

漫談雜種玉米之育成

吳常武

高中生物教科書中，有關講述遺傳之教材，概略提及雙重雜種玉米之形成。頗多高中師生對此驚為奇跡，深感興趣，極欲進一步了解其育種過程。雙重雜種玉米之育成，在世界農業史上曾寫下了輝煌的一頁，不僅使玉米之產量增加，其品質亦隨之提高，在世界人口不斷增多，糧食問題日趨嚴重之今日，此項成就實乃育種學家之恩賜。吾人論及玉米雙重雜種之同時，不難體會育種工作之費時、艱辛與不易。筆者在美求學期間，曾實際參與及協助育種工作，略有心得，願在此簡略提出有關之資料供大家參考，俾共同研究。若有疏漏之處，尚祈指正。

所謂雜交品種 (Hybrid variety) 係用於指作為商業栽培之第一代族群。這第一代族群可由營養系 (Clone) 、異交品種 (open-pollinated varieties) 、自交系 (inbred lines) 或其他遺傳性相異之品系雜交而得。雜交品種在雜種優勢 (heterosis) 之利用上遠超過現已發展出來之其他育種方法。到目前為止，雜種玉米之育成，可謂在農業上發生了革命性的改良。全世界，尤其是在美國，曾經花了半個世紀的時光從事於雜種玉米之研究改良，並且更進行了大量的栽培。

由於玉米係雌雄異花作物，且有特殊的花形構造，故在進行自交或異交時均極易控制，而得純系或雜交種子。十九世紀末，在美國最初進行玉米雜交工作者為 W. J. Beal，他在玉米田間隔行除去雄花而得雜交種子。雖然雜種之產量顯而易見的較其親代為優，然而當時並未受到特別重視，直到 1940 年代，玉米的雜種優勢才真正利用及推廣。

1909 年，美國育種學家 George Harrison Shull 利用由連續自交所得之自交系來做玉米純種 (pure-line) 育種，並且又選用優良之自交系行單交雜交 (single cross) 所得之 F_1 雜種來生產商業品種。他相信自交系為同基因性 (Homozygous)，故不僅能產生與其本身完全相同之個體，亦可年復一年的得到基因型完全相同之雜種個體。

然而，採用這種方法所得之雜交品種，並未臻理想，究其原因有三：第一，因當時缺乏優良之自交系，故其所產生之雜交品種並不比原有的異交品種為佳，以致引起農人的興趣；第二，因自交系中雌株之產量均較低，且約有三分之一到二分之一的農地須用來種植雄株，因而雜交種子之產量益形減少，而使雜交種子之價格相對提高；第三，第一代雜交種子均很小，且經常有不易萌發之現象。

因而，另一位美國育種家 D. F. Jones 遂於 1918 年採用雙重雜交 (Double cross) 的方法

，才使雜種玉米得以普遍推廣。雙重雜交乃是將二單交雜種，再行雜交而得。故若有 A、B、C、D 四自交系，其可能之一種單交雜交為 $A \times B$ ，因而其雙重雜交可為 $(A \times B) (C \times D)$ 。在商業上栽培之雙重雜種的種子，係由單交所得之種子而來，而單交種子一般較任何自交系所產生之種子多 2~3 倍。由單交植株所產生之花粉很多，故無須耗費大片農地來栽植雄株。此外，其種子之大小、形狀均很正常，且其幼苗亦均發育良好。雙重雜種於 1921 年首度推出，截至 1933 年，全美國仍祇有不到 1% 之玉米栽培區種植雜種玉米，然而到了 1940 年便約有一半的玉米農地栽培之，直到 1944 年更有超過 80% 之玉米農地洒下了雜種的種子。不僅其栽培面積增廣，就是單位面積之產量亦較原有品種增加 20% 以上。此種品種之廣受歡迎，且大量栽培，遂使異交品種消失於無形。因為玉米係世界上最重要的農作物之一，故很顯然的，雙重雜種玉米之育成，實為世界農業史上一大貢獻。

一般雜種玉米育成之步驟有三：(1) 在異交族群中選擇適當之植株；(2) 將這些植株行自交，若干代後得同基因性之自交系；(3) 慎選自交系行雜交。自交系間雜交之第一代即單交雜種，可用於較重視品質及穗之一致性之甜玉米製罐、爆玉米花或一般之小量栽培者。單交雜種可進一步與一自交系雜交而得三系雜種 (Three-way cross)。在此，單交雜種用為雌株，若欲得到良好結果，用為雄株之自交系，應以能產生大量花粉者為佳。

雙重雜交為大量生產雜種玉米之最佳途徑。雙重雜種係四個自交系經兩代之雜交所得，故慎選此四自交系可免除因異交及突變 (mutation) 而降低雙重雜種品質之不良後果。因之，自交系之品質，尤其是作為雄株者，常藉人工授粉來維持，而作為雌株之自交系，則常先於隔離圃中繁

殖一代後，其種子方用來生產單交雜種。一般單交雜種於隔離圃中常依二行雌株與一行雄株之栽植方式而得，然雙重雜種係依六行雌株與二行雄株或四行雌株與一行雄株之種植方式得之，因之土地之經濟利用價值，可見一斑！

玉米的自交系幾乎均以自花授粉之方式而得。自交植株，常選擇生育力旺盛、莖稈強韌、無疾病及具理想特性者為宜。此項選擇可分別於授粉及收穫時進行，以確保優良品質。慎選後之植株，利用一穗一行選種法 (Ear-to-row)，經若干代 (通常 5~6 代) 之自花授粉，即可得自交系。通常經長期連續之自交，會產生生育力降低及植株之相似性增高的後果，故在連續數年之自交期間，亦不可忽視每年之慎重選擇。

因雙重雜交之目的在聚集各具特性之自交系於一身，故自交系間雜種之品質，理應較自交系本身為高。然而在數千自交系中，可能僅有少數真正具有經濟價值者。T. A. Kiesselbach 於

1951 年曾測定了十萬個以上之自交系，結果發現，品質優良而經採用來產生雜種玉米者僅 60 個。又於 1935 年在美國推出之玉米雜種 U. S. 13，係 $(Wf\ 9 \times 38-11) (Hy \times L317)$ 之雙重雜交的結果，而此四個自交系却分別由三個農業試驗所培育出來的。故在從事雜交之前，須先測定自交系之組合能力 (Combining ability)，即第一代雜種所顯雜種優勢之大小或產量之高低。其測定方法有二：第一種方法是 Jenkins 及 Brunson 在 1932 年利用自交系與品種間之頂交 (top-cross) 來測定自交系之一般組合能力 (General combining ability)，所用之品種稱為檢定親 (Tester)。理想之檢定親為能提供最佳的測定能力，並有較廣之遺傳基礎且極易獲得者。第二種是 Sprague 與 Tatum 在 1942 年用特定組合能力 (Specific combining ability) 來測定雙重雜種產量之方法。其法為利用四個非單

交雜種親 (nonparental single crosses) 之產量的平均來估量，即利用 $A \times C$ 、 $A \times D$ 、 $B \times C$ 及 $B \times D$ 之平均產量來預測 $(A \times B)$ ($C \times D$) 之產量。此法現已納入標準的育種程序中，如今大規模之育種計畫，均利用電腦程式來處理。

在雙重雜交中，確定自交系配對之次序，為影響產量之重要關鍵。Eckhardt 及 Bryan 在 1940 年發現：若自交系 A 及 B 來自同源，而自交系 Y 及 Z 亦來自另一同源，則欲得最高產量之雙重雜種應為 $(A \times B)$ ($Y \times Z$)。

一般雙重雜種產自二個單交雜種之第一代種子，然而，若第一代種子供應不足時，則必須繁殖其第二代之種子取代之。但如此繁殖之後代種子之品質，必須確保其與第一代者相同，方能得到預期的結果。

某些農民嘗試著以其栽植之雙重雜種種子作為第二年播種之用，然其收成均不盡理想。Richey, Stringfield 及 Sprague 於 1934 年發表研究報告指出：以雙重雜種第二代種子栽植所得產量減少了 15%。Neal 於 1935 年亦同時發現：栽植雙重雜種之第二代會減產 26%，而播種三系雜種及單交雜種之第二代種子則各減產了 36% 及 48%。因為產自後代種子播種之玉米植株，其生長力、生育力及抵抗力均每況愈下，其雜種優勢無法固定，故必須每年栽培第一代雜種，種子必須年年更新，由採購機構以大規模雜交來供應雜交種子。

參考文獻

1. Eckhardt, R. C., A. A. Bryan 1940 Effect of method of Combining the four inbred lines of a double cross of maize upon the yield and variability of the resulting hybrid. Jour. Amer. Soc. Agron. 32:347-353.

2. Jenkins, M. T., A. M. Brunson. 1932 A method of testing inbred lines of maize in cross bred combinations. Jour. Amer. Soc. Agron. 24:523-530.
3. Jones, D. F. 1918 The effects of inbreeding and cross breeding on development. Conn. Agric. Exp. sta. Bull. 207:1-100.
4. Kiesselbach, T. A. 1951 A half-century of corn research. Amer. Sci. 39:629-655.
5. Neal, N. P. 1935 The decrease in yielding capacity in advanced generations of hybrid corn. Jour. Amer. Soc. Agron. 27: 666-670.
6. Richey, F. D., G. H. Stringfield, G. F. Sprague. 1934 The loss in yield that may be expected from planting second generation double cross corn seed. Jour. Amer. Soc. Agron. 26:196-199.
7. Shull, G. H. 1909 A pure line method of corn breeding. Amer. Breed. Assoc. Rept. 5:51-59.
8. Sprague, G. F., L. A. Tatum. 1942 General vs. specific combining ability in single crosses of corn. Jour. Amer. Soc. Agron. 34:923-932.