

近親交配對紅色吳郭魚成長與死亡率之影響

曾福生* · 杜金蓮 · 謝立偉 · 王姿文 · 張錦宜

行政院農業委員會水產試驗所水產養殖組

摘 要

本試驗比較了對照組及連續 6 個世代以全同胞近親繁殖的近交組之三月齡體重、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。以 *t* 檢定統計後，其中對照組之 F3 的三月齡體重、標準體長及全長的平均值都顯著大於其他世代 ($p < 0.05$)；累積死亡率的平均值雖有大小差異，但都沒有隨著世代數的增加而呈現規律的變化 ($p > 0.05$)。近交組的 F1 及 F2 之三月齡體重、標準體長、全長及累積死亡率的平均值沒有顯著差異 ($p > 0.05$)，然而 F3 以後則隨著世代數的增加，體重、標準體長及全長呈規律的下降，累積死亡率則上升。試驗結果顯示有顯著的近交退化現象，近交退化現象起始於 F3，尤以標準體長及累積死亡率最為顯著 ($p < 0.05$)，其中死亡率多集中在一及二月齡的時期。

關鍵字：紅色吳郭魚、近交退化、全同胞、累積死亡率

前 言

近親繁殖可衍生一連串的遺傳學效應，最明顯的影響是與繁殖能力或生理機能相關的性狀，將呈現出表現型的平均值下降，這種現象稱為近交退化 (inbreeding depression)。一般而言，近交方法有很多種，自交是其中最極端的一種，其他如全同胞繁殖、半同胞繁殖、親子繁殖等，近交能增加純合子的頻率及降低雜合子的頻率，具有兩個主要的效應：由於一些基因的致死效應，如致死的隱性基因會因純合子頻率的增加，導致生存能力下降，以及適合度 (即環境適應力) 及生理效率相關的數量性狀的平均表型值的降低或近交退化 (Falconer and Mackay, 1996)。

和自然野生族群相比，養殖族群所採用的繁殖個體的數量相對很少，所以發生近交退化的可能性也相對增加。近交的程度可以用近交係數 (F, coefficient of inbreeding) 來表示，其是指個體一個

基因座上兩個等位基因屬於後裔相同 (identical bydescent, IBD) 的概率，代表了個體間親緣關係的密切程度。如果各世代的親本都是隨機交配的，那麼後代的近交係數就是：由親代隨機抽取的兩個配子，在一個基因座上攜帶後裔相同 (IBD) 基因的概率，它表示的是後代族群內所有個體平均的近交係數。

由於吳郭魚的經濟性狀主要特點是雜種優勢 (heterosis) 及品種互補 (breeding complement)，然而雜種優勢及品種互補的特性是無法遺傳的，即雜交的種魚是無法將其特性遺傳給後代，因為這種特性是建立在所使用的品種純度，而且，愈純的品種雜交之子代雜種優勢愈佳 (Morran *et al.*, 2009)。養殖業或繁殖場業者都知道利用這樣的操作，例如，在尼羅吳郭魚與歐利亞吳郭魚的雜交後代 (F1) 中出現高比例的雄性子代。而雄性子代出現比例的高低，是受制於組合親魚的純度，產業上也利用這種親魚組合特性專門生產單雄性吳郭魚苗，提供吳郭魚養殖產業用。由於吳郭魚種間雜交容易，在引種雜交過程卻沒有注意有效的交配管理、種質鑑別技術，致使出現了品種混雜、種質嚴重退化、養殖性狀衰退，進而導致雜種優

*通訊作者 / 基隆市和一路 199 號, TEL: (02) 2462-3101
轉 2807; FAX: (02) 2462-8138; E-mail: fstseng@mail.tfrin.gov.tw

勢及品種互補無法維持的現象。

因此，對吳郭魚而言，管控純度是相當重要之課題，然而純化品系的過程，往往必須運用近交之策略，也因而純度和近交是不可分的兩面刃；已有許多報告指出近交導致的近交衰退現象，如孔雀魚 (*Poecilia reticulata*) 鹽度的耐受性下降、石斑魚的繁殖力下降，此外、亦導致鯰魚卵孵化時間增加及牡蠣的成長減緩 (Mrakovic and Haley, 1979; Beattie *et al.*, 1987; Bondari and Dunham, 1987; Shikano *et al.*, 2001)。本研究利用家系選拔紅色吳郭魚育種過程中，藉由量測分析每一世代的三月齡仔魚的體重、標準體長、全長及死亡率等數值，探討近親選育品系在這四個性狀的近交效應。

材料與方法

一、吳郭魚來源

自屏東紅色吳郭魚繁殖場收集體型正常鱗片透明之白變的吳郭魚 (*Oreochromis mossambica* × *O. nilotica*) 8 尾，共 5 ♂ 和 3 ♀ 供試，這 8 尾白變的吳郭魚，一白配一黑，置於 FRP 水槽 (120×60×60 cm) 繁殖，建立 F1 全同胞家系。

二、配種方式

對照組：從 F1 全同胞家系混合後，隨機選出成熟的親魚以雌雄比 3:1 的比率，置於 FRP 水槽 (120×60×60 cm)，水溫 25 ~ 30 °C 配對繁殖，只要有生產過的雌雄親魚都換過。近交組：每世代繁殖的種魚，皆從各世代 (F1、F2、F3、F4 及 F5) 的家系中隨機選出，親魚配對都以雌雄 3:1 的比率繁殖方法示如 Fig. 1 (曾等, 2011)。

三、幼魚培育

當有雌魚口孵時，立即將該雌魚移出，置於 FRP 水槽 (120×60×60 cm)，水溫 25 ~ 30 °C 單獨照料至幼苗吐出，待幼苗卵黃囊消失後，每個世代隨機選出 60 尾畜養於培育水槽 (120×60×60 cm)，以相同養殖密度分別進行培養，所有水槽幼苗的培育條件相同。每天換水一次，溫度保持

在 27 ~ 30 °C。飼料以福壽牌吳郭魚浮料為主，第一個月每週調整投餵量，第二個月每兩週調整投餵量，根據魚苗發育的不同階段進行調整。

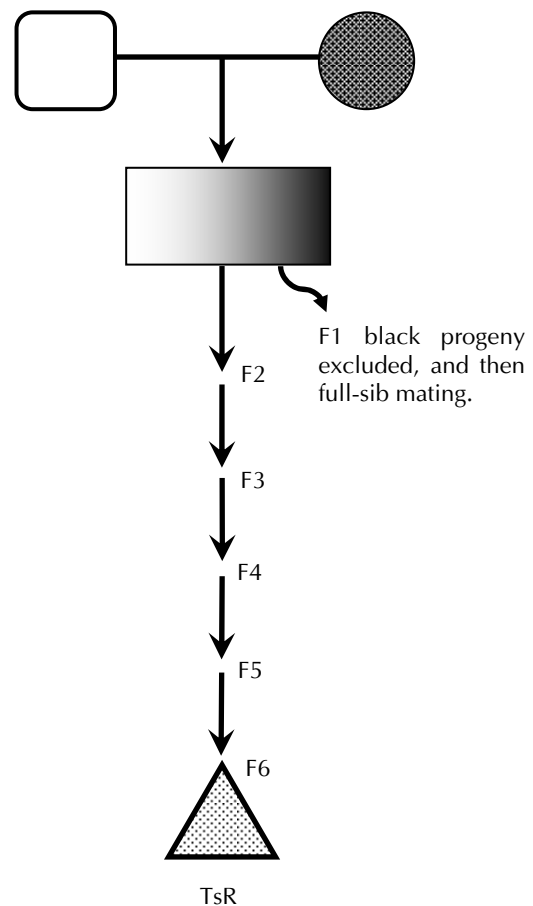


Fig. 1 A scheme of mating process at inbred lines of tilapia. TsR line was full-sib mated successively generated four generations originated from F2, respectively. □ : male; ○ : female; △ : sex non-developed.

四、統計分析

各世代以三月齡時之體重 (BW)、標準體長 (SL)、全長 (TL) 及死亡率等量測數據，利用平均值，以 t-test 比較世代間的體重、標準體長、全長及死亡率，差異顯著性 $p < 0.05$ 。近交退化以下式計算：近交退化 (%) = $[(N_c - N_g) / N_c] \times 100\%$ ， N_c 是對照組三月齡的體重、標準體長、全長及死亡率的平均值， N_g 是各世代群體的三月齡的體重、標準體長、全長及死亡率的平均值。近交係數參照 Falconer (1981) 之公式 $F_t = 1/4 (1 +$

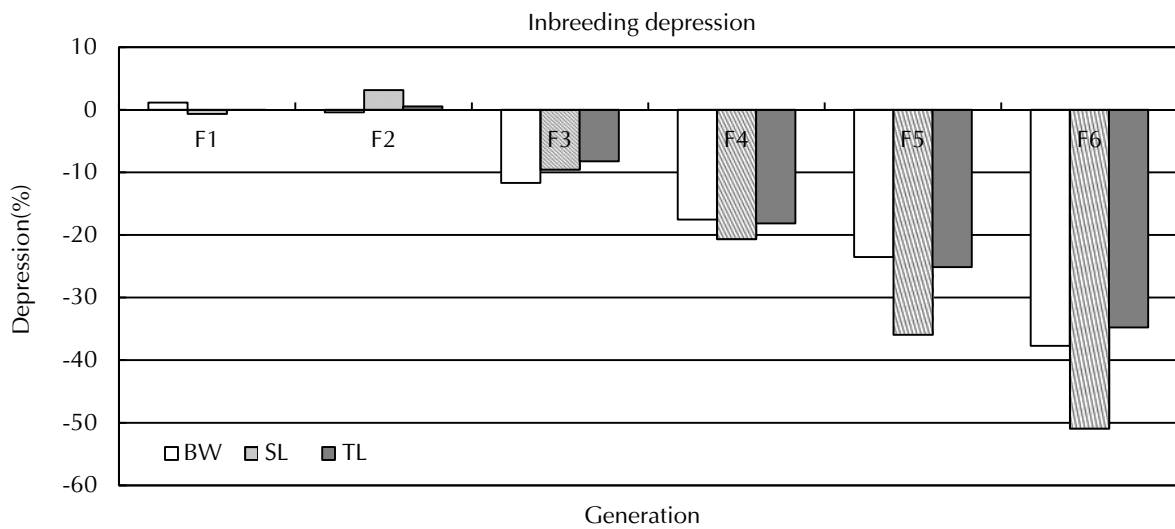


Fig. 2 Trends of inbreeding depression of body weight (BW), standard length (SL) and total length (TL) values among inbreeding group at each of F1 to F6 generations.

Table 1 Comparison of average and standard deviation of body weight (BW), standard length (SL), and total length (TL) values of three-month-old individuals of the F1 to F6 generations, $p < 0.05$

	Control					
	2005 F1	2006 F2	2007 F3	2008 F4	2009 F5	2010 F6
BW	6.19±1.02 ^b	6.05±1.08 ^b	6.39±1.01 ^a	6.06±1.35 ^b	5.95±1.19 ^d	6.17±1.05 ^b
SL	77.00±13.40 ^b	75.16±14.06 ^c	78.89±12.94 ^a	75.44±17.98 ^c	72.91±15.56 ^d	76.50±13.62 ^c
TL	84.44±14.01 ^b	82.97±15.09 ^c	87.18±13.81 ^a	80.86±19.19 ^c	80.63±16.93 ^c	84.96±15.02 ^b
	Inbreeding					
	2005 F1	2006 F2	2007 F3	2008 F4	2009 F5	2010 F6
BW	6.12±0.87 ^a	6.03±0.90 ^b	5.56±0.65 ^c	5.00±0.63 ^d	4.55±0.65 ^e	3.84±0.62 ^f
SL	76.50±9.81 ^a	77.60±10.61 ^a	71.99±8.75 ^b	62.52±7.34 ^c	53.63±6.69 ^d	50.68±5.35 ^e
TL	84.42±10.11 ^a	83.42±11.08 ^a	80.54±9.46 ^b	68.44±7.86 ^c	64.43±8.88 ^d	63.04±9.00 ^e

$2F_{t-1} + F_{t-2}$ 計算， t = 近親代數，並假設所收集之原始親魚沒有親緣關係，即 $F_0 = 0$ ， $F_1 = 0.250$ ， $F_2 = 0.375$ ， $F_3 = 0.500$ ， $F_4 = 0.5937$ ， $F_5 = 0.6718$ 及 $F_6 = 0.7343$ 。

結 果

對照組經連續 6 個世代的配對繁殖，每個世代的三月齡體重、標準體長及全長的平均值，經 t 檢定統計分析結果如 Table 1，在三月齡的平均體重 F3 的顯著大於 F1 ($p < 0.05$)，F1、F2、F4 及 F6 世代間沒有顯著差異 ($p > 0.05$)，F5 最小 ($p <$

0.05)；平均全長 F3 顯著大於 F1 ($p < 0.05$)，F1 及 F6 世代間沒有顯著差異 ($p > 0.05$)，F6 顯著大於 F2 ($p < 0.05$)，F2、F4 及 F5 世代間沒有顯著差異 ($p > 0.05$)；平均標準體長 $F_3 > F_1 > F_2 = F_6 = F_4 > F_5$ ($p < 0.05$)，除了 F3 世代的三月齡體重、標準體長及全長的平均值均優於其他世代，其餘的三月齡體重、標準體長及全長的平均值世代並沒有隨著世代數的增減而呈現規律的變化。

而近交組的平均體重、標準體長及全長表現示如 Table 1，近交退化的趨勢從 F3 以後逐代上升，且上升的趨勢非常顯著 (Table 2 及 Fig. 2)，F2 平均標準體長甚至有正向的表現 ($p < 0.05$)。而 F1 及 F2 與對照組的 6 個世代的表現比較也沒有顯

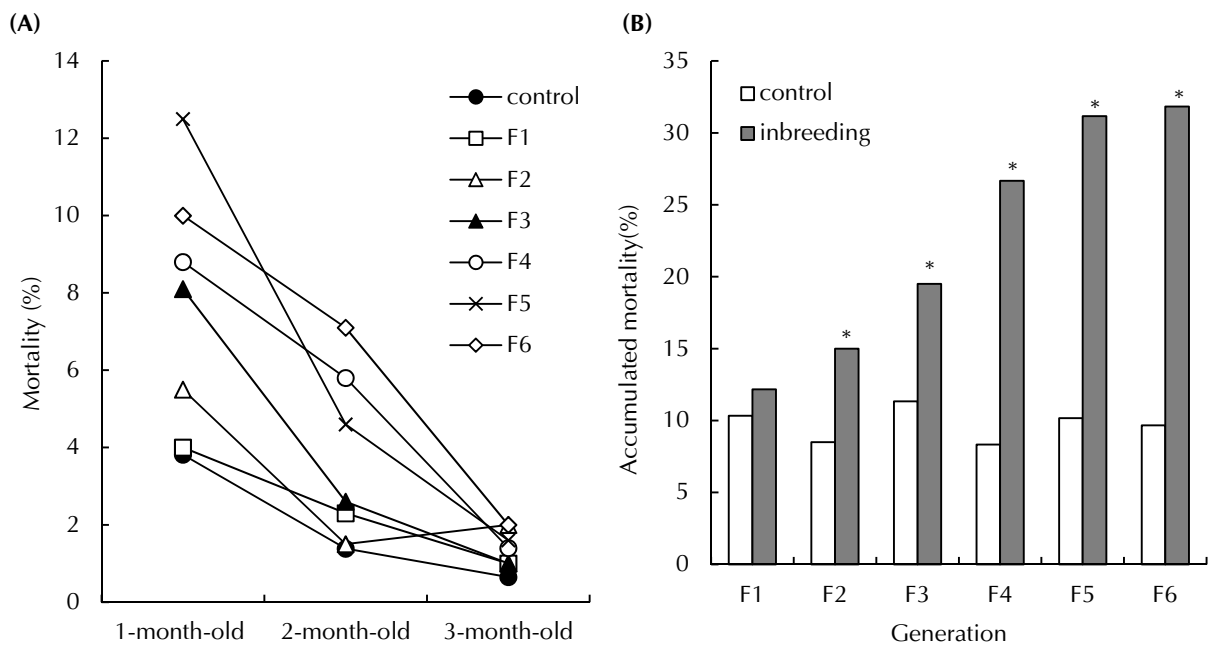


Fig. 3 (A) Mortality at one-month-old, two-month-old and three-month-old of F1 to F6 generations, respectively. (B) Comparison of accumulated mortality (from one-month-old to three-month-old) of control and inbreeding groups. *Significantly different from the control ($p < 0.05$).

Table 2 Comparison of inbreeding depression at three months old among inbreeding groups for the F1 to F6 generations

generation	Inbreeding depression (%)					
	2005 F1	2006 F2	2007 F3	2008 F4	2009 F5	2010 F6
BW	-0.011	-0.004	-0.117	-0.175	-0.235	-0.377
sBL	-0.007	0.031	-0.096	-0.207	-0.359	-0.509
BL	0.000	0.005	-0.082	-0.181	-0.251	-0.348

著差異，F3 以後至 F6 與對照組的平均體重、標準體長及全長比較則下降非常顯著 ($p < 0.01$)，其中平均體重及全長的近交退化率相當 ($p < 0.05$)，平均標準體長的退化率從 F3 以後顯著的高於體重及全長 ($p < 0.05$)，脊椎畸型的子代在 F4 以後數量增加，尾鰭的形狀則沒有明顯變異，因此，相對使魚的尾鰭看起來變大了。

死亡率方面，對照組各世代一到三月齡累積為 8.3 ~ 11.3% (Fig. 3B)，各月齡死亡率隨著月齡的增加而下降，趨勢相同，多集中在一月齡的魚苗期 Fig. 3A，連續 6 個世代中各世代三月齡的累積死亡率並沒有隨著世代數的增加而呈現規律的變化；近交組 F1 的累積死亡率與對照組相當，

但 F2 則高於對照組 ($p < 0.05$)，從 F2 以後至 F6 之累積死亡率則有逐代上升 (19.5%、26.7%、31.2% 及 31.8%) 的趨勢，惟 F5 及 F6 數值相當沒有顯著差異 ($p > 0.05$)，顯示近交的影響從 F2 以後顯著的影響子代的死亡，至 F5 及 F6 趨緩 (Fig. 3B)。對照組和近交組的子代死亡情形都集中在前兩個月，二個月齡以後死亡降至 2% 以下，隨著成長死亡率下降，顯示近交效應顯著影響早期魚苗的活存率 ($p < 0.05$) (Fig. 3A)。近交效應從 F3 以後有顯著的影響，其中平均標準體長及累積死亡率更為顯著，顯示平均標準體長及累積死亡率兩者的相關性，可能歸因於個體之畸型干擾子代的發育導致生存不易 (Fig. 4)。然而，在死亡率

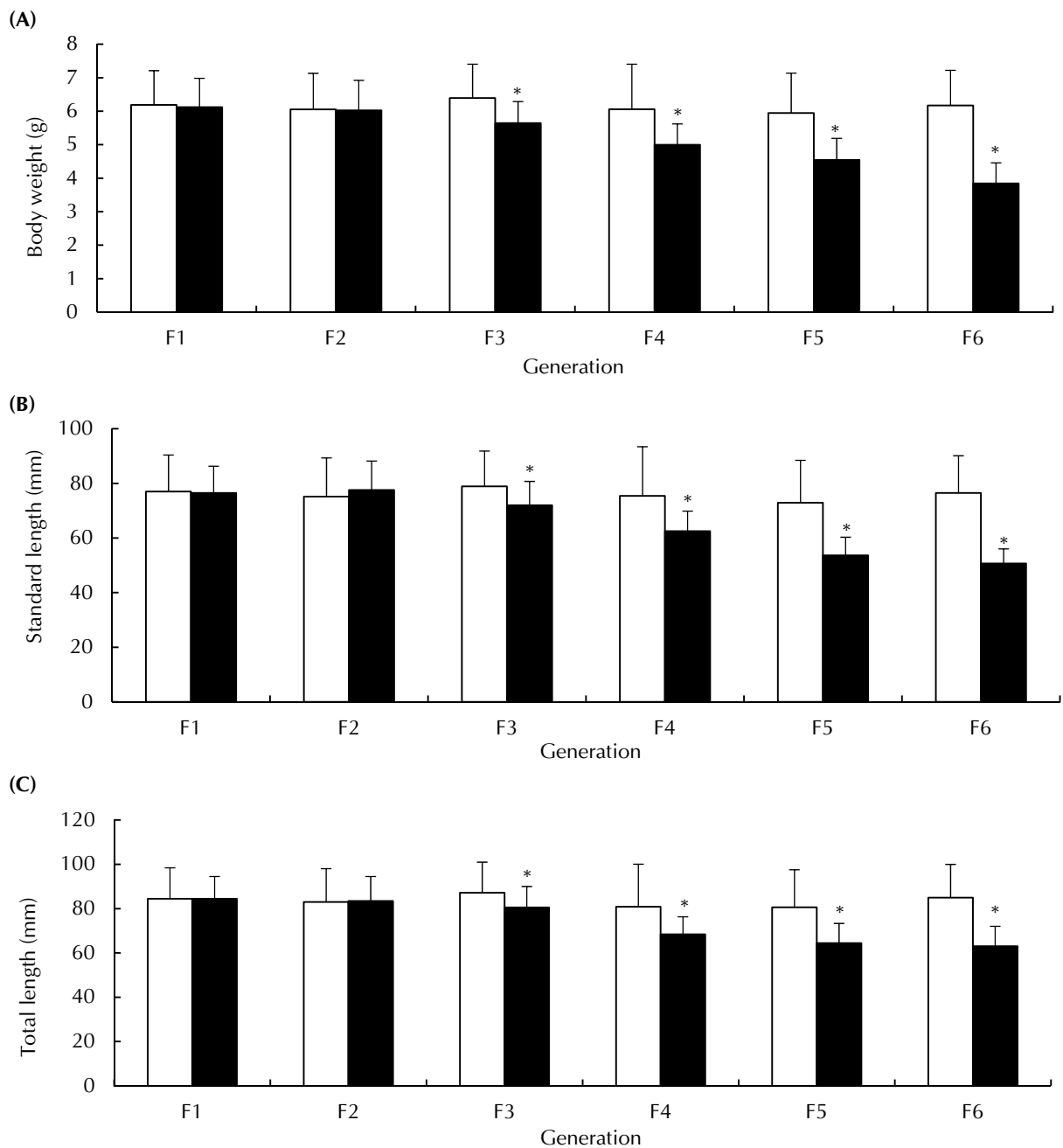


Fig. 4 Comparison of body weight (A), standard length (B) and total length (C) values for control (□) and inbreeding (■) groups. *Significantly different from the control ($p < 0.05$).

較高近交組中，反而因部分個體的死亡，使飼育密度的下降，對活存的個體在平均體重、標準體長及全長產生促進的效果。

討 論

從試驗結果來看，近交的確對三月齡吳郭魚的平均體重、標準體長及全長的表現產生不利影

響，且這種影響從孵化後的幼苗到三月齡階段一直存在。這和 Ibarra *et al.* (1995) 對扇貝的成長及活存性狀會因近交而退化的試驗結果非常一致。近交組的 F1 和 F2 間無顯著差異 ($p > 0.05$)，且與對照組 6 個世代的平均體重、標準體長及全長，彼此間比較也沒有顯著差異 (Fig. 4)。近交組在 F3 以後，平均體長的變異增加、體態改變 (Fig. 4B)，是否意味著體態改變降低環境適應力？例如，魚

隻因發育畸形導致身體皺縮嚴重，頭部擠入身體，隨著魚齡的增加愈嚴重，不止會擠壓到腹腔的組織器官，也會影響行動能力，對索餌行為亦將造成困擾，影響到消化與營養的吸收，而降低對環境變異的耐受性；而 Shikano *et al.* (2001) 在探討孔雀魚的近交效應研究中，也證實近交效應會影響其鹽度的適應力。

由於吳郭魚能產生很多數量的配子，因而用少量的親魚就可以生產出大量的子代。而過少的有效繁殖群體數，將不可避免的導致子代群體近交係數的增加，產生近交退化。本計畫因應體色的選拔，以全同胞近親選拔，從 F1 自交產生 F2 開始，逐代的選拔和自交，選留沒有黑點或黑斑的個體作為下一代的種魚，到 F3 已可選出沒有黑點或黑斑的個體，之後的選拔和自交，體色趨於一致，所產生的子代體重、體長等有明顯變化，比較其三月齡子代的平均體重、標準體長及全長，和對照組相比從 F3 以後至 F6 平均體重、標準體長及全長則顯著的下降 ($p < 0.01$)，F5 及 F6 趨於一致 ($p > 0.05$) (Fig. 4)，其中 F1 及 F2 的平均體重、標準體長及全長與對照組比較則沒有顯著差異 ($p > 0.05$)。除去近交組中 F3 至 F6 外，其餘 F1 及 F2 的彼此間的生長和存活沒有顯著影響。但值得注意的是，這種影響雖然在短期內 (F1) 的表型方面並不存在，但因其後代群體內個體的親緣關係較近，群體遺傳多樣性較低，逐代產生的長期影響 (F2 及以後)，也不容忽視。這將在今後的研究中加以探討。

Shikano *et al.* (2001) 發現 *Poecilia reticulata* 對鹽度的耐受性和變異係數隨著近交係數增加呈線性下降趨勢。Kincaid (1983) 發現全同胞交配的虹鱒，魚苗畸形率增加 (37.6%)，食物轉化效率下降 (5.6%)，魚苗存活率下降 (19.0%)。Ibarra *et al.* (1995) 比較了自交近交係數 0.5 相當之 *Agropecten circularis* 扇貝幼苗，於 F3、配對交配及群體混交三種交配方式下，其生長和存活率的不同，發現近交組有明顯的近交退化現象。我們針對吳郭魚進行全同胞近交之研究亦顯示，F1 及 F2 無論在近交組或對照組相比，均無明顯的近交退化現象，且後者在連續數代的族群內繁殖彼此之間也無顯著差異。

本試驗中，我們研究了近交組及對照組和吳郭

魚的 F2 平均體重、標準體長、全長及死亡率表現的相互之間的關係。近交組從 F3 以後隨著近交係數的增加，導致有害的隱性純合子逐代累積而產生有害之影響。近交退化在 F1 及 F2 並不明顯，這兩個世代的生長和存活甚至顯著的高於其他各個世代 (F3 至 F6 及對照組) ($p < 0.05$)，F3 至 F6 的近交退化率則顯著高於 F1 和 F2 及對照組 ($p < 0.05$)。近交係數的定義為個體一個基因座上兩個等位基因屬於後裔相同的機率 (ΔF , $F_0 = 0$, $F_1 = 0.250$, $F_2 = 0.375$, $F_3 = 0.500$, $F_4 = 0.5937$, $F_5 = 0.6718$ 及 $F_6 = 0.7343$)，所以 F2 的近交係數是 0.375，表示 F2 的個體內有 37.5% 的基因座是純合子，如果這些基因座是有害的，那 0.375 是退化的閾值，所以 F3 近交係數 0.5 表示一個個體有 50% 有害的純合子。在試驗結果 F1 和 F2 沒有發現近交退化現象，也就是說近交係數 0.375 以下並沒有退化現象，而在 F3 以後的近交係數 0.5 就有很明顯的退化現象。

相對的近交組 F3 至 F6 近交係數增加是產生近交退化的原因之一，而本試驗之緣起係為了解吳郭魚的體色遺傳特性，故以少數個體之極端性狀為選育目標所建立的封閉族群，全同胞繁殖一開始就會有遺傳漂變及瓶頸效應。而且族群遺傳學理論認為，在小族群中近親繁殖伴隨著遺傳漂變及瓶頸效應是在所難免的，將導致遺傳變異的下降與基因的消失 (Barrett and Kohn, 1991)。因此，為了減少近交退化現象，有人從增加有效族群量著手，Franklin (1980) 認為可以增加有效族群到 50 ~ 500 個，將可減小近交效應或維持足夠的遺傳變異。Pante *et al.* (2001) 建議每代維持虹鱒的有效族群在 25 ~ 94 尾左右，並遵照嚴格的交配策略，就能延遲近交的積累且減少對生長的影響。Gjerde (1993) 則建議每代的有效族群值不要少於 100 尾，以使 ΔF 處於一個較低的水準。本試驗結果顯示，近交組如遵照嚴格的交配策略，即便形成近交子代，如 F1 及 F2 同對照組相比，也不會表現出近交退化的情形，因此，未來為了保存所培育的品系可搭配增加有效族群量管理人工培育的品種。

結 論

將紅色吳郭魚以全同胞近交育種策略進行配種。結果發現近交組於 F1 及 F2 的近交衰退效應不顯著，從 F3 以後影響加劇，尤其是平均標準體長及累積死亡率，可能在 F3 以後標準體長縮短，身體皺縮嚴重，影響個體的活動及攝食，導致衰弱死亡。

參考文獻

- 曾福生, 周賢鏘, 盧民益, 李憶如, 朱惠真, 林瑩祝, 林金榮 (2011) 以全同胞近親育種選育高度近親紅色吳郭魚品系. 水產研究, 19 (2): 55-62.
- Barrett, S. C. H. and J. R. Kohn (1991) Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: implications for conservation. *In* Genetics and Conservation of Rare Plants (D. A. Falk and K. E. Holsinger eds.), Oxford Univ. Press, New York, USA, 3-30.
- Beattie, J. H., J. Perdue, W. Hershberger and K. Chew (1987) Effects of inbreeding on growth in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*). *J. Shellfish Res.*, 6: 25-28.
- Bondari, K. and R. A. Dunham (1987) Effects of inbreeding on economic traits of channel catfish. *Theor. Appl. Genet.*, 74: 1-9.
- Falconer, D. S. and T. F. C. Mackay (1996) Historical and critical commentaries on genetics. *Introd. Quant. Genet.*, 167 (4) : 1529-1536.
- Franklin, I. R. (1980) Evolutionary changes in small populations. *In* Conservation Biology: an Evolutionary-ecological Perspective (M. Soule and B. A. Wilcox eds.), Sinauer Assoc., Sunderland, MA, USA, 135-150.
- Gjerde, B. (1993) Breeding and selection. *In* Salmon Aquaculture (K. Heen, R. L. Monahan and F. Utter eds.), Fishing News Book, Cambridge, MA, USA, 187-208.
- Ibarra, A. M., P. Cruz and B. A. Romero (1995) Effects of inbreeding on growth and survival of self-fertilized catarina scallop larvae, *Argopecten circularis*. *Aquaculture*, 134: 37-47
- Kincaid, H. L. (1983) Inbreeding in fish populations used for aquaculture. *Aquaculture*, 33: 215-227.
- Morran, L. T., M. D. Parmenter and P. C. Phillips (2009) Mutation load and rapid adaptation favour outcrossing over self-fertilization. *Nature*, 462: 350-352.
- Mrakovcic, M. and L. E. Haley (1979) Inbreeding depression in the zebra fish *Brachydanio rerio* (Hamilton Buchana). *J. Fish Biol.*, 15: 323-327.
- Pante, M. J. R., B. Gjerde and I. McMillan (2001) Inbreeding levels in selected populations of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Aquaculture*, 192: 213-224.
- Shikano T., T. Chiyokubo, and N. Taniguchi (2001) Effect of inbreeding on salinity tolerance in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Aquaculture*, 202: 45-55.
- Yonas F., K. Hans, A. R. Mahmoud, A. M. van A. Johan and B. Henk (2007) Effects of inbreeding on survival, body weight and fluctuating asymmetry (FA) in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture*, 264: 27-35.

Effects of Inbreeding on Growth and Mortality in Red Tilapia, *Oreochromis mossambicus* × *O. niloticus*

Fu-Shen Tseng^{*}, Jin-Lien Du, Li-Wei Hsieh, Zi-Wen Wang and Chin-I Chang

Aquaculture Division, Fisheries Research Institute

ABSTRACT

The objective of this study was to understand the effects of inbreeding depression in established lines of Taiwanese red tilapia (*Oreochromis mossambicus* × *O. niloticus*), by comparing of body weight (BW), standard length (SL), total length (TL) and accumulated mortality (AM) data for control and 6-generation full-sib inbreeding groups using t-test analysis. In the control group, the average BW, SL, and TL values of three-month-old fish of F3 were significantly larger than those of F1 and F2 ($p < 0.05$). There were no significant differences in AM values among F1 to F6 ($p > 0.05$). In the inbreeding group, there were no significant differences in the BW, SL, TL and AM values of three-month-old fish between F1 and F2 ($p > 0.05$), but after F3, the average BW, SL and TL decreased with later generations from F3 to F6 ($p < 0.05$), and AM increased with later generations ($p < 0.05$). This suggests that the traits of BW, SL, TL and AM were significantly affected by the level of inbreeding, especially for SL and AM. The mortality due to inbreeding depression occurred usually at the ages of one month old and two months old.

Key words: red tilapia, inbreeding depression, full-sib mating, accumulated mortality

*Correspondence: Aquaculture Division, Fisheries Research Institute, 199 Hou-Ih Rd, Keelung 202, Taiwan. TEL: (02)2463-3101; FAX: (02)2462-8138; E-mail: ftseng@mail.tfrin.gov.tw