

深入淺出將孔雀魚的遺傳學介紹給初學者...

# 漫談孔雀魚的 基因與遺傳學

## *Genetics, gene and guppy*

文字 / 張劭壩 攝影 / 王金郎 版面設計 / 陳孟容

看著魚缸裡的孔雀魚五顏六色婀娜多姿，不禁讓人納悶，孔雀魚是如何藉著人工培育從野生型態發展到現在這麼繁多的品系呢？具有品系成對的孔雀魚大約在十餘年前才登台，在有心的玩家熱心培育之後，也達到一定的水準以上。他們是怎麼做的呢？

對於一般飼養者來說，孔雀魚品系的配對法，藉由經驗法則的口耳相傳是最簡單的入門方式之一，可以避免初學者浪費時間與金錢於試誤上，但是缺點在於無法繼續深入，只能循著前人的腳步前進，而且容易因為商業機密與口誤而造成困擾。對孔雀魚的各種性徵若想操控自如，甚至期望培育出新的固定品系，從基因與遺傳的角度切入則是最科學的方法。本文希望能夠深入淺出的將孔雀魚的遺傳學有系統的介紹給初學者，讓讀者不再畏懼了解基因與遺傳的秘密；並且期望能提供給有經驗的繁殖者一個有用的參考。

### DNA 與 染色體

讓我們先從DNA與染色體(chromosome)的關係談起。染色體是由很長的DNA雙螺旋結構盤捲在組織蛋白質(histone)分子上，有點像是珠子(組織蛋白)串在一條線(DNA)上一樣，這稱為形成染色質(chromatin)。染色質高度緊密的折疊形成染色體的延伸部份，纏繞又折疊形成染色體的緊縮部份。目前有人提出孔雀魚具有46條染色體，也就是23對。很熟悉嗎？沒錯，孔雀魚有跟人一樣數目的染色體，也一樣具有一對性染色體，符號表示為“X”與“Y”染色體。性染色體顧名思義就是決定性別的染

色體，如果是XX+44條體染色體就是雌魚；而XY+44條染色體則為雄魚，這點也跟人類決定男孩女孩的方式一樣。性染色體之外的其他22對稱為“體染色體”，不論是體染色體或性染色體，對於孔雀魚體色與鱗的表現都有決定性的影響。

### 基因

基因(gene)與染色體的關係為何呢？雖然大家對基因這個名詞耳熟能詳，但它卻是比較抽象的概念，指的是位於染色體上決定遺傳性徵的一些區域，換句話說，基因就是一小段有意義的DNA片段。每個基因在染色體上均有自己的基因座(locus)，透過轉錄與轉譯的步驟合成特定的蛋白質；蛋白質在體內扮演很重要的角色，它負責產生或影響子代的性狀。大部分有性生殖的物種具有雙套染色體(2n)，孔雀魚也不例外。有理論提出某些品系的孔雀魚具有2n+1的異倍染色體，在自然界中是罕見的，所以這也是人為操控孔雀魚遺傳的結果。

### 基因型與表現型：

為了明白描述基因及它們所表現的性狀，我們用基因型(genotype)代表個體的基因狀態，譬如說(AA)、(Aa)與(aa)。而表現型(phenotype)代表個體的性狀也就是觀察到的外觀結構、生理及行為，例如上述基因型的表型

為正常體色(AA)、正常體色(Aa)、白子(aa)。因為孔雀魚的基因型尚未完全解碼，沒有直接的證據證明什麼基因會導致什麼性狀，甚至某些廣為流傳的基因存在與否都是個問號。然而，遺傳技術的操控又要從基因型下手，那該怎麼辦呢？前人累積豐富的經驗後，就可以依著遺傳法則由表現型來反推基因型，交叉比對與反覆的育種可以確定某些基因是確實存在的，如此就可以套用遺傳法則來進行子代性徵的預測了。

### 顯性與隱性：

同時負責一種性狀的基因分別位於兩個同源染色體上(homologous chromosome):這兩個基因稱為基因對(gene pair)。雖然負責相同的遺傳訊息，但是它們所代表的訊息不一定相同。這種相同基因的不同形式稱為對偶基因(alleles)。在大多數的情形下，兩種對偶基因之一稱為顯性(dominant)，意即它會遮蓋位在同源染色體相對應基因座上的「隱性(recessive)」基因的效應。我們通常以大寫字母表示顯性，小寫字母表示隱性。例如，某一基因可能可使孔雀魚的缺乏黑色素，就是白子(aa)，此基因若為其他形式，則可能使體色正常(AA或Aa)。另外，(Aa)稱為異型接合子(heterozygote)，而(AA)稱為顯性同型接合子(dominant homozygote)，(aa)稱為隱性同型接合子(recessive homozygote)。這是最基本的基因顯隱性觀念。實際上還有許多變化。複雜的顯性隱性交互作用猶如魔法師的調色盤，可以在有限的基因組合表現出千變萬化的結果。我們來看看有哪些變化：

#### a. 完全顯性 (Complete dominance)

一對對偶基因只要有顯性因子存在時，隱性因子就不表現出來。譬如說孔雀魚的正常體色基因符號為(A)；白化體色為(a)。前文有提過成對的對偶基因才能決定一個性狀，所以(Aa)雖然帶有白子的基因，卻仍表現正常體色，這種正常體色蓋過白化體色叫做完全顯性。

#### b. 半顯性 (Semidominance)

或稱不完全顯性(incomplete dominance)。半顯性的顯性對偶基因不能完全蓋住隱性對偶基因。若為異型接合體，則其外表型會介於親代之間，簡單來說，帶有紅草尾的基因為(B)；對偶基因是藍色體的(b)，如果成對染色體同時帶有兩者(Bb)，那麼表現型會是界於紅草尾與藍色體之間的混合型～藍草尾。



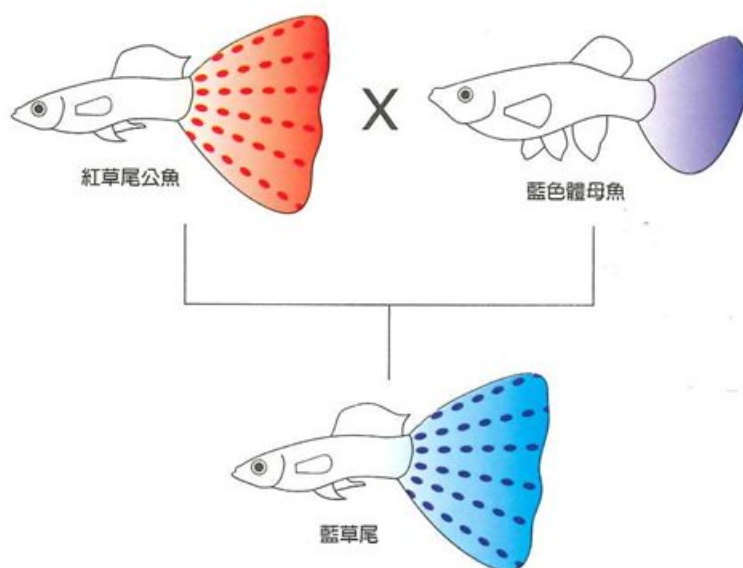
↑ 紅草尾～白子公魚，也稱為RRE紅草尾



↑ 藍草尾公魚



↑ 藍草尾母魚



↑ 紅草尾與藍色體會生出藍草尾的子代來。

#### c. 等顯性 (Codominance)

或稱為共同顯性。若為異型結合體，則同時兼具二親代的外表型，因兩對對偶基因是獨立表現的。為人所熟知的例子是AB型的血型，兩對對偶基因具有相等的表現。

有時候一個性狀不單單是由我們所熟悉的一對偶基因所控制，有可能是兩個或兩個以上的基因對所控制。這稱為複對偶基因：例如控制人類血型的基因則有三種： $I^A$ 、 $I^B$ 及 $i$ 。也有可能是複合遺傳，譬如說人類身高、膚色的遺傳型式表現受到許多不同的基因及環境因子的交互影響，如營養與日曬分別會影響到身高與膚色。有些特質主要受到遺傳因子的影響，而環境因子扮演的角色較少；有些則相反，它們主要是受環境因子的影響，而較不被遺傳因子所左右。就因為基因的遺傳是如此的多樣，才會成就出生物多采多姿的表現形式。

#### 性聯遺傳 (Sex-linked inheritance)

接觸過孔雀魚的玩家一定對性聯遺傳不陌生。某些遺傳的性狀是由性染色體上的基因所控制，這種遺傳性狀通常較易出現在某一性別身上，尤以雄性較易受到影響。譬如隱性基因如果位於X染色體上，雌性的性染色體是XX，若要表現隱性的性狀，必須兩個X均帶有隱性基因；而雄性的染色體為XY只要X帶有隱性基因就可表

現出來。在孔雀魚遺傳學上我們使用”伴性遺傳”這個名詞代表X染色體上基因遺傳給子代的現象。母魚要同時具備兩個X染色體上的伴性基因才能完全表現，這也是母魚一般來說外表比較不起眼的緣故。因此，如果某一特徵連母魚都表現明顯，就可以間接判斷是兩條X染色體上伴性基因的共同作用。另外以”限性遺傳”代表Y染色體帶有的基因遺傳給子代(F)的現象，為什麼專指Y染色體的遺傳方式呢？顧名思義，限性遺傳解釋成由同一性別的親代(P)遺傳給相同性別的子代，用紙筆算算看，只有Y染色體上的基因符合此說法，因此我們會直接認為在Y染色體上的基因遺傳方式為限性遺傳。符號除了表示性狀之外，還要加入性染色體符號，例如位於X染色體上的禮服基因就表示為(X<sup>T</sup>)。常見的性染色體基因如下：

### 伴性遺傳

| 表現性狀 | 英文名稱   | 基因符號              |
|------|--------|-------------------|
| 禮服   | Tuxedo | (X <sup>T</sup> ) |
| 素色尾  | Solid  | (X <sup>S</sup> ) |
| 蕾絲   | Lace   | (X <sup>L</sup> ) |

### 限性遺傳

| 表現性狀   | 英文名稱           | 基因符號               |
|--------|----------------|--------------------|
| 白金     | Platinum       | (Y <sup>P</sup> )  |
| 日本藍    | Japan blue     | (Y <sup>JB</sup> ) |
| 蛇王     | Cobra          | (Y <sup>C</sup> )  |
| 古老品系   | Old fashion    | (Y <sup>OF</sup> ) |
| 金屬     | Metal          | (Y <sup>MC</sup> ) |
| 珊瑚     | Coral          | (Y <sup>CO</sup> ) |
| 聖塔瑪莉亞  | Santa maria    | (Y <sup>SM</sup> ) |
| 維也納綠寶石 | Vienna emerald | (Y <sup>VE</sup> ) |

## 體染色體的遺傳

提到體染色體基因遺傳最著名的就是遺傳學之父——孟德爾的遺傳法則：「分離律 (principle of segregation)」與「獨立分配律 (principle of independent assortment)」。孟氏觀察發現遺傳因子在形成配子(即精子或卵子)的時候會分離，當受精形成合子(zygote)的時候，又恢復成一對，此時合子中含有兩個不同來源的成員，待下一次配子形成時又會被獨立分配到配子中。其中會在表型顯現的基因性狀，稱為顯性基因，未表現的性狀為隱性基因。例如親代的基因型為Aa，在配子形成的過程中會分離成分別攜帶有A和a基因

的精子或卵子，此單倍體的配子結合後(也就是授精)形成合子，也就是子代的性狀，因為如此子代會兼具父母雙方的性狀。

### 常見的體染色體

| 表現性狀 | 英文名稱         | 基因符號 |
|------|--------------|------|
| 白子   | Albino       | (a)  |
| 粉紅   | Pink         | (p)  |
| 黃化體  | Golden       | (g)  |
| 藍化體  | Blue         | (b)  |
| 虎斑   | Tiger        | (t)  |
| 真紅眼  | Real red eye | (r)  |
| 緞帶   | Ribbon       | (Ri) |
| 燕尾   | Swallow      | (Sw) |
| 莫斯科藍 | Moscow blue  | (Mo) |
| 野生型  | Wild         | (W)  |

了解基因的定義與基本的遺傳方式，接下來讓我們來討論在特殊情況下基因連鎖與互換：

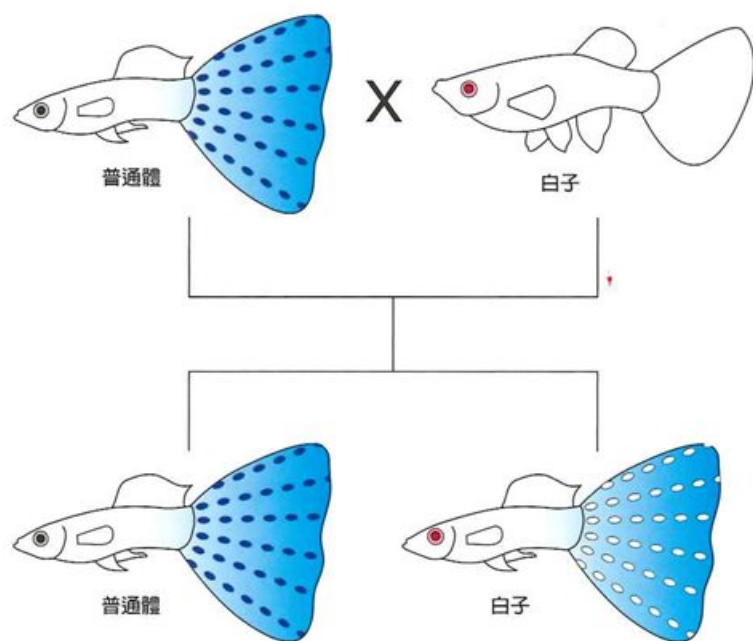
兩對遺傳基因位於同一條染色體上，這種情形即我們所謂的連鎖(linkage)。這些位於同一條染色體上的基因在生殖細胞進行減數分裂時，會分配到同一配子中，因此後代的在這個性狀的表現型會和親代相同。但是，遺傳學上總是有例外產生，在基因連鎖的條件下，仍會產生少部份新的組合，這是由於二同源染色體之間產生互換(crossing over)的現象。要理解基因為何會無緣無故發生互換，就要先理解減數分裂的過程：同源染色體上的連鎖基因，在減數分裂時，對偶基因會彼此配對，這時染色體彎曲的角度，有可能會造成某DNA序列斷裂再重新整合進去，如果恰巧換到另一個染色體上，就會產生基因互換的現象，結果造成基因的重組(recombination)。這種基因間彼此交換重組的機率，與二基因間的距離長短有關：二基因相距愈近，交換的機會愈小；愈遠，機會就越大。禮服基因(X<sup>T</sup>)就是一個很好的例子，位於X染色體上的禮服基因原本是伴性基因，因為基因重組而有機會轉移到Y染色體上(Y<sup>T</sup>)，導致雌雄魚都會攜帶此基因；因此在不同品系的雜交中，禮服通常是獲勝者。如果二基因位置相鄰，因為距離太近，同源染色體間重組互換的機率非常低，換句話說，此基因一定會伴隨另外一個基因的出現，這種情形稱這兩個基因為完全連鎖(complete linkage)。經驗上來說，孔雀魚的新品種與衍生種，大部分都建立在基因的連鎖與重組上。

孔雀魚迷人之處就是在於性狀繁多，藉著專業玩家的巧妙的配對方式可以組合出新性狀的子代。如果現在從水族館買回來一對已知基因型的純品系親代，飼育者對子代表現的期望一定很高，實際上子代的性狀是可

以透過親魚的基因型來預測的，這也就是前述介紹基因與染色體觀念的延伸。

### 棋盤格式算法：

親代(P)在產生配子時會進行減數分裂，同源染色體上的對偶基因分開，再互相組合成子代的合子，因此會產生多種可能性。為了方便表示，遺傳學上會以棋盤格的方式列出子代合子的所有可能基因型。如果說親代的基因型分別為(Aa)(普通體)與(aa)(白子)，兩者配對可以表示成 (Aa) × (aa)。他們產生的子代會有哪些呢？請看下圖，橘底部分表示兩個親代所產生的配子：



|   | A           | a          |
|---|-------------|------------|
| a | Aa<br>(普通體) | aa<br>(白子) |
| a | Aa<br>(普通體) | aa<br>(白子) |

↑ 普通體色的孔雀魚與白子孔雀有一半的機率生出白子來。



↑ 紅馬賽克普通體～公魚



↑ 紅馬賽克白子～母魚



↑ 紅馬賽克普通體



↑ 紅馬賽克普通體～白子

從這個圖可以很清楚的看出子代的基因型應該會有二種，其中(Aa) : (aa) = 1:1。

前文提過，同一染色體上有可能具有兩個以上的基因連鎖；或者我們同時對兩個性狀很感興趣的話，就可建立出多變因的棋盤格圖。得到的結果當然也會更複雜，但是仍然有跡可循。譬如藍化體的基因符號是(b)，而黃化體的基因符號是(g)。假設親代的基因型為(bbGG)與(BBgg)，在這邊解釋一下：(bb)的同型合子會造成藍化體色；而(gg)的同型合子會自成黃化體色；異型合子(Bb或Gg)與顯性同型合子(BB或GG)表現型則是普通體(色)。親代產生的配子的方式可能為(bbGG)→(bG)與(bG)；(BBgg)→(Bg)與(Bg)。交配後產生子代的結果如下：

(bbGG) X (BBgg)

|    | bG            | bG            |
|----|---------------|---------------|
| Bg | BbGg<br>(普通體) | BbGg<br>(普通體) |
| Bg | BbGg<br>(普通體) | BbGg<br>(普通體) |

↑ 藍化體與黃化體配對結果第一子代都是普通體色。

第一子代(F1)基因型都是(BbGg)，表現型都是普通體色，但帶有藍化體與黃化體的隱性基因，表示有”潛力”產生藍化體與黃化體，怎麼說呢？讓我們將此第一

子代互相配對。第一子代產生的配子方式可能為 (BbGg)→(BG)、(Bg)、(bG)、(bg) 四種；另一親代亦然。交配後產生第二子代的基因型與表現型結果如下：

### (BbGg) X (BbGg)

|    | BG            | Bg            | bG            | bg            |
|----|---------------|---------------|---------------|---------------|
| BG | BBGG<br>(普通體) | BBGg<br>(普通體) | BbGG<br>(普通體) | BbGg<br>(普通體) |
| Bg | BBGg<br>(普通體) | BBgg<br>(黃化體) | BbGg<br>(普通體) | Bbgg<br>(黃化體) |
| bG | BbGG<br>(普通體) | BbGg<br>(普通體) | bbGG<br>(藍化體) | bbGg<br>(藍化體) |
| bg | BbGg<br>(普通體) | Bbgg<br>(黃化體) | bbGg<br>(藍化體) | bbgg<br>( )   |

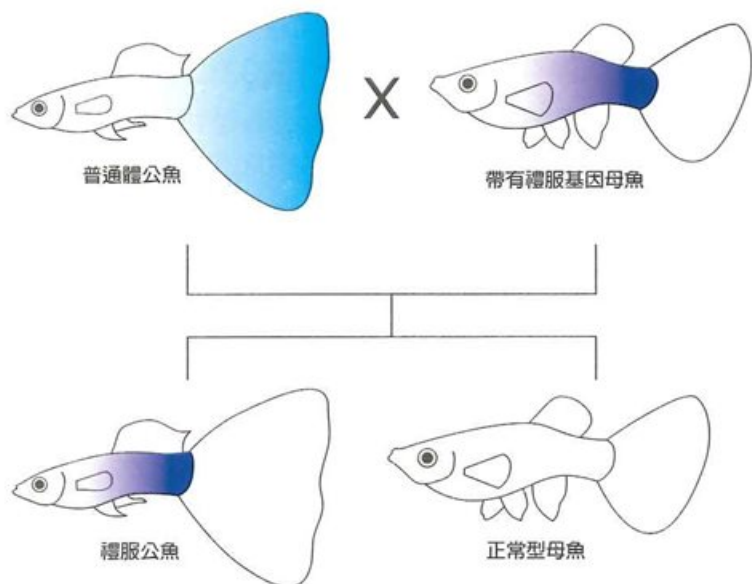
↑ 第一子代互相配對的結果

普通體：黃化體：藍化體：白化體=9：3：3：1。

看似眼花撩亂的16種基因型可歸納出來的表現型為：普通體：黃化體：藍化體：白化體=9：3：3：1

比較特別的是出現了隱性同型合子(bbgg)的白化個體，然只佔了所有子代的1/16，如果再配合白化基因(a)參與的話，就是熱門的品系：白子超白。

牽涉到性染色體上的基因，畫棋盤格時會把 X、Y 染色體標上去，從棋盤格的結果可以看出子代的性別以及所帶有的基因。譬如說帶有禮服基因的雌魚( $X^TY^T$ )與正常型的雄魚配對，結果會是如何呢？



|       | X             | Y             |
|-------|---------------|---------------|
| $X^T$ | $XX^T$<br>(雌) | $X^TY$<br>(雄) |
| $X^T$ | $XX^T$<br>(雌) | $X^TY$<br>(雄) |

↑ 帶有禮服基因的雌魚與普通型雄魚配對的結果子代雄性皆為禮服



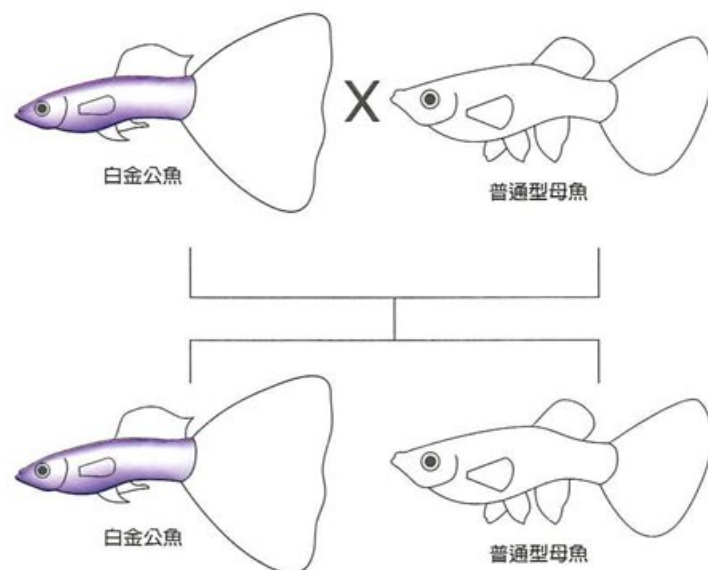
↑ 黃尾禮服基因~母魚



↑ 黃尾禮服基因~公魚

結果在子代的雄魚都顯示出禮服的性狀！

這是伴性基因的一例，我們定義限性基因就是特定性別遺傳給特定性別的遺傳方法，讓我們來看看位於Y染色體上的白金基因(P)是如何遺傳的：



|   | X         | $Y^P$         |
|---|-----------|---------------|
| X | XX<br>(雌) | $XY^P$<br>(雄) |
| X | XX<br>(雌) | $XY^P$<br>(雄) |

↑ 帶有白金基因的雄魚與普通型雌魚配對子代只有雄性才帶有白金基因。



↑ 白金公魚



↑ 白金公魚~子代且為公魚，如上所述，只有子代公魚才帶有白金基因

雄魚帶有白金的基因，由這個棋盤格可以顯示子代也只有雄魚遺傳到此性狀。上述是跟遺傳學有關的常用專有名詞與棋盤格的預測法，記得重點是各種專有名詞的定義與符號表示，如果仍然不清楚的話，可以依照英文名稱去查詢遺傳學相關書籍，相信會有許多豐富的資訊。