

De evolutionaire dimensie van duurzaam visserijbeheer

Prof. Dr. A.D. Rijnsdorp

Rapport C105/08

Institute for Marine Resources and Ecosystem Studies

Wageningen **IMARES**

Vestiging IJmuiden

Opdrachtgever: Ministerie van LNV – Directie Visserij
Postbus 20401
2500 EK 's-Gravenhage
Contactpersoon: H. Offringa

Publicatiedatum: 16 December 2008

- Wageningen **IMARES** levert kennis die nodig is voor het duurzaam beschermen, oogsten en ruimte gebruik van zee- en zilte kustgebieden (Marine Living Resource Management).
- Wageningen **IMARES** is daarin de kennispartner voor overheden, bedrijfsleven en maatschappelijke organisaties voor wie marine living resources van belang zijn.
- Wageningen **IMARES** doet daarvoor strategisch en toegepast ecologisch onderzoek in perspectief van ecologische en economische ontwikkelingen.

© 2008 Wageningen **IMARES**

Wageningen IMARES is een samenwerkingsverband tussen Wageningen UR en TNO. Wij zijn geregistreerd in het Handelsregister Amsterdam nr. 34135929, BTW nr. NL 811383696B04.



A_4_3_1-V5.1

De Directie van Wageningen IMARES is niet aansprakelijk voor gevolgschade, noch voor schade welke voortvloeit uit toepassingen van de resultaten van werkzaamheden of andere gegevens verkregen van Wageningen IMARES; opdrachtgever vrijwaart Wageningen IMARES van aanspraken van derden in verband met deze toepassing.

Dit rapport is vervaardigd op verzoek van de opdrachtgever hierboven aangegeven en is zijn eigendom. Niets uit dit rapport mag weergegeven en/of gepubliceerd worden, gefotokopieerd of op enige andere manier gebruikt worden zonder schriftelijke toestemming van de opdrachtgever.

Inhoudsopgave

Inhoudsopgave	3
Samenvatting	4
1. Inleiding.....	5
2. Visserijgeïnduceerde evolutie	6
2.1 Gecontroleerde experimenten	6
2.2 Reactie norm	7
2.3 Directe genetische analyses	10
2.4 Ecogenetische modellen.....	11
2.5 Implicaties van visserijgeïnduceerde evolutie en genetische veranderingen	11
3. Visserijgeïnduceerde evolutie en visserijbeheer.....	13
3.1 Visserijbeheer	13
3.2 'Evolutionair Impact Assessment'	14
3.3 Hoe zeker zijn we van visserijgeïnduceerde evolutie?	14
3.4 Voorstel voor een 'Evolutionair Impact Assessment' voor Noordzee platvis	15
Kwaliteitsborging	16
Referenties	17
Verantwoording	19

Samenvatting

Dit rapport behandelt de evolutionaire consequenties van visserij en de implicaties hiervan voor het duurzaam beheer. Visserij verhoogt de kans dat vissen worden weggevangen voordat ze volwassen worden en zich kunnen voortplanten. Dit betekent dat de dieren die genetisch geprogrammeerd zijn om op jongere leeftijd volwassen te meer nakomelingen zullen produceren dan dieren die pas op latere leeftijd volwassen worden. Een andere eigenschap die beïnvloed kan worden is de voortplantingsinspanning (aantal eieren) en de groeisnelheid. Dieren die meer eieren produceren zijn in het voordeel. Een verlaging van de geslachtsrijpe leeftijd en een verhoging van de voortplantingsinspanning resulteert in een afname van de groeisnelheid. Visserij leidt dus tot verschuivingen in de genetische eigenschappen (evolutionaire veranderingen) van de geëxploiteerde bestanden.

Sinds 2000 is er een groot aantal publicaties verschenen waarin de evolutionaire consequenties van visserij worden bestudeerd. Deze studies vallen uiteen in experimentele studies, studies van veranderingen in lange termijn waarnemingsgegevens van commercieel beviste bestanden en theoretische model studies. Een probleem in het onderzoek is dat de eigenschappen ook kunnen veranderen als directe reactie op de omgevingsomstandigheden (fenotypische plasticiteit). Als een dier veel voedsel krijgt zal deze sneller groeien en op jongere leeftijd geslachtsrijp worden. Het onderzoek staat daarom voor de taak om de evolutionaire veranderingen te onderscheiden van de fenotypische plasticiteit. Hiervoor is een methode ontwikkeld die momenteel internationaal wordt toegepast (reactie norm methode).

De experimentele studies lieten onomstotelijk zien dat het selectief verhogen van de sterfte voor bepaalde grootteklassen leidde tot veranderingen in o.a. de groei, geslachtsrijpwording en voortplantingsinspanning. De studies van de veranderingen in de reactie norm voor geslachtsrijpheid van commercieel geëxploiteerde visbestanden leverde een sterke aanwijzing dat er evolutionaire veranderingen hebben plaatsgevonden. In 12 van de 15 studies is een dergelijke verandering waargenomen die kon worden toegeschreven aan een evolutionaire aanpassing. In 2 studies kon de verandering worden toegeschreven aan fenotypische plasticiteit. Eén studie kon geen onderscheid maken tussen de twee mogelijke verklaringen. Evolutionaire veranderingen in voortplantingsinspanning en groeisnelheid zijn nog maar weinig onderzocht. De beschikbare studies geven wel aanwijzingen voor evolutionaire veranderingen. De theoretische studies laten zien dat de waargenomen veranderingen overeenkomen met de theoretische verwachting gegeven de kenmerken van de visserij (niveau van visserijsterfte). Voor Noordzee schol is aangetoond dat de lengte waarop 50% van de 4 jaar oude vrouwtjes volwassen wordt is afgenomen van 34 cm in 1955 tot 30 cm in 1995. Voor tong name deze af van 28 cm in 1960 tot 24 cm in 2000. Voor schol is aangetoond dat de voortplantingsinspanning (aantal eieren) in de jaren 1980 hoger is dan die in de jaren 1940 en 1900, maar alleen voor de kleinere vrouwtjes.

Evolutionaire veranderingen hebben belangrijke consequenties voor het duurzaam beheer van de visbestanden doordat de productiviteit van een bestand zal afnemen als de dieren op steeds jongere leeftijd en kleinere lengte volwassen worden en hun energie in voortplanting investeren en niet in lichaamsgroei. Evolutionaire veranderingen hebben ook als consequentie dat de referentiepunten die in het visserijbeheer worden gebruikt, zoals bijv. de visserijsterfte waarbij het bestand een maximale productie levert (F_{msy}), geleidelijk zal veranderen. Beheer op F_{msy} dat geen rekening houdt met de mogelijke evolutionaire veranderingen zal dus niet duurzaam zijn omdat het referentiepunt zelf evolueert. Het rapport bepleit de introductie van een 'evolutionair impact assessment' als wetenschappelijke basis voor het Darwiniaans visserijbeheer en geeft een voorzet voor de uitwerking voor de Noordzee platvisvisserij.

1. Inleiding

Levende organismen hebben zich in de loop van de evolutie ontwikkeld waarbij zij zich hebben aangepast aan de omstandigheden. Dit proces van aanpassing aan veranderende omstandigheden door natuurlijke selectie waarbij de voor de overleving gunstige erfelijke eigenschappen aan de volgende generatie wordt doorgegeven, vindt nog altijd plaats. Een schoolvoorbeeld is het industriële melanisme waarbij de berkenvlinder in Engeland zich heeft aangepast aan de kleurverandering van de stammen van berkenbomen ten gevolge van de roetuitstoot van de industrie. De oorspronkelijk lichte vorm is vervangen door een zwarte vorm. In landbouw en veeteelt maakt de mens dankbaar gebruik van het mechanisme van genetische selectie door met hoog productieve organismen door te kweken. Naast deze positieve consequenties worden we ook met de ongewenste consequenties van evolutie geconfronteerd. Ziekteverwekkende organismen en plaaginsecten evolueren en worden resistent tegen antibiotica en pesticiden.

Ook visserij oefent een sterke selectiedruk uit die tot evolutionaire veranderingen kan leiden (Rijnsdorp 1993, Heino 1998, Law 2000). De voor het beheer belangrijkste eigenschappen die mogelijk door visserijselectie worden beïnvloed hebben betrekking op de eigenschappen die de productiecapaciteit van een visbestand bepalen (groei, voortplanting). Visserij verlaagt de levensverwachting en daarmee het aantal malen dat een volwassen dier zich kan voortplanten. Dieren die op jongere leeftijd volwassen worden en meer energie in de voortplanting steken zullen naar verwachting meer nakomelingen produceren dan dieren die de voortplanting uitstellen of minder in voortplanting investeren. De invloed is echter niet tot deze eigenschappen beperkt (Heino & Godo 2002). Zo kan de ontwikkeling van de visserij met gesleepte vistuigen, waarbij de vissnelheid sterk is toegenomen, geselecteerd hebben op vissen die sneller te zwemmen of zich sneller kunnen ingraven (Rijnsdorp et al. 2008). Deze eigenschappen verlagen immers de vangkans en vergroten daarmee de kans dat zij zich succesvol voortplanten. Voorwaarde voor een evolutionaire verandering is dat eigenschappen een genetische basis hebben.

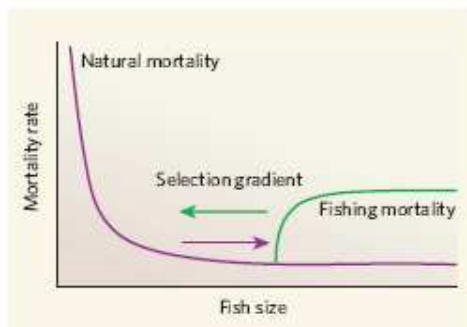
In de tweede helft van de jaren tachtig is er op het RIVO uitgebreid onderzoek gedaan naar visserijgeïnduceerde evolutionaire veranderingen bij Noordzee schol. Dit onderzoek maakte toen onderdeel uit van het reguliere platvisonderzoek ten behoeve van het visserijbeheer. De resultaten van de studie zijn in 1993 samengevat met de conclusie dat de waargenomen verandering in de lengte en leeftijd van geslachtsrijpwording deels kon worden verklaard uit de veranderingen in groeisnelheid en de verschillen in temperatuur en deels een gevolg moesten zijn van visserijgeïnduceerde genetische veranderingen (Rijnsdorp 1993; Rijnsdorp 1992). Deze en andere geïsoleerde studies naar dit onderwerp (Law & Grey 1989, Law & Rowell 1993) zijn meerdere jaren onopgemerkt gebleven. Pas aan het eind van de jaren negentig kwam er meer belangstelling voor de mogelijke evolutionaire effecten van visserij die heeft geleid tot een snelle toename van het aantal publicaties over dit onderwerp in de vakliteratuur. De relevantie voor het visserijbeheer heeft zeker bijgedragen tot de grote aandacht voor dit onderwerp in wetenschappelijke toptijdschriften Nature en Science (Conover & Munch 2002, Olsen et al. 2004, Conover 2007, Stenseth & Rouyer 2008; Jørgensen et al. 2007). In ICES is voor dit onderwerp een in 2007 een Studie Groep opgericht om de nieuwe wetenschappelijke inzichten te vertalen naar het visserijbeheer (ICES 2007, 2008).

In dit rapport wordt een overzicht gegevens van de huidige wetenschappelijk inzichten in de door de visserijgeïnduceerde evolutie en de implicaties die dit heeft voor het visserijbeheer. Speciale aandacht wordt gegeven aan de beschikbare kennis over Noordzee platvis en de mogelijkheden die er zijn om op basis van deze kennis tot een Evolutionair Impact Assessment voor deze bestanden te komen.

2. Visserijgeïnduceerde evolutie

Het niveau van visserijsterfte is vaak vele malen hoger dan de natuurlijke sterfte en betreft de grotere vissen (Fig. 1). In de natuurlijke situatie neemt de natuurlijke sterfte af met toenemende lichaamsgrootte en werkt de natuurlijke selectie in de richting van grotere vissen. Dieren die de voortplanting uitstellen groeien snel door de levensfase waarin er een hoge sterfte is en zijn in het voordeel ten opzichte van dieren die zich op kleinere lengte voortplanten. In een situatie met visserij is de sterfte voor de grotere dieren sterk verhoogt. Hierdoor neemt de levensverwachting af en zijn dieren die zich op jongere leeftijd voortplanten in het voordeel. Ook zullen dieren die extra investeren in voortplanting in het voordeel zijn. De visserij selecteert dus voor dieren die op jonge leeftijd geslachtsrijp worden, meer in voortplanting investeren en klein zullen blijven. De vraag is nu (i) of deze theoretische verwachtingen door veldstudies in natuurlijke populaties worden bevestigd en (ii) of er mogelijk alternatieve verklaringen zijn.

Van veel beviste bestanden zijn veranderingen in groei en voortplanting gerapporteerd (Trippel 1995) die overeenkomen met de voorspelde genetische veranderingen. De veranderingen kunnen echter ook toegeschreven worden aan het uitdunnen van de populatie waardoor er meer voedsel beschikbaar is en de dieren sneller kunnen groeien, op jongere leeftijd geslachtsrijp worden en mogelijk meer in voortplanting kunnen investeren. Het onderzoek staat dus voor de taak om deze twee processen – effecten van veranderende omgevingsomstandigheden (fenotypische plasticiteit) en veranderingen in genetische eigenschappen (evolutie) – te onderscheiden. Voor het beantwoorden van deze vraag staan vier verschillende methodes beschikbaar.



Figuur 1. Invloed van de lichaamsgrootte op de natuurlijke en visserij sterfte en de daarbij horende selectiedruk. De natuurlijke selectie bevoordeelt grotere vissen (pijl naar rechts) terwijl de visserijselectie juist kleinere vissen bevoordeelt (pijl naar links). Uit (Conover 2007).

2.1 Gecontroleerde experimenten

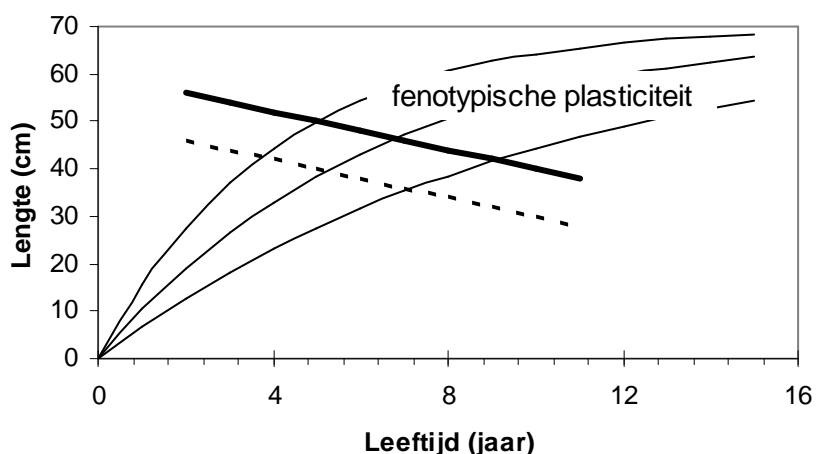
De meest directe weg om dit te onderzoeken is om experimenten uit te voeren waarbij populaties onder gecontroleerde omstandigheden worden gehouden en met verschillende intensiteit worden bevestigd. Voor commercieel geëxploiteerde vissoorten is deze methode niet haalbaar omdat deze soorten pas op een leeftijd van 3-6 jaar geslachtsrijp worden en relatief groot worden. De methode is echter wel toegepast voor kleine vissoorten die snel geslachtsrijp worden. In experimenten met een kleine pelagische vis (*Menidia menidia*) werd aangetoond dat een selectieve visserij gedurende vier generaties al tot aantoonbare genetische veranderingen resulteerde: afname van de groeisnelheid en eiproductie (Conover 2002; Walsh 2006). Bij guppies werd een evolutionaire verandering geïnduceerd in de afname van de geslachtsrijpe lengte en leeftijd en een toename van het aantal jongen (Reznick et al. 1993; Reznick & Ghalambor 2005). Bij *Tilapia mossambica* werd een afname van de groeisnelheid waargenomen (Silliman 1975). Een experimentele visserij in een meer toonde aan dat visserij 50% van het snelgroeiende genotype verwijderde en maar 30% van het langzaam groeiende genotype (Biro & Post 2008).

Conclusie. Gecontroleerde experimenten tonen aan dat selectieve verwijdering van dieren van een bepaalde grootte al in een klein aantal generaties tot een verandering in de erfelijke eigenschappen van groei en voortplanting binnen een populatie kan leiden. Omdat de experimenten niet met commercieel geëxploiteerde vissoorten zijn uitgevoerd zijn de experimentele resultaten niet direct van toepassing op commercieel geëxploiteerd visbestanden (Hilborn 2006).

Box 1 Genotype – Fenotype

Als we een dier met gelijke genetische eigenschappen onder verschillende omgevingsomstandigheden laten opgroeien blijkt dat de gerealiseerde eigenschappen zullen verschillen. Een vis die veel onbeperkt voedsel krijgt zal uitgroeien tot een groter exemplaar dan een vis die op rantsoen staat. De verschillen in groeiomstandigheden blijken echter ook andere eigenschappen te beïnvloeden zoals bijvoorbeeld de lengte en leeftijd waarop het dier geslachtsrijp wordt en de hoeveelheid energie die het aantal eieren dat wordt geproduceerd. Genetisch identieke vissen kunnen verschillen in hun fenotype door de verschillen in hun leefomgeving. In een natuurlijke populatie is de variatie tussen individuen deels genetisch en deels fenotypisch bepaald.

Een verandering in de eigenschap in een natuurlijke populatie kan dus zowel een gevolg zijn van veranderingen in de leefomgeving (fenotypische variatie) als een gevolg zijn van een verandering in de genetische samenstelling van de populatie, of een combinatie van beide. Het onderzoek naar de mogelijke evolutionaire effecten van visserij richt zich op het ontrafelen van de fenotypische en genetische aspecten (Rijnsdorp 1993; Heino et al. 2002). In Figuur B1 toont de methode waarmee het samenspel van fenotypische en genetische variatie in het geslachtsrijpwording proces wordt ontrafeld. Centraal hierin staat het begrip reactienorm die de fenotypische plasticiteit beschrijft onder invloed van verschillende omgevingsomstandigheden. Als de omstandigheden, uitgedrukt in verschillen in groei, veranderen dan zal een vis op een andere lengte en leeftijd geslachtsrijp worden. De snijpunten van de reactienorm met de verschillende groeicurves weerspiegelt de fenotypische plasticiteit. Als de reactienorm verschuift (gestippelde lijn) dan is er sprake van een genetische verandering.



Figuur B1. Reactie norm voor geslachtsrijpwording (vette lijn) beschrijft de genetisch voorgeschreven lengte-leeftijd combinatie waarop een vis geslachtsrijp wordt. Dit moment is afhankelijk van de groeisnelheid. De snijpunten van de reactienorm met de verschillende groeicurves weerspiegelt de fenotypische plasticiteit. Een snelgroeiende vis wordt op een jongere leeftijd maar een grotere lengte geslachtsrijp. De reactienorm zelf is een genetisch geprogrammeerde eigenschap. Als de reactienorm verschuift (gestippelde lijn) dan is er sprake van een genetische verandering. Veranderingen in de reactienorm worden doorgaans weergegeven als de verandering in de lengte waarop 50% van de dieren van een bepaalde leeftijd geslachtsrijp worden (zie figuur 1 en 3).

2.2 Reactie norm

Geslachtsrijpheid. De tweede methode maakt gebruik van de waarnemingsgegevens van groei en voortplanting die het visserijonderzoek jaarlijks verzameld. In box 1 wordt de methode uitgelegd waarmee onderscheid gemaakt kan worden tussen de fenotypische plasticiteit en de genetische verandering in de geslachtsrijpwording (Heino et al. 2002). Met deze methode is in het merendeel van de studies (12 van de 15) aannemelijk gemaakt dat de verandering aan visserijgeïnduceerde evolutie kan worden toegeschreven. Eén studie was onbeslist (Tabel 1). In twee studies kon de waargenomen verandering (bijna volledig) worden verklaard vanuit een fenotypische response aan de veranderde omgevingsomstandigheden. In het geval van haring resulteerde na de correctie voor

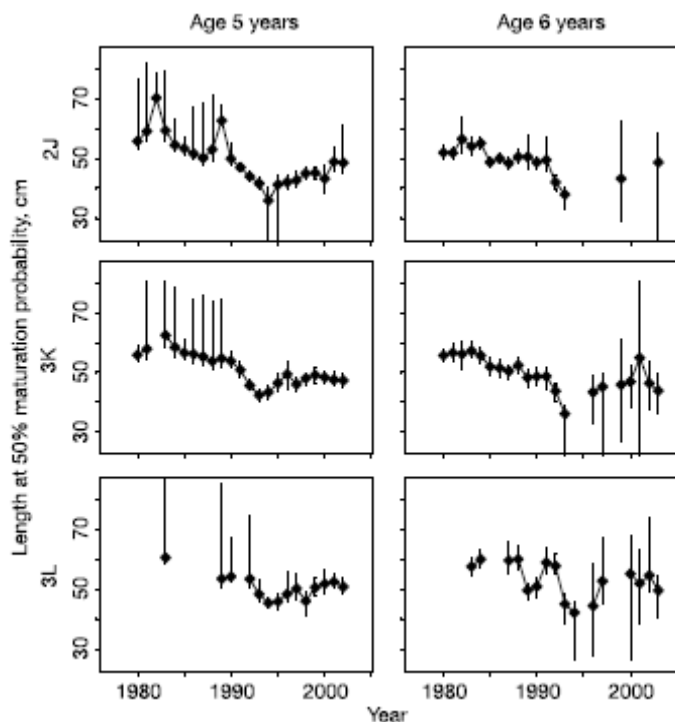
groeveranderingen, een kleine evolutionaire verandering. De auteurs concludeerden dat slechts een geringe evolutionaire verandering kon worden verwacht omdat de visserij zich vooral op volwassen scholen concentreerde, en niet zoals bij bijv. kabeljauw en schol op zowel juveniele als volwassen vis (Engelhard & Heino, 2004).

Figuur 1 geeft als voorbeeld de waargenomen veranderingen in de reactie norm voor kabeljauw bij Newfoundland (Olsen et al. 2004, Olsen et al. 2005). De geslachtsrijpe lengte vertoont een duidelijke afname in de jaren tachtig. Vanaf het begin van de jaren negentig blijft de geslachtsrijpe lengte gelijk of neemt zelfs weer iets toe. Deze verandering valt samen met het instellen van het moratorium op de kabeljauw visserij na het instorten van het bestand.

Tabel 1. Overzicht van de studies naar visserijgeïnduceerde veranderingen in geslachtsrijpheid waarbij de reactienorm methode is toegepast om onderscheid te maken tussen fenotypische plasticiteit en genetische verandering. Conclusie: ER=evolutionaire response, FP = fenotypische plasticiteit. Bronnen: 1-Barot et al 2005; 2-Heino et al. 2002; 3-Barot et al. 2004; 4-Olsen et al. 2004; 5-Olsen et al. 2005; 6-Vainikka et al. 2006; 7-Engelhard & Heino 2004; 8-Grift et al. 2004; 9-Grift et al. 2007; 10-Kraak 2007; 11-Mollet et al. 2007; 12-Dunlop et al. 2005; 13-Morita et al. 2005; 14-Morita & Fukuwaka 2007.

Soort	Gebied	Periode	Conclusie	Bron
American plaice	Labrador, Newfoundland	1973–1999	ER	1
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	Grand Bank	1969–2000	ER	
	St. Pierre Bank	1972–1999	ER	
Atlantic cod	Northeast Arcic	1932–1998	ER	2
<i>Gadus morhua</i>	Georges Bank	1970–1998	ER	3
	Gulf of Maine	1970–1998	ER	3
	Northern†	1977/1981-	ER	4,5
	Southern Grand Bank†	2002	ER	5
	St. Pierre Bank†	1971–2002	ER	5
	Baltic	1972–2002 1988–2003	ER	6
Atlantic herring	Norwegian spring-spawning	1935–2000	FP	7
<i>Clupea harengus</i>				
Plaice	North Sea	1957–2001	ER	8, 9, 10
<i>Pleuronectes platessa</i>				
Sole	Southern North Sea	1958–2000	ER	11
<i>Solea solea</i>				
Small mouthed bass		laatste 100 jaar	FP	12
<i>Micropterus dolomieu</i>				
Chum salmon	Pacific ocean	1960-2000	FP or ER	13, 14
<i>Oncorhynchus keta</i>				

†Gebaseerd op periode voorafgaande aan het moratorium

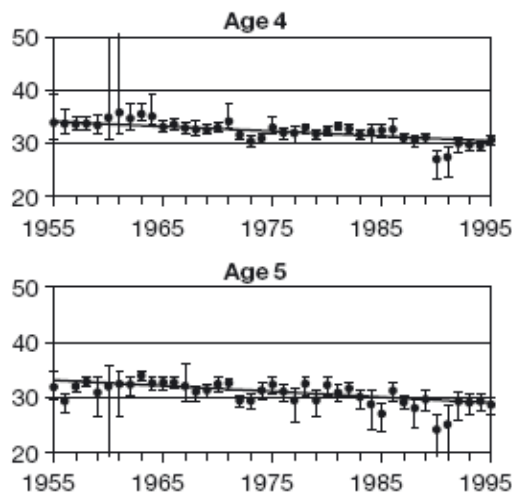


Figuur 1. Veranderingen in de reactienorm voor geslachtsrijpwording van 5 en 6 jaar oude kabeljauw in drie beheersgebieden (3L, 3K, 2J) bij Newfoundland. Merk op dat met het instellen van het visserijmorfatorium in 1993 de afname in de geslachtsrijpe lengte tot stilstand is gekomen (Olsen et al 2004).

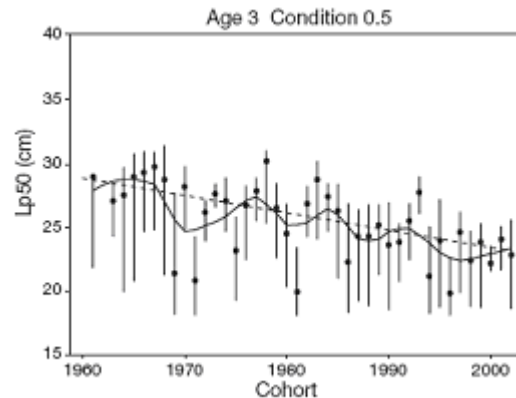
Ook bij Noordzee schol en tong is de geslachtsrijpe lengte significant afgenomen (Figuur 2 en 3), maar in tegenstelling tot de kabeljauw bij Newfoundland is er geen aanwijzing dat de afname tot stilstand is gekomen. Deze methode kan echter geen zekerheid geven over een genetische veranderingen omdat de mogelijkheid bestaat dat er factoren die de geslachtsrijpwording beïnvloeden niet in de analyse zijn meegenomen (Kraak 2007; Marshall & Browman 2007). Om aan dit bezwaar tegemoet te komen is een meerdimensionale benadering van de reactienorm analyse ontwikkeld die het mogelijk maakt naast de verschillen in groeisnelheid ook nadere omgevingsvariabelen in de analyse mee te nemen. De gedetailleerdere analyse die zijn uitgevoerd ondersteunen de eerdere interpretatie van een genetische verandering in de reactienorm (Griff et al. 2007; Kraak 2007). Figuur 3 laat zien dat de ook na correctie voor het effect van lichaamsconditie sprake is van een significante afname in de geslachtsrijpe lengte van Noordzee tong (Mollet et al. 2007).

Groei en voortplantingsinspanning. Naast veranderingen in de lengte en leeftijd van geslachtsrijpwording verwachten we dat visserij tot een verhoging van de voortplantingsinspanning leidt en een verandering in de groeisnelheid. Waarnemingen voor visserijgeïnduceerde veranderingen in voortplantingsinspanning zijn schaars. Voor Noordzee schol zijn er aanwijzingen dat de kleinere exemplaren van schol in de jaren 70 en 80 een groter aantal eieren afzetten in vergelijking met vrouwtjes rond 1900 en aan het eind van de jaren 40 (Rijnsdorp 1991). Het probleem in de interpretatie is de moeilijkheid om te corrigeren voor de effecten van omgevingsfactoren zoals de beschikbaarheid van voedsel en temperatuur. De analyse van de variaties in lichaamsgroei en het effect hiervan op het aantal geproduceerde eieren maakte aannemelijk dat de waargenomen verandering mogelijk aan een genetische verandering kon worden toegeschreven (Rijnsdorp et al. 2005). Yoneda & Wright (2004) vonden zowel een verlaging van de lengte en leeftijd van geslachtsrijpwording als een hogere voortplantingsinspanning bij kabeljauw en concludeerden dat deze verandering niet door verschillen in de groeicondities kon worden verklaard. Een duidelijk resultaat leverde ook de studie van snoek in Lake Windemere (Engeland) waarvoor sinds 1944 gedetailleerde gegevens van individuele groei en voortplantingsinspanning verzameld zijn (Edeline et al. 2007). Zij vonden aanwijzingen dat het aantal eieren (fecunditeit) veranderde in reactie op de veranderingen in visserijselectie. Ook toonden zij aan dat visserij selectief de grotere en snelgroeiende dieren ving waardoor er een selectie voor tragere groei optrad. Na een reductie in de visserijintensiteit bleek de groeisnelheid weer toe te nemen. De auteurs concludeerde dat de waargenomen veranderingen in groeisnelheid en voortplantingsinspanning een reactie was op de tegengestelde visserij en natuurlijke selectie. Een tweede studie die aannemelijk

heeft gemaakt dat visserij tot genetische veranderingen in de groeisnelheid heeft geleid komt van (Swain et al. 2007) die konden aantonen dat de selectie door de visserij tot een verlaging van de groeisnelheid heeft geleid na correctie voor het effect van temperatuur en dichtheidsafhankelijkheid.



Figuur 2. Veranderingen in de geslachtsrijpe lengte van 4- en 5-jaar oude Noordzee schol van de cohorten 1955-1995 (Grift et al. 2003).



Figuur 3. Veranderingen in geslachtsrijpe lengte van 3-jaar oude Noordzee tong van de cohorten 1962-2003 na correctie voor verschillen in lichaamsconditie (Mollet et al. 2007).

2.3 Directe genetische analyses

Moderne moleculair genetische methoden waarin de basenvolgorde van het DNA kan worden bepaald zijn volop in ontwikkeling om veranderingen in de genetische samenstelling van geëxploiteerde visbestanden te onderzoeken. Tot nog toe heeft het onderzoek zich beperkt tot merkers die selectief neutraal zijn. Deze merkers kunnen dus niet gebruikt worden voor de analyse van veranderingen in genen onder invloed van visserij. Neutrale merkers kunnen wel inzicht geven in de genetische variatie binnen een populatie, of de genetische variatie binnen een individu. Er zijn vier studies bekend waarin veranderingen in de genetische diversiteit is aangetoond: Orange roughy (Smith et al. 1991); Nieuw Zeeland snapper: (Hauser et al. 2002); Forel: (Jones et al. 2001); Noordzee schol: (Hoarau et al. 2005). Kabeljauw (Hutchinson et al. 2003). In de stekelrog *Raja clavata* in de Ierse Zee kon geen verlies aan genetische diversiteit worden aangetoond (Chevelot et al 2008).

In een door de EU gesubsidieerd onderzoek FinE (FP6) dat in 2007 gestart is wordt onderzocht in hoeverre er veranderingen in de frequentie van genetische merkers kan worden aangetoond die gerelateerd zijn aan eigenschappen zoals de geslachtsrijpwijding, groei en voortplantingsinspanning, waarin veranderingen zijn aangetoond. IMARES werkt hierin samen met de Universiteit van Leuven en richt zich op Noordzee tong.

2.4 Ecogenetische modellen

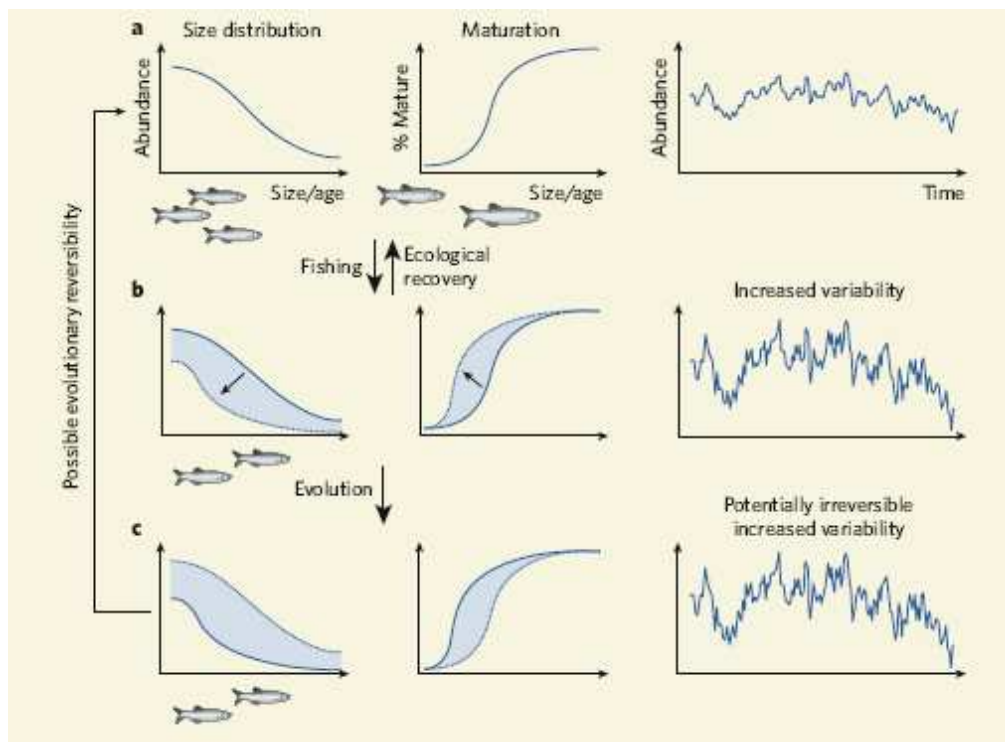
De vierde methode is het toepassen van een wiskundig model waarin de selectieve effecten van visserij worden gemodelleerd. In de biologie is er een stevig bouwwerk ontwikkeld van 'life history theory' (Roff 1992, Stearns 1992) dat direct voor ons probleem toepasbaar is. De kern van het probleem is de vraag bij welke combinatie van groei, lengte-leeftijd van geslachtsrijpwording en voortplantingsinspanning een dier het aantal nakomelingen maximaliseert.

Ecogenetische modellen hebben tot doel zowel de ecologische processen (dichtheidsafhankelijke groei en mortaliteit) als de genetische processen (verschillen in voortplantingssucces tussen verschillende genotypen) te beschrijven om voorspellingen te kunnen doen hoe eigenschappen zullen veranderen ten gevolge van veranderingen in de omgeving zoals bijvoorbeeld visserij (Dunlop et al. 2007). Deze modellen zijn ook van belang voor het evalueren van de evolutionaire consequenties van verschillende beheersscenario's.

De eerste verkenningen met ecogenetische modellen zijn uitgevoerd voor Northeast Arctic kabeljauw. De sinds de jaren 30 waargenomen veranderingen in de lengte en leeftijd van geslachtsrijpwording bleken goed overeen te komen met de te verwachte veranderingen ten gevolge van de veranderingen in de visserijselectie. In de eerste tientallen jaren was de visserij geconcentreerd op volwassen kabeljauw die rond de Lofoten werd gevangen. Na de 2e wereldoorlog breidde de visserij zich uit naar de Barentszee waar vooral de jongere leeftijdsgroepen werden gevangen. Deze verandering in selectiviteit versnelde het evolutionaire proces. Een belangrijke conclusie was verder dat na het sluiten van de visserij de geslachtsrijpe lengte en leeftijd zich slechts zeer langzaam herstelde. Vergelijkbare resultaten werden ook in andere modelstudies gevonden (Law & Rowell 1993; Law 2000).

2.5 Implicaties van visserijgeïnduceerde evolutie en genetische veranderingen

Visserij kan dus de genetische eigenschappen van geëxploiteerde populaties, bijv in lengte en leeftijd van geslachtsrijpwording, groeisnelheid en voortplantingsinspanning, veranderen. Deze eigenschappen zijn op hun beurt bepalend voor de productiecapaciteit en de dynamica van een visbestand. De tot nog toe waargenomen veranderingen resulteren in een verminderde lichaamsgroei en daarmee in een afname in productiviteit (Law & Rowell 1993; Jørgensen et al. 2007) en mogelijk een hogere variabiliteit (Stenseth et al. 2004). Ook kan visserij invloed hebben op de genetische variatie. Een afname in de genetische variatie vermindert het vermogen van een bestand om zich aan nieuwe omgevingsomstandigheden, zoals bv klimaat verandering, aan te passen. Opgeteld bij de mogelijke consequenties voor een verhoogde variabiliteit neemt daarmee de kans op het instorten van een bestand toe (Figuur 4: Stenseth & Rouyer 2008).



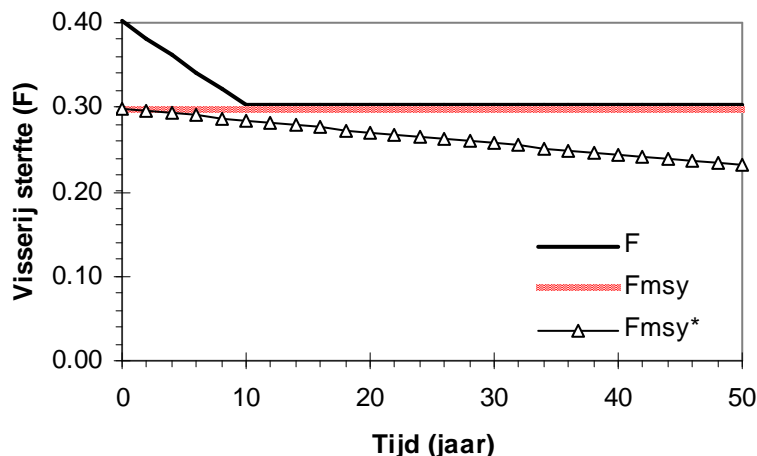
Figuur 4. De ecologische en evolutionaire effecten van visserij op de dynamica van visbestanden: a) de lengteverdeling en proportie van geslachtsrijpe dieren van een niet geëxploiteerde populatie met een bepaalde variabiliteit in aantallen; b) visserij leidt tot een relatieve afname van de oudere/grotere dieren en een verjonging in de volwassen populatie, en is vaak geassocieerd met een toename in de variabiliteit in aantallen. Als de effecten fenotypisch (ecologisch) zijn is herstel mogelijk; c) een evolutionaire verandering in de demografie resulteert in een potentieel onomkeerbare toename in de variabiliteit in aantallen, tenzij er voldoende genetische variatie in de populatie aanwezig is die herstel naar de oorspronkelijke situatie mogelijk maakt (Stenseth & Rouyer 2008).

3. Visserijgeïnduceerde evolutie en visserijbeheer

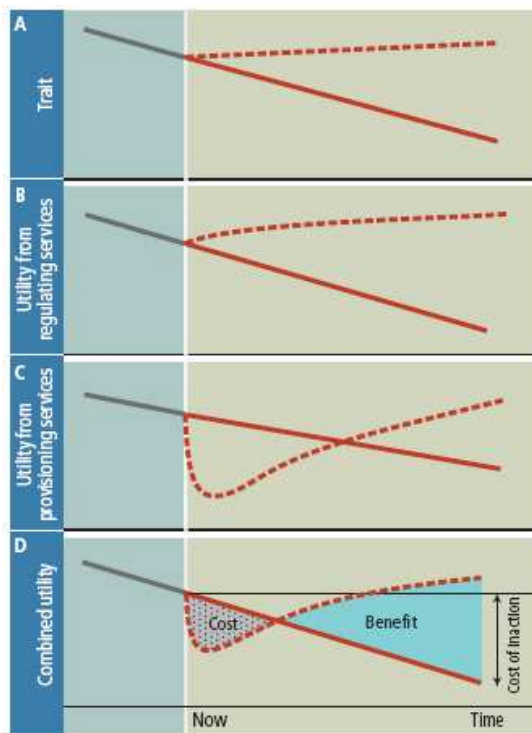
3.1 Visserijbeheer

Visserijbeheer heeft als doelstelling de levende hulpbronnen op een duurzame manier te benutten binnen de randvoorwaarden van het ecosysteem. De basisgedachte achter duurzaam beheer is dat een bepaalde mate van exploitatie mogelijk is zonder de visstand in gevaar te brengen (oogsten van de rente zonder aantasting van het kapitaal) en met een minimale aantasting van het ecosysteem. De uitdaging voor onderzoek en beheer is de grenzen voor het duurzaam gebruik te bepalen en de visserijdruk binnen deze grenzen te houden en de ecosysteem effecten te minimaliseren. De praktijk van het visserijbeheer houdt echter nog weinig rekening met de bredere ecosysteem effecten van de visserij en is nog altijd sterk geconcentreerd op individuele commercieel belangrijke visbestanden. Voor het duurzaam gebruik van deze soorten zijn biologische referentiepunten vastgesteld voor de maximaal toelaatbare visserijdruk en de minimaal toelaatbare volwassen stand. Deze referentiepunten zijn gebaseerd op de populatiedynamische eigenschappen van het visbestand en houden rekening met de grote jaarlijkse fluctuaties die er in het voortplantingssucces kunnen voordoen.

Bij het vaststellen van deze referentiepunten wordt geen rekening gehouden met de mogelijke evolutionaire effecten van visserij op deze referentiepunten beïnvloeden. Voor visbestanden waar visserijgeïnduceerde veranderingen optreden zullen de referentiepunten geleidelijk veranderen. Als het beheer hiermee geen rekening houdt dan kan de situatie zich voordoen dat de beheerder denkt dat het bestand op een duurzame manier wordt geëxploiteerd terwijl in werkelijkheid in toenemende mate van overexploitatie sprake is. Dit risico wordt in Figuur 5 geïllustreerd.



Figuur 5. Het evolutionaire effect van visserij op het referentiepunt voor visserijsterfte (F_{msy}^). In de eerste tien jaar wordt de F stapsgewijs gereduceerd tot het niveau van $F_{msy}=0.3$. Indien de visserijbeheerder geen rekening houdt met evolutie en de oorspronkelijke waarde 0.3 aanhoudt bestaat ten onrechte het beeld dat de visserij duurzaam is terwijl de F in werkelijkheid steeds verder van F_{msy}^* komt.*



Figuur 6. Voorbeeld van een 'Evolutionair Impact Assessment'. De consequentie van een status quo beleid (dikke lijn) wordt vergeleken met die van een beheersmaatregel (gestippelde lijn) op de evoluerende eigenschap (A), een regulerende dienst van het ecosysteem (B), een leverende dienst van het ecosysteem (bv visvangst) (C) en de gecombineerde gebruiksfunctie (D). Evaluatie van verschillende beheer strategieën hangt af van de tijd horizon. De kosten van inactiviteit worden gedefinieerd als het verlies van de gecombineerde gebruiksfunctie ten opzichte van de huidige waarde (horizontale lijn in D). In een versimpelde situatie kan het assessment worden beperkt tot alleen de toeleverende diensten (C). Uit Jørgensen et al (2007).

3.2 'Evolutionair Impact Assessment'

The ICES Study Group on Fisheries Induced Adaptive Change (ICES SGFIAC) heeft een raamwerk ontwikkeld om de evolutionaire effecten van visserij te beoordelen dat in november 2007 gepubliceerd is als Policy Forum artikel in Science (Jørgensen et al. 2007). Het voorstel beoogt de beschikbare kennis over de evolutionaire effecten van de visserij voor specifieke visserijen uit te werken. Stap 1 omvat een retrospectieve analyse van de waargenomen veranderingen. In stap 2 wordt een ecogenetisch model ontwikkeld. In stap 3 worden de resultaten van stap 1 vergeleken met de te verwachte veranderingen uit het ecogenetische model. Onderdeel van stap 3 is ook de historische analyse van de veranderingen in de visserijdruk en de visserijselectie. In stap 4 wordt het gekalibreerde genetische model gebruikt om een toekomstverkenning uit te voeren waarin verschillende beheersscenario's worden doorgerekend op hun evolutionaire consequenties voor gebruiksfuncties ('utilities'). De uitkomsten worden vergeleken met het status quo scenario. In de afweging van de evolutionaire consequenties is het nodig gebruiksfuncties te definiëren die in de afweging kunnen worden betrokken. Voorbeelden van gebruiksfuncties zijn de 'ecosystem services' zoals de regulerende functies (bijv. biodiversiteit) en de leverende functie (bijv. visvangst). In het huidige visserijbeheer kan worden volstaan met de gebruiksfunctie visvangst. Een illustratie van de Evolutionaire Impact Assessment is gegeven in Figuur 6.

3.3 Hoe zeker zijn we van visserijgeïnduceerde evolutie?

In de wetenschappelijke literatuur woedt momenteel een heftige discussie over dit onderwerp. Een deel van de visserijbiologen zijn sceptisch. Zo gebruikte Ray Hilborn, een van de toonaangevende visserijbiologen in de wereld, de Science publicatie van (Conover & Munch 2002) in zijn kritiek op de wetenschappelijke toptijdschriften Nature en Science dat deze vooral stukken publiceren die de negatieve aspecten van visserij beschrijven. De kritiek op (Conover & Munch 2002) was dat zij geen visserijgegevens hadden geraadpleegd om te testen of het

experimentele selectieregime vergelijkbaar is met die van een echte visserij (Hilborn 2006). Ook de Science publicatie van Jørgensen et al (2007) leverde twee kritische reacties (Browman et al. 2008, Kuparinen & Merila 2008). Beiden waarschuwen dat er geen zekerheid is over de evolutionaire verklaring voor de waargenomen verandering. Het analyseren van veranderingen in het erfelijk materiaal van geëxploiteerde populaties zou een belangrijke stap kunnen zijn. Desalniettemin stelden Browman et al (2008) dat ook zij van mening zijn dat 'some component of phenotypic change is undoubtedly genetic and caused by fishing'. Kuparinen & Merila (2007) concludeerden in een overzichtsartikel dat 'Theory, phenotypic observations and modelling studies all suggest that fisheries are capable of inducing evolutionary changes in life histories in harvested populations'.

De vraag is dus niet zozeer of visserijgeïnduceerde evolutie optreedt maar hoe snel dergelijke veranderingen kunnen optreden en op welke manier het visserijbeheer dergelijke veranderingen kan verminderen of voorkomen. Het negeren van de mogelijkheid dat visserij tot een evolutionaire verandering leidt is niet conform de internationale afspraken betreffende de voorzorgsbenadering en de ecosysteem benadering in het visserijbeheer. Alhoewel er geen onomstotelijk bewijs is voor een evolutionair effect van de visserij, is dit de meest waarschijnlijke verklaring voor een veelheid van studies waarbij gecorrigeerd is voor de fenotypische plasticiteit t.g.v. groeiverschillen en andere omgevingsfactoren zoals b.v. temperatuur en conditie. Het is weinig waarschijnlijk dat in deze verscheidenheid aan studies, waarin verschillende vissoorten in verschillende zeegebieden zijn bestudeerd, een andere factor (factoren) verantwoordelijk zijn voor de waargenomen veranderingen. Concluderend kan worden gesteld dat er een veelheid van wetenschappelijke resultaten zijn die elkaar aanvullen en de visserijgeïnduceerde evolutie ondersteunen: de theoretische verwachtingen van de 'life history theory' en kwantitatieve evolutionaire modellen van geëxploiteerde vissoorten; de statistische analyses van tijdseries van visserijwaarnemingen waarin fenotypische plasticiteit is gecorrigeerd; vergelijkende studies van populaties die verschillen in visserijdruk; laboratorium experimenten met selectieve visserij; en de succesvolle selectie op eigenschappen als groei en voortplanting. Om Kuparinen & Merila (2008) nogmaals te citeren: 'These [evolutionary] changes can cause a permanent loss of adaptive genetic variation and decrease future yield. Consequently, fishstock management strategies should be adjusted to prevent or decrease the evolutionary impacts of harvesting'.

3.4 Voorstel voor een 'Evolutionair Impact Assessment' voor Noordzee platvis

Voor Noordzee schol en tong zijn inmiddels duidelijke aanwijzingen verkregen voor de evolutionaire effecten van de visserij. In beide soorten is, na correctie voor fenotypische plasticiteit ten gevolge van verschillen in groeisnelheid, conditiefactor en temperatuur, aangetoond dat de lengte en leeftijd van geslachtsrijpwording is afgenomen. In het onderzoek zijn alleen vrouwtjes bestudeerd omdat de mannetjes al geslachtsrijp worden als ze nog ondermaats zijn. De lange termijn visserijgegevens kunnen dus alleen worden gebruikt voor de analyse van de vrouwtjes. Voor mannetjes schol is wel een duidelijke afname gerapporteerd tussen literatuur gegevens van rond 1910 en de speciale onderzoeksreizen die in 1985-86 zijn uitgevoerd (Rijnsdorp 1989). Of er zich na 1985 nog veranderingen hebben voorgedaan moet nog verder worden onderzocht.

De "Evolutionair Impact Assessment" voor noordzeeplatvis bestaat uit de volgende stappen:

Stap 1 van de Evola completeert voor beide soorten de analyse van de historische veranderingen in geslachtsrijpheid, groeisnelheid en voortplantingsinspanning. Hiervoor kan gebruik worden gemaakt van de methode die momenteel ontwikkeld wordt in het kader van het FishACE project. Deze methode schat de parameters voor groeisnelheid, geslachtsrijpwording, voortplantingsinspanning uit groeicurves van individuele vissen (Mollet et al., in prep; Brunel et al., in prep). Deze methode biedt de mogelijkheid om op basis van de collectie van gehoorsteentjes die ruimschoots bij de visserijlaboratoria beschikbaar zijn, de veranderingen in deze kenmerken te kwantificeren.

Stap 2 vereist de ontwikkeling van een ecogenetisch model dat zowel de biologie (energie allocatie) van de soort beschrijft als de ecologische processen (mortaliteit, dichtheidsafhankelijkheid). Binnen FishACE wordt momenteel een ecogenetisch model voor schol ontwikkeld. Ook dit aspect wordt momenteel binnen FishACE onderzocht. Naar verwachting zal een bruikbaar model in de loop van 2008 beschikbaar komen. Verwacht wordt dat na kalibratie het scholmodel ook voor tong kan worden gebruikt. Een specifiek aspect dat voor platvis moet worden opgelost is de implicaties van de seksuele dimorfie waarbij mannetjes op kleinere lengte en jongere leeftijd geslachtsrijp worden en ook een andere groeicurve volgen.

Stap 3 analyseert de veranderingen in visserijintensiteit en selectiviteit die vervolgens in het model uit stap 2 worden ingebracht. De voorspelde historische veranderingen worden vervolgens vergeleken met de resultaten uit stap 1. In deze stap wordt het ecogenetische model gekalibreerd om de huidige situatie zo goed mogelijk te beschrijven.

Stap 4 verkent een aantal toekomstscenario's voor het visserijbeheer met het status quo scenario. Voor platvis is de uitdaging om beheersscenario's te ontwikkelen die rekening houden met de interactie tussen de beide vissoorten. Op basis van algemene inzichten over de evolutionaire effecten van visserij lijken de volgende scenario's interessant: (i) status quo; (ii) $F_{msy}=0.3$ (tong) en $F_{msy}=0.2$ (schol) maar met een vlak exploitatiepatroon; (iii) F_{msy} als in het vorige scenario maar nu met een reductie in de F op de grotere/oudere vissen; (iv) F_{msy} maar nu zonder discards van ondermaatse vis.

Kwaliteitsborging

IMARES beschikt over een ISO 9001:2000 gecertificeerd kwaliteitsmanagementsysteem (certificaatnummer: 08602-2004-AQ-ROT-RvA). Dit certificaat is geldig tot 15 december 2009. De organisatie is gecertificeerd sinds 27 februari 2001. De certificering is uitgevoerd door DNV Certification B.V. Het laatste controlebezoek vond plaats op 23-25 april 2008. Daarnaast beschikt het chemisch laboratorium van de afdeling Milieu over een NEN-EN-ISO/IEC 17025:2005 accreditatie voor testlaboratoria met nummer L097. Deze accreditatie is geldig tot 27 maart 2009 en is voor het eerst verleend op 27 maart 1997; deze accreditatie is verleend door de Raad voor Accreditatie. Het laatste controlebezoek heeft plaatsgevonden op 5 oktober 2007.

Referenties

- Biro PA, Post JR (2008) Rapid depletion of genotypes with fast growth and bold personality traits from harvested fish populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105:2919-2922
- Browman HI, Law R, Marshall CT (2008) The role of fisheries-induced evolution. *Science* 320:47-47
- Brunel, T., Ernande, B, Mollet, FM, Rijnsdorp AD. Coupling non-linear mixed statistical models and dynamic energy allocation models to determine the onset of maturation and related energy allocation parameters from somatic growth data.
- Chevelot, M., Ellis, J.R., Rijnsdorp, A.D., Stam, W.T., Olsen, J.L. 2008. Temporal changes in allele frequencies but stable genetic diversity over the past 40 years in the Irish Sea population of thornback ray, *Raja clavata*. *Heredity*. In druk
- Conover DO (2007) Nets versus nature. *Nature* 450:179-180
- Conover DO, Munch SB (2002) Sustaining fisheries yields over evolutionary time scales. *Science* 297:94-96
- Dunlop ES, Shuter BJ, Dieckmann U (2007) Demographic and evolutionary consequences of selective mortality: Predictions from an eco-genetic model for smallmouth bass. *Transactions of the American Fisheries Society* 136:749-765
- Edeline E, Carlson SM, Stige LC, Winfield IJ, Fletcher JM, Ben James J, Haugen TO, Vollestad LA, Stenseth NC (2007) Trait changes in a harvested population are driven by a dynamic tug-of-war between natural and harvest selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:15799-15804
- Grift RE, Heino M, Rijnsdorp AD, Kraak SBM, Dieckmann U (2007) Three-dimensional maturation reaction norms for North Sea plaice. *Mar Ecol-Prog Ser* 334:213-224
- Hauser L, Adcock GJ, Smith PJ, Ramirez JHB, Carvalho GR (2002) Loss of microsatellite diversity and low effective population size in an overexploited population of New Zealand snapper (*Pagrus auratus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99:11742-11747
- Heino M (1998) Management of evolving fish stocks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55:1971-1982
- Heino M, Dieckmann U, Godo OR (2002) Measuring probabilistic reaction norms for age and size at maturation. *Evolution* 56:669-678
- Heino M, Godo O (2002) Fisheries-induced selection pressures in the context of sustainable fisheries. *Bulletin of Marine Science* 70:639-656
- Hilborn R (2006) Faith-based fisheries. *Fisheries* 31:554-555
- Hoarau G, Boon E, Jongma DN, Ferber S, Palsson J, Van der Veer HW, Rijnsdorp AD, Stam WT, Olsen JL (2005) Low effective population size and evidence for inbreeding in an overexploited flatfish, plaice (*Pleuronectes platessa* L.). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 272:497-503
- Hutchinson WF, van Oosterhout C, Rogers SI, Carvalho GR (2003) Temporal analysis of archived samples indicates marked genetic changes in declining North Sea cod (*Gadus morhua*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 270:2125-2132
- Jones MW, McParland TL, Hutchings JA, Danzmann RG (2001) Low genetic variability in lake populations of brook trout (*Salvelinus fontinalis*): A consequence of exploitation? *Conservation Genetics* 2:245-256
- Jorgensen C, Enberg K, Dunlop ES, Arlinghaus R, Boukal DS, Brander K, Ernande B, Gardmark A, Johnston F, Matsumura S, Pardoe H, Raab K, Silva A, Vainikka A, Dieckmann U, Heino M, Rijnsdorp AD (2007) Ecology - Managing evolving fish stocks. *Science* 318:1247-1248
- Kraak SBM (2007) Does the probabilistic maturation reaction norm approach disentangle phenotypic plasticity from genetic change? *Mar Ecol-Prog Ser* 335:295-300
- Kuparinen A, Merila J (2007) Detecting and managing fisheries-induced evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 22:652-659
- Kuparinen A, Merila J (2008) The role of fisheries-induced evolution. *Science* 320:47-48
- Law R (2000) Fishing, selection, and phenotypic evolution. *ICES Journal of Marine Science* 57:659-668
- Law R, Grey DR (1989) Evolution of yields from populations with age-specific cropping. *Evolutionary Ecology* 3:343-359
- Law R, Rowell CA (1993) Cohort-structured populations, selection responses, and exploitation of North Sea cod. In: Stokes TK, McGlade JM, Law R (eds) *The exploitation of evolving resources*. Springer-Verlag, Berlin, p 155-174

- Marshall CT, Browman HI (2007) Disentangling the causes of maturation trends in exploited fish populations. *Mar Ecol-Prog Ser* 335:249-251
- Mollet FM, Kraak SBM, Rijnsdorp AD (2007) Fisheries-induced evolutionary changes in maturation reaction norms in North Sea sole *Solea solea*. *Mar Ecol-Prog Ser* 351:189-199
- Mollet, FM, Brunel, T., Ernande, B., Rijnsdorp, AD. Multiple life history traits (growth, maturation and reproduction) estimated simultaneously in individuals. *Oikos* submitted
- Olsen E, Lilly GR, Heino M, Morgan MJ, Brattey J, Dieckmann U (2005) Assessing changes in age and size at maturation in collapsing populations of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62:811-823
- Olsen EM, Heino M, Lilly GR, Morgan MJ, Brattey J, Ernande B, Dieckmann U (2004) Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod. *Nature* 428:932-935
- Reznick DN, Bryga H, Endler JA (1993) Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature* 346:357-359
- Reznick DN, Ghalambor CK (2005) Selection in nature: Experimental manipulations of natural populations. *Integrative and Comparative Biology* 45:456-462
- Rijnsdorp AD (1992) Long-term effects of fishing in North Sea plaice. Disentangling genetic and phenotypic plasticity in growth, maturation and fecundity. PhD-thesis, PhD thesis, University of Amsterdam. 220 pp
- Rijnsdorp AD (1989) Maturation of male and female North Sea plaice (*Pleuronectes platessa* L.). *Journal du Conseil international pour l'Exploration de la Mer* 46:35-51
- Rijnsdorp AD (1991) Changes in fecundity of female North Sea plaice (*Pleuronectes platessa* L.) between three periods since 1900. *ICES Journal of Marine Science* 48:253-280
- Rijnsdorp AD (1993) Fisheries as a large-scale experiment on life-history evolution: disentangling phenotypic and genetic effects in changes in maturation and reproduction of North Sea plaice, *Pleuronectes platessa* L. *Oecologia* 96:391-401
- Rijnsdorp AD, Grift RE, Kraak SBM (2005) Fisheries-induced adaptive change in reproductive investment in North Sea plaice (*Pleuronectes platessa*)? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62:833-843
- Rijnsdorp AD, Poos JJ, Quirijns FJ, HilleRisLambers R, De Wilde JW, Den Heijer WM (2008) The arms race between fishers. *Journal of Sea Research* in press
- Roff DA (1992) The evolution of life histories: theory and analysis, Vol. Chapman & Hall, New York
- Silliman RP (1975) Selective and Unselective Exploitation of Experimental Populations of *Tilapia-Mossambica*. *Fishery Bulletin* 73:495-507
- Smith PJ, Francis R, McVeagh M (1991) Loss of Genetic Diversity Due to Fishing Pressure. *Fisheries Research* 10:309-316
- Stearns SC (1992) The evolution of life histories, Vol. Oxford University Press, Oxford
- Stenseth NC, Ottersen G, Hurrell JW, Belgrano A (2004) Marine ecosystems and climate variability, Vol. Oxford University Press
- Stenseth NC, Rouyer T (2008) Ecology: Destabilized fish stocks. *Nature* 452:825-826
- Swain DP, Sinclair AF, Hanson JM (2007) Evolutionary response to size-selective mortality in an exploited fish population. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274:1015-1022
- Trippel EA (1995) Age at maturity as a stress indicator in fisheries. *BioScience* 45:759-771
- Walsh MR, Munch SB, Chiba S, Conover DO (2006) Maladaptive changes in multiple traits caused by fishing: impediments to population recovery. *Ecology Letters* 9:142-148
- Yoneda M, Wright PJ (2004) Temporal and spatial variation in reproductive investment of Atlantic cod *Gadus morhua* in the northern North Sea and Scottish west coast. *Mar Ecol-Prog Ser* 276:237-248

Verantwoording

Rapport C105/08
Projectnummer: 439 1100005

Dit rapport is met grote zorgvuldigheid tot stand gekomen. De wetenschappelijke kwaliteit is intern getoetst door een collega-onderzoeker en het betreffende afdelingshoofd van Wageningen IMARES.

Akkoord: Drs. F.A. van Beek
Hoofd Centrum voor Visserijonderzoek

Handtekening:

Datum:

Akkoord: Dr.Ir. T.P. Bult
Afdelingshoofd Visserij

Handtekening:

Datum: december 2008

Aantal exemplaren: 10
Aantal pagina's: 19
Aantal tabellen: 1
Aantal figuren: 6
Aantal bijlagen: -