

# 拖网选择性对鱼类表型性状的选择作用研究\*

梁振林<sup>1,2</sup> 孙鹏<sup>1</sup> 唐衍力<sup>1</sup> 黄六一<sup>1</sup> 鲁泉<sup>1</sup> 刘长东<sup>1</sup> 刘群<sup>1</sup>

(1. 中国海洋大学水产学院 青岛 266003; 2. 山东大学威海分校海洋学院 威海 264209)

**提要** 参照渔业生物学、渔业资源解析学、数量遗传学等有关理论模型,并应用数值模拟方法,对长期选择性捕捞(重点为渔具选择性)是否参与造成了渔业资源的生物学变化(体长、性成熟等)进行某些基础性探索。设计了一个具有一定体长遗传特征的模拟鱼类种群,并利用一种具有固定选择性参数的拖网对其进行长期捕捞。结果表明,多年的持续的捕捞压力使得模拟种群中鱼类体长逐渐减小,减小的幅度随开发率的增大而增大,而终止捕捞后种群的体长并没有发生恢复的迹象,说明这种变化很可能伴随种群遗传的变化,具有自然不可逆性。

**关键词** 拖网选择性, 表型性状, 和协系数

**中图分类号** S97

过度捕捞导致许多海洋渔业开发种群的表型性状发生了变化,主要表现在生长特征方面,例如个体小型化、低龄化和性早熟等现象(任一平等, 2001; 金显仕, 1996),但对造成这些现象的原因,除了种群年龄结构的低龄化以外,并没有一个公认的合理解释。许多国外文献也都指出,海洋捕捞可能引起鱼类表型特征的进化(Conover *et al.*, 2002),捕捞引起鱼类进化具有普遍性(Stockwell *et al.*, 2003)。中国在海洋捕捞引起的鱼类进化方面的研究几乎处于空白状态,迄今为止,主要集中在海洋渔业开发种群的生物学特征变化方面的描述性研究(丘盛尧, 1995),但对其变化的原因和机制尚缺乏系统的理论和实证性研究。其中特别是鱼类种群的生物学特征变化,仅仅以“鱼类自适应战略”、“鱼类营养条件变化”以及“海洋环境变化”等概念来解释,并认为如果限制捕捞强度,鱼类的生物学性状应该可以得到恢复(Law, 2000)。笔者认为,除了“营养”、“环境”等外界因素的变化以外,由于捕捞渔具对捕捞个体具有定向选择性(例如过滤性渔具的捕大留小),这种定向选择长期高强度地作用于鱼类种群,是导致鱼类生物学性状变化的重要原因。

捕捞渔具对捕捞对象的选择性有多种多样,但

主要是体长选择,即捕捞某一体长范围的鱼类。本文通过构建一个虚拟鱼类种群,并用最广泛的拖网捕捞对该种群进行作用,以表型性状中体长的变化为研究对象,运用数值模拟的方法探讨拖网的网目选择性和捕捞强度大小对虚拟种群的体长分布产生的影响,同时探讨这种影响的稳定性,以期对渔业资源的管理策略提供某种启示和参考依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 相关理论与概念

**1.1.1 选择作用** 经济鱼类生活史上通常受到自然选择和人为选择的作用。自然选择的作用使候选种群中的个体繁殖机会不均等,造成这种繁殖机会不均等的机制主要有:(1)个体繁殖能力不同;(2)个体生活力不同。繁殖的个体把自身的基因、性状遗传给下一代,从而使不同的个体对后代的贡献不一致。人为选择指人工的选种、渔业捕捞等。对于捕捞对象的经济鱼类来说,渔业捕捞对其影响很大。一般来说,渔业捕捞是有选择性的,主要包括选择经济价值高或数量大的鱼类、产量高的渔场、渔期和渔具渔法,而对于一个具体鱼类种群来说,选择性捕捞最重要的是针对鱼类个体的大小来进行。

\* 国家科技支撑计划项目, 2006BAD09A05 号; 农业部项目“渔具渔法专项调查与渔具选择性专题研究”资助, 2006—2007。  
梁振林, 中国海洋大学水产学院教授, 山东大学威海分校海洋学院院长, 博导, E-mail: liang@ouc.edu.cn

收稿日期: 2007-11-17, 收修改稿日期: 2007-12-28

自然选择和捕捞选择的效应是矛盾的。自然选择有利于个体生活力、适应性的提高, 而捕捞选择则从经济利益出发, 选择生长好, 体型肥大的个体, 捕捞选择是逆向的, 即选择的个体并不是被留下的, 这就意味着体型较大的个体如果在繁殖之前就被捕捞的话, 其基因也会随着捕捞的进行而消失, 从而对种群的性状产生相应的影响。

**1.1.2 拖网选择性** 拖网对鱼类的选择作用主要来自于囊网, 其网目选择性一般可用一条类似“S”型的曲线来描述, 依据鱼类的体形特征、行为特性等因素的影响, 有 Logistic 曲线和 Richards 曲线(孙满昌, 2004)形式, 但是 Logistic 曲线为其最基本的形式。本文以 Logistic 曲线描述拖网选择性:

$$S(l) = \frac{1}{1 + \exp[-\beta_s(l - L_{50\%})]} \quad (1)$$

其中,  $S(l)$  是体长为  $l$  的个体的选择率,  $\beta_s$  是选择曲线的斜率,  $L_{50\%}$  是拖网选择率为 50% 时的体长, 与网目尺寸  $M_s$  有关。

选择系数  $S_f$  与网目尺寸  $M_s$  的关系为:

$$L_{50\%} = S_f \times M_s \quad (2)$$

一般情况下, 选择系数为拖网的 50% 选择体长 ( $L_{50\%}$ ) 与拖网囊网的网目大小 ( $m$ ) 之间成正比例关系 (Gulland, 1969), 其比例系数称为选择系数  $S_f$ , 该系数对体型大致相同的鱼来说变化并不大。

对于不同体型的鱼类, 相应的选择系数  $S_f$  是不同的。在本文中, 假设所模拟的鱼类体型是纺锤型的, 则  $S_f = 3$  (詹秉义, 2000)。

**1.1.3 鱼类的死亡系数和存活率** 种群受到捕捞作用时总的死亡率为 (Paloheimo *et al*, 1964):

$$Z = F + M \quad (3)$$

$$F(l) = S(l) \times F_{\max} \quad (4)$$

由公式 (3) 和 (4) 得出受捕捞种群的总死亡系数  $Z_1(l)$  为:

$$Z_1(l) = S(l) \times F_{\max} + M \quad (5)$$

其中,  $l$  为体长段的中值,  $S(l)$  为体长为  $l$  的个体的选择率,  $F_{\max}$  为最大捕捞死亡系数,  $M$  为自然死亡系数。

鱼类的存活率 (*Survival*) 是指在指定时间区间之后, 存活个体的数量与最初数量的比值, 通常以一年为单位 (Ricker, 1975):

$$Survival = \frac{N_{t+1}}{N_t} = \exp(-Z) \quad (6)$$

其中,  $N_t$  表示种群第  $t$  年的个体数量,  $N_{t+1}$  表示第  $t+1$  年的个体数量。

由公式 (5) 和 (6) 得出受捕捞选择作用的个体的存活率  $Survival_1(l)$  为:

$$Survival_1(l) = \exp\{-[S(l) \times F_{\max} + M]\} \quad (7)$$

由公式 (6) 得到未受捕捞的种群总死亡系数为  $Z_2(l)$ :

$$Z_2(l) = M \quad (8)$$

由公式 (6) 和 (8) 得到未受捕捞个体存活率  $Survival_2(l)$  为:

$$Survival_2(l) = \exp(-M) \quad (9)$$

**1.1.4 开发率** 开发率是鱼类种群在特定时期内被捕捞的数量和开始时该种群总数量之比值。用  $E$  表示 (詹秉义, 2000):

$$E = \text{被捕捞的尾数} / \text{种群的初始尾数} \quad (10)$$

**1.1.5 和协系数** 在捕捞选择的作用下, 对鱼类种群进行开发, 开发率限定每年的捕捞额度, 同时也决定了进行子一代繁殖的剩余种群的数量, 与留存率之间存在着一定的比例关系, 即:

$$[S_1(l) \times N_1 + S_2(l) \times N_2 + \dots + S_n(l) \times N_n] \times H = (1 - E) \times N \quad (11)$$

其中,  $N_1 \dots n$  为每个体长组的分布数量,  $N$  为整个种群数量,  $H$  为和协系数,  $E$  为开发率, 选取不同的开发率, 模型当中对应不同的和协系数控制种群的数量。

## 1.2 数值模拟方法

**1.2.1 基本假设** 为了突出拖网捕捞选择作用的影响 (唐衍力等, 2003), 使问题尽量简单化, 在此做如下假设: (1) 模拟种群为单年生, 初始状态的种群体长分布符合正态分布; (2) 种群的初始性比和捕捞后剩余群体的性比为 1:1, 个体繁殖完全是随机的, 且繁殖后性比不变; (3) 个体体长取父系、母系的遗传获得, 不考虑后天的营养和隔代遗传的因素, 生成的子一代为全同胞; (4) 种群在繁殖前, 一次性完成捕捞作用; (5) 无论存在或不存在捕捞, 种群总能保持相同的数量水平, 不考虑过度捕捞和种群密度效应的影响。

为了体现留存率和体长的随机变异, 在受捕捞作用的个体存活率  $S_1(l)$  和子一代体长中加入白色噪音  $Cov$ 。产生白色噪音的方法如下 (Press *et al*, 1986):

假定表形性状特征值  $L$  在群体中呈现正态分布, 正态分布的随机变量通过 Box-Mueller 方法 (Press *et al*, 1986) 产生。选择两个单一分布的随机数  $U_1$  和  $U_2$  并设定:

$$Z_1 = \sqrt{-2\log(U_1)} \times \cos(2\pi U_2) \quad (12a)$$

$$Z_2 = \sqrt{-2\log(U_1)} \times \sin(2\pi U_2) \quad (12b)$$

其中,  $Z_1$  和  $Z_2$  是平均值为 0, 方差为 1 的正态随机变量。结合公式(10a)、(10b)可得出每个体长组的存活率  $S_1(l)$  :

$$S_1(l) = S_1(l) + Cov \times S_1(l) \times Normal\_2 \quad (13)$$

$$rndn(i + 1, j + 1) = rndn(i + 1, j + 1) + Cov \times rndn(i + 1, j + 1) \times Normal\_2 \quad (14)$$

其中,  $Cov$  为加入的白色噪音。

**1.2.2 模拟方法与过程** 首先由计算机在设定体长范围内随机产生一个体长符合正态分布的虚拟种群, 然后对这个种群按照给定的拖网网目选择性曲线, 对每个体长组按选择率进行剔除(捕捞), 所有体长组的剔除总和与给定的开发率相吻合。对于剩余群体, 随机抽取雌雄进行交配, 交配的一组鱼产生子一代的概率相同, 为全同胞, 并且互不交叉, 不考虑转录与表达的调控、不考虑表观遗传(杨俊宝等, 2005)的影响和环境对表型的修饰(于丹, 1994), 只考虑基因型, 结合数量遗传学中全同胞的父系基因同源的概率为 1/2, 母系基因同源的概率也为 1/2, 随机抽取父系、母系的体长特征(盛志廉等, 2001)作为子一代的体长。在繁殖子一代的过程中加入和协系数, 以保持子一代的群体数量与初始种群数量  $S_s$  相同, 然后再进行下一年度的捕捞。如此循环 10 年, 观察虚拟种群体长组成的变化情况。虚拟种群的初始体长分布和拖网网目选择性曲线的关系如图 1 所示。

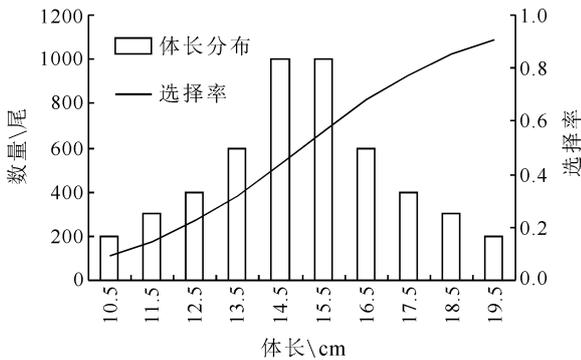


图 1 模拟种群的初始体长分布和选择性曲线

Fig.1 Distribution of initial body length and the curve of selectivity for simulated population

为了检验经过捕捞选择作用后发生的种群体长分布变化的是否具有不可逆性, 在对虚拟种群进行 10 年的选择性捕捞作用后, 完全停止捕捞作用, 使种群在保持种群数量的条件下自然繁殖循环 10 年, 观察其体长组成的变化情况。模拟计算的程序流程如图

2 所示, 各种参数值的假设依照经验值(朱伟俊等, 2007), 见表 1。

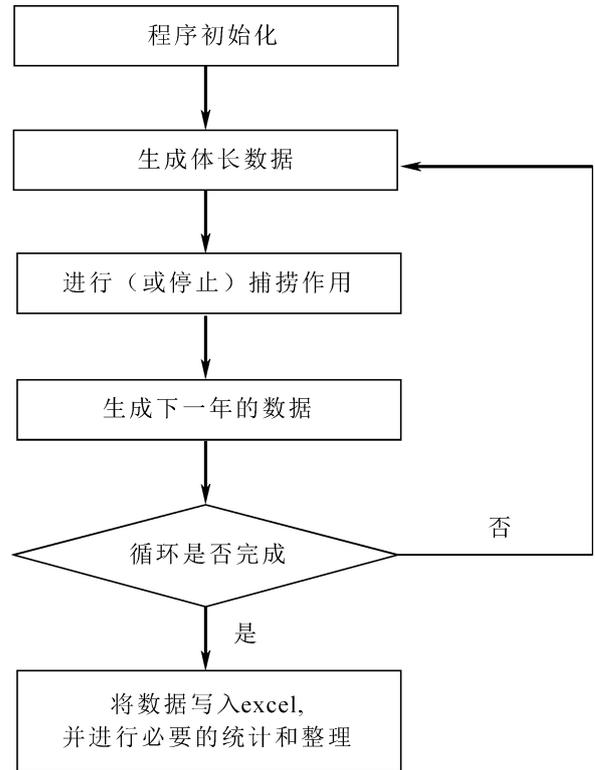


图 2 模拟计算流程图

Fig.2 Flowchart of the simulation

表 1 模拟计算中涉及的参数值

Tab.1 The parameters for simulated fish population and trawl mesh selectivity

$S_s$	$M_s$	$S_f$	$s$	$M$	$L_{50\%}$	$Cov$
5000	5	3	0.5	1	15	0.2

## 2 结果

### 2.1 捕捞选择对种群体长分布的影响

图 3 为不同开发率条件下种群体长分布受拖网选择性捕捞作用 10 年的变化趋势, 图中取 10 年中 1、3、5、7、10 年的数据表述体长组成的变化情况。总体上看, 在 0 开发率, 即在无捕捞作用的情况下, 种群基本维持了正态分布的体长特征, 如图 3a 所示。而在捕捞选择作用下, 种群的体长分布从开始时候的正态分布, 随着捕捞年数的增加, 其优势体长组逐渐向左偏移, 即小体长组鱼的尾数逐年增加, 大体长组的尾数逐年减少, 最终导致种群中鱼的体长特征呈明显变小的趋势, 而随着开发率的增加, 这种变化的速度明显加快, 如图 3b—d 所示。

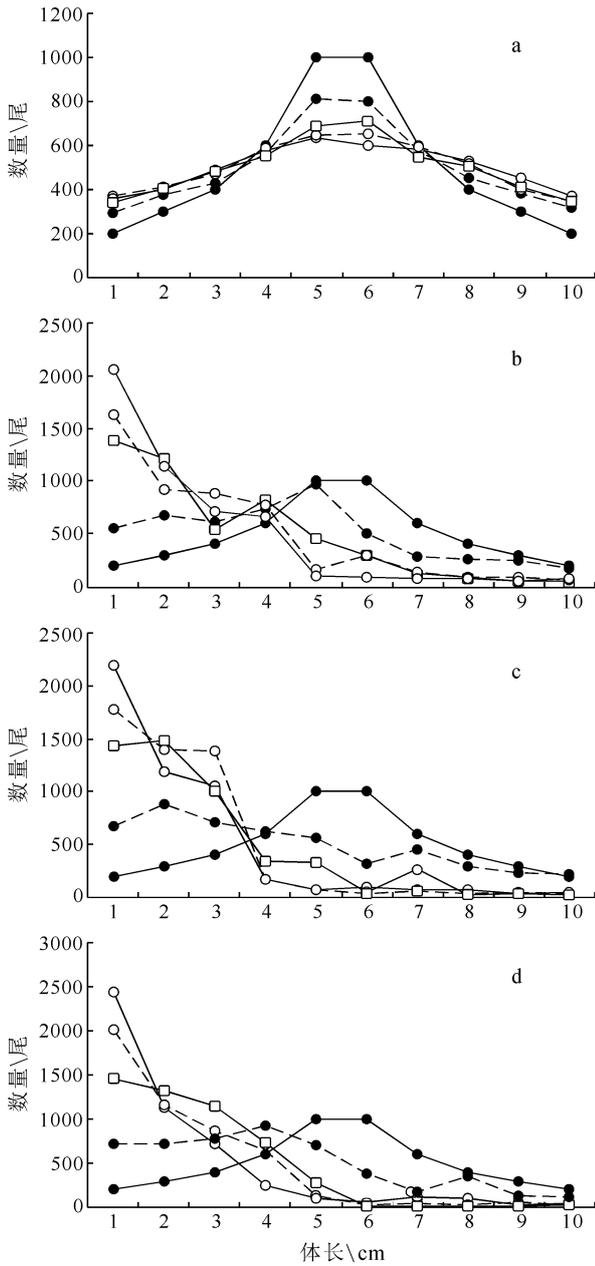


图3 开发率分别为0、30%、50%、70%时10年间的种群体长组成变化

Fig.3 Change in fish body length distribution with different  $E$  values  
a.  $E = 0$ ; b.  $E = 30\%$ ; c.  $E = 50\%$ ; d.  $E = 70\%$ 。— — : 1年;  
--- --- : 3年; —□— : 5年; --- --- : 7年; — — : 10年

2.2 终止捕捞(禁渔)对种群体长分布的影响

图4为以不同的开发率捕捞10年后终止捕捞,其后种群自然繁衍10年的体长分布的变化趋势,取11、13、15、17、20年的数据表述体长组成的变化情况。由图4可以看出,无论何种开发率,在终止捕捞后的10年中,其体长分布基本上维持了捕捞结束时的状况,没有产生明显的变化。

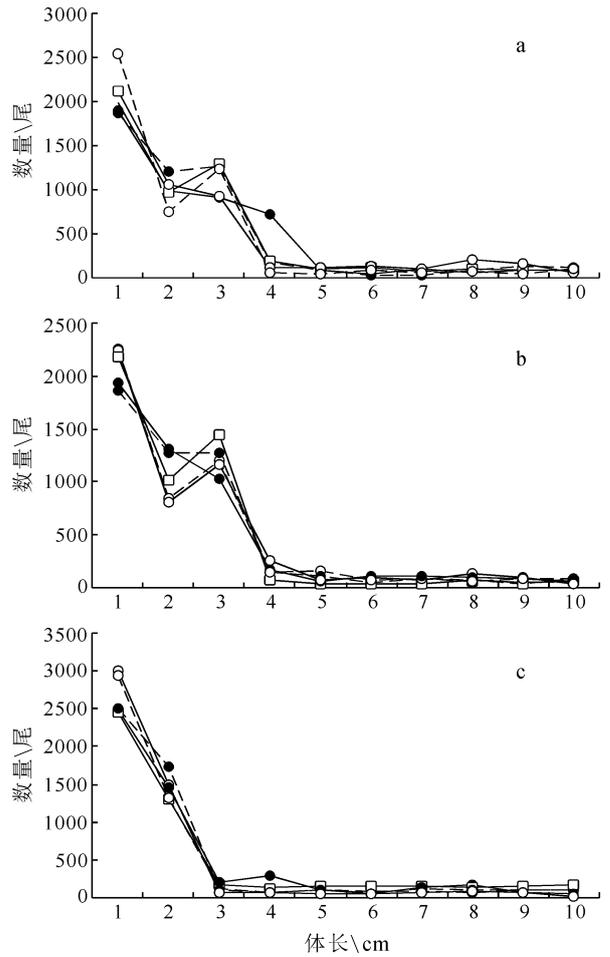


图4 终止捕捞后的10年间种群自然繁衍的体长组成变化  
Fig.4 Change in fish body length with different  $E$  values in 10 years after fishing termination

a.  $E = 30\%$ ; b.  $E = 50\%$ ; c.  $E = 70\%$ 。— — : 11年; --- --- : 13年; —□— : 15年; --- --- : 17年; — — : 20年

图5表示的是在不同开发率条件下,前10年实施捕捞,后10年停止捕捞时种群平均体长与一直没

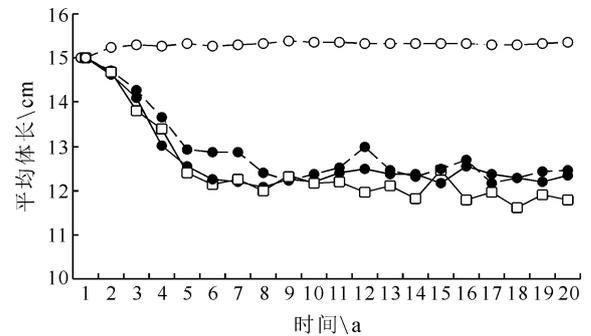


图5 不同的开发率下平均体长的变化趋势

Fig.5 The change in average length with different  $E$  values  
--- --- :  $E = 30\%$ ; — — :  $E = 50\%$ ; —□— :  $E = 70\%$ ;  
— — :  $E = 0$

有捕捞时种群的平均体长的变化情况。由图 5 看出, 在实施一定强度捕捞时, 种群平均体长逐年下降的趋势很明显, 而且捕捞强度越高(开发率越大), 平均体长的下降越是剧烈。其中开发率 50%和 70%时, 大约捕捞 6—7 年种群平均体长已经下降到最低点, 其后基本没有明显变化, 这是由于种群体长分布与拖网网目选择性的相互关系所决定的。在终止捕捞后, 种群的平均体长也基本维持了捕捞结束时的水平。

### 3 讨论

大部分的鱼类在经过较大的捕捞胁迫后, 其生物学特性都随之发生了较大的变化, 其中表现比较明显的就是体长的变化。对于渔业资源的生物学特性发生变化的原因, 目前有两种观点, 一是环境使然说, 一是捕捞胁迫说(Law, 2002), 但目前哪一种观点都尚未找到关键的证据。本文中对于鱼类种群的体长分布在捕捞选择性作用下的变化情况进行了简化模拟, 在其中加入遗传相关因素, 得到的结果充分说明捕捞胁迫对鱼类的表型性状的变化起到明显的作用, 最终具体体现在多年间鱼类体型的小型化上, 捕捞对鱼类表型性状的变化起主要因素。由于拖网渔具的个体选择特性, 在同一种群当中, 体长较大的个体遭受的捕捞压力比较小的个体要大, 死亡率也比较高, 被捕的数量明显比小个体的多, 较大的个体在种群中的比例降低, 整个种群的体长有明显下降的趋势。同时, 随着较大个体的死亡, 较好的显性表形基因也随之消失, 在进化中基因的转变通常是不可逆的(Erik *et al*, 2004), 因而捕捞选择性导致种群有小型化的趋势(Mercedes *et al*, 1995), 并且鱼类的遗传基因发生了变化, 始终处在于小型化中。

本文从拖网渔具的选择性对体长特征的影响入手(尼科里斯基, 1982), 利用数值模拟的方法, 对渔具选择性在渔业资源生物学特征的长期变化中的影响进行了初步研究。在拖网捕捞选择性的作用下对鱼群的体长特征变化进行的多年模拟, 所得出的结论与近几十年渔业资源生物学特性的大幅度变化的趋势相吻合。在这个变化中包括鱼类的遗传特性在内的多项因素都参与在其中, 数量性状的表型值是有遗传效应和环境效应共同决定的, 遗传效应是产生表型变异的内在原因, 环境效应是表型变异的外部原因, 本文在对种群的模拟过程中, 对于环境效应等外部原因仅仅简单地用白色噪音来代替, 在其他方面也做了许多简化和假设。在下一阶段的工作中, 将尝

试把性成熟年龄、性成熟比例、生长参数、死亡率等因素加入到模拟过程, 并探讨不同的选择性参数对鱼类性状参数的影响。

### 参 考 文 献

- 于 丹, 1994. 水毛茛种群生态学研究. 水生生物学报, 18(3): 263—271
- 丘盛尧, 1995. 黄渤海蓝点马鲛资源数量变动的研究. 现代渔业信息, 10(3): 16—19
- 朱伟俊, 梁振林, 徐宾铎, 2007. 拖网选择性引起的鱼类表型性状选择差的初步研究. 海洋湖沼通报, (1): 93—100
- 任一平, 高天翔, 刘 群等, 2001. 黄海南部小黄鱼 *Pseudosciaena plyactis* (Bleeker) 渔获群体结构与繁殖特征的初步研究. 海洋湖沼通报, (1): 41—46
- 孙满昌, 2004. 渔具渔法选择性. 北京: 中国农业出版社, 57—62
- 杨俊宝, 彭正松, 2005. 多倍体植物的表现遗传现象. 遗传, 27(2): 335—342
- 金显仕, 1996. 黄海小黄鱼生态和种群动态的研究. 中国水产科学, 3(1): 32—46
- 唐衍力, 黄六一, 赵芬芳, 2003. 关于拖网选择性影响因子的分析研究. 海洋湖沼通报, (3): 89—95
- 盛志廉, 陈瑶生, 2001. 数量遗传学. 北京: 科学出版社, 15—23
- 詹秉义, 2000. 渔业资源评估. 北京: 中国农业出版社, 84—88, 244—246
- 尼科里斯基著, 黄宗强译, 1982. 鱼类种群变动理论. 北京: 农业出版社, 272—287
- Conover D O, Munch S B, 2002. Sustaining fisheries yields over evolutionary time scales. *Science*, 297: 94—96
- Erik H Williams, Kyle W Shertzer, 2004. Effects of fishing on growth traits: a simulation analysis. *Fishery Bulletin*, 103: 392—403
- Law R, 2002. Selective fishing and phenotypic evolution: past, present and future. ICES Annual Science Conference. Paloheimo J E, Cadima E. On statistics of mesh selection, ICNAF Serial 1964, No.1394/Doc. No.98
- Law R, 2000. Fishing, selection, and phenotypic evolution. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 659—668
- Mercedes Lee, Carl Safina, 1995. The effects of overfishing on marine biodiversity. *The Journal of Marine Education*, 13: 5—9
- Paloheimo J E, Cadima E, 1964. On statistics of mesh selection. ICNAF Serial No.1394/Doc. No.98
- Press W H, Flannery B P, Teukolsky S A *et al*, 1986. *Numerical Recipes*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 191—225
- Ricker W E, 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull Fish Res Board Can*, 191: 1—382
- Stockwell C A, Hendry A P, Kinnison M T, 2003. Contemporary evolution meets conservation biology. *Trends Ecol Evol*, 18: 94—100

## NUMERIC SIMULATION ON IMPACT OF TRAWL MESH SELECTIVITY ON PHENOTYPIC TRAITS OF FISH POPULATION

LIANG Zhen-Lin<sup>1,2</sup>, SUN Peng<sup>1</sup>, TANG Yan-Li<sup>1</sup>, HUANG Liu-Yi<sup>1</sup>, LU Quan<sup>1</sup>, LIU Chang-Dong<sup>1</sup>, LIU Qun<sup>1</sup>

(1. Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao, 266003; 2. Marine College, Shandong University at Weihai, Weihai, 264209)

**Abstract** Constant long-time use of a certain fishing net selectivity may affect the phenotypic traits of fish population, such as body length and sex maturity. By referring to several models in fishery biology, fishery resource analytics, and quantitative genetics, a numeric simulation was conducted. A fish population having long-standing body length was designed for the simulation, upon which a trawl net of a certain mesh size and selectivity parameters was applied for long-period fishing. The result shows that, under such operation for several years, the statistic body length of the fish population had been reduced. Furthermore, the size reduction may become a genetic adaptation for the whole population, which is probably, unfortunately, irreversible.

**Key words** Trawl mesh selectivity, Phenotypic traits,  $H$  coefficient