

多倍體植物的 產生、利用與展望

農試所生技組 夏奇鈺 陳威臣 曹進義

一、多倍體定義與介紹

「Ploidy」或「ploidy level」是指生物體細胞內染色體組（或基因組）的套數（set of the chromosome or genome），一般最基本的套數常以 x （monohaploid）來表示，例如2倍體（diploid）以 $2x$ 來表示，3倍體（triploid）為 $3x$ 、4倍體（tetraploid）為 $4x$ ；而在減數分裂後精子或卵子配子體（gamete）的染色體套數常以 n 表示，因此2倍體體細胞的染色體套數為 $2n$ ，其 $n=1x$ （monohaploid），四倍體其 $n=2x$ （dihaploid）。舉例來說玉米花粉之染色體數 $n=10$ ，體細胞為 $2n=2x=20$ ；小麥為6倍體，其染體組之基本數為7，可表示 $2n=6x=42$ 。一般被子植物染色體數的範圍在 $2n=4$ 到500之間，單子葉植物則在 $2n=6$ 到226之間，為數眾多的被子植物擁有14~15對染色體。

多倍體是指生物體擁有多於兩套之染色體組（two sets of chromosomes），這種情形在動物界並不多見，但在植物

界多倍體的情形相當普遍，據統計開花植物中有30~70%是多倍體，其中以蕨類植物95%為多倍體比例最高。估計70%之顯花植物曾經在演化過程中經歷過多倍體化，一些較早演化的多倍體最終會進化成為二倍體，也就是正常的基因比例重新被建立起來，因此倍體化被認為在植物演化上扮演著重要的角色。古早的多倍體目前已成為二倍體稱為paleoploid，其基本染色體數通常較高，新形成的異源多倍體（allopolyploids）則稱為neopolyploids。薔薇科中的蘋果屬（*Malus*）、梨屬（*Pyrus*）、石楠屬（*Photinia*）、木瓜屬（*Chaenomeles*）其染色體皆為 $n=17$ 之基數，推測其遠祖可能為異源多倍體，因為其他薔薇亞科植物具有 $n=8$ 或 9 之染色體數。有些同屬不同種之染色體數具有倍數關係，如菊花*Dendranthema*（*Chrysanthemum*）具有 $2n=18, 36, 54, 72, 90$ 及198染色體數，他們的共同性就是皆為9的倍數，這些都是多倍體化的一些證據。一般認為植物的生長習性及繁殖系統是影響不減數配子產生的重要因素，例如多倍體常發生於多年生利用無性繁殖的植物；一年生及木本植物多倍體的發生率則較低。以環境生態而言，以濕地如河邊草地比

作者：夏奇鈺副研究員
連絡電話：04-23317327

乾燥土壤及森林較易有多倍體的分佈。許多多倍體植物具有自交或無融合生殖（apomictic）特性，有助其克服族群初期繁衍的困境，對於適應環境逆境亦有幫助。

二、自然多倍體的產生

理論上多倍體自然產生的途徑有二，一為體細胞的變異，體細胞在有絲分裂過程中，染色體經複製後卻沒有繼續完成分裂過程，造成染色體的倍加。例如結合子（zygote）的生長點，細胞發生複製但不分裂，因此有多倍體芽的產生，這種變異有可能是點突變，也可能是細胞全體性的改變。此外在體細胞中有所謂的內生性染色體倍加，常見於一些快速發育的器官如胚乳以及子葉，體細胞持續複製卻不分裂，藉以迅速增大組織；多倍體也可能經由未減數的配子體結合而造成，目前普遍認為現有之多倍體產生的途徑大多為未減數的配子體與二倍體結合成為三倍體，再經由回交或自交產生四倍體。四倍體的基因組由相同物種（species）而來，我們稱之為同源四倍體（autoteraploids）或稱為（polysomic teraploids），同源四倍體可能具稔性或不稔，原因是兩套同源基因有可能增加其稔性，亦有可能因相似基因組（homologous）間造成配對錯亂，導致基因組內染色體的不平衡（aneuploid）而不稔。如果四倍體的兩套基因組源自於不同物種之未減數的配子體結合，我們稱之為異源四倍體allopolyploids（或稱為amphidiploid 或disomic teraploids），經由inter-specific hybridization的異源四倍體通常具稔性，因為不同源間的染色體組通常不會配對，而其同源基因組內的染色體可以自行配對，產生具有稔性的配子體。

三、人工多倍體的產生與鑑別

多倍體除了自然產生之外，亦可以物理方法或化學方法誘導其產生。物理方法包括劇烈的溫度改變，例如在花粉發育的特定時期加以溫度處理，以及 γ 射線及x射線的輻射誘變，但一般而言，物理方法的誘導效率偏低；化學誘變可利用抗微管（anti-microtubule）藥劑如秋水仙素（colchicine）、歐拉靈（oryzalin）、三福林（trifluralin）、amiprophos-methyl 及 N_2O 。以棉花、洋菜或綿羊油加入抗微管藥劑處理於芽體上，目的為延長藥劑存在芽體上的時間；或是浸泡枝條於藥劑中並加入黏著劑或有機溶劑，增加藥劑進入細胞的機會；亦可在種子發芽後以浸泡或噴灑方式施用藥劑。這些化學藥劑中以1937年 Blakeslee and Avery發展出利用阻斷有絲分裂（anaphase）的化學藥劑colchicine最常被使用。近年來有許多的研究指出，利用秋水仙素施用在試管內（*in vitro*）或稱為離體培養之培植體其多倍體誘導率遠高於直接處理在植物體（*in vitro*），究其原因主要是試管內培養植物之生理狀態及環境的控制較佳所致。

多倍體通常因為細胞的加大而有增厚、寬大的葉子，大花及果實，芽變粗、節間變短及有較大的分叉角度，外觀普遍呈現較厚圓及短的葉片型態，稱之為gigas（巨大性）。高倍數如八倍體則常伴有生長障礙，如硬化（malformed）的情形。這些外在的特徵有助於多倍體的快速鑑別，此外亦可藉助顯微鏡觀察根尖的染色體數、花粉大小、氣孔大小及氣孔保衛細胞內葉綠體數等特徵，但這些方法的方便性及準確程度皆不如流式細胞儀（flow cytometry）的使用，因為只需要少量植

物體DNA即可鑑定（1cm²葉片），這讓人工誘導多倍體在篩選效率上大為提高。

四、多倍體的基因調控機制

一般認為多倍體的遺傳表現不會超越其親本這樣的認知並不正確，現實的觀察發現多倍體常表現出較其原細胞型不具備的新特性，產生的機制可能是涉及數量調控基因劑量的改變、基因調控交互作用的複雜化以及表現遺傳現象（epigenetic phenomena）。前兩種機制主要因為基因座數量的倍增，擴大了變異的範圍，而表現遺傳現象雖然不涉及DNA序列的變化，但導致表現遺傳現象的原因相當多元，目前研究發現包括基因沈默（gene silencing）、DNA甲基化(methylation)、核仁顯性（nucleolar dominance）、轉位子活化（transposon activation）、基因組印記（genomic imprinting）等皆是，其作用為快速消除基因間不利的交互作用，表現遺傳並且能夠通過生殖，遺傳至後代，從而提高基因表現的多樣性。除此之外，還有一些能解除原來二倍體祖先基因組中受抑制基因表達之遺傳機制，如DNA剔除（DNA elimination）、DNA同質化（DNA homogenization）以及染色體重排（chromosomal rearrangement）等，這些都豐富了多倍體在遺傳上的差異表現。

五、多倍體的機會

多倍體的表現常超越其親本或祖先的表現範圍，在演化上因此具有其優勢，大家熟知的首蓊、馬鈴薯為同源多倍體，而小麥、燕麥、棉花、咖啡為異源多倍體，目前被當作二倍體的玉米、馬鈴薯則被認為在進化早期曾經歷多倍體化。由於多倍體具有遺傳重複的特

性，多餘的拷貝基因經由表現遺傳現象可提供變異基因存在的空間，且基因組內一些重組也不至於會影響植物體正常必要的功能，最顯著的優點莫過於比起其二倍體的競爭對手，多倍體具有更多的遺傳差異性（heterozygous），基因表達通過增加劑量調控基因表達水平的變異、改變調控間的相互作用，以及快速的表現遺傳（epigenetic）變化來完成。例如異源四倍體具有4組不同的等位基因座（alleles），這些基因座提供不同程度的差異性，協助植物在生長、發育及環境適應上有更好的表現；基因組內的一些重組亦提供基因的差異化，擴大雜種優勢空間；相反的同源多倍體因相同的基因組對於差異性貢獻較小，反而導向了純系（inbred）的狀況，但它具有打破雜交藩籬、恢復遠源雜交種稔性的功能，雖然沒有證據顯示同源多倍體較其二倍體優異，但包括香蕉、紫花苜蓿、花生、馬鈴薯以及花卉之水仙、鬱金香、風信子、唐菖蒲、大理花皆為多倍體，具有花朵巨大及花期較長的優點。多倍體是否具有抗逆境的特性是常被問及的問題，雖然有人認為在一些極端惡劣環境下發現的多倍體，並不能清楚解釋環境與多倍體的相關性，但一些分子生物的研究證實，異源多倍體經由兩組不同遺傳基因組的重組，提供植物體酵素種類之多樣化，增加其生化上彈性，有助其在環境中的生存與拓展，因此多倍體在成分含量方面的改變並不令人奇怪，例如四倍體玉米其維生素A的含量較其二倍體高40%，四倍體煙草尼古丁含量高於其二倍體18~33%。商業上則是對於育成三倍體不稔品種有強烈的需求，因為除了可防止遺傳材料遭到盜用外，對於許多蔬菜水果而言，無子的特性更提升了人們食用的興趣。



圖一、金線連多倍體在外觀上顯現之差異 (A) 四倍體之兩品系 (B) 後方為四倍體品系、前方為八倍體品系。

筆者從事植物組織培養研究除了嘗試以胚乳培養得到三倍體枇杷外，近年來亦利用組織培養系統配合秋水仙素處理誘導多倍體的產生，包括金線連、桔梗、丹參、柑橘等，在中草藥作物方面主要希望藉由多倍體的產生，擴大遺傳變異選育體型增大、成分增加或對環境有更高適應力之新品種，在果樹方面則以無子三倍體為目標。目前在選拔的初期即可見到多倍體金線連具有各種外觀上的差異（圖一）；經由多倍體桔梗間相互雜交產生之後代，在小苗階段即可觀察到植株生長的差異及外觀的多樣化（圖二）。農試所中從事育種工作者眾，利用多倍體相互雜交或作為與遠源二倍體雜交之橋樑親本，是否能創造出更大之育種空間需要更多的印證，但無可諱言藉由育種者對於育種材料特性的瞭解，找出不同的育種策略，經由橫向合作，找出更多元的方式來加速育種工作的進行，是本篇文章想要拋磚引玉的最大目的。

六、參考文獻

Acquah, G. 2007. Polyploidy in plant breeding. In: Principles of plant genetics



圖二、多倍體桔梗雜交後代小苗階段生長發育之情形。

and breeding. Blackwell Publishing, USA, 214pp.

Osborn, T. C. et al. 2003. Understanding mechanisms of novel gene expression in polyploids. Trends in Genetics. 19:141-147

Ranney, T. G. 2000. Polyploidy: From evolution to landscape plant improvement. Proceedings of the 11th Conf. Metropolitan Tree Improvement Alliance.