

评 述

## 鱼类繁育群体遗传性能的保护\*

### CONSERVATION OF THE GENETIC PERFORMANCE OF FISH BREEDING POPULATIONS

李思发

(上海水产大学)

Li Sifa

(Shanghai Fisheries University)

养殖鱼类的优良品种或品系,无论是原有的、引进的、还是新培育出来的,一旦因杂交而丧失了它们原有基因库中基因的配套,就很难恢复。因此,保存原始的优良品种或品系,是保护国家生物资源的重要措施。

我国是世界上进行鱼类繁殖规模最大、产量最高的国家。1985年我国淡水鱼类人工繁殖的鱼苗产量约1100亿尾<sup>(1)</sup>,人工繁殖技术的普及程度在世界各国中亦首屈一指,即使一般渔民也能掌握;从事人工繁殖的场、队及专业户遍布全国,各自拥有的亲鱼数量,多的数千尾,少的仅数尾,每年生产的鱼苗数量,多的达10亿尾,少的仅数千尾。由于旧生产意识的束缚和科学知识的贫乏,人工繁殖中只讲产量,不管质量(尤其是种质),近亲交配,逆向选择,追求眼前利益,忽视长期利益的现象普遍存在。为了保护 and 发掘祖国的鱼类种质资源,广泛宣传普及遗传知识,大力进行保种育种,是保护和丰富我国鱼类基因库,保证水产事业永盛不衰的重要工作。

80年代以来,鱼类种质资源的保护才开始被人们认识和接受。1980年1月23~25日,在瑞典斯德哥尔摩召开了天然鱼类种群遗传资源保护——鱼类基因库的国际学术会议,同年6月9~13日,在意大利罗马召开了FAO/UNEP鱼类遗传保护咨询会议。我国亦开展了对主要养殖对象的种质资源的研究,并进而开始了建立鱼类基因库的工作。在目前情况下,鱼类精卵保存技术尚未完全过关,不可能像植物种子那样建立种子库,或像畜禽类那样建立精卵库;又因许多经济鱼类的洄游习性,对产卵场所和肥育场所的要求不同,欲像植物及部分陆生动物那样建立自然保护区既耗资过大,又难以管理;因此,把少量个体蓄养在池塘等小水体中就成了目前人力物力及技术上比较可行的办法。但是,原种群体的基因库里的基因是分散地存在于群体的各个个体里的。保存的个体少了,就会漏失若干基因,作为基因库而保存的群体应该多大,怎样饲养管理和传种接代,是从理论上和实践上都有待解决的问题。此外,全国千万个鱼类繁殖场(队)在决定其亲鱼的数量和去留时,主要是根据生产任务和催产操作的方便与否决定的,缺少科学依据,亟需遗传理论的指导。

#### 繁育群体的有效大小

繁育群体的有效大小和亲鱼数量的多少是两个不同的概念。只有当繁育群体的全部个体都同时参

\* 本文承楼允东副教授提出意见。

(1) 农牧渔业部水产局养殖增殖处,1986年。全国淡水渔业生产参考资料。

加繁殖,而且雌雄数相等时,群体有效大小与亲鱼数量才是一致。但事实上,亲鱼群体是由不同年龄鱼组成的,且同龄亲鱼的个体有大有小,繁殖有早有迟,繁殖力有高有低,因而,它们对生产后代的贡献的大小并不与其数量的多少成正比。所以,亲鱼群体在遗传上的有效大小( $N_e$ )通常并不等于其数量的多少。具体说来, $N_e$ 的大小要受到性比、后代的配子分布及群体数量变动的影响。

## 1. 性比

如果雌雄鱼的性比不等于1:1,则 $N_e$ 变小,遗传变异亦变小。这可用下列公式表示:有效群体大小

$$N_e = \frac{4N\sigma \cdot N\phi}{N\sigma + N\phi} \quad (\text{马瑟尔, 1979})$$

式中, $N\sigma$  = 繁育雄鱼数, $N\phi$  = 繁育雌鱼数。

假设繁育群体A含100尾成熟个体,雌雄各50尾,则

$$N_{eA} = \frac{4 \times 50 \times 50}{50 + 50} = 100$$

在此情况下, $N_e = N$ 。

又假设繁育群体B也含100尾成熟个体,但雄鱼是10尾,雌鱼是90尾,则

$$N_{eB} = \frac{4 \times 10 \times 90}{10 + 90} = 36$$

在这种情况下, $N_e = 0.36N$ 。这就是说,从遗传角度,虽然两个群体的尾数( $N$ )都是100,但它们在遗传上的有效大小完全不同,群体A要比群体B大2.8倍。由此可见,性别比例对繁育群体的有效大小有很大影响。此外, $N_e$ 主要以数目较少的性别为转移。例如,当 $N\sigma = 1$ , $N\phi = \infty$ 时, $N_e \approx 4$ 。

## 2. 后代群体的配子分布

通常都假定,配子完全随机地由父母群体留给下一代,然而,无论在天然群体中,还是在人工繁殖群体中,这种情况颇少实现,不同父母所留下的后代数往往有很大不同。当一个产卵群体中,某些雌、雄鱼繁殖且保存于下一代亲鱼群体的子代多,而某些雌、雄鱼留下的子代少时,就会影响其子代群体的配子分布,从而导致群体有效大小 $N_e$ 的缩小。这可用下式说明:

$$N_e = \frac{4N}{2 + \sigma^2} \quad (\text{Franklin, 1980})$$

式中, $\sigma^2$ 为各家系的子代在新繁育群体中所占比例的方差。

例:某繁育群体有鱼200尾,雌、雄各100尾。假设各家系的产苗数量虽然不一,但选留作为新亲鱼的数量相似,因而方差小,设为2,则

$$N_e = \frac{4}{2 + 2} \times 200$$

但倘若各雌鱼留下的亲鱼数不一致,比如,其中1尾雌鱼留子代101尾,而其它99尾雌鱼各留子代1尾,则均值为2,方差为10,

$$N_e = \frac{4}{2 + 10} \times 200 = 66.67$$

后一种情况的 $N_e$ 仅是前一种情况的1/3。显然,各雌鱼生产子代和留种数量的不平衡,将使后代群体的配子分布发生偏倚,即在一个群体中,某些个体的生殖细胞较多,因而在物种的遗传中起较大作用,某些个体的生殖细胞较少,因而在遗传中起作用较小,这种情况就大大缩小了繁育群体的有效大小。

以上虽是为了阐述方便而假设的例子,在情况要复杂得多的混合交配中,特别在人工繁殖中,雌

鱼有全产、半产及不产等不同情况,受精率也各有高低,每尾雌鱼实际留下的后代数量也就大不相同,这就有使繁育群体有效大小变小的可能。

### 3. 群体数量变动

当一个繁育群体的个体数量由于某种原因而大大减少时(如从一地方繁育群体引数尾、数十尾鱼到另一地作亲鱼,建立又一地方繁育群体),由于这些个体只保存着原群体的遗传变异的一部分,这就降低了群体的有效大小。在这种情况下,群体有效大小是受以后各代群体大小的调和均值的影响的,可用下式(Franklin 1980)表示:

$$N_e = t / \left( \frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} + \dots + \frac{1}{N_t} \right)$$

式中,  $t$  为世代序数

设群体  $A$  由 5 个连续世代组成,每个世代各有鱼 100 尾,共 500 尾,则

$$N_{eA} = 5 / \left( \frac{1}{100} + \frac{1}{100} + \frac{1}{100} + \frac{1}{100} + \frac{1}{100} \right) = 100$$

又设群体  $B$  也由 5 个连续世代组成,每个世代分别有鱼 50、10、320、20 及 100 尾,共 500 尾,则

$$N_{eB} = 5 / \left( \frac{1}{50} + \frac{1}{10} + \frac{1}{320} + \frac{1}{20} + \frac{1}{100} \right) = 27.3$$

由此可见,群体  $B$  的  $N_e$  仅为群体  $A$  的 27.3%, 即减少了 72.7%。这清楚地表明了繁育群体的世代组成对于群体遗传结构的意义,个体数量过少的世代对群体有效大小有不利的影响。

## 影响群体遗传变异的因子

最近十多年来,进化生物学的最重要最惊人的发现之一,是查明了各种生物的群体中有很高水平的遗传异质性(genetic heterogeneity),从而贮存了大量的遗传变异(genetic variation),为生物对环境变化的适应和进化提供了物质基础(Edwards 1977)。

遗传变异丧失的主要影响有:增加同质性,以致适应力(fitness)降低;失去加性遗传方差;增多有害的隐性基因(Meffe 1986)。因此,保存群体的遗传变异也就是保护群体的遗传性能。

“瓶颈” 漂变及近交是影响群体遗传变异的三个重要因子。

### 1. 遗传瓶颈(genetic bottlenecks)

“瓶颈”是指群体数量突然大量减少的现象。由于瓶颈的发生,一个较大的基因库只剩下了为数不多的个体,总变异因而大大减少。瓶颈对于后代的影响(遗传衰退)程度,又取决于原种群的遗传多样性,瓶颈的大小以及个体选择的随机程度。

瓶颈使群体变异丢失的原因有二(Nei et al. 1975):

(1) 数量性状变异的减少 经过一次瓶颈后,数量性状变异的保留比例大体是

$$1 - \frac{1}{2N_e} \quad (\text{Frankel and Soule 1951})$$

式中  $N$  为存留尾数。不难看出,原群体遗传变异的保留比例与群体数量成正比(图 1)。留存 2 尾鱼约可保留 75%,留存 10 尾鱼则可保留 95%。所以,当发生一次严重瓶颈,或者连续发生几次瓶颈时,数量遗传变异就会大大减少。

目前在东南亚、美洲及拉丁美洲广泛养殖的奥利亚罗非鱼(*Oreochromis aurcus*)是美国奥本大学从以色列引入约 30 尾鱼繁衍的后代(Pullin and Lowe-McConnell 1983)。经过这次瓶颈,群体变异丧失了 1.67%。而引入我国的奥利亚罗非鱼,则是 1983 年从奥本大学引入的 33 尾幼鱼繁殖起来的。经过这第二次瓶颈,群体变异又丧失了 1.67%。两次瓶颈共使遗传变异失去 3.3%。现在在我国南方普遍养殖的

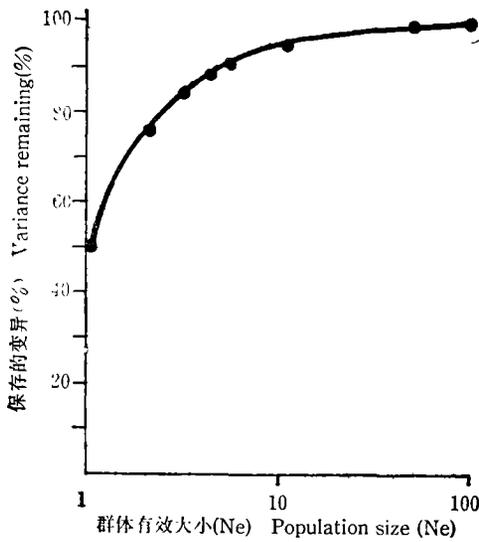


图 1 发生一次瓶颈后群体保留遗传变异比例与有效大小的关系

Fig. 1 Proportion of original genetic variance remaining in populations of various sizes after a single bottleneck

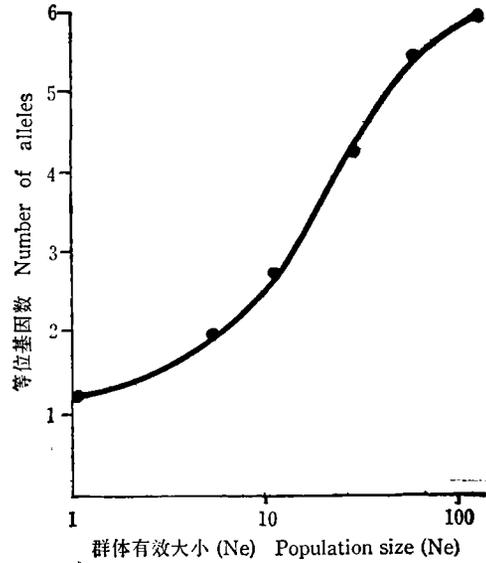


图 2 不同大小群体经过一次瓶颈后的预期等位基因数

Fig. 2 Expected number of alleles present after a single bottleneck in populations of various sizes,

革胡子鲶(*Clarias leathar*)是 1981 年从埃及引入 11 尾鱼苗繁衍的。不过,非经专门测定和与原种种群作科学比较,这类遗传上的损失是不易察觉的,所以往往被人们忽视。

(2) 特殊等位基因的丧失 发生瓶颈时,特殊等位基因(通常是稀有基因)的丧失则是更加危险的事情(Denniston 1987)。虽然,频率在 5 以下的一些等位基因对于整个遗传变异的作用并不算大,但对群体的整个基因库却是重要的。图 2 表示不同大小瓶颈对于稀有等位基因的影响,假定某一位点有 6 个等位基因,频率分别为 0.9、0.02、0.02、0.02、0.02 及 0.02,当瓶颈为 10 时,该位点上平均失去 3 个等位基因;倘若这种损失重复多次,则后果是严重的(图 2)。

$$E_{[n_j]} = m - \sum(1 - P_i)^{2N_0}$$

式中,  $E_{[n_j]}$ ——预期某一位点上保留的等位基因数;  $m$ ——原有等位基因数;  $P_i$ ——第  $i$  个等位基因的频率(从 Denniston 1978 年)。

## 2. 遗传漂变(genetic drift)

当鱼类的一个小群体同原群体隔离开时,该小群体往往不具备该物种或原种群所有的基因类型。经过几个世代以后,这个游离的小群体就可能变得与众不同。例如,在人类,一般认为北美的印第安人是蒙古人的一个小群通过白令海峡迁徙过去的。遗传漂变效应已使印第安人与蒙古人在血型组成上变得不同。

遗传漂变也可认为是一种延长的瓶颈,它可导致变异的不断丧失。漂变使遗传变异减少的情况可用下式表示:

$$D = \left[ 1 - \frac{1}{2N} \right]^t \quad (\text{Frankel and Soule 1981})$$

式中  $t$  为群体大小为  $N$  时的世代数。

漂变使基因丢失的现象与群体的大小有关。群体越小,漂变时间越长,损失的变异越多。例如,一

个含10尾鱼的群体,10代后保存的变异为60%(图3),而含100尾鱼的群体10代后保存的变异是95%,100代后才剩下60.6%。所以,从长远观点看,漂变对于小群体的遗传健康是不利的。据 Allendorf 与 Phelps (1980)报道,克氏蛙(*Salmo clarkilewisi*)的一个群体,由60尾左右野生鱼繁衍14年后,多态位点比例减少了57%,每位点上等位基因平均数减少了29%,平均杂合度减少了21%。许多人对天然群体 (Avisé and Selander 1972, Vrijenhoek 1979, Vrijenhoek and Lerman 1982) 和养殖群体 (Ryman and stahl 1980, Cross and King 1983, Taniguchi et al. 1983) 的研究都证明了漂变的重要性。

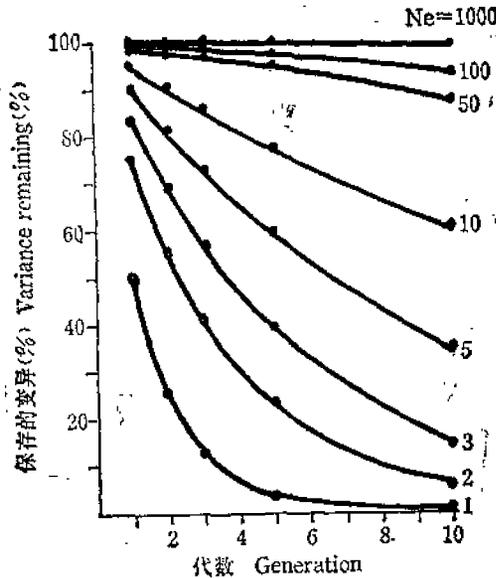


图3 经过1至10代后不同大小群体保留原遗传变异的百分数

Fig. 3 Proportion of original genetic variance remaining in populations of various sizes after 1 to 10 generations

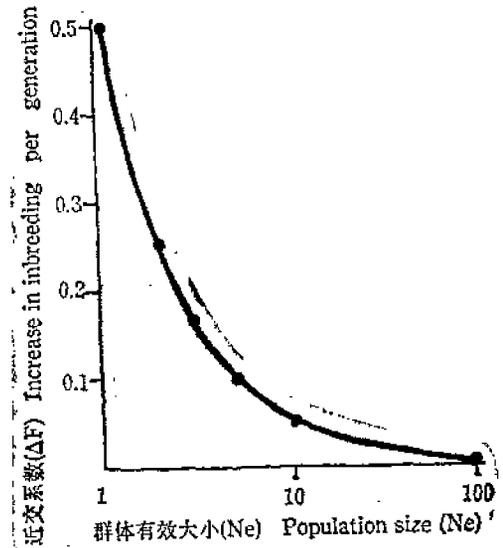


图4 近交系数与亲鱼群体有效大小的关系

Fig. 4 Relationship between increase in inbreeding per generation and population size

### 3. 近交衰退 (inbreeding depression)

小群体亲鱼的交配能大大减少遗传变异,近亲间、尤其兄妹间交配的危害则更为严重,它将导致劣质基因的纯合化,造成近交衰退。近交衰退的主要表现是适应力、生长速度及繁殖能力等的降低。一般说来,10%近交系数( $\Delta F = \frac{1}{2N_e}$ )的近交(大体是5~6尾亲鱼随机交配1代,或25尾亲鱼随机交配5代)可使养殖性能降低5~10%以上(图4)。如 Gjederm (1974)观察到,近交系数提高10%,虹鱼(*Salmo gairdneri*)的孵化率则降低10%,鱼种成活率降低24%。我们的初步试验发现<sup>(2)</sup>,全同胞近交的鲢鱼的生长速度比非近交的慢5%左右。

### 遗传性能的保护

由于捕捞过度、大规模水利建设及工业污染的影响,天然鱼类资源不仅在数量上逐渐减少,种群遗传基质与生态结构亦会重新改组。例如,在过去100多年间,美国克氏蛙的原种种群已丧失了99%以上 (Ejlm 1981)。而人工养殖对象则由于随意的不负责任的近交与杂交以及不适当的管理等而遭受危害。

(2) 李思发等,鲢鱼近交与远交子代生长性能研究(手稿)

人们已逐渐认识到保护鱼类种质资源、保护鱼类繁殖群体,亦即保护鱼类基因库的重要性。

根据联合国粮农组织(FAO)和联合国环境计划署(UNEP)于1980年召开的鱼类遗传资源咨询会议的报告,按照保护的范围和对策,可把鱼类遗传资源的保护分为4级:(1)海洋天然鱼类;(2)内陆水域天然鱼类;(3)增殖种群;(4)人工养殖群体(表1)。

表1 鱼类遗传资源的保护(FAO/UNEP 1981)

Table 1 Conservation of the genetic resources of fish

级别 Level	潜在的遗传问题 Potential genetic problems	保护方法 Conservation methods
海洋天然○类 Wild fish in Oceans	种群灭绝 (extinction)	标志与监察
内陆水域天然○类 Wild fish in inland waters	物种灭绝 遗传侵蚀(genetic erosion)	建立保护区 回放
增殖种群 Enhancement stock	遗传侵蚀力的丧失 近交衰退 野生种群的基因渗入(gene introgression) 适应	控制繁殖 杂交 低温保存(Cryopreservation) 引入遗传性不育的种群(genetic sterilization)
人工养殖群体 Aquaculture population	遗传侵蚀力的丧失 近交衰退 适应	控制繁殖 杂交 低温保存

这里仅讨论天然增殖种群和人工养殖群体的遗传保护。

### 1. 天然增殖种群的遗传保护

由于任何种类在养殖后丧失遗传变异的概率都较高,保护种群的遗传变异的最好方法是在自然环境中保护白繁自育的种群。通常的途径是建立自然保护区,以保护原先在那里栖居的或人工移入的种群。

保护区建成后,科学的管理则是头等重要的事情了。主要工作有:(1)保持保护区生态系统的稳定性,维持生物学的多样性;(2)保护物种的适应能力,尤其是占优势的、营养层次较高的种类,这些种类的衰竭或灭绝,不仅会导致遗传资源的损失,而且会破坏生态系统的平衡。

鉴于我国淡水鱼类资源宝库——长江、珠江、黑龙江等江河的鱼类资源已遭受严重破坏,不少重要经济鱼类已形不成渔汛,迫切需要采取紧急而有效的措施,让鱼类资源休养生息。

### 2. 人工养殖群体的遗传保护

#### (1) 维持亲鱼群体的适当大小

根据前述原理,从短期利益(二、三代)出发,亲鱼群体的有效大小应不少于50尾,因而近交系数 $4F < 1\%$ ,这在雌雄性比为1:1的情况下,雌雄鱼应各不少于25尾;从长期利益(二、三代以上)出发,亲鱼群体的有效大小应在500尾以上,因而 $4F < 0.1\%$ ,在雌雄性比为1:1的情况下,雌雄鱼应分别在250尾以上。前种情况可把近亲交配降低到可以接受的程度( $4F < 1\%$ , Franklin 1980, Soule 1980),后种情况则可基本上避免近亲交配。当然,在条件许可情况下,群体越大越好。当群体有效大小在1000尾以上时,漂变的影响几乎可以忽略不计。此外,要尽可能保持雌雄比例相等。

#### (2) 定期更换亲鱼群体

有关研究业已证明(李思发等,1984, 1987a, 1987b),在池塘里人工繁殖一、二代的鲢、鳙鱼的生长性能已显著落后于天然繁殖的苗种。据此,作者建议,对于鲢、鳙、草鱼、青鱼这些洄游性繁殖、性成熟较晚的鱼类,第一,定期地引入天然种群作为亲鱼,可以减少人为逆向选择的危害,限制瓶颈、漂变及近交等的发生,从而保持天然种群的遗传变异和经济性能。第二,它们的亲鱼群体只使用一代,即不使用它们

在池塘里繁育的后代作亲鱼,且繁育群体的有效大小应不少于50尾。由于这些鱼类的亲鱼一般可使用三、五年以上,故这样做在经济上及技术上是可行的。而对于鲤、鲫、团头鲂、罗非鱼、虹鳟及鲟鱼等封闭性繁殖、性成熟早的鱼类,它们在养殖环境里繁殖的后代可容许参加繁育群体,但繁育群体的有效大小应在500尾以上。

### (3) 杂交和选育

作者等的试验初步表明<sup>[14]</sup>,鲢鱼长江水系种群与珠江水系种群间的远交有可能提高生长速度5%左右,而同胞近交则可能降低生长速度5%左右。这显示了鲢鱼等的选育是有可能产生具有生长优势的后代的。

顺便提及,鳊鲢杂交种在生长上呈显著劣势。如江苏省句容县北山水库的鳊鲢杂交种2<sup>+</sup>时体重为同龄鳊鱼的48%,为同龄鲢鱼的139%,4<sup>+</sup>时相应为29%与77%。有些地方因不明其害而随意生产鳊鲢杂交种,这种盲目生产应予停止。

在狭小范围内进行有限的选择会使种群专一化。而任何种群的专一化将降低基因库的平衡,减少种群在生态上和进化上的可能性。

(4) 在不同地点分别保存,以保护种群间的变异。

### (5) 低温保存

为保留养殖对象高水平的遗传变异,就必需长期饲养相当数量的鱼,这当然是花费较大、旷日持久而且不一定保险的。低温保存鱼类的精、卵细胞以至胚胎就成了人们向往的新路。目前,鱼类精液低温保存技术已达70~80%复活率。如青鱼冻精的受精率已达85%,孵化率56%<sup>[9]</sup>;鲤鱼胚胎低温保存也有了可喜的进展(文汇报,1987年5月8日);但都还没有达到生产应用水平。低温保存技术一旦获得突破和完善,必将对鱼类人工繁殖技术带来巨大的变革,大大促进鱼类遗传工程的发展,有利于繁殖和生存受到严重威胁的鱼类种质资源的保存。

### (6) 正确地应用人工繁殖和育种技术

人工繁殖技术是把鱼类的全部生活史置于人类控制之下的一项关键性工艺。正确地使用这一技术对鱼类遗传性能的保护可起积极的作用,如使用大量的和来源不同的亲鱼以避免近交和瓶颈,人为地保存有价值的或者潜在价值的群体以供使用等。雌核发育等育种新技术可以制造并保存有益的纯合基因型。但另一方面,由于群体的纯化,也可能产生隐性基因得以发展的结果,而大部分隐性基因是不同程度地有害的。当然,只要这一技术应用得当,尽管每一纯合系只保存了很少的遗传变异,但许多纯合系在一起则相当于保存了大量的遗传变异。让这些纯合系交配,就可能获得杂合性变异和杂种优势,这种优势可比雌核发育纯合系提高30~40%。

## 结 语

本文就鱼类繁育群体的有效大小,影响该大小和遗传变异的因子进行了讨论分析,提出了保护鱼类繁育群体遗传性能的建议。

对于鲢、鳊、草鱼及青鱼等洄游性产卵、性成熟较晚的鱼类,应定期地从天然水体引入原种作为亲鱼,且只使用一代,不使用它们在池塘里人工繁育的后代作亲鱼。地方繁育群体的有效大小应不少于50尾,对于鲤、鲫、团头鲂、鲟、罗非鱼及虹鳟等在封闭水体中繁殖,性成熟较早的鱼类,人工繁殖的后代可容许参加繁育群体,但繁育群体的有效大小应在500尾以上。这些措施可以减少稀有基因的丧失和近交的影响,可以避免瓶颈和漂变所导致的遗传变异的侵蚀。

由于任何鱼类家养后丧失遗传变异的可能性都相当大,最好的方法仍然是在天然环境里建立繁保护区,使其自然繁衍。

(9) 湖南师范大学鱼类研究室。1986, 鱼类精液超低温保存研究小结。

## 参 考 文 献

- [1] 李思发等, 1984. 长江水系鲢鱼和江水系鲢鱼的生长差异. 水产学报, 8(3): 211—218.
- [2] 马基尔, W. B. (梁中宇译), 1979. 数量遗传学原理. 人民出版社.
- [3] 爱德华兹, K. J. R., (彭奕欣译), 1981. 现代生物学的进化论. 北京师范大学出版社出版.
- [4] Allendorf, E. W. and S. R. Phelps, 1980. Loss of genetic variation in a hatchery stock of cut-throat trout. *Trans. Am. Fish. Soc.* 109: 537—543.
- [5] Avise, J. C. and R. K. Selander, 1972. Evolutionary genetics of cave-dwelling fishes of the genus *Astyanax*. *Evolution*. 26: 1—19.
- [6] Cross, T. F., and J. King, 1983. Genetic effects of hatchery rearing in Atlantic salmon. *Aquaculture*. 33: 33—40.
- [7] Denniston, C., 1973. Small population size and genetic diversity: implications for endangered species. Pages 281—289 in S. A. Temple, ed. *Endangered birds: management techniques for preserving threatened species*. Univ. Wisconsin, Madison, WI.
- [8] FAO/UNEP, 1981. Conservation of the genetic resources of fish: problems and recommendations, Report of the Expert Consultation on the genetic resources of fish. Rome, 9—13 June 1980. *FAO Fish. Tech. Pap.* 217: 43p.
- [9] Franklin, J. R., 1980. Evolutionary change in small populations. Pages 135—139 in M. E. Soule and B. A. Wilcox, eds. *Conservation biology: an evolutionary ecological perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- [10] Frankel, O. H. and M. E. Soule, 1981. *Conservation and evolution*. Cambridge Univ. press, New York, NY.
- [11] Gjedrem, J., 1974. Oppdrett av laksefisk (Production of salmonids). *Lecture notes*. Institute of Animal Genetics and Breeding, Norway, 143p.
- [12] Hjelm, L., 1981. Opening address. Pages 11—12 in N. Ryman, ed. *Fish Gene Pools*. *Ecol. Bull.* (Stockholm) 34.
- [13] Li, Sifa et al., 1987a. Growth performance of different populations of silver carp and bighead. *Proc. World Symposium on Selection, Hybridization and Genetic Engineering in Aquaculture*. Bordeaux (France), 27—30 May 1986. Vol. I. Berlin. p 243—256.
- [14] Li, Sifa et al., 1987b. A genetic study of growth performance of silver carp from Changjiang River and Zhujiang River. *Aquaculture*. 65: 93—104.
- [15] Meffe, G. K., 1986. Conservation genetics and the management of endangered fishes. *Fisheries*. 11 (1): 14—23.
- [16] Nei, M., T., Maruyama, and R. Chakraborty. 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*. 29: 1—10.
- [17] Pullin, R. S. V. and R. H. Lowe-McConnell, 1982. *The biology and culture of tilapia*. ICLARM. Conference Proceedings 7. 432p. International Centre for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines.
- [18] Ryman, N. and G. Stahl, 1980. Genetic changes in hatchery stocks of brown trout (*Salmo trutta*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 82—87.
- [19] Taniguchi, N., K. Sumantadinata, and S. Iyama, 1983. Genetic change in the first and second generations of hatchery stock of black seabream. *Aquaculture*. 35: 309—320.
- [20] Vrijenhoek, R. C., 1979. Genetics of a sexually reproducing fish in a highly fluctuating environment. *Am. Nat.* 113: 17—19.
- [21] Vrijenhoek, R. C. and S. Lerman, 1982. Heterozygosity and developmental stability under sexual and asexual breeding systems. *Evolution*. 36(4): 768—776.