所要育成之品種的protoplast行Iodineacetoamide處理使其弱體化，兩者行非對稱細胞融合以提高獲得雜種細胞的頻度。再由雜種細胞使其再分化。如此得到所欲育成品種的核，具有細胞質雄性不稔系統(圖14)。

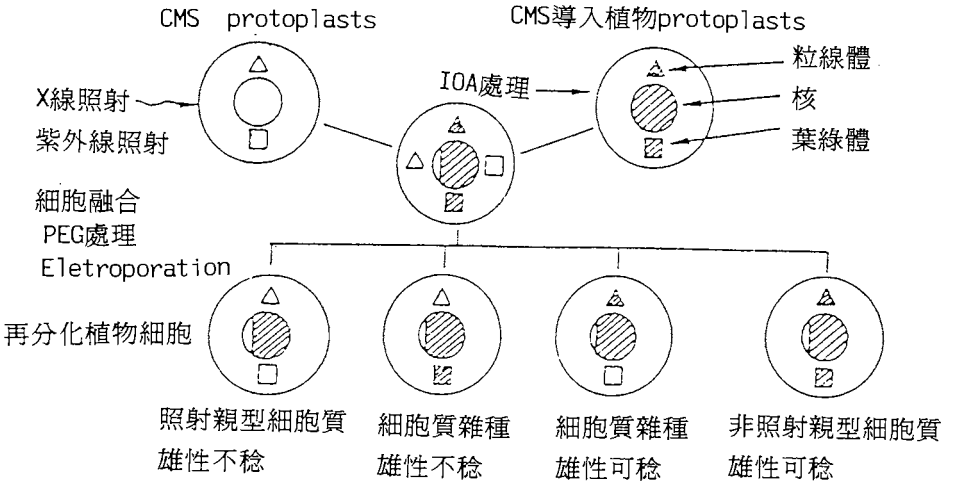


圖14. 利用非對稱細胞質融合以作成細胞質雄性不稔系統

爲育成優良之F_1雜種，A-line 必需選取具有高組合力的 C-line作爲雜交。通常是以雜交F_1行組合力檢定以確定所需選拔 C-line 的品種。所選出之品種要行F_4～F_5世代，或以花粉、花藥培養作成自交系，分別再與 A-line作雜交組合力檢定，如 F_1需要爲稔性時，則C-line需要有稔性回復因子之存在。

細胞質雄性不稔之穩定性仍受環境的影響，尤其是高溫條件可回復成稔性。因此F_1種子也有本身A-line系統混合之危險，與利用自交不親和性不穩定系統的Sibs問題相似。然而以細胞融合法，新細胞質的利用較爲容易。因此可得到許多異型細胞質而同型基因的系統。將此等系統再行溫度對稔性回復程度的檢定後，需可選拔出穩定性的細胞質雄性不稔系統。

3.*Brassica*及其近緣種之細胞質雄性不稔性

(1).Ogura CMS

Ogura 於1968年於蘿蔔上最早發現CMS，而蘿蔔之CMS也發現有稔性回復因子之存在。但是將此不稔細胞質導入*Brassica*後，則無稔性回復因子，後代全爲雄性不稔。同時於低溫下，引起黃化現象(chrolosis)及蜜腺之發育不良。

雖然有此缺點，但是該CMS很穩定。於1983年Pelletien以持有 Ogura CMS不稔細胞質的*B. napus* 與一般 *B. napus*行細胞質融合，而作出不發生黃化的CMS系統。使Ogura CMS系統之利用於蕓苔屬蔬菜成爲可能了。

另一方面自 *Raphanus* 導入稔性回復因子，卻因導入後也導入了不良之性狀。而蜜腺則由核之遺傳背景發育程度有所差異，只要有適當之維持系統育成的話，亦可解決問題。

目前自*Raphanus*之細胞質導入*Brassica*時，由於發生黃化及蜜腺之不發達，自遠緣引入細胞質所育成之CMS系統，又有不適之性狀，要達F_1之實際應用尚有待研究。

(2).Nap CMS

Thompson(1972)，志賀、鳥場等各在 *B. napus*發現CMS，此CMS在*B. napus*約2/3品種皆有存在。同時也發現其稔性回復因子之存在。因此只要育成維持系統的話，就可選拔許多供爲花粉親的品種。

但是*napus*之CMS穩定性差，栽培溫度超過20℃以上時稔性就回復。非得選開花期之氣溫在比較低的地區不適宜採種。目前F_1之採種利用研究尚無多大進展。

另一方面，與*napus*親和性高的*B. campestris*內也有細胞質雄性不稔之存在。而*B. campestris*大多品種中卻不存在稔性回復基因。在var. *rapifera*中已發現有稔性回復基因了。現在在*campestris*所發現之CMS對溫度之穩定性比*napus*爲高。

(3).*B. juncea* CMS

Anard (1985)發現*B. juncea*之CMS。此 CMS爲花藥成花瓣化或雌蕊化，對溫度反應顯穩定，但*juncea* 稔性回復系統的存在很少。且此類之研究不多。我國*juncea*之利用很多，今後期待有所進展。

參 考 文 獻

1.沈再發、廖公益 1975　影響葉深甘藍自交不親和性之因素及其自交不親和性之打破　農林廳種苗繁殖場試驗報告　第四輯13-22

2.水島宇三郎 1952　アブラナ類の核遺傳學的研究　日本東北大學遺傳育種研究室 pp. 1-112

3.西貞夫、栗山尙志、平岡達也 1964　アブラナ科蔬菜の種間および屬間交雜に關する研究 I. Pseudogamyによる傾母雜種(matroclinous hybrid)の利用について 日本園試報告 3:161-250

4.細田友雄 1961　ブラシカ屬內ゲノム合成によるナプス型作物の育成に關する研究　日本東京教育大學農學部紀要第7號　1-74

5.蔬菜種子生產研究會 1988　育種および原種生產における雄性不稔の利用　バテクによる野菜の採種　p.261-276

6.Haruta, T. 1962. Studies of self-and cross-incompatibitity in cruciferous vegetable. Takiipl. Breed. Exp. Stn. Kyoto. Japan. Res. Bull. No. 2. 1-169.

7.Johnson, A. G. 1971. Factors affecting the degree of self-incompatibility in inbred lines of brussels sprouts. Euphytica. 20: 561-573.

8.Johnson, A. G. 1972. Some cause of variation in the proportion of selfed seed present in F_1 hybrid seed lots of Brussels sprouts. Euphytica, 21: 309-316.

9.Namai, H., M. Sarashima, and T. Hosoda, 1980. Interspecific and inter-generic hybridization breeding in Japan. Brassica crops and wild allies. Jap. sci. soc. Press. Tokyo. P. 191-201.

10.Nishi, S. 1980. Differentiation of Brassica crops in Asia and the breeding of HAKURAN, a newly synthesized leafy vegetable. Brassica crops and wild allies. Jap. Soc. Press. Tokyo. P. 145-149.

11.Tuompson, K. F. and J. P. Taylor. 1966. Non-linear dominance relationships. Heredity. 21: 345-362.

瓜 類 育 種

蕭吉雄、楊偉正
台灣省農業試驗所園藝系

前 言

葫蘆科 (Cucurbitaceae)多原產於熱帶及亞熱帶地區，爲一年生或多年生的蔓性草本植物，其中有九屬三十種已成爲栽培作物，其分佈由熱帶到溫帶，主要栽培地區包括拉丁美洲、北美洲、北非、南歐、熱帶及溫帶亞洲。在植物分類上已作經濟栽培的九個屬，分別是冬瓜屬 (Benincasa)、西瓜屬(Citrullus)、黃瓜屬(Cucumis)、南瓜屬(Cucurbita)、葫蘆屬 (Lagenaria)、絲瓜屬(Luffa)、苦瓜屬(Momordica)、佛手瓜屬(Sechium)及蛇瓜屬(Trichosamthes)，它們可作爲水果、蔬菜、飼料、油用、食用種子、纖維及裝飾等。本省栽培的主要瓜類作物(表一)，包括西瓜(含瓜子西瓜)，甜瓜(含香瓜、露地洋香瓜、溫室洋香瓜、哈蜜瓜、越瓜及菜瓜)，絲瓜 (含圓筒絲瓜及稜角絲瓜)、胡瓜、苦瓜、扁蒲 、冬瓜(含節瓜)、南瓜及佛手瓜，爲本省最主要的蔬菜群之一。

從民國六十六年到六十七年與七十六年到七十七年比較，由表二可看出西瓜和甜瓜等經濟價值較高之瓜類，栽培面積逐漸增加，而瓜子瓜、越瓜則大幅減少，胡瓜則均保持在4,000到4,500公頃之間，苦瓜近年來因品種改良，價格看俏，栽培面積有明顯的增加，而絲瓜及扁蒲尚無資料可查，其栽培面積估計分別約在4,500～5,000及1,200～1,800公頃之間。

由於瓜類作物花朵碩大，一次雜交可獲得較多的種子，具有明顯的雜種優勢，且一代雜交種已普遍被國內外農民接受，因此育種方法和過去則有不同。本文將以西瓜、甜瓜和胡瓜三種主要瓜類作物之共同特性，分類，遺傳，過去育種上的成就，育種目標及育種方法作一綜合性的介紹。

瓜類的共同特性

瓜類蔬菜分佈很廣，栽培歷史很久，在植物形態方面及生活條件的要求上，有許多相同之處，因此在栽培技術上就產生了一些共同特點。

1. 植物形態上的共同性：瓜類根系一般都很發達，但容易木栓化，受傷後再生能力較弱，宜以育苗盤或育苗缽育苗。其次它們的莖絕大多部爲蔓性，莖上有卷鬚，可以攀緣向上，爭取陽光，利用空間，充分發揮光合作用；節上能生不定根，可以吸收水分及養分和防止風害。因此瓜類蔬菜可行棚架栽培，亦可行匍地栽培。瓜類具有很強的分枝性，葉腋可生側蔓，側蔓的發生和瓜類的結果及整枝有密切關係。瓜類蔬菜基本上是雌雄異花同株，容易自然雜交，採種時應設法防止。很多瓜類的性型具有相當可塑性，因此可以人爲來控制其性型，不少瓜類具有單偽結果性。

表一、重要瓜類之學名、英名、中名及染色體數目

學　　名	英　　名	中　　名	染色體數目 (2n)
Momordica charantia L.	Bitter gourd	苦　瓜	22
Lagenaria siceraria (Mol)Standl.	Bottle gourd	扁　蒲	22
Cucumis sativus L.	Cucumber	胡　瓜	14
Cucumis melo L.	Muskmelon	甜　瓜	24
Cucubita moschata Duch ex Poir.	Pumpkin	南　瓜	40
Cucurbita pepo L.	Squash	南　瓜	40
Cucurbita maxima Duch.	Squash or pumpkin or winter squash	南　瓜	40
Luffa acutangula (Roxb.) L.	Ribbed or ridge gourd	稜角絲瓜	26
Luffa cylindrica Roem (syn. *L. aegyptiaca* Mill)	Sponge gourd	圓筒絲瓜	26
Trichosanthes cucumerina (syn. *T. anguina* L.)	Snake gourd	蛇　瓜	24
Citrullus lanatus(Thunb.) Matsumura and Nakai (syn. *C. vulgaris* Schrad)	Watermelon	西　瓜	22
Benincasa hispida(Thunb.) Cogn.	Wax or ash gourd	冬　瓜	24
Sechium edule (Jack) Sw.	Chayote	佛手瓜	28

表二、本省主要瓜類栽培面積的變化(公頃)

種植名稱	種植面積 66年	67年.....	76年	77年
西　瓜	16,672	18,331	23,085	23,798
瓜子瓜	10,355	11,393	5,688	5,659
甜　瓜	6,859	7,517	8,206	8,607
越　瓜	1,882	2,085	716	407
胡　瓜	4,298	3,923	4,664	4,119
冬　瓜	741	1,141	1,248	1,350
南　瓜	606	968	—	—
苦　瓜	—	—	2,033	2,171

註：資料來源爲農業年報.

2.生活條件的共同性：瓜類蔬菜原產于熱帶，在整個發育過程，要求高溫，而不耐霜寒，因此栽培上都應在溫暖季節。瓜類一般要求晝夜溫差大，日照時數多，和强烈的光照，在陰雨連綿光照不足時，病害容易發生，產量大減，品質低劣。瓜類在低溫、短日照的情形下

，可以促進雌花的分化和形成。瓜類爲果菜，故在施肥方面除著重氮肥外，還必須適當配合磷鉀肥料，以提高產品之質量。此外瓜類蔬菜一般都要求土層深厚，排水良好，肥沃疏鬆的中性或微酸性土壤。

3.遺傳育種的共同性：瓜類染色體通常不易和細胞質分離，且染色體很小，彼此不易分開。瓜類既爲雌雄異花的異交作物，蟲媒花，一般自交並不減弱其生長勢，大部分的瓜類屬無限型生長，可以繼續提供花朵作爲授粉之用，花朵相當大，人工授粉容易，一次授粉可獲得 50～500 粒種子，又具有雜種優勢，一代雜交種甚爲普遍。瓜類的目標產物是瓜果，在開花結果後才能判定果實的優劣再進行選拔，因此在選拔前需先授粉。

4.共同的病蟲害：瓜類同屬葫蘆科，故有共同的病蟲害，危害瓜類最嚴重的病害有露菌病、毒素病、蔓枯病、蔓割病、白粉病、炭疽病、疫病、根瘤線蟲病、細菌性斑點病、青枯病等見表三。主要蟲害有黃守瓜、蚜蟲、薊馬、紅蜘蛛及潛蠅等。

表三、瓜類重要病害

病原名稱	中名	英名
眞菌		
Pseudoperonospora cubensis	露菌病	Downy mildew
Sphaerotheca fuliginea	白粉病	Powdery mildew
Colletotrichum lagenarium	炭疽病	Anthracnose
Fusarium oxysporum	蔓割病	Fusarium wilt
Cladosporium cucumerinum	黑星病	Scab
Mycosphaerella melonis	蔓枯病	Gummy stem blight
Pythium ultimum	苗立枯病	Damping-off
P. aphanidermatum	苗立枯病	Damping-off
Phytophthora melonis	疫病	Phytophthora blight
Pellicularia rolfsii	白絹病	Southern blight
細菌		
Pseudomonas lachrymans	細菌性斑點病	Angular leaf spot
Erwinia tracheiphila	青枯病	Bacterial wilt
病毒		
Zucchini yellow mosaic virus	矮南瓜黃化嵌紋毒素病	ZYMV
Cucumber green mottle mosaic virus	胡瓜綠斑嵌紋毒素病	CGMMV
Cucumber mosaic virus	胡瓜嵌紋毒素病	CMV
Watermelon mosaic virus-1,2	西瓜嵌紋毒素病-1,2	WMV-1,2
線蟲		
Meloidogyne spp.	根瘤線蟲病	Rootknot nematode disease

瓜類植物分類

根據日本學者 Shimotsurna 的報告認爲西瓜屬 (Citrullus)有四個種(species)，它們是 *C. vulgaris* Schrad (現改爲 *C. lanatus* (Thunb) Mansf) ，*C. colocynthis* (L.) Schrad，*C. ecirrhosus* Congn.及 *C. naudinianus* (Sond)Hook，且均原產於非洲。其中之 *C. vulgaris* 最具重要性。一般西瓜栽培種即屬*C. vulgaris*。(一) *C. vulgaris*爲一年生植物，可分成：(1)一般栽培種。(2)野生苦味系(bitter wild race)及(3)半野生無苦味系(non-bitter semi-wild race) ，此系和栽培種西瓜極類似，但果實較小，果肉白色而堅硬，種子很大，除作加工醃製外，不能供食用。(二) *C. colocynthis*， 在熱帶非洲及印度尙成野生狀態的多年生植物，有苦味，有人認爲係 *C. vulgaris* 之遠親。(三)*C. ecirrhosus* 多年生植物具有苦味。(四)*C. naudinanus* 亦爲多年生植物，第二年才會開花結果。以上四種其植株形態及生長習性大致相似，主要差異在於卷鬚的形態且大多可互相雜交，產生正常的 F_1 後代。(五) *C. fistulosus* 其染色體2n=24和上面所提四種染色體均爲2n=22不同，因其形態、生育習性，都和上述四種不同，一般認爲和胡瓜較接近，且不能相互雜交，可能會重新歸類。

甜瓜(*C. melo*)之原產地尙未完全瞭解，其四十餘種野生種均發現爲熱帶或亞熱帶非洲原產，栽培種可能在伊朗之中東地區演進而來。印度、阿富汗、南俄及中國爲第二演化中心。Whitaker及Davis 兩氏(1962)認爲甜瓜傳入亞洲後再馴化演進產生許多亞種。甜瓜品種資源豐富，不論細分爲亞種或變種，所有之 *C. melo* 均能彼此交配。甜瓜之分類以1859年 Naudin氏之分類最適於園藝育種及栽培的原則。

一、硬皮甜瓜亞種(ssp. *africanus* Li.)，本亞種之起源中心在熱帶非洲，適宜高溫乾燥氣候，一般果實碩大，果皮堅硬，耐貯藏，有以下幾個變種：

1. 網紋甜瓜(var. *raticulatus* Naud.)：果小成中等大，皮有網狀裂紋，果肉綠色至鮭肉色，成熟時容易脫蒂，有時有淺的縱溝又稱 netted melon。在美國此類甜瓜稱爲cantaloupe。
2. 粗皮甜瓜(var. *cantaloupensis* Naud.)：果中等大，果皮粗糙，或有腫瘤狀突起，無網紋，多在歐洲栽培。
3. 光皮甜瓜(var. *inodorus* Naud.)：果皮堅硬光滑，有皺狀條紋或斑紋，無網紋，晚熟，耐貯藏，有後熟作用，果實稍有麝香味，又稱冬甜瓜。

二、薄皮甜瓜亞種(ssp. *orientalis* Li.)，起源中心在中國東部，適應溫和濕潤的氣候，果實小，果皮軟薄，不耐貯藏，有下列幾個變種。

4. 東方甜瓜及越瓜(var. *conomon* Makino)：種類很多，Naudin將所有東方甜瓜及越瓜統稱爲conomon變種，但日本人牧野氏又將其分無甜味者爲 conomon，有甜味者又有 fleva、makuwa 及 albida 三種。中國大陸學者則分爲4-a香瓜變種(var. *makuwa* Makeino)：果實圓形，橢圓形或短圓筒形，有芳香，味甜，肉薄。4-b越瓜變種(var. *conomon* Makino)：果實長筒形，果皮光滑無毛，有淺縱溝，肉質脆而不甜，作蔬菜或醃製用。
5. 菜瓜(var. *felexuosus* Naud.)：果實細長圓筒形，彎曲，果皮光滑，肉質鬆軟沒甜味，供蔬菜用。

6.石榴甜瓜(var. *dudiain* Naud.)：果小圓形，未成熟時果皮有毛，香味濃，不甜，蔓細小多毛，結果多，供觀賞用。

7.檸檬甜瓜(var. *chita* Naud.)：果小檸檬形，光滑，無網紋，帶有斑紋，無香味，味酸，亦供觀賞或作醬瓜用。

胡瓜(*Cucumis satiuvs* L.)除了栽培種之外，在喜馬拉雅山脈一帶發現了野生胡瓜 (*Cucumis hardwickii* Royal)，爲一年生的雌雄異花同株草本，側枝極多，每株結果數可達80個以上，果實小，有苦味，刺少皮堅硬，雌花形成受日照及溫度之影響，可和栽培種雜交，F_1具有正常之可稔性，其學名有人認爲應改爲 *C. sativus* L. var. *hardwickii* R. (Alex)，可能爲胡瓜栽培種之祖先，現作爲胡瓜育種材料。此外在喜馬拉雅山的同一地區發現可食的胡瓜另一變種，*C. sativus* L. var. *sikkinensis* Hooker 。

栽培種胡瓜可分成以下不同的品種群：

1. Field cucumber，又稱爲Slicing cucumber，爲切片鮮食用，果實中大型，白刺或黑刺。
2. Picking cucumber ，通常作爲全果或切片醃製加工用。
3. Enghish or Forcing cucumber ，長實細長，可達90公分，幾乎無刺，果皮很薄而鮮亮，可單爲結果。
4. Sikkin cucumber，在印度較普遍，果實紅棕色。而根據日本熊津三郎的研究， 由胡瓜栽培產地的生態，將中國的胡瓜品種分成華南系統及華北系統兩大類， (1)華南系統，葉厚，莖葉粗大，根群强，耐移植，皮堅硬，刺少或無，晚熟，果形多筒形，中小型，肉質中等，具有短日性， 抗病性較弱。(2)華北系統，節間和葉柄較長，再生力弱，果實較細長，呈長筒至棒狀或棍狀，果皮薄，有刺，早熟，雌花形成對日照鈍感，一般而言抗病性較强。中國大陸尙有： (3)小黃瓜群，其生長勢强，分枝多，早熟，小果花多，果實多，刺密，皮薄瓤大，脆嫩，適於嫩果加工。 (4)版納黃瓜，莖葉粗大，有分枝，嫩果乳白，淺綠或深綠色，有瘤，黑刺，果呈圓或短筒形，成熟時，果皮色爲乳白，灰白或棕黃色，果面有淺或深網紋，熟果胎座桔紅色，肉薄，可食。

瓜 類 遺 傳

俗語說："種瓜得瓜，種豆得豆"，優良的品種總是可以得到較好的收穫，這種作物產生與自己或祖代性狀相似的後代，就是遺傳，這是生物界普遍存在的現象。親代的性狀是經由染色體上的遺傳物質或基因傳遞到子代。因此瞭解控制作物性狀的遺傳行爲，極爲重要，性狀是受細胞質或細胞核上的基因所控制呢？是一對或少數對主效基因(major gene)控制或多對的微效基因(polygenes)控制？對立基因 (alleles)的顯隱性關係爲何？不同基因座(loci)間的基因的交感作用(interaction)如何？ 基因間有無連鎖、互補、修飾、抑制、重複或累加的作用？瞭解基因的遺傳行爲，對於擬訂育種計畫，及父母本的選定，族群的大小，採用何種育種方法會有很大的幫助，通常如產量、品質、適應性、株高等等，是由微效基因所控制。目前已知瓜類重要性狀的遺傳仍嫌不足，茲摘錄西瓜、甜瓜及胡瓜部分基因及所控制的性狀於後，其中大寫英文字母表示爲顯性基因，小寫英文字母爲隱性基因。詳細請參考HortScience 11(6)，瓜類遺傳協會會報(Cucur-

bit Genetics Cooperative)第8和12卷(胡瓜) ，9卷(甜瓜)，10卷(西瓜)，11卷(南瓜)和 Genetic Resources of Cucurbitaceae 。

一、西瓜部分基因及所控制之經濟性狀：

基因符號	經 濟 性 狀
a	雄花完全花同株，對雌雄異花同株爲隱性。
Af	對南瓜紅甲蟲有抗性。
Ar-1	對炭疽病race-1有抗性。
C	瓤肉呈canary黃，對粉紅色爲顯性。
db	對蔓枯性有抗性，來自PI 189225。
dw-1	短節間。
dw-2	短節間。
e	果皮易裂，薄而脆。
f	果皮有溝紋，對光滑爲隱性。
Fo-1	對蔓割病race-1有抗性。
Fwr	對西瓜果實蠅有抗性。
g	淡綠色果皮，對濃綠果皮爲隱性。
g^s	呈條紋綠色果皮，對濃綠色果皮爲隱性，但對淡綠色果皮爲顯性。
go	老葉及成熟果實呈黃色。
gms	葉片無絨毛的雄不孕性。
l	長型種子，對中等長爲隱性。
m	綠斑果皮，果皮呈白綠色綠斑。
O	果呈橢圓形，對球形爲不完全顯性。
pm	對白粉病爲感病性之隱性基因。
r	種子紅外殼。
s	短型種子。
su	苦味抑制因子，果實不苦。
t	褐色種子外殼。
w	白色種子外殼。
Wf	白色果肉，對黃色及紅色爲顯性，且對另一對控制果肉顏色的基因呈上位性。
y	黃色果肉，對紅色爲隱性。

二、甜瓜部分基因及所控制之經濟性狀：

基因符號	經 濟 性 狀
a	雄花及完全花同株。
Af	抗南瓜紅色甲蟲。
Ag	耐蚜蟲，葉片不會變皺縮。
Al-1	控制果實產生離層。
Al-2	控制果實產生離層。
Bi	幼苗有苦味。
dc-1	抗甜瓜果實蠅互補基因之一。
dc-2	抗甜瓜果實蠅互補基因之一。
Fn	對 ZYMV "F" 病原型可引起植株萎凋及壞疽的半顯性基因。
Fom-1	對蔓割病race-0及race-2有抗性，但對race-1，race-3及race-1,2,3呈感病。
Fom-2	對蔓割病race-0，race-1，race-3有抗性，但對race-2及race-1,2,3感病。
Fom-3	對蔓割病之生理小種的抗性與Fom-1相同，但在F時則分離爲15抗病：1感病，即Fom-3與Fom-1爲重複基因。
g	雌花完全花同株，大部分爲雌花，少部分爲完全花，對a基因爲上位性。
g^f	綠色果肉，對鮭紅色爲隱性。
g^1	植株缺絨毛。
j^f	果肉多汁性。
lmi	主蔓長節間。
Mc	對蔓枯病有强抗性。
Mc-2	對蔓枯病有中抗性。
ms-1	雄不孕性。
ms-2	雄不孕性。
ms-3	雄不孕性。
ms-4	雄不孕性。
n	所有的花朵缺少花蜜。
nsv	對necrotic spot病毒有抗性。
O	橢圓形果，對圓形爲顯性，與 a 基因有關。
p	心皮五裂，對三裂爲隱性。
Pc-1	對露菌病有抗性，二個不完全顯性基因之一。
Pc-2	對露菌病有抗性，二個不完全顯性基因之一。
Pm-1	對白粉病race-1有抗性。
Pm-2	對白粉病race-1及race-2有抗性。
Pm-3	對白粉病有抗性，來自PI 124111。

Pm-4	對白粉病有抗性，來自seminole。
Pm-5	對白粉病有抗性，亦來自seminole。
Prv^{1}	對木瓜輪點毒素病(PRV)有抗性，對Prv爲顯性。
Prv^{2}	對木瓜輪點毒素病有抗性，來自PI 180283與Prv爲同一基因座。
ri	果實表面有溝肋，對無溝肋爲隱性。
s	果柄留有葉脈痕，對無葉脈痕爲隱性。
si-1	植株呈叢生狀的短節間。
si-2	亦爲短節間。
So	有酸味，對甜味爲顯性。
sp	球形果，對卵圓形爲不完全隱性。
st	果皮有條斑(紋)，對無條斑爲隱性。
Vat	對所有蚜蟲(*Aplis gossypii*)傳播之病毒有抵抗性。
w	成熟果白色，對濃綠果色爲隱性。
wf	白色果肉，對橙黃色爲隱性。
wi	未成熟果白色，對綠色爲顯性。
wt	種子外殼白色，對黃色或褐色爲顯性。
Y	黃色果皮，對白色果皮爲顯性。
Zym	對ZYMV病毒"0"病原型有抗性。

三、胡瓜部分基因及所控制之經濟性狀

基因符號	經 濟 性 狀
ap	花藥變成萼片的雄不孕性。
Ar	對炭疽病有抗性。
B	黑刺或褐刺對白刺爲顯性，另外*B2*,*B3*,*B4* 亦均爲控制黑刺之基因。
bi	全株無苦味。
bl	在溫度變化太大時，植株缺少頂芽。
Bt	果實有苦味。
bu	叢生性.節間短。
Bw	抗細菌性萎凋病。
c	成熟果乳白色。
Cca	對target leaf spot 病有抗性。
Cw	對黑星病 (scab) 有抗性。
ce	雄花及雌花均不開放。
cla	對炭疽病 race-1有抗性,爲隱性基因。
cmv	對 CMV 有抗性的基因之一。
cp	叢生性，減少節間長度，不易產生卷鬚，花小。
D	果皮較沒光澤。
de	停心性，短主蔓。
df	在長日照下延遲開花，且與種子休眠有關。
di	對胡瓜之斑點及條斑甲虫有抗性。

dl	延遲生長速度，下胚軸及第一節間變短。
dw	矮性，短節間。
Es-1	心皮各自分開，子腔有大或小空隙。
Es-2	心皮各自分開，子腔有大或小空隙。
F	全雌性。
Foc	抗蔓割病，顯性基因。
gb	小卵圓果實。
gl	葉缺絨毛。
gy	全雌性之隱性基因。
H	果實有密網紋。。
In-de	對 de（停心性）基因有加强作用。
In-F	對全雌性有加强效果。
m	控制雄花完全花同株基因。
m2	亦爲控制雄花完全花同株基因，但果實大小正常。
mp	在同一節位上有，多雌花性。
Mp-2	在同一節位上有，多雌花性。
ms-1	雄不孕基因之一。
ms-2	雄不孕基因之一。
ns	多刺，爲隱性基因。
pc	單僞結果性。
Pm-1	對白粉病有抗性之隱性基因。
Pm-2	對白粉病有抗性之隱性基因。
Pm-3	對白粉病有抗性之隱性基因。
Pm	對白粉病有抗性之隱性基因。
Pse	對 Pseudomonas lachrymans 有抗性。
R	紅色成熟果。
ro	叢生性，短節間，葉如甜瓜。
s	多而小的果刺。另外s-2，s-3 亦有相同作用。
sa	耐鹽性。
Sd	抗二氧化硫。
sp	短葉柄，爲正常葉柄長度的20%。
ss	果刺細小，對粗大果刺爲隱性。
td	無卷鬚。
te	薄脆果皮。
u	未熟果色一致性。
w	白色未熟果。
wf	白色果肉。
wmv	對wmv-2有抗性。
wmv-1-1	對wmv-1有抗性。
yf	黃色果肉。
yg	未熟果黃綠色。
zymv	對ZYMV有抗性，可能爲不完全顯性。

瓜類育種目標

育種目標就是作物開始進行育種時，首先要決定作物的那些性狀需要加以改良，或者要選育具有什麼性狀的品種，目標若不明確往往徒勞無功，為擬定切合實際需要的育種目標，應先瞭解預定推廣地區的氣候土壤及地形等自然條件，病蟲害和其他逆境發生的情形，農民栽培習慣，品種的分佈狀況，農業經營條件和社會條件以及現有品種的缺點，除外，尚需有前瞻性，預估到將來農業生產技術及社會需求等產生變化時對新品種的性狀有什麼要求。俟育種目標確定後，就開始搜集或選擇適合育種目標的原始材料。

作物主要育種的共同目標，可說大同小異，不外乎增加單位面積產量，改善品質，增强對風土適應性及抵抗逆境的能力，提高對病蟲害之抗性與耐貯運性等等，但仍隨作物的種類，栽培地區及消費市場而異，並可能隨時代的改變、而發生變化。例如日本西瓜育種目標為了其氣候條件及配合國內消費者的需要，以育成早熟、果形中小型、瓤質細緻、甜而多汁、種子中小形之一代雜交種為主。美國則以育成中晚熟、大果形、果皮堅硬、耐貯運、不易變質、種子大形、抗病性强的固定品種為主。本省西瓜育種目標除產量外，尚應考慮：1.土壤適應性，2.成熟期，3.抗病性，4.果形大小，5.果型，6.外皮顏色，7.果皮硬度及厚薄，8.瓤色，9.甜度，10.肉質，11.種子有無， 12.抗逆境等條件，以育成產量高、生長强健、適應性廣、早熟、果皮薄但耐運輸、品質好、肉色佳、甜度高而穩定、種子少或無、抗各種病害(毒素病，蔓割病，炭疽病，蔓枯病等)，耐低溫之各種不同果型、肉色及外皮顏色的大小形西瓜一代雜交種。

甜瓜之育種目標，在美國方面以育成露地栽培的網紋或光皮甜瓜，外形美觀，網紋甜瓜肉色橙黃，光皮甜瓜肉色淺綠色，豐產、甜度高、品質好、耐貯運、抗各種病害（包括毒素病，白粉病，露菌病，蔓割病，蔓枯病，炭疽病等）之早晚熟之固定或一代雜交品種。最近矮性、雄不孕性、及全雌性等性狀亦受重視。日本則著重在溫室及露地各種不同生態作型的網紋甜瓜品種之育成，著重在高品質，外形美觀、網紋優美、瓤肉優良多汁、入口即化、高甜度、耐貯運、抗各種病害(如毒素病，白粉病，炭疽病，露菌病，蔓枯病及蔓割病等)，著果性良好、果肉淡綠色，或橙黃色的一代雜交種，另外也進行一代雜交種之光皮甜瓜及東方甜瓜的育種。本省甜瓜則育成各種網紋或光皮甜瓜、哈蜜瓜及東方甜瓜之一代雜交種，外葉美觀，具高產，著果性佳，耐低溫，耐溼，品質好，甜度高而穩定，抗各種病蟲害（如毒素病，白粉病，露菌病，蔓枯病，蔓割病，炭疽病，蚜蟲，薊馬，葉潛蠅等)，且耐貯運。

美國之胡瓜主要有鮮食用，即所謂之slicing cucumber及加工用之pickling cucumber 兩種，兩者之育種目標的共同性，如高產，適應性廣，抗病蟲性（如毒素病，白粉病，露菌病，炭疽病，黑星病，青枯病，細菌性角斑病，根瘤線虫病，target leaf spot，胡瓜甲虫，蚜蟲，葉蟎，粉蝨），無苦味外，加工品種尚需要適合機械採收，品質適合加工，具穩定之全雌性，結果數多。而slicing cucumber要求果形端直，刺少，果色濃綠無條紋，最近矮性品種亦受到注意，兩類型均以育成一代雜交種為主要趨勢，1987年美國胡瓜育種家在引進胡瓜種源中，希望加以評估的性狀，列於表四。日本則以育成節成性，果實大小整齊一致，外形美觀，果色鮮綠，抗病性（毒素病，白粉病，露菌病，蔓枯病等），高品質，溫室栽培之花瓜一代雜交種為主。台灣之胡瓜有大瓜，花瓜及加工用三種類型，除一些共同育種目標外(如抗病，豐產，適應性强)大瓜需要果

色墨綠色或清綠色，肉厚，瘤刺少，雌花形成不受日照影響，早熟，味甜。花瓜需雌花比率高，果實大小整齊一致，果色淡綠色，肉質脆嫩，皮薄，耐熱等，而加工用品種則要求果形中等大，大小整齊，含水量少，肉厚，適合加工且加工成品比率高。三類型均以育成一代雜交種最普遍。

Table 4. Traits in the plant introduction collection of cucumber that cucumber breeders would like evaluated (listed in order from a 1987 survey).

Rank in survey 1987	1985	Trait
1	7	Gummy stem blight resistance*
2	5	Root knot nematode resistance*
3	15	Alternaria leaf blight resistance
4	3	Rhizoctonia fruit rot resistance*
5	12	Heat tolerance
6	2	Anthracnose resistance*
7	26	Pythium cottony leak resistance
8	1	Fruits/plant (combining ability in gynoecious hybrid)*
9	8	Downy mildew resistance*
10	6	Fruit seed cell size
11	14	Cold shock resistance
12	11	Pickle worm resistance*
13	17	CMV resistance
14	18	WMV-1 resistance
15	19	WMV-2 resistance
16	16	ZYMV resistance
17	23	Drought resistance
18	25	Earliness (no. oversized fruits in single-harvest trial)*
19	20	Angular leaf spot resistance
20	22	Cold germination
21	21	Target leaf spot resistance
22	13	Salt tolerance*
23	4	Fruit shape (appearance, not length/diameter ratio)
24	9	Powdery mildew resistance
25	10	Fruits/plant (actual)
26	28	Days to first flower
27	24	Branching habit
28	27	Cucumber beetle resistance
29	29	Daylength response
30	-	Unique character (character not previously documented)*
31	33	Scab resistance
32	-	Spider mite resistance
33	31	Fusarium wilt resistance
34	32	Bacterial wilt resistance
35	30	Verticillium wilt resistance
36	-	Nutritional value
37	-	Parthenocarpic tendency
38	-	Cold vigor
39	-	Brinestock quality
40	-	Sex expression
41	-	Cold vigor
-	-	Beet Pseudo-yellows virus (cucumber yellows)
-	-	Rhizoctonia seedling damping-off resistance
-	-	Air pollution resistance

*Trait currently being evaluated, or evaluation completed.
-Not on trait list for survey.
資料來源:美國瓜類遺傳協會會報11卷.

過去主要育種成就

一、西瓜

1.育成抗病品種爲西瓜過去最重要的成就，其中尤以抗蔓割病及炭疽病育種成果最爲顯著。蔓割病(Fusarium wilt)，病原爲 *Fusariumn oxysporum* f. sp. *niveum* 爲土壤傳播性病害，病原在土壤中可存活十年以上，防治不易。美國農部的 Orton氏首先有系統的以雜交育種方法，利用不能食用的野生西瓜品種 Citron 爲抗病材料與商業品種 Eden 雜交，在1911年育成抗蔓割病之 Conqueror，這是首開蔬菜以雜交育成抗病品種的先河。雖然 Conqueror 之品質未臻理想，未能普遍栽培，但仍爲以後抗蔓割病育種的最佳親本。到目前爲止，此一目標已有極顯著之成果。像 Calhoun Gray ，Charleston Gray，Garrisonian，Summit，Smokylee及Dixielee 均爲抗病之商業栽培品種。

2.另一個西瓜之重要病害爲炭疽病 (Anthracnose)，病原爲 *Glomerella lagenaria*，此一病害在高濕地區特別嚴重。抗病材料來自非洲，其中 African 8 抗 race 1 及 race 3,African citron W-695 抗 race 2，這些抗病材料與商業品種雜交後，F_1均呈抗病，顯示抗病性爲顯性，已育成的抗病品種有 Congo ，Fairfax，Charleston Gray 等。而 Congo 及 Charleston Gray 抗race 1 及 race 3，並且 Charleston Gray 因具有抗炭疽病，二十多年來在美國一直爲最受歡迎的西瓜主要栽培品種。

3.三倍体無子西瓜是日本遺傳學家，京都大學的木原均 (H. Kihara)教授首先在1939年提出，但是因爲種子昂貴，發芽困難，必須特別照顧，因此在美國及日本並未普遍生產。民國五十年省農業試驗所鳳山分所首先在本省育出鳳山一號三倍体無子西瓜推廣，本品種生長强健，結果力極强，產量很高，有一公頃產量高達九萬公斤者。屬中晚熟，果型近球型，果重達6～8公斤，最大可至 12 公斤，瓤深紅色，糖度可達 13 °Brix，白色秕少而小，品質極優良，曾大量外銷香港，新加坡等地，甚受歡迎，爲主要外銷品種。目前國內私人種苗公司育成的無子西瓜品種甚多。

4.另外，農友種苗公司在六十二年育成之西瓜品種金蘭，於1974年全美園藝新品種比賽大會(All-American Selection)獨獲西瓜銅牌獎，爲本省蔬菜品種第一次在國際大賽中得獎。此品種生長强健，適合各種土壤栽培，結果力强，產量豐高，早熟，果實球型或微長，果重3 公斤，果皮極薄，瓤肉黃金色，脆爽細緻，汁多無渣，糖度達 11～13 °Brix，種子少。 此外私人種苗公司育成之各種西瓜品種，成果極爲顯著，種子並大量外銷。

二、甜瓜

白粉病(Powdery mildew)爲空氣傳播性病害，1925年危害美國加州帝王谷的甜瓜生產，Rosa氏在1928年發現從印度收集的甜瓜種源中有抗白粉病之品種，惟此一抗病材料並無食用價值。將此一抗病材料(California Accession # 525) 和美國的栽培品種 Hale's Best 雜交及回交，選拔抗病性及園藝性狀，終於1935年育成 Powdery Mildew Resistant Cantaloup No.45 (PMR 45) 由於 PMR 45 具有抗白粉病，果實耐運輸等優點，一直甚受歡迎，目前雖已不抗新的白粉病的生理小種，但自育成後25年仍爲主要的栽培品種，並且繼續作爲育種的親本，而陸續選育 PMR 5，PMR 6，PMR 7。栽培品種中 Georgia 47對白粉病性中抗，PMR 45 抗 race 1，Perlita 抗 race 1

及 race 2，Planters Jumbo 對 race 1 及 race 2 有高抗病性，Seminole抗 race 1， race 2 及 race 3。

蔓割病 (Fusarium wilt)亦爲美國東北部及中北部等地區，極嚴重的甜瓜病害，米里蘇達農業試驗場在 1932 年首先提出甜瓜抗蔓割病育種計畫，在 Bender's Surprise 及 Honey Dew 的自然雜交後代發現有高抗病性。1941年，Currence 等推出 "Golden Gopher" 品種具有早熟、品質優良等性狀，此一品種選自1932年被蔓割病嚴重危害的大面積栽培區的植株，自交後再種植在感染田，經過數年的選拔而育成抗蔓割病强且高品質的 Golden Gopher 。密西根農業試驗場在1950年代，從米里蘇達州獲得之抗病材料與 Honey Rock 雜交及回交 Honey Rock 二次，再經過八次的選拔，終於選出 Spartan Rock，Spartan Rock 不但對蔓割病具有高抗病性、早熟、品質良好且產量高出或與商業品種相當。其他抗蔓割病品種有 Delicious 51，Charentais 與Golden Pear，抗病品種中Perlita FR 及 Donblon 抗 race 0 及race 2。

甜瓜除了抗白粉病及蔓割病外，露菌病之抗病品種有 Georgia 47，Edisto 及 Seminole 等，而在抗毒素病方面亦有相當進展。

本省甜瓜方面的育種成果，以私人種苗業者育成之各種類型的洋香瓜品種，如溫室網紋洋香瓜，露地網紋洋香瓜，哈密瓜，東方梨瓜等之不同品種甚多，成果豐碩。

三、胡瓜

露菌病 (Downy mildew) 爲胡瓜栽培最主要病害之一，在高濕而溫和的氣候條件下尤爲嚴重，世界各胡瓜栽培地區均普遍發生，由於在美國大西洋沿岸各州相當嚴重，Cochran(1937) 利用印度一個品種 Bangalore 與一些 Slicing 及 Pickling 品種雜交，在F_2發現有與親本相同抗病程度之後代。南卡州農試場的 Tenkins 發現 China 及 Puerto Rico 37 具有高抗性經與感病品種雜交，F_1 之抗病性介於中間，在F_2 得到一些抗病株。Barnes 等繼續此項工作，在 1948 年推出Palmetto品種，除具抗露菌病外亦有良好之商業特性。 Palmetto 係抗病品種Puerto Rico 40 和感病品種 Cubit雜交經八代的選拔所獲得對露菌病有高抗性且具優良特性的品種，抗病性由數對基因所控制，其他商業品種，中抗的有Santee，抗的有 Ashley，高抗品種有 Poinsett，此外，Tablegreen 86，Marketmore 76 等亦有抗病性。

黑星病在美國北部各州及加拿大和歐州西北部的國家極嚴重，在冷涼多霧之氣候較易發生。Bailey等人 (1935) 在篩選二十幾個品種中，發現 Longfellow 的一些單株有抗性，經自交後認爲抗病性係單一顯性。Bailey 在 1938 年及 1947 年育成兩個抗病品種 Maine 2 及Highmore。Highmore 係 Longfellow 雜交 Chicago Pickling 後再與 Straight-8 雜交並經兩次回交 Straight-8 而選得。1953年 Walker 育成兩個抗病的 Pickling 品種，Wisconsin SR6及 Wisconsin SR10，此兩品種係抗病之Maine 2 和感病之 National Pickling 再回交National Pickling 所選出。1954 年 Walker 等又選育二個抗 Scab 及 CMV 的加工品種 Wisconsin SMR 9 及 Wisconsin SMR 12。1958年 Walker再育成 SMR 15 及 SMR 18 其果型及株型均較 SMR 9 及 SMR 12 爲佳，其他抗病品種有Marketmore ，Tablegreen 65，Poinsett 76，SR551，日本之品種如加賀節成，刈羽節成均爲抗病品種。

胡瓜嵌紋毒素病之兩個抗病來源 Chinese Long 及 Tokyo Long Green 係來自東方的品種

，一直在美國被用爲胡瓜抗 CMV 的育種材料。所育成的品種有 Wisconsin SMR 18， Yorkstate Pickling，Niagara，Ohio MR25， Ohio MR200， Tablegreen 系列，Marketmore 系列，SR 551 系列及 Poinsett 系列之品種。其他比較有成就的抗病育種計有育成抗白粉病，細菌性萎凋病 (Bacteiral wilt) 等及抗多種病害之品種。另外美國加工胡瓜育成全雌性品種，花期較一致，適合機械採收，歐洲的溫室胡瓜育成有單僞結果性的品種，日本及本省私人種苗公司育成很多產量高、品質佳的一代雜交種。

瓜類育種方法

瓜類蔬菜除部分甜瓜的經濟栽培品種有雄花完全花同株 (andromonoecious)外，其餘均爲雌雄異花同株 (monoecious) ，因此育種時，可應用異交作物的育種方法，而瓜類自交鮮少有自交劣勢發生，故亦可參考自交作物的育種方法。瓜類蔬菜常用的育種方法有選種法 (單株選種，混合選種，輪迴選種)，雜交育種，回交育種，倍數体育種及一代雜交育種法等。根據 1988 年美國 Wehner 博士調查6個公家機關及11家私人企業機關的胡瓜育種者所採用的育種方法爲代表，其中以譜系法 (pedigree)及回交法 (backcross)最多，其次爲回交-自交系法 (inbred-backcross) 及單籽後裔法(single-seed descent) ，請參考表五，本文爲減少篇幅，謹以倍數体育種及一代雜交育種來說明，其他之育種方法，請參閱本書之園藝作物育種方法，蔬菜作物之族群改良實例，十字花科蔬菜育種，番茄育種(英文)，豆科蔬菜育種(英文)。

表五、1987年調查美國6個公立機關及11家私人企業機構的胡瓜育種者所採用之育種方法[a]

Question /Answer	Ranking of responses	
	Public	Private
Average ranking of breeding methods:		
Pedigree(cross,select,self)	1.2	1.4
Backcross(cross,select,backcross)	1.3	1.6
Inbred-backcross(cross,BC,self,sel.)	2.0	2.0
Single-seed descent(cross,self,self,sel.)	2.3	2.4
Recurrent selection (RS) -half-sib	2.7	3.3
-full sib	3.2	3.1
-S_1 line	2.5	3.3
-S_2 line	3.0	3.5
Mass selection (single-plant RS)	2.8	3.1
Pure-line family(cross,bulk,self,sel.)	3.3	3.3
Reciprocal recurrrent selection	3.5	3.6
Objective for release of germplasm types:		
Inbred line (germplasm)	2.0	2.8
Population (germplasm)	2.7	3.6
Hybrid cultivar (2-4 inbreds crossed)	2.0	1.1
Inbred or line cultivar (from selfing)	2.5	2.6
Open-pollinated cultivar (from mass sel.)	3.5	3.3
Multiline cultivar (mixture of isolines)	3.5	3.7
Synthetic cultivar (>3 inbreds intercrossed)	3.8	3.6

[a] Importance was rated 1 to 4 (1=frequent, 2=occasional, 3=rare, 4=never)
資料來源:Todd C. Wehner (1988) CGC 11:10

一、倍數體育種

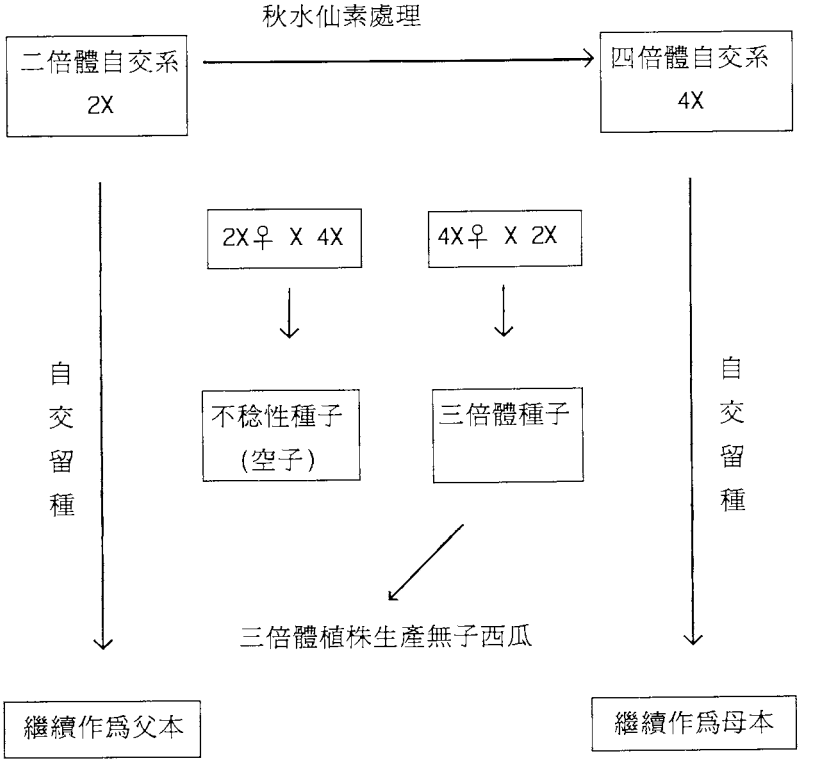
瓜類之倍數体育種以西瓜最爲成功。育成三倍体無子西瓜的理論，首先由日本木原均博士提出，其育成之步驟包括：

1.二倍体普通西瓜優良品種自交系的育成。

2.優良二倍体自交系用 0.15～0.4% 的秋水仙素處理以獲得四倍体的自交系。處理方法可用秋水仙液浸種或在幼苗的生長點置放含有秋水仙液之棉花球。所用秋水仙素之濃度視溫度而異，高溫時濃度宜低，低溫時濃度稍高。

3.以四倍本爲母本，二倍体爲父本進行雜交，以獲得不同雜交組合的三倍体種子。

4.種植不同雜交組合之三倍体西瓜，在開花期授以普通二倍体西瓜之花粉，促使三倍体無子西瓜果實肥大。經過植株性狀及果實特性調查後，選拔最優良之組合推廣。詳細之育成方法可參閱郁宗雄 (1971) 無子(三倍体)西瓜生產之理論與實際，科學月刊2(5):11～13。育種流程可參閱圖一.



圖一、生產三倍體無子西瓜雜交種子之流程

(From : Mark J. Bassett, 1986. Breeding Vegetable Crops)

二、一代雜種育種法

瓜類的一代雜種普通具有生長快速、植株强健、早熟、整齊、品質優、抗病性强及豐產等不同程度的雜種優勢 (hybrid vigor 或 heterosis)，利用雜種優勢的育種法稱爲一代雜種育種法

或優勢育種。瓜類又因花大，不需去雄，一次授粉可獲得數十到數百粒種子，因此自1930年代被發現後，就逐漸風行起來。目前西瓜、胡瓜、甜瓜、南瓜和苦瓜在台灣已普遍利用一代雜種，其他瓜類亦可能陸續流行。一代雜交種依所用親本的純度可分爲品種與品種間，品種與自交系間，自交系與自交系間之雜交種，依所用自交系的數目作爲雜交組合的親本，而有單交種 (single cross)，三交種(triple cross)，雙交種(double cross)，一代雜種之育成主要步驟分述如下：

1.選育優良自交系：首先要選擇優良的自然授粉品種或雜交種等作爲育成優良自交系的親本材料，則獲得優良自交系的機會較大，最好這些親本材料先經過初步品種間組合力測驗或品種比較試驗之後，才選定較有希望的數個品種爲育成自交系的基礎材料。然後在選定的優良品種或雜交種中進行優良單株選拔及分別套袋自交，每一品種或雜交種內應擇自交株數，視供試材料而異，一般從數株到數十株不等。最後再根據選育目標性狀進行各自交系比較，逐代行系間淘汰一部分系內普遍生長不良或無可取之經濟性狀的不良自交系。而從其他自交系分別選取數株到數十株自交，如此一方面自交並進行淘汰，每一自交系的種植株數可隨株系數的減少而稍爲增加，通常自交 5～6 代以提高同質結合体的比率。

2.進行組合力檢定：瓜類自交系組合力的檢定方法，可以用頂交(top cross)、單交(single cross)及全互交(diallel cross) 等方法，以選出最好的雜交組合及其親本。在上述自交系的選育，僅根據自交系本身表現的優劣作爲選擇的標準，組合力檢定即以自交系作爲親本所組合的雜交種的表現作爲進一步選擇之依據，從中選出最優的雜交組合。爲了節省人力，物力，在衆多的自交系中，先以頂交法再淘汰大部分一般組合力欠佳的自交系，僅選留少數自交系，再以單交，全互交等方法選出雜種優勢最高的雜交組合。

(1)頂交法－是以遺傳基礎較廣泛的自然授粉品種或雜交種作爲父本檢定親(tester)，與各各自交系雜交，由各各自交系所獲得之雜交種子進行產量及其他園藝性狀之比較，以判定受檢自交系一般組合力之高低，作爲選留或淘汰自交系的標準。進行頂交檢定若能多用幾個品種或雜交種作爲檢定親，結果會比只用一個檢定親可靠，但需增加工作量。

(2)單交法－是將經過頂交檢定測試所選留之優良自交系，按育種目標及重要性狀的遺傳規律，進行可能之單交組合，這是用得很多，且比較省工的組合力測試方法。經過產量及其他園藝性狀試驗後選出最佳之單交組合，這種方法的優點是簡便易行，但有漏配最優組合的可能性。

(3)全互交法－這種方法可以測定一般組合力 (general combining ability)及特殊組合力(specific combining ability)，且能較準確地選出最優組合的方法，缺點是需要配成的組合數較多，若自交系數目較多時，則不適合。全互交法是一個自交系分別與其他所有自交系雜交，此處所稱之全互交不包括反交及自交。其組合數可由公式 $n=1/2P(P-1)$ 來計算，式中 n 代表組合數，P代表自交系數目。一般組合力係指數個自交系或品種相互雜交，其中每一自交系或品種與其他自交系或品種所得的F_1之某一特性的平均值，通常以離均差來表示。特殊組合力則指某一雜交組合的組合力與兩親本的一般組合力之和的離差。將全互交所得之雜交組合進行田間產量等試驗，以選出最佳之雜交組合。

3.確定自交系間的組合方式：在選得優良雜交組合及其親本自交系後，尙需進一步瞭解各自交系的最佳組合方式， 以期得到生產力最高的雜種， 在可能的範圍內選用具有全雌性(

gynoecious) 的瓜類自交系爲母本，或雌雄異花同株之甜瓜爲母本，除外尙需考慮下列原則，若親本自交系本身生產力差異大時，以選高產者作爲母本，雙親經濟性狀差異大時，以優良性狀較多者爲母本，選擇採種量高的自交系爲母本，若有苗期隱性性狀之自交系宜用爲母本，方便在幼苗期淘汰非雜交種，父本則應選能產生大量花粉能力之自交系或父本的開花期要較母本爲長，且開花期較早者。根據生產一代雜交種所用之親本自交系數目，決定生產單交種、三交種或雙交種，亦均需列入考慮。

參 考 文 獻

1. 李伯年 1982 蔬菜育種與採種 茂昌圖書有限公司印行
2. 郁宗雄 1971 無子(三倍體)西瓜生產之理論與實際 科學農業2(5)：11～13
3. 郁宗雄 1975 台灣西瓜育種成果 科學農業23(3,4)197-205
4. 竹崎嘉德、神田武 1934 西瓜品種改良事業成績 奈良縣立農事試驗場 P1-10
5. 志佐誠、近藤典生 1957 花と蔬菜の育種 誠文堂 新光社 東京
6. Andrus, C.F. and G.W. Bohn. 1967. Cantaloup Breeding : Shifts in population means and variability under mass selection. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 90：209-222.
7. Andrus, C.F. et.al. 1971. Production of seedless watermelon. Tech. Bull. 1425, U.S.D.A.
8. Barnes, W.C. et. al., 1946. The development of downy mildew resistance cucumbers Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 47：357-360.
9. Bassett, M.J 1986. Breeding Vegetable Crops. The AVI Publishing Comp, INC.
10. Bohn, G.W. and C.F. Andrus. 1969. Cantaloup Breeding : Corelations among fruit characters under mass selection. Tech. Bull. 1403, U.S.D.A. 21P.
11. Cucurbit Genetis Cooperative. (1978 —) Vol. 1. —
12. Currence, T.M. Vegetable Crops Breeding. Teaching Manual. University of Minnesota, P118-177.
13. Galun, E. 1973. The use of genetic sex types for hybrid seed production in Cucumis. In：Moor, R.(ed). Agricultural Genetics. JohnWiley and Sons, N.Y.
14. Kubicki, B. 1969. Investigations of sex determination in cucumber (*Cucumis sativus* L.). Genetica Polonica. Vol. 10(No 1-2)：1-184.
15. Henderson, W.R. 1977. Effect of cultivar, polyploidy and recipcocal hybridization on characters important in breeding triploid seedless watermelon hybrids. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 102：293-297.
16. IBPGR 1983. Genetic Resources of Cucurbitaceae. IBPGR. Rome.
17. Kihara, H. 1951, Triploid watermelons. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 50：217-230.
18. Kubicki, B. 1970. Cucumber hybrid seed production based on gynoecious lines multiplied with the aid of complimentary hermaphroditic lines. Genet. pol. 11：

181-186.

19. Munger, H.M. 1942. The possible utilization of first generation muskmelon hybrids and an improved method of hybridization. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 40 : 405-410.
20. Nitsch, J.P. et. al., 1952. The development of sex expression in cucurbit flowers. Amer. J. Bot. 39 : 32-43.
21. Parris, G.K. 1949. Watermelon Breeding. Econ. Bot. 3 : 193-212.
22. Pearson, O.H. 1983. Heterosis in Vegetable Crops. In : Frankel,R.(ed.) Heterosis, P138-188, Springer-Verlag, N.Y.
23. Peterson, C.E. and J.L. Weigle. 1958. A new method for producing hybrid cucumber seed. Michigan Quarterly Bulletin, Vol. 40, No 4
24. Peterson, C.E. et.al. 1960. Indution of staminate flowers on gynoecious cucumbers with gibberellin. Science. 131 : 1673-1674.
25. Pike, L.M. et.al. 1969. Gibberellin A_4/A_7 for induction of staminate flowers on the gynoecious cucumber. Euphytica 18 : 106-109.
26. Poole, C.F. and P.C. Grimball. 1939. Inheritance of new sex forms in *Cucumis melo*, L. J. Hered. 30 : 21-25.
27. Porter, D.R. 1933. Watermelon Breeding. Hilgardia 7(15) : 585-624.
28. Robinson, R.W., H.M. Munger, T.W. Whitsker, and G.W. Bohn 1976. Genes of the Cucurbitaceae. HortScience. 11 : 554-568.
29. Rudich, J. et. al. 1970. Changed sex expression and possbilities for F_1-hybrid seed production in some cucurbits by application ethrel and alar (B-995). Euphytica 19 : 47-53.
30. Sakaguchi, S. et. al., 1969. Breeding seedless watermelon by using induced chromosome translocation. J.A.R.Q. 4(3) : 18-22.
31. Shannon, M.C. and L.E. Francois. 1978. Salt tolerance of three muskmelon cultivar. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 103(1) : 127-130.
32. Shifriss, O. et. al. 1942. Resistance to mosaic virus in the cucumber. Phytopath. 32(9) : 773-784.
33. Simmonds, N.W. 1974. Evolution of Crops Plants. P64-69. Longman, London.
34. Sitterly, W.R. 1973. Cucurbits : In R.R. Nelson(ed.), Breeding Plants for Disease Resistance, P287-306. The Pennsylvania State University Press. University Park, Penn.
35. Takada, K. 1982. Breeding methods for disease-resistance of melon, and development of new lines with combined resistance. J.A.R.Q.16(2) : 94-104.
36. Tayor, D.E., T.W. Whitaker and G.N. Davis. 1946. The Development of powdery mildew resistance cantaloupes. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 47 : 347-356.

37. Tolla, G.E. and C.E. Peterson. 1979. Comparison of gibberellin A_4/A_7 and silver nitrate for induction of staminate flowers in a gynoecious cucumber lines. HortScience. 14 : 542-544.

38. U.S.D.A. 1937. Yearbook of Agriculture.

39. Wall, J.R. 1967. Corelated inheritance of sex expression and fruit shape in Cucumis. Euphytica 16 : 199-208.

40. Watts, L. 1980. Flower and Vegetable Plant Breeding. P106-108, Grower Books, London.

41. Wetman, L.M. 1937. Inheritance and corelation of shape, size and color in the watermelon, *Citrulllus vulgaris* Schrad. Res. Bull. 228, Iowa Agri. Exp. Sta. P223-256.

42. Whitaker, T.W. and G.N. Davis. 1962. Cucurbits—Botany, Cultivation and Utilization. Interscience Publishers, Inc., N.Y.