

鱼类异源群体与地方天然群体的 相互作用及其资源的遗传管理

INTERACTION BETWEEN EXOGENOUS AND INDIGENOUS FISH STOCKS AND GENETIC MANAGEMENT OF THEIR RESOURCES

张 四 明

(中国水产科学研究院长江水产研究所淡水鱼类种质资源与生物技术国家重点实验室, 沙市 434000)

Zhang Siming

(State key Lab of Freshwater Fish Germplasm Resources & Biotechnology,
Yangtze River Institute of Fisheries, Chinese Academy of Fisheries Science, Shashi 434000)

关键词 鱼类, 养殖群体, 移植群体, 群体相互作用, 遗传资源, 保护

KEY WORDS Fish, Farmed Stock, Transplanted stock, Wild stock, Stock interaction, Genetic resources, Conservation

在过去的几十年中, 许多国家大力发展水产养殖业, 开展江河增殖放流和海洋放牧 (Sea ranching) 以弥补天然资源的不足和满足日益增长的对蛋白质需求。这些活动有意 (放流) 和无意 (逃鱼) 使大量遗传背景不同的异源群体如养殖群体, 移植群体进入天然水域。近年来, 一方面由于人们对生物多样性研究和认识的不断加深, 另一方面大量关于鱼类种群遗传结构资料的日益积累。鱼类异源群体对地方天然基因库影响以及保护对策已提到议事日程。

异源群体与天然群体的遗传差异

异源群体主要包括养殖群体与移植群体。其中养殖群体对天然群体的影响最甚, 亦是本文讨论重点。养殖群体与天然群体有着相同祖先, 由于养殖群体离开天然群体后经过人工选育, 遗传漂变, 使自身遗传结构发生了很大变化, 其变化主要表现在生长、成活、繁殖、行为、抗病、对环境的忍受力, 同工酶位点丧失等诸方面。简言之, 主要表现为遗传

本文系国际科学基金与亚洲水产学会联合资助项目(A / 2130-1)的一部分。

多样性丢失。遗传多样性丢失将会导致种群的适应力 (fitness) 降低, 从而影响种群的生存。

异源群体对地方天然群体的影响

(一) 异源群体进入天然群体的途径

人为途径: 以提高水域渔业产量为目的的人工孵化苗的放流, 海洋放牧和不同水域天然群体间的移植。

非人为途径: 由于自然灾害, 如风暴、洪水造成池塘淹没, 网箱破坏, 使一些养殖鱼类逃入天然水域与地方天然群体混在一起。

(二) 异源群体向地方天然群体间的基因流

基因流 (Gene flow) 是指异源群体与地方天然群体的个体之间发生了交配, 且产生子代, 从而使异源群体的基因流入地方天然种群, 又称遗传渐渗 (Genetic introgression)。异源群体进入天然水域后由于繁殖行为不同可能有二种: (1) 不与地方群体交配, 或自己根本不育 (如不育生物工程鱼), 因而没有基因流发生; (2) 与地方群体发生不同程度交配, 导致基因流发生, 基因流将发生在不同种群间和不同种间两个水平。

种群间的基因流: 由于异源群体的突然介入, 造成了不同种群间的基因流在短时间发生, 打破了原有的平衡, 使种群间的基因流发生。这种异源群体基因流入地方天然群体的现象比较普遍。如从挪威、苏格兰、爱尔兰等国养殖网箱中逃走的家养大西洋鲑 (*Salmo salar*) 与天然大西洋鲑发生不同交配, 使家养群体基因流入天然野生群体 (Lura 与 Sagrov, 1991; Webb 等, 1991; Crozier, 1993)。在法国、西班牙、北爱尔兰均报道人工流放鲑孵化群体与地方群体发生遗传渐渗现象 (Hindar 等, 1991) 更有甚者, 由于遗传渐渗, 地方天然群体被移植群体取代。如前苏联从 1964-1971 年从 Kalinika 河共移植大马哈鱼 (*Oncorhynchus keta*) 卵三亿五千万到 Naiba 河。3-4 代后 (1968-1980), 本地群体数量下降 95% (Altukhov, 1981)。现在地方群体已近灭绝 (Hutchings, 1991)。绝大多数种群间的遗传渐渗发生是通过生化方法检测到的。Webb 等 (1991) 从繁殖行为学也提供有间接证据。他们发现大西洋鲑从网箱中逃出后, 在繁殖季节与地方天然群体一道又回到河流中产卵, 虽然产卵地方和时间有点不同, 但有重叠, 特别是雄性家养大西洋鲑对繁殖地点选择不严格。说明养殖群体与地方野生群体部分发生了交配。

种间的基因流: 从种的概念出发, 不同种在自然条件下, 不发生交配。但事实并非完全如此, 据 Verspoor 与 Hammer 一九九一年统计已记录有 66 不同种自然杂交组合。重要经济鱼类如大西洋鲑自然杂交现象在英国、瑞典等地均有报道 (Hurrell 与 Price, 1991; Jasson 等 1991)。Bartley 等用同工酶方法也监测到大鳞大马哈鱼 (*Oncorhynchus tshawytscha*) 与银大马哈鱼 (*O. kisutch*) 的自然杂交。又如 *Cyprinodon variegatus* 移入美国南部的一个有亲缘种 (*C. Pecosensis*) 河流后, 与当地种发生了自然杂交。不到五年时间, 杂交种就占据了大部分地方种的分布区, 很有可能取代地方种 (Echelle 与 Connor, 1989)。

由于不同种与种群遗传结构、行为生理、生态环境的不同而情况有所不同。也有移入

种群与地方群体和平共处不发生遗传渐渗的情况,把养殖虹鳟 (*Oncorhynchus mykiss*) 群体移入到红点鲑天然群体内,没监测到遗传渐渗 (Wishard 等, 1984)。Pastene 等 (1991) 用同工酶和线粒体 DNA 限制性长度多态性 (mtDNA RFLP) 技术发现人工放流的湖泊定居型香鱼 (*Plecoglossus altivelis*) 对洄游型群体没有遗传影响。

(三) 遗传渐渗对鱼类天然基因库的影响

种群的遗传结构是经过长期进化形成的,相对比较稳定。由于物理障碍,种群间的基因流发生比较少,从而维持了种群各自的遗传特征。异源群体的突然介入打破了原有的相对平衡。异源群体的基因逐渐流入,使地方天然群体的遗传结构发生了变化。由于这些异源基因不一定适合地方天然群体,使种群的适应力下降,有人把这称为远交衰退 (Outbreeding depression)。特别是一个小的天然群体引入大量的异源群体后将会造成毁灭性的灾难。Hutchings (1991) 通过模型分析指出,如果天然群体与养殖群体的杂交没有遗传不良 (dysgenesis), 对天然群体的影响最大。每 1-2 年向大马哈鱼产卵群体中引入 20% 的养殖群体, 4-5 代后天然群体则下降 50%-100%。如在美国中西部河流中放流人工孵化虹鳟群体。天然虹鳟的数量和生物量明显下降。停止流放后五年,天然群体数量增加八倍,生物量增加十成以上 (Hutchings, 1991)。

对一个大的天然群体,适当引入少量的外源基因也许不会造成什么大的灾难。但应有多大的基因流目前尚无定论。但 Ryman (1991) 指出,对于一个大的健康群体,没有必要人为引入外源群体。

需要指出的是对于一些已经濒于消亡的群体的弥补方法则只有采取人工放流措施,特别是放流那些遗传背景不同的种群杂交后代,以恢复其生物量和遗传多样性 (Wohlfarth, 1986)。

异源群体与地方天然群体的遗传差异越大,对地方天然群体的影响也越大 (Skaala 等, 1990)。Altukhov 与 SaImenkova (1987) 花了十余年大量研究大马哈鱼不同群体遗传结构与人工放流,发现外地种群移入到地方天然群体所在河流后,回归率仅为地方天然群体 1/10,且指出群体间的遗传距离越大则回归率越低。Peisenbichler (1988) 证实了银大马哈鱼回捕率与种群间遗传距离成反比。

(四) 异源群体感染天然群体

由于种群移植、养殖鱼类的人工放流和逃亡到地方天然群体,从而也将一些自身病原体带入到地方天然野生群体。使天然群体感染病原体。最为严重的事例是挪威大片水域感染 *Gyrodactylus salaris* 事件。该寄生虫源于挪威东部水域。由于长期与本地大西洋鲑共同进化,使东部水域的大西洋鲑具有抗该病能力。近年来养殖放流活动使西部水域感染上该病,西部水域大西洋鲑的遗传背景与东部的不同,不具备抗该病能力 (Bakke 等, 1990),因而造成大面积水域感染。1994 年仅有 2 条河发现有该病,于 1989 年已发展到 35 条河,34 个孵化场。天然水域的大西洋鲑捕捞产量急剧下降 (Johnsen 与 Jensen, 1991)。

(五) 人为活动对天然资源的影响

人为的过度捕捞使天然群体变小。群体变小,则整个遗传变异变小。产卵群体的减少又会造成近交衰退 (Inbreeding depression),一次近交衰退或瓶颈效应,将会对该群体产生长远影响。即使将来生物量恢复了,遗传变异的丢失是难以恢复的。此外,捕大留小,

又会造成逆向选择对群体有害而无利 (Wohlfarth, 1986)。

水工建筑, 水域污染也会造成遗传多样性丢失。

鱼类种质资源的遗传管理

(一) 遗传标记及其作用

常用遗传标记方法有形态学、同工酶和 DNA 等。其中同工酶、DNA 方法应用最为普遍, 它既不易受环境影响又可反映子代繁殖、适应力情况。遗传标记可以用于监测种群变化, 种群间相互作用, 种质鉴定, 追踪鱼类洄游, 保护生物学, 混合渔业等 (Utter, 1991)。鱼类种质资源的科学管理离不开遗传标记。

为了比较虹鳟养殖和天然群体以及它的杂交子代在池塘与天然水域生长, Utter 与 Seeb (1990) 在不作任何人为标记下, 应用已知的同工酶标记把他们混在一起, 分别放入池塘和天然水域。发现家养群体在人工条件下生长良好, 而野生种群则在天然条件下生长迅速。Knox 和 Verspoor (1991) 用 mtDNA RFLPs 标记成功地鉴别了苏格兰养殖的挪威大西洋鲑家养品系及苏格兰大西洋鲑地方野生种群。

群体遗传标记还可用于海洋渔业。在北太平洋的白令海 (Bering sea) 盛产明太鳕 (*Theragra chalcogramma*)。来自美国、苏联、日本、朝鲜、中国、波兰等国的渔船在白令海区进行大量捕捞。造成该区资源下降, 同时也将会影响到附近大陆架区域的渔产量。关于这些明太鳕来源一直不很清楚, Mulling 等 (1987) 运用 mtDNA RFLP 技术研究了三个来自公海的群体和一个位于美国阿拉斯加海区的群体。发现其中两个群体与阿拉斯加群体间遗传距离很近。并结合海流特征初步证实这两个群体的来源。Bermingham 等 (1991) 运用同样技术也分析了格陵兰岛海区的大西洋鲑的来源问题。

(二) 遗传标记方法比较

如前所述, 同工酶和 DNA 是二种常用遗传标记。同工酶在鱼类群体遗传学中应用始于七十年代末, 大量应用在八十年代。DNA 技术在群体遗传应用则晚约十年左右。两种方法各具特色。Utter (1991) 指出鱼类同工酶技术已在鱼类种群关系, 混合渔业分析, 养殖与野生群体相互影响, 保护生物学等领域取得了很大成就。并且有必要继续不断收集鱼类等位基因频率的资料。尽管 DNA 技术具有独到的优点, 而 DNA 技术没法取代同工酶, 如同有了电镜后仍离不开光镜一样。

由于电泳所观察到的遗传变化的蛋白质位点仅不到核基因组 1%, 大量的遗传变异信息仍贮存在核基因组内 (Utter 与 Seeb, 1990)。目前, DNA 技术在鱼类方面应用近年来发展非常迅速, 如 mtDNA RFLP, 线粒体细胞色素 b 基因序列分析, DNA 指纹 (DNA fingerprinting)。其中 mtDNA RFLP 应用最为普遍。mtDNA 的母性遗传与快速进化特点, 可为群体遗传提供更多信息。Avisé (1979) 同时用同工酶和 mtDNA 技术分析了一种鼠 (*Geomys pinetis*) 群体遗传结构, 用同工酶技术分析了 171 只样本的 25 个酶位点, 也只能把该群体分成 2 个亚群体。而用 mtDNA 技术只用 6 种限制性内切酶分析了 87 只就发现有 23 个克隆 (母系集团)。不仅证实了两个大的亚群体存在, 而且发现其内部的关系 (引自 Ferris 与 Berg, 1987)。一九九零年美国学者 Williams 创建的 RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) 技术有机地把 RFLP 和 PCR 技术结合起来, 已

在动物、植物、微生物的基因定位、系统进化、种群遗传、遗传标记等领域取得了瞩目成就。在鱼类群体遗传, 遗传标记研究方面具有很大潜力。

(三) 鱼类天然基因库的遗传保护

由于对一些基因或群体的生态, 经济乃至进化价值不清楚, 遗传资源的保护变得更加重要, 要尽可能保存种群间或种群内所有的遗传变异 (Ryman, 1991; Carvalho, 1993)。天然基因库的遗传保护要防止异源基因流入天然基因库, 否则将会造成天然基因库的遗传多样性丢失, 遗传污染。天然群体的遗传多样性是水产养殖业持续发展的重要保证, 也是天然水域渔业长久不衰的重要基础。异源群体对地方天然群体的影响极其复杂, 难以预测。一旦我们能监测到时, 其遗传结构已发生了变化。所以预防才为上策。为此结合 Hindar 等 (1991) 建议, 应采取如下措施以防止天然种质基因库遭破坏。

- (1) 养殖必须在封闭水域中, 防止养殖鱼类进入天然水域。
- (2) 尽可能在天然水域放流不育品种, 防止基因流发生。
- (3) 减少群体间的遗传差异。外源群体与地方群体的遗传差异越小, 对地方群体影响越小, 所以养殖群体最好取自本地天然群体。使可能的危害降低到最小程度。
- (4) 鱼类人工移植要持谨慎态度, 最好事先对群体遗传结构和两地生态环境有比较充分了解后才可进行, 有必要可在小范围事先进行试验。
- (5) 加强生物工程鱼管理。生物工程鱼 (如转基因鱼) 的遗传结构比较复杂, 与天然群体的遗传结构差异很大, 且对这些鱼的行为、生理皆不清楚。应严格禁止这类鱼进入天然水域。

(四) 鱼类天然遗传资源保护事例

据统计挪威马哈鱼养殖产量 1980 年为 4000 吨, 1987 年为 5600 吨, 1990 年产量将达到 11700 吨, 约为天然捕捞量的 15 倍。日益增长的养殖业在带来巨大经济效益的同时也造成了大量养殖群体进入天然水域, 使天然基因库遭到污染。1987 年与 1988 年河流中捕捞的家养品系占总渔获物 13% 和 28%, 其中 Os 河达 77% (引自 Lun 与 Sagrov, 1991)。加之酸雨、疾病影响, 很多群体面临灭绝。为此挪威政府正采取一系列措施保护马哈鱼天然遗传资源 (Bergan 等, 1991)。

- (1) 严格控制养殖场位置: 养殖场必须持有执照, 而执照不发给那些拟将养殖场建在主要马哈鱼产区的河流附近, 以减少逃鱼和疾病的传染。从另一角度讲形成了一个天然的马哈鱼保护区。
- (2) 改善养殖场技术, 改进网箱养殖技术, 更新设备等。
- (3) 限制放养密度, 以减少疾病发生和逃鱼机会。
- (4) 严格限制活鱼运输, 鱼卵、鱼苗、活鱼的运输需有特殊的健康许可证。运输设备也要经有关部门审批。
- (5) 尽可能捕捞天然水域中一些养殖品种。由于家养品种进入河流的产卵时间比野生种群稍晚。抓住时机在河口地区大量捕捞从养殖场逃出的马哈鱼。
- (6) 禁渔期, 拟对 72 条资源严重衰退河流采取长达五年禁鱼期。
- (7) 建立基因库, 自 1986 年收集了来自 120 不同种群 2070 条鱼精子存入精子库。目前计划每个群体取样 50 条, 群体增加到 150 个。同时还建有 10 个群体 74 个家系的活鱼基因库, 今后还将增加。

(五)家养品系的遗传改良及保护

家养品系遗传改良及保护的目的是使其最大限度地发挥养殖性能。如生长快、抗病力强、成活率高。而家养品系由于近交衰退等原因使遗传多样性丢失, 适应力下降, 又影响到养殖性能。

据 Gjedren (1976) 估计每 1/10 近交, 生长度下降 5-10%。

据 Danzmann 等 (1987, 1988) 研究表明, 虹鳟的杂合度越大则产的卵越大, 而卵大则苗壮, 生长亦快。此外杂合度还与耗氧率成反比, 鱼类快速生长发育部分由于杂合度大的鱼较高的新陈代谢速率所致。所以从养殖角度讲要鼓励天然群体的基因向养殖群体流入。如采用定期更换亲鱼 (引入天然群体中亲鱼), 维持一定数量亲鱼数量, 杂交, 人工选育等措施 (李思发等, 1990)。

对我国鱼类种质资源研究与管理的几点看法

我国是一个渔业大国, 养殖产量居世界首位。目前资源衰竭和品种退化已引起了人们的广泛重视。为此开展了一系列保护研究, 与欧美等国相比, 研究水平有很大差距, 且理论与实践衔接不紧。如在缺乏对群体遗传结构了解的基础上, 建立了一系列天然人工生态库。由于缺乏理论指导, 如何科学管理生态库是个难题。又如精子库, 基因文库、细胞库的技术已具备, 但缺乏资金, 没法在实践应用中有所作为。因此笔者认为 (1) 鱼类群体遗传的研究应走在前列。尽管李思发等 (1990) 作了“三江考种”开创性工作, 但我国水域辽阔, 鱼类品种繁多, 还有大量工作需要去做。如三江内部, 不同湖泊、河流的主要鱼类种群遗传结构特点。这些基础工作为天然生态库选址和科学管理具有重要指导意义。又如天然库内投入人工孵化苗是否合理, 天然库内是否保存的就是原种, 如何科学地进行原种场和人工生态库内原种的工人繁育等, 这样都离不开对群体遗传结构的了解。(2) 加强基因库建设。目前精子保存, 基因文库和细胞培养技术已具备。一方面要大量贮存样本。二则要讲究科学取材。样本一定要是来源不同的天然群体, 取的群体数目越多, 样本量越大越好, 这样贮存遗传变异就越丰富。在缺乏对遗传结构了解的情况下, 可取不同地理区域的群体。以最大限度地保护鱼类种质遗传多样性。

参 考 文 献

- [1] 李思发等, 1990. 长江、珠江、黑龙江鲢、鳙、草鱼种质资源研究。上海科技出版社。
- [2] Altukhou, Y. P. 1981. The stock concept from the viewpoint of population genetics. Can. J. Fish Aquat. Sci., 38: 1523-1538.
- [3] Altukhov, Y. P. and E. A. Salmenkova. 1987. Stock transfer relative to natural organization management and conservation of fish populations. In: Population genetics & fishery management (N. Ryman & F. Utter eds) pp: 333-345. University of Washington press.
- [4] Bakke, T. A. et al., 1990. Differences in host resistance of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. stocks to the *Gyrodactylus salaris* Malmberg, J. Fish Biol. 37: 577-587.
- [5] Bartley, D. M. et al, 1993. Biochemical genetic detection of natural and artificial hybridization of Chinook and Coho salmon in northern California. Tran. Am. Fish. Soci., 119: 431-437.
- [6] Bermiaghham, E. et al. 1991. Discrimination between Atlantic salmon (*Salmo salar*) of North American and

- European origin using restriction analysis of mitochondrial DNA. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48: 884-893.
- [7] Bergan, P. I. et al, 1991. Attempts to reduce the impact of reared Atlantic salmon on wild in Norway. Aquaculture. 98: 319-324.
- [8] Carvalho, G. R. 1993. Evolutionary aspects of fish distribution: genetic variability and adaptation. J. Fish Biol. 43(Supl. A): 53-73.
- [9] Crozier, W. 1993. Evidence of genetic interaction between escaped farmed salmon and wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in Northern Irish river. Aquaculture. 113: 19-29.
- [10] Danzmann, R. G. et al. 1987. Heterozygosity and oxygen-consumption rate as predictor of growth and development rate in rainbow trout. Physiol. Zool., 60(2): 211-220.
- [11] Danzmann, R. G. et al. 1988. Heterozygosity and components of fitness in the strains of rainbow trout. Biol. J. Linnean Soci. 33: 285-304.
- [12] Echelle, A. A. and P. J. Connor, 1989. Rapaid geographically extensive genetic introgression after secondary contact between two Pupfish species (*Cyprinodon Cyprinodontidae*). Evolution. 43: 717-729.
- [13] Ferris, S. D. and W. J. Berg. 1987. The utility of mitochondrial DNA in fish genetics and fishery management. In: Population genetics & fishery management (R. Ryman & F. Utter eds). pp: 277-289. University of Washington press.
- [14] Gjedrem, T. 1976. Possibilities for genetic improvements in Salmolids. J. Fish. Res. Bd. Can. 33: 1094-1099.
- [15] Hindar, K. et al, 1991. Genetic effect of cultured fish on natural fish populations. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48: 945-957.
- [16] Hurrell, R. H and D. J. Price. 1991. Natural hybrids between Atlantic salmon, *Salmo salar* and Trout salmon, *Salmo trutta* L in juvenile salmonid population in South-West England. J. Fish. Biol. 39(Supl. A): 335-342.
- [17] Hutchings, J. A. 1991. The threat of extinction of native population experiencing spawning intrusions by cultured Atlantic salmon. Aquaculture. 78: 119-132.
- [18] Jansson, H. et al. 1991. High frequency of natural hybrid between Atlantic salmon, *Salmo salar* L. and Brown trout *S. trutta* L. in a Sweden river. J. Fish Biol., 39(Supl. A): 343-348.
- [19] Johnsen, B. O. and A. J. Jensen, 1986. Infection of Atlantic salmon, *Salmo salar*, by *Gyrodactylus salaris* in Norwegian rivers. J. Fish Biol. 29: 233-241.
- [20] Johnsen, B. O. and A. J. Jensen, 1991. The *Gyrodactylus* story in Norway. Aquaculture. 98: 289-302.
- [21] Knox, D. and Verspoor, E. 1991. A mitochondrial DNA restriction fragment length polymorphism of potential use for discrimination of farmed Norwegian and wild Atlantic salmon populations in Scotland. Aquaculture. 98: 249-258.
- [22] Lura, H and H. Sagrov. 1991. Documentation of successful spawn of escaped farmed female Atlantic salmon, *Salmo salar*. in Norwegian Rivers. Aquaculture. 98: 151-160.
- [23] Mulligan, T. J. et al, 1987. Mitochondrial DNA analysis of Walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, from the eastern Bering Sea and Shelikof strait, Gulf of Alaska. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 49: 319-326.
- [24] Pastene, L. A. et al 1991. Examination of reproductive success of transplanted stocks in an amphidromous fish, *Plecoglossus altivelis*(Temminck et Schlegel) using mitochondrial DNA and isozyme markers. J. Fish. Biol. 39 (Supl. A): 93-100.
- [25] Peisenbichler, R. R. 1988. Relation between distance transferred from natal stream and recovery rate hatchery coho salmon. North Am. J. Fish. management. 8: 172-174.
- [26] Peisenbichler, R. R and S. R. Phelps. 1989. Genetic variation in steelhead trout (*Salmo gairdneri*) from north coast of Washington. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 46: 66-73.
- [27] Ryman, N. 1991. Conservation genetics consideration in fishery management. J. Fish. Biol. 39(supl. A): 211-224.
- [28] Skaala, et al, 1990. Interaction between natural and farmed fish populations: information from genetic markers. J. Fish. Biol. 36: 449-460.
- [29] Utter, F. and J. E. Seeb, 1990 Genetic marking of fishes: Overview focusing on protein variation. Am. Fish. Soc. Symp. 7: 426-438.
- [30] Utter, F. 1991. Biochemical genetics and fishery management: a historical perspective. J. Fish. Biol. 39(Supl. A) 1-20.
- [31] Verspoor, E. and J. Hammer, 1991. Introgressive hybridization in fishes: the biochemical evidence. J. Fish Biol.

- 39(Supl. A): 309-334.
- [32] Webb, J. H. et al. 1991. The spawning behavior of escaped farmed and wild adult Atlantic salmon (*Salmon salar* L.) in northern Scottish river. *Aquaculture*. 98: 97-110.
- [33] Williams, J. G. K. et al. 1990. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucl. Acids. Res.* 18: 6531-6534.
- [34] Wishard, L. N. et al. 1984. A genetic investigation of suspected redband trout populations. *Copeia*. 1984: 120-132.
- [35] Wohlfarth, G. W. 1986. Decline in natural fisheries: a genetic analysis and suggestions for recovery. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 1298-1306.