

水產試驗所特刊 第34號  
FRI Special Publication No.34



# 吳郭魚之 育種管理

Breeding  
Management  
of Tilapia



水產試驗所特刊 第34號  
FRI Special Publication No.34

# 吳郭魚之育種管理

**Breeding Management of Tilapia**



農業部水產試驗所  
Fisheries Research Institute, MOA  
中華民國一一四年四月  
April 2025

# 序 / Preface

吳郭魚 (Tilapia) 是全球水產養殖業中極具經濟價值的魚種之一，廣泛養殖於亞洲、非洲及拉丁美洲等地。根據聯合國糧食及農業組織 (FAO) 的資料，吳郭魚亦是世界上最重要的養殖魚類之一。其肉質鮮嫩，富含蛋白質、必需氨基酸、維生素及礦物質，具備極高的營養價值，且繁殖速度快、生長迅速，能在短時間內達到市場規格、滿足消費需求。此外，吳郭魚適應能力強，能夠在淡水與半鹹水環境中生長，且對環境條件的要求較低，使其得以在包括熱帶與亞熱帶地區各種環境中廣泛養殖，成為當地居民的重要蛋白質來源。

近十年來 (2014 – 2023)，隨著水產養殖技術的持續進步，吳郭魚的養殖規模與產量穩定增長，年均產量達數百萬噸，成為全球市場上需求量最大的水產品之一。在臺灣，近十年來吳郭魚的年平均產量約為 6 萬公噸，年產值約 50 億元，除提供國內消費外，亦以冷凍魚片的形式出口，近十年來年均出口量約為 2.2 萬公噸，主要輸出國包括美國、澳洲及加拿大。

育種技術的發展顯著提升了養殖效率，進一步促進水產品供應的持續增長。通過育種選育環境友好型品種，例如餵食效率更高或對水質要求更低的魚類，不僅能降低水產養殖對環境的影響，還能促進產業的永續發展。此外，育種技術亦能開發出適應更廣泛環境條件的品種，確保水產養殖業的穩定與韌性。因此，育種已成為水產養殖產業不可或缺的一環。例如，挪威的水產養殖業透過多代選擇性育種，大幅提升大西洋鮭魚的生長速度、抗病性及飼料轉化效率，使挪威成為全球最大的鮭魚生產國之一。

由於吳郭魚具有高度適應性、廣大的市場需求，加上全球環保意識提升，其育種技術的重要性日益凸顯，亦成為提升吳郭魚全球競爭力的關鍵。養殖尼羅吳郭魚的遺傳改良計畫 (Genetically Improved Farmed Tilapia, GIFT) 即是一項專門針對吳郭魚的育種計畫。透過多代選育，GIFT 品系的生長速率顯著提升，通常較未改良品系快 20 – 30%。

在臺灣傳統養殖中，選擇生長快速的個體作為種魚是常見做法。然而，成長性狀屬於表現型，受基因與環境因素的共同影響。因此，僅依據外觀特徵進

行育種，可能難以有效提升特定基因型的比例，亦可能因忽視基因多樣性而導致遺傳基礎狹窄。遺傳多樣性對維持養殖族群的健康與適應性至關重要，而不當的選殖方法可能導致近親交配，進而引發近交衰退，使後代生長速度下降、繁殖能力減弱、抗病性降低，並影響經濟性狀的穩定性。因此，在吳郭魚育種過程中，維持遺傳多樣性與合理的選配策略至關重要，以確保水產養殖業的長遠發展。

本手冊由農業部水產試驗所匯集了多年的吳郭魚育種之研究與實作，進行吳郭魚遺傳改良研究成果編撰而成。本手冊內容由淺入深介紹吳郭魚育種之重要觀念與技術，利用科學化的育種及管理，有效提升養殖品系的經濟性狀，還能通過合理的計畫和方法，確保這些優良特徵在群體中穩定傳遞和表現。本手冊的出版，旨在成為吳郭魚育種領域的重要參考依據，支持臺灣乃至全球吳郭魚產業的持續發展及技術創新。不僅為養殖業者提供了實用的育種指南，亦為未來的育種研究奠定了堅實的基礎，期望能為吳郭魚資源的永續利用及全球水產養殖業的長遠發展做出貢獻。

農業部水產試驗所

所長 張錦宜 謹識

中華民國一〇四年四月



# 目次

## Contents

|          |                         |           |
|----------|-------------------------|-----------|
| <b>一</b> | <b>緣起</b>               | <b>1</b>  |
| <b>二</b> | <b>吳郭魚育種、養殖歷程與他山之石</b>  | <b>3</b>  |
|          | (一) 吳郭魚育種歷程             | 3         |
|          | (二) 品種混雜與近交衰退           | 3         |
|          | (三) 水產養殖之育種管理           | 4         |
|          | (四) 引種與後續管理             | 4         |
|          | (五) 尼羅吳郭魚遺傳改良計畫         | 5         |
| <b>三</b> | <b>數量遺傳育種基礎</b>         | <b>7</b>  |
|          | (一) 純系學說                | 7         |
|          | (二) 基因型、基因型頻率、基因頻率與返祖現象 | 8         |
|          | (三) 多基因假說               | 10        |
|          | (四) 數量性狀與質量性狀的區別        | 10        |
|          | (五) 系譜圖                 | 11        |
| <b>四</b> | <b>育種的基礎與操作</b>         | <b>14</b> |
|          | (一) 種、品種與品系             | 14        |
|          | (二) 雜交育種                | 15        |
|          | (三) 育種操作                | 18        |

## **五** 分子標誌輔助育種平台之應用 22

- (一) 分子標誌種類 22
- (二) 分子標誌輔助選拔育種必備條件 23
- (三) 分子標誌輔助選拔之應用 24
- (四) 基礎群與參照群之建構 25

## **六** 整合相關技術應用於吳郭魚育種 27

- (一) 吳郭魚育種－選育目標－體色 28
- (二) 吳郭魚育種－選育目標－耐鹽 38
- (三) 吳郭魚育種－選育目標－體色與體態的改良 39
- (四) 吳郭魚育種－選育目標－體色與耐鹽的改良 41
- (五) 尼羅品系之回交純化 43
- (六) 極端選育之應用 50

## **七** 結論 54





## 一、緣起

吳郭魚 (*Tilapia*) 為鱸形目 (*Perciformes*) 麗魚科 (*Cichlidae*)，目前有 *Oreochromis*、*Sarotherodon* 及 *Tilapia* 3 個屬，吳郭魚為統稱，非指單一品種，全世界有 100 多種，其中曾被人們養殖約有 15 種，比較常見的有 9 種，如尼羅吳郭魚、歐利亞吳郭魚等 (圖 1)。吳郭魚為廣鹽性、雜食性魚類，環境適應力佳、抗病力強，成長快、體型大、高蛋白、口味佳，乃重要的淡水養殖魚種及食用魚種，也因此成為聯合國糧食及農業組織 (FAO) 推廣的重要養殖品種，為全球養殖區域最廣的魚類。

吳郭魚命名之由來，主要是為紀念吳振輝先生與郭啟彰先生，其於 1946 年被徵召去南洋服役、在新加坡兵營等待遣返臺灣前，潛進當地的日本養殖場，用內衣充當魚網撈了孵化約 5 天的「帝士魚」魚苗，在

10 天航程中，以配給的生活用水為魚苗換水，回到高雄時還存活 13 尾，成了後來臺灣億萬吳郭魚子孫的「開臺祖」。

1948 年高雄縣長毛振寰為了感念郭啟彰先生在高雄縣境內大貝湖 (今之澄清湖) 放養這種魚苗頗具績效，乃按兩人姓氏，依吳振輝先生年長敘姓在前，將這種南洋鱒仔稱之為「吳郭魚」。1949 年臺灣省政府農林廳正式發布將此魚命名為「吳郭魚」。

在臺灣，吳郭魚飼養 6 個月即可達上市體型 (12 - 15 cm)，主要養殖區為臺南、嘉義，全年皆可生產，5 - 11 月為盛產期。吳郭魚除了可全魚販售，其衍生產品包括魚片、魚下巴、魚皮、魚腹肉 (蒲燒鯛)、魚鱗 (膠原蛋白)，為全魚利用之代表，且每 100 g 吳郭魚魚片含 18.2 g 蛋白質，脂肪僅 3.6 g，是優質的動物性蛋白質來源。



尼羅吳郭魚 (*Oreochromis niloticus*)



歐利亞吳郭魚 (*Oreochromis aureus*)



莫三比克吳郭魚 (*Oreochromis mossambicus*)



賀諾奴吳郭魚 (*Oreochromis hornorum*)



雜交單雄性吳郭魚 (*Oreochromis niloticus* ♀ × *O. aureus* ♂)



福壽魚 (*Oreochromis mossambicus* ♀ × *O. niloticus* ♂)



吉利吳郭魚 (*Tilapia zillii*)



斯皮路勒吳郭魚 (*Oreochromis spilurus*)



紅色吳郭魚 (*Oreochromis* spp.)

圖 1 常見吳郭魚養殖種類 (攝影 / 趙士龍)

## 二、吳郭魚育種、養殖歷程與他山之石

### (一) 吳郭魚育種歷程

在 1980 年代間國內、外的吳郭魚養殖都以種間雜交魚作為養殖對象，初代的雜交魚的養殖效果的確不錯。而於臺灣，近數十年亦陸續引入不同品種之吳郭魚，進行現有吳郭魚之改良，如以莫三比克吳郭魚 (*Oreochromis mossambicus*) 雌魚與尼羅吳郭魚 (*O. niloticus*) 雄魚雜交，育成「福壽魚」，其習性與親代的尼羅吳郭魚相似，成長快速，也使臺灣吳郭魚養殖進入快速發展階段。然而福壽魚經育出推廣十幾年間迄今，其經濟性狀已逐漸退化。

此外，因當時的養殖吳郭魚有多產問題，成熟後即可配對繁殖，雌魚每年平均可生產 4 - 7 次，仔魚至性成熟僅約 105 - 120 天，若無雌雄分開蕃養，將造成養殖池的吳郭魚多代混雜，導致密度過高而影響成長，又加上吳郭魚搶食飼料的習性，嚴重損及養殖收益，也間接增加養殖成本。另成熟雌魚在繁殖季時，會出現口孵的行為，牠會將產下的卵含在口腔孵育，而在受精卵孵化這段時間不攝食，口孵時間會因水溫等環境條件而有所不同，在 28 - 30°C 的水溫下，口孵的時間大約為 7 - 14 天，故造成雌魚成長不佳，體型比同齡雄魚小。

因此，單雄性養殖成為吳郭魚養殖的發展重心，故又研發以尼羅吳郭魚 (*O. niloticus*) 雌魚和歐利亞吳郭魚 (*O. aureus*) 雄魚配對，可育成 100% 雄性子代，即俗稱

之「單性吳郭魚」，且因歐利亞吳郭魚具有耐低溫的特性，因此獲得之子代具較佳的耐寒力、抗病力，且換肉率亦佳，成體較大又易飼養。然而，在 1975 年全單雄性吳郭魚育成時，僅少部分種魚的雜交能生產出全單雄性魚苗。

### (二) 品種混雜與近交衰退

福壽魚和全單雄性魚都是利用種間雜交而來，運用雜交優勢性狀來控制性別，可有效提升養殖吳郭魚成長率，提高養殖產量和效益；然而，若無制定選配管理及留種評估方式，雜交後的雜交也很容易發生，極易導致品種混雜、優良養殖性狀退化現象，這也可以說明為何當年雜交生產全單雄性魚苗的效果不佳，極有可能是尼羅吳郭魚或歐利亞吳郭魚純度有問題。同時繁殖場從養殖場選回之種魚數量少，也會因有效群體小，導致瓶頸效應和隨機遺傳漂變效應，故而很容易在配對繁殖時，就改變子代養殖性狀的表現。

正反交 (reciprocal crosses) 是一種遺傳交配實驗方法，通常用於測試遺傳性狀的優勢和遺傳結果。如果福壽魚和全單雄性魚都是正交結果，那反交組合結果如何以及是否因養殖性狀不如正交以至於沒有留種選育等問題已不可考。在 1970 - 1980 年代，以繁殖場的慣性操作，通常習慣於從養殖場選取最佳的體型及成長快速的個體做為種魚



進行後續之繁殖，也因此極易於無意間造成福壽魚配福壽魚、福壽魚配尼羅吳郭魚或尼羅吳郭魚配單雄性魚的狀況，這樣持續 6 – 7 代的選配，導致品種混雜和近交衰退 (inbreeding depression)，而針對莫三比克、歐利亞和尼羅等三種吳郭魚的“純系 (pure line)”維持，則完全被忽視了。

現有養殖種原複雜，導致後代變異增多，養殖性能呈現多樣且不穩定的情況。養殖業者為降低生產成本，經常更換種魚並進行雜交，以尋找符合需求的後代。然而，他們往往忽略了複雜的遺傳來源才是導致後代無法純化改良、遺傳性能不穩定的主要原因。此外，繁殖業者在配種過程中未建立種魚的系譜或家族資料，以作為種魚選留之依據，以致後代的性能表現差參不齊、遺傳不穩定，無法由這些子代之經濟性狀表現，評估種魚的性能，進而影響種魚選留的準確性與育種效果。

### (三) 水產養殖之育種管理

育種要歷經種原收集、雜交篩選等漫長操作過程，所需投入之設備、人力、財力甚多，育成種原之後續維護也是龐大支出，因此，此物種若於國內經濟規模不大，投資育種較不具經濟效益，業者亦無意願投入。臺灣傳統的水產養殖育種，多是通過養殖物種的雜交，待雜交子代育成成魚後，再從中選擇成長較快速的個體 (即所謂的魚頭) 進行自交，或透過誘變等技術獲得性狀較特殊的個體進行繁殖；在不明瞭基因遺傳背景的情況下，藉由後代外觀性狀的表現及繁養殖

業者的經驗，進行養殖物種表現型之累代選拔、交配以達到品種改良的目的，然而此操作方式，經年累月極容易出現過度雜交與過度近交的狀況<sup>註</sup>，究其原因，主要是因為繁殖業者長期從養成池挑選個體做為種親 (自繁自養)，未做配種管理。然而，近親選育是育種上一刀兩面的事，端看育種者的目的及配種管理。(註：過度雜交，導致所繁殖的後代遺傳再現性、穩定度及表現不佳，性能差參不齊，品種混雜；近交是指在一群體內，有親緣關係的個體互相交配，導致該群體同質基因型 (純合子) 增加的趨勢，如育成之環境穩定、適合，此物種可穩定遺傳；然而高度近交物種對環境變動之適應較差，此時這些純合子即會歸類為有害基因，有害基因之累積，壓制優良基因表現，造成優良性狀消失現象稱為過度近交。)

### (四) 引種與後續管理

#### 1. 引種後之育種與保種

引種雖是養殖現場希冀使用之方式，主要目的為透過引入遠緣物種和在地物種進行雜交，以改善養殖物種養殖狀況不佳之問題，然而卻忽略了遠緣物種經引種後之關鍵 (後續留種與管理)，以至於每隔幾年，就會出現引種的需求。引種除須事前進行相關的風險評估，亦須符合國內檢疫、進口等相關法規，引種後之管理亦相當重要；引種進國內之動物，須經一段時間之隔離與飼養，以觀察其適應狀況，經此馴種階段後，再經由引入種之自交、與在地種之雜交、評估、篩選及留種等配種步驟，由所建立之基

礎群 (base population) 逐步育種改良並固定目標性狀，而後繁衍增加數量使之成為品系 (strain、line 或 type) 固定族群，引種後之育種流程如圖 2 所示。

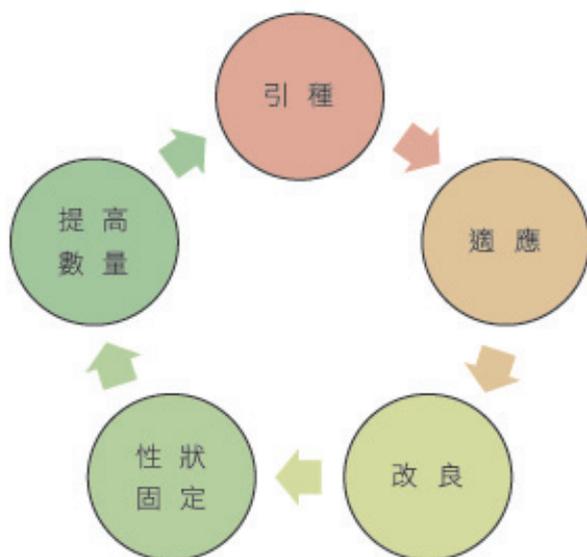


圖 2 引進物種之馴化與擴群流程

## 2. 育種之各階段演進

經濟物種的育種為定向選育，針對特定族群進行雜交育種後，可導入分子標誌等技術，利用分子標誌與目標性狀之關聯分析，協助育種者較精準的進行目標生物之選育，

待目標族群經過至少 3 – 6 代之選育固定後，可獲得相對純系之族群，此族群之特徵為遺傳性狀穩定，可進一步進行全基因組定序。完成全基因組定序後，可進一步規劃基因型 - 表現型關聯分析、基因組選擇及基因編輯。通過大數據技術及機械學習，並運用預測模型和數據驅動的分析，育種過程可以變得更加高效、精確且具預見性，達成精準育種之目的 (圖 3)。

## (五) 尼羅吳郭魚遺傳改良計畫

吳郭魚品種混雜，遺傳多樣性低，優良養殖優良性狀消失，導致養殖效果不佳等現象，也陸續發生在其他吳郭魚養殖區域或國家，因而世界漁業中心 (The World Fish Centre) 在 1988 年與挪威、菲律賓等國家的水產研究單位合作，提出養殖尼羅吳郭魚遺傳改良計畫 (Genetically Improved Farmed Tilapia, GIFT)，經由初步選拔、雜交、繁殖、家系選拔及多代選育等配種設計進行，透過收集亞洲 4 國家 (以色列、新加坡、泰

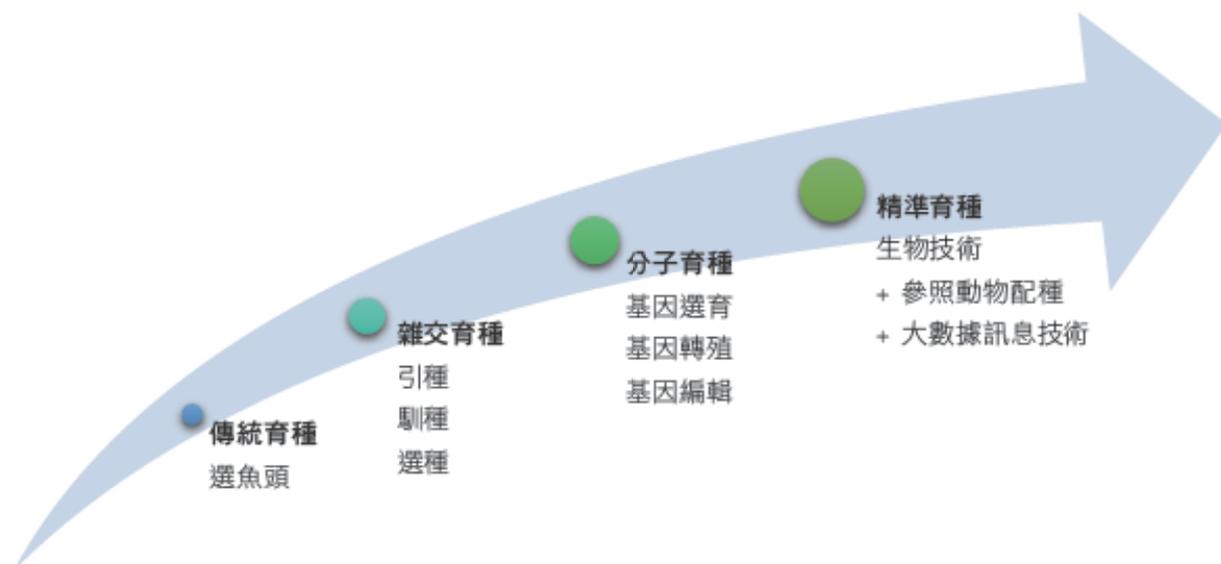


圖 3 育種主要發展歷程



國及臺灣) 養殖的尼羅吳郭魚和非洲 4 國家 (肯亞、埃及、迦納及塞內加爾) 野生的尼羅吳郭魚，共獲得 8 個不同來源尼羅吳郭魚，以形態學、同工酶及粒線體 DNA 將 8 個來源吳郭魚分成兩群：一群由以色列、新加坡、泰國、臺灣及肯亞 (野生吳郭魚) 組成；另一群由埃及、迦納及塞內加爾組成，在區隔確立來源後，以野生吳郭魚資源為育種基礎，利用各種形式的養殖環境進行 90 天之養殖測試，初步評估 8 個不同來源尼羅吳郭魚的成長優劣，訂出「選育可適應各種養殖環境之單一品系」之選育目標，並採 8 個品系雙列雜交之方式，共獲得 64 組的組合，在不同環境試養 90 天，其中有 22 個組合雜交優勢明顯，但比肯亞野生個體優異的並不多，僅佔 7/64，故採加性效應選育 (加性效應之說明請見 P43)。

此外，於非洲品種資源的基礎上，構建基礎群進行選育改良，選擇表現最佳 (25/64)

的配對組合 (各家系選若干數量：含全同胞及半同胞)，混合成基礎群，經過六個世代的選育，形成 GIFT 尼羅吳郭魚種品系，與以色列品系 (為參照群 reference population) 比較，其生長速度提高了 85%；這是一個除了挪威鮭魚育種外，另一個系統性集合龐大的人力和物力在水產動物育種上的成功案例，有效並成功解決尼羅吳郭魚養殖問題。

現今臺灣養殖的吳郭魚經過長期的遺傳改良，無論是何種品系在成長速度上表現都相當快，飼料效益平均達 0.7，並且朝著大體型化養殖；除體型外，體色亦為影響市場需求之重要經濟性狀，如魚體黑裏透紅、或有紅斑、或有黑斑等體色性狀 (圖 4)。其他如吳郭魚型態、肉質性狀等，或多或少都和遺傳有關，也就是親魚會將這些特徵遺傳給後代。為符合市場多變的需求，建立遺傳改良技術才是吳郭魚產業長遠發展的基礎。



圖 4 吳郭魚子代體色有黑色 (A)、黑斑 (B)、紅色帶黑點 (C)、純紅 (D) 等不同性狀

### 三、數量遺傳育種基礎

育種過程勢必遭逢選留或淘汰之考量，育種者通常透過鑑定與評價每一目標個體在各種目標性狀方面的相對表現狀況做為汰、留之標準。然而目標物種之性狀倘為質量性狀，則較容易用目測鑑定，且能高度遺傳，因其由 1 個至少數幾個主效基因控制，個體間出現差異不連續的性狀。然而許多經濟性狀為數量性狀，因為參與數量性狀之基因的數目多，且每個基因作用可以累加，再加上環境的影響，使數量性狀為連續變異性狀，其比質量性狀較難鑑定和控制，且受環境影響極大，只有通過精心設計的試驗才能區別表現型是因受環境影響還是遺傳基礎所造成。

數量性狀的一般遺傳力較低，因此需經多代的定向選擇，才能得到性狀相對穩定的個體，如吳郭魚吉富品系 (GIFT) 之育種即為此模式。品種在一定的時間內具有相對的穩定性。然隨飼育環境條件的不斷變化可能產生的突變 (包括鹼基替換、顛換) 或自然雜交等原因，不斷地出現自然變異。因此，品種的穩定性是相對的。

突變是指基因或染色體水平上的突然且永久性的遺傳變化，這些變化可能會影響個體的性狀或表現型。突變可由多種因素引起，包括化學物質、輻射、環境因素或自然發生的錯誤複製。突變主要分為兩類：  
(1) 鹼基替換 (point mutation)：鹼基替換是指在 DNA 序列中的一個鹼基被另一個鹼基替換的突變。這種突變可能是錯誤的鹼基被

插入或刪除，也可能是一個鹼基被另一個鹼基取代。鹼基替換可能導致錯誤的蛋白質翻譯，進而影響到個體的性狀或功能。

(2) 換位 (insertion or deletion)：換位突變是指 DNA 序列中的一段鹼基序列被插入或刪除，從而導致基因的結構或序列發生改變。這種突變可能會導致基因的失效或增加新的功能。

自然雜交是指不同品系或物種之間自然交配，從而導致基因組的重新組合和遺傳差異。這種遺傳差異可能涉及基因型和表現型的改變，並可能產生新的遺傳組合。自然雜交是自然進化和生物多樣性形成的重要機制之一，也是育種學中獲得新的基因組組合的一種途徑。

#### (一) 純系學說 (pure line theory)

純系學說是丹麥植物學家 W. L. Jonannsen 在 1903 年提出來的，是純系育種方法的理論基礎之一。植物學上的純系為自花授粉植物純合體自交產生的後代，為具有相同基因型的群體。純系學說主要包括以下原理：一是在同一純系內選擇是有效的，在自花授粉植物原始品種群體中，如果通過單株選擇，可分離出一些不同的純系，這表示原始品種是純系的雜合體。通過後續的選擇配對，就把不同基因型個體從群體中分離出來。二是同一純系內繼續選擇是無效的，因為同一純系內各個體的基因型是相同的，他們出現的變異是受外界各種環境因素影響



的結果，這種變異只影響了當代個體的表现型，所以是不可遺傳的。

在傳統的育種方法中，要建立一個遺傳純系，一般要經過連續數代的近親交配來完成，曠日廢時。因此，在水產動物育種過程，也經常採用單性發育技術（雌核發育或雄核發育）方法來快速建立純系。雌核發育後代的遺傳物質完全源於母體，各基因座均處於純合狀態，透過雌核發育技術可快速建立純系，在較短的時間內獲得能穩定遺傳的具有某些生物學性狀的新品種；此外，在雌核發育後代基因型之高度純合，可能導致明顯的近親衰退現象，然而透過雌核發育亦可快速淘汰劣質基因，藉以挑選出較理想優良基因組成純合性高的選育系。純系學說儘管在遺傳育種上具有深遠的指導意義，但它本身也存在有一定的侷限性，因為純系的定義是相對的，沒有絕對的純系。

## (二) 基因型、基因型頻率 (haplotype frequency)、基因頻率 (gene frequency) 與返祖現象 (atavism)

近年由於生物技術的進步，我們逐漸可將各種性狀的基因型加以選殖，並能藉此技術加快品種育成。基因型是由一個或多個基因所組成的基因的具體組合形式。每個基因都有兩個等位基因，分別來自他們的雌雄親本。基因型描述了這些等位基因的組合方式。例如，在一個基因有兩個等位基因的情況下，可能存在三種不同的基因型：兩個相同的等位基因 (homozygous, 純合子型，如 AA、aa)，或兩個不同的等位基因 (heterozygote, 雜合子型，如 Aa、aA)。

基因型在遺傳學和育種學中具有重要意義，因為它們決定了個體的表现型，進而影響到性狀的表现。基因型頻率是指在一個群體中，某個基因型在基因型總數中的相對比例。

基因型頻率可以通過計算群體中具有特定基因型的個體數目除以總個體數目來計算，全部基因型頻率的總和為 1 或 100%。例如，如果在一個群體中有 100 個個體，其中有 60 個是 AA 基因型，30 個是 Aa 基因型，10 個是 aa 基因型，那麼 AA 基因型的頻率就是  $60/100 = 0.6$ ，Aa 基因型的頻率是  $30/100 = 0.3$ ，aa 基因型的頻率是  $10/100 = 0.1$ 。基因型是每代在受精過程中由父母所具有的基因組成，它的頻率可以從雜交後  $F_2$  所佔的表现型比例推測而來，也可直接檢測基因序列而獲得。返祖現象是指在一個群體中，某些性狀呈現出祖先的特徵或形態，而不是父母的特徵或形態。

基因頻率則是指在一個群體中，某個等位基因在等位基因總數中的相對比例，即某個特定等位基因的出現頻率。基因頻率可以通過計算群體中具有特定等位基因的個體數目除以總個體數目來計算。

基因型頻率和基因頻率都是描述群體中基因組成的相對比例，但基因型頻率描述的是不同基因型的比例，而基因頻率描述的是不同等位基因的比例。這些頻率的變化可以反映自然選擇、基因漂變、遷移等因素對群體基因組成的影響，並且在遺傳學和育種學中提供了重要的參考。

舉例來說，以基因型 AA 配 aa 所得子

代 Aa，進行連續 4 個世代自交，觀察基因型與基因型頻率的結果顯示，在各世代中均有 AA、aa 及 Aa 三種基因型，然而，Aa 基因型頻率會隨著自交的世代增加而逐漸降低，純合子 AA 及 aa 基因型頻率則會逐代增加，其中異質基因型 (Aa) 將以每世代 1/2 的倍率逐代下降 (圖 5 中紅色箭頭所示)，而純合子基因型頻率則累加自上一代的純合子基因型頻率 (圖 5 中綠色箭頭所示) 及 1/4 異質基因型頻率 (圖 5 中黑色箭頭所示)。

返祖現象在育種學中是一個重要的現象，通常出現在基因組合中存在隱性基因

的情況下，當這些隱性基因在後代中被表現時，會導致某些性狀呈現出祖先的形態或特徵，同時也提醒著育種者在選擇配對時需要注意基因庫中潛在 / 隱性基因的存在及作用。返祖現象具有隔代遺傳和原型回覆的特點，以圖 6 為例，選擇純系之 A/A 與 B/B 配對，可獲得全部為 A/B 之 F<sub>1</sub> 子代，然而若以 F<sub>1</sub> 繼續自交，所得之 F<sub>2</sub> 子代將會出現 A/B、A/A 與 B/B (後兩者已出現原本純系之樣態)，其基因型頻率 A/A:A/B:B/B 為 1:2:1。基因頻率 A:B 為 1:1。

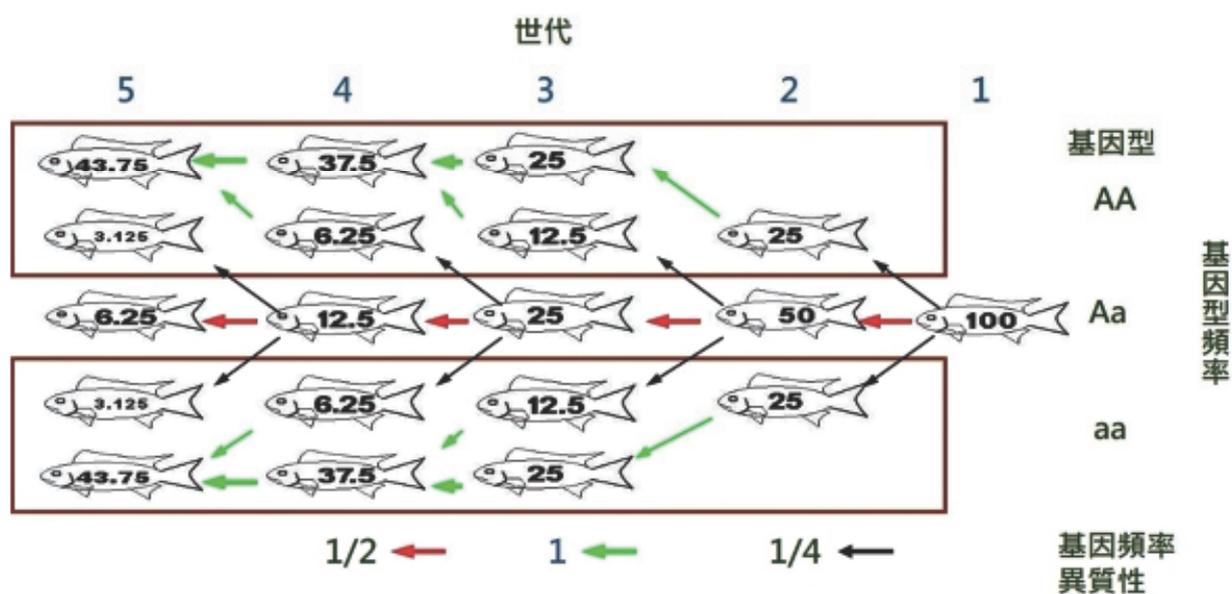
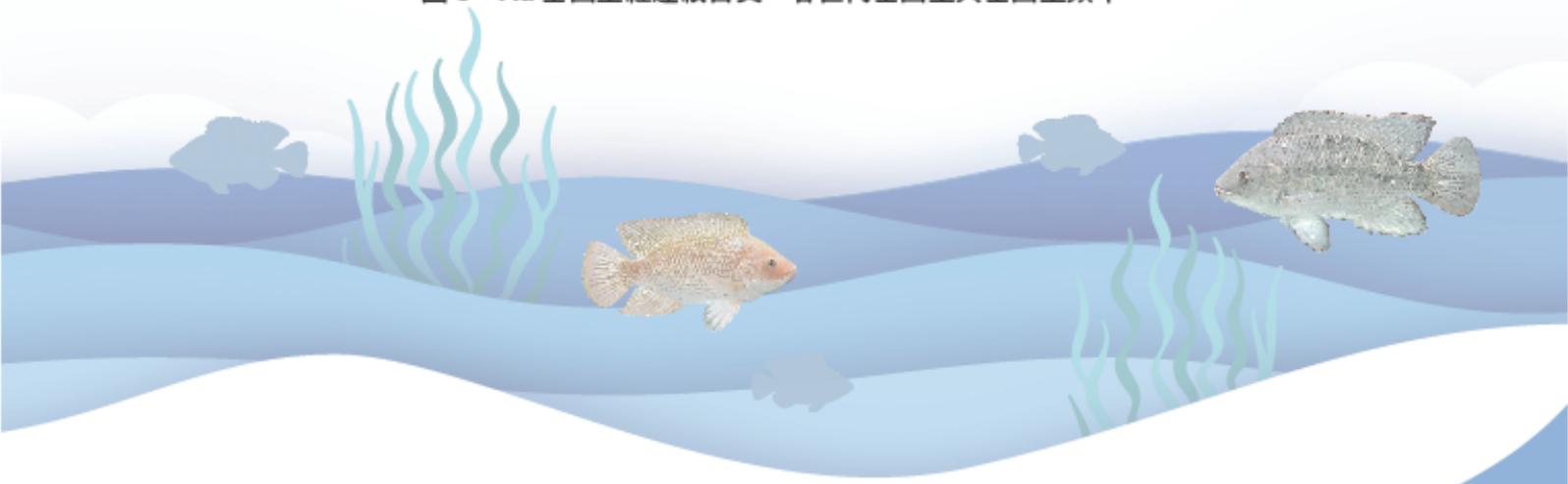


圖 5 Aa 基因型經連續自交，各世代基因型與基因型頻率



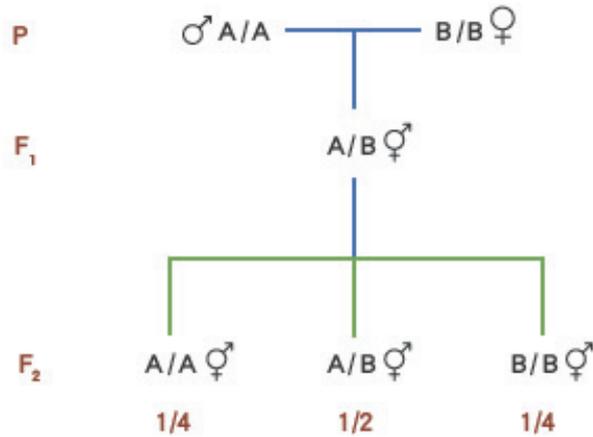


圖 6 純系配種的過程於 F2 世代即會出現返祖現象

### (三) 多基因假說 (polygene hypothesis)

1908 年 Nilsson-Ehle H. 用紅粒和白粒小麥進行雜交試驗後，提出了多基因假說，對數量性狀的遺傳進行了初步解釋。他指出，數量性狀是許多彼此獨立的基因分別作用的綜合結果，每個基因對性狀表現的效果較微小，稱為微效基因，然而其這些基因的遺傳方式仍然服從孟德爾的遺傳規律。重要論述如下：

1. 同一數量性狀是受多對微效基因共同作用 (聯合效應) 的綜合結果。
2. 這些與數量性狀有關的每一對微效基因對性狀所產生的效應是微小的，且大致相等，難以區分各別基因的效應，只能按性狀表現一起研究。
3. 微效基因具有累加效應，因此又稱累加基因。
4. 微效基因之間大多無顯隱性之關係，用大寫字母表示增效，小寫字母表示減效。

5. 因微效基因對環境敏感，故相對之數量性狀表現易受環境因素的影響而發生變化。
6. 微效基因與主效基因一樣，都在細胞核內的染色體上，且具有分離、重組、連鎖等特質。

數量性狀的差異在外觀上是不連續的，導致差異的基本物質表現分布是連續的，這種連續分布上存在一個閾值，稱為閾性狀。有關的基本物質低於閾值時，表現一類性狀；高於閾值時，表現另一類性狀。如死亡與活存，中間只有一個臨界點。

### (四) 數量性狀與質量性狀的區別

綜上所述，可將數量性狀與質量性狀的區別略整理如表 1，控制數量性狀的微效多基因與控制質量性狀的主基因都在核內染色體上，且符合遺傳的基本規律，二者既有區別又互相關聯。

1. 某些性狀兼具數量性狀與質量性狀的特點，因區分性狀的方法不同而異。如小麥粒色。
2. 同一性狀會因雜交親本間相差基因數之差異，而表現不同的性狀。相差基因數越多，表現數量性狀特徵越明顯。
3. 某些基因可能同時影響質量性狀與數量性狀。控制某一性狀的主基因，對數量性狀則扮演微效基因的作用。以白花三葉草為例，基因 A1 與 A2 互作產生葉斑 (主基因)，增效基因 A 越多，葉片數也越多 (微效基因)。





傳特徵表現，可以推斷出這些特徵的遺傳方式、遺傳變異和基因型頻率等信息，進而瞭解這些特徵的遺傳機制。

其次， $F_2$  分離群也常用於遺傳分析和基因定位。通過對  $F_2$  群體進行遺傳連鎖圖的構建和連鎖分析，可以確定特定遺傳特徵的遺傳位點，進而進行分子標記和基因定位，從而探索這些特徵的遺傳基礎。此外， $F_2$  分離群還可以用於選拔優良特徵和育種目標。通過對  $F_2$  群體中的個體進行性狀評估和選拔，可以選出表現優異的個體作為育種材料，進行後續的育種工作，從而改良和固定所需的遺傳特徵。

有了初步的育種群體後，即可繪製歷代配對之系譜圖 (圖 8)，其中 P：實心黑色圓代表雌親魚；實心粉紅色方形代表雄親魚； $F_1$  為雜交一代，挑選 8 尾子魚，其中 2 尾雄魚一尾黑色方形，另一尾紅色帶黑斑表示；6 尾雌魚代號 RB1、RB2、RB3、RB4、RB5 和 RB6 皆紅色帶黑斑為以圓形表示； $F_2$  為雜交二代以菱形代表，雌魚 RB1 和 RB2 分別和同一尾黑色雄魚配對，RB1 和 RB2 各自產下  $F_2$  子代 21 尾 (黑 12 尾、橙色帶黑斑 9 尾) 和 49 尾 (黑 16 尾、橙色帶黑斑 32 尾和白 1 尾)。雌魚 RB3、RB4、RB5 和 RB6 和同一尾紅色帶黑斑雄魚配對，各自產下  $F_2$  子代 121 尾 (黑 29 尾、紅色帶黑斑 0 尾、橙色帶黑斑 69 尾、橙色 2 尾和白 21 尾)、96 尾 (黑 35 尾、紅色帶黑斑 1 尾、橙色帶黑斑 47 尾、橙色 9 尾和白 4 尾)、95 尾 (黑 18 尾、紅色帶黑斑 0 尾、橙色帶黑斑 62 尾、橙色 0 尾和白 15 尾)

和 66 尾 (黑 21 尾、紅色帶黑斑 0 尾、橙色帶黑斑 27 尾、橙色 0 尾和白 18 尾)。  $F_1$  雜交一代 RB1、RB2、RB3、RB4、RB5 和 RB6 分別與同世代不同體色形態的雄魚配對，產下的  $F_2$  子代，RB1、RB2 和 RB4 三個家系有白色子代分別為 0 尾、1 尾和 4 尾，皆無法再配對繁殖  $F_3$ 。其餘 RB3、RB5 和 RB6 白色子代分別為 21、15 和 18 尾，皆可各自交產下  $F_3$ ，此世代的體色只有黑、白色帶黑斑和白色，配對再自交數代 ( $F_{3-6}$ )，選留可繁殖白色子代個體，以固定體色性狀，建立 TsR 參照家系。

此外，我們也經由實際育種流程中發現，並非所有的配對都可以產生子代，因此藉由詳盡的觀察、紀錄建立系譜，才能提供對遺傳背景和家族血統的清晰記錄，有助於遺傳分析、選拔優良特徵、制定遺傳改良計畫及遺傳保護和品種管理等，從而促進育種工作的進展和品種的改良。

### 1. 遺傳分析

系譜提供了對個體遺傳背景和基因型的深入了解。通過系譜，可以追溯個體所承載的各種遺傳特徵及其遺傳來源，從而進行遺傳分析，探究特定性狀的遺傳規律和遺傳機制。

### 2. 選拔優良特徵

系譜記錄了每個個體的家族血統和性狀表現，有助於育種者對個體進行評估和選拔。通過分析系譜，將選擇出擁有優良性狀的親本進行配對，從而傳遞和固定優良特徵。

### 3. 遺傳改良計畫

系譜是制定遺傳改良計畫的重要基礎。通過研究系譜，可以確定育種目標、選擇適當的親本進行雜交或自交、制定選拔策略等，從而達到改良品種的目的。

### 4. 遺傳保護與品種管理

系譜有助於追蹤和管理品種的遺傳多樣性，保護和維護品種的純淨度和純種性。透過系譜的記錄，可以追蹤到每個個體的遺傳來源，確保品種的純正性，並防止品種的遺傳汙染和混雜。

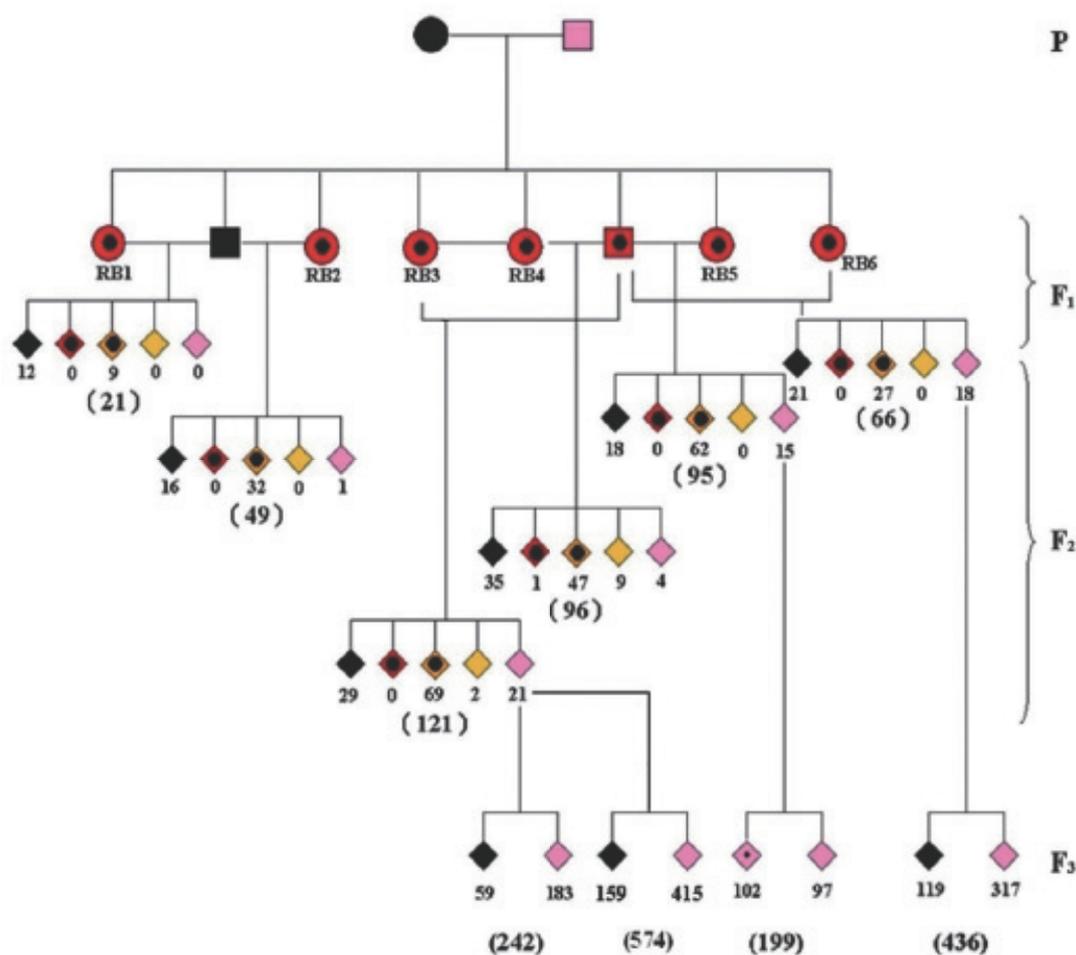


圖 8 系譜的建立管理有利於規劃適當之育種計畫，其中 ● 圓圈表示雌魚；■ 方框表示雄魚；◆ 菱形表示尚未判斷性別



## 四、育種的基礎與操作



### (一)種 (species)、品種與品系

#### 1. 種

種或稱物種，是生物分類的基本單位，位於生物分類法中最後一級，在屬之下，通常用來描述具有相似形態、生理特徵和遺傳特性的生物個體群體。種是生物多樣性研究和分類的基礎，也是生物學研究的重要基礎。種其實是較籠統的概念，通常是指一群或多或少與其它這樣的群體，並能夠交配繁殖出具生殖能力後代的相關生物群體，種之間的個體通常具有明顯的形態、生理或遺傳特徵的差異；不同種之間，如尼羅吳郭魚、歐利亞吳郭魚也可能繁衍不具備繁殖能力的子代品種。

#### 2. 品種

動物中的品種，具有相似的外部特徵、遺傳背景和行為特性。這些特性通常是由人工選拔和人為培育所形成的，以滿足特定的目標和需求，例如生產能力、肉質、毛色、行為特徵等。品種的形成通常是通過長期的選拔和繁殖，以確保特定的性狀得到穩定和一致的遺傳。此外，以家養動物而言，品種與品系不是等義詞，品系之間的差異不一定足以被認定為一個品種。品種需要明顯的外表特徵來區分，品種間具不同的外表特徵；品系間則可能具相同的外表特徵，不易從外表上來判別。品種內有性能不同的品系。通常，不同品種之間交配所獲得的子代雖具備繁殖下一代的能力，但並不會因為表現出不

同性狀 (基因型) 的結果而變成不同生物。

品種育成的歷史非常悠久，從貓狗到豬牛羊都是經歷過育種的結果。育種的科學是一種經由世代選擇累積的實驗結果。選擇包括天擇和人擇。在自然環境下，大多數基因受到天擇的作用後，使生物形成了適應各式各樣生態的群體，演化成不同的物種和突變種。達爾文提出了物種起源學說，認為生物進化首先要有變異，經由生存競爭的天擇後，適者生存的個體逐漸進化出適合環境之群體，天擇引導物種變異發展的方向，同時導致適應性狀的形成。

而養殖生物在人為蓄養條件下，形成各式各樣不同的品種，且因人為的參與也改變了物種進化的方向，使養殖物種之經濟性狀趨向更有利於人為養殖狀況。人擇選種 (人為) 就是有計畫、有目的地選優去劣，將基因型優良的個體作為育種之資材。在人擇作用下，群體基因頻率和基因型頻率朝著一定方向改變，逐漸形成了符合人類經濟需要的、各種各樣的養殖品種。因此，人擇是養殖生物演化與進化的重要因素，也是育種的基礎 (圖 9)，總之，品種指的是在一定自然或人工條件下，通過選擇和繁殖具有特定經濟性狀或外觀特徵的生物群體，並在後代中穩定傳遞這些特徵。通常在水產養殖領域，強調的是經濟性狀或市場需求，如具有鮮紅色體色的紅色吳郭魚，係針對市場需求進行育種，深受餐飲市場的歡迎。



圖 9 選育經濟性狀穩定之品系 (SD2 吳郭魚由聖鯛水產科技提供)

### 3. 品系

品系通常是指血統來源相同，有一個或若干個共同祖先和較近的親緣關係所選育之族群，在相同或相似的遺傳背景下具備特定性狀，由自然繁育或人工選拔而形成的，並且在特定條件下，具有遺傳背景一致性和穩定性，此族群具有一定數量，使它在自群繁育時，能夠穩定的保持其相對優異的性狀，這些性狀的差異是品系存在的首要條件，也是區分品系間差別的要件。此外，品系性狀可以穩定的遺傳給子代，遺傳優勢明顯，有相對穩定的遺傳性能，有較高的育種價值；欲了解基因型與性狀間的關聯時，我們必須透過交配的方式將所想要的性狀集中，之後透過分析子代的基因與性狀的關聯分析，推估並確認何種基因影響該性狀的產生，此外，性狀之表現有時候是一對基因調控一個性狀，然許多經濟性狀（如成長、體色）則屬於多基因調控之數量性狀，於育種過程，某些目標性狀之間會相衝突，比如說抗病力

與成長速度，主要是因為調控這些性狀的基因，其表現為彼此競爭或拮抗；具體實例為由多個國家合作開發，通過遺傳改良提高了生長速度和養殖適應性，但抗病力稍差，目前已廣泛應用於全球養殖業之 GIFT 吳郭魚。

## (二) 雜交育種 (hybridization)

### 1. 基因漸滲 (introgression)

如何育成一個品系，則是本章節要討論之課題，簡單的說就是要搭配不同配種策略以集中目標基因並排除不利基因。為了培育出更加優良的品種，往往需要通過雜交的手段，雜交育種是指將兩個不同的品系、品種或物種進行交配，從而產生後代。在雜交育種中，通常希望將兩個親本的優良性狀結合，以產生具有特定優勢的後代，例如更高的產量、更好的抗病性或其他重要的性狀。然而雜交育種為兩面刃，即會出現基因漸滲的狀況，基因漸滲通常發生在不同物種



或不同族群之間，主要係一個物種或族群的基因型中的某些特定基因會通過自然交配或人工雜交的方式轉移到另一個物種或族群中，並在新物種或族群中成為一部分。基因漸滲可以導致新物種或族群的基因組結構發生變化，從而產生新的特徵和適應性。這種現象在自然界和人工育種中都十分常見，對於改良物種的適應性和產品性狀具有重要意義。如果操作得當，可獲得性狀優異的雜交子代，然如若操作失當，不當的回交或外來種入侵等，則可能對改良品種造成「基因污染」。

## 2. 雜交優勢 (heterosis, hybrid vigor)

雜交有屬間及種間雜交，可使子代增加對環境的適應力或是獲得雜交強勢之性狀優勢，其經濟性狀或生理性狀甚至超越兩親，此即為雜交優勢。這種優勢表現在多種性狀上，包括生長速度、產量、抗病性、耐逆境能力等，進而提高了生物的適應性和生產力。雜交優勢是雜交育種的一個重要應用，可以帶來許多生物學和經濟上的優點，透過雜交過程中的遺傳組合效應，增加基因之歧異性，使得後代擁有更豐富的遺傳多樣性，並且能夠利用不同基因座的優勢互補效應。雜交育種選擇具有所需新品種優良性狀之二品種做為親本，雜交育成雜種；傳統雜交，以帶有目標性狀的兩個個體進行配對後產生後代，再連續透過雜交或純化取得期望的品種或特性。

傳統雜交有其極限，目標性狀的來源只能透過同種或近緣種獲得，否則雜交無法成功，近緣種雜交亦可能因染色體數不均衡導

致後代不孕。另傳統雜交因雜交第一代各取父母本 50% 之隨機遺傳因子，因此多數結果難以預期，需經數代之自交純化或回交後方能取得理想預期之品種，需時較長。經設計育種產生之單交雜種除外，亦即利用 2 個性狀明確的純系，所產生之雜交  $F_1$  子代，需時較短。

如果親代是固定品種，雜交一代的表現會很穩定一致。假設以基因型「AA $bb$ 」和「aaBB」兩種親代來雜交，後代會把親代雙方的顯性基因 (AaBb) 都表現出來，也造成雜交一代繼承了父系和母系的優點，其表現通常會比親代要好，雜交優勢表現就會相當顯著，然而雜交優勢是不能遺傳，只能透過適當的選配來獲得。當然雜交的結果未必全然是正面的，有些情況反而會表現出一些負面的特徵或性狀，導致整體表現下降的現象，即所謂雜交衰退 (outbreeding depression)，雜交衰退通常發生在雜交後代的遺傳多樣性過度增加或遺傳組合失衡的情況下，特別是當品系之間存在明顯的適應差異時。

## 3. 正反交

正反交又稱全互交 (diallel cross)，具體操作方式為利用兩個親本相互作為母本和父本進行雜交配對。正交與反交是相對而言，如以 A (♀) × B (♂) 為正交，則 B (♀) × A (♂) 為反交。這種交配方式是為了釐清雌雄親本對後代性狀表現的影響是否相同，以進一步研究性狀的遺傳方式和性別影響；以研究性狀的遺傳方式來說，採用正交和反交法可判斷某種性狀的遺傳是屬於細胞質遺傳還是細

胞核遺傳，如果決定有關性狀的基因在細胞質中，則正、反交的遺傳效果可能有差別，如果決定有關性狀的基因位於核染色體上，則正、反交的遺傳效果一樣；因此，可通過正、反交檢驗細胞質遺傳等現象。

#### 4. 回交 (backcrossing)

如果有一個品種已擁有多項優良性狀，僅有一、兩種性狀還待改善，則可通過回交來快速改進該品種。通過回交，育種者可以將雜交後代中的目標性狀固定在某一品系或種群中，同時保留其它的有利遺傳特性。回交主要用於增強或回復某一品系或物種中的特定性狀。在回交育種的過程，也會同時發生基因漸滲的狀況，即指通過種間雜交種與其親本中的一個物種反復回交，將一個物種的基因轉移到另一個物種的基因庫中。

換句話說，回交是讓子一代與具有多項優良性狀的親本進行雜交，這樣的親本被稱為輪迴親本。回交所得到的後代還可以繼續與輪迴親本進行回交，這樣的過程可以一直持續下去，採用這樣的回交方式也稱為級進 (progressive breeding 或 up-grading)，旨在改善或增強一個品系或物種的遺傳特性，通

常是通過持續的選拔和交配，將目標品種與具有更高級別的品種或種源進行交配，以逐步提高目標品種的遺傳特性水平。經過多次回交，可以快速去掉輪迴親本的個別缺陷，所以回交育種更容易改良品種性狀。近等近交系 (near isogenic line, NIL) 是育種中進行的一種特殊的育種策略，通常需要進行多代的回交，用於固定一個或多個目標基因座，係利用後代種與祖先種進行反復回交，使得祖先種的一些基因區段 (表現為潛在的祖先性狀) 再次出現在後代當中，如本所育成之尼羅吳郭魚 n561A 品系即是以此方式，經多次回交選育而成 (圖 10)。首先通過雜交將目標基因座引入一個目標品系或種源中，產生  $F_1$  代。然後，將  $F_1$  代與背景品系 (即輪迴親本，n561A 母魚) 進行回交，得到  $BC_1$  代。接下來，從  $BC_1$  代中選擇具有目標基因座的個體，再次與背景品系 (n561A 母魚) 進行回交，獲得  $BC_2$  代， $BC_2$  進行自交後獲得之  $BC_2F_2$  群體則重新命名為 n561A 品系，此近等近交系含有 n561A 母魚之血統已超過 9 成，配種之系譜圖簡繪於圖 11，詳細操作流程可參見 P43。



圖 10 尼羅吳郭魚 n561A 品系，體型圓胖、體色墨綠至黑



商用尼羅吳郭魚，經數世代之固定

挑選配對，並以RFID標識

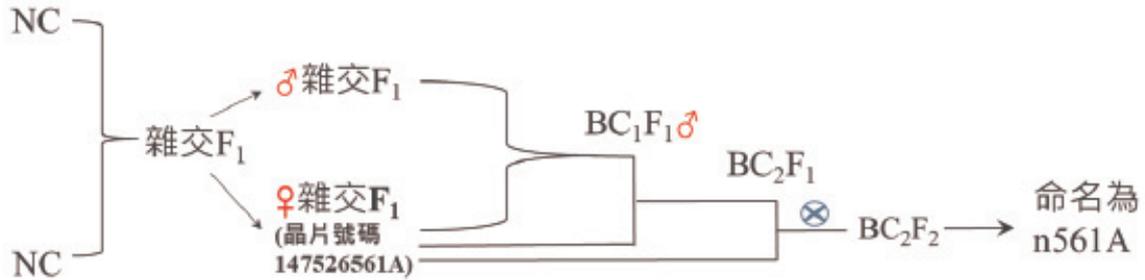


圖 11 尼羅吳郭魚 n561A 之系譜

### (三) 育種操作

#### 1. 設定育種目標

育種的目標主要是集中想要的性狀，並排除缺陷；性狀的產生與基因的關係密不可分，有時候是一對基因調控一個性狀，有時候則是多對基因調控的數量性狀，如：身高、膚色，在養殖生物中，許多經濟性狀均屬於數量性狀，如產量、成熟期、耐旱性、耐寒性。在實務育種過程中，我們亦發現有時候性狀之間會相衝突，例如抵抗力低與成長速度快，因為這些性狀對應的基因都位在相同染色體上（基因連鎖）。性狀種類可分為許多種，如肉多、生長快、抗病強、多產性等，在各種不同經濟動物中各有各的性狀挑選偏好，性狀優良的品種可以降低成本或是增加利潤，由於現在商業化飼養發達，因此多半是建立產肉性狀強而快的，例如：肉雞的飼養只需要 35 天即可出貨，加上兩週的打掃時間，平均來說兩個月就可以生產一批；性狀是否穩定可遺傳，須經由交配的方式，觀察該性狀在後代的表現，透過性狀與基因之關聯分

析，可確認是何種基因影響該性狀的產生。

排除缺陷，主要須避免不良性狀的集中，近親交配是育種常用且可快速獲得成效的方法，藉由集中大量相似的基因型，子代更容易帶有我們所期待的性狀，甚至會比父母還要更強大。然而，近親交配同時也容易導致不良性狀迅速集中，原本隱性的不良基因，透過近親交配之過程，形成純合子的機率大增。情況好的尚能生存，情況差的往往在發育過程就出現死亡狀況。

#### 2. 近親係數 (inbreeding coefficient)

近親係數是衡量一個個體或群體的遺傳結構中，由於近親交配而在基因型中重複的程度。它表示一個個體兩個同源基因的概率，也就是指定個體的兩個同源基因 (alleles) 來自於同一個祖先的概率，當兩個等位基因在某一個體中因為來自同一個共同祖先而相同時，這些等位基因就稱為同源基因 (identical by descent, IBD)。近親係數介於 0 和 1 之間的數值，0 表示沒有近親交配，1 表示純合子。近親係數通常以 F 表示，計

算方式依賴於族譜中的遺傳結構。

近親係數通常表示為字母  $F$ 。計算近親係數的公式可以根據不同的情況而有所不同，但最常見的計算公式是根據遺傳學中的平衡原理 (equilibrium principle) 和平衡公式 (Hardy-Weinberg equilibrium, HWE) 進行推導。對於一對互相近親的個體，近親係數可以通過下列公式計算：

$$F = 1/2[1 - (1/2)^n]$$

其中， $n$  是個體的同系祖先代數 (即在血緣圖譜上的代數)。本公式是一個通用的近親係數計算公式，特別適用於連續自交的個體，用來估計個體經過  $n$  代近親交配後的近親係數。這個公式在經典的遺傳學文獻中常見，最早可追溯到 Falconer (1989) 在其經典著作《Quantitative Genetics》中提及。

舉例來說，假設有一對近親交配的父母，他們是一級近親 (例如兄妹)，代數為 1。將代數  $n=1$  代入上述公式中，我們可以計算出近親係數為 0.25，這表示這對父母的子代之間的平均遺傳相似度為 1/4，即他們平均有 1/4 的基因是相同的。

一般來說近親係數大過 0.15 即為相當高，很可能引發近親衰退。在本所的育種過程中，利用 TsR 吳郭魚連續 6 個世代以全同胞近親繁殖的近交組之 3 月齡體重、標準體長、全長及死亡率，以探討紅色吳郭魚近親育種過程中的近交退化現象，近交衰退現象起始於  $F_3$ ，尤以標準體長及累積死亡率最為顯著，其中死亡率多集中在 1 及 2 月齡的時期 (細節可參閱 2014 發表於水產研究第 22 卷第 1 期「近親交配對紅色吳郭魚成

長與死亡率之影響」)。

如欲了解某性狀是否為隱性或是為確認子代個體是否真的帶有該性狀的基因時，可以將子代個體跟原本有表現該性狀的父母親交配來確定，這種方法會將近親係數瞬間拉得非常高，只是做為測試用。

### 3. 雜交 $F_1$

一般而言，在商業上操作販賣給養殖業者或農夫等的品種都不是種原，而是雜交後的品種，或稱雜交  $F_1$ ，最明顯的就是農用的種籽，以雜交一代的品種再去自交產生下一代時，得到的雜交二代 ( $F_2$ ) 與  $F_1$  性狀表現不一致。

因為用雜交子代持續雜交繁衍，後代性狀變異會愈來愈多，以白蝦為例，傳統的選魚頭方式進行繁殖，所得之子代於養殖現場即便以同樣方式進行養殖，常會出現大小參差的狀況，即坊間常說的「公孫蝦」，養殖物種便會愈來愈不具經濟效益。在相同的情況下，雜交  $F_1$  的物種養成過程之經濟性狀較整齊，適合現代化的工業化生產，但固定品種生產期會有前後，可以避免同時生產，造成的生產過剩以及之後的短缺。

### 4. 純系之重要性

純系是指一組在遺傳上高度穩定且同質的個體，其後代間的遺傳變異極小或不存在，以下簡述純系在育種過程中的重要性。

#### (1) 性狀穩定性：

純系的個體在遺傳上高度同質，因此它們在特定性狀上的表現非常穩定。這使得育種者能夠更精準地預測後代的性狀，從而實現對性狀的準確改良。



(2) 育種目標的達成：

純系的建立有助於育種者專注於特定性狀的改良，因純系個體遺傳變異極小，使得遺傳分析和選拔更加精確。故育種者可以通過對純系進行遺傳分析，快速識別出帶有目標基因的個體，將目標性狀固定，可以更有效地達成育種目標，加速育種進程。例如增加產量、提高抗病性等。

(3) 遺傳分析和選拔：

育種需要維繫多個品系，經長久選育，各品系具備有不同特定性狀、性能，且性能穩定，如本所育成之吳郭魚 TsR 品系、TFS 品系、YFS 品系及 TsRn 品系等。商業品系由於牽涉到公司機密等種種因素，不可能將原本純種的品種販賣給養殖業者，會根據不同市場需求進行品系雜交，因此商業操作時，往往會至少準備三個品種藉此將基因型的性狀效能發揮到最大，同時也讓競爭對手更難經由交配來回到原本的基因型。

## 5. 性狀固定之育成

然而，於品種混亂或雜交一代品種要怎麼育成固定品種呢？這些群體於遺傳上具有較高變異性或較低純度的群體，其中可能存在各種基因型和表現型。在這樣的群體中，要固定特定性狀，需要一系列的育種策略和技術。

(1) 選拔與評估：

選拔是指從群體中挑選出具有目標性狀的個體，並將其作為親代進行繁殖。通過連續的選拔和評估過程，可以逐步固定目標性狀。這需要對群體進行仔細的遺傳分析和性狀評估，以確定具有目標性狀的個體。

(2) 家系育種：

家系育種是通過選擇具有目標性狀的個體進行家系繁殖，從而增加目標性狀在後代中的固定程度。家系繁殖可以使得遺傳變異性減少，從而有助於固定性狀。

(3) 回交育種：

回交育種是將具有目標性狀的個體與群體中的其他個體進行交配，然後將後代再次與目標性狀的父母進行交配。通過這種方式，可以增加目標性狀在群體中的頻率，從而固定性狀。

(4) 分子標記輔助選拔：

利用分子標記技術可以更準確地選拔具有目標性狀的個體。通過分子標記輔助選拔，可以篩選出擁有目標基因的個體，從而加速特定性狀的固定。

經過不斷地上述策略進行自交、測交或是與親代回交，再一直篩選出想要的特性，至少須經幾代的固定方能獲得性狀穩定遺傳的品系。就目前吳郭魚之實務育種操作而言，至少要 6 代才會獲得初代品系，可穩定遺傳之品系至少須 9 代。

## 6. 創始者效應 (founder effect)

創始者效應是指一個小型族群或部落成為一個新的族群，可能會導致其基因組中的遺傳變異性減少的現象。這是由於當一個小群體分離出來形成新的群體時，它們所攜帶的基因組中的變異性受到限制，這是因為新族群僅包含了分離前族群中的一小部分基因庫。這種現象在短期內可能會導致族群中特定特徵的集中，且長期可能會導致族群間的基因差異。

育種過程之新種群僅由較大種群中的極少數個體建立時，就容易發生遺傳多樣性的喪失，極易出現創始者效應，除了可導致新物種的演化，也是遺傳漂變的一種特殊情況，基於這種人為的瓶頸效應 (bottleneck effect) 明顯，子代遺傳變異可能比原始種群少，甚至逐漸朝向性狀固定化發展，進而產生標準化品種，後續如果未有適當的育種及養殖管理，極易發生的近親繁殖，可能使新種群對環境的適應力降低，容易滅絕。自然的瓶頸效應是指一個族群或物種在某一時間點上經歷了劇烈減少，然後再次擴大的過程。這種突然的族群量變化導致了基因組中的遺傳變異性的急劇減少，並可能導致某些基因型或性狀的單一或集中表現。

## 7. 性狀之評估

進行育種生物的性狀評估是育種過程中至關重要的一步，它旨在評估候選親本或後代的性狀表現，以指導選拔和進一步育種工作。以下是進行性狀評估的一般步驟：

### (1) 確定目標性狀：

首先，必須確定所關注的目標性狀。這可能包括生長速度、產量、抗病性、品質特性等。

### (2) 設計評估試驗：

根據目標性狀，設計評估試驗。這可能包括在田間或實驗室中進行的各種試驗，如田間試驗、溫室試驗、生物量測定、表型觀察等。

### (3) 選擇親本或後代：

根據育種目標，選擇具有潛在優良性狀的親本或後代，作為評估的對象。

### (4) 標準化評估程序：

建立標準化的評估程序，確保評估的一致性和可比性。這可能包括確定評估方法、評估時間點、樣本大小等。

### (5) 收集數據：

在評估試驗中收集相關數據。這可能涉及記錄生長數據、測量產量、觀察病蟲害發生情況、評估品質特性等。

### (6) 數據分析：

分析收集的數據，評估親本或後代的性狀表現。這涉及統計分析、圖形表示、性狀相關性分析等。

### (7) 決定選拔策略：

根據性狀評估結果，制定適當的選拔策略。這可能包括確定優良親本、制定交配方案、進行遺傳改良等。

### (8) 反饋和修正：

根據評估結果，不斷反饋和修正育種計畫。這可能涉及調整選拔策略、重新設計評估試驗等。

這些步驟可以根據具體的育種目標和動物的特性進行調整和擴展。通過系統性地進行性狀評估，育種學家可以更好地理解育種生物的性狀表現，並且指導後續的育種工作，以獲得更優良的品種或物種。



## 五、分子標誌輔助育種平台之應用



科技之進步，使分子生物技術可協助育種人員建立分子標誌育種輔助技術平台，分子輔助育種則由生技研究人員針對特定性狀的基因訊息開發分子標誌，提供育種人員運用偵測雜交後的分離後代是否存在目標基因的一種輔助方法。運用分子標誌進行材料基因型篩選，只需微量的植體材料即可偵測，不受植株大小、天候、環境等外界因素影響，除了能偵測目標基因是否存在外，還可準確偵測該材料的抗病性屬於同質型或是異質型；對育種者而言，擁有分子工具簡直如虎添翼。

應用分子標誌輔助選拔 (marker assisted selection, MAS)，為將分子標誌應用於遺傳育種改良過程中進行選拔的一種輔助手段，是在選育過程中，透過檢測目標生物之 DNA (deoxyribonucleic acid) 序列差異來輔助判定個體遺傳組成的好壞，最後選拔出具有良好外表性狀品種的過程。技術的原理係利用與目標性狀基因連鎖或表現共分離關係的分子標誌，對傳統的雜交子代個體進行選拔目標區域中與目標性狀基因連鎖的分子標誌以及體基因組篩選，以作為選拔依據，可以精準預測基因型且不受環境影響，而提升選拔效率，另一優勢為，可於幼苗期篩選基因型，縮短育成時間，也可減少於田間試驗的子代數量及人力，更可於非受試環境下檢測基因型，具體操作流程可參閱圖 12。

分子標誌 (molecular markers) 可區分生物個體間和群體間的特徵，且為可穩定

遺傳及具多態性 (polymorphism) 之生物性巨分子，如蛋白質及 DNA。蛋白質標誌一般指同功酶 (isoenzymes)、貯存蛋白等。DNA 標誌為體基因組 DNA 組成，因插入 (insertion)、缺失 (deletion)、倒位 (inversion)、易位 (translocation)、重排 (rearrangement) 及 transposons 等作用及 macro- or microsatellite sequences 的多態性所造成之差異。

### (一) 分子標誌種類

目前應用的分子標誌包含 3 大類，第一類為傳統核酸探針雜交為基礎的分子標誌，包括限制酶切片段多形性 (restriction fragment length polymorphism, RFLP)、螢光原位雜合技術 (fluorescence in situ hybridization, FISH)、單股構形多形性 (single strand conformation polymorphism-RFLP, SSCP-RFLP) 等，均可分析品種間的遺傳歧異度；第二類以聚合酶連鎖反應 (polymerase chain reaction, PCR) 為基礎，較廣為應用的有隨機擴增片段多形性 DNA (random amplified polymorphic DNA, RAPD)、DNA 擴增產物指紋分析 (DNA amplification fingerprinting, DAF)、擴增片段長度多形性 (amplified fragment length polymorphism, AFLP)、單股構形多形性 PCR (single strand conformation polymorphism, SSCP-PCR)、簡單重複序列 (simple sequence repeat, SSR)、簡單重複序

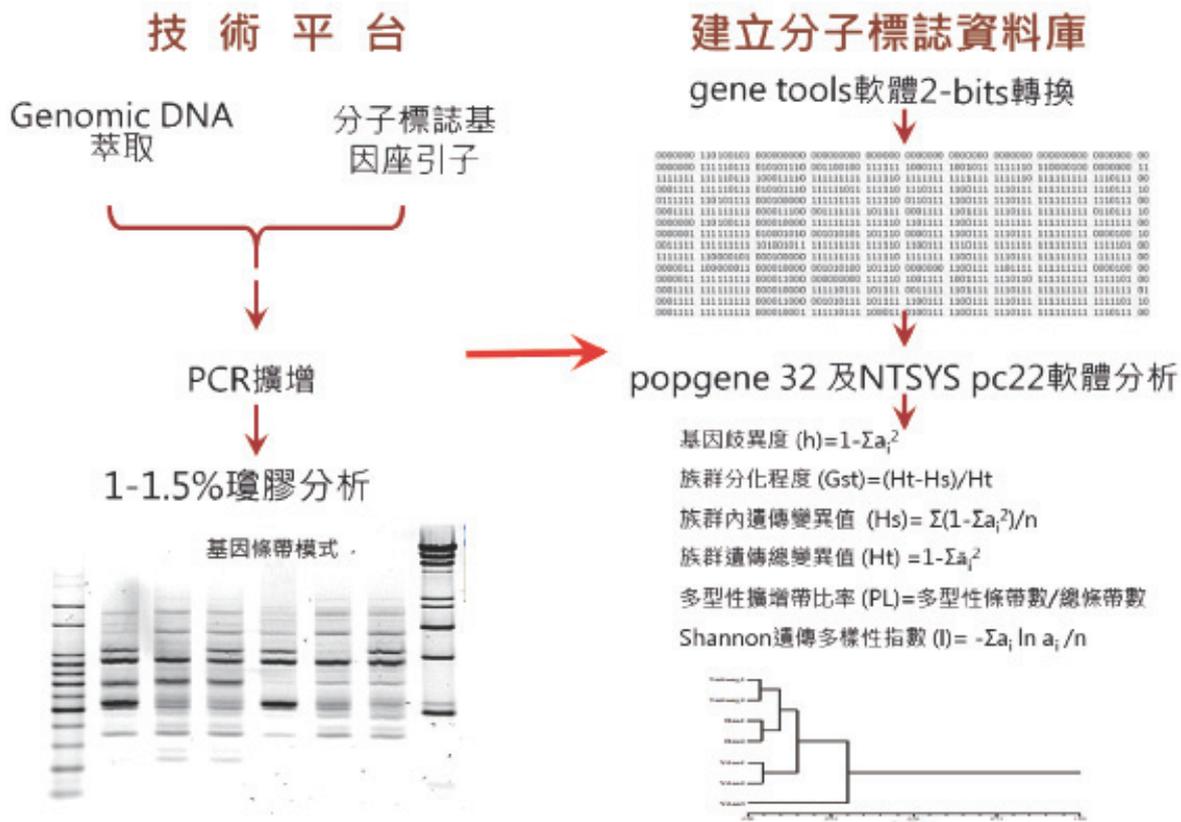


圖 12 分子標誌輔助育種平台之建立與應用

列區間 (inter-simple sequence repeat, ISSR)，另外，尚有以 mRNA 為基礎的分子標誌，包括反轉錄 PCR (reverse transcription PCR, RT-PCR) 及差異顯示反轉錄 PCR (differential display reverse transcription, DDRT-PCR) 等；第三類則以 DNA 序列資訊為基礎，鑒於近年次世代定序 (next generation sequencing, NGS) 之蓬勃發展，越來越多的學者以單一核苷酸多型性 (single nucleotide polymorphism, SNP)、線粒體 DNA (mitochondria DNA, mtDNA)、分子標誌等序列比對作為研究方向。

## (二) 分子標誌輔助選拔育種必備條件

### 1. 遺傳背景的了解

在進行分子標誌輔助選拔前，必須對所研究的品種或群體的遺傳背景有充分的了解。這包括知道所研究物種的基因組結構、遺傳多樣性和所感興趣特徵的遺傳基礎。

### 2. 遺傳標誌的篩選和開發

選擇適當的分子標誌對於 MAS 至關重要。這些分子標誌應與感興趣的性狀或基因直接相關，並且在目標種群中具有足夠的變異性。因此，必須進行篩選和開發適合的分子標誌。

### 3. 分子標誌與目標性狀的連鎖關係

在進行 MAS 時，分子標誌與目標性狀間應有一定的連鎖關係。即這些分子標誌在染色體上與目標性狀的基因鄰近或連鎖，以便能夠利用這些分子標誌來進行選拔。



#### 4. 高效的分子標誌檢測技術

MAS 的成功取決於能夠準確且高效地檢測和分析分子標誌。因此，需要可靠的分子生物學技術和相關設備進行分子標誌檢測，例如 PCR、基因定序和基因型分析等。

#### 5. 統計分析方法的運用

在分子標誌輔助選拔過程中，需要運用適當的統計分析方法評估和解釋分子標誌與目標性狀間的關係。包括建立適當的模型、進行遺傳參數估計及選拔指數計算等。

因此，選用可用於輔助選拔育種之分子標誌，有以下必備條件：(1) 須符合孟德爾遺傳模式。(2) 多型性佳，可偵測諸多變異位點 (PIC)<sup>註</sup>。(3) 遍布整個基因組。(4) 共顯性遺傳 (codominance)，可區分純合子及異質合子 (heterozygous)。(5) 穩定性 (stability) 高，再現性 (reproducibility) 佳。(6) 與目標性狀基因連鎖的分子標誌，標誌基因座與目標性狀基因座之間的距離小於 5 cM (centi-Morgan, cM，若互換率為 5% 則可表示成 5 cM)。(註：PIC：多型性資訊含量 (polymorphism information content) 是一種衡量基因標記多型性的指標，用來表示該標記在群體中分辨不同基因型的能力。它是一個重要的遺傳統計學參數，PIC 值越高，說明標記的多型性越佳，對遺傳分析和育種越有價值，育種專家可以根據 PIC 值選擇合適的分子標記進行育種、基因組選擇和群體遺傳分析。)

分子標誌輔助選育常用於回交選種法，初期篩選兩親本間具多型性的分子標誌，以提供背景選拔 (background selection) 使用，

在找到與標的基因連鎖的分子標誌情況下，可於回交後代中先以該功能性的分子標誌進行前景選拔 (foreground selection)，選出帶有標的性狀之回交後代，再利用初期篩選的多型性分子標誌來進行背景選拔，可大幅增加選拔效率進而縮短育種時程。

### (三) 分子標誌輔助選拔之應用

分子標誌輔助選拔 (MAS) 已經在許多作物、家畜和魚類等生物的育種中得到廣泛應用。以下是分子標誌輔助選拔的幾個主要應用：

#### 1. 品種識別和選拔

分子標誌可用於識別具有特定性狀或基因型的個體，從而幫助育種者進行品種鑒定和選拔。通過分析特定基因座的分子標誌，可以確定個體是否具有所需的性狀，從而篩選出理想的品種。

#### 2. 性狀選擇和改良

MAS 可用於選擇具有特定性狀的個體，例如高產量、抗病性、耐逆性等。通過分析與目標性狀相關的分子標誌，可以對個體進行精確的選拔，從而加速性狀的改良。

#### 3. 雜交育種和基因組選擇

在雜交育種中，MAS 可用於選擇雜交後代中擁有理想組合基因的個體。通過分析親本和雜交後代的基因型，可以預測後代的性狀表現，從而指導雜交組合的選擇。

#### 4. 遺傳多樣性保護

MAS 可用於保護和利用遺傳多樣性。通過分析遺傳標誌的分布和頻率，可以評估群體的遺傳多樣性水平，並指導遺傳資源的

保護和利用。

## 5. 遺傳連鎖圖的構建

MAS 可用於構建遺傳連鎖圖和遺傳圖譜，以研究基因的分布和連鎖關係。這有助於深入了解基因組的結構和功能，並指導育種工作。另外，分子標誌輔助選拔加速選拔進程、提高選拔效率，並為育種者提供更精確的選拔指導，從而推動育種業的發展和進步，以下為目前應用趨勢：

- (1) 將多個有利性狀基因經由配種的選育方法遺傳轉移組合到一個品種之中。
- (2) 這些基因可控制相同的性狀也可控制不同的性狀，多個有利性狀基因遺傳轉移組合可利用配種方法改良個別性狀的限制，配種後在多個性狀上同時得到改良，產生更有實用價值的育種材料。
- (3) 多個有利性狀基因遺傳轉移組合常應用在抗病性育種選育，育種專家將多個控制垂直抗病性的基因轉移組合在同一品種中，可提高個體抗病的持久性。
- (4) 傳統的抗病性檢測中，通過接種鑑定不僅程序複雜，而且常常影響個體的生長發育，而且一些抗病性基因很難找到對照品種鑑定。
- (5) 採用與抗病性狀基因連鎖的分子標誌或相應基因的專一性引子進行分子標誌輔助選拔，可加速抗病源篩選和抗病性狀基因的鑑定，提高育種選拔效率，縮短育種週期。

## (四) 基礎群與參照群之建構

在育種過程中，參照群與基礎群是核心概念，這兩個群體的建構和應用直接影響育種的效率和效果。

### 1. 基礎群

基礎群是育種過程的起點，代表了育種項目中所有遺傳變異的來源。基於育種目標，育種者須進行初步篩選。例如選擇具有快速增重或高抗病性的個體，並以這些個體將作為基礎群的繁殖材料。在進行篩選時，也需要保持基礎群的遺傳多樣性，避免過度縮小遺傳基礎，從而確保後代的遺傳潛力。

故，基礎群通常通過選擇多個來源的個體來建構，這些來源可能包括野生個體、地方品系或其他商業品系。例如，在吳郭魚 (Nile Tilapia) 的育種中，基礎群可以由來自非洲和亞洲的不同吳郭魚品系組成，如尼羅吳郭魚和莫桑比克吳郭魚等。

因此，基礎群內的個體係通過自然變異或多個來源（如野生種或其他品種）的混合形成，因此基礎群中的個體具有廣泛的遺傳變異，這為選擇和改良提供了潛力，其遺傳多樣性是育種成功的基礎，也意味有更大的選擇和改良潛力，育種者通過篩選將優秀個體繁殖下一代。

### 2. 參照群

對基礎群或選擇出的後代個體進行基因測序，利用所篩選之基因標誌來確認追蹤基因變異，這些個體組成參照群，具有完整的基因型 (genotypic data)，並且在不同環境下測量其性狀表現以獲得表現型數據



(phenotypic data)，如生長速度、抗病性、繁殖能力等，利用收集到的基因型和表現型數據，應用統計學和機器學習技術（如混合線性模型）來建立預測模型，這些模型可以用於未來的基因組選擇。

因此，參照群的主要作用是在進行基因組選擇 (genomic selection) 時建立預測模型，通過這些模型及已知數據來預測其他個體的性狀表現，於未來育種過程中，可快速選擇具有優良基因型的個體。

### 3. 育種過程基礎群與參照群的應用

#### (1) 性狀改良：

基礎群中的遺傳多樣性為長期的性狀改良提供了潛力。通過多代選擇，育種者可以持續改良某些目標性狀（如抗病性或生長速度）。而參照群的應用可以幫助育種者根據基因數據精確選擇這些性狀，無需等待後代的實際表現。

#### (2) 基因組選擇：

參照群在基因組選擇中的應用是通過預測模型來加速育種過程。傳統育種需要多代的表現型選擇，而基因組選擇通過基因型數據預測表現型，這可縮短育種週期。例如吳郭魚的增重速度通過基因數據預測，育種者可以選擇那些具有快速增重基因型的幼魚進行繁殖，從而大大提高育種效率。

#### (3) 多環境適應性：

參照群的數據可以應用於多環境選擇。由於養殖環境對於性狀表現（如生長或抗病性）有較大影響，參照群中的表現型數據來自多個環境，這幫助育種者選擇能適應多樣環境的個體。例如，尼羅吳郭魚在不同氣候

條件下的適應性差異可以通過參照群中的多環境數據來進行選擇。

### 4. 吳郭魚育種之基礎群與參照群建構實例

育種者會從基礎群中選擇出增重速度快、抗病能力強的個體，進行繁殖，形成參照群。在 GIFT 吳郭魚的育種過程，基礎群是來自非洲（如埃及、加納、塞內加爾和肯尼亞）的野生尼羅吳郭魚種群，以及亞洲的商業養殖品系。這些品系被引入菲律賓進行檢疫並混合建立基礎群。這一基礎群的遺傳多樣性確保了育種過程中有足夠的遺傳變異，為育種過程提供廣泛的遺傳多樣性。

在建立參照群後，再對這些個體進行基因型測序，並在不同環境下測量其表現型數據。通過這些數據之關聯分析，建立增重速度與基因型之間的預測模型。該模型可以用來預測基礎群後代的增重表現，從而選擇那些具有優秀基因型的個體進行繁殖。以 GIFT 計畫而言，其育種策略以生長速度作為改良目標，通過多代選擇育種，逐步提升尼羅吳郭魚的增重速度和生產效率。其參照群係通過對基礎群和後代個體進行基因型和表現型數據的收集來構建。這些數據用於建立預測模型，幫助篩選優良個體進行繁殖。經過 6 代選擇後，實現了每代約 17% 的遺傳增益，累積的遺傳改良幅度達到 85%。

總之，基礎群提供了遺傳多樣性，是育種過程的起點；而參照群通過基因型與表現型數據的結合，幫助加速育種過程並提高選擇效率。這兩者在現代育種過程中相輔相成，共同推動了包括吳郭魚在內的多種經濟物種的遺傳改良。

## 六、整合相關技術應用於吳郭魚育種

於吳郭魚育種部分，本所先著重於體色之固定，再陸續進行所需經濟性狀之選育。選擇體色，主要是因為肉眼即可進行初步區別，無需使用高昂之分子生物技術；因此依親本體色選配繁殖，利用黑、白體色之吳郭魚進行雜交後，排除體色偏離紅白黑相間的

家系，留下個體全為紅白黑相間的  $F_1$  家系，選留下的  $F_1$  家系，進行家系內連續自交以獲得  $F_{20}$ 。於選育過程中，全黑的  $F_2$  歸群為 TsB，全白的  $F_2$  則歸群為 TsR，在  $F_2$  家系中除了所挑選的全黑或全白的個体外，當然還有其他體色混合表現的個體（圖 13），但

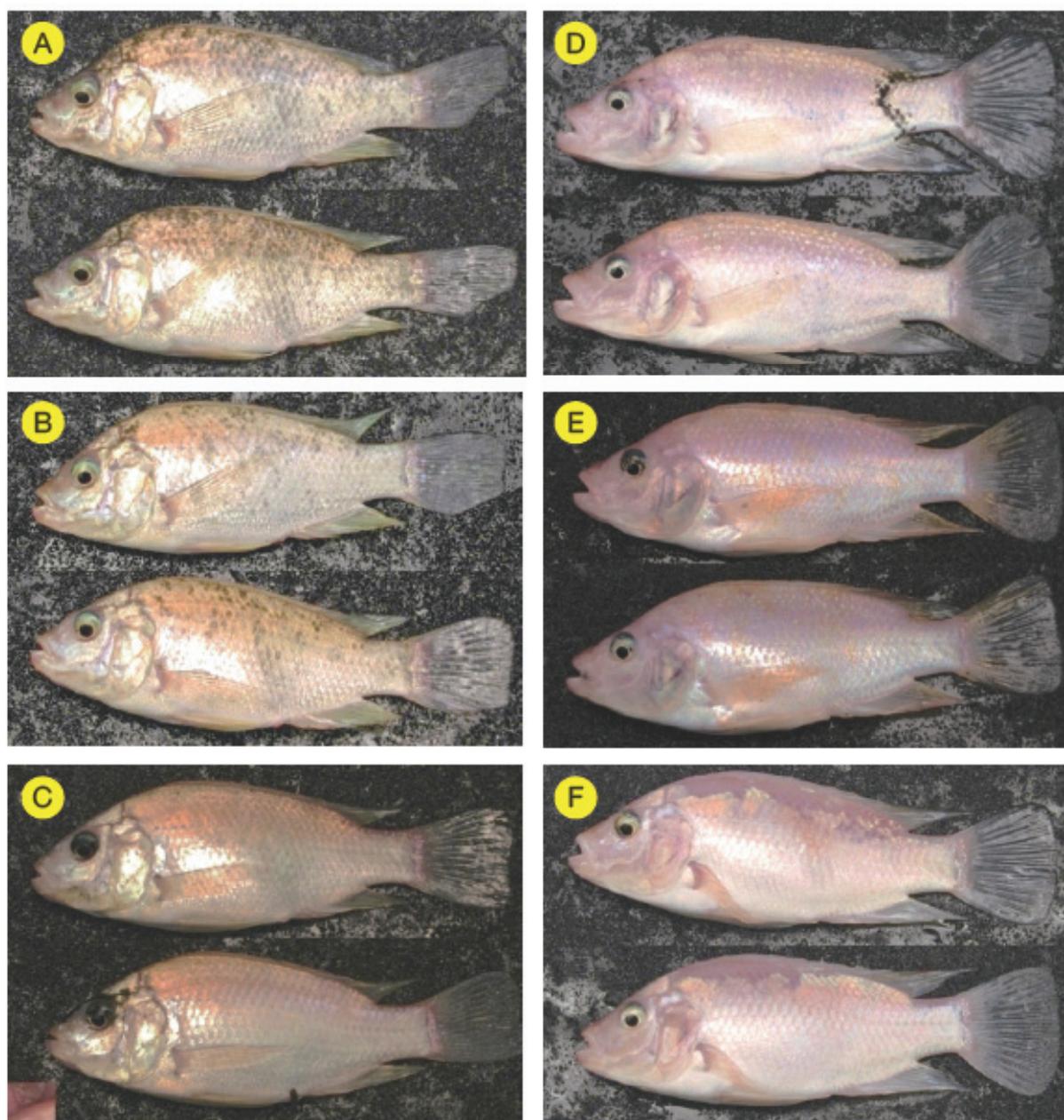


圖 13 在  $F_2$  家系中除了所挑選的全黑或全白的個体外，還有其他體色混合表現的個體，A：紅底大斑、B：紅底散斑、C：紅底散點、D 淺紅稀點、E 及 F 為白底橙斑，但兩者外型仍可區別細分



其體色表現對偶基因都屬雜合型；逐代篩選基因標誌對照國際上已發表的相關基因標誌，利用基因歸群及外表形的選育，經連續 6 個世代，建立黑色吳郭魚 TsB 品系及紅色吳郭魚 TsR 品系（主要呈現白色或透明鱗片，為高度近親品系），利用分子標誌進行分析 TsB 及 TsR 品系之體色分析如圖 14 所示。其中紅色吳郭魚 TsR 品系，其體色性狀可穩定的遺傳，可作為吳郭魚體色遺傳育種的重要資材，TsR 品系之育種詳細過程可參考已發表於 2011 年之水產研究“以全同胞近親育種選育高度近親紅色吳郭魚品系”。

紅色吳郭魚 TsR 品系也成為本所相當重要之育種工具魚，為本所育種之起始，爾後陸續以此為基底，利用自交、回交、測交等各種育種方式之應用，來強化性狀之固定，TsR 的外觀如圖 15 所示，鱗片為銀白

色或透明，且體高較一般吳郭魚低。因此利用 TsR 和目標吳郭魚進行雜交，所得 F<sub>1</sub> 自交之 F<sub>2</sub> 則會出現分離群之狀況，故可以目視來進行初步區別，再輔以選別之分子標誌進行確認。依不同之目的，與紅色吳郭魚雜交後自交可進行紅色吳郭魚之育種，與黑色吳郭魚雜交後自交，可進行吳郭魚之全雄育種或成長性狀之育種，而將吳郭魚 TsR 品系以遺傳馴化之方式，逐漸培育成耐海水之 TsR 品系，再應用於海水吳郭魚之選育等，以下以紅色吳郭魚育種過程為例做說明。

### (一) 吳郭魚育種－選育目標－體色

#### ◎ 選育方法

##### 1. 黑白配

以黑色吳郭魚及白色吳郭魚做為親魚，進行配對，選留黑白體色相間的 F<sub>1</sub> 子代個體進行配對，產下 F<sub>2</sub> 子代再配對自交，F<sub>2</sub>

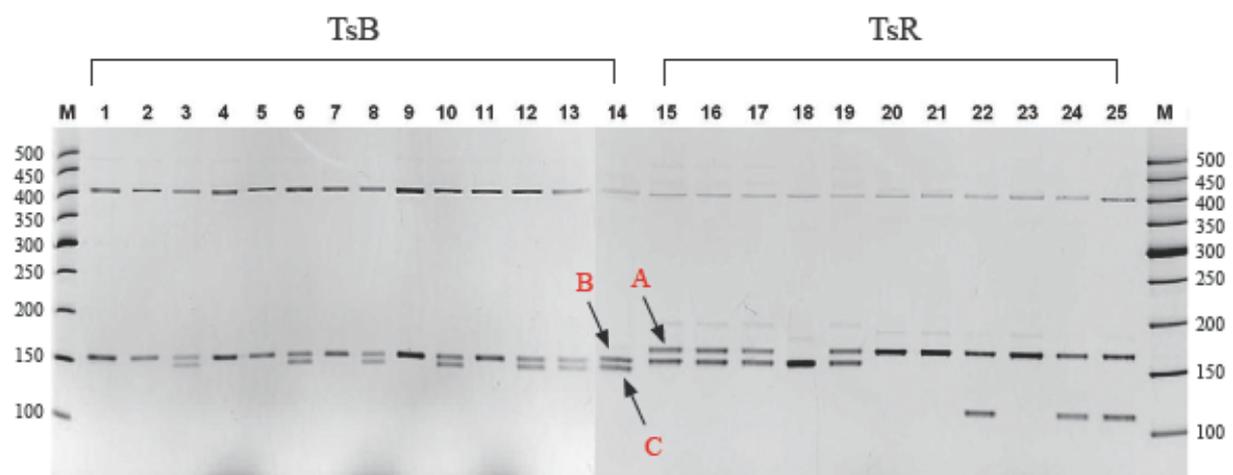


圖 14 吳郭魚 TsB (line 1-14) 及 TsR (line 15-25) 之分子標誌差異 (TsB：分離群中之全黑的 F<sub>2</sub>；TsR：分離群中之全白的 F<sub>2</sub>)，其中 TsB 個體具有 B 及 BC 條帶，而 TsR 個體則有 AB、B 及 A 等 3 種條帶

子代體色有黑、黑白相間及白色個體，利用  $F_2$  分離群差異性狀分析進行樣本採集，自背鰭組織抽取 DNA，以 NCBI 網站所發布的吳郭魚基因座，篩檢與體色相關的基因座 (圖 16)，選留  $F_2$  子代白色 W/W 個體，其中 RB3、RB5 和 RB6 白色子代分別為 21 尾、15 尾和 18 尾，皆可各自交產下  $F_3$ ，此世代的體色只有黑、白色帶黑斑和白 (圖 17) 配對再自交數代 ( $F_{3-6}$ )，選留可繁殖白色子代個體，以固定體色性狀，建立 TsR 參照家系。

## 2. 紅白配

選取吳郭魚體高表現型的極端差異進行選育，紅色吳郭魚種魚來自商用繁殖場 (圖

18)，由市場需求的觀點，挑選最佳體色及體態高圓的尼羅紅色吳郭魚 (CP) (圖 19) 雌雄種魚，分別與本所建立的體色白的吳郭魚 TsR 品系 (低體高) 進行正反交配，一對一配對建立  $F_1$  家系，如圖 20 以龐尼特方格 (Punnett square) 所示，以家系為單位，分析每個家系的表形性狀之數量形質，量測位置如圖 21 所示從中選拔紅色吳郭魚供商業養殖。以市場需求，挑選最佳體色及體態高圓體色及體態高圓的紅色尼羅吳郭魚 6 雌、6 雄種魚代號 CP 編號 1 - 6，分別與本所建立的體色白的吳郭魚 TsR 品系 6 雌、6 雄代號 TsR 編號 1 - 6 進行正反交配，交配組合共 12 箱網於同環境下配對繁殖：



圖 15 上圖為鱗片銀白色之 TsR 吳郭魚，下圖為透明鱗片之 TsR 吳郭魚

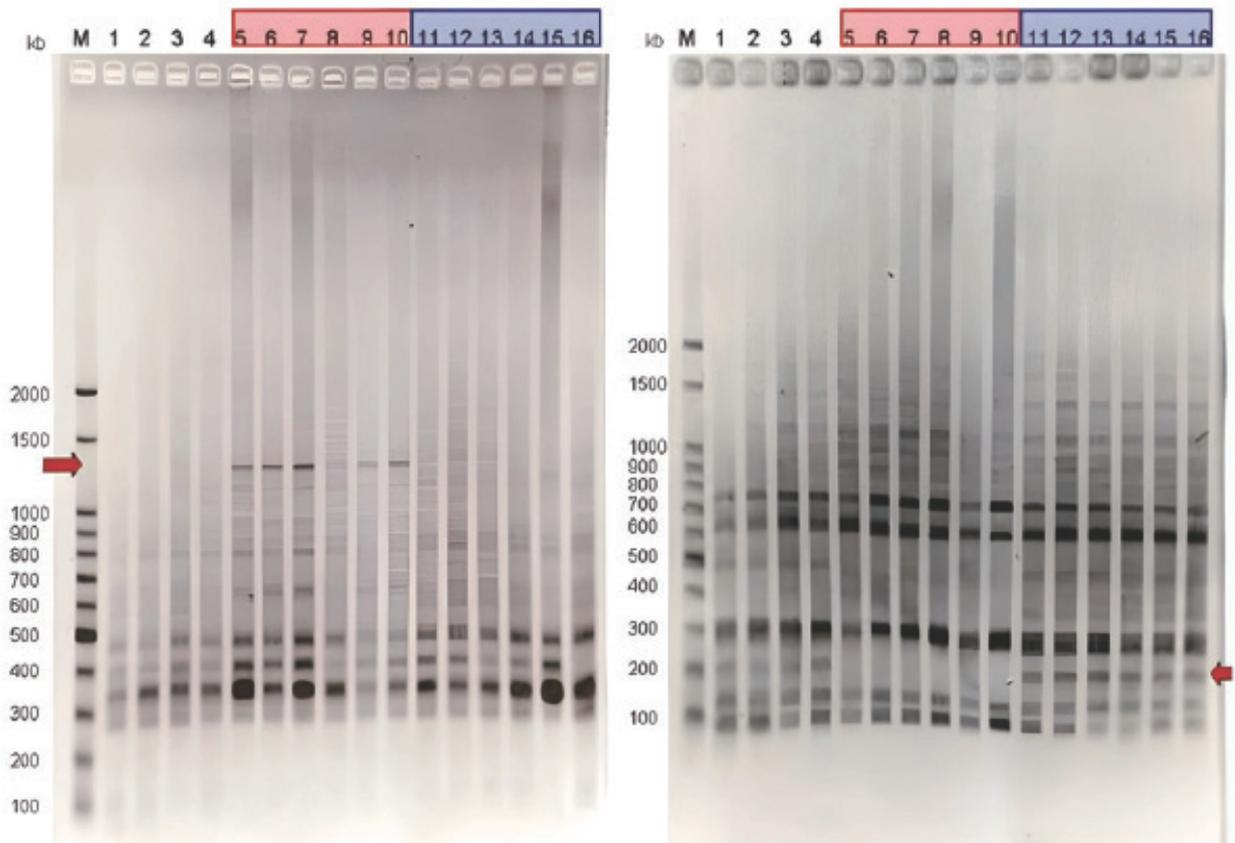


圖 16 利用 NCBI 網站所發布的吳郭魚體色相關基因座，比較  $F_2$  紅色及黑色仔魚的差異，左圖紅色箭頭位置分子量約 1300 bps，在  $F_2$  家系中紅色仔魚有條帶 (5-10)，而黑色仔魚無 (11-16)，右圖紅色箭頭位置分子量約 200 bps，在  $F_2$  家系中紅色仔魚無條帶 (5-10)，黑色仔魚有 (11-16)；1-4 為對照組黑色吳郭魚。M：標準分子量，100 bps 至 1000 bps 及 1500 和 2000 bps

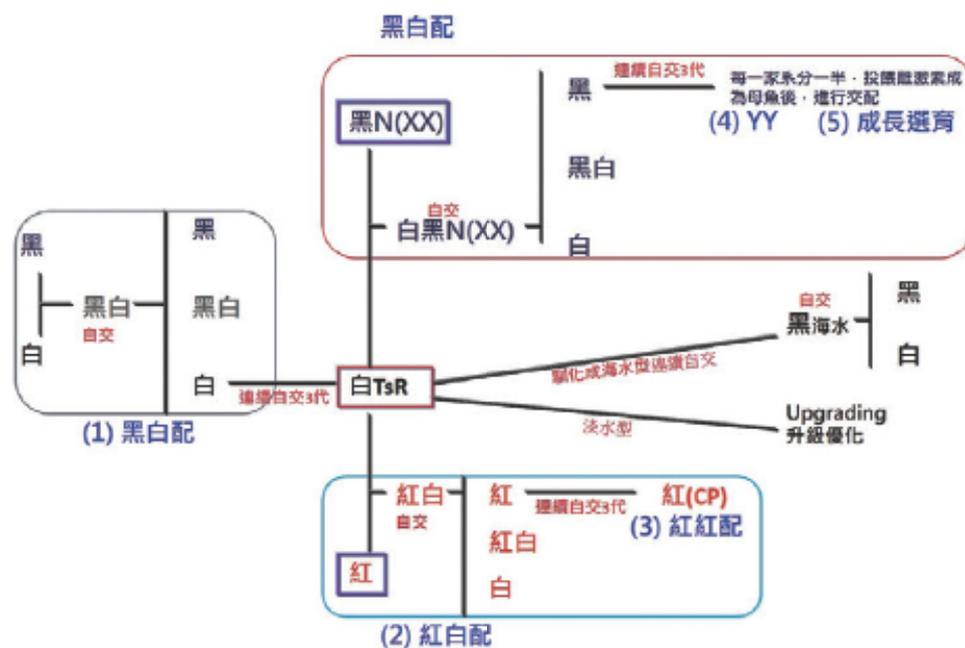


圖 17 TsR 之育成及後續育種應用

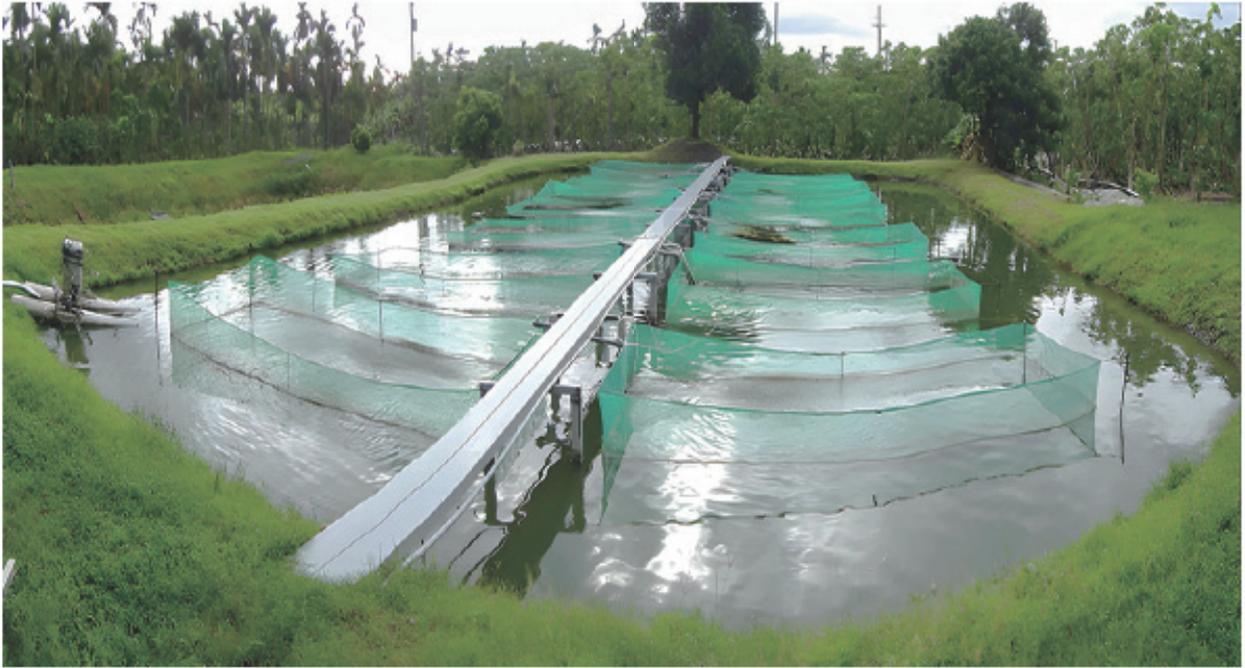


圖 18 業者繁殖場



圖 19 市場喜好之體色、體態高圓的尼羅紅色吳郭魚

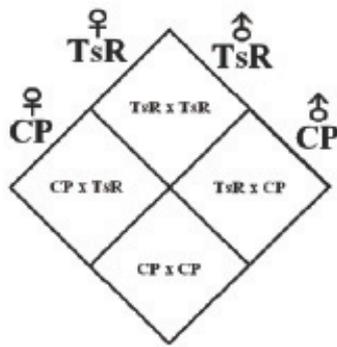


圖 20 TsR 和 CP 配對的龐尼特方格 (Punnett square) 表示法

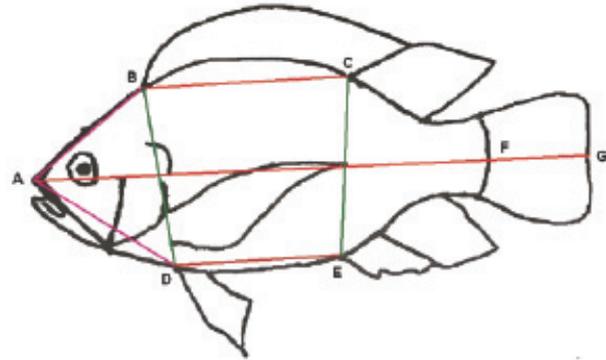


圖 21 表形性狀之數量形質示意圖

- (1) 正交組合 (雌 × 雄) :  
 $CP1 \times TsR1$ ,  $CP2 \times TsR2$ ,  
 $CP3 \times TsR3$ ,  $CP4 \times TsR4$ ,  $CP5 \times TsR5$   
 和  $CP6 \times TsR6$
- (2) 反交組合 (雌 × 雄) :  
 $TsR1 \times CP1$ ,  $TsR2 \times CP2$ ,  
 $TsR3 \times CP3$ ,  $TsR4 \times CP4$ ,  $TsR5 \times CP5$   
 和  $TsR6 \times CP6$

選留可繁殖紅色子代個體，供商用繁養殖紅白親代配，選留  $F_1$  子代 W/R 紅白體色相間的個體，進行配對自交，產下  $F_2$  子代體色有紅 R/R、紅白相間 W/R 及白色 W/W 個體，選留  $F_2$  子代紅色個體，選留可繁殖紅色子代個體 R/R，供商用繁養殖用 (圖 22)；另選留  $F_2$  子代白色個體與業者挑選最佳的雄魚親代，回交配對數代 ( $BC_3F_1$ )，選留可繁殖體態高圓白色子代個體，以固定體色以及體態性狀，建立 TsRn (圖 23) 參照家系。

正反交組合的紅白配， $F_1$  子代並無全

黑苗，只要剔除帶黑點的魚苗 (圖 24) 第一輪選留。紅白配 3 月齡體色形態 (圖 25)，子代體色大部分呈現紅橙白相間，少數全紅個體，有部分帶有相當數量黑點多集中在腹側，少部散布在眼周圍，進行第二輪選留全紅及紅橙白相間的個體。收集全紅個體建立基礎群，供作商業養殖用種魚所生產魚苗 (圖 26)，在室外巨觀情況下體色呈鮮紅色，但在顯微鏡的微觀下仍有細微的黑點 (圖 27)，不影響紅色吳郭魚商業養殖的價值，但此一性狀只有當代有效遺傳效果不佳，須與另一性狀的親魚雜交以維持該性狀的穩定，由此可知該性狀是近似中間型遺傳，須固定其雙親。

在紅白配  $F_2$  分離群的紅色 (R/R) 已如上述供作商用，紅橙白則選留雌魚回交 CP 雄親本，其子代  $BC_1F_1$  選留體態高圓全紅或全白個體再回交 CP 雄親本，其子代  $BC_2F_1$  選留條件同上一代至  $BC_3F_1$  自交選留，建立 TsRn 體態高圓全白個體族群 (圖 23)。

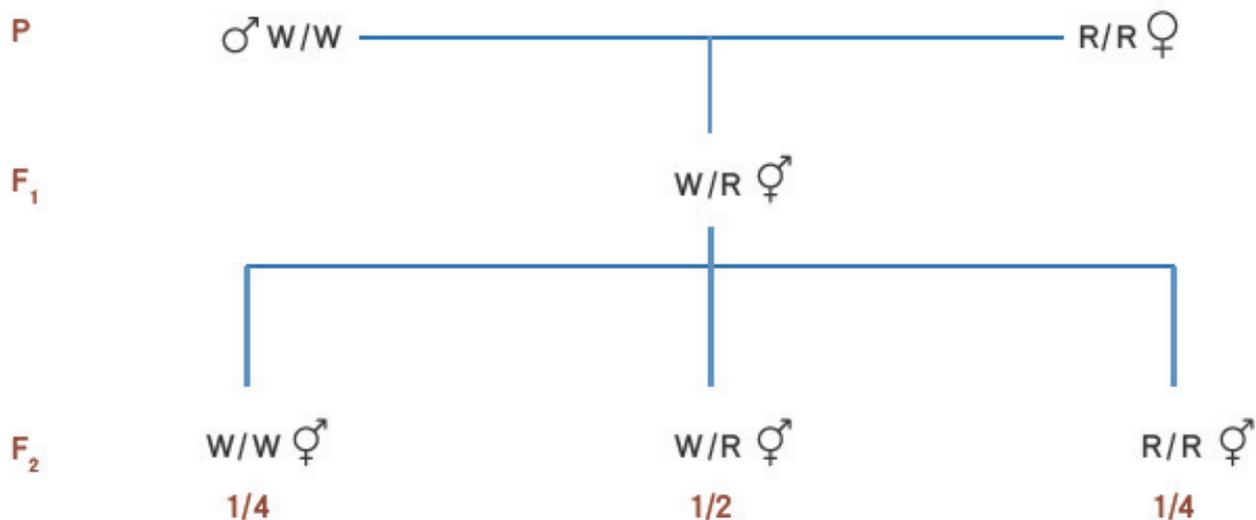


圖 22 一對體色對偶基因 (W 和 R，白和紅) 遺傳規律示意圖，P：雄親本和雌親本；F<sub>1</sub>：雜交第一代；F<sub>2</sub>：F<sub>1</sub> 自交第二代分離群 (1/4、1/2 和 1/4)

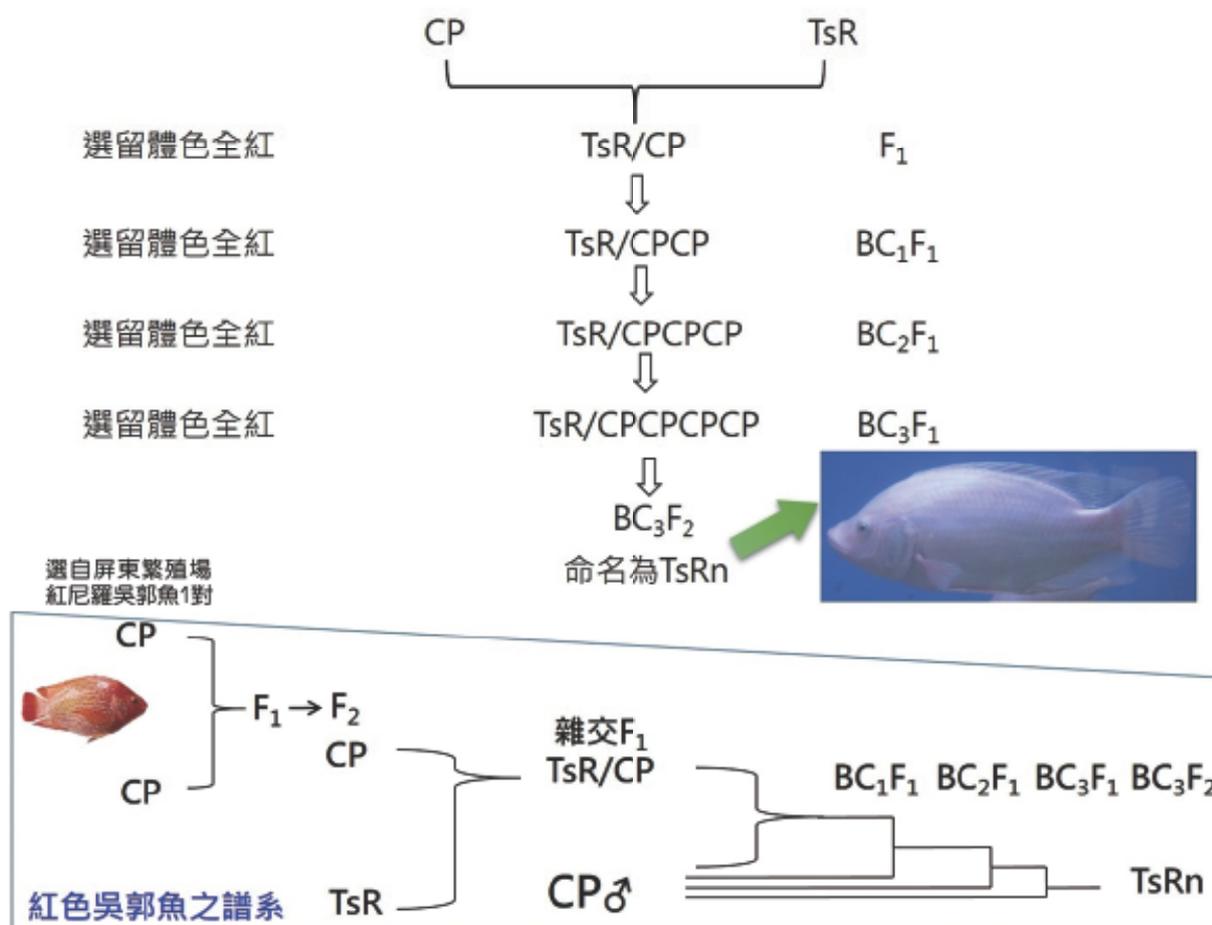


圖 23 以反交 TsR × CP 最佳組合回交最佳 CP 的雄魚，連續 3 代 BC<sub>3</sub>F<sub>1</sub> 再自交數代固定



圖 24 挑選剔除帶黑點的魚苗 (上)，紅白配子代沒有全黑苗，魚苗體色呈現紅橙白 (下)



圖 25 紅白配 3 月齡子代體色呈現紅或橙白 (上)，帶有相當的數量黑點大部分集中在腹側 (下)

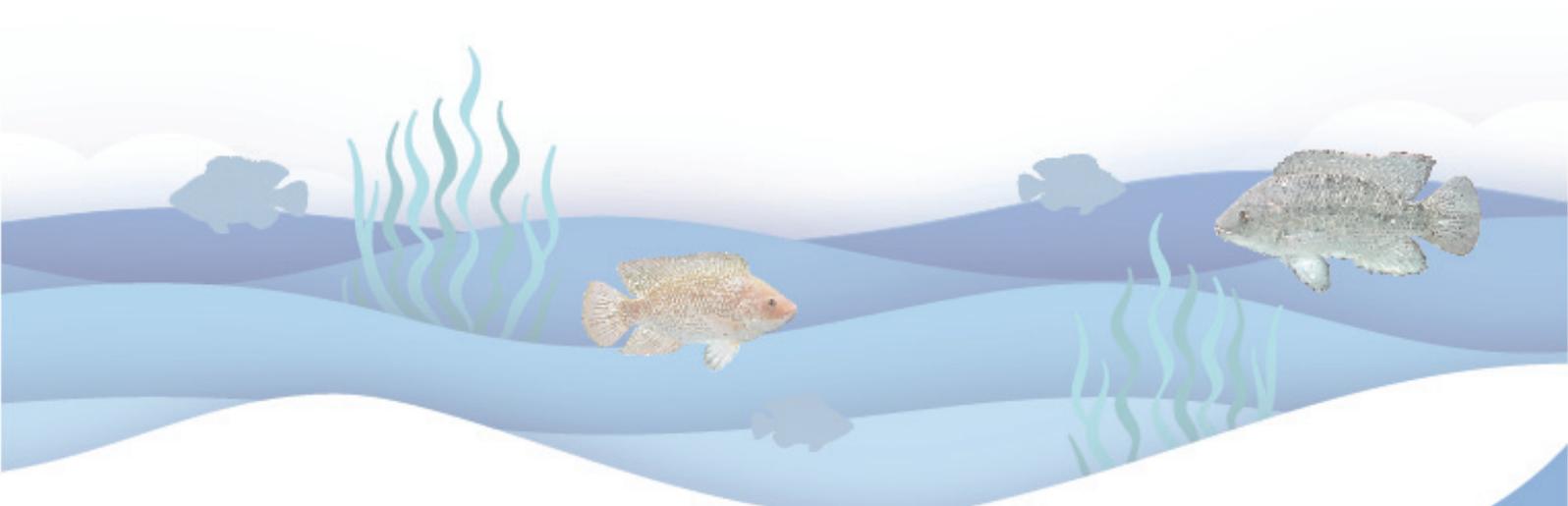




圖 26 自紅橙白個體建群，選育之子代體色表現



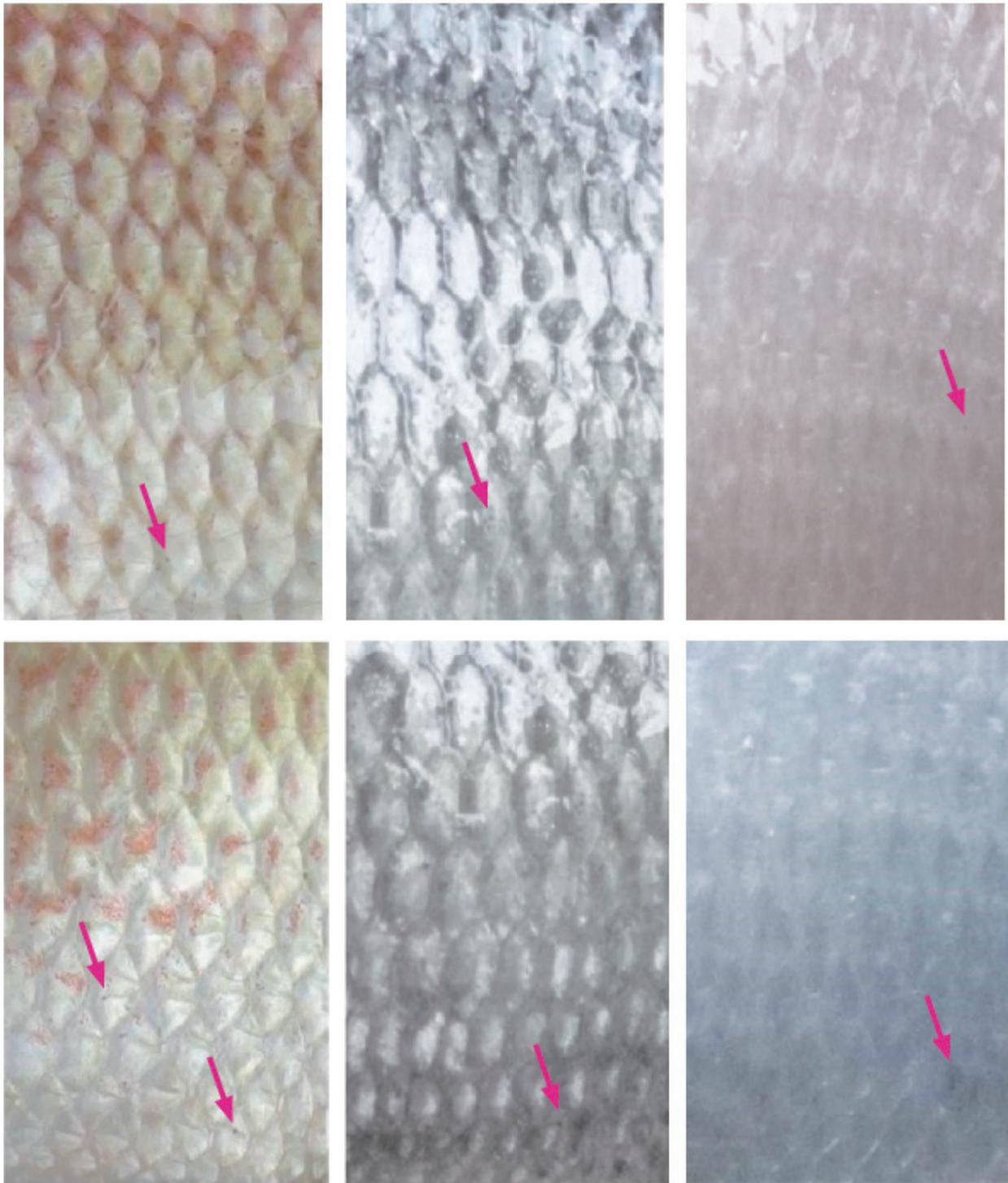


圖 27 在顯微鏡下全紅或全白個體仍有細微的黑點 (箭頭所指)



(二) 吳郭魚育種－選育目標－耐鹽

◎ 選育方法：耐鹽遺傳選留

1. 逐代由低鹽至高鹽 (15 – 30 psu) 馴養適應配對自交，逐代選留可適應海水繁殖的個體建立種群，再從適應海水的種群、擴群、選留體型正常，可繁殖的雌雄個體，自交數代以固定耐鹽性狀，建立海水吳郭魚 (TFS) 與 (YFS) 兩個參照家系。

2. 海水吳郭魚 (TFS) 家系是經由尼羅吳郭魚與肯亞吳郭魚雜交後代在淡水環境養殖多年，於 2005 年與 TsR 黑白配並逐代選留黑色子代由低鹽至高鹽馴養適應配對自交，逐代選留海水適應繁殖建立種群 (圖 28)；(YFS) 家系是經由黑白配建立 TsR 過程中選留黑色吳郭魚所建立的品系，於 2000 年逐代由低鹽至高鹽馴養適應配對自交建立種群 (圖 17)。



圖 28 海水吳郭魚 TFS 品系選育流程

### (三) 吳郭魚育種－選育目標－體色與體態的改良

#### ◎選育方法

臺灣的紅色吳郭魚養殖，從莫三比克吳郭魚 (*O. mossambicus*) 白化突變、花斑逐步改良至現在的尼羅紅魚；紅色吳郭魚泛指體色含有紅色、桃紅色、橘紅色、褐色、黃色、金色及白色等的突變吳郭魚。由莫三比克吳郭魚桃紅色突變種與成長體型較大的原生種尼羅吳郭魚 (*O. niloticus*) 交配，得到的雜交種稱為紅色吳郭魚。多年來不斷進行育種改良，目前已成功培育出一些優質品系。此外，紅色吳郭魚之成長及體態也在養殖場和繁殖場的相配合下通過高數量的嚴苛選拔，選育出成長及體態表現近似尼羅吳郭魚，市場接受度高的紅色吳郭魚體態。但體

色表現方面在成長各階段表現不同，如在 3 月齡時約 75% 無黑點，成熟期則有 50% 以上帶不同大小的黑斑或黑點，改良效果不如預期。

因此，本選育方法利用純系理論的基礎，以所建立的 TsR 吳郭魚品系進行 (圖 29) 測交以確認黑色性狀來自業者的尼羅紅魚所佔比例，TsR 體色白及體型修長，在紅白配中與尼羅紅魚 CP 配對組合中的  $F_1$  子代體色型態皆為紅橙白相間或紅橙白黑相間兩型，沒有體色全黑。其中紅橙白黑型的子代數量，可評估黑色性狀是來自業者的尼羅紅魚，其數量佔家系總量的百分比，可評估業者提供雄 6 尾和雌 6 尾的尼羅紅魚在子代黑色性狀的貢獻，可作為選留業者所提供尼羅紅魚的依據。

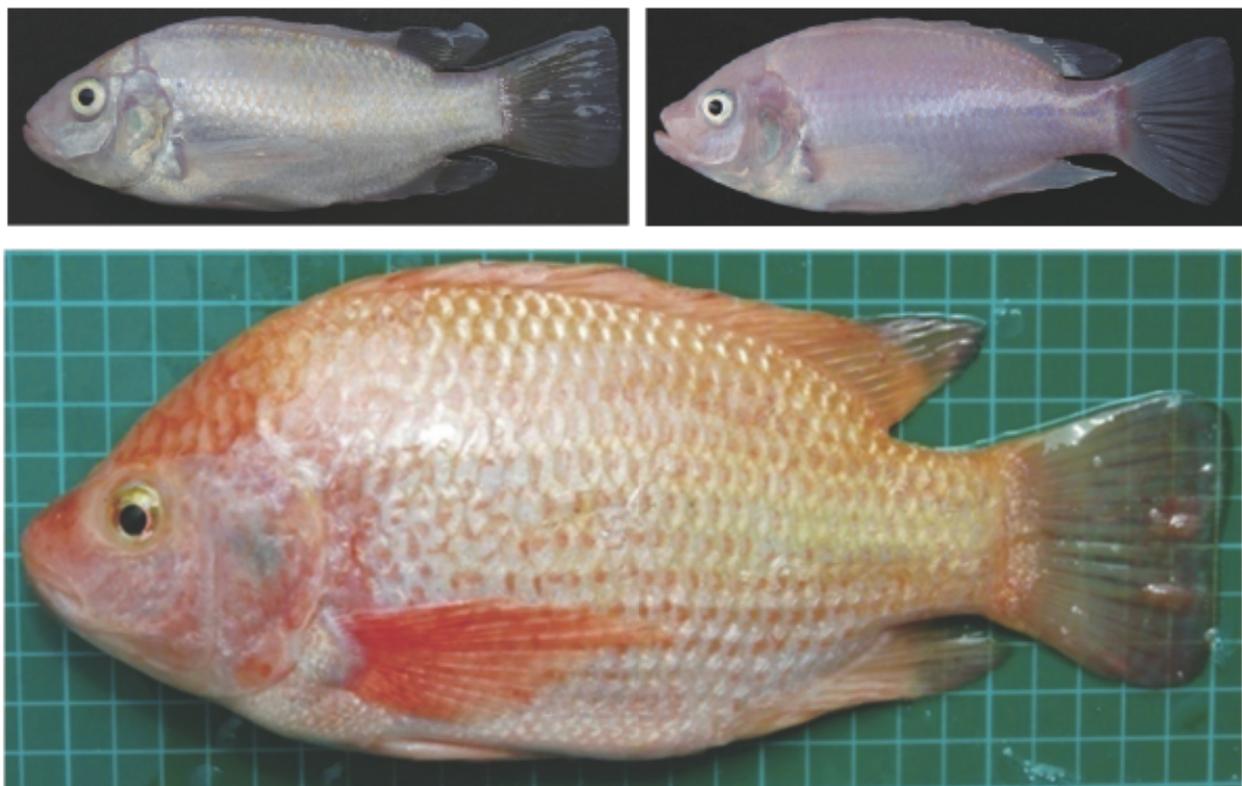


圖 29 上圖為 TsR 白色吳郭魚，下圖為業者的 CP 尼羅紅魚



選留正反交組合中產下最少紅橙白黑型的子代的雄尼羅紅魚作為後續進行回交輪迴親本，其回交流程如圖 23，選留之目標性狀為體態高圓全白個體 (圖 30)，也就是說，

本配種選育方式之體色性狀由 TsR 提供，體態及成長則由 CP 所貢獻，其中 CP 之體態佳，為市場接受度高的紅尼羅，將所需之性狀組合後，進行固定。

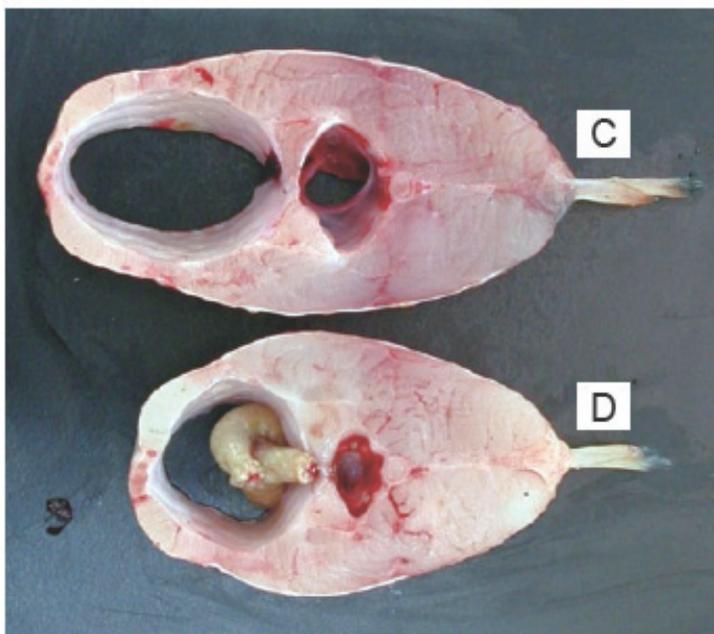


圖 30 A：逐次回交改良的 TsRn，體高明顯的增高體色也趨向於 TsR；B：TsR 白色吳郭魚；C 和 D 分別為 TsRn 及 TsR 之橫切面，其截面積 TsRn 大於 TsR

#### (四) 吳郭魚育種－選育目標－體色與耐鹽的改良

##### ◎選育方法

以本所建立的海水吳郭魚 (TFS) 家系和 TsRn 體態高圓全白品系進行正反交配，從 F<sub>1</sub> 黑白相間個體 (圖 31) 正反交組合 (TsRn × TFS, TFS × TsRn) 飼育於海水環境之結果顯示，子代體型和體色模式不同，對海水適應能力也不同；反交組子代之耐鹽性狀優於正交組子代，然正交組子代之成長和體型優於反交組子代；此外，由正交組 F<sub>1</sub> 無法產下 F<sub>2</sub>，反交 F<sub>1</sub> 可順利產下 F<sub>2</sub>，可以

推測耐鹽性狀由雌魚遺傳而來。因此由反交 F<sub>2</sub> 選留白底帶黑斑和白色個體，累積建群自交，再從中選拔體態高圓全白個體 (圖 32)，於全海水環境下養成的無黑斑海水吳郭魚擴群選留。再一系列選育過程中，本所成功育成體態高圓、全白、且耐鹽之個體，其成長優於黑色海水吳郭魚品系 (YFS 和 TFS)，且其體型已明顯不同於海水吳郭魚 (TFS)，而是結合海水吳郭魚 (TFS) 的海水適應的性狀和 TsRn 的白色高圓體態性狀的海水吳郭魚新品系。



圖 31 上圖：TsRn × TFS 正交子代成魚；下圖：TFS × TsRn 反交子代成魚



圖 32 2015 年 (上)、2020 年 (中)、2022 年 (下) 選育出無黑點可在全海水環境下養殖的紅色吳郭魚

## (五) 尼羅品系之回交純化

### ◎ 選育方法

在育種和遺傳改良過程，需特別注意加性效應 (additive genetic effects) 和非加性效應 (non-additive genetic effects) 所造成之遺傳效應；在加性效應的情況，基因對性狀表現的影響是累加的，亦即每個等位基因對性狀的貢獻是獨立且可以相加的。而非加性效應包括顯性效應 (dominance effects) 和上位效應 (epistasis effects)。這些基因會因彼此間的相互作用影響性狀表現，且這些效應不能直觀的相加，且無法遺傳傳遞給子代，僅當代有效果。顯性效應是一個等位基因掩蓋了另一個等位基因的效應。例如，如果基因 A 有兩個等位基因 A 和 a，其中 A 是顯性的，a 是隱性的，那麼在 Aa 的個體中，A 的效應會掩蓋 a 的效應，僅會表現顯性之性狀。上位效應是指一個基因對另一個不相鄰基因的效應進行修改或掩蓋。這種基因間的相互作用使得性狀表現更為複雜。

簡言之，涉及加性效應的基因效應獨立且可以累加，基因對性狀的影響是線性的；非加性效應則包括顯性效應和上位效應，基因間的互作影響性狀表現，這些效應不能簡單地相加。這些遺傳效應在育種中非常重要，因為理解它們可以幫助育種學家更有效地選擇和組合基因，以改良作物和動物的性狀。

然而於純化之過程，需優先考慮選擇親本之加性效應和非加性效應，本所利用成長 (體重及體長) 為目標性狀，利用不同親本配對及其產生之子代，進行加性效應和非加

性效應之評估後，擇定目標母魚為輪迴親本進行多次回交，以固定性狀。

巢式交配是一種特別設計的交配方法，主要對多個遺傳群體進行交配，以研究遺傳變異及其對性狀的影響。這種方法可以同時評估群體內和群體間的遺傳變異，通常應用於遺傳分析、定量性狀遺傳研究及選擇育種中。本所則利用巢式交配將親本分為父本組及母本組，每一組父本與另一母本組中不同母本進行配對繁殖，主要評估加性、非加性效應變方和遺傳力，具體做法如下：

#### 1. 體重評估

利用所蒐集之不同品系 *Oreochromis niloticus* 各自封閉連續自交 5 個世代以上，分別獲得 C、N、S 及 P 4 個品系。各群於 12 週齡以取體重 ( $\mu+1.5\sigma$ ) 大小排序，並標示晶片，其中以 N 組在雌雄上都有較佳的表現，尤其在雌魚。另外，可發現體重較重的多為雄魚，量測相關資訊如表 2。

#### 2. 配對評估

因育種目標為成長，故挑選表 2 中 C、N、S 各組體重最重的 1 尾雄魚擔任親本 (D 組體重最低，不挑選)，分別與 N 組中體重前 8 位之母魚進行配對後，每個配對組合累積生產 3 批子代，共獲得 72 批進行標準體長之評估計算，於子代 3 月齡時，隨機取 30 尾量測標準體長，數值如表 3 所示。

#### 3. 評估計算

利用表 3 之數值進行加性效應與非加性效應之計算，其中：

$$\text{加性效應} = G_i - P_{\mu}$$



表 2 4個尼羅魚品系3月齡的體重 (g) (紅色字為雄魚，黑色為雌魚)

| C          |       | N          |        | S          |        | P          |       |
|------------|-------|------------|--------|------------|--------|------------|-------|
| 晶片號碼       | 12週   | 晶片號碼       | 12週    | 晶片號碼       | 12週    | 晶片號碼       | 12週   |
| 147516345A | 96.22 | 151155617A | 124.56 | 147522240A | 119.34 | 151153583A | 81.52 |
| 151145365A | 86.24 | 146166262A | 121.08 | 147515680A | 108.51 | 151159354A | 80.03 |
| 147521613A | 86.01 | 147523147A | 114.82 | 14525623A  | 106.14 | 151156370A | 77.17 |
| 151157183A | 85.92 | 147523150A | 113.64 | 147515574A | 105.69 | 151139515A | 73.37 |
| 147514517A | 81.82 | 151151154A | 113    | 147522132A | 105.21 | 151136712A | 73.01 |
| 147515512A | 78.18 | 151154711A | 111.7  | 147515314A | 97.05  | 151139683A | 70.57 |
| 147531531A | 76.22 | 147531197A | 108.75 | 146167121A | 96.26  | 151136380A | 70.3  |
| 151148554A | 72.34 | 147516597A | 103.52 | 146264666A | 95.49  | 151154611A | 70.11 |
| 151155462A | 72.2  | 151134692A | 103.49 | 147519735A | 91.72  | 151134114A | 67.97 |
| 146129593A | 70.33 | 147522097A | 95.25  | 147521453A | 91.1   | 151155293A | 65.29 |
| 146133463A | 69.87 | 147526561A | 94.69  | 147522363A | 89.56  | 151159223A | 64.12 |
| 146179343A | 69.79 | 147523297A | 94.34  | 147515535A | 88.98  | 151152220A | 61.78 |
| 147514223A | 66.94 | 147517295A | 93.92  | 146272632A | 87.62  | 151159312A | 58.13 |
| 147525361A | 64.62 | 146152624A | 89.58  | 147527492A | 83.17  | 151161272A | 56.43 |
| 151159573A | 63.06 | 147524622A | 86.4   | 147525096A | 82.17  | 151156445A | 56.27 |
| 147514525A | 61.99 | 147524612A | 86.07  | 147526353A | 81.28  | 151148772A | 56.01 |
| 147516093A | 61.65 | 147531571A | 85.49  | 151135667A | 80.52  | 151135193A | 55.47 |
| 147525337A | 58.65 | 151158444A | 84.24  | 151145657A | 80.28  | 151133585A | 54.37 |
| 151152755A | 58.26 | 147522326A | 78.34  | 147517452A | 76.72  | 151145531A | 54.29 |
| 147522690A | 57.75 | 151136730A | 78.07  | 147531671A | 76.21  | 151159795A | 54.12 |
| 147515450A | 57.47 | 147528443A | 77.76  | 151153561A | 76.03  | 151155592A | 52.76 |
| 146323350A | 56.23 | 147529585A | 75.8   | 151136644A | 72.71  | 151139257A | 51.16 |

取體重 ( $\mu+1.5\sigma$ ) 大小排序，起始紅色字為雄魚，黑色為雌魚

C、N、S及P為4個各自封閉連續自交5個世代以上的品系*Oreochromis niloticus*

表 3 標準體長 (mm) 評估

| 父本編號       | 母本編號       | 第一批     | 第二批    | 第三批     | 小計      | 總和     | 平均     |
|------------|------------|---------|--------|---------|---------|--------|--------|
| 151155617A | 147526561A | 177.15  | 174.05 | 198.6   |         | 549.8  | 183.27 |
|            | 147523297A | 177.65  | 172.4  | 187.2   |         | 537.25 | 179.08 |
|            | 147517295A | 187.35  | 191.85 | 173.1   |         | 552.3  | 184.10 |
|            | 146152624A | 181.25  | 182.35 | 193.55  |         | 557.15 | 185.72 |
|            | 147524622A | 165.65  | 159.2  | 170.5   |         | 495.35 | 165.12 |
|            | 147524612A | 151.05  | 164.55 | 125.05  |         | 440.65 | 146.88 |
|            | 147531571A | 165.4   | 165.35 | 150.65  |         | 481.4  | 160.47 |
|            | 151158444A | 162.85  | 166.8  | 150.95  | 4094.5  | 480.6  | 160.20 |
| 147522240A | 147526561A | 189.65  | 188.35 | 180.2   |         | 558.2  | 186.07 |
|            | 147523297A | 167.05  | 191.55 | 143.6   |         | 502.2  | 167.40 |
|            | 147517295A | 187.1   | 180.45 | 160.25  |         | 527.8  | 175.93 |
|            | 146152624A | 176.25  | 194.8  | 197.05  |         | 568.1  | 189.37 |
|            | 147524622A | 163.2   | 150.3  | 175.45  |         | 488.95 | 162.98 |
|            | 147524612A | 158.75  | 149.35 | 140.05  |         | 448.15 | 149.38 |
|            | 147531571A | 163.4   | 151.9  | 105.65  |         | 420.95 | 140.32 |
|            | 151158444A | 169.35  | 144.4  | 155.55  | 3983.65 | 469.3  | 156.43 |
| 147516345A | 147526561A | 170.25  | 163.1  | 180.65  |         | 514    | 171.33 |
|            | 147523297A | 178.1   | 184.35 | 160.7   |         | 523.15 | 174.38 |
|            | 147517295A | 173.35  | 172.35 | 183.2   |         | 528.9  | 176.30 |
|            | 146152624A | 161.05  | 160.95 | 165.1   |         | 487.1  | 162.37 |
|            | 147524622A | 161.85  | 171.3  | 118.85  |         | 452    | 150.67 |
|            | 147524612A | 159.1   | 168.8  | 175.25  |         | 503.15 | 167.72 |
|            | 147531571A | 161.15  | 163.45 | 175.15  |         | 499.75 | 166.58 |
|            | 151158444A | 161.9   | 156.25 | 155.05  | 3981.25 | 473.2  | 157.73 |
| 總和         |            | 4069.85 | 4068.2 | 3921.35 |         |        |        |



$G_i$  為該子代之標準體長平均值

$P_{\mu}$  為所有子代之標準體長平均值

非加性效應 =  $G_i - P_{\mu} - \mu_{\sigma_A}^{\circ} - \mu_{\sigma_A}^{\circ}$

$\mu_{\sigma_A}^{\circ}$  為公魚親本所造成之加性效應平均值

$\mu_{\sigma_A}^{\circ}$  為母魚親本所造成之加性效應平均值

依序計算可獲得表 4

#### 4. 加性效應及非加性效應之評估

將表 4 所得數值繪製成圖 33，其中藍色調代表加性效應，橙色表非加性效應，藉由此圖之呈現，可易於評估判斷不同親魚組合所造成之加性效應與非加性效應，有助於後續種魚之選留。

#### 5. 結果

##### ● 加性效應部分

- (1) 以父本 151155617A 優於另兩個 147522240A 和 147516345A；
- (2) 母本依序為：147526561A > 146152624A > 147517295A > 147523297A

##### ● 非加性效應部分

雖無遺傳傳遞能力，但可體現組合之雜交強勢程度，其雜交強勢效果最佳前三名排序如下：147524612A × 147516345A、147531571A × 147516345A 及 146152624A × 147522240A。

鑑於以上分析結果，本所擇定 N 組之母魚 147526561A 為主要育種目標，並以後續之回交策略選育 n561A 品系。

回交育種 (backcross breeding) 是指將子代個體與其一個親本進行多次雜交，以便將特定性狀 (通常是優良性狀) 引入或固定在目標品種中。於吳郭魚育種過程，本所亦應

用此技術進行尼羅吳郭魚之“純化”，目的在於使特定性狀在後代中穩定表現，具體的作法為將目標性狀的貢獻親 (donor parent) 與輪迴親 (recurrent parent) 進行雜交，然後將雜交後代再次與輪迴親進行雜交的過程。這一過程會重複多次，以達到將目標性狀固定在後代中的目的。

利用後代種與祖先種進行多次回交，使得祖先種的一些潛在基因區段 (目標性狀) 再次出現在後代種，於實際配種時，當中透過進行多代的回交，固定一個或累積多個目標基因座。於逐次回交之過程中，子代與輪迴親之遺傳相似度也將逐漸提升，以圖 34 為例，P1 與 P2 為親本，且 P2 為輪迴親本，於 P1 及 P2 配對後，所獲得之  $F_1$  子代與 P2 輪迴親本之遺傳相似度為 50%，當  $F_1$  與 P2 回交獲得之  $BC_2$ ，其與 P2 輪迴親本之遺傳相似度為 75%，隨著回交次數的增加，子代與輪迴親之遺傳相似度也會逐代遞增，至  $BC_6$  可達 99.2%， $BC_7$  則可達 99.6%。

一般而言，需要進行 5 到 6 次回交才能使目標性狀在後代中穩定。這時候，後代的基因組成中大部分來自於輪迴親，只有少部分來自貢獻親，主要是目標性狀相關的基因；母本作為輪迴親可確保粒線體及相關細胞質因子穩定遺傳至後代，因此，在以成長為選育目標之前提，選擇母本作為輪迴親將更有利，特別是在生長相關性狀遺傳受細胞質影響較大，故而，本所以成長態勢為加性效應之母魚 147526561A 為輪迴親本，利用回交策略選育固定出尼羅吳郭魚 n561A 品系。

表 4 標準體長 (mm) 評估排序

| 父本編號       | 母本編號       |            |            |            |            |            |            |            |  |  | 平均     |
|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|--|--|--------|
|            | 147526561A | 147523297A | 147517295A | 146152624A | 147524622A | 147524612A | 147531571A | 151158444A |  |  |        |
| 151155617A | 183.27     | 179.08     | 184.10     | 185.72     | 165.12     | 146.88     | 160.47     | 160.20     |  |  | 170.6  |
| 147522240A | 186.07     | 167.40     | 175.93     | 189.37     | 162.98     | 149.38     | 140.32     | 156.43     |  |  | 165.99 |
| 147516345A | 171.33     | 174.38     | 176.30     | 162.37     | 150.67     | 167.72     | 166.58     | 157.73     |  |  | 165.89 |
| 平均         | 180.22     | 173.62     | 178.78     | 179.15     | 159.59     | 154.66     | 155.79     | 158.12     |  |  | 167.49 |
| 加性效應       |            |            |            |            |            |            |            |            |  |  |        |
| 151155617A | 15.78      | 11.59      | 16.61      | 18.23      | -2.37      | -20.61     | -7.02      | -7.29      |  |  | 3.11   |
| 147522240A | 18.58      | -0.09      | 8.44       | 21.88      | -4.51      | -18.11     | -27.17     | -11.06     |  |  | -1.51  |
| 147516345A | 3.84       | -0.09      | 8.81       | -5.12      | -16.82     | 0.23       | -0.91      | -9.76      |  |  | -1.61  |
| 平均         | 12.73      | 6.13       | 11.29      | 11.66      | -7.9       | -12.83     | -11.7      | -9.37      |  |  |        |
| 非加性效應      |            |            |            |            |            |            |            |            |  |  |        |
| 151155617A | -0.07      | 2.35       | 2.21       | 3.45       | 2.42       | -1089      | 1.57       | -1.03      |  |  |        |
| 147522240A | 7.35       | -4.72      | -1.34      | 11.72      | 4.9        | -3.77      | -13.97     | -0.18      |  |  |        |
| 147516345A | -7.28      | 2.37       | -0.87      | -15.18     | -7.32      | 14.66      | 12.4       | 1.22       |  |  |        |

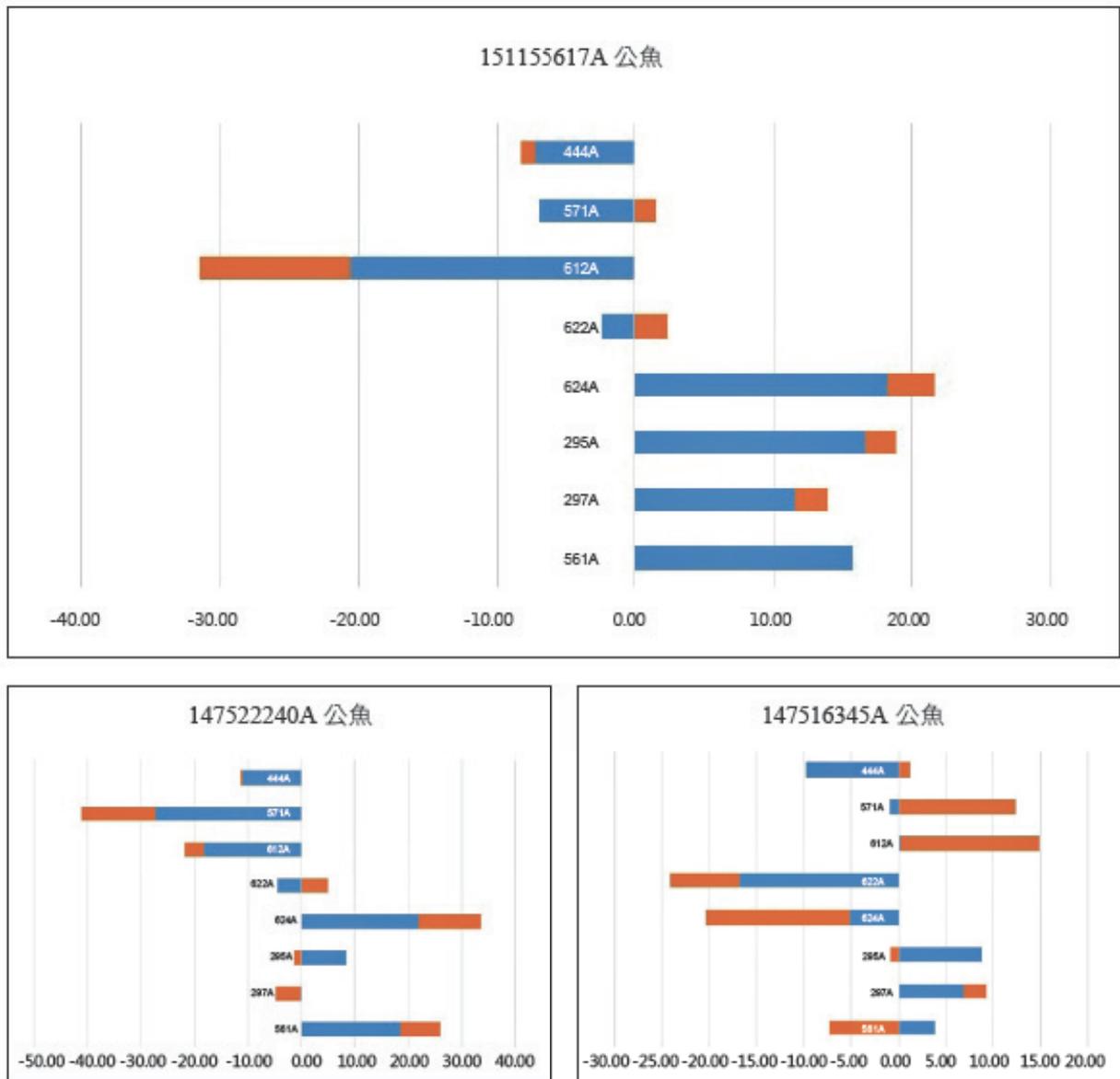
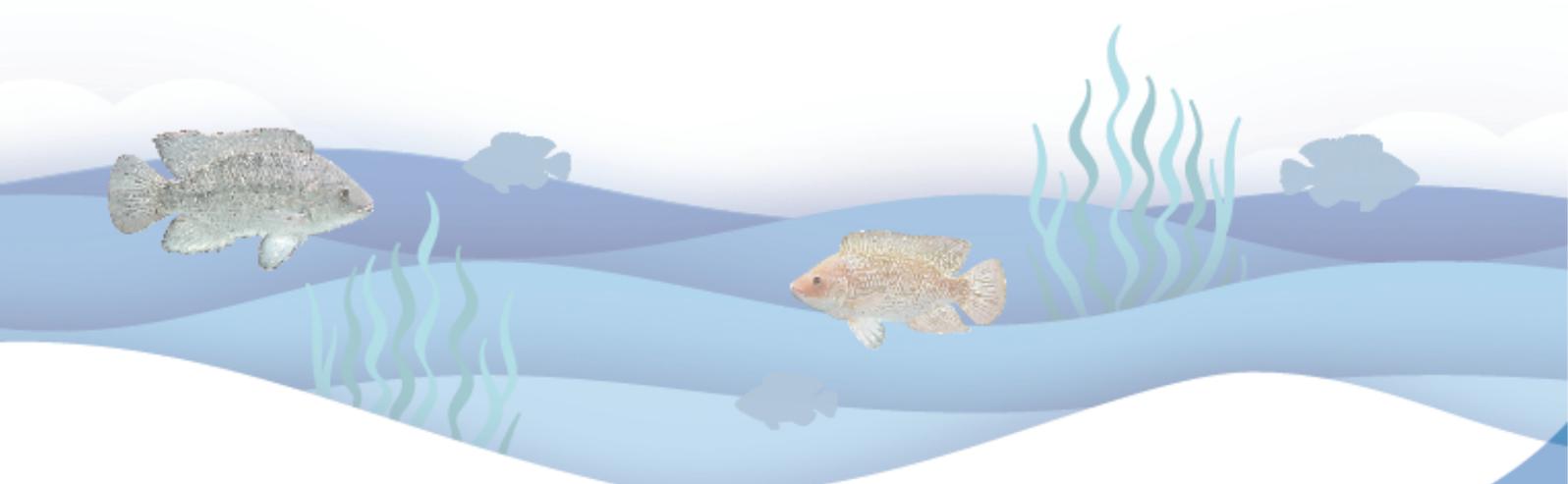


圖 33 加性效應和非加性效應的評估，其中藍色代表加性效應，橙色為非加性效應

| 組 | 合                    | 與 P2 遺傳相似度              |
|---|----------------------|-------------------------|
|   | P1 × P2              |                         |
|   | ↓                    | F <sub>1</sub> : 0.5    |
|   | F <sub>1</sub> × P2  |                         |
|   | ↓                    | BC <sub>1</sub> : 0.75  |
|   | BC <sub>1</sub> × P2 |                         |
|   | ↓                    | BC <sub>2</sub> : 0.88  |
|   | BC <sub>2</sub> × P2 |                         |
|   | ↓                    | BC <sub>3</sub> : 0.94  |
|   | BC <sub>3</sub> × P2 |                         |
|   | ↓                    | BC <sub>4</sub> : 0.97  |
|   | BC <sub>4</sub> × P2 |                         |
|   | ↓                    | BC <sub>5</sub> : 0.98  |
|   | BC <sub>5</sub> × P2 |                         |
|   | ↓                    | BC <sub>6</sub> : 0.992 |
|   | BC <sub>6</sub> × P2 |                         |
|   | ↓                    | BC <sub>7</sub> : 0.997 |
|   | BC <sub>7</sub>      |                         |

- F<sub>1</sub> : P1 × P2
- BC<sub>1</sub> : (P1 × P2) × P2
- BC<sub>2</sub> : [(P1 × P2) × P2] × P2
- BC<sub>3</sub> : {[(P1 × P2) × P2] × P2} × P2
- BC<sub>4</sub> : <{[(P1 × P2) × P2] × P2} × P2 > × P2
- BC<sub>5</sub> : (<{[(P1 × P2) × P2] × P2} × P2 > × P2) × P2
- BC<sub>6</sub> : [(<{[(P1 × P2) × P2] × P2} × P2 > × P2) × P2] × P2
- BC<sub>7</sub> : {[(<{[(P1 × P2) × P2] × P2} × P2 > × P2) × P2] × P2} × P2

圖 34 以回交育種提升子代與輪迴親代之遺傳相似度





## 6. n561A 品系之全基因組定序

2016 年底，美國馬里蘭大學團隊以 PacBio RSII 44X coverage 的方式，構建尼羅吳郭魚之基因體 (*O. niloticus*, Dec 2016)，基因體大小為 1 Gb，有約 38,000 Gene Models，可轉譯出近 58,000 個蛋白質，透過染色體與圖的協助，可以將這些基因體分成 23 個連鎖群。目前其核心基因群 (benchmarking universal single-copy orthologs, BUSCO) 的完整度已達 97.9%，本所培育之吳郭魚 n561A 品系經送全基因組定序，以尼羅吳郭魚作為參照，組裝後可獲得約 1.02 Gb 之基因體，可組裝為 23 組 scaffold (拼接組裝之長片段)，scaffold 之平均長度為 44,411,647 bps，最小的 scaffold 長度為 31,646,737 bps，最大的 scaffold 長度為 117,143,745 bps，核心基因組完整度達 98.4%，所得之基因組具相當可信度，於整合現有的生物技術 (如基因組測序、全基因組關聯分析、基因編輯)、參照動物配種管理技術 (如基因組選擇、配種管理系統)，再結合大數據分析，可以顯著提升基因定位與精準育種的效率。這種多層次技術的協同作用，能夠在短時間內鑑定出與經濟性狀相關的基因，並實現更高效、更精確的育種決策，最終產生適應性強、經濟效益高的品系。

### (六) 極端選育之應用

標準品系於育種過程相當重要，因標準品系以制定之標準作業程序育成可有和親代一樣具備穩定遺傳性狀，因此於育種過程中

若無標準品系作為參照族群，將難以證明研究結果的正確性，故於各育種者均保有各種目標生物之標準品系，而育成相對純系之品系後，就可以進一步從不同的目標性狀如體色、體型、耐鹽至全海水適應等，進行後續之育種規劃，於其子代可明顯的表現出性狀之差異，可挑選極端性狀 (以成長為例，挑選成長快的及成長慢的) 採 1 對 1 配對，再從分離群  $F_2$  子代性狀再現後，挑選極端性狀之子代再配對，選留可繁殖的個體建群固定。

如 TsR、TsRn、TFS 及 YFS 皆為純合且性狀明確的品系 (即為本所之標準品系)，利用這些品系進行配對，且在選育過程中也對參與個體進行體基組 DNA 的標誌選殖。舉例來說，在黑白配之育種過程中可針對親本 (P) 子一代  $F_1$  及分離群  $F_2$  祖孫三代 (圖 22) 進行 DNA 的標誌選殖，其分離群  $F_2$  體色成多樣化，但無論體色是由多少個基因座所左右或顯隱性，全黑或全白一定是整個家系中數量最少且有一定比例 (圖 35)，而於分離群之分子標誌選殖結果發現，有一個基因型是趨近於純合子，為可用於比對之分子標誌 (圖 14)，TsR 為黑白配中分離群  $F_2$  全白的個體，TsB 為全黑的個體，因同一家系遺傳背景相近絕大部分標誌相同，僅少數標誌有些微差異。

另一個實例則是針對紅白配的選育，對親魚和所蒐集之紅色吳郭魚繁殖場的基因庫比對結果 (圖 36)，以逢機引子基因座 A 可將紅色吳郭魚分成三型，有三個養殖場基因庫 (編號 1、2 及 3) 有基因之流失現象，已

無法據現有序列以 PCR 技術生成可判讀條帶，PCR 之結果顯示，6 個養殖場基因庫 (編號 4、5、6、7、CP 及 11) 相同，2 個基因庫 (編號 12 及 TsR) 相同 (圖 36 上)；基因座 B 有二型 (圖 36 下)，有 5 個養殖場基因庫 (編號 3、CP、TsR、11 及 12) 相同，6 個養殖場基因庫 (編號 2、4、5、6、7 及 8) 相同，顯示基因座 A 比基因座 B 更具區別

性，因此，可進一步切取選殖基因座 A 上具差異的條帶 (基因) 作為分子標誌。

同樣的，利用此原理可用於成長的選育。於自交數代後獲得之子代分離群，於相同飼育背景，可忽略環境造成的遺傳效應，故可利用體長之常態分布，以族群中成長快慢之個體進行分群，進而篩選適用之分子標誌 (圖 37、38)。

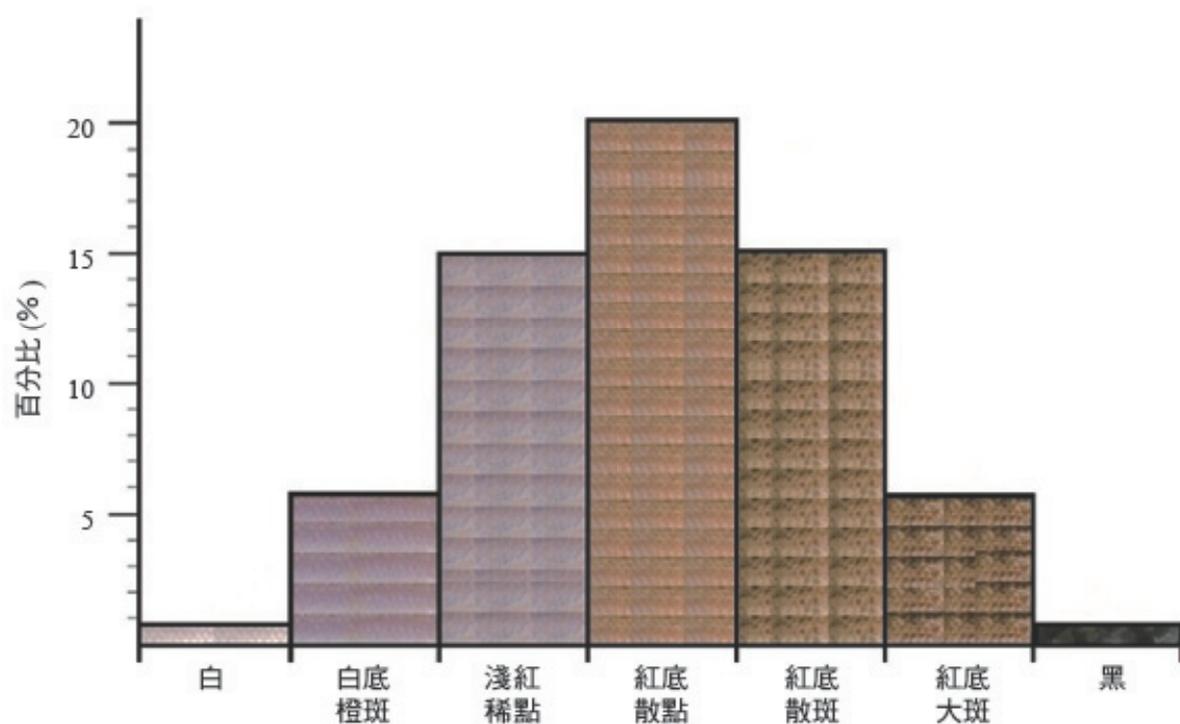


圖 35 吳郭魚黑白配 F<sub>2</sub> 體色性狀分布



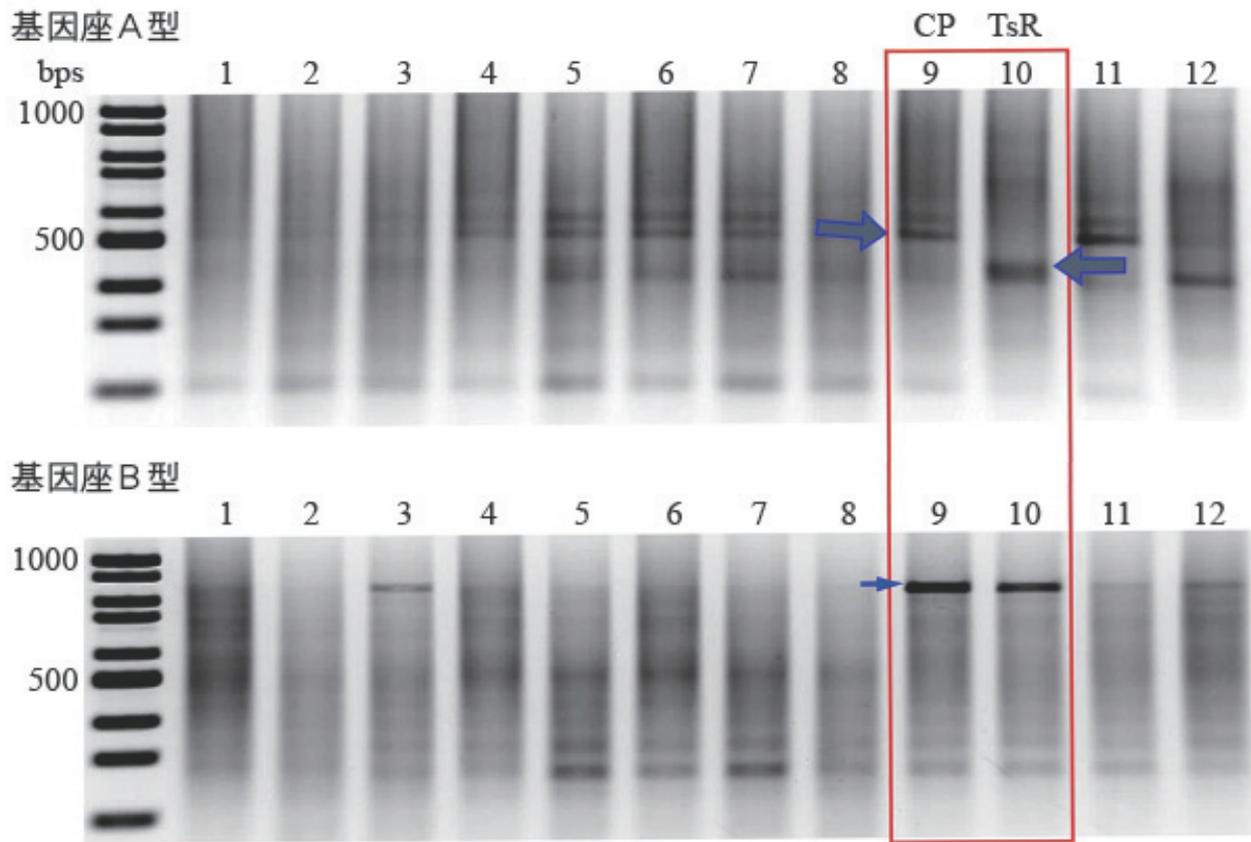


圖 36 業者 CP 及其他 8 個養殖場所提供的紅色吳郭魚的基因庫和本所紅色吳郭魚 TsR 基因庫基因差異，箭頭為隨機引子基因座可判讀差異性之條帶

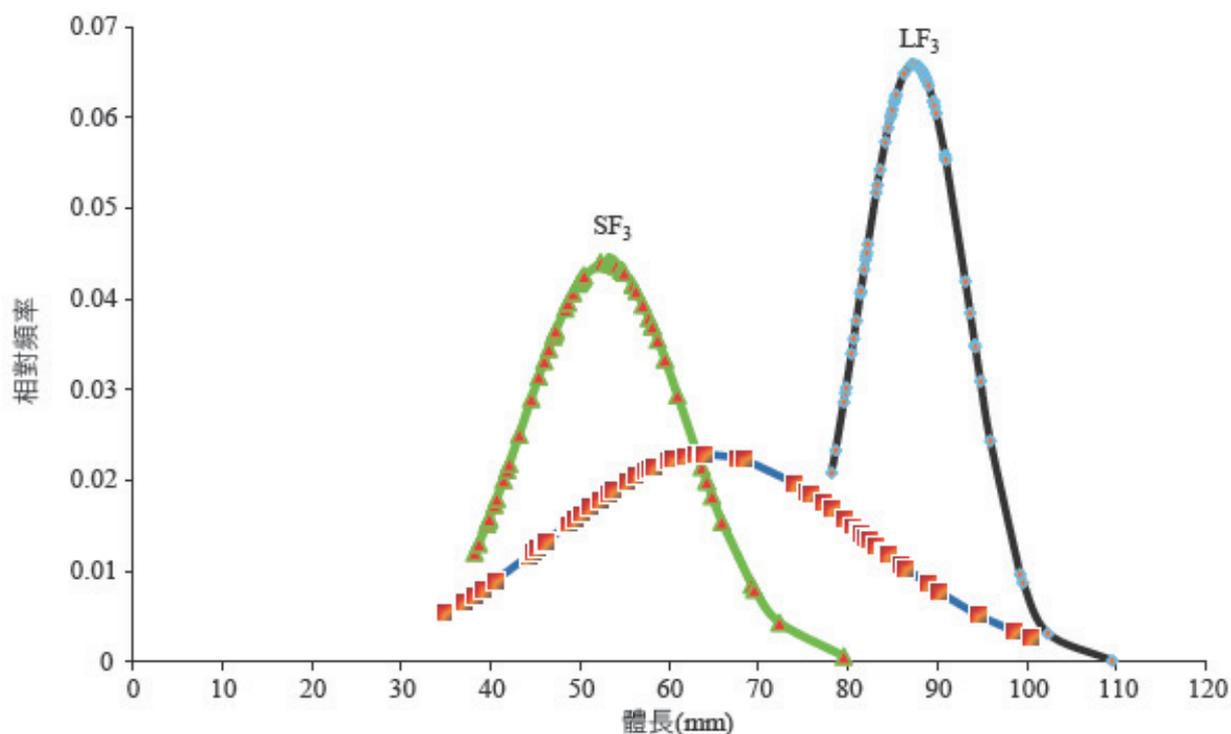


圖 37 針對分離群之成長選拔，可利用體長之常態分布篩選目標群體。紅色為所有個體體長之常態分布，SF<sub>3</sub> 為平均值 -1.5 變方 ( $\mu - 1.5\sigma$ ) 之成長慢群體之常態分布，LF<sub>3</sub> 為平均值 +1.5 變方 ( $\mu + 1.5\sigma$ ) 之成長快群體之常態分布

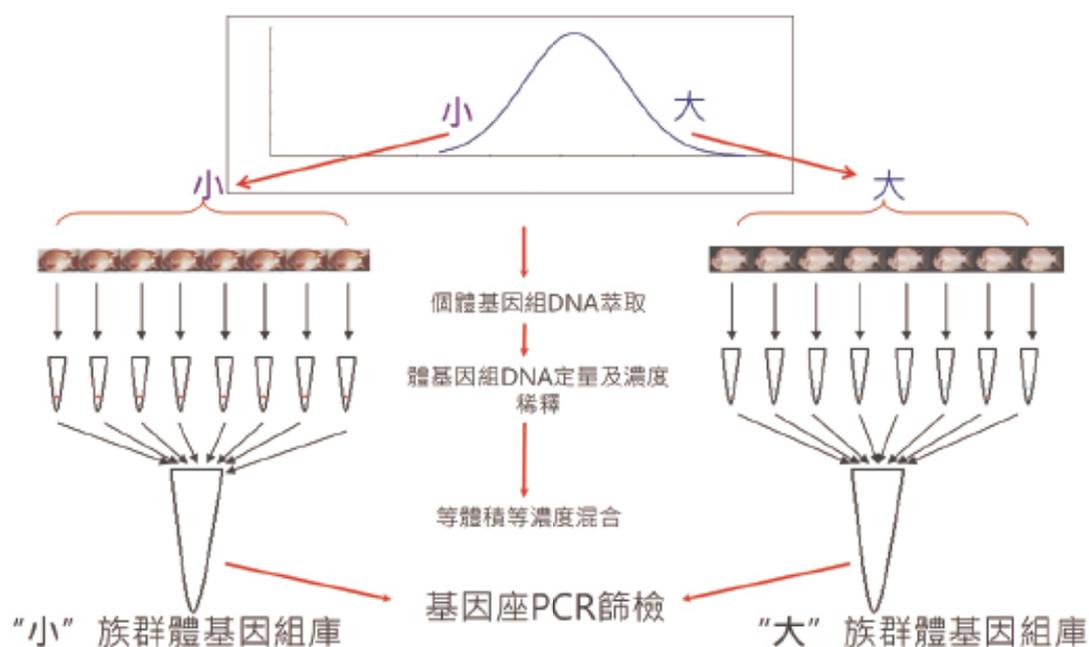


圖 38 分離群差異性狀分析



## 七、結論

品種混雜和近交衰退是吳郭魚養殖產業的關鍵問題，GIFT的育種就是針對這些重點，利用同種不同地理系群，採種內混合依成長性狀定向選育。在菲律賓選育後由各國引進，再依各引進國需求自行改良。以GIFT為分水嶺，在這之前是以雜交選育為主，所以有莫三比克吳郭魚、尼羅吳郭魚、福壽魚、歐利亞吳郭魚、賀諾奴吳郭魚、尼羅紅魚、紅色吳郭魚及吉利吳郭魚等，要維持這些種原及純度，成本及空間實屬不易；之後雜交全單雄性、其餘無遺傳全雄性、激素變性、尼羅吳郭魚及尼羅紅魚，基本上品種混雜和近交衰退的問題繁養殖戶是清楚的，如生產全雄性苗種魚的純度對子代的全雄率影響，但現實環境下業者的選留評估方法有限，只能依據經驗和外形，如福壽魚的外形和尼羅吳郭魚相似，不難想像牠很可能被當成尼羅吳郭魚再和尼羅吳郭魚交配一直至今。所以有人會懷疑我們的尼羅吳郭魚純度，以致後來有人再從日本引進尼羅吳郭魚吉富品系，但引進品系的純度難以評估，因引進人也僅依據牠們的家譜評估品系純度，引進後如何管理也是一門學問，現在各國對種原管制很嚴格，不輕易將本地種原釋出，若是貿易買賣也是以商業養殖用的 $F_1$ ，但一般性狀遺傳不易，所以無法固定使用，僅當代有用。

本書所述之吳郭魚育種實例，不以複雜的GIFT加性效應混合選育模式，而是以較單純的一對一的家系選育模式。主要是因

為臺灣養殖的吳郭魚來源，因繁殖業者和養殖業者的操作習慣，親魚都有一定程度的近交，且很大部分為重組近交系，以單純的一對一的家系選育，較有利於汰留有用的親本，同時選留目標性狀的家系，再以自交方式，純化目標性狀子代，這個方式在紅色吳郭魚TsR品系的性狀及海水吳郭魚的海水性狀選拔都得到驗證，從而利用TsR及TFS體色及耐鹽性狀純度，以雜交方式改良商業成長快速種魚，同樣可評估參與配種的商業種魚性狀表現，簡化選育過程提高選育效果及種原純度。

分子標誌輔助選拔技術是現代生物技術在遺傳改良領域中的一項重要應用技術。在挪威成功將該技術應用於大西洋鮭魚的育種後，整套育種方法被推廣至其他國家並取得成效。目前，該技術已廣泛應用於鯉魚、吳郭魚和白蝦等物種的育種研究，有效縮短了傳統育種所需的時程，進一步證實了分子標誌輔助選拔的實用性與成效。

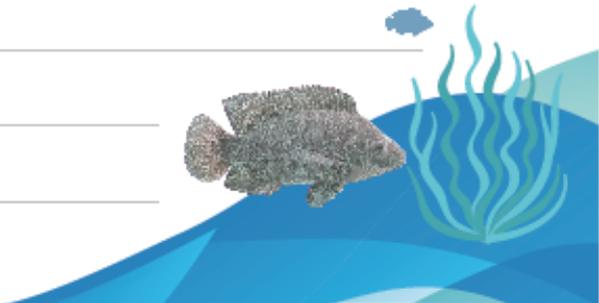
由於選拔育種需經過多代的繁殖、養殖與選拔過程，並非一兩年內即可完成，因此這是一項耗時、耗力且資金投入龐大的綜合技術研究。雖然我國在分子標誌輔助選拔的研究起步較晚，但在水產養殖領域已具備一定的基礎發展。考量我國水產可繁養殖的物種多達數百種，若能集中資源於幾種適合的目標物種並全力推進，相信將能取得顯著進展。



# MEMO



Lined writing area with horizontal lines for text entry.





國家圖書館出版品預行編目 (CIP) 資料

吳郭魚之育種管理 = Breeding management of Tilapia / 杜金蓮, 曾福生著. -- 基隆市: 農業部水產試驗所, 民 114.04  
面: 公分. -- (水產試驗所特刊; 第 34 號)  
ISBN 978-626-7651-32-2 (平裝)  
1.CST: 魚產繁殖 2.CST: 育種  
438.67 114004806

# 吳郭魚之育種管理



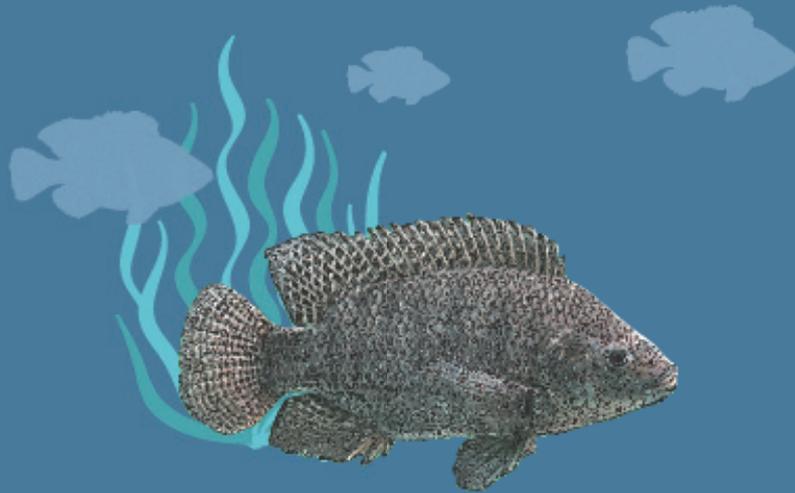
## Breeding Management of Tilapia

發行人: 張錦宜  
編輯委員: 張錦宜、葉信明、曾振德、蔡惠萍、張可揚、黃美瑩、蔡慧君  
主編: 曾福生  
著者: 杜金蓮、曾福生  
校稿: 黃美瑩、黃慶輝  
責任編輯: 杜金蓮  
編輯: 李周陵  
出版者: 農業部水產試驗所  
地址: 基隆市中正區 202008 和一路 199 號  
電話: (02) 24622101  
傳真: (02) 24629388  
網址: <https://www.tfrin.gov.tw>  
設計印刷: 前程文化事業股份有限公司  
電話: (02) 29956488  
定價: 新臺幣 200 元  
出版日期: 一一四年四月  
展售處:  
1. 五南文化廣場臺中總店 臺中市中山路 6 號 (04)22260330  
2. 國家書店 臺北市松江路 209 號 1 樓 (02)25180207  
<https://www.govbooks.com.tw>  
GPN 1011400405  
ISBN 978-626-7651-32-2

本書內容保留所有權，非經本所同意，不得重製、數位化或轉載。



本書採用環保大豆油墨印製



# 吳郭魚之育種管理

Breeding Management of Tilapia

ISBN 978-626-7651-32-2



00200

9 786267 651322