

十字花科蕓薹屬蔬菜育種趨勢與生技應用概況

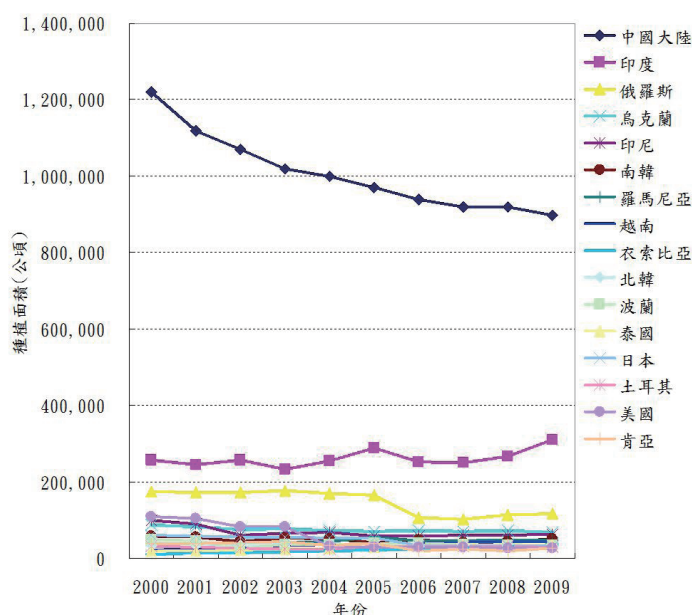
撰文/謝明憲·許涵鈞·王仕賢

摘要

蕓薹屬蔬菜以根、莖、葉及花等不同形態提供給人類多樣化的食用形式。除提供包括維生素、礦物質和抗氧化物質等營養成分外，也是飲食中主要的膳食纖維來源。蕓薹屬蔬菜中以甘藍類及白菜類為世界上主要蔬菜種類，其中甘藍類蔬菜以甘藍及花椰菜在中國大陸及印度為主要生產國。甘藍及花椰菜在中印二國合計生產面積分別約占全球的 53% 及 66%。結球白菜及不結球白菜之全球產區主要在中國大陸、韓國及日本。顯示亞洲地區對蕓薹屬蔬菜品種要求將具有種趨勢變化的關鍵影響力。而蕓薹屬蔬菜的育種目標，仍以整齊度、合適產品外觀、高產、抗病蟲性、耐逆境、高品質、耐儲藏性及特殊營養價值為重要商業需求。惟在面臨氣候變遷及生產環境的劇烈變動，新品種替換率升高及市場流通壽命縮短等問題；導入利用分子技術輔助育種操作，為克服傳統育種耗時費工之重要策略，更能加速蕓薹屬蔬菜育種計畫，提升國內新品種開發的競爭優勢。

前言

蕓薹屬 (*Brassicaceae*) 植物有三種基本染色體數，即白菜群 $n=10$ ，甘藍群 $n=9$ ，黑芥群 $n=8$ 。多數種類被供為蔬菜、飼料及植物油等用途。蕓薹屬蔬菜中以甘藍類 (*Brassica oleracea*) 及白菜類 (*B. rapa* or *B. campestris*) 為主要的蔬菜，其次為芥菜 (*B. juncea*)

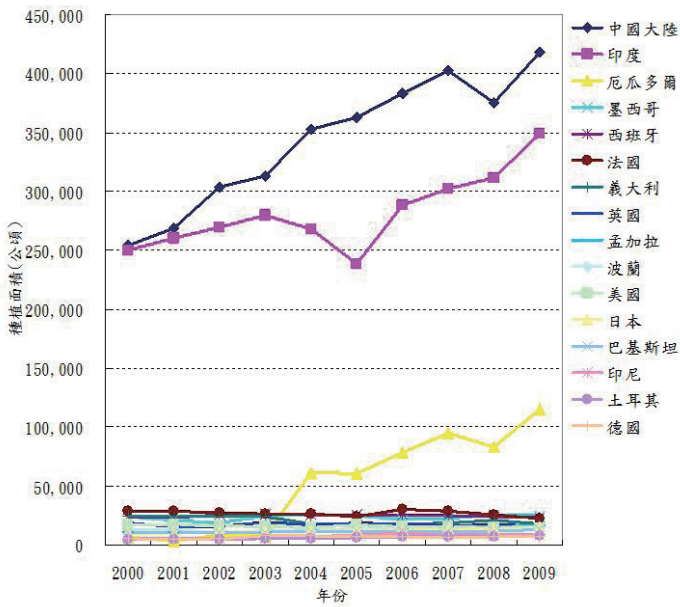


資料來源：FAO。

圖一 2000-2009年全球甘藍種植面積前16名國家別及數量

和油菜 (*B. napas*)。這些蔬菜含有人類飲食所需的多種營養成分，包括維生素、礦物質及抗氧化物質，以及豐富的膳食纖維。而在這四種類蕓薹屬蔬菜中，以甘藍類及白菜類具有最多樣化植物形態供人類食用選擇，且在世界上已被廣泛栽培利用。

甘藍類蔬菜共有七個變種，均由野生甘藍演化形成，即 (1) 芥藍 (*Kale*; *B. oleracea* var. *acephala*) 包括葉用及莖用類芥藍；(2) 結球甘藍 (*Cabbage*; *B. oleracea* var. *capitata*)，包括皺葉甘藍、普通甘



資料來源：FAO。

圖二 2000-2009全球花椰菜及青花菜種植面積前16名國家別及數量

藍及紫甘藍；(3) 球莖甘藍 (Kohlrabi; *B. oleracea* var. *caulorapa*)；(4) 花椰菜 (cauliflower; *B. oleracea* var. *botrytis*)；(5) 青花菜 (Broccoli; *B. oleracea* var. *italica*)；(6) 中國芥藍 (Chinese kale; *Brassica oleracea* var. *alboglabra*)；(7) 抱子甘藍 (Brussel sprouts; *B. oleracea* var. *gemmifera*) (Snogerup et al., 1990; Rakow, 2004)。甘藍類蔬菜由於原產於歐洲，因此在西方國家（包括歐洲）一直屬於重要蔬菜之一。甘藍類蔬菜在以往大部分的生產是當地消費，如美國南加州所生產蔬菜經由貨運可全年運往加拿大等其他國家。現今東方之中國大陸及印度則是全球重要生產國（圖一及圖二）。

中國芥藍是以肥嫩的花薹和嫩葉供食用。在東南亞一些國家係為前 10 大重要經濟蔬菜，在中國大陸栽培大部分的生產是以當地消費，且主要是家庭園藝及近郊生產。

Brassica rapa 主要可分為七種類型，分別為油菜 (*B. rapa* var. *campestris*)、結球白菜 (*B. rapa* var. *pekinensis*)、不結球白菜 (*B. rapa* var. *chinensis*)、菜

薹 (*B. rapa* var. *parachinensis*)、烏塌菜 (*B. rapa* var. *narinosa*)、水菜 (*B. rapa* var. *japonica*) 及蕪菁 (*B. rapa* var. *rapa*)。結球白菜及不結球白菜全球主要產區在中國大陸、韓國及日本，在韓國之結球白菜主以醃製成泡菜被食用，中國大陸更是廣泛的被栽培利用；同屬於 *B. rapa* 之蕪菁 (Turnip) 在世界各地雖有栽培但無主產區。白菜型油菜 (*B. rapa*) 大多種植在亞洲國家，特別以中國大陸、韓國及日本為主；芥菜型油菜 (*B. juncea*) 的起源及栽培地主要為中國大陸。

芥菜 (*B. juncea*) 依應用形態可分為根用、葉用、莖用及薹用等四大類，但以葉用芥菜 (Leaf mustards) 在中國大陸及其他亞洲國家均廣泛被栽培使用。葉用芥菜也可以葉型分為 var. *sareptana*、var. *integrifolia*、var. *japonica* 及 var. *crispifolia* 等的 4 個芥菜變種，主要於中國大陸南方（如四川）栽種，且多為當地消費的蔬菜作物，很少有跨區貿易。

蕪菁屬蔬菜的主要育種目標

蕪菁屬蔬菜作物育種主要目標為提高產量，對逆境的抗性，整齊度及耐連作。而針對收穫產品部分進行改進的育種包括：外表性狀的選育、商業品質、儲藏性、口感及營養價值等。最重要的育種目標是「整齊度」，因為提高整齊度不僅可減少收穫時間，採收後分級也更為容易。雖然蕪菁屬雜交採種技術已有許多發展研究，但如單倍體倍加 (double haploid)、孢子體培養及細胞質雄不稔等技術未普遍利用；「抗病性」為另一個非常重要的育種目標，但重要疾病的抗病性基因，還無法轉移到商業品種中利用。而根據 Syngenta 種苗公司 (Saini, 2009) 對於蕪菁屬蔬菜所設定的主要育種目標計有：

1. 整齊度 (Uniformity)

為最重要的目標。在蔬菜育種工作中，若仍以發展傳統的固定授粉品種，該目標是非常難以實現。但現今主要以一代雜交種的育成，獲得更整齊的蔬菜作物強生長勢、均一成熟度產品與質量，已



經成為可以實現的。應用自交不親合系親本之 F_1 品種採種，或近年來以細胞質雄性不育 (Cytoplasm Male Sterile) 系在蕓薹屬植物的利用，更有助於生產更高整齊度的雜種 F_1 品種。

2. 產品外觀(Appearance)

在蕓薹屬蔬菜是另一個重要育種目標，由於隨著包裝及販售市場陳列設施的利用，新鮮農產品營銷外觀已成為重要銷售成敗的因素。新鮮農產品行銷目標為生產良好且符合消費者期待的高品質的蔬菜，如適當的大小及形狀，合適的顏色，堅實度 (firmness) 與耐儲藏等。這些特性的遺傳行為多屬複雜的機制控制，育種者仍必須讓這些特性結合在一起。

3. 高產(High marketable yield)

高產也是一個重要的育種目標。由於蕓薹屬蔬菜多數種類屬於生長期短如數週及 1-2 個月內，種植生產供應銷售市場獲取利潤。而在降低生產成本方法有提升單位面積的作物產量，且更要求縮短作物生產期。

4. 抗病性(Disease resistance)

也是所有蔬菜育種中的重要目標，將抗病性導入適合的商業品種中為一複雜的過程，雖然目前多可透過栽培管理及化學藥劑防治，以避免病害發生，但隨著越來越多環境問題的重視，及日以俱增的有機耕作需求，蔬菜作物的抗病力將變得更加重要，預計在未來需求將高度受到重視。目前蕓薹屬蔬菜在全球之重要病害主要有：

- (1) 黑腐病(Black rot; *Xanthomonas campestris*)
- (2) 露菌病(Downy mildew; *Peronospora parasitica*)
- (3) 黃萎病(Fusarium yellow; *Fusarium oxysporum*)
- (4) 根瘤病(Clubroot; *Plasmodiophora brassicae*)

5. 耐熱性(Heat tolerance)

為因應氣候變遷及全球暖化趨勢，尤以印度及東南亞等熱帶及亞熱帶地區漸成為蔬菜重要生產基地，生產面積及消費需求逐年增加，新品種耐熱育

種已為優先考量的基本要求。

6. 品質(Quality)

為育種優先考量的基本要求，品種要求尤其對已開發國家的市場要求是非常嚴格且日益重視。

7. 耐儲藏性(pretty good shelf life)

是銷售過程非常重要的特性，品種是否具有耐儲藏特性會決定在市場上的價值。即使是在田間表現非常好的品種，若不耐儲藏，將可能會失去市場價值。

8. 特殊營養價值(Specific nutritional value)

最有利於蔬菜推廣的推手，是因為具特別高含量的保健或營養成份易被消費者重視。蕓薹屬蔬菜也常以具高含量抗氧化之天然物質為著稱，受到育種者的注意，如青花菜中的 glucoraphanin 具有抗腫瘤活性，這有助於提高消費量；而這種抗癌物質的生合成是由多個基因所控制，而非專由環境所決定，該目標已成為一個獨立的育種路線 (Kalia, 2008)。

現今蕓薹屬蔬菜育種計畫主要以開發一代雜交品種，以提高作物的均勻性及生育勢。法國 Brittany 是歐洲生產蕓薹屬蔬菜的主要研究中心，但育種研究在許多國政府機構、大學及私人種子公司皆有進行。而育種工作對於新品種表現的一致性 & 整齊度一直為首要育種目標，而培育抗逆境 (耐濕及耐熱)、抗病、抗蟲品種在未來深具重要性。

傳統育種的限制及分子輔助育種現況

蕓薹屬蔬菜育種發展自 1980 年代起開發一代雜交品種，為改善及提升作物生產力、早熟性及品質的重要策略與技術發展。但在傳統操作上，育種家除希望維持作物現有產量及品質水準，更期望改進其它性狀，然而若欲改良的目標性狀涉及數量基因控制、性狀表現不易鑑定或表現程度易受環境影響等，皆會阻礙育種進度。例如甘藍及花椰菜收穫部位、花蕾球 (curd) 大小已知是屬於數量遺傳

模式，這類性狀的育種，由於牽涉到多基因的作用和環境的影響，遺傳行為較為複雜，且在傳統育種程序中，藉由外表型性狀的評估為最困難的工作部分，且最費時及耗人力。近年來隨著在分子生物學的快速進展，特別是分子標記及基因轉殖技術開發，已有助於蕓薹屬等重要作物在重要性狀的基因表達的定性及定量 (Snowdon and Friedt, 2004)。蕓薹屬植物的分子標記及連鎖圖譜也陸續被開發與建立。利用分子標記能找到控制性狀的基因，透過連鎖標誌可以輕易的確定控制目標性狀的基因數量及遺傳力。分子標記的技術應用在特定性狀的選育上，不僅使育種材料之選汰有更容易及明確依據，且可以節省田間觀察與調查所需的時間，在目標性狀的表達前，於生育初期即可利用與目標性狀基因連鎖的標記進行選拔或淘汰。傳統育種難以達成改良的重要農藝性狀，透過高密度之共顯性標記 (co-dominant markers)，如簡單重複序列 (simple sequence repeat, SSR)，能識別如控制病蟲害抗性及品質性狀的異質結合基因，並於提早生育初期進行選拔以提高育種效率。

此外目前多數甘藍及花椰菜商業品種，由於一代雜交育種主要依賴自交不親和性作用，但自交不親和特性有多個等位基因與複雜的遺傳模式，惟該系統在大多數情況或高溫環境下是不穩定，許多的蕓薹屬蔬菜 F1 雜交種常因自交不親和性消失或弱化而使雜交種子純度變差。然而，藉由基因的定位及轉殖等分子技術開發，從 *B. nigra*、油菜及蘿蔔轉殖細胞質雄不稔基因到甘藍，並利用在雜交育種。目前利用基因轉殖技術，開發雄不稔的 *B. napus* 及 *B. juncea* 品種已有近十年的歷史 (Mariani *et al.*, 1990; Jagannath *et al.*, 2001; Bisht *et al.*, 2007)，這些系統可用於發展雄性不稔系在蔬菜雜交種子的生產，克服因為大部分在 *B. nigra*、*B. napus* 及蘿蔔的細胞質雄性不育基因與花器發育形態異常性狀基因連鎖問題。

許多具有抗病或抗蟲基因的蕓薹屬蔬菜種原，

常難以將這些有用性狀轉移到商業品種的育成，因為大多數種原的抗性經鑑定後顯示並沒有完全抗性 (Ordas and Cartea, 2008)，例如甘藍、花椰菜及芥藍中抗根瘤病 (clubroot) 及黑斑病 (black leaf spot)。因抗性表現為數量基因的遺傳模式，使抗病性移轉到商業品種更為複雜；例如甘藍根瘤抗性育種，雖然不同來源的根瘤病已經被鑑定出許多生理小種，但因沒有具完全抗性的種原，要育成完全抗病的商業品種是非常困難。此外如改善品質、增加營養成分 (維生素 C、胡蘿蔔素、抗氧化物質、耐貯性) 及功能性成分 (硫代葡萄糖苷) 等園藝性狀的表現，牽涉到許多營養物質，如類胡蘿蔔素或植物二次代謝產物，如硫代葡萄糖苷的合成，其生物化學合成途徑涉及到許多複雜的基因表現機制，不易以傳統育種的方法達成育種目標。

目前蕓薹屬蔬菜控制抗病及抗蟲等性狀的各種基因及數量性狀基因座 (Quantitative Trait Loci, QTL) 定位，可作為甘藍類蔬菜育種中所使用的分子標記 (Snowdon and Friedt, 2004)。利用與重要經濟性狀連鎖的分子標記、數量基因座定位、重要基因選殖及分類等技術，可以輔助目標性狀的選拔。透過分子遺傳圖譜的建構，也能了解複雜的基因組結構，包括基因組間或組內複製、基因組間及染色體間的保守區域。且由於蕓薹屬植物與近源的模式植物阿拉伯芥的全基因組序列是相近的，利用阿拉伯芥已建立的分子遺傳圖譜，比較阿拉伯芥的染色體和十字花科蕓薹屬植物的基因組，發現兩者的染色體有相同的保守區域，在基因層次顯示兩者約有 75-80% 的相同基因序列。由蕓薹屬植物染色體中的基因/QTL 表現，也有助於確認阿拉伯芥中候選基因 (candidate genes) 的功能，進一步有助於功能基因選殖、鑑定，加速蕓薹屬蔬菜的重要性狀的遺傳分析及目標性狀選育。目前也已有許多 *Bacillus thuringiensis* 之 *BT* 抗蟲基因，如 *Cry1A*、*cry1Ac*、*cry2A*，被轉殖到蕓薹屬蔬菜作物上，發展成具有抗蟲性的品種 (Sharma *et al.*, 2005; Ordas & Cartea,

2008)。另外，如幾丁質酶 (chitinase)、葡聚醣酶 (glucanase) 等也有被轉殖至甘藍類蔬菜品種中產生抗真菌特性。利用基因定位技術標定合成硫代葡萄糖苷的基因，已經利用在 *B. juncea* 的育種上 (Bisht *et al.*, 2009)。此外在油用芥菜育種上，已經利用專一性分子標記於高品質芥菜油用品種育成。

結語

許多抗蟲或抗病性等 在蕓薹屬蔬菜之抗性育種材料，多發現存在野生或原生種，透過遠緣雜交及胚救援技術，這些重要的性狀基因，可從野生或近緣種成功轉移至商業品種。該等項技術成功應用在油菜及蘿蔔的細胞質雄性不稔特性轉移 (Inomata 1977; Ayotte *et al.*, 1987)。此外花粉 (藥) 培養也是一個非常重要的技術，用於快速產生同質結合體，由於蕓薹屬蔬菜多數具有自交不親和的特性，為高

度異花授粉作物，有利於雜交種子生產所利用，且由花粉培養所形成的單倍體倍加同質結合系也可被用於發展連鎖圖譜、標記基因及 QTL 等遺傳研究。雖然經濟趨勢基金會創辦人 Jeremy Rifkin 在其科技白皮書中，強調下一代農業生物科技就是標記輔助選種，Syngenta 種苗公司的前副總裁 Wally Beversdorf 也認為分子標誌選種輔助選種將是未來研發的主力。在已知基因遺傳特性的性狀選拔上，已經廣泛的利用分子標記輔助育種；但在目標基因不明確的情形下，利用分子標記輔助育種的效果往往不如預期。因此相關輔助育種之分子生物技術也仍有待持續的研究及導入，惟有在各界互相合作共同研究下，才得以利用加速育種進程，更有助於精確進行蕓薹屬蔬菜品種選育。

AgBIO

謝明憲 臺南區農業改良場 作物改良課 副研究員
許涵鈞 臺南區農業改良場 作物改良課 助理研究員
王仕賢 臺南區農業改良場 場長

參考文獻

1. Ayotte, R., Harney, P. M. and Souza-Machado, V. (1987) *The transfer of triazine resistance from Brassica napus L. to B. oleracea L. 1. Production of F1 hybrids through embryo rescue*. Euphytica 36:615-624.
2. Bisht, N.C., Gupta, V., Ramchiary, N., Sodhi, Y. S., Mukhopadhyay, A., Arumugam, N., Pental, D. and Pradhan, A. K. (2009) *Fine mapping of loci involved with glucosinolate biosynthesis in oilseed mustard (Brassica juncea) using genomic information from allied species*. Theoretical and Applied Genetics 118:413-421.
3. Proceedings of the Balkan Scientific Conference of Biology in Plovdiv (Bulgaria) May 19th-21th.
4. Inomata, N. (1977) *Production of interspecific hybrids between Brassica campestris and B. oleracea by culture in vitro of excised ovaries. I. Effects of yeast extracts and casein hydrolysable on the development of excised ovaries*. Japanese Journal of Breeding 27: 295-304.
5. Kalia, P. (2008) *Exploring Cytoplasmic Male Sterility for F1 hybrid development in Indian cauliflower*. Cruciferae Newsletter 27:75-76.
6. Kalia, P. Genetic (2009) *Improvement in Vegetable Crucifers*. In : Gupta, S.K. Biology and Breeding of crucifers. pp.310-342.
7. Ordas, A. and Catea, M. E. (2008) *Cabbage and kale*. In: J Prohens, F Neuz (eds) Handbook of Plant Breeding. Vegetables I. Springer-Berlin, Heidelberg, Germany.
8. Saini, R. (2009) *Breeding trends in vegetable brassicas Seven key characteristics of crop improvement*. Available at:<http://www.brassicastoday.com/en/breeding-trends-in-vegetable-brassic-as--newsc-240.aspx>. htm. Accessed July 15, 2011.
9. Sharma, S.R., Singh, P. K., Chable, V. and Tripathi, S.K. (2005) *A review of hybrid cauliflower development*. Journal of New Seeds 6:151-193
10. Snogerup, S., Gustafsson, M. and Bothmer, R. (1990) *Brassica sect. Brassica (Brassicaceae). I. Taxonomy and variation*. Willdenowia 19:271-365.
11. Snowdon, R. J. and Friedt, W. (2004) *Molecular markers in Brassica oilseed breeding: current status and future possibilities*. Plant Breed 123:1-8.

表一 甘藍類作物重要性狀之遺傳分析

性狀	學名/亞種	控制基因	性狀表現
植株高度(Plant height)	<i>B. oleracea ssp capitata</i>	1主效基因	植株高性對矮性為顯性
葉球形狀(Head shape)	<i>B. oleracea ssp capitata</i>	多基因	尖球形對圓球形為顯性
結球性狀(Heading)	<i>B. oleracea ssp capitata</i>	2主效基因	結球對非結球為隱性 (分析甘藍與芥藍雜交後裔)
		4基因	1 主要顯性基因、3微效隱性基因 (分析甘藍與中國芥藍雜交後裔)
葉寬(Leaf width)	<i>B. oleracea ssp capitata</i>	1主效基因	單一主效基因致使甘藍及球莖甘藍形態有不同表現
葉片及葉柄(Entire and petiole leaf)	<i>B. oleracea ssp capitata</i>	2緊密連鎖的基因	緊密連鎖的顯性基因 甘藍基因型： <i>petpetEnEN</i> 球莖甘藍基因型： <i>PetPetennen</i> 孢子甘藍基因型： <i>PetPetEnEn</i>
葉緣缺刻或光滑(Crinkled vs Smooth)	<i>B. oleracea ssp capitata</i>	2個基因	互補基因
波浪狀與非波浪狀 Curly and non-curly)	<i>B. oleracea ssp capitata</i> 及 <i>B. oleracea ssp acephala</i>	多基因	複合基因/未知
維生素C (Ascorbic acid)	<i>B. oleracea ssp capitata</i>	數個基因	複合基因/未知
葉球成熟性(Head maturity)	<i>B. oleracea ssp capitata</i>	許多基因	早熟性對晚熟性為顯性
一年或二年生 (Annual and Biennial)	<i>B. oleracea ssp capitata</i>	數個基因	一年生對二年生為顯性
植株顏色(Plant color)	<i>B. oleracea ssp capitata</i>	4	紅色甘藍基因型為DAbce 綠色甘藍基因型為daBCE
		1	同質顯性顏色出現在葉身, 異質顯性出現在葉脈
總節數 (Total node number)	<i>B. oleracea ssp gemmifera</i>		顯性
營養組織顏色-花青素 Vegetative Tissue color, anthocyanin	All <i>B. oleracea</i>	1	顯性
花蕾球顏色(Curd color)	<i>B. oleracea ssp botrys</i>		白色-顯性 橘色-隱性 綠色-共顯性
群聚花(Clustered flowers)	<i>B. oleracea ssp capitata</i>	1	隱性
簇生(Rosetting)	<i>B. oleracea ssp capitata</i>	> 1	
自交不親和性 (Self-incompatibility)	all	1個基因,超過50個對偶基因座	隱性與顯性
中心柱粗細(Stem thickness)	<i>B. oleracea ssp capitata</i>	1	顯性基因作用
花顏色(Flower color)	<i>B. oleracea ssp capitata</i>	1	白色為簡單顯性
根瘤病(Clubroot)	<i>B. oleracea ssp capitata</i>	> 1	隱性與顯性
黑斑病(Alternaria)	<i>B. oleracea ssp capitata</i>	多基因	多基因/未知
露菌病(Peronospora parasitica)	<i>B. oleracea ssp italica</i>	1	隱性與顯性
蕪菁嵌紋病毒(Turnip Mosaic Virus)	<i>B. oleracea ssp capitata</i>	> 1	隱性與顯性
	<i>B. oleracea ssp gemmifera</i>	4	

(待續)

表一 甘藍類作物重要性狀之遺傳分析

性狀	學名/亞種	控制基因	性狀表現
花椰菜嵌紋病毒 (Cauliflower Mosaic Virus)	<i>B. oleracea ssp gemmifera</i>	2	
	<i>B. oleracea ssp gemmifera</i>	1	
抗蟲性(Pest resistance)			
菜蛆(<i>Delia radicum</i>)	<i>B. oleracea ssp capitata</i>	> 1	
蚜蟲(Aphids)	<i>B. oleracea ssp capitata</i>	> 1	
	<i>B. oleracea ssp italica</i>	> 1	
鱗翅類(Lepidoptera)	<i>B. oleracea ssp capitata</i>	> 1	

資料來源：引用及翻譯自Kalia, 2009。