

# 刺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> 闫伟<sup>1</sup> 孙鹏<sup>1</sup> 黄六一<sup>1</sup> 唐衍力<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** 本研究从刺网选择性对鱼类表型性状的影响入手,应用数值模拟方法,模拟了一个具有一定体长特征的鱼类种群,利用具有多项选择参数(曲线标准差,最适体长 $l_0$ ,选择性因素 $R_0$ )的刺网曲线对其进行长期捕捞作用,并在去除捕捞的情况下探讨这种影响的稳定性。结果表明,刺网捕捞作业长期作用于鱼类种群,会对种群体长组成产生深远的影响,开发率( $E$ )越大,效果越明显。当刺网最适捕捞体长与初始种群优势体长重合时( $l_0 = 15$ ),造成种群体长分布峰值的分化;如果 $l_0 > 15$ ,则导致种群体长组成向小型化方向偏移;反之则会造成种群体长组成向大型化方向偏移;而且这种影响可能伴随遗传因素,具有不可逆性。

**关键词** 刺网选择性,表型性状,标准差,开发率

**中图分类号** S931

渔业资源个体小型化现象,在我国的淡水渔业(朱成德等,1979)和海洋渔业(金显仕,1996)中都广泛出现。引起渔业资源小型化的原因是多种多样的。栖息地破坏、洄游受阻、产卵场减少(曹文宣等,1991)、食物缺乏(Law *et al.*, 1989)等环境压力都有可能阻碍鱼类的正常生长,导致小型化。作者认为,除了各种环境因素会影响到鱼类的生长外,长期的捕捞作业对个体的定向选择作用,是导致鱼类表型性状变化的重要原因,并且由于被捕捞个体的基因随之消失,这种影响很可能伴随着遗传因素(梁振林等,2008)。

渔具选择性对鱼类种群的影响是多方面的。在本研究中,作者主要关注刺网对鱼类体长的选择作用。构建了一个具有一定体长特征的鱼类种群,使用具有特定选择参数的刺网捕捞曲线对其进行长期的捕捞作用,来考察刺网选择性是否对该种群的体长组成造成影响,并且在去除捕捞的情况下探讨这种影响的稳定性,以期能为捕捞压力引起鱼类种群变动方面的研究提供理论依据。

## 1 研究方法

### 1.1 相关概念与参数

#### 1.1.1 渔具选择性 选择性(Selection)不是单纯的

量的概念,而是一个涉及渔获过程各个方面、各个因素的过程。渔具选择性可以被认为是任何引起鱼类被捕概率随鱼体特征值(体长、体周、年龄等)变化的过程(孙满昌,2004)。选择性可能在渔获过程的不同阶段发生,不同阶段的选择性所对应的资源量就有所不同,因此广义的渔具选择性包括资源选择性、可捕资源选择性以及接触资源选择性三个范畴。而狭义的渔具选择性是指特定的渔具只捕捞具有特定种类或者具有特定生物学特征的对象。它是渔具特性与捕捞对象形体特征及行为特征相互作用的结果。对于一个具体的经济鱼类种群来说,选择性捕捞最重要的是针对鱼类体长的大小来进行(庄兴福等,1993),这称为尺寸选择性(Size selection),本文中所提到的选择性也主要指尺寸选择性。

**1.1.2 刺网选择性曲线** 刺网是一种具有高选择性的渔具,其对整个渔业开发种群的取样是有偏差的。刺网渔具的渔获方式主要有刺入、楔入和缠绕,个体较小的捕捞对象可以穿过网目,而个体较大的捕捞对象在接触渔具后因为无法刺入而可以逃逸(张健等,2005)。有研究认为,当目标种类个体大小与最适捕捞体长相差 20% 时很难被捕获。因此可以想象,

\* 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,2007.01—2008.12。梁振林,教授,博导,E-mail: liang@ouc.edu.cn

收稿日期:2010-04-13,收修改稿日期:2010-06-18

刺网渔具选择性曲线是一条钟型的曲线, 亦称单峰的概率分布曲线(张健等, 2006)。由于刺网种类的不同和渔获对象的多样性, 选择性曲线也可能是多峰的曲线。早期的刺网渔具选择性研究都假设选择性曲线是对称的, 但是, 在很多研究中发现, 倾斜的选择性曲线(不对称)有时更符合刺网的渔获组成。

刺网选择性曲线( $S$ )主要的表达方式有对称单峰曲线(Normal curve)、不对称的单峰曲线(对数正态分布、Gamma 分布、倾斜正态分布、双边模型)和双峰曲线等。本研究为了简化刺网渔获方式, 重点突出它的高选择性, 选取最基本的曲线, 即对称单峰曲线, 其表达形式如下:

$$S(R_{ij}) = \exp \left[ -\frac{(R_{ij} - R_0)^2}{2\sigma^2} \right] \quad (1)$$

其中,  $R_0$  为选择性因素(SF), 也可称为众数相对体长, 表示选择性曲线中选择率最大处所对应的相对体长,  $R_0 = l_0 / m$ ;  $R_{ij}$  为鱼类的相对体长,  $R_{ij} = l_j / m_i$ ,  $l_j$  是第  $j$  组鱼体长,  $m_i$  为第  $i$  种网目大小;  $\sigma$  是模型标准差, 决定了选择性曲线的宽度。

上述曲线是表示相对体长的渔具选择性, 根据 Baranov 几何相似原理, 上述公式还可以表达为绝对体长的选择性曲线:

$$S(l_j) = \exp \left[ -\frac{(l_j - R_0 \cdot m)^2}{(m \cdot \sigma)^2} \right] \quad (2)$$

选择性曲线是为了方便渔具选择性的表示和计算而假设的, 选择合理的选择性曲线参数和估算方法决定了实验结论的拟合优度。本研究选择公式(2)来表示刺网渔具选择性, 并且假设所模拟的鱼类体型是纺锤形的, 因此  $R_0 = 3$  (张鹏等, 2005)。

**1.1.3 开发率** 经济鱼类种群的开发力度是通过开发率来表示的, 开发率指鱼类种群在一定时期内被捕捞的个体数与种群初始数量之间的比值, 用  $E$  表示(詹秉义, 1995)。

$$E = \text{被捕捞的尾数} / \text{种群的初始尾数} \quad (3)$$

在捕捞努力量一定的情况下, 刺网渔具的选择性决定了开发率的取值范围, 同时也决定了进行子一代繁殖的剩余种群的数量。开发率与剩余种群数量之间存在一定的比例关系:

$$[S(l_1) \times N_1 + S(l_2) \times N_2 + \dots + S(l_j) \times N_j] \times H = (1-E) \times N \quad (4)$$

其中,  $N$  为初始鱼类种群数量,  $N_1, \dots, N_j$  为每个体长

组的鱼类数量,  $H$  为和协系数。不同的开发率决定不同的种群留存量, 在数值模拟中应选择合适的和协系数来控制剩余种群数量(梁振林等, 2008)。

**1.1.4 种群的死亡系数** 死亡系数是描述鱼类种群在某瞬间单位时间瞬时相对死亡率的量(詹秉义, 1995), 种群在一定时期内的总死亡系数是由自然死亡系数和捕捞死亡系数两部分组成:

$$Z = F + M \quad (5)$$

其中,  $Z$  为总死亡系数,  $F$  为捕捞死亡系数,  $M$  为自然死亡系数。

某一种群的捕捞死亡系数 [ $F(l)$ ] 与刺网选择率 [ $S(l)$ ] 的关系为:

$$F(l) = S(l) \cdot F_{\max} \quad (6)$$

其中,  $F_{\max}$  为最大捕捞死亡系数。

由公式(5)和(6), 可得受捕捞作用的种群的总死亡系数为:

$$Z_1(l) = S(l) \cdot F_{\max} + M \quad (7)$$

未受捕捞作用的种群的总死亡系数为:

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

**1.1.5 鱼类的存活率** 鱼类的存活率是指一个种群在特定时间之后, 存活个体的数量与初始数量的比值, 通常以一年为单位(Ricker, 1975):

$$\text{Survival} = \frac{N_{t+1}}{N_t} = \exp(-Z) \quad (9)$$

由公式(7)和(9), 可得受捕捞选择作用的个体存活率  $\text{Survival}_1(l)$  为:

$$\text{Survival}_1(l) = \exp\{-[S(l) \cdot F_{\max} + M]\} \quad (10)$$

由公式(8)和(9), 可得未受捕捞作用的个体存活率  $\text{Survival}_2(l)$  为:

$$\text{Survival}_2(l) = \exp(-M) \quad (11)$$

**1.1.6 鱼类繁殖模型** 如前所述, 留存的个体作为繁殖亲体起着补充群体数量的作用, 并且补充量与亲体量存在一定的数量关系(刘祖洞, 1990), 这种关系作者用繁殖模型来表示。模型可以通过亲鱼或者群体资源数量大致推断出其对应的补充量的多少。目前常用的繁殖模型是 Ricker 型繁殖曲线和 B-H 型繁殖曲线(詹秉义, 1995), 在本研究中, 作者采用 Ricker 型繁殖曲线来模拟鱼类的繁殖过程:

$$R = P e^{-\beta P} \quad (12)$$

其中,  $R$  为补充量(以尾数表示),  $P$  为亲鱼量(在本研究中, 亲鱼量为捕捞作用后留存的个体数),  $\alpha$  为一个无维参数(不依赖群体死亡的指数),  $\beta$  为  $1/P$  的有维参数(依赖群体死亡的指数)。

本研究为了控制每一年的初始种群数量保持定

值, 在计算补充量  $R$  的时候也加入了相应的和协系数  $H$  来控制种群数量。

在繁殖过程中, 为了体现环境波动和个体变异对子代体长的影响, 在子代体长生成时加入一定比例的随机波动, 采用加入白色噪音  $Cov$  的方式来实现这一目的(朱伟俊等, 2007)。

## 1.2 数值模拟方法

### 1.2.1 对鱼类种群的基本限定

网具捕捞作业过程中涉及的因素(海域水文、资源密度等)是多方面的, 刺网选择性的影响因子(鱼的活动能力、体型等)也是多元化的(张澄茂等, 2005)。为了使模拟过程尽量简单化, 重点突出刺网捕捞的高选择性, 本实验在模拟前对鱼类种群做了如下假设:

- (1) 模拟种群为一年生种群, 初始体长满足正态分布;
- (2) 模拟鱼类的体型为普通纺锤形, 即  $R_0 = 3$ ;
- (3) 种群在繁殖前, 一次性完成刺网捕捞作用;
- (4) 捕捞后留存的个体在繁殖前全部达到性成熟, 留存个体作为亲体进行繁殖;
- (5) 种群初始性比和捕捞后性比均为 1 : 1, 个体繁殖采取随机交配方式;
- (6) 子代个体随机取父本或母本体长, 子代为全同胞, 并且互不交叉(盛志廉等, 1999);
- (7) 无论捕捞和环境压力如何作用于种群, 种群初始数量保持相同的水平。

### 1.2.2 数值模拟过程

首先在限定的体长范围内构建一个体长符合正态分布的鱼类种群, 在设定的捕捞努力量下, 使用具有一定参数的刺网选择性曲线对种群进行模拟捕捞作业。在作业过程中, 选择合适的和协系数控制捕捞数量, 使捕捞总数与限定的开发率相吻合。同时对种群加入自然死亡因素, 使总剔除量等于捕捞量和自然死亡量之和。留存个体作为亲代进行随机交配, 交配的每一对鱼产生子代个体的机率相同, 繁殖过程采用 Ricker 型繁殖曲线来表达。在数量方面加入一定的和协系数来控制子代总数与种群初始数量相一致; 在体长方面, 子代随机取父本或母本体长, 并且加入一定比例的随机波动。如此产生的子代个体作为下一年的初始种群进行新的刺网捕捞作业。如此循环捕捞 10 年, 观察种群体长组成和各体长段数量的变化情况。同时为了检验刺网捕捞作业对鱼类体长的影响是否具有可逆性, 在 10 年的捕捞作业后停止捕捞, 保留一定的自然死亡率, 让种群在自然繁殖情况下循环 10 年, 观察种群体长的

变化情况。模拟流程图如图 1 所示, 模拟种群初始体长组成和刺网选择性曲线的关系如图 2 所示, 模拟过程中涉及的参数如表 1 所示。

## 2 结果

### 2.1 刺网捕捞对鱼类种群体长分布的影响

刺网选择性长期作用于鱼类种群, 势必造成鱼类体长分布的变动, 本研究模拟了三种参数设置下, 刺网捕捞对鱼类种群体长的选择作用。

图 3A、B 表示在相同的刺网曲线标准差( $\sigma = 1.0$ )、相同的最适捕捞体长( $m = 5, l_0 = 15$ )、不同的捕捞开发率  $E$  下, 刺网捕捞对鱼类种群体长分布产生的影响。图中取前 10 年捕捞中的第 1、3、5、7、10 年的数据表述体长组成的变化。可以看出, 在开发率为 0 即没有捕捞作用的情况下(图 3A), 种群基本维持了正态分布的体长特征, 小幅度体长特征的变化是由种群生存环境变化和繁殖过程中后代体长的随机波动所致; 而在刺网捕捞作用下, 鱼类种群体长分布发生较大的变动。由于刺网的高选择性, 即只捕捞最适捕捞体长附近的个体, 导致被捕捞体长段的鱼类数量在逐年减少, 而其它较大或较小体长段的鱼类数量相应增加, 在曲线中呈现马鞍状(图 3B)。随着开发率的不断增加, 这种影响也越发明显。

刺网曲线标准差决定了刺网选择性钟形曲线的宽度。图 3B、C 表示在相同的捕捞开发率( $E = 20\%$ )、相同的最适捕捞体长( $m = 5, l_0 = 15$ )、不同的刺网曲线标准差情况下, 刺网捕捞对鱼类种群体长分布产生的影响。由图可以看出, 随着刺网曲线标准差增加, 即捕捞体长范围的扩大, 刺网捕捞造成鱼类体长组成峰值的分化越明显, 在图中表示为马鞍状曲线两个波峰的距离增加(图 3C)。

刺网选择性是一种区间选择, 即只捕捞最适体长  $l_0$  附近的鱼。不同的刺网网目尺寸决定了不同的最适捕捞体长, 图 3B、图 4A、图 4B 表示在相同的捕捞开发率( $E = 20\%$ )、相同的刺网曲线标准差( $\sigma = 1.0$ )、不同的最适捕捞体长情况下, 刺网捕捞对鱼类种群体长分布产生的影响。当最适捕捞体长  $l_0 = 14.5$  ( $m = 4.67$ ), 小于初始种群优势体长时, 长期的捕捞造成小体长组鱼类数量减少而其它大体长组鱼类数量增加(图 4A); 当最适捕捞体长  $l_0 = 15.5$  ( $m = 5.33$ ), 大于初始种群优势体长时, 长期的捕捞造成较大体长组鱼类数量减少而其它较小体长组鱼类数量增加, 种群的体长组成向小型化方向偏移(图 4B)。

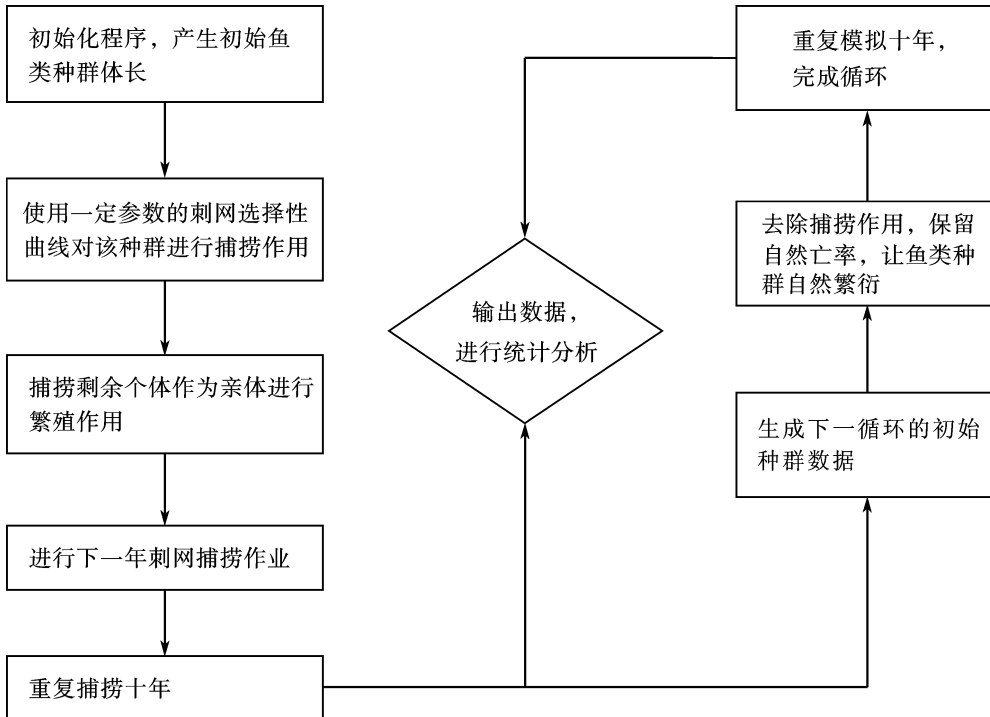


图1 程序模拟流程图

Fig.1 The flowchart of the simulation process

### 2.2 终止捕捞作用后鱼类种群体长分布的变化情况

图5表示在开发率  $E = 20\%$  的情况下 ( $\sigma = 1.0, m = 5, l_0 = 15$ ) 捕捞作业 10 年后终止捕捞, 保留自然死亡率, 鱼类种群在自然繁衍 10 年后体长分布的变化, 图中取第 11、13、15、17、20 年的数据来表述体长组成的变化情况。图中显示, 在刺网捕捞作业 10 年后停止捕捞让鱼类种群自然繁衍 10 年, 仍然没有出现初始种群状态(正态分布)恢复的迹象, 基本保持了捕捞结束时的状况, 显示了这种影响的不可逆性; 而且捕捞开发率越大, 刺网捕捞对种群体长造成的这种影响就越大。

### 3 讨论

近几十年来, 渔业资源由于人类频繁的水利活动、环境污染和过度捕捞而遭受到严重的破坏。由于环境条件的改变, 鱼类种群表型性状也发生一系列变化, 主要体现在鱼类小型化方面(Conover *et al.*, 2002)。尽管国际上在鱼类小型化方面做了一定的研究, 但是对于该现象的成因仍有争议。鱼类种群体长变小是由于严峻的环境压力造成鱼类生长受阻, 还是由于长期的捕捞压力导致鱼类遗传性状发生改变, 或者两者皆有, 这是需要深入研究的关键问题。在当前渔业资源继续严重衰退、急需保护的情况下, 开展

刺网渔具选择性研究显得更为迫切和必要, 这对于推进我国在渔具选择性领域的研究, 促进海洋渔业资源的保护和可持续利用, 具有重要的理论意义和现实意义。

本实验从刺网渔具选择性对鱼类表型性状的影响入手, 参照渔业生物学和数量遗传学等有关理论模型, 应用数值模拟方法对长期的刺网捕捞选择作用是否会对渔业资源的体长组成造成影响进行了初步研究。用计算机模拟了一个具有一定体长特征的鱼类种群, 并利用具有一定选择参数的刺网捕捞曲线对种群进行长期

的捕捞作用, 并且在去除捕捞的情况下探讨这种影响的可逆性。各种结果表明, 刺网捕捞作业长期作用于鱼类种群, 会对种群体长组成产生深远的影响。刺网是一种具有高选择性的渔具, 其最基本的选择性

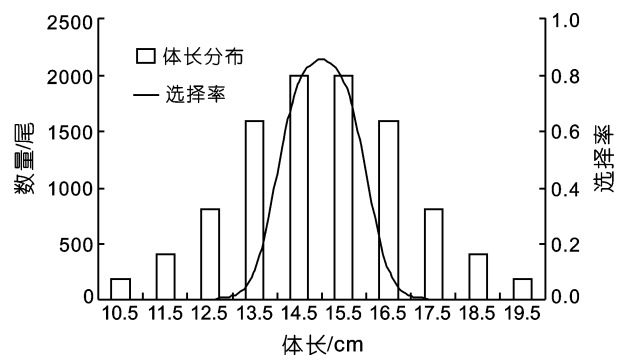


图2 模拟种群初始体长和刺网选择性曲线

Fig.2 Distribution of the body lengths of the original population and the selectivity curve of gillnet

表1 刺网选择性公式的三种不同参数设置

Tab.1 The parameters for gillnet selectivity

$N$	$E$	$m$	$R_0$
10000	0, 10%, 20%, 30%	1.0	5.0
10000	20%	1.0, 1.5, 2.0	5.0
10000	20%	1.0	4.67, 5.0, 5.33

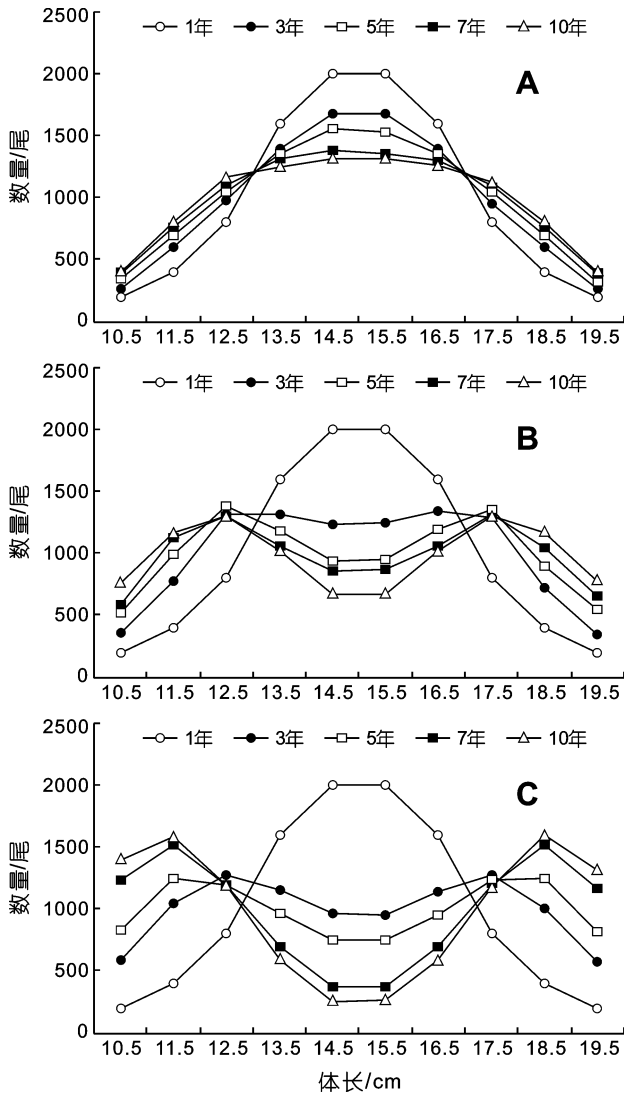


图3 捕捞10年间种群体长组成变化

Fig.3 Change in body length distribution

A.  $\sigma=1.0, m=5, E=0$ ; B.  $\sigma=1.0, m=5, E=20\%$ ; C.  $\sigma=2.0, m=5, E=20\%$

曲线是一种对称钟形曲线(对称的单峰概率分布曲线), 捕捞作用效果是只选择最适捕捞体长附近的鱼(区间选择), 而小于或者大于最适捕捞体长的鱼被选择的概率降低。如果刺网最适捕捞体长与鱼类种群(正态分布)的优势体长相重合, 则长期的刺网捕捞会造成该体长组的鱼类数量减少而相对较小或者较大体长组的鱼类数量增加, 即种群体长组成的峰值出现两侧分化; 如果最适捕捞体长大于初始种群优势体长时, 长期的捕捞导致较大体长组鱼类数量减少而较小体长组鱼类数量增加, 种群的体长组成向小型化方向偏移; 但是当刺网最适捕捞体长小于初始种群优势体长时, 则刺网作业会造成较小体长组的鱼类

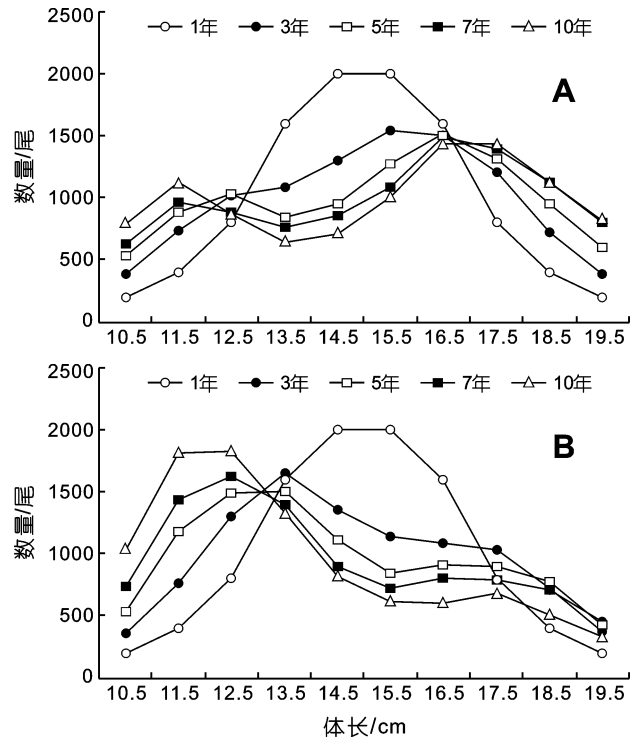


图4 捕捞10年间种群体长组成变化

Fig.4 Change in body length distribution with  $\sigma=1.0, m=4.67, E=20\%$

A.  $\sigma=1.0, m=4.67, E=20\%$ ; B.  $\sigma=1.0, m=5.33, E=20\%$

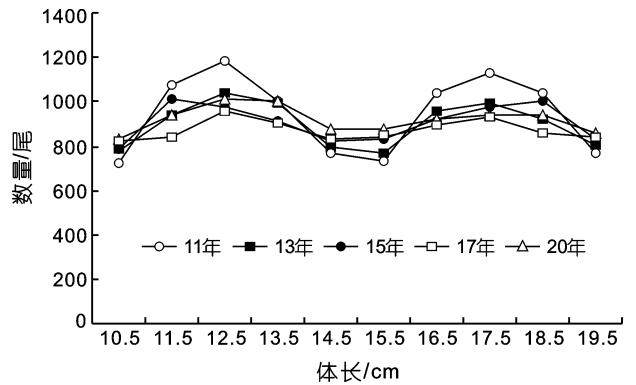


图5 开发率  $E=20\%$  捕捞作用后, 终止捕捞10年间鱼类种群体长分布的变化

Fig.5 Change in body length distribution for 10 years after fishing with  $E=20\%$

数量减少而较大体长组鱼类数量增加; 一旦种群体长组成由于刺网的选择作用发生了定向偏移, 则很难自行恢复初始种群状态(正态分布), 而且开发率越大, 这种影响越明显。与拖网选择性研究相比, 虽然两种网具对种群体长组成造成的影响都是不可逆的, 但是作用效果却是不同的。拖网作为一种过滤性渔具, 其选择曲线是一种类似“S”型的曲线, 即选择效果

是捕大留小(唐衍力等, 2003), 长期的捕捞压力会导致鱼类种群体长逐渐减小, 势必造成鱼类小型化(梁振林等, 2008); 而刺网等被动性渔具的捕捞选择是区间选择, 尽管捕捞作业会对种群体长组成造成影响, 但在最适捕捞体长小于初始种群优势体长的情况下, 不仅不会造成鱼类种群小型化, 甚至可以使种群体长向大型化方向偏移。通过以上分析可以看出, 在开发率一定的情况下, 刺网捕捞对鱼类种群体长组成的作用效果, 很大程度上取决于刺网最适捕捞体长的选择。或许这对于如何可持续开发利用渔业资源有着某种启示。

本研究为了简化模拟过程, 重点突出刺网的高选择性, 对鱼类种群进行了各种假设, 如一年生种群、性比始终不变、种群繁殖前一次性完成捕捞等。但实际的鱼类种群生物学特征和刺网作业方式要复杂得多。在今后的工作中, 将尝试研究刺网捕捞下多年生种群表型性状的变动情况, 并把性成熟比例、年龄结构、遗传策略的改变等因素加入到模拟过程, 深入开展相关研究。

#### 参 考 文 献

- 朱成德, 钟瑄世, 1979. 论我国大中型湖泊鱼类资源繁殖保护的生物学及其渔业意义. 水产科技情报, 8: 2—5
- 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
- 庄兴福, 孙兆茂, 耿红卫等, 1993. 鳃鱼深水层流刺网的试验. 水产科学, 2: 6—10
- 刘祖洞, 1990. 遗传学. 北京: 高等教育出版社, 1—392
- 孙满昌, 2004. 渔具渔法选择性. 北京: 中国农业出版社, 1—291
- 张 健, 孙满昌, 2005. 几何相似原理在过滤性渔具网目选择性研究中的应用. 中国水产科学, 12(3): 314—320
- 张 健, 孙满昌, 2006. 刺网渔具选择性研究进展. 中国水产科学, 13: 1040—1047
- 张 鹏, 杨 齐, 张旭丰等, 2005. 刺网网目尺寸对南海区金线鱼选择性研究. 南方水产, 5: 61—66
- 张澄茂, 张壮丽, 叶孙忠等, 2005. 福建海区流刺网渔业的调查和管理研究. 海洋水产研究, 26(3): 41—47
- 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
- 曹文宣, 张国华, 1991. 洪湖水体生物生产力综合开发及湖泊生态环境优化研究. 北京: 海洋出版社, 172—178
- 盛志廉, 陈瑶生, 1999. 数量遗传学. 北京: 科学出版社, 1—440
- 梁振林, 孙 鹏, 唐衍力等, 2008. 拖网选择性对鱼类表型性状的选择作用研究. 海洋与湖沼, 39(5): 488—493
- 詹秉义, 1995. 渔业资源评估. 北京: 农业出版社, 1—353
- Conover D O, Munch S B, 2002. Sustaining fisheries yields over evolutionary time scales. Science, 297: 94—96
- Law R, Grey D R, 1989. Evolution of yields from populations with age-specific cropping. Evolutionary Ecology, 3: 343—359
- Ricker W E, 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bull Fish Res Board Can, 191: 1—382

## A STUDY ON THE IMPACT OF GILLNET ON THE PHENOTYPIC TRAITS OF FISH POPULATION

LIANG Zhen-Lin<sup>1,2</sup>, YAN Wei<sup>1</sup>, SUN Peng<sup>1</sup>, HUANG Liu-Yi<sup>1</sup>, TANG Yan-Li<sup>1</sup>

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

**Abstract** Based on models used in fishery biology, quantitative genetics, as well as numerical simulation methods, we developed a numerical simulation model to investigate whether long-term use of gillnet may affect the phenotypic traits (such as body length) of a fish population. In our simulation, we modeled a fish population that had a certain body length; then by varying a host of variables ( $\sigma$ ,  $l_0$ ,  $R_0$ ), we explored the effect of long-term gillnet fishing as well as examined the stability of such effect after the fishing pressure was removed. The simulation results suggested that long-term fishing pressure was able to affect the characteristics of the fish population, i.e., the larger the exploitation rate ( $E$ ), the more distinct the effect. Furthermore, this impact was probably irreversible for a population that had experienced long-term fishing pressure.

**Key words** Selectivity of gillnet, Phenotypic traits, Standard deviation, Exploitation rate