

УЧЕТ НЕЛИНЕЙНЫХ ЭФФЕКТОВ В МОДЕЛИ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ АТЛАНТИЧЕСКОЙ ТРЕСКИ

Васильева Н. А.¹, Владимиров А. А.^{1,3}, Winter A. M.²

¹Почвенный институт им. В.В. Докучаева, Междисциплинарная лаборатория математического моделирования почвенных систем, Москва, Россия nadezda.vasilyeva@gmail.com

²Университет Осло, Центр экологического и эволюционного синтеза, Осло, Норвегия a.m.winter@ibv.uio.no

³Объединенный институт ядерных исследований, Дубна, Россия artem.a.vladimirov@gmail.com



TerMARisk

Multidisciplinary approach to anticipate critical regime shifts in ecosystems -
deriving management guidance for terrestrial and marine systems at risk

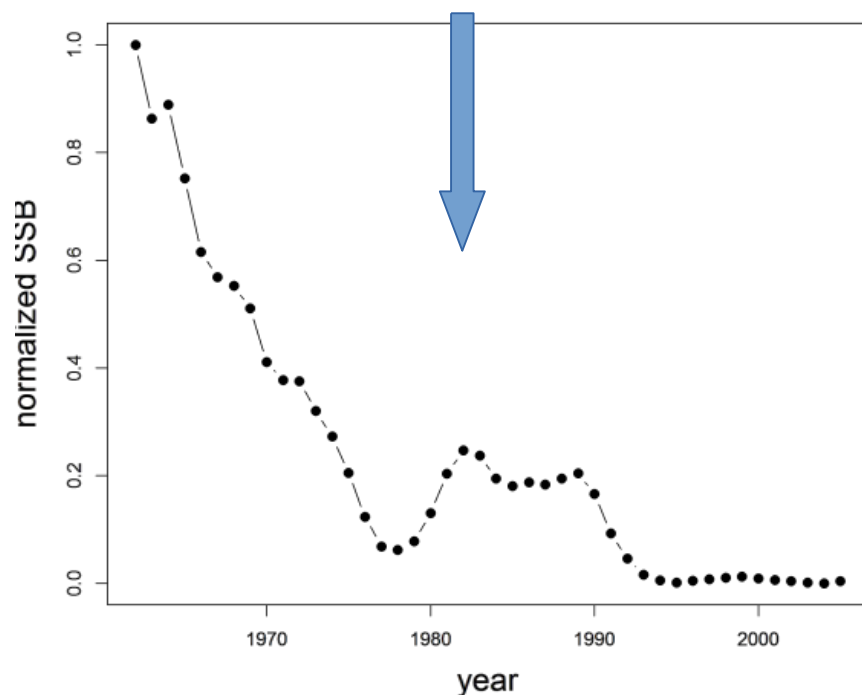


- ◆ Модели возрастной структуры популяции рыб, оценка численности.
- ◆ Нелинейные эффекты в динамике популяции Атлантической трески при низкой и высокой численности, Олли эффект, конкуренция за ресурсы.
- ◆ Параметризация модели на имеющихся данных наблюдений, построение прогнозов.
- ◆ Анализ временных рядов популяции при различных сценариях вылова.

Коллапс и восстановление популяции рыб

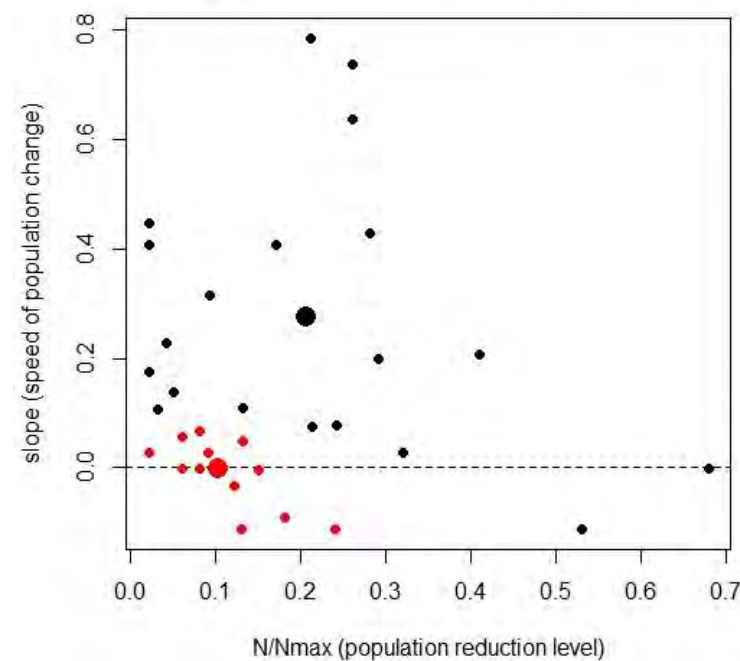
Во многих случаях интенсивный вылов рыбы приводил к коллапсу популяции, причиняя серьезный и часто необратимый ущерб экосистеме. Одной из основных целей регуляции рыболовства является недопущение подобных ситуаций в будущем.

Вылов рыбы + изменение условий среды



Коллапс популяции трески у берегов Канады в 1992 году.

recovery speed as a function of degradation level



Восстановление различных популяций промысловых рыб после критического падения численности.

Модели оценки популяции

Для управления рыболовством важно правильно оценивать биомассу рыбной популяции, существуют различные модели для вычисления биомассы из доступных данных.

Доступные данные,
используемые для оценки
популяции:

- Масса выловленной рыбы.
- Распределение особей по возрастам.
- Распределение особей по массе.

Данные, получаемые
нерегулярно в отдельных
точках, используемые для
настройки модели:

- Биомасса рыбы разных возрастов.
- Доля рыб, идущих на нерест.
- Естественная смертность рыб.



Модель
оценки
популяции



Результаты модели,
вычисляемые для
каждого года:

- Общая биомасса.
- Биомасса рыб, идущих на нерест.
- Прирост популяции.
- Доля выловленных рыб.
- Распределение численности по возрастам.

Модели возрастной структуры популяции



Общие черты моделей возрастной структуры:

Популяция делится на возрастные классы: $a \in [1, A]$
С максимальным возрастом A .

Состояние модели описывается числом рыб всех возрастов: $N(y, a)$

Пополнение популяции является функцией от Биомассы рыб, идущих на нерест(SSB):

$$N(y + 1, 1) = R(SSB(y))$$

$$SSB(y) = \sum_2^A N(y, a) P(y, a) W(y, a)$$

Распределение особей по весу: $W(y, a)$

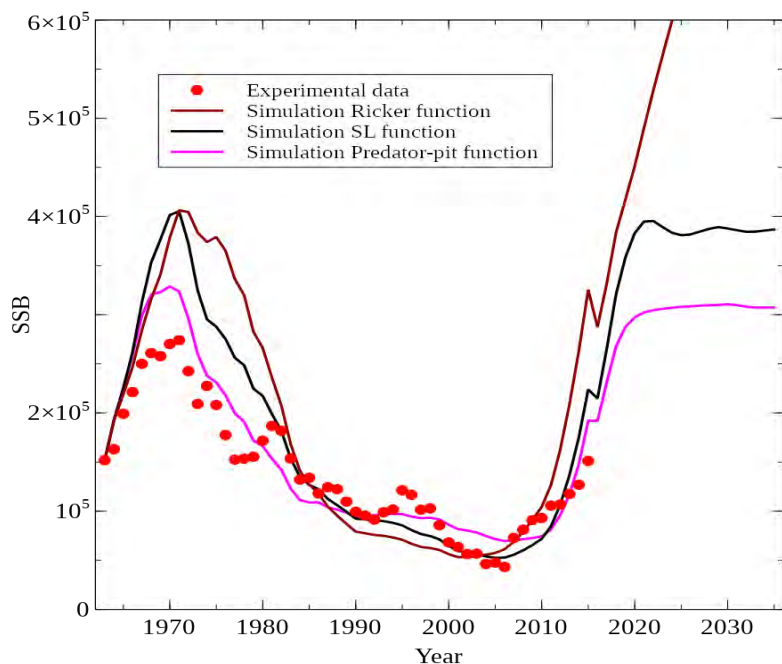
Вероятность нереста: $P(y, a)$

Число рыб, выживших в данный год:

$$N(y, a) = N(y - 1, a - 1) e^{-F(y-1, a-1) - M(y-1, a-1)}$$

Доля выловленных рыб: $F(y, a)$

Естественная смертность: $M(y, a)$



Исторические наблюдения SSB и результаты модели с различными функциями $R(SSB)$

Stock-recruitment Функции

Различные SR функции,
предложенные в литературе

$$a \cdot SSB \cdot e^{-b \cdot SSB} \quad \text{Ricker}$$

$$\frac{a \cdot SSB}{1 + b \cdot SSB} \quad \text{Beverton Holt}$$

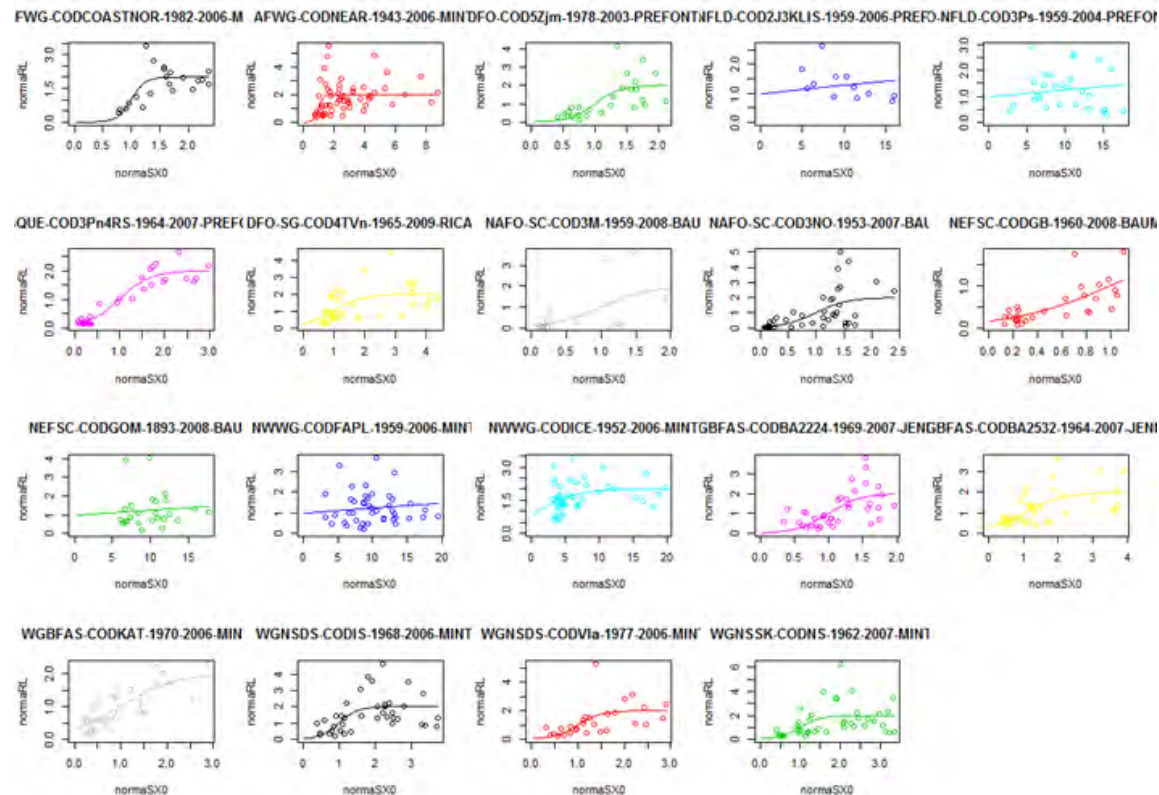
$$a \cdot SSB^c \cdot e^{-b \cdot SSB^c} \quad \text{Cabral}$$

$$\frac{a \cdot SSB^c}{1 + b \cdot SSB^c} \quad \text{Mayers}$$

$$a \cdot SSB^c \cdot e^{-b \cdot SSB} \quad \text{Saila Lorda}$$

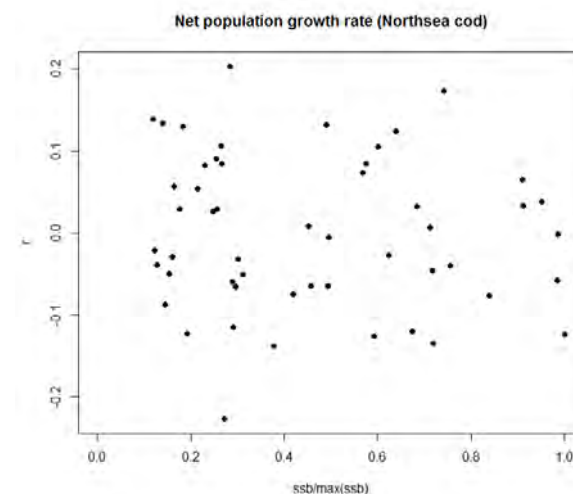
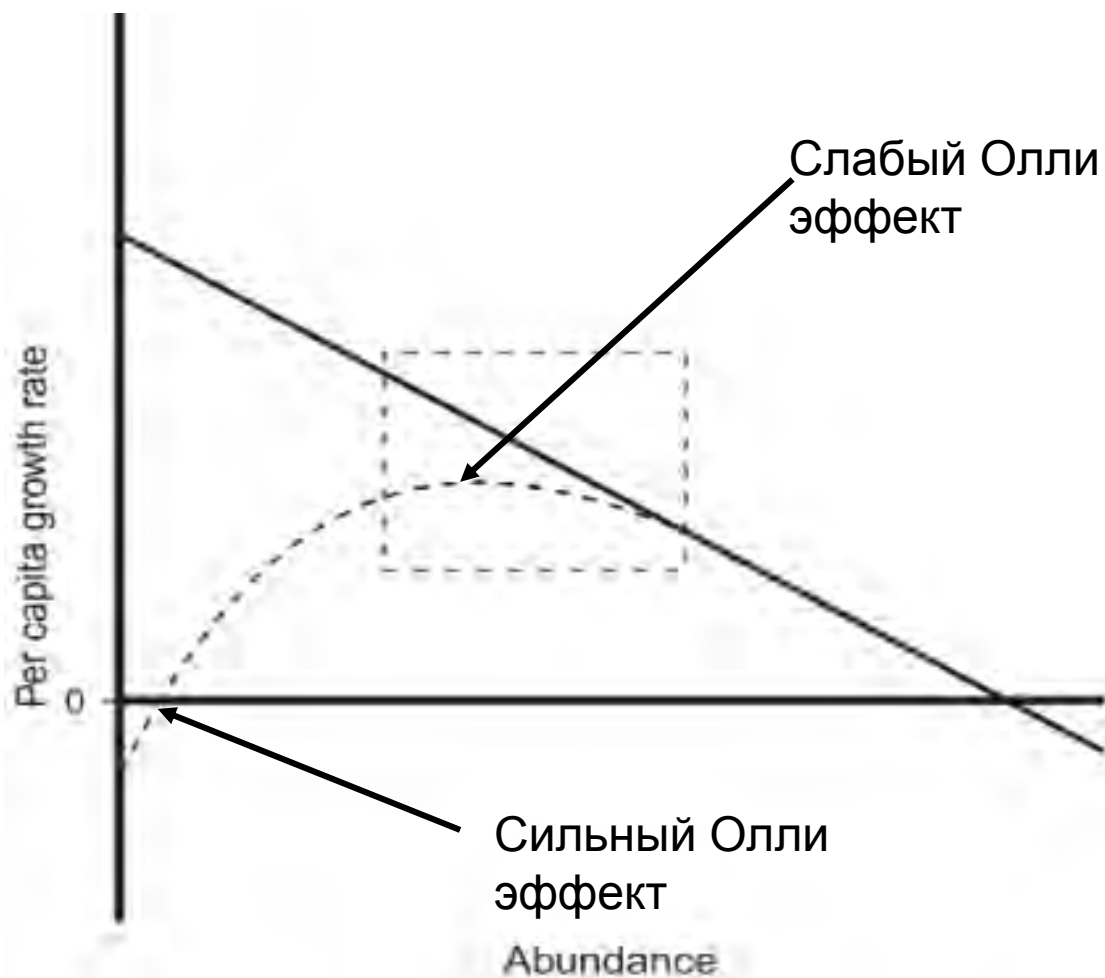
Данные прироста популяции могут быть аппроксимированы SR функцией, или SR функция может выбираться таким образом, чтобы результат симуляции SSB минимально отличался от наблюдаемого.

Прирост для различных популяций трески:

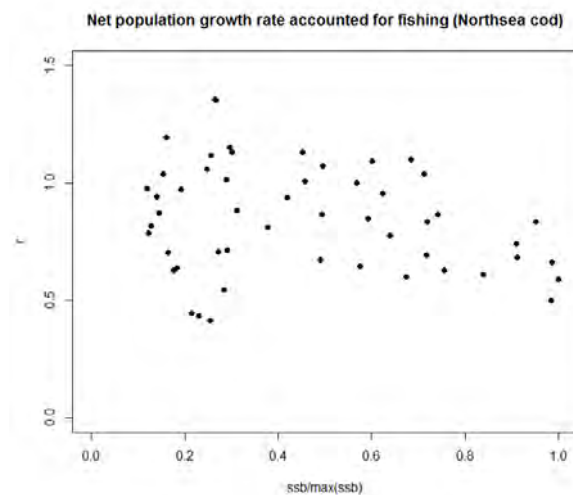


Олли эффект

Уменьшение относительного прироста популяции при низкой численности по любой причине. Не достаточно данных наблюдений для уверенного подтверждения наличия Олли эффекта



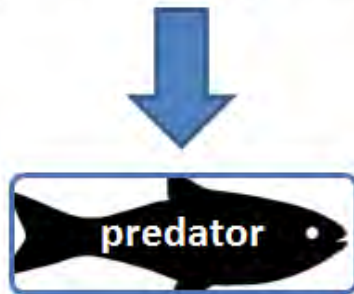
Учет вылова



Возникновение Олли эффекта

- Демографический Олли эффект обусловлен свойствами самой популяции и всегда проявляется при низкой численности.
- Олли эффект может возникать за счет особенностей пищевой цепи, в которой участвует рассматриваемый вид (соотношение размеров) или других внешних факторов:

(Size-selective) fishing



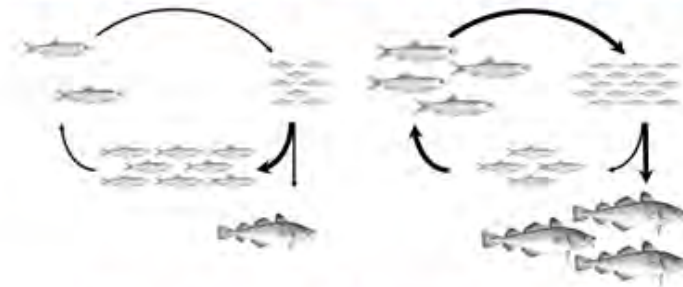
Size-selective predation



Density-dependence & size structured

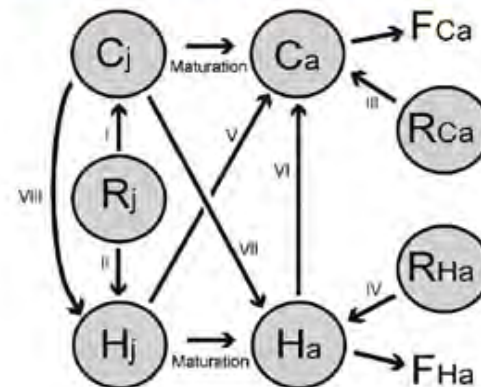


e.g. North West Atlantic: cod sprat system



„How cod shapes its world“,
A. Van Leeuwen et al.,
Journal of Sea Research,
2008

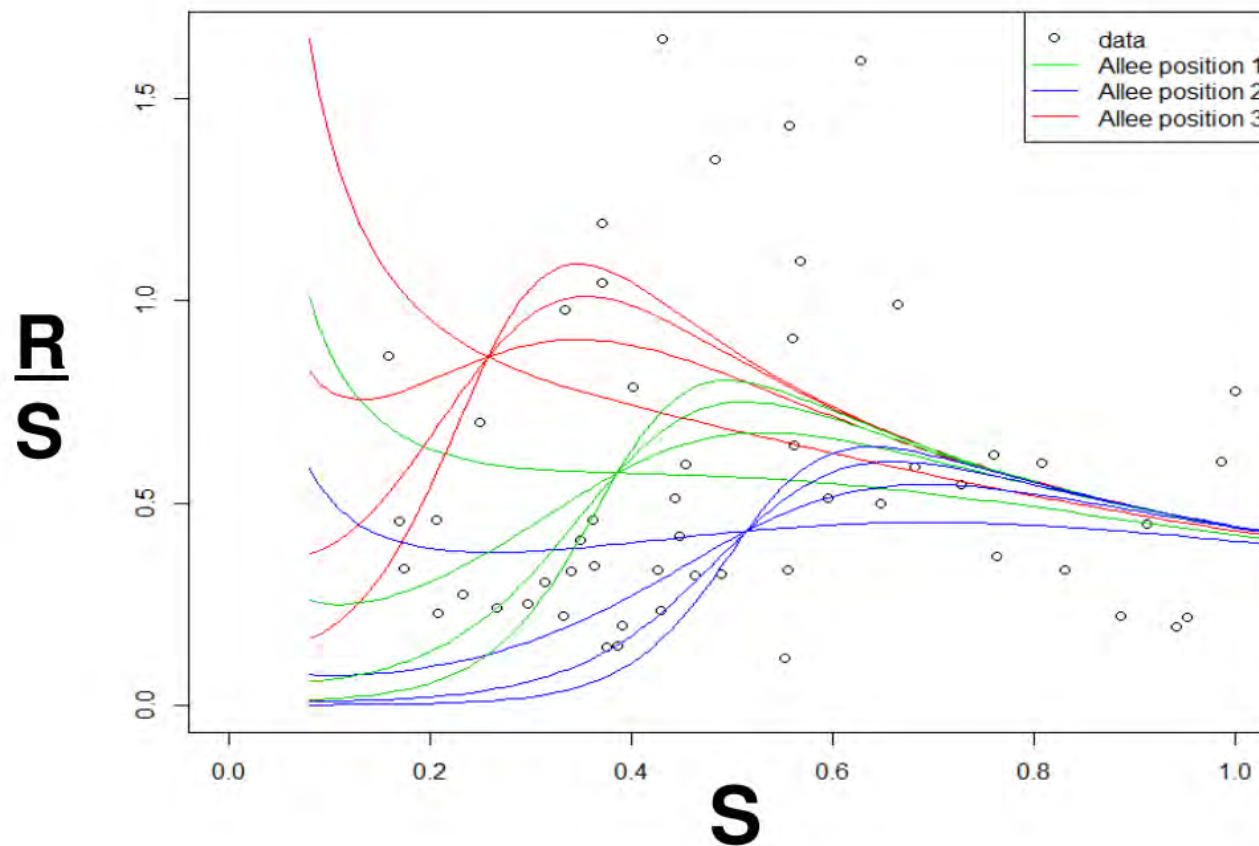
e.g. North Sea: cod, herring, plankton



„Size-based species interactions shape
herring and cod population dynamics
in the face of exploitation“, D. Van
Denderen, T. Van Kooten Leeuwen et
al., Ecosphere, 2013

Предлагаемая SR функция

$$R(SSB) = \frac{L}{1 + e^{-k(SSB - SSB_0)}}$$



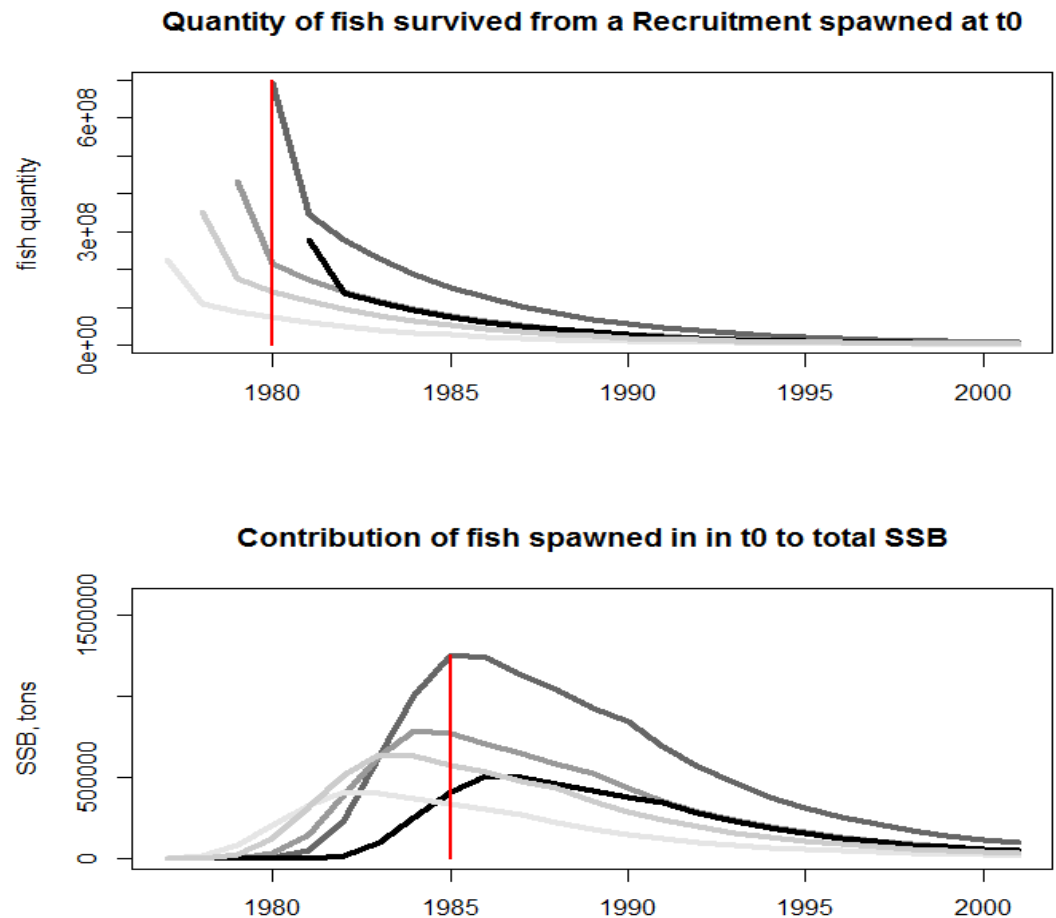
В зависимости от параметров эта функция может иметь Олли эффект выраженный в разной степени, или иметь минимум при некотором значении SSB, который приводит к наличию в модели двух стабильных состояний.

SR функция выбирается с учетом биологических механизмов. Предлагаемая функция имеет два стабильных состояния с низкой и высокой численностью и дает лучшее согласие с данными наблюдений.

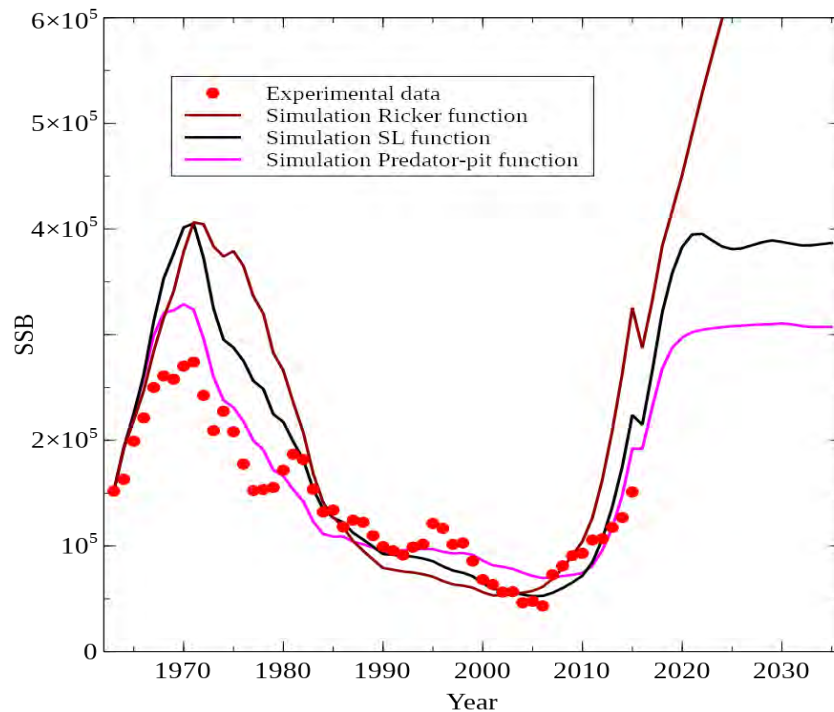
Нелинейность в модели

Во многих случаях в моделях возрастной структуры популяции, единственным нелинейным уравнением является SR функция. Все используемые SR функции учитывают ограниченные ресурсы.

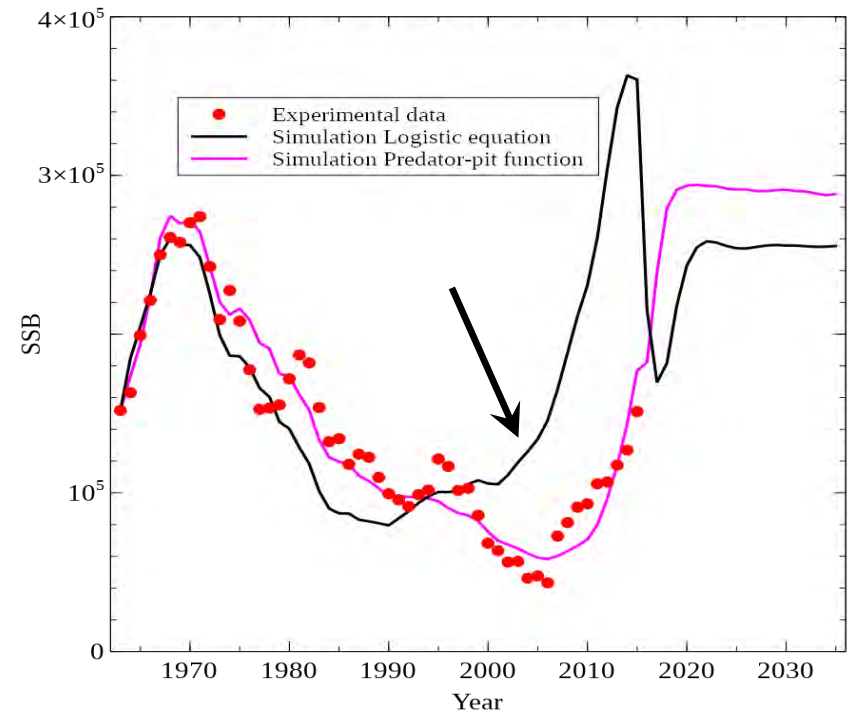
Очевидным нелинейным эффектом, который можно учесть для улучшения модели, является ограниченность ресурсов для роста взрослых рыб, которая может быть учтена как зависимость смертности от численности.



Влияние нелинейных эффектов.



Постоянная смертность



Смертность зависит от численности

Учет нелинейных эффектов в модели позволяет улучшить согласие с данными наблюдений.

Зависимость смертности от численности популяции (конкуренция за ресурсы):

модель не завышает значения SSB, лучше описывает наблюдения при высокой численности

Олли эффект:

Модель лучше описывает наблюдения при низкой численности.

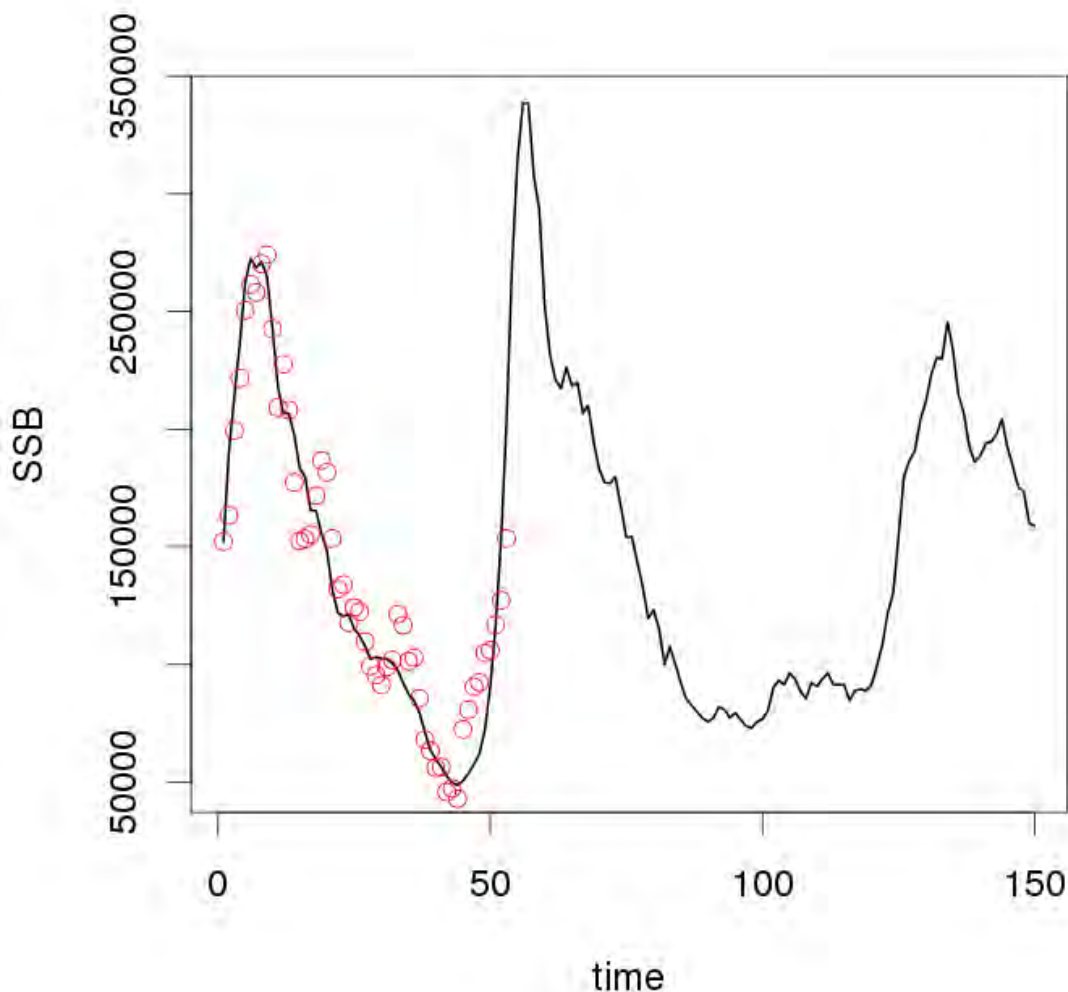
Параметризация модели и построение прогнозов

Параметризация модели:

Параметры SR функции и зависимости смертности от численности выбираются из условия наименьшего отклонения результата модели для SSB от данных наблюдений. Для параметризации используется логарифмическая мера (как это принято в подобных моделях).

Параметры, используемые для построения прогнозов:

- Доля рыб, идущих на нерест: среднее за период наблюдений.
- Естественная смертность: функция общей биомассы, учитывающая ограниченность ресурсов.
- Средний вес особи: генерируется стохастическим процессом с параметрами вычисленными из данных наблюдений.
- Интенсивность вылова: определяется стратегией вылова.

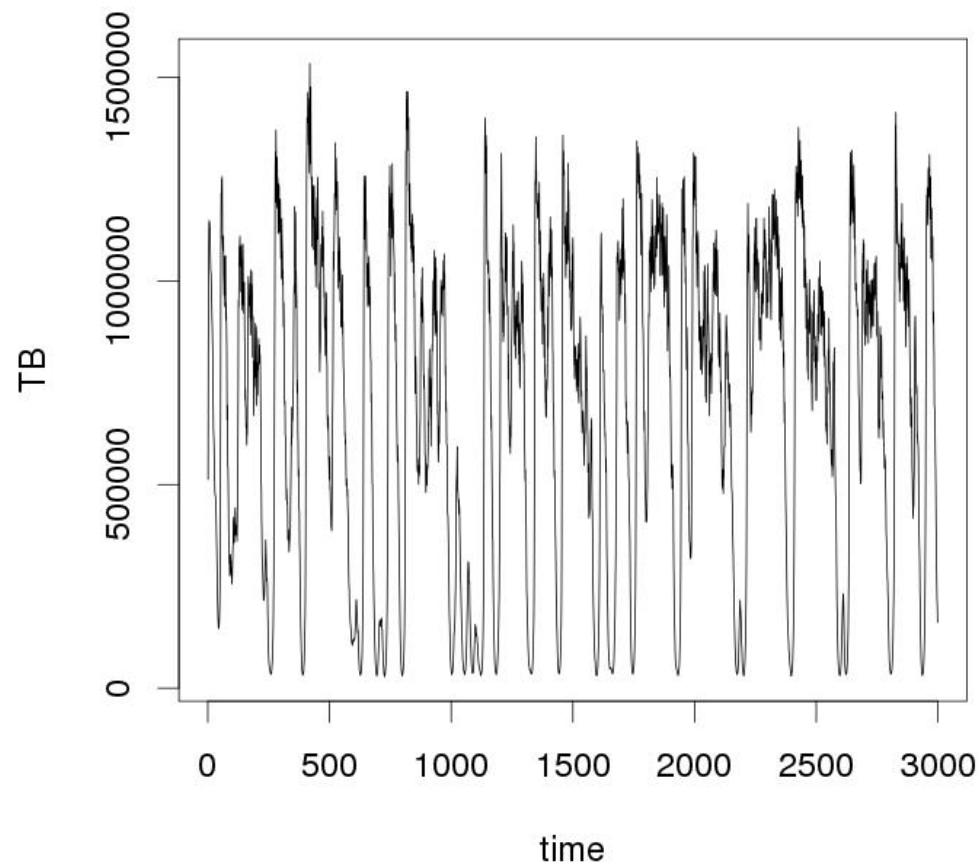


Генерация временных серий

Для получения временных серий биомассы, мы представляем вероятность вылова в виде произведения селективности, которая зависит только от возраста рыбы и интенсивности, которая зависит от года.

Селективность берется из исторических данных, а для определения интенсивности вылова используется стохастический процесс:

Интенсивность вылова меняется случайно, чаще в сторону увеличения, пока SSB не станет меньше заданного порогового значения (B_{lim}), в этот момент интенсивность вылова начинает уменьшаться на заданную величину каждый год, пока SSB не превысит порогового значения.



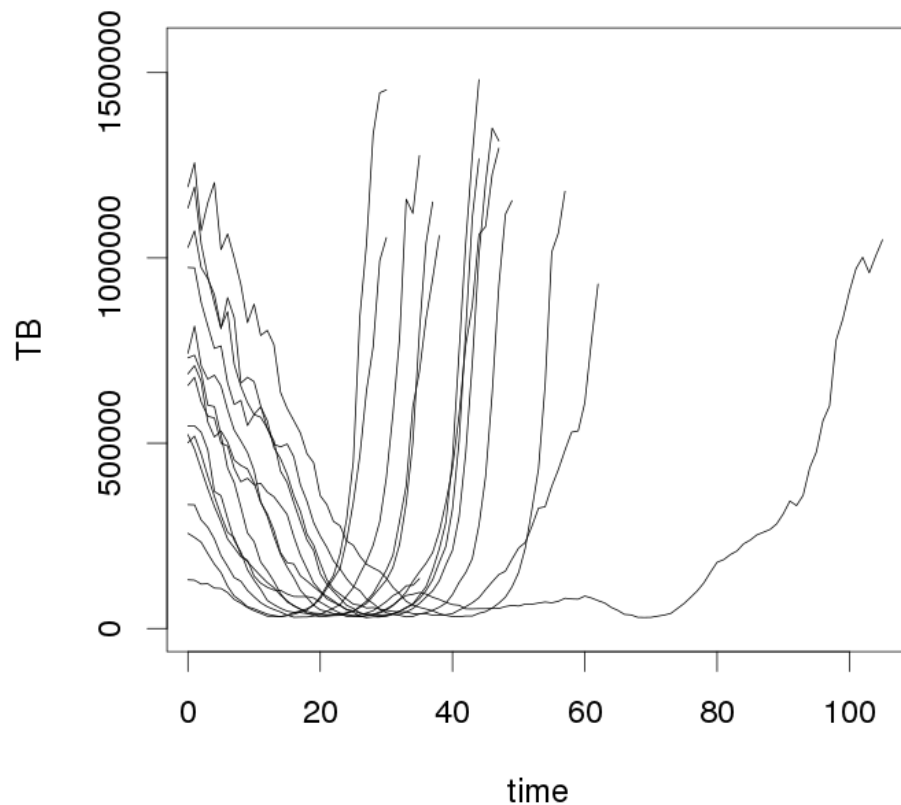
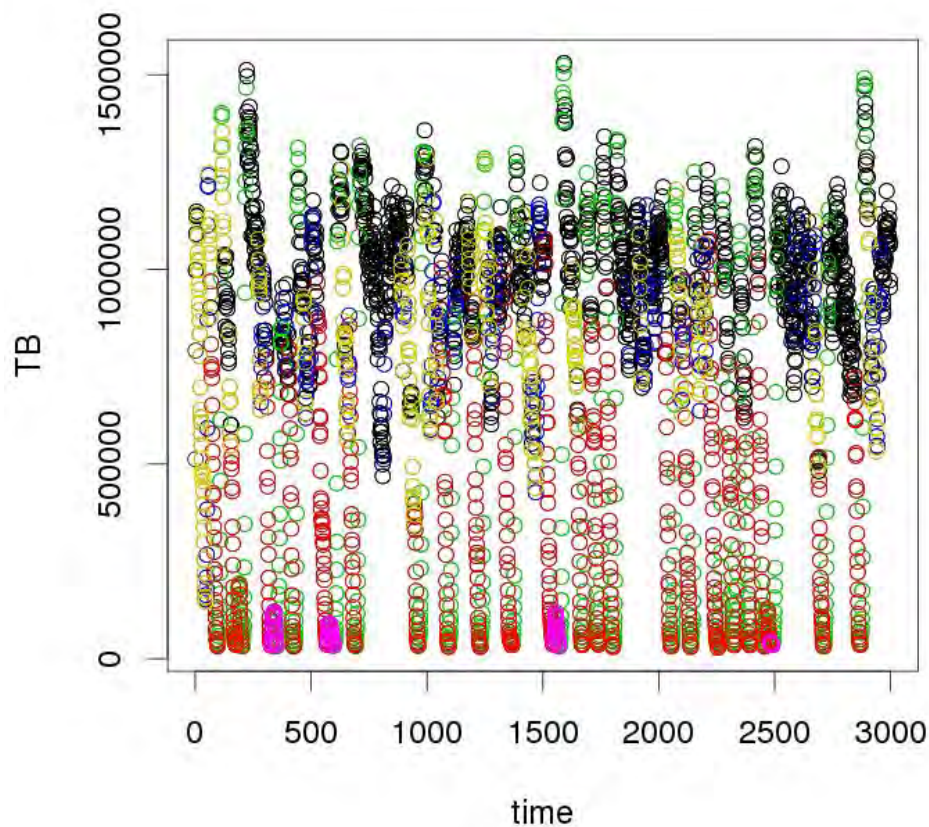
Пример временной серии, полученной для очень низкого порогового значения биомассы.

Анализ временных серий

Временная серия с выделенными периодами:

- Стабильно высокой численности (черный)
- Коллапса (красный)
- Восстановления (зеленый)
- Стабильно низкой численности (фиолетовый)
- Снижения (желтый)
- Роста (синий)

Коллапсы вместе с последующим периодом восстановления.

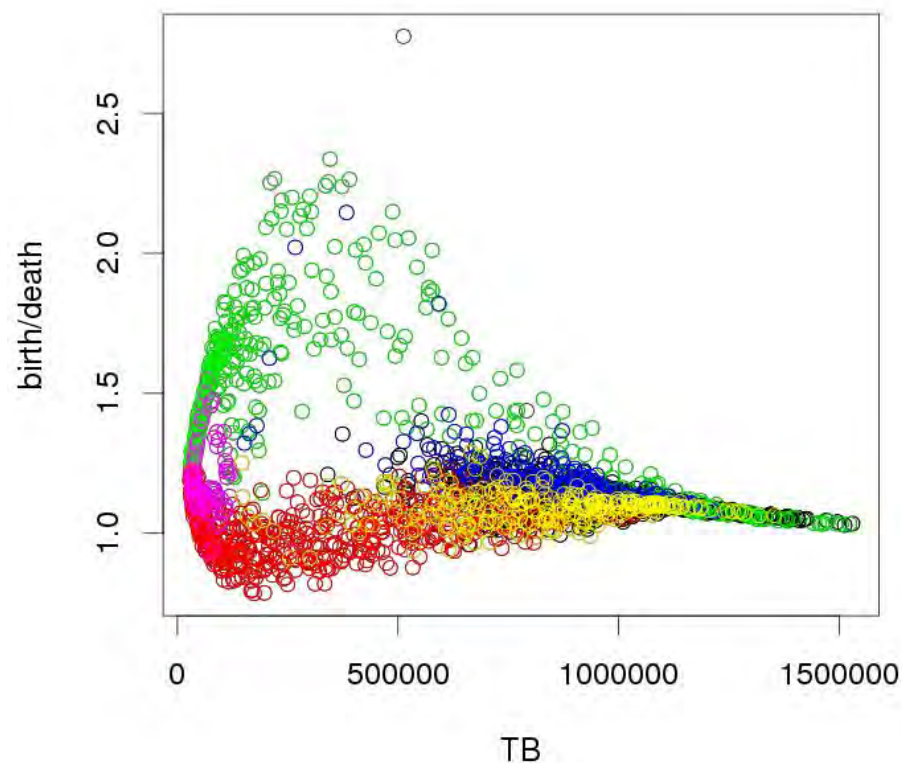
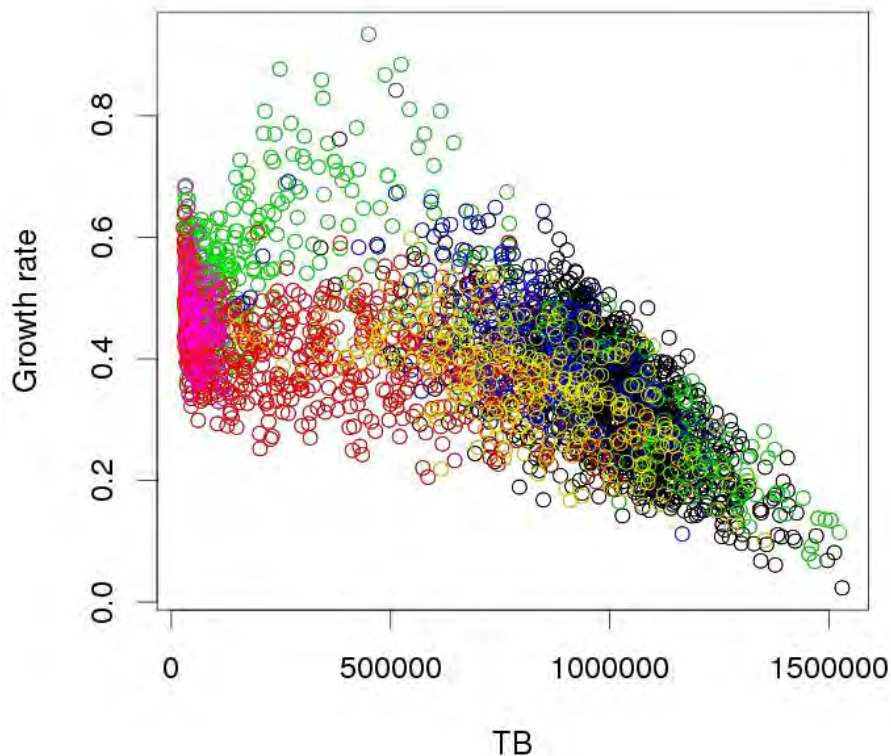


Чистый прирост популяции и отношение рождаемости к смертности.

Рассматривается чистый прирост биомассы популяции, включающий массу выловленной рыбы.

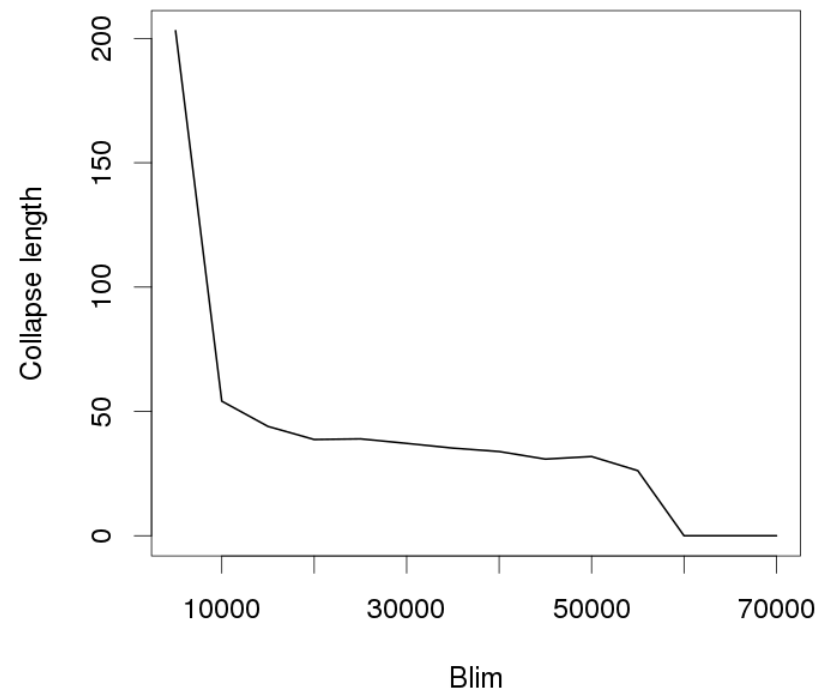
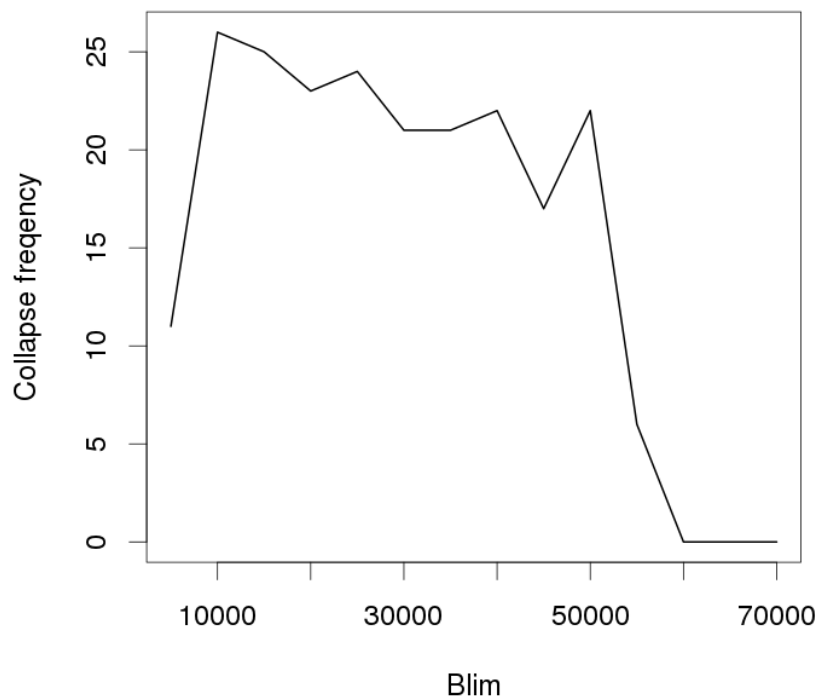
Различие прироста популяции при одинаковой биомассе объясняется различным возрастным составом популяции.

Различные режимы популяционной динамики в модели (показаны разным цветом) соответствуют разным областям фазовой диаграммы



Вероятность коллапса

Стохастический процесс, дающий интенсивность вылова в наших расчетах зависит от значения SSB (Blim), при котором интенсивность вылова принудительно снижается. Вычисляя временные серии для различных значений Blim, мы получили пороговое значение при котором коллапс невозможен ($SSB = 60000$) в нашем случае, которое близко к величине, использовавшейся для определения квот на вылов в Северном море в исторический период ($SSB = 70000$).



Спасибо за внимание !