

**FISKEN OG HAVET, NR. 1 - 1992**

**ISSN 0071-5638**

**JARL GISKE, HEIN RUNE SKJOLDAL og DAG L. AKSNES**

# **MODELLERING AV FORDELING, VEKST OG OVERLEVELSE AV FISK I BARENTSHAVET**

NFFR prosjekt nr. 1101 - 701.357

Økologisk modellering av Barentshavet

Prosjektleder Hein Rune Skjoldal

**Kort sammendrag:** Ved hjelp av modeller for strøm, temperatur, plankton og fisk i Barentshavet skal fiskenes fordeling, vekst og overlevelse beregnes fra biologiske (evolusjonære, økologiske) og fysiske drivkrefter. Målet er å utvikle modeller der forståelse (teori) danner grunnlaget for prediksjonene. Klassiske forvaltningsmodeller er basert på observasjoner og statistikk, som gjør dem i stand til å håndtere konstante situasjoner, men svakere under variable forhold. Prosjektet har tre stadier: (1) utvikle modeller for vandring, vekst og overlevelse, (2) teste modellene på historiske data og (3) evaluere deres nytte i forvaltning og diskutere sammenkoplinger med eksisterende forvaltningsmodeller.

**Stikkord:** Økosystem-modellering, dynamisk optimalisering, Barentshavet

# **HAVFORSKNINGSINSTITUTTET**

**SENTER FOR MARINT MILJØ  
APRIL 1992**

# MODELLERING AV FORDELING, VEKST OG OVERLEVELSE AV FISK I BARENTSHAVET

[Modelling distribution, growth and survival of fish in the Barents Sea]

JARL GISKE<sup>1,2</sup>, HEIN RUNE SKJOLDAL<sup>1</sup> OG DAG L. AKSNES<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Senter for marint miljø, Havforskningsinstituttet, 5024 Bergen

<sup>2</sup> Institutt for fiskeri- og marinbiologi, Universitetet i Bergen, 5020 Bergen

## ABSTRACT

A series of numerical models for the Barents Sea is to be developed, by which distribution and growth of fish can be calculated by biological (evolutionary, ecological), meteorological and hydrodynamical forcing functions. Central is the use of dynamic optimization to find optimal biological distributions.

The goal is to develop models where understanding (theory) and not knowledge (empiricism) is the basis for predictions. Classical assessment models are based on observations and statistics, which makes them well fit for constant regimes, but weaker under variable conditions.

The project will have three stages: (1) develop theoretical models for migration, growth and survival, (2) hindcast testing of the models by historical data and (3) evaluate their use for assessment and discuss linkage to existing assessment models.

## SAMMENDRAG

Det foreslås at en serie numeriske modeller for Barentshavet, fra meteorologi og fysisk oseanografi til plankton og fisk, skal bygges opp og koples sammen til et økosystemmodell-miljø. Med et slikt redskap kan fiskenes fordeling, vekst og overlevelse beregnes fra biologiske (evolusjonære, økologiske), meteorologiske og hydrodynamiske drivkrefter. Et sentralt element er bruken av dynamisk optimalisering for å finne optimale biologiske fordelinger.

Målet er å utvikle modeller der forståelse (teori) og ikke kunnskap (empiri) danner grunnlaget for prediksjonene. Klassiske forvaltningsmodeller er basert på observasjoner og statistikk, som gjør dem godt i stand til å håndtere konstante situasjoner, men svakere under variable forhold.

Prosjektet har tre stadier: (1) utvikle teoretiske modeller for vandring, vekst og overlevelse; (2) teste modellene på historiske data og (3) evaluere deres nytte i forvaltning og diskutere sammenkoplinger med eksisterende forvaltningsmodeller.

INNHOLDSFORTEGNELSE	SIDE
1.0 INTRODUKSJON.....	1
1.1 Barentshavet.....	1
1.2 Forvaltningsmodeller.....	4
1.3 Evolusjon og fordeling.....	5
1.4 Optimal atferd?.....	6
1.5 Fitness.....	7
2.0 MODELLER FOR FORDELING.....	8
2.1 Bakgrunn.....	8
2.2 Dynamisk optimalisering.....	10
2.3 Modell-miljø for lodde.....	11
2.4 Fødeinntak og vekst.....	13
2.5 Overlevelse.....	13
3.0 PROSJEKTFRAMDRIFT.....	15
LITTERATURLISTE.....	16

# 1. INTRODUKSJON

## 1.1 Barentshavet

Barentshavet er et arktisk økosystem mellom 70° og 80°N. Hovedtrekkene av dets fysiske oseanografi og biologi finnes hos DRAGESUND & GJØSÆTER (1988); LOENG (1989a,b); SAKSHAUG & SKJOLDAL (1989) og SKJOLDAL & REY (1989).

Sirkulasjonsmønsteret preges av sterk innstrømming av relativt varmt atlantehavsvann og kystvann fra vest. Mellom atlantehavsvannet og det kalde arktiske vannet går polarfronten. Den er skarp og topografisk betinget i vest, og mer flytende og variabel i øst (Fig. 1). I Barentshavet foregår det en utstrakt blanding av disse vannmassene. På grunn av variasjon i mengden av innstrømmende atlantisk vann, er det stor år-til-år variasjon utvekslingsprosessene og havklima. Denne variasjonen er syklisk, med en dominerende sykluslengde på fire år (LOENG & al. i trykken). Empiriske undersøkelser har vist at årsklassestyrken til økonomisk og økologisk viktige fiskeslag er relatert til disse sykliske klima-endringene (HELLAND-HANSEN & NANSEN 1909; SÆTERS DAL & LOENG 1987; LOENG 1989b).

Næringsnettet i Barentshavsøkosystemet er relativt enkelt med få dominerende arter på hvert trofisk nivå. Herbivor-leddet domineres av calanoide copepoder (*Calanus finmarchicus* og *C. glacialis*) og krill (*Thysanoessa* spp.). De dominerende planktonspisende fiskene er lodde (*Mallotus villosus*), sild (*Clupea harengus*) og polartorsk (*Boreogadus saida*), mens torsk (*Gadus morhua*), sjøpattedyr og sjøfugl er viktige fiskepisere (DRAGESUND & GJØSÆTER 1988; LOENG 1989a).

Lodda er en liten laksefisk med spesiell betydning som mellomledd i næringskjeden. De fleste individer gyter bare én gang (HAMRE 1985, 1990), og umoden lodde foretar stor-skala fødevandringer mot nord om sommeren (Fig. 2). Fiskene følger etter den smeltende iskanten og ytnytter primærproduksjonen som følger av frigivelse av isbundne næringsstoffer (SAKSHAUG & SKJOLDAL 1989; SKJOLDAL & REY 1989). Denne fødevandringen er helt nødvendig, siden en stor loddebestand trenger et stort fødeområde for å opprettholde sin produksjon.

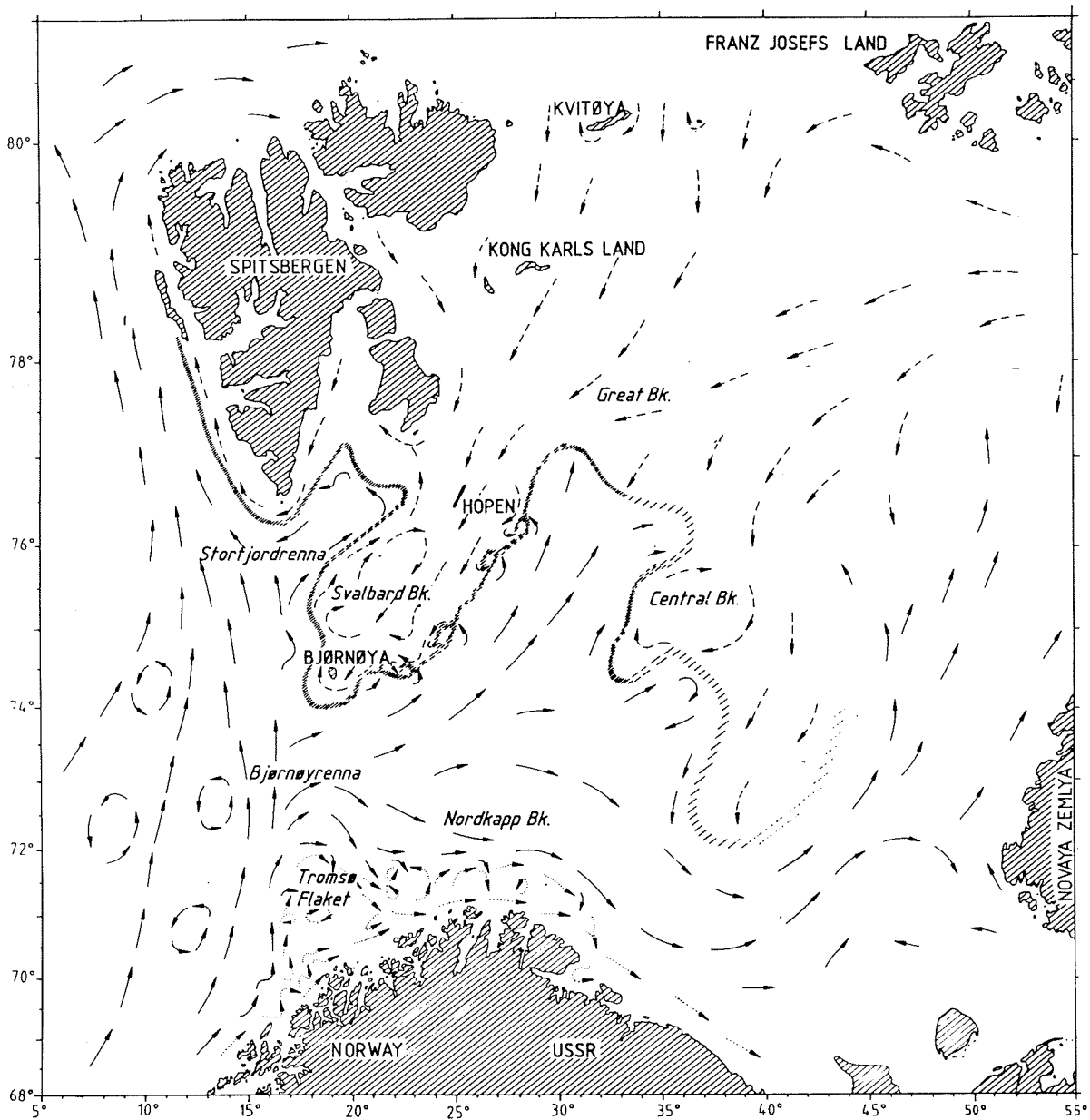


Fig. 1. Dominerende overflatestrømmer i Barentshavet. Tykke piler: atlantiske strømmer; stiplede piler: arktiske strømmer; prikkete piler: kyststrømmen. Polarfronten er antydnet med skravering. Fra LOENG (1989b). Tegnet av Julio Erices.  
 (Dominating surface currents in the Barents Sea. Heavy arrows: Atlantic currents; broken arrows: Arctic currents; dotted arrow: Coastal current. The Polar Front is hatched. From Loeng (1989b). Redrawn by Julio Erices.)

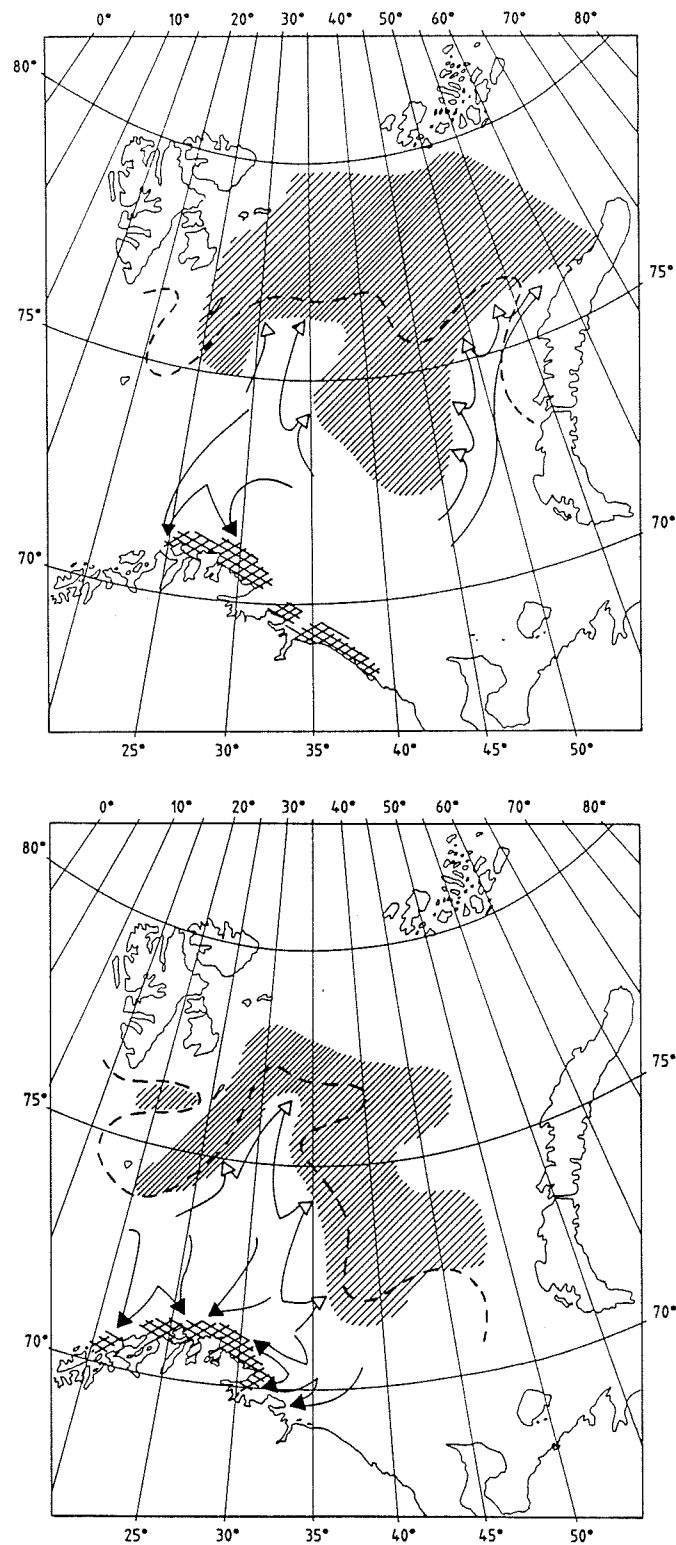


Fig. 2. Fødefordeling (skravert) og gyteplasser (dobbelt skravert) til Barentshavslodda i varme (øverst) og kalde (nederst) år. Kvite piler antyder fødevandring, svarte gytevandring. Fra LOENG (1989b). Tegnet av Julio Ericas.

(Feeding distribution (hatched) and spawning grounds (double hatched) of the Barents Sea capelin i varme (top) and kalde (bottom) years. White arrows indicate feeding migrations, black arrows spawning migration. From Loeng (1989b). Redrawn by Julio Ericas.)

## 1.2 Forvaltningsmodeller

Forvaltning av de store marine fiskebestandene i våre farvann har i lengre tid vært basert på en kombinasjon av feltundersøkelser og modellering. Det vanligste modelleringskonseptet, *Virtual Population Analysis* (VPA), tar utgangspunkt i fangstdata for å beregne fiskedødelighet, og fremskriver bestanden ut fra et statistisk materiale over fiskerier, vekst, naturlig dødelighet og rekruttering. Denne teknikken er utvidet til flerbstandsmodeller (MSVPA i Nordsjøen, MULTSPEC i Barentshavet) der interaksjoner mellom bestandene (predasjon) kan beregnes.

Siden prediksjonsevnen i VPA-baserte modeller hviler på en statistisk analyse av de foregående år, er slike modeller mye bedre egnet til å hankses med stabile systemer enn med fluktasjoner. Dessverre har modellene derfor ikke truffet godt i år der bestandstørrelser eller miljø har avveket sterkt fra det statistiske middelet. Dette har så ført til en interesse for å studere fiskebestandene med andre modellverktøy. En har villet bruke modeller som er bygd opp nedenfra, der potensiell fiskeproduksjon er dynamisk avhengig av fødekonsentrasjon og fødetransport. I motsetning til i statistiske modeller, er riktig representasjon av prosesser fundamental for dynamiske modellers prediktive evne. Så lenge systemet er stabilt, kan et bredt spekter av funksjoner "tunes" til å gi god overensstemmelse med observasjoner. I dynamiske modeller over variable system er derimot representasjonen av prosessene mye viktigere. Dessverre fører dette også til at modellene er vanskeligere å få til å passe med observasjoner, siden mange parametre er usikre og statistiske sammenligninger med observasjoner ikke enkelt kan gjøres. Det skal dermed en god del forskning til før dynamisk/teoretiske modeller kan gi bedre "goodness of fit" enn statistisk/empiriske modeller. Styrken ved teoretiske modeller er derimot å kunne takle situasjoner som ikke tidligere er erfart, og det er nettopp da at modellering er mest påkrevd.

Modellering av fisk og økosystemer i Norge begynte med Balchen og hans kolleger ved SINTEF (SLAGSTAD & al. 1975, BALCHEN 1976a,b). Det finnes i dag en rekke dynamiske modeller som dekker vanntransport, planteplankton og dyreplankton [se oversikt i AKSNES & LIE (1990)], mens det finnes færre dynamiske modeller for fisk. De store problemene har vært representasjon av dødelighet og drivkrefter for fordeling. I de siste årene har drivkrefter for fordeling blitt studert med to forskjellige metoder, livshistorieteori (WERNER

& GILLIAM 1984, AKSNES & GISKE 1990) og dynamisk optimalisering (GILLIAM 1982, CLARK & LEVY 1988, HOUSTON & al. 1988, MANGEL & CLARK 1988). Det er vist at disse to konseptene i sammenlignbare situasjoner gir samme resultat (LEONARDSSON 1991). Utgangspunktet for dem begge er antakelsen om at de evolusjonære drivkreftene (mutasjoner og naturlig seleksjon) styrer fiskens atferd. En forutsetning for å bruke dem i fiskens naturlige miljø er at dødeligheten kan beregnes. Dette kan gjøres ved hjelp av metoden til AKSNES & GISKE (i trykken), og har vært gjort av GISKE & AKSNES (1990).

### 1.3 Evolusjon og fordeling

De biologiske evolusjonære kreftene er mutasjoner og seleksjon. Mutasjoner skjer kontinuerlig, slik at alle avkom er litt forskjellig fra sine foreldre. De fleste mutasjoner har imidlertid ingen virkning på organismen, og de som har innflytelse, er som regel skadelige. Frekvensen av gunstige mutasjoner er imidlertid høy nok til at nytt arvemateriale stadig kommer fram i bestandene.

Naturlig seleksjon er en biologisk drivkraft som virker med nødvendighet såsant to betingelser er oppfylt:

- 1) ikke alle individ i en bestand får like mange avkom ("differensiert reproduksjon")
- 2) denne forskjellen i reproduksjon er arvelig, eller har i det minste en arvelig komponent

Dermed vil egenskaper som fører til at individet får mange avkom (flere enn gjennomsnittet) gå i arv i større grad enn egenskaper for lav formering. Etter mange generasjoner vil da bestanden i stadig større grad bestå av individ med høy evne til formering.

Vi kan derfor anta at en bestand som har vært i et område i tilstrekkelig mange generasjoner vil være godt tilpasset til forholdene i området. Individene i bestanden vil være ganske like i reproduktive egenskaper, og formeringen vil være avstemt mot det som er mulig i miljøet. Individenes bygning og levevis vil være slik at de får flest mulig avkom. Dette avspeiles både i livshistoriemønster (alder ved kjønnsmodning, antall



gytesesonger) og atferd (predatorunnvikelse, fødeinntak, dybdefordeling, stimatferd). Evolusjonsteori gir derfor et godt fundament for å forstå naturlige bestander.

## 1.4 Optimal atferd?

Grunnlaget for å modellere atferd utfra optimalitetskriterier er at dyr kan respondere på endringer i sitt miljø. Ut fra evolusjonsteori kan vi vise at dyr som ikke reagerer adekvat har lavere reprodutiv verdi enn de som kan det, men det må også vises at slike egenskaper finnes i naturen. I utgangspunktet er de fleste skeptiske til at dyr tillegges evner og "intellekt". Det har likevel vist seg i mange sammenhenger at dyr gjør det som er optimalt å gjøre. Spissformulert kan det nesten sies at det er vår begrensede forståelse for hva som er optimalt som setter grenser for våre observasjoner av dyrs optimale atferd! Den som leter etter optimale avveininger, finner dem som regel. Begrensningene på hva som kan forventes av et dyr går på hva arten kan ha blitt tilpasset over generasjonene. Kunstige miljø - som alle eksperimenter foregår i - kan i så måte bare yte delvis rettferdighet mot dyret som studeres. Milinski har gjort en serie laboratorie-eksperimenter for å studere atferdsreaksjoner hos fisk når miljøet endres. MILINSKI (1979) fôret stingsild i et akvarium med fôringsautomat i begge endene av akvariet. Ved å gi dobbelt så mye mat i ene enden, fikk han stingsildene til å fordele seg ved fôringsautomatene i forholdet 2:1. Etter en tid byttet han om på utfôringsregimet, og få minutter etter hadde fiskene endret fordeling til 1:2. Om ikke fiskene kunne telle, kunne de i hvert fall finne ut hvor de kunne få mest mat. MILINSKI (1985) viste at stingsildas lokalitetsvalg også er influert av predasjonsrisiko. Han lot fiskene spise *Tubifex*-ormer som lå i rør i akvariet. Fiskene forsynte seg like mye av alle rørene. Så lot han fiskene se en stor predatorfisk i et tilgrensende akvarium. Da ble nesten alt fødeinntak flyttet til den "tryggeste" delen av akvariet. Dette gjaldt imidlertid ikke for stingsild infisert av invollsorm. De hadde høyere energibehov, og tok dermed større risiko. Han viste dermed at avveiningen mellom fødeinntak og overlevelse også avhenger av fiskens fysiologiske tilstand. MAGURRAN & AL. (1985) viste at forholdet mellom predasjonsrisiko og fødeinntak også avhenger av flokkstørrelse. De lot ørekyter spise av en matkilde, og førte så en gjeddemodell mot ørekytene. Det viste seg at flokker på 12 og 20 fisker spiste videre helt til gjedda kom bort til fiskene, mens mindre flokker (3 og 6 individ) flyktet da gjedda var 20-30 cm unna. UTNE (1991) har tilsvarende vist at kutlinger tar hensyn til både skjul, fysiologisk tilstand og risiko for å bli spist i sitt valg

av tilholdsted. MILINSKI (1986) oppsummerer mye av den kvalitative litteraturen om dynamisk fiskeatferd.

## 1.5 Fitness

Graden av tilpasning til miljøet, og dyrets evne til å føre sine arveanlegg videre, kalles fitness. Et individs fitness kan defineres som dyrets bidrag til neste generasjon i forhold til resten av bestandens bidrag. En fisk som får 1000 levedyktige avkom har derfor lav fitness dersom alle andre får 10000 og høy fitness dersom de andre bare får 100. Men en fisk som bruker ett år på å få 100 avkom har også høyere fitness enn en som bruker to år på det samme.

Fitness kan ikke måles direkte, men øyeblikkelig reprodusertiv rate ( $r$ ) er en god estimator for fitness-verdien til et tilholdsted. Denne tar hensyn til dyrets overlevelse gjennom en tidsperiode og antall avkom produsert, og premierer dyr som har en rask livssyklus:

$$r = \ln(\text{antall avkom})/(\text{generasjonstid})$$

## 2 MODELLER FOR FORDELING

### 2.1 Bakgrunn

Biologiske modeller for optimale fordelinger går tilbake til MACARTHUR & PIANKA (1966) og EMLÉN (1966) og "*The Optimal Foraging Theory*" (OFT) som fulgte av dette. I OFT antas det at det er et enkelt (lineært) forhold mellom hvor fort og mye et dyr spiser og fitnessen det får (CALOW & TOWNSEND 1981). Tanken er at jo større energireserver et dyr har, desto flere egg kan det legge, eller desto dyktigere blir det til å tilegne seg knappe ressurser. Problemet med OFT var at tilknytningen til fitness hang på denne antakelsen og ikke på en utledning. MANGEL & CLARK (1986) viste med "*The Unified Foraging Theory*" (UFT) som var avledet av fitness via dynamisk optimalisering, at fødeinntak alene ikke kan forklare fordelingsmønstre. Men det tok altså tjuen år fra OFT til UFT. GILLIAM (1982) fant via dynamisk optimalisering at fiskelarver ville maksimere sin fitness ved å være på det stedet der dødelighetsrisiko pr. vekstrate ( $\mu/g$ ) var minimal. Det samme resultatet er også utledet fra livshistorieteori (WERNER & GILLIAM 1984, AKSNES & GISKE 1990, LEONARDSSON 1991) og vist eksperimentelt av GILLIAM & FRASER (1987). AKSNES & GISKE (1990) har imidlertid vist at det eksisterer andre optimale avveininger for andre typer av dyr. For voksen fisk med årlig reproduksjon har fødeinntaket mye lavere fitness-verdi, og regelen  $\mu/\ln(g)$  gjelder. For mange dyr er også omgivelsestemperaturen med i uttrykket for optimal avveining, og den kan være viktigere enn både fødeinntak og dødelighetsrisiko.

Fordelen med livshistorie-baserte modeller er at de er lette å utlede fra fitness og er relativt intuitive. Problemet med dem er at tidsskalaen for avveiningene er ganske grov; modellene løser ikke opp begivenheter innenfor livshistoriespesifikke stadier. Modellene kan si noe om hva som gjennomsnittlig er best å gjøre for voksne fisker og for fisker som ikke er kjønnsmodne, og også for fisker som nettopp har gytt i forhold til fisker som snart skal gyte. Men modellene kan ikke beskrive hva dyr som står i øyeblikkelig fare for å dø av sult skal gjøre. Dette er behandlet (for fugler) av CARACO (1980, 1981) og STEPHENS (1981). Fisker har langt lavere metabolske rater enn varmblodige fugler, men kortsiktige avveininger mellom sult og predasjon er også viktig for fiskeyngel og fiskelarver. Dynamisk optimalisering er en metode som kan håndtere flere tidsskalaer, men den stiller til gjengjeld svært store krav til datamaskinytelse.

Alle disse modellene baserer seg på hva som er best for individet, siden individet er enheten for seleksjon. Verdien av et tilholdsted for et individ avhenger imidlertid sterkt av forekomsten av andre individ, og av sosiale interaksjoner mellom individene. Flokkstørrelse påvirker både fødeinntak (CLARK & MANGEL 1986) og dødelighetsrisiko. Stiming og sverming kan virke positivt inn på fødeinntaksmulighetene siden flokkens leteområde er større enn individets. Der maten er klumpvist fordelt kan det være fordel å dele på letingen siden en eller få fisker ikke kan utnytte fødetilbudet i en rik lokalitet. Slike matsvermer kan også være kortvarige (f. eks. oppløses om natta), og det "koster" lite å dele det en fisk har funnet med de andre. Men spising i flokk kan også ha negative konsekvenser. Fiskene i en stim kan få overlappende synsfelt, og ved konkurranse om maten gir dette lavere fødeinntak. Fødetilbudet for fisker midt i eller i bakkant av større stimer kan også være lavere enn utenfor stimen. At de likevel holder seg i flokken tyder på at flokking har andre funksjoner enn matsøking. For predatorer som spiser ett og ett byttedyr, kan klumpvis fordeling være en måte å redusere bytteindividets dødelighetsrisiko på. Jo flere andre dyr i flokken, desto lavere sannsynlighet for at et gitt individ blir spist. Dette kalles fortynningseffekten. Som en følge av denne effekten vil flokker av fisk kunne lete etter mat på plasser der dødelighetsrisikoen vil oppleves som for høy for ett enkelt individ. Tilsvarende kan flokker spise videre i nærvær av en predator, der mindre flokker vil oppløses og forsvinne. Hvert enkelt dyr i flokken kan også bruke mindre tid og oppmerksomhet på å speide etter predatorer enn enkeltindivid, og dermed kan dyr i flokk spise mer effektivt. Dyr i flokk blir også klar over predatorer tidligere enn enslige individ, og kan dermed reagere tidligere, om ønskelig. I tillegg til fortynningseffekten, vil flokker av dyr kunne gi predatorer en forvirringseffekt: predatoren vil ikke kunne fokusere på ett bytteindivid i "svermen" av kryssende synsintrykk, og dens predasjonsrate går ned. De fleste av disse interaksjonene og prosessene er analysert av CLARK & MANGEL (1986). Konklusjonen er at fitness-verdien av miljøene derfor må beregnes som funksjon av antall individ som skal være der.

For fødeinntaket sin del er dette gjort gjennom teoriene om ideel fri fordeling (*Ideal Free Distribution*, IFD). FRETWELL & LUCAS (1970) og FRETWELL (1972) beskrev mange mulige fordelingsmønstre av dyr i et miljø der maten var klumpvist fordelt. Dersom alle individ kunne bevege seg fritt i området, ville hvert individ gå dit dets utbytte (= fødeinntak i IFD) ble høyest. Men dersom alle dyr dermed oppsøkte samme patch, ville utbyttet for hvert individ bli lavt, og det ville svare seg for noen å gå over til den i utgangspunktet

nest beste patch. Avhengig av forholdet mellom individer og patcher, ville enden bli at alle eller flere patcher utnytted, det ville være flere individ i gode enn i dårligere patcher, og ingen individ ville kunne øke sitt utkomme ved å flytte til et annet sted. Da er IFD oppnådd. Senere er teorien bygd ut for konkurranse, der sist ankomne individ plasserer seg slik at det ikke kunne fått høyere utbytte noe annet sted, men resultatet er ikke likt for alle (PARKER & SUTHERLAND 1986).

Det marine miljø skiler seg fra alle disse teoretiske modellene ved å være kontinuerlig i tre romlige dimensjoner. Dette representerer også en utfordring til modelleringen.

## 2.2 Dynamisk optimalisering

Ved hjelp av dynamisk optimalisering kan både flere tidsskalaer og andre dimensjoner ved dyret inkluderes i modellen. Dette gjør at slike modeller er mye mer datakraft-krevende enn livshistoriebaserte modeller. Det siste tiåret har dynamisk optimalisering blitt brukt både i studier av optimale fiskeri-reguleringer og i fiskeriøkonomi (f. eks. CHARLES 1983; KENNEDY & WATKINS 1986; LANE 1988). Dynamisk optimalisering er brukt i atferdsøkologien for å undersøke konsekvenser av handlinger i fitness-relaterte termer, for til sist å kunne modellere optimal atferd (MCFARLAND & HOUSTON 1981; HOUSTON & al. 1988; MANGEL & CLARK 1988; SARGENT 1990). Dette gjøres ved å la en "valg"-variabel (f. eks. optimalt tilholdsted) være avhengig av en indre tilstandsvariabel (f. eks. fysiologisk tilstand, fettreserver) og ytre tids-avhengige variable (f. eks. næringstilgang, predasjonsrisiko og gytelsesong).

Dynamisk optimalisering er en tre-trinns-prosess. Først finnes optimale valg for dyr av alle mulige energetiske tilstander ved tilbakeberegning fra en fitness-relatert funksjon ved siste tidsstep. Dernest beregnes bestandens tilstandsfordeling fra en initiell fordeling ved begynnelsen av modelleringsperioden, gitt at alle dyr oppfører seg optimalt. Til slutt finnes andelen av dyr som gjør hvert "valg" (f. eks. står på ett sted) ved å kombinere trinn 1 og 2.

En dynamisk optimaliseringsmodell vil automatisk generere dødelighetsrater for dyr som følger den optimale strategi, og fødeinntakstaterne og vekstaterne til bestanden kan også

beregnes i den siste delen av tre-trinns-prosessen. Men siden fiskerier bidrar sterkt til dødeligheten til fisk i Barentshavet, må romlig, sesongmessig og geografisk fordeling og intensitet av fiskeriene inkluderes i dødelighetsrisikoberegningene (jfr. LAW & GREY 1989; SUTHERLAND 1990; JENSEN 1991).

## 2.3 Modell-miljø for lodde

Loddas voksne stadium kjennetegnes bedre ved at den har nådd en minste størrelse enn ved en minste alder (FORBERG & TJELMELAND 1985; HAMRE 1985, 1990). Veksten er sesongmessig med sterk år-til-år-variasjon (GJØSÆTER 1985; GJØSÆTER & LOENG 1987; LOENG 1989b). Gytebestanden dannes av fisker som om høsten er 14-15 cm. Disse fiskene vil vandre inn til kysten av Finnmark og Kola-halvøya for å gyte på seinvinteren (Fig. 2). Umoden lodde overvintrer i polarfrontområdet.

Klimavariasjonene påvirker gytevandringene og valg av gytested. Varme år gir østlig gyting, mens kalde år fører til mer vestlig gyting (Fig. 2; OZHIGIN & USHAKOV 1985; USHAKOV & OZHIGIN 1987). Etter inkuberingstida driver larvene nordøstover til oppvekstområdene i det sentrale Barentshav. Gyteplassen virker også inn på hvor i Barentshavet yngelen havner.

For å forstå loddevandringene trenger vi en serie modeller (Fig. 3). Meteorologiske og hydrodynamiske modeller trengs for å forutsi storskala havklimaendringer på en årlig skala, og komplette vanntransport og plankton modeller vil generere mesoskala driftruter for planktoniske stadier av fisk, samt mattilbud for planktonpisere. Fysiske modeller for is, temperatur og lys er også nødvendige. Dynamisk optimaliseringsmodeller kan finne gyteplasser, fiskefordelinger, vekst og overlevelse, som igjen inngår i bestandsdynamiske modeller og forvaltning. (En grundigere gjennomgang av modelleringen finnes hos GISKE & al. 1992.)

En første tilnærming kan være å studere vandring av voksne lodde. Modellen vil finne optimal fordeling i Barentshavet over et år for å maksimere avkommets overlevelse og drift inn i sommeroppvekstområdene det kommende år (BARTSCH & al. 1989). En baklengs trajektorie av larvedrift, inkludert føde, vekst og predasjonsrisiko langs trajektorien, kan

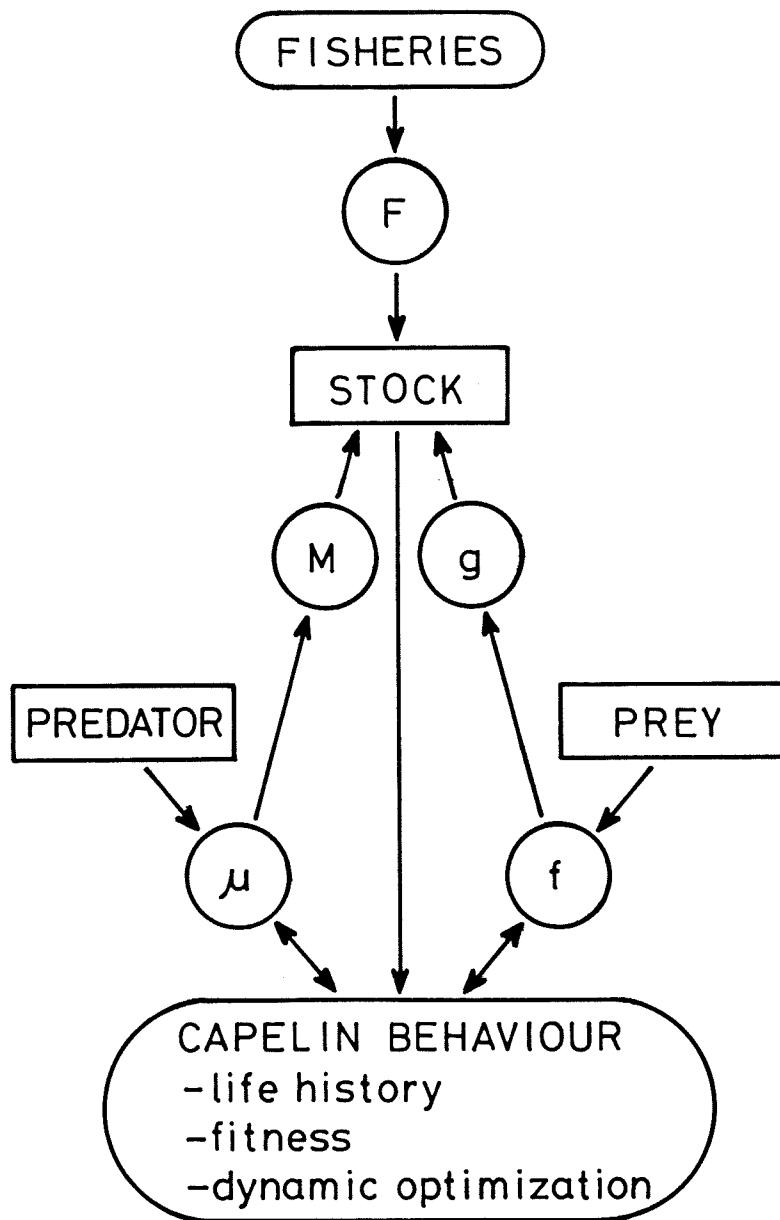


Fig. 3. Foreslått forvaltningsmodell-miljø. Overlevelse og vekst av bestanden styres av fiskerier (F), naturlig dødelighet (M) og individuell vekstrate (g). M og g finnes fra samspillet mellom miljøet og loddeatferden. Atferden er styrt av fitness-deriverte funksjoner, bestandstørrelse og erfarte dødelighetsrisikoer ( $\mu$ ) og fødemuligheter (f). Tegnet av Elin Holm.

*(Suggested assessment model environment. Survival and growth of the stock is governed by fisheries (F), natural mortality (M) and individual growth rate (g). M and g is found from the interactions between the environment and capelin behaviour. The behaviour is governed by fitness-derived functions, population size, and experienced mortality risks ( $\mu$ ) and feeding rates (f). Drawn by Elin Holm.)*

brukes til å beregne tid og sted for optimal gyting. Når disse optimale gytestedene er funnet, kan fordeling og vandring av lodda sommeren før optimeres for å maksimere gytebiomassen. Modellen kan kjøres for år med varierende meteorologi, isforhold, temperatur, driftruter, og også ved varierende mengder av predatorer og konkurrenter. Forhåpentligvis kan modellen brukes til å predikere Barentshav-scenarier over tidsrom opptil et år i forveien.

## 2.4 Fødeinntak og vekst

Fødeinntak og assimilasjon er grunnlaget for å beregne vekst som igjen er en av hovedkomponentene i beregningen av optimal fordeling. Derfor må fødeinntak beregnes for "alle" kombinasjoner av rom (lengdegrad, breddegrad, dyp) og tettheter før fiskene fordeles, mens fordelingene igjen danner grunnlaget for å beregne realisert fødeinntak og vekst.

AKSNES & GISKE (i trykken) utleda ei ligning for fødeinntaket til en fisk som bruker synssansen for å lokalisere byttet (dvs en visuell predator). Den sentrale variabelen er dyrets synsvidde, som kan finnes fra lysregime og predator- og bytte-karakteristikker. For lysavhegige predatorer under vann er lysmengden viktigere enn byttetettheten for fødeinntaket! Ved høye lysintensiteter kan den maksimale inntaksraten være hemmet av håndteringen av hvert enkelt bytte, og også av mage- og tarmtømmingsratene. Disse hører derfor med i modellen.

Vekst beregnes som differansen mellom fødeopptak og metabolske kostnader. Fødeopptak beregnes av fødeinntak og assimilasjonseffektivitet, mens metabolske kostnader antas temperaturavhengige. For å beregne vekst trenger vi derfor fødetilbud (mengde, fordeling, størrelse av mat), overflatelys, lyssvekking i vannsøyla og temperatur.

## 2.5 Overlevelse

"Naturlig dødelighet" og "fiskedødelighet" beregnes separat. Naturlig dødelighet beregnes på samme måte som fødeinntak (AKSNES & GISKE i trykken), siden det kan antas at større fisk er ansvarlig for nesten all "naturlig" dødelighet. Et viktig spørsmål for god modellering



av dødelighet er hvorvidt predatorene er knyttet til spesielle miljø eller geografiske områder, eller om de følger etter den modellerte fiskearten over stor skala.

Vekst og overlevelse er to av de viktigste drivkreftene for fiskens fordelingsmønster (WERNER & GILLIAM 1984, GILLIAM & FRASER 1987, AKSNES & GISKE 1990). Modellering av fordeling vil derfor ta utgangspunkt i hvor fisken kan få maksimal fitness. Fiskeridødeligheten er også en viktig faktor for overlevelse, og det må vurderes hvorvidt geografisk fordeling av fiskeriet skal få virke inn på beregningene av optimal fordeling. Dette er først og fremst avhengig av hvor lenge det har vært drevet intensivt fiske på arten i området (LAW & GREY 1989; SUTHERLAND 1990; JENSEN 1991).

### 3 PROSJEKTFRAMDRIFT

Prosjektets mål er å utvikle en teoretisk fundert modell for vandring og vekst av en fiskebestand. I et samarbeidende prosjekt (Slagstad m.fl.) skal transport og vekst av plankton modelleres. Dette planktonet danner maten for denne fisken. Det videre arbeidet her bygger derfor på at fiskens fødegrunnlag genereres fra en parallell modell.

Første fase blir å lage en analytisk og senere numerisk modell for fordeling av fiskebestanden, basert på evolusjonære lover. Dette arbeidet vil ende i ei multi-dimensjonal matrise med tetthetsavhengig relative fitnessverdier (rom, tid, fisketetthet, fitness) og ei rutine for å fordele fiskebestanden optimalt etter matrisa.

Andre fase blir å sammenholde modellen med historiske data. Dette er nødvendig for parametrisering av ligningene. Underveis og på den ferdig parametriserte modellen vil det bli foretatt sensitivitetsanalyser.

Tredje fase blir å vurdere om en slik teoretisk modell er anvendbar for forvaltning. Dette henger sammen med hvilke prosesser som viser seg å være de dominerende for modellresultatene. Dersom økosystemet viser seg å være betydelig drevet av meteorologiske fenomen på kort tidsskala, er det ikke mulig å predikere lenger enn værvarslingene. Men dersom modellen er mest følsom for biologiske eller langsomtvirkende klimatiske fenomen, kan teoretiske modeller ha større nytte enn empiriske/statistiske modeller. I denne fase må også vurderes om modellen kan koples mot MULTSPEC eller andre etablerte forvaltningsredskap.

## LITTERATURLISTE

- AKSNES, D.L. og GISKE, J. 1990. Habitat profitability in pelagic environments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 64: 209 - 215.
- i trykken. A theoretical model of aquatic visual feeding. *Ecol. Mod.*
- AKSNES, D.L. og LIE, U. 1990. A coupled physical-biological pelagic model of a shallow sill fjord. *Estu. Coastl. Shelf Sci.* 31: 459 - 486.
- BALCHEN J.G. 1976a. Principles of migration in fishes. *SINTEF Rapport STF48 A76045*, Trondheim.
- 1976b. Modelling of the biological state of fishes. *SINTEF Rapport STF48 A76023*, Trondheim.
- BARTSCH, J., BRANDER, K., HEATH, M., MUNK, P., RICHARDSON K., og SVENDSEN, E. 1989. Modelling the advection of herring larvae in the North Sea. *Nature* 340: 632 - 636.
- CARACO, T. 1980. On foraging time allocation in a stochastic environment. *Ecology* 61: 119 - 128.
- 1981. Energy budgets, risk and foraging preferences in dark-eyed juncos, (*Junco hyemalis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28: 213 - 217.
- CHARLES, A.T. 1983. Optimal fisheries investment: comparative dynamics for a deterministic seasonal fishery. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 2069 - 2079.
- CLARK, C.W. og LEVY, D.A. 1988. Diel vertical migration by juvenile sockeye salmon and the antipredation window. *Am. Nat.* 131: 271 - 290.
- CLARK, C.W. og MANGEL, M. 1986. The evolutionary advantages of group foraging. *Theor. Pop. Biol.* 12: 119 - 129.

- DRAGESUND, O. og GJØSÆTER, J. 1988. The Barents Sea. s. 339 - 361 i POSTMA, H., ZIJLSTRA, J.J. (red.): *Continental Shelves*, Elsevier.
- EMLÉN, J.M. 1966. The role of time and energy in food preference. *Am. Nat.* 100: 611 - 617.
- FORBERG, K. og TJELMELAND, S. 1985. Maturity studies of Barents Sea capelin. Variations in length at maturity for female capelin. s. 213 - 222 i GJØSÆTER, H. (red.): *Proceedings of the Soviet-Norwegian symposium on the Barents Sea capelin*. Havforskningsinstituttet, Bergen.
- FRETWELL, S.D. 1972. *Populations in a seasonal environment*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- FRETWELL, S.D. og LUCAS, H.J. JR. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distributions in birds. 1. Theoretical development. *Acta Biotheor.* 19: 16 - 36.
- GILLIAM, J.F. 1982. *Habitat use and competitive bottlenecks in size-structured fish populations*. Ph. D. dissertation, Michigan State University, East Lansing. 107 s.
- GILLIAM, J.F. og FRASER, D.F. 1987. Habitat selection under predation hazard: test of a model with foraging minnows. *Ecology* 68: 1856 - 1862.
- GISKE, J. og AKSNES, D.L. 1990. Life-history effects on vertical distribution of the mesopelagic fish *Maurolicus muelleri*. s. 123 - 141 i GISKE, J. (red.): *Habitat profitability for pelagic animals. Adaptive values along continuous vertical gradients*. Dr. philos. avhandling, Universitetet i Bergen.
- GISKE, J., SKJOLDAL, H.R. og AKSNES, D.L. 1992. A conceptual model of distribution of capelin in the Barents Sea. *Sarsia* 77 (3) (i trykken).
- GJØSÆTER, H. 1985. Growth of the Barents Sea capelin of the yearclasses 1975-1981.

- s. 193 - 212 i GJØSÆTER, H. (red.): *Proceedings of the Soviet-Norwegian symposium on the Barents Sea capelin*. Havforskningsinstituttet, Bergen.
- GJØSÆTER, H. og LOENG, H. 1987. Growth of the Barents Sea capelin, *Mallotus villosus* in relation to climate. *Env. Biol. Fishes* 20: 293 - 300.
- HAMRE, J. 1985. Assessment and management of Barents Sea capelin. s. 213 - 222 i GJØSÆTER, H. (red.): *Proceedings of the Soviet-Norwegian symposium on the Barents Sea capelin*. Havforskningsinstituttet, Bergen.
- 1990. Biodiversity and exploration of the fish stocks in the Norwegian - Barents Sea ecosystem. - *International symposium on our common natural heritage, Bergen, May 1990*.
- HELLAND-HANSEN, B. og NANSEN, F. 1909. The Norwegian Sea. - *FiskDir. Skr. Ser. Havus. 2*: 1 - 360.
- HOUSTON, A., CLARK, C., MCNAMARA, J. og MANGEL, M. 1988. Dynamic models in behavioural and evolutionary ecology. *Nature* 332: 29 - 34.
- JENSEN, A. L. 1991. Simulation of fish population responses to exploitation. *Ecol. Mod.* 55: 203 - 218.
- KENNEDY, J.O.S. og WATKINS, J.W. 1986. Time-dependent quotas for the southern bluefin tuna fishery. *Mar. Res. Econ.* 2: 293 - 313.
- LANE, D.E. 1988. Investment decision making by fishermen. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 782 - 796.
- LAW, R. og GREY, D.R. 1989. Evolution of yields from populations with age-specific cropping. *Evol. Ecol.* 3: 343 - 359.
- LEONARDSSON, K. 1991. Predicting risk-taking behaviour from life-history theory using static optimization technique. *Oikos* 60: 149 - 154.

- LOENG, H. 1989a. Ecological features of the Barents Sea. s. 327-365 i REY, L., ALEXANDER, V. (red.): *Proceedings of the sixth Conference of Comité Arctique International: 13-15 May 1985*. E.J. Brill.
- 1989b. The influence of temperature on some fish population parameters in the Barents Sea. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 9: 103 - 113.
- LOENG, H., BLINDHEIM, J., ÅDLANDSVIK, B. og OTTERSEN, G. (i trykk). Climatic variability in the Norwegian and Barents Seas. *ICES mar. Sci. Symp.*
- MACARTHUR, R.H. og PIANKA, E.R. 1966. On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* 100: 603-609.
- MAGURRAN, A.E., OULTON, W.J. og PITCHER, T.J. 1985. Vigilant behaviour and shoal size in minnows. *Z. Tierpsychol.* 67: 167 - 178.
- MANGEL, M. og CLARK, C.W. 1986. Towards a unified foraging theory. *Ecology* 67: 1127 - 1138.
- 1988. *Dynamic modeling in behavioral ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 308 s.
- MCFARLAND, D. og HOUSTON, A.I. 1981. *Quantitative ethology: the state space approach*. Pitman, London.
- MILINSKI, M. 1979. Evolutionarily stable feeding strategies in sticklebacks. *Z. Tierpsychol.* 51: 36 - 40.
- 1985. Risk of predation taken by parasitised sticklebacks under competition for food. *Behaviour* 93: 203 - 216.
- 1986. Constraints placed by predators on feeding behaviour. s. 236 - 252 i PITCHER, T.J. (red.): *The behaviour of teleost fishes*. Croom Helm, London.

- OZHIGIN, V.K. og USHAKOV, N.G. 1985. The effect of the thermal conditions of the sea and atmospheric circulation on the distribution of the Barents Sea capelin feeding areas. s. 149 - 156 i GJØSÆTER, H. (red.). *Proceedings of the Soviet-Norwegian symposium on the Barents Sea capelin*. Havforskningsinstituttet, Bergen.
- PARKER, G.A. og SUTHERLAND, W.J. 1986. Ideal free distributions when individuals differ in competitive ability: phenotype-limited ideal free models. *Anim. Behav.* 34: 1222 - 1242.
- SAKSHAUG, E. og SKJOLDAL, H.R. 1989. Life at the ice edge. *Ambio* 18: 60 - 67.
- SARGENT, R. C. 1990. Behavioural and evolutionary ecology of fishes: conflicting demands during the breeding season. *Ann. Zool. Fenn.* 27: 101 - 118.
- SKJOLDAL, H.R. og REY, F. 1989. Pelagic production and variability in the Barents Sea ecosystem. s. 241 - 286 i SHERMAN, K., ALEXANDER, L.M. (red.): *Biomass yields and geography of large marine ecosystems*. American Association for the Advancement of Science.
- SLAGSTAD, D., WESTGÅRD, T., OLSEN, K., SÆLID, S. og BALCHEN, J.G. 1975. Matematisk modellering av populasjon, kvalitet, vandring og fordeling av viktige fiskeslag i et hav. *SINTEF Rapport STF48 A75050*, Trondheim.
- STEPHENS, D.W. 1981. The logic of risk-sensitive foraging preferences. *Anim. Behav.* 29: 628 - 629.
- SUTHERLAND, W.J. 1990. Evolution and fisheries. *Nature* 344: 814 - 815.
- SÆTERS DAL, G. og LOENG, H. 1987. Ecological adaptation of reproduction in Northeast Arctic cod. *Fish. Res.* 5: 253 - 270.
- USHAKOV, N.G. og OZHIGIN, V.K. 1987. The abundances of year-classes of the Barents Sea capelin and the peculiarities of the distribution of the young in relation to

hydrographic conditions. s. 159 - 167 i LOENG, H. (red.). *The effect of oceanographic conditions on distribution and population dynamics of commercial fish stocks in the Barents Sea. Proceedings of the third Soviet-Norwegian Symposium, Murmansk, 26-28 May 1986.* Havforskningsinstituttet, Bergen.

UTNE, A.C.W. 1991. *Mat, risiko og skjul. En eksperimentell studie av fordeling hos tangkutling (Gobiusculus flavescens).* Hovedfagsoppgave, Institutt for fiskeri- og marinbiologi, Universitetet i Bergen. 66 s.

WERNER, E.E. og GILLIAM, J.F. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 393 - 425