番木瓜兩性株育種

邱展臺

種苗改良繁殖場

前　言

番木瓜（*Carica papaya* L.）屬番木瓜科（*Caricaaceae*）番木瓜屬（*Carica*）（Storey, 1953, 1984），生長於南北緯 32° 之間，為許多熱帶及亞熱帶國家重要的經濟果樹。番木瓜具有雄株（staminate）、雌株（pistillate）、兩性株（hermaphrodite）等三種基本樹型，兩性株的果實呈長形或梨形，具有果腔小，方便包裝、運輸等優點，較受消費者與生產者喜愛。在夏威夷、巴西、印度、東南亞、台灣等都以栽培兩性株為主，做為國內市場及出口之用。迄今尚未發現任何於苗期植株形態與植株性別間有連鎖的情形，亦無法以化學或生化方法於早期判別植株性別，惟有等到花朵抽後出方能辨認。目前國內農民購買之番木瓜實生苗其兩性株比例約為 67%，必須一穴種植 2-3 株，待植株花蕾抽出能辨明性別時，再行砍除雌株，以達到全園均為兩性株的目的。如此不但增加成本，且果園管理不易。嫁接、扦插（張及廖, 1994）或組織培養等營養繁殖方式雖能得到 100%的兩性株，但是苗木價格十分昂貴。全兩性株的發現可改善上述的問題。番木瓜種子發芽後 4-8 個月即會開花，幼年期短，經選拔的兩性株只需將接近成熟尚未開放的花朵套袋即可獲得自交種子，授粉良好的兩性株的果實約有 300-700 粒有活力的種子（Storey, 1969），在育種上不但方便分離選拔，亦可自交固定。兩性株與雌株比較，雖有許多優點，但兩性株仍有兩性花雄蕾心皮化、雌蕾退化，結果不穩定，種子易陷入果肉內等缺點有待育種上改進。全兩性株品系除了植株的性別比例與一般品種不同外，其他的性狀與一般品種並無差別，在育種上可運用同樣的方法。

番木瓜性別的演化

Storey(1967,1969b)提倡番木瓜科植物其雌雄異株為漸進演化說(progressive evolution)，他假設一未知的祖先具有完全花，子房周位或子房上位，5心皮雌蕊，5枚花瓣下半部合生成筒狀花，冠筒內之喉部著生10(2x5)枚雄蕊，在 *Carica papaya* L.此種花型稱為elongata。現今雄花的來源係經古典演化路徑而來，即由完全花具功能性雌蕊退化演變而來。雌花係由一系列形態異常的變化所致：其雌蕊由原始完全花的外輪雄蕊心皮化而成，而原始完全花的內輪雄蕊及心皮則退化消失而形成現今的雌花。雌雄異株的形態隨著單性花的演進而來，至今雌雄異株似乎是番木瓜科演化的基準，因此現今的兩性花可能是人類不斷選拔的結果。在自然的狀態下(或許有些人為干擾的結果)，隔離的族群可能只由雄株及雌株組成(雌雄異株 dioecious)，或只由兩性株及雌株組成(gynodioecious)，或包含所有3種性型(trioecious 或 polygamous) (Storey,1969a)。

番木瓜的性別遺傳

Hofmeyr (1938,1967)及 Storey (1938,1941,)分別分離木瓜植株性別比例，同樣推論番木瓜性別依照簡單孟德爾遺傳因子所決定；其單一基因具有三個對偶因子 M_1、M_2及 m，顯性對偶因子 M_1m 控制雄株，M_2m 控制雌株，隱性對偶因子 mm 控制雌株，而 M_1M_1、M_1M_2及 M_2M_2結合則致死，無法產生種子。Storey (1953) 進一步增訂假說，以 Mp 代表長花序梗、分枝、多數花(sg)代表抑制雌蕊發生的基因，(sa)代表抑制雄蕊發生的基因，(C)代表抑制性別決定基因與致死基因間的互換，(ℓ)代表隱性連接合子致死基因，性別決定之基因型表示如下：

$M_1 = Mp\ell\ C\ sg$　　$M_2 = +\ell\ C\ sg$　　$m = ++sa+$

雄株：$\dfrac{M_1}{m} = \dfrac{Mp\ \ell\ C\ sg}{+\ +\ +\ sa}$　　兩性株：$\dfrac{M_2}{m} = \dfrac{+\ \ell\ C\ sg}{+\ +\ +\ sa}$

雌株：$\dfrac{m}{m} = \dfrac{+\ +\ +\ sa}{+\ +\ +\ sa}$

Storey (1958, 1969a, 1984) 後來修訂假說，以(*SA*)代表轉變原始雄蕊為現今雌蕊所有因子的總和，(*sa*)代表正常的雄蕊發育，(*SG*)代表雄花中抑制雌蕊的一個或多個因子，(*sg*)代表允許(*SA*)的作用發生蛻變為心皮化而取代原始雌蕊，'*ℓ*'代表隱性性連結合子致死基因，而使雌株及雄性兩性株形成異型結合體狀態；*C* 代表抑制性決定基因與致死基因間之互換(cross-over)，此可解釋雌株不帶有 '*ℓ*' 致死基因。如同前述假說，兩性株、雄株以異型結合狀之存在，雄株與兩性株之主要差別在於聚散花序(cyme)之長度及花序花分枝數與花朵數目的不同，此為第二性徵，它是由單一因子之兩個對偶基因所決定，*Mp* 為長的雄性花梗，*mp* 為較短的兩性株(及雌株)花梗，其調控基因係位於性染色體上，但並不絕對與性別決定基因連鎖；其性別決定之基因型表示如下：

雄株與兩性株：(*sa*)*ℓ C*(*SG*)／(*SA*)＋＋(*sg*)

雌株　　：(*SA*)＋＋(*sg*)／(*SA*)＋＋(*sg*)

為了方便，仍以 M_1m，M_2m mm 分別表示雄株、兩性株、雌株的基因型。

由授粉組合可生產不同性別比例的種子。其各種性別間交配所產生的後代，有 2 種或 3 種樹型，至少有 33%以上的雌株 (表 1)。由番木瓜的性別演化過程、兩性株性別基因異質結合及多對基因控制，或可說明兩性花的容易變異。

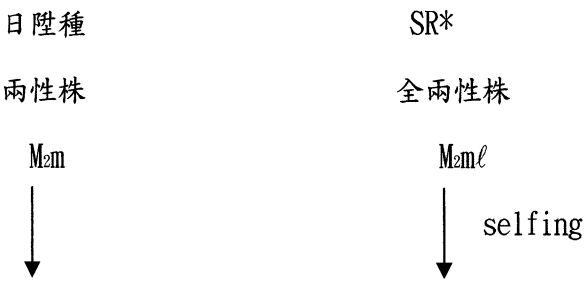
表1、番木瓜不同授粉組合之後代性別分離比例

Pollinaion		Segregation					
		Viable seeds			Nonviable seeds		
		mm	M_2m	M_1m	M_1M_1	M_2M_1	M_2M_2
1.	*mm*×M_1m	1		1			
2.	*mm*×M_2m	1	1				
3. selfed	M_1m	1		2	1		
4.	M_1m×M_1m	1		2	1		
5. selfed	M_2m	1	2				1
6.	M_2m×M_2m	1	2				1
7.	M_2m×M_1m	1	1	1		1	
8.	M_1m×M_2m	1	1	1		1	

Note: *mm*=♀.　　M_1m=♂.　　M_2m=☿ (Storey, 1969b)

全兩性株番木瓜的性別遺傳

全兩性株品系於1985年在種苗改良繁殖場屏東種苗研究中心發現，其自交後代為100% 兩性株，經性別遺傳分析結果推論，全兩性株品系於其控制雌性的因子'm' 的附近有一隱性致死因子'ℓ_1'與其連鎖，(mℓ)。當雌性因子同質結合時 (mℓ_1 mℓ)，隱性致死因子亦同質結合而發生致始死作用，使得雌株無法成活 (Chiu, et al., 2003)，族群中只下兩性株，其自交後代基因型分離如圖1。



基因型　1M_2M_2：2M_2mℓ：1mm　　1M_2M_2：2M_2mℓ：1mℓmℓ(致死)

表現型　(致死)2♀：1♀　　100%㊂♀

mℓ帶有隱性致死因子，$m_\ell m_\ell$同質結合後致死

圖1、一般品種(系)與全兩性株品系(SR-mu-1-1-1-1)之兩性株自交後代性別分離模式比較

果實產量構成因子

番木瓜兩性株的果實產量係由每株的結果花序數、每花序的分枝數及每分枝的結果數組成，可經由育種上考慮下列性狀而獲得改進，如低始果節位數及始果高度、每花序的分枝數、雄蕾心皮化及雌蕾退化的比例、果實重量、雜種優勢的利用等 (Giacometti, 1987 ;Storey, 1969, 1984)。

雄蕾心皮化及雌蕾退化

番木瓜兩性花易因季節改變或天氣變化發生變異。番木瓜兩性的花於花芽創始期受到低溫的影響，易由正常的兩性花轉變為雄蕾心皮化（stamen carpellody），而產生畸形花。於花芽創始期受到高溫的影響，則易發生雌蕾退化，形成香蕉形花(banana-shaped flower)或不完全花(imperfect flower)(Nakasone and Lamoureux, 1982)。此外，土壤水分、氮肥、日夜溫差、植物生長調節劑（王, 2003；Allan, 1987；Awada, 1957;Lange , 1961b；Sharan et al., 1994）、密植、遮蔭、除葉等因子均會影響花性的表現。除了環境因子外，內在的遺傳因子扮演重要角色，Storey （1953, 1969b）認為其受到兩組基因作用的結果，一組導致雄蕾心皮化；另一組影響雌蕾退化，兩組因子均受第三組因子的影響，於特定時間表現。番木瓜兩性花發生變異的程度因品種（系）有所差異，兩性株花序軸頂花芽正常兩性花的表現之狹義遺傳力達 0.801，一般組合力（GCA）效應顯著（謝, 1987）。在育種上可選擇兩性株正常花比例高的品系為雜交親本，以譜系法（pedigree）連續自交選拔數代，或用回交法（back cross）以兩性株正常花比例高的品系為輪迴親（recurrlent）回交，應可獲得結實性優良的品系。為了排除兩性花性別的轉變，選拔植株時吾人最少應觀察一整年，最好能持續觀察兩年。Storey（28）認為番木瓜育種必需在生產區當地進行是很重要的觀念，因為木瓜對微氣後的影響非常敏感，有可能在甲地育成很好的品種，在乙地有時候會因些微環境的差異而失敗。

雜種優勢

番木瓜雌株需接受其它兩性株或雄株的花粉，兩性株或雄株則可自花授粉或異花、異株授粉，風及昆蟲為等重要的授粉媒介。番木瓜雖然被視為異交作物，但也可由單株自交而發展成一個品系，而不會失去活力，Solo'種即為其一例。'Solo'自 1910 年被從 Barbados 引進夏威夷已近百年，自交數十代，產量從 1936 年的 11.5 公頓/公頃/年到 1965 年 44.5 公頓/公頃/年。番木瓜不僅沒有自交若勢，同時也有顯著的雜種優勢，Vasconcelos（1982）曾報告，雜交種'Sunrise'

x 'A-6' 之果樹產量每公頃可達 68 公噸，為其兩親之 350% （表 2）。由鳳山熱帶園藝試驗所育成的臺農一、二、三號三個雜交一代品種，在經濟生產的果園中為至今表現最高產量的品種，其中臺農二號在巴西第一年產量每公頃可達 80 公噸。雜種優勢在木瓜品種的育成上應善加利用（Chan, 1992. Giacometti, 1987，Marin, et al. 2006）。

表 2、番木瓜品種間及其雜交一代果實產量之差異

品種	種植地區	產量（噸/年）
Solo	Hawaii	44
TS	Brazil	67
Thailand	Brazil	62
Sunrise	Brazil	37
Tainung No. 2	Brazil	80
Sunrise × 'A-6'	Brazil	68(350%)

（資料摘錄自 Giacometti, 1987）

始果的早生性及始果高度

番木瓜植株一般呈單幹直立生長，每一節長一葉片，平均每週約長出 2 個葉片，從播種發芽後至開花，約需 4-8 個月，每一葉腋依序著生一聚繖花序（cyme），之後如生育情況及環境良好，可連續開花結果。番木瓜的始花早晚依品種而定。木瓜果園的經濟壽命較短約 2-3 年，始果的早晚及始果高度為兩個重要性狀。始花的早生性與始花節位數（子葉至始花的節數）有高度的相關，早開花的品系其始花節位數少（Nakasone, 1952）、始果高度低，亦即其結果的節數多，結果區域長，開始採收的時間早，可採收的時間長，單株產量高。植株的高度大部分由節間長度所決定，此為受多因子影響的性狀。節間長度雖然稍為會影響始花高度，但其對始花抽出的早晚並沒有明顯的影響。植株高度除了數量遺傳外，Hofmyer

（1945）曾提及尚有由單一隱性基因'd' 所控制的矮性株，Nakasone（1980）強調區分低使始果節位與矮性株的重要性，因為矮性株雖有低的始果高度，然其始果節位數未必會少，結果時間未也必早，但其結果區域必定短，而為低產量的植株。在育種上可選擇始果節位低的品系與果實性狀優良但始花節位高的品系雜交，藉以改善其始花節位的問題，其雜交一代的始花性狀約在兩親中間，如表 3。

表 3 番木瓜不同品系及其雜交一代始花性狀之差異

品種	始花週數 (weeks)	始花節位數 (nodes)	始花高度 (cm)
Betty	25	23	38
Solo	33	49	145
hybrid (Waimanalo)	28	32	71

（摘錄自 Storey, 1969）

果實大小及果實形狀

番木瓜果實的大小，在不同品種間有很大的差異。有些品種的果實直徑小於 5cm，重量小於 50g，而有些品種之果實長度 50cm，重量達 10kg 或超過。一些熱帶國家種植 2.5-6kg 大型果的品種，做為國內家庭食用。1.5kg 左右的中型果實較受東南亞國家喜愛；臺灣種植臺農二號，大部分行銷國內市場，少部外銷日本。夏威夷、菲律賓則生產 400-500g 洋梨形的兩性果做為出口品種，它的果形已成為高品質的商標。果實的重量係由多個遺傳因子控制，根據夏威夷農業試驗所的研究，雜交一代的果實重量約等於兩親果重的幾何平均數[28]。據此，育種者可選擇適當大小的雜交親本，育成所希望的果實重量。兩性株的果實形狀大略可分為長條形、洋梨形及橢圓形，長條形的果頂又有圓鈍形及長尖形。國外大部分的栽培地區以栽培橢圓形或洋梨形為主，國內則較喜愛長條尖尾形。果實的形狀為數量性狀，雜交一代的長、寬、果頂形狀約為兩親中間。' Solo' 及' Sunrise' 兩個品種因含可溶性固形物高，果形、大小、品質整齊均一，可做為雜交品種的一親。

花序長度

兩性株的聚花序長度約有 2.5-25cm 長（Storey,1985），著生 1-7 朵花，通常第一、二分枝的頂端為完全花，可以著生 1、2 個果實，有些品種甚至可著生 4、5 個果實。衆多的果實擠生在樹幹周圍如無理想的空間分配，不但會採收困難，果實也會因擠壓成畸形果而失去商品價值。花序的長度為一數量性狀，雜交一代之果柄長度約為兩親的平均值。果柄長 10-14cm 為一理想長度，可使每一花序著生的 3-4 個果實有充足的空間供其生長。

種子腔

種子腔或果腔的大小由心皮的大小及形狀決定，一般同一品種雌株之圓形果果腔較兩性株的長形或梨形果果腔大。最常見的兩性果果腔橫切面呈星形，最理想的應呈圓形便於挖除種子。

風味及氣味

大部分的番木瓜風味較為溫和平淡，氣味則從不可察覺到有高度的芳香氣味，依品種而定。一般風味在果實完全後熟時最佳，有些品系具有強烈的似麝香（musky）的氣味，此種氣味令許多人有不愉快的感覺。'Sunrise'品種則有較強得香氣，受到各國消費者喜愛。上述性狀受到多因子的控制。台農一號、紅妃因具有強烈的似麝香（musky）的氣味，大部分的國內消費者都不太喜歡，但在巴西及東南亞卻頗受歡迎，取捨之間可視栽培地區而定。

果肉顏色

番木瓜果肉顏色變化從黃色到紅色，國內及國際外銷市場較傾向粉紅色或紅色果肉，美國的消費者則喜歡橘色果肉(Giacometti,1987)。根據 Hofmeyr(1938)報告，木瓜果肉顏色的遺傳遵循孟德爾定律，是由一對對偶基因控制，黃色為顯性，紅色為隱性。應注意的是紅色及黃色為基本色，在黃色及紅色中各自仍有顏色深淺的不同，此為一些修飾基因表現的效應。不同品種間果肉顏色的深淺與果實的糖度、風味、香氣等性狀並無明顯的相關或連鎖，如何取捨可視市場需求而定。

果實糖度

總可溶性固形物為測量果實有用的指標，接近木瓜果實的糖分含量值，充分後熟的果實糖分含量約有 12-15% ，大部分的消費者對於木瓜果實最重要的評價即為甜或不甜，為木瓜果實重要的性狀。總可溶性固形物含量為一數量性狀，主要為加成性的效應（additive effects），可以糖度高的品系為一雜交親本，經由連續選拔達成目標。

果皮質地

果皮質地為可遺傳的性狀，果實中肋的皮膚平滑的為顯性，粗糙的為隱性（Nakasone, 1980）。具光滑果皮的果實其整粒果實後熟較均勻，但後熟後的果肉果肉較軟。

育種方法

由番木瓜果實產量及果實品質性狀的組合力的分析，果實數目、果實長、寬、果肉厚度、總可溶性固形物及果腔指數等性狀之一般組合力及特殊組合力變方均顯著，其比值（GCA/SCA）大於 1，此顯示上述性狀是由加成性效應控制，針對這些性狀的選拔是有效的。而果實產量、單果重量及果實體積則為非加成性效應所控制(Dinesh, 1991; Subhadrabandhu et al.,1997)，無法經由選拔獲得效果，可利用雜種優勢達成目的。在育種程序上，可以引進品種或某些優良特性的品系雜交後以譜系法或回交法育成優良自交系，再進行雜交組合育成高產、高品質的雜交一代品種。

結　　語

根據世界糧農組織資料，全球番木瓜鮮果的出口量，近五年來呈穩定成長，臺灣亦於 2005 年開始番木瓜鮮果外銷日本，栽培優良的番木瓜品種益形重要。臺灣雖有全球產量最高的品種臺農一、二、三號，但均為 0.7-1.5kg 長尖形的中大果，不適於出口。面對其它出口國的競爭，我國應視國際市場的需求，調整育種方向，育成適合出口的品種，除了提高品質及單位面積產量，降低生產成本外，需針對果實大小、形狀、耐儲運性、抗病性等性狀加強努力。

參考文獻

1. 王德男. 1980. 影響番木瓜兩性株株型表現之因子研究. 中華農業研究(29)：225-237.
2. 張明聰, 廖松淵. 1994. 番木瓜扦插繁殖及生長結實特性之研究. 中國園藝40(1):11-28.
3. 謝明憲. 1997. 品種、全互交及溫度於番木瓜兩性株型之表現. 國立台灣大學園藝學研究所碩士論文 pp.91.
4. Allan, P., J. Allan, Mc Chlery, and D. Biggs. 1987. Environmental effects on clonal female and male *Carica papaya* L. plants. Sci. Hort. 32:221-232.
5. Awada, M. and W. Ikeda. 1957. Effects of water and nitrogen application on composition growth, sugars in fruits, yield and sex expression of the papaya plants. Hawaii Agr. Exp. Stn. Tech. Bull. No. 33, p16.
6. Awada, M. 1958. Relationships of minimum temperature and growth rate with sex expression of papaya plants. Hawaii Agr. Exp. Stn. Tech. Bull. 38:1-16.
7. Chiu, Chan-Tai , C.R.Yen , L.S.Chang , C. H.Hsiao , and T.S.Ko. 2003. All hermaphrodite progeny are derived by self-pollinating the sunrise papaya mutant. Plant Breeding 122： 431-434
8. Chan, Y. K. 1992. Progress in breeding of F_1 papaya hybrids in Malaysia. Acta Hort. 292:41-49.
9. Dinesh, M.r. , C.P.A. Iyer. and M.D.Subramanyam. 1991 Combining ability studies in *Carica Papaya* L. with respect to yield and quality Characters. Gartenbauwissenschaft 56 (2)：81-83
10. Ghosh, S.P. and S.P.Sen. 1975. The modification of sex expression in papaya. J. Hort. Sci. 50:91-96.

11. Giacometti, D.C. 1987. Papaya breeding. Acta Hort. 196:53-60.
12. Hofmeyr, J.D.J. 1938. Genetical studies of *Carica papaya*. South Afr. J. Sci. 35:300-304.
13. Hofmeyr, J.D.J. 1945. Inheritance of dwarfness in *Carica papaya* L. South Afr. J. Sci. 41:225-230. (cited in Giacometti, 1987)
14. Hofmeyr, J.D.J. 1967. Some genetic and breeding aspects of *Carica papaya*. Agromonia Tropical (Maracay)17, 345-351.
15. Lange, A.H. 1961. Factor affecting sex changes in the flowers of *Carica papaya* L., Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 77:252-264.
16. Marin, SLD., M.G.Pereira., Do. Amaral, Jr. AT., L.A.P. Martelleto, and CD. Ide. 2006 Heterosis in papaya hybrids from partial diallel of 'Solo' and 'Formosa' parents. Crop Breeding and Biotechnology 6 (1) :24-29.
17. Nakasone, H.Y. 1952. Inheritance of fruiting height in papaya. M.S. thesis, Univ. of Hawaii p.36.
18. Nakasone, H.Y. 1980. Melhoramento do mamao no Hawaii. Culture do Mamoeiro. Livroceres Piracicaba p.315 (cited as Giacometti, 1987)
19. Nakasone, H.Y. and C. Lamoureux. 1982. Transitional forms of hermaphroditic papaya flowers leading to complete maleness. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 107(4): 589-592.
20. Sharan, R., P. R. Prasad, and K. Mohan. 1994 Influence of nitrogen, phosphate, growth regulator and animal sex horone on sex expression in papaya. Advance in Plant Science.7 (2) :273-279.
21. Storey, W.B. 1938. Segregations of sex types in Solo papaya and their application to the selection of seed. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 35:83-85.
22. Storey, W.B. 1941. The botany and sex relations of the papaya. Hawaii Agr. Exp. Sta. Bull. 87:5-22.(cited in Storey 1953)
23. Storey, W. B. 1953. Genetics of papaya. J. Hered. 44:70-78.

24. Storey, W.B. 1958. Modifications of sex expression in papaya. Hort. Adv. 2:49-60.(cited in Storey,1976)
25. Storey, W.B. 1967. Theory of the derivations of the unisexual flowers of *Caricaceae.* Agronomic. Tropical. 17:273-321.
26. Storey, W.B.1969a. Pisitillate papaya flower: a morphological anatomy. Science 163:401-401.
27. Storey, W.B. 1969b. Papaya (*Carica papaya*). In F.P.Ferwerda and F.Wit (eds), Outlines of perennial crop breeding in the tropics. Waageningen, The Netherlands, 389-407.
28. Storey, W.B. 1984. Papaya. In: Evolution of Crop Plants. Edited Simmonds, W. New York p21-24.
29. Storey, W.B. 1985. *Carica papaya.* CRC Handbook of Flowering. volume II, p147-157.
30. Subhadrabandhu, S. and C. Nontaswatsr. 1997. Combining ability analysis of some characters to introduced and local papaya cultivars. Scientia Horticulturae 71:203-212.