

近親交配與養殖育種(上)

劉富光

水產試驗所淡水繁養殖研究中心

前言

生物多樣性的觀念，是當前全球的潮流，世界各國莫不有計畫的積極落實執行。養殖經濟水產生物或本土原生水產物種也是生物多樣性的一環，自不能置身事外。因此，水產生物，不論經濟性養植物種或非經濟性保育物種的保種工作就顯得格外重要。此外，由於生態環境遭受破壞、河川水域受到污染，人為不當捕撈及外來種的入侵等，造成本土性水產生物族群之減少，甚至有瀕臨滅絕的危機，實在有必要建立水產生物種原庫以保存優良種原與遺傳資源，並經由選種、育種之研究，保存、改良或開發新品種，以達到養殖品種多樣化與永續利用之目標。

種原庫運作的主要工作不外選種、育種與保種。在選種方面，只要先鑑定種名，然後瞭解其生理、生態及相關養殖特性後，便可把種選好，由於這方面的技能較不成問題，所以在此不加贅述。本文旨在闡述：在育種方面，如何利用選擇育種、雜交育種以及標誌輔助育種方法；而在保種方面，如何確保有效族群數量，以避免近親交配導致的近交衰退等理論觀念，希望對水產生物種原庫的營運規劃，有參考借鏡之處，俾利種原庫運作之順利推展。

近親交配的類型

所謂近親交配 (inbreeding, 近交) 係指有親緣關係的個體互相交配，使得這個群體的純合基因型增加的現象。又分為 3 個類型：(1) 族群內非隨機的交配：如某個體兩親本間之親緣關係比群體內任意兩個體間之關係更近，則認為該個體是近交產生。大多數人工繁殖親本族群屬此類型，因為是小族群，所以近親交配無法避免，從而導致純合基因座的增加；(2) 族群分離引起的交配：一大族群分成數個獨立亞群，主要因族群大小的限制與遺傳漂移 (隨機分組引起基因頻度的變化) 所致；(3) 近親交配引起的交配：共同祖先的父母本相互交配所引起者。

有效族群數與近交率

有效族群數 (N_e) 係指維持某一保種族群一定的遺傳特性並避免發生近親交配的最低保存數量。(1) 如果親本雌雄數目不同，則有效族群 $N_e = 4(N_f \times N_m) / (N_f + N_m)$ ：其中， N_f ：雌性親本數， N_m ：雄性親本數。如果雌：雄不是 1：1，則會比使用親本數小得多；(2) 如果每個親本產生後代數不同，則有效族群數 $N_e = (2N - 1) / (1 + V_f / 2)$ ： V_f ：親本間後代均

方差，如果後代數相同 ($V_f = 0$)，則有效族群數 $N_e = 2 \times (\text{親本數})$ ；(3)遺傳漂移引起之近交率 (inbreeding rate, IR) 約為有效族群數 2 倍的倒數，即 $IR = 1/(2N_e)$ 。

近交係數

近交係數 (inbreeding coefficient, F) 是衡量被選擇 (天然或人工) 物種近交衰退的指標。可衡量某個體任一基因座的兩個等位基因來源於同一個祖先基因的概率，亦可推測某個體某基因座在其後代中純合的機率。

族群中每個個體的近交係數 (F_x)，可根據含有全部共同祖先的家譜計算：

$$F_x = \sum (1/2)^{(n_1+n_2+1)} (1+F_A)$$

n_1 ：共同祖先與該父本的世代間隔數

n_2 ：共同祖先與該母本的世代間隔數

F_A 是共同祖先本身近交係數

例如全同胞家系的兄妹交配 (full sib-mating)，產生之後代有兩個共同“祖父本”和“祖母本”，如祖父本攜兩個不同等位基因，每個基因傳給“父本”的機率為 50%，而“父本”傳給該個體也是 50%，同理，“祖母本”、“母本”傳給該個體也都是 50%。因此，“祖父本”和“祖母本”中任一等位基因在該個體中純合的概率均是 $0.5 \times 0.5 \times 0.5 = 0.125$ 即 12.5%，所以全同胞兄妹交配後代的近交係數 $12.5\% + 12.5\% = 25\%$ ，意即兄妹交配後代 25% 基因座是相同的。

$$F_x = \sum \{ (1/2)^{(n_1+n_2+1)} (1 + F_A) \} = \sum \{ (1/2)^{(1+1+1)} (1 + 0) + (1/2)^{(1+1+1)} (1 + 0) \} = (1/2)^3 (1 + 0) + (1/2)^3 (1 + 0) = 0.125 + 0.125 = 0.25$$

近交衰退

近交常導致某物種表型性狀的降低，此現象稱之為近交衰退 (inbreeding depression)。

一、近交衰退對性狀之影響

近交衰退對與適應性有關的綜合性狀，如活存率、繁殖力及競爭力等，比對形態之影響更易表現。

二、引起近交衰退之機制

(一) 顯性假說

近交族群內，突變－選擇平衡產生大量的隱性或近隱性有害基因而產生近交衰退。

(二) 超顯性假說

雜合基因座具有雜合優勢，近交使得雜合子減少而引起性狀衰退。

1. 假設一個基因有兩個等位基因 A 與 a。其中，A 是個正常的等位基因，a 是個有害的等位基因。在大族群中，純合子出現頻率是該等位基因頻率的平方，在隨機交配下，有害等位基因的純合型 aa 個體非常少，因此，大多數有害等位基因的作用很難看到。
2. 在擁有 3 種基因型的個體中，等位基因 A 相對於 a 是優勢基因，AA 型是健康的，而 Aa 型基因也是健康的，aa 型則是隱性的有害性狀因而降低個體的健康。
3. 在一大族群中，等位基因 aa 出現頻率很低，通常是以雜合子 Aa 形式出現，而雜合子個體也總是與 AA 型純合子個體交配。AA × Aa 產生後代基因為 AA 或 Aa，因而隱性有害等位基因 a 的作用被掩蓋。

4. 如有親緣關係的個體發生交配時，且兩個體基因型均為雜合狀態，即 $Aa \times Aa$ ，則後代約 25% 基因為 aa 純合子，可見均為雜合而有親緣關係個體間的交配，可能產生某些隱性的有害等位基因作用。

有害突變與遺傳負荷

突變即基因在複製過程中發生 DNA 的置換、缺失或插入。有些突變因輕微變化，不會改變 DNA 最終產物而不產生影響。每代每個雙倍體基因組可產生一個有害突變——意即平均每個個體存在一個父母雙方都不具有的有害突變。有害突變基因構成了族群的遺傳負荷。

有學者認為，一個高等生物的所有基因座的遺傳負荷大約是 100 個有害等位基因，一個有害突變的純合型使適應性性狀降低 1—2%。由此推之，一個水產生物種由近交使所有基因座純合，即 $F = 1$ ，其適應性狀的衰退足使該物種滅絕。

清除遺傳負荷

自然族群在一定程度上的正常近交能清除有害基因，族群因此對近交衰退不敏感。完全隱性等位基因比部分隱性等位基因更容易通過近交被消除，因為致死性等位基因大多數是典型的隱性基因，而較小作用的有害等位基因很少表現，因此較難清除。研究發現，因為由遺傳隨機漂移而被固定的等位基因較少，大族群緩慢近交比小族群的全同胞快速近交，能更有效清除有害等位基因。

近交對遺傳變異、環境適應及育種雜交之影響

一、對遺傳變異之影響

(一) 近交降低了族群內的加性遺傳變異

族群內加性遺傳變異 (V_{Aw}) 與父母本的近交系數 (F_p) 在一定程度內成反比，即 $V_{Aw} = (1 - F_p)V_A$ ，其中， V_A ：父母本族群的加性遺傳變異，加性遺傳變異減少的原因可能是：(1) 純合基因座的增加；(2) 等位基因減少，導致後代等位基因組合數減少，降低了孟德爾定律中的自由組合數。

(二) 近交增加了族群間加性遺傳變異

不同族群固定了不同等位基因，近交可增加族群間加性遺傳變異 (V_{Ab})，其與近交系數 F 呈正比，即 $V_{Ab} = 2FV_A$ 。

二、對環境的影響

近交增加了族群對環境的敏感性，近交族群在不同環境表現不同，顯示有害突變基因在某些環境下表達增強，或更多有害等位基因得到表達，也反應出這些族群內加性遺傳變異減少。

三、對育種雜交之影響

緩慢近交 (近交率低於 2.5%)，其每 10% 的近交，引起的平均衰退約為 2.4%。快速近交 (近交率高於 10%)，其每 10% 的近交，引起平均衰退約為 7.3%，約為前者 3 倍，即全同胞近交比族群育種的緩慢近交引起衰退高 3 倍以上。全同胞兄妹交配 1 代之近交系數為 25%，而後兩代分別為 37.5% 及 50%。

根據研究報告，魚類雜交可能出現 50% 的雜交優勢 (heterosis)。如前所述，3 代全同胞兄妹交配，其近交係數達 50%。這種快速

近交，每增加 10% 的近交係數，其近交衰退增加 7.3%，如此估算，3 代近親交產生之近交衰退足以抵銷雜交優勢。

人工養殖族群屬小群體，無法避免近交問題，只有仰賴增加有效族群數才能抑制。如果養殖有效族群數大於 50，則隱性有害等

位基因的頻率很小且大都存在於雜合子中，鮮少出現近交衰退，既使出現，也由於基因雜合個體之性能較優，而在自然或人工選擇中被淘汰。(待續)

註：本文部分取材自 Jørm Thodesen 等 (2005) Inbreeding and its impact on aquaculture. Journal of Fisheries of China, 29(6): 840-856.



尼羅吳郭魚(*Oreochromis niloticus*)



紅色吳郭魚(*Oreochromis* spp.)



條紋二鬚鯉(*Capoeta semifasciolata*)



翹嘴紅鮒(*Erythroculter ilishaeformis*)



淡水繁養殖研究中心種原庫之三棟保種溫室